

**BIOMECHANISCHE ANALYSE DER EBENEN LOKOMOTION
VON ANCYLOMETES BOGOTENSIS (KEYSERLING, 1877)
(CHELICERATA, ARACHNIDA, LYCOSOIDEA)**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt dem Rat der Biologisch-Pharmazeutischen Fakultät
der Friedrich-Schiller-Universität Jena

von

Dipl. biol. Tom Weihmann

geboren am 05.03.1975 in Wurzen

INHALTSVERZEICHNIS

ABBILDUNGSVERZEICHNIS.....	III
TABELLENVERZEICHNIS	V
ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS.....	VI
1 EINLEITUNG.....	1
1.1 STAND DER FORSCHUNG	1
1.2 PROBLEMSTELLUNG UND ZIELE	4
1.3 AUSWAHL DER VERSUCHSTIERE	5
2 MATERIAL UND METHODEN	8
2.1 VERSUCHSTIERE.....	8
2.2 BEWEGUNGSANALYSE	9
2.2.1 <i>Gleichförmige Lokomotion</i>	10
2.2.2 <i>Beschleunigte Bewegungen (Start/Sprung)</i>	11
2.3 AUSWERTUNG DER KINEMATIK	12
2.3.1 <i>Gleichförmige Lokomotion</i>	12
2.3.2 <i>Beschleunigte Bewegungen (Start/Sprung) in der horizontalen Ebene</i>	17
2.4 KRAFTMESSUNG.....	17
2.5 KRAFTANGRIFFSPUNKT UND VIRTUELLE BEINFEDER	18
3 ERGEBNISSE.....	21
3.1 KINEMATIK	21
3.1.1 <i>Relativkoordinaten der Tarsen zum COM</i>	21
3.1.2 <i>Gleichförmige Lokomotion</i>	25
3.1.3 <i>Start / Sprung, Beschleunigung aus dem Stand</i>	41
3.2 BODENREAKTIONSKRÄFTE.....	42
3.2.1 <i>Gleichförmige Lokomotion</i>	42
3.2.2 <i>Start / Sprung, Bodenreaktionskräfte bei der beschleunigten Bewegung</i>	47
3.2.3 <i>Vergleich beschleunigte Bewegung mit schnellem Lauf</i>	53
3.3 KRAFTANGRIFFSPUNKT UND VIRTUELLE BEINFEDER	56
4 DISKUSSION.....	60
4.1 KONTINUIERLICHE LOKOMOTION	60
4.1.1 <i>Anatomische Zwänge und sich daraus ergebende physiologische Einschränkungen</i>	62
4.1.2 <i>BRK-Vektorrichtungen</i>	64
4.1.3 <i>Verschiebung des COP</i>	66
4.1.4 <i>Lokomotion im unteren Geschwindigkeitsbereich</i>	68
4.1.5 <i>Anheben des Körperschwerpunktes</i>	72

4.1.6	<i>Mittlerer Geschwindigkeitsbereich</i>	75
4.1.7	<i>Schnelle Lokomotion</i>	79
4.1.8	<i>Horizontale Auslenkungen des COM</i>	85
4.2	BESCHLEUNIGTE BEWEGUNG	86
4.3	VON DER LOKOMOTION ABWEICHENDE FUNKTIONEN DER SPINNENBEINE	95
5	ZUSAMMENFASSUNG	96
	LITERATURVERZEICHNIS	100
	ANHANG	106
	DANK	117
	EIDESSTATTLICHE ERKLÄRUNG	118
	LEBENS LAUF	119

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abb. 1: <i>Adultes weibliches Tier der Art Ancylozetes bogotensis. Es handelt sich um eines der bei den Versuchen verwendeten Individuen.</i>	7
Abb. 2: <i>Verteilung der bei den Versuchen aufgetretenen Geschwindigkeiten.</i>	19
Abb. 3: <i>Bodenkontaktbereiche der verschiedenen Beine bei den untersuchten Lokomotionsformen.</i>	22
Abb. 4: <i>Sehr schneller Lauf über die Kontaktfläche der Kraftmessplatte. Der vergrößerte Ausschnitt zeigt die aufgrund des hohen Innendruckes aufgerichteten Beinstacheln. Erkennbar sind auch die beiden, zur Bestimmung der Körperlängsachse und des Körperschwerpunktes genutzten Markierungen auf dem Prosoma.</i>	25
Abb. 5: <i>Kontaktfrequenzen aller Beinpaare gegen die Laufgeschwindigkeit. Dargestellt sind Messwerte und lineare Regressionen.</i>	26
Abb. 6: <i>Schwungfrequenzen aller Beinpaare sowie bilineare Approximationen gegen die Laufgeschwindigkeit aufgetragen.</i>	28
Abb. 7: <i>Schrittfrequenzen aller vier Beinpaare gegen die Laufgeschwindigkeit aufgetragen.</i>	29
Abb. 8: <i>Schrittweiten aller Beinpaare gegen die Laufgeschwindigkeit, sowie deren bilineare Approximation.</i>	30
Abb. 9: <i>Bewegung des COM bei Kontakt- und Schwungphase in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit.</i>	31
Abb.10: <i>Duty-Faktoren aller Laufbeinpaare gegen die Geschwindigkeit sowie deren aus den Regressionen von f_C und f_S berechnete Approximation.</i>	32
Abb.11: <i>Höhe des Körperschwerpunktes gegen die Laufgeschwindigkeit.</i>	33
Abb.12: <i>Frequenzen und Auslenkungen des COM in der Horizontal- und in der Sagittalebene.</i>	35
Abb.13: <i>Beispieltrajektorien des COM a) vertikale Auslenkung, Vertikalgeschwindigkeit und Winkel des Geschwindigkeitsvektors gegen das Substrat bei einer mittleren Laufgeschwindigkeit von 0,37 m/s; b) horizontale Auslenkung und horizontale Geschwindigkeit bei einer mittleren Laufgeschwindigkeit von 0,82 m/s.</i>	37
Abb.14: <i>Winkel zwischen Geschwindigkeitsvektor des COM und dem Substrat in der Sagittalebene im Schnittpunkt der COM-Trajektorie mit der mittleren Höhe des COM, sowie lineare Regressionen des TD-Winkels und des TO-Winkels in Anhängigkeit von der Geschwindigkeit.</i>	38
Abb.15: <i>Entwicklung der kontralateralen Phasenbeziehungen des zweiten Beinpaares in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit.</i>	39
Abb.16: <i>Versuchstier kurz vor dem Absprung.</i>	41
Abb.17: <i>Auf das Körpergewicht normierte mittlere Bodenreaktionskräfte aller Laufbeinpaare bei Geschwindigkeiten unterhalb 0,3 m/s.</i>	43
Abb.18: <i>Auf das Körpergewicht normierte mittlere Bodenreaktionskräfte aller Beinpaare bei der schnellen Lokomotion ($v > 0,3$ m/s).</i>	44
Abb.19: <i>Auf das Körpergewicht normierte mittlere Bodenreaktionskräfte aller Beinpaare beim Start.</i>	48
Abb.20: <i>Auf das Körpergewicht normierte mittlere Bodenreaktionskräfte der Laufbeinpaare beim Sprung.</i>	50

