



Abhängigkeit der aktivierten fast- und slow-Einheiten des Femurlevators von der Femurstellung während eines Abwehrkicks bei *Locusta migratoria*

F. Pflüger, S. Viquerat, A. Weydringer
 Institut für Zoologie und Anthropologie, Universität Göttingen

Einleitung

Die Beine des Metathorax bei *Locusta migratoria* sind auf schnelle und kraftvolle Extensionen der Tibia spezialisiert, wie sie hauptsächlich beim Sprung oder beim defensiven Abwehrkick benötigt werden (Heitler & Burrows, 1977). Der Kick mit den Hinterläufen resultiert aus einer Ko-Kontraktion von Extensor und Flexor der Tibia, die nach Heitler und Burrows (1977) etwa 300-600ms dauert, und einer anschließenden Inhibition der Flexormotoneurone. Diese isometrisch aufgebaute Spannung führt zu einer kraftvollen Extension der metathorakalen Tibia. Eingeleitet wird dieser Prozess durch eine Vorbereitungsphase, in der zur Kraftentwicklung die Tibia an den Femur herangezogen wird und die Wirkungsrichtung des Kicks durch die Stellung der Beingelenke verändert werden kann.

Die Motoneurone von Invertebraten können eine erregende oder hemmende Wirkung haben (Dudel, Menzel & Schmidt, 1996). Innerhalb der erregenden Motoneurone kann eine Funktionsteilung vollzogen werden. So gibt es langsame Motoneurone, sogenannte Slow-Einheiten, die aufgrund ihrer geringeren Transmitterausschüttung pro Aktionspotential ein kleineres EPSP hervorrufen und somit zu einer langsamen Muskelkontraktion führen. Die als Fast-Einheiten bezeichneten, schnellen Motoneurone können durch einen einzelnen Puls eine schnelle Kontraktion des Muskels erzeugen, da ein einlaufendes AP eine höhere Transmitterausschüttung erzeugt. Langsame Motoneurone kommen daher vorwiegend bei der Lokomotion zum Einsatz, schnelle Motoneurone werden dabei nur gelegentlich zugeschaltet. Sie dienen jedoch hauptsächlich als Reserve für schnelle Bewegungen, wie z.B. Fluchtläufe.

Unsere Untersuchungen konzentrierten sich in erster Linie auf die Anzahl der aktivierten Fast- und Slow-Einheiten bei bestimmten Stellungen des Femurs, die bei einem schnellen Kick je nach Reizort eingenommen werden. Sie wurde für drei mögliche Winkel ermittelt und miteinander verglichen. Bei den ausgewählten Muskeln, von denen eine Ableitung gemacht wurde, handelte es sich um den Levator M131 (s. Abb. 1).

