

# Physiologie

Herausgegeben von  
**Hans-Christian Pape**  
**Armin Kurtz**  
**Stefan Silbernagl**

Begründet von Rainer Klinke und Stefan Silbernagl  
Über 800 Farbillustrationen von  
Rüdiger Gay und Astried Rothenburger

7. Auflage



**Thieme**

# Übersicht

1	Wer liest schon Einleitungen?	26
2	Funktion und Interaktion von Zellen	39
3	Membranpotenzial und Signalübertragung in Zellverbänden	86
4	Muskulatur	133
5	Das Herz	171
6	Das Kreislaufsystem	214
7	Blut: Ein flüssiges Organsystem	267
8	Atmung	304
9	Säuren-Basen-Haushalt	366
10	Die Funktion der Nieren	380
11	Salz- und Wasserhaushalt	440
12	Funktion des Magen-Darm-Trakts, Energiehaushalt und Ernährung	474
13	Wärmehaushalt und Temperaturregulation	567
14	Endokrines System	586
15	Sexualfunktionen, Schwangerschaft und Geburt	636
16	Leistungsphysiologie	672
17	Somatoviszerale Sensibilität	701
18	Hören und Sprechen: Kommunikation des Menschen	736
19	Gleichgewichts-, Lage- und Bewegungssinn	757
20	Sehsystem und Augenbewegungen	770
21	Geschmack und Geruch	805
22	Sensomotorische Systeme: Körperhaltung und Bewegung	820
23	Neurovegetative Regulation	865
24	Integrative Funktionen des Gehirns	884
25	Wachheit und Schlaf: Rhythmen des Gehirns im Muster des Elektroenzephalogramms	923
26	Psychophysik	941
27	Blut-Hirn-Schranke, Liquor cerebrospinalis, Hirndurchblutung und Hirnstoffwechsel	949
28	Reifung, Altern und Tod	964
29	Maßeinheiten, Kurven und ein wenig Mathematik	976
	Anhang	987
	Normalwerte	988
	Sachverzeichnis/Abkürzungsverzeichnis	993





# Physiologie

**Herausgegeben von  
Hans-Christian Pape, Armin Kurtz, Stefan Silbernagl**

**begründet von Rainer Klinke und Stefan Silbernagl**

Mit Beiträgen von

Bernhard Brenner  
Gerhard Burckhardt  
Andreas Draguhn  
Heimo Ehmke  
Ulf Eysel  
Joachim Fandrey  
Jörg Geiger  
Michael Gekle  
Kerstin Göbel  
Axel Gödecke  
Ulrike Kämmerer  
Malte Kelm  
Christoph Korbmacher  
Theresia Kraft  
Ulrike Krämer  
Michael Kühl

Armin Kurtz  
Heiko J. Luhmann  
Heimo Mairbäurl  
Karl Meßlinger  
Sven G. Meuth  
Thomas Münte  
Hans Oberleithner  
Hans-Christian Pape  
Ralf Paschke  
Anja Bondke Persson  
Pontus B. Persson  
Lorenz Rieger  
Jürgen Schrader  
Stefan Silbernagl  
Dominique Singer  
Barbara Walzog

Illustrationen von Rüdiger Gay und Astrid Rothenburger

7., vollständig überarbeitete und erweiterte Auflage

830 Abbildungen

Georg Thieme Verlag  
Stuttgart • New York

# Impressum

## *Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek*

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

1. Auflage 1994
2. Auflage 1996/2000
3. Auflage 2001
4. Auflage 2003
5. Auflage 2005
6. Auflage 2010
1. italienische Auflage 1999
1. russische Auflage nach der 4. dt. Auflage 2004
1. portugisische Auflage 2006
2. italienische Auflage 2012

**Wichtiger Hinweis:** Wie jede Wissenschaft ist die Medizin ständigen Entwicklungen unterworfen. Forschung und klinische Erfahrung erweitern unsere Erkenntnisse, insbesondere was Behandlung und medikamentöse Therapie anbelangt. Soweit in diesem Werk eine Dosierung oder eine Applikation erwähnt wird, darf der Leser zwar darauf vertrauen, dass Autoren, Herausgeber und Verlag große Sorgfalt darauf verwandt haben, dass diese Angabe **dem Wissensstand bei Fertigstellung des Werkes** entspricht.

Für Angaben über Dosierungsanweisungen und Applikationsformen kann vom Verlag jedoch keine Gewähr übernommen werden. **Jeder Benutzer ist angehalten**, durch sorgfältige Prüfung der Beipackzettel der verwendeten Präparate und gegebenenfalls nach Konsultation eines Spezialisten festzustellen, ob die dort gegebene Empfehlung für Dosierungen oder die Beachtung von Kontraindikationen gegenüber der Angabe in diesem Buch abweicht. Eine solche Prüfung ist besonders wichtig bei selten verwendeten Präparaten oder solchen, die neu auf den Markt gebracht worden sind. **Jede Dosierung oder Applikation erfolgt auf eigene Gefahr des Benutzers.** Autoren und Verlag appellieren an jeden Benutzer, ihm etwa auffallende Ungenauigkeiten dem Verlag mitzuteilen.

Ihre Meinung ist uns wichtig! Bitte schreiben Sie uns unter

[www.thieme.de/service/feedback.html](http://www.thieme.de/service/feedback.html)



© 2014, 1994 Georg Thieme Verlag KG  
Rüdigerstr. 14  
70469 Stuttgart  
Deutschland  
[www.thieme.de](http://www.thieme.de)

Printed in Germany

Zeichnungen: Atelier Gay + Rothenburger, Sternenfels  
Umschlaggestaltung: Thieme Verlagsgruppe  
Umschlaggrafik: Martina Berge, Stadtbergen unter Verwendung eines Fotos von © Péter Mács – Fotolia.com  
Satz: Druckhaus Götz GmbH, Ludwigsburg  
Druck: Aprinta Druck GmbH, Wemding

Geschützte Warennamen (Warenzeichen ®) werden nicht immer besonders kenntlich gemacht. Aus dem Fehlen eines solchen Hinweises kann also nicht geschlossen werden, dass es sich um einen freien Warennamen handelt. Das Werk, einschließlich aller seiner Teile, ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwendung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen oder die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

ISBN 978-3-13-796007-2

1 2 3 4 5 6

Auch erhältlich als E-Book:  
eISBN (PDF) 978-3-13-151497-4  
eISBN (epub) 978-3-13-168317-5

# Anschriften

## Herausgeber

Prof. Dr. med. Armin **Kurtz**  
Institut für Physiologie  
Universität Regensburg  
Universitätsstr. 31  
93053 Regensburg  
armin.kurtz@vkl.uni-regensburg.de

Prof. Dr. rer. nat. Hans-Christian **Pape**  
Institut für Physiologie I  
Westfälische Wilhelms-Universität Münster  
Robert-Koch-Str. 27a  
48149 Münster  
Hans-Christian.Pape@ukmuenster.de

Prof. Dr. med. Stefan **Silbernagl**  
Institut für Physiologie  
der Universität Würzburg  
Röntgenring 9  
97070 Würzburg  
stefan.silbernagl@mail.uni-wuerzburg.de

## Mitautoren

Dr. med. Anja **Bondke Persson**  
Charité-Universitätsmedizin  
Institut für Vegetative Physiologie  
Charitéplatz 1  
10117 Berlin

Prof. Dr. med. Bernhard **Brenner**  
Medizinische Hochschule Hannover  
Institut für Molekular- und Zellphysiologie  
Carl-Neuberg-Str. 1  
30625 Hannover

Prof. Dr. Gerhard **Burckhardt**  
Institut für Physiologie  
Universität Göttingen  
Humboldtallee 23  
37073 Göttingen

Prof. Dr. med. Andreas **Draguhn**  
Institut für Physiologie und  
Pathophysiologie Universität Heidelberg  
Im Neuenheimer Feld 326  
69120 Heidelberg

Prof. Dr. Heimo **Ehmke**  
Institut für Physiologie  
Universität Hamburg  
Martinistr. 52  
20251 Hamburg

Prof. Dr. med. Ulf **Eysel**  
Institut für Physiologie  
Ruhr-Universität Bochum  
Universitätsstr. 150  
44801 Bochum

Prof. Dr. med. Joachim **Fandrey**  
Institut für Physiologie  
Universität Duisburg-Essen  
Universitätsklinikum Essen  
Hufelandstr. 55  
45147 Essen

Prof. Dr. rer. nat. Jörg **Geiger**  
Charité-Universitätsmedizin Berlin  
Institut für Neurophysiologie  
Charitéplatz 1  
10117 Berlin

Prof. Dr. med. Michael **Gekle**  
Julius-Bernstein-Institut für Physiologie  
Universität Halle-Wittenberg  
Magdeburger Str. 6  
06112 Halle

Dr. med. Kerstin **Göbel**  
Klinik für Neurologie  
Albert-Schweitzer-Campus 1  
48149 Münster

Prof. Dr. rer. nat. Axel **Gödecke**  
Institut für Herz- und Kreislaufphysiologie  
Universität Düsseldorf  
Universitätsstr. 1  
40225 Düsseldorf

Prof. Dr. med. Malte **Kelm**  
Klinik für Kardiologie, Pneumologie und Angiologie  
Universität Düsseldorf  
Moorenstr. 5  
40225 Düsseldorf

Prof. Dr. med. Christoph **Korbmacher**  
Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg  
(FAU)  
Institut für Zelluläre und Molekulare Physiologie  
Waldstr. 6  
91054 Erlangen

Prof. Dr. rer. nat. Theresia **Kraft**  
Medizinische Hochschule Hannover  
Institut für Molekular- und Zellphysiologie  
Carl-Neuberg-Str. 1  
30625 Hannover

Prof. Dr. rer. nat. Ulrike **Krämer**  
Universitätsklinikum Schleswig-Holstein  
Klinik für Neurologie  
Ratzeburger Allee 160  
23562 Lübeck

Prof. Dr. rer. hum. biol. Ulrike **Kämmerer**  
Universitätsklinikum Würzburg  
Frauenklinik  
Josef-Schneider-Str. 4  
97080 Würzburg

Prof. Dr. Michael **Kühl**  
Institut für Biochemie und  
Molekulare Biologie Universität Ulm  
Albert-Einstein-Allee 11  
89081 Ulm

Prof. Dr. rer. nat. Heiko J. **Luhmann**  
Institut für Physiologie  
Universitätsmedizin Mainz  
Duesbergweg 6  
55128 Mainz

Prof. Dr. phil. Heimo **Mairbäurl**  
Universitätsklinikum Heidelberg  
Medizinische Klinik VII, Sportmedizin  
Im Neuenheimer Feld 410  
69120 Heidelberg

Prof. Dr. Dr. med. Sven G. **Meuth**  
Klinik für Neurologie und Institut für Physiologie I –  
Neuropathophysiologie  
Albert-Schweitzer-Campus 1  
48149 Münster

Professor Dr. Karl **Meßlinger**  
Universität Erlangen  
Institut für Physiologie und Pathophysiologie  
Universitätsstr. 17  
91054 Erlangen

Prof. Dr. med. Thomas **Münte**  
Universitätsklinikum Schleswig-Holstein  
Campus Lübeck  
Klinik für Neurologie  
Ratzeburger Allee 160  
23562 Lübeck

Prof. Dr. med. Hans **Oberleithner**  
Institut für Physiologie  
Universität Münster  
Robert-Koch-Str. 27b  
48149 Münster

Prof. Dr. med. Ralf **Paschke**  
Universitätsklinikum Leipzig  
Department für Innere Medizin und Dermatologie  
Klinik für Endokrinologie und Nephrologie  
Liebigstr. 20  
04103 Leipzig

Prof. Dr. Pontus B. **Persson**  
Charité-Universitätsmedizin  
Institut für Vegetative Physiologie  
Charitéplatz 1  
10117 Berlin

PD Dr. med. Lorenz **Rieger**  
Krankenhaus Landshut-Achdorf  
Frauenklinik  
Achdorfer Weg 3  
84036 Landshut



Prof. Dr. med. Jürgen **Schrader**  
Institut für Molekulare Kardiologie  
Universität Düsseldorf  
Universitätsstr. 1  
40225 Düsseldorf

Prof. Dr. rer. nat. Barbara **Walzog**  
Physiologisches Institut  
LMU München  
Schillerstr. 44  
80336 München

Prof. Dr. Dominique **Singer**  
Sektion Neonatologie u. Pädiatrische Intensivmedizin  
Universitätsklinikum Hamburg-Eppendorf  
Martinistr. 52  
20246 Hamburg

# Vorwort zur 7. Auflage

Mit der gültigen Ärztlichen Approbationsordnung haben sich pathophysiologische und klinische Bezüge im Physiologie-Unterricht fest etabliert. In den soeben veröffentlichten Empfehlungen des Wissenschaftsrates zur Weiterentwicklung des Medizinstudiums wird die enge Integration vorklinischer und klinischer Inhalte deswegen für besonders wichtig gehalten, weil damit von Beginn des Studiums an die Anwendung theoretischer Grundlagen für die ärztliche Praxis klar werden soll (Pressemitteilung vom 14.7.14, <http://www.wissenschaftsrat.de>). Im Einklang mit dieser Forderung haben wir in diesem Buch schon bisher den Stoff exemplarisch mit seiner klinischen Anwendbarkeit geschildert. Dies wurde in dieser Auflage weiter verstärkt und auch grafisch noch sichtbarer hervorgehoben. Auch nichtärztlichen Nutzern unseres Buches kann so die Bedeutung physiologischer Grundprozesse für unsere Gesundheit und unser Leben verständlich werden.

