

expression im retino-tektalen System (*Bauer, Kemmner*); molekularer Mechanismus der Synapsenbildung (*Hoch*); Biomechanik von Friktionssystemen bei Insekten (*Gorb*).

#### Abteilung für Genetik

*Direktorin:*  
*Prof. Dr. Christiane Nüsslein-Volhard*

#### Arbeitsgebiete

Genetische Analyse der Entwicklung der Neuralleiste, der Somiten und von sensorischen Systemen im Zebrafisch; Isolierung und Analyse von maternalen Mutationen bei Zebrafisch und *Drosophila*; Lokalisierung von RNA und Ausbildung des Kernlokalisierungsgradienten des *dorsal*-Proteins in Embryonen von *Drosophila*; Induktion der Dorsoventralachse, Gastrulation, Anlage und Entwicklung der Flossen beim Zebrafisch; Mechanismen der Zelldetermination (*Müller*); Kartierung von Entwicklungsgenen beim Zebrafisch (*Geisler*).

#### Abteilung für Zellbiologie

*Direktor: Prof. Dr. Peter Hausen*

#### Arbeitsgebiete

Funktion der Zell-Adhäsion in der Frühentwicklung des Krallenfroschs *Xenopus laevis*; die Rolle von Integrinen, Cadherinen und von  $\beta$ -Catenin; Ausbildung von Polarität im Primärepithel; Liganden-abhängige Transkriptionsfaktoren und Regulation des Kerntransports (*Dreyer*); Achsenbildung und Genaktivität in der Frühentwicklung (*Steinbeisser*); die Doppelrolle von  $\beta$ -Catenin bei der Zelladhäsion und der Signalübertragung (*Fagotto*).

#### Abteilung für Evolutionsbiologie

*Direktor: Dr. Ralf J. Sommer*

#### Arbeitsgebiete

Genetische und molekulare Analyse der Evolution von Entwicklungsprozessen in frei lebenden Fadenwürmern (Nematoda); Funktion und Regulation homöotischer Gene während der Vulva-Entwicklung von *Pristionchus pacificus*; Evolution des Eiablagensystems im Vergleich von Arten mit mittelständiger und hinterständiger Vulva; Genomanalyse in *Pristionchus pacificus* und Vergleich mit *Caenorhabditis elegans*; theoretische Biologie (*Meinhardt*).

#### Selbständige Arbeitsgruppen

*Arbeitsgruppe Kiebler:* Postsynaptische Vorgänge im Nervensystem von Säugern.

*Arbeitsgruppe Nicolson:* Genetische Analyse der Funktion von Haarsinneszellen im Zebrafisch.

*Arbeits- und Servicegruppe Schwarz:* Immunmarkierungen für Licht- und konfokale Mikroskopie, Raster- und Transmissions-Elektronenmikroskopie.

#### Aktueller Forschungsschwerpunkt

##### *Aufbau und Biomechanik der Haftsysteme bei Insekten*

Die Insekten haben im Lauf der Evolution ein Außenskelett entwickelt, das den Körper sowohl schützt als auch formt. Dieses Außenskelett wird durch die Kutikula gebildet, aus der präzise arretierbare, besonders gut haftende und auch wieder lösbare

**Abb. 1:** Die biologische Evolution hat Reibungsflächen über Jahrtausende entwickelt und optimiert. Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen zeigen als Beispiel eines Arretierungssystems zwei Oberflächen eines Mikroklettverschlusses im Kopf-Hals-Bereich der Libelle *Zygonyx ida* aus der Familie der *Libellulidae*. Die Oberflächen greifen komplementär ineinander. A: Mikrotrichienfelder an der hinteren Seite des Kopfes. B: Komplementäre Oberfläche des Halses.

