

Service teil

Glossar sinnesphysiologischer Fachbegriffe – 608

Stichwortverzeichnis – 627

Glossar sinnesphysiologischer Fachbegriffe

In diesem Glossar wird die Bedeutung von Begriffen erklärt, die in der Sinnesphysiologie benutzt werden, wobei ihre spezifische Anwendung in diesem Forschungsgebiet hervorgehoben wird. Nicht selten werden Fachbegriffe in unterschiedlichen Disziplinen der Biowissenschaften unterschiedlich verwendet. Für solche Fälle enthält dieses Glossar die sinnesphysiologische Lesart des jeweiligen Begriffs.

Adaptation Die Reaktion von Sinnessystemen auf Reize verändert sich in den meisten Fällen mit der Zeit. Anfänglich ist die Reaktion stark, wird aber mit zunehmender Einwirkungszeit des Reizes schwächer und kann sogar vollständig zum Erliegen kommen. Diese zeitabhängige Reaktion führt bei manchen Sinnessystemen (z. B. Tastsinn) zur bevorzugten Detektion von *Änderungen* der Reizintensität. Bei anderen Systemen (z. B. Sehen bei Tageslicht) bewirkt die Adaptation eine *Anpassung* an die aktuelle Reizintensität, wodurch der dynamische Bereich des Sinnes erweitert wird. Adaptationsprozesse finden auf allen Ebenen der Sinnessysteme statt, bei den Sensorproteinen, den Sinneszellen, den Perirezeptorstrukturen sowie auf allen Ebenen der zentralen Verarbeitung von Sinnesinformationen. Dabei kann man die periphere Adaptation in den Sinnesorganen von der zentralen Adaptation im Nervensystem unterscheiden. Periphere Adaptation erfolgt oft vergleichsweise schnell und bewirkt eine automatische Anpassung an die Reizintensität (z. B. Pupillenreflex). Zentrale Adaptation ist dagegen das Resultat von Lernvorgängen (z. B. Habituation), die zu einer Neubewertung von Sinnesinformationen führen.

adäquater Reiz Der Begriff wird durch die Eigenschaften der Sinnesorgane definiert. Er bezeichnet diejenige Form von Energie, für die ein Sinnesorgan die höchste Empfindlichkeit aufweist. Die Sinneszellen eines Sinnesorgans haben Sensoren, die für die Detektion ihres adäquaten Reizes optimiert sind. Für Augen ist Licht der adäquate Reiz, für Ohren Schall und für Nasen sind es flüchtige Substanzen.

Affekt Als Affekte beschreibt man typischerweise kurzlebige emotionale Zustände wie Angst oder Freude. Affekte können durch Sinnesreize ausgelöst werden und äußern sich sowohl im Verhalten als auch in Änderungen vegetativer Parameter wie Herzschlag, Cortisonspiegel oder Freisetzung von Alarmpheromonen.

Afferenz Alle neuronalen Signale (Aktionspotenziale), die aus den Sinnesorganen in das zentrale Nervensystem geleitet werden, werden als afferent bezeichnet. Die Axone der Nervenzellen, welche diese Signale leiten, sind Afferenzen.

Akkommodation Die Fähigkeit von Linsenaugen, das Bild eines Objekts innerhalb der Grenzen von Nahpunkt und Fernpunkt scharfzustellen. Das kann durch Verformung oder Verlagerung der Linse erreicht werden und ermöglicht eine visuelle Wahrnehmung mit hoher räumlicher Auflösung im Nahbereich ebenso wie im Fernbereich. Dazu verändern Augenmuskeln die Einstellung des dioptrischen Apparats und damit dessen Brennweite.

Aktionspotenzial Sinnesinformation wird in den Sinnesorganen in zeitliche Muster von Aktionspotenzialen übersetzt und in dieser elektrisch codierten Form an das zentrale Nervensystem geleitet.

Allodynie Pathologische Schmerzempfindung bei Reizung des Tastsinnes ohne Aktivierung von Nozizeptoren.

Anemotaxis Fortbewegung von Tieren, bei welcher die Luftbewegung als Orientierung dient. Eine Bewegung entlang der Windrichtung (Suche, Flucht) wird als Anemotaxis bezeichnet, eine quer zum Wind als Anemomenotaxis.

Antennen Die meisten Gliederfüßer tragen am Kopfsegment paarige Antennen, die wegen ihrer sensorischen Funktion auch Fühler genannt werden. Antennen bilden einen wichtigen Teil des Sensoriums von Insekten, Krebstieren und Tausendfüßern, weil sie verschiedene Sensillen unterschiedlicher Sinnesmodalitäten (Modalität) tragen. Antennen bestehen aus einem Basalglied (Scapus), einem Wendeglied (Pedicellus) und einer Geißel (Flagellum) mit einer arttypischen Anzahl von Geißelgliedern (Flagellomeren).

Apomorphie Merkmale, die im Verlauf der Phylogenese von einer Tiergruppe entwickelt worden sind, bezeichnet man als apomorph oder abgeleitet und unterscheidet sie von ursprünglichen, plesiomorphen Merkmalen.

Aposematismus Zur Abschreckung von Fressfeinden tragen manche Tiere eine auffällige Färbung, die ihre Ungenießbarkeit signalisiert. Solche Warnfärbungen kommen häufig bei Amphibien, bei Raupen und bei giftigen Riffbewohnern vor.

appetitiver Reiz Viele Sinnesreize werden einer hedonischen Bewertung unterzogen und nach zuträglichen (bekömmlichen, angenehmen) appetitiven Reize oder schädlichen (unbekömmlichen, unangenehmen) aversiven Reize unterschieden. Auf appetitive Reize reagieren Tiere meist mit Interesse und Suchverhalten.

Ästhetasken (Riechschläuche) Die Antennen von Krebstieren tragen diese Haarsensillen zur Detektion von Geruchsstoffen.

Astigmatismus (Astigma: „ohne Punkt“) Bei Krümmungsanomalien von Hornhaut oder Linse oder bei Augen mit schlitzförmigen Pupillen werden punktförmige Objekte nicht als Punkte, sondern eher als kurze Striche auf der Netzhaut abgebildet.

Auffälligkeit Auffälligkeit (Salienz) entsteht, wenn ein Reiz sich von den umgebenden Hintergrundreizen stark unterscheidet, beispielsweise durch eine kontrastierende Farbe, einen ungewöhnlichen Geruch oder ein hervortretendes Geräusch. Auch Reizmuster können hohe Auffälligkeit erreichen, wie beispielsweise bei Warn- oder Balzfärbungen. Auffällige Reize ziehen die Aufmerksamkeit anderer Tiere auf sich und lösen besonders robuste Reaktionen aus.

Aufmerksamkeit Die Gesamtheit aller Sinnesinformationen kann nicht gleichzeitig wahrgenommen werden. Es ist vielmehr erforderlich, einzelne Komponenten der Umgebung auszuwählen und den Wahrnehmungsprozess selektiv auf sie zu richten. Dieser Prozess des Herausfilterns weniger interessanter Reize zugunsten eines einzigen Details der Umwelt wird als Aufmerksamkeit bezeichnet und gilt als Voraussetzung für bewusste Wahrnehmung. Aufmerksamkeitsprozesse sind bisher bei Primaten, bei einigen anderen Säugetieren sowie bei einigen Vögeln untersucht worden, sind aber bei anderen Tieren noch weitgehend unverstanden.

Autapomorphie Neu erworbene Merkmale, welche die Tiere eines Taxons (z. B. einer Gattung) nicht mit Tieren eines anderen Taxons (einer nah verwandten Gattung) teilen, nennt man autapomorph (in etwa: eigene abgeleitete Formen). Demgegenüber wurden synapomorphe Merkmale verwandter Tiergruppen (z. B. zwei Gattungen einer Familie) von gemeinsamen Vorfahren ererbt (in etwa: gemeinsame abgeleitete Formen).

aversiver Reiz Viele Sinnesreize werden einer hedonischen Bewertung unterzogen und nach zuträglichen (bekömmlichen, angenehmen) appetitiven Reize und schädlichen (unbekömmlichen, unangenehmen) aversiven Reize unterschieden. Auf aversive Reize reagieren Tiere meist mit Alarm, Angst und Flucht.

Barorezeptor Sinneszellen von Blutkreislaufsystemen, die den Druck auf die arteriellen Gefäßwände erfassen, werden als Barorezeptoren oder Pressorezeptoren bezeichnet. Sie liefern die aktuellen Messwerte für Regelkreise des Kreislaufsystems. Barorezeptoren zählen zu den Introzeptoren, Sinneszellen für den Zustand des eigenen Körpers.

Basilarpapille Im Innenohr von Amphibien, Reptilien und Vögeln ist das schallaufnehmende Sinnesepithel die Basilarpapille. Sie wird durch Felder aus Haarzellen gebildet, welche tonotop organisiert sind und dadurch die Unterscheidung von Tonfrequenzen ermöglicht.

Benthal Der Lebensraum am Boden von Binnengewässern und Meeren wird als Benthal bezeichnet, die dort lebenden Tiere als benthische Organismen.

Bernoulli-Effekt Die Beobachtung, dass jede Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit eines Gases oder einer Flüssigkeit mit einem Druckabfall einhergeht, hat vielerlei Bedeutungen in der Physiologie. Der Auftrieb von Flügeln, die Druckverhältnisse in Herz-Kreislaufsystemen, die Funktion von Kanalneuromasten in Seitenlinienorganen sowie die Vokalisation in Larynx und Syrinx sind nur einige Beispiele. Die physikalische Grundlage dieser Effekte wird durch das Venturi-Gesetz beschrieben, welches besagt, dass in einem System von sich verengenden und aufweitenden Röhren das Produkt aus Röhrenquerschnitt und Fließgeschwindigkeit (der Volumenstrom) an jeder Stelle gleich ist. Bei Verringerung des Durchmessers kommt es demzufolge zur Beschleunigung der Strömung. Der Bernoulli-Effekt beschreibt die Tatsache, dass die beschleunigte Strömung einen geringeren Druck auf die Röhrenwand ausübt. Das Produkt aus Druck und Strömungsgeschwindigkeit ist konstant.

Bewusstsein An der Diskussion darüber, wie das Bewusstsein beim Menschen zu erklären ist, beteiligen sich Philosophen, Psychologen und Neurowissenschaftler unterschiedlicher Disziplinen und haben bisher noch keinen Konsens erreicht. Noch weit weniger zugänglich ist die Frage, welche Tiere über welche Form von Bewusstsein verfügen. Als Hinweise auf ein reflektierendes Bewusstsein bei höheren Säugetieren und Rabenvögeln gilt manchen Autoren die Selbsterkennung

im Spiegel, anderen die Fähigkeit zur Generalisierung oder zur räumlichen Orientierung. Andere Ansätze beziehen sich auf Ähnlichkeiten in Gehirnstrukturen zwischen Menschen und höhere Säugetieren. Beispielsweise beobachtet man bei Affen Aktivitäten in denjenigen Bereichen des Gehirns, die beim Menschen mit bewusster Sinneserfahrung verbunden werden. Wieder andere Forscher sehen die Entstehung des Bewusstseins als evolutionären Prozess, der schon bei einfachen Tieren mit Vorformen von Bewusstsein begonnen hat, um im Laufe der Entstehung komplexerer Gehirne immer leistungsfähiger zu werden. Allen Ansätzen gemein ist die Erkenntnis, dass das Verhalten vieler Tierarten – von Honigbienen bis Schimpansen – auf der Grundlage einfacher Reiz-Reaktions-Modelle nicht hinreichend beschrieben werden kann, dass vielmehr kognitive Fähigkeiten dazu gehören, die dem Begriff „Bewusstsein“ zuzuordnen sind.

Biolumineszenz Einige Lebewesen können sichtbares Licht erzeugen und abstrahlen. Dieser Leuchtprozess wird entweder durch photochemische Reaktionen erzeugt oder durch den Einschluss chemilumineszenter Symbionten.

Bogengänge Bei allen Wirbeltieren detektieren Bogengänge (Ductus semicirculares) Drehbeschleunigungen des Kopfes um drei Raumachsen. Weniger als zwei Bogengänge findet man nur bei den urtümlichen Neunaugen und Schleimaalen. Die wichtigste Funktion des Bogengangsystems ist die Stabilisierung der Blickrichtung bei Körperbewegungen.

Bottom-up-Prozess Wahrnehmungsvorgänge, die von besonders auffälligen Objekten ausgelöst werden, ohne dass aktives Suchen nötig wäre, bezeichnet man als *Bottom-up*-Prozesse bezeichnet. Das Gegenteil ist ein *Top-down*-Prozess, bei dem es erst nach aktivem Suchen zur Wahrnehmung eines Objekts kommt. Das Wort „*bottom*“ steht hier für das „untere Ende“ des Wahrnehmungsvorgangs, den vom Objekt verursachten Sinnesreiz. „*Top*“ steht dagegen für die oberste Ebene, bei Säugetieren die Aktivität corticaler Netzwerke des Gehirns.

Cercalorgan Die abdominalen Anhänge (Cerci) vieler Insekten (Grillen, Schaben, Heuschrecken) tragen mechanosensitive Haarsensillen (Sensillen), die zusammen als Cercalorgan bezeichnet werden.

Chemorezeptor Sinneszellen, deren Sensoren durch die Bindung von chemischen Substanzen aktiviert werden, werden als Chemorezeptoren klassifiziert. Dazu gehören

Geruchs- und Geschmackszellen, pheromonempfindliche Zellen, aber auch die chemosensorischen Interozeptoren der Enterozeption (Viscerozeption), die beispielsweise CO₂ und O₂ im Blut messen.

Chemotaxis Die Orientierung einzelliger Lebewesen an Konzentrationsgradienten wird als Chemotaxis bezeichnet und ist detailliert bei Bakterien, Protozoen, Zoo- und Phytoplankton, Keimzellen und Blutzellen erforscht worden. Positive Chemotaxis bezeichnet eine Bewegung in Richtung höherer Stoffkonzentrationen, negative Chemotaxis das Vermeiden hoher Konzentrationen. Auch chemisch geleitete, stereotype Verhaltensmuster von wirbellosen Tieren – beispielsweise die Nahrungssuche des Nematoden *Caenorhabditis elegans* oder die Partnersuche des Seidenspinners (*Bombyx mori*) – werden zu den chemotaktischen Bewegungen gezählt, während der Begriff nicht auf chemosensorisch gesteuertes Verhalten von Wirbeltieren angewandt wird.

Cochlea Bei Säugetieren, insbesondere bei Primaten, ist die Lagena des Innenohres sehr lang und findet im Schädel nur Platz, weil sie spiralförmig zur Gehörschnecke (Cochlea) aufgerollt vorliegt. Eine lange Lagena ermöglicht eine besonders effektive Frequenzdispersion und damit eine leistungsfähige Schallanalyse.

Codierung Dieser Begriff bezieht sich auf die neuronale Signalform – den neuronalen Code –, mit dessen Hilfe Information als zeitliches und räumliches Auftreten von Aktionspotenzialen verwaltet wird. Codierung ist die Übersetzung (Transformation) der natürlichen Signalform von Sinnesreizen (Helligkeit, Wärme, Schall, Substanzgemische) in den neuronalen Code. Neben der Detektion des Reizes ist die Codierung die zentrale Funktion einer Sinneszelle.

Colliculus inferior Die unteren oder hinteren Hügelchen (Colliculi inferiores oder Colliculi caudales) des Mittelhirndachs gehören bei Säugetieren zur Hörbahn und sind ein zentraler Ort polymodaler Integration.

Colliculus superior Die oberen oder vorderen Hügelchen (Colliculi superiores oder Colliculi rostrales) des Mittelhirndachs gehören bei Säugetieren zur Sehbahn und sind ein zentraler Ort polymodaler Integration.

Corti-Organ Bei Säugetieren zieht sich das Corti-Organ durch die Hörschnecke (Cochlea). Seine Sinneszellen detektieren lokale, schallerzeugte Vibrationen und setzen diesen mechanischen Reiz in ein afferentes Signal um.

Crista acustica (Hörleiste) Grillen und Heuschrecken können mithilfe der Hörleisten in ihren Vorderbeinen Schallfrequenzen unterscheiden. Die tonotop (Tonotopie) organisierten Resonanzkörper sind Teil der Tympanalorgane dieser Tiere.

Cupula Stereovilli von Haarzellen in Ampullenorganen und Neuromasten sind in gallertige Aufsätze eingelagert, die als Cupulae bezeichnet werden. Sie verbessern die Detektion von Flüssigkeitsbewegungen.

Dermatom Ein Hautbereich, dessen Körpersinneszellen über denselben Spinalnerven mit dem Rückenmark verbunden sind, bildet ein Dermatom. Wird der Spinalnerv durchtrennt, wird das gesamte Dermatom empfindungslos.

Detektionsschwelle Schwelle

Dezibel Das Bel (= 10 Dezibel, dB) ist eine in der Akustik verwendete Einheit für den Schalldruckpegel, wobei ein gemessener Schalldruck P_x ins Verhältnis zum minimal hörbaren Schalldruck P_o bei einer Testfrequenz gesetzt wird: $Schalldruckpegel = 20 \log \frac{P_x}{P_o} [dB]$ Infolge dieser logarithmischen Abhängigkeit erhöht sich der Schalldruckpegel um 20 dB bei einer Verzehnfachung des Schalldrucks.

Diencephalon Das Zwischenhirn enthält den Thalamus, die zentrale Verschaltungsstelle für Sinnesinformation in den Gehirnen der Wirbeltiere.

Dioptrie Die Brechkraft des dioptrischen Apparats des Auges kann in Dioptrien (Einheit *dpt*) angegeben werden, wobei die Dioptrie der Kehrwert der Brennweite ist und durch Akkomodation verändert werden kann.

Disparation Wenn Licht von einem weit entfernten Objekt auf die Netzhäute der beiden Augen fällt, erreicht es abbildungsgleiche Netzhautstellen und wird als *ein* Objekt wahrgenommen (Horopter). Nähert sich das Objekt, verschieben sich die Projektionsorte auf beiden Netzhäuten nach außen, es kommt zu Querdisparation, einer Abweichung von den abbildungsgleichen Netzhautstellen; das Objekt wird dann *doppelt* wahrgenommen. Um das Doppelsehen zu beenden, müssen die Blickachsen beider Augen nach innen gedreht werden („Schielen“), ein Vorgang, der zum Entfernungssehen – zur Stereopsis – genutzt wird.

dynamischer Bereich In der Sinnesphysiologie wird dieser Begriff vor allem für den physiologischen Funktionsbereich von Sinnessystemen verwendet. Innerhalb des dynamischen Bereichs einer Sinnesmodalität – im Bereich zwischen Wahrnehmungsschwelle und Sättigung –

liefert ein Sinnesorgan auswertbare Signale über Qualität und Intensität seines adäquaten Reizes. Der dynamische Bereich kann durch Adaptationsprozesse vergrößert werden.

Efferenz Alle neuronalen Signale (Aktionspotenziale), die aus dem zentrale Nervensystem zu den Sinnesorganen geleitet werden, werden als efferent bezeichnet. Die Axone der Nervenzelle, welche diese Signale leiten, sind Efferenzen und haben oft die Aufgabe, die Sensibilität eines Sinnesorgans zu verstellen.

Elektroantennografie (EAG) Aus den Antennen der Insekten gelangen sensorische Signale – hauptsächlich olfaktorische Signale – zum Gehirn. Man kann diese afferenten Signale mit elektrophysiologischen Methoden von den Antennen ableiten und damit beispielsweise untersuchen, auf welche Geruchsstoffe das Riechsystem eines Insekts reagiert.

Elektroenzephalografie (EEG) Für das EEG werden summierte, meist rhythmisch strukturierte elektrische Spannungsänderungen von der Kopfhaut abgeleitet, die auf synchrone Aktivität von Neuronenverbänden im Gehirn zurückzuführen sind. In der Sinnesphysiologie sind in erster Linie evozierte Potenziale von Interesse, die bei Stimulation von Sinnesorganen auftreten und Aufschluss über Aktivitäten in den verschiedenen Sinnessystemen liefern können. Beispiele sind visuell evozierte Potenziale (VEP), akustisch evozierte Potenziale (AEP) und somatisch evozierte Potenziale (SEP).

Elektrookulografie (EOG) Augenbewegungen erzeugen elektrische Signale auf der Haut, weil jedes Auge einen elektrischen Dipol bildet, der vorn (Hornhaut) positiv, hinten (Netzhaut) aber negativ geladen ist. Hautelektroden, die an den Schläfen in der Nähe der Augen angeklebt werden, leiten EOG-Potenziale ab, welche linear vom Blickwinkel abhängen. Nach entsprechender Eichung kann man an den EOG-Signalen die Blickrichtung erkennen und kann Sakkaden und Nystagmen untersuchen.

Elektroolfaktografie (EOG) Bei der Stimulation von Riechzellen durch Gerüche entstehen an der Oberfläche des Riechepithels elektrische Potenziale. Die diesem Potenzial zugrunde liegenden Ionenströme sind ein Kationeneinstrom in die Riechzellen sowie ein Chloridausstrom aus den Cilien der Riechzellen. Die Polarität des EOGs ist deshalb negativ.