Darüber hinaus empfiehlt der Wissenschaftsrat, dass „Ärztinnen und Ärzte im Stande sein müssen, von Patientenproblemen ausgehende Fragestellungen nachzugehen und evidenzbasierte Entscheidungen zu treffen. Der Erwerb wissenschaftlicher Kompetenzen im Studium ist daher notwendige Voraussetzung für die (...) ärztliche Berufsausübung“. Schon in der Einleitung versuchen wir daher, einige Grundprinzipien des biologisch-medizinischen Erkenntnisgewinns zu schildern und zu hinterfragen. Für wissenschaftlich neugierige Leser ist zudem nach den einzelnen Kapiteln die fest etablierte ebenso wie die hochaktuelle internationale Literatur angegeben. (Diese Publikationen können u.a. unter „<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed>“ aufgesucht werden.)

Zur Einstimmung beginnt jedes Kapitel mit einer anschaulichen Einleitung aus der Klinik oder dem Alltagsleben. Prägnante Zusammenfassungen am Ende größerer Abschnitte ermöglichen außerdem die Wiederholung von deren wichtigsten Inhalten. Dort wird in komprimierter Form das Kernwissen skizziert, das die Leserinnen und Leser als Ausgangspunkt für das Verstehen tiefer gehender Zusammenhänge nutzen können. Für individuelle Fragen oder für Fehlermeldungen, für die wir übrigens sehr dankbar wären, sind die Herausgeber auch über ihre E-Mail-Adressen zu erreichen (s. Anschriften).

Bei alldem haben wir uns wieder um eine klare Darstellung bemüht, gepaart mit informativen, systematisch aufgebauten und damit besonders gut verständlichen Abbildungen.

Hierfür danken wir insbesondere unseren Grafikern, Frau Astrid Rothenburger und Herrn Rüdiger Gay, die unsere didaktischen Ziele kenntnisreich umgesetzt haben. Der Verlag hat das Buch wiederum mit Entgegenkommen und Tatkraft gefördert. Hier gilt unser Dank vor allem Frau Marianne Mauch, Frau Dr. Karin Hauser und Herrn Manfred Lehnert. Für die sorgfältige Erstellung des Registers danken wir Frau Katharina Völker.

Damit übergeben wir die neue Auflage unseren Leserinnen und Lesern und wünschen ihnen Freude und Erfolg in Studium und Beruf.

Münster, Regensburg und Würzburg im September 2014

Hans-Christian Pape, Armin Kurtz, Stefan Silbernagl

Mehr Informationen zu den Herausgebern finden Sie am Ende des Buches.

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Wer liest schon Einleitungen?</b> .....	26		
	<i>Stefan Silbernagl</i>			
<b>1.1</b>	<b>Physiologie: Funktion des Lebendigen</b> .	26	<b>1.3</b>	<b>Ob Zelle oder Organismus: ein offenes System mit innerem Milieu</b> .....
<b>1.2</b>	<b>Woher weiß man, was in diesem Buch steht?</b> .....	26	1.3.1	Die Autonomie der Zelle. ....
1.2.1	Beobachtung, Hypothese, Experiment, Deutung, Theorie und die Fallen. ....	27	1.3.2	Das Meer in uns: Milieusicherung durch Spezialisierung. ....
1.2.2	Zu kompliziert? .....	29	1.3.3	Ungeregeltes Leben gibt es nicht. ....
			1.3.4	Rückkopplung kann negativ oder positiv sein .....
<b>2</b>	<b>Funktion und Interaktion von Zellen</b> .....	39		
	<i>Christoph Korbmacher mit einem Beitrag von Bernhard Brenner</i>			
<b>2.1</b>	<b>Zelluläre und molekulare Physiologie</b> .	39	<b>2.5</b>	<b>Homöostatische Mechanismen</b> .....
<b>2.2</b>	<b>Subzelluläre Komponenten und Funktionen</b> .....	39	2.5.1	Zellvolumenregulation. ....
2.2.1	Plasmamembran .....	39	2.5.2	Abstimmung der Ionentransportmechanismen .....
2.2.2	Zytoskelett .....	40	2.5.3	Regulation des zytosolischen pH-Werts ..
2.2.3	Zellkern. ....	41	<b>2.6</b>	<b>Hormone und Mechanismen der Signaltransduktion</b> .....
2.2.4	Proteinsynthese. ....	43	2.6.1	Steroidhormone, Calcitriol und Schilddrüsenhormone .....
2.2.5	Endoplasmatisches Retikulum .....	44	2.6.2	Die cAMP-Kaskade .....
2.2.6	Golgi-Apparat .....	44	2.6.3	Die IP <sub>3</sub> -Kaskade .....
2.2.7	Lysosomen, Peroxisomen und Proteasomen .....	45	2.6.4	Enzymgekoppelte Hormonrezeptoren. ....
2.2.8	Mitochondrien. ....	45	2.6.5	Wachstumsfaktoren .....
<b>2.3</b>	<b>Transportwege durch die Zellmembran</b> .....	47	2.6.6	Calcium als Botenstoff .....
2.3.1	Diffusion .....	47	2.6.7	Stickstoffmonoxid (NO) .....
2.3.2	Membrantransportproteine. ....	47	<b>2.7</b>	<b>Zellverbände und Zell-Zell-Kontakte</b> ..
2.3.3	Wasserkanäle (Aquaporine). ....	47	2.7.1	Gap Junctions. ....
2.3.4	Ionenkanäle .....	48	2.7.2	Desmosomen und Hemidesmosomen. ....
2.3.5	Elektrochemische Triebkraft .....	49	2.7.3	Schlussleisten (Tight Junctions) und Epithelfunktion .....
2.3.6	Patch-Clamp-Technik .....	51	2.7.4	Kontakte zwischen Endothelzellen. ....
2.3.7	Carrier .....	52	<b>2.8</b>	<b>Kommunikation benachbarter Zellverbände</b> .....
2.3.8	Ionenpumpen .....	55	2.8.1	Regulatorischer Einfluss des Gefäßendothels auf die glatte Gefäßmuskulatur .....
<b>2.4</b>	<b>Ionale Zusammensetzung von Intra- und Extrazellulärflüssigkeit</b> .....	58	2.8.2	Funktionelle Interaktion von Endothelzellen, Gliazellen und Neuronen im Zentralnervensystem (ZNS). ....
2.4.1	Ionengradienten zwischen Extra- und Intrazellulärflüssigkeit .....	58		
2.4.2	Die zentrale Rolle der Na <sup>+</sup> /K <sup>+</sup> -ATPase. ....	59		

<b>2.9</b>	<b>Zelluläre Motilität</b> .....	77	2.9.2	Intrazellulärer Transport, Stoffaufnahme (Endozytose) und Stoffabgabe (Exozytose)	79
	<i>Bernhard Brenner</i>		2.9.3	Zellform und subzelluläre Strukturen	81
2.9.1	Molekulare Grundlagen zellulärer Motilität .....	77	2.9.4	Fortbewegung einzelner Zellen	81
			2.9.5	Hochgeordnete Systeme: Sarkomer und Axonem	81
<b>3</b>	<b>Membranpotenzial und Signalübertragung in Zellverbänden</b> .....	86			
	<i>Andreas Draguhn</i>				
<b>3.1</b>	<b>Wenn Ionenkonzentrationen aus dem Gleichgewicht geraten</b> .....	86	<b>3.5</b>	<b>Synaptische Übertragung</b> .....	106
<b>3.2</b>	<b>Wozu ein Membranpotenzial?</b> .....	86	3.5.1	Funktion der Präsynapse	106
<b>3.3</b>	<b>Ionengradienten, Umkehrpotenziale und Ruhemembranpotenzial</b> .....	87	3.5.2	Funktion der Postsynapse	113
3.3.1	Kaliumverteilung und Entstehung des negativen intrazellulären Potenzials	87	3.5.3	Integration synaptischer Signale	117
3.3.2	Verteilung anderer Ionen	88	3.5.4	Wichtige Transmittersysteme und ihre Pharmakologie	118
3.3.3	Das Ruhemembranpotenzial	89	<b>3.6</b>	<b>Elektrische Kopplung</b> .....	122
<b>3.4</b>	<b>Aktionspotenziale</b> .....	92	<b>3.7</b>	<b>Elektrophysiologische Messverfahren</b> ..	124
3.4.1	Spannungsabhängige Natriumkanäle	92	<b>3.8</b>	<b>Mehr als „Nervenkit“ – die Gliazellen</b> ..	126
3.4.2	Spannungsabhängige Kaliumkanäle	93	3.8.1	Astrozyten	127
3.4.3	Eigenschaften des Aktionspotenzials	94	3.8.2	Oligodendrozyten und Schwann-Zellen	129
3.4.4	Die Vielfalt von Ionenkanälen und Aktionspotenzialen	98	3.8.3	Mikroglia	130
3.4.5	Leitung von Aktionspotenzialen	102			
<b>4</b>	<b>Muskulatur</b> .....	133			
	<i>Theresia Kraft, Bernhard Brenner</i>				
<b>4.1</b>	<b>Wenn die Muskeln versagen</b> .....	133	4.3.2	Molekulare Grundlagen der Kontraktion glatter Muskulatur	157
<b>4.2</b>	<b>Skelettmuskulatur</b> .....	133	4.3.3	Molekulare Mechanismen der Regulation glattmuskulärer Kontraktion	158
4.2.1	Organisation des Skelettmuskels	133	4.3.4	Mechanische und funktionelle Eigenschaften der glatten Muskulatur	162
4.2.2	Molekulare Grundlagen der Kontraktion des Skelettmuskels	137	<b>4.4</b>	<b>Herzmuskulatur</b> .....	164
4.2.3	Elektromechanische Koppelung	141	4.4.1	Organisation des Herzmuskels	164
4.2.4	Neuromuskuläre Erregungsübertragung	145	4.4.2	Herzmuskelspezifische Isoformen sarkomerischer Proteine	164
4.2.5	Zeitlicher Verlauf und Formen der Muskelkontraktion	146	4.4.3	Elektromechanische Koppelung im Myokard	165
4.2.6	Muskelmechanik	149	4.4.4	Erregung und funktionelle Organisation des Herzmuskels	168
4.2.7	Muskelenergetik	153			
<b>4.3</b>	<b>Glatte Muskulatur</b> .....	156			
4.3.1	Organisation des glatten Muskels	156			

