

HAFTUNG UND FORTBEWEGUNG:  
KONTROLLMECHANISMEN VON  
ADHÄSIONSKRÄFTEN BEI AMEISEN

Dissertation zur Erlangung des  
naturwissenschaftlichen Doktorgrades  
der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg

vorgelegt von  
Thomas Endlein  
(Rothenburg ob der Tauber)

Würzburg 2007

Eingereicht am: .....

Mitglieder der Promotionskommission:

Vorsitzender: .....

Gutachter: Dr. habil. Walter Federle

Gutachter: Prof. Dr. Wolfgang Rössler

Tag des Promotionskolloquiums: .....

Doktorurkunde ausgehändigt am: .....

## EIGENE PUBLIKATIONEN

---

- ENDLEIN, T. & FEDERLE, W., 2004. Locomotion and adhesion: tarsal attachment control in ants. In I. Boblan & R. Bannasch, editors, *First International Industrial Conference Bionik 2004*, volume 249 of 15, pages 101–109. BIONIKON, Fortschritt-Berichte VDI.
- ENDLEIN, T. & FEDERLE, W., 2005. Locomotion and adhesion: Effects of surface texture, load and inverted running on gait kinematics and tarsal control. In *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, volume 141, pages S152–S153.
- ENDLEIN, T. & FEDERLE, W., 2007a. To stick and not getting stuck: detachment control in ants. In *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, volume 146, pages S121–S122. Abstracts of the Annual Main Meeting of the Society for Experimental Biology, Glasgow, Scotland.
- ENDLEIN, T. & FEDERLE, W., 2007b. Walking on smooth or rough ground: passive control of pretarsal attachment in ants. *Journal of Comparative Physiology*, submitted.
- FEDERLE, W. & ENDLEIN, T., 2004. Locomotion and adhesion: dynamic control of adhesive surface contact in ants. *Arthropod Structure & Development*, 33:67–75.
- FEDERLE, W., ENDLEIN, T., & BRÜNING, T., 2007. Locomotion and adhesion in arboreal ants. In *Abstracts of the Annual Main Meeting of the Society for Experimental Biology*, volume 146 of 1, page S145. Society of Experimental Biology, Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology.



*»Von jeher hat es die Bewunderung der Forscher erregt, dass es den Insecten möglich ist, an glatten Pflanzentheilen, ja sogar an senkrechten Glasscheiben, wie wir dieses bei unsern Stubenfliegen täglich beobachten können, umherzuwandern. Sehr verschiedene Ansichten sind hierüber geäußert und sonderbarer Weise scheint die richtige die älteste zu sein.«*

—  
H. Dewitz (1884)

## DANKSAGUNG

---

Mein Dank gilt vorrangig Dr. Walter Federle. Natürlich für die Bereitstellung des Themas, doch mehr noch für seine herausragend gute und stete Betreuung. Seine Begeisterung für das Thema sprang von Anfang an auf mich über und endete bei uns beiden selbst nach einigen Jahren Arbeit am Fuß eines kleinen Insektes nicht. Seine Ideen waren immer Ansporn und Herausforderung zugleich.

Des Weiteren danke ich der gesamten Arbeitsgruppe, welche mich in vielerlei Hinsicht unterstützt hat. Besonderer Dank gilt hierbei Patrick Drechsler für die Hilfe bei MATLAB und L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X. Kerstin Tüchert und Monika Frey danke ich für ihre tollen Beiträge zu meinem Projekt. Weiterhin danke ich Sandra Ulmann für die Unterstützung bei der Digitalisierung vieler Videoaufnahmen.

Martin Endlein, Nanna Hacker, Jan-Hennig Dirks, James Bullock und Chris Clemente möchte ich herzlichst für die Durchsicht des Manuskriptes und die konstruktiven Verbesserungen danken.

Die Arbeit wurde durch ein Stipendium zur Förderung des wissenschaftlichen und künstlerischen Nachwuchses an der Universität Würzburg (2003–2005) und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Sonderforschungsbereich 567, 2005–2007) finanziell unterstützt.



## SUMMARY

---

Natural adhesive pads outperform technical adhesives in many aspects: they can stick to almost every surface, they have self-cleaning capabilities and are highly dynamic and versatile in their adhesive strength. Animals walking with adhesive pads have to vary their adhesion with each step in order to adhere safely yet have to detach their feet quickly and effortlessly. How can these animals control their attachment whilst walking upright or upside down, on different surface roughnesses or when carrying additional loads?

Weaver ants (*Oecophylla smaragdina*) have foldable adhesive pads (arolia) at the tip of their feet, which are relatively large compared to other Hymenoptera. They use their pads to adhere to slippery leaf surfaces when they construct their nests in the tree canopy. Since these ants are both good runners and are capable of generating adhesive forces of more than 100 times their own body weight, they form a good model to study the conflict between locomotion and adhesion. In my thesis I have focused on the control mechanisms of adhesion at several hierarchical levels, from body kinematics to leg posture to the mechanics of the adhesive pad itself.

In the first part of my studies, manipulation experiments on the claw flexor tendon revealed the complex inner mechanics of the pretarsus. A pull on the tendon elicited a coordinated sequence of movements where the arolium moved *after* the flexion of the claws. When ants run on rough surfaces the contraction of the muscle is stopped mechanically by the interlocking of the claws and prevents the unfolding of the arolium. Claw amputation experiments on walking ants confirmed that the mechanical control of the arolium depended on surface roughness. The unfolding of the arolium also varied with the load acting on the ants. When ants walked upright their pads were never engaged. When they walked in an upside down manner they used only a fraction of their possible contact area and increased their pad contact area when they carried additional loads. Ants adapted the pad contact size actively by a contraction of the claw flexor muscle and/or passively by a proximal pull on the leg.

The passive unfolding mechanism of the pads is decoupled from a neuronal control and therefore can be very fast. In experiments where

the substrate were displaced rapidly it caused a sudden unfolding of the arolium. The arboreal Weaver ants may use this as a safety mechanism to cling onto the leaves when heavy raindrops or wind gusts shake the substrate. Despite the large size of the arolium in Weaver ants, both the active and passive unfolding required less force than the measured for the smaller pads of a ground living species. The economical unfolding might help the ants to keep the pads unfolded over longer periods, for instance when they keep prey insects down, carry them or when they hold leaves in place for their nest construction.

Kinematic studies revealed that movements of the legs can influence the attachment and detachment of the pads in normal walking and when they carried loads. Ants prevented peeling of their pads by reducing the angle of the tarsus to the surface. Like peeling off an adhesive tape, the pull-off forces depend on the angle of pulling. However, experiments showed that ants quickly detach from a surface when the angle of their tarsus reaches an upper range of angles. By varying the tarsus angle slightly, ants may switch easily between attachment and detachment. Recording of ground reaction forces revealed another detachment mechanism. Walking ants unloaded their feet by distally pushing the leg in order to allow a passive recoil of the tarsus and the self-elastic arolium. Both mechanisms (peeling and unloading) were used in the three leg pairs to a different extent.

Running upside down also changed the walking pattern. Ants kept more feet in simultaneous surface contact and walked more slowly. When ants carried loads upside down they compensated for tipping moments of the body, by varying the footfall positions.

In summary, Weaver ants can control their attachment on different hierarchical levels and combine neuronal and passive mechanisms in an elegant way. The results shown here for Weaver ants are exemplary for all animals walking with adhesive pads and may provide insights for equipping climbing robots with artificial pads.



## ZUSAMMENFASSUNG

---

Natürliche Haftsysteme übertreffen technische Kleber in mehreren Aspekten: Sie haften auf nahezu allen Oberflächen, sind selbstreinigend und sind in ihrer Haftstärke dynamisch kontrollierbar. Für Tiere mit Haftorganen ist deren Kontrolle eine Grundvoraussetzung für effiziente Lokomotion. Wie können Tiere gut an Oberflächen haften und gleichzeitig schnell laufen? Wie werden Haftorgane kontrolliert, um auf rauen oder glatten Oberflächen senkrecht oder kopfüber zu haften und wieder loszulassen? Die vorliegende Arbeit untersucht am Beispiel von Weberameisen (*Oecophylla smaragdina*), welche Kontrollmechanismen Insekten verwenden, um den Konflikt zwischen Haftung und Fortbewegung zu bewältigen.

Weberameisen besitzen an ihren Füßen zwischen den Krallen ein entfaltbares Haftorgan (Arolium), welches im Vergleich zu anderen Hymenopteren stark vergrößert ist. Ihre enormen Haftkräfte (mehr als das 100-fache ihres Körpergewichtes) werden hauptsächlich eingesetzt, um Blätter für ihren Nestbau in den Baumkronen zusammenzuziehen. Sie sind Meister der Haftung und gute Läufer zugleich und eignen sich daher sehr gut als Modellsystem. In der Arbeit wurde die Wechselwirkung von Haftung und Bewegung auf mehreren hierarchischen Ebenen untersucht, vom gesamten Körper über die Beine bis zum Haftorgan selbst. Es zeigte sich, dass Kontrollmechanismen auf allen drei Ebenen vorliegen.

Im ersten Teil der Arbeit wurde durch Manipulationen an der Krallenziehersehne die komplexe innere Mechanik des Prätarsus aufgeklärt. Es zeigte sich, dass die Bewegungen von Tarsus, Krallen und Arolium in einer koordinierten Reihenfolge erfolgten. Durch Amputationen der Krallenspitzen an lebenden Ameisen konnte bestätigt werden, dass die Entfaltung des Aroliums durch das Verhaken der Krallen auf rauen Oberflächen mechanisch eingeschränkt wird. Der Einsatz des Aroliums war auch abhängig von der Oberflächenorientierung. Weberameisen setzten ihr Haftorgan beim aufrechten Laufen überhaupt nicht ein, beim Kopfüberlaufen auf glatten Oberflächen wurde dagegen nur ein Bruchteil der maximal möglichen Haftkontaktfläche entfaltet. Die Versuche zeigten, dass Ameisen die Entfaltung des Aroliums entweder aktiv, d. h. durch Kontraktion des Krallenziehermuskels, oder passiv

durch Zugbewegungen des Tarsus graduell variieren. Beide Mechanismen werden von den Ameisen verwendet, um die ansonsten klein gehaltene Haftkontaktfläche bei Bedarf (z. B. bei Zusatzbelastungen) zu vergrößern.

Die passive Entfaltung ist von der neuromuskulären Kontrolle entkoppelt und unterliegt somit nicht den Zeitverzögerungen von Reflexreaktionen. Durch plötzliche laterale Verschiebung der Lafoberfläche durch einen Stoß konnte eine schlagartige Ausfaltung der Arolien ausgelöst werden, die wesentlich schneller ablief als alle bekannten Reflexreaktionen. Dies kann als Sicherheitsmechanismus interpretiert werden, womit sich die Ameisen bei starken Erschütterungen der natürlichen Laufsubstrate (Blätter) durch Windstöße oder Regentropfen festhalten können. Sowohl Kraftmessungen an der Krallenziehersehne, welche die Kontraktion des Krallenziehermuskels nachahmten als auch Reibungskraftmessungen zur passiven Entfaltung des Aroliums zeigten, dass Weberameisen im Vergleich zu einer bodenlebenden Ameise ihre Haftorgane leichter entfalten konnten. Dies erleichtert es ihnen, ihre Haftorgane über lange Zeit im entfalteten Zustand zu halten, wie es beispielsweise beim Nestbau erforderlich ist.

Mit Hilfe von dreidimensionalen Kinematikstudien konnte gezeigt werden, dass Weberameisen durch Änderungen des Beinwinkels zur Oberfläche das Schälverhalten der Haftorgane beeinflussen. Ein flacherer Winkel verhinderte das Abschälen der Haftorgane während der Standphase oder beim Tragen von Zusatzlasten; ein steilerer Tarsus hingegen erleichterte das Abschälen während der Ablösephase. Dieses Verhalten wurde mit dem Modell eines Klebebandes verglichen. Allerdings veränderten sich die Haftkräfte in einem bestimmten Winkelbereich deutlich stärker, als die Schältheorie es vorhersagen würde. Die starken Unterschiede in der Haftkraft an dieser Schwelle sind jedoch biologisch sinnvoll und werden wahrscheinlich von den Ameisen verwendet, um schnell zwischen Haften und Lösen zu wechseln. Messungen der Bodenreaktionskräfte zeigten einen weiteren Ablösemechanismus: Während der Ablösephase wird durch distales Schieben des Beines das Haftorgan entlastet und so eine passive Rückfaltung des Aroliums erlaubt. Beide Ablösemechanismen (Schälen und Entlasten) wurden für einzelne Beinpaare im unterschiedlichen Ausmaß von den Ameisen verwendet.

Eine Umorientierung zur Schwerkrafttrichtung, z. B. beim Kopfüberlaufen, hatte auch Einfluss auf das Laufmuster und die Beinstellung relativ zum Körperschwerpunkt. Die Ameisen passten beim Kopf-

überlaufen ihren Gang so an, dass sie mehrere Beine gleichzeitig in Bodenkontakt hielten und langsamere und kürzere Schritte machten. Entstandene Drehmomente beim Tragen von Zusatzlasten wurden durch gezielte Änderungen der Beinpositionen ausgeglichen.

Meine Arbeit zeigt, dass Insekten die Oberflächenhaftung auf verschiedenen hierarchischen Ebenen mit Hilfe verschiedener Anpassungen kontrollieren und dabei elegant neuromuskuläre Steuerungen mit rein passiven Mechanismen vereinigen. Die hier für Weberameisen exemplarisch untersuchten Effekte sind von allgemeiner Bedeutung für alle Tiere, die sich mit Hilfe von Haftorganen fortbewegen. Ein Verständnis der Mechanismen, mit denen Insekten Haftung dynamisch kontrollieren, könnte wichtige Anregungen für die Entwicklung von kletterfähigen Laufrobotern liefern.



# INHALTSVERZEICHNIS

---

1	Einleitung	1
1.1	Das Problem der unsteten Lokomotion	1
1.2	Die Evolution von Haftorganen	2
1.3	Der Tarsus der Hymenopteren	7
1.3.1	Krallen	9
1.3.2	Haftorgan	9
1.3.3	Haftflüssigkeit	11
1.4	Wie haften Haftorgane?	14
1.5	Wie können Haftkräfte reguliert werden?	16
1.6	Neuronale und mechanische Kontrolle der Lokomotion	18
1.6.1	Neuronale Feedback-Kontrolle über Mechanosensoren	18
1.6.2	Feed-forward- und mechanische Kontrollen	20
1.7	Relevanz und Motivation der vorliegenden Arbeit	21
2	Material und allgemeine Methoden	25
2.1	Weberameisen	25
2.2	Betäubung der Ameisen	27
2.3	Verwendete Videokameras	28
2.4	Auflichtbeleuchtung	28
2.5	Bildanalyse	29
2.6	3D-Rekonstruktion	30
2.7	Kraftmessungen	31
2.8	Motorbühne	33
2.9	Statistik	33
3	Kontrolle von Haftung auf der Ebene des Prätarsus	35
3.1	Analyse der Unguitraktormechanik	35
3.1.1	Material und Methoden	35
3.1.2	Ergebnisse	37
3.2	Proximater Mechanismus der Aroliumentfaltung	41
3.3	Mechanische Kontrolle des Aroliumeinsatzes	43
3.3.1	Überprüfung der mechanischen Kontrolle durch Krallenamputationen	43

3.3.2	Überprüfung der mechanischen Kontrolle durch Messung des Tarsuswinkels	46
3.4	Kraftmessungen an der Krallenziehersehne	47
3.4.1	Material und Methoden	48
3.4.2	Ergebnisse	48
3.5	Passive Entfaltung des Aroliums	50
3.5.1	Material und Methoden	52
3.5.2	Ergebnisse	53
3.6	Reaktion auf plötzliche Erschütterungen	56
3.6.1	Material und Methoden	56
3.6.2	Ergebnisse	57
3.7	Dynamische Anpassungen der Haftkontaktfläche	59
3.7.1	Material und Methoden	59
3.7.2	Ergebnisse	60
3.8	Diskussion	67
3.8.1	Innere Mechanik des Unguitraktorkomplexes	67
3.8.2	Kraftmessungen bei einer aktiven und passiven Aroliumentfaltung	71
3.8.3	Reaktion auf plötzliche Stöße	74
3.8.4	Kontrolle der Haftkontaktfläche bei Beladung und geänderter Lauforientierung	76
4	Kontrolle von Haftung auf der Ebene der Beine	79
4.1	Qualitative Beschreibung der Tarsusbewegungen	80
4.1.1	Material und Methoden	80
4.1.2	Ergebnisse	80
4.2	Quantitative Erfassung der Tarsusbewegungen	82
4.2.1	Material und Methoden	83
4.2.2	Ergebnisse	84
4.3	Schälrichtungen des Aroliums	86
4.3.1	Material und Methoden	86
4.3.2	Ergebnisse	87
4.4	Das Klebebandmodell	89
4.5	Abhängigkeit der Adhäsionskraft vom Tarsuswinkel	92
4.5.1	Material und Methoden	92
4.5.2	Ergebnisse	94
4.6	Bodenreaktionskräfte laufender Ameisen	100
4.6.1	Material und Methoden	100
4.6.2	Ergebnisse	102
4.7	Kraftverteilung an den Haftflächen	105

4.7.1	Kraftverteilung beim beabsichtigten Lösen	105
4.7.2	Ablösevorgang beim forcierten Abreißen des Haftkontaktes	107
4.8	Diskussion	110
4.8.1	Bewegungen der Tarsalsegmente und Dynamik der Haftkontaktfläche während der Ablösephase	110
4.8.2	Umverteilung der Haftkräfte durch Änderung des Tarsuswinkels	112
5	Kontrolle von Haftung auf der Ebene des Körpers	117
5.1	Gangmuster in Abhängigkeit der Lauforientierung	118
5.1.1	Material und Methoden	118
5.1.2	Ergebnisse	118
5.2	Änderung der Beinpositionen	120
5.2.1	Material und Methoden	121
5.2.2	Ergebnisse	122
5.3	Diskussion	125
5.3.1	Änderungen der Laufkinematik in Abhängigkeit der Lauforientierung und Oberflächeneigenschaften	125
5.3.2	Änderungen der Fußpositionen beim Tragen von Lasten	127
6	Zusammenfassende Diskussion	131
7	Literaturverzeichnis	137
A	Appendix	187

## EINLEITUNG

---

### 1.1 DAS PROBLEM DER UNSTETEN LOKOMOTION

Eine charakteristische und definierende Eigenschaft von Tieren gegenüber Pflanzen und Pilzen ist ihre aktive Fortbewegung. Sie ermöglicht optimale Habitate für Nahrung und Paarungspartner aufzusuchen und vor Fressfeinden zu fliehen. Im Laufe der Evolution haben sich Fortbewegungsarten wie Schwimmen, Fliegen, Laufen, Springen und Kriechen mit einigen (unterrepräsentierten) Zwischenformen wie z. B. Gleiten, Hangeln, Undulieren, Rudern und die Rückstoßbewegung entwickelt (für eine Übersicht siehe [Biewener, 2003](#); [Full, 1997](#)). An Land ist das Fliegen und Laufen am häufigsten verbreitet, und vor allem Insekten nutzen beide Arten. Der Flug ermöglicht ihnen, lange Strecken schnell zurückzulegen, wohingegen die pedale Lokomotion notwendig ist, um sich z. B. im dichten Grasland oder unterirdisch zu bewegen. Gegenüber dem Springen und Kriechen, oder den in der Technologie häufig verwendeten Rädern, bietet die Fortbewegung auf Beinen den entscheidenden Vorteil, sich schnell und effizient in unwegsamem Gelände über Hindernisse fortzubewegen, zu klettern oder sogar kopfüber zu haften. Zudem kann pedale Lokomotion dynamisch stabil sein und trotzdem gute Manövrierbarkeit erzielen ([Full et al., 2002](#)). Ein wichtiger Nachteil gegenüber der Verwendung eines kontinuierlichen Vortriebes durch Räder ist jedoch die unstete, asymmetrische Fortbewegung.<sup>1</sup>

Eine Fortbewegung des Körpers ist als eine Relativbewegung zum umgebenden Medium definiert. Beim Schwimmen und Fliegen wird der Körper durch einen Flossen- oder Flügelschlag gegen das umgebende viskose Medium fortbewegt; bei der Rückbewegung der Flügel muss dann deren Fläche senkrecht zur Fortbewegungsrichtung verkleinert werden, um weniger Widerstand zu bieten ([Daniel, 1984](#)). Beim Laufen verhält es sich analog. Hier wird der Körper mit Hilfe der Reibungskraft (Kraft parallel zur Oberfläche) der Füße gegen den

---

<sup>1</sup> Durch die Versorgung des Gewebes ist eine kontinuierliche Rotation um eine feste Achse in den meisten biologischen Systemen ausgeschlossen ([LaBarbera, 1983](#)). Rotationsartige Antriebe sind einzig für die Geißeln von Flagellaten bekannt ([Berg und Anderson, 1973](#); [Hilmen und Simon, 1976](#)).



Untergrund fortbewegt. Bei der Rückführung der Füße muss der Bodenkontakt wieder gelöst werden, indem auch hier die Fläche gegen das Medium (hier der Untergrund) verkleinert wird. In allen Fällen verhalten sich die Extremitäten also bei der Vor- bzw. Rückbewegung asymmetrisch, in einem ständigen Wechsel zwischen dem Auf- und Abbau der (Kontakt-)Fläche. Die daraus entstehenden Probleme sind von fundamentaler Natur und müssen durch entsprechende Mechanismen kontrolliert werden.

Für eine ökonomische Fortbewegung muss die Größe des Widerstands gegen das Medium genau reguliert werden. Ähnlich der Reibung eines Reifens auf einer Straße darf diese nicht zu klein ausfallen, um den Wagen vorwärts zu bewegen; andererseits würde eine zu große Haftung ein „Kleben“ des Reifens bewirken (Radhakrishnan, 1998). Diese Balance wird im wahrsten Sinne des Wortes noch schwieriger, wenn man die Lokomotion in arborealen Habitaten betrachtet (Cartmill, 1979, 1985). Ein sicherer Griff oder der Halt zum Substrat ist dort oft lebensnotwendig, sodass neben Reibungskräften auch mit Haftkräften (senkrecht zum Substrat) umgegangen werden muss. Die Problematik verschärft sich sogar noch für Tiere, welche kopfüber laufen können. Diese müssen ihre Haftorgane extrem gut kontrollieren, um einerseits schnell und effizient auf den Oberflächen zu laufen, andererseits beim Loslösen der Beine nicht abzustürzen<sup>2</sup>. Des Weiteren kann man bei vielen Insekten beobachten, dass diese sogar Lasten kopfüber tragen können. Es ist offensichtlich, dass hier neben dem dynamischen Auf- und Abbau der Haftfläche auch eine Abstimmung auf die zu kompensierenden Kräfte erfolgen muss.

## 1.2 DIE EVOLUTION VON HAFTORGANEN

Im Gegensatz zu den eher „kontinuierlichen“, zweidimensionalen Habitaten am Boden stellen arboreale Habitate für Tiere eine enorme Herausforderung an die Lokomotion (Cartmill, 1974). Tiere werden mit allen möglichen Substratorientierungen (Higham und Jayne, 2004; Irschick und Jayne, 1998; Jayne und Irschick, 1999), -dicken und -breiten konfrontiert (Lammers und Biknevicius, 2004; Spezzano und Jayne, 2004), müssen weite Lücken überwinden (Cannon und Leighton, 1993) und sich teilweise auf rutschigen Oberflächen festhalten. Daher haben

<sup>2</sup> Es haben sich auch Strukturen und Verhaltensweisen entwickelt, welche die Kosten eines Absturzes minimieren können (Oliver, 1951; Yanoviak et al., 2005; Young et al., 2002).

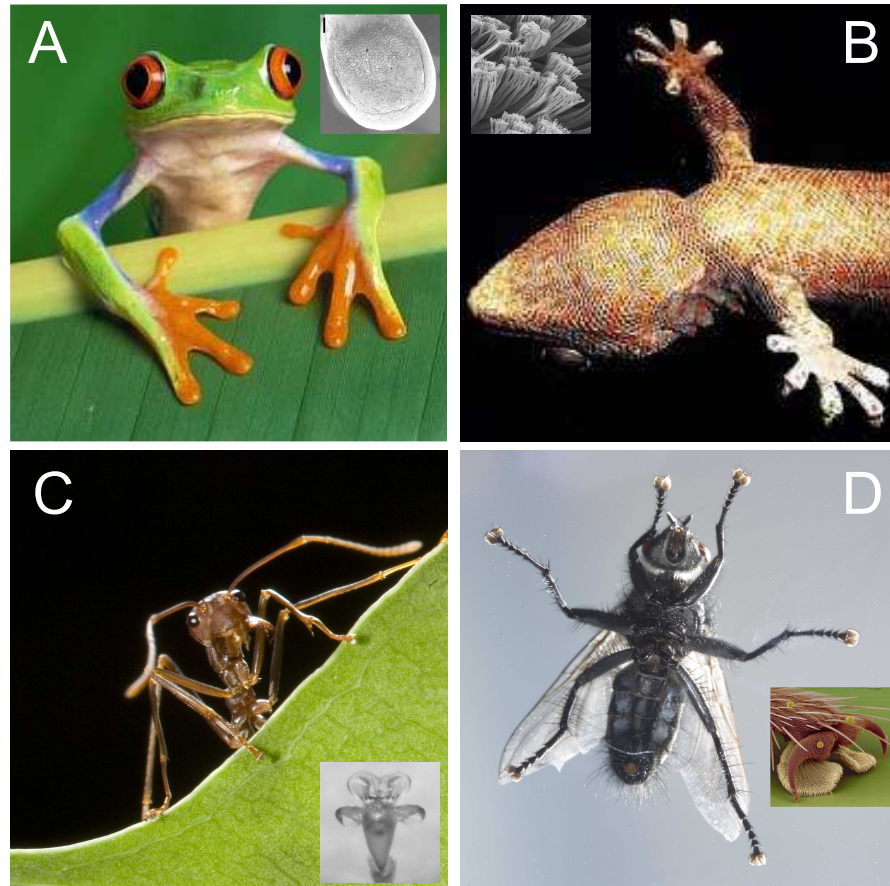
sich im Laufe der Evolution verschiedene Anpassungen im Körperbau (z. B. Verschiebung von Gelenkpositionen [Chan, 2007] oder Verlängerung von Extremitäten [Kohlsdorf et al., 2001; Spring, 1965; Zaaf und Damme, 2001]), der Physiologie (Muskelrekrutierung zum Klettern [Hirasaki et al., 2000; Jungers und Stern, 1980], CO<sub>2</sub>-Verbrauch [Full und Tullis, 1990; Lipp et al., 2005]) und Kinematik (Lemelin und Schmitt, 2007; Losos und Sinervo, 1989; Vanhooydonck und Damme, 2001, 2003) ergeben.

Um einen sicheren Halt zu gewährleisten, evolvierten entsprechende Haltestrukturen (Cartmill, 1979; Gorb und Beutel, 2001; Horn, 1972; Orivel et al., 2001). Weit verbreitet ist der Gebrauch von Krallen, die sich entweder in den Untergrund einsenken können oder sich gegen Unebenheiten der Oberfläche verhaken können. Dadurch, dass die Krallen durch ihre meist sichelförmige Geometrie hauptsächlich auf Zug wirken, ist ihr Einsatz allerdings eingeschränkt (Cartmill, 1979, 1985). Beim Aufwärtsklettern an vertikalen Flächen können meist nur die Vorberbeine entsprechend eingesetzt werden, beim Kopfüberlaufen auf flächigen Substraten die Beine stark zum Körper hin gezogen werden müssen, um genügend Reibungskraft aufzubringen. Auf glatten (und harten) Oberflächen finden sie dagegen keinen Halt und rutschen ab.

Natürliche, glatte Substrate finden sich neben glatt geschliffenen Steinoberflächen v. a. bei Blättern. Letztere Oberflächen bestehen meist aus auskristallisierten Wachsen und dienen vermutlich zunächst als Verdunstungsschutz und/oder UV-Schutz. Später fungierten sie zudem auch als mechanische Barriere gegen das Anhaften von pathogenen Pilzsporen (Beattie und Lindow, 1995; Blakeman, 1991; Braun und Howard, 1994; Schwab et al., 1995) oder herbivoren Insekten. Jedoch finden sich auch glatte oder sogar extra rutschige Oberflächen, um vorrangig den Halt von Insekten zu erschweren (für die Retention von Bestäubern u. a. nach Knoll [1926, 1930]; Singer [2002]; Vogel [1965]; für karnivore Pflanzen u. a. nach Bohn und Federle [2004]; Darwin [1875]; Gaume et al. [2002, 2004]; Juniper und Burras [1962]; Martin und Juniper [1970]; Newell und Nastase [1998]; Reut [1993]).

Als Gegenstrategie evolvierten entsprechend mehrmals parallel im Tierreich Haftorgane an den Füßen der Tiere (Abb. 1.1, Breidbach, 1980; Gorb und Beutel, 2001; Haas und Gorb, 2004; Noble und Jaeckle, 1928; Schliemann, 1983; Zani, 2000)<sup>3</sup>. Die Haftorgane mussten jedoch nicht

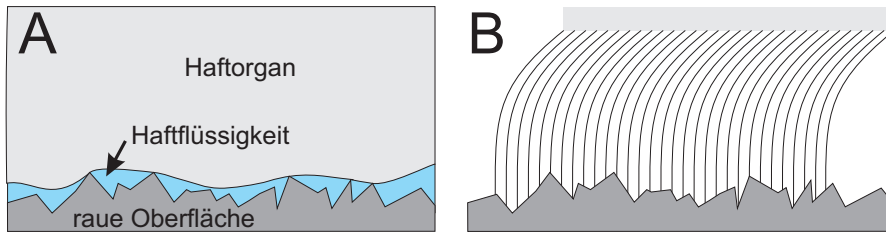
<sup>3</sup> Bei manchen Insekten findet man auch Haftorgane an den Antennen (Stork, 1981) oder am Abdomen (White und Carver, 1971).



**Abbildung 1.1:** Die enorme Variationsbreite an Haftorganen wird von arborealen Vertebraten wie Laubfröschen (A) und Geckos (B), jedoch vorwiegend von Insekten wie z. B. Ameisen (C) oder Fliegen (D) repräsentiert. Das kleine Inset zeigt das jeweilige Haftorgan in stärkerer Vergrößerung. Bild A: [www.wildbluemekalizard.com](http://www.wildbluemekalizard.com), Inset A: J. Smith; Bild und Inset B: K. Autumn; Inset C: S. Gorb

nur einen guten Halt auf den Oberflächen sichern (z. B. für viele Herbivoren nach Åhman, 1990; Brennan und Weinbaum, 2001; Eigenbrode und Espelie, 1995; Federle, 1999), sondern auch ein schnelles Entkommen vor Prädatoren ermöglichen (für Insekten u. a. nach Eigenbrode et al. [1996, 1995]; Eigenbrode [2004]; Eigenbrode und Kabalo [1999]; Eigenbrode et al. [1999]; Eisner und Aneshansley [2000]; für Echsen u. a. nach Autumn et al. [2000, 2002b]; Irschick et al. [1996]; Zani [2000]); es entstand demnach ein hoher Selektionsdruck auf sich schnell lösende, dynamische Haltestrukturen.

Haftorgane, die für die pedale Lokomotion eingesetzt werden, findet man v. a. bei den Arthropoden (bei Insekten und Spinnentieren), und bei zwei Vertebratengruppen (hauptsächlich Baumfrösche [Duellman und Trueb, 1985] und einigen arborealen Echsen, wie Gekkonidae, Scincidae und Polychridae nach Williams und Peterson [1982]; für eine Übersicht siehe Schliemann [1983]). Trotz des Vorkommens in so



**Abbildung 1.2:** Die zwei Grundtypen von Haftorganen im Tierreich. **A:** Glatte Haftorgane sind in ihrer Fähigkeit, den Oberflächenrauigkeiten zu folgen, limitiert. Die dadurch verminderte Haftkontaktfläche wird von den Tieren durch das Sekretieren einer Haftflüssigkeit (blau) kompensiert, welche die „Lücken“ auffüllt. **B:** Hafthaare können durch ihre Feinheit besser in Unebenheiten adhären und benötigen ab einem gewissen unteren Spitzendurchmesser keine Flüssigkeit mehr. Verändert nach Federle (2006).

unterschiedlichen Tiergruppen kann man die Haftorgane morphologisch in zwei Grundtypen einteilen: „glatte“ und „haarige“ Haftpolster (Abb. 1.2). Bei den glatten Haftsyste-men handelt es sich meist um sehr weiche Strukturen, die sich gut an gröbere Oberflächenrauigkeiten anpassen können. Kleinere Lücken können durch eine sekretierte Haftflüssigkeit ausgeglichen werden (eine nähere Beschreibung dieser Haftorgane findet sich in Abschnitt 1.3.2, Seite 9).

Die Haarsysteme dagegen bestehen aus Feldern vieler geordneter Einzelhaare. Die Haarenden können kreisrund bis spatelförmig verbreitert sein (Arzt et al., 2003; Betz, 2003; Spolenak et al., 2004; Stork, 1983a; Stork und Evans, 1976; Sukontason et al., 2006) oder sich in noch feinere Härchen höherer Ordnung verzweigen (sog. Setae bzw. Spatulae, Gao et al., 2005; Persson, 2007; Ruibal und Ernst, 1965). Geckos sind die größten Tiere mit ausgeprägten Haftorganen und Rekordhalter in der Anzahl der Hafthaare. Nach Autumn und Peattie (2002) besitzt ein ausgewachsener Tockay-Gecko (*Gecko gecko*) mehr als 6.5 Milliarden Einzelhafthaare. Des Weiteren können sich mehrere Haftorgane an einem Bein befinden (z. B. bei Käfern nach Betz (2003), bei Spinnen nach Niederegger und Gorb (2006) oder glatte Haftorgane bei Schaben, Arnold (1974); Roth und Willis (1952)) und sogar glatte und haarige Haftorgane gemischt an einem Bein gleichzeitig vorkommen (z. B. glattes Arolium und Haarfelder an den Tarsalgliedern bei Stabheuschrecken) oder während verschiedener Entwicklungsstadien differieren (Käferlarven besitzen beispielsweise glatte Haftorgane, deren Imagines dagegen haarige; Zurek et al., 2007). Die Verteilung und Anordnung einzelner Haftorgane bzw. die Ausgestaltung der Einzelstrukturen ist sehr divers und schematisch für verschiedene Insektenordnungen in Beutel und Gorb (2001) und Gorb und Gorb (2002)

dargestellt (siehe auch Breidbach, 1980; Nachtigall, 1974; Schliemann, 1983).

Hymenopteren und einige andere Insektenordnungen besitzen Haftorgane, welche ein- und ausfaltbar sind ([Holway, 1935]; für Hymenopteren nach Snodgrass [1956], für Thysanopteren nach Heming [1971], für Mecopteren nach Röder [1984], für Lepidopteren nach Faucheux [1985]).<sup>4</sup> Diese Beweglichkeit wirft die Frage auf, ob die Tiere die Größe der Haftorgane und somit die Kontaktfläche zum Untergrund variieren können. Wie anfangs erwähnt, ist die Kontrolle der Kontaktfläche zum Medium ein entscheidender Parameter für eine ökonomische Lokomotion.

Viele Bienen und Wespen können gut kopfüber auf glatten Oberflächen laufen, jedoch ist ihre Haftfähigkeit meist auf das Halten ihres eigenen Körpergewichtes beschränkt (Baur und Gorb, 2002). Dagegen können viele Ameisen Lasten mit einem Vielfachen des Körpergewichtes beim Sammeln und Eintragen von Nahrung bewältigen (Brainerd, 1994; Federle et al., 2000a,b; Hölldobler und Wilson, 1990; Lutz, 1929; Wojtusiak et al., 1995). Ein herausragendes Beispiel stellen die tropischen Weberameisen (Gattung *Oecophylla*) dar. Ihre Haftorgane sind im Vergleich zu anderen Ameisenarten deutlich vergrößert (Abb. 1.4 G und H; siehe auch Federle, 2002; Orivel et al., 2001), was sie befähigt, außerordentliche Haftkräfte aufzubauen (Wojtusiak et al., 1995). Federle et al. (2000b) zeigten, dass eine einzelne Arbeiterin mehr als das 100-fache ihres Körpergewichtes kopfüber auf einer glatten Oberfläche halten kann (Abb. 1.3; 2–3-faches Körpergewicht für Fliegen nach Walker et al. [1985]; Wigglesworth [1987], 10–20-faches Körpergewicht für Aphiden nach Dixon et al. [1990]; Lees und Hardie [1988], 30–60-faches Körpergewicht für ausgewählte Käfer nach Eisner



**Abbildung 1.3:** Eine Weberameise hält das 100-fache ihres Körpergewichtes kopfüber auf einer glatten Oberfläche.

<sup>4</sup> bei Aphiden sind ausstülpbare Pulvilli („Sohlenbläschen“) beschrieben worden (Buckton, 1876; Dixon et al., 1990; Uichanco, 1921; Weber, 1930; White und Carver, 1971).

und Aneshansley [2000]; Stork [1983a]; Tüchert [2007], geschätzte Kraft für vollen Kontakt aller Adhäsionshaare für eine Spinne nach Kesel et al. [2004] etwa 170-faches Körpergewicht). Trotz dieser enormen Haftleistungen bleiben die Tiere natürlich nicht auf den Oberflächen haften, sondern laufen scheinbar „müheless“ auf den Oberflächen umher; ganz offensichtlich muss hier eine gut funktionierende Kontrolle der Haftkräfte vorliegen.

### 1.3 DER TARSUS DER HYMENOPTEREN

Die Beine der Weberameisen gliedern sich wie alle Insektenextremitäten prinzipiell in Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und Tarsus (Abb. 1.4A). Vorder-, Mittel- und Hinterbeine sind ähnlich strukturiert, die Vorderbeine sind jedoch etwas kürzer als die Mittel- und Hinterbeine. Der Tarsus besteht aus fünf Tarsalsegmenten (hier mit „Ta1“ bis „Ta5“, von proximal nach distal, benannt), röhrenförmige, harte Kutikulasegmente, welche gelenkig durch weichere Intersegmentalhäute miteinander verbunden sind. Femur, Tibia und Ta1 sind verlängert, sodass die Beine insgesamt lang und filigran wirken. Die Gelenke der Tarsalsegmente besitzen zueinander einen aktiven Freiheitsgrad für Drehbewegungen in der Sagittalebene („Scharnier-Gelenk“). „Überhänge“ an den dorsalen Enden der Segmente blockieren weitgehend eine Bewegung nach dorsal, sodass eine Anspannung des Unguitraktormuskels zu einem Abknicken der Tarsuskette nach ventral führt (Frantsevich und Gorb, 2004; Niederegger und Gorb, 2003). Eine solche Kontraktion bewirkt auch eine translatorische Bewegung der Tarsalsegmente ineinander, wodurch sich die gesamte Tarsalkette dabei etwas versteift (Frantsevich und Gorb, 2004).

In Femur, Tibia und Ta1 inserieren antagonistische Muskelpaare für die Flexion und Retraktion der entsprechenden Beinsegmente (Frantsevich und Gorb (2004); Abb. 1.4B), Ta2–Ta5 sind frei von Muskeln. Am letzten Tarsomer Ta5 werden die Krallen und das Haftorgan über einen dreiteiligen, in Femur und Tibia liegenden Muskel (Retractor unguis, Prätarsus-Flexor oder Unguitraktor-Muskel) bewegt.<sup>5</sup> Dieser entlässt eine entsprechend lange Sehne durch das gesamte Bein, bis hin zu der sog. Unguitraktorplatte im Prätarus (Goel, 1972; Gorb, 1996). Diese stark sklerotisierte Platte (Goel, 1972) kann *in vivo* mit Hilfe von

<sup>5</sup> Die verwendeten Termini sind weitgehend an Woodworth (1908), Uichanco (1921), Snodgrass (1935) und Dashman (1953a) orientiert, die als erste detailliertere Anatomiestudien des Insektentarsus verfassten.

starkem Durchlicht sichtbar gemacht werden (Abb. 1.4B).<sup>6</sup> Die Platte ist mit der Krallenbasis und einer weiteren sklerotisierten Struktur (Planta) beweglich verbunden, welche schließlich den Arcus bewegt. Der Arcus ist eine U-förmige Struktur im Aroliumsack. Eine Rotation des Arcus bedingt die Entfaltung des Aroliums zur Oberfläche und unterstützt durch seine besondere Geometrie eine laterale Verbreiterung des Aroliums nach Oberflächenkontakt (Federle et al., 2001; Frantsevich und Gorb, 2002). Der Ein- und Ausfaltmechanismus des Aroliums ist eine Besonderheit der Hymenopteren und ist daher Gegenstand der nachfolgenden Untersuchungen (Abschnitt 3.1, Seite 35).

Bei der Kontraktion des Krallenziehers werden die Krallen gebeugt und das Haftorgan entfaltet; die Segmente Ta2 bis Ta5 werden dabei nur passiv mitbewegt (Federle et al., 2001; Frantsevich und Gorb, 2004; Radnikow und Bässler, 1991; Walther, 1969). Dadurch, dass der Muskel weit proximal im Bein liegt, wird träge Masse im distalen Beinabschnitt vermieden, was das Beschleunigen und Abbremsen der Füße beim Laufen erleichtert. Die Aufteilung des Muskels in drei separate Einheiten unterstützt dieses Konzept. Nach Radnikow und Bässler (1991) bewegen die zwei kleineren, mehr distal gelegenen Einheiten den Prätarsus für eine moderate Flexion. Die Hauptkraft wird von dem proximal (im Femur) gelegenen Muskel erzeugt, um die Krallen vollständig zu beugen und mit ihrer Hilfe sicheren Halt zu gewährleisten.

Da ein Antagonist des Flexormuskels fehlt, müssen die Tarsomere, Krallen und das Haftorgan passiv zurückgeführt werden. Die Energie dafür kommt aus elastischen Elementen, die sich bei der Flexion des Krallenziehers verformen. Die Aroliumkutikula ist elastisch, die Krallen und die Tarsalsegmente werden über Resilin-Elastomere bewegt (Frantsevich und Gorb, 2002; Frazier et al., 1999; Gorb, 1996; Neff et al., 2000; Niederegger und Gorb, 2003; Sensenig und Shultz, 2002; Snodgrass, 1956). Dieses gummiartige Bio-Polymer ist unter UV-Anregung autofluoreszent und ist bei entsprechender Beleuchtung im Lichtmikroskop als hellblaue Struktur erkennbar (Abb. 1.4F; vgl. Kriterien für die Präsenz von Resilin nach Andersen und Weis-Fogh (1964)). Im Prätarsus ist v. a. die Krallenbasis und die Verbindung zwischen Unguitraktorplatte und Planta stark resilinhaltig. Zwischen den Tarsomeren, v. a. an der dorsalen Seite des Gelenkes zwischen Ta4 und Ta5 befinden sich Resilinligamente für die Rückstellung der Tarsalglieder

<sup>6</sup> Prätarsale Strukturen werden teilweise für Systematik verwendet (Wheeler et al., 1993) und schließen die Unguitraktorplatte als häufig vorkommendes Merkmal mit ein (Dashman, 1953b; Goel, 1972; Weirauch, 2005).

(siehe dazu Abb. 1.4E in dem vorliegenden Dokument oder Abb. 6 in [Frazier et al., 1999](#)).

### 1.3.1 *Krallen*

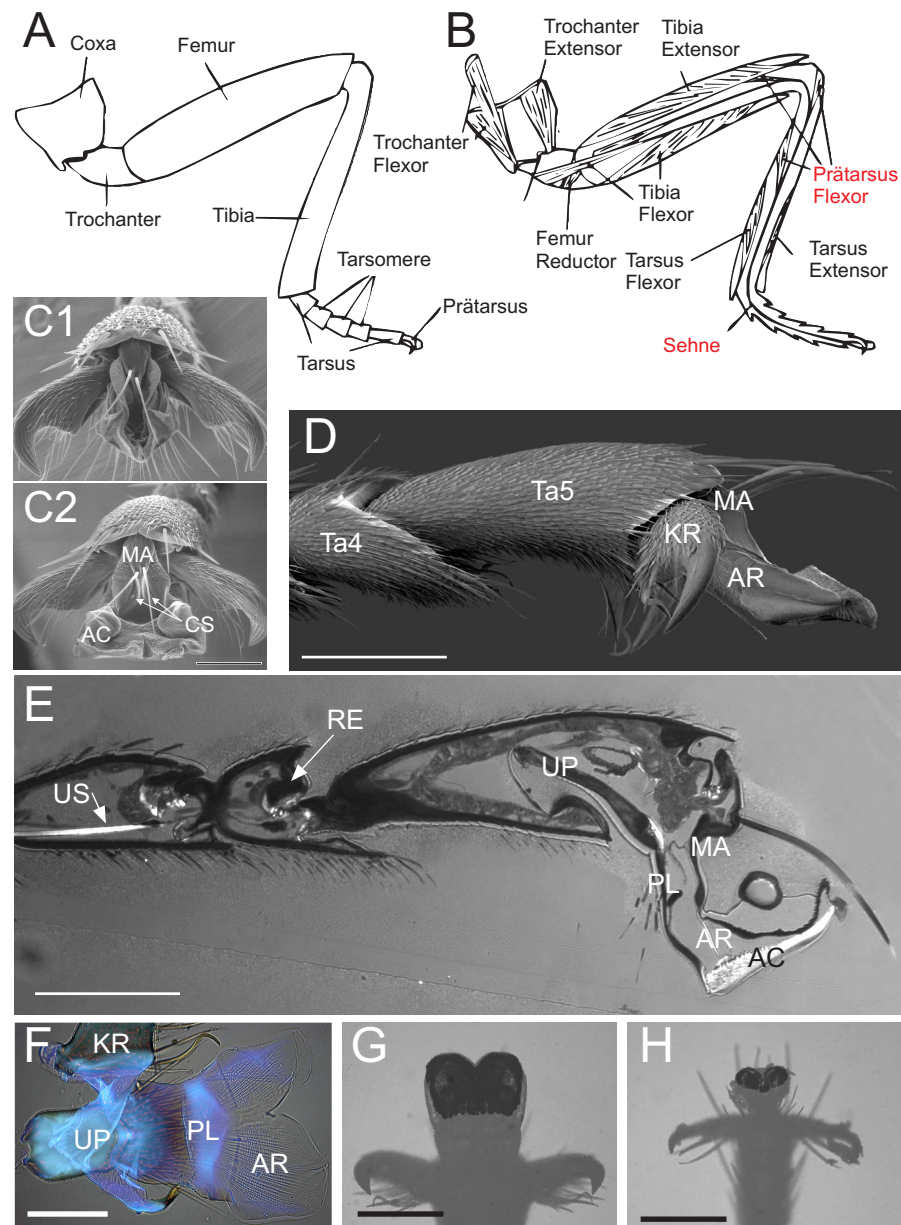
Als sehr ursprüngliches Merkmal besitzen nahezu alle Arthropoden Krallen, um diese an Vorsprüngen rauer Oberflächen verhaken zu können oder diese in weichen Untergrund zu inserieren. Für eine optimale Funktionalität sind die Krallen daher stark sklerotisiert, sichelförmig gebogen und spitz zulaufend. Abhängig von der Krümmung und der Spitze der Kralle greifen sie allerdings nur auf bestimmten Rauigkeiten<sup>7</sup> ([Dai et al., 2002](#)). In Abb. 1.5 ist schematisch ein Größenvergleich einer Weberameisenkralle zu einer Oberflächenrauigkeit von ca. 30 µm Korndurchmesser (Schleifpapier, Fa. ULTRATEC) gezeigt. Der innere Krümmungsradius der Kralle beträgt ca.  $42 \pm 7$  µm (Mittelwert von 7 Krallen einer Ameise), der äußere Krümmungsradius  $74 \pm 13$  µm, und der Krallenspitzendurchmesser  $\approx 2 \pm 1$  µm (aus lichtmikroskopischen Seitenaufnahmen abgeschätzt; Abb. 1.5). Nach [Dai et al. \(2002\)](#) sollten Krallen in etwa auf den Rauigkeiten greifen können, die mindestens eine mittlere Korngröße bzw. Rauigkeit des Krallenspitzendurchmessers aufweisen; daher sollten für Weberameisen Oberflächen mit einer Partikelgröße von  $< 2$  µm theoretisch rutschig sein. Eigene Beobachtungen an Weberameisen mit amputierten Haftorganen zeigten, dass bereits Oberflächen mit einer Rauigkeit von 5 µm Korndurchmesser rutschig sind (für Hornissen  $< 35$  µm nach [Frantsevich und Gorb, 2004](#)). Dies könnte damit zusammenhängen, dass bei vielen Individuen die Krallenspitzen abgenutzt oder abgebrochen waren.

### 1.3.2 *Haftorgan*

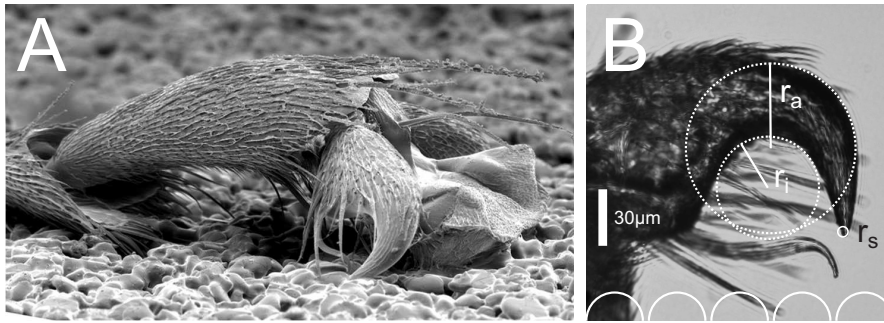
Das Haftorgan der Weberameisen (Arolium) besteht im wesentlichen aus einem dünnen, weichhäutigen kutikulären Sack, der mit einer hämolymphartigen Flüssigkeit gefüllt ist ([Federle et al., 2001](#)). Das sehr niedrige E-Modul der Kutikula im ventralen Bereich des Aroliums (27 kPa für Heuschrecken nach [Gorb et al. 2000](#); für mechanische Eigenschaften der Kutikula siehe [Vincent und Wegst 2004](#)) sorgt für eine genügende Ansmiegbarkeit an kleine Unebenheiten der Oberflächentopographie ([Chow, 2003](#); [Fuller und Tabor, 1975](#); [Persson und Gorb,](#)

<sup>7</sup> Einen evolutionären Vergleich der Krallenmorphologie bei arborealen Echsen liefert [Zani \(2000\)](#).





**Abbildung 1.4:** Morphologie und Anatomie des Weberameisenbeines. AC: Arcusarm, AR: Arolium, CS: campaniförmige Sensillen, KR: Krallen, MA: Manubrium, PL: Planta, Ta4: 4. Tarsomer, Ta5: 5. Tarsomer, UP: Unguitraktorplatte, US: Unguitraktorsehne. **A:** Schematische Gliederung einer Insektenlaufextremität (verändert nach Chapman, 1982). **B:** Schematischer Längsschnitt von A) mit Muskulanatomie. Der Unguitraktormuskel (Prätarsus-Flexor) und die Sehne sind farblich hervorgehoben. **C:** Frontalansicht des Prätarsus mit eingeklapptem (1) und ausgefaltetem (2) Arolium. REM-Aufnahme W. Federle. **D:** REM-Aufnahme des 4. und 5. Tarsomers einer Weberameise. Arolium im ausgefalteten Zustand. **E:** Sagittaler Dünnschnitt des distalen Tarsus unter UV-Beleuchtung. Schnitt W. Federle. **F:** Herauspräparierter Unguitraktor-Komplex unter einer Kombination von UV- und Durchlichtbeleuchtung. Blau gefärbte Strukturen indizieren die Präsenz von Resilin. Aufnahmen W. Federle. **G:** Ventrale Ansicht eines Weberameisentarsus (Hinterbein) mit entfaltetem Arolium in Oberflächenkontakt (dunkle Zone mit Hilfe von Auflichtbeleuchtung; Methode siehe Seite 28). **H:** wie G einer ähnlich großen Rossameise (*Camponotus floridanus*). Maßstab C, F 100 µm; D, E, G, H: 200 µm.



**Abbildung 1.5:** Größenvergleich der Weberameisenkralle zu einer rauhen Oberfläche: **A:** REM-Aufnahme eines Prätarsus auf einer 30 µm (Partikel-Durchmesser) rauhen Schleifpapier-Oberfläche, die in einigen Experimenten verwendet wurde (siehe z. B. Abschnitt 3.3, Seite 43). **B:** Lichtmikroskopische Aufnahme einer Weberameisenkralle. Krallengeometrie mit äußerem und innerem Krallen-Krümmungsradius ( $R_a$ ,  $R_i$ ). Abhängig von diesen Radii und dem Krallenspitzendurchmesser ( $R_s$ ) greifen die Krallen oder rutschen ab. Anmerkung: Der Krallenspitzendurchmesser wäre hier nur in REM-Aufnahmen hinreichend akkurat zu ermitteln. Als Größenvergleich sind idealisierte 30 µm-Partikel eingezeichnet

2003)<sup>8</sup>. Als sehr weiches Material ist es, wie auch einige künstliche Haftpolymere (Benedek und Heymans, 1997), von sich aus haftend (Erfüllung des DAHLQUIST-Kriterium nach [Dahlquist, 1969, 1966], siehe auch Gay [2002]; Gay und Leibler [1999]).

Hafthaare (Setae) sind dagegen sehr steif ( $\beta$ -Keratin  $\approx 1\text{--}15$  GPa; Autumn et al., 2006c; Peattie et al., 2007; Sitti und Fearing, 2003). Dies verhindert ein Zusammenhaften der langen Haare untereinander und schafft ein abriebfesteres Haftorgan. Um trotzdem eine gute Anschmiegarkeit an den Untergrund zu erzielen, sind bei manchen Tieren weichere und kürzere Hafthaare einer zweiten Ordnung (Spatulae) aufgesetzt (Autumn [2006]; Gao et al. [2005]; für artifizielle Hafthaare siehe Geim et al. [2003]; Northen und Turner [2005]). Diese hierarchische Ordnung findet sich auch in der fibrillären Kutikula der glatten Haftorgane wieder, was dort vermutlich denselben Zweck erfüllt (vgl. dazu die Haftorgan- Querschnitte bzw. Gefrierbrüche in Federle (2004); Gorb et al. (2000); Kendall (1970); Santos et al. (2005) und Abb. 4.15, Seite 116).

### 1.3.3 Haftflüssigkeit

Obwohl die Kutikula der weichhäutigen glatten Haftorgane sich sehr gut an Oberflächenunebenheiten anlegen kann, ist ihre Anschmiegarkeit doch limitiert. Ab einer gewissen Frequenz und Höhe des

<sup>8</sup> Echinodermen besitzen „Hafffüße“ aus sogar noch weicherem Material ( $\approx 8$  kPa nach Santos et al., 2005).

Oberflächenprofil kann die Kutikula den „Spitzen“ und „Tälern“ nicht mehr folgen und liegt daher nur auf den Spitzen der Unebenheiten auf (Abb. 1.2A). Da der resultierende Kontaktflächenverlust zu ungenügenden Haftkräften führt (Fuller und Tabor, 1975), kompensieren dies die Tiere durch das Sezernieren einer Haftflüssigkeit (möglicherweise direkt aus dem Haftorgan; vgl. Bauchhenß, 1979; Lensky et al., 1985, 1984; Pouvreau, 1991). Diese Flüssigkeit füllt die Täler im Oberflächenprofil aus und gewährleistet eine durchgehende Kontaktfläche.

Die gekrümmten Menisci an den Rändern des Haftorgans bewirken einen Unterdruck über das gesamte Flüssigkeitsvolumen, wodurch eine Kapillarkraft entsteht, die das Haftorgan an der Oberfläche hält. Nachdem die Kapillarkraft invers proportional zu der Höhe des Flüssigkeitsfilmes ist, kann zu viel Flüssigkeit die Haftkräfte reduzieren (Drechsler und Federle, 2006). Dies ist besonders bei bereits nassen (glatten) Oberflächen problematisch. Von einigen glatten Haftorganen sind ausgeprägte Kanalsysteme an der ventralen Seite der Haftorgane beschrieben (für Heuschrecken nach Gorb et al. [2000], für Baumfrösche nach Green und Simon [1986]; Hanna und Barnes [1991]). Ähnlich einem Reifenprofil könnten diese Strukturen helfen während der Aufsetzphase überschüssige Flüssigkeit nach außen zu verdrängen (Bohn und Federle, 2004; Chung und Chaudhury, 2005; Federle et al., 2006). Haarige Haftsysteme, welche auch Haftflüssigkeit sezernieren (Eisner und Aneshansley, 2000), besitzen automatisch durch ihre punktuellen Haftkontakte viele Zwischenräume, um ein Abfließen zu erleichtern.

Interessanterweise nutzen alle Insekten eine Haftflüssigkeit, unabhängig vom Grundtypus des Haftorgans (für haarige Haftorgane von z. B. Fliegen oder Käfern siehe z. B. Eisner und Aneshansley, 2000; Gorb, 1998; Ishii, 1987; Kölsch und Betz, 1998; Stork, 1980, 1983b; Walker et al., 1985). Nachdem Insekten sowohl in der Biomasse (Wilson, 1990) als auch nach Artenanzahlen (Wheeler, 1990) den Hauptanteil der Arthropoden ausmachen, kann gesagt werden, dass die meisten Tiere mit Haftorganen eine flüssigkeitsbasierte Adhäsion benutzen. Feinere Hafthaare adhäreren dagegen durch direkten, trockenen Kontakt (z. B. Geckos: [Autumn et al., 2002a; Hiller, 1968] und Spinnen: [Kesel et al., 2003]<sup>9</sup>). Eine Adhäsionsflüssigkeit würde vermutlich zum verklumpen der feinen Hafthaare durch Kapillarkräfte führen (Bico et al., 2004; Eisner und Aneshansley, 2000). Dass Geckos trotzdem in nassen Habitaten haften können, liegt daran, dass die Haare stark hydrophob sind (Autumn und Hansen, 2006) und somit keine Benet-

<sup>9</sup> Eine Ausnahme unter den Spinnentieren sind evtl. Milben (siehe Mizutani et al., 2006).

zung durch Wasser erlauben (die Kombination aus Mikrostruktur und Ultrahydrophobizität unterstützt vermutlich die Selbstreinigung der Haftorgane ähnlich wie bei vielen Pflanzenoberflächen; Barthlott und Neinhuis, 1997; Neinhuis und Barthlott, 1997).

Die Haftflüssigkeit der Insekten besteht aus zwei Hauptkomponenten und liegt als Emulsion vor (Federle et al., 2002; Gorb, 2001). Bislang ging man davon aus, dass der Hauptanteil ölig ist (Bauchhenß, 1979; Eisner und Aneshansley, 2000; Walker, 1993), der für eine gute Benetzung hydrophober Oberflächen, wie z. B. wachsige Pflanzenkutikula, sorgt (Fogg, 1947; Martin und Juniper, 1970). Durch seine Komposition aus Wachsen, höheren Kohlenwasserstoffen und langkettigen Fettsäuren (Ishii, 1987; Kosaki, 1996) hat dieser Anteil einen niedrigen Dampfdruck und bleibt so als „Fußspur“ gut sichtbar auf der Oberfläche zurück. Mit Hilfe von Interferenzmikroskopie, bei der besonders gut optische Brechungsunterschiede von Materialien sichtbar gemacht werden können, fanden Federle et al. (2002) und Federle und Full (2002) eine zweite, wässrige Komponente (siehe auch Vötsch et al., 2002). Deren Anteil ist auf vermutlich mehr als die Hälfte zu schätzen (nach W. Federle, persönliche Mitteilung), jedoch ist die Komponente sehr stark flüchtig, sodass sie bislang unterschätzt wurde. In Hochgeschwindigkeitsaufnahmen (Abb. 4.13, Seite 109) ist das schnelle Verdunsten gut zu erkennen. Qualitative Analysen der Haftflüssigkeit von Käfern (Eisner und Aneshansley, 2000; Kosaki, 1996) und Stubenfliegen (Attygalle et al., 2000; Bauchhenß, 1979; Schmitt, 1990; Vötsch et al., 2002) konnten die funktionelle Bedeutung der einzelnen Komponenten bislang nicht klären.<sup>10</sup>

Die Emulsion als Ganzes besitzt jedoch als Nicht-Newton'sche Flüssigkeit wichtige Eigenschaften für die statische Reibung. Intuitiv würde man vermuten, dass Insekten auf ihrem sekretierten Flüssigkeitsfilm leicht rutschen würden. Federle et al. (2004) und Drechsler und Federle (2006) fanden jedoch heraus, dass sich die Haftflüssigkeit bei geringen Scherkräften eher wie ein Festkörper verhält (hohe Viskosität) und so ein Rutschen eines ruhig sitzenden Insekt an einer vertikalen Oberfläche verhindern kann (Edwards und Tarkanian, 1970; Wigglesworth, 1987).

Nachdem diese Art der Adhäsion auf eine Benetzung der Oberfläche mit der Haftflüssigkeit basiert, sind alle Oberflächen, wo dies verhin-

<sup>10</sup> Bei manchen Tieren enthält die sekretierte Flüssigkeit Pheromone zur Kommunikation mit Nestgenossen; für eine ponerine Ameise nach Billen et al. (2005); Tijssens et al. (2002), für eine Bienenart nach Jarau et al. (2005), für Hummeln nach Schmitt et al. (1991).

dert wird, extrem rutschig für die Tiere. Eine schlechte Benetzung (Kontaktwinkel der Flüssigkeit zur Oberfläche  $>70^\circ$ ) kann bei einer lipophilen Haftflüssigkeit durch lipophobe Oberflächen entstehen. Unterstützt wird die Rutschigkeit einer solchen Oberfläche durch ihre Mikrostruktur, wodurch ein Tropfen nur partiell Kontakt mit dem Substrat machen kann (Barthlott und Neinhuis, 1997; Neinhuis und Barthlott, 1997). Häufig besteht eine solche Oberfläche aus Rauigkeiten mehrerer Ordnungen. Liegt die Rauigkeit unterhalb der Größenordnung der Krallenspitzen wird sie als mikrorau bezeichnet. Auf solchen Oberflächen haften häufig weder Krallen noch das Haftorgan (Dai et al., 2002; Frantsevich und Gorb, 2004).

Natürlich vorkommende mikrorauere Oberflächen sind die wachsigen Kristallschichten von Pflanzenoberflächen (Holloway, 1969a,b; Jetter und Riederer, 1996; Neinhuis und Barthlott, 1997). Künstlich hergestellte Oberflächen sind z. B. Teflonbeschichtungen (PTFE, Polytetrafluoroethylen) von Pfannen, oder die dem TEFLON™ sehr ähnliche Substanz FLUON™ (WHITFORD GmbH). Letzteres ist als wässrige Flüssigkeit kommerziell erhältlich und kann leicht auf glatte Oberflächen aufgebracht werden (Partikelgröße 0.05–0.5  $\mu\text{m}$ , nach Roger H. Long, 1996, US Patent-Nummer 5566500). Die Substanz wurde einerseits als rutschiges Laufsubstrat für verschiedene Versuche verwendet, andererseits auch um ein Ausbrechen der Ameisen aus ihren Terrarien zu verhindern (Chen und Wei, 2006). Bislange ist unklar, inwieweit ein mögliches Abbrechen einzelner Substratpartikel die Rutschigkeit der Fluon-Oberflächen unterstützt.

#### 1.4 WIE HAFTEN HAFTORGANE?

Erste Beobachtungen der Haftleistungen von Tieren gehen in das 17. und 18. Jahrhundert zurück (Blackwall, 1830; Dahl, 1884, 1885; Dewitz, 1883; Haase, 1900; Hepworth, 1854; Hooke, 1665; Rombouts, 1884; Simmermacher, 1884a,b; Stefan, 1874; Tornier, 1899; West, 1862). Die Ideen der Haftmechanismen reichten von einem Verhaken der Haftorgane mit den Oberflächenrauigkeiten über Klebesekrete bis hin zu Saugnäpfen. Kirby und Spence schrieben 1856:

»Dass Mücken an senkrecht stehendem Glas, und überhaupt gegen ihre Schwere gehen können, ist lang eine Quelle der Verwunderung und Untersuchung gewesen, und sehr verschieden waren die Meinungen der Gelehrten darüber. Einige sahen die Saugnäpfe an den Füßen dieser Thie-

re für Schwämme an, mit einer Art Kleber gefüllt, durch den sie an solchen Oberflächen sich halten könnten.«

Die genauen Mechanismen sind selbst heute noch nicht vollständig geklärt und beschäftigen auch Wissenschaften außerhalb der Biologie (Bhushan et al., 1995; Brochard-Wyart et al., 2000; Francis und Horn, 2001; Israelachvili, 1992; Persson, 2007, 1998, 2001; Piau et al., 2004; Varenberg et al., 2006). Die Haftmechanismen basieren auf den vorherrschenden Adhäsionskräften sowie den Materialeigenschaften der Haftorgane und lassen sich in folgende Kategorien einteilen (für eine Übersicht siehe z. B. Baier et al., 1968; Baier, 1970; Gorb, 2001; Nachtigall, 1974):

- Kapillarkräfte, die durch einen abgesonderten Flüssigkeitsfilm zwischen Fuß und Oberfläche entstehen (z. B. Frösche: Emerson und Diehl [1980]; Hanna und Barnes [1991] und Insekten: [Langer et al., 2004]; Abb. 1.1A-C). Die Kapillarkraft entsteht durch einen gekrümmten Meniskus an den Rändern des Flüssigkeitsfilms, was in der Flüssigkeit zu einem Unterdruck führt (Taher und Saif, 2002). Der Meniskusradius ist von der Höhe des Filmes und von der Benetzbarkeit der beiden Oberflächen (Substrat und Haftorgan) abhängig und variiert so die Stärke des Unterdrucks. Der Unterdruck zieht dabei das Haftorgan zur Oberfläche. Bei der Ausbreitung des Filmes unter dem Haftorgan wird Energie zur Benetzung neuer Oberflächen benötigt, sodass das System ab einer bestimmten Höhe des Filmes im Gleichgewicht zum Stehen kommt. Eine dynamische Komponente (STEFAN-Adhäsion) kann beim schnellen Lösen des Haftorgans durch die Viskosität der Flüssigkeit entstehen (Betz und Kölsch, 2004).
- VAN DER WAALS-Kräfte durch direkten, sehr engen Kontakt des Fußes/Haftorganes mit der Oberfläche (Hiemenz, 1977, u. a. bei Geckos, Skinks und Spinnen, Abb. 1.1D). Durch die unspezifischen, intermolekularen Kräfte können diese auf jeder Oberfläche verwendet werden, verlangen jedoch einen sehr engen Kontakt mit dem Substrat. Sehr kleine Tiere, wie manche Milben oder Nymphenstadien vieler Insekten, haben relativ zu ihrer geringen Körpermasse eine so große Körperoberfläche, dass sie keine spezialisierten Haftorgane benötigen, sondern sich auf die Adhäsion durch van der Waals-Kräfte verlassen. Es wäre interessant zu untersuchen, wie eine Haftkontrolle bei diesen Tieren möglich ist.

- Elektrostatische Wechselwirkungen, die durch Dipolmomente in den einzelnen Molekülen entstehen. Ähnlich den VAN DER WAALS-Kräften sind diese ubiquitär vorhanden. Bis heute wird darüber spekuliert (Edwards und Tarkanian, 1970; Gillett und Wigglesworth, 1932), ob Tiere diese Kräfte nutzen. Einige Versuche zeigten, dass sich Insekten beim Laufen auf Oberflächen elektrostatisch aufladen können (Edwards, 1962; Maderson, 1964; McGonigle et al., 2002). Dass Tiere elektrostatische Kräfte jedoch primär als Haftkraft benutzen, wurde allerdings durch entsprechende Experimente ausgeschlossen (Dellit, 1934; Schmidt, 1904; Stork, 1980).
- Unterdruck, der durch „Saugnäpfe“ entsteht. Hierbei wird die Druckdifferenz zwischen dem Raum unter dem Saugnapf und dem umgebenden Medium ausgenutzt. Dadurch, dass hierbei eine gute Absiegelung zur Oberfläche Voraussetzung ist, ist der Einsatz häufig mit Sekretion einer Flüssigkeit verbunden und auf weitgehend glatte Oberflächen limitiert. Man findet diesen Haftmechanismus häufig bei aquatischen Tieren (z. B. Muscheln und Tintenfische nach Kier und Smith (1990); Smith (1991a,b), Wasserkäfer (Plateau, 1872)). Aber auch Fledermäuse (Riskin und Fenton, 2001; Thewissen und Etnier, 1995) und einige parasitische Arthropoden (Gorb, 2001) benutzen Saugnäpfe, um sich am Substrat bzw. Wirt festzuhalten. Saugnäpfe, die zum Laufen verwendet werden, sind bei Larvenstadien der Dipteren (Frutiger, 1998, und Autoren darin), einigen parasitischen Milben (Chandler und Ruhe, 1940; Gorb, 2001; Liu und Peng, 1990) und arborealen Salamandern (Alberch, 1981; Green und Alberch, 1981) beschrieben worden.
- Verhaken der Haftorganoberfläche/Hafthaare mit den Unebenheiten des Substrates (Dellit, 1934; Gillett und Wigglesworth, 1932; Hora, 1923; Mahendra, 1941). Dieser Mechanismus gilt nur für die Krallen und wurde durch viele Versuche, bei denen die Haftfähigkeit der Tiere auf sehr glatten Oberflächen demonstriert wurde, ausgeschlossen.

