



# Neuronale Kontrolle des Laufens – Einblicke aus Untersuchungen an Insekten

## Einleitung

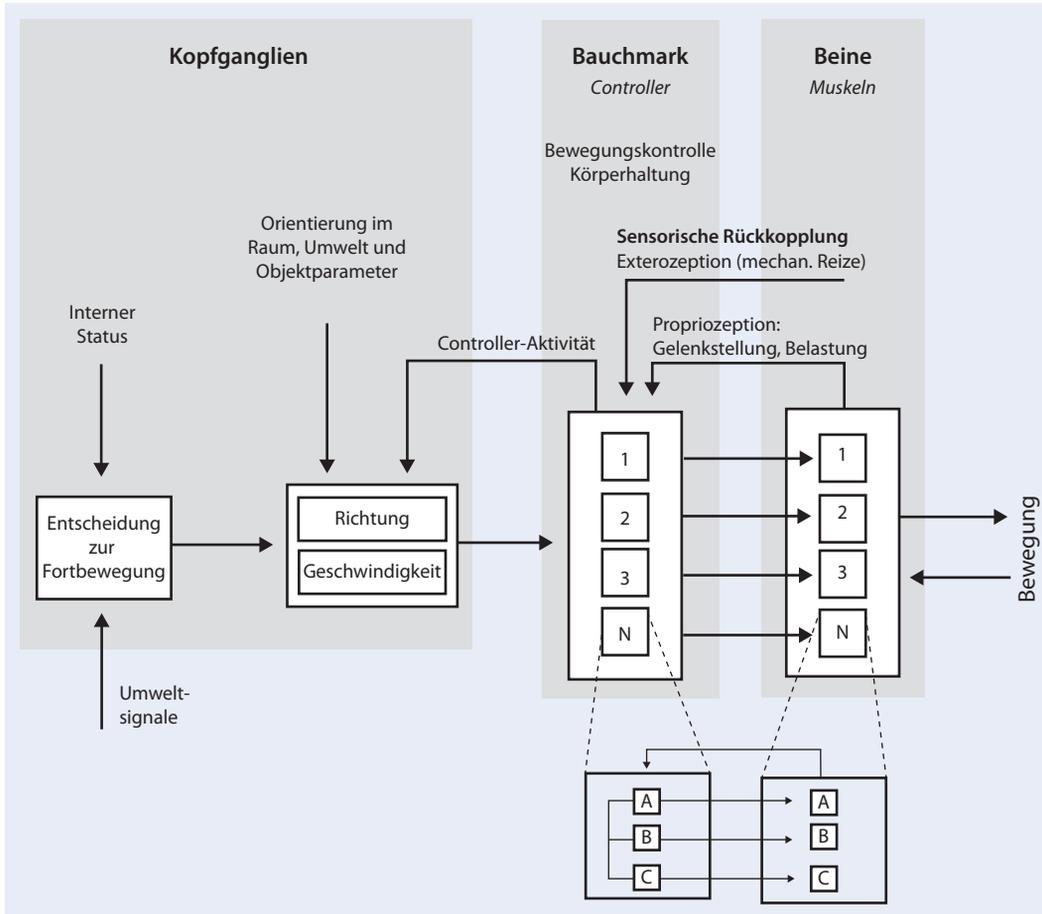
Laufen ist die vielleicht am weitesten verbreitete Lokomotionsform terrestrischer Tiere. Dabei müssen vom Zweibeiner bis zum „Tausendfüßer“ (*Illacme plenipes* hat bis zu 750 Beine, mehr wurden bisher bei keinem anderen Tier gezählt), die gleichen Aufgaben gelöst werden, wie bei jeder anderen Art der Fortbewegung (■ **Abb. 1**). Die Entscheidung zur Fortbewegung wird, außer bei der Erzeugung von einigen Fluchtbewegungen, im Gehirn eines Tieres getroffen. Von dort werden nachgeschaltete Kommandosysteme des Nervensystems aktiviert, welche die für eine Form der Fortbewegung spezifische motorische Aktivität nicht nur induzieren, sondern auch aufrechterhalten. Bei Wirbeltieren weiß man, dass diese im Hirnstamm lokalisiert sind, bei Arthropoden befinden sich entsprechende absteigende Neurone im Protocerebrum des Oberschlundganglions. Diese Systeme aktivieren neuronale Netzwerke in Segmenten des Zentralnervensystems (ZNS) nahe bei den Fortbewegungsorganen. Zum Beispiel liegen die Netzwerke zur Kontrolle der Hinterbeine von Säugern im Lumbalmark und die zur Kontrolle der Beinbewegungen von Arthropoden im Bauchmark. Die Aktivierung der Beinmuskeln zur Erzeugung der Bewegungen erfolgt durch die rhythmische Aktivität dieser Netzwerke. Eine wichtige Eigenschaft der neuronalen Kontrolle von Fortbewegung ist, dass zwischen den beteiligten Stationen neuronale Signale nicht nur von oben nach unten, sondern immer auch in umgekehrter Richtung fließen [24]. So wirken sensorische Signale über die erzeugten Bewegungen auf die Netzwerke im ZNS zurück, wie auch die erzeugte Akti-

vität in diesen Netzwerken auf die übergeordneten Stationen in Hirnstamm und Gehirn.

Für das Laufen müssen die Bewegungen der einzelnen Segmente eines Beins kontrolliert, die Bewegungen zwischen den verschiedenen Segmenten eines Beins koordiniert und die Bewegungen verschiedener Beine aufeinander abgestimmt werden. Diese Aufgaben übernehmen neuronale Netzwerke im Rückenmark der Wirbeltiere und Bauchmark der wirbellosen Tiere. Ein funktionaler motorischer Ausgang für Laufbewegungen entsteht jedoch erst durch die Verrechnung zentralnervös generierter Aktivität mit Signalen von Propriozeptoren der Beine. Wie bei allen laufenden Tieren bestimmen Signale absteigender Neurone des Gehirns oder der Kopfganglien der Wirbellosen Start und Ende lokomotorischer Aktivität, ihre Geschwindigkeit und Richtung und dienen ihrer Feinkontrolle (■ **Abb. 1**).

Die Schwerpunkte unserer Arbeit an Insekten liegen derzeit bei der Aufklärung der Mechanismen, die Bewegungen eines einzelnen Beins kontrollieren und die zur Koordination der verschiedenen Beine beim Laufen in verschiedenen Situationen beitragen. Die zyklische Bewegung eines Beins beim Laufen kann generell in zwei Phasen aufgeteilt werden. In der Stemmphase befindet sich das Bein am Boden und trägt zur Bewegung des Körpers in die gewünschte Richtung bei. In der Schwingphase wird das Bein ohne Bodenkontakt in die Ausgangsposition für die nächste Stemmphase geführt. Die beiden Phasen sind besonders bei langsamer Fortbewegung asymmetrisch, die Dauer der Stemmphase variiert stark mit der Laufgeschwindigkeit,

die Schwingphasendauer ist recht konstant. Die Koordination von Schwing- und Stemmphasen der verschiedenen Beine, also die Gangart eines Tieres korreliert im Wesentlichen mit der Laufgeschwindigkeit und Belastung des Tieres. Je schneller ein Tier läuft, desto mehr Beine sind gleichzeitig in der Schwingphase. Bei Pferden, zum Beispiele, sind uns die Gangarten Schritt, Trab und Galopp geläufig. Sie erlauben den Tieren mit steigender Fortbewegungsgeschwindigkeit nicht nur immer kürzere Kontaktzeiten mit dem Boden, sondern sind energetisch jeweils die günstigste Art der Fortbewegung. Bei den sechsbeinigen Insekten unterscheidet man klassischer Weise drei Koordinationsmuster, bei denen ein Bein (*wave gait*), zwei (tetrapode Koordination) oder drei Beine (tripode Koordination) eine Schwingbewegung ausführen (■ **Abb. 2**). Im *wave gait* beginnt das Hinterbein einer Seite die Schwingphase, es folgen Mittel- und Vorderbein derselben Seite, der Vorgang wiederholt sich dann mit den Beinen der anderen Körperseite. Bei der tetrapoden Koordination sind immer zwei diagonale Beine gleichzeitig in der Schwingphase, zum Beispiel vorne links mit hinten rechts, vorne rechts mit Mitte links und Mitte rechts mit hinten links, dabei können zwei spiegelbildliche Koordinationsmuster entstehen. Tripod läuft ein Tier, das Vorder- und Hinterbein einer Seite und das Mittelbein der anderen Seite gleichzeitig in der Schwingphase bewegt. Verschiedene Insekten bevorzugen bestimmte Koordinationsmuster, die relativ schnell laufenden Schaben und Ameisen zum Beispiel eine eher tripode Koordination für Geschwindigkeiten bis zu 32 bzw. etwa 60 Körperlängen/s, oder generell langsam laufende Insekten,



