

Herausgegeben von Michael Gewecke

Mit Beiträgen von:

Werner Backhaus

Jürgen Boeckh

Detlef Bückmann

Norbert Eisner

Gerta und Günther Fleissner

Michael Gewecke

Kurt Hamdorf

Klaus Hubert Hoffmann

Franz Huber

Otto Kraus

Randolf Menzel

Thomas Roeder

270 Abbildungen, 21 Tabellen



Gustav Fischer Verlag

Stuttgart • Jena • New York • 1995

Inhaltsübersicht

	Seite
1 Stoffwechsel K.H.Hoffmann	1
1.1 Ernährung und Verdauung	1
1.2 Atmung und aerober Stoffwechsel	12
1.3 Anaerober Stoffwechsel	30
1.4 Kreislauf	34
1.5 Exkretion und Wasserhaushalt	42
1.6 Thermoregulation und Gefrierschutz	51
1.7 Biolumineszenz	60
2 Fortpflanzung und Entwicklung K.H.Hoffmann	69
2.1 Fortpflanzungstypen und Entwicklungszyklen	70
2.2 Struktur und Funktion der Fortpflanzungsorgane	74
2.3 Embryonalentwicklung	82
2.4 Postembryonale Entwicklung	90
2.5 Exogene Einflüsse	99
3 Hormonale Regulation D. Bückmann	111
3.1 Hormonbildende und -abgebende Organe und Gewebe	113
3.2 Hormone	120
3.3 Transport- und Wirkungsmechanismen der Hormone	128
3.4 Hormonal gesteuerte Funktionskreise	132
3.5 Praktische Anwendungen der Insektenhormone	151
4 Motorik M. Gewecke	155
4.1 Skelett-Muskel-System	156
4.2 Körperbewegung	165
4.3 Extremitätenbewegung	169
4.4 Flug	179
4.5 Bewegungskontrolle durch mechanische Sinnesorgane	198

5	Akustische Kommunikation N. Eisner und F. Huber	217
5.1	Verhaltenskontext der Lautäußerungen	217
5.2	Lauterzeugung und ihre neuronalen Grundlagen	218
5.3	Wahrnehmung und Erkennung der Laute	226
5.4	Kopplung von Lauterzeugung und Lauterkennung	244
5.5	Ausblicke auf künftige Forschung	247
6	Sehen K.Hamdorf	251
6.1	Komplexauge und Ocellus	251
6.2	Ultrastruktur und Funktionsweise der Sehzellen	269
6.3	Farben- und Polarisationssehen	293
6.4	Sehbahn	304
7	Chemische Sinne J.Boeckh	313
7.1	Bedeutung und Leistung der chemischen Sinne	314
7.2	Chemische Sinnesorgane	332
7.3	Chemosensorische Bahnen	346
8	Orientierung R.Menzel	353
8.1	Wahrnehmung: Von den Leistungen der Sinnesorgane zum Verhalten	354
8.2	Orientierung im Raum	363
8.3	Orientierung in der Zeit	379
8.4	Lernen und Gedächtnis	387
9	Kommunikation im Insektenstaat R. Menzel	413
9.1	Kommunikationssysteme im Sozialverband	413
9.2	Bienentanz	414
10	System der Insekten O. Kraus	429
10.1	Phylogenetisches System	429
10.2	Stammesgeschichte der Insekten	430
	Sachregister	437

