

4 Diskussion

4.1 Bewegungen des Rüssels

Der Rüssel erweist sich als einzigartig in seiner Bewegungsorganisation und Mechanik. Dies beruht auf der Kombination von aktivem Greifen nach einem Objekt mit den Rüsselfingern und dem Transport des Objekts zum Maul mit der Rüsselspitze stets voran. Reichen und Zurückführen sind dabei keineswegs lediglich in ihrer Richtung umgekehrte Bewegungen, sondern dem physikalischen Zwang der entgegengesetzten Gravitationseinwirkung angepasst mechanisch unterschiedlich organisiert.

4.1.1 Die Mechanik des Rüssels ist einzigartig

Die Bewegungen des Rüssels können hinsichtlich verschiedener Aspekte mit jener anderer muskulärer Hydrostate wie Zungen und Tentakel vergleichend diskutiert werden.

Beim Reichen setzte der Rüssel seine „Hand“ als Effektor ein, welcher sich dem Objekt gezielt näherte und es mit den Rüsselfingern umschloss. Die Zungen vieler Säugetiere (DORAN, 1975), Amphibien (DEBAN et al., 1997; NISHIKAWA et al., 1999) und „Reptilien“ (WAINWRIGHT & BENNETT, 1992a; b; HERREL et al., 2000; SCHWENK, 2000) hingegen greifen die Beute nicht aktiv mit ihrer Spitze, sondern der Fang bleibt vielmehr passiv an der feuchten Oberfläche des Zungenepithels durch Adhäsion haften (BELS et al. 1994; LAUDER & REILLY, 1994) oder wird wie beim Chamäleon als Folge des Aufpralls umschlossen (HERREL et al., 2000). Bei den Tentakeln von *Loligo* sorgen die Saugnäpfe für Haftung (KIER & VAN LEEUWEN, 1997).

Um den Effektor Rüsselhand in der Reichbewegung vom Maul zum Ziel Objekt zu bewegen, wurde das in der Ausgangshaltung gebogene flexible Greiforgan gestreckt. Zungen und Tentakel hingegen werden durch extreme Kontraktion der Ringmuskulatur und passive Dehnung der Längsmuskulatur hauptsächlich gerade vorgeschneit. Beschrieben wurden solche Zungenbewegungen bei Salamandern (DEBAN et al., 1997) und Chamäleons (WAINWRIGHT et al., 1991; WAINWRIGHT & BENNETT, 1992a; b; SCHWENK, 2000; HERREL et al., 2000; 2001). Chamäleons können ihre Zunge bis zum Zweifachen ihrer Körperlänge ausstrecken (WAINWRIGHT et al., 1991; SCHWENK, 2000; HERREL et al., 2000). Die langen Zungen von Säugern wie z. B. *Tachyglossus*, *Tarsipes* und *Manis* (DORAN, 1975), die in Insektenbauten eingeführt und anschließend mit daran haftenden Insekten kontrahiert werden, nutzen dafür augenscheinlich die zirkuläre und longitudinale Muskulatur. Die Fangtentakel von *Loligo* (KIER, 1982; KIER & SMITH, 1985; KIER, 1991; VAN LEEUWEN & KIER, 1997; KIER & VAN LEEUWEN, 1997) und von *Sepia* (MESSENGER, 1968; 1977) können ebenfalls gerade hervorgeschneit werden. Ungewöhnlich kurze Myosinfilamente

und das variable Volumen ermöglichen eine Streckung um bis zu 70 % der Ruhelage (VAN LEEUWEN & KIER, 1997; KIER & VAN LEEUWEN, 1997). Eine Streckung und reversibel eine Kontraktion solchen Ausmaßes ist mechanisch durch schräg orientierte, gegenläufig arrangierte Längsmuskeln möglich (KIER, 1985; 1991). Zungen anderer Tiere, die ebenfalls zur Nahrungsbeschaffung eingesetzt werden, funktionieren nach einem anderen Mechanismus. Amphibien wie Kröten (GANS & GORNIK, 1982) oder Frösche (NISHIKAWA et al., 1999) klappen ihre Zunge mit einer Art Hebelsystem heraus. Das anteriore Zungengewebe ist an der Mandibel fixiert. Öffnet sich das Maul, wird das freie posteriore Zungengewebe über das anteriore Gewebe rotiert, so dass sich die dorsale Zungenoberfläche umdreht und von oben der Beute nähert (GANS & GORNIK, 1982; DE VREE & GANS, 1994). Giraffen setzen ihre lange Zunge funktionell wie der Rüssel zum Greifen von Laub in den Baumkronen ein. Hierbei kann das Laub aber nicht mit einer „Hand“ gegriffen werden, sondern wird von der Zunge mit einer Torsionsbewegung umschlungen. Über den detaillierten Mechanismus ist bislang nichts bekannt.

Beim Zurückführen musste der Rüssel für den Transport des Futters vom Boden zum Maul mit dem Effektor voran aus der gestreckten Haltung gegen die Schwerkraft gebogen werden. Verglichen damit transportieren Zungen die Beute nicht durch gezielte Biegung ihrer Spitze zum Maul, sondern werden so stark kontrahiert, bis Kiefer, Zähne oder Lippen die am distalen Ende haftende Beute packen können. Die superkontraktile Eigenschaft der Zunge kommt beim Chamäleon durch die Perforation der Z-Scheiben zustande, die ein weites Ineinandergleiten der Aktin- und Myosinfilamente erlaubt (RICE, 1973). Außer dem Chamäleon ist es auch Fröschen und Salamandern möglich, mit Hilfe eines Faltmechanismus der Muskulatur am Zungengrund die lange Zunge zu „verstauen“ (DEBAN et al., 1997; NISHIKAWA et al., 1999; HERREL et al., 2001). Unter den Säugetieren sorgt die Aktivität der intrinsischen Muskulatur für die Zungenbewegung z. B. beim Hund (BENNETT & HUTCHINSON, 1946) und bei der Katze (ABD-EL-MALEK, 1938), wobei die longitudinale Muskulatur beim Zurückziehen aktiv ist (SMITH, 1980; 1984). Die Fangtentakel von Kalmaren werden so weit kontrahiert, bis die Beute in den Bereich der Arme gelangt und von diesen zur Mundöffnung geschoben wird (KIER & VAN LEEUWEN, 1997). Der Rüssel des Elefanten ist in diesem Ausmaß nicht kontrahierbar und muss sich daher biegen. Die Arme von Kraken biegen sich zwar ebenso wie der Rüssel zur Mundöffnung. Allerdings kann die Beute an jeder beliebigen Stelle mit Hilfe der Saugnäpfe festgehalten und sogar daran entlang weitergereicht werden (MATHER, 1998), so dass der Transport der Beute zur Mundöffnung nicht wie beim Rüssel auf die exakte Koordination des distalen Endes angewiesen ist (GUTFREUND et al., 1996). Zungen, die wie der Rüssel gebogen werden, wie z. B. bei Gras fressenden Kühen oder Milch schlappernden Katzen, transportieren das Futter nicht mit der Spitze zum Maul, sondern innerhalb der Biegung. Der Rüssel ist damit das einzige flexible Greiforgan, welches das Futter mit der Spitze voran gezielt ins Maul transportiert.

Während die Extension und Retraktion von Zungen und Tentakeln als reversible Prozesse der Muskelkontraktionen angesehen werden können, deuten bereits die qualitativen Beschreibungen der Rüsselbewegungen darauf hin, dass Reichen und Zurückführen auf einer unterschiedlichen Bewegungsorganisation beruhen. Sowohl im Hinblick auf ihre Mechanik als auch auf ihre Organisation unterscheiden sich damit die Bewegungen des Rüssels von funktionsmorphologisch analogen Greiforganen wie Zungen und Tentakel, wodurch der Rüssel seine Einzigartigkeit erlangt.

4.1.2 Beim Reichen wird der Rüssel in funktionelle Segmente unterteilt

Um den Rüsselfinger auf das Objekt auszurichten, muss der gebogene Rüssel während des Reichens gestreckt werden. Die Stelle der stärksten Biegung des Rüssels, die Biegestelle, wanderte dabei von proximal nach distal. Eine vergleichbare Bewegungsorganisation zeigt der Arm von *Octopus*, bei welchem sich ebenfalls zu Beginn der zielgerichteten Bewegung auf ein Beutetier zu eine Biegestelle formiert und im Verlauf der Bewegung von proximal nach distal entlang der Zieltrajektorie wandert (GUTFREUND et al., 1996; SUMBRE et al., 2001). Beim Elefantenrüssel diente die Biegestelle schließlich als funktionelles Gelenk zwischen einem proximalen und einem distalen funktionellen Segment. Mit diesem Mechanismus gleicht der Rüssel in seiner Bewegungsweise funktionell eher einer segmental organisierten Greifextremität, z. B. dem Arm von Primaten, als dem funktionsmorphologisch analogen Arm von *Octopus*. Im Unterschied zum Rüssel des Elefanten kann sich die Biegestelle am Arm von Kraken an beliebiger Stelle bilden und wieder verschwinden. Sie fungiert folglich nicht als funktionelles Gelenk, da eine pendelartige Bewegung eines distalen Segments um ein solches im dichten Medium Wasser aufgrund des großen Widerstandes und der verminderten Schwerkraft nicht effizient wäre (VAN LEEUWEN et al., 2000).

Aus der funktionellen Gliederung des Rüssels in ein proximales und ein distales funktionelles Segment ergeben sich wichtige Vorteile. Der Rüssel kann sich mechanische Prinzipien wie das Schwingen des distalen Segments um das funktionelle Gelenk auf elegante Weise zum Erreichen des Zieles zunutze machen. Dabei wird die freiwerdende Spannkraft genutzt, um den distalen Bereich des Rüssels ohne zusätzliche Muskelkraft nach vorne schnellen zu lassen. Bleiben die insbesondere im letzten Abschnitt der Bewegung erforderlichen gezielten Bewegungen auf das distale Segment beschränkt, erhöht sich die Manövriermöglichkeit im Vergleich zum gesamten langen und trägen Rüssel. Die Unterteilung des Rüssels in eine begrenzte Anzahl funktioneller Segmente vereinfacht die Organisation und Koordination des Reichens, indem sich die Kontrolle auf diese wenigen Segmente beschränkt.

Die modellhafte Berechnung der auf die Senkrechte durch den „Aufhängepunkt“ des Rüssels wirkenden Kräfte zeigte, dass der proximale Rüsselabschnitt von vorne, der distale

Rüsselabschnitt hingegen von hinten Kraft auf den in der Senkrechten ruhenden Massenschwerpunkt des Rüssels ausübt. Diese Kräfte heben sich bis auf eine, in Anbetracht der nur approximativen Berechnung zu vernachlässigenden, Differenz von maximal 20 N zu Beginn und maximal 8 N während anderer Phasen der Bewegung gegenseitig auf. Der Massenschwerpunkt des Rüssels verbleibt folglich in der Senkrechten, weshalb keine zusätzlichen Muskelkräfte für seine Verschiebung aus dem energetischen Optimalzustand aufgewendet werden.

4.1.3 Zurückführen erfolgt über einen „sukzessiven Biegemechanismus“

Beim Zurückführen wurde die Rüsselhand mit den Rüsselfingern voran zum Maul transportiert. Funktionell entspricht dies zwar den Armbewegungen der Primaten, mechanisch musste der Transport der Rüsselhand gegen die Schwerkraft allerdings anders gelöst werden. Eine Unterteilung in zwei funktionelle Segmente wie beim Reichen hätte einen zu großen Kraftaufwand zum Anheben des distalen Lastarmes zur Folge gehabt. Statt dessen wurde ein „sukzessiver Biegemechanismus“ eingesetzt, bei dem sich mehrere räumlich sukzessive funktionelle Gelenke entlang der Senkrechten von distal nach proximal verschoben. Auf diese Weise kann der immer länger werdende distale Abschnitt des Rüssels parallel zur Senkrechten zum Maul gestemmt werden. Dicht am Lot orientiert kann dabei der Lastarm kurz gehalten werden. Kurze, nacheinander sich kontrahierende Abschnitte des Rüssels an der Biegestelle generieren als Hebel die Kraft für die Bewegung.

Der „sukzessive Biegemechanismus“ bietet aufgrund der Verkürzung aufeinander folgender Lastarme die einzige Möglichkeit, die Rüsselspitze möglichst effektiv gegen die Schwerkraft zu bewegen. Auch für das Zurückführen wurden die Kräfteverhältnisse eines proximalen und distalen Rüsselabschnitts auf die Senkrechte und damit auf den Massenschwerpunkt modellhaft berechnet. Nur am Ende des Zurückführens ergab sich eine Kraftdifferenz von maximal 8 N, welche auf die mit dem Öffnen des Maules einhergehende Drehung des proximalen Rüsselabschnitts nach oben zu erklären ist. Da die Kraft des von vorne gegen die Senkrechte drückenden proximalen Rüsselbereichs die Kraft des von hinten gegen die Senkrechte drückenden distalen Rüsselabschnitts über den Großteil der Bewegung ausgleicht, wird der Massenschwerpunkt entlang der Senkrechten im Gleichgewicht gehalten. Dies ermöglicht eine kraftsparende Bewegung des Rüssels nach oben zum Maul.

4.1.4 Der proximale Rüsselabschnitt dehnt und kontrahiert sich

Im proximalen Bereich wurde der Rüssel bewegungsunterstützend gedehnt und verkürzt. Die Vorfahren der rezenten Elefanten könnten ihre noch kürzeren Rüssel auf diese Weise kontrahiert haben, um das Futter mit Lippen und Zähnen zu erreichen, analog zum

Fressverhalten des Tapirs. Mit dem Trend der Verlängerung des Rüssels muss sich im Verlauf der Evolution irgendwann ein Umschlagpunkt bezüglich der Mechanik des Rüssels ergeben haben, an welchem der Rüssel zu lang für eine Kontraktion wurde und sich statt dessen biegen musste. Die postnatale Ontogenese zeigt, welche Schwierigkeiten sich aus der offenbar neu erworbenen Mechanik ergeben: Nach eigenen Beobachtungen knien sich Neugeborene auf die Carpalgelenke, um Futter mit dem Maul vom Boden aufzunehmen. Nach einigen Wochen können sie zwar Objekte mit der Rüsselhand greifen und ins Maul führen, diese dort jedoch nicht loslassen. Dies könnte als orale Exploration der Objekte, aber auch als Schwierigkeit interpretiert werden, nach Umkehrung der Orientierung der Rüsselhand infolge ihrer Drehung um 180° den Prozess des Greifens rückgängig zu machen. In diesem Zusammenhang sei auf die Schwierigkeiten des mentalen Rotierens hingewiesen (BERTHOZ, 1991; PAILLARD, 1991; GAUNET & BERTHOZ, 2000; VINGERHOETS et al., 2002; STICH et al., 2003; PETIT et al., 2003; WRAGA et al., 2003). Die Muskelkontraktionen im proximalen Rüsselabschnitt können einen stabilisierenden Muskeltonus aufbauen, der alternativ zu einem knöchernen Skelett als Stütze für die Bewegung des distalen Bereichs dient. Bei *Loligo* stabilisieren die nach hinten gebogenen Arme auf ähnliche Weise die vorschnellenden Fangtentakel (KIER & VAN LEEUWEN, 1997).