<i>Abb.21: Sagittale Projektion der Kraftvektoren über den während der Standphase zurückgelegten Weg der Tarsen relativ zum COM.....</i>	<i>54</i>
<i>Abb.22: Horizontale Projektion der Kraftvektoren über den während der Standphase zurückgelegten Weg der Tarsen relativ zum COM.....</i>	<i>55</i>
<i>Abb.23: Δl, l_0, anterioposteriore Koordinate des Aufsetzpunktes der virtuellen Feder, absolute und relative Federsteifigkeit und Angriffswinkel der virtuellen Gesamtfeder.....</i>	<i>57</i>
<i>Abb.24: Schematische Skizze eines Spinnenbeines mit seinen 7 Segmenten.....</i>	<i>62</i>
<i>Abb.25: Die Skizze verdeutlicht das Verhalten der virtuellen Gesamtfeder bei Kontaktphasen zweier alternierender Beinsets und der dabei erzeugten Vertikalkräfte, bei einem Gesamt-Duty-Faktor knapp über 0,5.....</i>	<i>68</i>
<i>Abb.26: Schematische Skizze von COM-Trajektorie, vertikaler Kraftkomponente und BRK-Vektor eines lokomotorischen Systems, dessen zwei nach vorn und nach hinten gerichteten Beine gleichzeitig auf- und abfußen, in der Kontaktphase.....</i>	<i>71</i>
<i>Abb.27: Relaxiertes Femur-Patella-Gelenk des linken zweiten Beines von anterior. Durch den Zug der flektorischen Muskulatur verändert sich die Lage des Sklerites, so dass das Volumen des membranösen Balges abnimmt.....</i>	<i>93</i>

TABELLENVERZEICHNIS

Tab 1: Beinlängen bei <i>A. bogotensis</i>	8
Tab. 2: Mittlere morphometrische Daten der bei den Versuchen eingesetzten Tiere.	8
Tab. 3: Auf- und Abfuß-Koordinaten bei den 4 untersuchten Lokomotionsarten in mm, mit dem COM als Koordinatenursprung.....	24
Tab. 4: Anstiege der linearen Regressionen von f_C aller vier Beinpaare, sowie deren Vertrauensintervalle.....	26
Tab. 5: Invertierte Schwungphasen-Dauer der Laufbeinpaare bei Geschwindigkeiten oberhalb 0,33 m/s. Wert der bilinearen Regression oberhalb des Übergangsbereichs und Vertrauensbereich.	27
Tab. 6: Schrittweiten der einzelnen Beinpaare bei Geschwindigkeiten unterhalb von 0,3 m/s und im Bereich der Maximalgeschwindigkeit.....	30
Tab. 7: Schnittpunkte der bilinearen Regressionen bei den Schrittweiten der Beinpaare.	32
Tab. 8: Parameter der linearen Regressionen der Form $f_y = a \cdot v + b$, von Frequenz und Amplitude des COM in der Horizontalebene bei Geschwindigkeiten ober- und unterhalb von 0,3 m/s.	34
Tab. 9: Mittlere kontralaterale Phasenbeziehungen $\bar{\theta}$ der 4 Beinpaare, sowie Kopplung \bar{R} und zirkuläre Standardabweichung bei niedrigen, mittleren und hohen Laufgeschwindigkeiten	40
Tab.10: Mittlere ipsilaterale Phasenbeziehungen $\bar{\theta}$, sowie Kopplung \bar{R} und zirkuläre Standardabweichung bei niedrigen, mittleren und hohen Laufgeschwindigkeiten	40
Tab.11: Vergleich der mittleren Phasenbeziehung $\bar{\theta}$ bei Beinpaar 2 und Beinpaar 3 der beiden bei $v > 0,3$ m/s auftretenden Phasen-Modi.	40
Tab.12: Vergleich der Parameter Maximalgeschwindigkeit (v_{max}), Maximalbeschleunigung (a_{max}), Dauer bis zur maximalen Beschleunigung, prozentuale Dauer bis zur maximalen Beschleunigung, während der Beschleunigungsphase zurückgelegter Weg und Beschleunigungsdauer von Start (ST) und Sprung (SP).	42
Tab.13: Absolute Maximalwerte aller drei BRK-Komponenten sowie Lage der Kraftmaxima in der Kontaktphase und spezifische Kraftstöße der drei Kraftkomponenten bei $v < 0,3$ m/s.	46
Tab.14: Absolute Maximalwerte aller drei BRK-Komponenten sowie Lage der Kraftmaxima in der Kontaktphase und spezifische Kraftstöße der drei Kraftkomponenten bei $v > 0,3$ m/s.	46
Tab.15: Absolute Maximalwerte der drei BRK-Komponenten, sowie Lage der Kraftmaxima in der Beschleunigungsphase und spezifische Kraftstöße der drei Kraftkomponenten beim Start.	52
Tab.16: Absolute Maximalwerte der drei BRK-Komponenten, sowie Lage der Kraftmaxima in der Beschleunigungsphase und spezifische Kraftstöße der drei Kraftkomponenten beim Sprung.....	52
Tab.17: Verhältnis zwischen den Maxima der horizontalen Gesamtkraft und der vertikalen Gesamtkraft bei verschiedenen Geschwindigkeiten.....	59
Tab.18: Längenverhältnisse der funktionellen Hauptsegmente Patella-Tibia, Femur und Metatarsus-Tarsus der vierten Beinpaare von <i>S. pubescens</i> , <i>G. spatula</i> , <i>C. salei</i> und <i>A. bogotensis</i>	91
Tab.19: Verhältnisse zwischen der Länge der vierten Beinpaare und der Gelenkachsenlängen der semihydraulischen Gelenke bzw. zwischen den Gelenkachsenlängen bei <i>S. pubescens</i> , <i>G. spatula</i> , <i>C. salei</i> und <i>A. bogotensis</i>	91