### 1.5 WIE KÖNNEN HAFTKRÄFTE REGULIERT WERDEN?

Diese Frage lässt sich je nach Betrachtung in verschiedene Fragenkomplexe aufteilen: Welches sind die zu steuernden Ebenen (z. B. Haftor-

gan, Bein oder gesamter Körper)? Was sind die variablen Parameter (z. B. Größe, Form, Härte, Stellung)? Und wie werden sie angesprochen (z. B. aktiv neuronal oder passiv mechanisch)? Wie können die an den Kontaktflächen anliegenden Kräfte innerhalb des Kontaktes und/oder zwischen verschiedenen Kontakten (Beinen) kontrolliert werden?

- *Haftorgan.* Am Haftorgan selbst sind mehrere Steuergrößen denkbar, welche das Haftvermögen beeinflussen können. Die Härte und die Form des zu verformenden Materials spielen bei Aufsetz- und Ablösevorgängen eine wichtige Rolle. Ein steifes Material legt sich nicht so gut an raue Oberflächen an (Gorb et al., 2000) und lässt sich auch weniger gut schälen (Kendall, 1975). Die Geometrie der Kontaktzone ist hierbei entscheidend für die Länge der Schälkante (Barquins und Ciccotti, 1997; Ciccotti et al., 2004). Bei Tieren, die eine Haftflüssigkeit verwenden, könnte z. B. die Menge oder deren Zusammensetzung variiert werden (Federle et al., 2002).
- *(Prä-) Tarsusbewegungen.* Der Tarsus und die Krallen könnten durch ihre Stellung das Haftorgan zur Oberfläche bringen oder abhebeln. Das Haftorgan selbst ist bei manchen Tieren aktiv beweglich (Federle et al., 2001; Frantsevich und Gorb, 2004) und könnte so selbst Bewegungen ausführen, welche die Größe der Haftkontaktzone kontrolliert. Die Größe der Adhäsionskraft ist nach einfachen Modellen proportional zur Kontaktfläche (Hertz, 1881; Johnson et al., 1971).
- *Beinbewegungen.* Das Lösen der Haftorgane kann durch übergeordnete Ebenen, wie z. B. Beinbewegungen beeinflusst werden (Niederegger und Gorb, 2003). Auch könnte der Einsatz verschiedener Haftorgane (u. a. besitzen Käfer, Schaben und Heuschrecken mehrere und teils verschiedene Haftorgane an einem Bein) durch unterschiedliche Beinbewegungen gesteuert werden. Auch ist denkbar, dass der Winkel des Beines die Kraftvektoren auf verschiedene Zonen des Haftorgans richtet. Ein steiler Beinwinkel würde eine Kraftkonzentrierung auf den Rand des Haftkontaktes bewirken und so ein Abschälen initiieren.
- *Körperkinematik.* Die Größe und Richtung der Kraftvektoren an den Tarsen ist weitgehend von der Körperorientierung zur Oberfläche, der Beinstellung und der Beschleunigung des Tieres abhängig. Insekten können vermutlich ihre Haftung beeinflussen,



indem sie entweder den Körperschwerpunkt durch Änderung der Beinabstände verlagern, ihre Laufgeschwindigkeit ändern oder ihr Schrittmuster von einem normalen Dreifußgang zu Gangmustern mit höherem oder niedrigerem Sicherheitsfaktor ändern (Autumn et al., 2006b; Full und Tu, 1991; Gorb, 2001).

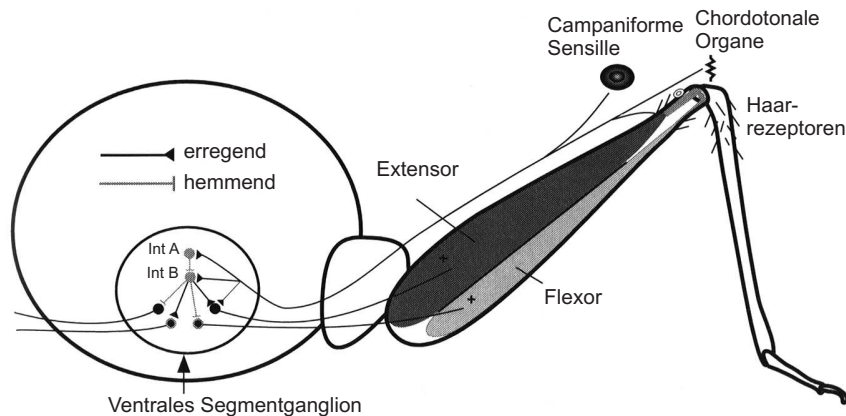
## 1.6 NEURONALE UND MECHANISCHE KONTROLLE DER LOKOMOTION

Aktive Lokomotion unterliegt sowohl mechanischen, als auch neuronalen Kontrollen (Full und Koditschek, 1999; Koditschek et al., 2004). Da in der vorliegenden Arbeit weitgehend mechanische Aspekte behandelt werden und Details einer aktiven, neuromuskulären Kontrolle über das Thema hinausgehen, sollen hier nur kurz die wichtigsten Aspekte der neuronalen Kontrolle dargestellt werden.

### 1.6.1 Neuronale Feedback-Kontrolle über Mechanosensoren

Eine Änderung der Kräfteverhältnisse am Bein beim normalen Laufen oder durch Variation der Laufunterlage (Bläsing und Cruse, 2004; Kalyamoorthy et al., 2005; Noah et al., 2001; Zill et al., 2004) wird zunächst von entsprechenden Sensoren wahrgenommen. Insekten besitzen zwei Mechanorezeptortypen, (1) taktile Rezeptoren, welche z. B. den Bodenkontakt der Füße registrieren (Pflüger, 1980; Pringle, 1940), und (2) Propriozeptoren. Letzteres sind meist campaniforme Sensillen (CS) (Cocatre-Zilgien und Delcomyn, 1999; Kendall, 1970; Ridgel et al., 2000) oder chordotonale Organe an den Gelenken (Larsen et al., 1997; Usherwood et al., 1968; Wong und Pearson, 1976; Zill und Seyfarth, 1996), die den mechanischen Zug in der Kutikula messen (Barth et al., 2004; Barth, 2004; Blickhan und Barth, 1985; Duysens et al., 2000). Ein Arthropodenkörper ist meist „übersät“ von diesen Sensoren, Barth (2004) gibt etwa 400 Mechanosensoren pro Quadratmillimeter für eine Spinne an (für den Feinbau der Sensillen siehe z. B. Barth et al., 2004; Isidoro et al., 1994).

Dieser Input wird dann entweder mit anderen (optischen und olfaktorischen) Sinneseindrücken zentral verrechnet oder, für schnelle Reaktionen, dezentral in den Bauchganglien verarbeitet und reflexartig direkt wieder an die Muskeln geschickt (Feedback-Kontrolle, Abb. 1.6). Die afferenten Signale von den Sensoren sind excitatorischer Natur, wohingegen die Efferenzen von den Interneuronen (in den Bauchgan-



**Abbildung 1.6:** Innervation eines Insektenfußes mittels Feedback-Mechanismus. Die Reize von den Sensoren am Bein werden in den Bauchganglien über erregende oder hemmende Interneurone so an die Beinmuskeln weitergeleitet, dass von den beiden Antagonisten jeweils nur ein Muskel aktiviert wird. IntA: „feuernde“ Interneurone, IntB: „nichtfeuernde“ Interneurone; verändert nach [Biewener \(2003\)](#).

glien) zu den Motoneuronen entweder excitatorisch oder inhibitorisch sein können. Die inhibitorischen Neurone stellen sicher, dass die jeweiligen Antagonisten nicht mit innerviert werden (reziproke Inhibition). Die Bauchganglien sind paarig segmental geordnet und daher für jedes Beinpaar separat zuständig. Für eine zeitliche Koordination der Beinpaare beim Laufen sind die Bauchganglien miteinander verknüpft.

Der Startbefehl und das dem Laufen unterliegende generelle Muster kommt von zentralen Mustergeneratoren (Central Pattern Generator). CPGs sind Cluster von Nerven im zentralen Nervensystem der Insekten und sind durch eine rhythmische Abfolge von Reizaussendungen charakterisiert. Sie produzieren die Basisfrequenz und Amplitude an Reizen für die Gangmuster ([Fischer et al., 2001](#); [Pearson, 1972](#)]; für eine Umsetzung an Laufrobotern siehe [Kimura und Fukuoka \[2000\]](#); [Kimura et al. \[2001\]](#)). Modulationen des Gangmusters finden innerhalb der Bauchganglien statt. Die Abfolge von Stand- zu Schwungphase resultiert daher aus einem vorgegebenen zentralen Muster und der Feedback-Informationen der Beinsensoren. Die Sensoren übergeben den Zeitpunkt von einer Phase zur anderen und modulieren die Afferenzen innerhalb einer Phase ([Zill et al., 2004](#)).

Generell ist wenig bekannt darüber, inwieweit Tiere diese Sensorik speziell für die Kontrolle der Haftung verwenden. Am Manubrium der Weberameisen (Abb. 1.4C1) befinden sich zwei auffällige Haarsensillen (campaniforme Sensillen; [Basibuyuk et al., 2000](#); [Federle und Endlein, 2004](#)), welche evtl. Zugkräfte in der Aroliumkutikula wahrnehmen

können. Damit könnte der Entfaltungszustand des Aroliums festgestellt werden. Kendall (1970) fand an der ventralen Seite des Aroliums von Heuschrecken neben den campaniformen Sensillen (CS) auch basiconische sowie trichoide Sensillen und schätzte, dass etwa mehr als 1300 solcher taktilen Sensoren allein an den Füßen der Tiere verteilt sind<sup>11</sup>. Betz (2003) untersuchte die Tarsen von Käfern und fand an der Krallenbasis Felder von Haarsensillen, die bei der Flexion der Krallen verbogen werden. An den Übergängen der einzelnen Tarsomere befinden sich CS welche vermutlich die Stellung der Tarsomere registrieren können. Auch im Prätarsus liegende Sensoren, wie zugempfindliche Zellen (chordotonale Organe; Betz, 2003) an der Unguitraktorplatte (Larsen et al., 1997; Seifert und Heinzeller, 1989), oder am Unguitraktormuskel (Duysens et al., 2000) könnten den Kontraktionszustand des Muskels oder die Stellung der Unguitraktorplatte vermitteln. Ein Abrutschen der Beine auf glatten Oberflächen würde über die Propriozeptoren an den Beingelenken registriert werden und damit indirekt Aufschluss über den Haftungszustand vermitteln (Barnes und Barth, 1991; Noah et al., 2001).

#### 1.6.2 *Feed-forward- und mechanische Kontrollen*

Feed-forward-Kontrolle beschreibt das vordefinierte Verhalten eines Systems auf äußere Störfaktoren. Im Feed-back-System werden Abweichungen vom Sollzustand ständig direkt über Sensoren gemessen, im Feed-forward-System dagegen werden die Informationen der Sensoren benutzt, um die Abweichung über einen Algorithmus vorauszuberechnen. Der Vorteil ist, dass das System schneller reagieren kann, jedoch durch den fixen Algorithmus nur mit wenig variablen Störungen umzugehen vermag. In einem biologischen System können intrinsische, mechanische Eigenschaften die Funktion der neuronalen Kontrollen übernehmen. Experimente an Schaben zeigten, dass durch die viskoelastischen Eigenschaften der Beine das Laufen stabilisiert wird. Dadurch können neuronale Regelmechanismen entfallen, sodass das neuronale Netzwerk einfacher gestaltet werden kann (Full et al., 1998a; Jindrich und Full, 1999, 2002). Durch schnelles Laufen erreichen Tiere durch die Trägheit der Körpermasse zudem eine dynamische Stabilität (Full et al., 2002; Ting et al., 1994). Kubow und Full (1999) untersuchten die dynamische Laufstabilität einer computer-

<sup>11</sup> Allerdings könnten viele dieser Rezeptoren auch Vibrationdetektoren sein, siehe Brownell und Farley (1979); Meyhoefer et al. (1997).

modellierten Schabe, die nur mechanische Eigenschaften und keine neuronalen Feed-back-Eigenschaften besaß. Das Modell konnte nach einer externen Störung, wie z. B. seitliche Auslenkungen während des Laufens, sich selbst, innerhalb weniger Schritte wieder stabilisieren (siehe auch [Full und Koditschek, 1999](#); [Koditschek et al., 2004](#)). Es wird vermutet, dass sensorische Feed-back-Kontrollen das schnelle Laufen von Tieren oder Robotern sogar behindern könnten ([Cham et al., 2000](#)).

Generell können passive Systeme schneller reagieren als neuronal gesteuerte Regelkreise, die immer einer gewissen Zeitverzögerung durch das Empfangen und Senden von Informationen unterliegen. [Höltje und Hustert \(2003\)](#) zeigten, dass Erschütterungen als „Substratvibrationen“ an den Beinen von Heuschrecken schneller über die Kutikula weitergeleitet werden als über die Neurone; und dass die Tiere bei Störungen für schnelle Reflexe davon Gebrauch machen. Für noch schnellere Reflexe wurde der Begriff *Präflex* von [Brown und Loeb \(2000\)](#) eingeführt. Dabei handelt es sich um eine mechanische Reaktion auf einen Reiz hin, welche sozusagen instantan erfolgen kann. Schnelle Bewegungen können zudem durch die Verwendung von elastischen Elementen erreicht werden. Dabei werden diese „Federn“ durch aktive Bewegungen gespannt und die gespeicherte Energie dann bei der Freigabe der Spannung schnell umgesetzt (ähnlich dem Spannen eines Bogens und dem schnellen Freilassen des Pfeiles; z. B. beim Heuschreckensprung nach [Heitler \[1974\]](#) oder die Schnappfkiefer von Ameisen nach [Paul \[2001\]](#)). Passive Elemente benötigen zudem keine Versorgung, sie können daher leicht und platzsparend sein.

## 1.7 RELEVANZ UND MOTIVATION DER VORLIEGENDEN ARBEIT

Ziel dieser Arbeit ist anhand des „Modellsystems Weberameise“ die Dynamik der Haftorgane zu erfassen und die damit verknüpften möglichen Kontrollinstanzen aufzudecken, um ein besseres Verständnis über den Konflikt zwischen Haften und Laufen zu liefern. Die Problematik gilt jedoch für alle Tiere, die Haftorgane beim Laufen verwenden. Die Ergebnisse werden daher vor dem Hintergrund anderer Systeme (z. B. nicht-entfaltbare glatte oder haarige Haftorgane) diskutiert, um evtl. analoge, allgemeingültigere Mechanismen aufzuzeigen.

Obwohl Haftorgane schon seit mehr als drei Jahrhunderten studiert werden (s. o.) und die Kontrolle über Haften und Laufen ein zentraler Aspekt der pedalen Lokomotion ist, wurde das Thema erst in den letzten Jahren stärker beachtet ([Autumn et al., 2006b](#); [Autumn und](#)

Peattie, 2002; Endlein und Federle, 2004; Federle, 2006; Platter et al., 2007). Dennoch fehlen immer noch Studien, inwieweit Haftorgane und Lokomotion sich gegenseitig beeinflussen. Wie werden Haftorgane dynamisch eingesetzt? Welche Rolle spielen dabei die biomechanischen Eigenschaften der Haftorgane? Inwieweit sind diese Eigenschaften auf technische Applikationen zu übertragen?

Die Dynamik der Haftsysteme ist ein wesentlicher Unterscheidungs- punkt zu allen bisher bekannten technischen Adhäsiva. Handelsüb- liche Kleber können zwar weit höhere Adhäsionskräfte pro Fläche aufbringen, sind dann aber nicht schnell wieder ablösbar. Klebebänder dagegen sind zwar leichter ablösbar, kontaminieren aber bei öfterer Verwendung stark (de Crevoisier et al., 1999; Khongtong und Ferguson, 2002) und sind zudem durch ihre Weichheit anfällig auf Abnutzung. Zudem sind viele Kleber nur auf idealen, d. h. glatten und oft sogar nur auf vorher gereinigten Oberflächen einsetzbar (Kinloch, 1987; Pocius, 2002). Biologische Haftsysteme bieten hier elegante Lösungen: Sie sind selbstreinigend, entweder durch Verwendung von Haftflüssigkeit („Spüleffekt“), oder durch mikrostrukturierte, ultrahydrophobe Ober- flächen, wodurch nur eine punktuelle Adhäsion von kleinen Partikeln erlaubt wird (Autumn und Hansen, 2006; Hansen und Autumn, 2005). Durch das Vorhandensein hierarchischer Bauprinzipien (Gao et al., 2005) können steifere Materialien verwendet werden (Peattie et al., 2007), die so eine höhere Stabilität gegen Abnutzung erreichen können. Natürliche Haftorgane haften auf nahezu allen Oberflächen (Homann, 1957; Stork, 1980).

Neuere Studien finden sich daher immer häufiger im Zusammen- hang mit der technischen Umsetzung der biologischen Haftsysteme (Aksak et al., 2007; Chung und Chaudhury, 2005; Ge et al., 2007; Geim et al., 2003; Glassmaker et al., 2007; Menon et al., 2004; Sitti und Fearing, 2003). Künstliche Haftstrukturen würden vielerlei Verwendung finden, wie z. B. für Fertigungsroboter an Fließbändern zur Aufnahme emp- findlicher Kleinteile (z. B. Mikrochips; vgl. Mizutani et al. (2006)) oder autonome Laufroboter, die an glatten Wänden klettern könnten (Au- tumn et al., 2005; Balaguer et al., 2000; Kim et al., 2005; Rosa et al., 2002; Tummala et al., 2002). Auch wurden bereits in Computersimulationen mechanische und neuronale Steuerungsprinzipien der Tiere auf Mo- dellsysteme übertragen (Alexander, 2003; Durr et al., 2004; Koehl, 2003; Kubow und Full, 1999; Müller-Wilm et al., 1992; Vincent, 2003) und versucht, Laufroboter oder Maschinen mit den Erkenntnissen daraus auszustatten (Akimoto et al., 1999; Delcomyn, 1999; Durr et al., 2004;

Espenschied et al., 1993; Kimura et al., 2001; Koditschek et al., 2004;  
Ritzmann et al., 2004a,b, 2000; Vaidyanathan et al., 2001).



## MATERIAL UND ALLGEMEINE METHODEN

---

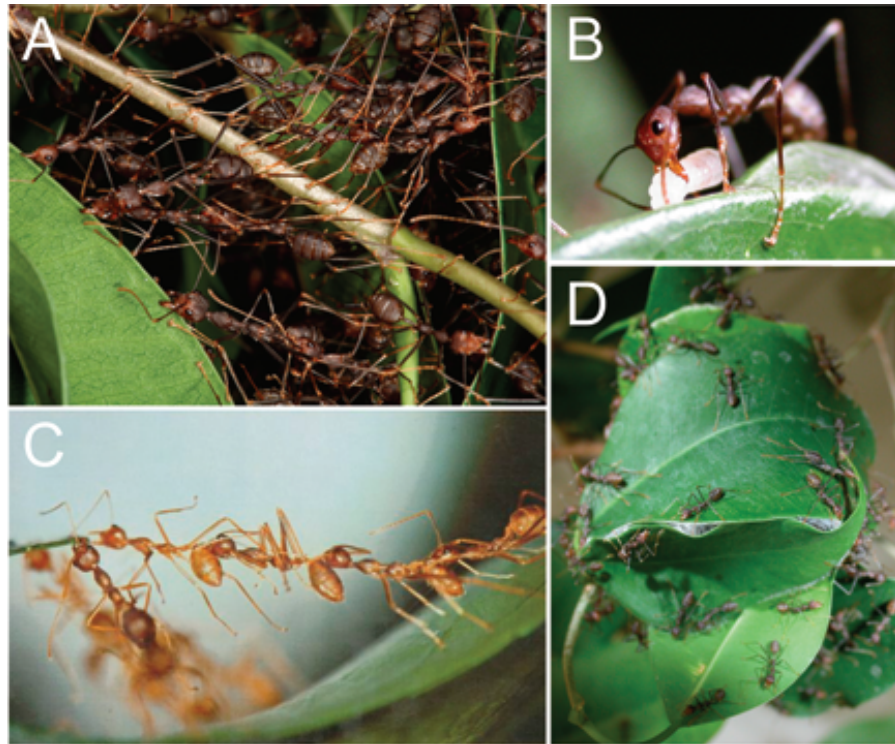
Für viele Experimente wurden die selben Methoden in ähnlicher Weise verwendet, sodass sie hier im Detail beschrieben werden, um dann an den entsprechenden Stellen darauf verweisen zu können. Abweichungen davon und einige speziellere Methoden werden bei den jeweiligen Versuchen gesondert erläutert.

### 2.1 WEBERAMEISEN

Weltweit sind zwei Weberameisen-Arten bekannt, die sich auf die tropischen Regionen Afrikas (*Oecophylla longinoda*), Asiens und Australiens (*Oecophylla smaragdina*) konzentrieren. Als arboreale Ameisen bewohnen sie die Baumregionen von Sekundärwäldern, wobei ihr Vorkommen leicht an der Präsenz ihrer charakteristischen Blattnester zu erkennen ist (Abb. 2.1D Hölldobler und Wilson, 1977a, 1978, 1983, 1977b; Wheeler, 1915).

Zum gemeinschaftlichen Bau dieser Blattnester werden benachbarte grüne Blätter zu einer rundlichen, hohlen Struktur zusammengezogen (Abb. 2.1). Um weiter entfernt hängende Blätter zu erreichen, bilden die Arbeiterinnen „lebende Brücken“ aus mehreren Ameisen. Dabei hält sich eine Arbeiterin am Blattrand fest und lässt Artgenossen über sie steigen. Mit ihren Mandibeln greifen die jeweils unteren Ameisen den Körper (am Petiolus) der nächsten oberen Ameise. Diese „Kette“ formiert sich so lange, bis die vorderste Ameise das nächste Blatt erreicht hat (siehe Abb. 2.1C; Hölldobler und Wilson, 1977a,b; Way, 1954). Sind die Blätter in Position gezogen, agieren einzelne Arbeiterinnen als „lebende Klammern“ und verharren teilweise stundenlang an den Blatträndern bis eine Arbeiterin die Blattränder „verwebt“ und so dem Gebilde dauerhaften Halt gibt. Zum Weben verwenden die Ameisen die SpinNSEIDE ihrer Larven, wobei sie die Larven wie ein „Nähwerkzeug“ in den Mandibeln tragen und mit Fühlertrillern diese zur Abgabe von SpinNSEIDE veranlassen (Abb. 2.1B, (Doflein, 1905; Wheeler, 1915)). Eine Kolonie kann aus mehreren dutzend Einzelnestern bestehen und sich so über große Teile eines Baumes ausbreiten.





**Abbildung 2.1:** Bau eines Blattnestes. A) Weberameisen agieren als „lebende Klammern“, um Blätter bis zum Verweben mit Larvenseide (B) in Position zu halten. C) Entfernte Blätter können über die Formierung von „Brücken“ aus mehreren Arbeiterinnen erreicht werden. Foto aus Hölldobler und Wilson (1977b), verändert. D) Eine Kolonie erstreckt sich manchmal über dutzende solcher Blattnester.

Dieses außergewöhnliche Verhalten gab ihnen den Namen Weberameisen<sup>1</sup>.

Das Leben im Gewirr eines Blätterdachs, d. h. das Laufen und Haf-ten auf rutschigen und unterschiedlich orientierten Oberflächen erfor-dert besondere morphologische Anpassungen. Charakteristisch für Weberameisen ist neben ihrem ausgeprägten optischen Sinn (eigene Beobachtung) ihr filigraner Körperbau mit sehr langen Antennen und Gliedmaßen, was ihnen hilft, leichter Lücken zwischen den Blättern abzuschätzen und zu überwinden. Weiterhin sind ihre Haftorgane im Vergleich zu anderen (bodenlebenden) Ameisenarten stark vergrößert (Abb. 1.4H) und werden v. a. beim Nestbau, Beutefang und Transport verwendet (Dejean, 1990; Wojtusiak et al., 1995).

Die in dieser Arbeit verwendeten *O. smaragdina*-Arbeiterinnen wur-den aus Kolonien entnommen, die auf Borneo (SO-Malaysia) gesam-melt und seit einigen Jahren im Labor gehalten werden. Sie wurden mit einem Honig-Wasser-Gemisch und toten Insekten *ad libitum* gefüttert

<sup>1</sup> Einige Ameisenarten der Gattungen *Polyrhachis* (Robson und Kohout, 2005) und *Camponotus* (Waldkircher und Maschwitz, 2002) weben ebenfalls Nester.

und bei 24-28 °C, 12:12 (Licht:Dunkel)-Beleuchtung gehalten. In einer solchen Kolonie finden sich hauptsächlich drei Kasten: eine solitäre Königin sowie große und kleine Arbeiterinnen (und zu bestimmten Zeiten auch geflügelte Männchen; Hölldobler und Wilson, 1990). Die kleinen Arbeiterinnen halten sich nur in der unmittelbaren Umgebung der Königin auf und versorgen die Brut im Nest. Die größeren Arbeiterinnen dominieren das Erscheinungsbild der Kolonie, indem sie alle anderen Aufgaben übernehmen. Alle Experimente dieser Arbeit erfolgten mit Individuen dieser Kaste. Im Mittel wiegt eine solche große Arbeiterin  $6.5 \pm 2.1$  mg ( $N = 115$ , Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung).

## 2.2 BETÄUBUNG DER AMEISEN

Für viele Versuche war es notwendig, die Ameisen zu betäuben, um sie für Manipulationen ruhig zu stellen. Die Tiere wurden entweder mit CO<sub>2</sub> begast oder für einige Minuten unter Wasser getaucht. Beide Methoden bewirkten einen Anstieg der CO<sub>2</sub>-Konzentration in ihrer Hämolymphe. Dies führt zu einer Depolarisation der Muskelzellen, und damit zu einer Kontraktion der Muskeln. In mäßigen Dosierungen ist der Vorgang reversibel (McCann und Boettiger [1961]; zur Muskelphysiologie des Unguitraktormuskels siehe Yamaguchi et al. [1993]). Durch die so erzwungene Kontraktion des Krallenziehermuskels wird das Arolium meist bis zu seiner maximalen Fläche entfaltet, wodurch die Weberameisen regungslos auf dem Laufsubstrat verharren kann (Federle et al., 2000b).

CO<sub>2</sub> löst ferner eine generelle Alarmreaktion der Ameisen aus, die sich zunächst in aggressivem Abwehrverhalten wie aufgesperrte Mandibeln und nach vorne geklappten Gaster zeigt (Buckley und Gullan, 1991; Hölldobler und Wilson, 1977b). Unterstützt durch ihren guten optischen Sinn versuchen sie dann nach vermeintlichen Angreifern zu schnappen, um diese mit Ameisensäure zu bespritzen. Haben sie schließlich ein Objekt geschnappt, halten sie es für lange Zeit fest. Dieses Verhalten wurde von mir genutzt, um die Ameisen in eine kleine Drahtschleife beißen zu lassen, woran dann kleine Gewichte für Beladungsexperimente gehängt wurden (siehe Abb. 1.3D, Seite 6). In den Beladungsexperimenten liefen die Ameisen immer an der Unterseite einer Oberfläche. Anmerkung: Das Laufen (mit oder ohne Beladung) in einer solchen umgekehrten Orientierung zur Schwerkraft wurde als „Kopfüberlaufen“ bezeichnet. Im Gegensatz dazu wird ein Laufen in der normalen Orientierung als „aufrechtes“ Laufen bezeichnet.

**Tabelle 2.1:** Verwendete Digitalkameras. <sup>(1)</sup> bei voller Auflösung.

Kameramodell / Firma	max. Aufnahme- rate <sup>(1)</sup> (Hz)	max. Auflösung (Pixel)	Farbe / SW
Phantom v7.0, Vision Research	4800	800×600	SW
HotShot 1280 PCI, Photo-Sonics Inc.	500	1280×1024	Farbe
REDLAKE PCI, REDLAKE Inc.	500	480×420	SW
BASLER A602f, Norpix GmBH	100	656×491	SW
INTAS QICam 800, INTAS Göttingen	10	1360×1036	SW

### 2.3 VERWENDETE VIDEOKAMERAS

Die verwendeten digitalen Videokameras wurden je nach Anspruch des jeweiligen Experimentes unterschiedlich eingesetzt. Häufig wurden mehrere Kameras synchron verwendet und über einen Schalter manuell gestartet und gestoppt. Wenn sie in Kombination mit der Motorbühne für Kraftmessungen eingesetzt wurden (s. u.), triggerte die Steuersoftware der Motorbühne die einzelnen bildauslösenden TTL-Pulse.

### 2.4 AUFLICHTBELEUCHTUNG

Die Kontaktzone eines Ameisen-Haftorgans ist gegen eine glatte, transparente Oberfläche bei genügender Vergrößerung gut erkennbar. Einen hohen Kontrast der Kontaktzone gegenüber der Umgebung erzielt man jedoch nur mit Hilfe einer sog. Auflichtbeleuchtung (Koaxialbeleuchtung, siehe [Hasenfuss \(1999\)](#); Abb. 1.4H,I), was erst eine anschließende *automatische* Bildanalyse (s. u.) ermöglicht. Dabei fällt das Licht parallel zum optischen Strahlengang senkrecht auf eine transparente Oberfläche. Nach dem Brechungsgesetz von FRESNELL ist die Intensität des Lichtes beim Durchgang von einem Medium zum anderen vom Unterschied der Brechungsindizes beider Medien abhängig. Ein Strahlendurchgang durch zwei identische Medien würde keine Reflexion bewirken. Im Falle eines Haftorgans ( $n_{\text{Flüssigkeit}} = 1.47$ ; [Federle et al., 2002](#)) auf einer Glas- oder Polystyroloberfläche ( $n_{\text{Glas}} = 1.52$ ,  $n_{\text{Polystyrol}} = 1.59$ ) ist der Unterschied der Brechungsindizes in der Haftkontaktzone kleiner (Glas-Flüssigkeit) als direkt daneben (Glas-Luft,  $n_{\text{Luft}} = 1$ ). Daher erscheint die Haftkontaktzone als dunkle Fläche vor hellem Hin-

tergrund. Um bei dieser Art von Beleuchtung weitere Strukturen wie Tarsus und Krallen zu erkennen, war eine zusätzliche Ausleuchtung (mit Kaltlichtquellen) notwendig.

## 2.5 BILDANALYSE

Die oben erwähnte Auflichtbeleuchtung lieferte kontrastreiche Film- und Fotoaufnahmen der Haftkontaktzonen, die für quantitative Analysen mit selbstgeschriebenen Routinen in MATLAB (THE MATHWORKS INC.) analysiert werden konnten. Dafür wurden die Grauwerte mittels eines Schwellenwertes in schwarze und weiße Pixel (Binärbild) gewandelt und anschließend der Anteil an weißen bzw. schwarzen Pixeln in einer Region gezählt. Der Vorteil dieser Methode gegenüber einem manuellen Markieren der Zonen in jedem Bild ist neben der enormen Zeitersparnis die Objektivität der Methode. Durch Festlegen eines Schwellenwertes ist der Fehler z. B. für alle Frames einer Videoaufnahme gleich (systematischer Fehler). Dennoch muss die Schwelle und damit das Spektrum erfasster Grauwerte subjektiv beurteilt werden. Das bedeutet, dass Schwankungen zwischen verschiedenen Aufnahmen mit unterschiedlichen Lichtverhältnissen auftreten können, die allerdings im Rahmen von nur etwa 5% liegen (getestet durch mehrfache Einstellung einer Aufnahme).

Die Methode ist dementsprechend auch empfindlich gegenüber Beleuchtungsschwankungen, die während einer Aufnahme auftreten. Dies kann durch Verkippen der Oberfläche passieren, aber auch durch die Beleuchtung mit Wechselspannung (50 Hz) betriebenen Kaltlichtquellen. Letzteres ist leicht als regelmäßiges „Rauschen“ in den Daten erkennbar und wurde durch einen Bandpassfilter (BUTTERWORTH-Filter zweiter Ordnung, obere Trennschwelle 25–30 Hz) im Nachhinein ausgefiltert. Eine ähnliche Filterung der Daten wurde auch häufig nach der Digitalisierung von einzelnen Punkten (zur Bestimmung von Längen und Winkeln) in Bildern vorgenommen. Dadurch konnten kleine Abweichungen durch naturgemäß ungenaues Setzen der Punkte geglättet werden. Auch konnte eine solche Glättung die Sicherheit erhöhen, beim automatischen Durchsuchen der Datenreihen auf bestimmte Kriterien (z. B. zum Finden des Maximums einer Flächenkurve) „Ausreißer“ zu erhalten, die durch die erwähnten Störungen entstanden.

## 2.6 3D-REKONSTRUKTION

Für einige kinematische Analysen war es notwendig, Winkel und Längen aus dreidimensionalen Daten zu errechnen. Mit Hilfe von zwei Kameras, die synchron aus zwei unterschiedlichen Positionen das gleiche Objekt filmen, ist es möglich, aus gemeinsamen Punkten 3D-Koordinaten zu rekonstruieren. Es gibt prinzipiell zwei Ansätze für eine Rekonstruktion:

1. zwei exakt orthogonal zueinander ausgerichtete Kameras, bei denen die beiden Filmebenen ein dreidimensionales xyz-Koordinatensystem mit einer gemeinsamen Achse aufspannen. Die Koordinaten können direkt aus den beiden Kameraperspektiven entnommen und zusammengesetzt werden.
2. mindestens zwei Kameras in (nahezu) beliebiger Orientierung zueinander, welche dann mit einem zusätzlichen Eichobjekt bekannter Geometrie kalibriert werden müssen. Ich verwendete das Direct-Linear-Transformation-Verfahren (DLT-Verfahren, [Abdel-Aziz und Karara, 1971](#); [Kram et al., 1997](#); [Pourcelot et al., 2000](#)) mit Hilfe von MATLAB-Skripten von C. Reinschmidt (Universität Calgary).

Die Genauigkeit der zweiten Methode hängt von v. a. von zwei Faktoren ab. Erstens, von der präzisen Eichung der Kameras durch Digitalisierung eines Eichobjektes. Dafür ist es hilfreich, wenn die Größe des Eichobjektes in ähnlicher Größenordnung wie das aufzunehmende Objekt ist. Bei 3D-Aufnahmen mit starker Vergrößerung wurde daher häufig statt eines Eichgegenstandes (z. B. Würfel) ein Objekt mit Hilfe einer motorisierten xyz-Bühne (s. u.) abgefahren. Das bedeutet, dass die Motoren z. B. eine Nadelspitze an mehrere definierte Raumpositionen bewegten und diese Bewegung anschließend in einzelnen Kamerabildern digitalisiert wurde.

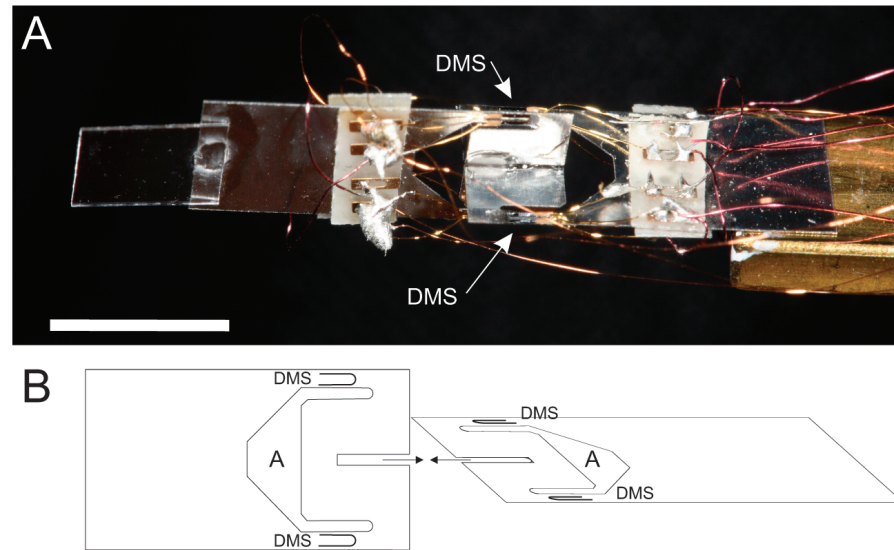
Zweitens ist die Genauigkeit der Rekonstruktion stark von der korrekten Digitalisierung der Punkte abhängig. Die Punkte müssen als Punktpaare in beiden Kameraperspektiven an den entsprechenden, gleichen Stellen digitalisiert werden. In den Videoaufnahmen laufender Ameisen waren teilweise Gelenke oder Fußpositionen durch andere Körperteile verdeckt oder durch zu schwachen Bildkontrast nicht genau zu erkennen. Der daraus entstehende Fehler hängt zudem von der Auflösung der Kameras bzw. der Vergrößerung des Motives zusammen. Je weniger Pixel z. B. für eine Rekonstruktion eines Ab-

standes zur Verfügung stehen, desto stärker macht sich eine falsche Positionierung der Punkte bemerkbar. Bei einer Überprüfung der Genauigkeit der Methode mittels eines bekannten Objektes lag der Fehler bei weniger als 3%. Allerdings handelte es sich hierbei um ein sehr klar erkennbares Objekt in bildfüllender Vergrößerung.

## 2.7 KRAFTMESSUNGEN

Um die bei Ameisen auftretenden sehr kleinen Kräfte (im Mikro-Newton-Bereich) zu messen, wurden selbstgebaute Kraftmesser in der Art eines Biegebalkens verwendet (Tabelle 2.2, Abb. 2.2, siehe auch [Bartsch et al. \(2003\)](#)). Der Kraftmesser besteht im Wesentlichen aus einem elastischen Metallstreifen, auf dem Dehnungsmesstreifen (DMS) aufgeklebt sind. Hierfür wurden entweder Folien- oder Halbleiter-DMS verwendet. Bei ersteren handelt es sich um einen feinen, in Schlingen gelegten Draht, der durch Verbiegung seinen Querschnitt und damit seinen elektrischen Widerstand ändert. Halbleiter-DMS bestehen aus einem Kristall, das durch Verformung seine Leitfähigkeit ändert (piezoresistiver Effekt). Meist besitzen die Halbleiter-Elemente ein günstigeres Signal-Rausch-Verhältnis. Eingebunden in einer WHEATSTONE'schen-Brückenschaltung kann so ein elektrisches Signal abgegriffen werden, das in gewissem Umfang direkt proportional zur Verbiegung ist. Durch Verwendung von mehreren DMS in einer sog. Halb- oder Vollbrückenschaltung kann die Temperaturempfindlichkeit des Kraftmessers gesenkt und das Signal-Rausch-Verhältnis weiter gesteigert werden. Das Signal wurde über einen Verstärker vom Rechner aufgezeichnet (Abtastrate 1 kHz) und in MATLAB weiter verarbeitet.

Das Kalibrieren des Biegebalkens auf Absolutkräfte wurde durch Beladung mit bekannten Gewichten durchgeführt; die Federkonstante (Kraft pro Auslenkung) des Systems erhielt man durch ein Auslenken des Biegebalkens um eine definierte Amplitude. Am Ende des Biegebalkens war meistens ein kleines Glasplättchen angeklebt (etwa  $10 \times 10 \times 0.1$  mm und etwa  $5 \times 5 \times 0.1$  mm). Auf dieser glatten, transparenten Fläche konnte das Haftorgan aufgesetzt werden, um z. B. Haftkräfte und Haftkontaktflächen synchron zu messen. Um synchron Reibungs- und Normalkräfte zu messen, wurde der Metallstreifen entweder durch eine bestimmte Faltung in zwei (nahezu) unabhängig zueinander sich verbiegende Abschnitte unterteilt (Design „Twist“ in Tabelle 2.2) oder durch Zusammenstecken von zwei speziell geschnittenen Metallplättchen (Design „Steck“ in Tabelle 2.2 und Abb. 2.2)



**Abbildung 2.2:** A) Selbstgebauter, zweidimensionaler Biegebalken-Kraftmesser mit jeweils zwei Halbleiter-DMS-Vollbrücken. Maßstab 5 mm. B) Schematischer Aufbau des Biegebalkens. Zwei Metallplättchen gleicher Bauart können senkrecht zueinander zusammengesteckt werden (Pfeile), sodass beide Krafrichtungen durch den gleichen Hebelarm ähnlich sensitiv sind. Die Aussparungen (A) gewährleisten eine freie Bewegung der Plättchen gegeneinander, einen minimalen „Cross talk“, und konzentrieren zudem die Verformung des Biegebalkens auf die Position der Messstreifen für maximale Sensitivität.

erzielt. Mit jeweils einer separaten Brückenschaltung wurden so zwei Datenkanäle realisiert.

**Tabelle 2.2:** Spezifikationen der verwendeten Kraftmesser. Numerische Angaben sind gerundet. <sup>(1)</sup> = Die Angaben hierbei beziehen sich auf die empfindlichere Krafrichtung. <sup>(2)</sup> = ohne Glasplättchen, <sup>(3)</sup> = mit  $10 \times 10 \times 0.1$  mm Glasplättchen, <sup>(4)</sup> = mit  $5 \times 5 \times 0.1$  mm Glasplättchen.

Biegebalken Nr.	1	2	3
Anzahl Krafrichtungen	1	2	2
Konstruktion	-	Twist	Steck
Hebelarmlänge (mm)	30	25	10
Brückenschaltung	Voll	Halb	Voll
DMS	Halbleiter	Folien	Halbleiter
Auflösung ( $\mu\text{N}$ )	8	90 <sup>(1)</sup>	5
Federkonstante ( $\text{Nm}^{-1}$ )	11	60	17
Resonanzfrequenz (Hz)	270 <sup>(2)</sup>	60 <sup>(3)</sup>	80 <sup>(4)</sup>
Cross talk (%)	-	7	1.5

## 2.8 MOTORBÜHNE

Häufig wurde der Kraftmesser in Verbindung mit einer xyz-Motorbühne betrieben. Dabei handelte es sich um drei Schrittmotoren (NATIONAL INSTRUMENTS INC., M126-PD, Auflösung  $0.25 \mu\text{m}$ , Maximalamplitude  $120 \text{ mm}$ , maximale Geschwindigkeit  $15 \mu\text{ms}^{-1}$ ), die über einen Rechner angesteuert wurden. Einfache Bewegungsroutinen erlaubten so eine Bewegung des Präparates (z. B. den Tarsus einer Ameise) relativ zu einer fixen Oberfläche (z. B. ein Kraftmesser). Die für diesen Setup angefertigte Steuersoftware ermöglichte zudem einen Betrieb der Motoren in einer Kraft-Rückkopplungsschleife, d. h. die Motoren reagierten direkt auf die ausgehenden Signale vom Kraftsensor. So konnte z. B. eine konstante (Normal- oder Reibungs-) Kraft während eines Bewegungsprogrammes eingestellt werden. Zur Synchronisation von Videoaufnahmen wurden TTL-Signale ( $10 \text{ Hz}$ ) an zwei Digitalkameras (REDLAKE MOTIONSCOPE) geschickt. In Kombination mit einem Kraftmesser erlaubte der beschriebene Aufbau eine synchrone Erfassung von zwei Kraftkomponenten mit der zeitgleichen Ansteuerung von zwei (oder mehr) Digitalkameras.

## 2.9 STATISTIK

Die aus den Experimenten erhaltenen Zahlenkolonnen (Stichproben) wurden entweder in MATLAB weiter verwendet oder zu Statistikprogrammen (STATISTICA, StatSoft Inc., USA; SPSS [Statistics Package for the Social Sciences, Chicago, IL, USA] oder BIAS, Hans Ackermann, Epsilon Verlag, Germany) exportiert. Vor der Anwendung der entsprechenden Testmethoden wurden die Datenreihen auf Normalverteilung getestet (Test nach KOLMOGOROV-SMIRNOV oder SHAPIRO-WILKS). In einer Darstellung der Stichproben als sog. Box-Whisker-Plots repräsentieren die Boxen eine Abweichung von 50% der Daten vom Median, die Whisker stellen die 5- bzw. 95%-Perzentile da. Signifikante Unterschiede zwischen den Datenreihen wurden in den Grafiken entweder mit der „Stern“-Notation („\*“:  $P < 0.05$ , „\*\*“:  $P < 0.01$ , „\*\*\*“:  $P < 0.001$ ) oder mit der „ab“-Notation (Datenreihe „a“ unterscheidet sich signifikant von der Datenreihe „b“) symbolisiert. Nicht-signifikante Unterschiede wurden mit „n. s.“ gekennzeichnet. Wenn nicht anders angegeben, werden im Text die arithmetischen Mittelwerte mit Standardabweichung verwendet.





## KONTROLLE VON HAFTUNG AUF DER EBENE DES PRÄTARSUS

---

### 3.1 ANALYSE DER UNGUITRAKTORMECHANIK

Die verantwortlichen Haltestrukturen am Ameisenfuß sind die Krallen und das Arolium am distalen Ende des letzten Tarsomers. Wie einleitend erwähnt (Seite 7), ist der Unguitraktormuskel im oberen Beinabschnitt für die Flexion der Krallen *und* für die Entfaltung des Haftorgans verantwortlich; ein Antagonist für die Rückbewegung fehlt. Dadurch, dass die Bewegung beider Haltestrukturen durch die Unguitractorsehne gekoppelt ist und zudem ein antagonistisch arbeitender Muskel fehlt, scheint eine unabhängige Kontrolle des Aroliums schwierig. Um Abrieb oder Verletzungen der dünnhäutigen, empfindlichen Aroliumkutikula auf rauen Oberflächen zu vermeiden (Slifer, 1950), sollte das Arolium jedoch vorwiegend auf glatten Oberflächen zum Einsatz kommen. Daher stellt sich die Frage, ob Ameisen trotz des ungünstig erscheinenden Designs ihres Unguitractorsystems ihre Haftorgane in Abhängigkeit der Oberflächenrauigkeit kontrollieren können. Im folgenden Abschnitt wurde durch Manipulationen an der Krallenziehersehne die Funktionsweise des Unguitractorsystems im Hinblick auf diese Frage untersucht.

#### 3.1.1 *Material und Methoden*

Für ein genaueres Verständnis der Aroliumentfaltung, der Bewegung der Krallen und der Tarsalsegmente wurde die Kontraktion des Unguitractor-Muskels durch Zug an der Krallenziehersehne nachgestellt. Hierfür wurden Weberameisen mit CO<sub>2</sub> betäubt und die Beine an der Tibia abgetrennt. Das einzelne Bein wurde dann am dritten und vierten Tarsomer (Ta3, Ta4) so auf einem Objektträger mit Wachs befestigt, dass das fünfte (distalste) Tarsomer (Ta5) frei beweglich über die Kante des Objektträgers ragte. Um eine Austrocknung der Strukturen zu verhindern, wurde in einigen Präparationen das gesamte Präparat, in anderen nur die geöffnete Stelle am Bein mit Ringerlösung (Ephrussi und Beadle, 1936) bedeckt. Nach Freilegen der Sehne auf Höhe der

Tibia wurde die Sehne mit einer feinen selbstschließenden Pinzette gegriffen. Die Pinzette konnte mittels eines Elektromagneten vibrationsfrei geöffnet werden, was das Arbeiten unter dem Binokular bei starker Vergrößerung erleichterte. Über die Führung eines Mikromanipulators (NARISHIGE MMN-330, Auflösung 10 µm) konnte die so gegriffene Sehne in 10 µm-Schritten entlang der Längsachse von Ta4 bewegt werden. Als Nullposition wurde die gespannte Sehne und eine leichte Bewegung von Ta5 gegen Ta4 gewertet. Anschließend wurde die Sehne in proximaler Richtung so lange gezogen bis das Arolium vollständig ausgefaltet war. Durch die Rückbewegung des Mikromanipulators wurde schließlich die Nullposition wieder erreicht. Die Bewegungen wurden mit einer digitalen Videokamera (INTAS Q800) in Kombination mit einem Mikroskop (LEICA DMR) von lateral gefilmt und für quantitative Analysen mit Hilfe von selbstgeschriebenen MATLAB-Routinen digitalisiert.

Folgende Gelenke wurden digitalisiert (Abb. 3.1B):

- „Ta4-Ta5-Gelenk“, das den Winkel zwischen den Längsachsen vom vierten und fünften Tarsomer beschreibt
- „Krallengelenk“ als Winkel zwischen den Krallen und Ta5
- „Aroliumgelenk“ als Winkel zwischen Arolium und Krallen.

Die Schenkel der Winkel wurden definiert als: a) die mediale Längsachse von Ta4 bzw. Ta5, b) die Verbindung von Krallenspitze zum dorsalen Rand der Krallenbasis (Unguifer) und c) die dorsale Aroliumseitenwand, die durch einen Arcusarm gebildet wird. Die Schnittpunkte der Achsen liegen nahe den eigentlichen Drehpunkten der Gelenke.

In einem weiteren Versuch wurden Einzelbeine so orientiert, dass sich Ta5 beim Zug an der Sehne wie natürlich auf die Unterlage zubewegte und schließlich das Arolium mit der Unterlage in Kontakt kam. Mit einem inversen Mikroskop (ZEISS Axiovert 405M) mit angeschlossener CCD-Kamera (INTAS QICam 800) konnte das Aufsetzen und Entfalten des Aroliums von ventral beobachtet werden. Eine koaxiale Beleuchtung (Auflicht) machte die Kontaktfläche als dunkle Zone vor hellem Hintergrund deutlich sichtbar. Mit einem darüber montierten Binokular (WILD M3C) und daran angeschlossener Digitalkamera war es möglich, dasselbe Präparat abwechselnd von ventral und dorsal zu filmen. In der Dorsalansicht konnte die Bewegung der Krallen besser gesehen werden. Zur Quantifizierung der Krallenflexion wurde der Winkel der Krallen zum Tarsus gemessen. Als Schenkel des

Winkels wurden die distalen Ränder der Krallenbasis und die mediale Längsachse von Ta5 (Abb. 3.1B) herangezogen und ein Mittelwert aus linker und rechter Kralle verwendet.

Um die natürlichen Bewegungen des Krallenzieherapparates in ähnlicher Weise aufzunehmen und den physiologischen Bereich des Krallenziehers zu bestimmen, wurden lebende Ameisen mit kleinen Tropfen geschmolzenen Wachses an der Glasoberfläche fixiert und ein Bein in der gleichen Weise wie oben beschrieben befestigt. Eine Kontraktion des Krallenziehers an einem solchen intakten Bein erfolgte entweder spontan durch die Ameise oder wurde durch leichte Betäubung der Ameise mit CO<sub>2</sub> provoziert (vgl. Abschnitt 2.2, Seite 27). Die Bewegungen von Ta5, der Krallen und des Aroliums wurden von lateral gefilmt und bei den Extremstellungen digitalisiert.

### 3.1.2 Ergebnisse

#### *Charakterisierung der Einzelbewegungen am Tarsus*

In Übereinstimmung mit vorherigen Beobachtungen am Krallenzieher von Hymenopteren (Federle et al., 2001; Frantsevich und Gorb, 2004; Snodgrass, 1956) kontrolliert der Krallenzieher verschiedene tarsale und prä-tarsale Strukturen. Abb. 3.1C zeigt in einer Bildserie die Bewegungen von Ta5, der Krallen und des Aroliums bei verschiedenen Sehnenzugamplituden. Die Bewegungen können durch Drehbewegungen in einer Ebene um jeweils eine Achse beschrieben werden und so durch Digitalisieren der Videoaufnahmen gemessen werden. Ein Zug an der Sehne in proximaler Richtung ( $180 \pm 33 \mu\text{m}$ ; von  $N = 48$  Zug-Entlastungs-Zyklen an 16 Beinen) verursachte folgende Drehbewegungen:

1. Eine ventrale Beugung von Ta5 relativ zu Ta4 (Ta4-Ta5-Gelenk). Der Zug an der Sehne bewegte Ta5 von seiner Ruheposition ( $-43.3 \pm 10.6^\circ$ ) relativ zu Ta4 bis zu einer leichten Flexion zur ventralen Seite ( $8.9 \pm 7.3^\circ$ ; maximale Flexion bei lebenden Ameisen  $8.4 \pm 2.7^\circ$ ) wodurch die Krallen und das Arolium in Richtung Oberfläche bewegt wurden (Arnold, 1974; Frazier et al., 1999; Gorb, 1996).
2. Eine Flexion der Krallen nach proximal. Dabei bewegten sich die Krallenspitzen ventral und proximal von der „Ruhestellung“ ( $73.2 \pm 19.6^\circ$ ) zur „Greifstellung“ ( $121.9 \pm 10.3^\circ$ ; maximale Flexion lebender Ameisen:  $113.7 \pm 6.7^\circ$ ).

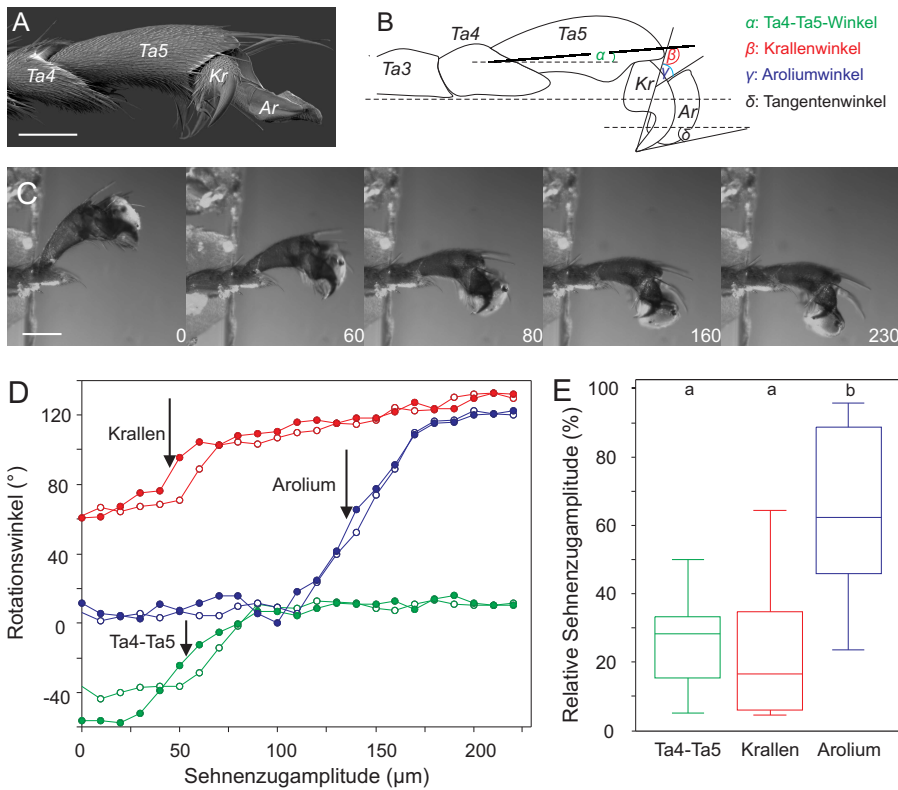
3. eine Rotation des Aroliums welches die adhäsive Zone an seiner ventralen Seite in Kontakt mit der Oberfläche bringt, kombiniert mit einer lateralen Verbreiterung. In den Seitenaufnahmen änderte sich der Aroliumwinkel von  $14.3 \pm 15.7^\circ$  (zurückgefaltet) zu  $112.4 \pm 18.3^\circ$  (entfaltet); maximale Entfaltung lebender Ameisen:  $87.1 \pm 12.6^\circ$ .

Bei den Manipulationen wurden die Strukturen etwas stärker bewegt (s. o.) als bei den natürlichen Bewegungen des Krallenzieherapparates der lebenden Ameisen, ahmten aber dieselben Relativbewegungen des Muskels nach. Wenn die proximal gelegenen Beinsegmente (Ta1–Ta4) nicht fixiert wären, würde der Krallenzieher auch diese Tarsalsegmente mitbewegen (Frantsevich, 2000). Für eine detaillierte Betrachtung des Prätarsus musste das Bein jedoch bis Ta4 fixiert werden und somit diese Bewegungen ignoriert werden. Bei einer Entlastung der Sehne werden die Strukturen durch elastische Elemente (siehe Abschnitt 1.3, Seite 7) wieder in die Ausgangsstellung zurückbewegt.

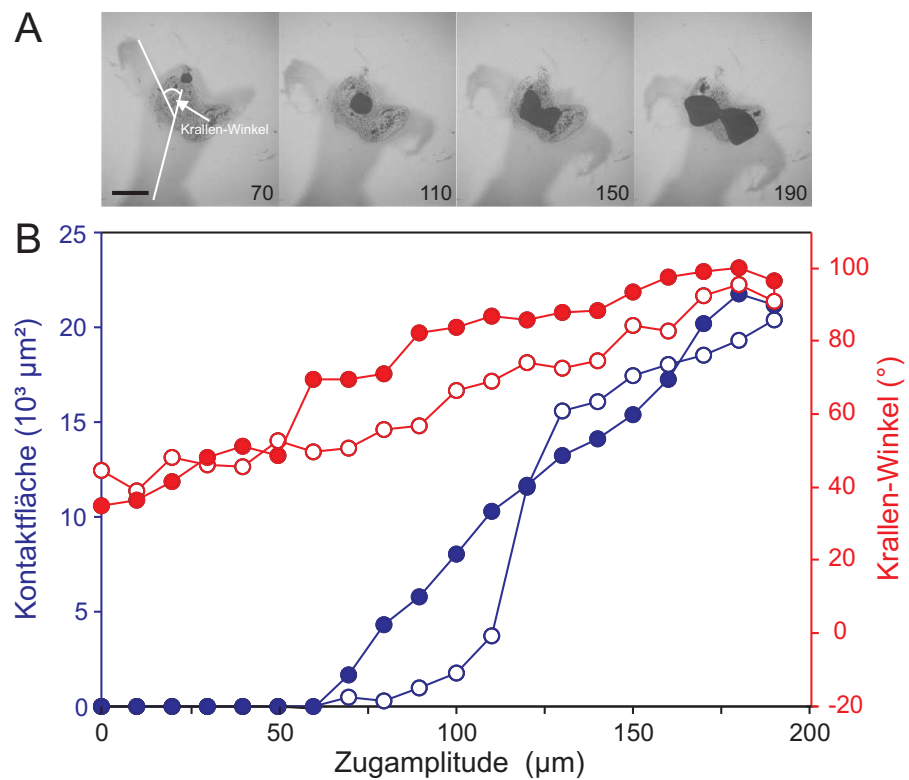
#### *Reihenfolge der Bewegungen*

Abb. 3.1C zeigt die Drehbewegungen der Gelenke in Abhängigkeit der Sehnenzugamplitude. Obwohl alle Gelenke eine deutliche Drehbewegung zeigen, wird deutlich, dass die maximale Änderung der Bewegungen bei verschiedenen Zugamplituden auftritt. So bewegten sich das Ta4-Ta5-Gelenk bei ähnlicher Amplitude wie die Krallen ( $54 \pm 26 \mu\text{m}$  bzw.  $51 \pm 34 \mu\text{m}$ ), das Arolium jedoch erst bei  $117 \pm 45 \mu\text{m}$  (Abb. 3.1C; Friedman-Test:  $F = 57.0$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ; Schaich-Hamerle Post-hoc Test für den Vergleich von Ta5 und Krallen:  $D = 0.23$ ,  $P = 0.52$ ; für den Vergleich von Tarsus und Arolium:  $D = -1.19$ ,  $P < 0.001$ ; für den Vergleich von Krallen und Arolium:  $D = -1.43$ ,  $P < 0.001$ ).

Die Aufnahmen von ventraler Richtung bestätigen dieses Ergebnis (Abb. 3.2). Auch hier bringt ein Zug an der Sehne erst nach Beugung von Ta5 die Krallen und das Arolium in Kontakt mit der Oberfläche. Die Initialkontaktfläche des Aroliums ist sehr klein und steigt stetig mit weiterem Zug an der Sehne an. Erst *nach* maximaler Änderung der Krallenflexion entfaltet sich das Arolium zur vollen Größe ( $117 \pm 10 \mu\text{m}$  vs.  $37 \pm 28 \mu\text{m}$ ; gepaarter Wilcoxon-Test:  $N = 6$ ,  $Z = 2.20$ ,  $P < 0.05$ ).



**Abbildung 3.1:** **A:** REM-Aufnahme eines Weberameisentarsus (Ta4 = viertes Tarsomer, Ta5= fünftes Tarsomer, Kr=Krallen) von lateral mit entfaltetem Arolium (AR). Maßstab: 100  $\mu\text{m}$ . **B:** Schema des Tarsus mit den gemessenen Winkeln. **C:** Videosequenz der (Prä-)Tarsus-Bewegungen beim Zug an der Krallenziehersehne. Zahlen geben die Zugamplitude in  $\mu\text{m}$  an. Maßstab: 200  $\mu\text{m}$ . **D:** Winkeländerungen von Ta5, den Krallen und dem Arolium beim Spannen (ausgefüllte Marker) und Entspannen (offene Marker) der Sehne. Die Pfeile zeigen die Position der maximalen Änderung der Bewegung während des Spannens der Sehne. **E:** Maximale Änderungen der Rotationsbewegungen von Ta5, den Krallen und des Aroliums bei Normierung der Positionen auf die jeweilige Maximalamplitude.



**Abbildung 3.2:** **A:** Entfaltung des Aroliums auf einer transparenten Oberfläche (ventrale Ansicht) durch Zug an der Krallenziehersehne. Zahlen geben die Zugamplitude in  $\mu\text{m}$  an. Eingezeichnet ist der Krallenwinkel, welcher hier von ventral zur Längsachse des Tarsus gemessen wurde (vgl. Krallenwinkel-Definition in Abb. 3.1). Maßstab:  $100\ \mu\text{m}$ . **B:** Kontaktfläche und Krallenwinkel während des Spannens (ausgefüllte Marker) und Entspannens (offene Marker) der Sehne.

## 3.2 PROXIMATER MECHANISMUS DER AROLIUMENTFALTUNG

Welche Eigenschaften führen zu der verspäteten Entfaltung des Aroliums? Bereits [Federle et al. \(2001\)](#) hatten gefolgert, dass dies eine Konsequenz der Unguitraktorplattenbewegung sein müsste. Dabei wurde festgestellt, dass beim Zug an der Sehne die in der Ruhestellung etwas außerhalb von Ta5 liegende Platte zunächst in Ta5 hineinbewegt wird. In einer Lateralansicht gleicht dabei diese Bewegung einer Rotation um den Unguifer (die Achse steht senkrecht zur Längsachse von Ta5 und verläuft in transversaler Richtung). Der Radius der Kreisbahn ist allerdings so groß, dass die Bewegung eher geradlinig erscheint („Translationsbewegung“). Nach dem Kontakt der Platte mit dem ventralen Unterrand von Ta5 (und einem eventuellem Verhaken, siehe [Gorb, 1996](#)) kommt es zu einer (stärkeren) Drehbewegung in Gegenrichtung. Die Drehachse liegt dann in der Mitte der Platte, d. h. die Platte dreht sich um sich selbst („Rotationsbewegung“). Diese „Zweiphasigkeit“ der Bewegung (Translation und Rotation) führt erst zu einer Flexion der Krallen (Translation) und dann zur Gegenbewegung des Arcus um das Manubrium (Rotation).

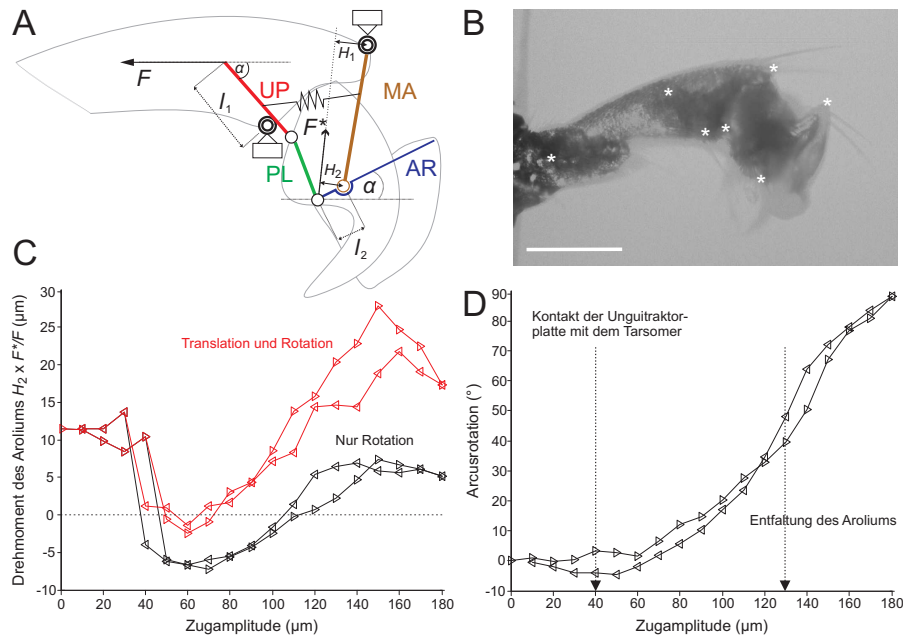
Mit Hilfe von starkem Durchlicht konnte in den oben beschriebenen Sehnenzugexperimenten auch die Bewegungen der Unguitraktorplatte (UP) mit erfasst werden (Abb. 3.3B). Die Experimente bestätigten im Wesentlichen die Befunde der oben genannten Autoren. Dennoch konnte beobachtet werden, dass die Entfaltung des Aroliums nicht zeitgleich mit dem Kontakt von UP an der Gleitrolle startet, sondern etwas verzögert erfolgt. Dies kann durch eine Variation effektiver Hebelarme bei unterschiedlicher Position von UP zusammenhängen und soll in einem zu [Frantsevich und Gorb \(2004\)](#) erweiterten Modell wie folgt erläutert werden. Das Modell besteht aus starren Strukturen, die sich um Drehgelenke bewegen (Abb. 3.3A). An diesen befinden sich (Dreh-)Federn, welche beim Ziehen an der Sehne gespannt werden. Die Bewegungen der Elemente werden einerseits durch das Arrangement der Gelenke zueinander beschränkt, andererseits auch durch die elastische Federn bestimmt. Die Federn besitzen unterschiedliche Federhärten und modellieren die elastischen Resilinelemente im Tarsus.

Der ventrale Unterrand von Ta5 wurde als Gleitlager angenommen, das zwei Konfigurationen zulässt: 1) das Gleitlager besitzt eine hohe Reibung, sodass sich UP nur drehen konnte („Rotations-Modell“); oder 2) als Gleitlager ohne Reibung, sodass UP sowohl Dreh- als auch Trans-



lationsbewegungen ausführen konnte („Translations- und Rotations-Modell“). Die Positionen von UP, der Planta und des Gleitlagers wurden in einer Aufnahme eines Sehnzugversuchs digitalisiert und die daraus bestimmten Winkel benutzt, um die effektiven Hebelarme um das Manubrium ( $H_1$ ) und den Arcus ( $H_2$ ) herum zu berechnen (siehe Abb. 3.3A). Die mathematischen Herleitungen sind im Appendix von [Endlein und Federle \(2007\)](#) aufgeführt. Der effektive Hebelarm ist definiert als das Verhältnis von Drehmoment  $M$  und der an der Sehne anliegenden Kraft  $F$ , mit  $M = H_2 \times F^*$ . Als resultierende Kraft  $F^*$  erhält man die Kraft, die auf die Arcusarme wirkt. Sowohl das kombinierte Translations-Rotations-Modell als auch das reine Rotations-Modell sagen negative Hebelarme für kleine Sehnzugamplituden vorher, sodass die Bewegungen des Arcus blockiert sind.

Abb. 3.3C zeigt, dass die berechneten effektiven Hebelarme am Anfang positiv sind und ab etwa  $40 \mu\text{m}$  negativ werden. Dieser Umschlagpunkt repräsentiert die Berührung von UP mit der Gleitrolle. Für das Verhalten vor diesem Punkt ist das Modell nicht definiert und kann daher unbeachtet bleiben. Die negativen Hebelarme werden ab etwa  $80 \mu\text{m}$  für eine reine Translationsbewegung, und ab etwa  $120 \mu\text{m}$  für die Kombination von Translations- und Rotationsbewegung von UP positiv. Dies stimmt gut mit den gemessenen Bewegungen der Arcusarme überein, welche sich bei  $70\text{--}80 \mu\text{m}$  bewegten. Eine maximale Änderung der Aroliumrotation konnte bei  $\approx 130 \mu\text{m}$  festgestellt werden (Abb. 3.3D). Das Modell gibt also gut das Verhalten des Ameisentarsus mit der verzögerten Aroliumentfaltung wieder.



