

und führt über direkte Aktivierung der Follikelmuskeln zur Ovulation. Auf der neuronalen Seite wirkt ELH an Inter- und Motoneuronen des Buccal- und Abdominalganglions (Abb. 7-11b, d): Im Buccalganglion werden Neurone, die sonst bei der Nahrungsaufnahme aktiv sind, in ihrer Aktivität gehemmt. Das δ -BC-Peptid schließlich stimuliert die Eiweißdrüse und sorgt somit für das Verpackungsmaterial des Eistrangs. Für die Aufrechterhaltung des Eilegeverhaltens sind sensorische Rückmeldungen aus dem Genitaltrakt oder chemische Signale von den ovulierten Eiern nötig.

7.5 Die Rolle von Riesenfasern für schnelle Bewegungsabläufe

Leitungsgeschwindigkeiten von Invertebratenaxonen. Die Axone von Invertebratenneuronen sind in der Regel nicht myelinisiert. Sie besitzen deswegen nicht die bei Wirbeltieraxonen verbreitete schnelle Signalfortleitung durch saltatorische Erregungsausbreitung. Die axonalen Leitungsgeschwindigkeiten bei wirbellosen Tieren sind gering (0,05–16 m/s). Eine Ausnahme bilden lediglich **Riesenfasern**, die wegen ihrer größeren Durchmesser Aktionspotentiale schnell leiten (7–45 m/s). Man findet sie vorwiegend als Interneurone in neuronalen Schaltkreisen, bei denen es auf *schnelle Signalfortleitung, kurze Latenzen und synchrone Aktivierung von Motoneuronen* in Ganglien mehrerer Körpersegmente ankommt (z.B. Rückzugsreflexe oder Fluchtbewegungen). Riesenfasern verlaufen häufig unverzweigt über die gesamte Länge der Bauchganglien-kette eines Tieres. Die Bezeichnung Riesenfaser ist allerdings häufig relativ und wird (so bei einigen Medusen, Insekten und auch Krebsen) auf Fasern angewandt, die zwar deutlich größere Durchmesser als andere Axone besitzen, aber bei weitem nicht die Durchmesser echter Riesenfasern aufweisen, wie sie z.B. bei Anneliden oder Cephalopoden existieren. Echte Riesenfasern erreichen bei Anneliden Durchmesser bis 200 μm , beim Meereswurm *Myxicola* sogar 1,7 mm. Die bekanntesten Riesenaxone finden sich bei einigen Cephalopoden (Kalmare, s.u.).

Die Rolle von Riesenfasern beim Regenwurm. Die Bauchganglien-kette der Regenwürmer wird in ganzer Länge von drei Riesenfasern (einer medianen, zwei lateralen) mit Durchmessern von 30–75 μm und Leitungsgeschwindigkeiten von 15–45 m/s durchzogen. In jedem Ganglion bauen jeweils drei Neurone die segmentalen Teilstücke der drei Riesenfasern. Die Teilstücke werden „portionsweise“ zu drei langen Leitungskabeln zusammengeschlossen. An den Segmentgrenzen können Septen die Riesenfasern queren. Sie stellen keine nennenswerten elektrischen Widerstände oder Gleichrichter für die Impulsausbreitung dar, weil sie niederohmige Kopplungsstellen besitzen, welche die einzelnen Axonabschnitte funktionell verbinden. Es ist wahr-

scheinlich, daß die Poren in der die Riesenfasern umgebenden Hülle als Äquivalent für die Ranvier-Knoten myelinisierter Fasern von Wirbeltieren angesehen werden können und eine Art saltatorischer schneller Erregungsleitung ermöglichen.