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

Δl	Verkürzung der virtuellen Beinfeder in der Kontaktphase	f_z	Vertikale Schwingungsfrequenz des COM
$\bar{\theta}$	mittlere Phasenbeziehung	g	Gravitationskonstante (9,81 m/s)
ν	zirkuläre Standardabweichung	H_{COM}	Höhe des COM
φ	Winkel zwischen Geschwindigkeitsvektor und Substrat	LL	langsamer Lauf ($v < 0,3$ m/s)
		LS	schneller Lauf ($v > 0,3$ m/s)
a_{max}	maximale Beschleunigung	Q25 / Q75	Quartile
A_Y	mediolaterale Auslenkung	\bar{R}	mittlere Kopplung
A_Z	vertikale Auslenkung	s_C	Kontaktweite
BP	Beinpaar	s_S	Schwungweite
BRK	Bodenreaktionskraft	SP	Sprung
COM	Körperschwerpunkt	ST	Start
COP	Kraftangriffspunkt	t_C / f_C	Kontaktdauer/-frequenz
d	Strecke, um die der COP in der Kontaktphase wandert	t_S / f_S	Schwungdauer/-frequenz
		T / f_T	Schrittdauer/-frequenz
Du	Duty-Faktor	TD / TO	Auf-/ Abfußen
F_g	Gewichtskraft	TDW / TOW	Winkel zwischen COM-Trajektorie und Substrat
F_X	anterioposteriore Kraftkomponente		Laufgeschwindigkeit
F_Y	mediolaterale Kraftkomponente	v	Maximalgeschwindigkeit
F_Z	vertikale Gesamtkraftkomponente	v_{max}	Übergangsgeschwindigkeit
$F_{Xi}/F_{Yi}/F_{Zi}$	Kraftkomponenten der Einzelbeine	v_{trans}	zirkuläre Varianz
		V	Horizontalschwindigkeit
f_Y	Laterale Schwingungsfrequenz des COM	V_X	Mediolaterale Geschwindigkeit
		V_Y	Vertikalgeschwindigkeit
		V_Z	

1 EINLEITUNG

1.1 Stand der Forschung

Traditionell wurden Modellvorstellungen zur auf der Nutzung von Beinen basierenden terrestrischen Lokomotion am Beispiel von Säugetieren und dort wiederum besonders am Menschen ausgerichtet. Die meisten reduzierten mechanischen Modelle betrachten daher einbeinige Systeme bzw. Systeme bei denen zu einem bestimmten Zeitpunkt immer nur ein Bein den Boden berührt. Bei allen Vorteilen reduktionistischer Ansätze kristallisierte sich in den letzten Jahren die Relevanz der Interaktionen der einzelnen Beine vielbeiniger Organismen während der Kontaktphase immer stärker heraus (Ruina et al. 2005; Geyer et al. 2006). Bei Arthropoden kommen anatomische und funktionelle Eigenarten hinzu, die es bei Gangarten, die als zum zweibeinigen Gehen und Rennen äquivalent betrachtet werden können, noch ermöglichen, das lokomotorische System auch in Modellen weitgehend korrekt zu beschreiben (Blickhan & Full 1993; Schmitt et al. 2002; Schmitt & Holmes 2003; Seipel et al. 2004), das aber bei koordinativen Abweichungen nicht mehr uneingeschränkt erlauben.

Arthropoden, die an die terrestrische Lokomotion angepasst sind, unterscheiden sich, abgesehen von physiologischen Unterschieden, von Wirbeltieren vor allem durch ihr Exoskelett und dadurch, dass sie meist mehr als 2 Laufbeinpaare benutzen, sowie durch ihre meist geringe Größe und die abgespreizte Beinhaltung. Aufgrund der vergleichsweise hohen Beinzahl und wegen der abgespreizten Beine ist die statische Stabilität von Arthropoden meist sehr hoch. Reptilien und Amphibien besitzen zwar ebenfalls stark abgespreizte Beine (Chen et al. 2006), aber eben nur vier. Deshalb muss die statische Stabilität bei der Lokomotion geringer sein.

Exoskelett, Physiologie und Größe bedingen einander zumindest teilweise. Zu diesem Abhängigkeitsgefüge existieren mehrere Theorien. Hervorgehoben wird die eingeschränkte, weitgehend auf Diffusion basierende Sauerstoffversorgung der Gewebe durch Tracheen und ähnliche Strukturen (Krolikowski & Harrison 1996; Schmitz & Perry 2001). Bei der zum Wachstum notwendigen Häutung kann es aufgrund der anschließenden Weichhäutigkeit der Tiere zu Deformationen des Exoskelettes kommen (Taylor & Kier 2003). Beide Probleme nehmen mit wachsender Körpergröße zu. Zusätzlich zur abweichenden Anatomie und Physiologie erschweren aber auch daraus resultierende Skalierungseffekte Vergleiche zwischen Arthropoden und Vertebraten (Alexander 1977;

Prange 1977; Wells & Ellington 1994; Biewener 2005). Denn auch wenn sich grundlegende Eigenschaften der Lokomotion in ganz verschiedenen Tiergruppen wieder finden lassen (Full & Koditschek 1999), dürfen die Unterschiede nicht ignoriert werden.

Spinnen unterscheiden sich wiederum in einigen wichtigen anatomischen und physiologischen Eigenschaften von anderen Arthropoden. Die bogenförmige Anordnung der Beinsegmente kommt zwar ähnlich auch bei Crustaceen und anderen Gruppen vor (Manton 1977), allerdings sind dort die einzelnen Segmente und damit auch die Beine als Ganzes viel weniger gestreckt (Zentner et al. 2000). Die im Vergleich zur Länge sehr geringen Beindurchmesser können Spinnen bei weitgehender Vermeidung lokomotorischer Einschränkungen nur erreichen, weil dieser nahezu vollständig von flektorischer Muskulatur ausgefüllt ist. Das ist wiederum nur möglich, weil die Beinstreckung hydraulisch erfolgt (Parry & Brown 1959; Stewart & Martin 1974; Anderson & Prestwich 1975). Der dazu nötige Druck wird im Prosoma, also von Muskulatur außerhalb der Beine, generiert. Dieser Mechanismus hat zur Folge, dass das Exoskelett bei Spinnen anders genutzt wird als bei anderen Arthropoden. Ihre Laufbeine sind zwar, wie bei vielen Tieren, funktionell im Prinzip dreisegmentig (Fischer & Blickhan 2006), die einzelnen Skelettsegmente sind jedoch im Gegensatz zu Vertebratenbeinen mehr oder weniger röhrenförmig und umschließen die übrigen Gewebe. Das erlaubt das weitgehend ungestörte Fließen hydraulischer Flüssigkeiten durch die zwischen den Muskeln freibleibenden Lakunen zu den hydraulisch gestreckten Gelenken. Gleichzeitig sind die Beine sehr druckresistent. Dabei haben die verschiedenen Beugemuskeln genügend Raum, so dass sie in den beiden großen Scharniergelenken zwischen Femur und Patella bzw. zwischen Tibia und Metatarsus (Abb. 24) so angeordnet werden können, dass für jede Gelenkwinkelstellung der zur Erzeugung maximaler Drehmomente optimale Hebel gewährleistet wird (Clarke 1986; Sens 1996).