**Abb. 1** ▲ Schematische Darstellung der Komponenten und funktionellen Organisation des neuronalen Kontrollsystems zur Fortbewegung der Insekten. Pfeile bedeuten Einflüsse, nicht neuronale Konnektivität; diese Einflüsse können auf einzelne, viele oder alle Elemente einer Ebene wirken, z. B. die lokalen Controller. Im Sinne einer klaren Darstellung wurden nur parallel Pfeile verwendet. Die Nummern 1, 2, 3, N identifizieren zum einen die Controller oder *pattern generating circuits* der Beine bzw. Beingelenke (A, B, C) und zum anderen die Beine und Beingelenke selbst. Die auf den ersten Eindruck hierarchische Organisation wird durch vielfältige Rückkopplungsschleifen aufgelöst. Nachdem eine Entscheidung zur Fortbewegung gefallen ist, werden Informationen zu Richtung und Geschwindigkeit an die Controller der thorakalen Ganglien (Bauchmark) vermittelt. Die Controller sind neuronale Netzwerke zur Kontrolle der Bewegungen eines Beins. Jeder Bein-Controller besteht aus mehreren Gelenk-Controllern. Die Aktivität die Controller oder *pattern generating circuits* wird von zentralnervösen Elementen, CPGs (*central pattern generator*), das sind oszillatorische neuronale Netzwerke und sensorischer Rückkopplung bestimmt. Sensorische Informationen liefern Propriozeptoren, das sind Bewegungs- und Belastungsrezeptoren der Beine (Details siehe Text). Die Bein-Controller können auch durch Eingänge von Exterozeptoren beeinflusst werden

wie die Stabheuschrecken, eine eher tetrapode Koordination. Jedoch können alle bisher untersuchten Insekten gleitend in eines der anderen Koordinationsmuster wechseln. Besonders gut kann man das bei Taufliiegen sehen, die sich in einem Geschwindigkeitsbereich von weniger als einer bis etwa 16 Körperlängen pro Sekunde bewegen. Im Übrigen beobachtet man die verschiedenen Koordinationsmuster in ihrer idealen Form nur selten. Die Beobachtung von Zwischenformen und fließenden Übergängen zwischen den Koordinationsmustern haben dazu geführt,

dass einige Forscher den Begriff Gangart für Insekten vermeiden [27, 29].

Verhaltensversuche von Holk Cruse, Gernot Wendler, Ulrich Bässler und Kollegen an Stabheuschrecken legen nahe, dass die Stemm- oder Schwingphase eines Beins ganz wesentlich durch die Belastungssituation und Position der Nachbarbeine beeinflusst wird [14]. Zum Beispiel wird der Beginn der Schwingphase unterdrückt, wenn sich das ipsilaterale posteriore Bein in der Schwingphase befindet. Ein weiterer Einfluss sorgt für den Start einer Schwingphase, wenn das ipsilaterale posteriore Bein eine Stemmphase be-

ginnt. Oder, die Wahrscheinlichkeit, dass ein Bein in die Schwingphase geht, erhöht sich, je weiter das ipsilaterale anteriore Bein in der Stemmphase nach hinten bewegt wird. Wie diese auch als „Koordinationsregeln“ bekannt gewordenen Einflüsse neuronal realisiert werden, ist noch weitgehend unklar. Sicher werden Informationen zwischen den Ganglien über Position und Belastung von Nachbarbeinen von intersegmentalen Neuronen vermittelt. Informationen über Belastungen der Nachbarbeine ergeben sich aber auch aus der mechanische Kopplung der Beine über Körper und Boden. Dabei hängt die Belas-

tung eines einzelnen Beins in der Stemmphase davon ab, wie viele der anderen Beine gleichzeitig in der Schwingphase sind. Die Stärke der Belastung beeinflusst die Dauer der Stemmphase und die Aktivitätsstärke der aktiven Motoneurone. In beiden Fällen ergibt sich ein befriedigendes Verständnis der Koordination der Bewegungen verschiedener Beine nur, wenn wir die Mechanismen der Bewegungskontrolle des einzelnen Beins verstehen.

### Zentralnervöse Mechanismen zur Kontrolle der Beingelenke beim Laufen

Grundlage für die Bewegung eines Beins sind die zyklischen Bewegungen in den einzelnen Beingelenken. Beginnend mit den Versuchen von T.G. Brown am Laufsystem von Katzen vor gut 100 Jahren haben besonders in den letzten 50 Jahren Analysen der Rhythmogenese lokomotorischer Aktivität – Schwimmen, Fliegen und Laufen – an Wirbeltieren und Wirbellosen zum Konzept der CPGs (*central pattern generator* oder Zentraler Muster-generator) geführt. Ein CPG könnte im einfachsten Fall ein einzelnes oszillatorisches Neuron sein, besteht aber meist aus einem Netzwerk von Neuronen in Rücken- oder Bauchmark, das unabhängig von phasisch strukturierter sensorischer Rückkopplung oder anderen phasischen neuronalen Signalen rhythmische Aktivität in Motoneuronen erzeugen kann. In diesem Sinn kann ein CPG auch als zentraler neuronaler Oszillator bezeichnet werden. Die Voraussetzungen für die oszillatorische Aktivität sind zum einen spezifische Membraneigenschaften der CPG-Neurone, die Membranpotenzialoszillationen fördern, zum Beispiel spannungsabhängige Kalzium- oder Natriumkanäle, deren Öffnung zu Plateaupotenzialen führt, also langanhaltenden Depolarisationen eines Neurons. Zum anderen ist die Art und Weise der synaptischen Verschaltung der CPG-Neurone entscheidend für die Ausformung der CPG-Aktivität. Die alternierende Aktivität antagonistischer Motoneurone kann durch eine Kopplung zweier oszillatorischer Neurone oder CPGs zustande kommen, etwa durch wechselseitige Inhibition, ein häufiges topologisches Motiv oszillatorischer Netzwerke [17]. Entsprechend können verschiedene CPGs zur Kontrolle synergistischer Muskelaktivität so verschaltet sein, dass sie in der gleichen Phase aktiv sind. Die Kopplung der CPGs, die auch als Unit-Burst-Oscillator bezeichnet werden, kann sich den Erfordernissen entsprechend, zum Beispiel zum Vorwärts- und Rückwärtslaufen, ändern. Durch die Kopplung mehrerer CPGs entsteht ein übergeordneter CPG, der komplexe Bewegungen eines Beins kontrolliert [9]. Die sich aus der modularen Struktur ergebende Flexibilität ist eine große Stärke

Neuroforum 2015 · 21:152–160 DOI 10.1007/s12269-015-0024-2  
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2015

