

KINEMATISCHE ANPASSUNGEN ZUR KOLLISIONSREDUKTION IM SCHRITT VIERFÜßIGER LAUFTIERE

Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades des
Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

eingereicht im Fachbereich Biologie, Chemie, Pharmazie
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

David Matthias Loscher

aus Berlin

2015

Die Arbeit wurde zwischen 2004 und 2010 am Institut für
Humanbiologie und Anthropologie der Freien Universität Berlin
angefertigt.

Leiter des Instituts war Herr Prof. Dr. Niemitz.

1. Gutachter: Prof. Dr. John Nyakatura

2. Gutachter: Prof. Dr. Ursula Koch

Disputation am 21.04.2015

Danksagung

An erster Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. John Nyakatura von ganzem Herzen für die Möglichkeit danken, diese Arbeit zu vollenden. Für sein echtes Interesse, seine konstruktive Beratung und seine Kooperationsbereitschaft.

Frau Prof. Dr. Koch danke ich für die Zweitbegutachtung dieser Arbeit.

Prof. Dr. Dr. h.c. Holger Preuschhof möchte ich herzlich für seine Unterstützung danken, seine langjährige Beratung, die detaillierte Kritik und seine gelegentlichen Stöße in die richtige Richtung.

Herrn Prof. Dr. Niemitz möchte ich für die Möglichkeit danken, die Ressourcen des Instituts für Humanbiologie und Anthropologie für die Erstellung dieser Arbeit zu nutzen.

Mein inniger Dank gilt auch meiner Mutter, die mir vielseitige Hilfe bot und unermüdlich mit dem Familienhund für Probeaufnahmen zur Verfügung stand, was eine große Hilfe für die Datenaufnahmen war.

Vielen Dank auch an meinen Vater für das Korrekturlesen.

Mein innigster Dank gilt natürlich meiner Partnerin. Dafür, dass sie meine körperliche und geistige Inanspruchnahme durch diese Arbeit über all die Zeit ertragen, meinen sicher oft unverständlichen Ausführungen Aufmerksamkeit gewidmet und mich immer wieder angespornt hat. Dafür, dass sie immer mein fester Halt war und ist.

Nicht zuletzt sei auch all meinen menschlichen und nicht-menschlichen Helfern gedankt, die getragen, aufgebaut, beobachtet, geführt und markiert haben und wurden.

1. Einleitung	1
1.1 Fortbewegung	1
1.2 Mechanik des Gehens.....	2
1.3 Möglichkeiten der Kollisionsreduktion	7
1.4 Ziel der Arbeit	10
2. Grundlagen	14
2.1 Der Schritt der quadrupeden Säugetiere.....	14
2.1.1 Energetische und ökologische Bedeutung des Schritts	14
2.1.2 Beinbewegungen im Schritt.....	14
2.1.3 Rumpfbewegungen im Schritt	15
2.1.4 Gürtelrotationen im Schritt.....	17
2.1.5 Kopf- und Halsbewegungen im Schritt	18
2.2 Funktionelle Anatomie des Bewegungsapparats	21
2.2.1 Ansprüche an die Bewegungsapparate von Pferd und Hund.....	21
2.2.2 Rumpf	21
2.2.3 Kopf-Hals-Einheit.....	22
2.2.4 Gliedmaßen	22
3. Methoden	25
3.1 Orientierung der Abbildungen	25
3.2 Kinematische Vermessung des Achsenskeletts.....	25
3.2.1 Kinematische Vermessung der Modelltiere Pferd und Hund.....	26
3.2.2 Kinematische Vermessung weiterer vierfüßiger Lauftiere	29
3.2.3 Kinematische Vermessung von Kopf und Hals	31
3.2.4 Auswertung kinematischer Parameter.....	32
3.3 Vermessung der Extremitätenbewegungen	33
3.4 Konstruktion der Computermodelle in Kooperation mit der Technischen Universität Berlin	36
3.4.1 Einfaches Modell	37
3.4.2 Komplexes Modell	38
4. Ergebnisse	40
4.1 Vertikale Bewegungen des Rumpfes	40
4.1.1 Vertikale Auslenkungen des Rumpfes.....	40
4.1.2 Vertikale Beschleunigungen des Rumpfes.....	50
4.2 Longitudinale Bewegungen des Rumpfes.....	54
4.2.1 Longitudinale Geschwindigkeiten des Rumpfes.....	54
4.2.2 Longitudinale Beschleunigungen des Rumpfes	58
4.3 Dorso-ventrale Flexionen des Rumpfes	62
4.4 Extremitätenbewegungen.....	67
4.5 Vertikalbewegungen des Kopfes.....	69
4.5.1 Vertikale Auslenkungen des Kopfes.....	69
4.5.2 Vertikale Beschleunigungen des Kopfes	80
4.6 Longitudinalbewegungen des Kopfes	87
4.6.1 Longitudinale Geschwindigkeiten des Kopfes	87
4.6.2 Longitudinale Beschleunigungen des Kopfes.....	89
4.7 Ergebnisse der Modellsimulationen	102
4.7.1 Energetik	102

4.7.2 Kraftübertragung	103
5. Diskussion	105
5.1 Vertikalbewegungen des Rumpfes	105
5.1.1 Asymmetrie der Vertikalbewegungen	106
5.1.1.a Theoretische Vertikalauslenkungen	106
5.1.1.b Kompressionen der Standbeine	109
5.1.1.c Relativbewegungen der proximalen Extremitätenglieder	113
5.1.2 Vertikales Auslenkungsprofil des Rumpfes	124
5.1.3 Einfluss der Vertikalbewegungen auf die Energetik	127
5.1.4 Überprüfung der Energetik der Rumpfrotationen durch das einfache Modell	130
5.2 Longitudinalbewegungen des Rumpfes	130
5.2.1 Longitudinale Geschwindigkeiten und Beschleunigungen	130
5.2.2 Kraftübertragung zwischen Vorder- und Hinterhand	134
5.2.3 Überprüfung der Kraftübertragung zwischen Vorder- und Hinterhand durch das komplexe Modell	138
5.3 Das Fußungsmuster der vierfüßigen Säuger	139
5.3.1 Zoologischer Vergleich der Fußungsmuster	139
5.3.2 Einfluss des Fußungsmusters auf die Energetik des komplexen Modells ...	141
5.3.3 Einfluss der Gewichtsverteilung	142
5.3.4 Einfluss des Antriebsstoßes	143
5.3.5 Einfluss der Stabilität	147
5.4 Fazit zur Rumpfkineametik	149
5.5 Vertikalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit	150
5.5.1 Vertikalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit der Pferde	150
5.5.2 Überprüfung des energetischen Einflusses der Vertikalbewegung der Kopf-Hals-Einheit	155
5.5.3 Vertikalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit der Hunde	156
5.5.4 Aufrechterhaltung der Vertikalbewegungen	157
5.5.5 Vertikalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit im zoologischen Vergleich	157
5.6 Longitudinalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit	160
5.6.1 Longitudinalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit der Pferde	160
5.6.2 Longitudinalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit der Hunde	163
5.6.3 Bewegungen der Kopf-Hals-Einheit im zoologischen Vergleich	163
5.7 Fazit	165
5.8 Technische Anwendung der gewonnenen Erkenntnisse	169
6. Zusammenfassung	171
7. Literatur	173

1. Einleitung

1.1 Fortbewegung

Die meisten Tiere interagieren mechanisch mit ihrer Umwelt in einer Geschwindigkeit und Komplexität, wie sie anderen Vielzellern verschlossen bleiben. Ermöglicht wird dies durch zwei einzigartige Gewebetypen der Eumetazoa: Muskeln, welche unter Verbrauch chemischer Energie mechanische Kräfte generieren und Nerven, welche Informationen aus der Umwelt und dem Körperinnern in elektrische Signale umwandeln und bei Eintritt bestimmter Konditionen die Muskulatur aktivieren.

Eine der grundlegendsten und bedeutendsten mechanischen Funktionen, welche Muskeln Tieren bieten, ist die Fortbewegung, die Fähigkeit, den eigenen Körper aus eigenem Antrieb relativ zum umgebenden Raum zu bewegen. Die Fähigkeit des aktiven Eigentransports ermöglicht es einem Lebewesen, sich zu Orten vorteilhafter Umweltbedingungen hin- und von Orten unvorteilhafter Umweltbedingungen weg zu bewegen. Es eröffnet sich hierdurch ein breites Spektrum an Möglichkeiten z.B. zum Erschließen von Nahrungsquellen und Lebensräumen, zum Schutz vor Fressfeinden und dem Auffinden von Paarungspartnern.

Diese Fähigkeit ist jedoch materiell und energetisch sehr aufwändig. Die Organsysteme, welche sie zur Verfügung stellen, machen den größten Anteil der Körpermasse vieler Tiere aus (Tulloch 1964, Gunn 1987) und ihr Bedarf an Stoffwechselenergie kann bei hoher Aktivität den aller anderen Organe zusammen um das 50-100-Fache übertreffen (Kammer & Heinrich 1978, Klinke et al. 2005). Aus diesem Grund besitzen Tiere nicht nur ein weites Spektrum von Anpassungen an hohe Bewegungsleistungen, sondern auch an Möglichkeiten, die energetischen Kosten für diese Leistungen in Grenzen zu halten. Bezogen auf die terrestrische Fortbewegung sind diese Anpassungen insbesondere für größere Säugetiere (> 5 kg) kennzeichnend, die deshalb mehrheitlich als Lauftiere bezeichnet werden (vgl. Alexander & Jayes 1983, Stein & Casinos 1997).

Die Funktion jedes Apparates ist gekennzeichnet durch seine Struktur, welche eine begrenzte Anzahl an Freiheitsgraden ermöglicht, und die Betriebsweise dieser Struktur. Die strukturellen Anpassungen des Bewegungsapparates größerer Säugetiere an eine effiziente Fortbewegung waren und sind das Ziel einer Vielzahl von Studien (z.B. Alexander 1988, Witte et al. 1995a & b, Alexander et al. 1991, Alexander 2002, Biewener 1998, Preedy & Colborne 2001, Payne et al. 2005, Biewener 2006).

Wie sich am Beispiel der verschiedenen Gangarten von vierfüßigen Lauftieren zeigt, können in verschiedenen Geschwindigkeiten recht unterschiedliche Bewegungsmuster desselben Muskel-Knochen-Systems die Ökonomie entscheidend beeinflussen (z.B. Hoyt & Taylor 1981, Farley & Taylor 1991, Witte et al. 1995a & b, Alexander 2002b, Wickler et al. 2003, Ruina et al. 2005, Srinivasan & Ruina 2006).

Gangarten stellen unterschiedliche mechanische Betriebsweisen dar, mit denen ein und derselbe Bewegungsapparat für dieselbe Funktion – Fortbewegung – unterschiedlich genutzt werden kann. In jeder Gangart der größeren Säugetiere gibt es z.B. einen Bereich der optimalen Schrittfrequenz, in dem wesentlich weniger metabolische Energie benötigt wird als bei Nutzung einer höheren oder niedrigeren Frequenz der Beinbewegungen (Zarrugh & Radcliffe 1978, Hoyt & Taylor 1981, Witte et al. 1995 a & b, Wickler et al. 2003). Auch die Reihenfolge und zeitliche Abstimmung der Beinbewegungen haben Einfluss auf die Energetik (Kiguchi et al. 2002, Griffin et al. 2004, Usherwood et al. 2007).

Über die morphologischen Anpassungen hinaus ermöglichen es somit auch Anpassungen der Betriebsweise, die Leistung des Bewegungsapparats für bestimmte Aufgaben zu ökonomisieren. In der vorliegenden Arbeit sollen die Möglichkeiten derartiger kinematischer Anpassungen, also energetisch optimierter Bewegungsweisen des Bewegungsapparates, bei vierfüßigen Lauftieren tiefergehend analysiert werden.

1.2 Mechanik des Gehens

Die grundlegende Mechanik des Gehens wurde vornehmlich am bipeden Gang des Menschen erforscht, besitzt aber Allgemeingültigkeit für die Mehrheit der größeren Wirbeltiere, unabhängig ob sich diese auf zwei oder vier Beinen fortbewegen (vgl. z.B. Cavagna et al. 1977, Heglund et al. 1982, Fedak et al. 1982, Usherwood et al. 2008).

Gehende Gangarten werden durch zwei Merkmale gekennzeichnet. Zum einen liegt der Zeitanteil des Bodenkontakts jedes Beins an der Dauer des gesamten Bewegungszyklus jeweils über 50 %. Da in symmetrischen Gangarten die Beine eines Extremitätenpaares immer exakt in Antiphase zueinander bewegt werden, überschneiden sich bei Kontaktzeiten von >50 % die Bodenkontaktphasen beider Beine. Zwischen den Schwungphasen, in denen ein Bein den Körperstamm stützt und das andere vorschwingt (Monopodalphasen), kommt es somit zu einer gemeinsamen Stützphase (Bipodalphase).

Ein weiteres Kennzeichen gehender Gangarten ist die Form der vertikalen Bewegung der proximalen Extremitätensegmente und folglich des getragenen Körperstammes. Diese

erreichen ihre höchste Position in der Mitte der Monopodalphasen, wenn das oder die Standbeine senkrecht unter dem Körper stehen, und ihre niedrigste Position in den Bipodalphasen, wenn die Beine maximal geneigt sind.

Beim Gehen auf relativ gestreckten Beinen bewegt sich ein Standbein wie ein umgekehrtes Pendel und das proximale Extremitätenglied wird in einem Kreisbogen um das distale Extremitätenende herum rotiert. Da das die Körperlast tragende Standbein seine Länge kaum verändert, muss nur ökonomisch vorteilhafte Haltearbeit von der Muskulatur verrichtet werden. Durch den säulenartigen Bau der Beine größerer Säugetiere, wird die Last sogar größtenteils passiv von den übereinander liegenden Knochen getragen, so dass fast keine Muskelarbeit nötig ist. Diese Art des Gehens stellt deshalb die von allen größeren Säugetieren bevorzugte Form der terrestrischen Lokomotion in niederen Geschwindigkeiten dar und soll Gegenstand dieser Arbeit sein.

Trotz dieser Vorteile verbraucht auch diese Lokomotionsform noch relativ viel Energie (Passmore & Durnin 1955, Lee 1979, Alexander 2002b, Steudel-Numbers 2003, Weyand et al. 2010). Über die Faktoren, welche den energetischen Aufwand bestimmen und damit die grundlegende Mechanik des Gehens gab es bisher unterschiedliche Meinungen.

Saunders et al. (1953) gehen davon aus, dass die vertikale Bewegungskomponente beim Gehen auf gestreckten Standbeinen, welche keinerlei direkten Nutzen für die horizontale Fortbewegung hat, den größten Kostenfaktor darstellt. Sie schlagen eine Reihe von Ausgleichsbewegungen vor, welche die vertikale Bewegungskomponente und damit entsprechend die notwendige metabolische Energie minimieren können.

Eine Reihe von Studien haben allerdings ergeben, dass einige dieser Ausgleichsbewegungen wie z.B. die Beugung der Standbeine (Abb. 1-1) in der Monopodalphase die vertikale Bewegung des Körperschwerpunkts zwar verringern, aber nicht die Energiekosten. Im Gegenteil erhöhen diese sich bis auf das Vierfache im Vergleich zum Gehen auf gestreckten Standbeinen (Gordon et al. 2003, Carey & Crompton 2005, Ortega & Farley 2005, Gordon et al. 2009) und werden deshalb im bipeden Gang des Menschen nicht angewendet. Auch andere vorgeschlagene Bewegungen zur Minimierung der vertikalen Oszillationen, wie frontale und horizontale Beckenrotation, werden ebenfalls nicht oder nur in äußerst geringem Maß eingesetzt (Gard & Childress 1997, Kerrigan et al. 2001).

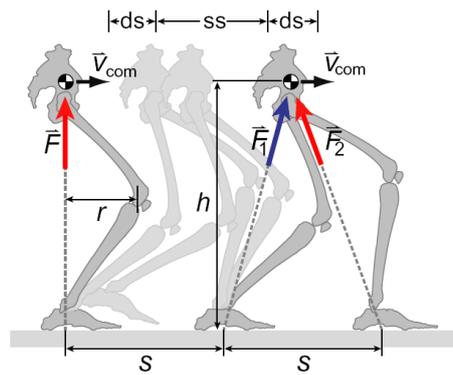


Abb. 1-1: Mechanik des Gehens auf gebeugten Standbeinen (aus Kuo 2007). In der Einbeinstandphase (ss = single stand) wird die Bodenreaktionskraft durch einen langen Hebelarm (r) multipliziert, was hohe Muskelkräfte der Kniestrecker erfordert. In den Zweibeinstandphasen (ds = double support) wird das nachgestellte Bein beständig unter Last gestreckt (positive Arbeit, F_1) und das vorangestellte unter Last gebeugt (negative Arbeit F_2). Beides kostet Muskelenergie.

Im Gegensatz zur Theorie von Saunders et al. (1953) gehen Cavagna und Mitarbeiter (Cavagna et al. 1963, Cavagna & Margaria 1966, Cavagna & Kaneko 1977, Cavagna et al. 1977) davon aus, dass die Beine beim Gehen auf gestreckten Standbeinen auch energetisch wie inverse Pendel funktionieren. Sie tragen das Körpergewicht hauptsächlich passiv und die resultierenden Vertikalschwingungen führen zu einem ständigen Wechsel von potentieller und kinetischer Energie. Dabei verliert der Körper während des Abschwungs in der zweiten Hälfte der Einbein- oder Monopodalphase an Höhe (potentielle Energie) und gewinnt dadurch an Geschwindigkeit (kinetische Energie) (Abb. 1-2). In der Zweibein- oder Bipodalphase wird die Richtung des Körperschwerpunktes umgelenkt, woraufhin dieser in der folgenden Monopodalphase wieder aufwärts geschwungen wird. Kinetische Energie wird dadurch wieder in potentielle Energie umgewandelt. Energie wird vor allem durch Reibung in den Gelenken und dem Muskel-Sehnen-Komplex zerstreut.

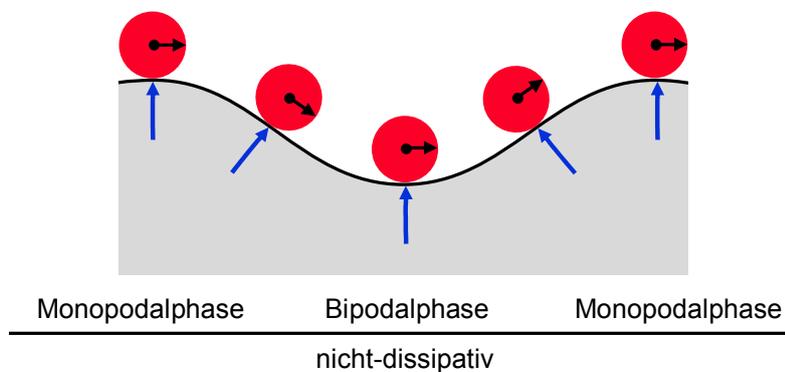


Abb. 1-2: Modell der Vertikalbewegung des Körperschwerpunkts beim Gehen (nach Cavagna et al. 1976). Die Bodenreaktionskräfte (blaue Pfeile) wirken stets senkrecht zur Bewegungsrichtung des Körperschwerpunkts (schwarze Pfeile). Daher wird keine Arbeit verrichtet.

Die Vorstellung der effektiven Energieumwandlung des inversen Pendelmechanismus hat teilweise sogar zu der Auffassung geführt, ein hoher Betrag an fluktuierender Energie wäre vorteilhaft für die energetische Effizienz der gehenden Fortbewegung bei Zwei- und Vierbeinern (Cavagna et al. 2002, Griffin et al. 2004).

Neuere Studien (Donelan et al. 2002a und b, Kuo 2002, Kuo 2005, Ruina et al. 2005, Kuo 2007) besagen hingegen, dass sich ein Bein energetisch gesehen nur in den Einbeinstandphasen (Monopodalphasen) wie ein inverses Pendel verhält und die Gewichtslast durch die gestreckte Haltung weitestgehend passiv trägt (Abb. 1-3). In den Zweibeinstandphasen (Bipodalphasen) muss der Körperschwerpunkt von der Kreisbewegung um ein Standbein auf den nächsten Kreisbogen umgelenkt werden. Durch die Position des vorangestellten Standbeines, welches nicht mehr senkrecht zur Bewegungsrichtung des Körperschwerpunkts steht, kommt es zu einer Kollision des Körperschwerpunkts mit dem Boden. Das Bein verrichtet negative Arbeit und bremst den Körperschwerpunkt ab. Ein Teil der kinetischen Energie geht dabei verloren und muss durch eine entsprechend starke Beschleunigung (positive Arbeit) des nachgestellten Standbeins kompensiert werden. Somit kommt es im Gegensatz zu den energetisch nahezu neutralen Monopodalphasen zu einer Dissipation größerer Energiemengen in den Bipodalphasen (Abb. 1-4).

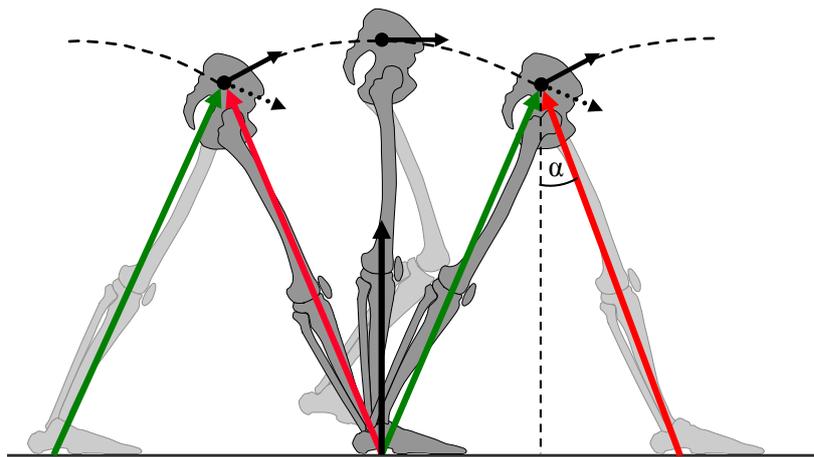


Abb. 1-3: Bewegung des Körperschwerpunktes und Wirkungsrichtungen der Bodenreaktionskräfte beim Gehen auf gestreckten Standbeinen (nach Donelan et al. 2002a). Während der Monopodalphasen steht das Standbein senkrecht zum Impuls des Körperschwerpunkts und trägt diesen passiv. In den Bipodalphasen wird vom vorangestellten Standbein negative Arbeit (rot) verrichtet und vom nachgestellten Standbein positive Arbeit (grün). Das Maß der negativen Arbeit steigt mit dem Winkel α .

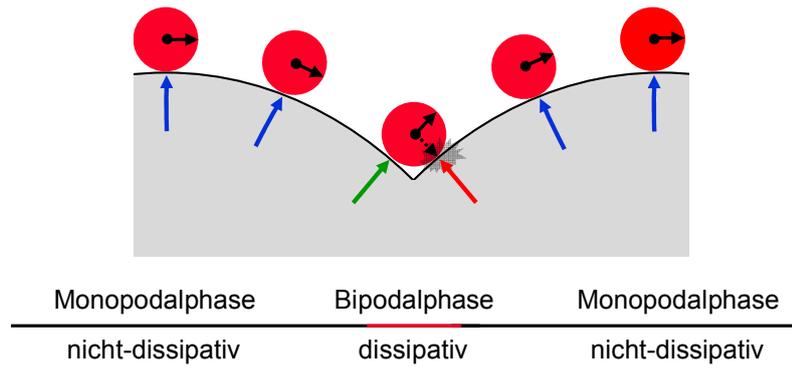


Abb. 1-4: Ergänztes Modell der Mechanik der Schwerpunktbewegung beim Gehen. Die Bodenreaktionskräfte (blaue Pfeile) wirken nur in den Monopodalphasen senkrecht zur Bewegungsrichtung des Körperschwerpunkts (schwarze Pfeile). In den Bipodalphasen kommt es zu Kollision des Körperschwerpunkts mit dem Untergrund und in der Folge wird von beiden Beinen Arbeit verrichtet (roter und grüner Pfeil).

Die genannten Studien schaffen dadurch eine neue Verständnisgrundlage der Mechanik des Gehens, welche im Folgenden die Basis des Forschungsansatzes dieser Studie stellt:

- (I) Der energetische Vorteil des Gehens auf gestreckten Standbeinen kommt allein durch das passive Tragen des Körpergewichts in den Monopodalphasen zustande. In den Bipodalphasen tragen die Beine den Körper energetisch ungünstig. Über den Schrittzzyklus hinweg tragen die Beine das Körpergewicht also nicht mit konstanter Effizienz, sondern diese fluktuiert.
- (II) Die kollisionsbedingte Energiedissipation in den Bipodalphasen und deren Kompensation ist der Hauptkostenfaktor beim Gehen.
- (III) Die vertikalen Oszillationen des Körperschwerpunkts bewirken Fluktuationen der kinetischen Energie und der Gewichtskraft. Beide Werte sind maximal während der niedrigsten Position des Körperschwerpunkts und maximieren damit die kollisionsbedingten Energieverluste in den Bipodalphasen. Die Vertikalschwingungen verursachen deshalb nicht direkt, aber in der Konsequenz hohe Kosten.
- (IV) Eine Reduktion der kinetischen Energie und/oder der Gewichtskraft in den Bipodalphasen reduziert auch die Energieverluste und kann die energetische Effizienz der Fortbewegung optimieren.

1.3 Möglichkeiten der Kollisionsreduktion

Die Kollisionsmechanik ist in einer Vielzahl weiterer biomechanischer Studien aufgegriffen und bestätigt worden (Hunter et al. 2010, Umberger 2010, Usherwood 2010, Zelik & Kuo 2010, Yeom & Park 2011, Oh et al. 2012, Soo & Donelan 2012, Sousa et al. 2012, Usherwood et al. 2012, Bertram & Hasaneini 2013, Park & Park 2013, Lee et al. 2013, Huang & Kuo 2014) und findet Anwendung in der Orthopädie und Medizintechnik (Doets et al. 2009, Houdijk et al. 2009, Bregman et al. 2011, Zelik et al. 2011, Font-Llagunes et al. 2012, Segal et al. 2012) und der Robotik (Renjewski & Seyfarth 2012, Ijspeert 2014).

Diesen bisherigen Studien zufolge werden im bipeden Gang des Menschen kaum kinematische Anpassungen zur Kollisionsverminderung angewendet, während dies bei vierfüßigen Säugetieren nur in geringem Umfang untersucht ist (Usherwood et al. 2007, Lee et al. 2011, Lee & Biewener 2011). Unsere heutigen Erkenntnisse über Möglichkeiten der Ökonomisierung des Gehens durch Kollisionsreduktionen wurden daher zum Großteil anhand technischer Tragehilfen gewonnen.

Spezielle Rucksäcke, in welchen die Traglast federnd aufgehängt ist, kosten den Träger beim Gehen weniger Energie, als wenn diese Zusatzlast starr mit seinem Körper verbunden ist (Kuo 2005, Rome et al. 2005, Rome et al. 2006) (Abb. 1-5). Das Gewicht im Rucksack, welches durch die vertikalen Bewegungen des tragenden Gehers in vertikale Oszillationen versetzt wird, schwingt nicht synchron mit dem Träger, sondern mit einem gewissen Phasenversatz. Die Gewichtskraft (auf den Träger ausgeübte Vertikalkraft) der Traglast fluktuiert dadurch ebenfalls phasenversetzt zur Gewichtskraft des Trägers. Hierdurch wird die Gewichtskraft des Rucksacks in den Bipodalphasen verringert, wodurch auch die abbremsende Kraft bei der Kollision des vorangestellten Beins mit dem Boden abnimmt. In der folgenden Monopodalphasen erhöht sich die Gewichtskraft entsprechend, kann dann aber weitgehend energieneutral vom gestreckten Standbein getragen werden (Kuo 2005). Bei einem ausreichenden Phasenversatz führen die Relativbewegungen von Träger und Traglast außerdem zu einer Reduktion der vertikalen Auslenkungen des gemeinsamen Schwerpunkts, der durch diese beiden Teilmassen gebildet wird. Die von den Beinen zu generierenden Vertikalbeschleunigungen nehmen hierdurch ab (Rome et al. 2006). Federnde Bambusstangen, die auf ähnliche Weise funktionieren, werden in Asien schon seit Jahrhunderten zum komfortablen Tragen von Lasten genutzt (Kenntner 1969, Kram 1981).

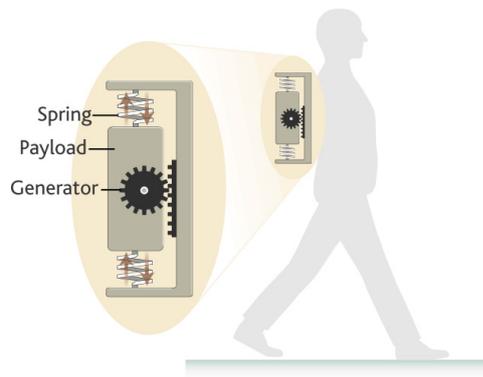


Abb. 1-5: Gehender Mensch mit Generator-Rucksack (aus Kuo 2005). Das an Federn aufgehängte Gewicht wird durch die Vertikalbewegungen des gehenden Menschen in zeitlich verzögerte Vertikalschwingungen versetzt.

Den anhand der technischen Tragehilfen gewonnenen Erkenntnissen zufolge, können beim gehenden Zweibeiner vertikale Bewegungen von Körperteilmassen relativ zueinander oder relativ zu den proximalen Gliedern der tragenden Extremitäten die kollisionsbedingten Energieverluste reduzieren, indem sie die Fluktuationen von Gewichtskraft und kinetischer Energie des Körperschwerpunkts

- i) insgesamt verringern (b in Abb. 1-6) oder
- ii) deren Phasenverlauf derart verschieben, dass die nicht-dissipativen Monopodalphasen belastet und die dissipativen Bipodalphasen entlastet werden (c in Abb. 1-6).

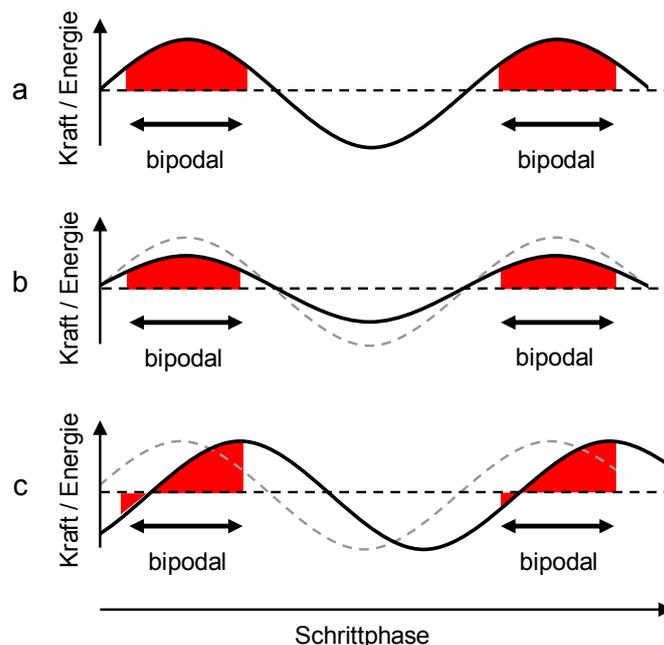


Abb. 1-6: Oszillation der Gewichtskraft oder der kinetischen Energie im Verlauf des Schrittzyklus. Maximale Belastung der energetisch ungünstigen bipodalen Standphasen (a) und Entlastung der Bipodalphasen durch Reduktion (b) oder Phasenverschiebung (c) der Oszillationen.

Im bipeden Gang des Menschen können diese Relativbewegungen ohne technische Hilfsmittel nicht genutzt werden. Eine Bewegung zwischen Rumpf und proximalen Beingliedern (Femura) findet zwar statt, erfolgt aber mit einem Bewegungsrhythmus (Gard & Childress 1996), der die kollisionsreduzierende Wirkung ausschließt. Weitere Vertikalbewegungen relevanter Anteile der Körpermasse relativ zu den tragenden Extremitätengliedern könnten durch die aufrechte Ausrichtung des Körperstamms limitiert sein, welche diese nur über Stauchungen oder sehr starke Biegungen der Wirbelsäule ermöglicht.

Könnten die anatomischen Unterschiede vierfüßiger Säugetiere eine Anwendung von kollisionsvermindernden Relativbewegungen, ähnlich denen der technischen Tragehilfen, ermöglichen?

Zu diesem Thema liegen, wie bereits erwähnt, nur wenige Studien vor (Usherwood et al. 2007, Lee et al. 2011, Lee & Biewener 2011). Dabei sind die Ergebnisse von Usherwood et al. (2007) sehr aufschlussreich. Diese untersuchten mit Hilfe eines Computermodells, in Kombination mit Daten von Kraftmessplatten und kinematischen Vermessungen, die Gangmechanik im Schritt von Hunden. Sie fanden Reduktionen der Fluktuationen von potentieller und kinetischer Energie und infolge der kollisionsbedingten Energieverluste, verursacht durch den Schrittrhythmus der Tiere. Nach diesen Ergebnissen würden vierfüßige Säuger durch ein spezielles Muster der Beinbewegungen eine effektive Verminderung der Vertikalbewegungen des Rumpfes und damit der Energiefluktuation nutzen (b in Abb. 1-6).

Dies steht im Widerspruch zu Griffin et al. (2004), welche ebenfalls die Energetik des Schritts von Hunden untersuchten. Dem klassischen Verständnis der Gehmechanik folgend, argumentieren diese, dass sich durch die Verminderung der umgewandelten Energiebeträge energetische Nachteile ergäben.

Anhand von Messungen der Bodenreaktionskräfte leiten Lee et al. (2011) und Lee & Biewener (2011) ab, dass Hunde und Ziegen im Schritt und Galopp (im Gegensatz zum Trab) die Kollisionswinkel zwischen Extremitäten und Substrat effektiv verringern. Sie bestätigen die Kollisionsreduktion als bedeutende Anpassung zur Minimierung der energetischen Kosten in diesen Gangarten. Ob und, wenn ja, welche Bewegungsabläufe daran beteiligt sind, lässt sich anhand der Bodenreaktionskräfte jedoch nicht klären.

Die Frage, ob und vor allem wie Vierfüßer in der Gangart Schritt kinematische Anpassungen zur Kollisionsvermeidung nutzen, ist demnach noch keinesfalls abschließend geklärt. Die vorliegende Untersuchung soll hierzu einen Beitrag leisten.

1.4 Ziel der Arbeit

Schon im 17. Jhd. stellte Giovanni Borelli in seinem Werk *De motu animalium* die Hypothese auf, dass sich Tiere auf eine Weise fortbewegen, die möglichst wenig Energie bedarf.

Nahrungsenergie ist eine der grundlegendsten limitierenden Ressourcen für Organismen. Energie, welche zur Fortbewegung verbraucht wird, kann nicht in den Aufbau und Erhalt des eigenen Körpers oder in die Reproduktion investiert werden. Tiere z.B., die einen hohen Anteil ihrer verfügbaren Energie für die Fortbewegung verbrauchen, können schon durch relativ geringe Einsparungen in diesem Bereich ihre Reproduktionsinvestition bedeutend steigern (Alexander 1967, Ellison 2008).

Wie Ruina et al. (2005) und Srinivasan & Ruina (2006) anhand einfacher Computermodelle zeigen konnten, stellen Gehen und Rennen die energetisch optimalen Gangarten für langsame bzw. schnellere terrestrische Fortbewegung auf zwei oder vier Beinen dar. Dies belegt, dass die energetische Optimierung der grundlegende Faktor ist, welcher die Betriebsweise des Bewegungsapparates der Lauftiere bestimmt und auch der Schlüssel zum Verständnis der Fortbewegungsmechanik.

Die energetische Bedeutung der Kollisionen zwischen Beinen und Substrat bei der gehenden Fortbewegung war bis vor etwas mehr als einem Jahrzehnt noch nicht bekannt oder wurde zumindest stark unterschätzt. Die überwiegende Mehrzahl an Studien, welche diesen bedeutenden Faktor in dieser Zeit berücksichtigt und bestätigt haben, konzentriert sich auf Zweibeiner (siehe 1.3). In die Untersuchungen über die Anpassungen von größeren Säugetieren an eine energetisch effiziente Fortbewegung (siehe 1.1) wurden die Substratkollisionen somit kaum einbezogen. Es muss aber davon ausgegangen werden, dass vor allem vierfüßige Lauftiere nicht nur anatomische, sondern auch kinematische Anpassungen entwickelt haben, welche die Energieverluste durch die Kollisionen vermindern können.

Die Ergebnisse von Usherwood et al. (2007) weisen darauf hin, dass der Rhythmus der Beinbewegungen von vierfüßigen Säugern in einer Form der Rumpfbewegung resultiert, die eben dies realisieren kann. Die Anwendung und Effektivität dieser und weiterer kinematischer Anpassungen zur Kollisionsvermeidung bei verschiedenen Arten von Säugetieren sind noch zu untersuchen und zu bestätigen.

Vierfüßer haben durch das Vorhandensein zweier Extremitätenpaare und die eher horizontale Ausrichtung des Körperstamms theoretisch mehr Möglichkeiten zur Umsetzung vertikaler Relativbewegungen von Körperteilmassen als Zweibeiner. Pferde z.B. zeigen

auffällige rhythmische Vertikalbewegungen von Kopf und Hals im Schritt (Gellman & Bertram 2002a, 2002b, Dunbar et al. 2008). Derartige Relativbewegungen zwischen Kopf und Rumpf könnten einen ähnlichen Einfluss auf die Beinkollisionen haben wie die vertikalen Relativbewegungen zwischen Traglast und Rumpf des gehenden Menschen bei der Benutzung der spezialisierten Tragvorrichtungen (s.o.).

Abbildung 1-7 skizziert sämtliche hypothetisch denkbaren Relativbewegungen zwischen gegeneinander beweglichen Körperteilmassen bei einem extrem vereinfachten Modell eines vierfüßigen Laftieres. Nur eine dieser Gegenbewegungen, die vertikale Rumpfbewegung aufgrund der phasenversetzten Beinbewegungen (a), ist bisher als Mittel zur Kollisionsreduktion bekannt (Näheres siehe 2.1.3). Andere wurden zwar bei verschiedenen Vierbeinern beobachtet, wie die frontalen und horizontalen Rotationen der Extremitätengürtel (c und d, Näheres siehe 2.1.4) oder die vertikalen Bewegungen des Pferdekopfes (e, Näheres siehe 2.1.5), ihnen wird aber bisher kein Einfluss auf die Kollisionsmechanik zugerechnet.

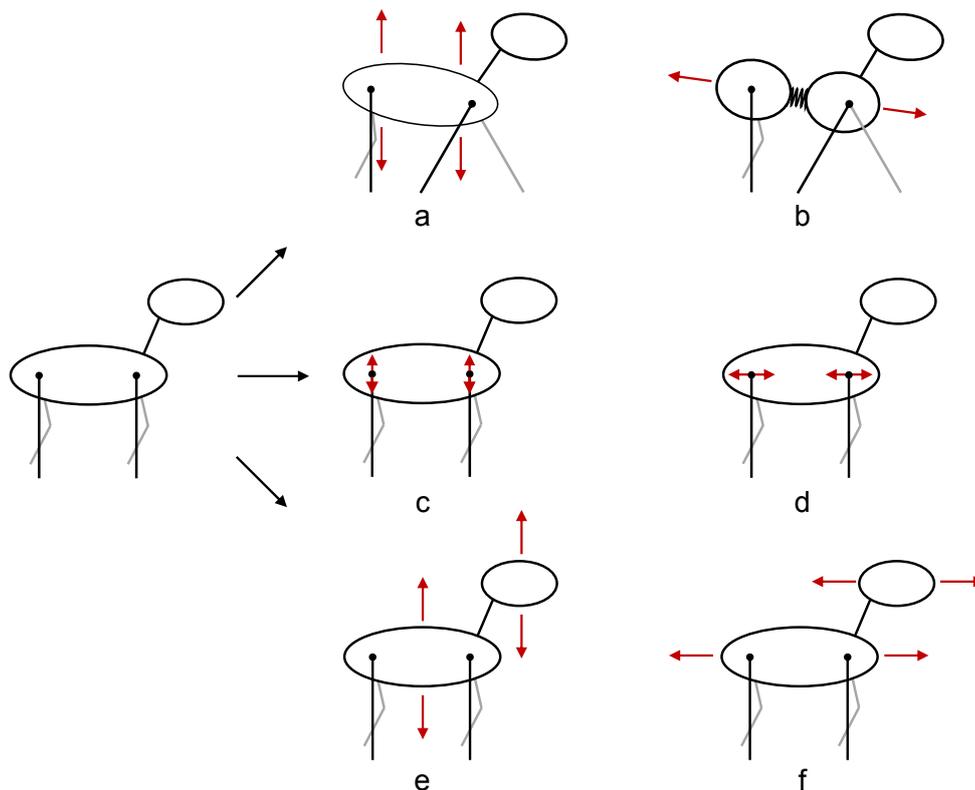


Abb. 1-7: Hypothetische Möglichkeiten der kinematischen Kollisionsminderung durch sagittale Relativbewegungen beim Vierfüßer. Versetzte Bewegungen der Extremitätenpaare könnten den vorderen und hinteren Anteil der Rumpfmassse vertikal (a) und longitudinal (b) gegeneinander bewegen. Der Körperstamm könnte vertikal (c) und longitudinal (d) in Relation zu den tragenden Extremitätengliedern verschoben werden. Die gegen den Rumpf bewegliche Masse von Kopf und Hals könnte durch Halsbewegungen vertikal (d) oder longitudinal (e) gegen Rumpf und Extremitäten bewegt werden.

Die Auswirkungen von longitudinalen Relativbewegungen von Körperteilmassen (b, c und f) auf die Beinkollisionen sind bisher noch nie untersucht worden. Da diese aber die Fluktuationen der kinetischen Energie des Tierkörpers zu beeinflussen vermögen, könnten sie ähnliche Effekte erzielen wie entsprechende Vertikalbewegungen. Auch hier bietet sich für Vierfüßer durch die relativ schwere, bewegliche Teilmasse von Kopf und Hals, ebenso wie durch die Wechselwirkungen zweier antreibender Gliedmaßenpaare, ein weiteres Spektrum an Möglichkeiten.

In der vorliegenden Studie soll zunächst eine Bestandsaufnahme erfolgen, welche Arten vierfüßiger Lauftiere ihr Achsenskelett (Kopf, Hals und Rumpf) in Abhängigkeit von welchen Extremitätenbewegungen auf welche Art und Weise während der Lokomotion im Schritt bewegen. Diese Daten sollen dann in Hinblick auf ihre mechanische Bedeutung analysiert werden. Im Fokus stehen dabei die als wirksame Technik zur Kollisionsreduktion erkannten Relativbewegungen. Hierzu wird eine kinematische Analyse der Bewegungen des Körperstamms von den beiden Lauftierspezies Hauspferd (*Equus ferus caballus*) und Haushund *Canis lupus familiaris*) während der Fortbewegung im Schritt durchgeführt, welche als Modelltiere dienen. Um abschätzen zu können, inwiefern die Ergebnisse zoologisch generalisierbar sind, werden, mit einer reduzierten Methodik, die Bewegungen von Körperstamm und Extremitäten einer Reihe weiterer Spezies quadrupeder Säugetiere vermessen, um diese dann mit den Modelltieren zu vergleichen.

Die Auswahl der Modelltiere hat mehrere Gründe. Größere Tiere zeigen im Allgemeinen weitergehende Anpassungen an eine energiesparende Fortbewegungsweise als kleinere (Alexander et al. 1981, Biewener et al. 1981, Pollock & Shadwick 1994, Preuschoft et al. 1994, Bennett & Taylor 1995). Dies mag daran liegen, dass, obwohl die Fortbewegungskosten relativ zum Körpergewicht bei größeren Tieren geringer sind (Tucker 1970, Taylor 1970, Tucker 1975, Taylor et al. 1982, Biewener 1989, Rome 1992) die prozentualen Kosten für die Fortbewegung als Anteil der täglich verfügbaren Nahrungsenergie bei größeren Säugern dennoch höher liegen als bei kleineren (Garland 1983). Carnivoren legen zudem täglich mehr als viermal so große Distanzen zurück wie vergleichbar große herbivore Säugetiere (Garland 1983). Hunde und Pferde stellen somit unterschiedlich große, hochgradig ökonomische Langstreckenläufer dar. Zudem zeichnen Hunde sich, wie alle Carnivoren, durch eine flexible Rumpfwirbelsäule aus, während Pferde den typischen steifen Rumpf der großen Huftiere besitzen (Nickel et al. 1992, Halpert et al. 1987, Fischer & Blickhan 2006). Dies verleiht diesen beiden Spezies und ihren Rumpfbewegungen

Modellcharakter für die beiden bedeutendsten Gruppen von Lauftieren unter den Säugern. Anhand kinematischer Daten können Bewegungsmuster identifiziert, quantifiziert und auf die grundlegende Dynamik geschlossen werden. Dennoch sind kinematische Vermessungen als Methode zur Ermittlung der Dynamik und Energetik hochkomplexer Systeme, wie dem Bewegungsapparat von Säugetieren, limitiert. Um nicht auf die Beschreibung von Bewegungen beschränkt zu sein, ist es sinnvoll, sich komplexer Rechenoperationen zu bedienen, welche mittels der Methode der inversen Dynamik die Mechanik vereinfachter Mehrkörpermodelle simulieren können.

Somit werden die kinematischen Daten der Modelltiere im Hinblick auf mögliche Relativbewegungen und deren kollisionsreduzierende Funktionen analysiert. Infolgedessen werden mögliche mechanische Konsequenzen dieser Relativbewegungen diskutiert und Hypothesen bezüglich des Einflusses dieser Bewegungen auf die Energetik der Fortbewegung im Schritt formuliert. Da sich diese konkreten Annahmen erst aus der Interpretation der Ergebnisse erarbeiten lassen, werden sie erst im Diskussionsteil der Arbeit nach der jeweiligen Interpretation der zugrunde liegenden Daten präsentiert. Anschließend werden, auf Grundlage der kinematischen Daten, verschiedene Rechenmodelle von Vierfüßern konstruiert, welche die entwickelten Hypothesen empirischen überprüfen und die bestätigten Effekte quantifizieren sollen.

2. Grundlagen

2.1 Der Schritt der quadrupeden Säugetiere

2.1.1 Energetische und ökologische Bedeutung des Schritts

Der Schritt ist die grundlegende gehende Gangart der Tetrapoden und wird in unterschiedlicher Ausprägung von allen landlebenden Säugerspezies angewendet (Hildebrand 1976). Es ist die Bewegungsform, die am häufigsten verwendet wird und in welcher die größten Strecken zurückgelegt werden. Dies gilt nicht nur für Huftiere, die beim Grasens ständig auf den Beinen sind (Boy & Duncan 1979, Duncan 1985, Boyd et al. 1988, Hogan et al. 1988, Houtp & Houtp 1988, Ruckstuhl & Neuhaus 2002, Ramson & Cade 2009). Aktuelle Studien belegen, dass selbst katzenartige Raubtiere wie Geparden und Pumas, welche ihre Beutetiere durch kurzzeitige energetische Höchstleistungen zur Strecke bringen, insgesamt mehr Energie für die langsame, aber dauerhafte Fortbewegung auf der Suche nach diesen Tieren verbrauchen (Laundré 2014, Scantlebury et al. 2014, Williams et al. 2014).

Mechanische Höchstleistungen wie Jagd und Flucht mögen ein dominierender Faktor für die anatomischen Anpassungen des Bewegungsapparates sein. Da die Fortbewegung im Schritt aber die energetisch bedeutendste Körperfunktion für die meisten Lauftiere darstellt, kann davon ausgegangen werden, dass diese Gangart kinematisch hochgradig optimiert ist. Zumal diese Form der Anpassung, zumindest in grundlegender Form, auch mit sehr unterschiedlichen Körperbautypen von Vierfüßern anwendbar ist.

2.1.2 Beinbewegungen im Schritt

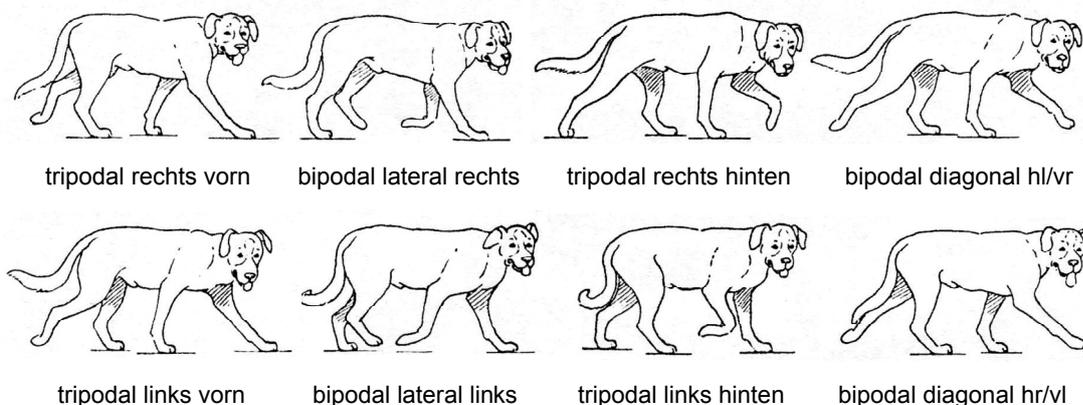


Abb. 2-1: Sequenz der unterschiedlichen Bodenkontaktphasen innerhalb eines Bewegungszyklus im typischen Schritt der Säugetiere. Man beachte die namensgebende spiegelbildliche Extremitätenstellung zu jeweils um eine halbe Phasendauer versetzten Zeitpunkten in symmetrischen Gangarten. (aus Nickel et al. 1992, verändert)

Bei dieser sog. symmetrischen Gangart bewegen sich die beiden kontralateralen Beine eines Extremitätenpaares stets in Antiphase zueinander. Bezogen auf den Zeitraum, den ein kompletter Bewegungszyklus einnimmt, zeigen sie demnach einen Phasenversatz von 50 %. Im Schritt der Tetrapoden bewegen sich die Beine vom vorderen und hinteren Beinpaar nicht synchron miteinander, wie im seltenen Rennpass, sondern mit einem arttypischen Phasenversatz zueinander (Hildebrand 1966, 1967, 1976). Vorder- und Hinterhand gehen also in derselben Schrittfrequenz und halten dieselbe Schrittlänge ein, aber sie gehen nicht im Gleichschritt.

Infolge dieser zeitlich versetzten Beinbewegungen ergibt sich der typische Viertakt der Fußungen vierfüßiger Säugetiere, der sich z.B. im charakteristischen Geräusch („Klipp-Klapp Klipp-Klapp“) eines Pferdes in der Gangart Schritt äußert. Nach Hildebrand 1976 wird diese Gangart auch als Schritt mit lateraler Sequenz bezeichnet („lateral sequence walking gait“), da die Bodenkontakte der Beine, angefangen von einem Hinterbein, in der Abfolge Hinterbein → ipsilaterales Vorderbein → diagonales Hinterbein → ipsilaterales Vorderbein auftreten (Abb. 2-1). Primaten weichen von diesem Fußungsmuster ab und bewegen ihre Beine in einer diagonalen Sequenz (Hinterbein → diagonales Vorderbein → ipsilaterales Hinterbein → diagonales Vorderbein) (Hildebrand 1967, Shapiro et al. 2001, Schmitt & Hanna 2004, Schmidt 2005, Nyakatura & Heymann 2010).

Innerhalb der Gangart Schritt hat die Fortbewegungsgeschwindigkeit einen gewissen Einfluss auf den Rhythmus der Extremitätenbewegungen, nicht aber die Abfolge (Hildebrand 1965, 1968, van der Sluijs et al. 2010). Dies zeigt sich vor allem in extremen Geschwindigkeiten, die an der Grenze zum Übergang in eine andere Gangart liegen.

2.1.3 Rumpfbewegungen im Schritt

Der Körper wird im Schritt in einer Folge von Zweibein- und Dreibeinstützen getragen. Die Vertikalbewegungen des Schulter- und Beckengürtels verlaufen nicht synchron, sondern mit einer Phasenverschiebung, die dem Versatz der Bewegungen von Hinter- und Vorderbeinen entspricht (Abb. 2-2) (Alexander & Jayes 1978, Griffin et al. 2004, Usherwood et al. 2007).

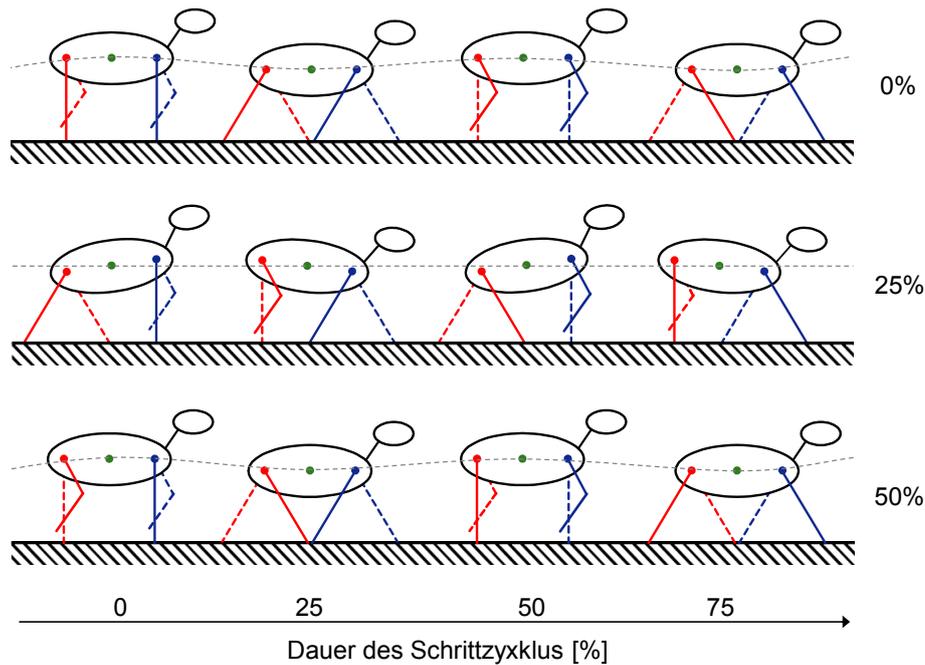


Abb. 2-2: Bewegungsmuster des Körperstamms und Körperschwerpunkts (grün) bei verschiedenen Phasenverschiebungen der Bewegungen der ipsilateralen Vorder- und Hinterbeine. Vertikale Oszillation durch synchrones Heben und Senken eines Vorder- und Hinterbeins bei 0 und 50 %-igem Phasenversatz, sagittale Rotationsschwingungen durch alternierendes Heben und Senken bei 25 %-igem Phasenversatz.

Anders als beim Zweibeiner führen die Beinbewegungen beim Vierfüßer nicht unbedingt zu einer vertikalen Translationsbewegung des Körperstamms. Dies geschieht nur bei Anwendung eines Zweitaktschritts mit synchronen Bewegungen eines Vorder- und eines Hinterbeins (oben und unten in Abb. 2-2). Aus zeitlich versetzten Bewegungen von Vorder- und Hinterbeinen (mittig in Abb. 2-2) resultiert ein Viertakt der Bodenkontakte, und der Körperstamm wird in alternierende sagittale Rotationen (Drehschwingungen) versetzt.

Sowohl Griffin et al. (2004) als auch Usherwood et al. (2007) berichten von einer Reduktion der Vertikalbewegung des Körperschwerpunktes bei Hunden durch einen Viertakt des Fußungen. Griffin et al. deuten die Umwandlung hoher Energiebeträge als vorteilhaft und berichten, dass diese durch den Schrittrhythmus zwar verringert werden, dank der nicht mittigen Lage des Körperschwerpunkts (siehe 2.2.4), jedoch nicht vollständig zum Erliegen kommen. Dieser Logik folgend sollten Vierfüßer dennoch Schrittmuster mit synchronen Bewegungen von Vorder- und Hinterbeinen bevorzugen, da hier die Vertikalbewegung und damit die Beträge der beständig umgewandelten Energie maximal wären. Dennoch nutzten Landsäuger in gehenden Gangarten generell keine synchronen Bewegungsmuster ipsilateraler Extremitäten (Hildebrand 1961, 1965, 1976).

Das Ausmaß des Phasenversatzes zwischen den Bewegungen von Hinter- und gleichzeitigem Vorderbein ist zwar in gewissem Maße von Umweltbedingungen wie z.B. der Bodenbeschaffenheit abhängig, aber insgesamt ein artspezifisches Charakteristikum.

Usherwood et al. (2007) berechnen im Gegensatz zu Griffin et al. anhand eines Computermodells Energieeinsparungen durch die Reduktion der Vertikalbewegungen des Körperschwerpunktes.

Über diese Form der Rumpfbewegungen hinaus sind keine weiteren kinematischen Anpassungen zur Kollisionsreduktion bei Vierfüßern bekannt.

2.1.4 Gürtelrotationen im Schritt

Die Extremitätengürtel, als Ansatzstellen der proximalen Extremitätenglieder (Femura bzw. Schulterblätter) am Rumpf, zeigen bei Vierfüßern im Allgemeinen ein einheitliches Bewegungsmuster bei der Fortbewegung. Während der Protraktion des linken Beines erfolgt eine horizontale Rotation von Becken bzw. Schultergürtel im Uhrzeigersinn und während der Protraktion des rechten Beins gegen den Uhrzeigersinn (Abb. 2-3). Dies wurde bereits bei Salamandern (Roos 1964, Frölich & Biewener 1992), Eidechsen (Daan & Belterman 1968, Ritter 1992 und 1996, Reilly & Delancy 1997), Opossums (Jenkins 1971), Waschbären, Katzen und Füchsen (Jenkins & Camazine 1977), Pferden und Hunden (Loscher 2002, Loscher & Niemitz 2006), kletternden Faultieren (Nyakatura & Fischer 2010), strepsirrhinen und catarrhinen Primaten (Schmidt & Fischer 2000, Shapiro et al. 2001, Schmidt 2005), krabbelnden Kleinkindern (Niemitz 2002) und biped gehenden Erwachsenen (Kerrigan et al. 2001) beobachtet. Dieses generelle Bewegungsmuster der Tetrapoden bewirkt in den meisten Fällen eine Steigerung der Schrittlänge.

Die Vorderbeine können longitudinale Relativbewegungen zwischen proximalen Beingliedern und Rumpf zusätzlich durch kranio-kaudale Translokationsbewegungen der Schulterblätter am Brustkorn entlang erreichen. Diese Bewegungen treten vor allem bei aklavikulären Säugern auf (Eaton 1944, Hildebrand 1961, English 1978, Fischer 1994, Boczek-Funke et al. 1996, Payne et al. 2004, Fischer & Blickhan 2006, Preuschhoff et al. 2010).

Beide Bewegungsformen, die Gürtelrotationen und die Skapulartranslokationen leisten einen, teilweise erheblichen, Beitrag zur Schrittlänge. Ihre Auswirkungen auf die Substratkollisionen und die Energetik der Fortbewegung sind bisher nicht untersucht worden.

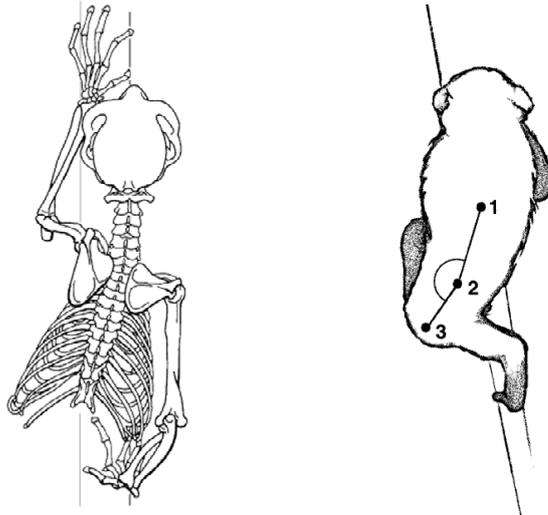


Abb. 2-3: Horizontale Rotation des Schultergürtels bei einem Braunen Maki (links, aus Schmidt & Fischer 2000) und des Beckengürtels bei einem Zwerglori (rechts, aus Shapiro et al. 2001).

Vertikale Relativbewegungen zwischen dem Rumpf und den proximalen Beingliedern treten bei Vierfüßern in Form von frontalen Beckenrotationen (Schmidt 2005) und vertikalen Translokationen der Schulterblätter (Eaton 1944, Hildebrand 1961, English 1978, Fischer 1994, Boczek-Funke et al. 1996) auf. Saunders et al. (1953) sprechen diesen Bewegungen beim gehenden Menschen ein verminderte Wirkung auf die Vertikalbewegungen des Körperschwerpunkts zu, woraus auch eine Kollisionsreduktion resultieren könnte. Aufgrund der spezifischen zeitlichen Abstimmung zwischen Becken- und Beinbewegungen wird dies aber kaum umgesetzt (Gard & Childress 1997). Über eine entsprechende Funktion bei Vierfüßern ist bisher nichts bekannt.

2.1.5 Kopf- und Halsbewegungen im Schritt

Kopf und Hals stellen einen nicht unerheblichen Anteil der Masse des Körperstamms vierfüßiger Säugetiere dar (siehe hierzu 2.2.3), welcher relativ unabhängig vom Rumpf und den Extremitäten bewegt werden kann.

Über die mechanische Bedeutung lokomotionsbegleitender Kopfbewegungen ist bisher nur wenig bekannt. Nach aktuellem Wissensstand stehen sie vornehmlich im Dienst der visuellen und vestibulären sensorischen Stabilisierung. Diese Funktion wird dem rhythmischen Vor- und Zurückschnellen des Kopfes relativ zum Körper bei gehenden Vögeln (Abb. 2-4) (z.B. Dunlap & Mowrer 1930, Frost 1978, Davies & Green 1988, Troje & Frost 2000, Nyakatura & Andrada 2014) und den sagittalen Rotationen des Kopfes bei Primaten

(Pozzo et al. 1990, Dunbar 2004, Dunbar et al. 2008) und Pferden (Dunbar et al. 2008) zugeschrieben.

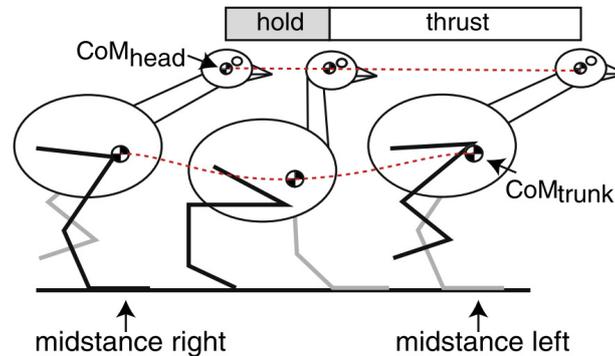


Abb. 2-4: Lokomotionsbedingte Kopfbewegungen eines gehenden Vogels (aus Nyakatura & Andrada 2014). Die Kopfbewegungen werden von den vertikalen Auslenkungen des Rumpfes entkoppelt. Durch das Vorstoßen in einer Phase („thrust“) des Bewegungszyklus legt der Kopf in kurzer Zeit seine gesamte longitudinale Bewegungsstrecke zurück und kann über die verbleibende Zeit („hold“) unbewegt im Raum gehalten werden.

Nach Gellman & Bertram (2002a, 2002b) zeigen Pferde in allen Gangarten charakteristische vertikale Relativbewegungen des Kopfes. Diese werden durch die elastischen Eigenschaften des Längs Nackenbandes (Ligamentum nuchae) zu einem Großteil passiv aufrechterhalten. Sie berichten, in Übereinstimmung mit den Daten von Dunbar und Mitarbeitern (2008), von Relativbewegungen des Kopfes in Antiphase zu den Vertikalbewegungen der Vorderhand (vgl. „poll“ und „ear/lower lip“ mit „withers“ in Abb. 2-5). Zwar könnte dieser Bewegungsrhythmus als Lageausgleich des Kopfes im Raum dienen, dann müssten sich die Amplituden der Auslenkungen von Vorderhand und Kopf aber entsprechen. Die Bewegungen des Pferdekopfes sind aber derart stark, dass sich dieser in jedem Schrittzyklus durchschnittlich 10 cm auf und ab bewegt (Gellman & Bertram 2002b, Dunbar et al. 2008). Eine visuelle und vestibuläre Stabilisierung kann hierdurch nicht erreicht werden. Im Gegenteil haben die lokomotionsbedingten Kopfbewegungen der Pferde eher eine sensorische Destabilisierung zur Folge. Es muss also von einer anderen Funktion oder einer Unvermeidbarkeit ausgegangen werden.

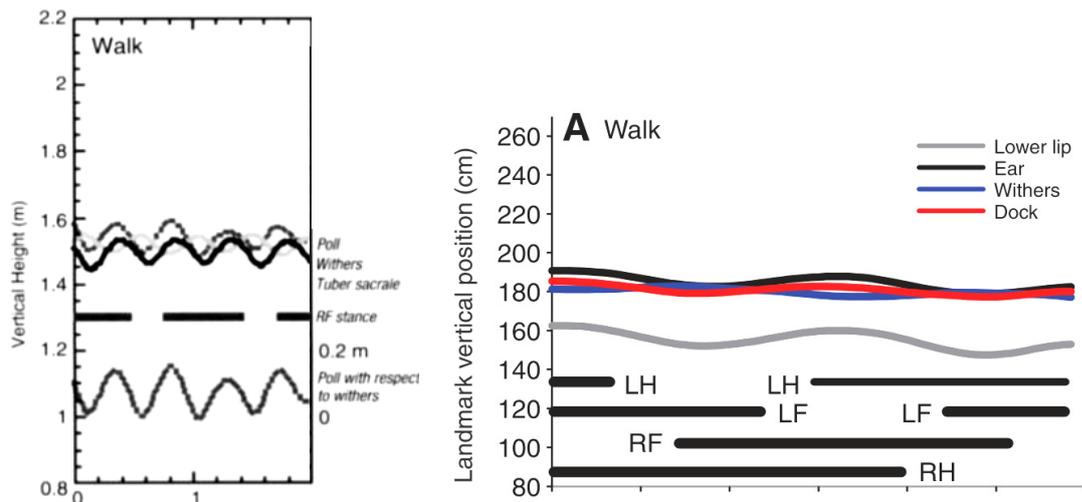


Abb. 2-5: Vertikale Bewegungen von Kopf (links Poll, rechts Ear/Lower lip) und Widerrist (Withers) im Schritt von Pferden (links aus Gellman & Bertram 2002b, rechts aus Dunbar et al. 2008).

Dunbar und Kollegen (2008) vermuten, dass die Aufwärtsbewegung von Kopf und Hals in der späten Zweibeinstandphase der Vorderbeine beim Pferd mittels einer muskulären Verbindung (Musculus brachiocephalicus) das Anheben des nachgestellten Beines während des Eintritts in die Schwungphase unterstützt.

Auch wenn die Kopfbewegungen größtenteils passiv durch elastische Energiespeicherung aufrechterhalten werden können, kann die Effizienz der Bewegung eines sehr leichten Körperteils (die Masse des vornehmlich angehobenen Teils des equinen Vorderbeins distal des Karpalgelenks beträgt 0,6 % des Körpergewichts) durch das Anheben eines weitaus schwereren Körperteils (Kopf und Hals wiegen zusammen 10 % des KG) (Buchner et al. 1997) in Frage gestellt werden. Eine Unterstützung der Anteversion der Vorderbeine als Sekundärfunktion der Kopfbewegungen soll hier nicht ausgeschlossen werden. Als Primärfunktion erscheint dies jedoch unwahrscheinlich.

Die Funktion der Kopfbewegung von Pferden im Schritt ist demzufolge noch nicht erschöpfend geklärt, und über ähnliche Bewegungen bei anderen großen Vierfüßern liegen kaum Erkenntnisse vor. Kopf und Hals können durch eine relativ hohe Beweglichkeit gegenüber dem Rumpf von dessen Bewegungen zu einem gewissen Maß entkoppelt werden (vgl. Daten von Vögeln und Pferden) und zeigen, zumindest bei Vögeln und Pferden, regelmäßige lokomotionsbedingte Bewegungen von hohem Ausmaß. Somit liegt es nicht fern, dieser Körperteilmasse eine besondere Möglichkeit zur Kollisionsvermeidung anhand von Relativbewegungen zuzurechnen. Die kinematische Analyse der Bewegungen von Kopf und Hals stellt somit einen bedeutenden Teil dieser Arbeit dar.

2.2 Funktionelle Anatomie des Bewegungsapparats

2.2.1 Ansprüche an die Bewegungsapparate von Pferd und Hund

Pferde und Hunde sind spezialisierte Lauftiere, die sowohl an hohe Endgeschwindigkeiten (Flucht, Jagd) als auch energiesparende Ausdauerleistungen (Wanderung, Hetzjagd) angepasst sind. Die unterschiedliche Ernährungsweise beider Arten bedingt allerdings funktionelle Anpassungen des Bewegungsapparates über die Lokomotionsfunktion hinaus. Das Pferd muss als Weidegänger einen Großteil des Tages stehend verbringen (Feist & McCullough 1976, Boyd et al. 1988) und trägt dabei ständig eine relativ große Nahrungsmenge in seinem massiven Magen-Darm-Trakt (Nickel et al. 2004). Um diese Eingeweidelast energetisch günstig zu tragen, ist beim Pferd der Anteil passiver, sehnig-ligamentöser Strukturen des Bewegungsapparates höher als beim Hund (Nickel et al. 1992). Das höhere Maß an passiver Verspannung geht einher mit einem Verlust an Beweglichkeit, der beim Raubtier Hund nicht zu finden ist.

2.2.2 Rumpf

Der Rumpf vereint den Hauptteil der Körpermasse in sich. Zieht man auch die Muskulatur der Schulter- und Hüftgelenke ab, so entfallen nach Fedak et al. (1982) beim Hund 59 % und beim Pferd 69 % (nach Buchner et al. 1997 beim Pferd 67 %) des Körpergewichts auf den Rumpf. Die Beweglichkeit der Wirbelsäule von Pferd und Hund ist sehr unterschiedlich (Abb. 2-6). Während Hunde eine hohe Flexibilität des gesamten Körperstammes aufweisen, ist diese bei Pferden im Rumpfbereich stark eingeschränkt (Slijper 1946, Nickel et al 1992). Die maximale dorso-ventrale Flexion des Pferderumpfs wurde im Galopp (Witte et al. 1995a, 1995b, Faber et al. 2000, 2001a, 2001b) und an isolierten Wirbelsäulen in vitro (Townsend & Leach 1984) im Bereich zwischen Lendenwirbelsäule und Sakrum festgestellt.

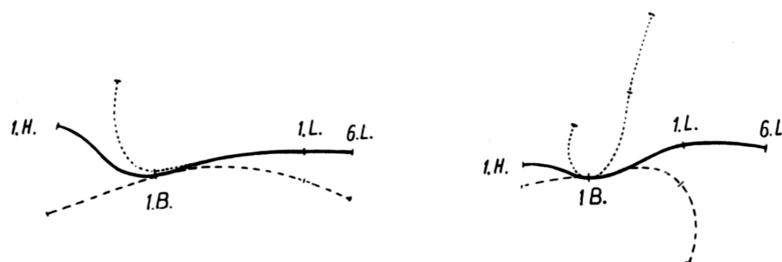


Abb. 2-6: Dorso-ventrale Beweglichkeit der Pferde- (links) und Hundewirbelsäule (rechts) in vitro. (H = Halswirbel, B = Brustwirbel, L = Lendenwirbel (nach Slijper 1946, aus Nickel et al. 1992).

2.2.3 Kopf-Hals-Einheit

Kopf und Hals zusammen machen beim Hund etwa 15 % (Fedak et al. 1982) und beim Pferd zwischen 9 % (Buchner et al. 1997) und 12 % (Fedak et al. 1982) des Körpergewichts aus. Das elastische Nackenband (Lig. nuchae) verläuft beim Hund als einzelner Strang vom Axis bis zu den Dornfortsätzen der Thorakalwirbel (Abb. 2-7). Beim Pferd setzt dieser Strang schon am Hinterhaupt an und wird von Faserzügen verstärkt, die am 2. bis 7. Halswirbel ansetzen und sich zu einer Nackenplatte vereinigen. Diese strahlt in den Nackenstrang ein und heftet ebenfalls an den Brustwirbeln an. Das Nackenband besteht zu 80 % aus Elastin (Minns et al. 1973, Wainwright et al. 1982) und hält die angehobene Position des Kopfes beim Pferd größtenteils (Preuschoft & Fritz 1977, Dimery et al. 1985, Alexander 1988) oder sogar komplett (Hildebrand & Goslow 2004) passiv aufrecht.

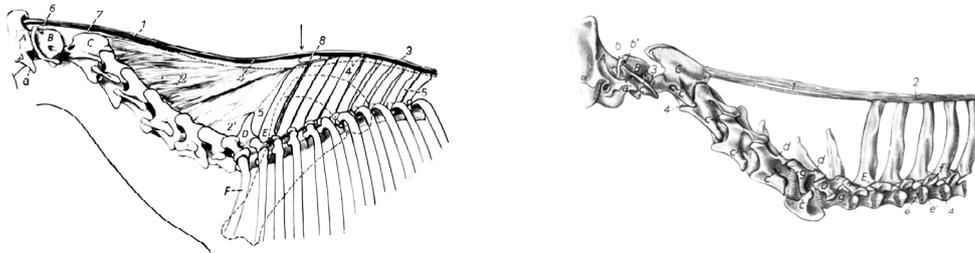


Abb. 2-7: Langes Nackenband beim Pferd (links), beim Hund (rechts) (aus Nickel et al. 1992).