Zum schnellen Laufen befähigte Insekten nutzen bei der schnellen Lokomotion koordinativ hauptsächlich den alternierenden Tripod (Hughes 1952; Evans 1977; Full & Tu 1991; Ting et al. 1994; Zollikofer 1994). Schaben und manche Ameisen nutzen bei der sehr schnellen Lokomotion die vorderen Beinpaare (BP) nur noch eingeschränkt, folgen aber dennoch dem alternierenden Schema (Full & Tu 1991; Zollikofer 1994). Deshalb wird häufig angenommen, dass Arthropoden ihre Lokomotion viel weniger an die jeweiligen Gegebenheiten anpassen als Säugetiere. Die schnellsten Lokomotionsformen der Säugetiere werden

häufig auf die Fähigkeit zurückgeführt, elastische Energie in Rückenligamenten zu speichern (Alexander 1988; Minetti et al. 1999), was aus anatomischen Gründen bei den allermeisten Arthropoden nicht möglich ist. Dennoch gibt es Arthropoden, die wichtige Parameter ihrer Lokomotion wie Phasenbeziehung zwischen den Beinen, Duty-Faktor usw. an auftretende Geschwindigkeitsänderungen anpassen. Die Beincoordination lässt sich gerade bei langsameren Arthropoden häufig auf die metachrone Welle zurückführen (Wendler 1964; Cruse et al. 2007). Diese wird meist mit neuronalen und kybernetischen Gegebenheiten begründet, wobei mechanisch-dynamische Effekte aufgrund der Langsamkeit dieser Tiere nicht beachtet werden.

Bei Spinnen wird häufig auf die hohe Variabilität der Beincoordination und auch der Lokomotion im Allgemeinen hingewiesen (Wilson 1967; Fröhlich 1978; Ferdinand 1981). Echte Spinnen sind eine der artenreichsten Ordnungen im Tierreich. Obwohl die meisten von ihnen Lauerjäger sind, ist die Einnischung der einzelnen Arten sehr ausgeprägt. Selbst innerhalb der rein ökologisch determinierten Gruppe der Laufspinnen treten große Unterschiede auf (Ehlers 1939). Schon 1939 legte Ehlers dazu eine beeindruckende Arbeit vor, die mit einfachen Mitteln die Kinematik unterschiedlicher Bewegungsformen verschiedenster Laufspinnenarten vergleicht. Anders als in Ehlers' Arbeit wird auf die Spezifik der Bewegungsformen der jeweils untersuchten Spezies, häufig nicht eingegangen. So sind die bisher biomechanisch untersuchten Arten häufig Bewegungsspezialisten, die entweder an eine grabende bzw. höhlenbewohnende, netzbewohnende oder weitgehend sessile (z. B. Krabbenspinnen) Lebensweise angepasst sind. Andererseits wurden Arten aufgrund ihrer leichten Verfügbarkeit oder aufgrund ihrer starken Etablierung als Untersuchungsobjekt anderer Zweige der Biologie untersucht. Bei diesen war nicht immer sichergestellt, dass die von den Tieren experimentell geforderte Lokomotion, d. h. meist geradlinige Lokomotion über längere Strecken auf ebenem Substrat, für diese ökologisch so bedeutsam ist, dass sie ihre biomechanischen Fähigkeiten dahingehend optimieren mussten. Auftretende Variabilitäten bei der Beincoordinationen wurden häufig als Fehlleistungen eingeschätzt und damit begründet, dass sich die Tiere solche Fehler aufgrund ihrer gegenüber Insekten erhöhten Beinzahl leisten können. Wilson (1967), der versuchte die Beincoordination von Vogelspinnen mit Prinzipien der metachronen Welle zu erklären, geht teilweise von Annahmen aus, die von den wirklichen Verhältnissen stark abweichen. Da er seine Modellvorstellungen anhand der Lokomotion

von Stabheuschrecken entwickelte (Wilson 1966; Delcomyn 1981), waren Ähnlichkeiten im Ergebnis unvermeidlich.

Eines der wichtigsten Paradigmen der arachnologischen Lokomotionsforschung ist seit den richtungsweisenden Artikeln von Parry & Brown (1959a, b), dass der hydraulische Streckmechanismus der großen Beingelenke (Abb. 24) von entscheidender Bedeutung für die Krafterzeugung zumindest der hinteren beiden Beinpaare ist. Daran wurde auch nach eigentlich widersprechenden bzw. zumindest diese Annahme einschränkenden Ergebnissen (Brüssel 1987; Sens 1996) nicht gezweifelt.

1.2 Problemstellung und Ziele

Primäres Ziel der vorliegenden Arbeit ist, den Wert der hydraulischen Beinstreckung bei der gleichförmigen und beschleunigten Lokomotion von Spinnen zu ermitteln. Dabei waren sowohl die durch diesen Mechanismus verursachten Einschränkungen als auch aus dem Mechanismus resultierende lokomotorische Besonderheiten im Mittelpunkt des Interesses. Besonderer Wert wurde auf die Berücksichtigung geschwindigkeitsabhängiger Effekte gelegt.

Zur Klärung der Problematik musste eine Reihe von direkt damit verbundenen Komplexen bearbeitet werden. Diese lassen sich in kinematische und kinetische Fragestellungen unterteilen.

Durch die Messung der Bodenreaktionskräfte sollten die Anteile der einzelnen Beinpaare zur Gesamtkraft ermittelt werden. Dabei war auch von Interesse, ob die einzelnen Beinpaare, ähnlich wie bei Insekten (Full et al. 1991; Dickinson et al. 2000), spezifische Aufgaben erfüllen.

Um zu klären, in welchem Umfang es zu Anpassungen des lokomotorischen Systems an unterschiedliche Lokomotionsgeschwindigkeiten kommt, sollte überprüft werden, ob Spinnen unterschiedliche Gangarten und Schrittmuster nutzen. In diesem Zusammenhang war zu klären, ob Spinnen trotz ihrer abweichenden Anatomie wie schnell laufende Insekten (Full & Tu 1991; Blickhan & Full 1993; Zollikofer 1994) über fast den gesamten Geschwindigkeitsbereich das alternierende System nutzen, in diesem Fall alternierende

Tetrapods¹, oder ob sich hinter der oft erwähnten „ungenauen“ Beincoordination, systematische Anpassungen verbergen.

In den letzten Jahrzehnten wurde für viele Tiergruppen (McMahon & Cheng 1990; Farley et al. 1993; Seyfarth et al. 2002; Biewener 2006) nachgewiesen, dass elastische Mechanismen bei der schnellen Lokomotion von entscheidender Bedeutung bei der Erhöhung der Laufökonomie und zur Gewährleistung dynamischer Stabilität sind. Bei Spinnen konnten bisher keine elastischen Mechanismen in den Beinen nachgewiesen werden (Sensenig & Shultz 2003). Aufgrund der meist kurzen Strecken welche die Tiere mit hoher Geschwindigkeit zurücklegen, scheint eine Steigerung der energetischen Ökonomie für Spinnen kaum von Bedeutung zu sein. Angesichts der aufgrund des hohen Innendruckes eingeschränkten Hämolymphezirkulation (Prestwich 1988) und der daraus resultierenden Insuffizienzen bei der Sauerstoffversorgung, bei ohnehin außerordentlich geringen Mitochondriendichten in der Beinmuskulatur (Maier et al. 1987), sind die Tiere bei der schnellen Lokomotion jedoch erheblich metabolisch eingeschränkt. Das lässt eine Optimierung der Laufökonomie als zwingend erforderlich erscheinen. Ein Ziel dieser Arbeit war, zu ermitteln, inwieweit Spinnen Mechanismen, die zur Verminderung der für die Lokomotion notwendigen metabolischen Energie beitragen können, nutzen.

