



Der Flug der Insekten

Woher kommt die Energie, und wie wird sie kontrolliert?



Erwachsene Wüstenheuschrecke (*Schistocerca gregaria*), bei der die spezialisierten Sprungbeine und die zusammengefalteten Flügel gut zu erkennen sind.

HANS-JOACHIM PFLÜGER

Wenn der Körper Energie verbraucht, muss er sie aus der Nahrung wieder zurückgewinnen. Fliegenden Insekten geht es da nicht anders als uns Menschen. Sie vollbringen bei ihren Fliegen wahre Meisterleistungen, gehört das Fliegen doch zu den Tätigkeiten, die am meisten Energie verbrauchen. Dies gilt vor allem für Wanderheuschrecken, die in fliegenden Schwärmen Hunderte von Kilometern zurücklegen, aber auch als Einzeltiere sehr lange Strecken überbrücken. Die Eroberung der Lüfte als Lebensraum ist etwas Besonderes: Im Laufe der Evolution haben das außer den Insekten nur Vögel und einige Säugetiere wie Fledermäuse und Flughunde geschafft. Insekten sind und bleiben aber die wahren Meister einer effizienten Nutzung ihrer Muskelkräfte.

Der Flug der Insekten hängt ganz wesentlich vom Sauerstoff ab, und der Stoffwechsel der Flugmuskeln ist voll aerob, geht also im Gegensatz zu den Muskeln des Menschen keine Sauerstoffschuld ein. Die Muskeln der Insekten werden mit Tracheen versorgt, winzige Röhren, die sich im Körper immer stärker verzweigen, und durch die der Sauerstoff in gasförmiger Form direkt an die Zellen gelangt. Wie sind das Muskelsystem der Insekten und das damit verbundene Nervensystem aufgebaut?

Im Prinzip sind Aufbau und Funktionsweise der Nervensysteme von Wirbeltieren und Insekten recht ähnlich – nur die Organisationsform des Gehirns und des auf der Bauchseite gelegenen Strickleiternervensystems ist anders. Neurone – die eigentlichen Nervenzellen – fungieren darin als Nachrichtenübermittler und -verrechner: Sie empfangen, registrieren und vergleichen Informationen und geben Befehle weiter. Wie bei Wirbeltieren

sind die Skelettmuskeln der Insekten quergestreift, also regelmäßig aus zusammenziehbaren (kontraktilen) Eiweißmolekülen, den Actin- und Myosinfilamenten, aufgebaut. Diese Eiweiße werden von bestimmten Motoneuronen, Nervenzellen, die wie auch beim Menschen die Muskeln steuern, mit elektrischen Impulsen versorgt. Die Motoneurone wiederum sitzen in den entsprechenden „Nervenknoten“ des Strickleiter-Nervensystems der Insekten und sind damit ein Teil des Zentralen Nervensystems. Im Gegensatz zu den Muskeln von Wirbeltieren besitzen die Muskeln der Insekten jedoch weit weniger dieser Motoneurone. Als Neurotransmitter (Überträgerstoffe, die mit biochemischen Stoffen Informationen von einer Nervenzelle zur anderen übertragen) nutzen Insekten Glutamat – also das Salz der Glutaminsäure. Kurz: lebenswichtige Aminosäuren, die für den Zellaufbau zuständig sind.

Motoneurone der Insekten werden in verschiedene Typen eingeteilt, wobei jeder Typ eine unterschiedliche Muskelkontraktion zur Folge hat:

