

## **Teil II**

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

# 1 Einleitung

Der Greifschwanz ist spezialisiert auf das Greifen von Ästen und Zweigen im Kontext der Fortbewegung. Nach einem kurzen Überblick über seine Verbreitung innerhalb der Wirbeltiere werden sich die Erläuterungen zur Anatomie, Innervation, Repräsentanz im motorischen Kortex und Funktion auf die platyrrhinen Primaten konzentrieren, um die Fragestellungen abzuleiten, die sich im Zusammenhang mit der Bewegungsorganisation des Greifschwanzes beim Hangeln von *Ateles geoffroyi* ergeben.

## 1.1 Greifschwänze bei Wirbeltieren

Spezialisierungen des Schwanzes zum Greifen kommen bei Vertretern der meisten Wirbeltierklassen vor. Greifschwänze sind daher mehrfach unabhängig voneinander entstanden. Selbst bei unterschiedlichen Funktionen innerhalb der verschiedenen Taxa werden sie generell entweder zur Unterstützung im Positionsverhalten oder in der Lokomotion eingesetzt. Im folgenden seien einige Beispiele genannt.

Als einziger Vertreter der Fische ist das Seepferdchen, *Hippocampus*, in der Lage, sein Schwanzende nach ventral zu biegen, um sich an Substraten festzuhalten (HALE, 1996). Bei den Amphibien gebraucht der baumlebende Salamander der Gattung *Bolitoglossa* seinen Schwanz, um sich im Geäst stützend abzusichern (EMMONS & GENTRY, 1983). Innerhalb der „Reptilien“ nutzen die Chamäleons ihren Greifschwanz zur Stabilisierung der Körperhaltung, was sich insbesondere bei der langsamen Annäherung an ein Beutetier als hilfreich erweist (SCHWENK, 2000). Auch einige Schlangen winden ihren Schwanz um das Substrat, um Stabilität zum Beuteschlag mit dem Vorderkörper zu gewinnen (EMMONS & GENTRY, 1983). Greifschwänze haben sich des weiteren sowohl bei den marsupialen als auch bei den plazentalen Säugetieren entwickelt. Die ventrodistale Hautfläche des Greifschwanzes marsupialer Säuger wie *Didelphis*, *Caluromys*, *Caluromysiops*, *Monodelphis*, *Philander*, *Marmosa*, *Metachirus* und *Glironia* bietet dabei die notwendige Haftreibung für den Halt am Substrat. Innerhalb der *Placentalia* entwickelten sich Greifschwänze bei Vertretern der fünf Ordnungen *Xenarthra* (bei den *Myrmecophagidae*, *Tamandua* und *Cyclopes*), *Rodentia* (bei den *Erethizontidae* mit *Coendon* und den *Muridae* mit *Dendromus*), *Carnivora* (bei den *Procyonidae* mit *Potos* und *Nasua*), *Pholidota* (bei den *Manidae* mit *Manis*) und *Primates* (bei den *Cebidae*, siehe unten).

In ihrer Verbreitung sind die mit einem Greifschwanz ausgestatteten Säugetiere auf überwiegend Südamerika und Australien beschränkt. Die Evolution des Greifschwanzes ist damit möglicherweise als Anpassung an die spezielle Struktur des Waldhabitats zu verstehen. Im tropischen Regenwald Afrikas ermöglicht die hohe Lianenanzahl die

Überbrückung der Zwischenräume von Baum zu Baum, während in Anpassung an die Überwindung der Zwischenräume im tropischen Regenwald Asiens mit einer geringen Anzahl an Lianen häufig die Strategie des Gleitens als Fortbewegungsweise angewandt wird. Zur Fortbewegung in südamerikanischen Tropenwäldern mit Palmen und Bäumen mit fragilen Ästen sowie einer mittleren Anzahl an Lianen erwies sich ein Greifschwanz offensichtlich als Selektionsvorteil (EMMONS & GENTRY, 1983).

## 1.2 Evolution des Greifschwanzes bei Neuweltaffen

Über die Evolution der Platyrrhinen ist wenig bekannt, da lediglich fragmentarisches Fossilmaterial einiger Arten vorliegt (SIMONS, 1972; ROSE & FLEAGLE, 1981; NIEMITZ, 1988; MARTIN, 1990; CONROY, 1990; FLEAGLE et al., 1997; FLEAGLE, 1999; SUSSMAN, 2000). Anhand der bislang vorhandenen fossilen Schädel können keine zuverlässigen Rückschlüsse auf das Vorhandensein eines Greifschwanzes gezogen werden. Als ältester platyrrhiner Primat gilt *Branisella boliviensis*, der vor über 25 Mio. Jahren in Bolivien lebte (HOFFSTETTER, 1969; TAKAI & ANAYA, 1996; KAY et al., 1999). Neuere Funde dieser Art legen nahe, dass die platyrrhinen Affen ihre frühe Radiation in Afrika erlebten, bevor sie den Atlantik überquerten (TAKAI et al., 2000). Vermutlich bewegten sich diese Tiere arborikol quadruped fort. Erste Anzeichen auf suspensorische Lokomotion geben Fragmente von *Scapula* und *Ulna* eines nicht mit Sicherheit zu bestimmenden Primaten aus dem frühen Miozän Argentiniens (ANAPOL & FLEAGLE, 1988). Doch Hinweise auf den Besitz eines Greifschwanzes werden nicht gegeben. Erklärungsansätze, weshalb sich ein Greifschwanz in der Evolution als Selektionsvorteil für die arboreale Lebensweise erwiesen haben könnte, berücksichtigen die Anpassung an zunehmende Körpergröße (NAPIER & NAPIER, 1967; GRAND, 1972), die Möglichkeit der Nutzung terminaler Äste (GRAND, 1972; 1984; BERGESON, 1996) und des damit verbundenen Erreichens frugivorer Nahrung (MITTERMEIER & FLEAGLE, 1976; CANT, 1977), die Reduzierung von Distanzen und Zeit des Wanderns zwischen den Futterplätzen (CANT, 1986; STRIER, 1992a) und die Erschließung fragiler Waldstrukturen (EMMONS & GENTRY, 1983; CHRISTOFFER, 1987). Als treibender Mechanismus für die Evolution eines Greifschwanzes wird seine absichernde Wirkung beim Hängen an den Hinterbeinen offeriert (MELDRUM, 1998). Innerhalb der rezenten Platyrrhinen besitzen die *Cebidae* und die *Atelidae* einen Greifschwanz.