Zentner (2003) hat im numerischen Modell die Sprungkinematik juveniler *C. salei* auf adulte Vogelspinnen übertragen. Eines ihrer Ergebnisse war, dass es bei Spinnen die schwerer als 3 g sind, zu Problemen bei der Nutzung des hydraulischen Mechanismus kommt. Da Fluchtsprünge aber auch für größere Spinnen von überlebenswichtiger Bedeutung sind, sollte hier geklärt werden, auf welche Art und Weise die Tiere Fluchtsprünge und Starts durchführen, ob es sich dabei um unterschiedliche Mechanismen handelt und welche Rolle dabei der hydraulische Streckmechanismus der hinteren Beinpaare spielt.

1.3 Auswahl der Versuchstiere

Aufgrund der zur Verfügung stehenden Messtechnik war es notwendig Versuchstiere auszuwählen, deren Gewicht hoch genug und deren Schritt- und damit auch Kontakt-

¹ Als Plural eines Beinsets wird hier „Tetrapods“ benutzt, da der Begriff „Tetrapoden“ bereits taxonomisch belegt ist.

frequenz (Abschnitt 2.2.1) vergleichsweise niedrig ist. Für kleinere Lycosiden, die aus ökologischer Sicht ebenfalls geeignet gewesen wären, liegt das Gewicht bei einigen mg, die Bodenreaktionskräfte wären nicht detektierbar gewesen. Diese Tiere erreichen aber auch Schrittfrequenzen von 40 bis 50 Hz (Ehlers 1939; Ward & Humphreys 1981), was auf deutlich höhere Kontaktfrequenzen schließen lässt und das zeitliche Auflösungsvermögen der vorhandenen Kraftmessplatte überstieg und auch die benötigte zeitliche Auflösung der Hochgeschwindigkeitskamera und damit die Datenmenge erhöht hätte.

Am Anfang der Arbeiten wurden umfangreiche Voruntersuchungen mit *Cupiennius salei* durchgeführt. Diese Art erfüllt die Ansprüche an Größe und Geschwindigkeitsbereich ebenso wie *Ancylometes bogotensis*. Dabei wurde auch eine Vielzahl der hier angewendeten Methoden entwickelt. *C. salei* lebt primär auf größeren Stauden und klettert hauptsächlich an deren Stämmen und auf großen Blättern umher. Die meisten Lebensprozesse dieser Art, vom Beutefang bis zur Fortpflanzung vollziehen sich auf diesen Pflanzen (Barth 1986, 2002). Sollten sie sich dennoch einmal auf dem Boden bewegen müssen, wirken senkrechte dunkle Strukturen als Attraktor (Schmid 1998) und sie versuchen diese zu erreichen, um an ihnen empor zu klettern. Offensichtlich fühlen sie sich auf ebenem Untergrund nicht sicher. Ihr lokomotorisches System ist gut an die kletternde Lebensweise angepasst. Dafür spricht auch ihre Fähigkeit mühelos an senkrechten Glasscheiben zu haften (Niedegger & Gorb 2006). Ein weiteres Indiz für diese Anpassung ist die kopfüber hängende, bevorzugte Ruheposition.

Diese Anpassungen haben aber auch zur Folge, dass die Laufbeinatomie von eher am Boden lebenden Arten abweicht. Bei *C. salei* sind die beiden vorderen Beinpaare ähnlich wie bei den Tomisiden und Sparassiden, wenn auch längst nicht so ausgeprägt, am längsten. Aus eigenen Messungen geht hervor, dass die Schrittfrequenzen der hinteren Beinpaare bei höheren Geschwindigkeiten deutlich höher sind als die der vorderen Beinpaare (Blickhan et al. 2005). Auch Brüssel (1987) stellte fest, dass die Laufbeinpaare in zwei Gruppen zerfallen, so dass die vorderen und die hinteren Beinpaare als voneinander relativ unabhängige Oszillatoren agieren. Ein anderer Aspekt, der *C. salei* als nicht optimal an die terrestrische Lokomotion angepasst charakterisiert, ist die eingeschränkte Fähigkeit der hinteren Beinpaare bei höheren Geschwindigkeiten noch substanzielle Beiträge zum Vortrieb zu leisten (Blickhan et al. 2005). Diese Insuffizienz teilt *C. salei* mit Vogelspinnen (Sens 1996).

Bei *Ancylometes* ist die Kletterfähigkeit in viel geringerem Maße ausgeprägt. So ist auch die bevorzugte Ruheposition waagrecht, auf dem Substrat liegend. Diese eingeschränkte Kletterfähigkeit spricht in der Tat dafür, dass die Tiere sich kaum in größeren Höhen bewegen, da Stürze für ausgewachsene Spinnen nicht ungefährlich sind und nach eigener Beobachtung zum Platzen des Opisthosoma führen können.

Auch die Beinanatomie mit dem vierten Beinpaar als längstem spricht dafür, dass das lokomotorische System von *Ancylometes* nur wenige spezifische Anpassungen an ihr Habitat aufweist und die Tiere als Laufspinnen lokomotorische Generalisten sind, deren Strategien auch von kleineren, nicht unbedingt an das Leben in Gewässernähe angepassten Laufspinnen benutzt werden (Rovner 1980; Ward & Humphreys 1981). Ehlers (1939) weist bei seinen umfassenden, vergleichenden Untersuchungen darauf hin, dass die Lokomotion auf und unter Wasser bei den meisten Spinnen, abgesehen von einer wasserabweisenden Oberfläche, keiner anatomischen Adaptation bedarf. Er führt als einzige Ausnahme die Wasserspinne *Agyroneta aquatica* an, deren Beine als Anpassung an die untergetaucht schwimmende Fortbewegung benetzbar sind.



Abb. 1 Adultes weibliches Tier der Art *Ancylometes bogotensis*. Es handelt sich um eines der bei den Versuchen verwendeten Individuen.

2 MATERIAL UND METHODEN

2.1 Versuchstiere

Bei den Versuchen dienten insgesamt fünf adulte Weibchen der relativ großen, südamerikanischen Laufspinnenart *Ancylometes bogotensis* als Versuchstiere. Sie hatten ein Gewicht von 3,21 ($\pm 0,58$) g, ihre Gesamtkörperlänge betrug ca. 35 mm, wobei die Größe des Opisthosoma, wie bei den meisten Spinnen, vom Ernährungszustand abhing.

A. bogotensis gehört je nach Sichtweise der Superfamilie *Lycosoidea* bzw. der Familie *Lycosidae* an (Huber et al. 1993). Ihr Lebensraum besteht im Wesentlichen aus Flachwasserbereichen und Uferzonen tropischer Gewässer (Merrett 1988; Stratton et al. 2004). Dort jagen sie ähnlich anderen semiaquatischen Lycosiden und Pisauriden sowohl am oder auf dem Wasser lauend als auch untergetaucht alle Tiere, die klein genug sind, um in ihr Beuteschema zu passen.