A. Büschges · J. Schmidt

### Neuronale Kontrolle des Laufens – Einblicke aus Untersuchungen an Insekten

#### Zusammenfassung

Die Kontrolle des Laufens bei Insekten ist ganz wesentlich eine Aufgabe neuronaler Netzwerke in den thorakalen Ganglien. Während absteigende Signale aus den Kopfganglien eher globale Kommandos vorgeben, z. B. zu Laufrichtung und Geschwindigkeit, werden im thorakalen ZNS Bewegungen einzelner Gelenke und der Beine insgesamt kontrolliert. Die Koordinationsmuster der Beine verändern sich geschwindigkeitsabhängig, ein eindeutiges stereotypes Koordinationsmuster jedoch fällt nur bei hohen Geschwindigkeiten auf. Ganz im Sinne des Unit-Burst-Oscillator-Konzepts kontrollieren oszillatorische Netzwerke (CPG, central pattern generator), in enger Verzahnung mit Bewegungs- und Belastungsrezeptoren der Beine, die zeitlichen Parameter und Amplituden der Be-

wegungen einzelner Gelenke. Für Beinbewegungen sind verschiedene Gelenk-CPGs eines Beins im Wesentlichen über Propriozeptoren gekoppelt. Durch eine differenzielle Verarbeitung propriozeptiver Signale werden Beinbewegungen aufgabenspezifisch modifiziert, etwa für Laufrichtungswechsel. Lokaler neuronaler Kontrolle unterliegt der Wechsel zwischen Lauf- und Suchbewegungen eines Beins. Durch fehlende sensorische Eingänge, z. B. bei einem Tritt ins Leere, werden durch Aktivierung eines lokalen Kommandoneurons stereotype Suchbewegungen des Beins ausgelöst.

#### Schlüsselwörter

Laufen · Pattern generator · Propriozeptor · Koordination · Sensorische Rückkopplung

### Neuronal control of walking: insights from studies in insects

#### Abstract

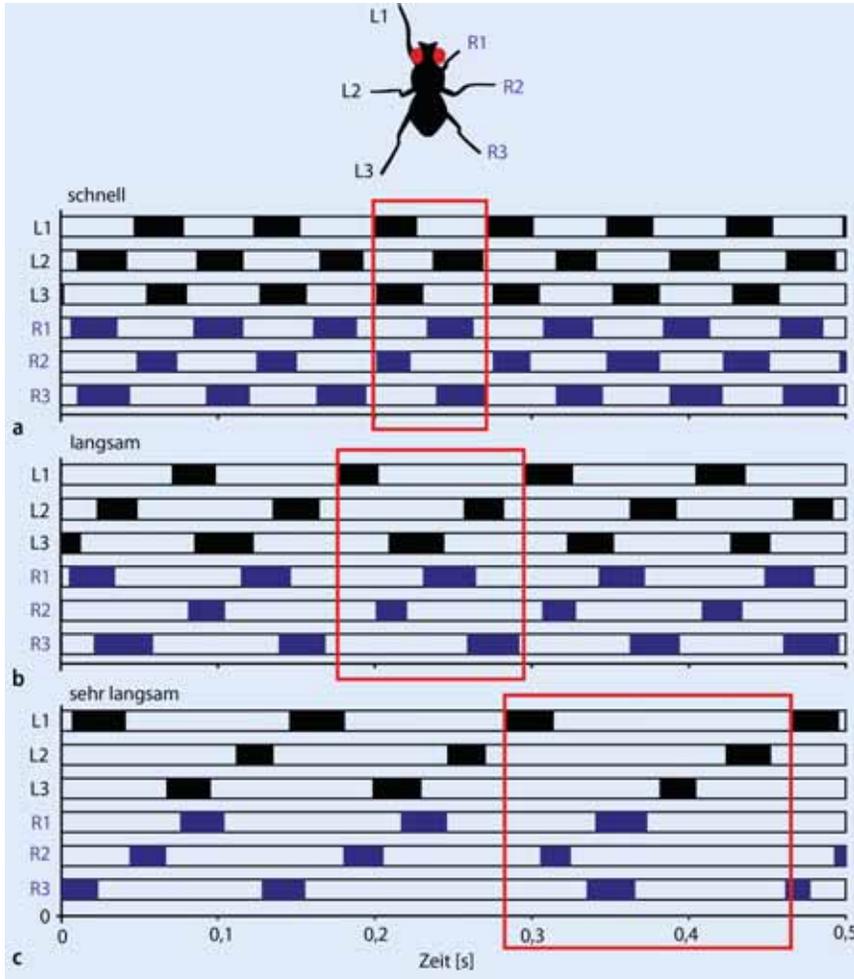
The control of walking in insects is to a substantial amount a function of neuronal networks in the thoracic ganglia. While descending signals from head ganglia provide general commands such as for walking direction and velocity, it is the thoracic CNS that controls movements of individual joints and legs. The coordination pattern of legs is velocity dependent. However, a clear stereotypic coordination pattern appears only at high velocities. In accordance with the unit burst oscillator concept, oscillatory networks (CPGs, central pattern generators) interlocked with movement and load sensors control the timing and amplitude of joint movements. For a leg's movements different joint CPGs of a leg

are mainly coupled by proprioceptors. Differential processing of proprioceptive signals allows a task specific modulation of leg movements e.g. for changing movement direction. A switch between walking and searching movements of a leg is under local control. When stepping into a gap missing sensory input and the activation of a local command neuron evokes stereotypic searching movements of the leg.

#### Keywords

Lokomotion · Pattern generator · Proprioceptor · Coordination · Sensory feedback

des Unit-Burst-Oscillator-Konzepts, denn sie erlaubt schnelle Anpassungen des Verhaltens an sich ändernde Gegebenheiten. Bei Wirbeltieren kann CPG-Aktivität zur Kontrolle der Beine durch absteigende Signale aus dem Hirnstamm gestartet, moduliert und beendet werden. Für die Laufsysteme von Arthropoden (Krebstiere und Insekten) ist die Datenlage zur absteigenden Kontrolle eher dünn, legt aber vergleichbare Mechanismen nahe, da absteigende Neurone im Protocerebrum des Oberschlundganglions bei Insekten Laufen auslösen können [6, 7].



**Abb. 2** ▲ Schematische Darstellung der Koordinationsmuster der Beine einer laufenden Taufleie in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit. Von oben nach unten sind Stemm- und Schwingphase (weiß bzw. schwarz) der sechs Beine aus drei Läufen mit abnehmender Geschwindigkeit gezeigt. Mit abnehmender Laufgeschwindigkeit ändert sich die Beincoordination von einer *tripoden* (drei Beine gleichzeitig in der Schwingphase), über eine *tetrapode* (zwei Beine gleichzeitig in der Schwingphase) zur *wave-gait*-Koordination (jeweils nur ein Bein in der Schwingphase). Es wird aber deutlich, dass besonders bei den letzten beiden Koordinationsmustern kaum die Idealform der Muster erreicht wird. Die Dauern der Schwingphasen bleiben dabei in etwa gleich.

Effekte absteigender Kontrolle können in spinalisierten Wirbeltierpräparaten pharmakologisch nachgeahmt werden. Die so generierte motorische Aktivität wird als fiktive Lokomotion (*fictive locomotion*) bezeichnet. Eine mehr oder weniger vergleichbare pharmakologische Aktivierung lokomotorischer CPGs gelingt auch in Arthropoden. Fortbewegung aber muss selbstverständlich adaptiv sein. Kein Tier könnte sich deshalb eine rein zentrale Kontrolle, also lediglich CPG-gesteuerte Beinbewegungen erlauben. Die CPGs, wie auch die Motoneurone selbst, stehen deshalb unter besonderer Kontrolle von Propriozeptoren der Beine, die Einfluss auf die Amplitude des motori-

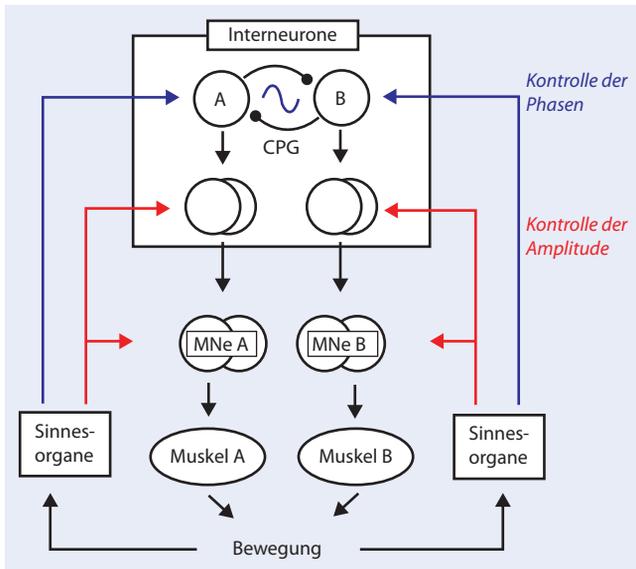
schen Ausgangs haben können, aber auch auf die zeitliche Struktur der rhythmischen Aktivität (Abb. 3). Da unter diesen Bedingungen zentrale und periphere Neurone das funktionale oszillatorische Netzwerk bilden, verzichten manche Autoren auf den Begriff CPG und verwenden stattdessen die Bezeichnung *pattern generating circuit* (oder, wie in Abb. 1, den technischen Ausdruck Controller), der zentrale und periphere Komponenten einschließt [z. B. 23].