<b>5</b>	<b>Das Herz</b> .....	171		
	<i>Jürgen Schrader, Axel Gödecke, Malte Kelm</i>			
<b>5.1</b>	<b>Hintergrund</b> .....	171	<b>5.8</b>	<b>Elektrophysiologische Grundlagen</b> ....
<b>5.2</b>	<b>Klinische Bedeutung und Systematik von Herzerkrankungen</b> .....	171	5.8.1	Ruhepotenzial .....
<b>5.3</b>	<b>Bedeutung des Herzens für den Kreislauf</b> .....	171	5.8.2	Herzaktionspotenzial .....
<b>5.4</b>	<b>Druck-Volumen-Veränderungen während des Herzzyklus</b> .....	173	5.8.3	Automatie .....
5.4.1	Phasen der Herzaktion .....	173	<b>5.9</b>	<b>Elektromechanische Koppelung</b> .....
5.4.2	Herztöne .....	174	<b>5.10</b>	<b>Erregungsausbreitung am Herzen</b> .....
5.4.3	Echokardiografie .....	174	5.10.1	Hierarchie der Erregungsausbreitung ....
5.4.4	Mechanismen der Ventrikelfüllung .....	175	5.10.2	Beeinflussung des Herzrhythmus durch das vegetative Nervensystem .....
5.4.5	Arbeitsdiagramm des Herzens .....	176	<b>5.11</b>	<b>Grundlagen der Elektrokardiografie</b> ...
<b>5.5</b>	<b>Regulation der Pumpleistung des Herzens</b> .....	177	5.11.1	Entstehung des EKG .....
5.5.1	Frank-Starling-Mechanismus .....	177	5.11.2	Vektorkardiografie .....
5.5.2	Herzsympathikus .....	180	5.11.3	Bipolare Standardableitung .....
5.5.3	Herzhypertrophie .....	181	5.11.4	Unipolare EKG-Ableitungen .....
5.5.4	Beziehungen zwischen Herzzeitvolumen und venösem Rückfluss .....	182	<b>5.12</b>	<b>Aussagemöglichkeiten des EKG</b> .....
5.5.5	Das Herz als endokrines Organ .....	183	5.12.1	Der normale Sinus-Rhythmus .....
<b>5.6</b>	<b>Regulation der Koronardurchblutung</b> ..	184	5.12.2	Extrasystolen .....
5.6.1	Anatomische Voraussetzungen .....	184	5.12.3	Atrioventrikuläre Leitungsstörungen .....
5.6.2	Koronarfluss (Koronardurchblutung) .....	184	5.12.4	Vorhofflimmern, Vorhofflattern .....
5.6.3	Myokardialer Sauerstoffverbrauch .....	185	5.12.5	Kammerflimmern .....
5.6.4	Determinanten der Koronardurchblutung .....	185	5.12.6	Herzinfarkt .....
5.6.5	Koronare Herzkrankheit .....	186	<b>5.13</b>	<b>Molekulare Ursachen von Herz-Kreislauf-Erkrankungen</b> .....
<b>5.7</b>	<b>Beziehungen zwischen Energiestoffwechsel und Herzfunktion</b> .....	187	5.13.1	Familiäre Hypertrophe Kardiomyopathie – eine Erkrankung des Sarkomers .....
			5.13.2	Ionenkanalmutationen führen zu Rhythmusstörungen – Kardiale „Channelopathien“ .....
<b>6</b>	<b>Das Kreislaufsystem</b> .....	214		
	<i>Heimo Ehmke</i>			
<b>6.1</b>	<b>Wenn das Herz nicht richtig arbeiten kann</b> .....	214	<b>6.3</b>	<b>Das Gefäßsystem</b> .....
<b>6.2</b>	<b>Funktion des Kreislaufsystems</b> .....	214	6.3.1	Hochdruck- und Niederdrucksystem .....
6.2.1	Übersicht .....	214	6.3.2	Verzweigung des Gefäßbaums .....
6.2.2	Transportmechanismen .....	215	6.3.3	Aufbau und Funktion der Gefäßwand ....
6.2.3	Herzzeitvolumen und O <sub>2</sub> -Extraktion .....	215	6.3.4	Gefäßinnervation .....
6.2.4	Funktionsprinzip des Kreislaufsystems ...	215	6.3.5	Passives und aktives Dehnungsverhalten von Blutgefäßen .....

<b>6.4</b>	<b>Häodynamik: Physik des Kreislaufs . .</b>	<b>223</b>	<b>6.7</b>	<b>Kreislauffunktion unter Belastung. ....</b>	<b>252</b>
6.4.1	Druck, Stromstärke und Widerstand . . . . .	223	6.7.1	Sicherstellung von Herzzeitvolumen und arteriellem Blutdruck . . . . .	252
6.4.2	Arterieller Blutdruck . . . . .	224	6.7.2	Orthostase . . . . .	252
6.4.3	Blutdruckmessung . . . . .	225	6.7.3	Kreislauffunktion bei körperlicher Arbeit .	256
6.4.4	Zentralvenöser Druck . . . . .	226	6.7.4	Kreislauffunktion bei thermischer Belastung . . . . .	257
6.4.5	Strömungswiderstand . . . . .	226			
6.4.6	Pulsation von Druck und Strömung im Gefäßsystem . . . . .	231	<b>6.8</b>	<b>Der Lungenkreislauf. ....</b>	<b>259</b>
<b>6.5</b>	<b>Stofftransport in Austauschgefäßen . .</b>	<b>233</b>	6.8.1	Gefäßarchitektur und Häodynamik der Lunge. ....	259
6.5.1	Grundlagen des Stofftransportes . . . . .	233	6.8.2	Regulation der pulmonalen Strombahn. . .	260
6.5.2	Wege des Stofftransportes . . . . .	234	6.8.3	Flüssigkeitsbilanz . . . . .	261
6.5.3	Filtration von Flüssigkeit . . . . .	235	<b>6.9</b>	<b>Kreislauffunktion und Lebensalter. ....</b>	<b>262</b>
6.5.4	Bildung und Transport der Lymphe . . . . .	237	6.9.1	Fetaler Kreislauf. ....	262
6.5.5	Stofftransport im Interstitium. ....	237	6.9.2	Kreislaufumstellung während der Geburt. .	263
<b>6.6</b>	<b>Kreislaufregulation. ....</b>	<b>238</b>	6.9.3	Postnatale Anpassung der Kreislauffähigkeit. ....	263
6.6.1	Definition . . . . .	238	6.9.4	Strukturumbau im höheren Lebensalter . .	264
6.6.2	Regulation des arteriellen Blutdrucks . . .	238			
6.6.3	Regulation der Durchblutung . . . . .	243			
6.6.4	Regulation des Blutvolumens . . . . .	249			
<b>7</b>	<b>Blut: Ein flüssiges Organsystem . . . . .</b>	<b>267</b>			
	<i>Barbara Walzog und Joachim Fandrey</i>				
<b>7.1</b>	<b>Zu wenig roter Blutfarbstoff . . . . .</b>	<b>267</b>	<b>7.5</b>	<b>Abwehrmechanismen des Körpers . . . .</b>	<b>278</b>
<b>7.2</b>	<b>Eigenschaften und Funktionen des Blutes . . . . .</b>	<b>267</b>	7.5.1	Die unspezifische zelluläre Abwehr . . . . .	279
<b>7.3</b>	<b>Zusammensetzung und Volumen des Blutes . . . . .</b>	<b>268</b>	7.5.2	Die unspezifische humorale Abwehr . . . .	282
7.3.1	Blutvolumen . . . . .	268	7.5.3	Abwehr und Entzündung. . . . .	283
7.3.2	Zusammensetzung des Blutplasmas. ....	268	7.5.4	Spezifische zelluläre Abwehr. . . . .	284
7.3.3	Funktionen des Blutplasmas . . . . .	269	7.5.5	Die spezifische humorale Abwehr . . . . .	289
7.3.4	Plasmaelektrolyte . . . . .	270	<b>7.6</b>	<b>Blutstillung, Blutgerinnung und Wundheilung. ....</b>	<b>292</b>
<b>7.4</b>	<b>Zelluläre Bestandteile des Blutes . . . . .</b>	<b>271</b>	7.6.1	Thrombozyten . . . . .	292
7.4.1	Hämatopoetische Stammzellen. ....	271	7.6.2	Blutgerinnung . . . . .	296
7.4.2	Hämatopoetische Wachstumsfaktoren . .	273	7.6.3	Hemmstoffe der Blutgerinnung in vivo und in vitro. . . . .	298
7.4.3	Erythrozyten . . . . .	274	7.6.4	Fibrinolyse . . . . .	299
7.4.4	Blutgruppensysteme. ....	276	7.6.5	Wundheilung. ....	300
<b>8</b>	<b>Atmung . . . . .</b>	<b>304</b>			
	<i>Armin Kurtz</i>				
<b>8.1</b>	<b>Lungenentzündung als allergische Reaktion . . . . .</b>	<b>304</b>	8.2.2	Gliederung der Lunge . . . . .	304
<b>8.2</b>	<b>Funktionelle Anatomie der Lunge . . . .</b>	<b>304</b>	8.2.3	Luftwege. ....	305
8.2.1	Brusthöhle . . . . .	304	8.2.4	Der Alveolarraum . . . . .	306
			8.2.5	Nichtrespiratorische Funktion der Luftwege . . . . .	306

<b>8.3</b>	<b>Der konvektive Transport der Atemgase in der Lunge, Lungenvolumina und Ventilation</b>	<b>308</b>	<b>8.8</b>	<b>Die mechanischen Eigenschaften von Lunge und Thorax</b>	<b>340</b>
8.3.1	Atemluft und Luftdruck	308	8.8.1	Dehnbarkeit des Atemapparates	340
8.3.2	Trockene und feuchte Gase	309	8.8.2	Oberflächenspannung der Alveolen	341
8.3.3	Inspiration und Expiration	309	8.8.3	Messung der Compliance beim Menschen	342
8.3.4	Lungenvolumina	312	8.8.4	Altersabhängige Veränderungen der Compliance	343
8.3.5	Totraum	315	8.8.5	Atemwegswiderstand (visköser Widerstand)	343
8.3.6	Ventilation	316	8.8.6	Determinanten des Bronchialwiderstandes	343
8.3.7	Änderungen der alveolären Gasdrucke während des Atemzyklus	317	8.8.7	Physiologische Schwankungen des Atemwegswiderstandes: der Einfluss von Sympathikus und Parasympathikus	346
8.3.8	Bestimmung der O <sub>2</sub> -Aufnahme und der CO <sub>2</sub> -Abgabe	317	8.8.8	Direkte und indirekte Messung des Atemwegswiderstandes	346
<b>8.4</b>	<b>Diffusion der Atemgase O<sub>2</sub> und CO<sub>2</sub> über die alveoläre Membran</b>	<b>319</b>	<b>8.9</b>	<b>Atemarbeit in Ruhe und bei Belastung</b>	<b>349</b>
<b>8.5</b>	<b>Der Transport von Sauerstoff im Blut</b>	<b>323</b>	<b>8.10</b>	<b>Obstruktive und restriktive Störungen</b>	<b>350</b>
8.5.1	Sauerstofftransport durch Hämoglobin	323	<b>8.11</b>	<b>Grundlagen der künstlichen Beatmung</b>	<b>350</b>
8.5.2	Sauerstoffbindungskurve	326	<b>8.12</b>	<b>Die Atemregulation</b>	<b>351</b>
8.5.3	Regulation der Sauerstoffaffinität des Hämoglobins	327	8.12.1	Respiratorische Neuronenpopulationen in der Medulla oblongata	351
8.5.4	Ontogenetische Veränderungen des Hämoglobinmusters	328	8.12.2	Chemosensorische Einflüsse auf die Atmung	353
8.5.5	Angeborene Störungen der Hämoglobinfunktion	329	8.12.3	Mechanosensorische Zuflüsse	356
<b>8.6</b>	<b>Der Transport von Kohlendioxid im Blut</b>	<b>330</b>	8.12.4	Weitere nicht rückgekoppelte Atemantriebe: Emotionen, Schmerz, Temperatur, Progesteron	357
8.6.1	Transportformen des Kohlendioxids	330	8.12.5	Atemregulation unter speziellen Bedingungen	357
8.6.2	Die CO <sub>2</sub> -Bindungskurve	331	<b>8.13</b>	<b>Störungen der Sauerstoffversorgung: Hypoxie</b>	<b>358</b>
<b>8.7</b>	<b>Durchblutung der Lunge</b>	<b>333</b>	8.13.1	Blutgasanalyse und Pulsoximetrie	358
8.7.1	Funktionelle Eigenschaften des pulmonalen Gefäßsystems	333	8.13.2	Formen der Hypoxie	358
8.7.2	Messung der Lungendurchblutung	335	<b>8.14</b>	<b>Atmung unter besonderen Umweltbedingungen</b>	<b>362</b>
8.7.3	Herzzeitvolumen und Sauerstoffversorgung	335	8.14.1	Atmung und Höhenanpassung	362
8.7.4	Einfluss des Sauerstoffdrucks auf die pulmonale Durchblutung	335	8.14.2	Pathophysiologie der Höheneexposition	363
8.7.5	Einfluss der Körperlage auf Lungendurchblutung und alveoläre Belüftung	336	8.14.3	Tauchen	363
8.7.6	Das Ventilations-Perfusions-Verhältnis	337			

