

# Der Regelkreis des Kniesehnenreflexes bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus*

## Untersuchungen zur Stabilität des Systems im inaktiven Tier

U. Bässler, H. Cruse und H.-J. Pflüger

Fachbereich Biologie der Universität Trier-Kaiserslautern, FRG

Eingegangen am 8. Dezember 1973

### Abstract

In Part B the tendon of the femoral chordotonal organ (receptor tendon) of a fixed leg is sinusoidally moved with different amplitudes and frequencies. This causes movements of the tibia. Figures 1–3 show the amplitudes of the tibia movements and the phase-shifts between tibia-movement and stimulus. As it is known, that a tibia-movement of about  $13^\circ$  corresponds to a movement of the receptor-tendon of  $100\ \mu\text{m}$ , a bode-plot can be constructed. Figure 4 is the first part of a three-dimensional bode-plot (amplitude ratio) which additionally shows the values of amplitudes and frequencies, at which a phase shift of  $180^\circ$  can be observed. The system is stable, if the gain of the system is smaller than 1 at these values. A gain equal or larger than 1 causes instability. As it can be seen in Fig. 4, the system is stable, but it is not very far from instability. In Part C an inert mass is coupled to the tibia in order to enlarge the phase-shift. After a disturbance, which causes a higher gain of the system, intact legs often show long lasting oscillations of small amplitude (Fig. 6a, b). During these oscillations the other legs are not moved. Sometimes active movements of all legs occur. Active movements of the tested legs have larger amplitudes and are always followed by small-amplitude-oscillations. Legs with cut receptor tendons and intact legs of decerebrated animals never show small-amplitude-oscillations but only active movements. Therefore it is probable that the small-amplitude-oscillations are oscillations of the feedback-system. In Part C 4 another possible explanation for these oscillations is discussed: The forces, produced by the muscles, might be represented by a noise of broad bandwidth from which the mechanical system selects only a small band given by its resonance frequency. In order to test this hypothesis, electrophysiological experiments are done (C5): During slow-amplitude-oscillations of legs with an inert mass added a spike-burst can be observed in the flexor tibiae during extension and in the extensor tibiae during flexion of the femur-tibia-joint. Sometimes no activity in the extensor can be observed. This means, that the activity in the muscles has a phase-shift of about  $180^\circ$  relative to the movement of the tibia: These supports the hypothesis, that the small-amplitude-oscillations are oscillations of the control system of the "Kniesehnenreflex". In Part D it is discussed, whether the rocking-movements of the whole animal could be explained by oscillations of control systems. It is deduced, that if this hypothesis is true, the control system in the coxa-trochanter-joint must be as near to instability as the control system of the "Kniesehnenreflex".

### A. Einleitung

In einer früheren Arbeit (Bässler, 1972a) wurde festgestellt, daß der Regelkreis des Kniesehnenreflexes bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus* am Rande der Stabilität arbeitet. Dieser Schluß basiert auf Messungen des Frequenzganges am aufgeschnittenen System mit verhältnismäßig großen Reizamplituden. In einem nichtlinearen System, wie dem vorliegenden, ist der Frequenzgang abhängig von der Reizamplitude. Deshalb wird im folgenden der Frequenzgang des aufgeschnittenen Systems auch für kleine Reizamplituden gemessen. Wenn sich nach diesen Messungen bestätigt, daß das System am Rande der Stabilität arbeitet, sollte versucht werden, durch experimentelle Erhöhung der Phasenverschiebung und/oder der Verstärkung Regelschwingungen zu erzeugen.

### B. Frequenzgang bei verschiedenen Reizamplituden

Die Verstärkung des untersuchten Regelsystems hängt wahrscheinlich vom Aktivitätszustand des Tieres ab (1972b). Wenn man also die Abhängigkeit des Amplituden-Frequenzganges von der Reizamplitude feststellen will, muß man die verschiedenen Reizamplituden am gleichen Tier testen. Der zeitliche Abstand zwischen den einzelnen Messungen darf nicht zu groß sein, um alle Messungen möglichst im gleichen Aktivitätszustand des Tieres zu machen.

Gemessen wird mit der 1972a beschriebenen Technik der Reizung des Chordotonalorganes. Der Exzenter, der den Führungshebel des Mikromanipulators (Leitz) antreibt, kann auf drei verschiedene Amplituden eingestellt werden. Die Umersetzung des Mikromanipulators ist so eingestellt, daß Reizamplituden von  $100\ \mu\text{m}$ ,  $55\ \mu\text{m}$  und  $15\ \mu\text{m}$  resultieren. Das Tier ist wieder so befestigt, daß die Bewegungsebene des untersuchten Beines horizontal

liegt. Die Rezeptorsehne wird wie 1972a in die am Mikromanipulator befestigte Klammer (spitzgeschliffene Reißfeder) eingespannt. Die Vordehnung beträgt bei mittlerem Reiz 0,3 mm. Die Bewegung des Führungshebels wird wie 1972a durch ein Gestänge neben das zu untersuchende Bein übertragen, so daß Reiz (als Bewegung des Führungshebels) und Reaktion (die daraus resultierende Tibia-Bewegung) gleichzeitig von einer über der Apparatur angebrachten Kamera gefilmt werden können. Bei jeder der drei Reizamplituden wurden die Reizfrequenzen 0,3, 1, 1,5, 2 und 2,5 Hz verwendet. Das Reizprogramm lautet: Befestigen des Tieres in der Apparatur; Einspannen der Rezeptorsehne in die Klammer; bei mittlerer Reizeinstellung Aufsuchen der Vordehnung 0,3 mm mit dem Grobtrieb des Mikromanipulators; kurze Prüfung, ob die Tibia reagiert; eine Minute Pause; Sinus-Reizung mit 100  $\mu$ m Reizamplitude nacheinander mit den Frequenzen 0,3 Hz, 1 Hz, 1,5 Hz, 2 Hz, 2,5 Hz (jeweils eine Minute Pause zwischen den Aufnahmen); bei 55  $\mu$ m Reizamplitude nacheinander die Frequenzen 2,5 Hz, 2 Hz, 1,5 Hz, 1 Hz, 0,3 Hz (jeweils eine Minute Pause dazwischen); bei 15  $\mu$ m Reizamplitude nacheinander die Frequenzen 0,3 Hz, 1 Hz, 1,5 Hz, 2 Hz und 2,5 Hz. Bei der Hälfte der Tiere wurde das Reizprogramm in umgekehrter Reihenfolge durchgeführt.

