

Steuerungsmechanismen bei Lauf und Flug von Insekten: ein Vergleich.

Wendler, Gernot

1. Einleitung

Dieser Beitrag stellt einen Versuch dar, die Organisationsprinzipien von Lauf- und Flugsystemen bei Insekten zu vergleichen und Gemeinsamkeiten sowie Unterschiede herauszuarbeiten.

Zunächst einmal muß man sich die unterschiedlichen Bedingungen beim Laufen und Fliegen klarmachen. Ein fliegendes Objekt hat 6 Freiheitsgrade der Bewegung: drei lineare und drei rotatorische. Bei einem auf der Fläche laufenden Tier reduzieren sich diese 6 Freiheitsgrade auf 3. Im Unterschied zu Krabben nutzen die meisten Insekten nicht die theoretische Möglichkeit, quer zur Längsachse zu laufen. Ausnahmen sind z. B. Zikadenlarven. In der Regel geht es also um zwei Freiheitsgrade der Bewegung des Körpers: um die Bewegung längs der Körperachse und eine Drehung um die Hochachse. Weiterhin: die Bewegungsfrequenz der Beine liegt wesentlich niedriger als die Flügelschlagfrequenz. Sie reicht von etwa 1/min bei einer schleichenden Mantis bis kurzzeitig um 25 Hz bei einer flüchtenden Schabe, während Flügelschlagfrequenzen je nach Art zwischen etwa 15 Hz und 1000 Hz liegen. Wenn man bedenkt, daß die Physik bei der Beschreibung des Laufens im Wesentlichen nur als klassische Mechanik eine Rolle spielt, während beim Flug die Aerodynamik schwingender Flügel hinzukommt, die man auch heute noch nicht hinreichend verstanden hat, dann scheint das Laufsystem leichter analysierbar und verstehbar zu sein als das Flugsystem. Die folgenden Ausführungen werden zeigen, wie weit dieser Eindruck zutrifft.

2. Das Laufsystem

Das Laufsystem ist bei Schaben (*Periplaneta americana*), Heuschrecken (*Locusta migratoria* und *Schistocerca gregaria*) und Stabheuschrecken (*Carausius morosus*) besonders intensiv untersucht worden. Die generelle Organisation dieses Systems ist trotz aller Unterschiede in der Morphologie und in der Funktion der Beingelenke bei allen drei Arten sehr ähnlich. Im Folgenden werden insbesondere die Verhältnisse bei Stabheuschrecken geschildert.

2.1. Gliederung des Laufsystems

Läßt man eine junge Stabheuschrecke auf einer ebenen Fläche laufen, so fällt die außerordentlich regelmäßige Schrittfolge der Beine auf. Alle Beine haben die gleiche **Schrittfrequenz** und zeigen die klassische **Dreibeingekoordination** der Insekten: Vorder- und Hinterbein einer Seite schwingen gemeinsam mit dem Mittelbein der Gegenseite nach vorn, und diese drei Beine alternieren mit den restlichen drei

Beinen (Abb. 1C). Sogar der Kurvenlauf wird nicht durch eine Veränderung der Schrittfrequenz, sondern durch eine unterschiedliche Schrittweite auf der rechten und linken Seite unter Beibehaltung der Frequenz erzielt (Abb. 1B). Es stellt sich also die Frage, ob die Bewegung aller sechs Beine vom gleichen Taktgeber, einem Oszillator, gesteuert wird, ob sie sich also wie sechs Zeiger an einer Uhr verhalten.

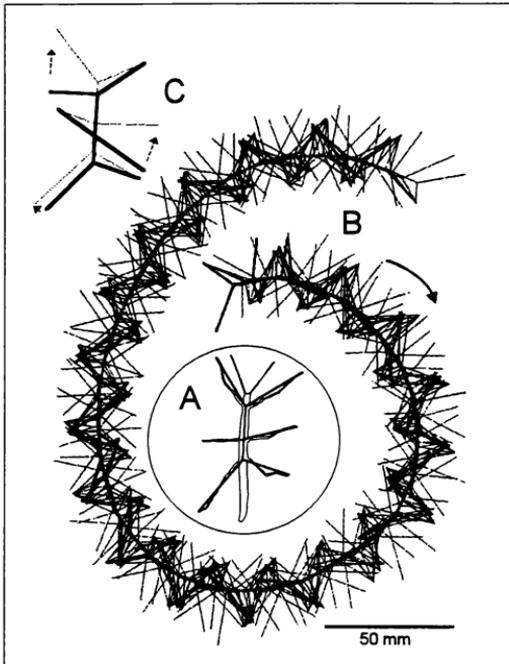


Abb. 1: Schreitspur einer Stabheuschrecke im 5. Larvenstadium nach Einzelbildauswertungen von Filmaufnahmen.

A - Entstehung der pro Filmbild konstruierten Skizze.

B - Räumliche Koordination. Spur einer durch visuelle Bewegungsreize zum Kurvenlauf veranlaßten Stabheuschrecke. Während der Rumpf vorwärtsbewegt wird, bleiben die Tarsen derjenigen Beine am Ort, die gerade Bodenkontakt haben und schieben. Bei den aufeinanderfolgenden Bildern (jedes 2. bei 50 Hz) laufen demnach diese Beine repräsentierenden Striche auf eben diesen Fußpunkt zu. Man sieht, daß die Fußpunkte der drei Beine einer Seite dicht beieinander liegen und dies im Wechsel mit den drei Beinen der anderen Seite. Die Auszählung der Fußpunkte ergibt, daß die rechten und linken Beine gleich häufig aufsetzen.

C - Die zeitliche Koordination der Beine anhand zweier Filmbilder. Während des Vorschubs des Rumpfes bleiben rechtes Vorder- und Hinterbein und linkes Mittelbein am Boden, während die drei anderen Beine gleichzeitig nach vorn schwingen. Nach JANDER 1985.

Unter bestimmten Bedingungen kann man jedoch beobachten, daß Insekten ihre Beine mit unterschiedlichen Schrittfrequenzen bewegen können (v. HOLST 1943, WENDLER 1964b, BÄSSLER 1995), was nicht mit einem einzigen zentralen Oszillator

erklärbar ist. Jedes Bein wird von einem eigenen Oszillator gesteuert. Die sechs Oszillatoren sind jedoch normalerweise so stark miteinander verkoppelt, daß sie die gleiche Frequenz haben. Die Art ihrer Verkopplung bestimmt die zeitliche Koordination der Beine untereinander.

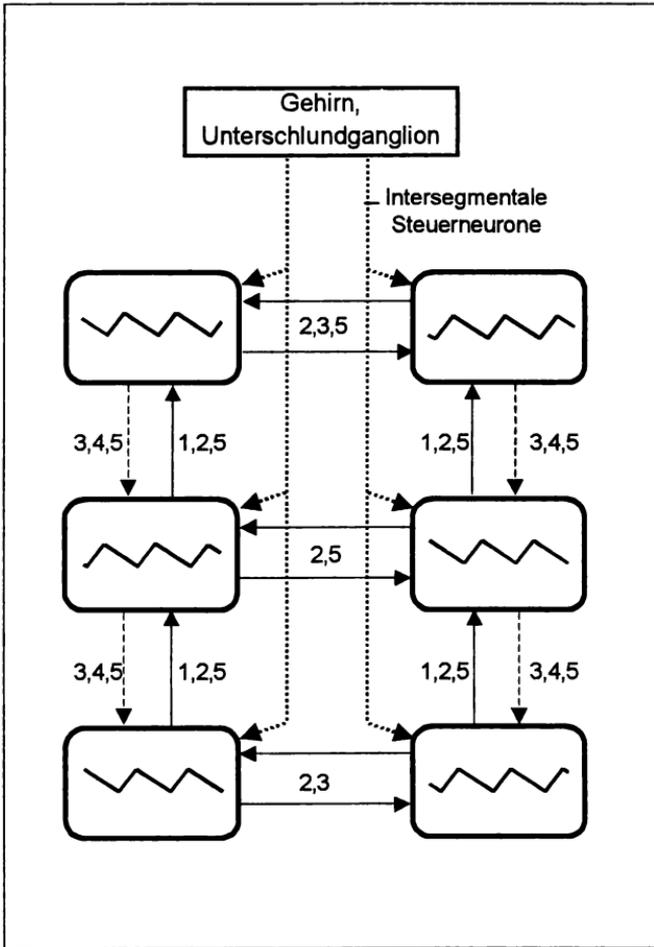


Abb. 2: Organisation des Laufsystems bei Stabeuschrecken.

Die Zahlen charakterisieren die übertragenen Signale in Kurzform.

- 1 - Protraktion inhibiert den Schwingphasenbeginn des anderen Beins.
- 2 - Aufsetzen fördert den Schwingphasenbeginn des anderen Beins.
- 3 - Posteriore Position fördert den Start der Schwingphase des anderen Beins.
- 4 - Position steuert Aufsetzstelle des nächst hinteren Beins.
- 5 - Mechanischer Widerstand erhöht die Stemmkraft des anderen Beins. Nach WENDLER 1999.

Die Organisation des Laufsystems ist in Abb. 2 für Stabheuschrecken in stark vereinfachter Form dargestellt. Sie gilt vermutlich generell. Die Art der Wirkungsbeziehungen zwischen den Oszillatoren der einzelnen Beine ist durch Zahlen beschrieben. Diese gegenseitigen Beeinflussungen sind beim Laufen rhythmischer Art. Man kennt bereits einige der daran beteiligten Interneuronen.

Die Beinbewegungen erfolgen im Subcoxalgelenk nach vorn und hinten und im Coxa-Trochanter-Gelenk sowie im Femur-Tibia-Gelenk nach oben und unten (bei der Stabheuschrecke). Neuere Analysen haben ergeben, daß sich jeder Schrittgenerator unter bestimmten Bedingungen in Generatoren für jedes dieser Gelenke untergliedern läßt (BÜSCHGES et al.1995). Diese Teilsysteme werden beim Laufen wiederum gekoppelt, so daß sie die gleiche Frequenz und eine bestimmte Phasenlage haben. So muß das Bein z.B. beim Schwingen nach vorn gleichzeitig vom Boden abheben, und beim Stemmen nach hinten fest aufsetzen.

2.2. Der Schrittgenerator

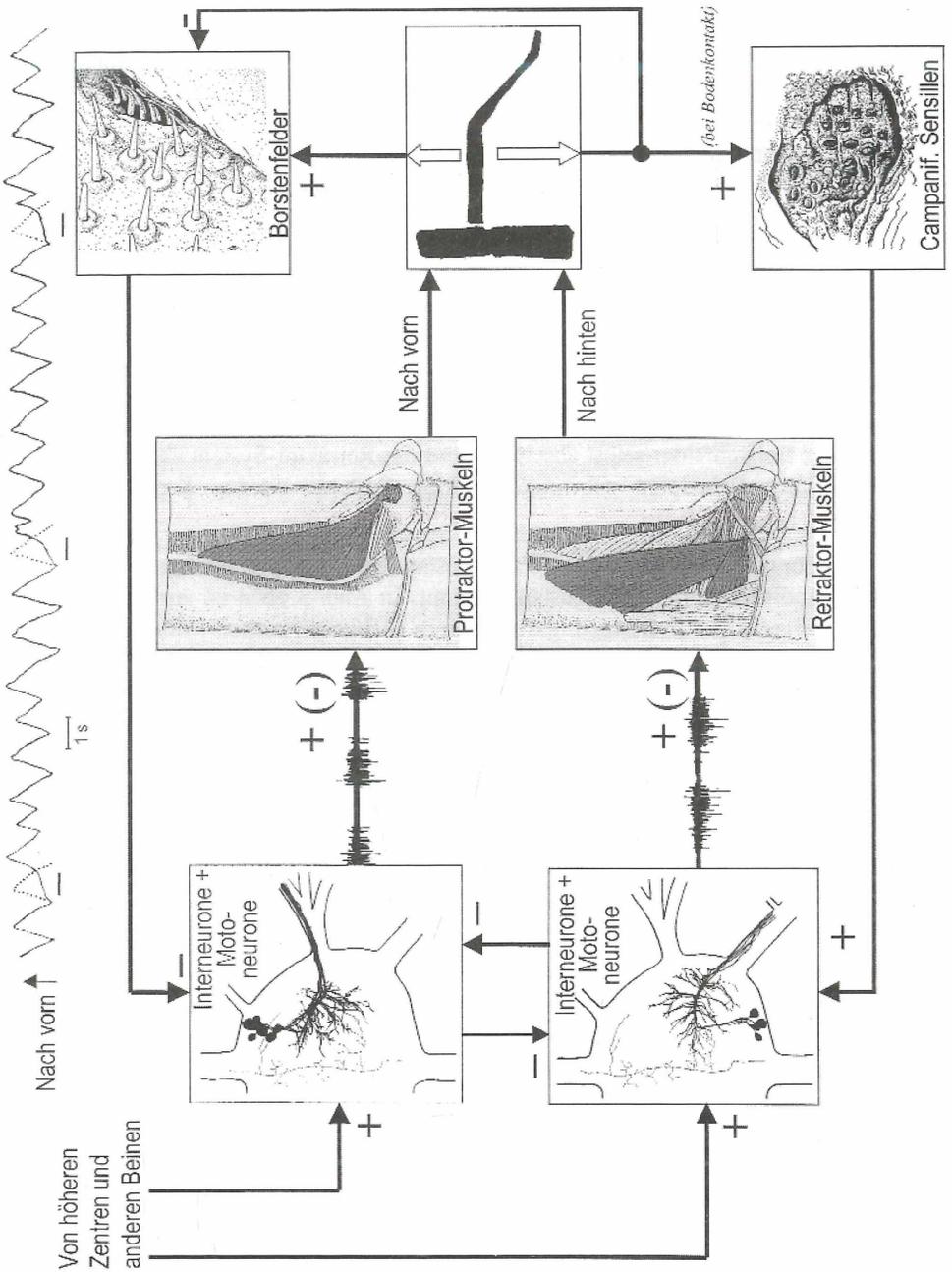
Abb. 3 zeigt einige der am Schrittgenerator beteiligten Elemente exemplarisch am Beispiel der Vor-Rückwärtsbewegungen eines Beins der Stabheuschrecke. Es sind im Bauchmark liegende Interneurone für die internen Kopplungen. Das sind solche Nervenzellen, die zwischen anderen Nervenzellen vermitteln. Die Interneurone können intersegmental verlaufen oder lokal innerhalb eines Ganglions. Hinzu kommen Motoneurone, die die Muskeln kommandieren. Die Muskeln bewegen über teilweise lange Sehnen das betreffende Beinsegment. Diese Kraftübertragung auf das zu bewegendes Element erscheint zwar selbstverständlich, ist aber im Vergleich zum Flug wichtig, weil dort indirekt wirkende Muskeln von Bedeutung sind, die nicht am Flügel inserieren, auch nicht über Sehnen. Ferner sind mechanische Sinnesorgane beteiligt, die den Zustand der Beine an Interneurone und Motoneurone zurückmelden.