1 Stoffwechsel

K.H. Hoffmann

Einleitung	1
1.1 Ernährung und Verdauung	1
1.1.1 Nahrungsbedarf und Nahrungsquellen	1
1.1.1.1 Nahrungsbedarf	2
1.1.1.2 Natürliche Nahrungsquellen	2
1.1.1.3 Synthetische und halbsynthetische Diäten	3
1.1.1.4 Essentielle Nahrungsbestandteile	3
1.1.2 Nahrungsaufnahme- und Verdauungsorgane	4
1.1.2.1 Mundwerkzeuge	4
1.1.2.2 Darmtrakt	5
1.1.3 Nahrungsaufnahme und Nahrungsverwertung	6
1.1.3.1 Mechanismen der Nahrungsaufnahme	7
1.1.3.2 Nahrungspassage und Nahrungsverwertung	7
1.1.4 Verdauung und Resorption	8
1.1.4.1 Verdauungsenzyme des Mitteldarms	8
1.1.4.2 Symbiotische Mikroorganismen	10
1.1.4.3 Resorption	10
1.1.4.4 Defäkation	11
1.2 Atmung und aerober Stoffwechsel	12
1.2.1 Tracheen und Tracheolen	12
1.2.2 Physikalische Kieme	14
1.2.3 Plastronatmung	15
1.2.4 Tracheenkiemen und Hautatmung	15
1.2.5 Gastransport im Tracheensystem	16
1.2.5.1 Diffusionstheorie der Atmung	16
1.2.5.2 Ventilation	17
1.2.5.3 Diffusiv-konvektiver Gasaustausch durch die Stigmen	17
1.2.5.4 Diffusiv-konvektiver Gastransport im Gewebe	18
1.2.6 Sauerstoffverbrauch und Stoffwechselraten	18
1.2.6.1 Abhängigkeit vom Sauerstoffangebot	19
1.2.6.2 Temperaturabhängigkeit des Stoffwechsels	19
1.2.6.3 Entwicklung und Alter	22

1.2.6.4	Aktivität und Tagesrhythmik	24
1.2.6.5	Kontrolle des Sauerstoffverbrauchs.	24
1.2.7	Aerobe Energiegewinnung in der Flugmuskulatur.	24
1.2.7.1	Kohlenhydratoxidation.	25
1.2.7.2	Fettoxidation	26
1.2.7.3	Aminosäureoxidation.	28
1.2.8	Der Fettkörper als Energiequelle.	29
1.2.9	Hungerstoffwechsel.	29
1.2.10	Energiestoffwechsel im Insectengehirn.	29
1.3	Anaerober Stoffwechsel	30
1.3.1	Biotopbedingte Anaerobiose.	30
1.3.1.1	Anatomische und physiologische Anpassungen.	30
1.3.1.2	Biochemische Anpassungen.	31
1.3.2	Funktionsbedingte Anoxie.	33
1.3.3	Entwicklungsbedingter anaerober Stoffwechsel.	33
1.3.3.1	Entwicklung der Flugmuskulatur.	33
1.3.3.2	Diapausestoffwechsel.	33
1.3.4	Anoxie und Gehirnstoffwechsel.	34
1.4	Kreislauf	34
1.4.1	Das System des Hämolymphtransports.	35
1.4.1.1	Diaphragmen.	35
1.4.1.2	Dorsalgefäß.	35
1.4.1.3	Akzessorische pulsierende Organe.	36
1.4.2	Mechanismen der Hämolymphezirkulation.	36
1.4.2.1	Kontrolle des Herzschlags.	37
1.4.2.2	Hämolymphezirkulation und Hämolymphtdruck.	37
1.4.3	Beschaffenheit der Hämolymphe.	38
1.4.3.1	Chemische Zusammensetzung des Plasmas.	38
1.4.3.2	Hämocyten.	39
1.4.4	Aufgaben der Hämolymphe.	40
1.4.4.1	Transportmilieu.	40
1.4.4.2	Stoffspeicherung und hydrostatischer Druck.	40
1.4.4.3	Koagulation.	41
1.4.4.4	Abwehrfunktionen.	41
1.5	Exkretion und Wasserhaushalt	42
1.5.1	Struktur der Exkretionsorgane.	42
1.5.2	Funktion der Exkretionsorgane.	44
1.5.2.1	Harnbildung.	44
1.5.2.2	Reabsorption.	45
1.5.2.3	Hormonale Steuerung.	46
1.5.2.4	Akzessorische Funktionen.	47
1.5.3	Stickstoffexkretion.	47
1.5.3.1	Harnsäure.	47