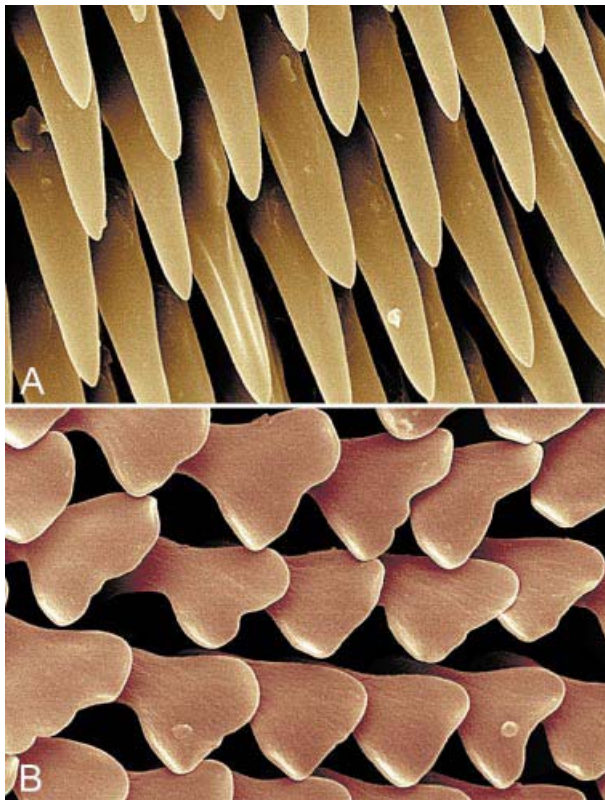
Haftsysteme entstanden sind. Die Kutikula ist ein Verbundwerkstoff aus zweierlei Komponenten: einem faserigen Material aus Chitinfibrillen und einer Proteinkomponente, die die Fasern miteinander verbindet.

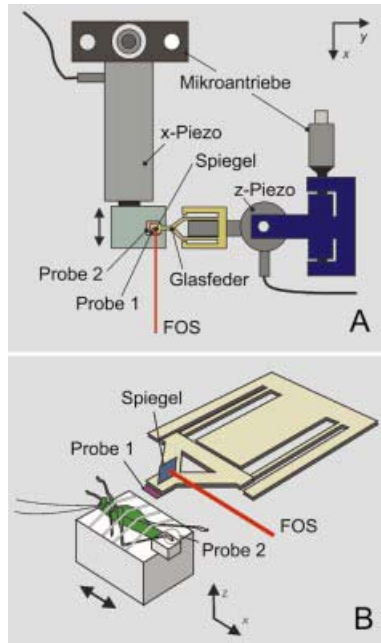
Reibungs-, Haftungs- und Verklammerungssysteme finden sich z. B. auf den Fußsohlen von Insekten, bei hochspezialisierten Legeapparaten und in Kopf-Arretierungssystemen bei Libellen. Außerdem bilden sie die Grundlage der Fixierung von Flügeln und Thorax und sind ein wichtiges Element des Sprungapparats bei Schaumzikaden, um nur einige Beispiele zu nennen. Die Fixierung erfolgt immer über Auswüchse der Kutikula, die die Reibungskräfte in der Kontaktzone verstärken oder modulieren (Abb. 1).

Trotz der großen Diversität solcher Systeme weisen Reibungssysteme bei Insekten einige Gesetzmäßigkeiten auf. Sie sind angepasst an: (1) glatte Oberflächen, (2) komplementäre Oberflächen, (3) sehr variable Oberflächen. Der Größenbereich der Mikroauswüchse, die in den Reibungseinheiten auftreten, ist relativ eng (ca. 5 bis 30  $\mu\text{m}$ ). Alle Reibungssysteme sind mit sensorischen Organen (Haar- und Kampaniformsensillen) versorgt, die der Kontrolle des Kontakts dienen. In einigen Fällen spielen dazu noch lipidhaltige epidermale Sekrete eine Rolle, die durch Porenkanälchen in der Kontaktregion ausgeschüttet werden.

