
GRUNDLAGEN

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit dem Organisationsprinzip flexibler Greiforgane mit einem systemtheoretischen Ansatz. Umrahmt von den Grundlagen und der zusammenführenden Diskussion mit dem abschließenden Fazit stellen die drei Teile dieser Arbeit jeweils in sich abgeschlossene Abschnitte dar.

In den Grundlagen wird in die Problematik des Organisationsprinzips zielgerichteter Bewegungen bei flexiblen Greiforganen eingeführt. Darauf aufbauend werden zwei Hypothesen als Lösungsvorschläge formuliert, die am Beispiel zweier Greiforgane überprüft werden sollen. Des weiteren wird begründet, weshalb der Rüssel von Afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana*), der Greifschwanz von Klammeraffen (*Ateles geoffroyi*) und der Rüssel von Asiatischen Elefanten (*Elephas maximus*) exemplarisch als unpaare, flexible Greiforgane für die Untersuchungen herangezogen wurden. Rüssel und Greifschwanz unterscheiden sich zwar anatomisch und funktionell grundlegend voneinander, beide müssen jedoch ihre Motorik zielgerichtet organisieren. Das Vorhandensein verschiedener anatomischer Strukturen und die Etablierung funktioneller Möglichkeiten zur Realisierung einer zielorientierten Bewegung eignen sich zur Suche nach einem gemeinsamen Organisationsprinzip. Die Kinematik als elegante Methode zur Analyse von Bewegungsparametern bietet sich an, die Organisationsprinzipien der flexiblen Greiforgane in abstrahierter Weise abzulesen. Teil I dieser Arbeit widmet sich ausschließlich der Analyse der Rüsselbewegungen von Afrikanischen Elefanten beim Fressen. Anschließend wird im Teil II die Kinematik des Greifschwanzes von Klammeraffen beim Hangeln dargestellt. In Teil III wird die Untersuchung zur Seitenpräferenz des Rüssels von Asiatischen Elefanten bei der Nahrungsaufnahme präsentiert. Unterschiede und Gemeinsamkeiten der Bewegungen dieser untersuchten Organe werden in der gemeinsamen Diskussion herausgearbeitet und mit Bewegungen weiterer flexibler Greiforgane aus Literaturquellen erörtert. Darauf basierend wird das Prinzip der Bewegungsorganisation flexibler Greiforgane systemtheoretisch hergeleitet und als Lösungsvorschlag für eine effiziente Bewegungskontrolle unterbreitet.

1 Definition und Klassifizierung von Greiforganen

Als Greiforgane sind im Tierreich Zungen, Extremitäten, Tentakel, Rüssel und Greifschwänze bekannt. Sie alle dienen der unmittelbaren taktilen Interaktion des Individuums mit seiner Umwelt und werden zu diesem Zweck in Richtung des jeweiligen Bezugspunktes in der Umwelt bewegt. Auf die Kontaktaufnahme ist ein als Effektor bezeichneter Bereich des Greiforgans spezialisiert, z. B. die Hand. Die diversen Greiforgane lassen sich nach anatomischen, funktionellen und organisatorischen Kriterien kategorisieren (Abb. 1).

