

4 Diskussion

Mit Hilfe von Interpretationen der Bewegung, Bewegungsbahn, Dauer, Geschwindigkeit und Beschleunigung der Greifschwanzmarkierungen können im Vergleich mit kinematischen Daten anderer Greiforgane und ihrer Interpretation Rückschlüsse auf die Bewegungsorganisation des Greifschwanzes gezogen werden.

4.1 Bewegungen des Greifschwanzes

Anhand der qualitativen Betrachtung der Greifschwanzbewegungen und der Quantifizierung von Markierungsabständen sowie den Winkeln funktioneller Segmente zum Lot konnten Rückschlüsse auf die Mechanik des Greifschwanzes gezogen werden, die im Hinblick auf ihre Effektivität diskutiert wird.

4.1.1 Die Einzigartigkeit der Greifschwanzbewegungen bei *Ateles*

Im Vergleich zu den Greifschwänzen anderer Tiere erweist sich der Greifschwanz von *Ateles* in seinen Bewegungen beim Hangeln als einzigartig. Die qualitative Beschreibung der Bewegungen zeigte, dass der Greifschwanz des Klammeraffen bei der Brachiation in der Vorschwingphase nach oben gerichtet von hinten nach vorne geschwungen wurde, bis die ventrodistale sensible Greiffläche das Substrat erreichte und umwickelte. Die hierfür erforderliche Hyperextension in der Sacralregion wird durch Anpassungen sowohl in der Wirbelanatomie (ANKEL, 1962; 1970; 1972; GERMAN, 1982) als auch in der Muskulatur (LEMELIN, 1995) ermöglicht. Beschreibungen der kletternden Fortbewegungsweise anderer Tiere mit Greifschwänzen wie der Säuger *Potos* und *Didelphis*, der Chamäleons und Schlangen unter den „Reptilien“ (CUNDALL, 2001; POUGH et al., 2001) und *Botiglossa* als Vertreter der Schwanzlurche (EMMONS & GENTRY, 1983) lassen vermuten, dass deren Greifschwanz über das in Bezug zum Körper ventral gelegene Substrat gleitet, wobei sich das distale Ende bei jeder sich bietenden Gelegenheit um dieses windet. Dabei wird der Greifschwanz dieser Tiere weder hyperextendiert, noch zur Überbrückung zweier Griffe aktiv vom Substrat weg und mit dem distalen Ende voran auf das nächste Substrat zugelenkt. Der Greifschwanz des Seepferdchens z. B. windet sich durch ventrale Biegung seines distalen Endes um das Substrat, wobei der Schwanz nie hyperextendiert wird (HALE, 1996). Bei den Primaten wurde eine den Klammeraffen ähnliche Schwanzbewegung nur bei *Lagothrix* im Kontext der Brachiation beschrieben (TURNQUIST et al., 1999). Folglich ist die Bewegung des Greifschwanzes als biomechanische Anpassung an die suspensorische Fortbewegungsweise zu

sehen, die von den Atelinen *Ateles*, *Lagothrix* und *Brachyteles* genutzt wird, wie Studien aus dem Freiland belegen (MITTERMEIER & FLEAGLE, 1976; MITTERMEIER, 1978; CANT, 1986; STRIER, 1992a; CANT et al., 1996; CANT et al. 2001; 2003). *Ateles* gebraucht die Brachiation mit 23 % der Beobachtungszeit häufiger als *Lagothrix* mit 12 % (CANT et al., 1996; 2003). Anderen Beobachtungen zufolge verbrachten die Tiere bis zu 39 % der Zeit mit Schwinghangeln (FLEAGLE & MITTERMEIER, 1980). Genauere Analysen einiger Aspekte der Greifschwanzbewegungen sind jedoch nur aus dem Labor bekannt (JENKINS et al., 1978; STERN et al., 1980; JENKINS, 1981; JUNGERS & STERN, 1981; TURNQUIST et al., 1999).

4.1.2 Aufteilung in Kontakt- und Vorschwingphase

Die Greifschwanzbewegungen konnten in eine Kontakt- und eine Vorschwingphase differenziert werden. In Koordination mit den Armen ist der Greifschwanz beim Hangeln als 3. Extremität anzusehen, in Abwandlung seiner Bedeutung als 5. Extremität in der quadrupeden Lokomotion (ANKEL, 1962; 1970). Die Tiere dieser Studie setzten den Schwanz meist nach jedem Handgriff hinter die führende Hand auf das Substrat. In anderen Studien folgte ein Schwanzgriff nur nach jedem zweiten Handgriff (JENKINS et al., 1978; CANT et al., 1996; TURNQUIST et al., 1999), bis auf einige Male, in denen das Tier beim Hangeln entlang einer Seilmühle ebenfalls jeden Hand- mit einem Schwanzgriff begleitete (JENKINS et al., 1978). Die Unterschiede in der Koordination könnten auf die Substrateigenschaften zurückzuführen sein. Während die Tiere dieser Arbeit an beweglichen Seilen hangelten, wurden den Individuen der anderen Studien im Labor feste Stangen oder Griffe geboten. Durch die Schwankungen flexibler Substrate während des Vorschwingens wird die für den nächsten Schwanzgriff geplante Zielposition verschoben, so dass die Bewegungsbahn korrigiert werden muss, um das Substrat nicht zu verfehlen. Bei einem Schwanzgriff pro Handgriff wird die Vorschwingphase zeitlich und räumlich verkürzt, so dass die daher nur geringfügig verschobene Zielposition allein mit der vergrößerten Greifoberfläche bei gestrecktem Schwanz erreicht werden kann. Sind bei stabilem Substrat die Zielpositionen vorhersehbar und folglich exakt planbar, können die Distanzen zwischen zwei Schwanzgriffen mit einem Schwanz- alle zwei Handgriffe räumlich und zeitlich ohne das Risiko eines Fehlgriffes vergrößert werden.

Der Einsatz von Kontakt- und Vorschwingphasen des Greifschwanzes muss zeitlich korrekt erfolgen, um die Dynamik der Pendelbewegung des Rumpfes nicht zu stören. Pendelbewegungen des Rumpfes um die Hand als Drehpunkt am Substrat gelten allgemein für die Brachiation als optimal und als Definition (FLEAGLE, 1974; PREUSCHOFT & DEMES, 1984; DEMES & PREUSCHOFT, 1984; HOLLIHN & JUNGERS, 1984; BERTRAM et al., 1999; CHANG et al., 2000; BERTRAM & CHANG, 2001). *Ateles* hat einen sowohl an die arboreale Quadrupedie und das Klettern als auch an die Brachiation angepassten Körperbau, so dass die Brachiation nicht so hoch spezialisiert ist wie bei den Hylobatiden (STERN et al., 1980). Um die Dynamik

des Rumpfpendels nicht zu stören, muss ein geschmeidiger Übergang die Pendelorientierungen des Greifschwanzes verbinden, die sich zwischen den Bewegungsphasen umkehren. Hierfür wurden Übergänge zwischen den beiden Bewegungsphasen genutzt: Am Ende der Kontaktphase glitt der distale Schwanzbereich über das Substrat und pufferte den Übergang zur Vorschwingphase. Zu Beginn der Kontaktphase schlug die Greiffläche an das Substrat, statt einen präzisen Griff zu formen und gestaltete damit den Prozess des Greifens zeitlich flexibler.

4.1.3 Der Greifschwanz als doppeltes Pendel in der Kontaktphase

Auf den ersten Blick bildete der Schwanz in der Kontaktphase mit seiner Basis als Massepunkt und seinem Schwanzende als Aufhängepunkt am Substrat eine Pendelaufhängung. Auf diese Weise kann der Greifschwanz, analog zu den für Brachiatores beschriebenen Rumpfbewegungen, beinahe reibungslos potentielle und kinetische Energie ineinander umwandeln (ASHTON & OXNARD 1964 a; b; DEMES & PREUSCHOFT, 1984; PREUSCHOFT & DEMES, 1984; CHANG et al., 1997; BERTRAM et al., 1999; CHANG et al., 2000; BERTRAM & CHANG, 2001). Aufgrund des nachgebenden Seiles wurde der gesamte Schwanz in der Kontaktphase nach unten transportiert, weshalb sich auch Verschiebungen der als Fixpunkt angesehenen Schwanzspitze ergaben. Einflüsse elastischer Substrateigenschaften auf die Bewegung des Schwanzes wurden bislang nicht untersucht, da kinematische Studien an Schwinghanglern unter Laborbedingungen stets feste Griffe als Substrat anboten (CHANG et al., 1997; 2000; TURNQUIST et al., 1999; BERTRAM et al., 1999; BERTRAM & CHANG, 2001). Die Pendelbewegung des Schwanzes musste jedoch modifiziert werden, um mit dem Pendel des Rumpfes optimal gekoppelt werden zu können.