BP	Absolute Länge (\pm SD) [mm]	Relative Länge (\pm SD) [%]
1	41 ($\pm 3,0$)	114 ($\pm 7,3$)
2	39 ($\pm 2,7$)	107 ($\pm 6,9$)
3	36 ($\pm 3,0$)	100 ($\pm 8,3$)
4	48 ($\pm 2,5$)	134 ($\pm 5,2$)

Tab. 1 Beinlängen bei *A. bogotensis* (N = 3), die Relative Länge bezieht sich auf die Länge der dritten Beine, da diese bei den meisten Spinnentaxa am kürzesten sind. Die Nummerierung der Beinpaare (BP) erfolgt von vorn nach hinten.

	Mittelwert (\pm SD)
Gewicht	3,21 ($\pm 0,58$) g
Carapaxlänge	13,7 ($\pm 1,3$) mm
Carapaxbreite	11,2 ($\pm 0,9$) mm
Carapaxhöhe	8,5 ($\pm 0,5$) mm

Tab. 2 Mittlere morphometrische Daten der bei den Versuchen eingesetzten Tiere (N = 3).

Bei *A. bogotensis* ist das vierte Beinpaar am längsten. Laut Ward & Humphreys (1981) ist dieses Merkmal vor allem bei Spinnen ausgeprägt, deren Laufvermögen besonders gut entwickelt ist. Weiterhin eigneten sich die Tiere aufgrund ihres Sanftmutes besonders gut für die hier durchgeführten Experimente. Anatomische Untersuchungen wurden dennoch an in Alkohol konservierten Tieren durchgeführt.

Die Tiere wurden in Kunststoffgefäßen mit einem Durchmesser von 18 cm und einer Höhe von 11 cm bei einer Durchschnittstemperatur von 23 °C gehalten. Wasser stand ihnen in kleinen Gefäßen jederzeit zur Verfügung. Gefüttert wurden sie wöchentlich mit einem Heimchen (*Acheta domestica*) oder einer Steppengrille (*Gryllus assimilis*).

2.2 Bewegungsanalyse

Die Kinematik der Spinnenlokomotion wurde getrennt voneinander in der Sagittal- und in der Horizontalebene untersucht. Die umfangreichsten Experimente bezogen sich auf die Horizontalebene. Dazu wurden die Bewegungen senkrecht von oben mit einer digitalen Hochgeschwindigkeitskamera erfasst (HCC-1000[®], VDS Vosskühler GmbH). Bei den untersuchten Bewegungsformen handelt es sich ausschließlich um provozierte Fluchtmänoöver. Diese erfolgten je nach physischem Zustand der Tiere und Stärke des Reizes unterschiedlich schnell. Nur Versuche ohne sichtbare Trajektorienkrümmung wurden in die Analyse einbezogen. Es wurden vier Bewegungskategorien unterschieden. Kontinuierliche Lokomotion wurde anhand von Diskontinuitäten in den Geschwindigkeitsabhängigkeiten einiger kinematischer Parameter in schnelle (LS) und langsame (LL) Läufe differenziert (Abschnitt 3.1.2). Nach Alexander (1989) sind solche Diskontinuitäten als deutliche Hinweise auf Gangartwechsel zu werten. Die Grenze wurde bei 0,3 m/s gezogen. Beschleunigte Bewegungsformen wurden qualitativ in Start- und Sprungverhalten eingeteilt (Abschnitt 2.2.2).

Um die Trajektorie und die Ausrichtung der Körperlängsachse besser verfolgen zu können, wurde am anterioren und am posterioren Carapaxende jeweils dorsal ein halbkugelförmiger Kunststoffmarker (Durchmesser 2,5 mm) aufgeklebt. Die Aufnahmen erfolgten mit 231 Bildern pro Sekunde bei einer Ortsauflösung von 1024 × 512 Pixel. Anschließend wurden die Sequenzen mit Hilfe der Analysesoftware WINAnalyze[®] (Mikromak GmbH) digitalisiert. Zum Kalibrieren der Aufnahmen dienten Lego[®]-Klötzchen. Deren Abmessungen sind nach Herstellerangaben auf 0,002 mm genau. Auf Grund des

Baukastenprinzips lässt sich die Größe der Kalibrierkörper im Größenbereich der Versuchstiere variieren, sie sind daher sehr gut für diesen Zweck geeignet.

Um die Geschwindigkeitsabhängigkeit der gemessenen Parameter bestimmen zu können, wurden diese gegen die Geschwindigkeit aufgetragen und einzeln gefittet bzw., soweit das möglich war, auf basale Parameter zurückgeführt und die Abhängigkeiten aus diesen berechnet. Bei nichtlinearen Abhängigkeiten wurde versucht diese zu linearisieren.

2.2.1 Gleichförmige Lokomotion

Digitalisiert wurden die zweidimensionalen Koordinaten der Körperlängsachse, d. h. der beiden Marker auf dem Prosoma, und die Auffußpunkte aller vier Laufbeinpaare. Der am posterioren Carapaxende befestigte Marker wurde bei der kinematischen Auswertung auch zur Definition der Lage des Körperschwerpunktes (COM) benutzt. Laut Brüssel (1987) befindet sich der COM von Laufspinnen zwischen den Ansatzstellen von drittem und viertem Laufbeinpaar. Betrachtet man die Tiere von dorsal, entspricht das in etwa dem hinteren Rand des Carapax. Als Auffußpunkte wurden die Tarsenspitzen während der Stemmphase betrachtet. Als Stemmphase wurde der Abschnitt im Schrittzyklus gewertet, während dessen der Tarsus relativ zum Untergrund nicht bzw. nicht translatorisch bewegt wurde. Während der Schwungphasen wurden die Koordinaten der Laufbeine nicht erfasst. Als Schwungphase wurde jeder Zeitpunkt gewertet, an dem die Tarsenspitze relativ zum Untergrund translatorisch bewegt wurde, also auch Zeitpunkte, zu denen die Tarsen noch Bodenkontakt hatten, aber über das Substrat gezogen wurden. Die Schrittweite entspricht der Strecke, die der COM während eines kompletten Zyklus, also von Abfüßen zu Abfüßen oder von Auffüßen zu Auffüßen zurücklegt. Da sich der Tarsus während der Kontaktphase nicht bewegt, ist die Strecke, die die Tarsenspitze in der Schwungphase zurücklegt, ebenso groß und wurde hier als Schrittweite gemessen.

Die ermittelten Parameter wurden in primär und sekundär eingeteilt. Primäre Parameter sind Schrittweite, die invertierte Schwungphasendauer, nachfolgend bezeichnet als Schwungfrequenz (f_S), und die invertierte Kontaktdauer, nachfolgend als Kontaktfrequenz (f_C) bezeichnet. Die sekundären Parameter Schrittdauer (T), Schrittfrequenz (f_T), Kontaktdauer (t_C : Formel 2.1), Schwungdauer (t_S : Formel 2.2) und Duty-Faktor (Du : Formel 2.5-2.7) lassen sich daraus berechnen. Bei f_S und f_C handelt es sich um zum Zwecke der Linearisierung invertierte Messdaten.

$$t_c = \frac{1}{f_c} \quad 2.1$$

$$t_s = \frac{1}{f_s} \quad 2.2$$

Zudem wurden die mediolaterale Auslenkung des COM, dessen Frequenz f_y , der seitliche und der anterioposteriore Abstand der Auf- und Abfußpunkte der einzelnen Tarsen zum COM und die Strecke, die der COM während der Kontaktphasen der verschiedenen Beinpaare zurücklegt (s_c), in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit bestimmt.