Die Riesenfasern bewirken das schnelle **reflektorische Zusammenziehen** des Wurmes auf plötzliche mechanische Reize hin. Dabei verkürzen sich die Längsmuskeln benachbarter Körpersegmente synchron. Die **mediane** Riesenfaser besitzt eine geringere Schwelle für sensorische Eingänge aus dem Vorderende des Wurmes und vermittelt vorzugsweise Zurückziehen der Kopfreion. Die beiden **lateralen** Fasern sprechen auf Reize am Hinterende an und bewirken dessen Verkürzung. Starke mechanische Reize aktivieren alle drei Fasern und führen zu einem Zusammenschnurren des Wurmes [12].

Rückstoßschwimmen beim Kalmar wird reflektorisch durch Riesenaxone ausgelöst; in natürlichen Verhaltenssituationen läuft dieser Reflex jedoch modifiziert ab

Einige Cephalopoden können durch synchrone Kontraktion der Mantelmuskulatur den Wasserinhalt der Mantelhöhle durch den trichterförmigen Fuß (Siphon) unter großem Druck ausstoßen. Dies läßt das Tier je nach Stellung des Trichters schnell vorwärts (z.B. beim Beutegreifen) oder rückwärts schießen (Flucht). Dabei sind Riesenaxone, die bis zu 0,8 mm dick sein können, beteiligt (Abb. 7-12a). Sie entspringen im Stellarganglion und innervieren über die Stellarnerven einen Großteil der Mantelmuskulatur. Die großen Durchmesser befähigen sie zu schneller Signalleitung (bis 25 m/s). Jedes Riesenaxon entsteht aus der Verschmelzung von 300–1500 dünnen Axonen. Der Eingang auf die Riesenaxone erfolgt über drei Stationen (Abb. 7-12a): Signale von den Augen konvergieren auf ein Paar elektrisch gekoppelter großer Interneurone im Zerebralganglion (Riesenneurone 1. Ordnung), die mit paarigen Riesenneuronen 2. Ordnung verschaltet sind. Diese ziehen zu dem Stellarganglion auf jeder Körperseite und verzweigen sich dort fingerförmig, um mit jedem der sieben bis acht ipsilateralen Riesenaxone 3. Ordnung jeweils eine große glutamaterge Synapse zu bilden (**Riesensynapse**). Über diese drei Schaltstationen existiert ein sehr schneller Leitungsweg vom Gehirn zum Effektor, der Mantelmuskulatur.

Zusammenspiel von Motoneuronen und Riesenfasern: Im Tierexperiment kann ein Lichtblitz über die beschriebenen Stationen zu einem Aktionspotential in allen Riesenaxonen führen (Abb. 7-12 b). Mit einer Gesamtlatenz von nur 50–75 ms erfolgt schließlich der Rückstoß (Jet). Dieser sehr schnelle Verhaltensreflex wurde lange als stereotyp ablaufend und für nicht modifizierbar gehalten. Neue Untersuchungen an schwimmenden Kalmaren zeigten