Die von den Rüsselfalten begrenzten „äußeren Segmente“ wurden beim Zurückführen stärker kontrahiert als beim Reichen gedehnt. Kompensiert wurden die Unterschiede im Ausmaß der Längenveränderungen während der Bewegungen des Rüssels im Maul und am Objekt. Beim Reichen kann mit der Aufrechterhaltung des Muskeltonus im proximalen Bereich des Rüssels der durch Zentrifugalkräfte bewirkten Gewebedehnung im distalen Rüsselbereich entgegengewirkt werden, so dass die Rüsselspitze ohne auf den Boden zu schlagen uneingeschränkt schwingen kann. Denn anatomisch ist der Rüssel so lang, dass die Rüsselhand bodennah bequem um vertikal orientierte Futterpflanzen geschlungen werden kann (KÜNKEL, 1998), wie es für Asiatische Elefanten im Detail beschrieben wurde (Teil III dieser Arbeit; MARTIN, 1999; MARTIN et al., 1999; MARTIN & NIEMITZ, im Druck). Zu Beginn der Objektmanipulation stabilisiert der anhaltende Muskeltonus die Manipulationsbewegungen des Rüssels. Die Änderungen der Rüsselfaltenabstände während der Bewegungen im Maul folgen aus den mechanischen Eigenschaften eines gebogenen Rohres mit konstantem Querschnitt, dessen konvexe Seite sich bei Biegung dehnen und bei Streckung wieder zusammenziehen muss (KIER & SMITH, 1985).

Beim Reichen dehnte sich das erste „äußere Rüsselsegment“ am weitesten, so dass dieses Segment mit der größten Gewichtslast am ehesten nachgab. Beim Zurückführen hingegen wurde nicht das erste, sondern das zweite äußere Segment am stärksten kontrahiert. Länger als das erste ist dieser Bereich des Rüssels möglicherweise zu einer größeren Kraftentfaltung fähig. Die äußere Segmentierung des Rüssels in Form der Rüsselfalten repräsentiert allerdings nicht den Verlauf des *M. maxillolabialis*, der sich bei den *Proboscidea* über den

gesamten dorsalen Bereich des Rüssels erstreckt (BOAS & PAULLI, 1908; MARIAPPA, 1986; SHOSHANI, 1996; 1997).

Die zu Beginn des Zurückführens erfolgende Dehnung der proximalen Rüsselfalten ermöglichte infolge der Verlängerung der dorsalen Rüsseloberfläche die Drehung der Rüsselhand um die Transversalachse nach hinten, die den Rüsselfinger unter das Objekt schob. Daher könnte die zu erwartende Kontraktion der proximal gelegenen Muskeln zur Initiierung der Hebung des Rüssels gegen die Gravitation überdeckt worden sein bzw. später einsetzen. Zu Beginn des Reichens dagegen kontrahierten sich die Rüsselfalten, um den distalen Rüsselabschnitt von seiner eher horizontalen Orientierung im Maul in eine vertikalere Lage für die Bewegung zum nächsten Objekt auszurichten.

Bis einschließlich der 4. Rüsselfalte drehte sich der gesamte proximale Bereich des Rüssels um die erste Rüsselfalte beim Reichen nach unten und beim Zurückführen nach oben. Unterstützt durch das verlängerte *Os praemaxillare* des Schädels kann der proximale Bereich des Rüssels wie über die Rolle eines Flaschenzuges gezogen werden, während die fünfte Rüsselfalte bereits den Übergang zum frei schwingenden proximalen funktionellen Segment des Rüssels bildet. Infolge der Drehung des gesamten proximalen Bereichs nach oben und vorne kann der distale Abschnitt des Rüssel horizontaler ins Maul geschoben werden, um die Futterportion auf der Zunge abzulegen. Die Konstruktion der Zunge erlaubt das Verschieben der Futterportion auf die horizontal orientierten Kauflächen (MARIAPPA, 1986). Infolge der horizontalen Ausrichtung der Molaren und der Zungenkonstruktion bleibt das Pflanzenmaterial in Kontakt mit den Mahlflächen. Bei den meisten anderen Herbivoren hingegen besteht die Hauptaufgabe der intra-oralen Zungen darin, das Pflanzenmaterial auf die bei geneigtem Kopf vertikaler orientierten Kauflächen zu schieben und zu halten (DORAN, 1975; HIIEMAE, 2000).

4.1.5 Einfluss von Kopfbewegungen

Mechanisch ist die unterstützende Funktion der Kopfbewegungen nur zu vermuten, da das Bewegungsausmaß sich als nur geringfügig herausstellte und ohne Regelmäßigkeit einsetzte. Trotzdem kann nicht ausgeschlossen werden, dass die Kopfbewegung insbesondere beim Zurückführen einen Anfangsimpuls für die Rüsselbewegung setzt. Andere Organismen nutzen trotz des Einsatzes vorzuzschnellender Greiforgane auch die Bewegungen ihres Kopfes, um näher an die Beute zu gelangen. Kröten und Frösche beispielsweise haben eine so kurze Zunge, dass sie ihren Kopf zur Verringerung der Distanz auf die Beute zu bewegen müssen (GANS & GORNIK, 1982; DE VREE & GANS, 1989; NISHIKAWA & ROTH, 1991). Teile des Kopfskeletts bedingen sogar die Mechanik des Greiforgans, wenn die Zunge beim Herunterklappen des Kiefers gewissermaßen herauskatapultiert wird (VAN LEEUWEN et al., 2000). Von der Möglichkeit, durch ruckartiges Heben des Kopfes den Rüssel schwungvoll anzuheben, wurde kaum Gebrauch gemacht. Für diese Art von Bewegungen erscheint der

Kopf des Elefanten trotz der Pneumatisierung der Schädelknochen als zu schwer (BOAS & PAULLI, 1908; MARIAPPA, 1986). Mit dem geringfügigen Heben des Kopfes beim Zurückführen des Rüssels öffnet sich allerdings das Maul, so dass der Rüssel bequemer hineingeschoben werden kann. Eine Initialisierung des Zurückführens in Form einer Anfangsbeschleunigung des Rüssels durch ein Anheben des Kopfes noch vor Beginn des Zurückführens konnte nicht eindeutig nachgewiesen werden.

Der Kopf wurde beim Reichen weiter gesenkt als beim Zurückführen gehoben. Die vertikalen Unterschiede in der Kopfhaltung konnten dann während der Bewegungskategorien „Maul“ und „Objektkontakt“ kompensiert werden. Mechanisch wird damit die Nackenmuskulatur beim Reichen entlastet. Gleichzeitig kann sich das für eine visuelle Kontrolle der Bewegungen relevante Sichtfeld vergrößern und die Präzision des Rüssel-fingers bei seiner Annäherung an das Objekt erhöhen (STONE & HALASZ, 1989).

4.1.6 Der Kopf als Referenzsystem

Der Kopf wird als ideale Plattform für die Integration des über die Wahrnehmung der Gravitationsrichtung verrechneten vertikalen Bezugssystems und der über die Retina-informationen gelieferten horizontalen Referenzlinie angesehen (PAILLARD, 1971; POZZO et al., 1990). Dies ging aus biopsychologischen Experimenten an Primaten hervor. Durch Integration afferenter Signale der Gelenkpropriozeptoren kann die Orientierung der Extremitäten im Raum ermittelt werden (SOECHTING & ROSS, 1984). Ein kopfzentriertes Referenzsystem transformiert durch Verrechnung von visuellen Signalen und Kopfstellung die Position des Objektes in körpereigene Koordinaten (LACQUANITI, 1997; MCINTYRE et al., 1997). Werden die Positionen sowohl der Extremitäten als auch des Objektes in ein schulterzentriertes Referenzsystem projiziert, können Armbewegungen geplant und koordiniert werden (SOECHTING & FLANDERS, 1989a; SOECHTING et al., 1990; FLANDERS et al., 1992). Offenbar hierarchisch organisiert (BERTHOZ, 1991) bieten augen-, kopf-, schulter- und handzentrierte Referenzsysteme verschiedene Stationen der sensorimotorischen Transformation (SOECHTING et al., 1990; FLANDERS et al., 1992; GORDON et al., 1994a; MCINTYRE et al., 1997). Analog der Schulter bei Primaten bietet sich der Kopf des Elefanten als Referenzsystem für die Planung und Koordination der Rüsselbewegungen an. Bedingt durch die Lage des Rüssels am Kopf erübrigt sich die Transformation eines kopf- in ein schulterzentriertes Referenzsystem. Dadurch könnte sich die Rechenkapazität zur Planung der Bewegungen verringern. Sollte allerdings das Referenzsystem anschließend in das funktionelle Gelenk verlagert werden, erhöhte dies wieder die Rechenkapazität.

4.2 Bewegungsbahnen des dorsalen Rüsselfingers

Der dorsale Rüsselfinger beschrieb gebogene Trajektorien, die verschiedene Ebenen durchquerten. Zur Quantifizierung wurde die Orientierung der Trajektorien im Raum standardisiert bzw. in einzelne Dimensionen zerlegt, weshalb dann von Bewegungsbahnen gesprochen wurde. Die tatsächlichen Bewegungsbahnen entsprachen dabei der auf die direkte Bewegungsbahn als Strecke zwischen Start und Ziel relativierten Positionsveränderungen des dorsalen Rüsselfingers. Da die beobachtete Biegestelle nicht direkt markiert werden konnte, wurde ihre Existenz und Eigenschaft mit Hilfe der verschiedenen Bewegungsbahnparameter des Rüsselfingers nachgewiesen. Im folgenden werden Formen und Eigenschaften der tatsächlichen sowie der direkten Bewegungsbahnen mit Befunden aus der Literatur vergleichend diskutiert, um daran die Organisation der Rüsselbewegungen im Raum abzuleiten.

4.2.1 Die funktionelle Rüssellänge

Infolge der aktiven Längenverstellung des Rüssels erwies sich seine anatomische Länge als ungenau bestimmbar und irrelevant zur Verwendung als allometrischer Faktor. Statt dessen wurde die Länge der direkten Bewegungsbahn als Strecke zwischen Start- und Zielposition des Rüsselfingers verwendet und als „funktionelle Rüssellänge“ mit den kinematischen Parametern korreliert. Der Zusammenhang zwischen der funktionellen Rüssellänge und dem Alter der Tiere entsprach der Wachstumskurve Afrikanischer Elefanten (PERRY, 1954; LANG, 1965; JOHNSON & BUSS, 1965; KRUMREY & BUSS, 1968; LEE & MOSS, 1995), die für Elefantenkühe bis zum Alter von 25 Jahren ansteigt und anschließend asymptotisch verläuft (LINDEQUE & VAN JAARSVELD, 1993).

Die funktionellen Rüssellängen blieben beim Reichen und Zurückführen aufgrund der beibehaltenen Kopfstellung konstant. Tauben dagegen variieren die Entfernung des Kopfes vom Futter in Abhängigkeit der Schnabelöffnungsweite, die während der Pickbewegung in Anpassung an die Objektgröße erreicht werden muss (KLEIN et al., 1985). Chamäleons nähern oder entfernen sich von ihrer Beute, um die Distanz für eine optimale Retraktionskraft der Zungenmuskulatur in etwa einzuhalten (BURRAGE, 1975; SCHWENK, 2000). Auch Schlangen müssen die optimale Entfernung einschätzen, um mit Kopf und Vorderkörper die Beute erfolgreich schlagen zu können (DE VREE & GANS, 1994). Flexible Greiforgane ohne distalen Effektor hingegen sind nicht auf die Einhaltung einer exakten Distanz zum Objekt angewiesen, wenn die Beute wie beim Krakenarm an beliebiger Stelle haften kann (MATHER, 1998; KIER & SMITH, 1990).

Die weitgehend konstante Kopfhaltung und daher gleichbleibende funktionelle Rüssellänge vereinfacht die Lokalisierung der Objekte und die Planung der Rüsselbewegung. Zur Bestimmung der Zielposition im Raum müssen deren Ausrichtung und Distanz erfasst

werden. Die Ausrichtung eines Zieles kann in Form seines Azimut und seiner Entfernung von einem Referenzpunkt innerhalb einer Ebene definiert werden. Zu dieser Ebene muss die Distanz bestimmt werden. Experimente an Primaten ergaben, dass die visuelle Verarbeitung von Ausrichtung und Distanz in separaten Kanälen stattfindet (FLANDERS et al., 1992; LACQUANITI, 1997), weshalb diese beiden Komponenten auch unabhängig voneinander in die Planung einer Bewegung einfließen (GEORGOPOULOS, 1991). Planungsfehler der Distanz sind dabei größer als die der Ausrichtung einer Bewegung (SOECHTING & FLANDERS, 1989b; GORDON et al., 1994b). Bleibt die Distanz zum Objekt infolge der Kopfhaltung des Elefanten nahezu konstant, konzentriert sich die Wahrnehmung des Objektes auf seine Ausrichtung und damit auf einen der sensorischen Kanäle. Dies kann die Transformation der sensorischen Afferenzen in motorische Efferenzen vereinfachen. Davon sind allerdings nur die zum Boden gerichteten Bewegungen des Rüssels betroffen.

4.2.2 Die Bewegungsbahnen beim Reichen und Zurückführen sind gebogen

Die vom Rüsselfinger beschriebenen Bewegungsbahnen waren gebogen und folgten nicht der direkten Bewegungsbahn, die als „Idealtrajektorie“ oder Vektor, analog dem „motor error“ der gewünschten Handbewegung bei Primaten, angesehen werden kann (LACQUANITI, 1997). Die Bewegungsbahnen des Rüsselfingers unterscheiden sich damit fundamental von den geraden Trajektorien zielgerichteter Handbewegungen in der horizontalen (MORASSO, 1981; ABEND et al., 1982) und vertikalen Ebene (LACQUANITI & SOECHTING, 1982; LACQUANITI et al., 1982; ATKESON & HOLLERBACH, 1985; PAPAXANTHIS et al., 1998; PAPAXANTHIS et al., 2003), sowie von den Greifbewegungen bei Menschen (JEANNEROD, 1981; 1984) und Affen (GILMAN et al., 1976; CRISTEL & BILLARD, 2002), den Pickbewegungen bei Tauben (KLEIN et al., 1985) und den Pfotenbewegungen bei Katzen (MARTIN et al., 1995).