Elektrophysiologie Die Einwirkung eines Reizes auf eine Sinneszelle führt zur Änderung des Membranpotenzials (Transduktion) sowie zur Aktivierung afferenter Nervenfasern und zu Netzwerkaktivität in sensorischen Arealen des zentralen Nervensystems. All dies

sind bioelektrische Prozesse und sie werden deshalb mit elektrophysiologischen Messmethoden untersucht. Zu den wichtigsten elektrophysiologischen Methoden zählen intrazelluläre und extrazelluläre Ableitungen, Ableitungen von Feldpotenzialen, Einzelkanalmessungen, Varianzanalysen sowie die Registrierungen der Gehirnaktivität durch Multielektrodenarrays und die Elektroenzephalografie.

Elektroretinografie (ERG) Um die Funktion der Retina (Netzhaut) im Linsenauge oder der Retinulae im Komplexauge zu untersuchen, können Oberflächenpotenziale vom Augenrand abgeleitet werden, die durch die elektrische Aktivierung von Photorezeptoren und Interneuronen ausgelöst werden. Das ERG eines Linsenauges zeigt bei Lichtstimulation typischerweise zuerst eine negative Welle (a-Welle), die auf die Hyperpolarisation der Photorezeptoren zurückzuführen ist. Darauf folgen eine positive Welle (b-Welle) durch die Aktivierung von Zellen der inneren Retina und schließlich eine ebenfalls positive c-Welle, deren Ursache die elektrische Aktivität des Pigmentepithels ist. Je nach Augenaufbau kann das ERG auch andere Wellenformen enthalten.

Elektrosinn Biogene elektrische Felder breiten sich im Wasser aus und können von Fischen mit elektrosensorischen Organen zur Jagd und Orientierung genutzt werden.

Empfindlichkeit Sinnessysteme können ihre adäquaten Reize schon bei geringen Reizintensitäten detektieren. Ihre Detektionsempfindlichkeit wird oft unter starkem Selektionsdruck optimiert. Die Wahrnehmungsempfindlichkeit hängt nicht nur von der Detektion ab, sondern wird durch Signalverarbeitungsprozesse wie Filterung (Filter), Kontrastverstärkung und Aufmerksamkeit beeinflusst.

Empfindung In der Sinnesphysiologie werden alle durch die Einwirkung von Reizen auf Sinnesorgane ausgelösten neuronalen Aktivitäten im Gehirn als Empfindungen bezeichnet. Das Auftreten von Empfindungen ist die Voraussetzung für Wahrnehmung, Empfindungen können aber auch Reflexe oder vegetative Reaktionen auslösen.

Epipelagial Pelagial

Erleben Sinnesinformationen lösen nach heutigen Vorstellungen ein subjektives Erleben der Umwelt aus, das den kognitiven Aspekt der bewussten Wahrnehmung sowie den affektiven Aspekt der Emotion beinhaltet. In-

wieweit diese beiden Aspekte bei unterschiedlichen Tiergruppen auftreten, und in welchem Maß arteigenes Verhalten durch subjektives Erleben gesteuert wird, ist noch weitgehend unerforscht.

Ethologie Verhaltensbiologie; dies ist ein Wissenschaftsgebiet mit einem weiten Spektrum von Konzepten und Methoden, dessen Vielgestaltigkeit letztlich die enorme Vielfalt von Verhaltensmustern im Tierreich widerspiegelt. Nachdem ältere Konzepte das Verhalten von Tieren allgemein durch Reflexe und angeborene Instinkte gesteuert sahen, erkennen modernere Ansätze bei Säugetieren und Vögeln flexiblere kognitive Fähigkeiten (Kognition) und erforschen deren Bedeutung für die Verhaltenssteuerung. Dabei hat sich der Begriff „Ethologie“ zur Ortsbestimmung innerhalb der Verhaltensbiologie in doppelter Weise bewährt. Die Neuroethologie erkundet, in welcher Weise Verhaltensmuster durch neuronale Verschaltungen in den Nervensystemen der Tiere hervorgebracht werden. Die kognitive Ethologie sucht nach Hinweisen auf geistige Fähigkeiten bei Tieren, die nach den Konzepten der Psychologie interpretiert werden können. Eine Grundannahme der kognitiven Ethologie ist, dass Tiere über eine artspezifische Form von Bewusstsein verfügen.

evozierte Potenziale Elektroenzephalografie

Facettenauge Komplexauge

Farbe Farbe ist eine durch den Sehsinn vermittelte Wahrnehmung, sie ist ein subjektives Erleben, ausgelöst durch Licht, das von einem Objekt in der Umwelt reflektiert oder transmittiert wird. Sie ist aber keine Eigenschaft des Objekts. Die Farbwahrnehmung hängt vielmehr von der Beschaffenheit des Auges, von den spektralen Eigenschaften der Photorezeptoren sowie von der neuronalen Verarbeitung visueller Signale ab. Jede dieser Komponenten kann Unterschiede zwischen einzelnen Tierarten aufweisen. Es gibt also keinen Grund anzunehmen, dass ein und dasselbe Objekt von zwei Tieren unterschiedlicher Art in den gleichen Farben gesehen wird.

Farbkonstanz Die wahrgenommene Farbe eines Objekts ändert sich nicht mit dem Spektrum der Beleuchtung, obwohl sich die spektrale Mischung des reflektierten Lichtes zwischen Morgen- und Abendsonne, zwischen Frühling und Herbst sowie zwischen Licht und Schatten verändert. Diese Unabhängigkeit der Farbwahrnehmung von den Lichtbedingungen ist vermutlich eine Grundvoraussetzung für das Farbsehen bei tri- und tetrachromatischen Tieren.

Farbmischung Farbsehen beruht auf dem Prinzip der *additiven* Farbmischung. Wahrgenommene Farben sind entweder Primärfarben – beim Menschen Rot, Grün und Blau – oder Farben, die aus Primärfarben gemischt werden. Sekundärfarben – beim Menschen Gelb, Cyan und Magenta – entstehen durch die Überlagerung von jeweils zwei Primärfarben. Bei der Überlagerung (Addition) von allen drei Primärfarben bei gleicher Helligkeit entsteht die Wahrnehmung Weiß. Dieses Prinzip der additiven Farbmischung bei einem Trichromaten beruht auf Sehsystemen mit drei Typen von Photorezeptoren mit jeweils eigenen spektralen Absorptionseigenschaften, wie sie das Zapfensystem in der Netzhaut des Menschen aufweist. Die Farbwahrnehmung entsteht durch Unterschiede in der Aktivierung der drei Zapfentypen; werden alle drei Zapfentypen gleich stark aktiviert, wird Weiß wahrgenommen. Die *subtraktive* Farbmischung erklärt die Entstehung von Licht unterschiedlicher Wellenlänge durch Wechselwirkung mit Materie. Die Primärfarben bei diesem System sind Gelb, Magenta und Cyan, die Sekundärfarben dagegen Rot, Grün und Blau. Gleichmäßige Absorption aller drei Primärfarben ergibt Schwarz.

Filter Sinnessysteme sind als Optimalfilter (engl. *matched filter*) angelegt. Sie sind für die Erkennung von lebenswichtigen Signalen optimiert und sind oft unempfindlich für Reize ohne Relevanz. Als Selektionsdruck auf die genaue Anpassung von Sinnesleistungen an wichtige Reize wird der hohe Aufwand gesehen, der zur neuronalen Verarbeitung sensorischer Signale benötigt wird. Entwicklung und Betrieb neuronaler Netze kosten erhebliche Ressourcen an Energie und Raum, und gerade kleine Tiere sind in dieser Hinsicht limitiert. Eine Spezialisierung von Sinnesfunktionen auf eng definierte Reize – die dann aber mit hoher Genauigkeit detektiert und identifiziert werden können – lässt sich daher besonders gut bei Insekten und Spinnen nachweisen.

Flimmerverschmelzungsfrequenz (FVF) Beim Betrachten von intermittierenden Lichtreizen mit stetig zunehmender Frequenz sieht man zunächst, bei niedriger Frequenz, die einzelnen Reize getrennt. Bei einem Anstieg der Frequenz erreicht man die Wahrnehmung des Flimmerns, einer gerade noch als diskontinuierlich erkennbaren Lichtreizung. Wird die Frequenz weiter erhöht, hört das Flimmern auf und das Licht wird als kontinuierlich wahrgenommen. Die FVF bezeichnet den Übergang zur kontinuierlichen Wahrnehmung und ist ein zentraler Parameter bei der Erforschung des Bewegungssehens.

Gedächtnis Alle Tiere sind in der Lage, Sinnesinformationen zu speichern, zu bewerten und wieder ab-

zurufen. Diese Grundfunktion des Lernens beruht auf der Plastizität neuronaler Verbindungen und kann in Konditionierungsexperimenten nachgewiesen werden. Unklar ist noch, welche Tiergruppen über eine Form von episodischem Gedächtnis verfügen, das ist die Fähigkeit, ein Ereignis aus der Vergangenheit in eine selbstbezogene Chronologie einzuordnen. Hypothesen über Gedächtnisprozesse („Was“ hat sich „wann“ und „wo“ ereignet?) beziehen sich vor allem auf Beobachtungen an Menschenaffen und Rabenvögeln und beschreiben eine artspezifische Form von episodischem Gedächtnis für diese Tiergruppen.

Generalisierung Eine zentrale Frage für die Untersuchung der kognitiven Fähigkeiten (Kognition) von Tieren ist die nach der Fähigkeit zur Abstraktion. Kann ein Tier die Objekte in seiner Umwelt in Kategorien (Kategorisierung) einteilen? Können beispielsweise unterschiedliche Fressfeinde (Wölfe, Raubkatzen, Greifvögel, Schlangen) in die gemeinsame Kategorie „gefährliche Tiere“ eingeordnet werden? Generalisierungen („Greifvögel sind gefährlichen Tiere“) können für die Verhaltenssteuerung vorteilhaft sein, weil sie dabei helfen, Entscheidungen schnell zu treffen. Hinweise auf Formen der Generalisierung kommen bisher aus Experimenten mit Tauben, Affen und Rabenvögeln, wurden aber auch für die visuelle Mustererkennung bei Honigbienen gezeigt.

Generatorpotenzial Rezeptorpotenzial

Geräusch Natürliche Reize für Hörsysteme sind typischerweise keine Töne oder Klänge, sondern Geräusche, deren Frequenzspektren und Tonamplituden weder zeitlich konstant noch analysierbar sind. Das Rascheln im Laub und das Geräusch fließenden Wassers sind Hintergrundgeräusche, mit denen sich die Vokalisationsgeräusche der Tiere vermischen. Meist haben Vokalisationen ein arteigenes Frequenzspektrum und treten durch charakteristische Frequenzmodulation (Wolfsgelul) oder durch zeitliche Strukturierung (Vogelgesang) aus den Hintergrundgeräuschen hervor. Die Hörsysteme sind auf die Perzeption der arteigenen Geräusche spezialisiert – sie filtern bedeutsame Geräusche aus dem akustischen Hintergrund heraus.

Geruch Das Riechsystem der Tiere ist darauf spezialisiert, die charakteristischen Gerüche von Gegenständen in der Umwelt wiederzuerkennen. Ein Geruch besteht aus einer Mischung von vielen unterschiedlichen Geruchsstoffen, wobei das Verhältnis der Konzentrationen dieser Stoffe zueinander die Qualität des Geruchs ausmacht. Eine Mischung der gleichen Geruchsstoffe mit anderen Konzentrationsverhältnissen ergibt daher einen anderen Geruch.

Geschmack Die sinnesphysiologische Bedeutung des Begriffs „Geschmack“ bezieht sich auf die Wahrnehmung derjenigen Geschmacksqualitäten, welche im gustatorischen System vertreten sind. Bei Säugetieren gehören dazu die appetitiven Qualitäten süß, umami und salzig sowie die aversiven Qualitäten bitter und sauer. Bei anderen Tiergruppen gibt es möglicherweise noch weitere Geschmacksqualitäten wie Fett oder Wasser. Die Geschmacksqualitäten stehen im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme und sind an das jeweilige Nahrungsspektrum angepasst.

Haarzellen Sinneszellen für die Erfassung von Flüssigkeitsbewegungen kommen im Seitenliniensystem, im Gleichgewichtssystem und im Gehör von Wirbeltieren zum Einsatz. Diese Haarzellen tragen an ihrem sensorischen, apikalen Pol eine Gruppe von 20–100 Stereovilli (auch als Stereozilien oder Makrovilli bezeichnet), die von der Flüssigkeit ausgelenkt werden. Durch mikroskopische Bewegungen der Stereovilli entsteht ein Rezeptorpotenzial, das am synaptischen Pol der Zelle die Ausschüttung von Glutamat bewirkt und dadurch Aktionspotenziale in afferenten Nervenfasern auslöst.

Habituation Sinnesreize, die wiederholt detektiert und als unwichtig bewertet werden, lösen nach einer Zeit der Gewöhnung (Habituation) keine Reaktion mehr aus. Habituation ist ein unerlässliches Mittel im Dienst der Verhaltensökonomie. Tiere müssen lernen können, welche Reize keine Verhaltensanstrengungen erfordern.

Halteren Schwingkölbchen; bei den Zweiflüglern (Ordnung Diptera) und den Fächerflüglern (Ordnung Strepsiptera) unter den Insekten ist jeweils ein Flügelpaar zu einem Paar Halteren umgebildet und wird zur Flugstabilisation eingesetzt. Halteren funktionieren nach dem Prinzip eines Kreiselinstruments: Sie schwingen im Takt mit den Flügeln und haben die Tendenz, ihre Schwingungsebenen – sie schwingen etwa rechtwinklig zueinander – beizubehalten. Bei Drehbewegungen des Körpers treten mechanische Kräfte an der Basis der Halteren auf, die von Mechanorezeptoren detektiert und als Referenz zur Steuerung der Flugrichtung verwendet werden.

häutiges Labyrinth Das Innenohr enthält ein schlauchförmiges Membransystem, das mit Endolymphe gefüllt ist und auf der Außenseite in Perilymphe schwimmt. Der Perilympherraum ist über den Aquaeductus cochleae mit dem Subarachnoidalraum des zentralen Nervensystems verbunden. Die drei sensorischen Abschnitte des Innenohres – die drei Bogengänge, die Maculaorgane sowie die Hörschnecke (Cochlea) – bilden ein zusammenhängendes Schlauchsystem, das häutige Labyrinth.

hedonische Bewertung Viele Sinnesreize werden von Tieren nach einem binären Kriterium bewertet: Ist die Reizquelle gut für mich oder schlecht? Schmeckt die Nahrung gut oder abscheulich? Riecht es hier nach Nahrung oder nach Fressfeind? Rauscht eine Windböe durchs Gras oder rascheln die Pfoten einer Raubkatze? Hedonische Bewertungen haben eine dominante affektive Komponente, ermöglichen schnelle Reaktionen auf aversive Reize und stellen damit einen Selektionsvorteil dar.

Helicotrema An der Spitze der Hörschnecke (Cochlea) sind Scala vestibuli und Scala tympani miteinander verbunden. Dieser Ort wird als Helicotrema (Schneckenloch) bezeichnet.

Hintergrund Eine der wichtigsten Aufgaben der Sinne ist es, interessante Reize von uninteressanten Reizen zu unterscheiden. Die von einem interessanten Objekt ausgehenden Signale müssen von uninteressanten Hintergrundsignalen getrennt werden. Da Sinneszellen sowohl von Objektsignalen als auch von Hintergrundsignalen („Rauschen“) aktiviert werden, findet die Trennung meist im zentralen Nervensystem statt, wo afferente Signale gefiltert und zur Kontrastverstärkung in neuronalen Netzwerken aufbereitet werden.

Hirnstamm Der am weitesten caudal gelegene Teil des Wirbeltiergehirns umfasst das Mittelhirn (Mesencephalon), die Brücke (Pons) und die Medulla oblongata und hat sich im Lauf der Wirbeltierevolution weit weniger verändert als andere Bereiche des Gehirns. Hier befinden sich neben den Regulationszentren grundlegender Lebensfunktionen auch wichtige Signalverarbeitungszentren der unteren Hörbahn, des Gleichgewichtssinnes, des Geschmackssinnes und des Schmerzsinnes.

Hören Die im Tierreich weit verbreitete Fähigkeit, Schall zu detektieren, welcher durch wellenförmige Druckveränderungen im Außenmedium (Luft oder Wasser) entsteht, bildet die Sinnesmodalität des Hörens. Als Schalldetektoren können Knochen, Trommelfelle, Schwimmblasen oder Sensillen dienen. Typischerweise sind die Hörsysteme (die auditiven Systeme) einer jeden Tierart für ein begrenztes Frequenzband optimiert. Bei Wirbeltieren ist das Hören über den paarigen VIII. Hirnnerven und die von ihm versorgte Hörbahn definiert. Bei wirbellosen Tieren werden einige Formen der Detektion von Substratvibrationen dem Hörsinn zugerechnet, andere dem Vibrationssinn.

Horopter Alle Gegenstände, welche bei binokularer Betrachtung *einfach* gesehen werden, liegen auf einer Fläche, dem Horopter. Sie werden *einfach* wahrgenommen,

weil ihr Bild auf korrespondierende Stellen der beiden Netzhäute projiziert wird. Alle Gegenstände außerhalb des Horopters werden *doppelt* gesehen (Disparation). Die Form des Horopters hängt von der Entfernung ab. Beim Menschen hat er in etwa 2 m Entfernung die Form einer gerade voraus liegenden, flachen Scheibe. Im Nahbereich unter 2 m ist der Horopter vom Betrachter weg gewölbt, im Fernbereich ist er auf den Betrachter hin gewölbt.

Hox-Gene Während der Embryonalentwicklung von Tieren wird die räumliche Organisation des Körpers, insbesondere entlang der Längsachse (der craniocaudalen Achse), durch regulatorische Hox-Gene (homöotische Gene) gesteuert. Diese Steuergene sind in einer frühen Phase der Evolution entstanden und können bei allen Tiergruppen nachgewiesen werden. An der Entwicklung des Nervensystems und der Sinnesorgane können 20 bis 40 Hox-Gene beteiligt sein.

Hyperalgesie Bei Absenkung der Aktivierungsschwelle von Nozizeptoren kommt es zu einer Intensivierung der Schmerzwahrnehmung bei leichten noxischen Reizen. Hyperalgesie ist oft eine Begleiterscheinung von Entzündungen.

Illusion In der Sinnesphysiologie werden Sinnes-täuschungen oder Wahrnehmungstäuschungen als Illusionen bezeichnet und als Hinweise auf kognitive Prozesse bei der Verarbeitung von Sinnesinformationen ausgewertet. Beispiele sind die visuelle Müller-Lyer-Illusion, das auditorische Tritonus-Paradoxon und die Aristotelische Täuschung des Tastsinnes.

Innenohr Alle Wirbeltiere nutzen paarige Innenohren als Sinnesorgane für Schall, Beschleunigung und Gleichgewicht. Die im Innenohr angeordneten Sinnesepithelien registrieren schallerzeugte Vibrationen, Transversalbeschleunigung mitsamt der Raumlage sowie die Rotationsbeschleunigung des Kopfes.

interaurale Pegeldifferenz Zur Lokalisierung einer Schallquelle in der Horizontalen (im Azimut) kann die Pegeldifferenz (der Lautstärkeunterschied) zwischen rechtem und linkem Ohr ausgewertet werden. Das von der Schallquelle abgelegene Ohr hört den Schall leiser, weil es im Schallschatten des Kopfes liegt. Bei Tieren mit unsymmetrischen Hörachsen wie Eulen liefert die interaurale Pegeldifferenz auch Information zur vertikalen Lage der Schallquelle.

interaurale Zeitdifferenz Da der Schall an demjenigen Ohr, das der Schallquelle zugewandt ist, früher eintrifft als im abgewandten Ohr, kann die Zeitdifferenz zur Ortsbestimmung der Schallquelle eingesetzt werden.

Introzeptor Bei den Sinneszellen des interozeptiven Systems, den Introzeptoren, unterscheidet man die Sinneszellen für die Körperlage (Propriozeptoren; Propriozeption) von den Sinneszellen der Organfunktionen (Viszerozeptoren; Viszerozeption). Introzeptoren messen Zustandsparameter des eigenen Körpers und versorgen physiologische Regelkreise mit den benötigten Ist-Werten.

Kategorisierung Die Fähigkeit, Gemeinsamkeiten an unterschiedlichen Dingen zu erkennen, wird als Hinweis auf kognitive Fähigkeiten (Kognition) bei Tieren gewertet. Die Tiere müssen imstande sein, eine verbindende Eigenschaft in ansonsten unterschiedlichen Objekten zu erkennen und diese Eigenschaft als Kriterium für die Zuordnung zu einer Kategorie zu nutzen. Tauben sind beispielsweise nach entsprechendem Training dazu in der Lage, unter vielen unterschiedlichen Fotos diejenigen zu erkennen, auf denen auch ein Mensch abgebildet ist; sie können offenbar die Kategorie „Bild mit Mensch“ bilden.