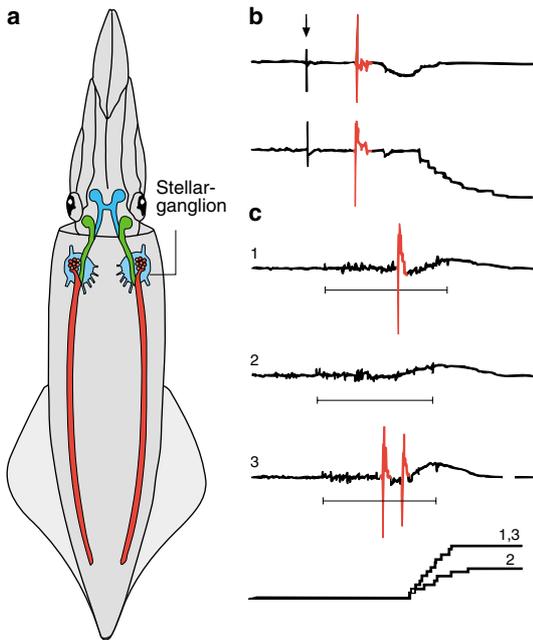


Abb. 7-12. Riesenfasersystem beim Kalmar *Loligo*. **a** Lage der Riesenneurone 1.–3. Ordnung. Riesanaxone ziehen von den Stellarganglien in alle Stellarnerven (nur für zwei dargestellt). **b** Extrazelluläre Ableitungen von einem linken und rechten Stellarnerv auf Reizung eines Tiers mit einem Lichtblitz (Pfeil). In beiden Riesanaxonen tritt ein einziges Aktionspotential auf (rot), das den Rückstoß (Jet) auslöst. **c** Ableitung während dreier Jet-Zyklen, die über repetitive Entladungen anderer Motoneurone (kleine Aktivitäten, Balken) ausgelöst werden. Bei zwei Zyklen (1, 3) sind die Riesanaxone zugeschaltet (rot), der Druckverlauf in der Mantelhöhle (unterste Spur) ist dann deutlich höher. Die Abweichungen am Ende der Ableitungs-Spuren sind Bewegungsartefakte. Nach [27]

jedoch, daß bei Beachtung möglichst verhaltensnaher Untersuchungsbedingungen doch ein variables Zusammenspiel zwischen der Aktivität der Riesanaxone und der anderer Motoneurone mit dünnen Axonen (1 µm Dicke) existiert. Letztere innervieren andere Bezirke der Mantelmuskulatur und steuern normalerweise graduierte Kontraktionen der Mantelmuskeln, wie sie für die Bewegung des Atemwassers in der Mantelhöhle und das langsame Schwimmen benötigt werden. *Entladen diese kleinen Motoneurone hochfrequent, können auch sie Rückstoßschwimmen bewirken.* Die Latenz auf einen Auslösereiz beträgt dann allerdings ca. 200 ms. Die Riesanaxone können vom Tier je nach Bedarf zugeschaltet werden (Abb. 7-12c). Wenn dies der Fall ist, geschieht es zum richtigen Zeitpunkt in Bezug zur Aktivität der anderen Motoneurone, um den Wasserausstoß zu optimieren. Die Variabilität im Zusammenspiel der beiden Steuersysteme zeigt, daß auch ein bislang als starr angesehener Fluchtrefflex unter natürlichen Verhaltensbedingungen vom Tier flexibel gesteuert werden kann [27].

7.6 Die motorische Steuerung des Fliegens bei Insekten

Direkte und indirekte Flugmuskeln sind die Kraftgeneratoren für den Flug; dieser kann neurogen oder myogen gesteuert sein

Die Fähigkeit der meisten Insekten, aktiv zu fliegen, hat mit zu dem großen evolutiven Erfolg dieser Tiergruppe beigetragen. Schon vor 300 bis 70 Millionen Jahren existierten Fluginsekten (z.B. im Karbon, wie aus Bernsteineinschlüssen bekannt) mit Flügel- und Thoraxstrukturen, die denen rezenter Arten sehr ähnlich waren.

Die Flugmuskeln: Die Kraft für den Flügelschlag wird durch antagonistisch tätige Muskeln im Thorax generiert (Flugmotor). **Drei Bautypen sind verwirklicht:**

- Ein antagonistisches Muskelpaar (Heber und Senker) setzt direkt an der Basis jedes Flügels an (Abb. 7-13 a, **direkte Flugmuskeln**, typisch für Insekten mit geringer Flügelschlagfrequenz, wie z.B. Libellen).
- Im zweiten Fall inserieren die krafterzeugenden antagonistischen Muskeln (Dorsaler Längsmuskel, DLM, als Flügelsenker, Dorsoventralmuskel, DVM, als Flügelheber) nicht am Flügel selbst, sondern an der Innenseite der Thoraxwand (Abb. 7-13 b und 7-15 a, **indirekte Flugmuskeln**, typisch für schnelle Flieger wie Käfer, Hautflügler, Fliegen).
- Viele ebenfalls „langsam“ fliegende Insekten (z.B. Heuschrecken, Schmetterlinge) erzeugen die Kraft für den Flügelschlag sowohl mittels direkter wie indirekter Flugmuskeln (dritter Bautyp).