Wie kommt ein Schritt zustande (Abb. 3)? Intraganglionäre Interneurone und Motoneurone werden zunächst von höheren Zentren, von Signalen aus anderen Beinen oder von Sinnesorganen aktiviert. Beim spontanen Start sind es meist die Elemente für die Retraktion. Sie hemmen die Protraktionsneurone und aktivieren die Retraktormuskeln, die das Bein nach hinten bewegen. Wenn das Bein Bodenkontakt hat und Vorschubkraft entwickelt, werden die dabei auftretenden mechanischen Spannungen in der Kutikula von Gruppen campaniformer Sensillen gemessen. Je

Abb. 3: Elemente eines Schrittgenerators und ihre Verknüpfung.

Dieses Bild beschränkt sich auf einige wichtige Zusammenhänge für die Pro- und Retraktion im Subcoxalgelenk der Stabheuschrecke. Das in Klammern gesetzte negative Vorzeichen bei der Innervation der Muskulatur bezieht sich auf die Beteiligung inhibitorischer Neurone.

⇒ ⇨



stärker der Widerstand gegen die Bewegung, desto stärker werden sie erregt und verstärken die Erregung der Retraktor- Interneurone und Motoneurone und rekrutieren auf diese Weise mehr Kraft. Wenn das Bein sich erfolgreich nach hinten bewegt, ändert sich die Richtung der Verspannungen in der Kutikula, was zu einer Erregungsreduktion der richtungselektiven campaniformen Sensillen und damit der entsprechenden Interneurone und Motoneurone führt.

Im Subcoxalgelenk sitzen zwei Gruppen von Sinnesborstenfeldern, deren Borsten abgebogen und gereizt werden, wenn das Bein nach vorn schwingt (WENDLER 1964a). Ihre Erregung hemmt Interneurone und Motoneurone für die Protraktion. Je weiter das Bein nach hinten bewegt wird, desto stärker werden die Borsten jedoch aufgerichtet, womit ihre Erregung und damit die Hemmung der Protraktions-Interneurone und Motoneurone reduziert wird. Damit beginnt deren Aktivität zu überwiegen, wodurch das Retraktor-System gehemmt wird und die Protraktion so lange durchgeführt wird, bis das Protraktor-System sich durch die zunehmende Erregung der Borstenfelder selbst abschaltet und das Retraktor-System aktiviert wird. Nach solchen Prinzipien schwingungsfähige Systeme werden Kippschwinger genannt.

Die Sinnesorgane sind also ein integraler Bestandteil des Kippschwingers, ohne die ein vollständiger Schritt nicht zustandekommt. In Abb. 3 oben ist zur Illustration dieses Sachverhalts die Bewegungskurve eines Stabheuschrecken-Mittelbeins dargestellt. Wenn die Protraktion des Beins durch elektrische Reizung von Retraktormuskeln kurzzeitig gestoppt wird, setzt sich die Beinbewegung nicht in der Weise fort, wie man nach den vorangegangenen Schritten erwarten würde, sondern das Bein wird erst in die vordere Position gebracht, bevor die Retraktion einsetzen kann. Erst danach wird das Bein durch die koordinierenden Einflüsse der anderen Beine in den normalen Rhythmus eingefangen.

Die starke Beteiligung von Sinnesorganen am Ablauf der Schreitbewegungen ist leicht zu erklären, da das Tier in unebenem Gelände und beim Klettern Kraft und Bewegungsablauf der Beine in jedem Moment kontrollieren muß.

Selbstverständlich kann ein vollständiger Schritt ohne die Beteiligung der anderen Glieder des Schrittgenerators, also der Muskeln sowie der Interneurone und Motoneurone, ebenfalls nicht zustandekommen. Man findet eine ganze Reihe von lokalen Interneuronen, die an der Verarbeitung der Signale aus anderen Ganglien und von Sinnesorganen beteiligt sind. Als Besonderheit im Vergleich mit dem Flugsystem findet man im Laufsystem sogenannte nichtspikende Interneurone, die die Information nicht über Aktionspotentiale (s.u.) weitergeben, sondern über kontinuierliche Veränderungen des Membranpotentials (BÜSCHGES 1990). Die internen Verschaltungen dieser Interneurone und Motoneurone, sowie die Einbindung propriozeptiver Reflexe sind derzeit Gegenstand intensiver Untersuchungen (BÄSSLER and BÜSCHGES 1998). Unter Einwirkung von Substanzen wie z. B. Pilocarpin

können die zentralnervösen Neurone auch ohne Mitwirkung von Sinnesorganen zu rhythmischer, z. T. auch koordinierter Aktivität veranlaßt werden.

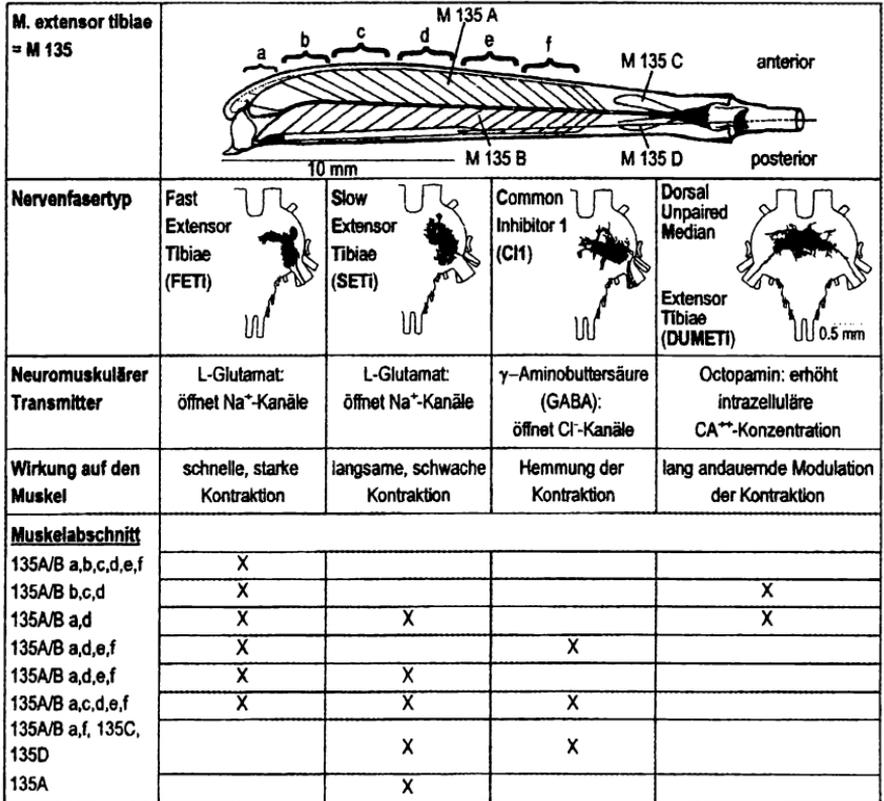


Abb. 4: Innervation des Sprungmuskels im Hinterbein der Wüstenheuschrecke (*Schistocerca gregaria*). Die vier Neurone liegen im Metathorakalganglion. Dendriten und die seitlich abgesetzten Somata in der Ansicht von dorsal (Burrows 1996). Nach Hoyle 1978, Wendler 1999.

Die Kontraktion der Beinmuskeln wird auf folgende Weise gesteuert: Die Interneurone, z. T. auch Sinneszellen, enden auf den Dendriten der Motoneurone, und ihre Erregung verändert das Membranpotential der Motoneurone, deren Zellkörper gruppiert ventral im rostralen bzw. caudalen Teil des Ganglions liegen (Abb. 3).

Wenn das Membranpotential eine bestimmte Schwelle erreicht hat, dann entsteht ein kurzer, etwa 2 ms dauernder elektrischer Impuls, ein Aktionspotential (Spike). Dieses wird entlang des Axons Richtung Muskel weitergeleitet. Da es sich jeweils um mehrere Motoneurone handelt, zeigen die Summenableitungen am Nerv in Abb. 3 Aktionspotentiale unterschiedlicher Amplitude. Am Ende des Axons bewirkt der Spike die Freisetzung eines Überträgerstoffes, der durch den schmalen Spalt zwischen Nervenzelle und Muskelfaser diffundiert und das Membranpotential der Muskelfaser verändert. Diese Veränderung, das Muskelpotential, bestimmt die Dauer und Stärke der Kontraktion der Muskelfaser. Bei einigen Motoneurontypen erzeugt ein Spike eine einzige schnelle Kontraktion des Muskels. Man nennt sie deshalb schnelle Motoneurone, während bei anderen Motoneuronen, den langsamen, mehrere Spikes eine langsame und länger anhaltende Kontraktion auslösen. Hier wird die Kontraktionsstärke und -geschwindigkeit von der Spikefrequenz bestimmt.

Die Beinmuskeln werden nicht nur von diesen beiden Motoneurontypen, sondern oft von weiteren Typen innerviert. Durch ein hemmendes Neuron kann die Kontraktion gehemmt oder verringert werden, und ein weiteres Neuron, das unpaar angeordnet ist und mehrere Muskeln versorgt, moduliert die Kontraktionsstärke. Dieses Prinzip der Innervation läßt sich am Beispiel des gut untersuchten M. extensor tibiae im Hinterbein der Wanderheuschrecke darstellen (Abb. 4). Zu den Neuronen unterschiedlicher Funktion, die einen Beinmuskel innervieren - die Anzahl liegt zwischen 2 und 14, konstant bei jedem Muskel -, kommt noch hinzu, daß einzelne Muskelpakete durch ganz unterschiedliche Neuronenkombinationen innerviert werden. Auch die Muskelfasern können unterschiedliche Eigenschaften besitzen.

Was ist aus diesen (für uns) verwirrenden Verhältnissen zu lernen? Insekten können ihre Beine mit einer enormen Präzision bewegen. Das Geheimnis der präzisen Bewegungssteuerung besteht in einer ausgeprägten Arbeitsteilung zwischen den Muskelfasern und zwischen einer vergleichsweise geringen Anzahl von Motoneuronen pro Muskel. Die Präzision steht derjenigen bei Säugetieren keineswegs nach. Diese erreichen die Präzision durch eine weitaus größere **Anzahl** von Motoneuronen, die nicht diese Arbeitsteilung besitzen. Periphere Hemmung kommt bei Wirbeltierskelettmuskeln nicht vor.

Wichtig für den Vergleich mit dem Flug ist jedenfalls, dass die Kontraktionsstärke des Muskels in jeder Phase der Bewegung verändert werden kann, was beim Klettern oder beim Überwinden von Hindernissen extrem wichtig ist. Die Feineinstellung erfolgt durch den abgestimmten Einsatz unterschiedlicher Motoneurone, über deren Frequenzänderung sowie den Einsatz hemmender Neurone. Die Signalübertragung erfolgt im Laufsystem überwiegend **analog**, d. h. durch kontinuierlich variierbare Größen, zu denen auch die Frequenz von Aktionspotentialen gehört.

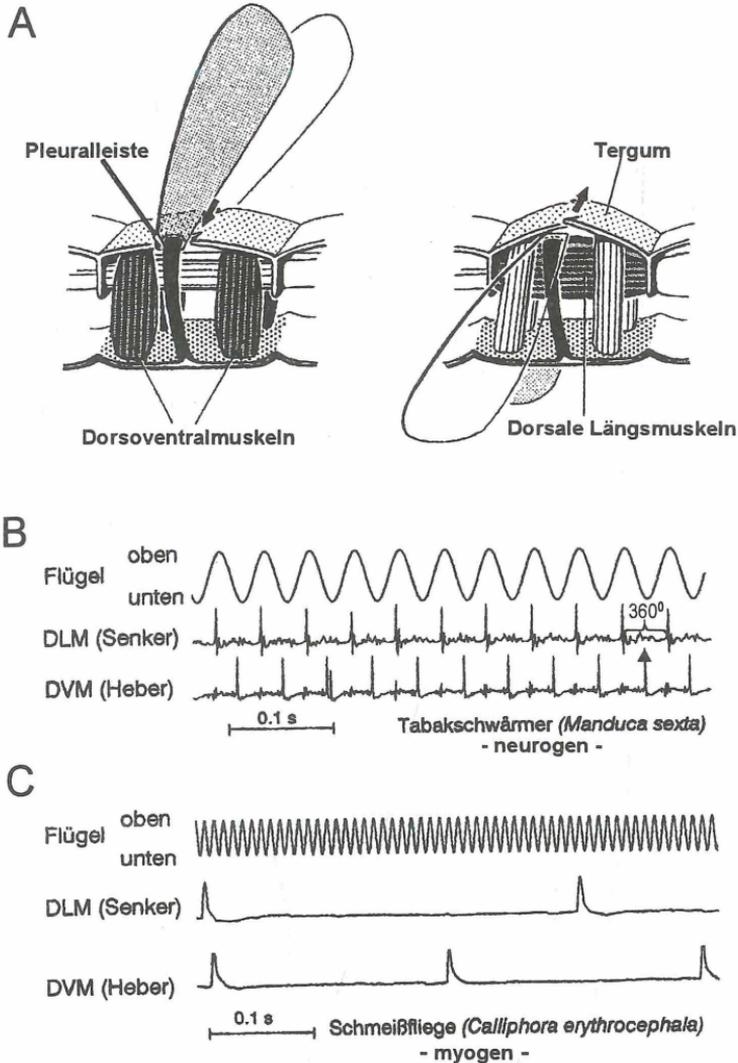


Abb. 5: Indirekter Flügelantrieb durch die Hauptantriebsmuskeln und die Erzeugung der Muskelkontraktion bei neurogenen und myogenen Fliegern.