Formierung einer Biegestelle als funktionelles Gelenk

Im letzten Drittel der Kontaktphase formierte sich eine Stelle größter Krümmung, die als Biegestelle bezeichnet wurde und als funktionelles Gelenk zwischen einem proximalen und einem distalen funktionellen Segment diente. Auf diese Weise wurde die Bewegung von der eines einfachen Pendels zu jener eines doppelten Pendels modifiziert. Mit der Etablierung der Biegestelle kann die immense Anzahl der Bewegungsfreiheitsgrade des flexiblen Greifschwanzes auf einen Freiheitsgrad für die Bildung der Biegestelle und zwei weitere für die Ausrichtung des proximalen Schwanzbereichs limitiert werden. Das gleiche Prinzip trifft auch auf andere flexible Organe wie den Elefantenrüssel (Teil I dieser Arbeit) und den Arm von *Octopus* zu (GUTFREUND et al., 1996; SUMBRE et al., 2001). Statt wie am Rüssel und Arm zu Beginn der Bewegung von proximal nach distal zu wandern, blieb die Position des funktionellen Gelenks am Greifschwanz annähernd konstant an dem als „Schwanzmitte“ bezeichneten proximalen Ende der Greiffläche. Das distale funktionelle Segment umfasst somit die Greiffläche, das proximale funktionelle Segment den Bereich proximal davon bis

zur Schwanzbasis. Die funktionelle stimmt daher zumindest mit der morphologischen Gliederung des Greifschwanzes überein. Mit der Etablierung des funktionellen Gelenks kann die Vielzahl anatomischer Segmente, gemessen an der Wirbelanzahl, auf zwei funktionelle Segmente reduziert werden, wobei der Begriff „funktionell“ die Eigenschaften des betreffenden Schwanzbereichs deutlich von der hier verwendeten anatomischen Bedeutung von Segmenten als stabile Einheiten gleichen Aufbaus differenzieren soll. Damit vereinfachen sich Planung, Koordination und Organisation der Bewegungen.

Aktiver Einsatz des Greifschwanzes?

Die Krümmung des Greifschwanzes durch Bildung des funktionellen Gelenks am Ende der Kontaktphase führte, unterstützt durch eine Rumpflordose, zu einer Verlagerung der Schwanzbasis nach hinten und oben. Dies stimmt mit Beobachtungen anderer Autoren überein (JENKINS et al., 1978; TURNQUIST et al., 1997; 1999) und wurde mit der aktiven Rolle des Schwanzes zum Schwungholen interpretiert (TURNQUIST et al., 1997; 1999). Die dafür vom Schwanz aufzubringende Zugkraft am Seil zur Hebung des hinteren Körpers, den der Schwanz teilweise trägt, lässt zunächst Zweifel an dieser Interpretation aufkommen. Gibbons als greifschwanzlose Brachiatoren nutzen die Streckung des führenden und Beugung des hinteren Armes, um ihren Körperschwerpunkt zu heben und aus dieser höheren Position mehr potentielle Energie in den nächsten Pendelschwung einzubringen (MITTERMEIER & FLEAGLE, 1976; HOLLIHN & JUNGERS, 1984; CHANG et al., 1997). *Ateles* zeigt ähnliche Armbewegungen (JENKINS et al., 1978). Klammeraffen nutzen für die Verlagerung des Körperschwerpunkts nach oben die Bewegung ihres Greifschwanzes. Mit der Krümmung des Greifschwanzes verlagert sich das proximale funktionelle Segment nach vorne, wodurch dessen Massenschwerpunkt nah an die Körperachse rückt und den Körperschwerpunkt nach oben verlagert.

4.1.4 Der Greifschwanz als inverses doppeltes Pendel in der Vorschwingphase

In der Vorschwingphase wurde der gesamte Schwanz nach vorne transportiert. Gleichzeitig schwang das proximale funktionelle Segment um die Schwanzbasis und das distale funktionelle Segment um die Biegestelle als funktionelles Gelenk nach vorne. Dies entspricht mechanisch einem inversen doppelten Pendel. Umgekehrt orientiert nutzen Gibbons in der ricochetalen Brachiation das mechanische Prinzip eines doppelten Pendels, indem sie den Rumpf im Schultergelenk als Drehpunkt um den Arm nach vorne schwingen (BERTRAM et al., 1999). Da bei der Rotation des Rumpfes um das Schultergelenk kinetische Translations- in Rotationsenergie umgewandelt wird, erlaubt die umgekehrte Transformation von Rotations- in Translationsenergie zu Beginn der Flugphase eine effiziente Bewegungskontrolle, wenn für den partiellen Krafteinsatz die jeweils vorteilhafteren Muskelgruppen der Schulter gezielt angesprochen werden können (BERTRAM & CHANG, 2001). Analog kann

sich infolge der Gliederung des Greifschwanzes in funktionelle Segmente eine bessere Kontrollmöglichkeit ergeben, wenn die inversen Pendelbewegungen des proximalen Segments durch die Biegestelle als zu kontrollierendes Element zielgerichtet koordiniert werden und das distale funktionelle Segment mechanisch daran gekoppelt folgt.

4.1.5 Aufgabentrennung zwischen proximalem und distalem funktionellem Segment

Die geringe Biessamkeit des proximalen Schwanzbereichs bestätigte die Funktion des proximalen funktionellen Segments, den Greifschwanz während der Kontaktphase als Pendel und während der Vorschwingphase als inverses Pendel zu transportieren. Dies erinnert an die Pendelbewegungen der Tetrapodenextremitäten (PREUSCHOFT & CHRISTIAN, 1994; PREUSCHOFT et al., 1994). Die konstant gehaltene Länge des proximalen Greifschwanzsegments beim Vorschwingen selbst unter gravitationsbedingter Druckbelastung lässt auf eine stabilisierende Wirkung der Muskulatur schließen, die in diesem Bereich stark ausgebildet ist (LEMELIN, 1995). Demgegenüber sind die sich verändernden Distanzen der Schwanzspitze zur -basis mit einer größeren Biessamkeit des distalen funktionellen Segments in beiden Bewegungsphasen zu interpretieren. Kürzer, leichter und weiter distal gelegen ist das distale funktionelle Segment für die Übernahme der Greiffunktion des Schwanzes angepasst. Mit kurzem Lastarm bedarf es weniger Muskelarbeit zur Bewegung. In gekrümmter Haltung kann das distale Segment als Haken über das Seil gleiten und damit die Funktion einer „Sicherungsleine“ erfüllen (ANKEL, 1962; FLEAGLE & MITTERMEIER, 1980; MELDRUM, 1998). Die funktionelle Segmentierung des Schwanzes ermöglicht über eine Aufgabentrennung die Beschränkung der Flexibilität auf das distale funktionelle Segment.

4.1.6 Auslenkungen der funktionellen Segmente in Fortbewegungsrichtung

Modifizierte Pendelbewegungen in der Kontaktphase

Die unterschiedlich großen sagittal gerichteten Auslenkungen des proximalen und distalen funktionellen Segments im Vergleich zum funktionell gesamten Greifschwanz sowie die Auslenkungen am Übergang zwischen den Bewegungsphasen ließen darauf schließen, dass die mechanisch zu erwartende Pendelbewegung der Schwanzbasis um den Aufhängepunkt am Seil gegen Ende der Kontaktphase zur Bewegung eines doppelten Pendels modifiziert wurde. Das proximale funktionelle Segment wurde bereits in der Kontaktphase um die Schwanzbasis nach vorne gedreht, während das distale funktionelle Segment noch um das

funktionelle Gelenk nach hinten gedreht blieb, um den Substratkontakt aufrechtzuerhalten. Damit war gleichzeitig die Verlagerung des Körperschwerpunkts nach oben und die Sicherungsfunktion des Greifschwanzes gewährleistet. Mit etwa 30° waren die Auslenkungen des proximalen funktionellen Segments innerhalb der Sagittalebene geringer als die Auslenkungen des Schwanzes von etwa 45° eines unter Laborbedingungen getesteten *Ateles* (TURNQUIST et al., 1999). Allerdings griff dieses Tier nur bei jedem zweiten Handgriff mit dem Schwanz um das Substrat, weshalb sich die Distanz der Schwanzgriffe und damit der Winkel der Auslenkung vergrößerte. Gleichzeitig mit der Vergrößerung des Winkels des proximalen funktionellen Segments vergrößerte sich auch jener des distalen Segments. Bei einem Individuum der vorliegenden Arbeit korrelierte die Auslenkung positiv mit der Fortbewegungsgeschwindigkeit (MARTIN & NIEMITZ, 2002). Die Verlagerung der Biegestelle nach vorne bewirkt eine Reihe biomechanischer Konsequenzen:

Die Biegestelle als distales Ende des proximalen funktionellen Segments übernimmt die führende Rolle in der Bewegung des Greifschwanzes. Als funktionelles Gelenk zwischen distalem und proximalem funktionellem Segment sind dieser Stelle des Greifschwanzes Organisation, Planung und Kontrolle beider Greifschwanzbereiche möglich.