Die biologische Evolution hat solche zusammenwirkenden Reibungsflächen über Jahrtausende entwickelt und optimiert. Deswegen sind die Eigenschaften von natürlichen Oberflächen auch technisch interessant. In Zusammenarbeit mit der Arbeitsgruppe für Mikrotribologie der Technischen Hochschule Ilmenau und der Firma TETRA werden Messmethoden und Geräte entwickelt, die es erlauben, die mechanischen Eigenschaften biologischer Reibungssysteme, die Richtungsaktivität der Reibungskräfte und die beim Anhaften und Ablösen auftretenden Kräfte zu messen (Abb. 2). Im Rahmen dieses auch vom Bundesministerium für Bildung und Forschung geförderten Projekts („Biofuture“-Preis) werden die Untersuchungen der Feinstruktur von Arretierungs- und Reibungssystemen bei Insekten durch Messungen der biomechanischen Eigenschaften der Systeme ergänzt.

*Der Aufbau der zusammenwirkenden Oberflächen.* – Morphologische Daten sind eine wichtige Grundlage für die experimentelle Untersuchung der Systeme. Ausführliche mikroskopische Studien und die quantitative Auswertung der Daten zeigen, dass Dimension und Dichte der Mikroaus-





sche Systeme sind durch eine heterogene Größe und Dichte der Mikroauswüchse charakterisiert, z. B. das Kopf-Arretierungssystem bei Vertretern der Libellenfamilie *Aeshnidae*. Außerdem sind die Eigenschaften der Reibungssysteme abhängig von den Körperdimensionen. Die Mikroauswüchse, die bei Elytra-Sperrmechanismen von Käfern (*Coleoptera*) vorkommen, sind bei kleineren Arten kleiner; ihre Dichte ist aber mit abnehmender Körpergröße höher (in Zusammenarbeit mit P. Bouchard, University of Queensland, Brisbane). Interessante Skalierungseffekte wurden auch im Kopf-Arretierungssystem von Libellen (*Odonata*) nachgewiesen. Die Fläche der Reibungsflächen verändert sich mit zunehmender Körpergröße kaum, doch korreliert die Position der Flächen sehr stark mit der Körpergröße des Insekts.

Der Aufbau von Reibungssystemen hängt in der Natur davon ab, welche äußeren Kräfte auf den Kontaktbereich wirken. Insekten, die fähig sind, auf sehr verschiedenen strukturierten Oberflächen zu laufen, haben ein breites Spektrum von Körperformen und -dimensionen. Das An-

wüchse einer Oberfläche in Bezug stehen zu der Beschaffenheit der Gegenfläche. In so genannten symmetrischen Systemen sind die zusammenwirkenden Oberflächen ähnlich aufgebaut (z. B. Elytra-Sperrmechanismen bei Käfern, Abb. 3). Asymmetri-

Abb. 2: Schema des „Mikrotesters“ für Reibungs- und Adhäsionsmessungen an biologischen Oberflächen.

A: Die Schwingungsbewegungen in X-Richtung erfolgen durch einen Piezoantrieb. Eine Siliziumprobe von fünfmal fünf Millimetern Größe ist an einer Glasfeder befestigt. Durch die Reibungskräfte wird die Feder gebogen. Die Auslenkung wird mit einem faseroptischen Sensor gemessen. Der gemessene Abstand wird in Reibungskraft umgerechnet. Die maximale messbare Auslenkung der Feder beträgt ca. 30  $\mu\text{m}$ . Das bedeutet, dass die Feder mit einer Federkonstante von 50 Newton pro Meter eine Kraftspanne von 50 Nano-Newton bis 1,5 Milli-Newton abdeckt. Die Genauigkeit der Kraftmessungen liegt bei 10 bis 20 Nano-Newton.

B: Die Glasfeder besteht aus der Basis und zwei 100  $\mu\text{m}$  breiten Balken, die der Messung der Auslenkungen dienen. Als Detektor wird ein faseroptischer Sensor (FOS) verwendet.