Im Vergleich zu zielgerichteten Armbewegungen mit Linearitätsindices von 0,053 (ATKESON & HOLLERBACH, 1985), 0,046 (GEORGOPOULOS & MASSEY, 1988), 0,03 (GORDON et al., 1994a), 0,06 bis 0,10 (DESMURGET et al., 1997a) und $0,03 \pm 0,01$ bis $0,11 \pm 0,04$ (SERGIO & SCOTT, 1998) waren die Bewegungsbahnen des Rüsselfingers mit $0,32 \pm 0,06$ beim Reichen und $0,16 \pm 0,03$ beim Zurückführen deutlich gebogener. Die Krümmungen der Bewegungsbahnen des Rüsselfingers basierten auf dessen großen Abweichungen von der direkten Bewegungsbahn. Diese ergeben sich unter anderem mechanisch aus der mit der Elastizität des Rüssels verbundenen Spannkraft, die das distale funktionelle Segment um das funktionelle Gelenk von hinten nach vorne schnellen lässt. Würde der Rüsselfinger exakt entlang der direkten Bewegungsbahn, also auf dem kürzesten Weg zum Objekt geführt werden, müsste sich der Massenschwerpunkt des Rüssels vor die Senkrechte seines „Aufhängepunktes“ verschieben. Dies hätte annäherungsweise einen

Kraftaufwand von 200 N für den proximalen Rüsselabschnitt zur Folge. Statt dessen zeigt die Kräftebilanz einen Maximalwert von etwa 10 N. Dies bestätigt, dass die gebogene Bewegungsbahn des Rüsselfingers sich mechanisch aus der am wenigsten Kraft kostenden Verschiebung des Massenschwerpunkts entlang der Senkrechten ergibt.

4.2.3 Abweichungen der Bewegungsbahnen innerhalb der Sagittal- und Frontalebene

Die maximale Abweichung der tatsächlichen von der direkten Bewegungsbahn des dorsalen Rüsselfingers („Amplitude“) setzte sich aus Komponenten entlang der Frontal- und Sagittalebene zusammen, wobei letztere dominierten. Infolge der Biegung des Rüssels nach hinten waren die Abweichungen der tatsächlichen von der direkten Bewegungsbahn in der Seitenansicht hauptsächlich autozentrisch, also zum Körpermittelpunkt des Tieres hin gerichtet. Auf diese Weise konnte sich der Rüsselfinger dem Objekt von hinten nähern. Experimente zur Präzision zielgerichteter Handbewegungen beim Menschen zeigten, dass systematische Fehler beim Erreichen eines Zieles sich in Form einer Ellipse um die Zielposition verteilen (SOECHTING & FLANDERS, 1989a; b), wobei die Längsachse der Ellipse in Bewegungsrichtung orientiert ist (GORDON et al., 1994a; b). Folglich wird das Ziel entweder unter- oder überschätzt. Ähnliches wurde beim Rüssel beobachtet, wenn ein Apfel entweder mit dem dorsalen Rüsselfinger (Unterschätzung) oder mit dem ventralen Rüsselfinger (Überschätzung) zuerst berührt wurde. Erstberührungen mit dem ventralen Rüsselfinger ergaben sich aus der Rückwärtsbewegung der Rüsselhand, wenn diese bereits über das Objekt hinweggeglitten war. Diese Bewegungen waren als die wenigen und unregelmäßig auftretenden allozentrischen Abweichungen des Rüsselfingers von der direkten Bewegungsbahn am Ende des Reichens zu beobachten.

Zur lateralen Auslenkung des distalen Rüsselabschnitts innerhalb der Frontalebene muss sich der proximale Bereich des Rüssels um seine Längsachse drehen. Die Bewegungsbahn des dorsalen Rüsselfingers resultiert folglich aus einer Kombination von Biegung und Torsion des Rüssels. Da die maximalen Abweichungen in der Sagittal- und Frontalebene gleichzeitig auftraten, sind Biegung und Torsion vermutlich zeitlich miteinander gekoppelt. Drei-dimensionale Kritzelbewegungen der Hand hingegen zeigen Bewegungsbahnen, deren Biegung und Torsion unabhängig voneinander geplant werden (MORASSO, 1983). Die gebogene Bewegungsbahn des Rüsselfingers dreht sich so um die direkte Bewegungsbahn als Achse, dass die unterschiedlichen Zielpositionen mit wenig Aufwand elegant erreicht werden können. Die Torsion wird bereits vor Beginn der Bewegungen geplant, da Korrekturen der Bewegungsbahn innerhalb der Frontalebene nicht zu erkennen waren. Inwiefern solche Korrekturen überhaupt realisierbar wären, müsste allerdings experimentell durch die spontane Verschiebung der Objekte während der Bewegungsausführung geklärt werden.

4.2.4 Die Form der tatsächlichen Bewegungsbahnen ist asymmetrisch

Die tatsächliche Bewegungsbahn des Rüsselfingers erwies sich als asymmetrisch aufgrund der in die zweite Hälfte der Bewegung verschobenen Amplitude. Damit unterschied sie sich von den symmetrisch geformten Handtrajektorien, die zur ballistischen Überbrückung der longitudinal orientierten Strecke zum Objekt ihre maximale Krümmung mittig aufweisen (JEANNEROD, 1984; ATKESON & HOLLERBACH, 1985). Beim Rüssel resultierten die Biegungen im distalen Bereich der Bewegungsbahn aus der Drehung der Rüsselhand zur Ausrichtung auf das jeweilige Ziel, entweder das Objekt oder das Maul.

Die Amplitude als maximale Abweichung der tatsächlichen von der direkten Bewegungsbahn des Rüsselfingers wurde immer im gleichen relativen Abschnitt der Bewegungsbahn erreicht. Anhand der geringen Variationskoeffizienten war nachvollziehbar, dass die zu bewältigende Distanz zum Ziel für das Auftreten der Amplitude entscheidend ist und weniger der Abstand zum Boden als Maß für die Position des Rüsselfingers im Raum. Dies lässt vermuten, dass die Bewegung des Rüsselfingers wie die Handbewegungen auch bereits im Vorfeld unter Berücksichtigung der zurückzulegenden Strecke geplant und nicht über die Kontrolle der räumlichen Position des Rüsselfingers durch sensorische Rückkopplungsschleifen koordiniert wird. Dann nämlich müsste der Abstand zum Boden der kaum variierende Parameter sein.

4.2.5 Die Bewegungsbahnen zeigen eine geringe Varianz

Die asymmetrisch gebogenen tatsächlichen Bewegungsbahnen des Rüsselfingers erfüllten nicht das Kriterium zielgerichteter Bewegungen, die sich durch gerade Bewegungsbahnen auszeichnen (MORASSO, 1981; ABEND et al., 1982; HOLLERBACH & FLASH, 1982; FLASH & HOGAN, 1985; WOLPERT et al., 1995; HAGGARD et al., 1995; GHILARDI et al., 1995; DESMURGET et al., 1998). Die geringe Varianz der tatsächlichen Bewegungsbahnen als weiteres Charakteristikum zielgerichteter und geplanter Bewegungen (ATKESON & HOLLERBACH, 1985; UNO et al., 1989; OSU et al., 1997; DESMURGET & PRABLANC, 1997) wurde hingegen erfüllt. Damit spiegelt die Asymmetrie nicht eine ungenaue Ausführung der geplanten Bewegung wieder (HOGAN, 1985; FLASH, 1987), sondern sie ergibt sich mechanisch aus der Drehbewegung der Rüsselhand um die Biegestelle, deren Koordination entlang der direkten Bewegungsbahn offenbar vorher zentral geplant wird.

Das Bestimmtheitsmaß R^2 der Bewegungsbahnen war beim Reichen vergleichbar mit dem Bestimmtheitsmaß gezielter planer Armbewegungen von Rhesusaffen. In einer Studie von GEORGOPOULOS et al. (1981) erhöhte sich der Bestimmtheitsgrad der Handtrajektorien nach einem Training von 0,831 auf 0,964, weshalb die geringe Varianz der Bewegungsbahnen als reine Automatisierung interpretiert wurde. Andere Autoren hingegen sehen in der

Reproduzierbarkeit der Bewegungsbahnen ein Indiz ihrer zentralen Planung (ATKESON & HOLLERBACH, 1985).

Gebogene Trajektorien von Handbewegungen beim Menschen werden durch die Aneinanderreihung vieler kurzer Abschnitte mit geringst möglicher Krümmung realisiert (ABEND et al., 1982). Wie bei der Diskussion der Geschwindigkeitsprofile ausführlicher erläutert wird, war bei den Bewegungsbahnen des Rüsselfingers solch eine Organisation nicht erkennbar. Die Bewegungsbahn ergab sich vielmehr mechanisch aus der pendelartigen Bewegung des distalen funktionellen Segmentes um die Biegestelle als funktionelles Gelenk. Bei der hohen Reproduzierbarkeit der Bahnverläufe bestätigt dies die exakte Koordination der Biegestelle entlang der direkten Bewegungsbahn sowie deren Auftreten in stets dem gleichen Abschnitt des Rüssels.

4.2.6 Anpassungen an verschiedene Objektpositionen

Die Anpassungen der tatsächlichen Bewegungsbahnen des Rüsselfingers an verschiedene Zielpositionen erlaubten weitere Rückschlüsse auf die Organisation der Reichbewegung. Unabhängig von der Ausrichtung der direkten Bewegungsbahn zu unterschiedlichen Zielpositionen blieb die Form der vom Rüsselfinger beschriebenen Bewegungsbahn gemessen an den Abständen zur direkten Bewegungsbahn konstant. Folglich wird der Rüsselfinger nicht in einem ersten Teil der Bewegung ziellos vertikal fallen gelassen, um in einem zweiten, horizontal orientierten Teil der Bewegung das Objekt gezielt anzusteuern. In diesem Fall müsste sich die Amplitude der tatsächlichen Bewegungsbahn nämlich mit zunehmender Entfernung des Objektes vom Lot der Startposition vergrößern. Die beobachtete Beibehaltung der Amplitude kann nur erreicht werden, wenn die Biegestelle entlang der direkten Bewegungsbahn verschoben wird und die tatsächliche Bewegungsbahn des Rüsselfingers sich mechanisch daraus ergibt. Im Falle horizontaler Armbewegungen können längere Distanzen ballistisch durch Erhöhung der Amplitude überbrückt werden (GHEZ et al., 1983; GORDON & GHEZ, 1987; JEANNEROD, 1988; GOTTLIEB et al., 1989). Bei den vertikalen Bewegungen des Rüssels ist eine solche Veränderung der Amplitude nicht erforderlich. Statt dessen muss er horizontal in Richtung des Objekts ausgelenkt werden. Obwohl sich diese Auslenkung ohne Beanspruchung zusätzlicher Muskelkräfte aus dem Schwung des Rüsselfingers ergeben könnte, scheint die Kontrolle dieser Option zu aufwändig zu sein: Die präzise Koordination könnte erst im letzten Bereich der Bewegung einsetzen, wäre damit zeitlich äußerst begrenzt und das Abbremsen des Schwunges erforderte diffizile Muskelkoordinationen. Statt dessen kann die Koordination der Biegestelle entlang der gestreckten, zentral geplanten direkten Bewegungsbahn zum Objekt als attraktive Alternative für eine selbst bei unterschiedlichen Lagen der Objekte einfache Bewegungsorganisation genutzt werden.

4.2.7 Unterschiede zwischen den Bewegungsbahnen beim Reichen und Zurückführen

Angesichts der qualitativen und quantitativen Unterschiede der Bewegungsbahnen des Rüsselfingers kann davon ausgegangen werden, dass Reichen und Zurückführen nicht nur entgegengesetzt gerichtet sind, sondern bedingt durch die unterschiedliche Schwerkrafteinwirkung auch anders organisiert werden müssen. Dies ist anhand der Diskussion der Parameter Form, Integral und Krümmung nachvollziehbar.

Formen der Bewegungsbahnen

Reichen war im Vergleich zum Zurückführen durch längere Bewegungsbahnen mit einem entsprechend höheren Anteil horizontal gerichteter Bewegungen und größeren Amplituden charakterisiert. Das sich beim Reichen formierende distale funktionelle Segment schwang um das funktionelle Gelenk nach vorne und bewirkte die große Abweichung des Rüsselfingers von der direkten Bewegungsbahn. Die Amplitude des dorsalen Rüsselfingers kann daher als Länge des distalen funktionellen Segments interpretiert werden. Mit zunehmender funktioneller Rüssellänge als dem Abstand zwischen Start- und Zielposition der dorsalen Rüsselspitze blieben die Amplituden beim Reichen konstant. Dies bedeutet, dass auch die Länge des distalen funktionellen Segments bei allen Tieren unabhängig von ihrer Rüssellänge gleich bleibt. Die Länge dieses Segments scheint für eine effiziente Bewegung optimiert zu sein. Ein zu kurzes distales funktionelles Segment würde zu schnell um die Biegestelle nach vorne schwingen und ließe zu wenig Zeit, um mit der Rüsselhand noch andere, möglicherweise sensorische Funktionen zu erfüllen. Umgekehrt würde ein zu langes Segment die Dauer der Bewegung unnötig erhöhen. Außerdem müsste mit zunehmender Länge auch mehr Masse als unbedingt nötig bewegt werden.

Beim Zurückführen hingegen spiegelten die geringeren Abweichungen den engen Radius bei der Drehung der Rüsselhand um die Transversalachse nach hinten wieder. Auf diese Weise wird der Lastarm des immer länger werdenden distalen Rüsselbereichs möglichst kurz gehalten und kann vertikal gestemmt werden. Begrenzt wird die Verkürzung des Radius durch die Gewebespannung der sich biegenden Rüsselhand. Die mit länger werdenden Rüsseln zunehmenden horizontalen Anteile der Bewegungsbahn zeigten, dass sich die Bewegungsbahn proportional zur Rüssellänge vergrößerte. Mechanisch determiniert stellt sich ein Gleichgewicht ein zwischen engem Radius und Gewebespannung. Die grobe Überschlagung der wirkenden Kräfte bestätigte, dass der Massenschwerpunkt dadurch der Senkrechten folgend im Gleichgewicht gehalten wird. Die beim Zurückführen vergleichsweise großen Schwankungen der maximalen Abweichungen lassen sich auf die verschiedenen funktionellen Rüssellängen zurückführen. Allerdings könnte auch das Balancieren des distalen Rüsselabschnitts mit dem Objekt gegen die Gravitation dazu beitragen. Um die Spannkraft des Rüssels zu minimieren, wäre eine Drucksenkung der Luftsäule in den *Tubuli nasalis* des Rüssels als unterstützender Mechanismus denkbar.

Atmet das Tier zu Beginn des Zurückführens ein, kann erstens das Objekt angesaugt werden und zweitens der Druck der Luftsäule im Rüssel verringert werden, so dass dem Rüssel mit verkleinertem Durchmesser und schlafferen Nüstern eine engere Biegung erleichtert wird. Inwiefern der Druck bei den mit Bindegewebe umgebenen und mit quer verlaufenden Muskeln verbundenen Nüstern überhaupt eine Rolle spielt, ist allerdings fraglich und konnte nicht überprüft werden.