Die größere Auslenkung des distalen funktionellen Segments nach hinten erlaubt selbst bei Verschiebung der Biegestelle nach vorne eine lange Kontaktzeit der sensiblen Greiffläche mit dem Substrat. Beim Gleiten der Greiffläche entlang des Substrats kann dessen Lage, Beschaffenheit und Ausrichtung taktil erfasst werden. Kombiniert mit der Handposition als weitere Informationsquelle über die Lage des Substrats könnten diese Afferenzen genutzt werden, um die räumliche Situation des Substrats nicht-visuell zu erfassen und auf Kortexebene zu projizieren. Über den Prozess des motorischen Vorstellungsvermögens, „motor imaging“ (KLATZKY et al., 1987; DECETY et al., 1989; DECETY & MICHEL, 1989), ließe sich sowohl die Zielposition bestimmen als auch die entsprechende Bewegungsbahn der Biegestelle planen. Eine weitere Möglichkeit wäre die Transformation der taktil wahrgenommenen Schwanz- und Handposition als Start- und Zielposition der zu planenden Bewegung in das körpereigene Koordinatensystem, um daraus den Vektor der Bewegung der Biegestelle zu berechnen und in einem weiteren Prozess in die Bewegungen des Schwanzes umzusetzen (LACQUANITI, 1997). Beide Modelle sind allerdings in der komplexen Substratstruktur der Baumkronen nicht uneingeschränkt realisierbar.

Die Verringerung der Auslenkung des proximalen funktionellen Segments von der Senkrechten am Ende der Kontaktphase erhöht die auf die Schwanzbasis einwirkende Gewichtskraft des Greifschwanzes, die in Richtung der Bewegungsbahn des nächsten Schwunges wirken kann. Gleichzeitig beginnt damit bereits die Vorschwingphase des proximalen funktionellen Segments, welches in Folge seiner verkürzten Länge gegenüber dem gesamten Tierkörper eine andere Pendelfrequenz hat und diese auch nutzt, wie noch ausführlicher in Kapitel 4.3.2 diskutiert wird.

Die Krümmung des Schwanzes hat eine Verkürzung seiner Pendellänge zur Folge (TURNQUIST et al., 1999). Analog zur Flexion der Arme bei Gibbons gegen Ende der Schwungphase hat dies zusammen mit der Verlagerung des Massenschwerpunktes nach oben eine geringere Verzögerung des Pendelschwungs gegen die Schwerkraft zur Folge (PREUSCHOFT & DEMES, 1984). Die erhaltene Energie kann in die folgende inverse Pendelbewegung der Vorschwingphase übertragen werden.

Verkürzte inverse Pendelbewegung in der Vorschwingphase

Kinematisch erinnert die Bewegung des proximalen Segments in der Vorschwingphase an die der Extremitäten von Tetrapoden beim Gehen. Die Extremitäten schwingen als inverses Pendel um das Fußgelenk und transportieren dabei den Massenschwerpunkt von hinten nach vorne, wobei potentielle und kinetische Energie nahezu verlustfrei ineinander umgewandelt werden (CAVAGNA et al., 1976; CAVAGNA & KANEKO, 1977; CAVAGNA et al., 1977; FULL et al., 1991; PREUSCHOFT & WITTE, 1991; PREUSCHOFT & CHRISTIAN, 1994; PREUSCHOFT et al., 1994). Allerdings findet das Vorschwingen des Greifschwanzes mit einer nur geringen Last statt.

Mit der Verlagerung des proximalen funktionellen Segments nach vorne noch während der Kontaktphase verkürzt sich die in der Vorschwingphase von der Biegestelle als Massepunkt des inversen Pendels zurückzulegende Bewegungsbahn. Infolgedessen können Planung und Koordination der Bewegungsbahn der Biegestelle vereinfacht und konsequenterweise Fehlgriffe verhindert werden.

In Anlehnung an die beim Gibbon untersuchte Mechanik des doppelten Pendels (BERTRAM et al., 1999) kann beim inversen doppelten Pendel des Greifschwanzes die kinetische Translationsenergie des distalen funktionellen Segments beim Drehen um die Biegestelle während der Kontaktphase in Rotationsenergie umgewandelt und umgekehrt während der Vorschwingphase in Translationsenergie zum Vorschnellen der Schwanzspitze transformiert werden. Dies wiederum erhöht das Rotationsmoment der Pendelbewegung des proximalen Segments gegen Ende der Vorschwingphase.

4.1.7 Laterale Auslenkungen der funktionellen Segmente

Die Vorschwingphase wird bereits in der Kontaktphase vorbereitet

Das proximale funktionelle Segment wurde gegen Ende der Kontaktphase seitlich ausgeleckt, während das distale funktionelle Segment den Kontakt mit dem Seil aufrechterhielt. Auf diese Weise entfernte sich die Biegestelle nur so weit vom Seil, dass sie beim Vorschwingen des proximalen funktionellen Segments von hinten nach vorne einer geraden Bewegungsbahn folgen konnte, statt halbkreisförmig am Seil vorbeigeführt werden zu müssen. Die lateralen Abweichungen der tatsächlichen von der direkten Bewegungsbahn waren

daher in der Vorschwingphase gering. Aus der Handkinematik ist bekannt, dass gebogene Bewegungsbahnen aus einer Aneinanderreihung mehrerer möglichst gering gekrümmter Bewegungsbahnanteile organisiert werden (ABEND et al., 1982). Mit der Begrädigung der Bewegungsbahnen beim Greifschwanz vereinfacht sich folglich die Bewegungskoordination des proximalen funktionellen Schwanzsegments, indem die Möglichkeit eines ballistischen Vorschwingens genutzt wird.

Eine größere seitliche Auslenkung des proximalen funktionellen Segments hätte nicht nur eine kraftaufwändigere Adduktion, sondern auch ein größeres Rotationsmoment als $0,044 \text{ kgm}^2$ zur Folge. Bei kleinen Primaten wie dem Tarsier wurden lateral gerichtete Auslenkungen des Schwanzes von bis zu 125° gemessen (PETERS & PREUSCHOFT, 1984). Das erzeugte Rotationsmoment wird zur Drehung des Körpers um 180° nach dem rückwärtsgerichteten Sprung genutzt, um das Substrat mit den Beinen voran zu erreichen (NIEMITZ, 1984). Bei *Ateles* ist eine ähnliche Nutzung des Rotationsmoments zur Regulierung der lateralen Oszillation des Körpers denkbar (JENKINS et al., 1978; SCHMITT et al., 1998). Die lateralen Schwankungen des Massenschwerpunkts können jedoch auch durch die Rotation des Körpers um die Vertikale von 90° bis 150° begrenzt werden, wobei die Schulterblätter parallel zum Substrat ausgerichtet werden (JENKINS et al., 1978). Auch die greifschwanzlosen *Hylobatidae* erreichen Rotationen ihres Rumpfes von 93° bis 180° , um die lateralen Abweichungen von der Longitudinalen zu begrenzen (FLEAGLE, 1974; STERN & LARSON, 1993). Daher scheint der Greifschwanz nicht essentiell für die Reduktion der seitlichen Körperschwerpunktverlagerung zu sein.

Das funktionelle distale Segment wurde weiter als das proximale funktionelle Segment ausgelenkt und konnte damit streckenweise hakenförmig über dem Substrat entlang geführt werden. Diese Auslenkungen wirken sich mit einem Rotationsmoment von $0,005 \text{ kgm}^2$ im Vergleich zum 9-fach höheren Rotationsmoment des proximalen Segments kaum auf die Bewegungsbahnen des Rumpfes aus.

4.1.8 Seitenpräferenzen

Auf die Analyse der Präferenz einer Seite beim Kontakt mit dem Substrat wurde in dieser Arbeit verzichtet, da die Datenbasis eine zu geringe Anzahl initialer Griffe lieferte. Eines der Tiere zeigte jedoch größere laterale Abweichungen des Greifschwanzes zur rechten Körperseite (MARTIN & NIEMITZ, 2002). Dieses Tier griff das Seil bevorzugt in Pronationsstellung der rechten und Supinationsstellung der linken Hand, weshalb der Körper hauptsächlich auf einer Seite des Seiles verblieb. Dies untermauert die Beschreibung der Nutzung reversibler Handgriffe bei Individuen im Freiland (CANT et al., 1996). Dem widerspricht allerdings die zeichnerische Darstellung eines hangelnden Klammeraffen von oben, der sich anders als der zu beiden Seiten um das Substrat pendelnde Gibbon senkrecht unter dem Substrat aufhält (GRAND, 1984).