A - Seitansicht eines flügeltragenden Segments. Die sich kontrahierenden Muskeln sind dunkel gezeichnet. Bei einer Kontraktion der Dorsoventralmuskeln wird das Segment dorsoventral abgeplattet. Dabei schwingt der Flügel über ein kompliziertes Hebelgelenk aufwärts. Die Kontraktion der dorsalen Längsmuskeln verkürzt das Segment und beult das Tergum auf, wobei der Flügel nach unten schlägt. Aufgrund der Formveränderung des Tergums wird der Vorgang als **Tergalwölbungsmechanismus** bezeichnet. Bei den Odonaten wird das Tergum als Ganzes dorsoventrad bewegt. Dieser Mechanismus wird als **Tergalplattenmechanismus** bezeichnet (PFAU 1986). B, C - Gezeigt sind Muskelpotentiale und die gleichzeitig gemessenen Flügelbewegungen in zeitgleicher Darstellung. Nach PFAU 1991 und WENDLER 1999.

3. Flugsystem

Die vier Flügel der Insekten sind funktionell entweder nahezu gleichwertig, oder es hat sich eine Arbeitsteilung entwickelt. Die Vorderflügel können zum Beispiel als Elytren Schutzfunktion übernehmen und beim Flug nur passiv mitwirken. Oder ein Flügelpaar wird zu einem reinen Sinnesorganträger umgewandelt wie bei den Halteren, die bei Dipteren aus den Hinterflügeln, bei Strepsipteren aus den Vorderflügeln entstanden sind. Im Folgenden wird von diesen Abwandlungen nur die Funktion der Halteren der Dipteren besprochen. Im Vortrag, der dieser Niederschrift zugrundeliegt, wurde ausschließlich der Flug der **Neopteren** besprochen. Die in vieler Hinsicht interessanten und wichtigen **Odonaten** wurden nicht berücksichtigt, um die Darstellung nicht zu sehr zu komplizieren. Am Ende dieser Niederschrift werden jedoch einige der im Kontext dieses Vortrags wichtigen Merkmale der Odonaten kurz zusammengefaßt. Zudem sind sie in der vergleichenden Tabelle enthalten (Tab. 1).

3.1. Gliederung des Flugsystems

Läßt sich das Flugsystem ähnlich wie das Laufsystem in vier relativ eigenständige Schwingungssysteme aufgliedern? Nein, denn es gelingt nicht, die vier Flügel zu unterschiedlichen Schlagfrequenzen zu veranlassen. Das Flugsystem ist also viel zentralisierter organisiert als das Laufsystem.

Die Tatsache, daß alle Flügel mit der gleichen Frequenz schlagen, hängt zum Teil mit den starken Kopplungen zwischen den zentralnervösen Neuronen zusammen, ist aber andererseits auch rein mechanisch bedingt. Denn die Flügel werden von den Hauptantriebsmuskeln nicht direkt bewegt, sondern indirekt über eine Deformation des Thorax (Abb. 5A). Die beiden Flügel eines Paares müssen also stets mit gleicher Frequenz schlagen. Bei manchen Flugmanövern können sie aufgrund einer asymmetrischen Verspannung des Thorax etwas zeitversetzt schwingen. Auch die beiden Segmente sind mechanisch nicht unabhängig voneinander, so daß es zumindest plausibel erscheint, daß sie mit der gleichen Frequenz arbeiten. Auch hier treten, z. B. bei Heuschrecken, Phasenverschiebungen zwischen Vorder- und Hinterflügeln auf.

3.2. Neurogener und myogener Flugmotor

Wie wird die rhythmische Deformation des Thorax erreicht? Man findet zwei unterschiedliche Mechanismen (Abb. 5B,C), den **neurogenen** Mechanismus, der bei den Odonata, Blattodea, Orthoptera und Lepidoptera realisiert ist, und den **myogenen** Mechanismus, der bei Diptera, Hymenoptera, Coleoptera und Heteroptera verwirklicht ist.

3.3. Organisationsprinzip bei neurogenen Fliegern

3.3.1. Das Antriebsprinzip

Bei den neurogenen Fliegern werden die abwechselnden Kontraktionen der Hauptantriebsmuskeln durch eine abwechselnde Erregung ihrer Motoneurone erzeugt. Die Flügelschlagfrequenz wird also neuronal bestimmt - ein wichtiger Unterschied zu den myogenen Fliegern, deren Flügelschlagfrequenz von den Resonanzeigenschaften des Thorax einschließlich der schlagenden Flügel bestimmt wird. Es handelt sich meist um schnelle Motoneurone (s. Laufsystem). Fast alle Hauptantriebsmuskeln bzw. deren selbständige Muskelabschnitte werden - im Gegensatz zum Laufsystem - von nur einem Motoneuron kommandiert. Die Innervation ist also wesentlich einfacher. Jeder Spike im Motoneuron führt zu einem Potential in der Muskelfaser, das man mit einer Elektrode abgreifen kann (Abb. 5B), und dieses bewirkt jeweils eine **volle Kontraktion** des Muskels. Nur wenige Flugmuskeln werden durch mehrere Motoneurone innerviert. Es handelt sich dabei vorzugsweise um Steuermuskeln wie den 3. Axillarmuskel der Wanderheuschrecke oder den entsprechenden Muskel (PD2) des Tabakschwärmers oder um bifunktionale Muskeln, die auch beim Laufen eingesetzt werden.

Wenn die meisten Muskeln sich immer vollständig kontrahieren, wie können dann fein abgestimmte und schnelle Flugmanöver durchgeführt werden? Die auffälligste und wichtigste Veränderung der neuronalen Muskelaktivierung bei Flugmanövern besteht in einer **zeitlichen Verschiebung** (Phasenverschiebung) der Muskelpotentiale untereinander (Abb. 6). Von geringerem Einfluß ist das Auftreten eines zweiten Aktionspotentials (STEVENSON & JOSEPHSON 1990), wie z. B. im einem Hebermuskel in Abb. 5B.

Die Phasenverschiebungen sind umso größer, je stärker die Steuerfunktion eines Muskels ausgeprägt ist (z. B. zur Veränderung des Flügelanstellwinkels), und umso schwächer, je stärker er an der Erzeugung des Grundrhythmus beteiligt ist. Diese - bei den neurogenen Fliegern noch unvollständige - Arbeitsteilung der Flugmuskeln spiegelt sich auch in einer unterschiedlich schnellen und unterschiedlich starken Reaktion auf Reizung von Flügelsinnesorganen wider (WENDLER 1982). Bei den myogenen Fliegern ist die Arbeitsteilung vollständig.

Abb. 6 zeigt Beispiele von solchen zeitlichen Verschiebungen der Muskelaktivität bei zwei Flugmanövern von *Manduca sexta*, und zwar bei einer Vortriebsänderung (Abb. 6 links) und bei einer Drehung um die Hochachse (Gieren, Abb. 6 rechts). Zu einer genaueren Beschreibung des Experiments siehe Legende, zur Definition der Phase siehe Abb. 5B. Bei einer Vortriebsänderung ändert sich die Phasenbeziehung zwischen den Aktionspotentialen des rechten und linken Hebermuskels DV1c und dem rechten dorsalen Längsmuskel ganz gleichartig, und die Vortriebsänderung folgt diesen Änderungen bis in die kleinsten Einzelheiten. Wenn die Potentiale in der Periode später auftreten, führt dies zu einem länger dauernden Abschlag, also einer Amplitudenerhöhung des Flügels und zu einer Vortriebserhöhung. Gleichzeitig verändern linker und rechter PD2a/b ebenfalls ihre Phase relativ

zum dorsalen Längsmuskel, und ebenfalls in gleicher Weise. Bei diesen kleinen Steuermuskeln treten meist zwei Aktionspotentiale pro Periode auf. Charakteristisch ist ferner, daß bei bestimmten Manövern auch Potentiale in der Gegenphase auftreten können. Die Bedeutung dieses Verhaltens ist noch ungeklärt. Das Gieren (Abb. 6, rechts) ist im Gegensatz zur Schubänderung eine asymmetrische Reaktion des Tiers. Entsprechend verhalten sich in diesem Falle linke und rechte Muskeln unterschiedlich. Dieser Unterschied wird auch in der sog. Partitur deutlich, einer abstrahierten Darstellung der Muskelkoordination (Abb. 7).

Selbstverständlich erzeugen die Veränderungen der Muskelaktivität die beschriebenen Änderungen des Vortriebs und des Giermoments. Insofern zeigt ein derartiges Experiment Kausalbeziehungen auf. Jedoch läßt sich aus dem Betrag der Phasenverschiebungen keineswegs der Anteil eines Muskels an den Luftkraftänderungen erschließen, weil je nach der Kraftübersetzung auch kleine Verschiebungen große Wirkungen zeitigen könnten. Insofern handelt es sich für den einzelnen Muskeln nur um Korrelationen. Die Strategie, dieses Dilemma zu überwinden, wird weiter unten besprochen. Wichtig ist zunächst lediglich, daß die Feinsteuerung des Flugs in erster Linie über die veränderten Zeitpunkte der Muskelpotentiale erreicht wird.

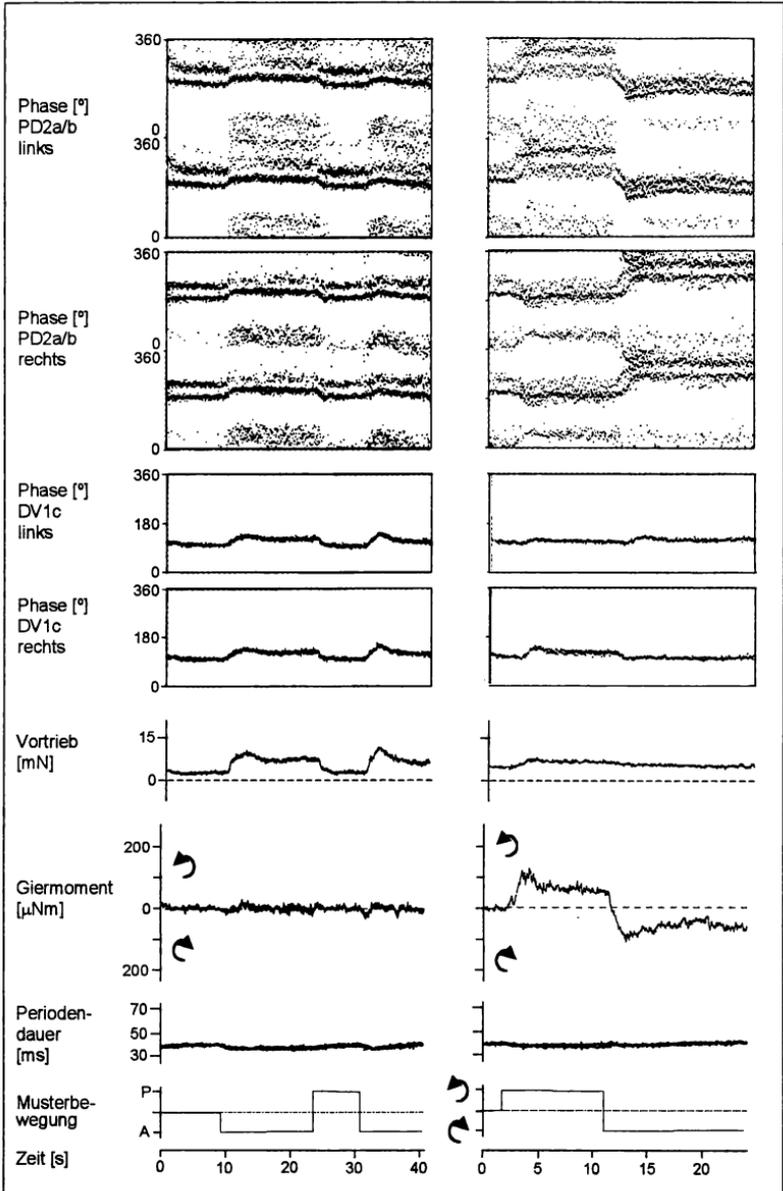
3.3.2. Die Rolle der Interneurone

Es ist eine ganze Reihe von Interneuronen bekannt, die an der Erzeugung des Flügel Schlagrythmus beteiligt sind. Im Unterschied zum Laufsystem sind nur spikende Flug-Interneurone bekannt. Sie lassen sich anhand ihrer Lage, ihrer Gestalt und ihrer physiologischen Eigenschaften bei jedem Individuum wiederfinden und können daher nach bestimmten Regeln eindeutig bezeichnet werden (siehe Abb. 8). Gleiches gilt für die Motoneuronen. Anders als beim Laufsystem ist das Netzwerk aus Interneuronen in der Lage, auch ohne Beteiligung von Sinnesorganen einen

Abb. 6: Veränderung der Muskelkoordination bei Flugmanövern des Tabakschwärmers *Manduca sexta*.

Der Schwärmer ist ventral auf einer Flugwaage (DOMBROWSKI 1989) fixiert. Er wird durch visuelle Reizung veranlaßt, den Schub oder das Giermoment zu verändern. Hierzu werden beiden Komplexaugen senkrechte schwarz-weiße Streifen geboten, die entweder nach vorn (A), nach hinten (P) oder rechts bzw. links herum wandern. Wandern sie nach vorn, so erzeugt der Schwärmer erhöhten Schub. Dabei bleibt die Flügelschlagfrequenz konstant bei etwa 25 Hz. Auch das Drehmoment zur Seite, das Giermoment (zur Definition siehe Abb. 11) ändert sich nicht. Bei einem Richtungswechsel der Streifenbewegung nach hinten wird der Schub wieder verringert usf. Jedes Muskelpotential wird als ein Punkt dargestellt. Auf der Ordinate steht die Phase des betreffenden Muskelaktionspotentials in der Periode des linken Senkermuskels, des dorsalen Längsmuskels (DL). Zur Definition der Phase siehe Abb. 5B. Auf der Ordinate steht jeweils eine Periode des DL. Punkte bei 0° oder 360° Grad bedeuten, daß der betreffende Muskel zugleich mit dem DL aktiv ist. 180° Grad bedeutet Alternieren. Bei den PD2-Muskeln ist die Ordinate verdoppelt, weil hier die Phasenverschiebungen einen größeren Phasenbereich einnehmen und der Verlauf auf diese Weise zusammenhängend betrachtet werden kann.

