

Teil I

Kinematik des Rüssels von Afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana*)

1 Einleitung

Der Rüssel des Elefanten ist aufgrund seiner Multifunktionalität eines der faszinierendsten Organe und namensgebend für die Ordnung der *Proboscidea* (Illiger, 1811). Mit einem Überblick über die Systematik der *Proboscidea*, sowie über die Evolution des Rüssels, seine Funktion und Anatomie soll daher zunächst auf seine einzigartige Flexibilität eingegangen werden. Daran anknüpfend lassen sich unter Einbeziehung gängiger Modelle zur Zielmotorik Fragen zur Organisation seiner komplexen Bewegungen ableiten.

1.1 Systematik und phylogenetische Stellung der *Proboscidea*

Die *Proboscidea* zeichnen sich neben dem auffälligen Rüssel durch die vergrößerten zweiten Incisivi, die Reduktion des ersten Prämolaren und die schlüssellochförmigen Zahnschmelzleisten aus (OSBORN, 1936; 1942; SHOSHANI, 1996). Systematisch gelten die Rüsseltiere nach jüngsten Untersuchungen als am nächsten mit den *Sirenia* verwandt (FISCHER & TASSY, 1993; SPRINGER & KIRSCH, 1993; FISCHER, 1996; OZAWA et al., 1997; DE JONG, 1998; GAETH et al., 1999). Einige Autoren fassen die *Proboscidea*, *Sirenia* und *Hyracoidea* in die monophyletische Überordnung Uranotheria zusammen (MCKENNA & BELL, 1997), die bei anderen Autoren Paenungulata genannt wird (SIMPSON, 1945; KLEINSCHMIDT et al., 1986). Die Kategorisierung von *Proboscidea* und *Sirenia* in die Tethytheria zeigt die enge Verwandtschaft dieser beiden Ordnungen. Während morphologische Vergleiche, basierend auf den Ähnlichkeiten zwischen *Hyracoidea* und *Perissodactyla*, auf einen gemeinsamen Ursprung der Paenungulaten und der Ungulatenordnung *Perissodactyla* schließen lassen (SIMPSON, 1945; MCKENNA, 1975), liefern molekulare und immunologische Untersuchungen eher Hinweise auf eine enge Verwandtschaft der Paenungulaten mit den *Tubulidentata* (RAINEY et al., 1984; SHOSHANI, 1986), so dass DE JONG und GOODMAN (1982) sogar vorschlugen, die Paenungulaten um die *Tubulidentata* zu erweitern. Fest steht, dass sich die Uranotheria oder Paenungulaten bereits sehr früh als Ast der Eutheria entwickelten.

Rezent sind die beiden Gattungen *Loxodonta* in Afrika und *Elephas* in Asien, die sich genetisch und morphologisch deutlich voneinander unterscheiden (TIEDEMANN et al., 1998; FERNANDO et al., 2000). Anhand molekulargenetischer Befunde ist erst vor kurzem die Existenz der zwei Afrikanischen Elefantenarten *Loxodonta africana* (Blumenbach, 1797) und *Loxodonta cyclotis* (Matschie, 1900) bestätigt worden (BARRIEL et al., 1999; GRUBB et al., 2000; ROCA et al., 2001; COMSTOCK et al., 2002). Der Waldelefant *L. cyclotis* grenzt sich morphologisch durch kleinere und rundere Ohrmuscheln, einen kompakteren Körperbau

und abwärtsgerichtete Stoßzähne vom Steppenelefant *L. africana* ab (MATSCHIE, 1900; GRUBB et al., 2000). Letzterer wird umgangssprachlich als Afrikanischer Elefant bezeichnet. Über die Taxonomie der Asiatischen Elefanten herrscht weiterhin Unklarheit. Bisher wurden bis zu vier Unterarten beschrieben, *Elephas maximus maximus* auf Sri Lanka, *E. m. indicus* auf dem Festland und *E. m. sumatranus* auf Sumatra (SHOSHANI & EISENBERG, 1982; HAYNES, 1991) wobei die vierte Unterart, *E. m. borneensis* auf Borneo, sehr umstritten ist (OLIVIER, 1984). Genetische Untersuchungen liefern ein uneinheitliches Bild über den Unterartenstatus von *E. m. maximus* und *E. m. indicus*: während Untersuchungen von NOZAWA & SHOTAKE (1990) signifikante Unterschiede zwischen den Unterarten fanden, konnte der Unterartstatus anhand anderer Analysen nicht bestätigt werden (HARTL et al., 1995; 1996; TIEDEMANN et al., 1998; FERNANDO et al., 2000).

1.2 Evolution des Greiforgans Rüssel

Fossilfunde belegen, dass der Rüssel sich erst während der Evolution der *Proboscidea* zu dem namensgebenden flexiblen Greiforgan entwickelt hat. Als Weichteil fossilisierte der Rüssel zwar nicht, seine Ausprägung bei früheren Vertretern kann jedoch anhand des Durchmessers des *Foramen infraorbitale* sowie der Größe der externen *Nares* als Ansatzstelle der Rüsselmuskulatur am Schädel rekonstruiert werden (OSBORN, 1934; 1936; 1942; SHOSHANI & TASSY, 1996; SHOSHANI, 1998). Die Evolution der *Proboscidea* erfolgte in drei großen Radiationen und weist drei große Trends auf: Erstens die Größenzunahme, zweitens die Veränderung der Zahnstruktur von brachy- (flach-) zu hypsodont (hochkronig) und drittens die Umstellung des säugetiertypischen vertikalen zu einem horizontalen Zahnwechsel (SHOSHANI & TASSY, 1996; SHOSHANI, 1998). Ursprüngliche Vertreter der *Proboscidea* sind durch Fossilfunde in Afrika belegt. Die erste Radiation erfolgte im Paläozän bis Oligozän vor 58 Mio. bis 24 Mio. Jahren. Als frühester Vertreter der *Proboscidea* wird das nur 1 m hohe *Phosphatherium escuilliei* (GHEERBRANT et al., 1996) im späten Paläozän (58 Mio. Jahre) angesehen. Dieses Tier hatte ebenso wie das semi-aquatisch lebende, schweineähnliche *Moeritherium*, *Numidotherium* (MAHBOUDI et al., 1986) und *Barytherium* im Eozän vor 38 Mio. Jahren noch keinen langen Rüssel. Statt dessen waren diese Tiere mit einem verlängerten Kiefer und brachydonten Zähnen mit wenigen Schmelzfalten an eine Ernährungsweise als Substratselektierer („browser“) angepasst und zeigten einen für die *Mammalia* typischen vertikalen Zahnwechsel.

In der zweiten großen Radiation im Miozän vor 24 Mio. bis 5 Mio. Jahren setzten sich Taxa mit einer verlängerten Verwachsung aus Oberlippe und Nase durch. Die *Deinotheriidae*, die sich im Miozän abspalteten, trugen bereits Rüssel sowie verlängerte, hakenförmige untere *Incisivi*. Als ursprüngliche *Elefantiformes* (TASSY, 1988) gelten die *Mammutoidea* mit *Mammut americanum* und die *Elephantoidea*. Zu letzteren gehörten die *Gomphotheriidae*, die

mit *Gomphotherium* ihre größte Radiation erlebten und sich bis nach Amerika ausbreiteten sowie die *Stegodontidae*, welche Fossilfunden zufolge auf Afrika und Asien beschränkt blieben. Charakteristisch für diese zweite Radiation im Miozän ist das erstmalige Auftreten des horizontalen anstelle des vertikalen Zahnwechsels. Prämolaren und Molaren konnten aufgrund des sich verkürzenden Kiefers nicht mehr gleichzeitig getragen werden, so dass sie statt dessen sukzessiv ersetzt werden (SHOSHANI & TASSY, 1996). Die Zähne wurden größer, brachy- oder hypsodont und trugen bereits komplizierte Querrippen. Dies erlaubte den Tieren passend zur weiträumigen Ausbreitung der Gräser *Poaceae* und *Gramminae* eine Ernährungsweise als Graser („grazer“) (MACFADDEN, 1997).