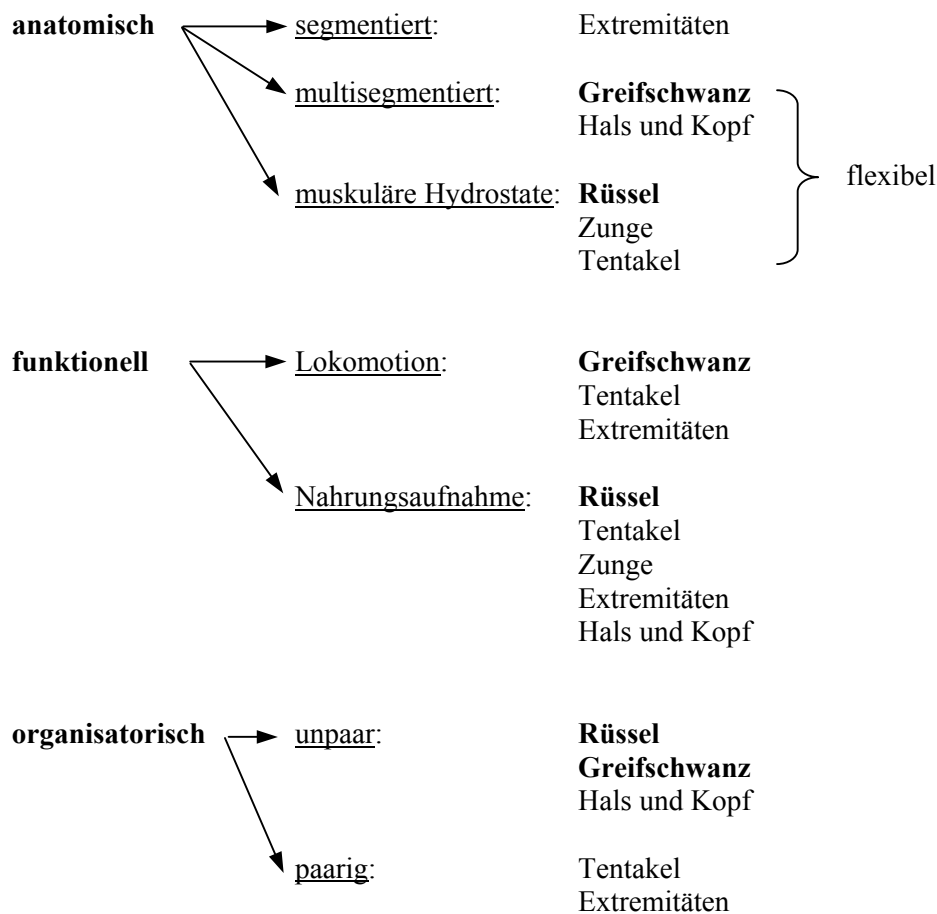


Abb. 1: Schematische Darstellung einer Klassifizierung von Greiforganen. Die untersuchten Greiforgane Rüssel und Greifschwanz sind fett hervorgehoben.

1.1 Anatomische Klassifizierung von Greiforganen

Anatomisch lassen sich Greiforgane entweder als segmentiert, multisegmentiert oder als muskuläres Hydrostat beschreiben.

Segmentierte Greiforgane bestehen aus einer geringen Anzahl von Segmenten, die durch ein Außen- oder Innenskelett stabilisiert und gelenkig miteinander verbunden sind. Die vorderen Wirbeltierextremitäten z. B. setzen sich aus zwei Segmenten, dem Stylo- und Zeugopodium zusammen, die durch ein Innenskelett stabilisiert und über das Ellenbogengelenk miteinander verbunden sind. Das Schultergelenk stellt die muskuläre Verbindung zum Rumpf her (z. B. STARCK, 1979). Distal gliedert sich das aus mehreren Segmenten zusammengesetzte Autopodium an, welches mit der Umwelt interagiert. Bewegt wird das segmentierte Greiforgan durch Kontraktion der Extensoren und Flexoren, welche an einem Segment ihren Ursprung und gelenkübergreifend am nächsten Segment ihren Ansatz haben und auf diese Weise über einen Hebelmechanismus Kraft entfalten können (ALEXANDER, 1982; GRAY, 1968).

Muskuläre Hydrostate und multisegmentierte Greiforgane sind äußerst flexibel hinsichtlich ihrer Beweglichkeit. Muskuläre Hydrostate wie Zungen, Tentakel und der Rüssel des Elefanten zeichnen sich biomechanisch durch ihre Volumenkonstanz aus, die bei einer Verkürzung in einer Dimension die kompensatorische Verlängerung in mindestens einer der anderen Dimensionen zur Folge hat (KIER & SMITH, 1985). Längs-, Ring- und Schrägmuskulatur ermöglichen dem flexiblen Greiforgan die Kontraktion, Dehnung, Biegung und Torsion. Da die muskulären Hydrostate keinerlei knöchernen oder knorpeligen Unterstützung haben, muss das Widerlager für die Kraftentfaltung des Agonisten statt dessen aus einem Wechselspiel zwischen Agonist und Antagonist gebildet werden.