**Abbildung 3.3:** **A:** Mechanisches Modell des Unguitraktorkomplexes. Die Unguitraktorplatte (UP), der Arcus und das Manubrium werden als steife Strukturen angenommen, die an Gelenken mit Federn bewegt werden können. Der innere Unterrand von Ta5 wird als Gleitlager gesehen, welches Rotations- und Translationsbewegungen der UP an ihr erlaubt. **B:** Laterale Ansicht eines Weberameisentarsus mit starkem Durchlicht, um UP sichtbar zu machen. Die Asterisken (\*) zeigen die digitalisierten Punkte. Maßstab:  $200\ \mu\text{m}$ . **C:** Berechnete Drehmomente des Aroliums. **D:** Gemessene Rotation des Aroliums während eines Sehnenszugexperiments. (AR: Arolium; MA: Manubrium; PL: Planta; UP: Unguitraktorplatte)

### 3.3 MECHANISCHE KONTROLLE DES AROLIUMEINSATZES

#### 3.3.1 Überprüfung der mechanischen Kontrolle durch Krallenamputationen

Die Manipulationen der Krallenziehersehne an abgetrennten Beinen zeigten eine koordinierte Abfolge der Tarsusbewegungen beim Zug an der Sehne, also eine *asynchrone* Bewegung des Aroliums zu der Bewegung der Krallen (entgegen den Feststellungen von [Frantsevich und Gorb, 2004](#)). Dies könnte wichtige Konsequenzen für die Arbeitsteilung von Krallen und Arolium haben: Wenn sich die Krallen beim Laufen auf rauen Oberflächen verhaken, würde durch die moderate Flexion der Krallen das Arolium noch eingeklappt bleiben. Dadurch, dass die Krallen nicht weiter gebeugt werden ist auch die weitere Aroliumentfaltung blockiert. Auf glatten Oberflächen könnte die verzögerte Aroliumentfaltung jedoch ausgeführt werden, da dort die vollständige Flexion der Krallen durch Abrutschen erlaubt wird. Dieser einfache Kontrollmechanismus würde die Ameisen befähigen, schnell und dezentral ohne neuronale Steuerung ihre Haftorgane gezielt nur auf den

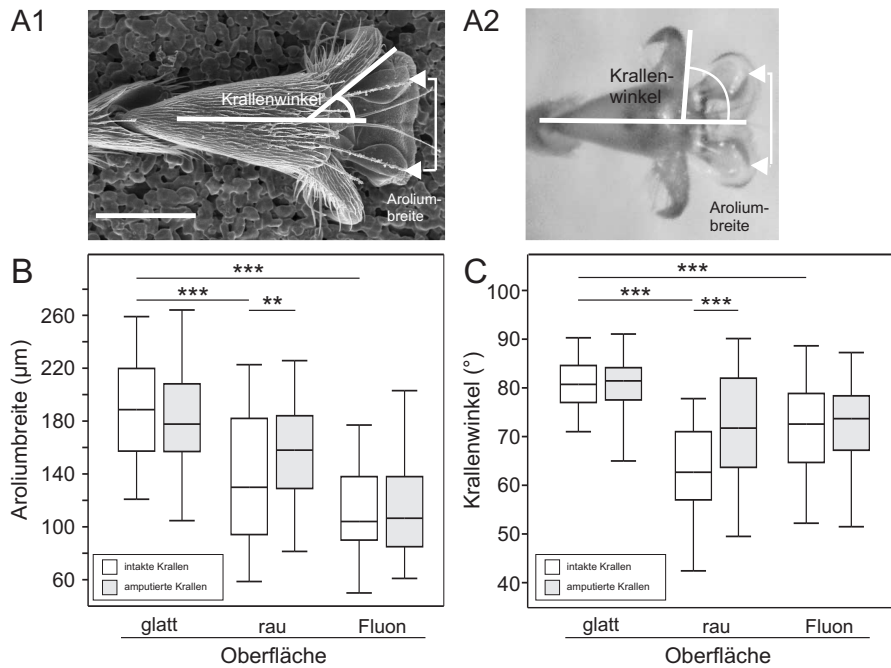
entsprechend glatten Oberflächen einzusetzen. Allerdings stellt sich die Frage, ob Ameisen tatsächlich diesen postulierten Mechanismus verwenden. Dafür wurden partiell die Krallenspitzen an Weberameisen amputiert und das Verhalten ihrer Tarsen, d. h. die Krallenbeugung und die Aroliumentfaltung beim Laufen auf verschiedenen Oberflächen dokumentiert.

#### *Material und Methoden*

Weberameisen wurden mit CO<sub>2</sub> betäubt und die Krallenspitzen an einer Körperseite mit einer Mikroschere entfernt. Nach ca. 10 min Erholungszeit wurden die Ameisen auf glattem Glas, rauem Sandpapier (30 µm Partikelgröße auf Polierscheiben, ULTRATEC Inc.) und auf mit Fluon (Fa. WHITFORD, Deutschland) beschichteten Oberflächen laufen gelassen. Die Lauforientierung war jeweils aufrecht und kopfüber. Während des Laufens wurden die Ameisen erneut mit CO<sub>2</sub> betäubt, was bei den Tieren eine Kontraktion des Krallenziehermuskels auslöste. Somit hielten sie sich mit allen sechs Beinen auf den Oberflächen fest. Die distalen Tarsusegmente konnten dann von dorsal fotografiert (NIKON Coolpix 4500 montiert auf WILD MZ Binokular) und in MATLAB digitalisiert werden. Nachdem nur die glatte, unbeschichtete Glasoberfläche eine ventrale Ansicht der Kontaktfläche erlaubte, wurde stattdessen auf allen Oberflächen die Entfaltung des Aroliums von dorsal über den lateralen Abstand der Arcusarme, welche das Arolium aufspannen, gemessen (doppelter Pfeil in Abb. 3.4A). Um ein Maß für die Krallenflexion zu bekommen, wurde in der Dorsalansicht der Winkel der Krallen zur Medialachse von Ta5 gemessen. Dieselben Ameisen wurden auf glatten und rauhen Oberflächen verglichen, weitere Individuen wurden davon unabhängig auf den fluonbeschichteten Oberflächen getestet.

#### *Ergebnisse*

Die Ergebnisse der Aroliumentfaltung auf den verschiedenen Oberflächen sind in Abb. 3.4B dargestellt. Konsistent mit der oben formulierten Hypothese der mechanischen Kontrolle war die Entfaltung auf den rauhen Oberflächen geringer als auf glatten Oberflächen (gepaarter T-Test für den Vergleich der intakten Krallen:  $T = 6.91$ ,  $df = 31$ ,  $P < 0.001$ ). Derselbe Vergleich für die gekappten Krallen war dagegen nicht signifikant. Auf den rauhen Substraten waren die Arolien an den manipulierten Tarsen stärker entfaltet als an den unmanipulierten (T-Test:  $T = -4.41$ ,  $df = 3$ ,  $P < 0.001$ ), wohingegen dieser Effekt



**Abbildung 3.4:** **A1:** Dorsalansicht eines Weberameisentarsus auf einer rauhen Oberfläche (REM-Aufnahme, Maßstab: 200 µm). Eingezeichnet ist der Krallenwinkel und die Aroliumbreite. **(A2):** Ventralansicht des Tarsus auf einer Glasoberfläche zur Verdeutlichung der Aroliumbreite durch die Enden der Arcusarme (Pfeile). Anmerkung: Im Vergleich zu A1) ist der größere Krallenwinkel durch eine stärkere Flexion sichtbar. Gemessene Aroliumbreite **(B)** und Krallenwinkel **(C)** in Abhängigkeit der Oberflächenbeschaffenheit.

nicht auf den glatten Oberflächen auftrat (T-Test:  $T = -0.20$ ,  $df = 28$ ,  $P = 0.84$ ). Diese Ergebnisse zeigten deutlich das Verhaken der Krallen auf den rauhen Oberflächen und die damit verbundene Kontrolle der Aroliumentfaltung.

Dieser Befund wird auch durch die Ergebnisse für die Krallenflexion unterstützt (Abb. 3.4C). Die Flexion der intakten Krallen war auf den rauhen Oberflächen signifikant weniger stark ausgeprägt als auf den glatten (T-Test:  $T = 8.29$ ,  $df = 31$ ,  $P < 0.001$ ); kein Effekt zeigte sich bei den gekappten Krallen. Der Effekt für die amputierten Krallen war nur auf den rauhen Oberflächen ausgeprägt (T-Test:  $T = -2.80$ ,  $df = 31$ ,  $P < 0.01$ ).

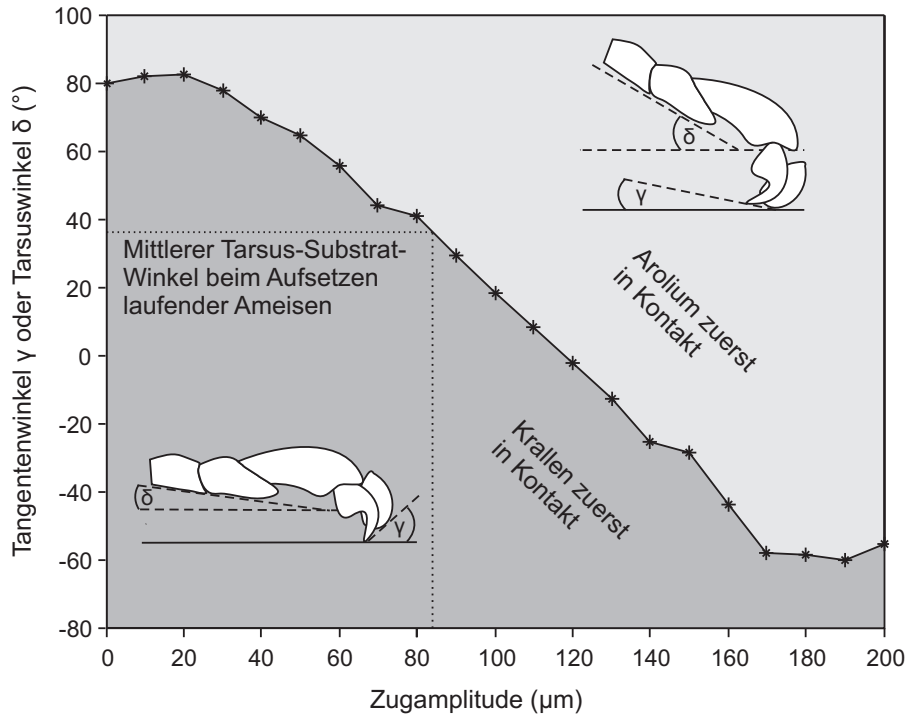
Das Arolium kann jedoch nicht nur über den Krallenzieher bewegt werden, sondern kann sich auch bei Oberflächenkontakt durch einen proximalen Zug des Beines passiv ausfalten (vgl. auch Abschnitt 3.5, Seite 50; Federle et al., 2001). Nachdem hierfür ein kurzer proximaler Zug für die Entfaltung benötigt wird, kann das Verhaken der Krallen oder ein schlechter Kontakt des Aroliums auf einer rutschigen Oberfläche diesen Effekt limitieren (Federle et al., 2001). Um dies zu überprüfen, wurde die Aroliumentfaltung auch auf den fluonbeschichteten

Oberflächen untersucht. Die Beschichtung erzeugt eine sehr rutschige (mikrorau) Oberfläche, auf der weder Krallen noch Arolium Halt finden (siehe Abschnitt 1.3.3, Seite 11). Die Resultate zeigen, dass das Arolium sich teilweise passiv entfaltet. Obwohl die Krallen auf Fluon ausrutschten und eine ähnlich starke Flexion erfuhren wie auf den Glasoberflächen (Abb. 3.4C), waren die Arolien deutlich weniger stark entfaltet (Abb. 3.4B, Vergleich zu den Glasoberflächen: T-Test für unabhängige Gruppen:  $T = 5.00$ ,  $df = 52$ ,  $P < 0.001$ , zum rauen Sandpapier:  $T = 0.54$ ,  $df = 52$ ,  $P = 0.58$ ). Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse kann gefolgert werden, dass das Verhaken der Krallen die Aroliumentfaltung verhindert, indem es erstens die Kontraktion des Krallenziehermuskels limitiert und zweitens den passiven Entfaltungsmechanismus unterbindet.

### 3.3.2 Überprüfung der mechanischen Kontrolle durch Messung des Tarsuswinkels

Um zu untersuchen, ob die Krallen oder das Arolium zuerst mit der Oberfläche Kontakt eingingen, wurden die Tarsusbewegungen kopfüber laufender Weberameisen in starker Vergrößerung von der Seite gefilmt. In 68% aller Schritte ( $N = 38$  von 9 Ameisen) berührten die Krallen zuerst die Oberfläche. In einigen Fällen berührte zunächst das Arolium die Oberfläche, war aber dann immer in einem weitgehend zurückgefalteten Zustand. Dies deutet darauf hin, dass das Arolium erst entfaltet wird, nachdem die Krallen schon auf den Oberflächen aufsitzen und evtl. greifen können.

Die Ergebnisse der oben aufgeführten Sehnenszugversuche wurden verwendet, um anhand des Tarsuswinkels im Moment des Kontaktes der Krallen zur Oberfläche Rückschlüsse zu ziehen, ob die Krallen oder das Arolium bei einem gegebenen Tarsuswinkel der Sehnenszugversuche in Kontakt mit der Oberfläche wären. In den Seitenansichten der Tarsuspräparationen wurde daher der Winkel zwischen Ta4 und der gemeinsamen Tangente von Krallenspitzen und Arolium gemessen (Abb. 3.1, Seite 39). Wenn der Tarsus-Substrat-Winkel den Tangentenwinkel überschreitet, das Bein also sehr steil zur Oberfläche steht (Abb. 3.5, rechtes oberes Insert), würde das Arolium zuerst Kontakt machen und *vice versa* (Abb. 3.5, linkes unteres Insert). Bei laufenden Ameisen wurde ein Tarsuswinkel von  $36 \pm 10^\circ$  gefunden. Der Tangentenwinkel nahm mit höherer Sehnenszugamplitude zunehmend ab (Abb. 3.5). Der gemittelte Tarsus-Substrat-Winkel



**Abbildung 3.5:** Änderung des Tangentenwinkels ( $\gamma$ ) während eines Sehnzugversuches. Eingezeichnet ist zudem der mittlere Tarsus-Substratwinkel ( $\delta$ ) laufender Ameisen und die Bereiche, bei denen entweder die Krallen (dunkelgrau; Insert links unten) oder das Arolium (hellgrau; Insert rechts oben) zuerst Kontakt mit dem Substrat machen würden. Anmerkung: Da hier der Tarsus-Substrat-Winkel mit dem Tangentenwinkel verglichen wird, gilt die Ordinate für beide Winkel.

von  $36^\circ$  wurde bei einer Sehnzugamplitude von  $68 \pm 35 \mu\text{m}$  erreicht ( $N_{\text{Zugexperimente}} = 39$ ,  $N_{\text{Beine}} = 14$ ). Bei dieser Sehnzugamplitude war das Arolium noch nicht ausgefaltet, die Krallen jedoch schon nahezu maximal gebeugt (Abb. 3.1). Daher würden bei laufenden Ameisen bei einem schwach kontrahierten Unguitraktormuskel immer zuerst die Krallen greifen.

### 3.4 KRAFTMESSUNGEN AN DER KRALLENZIEHERSEHNE

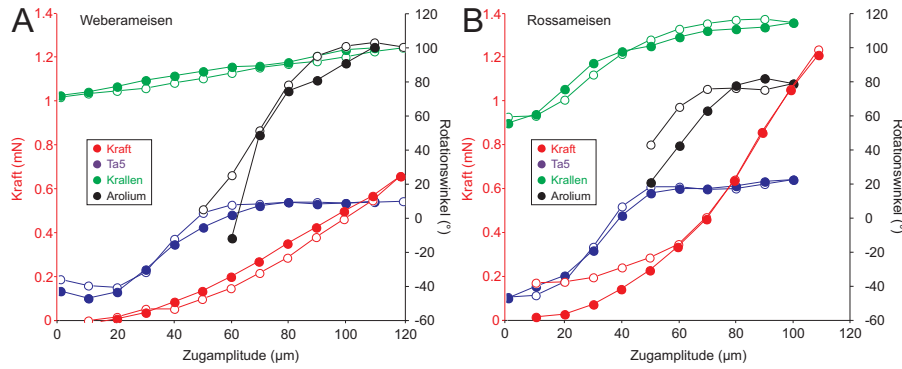
Aufbauend auf den bisher dargestellten Untersuchungen des Krallenzieherkomplexes, war es interessant zu sehen, ob Weberameisen gegenüber bodenlebenden Ameisen besondere Anpassungen für die Entfaltung ihrer Arolien besitzen. Müssen Weberameisen mehr Kraft für die Entfaltung ihrer übergroßen Haftorgane aufbringen als Ameisen mit kleineren Arolien? Dazu wurde die Zugkraft an der Krallenziehersehne von Weberameisen und Rossameisen (*Camponotus floridanus*) gemessen.

### 3.4.1 *Material und Methoden*

Weberameisen und Rossameisen (*Camponotus floridanus*) wurden mit CO<sub>2</sub> betäubt und durch Dekapitation getötet. Die Beine wurden am Femur mit Hilfe einer Mikroschere durchtrennt und ähnlich wie in Abschnitt 3.1 beschrieben auf eine Unterlage aufgeklebt und präpariert. Die freigelegte Krallenziehersehne wurde in einer kleinen selbstschließenden Klammer festgehalten, die an einem sehr empfindlichen Biegebalken (Kraftmesser Nr. 1, Tabelle 2.2, Seite 32) aufgeklebt war. Der Biegebalken, und damit auch die Sehne, konnte mittels Mikromanipulator (NARISHIGE MLN-33, Auflösung 10 µm) in Schritten von 10 µm bewegt werden. Durch die Weichheit des empfindlichen Biegebalkens war die Amplitude der Sehne etwas geringer als die des Mikromanipulators; durch die Bestimmung der Federkonstante konnte jedoch auf die tatsächliche Amplitude zurückgeschlossen werden. Als Beginn der Bewegung wurde der Zeitpunkt definiert, zu dem sich das fünfte Tarsomer (Ta5) bei Zug an der Sehne bewegte. Der Zug an der Sehne wurde, wie in Abschnitt 3.1 (Seite 35) geschildert, durchgeführt, bis die Krallen maximal gebeugt waren und das Arolium vollständig entfaltet war; danach wurde die Sehne wieder bis zur Ausgangsstellung von Ta5 entspannt. Für jeden 10 µm-Schritt wurde ein Bild des Tarsus von lateral mit einer Digitalkamera (Intas QICam 800) in Kombination mit einem Binokular gemacht und die Rotationsbewegungen von Ta5, der Krallen und des Aroliums, wie in Abschnitt 3.1 beschrieben, gemessen. Synchron dazu wurde jeweils die Kraft durch Verbiegung des Biegebalkens für jeden 10 µm-Schritt ausgelesen.

### 3.4.2 *Ergebnisse*

In Abb. 3.6A und B sind die Rotationsbewegungen von Ta5, der Krallen und des Aroliums exemplarisch eines Weberameisen- und Rossameisentarsus in Abhängigkeit von der Sehnenzugamplitude dargestellt. Bei beiden Ameisenarten kam es bei einem Zug an der Sehne zu ähnlichen Bewegungen sowohl in Relation zueinander, wie auch beim Vergleich der Maximalrotation. Bei den Rossameisen ist die Krallenbeugung etwas deutlicher ausgeprägt, bei den Weberameisen überwiegt die Aroliumsbewegung. Die Kraftspur repräsentiert die Kraft entlang der Sehne, die benötigt wurde, um diese Bewegungen auszuführen. Da diese Kraft hauptsächlich gegen die elastischen Rückstellelemente an den Gelenken wirkt, kommt es mit zunehmender Zugamplitude zu

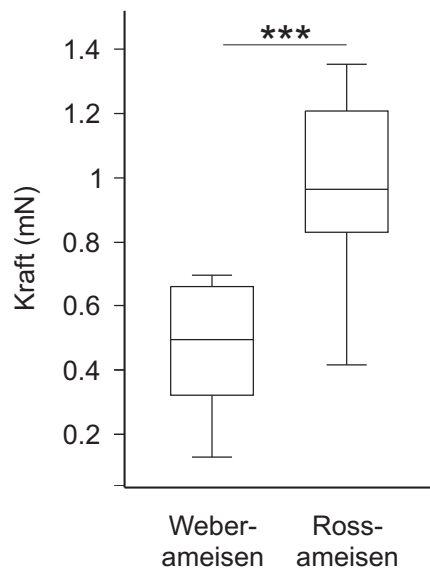


**Abbildung 3.6:** Manipulationen an der Sehne mit dazu gemessenen Kräften, um das Arolium bei Weber- (A) und Rossameisen (B) zu entfalten.

einem monotonen Anstieg der Kraft. Die Form der Kraftspur ähnelt stark dem Verlauf der Rotationsbewegung des fünften Tarsomers und geht bei etwa 50 µm Sehnenzugamplitude in den Verlauf des Aroliums über. Der einleitend erwähnte stärkere Kraftanstieg bei größeren Amplituden ist zumindest bei den Rossameisen erkennbar.

Der Vergleich zwischen den Ameisenarten zeigt einen Unterschied in der Maximalkraft: Obwohl sehr ähnliche Absolutbewegungen des (Prä-) Tarsus bei gleicher Sehnenzugamplitude ausgelöst wurden, war die benötigte Kraft bei Weberameisen etwa um die Hälfte kleiner als bei Rossameisen (Weberameise  $F_{\max} \approx 0.65$  mN, Rossameise  $F_{\max} \approx 1.20$  mN). Dieses Ergebnis wird noch einmal in Abb. 3.7 für mehrere Experimente bestätigt

( $N_{\text{Weberameisen}} = 8$ ,  $N_{\text{Versuche}} = 13$ ;  $N_{\text{Rossameisen}} = 6$ ,  $N_{\text{Versuche}} = 10$ , Mann-Whitney-U-Test:  $P < 0.001$ ).



**Abbildung 3.7:** Vergleich der Maximalkräfte, um die Arolien von Weber- und Rossameisen voll zu entfalten.

Die Entfaltung des Aroliums durch einen Zug an der Krallenziehersehne die neuronale Kontraktion des Unguitraktormuskels nachahmt wird sie im Weiteren als aktive Entfaltung bezeichnet. Die aktive Entfaltung impliziert, dass es auch eine passive Entfaltung gibt. Federle et al. (2001) fanden an amputierten Beinen von Ameisen und Bienen, dass sich das Haftorgan bei partiellem Kontakt mit der Oberfläche

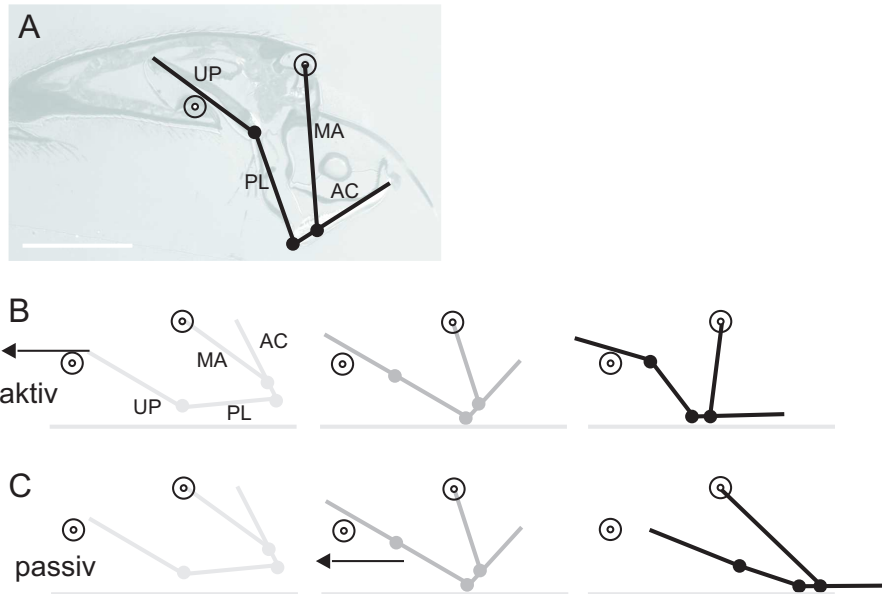


durch einen Zug des Beines in proximaler Richtung zur maximalen Entfaltung bringen ließ. Da eine Muskelbeteiligung ausgeschlossen werden konnte, wurde sie als passive Entfaltung bezeichnet. In den folgenden Kapiteln sollen die Kräfte für eine passive Entfaltung gemessen werden und die Relevanz des passiven Mechanismus im Vergleich mit dem aktiven untersucht werden.

### 3.5 PASSIVE ENTFALTUNG DES AROLIUMS

Der Entfaltungsmechanismus ist in [Federle et al. \(2001\)](#) genau aufgeführt und wird daher hier nur kurz zusammengefasst. [Abb. 3.8B](#) zeigt vergleichend die Bewegungen der präatarsalen Elemente bei einer aktiven Entfaltung des Aroliums (beim Zug an der Krallenziehersehne) und bei einer passiven Entfaltung des Aroliums durch einen proximalen Zug am Bein. Bei einer aktiven Entfaltung rotiert der Unguitraktor um ein festes Gleitlager und löst dadurch eine Gegenrotation des Arcus aus (siehe auch [Abschnitt 3.2](#), Seite 41). Bei der passiven Entfaltung muss das Arolium in partiellen Kontakt mit dem Substrat kommen (mittelgraue Darstellung in [Abb. 3.8B](#)), um dann durch einen Zug an Ta5 (in [Abb. 3.8B](#) nach links) genügend Reibung auf der Oberfläche aufzubringen. Durch die Reibung der Aroliumkutikula bei Oberflächenkontakt wird die Unguitraktorplatte mit Planta aus dem Tarsus herausgezogen. Dabei rotiert das Manubrium um seinen dorsalen Drehpunkt am Unguifer (Aufhängepunkt der Krallen) und drückt die Arcusarme nach distal. Dadurch, dass der Drehpunkt Manubrium-Arcus weiter distal (in Richtung Arcusenden) zu liegen kommt, als der Drehpunkt Arcus-Planta (vgl. [Abb. 3.8B](#) zwischen der dunkelgrauen und schwarzen Darstellung), wird durch eine Vorwärtsbewegung des Manubriums eine Rotation des Arcus um den Drehpunkt Arcus-Planta eingeleitet. Dies führt letztendlich zur Entfaltung des Aroliums. Die Rückfaltung erfolgte beim Nachlassen des Zuges am Bein durch die Eigenelastizität der Aroliumkutikula und verschiedener „Resilin-Federn“ an den Drehgelenken ([Federle et al., 2001](#); [Frazier et al., 1999](#); [Vincent und Wegst, 2004](#)).

Ein Initialkontakt des Aroliums mit der Oberfläche führt also bei genügend großer Reibung zwischen Arolium und Oberfläche in Kombination mit einem proximalen Zug am Bein zur Entfaltung des Haftorgans. Wie bereits erwähnt nutzen Weberameisen den passiven Mechanismus, um ihre Haftorgane zu entfalten. Durch ihre außergewöhnlich großen Haftorgane entstand die Frage, ob dies im Bezug auf die auf-



**Abbildung 3.8:** **A:** Sagittaler Längsschnitt durch einen Weberameisentarsus (Präparat W. Federle). Maßstab: 200  $\mu\text{m}$ . Die beweglichen Strukturen im Prätarsus, wie der Arcus (AR), das Manubrium (MA), die Planta (PL) und die Unguitraktorplatte (UP) sind als starre Hebel angenommen, die sich um einachsige Gelenke drehen können (offene Kreise symbolisieren Gelenke, die in ihrer Position relativ zu Ta5 feststehend sind, geschlossene Kreise stellen Gelenke dar, die sich sich relativ zu Ta5 bewegen). **B:** Schematische Darstellung einer aktiven Entfaltung des Aroliums (Drehung des Arcus) durch Zug an der Sehne (Pfeil), oder **(C)** passive Rotation durch proximalen Zug an Ta5. Die unterschiedlich grau schattierten Darstellungen entsprechen zeitlich nacheinander ablaufenden Zuständen von einem retrahierten Zustand des Aroliums (hellgrau) über die Phase, in der das Arolium Bodenkontakt hat (dunkelgrau), bis hin zu einem entfalteten Arolium (schwarz).

zuwendenden Kräfte nachteilig für sie ist. Müssen Weberameisen mehr Kraft aufwenden, also stärker an ihren Beinen ziehen, als Ameisen mit kleineren Arolien, um die Haftorgane passiv zu entfalten? Ist die Kraft für die passive Entfaltung vergleichbar mit der Kraft, die der Unguitraktormuskel für eine aktive Entfaltung aufbringen müsste?

Die Kraft, die notwendig ist, um das Arolium bis zu einer gewissen Größe zu entfalten, hängt neben Reibungskräften innerhalb des Unguitraktorkomplexes v. a. von der Rückstellkraft der elastischen „Federn“ im System ab, die überwunden werden muss (vgl. Abschnitt 1.3 und 3.2). Für Ameisen mit besonders großen Haftorganen wäre es daher günstig, relativ weiche Federn zu besitzen, um die gesamte Haftfläche leicht zu entfalten. Dafür wurde ein Vergleich mit einer nicht auf Haftung spezialisierten Ameisenart (Rossameisen *Camponotus floridanus*) mit deutlich kleineren Haftorganen (vgl. Abb. 1.4G, Seite 10) durchgeführt. Es wurden die Reibungskräfte verglichen, die zur Entfaltung der Arolien nötig sind.

### 3.5.1 *Material und Methoden*

Einzelne Weberameisen und Rossameisen wurden mit CO<sub>2</sub> betäubt und anschließend getötet. Ihre Hinterbeine wurden mit einer Mikroschere am Femur durchgetrennt und auf der Höhe des Femurs mit Hilfe einer selbstschließenden Pinzette an einer motorisierten xyz-Bühne (Abschnitt 2.8, Seite 33) angebracht. Um Haftkräfte und Reibungskräfte des Aroliums synchron zu messen, wurde das Bein so ausgerichtet, dass es mit der ventralen Seite des Aroliums auf einer kleinen Glasplatte am Ende eines zweidimensionalen Kraftmessers aufsetzte (Kraftmesser Nr. 2, siehe Tabelle 2.2, Seite 32). Zwei synchron angesteuerte Digitalkameras zeichneten mit 10 Hz die Stellung des Tarsus zur Oberfläche von lateral und die Haftkontaktfläche von ventral (mit Hilfe eines Binokulars und der Auflichtbeleuchtung) auf.

Der Kraftmesser wurde mit einer konstanten Geschwindigkeit (0.1–0.5 mms<sup>-1</sup>) oder konstanten Beschleunigung (0.05 mms<sup>-2</sup>) bewegt. Da die abgetrennten Beine relativ schnell austrockneten und so ihre Haftigenschaften änderten mussten die Geschwindigkeiten für eine erfolgreiche Entfaltung oft variiert werden. Die beschleunigte Bewegung war von Vorteil, da während eines Versuches ein größeres Spektrum an möglichen Geschwindigkeiten abgedeckt werden konnte. Als nachteilig erwies sich allerdings, dass die daraus resultierende größere Amplitude häufig zu einem Rutschen des Haftorgans führte. Die Bewegungsrichtung wurde so gewählt, dass sich das Bein in proximaler Richtung relativ zur Glasoberfläche bewegte. Es wurde auf die Einstellung einer konstanten Normalkraft mittels Kraft-Feedback (siehe Abschnitt 2.8) verzichtet. [Drechsler und Federle \(2006\)](#) zeigten in ähnlichen Versuchen an Stabheuschrecken, dass die Art der Fixierung des Beines (Tarsalsegmente fixiert oder frei beweglich) Einfluss auf die Reibungskräfte haben kann. Bei den hier vorgestellten Versuchen wurde das Bein nur an der Tibia festgeklemmt. Bei proximalem Zug änderte sich dadurch die Normalkraft, was sich jedoch eher als vorteilhaft für eine Entfaltung des Aroliums herausstellte.

Als Zeitpunkt der Entfaltung des Aroliums wurde das Erreichen eines Viertels der Maximalfläche definiert und entsprechend bei diesem Zeitpunkt Reibungskraft und Kontaktfläche ausgelesen. Weiterhin wurde die Initialkontaktfläche (Fläche beim Aufsetzen des Haftorgans) bestimmt, um eine evtl. vorhandene Abhängigkeit der Entfaltung von der Zuggeschwindigkeit zu bestimmen.

### 3.5.2 Ergebnisse

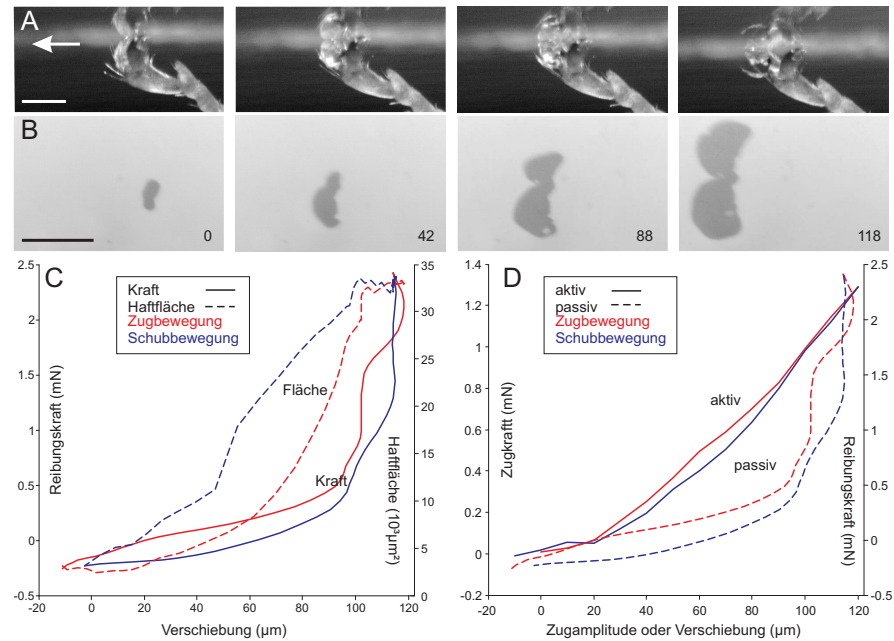
#### *Reibungskräfte für eine passive Entfaltung bei Weberameisen*

Abb. 3.9A und B zeigen die passive Entfaltung eines Weberameisenaroliums. In den lateralen Aufnahmen (Abb. 3.9A) erkennt man, dass das Arolium mit der Glasoberfläche mitgenommen wird und dadurch aus dem Tarsus herausgezogen wird. Diese Relativbewegung des Aroliums gegenüber Ta5 wurde in den Lateralaufnahmen digitalisiert und als Verschiebung definiert. So war gewährleistet, dass nur die Aroliumbewegung und nicht ein eventuelles Rutschen des Haftorgans auf der Oberfläche oder die Verbiegung des Kraftmessers erfasst wurde. Durch die steigende Haftung des sich vergrößernden Aroliums wurde zudem die Oberfläche etwas in der Normalrichtung bewegt.

Abb. 3.9B zeigt die sehr deutliche Entfaltung der Kontaktfläche von einer eher rundlichen Initialfläche zu der typischen B-Form bei voller Entfaltung. Die Haftflächenänderung und die korrespondierende Reibungskraft sind in Abb. 3.9C für eine Entfaltung und Rückfaltung aufgetragen. Man erkennt, dass die Kraft mit steigender Entfaltung zunächst stetig wächst, ab etwa 80  $\mu\text{m}$  Verschiebung jedoch deutlich steiler ansteigt. Das steile Ansteigen kann mit der Rotation und Streckung des Manubriums um den Unguifer erklärt werden. Ab einer gewissen Verschiebung ist das Arolium voll aus dem Tarsus gezogen und das Manubrium maximal gestreckt (vgl. hierzu auch Abb. 3.8B im Enstadium der passiven Entfaltung). Der Hebelarm für eine weitere Drehung ist ab diesem Punkt minimal, wodurch die benötigte Kraft maximal wird. Ab einer Amplitude von etwa 110  $\mu\text{m}$  kam es zu keiner weiteren Flächenänderung mehr.

Die Rückbewegung ist durch eine Hysterese in der Kraft- und Flächenspur gekennzeichnet. Bei der Rückfaltung des Haftorgans ging etwas Energie verloren, sodass weniger Reibungskraft entstand, als bei der Entfaltungsbewegung. Hier spielen evtl. viskoelastische Eigenschaften des Aroliums aber auch das Ablösen des Haftkontaktes von der Oberfläche eine Rolle. Das nicht perfekte elastische Verhalten des Aroliums führte dazu, dass bei gleicher Amplitude die Haftfläche bei der Rückbewegung größer ausfiel, als bei der Entfaltungsbewegung.

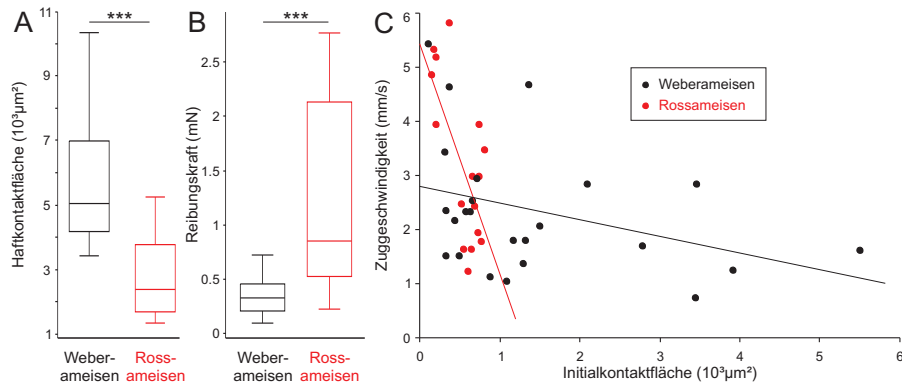
Die Zugkraft der aktiven Entfaltung kann nun mit der zur passiven Entfaltung des Aroliums nötigen Reibungskraft für Weberameisen verglichen werden (für Rossameisen wurden keine Kräfte für eine Rückfaltung gemessen). Abb. 3.9D zeigt, dass für eine volle Entfaltung in beiden Fällen nahezu die gleiche Bewegungsamplitude aufgebracht



**Abbildung 3.9:** **A:** Lateralansicht eines abgetrennten Weberameisentarsus, welches auf einer an einem Kraftmesser angebrachten Glasoberfläche haftet. Durch eine distale Bewegung der Oberfläche relativ zum Bein (Pfeil) kommt es zu einer passiven Entfaltung des Haftorgans. Maßstab 200  $\mu\text{m}$ . **B:** Synchrone Aufnahmen des Haftkontaktes von ventral. Die Zahlen geben die Verschiebung des Aroliums relativ zu Ta5 an. Maßstab 200  $\mu\text{m}$ . **C:** Flächen- (gebogene Linie) und Kraftänderungen (durchgezogene Linie) während einer Zugbewegung (in rot gezeichnet; relative Bewegung des Tarsus zur Oberfläche) und während der zurückführenden Schubbewegung (blaue Linien). **D:** Vergleich der Kräfte für eine aktive (durchgezogene Linie) und passive (gebogene Linie) Entfaltung (rote Kurven) und Rückfaltung (blaue Kurven) des Aroliums in Abhängigkeit der Sehnenzugamplitude bzw. der relativen Verschiebung des Aroliums gegenüber Ta5.

werden musste. Weiterhin ist erkennbar, dass die Reibungskräfte etwa doppelt so hoch ausfielen, wie die Kräfte für eine aktive Entfaltung. In Abb. 3.9C war allerdings auch zu erkennen, dass schon ab einer Verschiebung von etwa 100  $\mu\text{m}$  keine Flächenänderung mehr stattfand. Bei dieser Amplitude sind die Kräfte zwischen der aktiven und passiven Entfaltung vergleichbar hoch. Das bedeutet, dass vermutlich in beiden Fällen gegen die gleichen elastischen Elemente gearbeitet werden musste.

Auffällig ist auch die unterschiedliche Hysterese. Bei der aktiven Entfaltung gingen etwa 6.8% der aufgewendeten mechanischen Arbeit verloren, bei der passiven Entfaltung waren es 67.7%, also etwa zehnmal mehr. Dies hängt vermutlich mit dem Ablösen des Haftkontaktes von der Oberfläche zusammen, wofür zusätzlich Arbeit geleistet werden muss.



**Abbildung 3.10:** **A:** Vergleich der relativen Flächen ( $1/4$  der maximalen Haftkontaktfläche) von Ross- und Weberameisen. **B:** Vergleich der benötigten Reibungskräfte, um die in A) dargestellten Haftkontaktflächen passiv zu entfalten. **C:** Abhängigkeit der erfolgreichen Entfaltung (Erreichen der Viertel-Maximalfläche) von der Initialfläche und der Zuggeschwindigkeit für beide Ameisenarten.

#### Vergleich der passiven Entfaltung bei Weber- und Rossameisen

Abb. 3.10A und B zeigen den Vergleich der Haftflächen bzw. der Reibungskräfte zwischen Weber- und Rossameisen. Obwohl Weberameisen deutlich größere Haftflächen entfalteten (T-Test für unabhängige Stichproben:  $N_{\text{Weberameisen}} = 28$ ,  $N_{\text{Rossameisen}} = 17$ ,  $T = 4.78$ ,  $P < 0.001$ ), wurde hierfür weniger Kraft benötigt (Mann-Whitney U-Test:  $N_{\text{Weberameisen}} = 28$ ,  $N_{\text{Rossameisen}} = 17$ ,  $U = 54.0$ ,  $Z = -4.3$ ,  $P < 0.001$ ). Die Abhängigkeit der Entfaltung von der Initialfläche und der Zuggeschwindigkeit ist in Abb. 3.10C dargestellt. Man erkennt, dass bei beiden Ameisenarten die Entfaltung negativ mit der Zuggeschwindigkeit korreliert (Weberameisen: Spearman  $R = -0.38$ ,  $P = 0.06$ ; Rossameisen: Spearman  $R = -0.45$ ,  $P = 0.08$ ). Eine kleinere Initialfläche entfaltete sich also im Trend erst bei einer höheren Zuggeschwindigkeit. Anhand der Steigungen der eingezeichneten Ausgleichsgeraden zeigt sich, dass Weberameisen über das Spektrum der im Versuch erzeugten Initialflächen kleinere Geschwindigkeiten für eine erfolgreiche Entfaltung benötigten als Rossameisen. Auch dies deutet auf ein leichter entfaltbares Haftorgan bei Weberameisen hin.

Zusammenfassend mit den Ergebnissen aus Abschnitt 3.4 (Seite 47) kann festgestellt werden, dass die auf Haftung spezialisierten Weberameisen im Vergleich zu den bodenlebenden Rossameisen sowohl für die aktive, als auch für die passive Entfaltung weniger Kraft benötigten. Die Ursachen könnten weichere Rückstellfedern im Tarsus sein, was weniger Gegenkraft erzeugt und so die Entfaltung bereits kleinerer Initialkontaktflächen bei niedrigeren Scherkräften erleichtert. Auch die

aktive Entfaltung durch den Krallenzieher würde dadurch erleichtert werden.

### 3.6 REAKTION AUF PLÖTZLICHE ERSCHÜTTERUNGEN

Kann der oben beschriebene passive Mechanismus, neben dem ökonomischen Halten der Arolien im ausgefalteten Zustand, noch weitere Vorteile haben? Die passive Entfaltung ist definiert als neuromuskulär-unabhängige Kontrolle. Dadurch unterliegt sie nicht den Zeitverzögerungen, die bei einer neuronalen Innervation entstehen. Eine sehr schnelle Entfaltung könnte als Sicherheitsmechanismus dienen, mit dem sich die Tiere bei plötzlichen Stößen (z. B. durch schwere Regentropfen) auf der Oberfläche halten können. Die Reaktion auf ein solches Ereignis muss offensichtlich extrem schnell erfolgen, sodass ein klassischer, neuronal kontrollierter Muskelreflex möglicherweise nicht schnell genug ist ( $\approx 8\text{--}14$  ms für Heuschrecken nach Laurent und Hustert [1988],  $10\text{--}15$  ms für Schaben nach [Ridgel et al., 2001; Wilson, 1965],  $>40$  ms für verschiedene Reflexe beim Menschen nach Zehr und Stein [1999] und Autoren darin). Im Gegensatz dazu hat eine rein mechanische Reaktion (*Präflex* nach Brown und Loeb, 2000) das Potenzial, noch früher und damit nahezu gleichzeitig zu einer Störung zu erfolgen (Campbell und Kirkpatrick, 2001; Höltje und Hustert, 2003). Existiert eine solche Präflex-Reaktion bei Weberameisen?

#### 3.6.1 *Material und Methoden*

Eine experimentelle Überprüfung der Präflex-Reaktion gelang dadurch, dass eine kleine Laufunterlage (Deckgläschen  $10 \times 10 \times 0.1$  mm) schlagartig seitlich beschleunigt wurde und dabei die Haftkontaktfläche von der ventralen Seite mit einer Hochgeschwindigkeitskamera (Redlake MotionScope auf einem Binokular mit Auflicht, 1000 Hz) gefilmt wurde. Ein genügend schneller Stoß (etwa  $0.5 \text{ mm/ms}$  Auslenkung) wurde mittels eines federgespannten Bolzens erreicht, der auf die Kante eines flexibel aufgehängten Glasplättchens schlug. Durch die Aufhängung der Oberfläche an zwei Stegen aus gedrehtem Federstahlblech wurde gewährleistet, dass eine seitliche Auslenkung nicht in eine Rotation sondern eher in eine lineare Bewegung übersetzt wurde.

Weberameisen wurden kopfüber auf die Oberfläche gesetzt und mit  $\text{CO}_2$  betäubt, was zu einem Festhalten an der Oberfläche führte. Die Oberfläche konnte mit Hilfe eines Mikromanipulators (NARISHIGE

MLN-33, Auflösung 10  $\mu\text{m}$ ) relativ zum Blickfeld des Binokulars ausgerichtet werden, sodass jeweils ein Tarsus gefilmt werden konnte. Es wurde gewartet bis die Wirkung des  $\text{CO}_2$  nachließ und durch das Entspannen des Krallenziehers eine Rückfaltung des Aroliums erfolgte, die Ameise jedoch noch regungslos auf der Oberfläche verharrte. Diese Methode erlaubte das Experiment an intakten Ameisen, hatte jedoch den Nachteil, dass die Orientierung der Beine zur Stoßrichtung zufällig war und daher die Bewegung der Oberfläche nicht immer zu einer Entfaltung des Aroliums führte. Der Stoß wurde durch das Freilassen des Bolzens beim Ziehen eines kleinen Sperrstiftes ausgelöst.

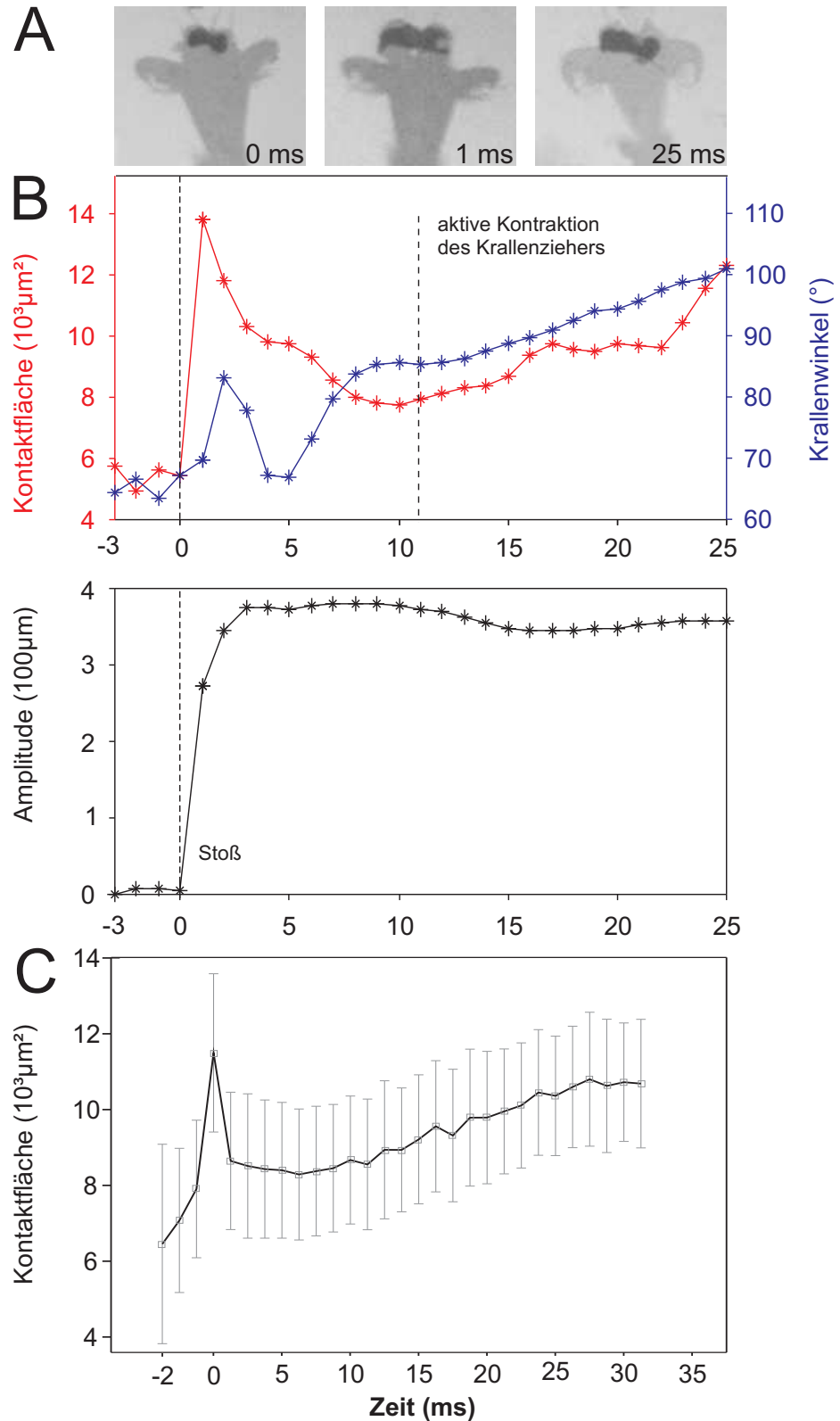
### 3.6.2 Ergebnisse

Abb. 3.11A zeigt exemplarisch die zeitliche Veränderung einer Haftkontaktfläche und die Flexion der Krallen. Dazu ist die Bewegung der Oberfläche während des Stoßes dargestellt. Vor dem Stoßereignis war die Haftkontaktfläche klein und der Krallenzieher entspannt (kleiner Krallenwinkel, Definition siehe Abschnitt 3.7.2, Seite 64). Bereits innerhalb der ersten Millisekunde nach dem Stoßereignis (Amplitude ca. 380  $\mu\text{m}$ ) kam es zu einer schlagartigen Vergrößerung der Haftfläche. Durch die träge Masse der Ameise entstand nach einer kurzen Verzögerung eine Bewegung des gesamten Beines, die das Arolium von der proximalen Seite her teilweise wieder etwas abschälte. Durch das Kippen des Beines nach distal erschienen die Krallen (von ventral betrachtet) perspektivisch stärker gebeugt, was den kurzzeitigen Peak nach 2–3 ms erklärt. Nach etwa 10 ms setzte dann die aktive Reaktion der Ameise auf diesen Stoß ein, sichtbar an der Flexion der Krallen und dem langsamen Ansteigen der Haftkontaktfläche.

In Abb. 3.11B sind die Verläufe der Haftkontaktflächen aller erfolgreichen Versuche zusammengefasst dargestellt<sup>1</sup>. Man erkennt, dass trotz der Schwankungen in den Absolutwerten der Fläche das generelle Muster der plötzlichen passiven Entfaltung mit verzögerter aktiven Entfaltung erhalten bleibt. Die Entfaltung setzte immer bereits in der ersten Millisekunde ein, die neuronale Reflexreaktion dagegen im Mittel erst nach etwa  $10 \pm 2$  ms. Damit ist deutlich gezeigt worden, dass die passive Antwort des Systems schneller ist, als die neuronale Muskelkontraktion dies leisten könnte.

<sup>1</sup> Häufig war das Bein nicht genügend entlang der Stoßrichtung orientiert, sodass keine optimale Kraftübertragung erfolgte; oder das Haftorgan war durch die Manipulationen an den Ameisen nicht gut in Kontakt mit der Oberfläche, sodass Erschütterungen der Oberfläche senkrecht zur Stoßrichtung den Haftkontakt sofort abreißen ließen.





**Abbildung 3.11:** **A:** Verhalten eines Weberameisentarsus auf ein Stoß-Ereignis. **B:** Änderung der Kontaktfläche (ventrale Aufnahmen und rote Spur) und des Krallenwinkels (blau). Die Verschiebung des Laufsubstrates ist darunter geplottet (schwarz). **C:** Zusammengefasste Haftkontaktflächenänderungen mehrerer Experimente ( $N_{\text{Versuche}} = 23$ ,  $N_{\text{Ameisen}} = 6$ ). Dargestellt sind die Mittelwerte mit 95%-Konfidenzintervallen.

### 3.7 DYNAMISCHE ANPASSUNGEN DER HAFTKONTAKTFLÄCHE

Viele Insekten müssen, im Vergleich zu ihrem eigenen Körpergewicht, schwere Lasten, wie z. B. Nistmaterial, Pflanzenfragmente oder Beutetiere tragen. In vielen Studien wurde die Ökologie des Sammelverhaltens (Carroll und Janzen, 1973; Davidson, 1977; Gordon, 1991; Oliveira et al., 1987a,b) und die Physiologie bzw. Energetik untersucht (Herreid und Full, 1986; Josens und Roces, 2000; Lighton et al., 1987; Lipp et al., 2005; Nielsen, 2001; Nielsen und Baroniurbani, 1990; Rissing, 1982). Biomechanische Aspekte beim Lastentragen wurden dagegen bei Tieren mit Haftorganen bislang wenig beachtet (Burd, 2000; Kram, 1996; Lutz, 1929; Roces und Nunez, 1993; Zollikofer, 1994); zudem liefen die Tiere in diesen Untersuchungen immer aufrecht und benutzten daher wahrscheinlich ihre Haftorgane nicht.

Von Weberameisen ist bekannt, dass sie schwere Lasten kopfüber tragen können (Wojtusiak et al., 1995) indem sie hohe Reibungs- und Adhäsionskräften aufbringen können (Federle et al., 2000b). Eine Beladung kopfüber orientierter Ameisen mit Gewichten zeigte, dass sie sogar in der Lage sind, Gewichte bis zum tausendfachen ihres eigenen Körpergewichtes kopfüber zu halten (siehe hierfür Abschnitt 4.5.2, Seite 98). Diese enorme Leistung erfordert eine Anpassung der Haftorgane an die jeweiligen Haftungsbedingungen, da das Laufen durch zu große bzw. zu stark haftende Haftorgane nicht behindert werden darf. Eine reduzierte „Alles-oder-Nichts“-Reaktion für das Haftorgan würde zwar vermutlich neurologische Regelprozesse vereinfachen und Zeit beim Ein- und Ausfalten sparen, eventuell würde das Laufen aber durch die zu großen Haftkontaktflächen behindert werden.

Die Sehnenszugversuche zeigten, dass eine Variation der Zugamplitude eine graduelle Rotation der Arcusarme hervorruft. Sobald das Arolium auf eine Oberfläche aufsetzte, zeigte sich auch eine graduelle Veränderung der Haftkontaktfläche. Benutzen laufende Ameisen diese Möglichkeit, um ihre Kontaktflächen den Haftbedingungen anzupassen, oder ist der Einsatz ihres Aroliums eine „Alles-oder-Nichts“-Reaktion?

#### 3.7.1 *Material und Methoden*

Weberameisen wurden kopfüber auf transparenten Petrischalen laufen gelassen. Mit Hilfe einer Hochgeschwindigkeitskamera (REDLAKE PCI 1000 BW, 250 Hz) an einem Binokular wurden die Tarsen während einzelner Schritte von ventral gefilmt; eine weitere synchrone

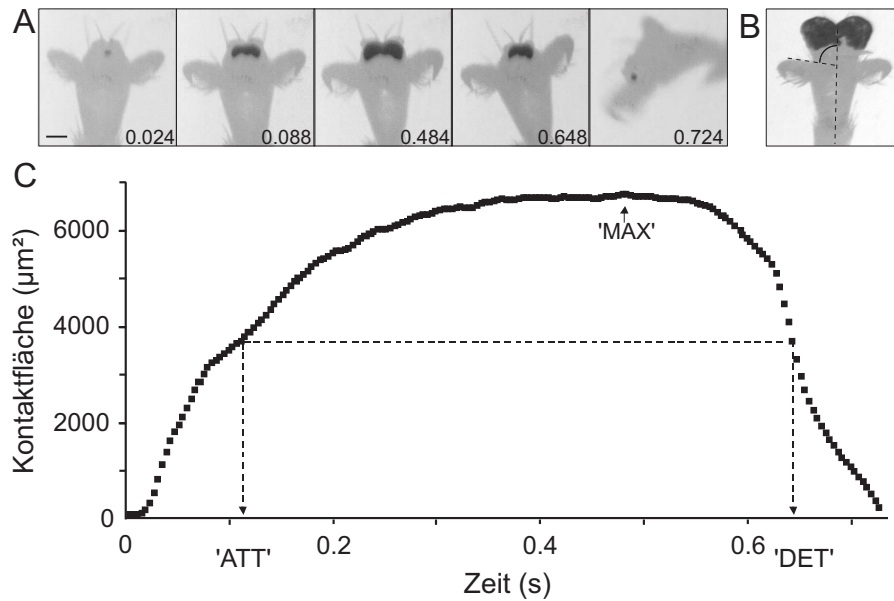
Kamera mit geringerer Vergrößerung diente dazu, zwischen Vorder-, Mittel- oder Hinterbein in einer Aufnahme zu unterscheiden. Die Haftkontaktflächen wurden mit der in Abschnitt 2.4 (Seite 28) beschriebenen Methode aufgenommen und ausgewertet. Insgesamt wurden 397 Schritte von 89 Individuen erfasst. Um den Einfluss einer zusätzlichen Last auf die Größe der Haftkontaktfläche zu ermitteln, wurde ein kleines Gewicht von etwa 30 mg (ein gebogener Draht mit einem Haken am Ende) zwischen Vorder- und Mittelbeine an den Thorax der Ameisen gehängt. An dieser Position ist das Gewicht unterhalb des vermuteten Schwerpunktes der Ameise (Abb. 3.14, Seite 63), sodass alle Beine gleich stark belastet wurden. Wenn die Ameisen beladen waren, verringerte sich ihre Laufgeschwindigkeit (siehe auch Abschnitt 5.1, Seite 118) oder blieben stehen. Daher wurden die Aufnahmen in die vier Kategorien „beladen“ ( $N_{\text{Schritte}} = 144$ ,  $N_{\text{Ameisen}} = 29$ ), „unbeladen“ ( $N_{\text{Schritte}} = 253$ ,  $N_{\text{Ameisen}} = 60$ ), „langsamer Schritt“ ( $>1$  s) und „schneller Schritt“ ( $<1$  s) unterteilt. Nach den Aufnahmen wurden die Ameisen mit  $\text{CO}_2$  betäubt um ihre Maximal-Haftkontaktfläche zu ermitteln.

### 3.7.2 Ergebnisse

#### *Haftflächendynamik unbeladener Ameisen*

In Abb. 3.12A,C ist der Verlauf eines typischen Schrittes einer kopfüberlaufenden, unbeladenen Ameise dargestellt. Erkennbar ist ein monotonen Anwachsen der Kontaktfläche, ein Maximum, und ein abschließendes monotonen Abfallen der Flächenwerte. Meist war das Anwachsen dem Abfallen sehr ähnlich, was in einem symmetrischen Erscheinungsbild des Flächenverlaufs resultierte. Anhand einer solchen Flächenkurve werden die folgenden drei Zeitpunkte definiert: „MAX“ ist der Zeitpunkt, an dem die Flächenkurve ihr Maximum erreicht hat, „ATT“ und „DET“ definieren die Zeitpunkte, zu denen die Flächenwerte die Hälfte der maximalen Fläche betragen. Die „Aufsetzphase“ oder „Aufsetzzeit“ ist die Zeitspanne, die vom ersten Kontakt des Aroliums mit dem Substrat bis zum Erreichen von ATT benötigt wurde. Die „Ablösephase“ oder „Ablösezeit“ ist definiert als Zeitspanne zwischen DET und dem vollständigen Ablösen der Kontaktfläche vom Substrat.

Je nach Schrittdauer zeigte sich ein mehr oder weniger deutlich ausgeprägtes Plateau in der Standphase, während der sich die Fläche kaum

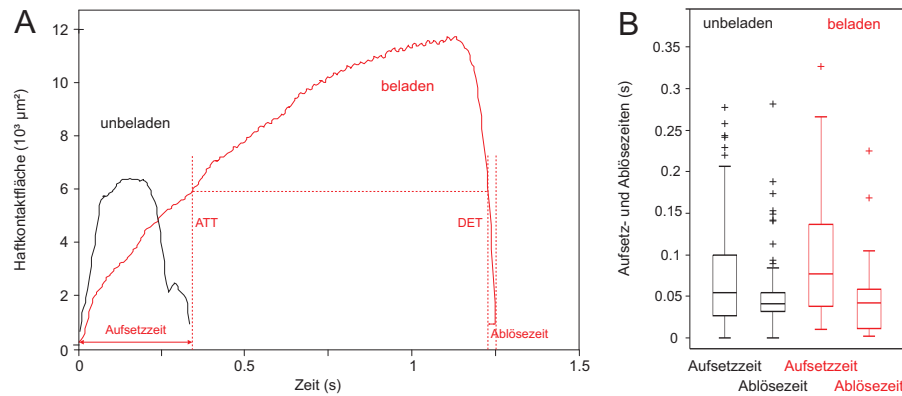


**Abbildung 3.12:** **A:** Ventrale Ansicht eines Hinterbeintarsus beim Aufsetzen und Ablösen der Haftkontaktfläche auf einer transparenten Oberfläche. Im Gegensatz zu der typischen B-Form der stark entfalteten Flächen (siehe Abb. B) waren die Haftkontaktzonen beim Laufen eher oval bis kreisrund. Die Zahlen geben die Zeit in Sekunden an (als Nullpunkt wurde der Zeitpunkt der ersten sichtbaren Kontaktfläche definiert). Maßstab: 100  $\mu\text{m}$ . **B:** die Kontaktfläche nach einer Betäubung der Ameise mit  $\text{CO}_2$ . Eingezeichnet ist der Krallenwinkel, der zur Längsachse des Tarsus gemessen wurde **C:** Haftflächenänderung während eines Schrittes. „ATT“ und „DET“ geben jeweils die Zeitpunkte der halben maximalen Haftfläche („MAX“) beim Aufsetzen bzw. Ablösen an.

änderte. Die mittlere maximale Kontaktfläche bei laufenden, unbeladenen Ameisen ( $N_{\text{Schritte}} = 120$ ,  $N_{\text{Ameisen}} = 49$ ) lag bei  $4591 \pm 3391 \mu\text{m}^2$ , die Maximalfläche voll ausgefalteter Arolien bei Betäubung der Ameisen betrug für die Vorderbeine  $17266 \pm 3595 \mu\text{m}^2$ , für die Mittelbeine  $23886 \pm 5253 \mu\text{m}^2$  und für die Hinterbeine  $24658 \pm 6544 \mu\text{m}^2$  ( $N_{\text{Ameisen}} = 26$ ). Die beim Kopfüberlaufen verwendeten Kontaktflächen betragen somit im Mittel nur  $\approx 20\%$  der möglichen Maximalfläche (Abb. 3.14B). Bei langsamen Schritten ( $>1$  s) oder beim Stehenbleiben waren die Haftflächen etwas größer (Abb. 3.13; T-Test für unabhängige Stichproben:  $T = 3.998$ ,  $df = 209$ ,  $P < 0.001$ ). Dies kann als eine Erhöhung des Sicherheitsfaktors interpretiert werden, mit dem sich die Ameisen beim Ruhen auf den Oberflächen gegen ein Abstürzen sichern.

#### *Haftflächendynamik beladener Ameisen*

In Abb. 3.13A sind die Kontaktflächenverläufe zweier Schritte derselben Ameise im unbeladenen (schwarze Kurve) und beladenen Zustand (rote Kurve) gezeigt. Man erkennt, dass die Beladung einen Einfluss auf die Schrittdauer, die Maximalwerte und die Symmetrie des Kurvenver-

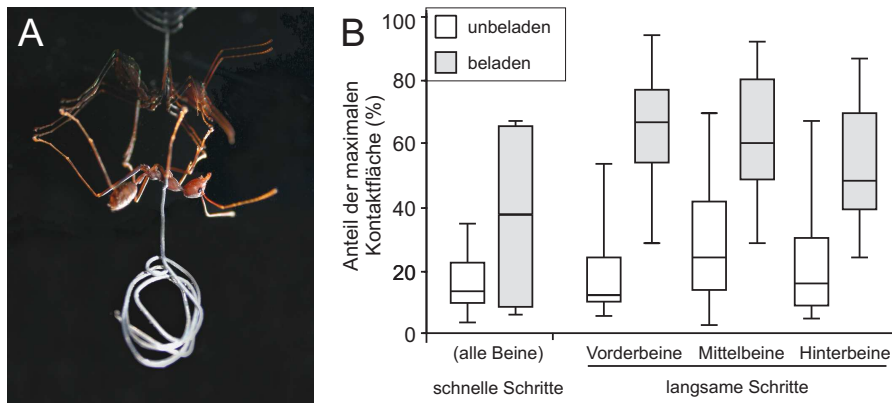


**Abbildung 3.13:** **A:** Haftflächendynamik während eines Schrittes einer unbeladenen (schwarze Kurve) und einer beladenen Ameise (rote Kurve). Für den Flächenverlauf der beladenen Ameise (rot) sind die Aufsetzzeit (ATT), das Maximum (MAX) und die Ablösezeit (DET) eingezeichnet. **B:** Vergleich der Aufsetz- (ATT) und Ablösegeschwindigkeiten (DET) von unbeladenen und beladenen Weberameisen.

laufs hatte. Die Schrittdauer von unbeladenen Ameisen war deutlich kürzer ( $0.37 \pm 0.34$  s) als die von beladenen Individuen ( $1.25 \pm 0.88$  s; T-Test für unabhängige Stichproben:  $T = -8.1649$ ,  $df = 140$ ,  $P < 0.001$ ; Abb. 3.13B). Bei unbeladenen Ameisen waren Aufsetz- und Ablösezeiten etwa gleich lang (Mediane: 0.05 s vs. 0.04 s; T-Test für abhängige Stichproben:  $N = 132$ ,  $T = 1.67$ ,  $P > 0.05$ , Abb. 3.13B), was das symmetrische Erscheinungsbild des beispielhaft in Abb. 3.13A gezeigten Flächenverlaufes (schwarze Kurve) unterstützt.

Die maximal eingesetzten Kontaktflächen waren gegenüber dem unbeladenen Zustand im Mittel dreimal größer ( $12428 \pm 5047 \mu\text{m}^2$ ; „langsame Schritte“ in Abb. 3.14B; T-Test nach log-Transformation:  $N = 212$ ,  $T = -11.40$ ,  $df = 105.8$ ,  $P < 0.001$ ). In ähnlicher Form, aber mit geringerem Ausmaß, vergrößerte sich die Fläche bei den schnellen Schritten („schneller Schritt“, Faktor 1.7, Wilcoxon-Test:  $N = 44$ ,  $Z = 2.24$ ,  $P < 0.05$ ). Durch die Beladung der Tiere vergrößerten sich ihre Haftflächen auf 62.1% der möglichen Maximalflächen. Dadurch konnte eindeutig gezeigt werden, dass die Tiere aktiv in die Regelung ihrer Haftflächen eingreifen. Ansonsten würde sich nach den vorherrschenden Adhäsionsmodellen die Kontaktfläche eines Körpers beim Abziehen von der Oberfläche verkleinern (Hertz, 1881; Johnson et al., 1971).

Eine Beladung der Ameisen führte auch zu einer leichten Verzerrung der Symmetrie des Kurvenverlaufs. Um eine größere Kontaktfläche zu entfalten, verlängerten sich die Aufsetzzeiten gegenüber den Ablösezeiten (Mediane der Aufsetzzeit: 0.07 s, Ablösezeit: 0.04 s, T-Test für abhängige Stichproben:  $N = 28$ ,  $T = 2.89$ ,  $P < 0.05$ ). Im Vergleich zu den



**Abbildung 3.14:** **A:** Kopfüberlaufende Weberameise trägt ein kleines Drahtgewicht (etwa 30 mg), welches leicht am Thorax eingehängt werden konnte. **B:** Änderungen der relativen Haftkontaktflächen bei Beladung der Ameisen. Nähere Erläuterungen im Text.

