

---

# GESAMTDISKUSSION

Der Rüssel des Elefanten und der Greifschwanz des Klammeraffen sind im Hinblick auf ihre Funktion, Anatomie und Kinematik so verschieden, dass ein Vergleich ihrer Bewegungen auf den ersten Blick absurd erscheint. Bereits ihre Haltung, Bewegungsweise sowie die zeitliche Strukturierung ihrer Bewegungen unterscheiden sich grundlegend. Der Rüssel wird meist nach unten gehalten, der Greifschwanz hingegen nach oben. Die Rüsselbewegungen zur Nahrungsaufnahme sind vertikal orientiert, während sich die Greifschwanzbewegungen zur Lokomotion horizontal abspielen. Die sich wiederholenden Bewegungen des Rüssels innerhalb eines Fresszyklus konnten in vier Bewegungskategorien, die des Greifschwanzes innerhalb eines „Schrittes“ in zwei Bewegungsphasen unterteilt werden.

Beide Greiforgane müssen Komponenten ihrer Bewegungen jedoch so organisieren, dass der distale Teil das Ziel möglichst effizient erreicht. Dies betrifft das Reichen beim Rüssel und die Vorschwingphase beim Greifschwanz. Gemeinsamkeiten in der Kinematik dieser beiden Bewegungen sind nicht auf morphologische Eigenschaften zurückzuführen, sondern müssen auf basalen Organisationsprinzipien beruhen. Um diese Organisationsprinzipien herzuleiten, werden im folgenden sowohl die Unterschiede als auch die Gemeinsamkeiten der Kinematik des Rüssels beim Reichen und die des Greifschwanzes in der Vorschwingphase herausgearbeitet und diskutiert. Es wurde auch versucht, die rein mechanischen und kinetischen Bedingungen für die Bewegung zu finden. Deren Einsatz vereinfacht die zentralnervöse Organisation der Bewegung, da sie nicht kontrolliert werden brauchen.

## **1 Unterschiede zwischen den Bewegungen von Rüssel und Greifschwanz**

Bedingt durch die verschiedenen Bewegungsrichtungen unterschied sich die Mechanik der Rüssel- und Greifschwanzbewegung im Hinblick auf mehrere Aspekte.

Der Rüsselfinger wurde beim Reichen vertikal vom Maul in Richtung der Schwerkraft zum Objekt bewegt, wobei der anfangs gebogene Rüssel gestreckt werden musste, um die Rüsselhand zur Ausrichtung auf das Ziel um 180° um die Transversalachse zu drehen. Kontraktionen des proximalen Abschnitts zur Verzögerung der Dehnung mussten der Gravitation entgegenwirken, um einen Aufprall des Rüssels auf den Boden zu verhindern. Die Bewegungen des Greifschwanzes dagegen waren in etwa horizontal gerichtet und sind mechanisch als doppeltes inverses Pendel organisiert. Folglich mussten dessen funktionelle Segmente bis zum Erreichen der Amplitude gegen die Schwerkraft bewegt werden, bevor sie in der zweiten Hälfte ihrer Schwingung der Schwerkraft folgten. Die besonders ausgeprägte dorsale Schwanzmuskulatur am proximalen Schwanzskelett (LEMELIN, 1995) wird

vermutlich bereits zu Beginn der Bewegung kontrahiert werden, um den Schwanz gegen die Gravitation zu hyperextendieren.

Die Bewegungen des Rüssels wurden kaum durch Kopf- oder Körperbewegungen beeinflusst. Als völlig autarkes Organ kann der Rüssel die Unbeweglichkeit des verhältnismäßig behäbigen Körpers ausgleichen. Die Schwanzbewegungen im Dienst der Lokomotion hingegen müssen im Kontext mit den Rumpfbewegungen betrachtet werden.