Welche Mechanismen der zyklischen Aktivierung der Beinmotoneurone während des Laufens zugrunde liegen, ist eine Frage, die unser Labor beschäftigt, und die wir an Stabheuschrecken unter-

suchen. Auch bei Stabheuschrecken kann oszillatorische Aktivität in lokomotorischen Netzwerken des ZNS pharmakologisch ausgelöst werden, im Folgenden als CPG-Aktivität bezeichnet. In Beinmotoneuronen deafferentierter thorakaler Ganglien können durch Applikation des muskarinen Acetylcholinrezeptoragonisten Pilocarpin lang anhaltende Perioden oszillatorischer Aktivität induziert werden [12]. Dabei generieren antagonistische Motoneurone alternierend Salven von Aktionspotenzialen. Die so induzierte Aktivität einzelner Motoneurone beruht auf einer tonischen Depolarisation und rhythmischer Inhibition [10, 22]. Da die Motoneurone selbst keine oszillatorischen Membraneigenschaften besitzen, gehen wir davon aus, dass die tonische Depolarisation und die phasische Inhibition durch prämotorische Interneurone erzeugt werden. Dabei liegt der Inhibition CPG-Aktivität zugrunde.

Sowohl die tonische Depolarisation, als auch die prominente rhythmische Inhibition ist in intrazellulären Ableitungen von Beinmotoneuronen während Schrittbewegungen der Beine in semi-intakten Präparaten der Stabheuschrecke gut zu sehen (Abb. 4). Die Ursache der tonischen Depolarisation, die mit einem Umkehrpotenzial bei  $-38$  mV wahrscheinlich durch einen gemischten Einwärts-Auswärtsstrom vermittelt wird [28], ist zurzeit noch unklar. Eine erregende Wirkung von Acetylcholine an den Motoneuronen, könnte dabei ebenso eine Rolle spielen, wie prämotorische lokale, nicht-spike-nde Interneurone. Diese Neurone erzeugen keine Aktionspotenziale.

Im Gegensatz zur pharmakologisch erzeugten Aktivität in deafferentierten Präparaten ist die tonische Depolarisation der Motoneurone des schreitenden Beins nicht allein Ursache ihrer Erregung. Die Aktionspotenzialsalven der Motoneurone eines laufenden Beins werden zudem phasisch durch erregende Eingänge von Propriozeptoren des Beins befördert, zum Teil tatsächlich im Sinne einer positiven Rückkopplung. So unterstützen das femorale Chordotonalorgan, ein Sinnesorgan, das Parameter der Bewegung im Femur-Tibia-Gelenk wahrnimmt und Campaniforme Sensillen, Belastung messende Sinnesorgane im Außenskelett der Beine,



**Abb. 3** ▲ Schematische Darstellung der Bewegungskontrolle eines Beingelenks. Der Gelenk-CPG erzeugt rhythmische alternierende Aktivität in den von ihm angetriebenen antagonistischen Motoneuronen (MNe) und der von diesen innervierten Muskeln. Rückkopplung über die erzeugten Bewegungen und Kräfte wird über Signale von Propriozeptoren des Beins vermittelt. Die Signale kontrollieren einerseits die Aktivitätsstärke der Motoneurone und andererseits die Aktivitätsphasen des CPG

die Erregung von Beuger-Motoneuronen der Tibia in der Stemmphase des Beins [1, 2]. Sensorische Effekte können von lokalen Interneuronen, aber auch über direkte Verbindungen afferenter Neurone mit Motoneuronen vermittelt werden [8]. Eine sensorische Unterstützung der CPG-induzierten Inhibition der Motoneurone ist möglich, jedoch noch nicht gezeigt.

Ungeklärt ist noch die Topologie der Lauf-CPGs, allerdings gilt dies nicht nur für die Stabheuschrecke, sondern für alle Insekten und auch für die laufenden Wirbeltiere. Immerhin wurden nicht-spikende Interneurone in den thorakalen Ganglien der Stabheuschrecke identifiziert, die Elemente von Gelenk-CPGs sind [12]. Diese Interneurone sind, nach allem was wir zurzeit wissen, morphologisch und in Ihrer Wirkung auf ein Hemiganglion beschränkt. Nicht-spikende Neurone können Motoneurone erregen oder hemmen. In der Stabheuschrecke können zum Beispiel zwei identifizierte nicht-spikende Neurone (I4, E4) rhythmische Aktivität in Depressor-Motoneuronen des Trochanters neu starten (*reset*), ein Hinweis darauf, dass beide Bestandteil des Depressor CPGs sind. E4 und einige andere nicht-spikende Neurone beeinflussen die Motoneurone mehrerer Gelenke und so ist es naheliegend, dass diese Neurone nicht

nur Bestandteile der einzelnen CPGs sind, sondern diese auch zu funktionellen Einheiten verbinden können.

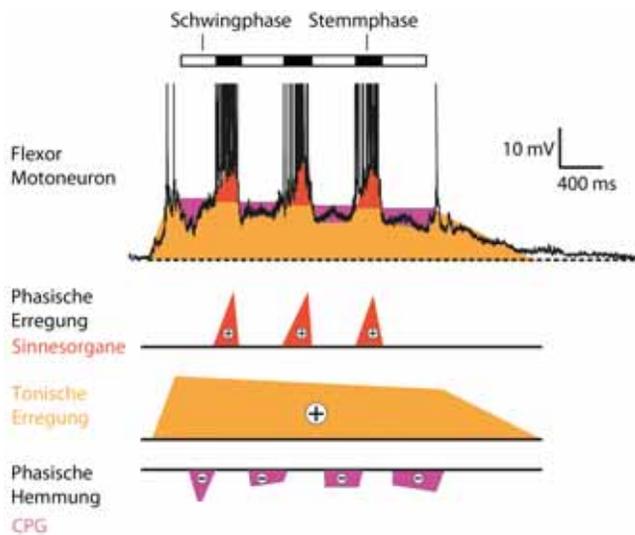
### Koordination der Gelenke eines Beins beim Laufen

Trotz der verbindenden Funktion nicht-spikender Neurone, ist die durch Pilocarpin erzeugte rhythmische Aktivität der Motoneurone verschiedener Beingelenke nicht systematisch von Zyklus-zu-Zyklus gekoppelt, allein die streng alternierende Kopplung der Antagonisten eines Gelenks ist ein konstantes Element. Diese Beobachtungen und weitere Hinweise führen zu der Vorstellung, dass es für jedes Beingelenk einen eigenen CPG im thorakalen Nervensystem der Stabheuschrecke gibt, eine Organisation, wie sie ähnlich auch für das Rückenmark von Säugern gezeigt wurde [18]. Für die Stabheuschrecke wird hier eine Unabhängigkeit der CPGs der drei Hautbeingelenke deutlich, die auf eine dem Unit-Burst-Oscillator-Konzept entsprechende Organisation hinweist.