Die multisegmentierten Greiforgane, zu denen der Greifschwanz zählt, sind mit einer Vielzahl an Wirbeln ausgestattet, die gelenkig miteinander verbunden sind (ANKEL, 1972; GERMAN, 1982). Die Muskeln des Greifschwanzes erstrecken sich jeweils über mehrere Wirbel, so dass sich eine Bewegung aus der Kontraktion mehrerer cranio-caudal verteilter Muskeln ergibt. Dabei liefert das Schwanzskelett das Widerlager für die Kraftentfaltung von Agonist und Antagonist.

1.2 Funktionelle Klassifizierung von Greiforganen

Greiforgane können zur Nahrungsbeschaffung oder in der Lokomotion eingesetzt werden.

Bei der Nahrungsbeschaffung muss die Distanz zwischen Körper und Umwelt vom Greiforgan verringert werden, und zwar so weit, bis das Futter an die Mundöffnung gebracht werden kann. Segmentierte Greiforgane, z. B. die Extremitäten, erreichen dies durch Beugung und „Zusammenklappen“ an den Gelenken. Flexible Greiforgane, z. B. Zungen, können ihre Länge durch extreme Kontraktion der Längsmuskulatur verkürzen, bis die Beute

in den Bereich der Kiefer gelangt (SCHWENK, 2000). Rüssel und Tentakel können durch einseitige Kontraktion der Längsmuskulatur gebogen werden, bis der Effektor die Mundöffnung erreicht.

Bei der Lokomotion müssen die Greiforgane eine stabile Distanz zwischen Substrat und Körper aufrechterhalten, um den Körper fortzubewegen. Segmentierte Greiforgane mit ihrem aus nur wenigen gegeneinander beweglichen Segmenten zusammengesetzten Skelett sind dafür prädestiniert, den Körper gegen die Gravitation vom Substrat zu stemmen oder aber an ein Superstrat zu hängen (ALEXANDER, 1982). Die muskulären Hydrostate unter den flexiblen Greiforganen sind dafür ungeeignet, weshalb sich *Octopus* den Einsatz seiner Arme nur unter der Bedingung der geringeren Gravitationswirkung im Wasser leisten kann (MATHER, 1998). Greifschwänze sind eher auf Zug als auf Druck belastbar und werden daher suspensorisch eingesetzt. Sie dienen bei der Lokomotion oder im Positionsverhalten daher vorwiegend der zusätzlichen Sicherung im Geäst (EMMONS & GENTRY, 1983).

1.3 Organisatorische Klassifizierung von Greiforganen

Bezüglich der Organisation können unpaare von paarigen Greiforganen unterschieden werden. Paarige Organe müssen sowohl im Kontext der Lokomotion als auch der Nahrungsbeschaffung miteinander koordiniert werden. Bei der Lokomotion erfolgt die Koordination über einen subkortikal organisierten „Central Pattern Generator“ (GRILLNER, 1975). Werden während der Nahrungsbeschaffung beide Extremitäten eingesetzt, erfordert dies eine entsprechende Koordination, beispielsweise zwischen haltender und manipulierender Hand (BYRNE & BYRNE, 1991). Beim unimanuellen Einsatz, und dabei besonders bei feinmanipulatorischen Tätigkeiten, wird meist eine der beiden Extremitäten bevorzugt (MACNEILAGE et al., 1987; MCGREW & MARCHANT, 1996).

Bei unpaaren Greiforganen kann die Bewegung unabhängig von einem Pendant koordiniert werden. Dies gilt vor allem für den Einsatz des Greiforgans bei der Nahrungsaufnahme. Allerdings wirft dies das Problem auf, ausweichende oder nachgebende Zielobjekte auch ohne den Einsatz eines fixierenden weiteren Greiforgans sicher greifen und manipulieren zu können. In der Lokomotion dagegen erfordert z. B. die Bewegung des Greifschwanzes eine gewisse Koordination mit den Extremitäten, um die Dynamik des Hangelns nicht zu stören (JENKINS et al., 1978; TURNQUIST et al., 1999).