2.2.4 Gliedmaßen

Die Gliedmaßen der größeren Säugetiere zeichnen sich durch eine senkrecht unter den Körper gestreckte Stellung aus (Alexander & Jayes 1983, Nickel et al. 1992, Preuschoft et al. 1994, Hildebrand & Goslow 2004, Fischer & Blickhan 2006). Dies bedingt im Vergleich zu der seitlich abgespritzten Beinhaltung z.B. der Reptilien eine relativ kleine Unterstützungsfläche und damit eine entsprechend geringere Stabilität. Im Gegenzug werden aber die Lastarme, über welche die Bodenreaktionskräfte auf die Gelenke einwirken, verkürzt, was die Drehmomente entscheidend vermindert. Mit zunehmender Körpergröße sind bei allen Landsäugetern die Extremitätenknochen parallel zur Schwerkraft orientiert.

Durch die pendelartige Bewegung der Beine in einem Kreisbogen um die proximalen Extremitätenglieder führen die distalen Glieder die größten Bewegungen aus und sind somit den stärksten Beschleunigungen unterworfen. Bei allen spezialisierten Lauftieren hat deshalb eine Reduktion des distalen Extremitätengewichts stattgefunden. Ermöglicht

wird dies durch eine Proximalverlagerung der schweren Muskelbäuche und die Übertragung der Kräfte zum Bewegen der distalen Glieder durch lange, leichte Sehnen. Hierdurch verlagert sich der Schwerpunkt der gesamten Gliedmaße proximal und die Pendellänge verkürzt sich (Smith & Savage 1956, Hildebrand 1985, Preuschoft & Günther 1994, Preuschoft 1994, Myers & Steudel 1997). Diese Extremitätenumgestaltung ist beim Pferd viel stärker fortgeschritten als beim Hund, der noch über fünf- (Vorderbeine) bzw. viergliedrige (Hinterbeine) Autopodien verfügt, ebenso wie über zwei parallele Zeugopodienknochen (Abb. 2-8).

Bei den vierfüßigen Lauftieren tragen die Vorderbeine den größten Teil der Gewichtslast (bei Pferden 60 % nach Hoyt et al. 2000 und 57 % nach Merkens et al. 1993 und Witte et al. 2004, bei Hunden 62 % nach Krüger 1943 und Iwamoto & Tomita 1966 und zwischen 58 und 78 % nach Larché 1962 und 55 % und 65 % nach Lee et al. 1999 abhängig von der Hunderasse). Bei den meisten Säugetieren und insbesondere Lauftieren wie Hunden und Pferden sind die Schlüsselbeine reduziert. Die Schulterblätter stehen schräg über den Oberarmknochen und verlängern so als aktiv bewegtes Glied der Knochensäule das Vorderbein (Abb. 2-8). Sie sind allein über Muskeln mit dem Brustkorb verbunden, so dass dieser in einem synsarkotischen Tragegurt zwischen den Vorderbeinen federnd aufgehängt ist. Die Schulterblätter können hierdurch entlang des Brustkorbes verschoben werden, wodurch der Drehpunkt der rotierenden Vorderbeinbewegungen im oberen Teil der Skapula (Krüger 1939, Fischer et al. 1994, Schmidt & Fischer 2000, Fischer et al. 2002, Fischer et al. 2006) zu liegen kommt. Die Vorderbeine erreichen so eine größere funktionelle Länge als die Hinterbeine (Nickel et al. 1992, Witte et al. 1995a, Payne et al. 2004). Übereinstimmend mit der größeren Länge der Vorderbeine ermittelten Witte et al. (1995a) für die Vorderbeine von Pferden eine Eigenschwingungsfrequenz von 0,79 Hz während für die Hinterbeine eine Frequenz von 0,94 Hz gemessen wurde.

Die Hinterbeine der meisten großen Landsäugetiere tragen einen geringeren Anteil an der Gewichtslast des gesamten Körpers (bei Pferden 40 % nach Hoyt et al. 2000 und 43 % nach Merkens et al. 1993 und Witte et al. 2004, bei Hunden 38 % nach Krüger 1943 und Iwamoto & Tomita 1966 und zwischen 22 und 42 % nach Larché 1962 und 35 und 45 % nach Lee et al. 1999) und generieren den Hauptanteil der Antriebskraft in allen Gangarten (Demes et al. 1994, Back et al. 1995a,b, Lee et al. 1999, Loscher 2002, Witte et al. 2004). Der Drehpunkt der Beinbewegungen liegt hier im Hüftgelenk.

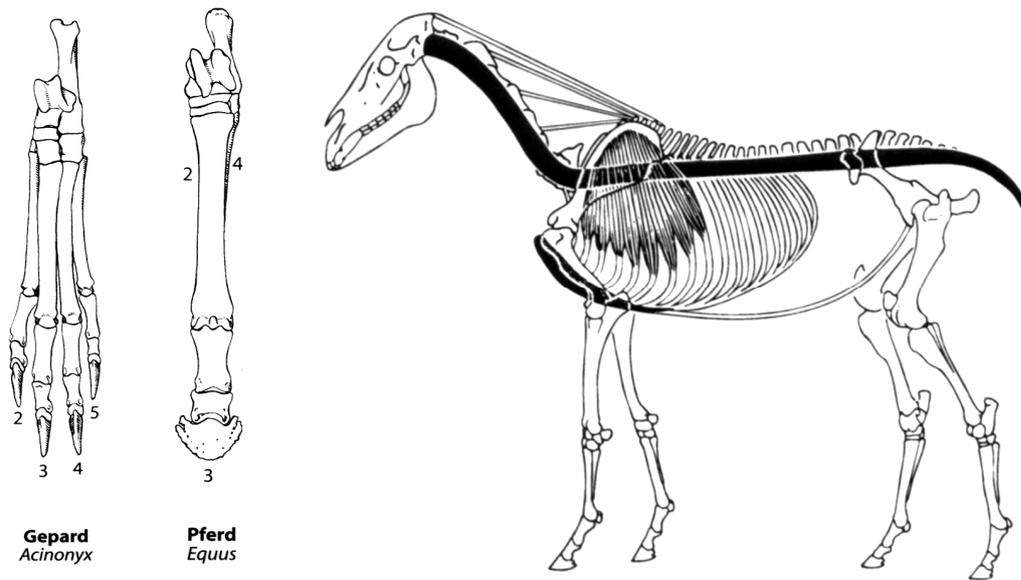


Abb. 2-8: Unterschiedliche Grade der Strahlenreduktion der Hinterbeine (aus Hildebrand & Goslow 2004) und syndesmodische Rumpfbefestigung an den Vorderbeinen beim Pferd (aus Preuschoft & Christian 1999).

3. Methoden

3.1 Orientierung der Abbildungen

Die Orientierung der abgebildeten Tierkörper in dieser Arbeit ist stets so gewählt, dass die optische Erfassung des Lesers von kranial nach kaudal der Leserichtung von links nach rechts folgt. Anatomische Positionen und diesen zugeordnete Werte werden deshalb immer von kranial nach kaudal angegeben, und Abbildungen von Tieren mit beschrifteten anatomischen Markierungspositionen sind mit dem Vorderende nach links ausgerichtet. In Abbildungen von Tieren in Bewegung ist die Bewegungsrichtung stets von links nach rechts dargestellt, d. h. hier sind die Tiere mit dem Vorderende nach rechts gerichtet.

3.2 Kinematische Vermessung des Achsenskeletts

Die lokomotorischen Bewegungen der Vierfüßer wurden mit Hilfe der digitalen Videokinematographie (motion capturing) vermessen. Hierfür wurden die laufenden Tiere mit einer (2D-Aufnahmen) oder zwei (3D-Aufnahmen) digitalen Videokameras (Sharp ViewcamZ) mit einer Auflösung von 720 x 576 Bildpunkten und einer PAL-Standardbildrate von 25 Vollbildern pro Sekunde gefilmt. Mit Hilfe der Software Ariel Performance Analysis System (APAS) wurden die 25 Vollbilder in 50 Halbbilder pro Sekunde getrennt, was ebenfalls zu einer Halbierung der optischen Auflösung (360 x 288 Bildpunkte) führte. Die räumlichen Koordinaten der anatomischen Positionen des Tierkörpers auf dem Film wurden Bild für Bild erfasst. Aus den Änderungen der räumlichen Koordinaten über die Zeit wurden Auslenkungen, Geschwindigkeiten, Beschleunigungen und Winkel zwischen verbindenden Geraden berechnet.

Die Koordinaten wurden mittels des digitalen Filter-Algorithmus der APAS-Software mit einer Grenzfrequenz der Stufe 5 geglättet.

Von jedem Versuchstier wurden zehn komplette Bewegungszyklen zur Vermessung ausgewählt, in denen das Tier die erfasste Laufstrecke in gleichmäßiger Geschwindigkeit durchquerte.

3.2.1 Kinematische Vermessung der Modelltiere Pferd und Hund

Tab. 3-1: Individualdaten der untersuchten Pferde

Individuum	Rasse	Geschlecht	Stockmaß (m)	Alter (a)
Dr. Doolittle	Deutsches Reitpferd	♂	1,62	8
Leroy	Brandenburger Warmblut	♂	1,69	12
Marco	Friese	♂	1,61	11
Nicodemus	Traber	♂	1,62	10
Paris	Holsteiner	♂	1,65	5
Ronja	Haflinger	♀	1,56	7
Tamina	Merens-Pony	♀	1,50	14
Uranus	Deutsches Reitpferd	♂	1,66	16

Tab. 3-2: Individualdaten der untersuchten Hunde

Individuum	Rasse	Geschlecht	Stockmaß (m)	Alter (a)
Asoj	Xoloitscuintle	♂	0,52	1
Johanna	Gordon Setter	♀	0,58	7
Lara	Schäferhund-Mischling	♀	0,59	4
Luzi	Labrador-Mischling	♀	0,46	3
Mei Li	Thai Dingo	♀	0,55	2
Spike	Retriever-Mischling	♂	0,65	4

Tab. 3-3: Bezeichnungen und anatomische Positionen der Markierungen

Marker	anatomische Position
kranial	Os parietale
thorakal 1	Widerrist, Processus spinosus des 4. Thorakalwirbels
thorakal 2	Processus spinosus des 12.-13. Thorakalwirbels
lumbal 1	Processus spinosus des 18. (letzten) Thorakalwirbels
lumbal 2	Processus spinosus des 3.-4. Lumbalwirbels
sakral	Os sacrum

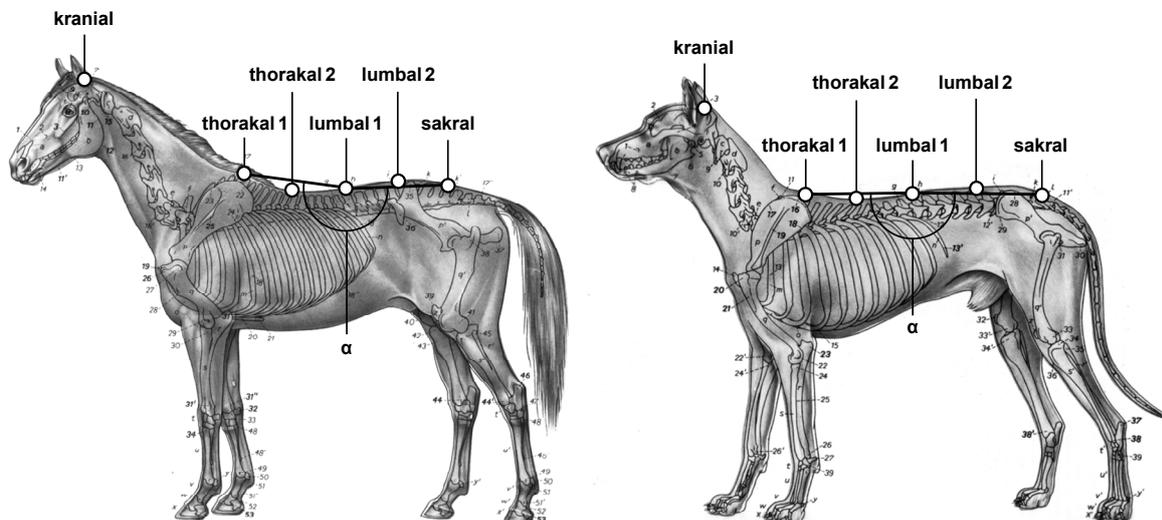


Abb. 3-1: Markierungen auf Pferd und Hund (aus Nickel et al. 1992, verändert).

Alle Pferde (Tab. 3-1) und Hunde (Tab. 3-2) wurden von Privatpersonen als Freizeit- und Haustiere gehalten und nahmen mit Genehmigung ihrer Besitzer an den Versuchen teil. Keines der Versuchstiere besaß zum Zeitpunkt der Datenaufnahmen eine lokomotionsrelevante Beeinträchtigung des Bewegungsapparates. Die Probanden verfügten alle über einen mittelmäßigen, ausgeglichenen Körperbau, der dem der entsprechenden Wildform (Wildpferd und Wolf) in Proportionen und Dimensionen recht nahe kommt. In Größe und Form von der Wildform stark abweichende Rassen (z.B. Dackel, Kaltblüter) wurden nicht untersucht.

Die anatomischen Positionen von Interesse (Abb. 3-1) wurden mit kontrastreichen Markierungen gekennzeichnet. Dazu wurden Halbkugeln aus Styropor, die mit einer reflektierenden Folie versehen waren, mit Doppelklebeband auf die Haut der Tiere geklebt. Anschließend wurden die Versuchstiere an einer locker durchhängenden Leine, welche am Halfter bzw. dem Halsband befestigt war, über die Laufstrecke geführt. Dabei wurde die Wahl der individuellen Geschwindigkeit größtenteils den Tieren überlassen, nur das Verfallen in eine andere Gangart außer dem Schritt wurde unterbunden. Die Laufstrecke wurde von zwei Kameras gleichzeitig aus verschiedenen Perspektiven gefilmt (Abb. 3-2) und von zwei Scheinwerfern (HEDLER C12) aus der jeweiligen Richtung der Kameras angestrahlt. Die reflektierenden Markierungen warfen das Licht der Scheinwerfer in Richtung der Kameras zurück und zeichneten sich als helle Flecken auf den Videobildern ab. Die Positionen der Markierungen wurden anschließend als zweidimensionale XY-Koordinaten Bild für Bild auf den zwei Videofilmen mit Hilfe der automatischen Markierungs-Verfolgungs-Funktion der APAS-Software bestimmt. Der von beiden Kameras erfasste Raum wurde mit einem kubischen Kalibrierungsrahmen mit definierten Maßen (24 Punkte, 8m³) geeicht und die Kamerabilder mittels eines kurzen, optischen Signals zeitlich synchronisiert. Dadurch konnten von der Software aus den zweidimensionalen XY-Koordinaten der beiden Bildsequenzen über das Verfahren der direkten linearen Transformation (DLT-Algorithmus) die dreidimensionalen XYZ-Raumkoordinaten der Markierungen errechnet werden. Diese Koordinaten wurden in Worksheet-Dateien (wk1) exportiert, welche mit Tabellenkalkulationsprogrammen verarbeitet werden können.

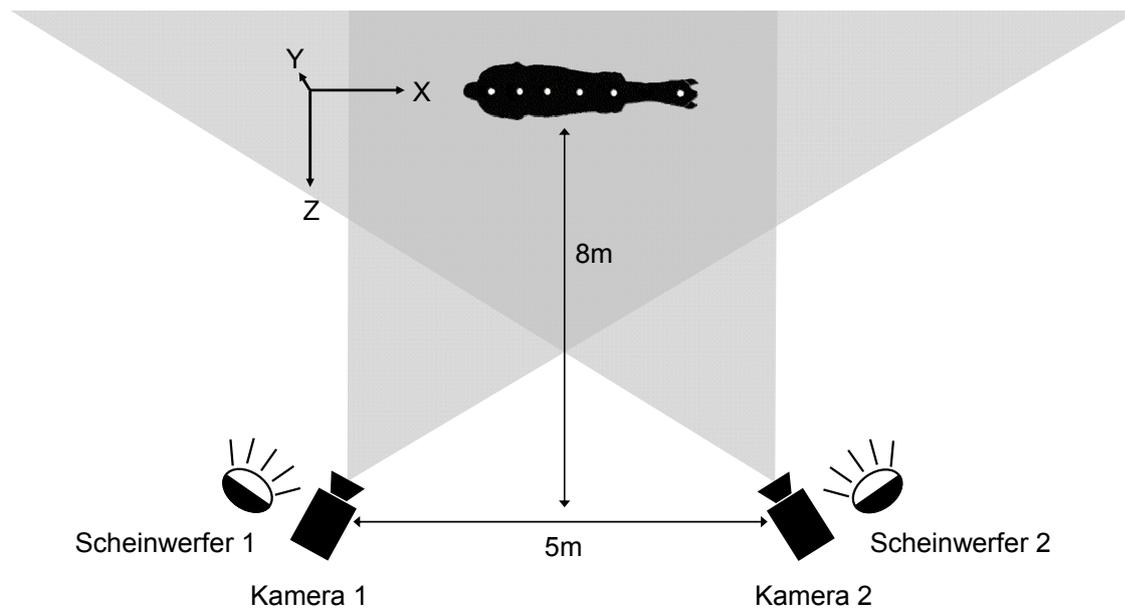


Abb. 3-2: Skizze (Aufsicht) der Versuchsanordnung bei den Videoaufnahmen der markierten Tiere.



Abb. 3-3: Kamerabilder eines markierten Pferdes (Marco) und Hundes (Mei Li).

Pferde und Hunde sind die beiden Arten, die in dieser Studie unter Laborbedingungen untersucht wurden. Die Anbringung von kontrastreichen Markierungen an ausgewählten anatomischen Positionen bietet gegenüber der Ermittlung der Koordinaten unmarkierter Körperteile eine höhere Genauigkeit und es können Positionen verfolgt werden, die sich nicht durch natürliche Form oder Färbung von der Umgebung abheben. Somit wurden bei diesen beiden Arten insgesamt sechs Positionen je Tier kinematisch vermessen, im Gegensatz zu nur drei Positionen bei den anderen Arten von Versuchstieren. Aus diesem Grund werden Pferde und Hunde als Modelltiere in dieser Arbeit betrachtet, deren Daten vorrangig zur Interpretation von möglichen kinematischen Optimierungen herangezogen werden. Die Messdaten der unmarkierten Versuchstiere werden vergleichend hinzugezogen, um zu evaluieren, ob die an den Modelltieren ermittelten Erkenntnisse eine gewisse Allgemeingültigkeit für vierfüßige Lauftiere aufweisen.

3.2.2 Kinematische Vermessung weiterer vierfüßiger Lauftiere

Tab. 3-4: Unmarkierte Versuchstiere für die Vermessung der Kopf, Thorax- und Sakralbewegungen.

Art	Trivialname	Individuen (n)
<i>Acinonyx jubatus</i>	Gepard	3
<i>Bos taurus indicus</i>	Zebu	3
<i>Camelus bactrianus</i>	Trampeltier	4
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Mähnenwolf	4
<i>Connochaetes taurinus</i>	Streifengnu	5
<i>Crocuta crocuta</i>	Tüpfelhyäne	4
<i>Equus asinus</i>	Afrikanischer Esel	4
<i>Equus quagga</i>	Steppenzebra	6
<i>Erythrocebus patas</i>	Husarenaffe	3
<i>Eudorcas thomsoni</i>	Thomson-Gazelle	4
<i>Felis sylvestris catus</i>	Hauskatze	5
<i>Giraffa camelopardalis</i>	Giraffe	4
<i>Macaca nemestrina</i>	Schweinsaffe	4
<i>Oryx leucoryx</i>	Arabische Oryxantilope	5
<i>Panthera leo</i>	Löwe	4
<i>Semnopithecus entellus</i>	Hanumanlangur	3
<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	Großer Kudu	3

Zusätzlich zu den Modelltieren wurden die Bewegungen des Achsenskeletts von 17 weiteren Arten von Carnivoren, Ungulaten und Primaten vermessen. Bei diesen handelte es sich, mit Ausnahme von Hauskatzen, um verschiedene Arten von Wildtieren (Tab. 3-4). An diesen Tieren ließen sich keine Markierungen befestigen und ihnen konnte keine Laufrichtung vorgeschrieben werden. Die Hauskatzen wurden in einer Privatwohnung, die Wildtiere bei der Fortbewegung in ihren Gehegen im Zoologischen Garten Berlin und dem Tierpark Friedrichsfelde gefilmt. Die Tiere liefen auf einem festen, ebenen Untergrund und wurden im rechten Winkel zur Laufrichtung von Hand videographiert (Abb. 3-4).

Da mangels Markierungen die Bewegungen einzelner Rumpfabschnitte nicht exakt nachverfolgt werden konnten, wurden bei diesen Tieren lediglich drei Positionen des Achsenskeletts vermessen. Mit Hilfe der APAS-Software wurden eine gut nachzuerfolgende Stelle des Neurokraniums (z.B. Ansatz des Gehörns, Ohröffnung, Auge etc.), des vorderen Bereichs der Thorakalwirbelsäule (Widerrist) und des Beckens manuell auf jedem Einzelbild der Videofilme bestimmt. Diese Positionen entsprechen weitgehend den Markierungen *kranial*, *thorakal 1* und *sakral* der Modelltiere und werden deshalb identisch benannt, obwohl nur eine einzige Position der thorakalen Wirbelsäule vermessen wurde.

Zusätzlich wurde in jeder Laufsequenz die Position eines unbeweglichen Objekts im

Aufnahmefeld (z.B. Stein oder Blatt im Gehege) erfasst, welches sich in möglichst gleicher Entfernung zur Kamera befand wie das laufende Tier. Positionsänderungen dieser „unbeweglichen“ Objekte konnten allein durch die Bewegungen der in der Hand gehaltenen Kamera verursacht werden. In jedem Einzelbild wurde nun die Änderung der Koordinaten dieses Fixpunkts im Vergleich zum Startbild von den Koordinaten der Körperteile der Tiere abgezogen, um die überlagernden Kamerabewegungen aus den Bewegungen der Tiere herauszurechnen.

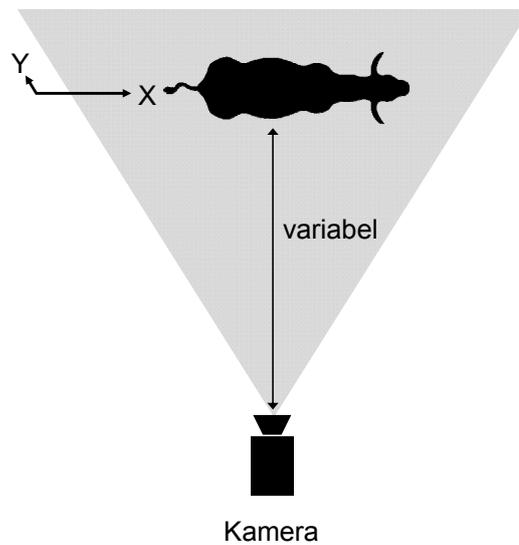


Abb. 3-4: Skizze der Versuchsanordnung für die Videoaufnahmen der unmarkierten Tiere.

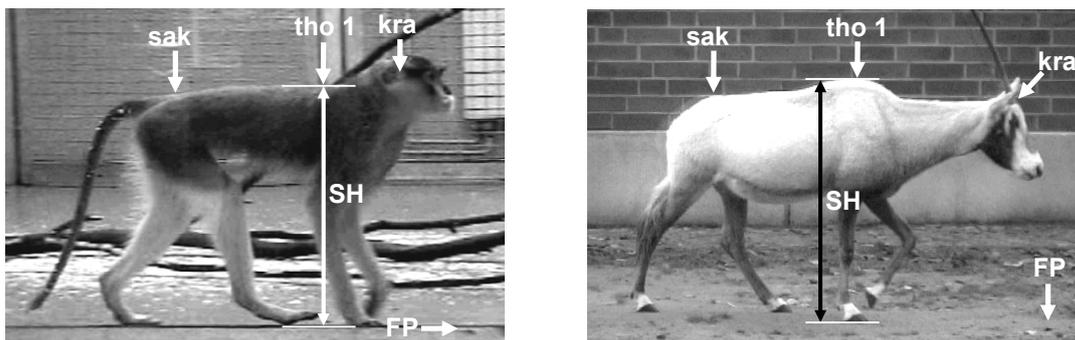


Abb. 3-5: Kamerabilder der 2D-Datenaufnahmen eines Husarenaffen (*Erythrocebus patas*) und einer Arabischen Oryxantilope (*Oryx leucoryx*). kra=kranial, tho 1=thorakal 1, sak=sakral, SH=Schulterhöhe, FP=Fixpunkt

In den Gehegen der Tiere konnten auch keine Maßinstrumente positioniert werden, wodurch eine genaue Bestimmung der Raumdimensionen nicht möglich war. Zur Umrechnung der ermittelten Bewegungskordinaten der Kamerabilder auf die realen Größen-

verhältnisse wurden deshalb arttypische Körpermaße nach Nowak (1999) verwendet. Die angegebenen Werte für durchschnittliche Schulterhöhen oder Kopf-Rumpf-Längen wurden für das Programm in eine virtuelle Eichgerade übertragen, welche in ihrer Länge an die entsprechenden Körpermaße der jeweiligen Versuchstiere angepasst wurde (Abb. 3-5). Die so ermittelten Bewegungsdaten sind in ihren Dimensionen somit lediglich als Näherung an die realen lokomotorischen Bewegungen der Tiere zu betrachten, in ihren Relationen aber recht exakt.

Die Genauigkeit der Bestimmung der Körperkoordinaten bei den unmarkierten Tieren ist jedoch variabel. Bei Tieren mit kurzem Fell und natürlichen Zeichnungen an den relevanten Körperstellen liegt die Qualität der Daten im Bereich derjenigen der markierten Versuchstiere. Bei einigen Arten (z.B. Hauskatzen und Mähnenwolf) waren aufgrund des längeren Fells im Schulterbereich die Koordinaten der Position *thorakal 1* nur schwer genau zu bestimmen.

Ein Teil der Filmsequenzen wurde im Rahmen eines praktischen Kurses an der Freien Universität Berlin erstellt. Diese wurden leider in ein komprimiertes Filmformat überführt, welches eine anschließende Trennung der Halbbilder (siehe 3.2) unmöglich machte. In den betreffenden Sequenzen halbiert sich demnach die Datenrate zur Ermittlung der Körperpositionen der Tiere von 50 Hz auf 25 Hz.

Für die 2D-Aufnahmen ohne Markierung der Tiere wurden ebenfalls jeweils 10 vollständige Bewegungszyklen pro Individuum ausgewertet.

3.2.3 Kinematische Vermessung von Kopf und Hals

Auf dem Hals der Tiere wurden keine Markierungen angebracht und dessen Position wurde auch in den Vermessungen ohne Markierungen nicht manuell bestimmt. Somit wurden allein die Bewegungen des Kopfes vermessen und, im Folgenden wird bei Angaben zur Bewegung auch immer nur vom Kopf gesprochen. Da der Kopf aber stets durch den Hals bewegt wird, erfolgen Kopf- und Halsbewegungen immer miteinander. Bei der mechanischen Interpretation der Bewegungen werden somit Kopf und Hals als eine gekoppelte Kopf-Hals-Einheit betrachtet und auch so bezeichnet.

3.2.4 Auswertung kinematischer Parameter

Der Begriff Bewegung fasst sämtliche kinematischen Parameter (Auslenkung, Geschwindigkeit und Beschleunigung) zusammen. Zur Abgrenzung einer reinen Ortsveränderung über die Zeit von anderen Bewegungsparametern (s.u.) wird diese im Folgenden als Auslenkung bezeichnet.

Laufende Fortbewegung ist gekennzeichnet durch eine kontinuierliche, aber nicht konstante Bewegung des Körperschwerpunkts auf der longitudinalen Raumachse. Eine grafische Darstellung der Koordinaten auf der X-Achse zeichnet somit eine stufen- bzw. wellenartig ansteigende Linie, welche kaum Aussagen über longitudinale Kräfte und Relativbewegungen von Körperteilmassen zulässt. Aus diesem Grund wurden stattdessen die Geschwindigkeiten der Körperpositionen in der Fortbewegungsrichtung berechnet. Diese zeigen longitudinale Bewegungen relativ zur Durchschnittsgeschwindigkeit des Körpers an und haben somit den äquivalenten Aussagewert wie Auslenkungen für die vertikale Raumachse.

Da die Körper der Vierfüßer während der Fortbewegung zyklische Bewegungen ausführen, ergeben die grafischen Auftragsungen der Bewegungsdaten über die Zeit stets mehr oder weniger sinusoidale Schwingungsverläufe. Die Ruhelagen dieser Schwingungsbewegungen sind dabei beständigen Änderungen unterworfen und stimmen nicht mit den Lagen in der Ruheposition des Tieres überein. Somit sind die Amplituden als Abstand zwischen Ruhelage und Maximalwert einer Kurve nicht exakt ermittelbar, weshalb die Spannweiten, also die Abstände zwischen maximalem und minimalem Wert, berechnet und angegeben werden. Die Spannweite entspricht stets der doppelten Amplitude.

Die Lage der Scheitelpunkte von Kurven wird stets auf den zeitlichen Fortschritt des Bewegungszyklus bezogen und in einer Prozentangabe dieser Zeit angegeben. Als Startpunkt des Bewegungszyklus wurde dabei immer der initiale Bodenkontakt des rechten Vorderbeins gewählt. Dieser wurde als Zeitpunkt null (0 %) definiert und der darauf folgende Bodenkontakt desselben Beins als Endzeitpunkt (100 %). Alle exemplarisch im Ergebnisteil dargestellten Schwingungsverläufe zeigen exakt den Ausschnitt eines derartig begrenzten Bewegungszyklus (0 – 100 %, siehe auch Abb. 3-7).

3.3 Vermessung der Extremitätenbewegungen

Tab. 3-5: Versuchstiere für die Vermessung der Extremitätenbewegungen.

Art	Trivialname	Individuen (n)
<i>Acinonyx jubatus</i>	Gepard	3
<i>Bos taurus indicus</i>	Zebu	3
<i>Camelus bactrianus</i>	Trampeltier	4
<i>Camelus dromedarius</i>	Dromedar	5
<i>Canis lupus dingo</i>	Dingo	4
<i>Canis lupus familiaris</i>	Haushund	6
<i>Capreolus capreolus</i>	Reh	4
<i>Cercocebus torquatus</i>	Rotscheitelmangabe	3
<i>Cercopithecus hamlyni</i>	Eulenmeerkatze	3
<i>Cervus elaphus</i>	Rothirsch	4
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Mähnenwolf	4
<i>Connochaetes taurinus</i>	Streifengnu	5
<i>Crocota crocuta</i>	Tüpfelhyäne	4
<i>Diceros bicornis</i>	Spitzmaulnashorn	3
<i>Elephas maximus</i>	Asiatischer Elefant	4
<i>Equus asinus</i>	Somali-Wildesel	4
<i>Equus ferus caballus</i>	Hauspferd	8
<i>Equus quagga</i>	Steppenzebra	6
<i>Erythrocebus patas</i>	Husarenaffe	3
<i>Felis sylvestris catus</i>	Hauskatze	5
<i>Eudorcas thomsoni</i>	Thomsongazelle	4
<i>Giraffa camelopardalis</i>	Giraffe	4
<i>Hippopotamus amphibius</i>	Flusspferd	3
<i>Homo sapiens sapiens (infant)</i>	Kleinkind (9-12 Monate)	4
<i>Lama glama</i>	Lama	5
<i>Lemur katta</i>	Katta	4
<i>Loxodonta africana</i>	Afrikanischer Elefant	3
<i>Macaca fuscata</i>	Rotgesichtsmakak	5
<i>Macaca nemestrina</i>	Schweinsaffe	3
<i>Myocastor coypus</i>	Nutria	4
<i>Orycteropus afer</i>	Erdferkel	3
<i>Oryx leucoryx</i>	Arabische Oryxantilope	5
<i>Pan troglodytes</i>	Schimpanse	5
<i>Panthera leo</i>	Löwe	4
<i>Procyon lotor</i>	Waschbär	4
<i>Rupicapra rupicapra</i>	Gämse	3
<i>Semnopithecus entellus</i>	Hanumanlangur	3
<i>Sus scrofa</i>	Wildschwein	4
<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	Großer Kudu	6
<i>Ursus maritimus</i>	Eisbär	5
<i>Vombatus ursinus</i>	Nacktnasenwombat	3

Um die Fußungsrhythmen der untersuchten Pferde und Hunde in einen größeren zoologischen Kontext zu stellen, wurde die zeitliche Abfolge der Fußungen von 22 weiteren Arten an quadrupeden Säugetieren im Schritt vermessen.

Hierzu wurden selbst angefertigte Filmaufnahmen aus zoologischen Gärten und (bei Hauskatzen und Krabbelkindern) Privatwohnungen ebenso wie einige Sequenzen aus Tierdokumentationen ausgewertet. Die Versuchstiere bewegten sich dabei stets auf festem, ebenem Untergrund. Für jedes Individuum wurden mindestens 6 komplette Schrittzyklen zur Auswertung ausgewählt, die nicht in einer konstanten Sequenz gelaufen sein mussten. Es wurde darauf geachtet, einen gewissen Bereich an moderaten Geschwindigkeiten zu erfassen und dabei besonders langsame oder schnelle Schrittfolgen zu vermeiden. Da in symmetrischen Gangarten wie dem Schritt die rechte und linke Körperseite phasenversetzt identische Bewegungen ausführen, wurden die Daten für die rechts- und linksseitigen Beinbewegungen gemittelt. Es ergibt sich daher eine minimale Datenmenge von $n = 12$ Fußungsereignissen je Individuum. Insgesamt liegen damit Daten über die Fußungsmuster von 41 Spezies vor (2 Arten markierter Versuchstiere, 17 Arten unmarkierter Versuchstiere, 22 weitere Arten). Die Gliedmaßen der Tiere wurden nicht markiert und deren Bewegungen auch nicht im selben Maße kinematisch vermessen wie die verschiedenen Anteile des Achsenskeletts. Dennoch ist die Ermittlung der Gliedmaßenstellungen im Bezug zu den Bodenreaktionskräften und die zeitliche Relation der Gliedmaßenbewegungen untereinander für diese Arbeit von immanenter Wichtigkeit. Diese Parameter wurden durch die zeitliche Bestimmung der Bodenkontakte erfasst.

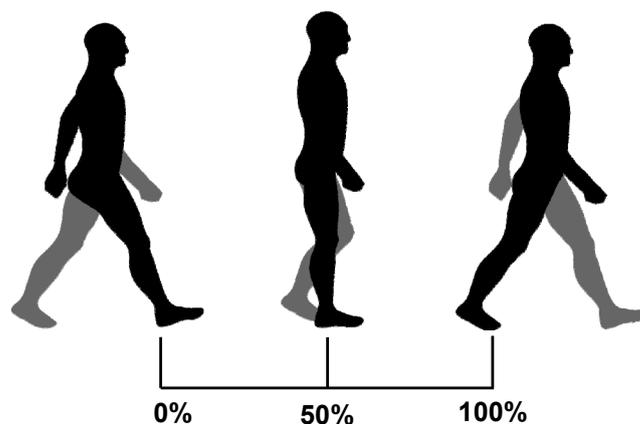


Abb. 3-6: Zusammenhang der zeitlichen Verlaufs des Bodenkontakts eines Standbeins (schwarz) mit dessen Stellung. Das Standbein nimmt in gehenden Gangarten stets die maximal vorangestellte und maximal nachgestellte Position zu Beginn (0%) und zu Ende (100%) der Bodenkontaktphase ein. In deren Mitte (50%) ist das Standbein vertikal ausgerichtet. Die Prozentangaben entsprechen nicht den zeitlichen Anteilen des gesamten Schrittzklus, wie sie im Weiteren häufig (siehe Abb. 3-7) angegeben werden, sondern der Dauer des Bodenkontakts des (hier) rechten Standbeins.

Hierfür wurden die Videoaufnahmen mittels der APAS-Software mit einer Zeitcodierung versehen. Dadurch konnten die Zeitpunkte der Bodenkontakte auf $\frac{1}{50}$ Sekunde genau bestimmt werden. Die Zeitspanne vom initialen Bodenkontakt des rechten Vorderbeins bis zum darauf folgenden Bodenkontakt desselben Autopodiums wurde für jeden Bewegungszyklus bestimmt und als Dauer des Schrittzklus definiert (Abb. 3-7). Die innerhalb dieses Zeitintervalls erfolgten Fußungsereignisse wurden jeweils auf die Dauer des Schrittzklus bezogen und ihre zeitliche Lage wurde im Schritt als Prozentwert der Schrittdauer angegeben.

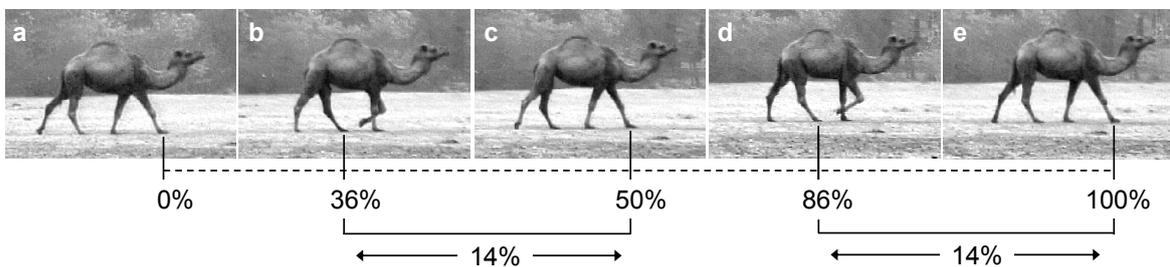


Abb. 3-7: Vermessung der Phasenverschiebung zwischen den Bewegungen des Hinterbeins und des ipsilateralen Vorderbeins. Die räumlichen Abstände der Zahlenwerte auf der Zeitskala entsprechen nicht den zeitlichen Abständen der Bodenkontakte.

In den qualitativen Grafiken sind zur Orientierung die Bodenkontaktzeiten der Extremitäten mittels waagerechter Balken auf der X-Achse angegeben. Dabei wird nicht die übliche Form der Darstellung verwendet, in der die Bodenkontakte in schwarz und die Schwungphasen in Weiß, für jedes Bein mit einem eigenen Balken, angegeben sind (Abb. 3-8). Stattdessen wurde eine verkürzte, auf die vornehmlich interessierenden Bipodalphasen jedes Beinpaars fokussierte Darstellung gewählt. Hierbei werden allein die Bipodalphasen angegeben. Jeder Schrittzklus beginnt mit einer Bipodalphase der Vorderbeine und beinhaltet stets zwei Bipodalphasen jedes Beinpaars, die alternierend auftreten. Die Lücke zwischen schwarzem und darauf folgendem grauen Balken kennzeichnet stets eine ipsilaterale Zweibeinstandphase

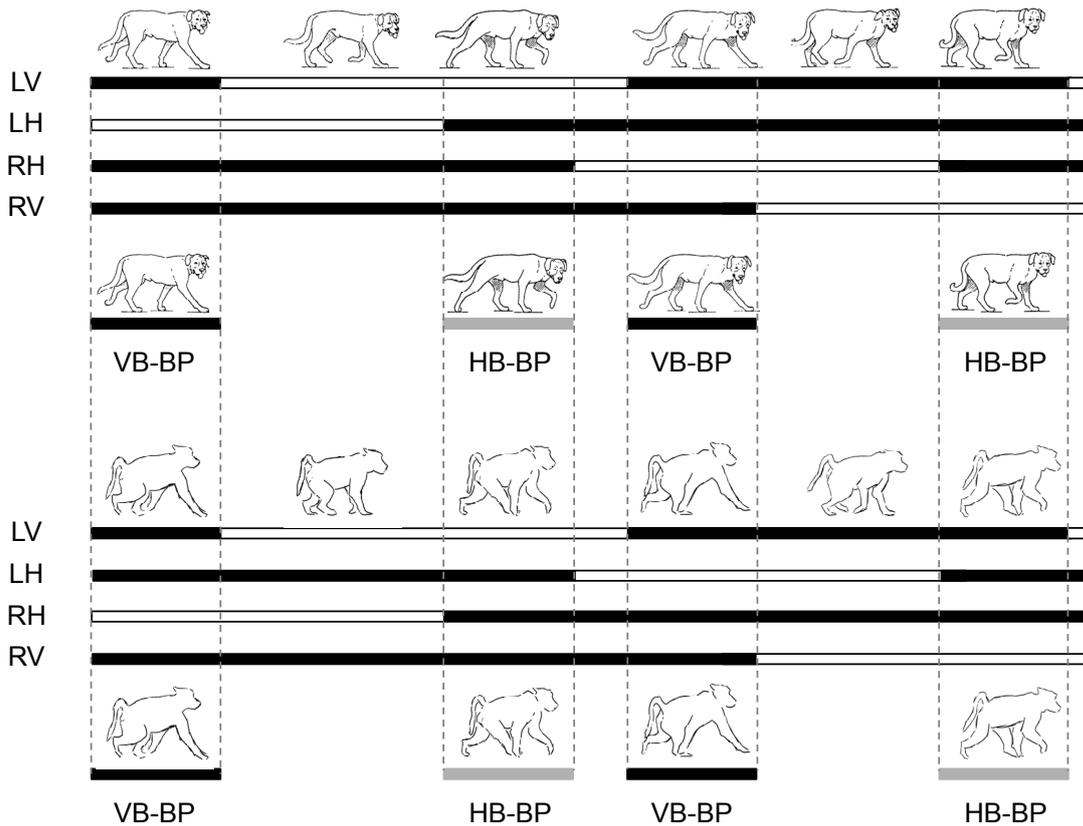


Abb. 3-8: Allgemein gebräuchliche (jeweils oben, schwarze Balken = Bodenkontakt, weiße Balken = kein Bodenkontakt) und verkürzte Form (jeweils darunter, VB = Vorderbein, HB = Hinterbein, BP = Bipodalphase) der Darstellung der Bodenkontaktzeiten eines Schrittzklus in der lateralen Gangsequenz der Säuger (oben) und der diagonalen Gangsequenz der Primaten (unten). Die kurzen diagonalen Bipodalstandphasen zwischen den bipodalen Hinterbein- und Vorderbeinstandphasen exakt in der Mitte des Schrittzklus sind hier nicht mit einem Bild gekennzeichnet.

3.4 Konstruktion der Computermodelle in Kooperation mit der Technischen Universität Berlin

Die Computersimulationen wurde in einer Kooperation mit dem Institut für Mechanik der Technischen Universität Berlin durchgeführt. Hierfür wurden anhand der kinematischen Analyse der untersuchten Vierfüßer verschiedene Relativbewegungen identifiziert und für diese eine kollisionsreduzierende Funktion begründet. Diese Hypothesen, welche im jeweiligen Diskussionsteil im Anschluss an die zugrundeliegenden Interpretationen präsentiert werden, bildeten Grundlage und Aufgabenstellung für die Rechenmodelle, welche den Einfluss der Relativbewegungen auf die Energetik überprüfen sollten.

Im Rahmen seiner Abschlussarbeit programmierte Herr Dipl.-Ing. Fiete Meyer unter der Leitung von Herrn Prof. Dr.-Ing. Utz von Wagner und betreut von Frau Dr.-Ing. Kerstin Kracht mehrere Computermodelle. Diese wurden in ihren virtuellen Dimensionen und ihrer Kinematik gemäß den Daten von Pferden in dieser Studie konstruiert, aufgrund ihres

starken Abstraktionsgrades lassen sie jedoch auch die Ableitung von allgemeineren Aussagen über generalisierte vierfüßige Lauftiere zu. Infolge der spezifischen mathematischen Struktur der Modelle war eine Isolation einzelner Bewegungen und damit der möglichen Effekte auf die Energetik nicht immer möglich. Deshalb sollte über die Ausgestaltung zweier Modelle mit unterschiedlichem Komplexitätsgrad eine Trennung verschiedener Faktoren erreicht werden.

Im Folgenden werden grundlegende Parameter der Modelle dargestellt. Detailliertere Angaben über die zugrundeliegende Modellierung und Betriebsweise sind Meyer (2010) zu entnehmen.

3.4.1 Einfaches Modell

Im einfacheren Modell (Abb. 3-9) wird der Rumpf von einem Starrkörper mit mittigem Schwerpunkt gebildet und die masselosen Beine sind von identischer Länge. Die auftretenden Bodenreaktionskräfte wirken ausschließlich parallel zu den belasteten Extremitäten und verursachen keine Drehmomente an den Kontaktpunkten mit dem Rumpf (Extremitätengürtel). Eine Übertragung von Horizontalkräften ist über den Starrkörper nicht möglich.

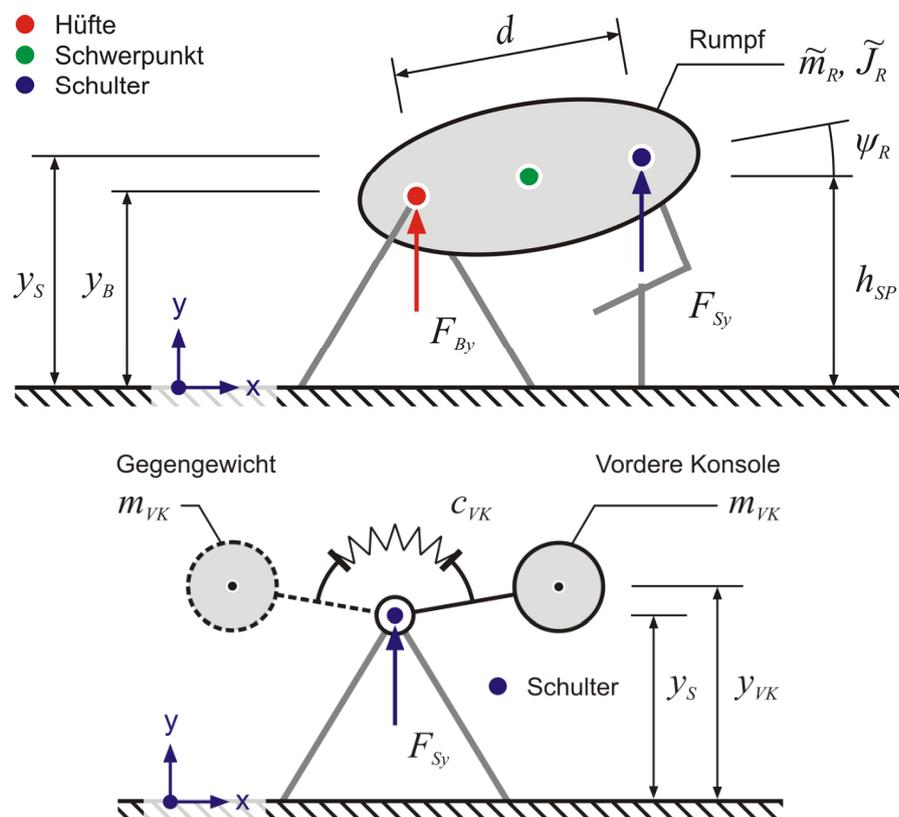


Abb. 3-9: Rumpf (oben) und Kopf-Hals-Einheit (unten) des einfachen Vierfüßermodells (aus Meyer 2010).

Die dazugehörige Kopf-Hals-Einheit besteht aus zwei ebenfalls masselosen Stäben, die mit ihrem proximalen Ende an einem gemeinsamen Drehpunkt (Schulter) befestigt sind und an deren distalen Enden sich je eine punktförmige Masse befindet. Eine Feder mit definierter Steifigkeit verbindet die Stäbe derart, dass diese sich im Ruhezustand in der Horizontalen befinden. Die Eigenschwingungsfrequenz der Feder gleicht der Frequenz der Vertikal-schwingungen der Schulter.

In den Maßen für Längen, Gewicht und Bewegungen der Extremitätengürtel wurden Rumpf- und Kopf-Hals-Modell dem Wallach *Leroy* aus der vorliegenden Arbeit angepasst, welcher in einer vergleichenden Betrachtung der kinematischen Kennwerte in Qualität und Quantität sehr typische und regelmäßige Bewegungsabläufe zeigte (siehe Ergebnisse).

Die Bewegung des Modells wurde über die Einwirkung von Kräften auf die Extremitätengürtel generiert. Beim Betrieb mit verschiedenen Phasenversätzen der Bewegungen von Vorder- und Hinterbeinen wurde jeweils gemessen, welche Kräfte notwendig waren, um die natürlichen Ausmaße der Bewegungen des Versuchspferdes zu erreichen. Die Kopf-Hals-Einheit bewegte sich dabei stets in synchronen Vertikalbewegungen mit der Hüfte. In einer weiteren Simulation wurde die Energetik des Rumpfes und der Kopf-Hals-Einheit (mit tragenden Vorderbeinen) separat betrachtet.

3.4.2 Komplexes Modell

Für eine komplexere numerische Analyse vielfältigerer Relativbewegungen zwischen Körperteilmassen wurde, in Anlehnung an die Vorüberlegungen unter 1.3, ein erweitertes Modell mit Hilfe des Softwarepakets MATLAB programmiert. Dessen Körperstamm besteht aus drei gelenkig miteinander verbundenen Teilmassen (Abb. 3-10), der Kopf-Hals-Einheit (hier „vordere Konsole“) und einem vorderen und hinteren Rumpfabschnitt, welche über ein Hals-Rumpfgelenk (HRG) und ein zentrales Rumpfgelenk (ZRG) an der Stelle der stärksten dorso-ventralen Flexibilität der thorakolumbalen Pferdewirbelsäule (siehe 2.2.2) miteinander artikulieren. Im zentralen Rumpfgelenk überträgt und misst eine passive Feder-Dämpfer-Einheit Kräfte zwischen den verbundenen Rumpfteilmassen, während eine aktive Feder-Dämpfer-Aktuator-Einheit die vordere Konsole und den vorderen Rumpfanteil verbindet.

Die Dimensionen und Bewegungen des Modells wurden mittels einer detaillierteren kinematischen Vermessung von 21 Markierungspunkten (Abb. 3-11) den Größenverhältnissen und Bewegungen des Pferdes *Leroy* angepasst. Zudem dienten diese Markierungen

als Referenzpunkte im Regressionsmodell von Buchner et al. 1997, wodurch die Trägheitsmomente einzelner Körperteile ermittelt werden konnten.

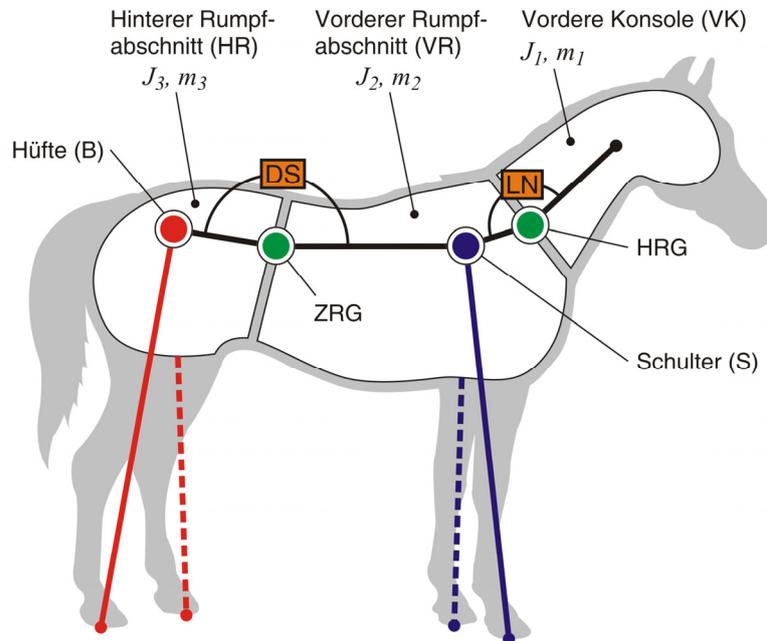


Abb. 3-10: Parameter des komplexen Modells eines Pferdes (aus Meyer 2010). HRG = Hals-Rumpfgelenk, ZRG = zentrales Rumpfgelenk, DS = Feder-Dämpfer-Einheit, LN = Langes Nackenband.

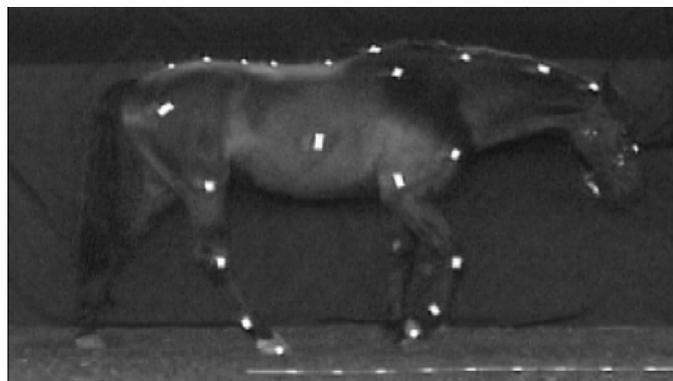


Abb. 3-11: Wallach Leroy im Schritt mit 21 Markierungen für die erweiterte kinematische Vermessung zur Erstellung des komplexen Modells.

Die Erweiterung des komplexeren Pferdmodells im Vergleich zum einfacheren Modell besteht demnach in der Implementierung pferdetypischer Größen-, Massen- und Bewegungsverhältnisse sowie der Übertragung von Kräften und Momenten zwischen vorderem und hinterem Rumpfabschnitt. Aufgrund der spezifischen mathematischen Struktur des Modells können einzelne Faktoren und ihre Auswirkungen auf die Energetik nicht verändert oder separat quantifiziert werden. Andererseits bietet dies den Vorteil der Erfassung von Synergieeffekten, welche sich im Zusammenwirken einzelner Komponenten ergeben können.

4. Ergebnisse

4.1 Vertikale Bewegungen des Rumpfes

4.1.1 Vertikale Auslenkungen des Rumpfes

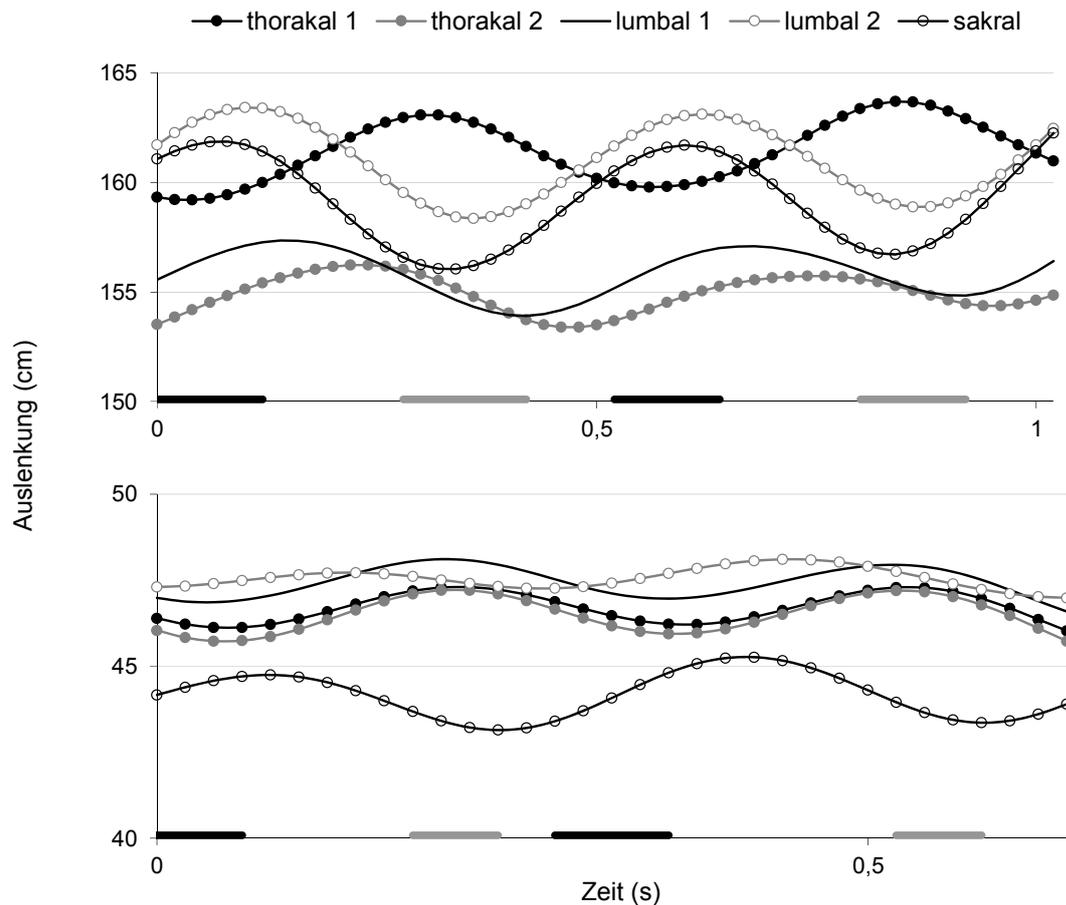


Abb. 4-1: Vertikale Auslenkungen der verschiedenen Rumpfbereiche im Schritt eines Pferdes (oben) und eines Hundes (unten). Schwarze Balken = Bipodalphasen der Vorderbeine, graue Balken = Bipodalphasen der Hinterbeine.

Die vertikalen Auslenkungen der markierten Rumpfbereiche verlaufen bei beiden Versuchstieren in sinusoiden Schwingungen von jeweils zwei vollständigen Schwingungen pro Schrittzzyklus.

Diese verlaufen bei den verschiedenen Rumpfbereichen nicht in Phase, sondern zeigen deutliche und regelmäßige Phasenverschiebung zueinander. Die Phasenverschiebungen zwischen den einzelnen Markern nehmen dabei mit deren anatomischem Abstand auf dem Tier zu. So ist die zeitliche Verzögerung der Vertikalschwingungen zwischen den Markern

thorakal 1 und *sakral* am höchsten, wodurch diese bei beiden Versuchstieren annähernd in Antiphase zueinander schwingen. Bei den Hunden ist die Verzögerung im Allgemeinen etwas geringer als bei den Pferden. Die geringste zeitliche Verzögerung tritt jeweils zwischen benachbarten Markern auf.

Die Spannweiten der Vertikalbewegung sind bei den Pferden im mittleren Bereich des Rumpfes (*thorakal 2* und *lumbal 1*) am geringsten und im kaudalen Rumpfbereich (*lumbal 2* und *sakral*) am stärksten ausgeprägt. Bei den Hunden nehmen die Schwingungen des mittleren Rumpfbereichs hingegen nicht eindeutig ab.

Die vier Bipodalstandphasen sind bei den Pferden in nahezu gleichen Abständen über den Schrittzklus verteilt, während bei den Hunden zwischen Hinterbein- und darauf folgender Vorderbeinstandphase deutlich kürzere zeitliche Abstände vorliegen als zwischen Vorderbein- und anschließender Hinterbeinstandphase. Bei beiden Spezies treten in den bipodalen Vorderbeinstandphasen jeweils die Minima von *thorakal 1* und die Maxima von *sakral* auf. Die Minima von *sakral* und die Maxima von *thorakal 1* liegen jeweils in den Bipodalphasen der Hinterbeine.

Ergebnisse

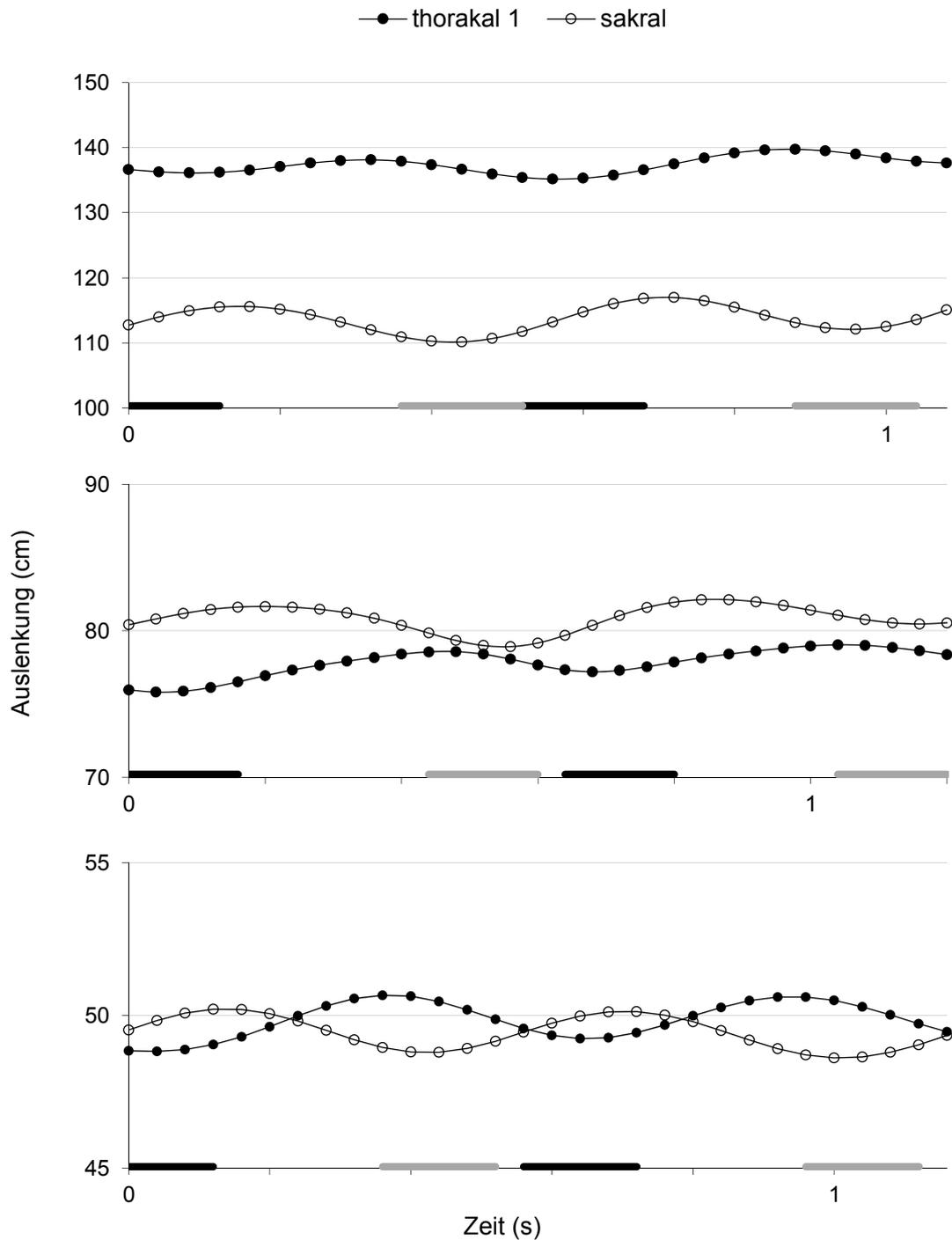


Abb. 4-2: Vertikale Auslenkungen der Vorderhand (*thorakal 1*) und Hinterhand (*sakral*) eines Streifengnus (oben), eines Gepards (mittig) und eines Husarenaffen (unten). Schwarze Balken = Bipodalphasen der Vorderbeine, graue Balken = Bipodalphasen der Hinterbeine.

Die Verläufe der vertikalen Auslenkungen stimmen bei allen unmarkierten Versuchstieren dahingehend mit den Modelltieren überein, dass die minimalen Positionen der Vorderhand (*thorakal 1*) in den vorderen Bipodalstandphasen auftreten und die niedrigsten Positionen der Hinterhand (*sakral*) in den hinteren Zweibeinstandphasen.

Die Lage der Bipodalphasen zeigt bei den meisten Tieren keinen regelmäßigen Viertakt, wie annähernd bei den Pferden, sondern ähnelt eher den Verhältnissen bei den Hunden (näheres hierzu unter 4.4).

Die Vertikalschwingungen verlaufen bei allen untersuchten Tieren regelmäßig, d.h. die Maxima der Vertikalpositionen treten in gleichem Abstand zum vorherigen und nachfolgenden Minimum auf. Bei gleichen Dauern und Abständen der Bipodalphasen, wie sie annähernd bei den Pferden auftreten, kommt es somit zu Vertikalbewegungen von Vorderhand und Hinterhand in Antiphase. Die geringeren zeitlichen Abstände zwischen bipodaler Hinterbeinstandphase und entsprechender anschließender Vorderbeinstandphase, wie sie für die meisten unmarkierten Versuchstiere ermittelt wurden, korrelieren mit einer geringeren Phasenverzögerung zwischen den Vertikalschwingungen von Vorder- und Hinterhand.

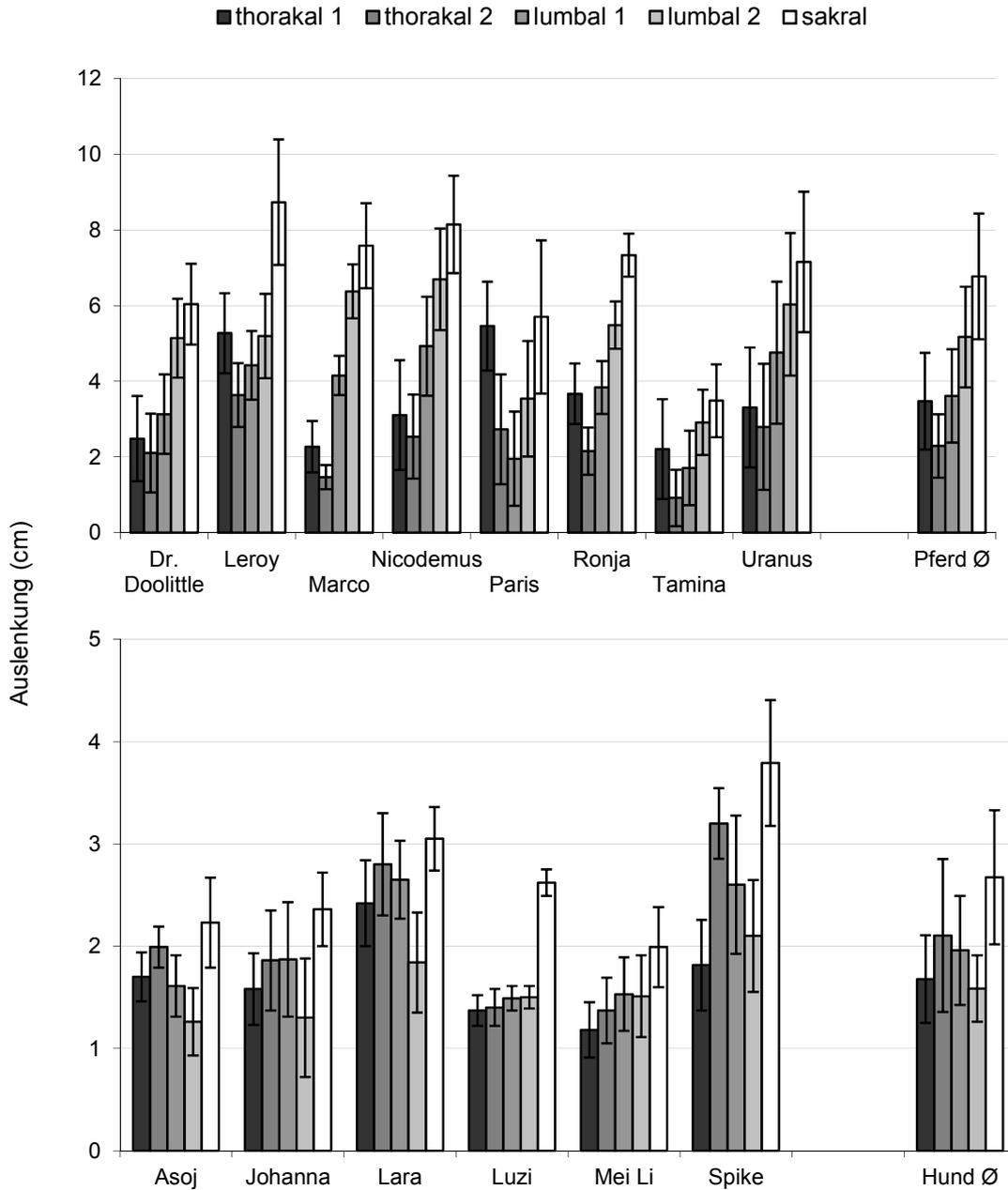


Abb. 4-3: Spannweiten der vertikalen Auslenkungen der Rumpfbereiche der Pferde (oben) und Hunde (unten).

Die verschiedenen Rumpfbereiche zeigen erhebliche quantitative Unterschiede in den Vertikalbewegungen. Dabei bestehen erhebliche und regelmäßige Differenzen zwischen den Pferden und Hunden.

Die minimale vertikale Bewegung tritt bei fast allen Pferden im Bereich des Markers *thorakal 2* auf (Ausnahme: bei Paris *lumbal 1*) und nimmt von dort nach kranial und kaudal zu. Die Zunahme der Amplitude verläuft beiderseits mit ähnlicher Steigung und erreicht ihr Maximum im Sakrum.

Die Vertikalbewegung des mittleren Thoraxbereichs beträgt mit gemittelten 2,3 cm nur ein

Drittel der Auslenkung des Beckens (6,8 cm) und zwei Drittel des vorderen Thorax (3,5 cm). Der senkrecht über den Hinterbeinen gelegene Rumpfbereich (*sakral*) wird im Schritt der Pferde doppelt so stark vertikal bewegt wie der Bereich über den Vorderbeinen (*thorakal 1*).

Das Auslenkungsprofil des Rumpfes der Hunde weicht beträchtlich von dem der Pferde ab. Vom nur gering ausgelenkten vorderen Thoraxbereich an nimmt die Spannweite der Bewegung zu. Nach einem lokalen Maximum bei *thorakal 2* sinkt die Auslenkung auf das Minimum in der hinteren Lendenwirbelsäule (*lumbal 2*) ab und steigt dann wieder abrupt zum Sakrum (*sakral*) hin an.

Weiterhin ist das Auslenkungsprofil der Hunde variabler als das der Pferde. Bei zwei Hunden (Luzi und Mei Li) kommt es zu einem allmählichen Anstieg von kranial nach kaudal, ohne ein deutliches Minimum bei *lumbal 2*. Dennoch ist auch hier der sprunghafte Anstieg der Auslenkung des Beckens festzustellen.

Ähnlich wie bei den Pferden, ist die Bewegung des hintersten Rumpfbereichs höher als die des vordersten. Die Auslenkung von *sakral* liegt mit im Mittel ca. 2,7 cm um fast 60 % höher als die des vorderen Thorax (*thorakal 1*) mit 1,7 cm. Das Minimum im kaudalen Abschnitt der Lumbalwirbelsäule liegt kaum niedriger als der Wert des kranialen Thoraxbereichs.

Ergebnisse

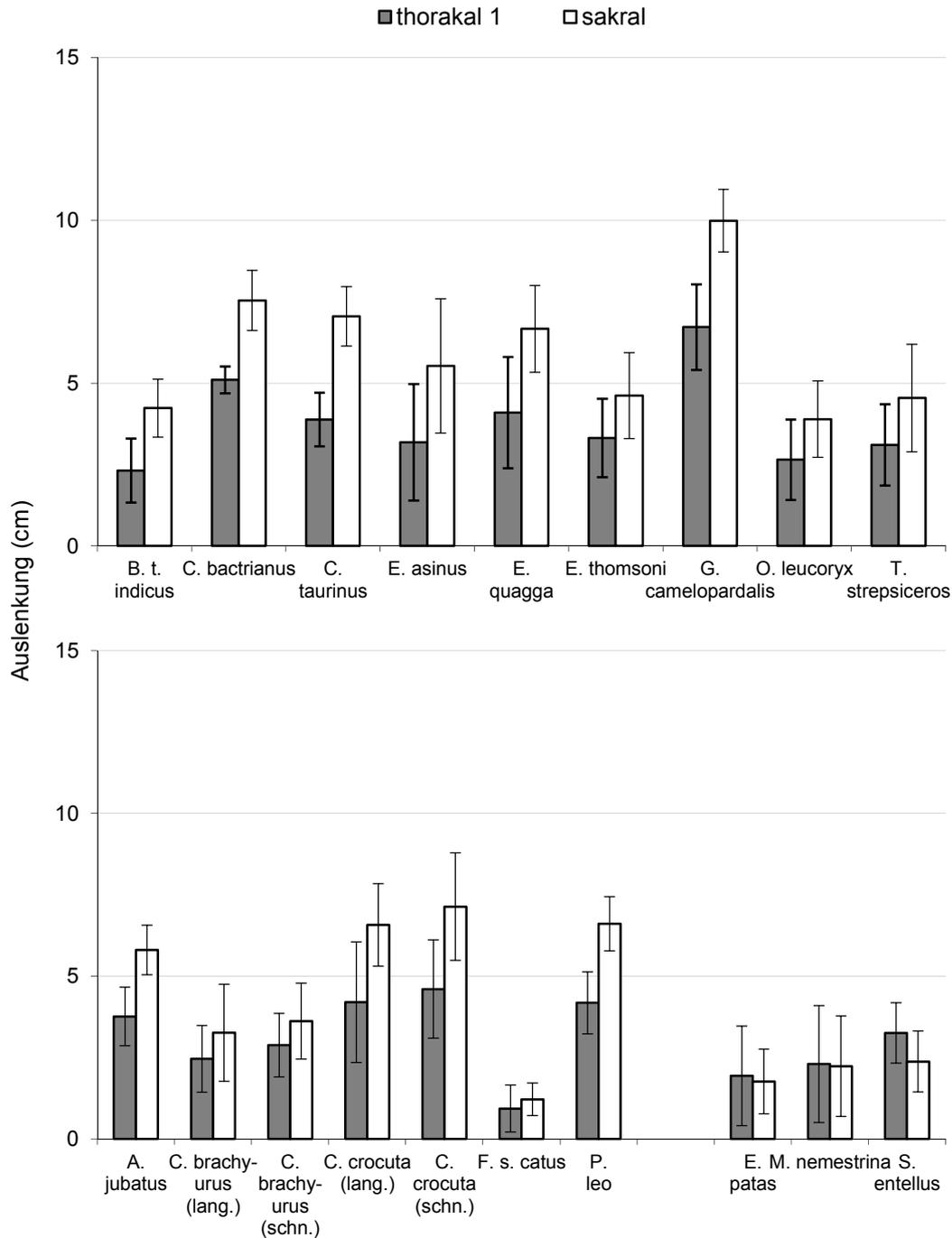


Abb. 4-4: Spannweiten der vertikalen Auslenkungen von Vorderhand (*thorakal 1*) und Hinterhand (*sakral*) der unmarkierten Huftiere (oben), Raubtiere (unten links) und Primaten (unten rechts).

