

Körpergestalt und Lokomotion bei großen Säugetieren

Body shape and locomotion in large (cursorial) mammals

HOLGER PREUSCHOFT, HARTMUT WITTE, ANDREAS CHRISTIAN,
STEPHAN RECKNAGEL

Ruhr-Universität Bochum, Anatomisches Institut, Abteilung Funktionelle Morphologie,
D-44780 Bochum

Abstract

The large «cursorial» mammals are characterized by a short, deep, but narrow trunk, long neck and very long extremities which contain little mass. Elongated are in particular the most distal segments, which do not include musculature. Muscles are concentrated on the (shortened) most proximal segments. The shape of the trunk can be understood as a means to provide high static stability, often in combination with rigidity. Mass distribution and the relative lengths of the distal limb segments allow the combination of great length of an inverse pendulum (in the stance phase) with low mass moments of inertia of a suspended pendulum (in the swing phase). All this can be exemplified in the walk. An increase of speed is accomplished in the more rapid gaits either by an increase of frequency («Tölt») or of «cycle length» (trot, asymmetric gaits), or both. The great extremity lengths of large mammals allows to compensate the loss of trunk flexion which is essential for small mammals.

Einleitung

Eine ganz besondere, spezifisch biologische Leistung der Tiere besteht in der aktiven Eigenbewegung, insbesondere in der Fortbewegung, deren Antrieb vom Tier selbst erzeugt wird. Lokomotion ist eine ihrer Qualität nach mechanische Leistung des Bewegungsapparates.

Innerhalb des Tierreichs ragt die lokomotorische Leistungsfähigkeit der Vertebraten hervor. Zumindest was die Masse anlangt, die mit hoher Geschwindigkeit und über lange Strecken transportiert wird, kommt ihnen kein anderer Tierstamm gleich.

Die allgemeine Körpergestalt wird durch den Bewegungsapparat bestimmt, die auffälligsten Formmerkmale bei den Wirbeltieren sind die Differenzierungen des Bewegungsapparates. Damit besteht Grund genug, sich mit den mechanischen Problemen der Lokomotion und der Art zu befassen, wie der Körper sie bewältigt. Um die Beziehungen zwischen Bewegungsverhalten (postural and locomotor behavior) und Körperform zu verstehen, müssen wir zwei Fragen stellen und beantworten:

- Welches sind die physikalischen Erfordernisse einer bestimmten Bewegung oder auch nur einer Körperhaltung?
- Durch welche morphologischen oder physiologischen Merkmale wird ein Organismus «adaptiert», im Sinne von geeignet für eine bestimmte Körperhaltung und Bewegung?

Einen ersten Anhaltspunkt für die «Adaptationen» gibt die Feststellung, daß die ausdauerndsten und schnellsten Läufer unter den großen Säugetieren eine beträchtliche Ähnlichkeit in der allgemeinen Körperform aufweisen. Für sie ist der Sammelbegriff «cursorial mammals» eingeführt (im Deutschen am besten «Lauftiere»). Zu ihnen gehören Einhufer, viele Paarhufer, die Kamele, die Hunde, aber auch der Gepard. Es sind überwiegend mittelgroße bis große Tiere.

Besonderheiten im Körperbau (Abb. 1, 5, 9, 15), die am besten im Vergleich mit nicht in dieser Weise spezialisierten Formen zum Vorschein kommen, bestehen in den langen, gestreckten, massearmen Beinen, einem kompakten Rumpf von mäßiger Länge und geringer Breite, aber ausgeprägter Tiefe, sowie meistens einem langen Hals, während der Schwanz (soweit vorhanden) weder durch Länge noch durch Masse auffällt. Als herausragendes Beispiel, dessen Lokomotionsleistungen gut untersuchbar (Preuschoft 1989) und gut bekannt sind, haben wir für mehrere Studien das Pferd ausgewählt.

Körperform

Der Rumpf eines Tetrapoden ist schon im Stehen zwangsläufig erheblichen Biegebelastungen ausgesetzt (Abb. 2). Die Größe der Biegebelastung wird in Form der «Biegemomente» über der ganzen Länge dargestellt. Sie hängt von der Massenverteilung und vom Abstand der Massenanteile zu den stützenden Extremitäten ab. Die Biegemomente führen durch Nachgeben der Gelenke zwischen den Wirbeln zu einer Verbiegung des Rumpfes, wenn nicht durch den Zug der Nacken- bzw. Bauchmuskeln oder ligamentöser Strukturen (Nackenband) an jedem einzelnen Zwischenwirbelgelenk ein statisches Momentengleichgewicht eingestellt wird. Die relative Kürze des Rumpfes zwischen den Extremitäten hat bei den großen Tieren geringe Lastarme zur Folge, weshalb die Biegemomente in Grenzen bleiben. Sein (durch Verdauungstrakt und Atemapparat gegebenes) Volumen ist so verteilt, daß seine «Tiefe» auf Kosten der Breite groß ist, was den Nacken- und Bauchmuskeln lange Kraftarme verleiht (Abb. 3). Außerdem liegt die Wirbelsäule überall zu demjenigen Rand des Rumpfes verschoben, an dem Druckkräfte auftreten (Abb. 2, 3). Außer der Wirbelsäule selbst kommen noch das Brustbein sowie der Bauchraum mit seinem wenig kompressiblen Inhalt (Pneu) als druckübertragende Elemente in Betracht. Die tragenden Querschnittsflächen der Wirbelsäule steigen oder fallen entlang der Rumpfachse entsprechend der Höhe der für kurze Zeitintervalle maximal möglichen Druckbeanspruchung (näher ausgeführt in Preuschoft 1973, 1976, 1978, 1988, 1994; Preuschoft und Fritz 1977; Preuschoft und Günther 1994; Preuschoft et al. 1994 a und b).

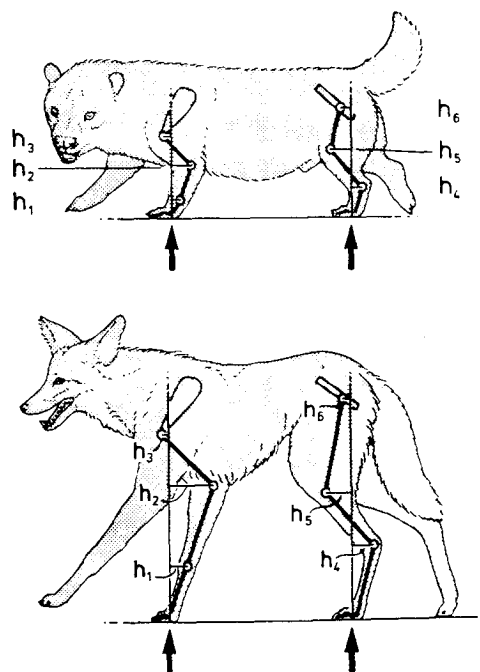


Abb. 1: «Lauftier» *Chrysocyon* im Gegensatz zu einem kurzbeinigen Vertreter der gleichen Familie (*Speothos*). Die Gelenke der Extremitäten stehen in gleichen Winkeln, die Hebelarme der Last ($h_1 - h_6$) sind von der Länge der Gliedmaße abhängig.

Die (Gewichts-)Kraft, die vom Tierkörper gegen die Unterlage ausgeübt wird, ruft am Substrat als Reaktion Druck gegen die Extremität hervor. Dazu kommen begrenzte oberflächenparallele Kraftkomponenten (vor- und rückwärts, seitwärts), die mittels «Reibung» auf den Tierkörper übertragen werden.

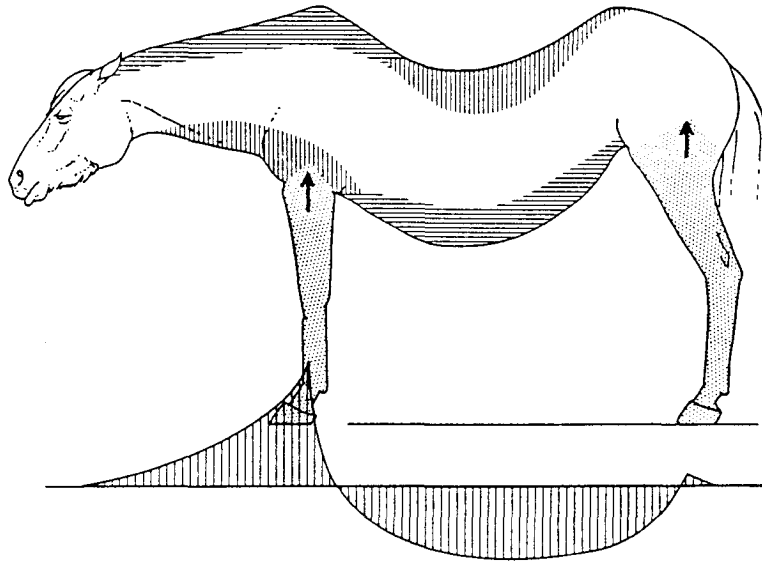


Abb. 2: Biegebeanspruchung des Tetrapodenrumpfes am Beispiel des Pferdes: oben übertriebene Darstellung der Verbiegung unter der Körperlast. Senkrechte Schraffur: Kompression, waagerechte Schraffur: Dehnung; unten Biegemomentenfläche.