Bei allen flugfähigen Insekten sind neben den kraftgenerierenden Flugmuskeln stets noch Steuermuskeln vorhanden, welche die Feineinstellung der Flügel (z.B. Pro- und Supination) während der Auf- und Abschlagphase regulieren.

Neurogener und myogener Flug: Den verschiedenen Bautypen entsprechen unterschiedliche Arbeitsweisen des Flugmotors:

- *Die Flugmuskeln kontrahieren synchron mit den Aktionspotentialen*, welche die sie ansteuernden Motoneurone auslösen. Die Frequenz der neuronalen Impulse bestimmt also die Flügelschlagfrequenz (**synchrone Flugmuskeln, neurogener Flug**, fremdgesteuerter Motor). Dies ist der Fall bei direkten Flugmuskeln, gilt aber auch für die indirekten Flugmuskeln der „langsamen“ Flieger.

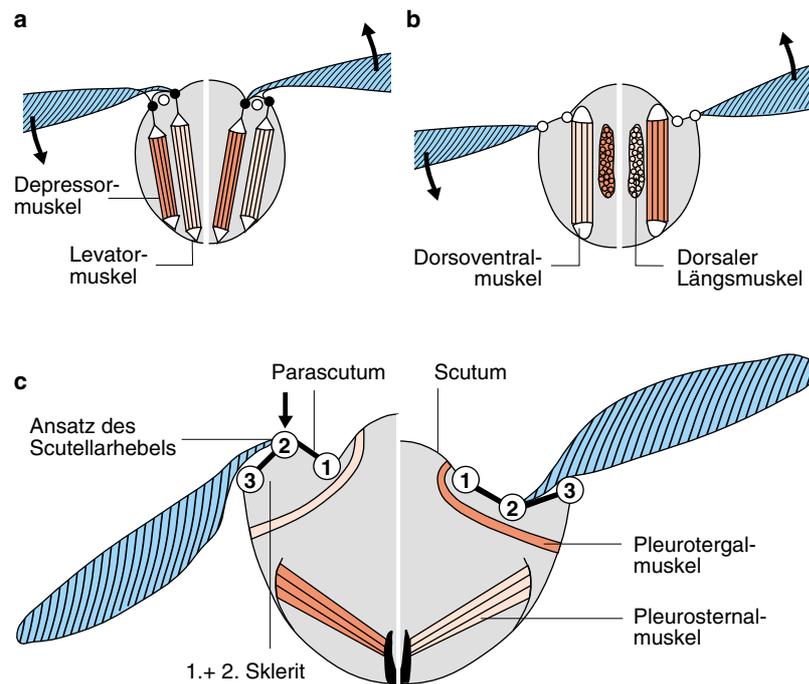


Abb. 7-13. Flugmotoren. In jeder Darstellung sind die Verhältnisse bei Auf- und Abschlag des Flügels (Pfeile) dargestellt. Dunkelrot: Aktive Muskeln. Direkte (a) und indirekte Flugmuskeln (b). c Klick-Mechanismus bei Fliegen. (DLM und DVM nicht gezeichnet.) Spannmuskeln setzen das intermediäre Gelenk in den Punkten 1-2-3 unter seitliche Spannung und lassen den Punkt 2 über den Scutellarhebel (Thoraxstruktur), der senkrecht zur Bildebene hier ansetzt und als Überträger der Thoraxspannung wirkt, bistabil kippen. Nach [26]

- Die indirekten Flugmuskeln der schnellen Flieger sind anders aufgebaut (**fibrilläre Muskeln**) und unterliegen einem anderen Aktivierungsprinzip. Sie entwickeln *Kraftspitzen mit wesentlich höherer Frequenz, als die Entladungsfrequenz der sie innervierenden Motoneurone beträgt* (**asynchrone Muskeln, myogener Flug**, eigengesteuerter Motor). Dadurch werden die hohen Flügelschlagfrequenzen von mehreren hundert bis weit über 1000 Hz möglich.