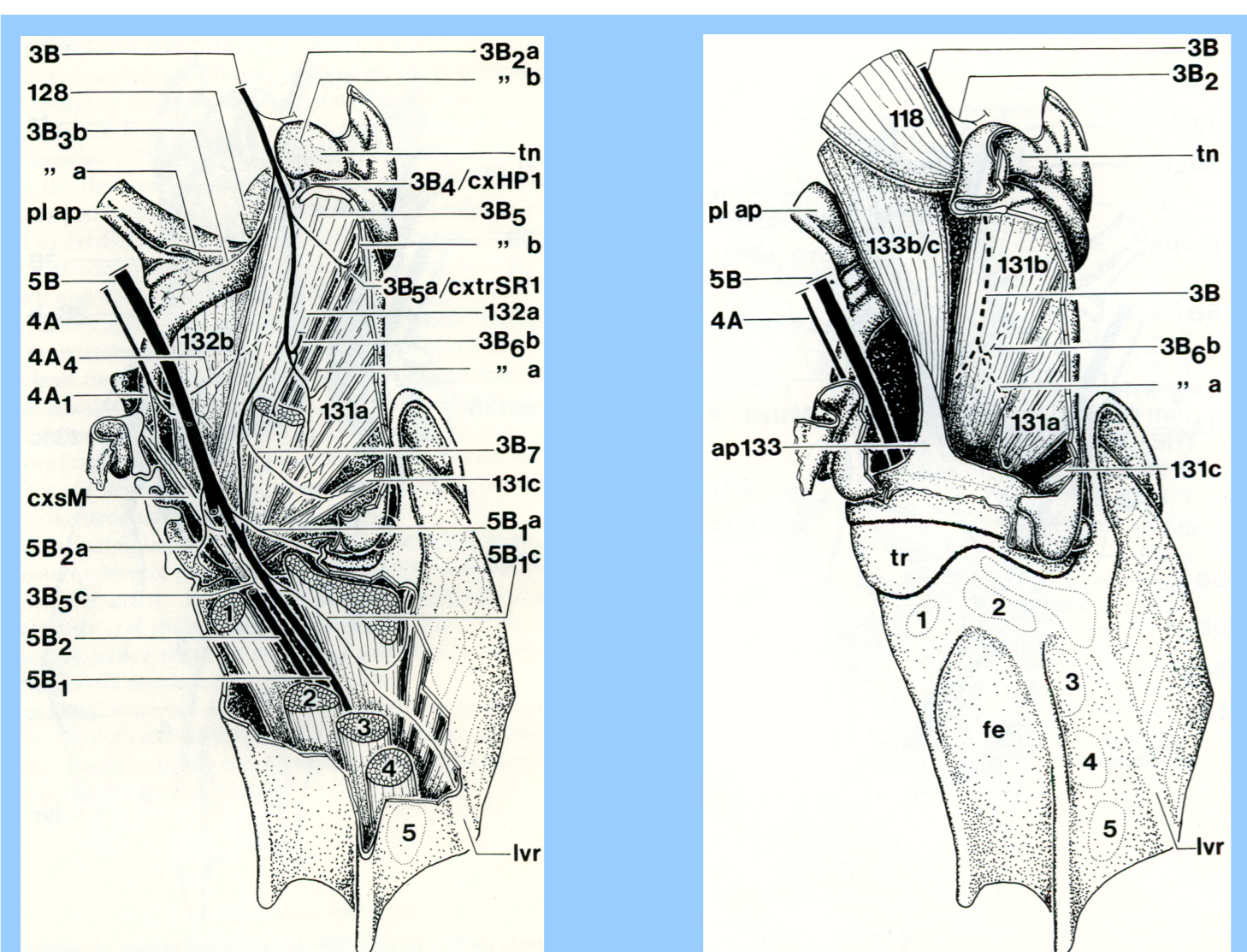


Abb. 1: Lage der Muskeln der Coxa des Hinterbeins einer Locuste. Linke Abb.: M133a und M133d (Depressor) wurden entfernt, um M133b/c und anteriore Gruppen des Levators M131a,b,c zu zeigen, von welchem eine Ableitung in unserem Versuch gemacht wurde. Rechte Abb.: Ventrale Teile des von Trochanter und Femur, M133b/c und 131 wurden teilweise entfernt. Nach: P. Bräunig (1981).

Ergebnisse

Die Versuchstiere reagierten meistens mit einem Kick auf die taktilen Reize, die ein Anheben des Femurs zwischen 0° und 90° erforderten. Häufig blieb der Kick jedoch aus, wenn die Sinneshaare in Bereichen des Thorax oder des Pronotums stimuliert wurden, bzw. ein weites Anheben des Femurs erforderlich war. In diesen Situationen reagierte das Tier entweder mit Anheben und „Kratzen“ des Mittelbeins oder mit dem alleinigen Anheben des Femurs.

Die Anzahl der aktivierten Fast-Einheiten nimmt ab, je weiter der Femur in Richtung des Kopfes gezogen wird (s. Abb. 6). Wird der Femur hingegen in einen kleineren Winkelbereich bewegt, was eine kürzere Strecke im Vergleich zur Ausgangsposition des Beines bedeutet, ist die Zahl der aktivierten Fast- und Slow-Einheiten zum einen identisch, und zum anderen höher als bei einem längeren Weg und einer folglich langsameren Bewegung.