In der dritten Radiation ab dem späten Miozän (7 Mio. Jahre bis heute) entfalteten sich die *Elephantidae* und verdrängten möglicherweise die *Gomphotheriidae* und *Stegodontidae*. Mit ihren hypsodonten Zähnen waren sie als Graser hervorragend an die Nutzung der hoch abrasiven Nahrung angepasst (MAGLIO, 1973; SHOSHANI & TASSY, 1996). Mit *Mammuthus* in Afrika, Eurasien und Amerika sowie mit *Loxodonta* (Blumenbach, 1797) und *Elephas* (Linnaeus, 1758), beide ursprünglich in Afrika, waren die *Elephantidae* bis zum Beginn des Holozän erfolgreich. Vor 4 Mio. bis 6 Mio. Jahren spaltete sich das Mammut von der gemeinsamen Linie ab und vor rund 5 Mio. Jahren trennten sich *Loxodonta* und *Elephas* (MAGLIO, 1973; SHOSHANI, 1997; OZAWA et al., 1997; EGGERT et al., 2002). *Loxodonta atlantica* beschränkte sich zunächst nur auf Waldhabitate, bis es in der Mitte des Pleistozäns ausstarb. *L. africana* besiedelte ab dem späten Pleistozän auch die Savannen. *Elephas* breitete sich von Afrika nach Eurasien aus. Rezente Vertreter sind nur noch in Asien zu finden, nachdem *E. recki* und *E. iolensis* in Afrika vor 35.000 Jahren ausstarben. Die phylogenetische Beziehung des Steppenmammut zu den beiden anderen *Elephantidae* ist noch umstritten. Genetische Analysen (YANG et al., 1996) und morphologische Merkmale deuten auf eine nähere Verwandtschaft zwischen *Mammuthus* und *Elephas* hin (MAGLIO, 1973). Die Rüsselhand des Steppenmammut zeigt einen dorsalen Finger und zwei lateral stark ausgeprägte Flügel an der ventralen Seite, die der ventralen Kante der Rüsselhand des Asiatischen Elefanten eher gleichen als dem ventralen Rüsselfinger des Afrikanischen Elefanten (FLEROV, 1931; SHOSHANI, 1996). Molekulargenetisch häufen sich hingegen die Hinweise auf eine nähere Verwandtschaft mit *Loxodonta* (HAGELBERG et al., 1994; NORO et al., 1998; BARRIEL et al., 1999; THOMAS et al., 2000; DEBRYNE et al., 2003).

Von den ursprünglich 40 Gattungen mit 164 Arten sind nur noch *Loxodonta* und *Elephas* rezent. Die Linie der Elefanten in Afrika spaltete sich vor rund 2,6 Mio. Jahren in Wald- (*L. cyclotis*) und Steppenelefanten (*L. africana*) auf, wobei hier aber noch Unklarheit über die Taxonomie herrscht, da die genetischen Unterschiede weiterer Populationen sich möglicherweise als Indiz für den Unterartstatus erweisen (EGGERT et al., 2002).

Ein hoher Feinddruck besonders auf Neonate, die z. B. von Hyänen gerissen werden (SALNICKI et al., 2001), wirkte vermutlich als Selektionsfaktor für die Körperhöhenzunahme in der Evolution der *Proboscidea*. Mit zunehmender Körperhöhe wurden Individuen mit

verlängertem Kopf und Kiefern selektiert, mit denen sie die Grasnahrung am Boden noch erreichen konnten. Dieser Trend stellte die frühen Vertreter der *Proboscidea* bald vor das mechanische Problem, einen langen und schweren Kopf nur mit viel Muskelkraft bewegen zu können. Die Selektion begünstigte daher die Tiere mit einem beweglichen Rüssel, welcher die Nahrung zum Maul transportierte. Kopf und Kiefer konnten sich verkürzen, wodurch sich die mechanische Belastung des Nackens verringerte. Damit einhergehend erfolgte die Umstellung des vertikalen auf den horizontalen Zahnwechsel. Die vergrößerten, hypsodonten Zähne mit gefälten Schmelzrillen werden nacheinander der Abrasion ausgesetzt, da nicht mehr alle Zähne gleichzeitig im Kiefer Platz finden. Hartfaserige Nahrung kann auf diese Weise effizient zermahlen werden (MAGLIO, 1973; SHOSHANI & TASSY, 1996; SHOSHANI, 1998). Zudem hat eine verkürzte Kieferlänge eine Vergrößerung der Kaukraft zur Folge, die bei längeren Kiefern und mehreren Zähnen funktionell nicht erreichbar wäre (PREUSCHOFT, pers. Mitteil.). Auch Argumente aus nahrungsphysiologischer Sicht unterstützen den Trend des Umbaus der Schädelkonstruktion und dem daraus resultierenden Vorteil der Bildung eines Rüssels. Mit zunehmender Körpergröße muss trotz abnehmender Stoffwechselrate mehr Nahrung aufgenommen werden (z. B. OWEN-SMITH, 1988). Ist qualitativ hochwertige Nahrung in der benötigten Menge nicht mehr vorhanden oder wäre eine zu große Distanz auf der Suche nach hochwertiger Blattnahrung zurückzulegen, muss die Ernährung auf permanent verfügbares Pflanzenmaterial, z. B. Gräser, umgestellt werden. Ein langer Rüssel erwies sich für *Proboscidea* dabei als Selektionsvorteil für einen quantitativ ausreichenden Transport der Grasnahrung vom Boden zum Maul.

Eine andere Theorie geht davon aus, dass der Rüssel sich in Anpassung an eine ursprünglich aquatische Lebensweise entwickelte und den Tieren als Schnorchel beim Schwimmen in tiefen Gewässern diente (WEST, 2001). Als Hinweise auf eine ursprünglich aquatische Lebensweise werden der in der Ontogenese bereits in frühen Stadien angelegte Rüssel, das Auftreten von Nephrostomen als ein Merkmal aquatischer Vertebraten und die primär intra-abdominale Lage der Hoden angesehen (GAETH et al., 1999). Heutige Elefanten kühlen sich beim Baden in flachen Gewässern und nutzen dabei ihren Rüssel, um bequem atmen zu können. Auch NIEMITZ (pers. Mitteil.) berichtet, dass *L. africana* tiefe Gewässer durchschreitet und lediglich die Rüsselspitze über der Wasseroberfläche zu sehen ist. Die Verschiedenheit der Theorien über die Evolution des Rüssels spiegelt die Schwierigkeit wieder, die immense Multifunktionalität des Rüssels rezenter *Proboscidea* aus evolutionärer Sicht zu erklären.

1.3 Multifunktionalität des Rüssels

Der Rüssel des Elefanten erweist sich nicht nur als äußerst flexibel in seinen Bewegungen, sondern auch als höchst vielseitig hinsichtlich seiner Funktionen, welche sich einerseits auf physiologische und andererseits auf mechanische Aufgabenbereiche erstrecken. In den Bereich physiologischer Funktionen sind das Atmen, Riechen, Trinken und die Erzeugung von Lauten einzuordnen (MCKAY, 1973; KURT, 1986; PAYNE et al., 1986; SHOSHANI, 1998; MCCOMB et al., 2003). Die mechanischen Aufgaben umfassen ein weites Spektrum an grob- und feinmotorischen Manipulationen. Obwohl detaillierte quantitative Angaben über die Verteilung der täglichen mechanischen Funktionen des Rüssels fehlen, ist die Beschaffung und Manipulation von Futterpflanzen wohl die Hauptaufgabe des Rüssels. Kraft erfordernde Manipulationen wie das Abreißen faseriger Pflanzenteile oder das Heben von Gewichten bis zu 350 kg (WILSON et al., 1991; SHOSHANI, 1998) können mit der Rüsselhand bewältigt werden. Für hoch sensitive Manipulationen, wie etwa das Selektieren schmackhafter Pflanzenteile oder das Auflesen erdnussgroßer Objekte vom Boden (SHOSHANI, 1997; 1998), sind die Rüsselfinger einsetzbar. Experimente zeigten, dass Elefanten fähig sind, Rillenabstände von 0,25 mm zu unterscheiden (DEHNHARDT et al., 1997). Auch der Einsatz von Werkzeugen und sogar deren Herstellung wurde beobachtet (KURT, 1986; CHEVALIER-SKOLNIKOFF & LISKA, 1993; HART et al., 2001) und im Zusammenhang mit den kognitiven Kapazitäten von HART et al. (2001) diskutiert. Dabei wurde insbesondere betont, dass die präzisen Bewegungen des Rüssels denen der Primatenhände ähneln. Vermutlich werden die Rüsselbewegungen daher nicht ausschließlich von motorischen Programmen des Kleinhirns, sondern vom Kortex dominiert kontrolliert. Ein weiteres Argument dafür liefert das treffsichere und gezielte Werfen von Objekten (WICKLER & SEIBT, 1997).

1.4 Anatomie des Rüssels

Funktionsmorphologisch wurde der Rüssel des Elefanten als „muscular-hydrostat“ charakterisiert (KIER & SMITH, 1985), was als muskuläres Hydrostat übersetzt wurde (HILDEBRAND & GOSLOW, 2004).