Die Kontrolle der Gelenkbewegungen während eines Schritts wird somit zur durchaus komplexen Aufgabe. Das liegt zum einen an der Anzahl zu koordinierender Muskeln. Bei Säugtieren müssen zur Erzeugung von Schwing- und

Stemmphase die Kontraktionen von etwa 36 Muskeln aufeinander abgestimmt sein. Bei einem typischen Insektenbein sind es immer noch mehr als ein Dutzend Muskeln (■ Abb. 5a). Zum anderen stehen die Aktivierungsmuster nicht immer in einer direkten Beziehung zu Schwing- und Stemmphase. Bei Säugern, zum Beispiel, werden einzelne Muskeln, die über zwei Gelenke spannen, vielfach zweimal während einer Phase aktiviert, bei Insekten werden einzelne Muskeln in der Schwingphase aktiv und sind es bis weit in die Stemmphase hinein (■ Abb. 5b). Dazu kommt, dass die Beinmuskulatur in der Stemmphase nicht nur den Körper vorantreiben, sondern auch die Körperhaltung stabilisieren muss. Die Aktivierungsstärke der Muskulatur muss dabei auf Eigenschaften des Untergrundes abgestimmt sein. Es ist unmittelbar einsichtig, dass unter diesen Bedingungen die Aktivierung der verschiedenen Beinmuskeln nicht ohne sensorische Rückkopplungen funktional orchestriert werden kann.

Für die drei Hauptbeingelenke der Stabheuschrecke haben wir ein recht umfassendes Bild von der sensorischen Kontrolle der CPGs [11]. Wichtig für diese Kontrolle sind zum einen Signale, die Auskunft über Position, Geschwindigkeit und Beschleunigung der Bewegungen in den Gelenken geben und zum anderen Signale, die über die erzeugten Muskelkräfte, bzw. die effektiven Belastungen, die auf das Außenskelett des Insektenbeines wirken, informieren. Bewegungen in den Beingelenken der Insekten werden zum einen von Stellungshaaren (Borstensensillen) detektiert, die, in Feldern angeordnet, außen auf der Kutikula im Bereich der Gelenke positioniert sind und bei Bewegungen von der Gelenkhaut mechanisch stimuliert werden. Bewegungen werden auch von internen Streckrezeptoren, z. B. Chordotonalorganen, registriert. Bei der Stabheuschrecke ist die Rolle von vier Borstenfeldern und einem Chordotonalorgan für die Kontrolle der einzelnen Gelenk-CPGs sehr gut bekannt. Informationen über Kräfte und Belastungen, welche entweder durch Muskelkontraktionen oder Kontakt mit dem Untergrund erzeugt werden, vermitteln Campaniforme Sensillen. Campaniforme Sensillen sind Sinnesorgane, die, einzeln oder in Grup-



**Abb. 4** ▲ Schematische Darstellung der Aktivierung eines Motoneurons während des Laufens. Im oberen Teil der Abbildung sieht man die Aufnahme der intrazellulär registrierten Aktivität eines Flexor-Motoneurons während einer Folge von Schritten des zugehörigen Mittelbeins auf einem Laufband. Das Motoneuron generiert Aktionspotenzialsalven während der Stemmphasen (schwarz). Diese Aktivität wird zum Teil durch physische sensorische Eingängen erzeugt (rot). Zum andern Teil wird das Motoneuron tonisch während der gesamten Laufsequenz depolarisiert (orange). Die genaue Quelle dieser Depolarisation ist unbekannt. Zwischen den Aktionspotenzialsalven wird das Motoneuron phasisch hyperpolarisiert (pink). Diese Hemmung wird durch den Gelenk-CPG kontrolliert, zusätzliche direkte sensorische Einflüsse sind wahrscheinlich.

pen, in der Kutikula aller Beinsegmente, häufig nahe an den Gelenken, lokalisiert sind. Die Sensoren messen auf die Beinsegmente einwirkende Kräfte hoch differenziert in der Beinebene und orthogonal dazu; sie beeinflussen die Aktivität der Muskeln, die Beinsegmente in diese Raumrichtungen bewegen [31, 30].

Selektive Stimulation und Ausschaltung von Propriozeptoren eines Beins und Untersuchungen von aktiven Laufbewegungen einzelner Beine in semi-intakten, aber auch stark reduzierten Präparaten der Stabheuschrecke zeigen, dass Signale der oben vorgestellten Sinnesorgane bestimmend für die Aktivierung und Inaktivierung von Motoneuronen beim Schreiten eines Beins sind, mithin die oszillatorische Aktivität der Gelenk-CPGs kontrollieren und zudem die Aktivitätsstärke von Motoneuronen modulieren. Die Rolle sensorischer Signale für den Ablauf eines Schrittzklus stellen wir im Folgenden beispielhaft am Übergang der Beinbewegung aus einer Schwingphase in die Stemmphase dar.

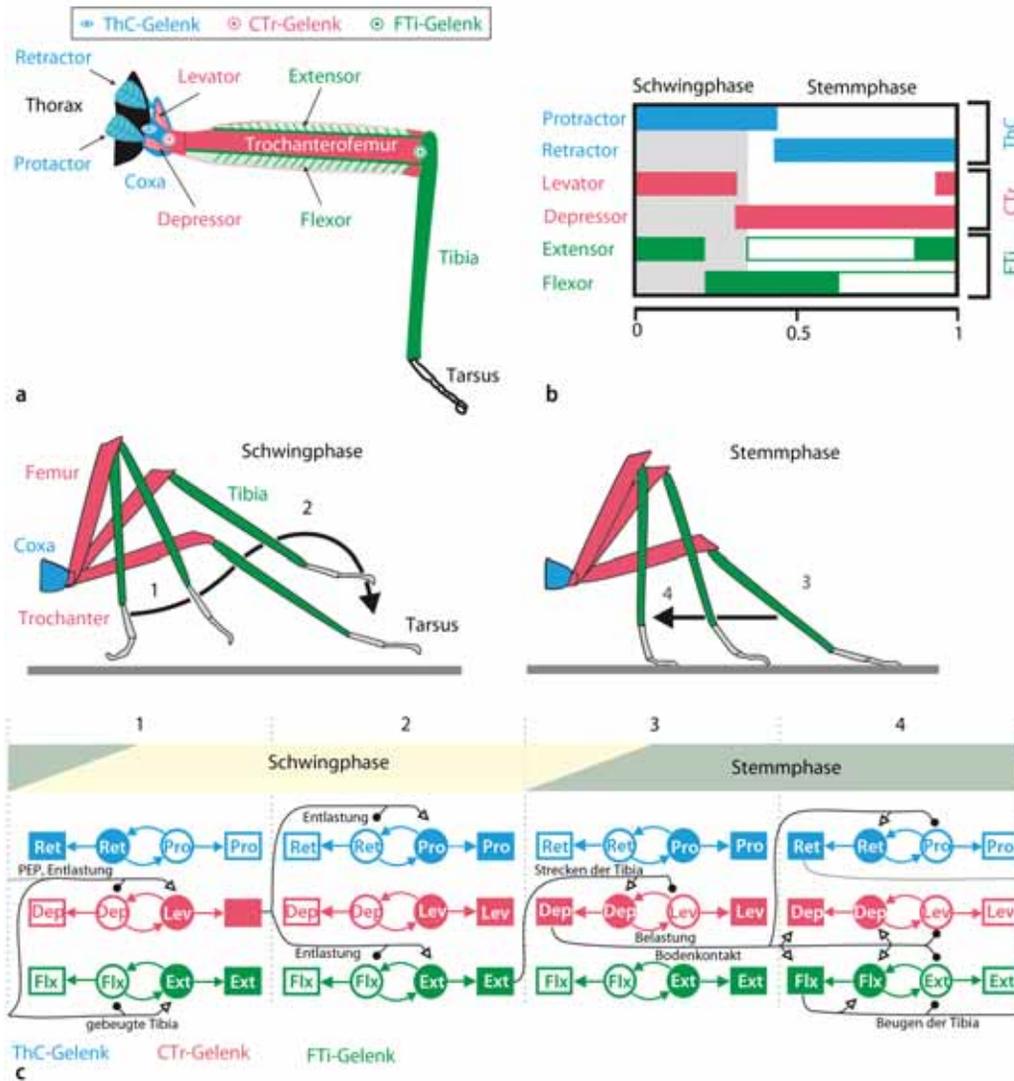
■ **Abb. 5c** zeigt schematisiert die relativen Positionen der Segmente eines schreitenden Mittelbeins. Dabei wurde der gesamte Schrittzklus operational