Kennlinien Die Abhängigkeit des Ausgangssignals einer Sinneszelle (oder einer afferenten Faser, die mit einer Sinneszelle synaptisch verbunden ist) von der Reizintensität bezeichnet man als Kennlinie. Kennlinien entsprechen den biochemischen Dosis-Wirkungs-Beziehungen. Sie geben an, wie stark sich die Frequenz der Aktionspotenziale mit der Reizintensität ändert. Bei Sinneszellen, deren Ausgangssignal nicht in Aktionspotenzialen codiert ist – beispielsweise Photorezeptoren – stellt die Kennlinie die Abhängigkeit des Membranpotenzials von der Reizintensität dar. Kennlinien können sehr unterschiedlich ausfallen. Beispielsweise zeigen Muskelspindeln und Barorezeptoren lineare Kennlinien, Thermorezeptoren haben dagegen Maximumfunktionen. Solche Sinneszellen haben einen engen Arbeitsbereich, innerhalb dessen sie mit sehr hoher Genauigkeit Änderungen der Reizintensität in elektrische Signale umsetzen. Sinneszellen mit einem weiten Arbeitsbereich wie Photorezeptoren, Haarzellen und Riechzellen zeigen typischerweise logarithmische Kennlinien, bei denen das Ausgangssignal A – die Frequenz afferenter Aktionspotenziale oder die Amplituden der Rezeptorpotenziale – von der Reizstärke R in folgender Weise abhängt: $A = k \cdot \log(R - R_s) + A_s$. Dabei sind R_s die Intensität des Schwellenreizes, A_s die Spontanaktivität in Abwesenheit eines überschwelligen Reizes und k eine zellspezifische Konstante. Kennlinien für solche Sinneszellen sind linear bei halb-logarithmischer Auftragung und überspannen oft mehrere Größenordnungen der Reizintensität.

Klinotaxis Bei einer Bewegung, die an einem Reizgradienten orientiert ist, spricht man von Klinotaxis, wenn mehrere Proben nacheinander genommen und

verglichen werden. Werden mehrere Proben gleichzeitig genommen, beispielsweise durch zwei Antennen, handelt es sich um Tropotaxis.

Kognition Im Rahmen der vergleichenden Sinnesphysiologie umfasst der Begriff Kognition die Aufnahme von Information durch die Sinne, die Verarbeitung von Information und die Steuerung komplexer, nicht stereotyper Verhaltensweisen. In der vergleichenden Kognitionsforschung werden die mentalen Fähigkeiten nach bestimmten Kriterien untersucht, zu denen experimentell erfassbare Prozesse wie Wahrnehmung, Gedächtnisbildung, Objekterkennung, Kategorisierung, Selbsterkennung, Werkzeuggebrauch und Mengenverständnis zählen. Eine Orientierung bietet die Entwicklung menschlicher Kleinkinder mit dem sukzessiven Erwerb ihrer kognitiven Fähigkeiten. Die Kognitionsforschung bei Tieren (kognitive Ethologie) hat bei höheren Säugetieren und einigen Vögeln begonnen, erreicht aber heute fast alle Tiergruppen. Es wird erkennbar, dass kognitive Fähigkeiten in stetigen Evolutionslinien entstanden sind, die von einfachen Formen der neuronalen Signalverarbeitung über spezialisierte mentale Verarbeitungsprogramme bis hin zur komplexen, introspektiven Kognition des Menschen führten.

Koinzidenz Das Zusammentreffen von zwei Signalen hat in der Sinnesphysiologie mehrere Bedeutungen. Zunächst hat jedes Sinnessystem ein begrenztes zeitliches Auflösungsvermögen, sodass zwei Reize nur dann getrennt detektiert werden können, wenn sie *nicht* koinzident eintreffen, sondern durch ein Mindestintervall getrennt sind. Solche Mindestintervalle sind sehr kurz in Hörsystemen (1–4 ms), können in Sehsystemen aber deutlich länger sein (10–200 ms). Die zweite Bedeutung betrifft die Verrechnung von afferenten Signalen aus paarigen Sinnesorganen, insbesondere den Ohren sowie den Detektoren für Substratvibrationen bei Insekten und Spinnen. Koinzidenzdetektoren werden hier eingesetzt, um die zeitliche Verzögerung zwischen zwei eintreffenden Signalen zu bestimmen und daraus die Richtung zur Schallquelle zu berechnen. Die dritte Bedeutung koinzidenter Signale betrifft die Konditionierung, bei der das zeitliche Zusammentreffen zweier Sinnessignale zur Assoziation und gegebenenfalls zur Neubewertung eines anfänglich neutralen Reizes führen kann.

Komplexauge Bei den Arthropoden ist der vorherrschende Augentyp ein aus Einzelaugen (Ommatidien) zusammengesetztes Komplexauge, das auch als Facettenauge bezeichnet wird.

Konditionierung Beim assoziativen Lernen ändert sich durch einen Lernprozess die Bewertung von zwei gleichzeitig eintreffenden Reizen (klassische Konditionierung) oder die Bewertung des eigenen Verhaltens durch Assoziation mit einem Reiz (operante oder instrumentelle Konditionierung). Aus einem neutralen, als uninteressant bewerteten Reiz kann durch Assoziation ein bedingter, als interessant bewerteter Reiz werden. Ein Verhalten kann durch Assoziation mit einem appetitiven Reiz verstärkt, durch einen aversiven Reiz dagegen abgeschwächt werden. Konditionierung ist das wichtigste Konzept für die Lernforschung bei Tieren, weil der Lernvorgang durch Verhaltensbeobachtung erkennbar wird.

Kontrast Objekte sind für ein Sinnessystem nur erkennbar, wenn sich ihre Reizenergie (Licht, Schall, Stoffmischung) vom Hintergrund unterscheidet. Das Ausmaß dieses Unterschieds ist der Kontrast, wobei zur Detektion die Kontrastamplitude mit der Reizintensität des Hintergrunds skaliert werden muss: Bei schwachem Hintergrund reicht ein geringer Kontrast, bei starkem Hintergrund muss auch der Kontrast größer sein (Weber-Fechner-Gesetz). Sinnessysteme sind oft darauf spezialisiert, Kontraste zu erkennen und durch neuronale Verschaltungen zu verstärken. Je besser der Kontrast, desto klarer ist die Wahrnehmung.

Konvergenz Dieser Begriff wird in der Sinnesphysiologie auf zwei zentrale biowissenschaftliche Konzepte angewendet. Konvergente Evolution: Durch Anpassungsprozesse an ähnliche Lebensbedingungen können ähnliche Merkmale auch bei Arten entstehen, die nicht miteinander verwandt sind (Grabschaukeln bei Maulwurf und Maulwurfsgrippe). Konvergenz in neuronalen Netzen: Die Zusammenführung von neuronalen Signalwegen auf gemeinsame Zielzellen hat grundlegende Bedeutung für mehrere Sinne. In der Sehbahn von Säugern führt die Konvergenz von Thalamusneuronen auf Zielneuronen im primären visuellen Cortex zur Bildung linienförmiger Rezeptiver Felder. In der Riechbahn konvergieren Riechzellen gleicher Selektivität auf Zielzellen in Riechkolben und Antennallobus und erzeugen dadurch eine räumliche Ordnung der Geruchsinformation.

Lagena In den Innenohren von Wirbeltieren bildet der Sacculus eine flaschenförmige Aussackung des häutigen Labyrinths, die als Lagena bezeichnet wird. Bei Fischen enthält die Lagena ein sensorisches Maculaorgan, bei Amphibien, Reptilien und Vögeln die Basilarpapillen, bei Säugetieren – hier ist die Cochlea der Lagena homolog – das Corti-Organ.

Lagesinn Bei wirbellosen Tieren tragen Statocysten zum Lagesinn bei, indem sie die Körperlage relativ zum Gravitationsvektor messen. Auch die Ocellen und Halteren der Insekten helfen, die Fluglage zu stabilisieren. Bei Wirbeltieren resultiert die Wahrnehmung der Körperlage im Raum aus der Auswertung afferenter Signale des Vestibularorgans, aus propriozeptiver Information von Gelenkstellungsrezeptoren und Sehnenorganen sowie aus visueller Information. Bei Wirbeltieren liefern die Maculaorgane des Vestibularorgans die Ausrichtung des Kopfes relativ zum Gravitationsfeld der Erde, solange der Körper nicht beschleunigt wird. Im Flug und im schnellen Kurvenlauf wird die Resultierende aus Gravitations- und Horizontalbeschleunigung als „unten“ empfunden. In solchen Fällen ist der Blick auf den Horizont eine wichtige Komponente für den Lagesinn.

Linsenaugen Augen sehr unterschiedlicher Bauart werden als Linsenaugen bezeichnet, wenn der dioptrische Apparat nur *eine* Linse beinhaltet, welche das Bild der Umwelt auf eine Netzhaut projiziert.

Maculaorgane Die Messung von Linearbeschleunigung wird durch Maculaorgane geleistet. Es sind dies Sinnesepithelien aus Haarzellen, deren Cupulae mit Otolithen oder Otokonien beladen sind und dadurch eine höhere Dichte und Trägheit erreichen. Maculaorgane gehören bei Fischen zum Hörsinn, bei Landwirbeltieren zum Gleichgewichtssinn (Sacculus, Utriculus, Lagena).

Magnetsinn Tieren, deren Verhalten erkennbar vom Erdmagnetfeld bestimmt wird, oder die in Verhaltensexperimenten auf Magnetfeldänderungen im Mikrotellbereich reagieren, wird ein Magnetsinn zugeschrieben.

Maus-Elefanten-Kurve Die Abhängigkeit der Stoffwechselrate von der Körpermasse eines Tieres wird durch eine Gerade in einer doppelt-logarithmischen Auftragung dargestellt. Bei der Maus ist das Verhältnis Stoffwechselrate:Körpermasse sehr klein, beim Elefanten sehr groß.

Mechanorezeptor Sinneszellen, deren adäquater Reiz in einer mechanischen Einwirkung besteht, werden als Mechanorezeptoren bezeichnet und bilden bei Wirbeltieren die Sensoren von Tast-, Vibrations-, Schmerz- und Hörsinn. Bei Insekten bestehen Mechanorezeptoren oft aus Skolopidien, in welche Dendriten von Mechanorezeptoren eingelagert sind.

Medulla oblongata Im verlängerten Mark des Hirnstamms liegen wichtige Verschaltungskerne des Geschmack-, Hör-, Gleichgewichts- und Schmerzsinn. Bei Säugetieren nimmt von der Medulla oblongata aus die *Formatio reticularis* ihren Ausgang und verbindet

Thalamus, Basalganglien und Cortex zu einem System, das zur Steuerung der Aufmerksamkeit dient.

Mittelohr Bei Landwirbeltieren wird die Schallleitung von der umgebenden Luft zum Innenohr durch das Mittelohr geleistet, welches zur Umgebung hin durch ein Trommelfell abgeschlossen ist. Schallerzeugte Vibrationen des Trommelfelles werden über kleine Knochen zum Innenohr geleitet. Reptilien, Vögel sowie einige Amphibien besitzen nur einen Mittelohrknochen, die Columella, während Säugetiere eine Kette von drei Knöchelchen aufweisen, Hammer, Amboss und Steigbügel. Die Mittelohrknochen übertragen die Vibrationen auf das ovale Fenster des Innenohres und kompensieren dabei den akustischen Widerstand, der beim Übergang von Luft auf Wasser zu überwinden ist.

Modalität Die klassische Unterscheidung der Sinne in Sehen, Hören, Riechen, Schmecken und Tasten bezieht sich auf die Sinnesorgane des Menschen: Augen, Ohren, Nase, Zunge und Haut. Ergänzt wird die Reihe durch den Gleichgewichtssinn, die Introzeption und den Schmerzsinnsinn sowie einige Sinnesmodalitäten, über welche Menschen nicht verfügen, wie Elektrosinn und Magnetsinn. Modalitäten werden in Qualitäten eingeteilt: zur Modalität Schmecken gehören die Qualitäten süß, bitter, sauer, salzig und umami.

Mustererkennung Für die Analyse der afferenten Signale, die aus den Sinnesorganen in das zentrale Nervensystem fließen, ist die Erkennung von erwarteten Eigenschaften (Mustern) eine wichtige Methode zur Reduktion der Signalkomplexität. Beispielsweise kommt es bei der Detektion von giftigen Inhaltsstoffen in der Nahrung nicht darauf an, die spezifischen Eigenschaften einer jeden Substanz herauszuschmecken; es genügt, eine Übereinstimmung mit dem Muster „bitter“ zu erkennen, um ein zielführendes Verhalten (Ausspucken) auszulösen. Musteranalyse findet man in jeder Sinnesmodalität. Sie hilft dabei, wichtige Informationen schnell und sicher zu erkennen (Filter).

Netzhaut Das lichtempfindliche Nervengewebe im Augenhintergrund von Wirbeltieren wird als Netzhaut (Retina) bezeichnet, ursprünglich, weil das Gewebe von einem gut sichtbaren „Netz“ aus feinen Blutgefäßen durchzogen wird. Die Netzhaut ist ein Teil des Gehirns, entsteht im Verlauf der Embryonalentwicklung durch Ausstülpung des Zwischenhirns (Diencephalon) und bildet bei Säugetieren eine „inverse Retina“ – so genannt, weil die Photorezeptoren an ihrer lichtabgewandten Seite liegen. Netzhäute bei wirbellosen Tieren entstehen dagegen durch Einfaltung der Epidermis und sind „evers“, bei ihnen liegen die Photorezeptoren auf der dem Licht zugewandten Seite des Gewebes.

neuronale Netze Sensorische Signale werden aus den Sinnesorganen durch afferente Fasern auf neuronale Netze übertragen. Dabei wird aus der codierten Information Netzwerkaktivität, bei der die Signale vielfach bearbeitet werden. Diese ersten Netzwerke sind bei Säugetieren die innere Retina für das Sehen, die Riechkolben für das Riechen, die Schneckenkerne für das Hören, der Nucleus solitarius für das Schmecken und die Hinterstrangkerne für den Tastsinn.

Neuropil Enge, filzartig verflochtene Nervenfasern können lokale Glomeruli (Knäuelchen) oder flächig ausgebreitete Schichten aus Dendriten und Axonen bilden, in denen eine hohe Dichte synaptischer Verbindungen vorkommt. Solche Neuropil-Strukturen bilden einen großen Teil der Ganglien im Nervensystem von Invertebraten sowie viele Regionen der grauen Substanz im zentralen Nervensystem von Wirbeltieren

Neuromasten In den Seitenlinienorganen Fische und Amphibien bilden Neuromasten die reizaufnehmenden Strukturen. Sie bestehen aus Haarzellen und detektieren Wasserströmung durch Auslenkung ihrer Cupula.

Nozizeptor Die Sinneszellen des Schmerzsinnens werden als Nozizeptoren bezeichnet, weil sie als Rezeptoren für noxische (gewebescheidigende) Reize dienen. Die reizempfindlichen freien Nervenendigungen der Nozizeptoren liegen in Haut, Muskeln, Gelenken und Eingeweiden, ihre Zellkörper liegen in den Dorsal- oder Trigeminalganglien und ihre Synapsen im Hinterhorn des Rückenmarks sowie im spinalen Trigeminuskern im Hirnstamm.

Nystagmus Bei Tieren mit beweglichen Augen – in erster Linie bei Säugetieren – muss das auf die Netzhaut projizierte Bild eines Objekts für kurze Zeit fixiert werden, um Wahrnehmung zu ermöglichen. Für das Betrachten einer vorbeiziehenden Landschaft wird diese Fixierung durch Nystagmen erreicht, unwillkürliche, sprunghafte Augenbewegungen. Dabei folgt die Blickachse einem Objekt ein Stück weit und springt dann ruckartig gegen die Bewegungsrichtung zum nächsten Objekt (optokinetischer Nystagmus). Wird die Verschiebung der Netzhautbilder durch Drehung des Kopfes erzeugt, liefern die Bogengängen des Vestibularorgans Steuersignale für ruckhafte Augenbewegungen (vestibulärer Nystagmus). Wirbeltiere mit eingeschränkter Augenbeweglichkeit müssen die Blickachse durch reflektorische Halsbewegungen einem bewegten Objekt nachführen. Fluginsekten haben unbewegliche Augen, können aber ihren ganzen Körper in extrem schnellen, sprunghaften Drehbewegungen auf ein anvisiertes Objekt ausrichten.

Objekt In der Sinnesphysiologie gehören zu den Objekten alle Gegenstände, von denen Sinnesreize ausgehen. Dazu zählen sowohl wahrnehmbare Gegenstände als auch solche, die unbewusste Reflexe auslösen. Gegenstände, die auf keine Sinnesmodalität als adäquater Reiz wirken (beispielsweise ein Magnetfeld beim Menschen), sind keine sinnesphysiologischen Objekte.

Ocellen Die meisten Gliederfüßer besitzen neben zwei Hauptaugen noch mehrere Punktaugen (Ocellen) mit sehr unterschiedlichem Aufbau und unterschiedlicher Funktion. Sie verfügen meist über rhabdomere Photorezeptoren und können einfache hell-dunkel-Detektoren sein oder, beispielsweise bei Spinnen, bildgebende Linsenaugen.

Ommatidium Die Einzelaugen in den Komplexaugen der Arthropoden werden als Ommatidien bezeichnet. Sie beinhalten den dioptrischen Apparat und eine Retinula.

Operculum Der Opercularapparat von Amphibien besteht aus einer knorpeligen oder knöchernen Platte, die dem ovalen Fenster des Innenohres aufliegt (Operculum), sowie einem Opercularmuskel, welcher das Operculum mit dem Schultergürtel verbindet. Dieser Apparat dient einigen Froschlurchen, vor allem aber den Schwanzlurchen, zur Übertragung von Bodenvibrationen auf das Innenohr.

Opsin Die Familie der Opsine gehört zu den G-Proteingekoppelten Rezeptorproteinen mit sieben Transmembrandomänen und bildet bei den meisten Tiergruppen den Proteinanteil des Lichtsensors in Photorezeptoren. Als Chromophor dient meist Retinal, das kovalent an Opsin gebunden ist (Rhodopsin).

optischer Fluss Die Bewegung eines Tieres durch seine Umwelt erzeugt den visuellen Eindruck des optischen Flusses, der scheinbaren Bewegung aller Objekte mit erkennbarer Geschwindigkeit. Für diesen Eindruck ist die Identität einzelner Objekte unerheblich. Vielmehr liegt in der relativen Geschwindigkeit des scheinbaren Bewegungsmusters das sensorische Signal. Aus Geschwindigkeit und Dauer des optischen Flusses kann der zurückgelegte Weg abgeschätzt werden. Honigbienen können beispielsweise die Entfernung zum Ziel durch den optischen Fluss während ihres Rückflugs zum Stock abschätzen und im Schwänzeltanz ihren Schwestern mitteilen.

orthologe Gene Im Genom von zwei unterschiedlichen Tierarten bezeichnet man solche Gene als ortholog, die von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen. Nach

der Aufspaltung in die beiden Arten verändern sich die orthologen Gene unabhängig voneinander.

Ortsfrequenz Bei periodisch strukturierten visuellen Objekten – beispielsweise schwarzweißen Liniengittern – bezeichnet die Ortsfrequenz den Kehrwert der Gitterkonstante, des Abstands zwischen zwei weißen Linien in Millimetern. Die Einheit der Ortsfrequenz ist daher mm^{-1} . In der Sinnesphysiologie wird der räumliche Abstand zwischen zwei Gitterlinien nicht in Millimetern, sondern in Form des Seh winkels α angegeben, der sich zwischen zwei Linien im Abstand A beim Betrachten eines Gitters mit der Gitterkonstanten G aufspannt:

$$\alpha = \frac{G \cdot 180^\circ}{A \cdot \pi}$$
 Die physiologische Ortsfrequenz – die Sehschärfe – wird in Perioden (oder Linien) pro Grad angegeben. Sie gibt an, in wie viele Linien ein Ausschnitt des Sehfeldes von $\alpha = 1^\circ$ aufgeteilt werden darf, ohne dass die Wahrnehmung einzelner Linien verloren geht. Sie ist damit ein Maß für das räumliche Auflösungsvermögen des Sehsystems.

Pallium Telencephalon

paraloge Gene Bei einer Genduplikation entstehen zwei oder mehrere Kopien eines ursprünglichen Gens in einem Genom. Solche Genkopien werden als paraloge Gene bezeichnet und können sich unabhängig voneinander verändern.

Pelagial Der Lebensraum von Tieren im freien Wasserkörper von Meeren und Binnengewässern wird als Pelagial bezeichnet. Je nach Tiefe unterscheidet man das Epipelagial (von der Wasseroberfläche bis 200 m Tiefe), das Mesopelagial (200–1000 m Tiefe), das Bathypelagial (1000–4000 m Tiefe), das Abyssopelagial (4000–6000 m Tiefe) und das Hadopelagial (6000–11.000 m Tiefe), wobei die letzten drei zum Lebensraum der Tiefsee gezählt werden.