Die Aktivität der Motoneurone versetzt die asynchronen Muskeln nur in den aktiven Zustand, um auf Dehnung (verursacht durch eine lokale Bewegung der Thoraxwandung, s.u.) mit einer vorwiegend isometrischen Kraftspitze antworten zu können (**Dehnungsaktivierung**). Die Kraft wirkt auf die elastische Thoraxwand zurück und bewegt sie an anderer Stelle, was eine Dehnung des Antagonisten bewirkt und für ihn das Signal zur Erzeugung einer Kraftspitze darstellt. Diese wiederum wirkt als Signal auf den Gegenspieler, seine Antwort aktiviert den Antagonisten. Die reziproke Dehnungsaktivierung wiederholt sich, solange die Motoneurone aktiv sind. Die Bewegung von Elementen des Thorax wird auf beiden Seiten mit großer Hebelübersetzung auf die Flügel übertragen. *Die Schwingungseigenschaften des mechanischen Systems, bestehend aus Thorax und Flügeln, bestimmen also die hohe Flügelschlagfrequenz, nicht die Entladungsfrequenz der Flugmotoneurone* (Abb. 7-15 d). Erst mit jedem 5. bis 40. Flügelschlag tritt ein Aktionspotential in einem indirekten Flugmuskel auf.

Insekten mit niedrigen und hohen Flügelschlagfrequenzen („langsame“ und „schnelle“ Flieger) benutzen unterschiedliche Mechanismen für den Flügelschlag

„Langsame Flieger“: Als Beispiel wollen wir eine Heuschrecke betrachten. Der Flug beginnt meist mit einem Sprung. Wenn das Tier in der Luft ist, lösen sensorische Signale, wie fehlender Tarsenkontakt oder Reizung windsensitiver Haare am Kopf, die motorischen Flugmuster im Meso- und Metathorakalganglion aus. Sie ermöglichen ein Öffnen der Flügel und steuern dann den Flug. An der Bewegung der vier Flügel sind ca. 40 Muskelgruppen direkter und indirekter Flugmuskeln beteiligt, die von nur etwa 100 Motoneuronen gesteuert werden. Das Flugmuster besteht aus rhythmisch alternierenden Entladungen der Elevator- und Depressormotoneurone mit etwa 20 Hz. Die Aktivität homologer Motoneurone für den Hinterflügel führt meist mit 5–10 ms. In einem Flügelschlagzyklus entlädt ein Motoneuron nur mit 1–2 Aktionspotentialen (Abb. 7-14b, 1. und 2. Spur).

Dieses Grundmuster der Aktivität bleibt auch erhalten, wenn alle sensorischen Eingänge in das meso- oder metathorakale Ganglion unterbunden werden (Deafferentierung). Allerdings wird der Rhythmus langsamer (Abb. 7-14b, 3. und 4. Spur) und die Motoneurone erzeugen mehr Aktionspotentiale pro Zyklus (Abb. 7-14b, 3. Spur). Das Entladungsmuster der Motoneurone wird von prämotorischen Interneuronen bestimmt. Diese werden von anderen Interneuronenpopulationen angesteuert, deren Netzwerk-