### 1.3 Systematische Stellung und Lebensweise der Klammeraffen

Die Neuweltaffen werden systematisch in die drei Familien *Callitrichidae* (Krallenaffen und Springtamarine) mit den fünf Gattungen *Saguinus*, *Callithrix*, *Cebuella*, *Callimico* und *Leontopithecus*, die *Cebidae* (Kapuzinerartige) mit den Familien *Cebinae* und *Aotinae* und die *Atelidae* mit *Atelinae* und *Pitheciinae* unterteilt (SUSSMAN, 2000). Die phylogenetischen Beziehungen sind jedoch noch umstritten (PORTER et al., 1997; SUSSMAN, 2000; GEISSMANN, 2003). Innerhalb der Neuweltaffen haben nur die *Cebidae* und *Atelidae*, wahrscheinlich monophyletisch, einen Greifschwanz ausgebildet, der sich vom „Schlaffschwanz“ der *Callitrichidae* und der Altweltaffen unterscheidet. Je nachdem, ob der Greifschwanz das volle Körpergewicht zu übernehmen in der Lage ist oder nur einen signifikanten Anteil unterstützen kann, wird in „echte“ und „unechte“ Greifschwänze differenziert (EMMONS & GENTRY, 1983). Nur die *Atelinae* mit *Ateles*, *Lagothrix*, *Brachytheles* und *Alouatta* besitzen einen „echten“ Greifschwanz mit einer ventrodistalen Tastfläche, alle anderen *Cebidae* hingegen einen vollständig behaarten „unechten“ Greifschwanz (HERSHKOVITZ, 1977; ROSENBERGER, 1983; ROWE, 1996; FLEAGLE, 1999). Die Autoren, die *Alouatta* in eine eigene Unterfamilie, die *Alouattinae*, stellen, gehen von einer konvergenten Entwicklung des Greifschwanzes bei *Atelidae* mit *Alouattinae* und *Atelinae* und den *Cebidae* aus, wobei als Begründung die unterschiedliche intensive Nutzung des Greifschwanzes im Lokomotions- und Positionsverhalten angeführt wird (ROSENBERGER, 1983; CARTMILL, 1992; ROSENBERGER, 1992a; LEMELIN, 1995; PORTER et al., 1997).

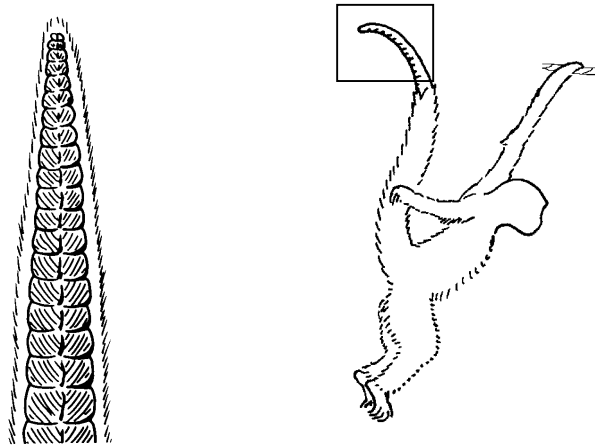
Innerhalb der Klammeraffen werden die vier Arten *A. geoffroyi*, *A. fusciceps*, *A. belzebuth* und *A. paniscus* unterschieden, die von 23° Nord in den Küstenregenwäldern Mexikos bis 30° Süd in den Regenwäldern Brasiliens verbreitet sind (z. B. SUSSMAN, 2000). Die Tiere leben im oberen Bereich der Baumkronen, wo sie sich bis zu 83 % von Früchten ernähren (HLADIK & HLADIK, 1969; KLEIN & KLEIN, 1977; VAN ROOSMALEN, 1980; MITTERMEIER & VAN ROOSMALEN, 1981; CANT, 1986; CHAPMAN & CHAPMAN, 1990; KINZEY & NORCONK, 1990; STRIER, 1992a).

### 1.4 Anatomie des Greifschwanzes

Der Greifschwanz macht etwa 6 % des Körpergewichts aus und wiegt damit gleichviel oder sogar mehr als eine Vorder- oder Hinterextremität (GRAND, 1977; PREUSCHOFT et al., 1998). Von außen betrachtet besteht der Greifschwanz von *Ateles* aus einem buschig behaarten proximalen und einem schlankeren distalen Teil. Ventrodistal sind 20 cm bis 25 cm des Schwanzes mit einer individuell verschiedenen Leistenhaut ausgestattet (Abb. II-1.1), die keine Talg- aber Schweißdrüsen und eine Vielzahl an Meißner'schen Tastkörperchen enthält.