<b>9</b>	<b>Säuren-Basen-Haushalt</b> .....	366
	<i>Gerhard Burckhardt</i>	
<b>9.1</b>	<b>Wenn das Gleichgewicht aus dem Gleichgewicht gerät.</b> .....	366
<b>9.2</b>	<b>Protonen, pH, Säuren und Basen</b> .....	366
9.2.1	Protonenkonzentration und pH .....	366
9.2.2	Definition von Säuren und Basen .....	367
9.2.3	Dissoziation von schwachen Säuren und Basen und Massenwirkungsgesetz .....	367
9.2.4	Die Henderson-Hasselbalch-Gleichung ...	367
<b>9.3</b>	<b>Puffer</b> .....	368
9.3.1	Geschlossene und offene Puffersysteme ..	368
9.3.2	Physiologische Puffer .....	369
9.3.3	Gesamtpufferbasen .....	370
9.3.4	Anionenlücke .....	370
<b>9.4</b>	<b>Säuren-Basen-Status im arteriellen Blut</b> .....	370
9.4.1	pH-Wert .....	370
9.4.2	CO <sub>2</sub> -Konzentration .....	370
9.4.3	Aktuelles Bicarbonat, Standardbicarbonat.	371
<b>9.5</b>	<b>Säuren-Basen-Gleichgewicht.</b> .....	371
9.5.1	Zelluläre und globale Balance .....	371
9.5.2	Produktion und Ausscheidung von CO <sub>2</sub> , NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> und HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> .....	371
9.5.3	Respiratorische Störungen des Säuren-Basen-Haushalts .....	372
9.5.4	Nicht-respiratorische Störungen des Säuren-Basen-Haushalts .....	374
9.5.5	Säuren-Basen-Haushalt und Plasmakalium .....	376
<b>9.6</b>	<b>Intrazellulärer pH</b> .....	377
9.6.1	Zum Weiterlesen .....	378
<b>10</b>	<b>Die Funktion der Nieren</b> .....	380
	<i>Stefan Silbernagl</i>	
<b>10.1</b>	<b>Was passiert, wenn die Nieren versagen?</b> .....	380
<b>10.2</b>	<b>Überblick.</b> .....	380
10.2.1	Ein kurzer Blick auf die Anatomie. ....	380
10.2.2	Harnableitung .....	381
10.2.3	Wie entsteht der Harn? .....	382
10.2.4	Woher weiß man, was in der Niere vorgeht? .....	383
<b>10.3</b>	<b>Renale Clearance.</b> .....	384
<b>10.4</b>	<b>Die Nierendurchblutung.</b> .....	386
10.4.1	Das Gefäßsystem der Niere .....	386
10.4.2	Renale Durchblutung .....	387
<b>10.5</b>	<b>Die Filtration des Primärharns</b> .....	390
10.5.1	Bau des Filters .....	390
10.5.2	Ohne Druck kein Filtrat .....	392
10.5.3	Durchlässigkeit des Filters .....	394
<b>10.6</b>	<b>Aktive Na<sup>+</sup>-Resorption und die Folgen</b> .	395
10.6.1	Massentransport im proximalen Tubulus .	395
10.6.2	Die erste Phase der proximalen Resorption: Na <sup>+</sup> -Symport und Na <sup>+</sup> -Antiport ....	396
10.6.3	Die zweite Phase der proximalen Resorption: Chlorid, Natrium und andere Kationen	396
10.6.4	Konzentrierung schafft Triebkräfte für passive Resorption .....	399
10.6.5	Die Kapillarwand als letzte Hürde der Resorption .....	399
10.6.6	Resorption in der Henle-Schleife .....	400
10.6.7	Regulation der Na <sup>+</sup> -Ausscheidung .....	402
10.6.8	Kaliumausscheidung .....	405
<b>10.7</b>	<b>Harnkonzentrierung und Diurese</b> .....	406
10.7.1	Der Gegenstromtrick .....	406
10.7.2	Na <sup>+</sup> /K <sup>+</sup> -ATPase als Motor im aufsteigenden Teil der Schleife .....	407
10.7.3	Recycling von Harnstoff spart Kochsalz ...	407
10.7.4	Konzentriert wird im Sammelrohr .....	409
10.7.5	Diurese und Diuretika .....	409
10.7.6	Funktion der epithelialen Zilien .....	412
<b>10.8</b>	<b>Tubulärer Transport organischer Stoffe</b>	413
10.8.1	Glucose und Aminosäuren .....	413
10.8.2	Peptide .....	417
10.8.3	Proteine .....	417



10.8.4	Proximale Sekretion als Ausscheidungsmechanismus.....	418	10.10.2	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -Resorption.....	427
10.8.5	Harnsäure.....	419	10.10.3	Phosphat als Harnpuffer: titrierbare Säure.....	428
<b>10.9</b>	<b>Phosphat-, Calcium- und Magnesium-Ausscheidung.....</b>	<b>421</b>	10.10.4	Die Rolle des Ammoniaks.....	428
10.9.1	Phosphat-Resorption.....	421	<b>10.11</b>	<b>Renin und Nierenhormone.....</b>	<b>431</b>
10.9.2	Calcium und Magnesium.....	422	<b>10.12</b>	<b>Nierenstoffwechsel.....</b>	<b>432</b>
10.9.3	Kristalle und Steine im Harn.....	424	<b>10.13</b>	<b>Nierenversagen und künstliche Niere..</b>	<b>434</b>
<b>10.10</b>	<b>Die Niere im Dienst des Säure-Basen-Haushalts.....</b>	<b>426</b>	10.13.1	Nierenversagen.....	434
10.10.1	H <sup>+</sup> -Sekretion, proximal und distal.....	426	10.13.2	Die künstliche Niere.....	435
			10.13.3	Danksagung.....	438
<b>11</b>	<b>Salz- und Wasserhaushalt.....</b>	<b>440</b>			
	<i>Hans Oberleithner</i>				
<b>11.1</b>	<b>Das sprichwörtliche „Wasser des Lebens“.....</b>	<b>440</b>	<b>11.6</b>	<b>Die Säurebilanz.....</b>	<b>457</b>
<b>11.2</b>	<b>Die Zelle und ihr Mantel.....</b>	<b>440</b>	11.6.1	Konstanz des Zell-pH-Werts.....	457
<b>11.3</b>	<b>Körperwasser.....</b>	<b>441</b>	11.6.2	Azidose und Alkalose.....	458
11.3.1	Flüssigkeitsräume.....	441	<b>11.7</b>	<b>Die Kaliumbilanz.....</b>	<b>460</b>
11.3.2	Interstitielle Flüssigkeit.....	442	11.7.1	Raumverteilung.....	460
11.3.3	Transzelluläre Flüssigkeit.....	443	11.7.2	Kalium und Säure-Basen-Störungen.....	460
11.3.4	Intrazelluläre Flüssigkeit.....	444	11.7.3	Kalium und das kardiovaskuläre System..	461
<b>11.4</b>	<b>Die Natriumbilanz.....</b>	<b>444</b>	11.7.4	Insulin und Catecholamine.....	462
11.4.1	Natriumsensoren.....	444	11.7.5	Renale Kaliumsekretion.....	463
11.4.2	Die Niere im Dienste der Natriumhomöostase.....	445	<b>11.8</b>	<b>Die Calcium- und Phosphatbilanz.....</b>	<b>464</b>
11.4.3	Ödeme.....	446	11.8.1	Calcium im Extrazellulärraum.....	464
11.4.4	Regulation des Blutdrucks.....	447	11.8.2	Phosphat im Extrazellulärraum.....	465
11.4.5	Kochsalz und Blutdruck.....	448	11.8.3	Regulation des Calcium- und Phosphat-haushalts.....	466
11.4.6	Ernährung und Blutdruck.....	449	11.8.4	Calcium-Phosphat-Entgleisung.....	468
11.4.7	Aldosteron und Blutdruck.....	450	<b>11.9</b>	<b>Die Magnesiumbilanz.....</b>	<b>471</b>
<b>11.5</b>	<b>Die Wasserbilanz.....</b>	<b>452</b>	11.9.1	Aufnahme und Ausscheidung.....	471
11.5.1	Zentrale Steuerung.....	452	11.9.2	Magnesiumverarmung.....	471
11.5.2	Renale Steuerung.....	452			
11.5.3	ADH-Mechanismus.....	453			
<b>12</b>	<b>Funktion des Magen-Darm-Trakts, Energiehaushalt und Ernährung.....</b>	<b>474</b>			
	<i>Michael Gekle</i>				
<b>12.1</b>	<b>Der Magen-Darm-Trakt: Ein komplexes Organsystem und häufige Arztbesuche.....</b>	<b>474</b>	12.2.1	Aufbau.....	474
<b>12.2</b>	<b>Allgemeingültiges zum Magen-Darm-Trakt.....</b>	<b>474</b>	12.2.2	Epithelialer Transport, Absorption, Sekretion.....	475
			12.2.3	Die Funktion von Speicheldrüsen.....	476
			12.2.4	Motilität des Magen-Darm-Trakts.....	477

12.2.5	Regulationsmechanismen im Magen-Darm-Trakt . . . . .	481	12.8.5	Absorption von Proteinen, Peptiden und Aminosäuren . . . . .	521
12.2.6	Abwehrfunktion des Magen-Darm-Trakts . . . . .	487	12.8.6	Lipidverdauung . . . . .	522
<b>12.3</b>	<b>Mundhöhle und Mundspeicheldrüsen . . . . .</b>	<b>489</b>	12.8.7	Lipidabsorption . . . . .	525
12.3.1	Mundhöhle . . . . .	489	12.8.8	Nukleinsäureverdauung und -absorption . . . . .	527
12.3.2	Mundspeicheldrüsen . . . . .	489	12.8.9	Vitaminabsorption . . . . .	527
<b>12.4</b>	<b>Ösophagus und Schlucken . . . . .</b>	<b>491</b>	12.8.10	Ca <sup>2+</sup> -Absorption . . . . .	529
12.4.1	Ösophagus . . . . .	491	12.8.11	Magnesiumabsorption . . . . .	529
12.4.2	Schlucken . . . . .	492	12.8.12	Eisenabsorption . . . . .	529
<b>12.5</b>	<b>Magen . . . . .</b>	<b>493</b>	12.8.13	Phosphatabsorption . . . . .	530
12.5.1	Funktionelle Anatomie . . . . .	493	<b>12.9</b>	<b>Motorik von Dünn- und Dickdarm . . . . .</b>	<b>532</b>
12.5.2	Säuresekretion . . . . .	493	12.9.1	Dünndarmmotorik . . . . .	532
12.5.3	Pepsinogensekretion . . . . .	499	12.9.2	Dickdarmmotorik . . . . .	532
12.5.4	Schutz der Magenschleimhaut . . . . .	499	12.9.3	Darmentleerung . . . . .	533
12.5.5	Schutz der Duodenalschleimhaut . . . . .	501	<b>12.10</b>	<b>Physiologie der Leber . . . . .</b>	<b>534</b>
12.5.6	Magenmotorik . . . . .	501	12.10.1	Allgemeines zur Leber . . . . .	534
<b>12.6</b>	<b>Pankreas . . . . .</b>	<b>505</b>	12.10.2	Funktionelle Anatomie . . . . .	534
12.6.1	Exokrine Funktion des Pankreas . . . . .	505	12.10.3	Transport und Stoffwechsel in Hepatozyten . . . . .	535
12.6.2	Funktion der Pankreasazini . . . . .	508	12.10.4	Gallenbildung . . . . .	537
12.6.3	Funktion der Ausführungsgänge des Pankreas . . . . .	509	12.10.5	Enterohepatischer Kreislauf . . . . .	539
<b>12.7</b>	<b>Dünn- und Dickdarm: Flüssigkeits- und Elektrolyttransport . . . . .</b>	<b>511</b>	12.10.6	Die Leber als metabolisches Organ . . . . .	540
12.7.1	Aufbau und Vergleich von Dünn- und Dickdarm . . . . .	511	<b>12.11</b>	<b>Die Anforderungen des Organismus an die Ernährung . . . . .</b>	<b>545</b>
12.7.2	Intestinaler Wasser- und Elektrolyttransport . . . . .	511	12.11.1	Bestandteile der Nahrung . . . . .	545
12.7.3	Zelluläre Mechanismen der Na <sup>+</sup> -Absorption . . . . .	511	12.11.2	Bedarf an Nahrungsbestandteilen . . . . .	545
12.7.4	Zelluläre Mechanismen der Cl <sup>-</sup> -Absorption . . . . .	514	<b>12.12</b>	<b>Energiehaushalt und Kontrolle des Körpergewichts . . . . .</b>	<b>550</b>
12.7.5	Zelluläre Mechanismen der Cl <sup>-</sup> -Sekretion . . . . .	514	12.12.1	Energiebilanz . . . . .	550
12.7.6	Zelluläre Mechanismen der K <sup>+</sup> -Resorption . . . . .	515	12.12.2	Energiespeicher . . . . .	551
12.7.7	Zelluläre Mechanismen der K <sup>+</sup> -Sekretion . . . . .	515	12.12.3	Energiefreisetzung . . . . .	552
12.7.8	Regulation des intestinalen Wasser- und Elektrolyttransports . . . . .	516	12.12.4	Energieumsatz . . . . .	553
<b>12.8</b>	<b>Dünn- und Dickdarm: Nährstoffverdauung und -absorption . . . . .</b>	<b>517</b>	12.12.5	Energiegehalt der Nahrung . . . . .	555
12.8.1	Übersicht . . . . .	517	12.12.6	Messung des Energiebedarfs . . . . .	555
12.8.2	Kohlenhydratverdauung . . . . .	517	<b>12.13</b>	<b>Regulation der Nahrungsaufnahme . . . . .</b>	<b>557</b>
12.8.3	Kohlenhydratabsorption . . . . .	519	12.13.1	Wasser und Salz . . . . .	557
12.8.4	Proteinverdauung . . . . .	520	12.13.2	Energie . . . . .	557
			12.13.3	Die Elemente der Regelkreise der Energiebilanz . . . . .	558
			12.13.4	Kurzzeitregulation der Nahrungsaufnahme . . . . .	561
			12.13.5	Langzeitregulation der Energiebilanz . . . . .	563
			12.13.6	Fettsucht . . . . .	564
			12.13.7	Unterernährung . . . . .	564