Jeweils 10 sec nach Reizbeginn (dann ändert sich die Amplitude, Phasenverschiebung und Lage der Reaktion nicht mehr) wurde die Filmkamera eingeschaltet (22 Bilder/sec) und 2–4 Reizzyklen gefilmt. Die Filme wurden anschließend Bild für Bild ausgewertet, wobei die Stellung des Führungshebels (als Maß für den Reiz) und der Winkel zwischen Femur und Tibia (Reaktion) in ein gemeinsames Koordinatensystem gezeichnet wurden. An den so erhaltenen Kurven wurde die Reaktionsamplitude und die Phasenverschiebung zwischen Reiz und Reaktion bestimmt. Als Reaktionsamplitude wurde der Mittelwert der Amplitude einer Aufnahme genommen. Die Phasenverschiebung wurde wie 1972a getrennt nach Beugen und Strecken als Verzögerung des Beginns des Beugens bzw. Streckens der Tibia gegenüber dem Beginn der Bewegung der Rezeptorsehne in die gleiche Richtung gewertet. Insgesamt wurden 18 Beine (7 Mittelbeine und 11 Hinterbeine) ruhender Tiere untersucht.

Die Abbildungen 1–3 zeigen die erhaltenen Ergebnisse in einer bode-diagramm-ähnlichen Darstellung. Diese Art der Darstellung wurde gewählt, um später Aussagen über die Stabilität des geschlossenen Regelsystems machen zu können. Um aus Abb. 1–3 ein Bode-Diagramm zu erstellen, muß die Reaktionsamplitude als Vielfaches der Reizamplitude angegeben werden. Bei der Umrechnung wurde davon ausgegangen, daß die gewählte mittlere Vordehnung von 0,3 mm einer Stellung des Femur-Tibia-Gelenkes von etwa 90° entspricht.

Inwieweit dies der Wirklichkeit entspricht, ist vorerst nicht bekannt. Unter dieser Voraussetzung entspricht eine Bewegung der Rezeptorsehne um 100  $\mu$ m einer Bewegung des Gelenkes um im Mittel etwa 13°. Ist die Voraussetzung nicht richtig, könnte sich dieser Winkelbetrag geringfügig ändern. In den Abb. 1–3 ist die so errechnete Reizamplitude durch eine gestrichelte Linie angegeben.

Um die Abb. 1–3 zu vereinigen, wurde der Mittelwert der Reaktionsamplituden bei jeder Reizfrequenz-Amplituden-Kombination ermittelt. Dieser Mittelwert

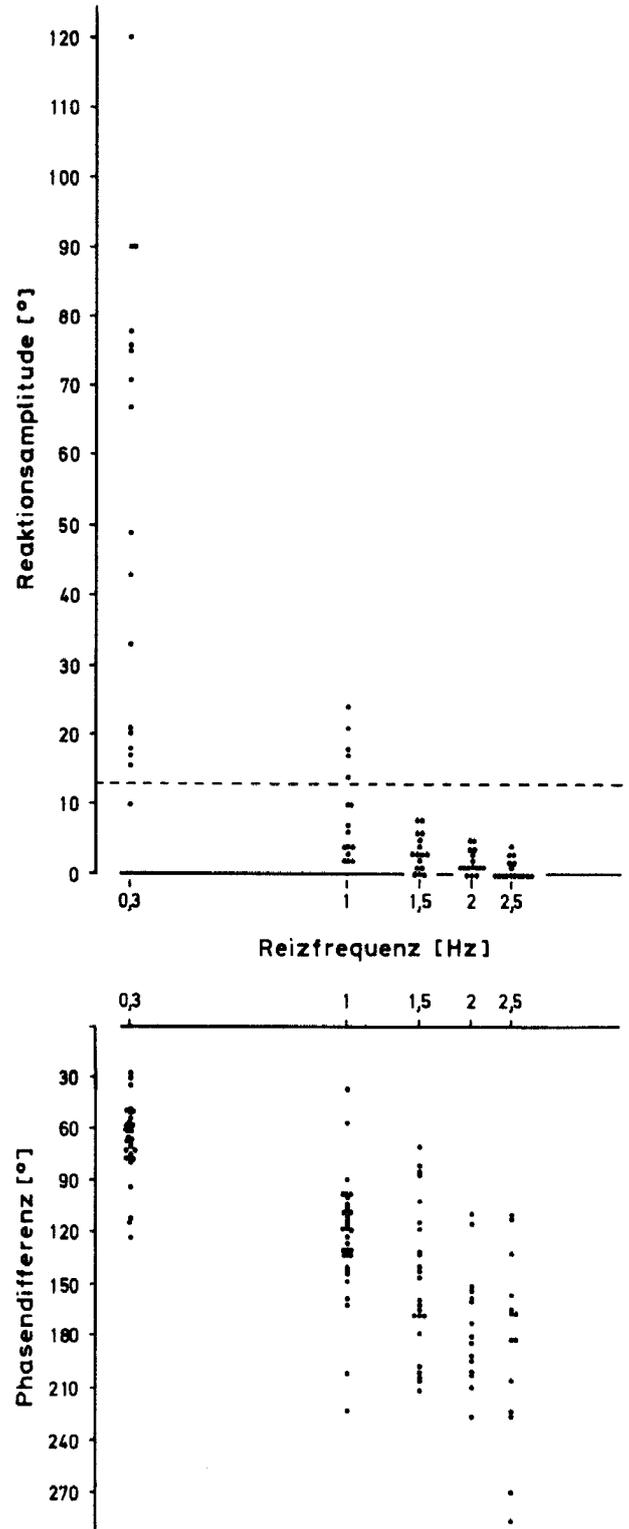


Abb. 1. Abhängigkeit der Reaktionsamplitude und der Phasendifferenz zwischen Reiz und Reaktion von der Reizfrequenz. Reizamplitude 100  $\mu$ m. Jeder Punkt entspricht einer Messung. Die gestrichelte Linie bezeichnet die Reizamplitude