Perirezeptorstrukturen Die Leistungsfähigkeit eines Sinnesorgans wird nicht nur durch die Eigenschaften der Sinneszellen bestimmt, sondern ganz wesentlich durch die Strukturen in unmittelbarer Nähe der Sinneszellen, die Perirezeptorstrukturen. Im Auge gehört dazu der dioptrische Apparat, in der Nase die Mucusbedeckung des Riechepithels, im Ohr das Mittelohr und die Strukturen der Cochlea. Diese Strukturen optimieren spezifisch die Detektion adäquater Reize, sie sorgen für effektive Transduktionsprozesse und für die Formatierung der afferenten Signale.

Perzept Wahrnehmung

Pheromon Pheromone sind chemische Signale, die von einem Tier abgegeben werden, und die bei einem anderen Tier der gleichen Art ein stereotypes Verhalten oder einen Entwicklungsprozess auslösen. Der Selektionsdruck in der Evolution von Pheromonen ist auf die Zuverlässigkeit ihrer Signalwirkung gerichtet. Sowohl die Produktion von Pheromonen als auch die Wirkung auf den Empfänger sind genetisch fixiert und unabhängig von Lernprozessen.

Phonotaxis Die Fähigkeit vieler Tiere, sich auf Schallquellen zuzubewegen, bezeichnet man als Phonotaxis.

Photorezeptor Zellen, die auf die Detektion von Licht spezialisiert sind und ein lichtabhängiges Ausgangssignal produzieren, werden als Photorezeptoren bezeichnet. Bei Tieren unterscheidet man nach der Struktur ihrer lichtsensitiven Organellen mikrovilläre und ciliäre Photorezeptoren. Beide Zelltypen nutzen Rhodopsin als Lichtsensor. Pflanzliche Photorezeptoren nutzen zur lichtgesteuerten Signalproduktion nicht Chlorophyll, sondern Phytochrome, Cryptochrome und Phototropine.

Phototaxis Eine unwillkürliche Orientierung der Bewegungsrichtung vieler wirbelloser Tiere an Helligkeitsgradienten wird als Phototaxis bezeichnet, wobei man die Ausrichtung auf hellere Bereiche positive Phototaxis, die auf weniger helle Bereiche negative Phototaxis nennt. Phototaktisches Verhalten zeigen (neben vielen Einzellern) vor allem das Zooplankton und einige Insekten. Es ist aber im Tierreich weit verbreitet und manchmal nicht deutlich von anderen Formen der Orientierung an Lichtreizen zu unterscheiden.

Pilzkörper Bei den meisten Gruppen von Gliederfüßern, insbesondere bei Insekten sowie bei einigen Borstenwürmern, Krebs- und Spinnentieren, ist im Protocerebrum eine paarige, grob pilzförmige Neuropilstruktur zu erkennen, in deren rostral gelegenen „Hut“ eine große Anzahl von Neuronen die Eingangsebene bilden und deren „Stiel“ aus säulenförmigen Loben besteht, welcher die Ausgangssignale der Pilzkörper zu verschiedenen Verarbeitungszentren des Gehirns leiten. Bei Insekten sitzt auf dem „Hut“ ein als Calyx bezeichnetes, kelchförmiges Neuropil, welches Eingänge aus dem Riechsystem und dem visuellen System aufnimmt. Pilzkörper sind vielgestaltig, werden aber funktionell in erster Linie mit der olfaktorischen Signalverarbeitung sowie mit Vorgängen des assoziativen und räumlichen Lernens in Verbindung gebracht.

Polarotaxis Wenn die Fortbewegung eines Tieres an der Polarisationssebene des Lichtes orientiert ist, spricht man von Polarotaxis.

polymodale Integration Für viele Wahrnehmungsvorgänge werden Informationen aus unterschiedlichen Sinnesmodalitäten (Modalität) zusammengeführt. Durch diesen Schritt der Signalverarbeitung können unterschiedliche Aspekte desselben Objekts (Ort, Farbe, Geräusch, Geruch) als Einheit wahrgenommen werden.

Präadaptation Viele Evolutionsprozesse beginnen mit Merkmalen, die zufällig entstanden sind und zunächst einem anderen Selektionsdruck ausgesetzt waren. Erst ihre Eignung für den neuen Evolutionsprozess führte zu ihrer spezifischen Anpassung. Ein Beispiel für Präadaptation sind die Federn der Vögel. Ursprünglich wohl zur Wärmeisolation oder Signalfärbung bei einigen theropoden Dinosauriern entstanden (präadaptiert), entwickelten sie sich bei den Vögeln zu einem dichten Gefieder, das die neue Möglichkeit (Adaptation) des Fliegens entwickelte.

Propriozeption Die Propriozeption (Eigenwahrnehmung) ist eine Qualität der Sinnesmodalität Interozeption. Propriozeptoren messen Zustandsparameter von Muskeln und Gelenken und vermitteln so die Wahrnehmung von Körperhaltung, Bewegung und Muskelanspannung.

Psychophysik Untersuchungen über den Zusammenhang von Reizqualität und subjektiver Erfahrung sind ein wichtiger Teil der experimentellen Wahrnehmungspsychologie. Diese Forschungsdisziplin geht auf Arbeiten von Ernst Heinrich Weber (1795–1878) und Gustav Theodor Fechner (1801–1887) zurück und hat grundlegende Einsichten für die Sinnesphysiologie erbracht (Weber-Fechner-Gesetz). Für die Forschung an Tieren hat die Psychophysik nur geringe Bedeutung, da ihre Methoden wesentlich darauf beruhen, dass Probanden ihre subjektiven Erfahrungen artikulieren. Verhaltensbeobachtungen bei Tieren erreichen jedoch nur selten die Eindeutigkeit sprachlicher Artikulation von Probanden.

Qualia-Problem In der Philosophie der Wahrnehmung gilt es als ausgemacht, dass Inhalte subjektiver Wahrnehmungen (Qualia) mit neurowissenschaftlichen Methoden nicht erfassbar sind. Wie es sich anfühlt, eine Sinneserfahrung zu machen, ist demnach weder durch Sprache noch durch Messungen von Gehirnaktivitäten erkennbar. Subjektive Erfahrungen können nicht von Individuum zu Individuum vermittelt werden – sie können nur beschrieben, diskutiert und interpretiert werden. Für die Erforschung der Sinneswelt der Tiere stellt das Qualia-Problem nach heutigen Vorstellungen eine nicht überwindbare Grenze des Erkennbaren dar. Ohne

das Mittel der Sprache scheint jede Annäherung an ein Verständnis subjektiver Erfahrungen der Tiere unmöglich zu sein.

Reiz Jede Energieform, die von einer Sinneszelle detektiert werden kann, ist ein Reiz. Der Reizbegriff wird sinnesphysiologisch durch das Sensorium (Sensor) eines Tieres definiert. Es können dies von außen einwirkende Reize sein (Licht, Schall) oder im Körper entstehende Reize (Wärme, mechanische Reize). Eine Energieform, für die eine Tierart keinen Sensor besitzt (Radioaktivität, UV-Licht, Ultraschall), ist kein Reiz. Eine wichtige Unterscheidung ist die zwischen adäquaten und inadäquaten Reizen. Für den adäquaten Reiz besitzt eine Sinneszelle einen spezialisierten, hochempfindlichen Sensor, beispielsweise das Außensegment eines Photorezeptors, die Stereovilli einer Haarzelle, die Cilien einer Riechzelle. Sinneszellen können aber auch durch starke Reize aktiviert werden, für welche sie nicht spezialisiert sind. Solche Energieformen (starke mechanische oder thermische Reize) sind inadäquat, lösen aber auch afferente Signale aus.

Resonanz Schwingungsfähige Strukturen wie die Crista acustica in den Vorderbeinen von Grillen oder die Basilarlarmembran in der Cochlea von Säugetieren haben die Eigenschaft, auf eintreffende Schallsignale mit Vibrationen zu reagieren. Im Unterschied zu einer Saite, die nur auf einen Ton reagiert, der ihrer Resonanzfrequenz (oder einem Vielfachen davon) entspricht, zeigen die biologischen Strukturen Resonanzvibrationen über einen weiten Frequenzbereich (Tonotopie), welcher an die sensorischen Erfordernisse der jeweiligen Tierart angepasst ist.

Retina Netzhaut

Retinal Rhodopsin

Retinotopie Die afferenten Signale aus der Netzhaut des Auges erreichen bei Wirbeltieren über das Mittelhirn (Tectum opticum, Colliculi inferiores) und Zwischenhirn (Thalamus) die visuellen Bereiche der Großhirnrinde. Auf diesem Weg wird die Topografie (die relative Lage zueinander) der retinalen Ganglienzellen weitgehend beibehalten, sodass Signale, die in benachbarten Bereichen der Netzhaut erzeugt werden, in den höheren Verarbeitungszentren auch benachbarte Neuronenverbände erreichen. Man spricht beispielsweise von einer retinotopen „Projektion“ der Netzhautaktivität auf die Aktivität von Zentren wie dem Corpus geniculatum laterale und dem primären visuellen Cortex.

rezeptives Feld Das Konzept des rezeptiven Feldes ist weit gefasst; es umschreibt die Gesamtheit aller Eingangssignale, welche die Aktivität eines Neurons beeinflussen. Bei der Beschreibung von Sinnessystemen ist es oft wichtig zu wissen, innerhalb welcher räumlichen Grenzen ein Reiz einwirken muss, um von einer sensorischen Struktur detektiert zu werden. In diesem Sinn begrenzt beispielsweise der Öffnungswinkel eines Ommatidiums das rezeptive Feld der darin liegenden Photorezeptoren. Bei einer Schmerzsinneszelle mit stark verzweigten sensorischen Endigungen ist das rezeptive Feld der gesamte durch diese Endigungen innervierte Hautbereich. Das rezeptive Feld einer cochleären Haarzelle kann man räumlich nach ihrer Lage im Corti-Organ definieren; sinnvoller aber ist es, den Frequenzbereich anzugeben, der lokale Vibrationen an dieser Stelle hervorruft. Bei einem Chemorezeptor umfasst das rezeptive Feld alle detektierbaren Substanzen, beispielsweise Hunderte von Bitterstoffen bei einer Bitter-Geschmackszelle. Rezeptive Felder können auch neuroanatomisch definiert werden, indem alle mit einer Zielzelle verbundenen Neuronen zu deren rezeptivem Feld gerechnet werden. Ein Beispiel ist die Entstehung scheibenförmiger rezeptiver Felder von retinalen Ganglienzellen durch Konvergenz mehrerer Bipolarzellen. Das rezeptive Feld umfasst alle Photorezeptoren, die mit diesen Bipolarzellen verbunden sind.

Rezeptor In der Sinnesphysiologie wird der Begriff Rezeptor in erster Linie auf Zellen angewandt, welche auf die Detektion einer bestimmten Reizqualität spezialisiert sind (Photorezeptoren, Mechanorezeptoren, Chemorezeptoren). In der Biochemie werden dagegen Proteine als Rezeptoren bezeichnet (Rezeptorprotein), die durch Wechselwirkung mit einem Liganden aktiviert werden (Hormonrezeptoren, Transmitterrezeptoren). Diese Begrifflichkeit wird in der Literatur aber nicht durchgängig genutzt; so ist ein Photorezeptor eine Zelle, ein Geruchsrezeptor aber ein Protein.

Rezeptorpotenzial Das Einwirken eines Reizes auf eine Sinneszelle bewirkt eine Änderung des Membranpotenzials durch Steuerung von Transduktionskanälen. Diese Änderung wird als Rezeptorpotenzial (gelegentlich auch als Generatorpotenzial) bezeichnet, und ihre Amplitude steigt proportional zur Reizintensität. Bei sensorischen Neuronen unterscheidet man unterschwellige von überschweligen Rezeptorpotenzialen, wobei Letztere das Membranpotenzial bis über die Auslöseschwelle für Aktionspotenziale depolarisieren.

Rezeptorprotein Viele Proteine haben zwei diskrete Konfigurationen, zwischen denen mit wenig Energiebedarf hin und her geschaltet werden kann. Wenn jede der beiden Konfigurationen eine eigene katalytische Eigenschaft hat – beispielsweise „inaktiv“ und „aktiv“ –,

eignen sich solche Proteine als molekulare Schalter für die biologische Signalverarbeitung. In den meisten Sinneszellen kommen schaltbare Proteine als Sensoren zum Einsatz, wobei die Energie des Reizes für die Umschaltung der Konfiguration sorgt. Sie werden als Rezeptorproteine bezeichnet, weil sie die Energie des Reizes aufnehmen können. Verschiedene Rezeptorproteine absorbieren unterschiedliche Arten von Energie: elektromagnetische oder thermische Energie, Bindungsenergie von Liganden oder mechanische Energie. Die Rezeptorproteine der einzelnen Sinnesmodalitäten (Modalität) sind für die Energieform des adäquaten Reizes optimiert und aktivieren im angeschalteten Zustand Signaltransduktionsprozesse. Beispiele sind Rhodopsin, Geruchsrezeptoren, Geschmacksrezeptoren und mechanisch gesteuerte Ionenkanäle.

Rheobase Um eine Nervenzelle zu aktivieren, benötigt man entweder starke, kurze Reize oder schwächere, dafür aber länger anhaltende Reize. Die Mindeststärke eines langen Reizes, die gerade zur Aktivierung des Neurons ausreicht, wird als Rheobase bezeichnet und ist ein Maß für die Empfindlichkeit eines Neurons.

Rheotaxis Viele Wassertiere zeigen ein reflektorisches Verhalten auf die Wasserströmung – teils, um ein Abdriften mit der Strömung zu verhindern, teils, um sich in Flussläufen orientieren zu können. Die Ausrichtung der Schwimmbewegung gegen die Strömung bezeichnet man als positive Rheotaxis, das Schwimmen mit der Strömung als negative Rheotaxis.

Rhodopsin Für die Detektion von sichtbarem Licht ist Rhodopsin das wichtigste, im gesamten Tierreich sowie auch bei einigen Bakterien und Algen vorkommende Rezeptormolekül. Rhodopsin besteht aus Opsin, einem Membranprotein mit sieben Transmembrandomänen, und dem Chromophor Retinal, welches über eine protonierte Schiff-Base kovalent an das Opsin gebunden ist. Die verschiedenen Formen von Rhodopsin können G-Protein-vermittelte Transduktionsprozesse steuern (in Photorezeptoren) und können als lichtgesteuerte Ionenkanäle (Channelrhodopsin) oder Protonenpumpen (Bacteriorhodopsin) wirken. Rhodopsin reagiert am empfindlichsten auf blaugrünes Licht (λ um 500 nm) und wird durch Absorption eines Photons durch Retinal und die dadurch ausgelöste Isomerisierung aktiviert.

Riechen Die Sinnesmodalität „Riechen“ wird bei Wirbeltieren durch den paarigen Riechnerv (I. Hirnnerv) und die von ihm versorgten Hirngebiete („Riechhirn“) definiert. Das Riechsystem dient bei Landwirbeltieren hauptsächlich zur Detektion flüchtiger Substanzen, welche an Riechrezeptoren der Riechzellen binden können, und somit zur chemischen Erkundung

der Umwelt. Bei Fischen und Amphibien detektiert das Riechsystem in erster Linie wasserlösliche Substanzen. Auch bei einigen Gruppen von wirbellosen Tieren kann der Geruchssinn eindeutig durch die Zuordnung zu einem neuroanatomisch abgrenzbaren Riechsystem definiert werden. Insbesondere die Verschaltung von chemosensorischen Sensillen mit Antennalloben definiert bei Insekten ein Riechsystem. Bei Spinnentieren, Krustentieren und einfacheren Invertebraten spricht man von einem Geruchssinn, wenn ein chemischer Sinn zur Verhaltenssteuerung beiträgt, wobei Abgrenzungen zwischen Geruchssinn, Geschmackssinn, Pheromonsinn und allgemeiner Chemosensorik oft nicht genau festgelegt sind.

Sacculus Das mit Endolymphe gefüllte kleine Vorhofsäckchen (Sacculus) des häutigen Labyrinths im Innenohr beherbergt bei Säugetieren das Maculaorgan zur Messung der Linearbeschleunigung senkrecht zur Erdoberfläche (Gravitationsbeschleunigung). Bei Fischen ist die Otolithenmembran des Sacculus eine zentrale Komponente des Gehörs.

Sakkade Zur Stabilisierung eines Netzhautbildes wird die Blickachse auf ein Objekt fixiert. Um das nächste Objekt zu fixieren – beispielsweise das nächste Wort in einem Text –, werden die Augen sprunghaft weiterbewegt. Während einer solchen Sakkade ist die bewusste visuelle Wahrnehmung weitgehend unterdrückt (sakkadische Suppression).

Salienz Auffälligkeit

Schall Wellenförmige Druckveränderungen in Luft oder Wasser bilden den adäquaten Reiz für den Hörsinn der Tiere. Information ist sowohl in der Amplitude (Lautstärke) als auch im Frequenzspektrum (Klang, Geräusch) von Schall enthalten, und die binaurale Schalldetektion ermöglicht die Ortung von Schallquellen.

Schmecken Die Überprüfung der Nahrung auf Bekömmlichkeit ist bei vielen Tiergruppen gegenüber anderen chemischen Sinnen (Riechen, Pheromonsinn) deutlich abgrenzbar. Der Geschmackssinn wird bei Wirbeltieren durch den VII. und IX. Hirnnerven vermittelt und beruht auf der Detektion von Nahrungsbestandteilen durch spezialisierte Geschmacksrezeptoren in Geschmackssinneszellen. Bei wirbellosen Tieren werden Geschmacksrezeptoren in den Geschmackssensillen von Insekten (Süßborsten, Bitterborsten) zur Überprüfung der Nahrung eingesetzt. Bei anderen Tiergruppen (Fadenwürmer, Ringelwürmer, Cephalopoden, Lungenschnecken) ist der Geschmacks-

sinn weniger genau definiert. Als Hinweise gelten appetitives Verhalten bei Kontakt mit Salz, Zucker, Aminosäuren und ähnlich wertvollen Substanzen sowie aversive Reaktionen auf schädliche Verbindungen.

Schwelle Für die Beschreibung einer Sinnesfunktion ist die Detektionsschwelle ein wichtiger Aspekt. Sie bezeichnet die geringste Intensität des adäquaten Reizes, die für eine Verhaltensreaktion nötig ist. Sie ist damit ein Maß für die Detektionsempfindlichkeit einer Sinnesmodalität (Modalität). Bei der Untersuchung von Sinneszellen wird die Reaktionsschwelle gemessen, die geringste Reizintensität, die einen messbaren Effekt auf das afferente Signal einer Sinneszelle verursacht. Typischerweise liegt die Detektionsschwelle deutlich höher als die Reaktionsschwelle, weil bei der kognitiven Verarbeitung afferenter Signale sehr schwache Signale verloren gehen.

Sehen Für die Detektion von Lichtreizen gibt es im Tierreich ein Kontinuum von der einfachen Hell-dunkel-Unterscheidung bis hin zur hochauflösenden Bildwahrnehmung. In der Sinnesphysiologie verwendet man den Begriff „Sehen“, wenn ein Tier optische Details eines Objekts erkennen kann. Damit wird das Sehen gegenüber der Phototaxis abgegrenzt, bei der keine Objekteigenschaft, sondern lediglich die Helligkeit der Umwelt detektiert wird. Sehen erfordert Augen, in denen Populationen von Photorezeptoren mehrere Bildpunkte liefern und damit die Umrisse und die Bewegungen von Objekten erfassen. Bei Wirbeltieren ist der Sehsinn über paarige Linsenaugen definiert, welche durch den II. Hirnnerven die Sehbahn des Gehirns mit afferenten Signalen versorgen. Die unterschiedlichen Gruppen wirbelloser Tiere weisen eine Vielzahl von Augenformen auf, die ebenfalls mit Gehirnbereichen verbunden sind, in denen Bildanalyse geleistet wird. Besonders bei Insekten, Krebsen und Spinnen kann man einen hoch entwickelten Sehsinn nachweisen.

Seitenlinienorgane Wasserlebende Wirbeltiere, insbesondere Fische und Amphibien, analysieren Wasserbewegungen mit der Hilfe ihrer Seitenlinienorgane, die sich an beiden Seiten entlang der Körperachse sowie am Kopf befinden. Die strömungssensitiven Sinnesstrukturen sind die Neuromasten und die in ihnen angeordneten Haarzellen.

Sensibilisierung Die Wahrnehmung von Sinnesreizen ist nicht konstant, sondern sowohl ihre Intensität als auch ihre Qualität können variieren. Die Rezeption eines Reizes von konstanter Intensität kann verstärkt werden (Sensibilisierung), oder sie kann abgeschwächt werden (Adaptation). Sensibilisierung kann einerseits durch

Verstellung der Empfindlichkeit von Sinneszellen erreicht werden (periphere Sensibilisierung), ein Prozess, der die Detektionsschwelle der Sinneszellen senkt. Die verstärkte Wahrnehmung kann aber auch als Folge einer Modulation derjenigen neuronalen Netze auftreten, welche die afferenten Signale verarbeiten (zentrale Sensibilisierung).