<b>13</b>	<b>Wärmehaushalt und Temperaturregulation</b> .....	567		
	<i>Michael Gekle, Dominique Singer</i>			
<b>13.1</b>	<b>Warum Temperaturregulation?</b> .....	567	<b>13.7</b>	<b>Physiologie und Umwelt</b> .....
<b>13.2</b>	<b>Was heißt Konstanz der Körpertemperatur?</b> .....	567	13.7.1	Angenehmes Raumklima .....
<b>13.3</b>	<b>Wärmebildung</b> .....	569	13.7.2	Ein Sauna-Besuch .....
<b>13.4</b>	<b>Wärmetransfer im Körper</b> .....	569	13.7.3	Körperliche Arbeit/Training .....
<b>13.5</b>	<b>Wärmeaustausch mit der Umwelt</b> ....	570	13.7.4	Neugeborene .....
<b>13.6</b>	<b>Aktive Regulation</b> .....	573	13.7.5	Alte Menschen .....
13.6.1	Thermosensoren .....	574	13.7.6	Akklimatisation .....
13.6.2	Regulationszentrum .....	574	<b>13.8</b>	<b>Hyperthermie, Hypothermie und Fieber</b> .....
13.6.3	Effektoren .....	575	13.8.1	„Gefahr von außen“ .....
13.6.4	Zusammenspiel der thermoregulatorischen Mechanismen .....	576	13.8.2	„Gefahr von innen“ .....
<b>14</b>	<b>Endokrines System</b> .....	586		
	<i>Ralf Paschke</i>			
<b>14.1</b>	<b>Die Störung hormoneller Systeme führt zu Krankheiten</b> .....	586	14.6.3	Die Hormone der Nebennierenrinde (Corticoide): Aldosteron, Cortisol, Androgene .....
<b>14.2</b>	<b>Allgemeine Endokrinologie: Was sind Hormone, wozu dienen sie und wo werden sie gebildet?</b> .....	586	14.6.4	Wie werden die Nebennierenrindenhormone reguliert? .....
14.2.1	Endokrin, parakrin, autokrin .....	588	<b>14.7</b>	<b>Hypothalamus-Hypophysen-Schilddrüsen-System</b> .....
14.2.2	Vom Gen zum Hormon .....	591	14.7.1	Die hypothalamische Ebene: Neurotransmitter und TRH .....
14.2.3	Rezeptoren .....	592	14.7.2	Die hypophysäre Ebene: TSH .....
14.2.4	Regulation von Rezeptoren .....	595	14.7.3	Die Hormone der Schilddrüse: T <sub>3</sub> und T <sub>4</sub> ..
14.2.5	Wie werden hormonelle Systeme reguliert? .....	595	14.7.4	Regulation der Schilddrüsenhormone ....
<b>14.3</b>	<b>Hypothalamus-Hypophysen-System</b> ...	600	14.7.5	Schilddrüsenerkrankungen .....
<b>14.4</b>	<b>Wachstumshormon (STH = Somatotropes Hormon, GH = growth hormone)</b> .....	603	<b>14.8</b>	<b>Der Inselapparat des Pankreas: Insulin und Glucagon</b> .....
<b>14.5</b>	<b>Prolactin</b> .....	606	14.8.1	Die Hormone des Pankreas: Insulin, Glucagon, Somatostatin, pankreatisches Polypeptid, Amylin .....
<b>14.6</b>	<b>Hypothalamus-Hypophysen-Nebennieren-System: Mineralo- und Glucocorticoide</b> .....	608	14.8.2	Insulin .....
14.6.1	Die hypothalamische Ebene: Neurotransmitter, CRH und ADH .....	608	14.8.3	Glucagon .....
14.6.2	Die hypophysäre Ebene: Proopiomelanocortin (POMC) und seine Hormone (ACTH, $\beta$ -Endorphin, MSH) .....	609	14.8.4	Somatostatin hemmt die Sekretion von Insulin und Glucagon .....
			14.8.5	Blutzuckerregulation .....
			14.8.6	Diabetes mellitus .....

<b>15</b>	<b>Sexualfunktionen, Schwangerschaft und Geburt</b> .....	636
	<i>Lorenz Rieger, Ulrike Kämmerer, Dominique Singer</i>	
<b>15.1</b>	<b>Trotz Kinderwunsch keine Schwangerschaft: was nun?</b> .....	636
<b>15.2</b>	<b>Physiologie der weiblichen Geschlechtsorgane</b> .....	636
15.2.1	Entwicklung der weiblichen Sexualorgane	636
15.2.2	Menstruationszyklus .....	637
15.2.3	Hormonelle Steuerung des Zyklus .....	638
15.2.4	Wirkung der Hormone auf den Uterus ...	640
15.2.5	Klimakterium und Menopause .....	641
<b>15.3</b>	<b>Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane</b> .....	642
15.3.1	Geschlechtsentwicklung beim Mann .....	642
15.3.2	Spermatogenese .....	643
15.3.3	Hormonelle Steuerung .....	644
<b>15.4</b>	<b>Sexualität, Befruchtung und Implantation</b> .....	645
15.4.1	Kohabitation .....	645
15.4.2	Befruchtung und Implantation der Eizelle.	646
<b>15.5</b>	<b>Plazentafunktion.</b> .....	649
15.5.1	Aufgaben der Plazenta .....	649
15.5.2	Aufbau der Plazenta .....	649
15.5.3	Durchblutung der Plazenta .....	649
15.5.4	Atemgas- und Stoffaustausch zwischen Mutter und Fetus. ....	650
15.5.5	Eigensauerstoffverbrauch der Plazenta ...	653
<b>15.6</b>	<b>Physiologie des Fetus</b> .....	654
15.6.1	Phasen des Wachstums .....	654
15.6.2	Entwicklung einzelner Organe .....	654
<b>15.7</b>	<b>Physiologie der Schwangeren.</b> .....	659
15.7.1	Stoffwechsel. ....	659
15.7.2	Herz und Kreislauf .....	659
15.7.3	Atmung. ....	659
15.7.4	Niere .....	659
<b>15.8</b>	<b>Physiologie der Geburt und Laktation</b> .	660
15.8.1	Geburt. ....	660
15.8.2	Laktation. ....	662
<b>15.9</b>	<b>Anpassung des Neugeborenen an das extrauterine Leben.</b> .....	663
15.9.1	Beginn der Lungenatmung. ....	663
15.9.2	Aktivierung der Thermoregulation. ....	667
15.9.3	Umstellung der Stoffwechselfunktionen .	667
<b>16</b>	<b>Leistungsphysiologie</b> .....	672
	<i>Heimo Mairbörl</i>	
<b>16.1</b>	<b>Ein defektes Enzym verringert die Leistungsfähigkeit</b> .....	672
<b>16.2</b>	<b>Die Bedeutung von körperlicher Aktivität</b> .....	672
<b>16.3</b>	<b>Muskel-Aufbau</b> .....	672
16.3.1	Muskelfasertypen .....	672
16.3.2	Muskelumbildung. ....	674
<b>16.4</b>	<b>Energiebereitstellung</b> .....	676
16.4.1	Energieträger. ....	676
16.4.2	ATP-regenerierende Stoffwechselwege ...	678
16.4.3	Regelung der Energiebereitstellung bei Belastung .....	680
<b>16.5</b>	<b>Atmung bei Belastung</b> .....	681
16.5.1	Lungenvolumina und Ventilation .....	681
16.5.2	Limitiert die Atmung die Belastbarkeit? ..	682
<b>16.6</b>	<b>Kreislaufregulation bei Belastung</b> .....	683
16.6.1	Steigerung des Herzzeitvolumens bei Belastung .....	683
16.6.2	Die Verteilung des Herzzeitvolumens ....	685
<b>16.7</b>	<b>Blut-/Plasmavolumen und Sauerstofftransport bei Belastung</b> .....	686
<b>16.8</b>	<b>Thermoregulation und Flüssigkeitshaushalt.</b> .....	688

<b>16.9</b>	<b>Ernährung im Sport</b> .....	690	<b>16.11</b>	<b>Doping</b> .....	695
16.9.1	Ernährung im Alltag und vor, während sowie nach körperlicher Belastung. ....	690	<b>16.12</b>	<b>Sport im Alter</b> .....	695
16.9.2	Körpergewicht und Sport. ....	691	<b>16.13</b>	<b>Sport in Prävention und Rehabilitation</b>	695
16.9.3	Ess-Störungen .....	691	<b>16.14</b>	<b>Sport in großer Höhe</b> .....	696
<b>16.10</b>	<b>Leistungsdiagnostik</b> .....	692	16.14.1	Höhenkrankheiten .....	697
16.10.1	Belastungstests .....	692	16.14.2	Anpassung an Höhe .....	697
16.10.2	Beurteilung der Leistungsfähigkeit. ....	692	16.14.3	Belastung und Training in der Höhe. ....	698
16.10.3	Ermüdung, Übertraining .....	693			
<b>17</b>	<b>Somatoviszerale Sensibilität</b> .....	701			
	<i>Karl Meßlinger</i>				
<b>17.1</b>	<b>„Ein merkwürdiger Fall“</b> .....	701	17.7.3	Noxische Entzündungsmediatoren. ....	714
<b>17.2</b>	<b>Grundbegriffe der somatoviszeralen Sensibilität</b> .....	701	17.7.4	Transduktion noxischer Reize .....	715
17.2.1	Psychophysiologie des somatosensori- schen Systems .....	701	17.7.5	Erregungsleitung und Lokalanästhetika ..	716
17.2.2	Sinnesrezeptoren der somatoviszeralen Sensibilität .....	704	17.7.6	Neuropeptide und neurogene Entzündung	716
<b>17.3</b>	<b>Mechanische Oberflächensensibilität</b> ..	705	<b>17.8</b>	<b>Spinale sensorische Systeme</b> .....	718
17.3.1	Klassifikationsmerkmale der Mechano- rezeptoren .....	705	17.8.1	Dermatome und Head-Zonen .....	718
17.3.2	Mechanorezeptortypen der Haut .....	705	17.8.2	Spinale Verschaltung der Afferenzen .....	720
17.3.3	Tastsinn .....	707	17.8.3	Hinterstrangsystem – epikritische Sensibilität .....	720
<b>17.4</b>	<b>Thermosensibilität</b> .....	708	17.8.4	Vorderseitenstrangsystem – protopathi- sche Sensibilität. ....	722
<b>17.5</b>	<b>Tiefensensibilität und Propriozeption</b> ..	710	<b>17.9</b>	<b>Zerebrale sensorische Systeme</b> .....	723
<b>17.6</b>	<b>Viszerale Sensibilität</b> .....	711	17.9.1	Somatosensorischer Thalamus .....	723
17.6.1	Viszerale Dehnungsrezeptoren .....	711	17.9.2	Primärer somatosensorischer Kortex. ....	724
17.6.2	Viszerale Chemorezeptoren. ....	712	17.9.3	Weitere somatosensorische Rindenfelder .	726
<b>17.7</b>	<b>Nozizeption und Schmerz</b> .....	713	17.9.4	Reorganisation des somatosensorischen Kortex .....	726
17.7.1	Definition von Nozizeption und Schmerz .	713	<b>17.10</b>	<b>Schmerz und Schmerzhemmung</b> .....	729
17.7.2	Nozizeptoren .....	713	17.10.1	Schmerzkomponenten und Schmerz- formen .....	729
			17.10.2	Neuropathische Schmerzen .....	730
			17.10.3	Zentrale Sensibilisierung .....	731
			17.10.4	Absteigende Hemmsysteme .....	731
<b>18</b>	<b>Hören und Sprechen: Kommunikation des Menschen</b> .....	736			
	<i>Jörg Geiger</i>				
<b>18.1</b>	<b>Ein Carrier mit zwei sehr verschiede- nen Wirkorten</b> .....	736	<b>18.3</b>	<b>Hörempfindungen</b> .....	737
<b>18.2</b>	<b>Schall</b> .....	736	18.3.1	Die Hörschwelle .....	737
			18.3.2	Lautstärkeempfindungen .....	737