Diese sensible Greiffläche, die bereits in frühen Embryonalstadien angelegt ist, ermöglicht dem Greifschwanz einen rutschfesten Griff um das Substrat und eine hohe Tastempfindlichkeit ähnlich der einer Fingerspitze (FULTON & DUSSER DE BARÈNNE, 1933; CHANG & RUCH, 1947a; ANKEL, 1962; 1963; 1972; GERMAN, 1982; ROSENBERGER, 1983; ROWE, 1996; FLEAGLE, 1999; GEISSMANN, 2003).

Im Vergleich zu anderen Taxa ist die lumbale Region der Wirbelsäule verkürzt (SCHULTZ, 1961; ERIKSON, 1963). Dies steht in funktionellem Zusammenhang mit der Beanspruchung dieser Region bei der Fortbewegung. Die gefestigte und versteifte lumbale Wirbelsäule ist als Anpassung an die dorso-ventrale Biegebelastung zu verstehen. Demgegenüber benötigen quadruped rennende Primatenarten eine nach dorso-ventral flexibler biegsame Wirbelsäule (BENTON, 1967; ANKEL, 1972; WARD, 1993; SHAPIRO, 1993; 1995; SANDERS & BODENBENDER, 1994; SANDERS, 1995). Allerdings muss auch *Ateles* die lumbale Wirbelsäule stark lordotisch krümmen, um den Schwanz in orthograder Stellung beim Hangeln über den Kopf halten zu können (JOHNSON & SHAPIRO, 1998).



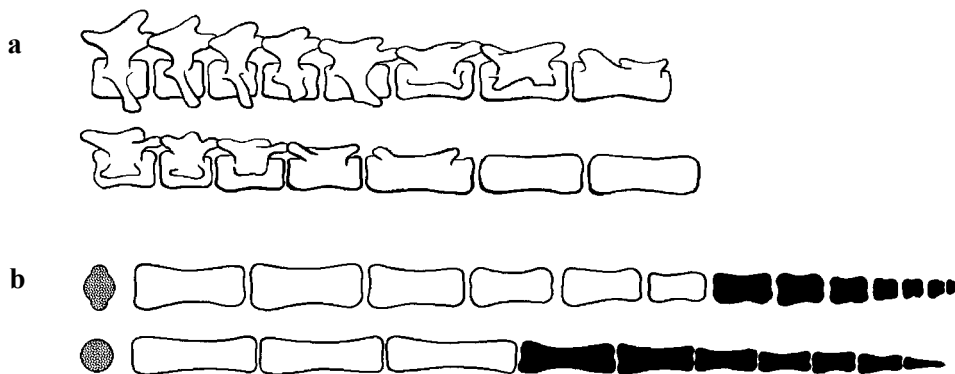
**Abb. II-1.1:** Schematische Darstellung der sensiblen Greiffläche am distalen Ende des Greifschwanzes von *Ateles*. Verändert nach NIEMITZ, 1990.

Als Teil der Wirbelsäule besteht das vielgelenkige Innenskelett des Schwanzes in der Regel aus 31 bis 34 Wirbeln (HILL, 1960a; b; SCHULTZ, 1961; ANKEL, 1972). Von proximal nach distal nimmt die Länge der Wirbelkörper bis zum längsten Wirbel (etwa der 11.) zu, welcher die Schwanzwirbelsäule in einen proximalen und einen distalen Bereich differenziert (Abb. II-1.2). Im distalen Bereich nimmt die Länge der Wirbelkörper bis zur Schwanzspitze ab. Die Breite der Wirbel nimmt im Verhältnis zu ihrer Länge entlang des Schwanzes zu. Im Gegensatz dazu bleibt das Verhältnis zwischen Länge und Breite bei allen Wirbeln von „Schlaffschwänzen“ konstant (CHANG & RUCH, 1947b; ANKEL, 1962; 1972; GERMAN, 1982; ROSENBERGER, 1983).

Der Übergang zwischen proximalem und distalem Bereich des Greifschwanzes erfolgt innerhalb eines Wirbels, dessen relative Position bei allen Neuweltaffen unabhängig von der Funktion des Schwanzes konstant ist (ANKEL, 1962). Die ersten acht Schwanzwirbel des

proximalen Bereichs enthalten gut ausgebildete *Processi transversi* und einen vollständigen Neuralbogen mit prägnantem dorsalen *Processus spinosus*. Bis in diesen Teil, der mit 19 % bis 28 % des Schwanzes einen längeren Bereich im Vergleich zu „Schlaffschwänzen“ ausmacht, reicht auch das *Filum terminale* des Rückenmarks. Den Wirbeln des distalen Bereichs fehlt der Neuralbogen. Sie besitzen jedoch craniale und caudale paarige Querfortsätze. Diese verbreitern sich relativ nach distal und vergrößern Hebelarm und Muskelansatzfläche für die *Mm. intertransversari caudae* und den *M. flexor caudae longus*. Die ventralen Hämaphysen nehmen zwar in ihrer Größe nach distal ab, sie bleiben aber selbst in der Schwanzspitze zumindest als paarige Knochenkerne erhalten. An der Greiffläche sind die zahlreichen Wirbel kurz und dorsoventral abgeflacht (CHANG & RUCH, 1947b; HILL, 1960; ANKEL, 1962; 1963; 1972; GERMAN, 1982; LEMELIN, 1995). Die Kürze der Wirbel verleiht dem Greifschwanzende besondere Flexibilität. Infolge des abgeflachten Querschnitts ist der Schwanz vergleichbar mit den Fingern der Hand in der Lage, das Substrat bequem zu greifen (PREUSCHOFT, 1969).