1.5.3.2	Ammoniak	47
1.5.3.3	Harnstoff und andere Stickstoffverbindungen	48
1.5.3.4	Exkretspeicherung	48
1.5.4	Pericardialzellen und Nephrocyten	49
1.5.5	Wasserhaushalt	49
1.5.5.1	Wasseraufnahme und Wasserverlust	49
1.5.5.2	Osmoregulation bei Wasserinsekten	50
1.6	Thermoregulation und Gefrierschutz	51
1.6.1	Individuelle Thermoregulation	51
1.6.1.1	Thermoregulatorische Verhaltensweisen	52
1.6.1.2	Morphologische Anpassungen	54
1.6.1.3	Physiologische Regulation der Körpertemperatur	55
1.6.2	Soziale Thermoregulation	56
1.6.3	Ökologische Aspekte der Thermoregulation	57
1.6.4	Gefrierschutz	58
1.7	Biolumineszenz	60
1.7.1	Verbreitung im Insektenreich	60
1.7.2	Mechanismus der Biolumineszenz bei Leuchtkäfern	62
1.7.3	Lichtintensität und Kontrolle der Lichtemission	63
1.7.4	Biolumineszenz und Sehen	63
1.7.5	Biologische Funktion des Leuchtens	64
1.7.5.1	Sexualkommunikation bei Leuchtkäfern	64
1.7.5.2	Interspezifische Leuchtcommunication	65
	Literatur zu 1.	65

2 Fortpflanzung und Entwicklung

K. H. Hoffmann

	Einleitung	69
2.1	Fortpflanzungstypen und Entwicklungszyklen	70
2.1.1	Sexuelle Fortpflanzung	70
2.1.2	Geschlechtsbestimmung	71
2.1.3	Parthenogenese	72
2.1.4	Ungeschlechtliche Vermehrung	73
2.2	Struktur und Funktion der Fortpflanzungsorgane	74
2.2.1	Männliche Geschlechtsorgane und Spermatogenese	74
2.2.2	Weibliche Geschlechtsorgane und Oogenese	75

2.2.3	Sexuelle Reifung	77
2.2.3.1	Vitellogenese	77
2.2.3.2	Chorionbildung	80
2.2.3.3	Sexuelle Reifung der Männchen	80
2.2.4	Begattung, Besamung und Befruchtung	81
2.2.5	Oviposition	82
2.3	Embryonalentwicklung	82
2.3.1	Primitiventwicklung	84
2.3.1.1	Eizellaktivierung	84
2.3.1.2	Furchung	84
2.3.1.3	Keimblätterbildung und Beginn der Segmentierung	85
2.3.2	Organentwicklung	87
2.3.3	Schlüpfen	87
2.3.4	Physiologie der Embryonalentwicklung	88
2.3.4.1	Stoffwechsel der Eizelle und des Embryos	88
2.3.4.2	Temperatur und Embryogenese	89
2.3.4.3	Endokrine Aspekte der Embryonalentwicklung	89
2.3.5	Besondere Formen der Embryonalentwicklung	90
2.4	Postembryonale Entwicklung	90
2.4.1	Wachstum	90
2.4.1.1	Cytologie des Wachstums	91
2.4.1.2	Wachstumsverlauf	91
2.4.1.3	Wachstum und Stoffwechsel	92
2.4.2	Häutungen	92
2.4.2.1	Feinbau des Integuments und Cuticulabildung	92
2.4.2.2	Häutungsverlauf	94
2.4.2.3	Koordination des Häutungsablaufs	94
2.4.3	Metamorphose	95
2.4.3.1	Histogenese	95
2.4.3.2	Histolyse	96
2.4.3.3	Hypermetamorphose	96
2.4.3.4	Neotenie	96
2.4.3.5	Stoffwechseländerungen während der Metamorphose	96
2.4.4	Regeneration	97
2.4.5	Postmetabole Entwicklung	97
2.5	Exogene Einflüsse	99
2.5.1	Temperatur	99
2.5.2	Photoperiode	103
2.5.2.1	Diapausestadien in der Entwicklung	104
2.5.2.2	Diapause-Induktion und -Termination	104
2.5.2.3	Saisondimorphismus	106
2.5.3	Nahrung	106
2.5.4	Populationsdichte	106
2.5.5	Interspezifische Interaktionen	107
	Literatur zu 2	107