<b>18.4</b>	<b>Aufgaben des Mittelohres</b> .....	738	<b>18.8</b>	<b>Zentralnervöse Verarbeitung von Schallreizen</b> .....	747
<b>18.5</b>	<b>Funktion des Innenohres</b> .....	740	18.8.1	Aufbau der Hörbahn .....	747
18.5.1	Aufbau der Cochlea .....	740	18.8.2	Neuronale Schallanalyse .....	748
18.5.2	Die Sinneszellen .....	741	<b>18.9</b>	<b>Hörschäden und Hörprüfungen</b> .....	750
18.5.3	Der Transduktionsvorgang .....	742	18.9.1	Mittelohr- und Innenohrschäden .....	750
<b>18.6</b>	<b>Kodierung im Hörnerv</b> .....	745	18.9.2	Audiometrische Verfahren .....	751
<b>18.7</b>	<b>Klinisch wichtige Innenohrpotenziale</b> ..	747	18.9.3	Hörgeräte und Cochlea-Implantate .....	753
			<b>18.10</b>	<b>Der periphere Sprechapparat</b> .....	753
			18.10.1	Zum Weiterlesen ....	755
<b>19</b>	<b>Gleichgewichts-, Lage- und Bewegungssinn</b> .....	757			
	<i>Jörg Geiger</i>				
<b>19.1</b>	<b>Vertigo</b> .....	757	<b>19.4</b>	<b>Das zentrale vestibuläre System</b> .....	761
<b>19.2</b>	<b>Aufgaben des vestibulären Systems</b> ...	757	19.4.1	Eingänge der Vestibulariskerne .....	761
<b>19.3</b>	<b>Physiologie des peripheren Vestibularorgans</b> .....	757	19.4.2	Ausgänge der Vestibulariskerne .....	763
19.3.1	Aufbau des Vestibularorgans .....	757	19.4.3	Die Stabilisierung des Gleichgewichtes ...	763
19.3.2	Der adäquate Reiz für die vestibulären Haarzellen .....	758	<b>19.5</b>	<b>Störungen des vestibulären Systems</b> ..	767
				Danksagung .....	768
<b>20</b>	<b>Sehsystem und Augenbewegungen</b> .....	770			
	<i>Ulf Eysel</i>				
<b>20.1</b>	<b>Geblendet durch eine trübe Linse</b> .....	770	<b>20.5</b>	<b>Die Netzhaut: primäre sensorische Prozesse und neuronale Signalverarbeitung</b> .....	781
<b>20.2</b>	<b>Visuell-visuomotorisches System</b> .....	770	20.5.1	Augenhintergrund .....	781
<b>20.3</b>	<b>Auge und optische Abbildung auf der Netzhaut</b> .....	770	20.5.2	Funktionelle Anatomie der Netzhaut .....	782
20.3.1	Licht und Abbildung .....	770	20.5.3	Fototransduktion .....	783
20.3.2	Akkommodation .....	772	20.5.4	Fotochemische Adaptation .....	784
20.3.3	Abbildungsfehler des optischen Apparates ..	773	20.5.5	Signalverarbeitung in der Netzhaut .....	785
20.3.4	Refraktionsfehler .....	773	20.5.6	Objektive Messung der Netzhautfunktion ..	786
20.3.5	Regelung der Pupillenweite .....	774	20.5.7	Sehschärfe .....	788
20.3.6	Kammerwasser und Augeninnendruck ...	775	<b>20.6</b>	<b>Das zentrale Sehsystem</b> .....	790
20.3.7	Tränen .....	775	20.6.1	Topografie der primären Sehbahn .....	790
<b>20.4</b>	<b>Okulomotorik</b> .....	776	20.6.2	Subkortikale Zentren der Sehbahn .....	792
20.4.1	Augenmuskeln und ihre Zugrichtungen. ...	776	20.6.3	Die primäre Sehrinde .....	793
20.4.2	Eigenschaften und Steuerung von Augenbewegungen .....	776	20.6.4	Höhere visuelle Kortexareale .....	795
			20.6.5	Visuell evozierte Potenziale .....	797
			20.6.6	Räumliches Sehen .....	798
			20.6.7	Farbensehen .....	799

<b>21</b>	<b>Geschmack und Geruch</b> .....	805		
	<i>Andreas Draguhn</i>			
<b>21.1</b>	.....	805	<b>21.3.4</b>	Störungen des Schmeckens ..... 811
<b>21.2</b>	<b>Die Bedeutung der Chemosensibilität</b> .	805	<b>21.4</b>	<b>Der Geruchssinn</b> ..... 812
<b>21.3</b>	<b>Der Geschmackssinn</b> .....	806	<b>21.4.1</b>	Riechepithel und olfaktorische Sinneszellen. .... 812
21.3.1	Geschmacksknospen und Geschmackssinneszellen .....	806	<b>21.4.2</b>	Signaltransduktion in olfaktorischen Sinneszellen .....
21.3.2	Signaltransduktion in Geschmackssinneszellen. ....	807	<b>21.4.3</b>	Zentrale Verarbeitung und Geruchswahrnehmung .....
21.3.3	Zentrale Verarbeitung von Geschmacksreizen .....	809	<b>21.4.4</b>	Störungen des Riechens ..... 817
<b>22</b>	<b>Sensomotorische Systeme: Körperhaltung und Bewegung</b> .....	820		
	<i>Heiko J. Luhmann</i>			
<b>22.1</b>	<b>Mangel eines Botenstoffs führt zu Morbus Parkinson.</b> .....	820	<b>22.6.4</b>	Physiologie und Pathophysiologie absteigender Projektionen aus dem motorischen Kortex .....
<b>22.2</b>	<b>Sensomotorik im Überblick</b> .....	820		848
<b>22.3</b>	<b>Rückenmark: Struktur, Funktion, Symptome</b> .....	823	<b>22.7</b>	<b>Basalganglien: Struktur, Funktion, Symptome</b> .....
22.3.1	Das Rückenmark als Reflexzentrum. ....	823	<b>22.7.1</b>	Strukturelemente und Organisationsprinzipien der Basalganglien.....
22.3.2	Efferenzen der Spinalmotorik .....	826	<b>22.7.2</b>	Funktionelle Anatomie und externe Verbindungen .....
22.3.3	Spinale Reflexbögen und Rhythmusgeneratoren .....	829	<b>22.7.3</b>	Zelluläre Funktionsabläufe und interne Verbindungen .....
22.3.4	Klinische Aspekte spinaler Reflexe .....	835	<b>22.7.4</b>	Pathophysiologie der Basalganglien .....
<b>22.4</b>	<b>Supraspinale Kontrolle spinaler Verschaltungen</b> .....	839	<b>22.8</b>	<b>Kleinhirn: Struktur, Funktion, Symptome</b> .....
<b>22.5</b>	<b>Sequenzielle Aktivierung von Kortexarealen bei zielmotorischen Bewegungen</b> .....	841	<b>22.8.1</b>	Funktionelle Anatomie des Kleinhirns. ....
<b>22.6</b>	<b>Motorische Areale des zerebralen Kortex</b> .....	842	<b>22.8.2</b>	Feinstruktur und synaptische Verschaltung der Kleinhirnrinde .....
22.6.1	Aufbau, Funktion und Interaktionen des motorischen Kortex .....	842	<b>22.8.3</b>	Extrazerebelläre Projektionen und motorische Funktionen .....
22.6.2	Der primäre motorische Kortex .....	846	<b>22.8.4</b>	Motorisches Lernen .....
22.6.3	Prämotorische Rindenfelder .....	847	<b>22.8.5</b>	Kleinhirnläsionen und zerebelläre Funktionsstörungen. ....
<b>23</b>	<b>Neurovegetative Regulation</b> .....	865		
	<i>Pontus B. Persson und Anja Bondke Persson</i>			
<b>23.1</b>	<b>Peripheres vegetatives Nervensystem</b> .	865	<b>23.2</b>	<b>Organeffekte</b> .....
23.1.1	Aufgaben und Wirkungen des vegetativen Nervensystems .....	865	<b>23.2.1</b>	Regulation der Gefäßweite .....
23.1.2	Aufbau und Gliederung .....	865	<b>23.2.2</b>	Pupillenweite.....
			<b>23.2.3</b>	Herzfrequenz und Myokardkontraktilität .
			<b>23.2.4</b>	Die Bronchialmuskulatur .....



23.2.5	Steuerung des enterischen Nervensystems	873	23.4.2	Stuhlkontinenz und Darmentleerung . . . .	876
<b>23.3</b>	<b>Zentrale Steuerung und Kontrolle des vegetativen Nervensystems . . . . .</b>	<b>874</b>	23.4.3	Harnkontinenz und Blasenentleerung . . . .	877
23.3.1	Vegetative Zentren im ZNS . . . . .	874	<b>23.5</b>	<b>Vegetative Kerngebiete in der Medulla oblongata . . . . .</b>	<b>878</b>
<b>23.4</b>	<b>Vegetative Funktionen des Rückenmarks . . . . .</b>	<b>874</b>	23.5.1	Sympathikus . . . . .	878
23.4.1	Lage und Funktion. . . . .	874	23.5.2	Vagus. . . . .	879
			<b>23.6</b>	<b>Hypothalamus und limbisches System – homöostatische Regulationen und emotionelle Verhaltensweisen . . . . .</b>	<b>879</b>
<b>24</b>	<b>Integrative Funktionen des Gehirns . . . . .</b>	<b>884</b>			
	<i>Hans-Christian Pape</i>				
<b>24.1</b>	<b>Ein berühmter Patient. . . . .</b>	<b>884</b>	24.6.4	Präfrontaler Kortex und Arbeitsgedächtnis	902
<b>24.2</b>	<b>Grundlage kognitiver Funktionen . . . .</b>	<b>884</b>	24.6.5	Interaktionen neuronaler Schaltkreise bei Speicherung und Abruf von Informationen	903
<b>24.3</b>	<b>Organisation des Cortex cerebri. . . . .</b>	<b>886</b>	<b>24.7</b>	<b>Lernabhängige synaptische Plastizität .</b>	<b>904</b>
24.3.1	Gliederung des Cortex cerebri in Areale, Schichten (Laminae) und Säulen (Kolumnen) . . . . .	886	24.7.1	Mechanismen der Langzeitpotenzierung .	905
24.3.2	Organisation und Funktion der assoziativen Areale des Kortex. . . . .	887	24.7.2	Balance zwischen Langzeitpotenzierung und -depression. . . . .	908
24.3.3	Klinische Konsequenzen lokaler Funktionsstörungen des Assoziationskortex . .	888	<b>24.8</b>	<b>Hirnentwicklung: Entwicklungs- und erfahrungsabhängige Plastizität . . . . .</b>	<b>909</b>
<b>24.4</b>	<b>Kognition versus Emotion – Das limbische System . . . . .</b>	<b>890</b>	24.8.1	Mechanismen der frühen Entwicklung des Nervensystems . . . . .	909
24.4.1	Lobus limbicus und Papez-Kreis – Grundlagen des limbischen Systemkonzepts . . .	890	24.8.2	Bildung synaptischer Kontakte, Überleben von Neuronen und Stabilisierung von Hirnfunktionen . . . . .	911
24.4.2	Störungen der Funktion limbischer Strukturen – Dissoziation von Emotion und Kognition . . . . .	892	<b>24.9</b>	<b>Linkes Gehirn/Rechtes Gehirn – Sprache . . . . .</b>	<b>914</b>
<b>24.5</b>	<b>Motivation – Belohnung und Abhängigkeit . . . . .</b>	<b>896</b>	24.9.1	Lateralisation von Sprachfunktionen . . . .	914
24.5.1	Grundlagen motivationalen Verhaltens . .	896	24.9.2	Lateralisation räumlich-visueller Funktionen . . . . .	917
24.5.2	Psychotrope Substanzen – Abhängigkeit .	896	24.9.3	Der Wada-Test. . . . .	917
<b>24.6</b>	<b>Lernen und Gedächtnis . . . . .</b>	<b>898</b>	24.9.4	Prinzipien der Arbeitsweise von linker und rechter Hemisphäre . . . . .	917
24.6.1	Gedächtnissysteme . . . . .	898	<b>24.10</b>	<b>Nicht invasive Verfahren zur Messung von Hirnfunktionen . . . . .</b>	<b>918</b>
24.6.2	Module des deklarativen Gedächtnisses, Funktionsstörungen und klinische Konsequenzen . . . . .	900	24.10.1	EEG und MEG. . . . .	919
24.6.3	Module des nicht-deklarativen Gedächtnisses. . . . .	902	24.10.2	Bildgebende Verfahren. . . . .	919