Aufsetz- und Ablösezeiten unbeladener Ameisen waren sie allerdings nicht unterschiedlich (Aufsetzzeiten:  $N = 174$ ,  $T = -1.7326$ ,  $P > 0.05$ ; Ablösezeiten:  $N = 159$ ,  $T = 0.13$ ,  $P > 0.05$ ). Das Ergebnis, dass die größeren Kontaktflächen in einer ähnlichen Zeit abgelöst wurden, deutet erstens darauf hin, dass das Ablösen sehr effektiv stattfand und zweitens nur die Aufsetzzeit von der Gesamtschrittdauer beeinflusst wurde (Spearman-Rangkorrelation für alle Aufsetzzeiten gegen alle Gesamtschrittdauern:  $N = 142$ ,  $\rho = 0.54$ ,  $P < 0.001$ , Student  $T = 7.7627$ ,  $df = 140$ ) und unabhängig von der Maximalfläche war (Spearman-Rangkorrelation für alle Aufsetzzeiten gegen alle Maximalflächen:  $N = 142$ ,  $\rho = 0.032$ ,  $P > 0.05$ , Student  $T = 0.39$ ,  $df = 140$ ).

Ein schnelles Ablösen der großen Kontaktflächen bei beladenen Ameisen hing aber auch damit zusammen, dass die Ameisen die Kontaktflächen beim Ablösen häufig nicht mehr auf den Anfangswert zurückfallen ließen, sondern eine größere Fläche schon vorab als Ganzes ablösten<sup>2</sup>. Als „Anfangsfläche“ wurde hierzu der erste Initialkontakt des Aroliums, als „Endfläche“ der letzte Kontakt mit der Oberfläche definiert. Im Mittel waren die Anfangsflächen beim Aufsetzen unbeladener Ameisen  $155 \mu\text{m}^2$  (Median) groß, beim Abheben war die Endfläche allerdings mit  $497 \mu\text{m}^2$  ca. dreimal größer (Wilcoxon-Test:  $Z = -5.55$ ,  $P < 0.001$ ). Beladene Ameisen setzten mit einer sehr ähnlichen Anfangsfläche auf ( $198 \mu\text{m}^2$ , Median) und lösten dann eine etwa viermal größere Fläche am Ende des Schrittes ab ( $812 \mu\text{m}^2$ ,

<sup>2</sup> Die zeitliche Auflösung der Flächenwerte hängt natürlich von der Aufnahmerate der Kamera ab, die je nach verwendetem Kameratyp zwischen 100–250 Bilder/s lag. Daher kann das Ergebnis durch einen systematischen Fehler einer langsameren Aufnahmerate entstanden sein.

Median); die Beladung hatte keinen Effekt auf die Anfangsflächen (Vergleich zwischen Anfangsflächen unbeladener und beladener Ameisen: Wilcoxon-Test:  $Z = 0.51, P > 0.05$ ) und nur einen schwachen, jedoch nicht signifikanten Effekt auf die Endflächen (Vergleich zwischen Endflächen unbeladener und beladener Ameisen: Wilcoxon-Test:  $Z = 1.7619, P = 0.078$ ).

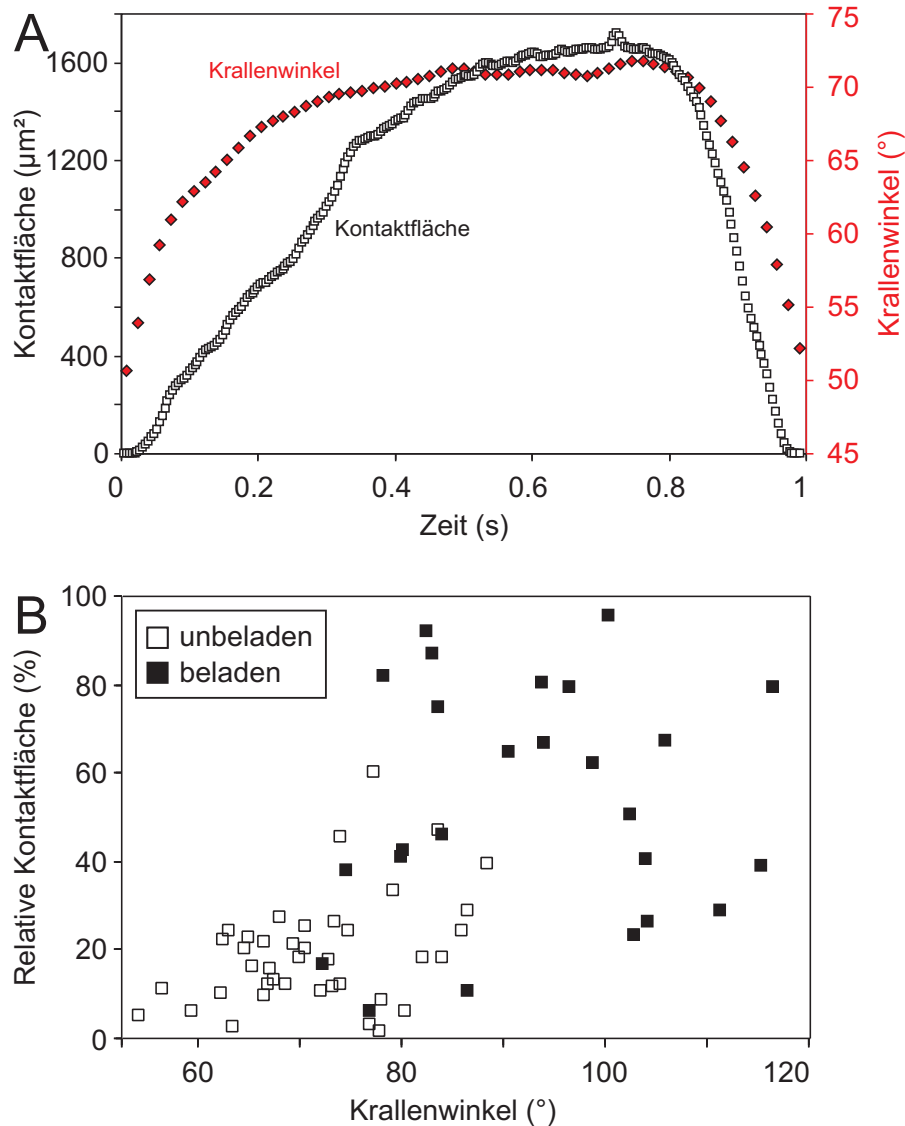
Zusammenfassend kann gesagt werden, dass Ameisen auf Beladung hauptsächlich mit einer Vergrößerung der Maximalfläche und länger andauernden Schritten reagierten. Eine Verzerrung der Symmetrie der Flächenkurve zu einem höheren Maximalwert lies das Ablösen der größeren Flächen evtl. abrupter erfolgen.

#### *Beziehung zwischen Krallenbeugung und Aroliumentfaltung*

Um zu unterscheiden, ob eine Vergrößerung der Haftfläche auf eine stärkere Kontraktion des Krallenziehermuskels (aktiv) oder durch den proximalen Zug der Beine zum Körper hin (passiv) entsteht, wurde synchron zu den Kontaktflächen die Beugung der Krallen während der Schritte quantifiziert. In den Filmaufnahmen der Ventralansichten wurde der Winkel zwischen der Längsachse des Tarsus und der Krallenvorderkante gemessen (siehe Abb. 3.12B). Für jeden schnellen Schritt ( $< 1$  s) wurde dieser Winkel zu den anhand der Kontaktflächen definierten Zeitpunkten gemessen (ATT, DET und MAX; Abb. 3.12B). Für die langsamen Schritte wurde der Winkel nur für das Maximum (MAX) gemessen.

Abb. 3.15A zeigt ein nahezu synchrones Verhalten der Krallenbeugung mit dem Anwachsen der Haftkontaktfläche. In den meisten Fällen wurden die Krallen während des Aufsetzvorgangs bis zum Maximum der Haftkontaktfläche kontinuierlich stärker gebeugt und in der Ablösephase wieder entspannt. Die Stärke der Krallenbeugung hing demnach nicht nur vom Zeitpunkt sondern auch von der Beladung ab. Beladene Ameisen zeigten eine signifikant stärkere Beugung der Krallen als unbeladene Ameisen (Vergleich zwischen unbeladenen und beladenen langsamen Schritten: T-Test:  $N = 45; T = -6.305; P < 0.001$ ; Vergleich zwischen unbeladenen und beladenen schnellen Schritten: T-Test:  $N = 24; T = -3.569; P < 0.01$ ).

Dennoch kann die Änderung der Haftkontaktfläche nur teilweise mit der aktiven Beteiligung des Krallenziehers erklärt werden. Abb. 3.15B zeigt den Zusammenhang zwischen relativer Kontaktfläche (für unbeladene und beladene Ameisen) und der Krallenbeugung. Man erkennt, dass bei gleichen Krallenwinkeln die Größe der Kontaktflächen vari-



**Abbildung 3.15:** **A:** Verlauf der Haftfläche (schwarze Marker) und der Krallenflexion (rote Marker) während eines Schrittes. **B:** Krallenwinkel in Abhängigkeit der relativen Kontaktfläche und der Beladung.

ieren kann. Um den Effekt der Beladung auf die Haftkontaktfläche in Abhängigkeit zu der Krallenbeugung zu testen, wurde eine ANCOVA durchgeführt (Tabelle A.1, im Anhang Seite 187; log-transformierte Daten mit dem Krallenwinkel als Kovariate). Die Mittelwerte der Haftflächen unbeladener und beladener Ameisen unterschieden sich trotz der Korrektur durch die Kovariate um den Faktor 2.1 (rücktransformierte relative Haftflächen: unbeladen 17.4%, beladen 37.2%). Dieser signifikante Unterschied zeigt deutlich, dass die Vergrößerung der Fläche durch Beladung nur teilweise durch eine aktive Kontraktion des Krallenziehers kompensiert wird und vermutlich die *passive* Entfaltung des Aroliums beteiligt ist.



Als zweite Evidenz für einen passiven Mechanismus kann die leichte Asynchronität der Krallenbeugung relativ zur Haftflächenentfaltung gesehen werden. In Abb. 3.15A ist erkennbar, dass trotz der nahezu abgeschlossenen Krallenflexion sich die Haftfläche weiter vergrößerte. Während des hier in Abb. 3.15 dargestellten Schrittes erreichte die Krallenbewegung nicht ihre maximale Beugung (Winkel nur etwa  $70^\circ$ ), d. h. es wäre durchaus möglich, dass das Arolium durch stärkeren Zug an der Sehne noch weiter ausgefaltet werden würde. Die im Rahmen der Experimente am Krallenzieherapparat festgestellte Asynchronität der Krallenbewegung mit der Aroliumentfaltung zeigte sich auch hier in den Schrittsequenzen durch unterschiedliche Krallenpositionen während des Aufsetzens und Ablösens für eine gleiche Kontaktfläche (50% der Maximalfläche) (Abb. 3.15, gepaarter T-Test:  $N = 20, T = 2.209, P < 0.05$ ). Zusammenfassend kann gefolgert werden, dass ein passiver Mechanismus die Entfaltung des Aroliums in der Anfangsphase des Aufsetzvorgangs ergänzt und dann teilweise alleinig fortführt.

### 3.8 DISKUSSION

In diesem Kapitel wurde gezeigt, dass Ameisen durch aktive und passive Kontrollmechanismen im Tarsus ihre Haftorgane unterschiedlichen Haftbedingungen anpassen konnten. Der aktive Mechanismus wird durch den Krallenziehermuskel gesteuert, der die Krallen und das Arolium bewegt. Die Position der Krallen war entscheidend für die Kontrolle des Aroliumeinsatzes auf verschiedenen rauen Oberflächen. Der Krallenzieher war aber auch mitverantwortlich für eine graduelle Variation der Haftkontaktgröße auf glatten Oberflächen in Abhängigkeit der an den Ameisen anliegenden Zugkräfte. Teilweise wurde die Haftkontaktfläche durch eine horizontale Relativbewegung der Beine zur Oberfläche variiert (passiver Mechanismus).

#### 3.8.1 *Innere Mechanik des Unguitraktorkomplexes*

Die Manipulationen an der Unguitraktorsehne zeigten eine sequenzielle Abfolge von Rotationsbewegungen des letzten Tarsomers Ta5, der Krallen und des Aroliums. Bereits [Snodgrass \(1956\)](#) beschrieb die Entfaltung des Aroliums bei Bienen. Spätere Studien anderer Autoren untersuchten durch Manipulationsexperimente an der Sehne die Bewegungen der gesamten Tarsalkette ([Niederegger und Gorb, 2003](#); [Radnikow und Bässler, 1991](#)) und den Krallenzieherkomplex im Prätarso ([Federle et al., 2001](#); [Frantsevich und Gorb, 2004](#)). Letztere Autoren wiesen dabei auf einen möglichen Kontrollmechanismus zwischen der Krallenbewegung und der Aroliumentfaltung hin. Die verzögerte Aroliumentfaltung wurde durch das charakteristische Verhalten der Unguitraktorplatte (UP) erklärt. [Frantsevich und Gorb \(2004\)](#) stellten ein einfaches Stabmodell dar, bei dem die Bewegung des Arcus unmittelbar an eine steife Verbindung aus Unguitraktorplatte und Planta gekoppelt ist.

Das in der vorliegenden Arbeit vorgestellte Modell (Abschnitt 3.2, Seite 41) ist eine Erweiterung des Modells von [Frantsevich und Gorb \(2004\)](#). Es behandelt die Verbindung von UP und Planta als eine elastische Struktur gemäß der Resilinpräsenz an dieser Stelle (siehe Abb. 1.4F, Seite 10 und [Federle et al., 2001](#); [Frantsevich und Gorb, 2002, 2004](#); [Gladun und Gumovsky, 2006](#)). Es zeigt weiterhin, dass tatsächlich die Position der Unguitraktorplatte relativ zu den anderen beweglichen Elementen (Planta, Manubrium und Arcus) im Tarsus von entscheidender Bedeutung für die Aroliumentfaltung ist. Erst nachdem sich

UP etwas um die ventrale Kante von Ta5 (Gleitlager) gedreht hatte, kam es zu einem positiven Drehmoment um den Aufhängepunkt des Arcus. In einer selbstverstärkenden Rückkopplungsschleife wird dann eine weitere Drehung erleichtert. Dies impliziert, dass die Rotation der Arcusarme nicht linear, sondern verspätet und plötzlich erfolgt. Ähnliche Triggermechanismen finden sich bei anderen Arthropoden, bei denen eine Sehne über einen Drehpunkt hinweg bewegt wird (z. B. Krabben nach [Ritzmann \[1974\]](#), Zikaden nach [Gorb \[2004\]](#), und Flöhe nach [Bennet-Clark und Lucey \[1967\]](#)).

[Federle et al. \(2001\)](#) und [Frantsevich und Gorb \(2002\)](#) zeigten auch, dass ein hydraulischer Pumpmechanismus die Entfaltung mitbedingt. Sie dient vermutlich der weiteren Aufblähung des Aroliumsacks (evtl. für eine Feinkontrolle), ist aber vermutlich nicht entscheidend für den Kontrollmechanismus zwischen Krallen und Arolium. Versuche von [Frantsevich und Gorb \(2002\)](#) demonstrierten die Funktionalität der Krallenziehermechanik in Abwesenheit des hydraulischen Mechanismus. Die druckgetriebene Aufblähung könnte im Zusammenhang mit der Sekretion der Adhäsionsflüssigkeit gesehen werden. Obwohl verschiedene Studien die Anatomie der Drüsen untersuchten und die Sekretion der Haftflüssigkeit bestätigten (für Fliegen nach [Ghasi-Bayat und Hasenfuss \[1980\]](#); [Gorb \[1998\]](#); Fangorgane bei Käfern nach [Kölsch \[2000\]](#)), wurde bislang wenig über den Sekretionsmechanismus gefunden. [Eisner und Aneshansley \(2000\)](#) nahmen an, dass die Haftflüssigkeit bei Käfern zwischen den Hafthaaren sekretiert wird und diese mittels Kapillarkräfte an die Hafthaarspitzen transportiert wird (vgl. auch [Hasenfuss, 1977](#)). [Betz \(2003\)](#) fand an einer Käferart sekretierende Drüsen und Poren an der Basis der hohlen Hafthaare. [Ernst \(1973\)](#) zeigte eine neuromuskuläre Kontrolle der Haftsekretdrüsen bei Baumfröschen. Eine aktive Sekretion durch Erhöhung des internen Druckes ist zumindest für die sehr feinen Poren bei Insekten schwer vorzustellen, wäre dafür doch aufgrund des kleinen Querschnitts der Poren ein enormer Druck erforderlich.

#### *Einfluss der Krallen auf die Haftung*

Untersuchungen von [Snodgrass \(1956\)](#), [Baur und Gorb \(2001\)](#) und [Federle et al. \(2001\)](#) zeigten, dass die Krallen beim Aufsetzen auf einer glatten Oberfläche nach proximal abrutschen und sich das Arolium entfaltet. Bei kopfüber laufenden Weberameisen konnte ich beobachten, dass in den meisten Fällen die Krallen vor dem Arolium in Oberflächenkontakt gebracht wurden. Das bedeutet, dass bei entsprechend

rauer Oberflächentopographie sich die Krallen evtl. verhaken würden (Betz, 2002; Dai et al., 2002) und so das Ausfalten des Aroliums stoppen könnten. Die Untersuchungen von Frantsevich und Gorb (2002) an schnell laufenden Wespen zeigten ebenfalls, dass die Krallen sich verhaken, die Autoren wiesen jedoch darauf hin, dass in einigen Fällen das Arolium schon vor Oberflächenkontakt im ausgefalteten Zustand war. Dies war bei Weberameisen nicht der Fall. In einigen Fällen berührte das Arolium die Oberfläche kurz vor den Krallen, war aber immer im eingefalteten Zustand.

Eine experimentelle Bestätigung der mechanischen Kontrolle der Halteorgane bei Weberameisen wurde durch Krallenamputationsversuche gezeigt. Auf rauen Oberflächen stoppte das Verhaken der Krallen auf den Oberflächen eine weitere Entfaltung des Aroliums. Eine solche mechanische Kontrolle hat den entscheidenden Vorteil, dass keine neuronale Steuerung vorliegen muss, die erst komplex über taktile Sensoren die Oberflächenrauigkeit prüfen müsste und dann dementsprechend einen Einsatz des Haftorgans zulässt oder nicht. Dennoch scheinen Ameisen fähig zu sein, Bodenunebenheiten mit ihren Tarsen zu fühlen und diese Informationen sogar zu Orientierungszwecken zu nutzen (Seidl und Wehner, 2006). Die Ergebnisse von Seidl und Wehner sind meines Erachtens jedoch fraglich, da die Autoren optische und olfaktorische Faktoren nicht vollständig ausgeschlossen haben. Dennoch ist das Abtasten von Oberflächentopographien von einigen Insekten bekannt (Antennen bei Bienen nach Kevan und Lane [1985] und der Proboscis bei Schmetterlingen [Goyret und Raguso, 2006]), und von vielen anderen Arthropoden weiß man, dass Mechanorezeptoren an deren Beinen Fühl- und Tastfunktionen übernehmen (z. B. für Spinnen nach Albert et al. [2001], für Heuschrecken nach Gnatzy und Hustert [1989], für Fliegen nach Seifert und Heinzeller [1989]); ob diese Information jedoch für eine Kontrolle der Haftorgane verwendet wird, ist noch nicht gezeigt worden.

Lees und Hardie amputierten die Krallenspitzen von Aphiden und testeten das Haftvermögen der glatten Haftorgane auf rauen Oberflächen. Aphiden stülpen ebenfalls ihre Haftorgane mittels Hämolympdruck aus, benutzen dann jedoch den Tibiamuskel, um diese wieder zurückzuziehen Lees und Hardie (1988). Die Versuche dort zeigten, dass die Krallen keinen negativen Einfluß auf das Haftvermögen der Tiere hatten.

Betz zeigte an kletternden Käfern, dass eine Amputation der Krallen Einfluss auf die Haftfähigkeit hatte. Er vermutete, dass die Krallen auf

vielen (wenig rauen) Oberflächen einen gewissen Beitrag zum Halten liefern, indem sie die Stellung der Hafthaare zur Oberfläche beeinflussen. Beim Nach-oben-Klettern würde der Punkt, an dem sich die Krallen verhaken, kurzzeitig als Drehpunkt des gesamten Körpers fungieren. Durch den Abstand des Körperschwerpunktes zur Oberfläche würde sich der Körper zur Oberfläche um diesen Drehpunkt drehen und dabei die proximaleren Tarsalglieder mit den Hafthaarfeldern näher zur Oberfläche und in Kontakt mit ihr bringen (siehe Abb. 8 in [Betz \(2002\)](#)).

[Mahendra \(1941\)](#) kappte die Krallen an Geckos und beschrieb ein widersprüchliches Ergebnis:

»On comparatively smooth surfaces (blotting-paper, ordinary paper, etc.) it can stick even move to a fair extent, while on glass it does so as well as when the claws were intact. (...) The gecko with amputated claws finds it impossible to adhere to the lower side of horizontal surfaces, irrespective of whether the surface is rough, smooth or intermediate. This shows clearly that in the 'upside down' manner of locomotion, the claws of the gecko are all important.«

Krallen können ferner auf einigen rutschigen, aber eben nicht glatten Oberflächen, wichtiger sein als die Haftorgane. [Brüning \(2007\)](#) zeigte mit Amputationsexperimenten an spezialisierten Partnerameisen von Macaranga-Pflanzen, dass die Lauffähigkeit auf den wachsbereiften Pflanzenoberflächen stark von dem Vorhandensein der Krallen abhing. Die Präsenz des Aroliums war unwichtig (im Trend sogar eher hinderlich) für ein Einhaken der Krallenspitzen in die fädigen Wachskristalle.

In der vorliegenden Arbeit hätte man als weitere Überprüfung der Krallenstellung auf die Aroliumentfaltung versuchen können, bei den Manipulationsexperimenten an der Krallenziehersehne die Krallen mit einer Pinzette festzuhalten. Dann sollte die Entfaltung des Aroliums trotz weiterem Zug an der Sehne stoppen. Auch wäre es möglich gewesen, Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen von kopfüber laufenden Ameisen auf rauen Oberflächen zu machen. Allerdings entfalten die Ameisen beim unbeladenen Kopfüberlaufen ihre Haftorgane nur wenig, was ein Messen der Aroliumbreite erschweren würde. Bei einer Beladung mit stärker entfalteten Arolien laufen sie hingegen nur zögerlich.

### 3.8.2 Kraftmessungen bei einer aktiven und passiven Aroliumentfaltung

#### Aktive Entfaltung

Ähnlich Kraftmessungen an der Krallenziehersehne wurden bei Stabheuschrecken von [Walther \(1969\)](#) und [Radnikow und Bässler \(1991\)](#) unternommen. Die dort gefundenen Kräfte (etwa 30 mN für die Flexion des gesamten Tarsus und der Krallen) sind etwa 30-mal höher als die Kräfte bei den Weberameisen, was auf die deutlich größeren und massigeren Beinstrukturen der Stabheuschrecken zurückzuführen ist. Adulte Stabheuschrecken (*Carausius morosus*) sind etwa 100-mal schwerer als Weberameisen (C. Clemente, unveröffentlichte Daten). Wenn die Kräfte mit der Querschnittsfläche des Muskels skalieren, dann würden Stabheuschrecken  $\approx 22$ -mal stärker sein ( $F_{\text{Ameise}} \times \text{Masse}_{\text{Stabheuschrecke}}^{2/3}$ ), was den Unterschied der beiden Kräfte gut wiedergibt.

Der Kraftverlauf beim Zug an der Sehne von Weberameisen (Abb. 3.6, Seite 49) zeigt ein leicht von einem linearen Anstieg abweichendes Verhalten. Bei kleineren Zugamplituden steigt die Kraft unterproportional mit der Zugamplitude an, bei höheren Amplituden ist das Verhältnis dagegen etwas überproportional (dieser Effekt war bei den Rossameisen deutlicher ausgeprägt). Der Kraftverlauf folgt zunächst dem Kurvenverlauf des Tarsomers und geht dann in den Kurvenverlauf der Aroliumbewegung über. Eventuell spiegelt das die Abfolge der Dehnung/Stauchung der elastischen Elemente wider. Zuerst werden die Resilinelemente an Ta5 und der Krallen verformt, dann muss gegen die Elastizität des Aroliums gearbeitet werden.

Ein weiterer Vergleich zu anderen Insekten lässt sich mit der Sehnenzugeffizienz, d. h. die Bewegung eines Elementes pro Amplitudeneinheit, anstellen. Bei Weberameisen war diese für die Krallenbeugung im Mittel etwa  $0.6^\circ \mu\text{m}^{-1}$ . [Frantsevich und Gorb \(2004\)](#) geben für Hornissen eine Krallenbewegungseffizienz von etwa  $0.2^\circ \mu\text{m}^{-1}$  an. Naturgemäß sind bei größeren Tieren die Hebelarme größer, sodass die Effizienz dementsprechend geringer ist. Daher muss für einen Vergleich zwischen den beiden Insekten für die unterschiedliche Körpermasse korrigiert werden. Für Weberameisen würde sich eine korrigierte Effizienz von  $0.6 \text{ mN} \times 5 \text{ mg}^{1/3} \cong 1.0 \text{ mN mg}$ , für Hornissen bei einem mittleren Gewicht von etwa 30 mg ([Frantsevich und Gorb, 2004](#))  $0.2 \text{ mN} \times 30 \text{ mg}^{1/3} \cong 0.6 \text{ mN mg}$  ergeben. Das heißt, dass selbst bei einer Korrektur Weberameisen eine höhere Effizienz zeigen, was die Ökonomie des Krallenzieherapparates zeigt. Vermutlich sind die elastischen Elemente im Krallenzieherkomplex der Weberameisen sehr

weich, sodass die Ameisen es sich „erlauben“ können, trotz kurzer Hebelarme eine große Bewegung auszuführen. Einschränkend muss darauf hingewiesen werden, dass bei solch einem einfachen Vergleich Isometrie vorausgesetzt wird und man gleichzeitig von der Annahme ausgehen muss, dass alle beteiligten Strukturen bei beiden Arten gleich sind.

### *Passive Entfaltung*

Bei der passiven Entfaltung des Aroliums (Abb. 3.9, Seite 54) wurde im Gegensatz zu der aktiven Entfaltung (vgl. die Bewegung des Aroliums bzw. die Kraftspur in Abb. 3.6A, Seite 49 oder Abb. 3.3D) eine etwas stärkere Hysterese gefunden. Dies kann mit den viskoelastischen Eigenschaften des Haftorgans (Gorb et al., 2000) und mit der Adhäsion des Haftorgans auf der Oberfläche zusammenhängen. Bei der aktiven Entfaltung der Sehnenszugversuche entfaltete sich das Haftorgan frei, hatte also keinen Kontakt zur Oberfläche. Federle et al. (2001) fanden bei einer hydraulischen Aufblähung und Entspannung des Aroliums eine sehr stark ausgeprägte Hysterese. Auch bei ihrem experimentellen Aufbau berührte das Arolium bei einer Entfaltung nicht die Oberfläche. Selbst nach mehreren Minuten faltete sich das Arolium nicht vollständig zurück, was auf sehr schwache Rückstellfedern der Aroliumkutikula hindeutet. Allerdings kann dort die Hysterese evtl. durch den verzögerten Druckausgleich aufgrund der vielen zwischen Arolium und der Mitte der Tibia liegenden Strukturen erklärt werden.

Eine solche starke Hysterese wäre beim schnellen Laufen nachteilig, da die Rückbewegungen wesentlich schneller erfolgen müssen. Dies könnte durch die Bewegungen der steifen inneren Strukturen unterstützt werden, die mit elastischen Resilinelementen verbunden sind. Frazier et al. (1999) fanden an Schaben, dass v. a. Resilin am Gelenk zwischen Ta4 und Ta5 dafür verantwortlich ist, Ta5 wieder schnell von der Oberfläche zu ziehen. So könnten im Ameisentarsus auch die Resilinelemente an Ta5, der Krallenbasis, zwischen UP und der Planta und evtl. das elastische Verhalten des Muskels (Donaldson und White, 1977; Maruyama et al., 1977) eine Rückführung des Aroliums beschleunigen. Hier würden Experimente mit einem sehr schnellen Rückführen der Oberfläche zeigen, wo die zeitlichen Limitierungen der Rückfaltung liegen. Bei laufenden Ameisen wird das Ablösen oder Rückfalten der Haftorgane vermutlich noch durch Beinbewegungen unterstützt (Anwinkeln, Drehen oder Heben; siehe Abschnitt 4.1, Seite 80).

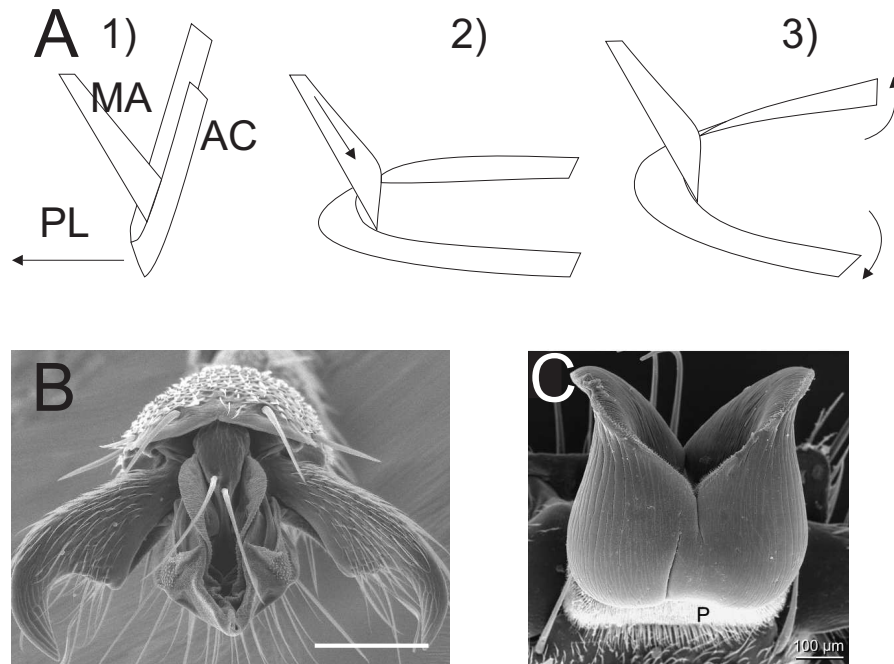
Der passive Mechanismus funktioniert bei den Weberameisen aufgrund der komplexen Mechanik im Prätarsus. Dennoch ist eine passive Vergrößerung (in analoger und abgeschwächter Form) auch bei anderen Haftsystemen erkennbar. Stabheuschrecken (nicht entfaltbares Arolium) vergrößern auch auf proximalen Zug ihre Haftorgane (P. Drechsler, persönliche Mitteilung). Hafthaare können durch einen kurzen proximalen Zug in Oberflächenkontakt gebracht und durch distalen Schub wieder abgelöst werden (Autumn et al., 2000; Niederregger und Gorb, 2003). Verantwortlich hierfür ist die gekrümmte Geometrie und Steifigkeit der Haarspitze (Autumn et al., 2000). Diese Richtungsabhängigkeit scheint ein generelles Merkmal der Haftorgane zu sein. Kraftmessungen an glatten Haftorganen von Heuschrecken zeigten deutlich höhere Reibungskräfte in der proximalen Zugrichtung des Beines (Gorb und Scherge, 2000). Ähnliche Ergebnisse wurden für Ameisen (Federle et al., 2001) und Frösche (Hanna und Barnes, 1991) gefunden. Dadurch könnten die Tiere mit relativ kleinen, horizontalen Beinbewegungen schnell zwischen Haften und Lösen umschalten.

#### *Besondere Anpassungen der Weberameisen*

Es konnte gezeigt werden, dass trotz der wesentlich größeren Haftorgane der Weberameisen sowohl für die aktive, als auch für die passive Entfaltung weniger Kraft benötigt wird als bei Rossameisen. Dadurch kann das Arolium evtl. über einen längeren Zeitraum (z. B. beim Nestbau) in der entfalteten Stellung gehalten werden. Wenn Weberameisen Blätter zusammenziehen und lange halten müssen, orientieren die Tiere ihre Beine entsprechend entlang des wirkenden Kraftvektors, um so eine passive Entfaltung der Arolien zu gewährleisten (vgl. Abb. 2.1A, Seite 26; Hölldobler und Wilson, 1990).

Die Entfaltung wird durch die oben angesprochenen weichen Federn im Unguitraktorkomplex erleichtert. In einem Vergleich zwischen Weberameisen und Honigbienen stellten Federle et al. (2001) fest, dass der Arcus der Weberameisen weniger stark sklerotisiert und daher weicher ist. Dies unterstützt v. a. die laterale Verbreiterung des Aroliums beim Aufsetzen. Während des Aufsetzvorgans wird der Arcus durch einen Druck des Manubriums von dorsal in die Breite gedrückt, wodurch es zu einer lateralen Verbreiterung des Aroliums kommt (Abb. 3.16A Federle et al., 2001). Verantwortlich hierfür ist die eigentümliche Geometrie des Arcus (Frantsevich und Gorb, 2002). Durch seine Form, Elastizität und Vorspannung kann er das Arolium von einem komplett eingefalteten, teilweise sogar geschlossenem Zustand (die Faltung





**Abbildung 3.16:** Mechanik der Aroliumbewegung. **A:** Mechanismus der lateralen Arcusbewegung. Durch eine Zugbewegung der Planta (PL), ausgelöst durch die Kontraktion des Krallenziehermuskels, rotiert der Arcus (AR) um den Aufhängepunkt am ventralen Ende des Manubriums (MA). Zusätzlich kommt es durch einen Druck vom Manubrium auf den bandförmigen Arcus zu einem Aufklappen der Arcusarme nach lateral. Verändert nach Federle et al. (2001). **B:** REM-Aufnahme des Aroliums einer Weberameise von frontal und im Vergleich einer Hornisse (*Vespa crabro*; **C**, von dorsal) im eingefalteten Zustand. Maßstab 100 µm. Fotos: W. Federle und L. Frantsevich

scheint bei Hornissen noch komplexer zu sein, als bei Ameisen, vgl. dazu Abb. 3.16B,C) zu einem flächig ausgebreiteten Zustand bewegen. Die Mechanik der Arcusbewegung findet sich bei den erwähnten Autoren, ist jedoch noch einmal kurz in Abb. 3.16 dargestellt.

### 3.8.3 Reaktion auf plötzliche Stöße

Dadurch, dass die Aroliumentfaltung passiv erfolgen kann, unterliegt sie nicht den zeitlichen Verzögerungen einer neuromuskulären Reaktion und kann daher sehr schnell sein. Somit könnte sie einen Sicherheitsmechanismus darstellen, mit dem sich Tiere bei plötzlichen Stößen (z. B. durch schwere Regentropfen) auf der Oberfläche halten können. White und Carver (1971) beobachteten dies bei Aphiden: Diese stülpten bei Erschütterungen des Untergrundes ihre „Haft-Bläschen“ am Abdomen aus, um ein Abstürzen von der Pflanze zu verhindern. Wie die Experimente an Weberameisen in der vorliegenden Arbeit zeigten, entfalteten sich die Haftorgane sprichwörtlich schlagartig auf das Stoßereignis. Ein Reflex fand nach etwa 12 ms statt und kann u. a. von

erschütterungsempfindlichen Chordotonalorganen, Haarsensillen in den Gelenkhäuten (Autrum und Schneider, 1948) oder campaniformen Sensillen (Ridgel et al., 2000, 2001) wahrgenommen werden.

Wie oben beschrieben, ist die Entfaltung abhängig von der Scherkräftefrichtung. Bei einem ungerichteten Stoß kommt es jedoch durch die radiale Anordnung der Beine um den Körperschwerpunkt vermutlich immer zur Entfaltung der Haftorgane auf einer Körperseite, die dann genügend Halt bieten. Bei einem Stoß senkrecht auf die Oberfläche, z. B. beim Aufprall eines schweren Regentropfens auf ein Blatt, wären sogar alle Beine in der richtigen Orientierung. Eine weitere Stabilisierung des Körpers bei Stößen bewirken ebenso die abgespreizten Beine und der dadurch nahe an der Oberfläche liegende Körperschwerpunkt vieler Tiere. Dabei wirken die Beine durch ihre vielen Gelenke und elastischen Verbindungen als „Stoßdämpfer“ (Blickhan und Full, 1993; Dudek und Full, 2006; Jindrich und Full, 1999, 2002) und verhindern eine zu große Auslenkung des Schwerpunktes bei einem seitlichen Stoß. Eine dynamische Stabilisierung des gesamten Körpers wurde bei schnell laufenden Tieren gefunden (Autumn et al. [2006b]; Jindrich und Full [2002]; Ting et al. [1994]; für ein Modellsystem siehe Schmitt und Holmes [2003]), bei denen der Körper durch seine Trägheit ab einer gewissen Geschwindigkeit unempfindlicher gegen plötzliche Auslenkungen ist.<sup>3</sup> Die hohen Schrittfrequenzen von z. B. Schaben (Wilson, 1965) oder auch die Flügelschlagfrequenzen der indirekten Flugmuskulatur vieler Insekten (Sotavalta, 1953) liegen teilweise oberhalb der muskulären Kontraktionsgeschwindigkeit, sodass auch hier mechanische Eigenschaften, wie die Elastizität der Beine oder der Muskeln selbst an der Kontrolle teilhaben (Dudek und Full, 2006; Jindrich und Full, 2002; Machin und Pringle, 1959).

Die Verwendung von passiven Systemen hat insgesamt mehrere Vorteile:

- Elastische Elemente sind meist kleiner und leichter gegenüber verwendeten Muskeln, was träge Masse und ungewollte Torsionsmomente minimiert. Bei schnellen Bewegungen können so höhere Beschleunigungen erreicht werden. Zum Beispiel müssen die Beine beim schnellen Laufen in jedem Schritt beschleunigt und abgebremst werden (Full und Tu, 1991).

<sup>3</sup> Aus eigener Erfahrung kennt man dieses Phänomen: Man überquert einen sehr schmalen Steg oder einen Bach mit nur einigen Trittsteinen sicherer, wenn man sich schnell darüber bewegt. Zur dynamischen Stabilität siehe Hof et al. (2005).

- Durch das Ersetzen von Muskeln wird metabolische Energie für Kontraktionen gespart (Sensenig und Shultz, 2002).
- Passive Systeme unterliegen nicht den Zeitverzögerungen einer neuromuskulären Kontrolle, wodurch sie sehr schnell sein können (z. B. zum schnellen Springen: Bennet-Clark und Lucey [1967]; Evans [1972]; Gorb [2004]; Heitler [1974], dem Schnappen von Kiefern: Gronenberg et al. [1997]; Patek et al. [2006]; Paul [2001]; Übersichtsartikel: Gronenberg [1996]).
- Eine Übertragung der Aufgaben auf die Körperperipherie reduziert die neuronale Komplexität [(Cruse et al., 1995; Kubow und Full, 1999); für die Stabilisierung der Beine bei Schaben durch intrinsische mechanische Eigenschaften nach Jindrich und Full (1999, 2002)]<sup>4</sup>.

### 3.8.4 Kontrolle der Haftkontaktfläche bei Beladung und geänderter Lauforientierung

Weberameisen konnten durch Veränderung der Haftkontaktfläche auf unterschiedliche Haftbedingungen reagieren:

1. Weberameisen benutzten ihre Haftorgane während normaler, aufrechter Orientierung nie.
2. Sie setzten beim unbeladenen Kopfüberlaufen auf einer glatten Oberfläche nur einen Bruchteil der verfügbaren Kontaktfläche ein.
3. Sie vergrößerten die Haftkontaktfläche, wenn sie kopfüber zusätzliche Lasten tragen mussten (Federle und Endlein, 2004).

Das Anheben des letzten Tarsalsegments beim aufrechten Laufen ist auch bei vielen anderen Insekten beobachtet worden (Schaben nach Frazier et al. [1999]; Roth und Willis [1952]; Slifer [1950], Hornissen nach Frantsevich und Gorb [2004], Mantophasmiden nach Beutel und Gorb [2006], Anhand einer Zeichnung von Heuschrecken in Laurent und Hustert [1988] und Beobachtungen an Stabheuschrecken nach Radnikow und Bässler [1991]).<sup>5</sup> Der reduzierte Einsatz des Aroliums

<sup>4</sup> Pflanzen machen durch das Fehlen von neuronalen Systemen regen Gebrauch von allen möglichen passiven Mechanismen. Einen Überblick gibt Darwin (1868). Für langsame Bewegungen siehe z. B. Satter und Galston (1981), zu schnellen Bewegungen vgl. z. B. Sibaoka (1969).

<sup>5</sup> Frösche scheinen dagegen ihre Haftorgane immer in Bodenkontakt zu haben (Barnes et al., 2006); selbst beim schnellen Lösen während eines Sprunges entstehen jedoch durch Schälvorgänge kaum nachteilige Normalkräfte (Hanna und Barnes, 1991).

schützt das empfindliche Haftorgan vor Abrieb oder Verletzungen (Slifer, 1950). Zudem wird beim Laufen auf den „Fersen“ durch ein weggeklapptes Tarsomer bei einer kleinen Kontaktfläche oder bei reinem Kralleneinsatz Adhäsionsflüssigkeit gespart (Vötsch et al., 2002). Wichtiger jedoch ist, dass dadurch die Beine schneller aufgesetzt und bei einer kleineren Fläche wieder leichter abgelöst werden können. Bei einer Beladung der Ameisen und einer somit erzeugten Vergrößerung der Haftkontaktflächen liefen die Ameisen deutlich langsamer. Bei schwerer Beladung (ab etwa dem 50-fachen Körpergewicht) scheint Haftung und Laufen inkompatibel zu sein; die Ameisen verharrten nahezu regungslos auf den Oberflächen. Dies zeigte sich auch in der Dynamik des Haftkontaktes. Bei einer Beladung wurden die größeren Haftflächen etwa gleich schnell abgelöst wie die kleineren, aber insgesamt langsamer aufgesetzt, wodurch sich die gesamte Standzeit verlängerte (siehe auch Diskussion der Laufkinematik auf Seite 125).

Bislang gibt es zu der Dynamik des Haftkontaktes keine ähnlichen Studien an anderen Tierarten für einen direkten Vergleich. Lediglich Autumn et al. (2006b) geben an, dass kletternde Geckos ähnliche Ablösegeschwindigkeiten zeigten wie beim Laufen auf einer Ebene. Charteris (1998) fand bei beladenen Versuchspersonen, dass sich die Fußkontaktdynamik mit der Beladung änderte. Bei einer Beladung wurden die Füße schneller aufgesetzt und langsamer abgehoben. Allerdings sind hierbei keine Haftkräfte involviert.

Mit einer Vergrößerung der Kontaktfläche durch Zugkräfte weg von der Oberfläche reagierten Ameisen komplett entgegengesetzt zum typischen Verhalten eines elastischen Körpers beim Abheben von einer Oberfläche, der bei steigender Zugkraft seine Kontaktfläche verkleinert (Johnson et al., 1971). Die in diesem Maße vorhandene Kontrolle der Haftkontaktgröße beim Laufen ist bislang nicht für andere Tiere gezeigt worden und könnte eine Eigenart der Weberameisen sein. Nachdem diese Ameisenart über so enorme Haftreserven verfügt, müssen sie ihre Haftorgane streng kontrollieren, um nicht an den Oberflächen haften zu bleiben. Dieses Argument wird etwas abgeschwächt, da auch viele andere Tiere mit Haftorganen durchaus das Mehrfache ihres Körpergewichtes kopfüber halten (siehe Einleitung Abschnitt 1.2, Seite 2), und alle Tiere mit Haftorganen zumindest während des Laufens ihre Kontaktflächen bzw. Adhäsionskräfte regeln müssen. Tüchert (2007) konnte durch ähnliche Beladungsexperimente an Käfern (haarige Haftorgane) zeigen, dass auch dort eine (wenn auch geringe) Variation der Kontaktfläche erfolgte; horizontale Zugkräfte in Kombination mit Be-

wegungen des Tarsus kontrollierten den Oberflächenkontakt proximal gelegener Hafthaarfelder.

## KONTROLLE VON HAFTUNG AUF DER EBENE DER BEINE

---

Im ersten Kapitel wurden Kontrollmöglichkeiten der Ameisen aufgeführt, die unmittelbar das Ausfalten des Aroliums und somit die Größe der Haftkontaktfläche beeinflussen. Hauptverantwortlich dafür ist der Krallenzieherapparat, der die aktive Entfaltung des Aroliums kontrolliert. Die passive Entfaltung erfolgte durch eine proximale Zugbewegung des Beines. Letzteres zeigt, dass Beinbewegungen als übergeordnete Instanz mit in die Kontrollmechanismen des Prätarus eingehen können. In diesem Kapitel werden weitere Tarsus- und Beinbewegungen untersucht und überprüft, inwieweit diese für Haftkontrollen von den Ameisen verwendet werden.

Zunächst wurden die Tarsen von laufenden Ameisen gefilmt, um auffällige Tarsusbewegungen während der Ablösephase zu charakterisieren. Nachfolgend wurden detaillierter Tarsusbewegungen in Abhängigkeit der Lauforientierung quantifiziert, um zu untersuchen, ob die Ameisen ihre Haftorgane auch beim aufrechten Laufen einsetzen und ob dadurch charakteristisch unterschiedliche Beinbewegungen resultieren. Ausgehend von den Beinbewegungen wurde überprüft, ob unterschiedlich steile Tarsuswinkel Einfluss auf die Haftkräfte haben. Dafür wurden die Haftkräfte mit den Vorhersagen der Schältheorie eines Klebebandes verglichen. Ameisen wurden einerseits mit Gewichten beladen und ihre Tarsalwinkel zur Oberfläche gemessen, andererseits auch das Verhalten abgeschnittener Beine auf unterschiedliche Last untersucht.

Abschließend werden in diesem Kapitel Experimente dargestellt, die überprüfen, ob Ameisen durch unterschiedliche Tarsuswinkel eine Kraftverteilung innerhalb der Haftkontaktfläche erreichen können. Nach der Schältheorie verteilt sich die Zugkraft bei flachen Winkeln über die Haftfläche oder führt bei steileren Winkeln durch die Konzentration der Kraft zum Abschälen des Kontaktes (Kendall, 1971, 1973). Die Kraftverteilung am Arolium wurde einerseits mit Hilfe von verformbaren Lauroberflächen, andererseits mit Hochgeschwindigkeitsaufnahmen der Haftkontaktflächen beim forcierten, plötzlichen Abreißen des Haftkontaktes untersucht.

## 4.1 QUALITATIVE BESCHREIBUNG DER TARSUSBEWEGUNGEN

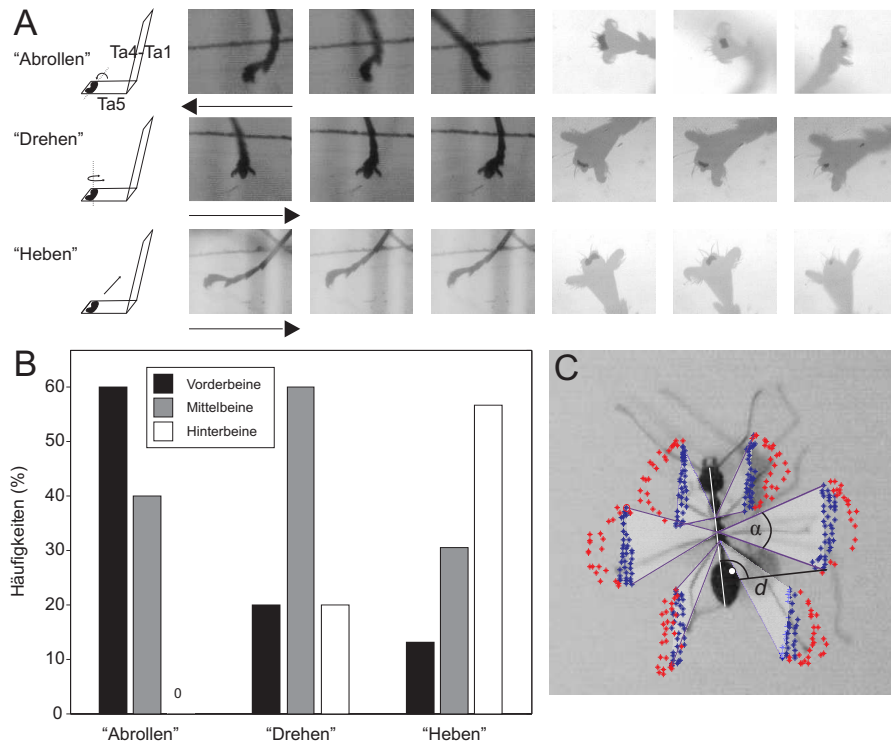
### 4.1.1 *Material und Methoden*

Es wurden alle Hochgeschwindigkeitsaufnahmen der vorliegenden Studie, bei denen die Beine der Ameisen in ausreichender Vergrößerung aufgenommen wurden, auf Bewegungen der Tarsalsegmente während der Ablösephase hin gesichtet. Bei einigen Aufnahmen wurde zusätzlich zu der lateralen Ansicht der Beine das Verhalten der Haftkontaktfläche von ventral synchron gefilmt. Das Verhalten der Haftkontaktfläche während des Ablösens wurde auf ein mögliches Schälverhalten hin untersucht und zusammen mit den gefundenen Bewegungen der Tarsalsegmente diskutiert.

### 4.1.2 *Ergebnisse*

Es wurden insgesamt 86 Aufnahmen ( $N_{\text{Ameisen}} = 55$ ) gesichtet, die 24 Vorderbeine, 33 Mittelbeine und 29 Hinterbeine beim Ablösen zeigen. Die Bewegungen konnten in folgende Kategorien eingeteilt werden (Abb. 4.1A,B):

- „Abrollen“: Während das distale Tarsomer (Ta5) flach auf der Oberfläche aufliegt, findet ein Abknicken der Tarsalsegmente Ta1–Ta4, die eine mehr oder weniger steife Einheit bilden, um das Gelenk zwischen Ta5 und Ta4 statt. Das Abknicken von Ta1–Ta4 gegen Ta5 ist mit der Bewegung des Schienbeins gegen den Fuß beim Menschen vergleichbar. Durch die eingeschränkte Beweglichkeit von Ta4 gegenüber Ta5 nach dorsal (Frantsevich und Gorb, 2004), kommt es vermutlich ab einem gewissen Winkel zum Abknicken von Ta5. Obwohl das Arolium gegenüber Ta5 beweglich eingehängt ist, kann dies ein Abschälen des Haftkontakts von der proximalen Seite fördern.
- „Drehung“: Dabei dreht sich der gesamte Tarsus um das Zentrum der Haftkontaktzone, wodurch es zu keiner bevorzugten Abschälrichtung des Aroliums kommt.
- „Heben“: Hierbei hebt sich Ta5 mehr oder weniger senkrecht von der Oberfläche ab, ohne dass eine stärkere Beugung des Ta4-Ta5-Gelenkes erkennbar ist. Durch diese Bewegung würde sich der Haftkontakt bevorzugt konzentrisch lösen.



**Abbildung 4.1:** Tarsalbewegungen beim Lösen der Haftfläche. **A:** Die Ablösebewegungen der Tarsen sollen schematisch (links) und in ausgewählten Bildsequenzen lateraler (Mitte) und ventraler Videoaufnahmen (rechts) verdeutlicht werden. Die Pfeile unter den Bildsequenzen deuten die Laufrichtung an. **B:** Häufigkeiten der Bewegungen bei den verschiedenen Beinpaaren. **C:** Beinabstände ( $d$ ) und die entsprechenden Winkel zur Körperlängsachse ( $\alpha$ ) während der Stand- (blaue Punkte) und Schwungphasen (rote Punkte) einer Schrittsequenz.

- „Schieben“: Dabei wird das Bein nach distal geschoben, wodurch es evtl. zu einer Entlastung des Aroliums kommt. Infolge der Entlastung würde sich das Arolium passiv zurückklappen und ebenfalls konzentrisch lösen. Dies konnte in den Videoaufnahmen (vermutlich aufgrund der zu schwachen Vergrößerung) nicht erkannt werden; daher wurde diese Kategorie hier nicht weiter aufgeführt, soll jedoch im Zusammenhang mit den Bodenreaktionskräften in Abschnitt 4.6, Seite 100 behandelt werden.

Abb. 4.1B zeigt die Häufigkeiten der verschiedenen Ablösemodi für die einzelnen Beine. Für jedes Beinpaar dominiert eine typische Beinbewegung gegen Ende der Standphase: Die Tarsen der Vorderbeine rollten meist über die Haftkontaktfläche ab, die Mittelbeine zeigten dagegen häufig eine Drehung oder rollten ähnlich häufig ab wie die Vorderbeine. Die Hinterbeine dagegen rollten nie ab, sondern wurden meist schräg nach oben von der Oberfläche abgehoben (Abb. 4.1A).



Das unterschiedliche Verhalten der Beine wird verständlich, wenn man die Positionen der Beine relativ zum Körper des Tieres von dorsal während der Standphasen betrachtet. Abb. 4.1C zeigt die Positionen der Füße in Oberflächenkontakt (blaue Punkte) und der Schwungphase (rote Punkte) während eines stereotypen Laufes mit drei Schrittzyklen. Dabei fällt auf, dass die Vorderbeintarsen während der Standphase relativ nahe am Körper liegen ( $\approx 1.7$  mm, entspricht 24% der Körperlänge; Mittelwerte von linken und rechten Beinen aus 62 Bildern der Videoaufnahme), während die Fußposition jedoch gegenüber dem Beinansatz einen Winkelbereich von ca.  $68^\circ$  (in der Oberflächenebene) durchläuft. Da die Tarsalsegmente gegeneinander über einachsige Drehgelenke miteinander verbunden sind (Frantsevich und Gorb, 2004; Frazier et al., 1999), knicken sie gelenkig in der Sagittalebene des Beines von ventral nach dorsal ab und bewirken dadurch evtl. ein Schalen des Aroliums von der proximalen Seite.

Die Mittelbeine dagegen setzen weiter entfernt von der Körperlängsachse auf (5.2 mm, ca. 62% der Körperlänge), durchlaufen jedoch einen ähnlich großen Winkelbereich (ca.  $54^\circ$  in der Oberflächenebene) wie die Vorderbeine. Durch das stärkere Strecken der Mittelbeine verhält sich der Tarsus weitgehend steif und bewirkt eher eine Drehung um den Aufsetzpunkt, d. h. es kommt zu einer Verdrehung des Haftorgans. Die Hinterbeine wurden ähnlich nahe an die Körperlängsachse gestellt (2.9 mm, ca. 35% der Körperlänge) wie die Vorderbeine, änderten jedoch aufgrund ihrer Gesamtlänge und Streckung nach hinten ihren Winkel während den Standphasen nur wenig (ca.  $22^\circ$  in der Oberflächenebene). Die geringe Bewegung der Hinterbeine in der Oberflächenebene korreliert mit einer geringen Bewegung der Hinterbeine senkrecht zur Lafebene (s. u.), wobei Ta5 meist senkrecht von der Lafebene abgehoben wurde.

#### 4.2 QUANTITATIVE ERFASSUNG DER TARSUSBEWEGUNGEN

Die Analysen hier unterscheiden sich vom vorangegangenen Abschnitt, indem nun detailliert die Bewegungen einzelner Tarsusabschnitte in Abhängigkeit der Lauforientierung quantitativ erfasst wurden. Es sollte geklärt werden, ob Weberameisen beim aufrechten Laufen ihr Arolium in Oberflächenkontakt bringen, und ob sich die Tarsusbewegungen in Abhängigkeit der Lauforientierung bzw. des Aroliumeinsatzes unterscheiden.

Von einigen Insekten mit glatten Haftorganen ist bekannt, dass das vorderste Tarsomer beim normalen Laufen in einer hochgeklappten Stellung gehalten wird (Arnold, 1974; Frazier et al., 1999; Laurent und Hustert, 1988; Radnikow und Bässler, 1991; Roth und Willis, 1952), die Tiere also quasi auf ihren „Fersen“ laufen. Dadurch würde vermutlich das empfindliche Haftorgan vor Beschädigung und Kontamination geschützt und zeitaufwendiges Anhaften und Loslösen vermieden werden. Dennoch benötigen auch diese „Fersenzüger“ etwas Reibung gegen den Untergrund, um genügend Traktion für ein Beschleunigen und Abbremsen zu erhalten oder um ein seitliches Wegrutschen der Beine zu verhindern (vgl. die Bodenreaktionskräfte bei Stabheuschrecken [Cruse, 1976] oder Geckos [Autumn et al., 2006b]). Auch die Sehnenszugversuche an Weberameisen zeigten, dass das fünfte Tarsomer beim Entspannen des Krallenziehers wieder passiv in eine „Ruheposition“, weg von der Oberfläche klappt. Daher stellte sich die Frage, ob Weberameisen beim aufrechten Laufen ihr Arolium benutzen oder ob sie auf ihren „Fersen“ laufen?

Wie das vorangegangene Kapitel gezeigt hat, wird beim Kopfüberlaufen das Arolium in Oberflächenkontakt gebracht und für Haftung verwendet. Um die Haftfläche wieder zu lösen, könnten die Ameisen ihren Krallenziehermuskel entspannen. Wie die Sehnenszugversuche zeigten, bewegten die elastischen Elemente die prä-tarsalen Strukturen wieder in ihre entspannte Position zurück. Fraglich ist, ob dies der Lösemechanismus ist oder ob man bei Ameisen charakteristische Bewegungen der Tarsomere findet, die das Lösen unterstützen würden? Autumn et al. (2000) fanden bei Geckos, dass diese ihre Hafthaare durch einen kurzen proximalen Zug am Bein in Kontakt bringen und durch ein distales Schieben wieder lösen. Niederegger und Gorb (2003) beschrieben verschiedene Dreh-, Kipp- und Hebebewegungen der Tarsen, die man bei laufenden Fliegen am Ende der Standphase beobachten kann. Diese Bewegungen dienen vermutlich zum Ablösen des Haftkontakts. Ob ähnliche Bewegungen bei Weberameisen zu finden sind, zeigt der folgende Versuch.

#### 4.2.1 *Material und Methoden*

Weberameisen wurden in einer kleinen, transparenten Plastikbox (15×15×15 mm) laufen gelassen und ihre Tarsen mit starker Vergrößerung (Binokular mit angesetzter Hochgeschwindigkeitskamera, REDLAKE PCI BW, 250 Hz) beim Aufrechten und beim Kopfüberlaufen gefilmt. Es wurden

drei Kameras synchron verwendet, um gleichzeitig die Bewegungen der Tarsen von der Seite zu filmen und Informationen über die Kontaktfläche zu bekommen. Die Tarsenbewegungen wurden manuell digitalisiert und mittels DLT-Methode (siehe Abschnitt 2.6, Seite 30) dreidimensional rekonstruiert. Die Bewegungen der Tarsalsegmente wurden jeweils beim ersten Kontakt der Tarsen mit der Oberfläche („ATT“), während der Standphase („STA“) und beim letzten Kontakt des Tarsus mit der Oberfläche („DET“) bestimmt. Die Winkel von Ta5 und Ta4–Ta1 zur Oberfläche wurden aus jeweils zwei Punkten, die in etwa die Längsachsen der Tarsalsegmente repräsentierten und drei weiteren Punkten, die die Oberfläche aufspannten, berechnet.

#### 4.2.2 Ergebnisse

##### *Aufrecht laufende Ameisen*

Abb. 4.2A zeigt die Bewegungen von Ta5 der einzelnen Beinpaare bei aufrecht laufenden Ameisen (einfarbige, nicht-schraffierte Boxen). Es ist zu erkennen, dass nur die Vorderbeine gegen Ende des Bodenkontaktes (DET) eine starke Änderung durchliefen (die statistischen Ergebnisse sind in Tabelle A.2, Seite 187 aufgeführt), die Winkel von Ta5 der Mittel- und Hinterbeine dagegen änderten sich deutlich weniger bis gar nicht. Sie blieben in einer von der Oberfläche weggeklappten Stellung von etwa 20°. Verglichen mit den Vorder- und Mittelbeinen zeigen die Hinterbeine tendenziell sogar eher ein gegenläufiges Verhalten, da gegen Ende des Schrittes der Winkel von Ta5 zur Oberfläche sogar noch etwas vergrößert wurde.

Obwohl bei den Vorderbeinen Ta5 in der Ablösephase steiler zur Oberfläche gestellt wurde (bis etwa 35°), als dies bei den Mittel- oder Hinterbeinen zu beobachten war, konnte in keiner der Ventralaufnahmen ( $N_{\text{Vorderbeine}} = 8$ ,  $N_{\text{Mittelbeine}} = 9$ ,  $N_{\text{Hinterbeine}} = 9$ ) ein Kontakt des Aroliums mit der Oberfläche bzw. die Ausbildung eines Haftkontaktes beobachtet werden. Die beiden Kameraperspektiven zeigten, dass Ameisen beim Laufen zwar ihre Vorderbeine gegen Ende der Standphase stark abknicken, jedoch kein Aroliumkontakt ausgebildet wurde. Bei den Mittel- und Hinterbeinen war Ta5 zu weit von der Oberfläche entfernt, um das Arolium einzusetzen.

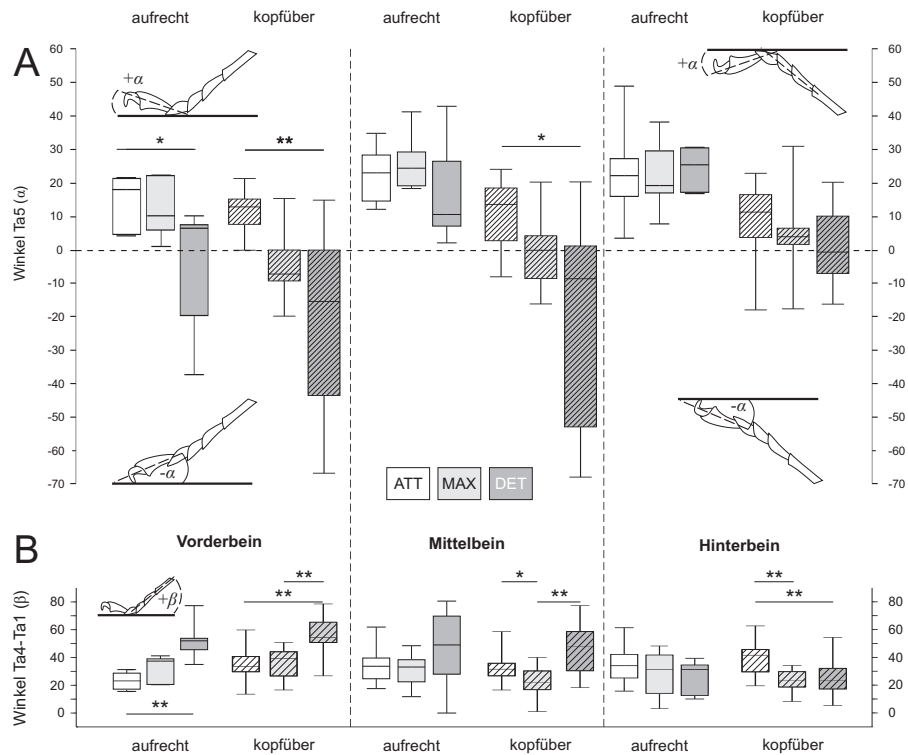
Die proximaleren Tarsalsegmente (Ta4–Ta1, Abb. 4.2B) wurden beim aufrechten Laufen jeweils in der Gegenrichtung zu Ta5 bewegt, was für eine Drehung über die „Fersen“ der Beine spricht. Dabei zeigten die

Tarsomere der Vorderbeine entsprechend wieder die stärkste Winkeländerung, die Hinterbeine die schwächste. Die relativen Winkel zwischen Ta5 und Ta4–Ta1 können auch mit dem Winkel von Ta5 bei den Sehnenszugexperimenten verglichen werden. Im Mittel hatte Ta5 zu Ta4–Ta1 während der Standphasen (STA) aller Beine einen Winkel von  $54.7^\circ$  (Median, unteres Quartil:  $40.2^\circ$ , oberes Quartil:  $63.4^\circ$ ), was damit relativ gut dem Winkel von Ta5 im entspannten Zustand der Sehnenszugversuche entspricht (dort:  $43.3 \pm 10.6$  Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung $^\circ$ ; bei abgeschnittenen Schabenbeinen  $60.5 \pm 2.9^\circ$ , nach [Frazier et al. \[1999\]](#)). Daher kann davon ausgegangen werden, dass der Unguitraktormuskel der Weberameisen beim Aufrechtlaufen nicht kontrahiert wird.

#### *Kopfüber laufende Ameisen*

Beim Kopfüberlaufen zeigt sich für Ta5 und für Ta4–Ta1 ein ähnliches Muster; auch hier bewegten sich die Vorder- und Mittelbeine stärker gegen Ende der Standphase als die Hinterbeine (Abb. 4.2A, schraffierte Boxen; die statistischen Ergebnisse sind in Tabelle A.2, Seite 187 aufgeführt). Teilweise beugte sich Ta5 dabei mehr als  $60^\circ$  von der Oberfläche weg. Erkennbar ist auch, dass in der zweiten Schritthälfte (STA-DET) die Tarsalwinkel von Ta5 ähnliche Werte wie die der restlichen Tarsomere erreichten, also eher gestreckt wurden. Dies ist eine Konsequenz der umgekehrten Lauforientierung, in der die Beine auf Zug belastet werden. Die leicht positiven Werte bei Ta5 während des Aufsetzens (ATT) deuten an, dass Ta5 von der Oberfläche um etwa  $10^\circ$  weggeklappt war. Die Ameisen bewegten ihre Beine meist mit einem von der Oberfläche weggeklappten Ta5 (entspannter Krallenzieher), wobei der Tarsus erst an dem Gelenk Ta5-Ta4 aufsetzte. Durch eine Kontraktion des Krallenziehers wurde dann Ta5 zur Oberfläche bewegt. Erst nachdem das Arolium haftete, streckte sich die Tarsalkette.

Zusammenfassend kann daher gesagt werden, dass Weberameisen in beiden Lauforientierungen sehr ähnliche Tarsusbewegungen verwendeten. In der Aufsetzphase unterschieden sich die Tarsusstellungen praktisch nicht und blieben auch beim aufrechten Laufen weitgehend unverändert. Das Arolium kam nie deutlich sichtbar in Kontakt mit dem Substrat. Beim Kopfüberlaufen dagegen kam es im Verlauf des Schrittes zu einem stärkeren Abknicken von Ta5 zur Oberfläche, um das Arolium in Kontakt zu bringen. Die Beugung von Ta5 durch den Krallenzieher und die anliegende Gewichtskraft des Tieres führten zu einer stärkeren Streckung der Tarsalkette.



**Abbildung 4.2:** Tarsalbewegungen beim aufrechten (einfarbige Boxen) und Kopfüberlaufen (schraffierte Boxen). Änderungen von Ta5 (**A**) und Ta4–Ta1 (**B**) während des Aufsetzens (ATT), der maximalen Kontaktfläche (MAX) und des Ablösens (DET). Die schematisch dargestellten Tarsuskonfigurationen sollen die gemessenen Winkel (mit entsprechendem Vorzeichen) verdeutlichen. Die statistischen Ergebnisse sind in Tabelle A.2, Seite 187 aufgeführt.

### 4.3 SCHÄLRICHTUNGEN DES AROLIUMS

Nachdem die Tarsalbewegungen laufender Ameisen detailliert untersucht wurden, war es interessant zu sehen, inwieweit sich diese Bewegungen auf das Verhalten der Haftkontaktzone auswirkten: Leiten die starken Winkeländerungen der Vorderbeine tatsächlich einen Schälvorgang von der proximalen Seite ein und wie löst sich das Arolium bei den Hinterbeinen, die nahezu senkrecht von der Oberfläche abgehoben wurden? Ändert sich das Schälverhalten, wenn die Ameisen größere Haftflächen bei einer Beladung ablösen müssen?