⇔⇔



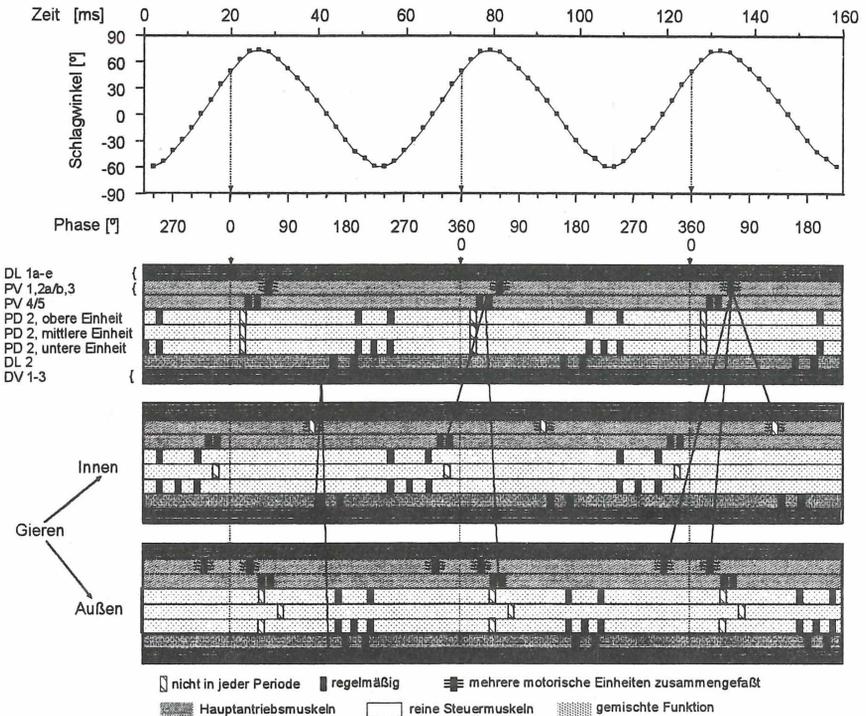


Abb. 7: Koordination wichtiger Flugmuskeln von *Manduca sexta* beim Geradeausflug und beim Kurvenflug.

Oben: Schlagwinkel eines Vorderflügels nach einem Hochgeschwindigkeitsfilm von U. Dombrowski. Eine Periode ist dreimal wiederholt. Darunter: das hierzu passende zeitliche Auftreten von Potentialen in den wichtigsten Flugmuskeln beim Geradeausflug. Gezeigt sind die Muskelpotentiale nur für einen Flügel, da die Aktivität beim Geradeausflug beidseitig nahezu symmetrisch ist.

Darunter: die Koordination der gleichen Muskeln bei einem visuellen Gierreiz für den Innen- sowie Außenflügel. Die Zeitpunkte sind Mittelwerte aus vielen Flügen mit identischem visuellem Reiz. Die jeweils oben angeordneten Muskeln sind vorwiegend Senker, die unteren Heber. Die Hinweislinien zeigen, wie sich die Aktivierungszeitpunkte einiger Muskeln beim Kurvenflug verschieben.

Aktivitätsrhythmus zu generieren, der in mancher Hinsicht dem Rhythmus im intakten Zustand gleicht. Allerdings ist die Frequenz auf etwa die Hälfte reduziert. Bei der Wanderheuschrecke ist das Netzwerk recht gut bekannt.

Durch sogenannte Reset-Versuche läßt sich prüfen, ob ein Interneuron ein Element des rhythmuserzeugenden Netzwerks ist oder nicht. Dabei wird das zu prüfende Interneuron einmal zu einem falschen Zeitpunkt aktiviert. Falls es ein Element des Netzwerks ist, wird der gesamte Rhythmus gegenüber dem bisherigen Ablauf bleibend zeitversetzt, und zwar je nach Aktivierungszeitpunkt verfrüht oder verspätet. Eines der so identifizierten Interneuronen ist das Interneuron 301 (ROBERTSON & PEARSON 1985, Abb. 8, 11). Mit dieser Methode lassen sich nicht nur Interneurone, sondern auch beliebige mögliche Elemente des Rhythmusgenerators identifizieren, wie z. B. Motoneurone, die Flügel selbst, oder Sinnesorgane. - An dieser Stelle ist eine Anmerkung zu den vielfach synonym benutzten Begriffen wie Flugmotor, Rhythmusgenerator, Mustergenerator, aber auch Schrittgenerator und Ähnlichen nützlich. Die hier behandelten Systeme bestehen aus jeweils vielen Elementen, die rhythmisch aktiv sind. Wichtige Charakteristika dieser Systeme sind also nicht nur die Frequenz der Schwingung, sondern auch die zeitlichen Beziehungen zwischen den Elementen, das zeitliche Muster - ein Aspekt, der aus der vorliegenden Darstellung deutlich wird. Bei den experimentellen Prüfungen, ob ein Element ein Teil des Generators ist, wird in der Regel jedoch nur der Frequenzaspekt geprüft. Man sollte aber stets dazudenken, daß ein Element mit Sicherheit auch das zeitliche Muster der restlichen Elemente beeinflusst.

3.3.3. Die Rolle von Sinnesorganen

Abb. 8 zeigt die Verhältnisse am Beispiel der Wanderheuschrecke, deren Sinnesorgane besonders eingehend untersucht wurden. Die Sinnesorgane werden auf verschiedenen Integrationsebenen eingesetzt. Die Bewegung jedes der vier Flügel wird durch einen in der Flügelbasis liegenden **Streckrezeptor** gemessen, der durch die Flügelaufwärtsbewegung und die Flügelpronation gereizt wird. Er spricht also maximal durch Bewegungen in einer Ebene an, die nicht mit den orthogonal zur Körperlängsachse definierten Beschreibungsebenen übereinstimmt. Im Flug werden die Streckrezeptoren im Rhythmus des Flügelschlags rhythmisch aktiviert. Ihre Aktionspotentiale werden auf Flugmotoneuronen und -interneuronen umgeschaltet. Ist der Ablauf des Flügelschlags durch äußere Einflüsse gestört, so führt dies zu einer verfrühten oder verspäteten Aktivierung (Abb. 9), durch die die Aktivität von Interneuronen und Motoneuronen ebenfalls zeitversetzt wird. Es überrascht daher nicht, daß auch der Streckrezeptor mit der Reset-Methode als ein Element des Rhythmusgenerators identifiziert werden konnte (PEARSON et al. 1983). Allerdings - er ist nach peripher an eine solche strategische Position gelegt, daß er für externe Störungen empfindlich ist, die er über seine schnellen Verbindungen korrigieren kann, während die Interneurone Steuersignale von höheren Zentren empfangen oder intern koordinieren. Ebenso wie bei der Steuerung von Flugmanövern im motorischen System kommt es beim Streckrezeptor auf den Aktivierungszeitpunkt innerhalb des Gesamtrhythmus an.

Weitere Flügelsinnesorgane sind ein ebenfalls in der Flügelbasis liegendes Chordotonalorgan, sowie campaniforme Sensillen auf den Flügeladern und Rezeptoren der Tegula, die in ähnlicher Weise reagieren wie der Streckrezeptor, ebenfalls Elemente des Rhythmusgenerators sind, aber andere Parameter des Flügelschlags messen.

Der rhythmische Flügelschlag aller Flügel erzeugt eine rhythmische Luftströmung, die von den **Windhaaren** am Kopf registriert wird und als rhythmisches Signal über ein Paar großer intersegmentaler Interneuronen, der **Tritocerebral Giant Interneurone**, auf die Fluginterneuronen übertragen wird. Durch dieses System werden zusätzliche Windstöße richtungstreu repräsentiert, und zwar wie beim Streckrezeptor als Phasenverschiebungen der Spikes. Auch die Windhaare sowie die TCG-Interneuronen haben sich als Teile des Rhythmusgenerators erwiesen.

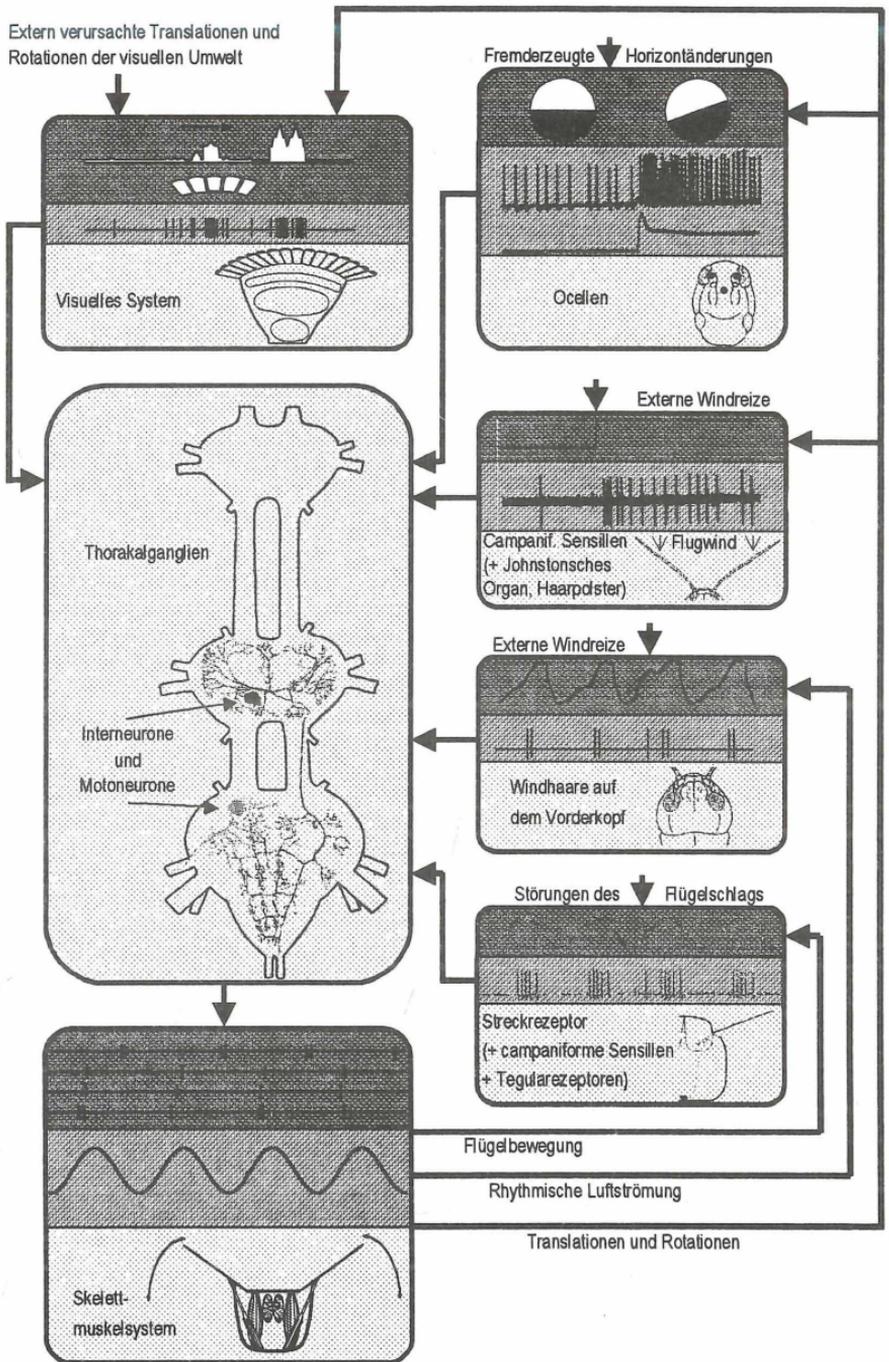
Warum sind die rhythmusgenerierenden Elemente auf zentrale Interneuronen und Motoneuronen sowie peripher liegende Sinnesorgane verteilt? Die Konsequenz dieser Aufteilung ist eine Arbeitsteilung: während die Interneurone zusätzlich Steuerungssignale von höheren Zentren für spontane Flugmanöver erhalten, sind die Sinnesorgane des Flügels und die Windhaare so positioniert, daß sie zusätzlich schnelle Störungen registrieren. In diesem Punkt ist der Flugmotor dem Laufsystem ähnlich: die Bestandteile des Motors sind strategisch auf Positionen innerhalb des ZNS und an der Peripherie verteilt, mit unterschiedlichen Aufgaben. Allerdings ist der Flugmotor weniger aufgegliedert, und wenn man das ZNS isoliert, sind die inneren Anteile besser und koordinierter zum Schwingen zu bringen. Dies ist auch plausibel, da die Luft sicherlich ein homogeneres Substrat ist als der Untergrund beim Laufen und Klettern, so daß hier eine genauere Voreinstellung der Koordination im Innern möglich ist.

Die weiteren am Flugsystem beteiligten Sinnesorgane liefern Signale, die nicht mehr vom Flügelschlagrhythmus moduliert werden und die keine Elemente des rhythmusgenerierenden Systems sind. Gleichwohl beeinflussen sie die Flügelschlagfrequenz. Hierzu gehören campaniforme Sensillen und Haarpolster der Antennen. Die Ocellen und Komplexaugen sind von Bedeutung für die Stabilisierung der Fluglage und -richtung.

Abb. 8: Organisation des Flugsystems bei der Wanderheuschrecke.

In den Thorakalganglien sind als Beispiele das Motoneuron 113 gezeichnet, das einen Hinterflügelheber innerviert, und das Interneuron 301, das an der Erzeugung des Flügelschlagrhythmus beteiligt ist und die beiden flügeltragenden Segmente verbindet. Die Morphologie der übrigen beteiligten Elemente ist im weißen Teil der Kästen angedeutet, der Eingangssignaltyp im dunkelgrauen, und der Ausgang im hellgrauen. Ein Streckrezeptor, ein Chordotonalorgan, campaniforme Sensillen und Tegularezeptoren finden sich in bzw. an jedem der vier Flügel. Nach WENDLER 1999, dort auch die Literatur zu den beschriebenen Elementen.





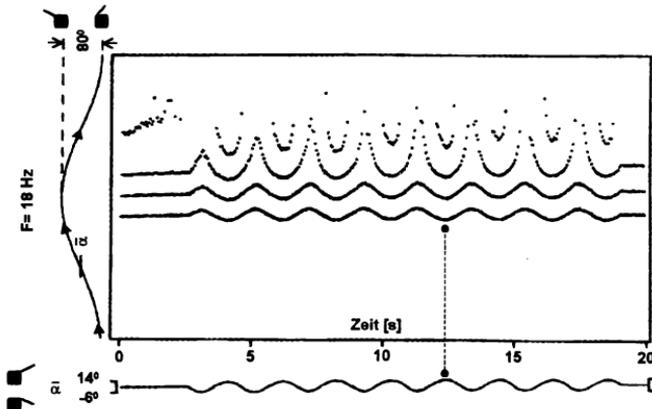


Abb. 9: Phasenverschiebungen der Streckrezeptoraktivität bei Störungen der Flügelbewegung bei *Locusta migratoria*.