Eine bevorzugte Fluchtrichtung war bei den Tieren nicht festzustellen und auch dunkle Flächen bzw. ein dargebotener Unterschlupf konnten das nicht ändern. Deshalb war es bei den Versuchen nicht möglich gleichzeitig die Kinematik der Sagittalebene zu erfassen. Diese Versuche wurden separat durchgeführt, wobei hier viele Sequenzen, in denen sich die Tiere nicht parallel zur Bildebene bewegten, verworfen werden mussten. Bei der Digitalisierung der sagittalen Aufnahmen dienten die Zentren von Pro- und Opisthosoma zur Bestimmung der Körperlage. Hier wurden mit der gleichen technischen Ausrüstung die vertikalen Bewegungen des COM bei gleichförmiger Lokomotion betrachtet. Ermittelt wurden vertikale Auslenkung (A_z), vertikale Schwingungsfrequenz (f_z), Höhe des COM (H_{COM}) über dem Substrat sowie die Winkel zwischen der Tangente an der Schwerpunktstrajektorie und dem Substrat bei Auffüßen (TDW) und Abfüßen (TOW).

2.2.2 Beschleunigte Bewegungen (Start/Sprung)

Starts und Sprünge wurden qualitativ von der gleichförmigen Lokomotion unterschieden. Als Start wurde beschleunigte Bewegung aus ruhender Position gewertet, bei der es nicht zum vollständigen Abheben des Tieres kam. Das bedeutet, dass mindestens noch ein Tarsus an einer ortsfesten Position (Kontaktphase) kontinuierlich den Boden berührte. Im Unterschied dazu wurden Sprünge über die vorhandene Flugphase definiert. Dabei wurden auch Ereignisse als Sprung gewertet, bei denen einzelne Beine über den Boden geschleift wurden.

2.3 Auswertung der Kinematik

Für die Auswertung der Horizontalebene-Kinematik wurden die Koordinaten der Tiere so im Inertialsystem gedreht, dass der Bewegungsvektor, also der Vektor, der vom Anfangspunkt zum Endpunkt des Raum-Zeit-Verlaufes des COM jedes einzelnen Fluchtmanövers zeigt, parallel zur X-Achse (Abszisse) zu liegen kam. Dementsprechend wurden die seitlichen Entfernungen der Auffußpunkte zur Körperlängsachse über die Ordinate (Y-Achse) definiert. In der Sagittalebene wurden die Z-Koordinaten des COM über dem Substrat ermittelt. Es wurden nur Läufe ohne sichtbare Richtungswechsel ausgewertet bzw. bei längeren Läufen nur die Bereiche ohne Richtungswechsel. Zudem wurden Läufe, bei denen während eines Durchgangs nichtperiodische Körperhöhenveränderungen auftraten, nicht ausgewertet.

Die Geschwindigkeit der Tiere wurde jeweils durch numerische Ableitung der Koordinate des posterioren Körpermarkers ermittelt. Dazu wurde ein gleitendes Polynom zweiten Grades mit einem Einzugsbereich von 6 Zeitschritten verwendet, so dass durch Ableitung die Bestimmung des Anstieges außer für die ersten und die letzten 3 Werte ermöglicht wurde. Gleichzeitig wurden durch dieses Verfahren hochfrequente Schwingungen eliminiert, die besonders bei der Bestimmung der Beschleunigungen bei Starts und Sprüngen zu fehlerhaften Ergebnissen geführt hätten. Bei der gleichförmigen Lokomotion wurde darauf geachtet, dass die Geschwindigkeitsunterschiede während des ausgewerteten Abschnittes nicht mehr als 10 % der Durchschnittsgeschwindigkeit betragen. Bei der anschließenden Datenverarbeitung wurde nicht zwischen rechter und linker Körperseite unterschieden

2.3.1 Gleichförmige Lokomotion

Die Datenverarbeitung erfolgte mit Hilfe des Softwarepaketes MatLab™ 6.5 (MathWorks Inc.). Auf dieser Basis wurden eigene Programme entwickelt. Regression, Korrelation und Filterung wurden mit Hilfe vorhandener Routinen (unter anderem Statistics-Toolbox von MatLab™ 6.5) durchgeführt. Da Normalverteilung einiger Parameter nicht sichergestellt werden konnte bzw. nicht gegeben war, wurden paarweise Vergleiche in der Regel mit dem Mann-Whitney U-Test durchgeführt. Sollten mehr als 2 Gruppen auf Unterschiede getestet werden, wurden die Signifikanzwerte der paarweisen Vergleiche nur ermittelt, wenn ein vorher durchgeführter Kruskal-Wallis-Test auf dem 5 %-Niveau signifikante

Unterschiede nachwies. Wurden andere Testverfahren angewendet, wird das im Text erwähnt.

Anstiegsvergleich linearer Regressionen

Für Kontakt- (f_c) und Schwungfrequenz (f_s) wurden für jedes Beinpaar Regressionen durchgeführt (Methode der kleinsten Fehler-Quadrate). Bei der Kontaktfrequenz erfolgten diese linear (Formel 2.3) und bei f_s bilinear (Formel 2.4), wobei f_s ab einer bestimmten Grenzggeschwindigkeit als konstant angenommen wurde. Diese Grenzggeschwindigkeit wurde jedoch nicht festgelegt, sondern durch den Regressionsalgorithmus ermittelt.

$$f_c = a \cdot v \quad 2.3$$

$$f_s = \begin{cases} a \cdot v + b_1 & \rightarrow \text{bei } v < 0,3 \text{ m/s} \\ b_2 & \rightarrow \text{bei } v > 0,3 \text{ m/s} \end{cases} \quad 2.4$$

Aus den dabei ermittelten Regressionen wurden die mittleren Geschwindigkeitsabhängigkeiten für die Schrittfrequenz (f_T : Formel 2.5) und den Duty-Faktor (Du : Formel 2.7) berechnet. Vergleiche zwischen verschiedenen Anstiegen wurden nach Sachs (2002) durchgeführt.

$$f_T = \left(\frac{1}{f_c} + \frac{1}{f_s} \right)^{-1} \quad 2.5$$

$$T = t_c + t_s = \frac{1}{f_c} + \frac{1}{f_s} \quad 2.6$$

$$Du = \frac{t_c}{T} = \frac{f_s + f_c}{f_c} \quad 2.7$$

Phasenbeziehungen

Zur Bestimmung der Phasenbeziehungen der Beine untereinander wurden nach Fisher (1993) folgende Parameter bestimmt:

- mittlere Kopplung \bar{R}
- durchschnittliche Phasenbeziehung $\bar{\theta}$
- zirkuläre Standardabweichung ν .