3 Hormonale Regulation

D. Bückmann

Einleitung	111
3.1 Hormonbildende und -abgebende Organe und Gewebe	113
3.1.1 Neurosekretorische Zellen	113
3.1.2 Neurohämalorgane	116
3.1.3 Periphere endokrine Organe	119
3.1.3.1 Neuroendokrine Drüsen	119
3.1.3.2 Periphere endokrine Gewebe	119
3.2 Hormone	120
3.2.1 Amine	120
3.2.2 Peptide	120
3.2.3 Steroide	126
3.2.4 Juvenoide	127
3.3 Transport- und Wirkungsmechanismen der Hormone	128
3.3.1 Transportproteine	128
3.3.2 Wirkungsmechanismen	129
3.3.3 Folgeprozesse und biologische Funktionen	130
3.3.4 Hormonale Wechselwirkungen	131
3.4 Hormonal gesteuerte Funktionskreise	132
3.4.1 Myotrope Wirkung auf die Muskulatur der inneren Organe	132
3.4.2 Metabolische Hormonwirkungen	133
3.4.2.1 Osmoregulation	133
3.4.2.2 Regulation des Kohlenhydratstoffwechsels	134
3.4.2.3 Regulation des Fettstoffwechsels	135
3.4.3 Chromatotrope Hormonwirkungen	135
3.4.3.1 Ontogenetische Farbwechsel	135
3.4.3.2 Morphologische Farbanpassungen und Dichroismen	136
3.4.3.3 Morphologische Farbwechsel	138
3.4.3.4 Physiologische Farbwechsel	139
3.4.4 Hormonale Entwicklungssteuerung	140
3.4.4.1 Häutungen und Metamorphose	140
3.4.4.2 Geschlechtliche Differenzierung	144
3.4.4.3 Gonadenreifung und Fortpflanzung	144
3.4.4.4 Individuelle Entwicklungsmodifikationen	148
3.5 Praktische Anwendungen der Insektenhormone	151
3.5.1 Hormone und Hormonanaloga	151
3.5.2 Antihormone	152
Literatur zu 3.	152

4 Motorik

M. Gewecke

Einleitung155
4.1 Skelett-Muskel-System156
4.1.1 Skelett156
4.1.2 Gelenke157
4.1.3 Muskel159
4.1.3.1 Struktur159
4.1.3.2 Aktivierung160
4.1.3.3 Mechanik und Energetik164
4.2 Körperbewegung165
4.2.1 Kopfbewegung165
4.2.2 Abdomenbewegung166
4.3 Extremitätenbewegung169
4.3.1 Antennenbewegung170
4.3.2 Beinbewegung171
4.3.2.1 Bewegung eines Beins171
4.3.2.2 Laufen173
4.3.2.3 Schwimmen175
4.3.2.4 Springen177
4.4 Flug179
4.4.1 Mechanik der Flügelschlagbewegung180
4.4.2 Flugmuskulatur und Steuerung der Flügelschlagbewegungen186
4.4.2.1 Neurogener Rhythmus187
4.4.2.2 Myogener Rhythmus190
4.4.3 Steuerung des Fluges im Raum192
4.4.3.1 Auslösung und Aufrechterhaltung des Fluges193
4.4.3.2 Steuerung der Translation193
4.4.3.3 Steuerung der Rotation195
4.5 Bewegungskontrolle durch mechanische Sinnesorgane198
4.5.1 Berührungs- und Druck-Sinnesorgane199
4.5.2 Dehnungs-Sinnesorgane204
4.5.3 Schwerkraft-Sinnesorgane205
4.5.4 Beschleunigungs-Sinnesorgane208
4.5.5 Strömungs-Sinnesorgane211
4.5.6 Vibrations- und Schall-Sinnesorgane212
Literatur zu 4214