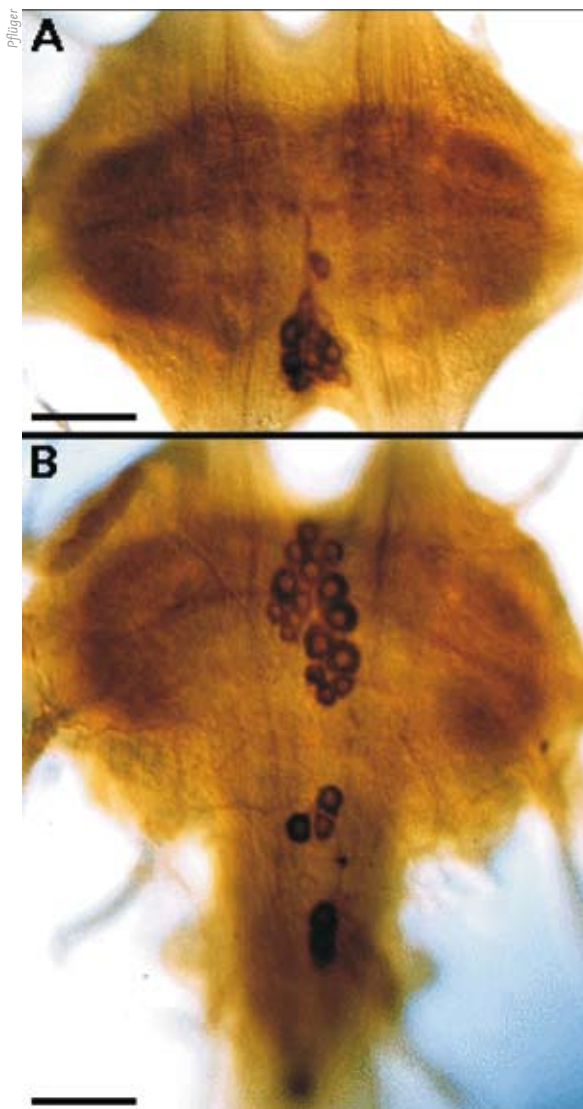
- ▶ Schnelle Motoneurone erzeugen schnelle und kräftige Kontraktionen, wobei ein einziges Aktionspotential schon eine Muskelzuckung von 70 Prozent der Maximalkraft auslösen kann.
- ▶ Langsame Motoneurone dagegen lösen je nach ihrer Feuerfrequenz abgestufte Kontraktionen aus, und erst bei einer Frequenz von 200 Hertz kommt es zur Maximalkontraktion des Muskels.
- ▶ Zusätzlich besitzen Insekten – im Gegensatz zu Wirbeltieren – periphere „Hemm-Neurone“, sogenannte Inhibitoren, die als Transmitter GABA (Gamma-Aminobuttersäure) besitzen, und genau das Gegenteil einer Kontraktion bewirken: nämlich eine Erschlaffung (Relaxation) des Muskels.

Motoneurone

Larvale Wüstenheuschrecke („Hüpfer“), die noch keine Flügel besitzt.



Pflüger



In den beiden Brustganglien, die das Mittelbein und den Vorderflügel (A) sowie den Hinterflügel und das Sprungbein (B) kontrollieren, wurden die Neurone, die Octopamin enthalten, mit einem Octopamin-Antikörper angefärbt (braune Zellkörper in der Mitte der Ganglien). Die Eichbalken sind 0,1 Millimeter lang.

Die Muskeln der Insekten werden noch auf eine vierte Art versorgt, nämlich durch sogenannte neuromodulatorische Nervenzellen, die das biogene Amin, das Octopamin, als Neuromodulator freisetzen.

Wann wird eine solche Substanz Neuromodulator genannt? Im Gegensatz zum Überträgerstoff der Motoneurone, dem Glutamat, löst der Neuromodulator mit seinem Überträgerstoff Octopamin allein keine Kontraktionen im Muskel aus, sondern zeigt nur dann eine

Wirkung, wenn die Überträgerstoffe des Motoneurons und des Neuromodulators

gleichzeitig freigesetzt werden. Diese Form der Muskelkontraktion wird sehr viel effizienter und wirkungsvoller ausgeführt. Der Muskel erschlafft nach einer Kontraktion wesentlich schneller, was vor allem dann von

Bedeutung ist, wenn das Insekt schnell aufeinander folgende Muskelkontraktionen ausführen muss – zum Beispiel bei der Fortbewegung. Durch die schnelle Erschlaffung nach einer Muskelkontraktion kann nun der antagonistische Muskel (der Gegenspieler) eine viel bessere Wirkung erzielen. Beim Insektenflug sind die wichtigsten Muskeln der Flügelheber und Flügel senker.