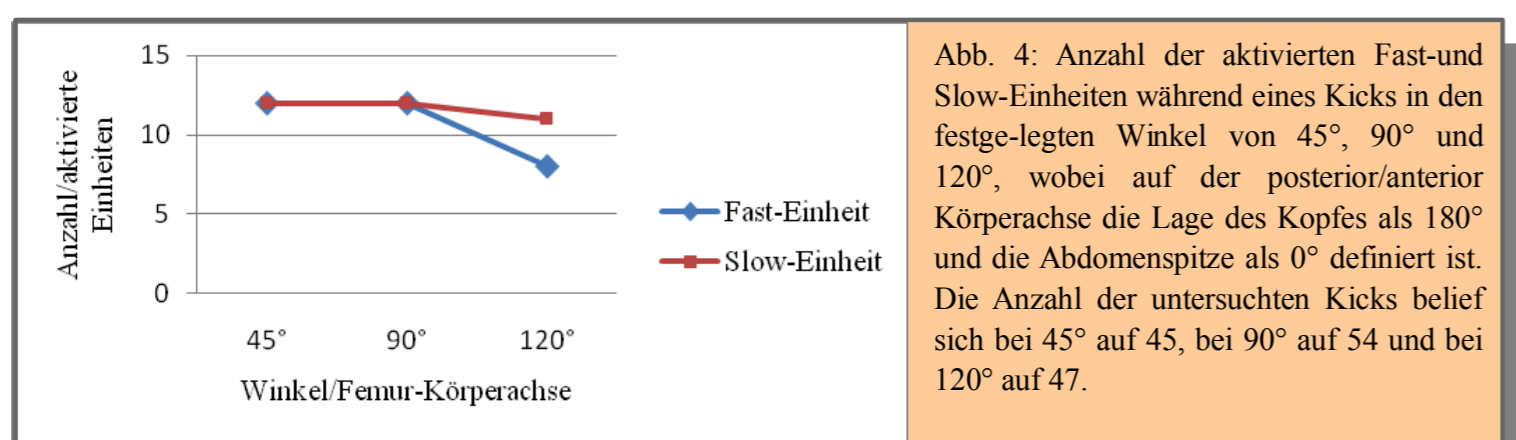


Abb. 4: Anzahl der aktivierten Fast- und Slow-Einheiten während eines Kicks in den festgelegten Winkel von 45°, 90° und 120°, wobei auf der posterior/anterior Körperachse die Lage des Kopfes als 180° und die Abdomenspitze als 0° definiert ist. Die Anzahl der untersuchten Kicks belief sich bei 45° auf 45, bei 90° auf 54 und bei 120° auf 47.

Material und Methoden

Als Versuchstiere dienten adulte Männchen und Weibchen der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*. Zur Erstellung der Myogramme wurden mit Lack isolierte Metalldrähte (Durchmesser 20µm) in die jeweiligen Muskeln direkt unter die Cuticula implantiert und die Ableitung gegen eine indifferente Bezugselektrode gemessen, welche ventral in den Thorax eingeführt wurde. Während der Versuche befanden sich die Tiere frei beweglich auf einem Rundholz oder auf einer durch einen Luftkompressor frei gelagerten Styroporkugel, auf der sich die Tiere bewegen konnten. Um eine elektromagnetische Abschirmung zu erreichen, wurde der gesamte Versuch innerhalb eines Faraday'schen Käfigs aufgebaut. Um visuelle Reize auszuschließen, wurde die Beleuchtung auf eine einzelne Lichtquelle reduziert, die Licht im

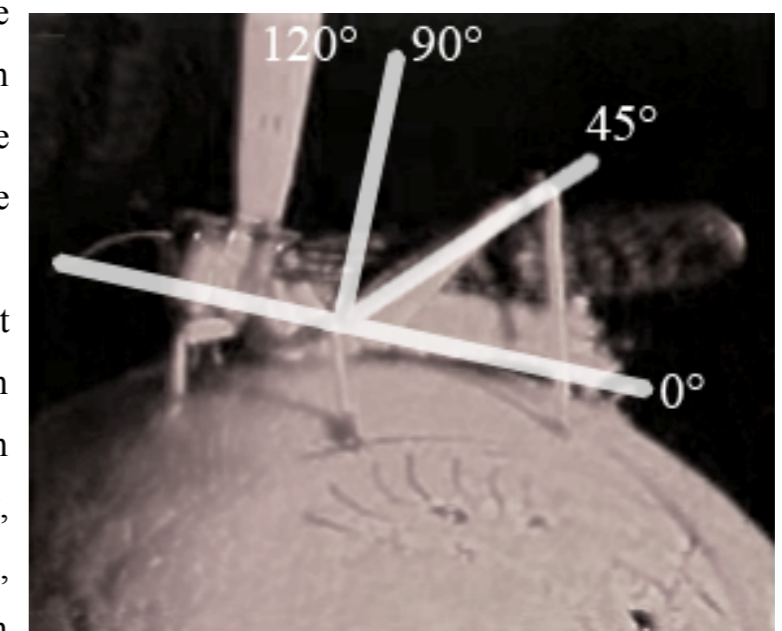


Abb. 2: präparierte Heuschrecke auf einer Styroporkugel mit Halterung, die am Pronotum festgewachst wurde, Einzelbild mit überlagerter Winkelscheibe.