Die Seitenpräferenzen, die an vier Individuen von *Ateles paniscus* gefunden wurden (DITTWALD, 2001; MATZKE, 2001), beziehen sich weniger auf die Bewegungen des Schwanzes in der Vorschwingphase, als vielmehr auf die Lateralität des Griffes in der Kontaktphase. Infolge der mechanisch günstigen Annäherung des Schwanzes an das Seil von stets der gleichen Seite zeigte die Drehrichtung der Schwanzspitze um das Seil eine individuelle Seitenpräferenz, wobei drei Tiere eine Rechts- und ein Tier eine Linkspräferenz zeigten. Diese Seitenpräferenzen mit Seitenindices von 0,33 bis 0,79 (DITTWALD, 2001; MATZKE, 2001; DITTWALD et al., 2002) waren weniger stark ausgeprägt als jene des Elefantenrüssels beim Objektkontakt mit $0,96 \pm 0,09$, rangierten jedoch in einem ähnlichen Bereich wie die des Elefantenrüssels beim Reichen mit $0,59 \pm 0,29$ und Zurückführen mit $0,66 \pm 0,3$ (Teil III dieser Arbeit; MARTIN & NIEMITZ, im Druck). Eine gewisse Flexibilität der Greifrichtung ist unter den komplexen Bedingungen der Substratausrichtung offenbar notwendig. Im Positionsverhalten wird der Schwanz bevorzugt rechts oder links um den Körper geschlungen (LASKA & TUTSCH, 2000; DITTWALD, 2001; MATZKE, 2001; DITTWALD et al., 2002). Selbst ohne den kognitiven anspruchsvolleren Greifprozess zeigen die Tiere Asymmetrien in ihren Körperhaltungen. Zum aktiven Greifen nach Futter außer Handreichweite unter Versuchsbedingungen wird der Schwanz um eine bevorzugte Körperseite gebogen (LASKA, 1998).

Die seitlichen Abweichungen des proximalen und distalen funktionellen Segments während der Vorschwingphase waren selbst bei ein und demselben Individuum nicht immer gleich gerichtet. Dies ist eher auf eine Kompensation der lateralen Pendelbewegungen des Körpers zurückzuführen als auf den Wechsel der Seilseite und dem damit verbundenen Wechsel der Drehrichtung des Schwanzes.

4.2 Bewegungsbahnen der Greifschwanzmarkierungen

Die Analyse der Bewegungsbahneigenschaften erlaubt bereits, die Bewegungen in einen Organisationszusammenhang einzuordnen.

4.2.1 Längen der Bewegungsbahnen

Die Bewegungsbahnen der Schwanzspitze in der Vorschwingphase sowie der Schwanzbasis in der Kontaktphase waren entsprechend der Umkehrung des Pendels gleich lang. Der Greifschwanz wurde jedoch, wie die Winkel zeigten, während der Kontaktphase weiter von hinten nach vorne ausgelenkt als in der Vorschwingphase. Demnach reichte der Pendelausschlag des Schwanzes nicht zur Überbrückung der gemessenen Bewegungsbahnlänge der Schwanzspitze in der Vorschwingphase aus. Folglich musste die Differenz zwischen mechanisch durch Pendelausschlag erreichbarer und tatsächlich zurückgelegter Bewegungsbahn mit

einer „Flugphase“ des gesamten Schwanzes in der Vorschwingphase kompensiert werden, in welcher er nach vorne transportiert wurde. Dieser Transport wird durch den Beginn der Pendelbewegung des Körpers um die Hand am Substrat realisiert. Die Länge der Transportbahn des Greifschwanzes betrug mit ca. 25 cm in etwa soviel wie die Bahnlänge des freien Fluges beim Gibbon in der ricochetalen Brachiation mit 20 cm (HOLLIHN & JUNGERS, 1984).

Die Kombination aus Pendel- und Transportbewegungen beim Greifschwanz ähnelt dem Mechanismus der Hinterextremitäten von Hunden im Trab (LOSCHER, 2002) sowie von Elefanten in schneller Gangart (HUTCHINSON et al., 2003). Während die Vorderbeine weit ausgreifen, bleibt der Winkel zwischen den Hinterbeinen klein, so dass die Differenz zwischen hinterer und vorderer Schrittlänge mit einer Flugphase der Hinterbeine überbrückt wird. Der Schwanz des Klammeraffen übernimmt gewissermaßen organisatorisch die Hinterbeinfunktion durch mechanisch günstige Koppelung des Rumpf- und Schwanzpendels (TURNQUIST et al., 1999; JENKINS et al., 1978). Mit der eingesetzten Transportphase kann die Auslenkung des Schwanzes verringert werden. Dies richtet die resultierende Kraft des Schwanzes auf die Bewegungsbahn der Schwanzbasis in der nächsten Kontaktphase aus, so dass Lastarm und folglich Moment des Schwanzes entfallen.

4.2.2 Symmetrische Bewegungsbahnen in der Vorschwingphase

Die Bewegungsbahnen der Greifschwanzmarkierungen wurden auf die direkte Bewegungsbahn als Strecke zwischen Start und Zielposition der betreffenden Markierung bezogen. Substratbedingte Schwankungen der Fortbewegungsbahn konnten auf diese Weise eliminiert werden.

Die verschiedenen Formen der Bewegungsbahnen der drei Markierungen in der Vorschwingphase folgten aus der unterschiedlichen Mechanik der funktionellen Segmente.

Die Schwanzbasis folgt einer Wurfbahn

Die kurze, flache und nach oben konvexe Bewegungsbahn der Schwanzbasis in der Vorschwingphase entsprach einer Wurfbahn, vergleichbar mit der Flugphase des Massenschwerpunkts von Gibbons in der ricochetalen Brachiation (BERTRAM et al., 1999; PREUSCHOFT & DEMES, 1984; DEMES & PREUSCHOFT, 1984; HOLLIHN & JUNGERS, 1984). In Anlehnung an die Bedeutung der Flugbahn zur Optimierung der Energieumwandlung beim Gibbon kann die Bewegungsbahn der Schwanzbasis von *Ateles* in der Vorschwingphase als geschmeidiger Übergang zwischen den Bewegungsbahnen zweier aufeinander folgender Kontaktphasen interpretiert werden. Die nach oben gerichtete Krümmung des Bahnverlaufs ergibt sich nicht aus einer konkreten Flugphase, da eine Hand stets das Substrat umfasste, sondern aus der zum Vorschwingen des Greifschwanzes erforderlichen lordotischen Krümmung der Wirbelsäule. Die gleichgroßen lateralen Abweichungen

resultieren aus den seitlichen Oszillation des Rumpfes. Aufgrund der kurzen Bewegungsbahn blieben die Abweichungen von jeweils ca. 1 cm sehr gering.

Das inverse Pendel des proximalen funktionellen Segments

Die größere Elongation der Schwanzmitte im Verlauf der Vorschwingphase bedingte deren größere Abweichungen von der direkten Bewegungsbahn im Vergleich zur Schwanzbasis. Vertikale und laterale Abweichungen waren gleich groß. Während die vertikalen Abweichungen mechanisch aus der inversen Pendelbewegung folgen, kann sich die laterale Abweichung aus der Kombination von rein mechanischem Vorwärtsschwingen des proximalen funktionellen Segments und der gleichzeitigen lateralen Verschiebung der Schwanzbasis ergeben. Die Möglichkeit des ballistischen Vorschwingens ergibt sich, wie bereits diskutiert, aus der lateralen Auslenkung des proximalen funktionellen Segments gegen Ende der Kontaktphase. Bei einer Länge des proximalen funktionellen Segments von etwa 44 cm entspricht die laterale Abweichung von 1,8 cm 4 % der Pendellänge. Umgerechnet auf die inversen Pendelbewegungen eines Beines betragen die lateralen Verschiebungen des Massenschwerpunktes beim Menschen ca. 2 cm und damit 1,9 % bei einer Beinlänge von 102 cm (TARDIEU et al., 1993) bzw. 1,5 cm und damit 1,6 % bei 91,5 cm Beinlänge (FISCHER, 1899). Die prozentual etwa doppelt so große laterale Abweichung des proximalen Greifschwanzsegments könnte auf dessen geringere Trägheit infolge der in Drehpunktnähe konzentrierten Masse (LEMELIN, 1995) zurückzuführen sein.

Vertikal wurde eine Verschiebung des proximalen Schwanzsegments von 2 cm gemessen, was 4,5 % der Pendellänge entspricht. Beim bipeden Gang des Menschen wurden Verschiebungen des Massenschwerpunktes von 4,1 cm gemessen, was 3,4 % der Beinlänge von 104,7 cm entspricht (WINTER, 1979) bzw. von etwa 4 cm bei 102 cm Beinlänge und damit 3,9 % der Pendellänge (TARDIEU et al., 1993). Die vertikalen Verschiebungen des Schwanzes sind damit in ihrem Ausmaß nur geringfügig größer, was auf die größere Elongation des proximalen Segments zurückzuführen ist. Beim Bein des Menschen ist das Verhältnis zwischen lateraler und vertikaler Auslenkung zu Lasten der lateralen Abweichungen verschoben, während es beim proximalen funktionellen Segment des Greifschwanzes ausgeglichen ist. Die lateralen Abweichungen des Schwanzes können offenbar beim Vorschwingen nicht weiter begrenzt werden. Sie gestatten dem Greifschwanz jedoch auch genügend hohe Flexibilität beim Greifen nach einem Substrat.