Sensille Auf der Cuticula von Arthropoden befinden sich Sinnesorgane, mit denen diese Tiere unterschiedliche Parameter der Umwelt erfassen können, darunter Berührung, Luftbewegung, Vibration, Gelenkstellung, Geruchs- und Geschmacksstoffe, Pheromone, Temperatur und Luftfeuchte. Sensillen können sehr unterschiedliche Formen aufweisen (Haarsensillen, Kuppelsensillen, Spaltsensillen), beherbergen aber alle einen oder mehrere Dendriten sensorischer Neuronen, deren Membran an die spezifische sensorische Funktion angepasst ist. Die Detektion des adäquaten Reizes kann zudem durch vielfältige Perirezeptorstrukturen unterstützt werden wie beispielsweise einem mit Sensillenlymphe gefüllten Lumen, aber auch durch Cuticularporen und Skolopodialstrukturen (Skolopidien).

Sensor In der Sinnesphysiologie ist der Sensor die reizaufnehmende Struktur einer Sinneszelle. Typischerweise handelt es sich dabei um ein spezialisiertes Organell, in welchem Rezeptoren und Transduktionsprozesse konzentriert vorliegen, sodass die Reizenergie absorbiert und zur Erzeugung eines zellulären Signals eingesetzt werden kann. Beispiele für Sensoren sind die Außensegmente von Photorezeptoren, die Stereovillibündel (Stereovilli) der Haarzellen, die Cilien der Riechzellen und die Mikrovilli der Geschmackszellen. Auch die sensorischen Endigungen der somatosensorischen Neuronen mit ihren vielgestaltigen Endstrukturen zählen zu den Sensoren.

Signale Sinnesorgane wandeln Reize um in Signale. Bei Einwirkung eines Reizes entstehen zunächst zelluläre Signale in der Sinneszelle wie die Freisetzung von Botenstoffen und die Entstehung von Rezeptorpotenzialen. Dies führt zu neuronalen Signalen in afferenten Nervenfasern, welche die sensorische Information, codiert als zeitliche Abfolge von Aktionspotenzialen, dem zentralen Nervensystem zuleiten. Dort nehmen die Signale die Form von neuronaler Netzwerkaktivität an und werden auf vielfältige Weise weiterverarbeitet.

Sinnesmodalität Modalität

Sinnesorgan Für die Evolution der Sinnesleistungen war ein entscheidender Schritt, die direkte Umgebung von Sinneszellen optimal für die Detektion adäquater Reize zu gestalten. Sinnesorgane bieten eine günstige Umgebung durch ihre Perirezeptorstrukturen, welche

den Zugang adäquater Reize zu den Sensoren der Riechzellen erleichtern, gleichzeitig aber die Einwirkung inadäquater Reize minimieren. Zudem optimieren die Perirezeptorstrukturen den Transduktionsprozess, leisten eine Vorsortierung der Reizqualität und ordnen den Fluss afferenter Signale.

Sinnesphysiologie Bei der Erforschung von Sinnesfunktionen liegt ein Schwerpunkt auf der Funktion von Sinnesorganen sowie der Kommunikation der Sinnesorgane mit dem zentralen Nervensystem. Dies ist der Arbeitsbereich der Sinnesphysiologie. Orientiert man sich am Signalfuss innerhalb der Sinnesmodalitäten, kann man folgende Forschungsschwerpunkte ausmachen: Reizdetektion, Transduktion, Signalverarbeitung, Kognition und Verhalten. Die ersten beiden Schwerpunkte gehören in die Disziplin der molekularen Zellbiologie (Biochemie, Biophysik), die sensorische Signalverarbeitung ist Teil der systemischen Neurowissenschaften, und die beiden letzten Schwerpunkte sind Themen der kognitiven Neurobiologie, der Psychologie und der Ethologie. Sinnesphysiologie als Teil der Humanphysiologie ist ein biomedizinisches Forschungsgebiet mit vielfältigen klinischen Bezügen. Die vergleichende Sinnesphysiologie untersucht die Sinnesfunktionen der Tiere.

Sinneszelle Jede Sinnesmodalität (Modalität) beruht auf den Eigenschaften eines Typs von Sinneszellen mit einem spezialisierten Sensor für einen adäquaten Reiz. Sinneszellen reagieren auf die Aktivierung ihres Sensors mit einem afferenten Signal, welches dem zentralen Nervensystem Informationen über die Umwelt oder über den eigenen Körper liefert. Manche Sinneszellen sind Neuronen (Photorezeptoren, Riechzellen, somatosensorische Neuronen), andere Epithelzellen (Haarzellen, Geschmackszellen) mit synaptischen Verbindungen zu afferenten Nervenfasern (Afferenz). Sinneszellen dienen als Reizdetektoren für definierte Sinnessysteme, können aber auch außerhalb dieser Systeme vorkommen. Gelegentlich wird in der Literatur eine Unterscheidung in primäre und sekundäre Sinneszellen getroffen, wobei nur Sinneszellen, die reizinduzierte Aktionspotenziale feuern, zu den primären Sinneszellen gezählt werden.

Skolopidien In den Mechanorezeptoren von Insekten bilden häufig drei Zelltypen zusammen als Sensor ein Skolopidium: ein oder mehrere Hüllzellen (Sinnesstifte, Skolopale), eine Kappenzelle und ein sensorisches Neuron, dessen Dendrit oder Cilien in die Hüllzellen eingebettet liegen. Mechanosensorische Skolopalorgane bestehen aus mehreren Skolopidien und können Verformungen der Cuticula, Dehnungen und Vibrationen detektieren.

Somatotopie Bei Wirbeltieren besitzen alle Regionen des Körpers Sinneszellen (somatosensorische Neuronen), deren afferente Signale im zentralen Nervensystem verarbeitet werden. Die Zuordnung von Gehirnbereichen zu den jeweiligen Körperregionen wird als Somatotopie bezeichnet. Die Größe eines jeden Gehirnbereichs spiegelt die Anzahl von Sinneszellen in der korrespondierenden Körperregion wider.

Statocyste Der Gleichgewichtssinn von wirbellosen Tieren beruht wesentlich auf Signalen aus Statocysten. Dabei handelt es sich um flüssigkeitsgefüllte Blasen mit einer Wand aus mechanosensorischen Sinneszellen, in der sich ein oder mehrere Sand- oder Kalkkörner (Statolithen) befinden. Diese Körner rollen immer zum tiefsten Punkt der Statocyste und machen dadurch die Körperlage relativ zum Gravitationsvektor erkennbar.

Stereopsis Das stereoskopische Sehen (Stereopsis) vermittelt eine verlässliche Tiefenwahrnehmung in der unmittelbaren Umgebung eines Tieres. Stereopsis beruht auf der binokularen Betrachtung eines nahen Objekts und dem dazu nötigen Schielen, der Zusammenführung der Blickachsen beider Augen zur Vermeidung von Doppelwahrnehmung (Disparation, Horopter).

Stereovilli Die Sensoren der Haarzellen von Wirbeltieren sind verlängerte, durch ein Actinskelett versteifte Mikrovilli ohne Basalkörper. Wegen ihrer Versteifung werden Stereovilli durch ihren adäquaten Reiz kaum verbogen, sondern werden in ganzer Länge um wenige Grad gekippt. Die herkömmliche Bezeichnung „Stereocilien“ ist irreführend, da Stereovilli nicht über das für Cilien charakteristische Mikrotubuliskelett verfügen.

Subjektivität Die Wahrnehmung, das Erleben und die Beurteilung von Sinnesreizen werden bei Menschen durch die Selbstwahrnehmung beeinflusst und sind aus diesem Grund in einem gewissen Grad subjektiv – die Sinneswahrnehmung ist eigenbezogen. Der fundamentale Unterschied zwischen subjektivem Erleben und objektiver Betrachtung beruht sowohl auf den Eigenschaften der Sinnessysteme als auch auf Lernvorgängen und auf der aktuellen kognitiven Verfassung einer Person. Subjektiv erlebte Inhalte können bei Menschen mit den Methoden der Psychologie erforscht werden, sind bei Tieren aber nur schwer zugänglich. Manche Forscher halten es für prinzipiell unmöglich, subjektive Wahrnehmungsinhalte von Tieren zu verstehen, andere denken, dass diese Inhalte in Verhaltensmustern der Tiere erkennbar werden. Eine weitere Kontroverse betrifft die Frage, in welchem Stadium der Evolution der Tiere erste Formen von Selbstwahrnehmung und von subjektivem Erleben aufgetreten sind. Die Frage nach

der Subjektivität steht damit im Zentrum aller Bemühungen, das Wesen der Tiere zu verstehen.

Tasten Der aktive Einsatz des Tastsinnes zur Erkundung der Umgebung wird als Tasten bezeichnet und wird durch Sinnesorgane mit besonders hoch entwickelter Mechanosensitivität geleistet. Solche Organe können die Antennen der Arthropoden sein, die Tastaare der Spinnen, die Lippen von Fischen, die Vibrissen der Nagetiere, das Sternorgan des Sternmullers und die Hände von Primaten. Abzugrenzen ist das Tasten vom passiven Berührungssinn, der typischerweise nicht explorativ eingesetzt wird.

Telencephalon Bei der Verarbeitung sensorischer Signale bildet das Endhirn (Telencephalon) die höchste Verarbeitungsstufe. Im Endhirn adulter Wirbeltiere werden die ventral liegenden Basalganglien vom dorsalen Hirnmantel (Pallium) eingehüllt, der bei Säugetieren die Großhirnrinde (Cortex cerebri) bildet. Bei Vögeln zeigt das Pallium eine eigene Differenzierung (Arco-, Meso-, Nido-, Hyperpallium), leistet aber ähnliche Funktionen wie die Großhirnrinde der Säuger. Für das Riechsystem ist in erster Linie der entwicklungs-geschichtlich älteste Teil der Großhirnrinde, der zweischichtige Palaeocortex zuständig. Der jüngere Archicortex beinhaltet den Hippocampus, und der entwicklungs-geschichtlich jüngste Teil der Großhirnrinde, der sechsschichtige Neocortex, enthält die höchsten Verarbeitungszentren aller anderen Sinne, welche im Austausch mit Bereichen des Assoziationscortex die Wahrnehmung der Umwelt vermitteln.

Thalamus Der dorsale Teil des Zwischenhirns (Diencephalon) der Wirbeltiere wird vom Thalamus eingenommen, einer paarigen Struktur aus grauer Substanz, die eine Schlüsselrolle bei der Verteilung sensorischer Informationen auf unterschiedliche Bereiche des Hirnmantels spielt. Die spezifischen Kerne des Thalamus empfangen afferente Signale aller Sinnesmodalitäten (mit Ausnahme des Riechsinn), leisten eine Vorverarbeitung und leiten die Signale in die sinnesspezifischen Cortexareale weiter. Dieser Signalfluss wird vom Thalamus im Schlafzustand unterbrochen. Unspezifische Kerne des Thalamus steuern mit regulatorischen Funktionen die thalamocorticale Kommunikation.

Theory of Mind Die Fähigkeit, sich kognitive oder emotionale Vorgänge anderer Menschen vorzustellen, sich in andere Menschen hineinzusetzen, ist für das Sozialleben der Menschen unentbehrlich und wird als Theory of Mind (ToM) bezeichnet. Dieser Begriff beschreibt den Vorgang, dass eine Person eine Hypothese

(engl. *theory*) darüber aufstellt, was im geistigen Inneren (engl. *mind*) einer anderen Person gerade vor sich geht. Die Frage, ob auch Tiere über eine ToM verfügen, wird kontrovers diskutiert, Verhaltensbeobachtungen an Primaten, Rabenvögeln und Papageien stützen die Hypothese einer Verhaltenssteuerung durch eine ToM.

Thermorezeptor Die Sinneszellen des Wärmesinns werden als Thermorezeptoren bezeichnet. Man unterscheidet Kaltrezeptoren von Warmrezeptoren, beides primäre sensorische Neuronen, deren Entladungsraten durch Wärmefluss in ihren sensorischen Endigungen beeinflusst wird.

Thigmotaxis Viele Tiere, die sich in dunkler Umgebung bewegen müssen, orientieren sich durch ständigen mechanischen Kontakt mit Umgebungsstrukturen wie den Wänden ihres Baues. Eine solche Bewegungssteuerung durch den Tastsinn bezeichnet man als Thigmotaxis.

Tonotopie In Hörsystemen werden einzelne Frequenzbereiche an benachbarten Orten des Innenohres und der Hörbahn verarbeitet. Die Zuordnung eines „Tons“ – einer Frequenz – zu einem bestimmten Ort bezeichnet man als Tonotopie. Eine räumliche Auftrennung von Frequenzen findet sowohl auf der Ebene der Detektoren statt als auch in den zentralen Verarbeitungszentren. Beispiele sind die Hörleisten und das zentrale auditorische Neuropil von Grillen sowie die Cochlea und der auditorische Cortex von Säugetieren.

Top-down-Prozess *Bottom-up-Prozess*

Transduktion In der Sinnesphysiologie wird der Prozess der Umwandlung der Reizenergie in einen zellulären Prozess der Sinneszelle als Transduktion bezeichnet. Je nach Reizqualität und Sinnesmodalität spricht man bei Lichtsinneszellen von Phototransduktion, bei Riech- und Geschmackszellen von Chemotransduktion, bei Haarzellen und anderen Mechanorezeptoren von Mechanotransduktion. Das Resultat des Transduktionsprozesses ist im Allgemeinen ein Rezeptorpotenzial und die Entstehung eines afferenten Signals.

Transduktionskanäle Zur Entstehung eines afferenten Signals in Sinneszellen gehört eine reizinduzierte Änderung des Membranpotenzials, ein Rezeptorpotenzial. Dieser bioelektrische Teil des Transduktionsprozesses wird durch Transduktionskanäle unterschiedlicher Art geleistet. Oft handelt es sich dabei um durch zyklische Nucleotide gesteuerte Kationenkanäle (CNG, HCN), TRP-Kationenkanäle (*transient receptor potential*) oder mechanisch gesteuerte Kationenkanäle (MEC, Piezo, TMC).

Troglo morphie Tierarten, die dauerhaft in Höhlen leben, können troglomorphe Merkmale ausbilden, die

charakteristisch für Höhlenbiotope sind. Dazu gehört der Verlust der Augen und die Rückbildung aller Pigmentierung.

Trommelfell Schallwellen können beim Auftreffen auf eine Membran Schwingungen erzeugen, welche durch Mechanorezeptoren detektiert und zur Schallanalyse eingesetzt werden können. Auf diese Weise entsteht aus einer Druckwelle ein neuronales sensorisches Signal. Die Membran – physiologisch: das Trommelfell (Tympanum) – wandelt die Druckenergie in mechanische Energie um. Dieses Prinzip der Schalldetektion durch Tympanalohren wird sowohl bei Arthropoden als auch bei Wirbeltieren für den Hörsinn genutzt.

Trophobiose Mutualistische Verhaltensformen zwischen zwei Arten, die durch Übergabe von Nahrung aufrechterhalten wird; Beispiel: Ameisen und Blattläuse.

Tropotaxis Klinotaxis

Tymbalorgan (Trommelorgan) Besonders Zikaden besitzen Tymbalorgane zur Erzeugung von lauten Vokalisationen, die über viele Meter hinweg hörbar sind.

Tympanalorgan Insekten nutzen Trommelfelle aus dünnen Cuticulamembranen zur Aufnahme von Schallenergie. Solche Tympanalorgane befinden sich im Kontakt mit dem Tracheensystem an unterschiedlichen Stellen des Körpers und registrieren Vibrationen auf dem Trommelfell (Tympanum) durch Skolopidien und mechanosensorische Neuronen.

Utriculus Der mit Endolymphe gefüllte kleine Vorhofschlauch (Utriculus) des häutigen Labyrinths im Innenohr beherbergt bei Säugetieren das Maculaorgan zur Messung der Linearbeschleunigung parallel zur Erdoberfläche.

Vestibularorgan Im Innenohr der Wirbeltiere bildet das paarige Vestibularorgan das Gleichgewichtsorgan mit drei Bogengängen zur Erfassung von Rotationsbeschleunigungen um alle Raumachsen sowie mit drei Maculaorganen (Sacculus, Utriculus, Lagena) zur Erfassung von Linearbeschleunigungen in alle Richtungen. Bei Säugetieren tritt eine Lagena nur in der Unterklasse der Protheria (Ursäuger) auf. Die Sinneszellen des Vestibularorgans sind Haarzellen, welche entweder in Ampullenorganen (Bogengänge) oder in Otolithenorganen (Maculaorgane) organisiert sind.

Vibration Wellenförmige Schwingungen von Substraten übermitteln vielen Tieren lebenswichtige Informationen, beispielsweise zur Lokalisierung anderer Tiere. Vibrationen können sich auf unterschiedliche Weise und mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten ausbreiten,

wobei Raleigh-Wellen an der Substratoberfläche, Biege-Wellen auf Blättern, Longitudinal- und Transversalwellen in Spinnennetzen sowie Wasserwellen an der Wasseroberfläche besonders wichtige Informationsträger sind.

Vibrisse Zum Tastsinn von Säugetieren gehören fast immer hochempfindliche Schnurrhaare an Nase und Augen, mit denen die Tiere sich im Dunkeln orientieren können. Solche meist beweglichen Tastaare (Vibrissen) können aber auch in anderen Körperregionen vorkommen.

Vibroklinotaxis Zahlreiche Insekten und Spinnentiere können sich bei ihrer Fortbewegung an Vibrationen des Substrats orientieren. Solche Bewegungen werden als Vibroklinotaxis bezeichnet. Viele Arten nutzen Vibrationssignale zur innerartlichen Kommunikation.

Viszerozeption Die Viszerozeption (auch Enterozeption) ist eine Qualität der Sinnesmodalität Introzeption und umfasst Sinneszellen, die den Zustand der Organe erfassen und ihre Messwerte dem zentralen Nervensystem zuleiten.

Vokalisation Viele Tiere setzen artspezifische Lautäußerungen zur Kommunikation ein. Die Erzeugung solcher Laute (Vokalisation) kann durch Vokalisationsorgane ganz unterschiedlicher Art erfolgen und reicht von einfachen Kratz- und Knurrgeräuschen bis hin zum strukturierten Gesang der Singvögel.

Wahrnehmung Die durch die Sinnessysteme aufgenommenen Informationen lösen zunächst neuronale Aktivität im zentralen Nervensystem aus (Empfindung). Diese Aktivität kann Reflexe auslösen, kann aber auch mit anderen Informationen verrechnet zu Assoziationen, Erinnerungen, aktuellen kognitiven Prozessen führen, die als subjektive Erfahrung erlebt werden. Ein solches durch Sinneseindrücke ausgelöstes Erleben wird als Wahrnehmung (Perzeption) bezeichnet und die einzelnen Inhalte dieses Erlebens als Perzepte. Ob der Wahr-

nehmungsvorgang zu bewussten Perzepten führt, oder ob auch unbewusste Inhalte zu Wahrnehmungsprozess zählen, ist in der Psychologie nicht immer klar definiert (Qualia-Problem). Für die Erforschung von Wahrnehmungsvorgängen bei Tieren liegt bisher noch kein allgemein akzeptiertes Konzept vor. Es ist unklar, bei welchen Tiergruppen Begriffe wie Bewusstsein und Wahrnehmung anwendbar und zielführend sind und bei welchen diese Begriffe anthropomorphe Fehlbezeichnungen darstellen. Da Tiere ihre Wahrnehmungen nicht artikulieren können, muss die Forschung auf diesem Gebiet, die kognitive Ethologie, experimentelle Verfahren entwickeln, mit denen Wahrnehmungsvorgänge erkennbar werden.

Wahrnehmungselement Objekte können anhand einzelner Schlüsseigenschaften identifiziert werden. Der Geruch eines Raubtieres ist eine solche Schlüsseigenschaft. Bei Detektion dieses Geruchs ist ein Tier über die Präsenz eines gefährlichen Fressfeindes informiert, auch wenn es das Raubtier selbst nicht sieht. Ein Wahrnehmungselement (engl. *cue*) beinhaltet eine Teilinformation über ein Objekt; das kann ein Geruch, eine typische Form oder Farbe, ein Geräusch oder ein anderer Sinneseindruck sein. Ein entscheidender Punkt für die Wahrnehmungsforschung bei Tieren ist, dass ein Tier nicht notwendigerweise in der Lage sein muss, ein ganze Objekts mitsamt seiner Bedeutung wahrzunehmen. Es kann ebenso durch ein Wahrnehmungselement zu einem adäquaten Verhalten motiviert werden.

Weber-Fechner-Gesetz Ausgehend von der Erkenntnis, dass ein zur Detektion minimal erforderlicher Unterschied in der Reizintensität ΔR proportional mit der Reizintensität R ansteigt ($\Delta R/R = k$; Weber-Gesetz) beschreibt das Weber-Fechner-Gesetz $E = k \cdot \log \frac{R}{R_s}$ das lineare Ansteigen der empfundenen Reizintensität E bei einem exponentiellen Anstieg der Reizintensität R über die Reizschwelle R_s . Die Konstante k hat dabei einen charakteristischen Wert für jede Sinnesmodalität (Modalität).