Die Aktivität eines Vorderflügelstreckrezeptors beim ruhenden Tier, aber einer dem Flügel aufgezungenen sinusförmigen Zwangsbeugung von 18 Hz und 80° Amplitude. Jeder Punkt repräsentiert ein Aktionspotential. Zunächst erscheinen vier Potentiale pro Flügelschwingung. Dies entspricht etwa der natürlichen Situation. Das vierte erscheint im Zuge einer anfänglichen Adaptation immer später und verschwindet schließlich ganz. In diesem Experiment wurde eine langsame Störung des Bewegungsablaufes gewählt, durch die der Mittelwert der Schwingung sinusförmig zwischen 16° oberhalb der Horizontallage und 6° unterhalb variierte. Je weiter dorsal sich der Flügel relativ zur ungestörten Schwingung befindet, desto früher erscheinen die Potentiale (gestrichelte Bezugslinie), und ein viertes Potential erscheint wieder. Schnelle Störungen führen sofort zu einer Reaktion. Nach WENDLER 1982.

3.4. Organisationsprinzip bei myogenen Fliegern

3.4.1. Das Antriebsprinzip

Der wesentliche Unterschied zwischen neurogenen und myogenen Fliegern liegt nicht in der Grundorganisation der Hauptantriebsmuskeln. Diese Muskeln wirken bei beiden Flugtypen indirekt (Abb. 5A). Der wesentliche Unterschied liegt in der Auslösung der Kontraktion: Während die Kontraktion der Muskeln bei den neurogenen Fliegern durch Muskelpotentiale ausgelöst wird, wird sie bei den myogenen Fliegern durch eine schnelle passive Streckung des Muskels ausgelöst, durch die sogenannte Streckaktivierung der spezialisierten fibrillären Hauptantriebsmuskeln. Wenn der Flügel durch die Kontraktion der Dorsoventralmuskeln gehoben wird, so plattet sich das Tergum ab. Dadurch werden die dorsalen Längsmuskeln gestreckt, was deren Kontraktion auslöst. Diese beult das Tergum auf, verkürzt das Segment und schlägt die Flügel nach unten. Die Aufbeulung streckt die Dorsoventralmuskeln, die sich kontrahieren und so fort. Die Frequenz dieser Schwingung wird allein durch die Resonanzfrequenz des Skelettmuskelsystems (einschließlich der

schwingenden Flügel) bestimmt. Sie liegt generell wesentlich höher als bei den neuronalen Fliegern.

Es ergibt sich die Frage, welche Rolle die **Motoneuronen** der Antriebsmuskeln bei diesem Antriebsprinzip haben. Die Motoneurone, je eines für jeden Muskel, feuern mit einer im Vergleich zur Flügelschlagfrequenz wesentlich niedrigeren Frequenz. Es besteht keine zeitliche 1:1-Zuordnung zwischen Motoneuronaktivierung und Flügelschlag mehr. (Abb. 5C, Ausnahmen sind große Tipuliden, bei denen eine statistisch nachweisbare Zuordnung besteht. Sie stellen formal einen Übergang zwischen neurogenen und myogenen Fliegern dar (HEIDE 1983). Die Muskelpotentiale halten lediglich den Ca^{++} -Spiegel in der Faser hoch und halten damit die Voraussetzung zur Streckaktivierung aufrecht.

Myogene Flieger haben eine vollständige Trennung zwischen Antriebs- und Steuermuskeln erreicht. Flugmanöver, z. B. durch Veränderungen der Flügelschlagamplitude, werden von getrennten Steuermuskeln erzeugt, die nur während des Manövers oder andauernd wie bei den neurogenen Fliegern durch ihre Motoneurone im Takt der Flügelschlagfrequenz aktiviert werden.

3.4.2. Die Rolle der Interneurone

Ein dem Interneuronen-Netzwerk der neurogenen Flieger entsprechendes System wurde bei *Calliphora* nicht gefunden. Stattdessen sind die Motoneurone der indirekten Antriebsmuskeln auf jeder Seite in fünf Gruppen organisiert, deren Mitglieder untereinander durch elektrische Synapsen (gap junctions) gekoppelt sind und in sich den Rhythmus generieren (SCHLURMANN et al. 1993). Diese Rhythmen können unter pharmakologischem Einfluß auch dann generiert werden, wenn sensorische Rückmeldungen weitgehend ausgeschaltet sind. Die mittlere Frequenz liegt dann im gleichen Bereich wie beim intakten Tier, während die Frequenz des interneuronalen Netzwerks bei neurogenen Fliegern unter entsprechenden Bedingungen etwa halbiert ist.

3.4.3. Die Rolle von Sinnesorganen

Bei allen Unterschieden im Antriebsprinzip ist die generelle Organisation des Flugsystems bei neurogenen und myogenen Fliegern doch vergleichbar (Abb. 10). Allerdings beeinflussen die sensorischen Rückmeldungen bei myogenen Fliegern nur die Steuermuskulatur im Flügelschlagrhythmus (Abb.10), während die indirekten Antriebsmuskeln lediglich tonisch beeinflusst werden.

Bei *Calliphora* dienen Flügelrezeptoren, hier im Wesentlichen **campaniforme Sensillen**, zur Kontrolle der Bewegung der einzelnen Flügel. Die zu Halteren (Schwingkölbchen) umgewandelten Hinterflügel schwingen mit derselben Frequenz wie die Flügel, etwa 120 Hz. Ihre Basis trägt etwa 400 campaniforme Sensillen in 7 Gruppen mit unterschiedlicher Orientierung. Diese messen die

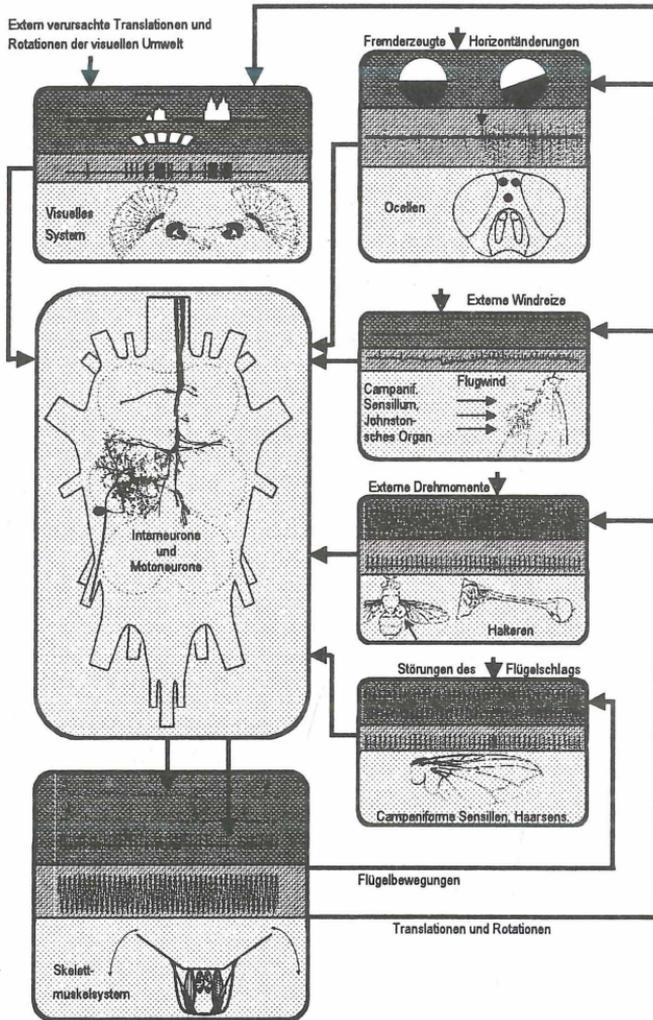


Abb. 10: Organisation des Flugsystems bei der Fliege *Calliphora erythrocephala*. Symbole wie in Abb. 8. Als Beispiel für Neuronen sind zwei descendierende Interneurone sowie ein Motoneuron eines Steuermuskels gewählt (nach Färbungen von K. Hausen). Der vom Nervensystem ausgehende längere Pfeil deutet auf die Aktivität eines Steuer-Motoneurons. Nach WENDLER 1999.

Geschwindigkeit von aktiven und passiven Drehungen des Thorax anhand der auftretenden Corioliskräfte und der damit verbundenen Cuticulaverbiegungen. Die antennalen Rezeptoren wie das **Johnstonsche Organ** und ein großes **campaniformes**

Sensillum messen den Flugwind und sind an der Regelung der Fluggeschwindigkeit beteiligt. Die **Ocellen** und **Komplexaugen** sind ähnlich wie bei *Locusta* in das Flugsteuersystem eingebunden.

4. Lauf und Flug - separate Systeme?

Diese Frage ist eindeutig zu bejahen, wenn man die ausführenden Organe betrachtet, nämlich die Beine und die Flügel. Betrachtet man die jeweils beteiligten Muskeln, dann gilt die gleiche Antwort für die überwiegende Mehrzahl, allerdings mit Ausnahme der bifunktionalen Muskeln der Heuschrecken, die bei beiden Verhaltensweisen aktiviert werden (WILSON 1962, RAMIREZ & PEARSON 1988). So werden der 2. Basalarmuskel und der Subalarmuskel beim Flug als Flügelsenker ungefähr gleichzeitig aktiviert, während sie beim Laufen alternieren. Der 2. Basalarmuskel inseriert ventral an der rostralen Seite der Coxa, ist also beim Laufen ein Promotor, während der Subalarmuskel an der caudalen Seite inseriert und ein Remotor ist. Die bisherigen Angaben zur Doppelfunktion der Muskeln sind derzeit allerdings noch widersprüchlich (DUCH & PFLÜGER 1995).

Betrachtet man die Motoneurone der Muskeln, so findet man, daß die dendritischen Eingangsstrukturen der Flugmotoneuronen im extrem dorsalen Neuropil liegen, während sie bei den Motoneuronen der Laufmuskulatur weiter ventral liegen. Die Eingangsstrukturen der Motoneurone der meisten bifunktionalen Muskeln liegen ventral im Neuropil und überlappen mit den Beinmotoneuronen. Hierzu paßt, daß die beim Flug aktiven praemotorischen Interneurone nahe am dorsalen Rand des Ganglions liegen, während sich die beim Laufen aktiven Interneurone weiter ventral befinden. Die Interneurone sind in der Regel jeweils nur bei einer Verhaltensweise aktiv. Die Tatsache, daß beim Laufsystem spikende und nicht spikende Interneurone beteiligt sind, während beim Flugsystem bisher nur spikende Interneurone gefunden wurden, hängt vermutlich mit dem unterschiedlichen Steuerungsprinzip bei den beiden Verhaltensweisen zusammen.

5. Untersuchungen am Flugsystem des Tabakswärmers *Manduca sexta*

Der Tabakswärmer ist, wie die Wanderheuschrecke, ein neurogener Flieger. Im Unterschied zur Wanderheuschrecke ist er jedoch funktionell ein Zweiflügler, denn Vorder- und Hinterflügel sind durch Frenulum und Retinaculum miteinander verhakt. Außerdem ist die Hinterflügelmuskulatur verkümmert. Man kann sich bei der Analyse also ohne allzu große Fehler zunächst auf die Vorderflügel konzentrieren. Tabakswärmer führen äußerst elegante Flugmanöver durch. So können sie im Schwirrflug vor einer Blüte stehen. Sie eignen sich also gut zur umfassenden Analyse von komplexen Flugmanövern und ihrer Steuerung. Abb. 11 gibt eine Übersicht über die in meiner Arbeitsgruppe untersuchten Teile des Flugsystems und ihre Verknüpfung, über die einzelnen Meßebenen und die experimentelle Strategie.

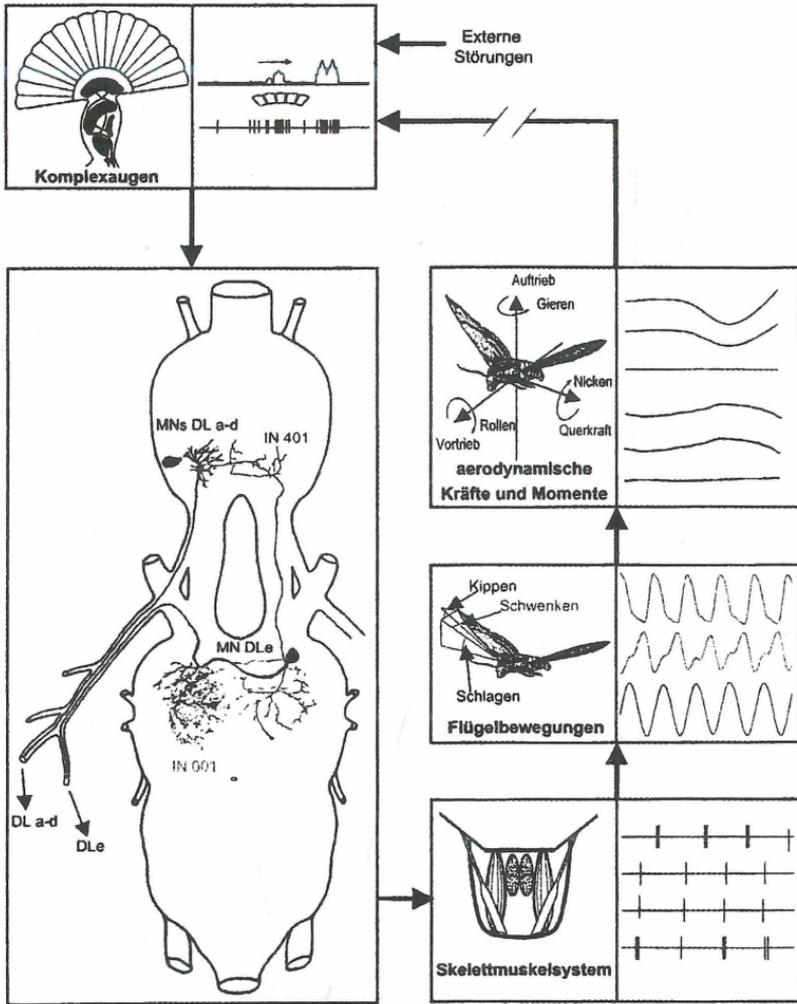


Abb. 11: Übersicht über die untersuchten Teilsysteme und die experimentelle Strategie bei der Analyse des Flugsystems des Tabakswärmers *Manduca sexta*.