Die Spannweiten der Vertikalschwingungen zeigen bei den unmarkierten Versuchstieren ein relativ einheitliches und taxonspezifisches Muster.

Genau wie bei den Modelltieren bewegen sich die thorakalen Rumpfreionen aller untersuchten Huftiere und Raubtiere geringer auf und ab als die jeweiligen sakralen Bereiche.

Bei den Raubtieren ist die Auslenkung der Hinterhand zwischen 25 % (Mähnenwolf, *C. brachyurus*) und 57 % (Hyäne, *C. crocuta*) höher als die der Vorderhand.

Ergebnisse

Dieser relative Unterschied ist bei den Huftieren mit Werten zwischen 47 % (Großer Kudu, *T. strepsiceros*) und 83 % (Zebu, *B. t. indicus*) im Mittel noch höher als bei den Raubtieren. Dies gleicht den Verhältnissen zwischen Pferden und Hunden, auch wenn diese Arten beide eine für Huftiere und Raubtiere besonders starke Auslenkungsdifferenz der beiden Rumpfbereiche zeigen.

Bei allen drei untersuchten Primatenspezies tritt diese Verhältnisdifferenz der Vertikalbewegungen nicht auf. Während die Auslenkungen von Thorax und Becken bei den Husarenaffen (*E. patas*) und Makaken (*M. nemestrina*) jeweils von identischen Ausmaßen sind, wird die Hinterhand der Languren (*S. entellus*) sogar verhältnismäßig geringer bewegt.

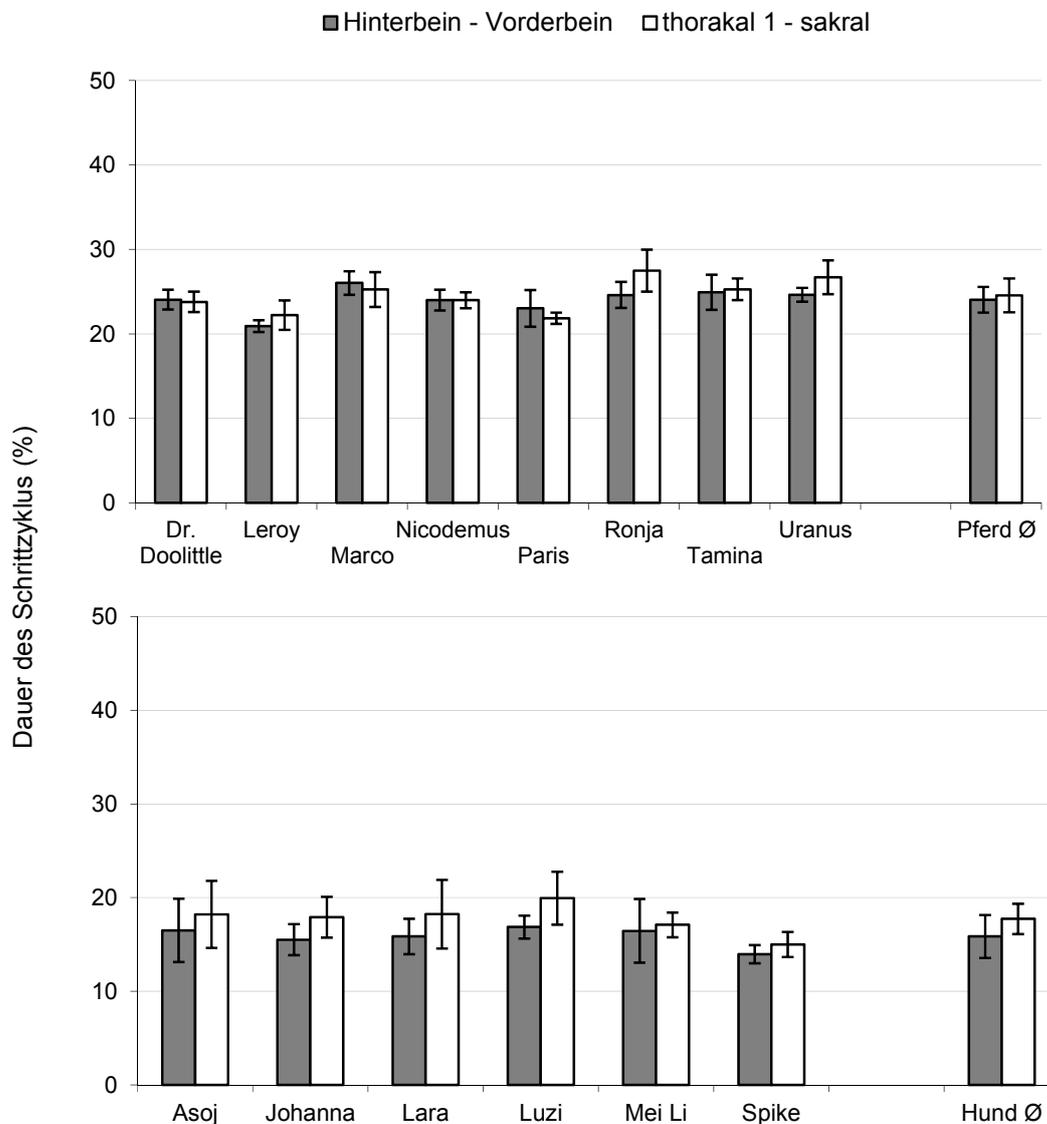


Abb. 4-5: Vergleich der Phasenverschiebung zwischen dem ipsilateralen Vorder- und Hinterbein mit der Phasenverschiebung der Vertikalauslenkungen von Vorderhand (*thorakal 1*) und Hinterhand (*sakral*) bei den Pferden (oben) und Hunden (unten).

Abb. 4-5 zeigt den Vergleich zwischen den relativen zeitlichen Verzögerungen der Bodenkontakte von Vorder- und ipsilateralen Hinterbeinen (graue Balken) und den Verzögerungen des Auftretens der vertikalen Maximal- und Minimalposition des vorderen und hinteren Rumpfbereichs (weiße Balken).

Die relativen Zeitabstände zwischen den Bodenkontakten der Vorder- und Hinterbeine entsprechen bei den Pferden mit 24,0 % beinahe exakt den Zeitabständen der maximalen und minimalen Auslenkungen des vorderen und hinteren Rumpfbereichs mit 24,6 %. Die geringen Abweichungen treten bei den einzelnen Individuen in unterschiedliche Richtungen auf. Insgesamt liegen die Werte für die Phasenverschiebung der Bein- und Thorakalbewegungen zwischen 21 und 27 %.

Die Hunde zeigen insgesamt mit 15,8 % geringere Phasenverschiebungen zwischen den Hinter- und Vorderbeinen als die Pferde. Die Verzögerung der Vertikalbewegungen von Thorax und Becken sind mit 17,7 % ebenfalls geringer als bei den Pferden, aber merklich höher als die Fußungsphasen der Hunde. Damit liegt bei den Hunden eine sehr einheitlich auftretende, wenn auch geringe Diskrepanz der Phasendifferenzen zwischen den Bewegungen der Beine und der Rumpfteile vor. Diese tritt in Ausmaß und Ausrichtung sehr einheitlich bei allen Hunden auf.

Zusammenfassung der vertikalen Auslenkungen

Die vertikalen Auslenkungen des Rumpfes zeigen grundlegende Charakteristika, die für alle untersuchten Säuger kennzeichnend sind:

- **Die vertikalen Auslenkungen der verschiedenen Rumpfbereiche verlaufen bei allen Tieren asynchron, mit einer deutlichen zeitlichen Verzögerung zueinander.**
- **Diese Phasenverschiebung ist zwischen den entgegengesetzten Rumpfen (*thorakal 1* und *sakral*) am stärksten ausgeprägt.**
- **Die vertikalen Auslenkungen des vorderen und hinteren Rumpfbereichs verlaufen relativ synchron mit den Bewegungen der Vorder- bzw. Hinterbeine. Beide Rumpfabschnitte erreichen ihre minimalen vertikalen Positionen jeweils in den Bipodalphasen des tragenden Beinpaars und ihre maximalen vertikalen Positionen stets in der Mitte der entsprechenden Monopodalphasen.**

-

In anderen Aspekten treten hingegen Unterschiede zwischen den verschiedenen Taxa auf:

- **Alle untersuchten Huftiere und Raubtiere zeigen geringere Vertikalbewegungen des direkt über den Vorderbeinen gelegenen Rumpfbereichs (*thorakal 1*) im Vergleich zum direkt über den Hinterbeinen liegenden Bereich (*sakral*), während dies bei den Primaten nicht auftritt.**
- **Diese Auslenkungsdifferenz ist bei den Huftieren im Mittel stärker ausgeprägt als bei den Raubtieren.**
- **Die Quantität der Auslenkungen der zwischen *thorakal 1* und *sakral* liegenden Marker unterscheidet sich deutlich bei den Modelltieren. Während bei den Pferden ausgehend von den Rumpfen eine gleichmäßige Abnahme der Spannweiten hin zu einem Minimum bei *thorakal 2* zu verzeichnen ist, liegt bei den Hunden ein komplexeres Auslenkungsprofil vor, mit einem Minimum im hinteren Bereich der Lendenwirbelsäule (*lumbal 2*).**

4.1.2 Vertikale Beschleunigungen des Rumpfes

Die Beschleunigungen sind jeweils an den Umkehrpunkten der Auslenkungen maximal. Dadurch verlaufen beide Parameter über die Zeit proportional zueinander, allerdings mit einem Phasenversatz. Um den Bezug zu den Schrittphasen leichter erfassen zu können, werden die Beschleunigungsverläufe hier ebenfalls dargestellt.

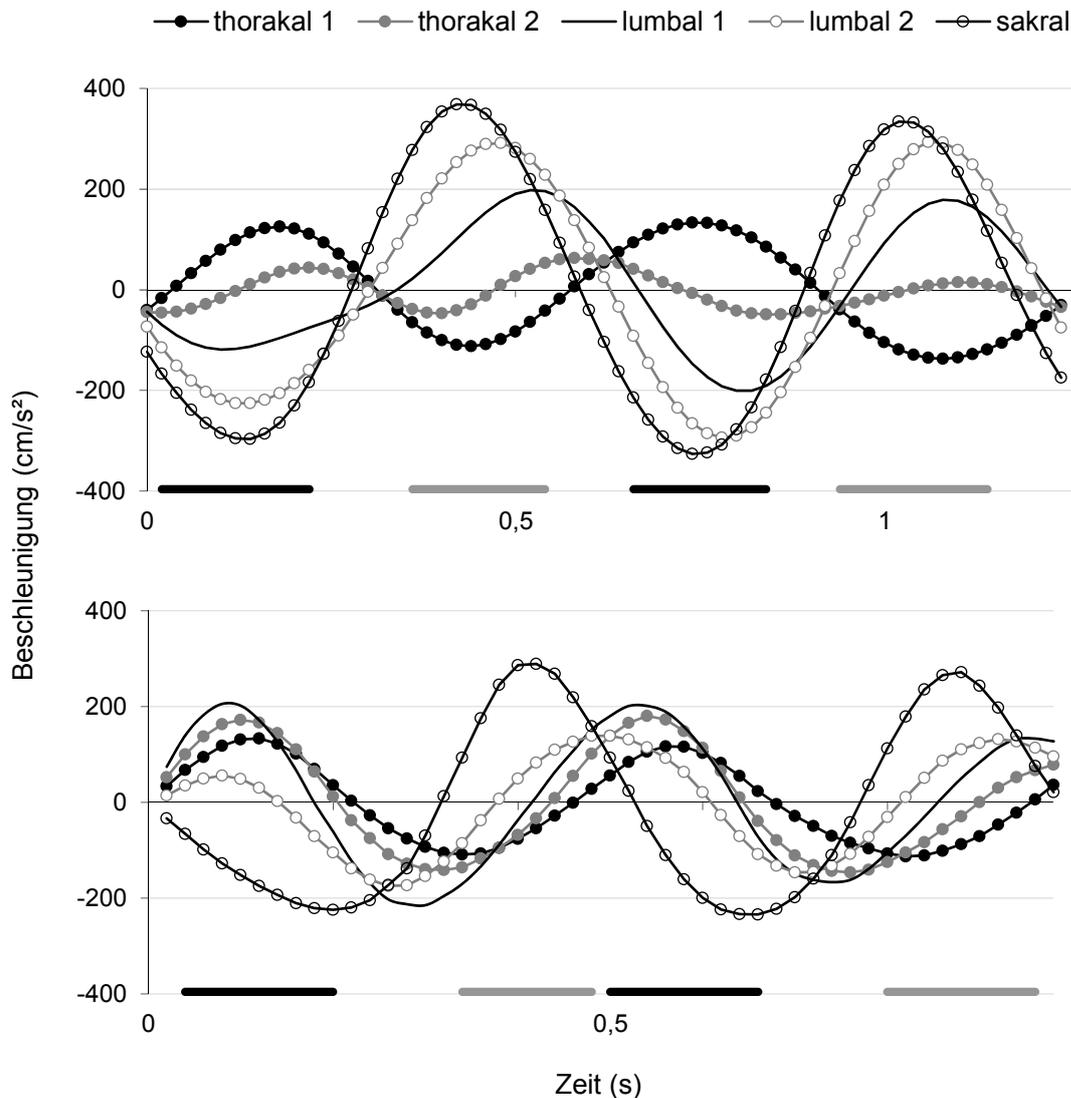


Abb. 4-6: Vertikale Beschleunigungen der Rumpfbereiche eines Pferdes (oben) und eines Hundes (unten). Positive Werte kennzeichnen eine aufwärts gerichtete Beschleunigung, negative Werte kennzeichnen eine abwärts gerichtete Beschleunigung. Schwarze Balken = bipodale Vorderbeinstandphasen, graue Balken = bipodale Hinterbeinstandphasen.

Die auf den Rumpf der Pferde und Hunde einwirkenden Vertikalbeschleunigungen verlaufen in Form zweier Schwingungen pro Schrittzyklus. Die verschiedenen Rumpfbereiche werden dabei nicht simultan, sondern asynchron beschleunigt.

Die senkrecht über den Vorderbeinen (*thorakal 1*) und Hinterbeinen (*sakral*) liegenden Körperabschnitte werden in den Bipodalphasen des jeweils unterstützenden Beinpaars

aufwärts beschleunigt. In den entsprechenden Monopodalphasen treten hingegen abwärts gerichtete Beschleunigungen auf (negative Werte). Die zwischen diesen Randbereichen des Rumpfes liegenden Körperteile zeigen von kaudal nach kranial verzögerte Verläufe. Die quantitativen Verhältnisse der Beschleunigungsschwankungen zeigen sehr deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Rumpfbereichen. Diese entsprechen bei beiden Spezies den Verhältnissen der vertikalen Auslenkungen (Abb. 4-3).

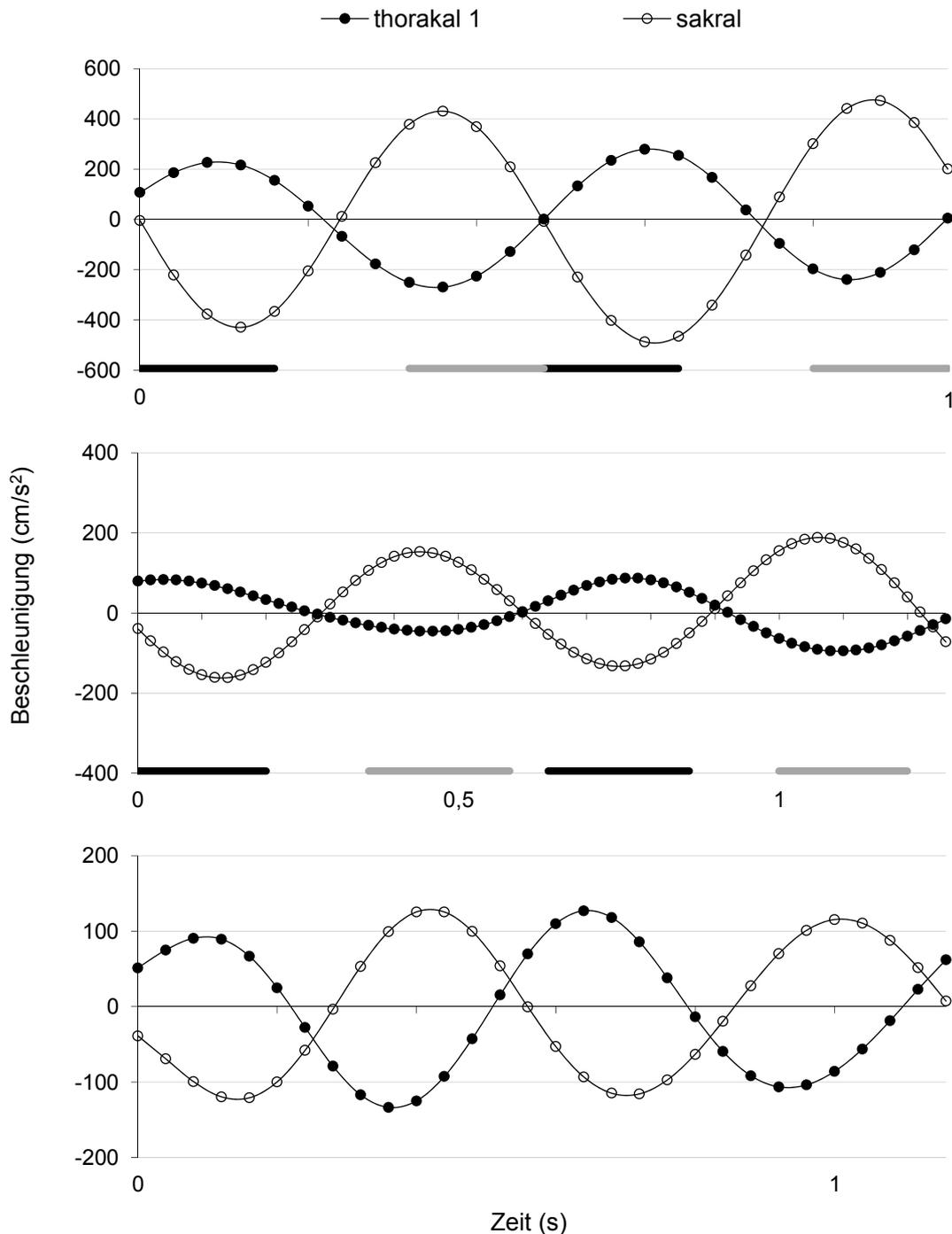


Abb. 4-7: Vertikale Beschleunigungen der Vorderhand (*thorakal 1*) und Hinterhand (*sakral*) einer Thomson-Gazelle (oben), eines Löwen (mittig) und eines Husarenaffen (unten). Schwarze Balken = Bipodalphasen der Vorderbeine, graue Balken = Bipodalphasen der Hinterbeine.

Ergebnisse

Die vertikalen Beschleunigungen von Vorder- und Hinterhand zeigen bei allen unmarkierten Versuchstieren ein sehr einheitliches Bild, welches wiederum mit den Verhältnissen bei den Modelltieren übereinstimmt.

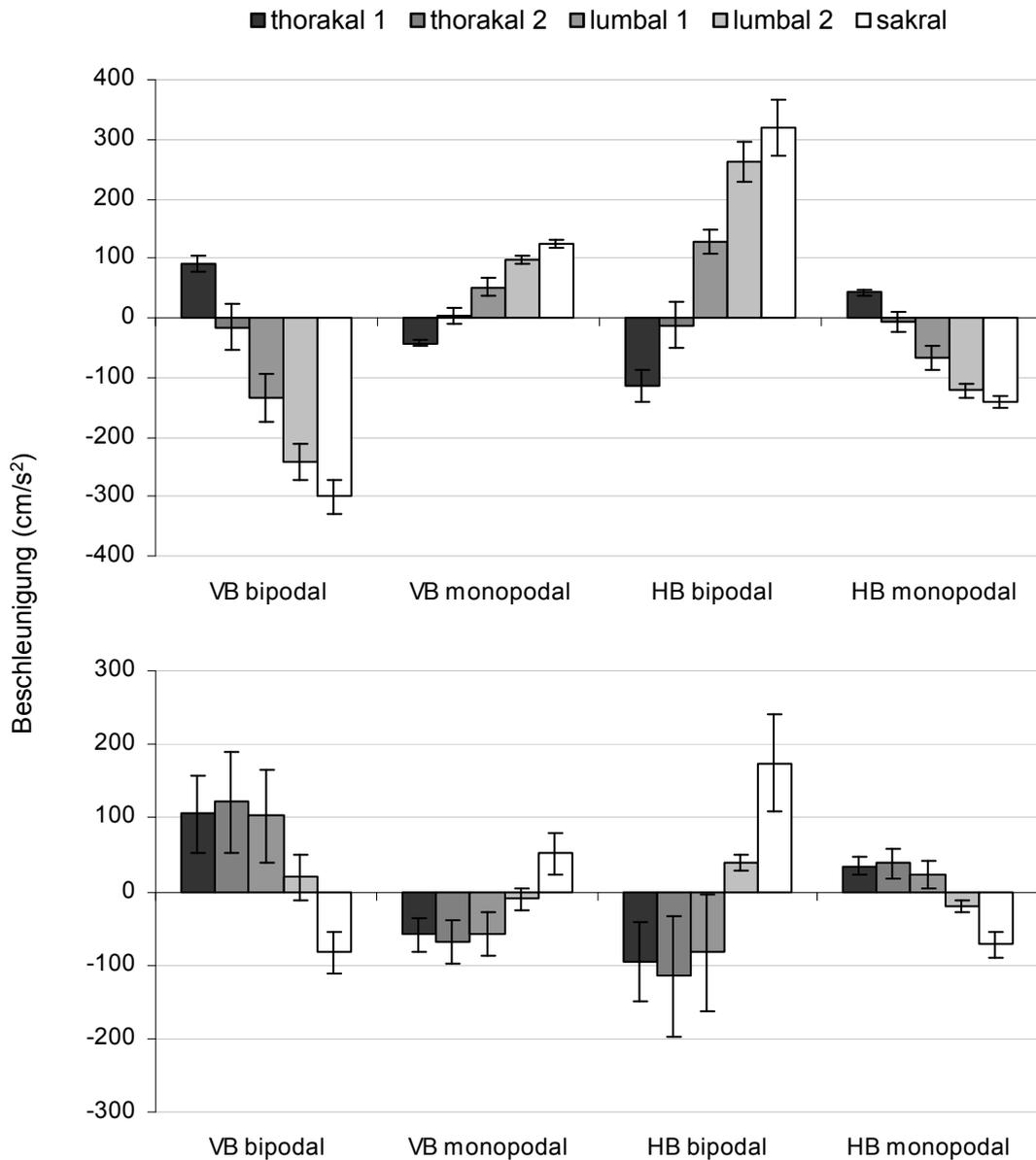


Abb. 4-8: Verteilung der vertikalen Beschleunigungen der Rumpfteile auf die Schrittphasen bei den Pferden (oben) und Hunden (unten). Positive Werte kennzeichnen eine aufwärts gerichtete Beschleunigung, negative Werte kennzeichnen eine abwärts gerichtete Beschleunigung.

Die Verteilungen der Vertikalbeschleunigungen, welche im Schritt auf die verschiedenen Rumpfteile einwirken, zeigen exakt umgekehrte Verhältnisse zwischen den sich entsprechenden Schrittphasen der Vorder- und Hinterbeine. Ebenso liegen entgegengesetzte Verhältnisse zwischen den Mono- und Bipodalphasen eines Beinpaars

vor. Dabei sind die mittleren Beschleunigungsbeträge in den Monopodalphasen aber stets geringer als in den Bipodalphasen.

Der minimal bewegte und beschleunigte Marker *thorakal 2* stellt bei den Pferden eine Art Umkehrpunkt dar, auf den in keiner Schrittphase stärkere Nettobeschleunigungen einwirken. Der kranial davon liegende Bereich wird während des bipodalen Bodenkontakts der Vorderbeine aufwärts und während des monopodalen Bodenkontakts der Vorderbeine abwärts beschleunigt. Der kaudal von *thorakal 2* gelegene Rumpfbereich wird hingegen in den Zweibeinstandphasen der Hinterbeine aufwärts und in den Einbeinstandphasen der Hinterbeine abwärts beschleunigt.

Wie an den geringen Standardabweichungen zu erkennen ist, sind die Vertikalbeschleunigungen des Rumpfes der einzelnen Pferde untereinander sehr homogen. Auch bei den Hunden wirken während der längeren Monopodalphasen durchschnittlich pro Zeiteinheit geringere Beschleunigungen auf den Rumpf ein. Den geringsten Vertikalkräften unterliegt hier der kaudale Bereich der Lendenregion (*lumbal 2*). Kranial davon liegende Rumpfabschnitte werden in den Bipodalphasen der Vorderbeine aufwärts und während der Monopodalphasen abwärts beschleunigt. Nur das Becken zeigt als kaudal von *lumbal 2* gelegener Anteil des Rumpfes von den Hinterbeinen geprägte vertikale Beschleunigungen.

Zusammenfassung der vertikalen Beschleunigungen

Für alle untersuchten Vierfüßer gilt:

- **Rumpfteile werden am oberen Wendepunkt ihrer Vertikalschwingung maximal abwärts beschleunigt und am unteren Wendepunkt maximal aufwärts.**
- **In den Bipodalphasen beschleunigen die Standbeine den senkrecht über ihnen liegenden Rumpfbereich aufwärts, in den entsprechenden Monopodalphasen wird dieser Rumpfbereich hingegen abwärts beschleunigt.**
- **Rumpfteile, die mit einer höheren Spannweite vertikal ausgelenkt werden, erfahren auch höhere Beschleunigungen.**

4.2 Longitudinale Bewegungen des Rumpfes

4.2.1 Longitudinale Geschwindigkeiten des Rumpfes

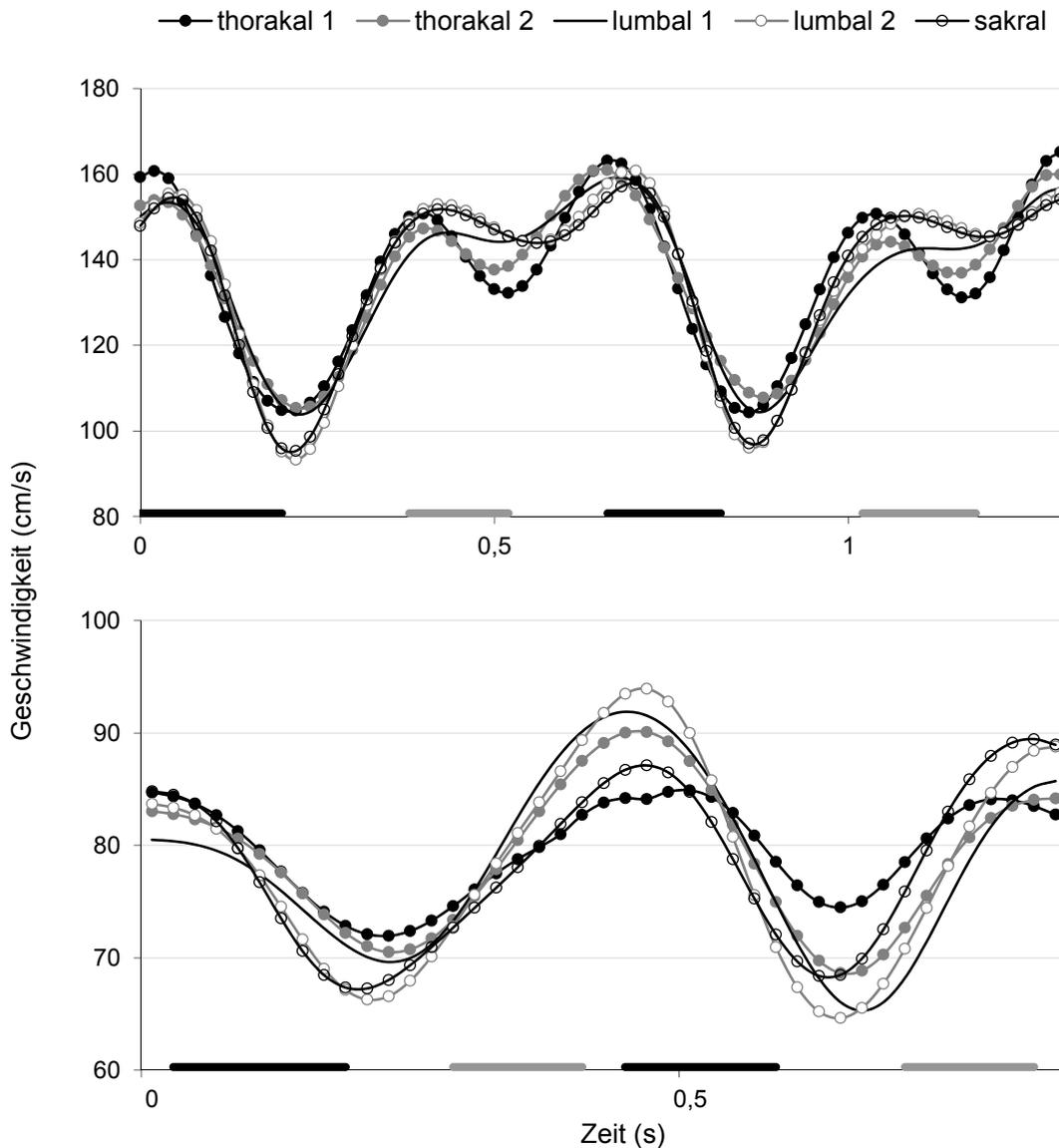


Abb. 4-9: Longitudinale Geschwindigkeiten der Rumpfmarder eines Pferdes (oben) und eines Hundes (unten). Schwarze Balken = bipodale Vorderbeinstandphasen, graue Balken = bipodale Hinterbeinstandphasen.

Die Geschwindigkeiten der einzelnen Markierungen auf den Rumpfen der Pferde und Hunde laufen in beiden Fällen synchron miteinander. Während allerdings bei den Hunden zwei Schwingungszyklen in einem Schrittzzyklus auftreten, zeigt sich bei den Pferden regelmäßig ein lokales Minimum, so dass man auch von vier Schwingungszyklen bei diesen Tieren sprechen kann.

Bei beiden Spezies ist die Geschwindigkeit in Laufrichtung jeweils zu Beginn des

Schrittes, wenn ein Vorderbein abfüßt, maximal und nimmt dann rapide über den Verlauf der vorderen Bipodalphase hinweg ab. Am Übergang zwischen vorderer Zweibeinstandphase und lateraler Zweibeinstandphase liegt jeweils ein Minimum der Geschwindigkeiten.

Bei den Pferden steigt nun die Geschwindigkeit steil an und erreicht zum Beginn der hinteren Bipodalstandphase ein erneutes Maximum, um dann über diese Bipodalphase hinweg abzufallen, mit einem lokalen Minimum zum Ende dieser Standphase.

Beim Hund hingegen steigt die Geschwindigkeit des Rumpfes nach dem Minimum in der diagonalen Zweibeinstandphase langsamer und auch über die bipodale Zweibeinstandphase hinweg noch an. Ohne ein lokales Minimum wird hier wieder, wie bei den Pferden, ein Geschwindigkeitsmaximum zu Beginn der Vorderbeinbipodalstandphasen erreicht.

Auffällig ist bei den Hunden, dass die vorderen Rumpfbereiche geringeren Geschwindigkeitsschwankungen unterliegen als die hinteren.

Ergebnisse

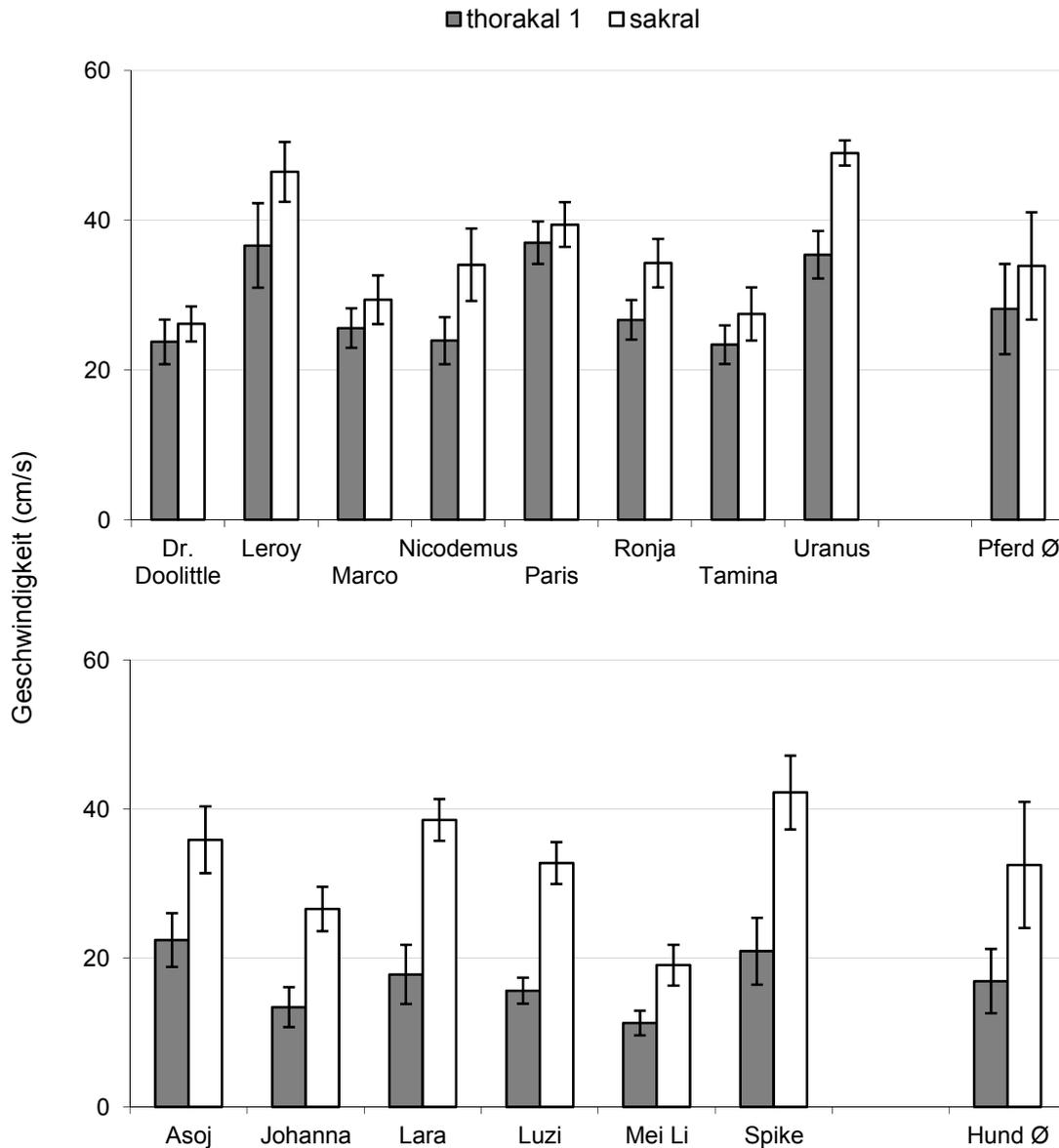


Abb. 4-10: Spannweiten der Geschwindigkeitsschwankungen der Vorder- und Hinterhand bei den Pferden (oben) und Hunden (unten).

Die quantitative Auswertung der Geschwindigkeitsänderungen der senkrecht über den Vorder- bzw. Hinterbeinen liegenden Marker zeigt für beide Spezies geringere Schwankungen der Longitudinalgeschwindigkeit für den vorderen Rumpfbereich. Diese Differenz ist bei den Pferden mit einer um 20 % höheren Spannweite für das Sakrum viel geringer ausgeprägt als bei den Hunden, wo die sakrale Geschwindigkeitsschwankung um 92 % erhöht ist.

Da die Daten der Longitudinalgeschwindigkeiten und –beschleunigungen grundsätzlich ähnliche Erkenntnisse über die antreibenden und abbremsenden Kräfte, welche auf den Rumpf einwirken, zulassen, wird auf eine vergleichende Darstellung der Longitudinalgeschwindigkeiten der unmarkierten Tiere verzichtet.

Zusammenfassung der longitudinalen Geschwindigkeiten

- **Die Geschwindigkeiten der verschiedenen Rumpfbereiche schwanken, synchron miteinander, stark im Verlauf eines Schrittzklus stark.**
- **Bei den Pferden tritt in jeder Bipodalstandphase ein Geschwindigkeitsminimum auf, wobei der Geschwindigkeitsabfall während der hinteren Zweibeinstandphasen geringer ist.**
- **Bei den Hunden treten nur innerhalb der vorderen Bipodalphasen Geschwindigkeitsminima auf, während die Geschwindigkeit in den hinteren Zweibeinstandphasen sogar noch ansteigt.**
- **Bei beiden Arten unterliegt der hintere Rumpfbereich stärkeren Geschwindigkeitsschwankungen als der vordere, wobei diese Differenz bei den Hunden deutlich stärker ist.**

4.2.2 Longitudinale Beschleunigungen des Rumpfes

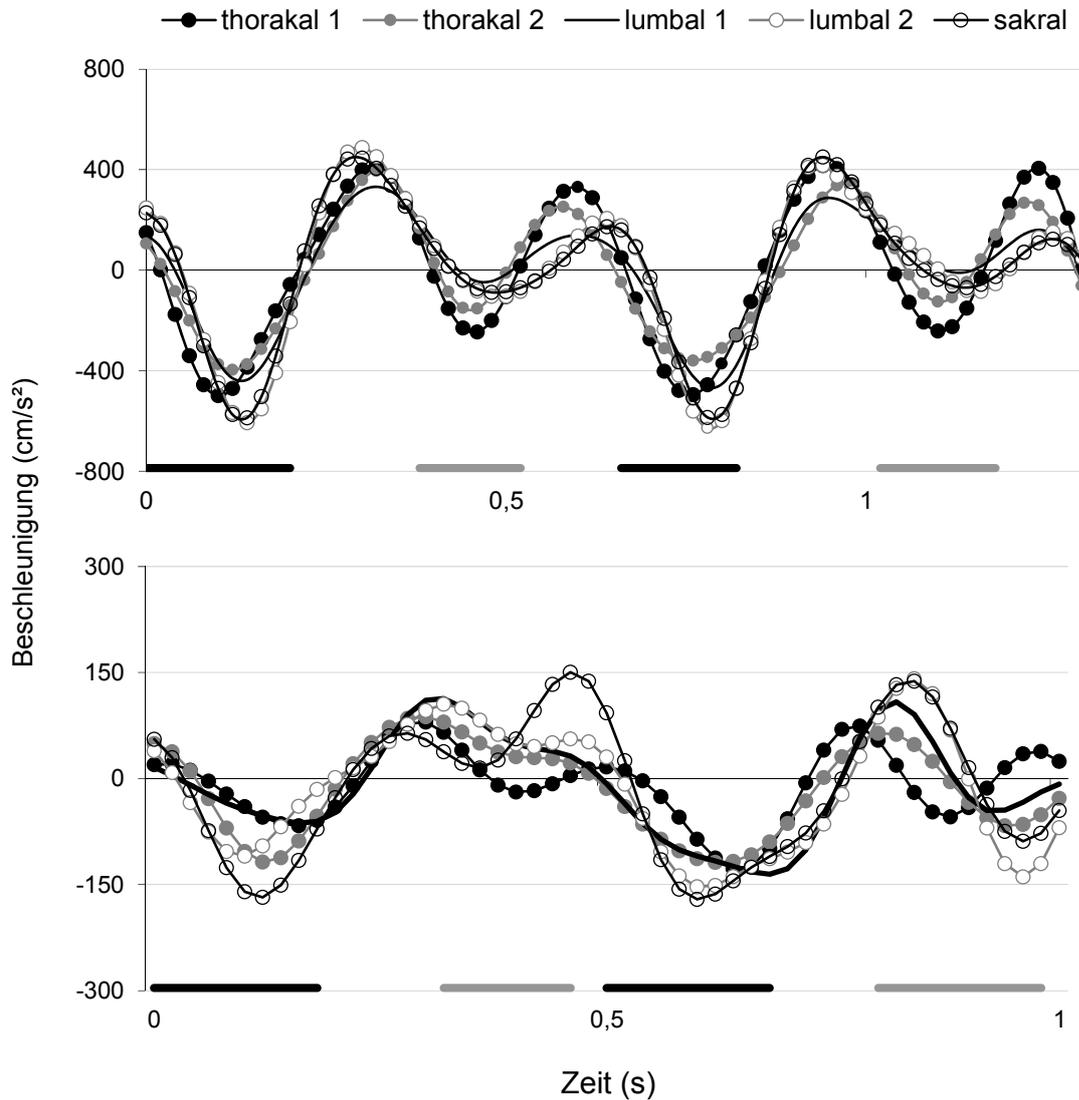


Abb. 4-11: Longitudinale Beschleunigungen der Rumpfmarder eines Pferdes (oben) und eines Hundes (unten). Positive Werte kennzeichnen eine vorwärts gerichtete Beschleunigung, negative Werte kennzeichnen eine rückwärts gerichtete Beschleunigung. Schwarze Balken = bipodale Vorderbeinstandphasen, graue Balken = bipodale Hinterbeinstandphasen.

Die Beschleunigungen in und entgegen der Laufrichtung korrelieren mit den Geschwindigkeiten in der Hinsicht, dass maximale abbremsende Kräfte (Minima in Abb. 4-11) exakt zu den Zeitpunkten der steilsten Geschwindigkeitsabfälle und Maxima während der steilsten Anstiege der Geschwindigkeiten (Abb. 4-9) auftreten. Bei beiden Modelltieren kommt es zu zwei Schwingungszyklen der Beschleunigungen, wobei jedes zweite Minimum schwächer ausgeprägt ist. Dieser Unterschied der Minima ist beim Hund besonders stark.

Insgesamt verlaufen die Marker, wie auch bei den longitudinalen Geschwindigkeiten, synchron miteinander.

Maximale abbremsende Kräfte treten bei beiden Modelltieren während der bipodalen Vorderbeinstandphasen auf. In den bipodalen Hinterbeinstandphasen sind ebenfalls abbremsende Beschleunigungsextrema zu verzeichnen. Diese sind bei beiden Arten schwächer ausgeprägt als diejenigen in den Vorderbeinstandphasen. Beim Hund ist eher von einem lokalen Minimum zu sprechen. Hier gehen die Beschleunigungen eher auf null zurück, als dass sie negative Beträge (rückwärts gerichtete Beschleunigung) aufweisen. Zu maximalen Beschleunigungen in Laufrichtung kommt es stets in den lateralen und diagonalen Übergangsphasen (zwischen bipodalen Vorderbein- und Hinterbeinstandphase).

Ergebnisse

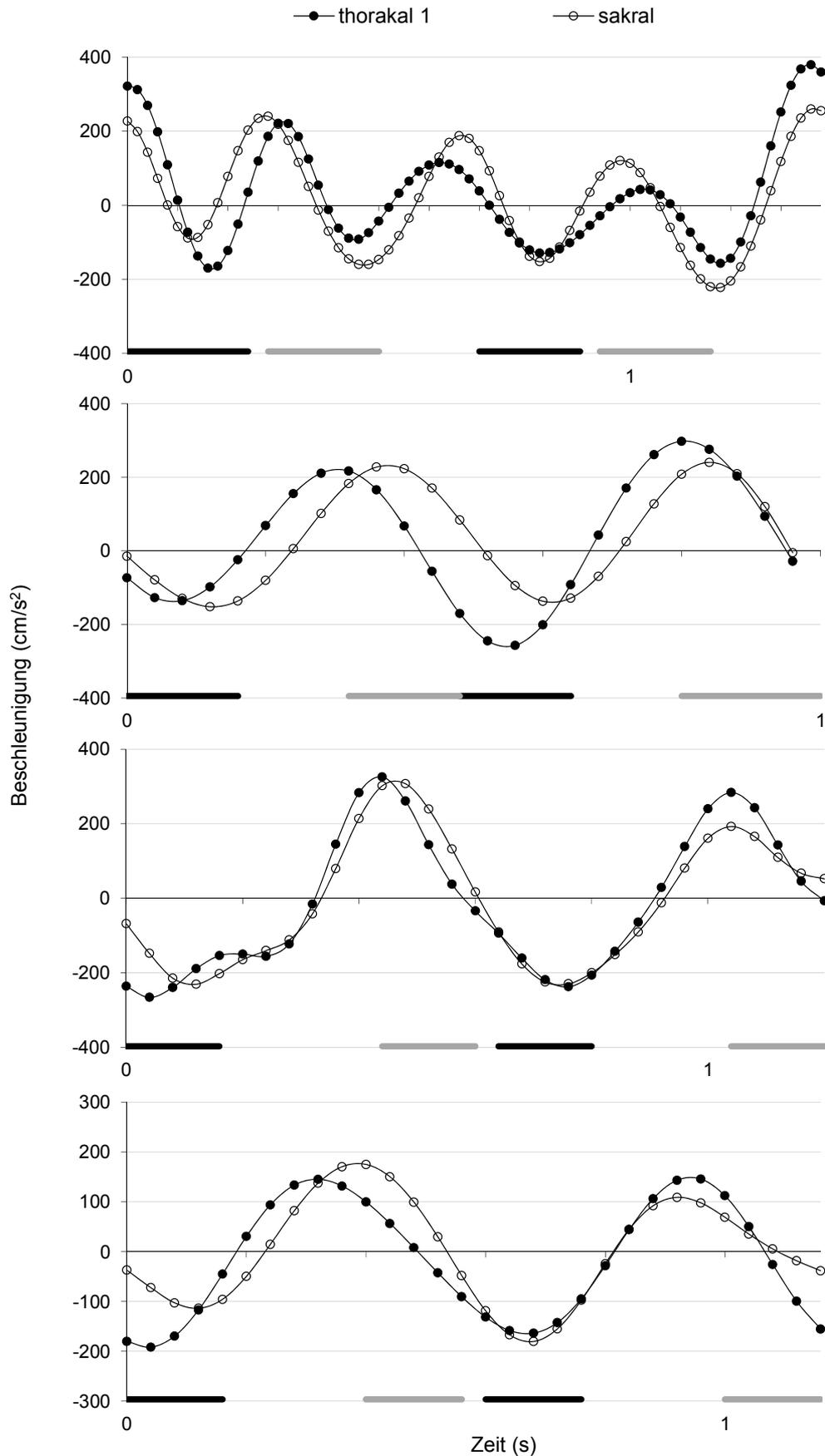


Abb. 4-12: Longitudinale Beschleunigungen der Vorderhand (*thorakal 1*) und Hinterhand (*sakral*) eines Großen Kudus (oben), einer Thomson-Gazelle (zweite von oben), eines Geparden (zweite von oben) und eines Husarenaffen (unten). Schwarze Balken = Bipodalphasen der Vorderbeine, graue Balken = Bipodalphasen der Hinterbeine.

Im Beschleunigungsverlauf entlang der longitudinalen Raumachse zeigt sich beim Großen Kudu, ebenso wie beim Pferd und ähnlich wie beim Hund, eine regelmäßige Vierfachschrwingung. Bei allen anderen unmarkierten Tieren wurde eine regelmäßige Zweifachschrwingung ohne lokale Minima gemessen. Die Lage des zweiten Minimums der Beschleunigung in der Laufrichtung (maximales Abbremsen) ist beim Kudu mit der Lage des kleineren Minimums beim Pferd und dem noch deutlich kleineren, lokalen Minimum beim Hund identisch.

Zusammenfassung der Longitudinalbewegungen des Rumpfes

- **Während bei beiden Modelltieren und den Großen Kudus ein Viertakt der Beschleunigungsschwankungen besteht, wurde bei allen anderen Versuchstieren ein Zweitakt gemessen.**
- **Bei allen Tieren wirken während der vorderen Bipodalphasen abbremsende Kräfte auf den Rumpf ein.**
- **Bei den Tieren, bei denen eine Doppelschrwingung der Beschleunigungen gemessen wurde, tritt ein zweites Beschleunigungsminimum innerhalb der hinteren Zweibeinstandphasen auf, teils zu deren Ende hin verlagert.**
- **Bei Pferden und noch deutlicher bei Hunden findet eine stärkere Abbremsung des Rumpfes während der Vorderbeinstandphasen als während der jeweiligen Hinterbeinstandphasen statt.**

4.3 Dorso-ventrale Flexionen des Rumpfes

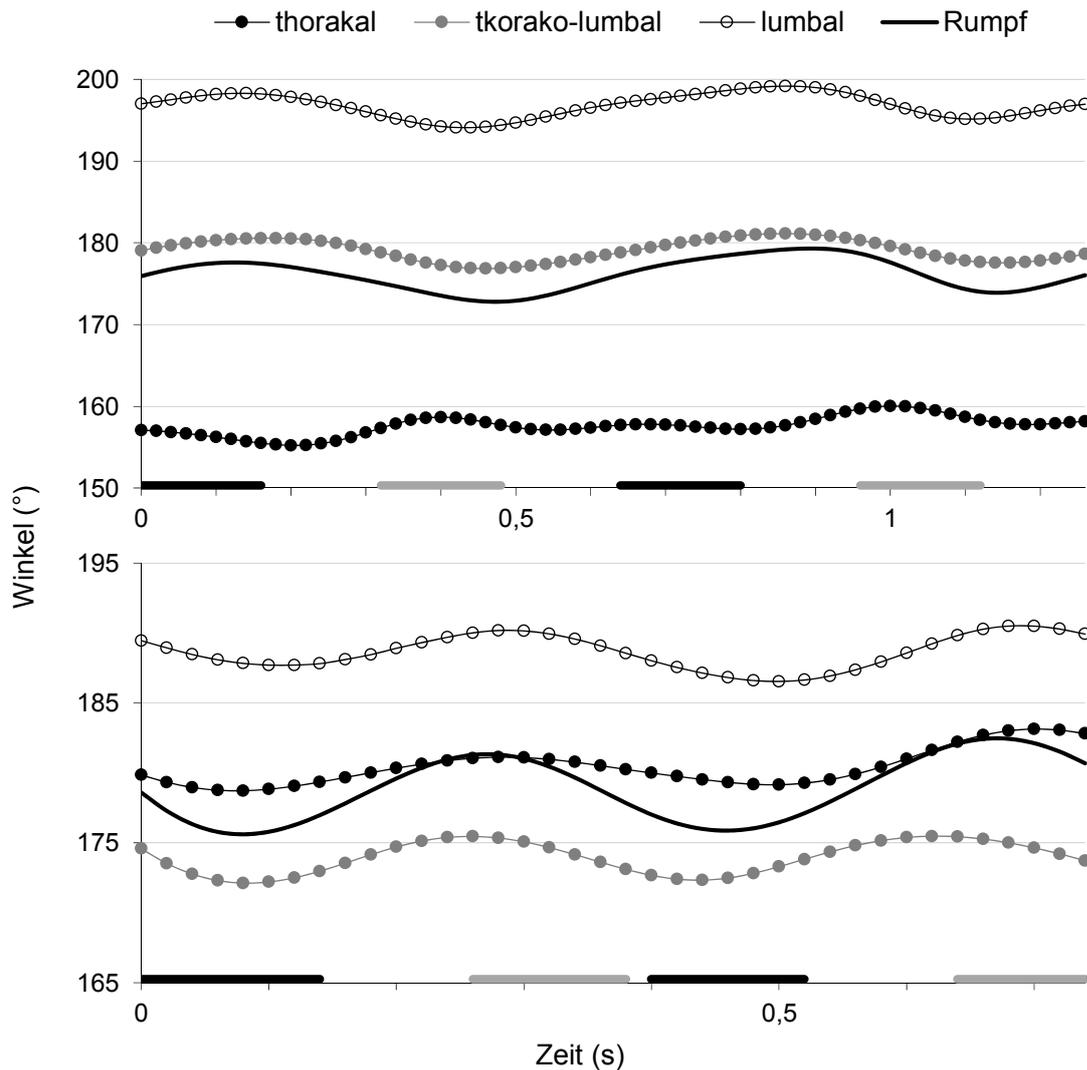


Abb. 4-13: Dorso-ventrale Flexionswinkel eines Pferdes (oben) und eines Hundes (unten). Schwarze Balken = Bipodalphasen der Vorderbeine, graue Balken = Bipodalphasen der Hinterbeine.

Die dorso-ventralen Flexionen des Rumpfes zeigen bei beiden Modelltieren für alle Bereiche der Rumpfwirbelsäule zwei sinusoidale Schwingungen je Schrittzzyklus. Die Biegungen und Streckungen verlaufen dabei für die meisten Bereiche in Phase miteinander. Die geringen Verzögerungen zeigen weder eine intra- noch eine interindividuelle Regelmäßigkeit. Eine Ausnahme bildet hierbei die Thorakalwirbelsäule der Pferde, deren Beugungsrhythmus in den meisten Fällen dem der übrigen Rumpfab-schnitte entgegengläuft.

Die Lage der Maxima und Minima zeigen deutliche und regelmäßig auftretende Unterschiede zwischen Pferden und Hunden. Diese wurden in Abb. 4-14 quantifiziert. Aufgrund der Phasengleichheit der Biegungen einzelner Bereiche werden nur die Gesamtflexionen des Rumpfes dargestellt.

Ergebnisse

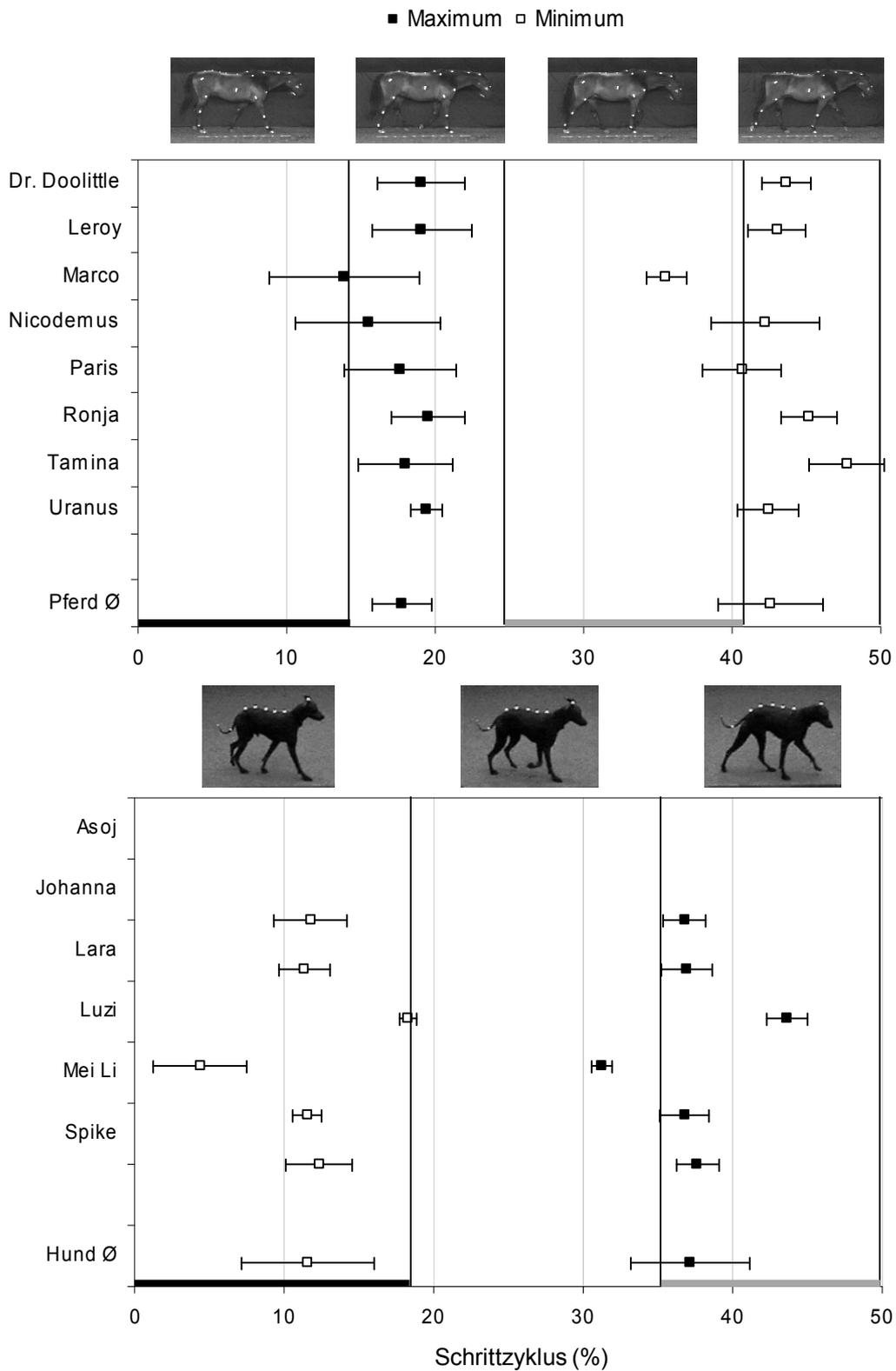


Abb. 4-14: Maximale und minimale dorsalkonvexe Rumpfbiegung der Pferde (oben) und Hunde (unten) innerhalb eines Halbschrittes (Bodenkontakts des rechten Vorderbeins bis Bodenkontakts des linken Vorderbeins). Vertikale Linien geben die gemittelten Schrittphasen an. (Die hier abgebildeten seitlichen Markierungen auf dem Pferd wurden nicht in die Auswertung einbezogen.)

Wie schon Abb. 4-13 gezeigt hat, sind die Flexionsverläufe der Rumpfwirbelsäule bei Pferden und Hunden recht unterschiedlich.

Bei den Pferden tritt die maximale dorsalkonvexe Flexion (Maximum) der Rumpfwirbelsäule in der ersten Hälfte der lateralen Zweibeinstandphase auf, zwischen dem Aufheben des nachgeführten Vorderbeins und dem Abfüßen des vorangestellten Hinterbeins. Das Minimum der dorsalkonvexen Flexion oder auch die maximale dorsalkonkave Flexion des Rumpfes liegt meist zu Beginn der diagonalen Zweibeinstandphase während des Übergangs von der hinteren Bipodalstandphase zur vorderen Bipodalstandphase. Das zeitliche Auftreten der minimalen Krümmung des Pferderückens zeigt dabei eine größere Variabilität. So liegt das Minimum des Wallachs Marco noch in der hinteren Zweibeinstandphase, obwohl sich dieses Tier im Rhythmus der Fußungen kaum von den anderen Pferden unterscheidet. Die Stute Tamina hingegen zeigt eine minimale Rumpfkrümmung erst gegen Ende der diagonalen Zweibeinstütze.

Bei den Hunden ist die diagonale Zweibeinstandphase als Übergang von der hinteren zur vorderen Bipodalphase extrem kurz bis fehlend. Die laterale Zweibeinstütze nimmt hingegen im Durchschnitt einen größeren zeitlichen Anteil des Schrittzklus ein (17 %) als bei den Pferden (11 %).

Im Vergleich ist auch der Rhythmus der Rumpfbiegungen relativ zu den Extremitätenbewegungen deutlich verschoben. Eine minimale dorsale Krümmung tritt hier gegen Ende der vorderen Zweibeinstandphase auf. Zur maximalen Biegung kommt es hingegen zu Beginn der hinteren Bipodalphase, kurz nachdem das vorgeführte Hinterbein abgesetzt wurde.

Die Rumpfbiegungen sind zudem bei den Hunden etwas uneinheitlicher. Während vier der sechs Probanden relativ einheitliche Werte zeigen, treten die Biegungsextrema bei der Hündin Mei Li deutlich früher und bei der Hündin Luzi deutlich später im Schrittzklus auf.

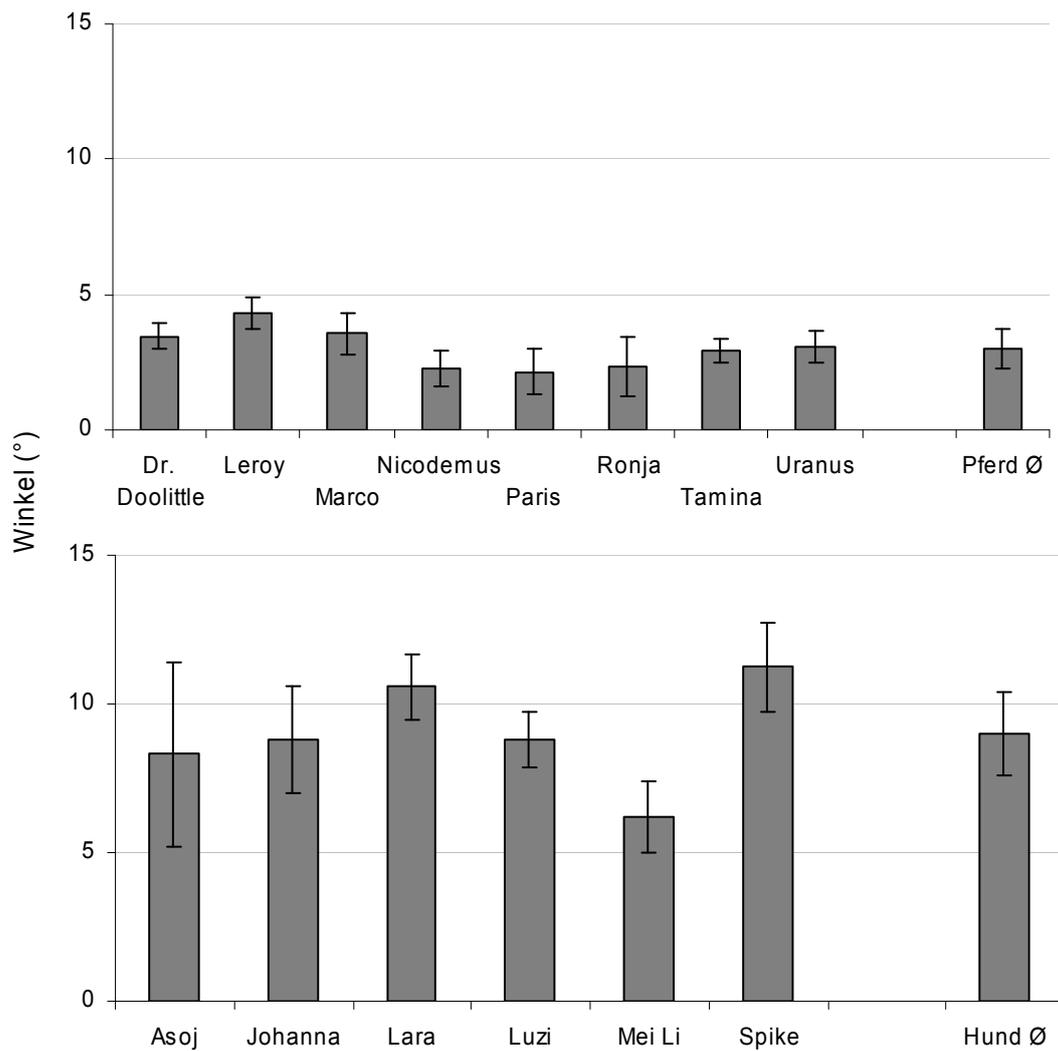


Abb. 4-15: Spannweite der sagittalen Rumpfflexion der Pferde

Die Spannweiten der Rumpfflexionen, d.h. das Winkelintervall zwischen der größten und der kleinsten (oder größten anders gerichteten) Beugung, ist bei den Pferden mit Werten zwischen 2 und 4° bei einem Mittelwert von 3,5° recht gering.

Bei den Hunden liegen die Biege Reichweiten des Rumpfes zwischen 6 und 11°. Mit durchschnittlich 9° ist die lokomotorische Flexion der thorakolumbalen Wirbelsäule somit fast 2 ½-mal so groß wie bei den Pferden.

Zusammenfassung der dorsoventralen Flexionen

- **Der Rumpf beider Modelltierarten unterliegt im Schritt lokomotorischen Flexionen von zwei regelmäßigen Beugungs-und Streckungszyklen.**
- **Das Ausmaß der Beugungen ist beim Pferd recht gering und beim Hund um ein Vielfaches (150 %) höher.**
- **Die Beugungen sind zeitlich mit den Extremitätenbewegungen gekoppelt und zeigen dennoch einen deutlichen Unterschied im Beugungsrhythmus zwischen Pferden und Hunden.**
- **Bei den Pferden tritt eine maximale dorsalkonvexe Beugung des Rumpfes in den lateralen Übergangsphasen statt, eine Streckung erfolgt in den diagonalen Übergangsphasen.**
- **Die Rumpfwirbelsäule der Hunde wird hingegen während der hinteren Zweibeinstandphasen maximal gebeugt und in den vorderen Zweibeinstandphasen maximal gestreckt.**

4.4 Extremitätenbewegungen

Tab. 4-1: Phasenverschiebungen der Fußungen vom Hinterbein zum ipsilateralen Vorderbein im Schritt aller untersuchten Vierfüßer (n = 41).

Art	Phasenverschiebung (%)	Art	Phasenverschiebung (%)
Acinonyx jubatus	16,3 ± 2,0	Giraffa camelopardalis	14,5 ± 2,1
Bos taurus indicus	23,2 ± 3,6	Hippopotamus amphibius	40,3 ± 2,8
Camelus bactrianus	13,8 ± 1,0	Homo sapiens s. (infant)	37,8 ± 3,0
Camelus dromedarius	16,1 ± 1,6	Lama glama	13,7 ± 2,3
Canis lupus dingo	17,3 ± 1,3	Lemur katta	64,7 ± 0,7
Canis lupus familiaris	15,8 ± 2,3	Loxodonta africana	15,8 ± 2,3
Capreolus capreolus	32,3 ± 1,3	Macaca fuscata	63,6 ± 2,5
Cercocebus torquatus	61,2 ± 2,8	Macaca nemestrina	59,7 ± 2,2
Cercopithecus hamlyni	60,0 ± 2,2	Myocastor coypus	15,7 ± 2,3
Cervus elaphus	34,7 ± 4,4	Orycteropus afer	62,5 ± 1,5
Chrysocyon brachyurus	10,9 ± 3,9	Oryx leucoryx	19,8 ± 1,4
Connochaetes taurinus	13,7 ± 1,0	Pan troglodytes	59,8 ± 0,8
Crocota crocuta	13,4 ± 1,0	Panthera leo	15,4 ± 1,5
Diceros bicornis	16,0 ± 3,5	Procyon lotor	15,3 ± 2,1
Elephas maximus	16,0 ± 1,7	Rupicapra rupicapra	31,8 ± 2,1
Equus asinus	22,3 ± 2,1	Semnopithecus entellus	61,9 ± 4,6
Equus ferus caballus	24,0 ± 1,5	Sus scrofa	26,9 ± 4,5
Equus quagga	21,6 ± 1,5	Tragelaphus strepsiceros	30,1 ± 4,1
Erythrocebus patas	64,9 ± 2,1	Ursus maritimus	18,7 ± 1,2
Felis sylvestris catus	19,8 ± 2,0	Vombatus ursinus	20,8 ± 2,5
Eudorcas thomsoni	15,6 ± 3,1		

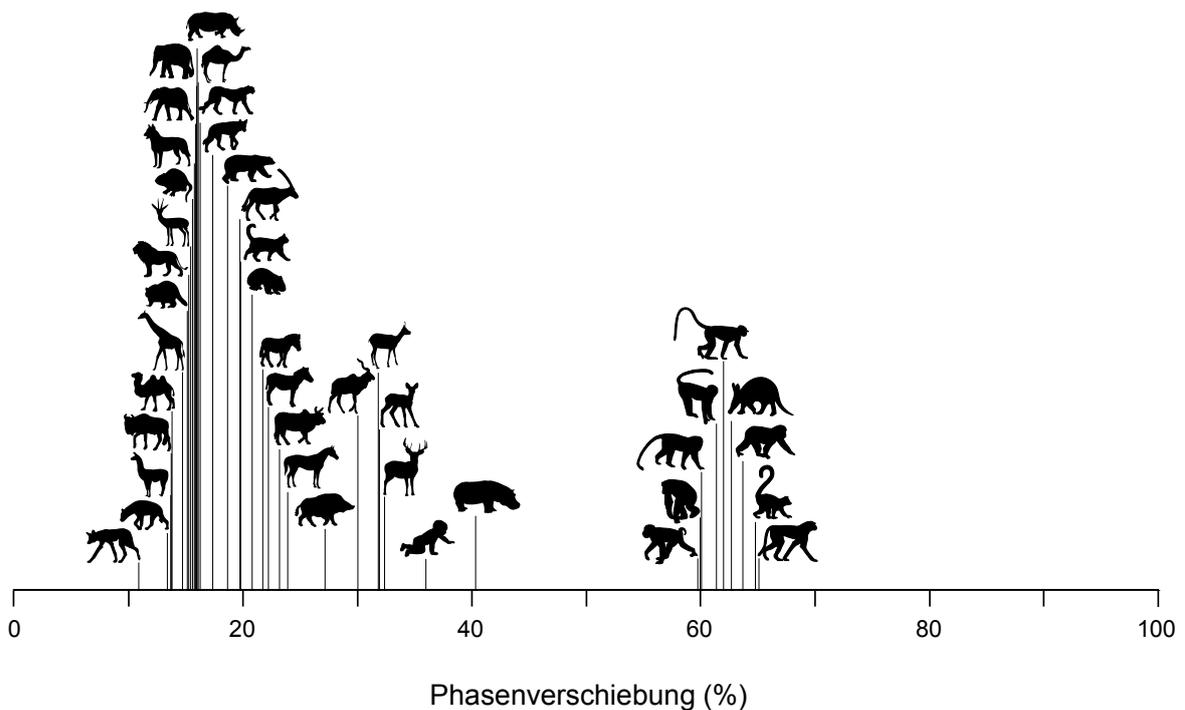


Abb. 4-16: Phasenverschiebungen der Fußungen vom Hinterbein zum ipsilateralen Vorderbein im Schritt aller untersuchten Vierfüßer (grafische Darstellung von Tab. 4-1).

Die Fußfolge der 41 untersuchten Arten von quadrupeden Säugern zeigt eine relativ große Streuung, wobei allerdings einige Fußungsmuster gehäuft auftreten und andere generell nicht vorkommen.

Alle Spezies zeigen einen deutlichen Phasenversatz der Beinbewegungen. Synchrone Beinbewegungen (um 0 oder 50 % Phasenversatz) sind bei keiner Art festzustellen. Die geringsten Phasenverzögerungen (geringste Differenz zu 0 bzw. 50 %) finden sich bei Flusspferden, Makaken und Schimpansen mit knapp 10 % und Mähnenwölfen mit 11 %. Die Mehrheit der Lauftiere kumuliert im auch für Hunde typischen Bereich um 14 bis 18%. Dies gilt auch für einige der untersuchten Nicht-Lauftiere (Nutria, Waschbär).

Der Mittelwert der untersuchten Wildhunde (Dingos) liegt mit 17,3 % nahe bei dem der Haushunde mit 15,8 %.

Im Übergangsbereich zu den für Pferde typischen höheren Phasenverschiebungen von 20-25 % finden sich auch die Wildpferde (Wildesel, Zebra), aber insgesamt deutlich weniger Säugerspezies. Der Bereich von 25 bis 35 % wird von einigen (meist waldbewohnenden und kletternden) Paarhufern genutzt.

Das besondere Fußungsmuster der Tierprimaten führt dazu, dass diese als fast einzige Säuger Phasendifferenzen zwischen den Fußungen von über 50% zeigen. Das Erdferkel bildet hier eine Ausnahme und zeigt ein für Tierprimaten typisches Fußungsmuster.

Menschen benutzen dagegen in ihrer ontogenetisch bedingten Vierfüßerphase keine primatentypische, sondern eine für Säugetiere eher ungewöhnliche Fußfolge.