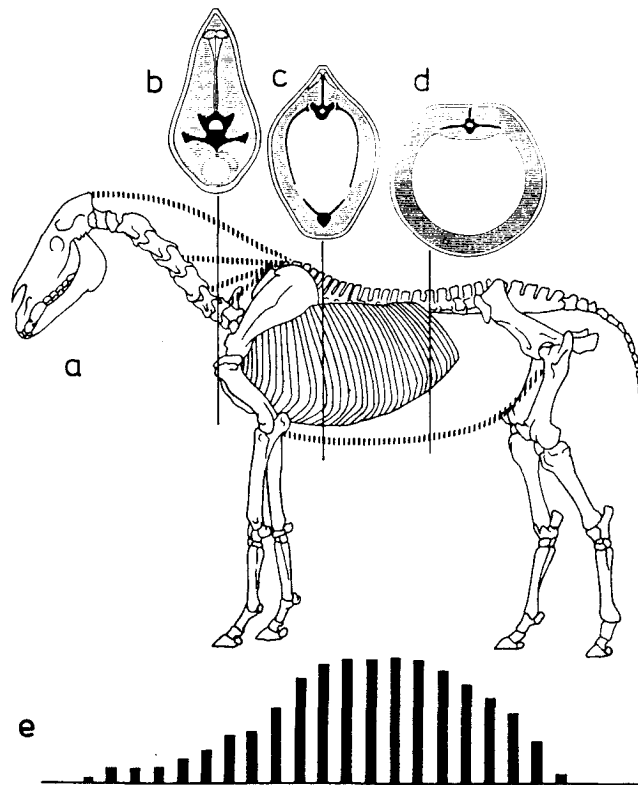


Abb. 3: Biegebeanspruchung und Materialverteilung im Pferderumpf: a) Skelett mit den wichtigsten Zugstrukturen. Die Lage der Wirbelsäule jeweils am druckbeanspruchten Rand gibt den Zugstrukturen lange Hebelarme. b, c, d) Die Querschnittsflächen sind aus dem gleichen Grund hoch und schmal. e) Die Hebelarme der Zugstrukturen (Nackenband, Halsmuskeln, Bauchmuskeln) entlang der Wirbelsäule.

Angesichts der hohen Bodenreaktionskräfte ist eine Armierung der Endabschnitte der Extremitäten durch einen Huf durchaus zweckmäßig, wenn auch nicht obligatorisch. Hieraus resultiert vor allem Einseitigkeit im Gebrauch, weil ein Huf kaum etwas anderes als Druck, kombiniert mit Reibung, zwischen Boden und Tierkörper übertragen kann (Abb. 4). Bessere Anpassungsmöglichkeiten an das Substrat entstehen durch Finger und Zehen, evtl. auch Krallen. Sie sind, etwa bei Nagern oder Carnivoren, besonders aber bei Primaten sehr gut ausgebildet und ermöglichen nicht nur die Übertragung von Druck auf das Substrat, sondern auch von Zugkräften, ja sogar von Drehmomenten (vgl. Cartmill 1974, 1985; Buck und Bär 1993; besonders Preuschoft und Günther 1994).

Kürze der Extremitäten spart wegen der Kürze der Lastarme Kraft und damit letztlich auch Energie und bietet höhere Sicherheit gegen Verletzungen (Abb. 1, auch Preuschoft 1990). Damit stellt sich die Frage, warum die Gliedmaßen dennoch bei manchen Formen, insbesondere großen Säugern und ausgestorbenen Reptilien, lang sind. Um das zu verstehen, muß man die Kinetik zu Hilfe nehmen.

Lokomotion

Die energetisch billigste und gleichzeitig sicherste Lokomotionsweise ist das Gehen im «Schritt»: Es besteht bei quadrupeder Fortbewegung in dem Wechsel von 2-Bein- und 3-Beinstützen (Abb. 5; Hildebrand, 1980, 1985). Im Schritt kommt es (wie beim Stehen) neben Biege- auch zu Torsionsbeanspruchungen des Rumpfes. Diese halten sich wegen der geringen Rumpfbreite aber in Grenzen (vgl. oben). Das gilt insbesondere für Phasen der Unterstützung auf nur einer Seite im Gehen mit lateralen Fußfolgen (Paß). Phasen nur einseitiger Unterstützung stellen auch erhöhte Anforderungen an die nervöse Koordination der Bewegungen und an die Erhaltung des äußeren Gleichgewichtes. Stabiler ist das äußere Gleichgewicht bei Unterstützung durch diagonale Beinpaare (Christian 1993, 1994; Hildebrand 1980, 1985).

Die Fortbewegung der großen Säugetiere beruht zumindest im Schritt auf dem Pendelprinzip: In der Standphase schwenkt die Masse am oberen Ende der stehenden Extremität wie ein inverses Pendel um das bodennächste Gelenk (Abb. 4, 6). Diese Bewegung wird beendet durch das Aufsetzen der kontralateralen, bis dahin noch vorschwingenden Extremität, die jetzt die Masse übernimmt. Während der (Vor-) Schwungphase schwingt die Extremität um das rumpfnächste Gelenk als hängendes Pendel (Abb. 5). Die kontinuierliche Vorwärts-Bewegung dieses Gelenkes in der Horizontalen beeinflusst die Pendelbewegung nicht wesentlich (für das bipede Gehen siehe Mochon & McMahon 1980, 1981; Witte et al. 1991). Während die Rumpfmasse an die Hinterextremität über Hüftgelenk und Becken ziem-

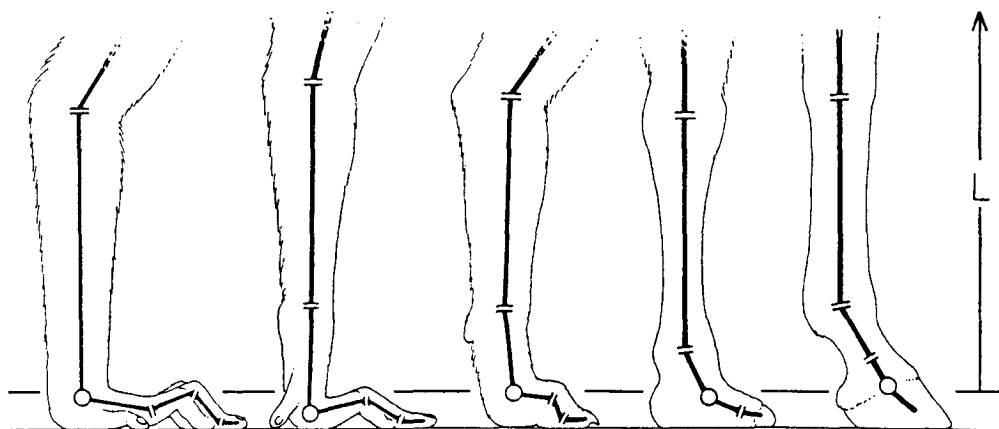


Abb. 4: Autopodien von Lemur, Pavian, Hund, Kamel, Pferd. Von Tier zu Tier wird die Länge des «inversen Pendels» L um ein Segment größer, während das bodennächste Gelenk o als Drehpunkt des Pendels nach distal rückt. Gleichzeitig wird die Muskelmasse auf den distalen Abschnitten vermindert, während das Gewicht der passiven Strukturen gewichtsabhängig relativ konstant bleibt (vgl. Tab. 1-3).

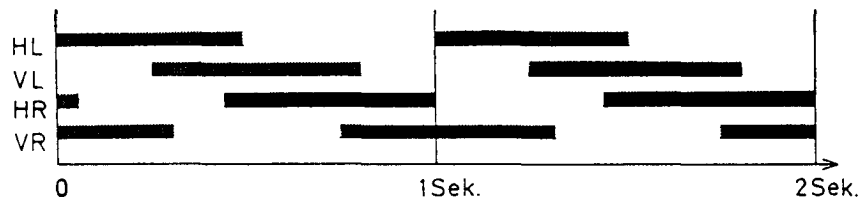
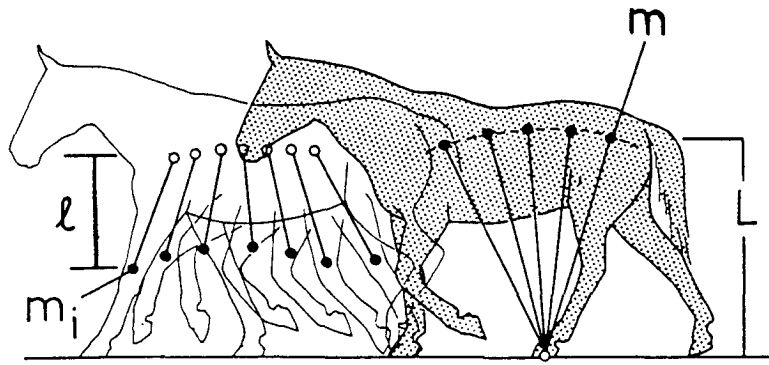


Abb. 5: Pferd im Schritt. oben: zwei Bewegungsphasen, links hinten Standphasen mit der Pendellänge L , links vorne Schwungphase mit der Länge des hängenden Pendels l o Drehpunkte, • Teil- oder Segmentmassen. Unten: die Fußfolge. 3- und 2-Bein-Stützen wechseln ab. (vgl. Abb. 11).