Frühere Stadien der Ontogenese zeigen, dass der Rüssel aus einer Verwachsung aus Oberlippe und Nase hervorgeht (BOAS & PAULLI, 1908; FISCHER, 1987; FISCHER & TRAUTMAN, 1987; SHOSHANI, 1997; GAETH et al., 1999). Er inseriert an der Peripherie der externen *Nares*, die sich als einzelne knöcherne Öffnung zwischen den Augen über dem Prämaxillare befindet (BOAS & PAULLI, 1908; MARIAPPA, 1986; SHOSHANI, 1998). In vollkommen entspanntem Zustand ist der rostral des Maules gelegene Rüssel so lang, dass die Rüsselhand auf dem Boden liegt. Beim Gehen wird das distale Ende daher entweder ventral eingerollt gehalten oder nach anterior ausgestreckt, um den Weg teils olfaktorisch, teils taktil zu

erkunden (KURT, 1986). Von außen betrachtet kann der Rüssel grob in den proximalen Rüsselstamm und die distal sich anschließende Rüsselhand mit zwei Rüsselfingern beim Afrikanischen und einem Rüsselfinger beim Asiatischen Elefanten gegliedert werden. Der Rüsselstamm ist dorsal durch horizontale Falten charakterisiert, die sich bei *L. africana* prominenter abzeichnen und weiter voneinander entfernt liegen als bei *E. maximus*. Nach distal verfeinern sich die Falten. Zahlreiche borstige Haare bedecken die Rüsseloberfläche. Ventral ist der Rüssel mit einer unempfindlicheren greiffähigen Haut bedeckt, deren Papillarleisten vermutlich individuell verschieden sind, so dass jeder Elefant anhand seines „Fingerabdrucks“ identifizierbar ist. Im Querschnitt zeigt der Rüssel eine querovale, ventral abgeflachte Form. Eine starke Aponeurose bildet die longitudinal verlaufende ventrale Rinne, in der Futter gehalten und balanciert werden kann (BOAS & PAULLI, 1908; MARIAPPA, 1986; SHOSHANI & TASSY, 1996).

Da dem Rüssel jegliche knöcherner oder knorpelige Unterstützung fehlt, sind die beiden zentral gelegenen Nüstern durch das *Septum nasi* aus Bindegewebe getrennt und von Sehnenkonstruktionen umgeben, die ein Kollabieren verhindern (BOAS & PAULLI, 1908). Die „Luftröhren“ nehmen etwa 10 % in dem gezeigten Querschnitt ein (Abb. 1-1.1). Für den Rüssel eines Asiatischen Elefanten wurde proximal ein Durchmesser von 24 cm gemessen und bei einer Dichte von ca. 1180 kg/m³ ein Gewicht von 16 kg berechnet (WILSON et al., 1991).

1.4.1 Muskulatur

Etwa 150.000 Muskelfasern (SHOSHANI, 1998) durchziehen längs, zirkulär und schräg den Rüssel. Sie sind in folgenden Muskeln organisiert (Abb. I-1.1): Der *M. maxillolabialis* ist der größte Muskel des Rüssels und bedeckt dessen dorsale Fläche sowie die Seiten. Entlang der dorsalen Medianlinie des Rüssels vereinen sich die beiden lateralen Teile. Der *M. rectus nasi* besteht aus Muskelfasern, die vom Bindegewebe des nasalen Tubulus entspringen und zwischen den Fasern anderer Muskeln radial ausstrahlen, um an der Haut anzusetzen. Die *Pars rimana* der *Mm. buccinatorii* an der ventralen Seite des Rüssels entspringen am *Os praemaxillare* und der medianen fibrösen Raphe, ziehen abwärts und werden schräg zur seitlichen Rüsseloberfläche gebogen, um anterior mit dem *M. maxillolabialis* zu verschmelzen. Die Fasern der *Pars supralabialis* liegen tiefer als die der *Pars rimana* und verlaufen schräg ab- und vorwärts. Vom *Os praemaxillare* und dem fibrösen Septum des ventralen Randes des *M. maxillolabialis* kommend inserieren die Fasern an der ventralen Aponeurose des Rüssels. Der *M. nasalis* entspringt am *Os praemaxillare* und an den labialen, kissenartigen Bindegewebsstrukturen, zieht aufwärts durch die Faszien des *M. nasolabialis* und setzt distal an der Haut an. Der *M. nasalis lateralis* liegt tiefer als der *M. maxillolabialis* über der knöchernen Nasenöffnung. Einige Fasern ziehen von der medianen fibrösen Raphe des Nasenknorpels und breiten sich in einer transversalen Ebene aus. Andere Fasern ziehen vom

oberen Teil des *Os nasalis* und vom Ramus des *Os praemaxillare* zum Nasenknorpel und zur *Mucosa* der Nasenwand (MARIAPPA, 1986). Der Nasenknorpel reicht nur bis zu den *Nares*, im Rüssel sind die nasalen Tubuli durch Bindegewebe getrennt, welches mit transversen Fasern des *M. rectus nasi* durchsetzt ist (BOAS & PAULLI, 1908).

Durch Kontraktionen der längsgerichteten Muskelfasern kann der Rüssel verkürzt werden. Dem wirkt die den Rüssel umgebene dehnbare Haut entgegen, die sich bis zu einem gewissen Grad teleskopartig in Falten legt. Durch Kontraktion der queren Muskelfasern bei gleichzeitiger Dehnung der längsgerichteten Muskelfasern kann der Rüssel verlängert werden. Kontraktionen der ventralen Längsmuskeln bewirken eine Beugung nach ventral innerhalb der Sagittalebene, die zum Transport der Rüsselhand zum Maul eingesetzt wird. Nach anterior gehoben werden kann der Rüssel durch Kontraktion der dorsal verlaufenden Längsmuskulatur. Einseitige Kontraktionen der schrägen Muskulatur führen zur Torsion des Rüssels (KIER & SMITH, 1985).

Durch die Anordnung seiner Muskulatur erlangt der Rüssel in seinen Bewegungen eine hohe Anzahl an Freiheitsgraden. Damit ist die Anzahl der Zahlen gemeint, die zur vollständigen Beschreibung der Bewegung eines Objektes, hier des Rüssels, erforderlich ist. Die Vielzahl an Muskelfasern lässt zudem eine außerordentlich hohe neuronale Repräsentation des Rüssels im sensorimotorischen Kortex vermuten.

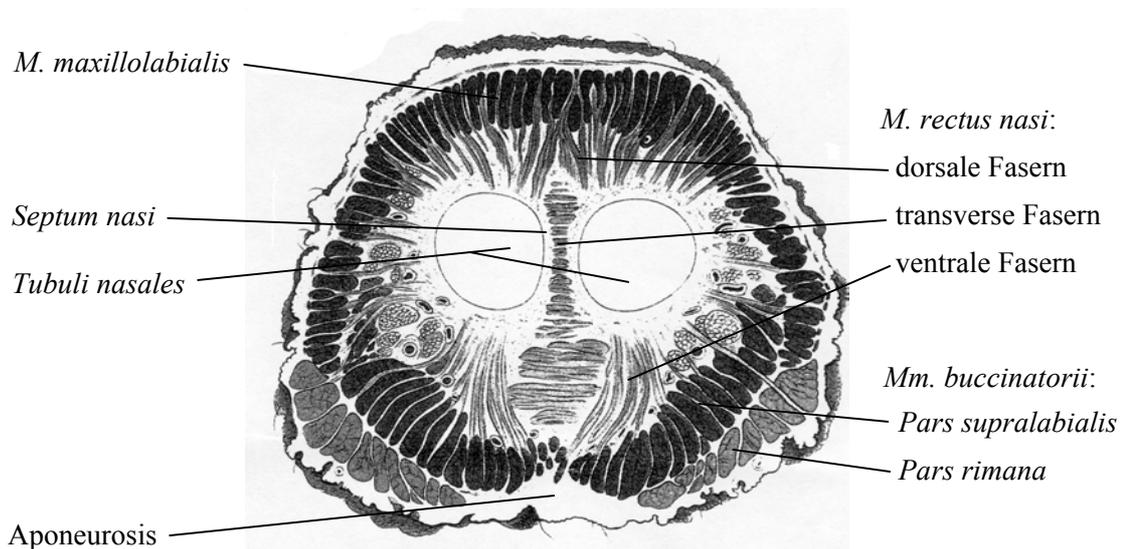


Abb. I-1.1: Querschnitt des Rüssels eines Asiatischen Elefanten im mittleren Bereich. Verändert nach BOAS & PAULLI, 1908.

1.4.2 Innervation und kortikale Repräsentation

Innerviert werden die Muskeln des Rüssels durch den Proboscisnerv (Abb. I-1.2), der beidseitig tief in den Muskelschichten des *M. maxillolabialis* nach distal zieht (BOAS & PAULLI, 1925; MARIAPPA, 1986; SHOSHANI, 1997). Er entsteht durch die postinfraorbitale Vereinigung des mittleren *Ramus maxillaris* des *N. facialis* mit Ästen des *N. trigeminus*. Der dorsale Teil des *Ramus maxillaris* versorgt die laterale nasale Region, der ventrale Teil verzweigt sich und zieht in die ventrolaterale Oberfläche des Rüssels. Zur optimalen Versorgung des Rüssels ist das *Foramen infraorbitale* im Vergleich zu anderen Säugetieren stark vergrößert, so dass genügend Blutgefäße und Nerven hindurchziehen können (SHOSHANI, 1998).