4.5 Vertikalbewegungen des Kopfes

Die Thorakalwirbelsäule ist als tragendes Element des Kragarms aus Hals und Kopf ein wichtiger Bezugspunkt für dessen Bewegungen. Somit werden in den folgenden Kapiteln über die Bewegungen des Kopfes diejenigen der Thorakalwirbelsäule stets vergleichend dargestellt.

4.5.1 Vertikale Auslenkungen des Kopfes

Durch die nicht vorgegebene Laufgeschwindigkeit der Versuchstiere ergab sich anhand der Vielzahl der Durchgänge für jedes Tier ein relativ breites Spektrum an Schrittgeschwindigkeiten. Da sich bei den Hunden eine Veränderung der vertikalen Kopfauslenkungen mit der Schrittfrequenz zeigte, wurden die Gangsequenzen für jedes dieser Tiere in langsamere und schnellere Schritte geteilt und die Daten der Kopfbewegungen getrennt gemittelt. Die mittlere Schrittfrequenz der langsameren Durchgänge lag bei $1,1 \pm 0,2$ Hz, die der schnelleren bei $1,5 \pm 0,3$ Hz.

Ergebnisse

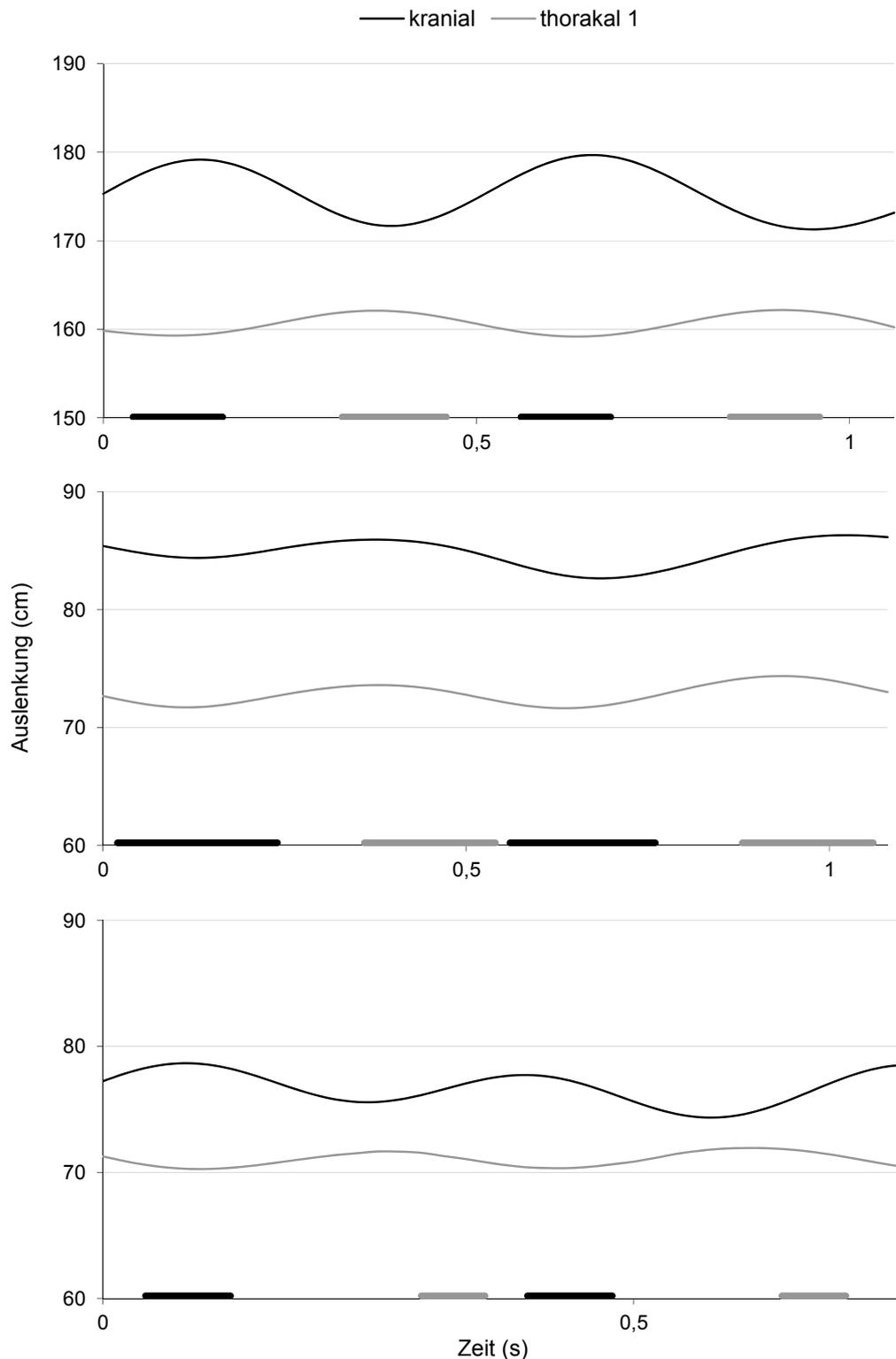


Abb. 4-17: Vertikale Auslenkung von Kraniaum (kranial) und Thorax (thorakal 1) eines Pferdes (oben) und im langsamen (mittig) und schnellen Schritt (unten) eines Hundes. Schwarze Balken = bipodale Vorderbeinstandphasen, graue Balken = bipodale Hinterbeinstandphasen.

Kopf und Thorax durchlaufen bei beiden Arten von Modelltieren jeweils zwei Vertikalschwingungen pro Bewegungszyklus. Dabei sind die Phasenverhältnisse dieser Vertikalbewegungen je nach Art und Geschwindigkeit sehr verschieden.

Die Pferde bewegen ihren Kopf stets in Antiphase zum Thorax, wobei die Auslenkungsamplitude des Kraniaums deutlich höher ist.

Die maximalen vertikalen Positionen des Kopfes treten somit stets in den bipodalen Vorderbeinstandsphasen auf und die minimalen in den vorderen Monopodalphasen, exakt während der hinteren Zweibeinstützen.

Im langsamen Schritt bewegen sich Kopf und Brustkorb der Hunde hingegen in vertikaler Richtung synchron miteinander und zeigen ungefähr gleich starke Auslenkungen. Kopf und Brustkorb erreichen während des Bodenkontakts beider Vorderbeine die niedrigste Position und zwischen den vorderen Bipodalphasen die höchste.

Im schnellen Schritt der Hunde bleibt die thorakale Bewegung nahezu unverändert zum langsamen Schritt. Die Vertikalschwingung des Kopfes hingegen zeigt eine deutliche Änderung in Phase und Amplitude. Eine deutlich phasenverschobene Kopfschwingung führt zu nahezu antiphasischen Vertikalbewegungen von Kanium und Thorax, ähnlich wie bei den Pferden. Die minimalen vertikalen Positionen des Kopfes treten, aufgrund des veränderten Schrittrhythmus der Hunde, allerdings nicht in den hinteren Zweibeinstandsphasen auf. Insgesamt nimmt die Bewegungsamplitude mit der Phasenverschiebung in der schnelleren Fortbewegung der Hunde zu.

Ergebnisse

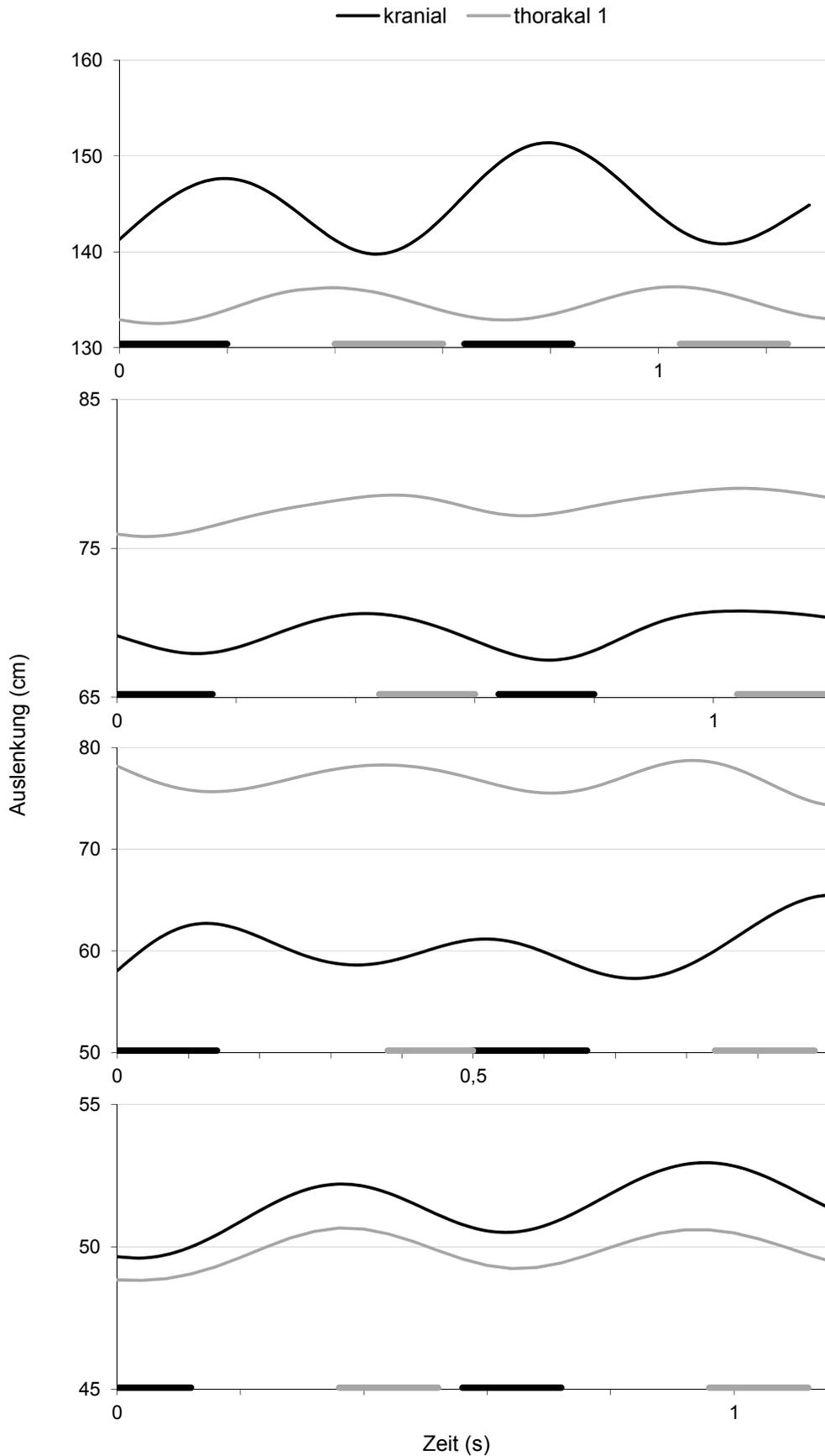


Abb. 4-18: Vertikale Auslenkung von Krania (kranial) und Thorax (thorakal) eines Streifengnus (oben), eines Geparden (zweite von oben), einer Tüpfelhyäne (zweite von unten) und eines Husarenaffen. Schwarze Balken = bipodale Vorderbeinstandphasen, graue Balken = bipodale Hinterbeinstandphasen.

Die vertikale Thorakalauslenkung gleicht sich bei allen untersuchten Vierfüßern. Die entsprechende Kopfauslenkung zeigt jedoch starke Unterschiede in Qualität und Quantität, die jeweils jener der Pferde oder Hunde (im langsamen Schritt) ähnelt.

Verschiedene Huftiere, wie z.B. das Streifengnu, bewegen den Kopf mit einer starken Phasenverschiebung zum Thorax in der Vertikalen. Die meisten Raubtiere und alle Primaten zeigen eine Kopfauslenkung, die der der Hunde im langsamen Schritt gleicht. Bei einigen Raubtieren tritt zudem die hundetypische Veränderung der Kopfbewegung mit einer Erhöhung der Fortbewegungsgeschwindigkeit auf, während die Tüpfelhyäne generell antiphasische Kopfbewegungen zeigt.

Ergebnisse

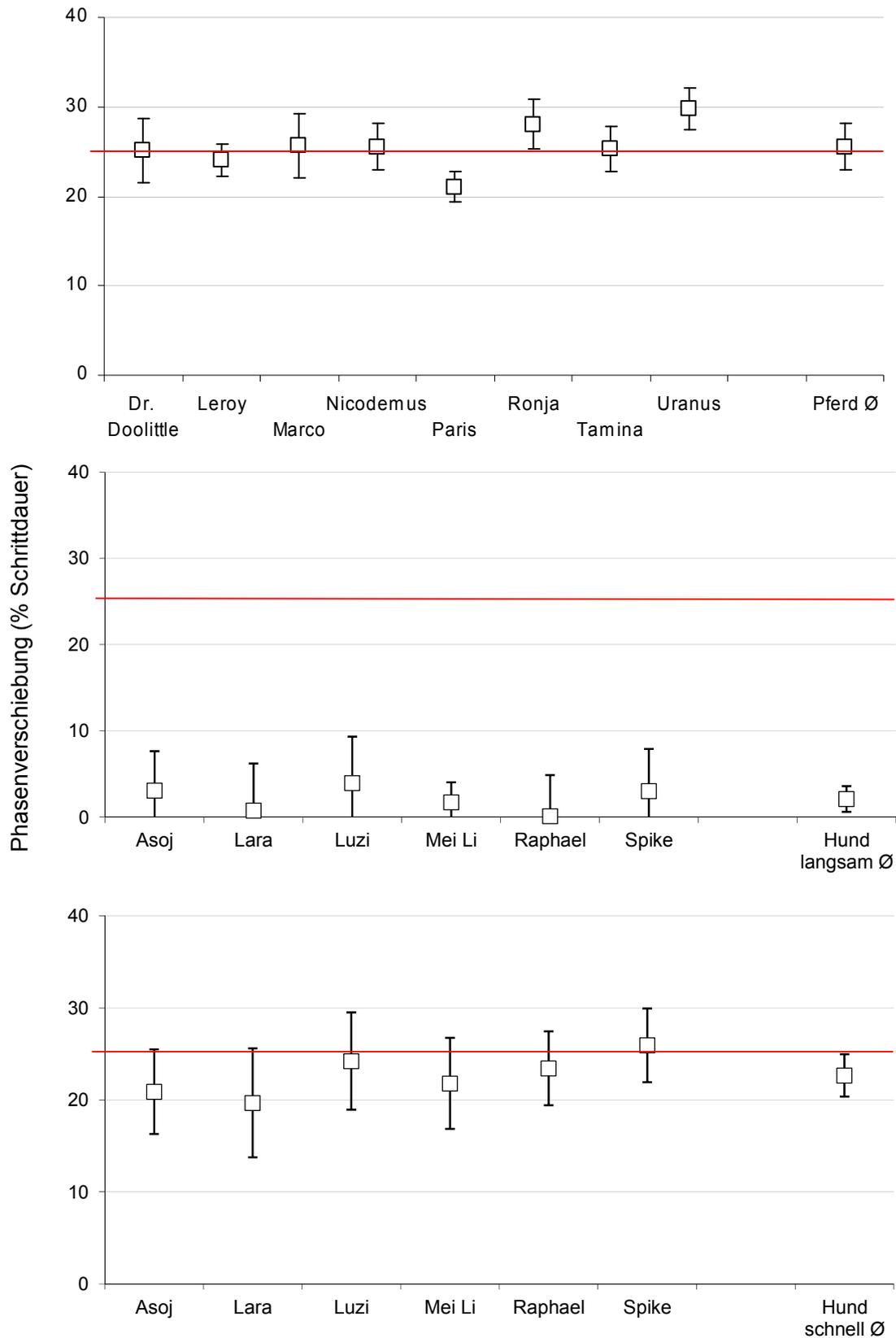


Abb. 4-19: Phasenverschiebung der Vertikalbewegungen von Kraniaum und Thorax der Pferde (oben) und im langsamen (mittig) und schnellen (unten) Schritt der Hunde. Die rote Linie markiert einen antiphasischen Schwingungsverlauf bei 25%.

Das Phasenverhältnis der Vertikalschwingungen von Kopf und Brustkorb zeigt bei den Pferden eine deutliche zeitliche Verzögerung des Auftretens der maximalen und minimalen vertikalen Position dieser Körperteile. Die Werte der verschiedenen Pferde liegen recht einheitlich zwischen 20 und 30 % und bilden eine mittlere Phasenverschiebung von 25,5 %. Da beide Bewegungsverläufe in einer Doppelschwingung je Schrittzyklus vorliegen, kennzeichnet eine Verzögerung von 25 % ein antiphasisches Schwingungsverhältnis. Kopf und Thorax der Pferde werden demnach in vertikaler Richtung bemerkenswert exakt entgegengesetzt zueinander bewegt.

Im langsamen Schritt liegen bei den Hunden nur sehr geringe Phasenverschiebungen zwischen den vertikalen Schwingungsverläufen von Kopf und Brustkorb vor. Die Zeitverzögerungen betragen lediglich zwischen 0 und 4 %, mit einem Mittel von 2 %. Die Bewegungen laufen damit in Phase.

Ganz anders im schnellen Schritt. Hier treten Phasenverzögerungen zwischen 20 und 26 % auf, mit einer mittleren Verschiebung um 23 %. Die Vertikalbewegungen von Kraniaum und Thorax verlaufen daher im schnellen Schritt in Antiphase.

Ergebnisse

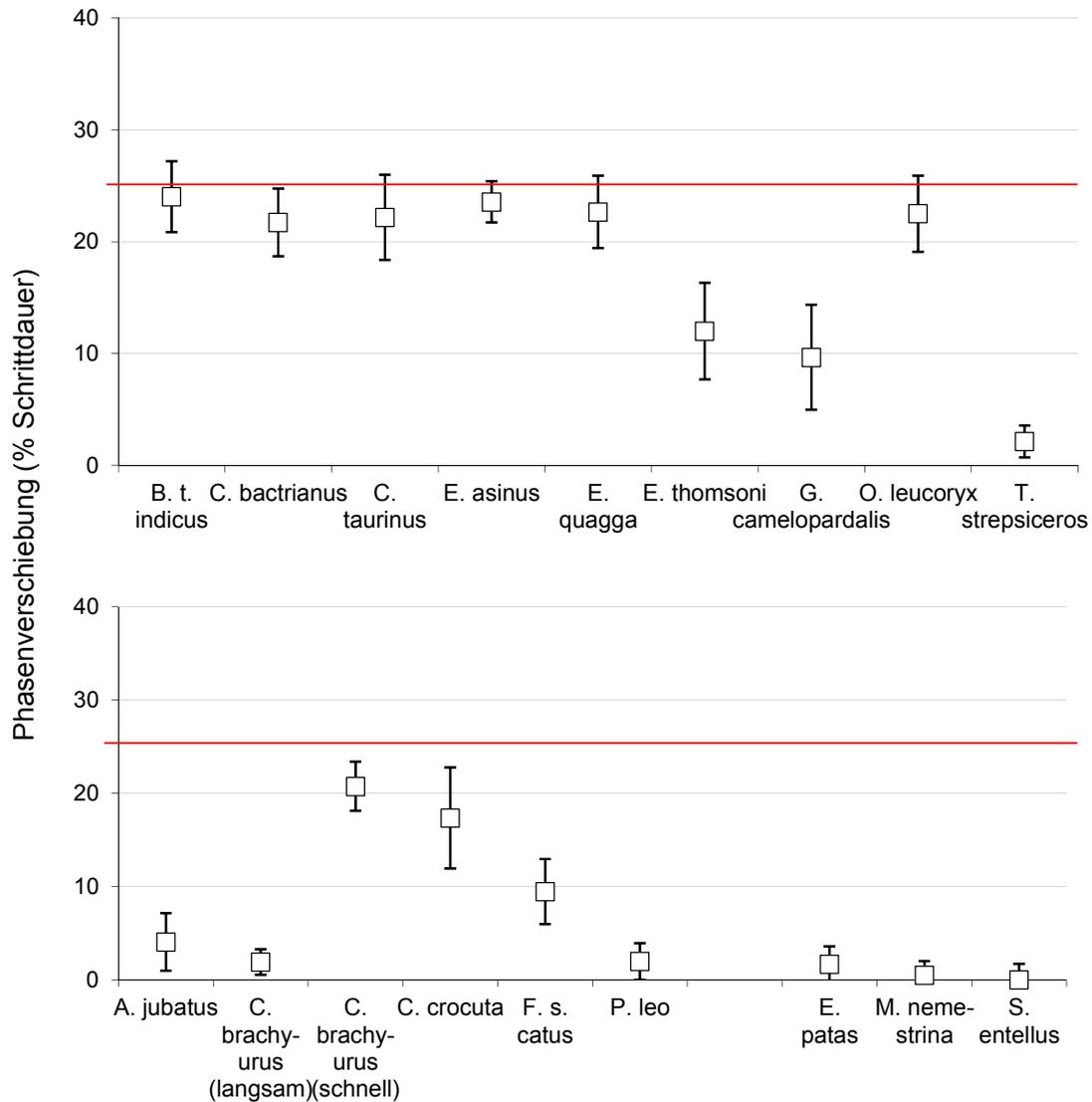


Abb. 4-20: Phasenverschiebung der Vertikalbewegungen von Kraniaum und Thorax der unmarkierten Huftieren (oben), Raubtieren (unten links) und Primaten (unten rechts).

Die meisten Huftiere zeigen einen Rhythmus der Vertikalauslenkungen des Kopfes, wie er auch für Pferde typisch ist. Bei diesen Arten (Zebu, Kamel, Gnu und Wildpferde) liegen Phasenverzögerungen von 22 bis 24 % vor und damit antiphase Vertikalschwingungen von Kopf und Widerrist. Der Große Kudu dagegen bewegt diese beiden Körperteile in Phase, während bei Giraffen und Impalas eine Verzögerung von lediglich 10-12 % auftritt, womit die Kopfbewegungen genau zwischen Gleich- und Gegenbewegung zum Thorax liegen.

Bei den Raubtieren zeichnet sich ein uneinheitliches Bild. Während bei den Mitgliedern der Katzenfamilie minimale bis geringe Phasenverzögerungen auftreten, bewegt die Tüpfelhyäne ihren Kopf mit einer zeitlichen Verzögerung von gut 17 %. Bei den Mähnenwölfen zeigt sich, in Übereinstimmung mit den Beschleunigungen, eine ähnliche

Ergebnisse

Geschwindigkeitsabhängigkeit der Kopfbewegungen wie bei den Haushunden. Eine im langsamen Schritt auftretende Gleichbewegung von Kopf und Brustwirbelsäule wird mit Zunahme der Geschwindigkeit durch eine Gegenbewegung ersetzt.

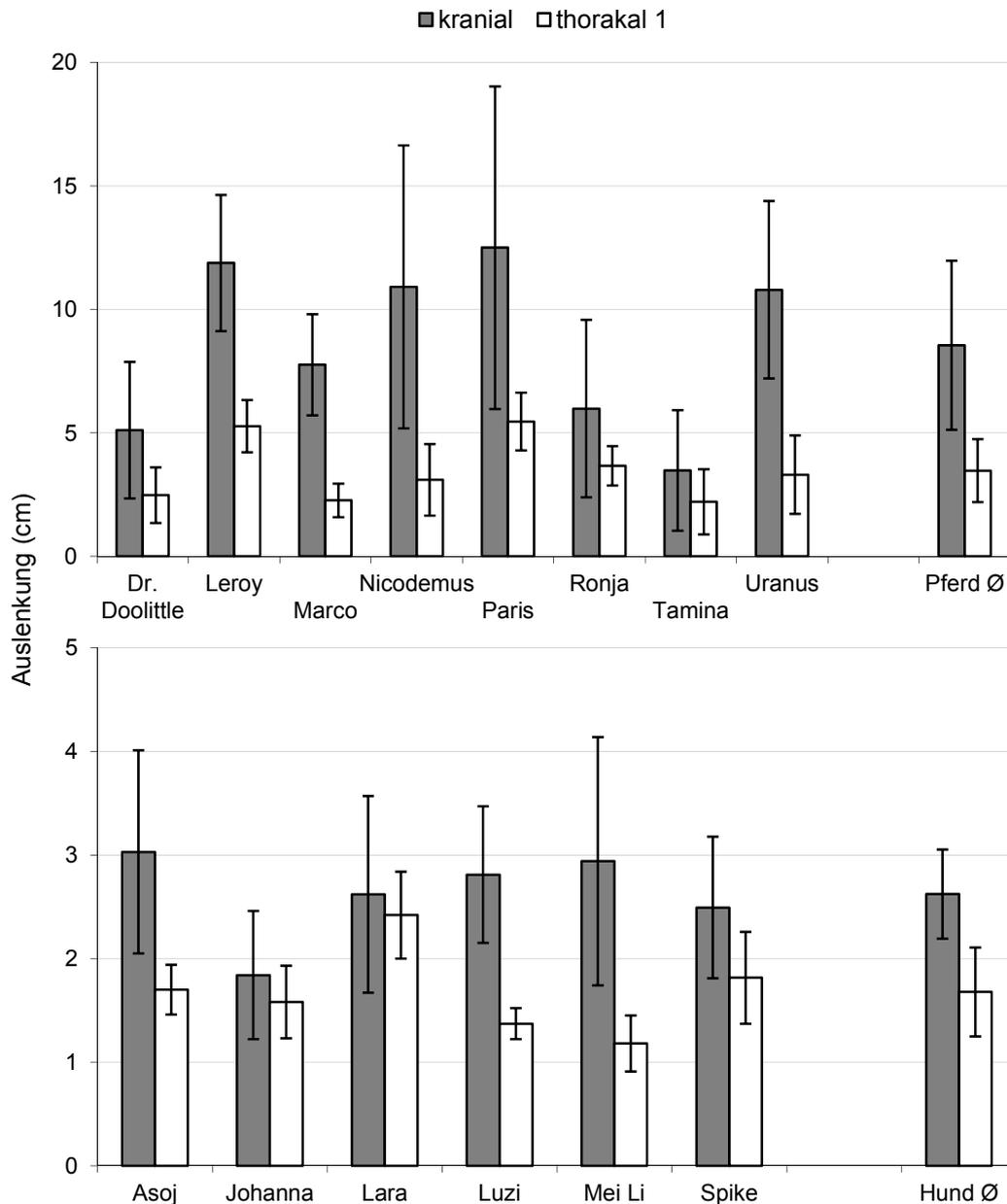


Abb. 4-21: Mittlere Reichweiten der vertikalen Auslenkung von Kranium (kranial) und Thorax (thorakal 1) der Pferde (oben) und Hunde (unten, schnelle und langsame Schritt zusammengefasst).

Die Auslenkung der mittleren kranialen Vertikalbewegung übertrifft bei beiden Modelltieren die der entsprechenden Thorakalbewegung.

Das Ausmaß der Kopfbewegungen liegt bei den Pferden zwischen dem 1,5-fachen (Tamina) und dem 3,5-fachen (Nicodemus) der Thoraxbewegungen und ist im Mittel damit

Ergebnisse

2,5-mal so hoch. Auch bei den Hunden übertrifft die Auslenkung des Kopfes im Allgemeinen die des Thorax, wobei diese Differenz mit der im Mittel beider Geschwindigkeiten 1,5-fachen Kopfbewegung geringer ausgeprägt ist als bei den Pferden.

Die Unterschiede zwischen langsamerem und schnellerem Schritt sind dabei gering und werden hier nicht gesondert dargestellt. So ist die Thorakalauslenkung bei allen Individuen mit der Zunahme der Schrittfrequenz erhöht. Die Amplitude der Kopfbewegung nimmt nur bei einigen Individuen in der schnelleren Fortbewegung ebenfalls zu, bei anderen hingegen sogar ab.

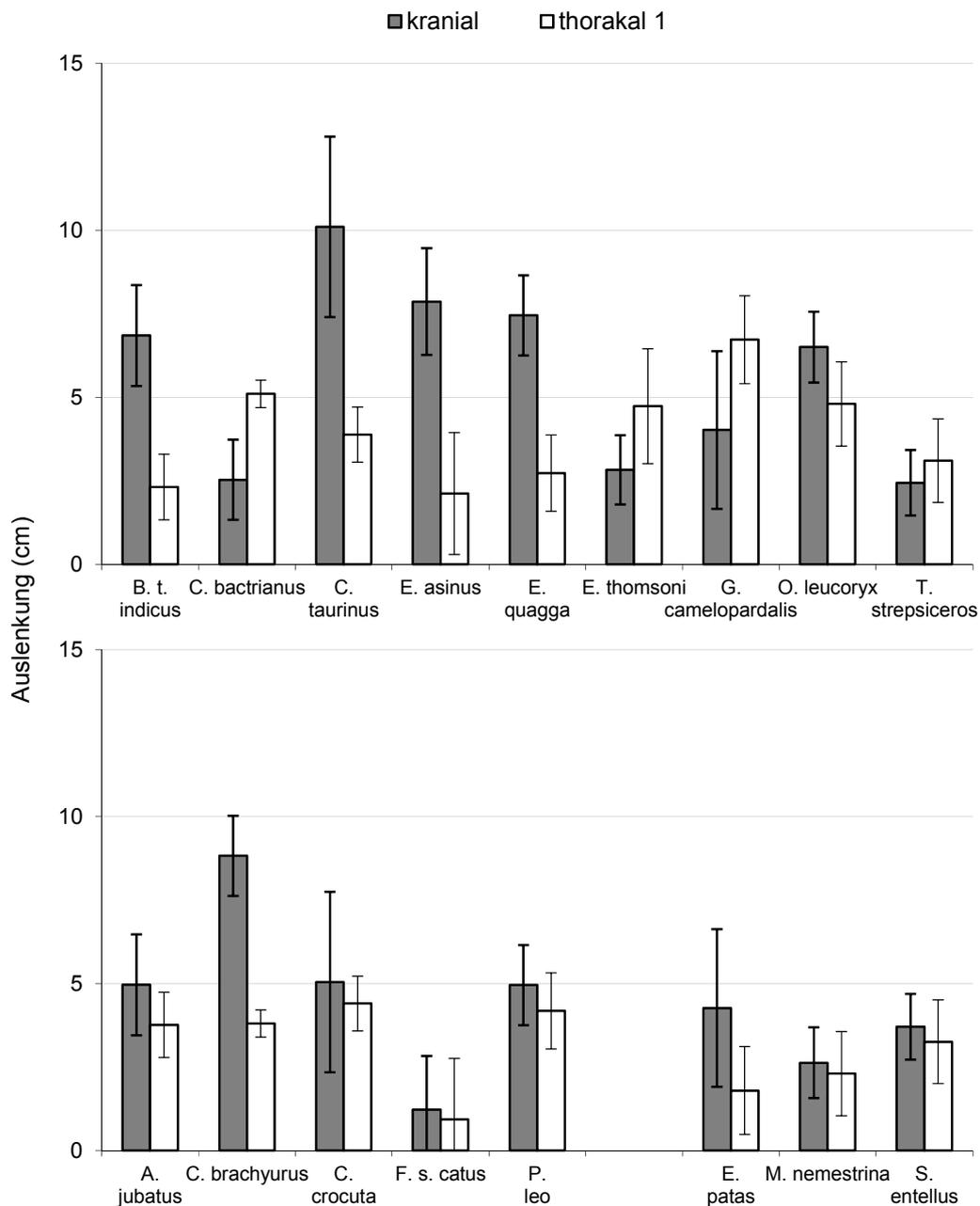


Abb. 4-22: Mittlere Reichweiten der vertikalen Auslenkung von Kranium (kranial) und Thorax (thorakal 1) bei den unmarkierten Huftieren (oben), Raubtieren (unten links) und Primaten (unten rechts).

Bei den verschiedenen Huftieren zeigt sich insgesamt ein heterogenes Bild der quantitativen Verhältnisse von Kopf- zu Thoraxbewegungen.

Die Vertikalbewegungen der beiden Wildpferdearten stimmen in Ausmaß und Verhältnis weitgehend mit denen der Hauspferde überein. Ähnliches gilt für die Gnus, während die Kopfauslenkungen bei den Oryx-Antilopen nur gering über den thorakalen Auslenkungen liegen.

Bei den Kamelen, Giraffen, Impalas und Kudus hingegen liegen umgekehrte quantitative Relationen von Kopf- zu Thoraxbewegungen vor. Die hohen thorakalen Vertikalschwingungen übertreffen hier diejenigen des Kraniums. Mit der 2,2-fachen Auslenkung des Thorax ist dieses Verhältnis bei den Kamelen am stärksten ausgeprägt.

Bei den Carnivoren und Primaten liegen insgesamt ähnliche Verhältnisse vor. Bei allen Arten liegt die Bewegungsamplitude des Kraniums eher geringfügig höher als die der thorakalen Wirbelsäule. Bei den Husarenaffen und den Mähnenwölfen ist die höhere Kopfbewegung mit dem knapp 2,5-fachen bzw. 3-fachen am stärksten.

Zusammenfassung der vertikalen Auslenkungen von Kopf und Thorax

- Die Verläufe der vertikalen Auslenkungen des Kopfes in Relation zur tragenden Thorakalwirbelsäule, lassen sich in zwei grundlegende Muster ordnen: i) Auslenkungen in Phase (Verzögerungen von 0 bis ca. 5 %) und ii) Auslenkungen in Antiphase (Verzögerungen von 20 - 30 %).
- Diese Auslenkungsmuster werden von der Mehrheit der Vierfüßer angewendet, dazwischen liegende Verzögerungen (ca. 10 - 20 %) kommen seltener vor.
- Das Gros der Huftiere zeigt, wie das Modelltier Pferd, antiphasische Kopfauslenkungen.
- Primaten und katzenartige Raubtiere verwenden meist phasengleiche Bewegungsmuster.
- Bei hundeartigen Raubtieren zeigt sich eine Geschwindigkeitsabhängigkeit der Kopfauslenkungen, d.h. phasengleiche Bewegungen im langsamen Schritt gehen in antiphasische Bewegungen im schnelleren Schritt über.
- Bei der Anwendung antiphasischer Kopfbewegungen ist die Quantität der absoluten Kopfauslenkungen in vielen Fällen, aber nicht immer, höher als bei phasengleichen Bewegungen von Kopf und Thorax.

4.5.2 Vertikale Beschleunigungen des Kopfes

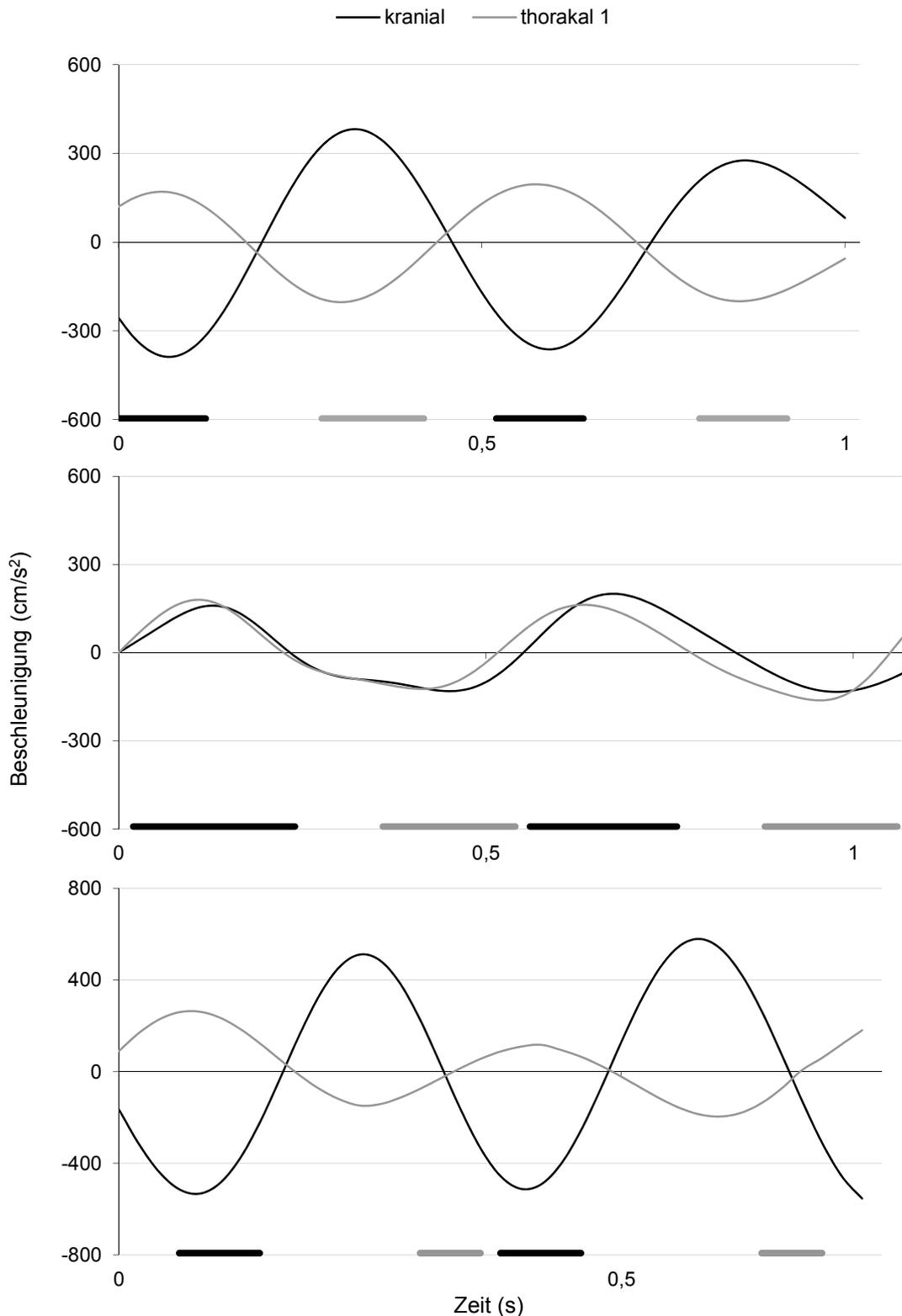


Abb. 4-23: Vertikale Beschleunigungen von Kraniaum und Thorax eines Pferdes (oben) und im langsamen (mittig) und schnellen (unten) Schritt eines Hundes. Positive Werte kennzeichnen eine aufwärts gerichtete Beschleunigung, negative Werte kennzeichnen eine abwärts gerichtete Beschleunigung. Schwarze Balken = bipodale Vorderbeinstandphasen, graue Balken = bipodale Hinterbeinstandphasen.

Ebenso wie die vertikalen Auslenkungen verlaufen auch die vertikalen Beschleunigungen von Kraniaum und Thorax bei Pferden und Hunden in Form von jeweils zwei sinusartigen Schwingungen über einen Schrittzklus hinweg, welche sich um den Nullpunkt herum bewegen.

Bei den Pferden und den schneller gehenden Hunden zeigen sich deutlich höhere Amplituden der Kopfbeschleunigungen, welche zudem in Antiphase zu denen des Thorax verlaufen. Dabei tritt jeweils die maximale aufwärts gerichtete Beschleunigung des vorderen Rumpfes und die maximale abwärts gerichtete Beschleunigung des Kopfes zusammen innerhalb der bipodalen Vorderbeinstandphase auf.

Im langsamen Schritt der Hunde sind die Vertikalbeschleunigungen des Thorax insgesamt von geringerer Amplitude als im schnellen Schritt. Die Beschleunigungen des Kopfes gleichen hier denen des Thorax in Ausmaß und Phase.

Ergebnisse

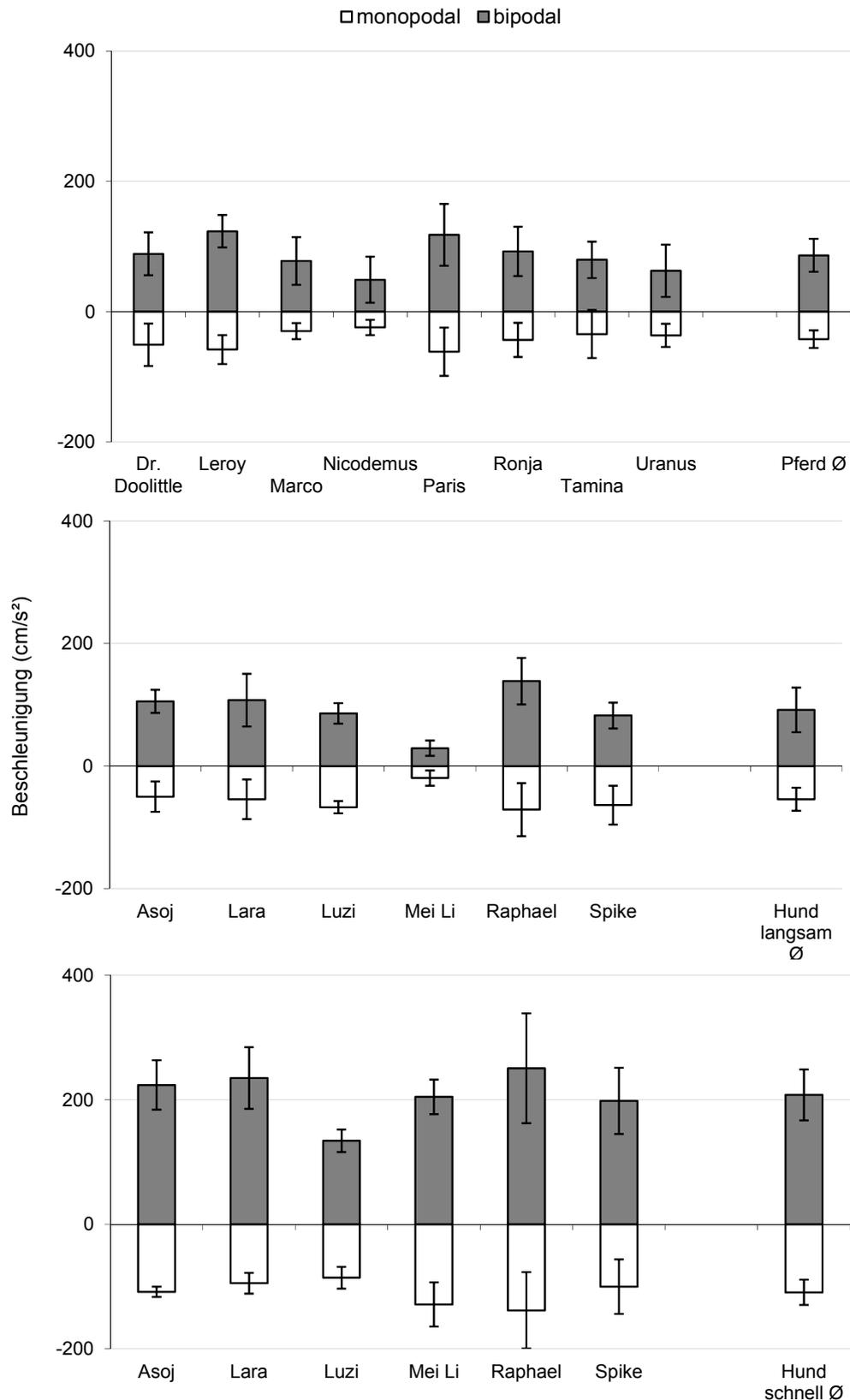


Abb. 4-24: Verteilung der Vertikalbeschleunigungen des Thorax auf die Vorderbeinstandphasen der Pferde (oben) im langsamen (mittig) und schnellen (unten) Schritt der Hunde. Positive Werte kennzeichnen eine aufwärts gerichtete Beschleunigung, negative Werte kennzeichnen eine abwärts gerichtete Beschleunigung.

Ergebnisse

Die durchschnittlichen Beschleunigungen des Thorax über die verschiedenen Vorderbeinstandphasen hinweg gleichen sich bei allen Pferden und Hunden. In der bipodalen Vorderbeinstandphase zeigen sich bei allen Individuen positive Werte, d.h. der Thorax wird in dieser Phase aufwärts beschleunigt. In den monopodalen Standphasen hingegen unterliegt der Thorax einer abwärts gerichteten Nettobeschleunigung. Mit der Steigerung der Fortbewegungsgeschwindigkeit ist auch eine deutliche Steigerung der Beschleunigungsbeträge bei den Hunden festzustellen.

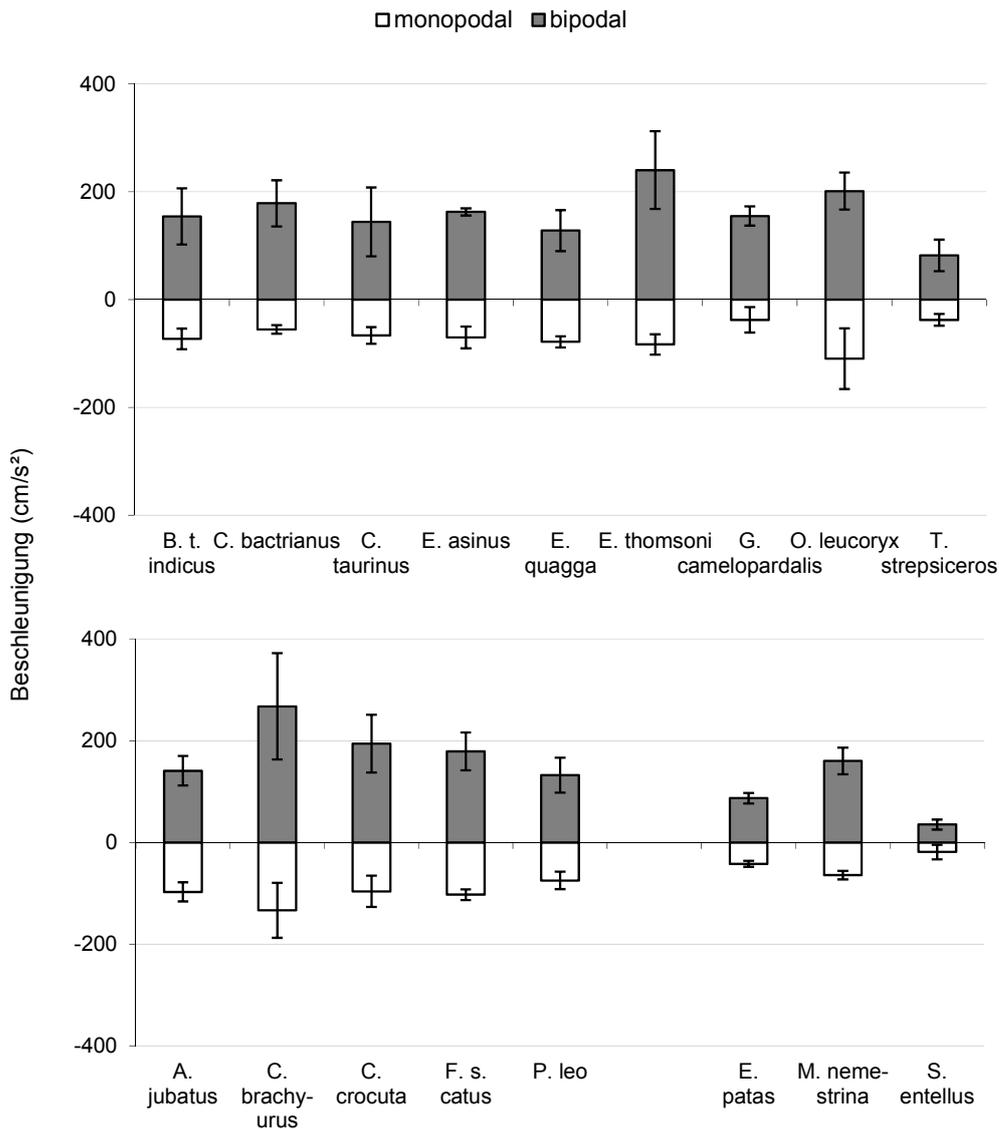


Abb. 4-25: Verteilung der Vertikalbeschleunigungen des Thorax auf die Vorderbeinstandphasen verschiedener Huftiere (oben), Raubtiere (unten links) und Primaten (unten rechts). Positive Werte kennzeichnen eine aufwärts gerichtete Beschleunigung, negative Werte kennzeichnen eine abwärts gerichtete Beschleunigung.

Auch die unmarkierten Versuchstiere zeigen einheitlich positive Thorakalbeschleunigungen, während zwei Vorderbeine den Boden berühren und negative (abwärts gerichtete) Beschleunigungen, wenn nur ein Vorderbein den Vorderkörper stützt.

Ergebnisse

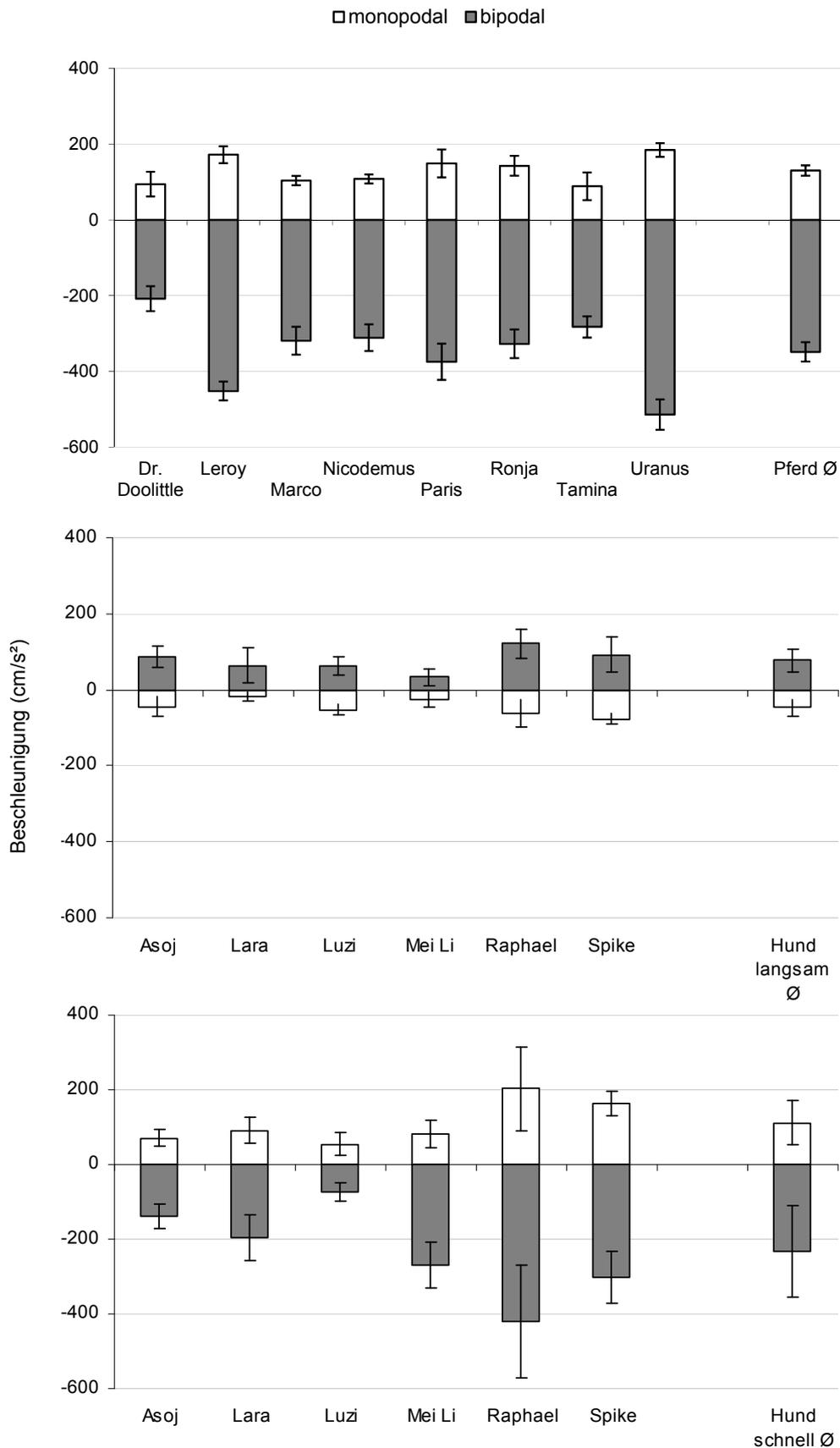


Abb. 4-26: Verteilung der Vertikalbeschleunigungen des Kraniaums auf die Vorderbeinstandphasen der Pferde (oben) im langsamen (mittig) und schnellen (unten) Schritt der Hunde.. Positive Werte kennzeichnen eine aufwärts gerichtete Beschleunigung, negative Werte kennzeichnen eine abwärts gerichtete Beschleunigung.

Ergebnisse

Entsprechend den Beschleunigungsverläufen (Abb. 4-23) ändern sich die Geschwindigkeiten von Kraniaum und Thorax bei Pferden und den Hunden im schnelleren Schritt entgegengesetzt zueinander. Somit unterliegt der Kopf in den Bipodalphasen der Vorderbeine abwärts gerichteten Beschleunigungen und in den Monopodalphasen aufwärts gerichteten. Auch diese Werte sind unter den Pferden sehr einheitlich.

Wenn sich die Hunde langsamer in der Gangart Schritt fortbewegen, sind die Werte der mittleren Beschleunigungen des Kraniaums mit denen des Thorax (Abb. 4-24) nahezu identisch. Einheitlich treten in den Einbeinstandphasen abwärts gerichtete Kopfbeschleunigungen auf und aufwärts gerichtete in den Zweibeinstandphasen.

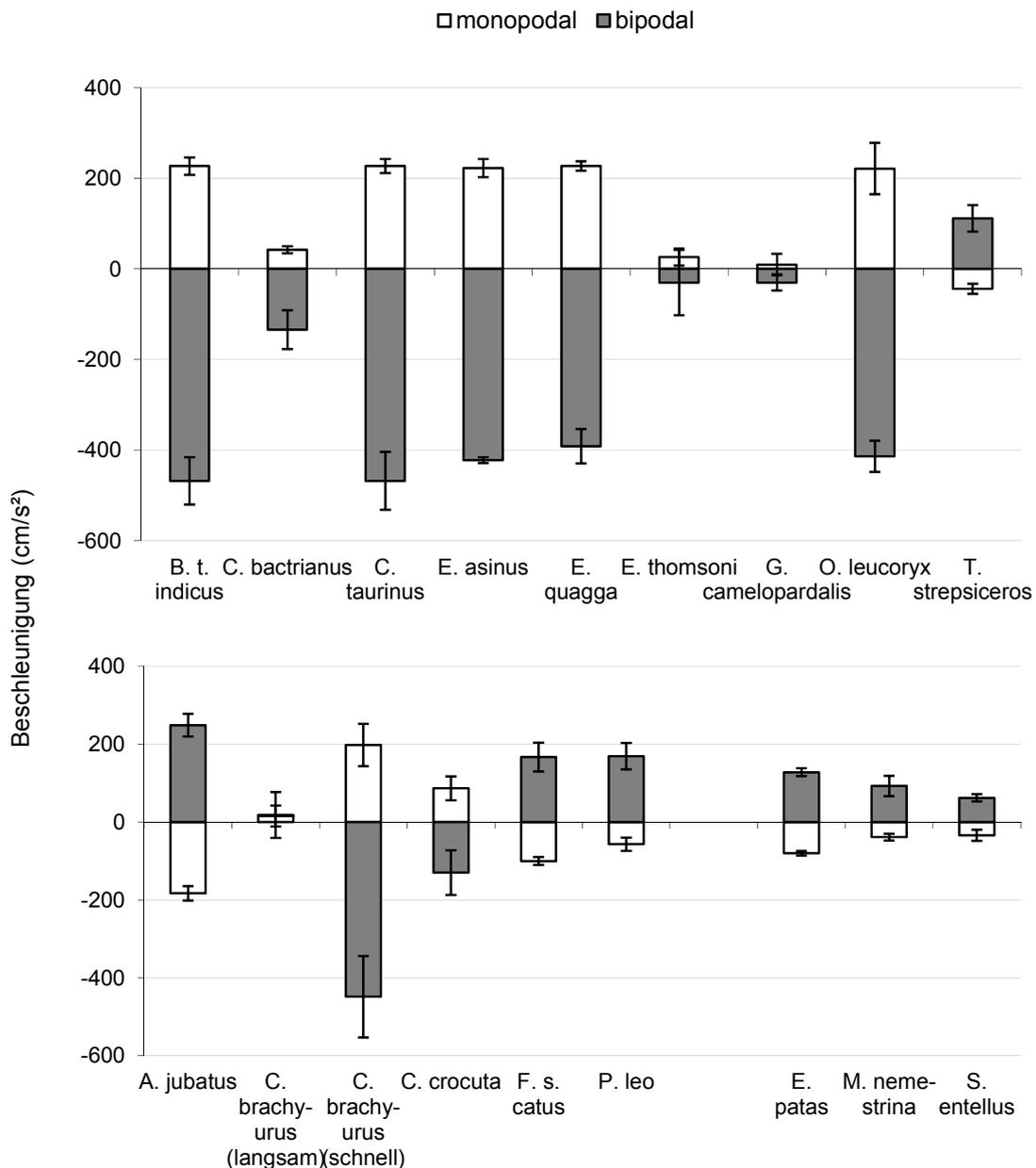


Abb. 4-27: Verteilung der Vertikalbeschleunigungen des Kraniaums auf die Vorderbeinstandphasen verschiedener Huftiere (oben), Raubtiere (unten links) und Primaten (unten rechts). Positive Werte kennzeichnen eine aufwärts gerichtete Beschleunigung, negative Werte kennzeichnen eine abwärts gerichtete Beschleunigung.

Bei den kranialen Beschleunigungen der Wildtiere zeigt sich ein uneinheitliches Bild. Mit Ausnahme der Großen Kudus sind für alle Huftiere Kopfbeschleunigungen ähnlich denen der Pferde und der Hunde im schnellen Gang zu verzeichnen, mit Aufwärtsbeschleunigungen in den Monopodalphasen und umgekehrt. Bei den Wildpferden, den Gnus und den Oryx sind diese Bewegungen deutlich ausgeprägt und gleichen qualitativ und quantitativ denen der Pferde.

Bei den Kamelen, vor allem aber Giraffen und Impalas, sind die Unterschiede zwischen den Standphasen sehr schwach ausgeprägt. Die Kudus zeigen dagegen Beschleunigungen des Kopfes, die denen des Thorax gleichen, so wie sie auch bei den langsam gehenden Hunden vorkommen (Abb. 4-23 und 4-26).

Bei den Carnivoren liegen mehrheitlich und bei den Primaten durchweg Beschleunigungsverhältnisse des Kopfes ähnlich denen bei den langsamen gehenden Hunden vor. Die Hyänen dagegen weisen wiederum die „pferdetypischen“ Abwärtsbeschleunigungen in den Bipodalstandphasen der Vorderbeine auf. Bei den Mähnenwölfen, für die (wie für die Haushunde) zwei verschiedene Geschwindigkeiten analysiert werden konnten, treten, ganz ähnlich wie bei den Hunden, unterschiedliche Beschleunigungen in der langsameren und schnelleren Fortbewegung im Schritt auf. Während sich bei der langsamen Fortbewegung keine vertikalen Nettobeschleunigungen innerhalb der verschiedenen Vorderbeinstandphasen zeigen, so kommt es im schnelleren Schritt zu starken Kopfbeschleunigungen nach dem „pferdetypischen“ Muster. Hohe Abwärtsbeschleunigungen in den Bipodalphasen wechseln sich ab mit etwas geringeren Aufwärtsbeschleunigungen in den Monopodalphasen.

Zusammenfassung der vertikalen Beschleunigungen von Kopf und Thorax

- **Die Vertikalbeschleunigungen des Kopfes verlaufen, wie die Vertikalauslenkungen, bei den meisten Tieren entweder in Phase mit dem Thorax oder in Antiphasen zu diesem.**
- **Bei phasengleichen Beschleunigungen treten während der bipodalen Vorderbeinstandphasen aufwärts gerichtete Nettobeschleunigungen auf, bei antiphasischen hingegen abwärts gerichtete Nettobeschleunigungen.**
- **Die zoologische Verteilung der Beschleunigungsmuster gleicht dem der Vertikalauslenkungen.**

4.6 Longitudinalbewegungen des Kopfes

4.6.1 Longitudinale Geschwindigkeiten des Kopfes

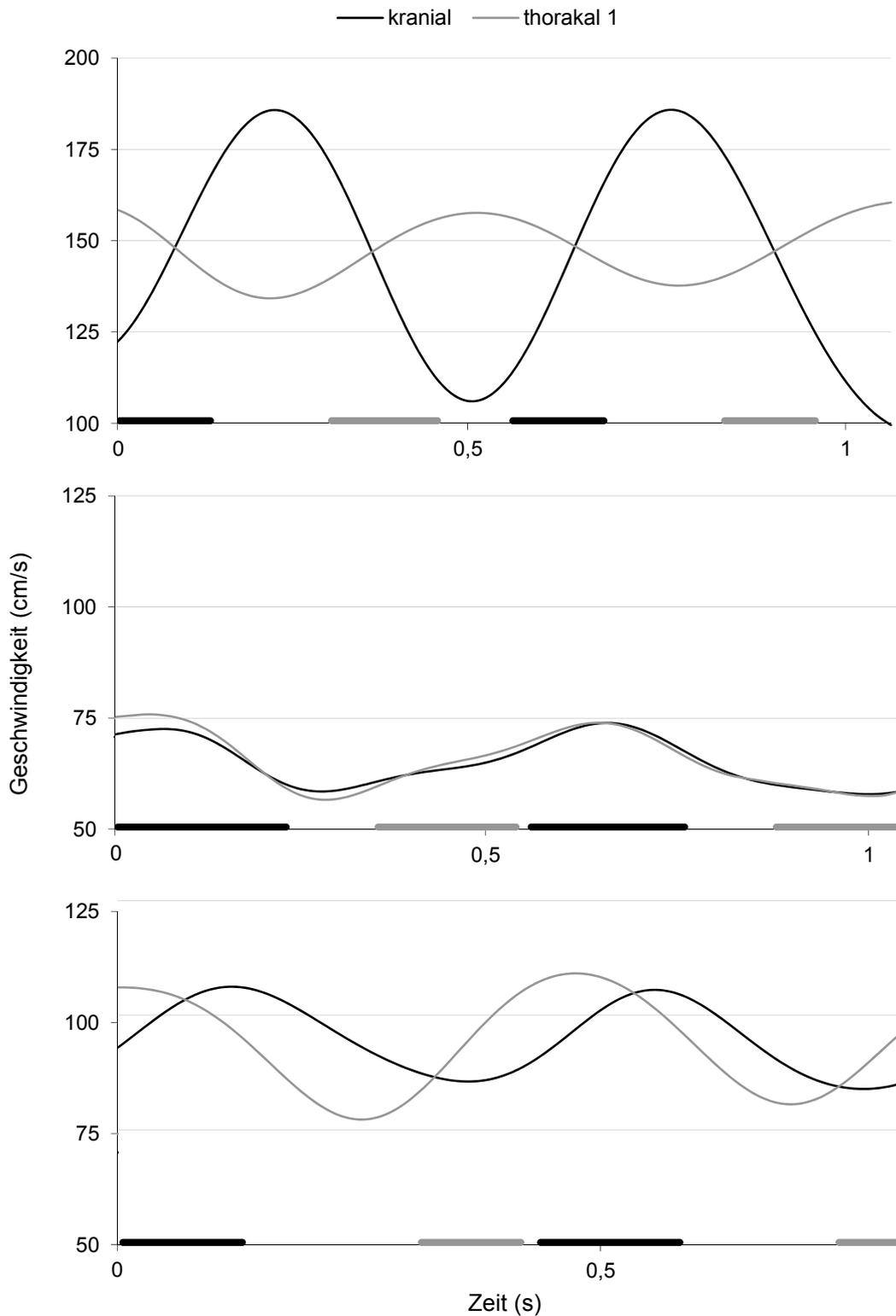


Abb. 4-28: Longitudinale Geschwindigkeit von Kraniaum und Thorax eines Pferdes (oben) und im schnellen (mittig) und langsamen (unten) Schritt eines Hundes. Schwarze Balken = bipodale Vorderbeinstandphasen, graue Balken = bipodale Hinterbeinstandphasen.

Kranium und Thorax zeigen Geschwindigkeitsverläufe in der Fortbewegungsrichtung in Form von jeweils zwei sinusoiden Schwingungen pro Schrittzzyklus.

Die Geschwindigkeitsschwankungen des Kopfes weisen beim Pferd erheblich größere Amplituden auf und laufen in Antiphase zu denen der Brustwirbelsäule. Wenn beide Vorderbeine in Bodenkontakt stehen, befindet sich die Kopfgeschwindigkeit jeweils im Anstieg bis zu einem Maximum zu Beginn der vorderen Einbeinstandphase, an deren Ende der Kopf auch sein Geschwindigkeitsminimum erreicht. Der Thorax dagegen hat zum Ende dieser Einbeinstandphase hin, kurz bevor das führende Vorderbein abfußt, seine Höchstgeschwindigkeit inne und verlangsamt sich über die Zweibeinstandphase bis hin zum Minimum in der frühen darauf folgenden Einbeinstandphase.

Bei den Hunden ist der Geschwindigkeitsverlauf des Thorax minimal zu dem der Pferde verschoben, so dass dieser stets erst innerhalb der vorderen Bipodalphase am schnellsten ist. Dies bleibt in beiden untersuchten Geschwindigkeiten konstant. Die Kopfgeschwindigkeit verläuft im langsameren Schritt synchron mit der des vorderen Rumpfbereichs und zeigt im schnelleren Schritt eine mäßige Nachverzögerung zum Thorax.

Da wiederum die Longitudinalgeschwindigkeiten und –beschleunigungen ähnliche Schlüsse zulassen, wird auf die Darstellung weiterer Verläufe longitudinaler Kopfgeschwindigkeiten unmarkierter Tiere an dieser Stelle verzichtet und ein Vergleich von Modelltieren und weiteren Versuchstieren bei den Beschleunigungen angestellt.

4.6.2 Longitudinale Beschleunigungen des Kopfes

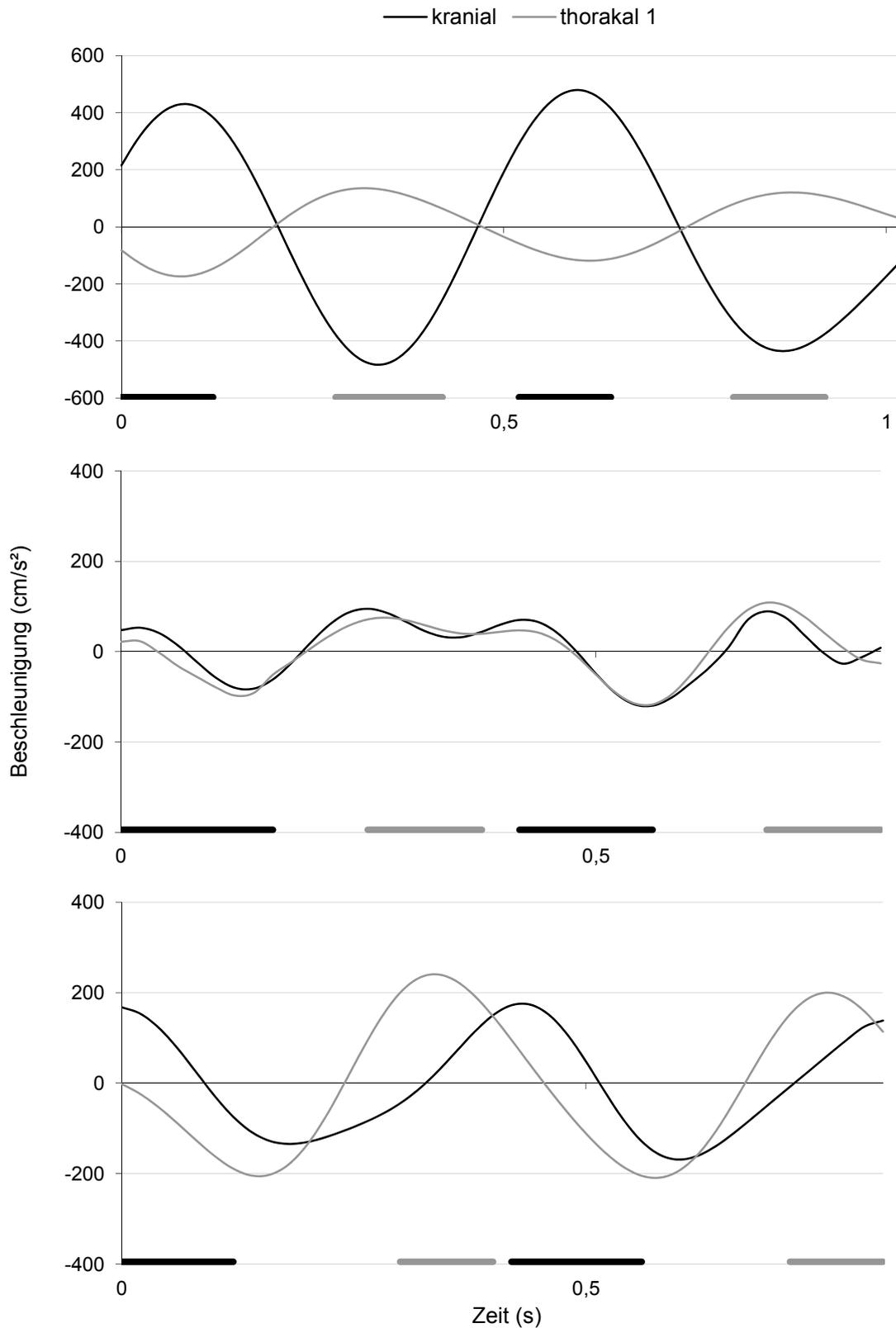


Abb. 4-29: Longitudinale Beschleunigung von Kraniaum und Thorax eines Pferdes (oben) und im schnellen (mittig) und langsamen (unten) Schritt eines Hundes. Schwarze Balken = bipodale Vorderbeinstandphasen, graue Balken = bipodale Hinterbeinstandphasen. Positive Werte kennzeichnen eine aufwärts gerichtete Beschleunigung, negative Werte kennzeichnen eine abwärts gerichtete Beschleunigung.

Die longitudinalen Beschleunigungen des Kopfes verlaufen in jeweils zwei vollständigen Schwingungszyklen pro Bewegungszyklus.

Die Thorakalbeschleunigungen sind bei Pferd und Hund, unabhängig von der Schrittgeschwindigkeit der ähnlich.

Im Schritt des Pferdes sind die Oszillationen der Beschleunigungen des Kopfes im Vergleich zu denen des Thorax sehr hoch und verlaufen in Antiphase zu diesen. Die Kopfbeschleunigung ist stets in den Bipodalphasen der Vorderbeine maximal positiv und entsprechend negativ in deren Einbeinstandphasen.

Beim langsamer gehenden Hund sind die Kopfbeschleunigungen, genau wie die Geschwindigkeiten, in Phase und Amplitude denen des Thorax nahezu identisch. Hier zeigt sich ein lokales Minimum für beide Beschleunigungsverläufe während der maximalen vorwärts gerichteten Beschleunigung in der hinteren Bipodalphase.

Im schnelleren Schritt ist eine Phasenverschiebung des kranialen Beschleunigungsverlaufs beim Hund zu beobachten, welcher allerdings nur recht gering ist. Deutlich geringer als die zu beobachtende Phasenverschiebung der entsprechenden Vertikalbeschleunigung.

Ergebnisse

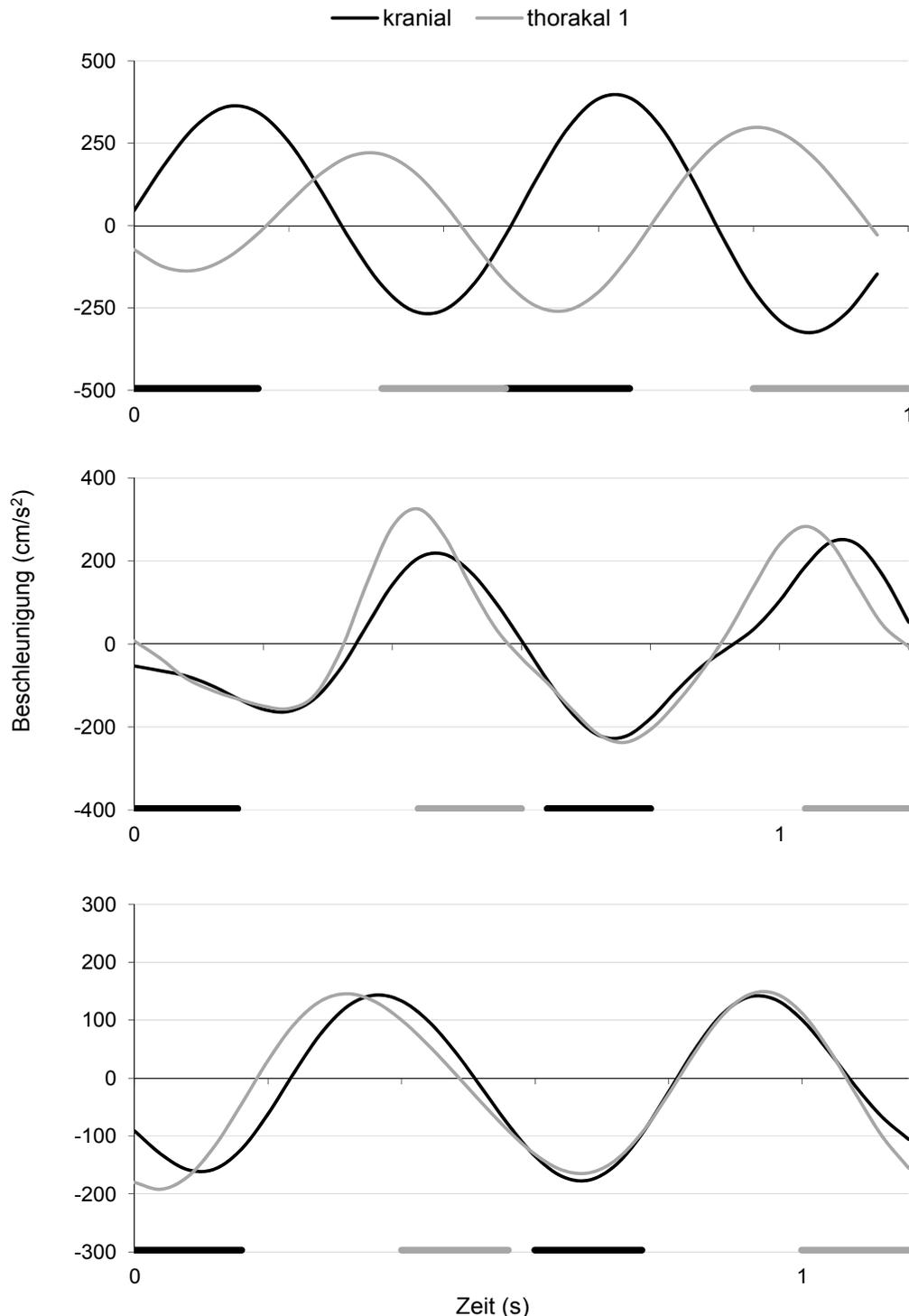


Abb. 4-30: Longitudinale Beschleunigung von Kraniaum und Thorax einer Thomson-Gazelle (oben), eines Geparden (mittig) und eines Husarenaffen (unten). Positive Werte kennzeichnen eine Beschleunigung in Laufrichtung, negative Werte kennzeichnen eine Beschleunigung entgegen der Laufrichtung. Schwarze Balken = bipodale Vorderbeinstandphasen, graue Balken = bipodale Hinterbeinstandphasen.