Peitschenmechanismus der Schwanzspitze

Die Schwanzspitze zeigte eine hohe konvexe Bewegungsbahn. Eine ähnlich geformte Bewegungsbahn wurde für den Massenschwerpunkt des Rumpfes beim Gibbon in der ricochetalen Brachiation gefunden. Simulationen von Schwingungen eines künstlichen doppelten Pendels bestätigten, dass die v-Form der Bewegungsbahn des distalen Teils sich mechanisch aus dessen Schwingung um den proximalen Teil ergibt (BERTRAM et al., 1999). Mechanisch

ergibt sich die Bewegungsbahn der Schwanzspitze aus dem peitschenartigen Schlagen des distalen funktionellen Segments um das funktionelle Gelenk nach vorn. Über die Dynamik der Schwanzspitze von *Ateles* können allerdings selbst im Vergleich zu den Bewegungen des Gibbons keine Aussagen getroffen werden, denn das leichtere, apikale Schwanzsegment erfordert andere Energien als das schwere Rumpfsegment des Gibbons.

Gebogene Bewegungsbahnen mit geringer Varianz

Alle Schwanzmarkierungen zeigten gebogene Bewegungsbahnen. Dies folgt rein mechanisch aus der inversen doppelten Pendelbewegung. Daher sind die geringen Varianzen der Bewegungsbahnen nicht von vornherein auf eine präzise Koordination und Planung der Bewegung zurückzuführen, wie bei ähnlich reproduzierbaren Bewegungsbahnen zielgerichteter Handbewegungen (ATKESON & HOLLERBACH, 1985; UNO et al., 1989; OSU et al., 1997; DESMURGET & PRABLANC, 1997). Vielmehr kann sich die geringe Varianz rein mechanisch aus den physikalischen Gesetzmäßigkeiten unterlegenen Pendelbewegungen ergeben (HOGAN, 1985; FLASH, 1987). Eine koordinierte Streckung und Beugung der funktionellen Segmente zur Einhaltung einer geraden Bewegungsbahn der Schwanzmarkierungen analog zur Trajektorie der Hand bei objektorientierten Armbewegungen (MORASSO, 1981; ABEND et al. 1982; HOLLERBACH & FLASH, 1982; FLASH & HOGAN, 1985; GHILARDI et al., 1995; HAGGARD et al., 1995; WOLPERT et al., 1995; DESMURGET et al., 1998) wäre mit einem viel höheren Kontrollaufwand verbunden als die ebenso zum Ziel führende Pendelbewegung. Allerdings sind die Bewegungsbahnen auf die korrekte Ausrichtung des Schwanzes angewiesen, wie in Kapitel 4.2.3 diskutiert wird.

In der Vorschwingphase variierten die Bewegungsbahnen der Schwanzbasis stärker als die der Schwanzspitze. Dies kann auf die Substratschwankungen zurückgeführt werden, die sich über die Hand als Aufhängeorgan und den Rumpf als Pendel in den Bewegungsbahnen der Schwanzbasis manifestieren, jedoch nicht auf die Schwanzspitze übertragen werden. Möglicherweise werden die Schwankungen von der dazwischen liegenden Schwanzmitte kompensiert, da diese ebenfalls große Varianzen in ihren Bewegungsbahnen zeigte.

4.2.3 Asymmetrische Bewegungsbahnen in der Kontaktphase

In der Kontaktphase zeigten die tatsächlichen Bewegungsbahnen aller drei Markierungen eine bezogen auf die Zeitachse asymmetrische Form (Abb. II-3.6). Die Schultern der Bewegungsbahnen in der zweiten Hälfte des Bewegungsablaufs spiegelten die bereits in Kapitel 4.1.6 diskutierte Modifizierung der Pendelbewegung zum doppelten Pendel wieder. Die Bewegungsbahnen der Schwanzmarkierungen von *Ateles* gleichen daher nicht jener des Massenschwerpunkts von Gibbons bei der Brachiation, die infolge des Pendelmechanismus keine Schulterbildung zeigt (PREUSCHOFT & DEMES, 1984; DEMES & PREUSCHOFT, 1984; PREUSCHOFT et al., 1996; BERTRAM et al., 1999; CHANG et al., 2000; BERTRAM & CHANG,

2001). Die Zunahme des Abstandes zwischen tatsächlicher und direkter Bewegungsbahn der Schwanzmarkierungen zu Beginn der Bewegung von *Ateles* folgt aus der zunächst reinen Pendelbewegung des Greifschwanzes um die Schwanzspitze als Drehpunkt. Die frühzeitige Abnahme des Abstandes resultiert aus der Krümmung des Schwanzes bei Bildung des doppelten Pendels. Diese hat analog der Flexion der Beine (FLEAGLE, 1974) bzw. des freien Armes beim Gibbon (HOLLIHN & JUNGERS, 1984; PREUSCHOFT & DEMES, 1984) eine Verlagerung des Massenschwerpunktes nach oben zur Folge, verringert damit beim beginnenden Aufwärtsschwingen des Pendels die Geschwindigkeitsabnahme und erlaubt den Beginn des nächsten Pendelschwungs des Körpers von einer größeren Höhe aus, was dem Tier zusätzliche potentielle Energie verschafft. Der Greifschwanz von *Ateles* trägt zur Optimierung der Pendelbewegung des Rumpfes bei.

Geringe Varianzen der Bewegungsbahnen

Die Bewegungsbahnen aller Markierungen zeigten eine geringe Varianz. Für den ersten Bereich der Bewegungsbahn ist dies auf die Mechanik des Pendels zurückzuführen. Im letzten Bereich jedoch, in welchem das proximale Segment in Vorbereitung auf die ballistische Vorschwingphase justiert wird, ist die geringe Varianz als präzise, zentral organisierte Bewegungskoordination zu interpretieren (ATKESON & HOLLERBACH, 1985). Die Schulter der Bewegungsbahn von Schwanzmitte und -basis im letzten Drittel der Kontaktphase folgt aus der Krümmung des Schwanzes. In anderen Untersuchungen ebenfalls beschrieben (TURNQUIST et al., 1997; 1999) deutet sie darauf hin, dass am Seil gezogen wird. Dies bestätigt die postulierte aktive Rolle des Schwanzes bei der Lokomotion (TURNQUIST et al., 1997).

Kurvaturen

Bei der Bewegung eines Pendels wären gleich große Krümmungen der Bewegungsbahnen aller Punkte entlang der Pendellänge zu erwarten. Mit der Entstehung eines doppelten Pendels gegen Ende der Kontaktphase im Zuge der Krümmung des Schwanzes und der damit verbundenen Verlagerung der Zielpositionen von Schwanzmitte und -basis nach oben und vorne im Vergleich zur erwarteten Pendelbewegung ist jedoch die Krümmung der Bewegungsbahn der Schwanzmitte mit einem Linearitätsindex von $0,36 \pm 0,14$ größer als jene der Schwanzbasis mit einem LI von $0,19 \pm 0,06$. Statt als reines Pendel mit nahezu verlustfreier Energieumwandlung um seinen Aufhängepunkt zu schwingen, ergeben sich Vorteile aus der Modifizierung der Mechanik zu einem doppelten Pendel. Diese betreffen, wie bereits diskutiert, die Justierung der Biegestelle, um das Ziel am Substrat rein mechanisch zu erreichen und die Verkürzung der Bewegungsbahn in der Vorschwingphase. Insbesondere wird erreicht, dass der Gesamtschwerpunkt des Tieres am Beginn der folgenden Schwingung höher zu liegen kommt und deshalb über mehr potentielle Energie verfügt als bei einer reinen Pendelbewegung.

Vertikale und laterale Abweichungen

Die Abweichungen der tatsächlichen von der direkten Bewegungsbahn der Schwanzmarkierungen waren in der Kontaktphase aufgrund der einwirkenden Schwerkraft überwiegend nach unten gerichtet. Im Vergleich zu den für den Gibbon aus den Daten von CHANG et al. (2000) rekonstruierten Abweichungen des Massenschwerpunktes von der Strecke zwischen Start- und Endposition von 63 % der Pendellänge (bei 50 cm Abweichung mit einer geschätzten Pendellänge von 80 cm) sind die der Schwanzbasis von *Ateles* mit 14 % der Pendellänge recht gering. Möglicherweise erzwangen die festgelegten weiten Griffabstände im Labor eine größere Elongation des Rumpfes beim Gibbon. Im Gegensatz dazu konnten die in dieser Arbeit untersuchten Klammeraffen ihren Griffabstand selbst wählen.