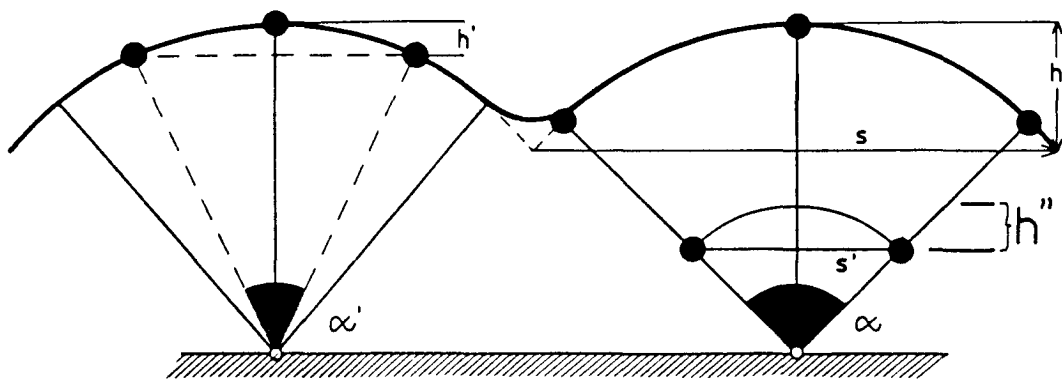


Abb. 6: Rechts: Horizontaler Weg s und Hub h eines langen und eines kurzen inversen Pendels; links verminderter Auslenkungswinkel. Die Fortbewegungsgeschwindigkeit $v = s/\text{Schwingzeit } T$. Der Hub hängt, ebenso wie der Weg s , von dem gewählten Auslenkungswinkel ab.

lich starr angekoppelt ist, bleiben die Bewegungen des Rumpfes in der Horizontalen wegen der Aufhängung der Schulter in Muskeln von der Vorderextremität (Preuschott 1973; Preuschott und Fritz 1977) weitgehend entkoppelt. Das Gehen der Menschen (Mochon & McMahon 1980, 1981; Witte et al. 1991; Witte 1992) ist ebenso wie der Schritt der Pferde (Witte et al. 1994) nach unseren Ergebnissen ganz überwiegend aus dem Wechselspiel zwischen stehendem Pendel und hängendem Pendel erklärbar (Abb. 5).

Wenn der Schritt eine biologisch, d.h. für das Überleben des Tieres relevante Fortbewegungsweise ist, bietet große Länge der Gliedmaßen eine Reihe von Vorzügen:

- Zur Bewegung und Kontrolle von langsam pendelnden Extremitäten können langsame Muskelfasern benutzt werden, die einen geringeren Energieverbrauch haben als schnelle (Christian 1994). Taylor (1978) sieht hier den Grund dafür, daß die Fortbewegung großer Tiere grundsätzlich ökonomischer ist als die von kleinen.
- Lange Extremitäten erlauben längeres Verweilen am Boden, während der Körper sich darüber hin bewegt, die Stützphasen sind also länger (vgl. Christian 1993, 1994).

- Bei gleicher Winkelgeschwindigkeit bringen lange Extremitäten längere Wege für die Masse am oberen Ende der Extremität (Abb. 6). Die Wegstrecke s ist um so größer, und damit die Fortbewegung umso schneller, je länger das «inverse Pendel» L ist.

$$s = 2 \cdot \sin \frac{\alpha}{2} \cdot L$$

(Abb. 6; vgl. Preuschoft und Demes 1984; Witte et al. 1991; Preuschoft und Witte 1991; Preuschoft et al. 1992). Anders gesagt, je länger die Beine, um so größer kann die Geschwindigkeitsdifferenz zwischen dem vorwärts bewegtem Körper und dem am Boden ruhenden Standfuß sein.

Mit zunehmender Länge des Pendels L und mit dem Ausschlagswinkel α wird der Hub h größer (Abb. 6):

$$h = L (1 - \cos \alpha/2)$$

Der Hub ist für den Weg, der zurückgelegt wird, wertlos. Außerdem erfordert das Heben des Körperschwerpunktes Kraft (und damit Energie). Diese Kraft muß zusätzlich zur Gewichtskraft von den Extremitäten gegen den Boden ausgeübt werden. Aus allen drei Gründen ist es zweckmäßig, den Hub klein zu halten. Das wird vielfach (z. B. beim Menschen, Witte et al. 1991; Witte 1992) durch eine geringe Flexion in der Mitte der Standphase bewirkt. Andererseits kann die potentielle Energie, die in der Höhendifferenz h steckt, in der 2. Hälfte der Standphase in kinetische Energie umgesetzt werden (Witte et al. 1991). Tatsächlich verzichten gehende Menschen nicht vollständig auf einen Höhenhub (Tardieu 1992), sondern nutzen ihn zur Kompensation der Dämpfungsverluste bei der Pendelschwingung. Eine (weitere) Möglichkeit, den Pendelprozeß in Gang zu halten, besteht darin, die Masse (konzentriert im KSP) in der Mitte der Standphase etwas höher zu heben, als sie durch die reine Schwenkbewegung mit dem Radius L im nächsten Schritt gehoben wird.

Wenn es gelingt, beim Aufsetzen der Gliedmaße mittels des Kraftstoßes am Beginn der Standphase (Abb. 7) ein Federglied zu spannen, so kann die dort gespeicherte Energie genutzt werden, um in der Mitte der Standphase wieder den KSP auf die frühere Höhe zu bringen (Alexander 1991; Witte 1992; Preuschoft et al. 1994; Witte et al. 1994) oder um - je nach Federfrequenz - am Ende der Standphase das Bein zu heben und vorwärts zu schwingen.

In jedem Fall ist eine kontrollierte Flexion bzw. aktive Extension des stehenden Beines erforderlich. Wie durch Preuschoft und Demes (1984; s. auch Abb. 8) gezeigt wurde, ist der Kraftaufwand in einer Gliedmaße mit langen Segmenten bei sehr stumpfen Gelenkwinkeln geringer als in kürzeren Extremitäten mit engeren Gelenkwinkeln: Die Lastarme d sind dem Cosinus des halben Gelenkwinkels proportional (nehmen bei Streckung also schnell ab); während der von der ganzen Extremität beim Strecken erzeugte Hub h dem Sinus des halben Gelenkwinkels e proportional ist. Er wächst also bei kleinen Gelenkausschlägen nur wenig. Die Kraftarme bleiben bei geringen Ausschlägen praktisch unverändert.

All das begünstigt den Erwerb großer Beinlänge. Folgerichtig sind die Extremitäten der Spezialisten lang. Ihre Länge wird durch die Streckung der großen Gelenke vollständig ausgenutzt. Durch die gestreckte Stellung der Gelenke werden gleichzeitig auch hohe Drehmomente der Bodenkräfte an den Gelenken (= lange Lastarme) vermieden.

Spezialisierte Lauftiere sind meist recht groß. Die «kurzen Pendel» kleiner Tiere erlauben keine befriedigende Grundgeschwindigkeit (s. Abb. 1, 6). Diese Tiere laufen nicht über größere Strecken im Schritt (vgl. Fischer 1993, 1994). Dennoch ist der kleinste uns bekannte spezialisierte Geher *Loris* (Nieschalk 1992; Nieschalk und Demes 1993; Demes et al. 1990). Bei ihm ist - primatentypisch (Abb. 4; Preuschoft 1992; Preuschoft und Günther 1994) - nicht das Autopodium verlängert (es wird zum Greifen benötigt), sondern Stylopodium und Autopodium.

Die Verlängerung der Gliedmaßen findet aber Grenzen in den sehr lang werdenden Lastarmen (Abb. 9; s. auch Preuschoft 1990). Besonders am proximalen Ende der jeweiligen Extremität erfordern die daraus resultierenden hohen Drehmomente gewaltige Muskel-