Auch die Longitudinalbeschleunigungen des Kopfes der unmarkierten Versuchstiere sind generell in zwei Typen einzuteilen: die „pferdetypischen“, also antiphasischen und mit höheren Spannweiten als derjenigen des Thorax, und die „hundetypischen“ (wenn man hierbei nur den langsameren Schritt der Hunde zugrunde legt), welche in Phase und Amplitude mit denen des Thorax weitgehend übereinstimmen.

Ergebnisse

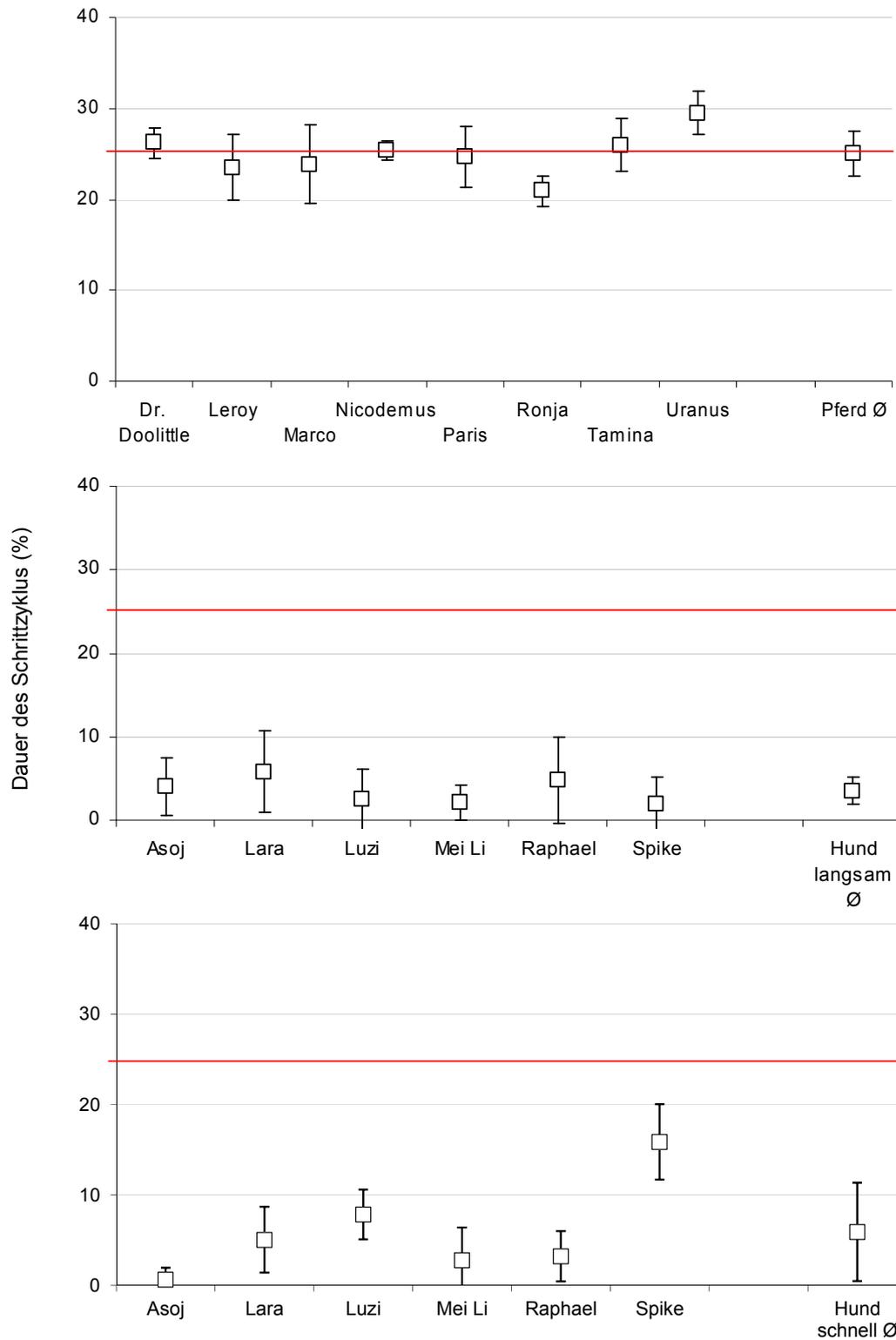


Abb. 4-31: Phasenverschiebung der Longitudinalbeschleunigungen von Kraniaum und Thorax der Pferde (oben) und im langsamen (mittig) und schnellen (unten) Schritt der Hunde.

Die Beschleunigungsverläufe von Kopf und Brustwirbelsäule in der Fortbewegungsrichtung zeigen einen deutlichen und nahezu einheitlichen Unterschied zwischen Pferden und Hunden.

Die Pferde zeigen mit einer mittleren Phasenverschiebung von 25 % ein perfekt antiphasisches Schwingungsverhältnis. Die Mittelwerte der Individuen schwanken dabei zwischen 21 (Ronja) und 29,5 % (Uranus).

Im langsamen Schritt kommt es bei den Hunden nur zu minimalen Phasenverschiebungen in den Geschwindigkeitsverläufen von Kopf und Rumpf.

Im schnellen Schritt ändert sich bei der Hälfte der Hunde daran nichts. Zwei Individuen (Luzi und Spike) zeigen jedoch eine mäßige Asynchronität der longitudinalen Geschwindigkeitsverläufe mit Verzögerungen um 10 %. Bei einem einzigen Tier (Spike) kommt es in der höheren Fortbewegungsgeschwindigkeit zu einer höheren Phasenverschiebung der Beschleunigungen zwischen Kopf und Rumpf entlang der Laufrichtungsachse.

Die Änderung des Kopfbewegungsmusters (hin zum „pferdetypischen“) mit der Zunahme der Schrittgeschwindigkeit, die in vertikaler Richtung bei allen Hunden zu verzeichnen ist, tritt demnach in longitudinaler Richtung nur vereinzelt bei den Hunden auf.

Ergebnisse

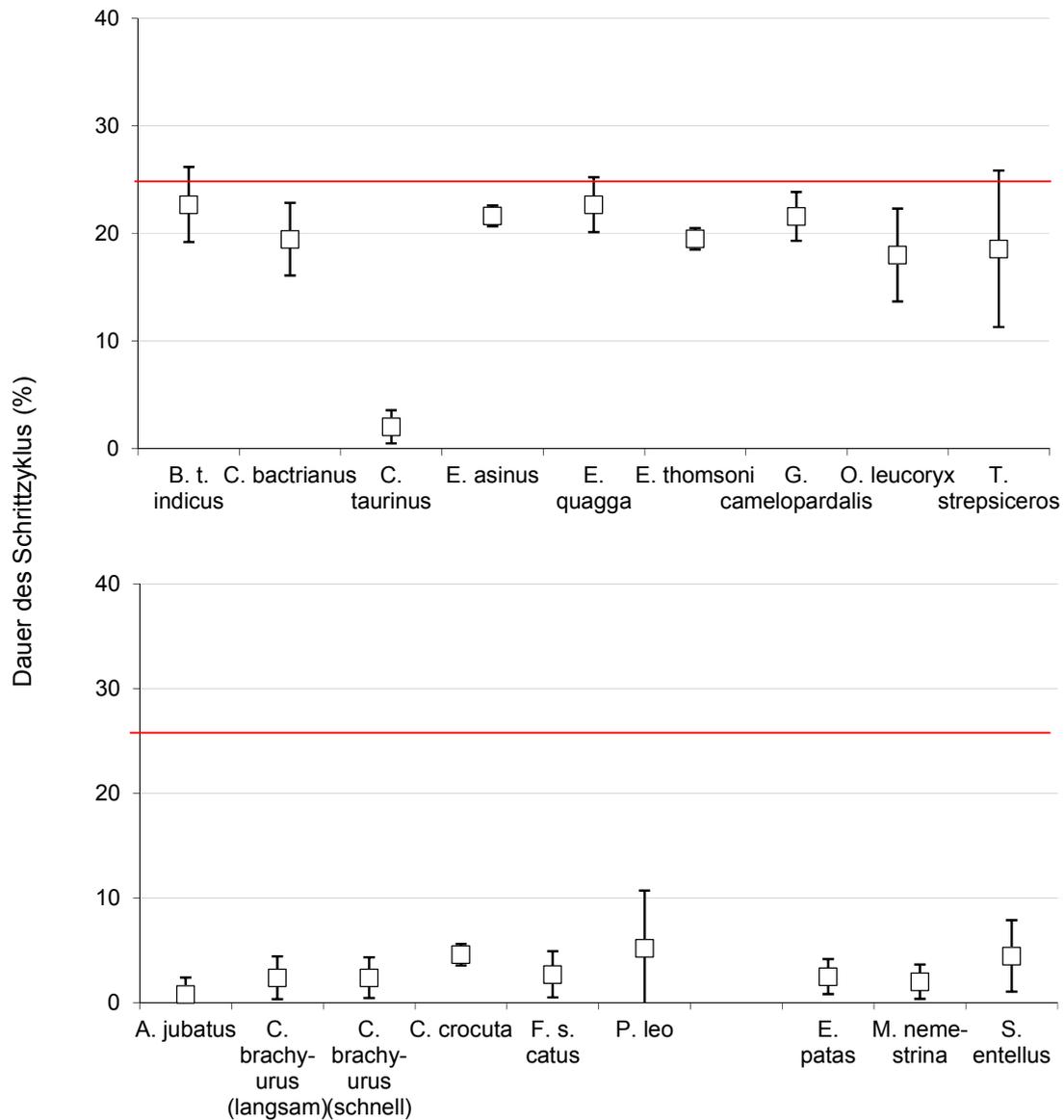


Abb. 4-32: Phasenverschiebung der Longitudinalbeschleunigungen von Kränium und Thorax verschiedener Huftiere (oben), Raubtiere (unten links) und Primaten (unten rechts).

Die Longitudinalbeschleunigungen der unmarkierten Huftiere lassen sich wiederum entweder dem „pferdetypischen“ oder dem „hundetypischen“ zuordnen.

Im Schritt der Huftiere werden mit einer einzigen Ausnahme (Streifengnu) Kopf und Thorax mit einer hohen Phasenverzögerung zueinander beschleunigt. Mit Werten zwischen 18 % (Oryx) und 23 % (Zebra) liegt diese Phasenverschiebung nahe an der perfekten Gegenschwingung von 25 %.

Bei den Raubtieren und Affen werden die beiden Körperteile durchweg in Synchronität miteinander entlang der longitudinalen Achse beschleunigt. Auch die Mähnenwölfe zeigen hier keine Veränderung zwischen der langsameren und schnelleren Fortbewegung in der Gangart Schritt.

Ergebnisse

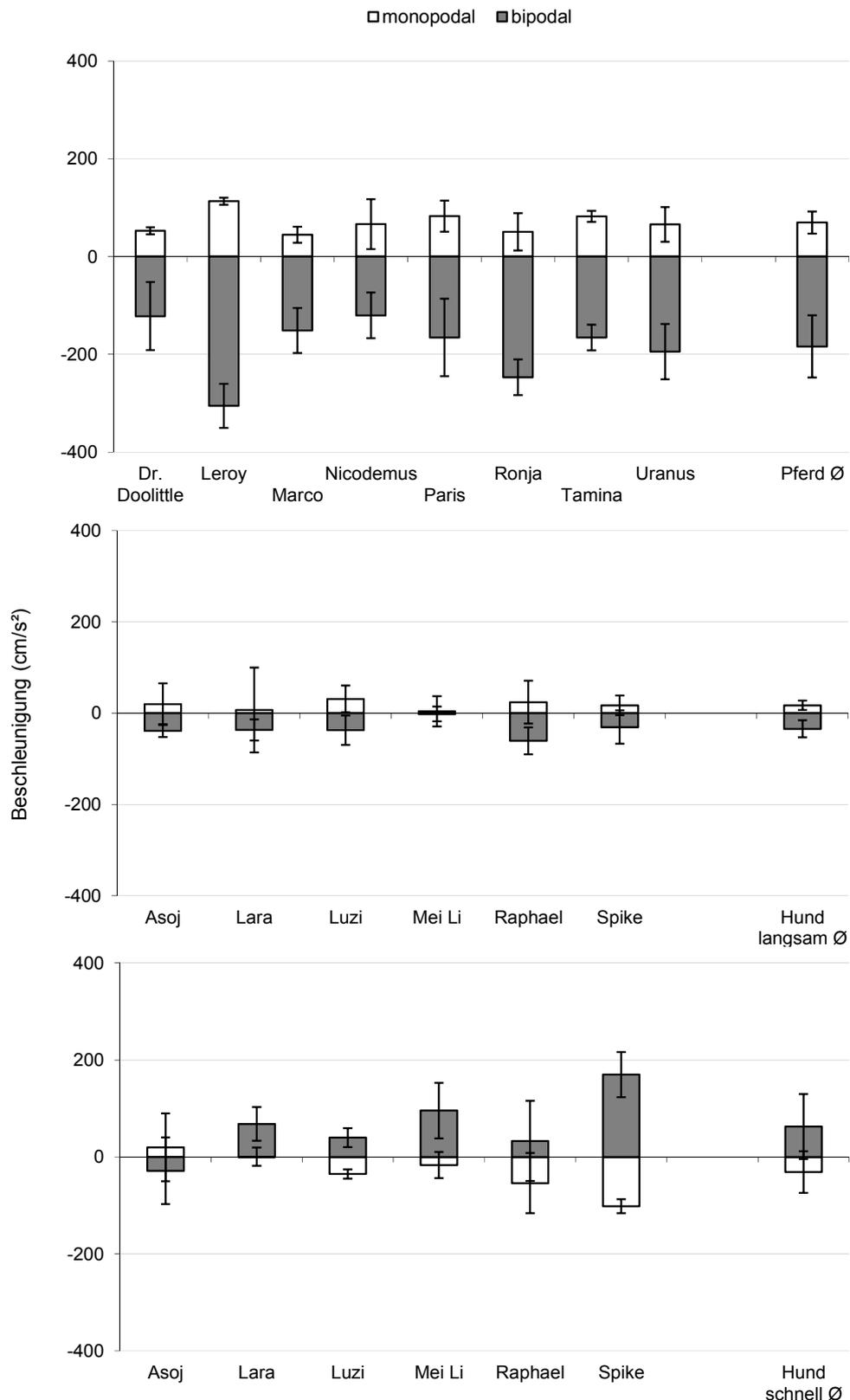


Abb. 4-33: Verteilung der thorakalen Longitudinalbeschleunigungen auf die Vorderbeinschrittphasen der Pferde (oben) und im langsamen (mittig) und schnellen (unten) Schritt der Hunde. Positive Werte kennzeichnen eine aufwärts gerichtete Beschleunigung, negative Werte kennzeichnen eine abwärts gerichtete Beschleunigung.

Die Verteilung der thorakalen Beschleunigungen auf der Laufrichtungsachse zeigt starke Unterschiede zwischen Pferden und Hunden.

Bei den Pferden sind die Verhältnisse sehr einheitlich. Hier treten in den Monopodalphasen der Vorderbeine stets Nettobeschleunigungen in Laufrichtung auf, wohingegen in den bipodalen Phasen der Thorax insgesamt nach Rückwärts beschleunigt wird.

Bei den Hunden ähneln die Verhältnisse im langsameren Schritt denen der Pferde, die vor- und rückwärts gerichteten Beschleunigungen gleichen sich aber derartig aus, dass nur sehr geringe Nettobeschleunigungen während der Vorderbeinstandphasen auf den Thorax ausgeübt werden.

Mit höherer Geschwindigkeit kehrt sich das Verhältnis um. Nun wird der Rumpf während der bipodalen Vorderbeinstandphasen vornehmlich vorwärts getrieben und während der vorderen Einbeinstandphasen im Mittel abgebremst.

Ergebnisse

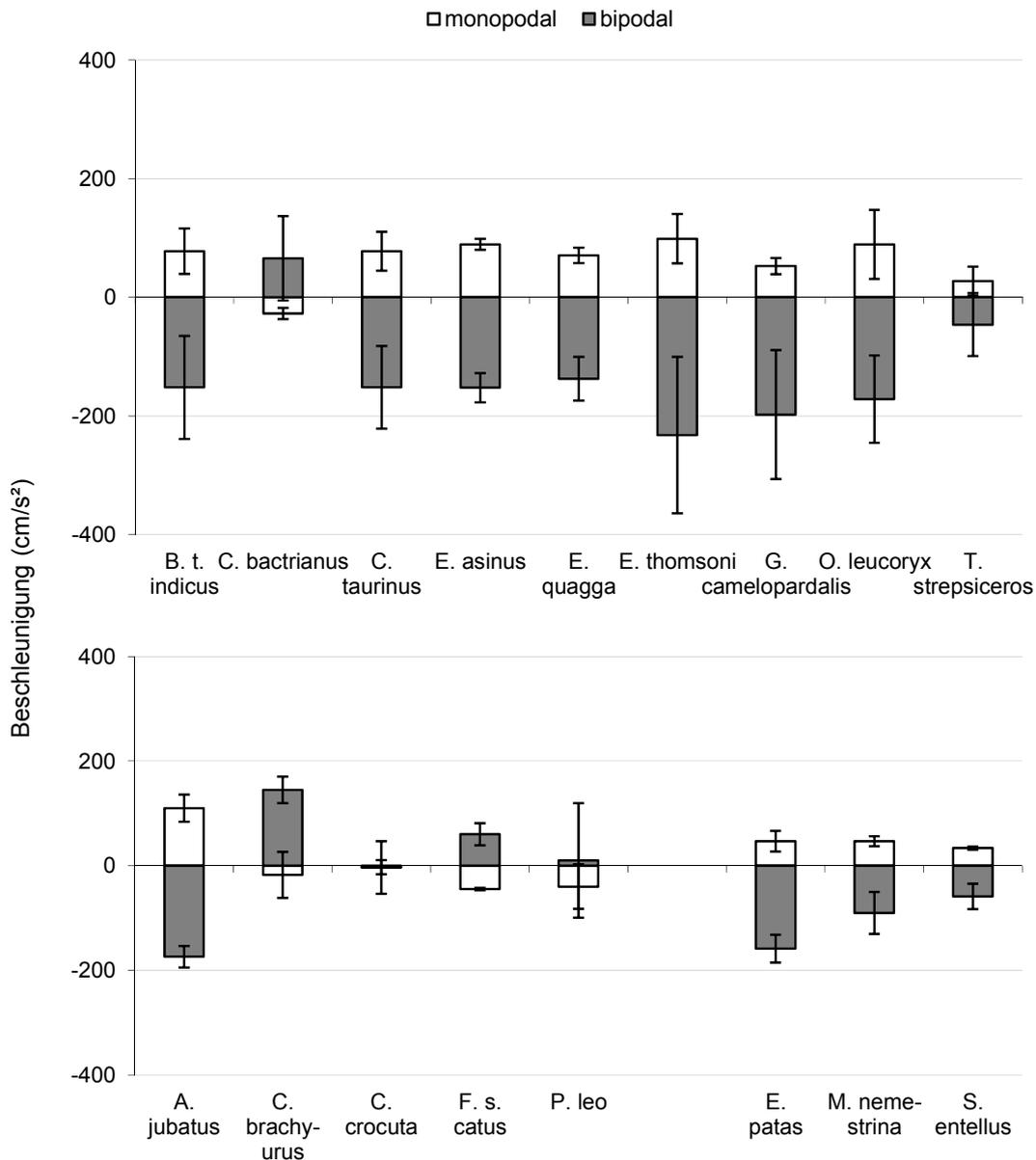


Abb. 4-34: Verteilung der thorakalen Longitudinalbeschleunigungen auf die Vorderbeinschrittphasen der unmarkierten Huftiere (oben), Raubtiere (unten links) und Primaten (unten rechts).

Bis auf die Kamele zeigen sich bei allen Huftieren klare und einheitliche Verteilungen der Thorakalbeschleunigungen innerhalb der verschiedenen Vorderbeinstandphasen, die den bei den Pferden gefundenen entsprechen.

Ähnlich gestaltet sich dies für die untersuchten Affen, bei denen der vordere Rumpf zwischen den vorderen Zweibeinstützen vorangetrieben und während der vorderen Einbeinstandphasen abgebremst wird.

Während bei den Geparden „pferdetypische“ Nettobeschleunigungen auftreten, ist bei den übrigen Raubtieren das „hundetypische“ Muster aus indifferenten bis entgegengesetzten Beschleunigungen zu verzeichnen.

Ergebnisse

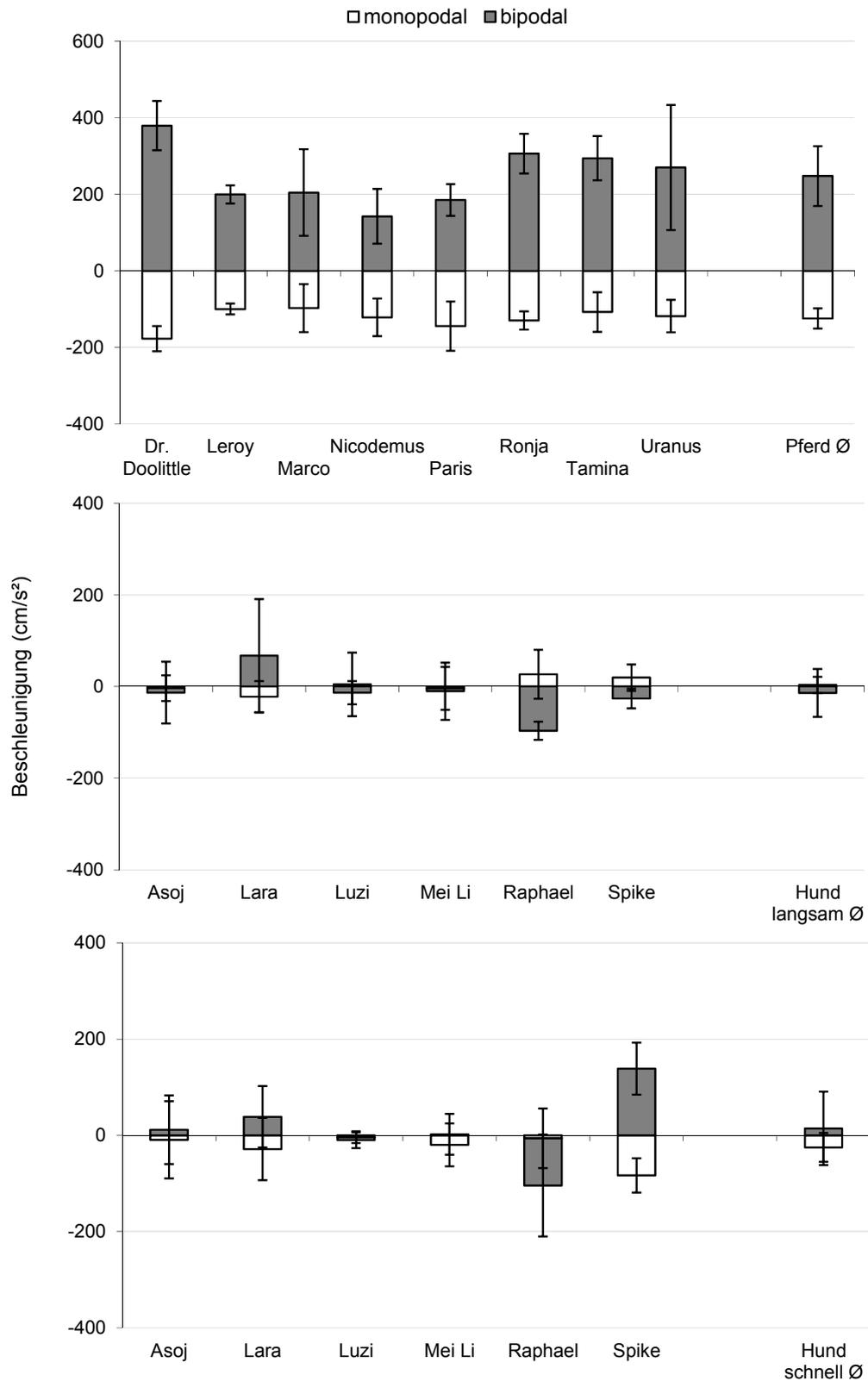


Abb. 4-35: Verteilung der kranialen Longitudinalbeschleunigungen auf die Vorderbeinschrittphasen der Pferde (oben) und im langsamen (mittig) und schnellen (unten) Schritt der Hunde.

Die gemittelten Werte der Longitudinalbeschleunigungen des Kopfes in den verschiedenen Vorderbeinstandphasen zeigen ein homogenes Bild bei den Pferden. Bei allen Individuen

wird der Kopf über die monopodale Standphase hinweg mehr abgebremst als beschleunigt und in der bipodalen Vorderbeinstandphase dagegen stark nach vorn beschleunigt.

Bei den Hunden herrscht ein sehr uneinheitliches Bild der vor- und rückwärts gerichteten Beschleunigungen in den verschiedenen Vorderbeinstandphasen. Im langsamen Schritt liegen die Nettobeschleunigungen sowohl über die Einbein- als auch die Zweibeinstandphasen hinweg eher um Null herum. Nur bei zwei Individuen treten eindeutige positive und negative Beträge auf. Während die Hündin „Lara“ ein „pferdetypisches“ Beschleunigungsmuster aufweist, liegen die Verhältnisse beim Rüden „Raphael“ genau entgegengesetzt.

Im schnellen Schritt ändern sich die Nettobeschleunigungen des Kopfes bei den meisten Hunden kaum. Ein Individuen (Spike) hingegen zeigt im schnellen Schritt, in Übereinstimmung mit den Phasenverschiebungen (Abb. 4-31), ein Beschleunigungsmuster ähnlich wie das der Pferde.

Ergebnisse

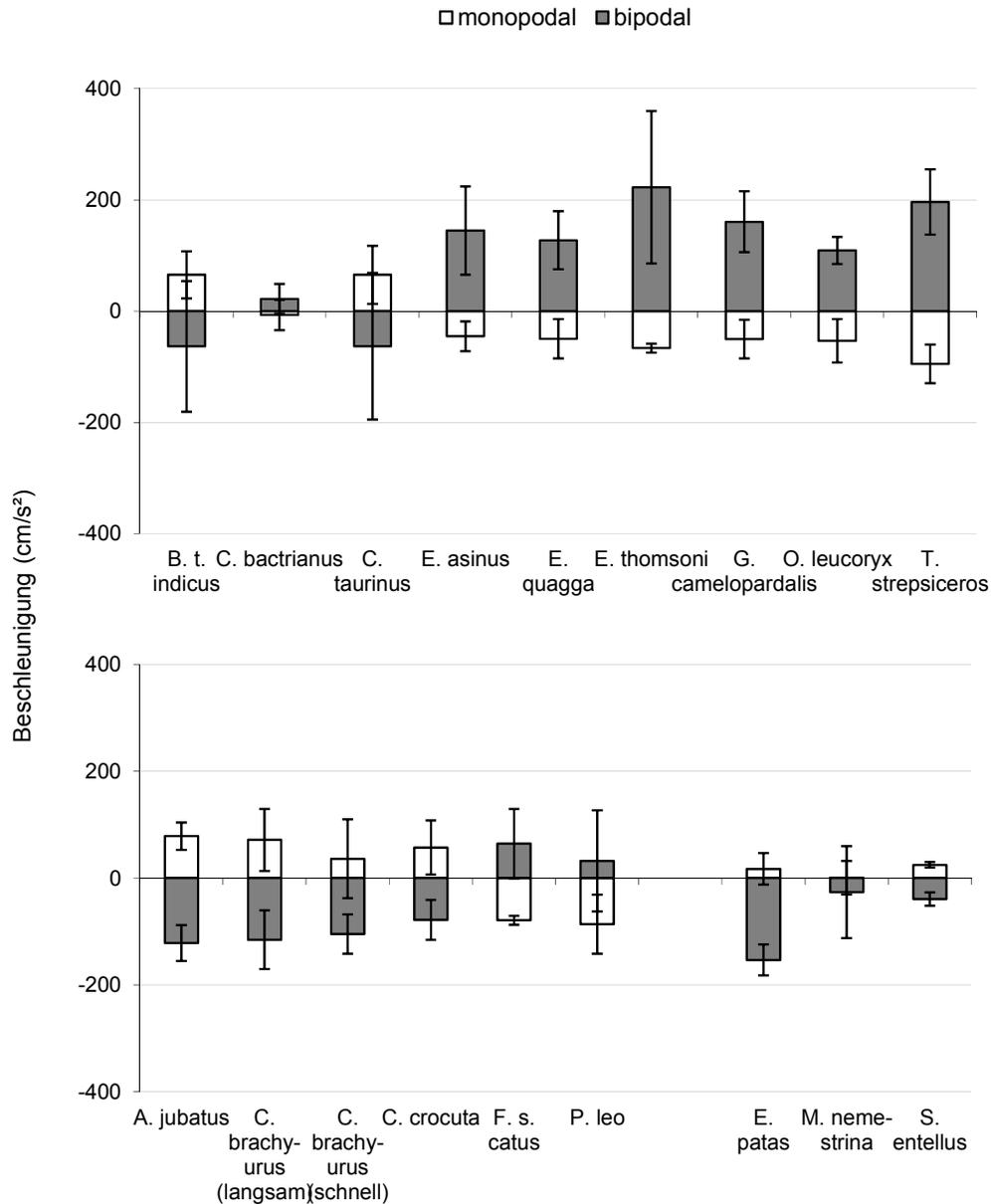


Abb. 4-36: Verteilung der kranialen Longitudinalbeschleunigungen auf die Vorderbeinschrittphasen der unmarkierten Huftiere (oben), Raubtiere (unten links) und Primaten (unten rechts).

Mit Ausnahme von Kamel und Gnu sind für die Huftiere die schon bei den Hauspferden beobachteten Kopfbeschleunigungen zu verzeichnen, mit Vorwärtsbeschleunigungen in den Bipodal- und Rückwärtsbeschleunigungen in den Monopodalphasen. Während bei den Trampeltieren kaum Nettobeschleunigungen festzustellen sind, liegen die Verhältnisse beim Zebu und Gnu andersherum. Wenngleich auch hier die hohen Standardabweichungen eine gewisse Unregelmäßigkeit dieser Beschleunigungsverhältnisse kennzeichnen.

Bei den Raubtieren und Affen wird der Kopf dagegen eher in der vorderen Zweibeinstandphase abgebremst und in der Monopodalphase beschleunigt. Dies trifft wiederum auf die Hauskatze und den Löwen nicht zu.

Zusammenfassung der Longitudinalbeschleunigungen von Kopf und Thorax

- Bei Huftieren und Primaten treten Nettoabbremungen des Thorax während der vorderen Bipodalstandphasen auf.
- Bei Raubtieren ist dies uneinheitlich, teils sind kaum Nettobeschleunigungen zu verzeichnen, teils sogar positive Beschleunigungen während der bipodalen Vorderbeinstandphasen.
- Wiederum lässt sich ein „pferdetypisches“ (antiphasisches) und ein „hundetypisches“ (phasengleiches) Muster der Relativbewegungen von Kopf zum Thorax festzustellen.
- Dies ändert sich bei den Hunden mit einer Zunahme der Geschwindigkeit im Schritt nur in Ausnahmefällen.
- Antiphasische Longitudinalbeschleunigungen treten bei der Mehrheit der Huftiere sowie wenigen Raubtieren auf.

4.7 Ergebnisse der Modellsimulationen

4.7.1 Energetik

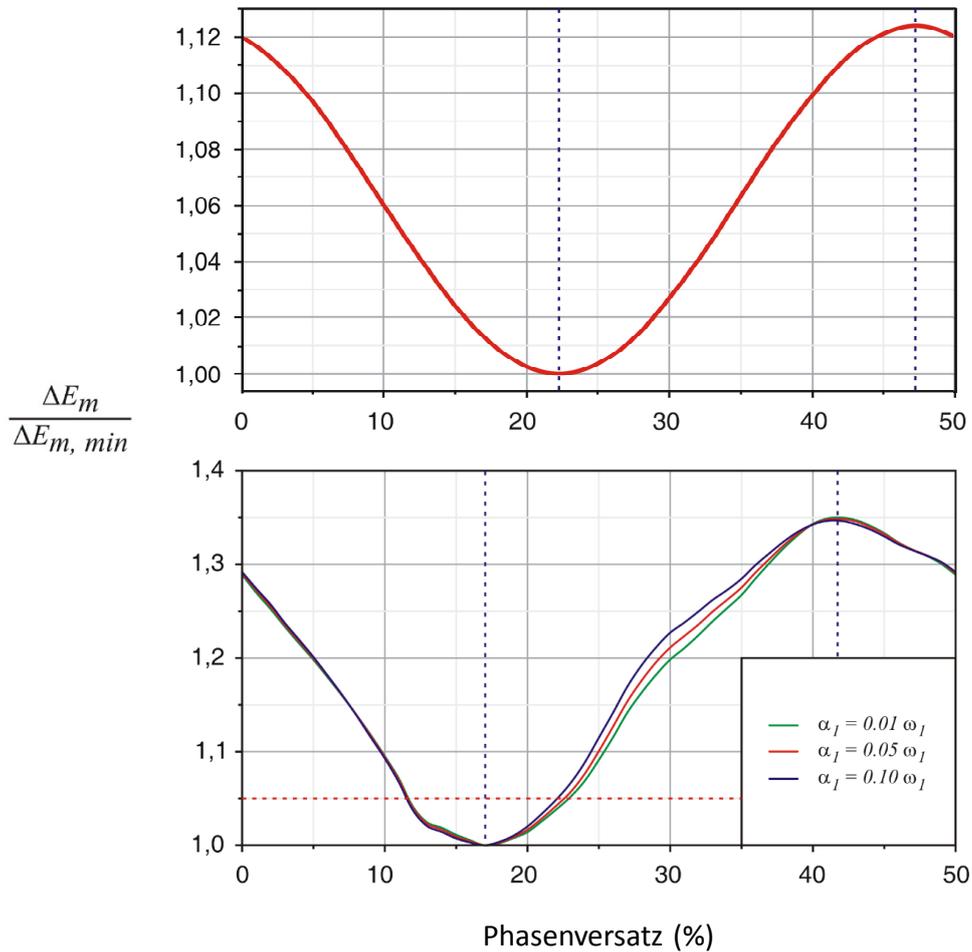


Abb. 4-37: Energiebedarf des einfacheren (oben) und komplexeren (unten) Vierfüßermodells in Abhängigkeit vom Phasenversatz der Bewegungen von Vorder- und Hinterbeinen im Schritt. Der metabolische Energieaufwand ist in Relation zur minimal benötigten Energie ($E_{m, \min}$) dargestellt. α_1 = verschiedene Dämpfungsgrade im zentralen Rumpfgelenk

Die Simulationen des Schrittes mit Phasenversätzen der Beinbewegungen von 0 - 50 % zeigen bei beiden Modellen einen deutlichen Einfluss des Schrittphasenversatzes auf den Energiebedarf der Beinbewegungen.

Die Differenz zwischen minimalem und maximalem Energiebedarf beträgt beim einfacheren Modell 12,5 % und beim komplexeren Modell sogar 35 %. Der energetisch optimale und pessimale Phasenversatz liegen bei beiden Modellen in einem ähnlichen Bereich, stimmen jedoch nicht exakt überein. Beim einfacheren Vierfüßermodell wird die geringste Energie bei einer Verzögerung der Beinbewegungen von 22 % erreicht, bei der Simulation des komplexeren Modells schon bei 17 %. Die maximalen Energiebeträge treten bei beiden Rechenmodellen bei einem um genau 25 % erhöhten Phasenversatz (47

bzw. 42 %) auf.

Trennt man das einfachere Modell in seine in Abb. 3-9 dargestellten Teilkomponenten auf, so können diese separate Simulationen durchlaufen. Die Phasenverzögerung des Kopf-Hals-Modells geben dann die Phasenverschiebung der Vertikalschwingungen der beiden Punktmassen von Kopf und Gegengewicht zur Schulter an.

Es ergeben sich in beiden Fällen relative Energiebedarfskurven, welche mit derjenigen für das Gesamtmodell (Abb. 4-37 oben) identisch sind.

4.7.2 Kraftübertragung

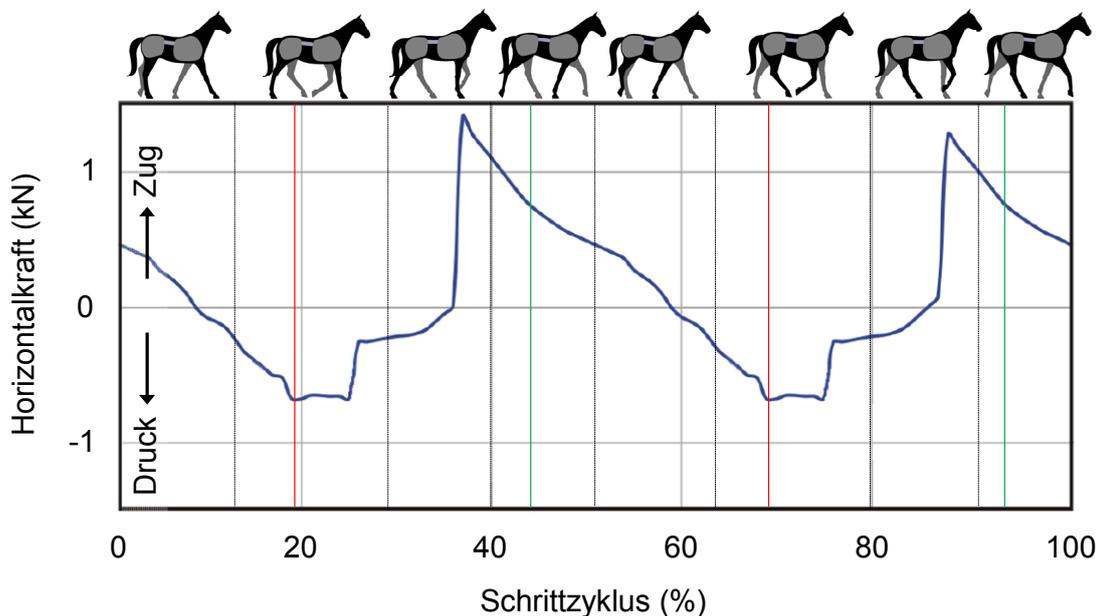


Abb. 4-38: Im zentralen Rumpfgelenk (ZRG) übertragene Longitudinalkräfte im Schritt des komplexen Modells mit einem pferdetypischen Phasenversatz (22 %). Gestrichelte Linien geben die Grenzen der Standphasen an, rote Linien markieren die kinematisch ermittelten Zeitpunkte maximaler Rumpfkümmungen, grüne Linien die minimalen Rumpfkümmungen des Pferdes Leroy.

Im zentralen Rumpfgelenk des komplexen Modells, welches sich nach den Vorgaben des Modelltieres mit einem Phasenversatz von 22 % bewegt, werden abwechselnd Zug- und Druckkräfte übertragen. Der Kraftverlauf wechselt viermal in einem Schrittzyklus die Wirkungsrichtung und entspricht sich in der ersten und zweiten Hälfte des Schrittzyklus. Über die gesamten lateralen Bipodalphasen hinweg (13-30 % und 63-80 %), während des Abschwungs der Hinterhand und des Aufschwungs der Vorderhand, werden erhebliche Druckkräfte zwischen diesen ausgetauscht. In den diagonalen Bipodalphase (40-50 % und 90-100 %), während des Abschwungs der Vorderhand und des Aufschwungs der Hinterhand, werden im ZRG hingegen Zugkräfte von bis zu einem kN übertragen.

Während der tripodalen (ipsilateralen bipodalen) Standphasen (0-13 % und 30-40 %), in denen eine Hand vom Aufschwung in den Abschwung übergeht und die andere umgekehrt, kommt es jeweils zu einem Wechsel der Kraftwirkungsrichtungen.

Der maximale Druck im Rumpfgelenk wird bei ca. 22 % (und 72 %) erreicht, was in etwa dem Zeitpunkt der maximalen dorsalkonvexen Rumpfkrümmung des Wallachs Leroy mit 19 % (und 69 %) entspricht (Abb. 4-14). Die maximale Streckung erreicht der Rumpf bei ca. 43 % (und 93 %), also erst kurz nach den Peaks der Zugkraft (36 und 86 %), die schlagartig nach Eintritt in die Zugphase auftreten.

5. Diskussion

5.1 Vertikalbewegungen des Rumpfes

Die Daten über die Vertikalauslenkungen des Rumpfes bestätigen ein einheitliches Grundmuster der Vertikalbewegungen bei allen 19 kinematisch vermessenen Arten von Lauftieren. Die verschiedenen Anteile des Rumpfes erreichen ihre höchste Position jeweils in der Mitte der Einbeinstandphase des tragenden Beinpaars und ihre niedrigste Position in der Mitte der Zweibeinstandphasen. Dies sind grundlegende Kennzeichen der Fortbewegung in gehenden Gangarten mittels gestreckter Standbeine, die nach dem Prinzip von inversen Pendeln funktionieren, wie sie allgemein von Säugern (Cavagna et al. 1977, Heglund et al. 1982, Preuschoft et al. 1994, Witte et al. 1995a, Minetti et al. 1999, Griffin et al. 2004, Day & Jayne 2007, Usherwood et al. 2007) und Vögeln (Cavagna et al. 1977, Heglund et al. 1982, Griffin & Kram 2000, Usherwood et al. 2008, Nudds et al. 2010), aber auch Reptilien- (Farley & Ko 1997, Willey et al. 2004, Reilly et al. 2006) und Amphibienspezies (Ahn et al. 2004, Reilly et al. 2006) angewendet werden.

Die Bewegungen einzelner, longitudinal aufeinander folgender Rumpfabschnitte erfolgen dabei weder synchron miteinander, noch mit gleicher Amplitude. Dies stellt einen grundlegenden Unterschied zur Rumpfkineematik von Zweibeinern dar. Bei gehenden Menschen werden sämtliche übereinander liegenden Wirbelsäulenabschnitte durch das tragende Beinpaar synchron gehoben und gesenkt (Hirasaki et al. 1999, Syczewska et al. 1999). Auch der Rumpf von Vögeln verbleibt während der terrestrischen Fortbewegung in sich steif und wird nicht rotiert (Verstappen et al. 2000, Nyakatura et al. 2012). Die zwei Beinpaare, welche den Rumpf der Vierfüßer an zwei Enden unterstützen, können diese Rumpfbereiche entweder durch synchrone Aktivität jeweils eines Vorder- und Hinterbeins in synchrone Vertikalbewegungen versetzen oder durch phasenverschobene Bewegungszyklen der Beine in asynchrone Vertikalbewegungen. Die vorderen und hinteren Rumpfbereiche, die direkt über den Vorder- bzw. Hinterbeinen liegen, bewegen sich synchron mit dem jeweiligen Beinpaar. Die zeitliche Verzögerung der Auslenkungen von Thorax und Becken entspricht dabei fast exakt der Verzögerung der Fußungen von Vorder- und Hinterbeinen (Abb. 4-5).

Die theoretischen Überlegungen über den Zusammenhang von Extremitäten- und Rumpfbewegungen bei Vierfüßern von Alexander und Jayes 1978 konnten somit nach den Untersuchungen von Griffin et al 2004 und Usherwood et al. 2007 an Hunden erstmals an

einer Vielfalt von vierfüßigen Säugern bestätigt werden.

Das vertikale Auslenkungsprofil des Rumpfes (Abb. 4-3) sieht bei Pferden und Hunden interessanterweise recht unterschiedlich aus. Sie zeigen sowohl Ähnlichkeiten mit der zu erwartenden Rumpfrotation (Abb. 2-2) wie auch Abweichungen von diesem Bewegungsmuster. Es ist davon auszugehen, dass mehrere Faktoren an der vertikalen Gesamtbewegung des Rumpfes beteiligt sind, die im Folgenden isoliert werden sollen, um ihren Einfluss zu identifizieren.

5.1.1 Asymmetrie der Vertikalbewegungen

Gemeinsam ist den Rumpfbewegungen der Modelltiere Pferd und Hund und denen aller anderen Arten aklavikulärer Vierfüßer, dass der direkt über den Vorderbeinen liegende Marker *thorakal 1* geringer vertikal ausgelenkt wird als der senkrecht über den Hinterbeinen angebrachte Marker *sakral* (Abb. 4-3 und 4-4). Andere Studien können diesen kinematischen Befund zumindest für Pferde bestätigen (Janura et al. 2010, Nauwelaerts & Clayton 2010). Die höhere Vertikalauslenkung der Hinterhand kann somit als ein grundlegendes Charakteristikum der Mehrheit der vierfüßigen Lauftiere angesehen werden, wobei sich die Frage stellt, weshalb die untersuchten Primatenarten als geschlossene Gruppe dieses kinematische Merkmal nicht teilen.

Gleichsam gestreckte Beine gleicher Länge führen bei identischen Schrittlängen zu identischen Vertikalamplituden der proximalen Gelenke. Da sich die Amplituden der getragenen Rumpfteile aber offensichtlich unterscheiden und sich die Schrittlängen beider Beinpaare in symmetrischen Gangarten dennoch immer exakt entsprechen müssen, muss entweder (i) die Streckung der Standbeine unterschiedlich stark verringert werden, (ii) müssen die Beine unterschiedlich lang sein, und/oder (iii) die Quantität der Vertikalbewegungen der senkrecht über den Beinen liegenden Rumpfteile (im Ggs. zur Qualität, s.o.) entspricht nicht denen der proximalen Beinglieder.

5.1.1.a Theoretische Vertikalauslenkungen

Um sich deren Ursache zu nähern, wodurch Vorder- und Hinterbeine so unterschiedlich starke Auf- und Abbewegungen des getragenen Körperstammes verursachen, soll zunächst berechnet werden, wie hoch die zu erwartenden Vertikalbewegungen für Thorax und Becken bei komplett rigiden Standbeinen lägen und in welchem Verhältnis die realen Bewegungen der Tiere dazu stehen. Mit Hilfe der gemessenen mittleren Widerristhöhe

lässt sich anhand der Lagebeziehung der Positionen in einer anatomischen Zeichnung (Abb. 5-1) die Lage der Drehpunkte von Vorder- und Hinterbeinen bei den untersuchten Pferden und Hunden näherungsweise bestimmen. Daten aus anatomischen Vermessungen (z.B. Buchner et al. 1997, Hildebrand 1952) scheinen hierfür weniger geeignet, da stets die Längen aller Knochenelemente addiert werden. Dies lässt interspezifische Vergleiche der Beinlängen zu, ist aber aufgrund der unterschiedlichen Winkelung von Vorder- und Hintergliedmaßen in Hinsicht auf deren funktionelle Länge wenig aussagefähig.

Es ergeben sich aus der hier gewählten Messmethode anatomische Längen der Vorderbeine, die beim Pferd um 12,4 % und beim Hund um 8,4 % über denen der entsprechenden Hinterbeine liegen (Tab. 5-1). Aus den Bein- (r) und Schrittlängen (s) lässt sich die vertikale Auslenkung (a) der proximalen Extremitätenenden berechnen, welche die proximalen Glieder der Vorder- und Hinterbeine der Pferde und Hunde beschreiben müssten, wenn die Beine über die Standphasen hinweg vollständig steif gehalten würden (Abb. 5-2).

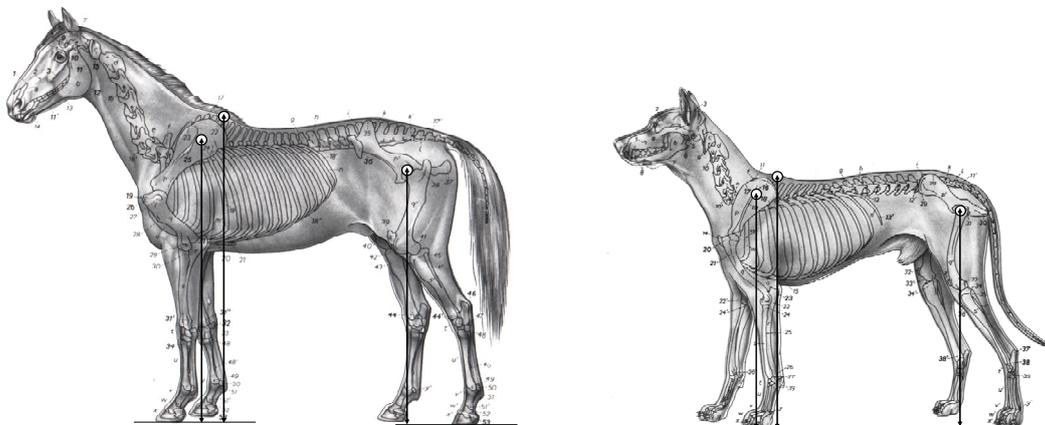


Abb. 5-1: Lage des Widerrists und der Drehpunkte von Vorder- und Hinterbeinen bei Pferd und Hund (aus Nickel et al. 1992, verändert).

Es gilt:

$$a = r - \sqrt{r^2 - \frac{s^2}{4}}$$

$$a^2 + b^2 = c^2$$

$$\sin \alpha = \frac{\text{Gegenkathete}}{\text{Hypothenuse}}$$

$$\alpha = 180^\circ - \beta - \chi$$

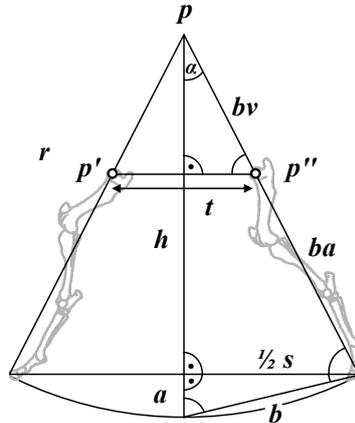


Abb. 5-2: Geometrie der Standbeinbewegungen. α = Spreizwinkel, p = virtueller Drehpunkt, p' und p'' = translozierte reelle Drehpunkte, r = funktionelle Beinlänge, ba = anatomische Beinlänge, bv = Beinverlängerung durch longitudinale Distanz, t = Translokationsstrecke/longitudinale Distanz, s = Schrittweite, a = vertikale Auslenkung, \bullet = rechte Winkel. Durch die sagittale Verschiebung des reellen Drehpunkts ($p' \rightarrow p''$) entsteht ein virtueller Drehpunkt (p) und die Beinlänge wird funktionell verlängert (bv).

Tab. 5-1: Gemessene Körpermaße und Bewegungsstrecken [cm] der untersuchten Pferde und Hunde, die aus den Bein- und Schrittweiten berechneten (theoretischen) Vertikalbewegungen von *thorakal 1* und *sakral* und die anhand der tatsächlichen Vertikalbewegungen errechneten funktionellen Beinlängen.

Parameter	Pferd	Hund
<u>gemessen</u>		
Stockmaß	162	58
Vorderbeinlänge (anatomisch)	149	54
Hinterbeinlänge (anatomisch)	133	50
Halbschrittweite	94	38
Vertikalbewegung <i>thorakal 1</i>	3,5	1,7
Vertikalbewegung <i>sakral</i>	6,8	2,7
<u>berechnet</u>		
Vertikalbewegung <i>thorakal 1</i>	7,6	2,8
Vertikalbewegung <i>sakral</i>	8,6	3,0
Vorderbeinlänge (funktionell)	317	97
Hinterbeinlänge (funktionell)	166	68

Die aus den Bein- und Schrittlängen errechneten theoretischen vertikalen Auslenkungen der proximalen Extremitätenglieder und damit des vorderen Thoraxbereichs (*thorakal I*) und des Beckens (*sakral*) sind bei Pferden und Hunden jeweils für die Vorderbeine niedriger als für die Hinterbeine, da längere Beine zum Erreichen derselben Schrittlänge einen geringeren Spreizwinkel (α) benötigen als kürzere.

Die berechneten theoretischen Werte liegen mit 7,6 cm und 8,6 cm für die Vorder- und Hinterbeine der Pferde und entsprechend 2,8 cm und 3 cm für die Hunde jeweils deutlich über den gemessenen Bewegungen des Thorax und des Beckens. Die tatsächlichen vertikalen Auslenkungen von Vorder- und Hinterhand unterschreiten damit die theoretischen bei den Pferden um 54 % (Vorderhand) und 21 % (Hinterhand) und den Hunden um 39 % und 11 %.

5.1.1.b Kompressionen der Standbeine

Griffin et al. beobachteten 2004 bei Hunden im Schritt ebenfalls geringere vertikale Rumpfbewegungen, als es die Bein- und Schrittlängen der Tiere theoretisch erwarten ließen. Die Auslenkungen des Thorax lagen hier jedoch um 3,4 % und die des Beckens um 4,6 % unter den theoretischen Werten. Diese im Vergleich zum Erwartungswert stärker reduzierten Vertikalbewegungen des Beckens im Schritt von Hunden widersprechen den in dieser Arbeit erzielten Resultaten über die bei allen Vierfüßern, mit Ausnahme der Primaten, stärkeren Beckenbewegungen fundamental.

Die Autoren nennen als mögliche Erklärung für die verringerten Vertikalbewegungen Kompressionen der Standbeine unter der Einwirkung von Vertikalkräften und beziehen sich dabei auf Lee & Farley (1998), die derartige Stauchungen der Beine beim gehenden Menschen beobachteten.

Könnten unterschiedlich starke Kompressionen der Vorder- und Hinterbeine die Ursache für die asymmetrischen Vertikalauslenkungen von Vorder- und Hinterhand im Schritt der Vierfüßer sein?

Nach Lee & Farley (1998) findet eine Reduktion der Vertikalauslenkung des Körperschwerpunkts gehender Menschen durch zwei Faktoren statt. Zum einen durch die Wanderung des Punkts des Bodenkontakts („point of ground contact“) des Standbeins durch die Nutzung der Länge des menschlichen Fußes anhand des nacheinander folgenden Absetzens von Ferse und Ballen. Weiterhin werden die Standbeine beim Gehen durch die Bodenreaktionskräfte, in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit um 2 - 9 cm komprimiert.

Diese Verkürzungen, deren Maxima jeweils mittig in den Standphasen auftreten, sollen die Vertikalbewegungen des Körperschwerpunkts um einen entsprechenden Betrag reduzieren. Die elastische Stauchung des Beins in der ersten Hälfte der Standphase bewirkt dabei eine Energiespeicherung, welche in der zweiten Hälfte der Standphase in einer Streckung zurückgewonnen wird und einen Beitrag zum Vortrieb leistet.

Da alle untersuchten Lauftiere eine digitigrade Extremitätenstellung aufweisen, ist die longitudinale Ausdehnung der Bodenkontaktfläche relativ gering, womit der erste von Lee & Farley genannte Faktor zumindest nur eingeschränkt anwendbar wäre. Auch scheint zumindest die Mehrheit der Huftiere, bei denen die Stellung der Bodenkontaktfläche der Autopodien zum Zeitpunkt des Auffußens deutlich zu beobachten ist, die Hufe plan aufzusetzen und nicht in einer Abfolge von der Hinter- zur Vorderkante. Die klaren Einzelklänge, welchen die Hufe von Pferden auf härterem Boden erzeugen, bestätigen dies, da ansonsten jeder Hufkontakt zwei schnell aufeinander folgende Schläge erzeugen müsste.

Die Kompression der Standbeine als weiterer möglicher Faktor zur Reduktion der Vertikalauslenkungen des Körperstamms kann zumindest für ein Pferd mit Hilfe der detaillierteren kinematischen Daten berechnet werden (Abb. 5-3). Die Länge des rechten Hinterbeins wird durch die Abstände zwischen den Markierungen auf dem rechten Femurkopf und dem rechten Hinterhuf des Tieres bestimmt. Die Lage der Skapula ist aufgrund von deren Verschiebbarkeit unter der Haut durch Dermalmarkierungen nicht zuverlässig zu bestimmen (Fischer & Blickhan 2006). Aus diesem Grund wurde zur Bestimmung einer möglichen Längenänderung des rechten Vorderbeins die Strecke zwischen Humeruskopf und rechtem Vorderhuf errechnet. Dies stellt lediglich eine Behelfsrechnung dar, da aber die Bewegung innerhalb des Schultergelenks (Glenohumeralgelenk) von vierfüßigen Säugetieren vergleichsweise gering ist (Whitehead & Larson 1994, Schmidt & Fischer 2000, Fischer et al. 2002), kann die Längenänderung zwischen Humeruskopf und Vorderhuf als zuverlässiger Indikator für eine mögliche Längenveränderung des gesamten Vorderbeins angesehen werden.

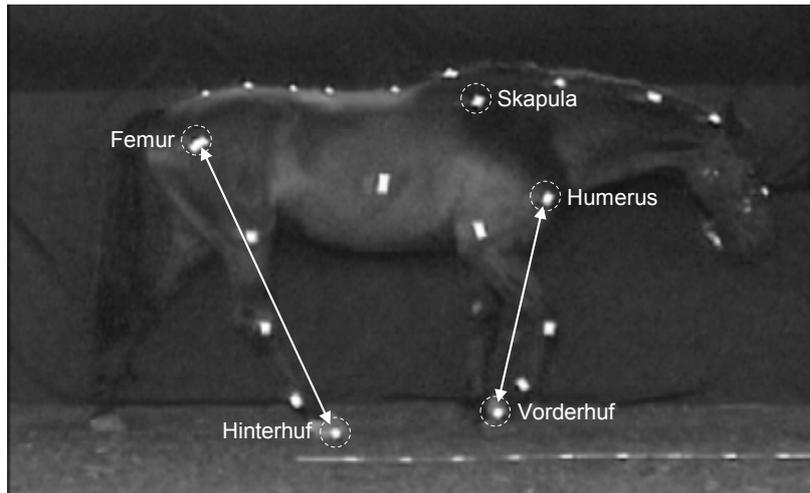


Abb. 5-3: Markierungen zur Berechnung der Beinlänge beim Wallach Leroy.

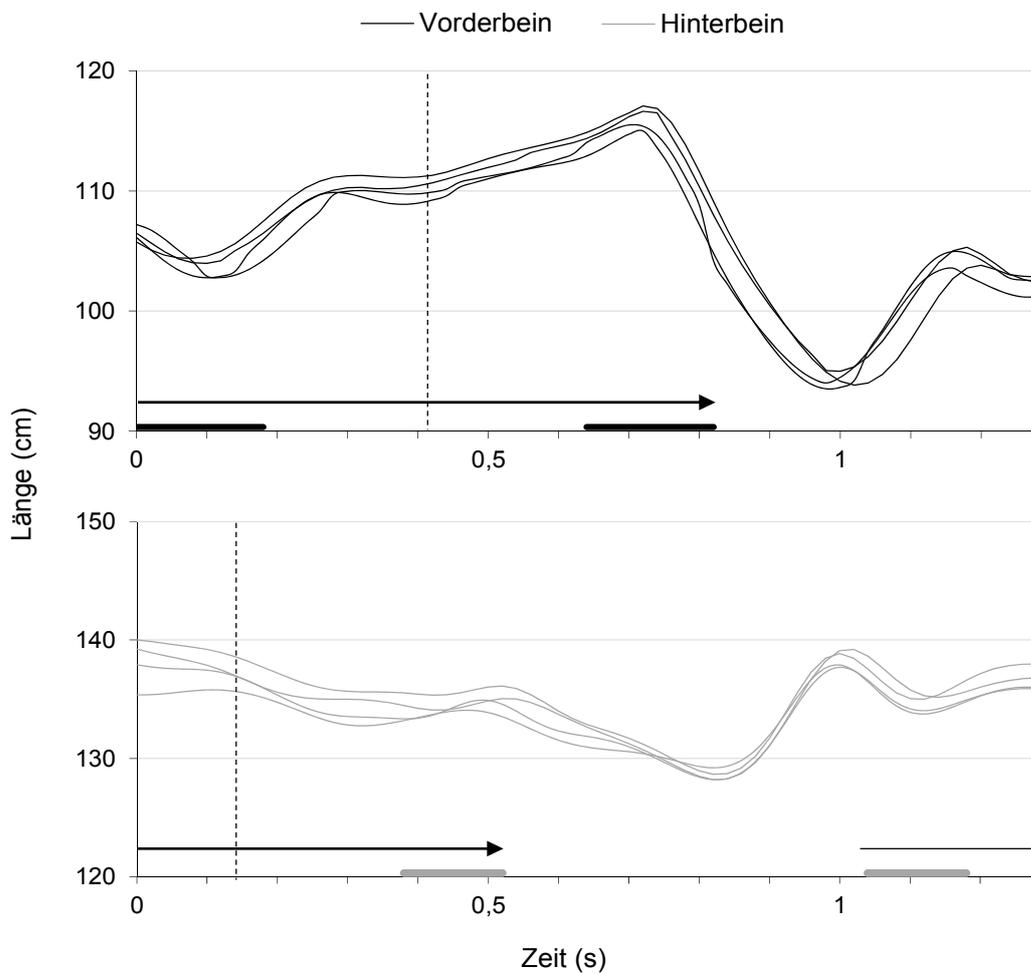


Abb. 5-4: Länge des rechten Vorderbeins (oben, nur von Humerus bis Huf) und Hinterbeins (unten, Femur bis Huf) in vier Schritten des Pferdes *Leroy*. Schwarze Balken = bipodale Vorderbeinstandphasen, graue Balken = bipodale Hinterbeinstandphasen, waagerechte Pfeile = Standphase des jeweiligen Beins, gestrichelte vertikale Linien = Mitte der jeweiligen Standphase und damit senkrechte Position des Beins.

Zur Vereinfachung der Darstellung wurden vier Schrittzyklen mit identischer Zyklendauer ausgewählt (Abb. 5-4). Diese zeigen, dass es jeweils zu einer Stauchung des Beins kurz nach dem Aufußßen (gekennzeichnet durch den schwarzen bzw. grauen Balken) kommt. Beim Vorderbein zu Beginn des Schrittzklus und beim Hinterbein bei etwa einer Sekunde nach Beginn des Zyklus. Dies führt zu Verkürzungen der Beine im Vergleich zu deren Länge zu Beginn der Standphasen von 3,8 cm für das Vorder- und 2,8 cm für das Hinterbein. Diese Verkürzungsphasen sind jedoch bei beiden Beinen nur von sehr kurzer Dauer und gefolgt von anschließenden Streckungsphasen, so dass bereits zum Ende der jeweiligen Bipodalstandphasen hin wiederum etwa die Ausgangslängen der Beine erreicht sind. Zum Zeitpunkt der senkrechten Beinstellung, während der maximalen vertikalen Positionen von Vorder- bzw. Hinterhand, ist das Hinterbein lediglich um 0,3 cm im Vergleich zur Länge beim Aufußßzeitpunkt verkürzt, das Vorderbein hingegen sogar um 3,9 cm länger.

Weder die Quantität noch die Qualität der Beinkompressionen ist demnach geeignet, um die asymmetrischen Spannweiten der Vertikalauslenkungen von Vorder- und Hinterhand beim Pferd zu erklären.

Auch ein Beitrag zum Antrieb anhand einer elastischen Energiespeicherung durch die Stauchung der Beine, wie sie Lee & Farley (1998) für gehende Menschen berichten, scheint bei Pferden in niederfrequenten Gangarten wie dem Schritt angesichts dieser Daten fraglich. Die elastische Verformung, welche z.B. für das rechte Vorderbein ca. 0,1 s nach Beginn des Schrittzklus ihr Maximum erreicht (Abb. 5-4), müsste sich, um einen Beitrag zum Vortrieb zu leisten, erst gegen Ende der zweiten Hälfte der Standphase (zwischen 0,42 und 0,82 s) in einer Streckung entladen. Eine derart niedrige Eigenschwingungsfrequenz der Streckschwingung der Vorderbeine kann hier nicht bestätigt werden und würde den Einsatz elastischer Energiespeicherung in rennenden Gangarten wie Trab und Galopp verhindern. Die Schrittfrequenz von Pferden im Galopp z.B. beträgt 2 - 3 Hz (Deuel et al. 1986, Leach 1987, Parsons et al. 2008, Moro et al. 2013). Bei einem relativen Zeitanteil des Bodenkontakts (duty factor) von ca. 24 %, wie er nach Leach (1987) im Galopp von Rennpferden für die Vorderbeine auftritt, beträgt die Dauer einer Stauchung und anschließenden elastischen Streckung nur 0,096 s. Es erscheint unwahrscheinlich, dass das Bein eines Lauftieres eine elastische Speicherung und Rückgewinnung von Energie in Schwingungszyklen leisten kann, welche sich um einen Faktor von annähernd 10 unterscheiden (0,096 s zu 0,82 s im Galopp und Schritt).

Da weder die Wanderung des Bodenkontaktpunkts noch die Beinstauchung die deutlich

geringere Vertikalauslenkung der Hinterhand beim Pferd oder Hund erklären kann, muss nach anderen Einflussfaktoren gesucht werden.

5.1.1.c Relativbewegungen der proximalen Extremitätenglieder

Saunders et al. nannten 1953 mehrere kinematische Methoden, um die Vertikalbewegungen beim Gehen auf gestreckten Standbeinen zu reduzieren. Diese wurden angesichts der seit den 1960er Jahren (Cavagna et al. 1963) aufkommenden Ansicht, die Vertikalbewegung wäre kein Nachteil für die Fortbewegung (siehe 1.2), hinsichtlich ihrer mechanischen Bedeutung eher vernachlässigt.

Die in Betracht kommenden Faktoren basieren auf longitudinalen und vertikalen Relativbewegungen der proximalen Glieder kontralateraler Extremitäten (Skapulae bzw. Femurköpfe) zueinander. Diese können durch i) eine longitudinale Distanz in den Bipodalphasen und ii) eine vertikale Distanz in den Monopodalphasen die Vertikalbewegungen der proximalen Extremitätenglieder und damit des getragenen Anteils des Körperstammes reduzieren (Abb. 5-5).

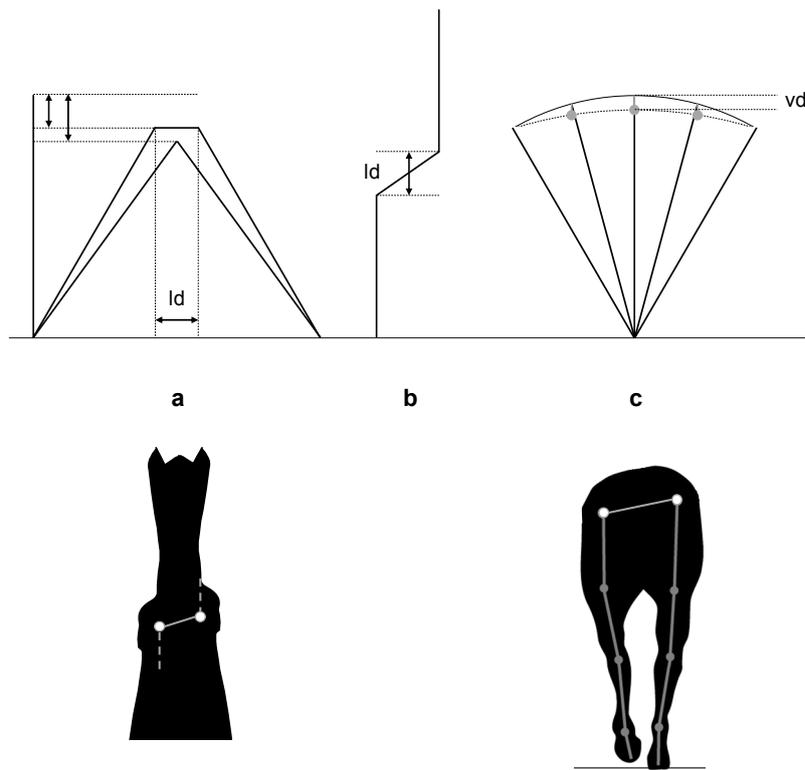


Abb. 5-5: Reduktion der vertikalen Auslenkungen der proximalen Extremitätenglieder durch die Erzeugung einer longitudinalen Distanz zwischen diesen in den Bipodalphasen (a = schematische Seitenansicht und b = schematische Aufsicht einer Bipodalphase) und eine vertikale Distanz in den Monopodalphasen (c = Seitenansicht einer Monopodalphase). Erzeugung einer longitudinalen Distanz zwischen den Schulterblättern (unten links, Pferd in Aufsicht) und einer vertikalen Distanz zwischen den Oberschenkelköpfen (unten rechts, Pferd in Hinteransicht)

Saunders und Mitarbeiter beschreiben (1953) Rotationsbewegungen des menschlichen Beckengürtels um die vertikale Achse, welche in der bipodalen Standphase eine longitudinale Distanz zwischen den proximalen Femurköpfen erzeugt. Diese Distanz wird zur Schrittlänge addiert, wodurch der Spreizwinkel der Beine unter Beibehaltung der Schrittlänge reduziert werden kann, was in der Folge auch die vertikale Auslenkung vermindert. Alternierende Neigungen des Beckens um die longitudinale Achse hingegen senken den Körperstamm während der monopodalen Standphase ab, wenn der Femurkopf seine maximale Höhe erreicht.

Relativbewegungen zwischen den Femurköpfen

Durch die Anatomie der Hüftgelenke ist die absolute Distanz der Femurköpfe zueinander unveränderlich und die Distanz entlang verschiedener Raumachsen nur durch Rotationen des Beckens zu erreichen. Beckenrotationen welche dies leisten könnten scheinen eine grundlegende kinematische Eigenschaft von Tetrapoden in symmetrischen Gangarten zu sein (siehe 2.1.4).

Ob und in welchem Ausmaß Pferde diese Bewegungen einsetzen, kann wiederum aus den detaillierteren Daten für das Pferd *Leroy* abgeschätzt werden, da hier Markierungen an den Hüftgelenken angebracht wurden (Femur in Abb. 5-3). Der longitudinale Abstand des Hüftmarkers zum Sakralmarker zum Zeitpunkt des Auffußens des linken und rechten Hinterbeins gibt Aufschluss über die longitudinale Distanz, welche durch die entsprechende pelvikale Rotationsbewegung erzeugt wird. Der Sakralmarker zeigt dabei keine longitudinalen Relativbewegungen zum Rest des Rumpfes und kann somit als Drehpunkt der Beckenrotation identifiziert werden. Ist das rechte Vorderbein in der hinteren Zweibeinstandphase vorangestellt, so liegt der Femurkopf relativ zum Sakralmarker im Mittel um $6,3 \pm 0,8$ cm weiter kranial, als wenn das linke Hinterbein in der Bipodalphase führt. Dadurch wird eine entsprechende longitudinale Distanz zwischen den Femura in der Zweibeinstandphase erzeugt. Wird dieser Wert in Relation zur Widerristhöhe des Pferdes gesetzt und auf die mittlere Größe der Pferde in dieser Studie umgerechnet, so ergibt sich näherungsweise eine sagittale Distanz von 6 cm für die Pferde dieser Studie.

Anhand der in Abb. 5-2 dargestellten geometrischen Beziehungen ist es möglich, die Auswirkungen einer funktionellen Beinverlängerung durch das Addieren einer longitudinalen Distanz zwischen den proximalen Beinenden zu berechnen. Es ergibt sich hiernach durch die horizontalen Beckenrotationen mit dem Ergebnis einer sagittalen Distanz von 6 cm zwischen den Femura in den Bipodalphasen der Hinterbeine eine

funktionelle Verlängerung der Hinterbeine der Pferde um 9 cm (entspricht ca. 7 % der anatomischen Beinlänge). Dies führt zu einer Reduktion der Vertikalbewegung des Beckens von 0,6 cm und trägt damit $\frac{1}{3}$ zur Gesamtreduktion der Sakralbewegung von 1,8 cm (8,6 cm auf 6,8 cm) bei.