Die lateral gerichteten Abweichungen der Bewegungsbahnen aller Markierungen waren jeweils geringer als die vertikalen und unterschieden sich kaum untereinander. Vergleichsweise große Abweichungen wurden von der Schwanzspitze erreicht. Dies liegt an den Wickelbewegungen um das Substrat. Die Schwankungen des Seiles erforderten auch in der Kontaktphase Bewegungen der Schwanzspitze, um die Greiffläche der Seilposition anzupassen. Gehalten wurde das Seil nicht mit der Schwanzspitze, sondern mit dem mittleren Bereich der Greiffläche, die sich um das Seil bog und der Schwanzspitze Bewegungsfreiheit einräumte. Die Abweichungen der Schwanzbasis ergaben sich aus dem Pendeln des Rumpfes um die Hand als Aufhängepunkt. Gibbons minimieren die Oszillation des Massenschwerpunktes durch ausgleichende Rotationen des Körpers, die mit Hilfe aktiver Supination und Pronation des Handgelenks (STERN & LARSON, 1993) sowie durch Zugkräfte am Substrat generiert werden (CHANG et al., 2000). Bei *Ateles* kann die Rotation des Körpers auf ähnliche Weise durch die Drehung im Handgelenk erfolgen. Der Schwanz kann dabei impulsgebend zu Hilfe genommen werden (JENKINS et al., 1978). Hinweise darauf liefern die lateralen Abweichungen der proximalen Markierung, welche als Verbindung zwischen Schwanzspitze und -basis die Ausschläge des Pendels begrenzen können.

4.3 Dauer der Greifschwanzbewegungen

Mit der Dauer der einzelnen Bewegungsphasen konnte das Zeitmuster des Greifschwanzes beim Hangeln ermittelt und in die Gangart von Tetrapoden eingeordnet werden.

4.3.1 Asymmetrische Zeitstruktur

Die Kontaktphase der Greifschwanzbewegung nahm mehr Zeit in Anspruch als die Vorschwingphase. Der prozentuale Anteil der Kontaktphase am gesamten Zyklus betrug 75 % und gleicht damit dem „duty factor“ einer Extremität von Tetrapoden in der Gangart Schritt mit 75 % für das Zwergflusspferd (ALEXANDER, 1977; HILDEBRAND, 1985; PREUSCHOFT et

al., 1996). Für einen Kapuzineraffen wurden hingegen nur 65 % berechnet (HILDEBRAND, 1985).

Um die asymmetrische Zeitverteilung der Bewegungsphasen des Greifschwanzes auszugleichen, wäre eine Verkürzung der Kontakt- oder eine Verlängerung der Vorschwingphase erforderlich. Eine zu lange Vorschwingphase und zu kurze Kontaktphase würde der Funktion des Greifschwanzes als Sicherungsseil nicht gerecht werden.

Da die relative Kontaktphase des Schwanzes mit rund 75 % größer war als jene der Arme mit 41 % (TURNQUIST et al., 1999), unterscheidet sich das Zeitmuster für die Bewegungen von Greifschwanz und Vorderextremität. Zur Koordination der paarigen Arme mit dem unpaaren Greifschwanz müssen die unterschiedlichen Zeitmuster in den Central Pattern Generator integriert werden (GRILLNER 1975; 1985; SHIK & ORLOVSKY, 1979; DELCOMYN, 1980; SELVERSTON, 1980; SHAPIRO et al., 1981; COLLINS & STEWART, 1993; GOLUBITSKY et al., 1998; 1999). Mit der Entwicklung des Greifschwanzes und seiner Nutzung in der Brachiation erforderte dies möglicherweise die Umorganisation des CPG.

Die Dauer der Kontaktphase des Greifschwanzes ist mit $0,72 \pm 0,06$ s geringer als die vergleichbaren Schwungdauern von Gibbons mit $0,83 \pm 0,14$ s (HOLLIHN & JUNGERS, 1984) bzw. $0,87 \pm 0,03$ s (PREUSCHOFT & DEMES, 1984) bei der normalen Brachiation. Die Dauer der Pendelbewegung des Schwanzes von *Ateles* ist determiniert durch die Pendellänge, die mit $0,64 \pm 0,03$ m kürzer ist als die des Gibbons mit ca. 0,80 m.

Während der 250 ms dauernden Vorschwingphase der Schwanzmitte wären Korrekturbewegungen physiologisch realisierbar, da ein Minimum von 70 ms bis 168 ms benötigt wird, um auf propriozeptive Reize mit entsprechender Bewegungsveränderung zu reagieren (VINCE, 1948; HIGGINS & ANGEL, 1970). Inwiefern solche Korrekturbewegungen jedoch bereits im Vorfeld geplante und stereotyp erfolgende Bewegungsabläufe ersetzen, kann nur experimentell überprüft werden.

4.3.2 Die Schwingungsdauern entsprechen jenen eines mathematischen Pendels

Ob die Bewegungen des Tieres mechanischen Gesetzen folgen und damit optimiert sind, kann über den Vergleich der Schwingungsdauer des Tierkörpers mit jener eines mathematischen Pendels gleicher Länge geprüft werden. Insgesamt entsprach die Dauer, mit welcher der Körperschwerpunkt des Tieres um die Hand am Substrat schwang, jener eines mathematischen Pendels. Der Tierkörper verhält sich folglich wie ein Pendel mit nahezu reibungsfreier Schwingung und einer optimalen im Sinne von wenig Kraft erfordernden Schwingungsfrequenz. Erreicht wird dies infolge der Kombination aus Vorschwing- und Kontaktphase des Greifschwanzes. Umgreift der Greifschwanz das Substrat dicht hinter der haltenden Hand, verkürzt dies infolge der Lordose die Pendellänge des Rumpfes. Gleichzeitig wird der Körper um das Gewicht des Greifschwanzes, der sich selbst tragen

kann, erleichtert und der Schwerpunkt des Schwanzes wird zur Körperachse verlagert. Die resultierende Erhöhung des Körperschwerpunkts bewirkt die Verkürzung der Schwingungsdauer von 0,80 s in der Vorschwingphase auf 0,76 s in der Kontaktphase. Da die beobachtete Dauer sogar noch um 0,04 s kürzer ist als die zu erwartende, nutzt der Klammeraffe möglicherweise die Bewegungen seiner Arme für eine weitere Hebung des Körperschwerpunkts.

Die beobachtete Dauer der Vorschwingphase ist um die Hälfte kürzer als die zu erwartende Pendelbewegung des Greifschwanzes. Diese Herabsetzung der Dauer wird durch die funktionelle Verkürzung des Greifschwanzes auf das proximale Segment durch die Krümmung erreicht. Wird das proximale Segment in der zweiten Hälfte der Kontaktphase bereits nach vorne geschwungen, kann es bereits in die Vorschwingphase übergehen und damit in beiden Phasen seine optimale Schwingungsdauer von 0,45 s einhalten. Die Unterteilung in Kontakt- und Vorschwingphase bezieht sich dann nur noch auf die Funktion des distalen funktionellen Segments, welches den Kontakt des Greifschwanzes mit dem Substrat noch so lange wie möglich aufrechterhält. *Ateles* nutzt die Möglichkeit der Längenregulierung seines Greifschwanzes, um ihn als Pendel mit idealer Schwingungsfrequenz um seine Basis zu bewegen. Diese Annäherung an den Idealzustand zeigt, dass die Schwingungen des Schwanzes kinematischen Bedingungen folgen und deren Kontrolle daher vereinfacht werden kann.

4.4 Geschwindigkeiten der Greifschwanzmarkierungen

Mit dem Verlauf der Geschwindigkeiten können Rückschlüsse auf die Raum-Zeit-Koordination und damit auf den Charakter der Bewegung gezogen werden.

Die Mechanik des doppelten Pendels machte sich in den je Markierung unterschiedlichen Geschwindigkeiten bemerkbar. So zeigten Schwanzspitze und -mitte eine deutliche Differenzierung ihrer Geschwindigkeit zwischen Vorschwing- und Kontaktphase. Demgegenüber erstreckte sich das Geschwindigkeitsprofil der Schwanzbasis über beide Bewegungsphasen.

Das unimodale Geschwindigkeitsprofil der Schwanzbasis

Das Geschwindigkeitsprofil der Schwanzbasis erstreckte sich annähernd glockenförmig über die Vorschwing- und Kontaktphase, weshalb hier beide Bewegungsphasen gemeinsam diskutiert werden. Insbesondere die Kontinuität des Geschwindigkeitsprofils beim Übergang zwischen den beiden Bewegungsphasen zeigte, dass die Bewegungsbahn der Schwanzbasis und damit die Pendelbewegung des Rumpfes um die Hand als Drehpunkt von der Schwanzbewegung nicht störend beeinflusst wurde. Dies hätte sich als Irregularität in der Kurve niedergeschlagen. Die frühzeitig in der Kontaktphase einsetzende Geschwindigkeits-

abnahme der Schwanzbasis lieferte die Voraussetzung für eine dynamisch günstige Schwenkung des Schwanzes um die Schwanzbasis. *Ateles* sind zwar nicht im gleichen Maße wie Gibbons auf die Brachiation spezialisiert (STERN et al., 1980), sie nutzen jedoch die mechanischen Möglichkeiten der Schwanzbewegung für eine dynamisch günstige Fortbewegung des Rumpfes.