Sowohl bei den Untersuchungen am isolierten Nervensystem als auch bei den Messungen am intakten Schwärmer sind die Rückmeldungen von den Flugmanövern auf das visuelle System unterbrochen. Beim intakten Tier bleibt die Rückmeldung über die Flügelsinnesorgane jedoch erhalten. Meso- und Metathorakalganglion sind bei *Manduca* verschmolzen. Eingezeichnet sind ein lokales und ein intersegmentales Interneuron, die am Flug beteiligt sind, die prothorakale Lage der vier Motoneurone für die vier ventralen Teilmuskeln des dorsalen Längsmuskels, die mesothorakale und kontralaterale Lage des fünften, sowie der Verlauf im peripheren Nerven. Diese Verteilung der Motoneuronen ist konservativ bei den Insekten.

5.1. Mustererzeugung im isolierten Nervensystem

Isoliert man das thorakale Bauchmark eines Schwärmers und schneidet die zugehörigen Nerven möglichst weit peripher ab, so lassen sich bei Haltung in geeigneter Ringerlösung an den Nerven rhythmische Aktionspotentiale von Flugmotoneuronen ableiten (Abb. 12). Dieser Rhythmus kann je nach Präparationsmethode nahezu unverändert bis zu einer Stunde anhalten - wesentlich länger als bei *Locusta migratoria*. Heber- und Senkermotoneurone haben zudem die gleichen Phasenbeziehungen wie beim Flug des intakten Tiers (Abb.7). Die Frequenz ist mit 7-12 Hz etwa halbiert, eine Folge der fehlenden Afferenzen von den am Flug beteiligten Sinnesorganen. Aufgrund der langanhaltenden Aktivität des Präparats erscheint eine genauere Analyse des rhythmusgenerierenden interneuronalen Netzwerks möglich als dies bei *Locusta* der Fall ist. Zwei der beteiligten Interneuronen und die Lage der Motoneuronen des dorsalen Längsmuskels sind in Abb. 11 abgebildet.

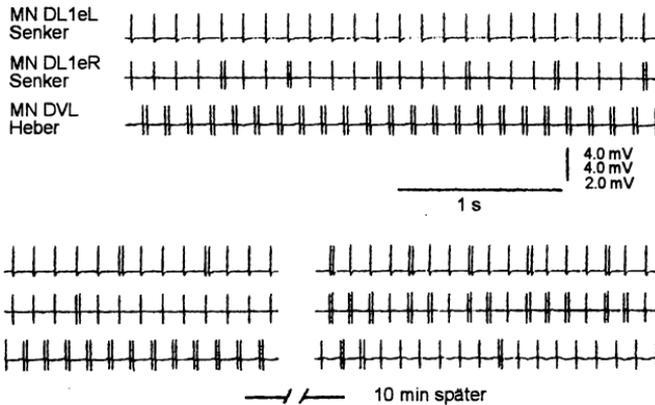


Abb.12: Rhythmische Aktivität von Heber- und Senker-Motoneuronen beim isolierten Nervensystem von *Manduca sexta*.

Extrazelluläre Ableitungen von Nervenstümpfen. Je nach Präparationstechnik und -geschwindigkeit können über 50% der Präparate spontan aktiv sein. Durch Zugabe von CDM (Chlordimeform), einem biogenen Amin mit Octopaminwirkung, lassen sich weitere Präparate zur rhythmischen Aktivität bringen. Der Rhythmus tritt seltener auf und ist dann unregelmäßiger, wenn nur das thorakale Nervensystem beteiligt ist. Die meisten Präparate wurden bei intakter Verbindung zum Kopf untersucht. Nach SUDER & WENDLER 1994

Ebenso interessant ist die Frage, auf welche Weise visuelle Reize auf dem Wege über absteigende Interneuronen die zeitliche Koordination der Flugmuskeln im Sinne eines Flugmanövers verändern. Diese Frage ist bei *Locusta* mehrfach experimentell bearbeitet worden, konnte allerdings aus methodischen Gründen noch nicht umfassend beantwortet werden. Bei *Manduca* ist es möglich, beim isolierten Nervensystem von vielen Nervenästen gleichzeitig abzuleiten. Abb. 13 zeigt ein Beispiel, in dem das thorakale Nervensystem in Ringerlösung gehalten wurde, bei

bestehender Verbindung zum Kopf. Den Komplexaugen wurden in der gleichen Weise visuelle Bewegungsreize geboten wie beim intakten Schwärmer (Abb. 6). Gezeigt sind Phasenbeziehungen verschiedener Motoneuronen, bezogen auf einen dorsoventralen Hebermuskel. Es kommt in unserem Zusammenhang weniger auf die Einzelheiten an als auf den Befund, daß bei jeder Reizform stets reproduzierbar gleiche Reaktionen erfolgen, aber für jede Reizform völlig unterschiedliche Musteränderungen resultieren. Bei gleichzeitiger Ableitung von absteigenden Interneuronen sollte es möglich sein, hier das Prinzip der Verschaltungen aufzuklären.

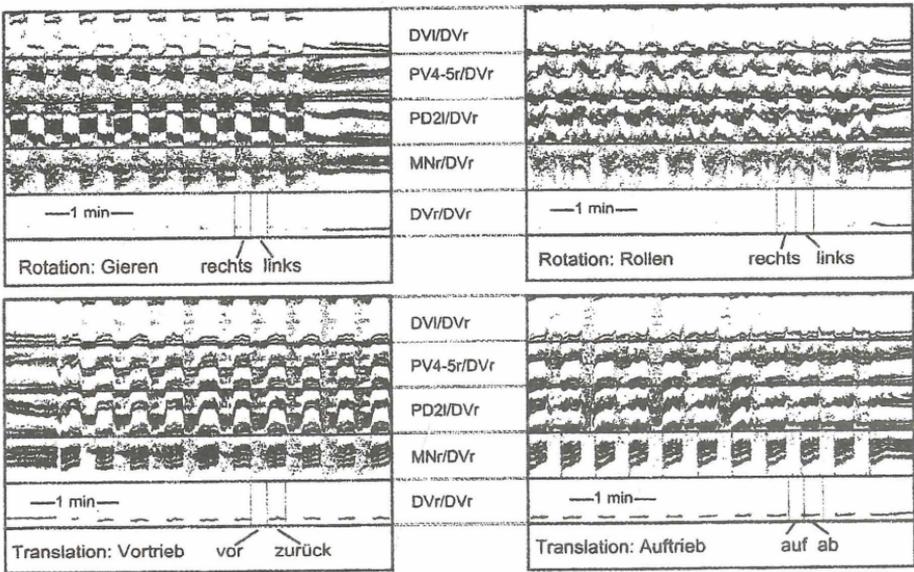


Abb. 13: Phasenänderungen von Motoneuronen des isolierten Nervenstems bei Bewegungsreizung der Komplexaugen.

Die Darstellung entspricht Abb. 6. Auf der Ordinate ist für jedes Muskelpaar eine Periode dargestellt. Es sind jeweils die gleichen Paare für jede der vier Reizsituationen. MNr ist ein Motoneuron, das die Spirakelöffnung kontrolliert! Nach Messungen von A. DE WITTE. Alle Messungen am gleichen Tier.

5.2. Die drei Ausgangsebenen des intakten Flugsystems

5.2.1. Die Muskelkontraktionen

Beim intakten Tier erzeugen die Aktionspotentiale der Motoneuronen jeweils ein Aktionspotential im Muskel. Muskelableitungen repräsentieren also zugleich den Zeitpunkt der beginnenden Muskelkontraktion und die Aktivität der Motoneuronen. Die gleichzeitige Verwendung vieler dünner Drahtelektroden erlaubt es, das motorische Muster auf dieser ersten Ebene ohne große Beeinträchtigung des Tiers nahezu vollständig zu erfassen. Abb. 5 und 6 zeigten bereits Registrierbeispiele von wenigen Muskeln. In Abb. 7 ist das Aktivierungsmuster der wichtigsten

Flugmuskeln von *Manduca* qualitativ dargestellt, als sog. **Partitur**, und zwar für einen Geradeausflug und eine mittelschnelle Seitwärtswendung.

5.2.2. Die Flügelbewegungen

Die Muskelkontraktionen erzeugen die Flügelbewegungen. Diese können als zweite Meßebeine bei beiden Vorderflügeln als Schlagen, Schwenken und Kippen gemessen werden (Einzelheiten siehe Abb. 14).

5.2.3. Die Luftkräfte

Die Flügelbewegungen erzeugen Luftkräfte (Abb. 11), die das Tier in der Luft halten und bewegen. Diese Kräfte werden im Experiment als dritte Meßebeine auf einer 6-Komponenten-Flugwaage gemessen (Einzelheiten siehe Abb. 14), auf der der Schwärmer ventral befestigt ist. Da das Tier fixiert ist, können sich die Kräfte nicht auf die Bewegung des Tiers auswirken. Deshalb ist die im freien Flug vorhandene Rückwirkung auf die Augen unterbrochen. Im Experiment wird das Tier durch optomotorische Bewegungsreize veranlaßt, reproduzierbar bestimmte korrigierende Flugmanöver auszuführen.

Aufgrund dieses recht aufwendigen Verfahrens ist es möglich, auf drei Integrations Ebenen gleichzeitig zu ermitteln, auf welche Weise der Schwärmer seine Flugmanöver erzielt. Abb. 6 zeigt ein Beispiel mit einigen Muskelableitungen, Abb. 7 die Muskelkoordination bei Gierreizen und Abb. 14 ein Beispiel, in dem bei einem wechselnden Gierreiz die resultierenden Flügelbewegungen und die drei veränderten Komponenten der Flugwaage miteinander verglichen werden: Während einer Linksdrehung der visuellen Umwelt reagiert das Tier ebenfalls mit einer Linksdrehung (Giermoment). Gleichzeitig rollt es nach links. Dieses Verhalten ist bereits von Heuschrecken bekannt und wird als "bank turn" bezeichnet. Bei *Manduca* tritt gleichzeitig eine geringe Querkraft nach links auf. Dieses Verhalten läßt sich bei frei fliegenden Schwärmern auch als spontanes Manöver beobachten. Erreicht werden diese Bewegungen mit den folgenden Flügelbewegungen: Bei Linksdrehungen reduziert der linke, also der kurveninnere Flügel, seine Schlagamplitude, schwenkt nach hinten und reduziert seinen Kippwinkel. Der rechte, kurvenäußere Flügel verändert seine Bewegungen zugleich in entgegengesetzter Weise. Bei der folgenden Rechtsdrehung vertauschen die Flügel ihre Rolle. Ähnliche Flügelbewegungen sind bei *Locusta* gemessen worden. Bei *Manduca* kommt nun als weiterer Mechanismus der Steuerung die Schwenkbewegung der Flügel hinzu.

Auf diese Weise lassen sich die Musteränderungen auf allen drei Ebenen aufeinander abbilden und so eine befriedigende Kausalbeschreibung der Vorgänge erreichen. Es bleibt allerdings eine wichtige Frage offen; denn es handelt sich stets um Beziehungen zwischen komplexen zeitlichen Mustern, also Zeitgestalten. Bei den Flugmanövern verschieben sich die Aktivierungszeitpunkte fast aller Muskeln gegeneinander, so daß man nicht weiß, welchen Beitrag ein bestimmter Muskel

Abb. 14: Flügelbewegungen und Luftkräfte bei Flugmanövern.



Messung der Flügelbewegungen: Die Apparatur wird von zwei rechtwinklig zueinander angeordneten Paaren Helmholtzspulen umgeben, die ein elektrisches Wechselfeld von 130 bzw. 180 kHz erzeugen. Auf den Vorderflügeln sitzen winzige Meßspulen, in denen ein der jeweiligen Winkelstellung des Flügels entsprechender Strom induziert wird. Mit Hilfe dieser Meßspulen werden simultan zur Muskelableitung die drei Bewegungskomponenten Schlagen, Kippen und Schwenken bei beiden Flügeln gemessen (DIERKES 1995).

Messung der Luftkräfte: Der Schwärmer ist mit seiner ventralen Halterung auf einer 6-Komponenten-Flugwaage (v. FALKENHAUSEN 1995) befestigt, mit der die drei linearen Kräfte Vortrieb, Auftrieb und Querkraft, sowie die drei Drehmomente Rollen, Gieren und Nicken gemessen werden, und zwar gleichzeitig mit den oben erwähnten Größen. Die schnellen vertikalen Ausschläge gehen auf die einzelnen Flügelschläge zurück.

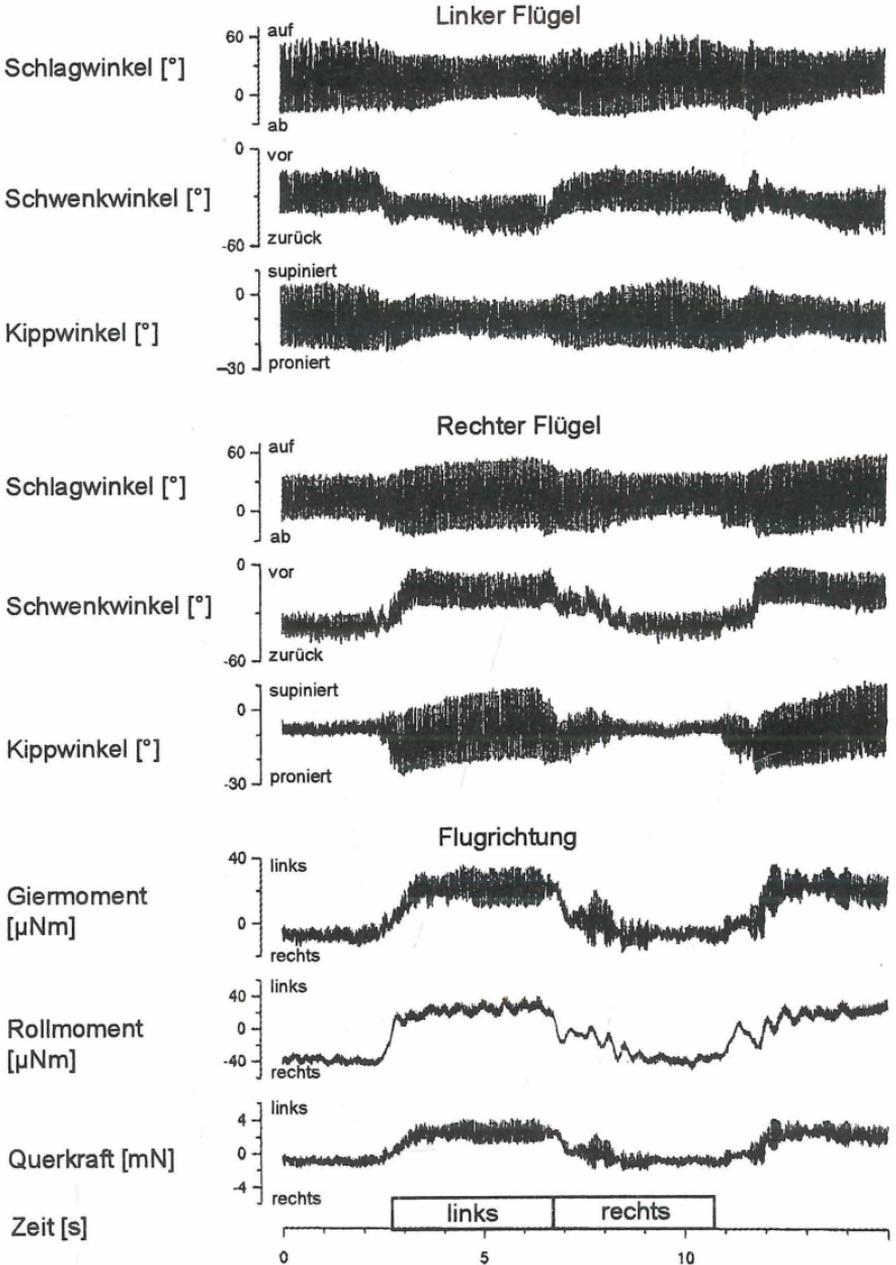
liefert. Möglicherweise ist diese Frage von den Erfordernissen einer möglichst vollständigen Systembeschreibung her gesehen irrelevant. Aber man möchte doch abgegrenzten Systemelementen wie den einzelnen Muskeln eine Funktion zuordnen. Um dies zu erreichen, reicht es nicht, z. B. beim ruhenden Tier am Muskel zu ziehen oder ihn elektrisch zu reizen. Denn der Effekt seiner Kontraktion im Flug hängt vom momentanen Zustand des gesamten restlichen Systems ab, das oszilliert.