5 Akustische Kommunikation

N. Eisner und F. Huber

Einleitung	217
5.1 Verhaltenskontext der Lautäußerungen	217
5.2 Lauterzeugung und ihre neuronalen Grundlagen	218
5.2.1 Biomechanik der Stridulation	218
5.2.2 Neuromuskuläre Grundlagen der Lauterzeugung	220
5.2.3 Sensorische Kontrolle und zentralnervöse Mustergenese	221
5.2.3.1 Ausschaltversuche bei Feldheuschrecken und Grillen	221
5.2.3.2 Thorakale Mustergeneratoren und die Rolle des Gehirns	223
5.3 Wahrnehmung und Erkennung der Laute	226
5.3.1 Verhaltensphysiologische Experimente zur Struktur des Lautschemas (AAM).	227
5.3.1.1 Antwortgesänge bei Feldheuschrecken	227
5.3.1.2 Phonotaxis bei Grillen	228
5.3.2 Neurobiologie der Lautwahrnehmung	229
5.3.2.1 Hörorgane und ihre Leistungen	229
5.3.2.2 Organisation der Hörbahn	233
5.3.2.3 Parallele Erregungsverarbeitung in der Hörbahn von Feldheuschrecken	235
5.3.2.4 Nervöse Filter für artspezifische Lautmuster im Bauchmark und im Gehirn	235
5.3.3 Lokalisation der Schallquelle	236
5.3.3.1 Vorstellungen zum Richtungshören	237
5.3.3.2 Richtungsempfindlichkeit der Ohren	237
5.3.3.3 Schallorten bei Grillen	240
5.3.3.4 Schallorten und Mustererkennung bei Heuschrecken	242
5.4 Kopplung von Lauterzeugung und Lauterkennung	244
5.4.1 Kreuzungsversuche bei Grillen	244
5.4.2 Kreuzungsversuche bei Feldheuschrecken	245
5.5 Ausblicke auf künftige Forschung	247
5.5.1 Notwendigkeit bioakustischer Forschung im Freiland	247
5.5.2 Kombination der Akustik mit anderen Sinnessystemen	247
5.5.3 Hormone und akustische Kommunikation	248
5.5.4 Individuelles Erkennen als Plastizität in der akustischen Kommunikation	248
Literatur zu 5.	249

6 Sehen

K. Hamdorf

Einleitung	251
6.1 Komplexauge und Ocellus	251
6.1.1 Variation des Komplexaugenprinzips	253
6.1.1.1 Appositionsauge	254
6.1.1.2 Neutrales Superpositionsauge	258
6.1.1.3 Optisches Superpositionsauge	260
6.1.1.4 Tracheentapetum und Pupille des Superpositionsauges	262
6.1.2 Steuerung der Pigmentwanderung	263
6.1.3 Antireflexbeläge und Schillerfarben	264
6.1.4 Retinomotorische Reaktionen	264
6.1.5 Tag-Nacht-rhythmische Reaktionen der Augen	265
6.1.6 Spektrale Abschirmung der Rhabdome durch Ommochrome und Pteridine	266
6.1.7 Binokulare Gesichtsfelder der Facettenaugen	268
6.2 Ultrastruktur und Funktionsweise der Sehzellen	269
6.2.1 Parakristalline Struktur der Rhabdomere und molekulare Bauelemente der Mikrovilli	269
6.2.2 Sehfärbstoffe	270
6.2.2.1 Sehfärbstoffmolekül	270
6.2.2.2 Modulation der spektralen Sensitivität der Sehfärbstoffe durch Antennenpigmente	273
6.2.2.3 Photoreaktionen der photoreversiblen Sehfärbstoffsysteme	275
6.2.3 Biochemie und Biophysik der Rezeptorerregung	277
6.2.3.1 Biochemische Verstärkerkaskade der Photorezeptoren	277
6.2.3.2 Selbstabschirmung und spektrale Empfindlichkeit der Sehzellen	280
6.2.3.3 Ionale Mechanismen der Rezeptorerregung und Mechanismen der Adaptation	283
6.3 Farben- und Polarisationssehen	293
6.3.1 Farbsehen	293
6.3.2 Polarisationsanalyse	300
6.4 Sehbahn	304
Literatur zu 6	310