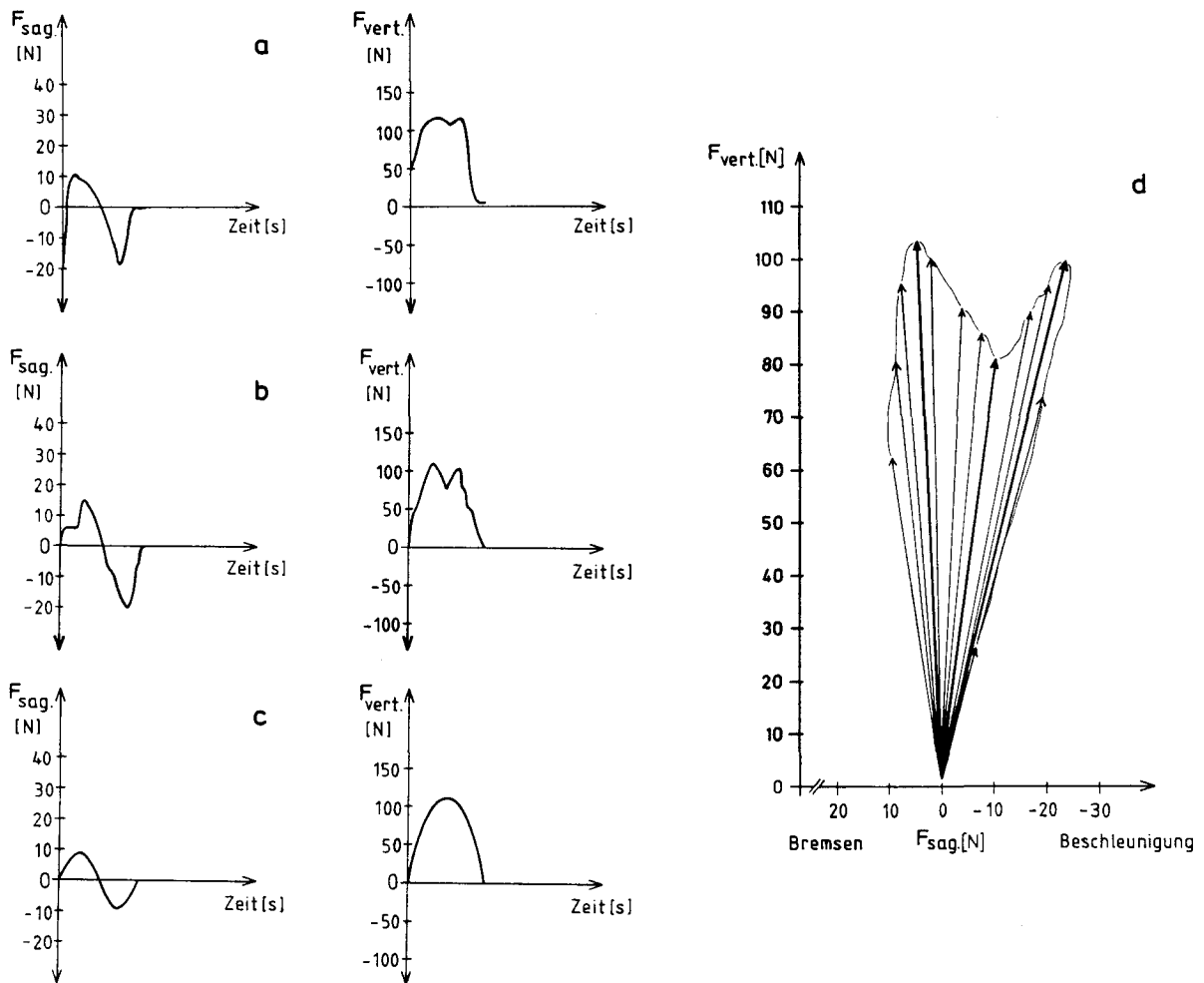


Abb. 7: a, b) Sagittale und vertikale Bodenreaktionskräfte unter den Hufen eines gehenden Schafes. Verlauf über der Zeit. c) Lagerkräfte eines Pendels in der inversen Phase (nach Witte et al. 1991). d) Die unter a-c gezeigten Komponenten setzen sich zu einer Resultierenden zusammen, die mit der Schwenkung des Standbeines ihre Richtung ändert. Laufrichtung von links nach rechts (vgl. Abb. 12).

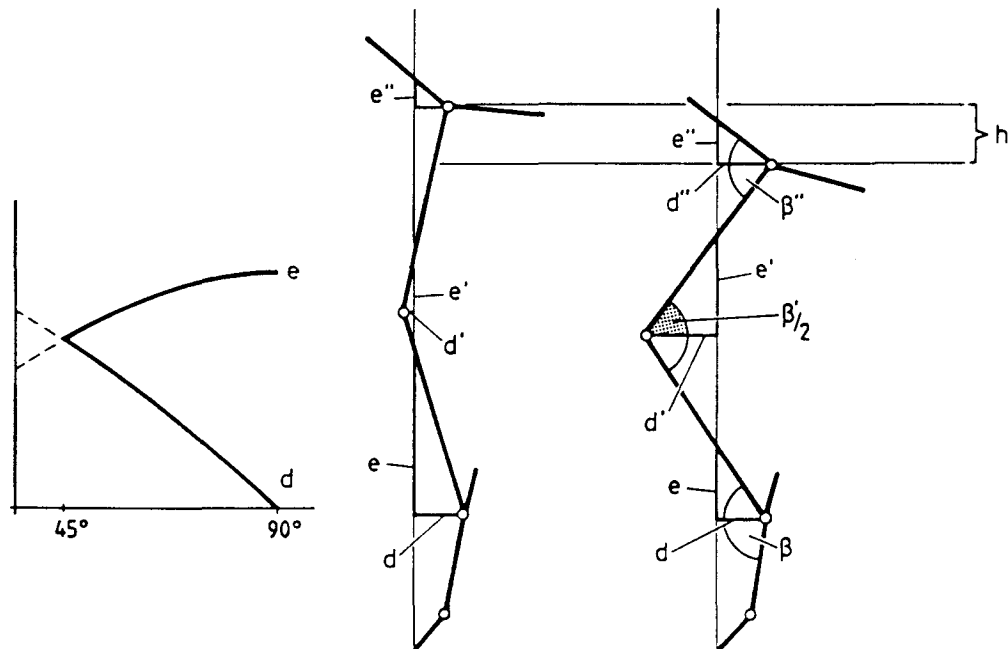


Abb. 8: rechts: Hebelarme der Bodenreaktionskraft (Last) in den weit geöffneten Gelenken einer Hinterextremität. Eine Streckung der Gelenke führt zum Hub h des Rumpfes. links: Veränderungen der Lastarme d und der Höhe e in Abhängigkeit vom Gelenkwinkel.

konzentrationen (Preuschoft und Demes 1985). Gerade diese Konzentrationen von Muskelmasse im Bereich von Schulter und Hüfte sowie Oberarm und Oberschenkel sind sehr typisch für Lauftiere.

Die Lokomotions-Geschwindigkeit v ergibt sich aus

$$v = \text{Schrittlänge} \cdot \text{Frequenz}$$

Die Frequenz der Schrittfolge hängt ab von der Dauer der Vorschwungphase. Diese wird limitiert vom Massenträgheitsmoment der vorwärts pendelnden oder aktiv vorwärts bewegten Extremität

$$J = \sum l_i^2 \cdot m_i$$

Je kürzer das hängende Pendel und je geringer seine Masse, um so höher kann die Gangfrequenz werden: Deshalb sind die freien Extremitäten arm an Masse und in der Längsentwicklung limitiert. Ein Mittel, die «Pendellänge» der vorschwingenden Extremität (l) zu verringern, besteht darin, die Gelenke bei höheren Zyklusfrequenzen aktiv zu beugen und so den Teilschwerpunkt des Beines an dessen jeweilige Drehachse anzunähern (Witte et al. 1991; 1994; contra Hildebrand 1985).

Geringe Masse wird dadurch erreicht, daß bevorzugt diejenigen Teile der Extremität verlängert werden, die nur aus den absolut notwendigen Teilen, nämlich Knochen, Sehnen und Haut bestehen, während die Muskeln auf die proximalen Teile der Extremitäten konzentriert werden (Abb. 4, 10; Tab. 1-3; Grand 1974; Witte et al. 1991). Verlängert sind besonders die distalen Segmente (Tab. 2; Preuschoft und Günther 1994). Gerade im Gewicht der distalen Gliedmaßenabschnitte unterliegen aber baumlebende Tiere wie Primaten Begrenzungen: Wegen der Greiffähigkeit der Autopodien ist eine starke und entsprechend schwere Muskulatur am Zygopodium und am Autopodium erforderlich (Tab. 1; Preuschoft 1992). Diejenigen Affen, die lange Strecken am Boden gehen (Makaken, Paviane, Grüne Meerkatzen) halten in der Standphase die Handwurzel und die Fußwurzel vom Boden abgehoben und verlängern so das inverse Pendel um die Länge des Metacarpus bzw. einen Teil des Metatarsus (Abb. 4; Tab. 2 und 3). Noch ausgeprägter ist diese Gelenkstellung z.B. bei Hunden und Katzen. Die hohen Massenträgheitsmomente der Gliedmaßen von Primaten setzen der Vorschwunggeschwindigkeit und damit der Gangfrequenz enge Grenzen (Preuschoft 1992; Preuschoft und Günther 1994). Primaten erreichen dennoch recht hohe Geschwindigkeiten im Gehen, indem sie mit extrem großen Ausschlagswinkeln gehen, d.h. sehr lange Schritte machen (Abb. 9; s.a. Reynolds 1985, oder Vilensky 1983: bis 90°), während die Ausschlagswinkel bei Lauftieren sonst um $25-45^\circ$ liegen (McMahon und Bonner 1983, auch Loitsch 1994).

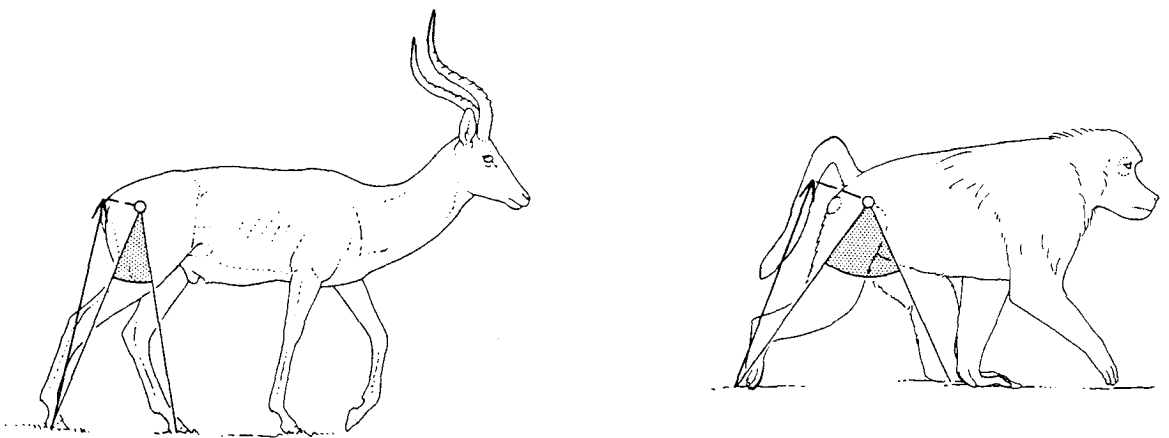


Abb. 9: Auslenkungswinkel der Gliedmaßen bei einer Impala-Antilope und bei einem gehenden Pavian. In beiden Tieren ist die gleiche Bodenreaktionskraft für das Hinterbein angenommen. Je größer die Auslenkung und je länger die Extremität, um so größer wird der Lastarm am proximalen Gelenk.