2 Planung und Koordination zielgerichteter Bewegungen

Die Interaktion der Greiforgane mit der Umwelt erfordert eine präzise, zielorientierte Bewegungskoordination. Voraussetzung dafür ist die sensorische Wahrnehmung des Zieles, die Integration der Zielposition in einen adäquaten motorischen Plan und letztlich die Ausführung der Bewegung, um mit dem Effektor des Greiforgans das Ziel zu erreichen. Solche Bewegungen können subkortikal als Reflexe organisiert werden. Für den Beutefang konzipierte Zungen und Tentakel z. B. werden durch stereotype Kontraktionen der Ringmuskulatur und Dehnungen der Längsmuskulatur linear vorgeschleunigt (KIER & SMITH, 1985; KIER, 1982; VAN LEEUWEN et al., 2000). Andere Zungen werden mit einer Art Hebelmechanismus aus dem Maul geklappt, wobei sich der posteriore beweglichere Teil über den anterioren festgewachsenen Teil schiebt (GANS & GORNIK, 1982; DE VREE & GANS, 1994). Zielgerichtete Bewegungen können jedoch auch komplizierten Planungen und Regelungsmechanismen unterliegen.

2.1 Modelle der Zielmotorik

Aus experimentellen Befunden im Rahmen intensiver Forschungen auf dem Gebiet der Zielmotorik ließen sich drei Modelle für die neuronale Steuerung einer zielgerichteten Bewegung ableiten. Die Modelle „feedforward model“, „feedback model“ und „hybrid model“ unterscheiden sich im Ausmaß und Zeitpunkt der Bewegungsplanung.

Das „feedforward model“

Das „feedforward model“ geht davon aus, dass die Planung der gesamten Bewegung bereits vor deren Beginn abgeschlossen ist und dass der motorische Befehl größtenteils unverändert bis zum Ende der Bewegung ausgeführt wird. Demzufolge bleibt die Bewegung unabhängig von peripherer Rückkopplung, die allenfalls das Ende der Trajektorie beeinflusst (KEELE & POSNER, 1968; ARBIB, 1981; KEELE, 1981; MILNER, 1992). Die Planung der Muskelaktivität könnte nach einem inversen Modell erfolgen. Wird die Kenntnis der gewebespezifischen Eigenschaften des Muskels dazu verwendet, um die gewünschte Stellungsänderung zu kalkulieren (KATAYAMA & KAWATO, 1993; GOMI & KAWATO, 1996), bliebe die Bewegung auf diese Weise unabhängig von der neuronal aufwändigen Verarbeitung externer Informationen.

Das „feedback model“

Dem „feedback“ Kontrollsystem zufolge ist dagegen kein motorischer Plan *a priori* erforderlich, wenn die Position des Effectors mit jener des Zieles kontinuierlich verglichen und bei Bedarf korrigiert werden kann (FLANAGAN et al., 1993; HOFF & ARBIB, 1993). Der Hauptkritikpunkt an diesem Modell ist, dass die dafür erforderlichen sensorischen

Rückkopplungsschleifen zu langsam sind, um eine effiziente Kontrolle der Trajektorien zu ermöglichen (HOLLERBACH, 1982; JEANNEROD, 1986; PAILLARD, 1996; DESMURGET & GRAFTON, 2000). Daher wird ein „forward model“ vorgeschlagen, welches die zeitkonsumierende sensorische Rückkopplungsschleife ersetzen könnte. Diesem Modell zufolge „lernt“ das Nervensystem progressiv, die Reaktion des Effektors auf einen motorischen Befehl bereits vorherzusagen. Während der Realisierung der Bewegung, die auf einer groben Planung beruht, kann das prognostizierte Ziel mittels der motorischen Efferenzkopie in Echtzeit generiert und kontinuierlich mit der Zielposition verglichen werden. Diskrepanzen erzeugen ein Fehlersignal, welches eine Modulation des motorischen Signals triggert (WOLPERT et al., 1995; 1998; KAWATO, 1999). Eine Aktualisierung der Trajektorien des Effektors könnten über den Vergleich sensorischer und motorischer Informationen im posterioren parietalen Kortex und die entsprechende Übertragung in das prämotorische Areal sowie das *Cerebellum* erfolgen (DESMURGET et al., 1999; FINK et al., 1999; MACDONALD & PAUS, 2003).

