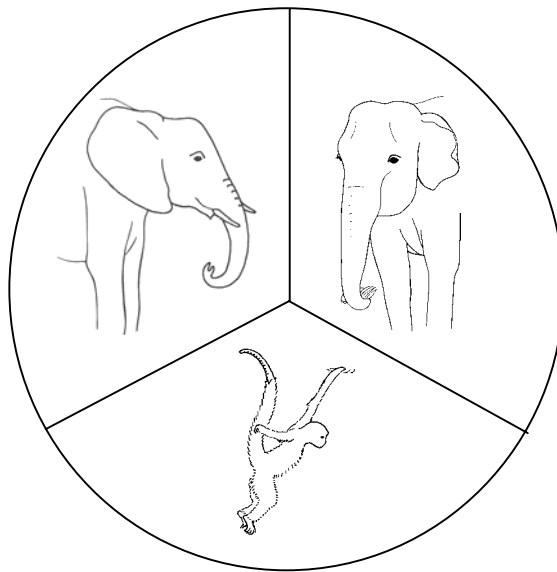


# Organisationsprinzipien zielgerichteter Bewegungen flexibler Greiforgane

Kinematik des Rüssels von *Loxodonta africana* und des  
Greifschwanzes von *Ateles geoffroyi* sowie  
Seitenpräferenzen des Rüssels von *Elephas maximus*



im Fachbereich Biologie, Chemie, Pharmazie der Freien Universität Berlin  
eingereichte Dissertation

Vorgelegt von Dipl.-Biologin

**Franziska Martin**

2003

1. Gutachter: Prof. Dr. Carsten Niemitz
2. Gutachter: Prof. Dr. Holger Preuschoft

Datum der Disputation: 20.02.2004

When a stream comes to some stones in its path, it doesn't struggle to remove them,  
or fight against them, or think about them... it simply goes around them.

And when it does, it sings.

Water responds to what's there with effortless action.

Laotse

---

# INHALT

## GRUNDLAGEN

<b>1</b>	<b>Definition und Klassifizierung von Greiforganen</b>	2
1.1	Anatomische Klassifizierung von Greiforganen	3
1.2	Funktionelle Klassifizierung von Greiforganen	3
1.3	Organisatorische Klassifizierung von Greiforganen	4
<b>2</b>	<b>Planung und Koordination zielgerichteter Bewegungen</b>	5
2.1	Modelle der Zielmotorik	5
2.2	Herausforderung an die Zielmotorik flexibler Greiforgane	6
2.3	Hypothese I: Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden	7
2.4	Hypothese II: Seitenpräferenzen	7
2.5	Rüssel und Greifschwanz als Modell	8
<b>3</b>	<b>Konzept dieser Arbeit</b>	8

## Teil I      **Kinematik des Rüssels von Afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana*)**

### 1 Einleitung

<b>1.1</b>	<b>Systematik und phylogenetische Stellung der <i>Proboscidea</i></b>	9
<b>1.2</b>	<b>Evolution des Greiforgans Rüssel</b>	10
<b>1.3</b>	<b>Multifunktionalität des Rüssels</b>	13
<b>1.4</b>	<b>Anatomie des Rüssels</b>	13
1.4.1	Muskulatur	14
1.4.2	Innervation und kortikale Repräsentation	16
<b>1.5</b>	<b>Nahrungsphysiologie der Elefanten</b>	17
1.5.1	Nahrungsbedarf Afrikanischer Elefanten	18
1.5.2	Nahrungsbedarf Asiatischer Elefanten	19
<b>1.6</b>	<b>Funktion des Rüssels bei der Nahrungsaufnahme</b>	19
1.6.1	Fresszyklus bei der Nahrungsaufnahme	20
1.6.2	Notwendigkeit einer effizienten Motorik	21