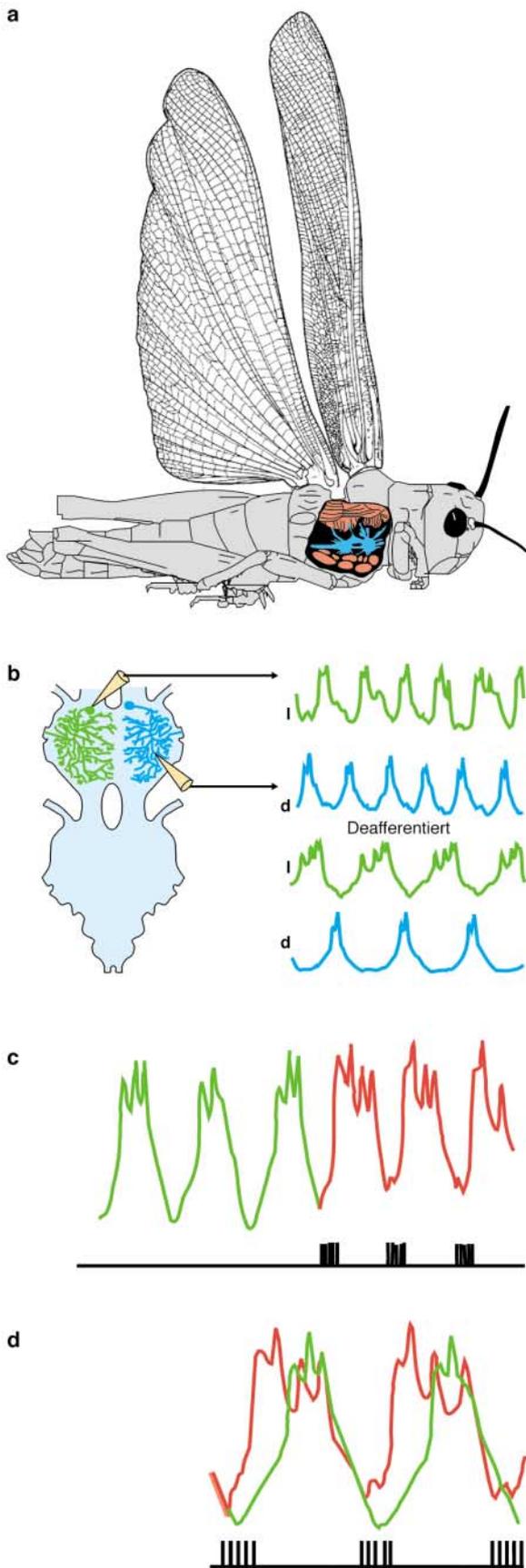


Abb. 7-14. Neuronale Kontrolle des Heuschreckenfluges. **a** Heuschrecke, rechtes Flügelpaar entfernt für Einblick in den Thorax auf das Meso- und Metathorakalganglion und die Ansätze der direkten Flugmuskeln (Senker äußere, Heber innere Reihe). **b** Intrazelluläre Ableitung von je einem mesothorakalen identifizierten (links) Levator- (Spuren 1 und 3, l) und Depressormotoneuron (Spuren 2 und 4, d) im stationären Flug unter Normalbedingungen (Spuren 1 und 2) und nach Desafferentierung (Spuren 3 und 4). **c, d** Aktivität eines Levatorneurons in einem Tier mit entfernten Tegulae und nach Stimulation (untere Reizmarken) der Tegulanerven (rot). Das Levatorneuron wird früher aktiviert. **d** Ausschnitt mit superponierten Registrierungen. Nach [40], modifiziert.

eigenschaften im Sinne eines zentralen Mustergenerators für den Grundrhythmus der alternierenden Erregung und Hemmung der prämotorischen Interneurone sorgen [40].

„Schnelle“ Flieger und der Start des Fluges: Bei Insekten mit hohen Flügelschlagfrequenzen, z.B. der Stubenfliege, beginnt der Flug mit einem **Katapultstart**. Zwei schnell leitende, vom Gehirn absteigende Riesenfaser (Kommandofasern), auf die vielfältige sensorische Meldungen von windsensitiven Haaren des Körpers, von den Augen etc. konvergieren, sind im Mesothorakalganglion über ein Interneuron mit den Motoneuronen zum DLM und monosynaptisch mit den Motoneuronen eines paarigen tergotrochanteralen Muskels (TTM, Abb. 7-15b) verschaltet. Bei *Drosophila* geschieht letzteres sogar über elektrische Synapsen. Die Latenzen zwischen einem Auslösereiz und den Muskelantworten sind außerordentlich kurz: Bei *Drosophila* betragen sie zum TTM 0,8, zum DLM 1,25 und zu den DVM zwischen 1,9 und 3,3 ms [41]. Eine attraktive Hypothese besagt, daß Kontraktion des TTM an seiner dorsalen Ansatzstelle das Tergum eindellt. Dies führt zu einer Thoraxverformung, die den DLM vordehnt. Da dieser durch die Aktivität seiner ebenfalls von den Riesenfaser angeschalteten Motoneurone in den aktiven Zustand versetzt wird, ist der Start für das Oszillatorsystem frei. Der „Startermuskel“ TTM drückt zudem über seine zweite Ansatzstelle am Trochanter das Mittelbein nach unten und katapultiert dabei die Fliege in die Luft. *Beginnt der Flugmotor zu arbeiten, befindet sich die Fliege bereits in der Luft – eine wesentliche Voraussetzung für ihren bekannt schnellen Start* [26]. Die Aktivität eines derartigen Startermuskels ist allerdings nicht immer notwendig. Bei verschiedenen Dipteren sowie Hymenopteren fehlt er sogar.