Die im Vergleich zu langen Schwänzen ohne Greiffunktion prägnanten Fortsätze der Wirbel im proximalen Bereich des Schwanzes und die dementsprechend kräftigere dorsale Muskulatur zur Extension des Schwanzes führt in Kombination mit einer größeren Anzahl an Wirbeln zu einer erhöhten Beweglichkeit und Bewegungsreichweite (CHANG & RUCH, 1947b; ANKEL, 1962; 1963; 1972; GRAND, 1977; GERMAN, 1982; ROSENBERGER, 1983).



**Abb. II-1.2:** Schematische Darstellung des Greifschwanzskeletts von *Ateles*. (a) Vergleich des Neuralkanals in der vorderen Schwanzregion bei einem Greifschwanz (oben) und einem „Schlaffschwanz“ (unten). Nach ANKEL, 1970.

(b) Wirbel der Schwanzspitze eines Greifschwanzes (oben) und eines „Schlaffschwanzes“ (unten) von dorsal gesehen. Querschnitt durch die Wirbel (links). Nach ANKEL, 1970. Aus GEISSMANN, 2003.

### 1.4.1 Muskulatur

Innerhalb der *Cebidae* ist der Greifschwanz von *Ateles* mit der kräftigsten Muskulatur ausgestattet. Die segmental organisierten Muskeln liegen dorsal und ventral der Querfortsätze (CHANG & RUCH, 1947a, b; GRAND, 1977; LEMELIN, 1995). Laterale Auslenkungen des Schwanzes an seiner Basis werden durch Kontraktion des vom *Ilium* bzw. *Ischium* zum ersten bis vierten Schwanzwirbel ziehenden *M. ischiocaudalis* und *M. iliocaudalis* hervorgerufen (CHANG & RUCH, 1947b). Abduktionen des Schwanzes an der Schwanzwurzel sind Folge der Kontraktionen der kurzen *M. abductor caudae lateralis* und *medialis*. Diese entspringen an der dorsolateralen Oberfläche der Querfortsätze von sacralem und erstem caudalen Wirbel bzw. ebenfalls am medialen Rand des *Ilium*, überspringen etwa zwei Wirbel und setzen dorsolateral an den Querfortsätzen des 2. bis 7. (*lateralis*) bzw. 2. bis 4. (*medialis*) Wirbels mit breiten Sehnen an. Zusammen mit anderen Muskeln bewirken sie die Flexionen des Schwanzes (CHANG & RUCH, 1947b; LEMELIN, 1995). Die Hyperextension ist Folge der Kontraktionen des *M. interspinales caudae* sowie des *M. extensor caudae medialis* und *lateralis*. Der *M. interspinalis caudae* verläuft mit craniocaudal orientierten Muskelfasern, die an den Dornfortsätzen eines jeden Wirbels ansetzen, über den gesamten Schwanz vom dritten Kreuzbeinwirbel bis zum letzten mit einem *Prozessus spinosus* ausgestatteten Schwanzwirbel. Die *Mm. extensor medialis* und *lateralis* erstrecken sich segmentiert mit mediolateral verlaufenden Fasern, wobei sie bereits an den Dornfortsätzen bzw. der Metapophysen der Lendenwirbel entspringen, vier bis sechs Wirbel überspringen und im Bereich des 7. Wirbels auf den Metapophysen ansetzen. Der segmentierte lange Beuger (*M. flexor caudae longus*) erstreckt sich mit einem Netzwerk aus medialen und lateralen Ansatzsehnen von der Lumbosacralregion bis zur Schwanzspitze. Die Sehnen des medialen Netzwerkes setzen nach dem Überspringen von sieben bis acht Wirbeln auf den Hämaphysen und assoziierten Sesambeinen der Wirbelkörper an, während die Sehnen des lateralen Netzwerkes an den lateralen Flächen der Querfortsätze inserieren. Einseitig kontrahiert führt dies in Kombination mit der Kontraktion des segmentierten *M. intertransversarius caudae* zu einer Torsion des Schwanzes. Der *M. intertransversarius caudae* entspringt an den ventrolateralen Oberflächen der Querfortsätze, erstreckt sich über drei Wirbel, verbindet sich mit den jeweiligen Ansatzsehnen des *M. flexor caudae longus* zu einer gemeinsamen Sehnen-scheide und setzt an den Querfortsätzen der Wirbel an (CHANG & RUCH 1974b; LEMELIN, 1995). Der *M. intertransversarius caudae*, dessen erstes Segment bei Klammeraffen im Vergleich zu anderen Primaten einen cranialer gelegenen Ursprung aufweist, könnte zusammen mit dem kräftigen *M. abductor caudae medialis* die Schwanzbasis vor seitlichen Abweichungen bewahren (JENKINS et al., 1978; LEMELIN, 1995). Im Vergleich zu den „Schlaffschwänzen“ ist die Muskulatur an die Anforderungen des Greifens angepasst. Die Muskeln überspringen mit ihren Sehnen weitaus weniger Wirbel (LEMELIN, 1995), so dass deren Bewegungen genauer kontrolliert werden können und sie sind kräftiger ausgebildet. Die Vielzahl an Muskeln erfordert eine ausreichend hohe Blutversorgung und Innervation.