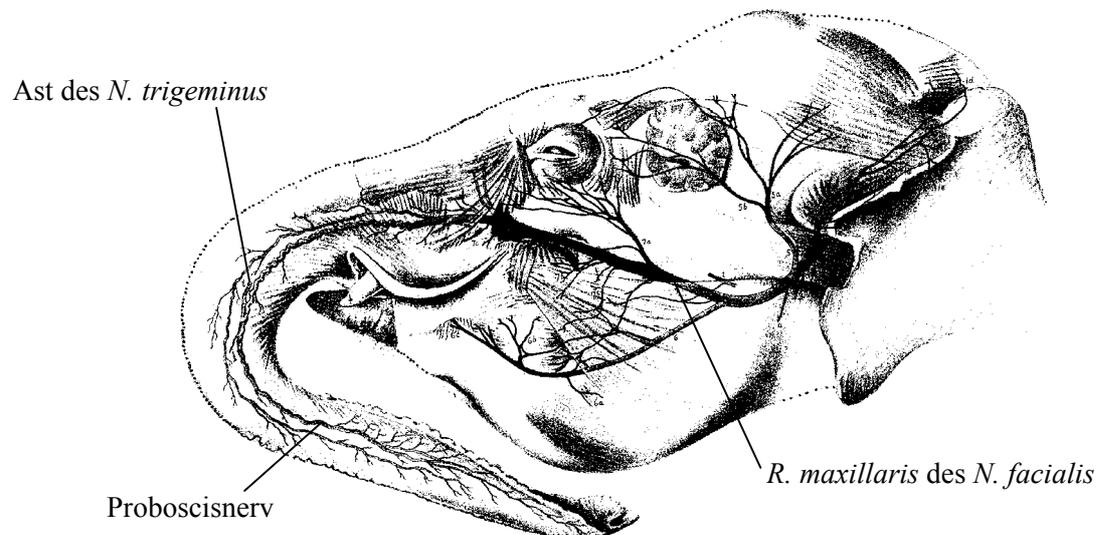


Abb. I-1.2: Verästelungen des *N. facialis* auf der linken Seite des Kopfes eines Asiatischen Elefanten. Der Proboscisnerv geht aus einer Anastomose des *N. facialis* mit einem Ast des *N. trigeminus* hervor. Verändert nach BOAS & PAULLI, 1925.

Die Rüsselmuskeln setzen weder an einem knöchernen noch knorpeligen Skelett an, weshalb die Muskulatur selbst sowohl die Stütz- als auch die Bewegungsfunktion übernehmen muss. Demzufolge bedarf es einer präzisen Koordination der Kontraktionen von Agonisten und Antagonisten, die eine aufwändige neuronale Kontrolle erwarten lässt. HAUG (1970) vermutete, dass der Rüssel hauptsächlich von dem verhältnismäßig großen *Cerebellum* kontrolliert wird. Wie bereits erwähnt weisen aber die feinmanipulatorischen Fähigkeiten des Rüssels auf eine starke Beteiligung des Kortex an der Kontrolle der Rüsselbewegungen hin. Obwohl das Gehirn des Elefanten im Detail noch weitgehend unerforscht ist (HAUG, 1966; 1969; 1970; COZZI et al., 2001), wird aufgrund makro- und mikroanatomischer Befunde davon ausgegangen, dass die Repräsentation des Rüssels einen großen Anteil des Gehirns beansprucht. Dicke pyramidale Neuronen mit reich verzweigten Dendritenbäumen lassen eine gute motorische Versorgung des Rüssels vermuten. Ausgedehnte Kerne, dicke Neuronen von 50 x 100 µm sowie ausgeprägte Wurzeln des VII. Hirnnerven weisen auf die Bedeutung für die Motorik hin (BOAS & PAULLI, 1925; VERHAART, 1962). Die Oberfläche

des Neokortex ist stark gefaltet, so dass der Rüssel auf ein entsprechend ausgedehntes Rindeneareal projizieren kann. Cytoarchitektonische Differenzen innerhalb des Kortex weisen auf funktionell differenzierte Areale hin, über die allerdings nichts im Detail bekannt ist (HAUG, 1966; COZZI et al., 2001). Durch die hohe Dichte an umschlossenen und freien sensiblen Nervenendigungen, kleinen Korpuskeln und kurzen, sogenannten „vellus“-Vibrissen (RASMUSSEN & MUNGER, 1996) ist der Rüsselfinger mit einem außerordentlichen Tastvermögen ausgestattet.

Der Selektionsdruck für die aufwändige Repräsentation und Innervation des Rüssels ergab sich möglicherweise aus der Notwendigkeit, Manipulationen zu präzisieren, um den sehr hohen Nahrungsbedarf effizient decken zu können.

1.5 Nahrungsphysiologie der Elefanten

Nahrungsphysiologisch sind Elefanten als nicht wiederkäuende, postgastrisch verdauende Megaherbivoren in der Lage, auch minderwertige, schwerverdauliche Nahrung mit einem hohen Zellwandanteil zu nutzen. Nahrungsökologisch gelten sie sowohl als Gräser als auch als Substratselektierer, wobei sie nahrungsphysiologisch dem Prinzip „Quantität geht vor Qualität“ folgen (z. B. OWEN-SMITH, 1988). Trotz der im Vergleich zu kleineren Herbivoren relativ geringen Stoffwechselrate (KLEIBER, 1961) ist ihr absoluter Futterbedarf so groß, dass qualitativ hochwertige Nahrung nicht in ausreichender Menge zur Verfügung steht und der Elefant auf die Nutzung von in großen Mengen verfügbaren Gräsern angewiesen ist (JANIS, 1976; DEMMENT & VAN SOEST, 1985). Nach dem Jarman-Bell-Prinzip (GEIST, 1974) können große Ungulaten Nahrung geringerer Qualität eher nutzen als kleinere Arten, da die spezifische Stoffwechselrate mit steigender Körpermasse sinkt, die Kapazität des Darmes für die Aufnahme von Futterpflanzen jedoch im Verhältnis zur Körpergröße konstant bleibt (BELL, 1970; 1971; JARMAN, 1974). Im Gegensatz zu ruminanten Substratselektierern, z. B. Rehen, können Elefanten ihren absolut betrachtet höheren Nahrungsbedarf decken, indem sie auf die vollständige Nutzung der Zellwandbestandteile verzichten und statt dessen die Darmpassage des Pflanzenmaterials zeitlich verlängern und mengenmäßig vergrößern. Auf diese Weise können die Zellinhaltsstoffe der aufgeschlossenen Zellen vom Darm resorbiert werden, bevor die Zellwandbestandteile im *Caecum* und *Colon* verdaut werden (BENEDICT, 1936; LAWS, 1966; MAGLIO, 1973; HINTZ et al., 1978; CLEMENS & MALOY, 1982; LANGER, 1984). Während Wiederkäuer die Verweildauer der Futterpflanzen im Darmtrakt für die weitaus effizientere Nutzung der Zellwandbestandteile durch den Prozess des Wiederkäuens prägastrisch verlängern, wird beim Elefanten die postgastrische Verweildauer durch den körpergrößenbedingt langen Darm auf 24,5 Stunden bis 36 Stunden erhöht (DUDLEY, 1999). Während dieser Zeit können die Zellwände durch Mikroorganismen wie Pilze (TEUNISSEN et al., 1991), Bakterien (CLEMENS & MALOY, 1982) und Ciliaten

(TIMOSHENKO & IMAI, 1995) zum Teil verdaut werden. Die unverdauten cellulosehaltigen Reste werden ausgeschieden, um Platz für die nachrückende Nahrung zu schaffen. Elefanten sind daher auf ständigen portionierten Nachschub neuen Pflanzenmaterials angewiesen, um die Füllung des Darmes kontinuierlich aufrecht zu erhalten und auf diese Weise die Kontaktzeit der Pflanzennahrung mit der resorbierenden Darmoberfläche zu verlängern (JANIS, 1976; DEMMENT & VAN SOEST, 1985).