Das „hybrid model“

Im „hybrid model“ werden „feedback“ und „feedforward“ Hypothesen miteinander kombiniert. Diesem zufolge basieren die Bewegungen auf einem groben, *a priori* entworfenen motorischen Plan („feedforward“ Komponente), werden aber durch interne Rückkopplungsschleifen („feedback“ Komponente) kontinuierlich justiert und präzisiert (PRABLANC & MARTIN, 1992; HOFF & ARBIB, 1993; DESMURGET & GRAFTON, 2000).

Die vorgestellten Modelle betonen die grundsätzliche Bedeutung von Rückkopplungsschleifen bzw. Planungsstrategien für die Koordination der Bewegung. Je mehr efferente und afferente Komponenten integriert werden müssen, desto höher ist der neuronale Aufwand für die Planung und Koordination der Bewegung. Dies betrifft unter anderem die Freiheitsgrade als Anzahl unabhängiger Parameter, die zur vollständigen Beschreibung der Bewegung eines Organs erforderlich sind. Je höher die Anzahl der Freiheitsgrade dabei ist, desto komplizierter und neuronal aufwändiger ist die Ausführung der Aufgabe (HOLLERBACH, 1990).

2.2 Herausforderung an die Zielmotorik flexibler Greiforgane

In bisherigen Forschungen wurde der komplexe Vorgang der Planung und Koordination zielgerichteter Bewegungen hauptsächlich an Extremitäten untersucht. Bewegungen flexibler Greiforgane hingegen wurden in dieser Hinsicht wenig beachtet. Flexible Greiforgane sind mehrfach konvergent entstanden und haben sich offenbar auch hinsichtlich ihres Bewegungskonzepts bewährt.

Die zielgerichtete Bewegung flexibler Greiforgane erfordert die kontinuierliche Koordination einer im Vergleich zu den Extremitäten größeren Anzahl abschnittsweise

organisierter Muskelfasern. Daraus folgt eine deutlich höhere Anzahl an Freiheitsgraden. Bezogen auf die Modelle für die Planung und Koordination zielgerichteter Bewegungen lässt die hohe Anzahl an Freiheitsgraden einen entsprechend hohen neuronalen Aufwand für die Zielmotorik flexibler Greiforgane erwarten.

Es stellt sich die Frage, wie flexible Greiforgane mit der immensen Anzahl an Freiheitsgraden umgehen können, um den neuronalen Aufwand zu begrenzen.

2.3 Hypothese I: Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden

Um die Bewegungen flexibler Greiforgane effektiv zu gestalten, musste ein Mechanismus selektiert werden, der sie planerisch überschaubar und neuronal weniger aufwändig werden ließ. Dieser Mechanismus könnte auf einer Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden beruhen. Wie diese Reduktion erreicht werden kann, demonstriert die gerichtete Armbewegung von *Octopus* auf ein Beuteobjekt: Während der Annäherung des Tentakels zum Ziel wandert die Stelle größter Biegung („bend point“) entlang des Armes von proximal nach distal auf die Zielposition zu. Auf diese Weise reduziert sich die Zahl der Freiheitsgrade auf drei, einer für die Position der Biegung und zwei weitere für die Ausrichtung der Armbasis (GUTFREUND et al., 1996; SUMBRE et al., 2001). Bei anderen flexiblen Greiforganen könnte die Bewegung nach einem ähnlichen Prinzip organisiert sein. Die Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden könnte sich dann als ein allgemein gültiges Konzept zur Bewegungsorganisation flexibler Greiforgane formulieren lassen.