Im Unterschied zu den gestreckteren, hauptsächlich in Richtung der Fortbewegung orientierten Bewegungsbahnen des Greifschwanzes waren die des Rüsselfingers gekrümmter und verliefen zu einem verhältnismäßig größeren Anteil auch innerhalb der Ebenen senkrecht zur Bewegungsrichtung. Auf dem Weg zum Objekt boten die horizontalen und lateralen Anteile der Bewegungsbahn vermutlich noch Gelegenheit zu sensorischen Prozessen. Die stärkere Krümmung der Bewegungsbahnen des Rüsselfingers hatte nicht automatisch eine größere Varianz zur Folge. Diese war im Gegenteil geringer als die Varianz der Bewegungsbahnen des Greifschwanzes. Das spricht für mechanische Bedingungen. Mit einem unbewegten Objekt als Zielposition kann die Rüsselbewegung sorgfältig geplant und ohne Korrekturen ausgeführt werden. Im Falle des Greifschwanzes sind Korrekturen der Bewegungsbahnen bei unvorhersehbaren Änderungen der Zielposition erforderlich, die sich aus der Beweglichkeit des Substrats ergeben. Während die Rüsselbewegungen vermutlich visuell kontrolliert werden (STONE & HALASZ, 1989), ist dies beim Greifschwanz unmöglich. Zur Bestimmung der Zielposition des Greifschwanzes werden möglicherweise propriozeptive und taktile Reize in die Planung der Bewegungsbahn integriert. Anpassungen der Bewegungsbahnen des Rüsselfingers an die imaginäre, objektorientierte direkte Bewegungsbahn zeigten, dass die Rüsselbewegungen vor ihrem Beginn geplant werden.

Die lateralen Auslenkungen des Greifschwanzes beschränkten sich auf dessen Vorbeiführung am Seil, um Lastarm und Drehmoment so gering wie möglich zu halten. Der Rüssel hingegen konnte sich laterale Auslenkungen zunutze machen, um Objekte rechts und links der Medianebene zu erreichen.

Während beim Rüssel die Transportphasen Reichen und Zurückführen zusammen genauso lange dauerten wie die Manipulationsphase Objektkontakt, nahm der Transport des Greifschwanzes in der Vorschwingphase nur etwa ein Viertel der Bewegungszeit in Anspruch.

Die Geschwindigkeitsprofile des distalen Endes waren zwar bei beiden Organen symmetrisch, erwiesen sich jedoch nur beim Greifschwanz als kongruent mit den entsprechenden Bewegungsbahnen. Daher gehen die Bewegungen des Greifschwanzes aus den mechanischen Prinzipien eines inversen Pendels hervor, die des Rüssels hingegen aus einem peitschenartigen Schlagen des leichteren distalen um das schwerere proximale funktionelle Segment mit anschließender kontrollierter Annäherung an das Objekt. Die geringeren Varianzen des Geschwindigkeitsprofils des Rüsselfingers im Vergleich zum Greifschwanz waren daher auf die zentrale Planung und Koordination der Bewegung zurückzuführen (ATKESON & HOLLERBACH, 1985).

Die Rüsselspitze der Elefanten erreichte fast doppelt so hohe Beschleunigungen bzw. Verzögerungen und damit auch doppelt so hohe Maximalgeschwindigkeiten wie die Schwanzspitze der Klammeraffen. Während das elastische Gewebe des Rüsselfingers kurzzeitig verformt werden konnte, wodurch eine hohe Geschwindigkeit erreicht wurde, ist die größtenteils knöcherne und sehnige Schwanzspitze derartigen Deformationen nicht ausgesetzt. Das relativ größere distale funktionelle Segment des Greifschwanzes wurde trotz des peitschenartigen Schlagens um das funktionelle Gelenk geringfügiger beschleunigt und gebremst als der Rüsselfinger.

## **2 Gemeinsamkeiten in den Bewegungen von Rüssel und Greifschwanz**

Obwohl beide Greiforgane sich fundamental in ihrer Anatomie, Funktion und Bewegung unterscheiden, teilten sie dennoch eine wichtige Gemeinsamkeit: Die Bildung einer Biegestelle. Diese Biegestelle als funktionelles Gelenk, in dem der Großteil der Bewegungen stattfindet, scheint eine zentrale Funktion in der Organisation ihrer Bewegungen zu übernehmen. Sie unterteilt das flexible Greiforgan in ein proximales und ein distales funktionelles Segment. Der Begriff „funktionell“ soll den betreffenden Abschnitt klar gegenüber einem anatomischen Segment abgrenzen. Mit der Etablierung der funktionellen Segmente gliedert sich der segmentlose Rüssel in zwei funktionelle Abschnitte; die Anzahl der anatomischen Segmente des Greifschwanzes wird auf zwei funktionelle Segmente reduziert. Planung, Koordination und Kontrolle der Bewegungen können sich auf diese Weise vereinfachen (HOLLERBACH, 1990; GUTFREUND et al., 1996). Welche Aspekte dies betrifft, sei im folgenden erläutert.