<b>25</b>	<b>Wachheit und Schlaf: Rhythmen des Gehirns im Muster des Elektroenzephalogramms</b> .....	923		
	<i>Hans-Christian Pape</i>			
<b>25.1</b>	<b>Wenn Schlaf übermächtig wird</b> .....	923	<b>25.3.3</b>	Neurophysiologische Grundlagen von Wachheit und Schlaf. ....
<b>25.2</b>	<b>Das Elektroenzephalogramm</b> .....	923	<b>25.3.4</b>	Transmittersysteme zur Regulation der Stadien von Schlaf und Wachheit .....
25.2.1	Grundlagen des Elektroenzephalogramms	923		
25.2.2	Verhaltenszustände und ihre Korrelate im EEG .....	924	<b>25.4</b>	<b>Der zirkadiane Rhythmus</b> .....
25.2.3	Klinische Anwendungen des EEG .....	926	25.4.1	Mechanismen des zirkadianen Rhythmus.
<b>25.3</b>	<b>Wachheit und Schlaf</b> .....	927	25.4.2	Störungen des zirkadianen Rhythmus ....
25.3.1	Das Profil des Schlafs .....	927	<b>25.5</b>	<b>Schlafstörungen</b> .....
25.3.2	Physiologische und klinische Bedeutung des Schlafs .....	929	25.5.1	Zum Weiterlesen .....
<b>26</b>	<b>Psychophysik</b> .....	941		
	<i>Thomas F. Münte und Ulrike M. Krämer</i>			
<b>26.1</b>	<b>Entscheidungshilfe</b> .....	941	<b>26.3</b>	<b>Signalentdeckungstheorie</b> .....
<b>26.2</b>	<b>Klassische Psychophysik</b> .....	941	<b>26.4</b>	<b>Aktuelle Erweiterung der Psychophysik</b> .....
26.2.1	Fragen der Psychophysik .....	941	26.4.1	Zum Weiterlesen .....
26.2.2	Schwellenbestimmungen .....	942		
<b>27</b>	<b>Blut-Hirn-Schranke, Liquor cerebrospinalis, Hirndurchblutung und Hirnstoffwechsel</b> .....	949		
	<i>K. Göbel und S.G. Meuth</i>			
<b>27.1</b>	<b>Je schneller, desto besser</b> .....	949	<b>27.2.7</b>	Liquor cerebrospinalis: Kompartimente, Resorption, Regulation .....
<b>27.2</b>	<b>Blut-Hirn- und Blut-Liquor-Schranke</b> ...	949	<b>27.3</b>	<b>Hirndurchblutung und Hirnstoffwechsel</b> .....
27.2.1	Funktionelle Bedeutung der Blut-Hirn-Schranke .....	949	27.3.1	Globale Durchblutung und globaler Stoffwechsel .....
27.2.2	Die Blut-Hirn-Schranke als Barriere .....	950	27.3.2	Ischämie des Gehirns .....
27.2.3	Die Blut-Hirn-Schranke als austauschende Membran .....	951	27.3.3	Lokale Durchblutung und lokaler Stoffwechsel .....
27.2.4	Erhöhte Durchlässigkeit der Blut-Hirn-Schranke .....	952	27.3.4	Altersabhängigkeit von Hirndurchblutung und -stoffwechsel .....
27.2.5	Grundlagen der Blut-Liquor-Schranke ...	953		
27.2.6	Substanzbewegungen über die Blut-Liquor-Schranke .....	954		

<b>28</b>	<b>Reifung, Altern und Tod</b> .....	964
	<i>Michael Kühl</i>	
<b>28.1</b>	<b>Der menschliche Lebenszyklus</b> .....	964
<b>28.2</b>	<b>Wachstum und Reifung</b> .....	965
<b>28.3</b>	<b>Physiologische Veränderungen im Alter</b> .....	966
28.3.1	Endokrinologie im Alter .....	966
28.3.2	Kardiovaskuläres System .....	967
28.3.3	Nervensystem und Sinnesorgane .....	967
28.3.4	Weitere Organe .....	967
<b>28.4</b>	<b>Ursachen des Alterns</b> .....	968
28.4.1	Theorie der freien Radikale: Oxidativer Stress .....	968
28.4.2	Theorie der reduzierten Kalorienzufuhr ..	969
28.4.3	Alterung und DNA-Reparatur: Genetische Instabilität .....	971
28.4.4	Sirtuine .....	971
28.4.5	Theorie der Telomerlänge .....	971
<b>28.5</b>	<b>Menschliche Progerie-Erkrankungen</b> ..	972
<b>28.6</b>	<b>Der Tod</b> .....	973
28.6.1	Zum Weiterlesen.....	974
<b>29</b>	<b>Maßeinheiten, Kurven und ein wenig Mathematik</b> .....	976
	<i>Stefan Silbernagl</i>	
<b>29.1</b>	<b>Messgrößen und Maßeinheiten</b> .....	976
29.1.1	Maßsysteme .....	976
29.1.2	Bruchteile und Vielfache von Maßeinheiten .....	977
29.1.3	Maßeinheiten: SI und die anderen .....	977
29.1.4	Konzentration, Fraktion und Aktivität ....	979
29.1.5	Osmolalität, osmotischer und onkotischer Druck .....	980
<b>29.2</b>	<b>Potenzen und Logarithmen</b> .....	983
<b>29.3</b>	<b>Grafische Darstellung von Messdaten</b> .	984
29.3.1	Zum Weiterlesen.....	986
	<b>Anhang</b> .....	987
	<b>Normalwerte</b> .....	988
	<i>Zusammengestellt von Stefan Pummer und Stefan Silbernagl</i>	
	<b>Sachverzeichnis/Abkürzungsverzeichnis</b> .....	993



# **Kapitel 1**

## **Wer liest schon Einleitungen?**

1.1	Physiologie: Funktion des Lebendigen	26
1.2	Woher weiß man, was in diesem Buch steht?	26
1.3	Ob Zelle oder Organismus: ein offenes System mit innerem Milieu	32

# 1 Wer liest schon Einleitungen?

Stefan Silbernagl

## 1.1 Physiologie: Funktion des Lebendigen



Ein Virus hat bereits eine Art von Leben, eine Amöbe, ein Baum, ein Hund, ein Mensch, sie alle leben. Die Physiologie versucht, die physikalischen und chemischen Faktoren aufzuklären, die für die Entstehung, die Entwicklung und den Erhalt dieses Lebens verantwortlich sind. Dabei ist die Frage, was vor sich geht, nur der Ausgangspunkt für die Frage, wie es passiert. So fragt ein Physiologe etwa: Wie gelangen Ionen durch die Zellmembran, und mit welchen Signalen kommunizieren Zellen miteinander? Wie überlebt ein Fisch im Süßwasser, wie einer im Salzwasser? Warum muss eine Wüstenratte nichts trinken und warum kühlt der Pinguin nicht aus, wenn er jahraus, jahrein auf antarktischem Eis steht? Wie wird unser Blutdruck geregelt? Wie arbeiten unsere Nieren, unsere Muskeln, unsere Augen, ja sogar (und das fragt der Physiologen eigenes Gehirn!): Wie funktioniert unser Gehirn?

Inhalt dieses Buches ist die **Physiologie des Menschen**. Dabei muss man sich aber vor Augen halten, dass der Großteil der Kenntnisse über die Funktionen unseres Körpers nicht von Beobachtungen am Menschen, sondern von Experimenten an Einzelzellen im Reagenzglas, an Zellkulturen, an isolierten Organen und an Tieren gewonnen wurde. Am meisten weiß man daher über die Mechanismen, die sich in der **Evolution** bereits seit Hunderten von Millionen Jahren bewährt haben und daher allen tierischen Zellen

mehr oder weniger gemeinsam sind. Relativ viel ist auch noch bekannt über die Funktion derjenigen unserer Organe und Organsysteme, die sich von denen anderer Säuger nur unwesentlich unterscheiden. Darm- und Nierenfunktion, Atmung, Blutdruckregulation, Säure-Basen-Haushalt sind einige Beispiele dafür.

Anders ist das bei höheren Gehirnfunktionen, doch können uns da unter Umständen **Beobachtungen an Patienten** weiterhelfen. Vergleicht man ihre Symptome mit den Befunden bei gesunden Probanden, kann man unter Umständen auf Funktionsmechanismen schließen. Die (immer noch spärlichen) Kenntnisse über die spezifischen Funktionen unseres Großhirns z. B. stammen größtenteils von Beobachtungen an Patienten, bei denen umschriebene Gehirnbezirke etwa durch Verletzungen oder Tumoren zerstört worden sind. Umgekehrt ist die Physiologie des Menschen, sind die Kenntnisse über die **normale Funktion** unseres Körpers natürlich unverzichtbare Grundlage, wenn der Arzt Fehlfunktionen des Körpers, also **Krankheiten**, erforschen und kausal oder zumindest symptomatisch behandeln will. Auf Aspekte der **Pathophysiologie**, des Grenzgebiets zwischen Physiologie und klinischer Medizin, wird daher in allen Kapiteln dieses Buches immer wieder eingegangen werden.

## 1.2 Woher weiß man, was in diesem Buch steht?

Schon in der Mitte des 19. Jahrhunderts war in einem Lehrbuch der Physiologie kein Platz mehr, den experimentellen Hintergrund des behandelten Lehrstoffes zu schildern.

Adolph Fick (1829–1901) schrieb 1860 in seinem „Compendium der Physiologie des Menschen“ [10]: „Der nächste [wichtigste] Zweck dieses Buches ist, dass es den Medicin Studirenden in Stand setze, mit möglichst geringer Anstrengung sich diejenigen physiologischen Kenntnisse anzueignen, welche ein billiger [vernünftiger] Examinator von ihm verlangen muss... habe ich mich – eingedenk des ersten Zweckes – durchweg vorwiegend an die *Resultate* gehalten und sie mit einiger Ausführlichkeit dargestellt ... das Resultat ist das Wichtigste und Interessante, und, wenn man es einmal *sicher* hat, d. h. jederzeit einen strengen Beweis führen kann, so kümmert man sich nicht mehr um die Methode seiner ursprünglichen Auffindung.“

Allerdings war Adolph Fick noch in der Lage, seinen Studenten dann wenigstens in der Vorlesung diejenigen Versuche zu zeigen, mit denen er das Gelehrte belegen konnte. Das ist heute nicht mehr möglich, da sich das Wissen in der Physiologie seither, grob geschätzt, verhundertfacht hat. Das heißt, auch in der Vorlesung bleibt heute praktisch keine Zeit mehr, die Wege zu schildern, an deren Ende unser (mehr oder weniger) „**gesichertes Wissen**“ steht. Das birgt die Gefahr in sich, dass der Student das „Wissen“ des Lehrbuchs (und der spätere Arzt oder Biologielehrer den Inhalt einer Fachzeitschrift) ohne Bedenken als feststehende Tatsache übernimmt. Kritikfähigkeit in dieser Beziehung setzt aber voraus, dass er oder sie wenigstens prinzipiell die Wege naturwissenschaftlich-medizinischer und -biologischer Wissensfindung mit all ihren Klippen kennt. Sie sollen uns daher im Folgenden kurz beschäftigen.