4.4.1 Unterschiedliche Geschwindigkeitsprofile in der Vorschwingphase

Asymmetrisches Geschwindigkeitsprofil der Schwanzmitte

Die Schwanzmitte, welche das funktionelle Gelenk enthält, zeigte in der Vorschwingphase ein in Bezug auf die Zeitachse asymmetrisch nach links verschobenes Geschwindigkeitsprofil und damit eine verlängerte Verzögerungsphase. Dies erinnert zunächst an zielgerichtete Greifbewegungen von Händen, bei denen die Geschwindigkeit frühzeitig verringert wird, um die Fingerhaltung der Objektgröße und -eigenschaft anzupassen sowie die Bewegungsbahn zu korrigieren (JEANNEROD, 1981; 1984; 1986; 1988). Die Interpretation der Schwanzbewegung als präzise Greifbewegung erscheint allerdings wenig plausibel. Statt dessen lässt sich das Geschwindigkeitsprofil zu großen Anteilen rein mechanisch erklären. Die Geschwindigkeit wurde erst beim Anschlagen der sensiblen Greiffläche an das Substrat zu Beginn der Kontaktphase abrupt verringert, anstatt in Vorbereitung auf einen geschmeidigen Kontakt bereits am Ende der Vorschwingphase minimiert zu werden.

Das Erreichen der maximalen Geschwindigkeit vor der Mittellage des Pendels entspricht der Dynamik eines inversen Pendels (CHANG et al., 2000). Typisch dafür wäre eine nach dem Erreichen der Mittellage folgende gravitationsbedingte Erhöhung der Geschwindigkeit während der Abwärtsbewegung des Massepunktes. Statt dessen verringerte sich die Geschwindigkeit der Schwanzmitte. Dies kann bei der Zunahme der Geschwindigkeit der Schwanzbasis infolge der Pendelbewegung des Rumpfes um die Hand am Seil auf die daran gekoppelte Erhöhung des Drehmoments zwischen Rumpf und proximalem funktionellem Segment zurückgeführt werden. Mechanisch ist die Bewegung des Greifschwanzes in der Vorschwingphase als inverse Pendelbewegung zu charakterisieren, während sie dynamisch als Folge des Wechselspiels mit den Bewegungen anderer Körperteile und in Anpassung an den Übergang von der inversen Pendelbewegung in die Pendelbewegung modifiziert ist. Wird der Bereich des Geschwindigkeitsprofils am Ende der Kontaktphase, in welcher die Schwanzmitte bereits auf das Ziel der bevorstehenden Vorschwingphase justiert wird, mit berücksichtigt, ergäbe sich ein symmetrisches Geschwindigkeitsprofil. Dieses charakterisiert die Bewegung der Schwanzmitte und damit der Biegestelle als zielgerichtet, kognitiv weniger anspruchsvoll und vergleichbar mit einer Zeigebewegung. Ziel der Bewegung ist vordergründig lediglich die Kontaktaufnahme der Greiffläche mit dem Substrat und weniger das präzise Greifen. Dieses kann sich als Folge der Kontaktaufnahme von selbst ergeben.

Symmetrisches Geschwindigkeitsprofil der Schwanzspitze

Die Schwanzspitze zeigte in der Vorschwingphase ein symmetrisches Geschwindigkeitsprofil. Vergleichbar mit den Geschwindigkeitsprofilen des Zungenschlags von Chamäleons (HERREL et al., 2000) und anderen „Reptilien“ (SCHWENK, 2000), des Fangschlags der Tentakel von Mollusken (KIER & VAN LEEUWEN, 1997; VAN LEEUWEN & KIER, 1997; VAN LEEUWEN et al., 2000) sowie der einfachen, zielorientierten Zeigebewegungen von Primatenhänden ohne hohen Präzisionsanspruch (PETERS & WENBORNE, 1936; TAYLOR & BIRMINGHAM, 1948; BEGGS & HOWART, 1972; CARLTON, 1980; MORASSO, 1981; HOLLERBACH & FLASH, 1982; LACQUANITI et al., 1982; CROSSMAN & GOODEVE, 1983; NELSON, 1983; HOGAN, 1984; SCHMIDT et al., 1984; STEIN et al., 1986) ist die stereotype Bewegung der Schwanzspitze als ballistisch zu interpretieren. Die Form des Geschwindigkeitsprofils ist zu jener der Bewegungsbahn kongruent und bestätigt den bereits im Zusammenhang mit der Bewegungsbahn diskutierten Peitschenmechanismus, mit dem das distale leichte funktionelle Segment um das funktionelle Gelenk schlägt. Eine Peitschenbewegung ist nur mit einer Geschwindigkeitsreduzierung des Drehpunktes möglich (BERTRAM & CHANG, 2000). Tatsächlich erreichte die Schwanzmitte als funktionelles Gelenk ihre Maximalgeschwindigkeit bereits früher als die Schwanzspitze.

Die Varianzen der Geschwindigkeitsprofile sind gering

Die Geschwindigkeitsprofile aller Markierungen zeigten eine geringe Varianz, wobei Schwanzspitze und -mitte ihren Geschwindigkeitsverlauf stärker variierten als die Schwanzbasis. Trägheitsbedingt unterliegt die an der Pendelbewegung des Rumpfes beteiligte Schwanzbasis geringeren Schwankungen in der Geschwindigkeit als das inverse doppelte Pendel des leichteren Schwanzes, der bei *Ateles* nur etwa 6 % des Körpergewichts ausmacht (GRAND, 1977).

4.4.2 Ähnliche Geschwindigkeitsprofile in der Kontaktphase

Die Geschwindigkeitsprofile von Schwanzspitze und -mitte verlaufen parallel

Zu Beginn der Kontaktphase verringerten sich die Geschwindigkeiten von Schwanzspitze und -mitte abrupt infolge des Auftreffens der sensiblen Greiffläche auf das Substrat. Der neuronale Aufwand zur Koordination eines präzisen Griffes ist offenbar nicht notwendig, solange die Greiffläche das Substrat treffsicher erreichen kann. Die Wahrscheinlichkeit, in Kontakt mit dem Substrat zu kommen, erhöht sich entweder durch das Entlanggleiten des distalen Schwanzbereichs als Haken über das Substrat oder mit der Streckung der Greiffläche bei gleichzeitiger Adduktion des Schwanzes. Der Anschlag des Schwanzes am Seil machte sich im Geschwindigkeitsprofil der Schwanzbasis mit einer vorübergehenden Geschwindigkeitsabnahme von lediglich 0,06 m/s kaum bemerkbar. Dieser Knick in der

Kurve kann jedoch auch durch die Aneinanderreihung der beiden Phasen zustande gekommen sein. Als ein Massepunkt des Rumpfpendels könnte die Trägheit der Schwanzbasis so groß sein, dass sich der Impuls des leichteren Schwanzendes beim Anschlagen nicht auf deren Geschwindigkeit auswirkt. Aufgrund der Flexibilität des Greifschwanzes ist anzunehmen, dass die beim Anschlagen an das Substrat freiwerdende kinetische Translationsenergie in Rotationsenergie transformiert wird. Mit dieser wickelt sich das distale funktionelle Segment um das Seil, während das proximale funktionelle Segment die Bewegungen von Schwanzspitze und -basis puffert. Der Übergang zwischen den Bewegungsphasen kann mit dieser Energieumwandlung beinahe ohne Energieverlust erfolgen. Dementsprechend ist der Augenblick des Zugreifens nicht als ausgeprägte Unregelmäßigkeit im Verlauf des Geschwindigkeitsprofils zu erkennen.

Die Varianzen der Geschwindigkeitsprofile sind gering

Die geringen Varianzen der Geschwindigkeitsprofile aller Markierungen weisen auf die mechanische Bedingtheit der Bewegungen auch in der Kontaktphase hin. Für den ersten Teil der Bewegung ist die geringe Varianz physikalisch als Folge der Pendelbewegung begründbar. Gegen Ende der Kontaktphase hingegen, in welcher die Vorbereitung auf die Vorschwingphase mit der Ausrichtung der Biegestelle zum Ziel beginnt, sind die reproduzierbaren Geschwindigkeitsverläufe Indizien für eine zentral organisierte Bewegungsplanung und -kontrolle (ATKESON & HOLLERBACH, 1985).