#### 4.3.1 *Material und Methoden*

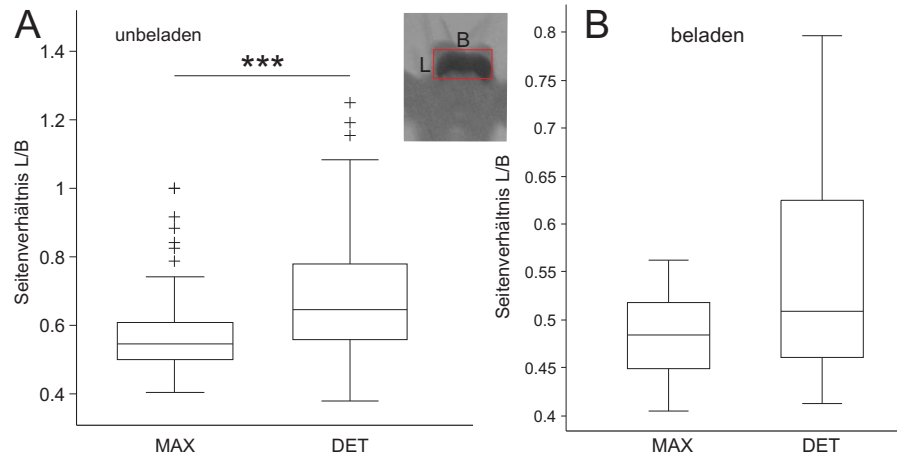
Bei den Ventralaufnahmen der Haftkontaktflächen liefen die Weberameisen kopfüber-unbeladen oder kopfüber mit dem 6-fachen des Körpergewichts beladen auf einer transparenten Polystyrol-Oberfläche. Mit Hilfe von MATLAB-Routinen wurde in jedem Bild der Videoauf-

nahme um die Haftkontaktzone automatisch ein Rechteck gelegt, das durch seine Änderung der Breite („B“) und Länge („L“) des Haftkontakts in Orientierung zur Beinlängsachse Aufschluss über die Schälrichtung gab (siehe Abb. 4.3, kleines Insert). Eine Änderung der Breite deutet auf ein Schälen von der lateralen Seite, eine Änderung der Länge auf ein Schälen von proximaler (oder distaler) Seite. Da bei dieser Methode nicht zwischen proximalem und distalem Schälen getrennt werden konnte, wurde ein Ablösen von der distalen Seite ausgeschlossen. Eine gleichmäßige Verkleinerung von allen Seiten wurde als „konzentrisches Schälen“ bezeichnet. Das Seitenverhältnis der Kontaktzone ( $L/B$ ) wurde sowohl für das Maximum der Kontaktfläche (MAX), als auch bei der Hälfte der Maximalfläche während des Ablösens (DET) aus den Haftflächen ausgelesen.

#### 4.3.2 Ergebnisse

Wie bereits erwähnt, würde man bei den Vorderbeinen ein Abschälen von der proximalen Seite erwarten, da der Tarsus der Vorderbeine die stärkste Winkeländerung zeigte. Es zeigte sich jedoch, dass sich bei den unbeladenen Ameisen das Seitenverhältnis der Kontaktfläche ( $L/B$ ) während des Ablösens bei allen Beinen ähnlich verhielt. Alle Beine zeigten ein eher konzentrisches Ablösen, bei dem sich die Kontaktfläche von einem eher breiterem Haftorgan während des Maximums (MAX) zu einem eher quadratischen Seitenverhältnis während des Ablösens (DET) änderte (Abb. 4.3A; Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben:  $N_{\text{Schritte}} = 170$ ,  $N_{\text{Ameisen}} = 102$ ,  $Z = -8.04$ ,  $P < 0.001$ ). Beim proximal-distalen Schälen sollte sich das Seitenverhältnis während der Ablösephase aufgrund der gleichbleibenden Breite „B“ verkleinern.

Der Datensatz der beladenen Ameisen konnte aufgrund der zu kleinen Stichprobengröße ( $N_{\text{Schritte}} = 22$ ) nicht für einzelne Beine getrennt analysiert werden. Die beladenen Ameisen zeigten im Gegensatz zu den unbeladenen Tieren allerdings, dass sich das Seitenverhältnis zwischen dem Zeitpunkt „MAX“ und „DET“ nicht signifikant änderte (Abb. 4.3B). Dieses Ergebnis ist ambivalent zu interpretieren: Es könnte sein, dass kein Unterschied zu erkennen ist, weil die Ameisen ihre größeren Haftorgane (eine Beladung mit dem 6-fachen Körpergewicht erzeugt im Mittel eine Vergrößerung von ca. 60% der Maximalfläche, siehe Abschnitt 3.7, Seite 59) tatsächlich eher von der proximalen Seite her abschälen, oder aber die Stichprobengröße zu gering war, um einen signifikanten Unterschied aufzuzeigen. Wie in den folgenden Ab-



**Abbildung 4.3:** Änderungen der Haftkontaktfläche durch Schalen während der Ablösephase (MAX-DET) bei unbeladenen (**A**) und beladenen (**B**) Ameisen. Das kleine Insert zeigt ein um die Haftkontaktzone gelegtes Rechteck. Aus den Verhältnissen der Seitenlängen ( $L/B$ ) kann die Schälrichtung ermittelt werden. „+“ = Ausreißer

schnitten noch erläutert wird, ändert sich das Schälverhalten deutlicher bei einer starken Beladung.

## 4.4 DAS KLEBEBANDMODELL

Bislang wurde der Begriff *Schälen* für das Ablösen der Haftflächen verwendet, ohne näher auf die dafür benötigten Zugkräfte einzugehen. Studien an weichen Polymeren („Klebebänder“) zeigten, dass die Kraft, die nötig ist, ein auf einer Oberfläche aufgeklebtes Klebeband abzulösen, stark von der Zugrichtung abhängt (Barquins und Ciccotti, 1997; Dimarzio und Guttman, 1991; Gent und Kaang, 1987; Jackson, 1988; Kaelble, 1960; Kendall, 1973; Kinloch et al., 1994; Williams und Kauzlarich, 2005). Bei steilen Winkeln konzentriert sich die Kraft auf eine schmale Zone des Haftkontaktes. Durch die Konzentration auf eine Teilfläche muss nicht die Kraft für die gesamte Fläche auf einmal aufgebracht werden, wodurch das Ablösen nacheinander erfolgen kann. Dadurch ist die aufzuwendende Schälkraft abhängig von der Breite der Schälkante, jedoch unabhängig von der Länge der Gesamthaftfläche. Das Modell wurde bereits experimentell getestet (Ciccotti et al., 2004; Newby und Chaudhury, 1998) und auf biologische Haftsysteme angewendet (für Geckos nach Huber et al. (2005); Persson und Gorb (2003); Pesika et al. (2007); Spolenak et al. (2004); Tian et al. (2006)). Die Grundzüge sollen im Nachfolgenden kurz dargestellt werden (nach W. Federle, unveröffentlicht).

In Abb. 4.4A ist schematisch ein Klebeband gezeigt, welches mit einer Länge  $L$  und Breite  $B$  auf einer Oberfläche mit der Oberflächenenergie  $\gamma$  aufgeklebt ist und in einem best. Winkel  $\alpha$  mit der Kraft  $F$  weggezogen wird. Die Annahmen des Modells sind dabei, dass es sich um ein homogenes Material einer bestimmten Höhe handelt, das gleichmäßig in einer festen Richtung von einer ideal-steifen Unterlage abgezogen wird. Die dabei aufzuwendende Kraft  $F$  ergibt sich aus:

$$F = \frac{B \times \Delta\gamma}{1 - \cos(\alpha)} \quad (4.1)$$

mit der Kraftkomponente  $F_{\perp}$  senkrecht zur Oberfläche

$$F_{\perp} = \frac{B \times \Delta\gamma \times \sin(\alpha)}{1 - \cos(\alpha)} \quad (4.2)$$

Ein paralleles Ziehen mit  $\alpha = 0^{\circ}$  ergibt  $\lim(F_{\perp}) = \infty$ , beim senkrechtem Wegziehen mit  $\alpha = 90^{\circ}$  ergibt sich dagegen  $F_{\perp} = B \times \Delta\gamma$ , d. h. die Kraft hängt nur noch von der Schälbreite  $B$  ab.



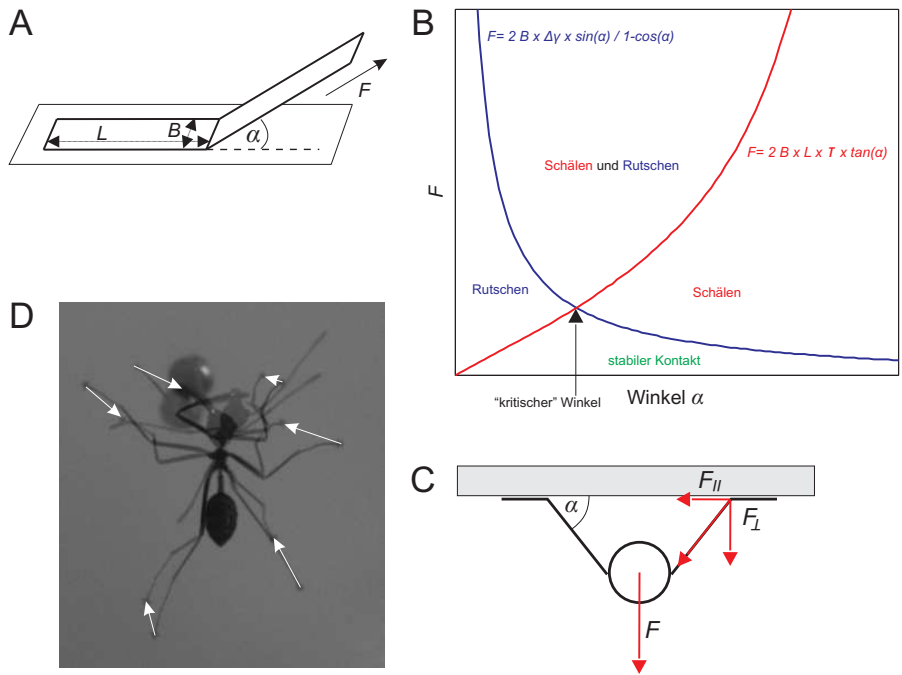
Durch ein schräges Ziehen ( $0^\circ < \alpha < 90^\circ$ ) entsteht auch eine Kraftkomponente  $F_{\parallel}$  parallel zur Oberfläche mit

$$F_{\parallel} = \frac{B \times \Delta\gamma \times \cos \alpha}{1 - \cos \alpha} \quad (4.3)$$

Diese Scherkraft wurde im ursprünglichen Klebebandmodell (Kendall, 1975; Rivlin, 1944) nicht berücksichtigt, da sich selbst bei leichter Dehnung des Klebebandes prinzipiell nichts ändert. Das Modell wurde um diese Komponente erweitert (Amouroux et al., 2001; Newby und Chaudhury, 1997) und kann so auf die Insektenhaftorgane angewendet werden. Ein Rutschen der Beine erfolgt, wenn  $F_{\parallel} > \tau \times L \times B$  ist ( $\tau$  ist die maximale Scherspannung der Kontaktfläche). Wenn Insekten kopfüber an glatten Oberflächen haften (Abb. 4.4D), erzeugt die Schwerkraft  $F_G$  durch eine Schrägstellung der Beine immer neben einer senkrechten Kraftkomponente auch eine parallele Komponente zur Oberfläche (sog. „Y“-Konfiguration nach Pesika et al. (2007)). Aufgrund der zentripetalen Orientierung der Reibungskraftkomponente beginnen die Beine durch die Gewichtskraft nach innen zu rutschen (Abb. 4.4C). Dadurch vergrößert sich aber stetig der Winkel der Beine zur Oberfläche, was ab einem bestimmten Winkel  $\alpha$  in einen Schälvorgang übergehen sollte, bei dem sich die Haftorgane an der proximalen Seite von der Oberfläche lösen.

Daraus folgt, dass Tiere einerseits zwar das Abschälen ihrer Beine durch ein Flacherstellen zur Oberfläche verhindern können, jedoch gleichzeitig ein Rutschen begünstigen. Abb. 4.4B zeigt die theoretischen Erwartungen für das Schälen oder Rutschen der Beine in Abhängigkeit vom Winkel. Es gibt Bereiche in denen die Beine leicht abschälen (z. B. bei großen Winkeln und zu großer Kraft) oder rutschen (bei zu flachen Winkeln und zu großer Kraft). Dazwischen gibt es zwei weitere Bereiche, in denen der Kontakt entweder stabil (bei kleinen Kräften) oder instabil (Rutschen und Schälen bei großen Kräften) ist. In diesem Konflikt sollte eine maximale (statische) Haftung bei einem sog. „kritischen“ Winkel erreicht werden (Abb. 4.4B). Dieser Winkel ergibt sich, wenn  $F_{\parallel}$  gerade so groß ist wie die Reibungskraft des Aroliums auf der Oberfläche:

$$\frac{B \times \Delta\gamma \times \cos \alpha}{1 - \cos \alpha} = \tau \times L \times B \quad (4.4)$$



**Abbildung 4.4:** Klebebandmodell. **A:** Klebeband, das mit der Kraft  $F$  in einem Winkel  $\alpha$  von einer glatten, steifen Oberfläche abgezogen wird (nach Ciccotti et al. (2004), verändert). **B:** Aufzuwendende Kraft  $F$  in Abhängigkeit der Krafrichtung, um das Klebeband abzuschälen (rote Kurve), oder um es zum Rutschen zu bringen (blaue Kurve). Weitere Erläuterungen im Text. **C:** Zweibein-Modell (oder „Y“-Konfiguration nach Pesika et al. (2007)) einer kopfüber haftenden Ameise mit der Zerlegung der Kraft  $F$  in ihre zwei Komponenten. Erläuterungen siehe Text. **D:** Das Rutschen der Haftorgane einer Weberameise ist bei einer Beladung mit dem 20-fachen Körpergewicht durch die verschiedenen Beinpositionen in zwei zeitlich versetzten Aufnahmen erkennbar (Pfeile zeigen die Rutschrichtung innerhalb einer Minute Zeitdifferenz). Vergleiche dazu auch Wigglesworth (1987).

Durch Umformen der Gleichung erhält man schließlich

$$\cos \alpha = \frac{\tau \times L}{\Delta\gamma + \tau \times L} \tag{4.5}$$

Interessanterweise hängt der kritische Winkel bei  $\tau$  und  $\Delta\gamma = \text{const.}$  nur von der *Länge* der Haftkontaktzone ab, nicht aber von ihrer Breite. Wenn  $\tau \times L$  sehr groß ist, so ist der Winkel  $\alpha$  klein, d. h. Tiere mit großen bzw. langen Haftorganen sollten einen kleinen Winkel einstellen müssen. Dominiert dagegen  $\Delta\gamma$ , dann sollte der Winkel  $\alpha$  nahe bei  $90^\circ$  sein. Wenn sich das tierische Haftsystem in Bezug auf das Schälen annähernd ähnlich dem Modell verhält, können von diesen theoretischen Überlegungen ausgehend bestimmte Vorhersagen über die Beinstellung der Tiere gemacht werden. Kennt man z. B. die Oberflächenenergie des Haftorgans und seine Geometrie, sollte man bei einer bekannten, und genügend groß angelegten Kraft einen be-

stimmten Winkel der Beine zur Oberfläche erwarten können. Dies ist besonders vielversprechend bei Tieren mit haarigen Haftorganen, da dort häufig durch die komplexe Anordnung der Haare verschiedener Ordnungen nicht deutlich erkennbar ist, auf welcher Ebene die Winkelabhängigkeit zum Tragen kommt (Bein, Fuß, Haarfeld, Setae oder Spatulae?). Oder man könnte aus den bekannten Winkeln und den Kräften die Geometrie des Haftkontaktes vorhersagen und mit separaten Messungen vergleichen. In den folgenden Abschnitten soll an Weberameisen überprüft werden, inwieweit dieses vereinfachte Modell mit dem tierischen Haftsystem übereinstimmt.

#### 4.5 ABHÄNGIGKEIT DER ADHÄSIONSKRAFT VOM TARSUSWINKEL

Wie bereits oben erwähnt, könnten Tiere das Ablöseverhalten ihrer Haftorgane beim Laufen über die Beinstellung beeinflussen. Um sowohl das Rutschen als auch das Abschälen ihrer Haftorgane beim Tragen von schweren Lasten zu verhindern, sollten sie abhängig von der an ihnen wirkenden Ablösekraft einen bestimmten Winkel ihrer Tarsen einstellen. Im folgenden Versuch (1) wurde zunächst überprüft, ob Weberameisen auf eine Beladung mit kleinen Gewichten reagieren, indem sie ihre Beinstellung zur Oberfläche ändern. Im anschließenden Versuch (2) wurde überprüft, ob auch vom Körper isolierte Beine prinzipiell den Vorhersagen der Schältheorie folgen. Durch die starke Manipulation ergaben sich jedoch starke Schwankungen in den erhaltenen Daten, sodass im Versuch (3) wieder intakte Ameisen verwendet wurden. Den Ameisen wurde dort die Kontrollmöglichkeit genommen, gegenüberliegende Beine für eine Änderung der Beinstellung zu verwenden, indem sie mit nur einem Bein an eine Oberfläche gehängt wurden. Um trotzdem den Winkel der Tarsen zur Oberfläche zu variieren, konnte die Oberfläche gekippt werden (in Anlehnung der Methode in [Autumn et al., 2006a](#)).

##### 4.5.1 *Material und Methoden*

zu 1) Weberameisen wurden kopfüber auf glatten und rauen Oberflächen (glattes Plexiglas und Sandpapier P60 3M, Mittlere Korngröße 260  $\mu\text{m}$  Durchmesser) laufen gelassen und mit kleinen Drahtgewichten beladen (6- oder 20-faches Körpergewicht). Die raue Oberfläche wurde gewählt, um ein Rutschen der Beine auf der Oberfläche zu unterbin-

den. Im Folgenden wird vereinfacht eine Beladung mit dem 6-fachen Körpergewicht als „schwache Beladung“ und eine Beladung mit dem 20-fachen Körpergewicht als „starke Beladung“ bezeichnet. Die Gewichte wurden entweder von den Ameisen selbst mit den Mandibeln aufgenommen und getragen oder mittels eines kleinen Drahhakens am Thorax locker eingehängt (vgl. Abb. 3.14, Seite 63). Damit die Ameisen die Gewichte von selbst schnappten, wurden sie mit CO<sub>2</sub>-Gas gereizt, um so ihre Abwehr-/Schnappreaktion zu provozieren.

Mit Hilfe von zwei synchronen Digitalkameras (REDLAKE PCI) wurde die Beinstellung einzelner Beine fotografiert und mittels DLT-Methode (siehe Abschnitt 2.6, Seite 30) aus den beiden Kameraperspektiven 3D-Koordinaten einzelner Beinsegmente rekonstruiert. Als Winkel für die Stellung des Tarsus zur Oberfläche wurde die Verbindung des vierten bis ersten Tarsomer (Ta4–Ta1) und der Lafoberfläche herangezogen („Tarsuswinkel“). Bei den Versuchen wurde angenommen, dass sich diese Tarsalsegmente bei genügend anliegender Kraft wie eine Kette entlang der vorherrschenden Krafrichtung orientieren. Das vorderste Tarsomer Ta5 mit Haftorgan ist in seiner Ruheposition zu diesen Tarsalsegmenten angewinkelt und orientiert sich bei stärkerer Beladung mit der restlichen Tarsalkette (siehe Abschnitt 4.2.2, Seite 85); daher wurde Ta5 hier nicht mit analysiert. Um ein Maß für die Streckung des gesamten Beines zu erhalten wurde der Winkel zwischen Femur und Tibia digitalisiert („Femur-Tibia-Winkel“).

zu 2) Weberameisen wurden betäubt und durch Dekapitation getötet. Die Beine wurden mit einer Mikroschere nahe am Körper durchtrennt und mit einer selbstschließenden Pinzette am Femur festgehalten. Durch den Druck der selbstschließenden Pinzette wurde vermutlich der Innendruck im Bein erhöht, wodurch sich das Arolium teilweise entfalten ließ (vgl. hydraulische Aroliumentfaltung nach Federle et al. (2001)). Da das Bein bzw. das Arolium durch die Amputation relativ schnell austrocknete, variierten die Bedingungen bei diesem Versuch stärker. Die Pinzette wurde an einem Mikromanipulator befestigt und das Haftorgan auf die transparente Oberfläche eines 2D-Kraftsensors (Kraftmesser Nr. 2, siehe Tabelle 2.2, Seite 32) aufgesetzt. Die Oberfläche mit Sensor wurde mittels einer computergesteuerten Motorbühne bewegt. Es wurden Bewegungen gewählt, die die Oberfläche langsam ( $250 \mu\text{ms}^{-1}$ ) in verschiedenen Winkeln (zwischen 10–110°) schräg wegbewegten. Durch die Bewegungen wurde der Tarsus von der Oberfläche weggezogen; gleichzeitig änderte sich der Winkel des Beines zur Oberfläche, was mit einer seitlich zum Bein angebrachten Digitalka-

mera (REDLAKE, 10 Hz) gefilmt wurde. Die Richtung des Kraftvektors am Bein wurde auch aus den beiden aufgezeichneten Kraftkomponenten zurückgerechnet. Bewegungsmuster, bei denen die Oberfläche in einem Winkel  $> 90^\circ$  abgezogen wurde, dienten dazu, eine Rotation des Beines um den Haftkontakt zu erreichen und das Rutschen des Haftkontaktes auf der Oberfläche zu minimieren. Die Änderungen der Kontaktfläche wurden mit einer weiteren Digitalkamera (REDLAKE BW, 10 Hz) synchron von ventral aufgenommen. Die Winkel des Tarsus (Ta4–Ta1) zur Oberfläche wurden optisch an den Stellen gemessen, an denen das Haftorgan seine maximale Adhäsionskraft erreicht hatte.

zu 3) Weberameisen wurden auf einer vertikal orientierten Glasplatte (Mikroskop-Objekträger  $5 \times 7$  cm) mit  $\text{CO}_2$  betäubt und mit Drahtgewichten (zwischen 20–250-fachen des Körpergewichtes) zwischen den Mandibeln beladen. Mit einer Pinzette wurden vorsichtig alle Beine bis auf ein Hinterbein von der Oberfläche abgelöst, sodass die Ameise schließlich nur noch mit einem Bein an der Oberfläche hing. Durch das zusätzliche Gewicht an der Ameise streckte sich das gesamte Bein und orientierte sich entlang der Schwerkraftrichtung (Abb. 4.7, Insert). Die Glasoberfläche war unterhalb eines drehbaren Binokulares angebracht, sodass sich durch ein langsames, manuelles Verkippen der gesamten Einheit (Binokular und Oberfläche) der Winkel zwischen dem Ameisenbein und Oberfläche vergrößerte. Die Haftkontaktzone konnte durch diesen Aufbau von ventral mit Hilfe einer Digitalkamera (REDLAKE, 10 Hz) aufgezeichnet werden. Eine zweite synchron laufende Digitalkamera (REDLAKE, 10 Hz) wurde benutzt, um die Verkipfung des Binokulars bzw. der Oberfläche (gleichbedeutend mit dem Winkel des Ameisenbeines zur Oberfläche) zu bestimmen. Es wurden dann aus den Aufnahmen die Winkel extrahiert, bei denen sich das Haftorgan vollständig abgelöst hatte, die Ameise also von der Oberfläche abfiel. Als Adhäsionskraft wurde die senkrechte Komponente der Gesamtgewichtskraft von Ameise und Gewicht berechnet.

#### 4.5.2 Ergebnisse

##### *Winkelabhängigkeit der Haftkräfte bei beladenen, lebenden Ameisen*

###### **Glatte Oberfläche**

Abb. 4.5A zeigt die Winkel der distalen Tarsomere (Ta4–Ta1) zur Laufoberfläche in Abhängigkeit von der Beladung auf einer glatten Oberfläche (das Drahtgewicht wurde von den Ameisen in den Mandibeln

getragen). Es zeigte sich, dass schon durch eine schwache Beladung (6-faches Körpergewicht) der Ameisen die Mittel- und Hinterbeine deutlich flacher zur Oberfläche gehalten wurden (die Statik findet sich in Tabelle A.3, Seite 188). Bei einer starken Beladung wurde die Beinsetzung im Vergleich zur schwachen Beladung nicht signifikant geändert. Die Beladung schien bei diesem Versuch keinen Effekt auf die Vorderbeine zu haben. Wie bereits oben angesprochen, könnte die zu starke Beladung die Beine auf den glatten Oberflächen zum Rutschen bringen. Da die Ameisen das Gewicht am Körpervorderende zwischen den Mandibeln trugen, könnten die Vorderbeine am stärksten davon betroffen sein. Um diesen Effekt zu überprüfen, wurden erstens dieselben Ameisen einerseits auf rauen Oberflächen beladen, um ein Rutschen aller Beine zu unterbinden; und andererseits auf einer glatten Oberflächen am Körperhinterende beladen, um so eher die Hinterbeine zu belasten.

#### **Raue Oberfläche**

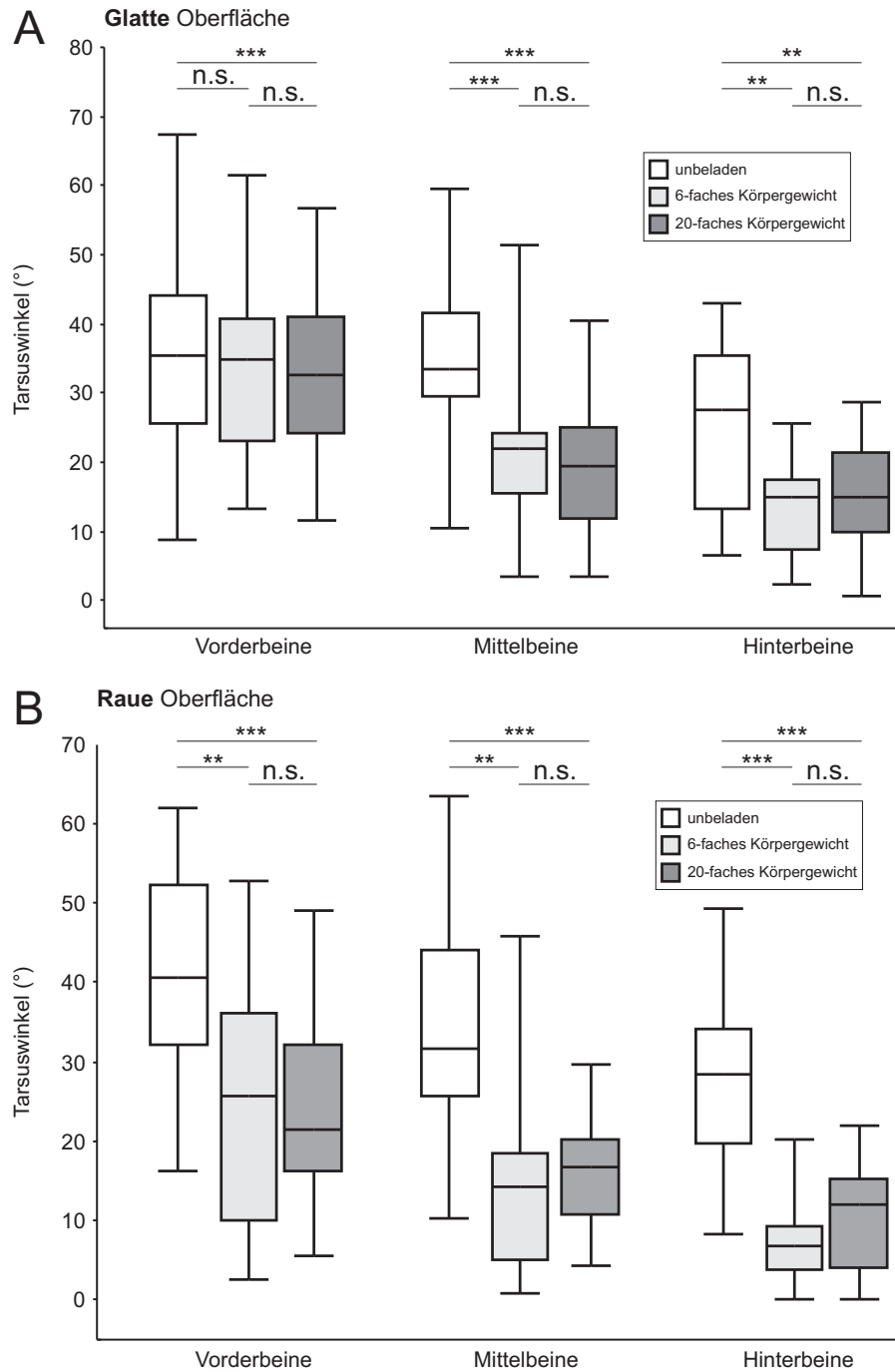
Auf den rauen Oberflächen (Abb. 4.5B) zeigten die Experimente sehr ähnliche Ergebnisse, allerdings mit dem wichtigen Unterschied, dass hier die Effekte zwischen unbeladenen und beladenen Ameisen deutlicher ausfielen. Die Ameisen konnten auf den rauen Oberflächen jetzt auch ihre Vorderbein-Tarsen flacher stellen (Statistik in Tabelle A.4, Seite 189). Ähnlich zu den Ergebnissen der Versuche auf den glatten Oberflächen zeigten die Ameisen bei einer stärkeren Beladung mit dem 20-fachen Körpergewicht keine weitere Stellungsänderung der Tarsen.

#### **Beladung am Körperhinterende**

Um den Zusammenhang der einseitigen Beladung am Körpervorderende und dem Rutschen der Vorderbeine auf den glatten Oberflächen noch getrennt zu untersuchen, wurden Ameisen mit denselben Gewichten am Petiolus (nahe des Gasters) beladen. Tatsächlich konnten jetzt die Hinterbeine weniger stark flach gestellt werden (Statik in Tabelle A.5, Seite 189), was als weiterer Beleg für das Rutschen der Beine diente. Konsequenterweise müsste hier noch der abschließende Test der Ameisen auf rauen Oberflächen mit einer Beladung am Körperhinterende durchgeführt werden. Durch die zeitintensive Bearbeitung des Versuchs wurde hierauf verzichtet.

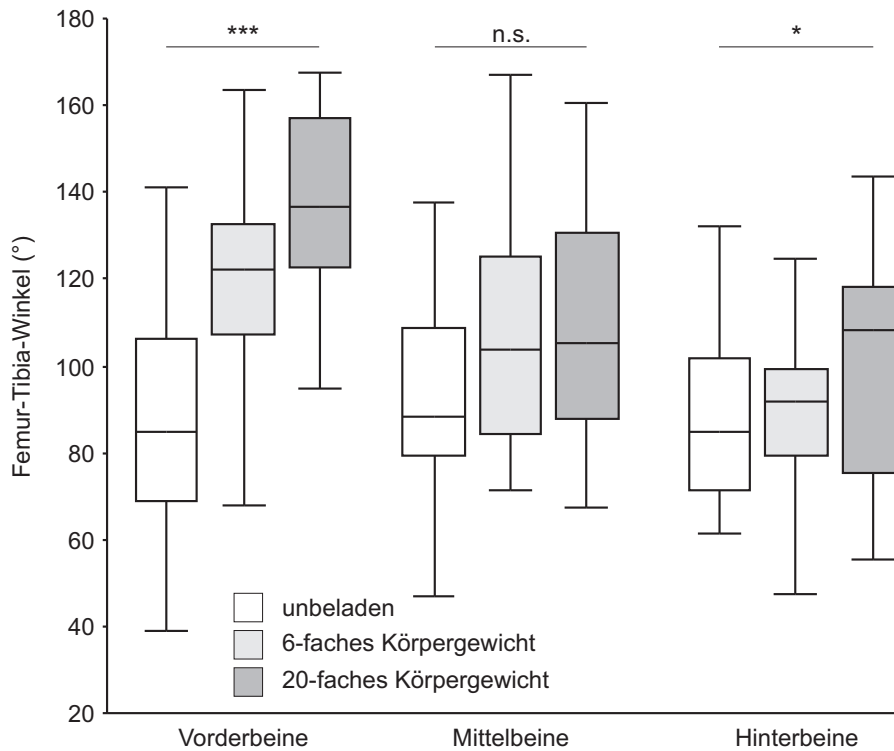
#### **Änderung des Femur-Tibia-Winkels**

Abb. 4.6 zeigt die Reaktion der Beladung auf die Beinsetzung in Bezug auf die Streckung des Beines durch Veränderung des Winkels zwischen



**Abbildung 4.5:** Tarsuswinkel (Ta4–Ta1) von kopfüber auf glatten (A) und rauen (B) Oberflächen sitzenden Weberameisen in Abhängigkeit der Beladung in den Mandibeln.

Femur und Tibia auf einer rauen Oberfläche (die Effekte waren etwas schwächer für die glatten Oberflächen; siehe Statik in Tabelle A.6, Seite 189). Bei einer Beladung in den Mandibeln wurden alle Beinpaare weiter vom Körper weg aufgesetzt. Teilweise wurden die Vorderbeine nahezu parallel zur Oberfläche gestellt. Eine starke Beladung hatte auch hier keinen (signifikanten) weiteren Einfluss auf die Beinstellung.



**Abbildung 4.6:** Femur-Tibia-Winkel von kopfüber auf glatten Oberflächen sitzenden Weberameisen in Abhängigkeit der Beladung in den Mandibeln.

Durch das Aufsetzen der Tarsen weiter vom Körper weg, wird es den Ameisen erleichtert, ihre Tarsalwinkel flacher zu stellen. Zudem könnte die stärker gespreizte Beinstellung Vorteile im Hinblick auf auftretende Drehmomente durch Änderung von Hebellängen bringen. Dieser Effekt wird in Abschnitt 5.2, Seite 120 genauer untersucht.

#### *Winkelabhängigkeit der Haftkräfte bei abgetrennten Beinen*

In diesem Versuch wurden abgetrennte Beine mit dem Arolium auf ein an einem Kraftmesser angebrachtes Glasplättchen aufgesetzt und kontrolliert von der Oberfläche weggezogen. Abb. 4.7A zeigt die Maximalkräfte der Beine in Abhängigkeit vom jeweiligen Tarsuswinkel. Die höchsten Kräfte wurden bei einem Winkel von etwa 45° erreicht. Eine Abweichung im Bereich von 35–45° zu steileren Winkeln führte zu einem schnellen Ablösen der Haftorgane von der Oberfläche. Die Adhäsionskraft scheint für kleinere Winkel als 30° abzufallen, was gegen die Vorhersagen der Schältheorie spricht. Allerdings war es bei der Durchführung des Versuches sehr schwierig, ein Ablösen des Haftorganes für kleine Winkel zu erreichen. Meist rutschte dabei das Bein nur über die Oberfläche, löste sich aber nicht. Daher blieb die Abhängigkeit der Kräfte für sehr kleine Winkel offen.

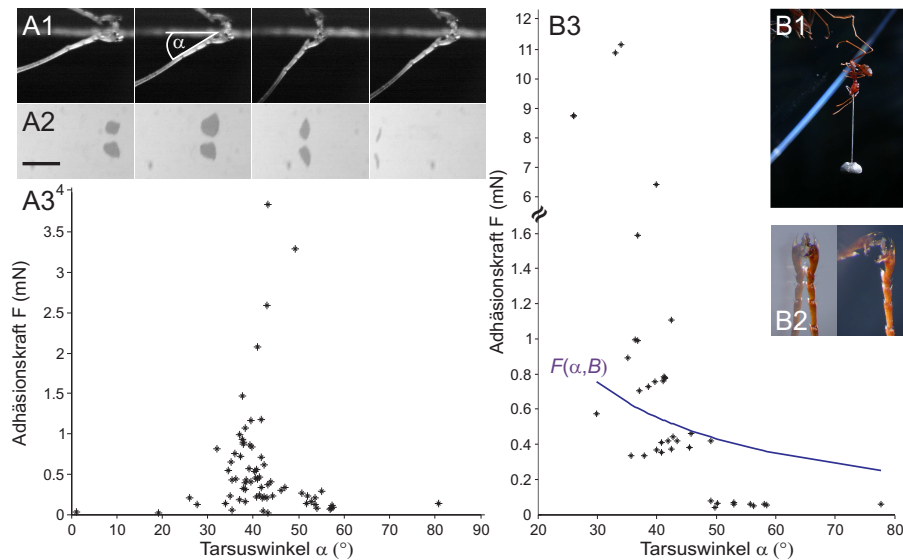


Es konnte kein Zusammenhang zwischen der Adhäsionskraft und dem Tarsuswinkel für den in diesem Experiment gesammelten Datensatz gezeigt werden (Spearman-Korrelation:  $N = 69$ ,  $\rho = 0.0065$ ,  $P = 0.95$ ). Das von der Schältheorie abweichende Verhalten der Ameisenbeine könnte mit den starken Manipulationen der Beine zusammenhängen, d. h., dass einzelne Beine eintrockneten und so ihre Haftung veränderten. Daher wurde überprüft, ob eine Korrelation der Kraft mit dem Winkel in einzelnen Versuchsreihen von direkt hintereinander durchgeführten Serien mit demselben Bein besteht. Es wurden insgesamt 14 Beine getestet, wobei jedes Bein mehrmals verwendet wurde (ein- bis zehnmal). Für eine einzelne Korrelation werden allerdings mindestens vier Wiederholungen benötigt, was die Anzahl der wertbaren Beine auf acht beschränkte. Die Einzelkorrelationen wurden dann zu einem gemeinsamen Korrelationskoeffizienten (Zar, 1999) zusammengefasst. In nur vier von acht einzelnen Beinen konnte ein negativer Zusammenhang der Kraft mit dem Winkel gezeigt werden, sodass kein signifikanter gemeinsamer Korrelationskoeffizient gefunden werden konnte ( $N = 59$ ,  $Z = -0.65$ ,  $P > 0.05$ ). Auch das Normieren der Kräfte auf die Haftkontaktfläche oder die Haftkontaktbreite brachte keine Änderung.

#### *Winkelabhängigkeit der Haftkräfte einzelner Beine bei aufgehängten Ameisen*

In diesem Experiment wurden die starken Manipulationen der amputierten Beine vermieden, indem die Ameisen intakt gelassen und mit einem Bein an eine kippbare Oberfläche gehängt wurden. Der Verlauf der Haftkräfte für verschiedene Tarsuswinkel zeigt ein sehr ähnliches Muster (Abb. 4.7B) wie der Versuch mit den amputierten Beinen, jedoch konnte diesmal eine signifikante Abhängigkeit der Adhäsionskraft vom Tarsuswinkel gezeigt werden (Spearman-Korrelation:  $N = 41$ ,  $\rho = -0.76$ ,  $P < 0.001$ ), d. h. mit größeren Winkeln fällt die Adhäsionskraft. Jedoch zeigte sich ähnlich wie im vorangegangenen Experiment, dass die Adhäsionsfähigkeit der Füße in einem Winkelbereich um etwa  $35^\circ$  stark variierte. Wurde die Oberfläche so gestellt, dass der Tarsuswinkel etwa  $35^\circ$  betrug, konnten die Ameisen bis zum 250-fachen ihres Körpergewichtes an einem einzelnen Bein halten (extrapolierter Wert für alle sechs Beine wäre das 1500-fache Körpergewicht). Eine kleine Änderung des Tarsuswinkels hin zu steileren Winkeln resultierte in einem sehr schnellen Ablösen des Fußes.

Mit diesen Daten konnte nun eine Modellrechnung für die zu erwartende theoretische Kurve eines Schälverhaltens durchgeführt werden.



**Abbildung 4.7:** Abhängigkeit der Adhäsionskraft vom Tarsuswinkel  $\alpha$  zur Oberfläche. **A:** Lateral- (1) und Ventralansichten (2) eines abgetrennten Weberameisenbeines auf der Oberfläche eines Kraftmessers. Maßstab 200  $\mu\text{m}$ . Durch den Zug am Bein weg von der Oberfläche erhöhte sich der Tarsuswinkel  $\alpha$  stetig bis die Haftkontaktfläche abschälte. Die maximale Kraft ist in 3) aufgetragen. **B)** wie A), jedoch für intakte, beladene Ameisen, die mit einem Bein an einer kippbaren Oberfläche hingen (B1). Durch Verkippen der Oberfläche änderte sich auch hier der Tarsuswinkel (B2) bis die Ameise abstürzte. Die errechnete Normalkraft für diesen Winkel ist in B3) dargestellt.

Die Daten wurden mit dem in Abschnitt 4.4 (Seite 89) vorgestellten Modell verglichen, bei dem die Adhäsionskraft  $F$  nur von der Breite  $B$  und dem Winkel  $\alpha$  abhängt. Wie die in 4.7B dargestellte Kurve zeigt, ist allerdings nur eine geringe Übereinstimmung des Modells mit den vorhandenen Daten erkennbar. Die Adhäsionskräfte der Ameisen zeigten bei kleinen Winkeln einen deutlich steileren Anstieg und flachen schneller bei größeren Winkeln ab. Daher wurde ein komplexeres Modell verwendet, bei dem die Adhäsionskraft zudem noch von der Oberflächenenergie  $\Delta\gamma$ , dem Elastizitätsmodulus  $E$  und der Höhe  $h$  des zu verscherenden Materials abhängt (vgl. hierzu Kendall, 1975; Tian et al., 2006). Erstaunlicherweise zeigte eine Datenanpassung an dieses Modell das gleiche Resultat wie das einfachere Modell.

Betrachtet man das Ablösen der Haftkontaktzonen, so kann man auch hier, wie in Abschnitt 4.3 (Seite 86) gezeigt, die Änderung der Haftflächen über die Schälrichtung charakterisieren. Dazu wurde das Seitenverhältnis ( $L/B$ , siehe Abb. 4.3, kleines Insert)) beim Maximum der Haftkontaktflächen (MAX) und bei der Hälfte des Maximums während des Ablösens (DET) ausgelesen. Ein Vergleich der Werte ergibt, dass das Verhältnis  $L/B$  signifikant vom Zeitpunkt MAX zum Zeitpunkt DET kleiner wurde (MAX: Median 0.66, Unteres Quartil 0.55, Oberes

Quartil 0.77; DET: Median 0.46, Unteres Quartil 0.33, Oberes Quartil 0.58; Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben:  $N = 44$ ,  $Z = -4.6$ ,  $P < 0.001$ ). Die Haftorgane wurden also deutlich von der proximalen Seite abgeschält. Erst kurz vor dem vollständigen Ablösen von der Oberfläche wurde die dann sehr kleine Fläche zentrisch abgelöst.

#### 4.6 BODENREAKTIONSKRÄFTE LAUFENDER AMEISEN

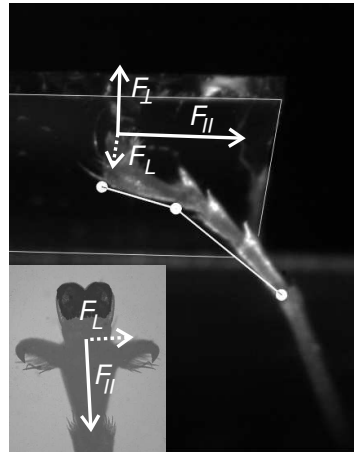
Nach [Autumn et al. \(2000\)](#) bringen Geckos ihre Hafthaare durch einen kurzen proximalen Zug des Beines in Kontakt und lösen diese wieder durch ein kurzes distales Schieben. In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, ob Weberameisen ähnliche Schieb- und Zugsbewegungen der Beine beim Laufen verwenden, um ein Ablösen der Haftorgane zu kontrollieren. Wie oben dargestellt, wurde das Ablöseverhalten der Haftorgane an Weberameisen mit Hilfe von Hochgeschwindigkeitsaufnahmen untersucht. Allerdings kann es sich jedoch um sehr kleine, schwer erkennbare Beinbewegungen handeln (etwa  $5 \mu\text{m}$  für die Bewegungen der Haare bei Geckos nach [Autumn et al., 2000](#)), die evtl. in den Videoaufnahmen übersehen wurden. Daher wurden die Bodenreaktionskräfte beim Aufsetzen und Ablösen der Haftorgane aufgenommen. Bei einem distalen Schieben eines schräg zur Oberfläche stehenden Beines sollten sich sowohl die Normal- als auch die Reibungskräfte in der Ablösephase charakteristisch ändern.

##### 4.6.1 *Material und Methoden*

Für die Messung der zu erwartenden kleinen Bodenreaktionskräfte laufender Ameisen wurde ein zweidimensionaler Biegebalken mit Halbleiter-DMS (Kraftmesser Nr. 3, siehe Tabelle 2.2, Seite 32) verwendet. Ein kleines Glasplättchen (ca.  $3 \times 3 \text{ mm}$ ) am Ende des Biegebalkens diente als transparente Oberfläche, mit Hilfe derer man synchron die Haftkontaktzone und die auftretenden Kräfte erfassen konnte. Der Sensor mit der Oberfläche war so in einer Aussparung einer Polystyrol-Oberfläche eingebracht, dass Ameisen beim Umherlaufen auf der den Sensor umgebenden Fläche zufällig mit einem Bein auf das Glasplättchen treten konnten. Bei einem solchen Schritt wurden die Ameisen mit vier synchron laufenden Hochgeschwindigkeitskameras gefilmt (drei BASLER A602f Kameras, eine HotShot Kamera, 100 Hz; für die Spezifikationen der Kameras siehe Tabelle 2.1, Seite 28). Eine Kamera filmte die Haftkontaktzone von ventral, zwei weitere wurden für eine

3D-Rekonstruktion der Tarsusstellung verwendet. Die vierte Kamera diente dazu, das ganze Tier zu filmen, um Informationen darüber zu erhalten, welches Bein auf den Sensor stieg. Die Aufnahmen der Kameras und der Datenerfassung wurden gemeinsam über einen manuellen Triggerschalter synchron gestoppt.

Aus den Aufnahmen der Kontaktflächen wurden wieder drei Zeitpunkte (ATT, MAX, DET) definiert, bei denen der Tarsuswinkel und die zwei Kraftkomponenten ausgelesen werden konnten. In den Videoaufnahmen wurde durch drei Punkte die Längsachse des letzten Tarsomers Ta5, und die Längsachse der Tarsomere Ta4–Ta1 digitalisiert (Abb. 4.8).

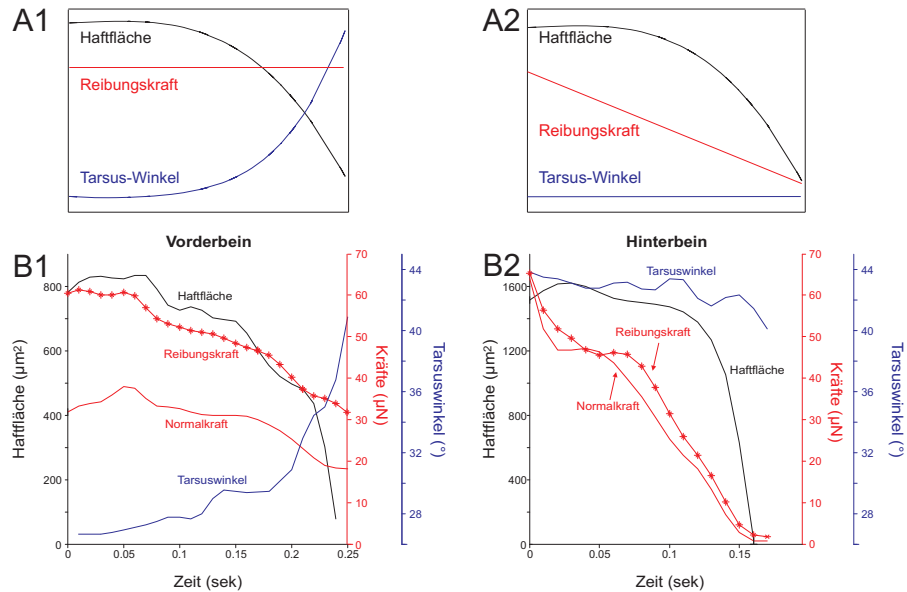


Aus den beiden Kraftkomponenten wurde der Winkel des resultierenden Kraftvektors nach  $\arctan(F_{\perp}/F_{\parallel})$  berechnet. Die Reibungskräfte mussten dann in ihrem Absolutwert korrigiert werden, wenn die Zugrichtung des Tarsus (also die Längsachse) von der Sensitivitätsrichtung des Biegebalkens für diesen Kanal abwich.

**Abbildung 4.8:** Digitalisierte Strecken und definierte Kraftvektoren am Ameisentarsus.  $F_{\perp}$  ist die Kraft senkrecht zur Laufoberfläche (Normalkraft),  $F_{\parallel}$  ist die Kraft parallel zur Oberfläche und entlang der Tarsuslängsachse (hier als Reibungskraft bezeichnet),  $F_L$  ist die Kraft parallel zur Oberfläche und senkrecht zur Tarsuslängsachse.

Es ist jedoch unklar, ob der Kraftvektor immer entlang der Beinlängsachse verläuft, oder ob Ameisen auch nennenswerte *Lateral*kräfte produzieren ( $F_L$  ist daher in Abb. 4.8 gestrichelt eingezeichnet). Dies würde man evtl. in Aufnahmen sehen, in denen der Tarsus senkrecht zur Empfindlichkeitsrichtung des Biegebalkens steht und trotzdem ein Signal in der horizontalen Raumrichtung messbar wäre.

Abb. 4.9A zeigt das Verhalten eines idealen Beines, welches entweder das Haftorgan abschält oder durch Entlasten des Beines eine Rückfaltung des Aroliums erlaubt (Abb. 4.9A2). Bei Ersterem kann sich der Tarsuswinkel für ein leichteres Schälern ändern, er kann jedoch auch, wie beim Entlasten des Beines angenommen wird, gleich bleiben. Die Reibungskräfte sollten sich jedoch unterschiedlich verhalten: Beim Schälern sollte während des Ablösevorgangs stets eine laterale Kraftkomponente erhalten bleiben (wenn nicht in einem Winkel von  $> 90^\circ$



**Abbildung 4.9: A:** Hypothetisches Modell, wie sich Haftfläche, Reibungskräfte und Tarsuswinkel eines Vorderbeines (A1) oder Hinterbeines (A2) während der Ablösephase verhalten sollten. **B** Aufnahmen eines Vorder- (B1) und Hinterbeines (B2) zweier Weberameisen. Anmerkung: Reibungs- und Normalkräfte sind auf derselben Achse aufgetragen und werden durch verschiedene Linienmarker getrennt dargestellt.

gezogen wird); beim Entlasten sollte diese Kraftkomponente jedoch weniger werden. Folgen Weberameisen diesen Vorhersagen?

#### 4.6.2 Ergebnisse

Abb. 4.9B zeigt exemplarisch zwei Schritte unbelasteter Ameisen, mit den Änderungen der Haftkontaktfläche, der beiden Kraftkomponenten und den Tarsalwinkeln (Ta4–Ta1) für jeweils ein Vorder- und Hinterbein während des Lösens (definiert durch die Abnahme der Haftkontaktfläche). Beim Vorderbein ist eine starke Anwinkelung der Tarsen zu erkennen (blaue Spur in Abb. 4.9B1). Gleichzeitig nahm die Reibungskraft auf etwa die Hälfte ab, die Normalkraft änderte sich nur wenig. Beim Hinterbein ist dagegen kaum eine Änderung im Tarsus-Winkel erkennbar, dafür nahmen nahezu synchron beide Kraftkomponenten bis Null ab. Ein Vergleich mehrerer Ameisen wird, wie folgt diese Aussagen noch unterstützen.

Abb. 4.11 zeigt die Bodenreaktionskräfte von kopfüber laufenden (unbelasteten) Ameisen im Vergleich der einzelnen Beinpaare während der drei gemessenen Zeitpunkte (ATT, MAX, DET). Es ist eine systematische Änderung der Kräfte bei allen Beinen erkennbar. Während des Ablösevorgangs (MAX-DET) zeigten die Ameisen eine signifikante

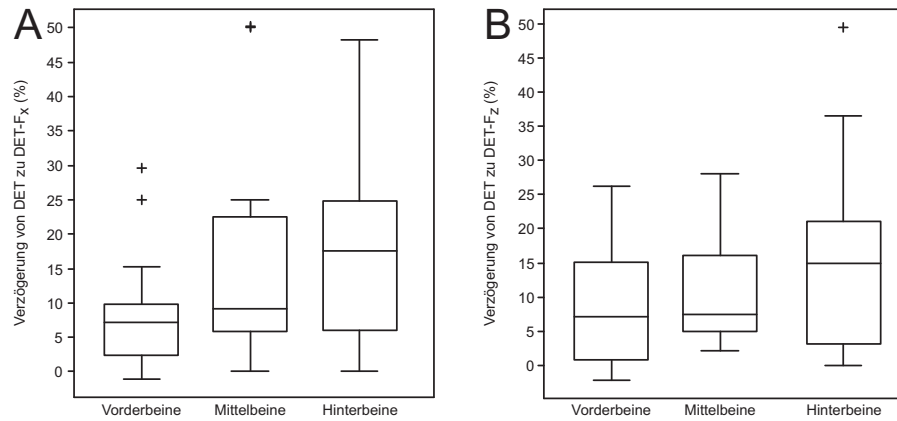
Reduktion beider Kraftkomponenten (statistische Ergebnisse in A.7, Seite 190). Weiterhin erkennt man, dass sowohl die Reibungskräfte (entlang des Tarsus), als auch die Normalkräfte stärker bei den Mittel- und Hinterbeinen reduziert wurden; die Vorderbeine zeigten dies abgeschwächt. Eine Reduktion der Reibungskräfte müsste durch ein Schieben des Tarsus nach distal sichtbar sein. Eine solche Bewegung kann jedoch sehr klein sein und wurde daher evtl. nicht in den Videoaufnahmen erkannt.

Als Seitenaspekt soll hier die Größe der beiden Kraftkomponenten verwendet werden, um Aussagen über den resultierenden Kraftvektor zu bekommen. Die Reibungskräfte waren im Mittel für alle Beine etwa 0.05 mN groß, die Normalkräfte etwa 0.02 mN. Damit ergibt sich ein resultierender Kraftvektor von etwa  $20^\circ$  zur Lafoberfläche. Im Mittel standen die Tarsalglieder Ta4–Ta1 in einem Winkel von etwa  $34^\circ$  zur Oberfläche (siehe Abb. 4.2, Seite 86)<sup>1</sup>, Ta5 wurde im Mittel nahezu parallel zur Oberfläche gehalten. Das bedeutet, dass die resultierenden Kraftvektoren genau dazwischen verliefen, also sich etwa zur Hälfte entlang von Ta5 und Ta4–Ta1 aufspalteten.

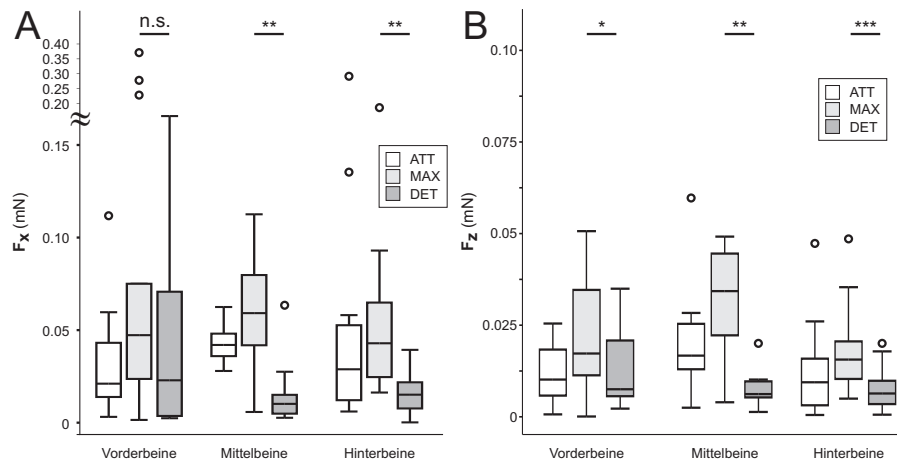
Analog zu den Zeitpunkten von DET aus den Kontaktflächenaufnahmen wurden aus den synchronen Kraftspuren die Zeitpunkte bestimmt, bei denen die Kraft die Hälfte der Maximalkraft entsprach („DET-F“) und diese gegeneinander verglichen. Wenn ein Entlasten des Beines für eine Rückfaltung des Aroliums stattfinden sollte, so sollte die Flächenabnahme relativ zu der Kraftabnahme verzögert auftreten. Es wurden 16 Aufnahmen von Vorderbeinen ( $N_{\text{Ameisen}} = 16$ ), 12 Aufnahmen von Mittelbeinen ( $N_{\text{Ameisen}} = 12$ ) und 16 Aufnahmen von Hinterbeinen ( $N_{\text{Ameisen}} = 16$ ) analysiert.

Abb. 4.10A zeigt die Verzögerung der Flächenabnahme bei den Reibungskräften. Es ist ein Trend erkennbar, dass bei den Vorderbeinen eine Entlastung stattfand, diese jedoch im Vergleich zu den Hinterbeinen später auftrat. Oder, die Flächenabnahme verzögerte sich im Mittel stärker bei den Hinterbeinen als bei den Vorderbeinen. Diese Effekte waren allerdings nicht signifikant (Page's L-Test [Page, 1963] auf Trend:  $N = 12$ ,  $L = 146.5$ ,  $P > 0.05$ ). Bei den Normalkräften fand auch immer eine verzögerte Flächenabnahme statt, jedoch gab es auch hier keine Unterschiede zwischen den Beinpaaren (Page's L-Test:  $N = 12$ ,  $L = 145$ ,  $P > 0.05$ ).

<sup>1</sup> Dies ist auch der Winkelbereich, bei dem die höchsten Adhäsionskräfte gehalten wurden; vgl. Abb. 4.7, Seite 99.



**Abbildung 4.10:** Verzögerung der Flächenabnahme gegenüber der Kraftabnahme bei den einzelnen Beinpaaren für die Reibungskräfte (A) und die Normalkräfte (B), normiert auf die Gesamtlänge der Schritte. „+“ zeigen Ausreißer.



**Abbildung 4.11:** Reibungskräfte entlang der Tarsuslängsachse (A) und Normalkräfte (B) von kopfüberlaufenden Weberameisen. Es wurden hier nur die Änderungen der Kräfte während des Ablösevorgangs (von MAX zu DET) statistisch überprüft. „o“ zeigen Ausreißer. Nähere Erläuterungen siehe Text. Die statistischen Ergebnisse sind in Tabelle A.7, Seite 190 aufgeführt.

Zusammenfassend aus den bisher dargestellten Ergebnissen für das unterschiedliche Löseverhalten einzelner Beine lässt sich sagen, dass bei unbeladenen, kopfüber laufenden Ameisen alle Beine eher über den „Entlasten“-Mechanismus abgelöst wurden. Betrachtet man die Tarsalwinkel, so durchliefen die Vorderbeine zwar eine stärkere Änderung als die Mittel- und Hinterbeine, dies führte jedoch nicht zu einem proximal-distalen Schälverhalten. Die Bodenreaktionskräfte können im Trend für ein Schälverhalten der Vorderbeine interpretiert werden, ein deutlicheres Entlasten ist allerdings für die Mittel- und Hinterbeine erkennbar. Das Löseverhalten der Arolien bei unbeladenen, laufenden Ameisen ist konsistent mit dem deutlichen Schälverhalten der Arolien, wenn die Beine nicht entlastet werden konnten (Abschnitt 4.5.2).

## 4.7 KRAFTVERTEILUNG AN DEN HAFTFLÄCHEN

Anhand des Klebeband-Modells in Abschnitt 4.4 (Seite 89) wurde gefolgert, dass Ameisen einen optimalen Halt an glatten Oberflächen finden, wenn sie ihre Beine in einem bestimmten kritischen Winkel halten. Durch einen steileren Winkel entsteht eine Konzentration der Zugkräfte auf eine schmale Randzone, wodurch das Schälen initiiert wird. Bei flacheren Winkeln verteilt sich die Kraft dagegen über eine größere Fläche (Kaelble, 1965). Durch die Reduktion der abzulösenden Fläche auf einen kleinen Bereich sollten somit bei laufenden Ameisen im Vergleich zu den maximal möglichen Haftkräften nur sehr geringe Adhäsionskräfte auftreten. Halten die Ameisen dagegen Zusatzlasten, so sollten sie die Zugkräfte möglichst flächig über die gesamte Haftkontaktzone verteilen, um maximalen Halt zu bekommen. In einer solchen Situation sollte ein schnelles, forciertes Abreißen des Haftkontaktes eine Kraftverteilung über die gesamte Fläche zeigen. Für eine Überprüfung dieser Hypothesen wurden Kräfte *innerhalb* der Kontaktzone untersucht. Hierfür wurde einerseits die Verformung einer elastischen Lauroberfläche benutzt, andererseits wurden Ameisen schlagartig von der Lauroberfläche gerissen und das Löseverhalten der Kontaktzone beobachtet.

### 4.7.1 Kraftverteilung beim beabsichtigten Lösen

#### *Material und Methoden*

Um die Kraftverteilung innerhalb der Kontaktflächen optisch darzustellen, wurde die lokale Verformung eines elastischen Polymers bei Krafteinwirkung ausgenutzt. Zunächst wurde eine ähnliche Methode nach Full et al. (1995) verwendet, wonach eine Verformung im Material durch die Beleuchtung mit polarisiertem Licht erkennbar wird (vgl. auch Harris, 1978; Jindrich und Full, 1999). Allerdings erwies sich diese Methode als zu insensitiv für die relativ kleinen Kräfte eines Ameisenfußes. Curtis et al. (2006) benutzten ebenfalls photoelastische Materialien, die mit Hilfe eines sog. POLSCOPES (Huard, 1997; Zhao et al., 2003) sogar eine Auflösung im Piko-Newton-Bereich erlaubten. Allerdings konnten nach eigenen Vorversuchen mit dieser Methode keine hinreichenden Ergebnisse erzielt werden.

Stattdessen wurde die Verformung des Polymers mit Hilfe eingebetteter fluoreszierender Kügelchen (POLYSCIENCES, Polystyrol-Kügelchen

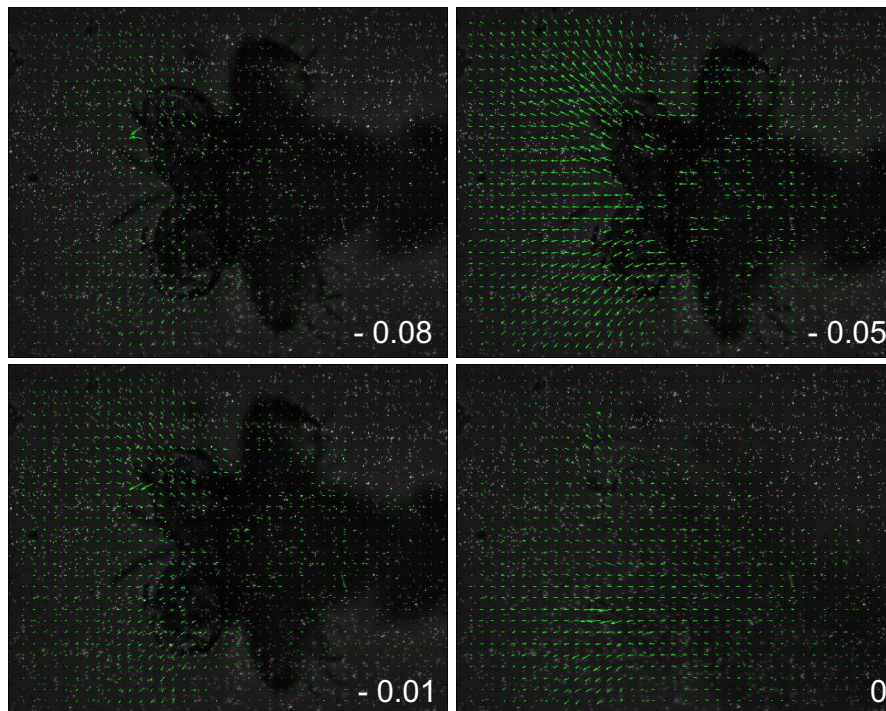


0.5  $\mu\text{m}$  Durchmesser) sichtbar gemacht. Hierfür wurden Schichten eines optisch transparenten Polymers hergestellt (SYLGARD™ Mischungen von Härter zu Basis 1:20, Schichtdicke ca 0.5 mm), auf dessen ausgehärtete Oberfläche die kleinen Kügelchen aufgebracht wurden. Über die Kugelschicht wurde dann mit Hilfe eines Spin Coaters (LOT-ORIEL SCI; 50rpm,  $\approx 1$  min Drehzeit) noch eine weitere sehr dünne Schicht SYLGARD™ aufgebracht (Schichtdicke  $< 0.01$  mm), die ein Ablösen der Kugeln bei Kontakt mit dem Insektenfuß verhindern sollte. Die Kügelchen wurden unter einem Fluoreszenzmikroskop (LEICA DMR) mit UV-Licht angeregt und die Emission mit einer Digitalvideokamera gefilmt (BASLER 602f, 100 Hz). Bei Krafteinwirkung auf eine solche weiche Oberfläche wird das Polymer und die Kugelschicht verschert, sichtbar anhand einer lateralen Verschiebung der Kugelpositionen (Abb. 4.12). Dabei dienen die Partikel als Positionsmarker des bewegten Medium, und konnten mit Hilfe von PIV-Methoden (Particle-Image-Velocimetry) verfolgt werden (Grant (1996) und zitierte Autoren darin). Allerdings kann bei dieser Methode nicht zwischen Reibungs- und Normalkräften unterschieden werden, da auch eine senkrechte Indentation eine geringe laterale Verschiebung der Kugeln bewirkt.

Schließlich wurden Ameisen kopfüber auf diese Oberflächen gesetzt und mit  $\text{CO}_2$  betäubt. Anschließend wurden sie mit kleinen Gewichten (20-faches Körpergewicht) beladen. Durch das Ruhigstellen der Tiere konnte auf die Haftkontaktfläche eines Tarsus fokussiert werden. Nach einigen Minuten ließ die Betäubung nach und die Ameise begann wieder zu laufen. Die Standphase und das Ablösen des Fußes von der Oberfläche wurden von ventral gefilmt und die Aufnahmen anschließend mit MATLAB-Routinen ausgewertet.

### *Ergebnisse*

Vorversuche zeigten, dass die Methode prinzipiell verwendbar ist, allerdings wurde bislang noch nicht die optimale Konfiguration aus Kugeldichte, Schichtdicke und Elastizität des Materials gefunden. Auch fehlte noch eine Indentations-Kraft-Kalibrierung der Oberflächen. In Abb. 4.12 ist der Ablöseprozess einer beladenen Ameise (20-faches Körpergewicht) in einer kurzen Bildersequenz dargestellt. Über die Videoaufnahme ist ein Raster mit den Vektoren gelegt, die eine Verschiebung der kleinen Kügelchen anzeigen. Während des AblöSENS ist deutlich zu erkennen, dass es durch den proximalen Zug des gesamten Beines auf der Oberfläche zu einer Verscherung der elastischen Oberfläche, vorwiegend an den distalen Randzonen des Aroliums, kommt.



**Abbildung 4.12:** Ablösen eines Ameisentarsus auf einer SYLGARD™ beschichteten Oberfläche, in welcher fluoreszierende Kügelchen eingebettet waren. Durch die Bewegungen der Kugeln konnten mit Hilfe von PIV-Methoden Kraftvektoren (Pfeile) berechnet werden. Die Zahlen geben die Zeit in Sekunden vor dem vollständigen Lösen des Haftorgans an. Weitere Erläuterungen im Text.

Durch die zu weiche Oberfläche erstreckte sich der Zug allerdings weit über die Haftfläche hinaus (in vielen Fällen war die Oberfläche zu steif, sodass gar keine Verschiebung der Kugeln detektiert werden konnte). Unmittelbar vor dem Ablösen scheint die Kraft komplett abzufallen. Allerdings ist hier nicht klar zu sagen, ob das Haftorgan zu diesem Zeitpunkt (bei  $-0.01$  s in Abb. 4.12) noch in Kontakt war. Somit war mit dieser Methode bis jetzt noch keine klare Aussage darüber möglich, ob Ameisen zum Loslösen die Kräfte auf eine Randzone konzentrieren können, oder ob sie für ein Festhalten die Kräfte über die gesamte Fläche verteilen.

#### 4.7.2 Ablösevorgang beim forcierten Abreißen des Haftkontaktes

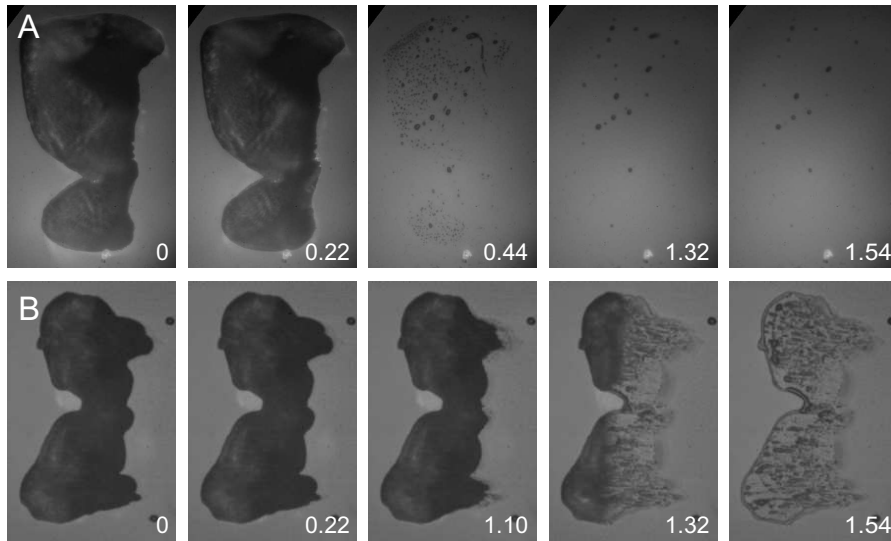
##### *Material und Methoden*

Ameisen wurden kopfüber auf einen Glasobjektträger gesetzt und mit  $\text{CO}_2$  betäubt. Um die Ameisen schlagartig senkrecht von der Oberfläche zu reißen, wurde eine selbstschließende Pinzette verwendet. Diese wurde gegen ihren Federdruck geöffnet und mittels einer Klammer ar-

retiert. Durch Abziehen der Klammer von der Pinzette schnappte diese zu. Im Laufe des Experiments wurde ein Arm der geöffneten Pinzette in eine kleine Drahtschlinge, die um den Thorax der Ameisen hing, vorsichtig eingeführt und schließlich zuschnappen gelassen (Geschwindigkeit der Pinzettenspitze betrug  $\approx 6 \text{ ms}^{-1}$ ). Durch das Zuschnappen wurde die Drahtschleife mit der Ameise von der Oberfläche gerissen. Mittels einer Hochgeschwindigkeitskamera (PHANTOM v7.0, 4700 Hz) wurde die Haftkontaktzone von ventral gefilmt.