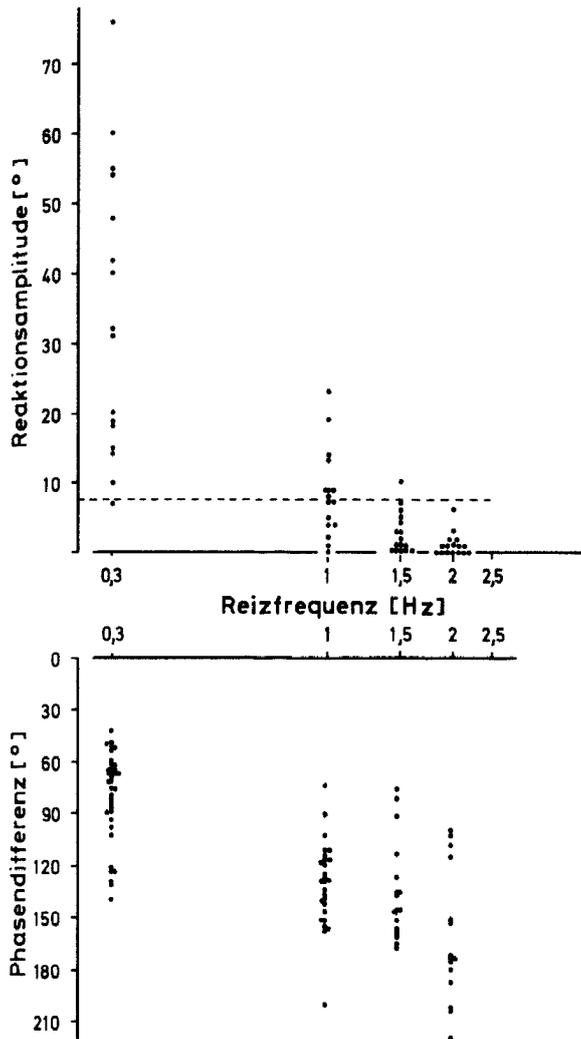


Abb. 2. Wie Abb. 1, aber bei Reizamplitude 55 µm

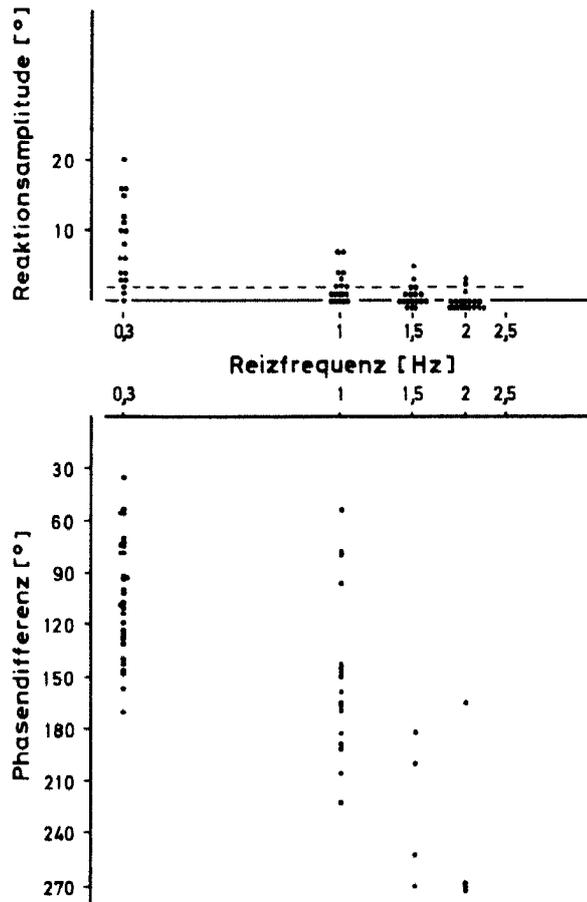


Abb. 3. Wie Abb. 1, aber bei Reizamplitude 15 µm

wurde unter Verwendung der oben genannten Voraussetzung in [Vielfaches der Reizamplitude] umgerechnet. Nach der Umrechnung geben diese Werte die Höhe der Verstärkung des aufgeschnittenen Regelkreises an.

Abbildung 4 zeigt die erhaltenen Mittelwerte in Abhängigkeit von Reizamplitude und -frequenz in einer dreidimensionalen Darstellung. Die Streuungen um die jeweiligen Mittelwerte wurden der Übersichtlichkeit wegen nicht eingezeichnet. Sie sind den Abb. 1–3 zu entnehmen. Die Fläche, die die einzelnen Mittelwertspunkte in Abb. 4 verbindet, wurde mit einer Ebene parallel zu den horizontalen Achsen in Höhe der Reaktionsamplitude 1 geschnitten. Die sich ergebende Schnittlinie (Verstärkung-1-Linie) ist in Abb. 4 gestrichelt gezeichnet. Stimmt die obige Annahme nicht, entspricht also einer Bewegung der Rezeptor-

sehne von 100 µm eine Bewegung der Tibia z. B. von mehr als 13°, dann liegen alle Punkte der Abb. 4 tiefer, die Verstärkung-1-Ebene aber höher. Da die Kurven sehr steil verlaufen, ändert sich das prinzipielle Bild aber nicht.

Wie bei der Reaktionsamplitude, so wurde auch für die Phasenverschiebung für jede Reizamplituden-Frequenzkombination der Mittelwert aller gemessenen Phasenverschiebungen (Beugen und Strecken) ermittelt. Dann wurde ein hier nicht abgebildetes Diagramm entsprechend Abb. 4 (nur auf der z-Achse jetzt Phasenverschiebung aufgetragen) gezeichnet. Die Schnittlinie zwischen einer Ebene parallel zu den horizontalen Achsen (Frequenz, Reizamplitude) in Höhe der Phasenverschiebung 180° und der Fläche, die die einzelnen Mittelwertspunkte verbindet, wurde ermittelt. Diese Linie wurde in Abb. 4 in die Verstärkung-1-Ebene eingezeichnet. (180°-Phasendifferenzlinie).