Mit der Bildung von funktionellen Segmenten kann eine klare Trennung in die Aufgabenbereiche Stabilisierung bzw. Transport und Greifen bzw. Beweglichkeit realisiert werden. Das proximale funktionelle Segment übernimmt die Stabilisierung bzw. den Transport und das distale funktionelle Segment bleibt beweglich, um das Objekt bzw. Substrat zu greifen. Mit der Begrenzung der geforderten Flexibilität auf den distalen Bereich des Greiforgans wird die Manövrierfähigkeit optimiert.

Der Präzisionsanspruch bei der Annäherung an eine Zielposition konnte sowohl beim Greifschwanz als auch beim Rüssel durch Vergrößerung der Kontaktfläche herabgesetzt werden.

Die Biegestelle kann als Referenzpunkt zur Bestimmung der Stellung des Greiforgans verwendet werden. Statt die Vielzahl der Gelenkstellungen beim Greifschwanz bzw. der Muskeldehnungszustände beim Rüssel in die Planung und Koordination integrieren zu müssen, könnten die Afferenzen der Gelenk- und Muskelrezeptoren beim Schwanz bzw. der Muskeldehnungsrezeptoren des Rüssels an der Stelle des funktionellen Gelenks für die

Bestimmung der Haltung des Greiforgans ausreichen. Dies verringert den neuronalen „Rechenaufwand“. Beide Greiforgane nutzten die Koordination der Biegestelle als Möglichkeit, um anstelle einer gebogenen Bewegungsbahn ihres Effektors die gestreckte direkte Bewegungsbahn der Biegestelle zu planen und zu koordinieren.

In beiden Greiforganen bestand das funktionelle Gelenk bereits zu Beginn des Reichens bzw. der Vorschwingphase. Beim Greifschwanz konnte die Biegestelle als Teil des zu koordinierenden Pendels vor Beginn des Vorschwingens so justiert werden, dass sie im Zuge der inversen Pendelbewegung des proximalen Segments von hinten nach vorne ohne aufwändige Kontrolle rein mechanisch direkt das Ziel erreichte.

Die vertikal orientierte Bewegung des Rüssels erforderte zunächst die Verlagerung seiner Biegestelle von proximal nach distal, wobei dies weniger aufwändig entlang einer gestreckten und damit einfacher zu koordinierenden Bewegungsbahn erfolgen konnte. Wie die genaue Stelle am Rüssel bestimmt wird, an welcher das funktionelle Gelenk gebildet wird, ist noch unklar. Ausschlaggebend war, wie beim Greifschwanz auch, die stets gleiche Länge des distalen funktionellen Segments. Das funktionelle Gelenk bildete sich an der Stelle, an welcher sich, determiniert durch die Nutzung mechanischer Prinzipien wie Peitschen- oder Pendelbewegungen, die optimale Länge für die Bewegung des distalen funktionellen Segments beim Rüssel des Elefanten und des proximalen funktionellen Segments beim Greifschwanz des Klammeraffen ergab.

Beiden Greiforganen ist damit die Nutzung äußerst ähnlicher mechanischer Prinzipien möglich, mit Hilfe derer sie das Ziel ihrer Bewegung mit geringerem Aufwand erreichen können.