Das Erreichen der Amplitude beim Reichen entsprach gleichzeitig der Umkehr der Bewegungsrichtung des Rüsselfingers von hinten nach vorne. Dabei könnte der dicht über dem Boden stattfindende Anteil der Bewegungsbahn von der Richtungsumkehr bis zum Kontakt mit dem Objekt genutzt werden, um sensorische Aufgaben zu übernehmen, wie im Kapitel 4.6.3 ausführlicher diskutiert wird. Beim Zurückführen wurde die Amplitude als maximale Abweichung offenbar während der Drehung der Rüsselhand um 180° erreicht, wobei der Durchmesser des Rüssels den im Vergleich zum Reichen größeren Abstand des Rüsselfingers vom Boden beim Erreichen der Amplitude bedingte. Demzufolge verlängerte sich der Bodenabstand beim Zurückführen anders als beim Reichen mit zunehmender Rüssellänge und damit auch zunehmender Rüsseldicke.

Beim Reichen waren die Abweichungen des Rüsselfingers von der direkten Bewegungsbahn innerhalb der Frontalebene größer und auf ein engeres Zeitfenster beschränkt als die geringeren und über einen längeren Zeitraum sich erstreckenden entsprechenden Abweichungen beim Zurückführen. Für die Reichbewegung erwies sich die Integration von Abweichungen nach rechts und links zum Erreichen des Zieles offenbar günstiger als deren energieaufwändige Korrektur (CRAIK, 1947; HILDEBRAND, 1985). Beim Zurückführen gegen die Gravitation sind möglicherweise im Falle lateral gerichteter Abweichungen des distalen Segments sofortige Korrekturen notwendig, um eine kraftaufwändige Verlängerung des Lastarms beim Hochstemmen zu verhindern.

Die Formen der Bewegungsbahnen des dorsalen Rüsselfingers entsprachen sowohl beim Reichen als auch beim Zurückführen hinsichtlich der Kräfteverhältnisse zwischen proximalem und distalem Rüsselabschnitt dem optimalen Verlauf. Da die modellhafte Berechnung eine Kräftedifferenz von rund 10 N erbrachte, verbleibt der Massenschwerpunkt in der Senkrechten und damit im Gleichgewichtszustand, wie bereits in Kapitel 4.1 diskutiert wurde.

Integrale der Bewegungsbahnen

Anhand der Flächen zwischen tatsächlicher und direkter Bewegungsbahn ließ sich zeigen, dass sich der proximale Bereich der tatsächlichen Bewegungsbahn beim Reichen mit zunehmender funktioneller Rüssellänge streckte, der distale Anteil hingegen, bedingt durch die gleiche Länge des distalen funktionellen Segments, unabhängig von der Allometrie konstant blieb. Dies erinnert zunächst an die Segmentierung der Bewegungsbahn des Armes in eine Transport- und eine Greifphase bei Primaten (JEANNEROD, 1981; 1984; 1988).

Aufgrund des symmetrischen Geschwindigkeitsprofils ist die Segmentierung der Bewegungsbahn jedoch nicht auf die gleichen kognitiven Prozesse der Griffbildung anzuwenden, wie in Kapitel 4.4 diskutiert wird. Beim Zurückführen änderte sich das Verhältnis zwischen proximalen und distalen Flächen der Kurven nicht mit der Allometrie, ein weiterer Beleg für die mechanisch durch Gravitation und Gewebeelastizität determinierte Form der tatsächlichen Bewegungsbahn.

Krümmungen

Infolge der verschiedenen langen Bewegungsbahnen ergaben sich bei gleichen funktionellen Rüssellängen beim Reichen größere Krümmungen als beim Zurückführen. Ebenfalls vertikal gerichtete Armbewegungen des Menschen hingegen zeigen im Verlauf der Bewegung nach unten mit einem Linearitätsindex von $0,08 \pm 0,04$ geringere Krümmungen als nach oben mit $0,13 \pm 0,04$ (ATKESON & HOLLERBACH, 1985). Erklärt wird diese Diskrepanz mit dem durch Schwerkraft und Beschleunigung des Schultergelenks hervorgerufenen Drehmoment, welches die Streckung des Ellenbogens beim Heben des horizontal orientierten Vorderarmes verursacht, beim Senken des senkrecht orientierten Vorderarmes jedoch fehlt. Beim Rüssel hingegen ergab sich die größere Krümmung beim Reichen ($0,32 \pm 0,06$) vielmehr durch das im Vergleich zum Zurückführen ($0,16 \pm 0,03$) längere distale funktionelle Segment. Verglichen mit vertikalen Armbewegungen wird das funktionelle Gelenk des Rüssels nicht wie der Ellenbogen in seiner Position innerhalb der Horizontalebene verändert, um die senkrechte Bewegungsbahn des Rüsselfingers gerade zu gestalten. Der zur Verlagerung der Biegestelle als Massenanteil eines mittleren Segments aus der Senkrechten benötigte Kraftaufwand für diesen Zweck wäre zu groß (vgl. Kapitel 4.2.2) und wird daher vermieden. Die Unterschiede zwischen den Krümmungen von nach oben (Zurückführen) und nach unten (Reichen) gerichteten Bewegungsbahnen könnten auf den entgegengesetzten Gravitationsbedingungen beruhen. Experimente mit Astronauten zeigten jedoch, dass die Krümmungen von Handtrajektorien unabhängig von den Gravitationsbedingungen nach oben stets größer sind als nach unten (PAPAXANTHIS et al., 1998). Zur Planung vertikaler Armbewegungen ist die Schwerkraft offenbar zentral antizipatorisch als treibende Kraft repräsentiert. Beim Elefantenrüssel dürfte die Schwerkraft als limitierender Faktor auf die Bewegungsfreiheit wirken, so dass Bewegungen einer möglichst effizienten Mechanik folgen müssen. Dies wird beim Reichen ebenso wie beim Zurückführen erfüllt, wie sich annäherungsweise anhand der auf den Massenschwerpunkt des Rüssels wirkenden Kräfte belegen ließ (vgl. Kapitel 4.1).

Mit zunehmender funktioneller Rüssellänge nahm die Krümmung beim Reichen ab, wobei sich der proximale Bereich der tatsächlichen Bewegungsbahn streckte, die Form im distalen Bereich aber konstant blieb. Dies bestätigt wiederum die Bedeutung des gleichlang bleibenden distalen funktionellen Segments, welches die Kinematik des Rüsselfingers bestimmt. Eine Streckung der Bewegungsbahn wurde auch in der Ontogenese zielgerichteter Handbewegungen von Kindern festgestellt (HALVERSON, 1931; 1933; VAN HOFSTEN, 1979;

1991). Allerdings dürfte die Ontogenese der Rüsselbewegungen von den in dieser Arbeit untersuchten Tieren bereits abgeschlossen sein und die Streckung daher weniger auf einer Reifung der Planungsstrategie beruhen. Die Krümmungen der Bewegungsbahnen beim Zurückführen blieben auch mit zunehmender Rüssellänge aufgrund der proportionalen Zunahme des horizontalen und vertikalen Weges konstant.

Die verschiedenen kinematischen Parameter der Bewegungsbahnen zeigten, dass Reichen von der optimalen Länge des distalen funktionellen Segments, Zurückführen hingegen von der Allometrie des Rüssels determiniert wird.

4.2.8 Bewegungen des Rüsselfingers beim Objektkontakt

Auch während des Objektkontaktes legte der Rüsselfinger einen überwiegend horizontal orientierten Weg zurück. Die Rüsselhand griff das Objekt demzufolge nicht punktuell, sondern nutzte den Kontakt zur olfaktorischen und taktilen Objekterkundung (DEHNHARDT et al., 1996; RASMUSSEN & MUNGER, 1996). Damit verlegt der Elefant die Griffbildungsphase einer Greifbewegung in den Objektkontakt, wie eingangs postuliert wurde. Folglich kann sich die Reichbewegung auf den bloßen Transport des Rüsselfingers vom Maul zum Objekt beschränken, was kognitiv einer Zeigebewegung bei der Hand entspricht. Ausführlicher wird darüber in Kapitel 4.6 diskutiert. Möglicherweise führt der Elefant mit seiner Rüsselhand geplante und objektrelevante, feinmotorische Bewegungen nach effektiven Taktiken aus, ähnlich wie die beim Menschen untersuchten haptischen Explorationen mit der Hand (LEDERMAN & KLATZKY, 1987; 1997; LEDERMAN, 1991). Aus der Perspektive der Videoaufnahmen ließ sich zwar erkennen, dass die Rüsselhand eine Vielzahl feinmotorischer Bewegungen ausführte, für eine präzise kinematische Analyse und detaillierte Klassifikation (LEDERMAN & KLATZKY, 1987; LEDERMAN, 1991) erwies sich das Bildmaterial aber als ungeeignet.

Die Krümmung der vom Rüsselfinger beschriebenen Wege während des Objektkontakts konnte mit Hilfe des mittleren Fraktals als Maß der Dimension ermittelt werden. Da sich der Weg weniger krümmte als beim Reichen, jedoch stärker als beim Zurückführen, wird das Objekt offenbar nur in eine Position verschoben, aus der es besser für den Transport zu heben ist.

4.2.9 Die Rolle der Biegestelle bei der Bewegung

Die diskutierten Parameter betonen die besondere Bedeutung der Biegestelle beim Reichen und Zurückführen. Diese Stelle größter Krümmung am Rüssel konnte nur indirekt bestimmt werden. Aus den Bewegungsbahnen des Rüsselfingers ist zu schließen, dass die Biegestelle beim Reichen entlang der direkten Bewegungsbahn in Richtung des Objekts verschoben

wird, bis sie das funktionelle Gelenk formiert, um welches das distale funktionelle Segment nach vorne schwingt. Die gerade Bewegungsbahn der Biegestelle charakterisiert ihre Bewegung analog zu den gestreckten Trajektorien von Händen als geplant und zielgerichtet (MORASSO, 1981; ABEND et al., 1982; HOLLERBACH & FLASH, 1982; WOLPERT et al., 1995; HAGGARD et al., 1995). Infolge der vermuteten Verlagerung der Koordination der Rüsselbewegung vom Effektor Rüsselfinger in das funktionelle Gelenk kann die gesamte Bewegungsorganisation des Rüssels vereinfacht werden. Denn statt die gebogene Bewegungsbahn des Rüsselfingers zu planen und zu koordinieren, was analog zu den Resultaten aus der Handkinematik als kompliziert gilt (ABEND et al., 1982), bietet sich die einfachere Organisation der gestreckten Bewegungsbahn der Biegestelle an. Die Bewegungsbahn des dorsalen Rüsselfingers kann sich dann rein mechanisch infolge der Koppelung des distalen funktionellen Segments an das funktionelle Gelenk ergeben.

Auch beim Zurückführen ergab sich die leicht gebogene Bewegungsbahn des Rüsselfingers aus der Position der entlang der direkten Bewegungsbahn von distal nach proximal sich verlagernden Stelle der größten Krümmung. Möglichst einem Lot folgend, resultiert die Bewegungsbahn dieser Biegestelle als Komponente einer Teilmasse des Rüssels dann aus dem Einfluss des Wechselspiels mechanischer und gewebespezifischer Faktoren.

Übereinstimmungen mit dem „equilibrium point model“

Die Etablierung eines funktionellen Gelenks und seine Verwendung in der Organisation der Bewegung bietet einige Vorteile. Sowohl beim Reichen als auch beim Zurückführen kann sich die Biegestelle aus dem Wechselspiel zwischen physikalischen Kräften und der Muskelelastizität ergeben. In Anlehnung an das „equilibrium point model“ bildet sie sich beim Reichen dann an jener Stelle des Rüssels, an der sich ein Gleichgewicht zwischen Schwerkraft und Gewebeelastizität einstellt (MUSSA-IVALDI et al., 1985; BIZZI et al., 1991; BIZZI et al., 1992). Allerdings müsste sich das funktionelle Gelenk dann proportional zur Rüssellänge im jeweils gleichen prozentualen Abschnitt der Rüssellänge formieren. Es bildete sich jedoch dort, wo das distale funktionelle Segment unabhängig von der gesamten Rüssellänge die gleiche Länge von etwa 30 cm erreichte. Die Etablierung der Biegestelle wird daher von der optimalen Länge des distalen funktionellen Segments determiniert.

Da die Bewegungsbahnen der Biegestelle angepasst an verschiedene Objektpositionen entlang der direkten Bewegungsbahn koordiniert wurden, können seine Bewegungen entsprechend des erweiterten „equilibrium trajectory models“ organisiert sein, nach welchem die Trajektorien sich durch Aneinanderreihung mehrerer Gleichgewichtszustände ergeben (FLASH, 1987; FLANAGAN et al., 1993; HATSOPOULOS, 1994; GRIBBLE & OSTRY, 1996). Auch beim Zurückführen kann sich die Bewegungsbahn der Biegestelle als Gleichgewichtszustand aus der Wechselwirkung zwischen der Verkürzung des Lastarmes und der Gewebespannung der Krümmungsstelle ergeben, so dass der Massenschwerpunkt seinen

energetisch günstigsten Zustand entlang der Senkrechten einnimmt. Dies könnte nach dem „equilibrium trajectory model“ auf einfache Weise erfolgen.

Übereinstimmungen mit den Vektormodellen

Übertragen auf ein anderes Modell aus der Handkinematik wird das vermutlich über Hautdehnungsrezeptoren zuverlässig bestimmbare funktionelle Gelenk des Rüssels beim Reichen entlang der zuvor geplanten Bewegungsbahn, die im kartesischen Koordinatensystem kodiert ist, koordiniert (MORASSO, 1981; BOCK & ECKMILLER, 1986; GORDON et al., 1994a; b; ROSSETTI et al., 1995). Bis zum Übergang in ihre Funktion als Gelenk übernimmt die wandernde Biegestelle damit selbst die Rolle des Effektors im Sinne der die Bewegung führenden Stelle des Greiforgans (MORASSO, 1981; HOLLERBACH & FLASH, 1982; ABEND et al., 1982; FLASH & HOGAN, 1985; GORDON et al., 1994a; b; WOLPERT et al., 1995). Untermuert wird diese Annahme, wie bereits in Kapitel 4.2.6 diskutiert wurde, durch die Anpassungen der tatsächlichen Bewegungsbahnen des Rüsselfingers an verschiedene Objektlagen, die sich mechanisch aus der Verschiebung der Biegestelle entlang der objektorientierten, direkten Bewegungsbahn ergaben. Allerdings müsste eine Transformation der Effektorfunktion in den dorsalen Rüsselfinger erfolgen, sobald die Biegestelle von ihrer Verschiebung entlang der direkten Bewegungsbahn in ihre Funktion als Gelenk übergeht (LACQUANITI & SOECHTING, 1982; SOECHTING & LACQUANITI, 1983; SOECHTING, 1984; LACQUANITI et al., 1986; DESMURGET et al., 1995a; b; DESMURGET & PRABLANC, 1997; LACQUANITI, 1997).

Die Koordination des Rüssels kann auch in Form einer Abfolge von Gelenkstellungen erfolgen, welche die Haltung der Biegestelle betreffen würde. Da diese jedoch von proximal nach distal wandert und ihre Bewegung damit im Vergleich zu einem anatomischen Gelenk einen weiteren Freiheitsgrad erhält, erscheint diese Art der Koordination „rechnerisch“ als zu aufwändig.