Es stellt sich nun die höchst interessante Frage nach der Voraussetzung oder dem Zeitpunkt für den Einsatz dieses neuromodulatorischen Systems. Bei Insekten kann man solche Fragestellungen gut untersuchen, da sie auch unter den eingeschränkten Bedingungen eines Experiments immer noch Verhaltensweisen zeigen, die dann aber stationär ausgeführt werden – unter anderem alle Arten der Fortbewegung. Zudem sind alle Fortbewegungsweisen rhythmisch, bestehen also aus alternierenden Aktivitäten von Muskeln und den entsprechend aktiven Motoneuronen. Diese Bewegungen werden durch ein im Brustganglion liegendes Netzwerk von Neuronen erzeugt, zentraler Mustergenerator genannt.

Zentraler Muskelgenerator

Dieser zentrale Mustergenerator erzeugt dann die alternierenden Aktivitätsmuster, die als „Grundaktivität“ von Bewegungsarten angesehen werden können. Unter normalen und natürlichen Bedingungen wird die eigentliche Bewegungsweise durch zahlreiche Sinnesorgane in den Gelenken der Beine oder Flügel sowie durch übergeordnete Zentren des Gehirns kontrolliert. Die Besonderheiten der Insekten erlauben es dem Forscher, dass er mit feinen Glas-Mikroelektroden die Aktivitäten von einzelnen, identifizierbaren Neuronen innerhalb der Zellen ableiten kann, während das Insekt stationäre Flug- oder Gehbewegungen ausführt.

Doch wo in einem Brustganglion befinden sich die entsprechenden Neurone? Dabei helfen modernste neuro-anatomische Methoden: Man spritzt einen Farbstoff in den motorischen Nerv und kann dadurch die Zahl und Lage derjenigen Neurone feststellen, die einen bestimmten Muskel versorgen. Oder man setzt zusätzlich Antikörper gegen bestimmte Überträger- oder Neuromodulatorstoffe ein – zum Beispiel gegen Glutamat, Gamma-Aminobuttersäure oder Octopamin – und kann dadurch die entsprechenden Neurone ausfindig machen. Da Neuronen im Nervensystem der Insekten fast immer die gleiche Position haben, findet man sie bei jedem Individuum immer wieder an genau derselben Stelle im Zentralen Nervensystem.

Beide Methoden hatten den gewünschten Erfolg: Man konnte die Lage der neuromodulatorischen Neurone, die den Botenstoff Octopamin enthalten, in den Brustganglien sichtbar machen, kartieren und mittels Glas-Mikroelektroden ihre Aktivitäten während der Fortbe-