in vier Abschnitte aufgeteilt. Abschnitt 1 kennzeichnet die frühe Schwingphase, der Übergang von der Schwingphase in die Stemmphase findet im Übergang der Abschn. 2 und 3, die Stemmphase endet mit Abschn. 4. In ■ **Abb. 5c** sind die CPGs der Hauptbeingelenke symbolisiert und durch schwarze Pfeile oder Kugeln erregende oder hemmende Einflüsse der Sinnesorgane. Im Abschn. 2 wird das Bein in der Luft zum Ausgangspunkt der Stemmphase bewegt, dabei wird die Tibia gestreckt. Diese Bewegung wird vom Gelenkrezeptor des Femur-Tibia-Gelenks, dem femoralen Chordotonalorgan (fCO), registriert. Die an das ZNS gesandte Information bewirkt über Verknüpfungen der afferenten Neurone mit lokalen Interneuronen einen Wechsel von Levator- auf Depressoraktivität, also ein Umschalten des CPGs, der das Coxa-Trochanter-Gelenk kontrolliert. Dies führt zu einem Absetzen des Beins (Abschn. 3). Das Absetzen des Beins auf dem Untergrund aktiviert wiederum Belastungssensoren, was nicht nur die Depressoraktivität und Flexoraktivität unterstützt, sondern auch das Umschalten des Thorax-Coxa-Gelenk-CPGs. Der gleiche Einfluss leitet außerdem die Aktivierung der Flexoren ein und

führt zu einem Umschalten des Femur-Tibia-Gelenk-CPGs. Ab diesem Punkt trägt das Bein nun wieder zur Fortbewegung des Tieres relativ zum Untergrund bei. In der Stemmphase bestimmt die Belastungsinformation die Aktivitätsstärke der Depressor-Motoneurone. Im Sinne einer positiven Rückkopplung unterstützen Bewegungssignale vom fCO die während der Stemmphase erzeugte Beugung im Femur-Tibia-Gelenk. Eine leicht vereinfachte Version der hier dargestellten sensomotorischen Kopplung ist nicht nur ausreichend für die Konstruktion eines funktionstüchtigen Computermodells des schreitenden Beins [21, 26], sondern kann als Kontrollprinzip des *Event Based Phase Switching* die elektronische Kontrolle von Laufrobotern, wie z. B. des Laufroboters Lola, der an der TU München entwickelt wurde, erheblich verbessern [13]. Es ist an dieser Stelle wichtig anzumerken, dass die vorgestellten sensorischen Einflüsse einen Schritt zur Erzeugung einer Vorwärtsbewegung des Tieres kontrollieren. Kursänderungen aber erfordern eine Modifikation der beschriebenen Abläufe.

### Differenzielle Verarbeitung propriozeptiver Signale als Grundlage aufgabenspezifischer Modifikationen von Beinbewegungen

Die neuronale Kontrolle von Laufbewegungen muss, wie die Erzeugung jedes Verhaltens eines Tieres, in hohem Maße adaptiv sein. Laufbewegungen müssen zum Beispiel als Reaktion auf plötzlich auftretende Störungen, etwa bei dem Kontakt des Beines mit einem Hindernis, oder dem Ausbleiben des Bodenkontaktes, modifiziert werden, um die weitere Fortbewegung des Tieres zu ermöglichen. Ebenso müssen die Laufbewegungen entsprechend sich ändernder Verhaltensanforderungen modifiziert werden, zum Beispiel bei Änderung der Laufgeschwindigkeit, beim Wechsel der Laufrichtung, etwa vom Vorwärts- in den Rückwärtslauf, oder beim Kurvenlaufen, um nur drei einfache Vorgänge zu nennen. Tatsächlich weiß man heute noch sehr wenig über die neuronale Kontrolle dieser Vorgänge. Noch weitgehend offen sind die Fragen, welche der Modifikationen



**Abb. 5** **a** Schematische Darstellung des Mittelbeins einer Stabheuschrecke unter besonderer Berücksichtigung der drei Hauptbeingelenke und ihrer Muskeln. *ThC-Gelenk* Thorax-Coxa-Gelenk, *CTr-Gelenk* Coxa-Trochanter-Gelenk (Trochanter und Femur sind verschmolzen), *FTI-Gelenk* Femur-Tibia-Gelenk. **b** Aktivitätsmuster der antagonistischen Muskeln der drei Hauptbeingelenke des Mittelbeins beim Schreiten als Funktion der Phase des Schreitzyklus. **c** *Oben*: Schematische Darstellung der Beinbewegung während der Schwing- und Stemmphase des Beins, dargestellt als Sequenz in Projektion auf eine orthogonal zum Tier liegende Ebene: (1) Abheben des Beines vom Untergrund am Ende der Stemmphase; (2) Ende der Schwingphase mit Absetzen des Beines; (3) Beginn der Stemmphase auf dem Untergrund; (4) Ende der Stemmphase mit Abheben des Beins. *Unten*: Darstellung der Einflüsse von Signalen der Sinnesorgane auf dem Bein, welche zur Phasen- und Amplitudenkontrolle der motoneuronalen Aktivität beim Schreiten beitragen. Die Einflüsse werden durch schwarze Linien mit offenem Pfeil (erregend) oder schwarzer Kugel (hemmend) dargestellt. Die Einzelgelenk-CPGs, symbolisiert als sich gegenseitig beeinflussende Interneurone, sind in dem Farbcode der von Ihnen kontrollierten Beinsegmente dargestellt. Geschlossene Kreise indizieren Aktivierung, offene Kreise Inaktivierung. Als Beispiel: Bei der Erzeugung von Phase 4, also zur Erzeugung der Stemmphase befördern Belastungs- und Bodenkontaktsignale Retraktor-, Depressor- und Flexoraktivität und Flexionssignale vom Femur-Tibia-Gelenk Flexoraktivität.

der Beinbewegungen direkt durch absteigende Signale aus dem Gehirn kontrolliert und welche von den lokalen neuronalen Netzwerken in Rücken- oder Bauchmark übernommen werden. Antworten auf diese Fragen versuchen wir unter anderem durch Untersuchungen der neuronalen Kontrolle des Kurvenlaufs zu finden.

Beim Kurvenlaufen ändern sich die Stemmphasenrichtungen aller sechs Beine so, dass die auf der Außenseite der Kurve befindlichen Beine den Körper des Tieres in Richtung der einzuschlagenden Kurve schieben, während die auf der Innenseite liegenden Beine das Tier in die Kurve hineinziehen. Bei engen Kurven kann

das innere Hinterbein die Schreitaktivität sogar ganz einstellen und so an seiner Kontaktstelle zum Boden den Drehpunkt der Bewegung festlegen. Gegenüber dem Geradeauslaufen ändern sich die Bewegungen aller sechs Beine deutlich. Aufschluss über die Kontrolle der Beinbewegungen gibt ein Versuchsaufbau, in dem

alle sechs Beine beim Laufen mechanisch entkoppelt werden. Dabei wird eine Stabheuschrecke am Ort fixiert, während die sechs Beine auf einer glitschigen Oberfläche Laufbewegungen ausführen. Wird nun, etwa durch eine visuelle Stimulation, Kurvenlaufen ausgelöst, erzeugt jedes Bein ganz eigene, gegenüber dem Geradeauslaufen stark modifizierte Schreitbewegungen, die seiner Rolle im Kurvenlauf entsprechen. Durch Läsionsexperimente konnten wir zeigen, dass die von jedem Bein erzeugten Schreitbewegungen für den Kurvenlauf individuell, also unabhängig von den Bewegungen der anderen fünf Beine, modifiziert werden.