Aufrechterhaltung des Fluges: Ist der Flugmotor durch Dehnungsaktivierung des dorsalen Längsmuskels gestartet, so führt seine Kraftspitze zur Dehnungsaktivierung des antagonistischen Dorsoventralmuskels, diese wiederum zu einer Kraftspitze des dorsalen Längsmuskels usw. (Oszillatorprinzip). Wie oben beschrieben, ist für die Frequenz der gegenseitigen Aktivierung die Versteifung der Thoraxwandung maßgeblich: Die durch die Kraftspitzen der indirekten Flugmuskeln erzeugten Bewegungen des Thorax wer-

den über den Scutellarhebel auf ein intermediäres Gelenk, bestehend aus Parascutum sowie 1. und 2. Sklerit (Abb. 7-14c, 1–2–3) übertragen. Dieses Gelenk steht durch die Aktivität von zwei Muskelpaaren, den Pleurosternal- und Pleurotergalmuskeln, unter seitlicher Spannung. Sie bewirken, daß das Gelenk (Punkt 2 in Abb. 7-13c) im Sinne eines bistabilen Klickmechanismus (Schnappdeckelprinzip) arbeitet und, je nach Stellung des Scutellarhebels, nach oben (Flügelabschlag) bzw. nach unten (Flügelaufschlag) kippen kann [38].

Beendigung des Fluges. Das Abstoppen des Flugmotors geschieht durch Abschalten der Aktivität der Motoneurone (dadurch sind die Flugmuskeln nicht mehr dehnungs-aktivierbar), durch Zusammenlegen der Flügel auf dem Thorax und durch Verändern der mechanischen Schwingungseigenschaften der Thoraxelemente mittels Stellmuskeln.

Das motorische Grundprogramm für den Flug wird von zentralen Mustergeneratoren erzeugt

Der vermeintlich stereotype Ablauf der motorischen Programme beim Insektenflug hat lange Zeit die Diskussion über die Bedeutung sensorischer Rückmeldungen aus der Peripherie für die Erzeugung motorischer Muster im ZNS einseitig geprägt. Zentrale Mustergeneratoren wurden als alleinige Quelle der Rhythmen angesehen. Heute ist aus zahlreichen Untersuchungen, vor allem an Heuschrecken, belegt, daß ein **ZMG für den Flug** existiert. Er erzeugt die motorischen Programme für Vorder- und Hinterflügelmuskulatur gemeinsam. Er produziert allerdings nur einige Grundelemente des Flugmusters.

Die Rolle zentraler Flugmustergeneratoren wurde vor allem aus Untersuchungen an Insekten postuliert, die sich unter künstlichen Bedingungen, meist fixiert, im stationären Flug befanden. Unter Verwendung von Flugmustern, wie sie unter solchen Versuchsbedingungen auftreten, könnte eine Heuschrecke wohl nicht frei fliegen. Die Bedeutung sensorischer Meldungen für die Steuerung von ZMG wird um so klarer, wenn motorische Muster unter verhaltensrelevanten Bedingungen abgeleitet und analysiert werden.