Ein geschlossener Regelkreis ist dann stabil, wenn im aufgeschnittenen System bei der Frequenz, bei der die Phasendifferenz 180° beträgt, die Verstärkung

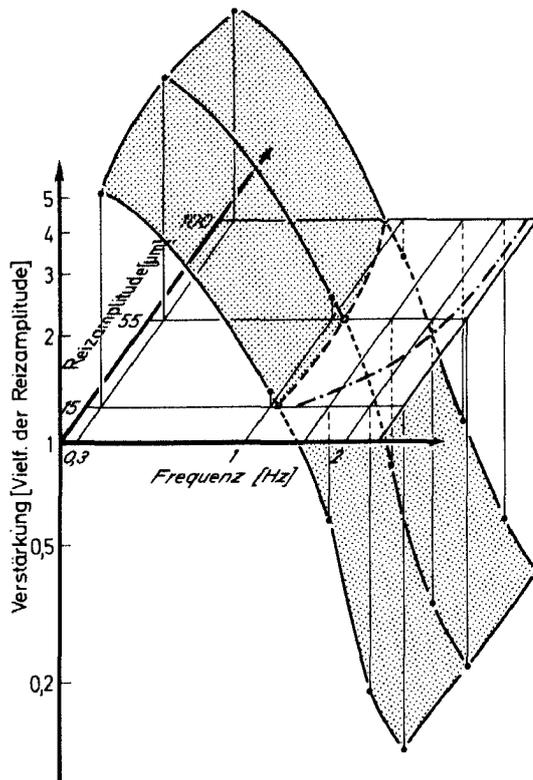


Abb. 4. Abhängigkeit der Reaktionsamplitude von Reizfrequenz und Reizamplitude. Jeder Punkt ist der Mittelwert der entsprechenden Wertegruppe der Abb. 1–3. ——— 180°-Phasendifferenzlinie. Nähere Erläuterung der Abbildung im Text

kleiner als 1 ist. Auf Abb. 4 übertragen, heißt das, daß sich die Verstärkung-1-Linie und die 180°-Phasendifferenz-Linie nicht schneiden dürfen, wenn der Regelkreis stabil sein soll.

Aus den hier dargestellten Mittelwertskurven können nur dann Schlüsse auf die Stabilität des Regel-systems gezogen werden, wenn zwei Bedingungen erfüllt sind: 1. Es darf bei vorgegebener Reizfrequenz keine Korrelation zwischen Reaktionsamplitude und Phasenverschiebung bestehen. Sind z. B. die beiden Größen positiv korreliert, kann bei einigen Tieren das System instabil sein, nach dem Mittelwert zu urteilen, müßte es aber stabil sein. Bei negativer Korrelation wäre das System stabiler als es nach den Mittelwertkurven den Anschein hat. 2. Die Art der Mittelwertbildung (bewegte sich das Bein nicht mehr, wurde die Amplitude 0 in die Mittelwertbildung einbezogen, eine Phasenverschiebung war nicht mehr meßbar, konnte also auch bei der Mittelwertbildung nicht berücksichtigt werden) darf keinen Einfluß auf die prinzipielle Form der Kurven haben.

Um Bedingung 1 zu prüfen, wurden für jede Reizfrequenz-Amplitude-Kombination ein Schaubild ge-

zeichnet, in dem die Phasendifferenz in Abhängigkeit von der Reaktionsamplitude dargestellt wurde. In die Betrachtung wurden auch die Ergebnisse von 1972a mit einbezogen. Es zeigte sich, daß besonders große Amplituden im allgemeinen mit kleinen Phasenverschiebungen korreliert waren, daß aber bei mittleren und kleinen Amplituden keine Korrelation zwischen Phasenverschiebung und Reaktionsamplitude festzustellen war. Bedingung 1 ist also nur teilweise erfüllt.

Um festzustellen, ob die Art der Mittelwertbildung einen Einfluß auf die Form der Kurven hat, wurde bei den vier Tieren, die bei allen Reizkombinationen eine Reaktion zeigten, eine Zeichnung gemäß Abb. 4 für jedes einzelne Tier angefertigt. Es sind in allen vier Fällen keine prinzipiellen Unterschiede zu Abb. 4 festzustellen. Nur in einem einzigen Fall schneidet die Verstärkung-1-Linie die Linie der 180°-Phasenverschiebung. In den anderen Fällen schneiden sich die beiden Linien nicht. In allen vier Fällen liegt allerdings die Verstärkung-1-Linie nach etwas größeren Frequenzen hin verschoben wie in Abb. 4, während die 180°-Phasenverschiebungslinie vor allem bei Reizamplitude 55 und 100  $\mu\text{m}$  etwas in Richtung niedriger Frequenzen verschoben ist. Bedingung 2 ist also prinzipiell erfüllt, in Details ergeben sich aber geringe Einflüsse der Art der Mittelwertbildung. Aus Abb. 4 kann also wie 1972a der Schluß gezogen werden, daß das System im allgemeinen stabil ist. Dennoch ist festzustellen, daß die Phasenreserve gering ist. Geringfügige Erhöhung der Verstärkung oder der Phasendifferenz müßten das System zum Schwingen mit kleiner Amplitude zwischen etwa 1 und 2 Hz bringen.

## C. Ankoppeln einer trägen Masse

### 1. Intakte Beine

Eine Erhöhung der Phasendifferenz könnte dadurch erreicht werden, daß man an die Tibia eine größere träge Masse ankoppelt. Wegen der Elastizität der Muskulatur vergrößert sich dadurch die Phasenverschiebung zwischen Reiz und Reaktion. Bei vergrößerter Phasenverschiebung könnten nach Abb. 4 Schwingungen mit geringer Amplitude auftreten, wenn gleichzeitig die Verstärkung hoch ist, wie es nach einer Beunruhigung des Tieres der Fall ist. Solche Schwingungen wurden schon beobachtet (1972a), aber nicht näher analysiert.

In Vorversuchen wurden die Tiere wie in Abb. 5 auf einer Platte festgeschnallt, so daß das zu untersuchende Bein über den Rand der Platte hinausragte. Die Platte wurde so befestigt, daß die Bewegungsebene der Tibia horizontal war. Dann wurde an der

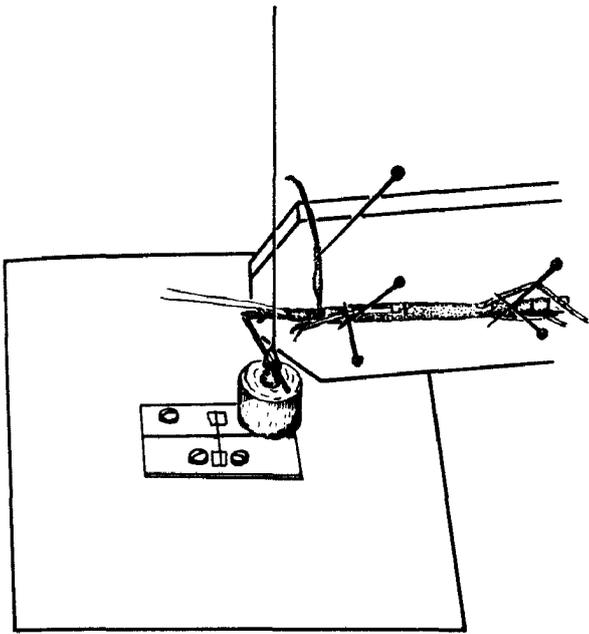


Abb. 5. Ausschnitt aus der Apparatur zur Registrierung von Bewegungen der Tibia mit angekoppelter träger Masse

Tibiaspitze ein an einem 0,1 mm-Nylonfaden hängendes Gewicht befestigt. Verwendet wurden Gewichte von 5 g, 10 g und 20 g sowie Fadenlängen von 80 cm, 2 m und 7 m. In allen Fällen konnten nach Beunruhigung der Tiere Schwingungen kleiner Amplitude ausgelöst werden, die teilweise längere Zeit anhielten.