Stichwortverzeichnis

A

Aal 512
 additive Farbmischung 277
 Admiral 501
 Ästhetasken 383
 Akkomodation
 – Chamäleon 270
 – chromatische Aberration 268
 – Fokussierung 270
 Albatros 406
 Allelochemikalien 324
 Amakrinzelle
 – A2 253
 – Dopamin 254
 – GABA 263
 – Netzhaut 214
 – Richtungsselektivität 263
 – Starburst 263
 Ameisen 66, 318
 – Ameisenstraße 326
 – Antennalloben 328
 – Antennen 66
 – Blattläuse 326
 – Königinnensignal 324
 – Pheromondrüsen 328
 – Spurpheromon 325
 – Superorganismus 324
 Ameisenbär 70
 Ampullenorgan 482
 Amsel 461
 Analogie 583
 Anemotaxis 321
 angepasste Filter 16
 Antennalloben
 – Ameise 328
 – Honigbiene 385
 – Tauffliege 385
 Antennenorgane 138
 – *Drosophila* 145
 Anthropomorphismus 14
 Aposematismus 23
 Appositionsauge
 – skotopisches Sehen 243
 Appositionsaugen 223
 Aquaporinkanäle 45
 Arista 145
 ASIC-Kanäle 527
 assoziatives Lernen 581
 Aufmerksamkeit 598
 Augen
 – Augenevolution 215, 222, 226, 245
 – Augenfächer 219, 221
 – Augenlider 219
 – Augentypen 216
 – Blasenaugen 217
 – blinder Fleck 219
 – Ciliarmuskeln 219
 – Facettenaugen 222 (*Siehe auch* Komplexaugen)
 – Flachaugen 216

– Grubenaugen 216
 – Kameraaugen 222
 – Linse 219
 – Linsenaugen 217
 – Lochkameraaugen 216
 – Muscheln 217
 – nachtaktive Spinnen 230
 – Napfaugen 216
 – Nickhaut 218
 – Ocellen 226
 – Öffnungszahl 240
 – Pfeilschwanzkrebs 231
 – Photonenfluss 240
 – Pigmentbecheraugen 216
 – Pupillen 220
 – Skorpione 231
 – Spiegellinsenaugen 217
 – Spinnen 228, 230
 – Stielaugen 194
 – Tapetum lucidum 218, 219
 – Tintenfische 218
 – Wirbeltiere 218
 Augenfächer 221
 – Pecten oculi 219
 Außenohr 158
 – Klangmodulation 159
 – Richtungshören 159
 autonomes Nervensystem 552.
Siehe auch vegetatives Nervensystem
 Axolotl 100

B

Bandsynapsen 158
 – Corti-Organ 157
 – Otoferlin 157
 – Postsynapse 157
 – Präsynapse 158
 Barorezeptor 556
 Barrelcortex 79
 Barths Myochordotonalorgan 137
 Bartkauz 162
 Basilararmembran
 – Amphibien 148
 – cochleäre Verstärkung 154
 – Frequenzdispersion 152
 – mechanische Frequenzstimmung 151
 – Säugetiere 153
 – Tonotopie 152
 – Vögel 150
 – Wale 186
 – Wanderwelle 154
 Basilarpapille
 – Amphibien 148
 – elektrische Resonanzstimmung 149
 – Reptilien 147, 149
 – Schuppenechsen 145
 – Tonotopie 151
 – Vögel 146, 149, 150
 Baumsteigerfrosch 341

- Bewegungsehen
 – Bewegungsdetektion 263
 – Colliculi superiores 292
 – *Drosophila* 262
 – Flimmerfusionsfrequenz 265
 – motorische Kontrolle 264
 – Netzhaut 262
 – optokinetischer Reflex 268
 – Tectum opticum 292
- Bioakustik 126
- biologische Rhythmen 10
- Biolumineszenz
 – Aequorin 309
 – Leuchtkäfer 312
 – Leuchtorgane 311
 – Luciferine 308
 – Photophor 309
 – Tiefseefische 309
- Bipolarzelle 259
 – Netzhaut 212
- Bläuling 396
- Blauringkrake 24
- Blauwal 184
- Blickstabilisierung
 – Bewegungsunschärfe 266
 – Fluginsekten 264
 – optokinetischer Reflex 268
 – Tectum opticum 292
 – vestibulocollischer Reflex 267
 – vestibulookulärer Reflex 267
- Blütenduftstoffe 395
- Blumenthalsches Tarsalorgan 452
- Bodennase 403
- Bodenhoren der Schlangen 149
- Bogengänge 107
 – Ampulle 106
 – Cosinus-Regel 110
 – Differenzsignal 112
 – Größe und Leistung 109
 – Orthogonalität 109, 111
 – Polarisationsvektor 108
 – Polarisationsvektoren 110
 – Reizvektoren 110
 – Rotationsebenen 111
 – Spiegelsymmetrie 111
 – utriculofugale Polarität 110
 – utriculopetale Polarität 110
- Bohnenläuse 327
- Bombykol 322
 – Chemosensillen 322
 – Rezeptoren 323
- Bootsmannsfisch 135
- Bottom-up*-Forschungsansatz 561
- Braunes Langohr 172
- Braunkehl-Nektarvogel 357
- Brückenechse 147
- Brutpflege
 – Brutfleck 461
 – Hügelnester 460
- Buckelwal 184
- Bürzeldrüse 331
- Buntbarsch 132
- Buschbaby 521
- Bussard 192
- C**
- Caenorhabditis elegans* 45
 – Alarmsinn 45
 – Amphiden 378
 – *Berührungssensor* 48
 – Chemosensoren 380
 – Labialsensillen 45
 – MEC-4 47
 – MEC-10 47
 – Nozizeptoren 45
 – Phasmiden 378
 – Riechsystem 378
 – Seitenorgane 379
 – Tastsinn 45
 – Transduktionskanäle 46
 – Tubulin-Cytoskelett 46
 – Verschaltungsmodell 46
- campaniforme Sensillen 94
- Cephalisation 545
- Cercalorgan 51
 – Richtungsselektivität 51
- Cerebralisation 545
- Chamäleon 116, 269
- chemische Ökologie 394
- chemoelektrische Transduktion 427
- Chemosensoren
 – *Caenorhabditis elegans* 380
 – Insekten 344
 – spezialisierte 423
- Chemotaxis 5
 – Befruchtung 319
 – Seeigel 320
- Chiasma opticum 291. *Siehe auch* Sehbahn
- Chinchilla 160
- Choanen 416
- Chordotonalorgane 93, 145
 – Aufbau 139
 – femorales 95
 – Scolopidien 139
- Cochlea 151
 – Aufbau 153
 – cochleärer Verstärker 154
 – endocochleäres Potenzial 156
 – Stria vascularis 156
 – Wanderwelle 154
- Colliculi superiores 291. *Siehe auch* Sehbahn
- computational anatomy
 – Fledermäuse 178
- computational maps* 168. *Siehe auch* neuronale Karten
- Conodonten 112, 222
- Corpus geniculatum laterale 292. *Siehe auch* Sehbahn
- Corti-Organ 151
 – äußere Haarzellen 153
 – Bandsynapsen 157
 – Basilarmembran 151
 – Eigenfrequenz 155
 – Frequenzselektivität 155
 – innere Haarzellen 153
 – Querschnitt 153
 – Reizempfindlichkeit 156
- Cosinus-Regel
 – Bogengänge 110
- Cupiennius coccineus* 83

Stichwortverzeichnis

- Cupiennius salei* 48
- Balzverhalten 85
- Blumenthal'sches Tarsalorgan 451
- Jagdverhalten 50
- Metatarsalorgan 85
- Ortung von Vibrationsignalen 84
- Spaltsensillen 85
- Tastsinn 50
- Vibrationssignale 86
- Cupiennus coccineus* 84

D

- Delfine 185, 542. *Siehe auch* Zahnwale
- D-Haare 54
- dichromatisches Sehen 278
- Dimethylsulfid
 - Leitchemikalie 407
- Disks 246
- Disparität 271. *Siehe auch* Stereopsis
- Domestikation 592
- Doppler-Kompensation 175
- Drehbeschleunigung 108
- Drosophila* 145
 - Antennalloben 389
 - Antennen 387
 - Geruchsstoffrezeptoren 388
 - Geschmacksrezeptoren 343
 - Geschmackssystem 342
 - Labialorgan 342
 - laterale Hörner 393
 - Pharyngealorgan 342
 - Pilzkörper 393
 - Riechsensillen 387, 388
 - Rüsselreflex 342
- Drusenkopf 352
- Duftstoffbindeproteine 413
- Dugong 60
- Durchsichtigkeit 38
- dynamischer Bereich
 - Audiogramm 185
 - Lautstärke 156
 - Photorezeptoren 248
 - Riechkolben 431
 - Riechsystem Insekten 390

E

- Echoortung
 - Fokussierung 174
 - Frequenzen Fledermäuse 174
 - Jagdstrategie 171
 - Melone 185
 - Raamtiefe 172
 - Rufecho 173
 - Zahnwale 185
- Eichelhäher 303
- Eigenbewegung
 - Bildfluss 264
 - optomotorischer Reflex 264
 - Wahrnehmung 260
- Eimersche Organe 69. *Siehe auch* Sternmull
- Eimer'sches Organ 68
- Eissturmvogel 406
- Ektothermie 449
 - und Wahrnehmung 603
- Elefant 72, 180
 - Rüssel 72
- Elefantenrüsselfisch 472
- Elektrocyten 478, 486
 - Nilhechte 479
- Elektroortung
 - Ampullenorgane 475
 - Elektrorezeptoren bei Haien 476
 - Empfindlichkeit 477
 - Knorpelfische 474
- Elektrophysiologie
 - Haarzelle 564
- Elektrophysiologe
 - Stromklemme 563
- Elektrophysiologie 562
 - Ableitung des afferenten Signals 563
 - Aktionsstrom 562
 - elektrisches Feldpotenzial 565
 - Photorezeptor 564
 - Rezeptorstrom 562
 - Riechzelle 564
 - Spannungsklemme 563
 - Tasthaar 566
- Elektroplatten 478
- Elektroretinogramm 265
- Elektrorezeption
 - Cephalofoil 478
- Elektrorezeptor 477, 482, 491
- Elektrosinn
 - Ampullenorgan 481
 - Cephalofoil 477
 - elektrisches Organ 479
 - Elektrocyten 480
 - Gigantocerebellum 485
 - jamming avoidance response 481
 - Keratansulfat 475
 - Knollenorgan 483
 - Kommunikation 480
 - Mormyromast 483
 - Objektwahrnehmung 484
 - räumliche Orientierung 483
 - Schrittmacherzellen 481
 - tuberöses Organ 482
 - Tubulusorgan 483
 - Ursäuger 489
 - Valvula cerebelli 485
 - zentrale Verarbeitung 485
- Emlen-Trichter 504
- Emotion
 - Ausdruck bei Tieren 597
 - bei Säugetieren 596
 - Haushund 596
 - und Gefühl 597
- ENaC-Kanäle 363
- Endhirn 552
- Endothermie
 - und Wahrnehmung 602
- Enterozeption 556
- Entfernungssehen
 - Bewegungsparallaxe 270
 - Bildunschärfe 268, 269
 - durch Bildunschärfe 230
 - Perspektive 268
 - Stereopsis 271
 - Triangulation 268, 271
 - Winkelgeschwindigkeit 270

- entorhinaler Cortex
 - lateral 438
 - Epibranchialorgan 346
 - Erdhörnchen 469
 - Erdmagnetfeld
 - Deklination 497, 498
 - Feldlinien 497
 - Inklination 497, 498
 - Inklinationskompass 499
 - Magnetfeldstärke 499
 - Paramagnetismus 513
 - Positionsinformation 500
 - Erdmännchen 410
 - Erleben 591
 - Ethologie 18, 566
 - adäquater Reiz 566
 - assoziatives Lernen 567
 - Detektionsempfindlichkeit 567
 - klassische Konditionierung 568
 - operante Konditionierung 568
 - Reizschwelle 567
 - Reizunterscheidung 567
 - Eule
 - Hirnstamm 165
 - Hörbahn 169
 - Hörbahnkerne 164
 - Hörraumkarte 167
 - interaurale Intensitätsdifferenz 168
 - interaurale Zeitdifferenz 163
 - Sumpfhöhereule 267
 - Eulen
 - Bartkauz 162
 - Elevationswinkel 163
 - Horizontalwinkel 163
 - Jagdverhalten 162
 - Ohröffnungen 162
 - Schleiereule 163
 - Schnee-Eule 162
 - Waldkauz 113
 - Eurythermie 450
 - Evolution
 - Cephalisation 8
 - Cerebralisation 8
 - Ediacarium 7
 - Gehirn 41
 - Genduplikation 35
 - Kambrium 8
 - Koevolution der Sinne 8
 - Schmerzsystem 524
 - Sinnesorgane 39
 - zentrale Sinnesstrukturen 40
 - exploratives Verhalten 598
- F**
- Facettenauge 222. *Siehe auch* Komplexauge
 - Fadenhaarsensillen 49
 - Richtungsselektivität 50
 - Fadenwurm 46, 379
 - Fangschreckenkrebs 225, 227
 - Riechsensillen 384
 - Farbsehen 273
 - Farbdimensionen 278
 - Farbkonstanz 283
 - Farbraum 282
 - Farbsättigung 279
 - Gegenfarben 282
 - Gegenfarbentzellen 283
 - neutraler Punkt 279
 - Photorezeptoren 278
 - Fechterschnecke 2
 - Feldgrille 141
 - Feldhase 34
 - Fell 52
 - Borstenhaare 52
 - Deckhaare 52
 - Langhaare 52
 - Tasthaare 52
 - Wollhaare 52
 - Felsenleguan 603
 - Fichtekreuzschnabel 354
 - Filterung von Signalen 16
 - Fingertier 70, 71
 - Flamingos 233
 - Fledermäuse 560
 - akustische Fovea 175
 - akustisches Bild 172
 - auditorischer Cortex 177
 - Doppler-Kompensation 176
 - Doppler-Verbreiterung 176
 - Echoortung 171
 - Evolution 171
 - Hörbahn 179
 - Höroptimum 174
 - Nasenaufsätze 175
 - Ortungsruf 172
 - Ortungsrufe 173
 - primärer auditorischer Cortex 178
 - Schallbündelung 174
 - Sonogramme 173
 - Flehmen 337
 - Flimmerfusionsfrequenz
 - Bewegungssehen 264
 - Fliege 265
 - Vergleich 265
 - Flunder 251
 - Flusskrebs 383
 - Formylpeptidrezeptoren 422. *Siehe auch* Geruchsrezeptoren
 - Fovea
 - akustische 174
 - optische 235
 - Frauenlori 357
 - Frequenzdispersion
 - Hörleiste 143
 - Insekten 143
- G**
- Galapagos-Inseln 352
 - Gammaeule 171
 - Ganglienzelle
 - bistratified 263
 - Gegenfarben 283
 - Netzhaut 213
 - retinal, koniozellulär 260
 - retinal, magnozellular 259
 - retinal, parvozellulär 258
 - rezeptives Feld 255, 282
 - Gartenkreuzspinne 90
 - Gegenfarbentneuronen 282
 - Gehirn
 - Ameise 328

- *Drosophila* 385, 393
 - Elefantenrüsselfisch 485
 - Evolution 41
 - Fische 347
 - Fledermaus 173
 - Frosch 292
 - Hirnnerven 551
 - Honigbiene 385, 391
 - Maus 435
 - Mensch 532
 - Nagetier 296
 - Ratte 367
 - Schlange 457
 - Singvogel 126
 - Vögel 293, 514, 539
 - Wirbeltiere 291, 550
 - Gehörknöchelchen 146
 - Geisterpfeifenfische 30, 116
 - Gemeiner Vampir 465
 - Generalisten 395
 - Genom
 - gustatorisch 344, 349, 355
 - olfaktorisch 421
 - Geophagie 362
 - Gepard 120
 - Geruchsfährte 373
 - Geruchsgedächtnis
 - Assoziationsspeicher 441
 - hedonische Bewertung 440
 - Insekten 390
 - Riechobjekte 439
 - Säugetier 438
 - Geruchsrezeptoren
 - Anzahl 421
 - Bindung von Duftstoffen 424
 - Expression 426
 - Expressionszonen 426
 - Formylpeptidrezeptoren 422
 - kombinatorische Codierung 425
 - OR, VR, TAAR 422
 - Struktur 376
 - TAAR 422
 - Wirbeltiere 420
 - Geruchsstoffe
 - Ausbreitung 375
 - Struktur 374
 - Gesang
 - Insekten 96
 - Geschmack
 - *Drosophila* 342
 - Fische 345
 - Geschmacksborsten 342
 - Geschmackspunkte 342
 - Geschmacksrezeptoren 343
 - Raubtiere 359
 - Vögel 358
 - Geschmacksbahn
 - Inselrinde 368
 - Nucleus parabrachialis 367
 - Nucleus solitarius 367
 - Geschmacksknospe 347, 350
 - Säugerzunge 364
 - Geschmackspapille
 - Säugerzunge 364
 - Schlangen 350
 - Geschmacksplatte 349
 - Geschmacksrezeptoren
 - Bitterstoffe 360
 - für appetitive Reize 348
 - Insekten 343
 - Raubtiere 359
 - umami 359
 - Vögel 356
 - Wirbeltiere 348
 - Geschmackszelle 345
 - bitter 366
 - salzig 363
 - sauer 363
 - Typen I, II, III 365
 - Gesichtserkennung 592
 - Gestaltwahrnehmung
 - Riechobjekte 439
 - Sehen 306
 - Gigantothermie 450
 - Giraffe 70
 - Gitterzellen 11
 - Glomeruli 432. *Siehe auch* Riechkolben
 - Antennallobus 388
 - Goldfisch 100
 - Graugänse 496
 - Graupapagei 303
 - Gravitationsbeschleunigung 106
 - Greiforgane 65
 - Greifschwänze 72
 - Kraken 66
 - Rüssel 71
 - Zunge 69
 - Zungen 70
 - Grille 142
 - Grubenotter 455
 - Grüneberg-Ganglion 410
- ## H
- Haarbalg 52. *Siehe auch* Haarfollikel
 - Haarfollikel 53
 - behaarte Haut 54
 - Haarfollikelsensoren 53, 55
 - Haarzellen 97
 - äußere Haarzellen der Cochlea 151
 - Bandsynapsen 158
 - Basilarpapille 150
 - Cosinus-Regel 98
 - Evolution 97
 - innere 156
 - innere Haarzellen der Cochlea 151
 - Kelchsynapsen 97, 108
 - Kinocilien 97
 - Reaktionsgeschwindigkeit 98
 - Richtungsspezifität 98
 - Stereovilli 98, 99
 - Strömungssensoren 98
 - Synapsen Typ-I vs Typ-II 98
 - Tip-Links 98
 - Transduktionskanäle 99
 - Zellaufbau 98
 - Hai
 - Ampullenorgan 475, 476
 - Elektroortung 474
 - Hammerhai 100, 478

Haselmaus 468
 Hassenstein-Reichardt-Detektor 261, 263
 Hawaii-Sichelkleidervogel 354
 hedonische Bewertung
 – Gerüche 436
 – Geschmack 345
 Heidelibelle 15
 Heimchen 50
 – Cerci 50
 Helicotrema 153. *Siehe Auch Cochlea*
 Helmkasuar 353
 Helmpferlhuhn 148
 Herbst-Korpuskeln 70, 94
 Heterothermie 468
 Hirnnerven
 – Übersicht 551
 Höhlensalmmler 101, 308
 Höhlentiere
 – Grottenolm 307
 – Höhlensalmmler 308
 Hörbahn
 – Amphibien 170
 – binaurale Information 165
 – Hirnstamm Eule 165
 – Hörraumkarte 167
 – interaurale Intensitätsdifferenz 167
 – interaurale Zeitdifferenz 165
 – Koinzidenzdetektoren 166
 – Phasenkopplung 164
 – Riesensynapsen 164
 – Säugetiere 170
 – Schleiereule 169
 – Trapezkörper 169
 – Verzögerungsketten 166
 Hörleiste 143
 Hörnerv 153. *Siehe auch Cochlea*
 Hörrinde
 – Fledermäuse 177
 Homologie 583
 Honigbiene 305
 – Antennalloben 389
 – Bienenblumensyndrom 28
 – Elektrosinn 473
 – Fühler/Antennen 386
 – laterale Hörner 391
 – Pilzkörper 391
 – Riechensillen 386
 – Schwänzeltanz 12
 – Sonnenkompass 11
 – visuelle Wahrnehmung 28, 304
 Horizontalzelle
 – Netzhaut 212
 Hufeisennase 175
 Hund 592
 – Atemluft 417
 – Domestikation 592
 – Hörfähigkeit 593
 – klassische Konditionierung 595
 – kognitive Fähigkeiten 594
 – Menschenbezug 596
 – Nasenhöhle 410
 – Riechnische 417
 – Sehfähigkeit 593
 – Trigeminälsystem 412
 Hygrorezeptoren 451
 – Feuchtrezeptor 452
 – Trockenrezeptoren 452
 Hypothermie 468