Beim gehenden Menschen erreicht die Horizontalrotation des Beckens nur einen Beitrag von 12 % zur beobachteten Differenz zwischen erwarteter und gemessener Auslenkung des Körperschwerpunkts (Kerrigan et al. 2001). Eine horizontale Beckenrotation ohne Drehung des gesamten Körpers ist beim Vierfüßer nur durch entsprechende seitliche Wirbelsäulenbiegungen zu erreichen und dem Pferd aufgrund der geringen Flexibilität der Rumpfwirbelsäule, auch in der Lateralen (Slijper 1946, Townsend & Leach 1984, Loscher & Niemitz 2006), nur in eingeschränktem Maße möglich. Dennoch scheint diese Bewegung einen wichtigen Beitrag zur Fortbewegung zu leisten.

Zur Berechnung der Beckenrotation der Hunde stehen keine Daten über die longitudinalen Bewegungen von Beckenmarkern im Schritt zur Verfügung. Eine Untersuchung der lateralen Wirbelsäulenbewegungen von Hunden (Loscher 2002) ergab aber, dass sich das Sakrum zwischen den Fußungen der Hinterbeine um einen Winkel von $13 \pm 4^\circ$ in der Horizontalebene dreht (Abb. 5-6).

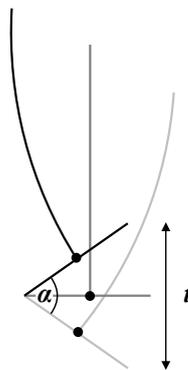


Abb. 5-6: Skizze der Beckenrotation (Aufsicht) um den linken Femurkopf durch Lateralflexion der Lendenwirbelsäule beim Hund. t = Translokationsstrecke/longitudinale Distanz, α = Rotationswinkel des Beckens (aus Loscher 2002).

Wird der transversale Abstand der Femurköpfe eines der Hunde von 12,5 cm (Loscher 2002) auf die durchschnittliche Größe der Hunde in dieser Studie umgerechnet, so ist grob genähert von einer Beckenbreite von 15 cm auszugehen. Es errechnet sich daraus eine longitudinale Distanz der proximalen Hinterbeinglieder in der Bipodalphase von 3,4 cm. Dies würde eine funktionelle Steigerung der Hinterbeinlänge um 5,4 cm (10 %) bewirken und damit bei gegebener Schrittlänge (Tab. 5-1) eine Verminderung der vertikalen

Beckenbewegung um 0,3 cm. Obwohl die Hunde sehr viel stärkere Lumbalflexionen zeigen, ist die longitudinale Distanz in der hinteren Zweibeinstandphase im Verhältnis kaum größer als bei den Pferden. Dies liegt daran, dass die maximale seitliche Rumpfflexion und die damit verbundene Beckenrotation bereits vor dem Aufsetzen des Hinterbeins auftritt und sich in der hinteren Bipodalphase bereits verringert hat (Loscher 2002). Dieses zeitliche Muster der Beckenbewegungen wurde auch bei anderen Tetrapoden beobachtet (Ritter 1996, Reilly & Delancey 1997). Somit scheint der Rhythmus der Beckenrotationen um die vertikale Achse beim Hund nicht optimal zur funktionellen Beinverlängerung. Dennoch würde nach der vorliegenden, stark genäherten Rechnung die horizontale Beckenrotation die Reduktion der Vertikalamplitude für die Hinterhand der Hunde komplett erklären (siehe Tab. 5-1). Mangels Daten über die Bewegungen der Femurköpfe von Hunden kann die Neigung des caninen Beckens um die longitudinale Achse leider nicht berechnet werden.

Die Auswirkungen der Beckenrotationen um die vertikale Achse auf die funktionelle Hinterbeinlänge genügen hingegen bei den Pferden nicht, um die geringen vertikalen Auslenkungen dieses Extremitätengürtels im Schritt hervorzurufen.

Die zweite Form der Beckenrotation, die Neigung in der Frontalebene, kann wiederum beim Pferd *Leroy* mittels der vertikalen Abstände der Hüftmarker aus den vorhandenen Daten berechnet werden. Zwischen der maximalen vertikalen Position der Hüftmarker der Stand- und Schwungbeine besteht jeweils in der Mitte der Stand- und Schwungbeinphasen eine Höhendifferenz (Abb. 5-7), welche im Mittel $3,0 \pm 0,8$ cm beträgt. Die Vertikalbewegungen des in der Medianebene liegenden Sakralmarkers werden dadurch um die Hälfte dieses Betrages, also um 1,5 cm, vermindert.

Beide Rotationsbewegungen des Beckens zusammen um die longitudinale und die vertikale Achse gleichen entsprechend diesen Annäherungsrechnungen beim Pferd ca. 2,1 cm der vertikalen Beckenauslenkung aus, die damit bei 6,5 cm liegt, was der gemessenen Bewegung von 6,8 cm sehr nahe kommt.

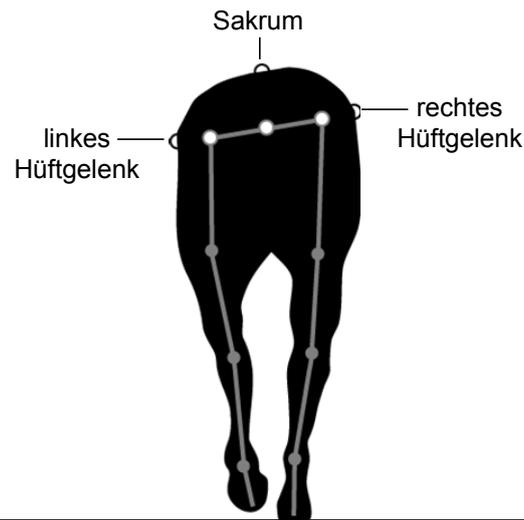


Abb. 5-7: Hinteres Beinpaar eines Pferdes in Ansicht von posterior in der rechten hinteren Monopodalphase. Die Höhendifferenz zwischen dem rechten und dem linken Hüftgelenk belegt eine Beckenneigung in dieser Phase.

Angesichts der Schätzung von Berechnungsgrundlagen wie den Beinlängen anhand des Vergleichs der Probanden mit anatomischen Zeichnungen und den Umrechnungen von Messwerten der Individuen anderer Studien ist von einer recht geringen Genauigkeit der getätigten Näherungsrechnungen auszugehen. Dennoch treffen die berechneten Erwartungswerte für die vertikale Beckenauslenkung mit 0,3 cm (Hunde) und 6,5 cm (Pferde) die gemessenen Bewegungen mit 0,3 cm 6,8 cm für die Hunde und Pferde erstaunlich genau.

Ob bei den Hunden keine frontalen Beckenneigungen auftreten oder diese ebenso wie beim gehenden Menschen (Gard & Childess 1997) aufgrund der zeitlichen Abstimmung mit den Beinbewegungen nicht zum Ausgleich der Vertikalbewegungen des Beckens beitragen, bleibt vorerst ungeklärt. Aufgrund ähnlicher horizontaler Beckenbewegungen von Menschen und Hunden, die einen Ausgleich der Vertikalbewegungen limitieren (s.o.) ist letzteres zumindest nicht unwahrscheinlich.

Dennoch ist insgesamt von einer Anwendung von Beckenrotationen in (mindestens) einer Ebene beim Hund und in zwei Ebenen beim Pferd auszugehen, welche zur Verminderung der vertikalen Bewegungen der Hinterhand beitragen können und damit zur Reduktion der Hinterbeinkollisionen mit dem Substrat.

Relativbewegungen zwischen den Schulterblättern

Der schmalere Bau des Thorax der Lauftiere und der damit verbundene geringere transversale Abstand der proximalen Vorderbeinglieder dürfte eine effektive Erzeugung longitudinaler oder vertikaler Distanzen durch Thorakalrotationen einschränken. Die Verschiebbarkeit der Schulterblätter am Brustkorb entlang könnte dennoch eine Beinverlängerung auch ohne Rotationen des Thorax bewirken. Die gemessenen vertikalen Thorakalbewegungen liegen mit 3,5 cm bei den Pferden und 1,7 cm bei den Hunden weit unter den errechneten Werten für die theoretischen Schulterblattbewegungen von 7,6 cm und 2,8 cm (Tab. 5-1). Dies legt eine noch effektivere Nutzung bewegungsausgleichender Funktionen der Vorderbeine nahe, als dies bei den Hinterbeinen der Fall ist.

Die flexiblere, synsarkotische Befestigung der Vorderbeine aklavikulärer Säuger ermöglicht es, die Schulterblätter kranio-kaudal am Brustkorb entlang gleiten zu lassen (siehe 2.1.4). Eine solche Bewegung wurde auch bei Grünen Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*) beobachtet (Whitehead & Larson 1994), bei der Mehrzahl an anderen klavikulären Säugern jedoch nicht (Jenkins 1974b, Schilling & Fischer 1999, Schmidt & Fischer 2000, Schmitt 2005). Der virtuelle Drehpunkt für die Pendelbewegung der Vorderbeine würde durch die longitudinale Translokation der Schulterblätter im oberen Bereich der Skapulae oder sogar noch darüber liegen und den Vorderbeinen eine größere effektive Länge verleihen als den Hinterbeinen. Leider lassen sich die unter der Haut liegenden Skapulaverschiebungen nur schlecht durch äußerliche Markierungspunkte messen (Fischer & Blickhan 2006). Die funktionelle Länge der Vorderbeine müsste entsprechend der Reduktion der Vertikalbewegungen um 54 % beim Pferd unglaubliche 317 cm betragen und damit um 113 % über der anatomischen Vorderbeinlänge liegen. Beim Hund müsste entsprechend der 39 %-igen Verringerung der thorakalen Bewegung die funktionelle Länge der Schultergliedmaßen mit 97 cm die anatomische Länge um 80 % übertreffen (Tab. 5-1). Um dies allein durch eine kranio-kaudale Schulterblattverschiebung zu erreichen, müsste die Verschiebungsstrecke (t in Abb. 5-2) entlang der Rippen beim Pferd 50 cm und beim Hund 15 cm betragen. Dies scheint anatomisch kaum möglich, wodurch eine ergänzende Rolle der vertikalen Relativbewegung zwischen Thorax und Skapulae, wie sie die seitlichen Beckenneigungen zwischen Becken und Femurköpfen bewirken, anzunehmen ist.

Eaton (1944) und Hildebrand (1961) benennen über die longitudinalen Schulterblattbewegungen hinaus auch deren dorso-ventrale Translation relativ zum Thorax, quantifizieren diese aber nicht. English (1978) und Boczek-Funke et al. (1996) untersuchten die

Schulterblattbewegungen schreitender Katzen in Relation zum Thorax und fanden eine Kombination aus longitudinaler und vertikaler Translokation der Skapulae. Während der Schwungphase des Vorderbeins gleitet das Schulterblatt entlang des Thorax von kaudal nach kranial und während der Standphase in umgekehrter Richtung. Gleichzeitig erreicht die dorsale Skapulakante in der Mitte der Standphase ihre höchste Position relativ zum Thorax und in der Mitte der Schwungphase ihre niedrigste. Fischer beschreibt 1994 eine abwärts gerichtete translatorische Bewegung des Schulterblatts bei Klippschliefern (*Procavia capensis*) in der späten Standphase und bestätigt damit zumindest einen Teil dieser Bewegung auch bei anderen vierfüßigen Säugetieren.

Eine entsprechende Vertikalbewegung scheint anatomisch bei Pferden und Hunden möglich und würde die große funktionelle Verlängerung der Vorderbeine plausibel machen. Die flexible Aufhängung des Rumpfes zwischen den Vorderbeinen könnte demnach genutzt werden, um die vertikale Auslenkung der Vorderhand effektiv zu reduzieren, ähnlich wie es die frontalen Beckenrotationen für die Hinterhand leisten.

In der ersten Hälfte der Vorderbeinstandphase, während sich das proximale Glied des Standbeins in Form eines inversen Pendels vorwärts und aufwärts bewegt (Abb. 5-8), findet zusätzlich eine Kaudal- und Dorsaltranslation des Schulterblatts relativ zum Thorax statt. Der Brustkorb wird hierdurch weiter longitudinal und weniger vertikal bewegt, als dies bei einem am Rumpf fixierten Drehpunkt des Vorderbeins bei gleicher Schrittlänge der Fall wäre. In der zweiten Hälfte der Standbeinphase, wenn sich das Schulterblatt des Vorderbeins (absolut) vorwärts und abwärts bewegt, gleitet das Schulterblatt weiterhin nach kaudal am Thorax entlang und dabei auch abwärts, wodurch der Brustkorb weniger stark abgesenkt wird. In der anschließenden Schwungphase des Vorderbeins wird das Schulterblatt in der Longitudinalen wieder in seine kraniale Ausgangsposition gebracht. Eine zuerst abwärts und anschließend wieder aufwärts gerichtete Rückholbewegung (wie dargestellt) würde hier die Nutzung potentieller Energie zum Vorschwingen des Vorderbeins in Form eines Pendelschwungs ermöglichen.

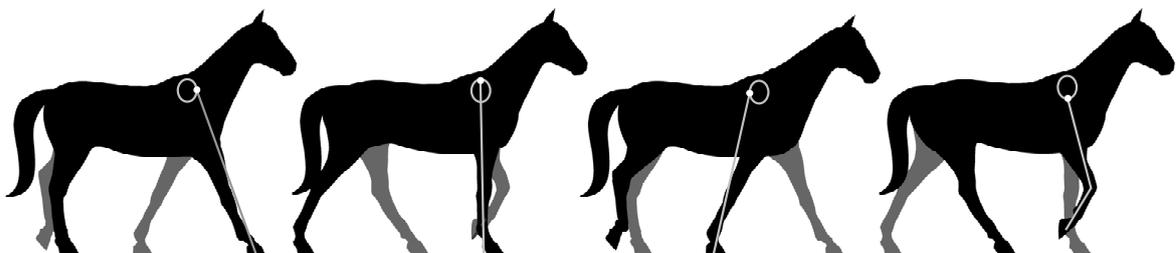


Abb. 5-8: Schematische Darstellung der kreisenden Relativbewegung des Schulterblattes am Brustkorb im Schritt eines Pferdes durch die Kombination aus kranio-kaudaler und dorso-ventraler Translokation.

Während die dorsale Kante eines Schulterblatts somit eine komplette Kreis- oder Ovoidbewegung beschreibt, wird der Brustkorb zweimal gehoben und gesenkt, da er sowohl in der Standphase als auch in der Schwungphase des Vorderbeins (nun durch das ipsilaterale Vorderbein) gehoben wird. Die Auftragung der Vertikalauslenkungen des Brustkorbs und der dorsalen Schulterblattkante relativ zum Brustkorb über die Zeit ergibt demnach sinusartige Schwingungen, wobei der Brustkorb die doppelte Schwingungsfrequenz im Vergleich zum Schulterblatt aufweist (Abb. 5-9).

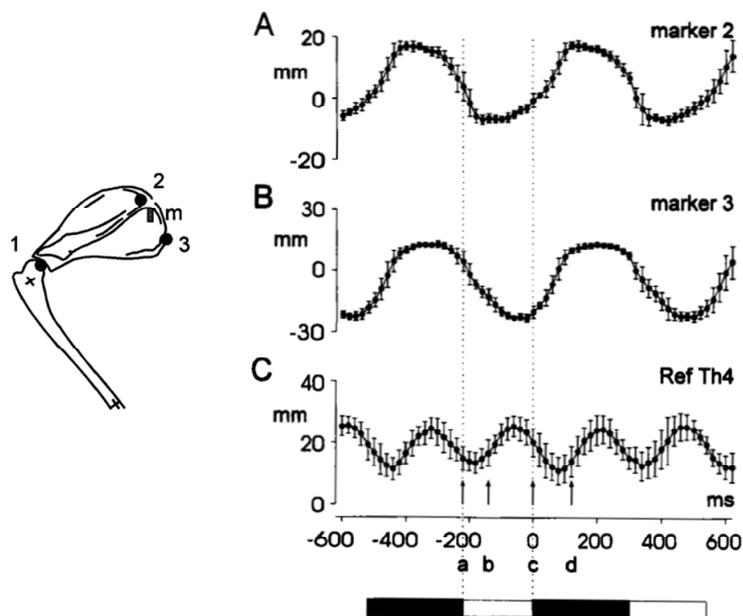


Abb. 5-9: Vertikalauslenkung von zwei Markern (Marker 2 und 3) auf dem Schulterblatt einer Katze relativ zum Dornfortsatz des 4. Thorakalwirbels und die absolute Vertikalauslenkung dieses Wirbels (Ref Th4) im Schritt. Die Stand- und Schwungphasen des betreffenden Vorderbeins in schwarz und weiß (aus Boczek-Funke et al. 1996).

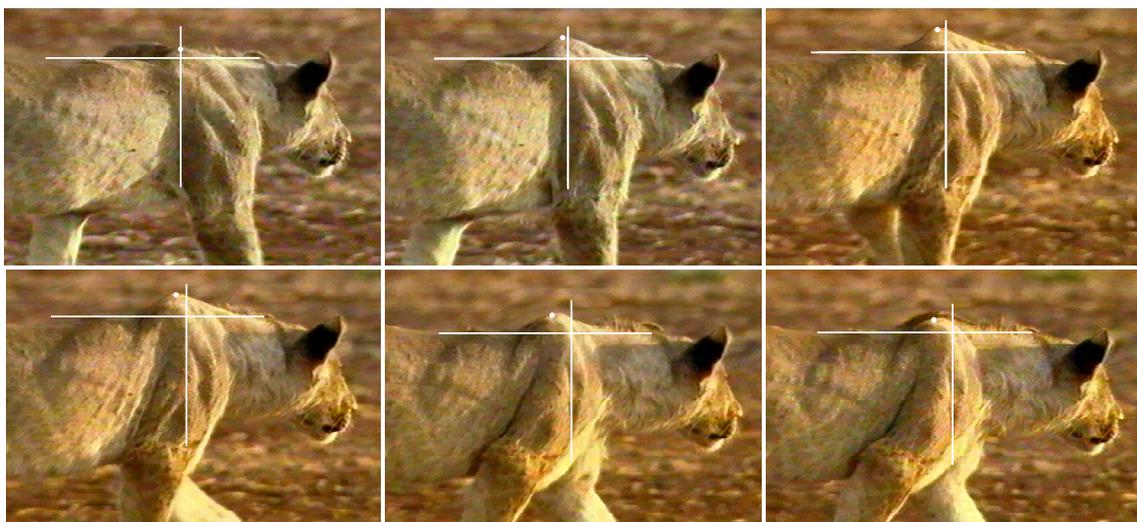


Abb. 5-10: Skapulabewegung in der Standphase des rechten Vorderbeins eines Löwen (l.o. nach r.u.). Der weiße Punkt markiert die dorsale Skapulakante, die vertikale Linie markiert die horizontale Position der dorsalen Skapulakante zu Beginn der Standphase, die horizontale Linie markiert die vertikale Position der Thorakalwirbelsäule. (aus „Stolze Löwen im Kampf“ ARD 2013)

Die Schulterblattbewegung eines Löwen (*Panthera leo*) ist in der Standphase des Vorderbeins, wenn die Skapula über der Thorakalwirbelsäule liegt, durch die Haut sogar im Detail zu erkennen (Abb. 5-10). Deutlich zeigen sich hier die longitudinale und vertikale (erst auf- dann abwärts) Relativbewegung der dorsalen Skapulakante am Thorax. Da keine grundlegenden Unterschiede in der Struktur der Schulteraufhängung zwischen Feliden und anderen Lauftieren wie Hunden und Pferden bestehen, muss von ähnlichen dorso-ventralen Relativbewegungen zwischen Thorax und Skapulae (wenn auch möglicherweise mit geringerer Quantität als bei Feliden) bei Hunden und Pferden ausgegangen werden. Empirisch gestützt wird diese Annahme von dem ähnlichen Verhältnis von thorakaler zu pelvikaler Vertikalbewegung im Schritt dieser Arten (Abb. 4-3 und 4-4), welche einen Indikator für die Asymmetrie der funktionellen Beinlänge darstellt.

Vertikale Relativbewegungen zwischen proximalem Extremitätenglied und Rumpf sind um vieles effektiver bei der Reduktion der vertikalen Rumpfbewegungen als die funktionelle Verlängerung der Beine durch longitudinale Relativbewegungen. Ein Paar 100 cm langer Beine z.B., welche 100 cm große (Halb-)Schritte machen, bewegen ihr oberes Ende um 13 cm zwischen Monopodal- und Bipodalphasen auf und ab. Um diese Bewegung bei gleicher Schrittlänge um einen Zentimeter auf 12 cm zu reduzieren, muss die Vertikalbewegung zwischen Rumpf und Extremität auch nur einen Zentimeter betragen. In longitudinaler Richtung müssten demgegenüber 6,5 cm Verschiebungsstrecke zwischen Extremität und Rumpf zurückgelegt werden, um das Bein funktionell um 7 cm zu verlängern und das Absinken in den Bipodalphasen um einen Zentimeter zu verringern.

Es ist nur plausibel, dass die flexible muskuläre Befestigung der Vordergliedmaßen einen großen Spielraum an vertikaler Verschiebbarkeit bietet, der auch lokomotorisch in hohem Maße genutzt wird. Es erklärt sich somit aus der Kombination von longitudinalen und vertikalen Relativbewegungen der Skapulae am Körperstamm entlang (Abb. 5-8) die deutlich gesteigerte funktionelle Länge der Vorderbeine gegenüber den Hinterbeinen, welche diese vorteilhaften Bewegungen nur in geringerem Maße durch Beckenrotationen anwenden können.

Über die unterschiedlich starke Vertikalauslenkung der Extremitätengürtel hinaus können auch weitere kinematische Eigenschaften als Bestätigung der funktionellen Längendifferenz zwischen Vorder- und Hinterbeinen gewertet werden. Im langsameren Trab treten z.B. zwischen den Vorderbeinen von Hunden keine Flugphasen auf, sondern durch relative Bodenkontaktzeiten von jeweils über 50 % des Schrittzklus sind Bipodalphasen der Vordergliedmaßen zu beobachten (Loscher 2002). Da dies ein Kenn-

zeichen für gehende Gangarten ist, der vertikale Bewegungsverlauf dennoch dem einer rennenden Gangart entspricht, könnte man die Gangart der Vorderbeine als einen hüpfenden Schritt beschreiben. Die Hinterbeine weisen gleichzeitig jedoch deutliche Flugphasen und damit Bodenkontaktzeiten von $< 50\%$ auf. Ähnliches wurde bei Asiatischen Elephanten (*Elephas maximus*) beobachtet, welche bei der Fortbewegung in ihrer Höchstgeschwindigkeit dem vertikalen Bewegungsmuster nach mit den Vorderbeinen gehen und mit den Hinterbeinen rennen (Hutchinson et al. 2003). Auch bei Pferden wurden im Trab geringere relative Bodenkontaktzeiten für die Vorderbeine im Vergleich zu den Hinterbeinen beobachtet (Dutto et al. 2004).

Der Übergang in eine schnellere Gangart geht allgemein einher mit einer Steigerung der Schrittlänge (z.B. Gatesy & Biewener 1991, Hoyt et al. 2000, Bertram 2005). Längere Beine können daher eine bestimmte Geschwindigkeit in einer langsameren Gangart erreichen als kürzere Beine. Ein anschauliches Beispiel hierfür ist ein zügig gehender Erwachsener, dessen an der Hand gehaltenes Kind rennen muss, um die Geschwindigkeit mithalten zu können. Die kinematischen Daten insbesondere der langsam trabenden Hunde und der schnell gehenden Elephanten zeigen deutlich, wie die funktionell kürzeren Hinterbeine den gehenden Vorderbeinen an der Grenze zwischen gehenden und rennenden Gangarten „hinterherrennen“ müssen, um mit ihnen die gleiche Schrittlänge zu halten.

Da längere Beine in der Lage sind, eine Last mit einer niedrigeren vertikalen Auslenkung und damit energetisch effizienter tragen zu können, gewinnt die funktionelle Längendifferenz der Beinpaare vor dem Hintergrund, dass (aklavikuläre) Säugetiere mehrheitlich etwa 60% des Körpergewichts auf den Vorderbeinen tragen (siehe 2.2.4), einen besonderen Wert. Usherwood et al. erstellten 2007 verschiedene Modelle von gehenden Vierfüßern mit symmetrischen Beinlängen und Gewichtsverteilungen bis hin zu ungleichen Verteilungen von Länge und Gewichtlast für Vorder- und Hinterbeine. Sie maßen eine Erhöhung der kollisionsbedingten Energieverluste für die Vorderbeine einhergehend mit einer stärkeren Gewichtsbelastung (60 %) dieses Beinpaars und in der Folge auch eine Erhöhung der gesamten metabolischen Energie. Eine Berücksichtigung der (anatomischen, nicht funktionellen) Beinlängendifferenz zwischen Vorder- und Hinterbeinen jedoch verringerte die Vorderbeinkollisionen wiederum, so dass der gesamte energetische Mehraufwand für die ungleiche Gewichtsverteilung vollständig ausgeglichen wurde. Dass Usherwood und Mitarbeiter (2007) lediglich von 2 % Längenvorteil der Vorderbeine ausgingen, bestätigt, welches effektiven energetischen Vorteil eine Längenzunahme auch für ein Extremitätenpaar für die Lokomotion bewirkt.

Die vertikalen Rumpfauslenkungen der in dieser Arbeit untersuchten klavikulären Vierfüßer, den Primaten, zeigen eine deutliche kinematische Differenz zu allen anderen Spezies, in der Art, dass bei ihnen keine geringeren vertikalen Beckenauslenkungen zu beobachten sind. Dies scheint zuerst umso verwunderlicher, da die Längen von Vorder- und Hinterbeinen bei terrestrischen cercopithecoiden Primaten, wie Husarenaffen und Pavianen, in etwa gleich lang sind (Schultz 1933, Nowak 1999, Polk 2004), während für Raub- und Huftiere hingegen relativ kürzere Vorderbeine angegeben werden (Hildebrand 1952, Spoor 1985, Buchner et al. 1997). Hierbei werden die Schulterblätter jedoch jeweils nicht zu den Vorderbeinlängen hinzugezählt, weshalb diese Angaben für die funktionellen Beinlängen nur eingeschränkte Aussagekraft besitzen.

Ein wichtiger anatomischer Unterschied zwischen den Primaten und all den Spezies, welche eine relativ höhere funktionelle Länge der Vorderbeine ausweisen, besteht darin, dass erstere eine knöcherne Verbindung, die Klavikula, zwischen Brustkorb und Vorderbein besitzen. Ein bewegungseinschränkender Einfluss der Schlüsselbeine auf die Relativbewegungen der Schulterblätter gegen den Brustkorb könnte die kinematische Besonderheit der Primatenspezies erklären. Diese auf Basis von Rumpfbewegungen gefolgerte Annahme wird durch direkte Beobachtungen der Schulterkinematik gestützt. Während die longitudinale Translation der Skapulae gegen den Brustkorb bei aklavikulären Säugern vielfach beobachtet wurde (English 1978, Boczek-Funcke et al. 1996, Fischer 1994, Fischer 1998), tritt sie bei klavikulären nicht auf (Jenkins 1974b, Schilling & Fischer 1999, Schmitt & Fischer 2000, Schmidt 2005), oder nur in sehr eingeschränktem Umfang (Whitehead & Larson 1994). Auch vertikale Schulterblattbewegungen sind bisher nur von aklavikulären Säugern bestätigt (Eaton 1944, Hildebrand 1961, English 1978, Boczek-Funcke et al. 1996).

Durch die Fixierung des Humeruskopfes am Rumpf und die Lage des Vorderbeindrehpunkts im Glenohumeralgelenk würde demnach bei Primaten der Umfang der Relativbewegungen der proximalen Glieder der Vorder- und Hinterbeine angeglichen. Die daraus resultierende ähnliche funktionelle Länge würde in der Folge eine übereinstimmende vertikale Auslenkung der Extremitätengürtel und eine vergleichbare lokomotorische Effizienz beim Tragen von Gewicht bedingen.

Die Reduktion der Schlüsselbeine, wie sie ein typisches Merkmal der Lauftiere darstellt, könnte demnach nicht nur einem erleichterten Abfedern der Gewichtslast und einem Schrittlängengewinn, welcher eine Erhöhung der Geschwindigkeit vor allem in rennenden Gangarten ermöglicht, dienen. Eine vielleicht noch wichtigere Funktion könnte in der

Erhöhung der lokomotorischen Effizienz der Vorderbeine liegen, die beim Tragen des Hauptanteils der Gewichtslast in allen Gangarten sinnvoll angewendet werden kann. Es ist weiterhin zu überlegen, ob im Umkehrschluss die Ausgeglichenheit der lokomotorischen Effizienz der Beinpaare zumindest einer der Faktoren ist, welche die relativ höheren Bodenreaktionskräfte der Hinterbeine der Primaten bedingen (Tomita 1967, Kimura et al. 1979, Demes et al. 1994; Schmitt 2003, Schmitt & Hanna 2004, Hanna et al. 2006, Wallace & Demes 2007, Young et al. 2007). Das Verhältnis der Bodenreaktionskräfte wäre demnach eine Folge und auch ein Indikator für die Reduktion der lokomotorischen Effizienz der Vorderbeine durch eine Einschränkung der skapularen Flexibilität.

Schmidt (2005) vergleicht die Lage und die Beweglichkeit der Schulterblätter bei 13 verschiedenen Primatenspezies mit dem Grad der Gewichtsbelastung der Hinterbeine und findet eine klare Korrelation. Diejenigen Primaten deren Schulterblätter in einer eher lateralen Position am Thorax liegen und der Drehpunkt der Vorderbeinbewegung auf Höhe der Skapula liegt (z.B. Makaken und Husarenaffen), haben ein fast ausgeglichenes Verhältnis der Bodenreaktionskräfte zwischen Vorder- und Hinterbeinen. Die dorsale Position der Schulterblätter und der im Glenohumeralgelenk liegende Vorderbeindrehpunkt der semi-brachiatorischen Schimpansen und brachiatorischen Klammeraffen korreliert hingegen mit einer deutlich stärkeren Belastung der Hinterbeine. Diese Daten stützen somit die Annahme über den Zusammenhang zwischen der Schulterblattbeweglichkeit, der funktionellen Länge der Vorderbeine und dem Verhältnis der Bodenreaktionskräfte auch durch einen Vergleich innerhalb der Primaten.

5.1.2 Vertikales Auslenkungsprofil des Rumpfes

Die Bewegungen der Vorder- und Hinterhand sind bei den Pferden und Hunden eng an die Schrittphasen der Vorder- bzw. Hinterbeine gekoppelt. Die vorderen und hinteren Rumpfbereiche bewegen sich daher entsprechend den versetzten Extremitätenbewegungen asynchron auf und ab. Obwohl der relative zeitliche Phasenversatz der vertikalen Auslenkungen von Thorax und Becken mit 25 und 18 % bei Pferd und Hund recht ähnlich sind, zeigen sich jedoch deutliche Unterschiede in den Auslenkungsprofilen (Quantität der Auslenkungen) der Rumpfwirbelsäule.

Beim Pferd liegt das Minimum der Vertikalbewegung des Rumpfes im mittleren Thorakalbereich (*thorakal 2*). Nach kranial und kaudal nehmen dann die Auslenkungen mit etwa gleicher Steigung zu und erreichen ihr Maximum im weiter von *thorakal 2* entfernten

kaudalen Rumpfbereich (*sakral*). Ein derartiges vertikales Bewegungsprofil mit maximalen lateralen und minimalen medialen Auslenkungen ergibt sich durch eine Rumpfbewegung in Form einer sagittalen Rotationsschwingung (Abb. 5-11).

Diese Rotation stimmen mit den theoretischen Überlegungen von Alexander & Jayes 1978 zum Schritt der Vierfüßer ebenso überein wie mit verschiedenen Untersuchungen von Hunden im Schritt (Griffin et al. 2004 und Usherwood et al. 2007).

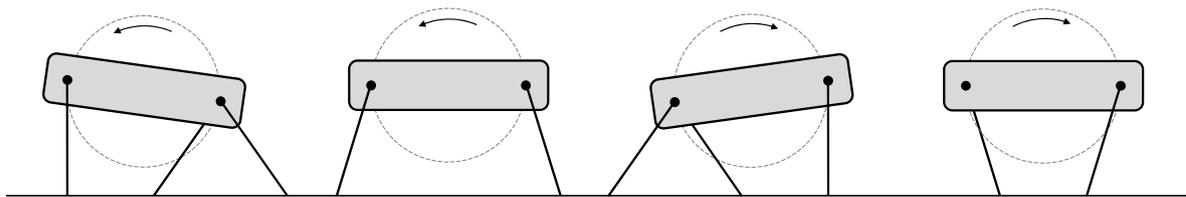


Abb. 5-11: Sagittale Drehschwingung des Rumpfes durch antiphasische Bewegungen von Vorder- und Hinterbeinen. Nur stützende Beine sind dargestellt.

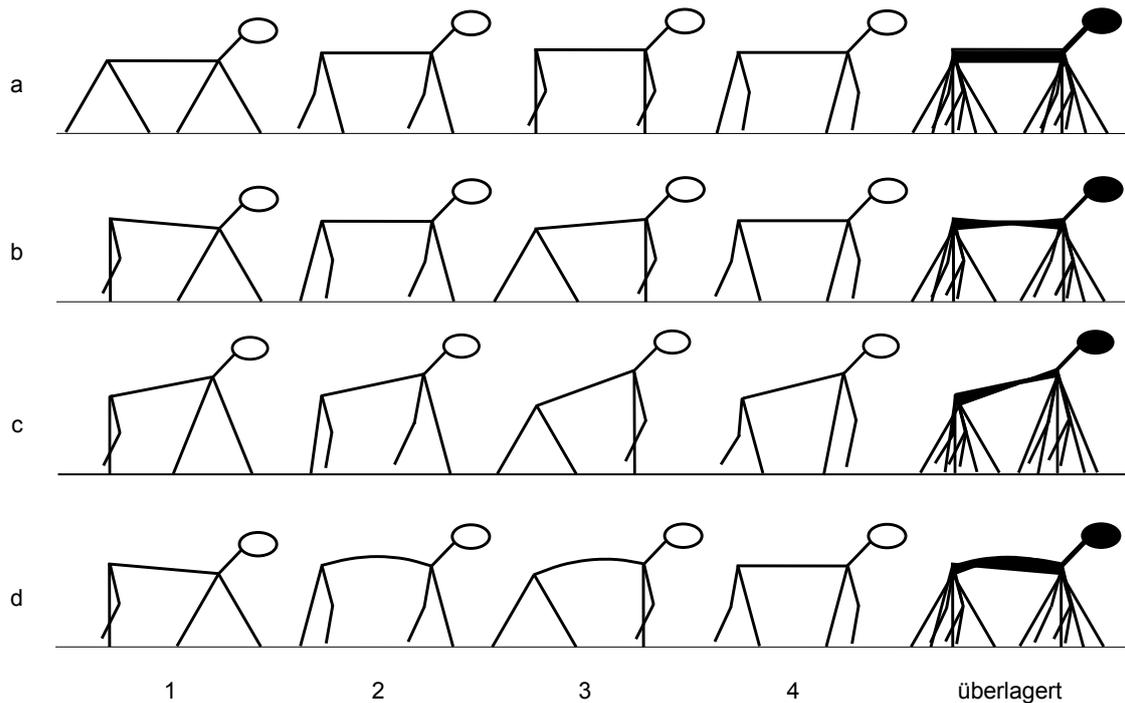


Abb. 5-12: Vertikale Rumpfbewegungen innerhalb eines halben Schrittzyklus bei phasengleichen (a) und phasenversetzten Beinbewegungen (b-d), mit rigidem Rumpf bei gleicher Länge von Vorder- und Hinterbeinen (b), bei längeren Vorderbeinen (c) und flexiblem Rumpf mit gleicher Beinlänge (d). Die Überlagerung der Einzelfiguren ergibt jeweils das Auslenkungsprofil.

Der Punkt minimaler Vertikalbewegung und damit der Drehpunkt der Rotation liegt bei den Pferden aber nicht in der Mitte des Rumpfes (*lumbal 1*), sondern nach kranial verlagert (*thorakal 2*). Dies resultiert aus der größeren relativen Länge der Vorderbeine und der

damit verbundenen geringeren Auslenkung des kranialen Rumpfbereichs bei gleicher Schrittlänge. Als Folge verschiebt sich der Mittelpunkt der Drehbewegung in Richtung des längeren Beinpaares (Abb. 5-12 c). Somit erklärt die Kombination aus dem Phasenversatz der Beinbewegungen und der größeren funktionellen Länge der Vordergliedmaßen das vertikale Auslenkungsprofil des Rumpfes beim Pferd.

Bei den Hunden liegt die minimale Auslenkung hingegen nicht in der Mitte des Brustkorbes sondern, nach kaudal verschoben, etwa in der Mitte der Lumbalwirbelsäule (*lumbal 2*). Dennoch ist aufgrund der geringeren thorakalen Bewegungsamplitude im Vergleich zur sakralen nicht einfach von einer Verschiebung des Drehpunktes nach kaudal auszugehen. Dagegen spricht auch die Form des Auslenkungsprofils (Abb. 4-3), welches bei einem rotierenden Starrkörper von einem Minimum, ausgehend zu den Enden hin, gleichmäßig ansteigen würde. Die erheblich höhere Flexibilität (Abb. 4-15) der caninen thorakolumbalen Wirbelsäule führt während der alternierenden Hebung und Senkung der Vorder- und Hinterhand zur dorsal-konvexen Krümmung und erneuten Streckung des Rumpfes (Abb. 4-13 und 4-14). Diese Flexionen treten bei beiden Spezies auf, sind allerdings beim Hund so stark, dass es zu einer deutlichen Überformung der Rotationsbewegungen kommt (Abb. 5-12 d), welche die Vertikalamplitude der Lendenwirbelsäule vermindert und die der Thorakalwirbelsäule erhöht. So wird die Lendenwirbelsäule, die in der hinteren Bipodalphase ihre niedrigste Position erreicht, durch das dorsale Aufbiegen dennoch so stark angehoben (Abb. 5-12 d, 3), dass insgesamt nur eine geringe Bewegungsamplitude zwischen maximaler und minimaler vertikaler Position (Abb. 5-12 d, 1 und 3) zustande kommt. Der mittlere Thorakalbereich wird dagegen zum selben Zeitpunkt, wenn dieser in der vorderen Monopodalphase seine höchste Position einnimmt (Abb. 5-12 d, 3), durch die Krümmung noch weiter angehoben. Die Bewegungsamplitude wird daher durch die Rumpfflexionen im Bereich des Körperschwerpunktes verstärkt. Zudem sind auch bei den Hunden die vertikalen Auslenkungen des vorderen Rumpfbereichs (*thorakal 1*) stärker als die des Beckens (*sakral*), was sich wiederum aus der größeren funktionellen Länge der Vorderbeine erklärt.

Die Rumpfbewegungen der beiden untersuchten Spezies setzen sich somit aus mehreren Einzelkomponenten zusammen:

- (i) Die phasenverschobenen Bewegungen des vorderen und hinteren Beinpaares und die daraus resultierende versetzte Hebung und Senkung der Vorder- und Hinterhand führen zu Rotationen des Rumpfes in der Sagittalebene.

- (ii) Durch die größere funktionelle Länge der Vorderbeine wird die Vorderhand in geringerem Maße vertikal bewegt, was den Drehpunkt der sagittalen Rumpfrotationen nach kranial verschiebt.
- (iii) Die kyphotische Krümmung der Rumpfwirbelsäule in den lateralen und hinteren Bipodalphasen und Streckung in den diagonalen und vorderen Bipodalphasen überlagert die Rotationsbewegung, indem sie die Auslenkung der Thorakalwirbelsäule erhöht und die der Lendenwirbelsäule vermindert.

Durch die wesentlich geringeren Rumpfflexionen (Abb. 4-15) kommt die Komponente iii beim Pferd kaum zum Tragen.

5.1.3 Einfluss der Vertikalbewegungen auf die Energetik

Wenn also die versetzten Extremitätenbewegungen eine bestimmte Form der Rumpfbewegung verursachen, stellt sich die Frage, ob entweder der Fußrhythmus per se oder seine Folgen einen Vorteil für die Lokomotion im Schritt bieten, den synchrone Beinbewegungen nicht leisten. Stabilität spielt für Lauftiere eine eher nachgeordnete Rolle, wie sich auch an den zahlreichen anatomischen Anpassungen zeigt, welche die Ökonomie auf Kosten der Stabilität verbessern (siehe 2.2.4). Der höhere Koordinationsaufwand für einen Viertakt-Schritt im Gegensatz zu einem Zweitakt-Schritt kann dennoch eher als ein Nachteil versetzter Beinbewegungen angenommen werden. Welchen energetischen Unterschied bedingt nun eine sagittale Rotationsbewegung des Rumpfes im Vergleich zu einer vertikalen Translation?

Hinweise auf den Kraftaufwand, den die Extremitäten für das Tragen des Rumpfes leisten müssen, ergeben sich aus den vertikalen Auslenkungen und Beschleunigungen, welche am Rumpf beobachtet werden können, da diese direkt proportional zu den einwirkenden Kräften sind. Die Beschleunigungen der Rumpfbereiche zeigen, ebenso wie die vertikalen Auslenkungen bei Pferden und Hunden, einen synchronen Verlauf mit den Bewegungen der unterstützenden Beine (Abb. 4-1 und 4-6). Die Quantitäten der vertikalen Beschleunigungen der einzelnen Rumpfbereiche sind dabei denen der vertikalen Auslenkungen proportional (vgl. Abb. 4-3 und 4-8). In den mittleren bis vorderen Rumpfbereichen (beim Hund im Lendenbereich) treten demnach deutlich geringere Beschleunigungen auf als an den Extremitätengürteln. Durch eine vertikale Rumpfbewegung in Form einer Rotation werden somit die Extremitätengürtel durch die Standbeine maximal vertikal ausgelenkt (und beschleunigt), was für die Beibehaltung der Extremitätenstreckung essentiell ist.

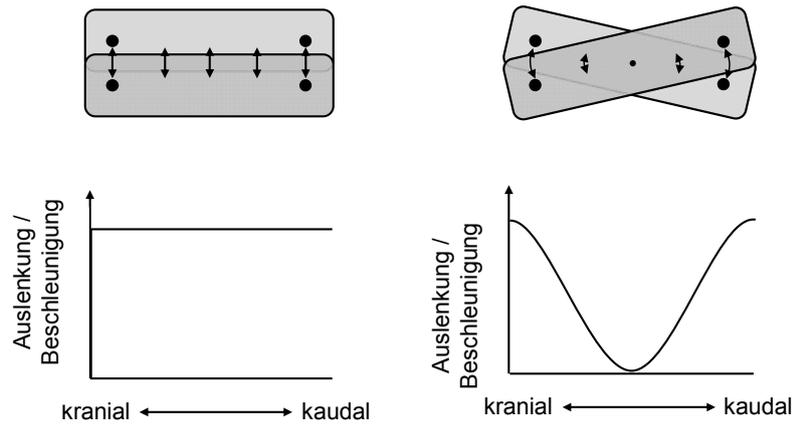


Abb. 5-13: Vertikale Auslenkung/Beschleunigung entlang des Rumpfes bei sagittaler Translokation und Rotation.

Die dazwischen liegenden Rumpfbereiche werden jedoch deutlich geringer beschleunigt und bewegt (Abb. 5-13). Im Vergleich mit einer vertikalen Translokationsbewegung, wie sie aus synchronen Beinbewegungen resultieren würden, bedeutet dies eine Reduktion an bewegter Masse des Rumpfes und folglich an Kraftaufwand für die den Rumpf bewegenden Extremitäten.

Dadurch kommt es nicht nur zu einer Reduktion der notwendigen aufwärts gerichteten Vertikalbeschleunigungen, um den Rumpf emporzustemmen. Weiterhin können auch die abwärts gerichteten Beschleunigungen und damit die durch die Kollisionen der vorangestellten Standbeine bedingten Energieverluste vermindert werden.

Eine optimale Rotation des Rumpfes zur Reduktion der Vertikalbewegungen wird bei einer antiphasischen Bewegung von Schulter- und Beckengürtel verwirklicht, wie sie durch Fußungsphasen von 25 % und 75 % hervorgerufen werden. Jede Abweichung davon in Richtung auf synchrone Beinbewegungen hin (0 % oder 50 %) erhöht die Bewegung des mittleren Rumpfbereichs entsprechend (Abb. 5-14). Auch aus diesem Grund ist die Reduktion der Vertikalamplituden des Rumpfes bei den Hunden (18 % Phasenversatz) geringer als bei den Pferden (25 %).

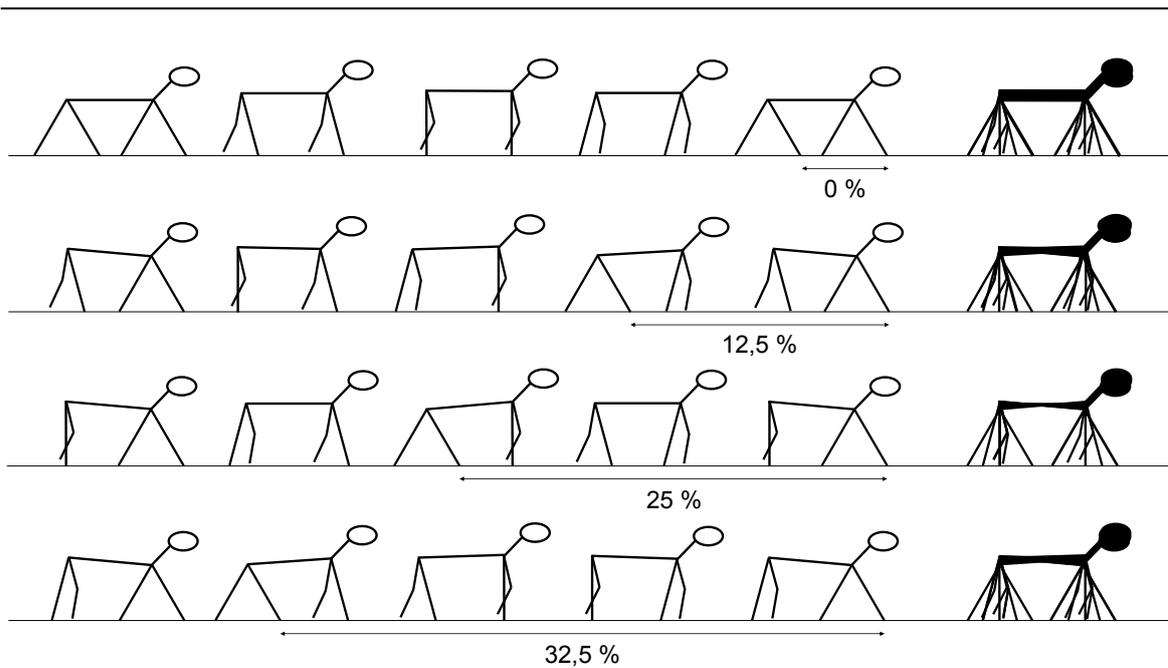


Abb. 5-14: Vertikalbewegungen des Rumpfes im Vierfüßerschnitt mit verschiedenen Phasenverschiebungen zwischen Vorder- und Hinterbeinen (in % des Schrittzklus) und Überlagerung der einzelnen Strichfiguren (rechts).

Die Überlagerung der Rotationsbewegung des Hunderumpfes mit einer Translationsbewegung, wie sie bei Phasenverschiebungen um $< 25\%$ auftritt, beeinflusst nur das Ausmaß der Bewegung, die Lage des Drehpunkts bleibt davon unverändert. Erst die größere Länge der Vorderbeine verschiebt den Drehpunkt der Rumpfbewegung und damit auch den Ort minimaler Bewegung in Richtung der schwereren Vorderhand.

Der Fußungsversatz und die daraus resultierende Bewegungsverminderung des Rumpfes ist somit eine kinematische Anpassung zur Reduktion des Bewegungsumfanges der Rumpfmasse. Diese Strategie zur Ökonomisierung der Fortbewegung wird auch in vielfältigen anatomischen Anpassungen im Bewegungsapparat von Lauftieren umgesetzt, z.B. durch die Proximalverlagerung von Extremitätenmuskulatur (siehe 2.2.4) oder deren Ersatz durch passive Strukturen.

Aus den ausgeführten Datenanalyse und Überlegungen ergab sich die erste mittels der Computermodelle zu überprüfende Hypothese.

Hypothese 1

Eine sagittale Rotation des Rumpfes erlaubt die gleiche Vertikalbewegung der Extremitätengürtel wie eine Rumpftranslation bei reduzierter Vertikalbewegung der Rumpfmasse. Dies bedingt einen energetischen Vorteil für die Fortbewegung.

5.1.4 Überprüfung der Energetik der Rumpfrotationen durch das einfache Modell

Der Verlauf des relativen Energiebedarfs des isolierten Rumpfmodells (Abb. 4-37) bestätigt die Annahme, dass phasenversetzte Fußungsmuster und die resultierenden sagittalen Rotationsschwingungen des Rumpfes die kollisionsbedingten Energieverluste und als Folge den energetischen Aufwand der Fortbewegung im Schritt vermindern. Sie stellen demnach eine energetisch optimierte Betriebsweise des Bewegungsapparates der Vierfüßer dar.

Es stellt sich jedoch die Frage, warum das errechnete energetische Optimum, nicht wie theoretisch erwartet, bei 25 % liegt? Dass die Mehrheit der Säugetiere Fußungsrhythmen anwendet, die näher an den vom einfachen Vierfüßermodell und am Hundemodell von Usherwood et al. (2007) errechneten Optima (22 bzw. 21 %) liegen, scheint plausibel und kann zudem als Bestätigung der Adäquatheit der Rechenmodelle angesehen werden. Diese scheinen einen, bislang unbekanntem Faktor, zu berücksichtigen, der zur Verschiebung des energetischen Optimums hin zu einem geringeren Phasenversatz als 25 % führt.

Mit einem Phasenversatz von $24 \pm 1,5$ % (Tab. 4-1) liegen Pferde sehr nahe an den theoretischen und errechneten optimalen Beinbewegungen. Hunde weichen, ebenso wie die Mehrheit der untersuchten Lauftiere, deutlicher vom Optimum ab, welches aber nach den Berechnungen des Modells nur zu einer minimalen Steigerung der metabolischen Energiekosten von ca. 1 % führt. Dennoch stellt sich die Frage, worin der Faktor liegt, der für das Rechenmodell eine optimale Energieeinsparung durch eine geringfügige Verringerung des Phasenversatzes und damit eine leichte Zunahme der bewegten Rumpfmasse bewirkt.

5.2 Longitudinalbewegungen des Rumpfes

5.2.1 Longitudinale Geschwindigkeiten und Beschleunigungen

Die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen des Rumpfes in Richtung der Körperlängsachse können Aufschlüsse vor allem darüber geben, wie die Fortbewegung angetrieben wird. Doch sind die Verhältnisse beim Vierfüßer vor allem in langsamen Gangarten wie dem Schritt kompliziert. Da zu jedem Zeitpunkt mindestens zwei Beine Bodenkontakt haben, kann nicht zweifelsfrei geklärt werden, welche Extremität welche Kräfte auf den Körperstamm ausübt. Bei Zwei- und Vierbeinern üben jedoch im Allgemeinen

vorangestellte Beine abbremsende Horizontalkräfte und nachfolgende Beine beschleunigende Horizontalkräfte auf den Körper aus (Merkens et al. 1985, van den Bogert et al. 1989, Masani et al. 2001, Donelan et al. 2002b).

Die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen verlaufen bei den Pferden, Hunden und allen anderen Versuchstieren für alle Rumpfmarker weitgehend synchron. Regelmäßig auftretende Phasenverschiebungen zwischen diesen Verläufen der Marker sind nicht festzustellen (Abb. 4-9, 4-11 und 4-12). Die deutlich phasenverschobenen Stand- und Schwungphasen der Vorder- und Hinterbeine führen zu einer Fluktuation von beschleunigenden und abbremsenden Kräften, welche auf die Vorder- bzw. Hinterhand ausgeübt werden.

Nach der klassischen Vorstellungen der Gangmechanik (siehe 1.2) sollte die Geschwindigkeit des Körperstammes in der Laufrichtung (kinetische Energie) nahezu perfekter Antiphase zu dessen vertikaler Auslenkung (potentielle Energie) verlaufen. Demnach müsste die höchste Geschwindigkeit jeweils mit der niedrigsten Position der proximalen Extremitätenglieder in der Bipodalphase (geringste potentielle Energie) zusammenfallen. Erst in der zweiten Hälfte der Bipodalphase, wenn sich der Körper wieder in der Aufwärtsbewegung befindet, sollte die Geschwindigkeit durch die Umwandlung in Lageenergie abnehmen. Bei allen untersuchten Vierbeinern nimmt jedoch die Geschwindigkeit des Rumpfes schon mit Eintritt in die Bipodalphase ab, also beginnend mit dem Bodenkontakt des vorangestellten Beines und nicht erst mit dem Erreichen der tiefsten Schwerpunkt- oder Teilschwerpunktposition (Abb. 4-9, 4-11 und 4-12). Dies ist ein deutlicher Hinweis darauf, dass die Gangmechanik nicht allein durch den Wechsel von potentieller und kinetischer Energie bestimmt wird, sondern zudem abbremsende Kräfte durch das jeweils vorangestellte Bein auf den Körper ausgeübt werden. Diese Ergebnisse bestätigen damit die neueren Erkenntnisse über die Mechanik des Gehens (siehe 1.2) und dass diese auch für Vierfüßer gelten.

Gemäß den vier gleichmäßig über den Schritt verteilten Fußungen der Pferde zeigen hier auch die Geschwindigkeits- und Beschleunigungsverläufe des Rumpfes relativ regelmäßige Vierfachschwingungen (übereinstimmend mit Merkens et al. 1985, van den Bogert et al. 1989, Ruina et al. 2005). Jeder Abschwung einer Hand beschleunigt diese und damit den gesamten Körper, woraufhin die Kollision einer Extremität mit dem Untergrund den Körper wiederum abbremst. Hierbei sind die abbremsenden Kräfte und daraus folgend die Geschwindigkeitsreduktionen beim Absetzen der Hinterbeine der Pferde deutlich geringer als beim Absetzen der Vorderbeine. Dies ist ein weiterer Hinweis darauf, dass die höhere Masse der Vorderhand stärkere abbremsende Kräfte bei den Vorderbeinkollisionen mit

dem Substrat verursacht als die relativ geringere Masse der Hinterhand bei den entsprechenden Hinterbeinkollisionen.

Bei den Hunden dagegen liegen jeweils nur zwei Brems- und Beschleunigungsschwingungen pro Schrittzyklus vor (Abb. 4-9). Dabei folgen diese Schwingungen eng den Bewegungen der Vorderhand und scheinen von der Hinterhand geringer beeinflusst. So treten negative Beschleunigungen vornehmlich in den Bipodalphasen der Vorderbeine auf, während in den hinteren Zweibeinstandphasen abbremsende Kräfte und verringerte Geschwindigkeiten nur in geringem Maße zu beobachten sind. Eine mögliche Erklärung hierfür liegt im geringeren Phasenversatz der Beinbewegungen beim Hund von nur 16 % im Gegensatz zu 24 % beim Pferd. Sind bei einem Phasenversatz von 25 % vier Schwingungen zu erwarten, so würden bei synchronen Bewegungen von Vorder- und Hinterbeinen (0 %) lediglich zwei Schwingungen auftreten. Die zwischen diesen beiden Extremen liegenden Beinbewegungen der Hunde führen zur teilweisen Überlagerung der Beschleunigungsschübe des Abschwungs der Hinterhand und des kurz darauf folgenden Abschwungs der Vorderhand. Die abbremsende Kraft in der hinteren Bipodalphase wird dabei von dem zu diesem Zeitpunkt schon einsetzenden Vorderhandschub beim Abschwung überdeckt.

Ist das Gewicht zwischen Vorderhand und Hinterhand ungleich verteilt, so dominiert die schwerere Hand die Kraftschwankungen, da sie einen größeren Schub beim Abschwung ebenso wie ein stärkeres Abbremsen beim Abfüßen der Beine verursacht. So verursacht die schwerere Vorderhand beim Pferd die asymmetrischen Schwingungsverläufe von Beschleunigungen und Geschwindigkeiten. Beim Hund verringert sie die Bremswirkung in der hinteren Bipodalphase noch weiter und bewirkt damit die fast vollständige Zusammenlagerung der Vierfachschiwingung zu einer Zweifachschiwingung je Schrittzyklus. Die sehr deutlichen, im Gegensatz zum Pferd sogar gleichmäßigen Vierfachschiwingungen der Longitudinalbeschleunigungen beim Großen Kudu in Verbindung mit den Fußungsphasen von 30 % bestätigen diese Überlegungen. Die Daten weiterer unmarkierter Versuchstiere sind hier jedoch mit Vorsicht zu betrachten, da lokale Minima in Geschwindigkeits- und Beschleunigungsverläufen möglicherweise durch die bei einem Teil der Aufnahmen geringere Bildfrequenz herausgeglättet werden.

Durch die phasenversetzten Bewegungen der Extremitäten werden synchrone Kollisionen mehrerer Extremitäten mit dem Untergrund vermieden und die Anzahl der Kollisionen wird erhöht. Die Umlenkung des Körperschwerpunkts, welche zu den abbremsenden

Kräften führt, wird dadurch auf mehrere Einzelkollisionen von geringerer Stärke verteilt. Dies minimiert den Gesamtverlust an Energie über den Schrittzzyklus hinweg (Ruina et al. 2005, Usherwood et al. 2007). Die Amplituden der energetischen Schwankungen werden so verringert und die Gangmechanik nähert sich der Mechanik eines Rades an, welches den Körperschwerpunkt durch unendlich viele Einzelkollisionen trägt, wodurch jegliche vertikale Umlenkung desselben und damit abbremsende Kräfte eliminiert werden.

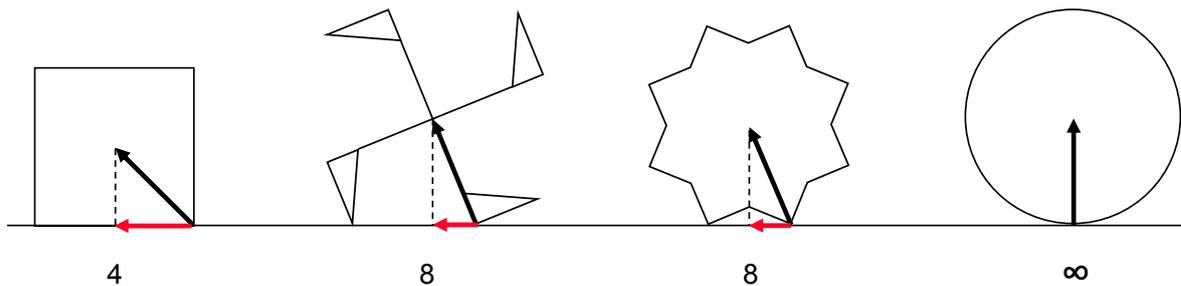


Abb. 5-15: Aufteilung der Kollisionen mit dem Substrat durch Vervielfachung der Bodenkontakte. Je mehr Kollisionen, umso geringer ist jeder einzelne Kollisionswinkel und dadurch die Umlenkung des Körperschwerpunkts. Als Folge verringern sich die vertikalen Auslenkungen des Schwerpunkts und die abbremsenden Kräfte des vorangestellten Beins (nach Ruina et al. 2005).

In dieser Hinsicht scheint die nähere Zusammenlagerung der Kollisionen beim Hund unvorteilhaft gegenüber dem Schritt des Pferdes, in welchem die Bodenkontakte gleichmäßig über den Bewegungszyklus verteilt sind. Auch beim Hund werden die Fluktuationsamplituden der kinetischen Energie verringert, da es nicht zu synchronen Substratkollisionen von Extremitäten kommt. Die Aufteilung ist allerdings weniger ideal. In Hinsicht auf diesen Aspekt der Gangmechanik ähneln die Verhältnisse bei Hund und Pferd den beiden inneren Figuren in Abb. 5-15, die sich durch die gleiche Anzahl an Bodenkontakten, aber deren unterschiedliche zeitliche Verteilung über den Schrittzzyklus auszeichnen („hundetypischer“ ungleicher Abstand zwischen Ferse - Zehen und Zehen – Ferse bei der zweiten Figur von links).

Daraus ergibt sich für einen Vierbeiner ein potentieller Vorteil bezüglich der Effizienz der Fortbewegung gegenüber einem Zweibeiner, da ersterem eher die Möglichkeit zur Vervielfältigung der Bodenkontakte zur Verfügung steht. Hier kommt jedoch der Anatomie des menschlichen Fußes eine besondere Bedeutung zu, welche die Kollisionen eines Beines mit dem Substrat in eine Fersen- und eine Vorfußkollision aufteilt und somit erheblich zur Ökonomie der menschlichen Bipedie beiträgt (Adamczyk et al. 2006).

5.2.2 Kraftübertragung zwischen Vorder- und Hinterhand

Wie bereits angesprochen, üben die Vorder- und Hinterbeine durch die phasenversetzten Bewegungen zu bestimmten Phasen des Schrittzklus abwechselnd beschleunigende und abbremsende Kräfte auf den Körper aus. Diese werden über die Rumpfbücke zwischen Vorder- und Hinterhand übertragen, was zu rhythmischen Stauchungen und Streckungen der thorakolumbalen Wirbelsäule führt (Abb. 4-13 bis 4-15). Griffin et al. bezeichnen diese Kräfte im Schritt von Hunden als „interlimb work“, also ein gegeneinander gerichtetes Arbeiten von Vorder- und Hinterbeinen, so wie das vorangestellte und nachfolgende Bein eines Extremitätenpaares in der gemeinsamen Bipodalphase gegeneinander arbeiten. Nach Donelan et al. (2002b) sind diese gegeneinander gerichteten Kräfte für einen Großteil der energetischen Kosten im zweibeinigen Gang des Menschen verantwortlich. Dabei ergeben sich zwei Faktoren, welche den kollisionsbedingten Energieverlust beeinflussen, i) der Kollisionswinkel zwischen Körperschwerpunkt und Substrat und ii) der Betrag an kinetischer Energie des Körperschwerpunkts zum Kollisionszeitpunkt.

Auch beim Vierbeiner ist unvorteilhafterweise die kinetische Energie der Vorder- bzw. Hinterhand jeweils während der jeweiligen Beinkollision am größten, da hier die potentielle Energie des Abschwungs fast vollkommen in kinetische Energie umgewandelt ist. Zum größtmöglichen Energieerhalt muss also ein möglichst hoher Betrag der kinetischen Energie des Abschwungs über diesen Moment hinweg gerettet werden, in welchem es zu einem prozentualen Energieverlust kommt. Betrachtet man die Beschleunigungskräfte, welche die Beine eines Vierfüßers bei einem Phasenversatz von ca. 25% auf den Körperstamm ausüben (Abb. 5-16), so fällt auf, dass der Abschwung einer Hand (vorderer oder hinterer Rumpfbereich) und damit deren Beschleunigung durch die Umwandlung von potentieller in kinetische Energie immer mit dem Aufschwung der anderen Hand zusammenfällt. Da diese wiederum durch den Übergang von kinetischer in potentielle Energie in der Aufschwungphase verlangsamt wird, kommt es entweder zur Ausübung von Druck- (Hinterhand im Abschwung) oder Zugkräften (Vorderhand im Abschwung) zwischen Vorder- und Hinterleib. Eine abschwingende Hand übt somit stets beschleunigende Kräfte (Aktion) auf die andere Hand aus und wird von dieser wiederum abgebremst (Reaktion). Während die abschwingende Hinterhand über die Rumpfbücke gegen die Vorderhand drückt (in der lateralen Bipodalphase, rechts oben in Abb. 5-16), zieht die abschwingende Vorderhand an der Hinterhand (in der diagonalen Bipodalphase, rechts oben in Abb. 5-16). Bestätigt wird die Übertragung dieser Kräfte durch den zeitlichen Verlauf der Rumpfkümmungen beim Pferd. So kommt es zur maximalen

Krümmung während der lateralen Bipodalphasen und zur maximalen Streckung während der diagonalen Bipodalphasen (Abb. 4-13 und 4-14). Ein Krümmungsmuster, welches durch weitere Studien über die Verformung des Pferderumpfes im Schritt bestätigt wird (Nauwelaerts & Clayton 2010).

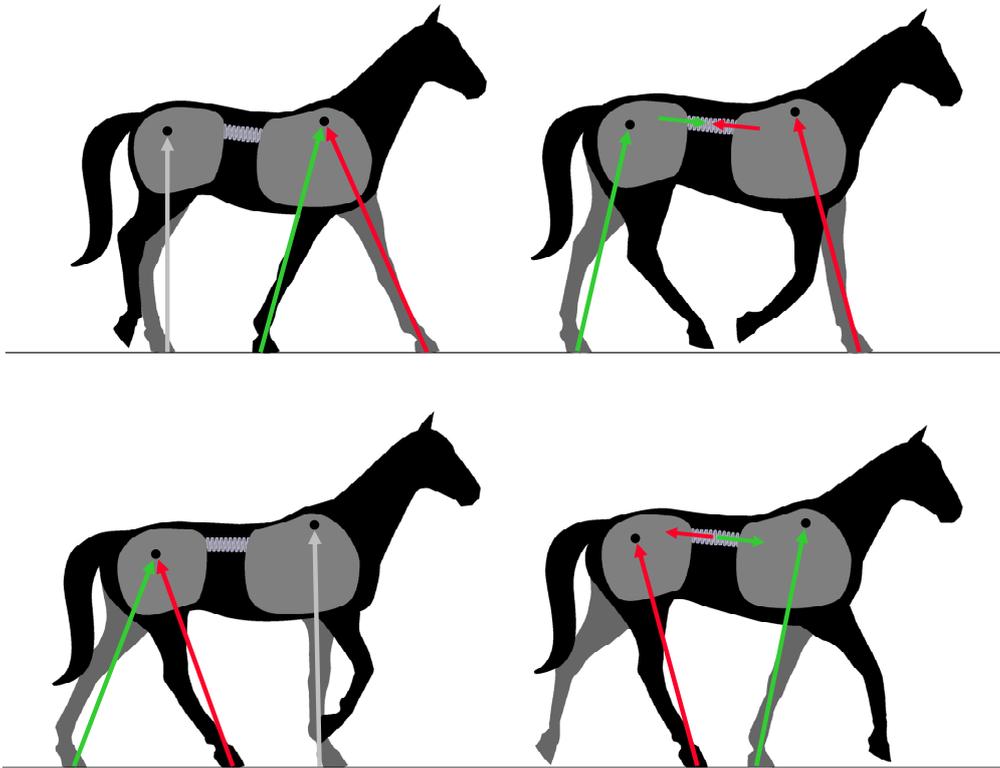


Abb. 5-16: Übertragung von Kräften zwischen Vorder- und Hinterhand innerhalb eines Halbschritts bei einem Fußungsversatz von 25 %. In Laufrichtung beschleunigende Kräfte sind grün, entgegen der Laufrichtung beschleunigende (abbremsende) Kräfte sind rot dargestellt.

Vorder- und Hinterleib übertragen demnach in den Monopodalphasen Kräfte aufeinander, welche jeweils die kinetische Energie einer abschwingenden Hand vermindern und die potentielle Energie der aufschwingenden Hand entsprechend erhöhen. Zum Zeitpunkt der Kollision eines aufußenden Beines ist die kinetische Energie der entsprechenden abschwingenden Hand demnach weniger stark, da diese beim Abschwung bereits einen Teil ihrer Energie in den Aufschwung der anderen Hand übertragen hat. Die Bipodalphasen als unvorteilhafte Schwellen beim Energieübertrag des inversen Pendels werden somit teilweise überbrückt, da Energie direkt zwischen den beiden jeweils in einer Monopodalphase befindlichen miteinander gekoppelten inversen Pendeln übertragen wird. Während dieser Standphasen (laterale und diagonale Bipodalphase) sind die Kollisionswinkel der Hand, auf welche die Energie übertragen wird, wesentlich geringer als in den

entsprechenden Bipodalphasen der Energie übertragenden Hand.

Die phasenversetzten Vertikalbewegungen und die daraus folgenden verschobenen Beschleunigungen von Vorder- und Hinterhand erfüllen somit das gleiche grundlegende Prinzip zum ökonomischen Tragen von Gewicht wie der federnde Rucksack (Rome et al. 2005, Kuo 2005, Rome et al. 2006). Durch die Gegenbewegungen verschiedener Massenanteile einer von Beinen getragenen Gesamtmasse werden die Fluktuationen der kinetischen Energie insgesamt abgemildert und von den dissipativen Zweibeinstandphasen auf die nicht-dissipativen Einbeinstandphasen umverteilt. Hier werden die kinetischen Energieschwankungen aber direkt ausgeglichen und nicht indirekt über einen Ausgleich der Vertikalbewegungen. Das gegeneinander gerichtete Arbeiten der Vorder- und Hinterbeine könnte somit eine effektive Anpassung zur Verminderung kollisionsbedingter Energieverluste sein.

Für die Hunde ergibt sich aufgrund der geringeren Phasenverschiebung der Bewegungen von Vorder- und Hinterhand eine veränderte Kraftübertragung (Abb. 5-17). Zum Zeitpunkt der Vorderbeinkollision befindet sich die Hinterhand nicht in der maximalen vertikalen Position, sondern noch im Aufschwung. Sie ist somit langsamer als die Vorderhand, die gerade erst durch die Kollision einen beginnenden Geschwindigkeitsverlust erfährt, und übt noch eine abbremsende Kraft auf die Vorderhand aus. Demgegenüber befindet sich die Vorderhand während der Hinterbeinkollision bereits im Abschwung, beschleunigt diese durch eine Zugkraft und verstärkt damit den Zusammenstoß zwischen Hinterbein und Boden. Während eine Phasenverzögerung von 25 % die Kollisionen von Vorder- und Hinterbeinen somit gleichmäßig abmildert, wird bei einer geringeren Verzögerung vom Hinterbein zum ipsilateralen Vorderbein die Kollisionsreduktion für die Vorderbeine auf Kosten der Kollisionsmilderung für die Hinterbeine erhöht. Für Vierfüßer mit einer höheren Gewichtsbelastung der Vorderbeine könnte dies durchaus vorteilhaft sein.

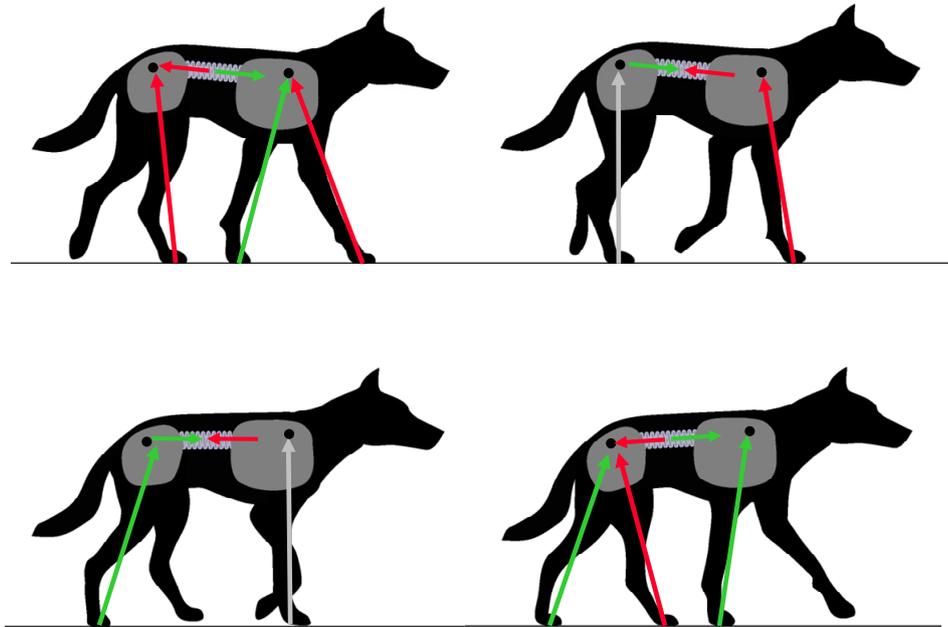


Abb. 5-17: Übertragung von Kräften zwischen Vorder- und Hinterhand innerhalb eines Halbschritts bei einem Fußungsversatz von 16%. In Laufrichtung beschleunigende Kräfte sind grün, entgegen der Laufrichtung beschleunigende (abbremsende) Kräfte sind rot dargestellt.

Interessanterweise sind die Spannweiten der Geschwindigkeitsschwankungen des vorderen Rumpfbereichs bei beiden Modellspezies geringer als die des hinteren Rumpfabchnitts (Abb. 4-10). Diese Differenz ist bei den Hunden deutlich stärker ausgeprägt als bei den Pferden und scheint den stärkeren Ausgleichseffekt geringerer Phasenverschiebung für die Vorderhand zu bestätigen. Aber auch die deutlich ausgeprägteren Rumpfflexionen der Hunde könnten hier eine Rolle spielen, welche die gegeneinander gerichteten Longitudinalkräfte über längere Strecken wirken lassen. Die Bewegungen des Rumpfschwerpunkts könnten so noch effektiver von den wechselnden beschleunigenden und abbremsenden Kräften der Beine entkoppelt werden und eine größere Laufruhe erreichen. Dieser mögliche Vorteil der Nutzung der höheren Rumpfflexibilität würde einen Ausgleich darstellen, welcher die stärkere vertikale Auslenkung infolge der Krümmungen (siehe 5.1.2 und 5.1.3) ausgleicht.