<b>1.7 Modelle der Planung und Koordination zielgerichteter Handbewegungen bei Primaten</b>	22
1.7.1 Die „equilibrium point hypothesis“	23
1.7.2 Vektormodelle	24
1.7.3 Optimierungsprinzipien	24
<b>1.8 Herausforderung an die Bewegungsorganisation</b>	25
1.8.1 Hypothese I: Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden	25
1.8.2 Fragestellungen	26
<b>2 Methoden</b>	
2.1 Versuchstiere	29
2.2 Versuchsaufbau und Videoaufnahme	30
2.3 Konfiguration des <i>Peak5 Motion Analysis Systems</i> und Datenaufnahme	31
2.3.1 Definition der Markierungen	32
2.3.2 Definition von Ereignissen im Bewegungsablauf	33
2.3.3 Auswahl des Videomaterials	33
2.3.4 Digitalisierung	33
2.3.5 Bearbeitung der Rohdaten	34
2.3.6 Kalkulation der Datensätze	34
2.3.7 Datenbasis	34
2.4 Definition von Bewegungskategorien	34
2.5 Datenauswertung	35
2.5.1 Bewegungen des Rüssels	35
2.5.1.1 Qualitative Beschreibung der Rüsselbewegungen während eines Fresszyklus'	35
2.5.1.2 Bewegungen des proximalen Rüsselabschnitts	35
2.5.1.3 Kopfbewegungen	37
2.5.2 Bewegungsbahnen des dorsalen Rüsselfingers	37
2.5.2.1 Die funktionelle Rüssellänge als physikalische Einflussgröße	37
2.5.2.2 Trajektorien des dorsalen Rüsselfingers	38
2.5.2.3 Eigenschaften der Bewegungsbahnen des dorsalen Rüsselfingers	38
2.5.2.4 Tatsächliche Bewegungsbahnen des dorsalen Rüsselfingers beim Reichen und Zurückführen	39
2.5.2.5 Amplituden der tatsächlichen Bewegungsbahnen	41
2.5.2.6 Flächen zwischen tatsächlicher und direkter Bewegungsbahn	43
2.5.2.7 Anpassungen der tatsächlichen Bewegungsbahnen an verschiedene Positionen der Objekte	44

2.5.3	Dauer der Bewegungen _____	45
2.5.3.1	Dauer der Bewegungskategorien _____	45
2.5.3.2	Zeitliche Strukturierung von Reichen und Zurückführen _____	45
2.5.4	Geschwindigkeiten des dorsalen Rüsselfingers _____	45
2.5.4.1	Geschwindigkeitsprofile des dorsalen Rüsselfingers _____	45
2.5.4.2	Maximalgeschwindigkeiten _____	46
2.5.4.3	Integrale der Geschwindigkeitsprofile _____	46
2.5.4.4	Fallgeschwindigkeiten des Rüsselfingers beim Reichen _____	47
2.5.5	Beschleunigungen und Verzögerungen des dorsalen Rüsselfingers _____	48
2.5.5.1	Beschleunigungsprofile des Rüsselfingers _____	48
2.5.5.2	Maximale Beschleunigungen und Verzögerungen _____	48
2.5.6	Die Apertur der Rüsselhand beim Reichen _____	49
2.5.6.1	Profil der Apertur _____	49
2.5.6.2	Maximale Apertur _____	49
2.5.6.3	Zusammenhang zwischen Apertur und Geschwindigkeit _____	50
2.5.7	Approximative Berechnung der Kräfte _____	50
<b>2.6</b>	<b>Statistische Verfahren _____</b>	<b>52</b>

### 3 Ergebnisse

<b>3.1</b>	<b>Bewegungen des Rüssels _____</b>	<b>53</b>
3.1.1	Qualitative Beschreibung der Rüsselbewegungen während eines Fresszyklus' _____	53
3.1.2	Bewegungen des proximalen Rüsselabschnitts _____	55
3.1.2.1	Beweglichkeit der Rüsselfalten _____	55
3.1.2.2	Vertikal und horizontal gerichtete Bewegungen der Rüsselfalten _____	56
3.1.3	Kopfbewegungen _____	58
3.1.3.1	Ausmaß der Kopfbewegungen _____	58
3.1.3.2	Zeitpunkt der Kopfbewegungen _____	58
<b>3.2</b>	<b>Bewegungsbahnen des dorsalen Rüsselfingers _____</b>	<b>59</b>
3.2.1	Die funktionelle Rüssellänge als physikalische Einflussgröße _____	59
3.2.2	Trajektorien des dorsalen Rüsselfingers _____	60
3.2.3	Eigenschaften der Bewegungsbahnen des dorsalen Rüsselfingers _____	62
3.2.3.1	Länge der Bewegungsbahnen _____	62
3.2.3.2	Krümmung der Bewegungsbahnen _____	65
3.2.4	Tatsächliche Bewegungsbahnen des dorsalen Rüsselfingers beim Reichen und Zurückführen _____	66