Zur Registrierung solcher Schwingungen werden die Tiere wieder wie in Abb. 5 auf einer Paraffinplatte mit Nadeln festgeklemmt. Das zu untersuchende Bein wird durch eine Drahtöse festgehalten und führt über den Rand der Platte hinaus. Vorderbeine werden dabei wie in Abb. 5 in Verlängerung der Körperlängsachse gehalten, Mittel- und Hinterbeine senkrecht vom Körper abgespreizt. Die Tibien der nicht untersuchten Beine können sich ebenfalls frei bewegen. Die Platte mit dem Tier wird so in eine Klammer eingespannt, daß die Bewegungsebene der Tibia des zu untersuchenden Beines horizontal liegt.

Ein 10 g-Gewicht ist an einem 0,2 mm starken Kupferdraht an der Decke aufgehängt. Die Eigenfrequenz dieses Pendels beträgt 0,47 Hz, die Torsionsfrequenz 0,71 Hz. Beide Frequenzen sind somit genügend weit von der Frequenz der erwarteten Schwingungen entfernt. Genau unter der Ruhelage des Pendels befindet sich ein optischer Spalt, über dessen Mitte ein 0,2 mm starker Kupferdraht als Markierung gespannt ist. Die Platte mit dem Tier wird nun so lange verschoben, bis die Tibia des zu untersuchenden Beines genau durch zwei an der Oberseite des Gewichts angebrachte Ösen hindurchgesteckt werden kann. Die Ösen sind leicht federnd und halten die Tibia so fest, daß sich das Gewicht weder in der Längsachse der Tibia verschieben, noch um seine Hochachse rotieren kann. Auf die Tibia wirken in dieser Lage keine vertikal gerichteten Kräfte ein. Die Platte mit dem Tier und anhängendem Gewicht wird nun so über dem Spalt verschoben, daß sich die linke Kante des Gewichts in der 90°-Gelenkposition genau über der Markierung in der Mitte des Spalts befindet. Gewicht und Spalt werden von einer senkrecht darüber angebrachten Niedervolt-



Abb. 6. Durch Beunruhigung ausgelöste Schwingungen einer Tibia mit angekoppelter träger Masse (unterer Rand). Die Ereignismarkierung am oberen Rand gibt den Zeitpunkt der beunruhigenden Reize an. Die Zeitskala wurde nachträglich eingezeichnet. Helle Linie in der Mitte = 90°. Nach unten Beugen. a und b: Regelschwingungen, c: aktive Bewegungen, in Regelschwingungen übergehend

Leuchte angestrahlt, so daß der Schatten des Gewichts einen Teil des Spalts abdeckt.

Der Spalt wird auf einem Photokymographen abgebildet, so daß bei bewegtem Kymographen und beleuchtetem Spalt eine breite dunkle Bahn auf dem Registrierpapier entsteht. Bewegt sich das Gewicht hin und her, wird die eine Seite des Bandes von einer Wellenlinie begrenzt. Insgesamt wurden 18 Vorder-, 2 Mittel- und 6 Hinterbeine untersucht.

Die meisten Tiere führen nach Einbringen in die Apparatur langdauernde Schwingungen aus. Haben diese nach längerer Zeit aufgehört, genügt ein kurzes Beunruhigen des Tieres durch Berühren an irgendeiner Stelle des Körpers, Anhauchen oder kurzzeitiges Beschatten, um wenigstens für kurze Zeit die Schwingungen auszulösen. Während der Schwingungen bewegen sich die anderen Beine nicht. Abbildung 6a und b zeigt die beiden extremen Reaktionen: langdauernde Schwingungen und kurzzeitige, durch Beunruhigung hervorgerufene Schwingungen. Da eine Beunruhigung die Verstärkung des Regelsystems erhöht (1972b; noch nicht publizierte Ergebnisse) lassen sich die beobachteten Schwingungen als Grenzschwingungen eines nichtlinearen Regelsystems deuten. Vorläufig werden sie als „Regelschwingungen“ bezeichnet, obwohl diese Deutung erst später (s. Abschnitt 4) diskutiert werden soll. Bei starker Beunruhigung der Tiere treten gelegentlich auch aktive Bewegungen auf. Diese sind leicht von den Regelschwingungen zu unterscheiden: Ihre Amplitude ist meist größer, und sie sind nie so regelmäßig wie die Regelschwingungen (Abb. 6c) und außerdem bewegen sich gleichzeitig auch die anderen Beine, was bei den Regelschwingungen nicht auftritt. An den erhaltenen Aufzeichnungen wurden Dauer und Amplitude der Schwingungen

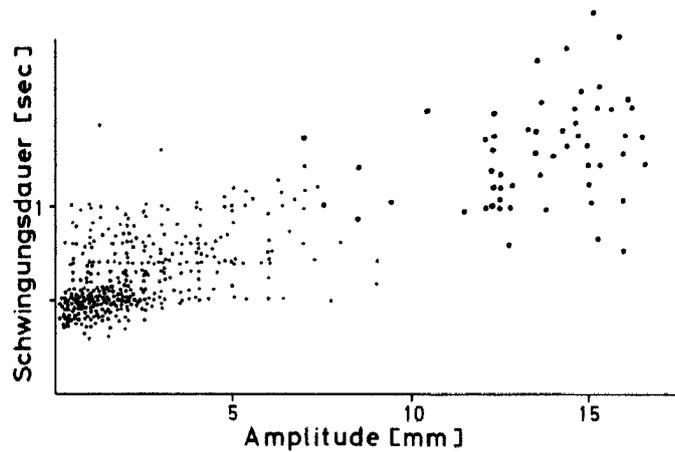


Abb. 7. Schwingungsdauer und Amplitude der Schwingungen der Tibia mit angekoppelter träger Masse intakter Beine. ● (kleine Punkte) Regelschwingungen, ● (große Punkte) aktive Bewegungen

gemessen. Bei der Amplitude entspricht 1 mm (auf dem Registrierstreifen gemessen) etwa  $5^\circ$  Bewegung des Femur-Tibia-Gelenkes. Abbildung 7 zeigt die erhaltenen Ergebnisse. Die aktiven Bewegungen heben sich hier in Amplitude und Schwingungsdauer deutlich von den Regelschwingungen ab. Die Mehrzahl der Regelschwingungen liegt zwischen 1,5 und 2,5 Hz mit Amplituden unter 10 mm, also unter  $50^\circ$ . Eine eindeutige Beziehung zwischen Schwingungsdauer und Amplitude ist nicht festzustellen. Auch wenn man die an den einzelnen Tieren gewonnenen Meßpunkte getrennt darstellt, ergeben sich keine eindeutigen Beziehungen.