### *Ergebnisse*

Auch hier dienten die Versuche zunächst nur einer qualitativen Analyse. Von insgesamt 17 Versuchen (16 Ameisen) konnte in neun Fällen ein extrem schnelles Ablösen (innerhalb von  $44 \mu\text{s}$ ; entspricht der maximalen zeitlichen Auflösung der Kamera) der gesamten Kontaktzone auf einmal beobachtet werden (Abb. 4.13A). Häufig lösten sich kleine Teilflächen bevor sich die Hauptfläche separierte. In acht Fällen wurde ein langsames Schälens ( $44\text{--}133 \mu\text{s}$ ) über die volle Breite des Aroliums beobachtet (Abb. 4.13B). Dadurch, dass das Schälens auch sehr schnell vonstatten gehen kann, muss davon ausgegangen werden, dass dies eventuell auch für die schnellen Separationen der vermeintlich gesamten Fläche zutrifft, aber eben schneller als die Erfassungsfrequenz der Kamera war. Auch könnte es sein, dass beim schnellen Lösen der vermeintlich ganzen Fläche der Fuß sehr schnell aus dem Bildbereich der Kamera rutschte und dann schälte. Dies wäre dann der Fall, wenn das Bein weit abgestreckt in einem flachen Winkel zur Oberfläche gestanden hätte. Für alle steileren Winkel würde man dann das langsamere Schälens noch im Bildbereich sehen. Um ein Rutschen auszuschließen, sollte man keine verwischten Fußspurtropfen sehen. In vielen Fällen waren jedoch gar keine deponierten Tropfen nach dem Abreißen zu sehen. Eventuell ist dies auf die Eigenschaften der Nicht-Newton'schen-Flüssigkeit zurückzuführen, die sich bei schneller Verscherung hochviskos verhält und so (abhängig von der Affinität zur Glasoberfläche) am Fuß verbleibt. Alternativ zu einem proximal-distalen Schälens wäre ein laterales oder sogar distales Schälens denkbar. Wie bereits erwähnt, kann sich das Haftorgan aufgrund der schnellen Verscherung wie ein Festkörper verhalten. In diesem Fall kann eine nicht perfekt an der Oberfläche anliegende Kutikula eine Initiationsstelle für eine Rissfortpflanzung erzeugen und Ablöseprozesse von verschiedenen Seiten erzeugen. Bei sehr schnellen Separationen ent-



**Abbildung 4.13:** Forciertes Ablösen des Haftkontaktes durch schlagartiges Wegreisen der Ameisen von den Oberflächen. **A:** Schnelles Ablösen der gesamten Fläche auf einmal. **B:** Langsameres proximales Schälen der Haftkontaktzone. Die Zahlen geben die Zeit in *Millisekunden* an.

stehen zudem sog. Kavitationsprozesse ([Chikina und Gay, 2000](#)), bei denen die Kontaktzone in viele Einzelflächen zerfällt.

## 4.8 DISKUSSION

In diesem Kapitel konnte gezeigt werden, dass Beinbewegungen benutzt werden, um das Ablöseverhalten des Tarsus zu beeinflussen. Die Ameisen verwendeten je nach Beinart typische Bewegungsmuster und reagierten auf Zusatzlasten mit einer Änderung der Beinsetzung zur Oberfläche. Der Einfluß des Beinwinkels auf die Umverteilung der Kräfte innerhalb der Kontaktzonen wurde an laufenden Ameisen gefilmt

### 4.8.1 *Bewegungen der Tarsalsegmente und Dynamik der Haftkontaktfläche während der Ablösephase*

Beim kopfüber laufen zeigten Weberameisen während der Ablösephase je nach Beinart unterschiedliche Dreh-, Kipp-, und Abhebebewegungen, ähnlich wie sie bei laufenden Fliegen beobachtet wurden (Niederegger und Gorb, 2003). Die Tarsalbewegungen der Ameisen führten jeweils zu einer Verringerung der Haftkontaktfläche, indem Teile des Haftorgans von der Oberfläche abgelöst wurden. Vorderbeine schienen eher Schälbewegungen von proximaler Seite einzuleiten, Hinterbeine dagegen hoben den Prätarsus senkrecht bis schräg zum Körper hin ab, sodass die Haftkontaktfläche eher konzentrisch abschälte. Das unterschiedliche Verhalten erklärt sich aus der Lage der Beine zur Laufrichtung: Hinterbeine stehen meist weit nach hinten abgespreizt (vgl. Abb. 4.1, Seite 81) und damit entgegengesetzt zur Laufrichtung. Ein Schälen müsste dann umständlich von der distalen zur proximalen Seite erfolgen, was jedoch bei Ameisen nie beobachtet wurde (Geckos hingegen können durch einen Muskel ihre Zehen so überstrecken, dass diese beim Ablösen vom Substrat sich zuerst von der *distalen* Seite abschälen Russell, 1975, 1979; Russell und Bels, 2001; Tian et al., 2006). Die Mittelbeine vollzogen meist Drehbewegungen, wodurch unregelmäßig Teile des Haftorganes abscherten. Durch ihre „Mittelstellung“ unterlaufen die Mittelbeine die größte Winkeländerungen in der Laufebene, was durch eine wenig lateral biegsamen Tarsalkette (Frantsevich und Gorb, 2004) zwangsläufig zu Drehbewegungen führt.

Die aus den Videoaufnahmen extrahierten kinematischen Daten aufrechtlaufender und kopfüberlaufender Ameisen zeigten relativ zueinander sehr ähnliche Bewegungsabläufe der Beine, d. h. die Vorderbeine wurden immer stärker gebeugt, als die Hinterbeine. Vermutlich ist dies eine Folge der in Abschnitt 1.6.1 (Seite 18) beschriebenen zentralen

neuronalen Mustergeneratoren, welche die Abfolge der Beinbewegungen und Aufsetz- bzw. Ablösebewegungen vorgeben. [Larsen et al. \(1995\)](#) zeigten in einem Vergleich zwischen aufrecht und kopfüber laufenden Schaben, dass auch dort die Beinbewegungen prinzipiell gleich blieben und nur zeitliche Modifikationen der Stand- und Schwungphasen erfolgten ([Tang und Macmillan, 1986](#)).

Jedoch zeigten im Vergleich zu den Tarsusbewegungen beim aufrechten Laufen die Ameisen beim Kopfüberlaufen stärker ausgeprägte Tarsusbewegungen während der Ablösephase. Dies war v. a. bei den Vorderbeinen deutlich zu erkennen und könnte mit dem Ablösen der Haftorgane zusammenhängen. Allerdings waren in den Ventralaufnahmen der Haftkontaktflächen keine Hinweise zu erkennen, dass ein stärkeres Abknicken evtl. zu einem proximal-distalen Schalen führen könnte.

Unterschiede waren auch während der Standphase in der Streckung der Tarsalkette erkennbar (Abschnitt [4.2.2](#), Seite [85](#)). Beim normal orientierten Laufen blieb der Winkel zwischen Ta5 und Ta4 weitgehend konstant, d. h. in einem angewinkeltem Zustand; beim Kopfüberlaufen streckte sich der Tarsus etwas in der Standphase. Dies hängt mit den Zugkräften am Bein durch die Umorientierung zur Schwerkrafrichtung zusammen, die den Tarsus nach Kontakt des Aroliums mit der Oberfläche strecken. Der Effekt sollte sich verstärken, wenn stärkere Zugkräfte bei einer Beladung an der Ameise wirken und zudem die Tiere ihren Krallenzieher stärker anspannen.

Unterschiede in den Beinbewegungen müssen jedoch nicht unbedingt mit Haftung korreliert sein. Sie können auftreten, wenn die Beine in einem vom Laufen abweichenden Kontext verwendet werden und nicht zur Fortbewegung des Körpers oder zur Haftung beitragen. Dies wurde an vielen Tieren meist für die Vorderbeine gezeigt (z. B. Fühlerfunktion der Vorderbeine bei Stabheuschrecken nach [Cruse \(1976\)](#); für Heuschrecken nach [Harris und Ghiradella \(1980\)](#); für Spinnen nach [Blickhan und Barth \(1985\)](#); Grabfunktion für Laufkäfer nach [Evans und Forsythe \(1984\)](#); [Forsythe \(1983\)](#); für Schaben beim Laufen über Hindernisse ([Watson et al., 2002a,b](#)) oder beim sehr schnellen Laufen ([Full und Tu, 1991](#)); für die Vorderbeine von Protura nach ([Tichy, 1988](#))).

Die Aufnahmen der Bodenreaktionskräfte laufender Ameisen deuten auf eine weitere Beinbewegung hin, die evtl. in den Videoaufnahmen übersehen wurde. Die Bewegungen waren vermutlich zu klein ( $\approx 5 \mu\text{m}$  für die Bewegungen der Haare bei Geckos nach [Autumn et al., 2000](#)), um sie direkt zu beobachten. Das deutliche Abfallen der Kräfte

entlang der Tarsusachse während der Ablösephase spricht für ein distales Schieben der Beine. Dadurch kommt es zu einem Entlasten des Arolium wodurch sich dieses passiv zurückfalten kann. Dies war durch ein konzentrisches Schälens der Kontaktzone zu erkennen. Wenn Ameisen jedoch nicht die Möglichkeit hatten, ihre Beine zu entlasten (bei starker Beladung oder wenn sie gegenüberliegende Beine nicht verwenden konnten), konnte man ein deutlicheres proximal-distales Schälens erkennen.

In der Ablösephase waren auch kaum „negative“ Normalkräfte (in der Richtung der Beinbewegung) zu sehen, die auf ein Abreißen des Haftkontaktes von der Oberfläche hindeuten würden. Das Fehlen solcher Normalkraft-Peaks am Ende der Ablösephase von Haftorganen wurde auch bei verschiedenen anderen Tieren mit glatten Haftorganen gefunden (für Schaben nach [Bartsch et al. \[ress\]](#); [Full et al. \[1991\]](#); [Full und Tu \[1991\]](#); [Goldman et al. \[2006\]](#); für Stabheuschrecken nach [Cruse \[1976\]](#); für Frösche nach [Hanna und Barnes \[1991\]](#)). Dies zeigt, dass Tiere ihre Haftorgane effizient durch Schälvorgänge lösen können. Diese wurden auch bei Tieren mit haarigen Haftorganen gezeigt, sowohl auf der Ebene des gesamten Haarfeldes ([Autumn et al., 1999, 2006b](#); [Russell, 1975](#)), als auch auf der Ebene der einzelnen Haare (für Käfer: [Tüchert \[2007\]](#), für Geckos vermutet nach [Autumn et al. \[2006b\]](#); [Goldman et al. \[2006\]](#); [Tian et al. \[2006\]](#)).

#### 4.8.2 Umverteilung der Haftkräfte durch Änderung des Tarsuswinkels

##### *Reaktion der Ameisen auf Zusatzlasten*

Wie gezeigt werden konnte, kontrollieren Weberameisen das Schälverhalten der Haftkontaktflächen durch Änderung des Tarsuswinkels zur Oberfläche (Abb. 4.5, Seite 96). Beladene Ameisen hielten ihre Beine flacher zur Oberfläche als unbeladene Ameisen. Die vergleichenden Experimente auf glatten und rauen Oberflächen zeigten auch, dass die Beine in einem suboptimalen Winkel standen. Beim Einstellen des sog. kritischen Winkels sollte ein stabiles Verhalten, d. h. weder Rutschen noch Schälens beobachtet werden; auf den glatten Oberflächen verursachten die zu großen Parallelkräfte ein Rutschen der Beine zum Körper hin, wodurch oft ein erneutes Aufsetzen der Füße vom Körper weg beobachtet werden konnte. Auf rauen Oberflächen hingegen konnten die Beine durch ein Verhaken der Krallen flacher gehalten werden.

Ein flacher Winkel ändert nicht nur das Schälverhalten, er hilft auch die Beine in optimaler Zugrichtung für eine passive Entfaltung der Arolien zu halten. Bei den Experimenten zur passiven Entfaltung (Abschnitt 3.5, Seite 50) zeigte sich, dass die abgetrennten Beine leichter eine passive Entfaltung zeigten, wenn sie flacher zur Oberfläche positioniert wurden.

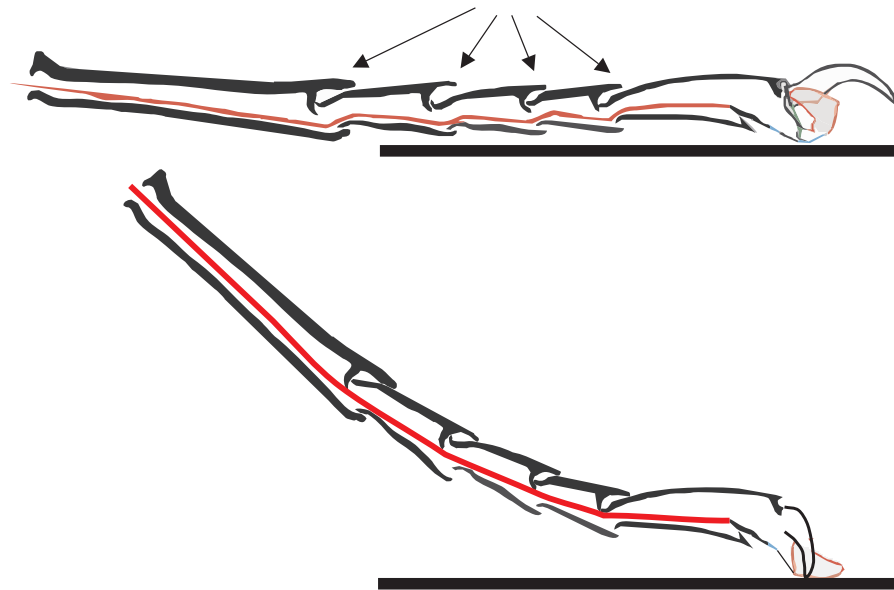
Durch die vielen Gelenke in einem Insektenbein haben die Tiere prinzipiell viele Freiheitsgrade, die einzelnen Glieder ihrer Beine zu variieren. Der Tarsus ist jedoch weitgehend frei von Muskulatur, so dass eine Änderung des Tarsuswinkel entweder über die Stellung des Femurs zur Tibia oder durch die Stellung der Tibia zu Ta1 geändert werden kann (die Gelenke in Coxa und Trochanter sind für diesen Aspekt vermutlich von untergeordneter Bedeutung). In beiden Fällen verhält sich der restliche Tarsus (Ta2–Ta5) vermutlich wie eine Kette und richtet sich nach den resultierenden Kraftvektoren aus. Wenn die Tiere ihren Krallenzieher anspannen, wird der gesamte Tarsus passiv nach ventral mitbewegt (Frantsevich und Gorb, 2004; Niederegger und Gorb, 2003; Radnikow und Bässler, 1991). Die Ameisen können also auch darüber die Stellung des Tarsus kontrollieren.

Die Änderung des Beinwinkels als Reaktion auf Zusatzlasten wurde bislang bei keiner anderen Tierart untersucht. Eine Winkelabhängigkeit der Adhäsion der Hafthaare wurde bei Geckos gefunden (Autumn et al., 2006a, 2000, , siehe unten), und verschiedene Arbeiten modellierten das Verhalten auf den Vorhersagen der Schältheorie (Hansen und Autumn, 2005; Huber et al., 2005; Persson und Gorb, 2003; Pesika et al., 2007; Spolenak et al., 2004). Es wurde bislang jedoch nicht gezeigt, dass die Tiere dies als Mechanismus benutzen, um ihre Haftkräfte zu kontrollieren. Vermutlich sind die Freiheitsgrade für eine Stellungsänderung der relevanten Hafeinheiten bei Haarsystemen auch in Richtung Haftorgan selbst verschoben, d. h. Kontrollinstanzen sind vermutlich weniger auf der Beinebene als vielmehr auf der Haftorganebene zu suchen.

#### *Schälmechanismus als Kontrollinstanz*

Die oben erläuterten Reaktionen der Ameisen auf Lasten lassen sich mit den Vorhersagen der Schältheorie vergleichen. Ein flacher Zugwinkel sollte die anliegenden Kräfte stärker über die gesamte Kontaktfläche verteilen, ein steiler Winkel würde die Kräfte auf eine Randzone konzentrieren und gegebenenfalls ein Schälens initiieren. Die Schältheorie sagt einen hyperbolischen Zusammenhang zwischen der Normalkraft





**Abbildung 4.14:** Schematischer Längsschnitt durch die Tarsuskette. Dorsale Überhänge an den Tarsomeren (Pfeile) könnten ein stärkeres Abknicken der Tarsuskette nach dorsal limitieren. Auch werden durch den Zug an der Sehne die Tarsomere ineinandergeschoben, was die Tarsalkette versteift. Nach [Frantsevich und Gorb \(2004\)](#), verändert.

und dem Zugwinkel vorher (siehe Abb. 4.4B, Seite 91). Weberameisen zeigten jedoch ein von der Klebebandtheorie abweichendes Schälverhalten ihrer Haftorgane. Zwar nimmt die Adhäsionskraft bei steileren Tarsalwinkeln deutlich ab, sie fällt jedoch schneller ab, als von der Schältheorie vorhergesagt wird. Für Winkel  $<35^\circ$  des Tarsus zur Oberfläche konnten sehr hohe Kräfte gehalten werden (bis zum 1000-fachen des Körpergewichtes). Bei größeren Tarsuswinkeln schälte das Haftorgan jedoch sofort ab. Dieses Verhalten deutet auf eine evtl. vorhandene mechanische „Sperr“ an den Tarsusgelenken hin. Die dorsalen Überhänge der äußeren Kutikula an den Tarsalsegmenten könnten eine solche Sperr erzeugen (Abb. 4.14). [Frantsevich und Gorb \(2004\)](#) zeigten, dass beim Anspannen der Sehne sich die Tarsalkette durch ein Zusammenschieben der einzelnen Tarsomere versteift, was ebenfalls die Beweglichkeit der Tarsalglieder einschränkt. Allerdings ist das Arolium sehr gelenkig mit dem Prätarsus verbunden, sodass selbst ein Abknicken der gesamten Tarsalkette senkrecht zur Oberfläche nicht zwangsläufig ein Schälens des Aroliums initiieren müsste.

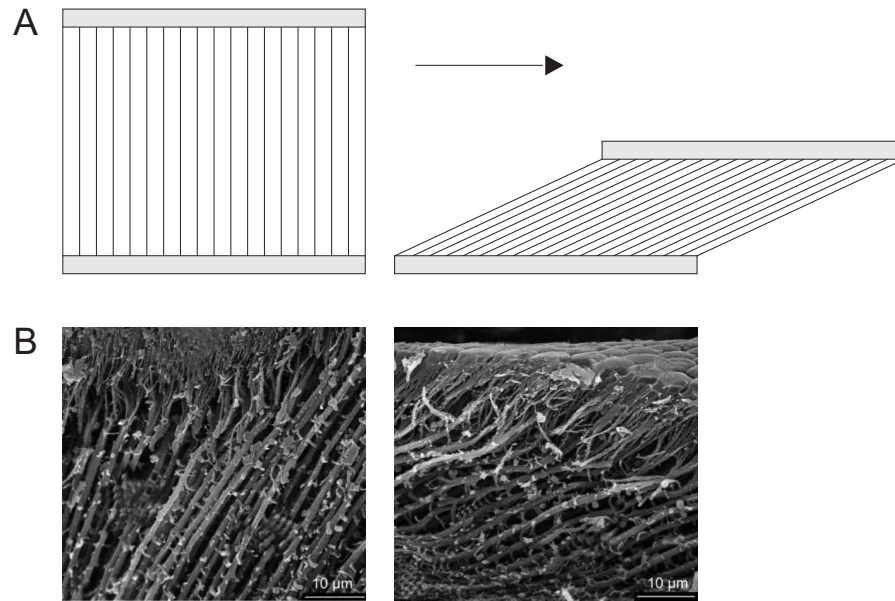
Eine analoge Winkelabhängigkeit der Adhäsion fanden [Autumn et al. \(2000\)](#) und [Autumn et al. \(2006a\)](#) bei einzelnen Gecko-Setae. Die Haare zeigten bis etwa  $30^\circ$  der Setae zur Oberfläche eine Adhäsion. Bei größeren Winkeln wurde das Hafthaar schnell abgehelt. Der

Grund dafür ist die gekrümmte Geometrie der steifen Haarschäfte, die nur einen schmalen Winkelbereich für einen optimalen Kontakt zulassen. Im entspannten Zustand sind die Haarspitzen von der Oberfläche weggeklappt. Durch einen kurzen proximalen Zug klappen die Spitzen um, und treten mit der Oberfläche in Kontakt. Dadurch ist es den Tieren evtl. möglich, durch kleine Beinbewegungen zwischen Haften und Lösen zu wechseln (Federle, 2006). Dabei agieren die Haare elastisch, sodass kaum zusätzliche Energie notwendig ist, die Haare wieder zu lösen. Das Lösen der einzelnen Haarspitzen selbst geschieht, zumindest für die sehr feinen Gecko-Hafthaare, jedoch nicht durch Schälen, sondern wahrscheinlich durch ein Lösen der gesamten Haarspitze auf einmal (Autumn et al., 2000; Gao und Yao, 2004; Takahashia et al., 2006)<sup>2</sup>. Größere Hafthaarspitzen scheinen dagegen einzeln abzuschälen (für Käfer nach Tüchert, 2007). Beide Befunde benötigen jedoch noch weitere Untersuchungen, um sichere Aussagen über das Ablöseverhalten machen zu können.

Das Abschälverhalten ist neben der Krafrichtung auch von der der Steifigkeit des Materials und der Geometrie des Haftorgans abhängig. Man kann sich leicht vorstellen, dass ein Klebeband mit einer steifen Rückseite sich eher als Ganzes abhebelt, als dass es sich abschälen lässt (Kaelble, 1960). Dadurch, dass die weichen Haftorgane viskoelastisches Verhalten zeigen, ist deren Steifigkeit von der Separationsgeschwindigkeit abhängig. Beim schnellen Ablösen sollte sich das Haftorgan steifer verhalten, sodass sich die Kraft stärker über die gesamte Haftkontaktfläche verteilt. Das plötzliche, forcierte Abreißen der Haftkontaktflächen resultierte manchmal in einem extrem schnellen Schälen von der proximalen Seite, manchmal aber auch in einer plötzlichen Separation (in weniger als 2  $\mu$ s; siehe Abb. 4.13, Seite 109). Beim langsamen Ablösen war dagegen eher ein Schälverhalten zu erwarten. Das viskoelastische Material hat dann Zeit sich zu verformen, sodass die Haftfläche am Rand der Schälzone nach und nach abgelöst werden kann. Wenn laufende Ameisen ihre Arolien ablösten, war auf den elastischen Oberflächen eher eine Kraftkonzentration an den Schälkanten zu erkennen (Abb. 4.12, Seite 107), was auf Schälvorgänge hindeutet. Beide Experimente ließen bislang jedoch noch keine eindeutigen Schlussfolgerungen zu.

Die Verformbarkeit der glatten Haftorgane könnte auch von den Tieren wie folgt kontrolliert werden: Gorb et al. zeigten, dass die parallel

<sup>2</sup> Abhängig von den Materialeigenschaften und der mechanisch zugeführten Energie bricht ein Material erst ab einer bestimmten Größe (Kriterium nach Griffith (1921); siehe auch Chung und Chaudhury (2005); Greenwood (2004); Meshkov (2005)).



**Abbildung 4.15:** **A:** Postulierter Mechanismus für die Kontrolle der Steifigkeit des Haftorgans. Auf einen (proximalen) Zug des Beines legen sich die Fibrillen dichter zusammen, sodass eine festere, dichtere Struktur entsteht. **B:** Fibrillenstruktur im Arolium einer Heuschrecke im unbeladenen Zustand (links) und unter Last (rechts); verändert nach Gorb et al. (2000).

zueinander verlaufenden Fibrillen in den glatten Haftorganen (Baur und Gorb, 2001; Beutel und Gorb, 2001; Federle et al., 2001; Kendall, 1970) auf rauen Oberflächen in ihrer Orientierung deformiert wurden (Abb. 4.15 Gorb et al., 2000). Die Orientierung der Fibrillen würde vermutlich auch durch Scherkräfte, wie sie bei einem proximalen Zug am Bein entstehen, geändert werden. Dadurch lägen benachbarte Fasern enger beieinander und würden eine steifere Struktur entstehen lassen. Bei Ameisen würde sich also auf einen proximalen Zug am Bein zunächst das Arolium entfalten und dann etwas verhärten, um so einen optimalen Halt zu bieten.

Des Weiteren kann das Versteifen des Haftorgans als mechanische Sperre wirken, wenn auch vermutlich weniger scharf ausgeprägt, wie das oben erwähnte „Anschlagen“ der Tarsalsegmente. Die bisher dargestellten Ergebnisse zum Ablöseverhalten der Haftorgane wären mit dieser Hypothese konform. Wenn die Ameisen ihre Tarsen durch ein distales Schieben entlasten, wird dadurch gleichzeitig das Haftorgan weicher, was ein Abziehen bzw. konzentrisches Schälen erleichtert. Wenn Ameisen keine Möglichkeit haben, ihre Beine zu entlasten, verhält sich das Haftorgan steif und zeigt das erwähnte plötzliche Ablösen bei einem bestimmten Winkel.

## KONTROLLE VON HAFTUNG AUF DER EBENE DES KÖRPERS

---

In den vorangegangenen Abschnitten wurden Änderungen am Prätarus oder der weiter proximal liegenden Tarsomere beschrieben. Auf der Ebene der Beinsetzung ist bereits erwähnt worden, dass Insekten durch ihre vielen Beine Möglichkeiten haben, anliegende Kräfte auf andere Beine umzulagern, um z. B. einen Fuß für das Lösen zu entlasten. Die Verteilung der Kräfte auf mehrere Haftorgane ist demnach eine mögliche Kontrolle der Haftung. Die Erhöhung der Beinanzahl in Bodenkontakt erhöht den sog. duty-factor. Dieser ist definiert als die relative Zeit eines Beines in Bodenkontakt (Standphase) zu der Gesamtschrittdauer (Standphase und Schwungphase (Alexander, 1977, 1989)). Eine Änderung des duty-factors kann Einfluss auf die Gangart haben (Niederegger und Gorb, 2003; Tüchert, 2007). Die üblich verwendete Gangart bei Insekten ist der 3-Bein-Gang, bei dem sich abwechselnd jeweils drei Füße gleichzeitig in Bodenkontakt befinden. Aus Stabilitätsgründen ist dies jeweils ein Mittelbein auf einer Körperhälfte und das Vorder- und Hinterbein der anderen Körperhälfte, d. h. an jedem Thoraxsegment wechseln sich linkes und rechtes Bein ständig ab (Wilson, 1966). Bei einer Erhöhung des duty-factors werden z. B. vier oder fünf Beine gleichzeitig in Bodenkontakt gehalten (4-Bein- bzw. 5-Bein-Gang). In diesem Kontext stellt sich die Frage, ob Weberameisen auch auf eine Umorientierung zur Schwerkraftrichtung reagieren, indem sie ihre Gangart anpassen. Finden Anpassungen aufgrund von veränderten haftungsrelevanten Parametern statt, oder sind andere Faktoren dafür verantwortlich? Falls dem so ist, könnte eine Verlangsamung der Schrittgeschwindigkeit durch das Entfalten und Rückfalten der Arolien entstehen, aber auch alleine durch eine Änderung der Kraftverhältnisse an den Beinen hervorgerufen werden.

Wie bereits erwähnt, besitzen Weberameisen relativ große „Reserven“ bezüglich ihrer Haftkräfte. Ihre maximale Haftkraft übersteigt das 250-fache ihres Körpergewichtes; während des Laufens setzen sie jedoch nur einen Bruchteil der maximal möglichen Haftfläche ein. Man würde somit erwarten, dass diese Ameisenart beim unbeladenen Kopfüberlaufen keine, oder nur sehr geringe Änderungen in den

übergeordneten Ebenen (z. B. Schwerpunktverschiebung oder Gangmusteränderung) zeigen sollten, da die zusätzliche Haftung leicht mit den Reserven auf der Ebene der Haftorgane kompensiert werden. Tiere mit vergleichsweise geringem Haftungsvermögen sollten dagegen bei gleichen Bedingungen stärkere Anpassungen zeigen. Rossameisen (*Camponotus floridanus*) besitzen zwar die Fähigkeit, kopfüber auf glatten Oberflächen zu laufen, allerdings sind ihre Haftorgane gemäß den Anforderungen ihrer bodennahen Lebensweise schwächer entwickelt (vgl. Abb. 1.4G, Seite 10).

## 5.1 GANGMUSTER IN ABHÄNGIGKEIT DER LAUFORIENTIERUNG

### 5.1.1 *Material und Methoden*

Weberameisen und Rossameisen wurden in normaler, aufrecht orientierter Körperhaltung und kopfüber auf glatten und rauen Oberflächen (7×4 cm große Glasobjektträger; glatt oder mit Zellstoff [KIMBERLY-CLARK, Typ 7552] bespannt) laufen gelassen. Die rauen Oberflächen wurden eingesetzt, um eventuell auftretende Unterschiede im Gangmuster unabhängig von der Haftung der Arolien zu untersuchen; d. h. es wurde angenommen, dass sich die Krallen gut in der Oberfläche verhaken können und so das Arolium nicht entfaltet wird. Mittels Digitalkamera (REDLAKE BW, 50 Hz) wurden stereotype Läufe der Ameisen von jeweils dorsaler Ansicht gefilmt. Die Zeitpunkte und Positionen der Füße beim Aufsetzen wurden in den Filmsequenzen mit Hilfe von selbstgeschriebenen MATLAB-Routinen digitalisiert. Die Orientierung der Körperlängsachse wurde digitalisiert, um über die Stereotypie eines Laufes objektiv zu urteilen. Stereotypie wurde als solche gewertet, wenn während mindestens 90% der aufgenommenen Laufzeit, Laufrichtung und Geschwindigkeit beibehalten wurden (Winkelabweichung und Geschwindigkeitsunterschiede <10% vom Median). Durch die gepaarten Stichproben zwischen den Orientierungen und Oberflächentexturen innerhalb der zwei Ameisenarten konnten statistisch abhängige Vergleiche verwendet werden.

### 5.1.2 *Ergebnisse*

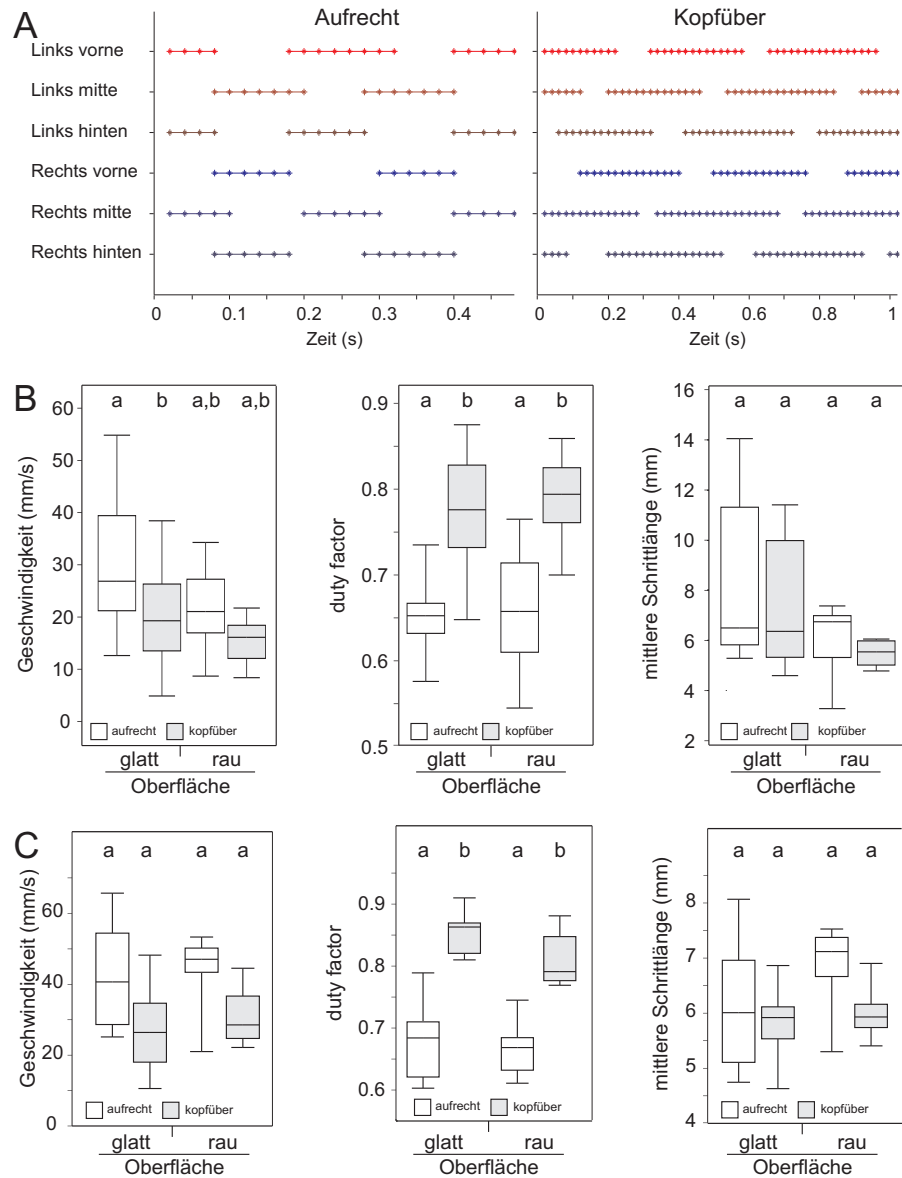
Abb. 5.1B zeigt beispielhaft ein Laufmuster einer Weberameise bei aufrechter und inverser Lauforientierung auf einer glatten Fläche. Man erkennt deutlich, dass die Ameise beim Kopfüberlaufen nur etwa halb

so schnell lief und das Verhältnis von Stand- zu Schwungphasen (duty-factor) deutlich erhöht ist. Dadurch kam es zu einer Änderung von einem typischen 3-Fuß-Gang zu einem 4-Fuß-Gang mit stärkeren Überlappungen der Standphasen.

In Abb. 5.1C sind Laufgeschwindigkeit, duty-factor und Schrittlängen von 23 Weberameisen (jeweils ein Lauf) für die unterschiedlichen Laufbedingungen gegenübergestellt. Hier wird das Einzelergebnis noch einmal bestätigt: Die Ameisen liefen kopfüber signifikant langsamer und erhöhten stark ihren Sicherheitsfaktor (die Ergebnisse der Statistiken sind in Tabelle A.8, Seite 190 aufgeführt). Die Schrittlängen waren in allen Bedingungen ähnlich. Beim Vergleich zwischen den glatten und rauen Oberflächen zeigten die Ameisen nahezu dieselben Änderungen bezüglich Laufgeschwindigkeit, duty-factor und Schrittlänge, was darauf hindeutet, dass Halteprobleme wohl eher eine untergeordnete Rolle spielten. Es könnte allerdings sein, dass das Lösen der im Zellstoff verhakten Krallen auch zu Verzögerungen beim Laufen geführt hatte. Ein kurzer Kontrollversuch einer Weberameise auf einer Sandpapieroberfläche zeigte aber dieselben Effekte, sodass davon ausgegangen werden muss, dass die Effekte auf eine Umorientierung des Körpers zur Schwerkraft zurückzuführen sind.

Rossameisen verhielten sich im Vergleich zu den Weberameisen sehr ähnlich (Abb. 5.1D, Statistik in Tabelle A.9, Seite 191). Auch sie liefen im Trend kopfüber langsamer (durch die kleine Stichprobe war der Vergleich hier nicht signifikant) und erhöhten ihren Sicherheitsfaktor um etwa den gleichen Anteil wie die Weberameisen. Sie zeigten keine signifikanten Änderungen der Schrittlängen auf den glatten Oberflächen, jedoch fand sich ein Trend auf den rauen Oberflächen mit weiteren Schrittlängen zu laufen. Allerdings war auch hier die Stichprobengröße vermutlich zu gering.

Zusammenfassend für diesen Versuch kann gesagt werden, dass entgegen den Erwartungen Weberameisen deutlich ihre Gangart beim Kopfüberlaufen änderten. Allerdings scheint diese Änderung nicht mit der Haftung zusammenzuhängen, da erstens ähnliche Änderungen auf den rauen Oberflächen gefunden wurden, und zweitens auch die nicht auf Haftung spezialisierten Rossameisen im Vergleich zu den Weberameisen vergleichbar beeinträchtigt waren.



**Abbildung 5.1:** Ergebnisse der Laufmusteranalysen für Weber- und Rosssameisen. **A:** Laufmuster einer aufrecht- (links) und kopfüber laufenden (rechts) Weberameise. Dargestellt sind die Stand- („\*“) und Schwungphasen (als „Pausen“ zwischen den Standphasen; nach Wilson (1966)) der einzelnen Beine im Verlauf von jeweils etwa zwei Schrittzyklen. **B:** Extrahierte Parameter aus den Schrittsequenzen für Weberameisen und **C** für Rosssameisen in Abhängigkeit der Lauforientierung und Oberflächentextur. Einzelheiten zu den Signifikanzen sind in den Tabellen A.8 und A.9, Anhang Seite 191 aufgeführt.

## 5.2 ÄNDERUNG DER BEINPOSITIONEN

Nicht nur die *Anzahl* der Beine in Bodenkontakt, sondern auch die Position der Beine relativ zum Körperschwerpunkt kann Einfluss auf das Haftvermögen haben. Beim senkrechten Aufwärtsklettern treten durch den Abstand des Körperschwerpunktes vom Substrat Drehmo-

mente auf, die die Vorderbeine von der Oberfläche wegziehen würden. Tiere kompensieren dies, indem sie den Körper einerseits mit ihren Vorderbeinen zur Oberfläche hinziehen (z. B. für Geckos nach [Autumn et al., 2006b](#)) oder sich mit den Hinterbeinen von der Oberfläche abdrücken. Günstige Hebelverhältnisse erreichen die Tiere, wenn sie ihre Vorderbeine für eine Zug zur Oberfläche hin relativ kurz abstrecken, die Hinterbeine dagegen relativ weit nach hinten, unten positionieren. Zudem werden Drehmomente minimiert, wenn der Körperschwerpunkt möglichst dicht an die Oberfläche gebracht wird ([Alexander, 1992](#); [Cartmill, 1985](#)).

Stärkere Drehmomente können entstehen wenn Tiere Lasten tragen. Beim Beladen kopfüber laufender Ameisen fiel mir auf, dass sich deren Beinsetzung bzw. der Aufsetzpunkt der Tarsen entlang der Körperlängsachse änderte, was Einfluss auf Hebelverhältnisse und Drehmomente haben könnte. Wenn Ameisen natürlicherweise Lasten mit Hilfe ihrer Mandibeln tragen, also entfernt vom eigenen Schwerpunkt halten, entsteht ein Drehmoment um den Aufsetzpunkt der Vorderbeine. Nimmt man vereinfacht an, dass Beine und Körper(segmente) eine starre Einheit bilden, so hätten die Tiere prinzipiell zwei Möglichkeiten die Last zu kompensieren: Zum einen könnten sie die gesamte Last mit den Vorderbeinen halten (Abb. 5.2A, oben), oder sie könnten sie mit auf die Mittelbeine verteilen (Abb. 5.2A, unten). Bei Letzterem müssten die Hinterbeine automatisch das Drehmoment um die Vorderbeine kompensieren, indem sie in die Oberfläche hineindrücken würden. Das bedeutet, dass Auswirkungen einer einseitigen Beladung kopfüber laufender Weberameisen evtl. an der Stellung der Beine, aber auch in den Bodenreaktionskräften zu erkennen sein müsste. Im nachfolgenden Abschnitt soll in einem Versuch zunächst auf die Positionierung der Beine relativ zum Schwerpunkt beladener Ameisen eingegangen werden. Anschließend werden noch einmal die Messungen der Bodenreaktionskräfte aus Abschnitt 4.6 (Seite 100) auf Unterschiede zwischen den Beinen auf diesen Aspekt hin untersucht.

### 5.2.1 *Material und Methoden*

Um den oben geschilderten Effekt der Beinpositionierung zu prüfen, wurden Ameisen kopfüber mit Gewichten (44 oder 144 mg, entsprechend ca. 6- und 20-fache des Körpergewichtes) zwischen den Mandibeln beladen. Die Ameisen wurden von ventral durch eine transparente, glatte Plexiglasoberfläche gefilmt (BASLER A602f, 10 Hz) und



in einzelnen Bildern die Aufsetzpunkte des jeweils distalsten Tarsomers und drei Positionen am Kopf, Thorax und Abdomen digitalisiert (Abb. 5.2B). Als Körperlängsachse wurde die Verbindung zwischen Kopf und Abdomen festgelegt. Aus den Koordinaten der Punkte konnte der Abstand und die Winkel der Beine (als Verbindung zwischen dem Aufsetzpunkt und dem Thorax) zur Körperlängsachse ( $d_V$ ,  $d_M$ ,  $d_H$  und  $\alpha$  in Abb. 5.2B) bestimmt werden.

Für die Messungen der Bodenreaktionskräfte beladener Ameisen wurde ein eindimensionaler Kraftmesser (Nr. 1, siehe Tabelle 2.2, Seite 32) in einer Lafoberfläche so eingebracht, dass Ameisen zufällig beim Umherlaufen darauf steigen konnten. Eine schwach vergrößerte Kamera filmte die kopfüber laufenden Ameisen durch die transparente Oberfläche, sodass auch hier Beinpositionen und Körpersegmente digitalisiert werden konnten. Weitere Einzelheiten zum Setup sind in Abschnitt 4.6, Seite 100 aufgeführt.

### 5.2.2 Ergebnisse

#### *Änderung der Beinpositionen*

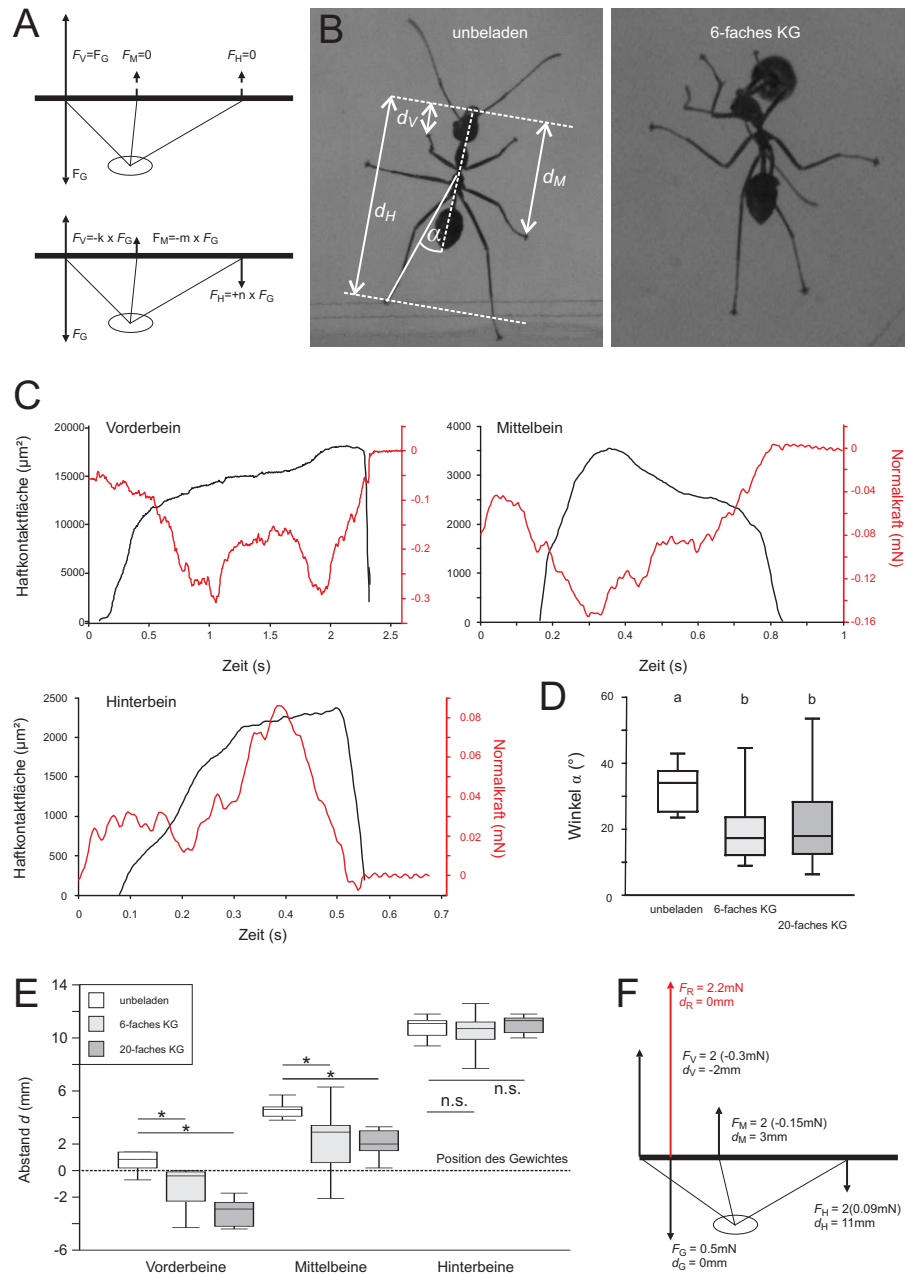
Abb. 5.2D zeigt, dass Ameisen ihre Vorderbeine bei Beladung über die Kopfposition hinaus streckten (negative Hebelarme; Friedman-Test für multiple Vergleiche der Vorderbeine: Friedman  $\chi^2 = 9.3$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.01$ ; Wilcoxon-Wilcox-Posthoc-Test für Vergleich zwischen unbeladenen und 20-fach beladenen Ameisen:  $P < 0.05$ ). Ähnliches gilt für die Mittelbeine. Auch diese wurden bei Beladung etwas weiter in Richtung Kopf und damit zum Gewicht hin positioniert (Friedman-Test für multiple Vergleiche der Mittelbeine: Friedman  $\chi^2 = 9.3$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.01$ ; Wilcoxon-Wilcox-Posthoc-Test für den Vergleich zwischen unbeladenen und 20fach beladenen Ameisen:  $P < 0.05$ ). Eine stärkere Beladung mit dem 20-fachen Körpergewicht hatte im Vergleich zur schwächeren Beladung keine signifikante Änderung der Beinstellung ergeben. Die Hinterbeine zeigten zwar keine signifikanten Änderungen in der Länge der Hebelarme, jedoch wurden sie signifikant näher entlang der Körperlängsachse positioniert (U-test:  $N = 7$ ,  $U = 18$ ,  $Z = 2.3$ ,  $P = 0.02$ ). Eine Positionierung der Vorderbeine und Mittelbeine näher zum verschobenen Gesamtschwerpunkt und ein näheres Anlegen der Hinterbeine an die Körperlängsachse kann als Reaktion interpretiert werden, um die Beladung durch Änderung der Hebelarme zu kompensieren. Eine Verschiebung der Lasten auf die einzelnen

Beinen soll im Folgenden mit Hilfe von Messungen der Bodenreaktionskräfte überprüft werden.

#### *Bodenreaktionskräfte beladener Ameisen*

Eine Beladung in den Mandibeln mit etwa dem 6-fachen ihres Körpergewichtes äußerte sich in Änderungen der auf den Kraftsensor aufbrachten Kräfte. In den acht gelungenen Aufnahmen, bei denen die Ameisen auf den kleinen Kraftsensor stiegen (bei Beladung liefen die Ameisen nur zögerlich), wirkten die Vorder- und Mittelbeine immer auf Zug, die Hinterbeine dagegen immer auf Druck. Abb. 5.2C zeigt beispielhaft die Kraftspuren der jeweiligen Beine. Es wird deutlich, dass die Tiere tatsächlich ihre Hinterbeine als Gegenhebel benutzten.

Neben der Krafrichtung ist ferner auch deren Größe interessant. Die Ameisen trugen in diesem Experiment Gewichte von 44 mg. Bei einem Körpergewicht von etwa 5–6 mg muss eine Kraft von etwa 0.5 mN mit allen sechs Beinen kompensiert werden. In den Aufnahmen von Abb. 5.2C trug das Vorderbein  $\approx 0.3$  mN, das Mittelbein  $\approx 0.15$  mN und das Hinterbein drückte mit  $\approx 0.1$  mN in die Oberfläche. Die Vorderbeine übernahmen demnach weitgehend das Gewicht, die Mittelbeine dienten vermutlich nur dazu, den Sicherheitsfaktor zu erhöhen. Sichtbar ist dies auch an den unterschiedlich großen Kontaktflächen (Abb. 5.2C). Das Arolium des Vorderbeines war maximal entfaltet, das der Mittel- und Hinterbeine nur bis zu etwa einem Zehntel seiner Maximalgröße. Dies zeigte auch, dass Weberameisen ihre Kontaktflächen individuell auf eine einseitige Beladung anpassen können. Interessanterweise wurden die Hinterbein-Arolien, trotz der umgekehrten Belastungsrichtung, entfaltet. Dies kann als Erhöhung des Sicherheitsfaktors interpretiert werden. Verwendet man die Mittelwerte der Hebellängen (2, 3 und 11 mm) und nimmt an, dass jeweils die Einzelbeine der Beinpaare an gleicher Position standen (gleiche Werte für linke und rechte Beine), so kommt man mit den dazugehörigen Kräften auf folgendes Drehmoment (Abb. 5.2F):  $2 \times [(-0.3 \text{ mN} \times -2 \text{ mm}) + (-0.15 \text{ mN} \times 3 \text{ mm}) + (0.09 \text{ mN} \times 11 \text{ mm})] = -2.2 \text{ mN mm}$ . Das bedeutet, dass das Drehmoment sogar überkompensiert wurde.



**Abbildung 5.2:** **A:** Schematische Darstellung der Kräfteverteilung an einer asymmetrisch beladenen Ameise. Die Kraft des Gewichtes  $F_G$  am Körpervorderende kann entweder vollständig von den Vorderbeinen aufgenommen werden ( $F_V = -F_G$ ), sodass die Mittel- und Hinterbeine unbelastet bleiben ( $F_M = 0, F_H = 0$ ), sodass die Mittel- und Hinterbeine unbelastet bleiben ( $F_M = 0, F_H = 0$ ). Durch die Verteilung der Kräfte auf die Vorder- und Mittelbeine ( $F_V = -k \times F_G, F_M = -m \times F_G$ ) entsteht ein Drehmoment um die Mittelbeine, das durch die Hinterbeine ( $F_H = +n \times F_G$ ) kompensiert werden muss. **B:** Aufnahmen einer unbeladenen und beladenen Ameise von ventral durch eine transparente Oberfläche (KG= Körpergewicht).  $d_V, d_M$  und  $d_H$  sind die Abstände der Beine zum Körpervorderende (Mandibeln).  $\alpha$  ist der Winkel der Hinterbeine zur Körperlängsachse. **C:** Normalkräfte (rot) und Kontaktflächen (schwarz) eines Vorder-, Mittel- und Hinterbein-Schrittes (Anmerkung: die Kraftspuren wurden von zwei verschiedenen Ameisen aufgenommen). **D:** Winkel  $\alpha$  der Hinterbeine zur Körperlängsachse. **E:** Beinabstände unbeladener und beladener Ameisen. **F:** Gemessene Kräfteverhältnisse einer beladenen Ameise. Die Kraftvektoren  $F$  und Hebellängen  $d$  der einzelnen Beine ergeben einen resultierenden Kraftvektor  $F_R$ , der hier die Gewichtskraft  $F_G$  sogar überkompensiert.

### 5.3 DISKUSSION

In diesem Kapitel wurde die Laufkinematik der Ameisen erfasst und Anpassungen an verschiedene Haftbedingungen experimentell überprüft. Weberameisen reagierten auf eine Umorientierung zur Schwerkraft mit einer deutlichen Änderung des Gangmusters. Interessanterweise waren die gefundenen Effekte nahezu unabhängig von der Oberflächentextur.

#### 5.3.1 *Änderungen der Laufkinematik in Abhängigkeit der Lauforientierung und Oberflächeneigenschaften*

Die Änderungen der Laufgeschwindigkeit sind eng verknüpft mit den Anpassungen des duty-factors (Definition siehe Seite 117), der Schrittfrequenzen und Schrittlängen. Sie werden daher im Folgenden weitgehend zusammengefasst diskutiert.

Trotz zahlreicher Laufuntersuchungen von Tieren mit Haftorganen, die sich auch kopfüber festhalten könnten, wurde meist nur das Laufen in aufrechter, schräger oder senkrechter Oberflächenorientierung festgehalten (für Insekten z. B. nach Alexander (1982); Burns (1973); Delcomyn (1971); Diederich et al. (2002); Forsythe (1983); Graham (1985); Hughes (1951); Lipp et al. (2005); Strauß und Heisenberg (1990); Wilson (1966); für Spinnen z. B. nach Niederegger und Gorb (2006); Seyfarth und Bohnenberger (1980); Shultz (1987); Wilson (1967)); für Geckos z. B. nach Autumn et al. (2006b); Chen et al. (2006); Irschick et al. (2003); Zaaf et al. (2001)).<sup>1</sup> Nur einige wenige Arbeiten zeigten, dass sich das Gangmuster beim Kopfüberlaufen ändern kann. So wechselten z. B. Fliegen, Käfer und Schaben beim Laufen auf der Unterseite einer Glasplatte vom normalen 3-Fuß-Gang zum 4- oder 5-Fuß-Gang (Larsen et al., 1995; Niederegger et al., 2002; Tüchert, 2007).

Eine Erhöhung der Beinzahl mit Bodenkontakt erhöht die Haftkräfte, scheint aber auch mit einer langsameren Laufgeschwindigkeit zu korrelieren. Die Effekte der Umorientierung zur Schwerkraftrichtung beim Klettern oder beim Kopfüberlaufen sind vielfältig und deren gegenseitige Abhängigkeit noch weitgehend ungeklärt. Auswirkungen wurden auf die Laufgeschwindigkeit und Beschleunigung (Hill, 1950; Huey und Hertz, 1982), auf die Kinematik der Laufextremitäten (Jayne

<sup>1</sup> Die Anpassung der Laufkinematik an verschieden steile Laufunterlagen für Tiere *ohne* Haftorgane wurde häufig für arboreale Echsen beschrieben (Higham und Jayne, 2004; Irschick und Jayne, 1998; Jayne und Irschick, 1999); für Affen siehe Vilensky et al. (1994). Für eine Übersicht siehe Cartmill (1985).

und Irschick, 1999; Schmitt, 1998; Zaaf et al., 2001), Energetik (Farley und Emshwiller, 1996) und auf das neurologische Aktivierungsmuster gefunden (Carlson-Kuhta et al., 1998; Duch und Pflüger, 1995; Larsen et al., 1995; Sloniger et al., 1997; Smith und Carlson-Kuhta, 1995). Der Einfluss kann so stark sein, dass sich dabei teilweise die Funktion der einzelnen Beinpaare ändert (Autumn et al., 2006b; Cruse, 1976); Ting et al. (1994) zeigten dagegen, dass Schaben unabhängig von Unebenheiten oder Störungen im Laufsubstrat ihr Laufmuster weitgehend konstant hielten. Dies hängt mit der dynamische Stabilität schnell laufender Tiere zusammen (Hof et al., 2005). Langsam laufende Tiere zeigen dagegen stärkere Anpassungen (Diederich et al., 2002; Ekeberg et al., 2004; Frantsevich und Cruse, 1997; Jander, 1985)).

Im Zusammenhang mit der Haftung könnte eine langsamere Laufgeschwindigkeit mit dem Aufsetzen und Ablösen einer größeren Haftfläche zusammenhängen. Weberameisen setzen beim normalen, aufrechten Laufen nie ihre Haftorgane ein, beim Kopfüberlaufen verwenden sie nur einen Teil der maximalen Haftfläche und vergrößern diese bei Zusatzbeladung. In gleichem Maß änderte sich die Laufgeschwindigkeit, bis dahin, dass ab einer gewissen Beladung (etwa 50-faches Körpergewicht bzw. voll entfaltete Haftorgane) die Ameisen regungslos an der Oberfläche hafteten. Dies würde bedeuten, dass Haftung inkompatibel mit Laufen ist. Nach Pearson (1976) wird die Laufgeschwindigkeit vorwiegend durch eine zeitliche Variation der Standphase und nicht durch die Schwungphase diktiert, was auch auf einen Effekt der Lösegeschwindigkeit hindeutet. Die Ergebnisse der Untersuchungen der Ablösegeschwindigkeit deuten allerdings darauf hin, dass die Ablösegeschwindigkeit weitgehend unabhängig von der Laufgeschwindigkeit ist bzw. größere Haftflächen ähnlich schnell abgelöst wurden wie kleinere (siehe Abschnitt 3.7.2, Seite 61). Zudem war die Ablösezeit deutlich schneller als die Dauer eines Schrittzklus, sie kann also nicht limitierend wirken. Eigene Beobachtungen (nicht in der Arbeit aufgeführt) an sehr schnell laufenden *Camponotus schmitzi* zeigten, dass auch diese selbst beim Einsatz ihres Aroliums eine sehr hohe Schrittfrequenz erreichen können ( $\approx 30$  Hz; H. Bohn, pers. Mitteilung; Weberameisen  $\approx 5$  Hz).

Des Weiteren kann eine Umorientierung zur Schwerkraftrichtung auch einen ähnlichen Effekt haben, wie eine Beladung aufrecht laufender Tiere. Viele Tiere reagieren auf Last mit einer Verlangsamung der Laufgeschwindigkeit ([Duysens et al., 2000]; Ameisen [Bartholomew et al., 1988; Lighton et al., 1987, 1993; Rissing, 1982; Zollikofer, 1994],

Krebse [Grote, 1981; Herreid und Full, 1986]; Schildkröten [Zani und Claussen, 1995], für Menschen nach [Martin und Nelson, 1986]). Tiere können ihre Laufgeschwindigkeit ändern, indem sie ihre Schrittlänge und/oder Schrittfrequenz ändern. Sobald Weberameisen langsamer liefen, änderten sich die Schrittlängen nur geringfügig. Die Erhöhung des duty-factors beim Kopfüberlaufen zeigt dagegen, dass sich die Schrittfrequenz deutlich senkte. Beladungsexperimente bei Krebsen erzeugten denselben Effekt (Grote, 1981). Einige andere Tiere reagierten auf Last dagegen mit der Änderung von beiden Parametern (Herreid und Full, 1986; Zani und Claussen, 1995) oder änderten weder Schrittlänge noch Schrittfrequenz (Taylor et al., 1980; Zollikofer, 1994).

Die Variation der Laufgeschwindigkeit und der Schrittlängen kann zudem auch mit Stabilitätskriterien zusammenhängen. MacLellan und Patla (2006) zeigten, dass Versuchspersonen beim Laufen über eine sehr weiche Unterlage (die ein Kippen des Körpers wahrscheinlicher machte) deutlich langsamer liefen. Beim langsamen Laufen können Beine sicherer platziert werden, beim schnellen Laufen erhält man hingegen die bereits erwähnte dynamische Stabilität. Aus energetischen Aspekten ist in unsicherem, holprigen Terrain das schnelle Laufen vermutlich nur für kurze Strecken sinnvoll.

### 5.3.2 *Änderungen der Fußpositionen beim Tragen von Lasten*

Wenn Weberameisen Lasten kopfüber in den Mandibeln trugen (weg vom Körperschwerpunkt), änderten sich die Fußpositionen charakteristisch: Die Vorderbeine wurden weiter nach vorne „unter“ das Gewicht positioniert, die Hinterbeine legten sich stärker entlang der Körperlängsachse an. Eine Verteilung der Last auf die Vorder- und Mittelbeine und damit eine Entlastung der Vorderbeine (siehe Abb. 5.2, Seite 124) erzeugt automatisch ein Drehmoment, sodass die Hinterbeine als Gegenhebel agieren müssen. Indem die Ameisen ihre Hinterbeine entlang der Körperachse ausrichteten und weit nach hinten abstreckten, maximierten sie so den Gegenhebel zu der Last vor dem Körperschwerpunkt. Die Hebelwirkung konnte man in den Bodenreaktionskräften erkennen, indem sich die Richtung der Normalkräfte bei einigen Schritten umkehrte, die Hinterbeine also nicht das Gewicht des Tieres hielten, sondern sogar gegen die Lafoberfläche drückten. Der Effekt war allerdings schwach ausgeprägt. Die Vorderbeine schienen weitgehend das gesamte Gewicht kompensieren zu können. Vermutlich wird bei einer stärkeren Beladung (mit dem 20-fachen Körpergewicht) ein deutliche-

res Umlagern in den Bodenreaktionskräften zu erkennen sein. Dieser Versuch müsste allerdings mit Tieren gemacht werden, die trotz Beladung noch laufen. Oder man könnte denselben Versuch mit aufrecht laufenden Insekten durchführen. Allerdings ist es schwierig seitliche Drehmomente durch die angebrachte Last zu vermeiden.

Blattschneider- und Grasschneiderameisen tragen aufrecht schwere Blattfragmente (bis etwa 30-faches Körpergewicht, (Burd, 2000)) und ändern dabei Laufgeschwindigkeit und Schrittlänge (Burd, 2000; Lutz, 1929; Rudolph und Loudo, 1986). Es ist anzunehmen, dass sich durch die teilweise langen Blattfragmente der Schwerpunkt der Tiere beim Tragen verschiebt. Es ist bislang jedoch unklar, wie Ameisen dies kompensieren können. Zollikofer (1994) zeigte, dass aufrecht laufende Wüstenameisen beim Tragen von Lasten ihre Mittel- zu Hinterbeinabstände vergrößerten, die Vorderbein- zu Mittelbeinabstände dagegen weitgehend gleich blieben. Dieser Effekt verstärkte sich mit zunehmender Masse der Lasten. Die Vergrößerung des Dreiecks, das beim 3-Fuß-Gang durch die Beine in Bodenkontakt aufgespannt wird (Alexander, 1971; Lee et al., 1988), hat den Effekt, dass der (schwankende) Schwerpunkt weniger leicht außerhalb dieses Dreiecks gerät und ungewollte Drehmomente erzeugen kann.

Bei senkrecht kletternden Tieren entstehen ebenfalls Drehmomente um den Körperschwerpunkt, da dieser immer etwas von der Oberfläche absteht. Diese Drehmomente werden entweder durch die Vorderbeine ausgeglichen, die das Körpervorderende zur Oberfläche hinziehen und/oder durch die Hinterbeine kompensiert, die das Körperhinterende von der Oberfläche wegdrücken (für senkrecht nach oben kletternde Weberameisen Federle et al. (2007), für Geckos nach Autumn et al. (2006b); Zaaf et al. (2001), für kletternde Affen nach Hirasaki et al. (2000)). Einige an Baumstämmen kletternde Vögel benutzen auch ihre (verlängerten) Schwanzfedern, die gegen die Oberfläche gedrückt werden, um so ein weiteres Kippen des Körpers zu verhindern (Norberg, R. Å., 1986; Winkler und Bock, 1976).

Die gefundenen Änderungen der Beinpositionen schließen wahrscheinlich auch die gezeigte Winkelabhängigkeit der Normalkräfte mit ein. Beim Verlängern der Hebel werden einerseits die Beine flacher gestellt, andererseits kann ein flacher Tarsus auch bei angewinkelten Beinen (kleinerer Femur-Tibia-Winkel) erreicht werden. Die gefundene Vergrößerung des Femur-Tibia-Winkels (siehe Abschnitt 4.5.2, Seite 95) kann daher die Effekte alleine nicht trennen. Ein Ausrichten der Beine entlang der Körperlängsachse spricht dagegen eindeutig für die

Kompensation der Drehmomente, da es für den Effekt der Winkelabhängigkeit nicht entscheidend ist, in welcher Orientierung das Bein in der Lafebene zur Körperlängsachse steht.





## ZUSAMMENFASSENDE DISKUSSION

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, dass Ameisen ihre Haftkräfte auf verschiedenen hierarchischen Ebenen kontrollieren können, indem sie elegant neuronale mit passiven Mechanismen kombinieren. Bei Bewegungskontrollen wird das Fehlen von Muskeln durch entsprechend ausgeklügelte Strukturen und durch die Verwendung von elastischen Strukturen ersetzt.

Auf der Ebene des Prätarsus können die Ameisen aufgrund ihres beweglichen Haftorgans die Größe ihres Haftkontakts unmittelbar steuern. Je nach Oberflächenrauigkeit und anliegender Last kann das Arolium in seiner Entfaltung variiert werden. Die beweglichen Strukturen des Unguitraktorkomplexes ersetzen dabei die Aufgaben eines Antagonisten zum Krallenziehermuskel, sodass ein zu den Krallen getrennter Aroliumeinsatz trotz des zunächst ungünstig erscheinenden Tarsusaufbaus möglich ist. Der Krallenzieher ist verantwortlich für eine graduelle Variation des Haftkontakts, um unterschiedliche Zugkräfte zu kompensieren. Teilweise wurde die graduelle Entfaltung durch den passiven Mechanismus übernommen (Federle und Endlein, 2004). Die passive Entfaltung kann, wenn nötig, extrem schnell geschehen und so den in Abschnitt 3.6 (Seite 56) postulierten Sicherheitsmechanismus darstellen. Hier besteht jedoch noch weiterer Untersuchungsbedarf. Zunächst sollte nachgewiesen werden, dass Weberameisen die schnelle passive Entfaltung wirklich als Sicherheitsmechanismus verwenden. Dafür muss jedoch das Arolium in partiellen Kontakt mit dem Substrat gebracht werden. Wie sich zeigte, setzen Weberameisen ihr Haftorgan beim Aufrechtlaufen jedoch nicht ein.

Die präatarsalen Strukturen sind bei Weberameisen gegenüber anderen Hymenoptern in einigen Aspekten noch weiter spezialisiert. Ihr Haftorgan ist relativ zu anderen bodenlebenden Ameisen ähnlicher Körpermasse stark vergrößert (vgl. Orivel et al., 2001) wodurch sie enorme Haftkräfte aufbringen können. Sie besitzen im Unguitraktorkomplex weichere elastische Elemente (siehe Abschnitt 3.5, Seite 50 und Abschnitt 3.4, Seite 47) als bodenlebende Rossameisen und einen leichter deformierbaren Arcus als z. B. Honigbienen (Federle et al.,

2001), sodass eine ökonomischere aktive und passive Entfaltung des großen Haftorgans möglich ist.

Die passive Entfaltung funktioniert durch eine Relativbewegung des Tarsus zum Substrat. Dies zeigt, dass übergeordnete Beinbewegungen mit in die Kontrolle des Haftorgans eingreifen. Bei einem proximalen Zug des Beines wird das Haftorgan in eine aktive Stellung gebracht und *vice versa*. Bei einigen anderen Tieren wurde dieselbe Abhängigkeit gefunden (Autumn et al., 2000; Hanna und Barnes, 1991; Niederegger und Gorb, 2003). Die Tarsusbewegungen bei laufenden Tieren deuteten zumindest für die Vorderbeine ein richtungsabhängiges Schälverhalten der Haftkontaktzonen an. Unbeladene Ameisen zeigten jedoch immer ein konzentrisches Schälverhalten der Haftflächen. Hier wäre es interessant zu untersuchen, wie schwerer beladene Tiere beim Laufen ihre Haftorgane lösen. Vermutlich wird dann ein ausgeprägteres proximal-distales Schälverhalten sichtbar werden.