3.2.5	Amplituden der tatsächlichen Bewegungsbahnen _____	67
3.2.5.1	Länge der Amplitude _____	67
3.2.5.2	Erreichen der Amplitude _____	69
3.2.5.3	Präferenzen der Abweichungen in der Sagittalebene _____	72
3.2.5.4	Präferenzen der Abweichungen in der Frontalebene _____	73
3.2.6	Flächen zwischen tatsächlicher und direkter Bewegungsbahn _____	73
3.2.6.1	Flächen der Abweichungen in der Sagittal- und Frontalebene _____	76
3.2.7	Einfluss der funktionellen Rüssellänge auf die Bewegungsbahnen des Rüsselfingers (Zusammenfassung) _____	77
3.2.8	Anpassungen der Bewegungsbahnen an verschiedene Objektpositionen beim Reichen _____	78
<b>3.3</b>	<b>Dauer der Rüsselbewegungen</b> _____	<b>80</b>
3.3.1	Dauer der Bewegungskategorien _____	80
3.3.2	Zeitliche Struktur von Reichen und Zurückführen _____	81
<b>3.4</b>	<b>Geschwindigkeiten des dorsalen Rüsselfingers</b> _____	<b>82</b>
3.4.1	Geschwindigkeitsprofile des dorsalen Rüsselfingers _____	82
3.4.2	Maximalgeschwindigkeiten _____	84
3.4.2.1	Beträge der Maximalgeschwindigkeiten _____	84
3.4.2.2	Erreichen der Maximalgeschwindigkeiten _____	84
3.4.3	Integrale der Geschwindigkeitsprofile _____	86
3.4.4	Fallgeschwindigkeiten des Rüsselfingers beim Reichen _____	86
3.4.4.1	Vergleich der Fall- mit der gemessenen Geschwindigkeit _____	87
3.4.4.2	Lokalisierung der Fallgeschwindigkeitsüberschreitung _____	88
3.4.5	Einfluss der funktionellen Rüssellänge auf die Geschwindigkeiten (Zusammenfassung) _____	88
<b>3.5</b>	<b>Beschleunigungen und Verzögerungen des Rüsselfingers</b> _____	<b>90</b>
3.5.1	Beschleunigungsprofile des Rüsselfingers _____	90
3.5.2	Maximale Beschleunigungen und Verzögerungen _____	91
3.5.2.1	Beträge der maximalen Beschleunigungen und Verzögerungen _____	91
3.5.2.2	Erreichen der maximalen Beschleunigungen und Verzögerungen _____	91
3.5.3	Einfluss der funktionellen Rüssellänge auf die Beschleunigungen und Verzögerungen (Zusammenfassung) _____	94
<b>3.6</b>	<b>Die Apertur der Rüsselhand beim Reichen</b> _____	<b>95</b>
3.6.1	Profil der Apertur _____	95
3.6.2	Maximale Apertur _____	95
3.6.2.1	Betrag der maximalen Apertur _____	95
3.6.2.2	Erreichen der maximalen Apertur _____	96