Effiziente Muskelkontraktion



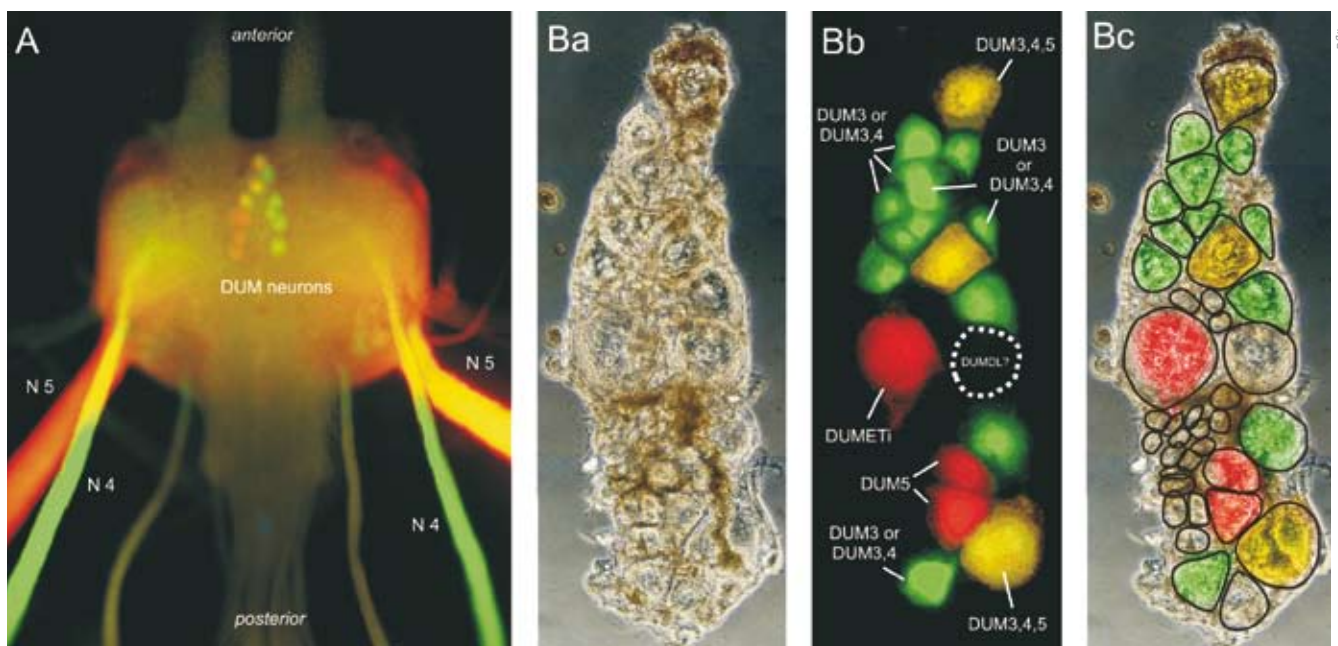
wegung aufzeichnen. Die Ergebnisse waren durchaus überraschend. Das erste unerwartete Ergebnis war, dass die neuromodulatorischen Neurone immer parallel zu den Motoneuronen angesteuert werden, also abhängig von den motorischen Netzwerken. Das zweite unerwartete Ergebnis war, dass bestimmte neuromodulatorische Neurone während motorischer Aktivität, beispielsweise dem Fliegen, nicht nur aktiviert, sondern auch gehemmt werden – vor allem die neuromodulatorischen Neurone, welche die Flugmuskeln versorgen. Gerade in diesem Befund lag der Schlüssel für die Lösung der Frage, was die eigentliche Aufgabe der neuromodulatorischen Neurone ist.

Zwei Ergebnisse von Untersuchungen, die schon mehr als 20 Jahre zurückliegen, brachten uns auf die richtige Spur: Erstens der Stoff Octopamin löst im Muskelgewebe von Insekten eine Steigerung der Glykolyse aus, also einem Stoffwechselweg, der aus dem Abbau von Zuckern energiereiche Moleküle gewinnt. Zweitens gewinnen die Flugmuskeln von Insekten ihren Energiebedarf auf ganz unterschiedliche Weise: Große Insekten – wie die Heuschrecken – gewinnen Energie aus dem Abbau von Fetten, die in speziellen Organen gespeichert werden, während viele kleinere Insekten – wie die Fliegen – in der Tat ihren Energiebedarf aus dem Abbau von Zuckern gewinnen. Bei Heuschrecken wäre der Abbau des Zuckers