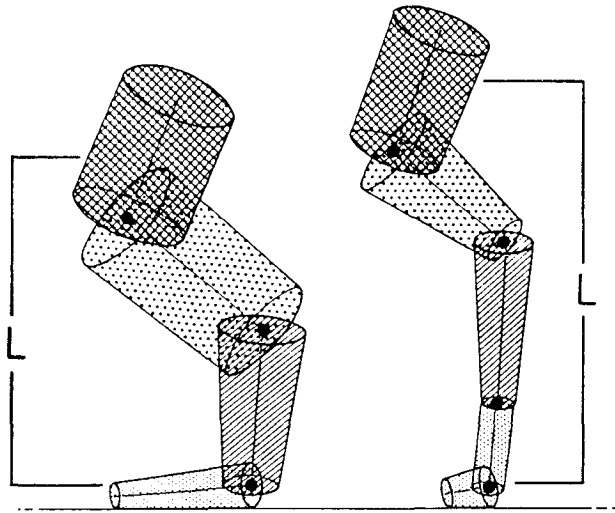


Abb. 10: Massenverteilung in den Extremitäten zweier Canioidea. Nicht nur die Masse pro Länge ist bei dem Laufhund (rechts) vermindert, sondern außerdem sind noch Segmente in die Pendellänge L einbezogen, die beim Dachhund (links) distal des Drehpunktes am Boden bleiben.

Tabelle 1: Gewichtsanteile der Gliedmaßen-Segmente in Prozent des Körpergewichtes. Pferd im Vergleich zu einem bodenlebenden Primaten (Makak); verändert nach Preuschoft und Günther (1994).

	Gewichtsanteile in % des Körpergewichtes	
	Pferd	Makak
beide freien Vordergliedmaßen zusammen	9,4	13,0
Oberarme	4,8	7,0
Unterarme	3,2	4,8
Metapodien	1,4	
Digiti	0,6	2,0
beide freien Hintergliedmaßen zusammen	17,8	21,0
Oberschenkel	12,2	13,6
Unterschenkel	4,6	5,0
Metapodien	1,6	
Digiti	0,6	2,2

Tabelle 2: Längenmaße an Gliedmaßen-Segmenten in Prozent der ventralen Rumpflänge. Pferd im Vergleich zu einem Makaken: verändert nach Preuschoft und Günther (1994). Die Hüfthöhe entspricht gemäß Abb. 5 der Länge L

	Segmentlängen in % der ventralen Rumpflänge	
	Pferd	Makak
Schulterhöhe	87	81
Oberarmlänge	25	43
Unterarmlänge	32	39
Metacarpallänge	24	9
Höhe des Carpalgelenks	39	4
Hüfthöhe	98	81
Oberschenkellänge	29	42
Unterschenkellänge	35	42
Metatarsallänge	28	16
Höhe des Sprunggelenks	46	4

Tabelle 3: Relative Segment-Gewichte in Prozent der funktionell relevanten Längen. Pferd im Vergleich zu einem Makaken. Erst mit Berücksichtigung der Körperhaltung treten die wenig charakteristischen Unterschiede in den Teilmassen- oder Längenvergleichen deutlich zutage. Affen können sowohl die Handflächen, als auch nur die Handballen aufsetzen (vgl. Abb.4).

	relative Segmentgewichte in % der funktionell relevanten Länge	
	Pferd	Makak
<u>freie Vordergliedmaße</u>		
Schulterhöhe	54	80
<u>Oberarmgewicht</u>		
Humerus	96	81
<u>Unterarmgewicht</u>		
Radius	50	62
<u>Gewicht des Autopodiums</u>		
Metacarpallänge	42	67
<u>Gewicht des Autopodiums</u>		150 *
Höhe Carpalgelenk	26	46 **
<u>Hintergliedmaße</u>		
Hüfthöhe	91	130
<u>Oberschenkelgewicht</u>		
Femurlänge	211	162
<u>Unterschenkelgewicht</u>		
Tibiallänge	66	57
<u>Gewicht des Autopodiums</u>		
Metatarsallänge	40	75
<u>Gewicht des Autopodiums</u>		
Höhe Sprunggelenk	24	300

* - auf der Handfläche, ** - auf den Handballen

Gleiche Länge der Vorder- und Hinterbeine ist vorteilhaft für das Gehen. Vorder- und Hinterbeine pendeln dann ganz von selbst in der gleichen Frequenz, und die Auslenkungswinkel sowie die Schrittlängen sind dann vorne und hinten gleich groß (Abb. 9).

Schnellere Gangarten

Für das Erhöhen der Lokomotionsgeschwindigkeit bestehen folgende Möglichkeiten:

1. Steigern der Frequenz, mit der die Bewegungseinheiten (BE) oder Zyklen aufeinander folgen; oder
2. Steigern der Strecken, die in jeder Bewegungseinheit zurückgelegt werden. Im Schritt sind das die Schrittlängen.

Beides ist nur begrenzt möglich, denn

zu 1.: Eine Steigerung der Schrittfrequenz über die Frequenz des hängenden Pendels hinaus erfordert den Einsatz von Kraft zur Überwindung der Massenträgheit an den Umkehrpunkten der Bewegung, d.h. nach dem Beginn und vor dem Ende der Schwungphase (Witte et al. 1991; Witte 1992). Dennoch findet eine Steigerung der Schrittfrequenz häufig statt. Sie

führt zu einer Verkürzung der Standphasen, wobei unterschiedliche Fußungsmuster entstehen können (z. B. Abb. 11). Hildebrand (1985 und früher) hat eine Fülle von Varianten der Fußfolgen aufgelistet, die unter Säugetieren weit verbreitet sind. Diese stehen in Zusammenhang mit dem Substrat der Lokomotion und dem Lebensraum (Heckner-Bisping 1993; Heckner-Bisping und Gräff 1992; Heckner-Bisping und Geier 1993; Heckner-Bisping und Baust 1994) Diese Varianten stellen heute für die mitteleuropäischen Pferdefachleute ein viel-diskutiertes Problem dar; bei ihnen werden diese Schrittvarianten oft als «Tölt-ähnliche Gangarten» zusammengefaßt.

zu 2.: Große Schrittlängen verlangen einen erheblichen Ausschlag der proximalen Gelenke. Große Ausschlagswinkel der Gliedmaßen bedingen aber u. U. beim Aufsetzen der Extremität zu Beginn und vor dem Abheben der Extremität am Ende der Stützphase sehr lange Lastarme an den proximalen Gelenken (vgl. oben und Abb. 9). Außerdem bedingen sie bei jedem Schritt einen großen Hub des Körperschwerpunktes, der mit Muskelkraft erzeugt werden muß (Abb. 6).

In zyklischer Bewegung ohne Reibungsverluste wäre die Beschleunigungsarbeit nur so groß, wie die Verzögerungsarbeit beim Aufsetzen der Extremitäten. Ein Wechselspiel von beschleunigenden und verzögernden Horizontalkomponenten findet man bei allen Tieren. Es wird beim Laufen (mit einer nicht allzu langsamen Geschwindigkeit) über Kraftmeßplatten sichtbar: Abb. 7, 12, 14 (vgl. Kimura et al. 1979; Demes et al 1992; Witte et al 1991; Preuschoft 1988). Die vertikale Bodenreaktionskraft hängt vom Körpergewicht (und von der Standphasendauer) ab. Damit ist die (wechselnde) Richtung der resultierenden Bodenreaktionskraft festgelegt. Auf diese scheinen die Tiere in der Regel die Auslenkungswinkel einzustellen (Abb. 12; Witte et al. 1991).

Der senkrechte Abstand der verlängerten Bodenreaktionskraft von den Gelenken ist deren Lastarm (Abb. 1, 8, 12). Abweichungen der Richtung der Bodenkraft von der Extremitätenachse führen besonders in den rumpfnahen Gelenken zu sehr hohen Drehmomenten. Dieser Effekt ist um so ausgeprägter, je länger die Extremitäten sind (Abb. 9, 12; vgl. auch oben).

Eine Möglichkeit zum Vergrößern der Schrittlänge ohne Erweiterung der Ausschlagswinkel besteht in der Einfügung einer Schwebphase zwischen den Standphasen der Extremitäten. Bei vorgegebener Rumpflänge setzen längere Schwebphasen Gleichzeitigkeit der Bewe-

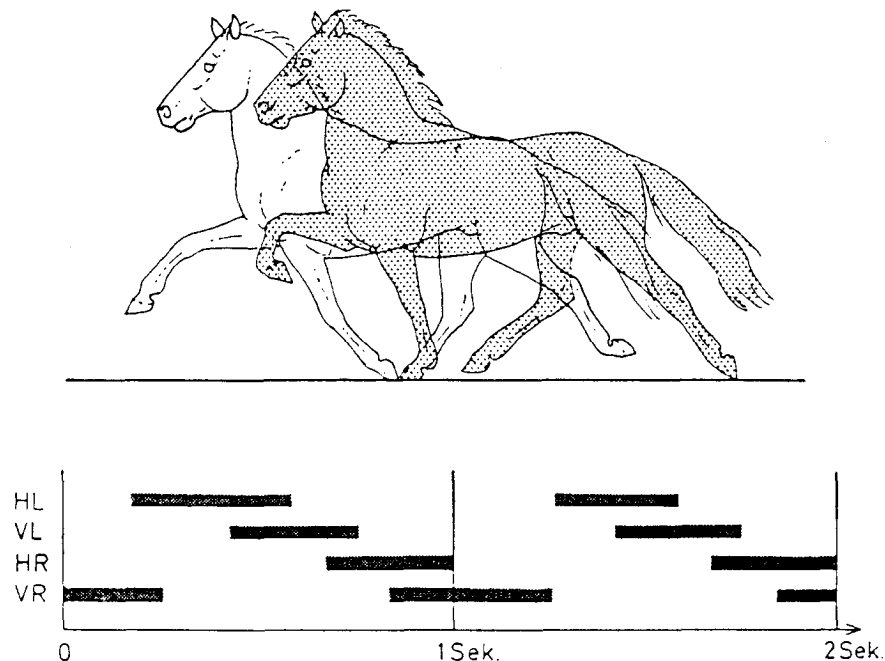


Abb. 11: Pferd im Tölt. oben 2 Bewegungsphasen. unten Fußfolge über der Zeit. Wegen des Überlappens der Schwungphasen beider Vorder- bzw. beider Hinterbeine kommt es nicht zu 3-Bein-, wohl aber zu 1-Bein-Stützen. Im Vergleich zum Schritt (Abb. 5) sind die Standphasen verkürzt.