3.6.3 Zusammenhang zwischen Apertur und Geschwindigkeit	96
<b>3.7 Approximative Berechnung der Kräfte</b>	<b>97</b>

## 4 Diskussion

<b>4.1 Bewegungen des Rüssels</b>	<b>98</b>
4.1.1 Die Mechanik des Rüssels ist einzigartig	98
4.1.2 Beim Reichen wird der Rüssel in funktionelle Segmente unterteilt	100
4.1.3 Zurückführen erfolgt über einen „sukzessiven Biegemechanismus“	101
4.1.4 Der proximale Rüsselabschnitt dehnt und kontrahiert sich	101
4.1.5 Einfluss von Kopfbewegungen	103
4.1.6 Der Kopf als Referenzsystem	104
<b>4.2 Bewegungsbahnen des dorsalen Rüsselfingers</b>	<b>105</b>
4.2.1 Die funktionelle Rüssellänge	105
4.2.2 Die Bewegungsbahnen beim Reichen und Zurückführen sind gebogen	106
4.2.3 Abweichungen der Bewegungsbahnen innerhalb der Sagittal- und Frontalebene	107
4.2.4 Die Form der tatsächlichen Bewegungsbahnen ist asymmetrisch	108
4.2.5 Die Bewegungsbahnen zeigen eine geringe Varianz	108
4.2.6 Anpassungen an verschiedene Objektpositionen	109
4.2.7 Unterschiede zwischen den Bewegungsbahnen beim Reichen und Zurückführen	110
4.2.8 Bewegungen des Rüsselfingers beim Objektkontakt	113
4.2.9 Die Rolle der Biegestelle bei der Bewegung	113
4.2.10 Ähnlichkeiten mit den Bewegungen des Arms von <i>Octopus</i>	116
<b>4.3 Dauer der Rüsselbewegungen</b>	<b>116</b>
4.3.1 Zeitliche Strukturierung der Rüsselbewegungen zur Nahrungsaufnahme	116
4.3.2 Reichen nimmt wenig Zeit in Anspruch	118
4.3.3 Beim Zurückführen benötigt der Rüssel mehr Zeit als beim Reichen	119
4.3.4 Die Dauer ist unabhängig von der funktionellen Rüssellänge	120
4.3.5 Der Objektkontakt nimmt die meiste Zeit in Anspruch	120
<b>4.4 Geschwindigkeiten des dorsalen Rüsselfingers</b>	<b>122</b>
4.4.1 Das Geschwindigkeitsprofil beim Reichen ist symmetrisch und unimodal	122
4.4.2 Das Geschwindigkeitsprofil beim Zurückführen ist asymmetrisch und tendenziell bimodal	123
4.4.3 Die Varianzen der Geschwindigkeitsprofile sind gering	124



4.4.4	Reichen beruht auf einem „Peitschenmechanismus“ _____	124
4.4.5	Zurückführen fordert die Koordination heraus _____	126
4.4.6	Reichen und Zurückführen unterscheiden sich in ihrer Raum-Zeit-Organisation _____	127
<b>4.5</b>	<b>Beschleunigungen und Verzögerungen des Rüsselfingers</b> _____	129
4.5.1	Das Beschleunigungsprofil beim Reichen ist s-förmig _____	129
4.5.2	Beim Zurückführen deutet sich ein zweiter Gipfel an _____	129
4.5.3	Unterschiede zwischen Reichen und Zurückführen _____	130
<b>4.6</b>	<b>Die Apertur der Rüsselhand beim Reichen</b> _____	130
4.6.1	Koordination der Apertur _____	131
4.6.2	Die Apertur setzt den Präzisionsanspruch herab _____	131
4.6.3	Sensorische Funktionen der Rüsselhand _____	131
<b>4.7</b>	<b>Effizienz der Rüsselbewegungen</b> _____	132
<b>5</b>	<b>Zusammenfassung</b> _____	133

## Teil II      **Kinematik des Greifschwanzes von Klammeraffen** *(Ateles geoffroyi)*

### 1 Einleitung

<b>1.1</b>	<b>Greifschwänze bei Wirbeltieren</b> _____	135
<b>1.2</b>	<b>Evolution des Greifschwanzes bei Neuweltaffen</b> _____	136
<b>1.3</b>	<b>Systematische Stellung und Lebensweise der Klammeraffen</b> _____	137
<b>1.4</b>	<b>Anatomie des Greifschwanzes</b> _____	137
1.4.1	Muskulatur _____	140
1.4.2	Innervation und kortikale Repräsentation _____	141
<b>1.5</b>	<b>Funktion des Greifschwanzes</b> _____	142
<b>1.6</b>	<b>Herausforderungen an die Bewegungsorganisation</b> _____	144
1.6.1	Bewegungsausmaß des Greifschwanzes _____	144
1.6.2	Hypothese I: Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden _____	144
1.6.3	Mechanische Konsequenzen des Greifschwanzeinsatzes _____	145
1.6.4	Präzisionsanspruch im Geäst _____	145
1.6.5	Integration des Greifschwanzes in den „Central Pattern Generator“ _____	146