roten Spektrum aussendet, welches für *Locusta migratoria* nicht wahrnehmbar ist. Als Reizinstrumente wurden feine Haarpinsel sowie ein ausgezogener Polyethylenschlauch verwendet. Gereizt wurde an unterschiedlichen Stellen des Heuschreckenkörpers (Flügelansatz, Flügelmitte, Flügelspitze, Terminalsegment des Abdomens, Thorax, Pronotum). Die gemessenen Signale wurden über Messverstärker in einen Festplattenrekorder eingespeist, der über einen integrierten A/D-Wandler das analoge Signal des Verstärkers in einen Datenstrom mit 44,1kHz Abtastrate in einer Auflösung von 16bit codierte. Zeitsynchron wurde ein Video der Bewegungen der Heuschrecke über eine CCD-Kamera (CF15, Firma Kappa) per S-Video im PAL-Standard (29,97 Bilder/Sekunde) auf dem Festplattenrekorder gespeichert. Auf die Audiospur wurde eine Fast-Fourier-Transformation (FFT-Filter, Firma Adobe) angewendet, der Frequenzen ab 1kHz über eine lineare Hüllkurve bis 2kHz auf -200dB dämpft. Als Einstellung wurde eine FFT-Größe von 16384 sowie die Windowing-Funktion „Blackman“ gewählt, was die höchstmögliche Präzision gewährleistet. Dahinter schalteten wir ein VST-Noisegate (GGate, Firma G-Instruments), das mit minimalem Fade von 0,5 ms und einem Attack von 1ms alle Samples, deren Dynamik unterhalb der jeweils niedrigsten Amplitude der slow-Einheiten liegt, auf -∞ dB setzt. Diese untere Schwelle lag, abhängig von der jeweiligen Aufnahme, bei ungefähr -20dB. Zur Auswertung wurde das aufgenommene Videomaterial in einem Videoschnittprogramm bearbeitet. Dazu sortierten wir die Aufnahmen nach der Winkelposition der Abwehrkicks. Die Zählung der fast und slow-Einheiten wurde von Hand für die drei Winkelpositionen 45°, 90° und 120° durchgeführt, indem wir Schwellenwerte des Dynamikumfangs für fast und slow-Einheiten abhängig von der Qualität des Quellmaterials definierten.