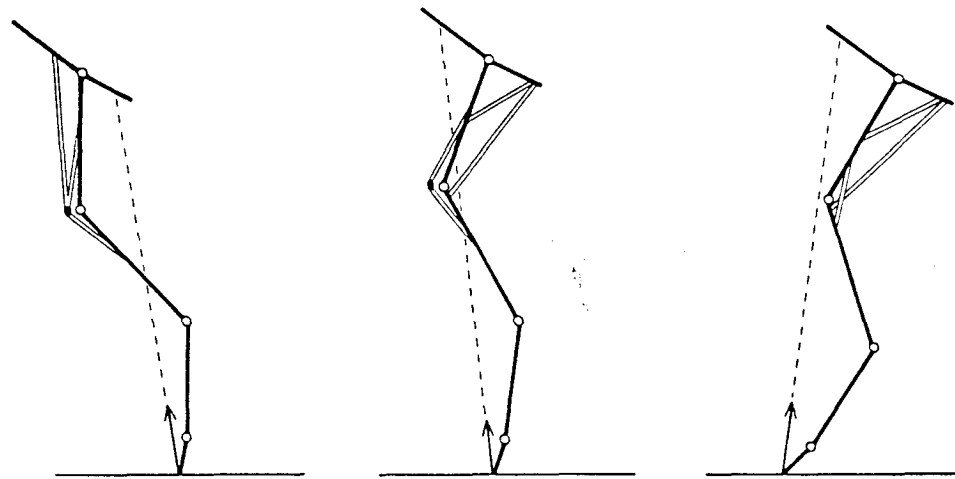


Abb. 12: Hinterbein eines im Schritt gehenden Schafes. 3 Stadien aus dem Bewegungsablauf der Standphase mit den synchron aufgezeichneten Bodenreaktionskräften.

gungen jeweils eines Hinter- und eines Vorderbeines voraus, also einen Wechsel der Fußfolge und damit der Gangart (Abb. 13). Es ist hierbei gleichgültig, ob die Füße diagonal (Trab) oder gleichseitig (Paß) bewegt werden. Die zuletzt genannte Variante reduziert Interferenzen der Hinter- mit den Vorderbeinen bei langen Gliedmaßen und kurzem Rumpf. Die in jedem Zyklus zurückgelegte Strecke ist Schrittlänge plus Schwebphasenweite mal Frequenz (Preuschhof et al. 1994 c; Witte et al. 1994). Auch in diesen Gangarten schwingen alle Extremitäten mit der gleichen Frequenz, wenn sich Hüfte und Schulter in ungefähr gleicher Höhe befinden, und die Fußsetzung synchron erfolgt.

Wegen der in hohen Geschwindigkeiten unumgänglichen langen Schwebphasen werden die Bodenkräfte allerdings sehr hoch (Abb. 14; auch Preuschhof 1988), denn über der Zeit muß das Integral der Bodenkräfte gleich dem Körpergewicht des Tieres sein (vgl. Christian 1993, 1994). Die Bodenkräfte verteilen sich im Trab und im Paß jeweils auf nur zwei Beine.

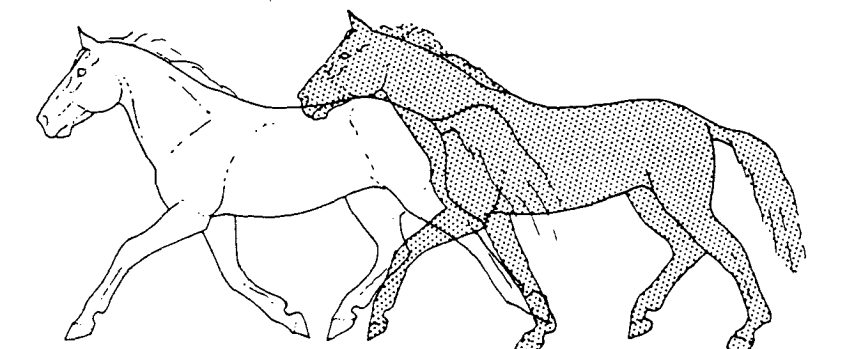


Abb. 13: Pferd im Trab. Vgl. Abb. 5 und 11. oben 2 Bewegungsphasen, unten Fußfolgen über der Zeit.

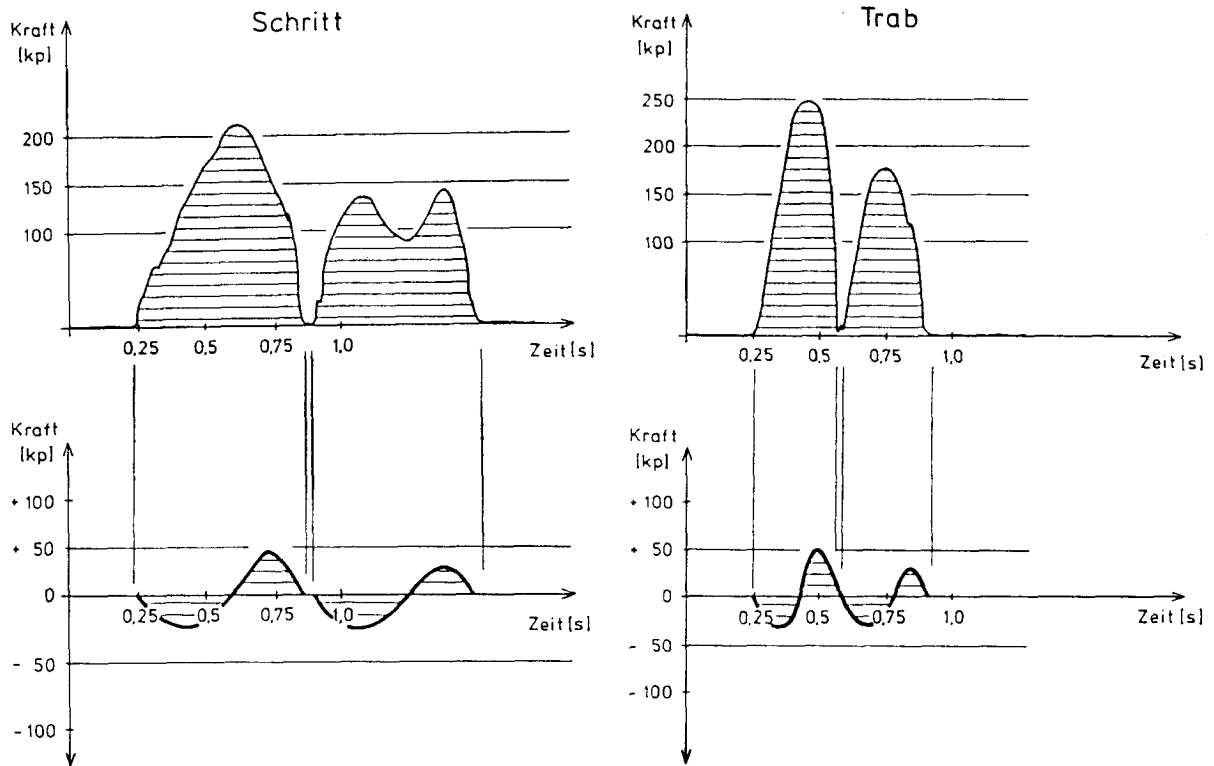


Abb. 14: Steigerung der Bodenkräfte vom Schritt (a) zum Trab (b). Gleiches Pferd in beiden Gangarten. Verlauf über der Zeit. Erste Kurve: Vorderbein, zweite Kurve: Hinterbein.

Können die Bodenkontakte aber über längere Intervalle aufrecht erhalten werden, bleiben die Bodenkräfte geringer. Das Mittel, um das zu erreichen, ist der Übergang in eine nicht symmetrische Gangart, bei der nicht die kontinuierlich aneinandergereihten Schwingungen der Vorder- und der Hinterbeine gleichzeitig, aber gegensinnig erfolgen, sondern jeweils beide Vorder- und Hinterbeine (annähernd) synchron vorgeschwungen werden. Durch zeitlich versetztes Aufußern der beiden Vorder- und der beiden Hinterbeine können über recht lange Intervalle zwei oder drei Beine am Boden gehalten und die Schwebphasen verkürzt werden (Loitsch 1993). Im Gegensatz zu der Verschieblichkeit der Schulter (Fischer 1993) ist wegen des in sich starren Beckenrings keine translatorische (Längs-) Verschiebung der Hüftgelenke gegeneinander möglich, was ein erhebliches zeitliches Auseinanderziehen der Stützphasen beider Seiten begünstigen würde. Als Alternative könnten in der Hinterextremität große Gelenkausschläge gewählt werden. Das erfordert aber höheren Energieaufwand von Seiten der Muskeln. Vielleicht aus diesem Grund tendieren viele Säuger dazu, vorne die Fußfolge des Trabes beizubehalten, aber hinten mit beiden Beinen gleichzeitig nachzuspringen. So entsteht der «Halfbound» (= Hoppeln, Abb. 15). Das geht aber nur, wenn der Abstand zwischen den (am Boden stehenden) Hinter- und den (weiter im Trab laufenden) Vorderbeinen (also praktisch die Rumpflänge) variiert werden kann. Das geschieht bei kleinen Säugern mittels der Rumpfflexion und -extension.