7 Chemische Sinne

J.Boeckh

Einleitung	313
7.1 Bedeutung und Leistung der chemischen Sinne	314
7.1.1 Geschmackssinn und Nahrungswahl	314
7.1.2 Gerüche und Information über die Entfernung	319
7.1.3 Chemische Sinne und Kommunikation	322
7.1.3.1 Sexuallockstoffe	322
7.1.3.2 Soziale Kommunikation	326
7.1.4 Chemoorientierung, das Auffinden chemischer Reizquellen	329
7.1.4.1 Duftspuren	329
7.1.4.2 Orientierung in Duftfahnen	330
7.2 Chemische Sinnesorgane	332
7.2.1 Struktur und Inventar	332
7.2.2 Transport der Moleküle zu den Sinneszellen	336
7.2.3 Reiz-Erregungs-Transduktion	337
7.2.4 Zeitverlauf der Antwort	339
7.2.5 Quantitativer Arbeitsbereich chemischer Sinneszellen	340
7.2.6 Neurale Codierung von chemischen Reizen	341
7.3 Chemosensorische Bahnen	346
7.3.1 Neuroanatomische Übersicht	346
7.3.2 Olfaktorische Zentren des Antennallobus	346
7.3.3 Protocerebrum und absteigende Bahnen	349
Literatur zu 7.	349

8 Orientierung

R. Menzel

Einleitung	353
8.1 Wahrnehmung: Von den Leistungen der Sinnesorgane zum Verhalten	354
8.1.1 Was ist Wahrnehmung?	354
8.1.2 Experimentelle Analyse von Wahrnehmung	356
8.1.3 Direkte Wege zwischen Reiz und Reaktion: Die Rolle der Sinnesorgane	357
8.2 Orientierung im Raum	363
8.2.1 Wegintegration	365
8.2.2 Navigation nach dem Himmelskompaß	367
8.2.3 Entfernungsmessung	371
8.2.4 Pilotieren nach Landmarken	372
8.2.5 Angepaßte sensorische Filter: Das Prinzip der neuronalen Ökonomie	375
8.2.6 Wanderzüge von Insekten	377
8.3 Orientierung in der Zeit	379
8.3.1 Rhythmen und das Konzept der inneren Uhr	379
8.3.2 Zeitgedächtnis und zeitkompensierte Orientierung	383
8.3.3 Orientiertheit in der Zeit	386
8.4 Lernen und Gedächtnis	387
8.4.1 Niedere, nicht-assoziative Verhaltensplastizität	389
8.4.1.1 Habituation (Gewöhnung)	389
8.4.1.2 Sensibilisierung (Erhöhung der Reaktionsbereitschaft)	389
8.4.2 Assoziatives Lernen	389
8.4.2.1 Klassische Konditionierung	390
8.4.2.2 Instrumentelle (operante) Konditionierung	394
8.4.2.3 Signallernen	394
8.4.2.4 Manipulatorisches Lernen	396
8.4.3 Beobachtungslernen	399
8.4.4 Prägung	400
8.4.5 Umfang des Lernens und einsichtiges Lernen	400
8.4.6 Gedächtnis	401
8.4.7 Physiologische Grundlagen von Lernen und Gedächtnis	404
8.4.8 Engramm auf der Netzwerkebene	405
8.4.9 Engramm auf der zellulären Ebene	407
Literatur zu 8	410

9 Kommunikation im Insektenstaat

R. Menzel

9.1	Kommunikationssysteme im Sozialverband	413
9.2	Bientanz	414
	Literatur zu 9.	427

10 System der Insekten

O. Kraus

	Einleitung	429
10.1	Phylogenetisches System	429
10.2	Stammesgeschichte der Insekten	430
10.2.1	Schwestergruppen	430
10.2.2	Basale Dichotomien innerhalb der Insecta	431
10.2.3	Dichotomien innerhalb der Pterygota	432
10.2.3.1	Basale Verzweigung	432
10.2.3.2	Stammesgeschichte und System der Neoptera	433
	Literatur zu 10.	436