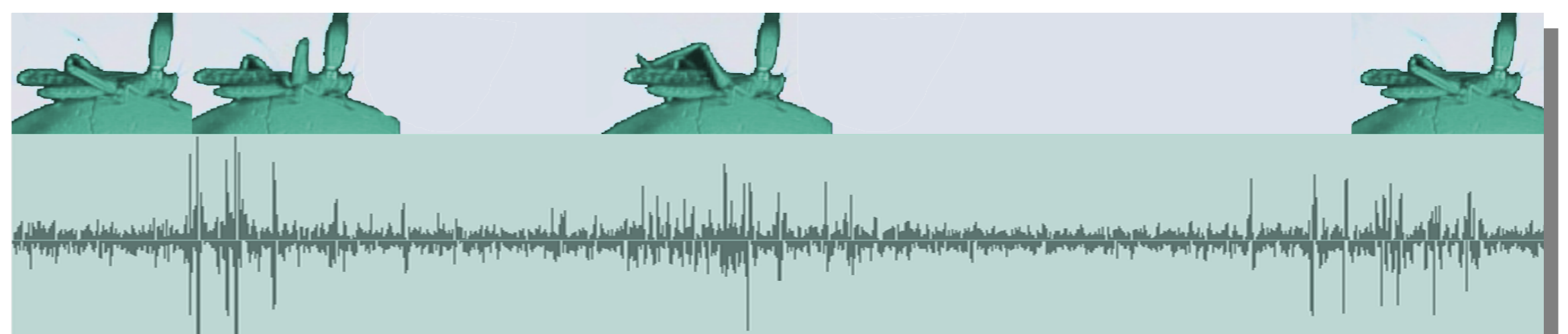


Abbildung 3 zeigt die unterschiedliche Phasen eines Kicks, bei dem der Femur in eine Endposition von 90° bewegt wurde. Dabei wurde der Femur nach Reizbeginn bei angezogener Tibia schnell angehoben, dann folgte die Extension der Tibia und anschließend wurde der Femur wieder gesenkt, wobei die Tibia entweder angezogen oder abgespreizt wurde. Die Sequenz der abgeleiteten Potentiale dieser Kickbewegung zeigt an, wann und wie viele fast- und slow-Einheiten aktiviert wurden. Vor dem Reiz befand sich das Bein in einem Winkel von etwa 45°. Wurde das Tier gereizt, bewegte sich der Femur schnell in einen Winkel von ca. 90°. Bei dieser Bewegung sind sowohl Fast- als auch Slow-Einheiten aktiv und erzeugen eine schnelle und starke Kontraktion des Levators. An der Zielposition angekommen, blieb die Tibia erst um einige ms weiter angespannt. Diese Phase wird u.a. laut Heitler und Burrows als die Ko-Kontraktionsphase von Extensor und Flexor bezeichnet. In dieser Zeitspanne sind nur Slow-Einheiten aktiv nicht aber die Fast-Einheiten. Diese weisen erst wieder eine Aktivität auf, wenn es zu einer Extension der Tibia kommt, die vermutlich durch die Inhibition der Flexormotoneurone verursacht wird. Nach dem Kick wird die Tibia langsam wieder in Richtung des Femurs bewegt. Dabei sind weder die Fast- noch die Slow-Einheiten aktiv, was darauf schließen lässt, dass sich der Extensor entspannt. Eine gleichzeitige Aktivität lag erst wieder vor, wenn der Femur wieder in die Ausgangsposition zurückbewegt wurde.

Diskussion

Die Analyse des Videomaterials hat gezeigt, dass die Reaktion auf die taktilen Reize je nach Reizort variiert. Es kann zwischen der Auslösung eines Abwehrkicks und einer Reaktion, die lediglich aus dem Anheben des Femurs besteht, unterschieden werden.

Die Reizung an der Flügelmitte oder der Flügelansatz führte in den meisten Fällen zu einem Anheben des Femurs in einen Winkel von ungefähr 90° und einem darauf folgenden Kick. Ein Zusammenhang zwischen Winkelgröße und Anzahl der innervierenden Einheiten konnte hierbei nicht festgestellt werden.

Wird eine Femurstellung von mehr als 90° erforderlich, z.B. bei einer Reizung des Pronotums, des Thorax oder des Flügelansatzes, sinkt die Antwort der fast- und slow-Einheiten, wobei die Anzahl der beobachteten fast-Einheiten deutlich stärker zurückgeht (siehe Abb. 3). Dies drückt sich außerdem in einer beobachtbar langsameren Bewegung des Femurs aus, nach der ein auf die Bewegung folgender Kick ausbleibt. Das lässt darauf schließen, dass bei Winkeln größer als 90° in der Ko-Kontraktionsphase von Extensor und Flexor entweder nicht genügend Spannung aufgebaut wird, um zu einer Extension der Tibia zu führen, oder dass bei dieser Femurauslenkung die Ko-Kontraktionsphase überhaupt nicht stattfindet. Der biologische Sinn könnte darin bestehen, dass das Tier die Abwehrbewegung möglichst optimal an den Reizort anpasst. Bei Reizung einer vorderen Körperpartie scheint die Reaktion mit dem mittleren Laufbeinpaar in Kombination mit einem langsamen Heben des Femurs effizienter bzw. schneller zu sein, als eine alleinige, durch mehrere fast-Einheiten ausgelöste schnelle Reaktion des Femurs. Zudem ist davon auszugehen, dass bei zunehmend anterioren Reizen die Reaktion der vorderen Extremitäten an Bedeutung gewinnt und die Beteiligung des Femurs am Abwehrverhalten ausbleibt.

Literatur

- Heitler W.J. & Burrows M. † (1977). The Locust Jump. I. The Motor Programme. J. exp. Biol. 66, 203-219
 Dudel J., Menzel R. & Schmidt R. F. (1996). Neurowissenschaft. Vom Molekül zur Kognition. Springer, 167-172