2.4 Hypothese II: Seitenpräferenzen

Mit der Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden könnte allerdings auch die Flexibilität der Greiforgane und damit einer ihrer wesentlichen Vorteile eingeschränkt werden. Alternativ könnten sich die Bewegungen auf eine Seite spezialisieren. Die Präferenz einer Seite hat eine Spezialisierung der neuronalen Kontrolle auf die zuständige contralaterale kortikale Hemisphäre zur Folge (WALKER, 1980; GESCHWIND & GALABURDA, 1985). Wird die Interferenz zwischen rechter und linker Hemisphäre unterbunden, kann kostspieliges neuronales Substrat halbiert und die funktionelle Kapazität des Gehirns folglich – zumindest theoretisch – vergrößert werden (LEVY, 1977; GAZZANIGA & LE DOUX, 1978; ROGERS, 2000). Zur Überprüfung dieser Hypothese wurden die Seitenpräferenzen der Rüsselbewegungen von Asiatischen Elefanten (*Elephas maximus*) analysiert. Da diese Tiere ihre Grasnahrung mit der Rüsselhand umgreifen, besteht die Möglichkeit zur Spezialisierung in Form der Präferenz einer Drehrichtung.

2.5 Rüssel und Greifschwanz als Modell

Als unpaare flexible Greiforgane bieten sich der Rüssel des Afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana*) und der Greifschwanz des Klammeraffen (*Ateles geoffroyi*) als Modelle für die Untersuchung der Organisationsprinzipien von Bewegungen an. Rüssel und Greifschwanz unterscheiden sich fundamental sowohl anatomisch (muskuläres Hydrostat vs. multisegmentiert) als auch funktionell (Nahrungsaufnahme vs. Fortbewegung), müssen jedoch den gleichen Zweck erfüllen, nämlich eine zielgerichtete Bewegung ausführen. Daraus ergibt sich die zentrale Frage, ob es für die Zielmotorik zweckgebundene Gemeinsamkeiten in der Bewegungsorganisation dieser beiden Greiforgane gibt.

Die Kinematik oder Bewegungsanalyse misst und interpretiert Parameter der Bewegung wie Ortsveränderungen, Dauer, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen des Greiforgans. Derart in Parameter zerlegt, können Unterschiede und Gemeinsamkeiten von Bewegungen diskutiert werden. Übereinstimmungen in den Parametern können im Fall des Rüssels und des Greifschwanzes weder auf die Anatomie noch auf die Funktion zurückgeführt werden, sondern müssen auf einem basalen Organisationsprinzip der Bewegungen beruhen.

3 Konzept dieser Arbeit

Da Rüssel und Greifschwanz sich fundamental voneinander unterscheiden, ist die vorliegende Arbeit in drei Teile gegliedert, in denen die Bewegungen der Greiforgane jeweils kontextspezifisch analysiert und diskutiert werden. In Teil I wird die Kinematik der Rüsselbewegungen von Afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana*) beim Fressen analysiert und im Vergleich zu den Bewegungen funktionsmorphologisch ähnlicher Zungen und Tentakel sowie zur Kinematik der Hände von Primaten diskutiert. In Teil II werden die Greifschwanzbewegungen von Klammeraffen (*Ateles geoffroyi*) bei der Brachiation untersucht und den Lokomotionsstudien von hangelnden Alt- und Neuweltaffen gegenübergestellt, um auf die Bedeutung des Greifschwanzes in der Lokomotion einzugehen. Anhand der kinematischen Parameter wird die Organisation der Rüssel- und Greifschwanzbewegungen schematisch rekonstruiert. In Teil III wird die Seitenpräferenz der Rüsselbewegungen von Asiatischen Elefanten (*Elephas maximus*) vorgestellt, um eine solche Spezialisierung als Möglichkeit der Strukturierung komplizierter Bewegungen zu diskutieren. In der abschließenden Gesamtdiskussion folgt der Vergleich der rekonstruierten Bewegungen, um anhand ihrer Unterschiede und Gemeinsamkeiten sowie im Vergleich mit weiteren analogen Organen ein allgemeines Organisationsprinzip der Bewegungen flexibler Greiforgane herzuleiten.