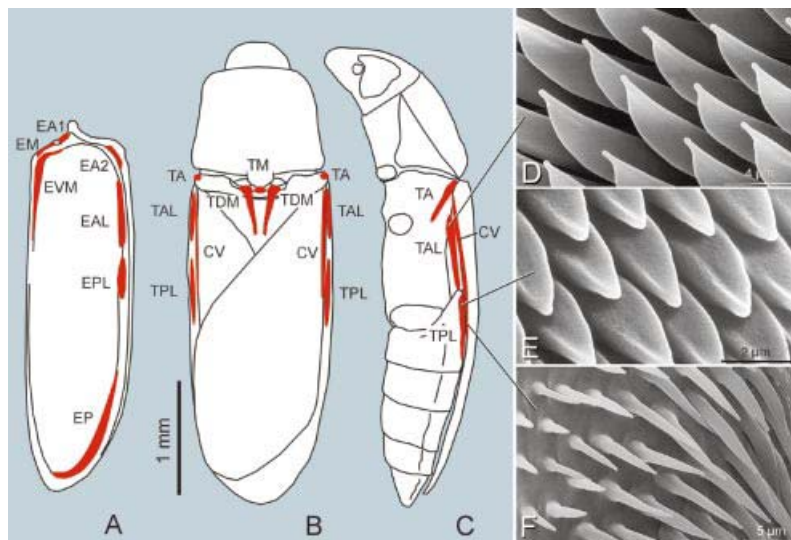
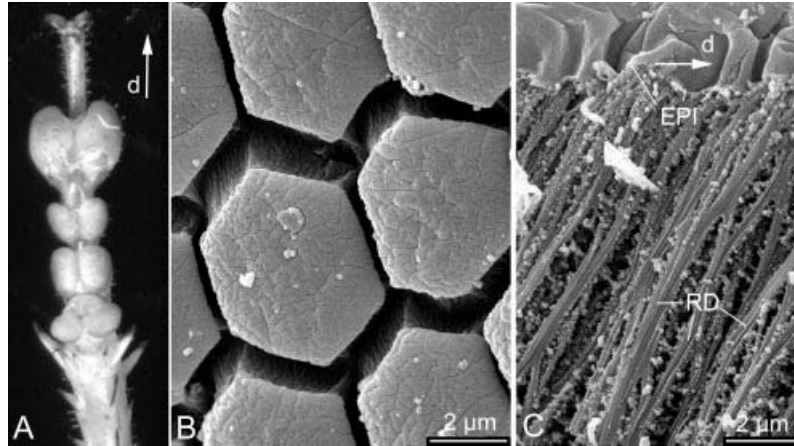


Abb. 3: Elytra-Sperrmechanismus beim Käfer *Tribolium castaneum*: Mikrotrichienfelder sind rot markiert. A: Linke Elytra, Ventralansicht. B: Dorsalansicht, Elytra entfernt. C: Lateralansicht, Elytra entfernt. D: Mikrotrichien von TAL-Feld. E: Mikrotrichien von TPL-Feld. F: Mikrotrichien von CV-Feld. CV, EA1, EA2, EAL, EM, EP, EPL, EVM, TA, TAL, TDM, TM, TPL, Mikrotrichien-Felder.

**Abb. 4:** Haftungssystem der Heuschrecke. A: Fußsohle des Beins der Heuschrecke *Tettigonia viridissima* mit vier Sohlenbläschen (Euplantulae), Ansicht von unten. B: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Oberfläche der Euplantula. C: Die Materialarchitektur der Euplantula (Gefrierbruch, Substitution, REM). Die Chitinstäbchen (RD) haben einen Neigungswinkel ( $d$  = Distalrichtung; EPI = Epikutikula).