Übereinstimmungen mit dem „minimal torque model“ und „minimal jerk model“

Verlagert sich mit der Bildung des funktionellen Gelenks das körpereigene Referenzsystem in die Biegestelle, könnte sich die Bewegung aus dem abgeschätzten optimalen Einsatz von Kräften für ein minimales Drehmoment (UNO et al., 1989) bzw. für minimale Ruckartigkeit zur Vermeidung überflüssiger Beschleunigungen ergeben (HOGAN, 1984; FLASH & HOGAN, 1985). Dies könnte durch die Nutzung physikalischer Gesetzmäßigkeiten insbesondere beim Schwingen des Segments um das funktionelle Gelenk nach vorne erleichtert werden.

Kombination aus mehreren Modellen

Die Organisation der Rüsselbewegungen lässt sich mit Aspekten jedes der vorgeschlagenen Modelle zur Zielmotorik aus der Handkinematik erklären. Möglicherweise trifft insbesondere beim Reichen eine Kombination aus mehreren Organisationsprinzipien zu. Die

Vergleiche mit den Modellen bleiben jedoch spekulativ, da experimentelle Herangehensweisen an dieses Problem im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich waren.

4.2.10 Ähnlichkeiten mit den Bewegungen des Arms von *Octopus*

Das gleiche Prinzip der Formierung einer Biegestelle wurde bei den Armbewegungen von *Octopus* gefunden (GUTFREUND et al., 1996; SUMBRE et al., 2001). Im Unterschied zum Rüssel des Elefanten ist das motorische Programm für gerichtete Bewegungen beim Krakenarm in einen peripheren neuronalen Schaltkreis im Arm selbst eingebettet. Experimentell konnte für *Octopus* nachgewiesen werden, dass die Biegestelle über eine wandernde Welle von Muskelkontraktionen von proximal nach distal verlagert wird. Die Transformation der geplanten Zielposition der Biegestelle in die benötigte Muskelaktivität kann damit infolge der räumlichen Übereinstimmungen von Biegestelle und Muskelaktivität vereinfacht werden (SUMBRE et al., 2001). Zwar ist die Rüsselbewegung zentral und nicht peripher organisiert, die Vereinfachung der Bewegungsorganisation durch Transformation der Muskelaktivität in das funktionelle Gelenk erscheint aber auch für die Bewegung des Rüssels als ein attraktiver Mechanismus, mit dem sich die Anzahl der Freiheitsgrade wie beim Arm von *Octopus* drastisch reduzieren lässt. Beim Krake sind ein Freiheitsgrad für die Bewegung der Biegestelle entlang der Achse des Armes und zwei weitere für die Ausrichtung der Armbasis erforderlich. Beim Rüssel wäre ein Freiheitsgrad für die Bewegung der Biegestelle entlang der direkten Bewegungsbahn und lediglich ein weiterer für die Torsion des proximalen Rüsselbereichs notwendig, mit welcher die Ebene der „Pendelbewegung“ des distalen funktionellen Segments festgelegt wird.

4.3 Dauer der Rüsselbewegungen

Ist der zeitliche Rahmen der Bewegung bekannt, können die physiologischen Möglichkeiten der neuronalen Kontrolle abgeschätzt werden. Vergleiche mit Bewegungszeiten anderer Greiforgane und deren Interpretationen liefern dabei die Grundlagen für die Diskussion der temporären Bewegungsorganisation.

4.3.1 Zeitliche Strukturierung der Rüsselbewegungen zur Nahrungsaufnahme

Die verschiedenen Bewegungskategorien des Rüssels dauerten unterschiedlich lang: Reichen und Zurückführen benötigten als Transportkomponenten trotz des längeren zurückzulegenden Weges weniger Zeit als die Manipulationskomponente Objektkontakt. Gemessen

am Zeitbudget ist der Aufenthalt der Rüsselspitze im Maul eher als Transport- denn als Manipulationskomponente zu interpretieren. Bei Armbewegungen von Primaten nach kleinen Objekten dauert Reichen von allen Bewegungskategorien am längsten, was mit dem hohen Zeitanspruch kognitiv anspruchsvoller Prozesse zur Positionskorrektur und Griffanpassung an die Objekteigenschaft interpretiert wird (JEANNEROD, 1986; CHRISTEL et al., 1998). Der Elefant hingegen investiert den Hauptteil der Zeit in die taktile Objektexploration während der Bewegungskategorie „Objektkontakt“ statt in die Griffbildung für eine präzise Kontaktaufnahme als Ziel der Bewegungskategorie „Reichen“. Dies ist ein weiterer Hinweis auf die Vereinfachung des Reichens zur Zeigebewegung.

Beim Zurückführen machte sich insbesondere der Einfluss der Gravitation bemerkbar, die offenbar nicht wie bei den Armbewegungen von Primaten durch Muskelkräfte derart kompensiert wird, dass die Bewegungsdauer herabgesetzt wird. Statt dessen ist eher von einer kognitiv anspruchsvollen Bewegung auszugehen, die Zeit zur Koordination des gegen die Gravitation zu stemmenden und immer länger werdenden distalen Rüsselabschnitts benötigt.

Zeitliche Strukturierung des Reichens

Die zeitliche Strukturierung des proximalen Bereichs der Bewegung bis zum Erreichen der Amplitude erwies sich beim Reichen selbst bei verschiedenen Rüssellängen als konstant. Ein Zeitgeber könnte die Struktur der Bewegung nach dem „isochrony principle“ bestimmen (VIVIANI & MCCOLLUM, 1983; DECETY & MICHEL, 1989).

Distal der Amplitude der Bewegungsbahn variierten die Dauern infolge der verteilt auf dem Boden liegenden Objekte. In diesem Bereich der Bewegungsbahn könnten Korrekturbewegungen zum präzisen Erreichen des Objektes vorgenommen werden. Die zur Verfügung stehenden etwa 180 ms sind jedoch für die Verarbeitung einer visuellen Rückkopplung und der relevanten Reaktion äußerst knapp. Experimente an Armbewegungen zeigten, dass für die Verrechnung eines visuellen Inputs und anschließender Korrektur der Bewegung mindestens 700 ms (VINCE, 1948), 190 ms bis 260 ms (KEELE & POSNER, 1968), 200 ms bis 300 ms (BEGGS & HOWARTH, 1970; WALLACE & NEWELL, 1983) oder 500 ms (JEANNEROD, 1981) erforderlich wären. Kürzere Reaktionszeiten von 120 ms oder 60 ms bis 100 ms sind zwar gemessen worden, jedoch äußerst umstritten (ZELAZNICK et al., 1983; ELLIOTT & ALLARD, 1985; PRABLANC & MARTIN, 1992).

Alternativ zu visuellen könnten propriozeptive Reize für eine Kurskorrektur verwendet werden, vorausgesetzt, die Zielposition ist vorher visuell erfasst worden. Die kinaesthetische Reaktion nach der Perzeption propriozeptiver Signale benötigt mindestens 168 ms (VINCE, 1948), 120 ms (CHERNIKOFF & TAYLOR, 1952), 90 ms bis 100 ms (HAMMOND, 1960; LEE & TATTON, 1975), 107 ms bis 169 ms (HIGGINS & ANGEL, 1970), 70 ms (CRAGGO et al., 1976, EVARTS & VAUGHN, 1978) bzw. 135 ms (NEWELL & HOUK, 1983), was dem zeitlich zur Verfügung stehenden Rahmen bei der Rüsselbewegung entspricht. Als propriozeptive Reize

stunden Hautdehnungssignale zur Verfügung. Ob die Bewegungen im letzten Bereich überhaupt korrigiert werden, ist fraglich, da mit dem Vorschwingen des distalen funktionellen Segments eine stark ballistische Komponente als Ganzes ausgelöst wird (CRAIK, 1947), deren Änderung mit Energieaufwand und Muskelkraft verbunden wäre (HILDEBRAND, 1985). Selbst wenn die Muskelkontraktion 50 ms bis 100 ms vor der Bewegung einsetzte (TURNER et al., 1995), wäre dies beim Elefantenrüssel für eine Korrektur sehr knapp. Daher ist eine von vornherein zielorientiert und präzise geplante Bewegungsbahn wahrscheinlicher. Die Notwendigkeit einer präzisen Annäherung der Rüsselhand an das Objekt wird im Zusammenhang mit der Apertur in Kapitel 4.6.2 ausführlicher diskutiert.

Zeitliche Strukturierung des Zurückführens

Beim Zurückführen variierte die zeitliche Strukturierung sowohl im proximalen als auch im distalen Bereich der Bewegung. Dies resultiert aus den verschiedenen funktionellen Rüssellängen der Tiere, zu denen sich Länge und Lage der Amplitude proportional verhalten. Hinzu kommt das Balancieren des Objektes mit dem distalen Teil des Rüssels. Als zeitlicher Rahmen für Korrekturbewegungen sind rund 170 ms gegeben und damit weniger als tatsächlich in Anspruch genommen wurden, so dass der Rüsselfinger präzise zum Maul geführt werden kann.

4.3.2 Reichen nimmt wenig Zeit in Anspruch

Trotz des vergleichsweise längeren Transportweges nahm das Reichen des Rüssels mit 450 ± 70 ms weniger Zeit in Anspruch als eine vergleichbare Bewegung der Hand von Bonobos mit 667 ± 100 ms und von Menschen mit 568 ± 39 ms (CHRISTEL et al., 1998), bzw. 514 ± 46 ms (CHRISTEL & BILLARD, 2002) und 524 ± 83 ms (PAULIGNAN et al., 1991). Kürzere Bewegungszeiten werden nur für *Macaca nemestrina* mit 378 ± 28 ms angegeben (CHRISTEL & BILLARD, 2002), wobei in anderen Versuchen objektgrößenabhängig längere Dauern von 553 ± 28 ms gemessen wurden (ROY et al., 2000). Bei Primaten unterliegen Greifbewegungen einem hohen Präzisionsanspruch, der insbesondere für die Justierbewegungen der Finger und die Vorformung des Griffes in Vorbereitung auf den Objektkontakt Zeit erfordert (JEANNEROD, 1984). Offenbar entfällt diese Komponente beim Reichen des Rüssels, so dass diese Bewegung eher als Zeigebewegung denn als Greifbewegung zu interpretieren ist, wie bereits in Kapitel 4.2.8 angedeutet wurde.

Freilebende Asiatische Elefanten benötigten für das Reichen 580 ± 110 ms (Teil III dieser Arbeit; MARTIN & NIEMITZ, im Druck), gefangene hingegen 680 ± 230 ms (MARTIN, 1999; 2001) und damit trotz ähnlicher Altersstruktur etwa 1,5-fach mehr Zeit als die Afrikanischen Elefanten. Diese Unterschiede könnten auf unterschiedliche Grifftechniken und ökologische Ansprüche zurückgeführt werden. Während die Afrikanischen Elefanten, zumindest in dieser

Studie, das Objekt mit dorsalem und ventralem Rüsselfinger umgriffen, bogen die Asiatischen Elefanten die gesamte Rüsselhand um die vertikal orientierte Futterpflanze. Analog zu Präzisions- und Kraftgriff (CHRISTEL, 1993) wäre zwar eine längere Dauer für das präziser erscheinende punktuelle Greifen nach einem Apfel zu erwarten, die laterale Justierung und Biegung des distalen Rüsselabschnitts Asiatischer Elefanten erfordert jedoch ebenfalls eine hohe Koordinationsleistung und ein entsprechendes Zeitbudget. Inwiefern die unterschiedliche Dauer für das Reichen auf gattungsbedingt verschieden langen Rüsseln beruht, konnte noch nicht überprüft werden. Im allgemeinen wird der Rüssel des Asiatischen im Vergleich zum Afrikanischen Elefanten als behäbiger beschrieben (SHOSHANI, 1996). Den gefangenen Elefanten wurde eine Vielfalt an Zweigen und Palmblättern angeboten, die eine hohe Diversität an Fressstechniken erforderte (MARTIN 1999; MARTIN et al., 1999; KURT et al., 2001). Der Einfluss der Komplexität des Futters auf die Kinematik des Reichens konnte noch nicht untersucht werden. Analog zur Handkinematik wäre ein erhöhter Zeitbedarf mit zunehmender Komplexität der Futterpflanze zu erwarten.

Andere Greiforgane brauchen wesentlich weniger Zeit für die Annäherung an das Objekt, wie z. B. der Schnabel der Taube beim Picken mit ca. 60 ms (KLEIN et al., 1985), die Tentakel von *Loligo* beim Beutefang mit 20 ms bis 30 ms (KIER & VAN LEEUWEN, 1997) und die Zunge der Kröte *Bufo marinus* mit 40 ms (GANS & GORNIK, 1982). Die Greiforgane dieser Tiere haben allerdings auch nur eine geringe Distanz zurückzulegen und werden stereotyp linear statt gebogen bewegt, wodurch der Widerstand gering gehalten wird.

4.3.3 Beim Zurückführen benötigt der Rüssel mehr Zeit als beim Reichen

Der Rüsselfinger brauchte mit 570 ± 100 ms länger für die Bewegung zum Maul als der Arm von Bonobos mit 493 ms bis 507 ms, von Menschen mit 448 ms bis 524 ms (CHRISTEL et al., 1998) bzw. 341 ± 85 ms und von *Macaca nemestrina* mit 308 ± 56 ms bei ähnlichen Bewegungen (CHRISTEL & BILLARD, 2002). Andere Messungen der Dauer von Handbewegungen des Menschen ergaben 940 ms bei kleinen und 885 ms bei großen Objekten, die von der Hand mit Hilfe einer Gabel zum Mund geführt wurden (CASTIELLO, 1997). Die Unterschiede in den Dauern können vor allem auf die verschiedenen langen Entfernungen zurückgeführt werden, die von der Primatenhand im Vergleich zum Rüsselfinger des Elefanten zurückzulegen sind.

Beim Rüssel dauerte das Zurückführen länger als das Reichen. Gegen die Schwerkraft gerichtet kontrahieren die Muskeln langsamer, so dass die lange Distanz vom Boden zum Maul nur innerhalb einer deutlich längeren Zeitspanne überwunden werden kann. Umgekehrt kann die Gravitation für eine Verringerung der Dauer von Reichbewegungen eingesetzt werden. Bei Primaten hingegen dauert die Greifbewegung der Hand vom Mund zum Objekt länger als das Zurückführen (CHRISTEL et al., 1998; CHRISTEL & BILLARD, 2002). Die

hohen kognitiven Ansprüche an die Koordination der Greifbewegung erlauben offenbar nicht die Nutzung der Gravitation als beschleunigende und damit für die Bewegung zeitsparende Kraft. Beim Elefanten wird die Dauer des Reichens hingegen nicht durch kognitiv anspruchsvolle Griffbildungsprozesse verlängert.