1.5.1 Nahrungsbedarf Afrikanischer Elefanten

Der Nahrungsbedarf adulter Afrikanischer Elefantenbullen und -kühe umfasst etwa 1 % bis 1,2 %, bei laktierenden Kühen bis zu 1,5 % der Körpermasse pro Tag (MCCULLAGH, 1969; GUY, 1975; LAWS et al., 1975; MALPAS, 1977). Für einen ausgewachsenen Elefantenbulle mit einer Körpermasse von 5500 kg bis 6000 kg entspricht dies einem täglichen Futterbedarf von ca. 70 kg Trockenmasse. Bei einer täglichen Defäkationsrate von 14 mal bis 20 mal in der Regen- und 10 mal in der Trockenzeit und einem Kotgewicht von 6 kg bis 11 kg pro Defäkation errechnet sich eine Masse von insgesamt 150 kg (nass) bzw. 35 kg (trocken) täglich produzierten Kotes. Daraus errechnet sich eine Nahrungseffizienz von 40 %, gemessen an der Nutzung aller Zellbestandteile inklusive der Zellwand (DOUGALL & SHELDRIK, 1964; WING & BUSS, 1970; COE, 1972; WYATT & ELTRINGHAM, 1974; GUY, 1975; BARNES, 1982). Andere Messungen ergaben höhere Nahrungseffizienzen von bis zu 50 % (ABATUROV, 1993). Dieser Wert ist mit der Nahrungseffizienz von Equiden vergleichbar. Sie liegt jedoch um etwa 2/3 niedriger als bei Ruminantiern (HINTZ, 1969; SLADE & HINTZ, 1969; HINTZ et al., 1978).

In Abhängigkeit vom Habitat setzt sich die Nahrung der Elefanten aus verschiedensten Futterpflanzen zusammen. In Gebieten mit offenem Grasland decken sie ihren Nahrungsbedarf ganzjährig zu 60 % bis 95 % mit Gräsern. Je nach Vorhandensein suchen aber auch Steppenelefanten nach Früchten, wobei sie zur Verbreitung der Samen beitragen (DUDLEY, 1999). Bei Populationen in bewaldeten Savannen variiert dagegen der Anteil der Grasnahrung saisonbedingt zwischen 40 % bis 70 % in den Regen- und 2 % bis 40 % in den Trockenzeiten. Bevorzugte Gräser sind *Cynodon*, *Panicum*, *Setaria*, *Themeda*, *Hyparrhenia*, *Andropogon*, *Cymbopogon* und *Hyparrhenia*. Der übrige Nahrungsanteil besteht aus Blättern, Rinde, Früchten und Zweigen, wobei *Acacia*, *Azima*, *Baphia*, *Brachystegia*, *Combretum*, *Colophospermum*, *Terminalia* und *Uapac* die Hauptnahrungspflanzen sind (BUSS, 1961; NAPIER BAX & SHELDRIK, 1963; LAWS & PARKER, 1968; FIELD, 1971; DOUGLAS-HAMILTON, 1972; ANDERSON & WALKER, 1974; CROZE, 1974; LAWS et al., 1975; FIELD & ROSS, 1976; GUY, 1976; BARNES, 1982; WESTERN & LINDSAY, 1984; JACHMANN & BELL, 1985; LEWIS, 1986; STOKKE, 1999; TEHOU & SINSIN, 2000). Die toxische Wirkung einiger pflanzlicher Sekundärstoffe kann durch die zusätzliche Aufnahme von Erde minimiert werden (HOUSTON et al., 2001). Waldelefanten nehmen entsprechend

des Nahrungsangebots im Habitat hauptsächlich Blätter, Zweige, Rinde und Früchte und weniger Gras zu sich (MERZ, 1981; SHORT, 1981; WHITE-LEE et al., 1993; MAUROIS et al., 1997; THEUERKAUF et al., 2000).

1.5.2 Nahrungsbedarf Asiatischer Elefanten

Bei Asiatischen Elefanten mit Körpergewichten von bis zu 5400 kg bei Bullen und 2700 kg bis 4100 kg bei Kühen (SHOSHANI & EISENBERG, 1982) bzw. bis zu 4589 ± 451 kg bei Bullen und bis zu 2593 ± 298 kg bei Kühen (KURT & KUMARASINGHE, 1998) schwankt der geschätzte Nahrungsbedarf zwischen 11 kg und 60 kg (trocken) (BENEDICT, 1936; KURT & WEIHS, 2001). Bei einer Defäkationsrate von 12 mal bis 18 mal pro Tag und 114 kg Nassgewicht an produziertem Kot mit 45 % bis 75 % Wassergehalt ergibt sich wie beim Afrikanischen Elefanten eine geringe Nahrungseffizienz von 40 % (BENEDICT, 1936; MCKAY, 1973; VANCUYLENBERG, 1977). Die Nahrungszusammensetzung Asiatischer Elefanten wurde anhand der Fresszeit in verschiedenen Habitaten geschätzt. Bevorzugt wird das offene Grasland, besonders in Ufernähe (MUELLER-DOMBROIS, 1972; EISENBERG & LOCKHART, 1972; MCKAY, 1973; VANCUYLENBERG, 1977; OLIVIER, 1978). Je nach Gebiet verbringen sie im Juli und August 50 % bis 90 % der Fresszeit im offenen Grasland und nehmen bevorzugt Gräser, z. B. *Eragrostis*, *Eleusine*, *Cynodon* und *Brachiaria* zu sich (MCKAY, 1973; KURT et al., 2001). Im überwiegend bewaldeten Habitat Malaysias halten sich die Tiere nur zu 30 % der Fresszeit im Grasland auf (OLIVIER, 1978). Das Nahrungsspektrum umfasst etwa 60 Pflanzenarten, unter anderem *Acacia*, *Calamus*, *Bauhinia*, *Phyllanthus*, *Lepisanthes* und *Careya* (MCKAY, 1973). Beobachtungen im Uda Walawe Nationalpark (Sri Lanka) zeigten eine intensive Nutzung der Baumkronen als Futterquelle (KURT et al., 2001). Im Vergleich zu den Fresstechniken Afrikanischer Elefanten werden Bäume seltener umgebrochen. Stattdessen wird ihre Rinde mit den Zähnen von den Ästen geschält, deren Blätter mit der Rüsselhand abgestreift oder gesamte Äste sowie Früchte gefressen.

1.6 Funktion des Rüssels bei der Nahrungsaufnahme

Die Fresstechniken zur Deckung des aufgrund der Nahrungsphysiologie sehr hohen Bedarfs an Futterpflanzen verlangen den ständigen Einsatz des Rüssels, um das Pflanzenmaterial in geeigneten Portionen zum Maul zu transportieren. Der Rüssel manipuliert die Futterpflanzen solange, bis eine maulgerechte Portion mit der Rüsselhand zum Maul transportiert werden kann. Sobald die Futterportion im Maul abgelegt worden ist, bewegt sich der Rüssel zu einer neuen Futterpflanze, um die nächste Portion vorzubereiten.

Bei Afrikanischen Elefanten in Zimbabwe wurde für eine Rüsselfüllung ein Gewicht von etwa 75 g (nass) gewogen. Hochgerechnet auf ein Trockengewicht von 30 g sind daher täglich ca. 2000 Portionen notwendig, um den Nahrungsbedarf von etwa 70 kg zu decken. Je nach Gebiet wurden Fressraten von 2,4 Portionen pro Minute in Zimbabwe (GUY, 1975), von 5,9 Portionen pro Minute in Uganda (WYATT & ELTRINGHAM, 1974) und saisonabhängig von 3,1 bis 8,4 Portionen pro Minute in Tansania angegeben (BARNES, 1979).

Bei Asiatischen Elefanten in Sri Lanka wog eine Rüsselfüllung etwa 150 g (MCKAY, 1973; VANCUYLENBERG, 1977), so dass bei einem geschätzten Futterbedarf von ca. 120 kg (nass) täglich 800 Rüsselbewegungen für den Nahrungserwerb benötigt werden. Die Fressraten unterschieden sich ebenfalls gebietsweise zwischen 2,1 bis 0,9 Portionen pro Minute in Sri Lanka (MCKAY, 1973; VANCUYLENBERG, 1977) und 0,9 Portionen pro Minute in Malaysia (OLIVIER, 1978).

1.6.1 Fresszyklus bei der Nahrungsaufnahme

Der Bewegungsablauf des Rüssels beim Nahrungserwerb folgt einem Fresszyklus, der sich aus wiederkehrenden Sequenzen klar unterscheidbarer Teilbewegungen des Rüssels (Bewegungskategorien) zusammensetzt (MARTIN, 1999; 2001; MARTIN et al., 1999). Dieser Fresszyklus wurde beim Asiatischen Elefanten näher untersucht (Abb. I-1.3a): Zunächst wird der zu bearbeitende Pflanzenteil mit dem Rüsselfinger selektiert und mit der Rüsselhand, also der ventralen Fläche des distalen Rüsselabschnitts, umschlossen (Objektkontakt). Mit Hilfe einer bestimmten Technik, die auch die Zuhilfenahme eines Fußes, der Stoßzähne oder des Maules einschließen kann, wird der Pflanzenteil präzise von der Pflanze entfernt und hinter die umgebogene Kante ventral der Nüsternöffnung geklemmt. Mit dem freien Rüsselfinger und der freien Nüsternregion können auf diese Weise noch weitere Pflanzenteile selektiert werden. Der Prozess des Selektierens und des Objektkontakts wiederholt sich, bis eine ausreichende Menge an Futterpflanzen vorbereitet wurde, die in der Rüsselhand mit verschiedenen Bewegungen zu einer Portion geformt wird. Anschließend wird die Rüsselhand zum Maul geführt (Zurückführen), um die Portion dort auf die Zunge zu legen. Bevor der Rüssel zur nächsten Pflanze bewegt wird (Reichen), kann die Futterportion im Maul mit Hilfe des Rüsselfingers noch manipuliert oder zurechtgeschoben werden. (MCKAY, 1973; KURT, 1986; MARTIN, 1999; MARTIN et al., 1999; KURT et al., 2001; MARTIN, 2001; MARTIN & NIEMITZ, im Druck).