### 1.4.2 Innervation und kortikale Repräsentation

Sensorisch und motorisch wird der Greifschwanz von den acht caudalen Spinalwurzeln innerviert. Diese bilden nach ihrem Austritt aus dem Wirbelkanal und die Aufteilung in einen dorsalen und ventralen Ast einen verzweigten Nervenplexus. Die dorsalen Äste der gemischten Nerven vereinen sich mit den homolateralen Begleitern zum kontinuierlichen *N. caudae dorsalis*, der Haut sowie die Extensoren versorgt. Die ventralen Äste der Nerven bilden den *N. caudae ventralis*, welcher die Flexoren und die Haut der Ventralseite innerviert (CHANG & RUCH, 1947a; HILL, 1960a; b; ANKEL, 1962; 1963; 1972; PUBOLS, 1968; PUBOLS & PUBOLS, 1969).

Klammeraffen zeigen das größte Neopallium unter den Neuweltaffen und den langschwänzigen Altweltaffen. Die Projektion des Greifschwanzes beansprucht ein ausgedehntes Rindennareal im sensorischen und motorischen Kortex. Mit 40 mm<sup>2</sup> (PUBOLS & PUBOLS, 1971) bzw. bis zu 110 mm<sup>2</sup> (HIRSCH & COXE, 1958) sind diese beträchtlich größer als äquivalente Regionen bei *Macaca* mit 8 mm<sup>2</sup>, *Saimiri* mit 15 mm<sup>2</sup> und *Cebus* mit 30 mm<sup>2</sup> (CHANG & RUCH, 1947b; CHANG et al., 1947; HIRSCH & COXE, 1958; PUBOLS, 1968; PUBOLS & PUBOLS, 1969; 1971; RADINSKY, 1972; FALK, 1980; STARCK, 1982; DEACON, 1992).

Die sensorische und motorische Repräsentation des Greifschwanzes ist von medial auf die laterale Fläche der Hemisphären expandiert, so dass die Repräsentationen der übrigen Körperteile anterolateral bis unter den *Sulcus centralis* verschoben sind. Die caudale Grenze des Greifschwanzareals ist oft anhand einer kurzen Furche zu erkennen. (CHANG et al., 1947; HIRSCH & COXE, 1958; PUBOLS & PUBOLS, 1971; RADINSKY, 1972). Somatotopisch ist die Schwanzspitze anteroventral und die Schwanzbasis posterodorsal gelegen, wobei die Repräsentation der Greifschwanzspitze im Verhältnis zur Schwanzbasis eine größere Ausdehnung einnimmt (FULTON & DUSSE DE BARÈNNE, 1933; CHANG & RUCH, 1947b, PUBOLS & PUBOLS, 1971). Allein 5 mm<sup>2</sup> der kortikalen Oberfläche sind für die sensible Greiffläche des Schwanzes reserviert. Dies entspricht in etwa der Größe des Repräsentationsareals eines Fingers. Die Tastempfindlichkeit eines Fingers ist relativ zur Fläche größer als die des Greifschwanzes (PUBOLS, 1968; PUBOLS & PUBOLS, 1971; 1969). In Relation zur Hautfläche, welche innerviert wird, entspricht die Repräsentation der Schwanzfläche einer Rate von 0,2 (kortikale Fläche durch Hautfläche) und nimmt damit einen geringeren Umfang ein als die der Hand mit einer Rate von 0,39 (PUBOLS & PUBOLS, 1971).

Obwohl der Greifschwanz ein unpaares Greiforgan ist, wird er bilateral im sensorischen und primären motorischen Kortex repräsentiert. Extirpationsexperimente zeigten, dass die Muskeln der jeweiligen Greifschwanzseite über die kreuzenden Pyramidenbahnen von der contralateralen Hemisphäre kontrolliert werden (FULTON & DUSSE DE BARÈNNE, 1933).

Die hohe neuronale Repräsentation des Greifschwanzes bei *Ateles* legt nahe, dass der Greifschwanz ein aufwändig zu kontrollierendes Greiforgan ist.