Asiatische Elefanten im Freiland benötigten 730 ± 120 ms (Teil III dieser Arbeit; MARTIN & NIEMITZ, im Druck) und in Gefangenschaft 760 ± 150 ms (MARTIN, 1999; MARTIN, 2001). Ursache für den längeren Zeitanspruch im Vergleich zu den Afrikanischen Elefanten könnte die Art und Weise sein, mit der Asiatische Elefanten die Futterportion zum Maul transportieren. Von der Rüsselhand umschlungen muss die Futterportion um die longitudinale und transversale Achse so gedreht werden, dass sie bei Öffnung der Rüsselhand bequem ins Maul geschoben werden kann. Die Koordination dieser Drehung erfordert mehr Zeit als die entlang der medialen Ebene zum Maul gerichtete Bewegung des Rüssels beim Afrikanischen Elefanten.

Vergleichsdaten anderer flexibler Greiforgane liegen für Chamäleons vor, die 337 ± 43 ms für die Retraktion benötigen (WAINWRIGHT & BENNET, 1992a). Relativ zur kurzen Strecke ist dies eine große Zeitspanne, die womöglich auf das in Relation zur Zunge große Gewicht und der damit verbundenen großen Trägheit der Beute zurückzuführen ist, die sich auf die Superkontraktion der Muskeln auswirkt.

4.3.4 Die Dauer ist unabhängig von der funktionellen Rüssellänge

Anhand von Korrelationen zeigte sich, dass die Dauer der Rüsselbewegung unabhängig von der funktionellen Rüssellänge konstant blieb. Die Transportbewegungen langer Rüssel nehmen daher relativ weniger Zeit in Anspruch als jene kurzer Rüssel. Würde die Dauer mit der Allometrie zunehmen, wäre die Nahrungsaufnahme für Tiere mit langen Rüsseln langfristig ineffektiv.

4.3.5 Der Objektkontakt nimmt die meiste Zeit in Anspruch

Der Objektkontakt dauerte mit 980 ± 300 ms am längsten. Sein Zeitbudget unterlag großen Schwankungen. Die Zeitspanne lag weit über den 200 ms, die beim Menschen für eine haptische Orientierung mindestens erforderlich ist (LEDERMAN & KLATZKY, 1997). Die Kontaktzeit war auch länger als die von Bonobos mit 306 ms bis 333 ms und von Menschen mit 112 ms bis 132 ms (CHRISTEL et al., 1998). Der Kontakt mit dem Apfel wird vom Elefanten zur taktilen und olfaktorischen Exploration genutzt, so dass der aufwändige Transport des Objekts mit dem Rüssel zum Maul erst dann erfolgt, wenn das Futterobjekt den Ansprüchen genügt. Im Falle der olfaktorischen Kontrolle muss die Luftsäule über einen langen Totraum zirkuliert werden, um chemische Reize in Kontakt mit der Riechschleimhaut

zu bringen. Bevor das Objekt angehoben wird, müssen dessen Oberfläche, Gewicht und Form taktil erfasst werden, um einen adäquaten Griff mit angepasster Kraftentfaltung zu koordinieren (WESTLING & JOHANSSON, 1984; GORDON et al., 1991b; FLANAGAN & WING, 1993; FLANAGAN et al., 1993; FLANAGAN & TRESILIAN, 1994). Aus der Robotik ist die Problematik bekannt, dass beim Aufeinandertreffen von Oberflächen verschiedener Eigenschaften, in diesem Fall die weiche Rüssel- und die harte Objektoberfläche, zunächst eine Anpassung erfolgen muss, während der unter anderem die Druckparameter aufeinander eingestellt werden (GORDON et al., 1991a; b; WESTLING & JOHANSSON, 1984; JOHANSSON & COLE, 1994).

Verglichen mit Futterpflanzenmanipulationen war der Objektkontakt zum Greifen der Äpfel weniger zeitaufwändig. Freilebende Asiatische Elefanten benötigten $2,20 \pm 0,79$ s, um kurzes Gras abzureißen (Teil III; MARTIN & NIEMITZ, im Druck). Für die Bearbeitung von Pflanzenteilen nach diversen Methoden braucht *Elephas* in Gefangenschaft $4,71 \pm 2,18$ s (MARTIN, 1999; MARTIN, 2001). Neben der Perzeption der Objekteigenschaften ist für die Manipulation der Futterpflanzen auch der gezielte Einsatz von Kräften notwendig. Diese werden anhand sensorischer Erinnerungen an ähnliche Bedingungen in einer „feedforward“-Kontrolle geplant (WESTLING & JOHANSSON, 1984; JOHANSSON & WESTLING, 1988) und zusätzlich mit haptischem „feedback“ ergänzt (GORDON et al., 1991a; b). Dies erfordert zusätzliche Zeit.

Der verhältnismäßig lange Objektkontakt deutet in Kombination mit dem kurz dauernden Reichen darauf hin, dass die Reichbewegung allein dem gezielten Transport des Rüssel-fingers zum Objekt dient und nicht wie die Greifbewegungen der Hand eine zeitaufwändige Griffkomponente einschließt. Damit entspricht das Reichen des Rüssels den Zeigebewegungen der Hand. Die Griffbildungsphase ist statt dessen in den Objektkontakt verlagert worden. Nahrungsökologisch ist dies sinnvoll, denn der Elefant ist als Pflanzenfresser nicht auf ein präzises Beutegreifen angewiesen, bei dem eine optimale Griffbildung bereits in Vorbereitung auf den Kontakt mit dem Objekt erforderlich ist, um den Erfolg des Greifens zu gewährleisten. Auf diese Weise „spart“ sich der Elefant vielmehr in seiner Reichbewegung den kognitiven Aufwand für die Koordination von Transport- und Griffkomponente. Nahrungsphysiologisch kann sich der Elefant die lange Objekterkundung leisten, solange die Mahlflächen noch mit der Zerkleinerung der vorherigen Futterportion beschäftigt sind.

4.4 Geschwindigkeiten des dorsalen Rüsselfingers

Geschwindigkeiten als Ausdruck der Raum-Zeit-Koordination sind wichtige Indizien für die Bewegungsplanung.

4.4.1 Das Geschwindigkeitsprofil beim Reichen ist symmetrisch und unimodal

Reichen zeichnet sich durch ein unimodales, symmetrisches Geschwindigkeitsprofil aus. Solche Profile sind bei stereotypen Zungenbewegungen von Chamäleons (HERREL et al., 2000) und bei Tentakelbewegungen von *Loligo* gemessen worden (VAN LEEUWEN & KIER, 1997; KIER & VAN LEEUWEN, 1997; VAN LEEUWEN et al., 2000). Während die linearen Bewegungen von Zungen und Tentakeln durch die reflexartige Kontraktion einer Muskelgruppe zustande kommen, lassen die gebogenen Bewegungsbahnen des Rüsselfingers allerdings kompliziertere Koordinationsmechanismen oder aber einfache Mechanik erwarten. Die sich biegenden Arme von *Octopus* zeigen zwar ebenfalls ein unimodales, symmetrisches Geschwindigkeitsprofil (GUTFREUND et al., 1996; SUMBRE et al., 2001), dieses repräsentiert jedoch die einer geraden Trajektorie folgenden Biegestelle und nicht die Spitze des Armes.

Handtrajektorien, die in einem Bogen zum Ziel führen, setzen sich aus einer Sequenz mehrerer gerader Bewegungsabschnitte zusammen, deren symmetrische Geschwindigkeitsprofile sich durch räumliche und zeitliche Aneinanderreihung bzw. Überlagerung zu einem multimodalen Geschwindigkeitsprofil fügen (ABEND et al., 1982; FLASH, 1983). Das unimodale, symmetrische Geschwindigkeitsprofil des Rüsselfingers lässt hingegen nicht auf eine Segmentierung seiner asymmetrischen Bewegungsbahn schließen.

Symmetrische, unimodale Geschwindigkeitsprofile sind auch für kontrollierte, zielgerichtete Handbewegungen mit hoher Geschwindigkeit (PETERS & WENBORNE, 1936) oder geringem Genauigkeitsanspruch kennzeichnend, wie z. B. das Zeigen (TAYLOR & BIRMINGHAM, 1948; BEGGS & HOWARTH, 1972; CARLTON, 1980; MORASSO, 1981; ABEND et al., 1982; HOLLERBACH & FLASH, 1982; LACQUANITI et al., 1982; CROSSMAN & GOODEVE, 1983; NELSON, 1983; SCHMIDT et al., 1984; HOGAN, 1984; STEIN et al., 1986).

Für eine Bewegung mit hohem Präzisionsanspruch wäre ein bimodales, also mit zwei Maxima ausgestattetes Geschwindigkeitsprofil zu erwarten, welche die Unterteilung der Bewegung in eine Transport- und eine verlangsamte Griffbildungsphase repräsentieren (ANNETT et al., 1958; LANGOLF et al., 1976; JAGACINSKI et al., 1980; CARLTON, 1980; SOECHTING, 1984; JEANNEROD, 1981; 1984; 1988). Übertragen auf Geschwindigkeitsprofil und Bewegungsbahn des Rüsselfingers lässt sich das Reichen daher als zielorientierte, kontrollierte Bewegung ohne allzu hohen Präzisionsanspruch charakterisieren. Ziel der Bewegung ist die Kontaktaufnahme mit dem Objekt, um Korrekturen der Rüsselauslenkung

zu vermeiden. Die zeitkonsumierende Griffbildung ist vom zweiten Bewegungsabschnitt des Reichens in den Objektkontakt verlagert worden, wie bereits in Kapitel 4.3.5 diskutiert wurde.

Die Bewegungsbahnen des Rüsselfingers könnten sich rein mechanisch aus dem bereits diskutierten Vorschwingen des distalen funktionellen Segments um die Biegestelle ergeben. Dies ließe allerdings ein mit der Bewegungsbahn kongruentes asymmetrisches Geschwindigkeitsprofil mit einem nach rechts verschobenen Maximum erwarten. Die maximale Geschwindigkeit des Rüsselfingers wurde jedoch bereits vor und nicht während der Amplitude seiner Bewegungsbahn erreicht. Dies ähnelt den Befunden über kontrollierte Handbewegungen beim Schreiben, die ihre Maximalgeschwindigkeit vor und die Minimalgeschwindigkeit während einer Richtungsänderung erreichen (VIVIANI & TERZUOLO, 1980; PRABLANC et al., 1981; ABEND et al., 1982; MORASSO & MUSSA-IVALDI, 1982; LACQUANITI & SOECHTING, 1982; LACQUANITI et al., 1983; MORASSO, 1983). Nach der Umorientierung von hinten nach vorne nahm die Geschwindigkeit des Rüsselfingers allerdings nicht wieder zu sondern kontinuierlich ab und gewährleistete so eine kontrollierte und „weiche“ Annäherung an das Objekt.

4.4.2 Das Geschwindigkeitsprofil beim Zurückführen ist asymmetrisch und tendenziell bimodal

Infolge einer unregelmäßigen Bremsphase war die Bewegung des Rüsselfingers beim Zurückführen durch ein asymmetrisches Geschwindigkeitsprofil gekennzeichnet, welches sich als tendenziell bimodal erwies. Korrespondierend mit der Bewegungsbahn deutet das Geschwindigkeitsprofil eine Gliederung in Bewegungsabschnitte an. Das Geschwindigkeitsmaximum des Rüsselfingers wurde nach 48 % der Bewegungszeit während der schwingvollen Drehung der Rüsselhand mit dem Objekt erreicht. Diese Umorientierung um 180° erfolgt entlang einer engen Kreisbahn mit kurzem Radius. Analog bewirkt die Drehung des Handgelenks bei Primaten eine Geschwindigkeitserhöhung der lateral und medial platzierten Handgelenkmarker in der ersten Phase des Zurückführens (CHRISTEL & BILLARD, 2002). Auch bei Handbewegungen des Menschen mit einem Objekt zum Mund wurde das Geschwindigkeitsmaximum bereits nach 45 % der Bewegungszeit lokalisiert (CASTIELLO, 1997). Der zweite Bewegungsabschnitt diente dem Transport der Rüsselhand zum Maul entlang einer möglichst senkrechten Bewegungsbahn, wobei die Geschwindigkeit beibehalten oder sogar ein zweites Mal erhöht wurde, was sich in der annähernd bimodalen Form des Geschwindigkeitsprofils manifestierte. Insbesondere bei den Jungtieren wurde beobachtet, dass das Objekt zur besseren Handhabung von der Rüsselhand nach der Drehung an die Ventralseite des Rüssels gepresst und der Transport erst in einem zweiten Ansatz realisiert wurde. Dies könnte die Schwierigkeit widerspiegeln, ein flexibles Organ gegen die Schwerkraft zielgerichtet zu manövrieren. Verringerte Geschwindigkeiten infolge unter

Last sich ohnehin langsamer kontrahierenden Muskeln ermöglichen die sofortige Korrektur etwaiger Abweichungen des Rüsselfingers von der Bewegungsbahn. Diese ist für einen Kräfteausgleich notwendig, um den Massenschwerpunkt im Lot zu halten.

4.4.3 Die Varianzen der Geschwindigkeitsprofile sind gering

Die Geschwindigkeitsprofile des Rüsselfingers beim Reichen und Zurückführen wiesen eine geringe Varianz auf. Dies wird als ein wesentliches Kriterium für eine zentral geplante Bewegung angesehen (ATKINSON & HOLLERBACH, 1985). Die Reproduzierbarkeit der Geschwindigkeitsprofile und damit der Raum-Zeit-Koordination kann zumindest beim Zurückführen nicht weitgehend passiv auf mechanischen Zwängen beruhen (HOLLERBACH & FLASH, 1982), da die Bewegung gegen die Schwerkraft unter dem kontrollierten Einsatz von Muskeln realisiert werden muss.

4.4.4 Reichen beruht auf einem „Peitschenmechanismus“

Beim Reichen könnte die Rüsselhand einfach fallen gelassen werden, um die Gravitation anstelle von Muskelkräften als Antrieb für die Bewegung zu nutzen.

Die Rüsselhand wird nicht einfach fallen gelassen

Die Überschreitung der zu erwartenden Fallgeschwindigkeit zeigt, dass die Rüsselhand nicht ausschließlich passiv fallen gelassen wurde. Die Erhöhung der Geschwindigkeit über die Fallgeschwindigkeit hinaus, die sich aufgrund der Zeitersparnis von bis zu 40 % für die Effizienz der Nahrungsaufnahme lohnenswert machte, muss durch Muskelkraft forciert werden oder auf mechanischen Prinzipien beruhen. Welchen Anteil die Muskelkraft an der Geschwindigkeitserhöhung übernahm, konnte nicht gemessen werden. Allerdings zeigt die approximate Berechnung der auf den Massenschwerpunkt wirkenden Kräfte seitens eines proximalen und distalen Rüsselabschnitts, dass es auch zum Zeitpunkt der Maximalgeschwindigkeit zu keiner Kräftedifferenz kam, das Gleichgewicht also gewahrt wird. Denkbar ist eine größtenteils mechanisch mögliche Überschreitung der Fallgeschwindigkeit. Erreicht die nach distal wandernde Biegestelle den Bereich des Rüssels, an welchem sie als funktionelles Gelenk fungiert, bewirkt die gewebebedingt abrupte Verringerung der Geschwindigkeit über eine Impulsweiterleitung das peitschenartige Vorschwingen des leichteren distalen funktionellen Segments. Einen Hinweis auf den Peitschenmechanismus (BERTRAM & CHANG, 2001) liefert die andeutungsweise v-förmige Bewegungsbahn des Rüsselfingers nach Überschreitung der Fallgeschwindigkeit. Des Weiteren bewirkt die Gewebeelastizität der Muskelmasse des Rüssels eine hohe Spannkraft, die das leichtere distale funktionelle Segment um das funktionelle Gelenk nach vorne schnellen lässt.