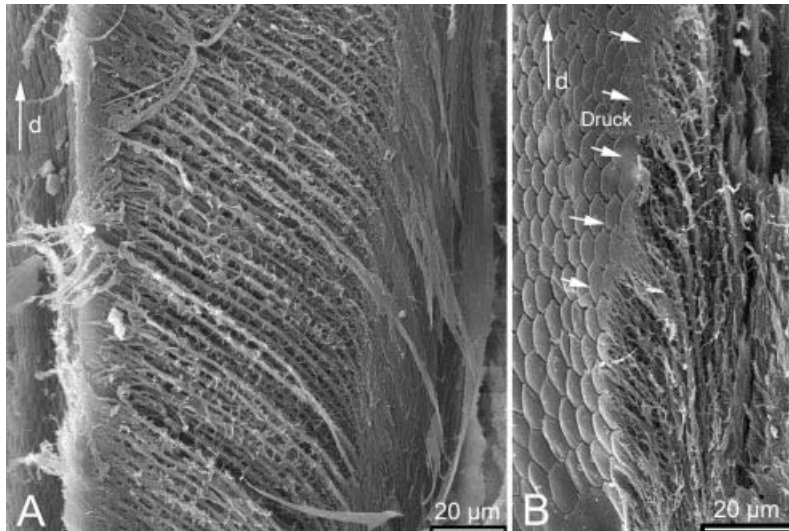
haften an der Oberfläche in Abhängigkeit von Körpermasse und Körpergröße ist stark von der Dimension sowie vom Aufbau einzelner Elemente der Haftstrukturen beeinflusst. Eine größere reale Kontaktfläche wird durch die Veränderung unterschiedlicher Parameter erreicht. Dies zeigen vergleichende strukturelle Untersuchungen der Fläche der Pulvilli (Haftläppchen), der Dichte der Mikroauswüchse der Pulvilli sowie der Fläche einzelner Mikroauswüchse bei sechs Arten von Schwebfliegen.

**Reibungseigenschaften von Haftsystemen.** – Unsere strukturellen Untersuchungen werden durch physikalische Messungen der Reibungseigenschaften der Haftsysteme direkt am Insekt ergänzt. Mit einem neu entwickelten Messsystem können sehr komplexe Messverfahren durchgeführt werden (Abb. 2).

Für die Messungen wurden die Sohlenbläschen (Euplantulae) der Heuschrecke *Tettigonia viridissima* ausgewählt (Abb. 4 A). Die Oberfläche ihrer Sohlenbläschen besteht aus sechseckigen Auswüchsen, die mit glatter flexibler Epikutikula überzogen sind (Abb. 4 B). Diese Strukturen haben eine ungewöhnliche Architektur der Kutikula zur Folge, die sich durch ihre Flexibilität an die Mi-

kroauheit der Unterlage anpassen kann (Abb. 4 C). Dabei auftretende Veränderungen des Oberflächenprofils und der Orientierung der Chitinfilbrillen wurden mit dem Rasterelektronenmikroskop beobachtet (Abb. 5). Im unbelasteten Zustand haben die Chitinfilbrillen einen Neigungswinkel von ca.  $60^\circ$  zur Oberfläche und weisen eine Verästelung unmittelbar unter der Epikutikula auf. Wenn durch die Körpermasse und Oberflächenrauheit ein Druck auf die Euplantula-Oberfläche ausgeübt wird, verändert sich der Neigungswinkel der darunter liegenden Filbrillen, und die Euplantula bildet das Profil der Unterlage ab. Die tatsächliche Reibungskraft zwischen Euplantulae und polierter Silizium-Oberfläche wurde unter verschiedenen Belastungen gemessen (Abb. 6). In der proximalen Richtung trat eine etwas höhere Reibung auf. Dieser Effekt war bei höheren Normalkräften und niedrigeren Frequenzen deutlicher sichtbar. Die gemessene unterschiedliche Anisotropie lässt sich durch die spezifische Anordnung der Chitinfilbrillen erklären (Abb. 5).

**Materialeigenschaften der Reibungsflächen.** – Bisherige ultrastrukturelle Untersuchungen haben gezeigt, dass biologische Gleitsysteme



**Abb. 5:** Das Material der Euplantula passt sich dem Profil der Unterlage an. Im Rasterelektronenmikroskop zeigt sich, dass die Chitinstäbchen sich unter dem Druck deformieren.