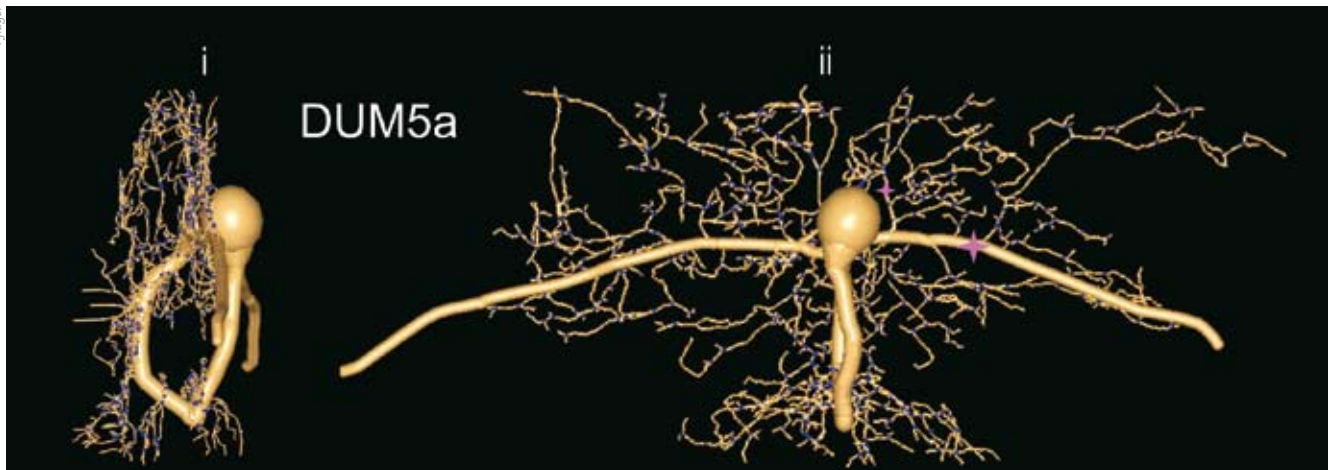
während einer langen Flugaktivität geradezu „kontraproduktiv“. Damit wäre auch erklärt, dass die Neurone, die den Zuckerstoffwechsel aktivieren, beim Flug der Wanderheuschrecken gehemmt werden.

Bei der Frage nach dem Zeitpunkt der Neuronen-Aktivität hilft die elektrophysiologische Ableitung individueller Neurone, die bei Insekten über Stunden möglich ist. Die entsprechenden Neurone waren alle aktiv, als die Insekten ruhig waren und keine Flugaktivität zeigten. Die Erklärung für dieses Verhalten lieferte eine Zusammenarbeit mit Zoologen der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz (Prof. Dr. G. Wegener). Dabei kam heraus, dass durch die Aktivität der neuromodulatorischen Neurone eine durch den Stoffwechsel bedingte Signalsubstanz im Muskel akkumuliert wird, die bei der ersten Muskelaktivität kurzfristig die **Glykolyse**, also den Zuckerabbau, massiv stimuliert. Genau diese Bedingungen gelten für die Heuschrecke beim Start eines Flugs, bei dem sie wesentlich mehr Energie benötigt. Die neuromodulatorischen Neurone der Wanderheuschrecken, die Impulse an die Flugmuskeln schicken, sorgen also für den großen Energiebedarf beim Start. Dieses Ergebnis wird durch zwei weitere Befunde unterstützt. Die neuromodulatorischen Neurone, die die Muskeln stimulieren, und die ihren Energiebedarf nicht aus dem Abbau von Fetten gewinnen kön-

Die gesamte Gruppe der neuromodulatorischen Neurone in einem Brustganglion, die Octopamin freisetzen, sind durch verschiedene Fluoreszenzfarbstoffe markiert worden (A), um sie in ihrer Gesamtheit aus dem Ganglion entnehmen zu können (Ba). Dank der Vorbehandlung mit Fluoreszenzfarbstoffen lassen sich nun verschiedene Typen von neuromodulatorischen Zellen selbst unter den Bedingungen der Zellkultur identifizieren (Bb). In (Bc) ist eine Überlagerung von (Ba) und (Bb) gezeigt. In (A) bezeichnen N4 und N5 periphere Nerven, durch die die neuromodulatorischen Neurone ihre Axone (Fortsätze) schicken. (Bb) zeigt die einzelnen Neuronentypen (DUM3, 4 und 5). Dieses Neuron (DUM von dorsal unpaired median) schickt sein Axon durch die peripheren Nerven 3 sowie 4 und 5. DUMETi bedeutet, dass dieses Neuron den Sprungmuskel versorgt (DUM Neuron des Extensor-Tibiae-Muskels, des Hinterbeinstreckers).