I

Iwi-Kleidervogel 354
 Impedanzanpassung 39
 Infrarot
 – bolometrischer Rezeptor 454
 – Grubenorgan 455, 457
 – Infrarotrezeptor 453
 – Kontrast 455
 – Lorealgrube 455
 – NIR-, MIR-Spektren 453
 – thermomechanischer Rezeptor 454
 – Wärmebild 456
 Infraschall
 – Elefanten 180
 – Frequenzanteile 181
 – Frequenzbereich 179
 – Kontaktrufe 180
 – Reichweite 180
 – Wale 183
 – Walvokalisation 184
 Innenohr 106
 – amphibische Papille 147
 – Basilarmembran 148
 – Basilarpapillen 148
 – Delfin 183
 – Endolymphe 148
 – Evolution 145
 – Felsenbein 149
 – Fische 129
 – häutiges Labyrinth 109
 – Lagena 145
 – Perilymphe 148
 – Rotationszentrum 111
 – Säugetiere 153
 – Tectorialmembran 148
 – Vestibularorgan 107
 – Vögel 150
 – Wale 187
 Intelligenz 598
 – exploratives Verhalten 599
 – Mustererkennung 600
 – Pfadintegration 600
 – Problemlösung 601
 – soziale 582, 601
 – Werkzeuggebrauch 601
 Introzeptor 556
 Iris 220

J

Jacobson-Organ 333
 Johnston-Organ 94
 – *Drosophila* 144

K

Känguru 159
 Kaltrezeptoren 64
 kambrische Explosion 8
 kambrische Tiere 8
 Kambrium 8
 Kanarienvogel 128
 Karettschildkröten 511
 Kategorisierung 601
 Katta 561
 Katzenwels 346
 Kegelschnecke 193

- Kescherspinne 231
 - Kiefernprachtkäfer 453
 - Kinocilien 97
 - Kiwi 404
 - Schnabelspitze 404
 - Sinnesorgane 405
 - Klapperschlange 456
 - Kleiner Fuchs 501
 - Kleiner Panda 448
 - Kleinhirn
 - Efferenzkopie 485
 - Knochenschall
 - Bartenwale 183
 - Ölkanäle 183, 185
 - Unterkiefer 185
 - Wale 183
 - Koala 333
 - Koboldmaki 241
 - kognitive Ethologie 18
 - Koinzidenzdetektion
 - Bewegungssehen 263
 - Hassenstein-Reichardt-Modell 261
 - Jeffress-Modell 166
 - Riechsystem Fliege 393
 - Kolibri
 - Süßgeschmack 356
 - Kombinationsnase 400
 - kombinatorische Codierung
 - Riechsystem Insekten 390
 - Kommunikation 23
 - bei Reviermarkierung 28
 - in der Vogelbalz 29
 - durch Mimik 24
 - Kommunikationsnetze 26
 - Melittophilie 28
 - mit Menschen 592
 - Signale 23
 - und Ritualisierung 30
 - und Tarnung 30
 - Komplexauge 222
 - Adaptation 250
 - afokale Optik 243
 - Fangschreckenkrebs 225, 227
 - Größe 224
 - Laminaneuronen 244
 - Lichtadaptation 243
 - neurale Superposition 244
 - Ommatidium 222
 - Scheinpupille 225
 - Scheinpupillen 225
 - skotopisches Sehen 241
 - Spiegeloptik 224
 - Struktur 222
 - Konditionierung 581
 - bedingter Reiz 595
 - klassische 595
 - neutraler Reiz 595
 - operante Konditionierung 596
 - unbedingter Reiz 595
 - Kontrastverstärkung
 - Frequenzauflösung Hören 156
 - Gegenfarben 282
 - Kanten 256
 - Netzhaut 212
 - Riechkolben 432
 - Riechsystem Insekten 390
 - Temperatursinn 465
 - Korallen-Kammuschel 193
 - Korallenriff 274
 - Krake 67
 - Nervensystem 548
 - Netzhaut 213
 - Krause-Korpuskeln 69
 - Kristallkegel 222
 - Kupferkopf 455
 - Kurzschnabeligel 492
- ## L
- Lagena 149
 - Vögel 149
 - Lanzettendigungen 53, 58
 - Larynx 123
 - Aufbau 123
 - Bartenwal 184
 - laterale Hörner
 - Verhalten 393
 - laterale Inhibition
 - Netzhaut 254
 - Laubfrosch 195
 - Laubheuschrecke 143
 - Leuchtkäfer 312
 - Libelle 15, 82
 - Lichtpolarisation 284. *Siehe auch* Polarisationssehen
 - Löwe 599
 - Lorenzini'sche Ampullen 475, 476
 - lyriforme Organe 85
- ## M
- Machsche Streifen 256
 - Maculaorgane 103
 - Macula lagena 149
 - Macula neglecta 130
 - Macula sacculi 106
 - Macula utriculi 106
 - Otokonien 104
 - Otolithen 104
 - Otolithenmembran 105
 - Polarisation 106
 - Polarisationsvektoren 106
 - Striola 106
 - Mähnenrobbe 418
 - Mähnenwolf 28
 - Magnetsinn
 - Cryptochrom 514
 - Eichung 506
 - Emlen-Trichter 504
 - Lichtabhängigkeit 514
 - Magnetit 513
 - Magnetosom 516
 - Meeresschildkröte 510
 - Merritt-Spulen-System 505
 - Partikelhypothese 516
 - Permanentmagnet 513
 - Radikalpaarkonzept 514
 - spektrale Selektivität 515
 - Superparamagnetismus 513
 - tatsächliche Verbringung 507
 - virtuelle Verbringung 507
 - Vögel 503
 - Wendemarken 510
 - Makrelen 289

Maori-Glockenhonigfresser 357
 Maskenweber 24
matched filters 16. *Siehe auch* angepasste Filter
 Maulwurf 583
 Maulwurfsgrille 583
 Maxillarpalpen 387
 Mechanorezeptoren 53, 86
 – A β -RA-LTMR 53
 – A β -SA1-LTMR 54
 – A δ -LTMR 54
 – C-LTMR-Sensoren 56
 – Eimer'sche Organe 69
 – Feld-LTMR-Sensoren 56
 – Herbst-Korpuskeln 70
 – Krause-Korpuskeln 69
 – Meissner-Korpuskeln 64
 – Merkel-Zellen 63
 – Pacini-Korpuskeln 64
 – Ruffini-Korpuskeln 64
 – Schnurrhaare 56
 – Spaltsensillen 85
 – Tastscheibe 64
 – Transduktionskanäle 65
 mechanosensitive Ionenkanäle 45, 65
 Medulla oblongata 550
 Meerechse 351
 Meissner-Korpuskeln 64
 Melanopsin 260
 Mengenwahrnehmung 581
 Merkel-Zellen 54, 63
 Mesothermie 450
 Metatarsalorgan 85
 Mimik 195
 Mittelhirn 74, 550
 – Colliculi inferiores 74
 – Nucleus intercollicularis 74
 – somatosensorische Information 74
 – Tectum opticum 291, 292
 – Torus semicircularis 74
 – Vierhügelpatte 170
 Mittelohr
 – Columella 145, 147
 – Delfin 185
 – Druckausgleich mit Pharynx 148
 – Elefanten 180
 – Eustachi-Röhre 148
 – Gehörknöchelchen 147
 – Impedanzanpassung 147
 – Mittelohrreflex 176
 – Schallübertragung 146
 Modellorganismus 577
 – Entwicklungsmodell 577
 – Funktionsmodell 579
 – kognitives Modell 580
 – Neuronales Modell 578
 Modellsysteme 579
 Modiolus 151. *Siehe auch* Schnecken spindle
 monochromatisches Sehen 277
 Mosaikjungfer 225
 Moschustier 605
 mucociliärer Komplex 414
 Müller-Zelle
 – Netzhaut 213
 Mustererkennung 600

N

Nachtsehen
 – Komplexaugen 243, 250
 – relative Öffnung 242
 – Stäbchendominanz 245
 – Stäbchenkonvergenz 246
 – Stäbchen-Photorezeptoren 245
 – Summation von Lichtreaktionen 248
 Nacktmull 61
 – Lebensweise 61
 – Vibrissen 62
 Nasengrube 397
 Nasenhöhle
 – Hund 410
 – Luftströmung 417
 – Nagetiere 410
 – Riechnische 417
 – Säugetiere 418
 Nasenmuräne 397
 Nasenspiegel 62
 Nashornleguan 148
 Nautilus 42
 – Lochkameraauge 217
 Navigation 507
 – magnetische Wendemarken 510
 – Meeresschildkröte 510
 – tatsächliche Verbringung 507
 – Taube 507
 – virtuelle Verbringung 507
 Nebenorgan 94
 nektarivore Vögel 357
 Neonsternschnecke 381
 Nervensysteme
 – Cycloneuralia 546
 – Fadenwürmer 545
 – Gliederfüßer 547
 – Nesseltiere 544
 – Netzwerkaktivität 543
 – parallele Datenverarbeitung 544
 – Plattwürmer 545
 – Reflexe 543
 – Ringelwürmer 547
 – Verhaltenssteuerung 543
 – Weichtiere 548
 – Wirbeltiere 550
 Netzhaut
 – äußere 213
 – Area centralis 234
 – Area centralis retinae 233
 – Augenfächer 234
 – Bewegungssehen 262
 – blinder Fleck 234
 – circadiane Regulation 254
 – elektrotone Erregungsleitung 214
 – evers 213
 – Fovea centralis 234
 – innere 213
 – invers 213
 – Konvergenz 245
 – laterale Inhibition 212, 254
 – neuronale Verschaltungen 253
 – Rundmäuler 212
 – Signalfluss 252

- Neukaledonienkrähe 602
 Neunauge 212
 Neuromasten 99
 – Cupula 100
 – Kanalneuromasten 101
 – Oberflächenneuromasten 100
 neuronale Karten 10, 76
 – Colliculi superiores 294
 – Entfernungskarte 178
 – Hörkarte 164
 – Hörraumkarte 167
 – Infrarot 458
 – Kalibrierung durch Tectum opticum 168
 – Magnetnavigation 509
 – Navigation 507
 – Seekarte 510
 – Tectum opticum 291
 noxische Reize 521
 nozifensive Reflexe 523
 nozifensives Verhalten 523
 Nozizeption
 – Allodynie 530, 531
 – Axonreflex 529
 – CGRP 529
 – Gate-Control-Theorie 530
 – Hyperalgesie 528
 – spinale Verschaltung 529, 530
 – Substanz P 529
 – und Immunsystem 528
 – und Schmerz 523
 Nozizeptor
 – Aplysia 524
 – A δ -Faser 525
 – Blutegel 524
 – *C. elegans* 524
 – C-Faser 525
 – *Drosophila* 524
 – Entzündung 528
 – Evolution 524
 – Neunauge 524
 – Neuropeptide 529
 – Opioidrezeptoren 534
 – periphere Sensibilisierung 528
 – pseudounipolar 527
 – sensorische Endigung 525, 526
 – Transduktionskanäle 526
 – und Immunsystem 528
 – Wirbeltiere 525
 Nuchalorgan 546
 Nüstern 418
 Nystagmus 268
- O**
- Objektbewegung
 – Detektion 261
 – Wahrnehmung 260
 Objekterkennung 600
 Objektklassifizierung 581
 Objektkonstanz 581
 Objektkontrast
 – visuell 255
 Ocellen 226
 – Lage 226
 – optischer Gleichgewichtssinn 226
- Octopus 67
 – Nervensystem 548
 – Netzhaut 213
 Öltröpfchen
 – Absorptionsspektren 276
 – Filterfunktion 276
 – Zapfen 276
 Ohrenqualle 104
 Ohrmuscheln 158
 – Beweglichkeit 159
 – Fledermäuse 172
 – Frequenzdispersion 160
 – Interferenz 160
 – Richtungshören 159
 – Trichterform 158
 Olfactomedin 413
 olfaktorische Rezeptoren 422. *Siehe auch* Geruchsrezeptoren
 olfaktorisches Genom
 – epigenetische Kontrolle 425
 – Gencluster 426
 – Genvielfalt 422
 – monoallelische Expression 426
 – verschiedener Tiere 421
 Ommatidium 222
 – Aufbau 214
 operante Konditionierung 596. *Siehe auch* Konditionierung
 Opercularapparat 146
 – Oberflächenwellen 88
 Opsin
 – Evolution 275, 280
 – Opsingenfamilien 275
 – Stammbaum 275
 – Struktur 202
 – Typen, Kladen 273
Ormia ochracea 142
 Ortszellen 11
 Osmorezeptor 556
 Ostariophysi 132
 Otokonien 131
 – Knorpelfische 131
 Otolithen 131
 – Knochenfische 131
 Otolithenmembran 104. *Siehe auch* Maculaorgane
 – Otolithenorgane 109
 Otophysa 132. *Siehe auch* Weber'scher Apparat
- P**
- Pacini-Korpuskeln 64, 94
 Pallium 74
 – dorsaler ventrikulärer Kamm 75
 – Tastsinnesinformation 74
 Pantophagie 341
 Paradiesvogel 29
 parallele Signalverarbeitung
 – auditorischer Cortex 178
 – neuronale Netze 544
 – Riechhirn Insekten 392
 parallele Verarbeitung
 – Sehbahn 299
 Partikelbewegungen
 – *Drosophila* 144
 – in Fisch-Maculae 131
 – in *Sepia*-Statocysten 136
 Patch-Clamp-Methode 563, 564

- Paukenblase 149
 - Delfin 185
 - Paukenplatte 183
 - Wale 183
 - Perirezeptorstrukturen 35
 - Perzept 569
 - Bewegungspzept 570
 - Individuum 571
 - Selbst 571
 - sensorisches Bewusstsein 569
 - Pfadintegration 600
 - Pfeilschwanzkrebs 231
 - Pferd 593
 - Kopfhaltung 115
 - Pheromone
 - Alarmpheromone 325
 - Allomon 326
 - Amphibien 329, 334
 - Definition 323
 - Fische 333
 - Pheromonrezeptoren 335, 336
 - Primer-Pheromone 324
 - Releaser-Pheromone 325
 - Reptilien 330
 - Säugetiere 334
 - Spurpheromon 325
 - Stoffgruppen 329
 - Territorialität 332
 - Vogel 331
 - vomeronasales System 333
 - Phonotaxis 144
 - Bootsmannfisch 134
 - Photocyten 312
 - photopisches Sehen 239. *Siehe auch* Tagsehen
 - Photorezeptor
 - Adaptation 248, 249
 - Aufbau 203
 - ciliär 203
 - Dunkelstrom 205
 - Lichtreaktion 205
 - Öltröpfchen 276
 - Reaktionsspektrum 273
 - rhabdomer 203
 - Sehzyklus 210
 - spektrale Eigenschaften 278
 - Zapfen und Stäbchen 246
 - Zapfen vs Stäbchen 247
 - Phototaxis 6, 210
 - Phototransduktion
 - Insekten 207
 - Stäbchen 208
 - Phytophagie 341
 - Piezokanäle 45
 - Pigmentzellen 210
 - Borstenwurm 211
 - Pilzkörper
 - *Drosophila* 393
 - Evolution 41
 - Honigbiene 391
 - Kenyon-Zellen 391
 - Pinna 160
 - Pinselschwanzbeutler 57
 - piriformer Cortex
 - dendritische Verbindungen 441
 - Verschaltung 437
 - Plakoden 40
 - Polarisationssehen 285
 - bei Insekten 286
 - bei Sardellen 288
 - Fangschreckenkrebs 288
 - Nutzung 285
 - Polarisationsgrad 287
 - Polarisationsmuster 287
 - Polarisationswinkel 287
 - Pol-Neuronen 290
 - Tintenfische 289
 - und Farbkonstanz 284
 - Unterdrückung 284
 - Polarotaxis 286
 - polychromatisches Sehen 281
 - polymodale Integration 551, 571
 - Elektrosinn 485
 - gustatorischer Cortex 368
 - Hörbahn 168
 - Kontexterkenkung 544
 - olfaktorische Tuberkel 436
 - Pilzkörper 392
 - räumliche Orientierung 503
 - Sehbahn 292
 - polymodale Intergration
 - Infrarotsinn Schlangen 458
 - Präadaptation 29
 - Prestin 154
 - cochleärer Verstärker 155
 - Elektromotilität 154
 - Knock-out 155
 - Problemlösung 601
 - Propriozeption 93
 - Propriozeptor 556
 - Pulvinar 292. *Siehe auch* Sehbahn
 - Pupille 220
 - Pupillenform 220
 - Putzergarnele 138
- ## Q
- Qualiaproblem 569
- ## R
- Radnetzspinne 82
 - Rauchschwalbe 504
 - Rebhuhn 372
 - reduktionistische Ansätze 579
 - Retina 211. *Siehe auch* Netzhaut
 - Retinal
 - Dichroismus 201
 - Elektronensystem 201
 - Lichtabsorption 200
 - Photoisomerisierung 201
 - Rhodopsin 202
 - Schiff-Base 202
 - Retinotopie
 - Thalamus 295
 - Retinula 214, 222
 - rezeptives Feld
 - Annäherungsdetektor 258
 - Gegenfarben 283
 - Kantendetektor 257, 258
 - ON-Zentrum-Ganglienzelle 255
 - Richtungsdetektor 258
 - thalamocorticale Neuronen 297
 - V1-Rindeneuronen 297

- Rhabdom 222
 - Struktur 215
 - Rhabdomer
 - spiralförmig 285
 - rhabdomere Photorezeptoren
 - Aufbau 203
 - Sehzyklus 210
 - Transduktion 207
 - Rhinophoren 381
 - Rhodopsin
 - Dichte 205
 - Eigengrau 248
 - Evolution 200
 - Membranlage 204
 - Photoaktivierung 202
 - Schiff-Base 202
 - Sehzyklus 210
 - Struktur 202
 - thermische Stabilität 246
 - Varianten 273
 - Rhopalien 103
 - Rhythmusgenerator 579
 - Richtungshören
 - Eulen 161
 - Fische 133
 - Hörraumkarten 168
 - Insekten 142
 - interaurale Zeitdifferenz 165
 - Jeffress-Modell 166
 - Koinzidenzdetektoren 165, 166
 - Ohrmuscheln 161
 - Tympanalorgane 139
 - Verzögerungsketten 166
 - Riechcilie
 - Adaptation 428
 - Struktur 419
 - Transduktion 428
 - Transduktionsorganell 420
 - Riechepithel
 - Fische 398
 - Fläche 415
 - Lage 416
 - Landwirbeltiere 413
 - neuronale Stammzellen 415
 - Reptilien 402
 - Riechhirn 435
 - olfaktorische Tuberkel 436
 - piriformer Cortex 436
 - Riechkolben
 - Aktivitätsmuster 434
 - Aufbau 429
 - Büschelzellen 432, 433
 - Körnerzellen 434
 - Konvergenz 430
 - Kurzaxonzellen 432
 - Mitralzellen 433
 - Neuromodulation 443
 - periglomeruläre Zellen 432
 - Projektionsgebiete 435
 - rekurrente Inhibition 433
 - Riechnische
 - Hund 417
 - Kröten 401
 - Riechobjekt 439
 - Riechsystem
 - adulte Neurogenese 443
 - Amphibien 401
 - Evolution 399
 - Insekten 389
 - Knochenfische 396
 - Knorpelfische 399
 - periphere Adaptation 428
 - Reptilien 403
 - Säugetiere 413
 - Vögel 406, 408
 - zentrale Adaptation 435
 - Riechzelle
 - Adaptation 428
 - Adenosinrezeptorzelle 399
 - adulte Neurogenese 415
 - Kappenneuron 399
 - Konvergenz 431
 - Kryptenneuron 398
 - mikrovillär 398
 - Populationen 426
 - Struktur 419
 - Transduktionsprozess 427
 - Riesenasen 546
 - Riesenschildkröte 351
 - Ringelnatter 350, 403, 449
 - Ritualisierung 29
 - Rochen
 - Ampullenorgan 475
 - Elektroortung 474
 - Zitterrochen 489
 - Röhrenaugen 310
 - Röhrennasen
 - Riechsinn 406
 - Rotfuchs 373
 - Rotkehlchen 502
 - Inklinationskompass 506
 - Rückenmark 74, 549
 - Hinterstrangbahn 74
 - nozizeptive Verschaltung 530
 - Projektionsneuronen 74
 - Schichten des Hinterhorns 74
 - spinale Netzwerke 74
 - Spinalganglien 73
 - Rückenschwimmer 92
 - *Notonecta glauca* 92
 - tarsales Scolopidialorgan 92
 - Ruffini-Korpuskeln 64
- ## S
- Säbelschnäbler 354
 - Salienz 27
 - Salzhunger 361
 - Sandskorpion 86, 88
 - Haarsensillen 87
 - Vibrationsortung 87
 - Sardelle 288
 - Schabrackenschakal 25, 26
 - Schall 125
 - dispersive Schallausbreitung 127
 - Longitudinalwelle 129
 - Schallausbreitung 126
 - Schallphysik 128
 - Scharfsehen 232
 - Komplexauge 238
 - Minimum separabile 236
 - Sehschärfe 236
 - Winkelsehschärfe 236