## 2. Beine mit durchgetrennter Rezeptorsehne

Wenn die beobachteten Schwingungen wirklich Regelschwingungen sind, dann dürften sie bei Beinen mit durchgetrennter Rezeptorsehne, bei denen der Regelkreis ja nicht arbeitet, nicht auftreten. Deshalb werden im folgenden solche Beine untersucht. Die Rezeptorsehnen wurden auf die übliche Weise durchtrennt. 2 Stunden bis zwei Tage nach der Operation wurden die Beine auf dieselbe Weise wie die intakten Beine untersucht. In keinem Fall traten spontane Schwingungen auf. Durch kräftiges Kneifen in das Abdomen konnten zwar Bewegungen hervorgerufen werden. Diese Schwingungen waren aber immer unregelmäßig, oft von großer Amplitude und waren begleitet von Bewegungen der anderen Beine. Sie sind also eindeutig als aktive Bewegungen zu klassifizieren. Während bei intakten Beinen aktive Bewegungen immer von regelmäßigen Regelschwingungen gefolgt wurden, traten solche regelmäßigen Schwingungen bei Beinen mit durchgetrennten Rezeptorsehnen nie auf.

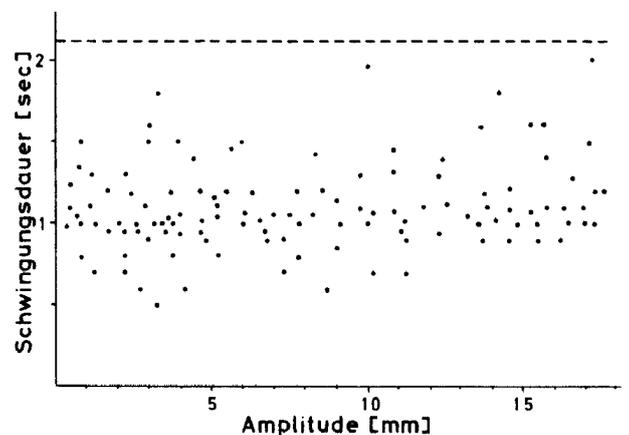


Abb. 8. Wie Abb. 7, jedoch von Beinen mit durchgetrennter Rezeptorsehne. ——— Eigenfrequenz des Pendels. Nur aktive Bewegungen

Wurde bei den Schwingungen wie bei den intakten Beinen Amplitude und Schwingungsdauer bestimmt (Abb. 8), so zeigte sich, daß die Schwingungen im gleichen Frequenzbereich liegen, wie bei den intakten Beinen die aktiven Bewegungen. Den regelmäßigen Schwingungen intakter Beine vergleichbare Schwingungen treten also bei Beinen mit durchtrennter Rezeptorsehne nicht auf.

## 3. Intakte Beine dezerebrierter Tiere

Die Untersuchung dezerebrierter Stabheuschrecken gewinnt an Bedeutung, weil diese Tiere über längere Zeit aktiv bleiben (Bässler, 1973; Graham, mündliche Mitteilung). Um die an diesen Tieren erhaltenen Ergebnisse auf intakte Tiere anwendbar zu machen, sollten dezerebrierte Tiere in möglichst vielen

Situationen untersucht werden. Deshalb wurden solche Tiere auch mit der hier verwendeten Apparatur untersucht.

Den Tieren wurde mindestens 2 Std., höchstens 1 Tag vor der Untersuchung das Gehirn wie 1973 durch Absaugen mit einer scharfkantig gebrochenen Glaskapillare entfernt. Es wurden nur besonders kräftige Tiere verwendet, um den Einfluß des starken Blutverlustes wettzumachen. Untersucht wurde je 1 Vorder-, Mittel- und Hinterbein von 3 dezerebrierten Tieren.

Bei inaktiven Tieren konnten in keinem Fall Schwingungen beobachtet werden, die in Frequenz und Amplitude mit denen intakter Tiere übereinstimmen. Aktive Bewegungen sind wie immer leicht auszulösen. Diese aktiven Bewegungen sind viel regelmäßiger als bei intakten Tieren. Trotzdem sind sie leicht als solche zu erkennen, da sich die anderen Beine mitbewegen. Nach Ende der aktiven Bewegung treten noch einige stark gedämpfte Schwingungen auf, dann bleibt das Bein ruhig stehen. Durch Beunruhigen des Tieres sind entweder aktive Bewegungen großer Amplitude auszulösen oder das Bein bleibt in Ruhe. Wird das untersuchte Bein von seiner Ruhelage ausgelenkt, kehrt es mit einigen stark gedämpften Schwingungen wieder in die Ausgangslage zurück.

#### 4. Kritische Bemerkung

Aus den Ergebnissen scheint hervorzugehen, daß die bei intakten Tieren nach Ankoppeln einer trägen Masse beobachteten Schwingungen Regelschwingungen sind. Dafür spricht, daß diese Schwingungen fehlen, wenn das Regelsystem nicht arbeitet (durchtrennte Rezeptorsehne) oder wenn die Verstärkung des Regelsystems sehr niedrig ist (dezerebrierte Tiere: 1973). Daß sie nur auftreten, wenn der Erregungszustand des Tieres hoch ist, paßt ebenfalls in diese Vorstellung; hoher Erregungszustand heißt hohe Verstärkung des Regelsystems. Es gibt aber auch noch eine andere Deutung für diese Schwingungen:

Die Resonanzfrequenz des mechanischen Gesamtsystems (Muskulatur + Gelenk + Tibia + angekoppelte Masse) könnte bei intakten Tieren in der Größenordnung der gemessenen Schwingungen liegen. Wenn dann die Muskulatur ein breitbandiges Muster von Kontraktionsschwankungen erzeugt, würde das schwingungsfähige System aus diesem breitbandigen Rauschen aufgrund seiner Resonanzeigenschaften einen schmalen Frequenzbereich ausfiltern. Rau (1973) konnte wahrscheinlich machen, daß z. B. der menschliche Fingertremor auf diese Weise zustande kommt. Um diese Deutungsmöglichkeit auszuschließen, müßte zunächst die Resonanzfrequenz des mechanischen

Systems bestimmt werden. Dies wurde auf zwei verschiedene Arten durchgeführt: Zum einen wurde bei je 4 Beinen mit durchgetrennten Rezeptorsehnen die angekoppelte träge Masse angestoßen und die Schwingungsdauer der wenigen stark gedämpften Schwingungen bestimmt. Zum anderen wurde bei demselben Bein die an der Tibia befestigte träge Masse über einen 0,1 mm-Nylonfaden, der mit einem 300 mg schweren Gewicht gestrafft wurde, an einen sinusförmigen Schwinger mit 0,5 mm Amplitude angekoppelt. Mit beiden Methoden wurden Resonanzfrequenzen zwischen 0,8 und 1,5 Hz ermittelt. Interessant ist, daß die Resonanzfrequenzen durch Kneifen ins Abdomen etwas erhöht werden können. Wahrscheinlich wird durch das Kneifen die Muskelspannung erhöht, was zu einer Erhöhung der Resonanzfrequenz führen muß.

Die gemessenen Resonanzfrequenzen liegen zwar tiefer als die Schwingungsfrequenzen intakter Beine, doch könnte die Durchtrennung der Rezeptorsehne einen Spannungsabfall in den beteiligten Muskeln hervorgerufen haben. Die Resonanzfrequenz der mechanischen Apparate könnte also im intakten Tier höher liegen als nach Durchtrennung der Rezeptorsehne. Bei variabler Resonanzfrequenz ist auch kein eindeutiger Zusammenhang zwischen Amplitude und Frequenz der beobachteten Schwingungen zu erwarten. Eine eindeutige Ablehnung dieser Deutung ist also aufgrund der vorliegenden Messung nicht möglich.

Trotzdem ist diese Deutung aus folgenden Gründen nicht sehr wahrscheinlich:

a) Die Frequenz der registrierten Schwingungen intakter Beine mit angekoppelter träger Masse stimmt mit der erwarteten Frequenz überein.

b) Bei Beinen mit durchgetrennten Rezeptorsehnen treten keine regelmäßigen Schwingungen auf. Wären die Schwingungen nur auf Resonanzeigenschaften des mechanischen Systems zurückzuführen, müßten sie auch bei Beinen mit durchgetrennter Rezeptorsehne auftreten. Unter der Annahme, daß hier der Muskeltonus geringer ist, müßten sie eine geringere Frequenz haben. Wenn allerdings die Amplitude des durch die Muskulatur erzeugten breitbandigen Rauschens mit fallendem Muskeltonus absänke, was plausibel ist, könnten diese Schwingungen auch fehlen.

c) Koppelt man die an einem intakten Bein befestigte träge Masse über einen beschwerten Nylonfaden wie bei den Beinen mit durchgetrennter Rezeptorsehne an einen Schwinger mit 0,5 mm Amplitude, erhält man Resonanzfrequenzen, die gleich hoch sind, wie die Frequenzen der spontanen Schwingungen. Die Amplitude dieser Schwingungen ist wesentlich höher als die der Resonanzschwingungen bei Beinen mit durchgetrennter Rezeptorsehne, die auf die gleiche Weise

erzeugt werden. Hätten beide Schwingungen die gleiche Ursache, nämlich die Resonanzeigenschaften des mechanischen Systems, wären unter den gleichen Anregungsbedingungen Amplituden in der gleichen Größenordnung zu erwarten.

### 5. Elektrophysiologische Versuche

Eine Entscheidung darüber, ob die beobachteten Schwingungen wirklich als Regelschwingungen aufzufassen sind, können nur elektrophysiologische Befunde bringen. Sind diese Schwingungen Regelschwingungen, dann muß die elektrische Aktivität der beteiligten Muskeln in der Frequenz der Schwingungen schwanken, kommen sie nur aufgrund von mechanischen Resonanzeigenschaften zustande, dürfen solche regelmäßigen Schwankungen in der elektrischen Muskelaktivität nicht zu beobachten sein.

Die Tiere waren wie in den vorangehenden Abschnitten festgeschnallt. Vor der Befestigung der trägen Masse wurden zwei 50 µm starke, isolierte Kupferdrähte entweder in das Gebiet des Extensors oder das Gebiet des Flexors der Tibia eingeführt. Eine Erd-Elektrode lag im Thorax. Die Elektroden waren über einen Grass P 15 Differenzverstärker mit einem Hewlett-Packard Oszillograph 181A verbunden. Die Registrierung der Beinbewegung erfolgte in ähnlicher Weise wie in den vorangehenden Abschnitten, nur daß hier die durch den Spalt fallende Lichtmenge mit einer Photodiode gemessen wurde. Die Registrierung der Beinbewegung wurde mit dem 2. Strahl des Oszillographen vorgenommen.

Bei Ableitung aus dem Flexor tibiae wurden während der rhythmischen Bewegungen der Tibia mit angekoppelter träger Masse, die seither als Regelschwingungen bezeichnet wurden, rhythmische Entladungsmuster in der Frequenz der Schwingungen beobachtet. Die spikebursts traten sehr regelmäßig immer während des Streckens des Gelenkes auf. Sie hatten also gegenüber der beobachteten Bewegung eine Phasenverschiebung von etwa 180°. Diese Beobachtung wurde an je 3 Mittel- und Hinterbeinen gemacht. Bei gelegentlich beobachteten aktiven Bewegungen hatten die Potentiale wesentlich größere Amplituden. Sie traten außerdem kurz vor und während der Beugebewegungen auf.

Bei Ableitungen aus dem Extensor tibiae (3 Mittelbeine) war nur bei einem Teil der Regelschwingungen eine rhythmische Aktivität zu beobachten. Bei anderen Schwingungen des gleichen Beines traten während des Beugens einige wenige oder nur ein einzelner spike auf, bei manchen sogar nur ein spike während mehrerer Schwingungen. Aber wenn spikes zu beobachten waren, traten sie immer während des Beugens, bei einzelnen spikes meist am Ende des Beugens auf.