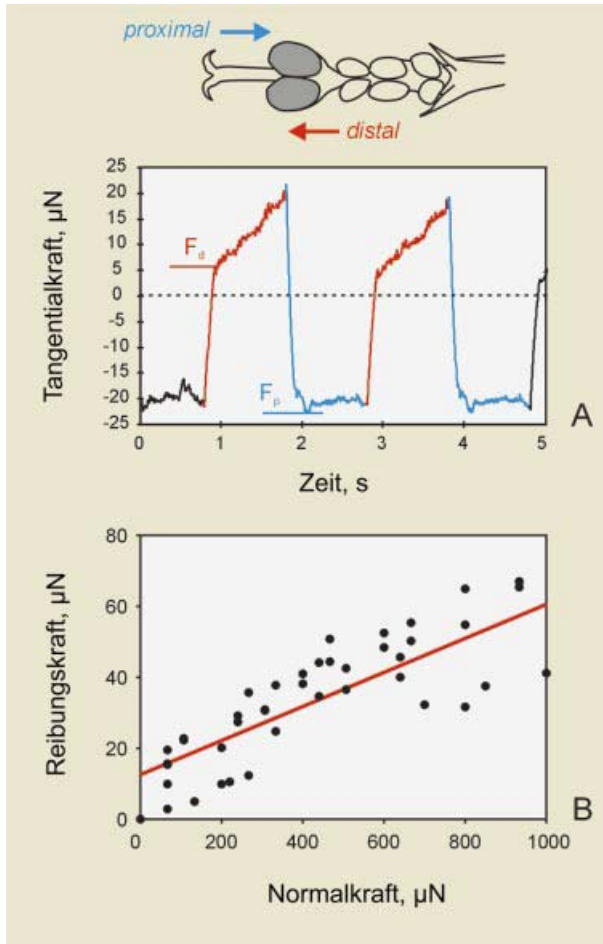
A: Anordnung des Materials der Kutikula in einer Euplantula, die nicht in Kontakt mit der Unterlage steht. B: Veränderung des Neigungswinkels der Chitinstäbchen unter Belastung (d = Distalrichtung; Pfeile = Druck).

me (Anti-Reibungssysteme) aus zwei harten, glatten kutikulären Oberflächen bestehen. Solche Strukturen kommen typischerweise in Gelenken der Beine oder der Mundwerkzeuge vor. In Reibungs- und Haftsystemen unterscheiden sich Härte und Elastizität der Makro- und Mikrostrukturen in den zusammenwirkenden Oberflächen. Über die Eigenschaften der flexiblen Kutikula ist noch wenig bekannt, obwohl die Reibungssysteme der Insekten oft aus flexibler Kutikula bestehen. Die Kutikula der Sohlenbläschen der Heuschrecke *T. viridissima* verhält sich unter schnell wirkenden Kräften als elastisches Material. Bei langsam wirkenden Kräften hat sie viskoelastische Eigenschaften, wie wir mit unseren Messsystemen zeigen können. Ähnliche mechanische Eigenschaften sind übrigens auch von anderen Faserverbundwerkstoffen her bekannt.

**Haftende und schmierende Sekrete.** – In früheren Arbeiten wurde histochemisch und ultrastrukturell nachgewiesen, dass im Kontaktbereich von Reibungssystemen oft lipidhaltige Sekrete vorkommen. In

Abhängigkeit von der Art des Sekrets (klebend oder schmierend) können sich die Haftkräfte im Kontaktbereich vergrößern oder verkleinern. Die Experimente mit Haftstrukturen am Bein (Tarsus) zeigen, dass solche Sekrete für das Anhaften notwendig sind.