### 2 Methoden

<b>2.1</b>	<b>Versuchstiere</b> _____	147
<b>2.2</b>	<b>Versuchsaufbau und Videoaufnahme</b> _____	148

<b>2.3 Konfiguration des <i>Peak5 Motion Analysis Systems</i> und Datenaufnahme</b>	149
2.3.1 Definition der Markierungen	149
2.3.2 Definition von Ereignissen im Bewegungsablauf	150
2.3.3 Auswahl des Videomaterials	150
2.3.4 Digitalisierung	150
2.3.5 Bearbeitung der Rohdaten	150
2.3.6 Kalkulation der Datensätze	151
2.3.7 Datenbasis	151
<b>2.4 Definition von Bewegungsphasen</b>	151
<b>2.5 Datenauswertung</b>	152
2.5.1 Bewegungen des Greifschwanzes	152
2.5.1.1 Qualitative Beschreibung der Greifschwanzbewegungen	152
2.5.1.2 Biegsamkeit des Greifschwanzes	153
2.5.1.3 Winkel der Auslenkungen in der Sagittal- und Frontalebene	153
2.5.2 Bewegungsbahnen der Greifschwanzmarkierungen	155
2.5.2.1 Eigenschaften der Bewegungsbahnen	155
2.5.2.2 Tatsächliche Bewegungsbahnen der Greifschwanz-	
markierungen	156
2.5.2.3 Amplituden der tatsächlichen Bewegungsbahnen	157
2.5.3 Dauer der Greifschwanzbewegungen	158
2.5.3.1 Beträge der Dauer	158
2.5.3.2 Vergleich mit der Dauer eines mathematischen Pendels	158
2.5.4 Geschwindigkeiten der Greifschwanzmarkierungen	160
2.5.4.1 Geschwindigkeitsprofile der Greifschwanzmarkierungen	160
2.5.4.2 Maximalgeschwindigkeiten	161
2.5.5 Beschleunigungen und Verzögerungen der Greifschwanzmarkierungen	161
2.5.5.1 Beschleunigungsprofile der Greifschwanzmarkierungen	161
2.5.5.2 Maximale Beschleunigungen und Verzögerungen	161
<b>2.6 Statistische Verfahren</b>	162

### 3 Ergebnisse

<b>3.1 Bewegungen des Greifschwanzes</b>	163
3.1.1 Qualitative Beschreibung der Greifschwanzbewegungen	163
3.1.2 Biegsamkeit des Greifschwanzes	166
3.1.3 Winkel der Auslenkungen in der Sagittal- und Frontalebene	
3.1.3.1 Gesamtwinkel der Auslenkungen	167
3.1.3.2 Winkel am Übergang zwischen den Bewegungsphasen	168

3.1.3.3 Elongationen und Vertikalabstände im Vergleich zum mathematischen Pendel _____	170
<b>3.2 Bewegungsbahnen der Greifschwanzmarkierungen _____</b>	<b>171</b>
3.2.1 Eigenschaften der Bewegungsbahnen _____	171
3.2.1.1 Länge der Bewegungsbahnen _____	171
3.2.1.2 Verhältnis zwischen den Bewegungsbahnlängen innerhalb der Frontalebene und in Fortbewegungsrichtung _____	172
3.2.1.3 Krümmung der Bewegungsbahnen _____	173
3.2.2 Tatsächliche Bewegungsbahnen der Greifschwanzmarkierungen _____	174
3.2.3 Amplituden der tatsächlichen Bewegungsbahnen _____	176
3.2.3.1 Länge der Amplitude _____	176
3.2.3.2 Laterale und vertikale Abweichungen innerhalb der Frontal- ebene _____	176
<b>3.3 Dauer der Greifschwanzbewegungen _____</b>	<b>178</b>
3.3.1 Beträge der Dauer _____	178
3.3.2 Vergleich mit der Dauer eines mathematischen Pendels _____	179
<b>3.4 Geschwindigkeiten der Greifschwanzmarkierungen _____</b>	<b>180</b>
3.4.1 Geschwindigkeitsprofile der Greifschwanzmarkierungen _____	180
3.4.2 Maximalgeschwindigkeiten _____	182
3.4.2.1 Beträge der Maximalgeschwindigkeiten _____	182
3.4.2.2 Erreichen der Maximalgeschwindigkeiten _____	183
<b>3.5 Beschleunigungen und Verzögerungen der Greifschwanzmarkierungen _____</b>	<b>184</b>
3.5.1 Beschleunigungsprofile der Greifschwanzmarkierungen _____	184
3.5.2 Maximale Beschleunigungen und Verzögerungen _____	185
3.5.2.1 Beträge der maximalen Beschleunigungen und Verzögerungen _____	185
3.5.2.2 Erreichen der maximalen Beschleunigungen und Verzögerungen _____	186