## 1.2.1 Beobachtung, Hypothese, Experiment, Deutung, Theorie und die Fallen

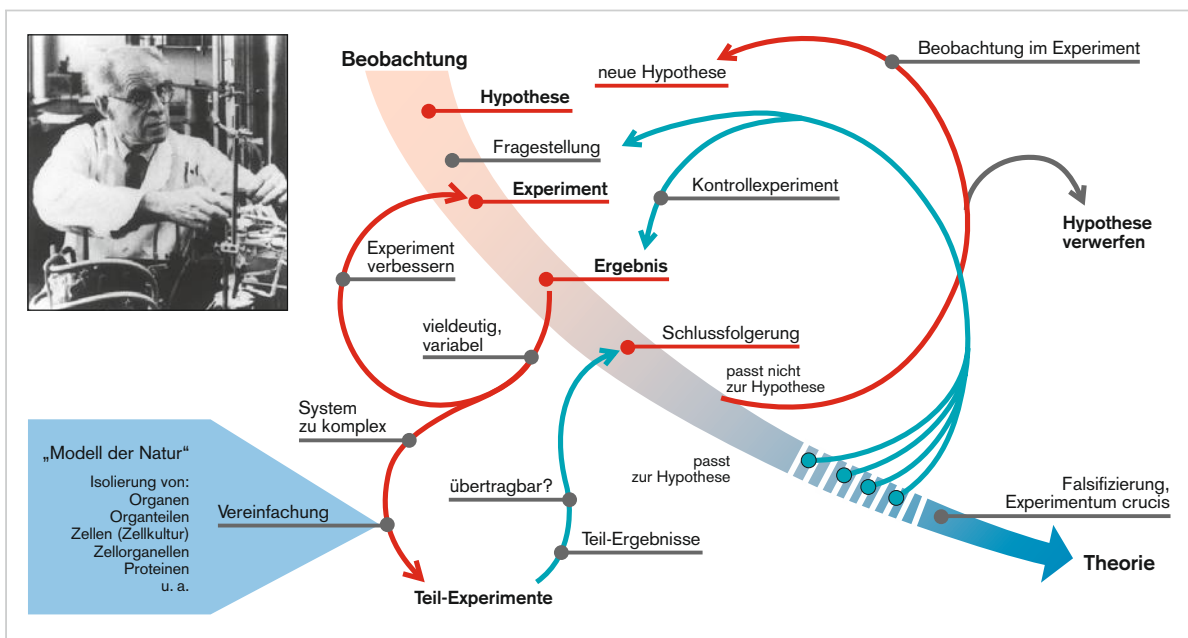
### Die Gegenprobe

Humanphysiologie ist ein Fach der Medizin, doch als Forscher ist der Physiologe Naturwissenschaftler; er geht bei seiner Forschung daher prinzipiell genau so vor wie der „reine“ Naturwissenschaftler, also etwa der Physiker, Astronom oder Chemiker (► Abb. 1.1): Er stellt **Beobachtungen** an, zieht seine Schlüsse daraus und stellt auf deren Basis eine **Hypothese** auf. Diese Hypothese muss **überprüfbar** sein. Eine unüberprüfbare Hypothese ist wertlos, weil sie nicht viel mehr wert ist als eine schlichte Behauptung. Mit Überprüfen ist hier vor allem gemeint, dass der Wissenschaftler seine Hypothese in Frage stellen (falsifizieren; [5]) muss, d. h., ein überaus wichtiges Prinzip seines Arbeitens muss der **Zweifel** sein. Wichtiger als die **Probe** ist die **Gegenprobe**!

Ein einfaches Beispiel: Vor einigen Jahrzehnten konnte im Elsass beobachtet werden, dass der Rückgang der **Geburtenrate** sehr eng mit dem Rückgang der Anzahl der dort nistenden **Störche** korreliert. Bringt also der Storch die Babys? Eine Bestätigung dieser Hypothese wäre gewesen, wenn der Beobachter anschließend nach Franken gefahren wäre und dort eine ähnliche Korrelation vorgefunden hätte (Probe). Eine mögliche Gegenprobe (Entfernung eines der korrelierenden Phänomene) wäre hingegen gewesen herauszufinden, ob ein Land existiert, wo es gar keine Störche gibt und trotzdem Babys auf die Welt kommen...

### Korrelation und Kausalität

Wir lächeln über das Beispiel mit den Störchen, weil wir wissen, wie Kinder auf die Welt kommen. Bei der Beobachtung noch nicht erforschter Phänomene ist das anders. Trotzdem ist ein häufiges Zusammentreffen zweier oder mehrerer Phänomene oder gar eine enge **quantitative Korrelation** natürlich eine wichtige Beobachtung, sei es in der Astronomie, in der Physiologie oder in der praktischen Medizin. Über die **Kausalität** sagt eine Korrelation, wie wir an obigem Beispiel gesehen haben, allerdings nichts aus. Die Kausalität kann hier nur **Hypothese** sein, die es zu überprüfen, in Zweifel zu ziehen gilt.



**Abb. 1.1 Von der Beobachtung zur Theorie: Der Weg experimenteller Forschung.** Zum Beispiel entdeckte Ernest Basil Verney (1894–1967, Foto) zusammen mit E. H. Starling in den zwanziger Jahren, dass eine isolierte Niere, die künstlich durchströmt wird, keinen konzentrierten Urin erzeugen kann ([17], [19]) (Beobachtung im Experiment). Aufgrund dieser und anderer Beobachtungen stellten sie folgende Hypothese auf: „Wir schlagen daher vor, dass irgendeine Substanz oder Substanzen mit einer Pituitrin-(Hypophysenextrakt-) ähnlichen Wirkung normalerweise im intakten Säuger vorhanden sind und dazu dienen, die Niere in ihrer wichtigen Funktion der Wasser- und Chloridausscheidung zu regulieren“ [17]. Zur Überprüfung der Hypothese setzten sie dem Nierenperfusat einen Hypophysenhinterlappenextrakt zu (Experiment) mit dem Ergebnis, dass sich die Wasserausscheidung dadurch normalisierte. Schließlich wies Verney auch nach, dass das Blut durch den Kopf des Versuchstiers fließen muss, bevor es anschließend in der Niere antidiuretisch wirken kann. Dieser Effekt blieb aus, wenn vorher der Hypophysenhinterlappen entfernt worden war [18]. Damit war bewiesen, dass die Konzentrationsfähigkeit der Niere vom Hypophysenhinterlappen abhängt (Theorie). Heute wissen wir, dass dort **Adiuretin** als steuerndes Hormon sezerniert wird.

## Beobachtung versus Experiment

Zur Überprüfung seiner Hypothese greift der Wissenschaftler zum **Experiment**. Er „experimentiert“ nicht „herum“, sondern stellt eine Frage, von der er hofft, dass sie durch das Ergebnis seines Experiments beantwortet werden kann. Den Unterschied zwischen Beobachtung und Experiment hat der französische Physiologe Claude Bernard (1813–1878) so ausgedrückt: „Beobachtung ist die Erforschung natürlicher Phänomene, das Experiment ist die Erforschung eines Phänomens, das durch den Forscher verändert worden ist“ [1]. Diese Veränderung, dieses **Eingreifen** in den natürlichen Ablauf ist es, was das Experiment einerseits zum machtvollsten Werkzeug naturwissenschaftlicher Forschung macht, andererseits aber auf Irrwege, zu Artefakten führen kann (s.u.). Beobachtung und Experiment sind nicht ganz zu trennen. Eine „gezielte“ Beobachtung, etwa die Voraussage einer Beobachtung, ist bereits eine Art Experiment. Umgekehrt kann der Wissenschaftler bei einem Experiment eine Beobachtung machen, nach der er ursprünglich gar nicht gefragt hat.

Die Entdeckung der antibiotischen Wirkung des **Penicillins** (1928) durch den britischen Bakteriologen Sir Alexander Fleming (1881–1955) ist ein berühmtes Beispiel dafür. Seine Bakterienkulturen waren ihm unprogrammgemäß verschimmelt. Er hat sie sich trotzdem genau betrachtet (die „Neugierde des Forschers“), und ihm fiel auf, dass die Bakterien sich im Bereich des Schimmelpilzes (*Penicillium*-Arten) nicht vermehrt hatten. Seine daraus abgeleitete Hypothese, dass der Schimmel einen antibakteriellen Stoff produziert, bewahrheitete sich, und das Antibiotikum Penicillin trat wenige Jahre später seinen Siegeszug um die Welt an.

## Fürchtet der Arzt die Gegenprobe?

Da wohl die meisten Leserinnen und Leser dieses Buches Ärzte werden wollen, hier auch ein kurzes Wort zur **klinisch-medizinischen Forschung**. Obwohl auch schon der Physiologe, der ja oft an Lebewesen forschen muss, nicht so frei experimentieren kann wie etwa der Chemiker, sind die experimentellen Möglichkeiten des Arztes natürlich noch viel mehr eingeschränkt. Er kann sich bei seiner klinischen Forschung oft nur auf rückschauende (retrospektive) oder, was das bessere „Experiment“ ist, auf vorausschauende, vorhersagende (prospektive) Beobachtungen an seinen Patienten stützen. Diese Beschränkung darf aber nicht dazu verleiten, die Gegenprobe, das **Experimentum crucis**, etwa in Form einer sog. Doppelblindstudie, zu scheuen<sup>1</sup>. Claude Bernard sagt dazu: „Es ist das *post hoc, ergo propter hoc*“<sup>2</sup> der Mediziner, zu dem wir uns

sehr leicht verleiten lassen, besonders wenn das Ergebnis eines Experimentes oder eine Beobachtung unsere vorgefasste Meinung bestätigt“ [1]. (Auch der Autor dieser Einleitung ist Mediziner). Kein Experiment ohne Kontrolle. Ein Experiment führt zu einem **Ergebnis**, also zu einer Reihe von Messwerten, aus denen der Wissenschaftler seine **Schlüsse** zieht. Zieht er die richtigen? Angenommen, ein Versuchstier, etwa eine Ratte, wird narkotisiert, die Niere wird freigelegt und ein bestimmtes Medikament wird in die Nierenarterie injiziert. Einen Tag später steigt bei der Ratte die Natriumausscheidung im Urin. Was ist der Grund dafür? Das Narkosemittel? Der Operationsstress? Oder wirklich die injizierte Substanz? Hier ist, wie bei jedem Experiment, ein **Kontrollexperiment** notwendig, in diesem Fall eines, bei dem zwar narkotisiert und operiert, aber nur das Lösungsmittel, in dem das Medikament gelöst war, injiziert wird. Außerdem genügt natürlich nicht ein einziges Paar von Experimenten, da die Höhe der Natriumausscheidung im Einzelfall genauso gut ein **Zufall** sein könnte. Erst eine Reihe gleichartiger Versuche und Kontrollexperimente und deren statistische Auswertung kann klären, ob das Versuchsergebnis (mit mehr oder wenig hoher Wahrscheinlichkeit) kein Zufall war [6].

## Das Ergebnis?

Hat der Wissenschaftler aus dem Ergebnis des Experiments den richtigen **Schluss** gezogen, und ist damit seine Frage beantwortet? Oder ist das Ergebnis vieldeutig und damit nicht interpretierbar? Oder kommt gar jedes Mal etwas anderes als Ergebnis heraus? Dann war vielleicht das Experiment von vornherein schlecht geplant, oder es war zwar gut konzipiert, aber schlecht durchgeführt; oder war etwa das Versuchsobjekt zu komplex, um eine einfache Antwort zu erhalten? Lag es daran, muss der Physiologe sich nach einem einfacheren Experimentalobjekt für die Beantwortung seiner Frage umtun (s.u.). Bringt ihn auch das nicht weiter, ist die Frage, zumindest vorläufig, unbeantwortbar. Diese Tatsache muss der Forscher allerdings erkennen.

Der englische Zoologe Peter B. Medawar (1915–1987, Nobelpreis für Physiologie oder Medizin 1960) schreibt dazu in der Einleitung seines Buches „Die Kunst des Lösbaren“: „Kein Wissenschaftler wird bewundert, dass es ihm nicht gelungen ist, Probleme zu lösen, die er mit ihm zur Verfügung stehenden Mitteln überhaupt nicht lösen konnte... Gute Wissenschaftler nehmen normalerweise solche Probleme in Angriff, die sie für wichtig und lösbar halten. Denn schließlich ist es ihre Aufgabe, Probleme zu lösen, und nicht bloß, mit ihnen zu ringen... Und das ist genau der Grund, warum einige der wichtigsten biologischen Probleme bisher noch nicht auf der Tagesordnung unserer Forschungsvorhaben erschienen sind...“ [4].

Passt das Ergebnis des Versuchs zur Hypothese, gewinnt sie an Substanz, doch muss ihre Gültigkeit (und

<sup>1</sup> Von einer Doppelblindstudie spricht man dann, wenn z.B. beim Vergleich der Wirksamkeit zweier Medikamente (oder eines Medikaments mit einem wirkungslosen Stoff, einem Placebo) weder der Arzt noch der Patient weiß (beide sind „blind“), welche Tablette welche Substanz enthält.

<sup>2</sup> Danach und daher dessentwegen.