Der Afrikanische Elefant kann kleinere Objekte auch mit seinem dorsalen und ventralen Rüsselfinger umschließen und auf diese Weise zum Maul transportieren (Abb. I-1.3b). Futterpflanzen umschließt *Loxodonta africana* ebenfalls mit der Rüsselhand (KÜNKEL, 1998). Eine detaillierte Aufschlüsselung des Fresszyklus liegt jedoch noch nicht vor.

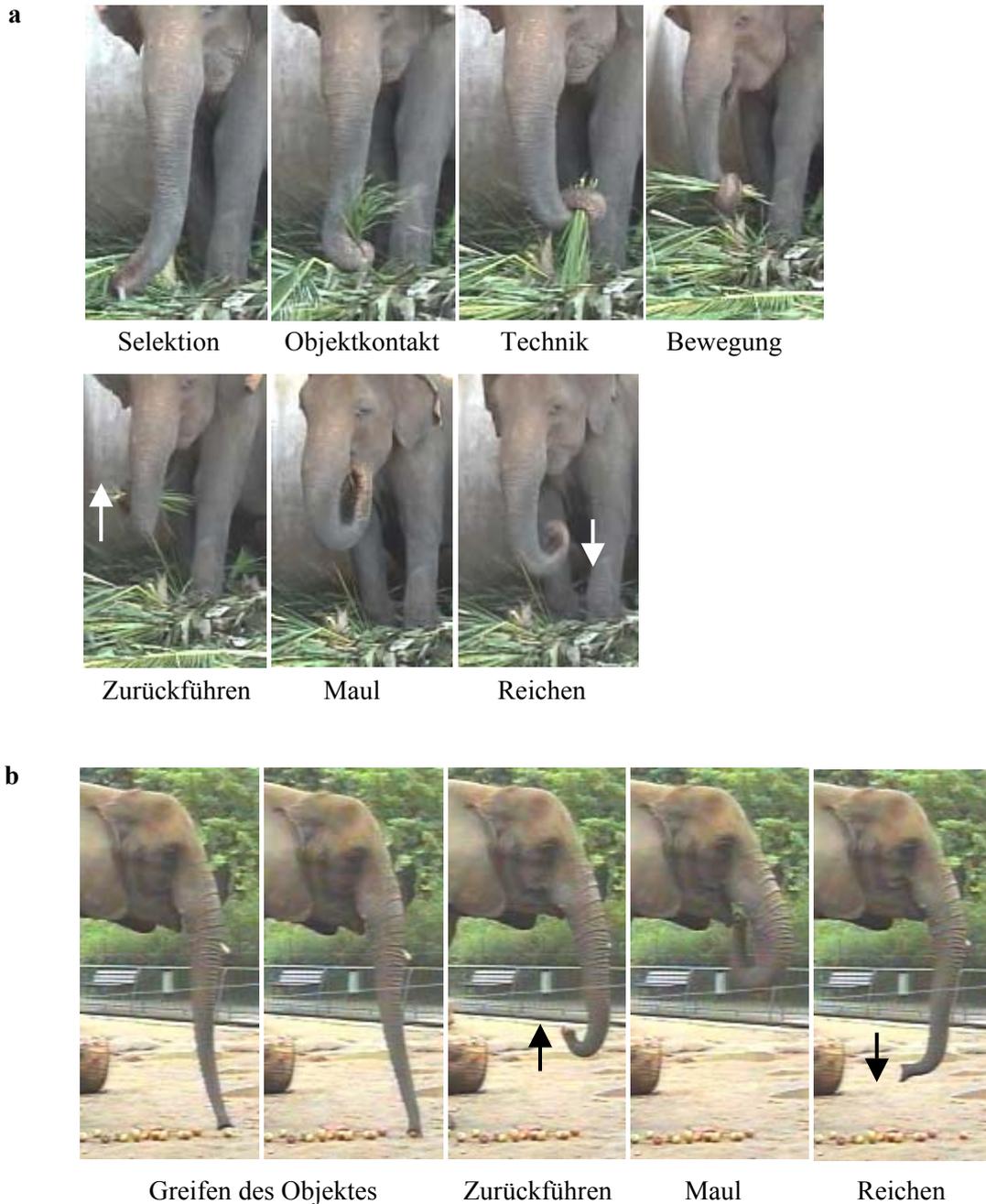


Abb. I-1.3: Fresszyklen der Elefanten. Vergleich der Fresszyklen mit ihren Bewegungskategorien von (a) Asiatischen Elefanten und (b) Afrikanischen Elefanten.

1.6.2 Notwendigkeit einer effizienten Motorik

Der hohe Nahrungsbedarf des Elefanten, kombiniert mit dem erforderlichen kontinuierlichen Nachschub an kleineren Futterportionen, erfordert den ständigen Einsatz des Rüssels als Manipulations- und Transportorgan. Allein die Transportbewegungen vom Boden zum Maul (Zurückführen) und vom Maul zum Objekt (Reichen) erfordern Muskelkraft einerseits und Koordination der Bewegungen andererseits. Da die Anzahl der Rüsselbewegungen nicht reduziert werden kann, lastet ein hoher Selektionsdruck auf der Effizienz der Motorik.

In der vorliegenden Arbeit gilt es, anhand des Bewegungsverlaufs verschiedener Rüsselmarkierungen herauszufinden, wie diese Effizienz mechanisch und organisatorisch erreicht werden könnte. Unter der Annahme, dass der Rüssel sich notwendigerweise mit minimalem Kraftaufwand effizient bewegt, soll mit Hilfe der Kinematik das Prinzip seiner Bewegungskoordination und –organisation analysiert werden, um im Vergleich mit Interpretationen von Planungsstrategien des Handgebrauchs bei Primaten die kognitiven Leistungen und Kontrollmechanismen zu diskutieren. Berechnungen der verwendeten Muskelkräfte und die zugrundeliegende Dynamik können im Rahmen dieser Arbeit annäherungsweise geleistet werden. Was die Einzigartigkeit der Rüsselmotorik ausmacht, soll im Vergleich zu anderen der Nahrungsaufnahme dienenden Greiforganen diskutiert werden.

Infolge der Bewegungen in Richtung der Gravitation beim Reichen und gegen die Gravitation beim Zurückführen ist anzunehmen, dass die Effizienzsteigerung dieser Bewegungen auf unterschiedliche Art und Weise erreicht wird. Beim Zurückführen ist zu erwarten, dass die Rüsselspitze einer möglichst kurzen und senkrecht orientierten Bewegungsbahn folgt, um den Lastarm des Rüssels gegen die Schwerkraft zu verkürzen. Kopfbewegungen könnten dabei unterstützend zum Schwungholen eingesetzt werden. Beim Reichen wäre die Annäherung der Rüsselhand an das Objekt in einer Fallbewegung denkbar, mittels der die Schwerkraft dynamisch genutzt und der Einsatz von Muskelkräften auf das Ende der Bewegung zum Verhindern des Aufpralls beschränkt werden könnte. Alternativ müsste die synergistisch und antagonistisch wirkende Muskulatur des Rüssels permanent koordiniert werden, um dessen kontrollierte Annäherung an das Objekt zu ermöglichen. Das Greifen nach einem Futterobjekt erfordert neben rein mechanischen Komponenten auch die präzise Koordination des Effektors zum Ziel und schließlich die Kontaktaufnahme mit dem Objekt. Aus der Handmotorik ist bekannt, dass zielgerichtete Bewegungen einer anspruchsvollen neuronalen Kontrolle bedürfen.