Welche Änderungen der neuronalen Kontrolle der Schreitbewegungen eines Beines sind dazu notwendig? Unsere Untersuchungen weisen nach, dass eine aufgabenspezifische Modifikation der Verarbeitung propriozeptiver Signale der Sinnesorgane auf den Beinen von großer Bedeutung ist. Wir stellen hier die Ergebnisse für das Mittelbein vor. Auf der Kurveninnenseite wird die Stemmphase im Wesentlichen durch eine Beugung im Femur-Tibia-Gelenk erzeugt. Gleichzeitig wird das Bein nur wenig nach vorn oder hinten bewegt. Beim Außenbein dagegen fehlt eine ausgeprägte Bewegung im Femur-Tibia-Gelenk, dafür wird das Bein im Thorax-Coxa-Gelenk weit nach hinten bewegt. Wir konnten zeigen, dass die Verarbeitung von Beugesignalen des femoralen Chordotonalorgans auf beiden Körperseiten sehr unterschiedlich ist [20]. Auf der Kurveninnenseite wird die Aktivität der Flexormotoneurone im Sinne einer positiven Rückkopplung unterstützen, auf der Außenseite aber fehlt dieser Einfluss und im Sinne einer negativen Rückkopplung wird eher eine Stabilisierung des Femur-Tibia-Gelenks gefördert. Darüber hinaus finden wir auf der Kurvenaußenseite eine systematische Unterstützung der Retraktoraktivität durch Signale von Belastungssensoren des Beins, die auf der Innenseite nicht nachweisbar ist (Gruhn et al., in Vorbereitung) (■ **Abb. 5**). Diese Befunde zeigen eine wichtige Rolle differenzieller Verarbeitung propriozeptiver Information für aufgabenspezifische Modifikationen von Beinbewegungen. Derzeit untersuchen wir, wie diese Änderungen in den lokalen prämotorischen Netzwerken er-

zeugt werden und welchen Anteil absteigende Signale aus dem Gehirn daran haben.

### Neuronale Mechanismen der Wahl zwischen verschiedenen Beinbewegungen

Die modulare CPG-Struktur der neuronalen Kontrolle des Laufsystems der Stabheuschrecke mit individuellen Kontrollinstanzen für die Beine und Gelenke ist eine ideale Voraussetzung für die Erzeugung vielfältiger und anpassungsfähiger Bewegungen. Eine solche Organisation erlaubt es, die verschiedenen CPGs aufgabenspezifisch unterschiedlich zu koppeln und so zur Erzeugung ganz unterschiedlicher Beinbewegungen beizutragen. Ganz im Sinne des *Unit-Burst-Oscillator-Konzepts* von Grillner, das erklärt, wie dasselbe Lokomotionsorgan in unterschiedlicher Koordination seiner Segmente zum Gehen, Rennen, Schwimmen und Kratzen eingesetzt werden kann.

Auch Insekten nutzen ihre Beine in unterschiedlicher Weise bei verschiedenen Verhaltensweisen, oft unter Einsatz rhythmischer Bewegungen, zum Beispiel für Such- und Putzbewegungen oder zum Stridulieren. Bei der Stridulation setzen einheimische Feldheuschrecken ihre Hinterbeine zur Lauterzeugung ein, indem sie die Beine in rhythmischem Auf und Ab an der Ader eines Vorderflügels entlang bewegen, wodurch unterschiedliche stereotype Gesänge zur innerartlicher Kommunikation erzeugt werden [16]. Die zeitlichen Abläufe und Amplituden der Beinbewegungen sind für individuelle Gesänge typisch. Die Arbeiten von Berthold Hedwig und Mitarbeitern zeigten, dass die verschiedenen Gesänge individuell von bestimmten Kommandoneuronen im Oberschlundganglion der Heuschrecken ausgelöst und aufrechterhalten werden [19]. Dabei ist die Struktur der jeweiligen thorakalen Gesangs-CPGs genauso unbekannt wie ihre Interaktion mit den Kommandoneuronen. Lange war unklar, ob in den Kopfganglien lokalisierte Kommandoneurone generell die Kontrolle und Auswahl von stereotypen Beinbewegungen organisieren, oder ob Kommandofunktionen von lokalen Interneuronen über-

nommen werden können, ähnlich wie bei Reflexen, die von lokalen Netzwerken realisiert werden.

Erste Hinweise auf die Bedeutung lokaler Mechanismen mit Kommandofunktion für die Erzeugung von Beinbewegungen ergaben sich aus Untersuchungen von Putzbewegungen der Hinterbeine bei Wanderheuschrecke an Körper und Flügel. Die Beinbewegungen für das Putzen sind CPG-kontrolliert und unabhängig von absteigenden Signalen, denn sie funktionieren ohne propriozeptives Feedback von den Beinen und auch nach Durchtrennung anteriorer Konnektive [5]. Entsprechend organisiert sind auch die Putz- oder Kratzbewegungen von Wirbeltieren [25].

Die Kommandofunktion lokaler thorakaler Neurone für die Auslösung und Aufrechterhaltung rhythmischer Beinbewegungen belegte jüngst eine aktuelle Studie aus unserem Labor. Stabheuschrecken führen stereotype Suchbewegungen mit einzelnen Beinen aus, wenn diese beim Laufen in Leere treten [3, 15]. Solche Suchbewegungen des Mittelbeins werden durch Depolarisation eines einzigen lokalen, nicht-spikenden Neurons im Mesothorakalganglion, des Interneurons I4, ausgelöst und aufrechterhalten. Die Depolarisation von I4 ist hinreichend und notwendig für die Auslösung der Suchbewegungen, I4 entpuppt sich so als lokales Kommandoneuron. Suchbewegungen werden allerdings nur ausgelöst, wenn das Bein keinen Bodenkontakt hat. So wird sichergestellt, dass eine „Entscheidung“ für Suchbewegungen nur im angemessenen Kontext gefällt wird [4]. Es wundert nicht, dass I4 und andere nicht-spikende Neurone, die an der Kontrolle der Suchbewegungen beteiligt sind, auch zur Kontrolle der Gelenkbewegungen beim Laufen eine Rolle spielen, I4 in diesen Fall allerdings nicht als Kommandoneuron [4].

Wir haben das Gewicht in unserem Statusbericht zum aktuellen Verständnis der neuronalen Grundlagen der Bewegungskontrolle bei Insekten besonders auf konzeptionelle Aspekte gelegt. Für eine breite Leserschaft erschien es uns interessanter, die Komplexität der neuronalen Kontrolle eines scheinbar automatischen ablaufenden Verhaltens in einem Teil des ZNS darzustellen, das weniger im Fokus

des allgemeinen Interesses liegt, aus vertiefende Details zu Mechanismen auf Ebene der Netzwerke, einzelner Neurone und auch der Muskulatur einzugehen. Die Leser sind herzlich eingeladen uns zu kontaktieren, wenn Interesse an solchen Informationen besteht. Aus unserem Bericht wird deutlich, dass der größte Teil der Arbeit in der Tat noch vor uns liegt, nämlich aufzuklären, wie das Nervensystem die Vielfalt und Adaptivität der Bewegungen von Extremitäten für die Fortbewegung und zu anderen Zwecken so faszinierend effektiv kontrolliert. Dies bedeutet, dass wir zum einen viel mehr über die Struktur und Funktionsmechanismen der beteiligten Netzwerke und Neurone wissen müssen und zum anderen aufklären müssen, welche Aufgaben explizit vom Gehirn geleistet und welche sozusagen dezentral übernommen werden.