## 1.5 Funktion des Greifschwanzes

Der Greifschwanz dient in erster Linie als suspensorisches Organ in der Lokomotion, wobei er bei *Ateles* eigenen Beobachtungen zur Folge nach jedem Handgriff das Substrat greift, so dass in sich abwechselnde Kontakt- und Vorschwingphasen differenziert werden kann. Damit unterscheidet sich der Greifschwanz grundlegend von der beschriebenen Funktion der „Schlaffschwänze“. Diese werden als Steuer oder Bremse beim Sprung, als Stützorgan, zur Gleichgewichtssicherung oder als Signal im Zusammenhang mit sozialen Verhaltensweisen eingesetzt (BOPP, 1954a; b; ANKEL 1962; 1963; 1970; 1972; ROSE 1974; FLEAGLE & MITTERMEIER 1980; IGARASHI & LEVY 1981; GRAND 1984; NIEMITZ 1984; CANT 1986; MELDRUM 1998; GARBER & REHG 1999; CANT et al., 2003). Biomechanisch wurde am Beispiel der Tarsier nachgewiesen, dass der Schwanz die Körperlage im Raum während des Sprunges beeinflusst (PETERS & PREUSCHOFT, 1984). Die Funktionen der Greifschwänze variieren innerhalb der Platyrrhinen ganz erheblich in Abhängigkeit der verschiedenen Lokomotionstypen. *Cebus* besitzt einen allseitig behaarten Greifschwanz, der nur als „Sicherungsleine“ dient und daher als fakultativ aktiv bezeichnet wird (ANKEL, 1962). Das gesamte Körpergewicht kann er nicht übernehmen. Bei den *Atelidae* hingegen erfüllt der Greifschwanz die Funktion einer 5. Extremität (ANKEL, 1962). Das distale Ende wickelt sich mit der Greiffläche um das Superstratum und kann das gesamte Körpergewicht übernehmen (ROSE, 1974; MITTERMEIER, 1978; FLEAGLE & MITTERMEIER, 1980; GRAND, 1984; SCHÖN YBARRA, 1984; CANT, 1986; SCHÖN YBARRA & SCHÖN, 1987; FONTAINE, 1990; GEBO, 1992; YOULATOS, 1993; BERGESON, 1996; 1998; JOHNSON & SHAPIRO, 1998, CANT et al., 2001; 2003). Der Begriff „Superstratum“ bezieht sich hierbei auf die Lage des Massenschwerpunktes unterhalb des Astes. Da sich die Greiffläche des Schwanzes jedoch von oben dem Ast nähert, wird in der vorliegenden Arbeit der Begriff „Substrat“ benutzt.

Brüllaffen (*Alouatta*) nutzen ihren Greifschwanz vorwiegend als Sicherungsmöglichkeit bei der Lokomotion und zum Überbrücken von Diskontinuitäten des Blätterdaches (CARPENTER, 1934; 1935; YOULATOS, 1993). Im Unterschied zu *Ateles* bewegen sie sich vorwiegend pronograd auf den Ästen entlang und nutzen keine Brachiation im Sinne von bimanueller Lokomotion (FLEAGLE & MITTERMEIER, 1980; SCHÖN YBARRA, 1984; CANT, 1986; SCHÖN YBARRA & SCHÖN, 1987). Der Greifschwanz wird hauptsächlich (bis zu 87 %, BERGESON, 1998) im Positionsverhalten beim Fressen und bei der Futtersuche als Aufhängeorgan genutzt (MENDEL, 1976; CANT, 1986; BEZANSON 1999). Auf diese Weise können energiesparend Früchte und Blätter in der Peripherie der Baumkronen erschlossen werden (CARPENTER, 1934; 1965; GRAND, 1972; 1984; MITTERMEIER & FLEAGLE, 1976; CANT, 1977; BERGESON, 1996). Bei der Lokomotion umgreift der Greifschwanz das Substrat in bis zu 17 % der Lokomotionsformen auf gleicher oder niedrigerer Lage als der Rumpf (CANT, 1986).

Der Greifschwanz von *Brachyteles* kommt ebenfalls im Kontext der Lokomotion und im Positionsverhalten zum Einsatz. Die Muriquis bewegen sich hauptsächlich suspensorisch und kletternd im Geäst fort (STRIER, 1992b).

*Lagothrix* hingegen nutzt seinen ebenfalls Greifschwanz häufig bei der quadrupeden Lokomotion (RAMIREZ, 1988). Suspensorische bimanuelle Lokomotion kommt mit 8 % bis 39 % der Beobachtungszeit seltener vor (RAMIREZ, 1988; DEFLER, 1999; CANT et al., 2003). Allerdings wurde die Brachiation an Tieren in Gefangenschaft untersucht (TURNQUIST et al., 1999). Am häufigsten kommt der Greifschwanz des Wollaffen als Aufhängeorgan beim Fressen zum Einsatz (CANT et al., 2001).

Freilebende *Ateles* nutzen den Greifschwanz mit 91 % der Zeit am intensivsten von allen Atelinen (BERGESON, 1996; 1998). Im Gegensatz zu *Lagothrix*, *Alouatta* und *Brachyteles* setzen Klammeraffen ihren Greifschwanz bei der häufigen bimanuellen Lokomotion ein (CARPENTER, 1934, 1935; CANT et al., 2001; 2003). Die Brachiation macht unterschiedlichen Angaben zufolge 23 % (CANT et al., 2001; 2003), bis zu 38,6 % (FLEAGLE & MITTERMEIER, 1980) und 25 % der Bewegungszeit aus (CANT, 1986). Daneben werden Klettern (31,1 %), Springen (4,2 %), quadrupedes Gehen und Rennen (25,4 %) zur Fortbewegung genutzt (FLEAGLE & MITTERMEIER, 1980). Andere Beobachtungen ergaben 52 % für die Quadrupedie, 23 % Positionsverhalten und nur 1 % Springen (CANT, 1986), bzw. 28 % Klettern und 21 % quadrupede Lokomotion (CANT et al., 2001).