Eine solche Lokomotion eröffnet mehrere Vorteile gegenüber dem Trab:

- Der Antrieb erfolgt z.T. durch die Rumpfmuskulatur, und damit ist der Einsatz eines weiteren Federgliedes (Rumpf, vgl. unten) prinzipiell möglich.
- Die Wegstrecke für jeden Zyklus wird durch Flugphasen vergrößert.
- Die Standphasen sind länger, dabei aber durch Anpassung der Schrittlängen besser regulierbar als im Trab.
- Die Auslenkungswinkel der ganzen Extremitäten und die Gelenkausschläge in deren Gelenken sind geringer als im Trab bei gleicher Geschwindigkeit.
- Die Anpassung der beiden Flugphasen an Bodenunebenheiten ist eher möglich als im Trab.

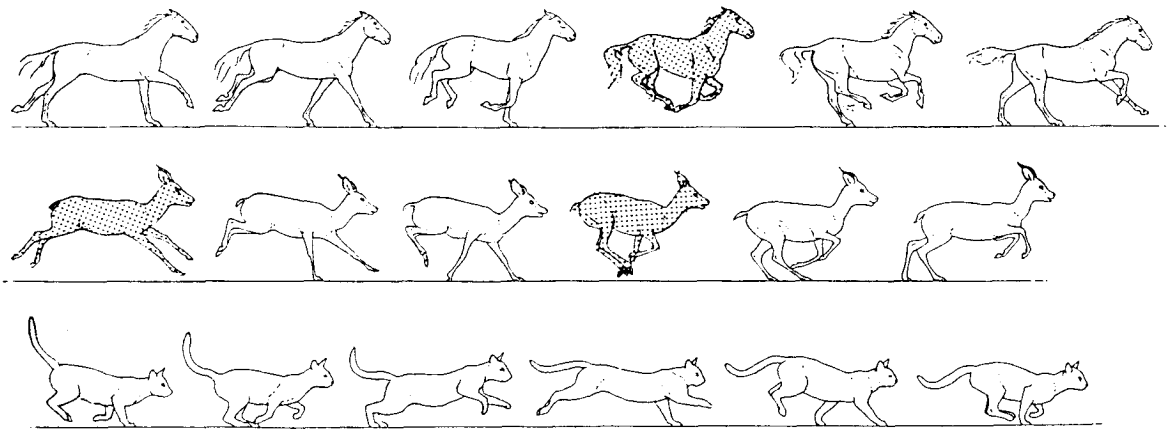


Abb. 15: unten Halfbound oder Hoppeln bei einer Katze. Mitte Galopp einer Dorcas-Gazelle mit 2 Schwebphasen (gestreckt und versammelt). Oben Galopp eines Pferdes mit nur einer Schwebphase (versammelt). Umgezeichnet nach Muybridge (1887).

- Die Bewegungsachsen der beiden Vorderbeine und der beiden Hinterbeine können sich oberhalb des Rückens befinden, womit die virtuelle Pendellänge größer wird als die Extremitätenlänge.

Wenn einmal die langen Vorder- und Hintergliedmaßen der Lauftiere vorhanden sind, und der Rumpf im Vergleich zu deren Länge kurz wird (dies möglicherweise aus statischen Gründen, vgl. oben), dann verliert die Rumpfbiegung an Bedeutung für die Vergrößerung der Zykluslänge. Sie wird durch eine gegensinnige Auslenkung der jeweils beiden Vorder- und Hinterbeine ersetzt (Abb. 15, 16) und extreme Streckung (z.B. des Rumpfes in der «gestreckten Schwebphase») wird vermieden. So entsteht der Galopp der Lauftiere. Bei etwas kleineren Formen (Gazellen, kleineren Cerviden, Katzen, Hunden, Geparden) ist das allometrische Kraft/Gewichtsverhältnis günstig genug, um zwei Schwebphasen zu erlauben (Abb. 15). Große Lauftiere können durch ihre absolut großen Beinlängen die Schwebphasen des ganzen Körpers kurz und so die Bodenkräfte niedrig halten - was aus allometrischen Gründen (Demes, 1989) für sie essentiell ist. Die Bewegungsabläufe sind seit Muybridge (1895) vielfach dokumentiert worden. Besonders zu nennen ist in diesem Zusammenhang Hildebrand (1980). Auf die Abhängigkeit des Galopps von der Körpergröße hat erstmals Slijper (1946) hingewiesen. Die Rumpfbiegung wird dann nicht mehr zum Raumgewinn eingesetzt, sondern nur zu einer Aufwärtsbeschleunigung der Hüftgelenke während der Schwungphase. Das führt bei Pferden - ohne zusätzlichen Aufwand an Muskelkraft - zu einer um etwa das 1,4 fache schnelleren Vorschwungbewegung der Hinterbeine (Abb. 16; Preuschoft et al. 1994c, Witte et al. 1994). Wegen der geringen Massenträgheitsmomente der Beine kann das Vorschwingen bei hohen Geschwindigkeiten in Zeitspannen stattfinden, die viel geringer sind als die dann ausgedehnten Schwebphasen. Die Vorschwungbewegungen sind manchmal deutlich vor dem Aufsetzen beendet und die Beine scheinen in der Luft zu verharren.

Mit der Gangart Galopp ist es dann möglich, etwa bei Pferden mehr als eine halbe Tonne auf 19 m/s, oder ca. 70 km/h zu beschleunigen und ca. 60 km/h über 2 - 3 km einzuhalten. Diese Leistungen sind in anderen Gangarten nicht zu erreichen. Als Dauergeschwindigkeit über 2 - 3 Stunden sind im Galopp immerhin 25 - 30 km/h möglich. Dieser Wert liegt allerdings nicht wesentlich über der Trabgeschwindigkeit von 17 bis 20 km/h, die über längere Strecken beibehalten werden kann (Werte aus Distanzrennen).

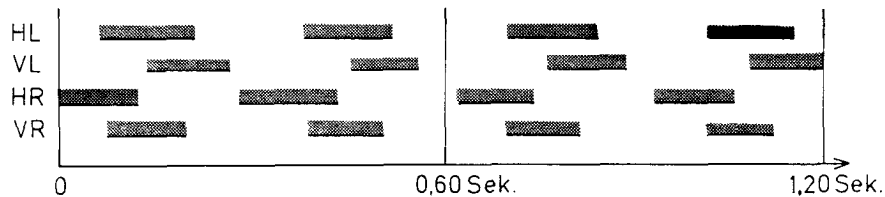
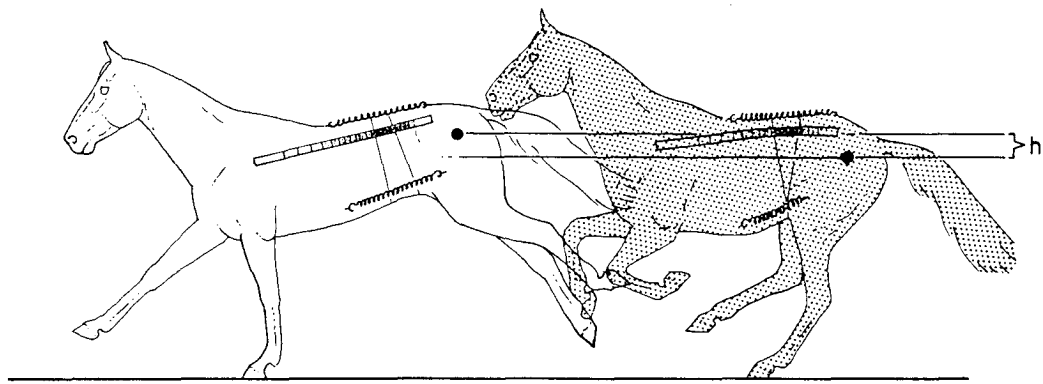


Abb. 16: oben Pferd im Galopp. 2 Bewegungsphasen. Der Pferderumpf ist eine «Biegefeder». Das Hüftgelenk wird mit etwa 2 g nach oben beschleunigt, wodurch der Vorschwung der Hinterbeine um den Faktor 1,4 schneller erfolgt. Unten: Fußfolgen über der Zeit.

Literatur

- Alexander R McN (1990) Elastic mechanisms in the locomotion of vertebrates. *Netherlands J Zool* 40: 93-105
- Buck C, Bär H (1991) Investigations on the biomechanical significance of dermatoglyphic ridges. In: Preuschoft H, Chivers DJ (eds) *Hands of Primates*, Springer-Verlag, Wien, New York, 285-306
- Cartmill M (1974) Pads and claws in arboreal locomotion. In: Jenkins FA (ed) *Primate locomotion*, Academic Press, New York, 45-83
- Christian A (1993) Zur Biomechanik der Lokomotion vierfüßiger Reptilien (besonders der Squamata). Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M. (im Druck).
- Christian A, Horn HG, Preuschoft H (1994) Bipedie bei rezenten Reptilien. *Natur und Museum* 124: 45-57
- Demes B (1989) Biomechanische Allometrie: Wie die Körpergröße Fortbewegung und Körperform von Primaten bestimmt. Courier Forschungsinstitut Senckenberg Frankfurt a.M., 141:1-83
- Demes B, Jungers WL, Nieschalk U (1990) Size- and speed-related aspects of quadrupedal walking in slender and slow lorises. In: Jouffroy FK, Stack MH, Niemitz, C. (eds) *Gravity, Posture and Locomotion in Primates, Il Sedicesimo*, Florenz 175-197
- Demes B, Günther MM (1989) Biomechanics and allometric scaling in primate locomotion and morphology. *Folia primatol* 53: 125-141
- Demes B, Larson SG, Stern JT, Jungers WL (1992) The hind limb drive of primates - theoretical reconsideration and empirical examination of a widely held concept (im Druck)
- Fischer MS (1993) Die Lokomotion von *Procapra capensis* (Mammalia: Hyacoidea). Ein Beitrag zur Evolution des Bewegungssystems der Säugetiere. Habilitationsschrift, Tübingen
- Fischer MS (1994) Zur Evolution der Vorderextremitäten der Säugetiere. *Verh Dtsch Zool Ges* 87.1: 77
- Günther MM (1985) Biomechanische Voraussetzungen beim Absprung des Senegalgalagos. *Z Morph Anthropol* 75: 287-306
- Günther M M (1987) Absprung oder Landung: Wodurch wird der Bewegungsapparat spezialisierter Springer stärker belastet? *Z Säugetierkunde, Sonderheft zur 61. Hauptversammlung*: 18-19
- Günther M M (1989) Funktionsmorphologische Untersuchungen zum Sprungverhalten an mehreren Halbaffenarten (*Galago moholi*, *Galago (Otolemur) garnetti*, *Lemur catta*). Dissertation, Berlin
- Günther MM, Preuschoft H, Ishida J, Nakano Y (1992) Can prosimian-like leaping be considered a preadaptation to bipedal walking in hominids? In: Matano S, Tuttle RH, Ishida H, Goodman M (eds), *Topics in Primatology Vol. 3*, University of Tokyo Press, 153-165
- Heckner-Bisping U (1993) TETLOK: Computergestützte Analyse der Tetrapoden-Lokomotion. *Zool Anz* 230: 257-272
- Heckner-Bisping U (1993) Locomotion: An evolutionary response to changing habitats as exemplified by