In der Euplantula der Heuschrecke wird das Sekret in Epidermalzellen produziert und durch ein Porenkanälchensystem an die Oberfläche transportiert. In zwei Serien von Experimenten wurden (1) die Adhäsionseigenschaften der Sekrete und (2) die Adhäsion der gesamten Euplantula gemessen (in Zusammenarbeit mit M. Scherge, Technische Universität Ilmenau, Institut für Physik). Die gemessene Adhäsionskraft des Sekrets zwischen einer glatten Saphir-Kugel (Durchmesser 1,47 mm) und einer glatten Silizium-Oberfläche betrug 0,1 bis 0,6 Milli-Newton. In einem Kontrollexperiment ohne Sekret konnte keine Adhäsionskraft gemessen werden. Der Versuch zeigt, dass das Sekret für die Adhäsion im System notwendig ist, aber allein nicht ausreicht. Die Gesamtkraft ist das Er-



**Abb. 6:** Reibungsverhalten der Euplantula der Heuschrecke *Tettigonia viridissima*. A: Reibungskräfte in verschiedenen Richtungen gemessen:  $F_d$  = Reibungskraft in der proximalen Richtung (blau);  $F_p$  = Reibungskraft in der distalen Richtung (rot). B: Abhängigkeit der Reibungskraft von der Normalkraft bei einer Frequenz von 0,5 Hertz.

gebnis eines Zusammenspiels des Sekrets mit der viskoelastischen Deformation des Materials der Euplantula.

In einer Reihe von Teilprojekten wird nun die Zusammensetzung (mittels Gas-Chromatographie-Massenspektrometrie) und die Funktion der kutikulären Sekrete untersucht. Dies geschieht in Zusammenarbeit mit W. Boland und N. Oldham vom Max-Planck-Institut für chemische Ökologie.

**Anhaften und Ablösen: Bewegungsabläufe.** – Die Fähigkeit von verschiedenen Insekten, kopfunter auf einer Unterlage zu laufen, kennen wir alle.

Stubenfliegen demonstrieren dies mühelos. Aber es gibt fast keine Daten über die genauen Bewegungsabläufe beim Anhaften und Ablösen der Beine. Ein Grund hierfür ist, dass die haftenden Strukturen sehr klein und die Geschwindigkeiten sehr hoch sind. Eine leistungsfähige digitale Hochgeschwindigkeits-Videokamera ermöglicht Aufnahmen des Bewegungsablaufs in guter Qualität mit hoher Frequenz (bis zu 1000 Bilder pro Sekunde). Eine ganze Reihe extrem schneller Bewegungssequenzen verschiedener Haftsyste-me wurde gefilmt und analysiert. Für die Erstellung von kinematischen Modellen wurden 3D-Rekonstruktionsverfahren (Studio, Alias-Wavefront) angewandt. Die Daten dafür basieren sowohl auf Mikrotomschnittserien als auch auf Messungen mit Hilfe eines modernen Messmikroskops.

Bienen und andere Hautflügler besitzen am Vorderbein eine komplexe Haftstruktur (das so genannte Arolium). Die Hochgeschwindigkeitsaufnahmen der Arolium-Bewegung unter einem Binokularmikroskop zeigen, dass die Biene beim Ablösen die Kontaktfläche mit der Unterlage aktiv verändern kann. Bei dieser Bewegung zieht ein Muskel an beiden Seiten des Aroliums, wodurch dieses zusammengedrückt wird. Auf diese Weise wird die Kontaktfläche um bis zu 20% der Gesamtfläche verkleinert. Diese Reduzierung der Kontaktfläche reicht aus, um den Kontakt mit der Unterlage zu lösen.

**Evolution tarsaler Haftstrukturen.** – Im Laufe der Evolution sind zwei prinzipiell verschiedene Typen von Haftsyste-men der Beine entstanden: ein haariges System, wie die Pulvilli bei Fliegen und ein glattes System (Arolien und Euplantulae) bei Heuschrecken (*Orthoptera*) oder Schaben (*Blattaria*). Der erste Typ hat zahlreiche flexible Auswüchse (Acanthae), die durch die Unterschiede in ihrer

Biegung das Oberflächenprofil abbilden können. Der zweite Typ besteht aus einem sehr flexiblen Material mit relativ glatter Oberfläche. Dieses Material passt sich der Rauheit der Unterlage an. Das bedeutet, dass beide Systeme trotz der Unterschiede im Aufbau eine gewisse Ähnlichkeit bezüglich ihrer Anpassung an verschiedenartige Oberflächen haben.