## Korrespondenzadresse

### Prof. Dr. A. Büschges

Institut für Zoologie, Biozentrum Köln  
Universität zu Köln  
Zülpicher Straße 47b, 50674 Köln  
ansgar.bueschges@uni-koeln.de

Prof. Dr. Ansgar Büschges (geb. 1961 in Aldekerk) studierte Biologie an der Universität Bielefeld und promovierte 1989 bei Prof. U. Bässler an der Universität Kaiserslautern über die neuronalen Mechanismen der Körperhaltung von Insekten. Nach einem Postdoktorandenaufenthalt im Labor von Prof. K.G. Pearson an der University of Alberta, Kanada, wo er die neuronalen Mechanismen der Regeneration im Flugsystem von Wanderheuschrecken studierte, kehrte er 1989 als Hochschulassistent an die Universität Kaiserslautern zurück, wo er mit Arbeiten zu den neuronalen Grundlagen der Fortbewegung bei Insekten 1995 im Fach Zoologie habilitierte. Als DFG-Heisenbergstipendiat arbeitete er 1997–1998 als Gastwissenschaftler im Labor von Prof. S. Grillner am Nobel Institut für Neurophysiologie in Stockholm, Schweden, an den zellulären Mechanismen der Rhythmuserzeugung für Fortbewegung im Rückenmark des Neunauges. 1998 erhielt er den Ruf auf den Lehrstuhl für Tierphysiologie am Zoologischen Institut der Universität zu Köln. Er war für das akademische Jahr 2001–2002 eingeladener Fellow und Convenor der Forschergruppe „Neural Control of Locomotion“ am Institute for Advanced Study in Berlin.

PD Dr. Joachim Schmidt studierte Biologie an der Universität Göttingen und wurde an der Universität Konstanz bei Prof. W. Rathmayer mit einer Dissertation zur neuronalen Kontrolle motorischer Aktivität bei Heuschrecken promoviert. Als Postdoktorand befasste er sich an der Emory University, Atlanta im Labor von Prof. R.L. Calabrese mit der Rhythmogenese in einem oszillatorischen Netzwerk des Blutegels und, am selben Tier, im Labor von Prof. J.W. Deitmer

an der Universität Kaiserslautern mit Aspekten der Neuron-Glia-Interaktion. Seit 1999 arbeitet er als wissenschaftlicher Mitarbeiter der AG Büschges an der Universität zu Köln an der neuronalen Kontrolle der Fortbewegung bei Insekten und habilitierte dort. Seit einigen Jahren ist er regelmäßig als Gastdozent am ENI in Göttingen (Electrain) tätig und war in den letzten Jahren für zwei Aufenthalte als Visiting Professor an der Universiti Sains Malaysia, Kota Bharu.

**Danksagung.** Wir danken Dr. Till Bockemühl für eine kritische Durchsicht des Textes und Sherylane Seeliger für Hilfe bei der Anfertigung der Abbildungen. Die Arbeiten der Autoren werden von der DFG (Bu 857, Schm 1084) unterstützt.

## Literatur

1. Akay T, Bässler U, Gerharz P, Büschges A (2001) The role of sensory signals from the insect coxa-trochanteral joint in controlling motor activity of the femur-tibia joint. *J Neurophysiol* 85:594–604
2. Bässler U (1988) Functional principles of pattern generation for walking movements of stick insect forelegs: the role of the femoral chordotonal organ afferences. *J Exp Biol* 136:125–147
3. Berg E, Büschges A, Schmidt J (2013) Single perturbations cause sustained changes in searching behavior in stick insects. *J Exp Biol* 216:1064–1074
4. Berg EM, Hooper SL, Schmidt J, Büschges A (2015) A leg-local neural mechanism mediates the decision to search in stick insect. *Curr Biol* 25:2012–2017
5. Berkowitz A, Laurent G (1996) Local control of leg movements and motor patterns during grooming in locusts. *J Neurosci* 16:8067–8078
6. Bidaye SS, Machacek C, Wu Y, Dickson BJ (2014) Neuronal control of *Drosophila* walking direction. *Science* 344:97–101
7. Böhm H, Schildberger K (1992) Brain neurons involved in the control of walking in the cricket. *Gryllus bimaculatus* *J Exp Biol* 166:113–130
8. Burrows M (1996) The neurobiology of an insect brain. Oxford University Press, Oxford
9. Büschges A (2005) Sensory control and organization of neural networks mediating coordination of multisegmental organs for locomotion. *J Neurophysiol* 93:1127–1135
10. Büschges A, Ludwar BC, Bucher D, Schmidt J, DiCaprio RA (2004) Synaptic drive contributing to rhythmic activation of motoneurons in the deafferented stick insect walking system. *Eur J Neurosci* 19:1856–1862
11. Büschges A, Akay T, Gabriel JP, Schmidt J (2008) Organizing network action for locomotion: insights from studying insect walking. *Brain Res* 57:162–171
12. 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
13. Buschmann T, Ewald A, von Twickel A, Büschges A (2015) Controlling legs for locomotion: insights from robotics and neurobiology. *Bioinspir Biomim* 10:041001
14. Cruse H (1990) What mechanisms coordinate leg movement in walking arthropods? *Trends Neurosci* 13:15–21
15. Dürr V (2001) Stereotypic leg searching movements in the stick insect: kinematic analysis, behavioural context and simulation. *J Exp Biol* 204:1589–1604
16. Elsner N (1974) Neuroethology of sound production in gomphocerine grasshoppers (Orthoptera: acrididae). I. Song patterns and stridulatory movements. *J Comp Physiol* 88:67–102
17. Grillner S (2006) Biological pattern generation: the cellular and computational logic of networks in motion. *Neuron* 52:751–766
18. Häggglund M, Dougherty KJ, Borgius L, Itoharu S, Iwasato T, Kiehn O (2013) Optogenetic dissection reveals multiple rhythmogenic modules underlying locomotion. *Proc Natl Acad Sci* 110:11589–11594
19. Hedwig B, Heinrich R (1997) Identified descending brain neurons control different stridulatory motor patterns in an acridid grasshopper. *J Comp Physiol* 180:285–294
20. Hellekes K, Blincoe E, Hoffmann J, Büschges A (2012) Control of reflex reversal in stick insect walking: effects of intersegmental signals, changes in direction, and optomotor-induced turning. *J Neurophysiol* 107:239–249
21. Knops S, Tóth TI, Guschlbauer C, Gruhn M, Daun-Gruhn S (2013) A neuromechanical model for the neuronal basis of curve walking in the stick insect. *J Neurophysiol* 109:679–691
22. Ludwar BC, Westmark S, Büschges A, Schmidt J (2005) Modulation of membrane potential in mesothoracic moto- and interneurons during stick insect front-leg walking. *J Neurophysiol* 94:2772–2784
23. Marder E, Calabrese RL (1996) Principles of rhythmic pattern generation. *Physiol Rev* 76:687–717
24. Orlovsky G, Deliagina T, Grillner S (1999) Neuronal Control of Locomotion. Oxford University Press, Oxford
25. Stein PS (2008) Motor pattern deletions and modular organization of turtle spinal cord. *Brain Res Rev* 57:118–124
26. Tóth TI, Knops S, Daun-Gruhn S (2012) A neuromechanical model explaining forward and backward stepping in the stick insect. *J Neurophysiol* 107:3267–3280
27. Wendler G (1965) The co-ordination of walking movements in arthropods. *Symp Soc Exp Biol* 20:229–249
28. Westmark S, Oliveira EE, Schmidt J (2009) Pharmacological analysis of tonic activity in motoneurons during stick insect walking. *J Neurophysiol* 102:1049–1061
29. Wosnitza A, Bockemühl T, Dübber M, Scholz H, Büschges A (2013) Inter-leg coordination in the control of walking speed in *drosophila*. *J Exp Biology* 216:480–491
30. Zill SN, Schmitz J, Chaudhry S, Büschges A (2012) Force encoding in stick insect legs delineates a reference frame for motor control. *J Neurophysiol* 108:1453–1472
31. Zill SN, Chaudhry S, Exter A, Büschges A, Schmitz J (2014) Positive force feedback in development of substrate grip in the stick insect tarsus. *Arthropod Structure Development* 43:441–455