Diese Mechanik könnte durch Druckveränderungen der Luftsäule in den luftleitenden Röhren des Rüssels unterstützt werden. Wenn der Durchmesser der Röhren zu Beginn des Reichens an der Stelle der größten Krümmung verengt ist, könnte dies für einen Druckaufbau im proximalen Bereich des Rüssels sorgen. Während des Abrollens könnte die proximale Luftsäule des Rüssels beim Ausatmen verlängert werden und dabei die Biegestelle nach distal drücken. Beginnt das distale funktionelle Segment, um die Biegestelle nach anterior zu schwingen, erweitert sich der Querschnitt der luftleitenden Röhren, so dass Ausatemluft in das distale funktionelle Segment einströmt. Da zu diesem Zeitpunkt die Apertur am kleinsten ist, so dass die Nüsternöffnung nahezu verschlossen ist, könnte das distale Segment über einen Druckaufbau versteift werden, was eine Erhöhung der Geschwindigkeit auch über die Fallgeschwindigkeit hinaus zur Folge hat. Zusätzlich wird der dorsale, relativ kurze und elastische Rüsselfinger mit wenig Kraftaufwand in Bewegungsrichtung geschleunigt, um die Drehung der Rüsselhand zu initiieren, wobei die maximale Geschwindigkeit erreicht wird.

Die Maximalgeschwindigkeit ist vergleichsweise hoch

Beim Reichen wurden für den Rüsselfinger des Elefanten maximale Geschwindigkeiten von $6,6 \pm 0,9$ m/s gemessen. Im Vergleich zu Geschwindigkeiten der Handbewegungen von Menschen mit 0,8 m/s (FLASH & HOGAN, 1985) bzw. $1,1 \pm 0,3$ m/s (SERVOS et al., 1992) und 0,3 m/s (CHRISTEL & BILLARD, 2002), von Rhesusaffen mit 0,4 m/s (GEORGOPOULOS et al., 1981) und Makaken mit 0,35 m/s (CHRISTEL & BILLARD, 2002) können Rüsselbewegungen zumindest kurzzeitig wesentlich höhere Geschwindigkeiten erreichen. Auch andere flexible Greiforgane wie die Zungen von Chamäleons mit maximal 4 m/s (WAINWRIGHT & BENNET, 1992b), die Tentakel von *Loligo* mit 1,2 m/s (KIER, 1982) bzw. 2,4 m/s (KIER & VAN LEEUWEN, 1997) und die Arme von *Octopus* mit bis zu 0,6 m/s (GUTFREUND et al., 1996; SUMBRE et al., 2001) erreichen bei weitem nicht die maximale Geschwindigkeit des Elefantenrüssels. Da der Rüssel im Vergleich zu anderen Greiforganen eine längere Bewegungsbahn zurücklegte, kann sich die Geschwindigkeit über eine längere Strecke erhöhen. Dass die hohen Geschwindigkeiten nicht auf „Ausreißen“ beruhen, kann an der Kontinuität des Geschwindigkeitsprofils abgelesen werden.

Die Geschwindigkeit wird bereits frühzeitig verringert

Die Verringerung der Geschwindigkeit beim Reichen setzte frühzeitig bereits vor der Richtungsumkehr des Rüsselfingers von hinten nach vorne ein. Die Peitschenbewegung wird daher nicht gänzlich für den Transport des Rüsselfingers zum Objekt genutzt, sondern vorher abgebremst. Eine zu hohe Geschwindigkeit bei der Annäherung an das Objekt würde die sensorischen Funktionen der Rüsselhand untergraben. Zur Reduktion der hohen Geschwindigkeit während des Reichens sind allerdings erhebliche Muskelkräfte erforderlich, es sei denn, das Erreichen der maximalen Geschwindigkeit ist an die Spannkraft des Rüssels gebunden, die bei der Streckung verloren geht, so dass die Geschwindigkeit rein mechanisch

verringert wird. Als alternativer Mechanismus ist die Druckveränderung in der Luftsäule des Rüssels denkbar, mit der die Geschwindigkeitsregulierung auf elegante Weise mechanisch unterstützt werden könnte. Zeitgleich mit dem Erreichen der maximalen Geschwindigkeit öffnete sich die Apertur, wodurch Luft aus dem distalen Segment entweichen und für einen Druckabfall sorgen könnte. Das Ausatmen vor der Umorientierung der Bewegungsbahn des Rüsselfingers ist am ausgeschnaubten Nasensekret zu sehen. Als Folge der abrupten Erschlaffung des distalen funktionellen Segments könnte sich die Geschwindigkeit des Rüsselfingers verringern, um ihn im letzten Abschnitt der Bewegung kontrolliert und langsamer dem Objekt zu nähern.

Die Maximalgeschwindigkeit ist abhängig vom distalen funktionellen Segment

Die Maximalgeschwindigkeit trat unabhängig von der Rüssellänge stets im gleichen Abschnitt zu Beginn der größten Krümmung der Bewegungsbahn auf und blieb selbst mit zunehmender Rüssellänge konstant. Die Unabhängigkeit der Maximalgeschwindigkeit von der Allometrie beruht auf der ebenfalls konstant bleibenden Länge des distalen funktionellen Segments, dessen Mechanik die Maximalgeschwindigkeit festlegt.

Wie anhand der Integrale der Geschwindigkeitsprofile abgelesen werden kann, regulierten Tiere mit langen Rüsseln ihre Raum-Zeit-Koordination durch die Beibehaltung hoher Geschwindigkeiten über einen längeren Zeitraum hinweg. So können sie größere Distanzen in derselben Zeit und mit derselben Maximalgeschwindigkeit zurücklegen wie Elefanten mit kurzen Rüsseln. Die mit zunehmender Rüssellänge relativ senkrechter orientierten, gestreckteren Bewegungsbahnen erleichtern dies.

Die strikte Einhaltung der Maximalgeschwindigkeit ist offenbar von eminenter Bedeutung für die Rüsselbewegung. Zu niedrige Geschwindigkeiten würden das Zeitbudget für die Nahrungsaufnahme bis zur Ineffektivität verlängern. Eine zu hohe Geschwindigkeit beim Erreichen hätte nach dem Fitts'schen Gesetz eine Herabsetzung der Zielgenauigkeit zur Folge (FITTS, 1954; CROSSMAN & GOODEVE, 1963). Mögliche sensorische Funktionen bei der Annäherung an das Objekt wären eingeschränkt. Die Maximalgeschwindigkeit beim Fressen ist vermutlich nicht die physiologisch mögliche Höchstgeschwindigkeit, sondern die optimale Geschwindigkeit in Anpassung an den Verhaltenskontext.

4.4.5 Zurückführen fordert die Koordination heraus

Beim Zurückführen musste die Rüsselhand von der Ruheposition aus gegen die Schwerkraft gebeugt und zum Maul gestemmt werden. Um die Hebelkräfte gering zu halten, verkürzte der Rüssel den Lastarm und verfuhr wie bereits diskutiert nach einem „sukzessiven Biegemechanismus“ (vgl. Kapitel 4.1.3).

Je länger der distale Bereich des Rüssels dabei wird, desto schwieriger gestaltet sich das Manövrieren gegen die Schwerkraft. Um zielgenau das Maul zu erreichen sind langsame,

kontrollierbare Bewegungen notwendig. Auftretende Abweichungen von der Bewegungsbahn können auf diese Weise sofort korrigiert werden, um das Kräftegleichgewicht beizubehalten.

Beim Zurückführen werden geringere Maximalgeschwindigkeiten erreicht

Beim Zurückführen wurden maximal $3,7 \pm 0,7$ m/s erreicht. Das Gewicht des Apfels dürfte die Geschwindigkeit nicht beeinflussen, da selbst beim leichteren Arm des Menschen ein 2,5 kg schweres Gewicht sich kaum auf die Geschwindigkeiten von vertikalen Armbewegungen auswirkte (LACQUANITI et al., 1982). Geschwindigkeiten der Handgelenke von Makaken werden mit 0,34 m/s und von Menschen mit 0,25 m/s beim Zurückführen angegeben (CHRISTEL & BILLARD, 2002). Andere Messungen ergaben für die Hand des Menschen Maximalgeschwindigkeiten von bis zu 1,3 m/s (CASTIELLO, 1997). Die größere Geschwindigkeit des Rüsselfingers könnte sich infolge seiner hohen Gewebeelastizität beim Drehen der Rüsselhand ergeben, während im Vergleich dazu die Beugung der Arme im Ellenbogengelenk trägheitsbedingt langsamer erfolgt.

Die Geschwindigkeiten sind unabhängig von der Allometrie

Die Maximalgeschwindigkeiten blieben unabhängig von der Länge des Rüssels relativ konstant. Dass lange und damit schwere Rüssel nicht langsamer gegen die Schwerkraft bewegt wurden, beruht auf dem „sukzessiven Biegemechanismus“. Je länger und dicker der Rüssel ist, desto mehr Muskulatur ist vorhanden, um die entsprechend längeren Hebel durch Kontraktion in Bewegung zu setzen. Die größeren Integrale der Geschwindigkeitsprofile von Tieren mit langen Rüsseln zeigen, dass die Geschwindigkeit über einen längeren Zeitraum beibehalten werden kann, um die längere Strecke in der gleichen Zeit zu bewältigen.

Mit zunehmender Rüssellänge nahm der Abstand des Rüsselfingers vom Boden zum Zeitpunkt des Erreichens der Maximalgeschwindigkeit zu. Der prozentuale Anteil der direkten Bewegungsbahn hingegen blieb konstant. Je länger und damit auch je dicker der Rüssel ist, desto mehr Raum beansprucht die Beugung der Rüsselhand und desto weiter entfernt vom Boden befindet sich demzufolge der Rüsselfinger beim Erreichen seiner Maximalgeschwindigkeit. Bei Vollendung der Drehung haben längere Rüssel bereits einen größeren Anteil der direkten Bewegungsbahn zurückgelegt als kürzere und dünnere Rüssel, die ihren Radius klein halten können.

4.4.6 Reichen und Zurückführen unterscheiden sich in ihrer Raum-Zeit-Organisation

Die Differenzen in den Formen der Geschwindigkeitsprofile des Rüsselfingers zwischen Reichen und Zurückführen könnten auf den unterschiedlichen Einfluss der Schwerkraft, die

Orientierung an verschiedenen Referenzsystemen oder die ungleichen Kontrollmechanismen der Bewegungen zurückzuführen sein.

Die Geschwindigkeitsprofile von vertikal orientierten Zeigebewegungen der Hand unterscheiden sich hingegen nicht im Hinblick auf die Bewegungsrichtung nach oben oder unten (ATKINSON & HOLLERBACH, 1985). Die entgegengesetzten Gravitationsbedingungen werden offensichtlich in die Raum-Zeit-Koordination integriert und mit Muskelkräften kompensiert. Vertikale Greifbewegungen der Hand zum Objekt und zurück zum Mund, bei denen sich für die Planung und Koordination das Referenzsystem von einem extrinsischen (das Objekt) zu einem intrinsischen (der Mund) verändert, zeigen ebenfalls ähnliche Geschwindigkeitsprofile (CHRISTEL & BILLARD, 2002). Auch hier wird die Schwerkraft mühelos in die Koordination von Raum und Zeit integriert. Beide Bewegungen werden mechanisch mit dem Hebelsystem des Armes gelöst, welches auf effiziente Weise die Umsetzung der Muskelkraft in die Drehbewegung des Unterarms um das Ellenbogengelenk in beide Richtungen auf dieselbe Art und Weise erlaubt. Beim flexiblen Rüssel werden in Antwort auf die entgegengesetzten Gravitationsbedingungen verschiedene Bewegungsmechanismen eingesetzt, eine Art Pendelprinzip beim Reichen und ein „sukzessiver Biegemechanismus“ beim Zurückführen, die sich mechanisch bedingt in ihren Geschwindigkeitsprofilen unterscheiden.

Die unterschiedlichen Geschwindigkeitsprofile von Reichen und Zurückführen weisen auf den differentiellen kognitiven Anspruch der Bewegungen hin. Kognitiv anspruchsvolle Armbewegungen von Primaten wie das Greifen nach Objekten sind selbst in Richtung der Gravitation infolge des hohen Präzisionsanspruchs langsamer als die gegen die Gravitation zum Mund gerichteten Bewegungen (CHRISTEL & BILLARD, 2002). Der Faktor Gravitation erweist sich gegenüber der komplexen Koordination als nebensächlich und kann vollständig durch erhöhte Muskelkraft kompensiert werden. Vertikal nach unten gerichtete Greifbewegungen, bei denen der Arm von der gebeugten Haltung am Mund zur gestreckten Haltung am Objekt wechselte, überschritten nicht die Fallgeschwindigkeit. Die Gravitation wurde daher nicht als treibende Kraft der Bewegung nach unten genutzt. Statt dessen wurde der Arm offenbar unter dem permanent kontrollierten Einsatz von Muskelkräften zum Ziel geführt (unveröffentlichte Ergebnisse der Arbeitsgruppe). Während sich der Rüssel beim Reichen größtenteils auf die Koordination zweier funktioneller Segmente beschränken kann, wobei sein Massenschwerpunkt der Gravitation folgen kann, ist beim Zurückführen die sukzessive Verlagerung vieler kurzer funktioneller Segmente gegen die Schwerkraft erforderlich. Neben der aufeinanderfolgenden Kraftentfaltung jedes kurzen Hebelsystems muss dabei auch die Vertikale eingehalten werden, was sich mit zunehmender Länge des nach oben gestemmt Segmentes als Herausforderung für die Koordination zu erweisen scheint. Diesbezüglich könnte beim Zurückführen eine höhere kognitive Leistung mit höherem Präzisionsanspruch gefordert sein als beim Reichen.

4.5 Beschleunigungen und Verzögerungen des Rüsselfingers

Beschleunigungen als zweite Ableitung der Ortsveränderung dokumentieren sehr empfindlich die Änderungen der Geschwindigkeit (VAN LEEUWEN & KIER, 1997). Anhand des Betrages und des Verlaufs kann daher eingeschätzt werden, inwiefern eine Regulierung der Geschwindigkeit möglich ist und ob sie realisiert wird.