1.7 Modelle der Planung und Koordination zielgerichteter Handbewegungen bei Primaten

Intensive Forschungen auf dem Gebiet der Handmotorik verdeutlichen die Komplexität der Kontrolle zielgerichteter Handbewegungen bei Primaten. Um eine Bewegung zielorientiert ausführen zu können, muss zunächst die Zielposition wahrgenommen und zur geeigneten Planung der Bewegung in ein körpereigenes Referenzsystem transformiert werden (JEANNEROD, 1984; PAILLARD, 1991; LACQUANITI, 1997; DESMURGET et al., 1998). Bei visueller Wahrnehmung der Zielposition ergeben sich dabei komplizierte Interaktionen verschiedener sensorischer Afferenzen. Durch die saccadischen Augenbewegungen zur Zentrierung der visuellen Wahrnehmung auf die *Fovea centralis* sendet die Retina afferente Signale über die Zielposition in Relation zur Sichtlinie. Efferente Signale der Augenstellung

liefern ebenso wie die propriozeptorischen Meldungen über die Stellungen von Kopf und Hals Informationen über die Haltung des körpereigenen Referenzsystems. Als essentiell für die Planung der Bewegung erwies sich die Kenntnis über die Ausgangsstellung der Hand als Effektor (FELDMAN, 1992; FELDMAN & LEVIN, 1995; DESMURGET et al., 1997b). Inwiefern die Lage des Endeffektors in Form der Gelenkstellungen oder der Position des Endeffektors im Raum kodiert ist, wird weiterhin kontrovers diskutiert (ABEND et al., 1982; HOLLERBACH & FLASH, 1982; DESMURGET & PRABLANC, 1997).

Ist die Zielposition bekannt, muss der Weg respektive die Bewegungsbahn oder Trajektorie, in der englischsprachigen Literatur als „trajectory“ bezeichnet (ABEND et al., 1982), geplant und der Endeffektor mit Hilfe einzelner Muskelkontraktionen dort entlang koordiniert werden. Über die Art und Weise, wie die Bewegungsbahn und damit die Bewegung des Endeffektors auf ein Ziel zu organisiert werden könnte, wurden in der englischsprachigen Literatur mehrere mögliche Theorien und Modelle vorgeschlagen, die im folgenden kurz erläutert werden sollen.

1.7.1 Die „equilibrium point hypothesis“

In der „equilibrium point hypothesis“ (MUSSA-IVALDI et al., 1985; BIZZI et al., 1991; BIZZI et al., 1992) wird davon ausgegangen, dass die Muskeln des Armes sich wie mechanische Federn verhalten, bei denen sich ein Gleichgewicht zwischen Länge und Spannkraft einstellt. Wird die Spannkraft des Muskels über das ZNS kontrolliert, kann sich die Stellung des Armes aus der Wechselwirkung zwischen Länge und Spannung durch Einstellung eines Gleichgewichts ergeben. Die Bewegungsbahn würde sich damit aus der Definition der Spannkraft in der Endstellung ergeben. Attraktiv ist diese Hypothese aufgrund der eleganten Planungs- und Koordinationsmöglichkeit der Bewegungsbahn, die sich zum großen Teil aus der Muskelphysiologie selbst ergeben würde, zumindest bezogen auf ein einzelnes Gelenk. Für mehrgelenkige Bewegungen ist diese Hypothese zur „equilibrium trajectory hypothesis“ modifiziert worden (FLASH, 1987; FLANAGAN et al., 1993; HATSOPOULOS, 1994; GRIBBLE & OSTRY, 1996). Experimentelle Studien und Computersimulationen unterstützen die Annahme, dass die Bewegungen durch die Verschiebung des Gleichgewichtspunktes entlang einer virtuellen Geraden geplant werden. Die „equilibrium trajectory hypothesis“ wird aufgrund der „rechnerischen“ Komplexität der zu planenden Bewegungsbahn kritisiert. Da mehrere experimentelle Befunde nicht im Einklang mit dieser Hypothese stehen, bleibt sie umstritten.

1.7.2 Vektormodelle

Andere Modelle gehen davon aus, dass die Hand als Endeffektor entlang einer im Vorfeld zentral geplanten, zielorientierten Bewegungsbahn koordiniert wird (MORASSO, 1981; BOCK & ECKMILLER, 1986; GORDON et al., 1994a; ROSSETTI et al., 1995). In welchen Einheiten die Bewegungsbahn geplant wird, ist weiterhin unklar. Sie könnte einerseits als Trajektorie des Effektors im kartesischen Koordinatensystem kodiert sein, wobei das ZNS eine der vielen möglichen Trajektorien zwischen Start- und Zielposition selektiert und die Hand dort entlang koordiniert. Diese Annahme wird unterstützt durch die geringe Variation der Bewegungsbahnen der Hand zu ein und derselben Zielposition, gekoppelt mit einem glockenförmigen Geschwindigkeitsprofil (MORASSO, 1981; HOLLERBACH & FLASH, 1982; ABEND et al., 1982; FLASH & HOGAN, 1985; GORDON et al., 1994a; WOLPERT et al., 1995; HAGGARD et al., 1995). Die Bewegungsbahn könnte andererseits in einer Abfolge von Gelenkstellungen kodiert sein. Hierbei würde das ZNS die räumlichen Koordinaten des Zieles in eine Sequenz von Armhaltungen transformieren, so dass die Bewegungsbahn des Effektors sich aus der Abfolge der Gelenkstellungen von der Start- zur Zielposition ergeben könnte (SOECHTING & LACQUANITI, 1981; 1983; LACQUANITI & SOECHTING, 1982; SOECHTING, 1984; LACQUANITI et al., 1986; DESMURGET et al., 1995a; DESMURGET & PRABLANC, 1997). Selbst wenn die Handposition mit einer beliebigen Anzahl an Kombinationen von Gelenkstellungen erreicht werden kann, nimmt der Arm am Ende stets die gleiche Endposition ein (DESMURGET et al., 1995b; DESMURGET & PRABLANC, 1997). Diese Möglichkeit der Planung involviert allerdings auch eine inverse Kartierung („inverse mapping“), mit Hilfe derer der visuelle Input in einen Winkel der Arme umgesetzt werden muss, so dass sich die Repräsentation der gewünschten Armstellung ergibt und angesteuert werden kann (SOECHTING & FLANDERS, 1989a; b; FLANDERS & SOECHTING, 1990; SOECHTING et al., 1990; HELMS-TILLERY et al., 1991). Allerdings bleibt dies auf einen Kontext begrenzt (SOECHTING et al., 1995; DESMURGET et al., 1998).

1.7.3 Optimierungsprinzipien

Ein weiteres Modell geht von Optimierungsprinzipien aus. Um eine Bewegung sinnvoll ausführen zu können, ist eine Regulierung zur Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden erforderlich (GIELEN et al., 1995). Als regulierender Faktor wird in der „minimal jerk theory“ die minimale Ruckartigkeit der Bewegung durch Reduktion energetisch kostspieliger, unnötiger Beschleunigungen und Verzögerungen postuliert (HOGAN, 1984; FLASH & HOGAN, 1985). Experimentelle Beweise bleiben jedoch auf zweidimensional ausgerichtete Bewegungen beschränkt, so dass die tatsächlichen Eigenschaften eines Effektors zu wenig Berücksichtigung finden. Alternativ schlägt die „minimal torque theory“ ein minimales Drehmoment vor (UNO et al., 1989). Die für die Bewegung benötigten Drehmomente

der Gelenke könnten direkt durch Verrechnung der momentanen Hand- und der gewünschten Zielposition ermittelt werden. Auf diese Weise bliebe sowohl die exakte Planung des Weges der Hand, als auch eine Transformation der extern spezifizierten Bewegungsbahn in Gelenkstellungen erspart. Auch diese Theorie ist umstritten.

Allen Modellen gemeinsam ist die Auseinandersetzung mit der Problematik, auf welche Weise die Vielzahl an Freiheitsgraden mit einem möglichst geringen neuronalen „Rechenaufwand“ in die Planung und Koordination der Bewegung integriert werden kann. Je größer die Anzahl der Freiheitsgrade, desto komplizierter ist die Kontrolle der Bewegung (HOLLERBACH, 1990). Insbesondere für den höchst beweglichen Rüssel ergeben sich daraus eine Reihe von Fragestellungen.

1.8 Herausforderung an die Bewegungsorganisation

Der komplexe anatomische Aufbau des Rüssels und die daraus resultierende beinahe unlimitierte Anzahl an Freiheitsgraden lässt, gekoppelt mit der reichen Innervierung, eine hochanspruchsvolle und kostspielige neuronale Kontrolle erwarten. Wie kann der Rüssel mit der großen Anzahl an Freiheitsgraden umgehen und seine Bewegungen in planerischer und mechanischer Hinsicht effizient gestalten?

1.8.1 Hypothese I: Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden

Wie bereits eingangs postuliert, könnte ein Mechanismus zur Steigerung der Effizienz von Rüsselbewegungen im Sinne eines geringeren neuronalen Planungs- und Kontrollaufwandes auf der Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden beruhen. Beim Arm von Kraken wird die Anzahl an Freiheitsgraden durch die Bildung eines Biegepunkts, welcher den Arm entlang zum Ziel wandert, drastisch reduziert (GUTFREUND et al., 1996; SUMBRE et al., 2001). Ein ähnlicher Mechanismus könnte auch auf den Rüssel als muskuläres Hydrostat zutreffen.