Die geschilderten Ergebnisse sind nicht mit der Annahme zu vereinen, daß die beobachteten Schwin-

gungen mechanische Resonanzschwingungen seien, die durch breitbandige Schwankungen des Kontraktionszustandes der Muskulatur aufrecht erhalten werden. Die Ergebnisse sind jedoch gut mit der Annahme zu vereinigen, daß die geschilderten Schwingungen Regelschwingungen sind. In diesem Falle müßten rhythmische Entladungsmuster auftreten, die bei lang anhaltenden Schwingungen etwa in einer Phasenverschiebung von 180° zur beobachteten Bewegung liegen müssen.

### D. Diskussion

Aus den Ergebnissen vor allem der elektrophysiologischen Versuche geht hervor, daß die Schwingungen der Tibia mit angekoppelter träger Masse als Regelschwingungen aufzufassen sind. Regelschwingungen kommen zustande, wenn bei einer Phasenverschiebung von 180° zwischen Reiz und Reaktion eine Verstärkung von mindestens 1 besteht. Solche Bedingungen wurden in Kapitel 3 nur einmal und nur für sehr kleine Reizamplituden beobachtet. Unter normalen Bedingungen kann also die freibewegliche Tibia eines festgeschnallten Beines nur in seltenen Ausnahmefällen Regelschwingungen sehr kleiner Amplitude ausführen. Da die Reibung im geschlossenen System außerdem etwas größer ist als im offenen (im offenen System wird die Reibung zwischen Rezeptorsehne und Gewebe sowie die innere Reibung des Chordotonalorgans von der Reizapparatur überwunden, im geschlossenen System muß dazu Muskelkraft verwendet werden), kann es sein, daß die Regelkreiseigenschaften keine längerdauernden Regelschwingungen der freibeweglichen Tibia zulassen. Damit stimmt überein, daß solche Schwingungen bei festgeschnallten Tieren nie beobachtet wurden.

Dagegen werden Schwingungen der ganzen Tiere oft beobachtet. Sie sind als Schaukelbewegungen schon mehrfach in der Literatur erwähnt (z. B. Kheil, 1900; Reissner, 1909; Steiniger, 1933; Rupprecht, 1971). Sie bestehen aus Schwingungen des ganzen Körpers in Richtung der Querachse (die Längsachse wird also parallel zu sich selbst bewegt). Die Amplitude und Frequenz kann variieren. Die Bedeutung dieser Schaukelbewegungen scheint einmal in einer Erhöhung der Verdunstung und damit einer Abkühlung des Körpers bei hohen Außentemperaturen, zum anderen aber in einer Art Bewegungsmimikry zu liegen, die ein Auffinden der Tiere durch Vögel erschwert (Rupprecht, 1971).

Die Schaukelbewegungen treten auf, wenn man das Tier durch Beschatten, Berühren oder durch Erschütterungen beunruhigt, die Temperatur oder die Luft-

feuchtigkeit erhöht. Beunruhigung erhöht aber auch die Verstärkung des hier untersuchten Regelsystems. Es könnte also sein, daß Regelschwingungen am Zustandekommen der Schaukelbewegungen beteiligt sind. Da der Regelkreis bei frei beweglicher Tibia nur in Ausnahmefällen die Stabilitätsgrenze erreicht, wäre denkbar, daß eine Schaukelbewegung mit aktiven Bewegungen beginnt, die von gedämpften Regelschwingungen gefolgt werden. Die Bedingungen sind bei schaukelnden Tieren jedoch anders als bei freibeweglicher Tibia. Einmal wirken die Regelsysteme mehrerer Gelenke an mehreren Beinen zusammen, zum anderen schwingt die relativ große Masse des Körpers mit. Es könnte also sein, daß das Regelsystem unter diesen Bedingungen die Stabilitätsgrenze überschreiten kann. Dann könnte man auch lang dauernde Schaukelbewegungen als Regelschwingungen deuten.

Diese Deutung würde erklären, wieso sich ein Regelsystem entwickeln konnte, das am Rande der Stabilität arbeitet und sie würde erklären, welchen Sinn die Erhöhung der Verstärkung des Regelsystems nach Beunruhigung hat.

Beim Schaukeln bewegen sich nicht nur die Femur-Tibia-Gelenke, sondern auch die Coxa-Trochanter-Gelenke. Wenn Regelschwingungen an der Entstehung des Schaukelns beteiligt sind, ist anzunehmen, daß auch die Regelsysteme dieser Gelenke am Rande der Stabilität arbeiten und etwa durch Ankoppeln einer trägen Masse zum Schwingen zu bringen sind. Da das

Subcoxalgelenk an den Schaukelbewegungen kaum beteiligt ist, könnte der Regelkreis dieses Gelenkes in einem stabileren Bereich arbeiten.

### Literatur

- Bässler, U.: Der „Kniesehnenreflex“ bei *Carausius morosus*: Übergangsfunktion und Frequenzgang. *Kybernetik* 11, 32—50 (1972a)  
 Bässler, U.: Der Regelkreis des Kniesehnenreflexes bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus*: Reaktionen auf passive Bewegungen der Tibia. *Kybernetik* 12, 8—20 (1972b)  
 Bässler, U.: Zur Steuerung aktiver Bewegungen des Femur-Tibia-Gelenkes der Stabheuschrecke *Carausius morosus*. *Kybernetik* 13, 38—53 (1973)  
 Kheil, N.M.: Biologisches über *Bacillus rossii*. *Entomol. Z.* 14, 127—128, 135—137 (1900)  
 Rau, G.: Einige Modellüberlegungen zur Natur des normalen Fingertremors. *Anthropotechn. Mitt.* 3, 1—16 (1973)  
 Reissner, O.: Biologische Beobachtungen an der indischen Stabheuschrecke *Dixippus morosus*. *Z. wiss. Insekt. biol.* 5, 14—21, 55—61, 87—95 (1909)  
 Rupprecht, R.: Bewegungsmimikry bei *Carausius morosus* Br. (Phasmida). *Experientia* 27, 1437—1438 (1971)  
 Steiniger, F.: Die Erscheinungen der Katalepsie bei Stabheuschrecken und Wasserläufern. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* 26, 591—708 (1933)

Prof. Dr. U. Bässler  
 Dr. H. Cruse  
 H. J. Pflüger  
 Fachbereich Biologie der Universität  
 D-675 Kaiserslautern, Postfach 3049  
 Bundesrepublik Deutschland