4.5.1 Das Beschleunigungsprofil beim Reichen ist s-förmig

Das s-förmige Profil der Geschwindigkeitsveränderungen gleicht jenem der Handbewegungen (FLASH & HOGAN, 1985). Die Unregelmäßigkeiten des Profils können entweder auf die Fehler bei der Bildung der zweiten Ableitung zurückgeführt werden, oder als Regulation der spontanen, mit den elastischen Gewebeeigenschaften des Rüsselfingers zusammenhängenden Geschwindigkeitsveränderungen interpretiert werden. Letzteres erscheint jedoch unwahrscheinlich, da die Beschleunigungen von bis zu 58 m/s^2 für eine Kompensation durch Muskelkraft zu hoch sind. Die Diskrepanz zwischen dem angegebenen Maximum und dem im Beschleunigungsprofil ablesbaren Maximalwert ist auf die Bildung der mittleren Beschleunigung über Abschnitte von jeweils 5 % der Bewegungszeit zurückzuführen.

Mit $58 \pm 24 \text{ m/s}^2$ waren die Beschleunigungen des Rüssels geringer als die der Tentakel von Kalmaren mit Spitzenbeschleunigungen von 250 m/s^2 (KIER & VAN LEEUWEN, 1997). Trägheitsbedingt ist der Rüsselfinger nicht in der Lage, vergleichbare Geschwindigkeitserhöhungen zu erreichen. Allerdings ist der Rüssel des Elefanten auch nicht auf eine so hohe Beschleunigung angewiesen, da nach einem unbewegten Objekt gegriffen wird und nicht wie bei Kalmaren nach beweglichen Beuteobjekten. Beim Reichen der Hand des Menschen nach einem Objekt wurden im Vergleich dazu um ein Vielfaches niedrigere Maximalbeschleunigungen von $0,67 \pm 0,02 \text{ m/s}^2$ gemessen (SERVOS et al., 1992). Schnelle vertikale Abwärtsbewegungen beim Zeigen ohne hohen Präzisionsanspruch hingegen erbrachten Spitzenbeschleunigungen von $50,5 \text{ m/s}^2$ (PAPAXANTHIS et al., 1998).

4.5.2 Beim Zurückführen deutet sich ein zweiter Gipfel an

Die Andeutung eines zweiten Gipfels im Beschleunigungsprofil gegen Ende der Bewegung unterstreicht die Gliederung des Zurückführens in zwei Bewegungsabschnitte, wie bereits anhand des Geschwindigkeitsprofils diskutiert wurde. Der Zeitpunkt der maximalen Beschleunigung wurde nach etwa 20 % der Bewegungszeit relativ früh erreicht. Vergleichswerte liegen für die Handbewegungen von Menschen vor, deren Maximalbeschleunigungen erst nach 25 % der Bewegungszeit erreicht werden (CASTIELLO, 1997). Das Erreichen der Maximalbeschleunigung des Rüsselfingers unterlag jedoch auch hohen Schwankungen, die

sich aus den unterschiedlichen Möglichkeiten der Bewegungsorganisation ergaben. Die Maximalbeschleunigung kann entweder beim Drehen der Rüsselhand oder zu Beginn des zweiten Bewegungsabschnittes erreicht werden, falls der Transport zur besseren Handhabung des Objekts unterbrochen wurde. Offenbar wird die beschleunigende Kraft bereits frühzeitig reduziert, so dass sich der Rüsselfinger unter der Wirkung der Schwerkraft verlangsamt und kontrolliert zum Maul manövriert werden kann. Vergleichsdaten liegen für die Hand des Menschen vor, die bei der Bewegung zum Mund wesentlich geringere Maximalbeschleunigungen von $7,6 \text{ m/s}^2$ beim Transport eines Objekts zum Mund mit Hilfe einer Gabel erreicht (CASTIELLO, 1997). Höhere Maximalbeschleunigungen als der Rüsselfinger erreichten die vertikal nach oben gerichteten, schnellen Zeigebewegungen von Händen, für die Werte von $57,6 \text{ m/s}^2$ angegeben werden (PAPAXANTHIS et al., 1998). Offenbar spielt hier der Präzisionsanspruch, das Objekt gezielt in den Mund bzw. das Maul zu führen, eine wesentliche Rolle für die Geschwindigkeit-Zeit-Koordination der Bewegung.

4.5.3 Unterschiede zwischen Reichen und Zurückführen

Die maximalen Geschwindigkeitsveränderungen waren gravitationsbedingt beim Reichen größer als beim Zurückführen. Beim Zurückführen wurde die maximale Beschleunigung innerhalb des Bewegungsablaufs früher erreicht als beim Reichen.

Die Beträge von Beschleunigung und Verzögerung erwiesen sich als unabhängig von der Allometrie. Trotz größerer Trägheit sind lange Rüssel sowohl beim Reichen als auch beim Zurückführen in der Lage, die Geschwindigkeit um die gleichen Beträge zu verändern wie kurze Rüssel.

Beim Reichen traten die Geschwindigkeitsänderungen unabhängig von der funktionellen Rüssellänge im gleichen Bereich um die distale Biegung der Bewegungsbahn auf. Beim Zurückführen hingegen verlagerten sich die Geschwindigkeitsveränderungen proportional zur Bewegungsbahn. Dies bestätigt, dass die Koordination des Reichens vom distalen Segment bestimmt wird, während beim Zurückführen die Allometrie des gesamten Rüssels entscheidend ist.

4.6 Die Apertur der Rüsselhand beim Reichen

In Anlehnung an die Abstandsveränderungen zwischen Daumen und Zeigefinger einer Hand im Verlauf einer Greifbewegung wurde die Distanz zwischen dorsalem und ventralem Rüsselfinger während des Reichens verfolgt.

4.6.1 Koordination der Apertur

Die Apertur erreichte zeitgleich mit der Maximalgeschwindigkeit ihr Minimum. Bei Handbewegungen ist umgekehrt das Aperturmaximum mit der Maximalgeschwindigkeit zeitlich gekoppelt (JEANNEROD, 1984; 1988). Sind Geschwindigkeitscharakteristika und Apertur synchronisiert, lässt dies auf einen zentralen Mechanismus für die Planung der Handbewegung schließen (FRASER & WING, 1981). Übertragen auf die Rüsselbewegungen kann die Apertur angesichts ihrer zeitlichen Koordination zur Regulierung der Geschwindigkeit beitragen. Ein denkbarer Mechanismus wurde bereits in Kapitel 4.4.4 diskutiert. Die Aperturänderung folgt nicht passiv aus der Mechanik der Rüsselbewegung.

Das Maximum der Apertur wurde am Ende der Bewegung erreicht. Die Finger der Hand hingegen vergrößern ihren Abstand bis zu einem Maximum nach 25 % der Bewegungszeit (CHRISTEL & BILLARD, 2002), um die Apertur während der Annäherung an das Objekt in Anpassung an dessen Größe wieder zu verkleinern. Dieses „preshaping“ der Apertur bei Primatenhänden (WING & FRASER, 1983; JEANNEROD, 1984; 1986; 1988; GENTILUCCI et al., 1991; CHRISTEL et al., 1998; CHRISTEL & FRAGASZY, 2000; ROY et al., 2000) konnte bei der Rüsselhand des Elefanten nicht beobachtet werden. Allerdings steht ein Test der Aperturgröße bei verschiedenen Objektgrößen noch aus. Mit 135 ± 20 mm ist die maximale Apertur jedoch größer als der Durchmesser der verwendeten Äpfel.

4.6.2 Die Apertur setzt den Präzisionsanspruch herab

Maximal geöffnet vergrößerte sich die Oberfläche der Rüsselhand und damit die Wahrscheinlichkeit, in Kontakt mit dem Objekt zu treten. Aufgrund dessen erhöht sich die Fehlertoleranz beim Greifen des Futterobjektes. In Versuchen, in denen durch Geschwindigkeitserhöhung und Aussetzen visueller Kontrolle die Genauigkeit von Armbewegungen herabgesetzt wurde, blieb die Apertur am Ende größer als unter normalen Bedingungen (WING et al., 1986). Mit der größeren Apertur der Rüsselhand ist die präzise Annäherung an das Objekt für ein effektives Greifen nicht mehr obligatorisch.

Ähnlich setzen Tarsier mit ihren langen Fingern die Ansprüche an präzises Beutegreifen herab, so dass sie die Beute nachts und mit geschlossenen Augen fangen können (NIEMITZ, 2004).

4.6.3 Sensorische Funktionen der Rüsselhand

Maximal geöffnet ist die mit einer Vielzahl an Tastrezeptoren ausgestattete Oberfläche der Rüsselhand großflächig exponiert. Während der Annäherung an das Objekt, die im letzten Teil der Bewegung horizontal und parallel zum Boden erfolgte, könnten die ausgeatmeten Luftströme an den Objekten für Turbulenzen sorgen, die taktil von der sensiblen Fläche der

Rüsselhand wahrgenommen werden könnten. Informationen über die Objektverteilung und -eigenschaft könnten in die Planung der nächsten Rüsselbewegungen mit einbezogen werden. Ob und inwiefern sich aufeinander folgende Rüsselbewegungen infolge des unterschiedlichen Informationsgehalts der Objektpositionen und -eigenschaften unterscheiden, bedarf noch einer Überprüfung.

Die olfaktorische Wahrnehmung von Objekteigenschaften während der Annäherung an das Objekt dürfte keine Rolle spielen, weil der Luftweg aufgrund des langen Totraumes im Rüssel zu lang für eine Verarbeitung des Reizes und eine entsprechende Reaktion ist.

4.7 Effizienz der Rüsselbewegungen

In der Evolution der *Proboscidea* könnte die effiziente Biomechanik des Rüssels ein zentraler Selektionsfaktor gewesen sein. Nur mit einem kraftsparenden und mit geringem „Rechenaufwand“ zu koordinierenden Mechanismus für die Rüsselbewegung war es den an Körperhöhe zunehmenden Vorfahren der rezenten Elefanten möglich, den steigenden Futterbedarf zu decken. Die Selektion begünstigte dabei offenbar diejenigen Individuen, die sich für die Bewegung des Greiforgans physikalische Gesetzmäßigkeiten effektiv zunutze machten.

Beim Reichen kann die Gravitation als Antrieb der biomechanischen Konstruktion zweier funktioneller Segmente um das funktionelle Gelenk verwendet werden, um die Bewegung sowohl schnell, als auch in einer Art Peitschenmechanismus geordnet ablaufen zu lassen. Dadurch kann sich der Impuls des proximalen funktionellen Segments mit einer großen Masse und geringer Geschwindigkeit auf das distale funktionelle Segment mit geringer Masse und höherer Geschwindigkeit übertragen. Die annäherungsweise Berechnung der auf den Massenschwerpunkt einwirkenden Kräfte seitens des proximalen und distalen Segments bestätigte, dass der Rüssel im optimalen Gleichgewichtszustand verbleibt. Die Funktion des Greifens und der dafür erforderlichen Koordination von Transport- und Griffbildungskomponente rückt beim Reichen in den Hintergrund, indem letztere in den Objektkontakt verlagert wird.

Beim Zurückführen sorgt das Gleichgewicht zwischen Gewebespannung und der möglichst senkrechten Verschiebung der Biegestelle für eine kraftsparende Verkürzung und Koordination der Lastarme des „sukzessiven Biegemechanismus“. Auch hier bestätigt die Differenz der auf den Massenschwerpunkt einwirkenden Kräfte dessen Verbleib in der mechanisch optimalen Gleichgewichtslage.

Mit den biomechanischen Konstruktionen des Rüssels, der Etablierung zweier funktioneller Segmente beim Reichen und des sukzessiven Biegemechanismus beim Zurückführen, ist es dem Elefanten möglich, physikalische Gesetzmäßigkeiten als Antrieb bzw. Koordinationsmöglichkeit zu nutzen, um die im Tierreich einzigartigen Bewegungen des Greiforgans Rüssel zur effizienten Nahrungsaufnahme einzusetzen.

5 Zusammenfassung

Infolge seiner komplexen Anatomie und Innervation hat der Rüssel eine beinahe unlimitierte Anzahl an Freiheitsgraden, die eine anspruchsvolle Bewegungskontrolle erwarten lässt. Wie der Rüssel gemäß Hypothese I seine hohe Anzahl an Freiheitsgraden für eine vereinfachte Bewegungsorganisation seines Rüssels zur effizienten Nahrungsaufnahme reduzieren kann, wurde anhand der Kinematik der Rüsselbewegungen untersucht. Welchen Einfluss die Gravitation auf die Mechanik der Bewegungen hat, ob die Koordination einer zentralen Planung unterliegt und um welche Art der Zielmotorik es sich beim Reichen handelt, wurde vergleichend mit Befunden anderer Greiforgane interpretiert.

Mit Hilfe des video- und computerunterstützten *Peak5 Motion Analysis Systems* wurde die Kinematik der Rüsselbewegungen von neun Afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana*) beim Fressen von Äpfeln untersucht. Verschiedene Bewegungsbahnparameter, die Dauer, Geschwindigkeit und Beschleunigung des Rüsselfingers, deren Korrelation mit der funktionellen Rüssellänge sowie eine approximative Berechnung der Kräfteverhältnisse wurden zur Analyse der Bewegungsorganisation herangezogen.

Die Mechanik des Rüssels unterschied sich zwischen den Bewegungskategorien Reichen, Zurückführen und Objektkontakt. Beim Reichen bildete sich eine Biegestelle, die zunächst von proximal nach distal wanderte und schließlich als funktionelles Gelenk den ungegliederten Rüssel in ein proximales und ein distales funktionelles Segment gliederte. Dies reduzierte die Anzahl an Freiheitsgraden. Das distale funktionelle Segment determinierte um den Biegepunkt schwingend die Kinematik des Rüsselfingers. Die gebogene Bewegungsbahn des Rüsselfingers ergab sich mechanisch aus der zentral geplanten, zielorientierten Koordination der Biegestelle entlang einer gestreckten direkten Bewegungsbahn. Mit Verlagerung der Greifkomponente in den Objektkontakt und Herabsetzung des Präzisionsanspruchs durch Vergrößerung der Apertur am Ende der Bewegung verringerte sich der kognitive Anspruch von einer Greif- zu einer Zeigebewegung. Beim Zurückführen nutzte der Rüssel die Mechanik eines „sukzessiven Biegemechanismus“, der durch Verkürzung der Lastarme den Kraftaufwand gegen die Gravitation verringerte. Kognitiv erwies sich die Koordination des länger werdenden distalen Segments zum Maul als anspruchsvoll. Sowohl beim Reichen als auch beim Zurückführen verblieb der Massenschwerpunkt kraftsparend in seiner Gleichgewichtslage entlang der Senkrechten.

Mit der Etablierung des Biegepunktes gelingt dem Elefanten die Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden, welche gemäß Hypothese I die Organisation zielgerichteter Bewegungen des flexiblen Greiforgans vereinfacht. Zur Planung und Koordination seiner Bewegungen macht sich der Rüssel mechanische Prinzipien zunutze, mit Hilfe derer der Kraftaufwand verringert und folglich eine effiziente Nahrungsaufnahme gewährleistet werden kann.