4.4.3 Maximalgeschwindigkeiten

In der Kontaktphase deckte die Schwanzbasis einen Geschwindigkeitsbereich von maximal $1,42 \pm 0,12$ m/s und minimal $0,44 \pm 0,12$ m/s ab. Die mittlere Fortbewegungsgeschwindigkeit der Tiere entspricht mit $0,91 \pm 0,05$ m/s in etwa jener in der Literatur für *Ateles* zwischen $1,59 \pm 0,28$ m/s (TURNQUIST et al., 1999) und 0,83 m/s (JENKINS et al., 1978) angegebenen sowie der von *Lagothrix* beim Hangeln von $1,43 \pm 0,24$ m/s (TURNQUIST et al., 1999). Gibbons als Schwinghänger ohne Greifschwanz erreichen 0,5 m/s bis 1,5 m/s in normaler (BERTRAM et al., 1999; HOLLIHN & JUNGERS, 1984) und 2 m/s bis 3 m/s in ricochetaler Brachiation (BERTRAM et al., 1999; CHANG et al., 1997). Die Spannweite der mittleren Fortbewegungsgeschwindigkeiten von 0,5 m/s bis 3 m/s ergibt sich aus den verschiedenen „Schrittlängen“, die über die Abstände der Handgriffe determiniert wurden (CHANG et al., 2000; BERTRAM & CHANG, 2001). Die in dieser Arbeit untersuchten Klammeraffen konnten ohne Einschränkung entlang des Seiles hangeln und wählten dabei offenbar die für sie in energetischer Hinsicht günstigen Geschwindigkeiten. Denn der Energieverbrauch bei der Brachiation nimmt linear mit der Geschwindigkeit zu (PARSONS & TAYLOR, 1977).

Die Schwanzspitze erreichte die höchsten Geschwindigkeiten in der Vorschwingphase. Dabei war sie langsamer als die ebenfalls vorschwingenden Hände (MARTIN & NIEMITZ, 2002). Mit 3,5 m/s ist die Schwanzspitze von *Ateles* schneller als die von Tarsiern beim Absprung mit etwa 2,5 m/s (NIEMITZ, 1984). Dies ist auf das im Verhältnis zum Schwanz des Tarsiers kürzere und daher weniger träge distale funktionelle Segment des Greifschwanzes zurückzuführen. Mit dem peitschenartigen Schlagen des distalen Segments um das funktionelle Gelenk ist eine weitere Geschwindigkeitserhöhung möglich. Das längere proximale Segment des Greifschwanzes von *Ateles* erreicht beim Vorschwingen mit 2,4 m/s eine ähnliche Geschwindigkeit wie der Schwanz des Tarsiers beim Absprung.

4.5 Beschleunigungen und Verzögerungen der Greifschwanzmarkierungen

Verlauf und Betrag der Beschleunigung können dazu beitragen, die Möglichkeit der Regulierung von Geschwindigkeiten abzuschätzen.

Beschleunigungsprofil der Schwanzbasis

Das Beschleunigungsprofil der Schwanzbasis erstreckte sich s-förmig über einen gesamten Zyklus von Vorschwing- und Kontaktphase. Die gleichmäßige Kurve deutet auf eine recht konstant gehaltene Fortbewegungsgeschwindigkeit hin. Die Regelmäßigkeit aller Profile zeigt, dass die Bewegungen offenbar dynamisch optimiert verlaufen und größtenteils physikalischen Gesetzmäßigkeiten unterliegen.

4.5.1 Bewegungsphasenübergreifende Beschleunigungsprofile

In der Vorschwingphase zeigten die Beschleunigungsprofile der Schwanzspitze und -mitte einen s-förmigen Verlauf, dessen Minimum in die Kontaktphase verlagert wurde. Diese phasenübergreifende Verringerung der Geschwindigkeit bestätigt, dass die Bewegung des Greifschwanzes nicht bereits vor, sondern erst durch den Kontakt der Greiffläche mit dem Seil abgebremst wird. Das Beschleunigungsmaximum von bis zu 27 m/s² ist verglichen mit jenem bei Tarsiern im Sprung von 60 m/s² gering (NIEMITZ, 1984). Aufgrund des Pendelmechanismus können die Bewegungen gleichmäßig ablaufen. Das Beschleunigungsmaximum lag vor, das -minimum hingegen nach der Mittellage des inversen Pendels. Dynamisch entspricht dies einer Pendelbewegung statt einer inversen Pendelbewegung. Für ein inverses Pendel wäre die maximale Verzögerung vor und die maximale Beschleunigung nach dem Erreichen der Mittellage des Pendels kennzeichnend (CHANG et al., 2000). Terrestrische Tetrapoden machen sich die inverse Pendelbewegung ihrer Extremitäten zunutze, um die kinetische Energie des abwärtsschwingenden Pendels mit dem neuen Stand-

bein aufzufangen und in potentielle Energie zu transformieren (CAVAGNA et al., 1976; CAVAGNA & KANEKO, 1977; FULL et al., 1991; PREUSCHOFT & WITTE, 1991; WITTE et al., 1991; PREUSCHOFT & CHRISTIAN, 1994). Der unpaare Greifschwanz dagegen ist darauf angewiesen, den Übergang von der Vorschwing- in die Kontaktphase so geschmeidig wie möglich zu halten. Zur Beschleunigung muss der Greifschwanz die dorsale Muskulatur kontrahieren. Verringert werden könnte dieser Kraftaufwand durch die Geschwindigkeitsabnahme der Schwanzbasis zu Beginn der Vorschwingphase, die ein günstiges Rotationsmoment liefert (vgl. Kapitel 4.4.1). Zur Verzögerung ist der Greifschwanz auf die Kontraktion der ventralen Muskulatur angewiesen. Gleichzeitig kann die Geschwindigkeitszunahme der Schwanzbasis gegen Ende der Vorschwingphase infolge der Pendelbewegung des Rumpfes und des durch die Lordose gehobenen Beckens ein Drehmoment erzeugen, welches das proximale funktionelle Segment abbremst. Mit der Nutzung der Pendeldynamik kann die Bewegung des Greifschwanzes beschleunigungsarm gestaltet werden, was den Muskeleinsatz und damit den Kraftaufwand für die Bewegung reduziert.

5 Zusammenfassung

Der komplexe anatomische Aufbau des Greifschwanzes, seine reiche Innervation gekoppelt mit einer großflächigen Repräsentation im sensomotorischen Kortex lässt eine anspruchsvolle Bewegungskoordination vermuten. Mit Hilfe der Kinematik von Schwanzbasis, -mitte und -spitze wurde daher untersucht, wie der Greifschwanz gemäß Hypothese I seine hohe Anzahl an Freiheitsgraden für eine effektive Bewegungskoordination reduzieren kann. Welche räumlichen Dimensionen er dabei ausfüllt, welchen mechanischen Prinzipien die Bewegungen folgen, welchem Präzisionsanspruch sie zum Greifen des Substrats genügen müssen und in welcher Weise sie in den CPG integriert sein könnten, wurde im Vergleich zur Lokomotion insbesondere anderer Primaten erörtert.

Eine video- und computerunterstützte 3-D-Bewegungsanalyse lieferte mit Hilfe von *Peak5 Motion Analysis System* kinematische Parameter wie Bewegungsbahnen, Winkel, Dauer, Geschwindigkeit und Beschleunigung von Schwanzspitze, -mitte und -basis von vier Tieren des Frankfurter Zoos beim Hangeln.

Die Bewegungen des Greifschwanzes können in eine Kontakt- und eine Vorschwingphase unterteilt werden. Auf jeden Handgriff folgte ein Schwanzgriff. Gegen Ende der Kontaktphase formierte sich eine Biegestelle, die als funktionelles Gelenk eines doppelten Pendels den Greifschwanz in ein kürzeres distales und längeres proximales funktionelles Segment unterteilte. Dies reduzierte die Anzahl an Freiheitsgraden. Zentral geplante Auslenkungen der Biegestelle zur Seite und nach vorne justierten das proximale funktionelle Segment auf eine mechanisch bedingte Bewegungsbahn zum nächsten Griff am Substrat und gewährleisteten eine der Segmentlänge entsprechende Pendelfrequenz. Mit der Krümmung des Schwanzes gegen Ende der Kontaktphase hob sich der Körperschwerpunkt, wodurch zusätzliche potentielle Energie für den nächsten Schwung aufgebaut und die Bewegungsdauer der eines mathematischen Pendels angepasst wurde. In der Vorschwingphase transportierte das proximale funktionelle Segment den Greifschwanz nach vorne, während das flexiblere distale funktionelle Segment peitschenartig um die Biegestelle des inversen doppelten Pendels bis zur Berührung des Substrats nach vorne schwang. Der Präzisionsanspruch beim Greifen des Substrats ist infolge der Oberflächenvergrößerung der Greiffläche bzw. durch das Gleiten über das Substrat in Form eines Hakens gering. Die lange relative Kontaktzeit von 74 % gewährleistete die Sicherungsfunktion des Greifschwanzes. Mit dem Wechselspiel der Schwerpunktverlagerungen von Greifschwanz und Körper in Kontakt- und Vorschwingphasen erreichten die Bewegungen des Tieres die Frequenz eines mathematischen Pendels und damit nahezu verlustfreie kinetische Bedingungen, welche die Bewegungskontrolle vereinfachen und folglich für eine effiziente Fortbewegung im fragilen Geäst der Baumkronen sorgen.