Hypothese 2

Durch die phasenversetzten inversen Pendelbewegungen der beiden Beinpaare eines Vierfüßers üben die Vorder- und die Hinterhand abwechselnde Zug- und Druckkräfte aufeinander aus. Diese bewirken eine Verlagerung von kinetischer Energie von den Bipodalphasen einzelner Beinpaare auf deren Monopodalphasen.

5.2.3 Überprüfung der Kraftübertragung zwischen Vorder- und Hinterhand durch das komplexe Modell

Im komplexen Rechenmodell, welches im Gegensatz zum einfacheren Modell die Übertragung von Kräften zwischen Vorder- und Hinterkörper berücksichtigt, wurden abwechselnde Zug- und Druckkräfte im zentralen Rumpfgelenk gemessen (Abb. 4-38). Diese treten nur bei einem Phasenversatz der Beinbewegungen auf und bleiben bei einem synchronen Schrittrhythmus von Vorder- und Hinterbeinen aus. Der Verlauf der Kraftwirkung bestätigt die getätigten Überlegungen. Jede abschwingende Hand übt beschleunigende Kräfte auf die gleichzeitig aufschwingende Hand aus und wird ihrerseits abgebremst. Jede aufschwingende Hand wird infolge dessen beschleunigt und bremst ihrerseits die andere Hand ab. Während der tripodalen Standphasen (Bipodalphasen kontralateraler Beine) (0-13 % und 30-40 % in Abb. 4-38), in denen eine Hand vom Aufschwung in den Abschwung übergeht und die andere umgekehrt, kommt es jeweils zu einem Wechsel der Kraftwirkungsrichtungen. Der maximale Druck im Rumpfgelenk wird bei ca. 22 % (und 72 %) erreicht, was in etwa dem Zeitpunkt der maximalen dorsalkonvexen Rumpfkrümmung des Wallachs Leroy mit 19 % (und 69 %) entspricht (Abb. 4-14). Die maximale Streckung erreicht der Rumpf bei ca. 43 % (und 93 %), also erst kurz nach den Spitzen der Zugkraft (36 und 86 %), die schlagartig nach Eintritt in die Zugphase auftreten. Dies deckt sich ebenfalls mit den Ergebnissen der Studie von Nauwelaerts & Clayton (2010), welche maximale Verkürzungen des Pferderumpfes bei 15 und 63 % und maximale Verlängerungen bei 44 und 89 % des Schrittzklus beobachteten.

Die Rumpfkümmungen scheinen demnach eine direkte Folge der Zug- und Druckkräfte zwischen Vorder- und Hinterhand zu sein. und bestätigen die Übertragung von kinetischer Energie zwischen Vorderhand und Hinterhand innerhalb der monopodalen Vorderbein- bzw. Hinterbeinstandphasen, welche den Betrag an dieser Energieform jeder Hand in den Bipodalstandphasen verringert.

Da die beschriebene Art der longitudinalen Kraftübertragung erst durch versetzte Bewegungen der Beinpaare und den daraus resultierenden Versatz der Vertikalbewegungen von Vorderhand und Hinterhand ermöglicht wird, können die energetischen Effekte der Rumpfrotation und der Kraftübertragung nicht einfach voneinander separiert werden. Um die Wirkung der Longitudinalkraft dennoch zu überprüfen und näherungsweise zu quantifizieren, können das einfache und das komplexe Modell vergleichend betrachtet werden, da im einfacheren Modell eine longitudinale Kraftübertragung nicht berücksichtigt wurde und diese im komplexen Modell implementiert ist. Die Zahlenwerte der Energiebedarfskurven

dürfen jedoch nicht 1:1 übertragen werden, da noch anderweitige Unterschiede, wie z.B. der geringe Längenvorteil der Vorderbeine (siehe 3.4.2) bestehen. Dennoch ist es unwahrscheinlich, dass die sehr deutliche Steigerung der energetischen Einsparung des komplexen Modells (fast der dreifache Prozentwert) allein auf die Unterschiede in der Konstruktion zurückzuführen ist. Es kann also von einer Bestätigung des vorteilhaften Effekts der longitudinalen Kraftübertragungen in nicht unerheblichem Umfang ausgegangen werden.

5.3 Das Fußungsmuster der vierfüßigen Säuger

Die bisher erörterten Anpassungen zur Reduktion der kollisionsbedingten Energieverluste im Schritt sind entweder unabhängig von der Fußungssequenz (wie die Relativbewegungen der proximalen Extremitätenglieder) oder werden theoretisch durch maximale Phasenverzögerungen der Vertikalbewegungen der Extremitätengürtel optimal umgesetzt (Rumpfrotation und longitudinale Kraftübertragung zwischen Vorder- und Hinterhand). Dennoch weicht die Mehrheit der untersuchten Vierfüßer, ebenso wie das energetische Optimum der Rechenmodelle aus dieser Arbeit und derjenigen von Usherwood et al. (2007), vom maximalen Phasenversatz (25 %) ab. Im Folgenden sollen die Form der Abweichung und mögliche Einflussfaktoren analysiert werden, die diese bedingen könnten.

5.3.1 Zoologischer Vergleich der Fußungsmuster

Die Extremitätenbewegungen der Säugetiere wurden nicht in Abhängigkeit von der Fortbewegungsgeschwindigkeit ermittelt, da eine Analyse möglicher Korrelationen zwischen diesen Faktoren kein vorrangiges Anliegen dieser Studie ist. Vielmehr liegt der Fokus auf der Ermittlung eines artspezifischen Fußungsrhythmus, der von den Tieren selbst bevorzugt wird.

Die gemessenen Extremitätenbewegungen der Hunde und Pferde stimmen weitgehend mit den Daten anderer Studien überein. Die Phasenverzögerungen der ipsilateralen Fußungen der Pferde lagen zwischen 21 und 25 % mit einem Mittelwert von 24 % (Tab. 4-1). Falaturi (1998) gibt einen Wert von 22 % für Pferde an. Hildebrand fand 1965 eine große Variabilität bei Pferden verschiedener Rassen und Staturen, berichtet jedoch, dass Werte unter 20 % die Ausnahme darstellten. Die in dieser Arbeit beobachteten Phasenverzögerungen lagen bei den Hunden zwischen 14 und 17 % mit einem mittleren Wert von 16 % (Tab. 4-

1). Griffin et al. (2004) maßen 15 %, Usherwood et al. (2007) 10-17 % mit einem Mittelwert von 13 % und Hildebrand (1968) bei Hunden mit längeren Beinen 10-20 %. Trotz der teilweise recht kleinen Stichproben und unterschiedlichen Schrittgeschwindigkeiten, die einen Einfluss auf den Phasenversatz der Beinbewegungen haben können (Hildebrand 1965 & 1968, van der Sluijs et al. 2010), liegen diese Werte jeweils recht dicht beieinander. Insbesondere die artspezifische Differenz zwischen Pferden und Hunden ist dabei sehr stabil. Auch die Daten der anderen vierfüßigen Säuger (Tab. 4-1 und Abb. 4-16) stimmen mit denen von Hildebrand (1976) (für verschiedene Säuger), Patrick et al. (2008) (für krabbelnde Kleinkinder) und van der Sluijs et al. (2010) (für Lamas, Dromedare und Pferde) überein.

Die Vergleiche der Bodenkontakte der ipsilateralen Beine mit den Vertikalbewegungen von Vorder- und Hinterhand zeigen bei Pferden und Hunden nur geringe Abweichungen (Abb. 4-5). Für die Energetik relevant sind eher die relativen zeitlichen Verschiebungen der Bewegungen von Vorder- und Hinterhand, welche durch die unterschiedlichen Bodenkontaktzeiten nicht exakt mit den zeitlichen Verschiebungen der Extremitäten übereinstimmen. Es ist somit von Bedeutung, dass die Phasenverschiebungen von Vorder- und Hinterhand bei den Pferden mit 25 % und Hunden mit knapp 18 % etwas über den Werten der Fußungsphasen (24 und 16 %) liegen. Dies sollte bei der Betrachtung der Vierfüßer, für die allein Fußungsdaten vorliegen, beachtet werden. Durch die recht geringen Abweichungen der Phasenverhältnisse von Bein- und Rumpfbewegungen können die Fußungsdaten dennoch als Indikator für die grundlegenden Rumpfbewegungen angesehen werden.

Die Mehrheit der vierfüßigen Säugetiere nutzt im Schritt Beinbewegungen mit Phasenverschiebungen von 10-20 % und tendiert somit zu Rumpfbewegungen, welche die bisher erörterten Effekte zur energetischen Optimierung im Schritt nutzen, aber von den theoretisch optimalen 25 % abweichen. Nur wenige Arten verwenden Schrittmuster, welche die Bedingungen der Optimierung im Sinne der vorliegenden Thesen nur geringfügig erfüllen. Bei diesen handelt es sich meist um Paarhufer, die in Gebirgs- und Waldhabitaten beheimatet sind, oder um Spezies, die nicht an lokomotorische Dauerleistungen angepasst sind, wie menschliche Kleinkinder und Flusspferde. Die untersuchten nichtmenschlichen Primaten verwenden als einheitliches Merkmal ein ungewöhnliches Fußungsmuster, welches ansonsten nur vom Erdferkel geteilt wird. Ein um 50 % phasenversetztes Bewegungsmuster eines Extremitätenpaares (Abb. 5-18) führt aufgrund der Bilateralsymmetrie des Körpers jedoch zu identischen Sagittalbewegungen des Körper-

stamms. Die Rumpfbewegung ist somit bei einem Phasenversatz der Beinbewegungen von 60-65 % mit der bei einem Phasenversatz von 10-15 % identisch. Es kann daraus geschlossen werden, dass die vorgestellten Effekte zur energetischen Optimierung auch bei Primaten Anwendung finden.

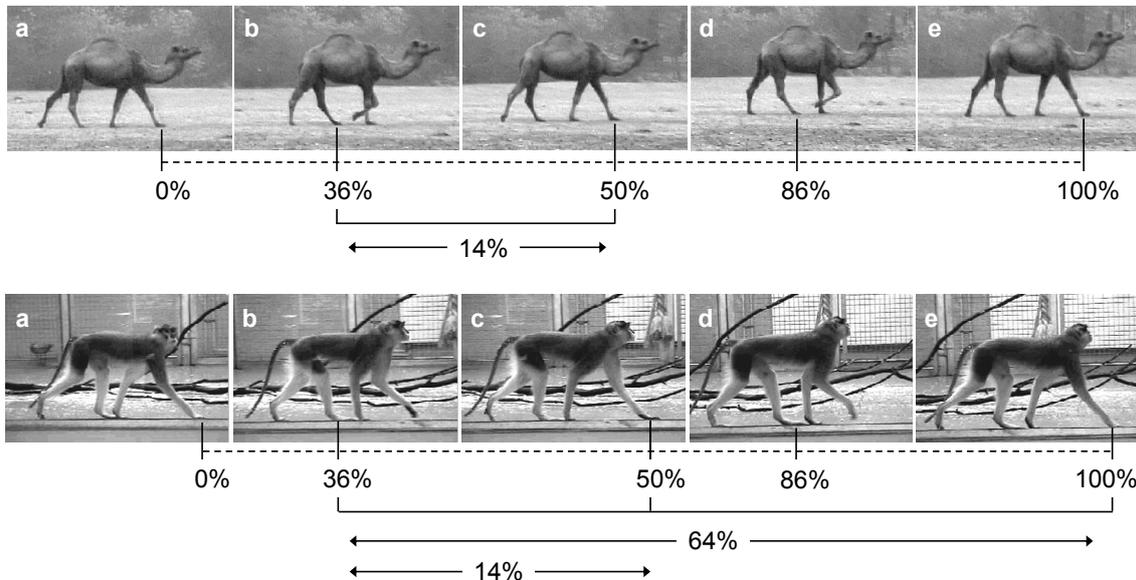


Abb. 5-18: Identische Bewegungen von Vorder- und Hinterhand im typischen Säugersschritt (oben) und dem Kreuzgang der Primaten (unten).

Bemerkenswert ist, dass die Fußungsmuster, welche die Bedingungen zur Nutzung der vorgestellten Energiespareffekte generell nicht erfüllen (90-10 % und 40-60 %, Abb. 4-16), von Säugern im Schritt allgemein vermieden werden. Dies kann als Bestätigung der Wirksamkeit und generellen Anwendung der gefundenen Mechanismen gewertet werden.

5.3.2 Einfluss des Fußungsmusters auf die Energetik des komplexen Modells

Wie schon das einfachere Modell eines Vierfüßers zeigt auch das komplexere Pferdmodell im Schritt eine deutliche Abhängigkeit des Energiebedarfs vom Phasenversatz der Beinbewegungen (Abb. 4-37). Hier liegt der energetische Differenzbetrag für den Antrieb der Fortbewegung zwischen dem optimalen und pessimalen Phasenversatz der Fußungen mit 35 % sogar noch deutlich höher als im einfacheren Modell (12,5 %). Zudem ist der optimale Fußungsrhythmus noch weiter unter 25 % verschoben und liegt hier bei 17 %.

Das komplexere Modell bestätigt somit eine Wirksamkeit weiterer Anpassungen zur energetischen Optimierung und gleichzeitig die energetische Überlegenheit der Fußungsphasen, welche von der Mehrheit der vierfüßigen Lauftiere angewendet werden. Wenngleich es sich um ein Pferdmodell handelt, was sich aber merklich vom natürlichen Rhythmus der Pferde unterscheidet. Die Faktoren, welche in diesem komplexeren Modell berücksichtigt sind und welche somit als Ursache für die höhere energetische Optimierung und auch die Verschiebung des optimalen Phasenversatzes in Frage kommen, sind: i) eine asymmetrische Gewichtsverteilung mit einer stärkeren Gewichtsbelastung der Vorderextremitäten, ii) unterschiedliche anatomische Längen der Vorder- und Hinterbeine, iii) die Übertragung von Zug- und Druckkräften zwischen Vorderhand und Hinterhand und iv) die vertikale Schwingung der Kopf-Hals-Einheit. Der letztere Aspekt soll erst in folgenden Kapiteln behandelt werden. Dennoch kann auch unter Ausschluss des Beitrags der Kopfbewegungen von einer erheblich stärkeren Reduktion der Substratkollisionen im komplexen Modell durch die Faktoren i-iii ausgegangen werden.

Leider ist anhand der Daten des komplexen Modells keine Isolation der Faktoren möglich und somit keine direkte Analyse der Beiträge der einzelnen Komponenten zur energetischen Optimierung. Es lässt sich jedoch festhalten, dass das Zusammenwirken der genannten Faktoren im mathematischen Pferdmodell eine erhebliche Reduktion der metabolischen Energie für die Fortbewegung im Schritt bewirkt und den optimalen Schrittrhythmus dem natürlichen Schrittrhythmus der Mehrheit der vierfüßigen Lauftiere angleicht. Es ist also davon auszugehen, dass im Modell zumindest ähnliche Faktoren wirken, welche auch reale Vierfüßer zur Einhaltung dieser Beinbewegungen veranlassen. Dabei kann es sich um einen oder mehrere der bekannten Faktoren handeln oder auch bisher unbekannt, die im Folgenden erörtert werden sollen.

5.3.3 Einfluss der Gewichtsverteilung

Unter 5.2.2 wurde die Überlegung geäußert, dass die longitudinale Kraftübertragung zwischen Vorder- und Hinterhand bei phasenverzögerten Bewegung dieser Körperteile von unter 25 % die Kollisionen der Vorderbeine stärker abmildern könnte und bei über 25 % die der Hinterbeine. Da die stärkere Gewichtsbelastung der Vorderbeine (siehe 2.2.4) zu einer ungleichen Kollisionsaufteilung von Vorder- und Hinterhand und damit zu insgesamt höheren Energieverlusten führt (Ruina et al. 2005, Usherwood et al. 2007), wäre

eine entsprechende Anpassung des Phasenversatzes zum Ausgleich der Kollisionen vorteilhaft.

Dies kann aber nicht der einzige Vorteil von Phasen von weniger als 25 % sein, da im einfacheren Computermodell weder eine Ungleichverteilung des Gewichts, noch eine Übertragung von Longitudinalkräften zwischen Vorder- und Hinterhand berücksichtigt wurde und dennoch eine, wenn auch geringere, Tendenz zu niedrigeren Phasen besteht. Umgekehrt ist genau die Erweiterung des komplexen Modells um diese beiden Faktoren in Verbindung mit einem deutlichen Absinken des energetisch optimalen Phasenversatzes ein Argument für den Einfluss der Gewichtsverteilung auf die Fußungsphasen. Dann aber sollte dieser Einflussfaktor auf die Fußungen der Primaten wegfallen, da für diese eine Verlagerung des Körpergewichts auf die Hinterbeine typisch ist und eine ausgeprägtere Reduktion der Vorderbeinkollisionen somit weniger vorteilhaft anmutet. Die untersuchten Affenarten zeigen jedoch mit 60-65 % (entspricht 10-15 %) relativ geringe Phasenverzögerungen.

5.3.4 Einfluss des Antriebsstoßes

Als weiterer Faktor, der das lokomotorisch optimale Fußungsmuster vom gleichmäßigen Viertakt bei 25 % hin zu einem ungleichmäßigen Viertakt unter 25 % verschieben kann, wird von Usherwood et al. (2007) die strategisch günstigste Antriebsform genannt. Im Hundemodell der Arbeitsgruppe zeigt sich, übereinstimmend mit den Ergebnissen von Kuo (2002), dass die Ausübung einer kompensierenden Beschleunigung auf den Körper kurz nach dem kollisionsbedingten Energieverlust optimal ist. Sie argumentieren, dass die Hinterbeine anatomisch besser geeignet seien, um Antriebskräfte zu erzeugen (siehe auch Lee et al. 1999). Nach den Berechnungen des Modells sollte der Antriebsstoß des nachfolgenden Hinterbeins kurz nach der besonders verlustreichen Vorderbeinkollision erfolgen. Dies kann auf zwei unterschiedliche Weisen erfolgen (Abb. 5-19), wobei sich Strategie ii als energetisch überlegen erweist (Kuo 2002, Usherwood et al. 2007). Bei einem Phasenversatz von $< 25\%$ soll das nachfolgende Hinterbein kurz nach der Vorderbeinkollision eine ideale Position zur Beschleunigung des Körpers innehaben.

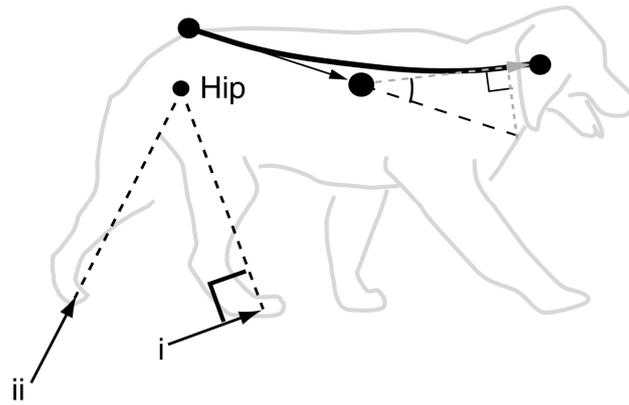


Abb. 5-19. Antriebsstrategien der Hinterbeine (aus Usherwood et al. 2007). i) Antriebsstoß des führenden Hinterbeins in der frühen Standphase durch ein Drehmoment im Hüftgelenk, ii) Antriebsstoß des folgenden Hinterbeins durch eine Streckung.

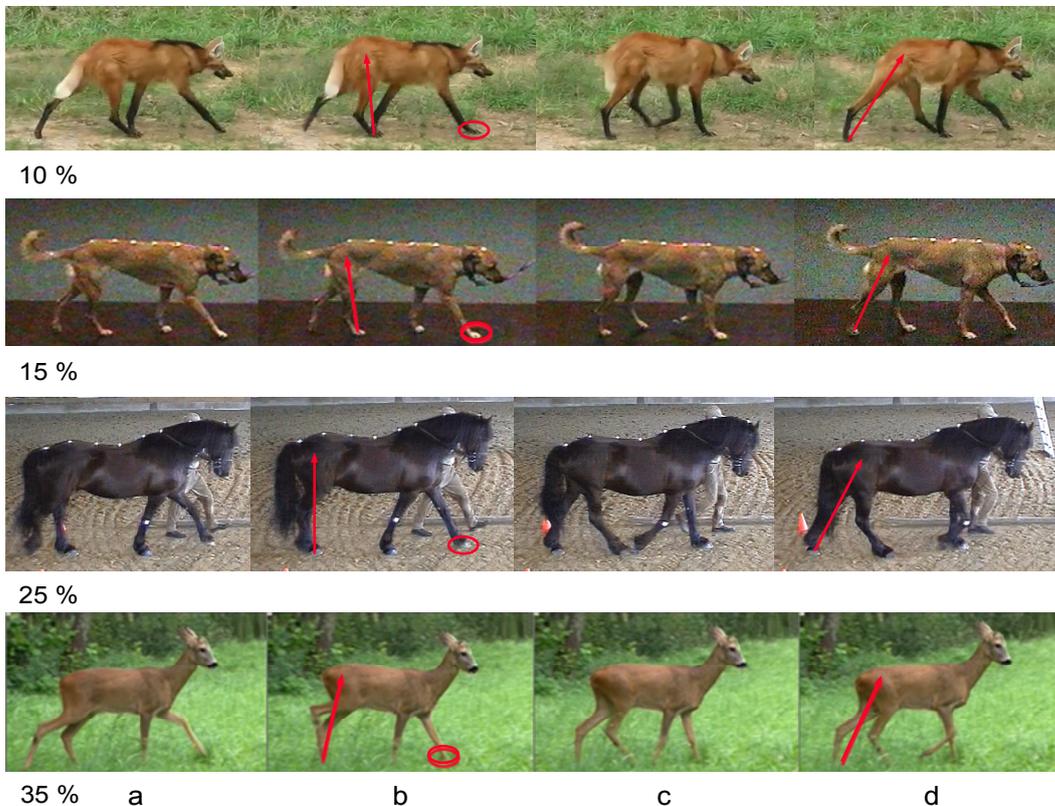


Abb. 5-20: Beinstellungen im Schritt vierfüßiger Säuger mit verschiedenen Phasenverschiebungen [%]. Rote Pfeile geben die Stellung des stützenden Hinterbeins zum Zeitpunkt der Vorderbeinkollision an (b) und die Stellung des nachfolgenden Hinterbeins in der folgenden vorderen Monopodalphase (d).

Nach den in dieser Arbeit gemachten Beobachtungen ist das nachfolgende Hinterbein aber bei allen auftretenden Fußungsrhythmen zum Zeitpunkt der Vorderbeinkollision bereits in die Schwungphase eingetreten und kann daher keine Bodenreaktionskräfte mehr erzeugen (Abb. 5-20, Bildreihe b). Das hintere Standbein hat bei Phasenversätzen < 25 % zu diesem Zeitpunkt eine Stellung vor der Vertikalen und steht bei einem 25 %-igen Versatz

senkrecht. Auch dieses Bein kann in dieser Phase also den Körperschwerpunkt nicht durch eine Streckung in die Laufrichtung beschleunigen, sondern allein durch die Erzeugung eines Drehmoments, welches sich nach Kuo (2002) viermal kostspieliger gestaltet. Eine Hinterbeinstellung, die geeignet wäre, den Körper durch eine Streckung zu beschleunigen, würde nur dann mit der späteren bipodalen Vorderbeinstandphase zusammentreffen, also nach der Kollision, wenn synchrone Beinbewegungen auftreten (0 bzw. 50 %). Ein derartiges Fußungsmuster wurde selbst bei den Tieren, bei denen die Beinbewegungen einem ipsilateralen Synchronismus am nächsten kommen (Mähnenwölfen, Hyänen, Lamas, Schweinsaffen, Schimpansen), nicht beobachtet. Als Erklärung der Tendenz vierfüßiger Säuger zu Phasenverschiebungen von $< 25\%$ kann die Hinterbeinstellung in dieser Form also nicht herangezogen werden (Usherwood 2011, pers. Mitteilung).

Bertram & Hasaneini (2013) widersprechen der Auffassung, dass der energetisch optimale Antriebsstoß direkt nach der Kollision mit dem Substrat folgen sollte. Sie argumentieren, dass beim Zweibeiner eine Beinstreckung des nachfolgenden Standbeins in der Bipodalphase zu einer mehr aufwärts gerichteten Trajektorie des Körperschwerpunkts und damit einer verringerten Umlenkung durch die Kollision führt. Der kollisionsbedingte Energieverlust würde dadurch auf $1/3$ reduziert.

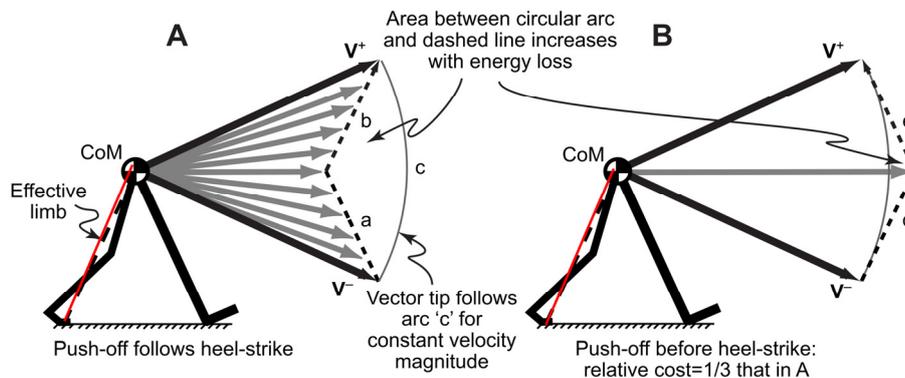


Abb. 5-21: Energieänderungen im Modell eines Zweibeiners, wenn der Antriebsimpuls des nachfolgenden Beins nach (A) und vor (B) der Kollision des Standbeins generiert wird. $v^-/+$ = Geschwindigkeiten des Körperschwerpunkts (CoM) vor (-) und nach (+) der Bipodalphase, a/e = Trajektorien der Impulse der Beinkollisionen, b/d = Trajektorien der Antriebsimpulse, c = Spitzen der Geschwindigkeitsvektoren, welche bei einer konstanten Geschwindigkeit (kein Energieverlust) bestehen würden (aus Bertram & Hasaneini 2013).

Für die Betrachtung eines Vierbeiners können die Überlegungen von Usherwood et al. (2007) über die optimale Position des nachfolgenden Hinterbeins und die Aussage von Bertram & Hasaneini (2013), dass ein optimaler Antriebsimpuls kurz vor der Kollision der

Standbeine erfolgen sollte, kombiniert werden. Ein idealer Antriebsimpuls sollte demnach durch eine Streckung des nachfolgenden Hinterbeins erfolgen, während sich dieses in einer späten Monopodalphase oder einer Bipodalphase befindet und somit eine nach hinten gestreckte Stellung einnimmt (Abb. 5-22). Erfolgt der Impuls in einer späten Hinterbeinmonopodalphase, wird der Energieverlust durch die Kollision des führenden Hinterbeins beim Eintritt in die Bipodalphase verringert. Erfolgt der Impuls kurz vor der Vorderbeinkollision, also kurz vor Eintritt in die vordere Bipodalphase, minimiert er den Verlust durch die Vorderbeinkollision. Im Idealfall würde die Hinterbeinstreckung also kurz vor der Vorder- und Hinterbeinkollision ausgeführt, damit beide Energieverluste minimiert würden. Diese Bedingungen sind bei synchronen (0 %) und entgegengesetzten (50 %) Bewegungen der Vorder- und Hinterbeine ideal erfüllt. Davon ausgehend verschlechtert sich die Vorderbeinstellung mit zunehmender Verzögerung und erreicht bei hohen Phasenverzögerungen von 25 - 50 % ihr Pessimum (Abb. 5-20 d und 5-22). Denn die günstige Hinterbeinstellung fiel nun in die frühe Monopodalphase oder sogar die späte Bipodalphase der Vorderbeine, hätte also einen maximalen zeitlichen Abstand zur nächsten Vorderbeinkollision. Bei Fußungsphasen von 50 % wären dann wieder die Idealverhältnisse wie bei 0 % erreicht.

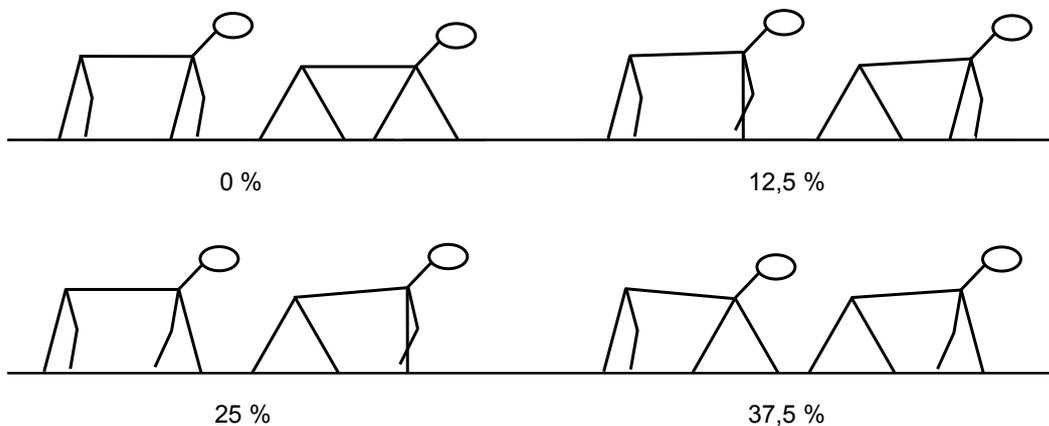


Abb. 5-22: Beinstellungen von Vierfüßern mit verschiedenen Phasenversätzen kurz vor und während der Hinterbeinkollision.

Die Stellung der Vorderbeine zum günstigsten Zeitpunkt des Antriebsstoßes durch das nachfolgende Hinterbein, könnte einen Faktor darstellen, der die Energetik von synchronen Beinbewegungen favorisiert. Der Kompromiss mit konkurrierenden Faktoren, welche bei Phasenverzögerungen um 25 % energetische Vorteile erwirken, bietet eine mögliche Erklärung für die Tendenz vierfüßiger Säuger zu Fußungsrhythmen $< 25\%$ bei gleich-

zeitiger Vermeidung synchroner Fußungen. Dieser Faktor wäre zudem in beiden Computermodellen wirksam, was die übereinstimmende Tendenz in Richtung niedrigerer Phasen bewirken könnte.

Zwei Kritikpunkte bestehen jedoch. Zum einen ist nicht klar, ob sich die Ergebnisse von Bertram & Hasaneini (2013) unverändert auf Vierbeiner übertragen lassen. Zum anderen liefert das Modell von Usherwood et al. (2007), welches die Hinterbeinstellung und die Antriebsstrategien berücksichtigt, das Ergebnis, dass ein Antriebsimpuls nach der Kollision optimal für Verzögerungen $> 25\%$ ist und vorgezogene Impulse minimale Energieverluste bei Phasen $< 25\%$ zur Folge haben. In diesem Punkt widersprechen die Ergebnisse des Hundmodells den Ergebnissen von Bertram & Hasaneini (2013) und infolge auch den auf diesen aufbauenden Überlegungen.

5.3.5 Einfluss der Stabilität

Über die energetische Effizienz hinaus sind auch andere lokomotionsrelevante Leistungen des Bewegungsapparates von Bedeutung, welche mit dieser konkurrieren können wie z.B. die absolute Leistungsfähigkeit oder Stabilität der Fortbewegung. Fußungsmuster $< 25\%$ sind von längeren lateralen Bipodalphasen geprägt, welche die seitliche Stabilität des Tieres in diesen Schrittphasen stark herabsetzen (Hildebrand 1980, 1985; Christian 1995). Bei Beinbewegungen $> 25\%$ werden diese lateralen Phasen zunehmend durch diagonale Bipodalphasen ersetzt (Abb. 5-23), wodurch aufgrund der transversalen Distanz der Standbeine eine größere laterale Stabilität gewährleistet ist. Oberhalb von 40% kommt es zu keinen lateralen Zweibeinstandphasen mehr. Die Stabilität ist also ein Faktor, der höhere Phasenverzögerungen begünstigt, und könnte eine der Ursachen für die ungewöhnlich hohen Fußungsphasen ($27 - 40\%$) von einigen waldbewohnenden und kletternden Huftieren (Wildschwein, Reh, Rothirsch, Gämse) und Säugern mit einem ungewöhnlich hohen lateralen Beinabstand (krabbelndes Kleinkind, Flusspferd) sein.

Die diagonale Sequenz des Fußungsmusters der Primaten ermöglicht durch die Umkehr der Beinbewegungen eines Beinpaares, im Vergleich zum Säugersschritt, einen Ersatz der instabilen Phasen der ipsilateralen Zweibeinunterstützung durch diagonale Zweibeinstützen (Abb. 3-8 und 5-18). Die Phasenverschiebung der Vertikalbewegungen und Longitudinalgeschwindigkeiten von Vorder- und Hinterhand bleibt dabei identisch zum Säugersschritt. Die Fußungssequenz der Primaten ermöglicht damit die Nutzung von energetisch optimalen Rumpfbewegungen mit einem Phasenversatz der Vertikalbewegungen

der Extremitätengürtel zwischen 10 und 20 % bei einer kompletten Vermeidung instabiler lateraler Zweibeinstandphasen. Der Primatenschritt könnte somit eine spezielle Kombination aus Stabilität und energetischer Effizienz verwirklichen.

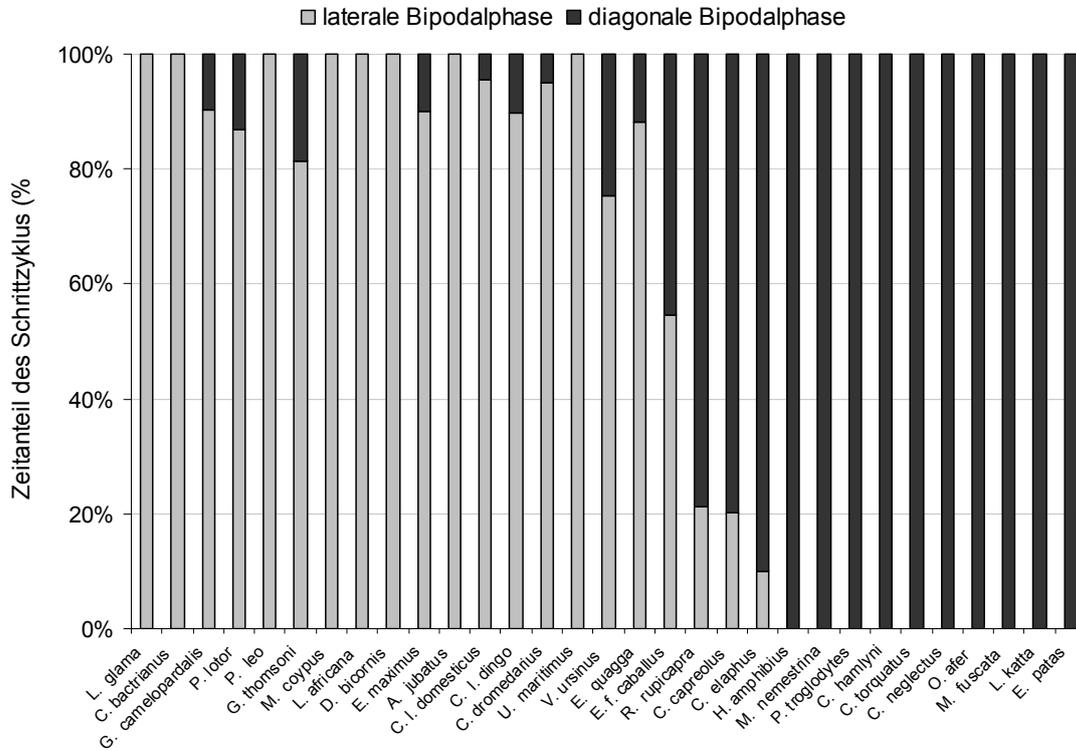


Abb. 5-23: Zeitlicher Anteil der verschiedenen Bipodalphasen am Schrittzyklus. Der Phasenversatz steigt von links (Lama = 14%) nach rechts (Husarenaffe = 65%) an.

Einen Nachteil derartiger hoher Phasenverzögerungen stellt aber die Interferenz der ipsilateralen Extremitäten dar. So müssen Primaten bei größeren Schrittlängen mit ihren Hinterbeinen an den jeweils ipsilateralen Vorderbeinen vorbeitreten. Für Lauftiere auf ebenem Terrain scheinen Beinphasen $\leq 25\%$ optimal, während Primaten durch einen höheren Koordinationsaufwand der Extremitätenpositionierung bei $\leq 75\%$ eine höhere Stabilität und die Möglichkeit zur Anwendung der beschriebenen Energiespareffekte durch Relativbewegungen von Vorder- und Hinterhand erhalten.

5.4 Fazit zur Rumpfkinematik

Es konnten verschiedene kinematische Faktoren identifiziert werden, welche eine Reduktion der kollisionsbedingten Energieverluste im Schritt von vierfüßigen Säugetieren bewirken. Dies wird entweder umgesetzt durch Relativbewegungen der proximalen Extremitätenglieder oder die Phasenverschiebung der Bewegungen von Vorder- und Hinterhand und bewirkt entweder Reduktionen der Vertikalbewegungen des Rumpfes oder seiner Teilmassen oder eine Kraftübertragung zwischen Vorder- und Hinterhand. Mehrere dieser kinematischen Optimierungen werden durch die phasenverschobene Bewegung von Vorder- und Hinterbeinen erreicht und stellen somit eine Hauptursache für die Viertakt-Fußungsmuster der vierfüßigen Lauftiere dar.

Die Mehrheit der untersuchten Säuger wendet Beinbewegungen an, welche eine Nutzung der erläuterten Vorteile ermöglichen und welche von Computermodellen als energetisch vorteilhaft bestätigt wurden. Dies kann angesehen werden i) als Bestätigung der Korrektheit der Modelle, ii) als Bestätigung, dass phasenverschobene Bewegungen von Vorder- und Hinterhand energetisch optimiert sind, und iii) als Bestätigung dafür, dass die energetische Optimierung durch Kollisionsvermeidung ein bestimmender Faktor für grundlegende kinematische Parameter wie das Fußungsmuster und die Form der Rumpfbewegung im Schritt vierfüßiger Lauftiere ist.

Die Computermodelle kennzeichnen jedoch Phasenverzögerungen zwischen Vorder- und Hinterhand als optimal, die von einer kompletten Antiphase hin zu einer geringeren Verzögerung abweichen, und die Fußungsphasen der Mehrheit der Säugetiere bestätigen dies. Sicher ist, dass auch hierfür die optimierte Energetik, zumindest hauptsächlich, Ursache ist. Welche Faktoren aber die geringeren Verschiebungen begünstigen, darüber lässt sich auf der Grundlage des bisherigen Wissensstandes und der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit spekulieren, aber keine eindeutige Antwort finden.

Die Faktoren, welche den Schrittrhythmus von vierfüßigen Säugern beeinflussen, sind sicherlich noch weitaus vielfältiger, als die, welche in dieser Arbeit evaluiert wurden. Aufgrund verschiedener Körperproportionen und -dimensionen werden die Energie-spareffekte von den verschiedenen Spezies von Vierfüßern sicherlich unterschiedlich genutzt. Weiterhin erfordern anderweitige Ansprüche an die Lokomotionsfunktion als die Sparsamkeit im Schritt und andere Körperfunktionen als die Lokomotion anatomische Anpassungen, welche kinematische Charakteristika wie die Fußungen und Rumpfbewegungen im Schritt ebenfalls beeinflussen können.

5.5 Vertikalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit

5.5.1 Vertikalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit der Pferde

Alle untersuchten Pferde zeigen über eine weite Bandbreite von Geschwindigkeiten im Schritt regelmäßige und ausladende Vertikalbewegungen des Kopfes, die stets in Antiphase zu den Vertikalbewegungen des Thorax verlaufen. Dies stimmt mit den Daten anderer Studien überein (Gellman & Bertram 2002, Dunbar et al. 2008, Nauwelaerts & Clayton 2010), in denen ebenfalls vertikale Gegenbewegungen des Kopfes zur Brustwirbelsäule bei Pferden festgestellt wurden.

Ein solches Bewegungsmuster wäre generell geeignet, die Auf- und Ab-Bewegungen der Vorderhand als tragendem Körperteil der Kopf-Hals-Einheit auszugleichen und die sensorischen Eindrücke der im Kopf befindlichen Sinnesorgane zu stabilisieren (vgl. Dunbar et al. 2008). Um diesen Effekt zu bewirken, müssten sich die entgegengesetzten Relativbewegungen des Kopfes in reduzierten Absolutbewegungen bemerkbar machen, wodurch dieser im Raum stabilisiert wäre. Die kranialen Relativbewegungen sind allerdings bei den Pferden so stark, dass es nicht zu einer Reduktion der Kopfbewegungen unter das Ausmaß der vertikalen Thorakalbewegung von 3,5 cm kommt. Die Spannweite der vertikalen Kranialbewegungen beträgt hingegen im Mittel 8,5 cm und ist somit fast 2½-mal so hoch wie die Bewegungsspanne, mit der Hals und Kopf lediglich passiv durch die Thorakalwirbelsäule mitbewegt würden. Gellman & Bertram maßen 2002 im Schritt von Rennpferden sogar vertikale Auslenkungen des Kopfes von 10 cm. Somit kommt es durch die typischen vertikalen Bewegungen der Kopf-Hals-Einheit zu einer ausgeprägten Destabilisierung der optischen und vestibulären Wahrnehmung. Eine primär sensorische Funktion der lokomotionsbegleitenden Kopfbewegungen kann somit ausgeschlossen werden.

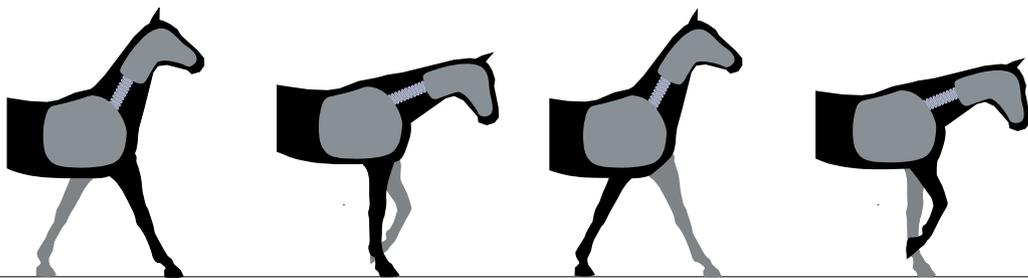


Abb. 5-24: Vertikale Gegenbewegung von Kopf und Hals zu den Vertikalauslenkungen des Vorderkörpers im Schrittzzyklus eines Pferdes.

Mit einem Gewichtsanteil von ca. 10% der Körpermasse besitzen Kopf und Hals zusammen bei einem durchschnittlichen Warmblutpferd etwa eine Masse von 50 kg (Fedak et al. 1982, Buchner et al. 1997). Auch wenn das Ausmaß der Vertikalbewegung am Kranium am stärksten ist und zum Halsansatz hin abnimmt, so bedarf die relativ schnelle Oszillation (in dieser Arbeit im Durchschnitt 1,6 Hz) einer solch schweren Masse doch eines beachtlichen Kraftaufwands und übt ebenso relevante Kräfte auf die tragenden Körperteile aus.

Die Bewegungen der Kopf-Hals-Einheit sind bei den Pferden stets exakt mit denen des Brustkorbs synchronisiert (Abb. 4-17 und 4-19). Dieser nimmt, ebenso wie die proximalen Vorderbeinglieder, in den Bipodalphasen jeweils die niedrigste Position ein und in den Monopodalphasen die höchste. Die aufwärts gerichteten Kräfte, welche die Vorderbeine zum Tragen des Brustkorbs in den vorderen Zweibeinstandphasen aufbringen müssen, liegen damit über dessen Ruhengewichtskraft (Abb. 4-25). Aus dem Durchschnitt der Thorakalbeschleunigungen lässt sich errechnen, dass der Thorax über die energetisch verlustreichen Bipodalphasen hinweg ca. 9 % schwerer ist als in Ruhe (aufzuwendende Vertikalbeschleunigung = $9,81 \text{ m/s}^2 + 0,86 \text{ m/s}^2 = 10,67 \text{ m/s}^2$). Durch die antiphasische Vertikalbewegung nimmt das Kranium hingegen in den Bipodalphasen der Vorderbeine die höchste Position ein und in den Monopodalphasen die niedrigste (Abb. 4-17). Der Kopf wird daher über die Bipodalphasen hinweg im Mittel mit $3,49 \text{ m/s}^2$ abwärts beschleunigt (Abb. 4-26) und belastet die tragenden Körperteile dadurch mit einer um 36 % verringerten Gewichtslast im Vergleich zum Ruhengewicht. Dies gilt jedoch nur für den Kopf. Der Hals der Pferde wird in ähnlicher Qualität aber mit zum Thorax hin abnehmender Quantität bewegt und beschleunigt. Über die wesentlich längeren Monopodalphasen der Vorderbeine hinweg werden Kopf und Hals wiederum aufwärts beschleunigt und üben somit in dieser Zeit eine höhere Gewichtskraft auf die Vorderbeine aus. Diese führt durch die passive Funktionsweise der Beine hier aber kaum zu einer vermehrten Muskelarbeit.

Um die Gewichtskraft der gesamten Kopf-Hals-Einheit in den verschiedenen Schrittphasen quantifizieren zu können, sollen die Position und die Vertikalbewegung des Massenschwerpunkts der Kopf-Hals-Einheit errechnet werden. Hierzu werden die Gewichtsanteile der Körperteile den Kadavernmessungen von Buchner et al. (1997) entnommen und der zusätzliche kinematische Messpunkt „Nüstern“ in jeweils zwei Schrittzyklen aller Pferde dieser Studie vermessen (Abb. 5-25).

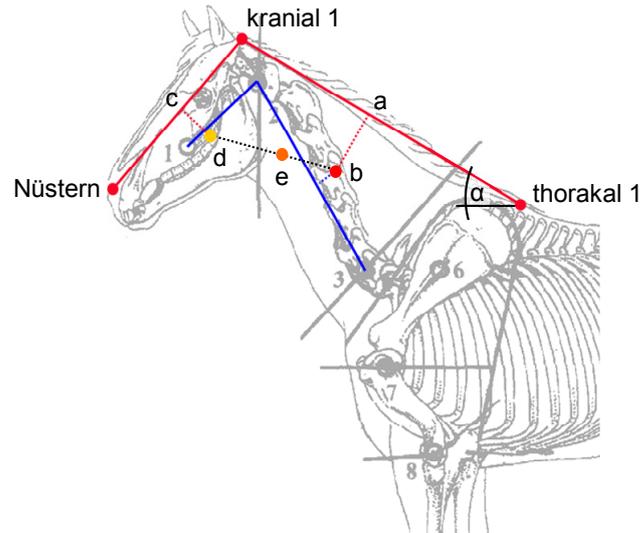


Abb. 5-25: Errechnung der Teilmassenschwerpunkte von Hals (b), Kopf (d) und der gesamten Kopf-Hals-Einheit (e) aus den bekannten Positionen von *thorakal 1*, *kranial 1* und *Nüstern* (aus Buchner et al. 1997, verändert).

Für die folgenden Berechnungen werden Kopf und Hals als Starrkörper betrachtet, die allein im Atlanto-occipitalgelenk und im Übergangsbereich von zervikaler zu thorakaler Wirbelsäule in Relation zum Thorax bewegt werden.

Errechnung des Winkels α :
$$\frac{Y_{kr} - Y_{th}}{X_{kr} - X_{th}}$$

Bezugspunkt *a*:
$$X_a = X_{thorakal1} + \cos \alpha (\overline{thorakal1a}) \quad X_b = X_{thorakal1} + X_a + \sin \alpha (\overline{ab})$$

$$Y_a = Y_{thorakal1} + \sin \alpha (\overline{thorakal1a})$$

Massenschwerpunkt des Halses *b*:
$$X_b = X_{thorakal1} + X_a + \sin \alpha (\overline{ab})$$

$$Y_b = Y_{thorakal1} + Y_b + \cos \alpha (\overline{bd})$$

Die Berechnung weiterer Punkte erfolgt entsprechend.

Die Vertikalauslenkung des Schwerpunkts der Kopf-Hals-Einheit beträgt nach dieser Rechnung 78 % der Vertikalbewegung des Markers *kranial 1*. Da die Vertikalschwingungen von Thorax und Kopf-Hals-Einheit in Antiphase verlaufen, ergibt sich eine destruktive Interferenz der Bewegungen der Teilschwerpunkte. Dies reduziert die

Vertikalspannweite des Gesamtschwerpunkts der von den Vorderbeinen getragenen Körpermasse (ca. 60 %), von der etwa 10 % auf die Kopf-Hals-Einheit entfallen und 50 % auf Brustkorb und Vorderextremitäten. Die vertikale Position des gesamten Vorderhand-schwerpunkts (Y_{VH}) kann aus den Positionen der Schwerpunkte der Kopf-Hals-Einheit (Y_{KH}) und des Thorax ($Y_{thorakal1}$) unter Berücksichtigung des Massenverhältnisses ($m_{thorakal1}$ zu m_{vKH}) errechnet werden:

$$Y_{VH} = \frac{Y_{thorakal1} \cdot 5 + Y_{KH}}{6}$$

Daraus ergibt sich eine Reduktion der Vertikalschwingungen des Vorderhandschwerpunkts durch die Gegenbewegung von Kopf und Hals zum Thorax von ca. 50 % (Abb. 5-26). Dabei ist zu bedenken, dass die Gleichsetzung der Vertikalbewegungen des thorakalen Schwerpunkts mit den Bewegungen des Markers *thorakal 1* einen gewissen Fehler birgt.

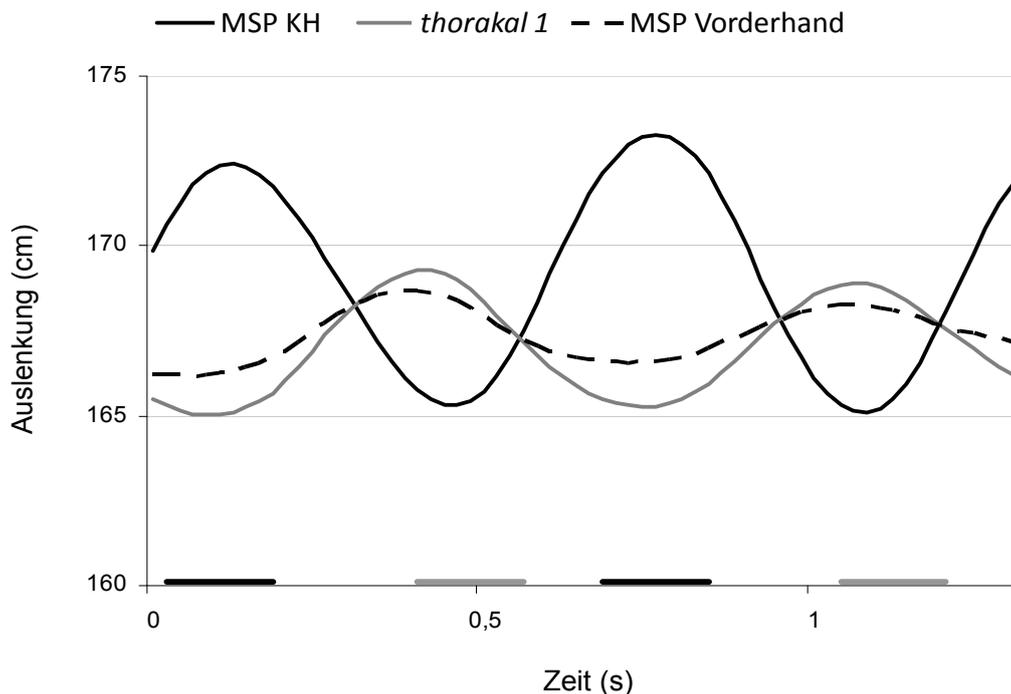


Abb. 5-26: Vertikale Auslenkung der Massenschwerpunkte (MSP) der Kopf-Hals-Einheit (KH), des Thorax (*thorakal 1*) und des Gesamtschwerpunkts der Vorderhand im Schritt eines Pferdes (Leroy). Schwarze Balken kennzeichnen eine bipodale Vorderbeinstandphasen, graue Balken eine entsprechende Hinterbeinstandphase.

Die antiphasischen vertikalen Schwingungen dieser zwei gegeneinander beweglichen Teilmassen des Vorderkörpers der Pferde führen somit zu einer Reduktion der Vertikalbewegung von dessen Gesamtschwerpunkt. Hierdurch wird zum einen die Vertikalkraft

und damit die kollisionsbedingte Energiedissipation in den bipodalen Vorderbeinstandphasen verringert (5-27). Darüber hinaus werden auch die Spitzenwerte der Kräfte vermindert, welche kurzfristig auf die Vorderbeine wirken. Zwar sind diese im Schritt um ein Vielfaches geringer als in schnelleren Gangarten, dennoch stellt eine Reduktion der Dauerbelastung in der am häufigsten verwendeten Gangart einen nicht zu vernachlässigenden sekundären Vorteil im Hinblick auf die Gewebeschonung für die Vorderbeine dar.

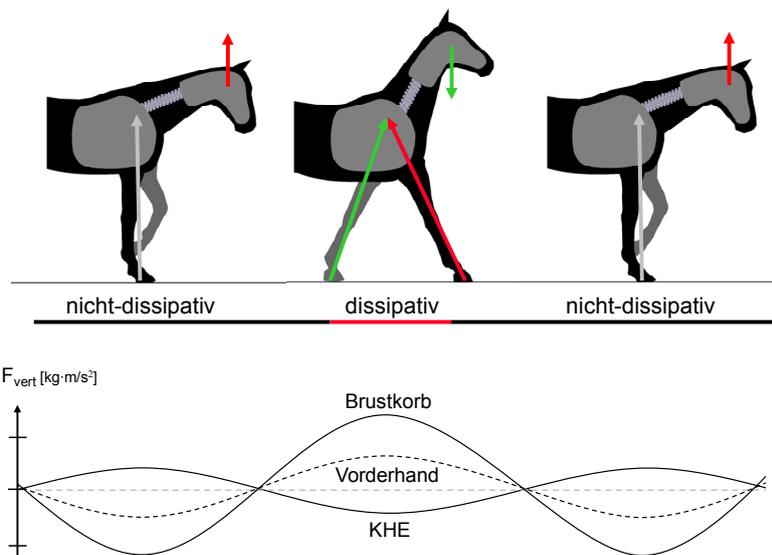


Abb. 5-27: Mechanische Auswirkungen einer antiphasischen Vertikalschwingung der Kopf-Hals-Einheit relativ zum Brustkorb. Grüne Pfeile = aufwärts (KHE) und vorwärts (Beine) gerichtete Beschleunigungen, rote Pfeile = aufwärts (KHE) und rückwärts gerichtete Beschleunigungen, graue Pfeile = passiv tragende Beine, F_{vert} = schematischer Verlauf der Vertikalkräfte welche auf die gegeneinander bewegten Vorderkörperteilmassen (Kopf-Hals-Einheit und Brustkorb) wirken und der kombinierten Vertikalkräfte der gesamten Vorderhand.

Die Vertikalschwingungen der Kopf-Hals-Einheit der Pferde sind somit den Schwingungen der federnd gelagerten Gewichtslast in den Tragevorrichtungen von Kuo (2005) und Rome et al. (2006) sehr ähnlich (Abb 5-28). Bei Kuo schwingt die Last in einer geringeren Phasenverschiebung, dennoch werden auch hier schon substantielle Einsparungen der metabolischen Energie und eine Erhöhung des Tragekomforts durch Reduktion der Spitzenwerte der Vertikalkräfte berichtet. Im Rucksack von Rome und Mitarbeitern kommt es zu einer komplett antiphasischen Bewegung von Traglast und Träger, genau wie zwischen Kopf-Hals-Einheit und Brustkorb der Pferde. Rome et al. (2006) messen für das Tragen einer 27 kg schweren Last im Rucksack eines menschlichen Trägers eine Ersparnis von bis zu 23 % des zusätzlichen metabolischen Energieaufwandes.

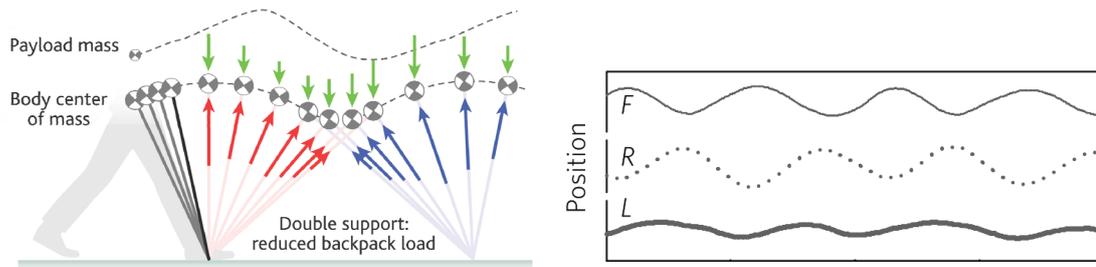


Abb. 5-28: Vertikalschwingungen der Last (payload mass) und des Körperschwerpunkts (body center of mass) nach Kuo (links, aus Kuo 2005) und des Befestigungsrahmens (F), der Relativbewegung der Last (R) zum Rahmen und der Absolutbewegung der Last (L) im federnden Rucksack nach Rome und Mitarbeitern (rechts, aus Rome et al. 2006).

Die phasenversetzten Vertikalschwingungen von Kopf und Hals erfüllen demnach beide Möglichkeiten der Kollisionsvermeidung, sowohl eine Reduktion der vertikalen Massenbewegung, als auch eine Umverteilung der Gewichtskraft von den Bipodal- auf die Monopodalphasen.

Hypothese 3:

Eine phasenversetzte vertikale Relativbewegung der Kopf-Hals-Einheit entgegen dem Brustkorb vermindert die kollisionsbedingten Energieverluste.

5.5.2 Überprüfung des energetischen Einflusses der Vertikalbewegung der Kopf-Hals-Einheit

Im einfacheren Modell eines Vierfüßers wurde der Energiebedarf für den Transport des Rumpfs und der Kopf-Hals-Einheit auch separat betrachtet (siehe 4.7.1). Hier zeigten sich deckungsgleiche Kurvenverläufe zu denen der separaten Rumpfbetrachtung, was bedeutet, dass ein energetisches Minimum für den Transport des Kopfes bei einer phasengleichen Vertikalbewegung von Kopf und Hinterhand vorliegt. Das energetische Minimum für den Kopftransport liegt somit bei einem Phasenversatz von 22 % und bewirkt energetische Differenz beim Tragen des Kopfes 12,5 % in Relation zum Tragen mit einem phasengleich bewegten Kopf.

Warum die Einsparung beim Rechenmodell um etwa 50 % niedriger liegt als im Versuch von Rome et al. (2006), ist nicht genau zu klären. Auffälligste Unterschiede sind die extreme Vereinfachung des Modells und die Gestaltung als Vierfüßer, im Gegensatz zu den Versuchen die an gehenden Zweibeinern durchgeführt wurden. Die Verschiebung des optimalen Phasenversatzes von einer perfekten Antiphase (25 %) zu 22 % sollte aber nicht

als Einschränkung der gemachten Überlegungen angesehen werden. Im Modell wurde die Punktmasse, welche den Kopf bildet, passiv durch die Vertikalbewegungen der Schultern in Schwingungen versetzt, weshalb es hier zu einer Kopplung der Bewegungen von Kopf und Hinterhand kam, welche über eine Feder miteinander verbundenen waren.

5.5.3 Vertikalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit der Hunde

Die vertikalen Kopfbewegungen zeigen bei den Hunden eine deutliche Abhängigkeit von der Geschwindigkeit der Fortbewegung im Schritt.

In langsameren Geschwindigkeiten bewegen sich Kopf und Thorax hier synchron (Abb. 4-17 und 4-19). Die Bewegungsamplitude des Kopfes übertrifft dabei ebenfalls die des Thorax, wenn auch lange nicht so stark wie beim Pferd. In den Bipodalphasen werden somit auf die Kopf-Hals-Einheit aufwärts gerichtete Beschleunigungen ausgeübt, die das von den Vorderbeinen zu tragende Gewicht in diesen Phasen erhöhen (Abb. 4-23 und 4-26). In höheren Schrittfrequenzen bleibt das Bewegungsmuster des Thorax qualitativ gleich, während es zu einer starken Phasenverschiebung der Vertikalbewegungen des Kopfes kommt (Abb. 4-19). Vertikalbewegungen und -beschleunigungen gleichen nun denen der Pferde, wodurch das Gewicht von Kopf und Hals in den Bipodalphasen verringert wird.

Mangels vorliegender Daten über die separaten Massen von Kopf und Hals beim Hund wird hier auf die Berechnung des Vorderhandschwerpunkts verzichtet. Im schnellen Schritt ist die Vertikalbeschleunigung beim Hund jedoch ähnlich stark wie beim Pferd. Während bei diesem der Kopf über die Vorderbeinbipodalphasen hinweg im Durchschnitt um $1,3 \text{ m/s}^2$ abwärts beschleunigt wird, sind es bei den Hunden $1,1 \text{ m/s}^2$. Insbesondere angesichts der höheren relativen Masse der Kopf-Hals-Einheit der Hunde (siehe 2.2.3) ist von einem vergleichbaren kinetischen Effekt auszugehen.

Zudem ist zu beachten, dass bei einer Gleichbewegung von Kopf und proximalen Vorderbeingliedern das Gewicht der Kopf-Hals-Einheit in den Bipodalphasen der Vorderbeine über dem Ruhengewicht liegt (Abb. 4-26). Schon eine geringe Gegenbewegung, welche lediglich eine Verringerung der kranialen Absolutbewegung zur Folge hätte, würde die Belastung für die Vorderbeine in den dissipativen Bipodalphasen verringern (vgl. Kuo 2005).

5.5.4 Aufrechterhaltung der Vertikalbewegungen

Die Relativbewegungen von Kopf und Hals sparen Muskelarbeit für die Vorderbeine und verringern deren Maximalbelastungen im Schritt. Doch diese Bewegungen müssen ihrerseits generiert werden, und nur wenn dies energetisch günstig geleistet werden kann, wird eine Nettoersparnis erreicht. Nach Gellman & Bertram (2002a) ist das lange Nackenband von Pferden durch seinen hohen Anteil an Elastin (Minns et al. 1973, Wainwright et al. 1982) dazu in der Lage, im Schritt 55 % der notwendigen Muskelarbeit für die vertikalen Kopfbewegungen durch elastische Energiespeicherung einzusparen.

Der Einsatz elastischer Strukturen im Hals bietet auch einen Erklärungsansatz dafür, warum Hunde gegenläufige Relativbewegungen der Kopf-Hals-Einheit erst bei höheren Schrittgeschwindigkeiten nutzen. Da diese, wie alle Vertebraten, höhere Geschwindigkeiten neben der Erhöhung der Schrittlänge auch durch eine höhere Schrittfrequenz erreichen (Gatesy & Biewener 1991, Fieler et al. 1998, Hoyt et al. 2000, Vanhooydonck et al. 2002, Biewener 2003, van der Sluijs et al. 2010), steigt mit der Geschwindigkeit auch die Oszillationsfrequenz der vertikalen Kopf-Hals-Schwingung. Es scheint plausibel, dass das relativ kürzere Nackenband der Hunde (siehe 2.2.3) eine verhältnismäßig hohe Eigenfrequenz aufweist, die erst im schnelleren Schritt erreicht wird. In langsameren Schrittfrequenzen könnte somit keine Nutzung der elastischen Energiespeicherung des Nackenbandes erfolgen, welche die Arbeit der Nackenmuskulatur erleichterte. In diesem Fall scheint sich auch die energetische Investition in Relativbewegung von Kopf und Hals für die Entlastung der Vorderbeine nicht zu lohnen.

5.5.5 Vertikalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit im zoologischen Vergleich

Die Nutzung von Vertikalschwingungen der Kopf-Hals-Einheit zur Kollisionsvermeidung ist unter vierfüßigen Laftieren recht verbreitet.

Die untersuchten Huftiere zeigen mehrheitlich vertikale Oszillationen von Kopf und Hals, die denen von Pferden in Qualität (Abb. 4-20) und Quantität (Abb. 4-22) ähnlich sind, wobei allein der Große Kudu hier eine Ausnahme darstellt. Die Mehrheit der Huftiere besitzt relativ lange Häuse, welche es ihnen erlauben auf gestreckten Beinen stehend zu grasen, und ein stark ausgeprägtes Nackenband. Das lange Pendel, welches Kopf und Hals somit bilden, besitzt demnach eine relativ niedrige Eigenschwingungsfrequenz, welche in den Bereich der Schrittfrequenzen fällt. Weshalb die Phasenverschiebungen bei Giraffen

und Impalas deutlich unterhalb des theoretischen Optimums von 25 % liegen und bei Kudus keine erkennbaren Phasenverschiebungen auftreten erscheint zunächst seltsam. Ebenfalls sind bei den Baktrischen Kamelen trotz starker Phasenverschiebung nur recht geringe Vertikalamplituden des Kraniums festzustellen, was die Effektivität der vorteilhaften Bewegungen einschränkt.

Katzen und vor allem Primaten haben vergleichsweise kurze Häuse, so dass ihre Schnauzen bei gestreckten Vorderbeinen den Boden nicht zu erreichen vermögen. Beiden Taxa fehlt zudem ein Nackenband (Swindler & Wood 1973, Nickel et al. 1992) und sie führen im Schritt generell vertikale Gleichbewegungen von Kopf und Thorax aus. Hyänen wiederum, als extrem langhalsige Raubtiere, nutzen antiphasische Relativbewegungen des Kopfes, obwohl auch sie, wie alle katzenartigen Raubtiere, kein Nackenband besitzen (Spoor & Badoux 1986, 1989). Dies scheint somit kein Ausschlusskriterium für die Anwendung von phasenverschobenen Vertikalschwingungen zu sein. Bei Mähnenwölfen mit der canidentypischen intermediären Länge der Halswirbelsäule zeigt sich interessanterweise die gleiche Geschwindigkeitsabhängigkeit der Kopfbewegungen wie bei den Haushunden. Inwiefern die Geschwindigkeiten auch bei anderen Taxa als den Caniden einen qualitativen Einfluss auf die kranialen Vertikalbewegungen haben, kann nicht genau bestimmt werden. Dennoch wurde bei allen Arten eine Bandbreite verschiedener Schrittfolgen untersucht, wobei eine derartig deutliche Varianz wie bei Haushunden und Mähnenwölfen kein zweites Mal auftrat.

Insgesamt ist festzuhalten, dass phasenverschobene Kopfbewegungen nicht nur von Hunden und Pferden, sondern einer Vielzahl an Lauftieren genutzt werden. Dabei hat nicht nur das Vorhandensein oder die Länge des Nackenbandes einen Einfluss auf die Kopfbewegungen, sondern noch entscheidender scheint die relative Länge des Halses und damit die effektive Länge des Kopf-Hals-Pendels zu sein (Abb. 5-29).

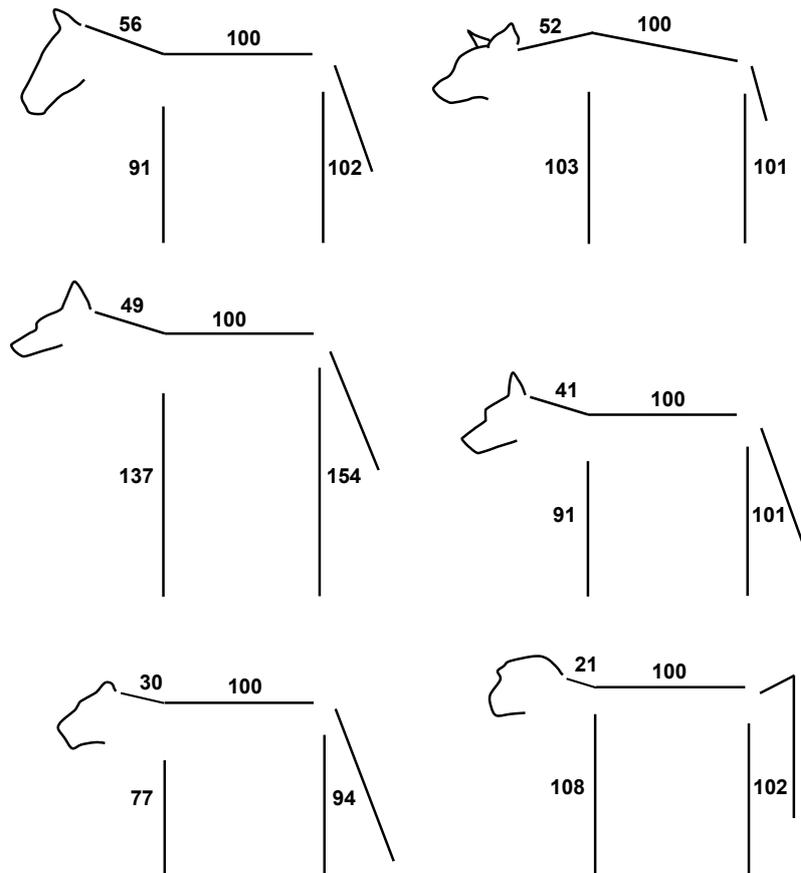


Abb. 5-29: Relative Körperproportionen verschiedener Säugetiere, die im Schritt über größere Geschwindigkeitsbereiche hinweg (oben, Pferd und Tüpfelhyäne), nur in höheren Geschwindigkeiten (mittig, Mähnenwolf und Wolf) und generell keine (unten, Löwe und Husarenaffe) antiphasischen Vertikalschwingungen von Kopf-Hals-Einheit und Thorax zeigen. Längenmaße in cm, Rumpfwirbelsäule auf 100 cm normiert. (nach Buchner et al. 1997, Spoor 1985, Hildebrand 1952, Schultz 1933).

5.6 Longitudinalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit

5.6.1 Longitudinalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit der Pferde

Zusätzlich zu den vertikalen Relativbewegungen zwischen dem Thorax und der Kopf-Hals-Einheit treten bei Pferden auch deutliche Phasenverschiebungen der Longitudinalgeschwindigkeiten und -beschleunigungen von Kraniaum und Thorax auf (Abb. 4-28 bis 4-31). Hierbei ist zu beachten, dass die horizontalen Bewegungen von Brustkorb und Becken beim Pferd fast komplett in Phase verlaufen (Abb. 4-9 und 4-11) und somit die Bewegungen des Thorax mit denen des ganzen Rumpfes gleichgesetzt werden können.

Theoretisch wäre der antiphassische Bewegungsrhythmus von Kopf und Rumpf auch in der Horizontalen geeignet, die thorakalen Geschwindigkeitsfluktuationen bei der Fortbewegung auszugleichen und den Kopf damit in einer konstanten Geschwindigkeit durch den Raum zu tragen. Aber auch hier sind die Relativbewegungen so stark, dass die Geschwindigkeitsschwankungen des Kopfes nicht ausgeglichen werden, sondern diejenigen des Rumpfes noch deutlich übertreffen (Abb. 4-28). Eine sensorische Stabilisierung ist hierdurch wiederum nicht gegeben, sondern im Gegenteil, die longitudinalen Bewegungen der Kopf-Hals-Einheit führen zur Destabilisierung der optischen und vestibulären Sinneswahrnehmungen des Pferdes. In dieser Hinsicht unterscheiden sich die Kopfbewegungen der Pferde fundamental von den longitudinalen Relativbewegungen des Kopfes vieler Vogelarten („head-bobbing“) (Dunlap & Mowrer 1930, Frost 1978, Davies & Green 1988, Troje & Frost 2000, Fujita 2003, Nyakatura & Andrada 2014). Bei diesen wird der Kopf in Phase mit den Geschwindigkeitsschwankungen des Rumpfes, aber mit höherer Amplitude relativ zu diesem vor- und zurück bewegt. Dabei wird der Kopf ruckartig vorgestoßen, um dann bewegungslos im Raum zu verharren während der Rumpf „aufholt“.

Auch der Kopf der Pferde zeigt zwar Phasen langsamerer Vorwärtsbewegung, die Amplitude der Geschwindigkeitsschwankungen liegt aber lediglich bei ca. 25 % der durchschnittlichen Fortbewegungsgeschwindigkeit, wodurch der Kopf niemals still steht. Die vorwärts und rückwärts gerichteten Beschleunigungen der relativ hohen Masse der Kopf-Hals-Einheit wirken wiederum erhebliche Kräfte auf den Rumpf der Tiere aus (Abb. 5-30). Während der Bipodalphase der Vorderbeine werden Kopf und Hals, in der am weitesten kaudal liegenden Position der Relativbewegung, vom Rumpf maximal in Lauf-richtung beschleunigt, wodurch eine entsprechend starke abbremsende Reaktionskraft auf die

Brustwirbelsäule des Pferdes ausgeübt wird. In der folgenden Monopodalphase der Vorderbeine werden Kopf und Hals, am vordersten Punkt der Relativbewegung, nach rückwärts beschleunigt (abgebremst) und üben somit eine entsprechend starke Zugkraft auf den Rumpf aus. Die Schwankungen der kinetischen Energie des Pferdekörpers werden durch die phasenverschobene Longitudinaloszillation zweier Körperteilmassen in ihrer Amplitude demnach insgesamt verringert. Hierdurch wird die kinetische Energie des gesamten Pferdekörpers während der Vorderbeinkollisionen vermindert und in den nicht-dissipativen Vorderbeinstandphasen erhöht.