*Ateles* wird trotz anderer Sichtweisen (NAPIER, 1963; ERIKSON, 1963) als Brachiator angesehen (MITTERMEIER & FLEAGLE, 1976). RICHARD (1970) fand sogar einen Brachiationsanteil von 45 %. Dem Schwanz wird dabei eine aktive Rolle zugemessen (TURNQUIST et al., 1997; SCHMITT et al., 1998). Bei der quadrupeden Lokomotion wird der Schwanz unregelmäßig um unterschiedliche Substrate gewickelt, um den Körper abzustützen, anzuheben oder abzusichern (ANKEL, 1963; ROSE, 1974; MITTERMEIER & FLEAGLE, 1976; GRAND, 1977; 1984; IGARASHI & LEVY, 1981; TERBORGH, 1983). Bei der suspensorischen Lokomotion werden einfache Armschwünge von Brachiation (Schwinghangeln) unterschieden (MITTERMEIER & FLEAGLE, 1976; CANT et al., 1996), wobei für letztere Arm- und Rumpfrotationen von ca. 180° charakteristisch sind. Dafür ist auch das postkraniale Skelett mit dorsal platzierten *Scapulae*, relativ langen Vorderextremitäten, einem breiten kurzen Thorax, einer kurzen und stabilen Lumbalregion sowie schmalen langen Fingern angepasst, die der Hand Hakenform verleihen (JENKINS et al., 1978; FLEAGLE, 1999; ROSENBERGER, 1992a; SHAPIRO, 1993; JOHNSON & SHAPIRO, 1998).

Die Untersuchung der Bewegungen dieser 5. Extremität ist bislang vernachlässigt worden (TURNQUIST et al., 1997; 1999). Welche Problematik sich für die Organisation der Greifschwanzbewegungen beim Hangeln ergibt und welche Fragestellungen sich daraus ableiten, soll im folgenden erläutert werden.

## 1.6 Herausforderungen an die Bewegungsorganisation

Die Beschreibungen der Anatomie, Innervation und Repräsentation des Greifschwanzes im sensomotorischen Kortex betonen die Komplexität der Struktur und Organisation dieses flexiblen Greiforgans. Seine Bewegungsmöglichkeiten scheinen nahezu unbegrenzt zu sein. Im Hinblick auf den Aufwand neuronaler Kontrolle ist damit die Bewegungsorganisation des Greifschwanzes mit ähnlichen Herausforderungen konfrontiert wie der Rüssel des Elefanten (Teil I dieser Arbeit) oder der Arm des *Octopus* (GUTFREUND et al., 1996; SUMBRE et al., 2001) als analoge flexible Greiforgane. Eine qualitative Beschreibung der Greifschwanzbewegungen beim Hangeln von *Ateles geoffroyi* soll daher zunächst Anhaltspunkte über deren Mechanik geben. Mit Hilfe der kinematischen Analyse von Greifschwanzbewegungen sollen darüber hinaus relevante Bewegungsparameter quantifiziert werden, um die Organisation der Bewegungen zu erfassen.

### 1.6.1 Bewegungsausmaß des Greifschwanzes

Welches Bewegungsausmaß überhaupt realisiert wird, ist anhand der Auslenkungen des Schwanzes in Bewegungsrichtung und senkrecht dazu quantifizierbar. Zur effizienten Fortbewegung müssten die Auslenkungen so wenig wie möglich nach rechts oder links gerichtet sein, um den lateralen Lastarm zu verringern und ein ungünstiges Drehmoment zu verhindern. Statt dessen sollten sich die Schwanzbewegungen vor allem in Fortbewegungsrichtung abspielen.

Als problematisch für das Vorschwingen des Schwanzes in der Brachiation dürfte sich das erforderliche halbkreisförmige Vorbeiführen am Substrat zum nächsten Griff erweisen. Wie die vermutlich gebogenen Bewegungsbahnen des Schwanzes organisiert sind, kann anhand der lateralen Abweichungen vom Substrat gemessen werden. Aus Studien gezielter Handbewegungen ist bekannt, dass eine gerade Bewegungsbahn einfacher zu organisieren ist (ABEND et al., 1982).

### 1.6.2 Hypothese I: Reduktion der Anzahl an Freiheitsgraden

Die mit der Vielzahl an Wirbeln und deren Gelenken einhergehende hohe Anzahl an Freiheitsgraden lässt eine anspruchsvolle Kontrolle der Bewegungen des Greifschwanzes mit kostspieligem neuronalen Aufwand erwarten. Daher wird hypothetisiert, dass der Greifschwanz in der Lage ist, ähnlich wie der Rüssel (Teil I dieser Arbeit) oder der Arm von *Octopus* (GUTFREUND et al., 1996; SUMBRE et al., 2001) seine Anzahl an Freiheitsgraden zu reduzieren. Anhand der Bewegungsbahnen und der Geschwindigkeitsprofile mehrerer Markierungen am Greifschwanz soll die Existenz eines entsprechenden Mechanismus überprüft werden.

### 1.6.3 Mechanische Konsequenzen des Greifschwanzeinsatzes

Auf die Brachiation spezialisierte Primaten wie die „echten Brachiatoren“ (HOLLIHN, 1984) optimieren ihre Lokomotion durch Nutzung physikalischer Pendelgesetze, indem sie den Rumpf als Pendel um die Hand als Aufhängepunkt am Substrat in Fortbewegungsrichtung schwingen lassen (FLEAGLE, 1974; HOLLIHN & JUNGERS, 1984; PREUSCHOFT & DEMES, 1984; 1985; DEMES & PREUSCHOFT, 1984; TAKAHASHI, 1990; PREUSCHOFT et al., 1996; BERTRAM et al., 1999; CHANG et al., 2000; BERTRAM & CHANG, 2001). Setzt am hinteren Rumpfteil jedoch der gelenkige Greifschwanz an, welcher ebenfalls bewegt wird, könnte dies die Mechanik der Brachiation zumindest modifizieren (STERN et al., 1980; TAKAHASHI, 1990). Welche Änderungen sich für die Rumpfbewegungen ergeben und wie der Greifschwanz die Bewegungen unterstützen könnte, soll anhand der Bewegungsbahnen der Schwanzbasis interpretiert werden. In diesem Zusammenhang kann auch die Annahme diskutiert werden, dass der Greifschwanz aktiv die Mechanik der Körperbewegung beeinflusst (TURNQUIST et al., 1997).