Pflüger



Ein neuromodulatorisches Neuron aus einem Brustganglion, das Octopamin freisetzt, und mit Hilfe eines intrazellulär injizierten Farbstoffes dargestellt wurde. Das so gefärbte Neuron wurde mit einem konfokalen Mikroskop analysiert und anschließend sein Dendritenbaum (seine „Gestalt“) mit Hilfe des Amira-Programmes rekonstruiert und voll digitalisiert. Die Abbildung zeigt die Gestalt des bereits digitalisierten Neurons von der Seite (i) und in einer Aufsicht (ii).

Prof. Dr. Hans-Joachim Pflüger



Geboren in Ulm/Donau. Lehramtsstudium der Fächer Biologie und Chemie in Stuttgart und Kaiserslautern. Über ein Postdoktoranden-Stipendium der DFG an der University of Cambridge, England. Assistentenstellen an den Universitäten Bielefeld und Konstanz. 1987 an die Freie Universität berufen. Er leitet eine internationale Arbeitsgruppe, die sich mit der Entwicklung sensomotorischer Netzwerke sowie der

Rolle von biogenen Aminen und der Funktion neuromodulatorischer Zellen bei Insekten beschäftigt. Sein Forschungsinteresse gilt der gesamten Neurobiologie und Neuroethologie, in der Lehre vertritt er ein breites Fächerspektrum aus der Zoologie und Tierphysiologie. Er ist Mitglied des an der Universität Potsdam bestehenden und Arbeitsgruppen an den drei Berliner Universitäten umfassenden Graduiertenkollegs 837 (Functional Insect Science). Seit 1992 ist er Adjunct Professor an der University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.

Kontakt

Freie Universität Berlin
 Fachbereich Biologie, Chemie, Pharmazie
 Institut für Biologie
 Neurobiologie
 Königin-Luise-Straße 28–30
 14195 Berlin
 Tel.: 030 – 838 546 76
 Fax: 030 – 838 554 55
 E-Mail: pflueger@neurobiologie.fu-berlin.de

nen, sind während motorischer Aktivität immer aktiv. Bei Fliegen, die ihren Energiebedarf grundsätzlich aus dem Abbau von Zuckern gewinnen, sind die neuromodulatorischen Neurone der Flugmuskeln offenbar immer aktiv und nie gehemmt. Damit gibt es eine interessante Verbindung zwischen dem Nervensystem und den biochemischen Reaktionskaskaden in den Geweben, die Energie verbrauchen. Oder anders gesagt: Biochemische Prozesse in den Zellen stehen offenbar unter neuronaler Kontrolle, was bisher nur für sehr wenige Prozesse des Stoffwechsels bekannt ist.

Die Forschungsergebnisse an den Heuschrecken liefern neue Ideen für Forscher, die sich Fragen der angewandten Forschung widmen oder auf medizinischem Gebiet arbeiten. Ähnlich wie Insekten vollbringen Zugvögel während ihrer jährlichen Wanderungen Höchstleistungen, die ohne besondere Anpassungen ihres Stoffwechsels, vor allem des Fettstoffwechsels, nicht möglich wären. Eventuell bestehen auch hier interessante Wechselwirkungen mit dem Ner-

vensystem. **Höchstleistungen** Untersuchungen der neuronalen Prozesse bei der Fortbewegung von Insekten sind bahnbrechend für das Verständnis der zugrunde liegenden Mechanismen der Rhythmuserzeugung und der sensorischen Kontrolle – selbst für die Entwicklung neuer Roboter. Die von uns gezeigten Verbindungen zwischen den neuronalen Kontrollsystemen und den biochemischen Reaktionskaskaden der Muskeln zeigen, mit welcher ungemeiner Energieeffizienz Insekten Bewegungen ausführen und wie die Nervensysteme von Organismen an ihre Rolle bei der Erzeugung von Bewegungen angepasst sind – Anpassungsprozesse, die im Laufe der Evolution entstanden sind.