## 4 Diskussion

<b>4.1 Bewegungen des Greifschwanzes _____</b>	<b>187</b>
4.1.1 Die Einzigartigkeit der Greifschwanzbewegungen bei <i>Ateles</i> _____	187
4.1.2 Aufteilung in Kontakt- und Vorschwingphase _____	188
4.1.3 Der Greifschwanz als doppeltes Pendel in der Kontaktphase _____	189
4.1.4 Der Greifschwanz als inverses doppeltes Pendel in der Vorschwing- phase _____	190
4.1.5 Aufgabentrennung zwischen proximalem und distalem funktionellen Segment _____	191
4.1.6 Auslenkungen der funktionellen Segmente in Fortbewegungsrichtung _____	191

4.1.7 Laterale Auslenkungen der funktionellen Segmente	193
4.1.8 Seitenpräferenzen	194
<b>4.2 Bewegungsbahnen der Greifschwanzmarkierungen</b>	<b>195</b>
4.2.1 Längen der Bewegungsbahnen	195
4.2.2 Symmetrische Bewegungsbahnen in der Vorschwingphase	196
4.2.3 Asymmetrische Bewegungsbahnen in der Kontaktphase	198
<b>4.3 Dauer der Greifschwanzbewegungen</b>	<b>200</b>
4.3.1 Asymmetrische Zeitstruktur	200
4.3.2 Die Schwingungsdauern entsprechen jenen eines mathematischen Pendels	201
<b>4.4 Geschwindigkeiten der Greifschwanzmarkierungen</b>	<b>202</b>
4.4.1 Unterschiedliche Geschwindigkeitsprofile in der Vorschwingphase	203
4.4.2 Ähnliche Geschwindigkeitsprofile in der Kontaktphase	204
4.4.3 Maximalgeschwindigkeiten	205
<b>4.5 Beschleunigungen und Verzögerungen der Greifschwanzmarkierungen</b>	<b>206</b>
4.5.1 Bewegungsphasenübergreifende Beschleunigungsprofile	206
 <b>5 Zusammenfassung</b>	 <b>208</b>

## Teil III    **Seitenpräferenzen der Rüsselbewegungen von Asiatischen Elefanten (*Elephas maximus*)**

### **1 Einleitung**

1.1 Hypothese II: Seitenpräferenzen	209
-------------------------------------	-----

### **2 Methoden**

2.1 Filmaufnahmen	211
2.2 Individuen	211
2.3 Datenaufnahme	212
2.4 Datenauswertung	213
2.4.1 Richtungen der Seitenpräferenzen	213
2.4.2 Stärke der Seitenpräferenzen	213
2.4.3 Dauer der Rüsselbewegungen	214

### **3 Ergebnisse**

<b>3.1 Richtungen der Seitenpräferenzen</b>	215
<b>3.2 Stärke der Seitenpräferenzen</b>	218
<b>3.3 Dauer der Rüsselbewegungen in Abhängigkeit der Seitenpräferenz</b>	219

### **4 Diskussion**

<b>4.1 Rechts- und Linksrüssler</b>	221
<b>4.2 Auffällige starke Seitenpräferenz beim Objektkontakt</b>	224
<b>4.3 Geschlechtsspezifische Unterschiede</b>	225
<b>4.4 Vorteil der Seitenpräferenz</b>	226