### **3 Allgemeines Organisationsprinzip flexibler Greiforgane?**

Mit dem Vergleich der Kinematik zielgerichteter Bewegungen bei den anatomisch und funktionell völlig verschiedenen flexiblen Greiforganen Rüssel und Greifschwanz konnten die grundsätzlichen Gemeinsamkeiten herausgearbeitet werden, die offenbar eine effiziente Bewegungsorganisation gewährleisten. Als Möglichkeit der Bewegungsorganisation wurde in Hypothese I die Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden hypothetisiert. Diese wurde mit der Bildung einer Biegestelle erreicht. Nach GUTFREUND et al. (1996) und SUMBRE et al. (2001) etabliert sich analog auch am Arm von *Octopus* eine Biegestelle, welche die Anzahl an Freiheitsgraden bei zielorientierten Bewegungen auf drei reduziert: Einen für die Bildung der Biegestelle und zwei weitere für die Ausrichtung der Armbasis. Die Formierung einer gut kontrollierbaren Biegestelle ist offenbar das zentrale Prinzip der Organisation flexibler Greiforgane. Mit diesem Prinzip ist es dem jeweiligen Greiforgan möglich, die unter verschiedenen Lebensbedingungen geforderte Flexibilität zu wahren. Dies betrifft die Erhaltung der dreidimensionalen Bewegungsmöglichkeiten beim Arm von *Octopus*, die

Anpassung an die vielfältigen Ausrichtungen des Substrats beim Greifschwanz von *Ateles* und die Steigerung der Nahrungseffizienz durch passende Nutzung physikalischer Prinzipien für die Rüsselbewegungen von *Loxodonta*. Das Prinzip der Konzentration von Bewegungen in einem funktionellen Gelenk zur Vereinfachung der Bewegungsorganisation traf in den drei angesprochenen Organen jeweils auf Bewegungen zu, die dem Transport des Effektors zum Ziel dienten.

Als zweite Hypothese zur Vereinfachung der Bewegungsorganisation wurde die Spezialisierung der Bewegung auf eine Seite aufgestellt. Infolge der jeweils contralateral zum Neokortex ziehenden motorischen Bahnen der rechten und linken Körperseite ließe sich bei der Präferenz einer Seite auch der neuronale „Rechenaufwand“ auf eine Seite der beiden Hemisphären beschränken. Dies kann zu einer Verringerung des neuronalen Kontrollaufwandes und infolge dessen zu einer Vergrößerung der funktionellen Kapazität des Gehirns führen. Der Rüssel des Asiatischen Elefanten umgriff die Futterpflanze mit einer bevorzugten Drehrichtung der Rüsselhand; das greiffähige Ende des Greifschwanzes wand sich bevorzugt in einer Richtung um das Substrat (DITTWALD, 2001; MATZKE, 2001; DITTWALD et al., 2002). Beide Greiforgane nutzten folglich Seitenpräferenzen beim Kontakt mit einem Substrat und konzentrierten damit die anspruchsvolle Koordination der vielfältigen und diffizilen Manipulationstechniken bzw. den sicheren Griff auf eine Seite.

Beide eingangs aufgestellten Hypothesen zur Bewegungsorganisation flexibler Greiforgane, die Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden und die Ausbildung von Seitenpräferenzen, trafen auf die untersuchten Greiforgane Rüssel und Greifschwanz zu.

Dabei teilten sich die unterschiedlichen Möglichkeiten auf die verschiedenen Komponenten der Bewegungen auf: Für die Organisation der Transportkomponente (Reichen beim Rüssel und Vorschwingphase beim Greifschwanz) wurde die Reduktion der Anzahl der Freiheitsgrade genutzt, während für die Manipulationskomponente (Objektkontakt beim Rüssel und Kontaktphase beim Greifschwanz) Seitenpräferenzen gebraucht wurden. Beide Möglichkeiten erlaubten auf sinnvolle Weise die Vereinfachung der Bewegungsorganisation, ohne die Flexibilität des Greiforgans einzuschränken.

Die Ähnlichkeiten in der Bewegungsorganisation verschiedener flexibler Greiforgane betonen die Bedeutung der Minimierung „rechnerischer“ Komplexität als Selektionsfaktor für die Planung und Koordination zielorientierter Bewegungen. Die Auswahl kontextspezifisch relevanter mechanischer Gesetzmäßigkeiten und deren Integration in die Bewegungsorganisation ermöglicht die effiziente Bewegung flexibler Greiforgane.