Der zentrale Flugmustergenerator erreicht erst durch Afferenzen seine volle Funktionsfähigkeit

Die Rolle der Tegularezeptoren. Sensorische Rückmeldungen steuern vor allem den genauen zeitlichen Einsatz der Motoneurone sowie zahlreiche Aktivi-

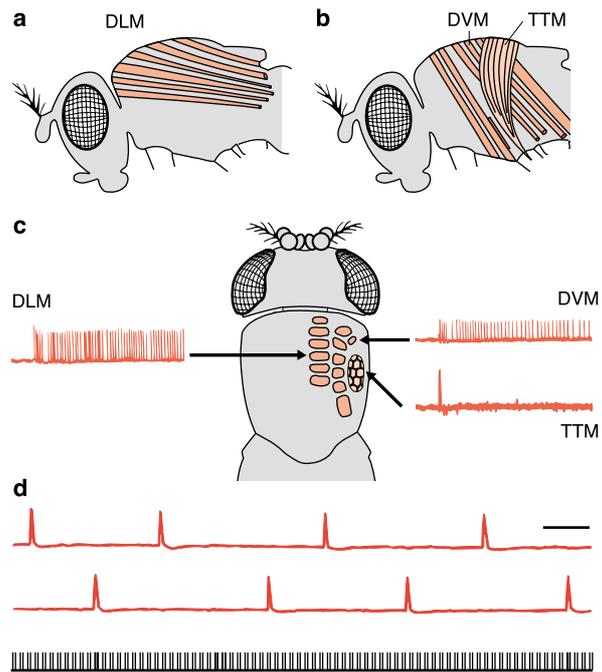


Abb. 7-15. Myogener Flug bei Fliegen. **a, b** Lage der indirekten, kraftgenerierenden Flugmuskeln (dorsaler Längsmuskel DLM) und Dorsoventralmuskel (DVM) sowie des Startermuskels TTM (Tergo-trochanteraler Muskel) bei *Drosophila*. **c** Ableitungen aus Muskelfasern des TTM, DLM und DVM beim Start eines fiktiven Fluges. Im TTM tritt nur ein einziges Aktionspotential zu Beginn des Fluges auf, DLM und DVM produzieren Aktionspotentiale während des gesamten Fluges. **d** Obere Spuren: Aktionspotentiale des DVM und des DLM einer Schmeißfliege mit hoher zeitlicher Auflösung im fixierten Flug. Darunter: Flügelschlag, über eine Photodiode registriert. Jedes Impulspaar entspricht einem Auf- und Abschlag des Flügels. Die Flügelschlagfrequenz ist um ein Vielfaches höher als die Frequenz der Aktionspotentiale an den Flugmuskeln. Zeitmarke 20 ms. Nach [19, 41]

tätsparameter prämotorischer Interneurone. Entfernt man beispielsweise bei einer Heuschrecke die vier Tegulae an der Basis der Flügel und sorgt so für eine teilweise Deafferentierung, so ist das Entladungsmuster der Levator motoneurone verzögert. Die resultierende Änderung in der Flügelbewegung beeinträchtigt die aerodynamische Wirkung des Flügelschlags. Reizt man in einer derartig behandelten Heuschrecke im stationären Flug die Stümpfe der Tegulanerven künstlich in der richtigen Phase des Flügelschlags, so führt dies zur weitgehenden Wiederherstellung des normalen Entladungsmusters des intakten Tieres (Abb. 7-14c). Auf diese Weise kann man zeigen, daß die Aktivierung dieser afferenten Bahnen die Depolarisation der Elevator motoneurone beschleunigt und damit zu einem früheren Beginn der Aufschlagbewegung des Flügels führt [40].

Die Tegularezeptoren registrieren wichtige Parameter der Abschlagbewegung des Flügels. Ihre Meldungen dienen offensichtlich dazu, den Aufschlag einzuleiten und ein längeres Verweilen der Flügel