### **5 Zusammenfassung** 227

## **GESAMTDISKUSSION**

<b>1 Unterschiede zwischen den Bewegungen von Rüssel und Greifschwanz</b>	229
<b>2 Gemeinsamkeiten in den Bewegungen von Rüssel und Greifschwanz</b>	231
<b>3 Allgemeines Organisationsprinzip flexibler Greiforgane?</b>	232

## **FAZIT** 234

## **LITERATUR** 235

## **ANHANG**

Abbildungs- und Tabellenverzeichnis	259
Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen	264
Verzeichnis der Materialien zur Datenaufnahme und -analyse	267
Zusammenfassung der Ergebnisse	268
Summary of the results	269
Verzeichnis der aus dieser Dissertation hervorgegangenen Vorveröffentlichungen	270
Lebenslauf	271

## **DANKSAGUNG** 272

## Zusammenfassung der Ergebnisse

Flexible Greiforgane wie der Rüssel des Elefanten und der Greifschwanz des Klammeraffen müssen bei zielgerichteten Bewegungen mit einer großen Anzahl an Freiheitsgraden umgehen. Ziel dieser Arbeit war es, das basale Organisationsprinzip zu finden, welches der Reduktion des Koordinationsaufwandes ihrer Bewegungen dient. In Hypothese I wird von einer Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden ausgegangen. Hypothese II postuliert die Spezialisierung der Bewegungen auf eine Seite. Da Rüssel und Greifschwanz sich funktionell und anatomisch grundlegend voneinander unterscheiden, sollten sich anhand der Ähnlichkeiten ihrer Kinematik die basalen Organisationsprinzipien herauskristallisieren.

In Teil I wurde die Kinematik der Rüsselbewegungen von 9 fressenden weiblichen Afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana*) mit Hilfe des *Peak5 Motion Analysis Systems* analysiert. Beim „Reichen“ wurde die Biegestelle des Rüssels entlang einer geraden Bewegungsbahn zielgerichtet koordiniert, bis er ein funktionelles Gelenk bildete, um welches das distale funktionelle Segment peitschenartig nach vorne schwang. Die Griffbildung der Rüsselhand verschob sich in den „Objektkontakt“. Beim „Zurückführen“ wurde ein „sukzessiver Biegemechanismus“ angewandt, um bei verkürztem Hebelarm den distalen Rüsselbereich effizient gegen die Schwerkraft zu transportieren. Der Rüssel ersetzte daher aufwändige, permanente Muskelkoordinationen offenbar durch die Nutzung physikalischer Gesetze. In Teil II wurde die Kinematik des Greifschwanzes von 4 weiblichen Klammeraffen (*Ateles geoffroyi*) beim Hangeln auf die gleiche Weise untersucht. In der Vorschwingphase wurde der Schwanz mechanisch als inverses doppeltes Pendel mit einer Biegestelle als funktionellem Gelenk zwischen dem stabileren proximalen und dem flexibleren distalen funktionellen Segment ballistisch nach vorne transportiert. In der Kontaktphase wurde die Pendelbewegung mit Bildung der Biegestelle in der Schwanzmitte zur Mechanik eines doppelten Pendels modifiziert. Dies justierte die Biegestelle für die Vorschwingphase und verlängerte die Kontaktzeit des distalen funktionellen Segments mit dem Substrat. In Teil III wurden die Seitenpräferenzen der Rüsselbewegungen beim Fressen von 41 freilebenden Asiatischen Elefanten (*Elephas maximus*) mit Hilfe des *Observers* (Video Analysis) ermittelt. Alle Individuen zeigten eine starke Seitenpräferenz beim Objektkontakt und eine schwächere beim Reichen und Zurückführen. Kühe zeigten stärkere Seitenpräferenzen als Bullen. Die Dauer des Reichens und Zurückführens nahm mit zunehmender Seitenpräferenz ab.