5.3. Die Funktion einzelner Muskeln im Flug

Das Ziel ist also, selektiv einen einzelnen Muskel während des Fluges in verschiedenen Phasen elektrisch zu reizen und den Effekt zu messen. Derartige Versuche wurden bereits von MÖHL und NACHTIGALL bei *Locusta* durchgeführt (1978). Es ist jedoch kaum möglich, beim intakten Tier die zusätzliche Muskelaktivierung durch das Motoneuron mit Sicherheit auszuschalten. SUDER (2000) hat deshalb bei *Manduca* das Bauchmark mit dem neuronalen Netzwerk entfernt und den Grundrhythmus allein durch abwechselnde elektrische Reizung der Heber- und Senkermuskulatur erzeugt und dann den Zeitpunkt der Aktivierung von Steuermuskeln verändert.

Bereits die ersten Versuche mit selektiver Reizung der Senker- oder Hebermuskeln ergaben überraschende Resultate (Abb. 15). So schlagen die Flügel bei einer Einzelreizung der Senkermuskeln zwar wie erwartet nach unten, schnellen aber sofort - mit fast gleicher Geschwindigkeit - wieder in die alte Stellung. Gleiches passiert bei Einzelreizung der Heber. Das bedeutet, daß der Thorax zusammen mit der Muskulatur eine enorme Elastizität besitzt. Wenn man Heber und Senker abwechselnd und mit wachsender Frequenz reizt, dann findet man, daß die Flügelschlagamplitude bis zu einem Maximum bei Resonanz steigt und wieder abfällt (Abb. 16). Der Resonanzbereich des thorakalen Systems liegt hier noch unter 20 Hz, also etwas niedriger als die Flügelschlagfrequenz beim normalen Flug. Hierbei muß berücksichtigt werden, daß die Thoraxtemperatur beim Flug erheblich höher liegt als in den Versuchen bei Zimmertemperatur. Schwärmer erhöhen die Temperatur in der Regel durch Wärmezittern vor dem Start.

Flügelbewegungen beim Kurvenflug



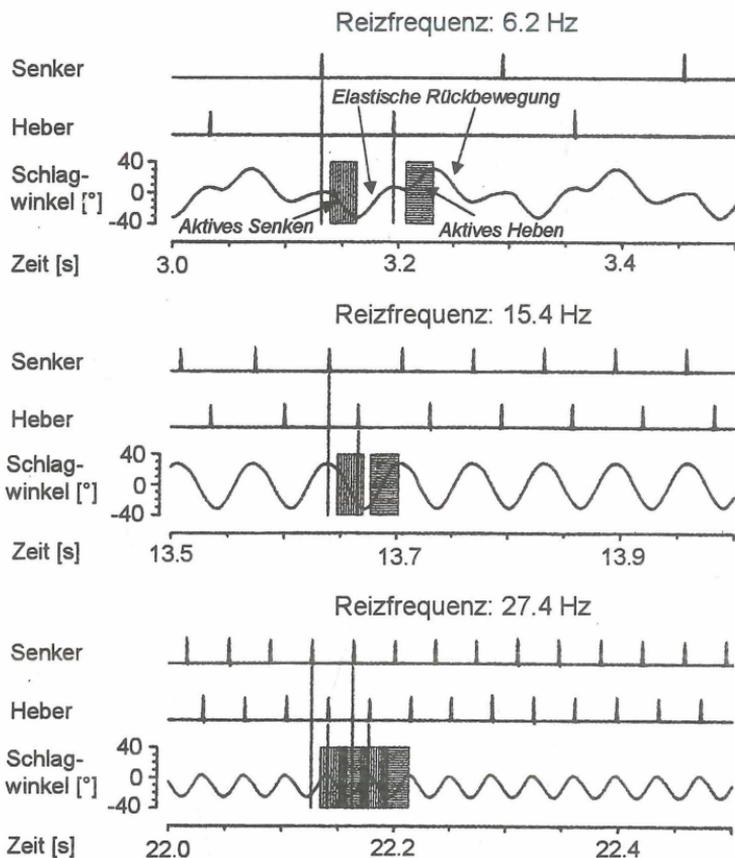


Abb. 15: Elastizität des Thorax bei elektrischer Muskelreizung.

In diesem Experiment wurde das Bauchmark von *Manduca* entfernt. Der Thorax blieb intakt. Die Hauptantriebsmuskeln wurden mit kurzen elektrischen Pulsen rhythmisch gereizt. Die Phase der Heber in der Periode der Senker betrug 145° , ein Wert, der beim Flug des intakten Tiers zu beobachten ist und der zu maximaler Schlagamplitude führt. Schlagwinkel 0° : der Flügel steht horizontal zur Seite ab. Bei der geringen Reizfrequenz von 6.2 Hz ist im Anschluß an die aktive Flügelbewegung die fast gleich schnelle elastische Rückbewegung zu erkennen. Bei Frequenzen oberhalb 20 Hz nimmt die Schlagamplitude ab. Nach SUDER et al. 2000.

Der neue und wichtige Befund ist: auch bei den neurogenen Fliegern spielt die Resonanzeigenschaft des Skelettmuskelsystems eine wesentliche Rolle, und die Frequenz des ZNS und des Thorax sind genau aufeinander abgestimmt. Dabei zeigte sich, daß beim Flug im Resonanzbereich eine optimale Energieausnutzung gegeben ist (SCHARSTEIN 1998). Die Bedingungen bei den neurogenen und myogenen

Fliegern sind also nicht so prinzipiell unterschiedlich wie es zunächst erscheint. Der stürmischen Entwicklung der Neurobiologie ist es zu verdanken, daß in den letzten Jahrzehnten ganz wesentliche Erkenntnisse über die neuronale Komponente des Flugsystems gewonnen werden konnten. Etwas aus dem Blickwinkel gerieten dabei die mechanischen und aerodynamischen Bedingungen, die bereits in den 60iger Jahren durch WEIS-FOGH und seine Schule intensiv untersucht wurden (JENSEN & WEIS-FOGH 1962). So entdeckte WEIS-FOGH das Resilin, ein Protein mit extrem elastischen Eigenschaften (WEIS-FOGH 1960), das sich im Flügelgelenk von *Schistocerca* befindet. Dieses Protein ist inzwischen bei anderen Insekten in ganz unterschiedlichen Systemen gefunden worden. So spielt es eine erhebliche Rolle bei der Energiespeicherung beim Sprung des Flohs und von *Locusta*, sowie in den Beingelenken der Schabe beim Laufen, im Flügelgelenk und an bestimmten Stellen in ihren Flügeln.

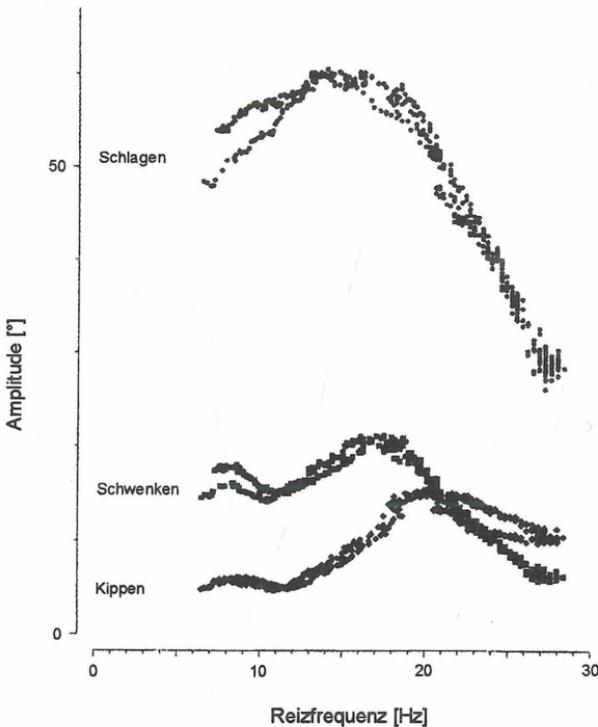


Abb. 16: Resonanzfrequenz des Skelettmuskelsystems bei elektrischer Muskelreizung.

Gleiche experimentelle Situation wie in Abb. 15, jedoch Veränderung der Reizfrequenz in kleinen Schritten aufwärts und abwärts und Messung aller drei die Flügelbewegung kennzeichnenden Größen. Nach SUDER et al. 2000.

5.4. Frequenzabstimmung zwischen neuronalem Netzwerk und Thorax.

Wir haben gesehen, daß die Frequenz des neuronalen Netzwerks beim intakten Schwärmer in der Gegend der mechanischen Resonanzfrequenz des thorakalen Skelettmuskelsystems liegt. Sind diese Frequenzen genetisch aufeinander abgestimmt, werden sie bei den ersten Flugversuchen aufeinander eingeeicht oder werden sie andauernd reguliert? Sicherlich wird der mögliche Bereich der Frequenzen schon anhand der Größe der Insekten genetisch vorgegeben, und dieser Bereich könnte insbesondere bei den myogenen Fliegern recht eng sein, bei denen die Flügelschlagfrequenz recht konstant ist. Bei ihnen besteht jedoch das Problem der Abstimmung nicht, da die Frequenz des neuronalen Netzwerks eine untergeordnete Rolle spielt. Bei den neurogenen Fliegern hingegen findet man Hinweise auf einen oder mehrere Abstimmmechanismen.

So erhöht sich die Flügelschlagfrequenz bei der hemimetabolen *Locusta* im Verlauf der ersten Wochen von 10 Hz auf etwa 24 Hz (KUTSCH 1973). Dies hat sicherlich mit der anfänglichen Größenzunahme und der zunehmenden Aushärtung der Cuticula zu tun. Im ausgereiften Flugsystem gibt es einen recht effektiven Mechanismus zur laufenden Kontrolle des motorischen Flugmusters durch Sinnesorgane (MÖHL 1993), mit dessen Hilfe z. B. verletzungsbedingte Asymmetrien laufend korrigiert werden können. Dieser Mechanismus ist bisher insbesondere unter dem Aspekt der Regulierung der zeitlichen Koordination der Muskeln untersucht worden. Bereits 1963 entdeckte WILSON einen weiteren Effekt bei Heuschrecken. Wenn er die vier Streckrezeptoren an der Flügelbasis (Abb. 8) ausschaltete, dann verringerte sich die Flügelschlagfrequenz auf etwa die Hälfte (WILSON & GETTRUP 1963). Spätere Versuche an *Locusta* und an *Manduca* ergaben, daß eine Ausschaltung aller rhythmischen Sinneseingänge oder eine völlige Isolierung des Nervensystems (Abb. 12) ebenfalls zu einer etwa halbierten Frequenz führen.

Die Eigenfrequenz des neuronalen Netzwerks ist also gar nicht auf die Resonanzfrequenz des Thorax abgestimmt! Sie wird offenbar durch die afferenten Meldungen der Sinnesorgane laufend angeglichen. Wir haben weiter oben gesehen, daß der Zeitpunkt der Erregungen z. B. des Streckrezeptors die Motoneuronen und Interneuronen beeinflußt, und dieser Zeitpunkt hängt natürlich davon ab, mit welcher Zeitkonstante das System Thorax-Flügel auf die Kontraktion der Muskulatur reagiert, also von den mechanischen Eigenschaften des Thorax.

Die erforderliche laufende Abstimmung zwischen der Resonanzfrequenz des Thorax und der Eigenfrequenz des neuronalen Netzwerks wird demnach in erster Linie über diejenigen Sinnesorgane vorgenommen, die ohnehin Glieder des rhythmuserzeugenden Systems sind. Die Resonanzfrequenz des Thorax könnte ihrerseits über noch wenig untersuchte kleine Muskeln wie den PD7 beeinflußt werden. Auch Steuermuskeln wie der PD2 beim Schwärmer bzw. M85 bei *Locusta* sind Kandidaten. Sie werden zwar neuronal rhythmisch angesteuert; es ist aber denkbar, daß sie

insbesondere bei mehrfacher Aktivierung während einer Flügelschlagperiode einen tonischen Kontraktionsanteil zeigen.