- Scheinklaue
 – Vibrationsdetektion 90
 Scheitelgrube 130
 Schimpanse 25
 Schimpansen 53, 340
 Schleie 133
 Schleiereule 163
 Schleimaal 212
 Schmerzhemmung
 – endogen 534
 – Endorphin 534
 – Noradrenalin 534
 – Opioidrezeptoren 534
 – periaquäduktales Grau 533
 Schmerzlinderung
 – Cyclooxygenase 535
 – Opiode 535
 Schmerzmimik 537
 – Pferd, Maus 537
 Schmerzsysteme
 – absteigende Bahnen 534
 – Amphibien, Reptilien 539
 – Besonderheiten 522
 – cervicothalamischer Weg 531
 – Fische 539
 – Invertebraten 539
 – Nachweis bei Tieren 536
 – Schmerzbahnen 532
 – spinohypothalamischer Weg 531
 – spinomesencephaler Weg 531
 – spinoretikulärer Weg 531
 – spinothalamischer Weg 531
 – trigeminaler Weg 531
 – Vögel 539
 Schmerzverhalten 536
 Schnabeltier 490
 – Schnabelorgan 491
 Schneckengang 153. *Siehe auch* Cochlea
 Schnecken spindle 151
 Schnee-Eule 162
 Schutzverhalten 521
 Schwänzeltanz 12. *Siehe auch* Honigbiene
 Schwarzspecht 354
 Schwimmblase 131
 – als Drucksensor 131
 – Weber'scher Apparat 133
 Scolopidien 93, 139, 140, 143, 145
 Seebär 60
 Seeigel 320
 Seekuh 60
 Seepferdchen 73, 116, 570
 Sehbahn
 – Chiasma opticum 293
 – colliculo-thalamisch 295
 – Eichhörnchentyp 294
 – koniozellulär 294
 – Konvergenz 297
 – magnozellular 294
 – parvozellulär 294
 – primäre Sehrinde V1 298
 – Primaten 294
 – Primatentyp 294
 – retino-thalamisch 295
 – Sehnervenkreuzung 291
 – Sehstrahlung 297
 – Tectum opticum 291
 – Vögel 293
 Sehfeld
 – binokular 271
 – Kaninchen 235
 Sehrinde
 – Farbsäule 298
 – Gennari-Streifen 298
 – Hyperkolumne 298
 – okuläre Dominanzsäule 298
 – Orientierungssäule 298
 – primäre, V1 298
 – Richtungsselektivität 297
 – visuelle Objekterkennung 299
 – visuelle Raumerkennung 299
 Sehschärfe
 – Auflösungsvermögen 236
 – Komplexauge 238
 – Minimum separabile 237
 – Sehwinkel 237
 Sehzyklus 209. *Siehe auch* Photorezeptor
 Seidenspinner 322
 Seitenliniensystem 101
 – Neuromasten 101
 – Seitenlinienkanäle 101
 – Strömungsfeld 102
 – Strömungsrichtung 100
 Sektorspinne 83
 – Signalfaden 90
 Semiochemikalien 323
 Sensillen 138
 – Bitterborsten 344
 – Borstensensillen 327
 – Fadenhaarsensillen 327
 – Grubenkegelsensillen 327
 – gustatorische Sensillen 342
 – Kegelsensillen 327
 – Kuppelsensillen 327
 – Süßborsten 344
 – Wettersensillen 451
 Sensoren 6, 36
 sensorische Ökologie 18
 Sensorium 4
 Septalorgan 416
 Siamang 122
 Siebbein 409
 Siebenschläfer 358
 Siedleragame 521
 Signale
 – aposematisch 24
 – Locksignal 28
 – Östrussignal 27
 Signalmischungen 323
 Simultankontrast
 – schwarzweiss 257
 Singvögel 125
 – arttypische Gesänge 124
 – Gehirn 126
 – Sonagramm 128
 – Syrinx 127
 Sinnesorgane
 – Evolution 39
 – Perirezeptorstrukturen 7, 565
 – Strukturanpassungen 38
 Sinneszellen
 – Polarität 35
 – primäre, sekundäre 7
 – Sensoren 36
 skotopisches Sehen 239. *Siehe auch* Nachtsehen

Stichwortverzeichnis

- Stäbchenkonvergenz 245
 - Somatosensorik
 - Tastsinneszellen 53
 - somatosensorischer Cortex
 - Areal PV 79
 - Gyrus postcentralis 78
 - primärer 78
 - sekundärer 78
 - Somatotopie 79
 - Somatotopie 76
 - Barrelcortex 79
 - somatosensorischer Cortex 76
 - Thalamus 76
 - Sonnenkompass 11
 - Sonnenlicht
 - biologische Nutzung 199
 - Photoperiodizität 195
 - Polarisationsgrad 287
 - Wellenlängenbereich 195
 - Spaltsensillen 84, 85
 - Spezialisten 395
 - Spinnennetze 83
 - Lateralvibrationen 90
 - Longitudinalvibrationen 90
 - Radnetzspinnen 90
 - Sektorspinne 83
 - Signalfaden 83
 - Transversalvibrationen 90
 - Vibrationssignale 83
 - Spiralganglion 153. *Siehe auch Cochlea*
 - Springspinnen 228
 - Augensysteme 228
 - Gewächshausspringspinne 228
 - nordamerikanische Springspinne 228
 - Sehfeld 229
 - Sehschärfe 228
 - Sehsystem 229
 - Teleskopoptik 229
 - Vibrationssinn 86
 - Sprotte 100
 - Stabschrecke 579
 - Stäbchen
 - Aufbau 203
 - Konvergenz 246
 - Lichtempfindlichkeit 246
 - Lichtreaktion 205
 - Phototransduktion 208
 - retinale Verschaltung 253
 - Sehzyklus 210
 - skotopisches Sehen 245
 - Statocysten 104
 - Cephalopoden 136
 - Kalmar 137
 - Mollusken 103
 - Statokonien 104
 - Statolithen 104
 - Zehnfüßkrebse 103
 - Stechmücke 394
 - Steinadler 354, 580
 - Steinfliege 102
 - Stenothermie 450
 - Stereocilien 97. *Siehe auch Stereovilli*
 - Stereopsis 271
 - absolute Distanzinformation 272
 - Disparität 272
 - relative Distanzinformation 273
 - Vergenzwinkel 272
 - Stereovilli 98. *Siehe auch Haarzellen*
 - Sternmull 44, 68
 - Eimer'sche Organe 69
 - Sternorgan 68, 69
 - Sternorgan 68
 - Stichling 83
 - Stielaugenfliegen 194
 - Streifenkiwi 404
 - Stria vascularis 153
 - Strickleiternnervensystem 546
 - Stridulation 89, 96
 - Feldgrillen 141
 - Subgenualorgan 93, 143
 - Subjektivität
 - der Wahrnehmung 4
 - Leiderfahrung 537
 - subjektive Erfahrung 562
 - Substratschall 57
 - Amphibien 146
 - Elefanten 181
 - Insekten 138
 - Sumpfohreule 267
 - Superpositionsauge
 - afokale Optik 224, 243
 - neurales 224
 - optisches 223
 - skotopisches Sehen 243, 244
 - Spiegeloptik 224
 - Syrinx 124
 - Luftsäcke 127
 - Stimmlippen 124
- ## T
- TAAR 422. *Siehe auch Geruchsrezeptoren*
 - Tagssehen
 - Helladaptation 248
 - Zapfendominanz 245
 - Tapetum lucidum 223, 224, 228, 288
 - Tarnung 30, 570
 - Tasthaare 49
 - Blutsinus 57
 - Funktion 58
 - Tastsensillen
 - Richtungsselektivität 51
 - Tastsinn 45
 - behaarte Haut 52
 - *C. elegans* 45
 - Eimer'sche Organe 69
 - Insekten 48
 - Säugetiere 52
 - Sohlenhaut 63
 - spinaler Weg 73
 - spinales System 75
 - Spinnen 48
 - Sternmull 68
 - Trigeminalsystem 76
 - unbehaarte Haut 62
 - Tastsinneszellen 73
 - Dermatome 74
 - Hinterhorn 74
 - Proteinkomplex 47
 - somatosensorische Neuronen 73
 - Spinalganglion 74
 - Spinalnerven 74

Taube
 – Rucken 115
 Taubenschwänzchen 345
 Taufliege 145
 Tectum opticum 291. *Siehe auch* Sehbahn
 Teichfrosch 123, 349
 tetrachromatisches Sehen 280
 Thalamus 74
 – Corpus geniculatum laterale 296
 – Nucleus reticularis thalami 296
 – Nucleus rotundus 292
 – Pulvinar 293, 296
 – seitlicher Kniehöcker 293
 – Tastinformation 75
 – thalamocorticale Neuronen 296
 Theory of Mind 582, 598
 – Theory of Animal Mind 598
 Thermometerhuhn 460
 Thermorezeptoren 65
 – Insekten 452
 – Kaltrezeptoren 452, 463
 – Spinnen 452
 – Transduktionskanäle 464
 – Wärmefluss 462
 – Warmrezeptoren 452, 463
 Tiefsee-Anglerfisch 309
 Tiefseefische 311
 Tiefseetiere 310
 – Augen 311
 – Photophore 311
 Tigerhai 476
 Tintenfisch 136
 Tip-Links 99
 Tonotopie 143
 – Hörleiste bei Insekten 143
top-down-Forschungsansatz 561
 Torpor 468
 Transduktionskanal
 – cGMP-gesteuert 208
 – MEC-4 48
 – MEC-10 48
 – mechanosensitiv 66
 – Piezo 2 63
 – TMC 99
 – TRP 207
 – TRPL 207
 Transduktionskomplex 35
 Triboelektrizität 473
 Trichobothrien 48
 – Trägermembran 49
 trichromatisches Sehen 279
 Trigeminiernerv 76
 – Hundense 412
 – Trigeminalganglion 76
 – Trigeminalkerne 76
 Trigeminiernervensystem
 – nasal 411
 Tripus 132. *Siehe auch* Weber'scher Apparat
 Troglomorphie 307
 Trommelfell 146
 – Reptilien, Vögel 148
 Trophobiose 326
 Tropotaxis 403
 TRP-Kanäle
 – Phosphorylierung 528
 – TRPA1 344, 524, 527
 – TRPC2 334

– TRPC5 527
 – TRPM3 527
 – TRPM5 347, 365
 – TRPM8 463, 527
 – TRPV1 358, 464, 466, 527
 Truthahngerier 408
 Türkisnaschvogel 357
 Tymbalorgan 96
 Tympanalorgane 138
 – Amplitudenmodulation 141
 – Druckdifferenzen 139
 – interauralen Laufzeitdifferenz 140
 – interaurale Pegeldifferenz 140
 – Lage 140
 – Phasenmodulation 141
 – Richtungshören 139
 – Tracheen 139
 – Tympanum 139

U

Uhrgene 11
 Uhu 580
 Ultraschall
 – Fledermäuse 173
 – Hörsinn Delfine 185
 – Zahnwale 185
 Urwal 182

V

Vampirfledermaus
 – Geschmackssinn 359
 – Temperatursinn 465
 vegetatives Nervensystem 552
 – afferenter Teil 555
 – enterisches Nervensystem 555
 – Neurotransmitter 555
 – Organsteuerung 555
 – Parasympathicus 554
 – Sympathicus 554
 – Wirbeltiere 553
 Verhaltensforschung 566. *Siehe auch* Ethologie
 Verstärkung
 – biochemisch 37
 – elektrisch 36
 – mechanisch 37
 – neuronal 37
 verzweigte Korpuskeln 72
 Vestibularorgan 106, 109
 – Bogengänge 107
 – Crista ampullaris 106, 107
 – Endolymphe 106
 – Felsenbein 107
 – Führung der Blickachse 112
 – Lage- und Bewegungssinn 112
 – Maculaorgane 104
 – Macula sacculi 106
 – Macula utriculi 106
 – Utriculus 106
 – Wale 187
 Vestibularsystem 112
 – multimodale Integration 113
 – optokinetische Reflex 115
 – Rucken 115
 – Vestibulariskerne 113

Stichwortverzeichnis

- vestibulookulärer Reflex 114
- vestibulospinaler Reflex 114
- Vibrationen 83
 - Biegewellen 89
 - Kommunikationsnetzwerk 96
 - Kontaktvibrationen 93
 - Love-Wellen 88
 - Nahfeldvibrationen 93
 - Oberflächenwellen 86
 - Rayleigh-Wellen 86
 - Störsignale 97
 - Vibrationswellen 96
 - Vibroklinotaxis 97
 - Wasserwellen 91
- Vibrationsrezeptoren 94
 - Herbst-Korpuskeln 95
 - Hörleiste 94
 - Insekten 93
 - Johnston-Organ 95, 144
 - Pacini-Korpuskeln 95
 - Spinnen 85
 - Wasserläufer 91
 - Wirbeltiere 94
- Vibrissen 56, 59, 79
 - Feinstruktur 59
 - Mechanorezeptoren 58
 - Nacktmull 61
 - Robben 58
 - Rüsselspitze 72
 - Säugetiere 62
 - Seekühe 60
 - Vibrissennerv 58
- Viscerozeption 556. *Siehe auch* Enterozeption
- Vogelgehirn
 - Gesangslernen 124
 - Gesangszentrum 126
 - tectofugaler Weg 293
 - thalamofugaler Weg 293
 - visueller Wulst 293
- Vogelschnäbel 354
- Vogelspinne 48
- Vogelzungen 355
- Vokalisation 123
 - Bartenwale 185
 - Kehlkopf (Larynx) 123
 - Zahnwale 186
- vomeronasales Organ 333
 - Fehlen bei Altweltaffen 336
 - Lage 337
 - Säugetiere 334
 - Struktur 336
 - V1/V2-Rezeptoren 334
 - vomeronasale Neuronen 334, 336

W

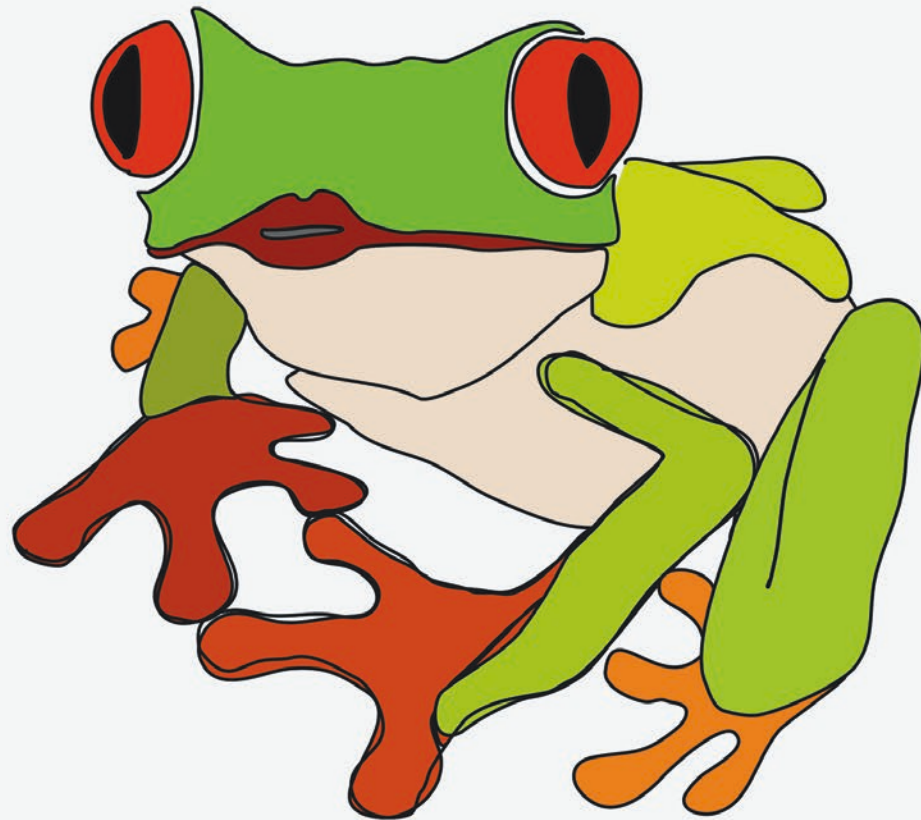
- Wahrnehmung
 - einfacher Reize 603
 - Generalisierung 306
 - Gestaltkonzept 301
 - Honigbiene 304
 - Kategorisierung 306
 - Objekterkennung 300
 - Objekt Konstanz 301
 - Objektwahrnehmung 570
 - optische Täuschungen 304

- Perzept 569
- Raamtiefe 303
- Scheinkonturen 303
- Selbsterkennung im Spiegel 571
- sensorisches Bewusstsein 569
- Umwelt und Gegenwelt 300
- vergleichende Aspekte 306
- visuell 299
- von Objektdynamik 603
- von Objekten 603
- von Objektqualität 603
- Wahrnehmungselemente 23
- Zahlenverständnis 306
- Zeit und Raum 10
- Wahrnehmungselemente 23
- Waldameise 327
- Waldkauz 113
- Wale
 - Infraschall 184
 - Kehlkopf 185
 - Knochenschall 182
 - Lärmbelastung 187
 - Schallleitung 183
 - Ultraschall 186
 - Vestibularorgan 187
 - Walevolution 182
 - Zahnwale 185, 186
- Walross 60
- Wanderwelle 154
 - Vibrationsmaximum 154
- Warmrezeptoren 64
- Wasserfledermaus 171
- Wasserläufer 82, 91
 - Gerris lacustris 91
 - Trichobothrien 91
- Weber'scher Apparat 132
- Weinbergschnecke
 - Riechsystem 382
 - Tentakel 382
- Weißwal 187
- Wellen 86. *Siehe auch* Vibrationen
- Werkzeuggebrauch 602
- Winkerkrabbe 138
- Winterschlaf 468
- Wolf 22
- Wolfspinne 231
- Wüstenheuschrecke 94

Z

- Zahnwale 185. *Siehe auch* Wale
- Zander 397
- Zapfen
 - Aufbau 203
 - Lichtreaktion 205
 - Öltröpfchen 276
 - OFF-Weg 253
 - ON-Weg 253
 - Schnelligkeit 246
 - Sehzyklus 210
 - S-, M-, L-Zapfen 273, 282
- Zauneidechse 401
- Zaunkönig 467, 572
- Zebrafisch 578
 - Embryonen 578
- Zibetkatze 332

- Ziesel 469
- Zitteraal 486
 - elektrische Leistung 488
 - elektrische Organe 487
- Zitterrochen 489
- Zoophagie 341
- Zoophilie-Syndrom 473
- Züngeln 402
- Zugunruhe 504
- Zugvögel
 - Eichung des Magnetsinnes 506
 - Emlen-Trichter 503
 - Inklinationskompass 505, 506
 - Zugunruhe 503
- Zwergspitzmaus 439
- Zwischenhirn 551
 - Praetectum 292
 - Thalamus 164, 169, 179, 292
- Zwischenorgan 143



Die neue Springer Lehrbuchplattform für dein Biologiestudium

Mit Karteikarten, Prüfungsfragen und Videos für Bachelor- und Masterstudium

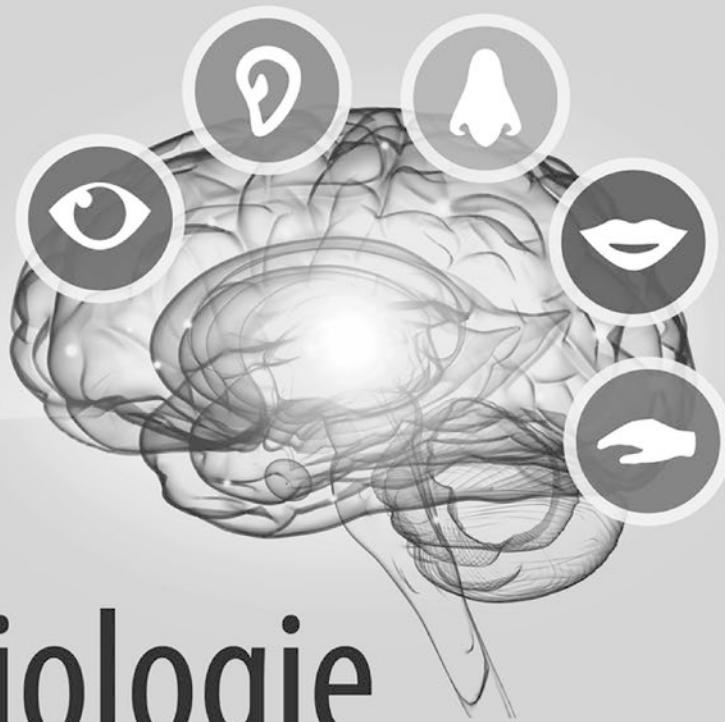
- Viel unterwegs, wenig am Schreibtisch?
- Kurz vor der Prüfung und noch keinen Überblick?
- Noch nicht das passende Lehrbuch gefunden?

Kein Problem, hier findet ihr einen Überblick über unser Lehrbuchprogramm, Lernkarten zu den einzelnen Lehrbüchern, ein umfangreiches Lexikon, Quizfragen, interessante, thematisch passende Youtube-Videos, unsere Facebook News und vieles mehr. Und für Dozenten gibt es jede Menge Materialien für die Lehre.

lehrbuch-biologie.springer.com



Stephan Frings · Frank Müller



Biologie der Sinne

Vom Molekül
zur Wahrnehmung

 Springer

Jetzt im Springer-Shop bestellen:
springer.com/978-3-662-58349-4