Die Stellung der Tarsen zur Oberfläche hatte auch Einfluss auf den Haftkontakt, indem Schälvorgänge eingeleitet oder verhindert werden. Dies ist ein sehr allgemeiner Mechanismus und wird vermutlich auch bei vielen anderen Tieren mit Haftorganen als Kontrollprinzip gefunden werden (Autumn et al., 2006a; Hanna und Barnes, 1991). Es bleibt bislang jedoch auch noch offen, wie die Umverteilung der Normalkräfte innerhalb der Haftkontaktzonen von den Tieren realisiert wird. Der Mechanismus wurde von Untersuchungen an Klebebändern abgeleitet (Kendall, 1975; Rivlin, 1944), in vielen Studien weiter untersucht und modelliert (Amouroux et al., 2001; Christensen et al., 1998; Christensen und McKinley, 1998; Dimarzio und Guttman, 1991; Gent und Kaang, 1987; Jackson, 1988; Kinloch et al., 1994; McEwan und Taylor, 1966; Sato und Toda, 2004; Wool, 1978) und kann daher auch wieder „zurück“ auf künstliche Haftsysteme übertragen werden. Wie sich herausstellte zeigen Tiere jedoch ein von den Vorhersagen der Schältheorie abweichendes Verhalten. Mechanische Sperren scheinen hier einen schnelleren Übergang zwischen Haften und Lösen zu ermöglichen (siehe Abschnitt 4.5.2 98 und Autumn et al., 2000).

Auf der Ebene des gesamten Körpers wurde herausgefunden, dass Weberameisen deutlich auf eine Umorientierung zur Schwerkraft reagierten, indem sie ihr Gangmuster anpassten. Es ist jedoch noch nicht vollständig geklärt, inwieweit hier das Laufen durch die Haftung beeinflusst wird. Die Untersuchungen zur Dynamik der Haftflächen zeigten wesentlich kürzere Ablösezeiten, als das diese für das Laufen limitierend sein könnten. Bislang fehlen Studien für diesen Aspekt

noch völlig. Vergleichende Experimente mit anderen Tierarten könnten hier für Klärung sorgen.

Ein weiteres Ergebnis der vorliegenden Arbeit ist, dass eine Beladung der Weberameisen sich nicht nur die Anzahl der Beine in Bodenkontakt äußerte, sondern auch in der unterschiedlichen Positionierung der Haftkontaktpunkte relativ zum Gesamtschwerpunkt der Tiere. Die Ameisen versuchten durch Änderungen der Hebellängen entstandene Drehmomente durch einseitige Beladung zu kompensieren. Drehmomente entstehen immer dann, wenn der Schwerpunkt ausserhalb der Fläche gerät, welche durch die Beine in Bodenkontakt aufgespannt wird. Dies wurde bereits für kletternde (Autumn et al., 2006b) und aufrechtlaufende (z. B. Zollikofer, 1994) Tiere mit Haftorganen gefunden. Das durch eine einseitige Beladung ausgelöste Drehmoment war auch in den Messungen der Bodenreaktionskräfte an Weberameisen sichtbar. Die Vorderbeine in der unmittelbaren Nähe des Schwerpunktes standen unter Zuglast, die Hinterbeine dagegen unter Drucklast.

Betrachtet man die Vielzahl der in dieser Arbeit aufgeführten Kontrollmechanismen, so scheinen die Ameisen in dieser Hinsicht „überausgestattet“ zu sein. Dadurch, dass die verschiedenen Mechanismen jedoch „lückenlos“ ineinandergreifen, können die Tiere ein enormes Spektrum an verschiedenen Haftbedingungen bewältigen: Sie laufen auf nahezu allen denkbaren Oberflächen in jeder Orientierung und können, wenn nötig, Kräfte von mehr als dem 1000-fachen des Körpergewichts halten.

Diese Ökonomie und Eleganz inspiriert schon lange Wissenschaftler technische Apparate nach dem Vorbild der Natur zu gestalten (eine Übersicht gibt u. a. Dickinson, 1999; Nachtigall, 1974, 2000, 2002). Im Bereich der Robotik erkannte man schon früh, dass die Vorteile von Laufextremitäten beim Manövrieren im unwegsamen Terrain der Ökonomie von Rädern überlegen sind, sodass das Design von Laufrobotern nach den Bauplänen von Arthropoden gestaltet wurde (Beer et al., 1992; Raibert und Hodgins, 1993; Ritzmann et al., 2004b). Jedoch ist die komplexe Steuerung von Laufextremitäten bei Robotern noch heute eine Herausforderung an das Design und die Steuerungssoftware. Die Roboter müssen nicht nur ihr eigenes Gewicht halten, sondern auch koordinierte Beinbewegungen vollziehen, um Antrieb zu erzeugen. Des Weiteren muss die Geschwindigkeit und Richtung änderbar sein, indem Schrittlängen oder Schrittfrequenzen angepasst werden. Das Bewegen im unwegsamen Terrain schließt auch das Klettern über Hindernisse mit ein, wodurch die Beinbewegungen noch

komplexer werden müssen (Fukuoka et al., 2003). An glatten Wänden kletternde Laufroboter (u. a. Autumn et al., 2005; Balaguer et al., 2000; Daltorio et al., 2005; Menon et al., 2004; Rosa et al., 2002; Tummala et al., 2002) müssen schließlich mit Haftung umgehen und Änderungen zur Schwerkraftrichtung bei den Beinbewegungen mit einberechnen.

Im Vergleich mit den sehr agilen Tieren, die sich scheinbar mühelos und elegant in nahezu jeder Umgebung bewegen können (Full et al., 1998a), sind selbst die heutigen Laufroboter trotz ständiger Verbesserungen noch langsam und schwerfällig, nicht autonom und nur schwer kontrollierbar (Autumn et al., 2005; Balaguer et al., 2000; Kingsley, 2005; Kumar und Waldron, 1990; Tummala et al., 2002). Ein Grund dafür ist, dass die für Roboter verwendeten Aktuatoren schwer und verhältnismäßig langsam sind. Wie bereits erwähnt, können Tiere durch den Einsatz von elastischen Materialien Gewicht und Energie zu sparen (Alexander, 1990). Diese Idee wird in zunehmendem Maße beim Bau von Laufrobotern beachtet (Ahmadi und Buehler, 1997; Blickhan et al., 2007; Mennitto und Buehler, 1996; Morita und Sugano, 1995). Ein anderer Grund ist die komplexe Steuerung und Sensorik, die meist feste Algorithmen verwendet und daher nur wenig flexibel auf Änderungen der Laufbedingungen reagieren kann. Insekten verlagern Kontrollen stark auf mechanische Systeme der Peripherie, was die Komplexität des neuronalen Systems vereinfacht und Reflexe beschleunigt (Cruse et al., 1995; Full et al., 2002; Pearson, 1972).

Bei der Ausstattung von kletternden Laufrobotern wird versucht, vom Design der Haftorgane der Geckos bis hin zu neuronalen Steuerungen vieler Insekten die dynamischen Fähigkeiten der Tiere auf technische Anwendungen zu übertragen (Autumn et al., 2005; Collins, 2001; Espenschied et al., 1993; Franceschini et al., 1992; Kimura et al., 2001; Ritzmann et al., 2000). Dies ist allerdings mit einigen Schwierigkeiten verbunden. Obwohl Insekten als „einfach“ strukturierte Tiere gelten, ist ihr Bewegungsapparat mechanisch und neurologisch sehr komplex sowie die Ansteuerung bzw. Kontrolle von Muskeln und Extremitäten nicht einfach auf technische Systeme kopierbar. Des Weiteren verwenden Tiere andere Materialien, die häufig weicher, biegsamer und leichter sind. Zudem können Tiere häufig die Materialeigenschaften dynamisch verändern. Zuletzt müssen auch Skalierungsprobleme beachtet werden: Kleine Strukturen bei Insekten mögen aufgrund der anderen Kräfteverhältnisse anders aufgebaut bzw. gestaltet sein, als es für große, schwere Laufroboter wichtig wäre. Aus diesen Gründen ver-

sucht man eher allgemeine *Prinzipien* tierischer Systeme zu verstehen und die *Mechanismen* zu übertragen.

Künstliche Haftsysteeme der ersten Generation ahmten glatte Haftorgane nach und waren aus sehr weichem Material, um nach dem Dahlquist-Kriterium (Dahlquist, 1969, 1966) selbsthaftend zu sein. Neure Ansätze versuchten eher fibrilläre Strukturen zu entwerfen, die die Morphologie und Materialeigenschaften von haarigen Haftorganen besitzen (Daltorio et al., 2005; Geim et al., 2003; Glassmaker et al., 2007; Glassmaker und Hui, 2004; Hui et al., 2004; Peressadko und Gorb, 2004). Eine weitere Schritt in der Entwicklung war, die bei den Geckos gefundene Winkelabhängigkeit der Haftung einzelner Setae (Autumn et al., 2006a) und die hierarchische Gliederung von Setae zu Spatulae zu imitieren (Ge et al., 2007; Northen und Turner, 2005, 2006; Sitti und Fearing, 2003). Jedoch erreichten selbst diese künstlichen „Haftthaare“ bis jetzt noch nicht die Bruchfestigkeit und Flexibilität ihrer natürlichen Vorbilder. Sie verkleben untereinander, sind anfällig auf Verschmutzung, degradieren leicht und sind daher nur beschränkt einsatzfähig.

Zusammenfassend könnten die folgenden (teilweise allgemeineren) Eigenschaften eines Insektenbeines für das Design von (kletternden) Laufroboter verwendet werden:

- Vielgliedrige Extremitäten schaffen Freiheitsgrade und ermöglichen ein „Arthropoden-Design“ mit tief liegendem Schwerpunkt und entsprechender Kippstabilität (Clark, 2006; Delcomyn und Nelson, 2000; Nelson et al., 1997; Ritzmann et al., 2004a,b, 2000).
- Elastische Eigenschaften der Insektenbeine agieren als Energiespeicher, Dämpfer und Stabilisator bei Laufbewegungen und unterstützen so das schnelle Manövrieren (Dudek und Full, 2006; Full et al., 1998b; Jindrich und Full, 1999, 2002; Zakotnik et al., 2006).
- Ein spezielles Muskeldesign sorgt für eine von der Beinbewegung unabhängige Prätarsusbewegung (dreiteiliger Muskel ohne Antagonist in Femur und Tibia mit langer Sehne, der gegen elastische Strukturen arbeitet; Snodgrass, 1956). Radnikow und Bässler (1991) fanden an Stabheuschrecken, dass die Sehne nicht direkt durch die Drehachsen der einzelnen Gelenke verläuft, und somit eine Änderung der Beinposition eine Änderung des Prätarsus nach sich ziehen müsste. Um dies zu verhindern, produziert der Flexor-Muskel unabhängig von seiner Länge eine gleichbleibende Kraft. Wenn zwei antagonistische Muskeln arbeiten, muss

jedoch der jeweils inaktive Muskel steif sein, damit der aktive Muskel die Krallen bewegt und nicht den „weichen“ Muskel auseinanderzieht. Wenn ein Muskel sich jedoch versteift, würden sich Änderungen der Beinposition auf die Länge der Sehne auswirken und damit die Krallenposition beeinflussen. Beim Arbeiten eines einzigen Muskels gegen eine elastische Struktur kann der Muskel dagegen immer „weich“ sein.

- Änderung der Steifigkeit der Tarsalkette durch Anspannen des Krallenziehermuskels (Frantsevich und Gorb, 2004); dadurch kann es evtl. zu einer mechanischen Sperre kommen, die einen oberen Winkelbereich des Tarsus definiert. Damit könnte durch eine kleine Winkeländerung des Beines schnell zwischen Haften und Lösen umgeschaltet werden.
- Mechanische Kontrollen in der Peripherie, die z. B. eine Arbeitsteilung zwischen Krallen und Haftorgan übernehmen (Endlein und Federle, 2007).
- Passive Entfaltung des Haftorgans auf proximalen Zug am Bein (Federle et al., 2001) und der damit mögliche Sicherheitsmechanismus gegen Abstürzen
- Richtungsabhängige Haftorgane für eine Kontrolle der Haftung bei Zug- oder Schubkräften (Autumn et al., 2000; Gorb und Scherge, 2000; Hanna und Barnes, 1991; Niederegger et al., 2002)

## LITERATURVERZEICHNIS

- 
- Abdel-Aziz, Y. und Karara, H. (1971). Direct linear transformation from comparator coordinates into object space coordinates in close-range photogrammetry. In *Proceedings of the Symposium on Close-Range Photogrammetry*, pages 1–18. American Society of Photogrammetry, Falls Church, VA. (Zitiert auf Seite [30](#).)
- Ahmadi, M. und Buehler, M. (1997). Stable control of a simulated one-legged running robot with hip and leg compliance. *Robotics and Automation*, 13(1):96–104. (Zitiert auf Seite [134](#).)
- Åhman, I. (1990). Plant-surface characteristics and movements of two Brassica-feeding aphids, *Lipaphis erysimi* and *Brevicoryne brassicae*. *Symp. Biol. Hung.*, 39:119–125. (Zitiert auf Seite [4](#).)
- Akimoto, K., Watanabe, S., und Yano, M. (1999). An insect robot controlled by the emergence of gait patterns. *Artificial Life and Robotics*, 3(2):102–105. (Zitiert auf Seite [22](#).)
- Aksak, B., Murphy, P., und Sitti, M. (2007). Adhesion of biologically inspired vertical and angled polymer microfiber arrays. *Langmuir*, 23(6):3322–3332. (Zitiert auf Seite [22](#).)
- Alberch, P. (1981). Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. I: Function. *Evolution*, 35:84–100. (Zitiert auf Seite [16](#).)
- Albert, J. T., Friedrich, O. C., Dechant, H.-E., und Barth, F. G. (2001). Arthropod touch reception: spider hair sensilla as rapid touch detectors. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 187:303–312. (Zitiert auf Seite [69](#).)
- Alexander, R. (2003). Modelling approaches in biomechanics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 358(1437):1429–1435. (Zitiert auf Seite [22](#).)
- Alexander, R. M. (1971). *Size and shape*. Arnold, London. (Zitiert auf Seite [128](#).)



- Alexander, R. M. (1977). *Mechanics and Energetics of Animal Locomotion*, chapter Terrestrial locomotion, pages 168–203. London: Chapman and Hall. (Zitiert auf Seite 117.)
- Alexander, R. M. (1982). *Animal mechanics*. Sidgwick & Jackson, London. (Zitiert auf Seite 125.)
- Alexander, R. M. (1989). Optimization and gaits in the locomotion of vertebrates. *Physiological Reviews*, 69:1199–1227. (Zitiert auf Seite 117.)
- Alexander, R. M. (1990). Three uses for springs in legged locomotion. *The International Journal of Robotics Research*, 9(2):53–61. (Zitiert auf Seite 134.)
- Alexander, R. M. (1992). *Exploring biomechanics: animals in motion*, volume 40. Scientific American Library, New York. (Zitiert auf Seite 121.)
- Amouroux, N., Petit, J., und Leger, L. (2001). Role of interfacial resistance to shear stress on adhesive peel strength. *Langmuir*, 17:6510–6517. (Zitiert auf den Seiten 90 und 132.)
- Andersen, S. und Weis-Fogh, I. (1964). Resilin: a rubber-like protein in arthropodal cuticle. *Advances in Insect Physiology*, 2:1–65. (Zitiert auf Seite 8.)
- Arnold, J. (1974). Adaptive features on the tarsi of cockroaches (Insecta: Dictyoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 3:317–334. (Zitiert auf den Seiten 5, 37 und 83.)
- Arzt, E., Gorb, S., und Spolenak, R. (2003). From micro to nano contacts in biological attachment devices. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(19):10603–10606. (Zitiert auf Seite 5.)
- Attygalle, A. B., Aneshansley, D. J., Meinwald, J., und Eisner, T. (2000). Defense by foot adhesion in a chrysomelid beetle (*Hemisphaerota cyanea*): characterization of the adhesive oil. *Zoology-Analysis of Complex Systems*, 103(1-2):1–6. (Zitiert auf Seite 13.)
- Autrum, H. und Schneider, W. (1948). Vergleichende Untersuchungen über den Erschütterungssinn der Insekten. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 31:77–88. (Zitiert auf Seite 75.)
- Autumn, K. (2006). How geckos toes stick. *American Scientist*, 94:124–134. (Zitiert auf Seite 11.)

- Autumn, K., Buehler, M., Cutkosky, M., Fearing, R., Full, R. J., Goldman, D., Groff, R., Provancher, W., Rizzi, A. A., Saranli, U., Saunders, A., und Koditschek, D. E. (2005). Robotics in scansorial environments. In Gerhart, G. R. und Charles M. Shoemaker, D. W. G., editors, *Unmanned Ground Vehicle Technology VII, Proceedings of SPIE (SPIE, Bellingham, WA, 2005)*, volume 5804. (Zitiert auf den Seiten [22](#) und [134](#).)
- Autumn, K., Dittmore, A., Santos, D., Spenko, M., und Cutkosky, M. (2006a). Frictional adhesion: a new angle on gecko attachment. *The Journal of Experimental Biology*, 209:3569–3579. (Zitiert auf den Seiten [92](#), [113](#), [114](#), [132](#) und [135](#).)
- Autumn, K. und Hansen, W. (2006). Ultrahydrophobicity indicates a non-adhesive default state in gecko setae. *Journal of Comparative Physiology A*, 192:1205–1212. (Zitiert auf den Seiten [12](#) und [22](#).)
- Autumn, K., Hsieh, S. T., Dudek, D. M., Chen, J., Chitaphan, C., und Full, R. J. (1999). Function of feet in ascending and descending geckos. *American Zoologist*, 38:84A. (Zitiert auf Seite [112](#).)
- Autumn, K., Hsieh, S. T., Dudek, D. M., Chen, J., Chitaphan, C., und Full, R. J. (2006b). Dynamics of geckos running vertically. *The Journal of Experimental Biology*, 209:260–272. (Zitiert auf den Seiten [18](#), [21](#), [75](#), [77](#), [83](#), [112](#), [121](#), [125](#), [126](#), [128](#) und [133](#).)
- Autumn, K., Liang, Y., Hsieh, S., Zesch, W., Chan, W., Kenny, T., Fearing, R., und Full, R. (2000). Adhesive force of a single gecko foot-hair. *Nature*, 405(6787):681–685. (Zitiert auf den Seiten [4](#), [73](#), [83](#), [100](#), [111](#), [113](#), [114](#), [115](#), [132](#) und [136](#).)
- Autumn, K., Majidi, C., Groff, R. E., Dittmore, A., und Fearing, R. (2006c). Effective elastic modulus of isolated gecko setal arrays. *The Journal of Experimental Biology*, 209:3558–3568. (Zitiert auf Seite [11](#).)
- Autumn, K. und Peattie, A. M. (2002). Mechanisms of adhesion in geckos. *Integrative Journal of Comparative Biology*, 42:1081–1090. (Zitiert auf den Seiten [5](#) und [21](#).)
- Autumn, K., Ryan, M., und Wake, D. (2002a). Integrating historical and mechanistic biology enhances the study of adaptation. *Q Rev Biol*, 77(4):383–408. (Zitiert auf Seite [12](#).)
- Autumn, K., Sitti, M., Liang, Y., Peattie, A., Hansen, W., Sponberg, S., Kenny, T., Fearing, R., Israelachvili, J., und Full, R. (2002b). Evidence

- for van der Waals adhesion in gecko setae. *Proceedings of the National Academic Society USA*, 99(19):12252–12256. (Zitiert auf Seite 4.)
- Baier, R., Shafrin, E., und Zhisman, W. (1968). Adhesion: mechanisms that assist or impede it. *Science*, 162:1360–1368. (Zitiert auf Seite 15.)
- Baier, R. E. (1970). *Adhesion in biological systems*, chapter Surface properties influencing biological adhesion, pages 15–48. Academic Press, New York. (Zitiert auf Seite 15.)
- Balaguer, C., Gimenez, A., Pastor, J., Padron, V., und Abderrahim, C. (2000). A climbing autonomous robot for inspection applications in 3d complex environments. *Robotica*, 18:287–297. (Zitiert auf den Seiten 22 und 134.)
- Barnes, W. J. P. und Barth, F. G. (1991). Sensory control of locomotor mode in semi-aquatic spiders. *Studies In Neuroscience*, 16:105–116. (Zitiert auf Seite 20.)
- Barnes, W. J. P., Oines, C., und Smith, J. M. (2006). Whole animal measurements of shear and adhesive forces in adult tree frogs: insights into underlying mechanisms of adhesion obtained from studying the effects of size and scale. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 192(11):1179–1191. (Zitiert auf Seite 76.)
- Barquins, M. und Ciccotti, M. (1997). On the kinetics of peeling of an adhesive tape under a constant imposed load. *International Journal of Adhesion and Adhesives*, 17(1):65–68. (Zitiert auf den Seiten 17 und 89.)
- Barth, F., Németh, S., und Friedrich, O. (2004). Arthropod touch reception: structure and mechanics of the basal part of a spider tactile hair. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*. (Zitiert auf Seite 18.)
- Barth, F. G. (2004). Spider mechanoreceptors. *Current Opinion in Neurobiology*, 14(4):415–422. (Zitiert auf Seite 18.)
- Barthlott, W. und Neinhuis, C. (1997). Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces. *Planta*, 202:1–8. (Zitiert auf den Seiten 13 und 14.)
- Bartholomew, G. A., Lighton, J. R. B., und Feener, D. H. (1988). Energetics of trail running, load carriage and emigration in the column-raiding army ant *Eciton hamatum*. *Physiological Zoology*, 61:57–68. (Zitiert auf Seite 126.)

- Bartsch, M., Federle, W., Full, R., und Kenny, T. (2003). Small insect measurements using a custom mems force sensor. In *Transducers, Solid-State Sensors, Actuators and Microsystems*, volume 2, pages 1039–1042. (Zitiert auf Seite [31](#).)
- Bartsch, M., Federle, W., Full, R., und Kenny, T. (in press). A multi-axis force sensor for studying insect biomechanics. *J MEMS*. (Zitiert auf Seite [112](#).)
- Basibuyuk, H. H., Quicke, D. L. J., Rasnitsyn, A. P., und Fitton, M. G. (2000). Morphology and sensilla of the orbicula, a sclerite between the tarsal claws, in the hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(3):625–636. (Zitiert auf Seite [19](#).)
- Bauchhenß, E. (1979). Die Pulvillen von *Calliphora erythrocephala* (Diptera, Brachycera) als Adhäsionsorgane. *Zoomorphologie*, 93:99–123. (Zitiert auf den Seiten [12](#) und [13](#).)
- Baur, F. und Gorb, S. (2001). How the bee releases its leg attachment devices. In Wissler, A. und Nachtigall, W., editors, *Technische Biologie und Bionik*, page 295–297. 5. Bionik—Kongress, Dessau 2000, Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, Germany. (Zitiert auf den Seiten [68](#) und [116](#).)
- Baur, F. und Gorb, S. (2002). Attachment on smooth substrata in the honeybee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera, Apidae). *Zoology-Jena*, 105 (Supplement 5):32. (Zitiert auf Seite [6](#).)
- Beattie, G. und Lindow, S. (1995). The secret life of foliar bacterial pathogens on leaves. *Annual Review of Phytopathology*, 33:145–172. (Zitiert auf Seite [3](#).)
- Beer, R., Chiel, H., Quinn, R., Espenschied, K., und Larsson, P. (1992). *Neural Computation*, volume 4, chapter A distributed neural net architecture for hexapod robot locomotion, pages 356–365. MIT Press, Cambridge (MA). (Zitiert auf Seite [133](#).)
- Benedek, I. und Heymans, L. (1997). *Pressure-Sensitive Adhesives Technology*. Marcel Dekker Inc.: New York. (Zitiert auf Seite [11](#).)
- Bennet-Clark, H. und Lucey, E. (1967). The jump of the flea: a study of the energetics and a model of the mechanism. *J. exp. Biol.*, 47:59–76. (Zitiert auf den Seiten [68](#) und [76](#).)
- Berg, H. C. und Anderson, R. A. (1973). Bacteria swim by rotating their flagellar filaments. *Nature*, 245:380 – 382. (Zitiert auf Seite [1](#).)

- Betz, O. (2002). Performance and adaptive value of tarsal morphology in rove beetles of the genus *Stenus* (Coleoptera, Staphylinidae). *Journal of Experimental Biology*, 205:1097–1113. (Zitiert auf den Seiten 69 und 70.)
- Betz, O. (2003). Structure of the tarsi in some *Stenus* species (Coleoptera, Staphylinidae): external morphology, ultrastructure, and tarsal secretion. *Journal of Morphology*, 255(1):24–43. (Zitiert auf den Seiten 5, 20 und 68.)
- Betz, O. und Kölsch, G. (2004). The role of adhesion in prey capture and predator defence in arthropods. *Arthropod Structure & Development*, 33:3–30. (Zitiert auf Seite 15.)
- Beutel, R. und Gorb, S. (2006). A revised interpretation of attachment structures in Hexapoda with special emphasis on Mantophasmatodea. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 64(1):3–25. (Zitiert auf Seite 76.)
- Beutel, R. G. und Gorb, S. N. (2001). Ultrastructure of attachment specializations of hexapods, (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 39(4):177–207. (Zitiert auf den Seiten 5 und 116.)
- Bhushan, B., Israelachvili, J. N., und Landman, U. (1995). Nanotribology: friction, wear and lubrication at the atomic scale. *Nature*, 374(6523):607–616. (Zitiert auf Seite 15.)
- Bico, J., Roman, B., Moulin, L., und Boudaoud, A. (2004). Adhesion: Elastocapillary coalescence in wet hair. *Nature*, 432(7018):690–690. (Zitiert auf Seite 12.)
- Biewener, A. A. (2003). *Animal Locomotion*. Oxford University Press. (Zitiert auf den Seiten 1 und 19.)
- Billen, J., Thijs, B., Ito, F., und Gobin, B. (2005). The pretarsal footprint gland of the ant *Amblyopone reclinata* (Hymenoptera, Formicidae) and its role in nestmate recruitment. *Arthropod Structure & Development*, 34(2):111–116. (Zitiert auf Seite 13.)
- Blackwall, J. (1830). Remarks on the pulvilli of insects. *Transactions of the Linnean Society*, 16:487–492. (Zitiert auf Seite 14.)

- Blakeman, J. (1991). Foliar bacterial pathogens - epiphytic growth and interactions on leaves. *Journal of Applied Bacteriology*, 70:49–59. (Zitiert auf Seite 3.)
- Blickhan, R. und Barth, F. G. (1985). Strains in the exoskeleton of spiders. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 157(1):115–147. (Zitiert auf den Seiten 18 und 111.)
- Blickhan, R. und Full, R. J. (1993). Similarity in multilegged locomotion - bouncing like a monopode. *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 173(5):509–517. (Zitiert auf Seite 75.)
- Blickhan, R., Seyfarth, A., Geyer, H., Grimmer, S., Wagner, H., und Günther, M. (2007). Intelligence by mechanics. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical & Engineering Sciences*, 365(1850):199–220. (Zitiert auf Seite 134.)
- Bläsing, B. und Cruse, H. (2004). Mechanisms of stick insect locomotion in a gap-crossing paradigm. *Journal of Comparative Physiology A*, 190(3):173–183. (Zitiert auf Seite 18.)
- Bohn, H. F. und Federle, W. (2004). Insect aquaplaning: Nepenthes pitcher plants capture prey with the peristome, a fully wettable water-lubricated anisotropic surface. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, page 0405885101. (Zitiert auf den Seiten 3 und 12.)
- Brainerd, E. (1994). Adhesion force of ants on smooth surfaces. *American Zoologist*, 34:128A. (Zitiert auf Seite 6.)
- Braun, E. J. und Howard, R. J. (1994). Adhesion of fungal spores and germlings to host plant surfaces. *Protoplasma*, 181(1-4):202–212. (Zitiert auf Seite 3.)
- Breidbach, O. (1980). Die Tarsen von Insekten - ein schönes Beispiel von Konvergenz. *Mikrokosmos*, 69:200–201. (Zitiert auf den Seiten 3 und 6.)
- Brennan, E. B. und Weinbaum, S. A. (2001). Effect of epicuticular wax on adhesion of psyllids to glaucous juvenile and glossy adult leaves of *Eucalyptus globulus* Labillardière. *Australian Journal of Entomology*, 40:270–277. (Zitiert auf Seite 4.)

- Brüning, T. (2007). *Biomechanik des Wachslaufens bei Crematogaster (Decacrema)-Partnerameisen von Macaranga-Bäumen*. PhD thesis, Universität Würzburg, Germany. (Zitiert auf Seite 70.)
- Brochard-Wyart, F., Buguin, A., Martin, P., Martin, A., und Sandre, O. (2000). Adhesion of soft objects on wet substrates. *Journal of Physics-Condensed Matter*, 12(8A):A239–A244. (Zitiert auf Seite 15.)
- Brown, I. und Loeb, G. (2000). *Biomechanics and neural control of posture and movement*, chapter A reductionist approach to creating and using neuromusculoskeletal models, pages 148–163. Springer, New York. (Zitiert auf den Seiten 21 und 56.)
- Brownell, P. und Farley, R. D. (1979). Detection of vibrations in sand by tarsal sense organs of the nocturnal scorpion *Paruroctonus mesaensis*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 131(1):23–30. (Zitiert auf Seite 20.)
- Buckley, R. und Gullan, P. (1991). More aggressive ant species (Hymenoptera: Formicidae) provide better protection for soft scales and mealybugs (Homoptera: Coccidae, Pseudococcidae). *Biotropica*, 23(3):282–286. (Zitiert auf Seite 27.)
- Buckton, G. B. (1876). *A Monograph of the British Aphides*, volume 1. Ray Society Monograph (London). (Zitiert auf Seite 6.)
- Burd, M. (2000). Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. *Behaviour Ecology*, 11:125–131. (Zitiert auf den Seiten 59 und 128.)
- Burns, M. D. (1973). The Control of Walking in Orthoptera: I. Leg Movements in Normal Walking. *Journal of Experimental Biology*, 58(1):45–58. (Zitiert auf Seite 125.)
- Campbell, K. B. und Kirkpatrick, R. D. (2001). Mechanical reflexes and neuromuscular function. In *Bioengineering Conference ASME*, volume 50. (Zitiert auf Seite 56.)
- Cannon, C. H. und Leighton, M. (1993). Comparative locomotor ecology of gibbons and macaques: Selection of canopy elements for crossing gaps. *American Journal of Physical Anthropology*, 93(4):505 – 524. (Zitiert auf Seite 2.)

- Carlson-Kuhta, P., Trank, T. V., und Smith, J. L. (1998). Forms of forward quadrupedal locomotion. ii. a comparison of posture, hindlimb kinematics, and motor patterns for upslope and level walking. *J. Neurophysiol.*, 79:1687–1701. (Zitiert auf Seite [126](#).)
- Carroll, C. und Janzen, D. (1973). Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 4:231–257. (Zitiert auf Seite [59](#).)
- Cartmill, M. (1974). *Primate Locomotion*, chapter Pads and claws in arboreal locomotion. New York: Academic Press. (Zitiert auf Seite [2](#).)
- Cartmill, M. (1979). The volar skin of primates: Its frictional characteristics and their functional significance. *American Journal of Physiological Anthropology*, 50:497–510. (Zitiert auf den Seiten [2](#) und [3](#).)
- Cartmill, M. (1985). *Functional Vertebrate Morphology*, chapter Climbing, pages 73–88. Belknap Press, Cambridge. (Zitiert auf den Seiten [2](#), [3](#), [121](#) und [125](#).)
- Cham, J. G., Bailey, S. A., und Cutkosky, M. R. (2000). Robust dynamic locomotion through feedforward-preflex interaction. In *ASME IMECE Proceedings, Orlando, Florida*, pages 5–10. (Zitiert auf Seite [21](#).)
- Chan, L. K. (2007). Scapular position in primates. *Folia Primatologica*, 78:19–35. (Zitiert auf Seite [3](#).)
- Chandler, W. L. und Ruhe, D. S. (1940). *Pneumonyssus caninum* n. sp., a Mite from the frontal sinus of the dog. *The Journal of Parasitology*, 26(1):59–70. (Zitiert auf Seite [16](#).)
- Chapman, R. (1982). *The insects: structure and function*. Harvard University Press, Cambridge. (Zitiert auf Seite [10](#).)
- Charteris, J. (1998). Comparison of the effects of backpack loading and of walking speed on foot-floor contact patterns. *Ergonomics*, 41(12):1792–1809. (Zitiert auf Seite [77](#).)
- Chen, J. und Wei, X. (2006). Coated containers with reduced concentrations of fluon to prevent ant escape. *Journal of Entomological Science*, in press:in press. (Zitiert auf Seite [14](#).)
- Chen, J. J., Peattie, A. M., Autumn, K., und Full, R. J. (2006). Differential leg function in a sprawled-posture quadrupedal trotter. *J. Exp. Biol.*, 209:249–259. (Zitiert auf Seite [125](#).)



- Chikina, I. und Gay, C. (2000). Cavitation in adhesives. *Physical Review Letters*, 85(21):4546–4549. (Zitiert auf Seite 109.)
- Chow, T. S. (2003). Size-dependent adhesion of nanoparticles on rough substrates. *Journal of Physics: Condensed Matter*, 15(2):L83–L87. (Zitiert auf Seite 9.)
- Christensen, S. F., Everland, H., Hassager, O., und Almdal, K. (1998). Observations of peeling of a polyisobutylene-based pressure-sensitive adhesive. *International Journal of Adhesion and Adhesives*, 18(2):131–137. (Zitiert auf Seite 132.)
- Christensen, S. F. und McKinley, G. H. (1998). Rheological modelling of the peeling of pressure-sensitive adhesives and other elastomers. *International Journal of Adhesion and Adhesives*, 18(5):333–343. (Zitiert auf Seite 132.)
- Chung, J. Y. und Chaudhury, M. K. (2005). Roles of discontinuities in bio-inspired adhesive pads. *Journal of the Royal Society. Interface*, 2:55–61. (Zitiert auf den Seiten 12, 22 und 115.)
- Ciccotti, M., Giorgini, B., Vallet, D., und Barquins, M. (2004). Complex dynamics in the peeling of an adhesive tape. *International Journal of Adhesion and Adhesives*, 24(2):143–151. (Zitiert auf den Seiten 17, 89 und 91.)
- Clark, J. E. (2006). The effect of leg specialization in a biomimetic hexapedal running robot. *Journal of Dynamic Systems, Measurement, and Control*, 128(1):26–35. (Zitiert auf Seite 135.)
- Cocatre-Zilgien, J. H. und Delcomyn, F. (1999). Modeling stress and strain in an insect leg for simulation of campaniform sensilla responses to external forces. *Biological Cybernetics*, 81(2):149–160. (Zitiert auf Seite 18.)
- Collins, S. H. (2001). A three-dimensional passive-dynamic walking robot with two legs and knees. *The International Journal of Robotics Research*, 20(7):607–615. (Zitiert auf Seite 134.)
- Cruse, H. (1976). The function of the legs in the free walking stick insect, *carausius morosus*. *Journal of Comparative Physiology - A*, 112:235–262. (Zitiert auf den Seiten 83, 111, 112 und 126.)
- Cruse, H., Brunn, D. E., Bartling, C., Dean, J., Dreifert, M., Kindermann, T., und Schmitz, J. (1995). Walking: A complex behavior controlled

- by simple networks. *Adaptive behavior*, 3(4):385–418. (Zitiert auf den Seiten [76](#) und [134](#).)
- Curtis, A., Sokolikova-Csaderova, L., und Aitchison, G. (2006). Measuring cell forces by a photoelastic method. *Biophysical Journal*, 92(6):2255–2261. (Zitiert auf Seite [105](#).)
- Dahl, F. (1884). Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Insektenbeine. *Archiv der Naturgeschichte*, 50:146–193. (Zitiert auf Seite [14](#).)
- Dahl, F. (1885). Die Fussdrüsen der Insekten. *Arch. Mikr. Anat.*, 25:236–263. (Zitiert auf Seite [14](#).)
- Dahlquist, C. (1969). *Treatise on Adhesion and Adhesives*, volume 2, chapter Pressure-sensitive adhesives, pages 219–260. Marcel Dekker, New York. (Zitiert auf den Seiten [11](#) und [135](#).)
- Dahlquist, C. A. (1966). *Adhesion fundamentals and practice.*, chapter Tack. McLaren and Sons Ltd., London, UK. (Zitiert auf den Seiten [11](#) und [135](#).)
- Dai, Z., Gorb, S., und Schwarz, U. (2002). Roughness-dependent friction force of the tarsal claw system in the beetle *Pachnoda marginata* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Experimental Biology*, 205(Pt 16):2479–2488. (Zitiert auf den Seiten [9](#), [14](#) und [69](#).)
- Daltorio, K., Gorb, S., Peressadko, A., Horchler, A., Ritzmann, R., und Quinn, R. (2005). A robot that climbs walls using micro-structured polymer feet. In *International Conference on Climbing and Walking Robots (CLAWAR)*, pages 13–15, London, U.K. (Zitiert auf den Seiten [134](#) und [135](#).)
- Daniel, T. L. (1984). Unsteady aspects of aquatic locomotion. *American Zoologist*, 24(1):121–134. (Zitiert auf Seite [1](#).)
- Darwin, C. (1868). *Plants*, chapter The Power of Movements in Plants. (Zitiert auf Seite [76](#).)
- Darwin, C. (1875). *Insectivorous Plants*. Appleton and Company. (Zitiert auf Seite [3](#).)
- Dashman, T. (1953a). Terminology of the pretarsus. *Annals of the Entomological Society of America*, 46:56–62. (Zitiert auf Seite [7](#).)

- Dashman, T. (1953b). The unguitractor plate as a taxonomic tool in the hemiptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 46:561–578. (Zitiert auf Seite 8.)
- Davidson, D. W. (1977). Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58(4):725–737. (Zitiert auf Seite 59.)
- de Crevoisier, G., Fabre, P., Corpart, J., und Leibler, L. (1999). Switchable tackiness and wettability of a liquid crystalline polymer. *Science*, 285(5431):1246–1249. (Zitiert auf Seite 22.)
- Dejean, A. (1990). *Applied Myrmecology: a World Perspective*, chapter Prey capture strategy of the Africa weaver ant, page 472–4481. Westview Press, Boulder, Colorado. (Zitiert auf Seite 26.)
- Delcomyn, F. (1971). The locomotion of the cockroach *Periplaneta americana*. *Journal of Experimental Biology*, 54(2):443–452. (Zitiert auf Seite 125.)
- Delcomyn, F. (1999). Walking robots and the central and peripheral control of locomotion in insects. *Autonomous Robots*, 7:259–270. (Zitiert auf Seite 22.)
- Delcomyn, F. und Nelson, M. E. (2000). Architectures for a biomimetic hexapod robot. *Robotics and Autonomous Systems*, 30:5–15. (Zitiert auf Seite 135.)
- Dellit, W.-D. (1934). Zur Anatomie und Physiologie der Geckozehe. *Jena Zeitschrift für Naturwissenschaften*, 68:613–656. (Zitiert auf Seite 16.)
- Dewitz, H. (1883). Die Befestigung durch einen klebenden Schleim beim Springen gegen senkrechte Flächen. *Zoologischer Anzeiger*, 6:273–274. (Zitiert auf Seite 14.)
- Dickinson, M. (1999). Bionics: biological insight into mechanical design. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 96:14208–14209. (Zitiert auf Seite 133.)
- Diederich, B., Schumm, M., und Cruse, H. (2002). Stick insects walking along inclined surfaces. *BIOONE Online Journal*, 42(1):165–173. (Zitiert auf den Seiten 125 und 126.)
- Dimarzio, E. A. und Guttman, C. M. (1991). Peeling a polymer from a surface or from a line. *Journal of Chemical Physics*, 95(2):1189–1197. (Zitiert auf den Seiten 89 und 132.)

- Dixon, A., Croghan, P., und Gowing, R. (1990). The mechanism by which aphids adhere to smooth surfaces. *Journal of Experimental Biology*, 152:243–253. (Zitiert auf Seite 6.)
- Doflein, F. (1905). Beobachtungen an den Weberameisen. *Biologisches Centralblatt*, 25:497–507. (Zitiert auf Seite 25.)
- Donaldson, M. M. K. und White, D. C. S. (1977). The elasticity of insect flight muscle. *Journal of Physiology*, 271:22–23. (Zitiert auf Seite 72.)
- Drechsler, P. und Federle, W. (2006). Biomechanics of smooth adhesive pads in insects: influence of tarsal secretion on attachment performance. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(11):1213–1222. (Zitiert auf den Seiten 12, 13 und 52.)
- Duch, C. und Pflüger, H. J. (1995). Motor patterns for horizontal and upside-down walking and vertical climbing in the locust. *The Journal of Experimental Biology*, 198:1963–1976. (Zitiert auf Seite 126.)
- Dudek, D. M. und Full, R. J. (2006). Passive mechanical properties of legs from running insects. *The Journal of Experimental Biology*, 209:1502–1515. (Zitiert auf den Seiten 75 und 135.)
- Duellman, W. E. und Trueb, L. (1985). *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, New York. (Zitiert auf Seite 4.)
- Durr, V., Schmitz, J., und Cruse, H. (2004). Behaviour-based modelling of hexapod locomotion: linking biology and technical application. *Arthropod Structure & Development*, 33(3):237–250. (Zitiert auf Seite 22.)
- Duysens, J., Clarac, F., und Cruse, H. (2000). Load-regulating mechanisms in gait and posture: Comparative aspects. *Physiological Reviews*, 80(1):83–133. (Zitiert auf den Seiten 18, 20 und 126.)
- Edwards, D. (1962). Electrostatic charges on insects due to contact with different surfaces. *Canadian Journal of Zoology*, 40:579–584. (Zitiert auf Seite 16.)
- Edwards, J. und Tarkanian, M. (1970). The adhesive pads of heteroptera: a re-examination. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London Series A*, 45:1–5. (Zitiert auf den Seiten 13 und 16.)
- Eigenbrode, S., Castagnola, T., Roux, M.-B., und Steljes, L. (1996). Mobility of three generalist predators is greater on cabbage with glossy leaf

- wax than on cabbage with a wax bloom. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 81:335–343. (Zitiert auf Seite 4.)
- Eigenbrode, S. und Espelie, K. (1995). Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. *Annual Review of Entomology*, 40:171–194. (Zitiert auf Seite 4.)
- Eigenbrode, S., Moodie, S., und Castagnola, T. (1995). Predators mediate host plant resistance to a phytophagous pest in cabbage with glossy leaf wax. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 77:335–342. (Zitiert auf Seite 4.)
- Eigenbrode, S. D. (2004). The effects of plant epicuticular waxy blooms on attachment and effectiveness of predatory insects. *Arthropod Structure & Development*, 33:91–102. (Zitiert auf Seite 4.)
- Eigenbrode, S. D. und Kabalo, N. N. (1999). Effects of *Brassica oleracea* waxblooms on predation and attachment by *Hippodamia convergens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91(1):125–130. (Zitiert auf Seite 4.)
- Eigenbrode, S. D., Kabalo, N. N., und Stoner, K. A. (1999). Predation, behavior, and attachment by *Chrysoperla plorabunda* larvae on *Brassica oleracea* with different surface waxblooms. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 90(3):225–235. (Zitiert auf Seite 4.)
- Eisner, T. und Aneshansley, D. (2000). Defense by foot adhesion in a beetle (*Hemisphaerota cyanea*). *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 97(12):6568–6573. (Zitiert auf den Seiten 4, 6, 12, 13 und 68.)
- Ekeberg, O., Blumel, M., und Buschges, A. (2004). Dynamic simulation of insect walking. *Arthropod Structure & Development*, 33(3):287–300. (Zitiert auf Seite 126.)
- Emerson, S. und Diehl, D. (1980). Toe pad morphology and mechanisms of sticking in frogs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 13:199–216. (Zitiert auf Seite 15.)
- Endlein, T. und Federle, W. (2004). Locomotion and adhesion: tarsal attachment control in ants. In Boblan, I. und Bannasch, R., editors, *First International Industrial Conference Bionik*, volume 249 of 15, pages 101–109. BIONIKON, Fortschritt-Berichte VDI. (Zitiert auf Seite 22.)

- Endlein, T. und Federle, W. (2007). Walking on smooth or rough ground: passive control of pretarsal attachment in ants. *Journal of Comparative Physiology*, submitted. (Zitiert auf den Seiten [42](#) und [136](#).)
- Ephrussi, B. und Beadle, G. W. (1936). A technique of transplantation for drosophila. *The American Naturalist*, 70:218–225. (Zitiert auf Seite [35](#).)
- Ernst, V. (1973). The digital pads of the tree frog *Hyla cinerea*. II. The mucous glands. *Tissue and Cell*, 5:97–104. (Zitiert auf Seite [68](#).)
- Espenschied, K. S., Chiel, H. J., Quinn, R. D., und Beer, R. D. (1993). Leg coordination mechanisms in the stick insect applied to hexapod robot locomotion. *Adaptive Behavior*, 1(4):455–468. (Zitiert auf den Seiten [23](#) und [134](#).)
- Evans, M. (1972). The jump of the click beetle (Coleoptera, Elateridae) - a preliminary study. *Journal of Zoology London*, 167:319–336. (Zitiert auf Seite [76](#).)
- Evans, M. und Forsythe, T. (1984). A comparison of adaptations to running, pushing and burrowing in some adult Coleoptera: especially Carabidae. *Journal of Zoology London*, 202(4):513–534. (Zitiert auf Seite [111](#).)
- Farley, C. T. und Emshwiller, M. (1996). Efficiency of uphill locomotion in nocturnal and diurnal lizards. *The Journal of Experimental Biology*, 199:587–592. (Zitiert auf Seite [126](#).)
- Faucheux, M. J. (1985). Structure of the tarso-pretarsal chordotonal organ in the imago of *Tineola bisselliella* (Lepidoptera, Tineidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 14(3):147–154. (Zitiert auf Seite [6](#).)
- Federle, W. (1999). Significance of epicuticular wax barriers in ant-plants of the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Zoology*, 102, Supplement II, (DZG 92.1):27. (Zitiert auf Seite [4](#).)
- Federle, W. (2002). Comment on: "Relationships between pretarsus morphology and arboreal life in ponerine ants of the genus *Pachycondyla* (Formicidae : Ponerinae)" by Orivel et al. (2001), *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94: 449-456 (Letter to the Editor). *Annals of the Entomological Society of America*, 92(2):141–142. (Zitiert auf Seite [6](#).)
- Federle, W. (2004). Wet adhesion and rubber friction in adhesive pads of insects. *Adhesion and Interface*, 5:31–39. (Zitiert auf Seite [11](#).)

- Federle, W. (2006). Why are so many adhesive pads hairy? *The Journal of Experimental Biology*, 209:2611–2621. (Zitiert auf den Seiten 5, 22 und 115.)
- Federle, W., Barnes, J. W., Baumgartner, W., Drechsler, P., und Smith, J. M. (2006). Wet but not slippery: boundary friction in tree frog adhesive toe pads. *Journal of the Royal Society. Interface*. (Zitiert auf Seite 12.)
- Federle, W., Baumgartner, W., und Hölldobler, B. (2004). Biomechanics of ant adhesive pads: frictional forces are rate- and temperature-dependent. *Journal of Experimental Biology*, 207:67–74. (Zitiert auf Seite 13.)
- Federle, W., Brainerd, E., McMahon, T., und Hölldobler, B. (2000a). Die haftfähigkeit von ameisen auf glatten oberflächen. In Wisser, A. und Nachtigall, W., editors, *BIONA-Report*, number 14, pages 21–23, Saarbrücken. GTBB, Akad. Wiss. Lit. (Zitiert auf Seite 6.)
- Federle, W., Brainerd, E., McMahon, T., und Hölldobler, B. (2001). Biomechanics of the movable pretarsal adhesive organ in ants and bees. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 98(11):6215–6220. (Zitiert auf den Seiten 8, 9, 17, 37, 41, 45, 49, 50, 67, 68, 72, 73, 74, 93, 116, 131 und 136.)
- Federle, W. und Endlein, T. (2004). Locomotion and adhesion: dynamic control of adhesive surface contact in ants. *Arthropod Structure & Development*, 33:67–75. (Zitiert auf den Seiten 19, 76 und 131.)
- Federle, W., Endlein, T., und Brüning, T. (2007). Locomotion and adhesion in arboreal ants. In *Abstracts of the Annual Main Meeting of the Society for Experimental Biology*, volume 146 of 1, page S145. Society of Experimental Biology, Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology. (Zitiert auf Seite 128.)
- Federle, W. und Full, R. (2002). Thin liquid films and ant adhesion. *American Zoologist*, 41(6 (December, 2001)):1441. (Zitiert auf Seite 13.)
- Federle, W., Riehle, M., Curtis, A., und Full, R. (2002). An integrative study of insect adhesion: mechanics and wet adhesion of pretarsal pads in ants. *Integrative and Comparative Biology*, 42:1100–1106. (Zitiert auf den Seiten 13, 17 und 28.)

- Federle, W., Rohrseitz, K., und Hölldobler, B. (2000b). Attachment forces of ants measured with a centrifuge: better "wax-runners" have a poorer attachment to a smooth surface. *Journal of Experimental Biology*, 203(3):505–512. (Zitiert auf den Seiten [6](#), [27](#) und [59](#).)
- Fischer, H., Schmidt, J., Haas, R., und Büschges, A. (2001). Pattern generation for walking and searching movements of a stick insect leg. I. Coordination of motor activity. *The Journal of Neurophysiology*, 85(1):341–353. (Zitiert auf Seite [19](#).)
- Fogg, G. E. (1947). Quantitative studies on the wetting of leaves by water. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 134:503–522. (Zitiert auf Seite [13](#).)
- Forsythe, T. (1983). Locomotion in ground beetles (Coleoptera, Carabidae): an interpretation of leg structure in functional terms. *Journal of Zoology London*, 200:493–507. (Zitiert auf den Seiten [111](#) und [125](#).)
- Franceschini, N., Pichon, J., und Blanes, C. (1992). From insect vision to robot vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B*, 337:283–294. (Zitiert auf Seite [134](#).)
- Francis, B. A. und Horn, R. G. (2001). Apparatus-specific analysis of fluid adhesion measurements. *Journal of Applied Physics*, 89(7):4167–4175. (Zitiert auf Seite [15](#).)
- Frantsevich, L. (2000). Biomechanics of the multisclerite middle coxa in flies (diptera). *Arthropod Structure & Development*, 29(2):147–161. (Zitiert auf Seite [38](#).)
- Frantsevich, L. und Cruse, H. (1997). The stick insect, *Obrimus asperimus* (Phasmida, Bacillidae) walking on different surfaces. *Journal of Insect Physiology*, 43(5):447–455. (Zitiert auf Seite [126](#).)
- Frantsevich, L. und Gorb, S. (2002). Arcus as a tensegrity structure in the arolium of wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Zoology*, 105(3):225–237. (Zitiert auf den Seiten [8](#), [67](#), [68](#), [69](#) und [73](#).)
- Frantsevich, L. und Gorb, S. (2004). Structure and mechanics of the tarsal chain in the hornet, *Vespa crabro* (Hymenoptera: Vespidae): implications on the attachment mechanism. *Arthropod Structure & Development*, 33:77–89. (Zitiert auf den Seiten [7](#), [8](#), [9](#), [14](#), [17](#), [37](#), [41](#), [43](#), [67](#), [71](#), [76](#), [80](#), [82](#), [110](#), [113](#), [114](#) und [136](#).)



- Frazier, S. F., Larsen, G. S., Neff, D., Quimby, L., Carney, M., DiCaprio, R. A., und Zill, S. N. (1999). Elasticity and movements of the cockroach tarsus in walking. *Journal of Comparative Physiology*, 185(2):157–172. (Zitiert auf den Seiten [8](#), [9](#), [37](#), [50](#), [72](#), [76](#), [82](#), [83](#) und [85](#).)
- Frutiger, A. (1998). Walking on suckers: New insights into the locomotory behavior of larval net-winged midges (Diptera:Blephariceridae). *Journal of the North American Benthological Society*, 17(1):104–120. (Zitiert auf Seite [16](#).)
- Fukuoka, Y., Kimura, H., und Cohen, A. (2003). Adaptive dynamic walking of a quadruped robot on irregular terrain based on biological concepts. *Int. J. of Robotics Research*, 22(3-4):187–202. (Zitiert auf Seite [134](#).)
- Full, R., Autumn, K., Chung, J., und Ahn, A. (1998a). Rapid negotiation of rough terrain by the death-head cockroach. *American Zoologist*, 38:81A. (Zitiert auf den Seiten [20](#) und [134](#).)
- Full, R., Blickhan, R., und Ting, L. (1991). Leg design in hexapedal runners. *Journal of Experimental Biology*, 158:369–390. (Zitiert auf Seite [112](#).)
- Full, R., Kubow, T., Schmitt, J., Holmes, P., und Koditschek, D. (2002). Quantifying dynamic stability and maneuverability in legged locomotion. *Integrative and Comparative Biology*, 42:149–157. (Zitiert auf den Seiten [1](#), [20](#) und [134](#).)
- Full, R., Stokes, D., Ahn, A. N., und Josephson, R. (1998b). Energy absorption during running by leg muscles in a cockroach. *Journal of Experimental Biology*, 201:997–1012. (Zitiert auf Seite [135](#).)
- Full, R. und Tu, M. (1991). Mechanics of a rapid running insect: two-, four-, and six-legged locomotion. *Journal of Experimental Biology*, 156:215–231. (Zitiert auf den Seiten [18](#), [75](#), [111](#) und [112](#).)
- Full, R. und Tullis, A. (1990). Energetics of ascent: insects on inclines. *Journal of Experimental Biology*, 149:307–317. (Zitiert auf Seite [3](#).)
- Full, R., Yamauchi, A., und Jindrich, D. (1995). Maximum single leg force production: cockroaches righting on photoelastic gelatin. *Journal of Experimental Biology*, 198:2441–2452. (Zitiert auf Seite [105](#).)
- Full, R. J. (1997). *Handbook of physiology- comparative physiology*, volume 2, chapter Invertebrate locomotor systems, pages 853–930.

- Bethesda, MD: The American Physiological Society. (Zitiert auf Seite 1.)
- Full, R. J. und Koditschek, D. E. (1999). Templates and anchors: Neuromechanical hypotheses of legged locomotion on land. *Journal of Experimental Biology*, 202(23):3325–3332. (Zitiert auf den Seiten 18 und 21.)
- Fuller, K. N. G. und Tabor, D. (1975). The effect of surface roughness on the adhesion of elastic solids. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Mathematical and Physical Sciences*, 345(1642):327–342. (Zitiert auf den Seiten 9 und 12.)
- Gao, H., Wang, X., Yao, H., Gorb, S., und Arzt, E. (2005). Mechanics of hierarchical adhesion structures of geckos. *Mechanics of Materials*, 37(2-3):275–285. (Zitiert auf den Seiten 5, 11 und 22.)
- Gao, H. und Yao, H. (2004). Shape insensitive optimal adhesion of nanoscale fibrillar structures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(21):7851–7856. (Zitiert auf Seite 115.)
- Gaume, L., Gorb, S., und Rowe, N. (2002). Function of epidermal surfaces in the trapping efficiency of *Nepenthes alata* pitchers. *New Phytologist*, 156(3):479–489. (Zitiert auf Seite 3.)
- Gaume, L., Perret, P., Gorb, E., Gorb, S., Labat, J.-J., und Rowe, N. (2004). How do plant waxes cause flies to slide? experimental tests of wax-based trapping mechanisms in three pitfall carnivorous plants. *Arthropod Structure & Development*, 33:103–111. (Zitiert auf Seite 3.)
- Gay, C. (2002). Stickiness - some fundamentals of adhesion. *Integrative and Comparative Biology*, 42:1123–1126. (Zitiert auf Seite 11.)
- Gay, C. und Leibler, L. (1999). Theory of tackiness. *Physical Review Letters*, 82(5):936–939. (Zitiert auf Seite 11.)
- Ge, L., Sethi, S., Ci, L., Ajayan, P. M., und Dhinojwala, A. (2007). Carbon nanotube-based synthetic gecko tapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(26):10792–10795. (Zitiert auf den Seiten 22 und 135.)
- Geim, A., Dubonos, S., Grigorieva, I., Novoselov, K., Zhukov, A., und Shapoval, S. (2003). Microfabricated adhesive mimicking gecko foot-hair. *Nature Materials*, 2(7):461–463. (Zitiert auf den Seiten 11, 22 und 135.)

- Gent, A. N. und Kaang, S. Y. (1987). Effect of peel angle upon peel force. *The Journal of Adhesion*, 24(2-4):173–181. (Zitiert auf den Seiten 89 und 132.)
- Ghasi-Bayat, A. und Hasenfuss, I. (1980). Zur Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit der Tarsalen Haftlappen bei den Pentatomidae (Heteroptera). *Zoologischer Anzeiger*, 204(1-2):13–18. (Zitiert auf Seite 68.)
- Gillett, J. und Wigglesworth, V. (1932). The climbing organ of an insect, *rhodnius prolixus* (hemiptera, reduviidae). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 111:364–376. (Zitiert auf Seite 16.)
- Gladun, D. und Gumovsky, A. (2006). The pretarsus in Chalcidoidea (Hymenoptera Parasitica): functional morphology and possible phylogenetic implications. *Zoologica Scripta* 35, 6:607–626. (Zitiert auf Seite 67.)
- Glassmaker, N. J., Jagota, A., Hui, C.-Y., Noderer, W. L., und Chaudhury, M. K. (2007). Biologically inspired crack trapping for enhanced adhesion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(26):10786–10791. (Zitiert auf den Seiten 22 und 135.)
- Glassmaker, N.J. and Himeno, T. und Hui, C.-Y. and Kim, J. (2004). Design of biomimetic fibrillar interfaces: 1. making contact. *Journal of The Royal Society Interface*, 1(1):23–33. (Zitiert auf Seite 135.)
- Gnatzy, W. und Hustert, R. (1989). *Cricket Behaviour and Neurobiology*, chapter Mechanoreceptors in behaviour, pages 198–226. Ithaca, London: Cornell University Press. (Zitiert auf Seite 69.)
- Goel, S. C. . (1972). Notes on the structure of the unguitactor plate in Heteroptera (Hemiptera). *Journal of Entomology Series A*, 46:167–173. (Zitiert auf den Seiten 7 und 8.)
- Goldman, D. I., Chen, T. S., Dudek, D. M., und Full, R. J. (2006). Dynamics of rapid vertical climbing in cockroaches reveals a template. *The Journal of Experimental Biology*, 209:2990–3000. (Zitiert auf Seite 112.)
- Gorb, E. V. und Gorb, S. N. (2002). Attachment ability of the beetle *Chrysolina fastuosa* on various plant surfaces. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 105:13–28. (Zitiert auf Seite 5.)
- Gorb, S. (1998). The design of the fly adhesive pad: distal tenent setae are adapted to the delivery of an adhesive secretion. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 265:747–752. (Zitiert auf den Seiten 12 und 68.)

- Gorb, S. (2001). *Attachment devices of insect cuticle*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston. (Zitiert auf den Seiten [13](#), [15](#), [16](#) und [18](#).)
- Gorb, S. (2004). The jumping mechanism of cicada *Cercopis vulnerata* (Auchenorrhyncha, Cercopidae): skeleton-muscle organisation, frictional surfaces, and inverse-kinematic model of leg movements. *Arthropod Structure & Development*, 33(3):201–220. (Zitiert auf den Seiten [68](#) und [76](#).)
- Gorb, S., Jiao, Y., und Scherge, M. (2000). Ultrastructural architecture and mechanical properties of attachment pads in *Tettigonia viridissima* (Orthoptera Tettigoniidae). *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 186:821–831. (Zitiert auf den Seiten [9](#), [11](#), [12](#), [17](#), [72](#), [115](#) und [116](#).)
- Gorb, S. und Scherge, M. (2000). Biological microtribology: anisotropy in frictional forces of orthopteran attachment pads reflects the ultrastructure of a highly deformable material. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 267:1239–1244. (Zitiert auf den Seiten [73](#) und [136](#).)
- Gorb, S. N. (1996). Design of insect unguitactor apparatus. *Journal of Morphology*, 230(2):219–230. (Zitiert auf den Seiten [7](#), [8](#), [37](#) und [41](#).)
- Gorb, S. N. und Beutel, R. G. (2001). Evolution of locomotory attachment pads of hexapods. *Naturwissenschaften*, 88(12):530–534. (Zitiert auf Seite [3](#).)
- Gordon, D. M. (1991). Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. *The American Naturalist*, 138(2):379–411. (Zitiert auf Seite [59](#).)
- Goyret, J. und Raguso, R. A. (2006). The role of mechanosensory input in flower handling efficiency and learning by *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology*, 209:1585–1593. (Zitiert auf Seite [69](#).)
- Graham, D. (1985). Pattern and control of walking in insects. *Advances in Insect Physiology*, 18:31–140. (Zitiert auf Seite [125](#).)
- Grant, I. (1996). Particle image velocimetry: a review. *Proceedings of the Institution of Mechanical Engineers. Part C*, 211:55–76. (Zitiert auf Seite [106](#).)

- Green und Alberch (1981). Interdigital webbing and skin morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. *Journal of Morphology*, 170:273–282. (Zitiert auf Seite 16.)
- Green, D. und Simon, M. (1986). Digital microstructure in ecologically diverse sympatric microhylid frogs, genera *Cophixalus* and *Sphenophryne* (amphibia : Anura), from Papua New Guinea. *Aust. J. Zool.*, 34:135–145. (Zitiert auf Seite 12.)
- Greenwood, J. (2004). The theory of viscoelastic crack propagation and healing. *Journal of Physics D- Applied Physics*, 37(18):2557–2569. (Zitiert auf Seite 115.)
- Griffith, A. A. (1921). The phenomena of rupture and flow in solids. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. A*, 221:163. (Zitiert auf Seite 115.)
- Gronenberg, W. (1996). Fast actions in small animals: springs and click mechanisms. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 178(6):727–734. (Zitiert auf Seite 76.)
- Gronenberg, W., Paul, J., Just, S., und Hölldobler, B. (1997). Mandible muscle fibers in ants: Fast or powerful? *Cell & Tissue Research*, 289(2):347–361. (Zitiert auf Seite 76.)
- Grote, J. R. (1981). The effect of load on locomotion in crayfish. *Journal of Experimental Biology*, 92:277–288. (Zitiert auf Seite 127.)
- Haas, F. und Gorb, S. (2004). Evolution of locomotory attachment pads in the dermaptera (insecta). *Arthropod Structure & Development*, 33:45–66. (Zitiert auf Seite 3.)
- Haase, A. . (1900). Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Haftlappen bei den Geckotiden. *Archiv für Naturgeschichte*, 66:321–345. (Zitiert auf Seite 14.)
- Hanna, G. und Barnes, W. (1991). Adhesion and detachment of the toe pads of tree frogs. *Journal of Experimental Biology*, 155:103–125. (Zitiert auf den Seiten 12, 15, 73, 76, 112, 132 und 136.)
- Hansen, W. R. und Autumn, K. (2005). Evidence for self-cleaning in gecko setae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, pages 385–389. (Zitiert auf den Seiten 22 und 113.)

- Harris, J. (1978). A photoelastic substrate technique for dynamic measurements of forces exerted by moving organisms. *Journal of Microscopy*, 114:219–228. (Zitiert auf Seite 105.)
- Harris, J. und Ghiradella, H. (1980). The forces exerted on the substrate by walking and stationary crickets. *Journal of Experimental Biology*, 85:263–279. (Zitiert auf Seite 111.)
- Hasenfuss, I. (1977). Die Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit bei Insekten. *Zoomorphologie*, 87:51–64. (Zitiert auf Seite 68.)
- Hasenfuss, I. (1999). The adhesive devices in larvae of Lepidoptera (Insecta, Pterygota). *Zoomorphology*, 119:143–162. (Zitiert auf Seite 28.)
- Heitler, W. J. (1974). The locust jump. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 89(1):93–104. (Zitiert auf den Seiten 21 und 76.)
- Heming, B. (1971). Functional morphology of the thysanopteran pretarsus. *Canadian Journal of Zoology*, 49:91–108. (Zitiert auf Seite 6.)
- Hepworth, J. (1854). On the structure of the foot of the fly. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 2:158–163. (Zitiert auf Seite 14.)
- Herreid, C. F. und Full, R. J. (1986). Energetics of Hermit crabs during locomotion: the cost of carrying a shell. *Journal of Experimental Biology*, 120:297–308. (Zitiert auf den Seiten 59 und 127.)
- Hertz, H. (1881). Über den Kontakt elastischer Körper. *Journal für Reine und Angewandte Mathematik*, 92:156–171. (Zitiert auf den Seiten 17 und 62.)
- Hiemenz, P. C. (1977). *Principles of colloid and surface chemistry*. New York: Marcel Dekker. (Zitiert auf Seite 15.)
- Higham, T. E. und Jayne, B. C. (2004). Locomotion of lizards on inclines and perches: hindlimb kinematics of an arboreal specialist and a terrestrial generalist. *The Journal of Experimental Biology*, 207:233–248. (Zitiert auf den Seiten 2 und 125.)
- Hill, A. V. (1950). The dimensions of animals and their muscular dynamics. *Sci. Prog.*, 38:209–230. (Zitiert auf Seite 125.)
- Hiller, U. (1968). Untersuchungen zum Feinbau und zur Funktion der Haftborsten von Reptilien. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 62:307–362. (Zitiert auf Seite 12.)

- Hilmen, M. und Simon, M. (1976). *Cell motility. Book A. Motility, muscle and non-muscle cells.*, chapter Motility and the structure of bacterial flagella, pages 35–46. Cold Spring Harbor Conf, on Cell Proliferation. Vol. 3. Cold Spring Harbor Laboratory, N.Y. (Zitiert auf Seite 1.)
- Hirasaki, E., Kumakura, H., und Matano, S. (2000). Biomechanical analysis of vertical climbing in the spider monkey and the japanese macaque. *American Journal of Physical Anthropology*, 113:455–472. (Zitiert auf den Seiten 3 und 128.)
- Hölldobler, B. und Wilson, E. O. (1977a). Weaver ants: social establishment and maintenance of territory. *Science*, 195:900–902. (Zitiert auf Seite 25.)
- Hölldobler, B. und Wilson, E. O. (1978). The multiple recruitment systems of the african weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3:19–60. (Zitiert auf Seite 25.)
- Hölldobler, B. und Wilson, E. O. (1983). The evolution of communal nest-weaving in ants. *American Scientist*, 71:490–499. (Zitiert auf Seite 25.)
- Hölldobler, B. und Wilson, E. O. (1990). *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge Massachusetts. (Zitiert auf den Seiten 6, 27 und 73.)
- Hölldobler, B. K. und Wilson, E. O. (1977b). Weaver ants. *Scientific American*, 237(6):146–154. (Zitiert auf den Seiten 25, 26 und 27.)
- Höltje, M. und Hustert, R. (2003). Rapid mechano-sensory pathways code leg impact and elicit very rapid reflexes in insects. *Journal of Experimental Biology*, 206:2715–2724. (Zitiert auf den Seiten 21 und 56.)
- Hof, A., Gazendam, M., und Sinke, W. (2005). The condition for dynamic stability. *Journal of Biomechanics*, 38:1–8. (Zitiert auf den Seiten 75 und 126.)
- Holloway, P. (1969a). Chemistry of leaf waxes in relation to wetting. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 20:124–128. (Zitiert auf Seite 14.)
- Holloway, P. (1969b). The effects of superficial wax on leaf wettability. *Annals of Applied Biology*, 63:145–153. (Zitiert auf Seite 14.)