Sowohl beim Rüssel als auch beim Greifschwanz wird die Anzahl der Freiheitsgrade durch die Bildung einer Biegestelle reduziert. Beide flexiblen Greiforgane nutzten physikalische Gesetzmäßigkeiten für den Transport, um ihren Effektor effizient dem Ziel zu nähern. Für Manipulationen fand eine Spezialisierung der Bewegungen auf eine Seite statt. Die Minimierung der „rechnerischen“ Komplexität der Bewegungsorganisation ist ein zentraler Selektionsfaktor in der Evolution flexibler Greiforgane.

## Summary of the results

Flexible grasping organs like the trunk of elephants and the grasping tail of spider monkeys have to deal with a high degree of movement freedom in their goal-directed movements. The aim of this study was to find the basic organisation principles they apply in order to lower the coordination expense of their movements. Therefore, in hypothesis I a reduction of the degree of movement freedom was postulated whereas hypothesis II assumed a specialization of movements towards one side. Since trunk and tail functionally and anatomically differ from each other, similarities in their kinematics should condense the basic organisation principles.

In part I of the study, the kinematics of the trunk movements in 9 feeding female African elephants (*Loxodonta africana*) were analysed using *Peak5 Motion Analysis System*. In “reaching”, the bend point of the trunk was coordinated along a straight line towards the target until it formed a functional joint around which the distal functional segment whip-like swung forward. The grip formation of the trunk hand was shifted toward “object contact”. In “retrieval”, a “successive bending mechanism” shortened the lever arm for an efficient transport of the distal trunk part against gravity. Thus, the trunk replaced costly permanent muscle coordination by applying physical laws. In part II, the kinematics of the grasping tail of four brachiating female spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) were observed in the same way. Swinging forward, the tail moved as an inverse double pendulum with a bend point as functional joint between a stable proximal and a more flexible distal functional segment. When grasping the substrate, the pendulum-like mechanics were modified towards a double pendulum by creating a bend point in the middle of the tail. This raised the centre of body mass, adjusted the bend point for its next forward swing and simultaneously increased the contact time of the distal functional segment with the substrate. In part III, the side preferences of trunk movements of 41 free ranging Asian elephants (*Elephas maximus*) were analysed with *Observer* (Video Analysis). All individuals showed a strong side preference in object contact and a weaker one in reaching and retrieval. Females showed stronger biases towards one side than males. The duration of trunk movements decreased with increasing strength of side preference.

Trunk and grasping tail drastically reduced the degree of movement freedom with creating a bend point. Both flexible grasping organs applied mechanical laws to transport their effector towards the target more efficiently. In manipulations, performances were specialized towards one side. The minimization of complexity in movement organization is a main factor in the evolution of flexible grasping organs to gain efficiency in their movements.

# Lebenslauf

## Persönliche Daten

Name: Franziska Martin  
geboren: 24.03.1974 in Berlin  
wohnhaft: Schildhornstr. 86, 12163 Berlin  
Eltern: Hedda Martin van-de-Moetter, Vorschulerzieherin  
Anton Martin, Betriebswirt

## Schulbildung

1980 – 1993 Besuch der Salvator Schule in Berlin  
1993 Abitur

## Hochschulausbildung

1993 – 1996 Grundstudium der Biologie und Chemie als Lehramtskandidatin an der Freien Universität Berlin  
1996 – 1999 Hauptstudium der Biologie an der Freien Universität Berlin  
1999, März Diplom in Biologie  
1999, April Beginn der Promotion

## Berufsfördernde Aktivitäten

1993 Begleitung einer Klassenfahrt  
1994 Volontariat im Zürcher Zoo  
1996 Dokumentation eines Resozialisierungsprojekt von Schimpansen im Berliner Zoo  
1997-1999 Tutorin für den Grundkurs Humanbiologie am Institut für Humanbiologie und Anthropologie  
1997, 1998 Teilnahme am Forschungsprojekt „Asiatischer Elefant“ der Universität Wien in Sri Lanka  
1999 Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Institut für Humanbiologie und Anthropologie  
1999 Forschungsaufenthalt im Uda Walawe Nationalpark in Sri Lanka zwecks Datenaufnahme  
2001 Forschungsaufenthalt im Elefantenwaisenhaus Pinnawela zwecks Datenaufnahme  
2002 Mitglied des Prüfungsausschusses für veterinärmedizinische Vorphysikumsprüfungen im Fach Zoologie