Anmerkungen zum Flug der Odonaten

Die Odonaten fliegen mit Hilfe des neurogenen Mechanismus. Auch bei ihnen gibt es ebenso wie bei den neurogen fliegenden Neopteren indirekt wirkende Antriebsmuskeln wie den Heber *dvml*. Andere Antriebsmuskeln wie die Senker *bas1* und *sub1* setzen jedoch direkt am Flügel an. Der Antriebsmechanismus ist also gemischt direkt-indirekt. Andere Muskeln haben eher Stellfunktionen. Die bei den Neopteren als indirekte Abschlagmuskeln ausgebildeten dorsalen Längsmuskeln sind schwach ausgebildet und ziehen die Flügel lediglich zurück. Die Verformung des Thorax erfolgt nach dem Tergalplattenmechanismus (PFAU 1986). Hier wird das Tergum nicht wie in Abb. 5 für die Neopteren geschildert aufgebeult, sondern als Ganzes angehoben und gesenkt. Insgesamt scheinen sich die flügeltragenden Segmente voneinander unabhängiger bewegen zu können als beim Tergalwölbungsmechanismus der Neopteren. Jedenfalls können manche Odonaten die Phasenverschiebung zwischen den beiden Flügelpaaren um bis zu 180° verändern, sei es als Signal im Balzkontext (RÜPPEL 1985), sei es zur Erzielung größerer Luftkräfte, z. B. beim Steigflug (RÜPPEL 1989).

Die Flugmuskeln werden von mindestens 3, ein Senkermuskel sogar von 15 Motoneuronen innerviert (SIMMONS 1977a). Der Rhythmus wird wie bei den neurogenen Neopteren durch ein Netzwerk von Interneuronen erzeugt. Man findet spikende und nichtspikende Interneurone (SIMMONS 1977b).

6. Resumé und Ausblick

Aus den vorstehenden Ausführungen ergibt sich, daß eine vollständige Beschreibung des Laufsystems eines Insekts angesichts der äußerst komplexen Innervation und Steuerung der Muskulatur kaum zu erzielen ist. Zusätzlich erschwerend ist die Vielzahl der beteiligten Gelenke, die außerordentliche Anpassungsfähigkeit an externe Gegebenheiten zu jedem Moment innerhalb eines Schrittzklus und die oft entsprechend variable Schrittdauer und -koordination. Das sind keine guten Voraussetzungen für eine detaillierte Analyse. Dennoch wurden bereits wichtige Elemente und Konstruktionsprinzipien der Laufsysteme beschrieben. Aufgrund dieser Beschreibungen ist es möglich, die Organisationsmerkmale mit denen anderer Laufsysteme (z.B. der Crustaceen oder Wirbeltiere) zu vergleichen. Dabei wurden trotz z. T. völlig unterschiedlicher Strukturgegebenheiten bemerkenswerte Übereinstimmungen festgestellt.

Der hier vorgenommene Vergleich mit den Flugsystemen der Insekten ergab, daß die Innervation und Steuerung der Flugmuskulatur wesentlich einfacher zu beschreiben ist als bei der Laufmuskulatur. Eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Trennung von Elementen für die Erzeugung des Grund-Flügelschlagrhythmus und

Tab. 1: Vergleich von Lokomotionssystemen bei Insekten.

Diese Tabelle stellt einen ersten Versuch dar, Charakteristika der besprochenen Lokomotionsformen in Kurzform zu vergleichen.

Laufen	Fliegen		
	Odonata	Neoptera	
	neurogen	neurogen	myogen
Beine: keine gemeinsamen Sklerite	Flügel: Tergalplattenmechanismus	Flügel: Tergalwölbungsmechanismus	Flügel: Tergalwölbungsmechanismus
Alle Beine können sich unabhängig voneinander bewegen.	Flügel eines Segments sind untereinander neuronal und/oder mechanisch gekoppelt.	Alle Flügel sind untereinander neuronal und mechanisch gekoppelt.	Alle Flügel sind untereinander mechanisch gekoppelt.
6*3 Oszillatoren	?	1 Oszillator (neurogen)	1 Oszillator (myogen)
Antriebsmuskeln wirken direkt	Hauptantriebsmuskeln wirken z.T. direkt, z. T. indirekt	Hauptantriebsmuskeln wirken indirekt	Hauptantriebsmuskeln wirken indirekt
Je nach Muskel Innervation durch 3-14 Neurone mit unterschiedlicher Wirkung	Innervation durch mehrere Motoneurone	Innervation vorzugsweise durch je 1 schnelles Motoneuron	Innervation durch je 1 schnelles Motoneuron
Feineinstellung über abgestimmte Aktivierung arbeitsteiliger Motoneurone u. Muskelfasern	?	Feineinstellung vorzugsweise über Zeitpunkte der Muskelaktivierung	Feineinstellung durch Aktivierung von Steuermuskeln
Schrittfrequenz neuronal gesteuert	Flügelschlagfrequenz neuronal gesteuert	Flügelschlagfrequenz neuronal gesteuert im Bereich der Thorax-Resonanzfrequenz	Flügelschlagfrequenz von Resonanzfrequenz des Skelettmuskelsystems bestimmt
vorzugsweise nichtspikende lokale Interneurone beteiligt	spikende und nichtspikende lokale Interneurone beteiligt	nur spikende lokale Interneurone beteiligt	keine Interneurone beteiligt
Lage der Interneurone u. Dendriten der Motoneurone im Bauchmark mehr ventral	Lage der Motoneurone im Bauchmark ventral und dorsal	Lage der Interneurone u. Dendriten der Motoneurone im Bauchmark dorsal	Lage der Interneurone u. Dendriten der Motoneurone im Bauchmark dorsal
Mechanosensorik des Beins ist integraler Bestandteil eines Schrittgenerators	?	Einige mechan. Sinnesorgane sind integrale Bestandteile des Rhythmusgenerators	Sinnesorgane sind nicht integrale Bestandteile des Rhythmusgenerators

der Flugsteuerung ermöglicht günstige experimentelle Ansätze, insbesondere da sich der Flugrhythmus leichter experimentell auslösen läßt als das Laufen, auch bei teilweise oder ganz desaffentierten Tieren. Auch bei der Aerodynamik gibt es in letzter Zeit beachtliche Fortschritte.

Unser experimenteller Ansatz bei *Manduca* resultierte aus der Einsicht, daß sich ein umfassendes Verständnis eines Lokomotionssystems nur dann erzielen läßt, wenn man sich bei der Analyse nicht auf ein Teilsystem wie z. B. das neuronale, muskuläre oder kinematische beschränkt, sondern möglichst viele Systemebenen **gleichzeitig** erfaßt, und zwar während des Verhaltensablaufs. Eines der Ergebnisse, daß auch neurogene Flugsysteme bei oder nahe der mechanischen Resonanz des Thorax-Flügel-Systems operieren, unterstreicht die Bedeutung elastischer Elemente bei der Lokomotion. Diese Elemente speichern bei der aktiven Bewegung einen Teil der Energie und setzen sie bei der Rückbewegung wieder frei (siehe Abb. 15). Die Bedeutung elastischer Elemente für die Energieeffizienz und die Eleganz der Bewegungen rückt, obwohl im Prinzip schon lange bekannt, in letzter Zeit zunehmend in den Mittelpunkt des Interesses. Eine der Triebfedern dafür ist der Versuch, von biologischen Systemen inspirierte Roboter für verschiedenste Aufgaben zu bauen. Die Einbindung elastischer Elemente wird auch die Fortbewegung vieler Roboter von einem Teil ihrer derzeitigen Schwächen befreien, nämlich einer zu geringen Energieverwertung beim Bewegungsablauf und mangelnde Eleganz.

Ich bedanke mich bei A. Büschges, M. Dambach und W. Peters für konstruktive Kritik an dem Manuskript.

7. Literatur

- BÄSSLER, U. (1995) Konzepte der Ethologie im Licht neurophysiologischer Forschung an Stabheuschrecken. *Biologie in unserer Zeit* 25: 170-177.
- BÄSSLER, U. & BÜSCHGES, A. (1998): Pattern generation for stick insect walking movements - multisensory control of a locomotor program. *Brain research reviews* 27: 65-88.
- BURROWS, M. (1996): *The neurobiology of an insect brain*. Oxford University Press.
- BÜSCHGES, A. (1990): Nonspiking pathways in a joint-control loop of the stick insect *Carausius morosus*. *J. Exp. Biol.* 151: 133-160.
- BÜSCHGES, A. & SCHMITZ, J. & BÄSSLER, U. (1995): Rhythmic patterns in the thoracic nerve cord of the stick insect induced by Pilocarpine. *J. Exp. Biol.* 198: 435-456.
- DIERKES, S. (1995): Three-dimensional measurement of the wing movements and six-component measurement of the aerodynamic resultants during flight of the tobacco hawkmoth *Manduca sexta* (L.) Göttingen Neurobiology Report 1995: 211, Georg Thieme Verlag Stuttgart New York.

- DOMBROWSKI, U (1989): Analysis of visually guided behavior in *Manduca sexta*. In: Neural mechanisms of behavior: 168 Georg Thieme Verlag Stuttgart New York.
- DUCH, C., PFLÜGER, H. J. (1995): Motor patterns for horizontal and upside-down walking and vertical climbing in the locust. J. Exp. Biol. 198: 1963-1976.
- V. FALKENHAUSEN, CH. (1995) A new six-component flight balance. Göttingen Neurobiology Report 1995:212 Georg Thieme Verlag Stuttgart New York.
- HEIDE, G. (1983): Neural mechanisms of flight control in diptera. In: Biona Report 2: 35-52. G. Fischer Stuttgart, New York.
- V. HOLST, E. (1943): Über relative Koordination bei Arthropoden. Pflügers Arch. 246: 847-865.
- HOYLE, G. (1978): Distributions of nerve and muscle fibers in locust jumping muscle. J. Exp. Biol. 73: 205-233.
- JANDER, J.P. (1985): Mechanical stability in stick insects when walking straight and around curves. In: GEWECKE, M., WENDLER, G. (eds.) Insect Locomotion. Verlag Paul Parey: 33-42.
- JENSEN, M. & WEIS-FOGH, T. (1962): Biology and physics of locust flight. V. Strength and elasticity of locust cuticle. Philos. Trans. Roy. Soc. London B 245 (721): 137-169.
- KUTSCH, W. (1973): The influence of age and culture-temperature on the wing-beat frequency of the migratory locust, *Locusta migratoria*. J. Insect Physiol. 19:763-772.
- MÖHL, B., NACHTIGALL, W. (1978): Proprioceptive input on the locust flight motor revealed by muscle stimulation. J. Comp. Physiol. 128: 57-65.
- MÖHL, B. (1993): The role of proprioception for motor learning in locust flight. J Comp Physiol A 172: 325-332.
- PEARSON, K.G., REYE, D.N. & ROBERTSON, R.M. (1983): Phase-dependent influences of wing stretch receptors on flight rhythm in the locust. J. Neurophysiol. 49: 1168-1181.
- RAMIREZ, J.M. & PEARSON, K.G. (1988): Generation of motor patterns for walking and flight in motoneurons supplying bifunctional muscles in the locust. Journal of Neurobiology 19: 257-282.
- PFAU, H. K. (1986): Untersuchungen zur Konstruktion, Funktion und Evolution des Flugapparates der Libellen (Insecta, Odonata). Tijdschrift voor Entomologie 129: 35-123.
- PFAU, H. K. (1991): Contributions of functional morphology to the phylogenetic systematics of Odonata. Adv. Odonatol. 5: 109-141.
- ROBERTSON, R.M. & PEARSON, K.G. (1985): Neural circuits in the flight system of the locust. J. Neurophysiol. 53: 110-128.
- RÜPPEL, G. (1985) Kinematic and behavioural aspects of flight of the male banded agrion, *Calopteryx (Agrion) splendens*. In: Gewecke, M., Wendler, G. (eds.) Insect Locomotion. Verlag Paul Parey: 195-204.

- RÜPPEL, G. (1989): Kinematic analysis of symmetrical flight manoeuvres of odonata. *J. Exp. Biol.* 144: 13-42.
- SCHARSTEIN, H. (1998): Forces and power necessary for artificial motion of single insect wings. In: NACHTIGALL, W. and WISSER, A. (eds.) *Biona report* 12: 257-270. Gustav Fischer, Stuttgart.
- SCHLURMANN, M. & WALTHER, M. & HAUSEN, K. (1993): The motoneurons of indirect flight muscles in the blowfly *Calliphora erythrocephala*: structure, afferents and gap-junctional coupling. *Göttingen Neurobiology Report* 1993: 159, Georg Thieme Verlag Stuttgart New York.
- SIMMONS, P. (1977a): The neuronal control of dragonflight flight. I. Anatomy. *J. Exp. Biol.* 71: 123-140.
- SIMMONS, P. (1977b): The neuronal control of dragonflight flight. II. Physiology. *J. exper. Biol.* 71: 141-155.
- STEVENSON, R.D. & JOSEPHSON, R.K. (1990): Effects of operating frequency and temperature on mechanical power output from moth flight muscle. *J. exp. Biol.* 149: 61-78.
- SUDER, F. & WENDLER, G. (1994): Intracellular analysis of the flight system of the sphinx moth *Manduca sexta*. *Göttingen Neurobiology Report* 1994: 302 Georg Thieme Verlag Stuttgart New York.
- SUDER, F., DIERKES, S. & WENDLER, G. (2000): Moth flight by wire. In Vorbereitung
- WEIS-FOGH, T. (1960): A rubber-like protein in insect cuticle. *J. Exp. Biol.* 37: 889-907.
- WENDLER, G. (1964a): Laufen und Stehen der Stabheuschrecke *Carausius morosus*: Sinnesborstenfelder in den Beingelenken als Glieder von Regelkreisen. *Z. vergl. Physiol.* 48, 198-250.
- WENDLER, G. (1964b): Über die Fortbewegung der Larven von *Cantharis fusca*. *Z. vergl. Physiol.* 48, 283-294.
- WENDLER, G. (1982): The locust flight system: functional aspects of sensory input and methods of investigation. In: W. NACHTIGALL (ed.): *Biona Report* 2:113-125. Akad. Wiss. Mainz: G. Fischer, Stuttgart, New York.
- WENDLER, G. (1999): Fortbewegung und sensomotorische Integration. In: DETTNER, K., PETERS, W. (eds.) *Lehrbuch der Entomologie*. Gustav Fischer Verlag: 197-244.
- WILSON, D.M. (1962): Bifunctional muscles in the thorax of grasshoppers. *J. Exp. Biol.* 39: 669-677.
- WILSON, D.M. & Gettrup, E. (1963): A stretch reflex controlling wingbeat frequency in grasshoppers. *J. Exp. Biol.* 40: 171-185.

Prof. Dr. Gernot Wendler
Zoologisches Institut der Universität zu Köln
Weyertal 119
D-50923 Köln
e-mail: g.wendler@uni-koeln.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag
Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [1999](#)

Autor(en)/Author(s): Wendler Gernot

Artikel/Article: [Steuerungsmechanismen bei Lauf und Flug von Insekten:
ein Vergleich 23-57](#)