- Holway, R. (1935). Preliminary note on the structure of the pretarsus and its possible phylogenetic significance. *Psyche*, 42:1–24. (Zitiert auf Seite 6.)
- Homann, H. (1957). Haften Spinnen an einer Wasserhaut? *Naturwissenschaften*, 44:318–319. (Zitiert auf Seite 22.)
- Hooke, R. (1665). *Micrographia: Some Physiological Descriptions of Minute Bodies Made by Magnifying Glasses with Observations and Inquiries Thereupon*. John Martyn and James Allestry (London). (Zitiert auf Seite 14.)
- Hora, S. L. (1923). The adhesive apparatus on the toes of certain geckos and tree frogs. *Journal of the Proceedings of the Asiatic Society*, 9:137–145. (Zitiert auf Seite 16.)
- Horn, R. N. V. (1972). Structural adaptations to climbing in the gibbon hand. *American Anthropologist, New Series*, 74(3):326–334. (Zitiert auf Seite 3.)
- Huard, S. (1997). *Polarization of Light*. John Wiley & Sons, New York. (Zitiert auf Seite 105.)
- Huber, G., Gorb, S. N., Spolenak, R., und Arzt, E. (2005). Resolving the nanoscale adhesion of individual gecko spatulae by atomic force microscopy. *Biology Letters*, 1:2–4. (Zitiert auf den Seiten 89 und 113.)
- Huey, R. B. und Hertz, P. E. (1982). Effects of body size and slope on sprint speed of a lizard *Stellio (Agama) stellio*. *Journal of Experimental Biology*, 97:401–409. (Zitiert auf Seite 125.)
- Hughes, G. M. (1951). The coordination of insect movements: I. the walking movements of insects. *Journal of Experimental Biology*, 29(2):267–285. (Zitiert auf Seite 125.)
- Hui, C.-Y. and Glassmaker, N. J., Tang, T., und Jagota, A. (2004). Design of biomimetic fibrillar interfaces: 2. mechanics of enhanced adhesion. *Journal of The Royal Society Interface*, 1(1):35–48. (Zitiert auf Seite 135.)
- Irschick, D. J., Austin, C. C., Petren, K., Fisher, R. N., Losos, J. B., und Ellers, O. (1996). A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 59(1):21–35. (Zitiert auf Seite 4.)
- Irschick, D. J. und Jayne, B. C. (1998). Effects of incline on speed, acceleration, body posture and hindlimb kinematics in two species of



- lizard *Callisaurus draconoides* and *Uma scoparia*. *Journal of Experimental Biology*, 201(2):273–287. (Zitiert auf den Seiten 2 und 125.)
- Irschick, D. J., Vanhooydonck, B., Herrel, A., und Andronescu, A. (2003). Effects of loading and size on maximum power output and gait characteristics in geckos. *Journal of Experimental Biology*, 206(22):3923–3934. (Zitiert auf Seite 125.)
- Ishii, S. (1987). Adhesion of a leaf-feeding ladybird *Epilachna vigintioctomaculata* (Coleoptera, Coccinellidae) on a vertically smooth surface. *Applied Entomology and Zoology*, 22(2):222–228. (Zitiert auf den Seiten 12 und 13.)
- Isidoro, N., Solinas, M., Baur, R., Roessingh, P., und Staedler, E. (1994). Ultrastructure of a tarsal sensillum of *Delia radicum* L. (Diptera: Anthomyiidae) sensitive to important host-plant compounds. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 23(2):115–125. (Zitiert auf Seite 18.)
- Israelachvili, J. (1992). *Intermolecular and surface forces*. Academic Press, London. (Zitiert auf Seite 15.)
- Jackson, A. P. (1988). The peeling of surgical pressure-sensitive adhesives at different angles. *Journal of Materials Science Letters*, 7(12):1368–1370. (Zitiert auf den Seiten 89 und 132.)
- Jander, J. P. (1985). *Insect Locomotion*, chapter Mechanical stability of stick insects when walking around curves, page 33–42. Paul Parey, Hamburg. (Zitiert auf Seite 126.)
- Jarau, S., Hrnčir, M., Zucchi, R., und Barth, F. G. (2005). Morphology and structure of the tarsal glands of the stingless bee *Melipona seminigra*. *Naturwissenschaften*, 92(3):147–150. (Zitiert auf Seite 13.)
- Jayne, B. C. und Irschick, D. J. (1999). Effects of incline and speed on the three-dimensional hindlimb kinematics of a generalized iguanian lizard (*Dipsosaurus dorsalis*). *The Journal of Experimental Biology*, 202:143–159. (Zitiert auf den Seiten 2 und 125.)
- Jetter, R. und Riederer, M. (1996). Cuticular waxes from the leaves and fruit capsules of eight papaveraceae species. *Canadian Journal of Botany*, 74:419–430. (Zitiert auf Seite 14.)
- Jindrich, D. und Full, R. (1999). Many-legged maneuverability: dynamics of turning in hexapods. *Journal of Experimental Biology*, 202:1603–1623. (Zitiert auf den Seiten 20, 75, 76, 105 und 135.)

- Jindrich, D. und Full, R. (2002). Dynamic stabilization of rapid hexapedal locomotion. *Journal of Experimental Biology*, 205(Pt 18):2803–2823. (Zitiert auf den Seiten [20](#), [75](#), [76](#) und [135](#).)
- Johnson, K., Kendall, K., und Roberts, A. (1971). Surface energy and the contact of elastic solids. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Mathematical and Physical Sciences*, 324(1558):301–313. (Zitiert auf den Seiten [17](#), [62](#) und [77](#).)
- Josens, R. und Roces, F. (2000). Foraging in the ant *Camponotus mus*: nectar-intake rate and crop filling depend on colony starvation. *Journal of Insect Physiology*, 46:1103–1110. (Zitiert auf Seite [59](#).)
- Jungers, W. und Stern, J. J. (1980). Telemetered electromyography of forelimb muscle chains in gibbons (*Hylobates lar*). *Science*, 208:617–619. (Zitiert auf Seite [3](#).)
- Juniper, B. E. und Burras, J. (1962). How pitcher plants trap insects. *New Scientist*, 269:75–77. (Zitiert auf Seite [3](#).)
- Kaelble, D. (1960). Theory and analysis of peel adhesion: Bond stresses and distributions. *Transactions of the Society of Rheology*, 4:45–73. (Zitiert auf den Seiten [89](#) und [115](#).)
- Kaelble, D. (1965). Peel adhesion: Micro-fracture mechanics of interfacial unbonding of polymers. *Transactions of the Society of Rheology*, 9:2:135–163. (Zitiert auf Seite [105](#).)
- Kaliyamoorthy, S., Quinn, R. D., und Zill, S. N. (2005). Force sensors in hexapod locomotion. *The International Journal of Robotics Research*, 24(7):563 – 57. (Zitiert auf Seite [18](#).)
- Kendall, K. (1971). The adhesion and surface energy of elastic solids. *J. Phys. D: Appl. Phys.*, 4:1186–1195. (Zitiert auf Seite [79](#).)
- Kendall, K. (1973). The shapes of peeling solid films. *Journal of Adhesion*, 5:105–117. (Zitiert auf den Seiten [79](#) und [89](#).)
- Kendall, K. (1975). Thin-film peeling-the elastic term. *Journal of Physics D: Applied Physics*, 8(13):1449–1452. (Zitiert auf den Seiten [17](#), [90](#), [99](#) und [132](#).)
- Kendall, M. (1970). The anatomy of the tarsi of *Schistocerca gregaria* Forskal. *Cell and Tissue Research*, 109:112–137. (Zitiert auf den Seiten [11](#), [18](#), [20](#) und [116](#).)

- Kesel, A., Martin, A., und Seidl, T. (2003). Adhesion measurements on the attachment devices of the jumping spider *Evarcha arcuata*. *Journal of Experimental Biology*, 206(Pt 16):2733–2738. (Zitiert auf Seite 12.)
- Kesel, A. B., Martin, A., und Seidl, T. (2004). Getting a grip on spider attachment: an AFM approach to microstructure adhesion in arthropods. *Smart Materials and Structures*, 13:512–518. (Zitiert auf Seite 7.)
- Kevan, P. G. und Lane, M. A. (1985). Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 82(14):4750–4752. (Zitiert auf Seite 69.)
- Khongtong, S. und Ferguson, G. (2002). A smart adhesive joint: entropic control of adhesion at a polymer/metal interface. *Journal of the American Chemical Society*, 124:7254–7255. (Zitiert auf Seite 22.)
- Kier, W. und Smith, A. (1990). The morphology and mechanics of octopus suckers. *Biological Bulletin of marine Biology Laboratories, Woods Hole*, 178:126–136. (Zitiert auf Seite 16.)
- Kim, S., Asbeck, A., Cutkosky, M., und Provancher, W. (2005). Spinybotii: Climbing hard walls with compliant microspines. In *International Conference on Advanced Robotics (ICAR), Seattle, Washington*. (Zitiert auf Seite 22.)
- Kimura, H. und Fukuoka, Y. (2000). Adaptive dynamic walking of the quadruped on irregular terrain - autonomous adaptation using neural system model. In *International Conference on Robotics & Automation*. Proceedings of the 2000 IEEE, San Francisco, CA. (Zitiert auf Seite 19.)
- Kimura, H., Fukuoka, Y., und Konaga, K. (2001). Adaptive dynamic walking of a quadruped robot using a neural system model. *Advanced Robotics*, 15(8):859–878. (Zitiert auf den Seiten 19, 23 und 134.)
- Kingsley, D. A. (2005). *A cockroach inspired robot with artificial muscles*. PhD thesis, Department of Mechanical and Aerospace Engineering Case Western Reserve University. (Zitiert auf Seite 134.)
- Kinloch, A. (1987). *Adhesion and adhesives: science and technology*. Chapman & Hall, New York. (Zitiert auf Seite 22.)
- Kinloch, A. J., Lau, C. C., und Williams, J. G. (1994). The peeling of flexible laminates. *International Journal of Fracture*, 66:45–70. (Zitiert auf den Seiten 89 und 132.)

- Kirby, W. und Spence, W. (1856). *An introduction to entomology, or, Elements of the natural history of insects : comprising an account of noxious and useful insects, of their metamorphoses, food, stratagems, habitations, societies, motions, noises, hybernation, instinct, etc., etc.*, volume 2. London: Longman, Brown, Green and Longmans, deutsche ausgabe edition. (Zitiert auf Seite [14.](#))
- Knoll, F. (1926). Die Arum-Blütenstände und ihre Besucher (Insekten und Blumen | V). *Abhandlungen der Zoologischen- Botanischen Gesellschaft Wien*, 12:379–481. (Zitiert auf Seite [3.](#))
- Knoll, F. (1930). Über Pollenkitt und Bestäubungsart. *Zeitschrift für Botanik*, 23:609–675. (Zitiert auf Seite [3.](#))
- Koditschek, D. E., Full, R. J., und Buehler, M. (2004). Mechanical aspects of legged locomotion control. *Arthropod Structure & Development*, 33(3):251–272. (Zitiert auf den Seiten [18](#), [21](#) und [23.](#))
- Koehl, M. (2003). Physical modelling in biomechanics. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 358(1437):1589–1596. (Zitiert auf Seite [22.](#))
- Kohlsdorf, T., Jr., T. G., und Navas, C. A. (2001). Limb and tail lengths in relation to substrate usage in tropidurus lizards. *Journal of Morpholog*, 248(2):151–164. (Zitiert auf Seite [3.](#))
- Kölsch, G. (2000). The ultrastructure of glands and the production and function of the secretion in the adhesive capture apparatus of Stenus species (Coleoptera : Staphylinidae). *Canadian Journal of Zoology- Revue Canadienne De Zoologie*, 78(3):465–475. (Zitiert auf Seite [68.](#))
- Kölsch, G. und Betz, O. (1998). Ultrastructure and function of the adhesion-capture apparatus of stenus species (coleoptera, staphylinidae). *Zoomorphology*, 118(4):263–277. (Zitiert auf Seite [12.](#))
- Kosaki, A. and Yamaoka, R. (1996). Chemical composition of footprints and cuticula lipids of three species of lady beetles. *Japanese Journal of Applied Entomology*, 40:47–53. (Zitiert auf Seite [13.](#))
- Kram, R. (1996). Inexpensive load carrying by rhinoceros beetles. *Journal of Experimental Biology*, 199(3):609–612. (Zitiert auf Seite [59.](#))
- Kram, R., Wong, B., und Full, R. (1997). Three-dimensional kinematics and limb kinetic energy of running cockroaches. *Journal of Experimental Biology*, 200:1919–1929. (Zitiert auf Seite [30.](#))

- Kubow, T. M. und Full, R. J. (1999). The role of the mechanical system in control: A hypothesis of self-stabilization in hexapedal runners. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B*, 354(1385):849–861. (Zitiert auf den Seiten [20](#), [22](#) und [76](#).)
- Kumar, V. und Waldron, K. (1990). Adaptive gait control for a walking robot. *Journal of Robotics System*, 6(1):243–276. (Zitiert auf Seite [134](#).)
- LaBarbera, M. (1983). Why the wheels won't go. *The American Naturalist*, 121(3):395–408. (Zitiert auf Seite [1](#).)
- Lammers, A. R. und Biknevicius, A. R. (2004). The biodynamics of arboreal locomotion: the effects of substrate diameter on locomotor kinetics in the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*). *The Journal of Experimental Biology*, 207:4325–4336. (Zitiert auf Seite [2](#).)
- Langer, M. G., Ruppertsberg, J. P., und Gorb, S. (2004). Adhesion forces measured at the level of a terminal plate of the fly's seta. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1554):2209–15. (Zitiert auf Seite [15](#).)
- Larsen, G., Frazier, S., Fish, S., und Zill, S. (1995). Effects of load inversion in cockroach walking. *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 176:229–238. (Zitiert auf den Seiten [111](#), [125](#) und [126](#).)
- Larsen, G., Frazier, S., und Zill, S. (1997). The tarso-pretarsal chordotonal organ as an element in cockroach walking. *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 180(6):683–700. (Zitiert auf den Seiten [18](#) und [20](#).)
- Laurent, G. und Hustert, R. (1988). Motor neuronal receptive fields delimit patterns of motor activity during locomotion of the locust. *The Journal of Neuroscience*, 8(11):4349–4388. (Zitiert auf den Seiten [56](#), [76](#) und [83](#).)
- Lee, T.-T., Liao, C.-M., und Chen, T. (1988). On the stability properties of hexapod tripod gait. *Journal of Robotics and Automation*, 4(4):427–434. (Zitiert auf Seite [128](#).)
- Lees, A. und Hardie, J. (1988). The organs of adhesion in the aphid *megoura viciae*. *Journal of Experimental Biology*, 136:209–228. (Zitiert auf den Seiten [6](#) und [69](#).)

- Lemelin, P. und Schmitt, D. (2007). *Primate Origins: Adaptations and Evolution*, chapter Origins of Grasping and Locomotor Adaptations in Primates: Comparative and Experimental Approaches Using an Opossum Model, pages 329–380. Springer US. (Zitiert auf Seite 3.)
- Lensky, Y., Cassier, P., Finkel, A., Delorme-Joulie, C., und Levinsohn, M. (1985). The fine structure of the tarsal glands of the honeybee *Apis mellifera* L (hymenoptera). *Cell and Tissue Research*, 240(1):153–158. (Zitiert auf Seite 12.)
- Lensky, Y., Cassier, P., Finkel, A., Teeshbee, A., Schlesinger, R., Delorme-Joulie, C., und Levinsohn, M. (1984). The tarsal glands of the honeybee *Apis mellifera* L., queens, workers and drones (Hymenoptera, Apidae). II. Biological effect. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 6(3):167–175. (Zitiert auf Seite 12.)
- Lighton, J., Bartholomew, G., und Feener, D.H., J. (1987). Energetics of locomotion and load carriage and a model of the energy cost of foraging in the leaf-cutting ant *Atta colombica* Guer. *Physiological Zoology*, 60:524 – 537. (Zitiert auf den Seiten 59 und 126.)
- Lighton, J., Weier, J., und Feener, D. (1993). The energetics of locomotion and load carriage in the desert harvester ant *Pogonomyrmex rugosus*. *Journal of Experimental Biology*, 181:49–61. (Zitiert auf Seite 126.)
- Lipp, A., Wolf, H., und Lehmann, F.-O. (2005). Walking on inclines: energetics of locomotion in the ant *Camponotus*. *Journal of Experimental Biology*, 208(4):707–719. (Zitiert auf den Seiten 3, 59 und 125.)
- Liu, T. P. und Peng, Y.-S. C. (1990). Scanning electron microscopic observation of the pretarsal suckers of the honey-bee ectoparasite, *Varroa jacobsoni* (Gamasida: Dermanyssina). *Experimental and Applied Acarology*, 8(1-2):105–114. (Zitiert auf Seite 16.)
- Losos, J. B. und Sinervo, B. (1989). The effect of morphology and perch diameter on sprint performance of anolis lizards. *Journal of Experimental Biology*, 145:23–30. (Zitiert auf Seite 3.)
- Lutz, F. E. (1929). Observations on leaf-cutting ants. *Am. Museum Novitates*, 388:1–21. (Zitiert auf den Seiten 6, 59 und 128.)
- Machin, K. E. und Pringle, J. W. S. (1959). The physiology of insect fibrillar muscle. ii. mechanical properties of a beetle flight muscle. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 151(943):204–225. (Zitiert auf Seite 75.)

- MacLellan, M. J. und Patla, A. E. (2006). Adaptations of walking pattern on a compliant surface to regulate dynamic stability. *Experimental Brain Research*, 173(3):521–530. (Zitiert auf Seite 127.)
- Maderson, P. (1964). Keratinized epidermal derivatives as an aid to climbing in gekkonid lizards. *Nature*, 203:780–781. (Zitiert auf Seite 16.)
- Mahendra, B. (1941). Contributions to the bionomics, anatomy, reproduction and development of the Indian house-gecko, *Hemidactylus aviviridis* Rüppel. Part II. The problem of locomotion. *Proceedings of the Indian Academy of Science*, 13:288–306. (Zitiert auf den Seiten 16 und 70.)
- Martin, J. T. und Juniper, B. (1970). *The cuticle of plants*. St. Martin's Press, New York. (Zitiert auf den Seiten 3 und 13.)
- Martin, P. E. und Nelson, R. C. (1986). The effect of carried loads on the walking patterns of men and women. *Ergonomics*, 29(10):1191–1202. (Zitiert auf Seite 127.)
- Maruyama, K., Matsubara, S., Natori, R., Nonomura, Y., Kimura, S., Ohashi, K., Murakami, F., Handa, S., und Eguchi, G. (1977). Connectin, an elastic protein of muscle. characterisation and function. *J. Biochem., Tokyo*, 82:317–337. (Zitiert auf Seite 72.)
- McCann, F. V. und Boettiger, E. G. (1961). Studies on the flight mechanism of insects. *The Journal of General Physiology*, 45:125–142. (Zitiert auf Seite 27.)
- McEwan, A. D. und Taylor, G. I. (1966). The peeling of a flexible strip attached by a viscous adhesive. *Journal of Fluid Mechanics Digital Archive*, 26:1–15. (Zitiert auf Seite 132.)
- McGonigle, D. F., Jacksona, C., und Davidson, J. L. (2002). Triboelectrification of houseflies (*Musca domestica* L.) walking on synthetic dielectric surfaces. *Journal of Electrostatics*, 54:167–177. (Zitiert auf Seite 16.)
- Mennitto, G. und Buehler, M. (1996). Carl: A compliant articulated robot leg for dynamic locomotion. *Journal of Robotics and Autonomous Systems*, 8:337–344. (Zitiert auf Seite 134.)
- Menon, C., Murphy, M., und Sitti, M. (2004). Gecko inspired surface climbing robots. In *International Conference on Robotics and Biomimetics*

- (*ROBIO 2004*), number 22-26, pages 431– 436. (Zitiert auf den Seiten [22](#) und [134](#).)
- Meshkov, Y. Y. (2005). Griffith energy criterion in the fracture micro-and macromechanics of brittle bodies. *Metal Science and Heat Treatment*, 38:28–32. (Zitiert auf Seite [115](#).)
- Meyhoefer, R., Casas, J., und Dorn, S. (1997). Mechano- and chemoreceptors and their possible role in host location behavior of *Sympiesis sericeicornis* (Hymenoptera: Eulophidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 90(2):208–219. (Zitiert auf Seite [20](#).)
- Mizutani, K., Egashira, K., Toukai, T., und Ogushi, J. (2006). Adhesive force of a spider mite, *Tetranychus urticae*, to a flat smooth surface. *JSME International Journal Series C*, 49(2):539–544. (Zitiert auf den Seiten [12](#) und [22](#).)
- Müller-Wilm, U., Cruse, H., Eltze, J., Dean, J., Weidemann, H.-J., und Pfeiffer, F. (1992). Kinematic model of a stick insect as an example of a six-legged walking system. *Adaptive Behavior*, 1(2):155–169. (Zitiert auf Seite [22](#).)
- Morita, T. und Sugano, S. (1995). Design and development of a new robot joint using a mechanical impedance adjuster. In *IEEE International Conference on Robotics and Automation*, volume 3, pages 2469–2475, Nagoya, Japan. (Zitiert auf Seite [134](#).)
- Nachtigall, W. (1974). *Biological mechanisms of attachment*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. (Zitiert auf den Seiten [6](#), [15](#) und [133](#).)
- Nachtigall, W. (2000). *Biomechanik: Grundlagen, Beispiele, Übungen*. Vieweg, Braunschweig. (Zitiert auf Seite [133](#).)
- Nachtigall, W. (2002). *Bionik: Grundlagen und Beispiele für Ingenieure und Naturwissenschaftler*. 2. Springer Verlag, Germany. (Zitiert auf Seite [133](#).)
- Neff, D., Frazier, S. F., Quimby, L., Wang, R.-T., und Zill, S. (2000). Identification of resilin in the leg of cockroach, *periplaneta americana*: confirmation by a simple method using pH dependence of UV fluorescence. *Arthropod Structure and Development*, 29:75–83. (Zitiert auf Seite [8](#).)
- Neinhuis, C. und Barthlott, W. (1997). Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. *Annals of Botany (London)*, 79(6):667–677. (Zitiert auf den Seiten [13](#) und [14](#).)



- Nelson, G., Quinn, R., Bachmann, R., Flannigan, W., Ritzmann, R., und Watson, J. (1997). Design and simulation of a cockroach-like hexapod robot. In *IEEE International Conference on Robotics and Automation*, volume 2, pages 1106–1111. (Zitiert auf Seite [135](#).)
- Newby, B. M. Z. und Chaudhury, M. K. (1997). Effect of interfacial slippage on viscoelastic adhesion. *Langmuir*, 13(6):1805–1809. (Zitiert auf Seite [90](#).)
- Newby, B. M. Z. und Chaudhury, M. K. (1998). Friction in adhesion. *Langmuir*, 14(17):4865–4872. (Zitiert auf Seite [89](#).)
- Newell, S. und Nastase, A. (1998). Efficiency of insect capture by *Sarracenia purpurea* (Sarraceniaceae), the northern pitcher plant. *American Journal of Botany*, 85:88–91. (Zitiert auf Seite [3](#).)
- Niederegger, S. und Gorb, S. (2003). Tarsal movements in flies during leg attachment and detachment on a smooth substrate. *Journal of Insect Physiology*, 49:611–620. (Zitiert auf den Seiten [7](#), [8](#), [17](#), [67](#), [73](#), [83](#), [110](#), [113](#), [117](#) und [132](#).)
- Niederegger, S., Gorb, S., und Jiao, Y. (2002). Contact behaviour of tenent setae in attachment pads of the blowfly *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae). *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 187:961–970. (Zitiert auf den Seiten [125](#) und [136](#).)
- Niederegger, S. und Gorb, S. N. (2006). Friction and adhesion in the tarsal and metatarsal scopulae of spiders. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 192(11):1223–1232. (Zitiert auf den Seiten [5](#) und [125](#).)
- Nielsen, M. G. (2001). Energetic cost of foraging in the ant *Rhytidoponera aurata* in tropical Australia. *Physiological Entomology*, 26(3):248–253. (Zitiert auf Seite [59](#).)
- Nielsen, M. G. und Baroniurbani, C. (1990). Energetics and foraging behaviour of the european seed harvesting ant *Messor capitatus*. 1. respiratory metabolism and energy consumption of unloaded and loaded workers during locomotion. *Physiological Entomology*, 15(4):441–448. (Zitiert auf Seite [59](#).)
- Noah, J. A., Quimby, L., Frazier, S. F., und Zill, S. N. (2001). Force detection in cockroach walking reconsidered: discharges of proximal tibial campaniform sensilla when body load is altered. *Journal*

- of Comparative Physiology*, 187:769–784. (Zitiert auf den Seiten [18](#) und [20](#).)
- Noble, G. K. und Jaeckle, M. E. (1928). The digital pads of the tree frogs. a study of the phylogenesis of an adaptive structure. *Journal of Morphology*, 45(1):259 – 292. (Zitiert auf Seite [3](#).)
- Norberg, R. Å. (1986). Tree creeper climbing: mechanics, energetics and structural adaptations. *Ornis Scandinavica*, 17(3):191–209. (Zitiert auf Seite [128](#).)
- Northen, M. T. und Turner, K. L. (2005). A batch fabricated biomimetic dry adhesive. *Nanotechnology*, 16:1159–1166. (Zitiert auf den Seiten [11](#) und [135](#).)
- Northen, M. T. und Turner, K. L. (2006). Meso-scale adhesion testing of integrated micro- and nano-scale structures. *Sensors and actuators*, 130(31):583–587. (Zitiert auf Seite [135](#).)
- Oliveira, P., da Silva, A., und Martins, A. (1987a). Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: Ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia*, 74:228–230. (Zitiert auf Seite [59](#).)
- Oliveira, P., Oliveira-Filho, A., und Cintra, R. (1987b). Ant foraging on ant-inhabited *Triplaris* (Polygonaceae) in western Brazil: a field experiment using live termite-baits. *Journal of Tropical Ecology*, 3:193–200. (Zitiert auf Seite [59](#).)
- Oliver, J. A. (1951). “Gliding” in amphibians and reptiles, with a remark on arboreal adaptation in the lizard, *Anolis carolinensis carolinensis* Voigt. *Am. Nat.*, 85:171–176. (Zitiert auf Seite [2](#).)
- Orivel, J., Malherbe, M. C., und Dejean, A. (2001). Relationships between pretarsus morphology and arboreal life in ponerine ants of the genus *Pachycondyla* (Formicidae: Ponerinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94(3):449–456. (Zitiert auf den Seiten [3](#), [6](#) und [131](#).)
- Page, E. B. (1963). Ordered hypotheses for multiple treatments: A significance test for linear ranks. *Journal of the American Statistical Association*, 58:216–230. (Zitiert auf Seite [103](#).)
- Patek, S. N., Baio, J. E., Fisher, B. L., und Suarez, A. V. (2006). Multifunctionality and mechanical origins: Ballistic jaw propulsion in trap-jaw

- ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(34):12787–12792. (Zitiert auf Seite 76.)
- Paul, J. (2001). Mandible movements in ants. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular and Integrative Physiology*, 131(1 SI):7–20. (Zitiert auf den Seiten 21 und 76.)
- Pearson, K. (1976). The control of walking. *Scientific American*, 235(6):72–86. (Zitiert auf Seite 126.)
- Pearson, K. G. (1972). Central programming and reflex control of walking in the cockroach. *Journal of Experimental Biology*, 56(1):173–193. (Zitiert auf den Seiten 19 und 134.)
- Peattie, A. M., Majidi, C., Corder, A., und Full, R. J. (2007). Ancestrally high elastic modulus of gecko setal  $\beta$ -keratin. *J. R. Soc. Interface*, page Published online. (Zitiert auf den Seiten 11 und 22.)
- Peressadko, A. und Gorb, S. N. (2004). When less is more: experimental evidence for tenacity enhancement by division of contact area. *Journal of Adhesion*, 80(4):247–261. (Zitiert auf Seite 135.)
- Persson, B. (2007). Biological adhesion for locomotion: basic principles. *In press*, In press:In press. (Zitiert auf den Seiten 5 und 15.)
- Persson, B. N. J. (1998). On the theory of rubber friction. *Surface Science*, 401(3):445–454. (Zitiert auf Seite 15.)
- Persson, B. N. J. (2001). Theory of rubber friction and contact mechanics. *Journal of Chemical Physics*, 115(8):3840–3861. (Zitiert auf Seite 15.)
- Persson, B. N. J. und Gorb, S. (2003). The effect of surface roughness on the adhesion of elastic plates with application to biological systems. *The Journal of Chemical Physics*, 119(21):11437–11444. (Zitiert auf den Seiten 9, 89 und 113.)
- Pesika, N., Tian, Y., Zhao, B., R., K., Zeng, H., McGuiggan, P., Autumn, K., und Israelachvili, J. (2007). Peel zone model of tape peeling based on the gecko adhesive system. *Journal of Adhesion*, 83(4):383–401. (Zitiert auf den Seiten 89, 90, 91 und 113.)
- Pflüger, H.-J. (1980). The function of hair sensilla on the locust's leg: The role of tibial hairs. *Journal of Experimental Biology*, 87(1):163–175. (Zitiert auf Seite 18.)

- Piau, J.-M., Ravilly, G., und Verdier, C. (2004). Peeling of polydimethylsiloxane adhesives at low velocities: cohesive failure. *Journal of Polymer Science Part B: Polymer Physics*, 43(2):145–157. (Zitiert auf Seite 15.)
- Plateau, F. (1872). Un mot sur le mode d'adhérence des mâles de Dyticides aux femelles, pendant l'acte de l'accouplement. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 15:205. (Zitiert auf Seite 16.)
- Platter, J., Pearman, J., und Barnes, J. (2007). How do tree frogs adhere well to smooth surfaces and yet detach easily when necessary? In Biochemistry, C. und Physiology, editors, *Abstracts of the Annual Main Meeting of the Society for Experimental Biology, Glasgow, Scotland*, volume 146A, page A6.53. (Zitiert auf Seite 22.)
- Pocius, A. (2002). *Adhesion and adhesives technology: an introduction*. 2nd edition. (Zitiert auf Seite 22.)
- Pourcelot, P., Audigie, F., Degueurce, C., Geiger, D., und Denoix, J. M. (2000). A method to synchronise cameras using the direct linear transformation technique. *Journal of Biomechanics*, 33(12):1751–1754. (Zitiert auf Seite 30.)
- Pouvreau, A. (1991). Morphology and histology of tarsal glands in bumble bees of the genera *Bombus*, *Pyrobombus*, and *Megabombus*. *Canadian Journal of Zoology*, 69(4):866–872. (Zitiert auf Seite 12.)
- Pringle, J. W. S. (1940). The Reflex Mechanism of the Insect Leg. *Journal of Experimental Biology*, 17(1):8–17. (Zitiert auf Seite 18.)
- Radhakrishnan, V. (1998). Locomotion: dealing with friction. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 95:5448–5455. (Zitiert auf Seite 2.)
- Radnikow, G. und Bässler, U. (1991). Function of a muscle whose apodeme travels through a joint moved by other muscles: why the retractor unguis muscle in stick insects is tripartite and has no antagonist. *Journal of Experimental Biology*, 157:87–99. (Zitiert auf den Seiten 8, 67, 71, 76, 83, 113 und 135.)
- Raibert, M. und Hodgins, J. (1993). *Biological Neural Networks in Invertebrate Neuroethology and Robotics*, chapter Legged robots, pages 319–354. Academic Press, Boston. (Zitiert auf Seite 133.)

- Röder, G. (1984). Zur Morphologie des Prätarsus der Diptera und Mecoptera. *Zoologische Jahrbücher Anatomie*, 144:465–502. (Zitiert auf Seite 6.)
- Reut, M. S. (1993). Trap structure of the Carnivorous Plant Genlisea (Lentibulariaceae). *Botanica Helvetica*, 103(1):101–111. (Zitiert auf Seite 3.)
- Ridgel, A., Frazier, S., Di Caprio, R., und Zill, S. (2000). Encoding of forces by cockroach tibial campaniform sensilla: implications in dynamic control of posture and locomotion. *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 186:359–374. (Zitiert auf den Seiten 18 und 75.)
- Ridgel, A. L., Frazier, S. F., und Zill, S. N. (2001). Dynamic responses of tibial campaniform sensilla studied by substrate displacement in freely moving cockroaches. *Journal of Comparative Physiology A*, 187:405–420. (Zitiert auf den Seiten 56 und 75.)
- Riskin, D. K. und Fenton, M. B. (2001). Sticking ability in Spix's disk-winged bat, *Thyroptera tricolor* (Microchiroptera : Thyropteridae). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 79(12):2261–2267. (Zitiert auf Seite 16.)
- Rissing, S. W. (1982). Foraging velocity of seed-harvester ants, *Veromessor pergandei* (Hymenoptera, Formicidae). *Env. Ent.*, 11:905–907. (Zitiert auf den Seiten 59 und 126.)
- Ritzmann, R. (1974). *The snapping mechanism of Alpheid shrimp*. PhD thesis, University of Virginia: Charlottesville (VA). (Zitiert auf Seite 68.)
- Ritzmann, R. E., Gorb, S., und Quinn, R. D. (2004a). Arthropod locomotion systems: from biological materials and systems to robotics. *Arthropod Structure & Development*, 33(3):183–185. (Zitiert auf den Seiten 23 und 135.)
- Ritzmann, R. E., Quinn, R. D., und Fischer, M. S. (2004b). Convergent evolution and locomotion through complex terrain by insects, vertebrates and robots. *Arthropod Structure & Development*, 33(3):361–379. (Zitiert auf den Seiten 23, 133 und 135.)
- Ritzmann, R. E., Quinn, R. D., Watson, J. T., und Zill, S. N. (2000). Insect walking and biorobotics: A relationship with mutual benefits. *BioScience*, 50(1):23–33. (Zitiert auf den Seiten 23, 134 und 135.)

- Rivlin, R. S. (1944). The effective work of adhesion. *Paint Technology*, 9:215. (Zitiert auf den Seiten [90](#) und [132](#).)
- Robson, S. K. A. und Kohout, R. J. (2005). Evolution of nest-weaving behaviour in arboreal nesting ants of the genus *Polyrhachis*. *Australian Journal of Entomology*, 44:164–169. (Zitiert auf Seite [26](#).)
- Roces, F. und Nunez, J. (1993). Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Animal Behaviour*, 45(1):135–143. (Zitiert auf Seite [59](#).)
- Rombouts, J. (1884). Über die Fortbewegung der Fliegen an glatten Flächen. *Zoologischer Anzeiger*, 7:619–623. (Zitiert auf Seite [14](#).)
- Rosa, G. L., Messina, M., Muscato, G., und Sinatra, R. (2002). A low-cost lightweight climbing robot for the inspection of vertical surfaces. *Mechatronics*, 12(1):71–96. (Zitiert auf den Seiten [22](#) und [134](#).)
- Roth, L. und Willis, E. (1952). Tarsal structure and climbing ability of cockroaches. *Journal of Experimental Zoology*, 119:483–517. (Zitiert auf den Seiten [5](#), [76](#) und [83](#).)
- Rudolph, S. und Loudo, C. (1986). Load size selection by foraging leaf-cutter ants *Atta cephalotes*. *Ecol. Entomol.*, 11:401–410. (Zitiert auf Seite [128](#).)
- Ruibal, R. und Ernst, V. (1965). The structure of the digital setae in lizards. *Journal of Morphology*, 117:271–294. (Zitiert auf Seite [5](#).)
- Russell, A. (1975). A contribution to the functional analysis of the foot of the Tokay, *Gekko gekko* (Reptilia: Gekkonidae). *Journal of Zoology (London)*, 176:437–476. (Zitiert auf den Seiten [110](#) und [112](#).)
- Russell, A. P. (1979). Parallelism and integrated design in the foot structure of gekkonine and diplodactylid geckos. *Copeia* ., page 1–21. (Zitiert auf Seite [110](#).)
- Russell, A. P. und Bels, V. (2001). Digital hyperextension in *Anolis sagrei*. *Herpetologica*, 57(1):58–65. (Zitiert auf Seite [110](#).)
- Santos, R., Gorb, S., Jamar, V., und Flammang, P. (2005). Adhesion of echinoderm tube feet to rough surfaces. *Journal of Experimental Biology*, 208(13):2555–2567. (Zitiert auf Seite [11](#).)
- Sato, K. und Toda, A. (2004). Modeling of the peeling process of pressure-sensitive adhesive tapes with the combination of Maxwell

- elements. *Journal of the Physical Society of Japan*, 73:2135–2141. (Zitiert auf Seite 132.)
- Satter, R. L. und Galston, A. W. (1981). Mechanisms of control of leaf movements. *Annual Reviews of Plant Physiology*, 32:83–110. (Zitiert auf Seite 76.)
- Schliemann, H. (1983). Haftorgane - Beispiele für gleichsinnige Anpassungen in der Evolution der Tiere. *Funkt. Biol. Med.*, 2:169–177. (Zitiert auf den Seiten 3, 4 und 6.)
- Schmidt, H. R. (1904). Zur Anatomie und Physiologie der Geckopfote. *Jena Zeitschrift für Naturwissenschaften*, 39:551. (Zitiert auf Seite 16.)
- Schmitt, D. (1998). In *Primate Locomotion: Recent Advances*, chapter Forelimb mechanics during arboreal and terrestrial quadrupedalism in Old World monkeys, pages 175–200. New York: Plenum Press. (Zitiert auf Seite 126.)
- Schmitt, J. und Holmes, P. (2003). Mechanical models for insect locomotion: active muscles and energy losses. *Biological Cybernetics*, 89(1):43–55. (Zitiert auf Seite 75.)
- Schmitt, U. (1990). Hydrocarbons in tarsal glands of *Bombus terrestris*. *Experientia*, 46(10):1080–1082. (Zitiert auf Seite 13.)
- Schmitt, U., Lübke, G., und Francke, W. (1991). Tarsal secretion marks food sources in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Chemoecology*, 2(1):35–40. (Zitiert auf Seite 13.)
- Schwab, M., Noga, G., und Barthlott, W. (1995). The significance of epicuticular waxes for defence of pathogens as shown for *Botrytis cinerea* infections in Kohlrabi and Pea plants. *Gartenbauwissenschaft*, 60(3):102–109. (Zitiert auf Seite 3.)
- Seidl, T. und Wehner, R. (2006). Visual and tactile learning of ground structures in desert ants. *The Journal of Experimental Biology*, 209:3336–3344. (Zitiert auf Seite 69.)
- Seifert, P. und Heinzeller, T. (1989). Mechanical sensory and glandular structures in the tarsal unguitactor apparatus of *Chironomus riparius* (Diptera, Chironomidae). *Zoomorphology*, 109(2):71–78. (Zitiert auf den Seiten 20 und 69.)
- Sensenig, A. T. und Shultz, J. W. (2002). Mechanics of cuticular elastic energy storage in leg joints lacking extensor muscles in arachnids.

- The Journal of Experimental Biology*, 206:771–784. (Zitiert auf den Seiten [8](#) und [76](#).)
- Seyfarth, E. A. und Bohnenberger, J. (1980). Compensated walking of tarantula spiders and the effects of lynform slit sense organ ablation. *Proceedings of the International Congress of Arachnology*, 8:249–255. (Zitiert auf Seite [125](#).)
- Shultz, J. W. (1987). Walking and surface film locomotion in terrestrial and semi-aquatic spiders. *Journal of Experimental Biology*, 128:427–444. (Zitiert auf Seite [125](#).)
- Sibaoka, T. (1969). Physiology of rapid movements in higher plants. *Annual Reviews of Plant Physiology*, 20:165–184. (Zitiert auf Seite [76](#).)
- Simmermacher, G. (1884a). Haftapparate bei Wirbeltieren. *Zool. Garten*, 25:289–301. (Zitiert auf Seite [14](#).)
- Simmermacher, G. (1884b). Untersuchungen über Haftapparate an Tarsalgliedern von Insekten. *Zoologischer Anzeiger*, 7:225–228. (Zitiert auf Seite [14](#).)
- Singer, R. B. (2002). The pollination mechanism in *Trigonidium obtusum* Lindl. (Orchidaceae: Maxillariinae): Sexual mimicry and trap-flowers. *Annals of Botany*, 89(2):157–163. (Zitiert auf Seite [3](#).)
- Sitti, M. und Fearing, R. S. (2003). Synthetic gecko foot-hair micro/nano-structures as dry adhesives. *Journal of Adhesion Science and Technology*, 17(8):1055–1073. (Zitiert auf den Seiten [11](#), [22](#) und [135](#).)
- Slifer, E. (1950). Vulnerable areas on the surface of the tarsus and pretarsus of the grasshopper (Acrididae, Orthoptera) with special reference to the arolium. *Annals of the Entomological Society of America*, 43:173–188. (Zitiert auf den Seiten [35](#), [76](#) und [77](#).)
- Sloniger, M. A., Cureton, K. J., Prior, B. M., und Evans, E. M. (1997). Lower extremity muscle activation during horizontal and uphill running. *J. Appl. Physiol.*, 83:2073–2079. (Zitiert auf Seite [126](#).)
- Smith, A. (1991a). Negative pressure generated by octopus suckers: a study of the tensile strength of water in nature. *Journal of Experimental Biology*, 157:257–271. (Zitiert auf Seite [16](#).)
- Smith, A. (1991b). The role of suction in the adhesion of limpets. *Journal of Experimental Biology*, 161:151–169. (Zitiert auf Seite [16](#).)



- Smith, J. L. und Carlson-Kuhta, P. (1995). Unexpected motor patterns for hindlimb muscles during slope walking in the cat. *Journal of Neurophysiology*, 74:2211–2215. (Zitiert auf Seite 126.)
- Snodgrass, R. (1935). *Principles of Insect Morphology*. McGraw-Hill Book Company, New York, London. (Zitiert auf Seite 7.)
- Snodgrass, R. (1956). *Anatomy of the Honey Bee*. Ithaca, N.Y., Comstock Pub. Associates. (Zitiert auf den Seiten 6, 8, 37, 67, 68 und 135.)
- Sotavalta, O. (1953). Recordings of high wing-stroke and thoracic vibration frequency in some midges. *Biological Bulletin*, 104(3):439–444. (Zitiert auf Seite 75.)
- Spezzano, Lawrence C., J. und Jayne, B. C. (2004). The effects of surface diameter and incline on the hindlimb kinematics of an arboreal lizard (*Anolis sagrei*). *Journal of Experimental Biology*, 207(12):2115–2131. (Zitiert auf Seite 2.)
- Spolenak, R., Gorb, S., Gao, H., und Arzt, E. (2004). Effects of contact shape on the scaling of biological attachments. *Proceedings of the Royal Society A*. (Zitiert auf den Seiten 5, 89 und 113.)
- Spring, L. W. (1965). Climbing and pecking adaptations in some north american woodpeckers. *The Condor*, 67(6):457–488. (Zitiert auf Seite 3.)
- Stefan, J. (1874). Versuche über die scheinbare Adhäsion. *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien (Mathematurwiss. Kl)*, 69:713–735. (Zitiert auf Seite 14.)
- Stork, N. (1980). Experimental analysis of adhesion of chrysopolina polita (chrysomelidae: Coleoptera) on a variety of surfaces. *Journal of Experimental Biology*, 88:91–107. (Zitiert auf den Seiten 12, 16 und 22.)
- Stork, N. (1981). The structure and function of the adhesive organs on the antennae of male *Harporcera thoracica* (Fallen) (Miridae; Hemiptera). *Journal of Natural History*, 15:639–644. (Zitiert auf Seite 3.)
- Stork, N. (1983a). The adherence of beetle tarsal setae to glass. *Journal of Natural History*, 17(4):583–597. (Zitiert auf den Seiten 5 und 7.)
- Stork, N. (1983b). How does the housefly hold on to your window? *Antenna*, 7:20–23. (Zitiert auf Seite 12.)

- Stork, N. und Evans, E. (1976). Tarsal setae in coleoptera. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 5(3):219–221. (Zitiert auf Seite 5.)
- Strauß, R. und Heisenberg, M. (1990). Coordination of legs during straight walking and turning in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 167(3):403–412. (Zitiert auf Seite 125.)
- Sukontason, K. L., Bunchu, N., Methanitikorn, R., Chaiwong, T., Kuntalue, B., und Sukontason, K. (2006). Ultrastructure of adhesive device in fly in families Calliphoridae, Muscidae and Sarcophagidae, and their implication as mechanical carriers of pathogens. *Parasitology Research*, 98(5):477–481. (Zitiert auf Seite 5.)
- Taher, M. und Saif, A. (2002). Capillary interaction between a small thin solid plate and a liquid. In *Technical Proceedings of the 2002 International Conference on Modeling and Simulation of Microsystems*, volume 1 of *Nanotech 2002*. (Zitiert auf Seite 15.)
- Takahashia, K., Berengueres, J. O. L., Obata, K. J., und Saito, S. (2006). Geckos' foot hair structure and their ability to hang from rough surfaces and move quickly. *International Journal of Adhesion & Adhesives*, 26:639–643. (Zitiert auf Seite 115.)
- Tang, T. P. und Macmillan, D. L. (1986). The effects of sensory manipulation upon interlimb coordination during fast walking in the cockroach. *Journal of Experimental Biology*, 125:107–117. (Zitiert auf Seite 111.)
- Taylor, C. R., Heglund, N. C., McMahon, T. A., und Looney, T. R. (1980). Energy cost of generating muscle force during running: a comparison of large and small animals. *Journal of Experimental Biology*, 86:9–18. (Zitiert auf Seite 127.)
- Tüchert, K. (2007). Konflikt zwischen Haftung und Fortbewegung: Kontrollebenen von Haftkräften bei Blattkäfern (Chrysomelidae). Diplomarbeit, Universität Würzburg, Deutschland. (Zitiert auf den Seiten 7, 77, 112, 115, 117 und 125.)
- Thewissen, J. G. M. und Etnier, S. A. (1995). Adhesive devices on the thumb of Vespertilionoid Bats (Chiroptera). *Journal of Mammalogy*, 76, 3:925–936. (Zitiert auf Seite 16.)

- Tian, Y., Pesika, N., Zeng, H., Rosenberg, K., Zhao, B., McGuiggan, P., Autumn, K., und Israelachvili, J. (2006). Adhesion and friction in gecko toe attachment and detachment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(51):19320–19325. (Zitiert auf den Seiten [89](#), [99](#), [110](#) und [112](#).)
- Tichy, H. (1988). A kinematic study of front legs' movements in walking Protura (Insecta). *Journal of Experimental Zoology*, 245(2):130–136. (Zitiert auf Seite [111](#).)
- Tijskens, M., Ito, F., und Billen, J. (2002). Novel exocrine glands in the legs of the ponerine ant *Amblyopone reclinata* (Hymenoptera, Formicidae). *Netherlands Journal of Zoology*, 52(1):69–75. (Zitiert auf Seite [13](#).)
- Ting, L., Blickhan, R., und Full, R. (1994). Dynamic and static stability in hexapedal runners. *Journal of Experimental Biology*, 197:251–269. (Zitiert auf den Seiten [20](#), [75](#) und [126](#).)
- Tornier, G. (1899). Ein Eidechschwanz mit Saugscheibe. *Biologisches Zentralblatt*, 19:549–552. (Zitiert auf Seite [14](#).)
- Tummala, R. L., Mukherjee, R., Xi, N., Aslam, D., Dulimarath, H., Xiao, J., Minor, M., und Dangi, G. (2002). Climbing the walls. *IEEE Robotics and Automation Magazine*, 9(4):10–19. (Zitiert auf den Seiten [22](#) und [134](#).)
- Uichanco, L. (1921). Musculature and mechanism of movement of the tarsi in aphids. *Psyche*, 3:63–69. (Zitiert auf den Seiten [6](#) und [7](#).)
- Usherwood, P. N. R., Runion, H. I., und Campbell, J. I. (1968). Structure and Physiology of a Chordotonal Organ in the Locust Leg. *Journal of Experimental Biology*, 48(2):305–323. (Zitiert auf Seite [18](#).)
- Vaidyanathan, R., Quinn, R. D., Ritzmann, R. E., und Prince, T. S. (2001). An insect-inspired endgame targeting reflex for autonomous munitions. In *International Conference on Intelligent Robots and Systems*, volume 3, pages 1609–1615. (Zitiert auf Seite [23](#).)
- Vanhooydonck, B. und Damme, R. V. (2001). Evolutionary trade-offs in locomotor capacities in lacertid lizards: are splendid sprinters clumsy climbers? *Journal of Evolutionary Biology*, 14:46–54. (Zitiert auf Seite [3](#).)

- Vanhooydonck, B. und Damme, R. V. (2003). Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Functional Ecology*, 17:160–169. (Zitiert auf Seite 3.)
- Varenberg, M., Peressadko, A., Gorb, S., und Arzt, E. (2006). Effect of real contact geometry on adhesion. *Applied Physics Letters*, 89. (Zitiert auf Seite 15.)
- Vilensky, J. A., Moore, A. M., und Libii, J. N. (1994). Squirrel monkey locomotion on an inclined treadmill: Implications for the evolution of gaits. *Journal of Human Evolution*, 26:375–386. (Zitiert auf Seite 125.)
- Vincent, J. (2003). Biomimetic modelling. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 358(1437):1597–1603. (Zitiert auf Seite 22.)
- Vincent, J. F. V. und Wegst, U. G. K. (2004). Design and mechanical properties of insect cuticle. *Arthropod Structure & Development*, 33(3):187–199. (Zitiert auf den Seiten 9 und 50.)
- Vogel, S. (1965). Kesselfallen-Blumen. *Umschau in Wissenschaft und Technik*, 65:12–17. (Zitiert auf Seite 3.)
- Vötsch, W., Nicholson, G., Müller, R., Stierhof, Y., Gorb, S., und Schwarz, U. (2002). Chemical composition of the attachment pad secretion of the locust *Locusta migratoria*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 32(12):1605–1613. (Zitiert auf den Seiten 13 und 77.)
- Waldkircher, G. und Maschwitz, U. (2002). Nest Building Behavior of the South East Asian WeaverAnt *Camponotus* (Karavaievia) *texens* (Formicidae: Formicinae). *Sociobiology*, 41(1):1–20. (Zitiert auf Seite 26.)
- Walker, G. (1993). Adhesion to smooth surfaces by insects - a review. *International Journal of adhesion and adhesives*, 13:3–7. (Zitiert auf Seite 13.)
- Walker, G., Yue, A., und Ratcliffe, J. (1985). The adhesive organ of the blowfly, *Calliphora vomitoria*: a functional approach (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Zoology London (A)*, 205:297–307. (Zitiert auf den Seiten 6 und 12.)
- Walther, C. (1969). Zum Verhalten des Krallenbeugersystems bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus* Br. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 62:421–460. (Zitiert auf den Seiten 8 und 71.)

- Watson, J., Ritzmann, R., und Pollack, A. (2002a). Control of obstacle climbing in the cockroach, *Blaberus discoidalis* I. Kinematics. *Journal of Comparative Physiology A*, 188:39–53. (Zitiert auf Seite 111.)
- Watson, J., Ritzmann, R., und Pollack, A. (2002b). Control of obstacle climbing in the cockroach, *Blaberus discoidalis* II. Motor activities associated with joint movement. *Journal of Comparative Physiology A*, 188:55–69. (Zitiert auf Seite 111.)
- Way, M. J. (1954). Studies of the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille. *Bull. Entomol. Res.*, 45:93–112. (Zitiert auf Seite 25.)
- Weber, H. (1930). *Biologie der Hemipteren*. Berlin: Julius Springer. (Zitiert auf Seite 6.)
- Weirauch, C. (2005). Pretarsal structures in reduviidae (heteroptera, insecta). *Acta Zoologica (Stockholm)*, 86:91–110. (Zitiert auf Seite 8.)
- West, T. (1862). The foot of the fly, its structure and action elucidated by comparison with the feet of other insects. *Transactions of the Linnean Society*, 23:393–421. (Zitiert auf Seite 14.)
- Wheeler, Q. (1990). Insect diversity and cladistic constraints. *Annals of the Entomological Society of America*, 83(6):1031–1047. (Zitiert auf Seite 12.)
- Wheeler, W. (1915). On the presence and absence of cocoons among ants, the nest-spinning habits of the larvae and the significance of black cocoons among certain australian species. *Annals of the Entomological Society of America*, 8:323–342. (Zitiert auf Seite 25.)
- Wheeler, W. C., Schuh, R. T., und Bang, R. (1993). Cladistic relationships among higher groups of heteroptera: congruence between morphological and molecular data sets. *Entomologica Scandinavica*, 24:121–137. (Zitiert auf Seite 8.)
- White, D. und Carver, M. (1971). Adhesive vesicles in some species of *Neophyllaphis* Takahashi, 1920 (Homoptera: Aphididae). *Journal of the Australian Entomological Society*, 10:281–284. (Zitiert auf den Seiten 3, 6 und 74.)
- Wigglesworth, V. B. (1987). How does a fly cling to the under surface of a glass sheet? *Journal of Experimental Biology*, 129:363–367. (Zitiert auf den Seiten 6, 13 und 91.)

- Williams, E. und Peterson, J. (1982). Convergent and alternative designs in the digital adhesive pads of scincid lizards. *Science*, 215:1509–1511. (Zitiert auf Seite 4.)
- Williams, J. A. und Kauzlarich, J. J. (2005). The influence of peel angle on the mechanics of peeling flexible adherends with arbitrary load–extension characteristics. *Tribology International*, 38(11-12):951–958. (Zitiert auf Seite 89.)
- Wilson, D. M. (1965). Proprioceptive leg reflexes in cockroaches. *Journal of Experimental Biology*, 43:397–409. (Zitiert auf den Seiten 56 und 75.)
- Wilson, D. M. (1966). Insect walking. *Ann. Rev. Ent.*, 11:103–22. (Zitiert auf den Seiten 117, 120 und 125.)
- Wilson, D. M. (1967). Stepping patterns in tarantula spiders. *Journal of Experimental Biology*, 47(1):133–151. (Zitiert auf Seite 125.)
- Wilson, E. (1990). *Success and Dominance in Ecosystems: The case of the social insects*. Ecology Institute, Oldendorf (Germany). (Zitiert auf Seite 12.)
- Winkler, H. und Bock, W. J. (1976). Analyse der Kräfteverhältnisse bei Klettervögeln. *Journal of Ornithology*, 117:397–418. (Zitiert auf Seite 128.)
- Wojtusiak, J., Godzínska, E., und Dejean, A. (1995). Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda* (Latreille 1802). *Tropical Zoology*, 8:309–318. (Zitiert auf den Seiten 6, 26 und 59.)
- Wong, R. und Pearson, K. (1976). Properties of the trochanteral hair plate and its function in the control of walking in the cockroach. *Journal of Experimental Biology*, 64(1):233–249. (Zitiert auf Seite 18.)
- Woodworth, C. W. (1908). The leg tendons of insects. *The American Naturalist*, 42(499):452–456. (Zitiert auf Seite 7.)
- Wool, R. P. (1978). Peel mechanics of adhesive strips with constraints. *International Journal of Fracture*, 14(6):597–603. (Zitiert auf Seite 132.)
- Yamaguchi, T., Washio, H., und Kato, Y. (1993). Contractile activation in the retractor unguis muscle of the cockroach *periplaneta americana*. *Comparative Biochemistry and Physiology C Comparative Pharmacology and Toxicology*, 106(1):195–204. (Zitiert auf Seite 27.)

- Yanoviak, S. P., Dudley, R., und Kaspari, M. (2005). Directed aerial descent in canopy ants. *Nature*, 433(7026):624–626. (Zitiert auf Seite 2.)
- Young, B. A., Lee, C. E., und Daley, K. M. (2002). On a Flap and a Foot: Aerial Locomotion in the “Flying” Gecko, *Ptychozoon kuhli*. *Journal of Herpetology*, 36(3):412–418. (Zitiert auf Seite 2.)
- Zaaf, A. und Damme, R. V. (2001). Limb proportions in climbing and ground-dwelling geckos (Lepidosauria, Gekkonidae): a phylogenetically informed analysis. *Zoomorphology*, 121(1):45–53. (Zitiert auf Seite 3.)
- Zaaf, A., Van Damme, R., Herrell, A., und Aerts, P. (2001). Spatio-temporal gait characteristics of level and vertical locomotion on a ground-dwelling and a climbing gecko. *The Journal of Experimental Biology*, 204:1233–1246. (Zitiert auf den Seiten 125, 126 und 128.)
- Zakotnik, J., Matheson, T., und Dürr, V. (2006). Co-contraction and passive forces facilitate load compensation of aimed limb movements. *The Journal of Neuroscience*, 26(19):4995–5007. (Zitiert auf Seite 135.)
- Zani, P. A. (2000). The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. *Journal of Evolutionary Biology*, 13(2):316–325. (Zitiert auf den Seiten 3, 4 und 9.)
- Zani, P. A. und Claussen, D. L. (1995). Effects of Extrinsic Load on Locomotion in Painted Turtles (*Chrysemys picta*). *Copeia*, 1995(3):735–738. (Zitiert auf Seite 127.)
- Zar, J. (1999). *Biological statistics*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ. (Zitiert auf Seite 98.)
- Zehr, E. P. und Stein, R. B. (1999). What functions do reflexes serve during human locomotion? *Progress in Neurobiology*, 58(2):185–205. (Zitiert auf Seite 56.)
- Zhao, F. M., Hayes, S. A., Patterson, E. A., Young, R. J., und Jones, F. R. (2003). Measurement of micro stress fields in epoxy matrix around a fibre using phase-stepping automated photoelasticity. *Compos. Sci. Technol.*, 63:1783–1787. (Zitiert auf Seite 105.)
- Zill, S., Schmitz, J., und Buschges, A. (2004). Load sensing and control of posture and locomotion. *Arthropod Structure & Development*, 33(3):273–286. (Zitiert auf den Seiten 18 und 19.)

- Zill, S. N. und Seyfarth, E.-A. (1996). Exoskeletal sensors for walking. *Scientific American*, 275(1):86–90. (Zitiert auf Seite 18.)
- Zollikofer, C. (1994). Stepping patterns in ants III. Influence of load. *Journal of Experimental Biology*, 192:119–127. (Zitiert auf den Seiten 59, 126, 127, 128 und 133.)
- Zurek, D., Voigt, D., und Gorb, S. (2007). The role of attachment organs in the larval locomotion of the beetle *Gastrophysa viridula* De Geer (Coleoptera, Chrysomelidae). In *Society of Experimental Biology Meeting*. (Zitiert auf Seite 5.)







APPENDIX

**Tabelle A.1:** ANCOVA für den Vergleich von Kontaktflächen von unbeladenen und beladenen Ameisen mit dem Krallenwinkel als Kovariate (log-transformierte Daten; Regressionssteigungen nicht signifikant unterschiedlich:  $F_{1,62} = 0.56$ ,  $P < 0.01$ )

Varianzquelle	df	SS	F	P
Beladung	1	0.8585	8.2434	0.00556
Kovariate: Krallenbeugung	1	0.3959	3.8015	0.05566
Residuen	63	6.5611		

**Tabelle A.2:** Ergebnisse der statistischen Vergleiche für die Tarsalbewegungen von aufrecht- und kopfüber laufenden Weberameisen. Durch multiplen Vergleich (Friedman-Test) wurden die einzelnen Stichproben (**ATT** vs. **STA**, **ATT** vs. **DET**, **STA** vs. **DET**) miteinander verglichen und anschließend durch einen Posthoc-Test (SH: Schaich-Hammerle) auf Einzelunterschiede überprüft.

Beine, Lauf		Vorderbeine, Aufrecht				
Tarsalwinkel	Ta5			Ta4-Ta1		
Stichproben	A vs. S	A vs. D	S vs. D	A vs. S	A vs. D	S vs. D
Friedman-Test	$\chi^2 = 7.6$ , $N = 5$ , $P < 0.05$			$\chi^2 = 10.0$ , $N = 5$ , $P < 0.01$		
SH-Test	n. s.	*	n. s.	n. s.	**	n. s.

Beine, Lauf		Mittelbeine, Aufrecht				
Tarsalwinkel	Ta5			Ta4-Ta1		
Stichproben	A vs. S	A vs. D	S vs. D	A vs. S	A vs. D	S vs. D
Friedman-Test	$\chi^2 = 4.7$ , $N = 8$ , $P > 0.05$			$\chi^2 = 4.4$ , $N = 14$ , $P > 0.05$		
SH-Test	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.

Beine, Lauf		Hinterbeine, Aufrecht				
Tarsalwinkel	Ta5			Ta4-Ta1		
Stichproben	A vs. S	A vs. D	S vs. D	A vs. S	A vs. D	S vs. D
Friedman-Test	$\chi^2 = 1.1$ , $N = 7$ , $P > 0.05$			$\chi^2 = 7.7$ , $N = 7$ , $P > 0.05$		
SH-Test	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	**	n. s.

**Tabelle A.3:** Ergebnisse der statistischen Vergleiche für die Tarsuswinkel (Ta4–Ta1) bei Beladung auf **glatten Oberflächen**. Schwache Beladung ≡ 6-faches Körpergewicht; starke Beladung ≡ 20-faches Körpergewicht; für die Vergleiche der gepaarten Stichproben (z.B. unbeladen vs. schwach beladen der Winkel für die Vorderbeine) wurden Wilcoxon-Tests verwendet und das Signifikanzniveau („Sig.“) durch die multiplen Vergleiche entsprechend korrigiert.

	Beinpaare	N	Z	P	Sig.
unbeladen vs. schwach beladen	Vorderbeine	30	-0.91	0.362	n. s.
	Mittelbeine	30	-3.75	<0.001	***
	Hinterbeine	31	-4.08	<0.001	***
unbeladen vs. stark beladen	Vorderbeine	30	-1.13	0.255	n. s.
	Mittelbeine	29	-4.32	<0.001	***
	Hinterbeine	30	-3.08	0.002	**
schwach beladen vs. stark beladen	Vorderbeine	27	-0.72	0.471	n. s.
	Mittelbeine	29	-1.33	0.183	n. s.
	Hinterbeine	29	-1.31	0.190	n. s.

Beine, Lauf		Vorderbeine, Kopfüber				
Tarsalwinkel	Ta5			Ta4–Ta1		
Stichproben	A vs. S	A vs. D	S vs. D	A vs. S	A vs. D	S vs. D
Friedman-Test	$\chi^2 = 15.8, N=14, P < 0.001$			$\chi^2 = 14.5, N=15, P < 0.001$		
SH-Test	n. s.	**	n. s.	n. s.	**	**

Beine, Lauf		Mittelbeine, Kopfüber				
Tarsalwinkel	Ta5			Ta4–Ta1		
Stichproben	A vs. S	A vs. D	S vs. D	A vs. S	A vs. D	S vs. D
Friedman-Test	$\chi^2 = 7, N=14, P < 0.05$			$\chi^2 = 21.5, N=16, P < 0.001$		
SH-Test	n. s.	*	n. s.	**	**	n. s.

Beine, Lauf		Hinterbeine, Kopfüber				
Tarsalwinkel	Ta5			Ta4–Ta1		
Stichproben	A vs. S	A vs. D	S vs. D	A vs. S	A vs. D	S vs. D
Friedman-Test	$\chi^2 = 2.6, N=12, P > 0.05$			$\chi^2 = 22.5, N=20, P < 0.001$		
SH-Test	n. s.	n. s.	n. s.	**	**	n. s.

**Tabelle A.4:** Ergebnisse der statistischen Vergleiche für die Tarsuswinkel (Ta4–Ta1) bei Beladung auf **rauen Oberflächen**. Schwache Beladung  $\equiv$  6-faches Körpergewicht; starke Beladung  $\equiv$  20-faches Körpergewicht; für die Vergleiche der gepaarten Stichproben (z.B. unbeladen vs. schwach beladen der Winkel für die Vorderbeine) wurden Wilcoxon-Tests verwendet und das Signifikanzniveau („Sig.“) durch die multiplen Vergleiche entsprechend korrigiert.

	Beinpaare	N	Z	P	Sig.
unbeladen vs. schwach beladen	Vorderbeine	32	-3.26	0.001	**
	Mittelbeine	31	-3.90	<0.001	***
	Hinterbeine	32	-4.80	<0.001	***
unbeladen vs. stark beladen	Vorderbeine	34	-3.92	<0.001	***
	Mittelbeine	23	-4.20	<0.001	***
	Hinterbeine	30	-4.46	<0.001	***
schwach beladen vs. stark beladen	Vorderbeine	32	-0.58	0.556	n. s.
	Mittelbeine	33	-1.16	0.242	n. s.
	Hinterbeine	32	-2.31	0.021	n. s.

**Tabelle A.5:** Ergebnisse der statistischen Vergleiche für die Tarsuswinkel (Ta4–Ta1) bei einer Beladung am **Körpervorderende und Körperhinterende** auf glatter Oberfläche. Starke Beladung  $\equiv$  20-faches Körpergewicht; für die Vergleiche der unabhängigen Stichproben (z.B. unbeladen Körpervorderende vs. unbeladen Körperhinterende) wurden Mann-Whitney U-Tests verwendet und das Signifikanzniveau („Sig.“) durch die multiplen Vergleiche entsprechend korrigiert.

	Beinpaare	N	U	Z	P	Sig.
unbeladen	Vorderbeine	57	305	-1.47	0.141	n. s.
	Mittelbeine	55	366	-0.03	0.973	n. s.
	Hinterbeine	56	302	-1.28	0.200	n. s.
stark beladen	Vorderbeine	52	177	-2.83	0.005	**
	Mittelbeine	54	220	-2.37	0.017	*
	Hinterbeine	54	214	-2.49	0.013	*

**Tabelle A.6:** Ergebnisse der statistischen Vergleiche für die **Femur-Tibia-Winkel** zwischen unbeladenen und stark beladenen Ameisen auf glatten und rauhen Oberflächen. Starke Beladung  $\equiv$  20-faches Körpergewicht; für die Vergleiche der abhängigen Stichproben (z.B. unbeladen vs. stark beladen) wurden Wilcoxon-Tests verwendet. In diesem Falle musste das Signifikanzniveau („Sig.“) nicht korrigiert werden.

	Beinpaare	N	Z	P	Sig.
glatte Oberfläche	Vorderbeine	26	-3.18	0.001	***
	Mittelbeine	29	-2.22	0.026	*
	Hinterbeine	26	-1.85	0.063	n. s.
raue Oberfläche	Vorderbeine	23	-3.62	<0.001	***
	Mittelbeine	24	-1.67	0.095	n. s.
	Hinterbeine	24	-2.08	0.037	*

**Tabelle A.7:** Statistik der Bodenreaktionskräfte bei kopfüber laufenden Weberameisen für die Änderung der Reibungskräfte ( $F_x$ ) und der Normalkräfte ( $F_z$ ) für die verschiedenen Beinpaare während des Ablösevorgangs („MAX“ vs. „DET“). Aufgeführt sind die einzelnen Parameter der Wilcoxon-Tests für gepaarte Stichproben. „Sig.“=Signifikanzniveau.

Kraft	Beinpaare	N	T	Z	P	Sig.
$F_x$	Vorderbeine	15	28.0	1.81	0.069	n. s.
	Mittelbeine	11	1.0	2.84	0.004	**
	Hinterbeine	14	1.0	3.23	0.0012	**
$F_z$	Vorderbeine	15	15.0	2.55	0.0105	*
	Mittelbeine	11	1.0	2.84	0.0044	**
	Hinterbeine	14	0.0	3.29	0.0009	***

**Tabelle A.8:** Statistik der Laufmusteranalysen für *Weberameisen*. Aufgeführt sind die einzelnen Parameter der Wilcoxon-Tests für gepaarte Stichproben, „glatt“=Glasoberfläche; „Stoff“=Stoffoberfläche; „Geschw.“=Geschwindigkeit; „Sig.“=Signifikanzniveau nach Korrektur für multiple Vergleiche.

getestete Stichproben		N	Z	P	Sig.
duty-factor	glatt: aufrecht vs. kopfüber	11	2.93	0.003	**
	Stoff: aufrecht vs. kopfüber	11	2.93	0.003	**
	aufrecht: glatt vs. Stoff	11	0.53	0.5	n. s.
	kopfüber: glatt vs. Stoff	11	0.97	0.3	n. s.
Geschw.	glatt: aufrecht vs. kopfüber	11	1.95	0.050	n. s.
	Stoff: aufrecht vs. kopfüber	11	1.511	0.1	n. s.
	aufrecht: glatt vs. Stoff	11	0.97	0.3	n. s.
	kopfüber: glatt vs. Stoff	11	1.15	0.2	n. s.
Schrittlänge	aufrecht vs. kopfüber	4	1.82	0.067	n. s.
	Stoff: aufrecht vs. kopfüber	7	0.33	0.7	n. s.
	aufrecht: glatt vs. Stoff	6	1.36	0.1	n. s.
	kopfüber: glatt vs. Stoff	5	0.67	0.50	n. s.

**Tabelle A.9:** Statistik der Laufmusteranalysen für *Rossameisen*. Aufgeführt sind die einzelnen Parameter der Wilcoxon-Tests für gepaarte Stichproben, „glatt“=Glasoberfläche; „Stoff“=Stoffoberfläche; „Geschw.“=Geschwindigkeit; „Sig.“=Signifikanzniveau nach Korrektur für multiple Vergleiche.

getestete Stichproben		N	Z	P	Sig.
duty-factor	glatt: aufrecht vs. kopfüber	7	2.36	0.017	*
	Stoff: aufrecht vs. kopfüber	8	2.52	0.011	*
	aufrecht: glatt vs. Stoff	7	0.67	0.4	n. s.
	kopfüber: glatt vs. Stoff	8	1.96	0.04	n. s.
Geschw.	glatt: aufrecht vs. kopfüber	7	1.69	0.090	n. s.
	Stoff: aufrecht vs. kopfüber	8	2.10	0.035	n. s.
	aufrecht: glatt vs. Stoff	7	0.50	0.6	n. s.
	kopfüber: glatt vs. Stoff	8	0.84	0.4	n. s.
Schrittlänge	glatt: aufrecht vs. kopfüber	6	0.10	0.9	n. s.
	Stoff: aufrecht vs. kopfüber	8	2.10	0.035	n. s.
	aufrecht: glatt vs. Stoff	6	1.36	0.1	n. s.
	kopfüber: glatt vs. Stoff	8	0.56	0.5	n. s.



## ERKLÄRUNG

---

Ich erkläre an Eides statt, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig und ohne fremde Hilfe verfasst, andere als die angegebenen Quellen nicht benutzt und die den benutzten Quellen wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht habe. Diese Arbeit hat in gleicher oder ähnlicher Form noch keiner Prüfungsbehörde vorgelegen. Ich habe den naturwissenschaftlichen Doktorgrad bisher noch nicht erworben oder versucht zu erwerben.

*Cambridge, UK, Oktober 2007*

---

Thomas Endlein