### 1.6.4 Präzisionsanspruch im Geäst

Die Fortbewegung im Geäst erfordert im Gegensatz zur terrestrischen Lokomotion das präzise Greifen der Hände nach dem in unregelmäßigen Abständen vorgegebenen Substrat (BERTRAM et al., 1999). Auch der Greifschwanz sollte akkurat zum Substrat geführt werden, um seiner Funktion als „Sicherungsleine“ zu genügen (ANKEL, 1962; 1970; 1972).

Aus der Zielmotorik der Hand ist bekannt, dass Greifbewegungen mit dem Ziel des Greifens nach einem Objekt kognitiv hoch anspruchsvoller Koordination bedürfen (JEANNEROD, 1981; 1984; 1988), die in Geschwindigkeitsprofilen als frühzeitige Verlangsamung der Bewegung zum Ausdruck kommt. Verlangsamt kann die Annäherung der Hand an das Substrat kontrolliert und mit den notwendigen Korrekturbewegungen erfolgen. Gleichzeitig kann sich die Fingerstellung auf den Kontakt mit dem Objekt vorbereiten (JEANNEROD, 1986; 1988). Kognitiv weniger anspruchsvoll werden Zeigebewegungen eingestuft, die das präzise Erreichen eines Zieles, nicht jedoch das akkurate Greifen umfassen (JEANNEROD, 1988; DESMURGET et al., 1998). Mit Hilfe des Geschwindigkeitsprofils von Greifschwanzmarkierungen soll daher abgeschätzt werden, ob es sich bei den Bewegungen um eine gleichermaßen präzise Greifbewegung handelt, um eine kognitiv weniger anspruchsvolle Zeigebewegung oder ob sich die Bewegung des Greifschwanzes rein mechanisch aus dem Kontext der Lokomotion ergibt. Wie das Substrat auch ohne visuelle Rückkoppelung präzise erreicht werden kann, ist die nächste Frage. Visuelle Kontrolle erhöht die Zielgenauigkeit, wie Versuche zur Handkinematik belegen (ARBIB, 1981; KEELE, 1981; MEYER et al., 1988; MILNER, 1992; DESMURGET et al., 1997; PLAMONDON & ALIMI, 1997). Da die Bewegungen des Greifschwanzes nicht visuell verfolgt werden können, müssen taktile und

propriozeptorische Afferenzen in die Bewegungsorganisation integriert werden. Auf welche Weise der Schwanz Kontakt mit dem Substrat aufnimmt, kann mit Hilfe des Beschleunigungs- und Verzögerungsverlaufs diskutiert werden und Hinweise auf die Bewegungsplanung geben.

### **1.6.5 Integration des Greifschwanzes in den „Central Pattern Generator“**

Die Lokomotion von Tieren wird, zumindest teilweise, von einem „Central Pattern Generator“ (CPG) kontrolliert. Dieser ist ein intraspinales Netzwerk von Neuronen, die rhythmische Efferenzen zu generieren in der Lage sind (GRILLNER, 1975; 1985; SHIK & ORLOVSKY, 1976; SELVERSTON, 1980; DELCOMYN, 1980). Aufgrund der beobachteten räumlichen und zeitlichen Symmetrie der Fußungsabfolge von Schritt, Trab und Passgang (ALEXANDER, 1977; HILDEBRAND 1985; 1989; PREUSCHOFT et al., 1996) ist eine symmetrische Organisation des CPG anzunehmen (COLLINS & STEWART, 1993; GOLUBITSKY et al., 1998). Mathematische Simulationen zeigten, dass der CPG aus nominal identischen Unter-Kreisläufen besteht, deren Anzahl dem Doppelten der beteiligten Beine entspricht (GOLUBITSKY et al., 1999). Die Untersuchungen beschränkten sich auf diejenigen Lokomotionsmodi, bei denen eine symmetrische Anzahl an Extremitäten beteiligt ist. Ob sich die Zeitstruktur der Bewegungen des unpaaren Greifschwanzes im Vergleich zu den Armbewegungen (TURNQUIST et al., 1999) unterscheidet, soll anhand der Dauer distinkter Phasen gemessen werden: Einer Vorschwingphase, in welcher der Greifschwanz kopfwärts geschwungen wird, und einer Kontaktphase, in welcher sich der Greifschwanz in Kontakt mit dem Substrat befindet. Daraus lässt sich der prozentuale Anteil der Kontaktphase am gesamten Lokomotionszyklus berechnen und mit dem in der englischen Literatur angegebenen „duty factor“ der Hände bei der Brachiation vergleichen. Inwiefern sich die Integration des Greifschwanzes in die symmetrische Abfolge der Armbewegungen bei der Brachiation auf die Organisation des CGP auswirken könnte, soll zumindest problematisiert werden.

Basierend auf den kinematisch relevanten Parametern wird die Bewegungsorganisation sowie der Einfluss physikalischer Gesetzmäßigkeiten auf die Greifschwanzbewegung diskutiert. Dazu dient der Vergleich der Bewegungsparameter mit jenen eines als ideal angenommenen mathematischen Pendels. Welche Rolle der Greifschwanz in der Brachiation übernimmt, wird anhand des Vergleichs mit der Kinematik schwanzloser „echter“ Brachiatoren interpretiert.