- Okapia johnstoni* and *Tracelaphus euryceros*. Abstr. Sixth International Theriological Congress, University of New South Wales, Sydney, Australia, 131-132
- Heckner-Bisping U, Geier C (1993) Bedingen vergleichbare Lebensräume bei *Equus grevyi*, *Equus quagga boehmii* und *Equus przewalskii* gleichartige Lokomotionsmuster? Z. Säugetierkunde, Sonderheft zum Bd. 58: 25-26
- Heckner-Bisping U, Gräff S (1992) Vergleichende Untersuchungen zum Lokomotionsverhalten von Onager (*Equus blemianus onager*) und Przewalskipferd (*Equus przewalski*) sowie deren Fohlen, Z Säugetierkunde, Sonderheft zum Bd. 57: 30-31
- Hildebrand M (1980) The adaptive significance of tetrapod gait selection, Am Zool 20: 255-267
- Hildebrand M (1985) Walking and running. - In: Hildebrand M, Bramble DM, Liem KF, Wake DB (eds) Functional Vertebrate Morphology, The Belknap Press, Cambridge MA, 38-57
- Hildebrand M (1988) Analysis of vertebrate structure, John Wiley & Sons, Inc. New York
- Kimura T, Okada M, Ishida H (1979) Kinesiographical characteristics of primate walking. - In: Morbeck ME, Preuschoft H, Gomberg N (eds.) Environment, Behavior and Morphology: Dynamic Interactions in Primates, G. Fischer, New York, 297-311
- Krüger W (1937) Ueber den Bewegungsablauf an dem oberen Teil der Vordergliedmaße des Pferdes im Schritt, Trab und Galopp. Tierärztliche Rdsch 43: 809-816
- Krüger W (1938) Ueber den Bewegungslauf an dem oberen Teil der Hintergliedmaße des Pferdes im Schritt, Trab und Galopp. Tierärztliche Rdsch 44: 549-557
- Krüger W (1939) Ueber den Bewegungsablauf am proximalen Teil der äußeren Vordergliedmaße des Pferdes beim Galopp. Deutsche Tierärztliche Wochenschrift 47: 70-72
- Krüger W (1939) Ueber die Arbeit der vier Gliedmaßen des Pferdes beim Galopp. Tierärztliche Rdsch 45: 250-255
- Loitsch C (1994) Kinematische Untersuchung über den Galopp von Pferden (*Equus caballus*). Dissertation, Bochum
- McMahon TA, Bonner JT (1985) Form und Leben. Konstruktion vom Reißbrett der Natur. Spektrum der Wissenschaft, Verlagsgesellschaft, Heidelberg pp 1-221
- Mochon S, McMahon TA (1980) Ballistic walking. J Biomech 13: 49-57
- Mochon S, McMahon TA (1981) Ballistic walking: An improved model. Math Biosci 52:
- Muybridge E (1887) Animals in Motion. - Neudruck 1957, Brown LS (ed) Dover Publications, New York
- Nieschalk U (1991) Fortbewegung und Funktionsmorphologie von *Loris tardigradus* und andern kleinen quadrupeden Halbaffen in Anpassung an unterschiedliche Habitats. Dissertation, Bochum
- Nieschalk U, Demes B (1992) Biomechanical determinants of reduction of the secondary ray in Lorissinae. In: Preuschoft H, Chivers DJ (eds) Hands of Primates. Springer-Verlag, Wien, New York, 225-234
- Peters A, Preuschoft H (1984) External biomechanics in *Tarsius* and its morphological and kinematic consequences. In: Niemitz C (ed) Biology of Tarsiers, G. Fischer, Stuttgart, 227-255
- Preuschoft H (1973) Functional anatomy of the upper extremity. In: Bourne GH (ed) The Chimpanzee, Vol 6, Karger-Verlag, Basel, München und New York, 34-120
- Preuschoft H (1976) Funktionelle Anpassung evolvierender Systeme. 5. Arbeitsgespräch zu Phylogenetik und Systematik, Lochmühle/ Spessart. Aufs. und Reden d Senckenberg. Naturf Ges; Evolvierende Systeme I + II, Kramer Verlag, Frankfurt, 98-117
- Preuschoft H (1978) Recent results concerning the biomechanics of man's acquisition of bipedality. In: Chivers DJ (ed) Proc 6th Congr Int Primat Soc. Academic Press London, Vol III. 435-456
- Preuschoft H (1989) The external forces and internal stresses occurring in the distal limb segments of dressage and jumping horses. Z Säugetierkunde 54: 172-190
- Preuschoft H (1990) Gravity in primates and its relation to body shape and locomotion. Human Evolution Vol. 5: 559-578
- Preuschoft H (1992) Biomechanics and Functional Morphology. Karger Gazette No. 54: 7
- Preuschoft H, Demes B (1984) Biomechanics of brachiation. In: Preuschoft H, Chivers DJ, Brockelman WY, Creel N (eds) The Lesser Apes, Edinburgh University Press, Edinburgh, 96-118
- Preuschoft H, Demes B (1985) Influence of size and proportions on the biomechanics of brachiation. In: Jungers WL (ed) Plenum Press, New York, 383-399
- Preuschoft H, Falaturi P, Lesch C, Witte H, Recknagel S (1994a) Was ist Versammlung? Pegasus Pferde-Magazin 3/94: 54-60
- Preuschoft H, Falaturi P, Lesch C, Witte H, Recknagel S (1994a) Rückenprobleme: Der Pferderumpf in der Bewegung. Freizeit im Sattel 5/94:320-324
- Preuschoft H, Fritz M (1977) Mechanische Beanspruchung im Bewegungsapparat von Springpferden. Fortschr Zool 24:7 5-98
- Preuschoft H, Fritz M, Niemitz C (1979) Biomechanics of the trunk in primates and problems of leaping in tarsius. In: Morbeck ME, Preuschoft H, Gomberg N (eds) Environment, Behavior and Morphology: Dynamic Interactions in Primates. G. Fischer, New York, 327-345
- Preuschoft H, Günther MM (1994) Biomechanics and body shape in primates compared with horses. Z Morph Anthropol (im Druck)
- Preuschoft H, Lesch C, Witte H, Loitsch C (1994c) Die biomechanischen Grundlagen der Gangarten, insbesondere des Galopps. In: Knezevic PF (ed) 2. Internat Kongress f Orthopädie bei Huf- u. Klautentieren, Wien Schattauer-Verlag, Stuttgart (im Druck)

- Preuschoft H, Witte H (1991) Biomechanical reasons for the evolution of hominid body shape. In: Senut B, Pickford M (eds) *Origins of Bipedalism in Hominids*, CNRS, Paris, 59-77
- Preuschoft H, Witte H, Demes B (1992) Biomechanical factors that influence overall body shape of large apes and humans. In: Matano S, Tuttle RH, Ishida H, Goodman M (eds) *Topics in Primatology Vol. 3, Evolutionary Biology, Reproductive Endocrinology and Virology*, University of Tokyo Press, 259-289
- Reynolds TR (1985a) Mechanics of increased support of weight by the hindlimbs in primates. *Am J Phys Anthropol* 67: 35-349
- Reynolds TR (1985b) Stresses on the limbs of quadrupedal primates. *Am J Phys Anthropol* 67: 351-362
- Slijper EJ (1946) Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. *Verh K ned Akad Wet.* 142:1-128
- Tardieu C (1992) Le centre de gravité du corps et sa trajectoire pendant la marche. *Evolution de la locomotion des hommes fossiles. Cahiers de paléanthropologie*, Éditions du CNRS, Paris, 1-94
- Taylor RC (1978) Why change gaits? Recruitment of muscles and muscle fibers as a function of speed and gait. *Am Zool* 18: 153-161
- Vilensky JA (1983) Gait characteristics of two macaques, with emphasis on relationships with speed. *Am J Phys Anthropol* 61: 255-265
- Witte H (1992) Über mechanische Einflüsse auf die Gestalt des menschlichen Körpers. Dissertation, Bochum
- Witte H, Lesch C, Preuschoft H, Loitsch C. (1994) Die Nutzung von Pendel- und Federmechanismen ist die Ursache für die Gangarten der Pferde. *Pferdeheilkunde* (im Druck)
- Witte H, Preuschoft H, Recknagel S (1991) Human Body proportions explained on the basis of biomechanical principles. *Z Morph Anthropol* 78: 407-423