Die komplexe Innervation, die großflächige Repräsentanz im Kortex und die feinmanipulatorischen Fähigkeiten des Rüssels lassen einen hohen kortikalen Einfluss auf die Kontrolle der Rüsselbewegungen annehmen. Obwohl in dieser Arbeit experimentell nicht überprüft, ist die Zielmotorik des Rüssels daher nicht aufgrund der Reflextheorie zu erklären. Wie die zielorientierten Bewegungen des Rüssels organisiert sind, kann anhand der Kinematik interpretiert werden.

1.8.2 Fragestellungen

In Anlehnung an die aus der Zielmotorik bekannten Problematiken stehen folgende Fragen im Vordergrund.

Werden die Bewegungen im Vorfeld geplant oder während der Ausführung kontinuierlich kontrolliert? Ersteres setzt einen hohen planerischen Aufwand voraus (DESMURGET et al., 1998; DESMURGET & GRAFTON, 2000), letzteres hingegen wäre aufgrund des Zeitbudgets physiologisch nur begrenzt möglich (HOLLERBACH, 1982). Inwiefern die Bewegungen bereits im Vorfeld geplant werden, ist anhand der Bewegungsbahnen in Kombination mit den Geschwindigkeitsprofilen ablesbar. Ist deren Varianz und damit das Ausmaß an Korrekturbewegungen gering, ist davon auszugehen, dass die Raum-Zeit-Koordination der Bewegung einer zentralen Planung unterliegt (ATKESON & HOLLERBACH, 1985). Wie sich die Formen der Bewegungsbahn in Abhängigkeit der Zielpositionen verändern, liefert ein weiteres Kriterium. Bleibt die Form der Bewegungsbahn auch bei unterschiedlichen Zielpositionen konstant, ist von einer zielorientierten Planung des Weges bereits vor Beginn der Bewegung auszugehen. Unterscheiden sich die Formen hingegen in Abhängigkeit der Zielposition, sollte die Bewegungsbahn erst ab einem gewissen Bewegungsabschnitt determiniert und nicht bereits vor Beginn der Bewegung geplant werden.

Um welche Art von Bewegungen handelt es sich? Hinsichtlich des kognitiven Anspruchs lassen sich Zeige- und Greifbewegungen voneinander unterscheiden. Zielgerichtete Bewegungen, die allein den Transport des Effektors zum Ziel beinhalten, wie das Zeigen auf eine Zielposition, sind durch gerade und wenig variierende Bewegungsbahnen charakterisiert, deren Geschwindigkeitsprofile als Ausdruck der Raum-Zeit-Koordination eine ebenfalls invariante, symmetrisch glockenförmige Form aufweisen (MORASSO, 1981; FLASH & HOGAN, 1985; ATKESON & HOLLERBACH, 1985). Für zielgerichtete Bewegungen, die außer dem Transport des Effektors zusätzlich den präzisen Kontakt mit dem Objekt erfordern, wie z. B. Greifbewegungen, sind dagegen asymmetrische Geschwindigkeitsprofile mit einer verzögerten Bremsphase kennzeichnend. Diese spiegeln die Koordination der beiden Bewegungsabschnitte („submovements“) Transport- und Griffbildungsphase wieder. Die Transportphase sorgt für den zügigen Transport des Effektors in Objektnähe, während die Griffbildungsphase die Vorformung der Fingerstellung in Anpassung an die Objekteigenschaften liefert, messbar in Form der Apertur. Die zeitliche und räumliche Koordination der beiden Komponenten benötigt mehr Zeit für eine kontrollierte Annäherung und einen präzisen Objektkontakt (JEANNEROD, 1981; 1984; 1986; 1988; WEISS & JEANNEROD, 1998). Um welche Art von Zielmotorik es sich beim Rüssel handelt, sollte analog zur Handkinematik anhand der Bewegungsbahnen und Geschwindigkeitsprofile interpretierbar sein. Funktionell ist eine Greifbewegung zu erwarten, da das Futterobjekt mit den Rüsselfingern gegriffen und zum Maul transportiert werden soll. Ist das Reichen des Rüssels eine Greifbewegung, müsste sich dies in einer Griffbildung der Rüsselhand manifestieren, messbar anhand des Verlaufs der Apertur als Abstand zwischen dorsalem und

ventralem Rüsselfinger. Alternativ zu der kognitiv anspruchsvollen Koordination von Transport- und Griffbildungsphase könnten Reichen und Greifen zeitlich entkoppelt werden. Wird die Griffbildung in den Objektkontakt verlagert, könnte das Reichen ähnlich einer Zeigebewegung allein dem Transport der Rüsselhand zum Zielobjekt dienen. Der Nachteil an dieser Aufeinanderfolge von Transport- und Griffbildungsphase wäre der längere zeitliche Aufwand. Wird dabei jedoch neuronaler Aufwand zur Koordination von Transport- und Griffbildungskomponente reduziert, wäre diese Herangehensweise lohnenswert.

Es wird davon ausgegangen, dass die Wahrnehmung der Zielposition visuell erfolgt. Inwiefern die Rüsselbewegungen visuell verfolgt und damit die Genauigkeit der Bewegungskoordination verbessert werden kann bleibt spekulativ, ist jedoch aufgrund der Augenkonstruktion des Elefanten denkbar. Die Topographie der Retina zeigt, dass sich die Ganglionzellen sowohl entlang einer horizontalen Achse, die sich inferior des blinden Flecks über die Retina erstreckt, als auch im oberen temporalen Bereich der Retina konzentrieren. Diese Besonderheit der Retina ist einzigartig für den Elefanten und entwickelte sich im Verlauf der Evolution vermutlich im Zusammenhang mit der visuellen Kontrolle der Rüsselbewegungen, um trotz der horizontalen Haltung des Kopfes Objekte auf dem Boden und deren Manipulation wahrnehmen zu können (STONE & HALASZ, 1989).

Welche Bewegungsanteile lassen sich rein mechanisch als Folge der physikalischen Eigenschaften des Rüssels erklären? Um diese Frage zu klären, wurden Tiere mit unterschiedlich langen Rüsseln für die Analyse herangezogen. Die Art und Weise, in welcher die Bewegungsparameter mit der Rüssellänge korrelieren, sollte Aufschluss darüber geben, welche Komponenten der Bewegung sich rein mechanisch ergeben und welche dem kontrollierten Muskeleinsatz unterliegen. Des Weiteren wurde annäherungsweise berechnet, welche Kräfte auf den Massenschwerpunkt des Rüssels einwirken. Angenommen wurde hierfür, dass der Rüssel frei am Schädelansatz hängt und sein Massenschwerpunkt in der Senkrechten zum Aufhängepunkt ruht. Krümmt sich der Rüssel, übt der proximale Bereich des Rüssels eine Kraft von vorne, der distale Bereich hingegen eine Kraft von hinten gegen den Massenschwerpunkt aus. Gleichen sich diese Kräfte aus, verbleibt der Massenschwerpunkt innerhalb der Senkrechten, so dass die Bewegungen mit einem Minimum an Muskelkraft möglich sind. Streckt sich der Rüssel aus einer gebogenen Ausgangshaltung, sollte auch hier der Massenschwerpunkt der Senkrechten folgen und damit im Gleichgewicht gehalten werden. Erkennbar wäre dies ebenfalls am Ausgleich der auf den Massenschwerpunkt einwirkenden Kräfte.

Welche Bedeutung hat die Gravitation für die Rüsselbewegungen? Hier konzentrieren sich die Analysen auf die Unterschiede zwischen den Parametern des Reichens und des Zurückführens als Bewegungen mit und gegen die Gravitation. Dass die Schwerkraft mit in die Planung der Bewegungen integriert wird, zeigen Ergebnisse diverser Experimente zur Handkinematik unter normalen (PAPAXANTHIS et al., 1998; PAPAXANTHIS et al., 2003) und variierenden Gravitationsbedingungen (FISK et al., 1993; PAPAXANTHIS et al., 1998;

LACKNER & DI ZIO, 2000). Die Gravitation könnte durch Muskelkräfte kompensiert werden, so dass die Richtung der Rüsselbewegung keine Rolle für die Kinematik spielt. Infolge der beim langen Rüssel zu erwartenden großen Kraftanstrengung für die Beschleunigung gegen die Gravitation beim Zurückführen und für die Abbremsung gegen die Schwerkraft beim Erreichen ist jedoch eher zu vermuten, dass diese beiden entgegengesetzt gerichteten Bewegungen unterschiedlich organisiert sind.

Anhand der Kinematik des Rüssels, die sich der qualitativen Beschreibung und quantitativen Erfassung mechanisch relevanter Parameter der Bewegung bedient, soll vergleichend mit den gut bekannten Bewegungen der Hand sowie anderer Greiforgane die Organisation von Rüsselbewegungen untersucht werden.