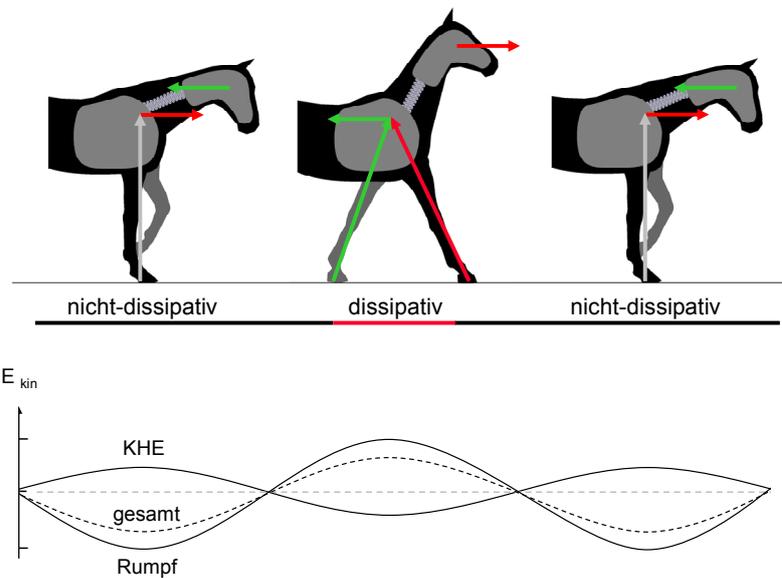


Abb. 5-30: Mechanische Auswirkungen einer antiphasischen Longitudinalschwingung der Kopf-Hals-Einheit relativ zum Rumpf. Grüne Pfeile = vorwärts gerichtete Beschleunigungen, rote Pfeile = rückwärts gerichtete Beschleunigungen, graue Pfeile = passiv tragende Beine, E_{kin} = schematischer Verlauf der kinetischen Energien der gegeneinander bewegten Körperteilmassen (Kopf-Hals-Einheit und Rumpf) und der kombinierten kinetischen Energie der gesamten Körpermasse (gesamt).

Anders als die vertikalen Bewegungen der Kopf-Hals-Einheit wirken sich deren Longitudinalbewegungen aber nicht allein auf die Vorderbeine aus, da die Masse zwar vornehmlich von den Vorderbeinen emporgestemmt, aber von allen vier Beinen in oder entgegen die Laufrichtung beschleunigt wird. Da das Abbremsen der Kopf-Hals-Einheit und infolge die Erhöhung der kinetischen Energie des Rumpfes in die hintere Bipodalphase (Abb. 4-29) fällt, sollte somit die Hinterbeinkollision mit dem Untergrund verstärkt werden, was den energetischen Nutzen der Kopfbewegungen infrage stellt. Bei einer Betrachtung der kinetischen Energie des Körperstamms, welche aus dem Zusammenspiel der Geschwindigkeiten von Kopf-Hals-Einheit und Rumpf resultiert (Abb. 5-31), zeigt sich jedoch, dass die Gesamtenergie des Körperstamms zu den Zeitpunkten der Hinterbein-

kollisionen zwar nicht vermindert, aber kaum bis gar nicht erhöht ist. Die longitudinalen Oszillationen von Körperteilmassen entgegen dem, durch die inversen Pendelbewegungen der Gliedmaßen vorgegebenen, Rhythmus der Schwankungen an kinetischer Energie, scheinen somit eine geeignete, und bisher völlig unbekannte, kinematische Möglichkeit zur Kollisionsminderung.

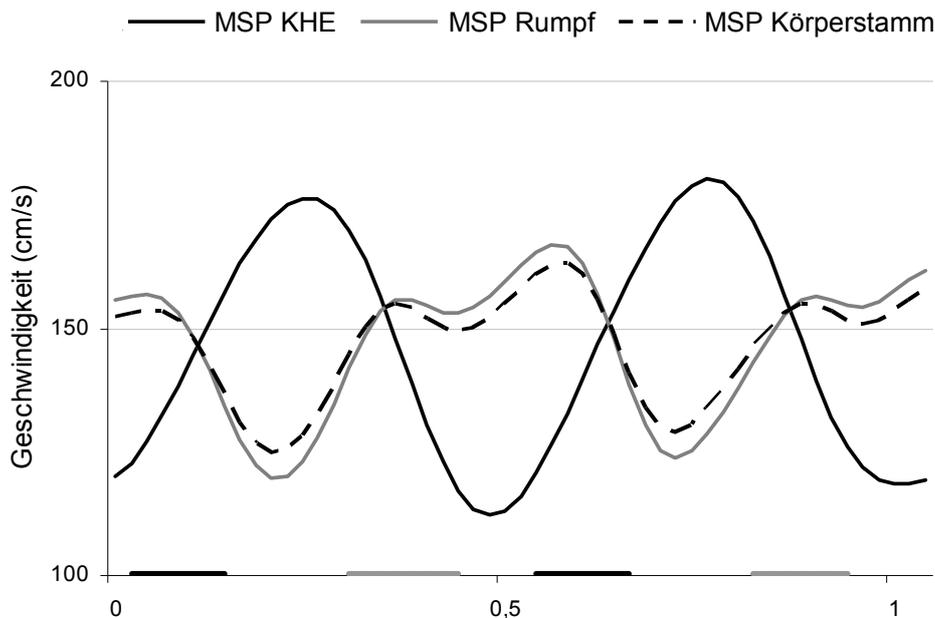


Abb. 5-31: Longitudinale Geschwindigkeit der Massenschwerpunkte (MSP) der Kopf-Hals-Einheit (KHE), des Rumpfs und des gesamten Körperstamms im Schritt eines Pferdes (Nicodemus). Schwarze Balken kennzeichnen eine bipodale Vorderbeinstandphase, graue Balken eine entsprechende Hinterbeinstandphase. (Berechnung wie unter 5.5.1.)

Leider wurde diese Relativbewegung bisher in kein Rechenmodell, ob nun dem eines Zwei- oder Vierfüßers, implementiert, so dass hierrüber weder eine qualitative Bestätigung, noch eine Quantifizierung dieses Effekts zur Verfügung stehen. Zur näherungsweise Berechnung des Beitrags zur Kollisionsreduktion für die Vorderbeine soll jedoch folgende Beispielrechnung dienen:

Bewegt sich z.B. der Rumpf eines 500 kg schweren Pferdes zum Zeitpunkt der Vorderbeinkollision mit 1,5 m/s vorwärts und die Kopf-Hals-Einheit bewegt sich aufgrund der relativen Rückwärtsbewegung nur mit 1,0 m/s in die gleiche Richtung (Abb. 4-28), so beträgt die kinetische Energie des gesamten Körpers (Bewegung der Extremitäten vernachlässigt) 531,25 J. Dieser Betrag liegt um 5,6 % unter der kinetischen Energie von 562,5 J, welche der gesamte Körperstamm des Pferdes ohne eine longitudinale Gegenbewegung von Kopf und Hals aufweisen würde, und führt zu einer entsprechend hohen Reduktion des kollisionsbedingten Energieverlusts.

5.6.2 Longitudinalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit der Hunde

In langsameren Geschwindigkeiten bewegen sich Kopf und Thorax bei den Hunden auf der Longitudinalachse in Phase und weisen ähnliche Amplituden auf. Relativbewegungen und die entsprechenden Kollisionsreduktionen finden daher nicht statt. Im Gegensatz zur vertikalen Phasenverschiebung der Kopfbewegungen besteht nur bei einem Individuum eine eindeutige Geschwindigkeitsabhängigkeit der longitudinalen Kopfbewegungen (Abb. 4-31 und 4-35). Bei diesem (Spike) werden im schnelleren Schritt annähernd antiphasische Bewegungen zwischen Kopf und Rumpf erreicht. Ein weiterer Hund (Luzi) zeigt zwar eine Zunahme der Phasenverschiebung, eine deutliche Nettobeschleunigung entgegen der Laufrichtung liegt aber während der Vorderbeinkollisionen nicht vor.

Die Nutzung longitudinaler Bewegungen der Kopf-Hals-Einheit scheint somit für Hunde möglich, stellt aber kein typisches kinematisches Charakteristikum dar, sondern wird eher vereinzelt angewendet.

5.6.3 Bewegungen der Kopf-Hals-Einheit im zoologischen Vergleich

Im größeren zoologischen Vergleich (Abb. 4-30, 4-32 und 4-36) zeigt sich, dass die longitudinalen Relativbewegungen bei den untersuchten Raubtieren und Affen generell nicht auftreten (mit Ausnahme weniger Hunde). Mit Ausnahme des Gnus führen jedoch alle untersuchten Ungulaten Longitudinalschwingungen des Kraniums aus, die zu antiphasischen Relativbewegungen der Kopf-Hals-Einheit und des Rumpfes führen. Damit ist diese Form der kinematischen Kollisionsreduktion bei Huftieren noch weiter verbreitet als die vertikalen Kopfbewegungen.

Die Mehrheit der Huftiere wendet somit beide Bewegungskomponenten – vertikal und longitudinal - an. Die wenigen Arten, bei denen die Ausgleichsbewegungen der Kopf-Hals-Einheit auf einer Achse ausbleiben (wie die Longitudinalbewegungen beim Gnu und die Vertikalbewegungen beim Kudu) oder nur eine geringe Amplitude aufweisen (wie die Vertikalbewegung beim Baktrischen Kamel), nutzen Kopfbewegungen auf der anderen Achse mit mindestens durchschnittlicher Intensität. Es liegt nahe, hier einen Zusammenhang zwischen der eher waagerechten oder vertikalen Ausrichtung dieser Huftierspezies zu vermuten (Abb. 5-32). Da die Sagittalbewegungen der Kopf-Hals-Einheit vornehmlich durch Flexionen der Halswirbelsäule an deren Ansatz ausgeführt werden, würde eine waagerechte Ausrichtung Longitudinalbewegungen erschweren und eine senkrechte Halshaltung ebenso Vertikalbewegungen.

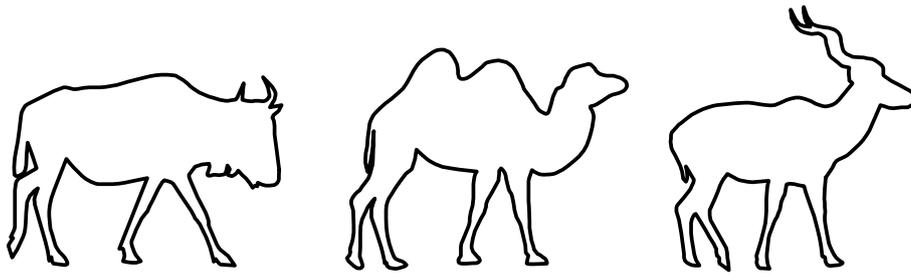


Abb. 5-32: Kopfhaltungen der Huftierspezies in der bipodalen Vorderbeinstandphase, welche ausschließlich vertikale Relativbewegungen (links, Gnu), vornehmlich longitudinale (mittig, Baktrisches Kamel) und ausschließlich longitudinale Relativbewegungen (rechts, Großer Kudu) zeigen.

Auch bei der longitudinalen Relativbewegung der Kopf-Hals-Einheit stellt sich die Frage, ob sie zumindest zu einem bedeutenden Anteil passiv aufrechterhalten werden kann? Bei entsprechender muskulärer Vorspannung des Langes Nackenbandes wäre eine elastische Energiespeicherung in der vorderen Einbeinstandphase (siehe Abb. 5-30) möglich. In der Bipodalstandphase der Vorderbeine wäre hingegen die Dehnung von elastischen Strukturen im ventralen Bereich zwischen Brustkorb und Hals vorteilhaft. Obwohl keine singuläre, spezialisierte Struktur im ventralen Halsbereich besteht, könnten verschiedenste lange Muskeln inklusive ihrer Sehnenanteile (z.B. *M. sternocephalicus*, *M. splenius*, *Mm. scaleni*, *M. sternomastoideus*, *M. sternomandibularis*) aufgrund der Dehnungskräfte bei einer lorditischen Halskrümmung Energie elastisch zwischenspeichern und anschließend einen Anteil davon wieder in einer kyphotischen Beschleunigung freisetzen. Das Beispiel der Hyänen (siehe 5.5.5) zeigt zudem, dass spezialisierte elastische Einzelstrukturen, wie das Lange Nackenband, anscheinend nicht zwingend erforderlich für den Einsatz von Relativbewegungen der Kopf-Hals-Einheit sind. Auch die longitudinalen Kopfbewegungen legen nahe, dass die funktionelle Pendellänge einen entscheidenderen Einfluss hat. Auch hier zeigen wiederum Taxa mit relativ kurzen Halswirbelsäulen, wie Feliden und Primaten, generell keine Gegenbewegungen der Kopf-Hals-Einheit, während dies bei Arten mit einer intermediären Halslänge, wie den Caniden, zumindest vereinzelt auftritt.

5.7 Fazit

In dieser Studie wurde die Anwendung verschiedener Relativbewegungen kinematisch und mathematisch analysiert, für welche ein kollisionsreduzierender Effekt auf die Fortbewegung im Schritt hypothetisiert wurde.

Anhand der kinematischen Analyse von 19 Arten von vierfüßigen Lauftieren konnten sämtliche im Vorfeld hypothetisierten Möglichkeiten der Relativbewegungen bestätigt werden, wobei ein großer Teil der Tiere sogar alle diese Bewegungen anwendet. Größeren vierfüßigen Säugetieren steht somit in der Gangart Schritt ein erstaunlich breites Spektrum an kinematischen Anpassungen zur Kollisionsreduktion zur Verfügung. Verschiedene Computersimulationen bestätigten die Wirksamkeit des energetischen Optimierungseffekts, welche durch verschiedene Relativbewegungen umgesetzt werden. Bei einer Kombination mehrerer Bewegungsformen in einer Qualität und Quantität, wie sie entsprechend den Messdaten bei Pferden auftreten, wurde eine Reduktion der metabolischen Energie für die Fortbewegung im Schritt von bis zu 26 % errechnet. Da im Computermodell nicht alle der beobachteten kinematischen Optimierungen implementiert werden konnten, ist eher von einem noch höheren energetischen Effekt bei verschiedenen Tieren auszugehen.

In Anlehnung an die Autoren, welche die Pionierarbeiten im Bereich der kollisionsreduzierenden Relativbewegungen leisteten (Kuo 2005, Rome et al. 2006), wurde in dieser Arbeit davon ausgegangen, dass zwei grundlegende Methoden zur Reduktion der kollisionsbedingten Energieverluste möglich sind. Während Kuo von einer Umverteilung der Gewichtsbelastung zwischen den Standphasen aufgrund der phasenverschobenen Relativbewegungen spricht, bezeichnen Rome und Mitarbeiter den Effekt als eine Reduktion der Schwerpunkt Bewegungen und damit der Energie- und Kraftfluktuationen.

Bei abschließender Betrachtung stellen sich Wirkweise und Effekt beider Methoden letztlich als identisch heraus, da phasenversetzte Vertikalschwingungen von Teilmassen stets anhand einer destruktiven Interferenz die Schwingung des Gesamtschwerpunkts vermindern. Da aufgrund der inversen Pendelbewegungen der Extremitäten die Gewichtskraft und die kinetische Energie getragenen Masse in den Bipodalphasen maximal und in den Monopodalphasen minimal sind, führt eine Schwingungsreduktion immer auch zu einer Umverteilung zwischen den Standphasen und umgekehrt.

Darüber hinaus müssen die Relativbewegungen nicht zwingend zwischen Anteilen der getragenen Körpermasse erfolgen, sondern auch phasenverschobene Positionsverände-

rungen zwischen der getragenen Körpermasse und den proximalen Extremitätengliedern haben eine schwingungsreduzierende Wirkung. Natürlich haben auch Extremitäten eine Masse, doch die Wirkung dieser Relativbewegungen ist davon unabhängig.

Alle Relativbewegungen bewirken letztendlich eine Entkopplung der Bewegungen des Körperschwerpunkts von den Bewegungen der proximalen Extremitätenglieder und damit eine Verminderung der unerwünschten Bewegungskomponenten (Vertikalbewegungen und Geschwindigkeitsschwankungen). Die diskontinuierlichen Bewegungen des Körperschwerpunkts werden somit zunehmend linearisiert und der gleichförmigen Bewegungsweise eines Rades angenähert.

Die in dieser Studie entdeckten kinematischen Anpassungen, mit denen vierfüßige Lauftiere diese vorteilhafte Entkopplung erzielen sind im Einzelnen: i) phasenverschobene Schreitbewegungen der beiden Beinpaare, welche eine Verminderung der vertikalen Auslenkung des Rumpfes und einen Kräfteaustausch zwischen Vorder- und Hinterhand bewirken; ii) frontale und horizontale Rotationsbewegungen der Extremitätengürtel; iii) vertikale und longitudinale Translokationsbewegungen der Schulterblätter und iv) vertikale und longitudinale Relativbewegungen der Kopf-Hals-Einheit.

Das Wissen um die kollisionsreduzierende Wirkung von Relativbewegungen konnte durch die kinematische Analyse der vierfüßigen Lauftiere entscheidend erweitert werden. Der kollisionsreduzierende Effekt der versetzten Beinbewegungen war bereits bekannt (Usherwood et al. 2007) und konnte in der vorliegenden Studie nicht nur bestätigt, sondern um die Wirkung der longitudinalen Kräfteübertragungen ergänzt werden. Becken- und Schulterbewegungen sind Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen (siehe 2.1.4 und 5.1.1.c), jedoch bisher nicht mit einer kollisionsreduzierenden Wirkung in Verbindung gebracht worden. Eine vertikale Relativbewegung von Körpermassenanteilen ist, unter den hier aufgezählten, die bislang einzig bekannte Form der kollisionsreduzierenden Bewegungen gewesen und wird zudem technisch genutzt (Kuo 2005, Rome et al. 2005, Rome et al. 2006). Hier konnte erstmals eine Anwendung dieser Methode bei der natürlichen Fortbewegung von Tieren nachgewiesen werden. Die Möglichkeit der Nutzung longitudinaler Relativbewegungen zum Ausgleich der energetischen Fluktuationen in gehenden Gangarten ist eine insgesamt neuartige Methode.

Kinematische Anpassungen zur Kollisionsreduktion bieten gegenüber anatomischen Anpassungen an eine energiesparende Fortbewegung den Vorteil, dass sie mit verschiedenartigen Körperbautypen anwendbar sind und somit auch weniger mit anderweitigen lokomotorischen und nicht-lokomotorischen Leistungen des Bewegungsapparates kon-

kurrieren. Die energetisch vorteilhaften Ausgleichsbewegungen können zudem vom Tier aktiv und flexibel an die jeweilige Fortbewegungssituation (Geschwindigkeit, Substratbeschaffenheit, Steigung etc.) angepasst werden.

Kinematische Anpassungen zur Kollisionsreduktion konnten als bestimmender Faktor vieler arttypischer Bewegungscharakteristika im Schritt von vierfüßigen Lauftieren identifiziert werden. Die entsprechenden sagittalen Relativbewegungen finden sich in lokomotionsbedingten Merkmalen wie: dem Viertaktrhythmus der Fußungen, der versetzten Auf- und Ab-Bewegung von Vorderhand und Hinterhand, der zyklischen Krümmung und Streckung des Rumpfes, den Bewegungen der Schulterblätter (welche vor allem bei schleichenden Raubtieren gut zu beobachten sind), den rhythmischen – vornehmlich vertikalen - Kopfbewegungen von Pferden und anderen Huftieren oder den typischen waagerechten Kopfbewegungen von Kamelen und verschiedenen Antilopen.

Obgleich die Kollisionsmechanik im letzten Jahrzehnt zunehmend in den Fokus der Fortbewegungswissenschaften gerückt ist, wurde die Rolle der Kollisionsreduktion in der natürlichen Fortbewegung dennoch stark unterschätzt. Dies liegt wahrscheinlich daran, dass sich die bisherigen Studien fast ausschließlich auf den menschlichen Gang konzentriert haben und damit die vielfältigen Möglichkeiten vierfüßiger Lauftiere zur Ausübung kollisionsreduzierender Bewegungen weitgehend unentdeckt blieben.

Pferde und Hunde haben sich in dieser Studie als sehr geeignete Modelltiere erwiesen, da bei diesen Arten alle hypothetisch möglichen Ausgleichsbewegungen beobachtet werden konnten. Die anatomische Unterschiedlichkeit dieser Spezies, z.B. in der Flexibilität und relativen Länge verschiedener Körperteile, hat wertvolle Erkenntnisse über den Einfluss des Körperbaus auf kinematische Eigenschaften, wie die Form der Vertikalbewegungen des Rumpfes und die Relativbewegungen der Kopf-Hals-Einheit, geliefert. In dieser Hinsicht erwies sich vor allem die „Zwischenstellung“ der Caniden in Bezug auf die Pendellänge der Kopf-Hals-Einheit als Glücksfall, welcher möglicherweise entscheidende Hinweise auf die morphologischen Bedingungen für einen lohnenden Einsatz der Ausgleichsbewegungen der Kopf-Hals-Einheit liefern konnte.

Da dies die erste Studie ist, die sich eingehender mit den kinematischen Anpassungen an die Kollisionsreduktion bei Vierfüßern befasst, konnte mit Sicherheit nur ein Teil dieser Bewegungen erfasst werden. Es ist davon auszugehen, dass vielfältige weitere Möglichkeiten existieren, welche insbesondere vierfüßige Lauftiere in gehenden Gangarten zur Reduktionen der Standbeinkollisionen nutzen. Insbesondere, da sich diese Studie auf

die Bewegungen in der Sagittalebene beschränkt, sollten weiterführende Untersuchungen die lateralen Bewegungen der Tiere mit einschließen.

Die mechanische Interpretation mancher Bewegungsabläufe gestaltete sich schwierig und ist weit entfernt von einem erschöpfenden Abschluss. Zudem wäre bei weiterführenden rechnerischen Überprüfungen durch Computersimulationen eine deutlichere Isolation der verschiedenen Ausgleichsbewegungen und ihrer Effekte wünschenswert. So drängt sich eine Überprüfung und grundlegende Quantifizierung der longitudinalen Relativbewegungen, die leider im Umfang dieser Studie nicht mehr geleistet werden konnten, geradezu auf.

5.8 Technische Anwendung der gewonnenen Erkenntnisse

Einige der neu entdeckten Entkopplungsbewegungen könnten zur Kollisionsreduktion in neuartigen technischen Geräten Anwendung finden. Hierzu sollen im Folgenden nur die grundlegenden Konzepte skizziert werden.

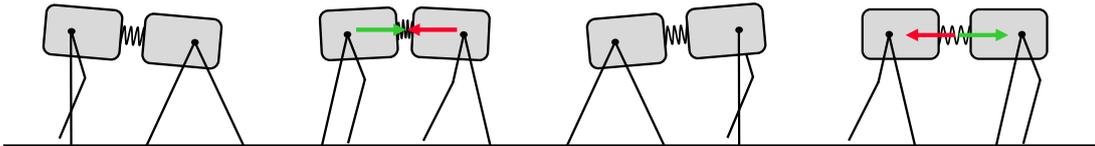


Abb. 5-33: Elastisches Rumpfgelenk bei einem vierbeinigen Laufroboter.

In einer vierbeinigen Laufmaschine (Abb. 5-33), welche sich mit phasenversetzten Beinbewegungen fortbewegt, könnte ein Gelenk die beiden Teilmassen, welche von den verschiedenen Beinpaaren getragen werden, elastisch miteinander verbinden. Hierrüber würden abwechselnde Zug- und Druckkräfte zwischen den beiden Teilmassen übertragen werden, welche die Fluktuationen an kinetischer Energie und somit die kollisionsbedingten Energieverluste verringern könnten.

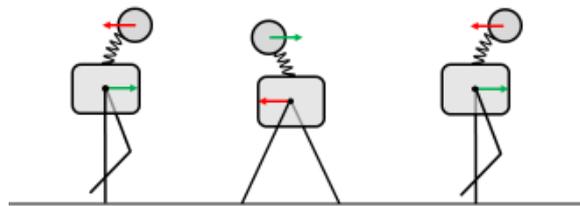


Abb. 5-34: Longitudinal schwingende Traglast bei mechanischen zweibeinigen Geher.

Die longitudinal bewegliche, elastische Anbringung einer Last an einem zwei- oder mehrbeinigen Träger (Abb. 5-34) könnte durch einen longitudinalen Kräfteaustausch, auf grundlegend ähnliche Weise wie das Rumpfgelenk, die kinetischen Energiefluktuationen reduzieren.

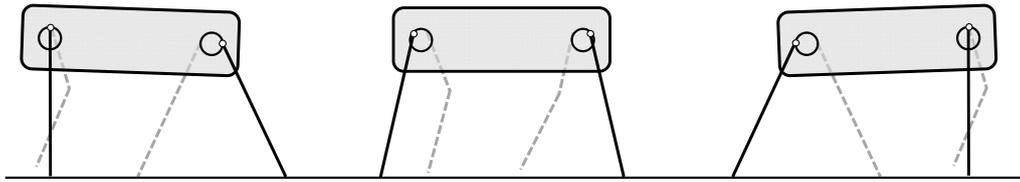


Abb. 5-35: Sagittal bewegliche Lastaufhängung bei einem vierbeinigen Laufroboter.

Entlang einer oder beider sagittaler Raumachsen bewegliche Verbindungen zwischen Traglast und tragenden Beinen (Abb. 5-35), welche jeweils entgegengesetzte Relativbewegungen zu den Absolutbewegungen der proximalen Beinglieder zulassen, könnten die Fluktuationen an kinetischer Energie und Gewichtskraft vermindern.

Die technischen Anwendungen könnten erheblich zur Steigerung der energetischen Effizienz von zwei- oder mehrbeinigen Laufmaschinen beitragen, wie z.B. dem HRP-4C (Kawada Industries) oder den militärischen Laufdrohnen der Firma *Boston Dynamics* (2013 von Google aufgekauft), welche von der Defense Advanced Research Projects Agency (DARPA) gefördert werden. Für die in longitudinaler Richtung federnd gelagerte Traglast wäre darüber hinaus auch eine Umsetzung in Tragevorrichtungen für einen lebendigen Träger denkbar.

6. Zusammenfassung

In einer Reihe von Studien wurde seit 2002 das Verständnis der Mechanik des Gehens revolutioniert. Seitdem sind die Kollisionen der Standbeine mit dem Substrat, welche beim Umlenken des Körperschwerpunkts von der bogenförmigen Bewegung über ein Standbein auf den nächsten Kreisbogen auftreten, als energetischer Hauptkostenfaktor erkannt. Durch die vertikale Bewegungskomponente des Körperschwerpunkts kommt es zu Fluktuationen zwischen potentieller und kinetischer Energie, welche die kollisionsbedingten Energieverluste verstärken. Technische Tragevorrichtungen können die Energiefluktuationen durch vertikale Relativbewegungen von getragenen Teilmassen reduzieren und damit die metabolischen Kosten für einen gehenden Träger. Darüber, ob vierfüßige Tiere ähnliche Ausgleichsbewegungen nutzen, ist bisher nur wenig bekannt.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Bewegungsabläufe verschiedener vierfüßiger Lauftiere in der Gangart, in welcher die größten Distanzen überwunden werden, auf eine mögliche kollisionsreduzierende Wirkung hin untersucht. Hierzu erfolgte eine videokinematographische Vermessung (*motion capturing*) des Achsenskeletts von 19 Säugetierarten während der Fortbewegung im Schritt. In Kooperation mit der TU-Berlin wurden Computermodelle von Vierfüßern entwickelt, um die aus der kinematischen Analyse entwickelten Hypothesen prüfen und quantifizieren zu können.

Es konnte eine Vielfalt von Relativbewegungen zwischen verschiedenen Körperteilmassen identifiziert werden, welche geeignet sind, die energetischen Fluktuationen und damit die kollisionsbedingten Energieverluste im Schritt der Vierfüßer zu reduzieren. Die Computersimulationen konnten die Wirksamkeit der Ausgleichsbewegungen bestätigen und errechneten bei kombinierter Anwendung eine Einsparung der Gesamtenergie von bis zu 26 %. Einige der vertikalen Relativbewegungen entsprechen denen, die auch in den technischen Tragehilfen Verwendung finden. Darüber hinaus nutzen die Tiere verschiedene Formen der longitudinalen Kraftübertragungen zwischen Körpermassen, welche in neuartigen Tragehilfen Energie einsparen und Gelenkbelastungen der Träger mindern könnten. Vierfüßern steht ein breites Spektrum an kinematischen Strategien zur Kollisionsreduktion zur Verfügung, wobei deren Anwendung durch den taxonspezifischen Körperbau der Tiere limitiert scheint. Die Kollisionsreduktion konnte als ein bestimmender Faktor der arttypischen Bewegungscharakteristika im Schritt der Säugetiere identifiziert werden, welche Merkmale erklärt wie z.B. den Rhythmus der Fußungen, die Form der Auf- und Abbewegungen des Rumpfes, die (bei Katzen so auffälligen) Bewegungen der Schulterblätter oder die rhythmische Kopfbewegungen der Pferde.

Abstract

Since 2002, a series of studies revolutionized the understanding of the mechanics of walking. Since then, the collisions between the stance legs and the substrate that occur when the body centre of mass is transferred from the pendular arc around one stance leg unto the next arc, are known to cause the main energetic costs. Fluctuations of weight force and kinetic energy, caused by the vertical movement of the body centre of mass, lead to high energy losses during the collisions.

Technical load carriage assisting devices are able to reduce the energy fluctuations by antiphase vertical movements of mass compartments and therefore, reduce the metabolic costs of locomotion for a walking carrier. Very little is known about quadruped animals using similar equalizing movements.

In this study, the movements of various quadrupedal cursorial mammals using the preferred long distance walking gait, are analysed with regard to their function of collision reduction. Therefore, the motion of the axial skeleton of 19 mammalian species were measured by video cinematography during locomotion in the walk. In cooperation with the TU-Berlin, computer models of quadrupeds were designed to test the hypotheses developed from the kinematic analysis and quantify the energetic effects.

A variety of relative movements between different body parts were identified that are capable of minimizing energy fluctuations and therefore collisional energy losses in the mammalian walking gait. The computer simulations confirmed the effectiveness of the equalizing movements, and computed a reduction in energetic effort of up to 26 % by the combined appliance of these movements. Some vertical movements resemble the ones of the technical carriage assisting devices. Furthermore, cursorial quadrupeds use longitudinal force transmission between body parts, which could be implemented in new assisting devices that also reduce energetic effort and lower joint strain for the carrier.

Quadrupeds have a large assortment of kinematic adaptations, in order to reduce collisional energy losses, whereas their application seems limited by taxon specific anatomy. The collision reductions could be identified as a factor that determines various kinematic features of the mammalian walking gait, including movements such as the footfall patterns, the vertical movement of the trunk, the motion of the scapulae (best known from cats), or the rhythmic head movements of horses.

7. Literatur

- Abbott BC, Bigland B & Ritchie JM (1952): The physiological cost of negative work. *J Physiol* 117:380-390
- Abrams M (1967): Mechanical behavior of tendon in-vitro. *Med Biol Eng* 5:433-443
- Adamczyk PG, Collins SH & Kuo AD (2006): The advantages of a rolling foot in human walking. *J Exp Biol* 209:3953-3963
- Alexander RM & Jayes AS (1978a): Vertical movements in walking and running. *J Zool Lond* 185:27-40
- Alexander RM & Jayes AS (1978b): Optimum walking techniques for idealized animals. *J Zool Lond* 186:61-81
- Alexander RM & Jayes AS (1983): A dynamic similarity hypothesis for the gaits of quadrupedal mammals. *J Zool Lond* 201:135-152
- Alexander RM (1967): *Functional design in fishes*. Hutchinson, London
- Alexander RM (1980): Optimum walking techniques for quadrupeds and bipeds. *J Zool Lond* 192:97-117
- Alexander RM (1988): *Elastic Mechanisms in Animal movement*. Cambridge University Press, Cambridge
- Alexander RM (1989): Optimization and gaits in the locomotion of vertebrates. *Physiol Rev* 69:1199-1227
- Alexander RM (1991): Energy-saving mechanisms in walking and running. *J Exp Biol* 160:55-69
- Alexander RM (1999): *Energy for Animal Life*. Oxford University Press, Oxford
- Alexander RM (2002): Energetics and optimization of human walking and running: the 2000 Raymond Pearl memorial lecture. *Am J Hum Biol* 14:641-8
- Alexander RM (2002): Tendon elasticity and muscle function. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 133:1001-11
- Alexander RM, Jayes AS, Maloiy GMO & Wathuta EM (1981): Allometry of the leg muscles of mammals. *J Zool* 194:539-552
- Amtmann E & Schmitt HP (1968): Über die Verteilung der Corticalisdichte im menschlichen Femurschaft und ihre Bedeutung für die Bestimmung der Knochenfestigkeit. *Z Anal Entwicklungsgeschichte* 127:25-41
- Andersen P & Saltin B (1985): Maximal perfusion of skeletal muscle in man. *J Physiol* 366:233-49
- Bennett MB & Taylor GC (1995): Scaling of elastic strain energy in kangaroos and the benefits of being big. *Nature* 378:56-59

- Bertram JEA & Hasaneini SJ (2013): Neglected losses and key costs: tracking the energetics of walking and running. *J Exp Biol* 216:933-938
- Bertram JEA (2005): Constrained optimization in human walking: cost minimization and gait plasticity. *J Exp Biol* 208:979-991
- Biewener A, Alexander RM & Heglund NC (1981): Elastic energy storage in the hopping of kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*). *J Zool* 195:369-383
- Biewener AA (1998): Muscle-tendon stresses and elastic energy storage during locomotion in the horse. *Comp Biochem Physiol* 120:73 -87
- Biewener AA (2003): *Animal Locomotion*. Oxford University Press, Oxford
- Biewener AA (2006): Patterns of mechanical energy change in tetrapod gait: Pendula, springs and work. *J Exp Zool* 305A:899-911
- Boczek-Funcke A, Kuhtz-Buschbeck JP & Illert M (1996): Kinematic analysis of the cat shoulder girdle during treadmill locomotion: an X-ray study. *Eur J Neurosci* 8:261-272 bone tissue. *J Biomech* 8:393-405
- Borelli JA (1680): *De Motu Animalium - Pars prima*. Springer-Verlag, Berlin
- Boy V & Duncan P (1979): Time-Budgets of Camargue Horses I. Developmental Changes in the Time-Budgets of Foals. *Behaviour* 71:187-202
- Boy V & Duncan P (1985): Time-Budgets of Camargue Horses III. Environmental Influences. *Behaviour* 92:188-208
- Boyd L, Carbonaro D & Houpt K (1988): The 24-hour time budget of Przewalski horses. *Appl Ani Behav* 21:5-17
- Bregman DJJ, van der Krogt MM, de Groot V, Harlaar J, Wisse, M & Collins SH (2011): The effect of ankle foot orthosis stiffness on the energy cost of walking: A simulation study. *Clin Biomech* 26:955-961
- Buchner HHF, Savelberg HHCM, Schamhardt HC & Barneveld A (1997): Inertial properties of Dutch Warmblood horses. *J Biomech* 30,6:653-658
- Carey TS & Crompton HW (2005): The metabolic costs of 'bent-hip, bent-knee' walking in humans. *J Hum Evol* 48,1:25-44
- Cavagna GA & Kaneko M (1977): Mechanical work and efficiency in level walking and running. *J Physiol* 268:467-481
- Cavagna GA & Margaria R (1966): Mechanics of walking. *J Appl Physiol* 21:271-278
- Cavagna GA, Heglund NC & Taylor CR (1977): Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *Am J Physiol* 233:243-261
- Cavagna GA, Saibene FP & Margaria R (1963): External work in walking. *J Appl Physiol* 18:1-9
- Cavagna GA, Thys H & Zamboni A (1976): The sources of external work in level walking and running. *J Physiol Lond* 262:639-657

- Cavagna GA, Willems PA, Legramandi MA & Heglund NC (2002): Pendular energy transduction within the step in human walking. *J Exp Biol* 205:3413-3422
- Cavagna,GA, Heglund NC & Taylor CR (1977): Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *Am J Physiol* 233:243-261
- Christian A (1995): Zur Biomechanik der Lokomotion vierfüßiger Reptilien (besonders der Squamata). *Courier Forsch.-Inst Senckenberg* 180:1-58.
- Clayton HM & Townsend HGG (1989): Kinematics of the cervical spine of the adult horse. *Equine vet J* 21,3:193-195
- Daan S & Belterman T (1968): Lateral bending during the locomotion of some lower tetrapods, I & II. *Proc k ned Akad Wet* 71:245–266
- Davies MNO & Green PR (1988): Head-bobbing during walking, running and flying: relative motion perception in the pigeon. *J Exp Biol* 138:71-91
- Day LM & Jayne BC (2007): Interspecific scaling of the morphology and posture of the limbs during the locomotion of cats (Felidae). *J Exp Biol* 210:642-654
- De Witt JK, Hagan RD & Cromwell RL (2008): The effect of increasing inertia upon vertical ground reaction forces and temporal kinematics during locomotion. *J Exp Biol* 211:1087-1092
- Demes B, Larson SG, Stern JT, Jungers WL, Biknevicius AR & Schmitt D. (1994): The kinetics of primate quadrupedalism - hindlimb drive reconsidered. *J Hum Evol* 26:353-374
- Deuel NR & Lawrence LM (1986): Gallop Velocity and Limb Contact Variables of Quarter Horses. *J Equ Vet Scien* 6:143-147
- Diedrich FJ & Warren WHJ (1998): The Dynamics of Gait Transitions: Effects of Grade and Load. *J Motor Behavior* 30:60-78
- Dimery NJ, Alexander RM & Deyst KA (1985): Mechanics of the ligamentum nuchae of some artiodactyls. *J Zool* 206,3:341-351
- Dimery NJ, Alexander RM & Ker RF (1986): Elastic extension of leg tendons in the locomotion of horses. *J Zool* 210:415-425
- Doets HC, Vergouw D, Veeger HEJ & Houdijk H (2009): Metabolic cost and mechanical work for the step-to-step transition in walking after successful total ankle arthroplasty. *Hum Mov Science* 28:786–797
- Donelan, JM, Kram R & Kuo AD (2002a): Mechanical work for step-to-step transitions is a major determinant of the metabolic cost of human walking. *J Exp Biol* 205:3717-3727
- Donelan, JM, Kram R & Kuo AD (2002b): Simultaneous positive and negative external mechanical work in human walking. *J Biomech* 35:117-124

- Dunbar DC (2004): Stabilization and mobility of the head and trunk in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) during treadmill walks and gallops. *J Exp Biol* 207:4427-4438
- Dunbar DC, Badam GL, Hallgrímsson B & Vieilledent S (2004): Stabilization and mobility of the head and trunk in wild monkeys during terrestrial and flat-surface walks and gallops. *J Exp Biol* 207:1027-1042
- Dunbar DC, Macpherson JM, Simmons RW & Zarcades A (2008): Stabilization and mobility of the head, neck and trunk in horses during overground locomotion: comparisons with humans and other primates. *J Exp Biol* 211:3889-3907
- Dunlap K & Mowrer OH (1930): Head movements and eye functions of birds. *J Comp Psychol* 11:99-113
- Dutto DJ, Hoyt DF, Cogger EA & Wickler SJ (2004): Ground reaction forces in horses trotting up an incline and on the level over a range of speeds. *J Exp Biol* 207:3507-3514
- Eaton TH (1944): Modifications of the shoulder girdle relates to reach and stride in mammals. *J Morphol* 75,1:167-171
- English AW (1978): Functional analysis of the shoulder girdle of cats during locomotion. *J Morphol* 156:279-292
- Faber MJ, Schamhardt H, van Weeren PR, Johnston C, Roepstorff L & Barneveld A (2000): Basic three-dimensional kinematics of the vertebral column of horses walking on a treadmill. *Am J Vet Res* 61:399-406
- Faber MJ, Schamhardt H, van Weeren PR, Johnston C, Roepstorff L & Barneveld A (2001a): Basic three-dimensional kinematics of the vertebral column of horses trotting on a treadmill. *Am J Vet Res* 62:757-764
- Faber MJ, Schamhardt H, van Weeren PR, Johnston C, Roepstorff L & Barneveld A (2001b): Three-dimensional kinematics of the equine spine during canter. *Equine Vet J Suppl* 33:145-149
- Falaturi PH (1998): Kenngrößen und Regeln der vierbeinigen Fortbewegung am Beispiel des Pferdes. Ed. Schürer
- Farley CT & Ko TC (1997): Mechanics of locomotion in lizards. *J Exp Biol* 200:2177-2188
- Farley CT & Taylor CR (1991): A mechanical trigger for the trot-gallop transition in horses. *Science* 253:306-308
- Fedak MA, Heglund NC & Taylor CR (1982): Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. II. Kinetic energy changes of the limbs and body as a function of speed and body size in birds and mammals. *J Exp Biol* 97:23-40
- Fieler CL & Jayne BC (1998): Effect of speed on the hindlimb kinematics of the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *J Exp Biol* 201:609

- Fischer M & Tillmann B (1991): Tendinous insertions in the human thyroid cartilage plate: macroscopic and histologic studies. *Anat Embryol* 183: 251-257
- Fischer MS & Blickhan R (2006): The Tri-Segmented Limbs of Therian Mammals: Kinematics, Dynamics, and Self-stabilization - A Review. *J Exp Zool* 305A:935-952
- Fischer MS (1994): Crouched posture and high fulcrum, a principle in the locomotion of small mammals: the example of the rock hyrax (*Procavia capensis*) (Mammalia: Hyracoidea). *J Hum Evol* 26:501-524
- Fischer MS (1998): Die Lokomotion von *Procavia capensis* (Mammalia: Hyracoidea): Zur Evolution des Bewegungssystems bei Säugetieren. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Verein Hamburg (NF)* 33:1-188
- Fischer MS, Schilling N, Schmidt M, Haarhaus D & Witte H (2002): Basic limb kinematics of small therian mammals. *J Exp Biol* 205:1315-38
- Font-Llagunes JM, Barjau A, Pàmies-Vilà R & Kövecses J (2012): Dynamic analysis of impact in swing-through crutch gait using impulsive and continuous contact models. *Multibody Syst Dyn* 28:257–282
- Font-Llagunes JM, Barjau A, Pàmies-Vilà R & Kövecses J (2012): Dynamic analysis of impact in swing-through crutch gait using impulsive and continuous contact models
- Frölich L & Biewener AA (1992): Kinematic and electromyographic analysis of the functional role of the body axis during terrestrial and aquatic locomotion in the salamander *Ambystoma tigrinum*. *J Exp Biol* 162:107-130
- Frost BJ (1978): The optokinetic basis of head-bobbing in the pigeon. *J Exp Biol* 74:187-195
- Fujita M (2003): Head bobbing and the body movement of little egrets (*Egretta garzetta*) during walking. *J Comp Physiol A* 189:59-63
- Galler S, Litzlbauer J, Kröss M & Grassberger H (2010): The highly efficient holding function of the mollusc 'catch' muscle is not based on decelerated myosin head cross-bridge cycles. *Proc Biol Sci* 277:803-8
- Gard SA & Childress DS (1997): Effect of pelvic list on the vertical displacement of the trunk during normal walking. *Gait and Posture* 5:233-238
- Gard SA & Childress DS (1999): The influence of stance phase knee flexion on the vertical displacement of the trunk during normal walking. *Am J Phys Med & Rehab* 80:26-32
- Garland T (1983): Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *The American Naturalist* 121,4:571-587
- Gatesy SM & Biewener AA (1991): Bipedal locomotion effects of speed size and limb posture in birds and humans. *J Zool Lond* 224:127-148

- Gellman KS & Bertram JEA (2002a): The equine nuchal ligament 1, structural and material properties. *Vet Comp Orthop Traumatol* 15:1-6
- Gellman KS & Bertram JEA (2002b): The equine nuchal ligament 2, passive dynamic energy exchange in locomotion. *Vet Comp Orthop Traumatol* 15:7-14
- Gordon AM, Huxley AF & Julian FJ (1966): The variation in isometric tension with sarcomere length in vertebrate muscle fibres. *J Physiol* 184:170-192
- Gordon K, Ferris D & Kuo AD (2003): Reducing vertical center of mass movement during human walking does not necessarily reduce metabolic cost. *Proceedings of the 27th Annual Meeting of the American Society of Biomechanics*
- Gordon KE, Ferris DP & Kuo AD (2009): Metabolic and mechanical energy costs of reducing vertical center of mass movement during gait. *Arch Phys Med & Rehab* 90:136-144
- Gray P (1997): *Die Lahmheiten des Pferdes*. Kosmos, Stuttgart
- Griffin TM & Kram R (2000): Penguin waddling is not wasteful. *Nature* 408:929
- Griffin TM, Main RP & Farley CT (2004): Biomechanics of quadrupedal walking: how do four-legged animals achieve inverted pendulum-like movements? *J Exp Biol* 207:3545-3558
- Gunn HM (1978): The proportions of muscle, bone and fat in two different types of dog. *Res Vet Sci* 24:277-282
- Gunn HM (1987): Muscle, bone and fat proportions and muscle distribution of Thoroughbreds and other Horses. *Equine Ex Phys* 2
- Halpert AP, Jenkins FA & Franks H (1987): Structure and scaling of the lumbar vertebrae in African bovids (Mammalia: Artiodactyla). *J Zool Lond* 211:239-258
- Hanna JB, Polk JD & Schmitt D (2006): Forelimb and hindlimb forces in walking and galloping primates. *Am J Phys Anthropol* 130:529-535
- Heglund NC, Cavagna GA & Taylor CR (1982): Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. III. Energy changes of the centre of mass as a function of speed and body size in birds and mammals. *J Exp Biol* 97:41-56
- Heinzeller T & Büsing CM (2001): *Histologie, Histopathologie und Zytologie für den Einstieg*. Thieme, Stuttgart
- Heymsfield SB, Gallagher D, Kotler DP, Wang Z, Allison DB & Heshka S (2002): Body-size dependence of resting energy expenditure can be attributed to nonenergetic homogeneity of fat-free mass. *Am J Physiol Endocrinol Metab* 282:132-138
- Heymsfield SB, Lohman TG, Wang Z & Going SB (2005): *Human Body Composition. Human Kinetics*

- Hildebrand M & Goslow GE (2004): Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere. Springer, Berlin
- Hildebrand M (1952): An analysis of body proportions in the Canidae. *Am J Anat* 90:217-56
- Hildebrand M (1961): Further studies on locomotion of the cheetah. *J Mamm* 42,1:84-91
- Hildebrand M (1965): Symmetrical gaits of horses. *Science* 150:701-708
- Hildebrand M (1966): Analysis of the symmetrical gaits of tetrapods. *Fol Biotheor* 6:9-22
- Hildebrand M (1968): Symmetrical gaits of dogs in relation to body build. *J Morph* 124:353-360
- Hildebrand M (1976): Analysis of tetrapod gaits: general considerations and symmetrical gaits. In: Herman RM, Grillner S, Stein PSG & Stuart DG (Hrsg.): *Neural Control of Locomotion*. 203-236, New York, Plenum
- Hildebrand M (1985): Walking and Running. In: Hildebrand M, Bramble DM, Liem KF & Wake (Hrsg.): *Functional Vertebrate Morphology*. 38-57, Harvard University Press
- Hill A (1938): The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Proc Roy Soc London B* 126:136-195
- Hirasaki E, Moore ST, Raphan T & Cohen B (1999): Effects of walking velocity on vertical head and body movements during locomotion. *Exp Brain Res* 127:117-130
- Hogan ES, Houpt KA & Sweeney K (1988): The effect of enclosure size on social interactions and daily activity patterns of the captive Asiatic wild horse (*Equus przewalskii*). *Appl Ani Behav Scien* 21:147-168
- Houdijk H, Pollmann E, Groenewold M, Wiggerts H & Polomski W (2009): The energy cost for the step-to-step transition in amputee walking. *Gait & Posture* 30:35-40
- Houpt KA & Houpt TR (1988): Social and illumination preferences of mares. *J Ani Scien* 66:2159-2164
- Hoyt DF & Taylor CR (1981): Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature* 292:239-240
- Hoyt DF, Wickler SJ & Cogger EA (2000): Time of contact and step length: the effect of limb length, running speed, load carrying and incline. *J Exp Biol* 203:221-227
- Huang TP & Kuo AD (2014): Mechanics and energetics of load carriage during human walking. *J Exp Biol* 217:605-613
- Hunter LC, Hendrix EC & Dean JC (2010): The cost of walking downhill: Is the preferred gait energetically optimal? *J Biomech* 43:1910-1915
-

- Hutchinson JR, Famini D, Lair R & Kram R (2003): Biomechanics: are fast-moving elephants really running? *Nature* 422:493-494
- Ijspeert AJ (2014): Biorobotics: Using robots to emulate and investigate agile locomotion. *Science* 346:196-203
- Iwamoto M & Tomita M (1966): On the movement order of four limbs while walking and the body weight distribution to fore and hind limbs while standing on all fours in monkeys. *Zinruigaku Zassi* 74:228-231
- Janura M, Dvorakova T, Peham C, Svoboda Z & Elfmark M (2010): The influence of walking speed on equine back motion in relation to hippotherapy. *Vet Med Aus* 97:87-91
- Jenkins FA & Camazine SM (1977): Hip structure and locomotion in ambulatory and cursorial carnivores. *J Zool Lond* 181:351-370
- Jenkins FA (1971): Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and other non-cursorial mammals. *J Zool Lond* 165:303-315
- Jenkins FA (1974): Tree shrew locomotion and the origins of primate arborealism. In: F Jenkins *Primate Locomotion*. 85-115. Academic Press, New York
- Jopp IP (2001): Morphologische und biomechanische Untersuchungen am Tendo calcaneus communis des Hundes. Dissertation med vet, München
- Kammer AE & Heinrich B (1978): Insect flight metabolism. *Adv Insect Physiol* 13:133-228
- Kenagy GJ & Hoyt DF (1989): Speed and time-energy budget for locomotion in golden-mantled ground squirrels. *Ecology* 1834-1839
- Kenntner G (1969): Gebräuche und Leistungsfähigkeit im Tragen von Lasten bei Bewohnern des südlichen Himalaya. *Z Morphol Anthropol* 61:125-169
- Kerrigan D, Riley P, Lelas J & Della Croce U (2001): Quantification of pelvic rotation as a determinant of gait. *Arch Phys Med & Rehab* 82:217-220
- Kiguchi K, Kusumoto Y, Watanabe K, Izumi K & Fukuda T (2002): Energy-Optimal Gait Analysis of Quadruped Robots. *Artificial Life and Robotics* 6:120-125
- Kimura T, Okada M & Ishida H (1979): Kinesiological characteristics of primate walking: Its significance in human walking. In: Morbeck ME, Preuschoft H, Gomberg N (Hrsg.) *Environment, Behavior and Morphology: Dynamic Interactions in Primates*. Gustav Fischer, New York 297-311
- Klinke R & Silbernagl S (2005): *Lehrbuch der Physiologie*. Thieme, Stuttgart
- Kram R & Taylor CR (1990): Energetics of running: a new perspective. *Nature* 346:265-267
- Kram R (1991): Carrying loads with springy poles. *J Appl Phys* 71:1119-1122

- Krüger W (1939): Über die Schwingungen der Wirbelsäule - insbesondere der Wirbelbrücke - des Pferdes, während der Bewegung. Berliner und Münchner Tierärztliche Wochenschrift 13:1-7
- Kummer B (1959): Biomechanik des Säugetierskeletts. de Gruyter, Berlin
- Kuo AD (2002): Energetics of actively powered locomotion using the simplest walking model. J Biomech Eng 124:113-120
- Kuo AD (2005): Harvesting energy by improving the economy of human walking. Science 309, 5741:1686-1687
- Kuo AD (2007): The six determinants of gait and the inverted pendulum analogy: A dynamic walking perspective. Hum Mov Sci 26:617-656
- Kuo AD, Donelan JM & Ruina A (2005): Energetic consequences of walking like an inverted pendulum: step-to-step transitions. Exerc Sport Sci Rev 33:88-97
- Larché WD (1962): Der Einfluß mechanischer und funktioneller Faktoren auf das Angehen des Hundes. Dissertation med vet, Giessen
- Laundré JW (2014): How large predators manage the cost of hunting. Science 346:33-34
- Lee DV & Biewener AA (2011): BigDog-Inspired Studies in the Locomotion of Goats and Dogs. Integr Comp Biol 51:190-202
- Lee DV, Bertram JEA & Todhunter RJ (1999): Acceleration and balance in trotting dogs. J Exp Biol 202:3565-3573
- Lee DV, Bertram JEA, Anttonen JT, Ros IG, Harris SL & Biewener AA (2011): A collisional perspective on quadrupedal gait dynamics. J R Soc 1-7
- Lee DV, Comanescu TN, Butcher MT & Bertram JEA (2013): A comparative collision-based analysis of human gait. Proc R Soc B 280:1-10
- Lilje KE & Fischer MS (2001): A kinematic study of a medium-sized mammal - the domestic goat. In: Blickhan R (Hrsg.): Motions systems 2001: collected short papers of the Innovationskolleg "Bewegungssysteme." Shaker Verlag, Aachen 122-126
- Lindstedt SL, LaStayo PC & Reich TE (2001): When Active Muscles Lengthen: Properties and Consequences of Eccentric Contractions. News Physiol Sci 16
- Lochner FK, Milne DW, Mills EJ & Groom JJ (1980): In vivo and in vitro measurement of tendon strain in the horse. Am j Vet Res 41:1929-1937
- Loscher DM & Niemitz C (2006): Vom Fisch zum Pferd. Wie konservativ eine Bewegung sein kann. In: C Niemitz (Hrsg.): Brennpunkte und Perspektiven der aktuellen Anthropologie. Mitteilungen der Berliner Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte. Beiheft 1:27-36

- Loscher DM (2002): Kinematische Funktionsanalyse der Wirbelsäulenbewegungen des Haushundes (*C. lupus familiaris*) in verschiedenen Gangarten. Diplomarbeit, Freie Universität Berlin
- Lüders K & Pohl RO (2009): Pohls Einführung in die Physik. Band 1: Mechanik, Akustik und Wärmelehre. Springer, Heidelberg
- Masani K, Kouzaki M, & Fukunaga T (2002): Variability of ground reaction forces during treadmill walking. *J Appl Physiol* 92:1885-1890
- Merkens HW, Schamhardt HC, Hartman WR & Kersjes AW (1985): Ground reaction force patterns of Dutch Warmblood horses at normal walk. *Equine vet J* 18:207-214
- Merkens HW, Schamhardt HC, van Osch GJ, Hartman W (1993): Ground reaction force patterns of Dutch warmbloods at the canter. *Am J Vet Res* 54:670-674
- Merkens, HW & Schamhardt HCC (1988): Evaluation of equine locomotion during different degrees of experimentally induced lameness 1: Lameness model and quantification of ground reaction force patterns of the limbs. *Equine Vet J* 6(Suppl.):99-106
- Meyer F (2010): Der Einfluss des Schrittrhythmus auf die Energetik der Fortbewegung von vierfüßigen Tieren. Diplomarbeit, Technische Universität Berlin
- Meyer L, Schmidt GD, Hoche D, Küblbeck J, Reichwald R, Schwarz O & Spitz C (2007): Basiswissen Schule - Physik Abitur. Duden, Berlin
- Minetti AE, Ardigo LP, Reinach E & Saibene F (1999): The relationship between mechanical work and energy expenditure of locomotion in horses. *J Exp Biol* 202:2329-2338
- Minns RJ, Soden PD & Jackson DJ (1973): The role of the fibrous components and ground substance in the mechanical properties of biological tissues: a preliminary investigation. *J Biomech* 6:153-165
- Mochon S & McMahon TA (1980): Ballistic walking. *J Biomech* 13:49-57
- Moro FL, Sprowitz A, Tuleu A, Vespignani M, Tsagarakis NG, Ijspeert AJ & Caldwell DC (2013): Horse-Like Walking, Trotting and Galloping derived from Kinematic Motion Primitives (kMPs) and their Application to Walk/Trot Transitions in a Compliant Quadruped Robot. *Biol Cybern* 107:309-20
- Myers MJ & Steudel K (1997): Morphological conservation of limb natural pendular period in the domestic dog (*Canis familiaris*): implications for locomotor energetics. *J Morphol* 234:183-196
- Nauwelaerts S & Clayton HM (2010): Changes in trunk shape and center of mass location in horses during walking. *Vet Med Aus* 97:81-86
- Nickel R, Schummerle A & Seiferle E (1992): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Bd 1: Bewegungsapparat. 6. Auflage. Parey, Berlin/Hamburg

- Nickel R, Schummerle A & Seiferle E (2004): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Bd 2: Eingeweide. 9. Auflage. Parey, Berlin/Hamburg
- Niemitz C (2002): Kinematics and ontogeny of locomotion in monkeys and human babies. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 83:383-400
- Nowak RM (1999): Walker's Mammals of the World. 6. Auflage. The Johns Hopkins University Press, Baltimore/London
- Nudds RL, Gardiner JG, Tickle PG & Codd JR (2010): Energetics and kinematics of walking in the barnacle goose (*Branta leucopsis*). *Comp Biochem Physiol* 156(3):318-324
- Nyakatura JA & Andrada E (2014): On vision in birds: coordination of head-bobbing and gait stabilises vertical head position in quail. *Front Zool* 11:27-37
- Nyakatura JA, Andrada E, Grimm N, Weise H & Fischer MS (2012): Kinematics and Center of Mass Mechanics During Terrestrial Locomotion in Northern Lapwings (*Vanellus vanellus*, Charadriiformes). *J Exp Zool* 317A:580-594
- Nyakatura JA & Fischer MS (2010): Functional morphology and three-dimensional kinematics of the thoraco-lumbar region of the spine of the two-toed sloth. *J Exp Biol* 213:4278-4290
- Nyakatura JA & Fischer MS (2010): Three-dimensional kinematic analysis of the pectoral girdle during upside-down locomotion of two-toed sloths (*Choloepus didactylus*, Linné 1758) *Frontiers in Zoology* 7:21-36
- Nyakatura JA & Heymann EW (2010): Effects of support size and orientation on symmetric gaits in free-ranging tamarins of Amazonian Peru: implications for the functional significance of primate gait sequence patterns. *J Human Evol* 58:242-251
- Oh K, Baek J & Park S (2012): Gait strategy changes with acceleration to accommodate the biomechanical constraint on push-off propulsion. *J Biomech* 45:2920-2926
- Ortega JD & Farley CT (2005): Minimizing center of mass vertical movement increases metabolic cost in walking. *J App Physiol* 99:2099-2107
- Park H & Park S (2013): Increase of Push-off Propulsion to Compensate Heel Strike Loss during Step-to-step Transition is Limited at Faster Gait Speeds. *Int J Prec Eng Man* 14:825-829
- Park JB (1979): *Biomaterials: An Introduction*. Plenum, New York
- Parsons KJ, Pfau T, Wilson AM (2008): High-speed gallop locomotion in the thoroughbred racehorse. I. The effect of incline on stride parameters. *J Exp Biol* 211:935-44
- Patrick SK, Noah JA & Yang JF (2009): Interlimb Coordination in Human Crawling Reveals Similarities in Development and Neural Control With Quadrupeds. *J Neurophysiol* 101:603-613

- Payne RC, Hutchinson JR, Robilliard JJ, Smith NC & Wilson AM (2005): Functional specialisation of pelvic limb anatomy in horses (*Equus caballus*). *J Anat* 206:557-574
- Payne RC, Veenman P & Wilson AM (2004): The role of the extrinsic thoracic limb muscles in equine locomotion. *J Anat* 205:479-490
- Pennycuik L (1975): Movements of the migratory wildebeest population in the Serengeti areas between 1960 and 1973. *East African Wildlife Journal* 13:65-87
- Peters A & Preuschoft H (1984): External biomechanics of leaping in *Tarsius* and its morphological and kinematic consequences. In: C Niemitz (Hrsg.): *Biology of tarsiers*. Stuttgart, Gustav Fischer
- Petersen W & Laprell H (2000): Insertion of autologous tendon grafts to the bone: a histological and immunohistochemical study of hamstring and patellar tendon grafts. *Knee Surg Sports Traumatol Arthrosc* 8:26-31
- Polk JD (2004): Influences of limb proportions and body size on locomotor kinematics in terrestrial primates and fossil hominins. *Hum Evol* 47:237-252
- Pollock CM & Shadwick RE (1994): Allometry of muscle, tendon, and elastic energy storage capacity in mammals. *Am J Physiol* 266:1022-1031
- Pozzo T, Berthoz A & Lefort L (1990): Head stabilization during various locomotor tasks in humans. I: Normal subjects. *Exp Brain Res* 82:97-106
- Preedy DF & Colborne GR (2001): A method to determine mechanical energy conservation and efficiency in equine gait: a preliminary study. *Equine Vet J Suppl* 33:94-98
- Preuschoft H & Fritz M (1977): Mechanische Beanspruchung im Bewegungsapparat von Springpferden. *Fortschr Zool* 24(2/3):75-98
- Preuschoft H & Christian A (1999): Statik und Dynamik bei Tetrapoden. In: U Gansloßer (Hrsg.): *Die unglaublichen Spitzenleistungen der Tiere*. Filander Verlag, Fürth
- Preuschoft H & Günther MM (1994): Biomechanics and body shape in primates compared with horses. *Z Morphol Anthropol* 80:149-165
- Preuschoft H, Hohn B, Scherf H, Schmidt M, Krause C & Witzel U (2010): Functional Analysis of the Primate Shoulder. *Int J Primatol* 31:301-320
- Preuschoft H, Witte H, Recknagel S, Lesch C & Wüthrich M (1999): Über die Wirkung gebräuchlicher Zäumungen auf das Pferd. *Dtsch tierärztl Wschr* 106:169-175
- Preuschoft H, Witte H, Christian A & Recknagel S (1994): Körpergestalt und Lokomotion bei großen Säugetieren. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 87.2:147-163

- Ralston HJ (1958): Energy-speed relation and optimal speed during level walking. *Eur J Appl Physiol*, 17:277–283
- Reilly SM & Delancy M (1997): Sprawling locomotion in the lizard *Sceloporus clarkii*: quantitative kinematics of a walking trot. *J Exp Biol* 200:753-765
- Reilly SM, McElroy EJ, Odum RA & Hornyak VA (2006): Tuataras and salamanders show that walking and running mechanics are ancient features of tetrapod locomotion. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273:1563-1568
- Renjewski D & Seyfarth A (2012): Robots in human biomechanics — a study on ankle push-off in walking. *Bioinspir Biomim* 7:1-12
- Rigby BJ, Hirai R, Spikes JD & Eyring H (1959): The mechanical properties of rat tail tendon. *J Gen Physiol* 43:265-283
- Ritter DA (1992): Lateral bending during lizard locomotion. *J Exp Biol* 173:1-10
- Ritter DA (1996): Axial muscle function during lizard locomotion. *J Exp Biol* 199:2499-2510
- Rome LC, Flynn L & Yoo TD (2006): Rubber bands reduce the cost of carrying loads. *Nature* 444(7122):1023-1024
- Rome LC, Flynn L, Goldman EM & Yoo TD (2005): Generating Electricity While Walking with Loads. *Science* 309(5741):1725-8
- Roos PJ (1964): Lateral bending in newt locomotion. *Proc Natl Akad Wetten C* 67:223-232
- Ruckstuhl KE & Neuhaus P (2001): Behavioral Synchrony in Ibex Groups: Effects of Age, Sex and Habitat. Cambridge
- Ruina A, Bertram JE & Srinivasan M (2005): A collisional model of the energetic cost of support work qualitatively explains leg sequencing in walking and galloping, pseudo-elastic leg behavior in running and the walk to-run transition. *J Theor Biol* 14:170-192
- Saunders J, Inman V & Eberhart H (1953): The major determinants in normal and pathological gait. *Am J Bone Joint Sur* 35:543-558
- Scantlebury DM, Mills MGL, Wilson RP, Wilson JW, Mills MEJ, Durant SM, Bennett NC, Bradford P, Marks NJ & Speakman JR (2014): Flexible energetics of cheetah hunting strategies provide resistance against kleptoparasitism. *Science* 346:79-81
- Schilling N & Fischer MS (1999): Kinematic analysis of treadmill locomotion of tree shrews, *Tupaia glis* (Scandentia: Tupaiidae). *Int J Mamm Biol* 64:129-153
- Schmidt M & Fischer MS (2000): Cineradiographic Study of Forelimb Movements During Quadrupedal Walking in the Brown Lemur (*Eulemur fulvus*, Primates: Lemuridae). *Am J Phys Anthr* 111:245-262

- Schmidt M (2005): Quadrupedal Locomotion in Squirrel Monkeys (Cebidae: *Saimiri sciureus*): A Cineradiographic Study of Limb Kinematics and Related Substrate Reaction Forces. *Am. J. Phys. Anthropol.* 128:359-370
- Schmidt M (2008): Forelimb proportions and kinematics: how are small primates different from other small mammals? *J Exp Biol* 211:3775-3789
- Schultz AH (1933): Die Körperproportionen der erwachsenen catarrhinen Primaten, mit spezieller Berücksichtigung der Menschenaffen. *Anthropol Anz*, 10:154-185
- Segal AD, Zelik KE, Klute GK, Morgenroth DC, Hahn, ME, Orendurff MF, Adamczyk PG, Collins SH, Kuo AD & Czerniecki JM (2012): The effects of a controlled energy storage and return prototype prosthetic foot on transtibial amputee ambulation. *Hum Mov Sci* 31:918–931
- Shapiro LJ, Demes B & Cooper J (2001): Lateral bending of the lumbar spine during quadrupedalism in strepsirhines. *J Hum Evol* 40:231-259
- Slijper EJ (1946): Comparative biological-anatomical investigation on the vertebral column and spinal musculature of mammals. *Verh Konigl Acad Van Wetenschappen afd Naturkunde* 47:1-128
- Smith JM & Savage RJG (1956): Some locomotory adaptations in mammals. *Zool J Linn Soc* 42:603-622
- Soo HC & Donelan JM (2012): Coordination of push-off and collision determine the mechanical work of step-to-step transitions when isolated from human walking. *Gait & Posture* 35:292–297
- Sousa ASP, Santos R, Oliveira FPM, Carvalho P & Tavares JMRS (2012): Analysis of ground reaction force and electromyographic activity of the gastrocnemius muscle during double support. *J Eng Med* 226:397–405
- Spoor CF (1985): Body Proportions in Hyaenidae. *Anat Anz Jena* 160:215-220
- Srinivasan M & Ruina A (2006): Computer optimization of a minimal biped model discovers walking and running. *Nature* 439:72-75
- Stafilidis S, Karamanidis K, Morey-Klapsing G, DeMonte G, Brüggemann GP & Arampatzis A (2005): Strain and elongation of the vastus lateralis aponeurosis and tendon in vivo during maximal isometric contraction. *Europ J Appl Physiol.* 94:317-322
- Stashak TS (1989): *Adams Lahmheit bei Pferden*. Verlag M& H Schaper, Hannover
- Stein BR & Casinos A (1997): What is a cursorial mammal? *J Zool Lond* 242:185-192
- Syczewska M, Oberg T & Karlsson D (1999): Segmental movements of the spine during treadmill walking with normal speed. *Clin Biomech* 14:384-388
- Thorstensson A & Roberthson H (1987): Adaptations to changing speed in human locomotion: speed of transition between walking and running. *Acta Physiol Scand*, 131:211-4
-

- Tomita M (1967): A study on the movement pattern of four limbs in walking, (1). Observation and discussion on the two types of the movement order of four limbs seen in mammals while walking. *J Anthropol Soc Nippon* 75:126-146
- Townsend, HGG & Leach DH (1984): Relationship between intervertebral joint morphology and mobility in the equine thoracolumbar spine. *Equine Vet J* 16:461-465
- Troje NF & Frost BJ (2000): Head-bobbing in pigeons: How stable is the hold phase? *J Exp Biol* 203:935-940
- Tulloch NM (1964): The carcass compositions of sheep, cattle and pigs as function of body weight. In: *Carcase Composition and Appraisal of Meat Animals*. DE Tribe (Hrsg.) CSIRO, East Melbourne 5:1-30
- Umberger BR (2010): Stance and swing phase costs in human walking. *J R Soc Interface* 7:1329–1340
- Umberger BR (2010): Stance and swing phase costs in human walking. *J R Soc Interface* 7:1329–1340
- Usherwood JR (2010): Inverted pendular running: a novel gait predicted by computer optimization is found between walk and run in birds. *Biol Lett* 6:765–768
- Usherwood JR, Channon AJ, Myatt JP, Rankin JW & Hubel TY (2012): The human foot and heel–sole–toe walking strategy: a mechanism enabling an inverted pendular gait with low isometric muscle force? *J R Soc Interface* 9:2396–2402
- Usherwood JR, Szymanek KL & Daley MA (2008): Compass gait mechanics account for top walking speeds in ducks and humans. *J Exp Biol* 211:3744-3749
- Usherwood JR, Williams SB & Wilson AM (2007): Mechanics of dog walking compared with a passive, stiff-limbed, 4-bar linkage model, and their collisional implications. *J Exp Biol* 210:533-540
- van den Bogert AJ, Schamhardt HC & Crowe A (1989): Simulation of quadrupedal locomotion using a rigid body model. *J Biomech* 22:33-41
- van der Sluijs L, Gerken M & Preuschoft H (2010): Comparative analysis of walking gaits in South American camelids. *J Zool* 282:291-299(9)
- Vanhooydonck B, van Damme R & Aerts P (2002): Variation in speed, gait characteristics and microhabitat use in lacertid lizards. *J Exp Biol* 205:1037-46
- Verstappen M, Aerts P & van Damme R (2000): Terrestrial locomotion in the black-billed magpie: Kinematic analysis of walking, running and out-of-phase hopping. *J Exp Biol* 203:2159-2170
- Vogel S (2003): *Comparative Biomechanics: life's physical world*. Princeton University Press.

- von Engelhardt W & Breves G (2005): Physiologie der Haustiere 2. Enke Verlag, Stuttgart.
- Wainwright SA, Biggs WD, Curry JD & Gosline JM (1982): Mechanical Design in Organisms. Princeton University Press, Princeton
- Wallace IJ & Demes BJ Hum Evol. (2008): Symmetrical gaits of *Cebus apella*: implications for the functional significance of diagonal sequence gait in primates. 54:783-94
- Wang JHC (2006): Mechanobiology of tendon. J Biomech 39:1563-1582
- Whitehead PF & Larson SG (1994): Shoulder motion during quadrupedal walking in *Cercopithecus aethiops*: integration of cineradiographic and electromyographic data. J Hum Evol 26:525-544
- Wickler SJ, Hoyt DF, Cogger EA & Myers G (2003): The energetics of the trot-gallop transition. J Exp Biol 206:1557-1564
- Willey JS, Biknevicius AR, Reilly SM & Earls KD (2004): The tale of the tail: limb function and locomotor mechanics in *Alligator mississippiensis*. J Exp Biol 207: 553-563
- Williams TM, Wolfe L, Davis T, Kendall T, Richter B, Wang Y, Bryce C, Elkaim GH & Wilmers CC (2014): Instantaneous energetics of puma kills reveal advantage of felid sneak attacks. Science 346:81-85
- Witte H, Knill K & Wilson AM: Determination of peak vertical ground reaction force from duty factor in the horse (*Equus caballus*). J Exp Biol 207:3639-3648
- Witte H, Lesch C, Preuschoft H & Loitsch C (1995a): Die Gangarten der Pferde: Sind Schwingungsmechanismen entscheidend? Teil I: Pendelschwingungen der Beine bestimmen den Schritt. Pferdeheilkunde 11:199-206
- Witte H, Lesch C, Preuschoft H & Loitsch C (1995b): Die Gangarten der Pferde: Sind Schwingungsmechanismen entscheidend? Teil II: Federschwingungen bestimmen den Trab und Galopp. Pferdeheilkunde 11:265-272
- Witte H, Preuschoft H & Recknagel S (1991): Human body proportions explained on the basis of biomechanical principles. Z Morph Anthropol 78:407-423
- Yeom J & Park S (2011): A gravitational impulse model predicts collision impulse and mechanical work during a step-to-step transition. J Biomech 44:59-67
- Young JW, Patel BA & Stevens NJ (2007): Body mass distribution and gait mechanics in fat-tailed dwarf lemurs (*Cheirogaleus medius*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*). J Hum Evol 53:26-40
- Zelik KE & Kuo AD (2010): Human walking isn't all hard work: evidence of soft tissue contributions to energy dissipation and return. J Exp Biol 213:4257-4264
- Zelik KE, Collins SH, Adamczyk PG, Segal AD, Klute GK, Morgenroth DC, Hahn ME, Orendurff MS, Czerniecki JM & Kuo AD (2011): Systematic Variation of

Prosthetic Foot Spring Affects Center-of-Mass Mechanics and Metabolic Cost During Walking. *Trans Neur Sys Rehab Eng* 19:411-419