Ähnliche Reibungssysteme sind während der Evolution an verschiedenen Stellen des Organismus, aber in Aufbau und Funktion verblüffend ähnlich, konvergent entstanden: Haftstrukturen von Vertretern aller Insektenordnungen wurden rasterelektronenmikroskopisch und manche lichtmikroskopisch mit Semidünnschnitten untersucht. In Zusammenarbeit mit dem Institut für spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie der Universität Jena wurden die Befunde verglichen, und zwar zusammen mit einer umfangreichen Matrix anderer morphologischer Daten (larvale und imaginale Merkmale). Damit konnten konkrete Aussagen über die evolutive Entwicklung dieser Strukturen innerhalb verschiedener Entwicklungslinien gemacht werden (in Zusammenarbeit mit R. Beutel, Institut für spezielle Zoologie der Universität Jena).

*Bionik, technische Anwendung.* – Die industrielle Verwendung von Materialien mit bestimmten Reibungs- und Adhäsionseigenschaften reicht vom Klettverschluss bis zum Autoreifen. Allgemeine Gesetzmäßigkeiten der von uns untersuchten Systeme, zusammen mit deren strukturellen Eigenschaften, sind die Grundlage für die Erstellung einer Datenbank. Viele biologische Systeme, die im Projekt als Modellsysteme untersucht worden sind, sind optimierte Kombinationen aus Oberflächenstrukturen und tribologischen Eigenschaften. Unser Projekt ist ein Versuch, den Zusammenhang zwischen Ultrastruktur und Reibungseigenschaften natürlicher

Systeme zu verstehen. Die gewonnenen Erkenntnisse werden in der Entwicklung neuartiger, der Natur abgeschauter Materialoberflächen einer technischen Anwendung zugänglich gemacht. Ein weiterer Schritt wird sein, Oberflächenmuster nachzubauen und die Eigenschaften dieser Kopien zu testen (in Zusammenarbeit mit R. Hilpert und J. Ritter, Daimler-Chrysler Forschungszentrum Ulm). Im Rahmen des Projekts wird dafür eine Kunstharz-Abdrucktechnik weiterentwickelt. Mögliche Anwendungsbereiche sind die Feinstmechanik, die Entwicklung oberflächenaktiver Verbundwerkstoffe, aber auch die Schädlingsbekämpfung (*Baur, Gorb, Jiao, Kastner, Niederegger, Vötsch*).

#### *Genetische Analyse des Hör- und Gleichgewichtssystems beim Zebrafisch*

Die Entschlüsselung der Funktion des Ohrs war in den letzten beiden Jahrzehnten Gegenstand intensiver Forschungen. Um leiseste Geräusche bei sehr hohen Frequenzen wahrnehmen zu können, hat das Ohr eine sehr komplexe Struktur entwickelt. Das Verständnis der Vorgänge in der Cochlea hat sich als große Herausforderung erwiesen. Daher ist es umso faszinierender, dass die sensorische Haarzelle, die Rezeptorzelle des Hör- und Gleichgewichtssystems, auf zellulärer Ebene ebenso komplex ist.

Es wird angenommen, dass sensorische Haarzellen und auch andere sensorische Rezeptorzellen, wie Photorezeptoren und Geruchsrezeptoren, aus einer gemeinsamen cilientragenden Vorläuferzelle hervorgegangen sind. Es bestehen jedoch, abgesehen von den Cilien, die sich an der apikalen Oberfläche der sensorischen Haarzellen befinden, kaum Ähnlichkeiten zu den anderen beiden Rezeptorzelltypen. Die sensorischen Haar-