Alle Parameter beziehen sich auf das Auffußen der verschiedenen Beine. Dabei wird die mittlere Kopplung \bar{R} aus den Vektorsummen der mit Hilfe der Winkelfunktionen transformierten zirkulären Phasenbeziehungen (Werte zwischen 0 und 2π) der Einzelversuche errechnet. Ihr Wert liegt zwischen 0 und 1 und gibt an, wie stark die Kopplung zwischen zwei sich zyklisch wiederholenden Ereignissen ist (Formeln 2.8, 2.9).

$$C = \sum_{i=1}^n \cos \theta_i \quad S = \sum_{i=1}^n \sin \theta_i \quad 2.8$$

$$\bar{R} = \sqrt{C^2 + S^2} / n \quad (R \geq 0) \quad 2.9$$

Die mittlere Phasenbeziehung als Richtungsvektor $\bar{\theta}$ ergibt sich aus:

$$\bar{\theta} = \begin{cases} \tan^{-1}(S/C) & S > 0, C > 0 \\ \tan^{-1}(S/C) + \pi & C < 0 \\ \tan^{-1}(S/C) + 2\pi & S < 0, C > 0 \end{cases} \quad 2.10$$

Mit Hilfe der zirkulären Varianz V können über zirkuläre Daten ähnliche Aussagen getroffen werden wie mit Hilfe der linearen Varianz im linearen Fall. D. h. je kleiner die Varianz ist, desto schmaler ist die Verteilung. Die zirkuläre Varianz nimmt ebenfalls nur Werte zwischen 0 und 1 an.

$$V = 1 - \bar{R} \quad 2.11$$

Aus Varianz und Kopplung lässt sich die zirkuläre Standardabweichung abschätzen.

$$v \simeq \begin{cases} (2V)^{\frac{1}{2}} & \text{für kleine } V \\ [2(1-\bar{R})]^{\frac{1}{2}} & \text{für große } \bar{R} \end{cases} \quad 2.12$$

Um Gleichverteilung auszuschließen, wurde der Kuiper-Omnibustest durchgeführt. Um eine unimodale Verteilung abzusichern, wurde der Rayleigh-Test genutzt.

Sagittaler Winkel zwischen Bewegungstrajektorie und Substrat

Aus der Trajektorie des COM in der sagittalen Ebene wurde der Winkel φ zwischen Bewegungsrichtung des COM und Substrat berechnet. Auf Grund der meist geringen Vertikalbewegung des COM (Abb. 12c) verhielt sich dieser Winkel nahezu proportional zur vertikalen Geschwindigkeit V_Z (Formel 2.13, 2.14, Abb. 13a). Es gilt:

$$\sin(\varphi) = \frac{dz}{dx} = \frac{dz(dt)}{dx(dt)} = \frac{V_Z}{V_X} \quad 2.13$$

Dabei ist V_X die Horizontalgeschwindigkeit. Ist $dx(dt)$ nahezu konstant, verhält sich der Bewegungsrichtungswinkel proportional zur vertikalen Geschwindigkeit.

$$\varphi \propto V_Z \quad 2.14$$

Beim Feder-Masse-Modell werden die Maxima und Minima von V_Y in etwa zu den Zeitpunkten erreicht, wo der COM seine mittlere Höhe gerade unter- bzw. überschreitet. Eigentlich entsprechen sie den Zeitpunkten, an denen die vertikale Kraftkomponente die Gewichtskraft gerade über- bzw. unterschreitet (Blickhan 1989). Da die Zeitpunkte für Auf- und Abfüßen auf andere Weise nicht genauer bestimmt werden konnten (siehe auch Variabilität der Phasenbeziehungen zwischen den Beinpaaren, Abschnitt 3.1.2, S.38), wurden die kinematisch bestimmten Zeitpunkte zur Bestimmung des Auf- bzw. Abfüßens des Systems angenommen. Dabei wurden für die Bodenkontakte des Systems auf alternierende Tetrapods reduziert. Bei der sehr langsamen Lokomotion sind Auf- bzw. Abfüßen und Vertikalbeschleunigung phasenversetzt, da die maximale Vertikalbe-

schleunigung im Überlappungsbereich der Kontaktphasen beider Tetrapods liegt. Die Spinnen zeigten hier jedoch kaum vertikale Auslenkungen des COM (Abb. 12c) bzw. nur arhythmisch den jeweiligen Bewegungsanforderungen entsprechende vertikale Auslenkungen, so dass die entsprechenden Winkel nicht bestimmt werden konnten. Zudem führt die zeitliche Überlappung der alternierenden Tetrapods nur bei Geschwindigkeiten unter 0,1 m/s zu dem beschriebenen antiphasischen Verhalten. Beide Winkel wurden für jeden Lauf getrennt voneinander aus den Werten der einzelnen Schwingungen gemittelt und gegen die Laufgeschwindigkeit aufgetragen.

Frequenzanalyse und Bestimmung der Auslenkungen des COM

Zur Bestimmung der vertikalen und horizontalen Frequenzen des COM wurde mit Hilfe der Schnellen Fourier-Transformation (FFT) die dominante Frequenz ermittelt. Bei der Auswertung der vertikalen und horizontalen Auslenkungen des COM wurden mit einem Hochpass-Filter mit einer Grenzfrequenz von 0,5 Hz störende, niederfrequente, azyklische Körperbewegungen eliminiert. Mit der MatLab-Funktion "fir1.m" wurde hierbei zuerst die Impulsantwort ('filter kernel') eines 'finite impuls response' (FIR) -Filters (128te Ordnung; Fensterfunktion: Hamming window) berechnet, die dann in einem zweiten Schritt von der Funktion "filtfilt.m" zur eigentlichen digitalen Filterung der Zeitreihen verwendet wurde. Algorithmisch erfolgt diese Filterung durch "filtfilt.m" mittels der Faltung der Zeitreihe mit der Impulsantwort, wobei dieser Faltungsvorgang des Eingabe-Signals einmal vorwärts und einmal rückwärts in der Zeit erfolgt, um keinen Phasenversatz im gefilterten (Ausgabe-)Signal zu erzeugen.

Der Filter wurde als Tiefpass-Filter mit einer Grenzfrequenz von 40 Hz zur Minimierung des Rauschniveaus verwendet. Anschließend wurden, nach Bestimmung der lokalen Maxima und Minima, deren Werte voneinander subtrahiert und auf diese Weise die Auslenkung bestimmt. Als Amplitude wurde die Hälfte dieses Wertes angenommen.

Die so ermittelten Werte wurden gegen die jeweilige Laufgeschwindigkeit aufgetragen und anschließend die Geschwindigkeitsabhängigkeit durch Regression (Methode der kleinsten Fehler-Quadrate) bestimmt.

2.3.2 *Beschleunigte Bewegungen (Start/Sprung) in der horizontalen Ebene*

Zur Auswertung der beschleunigten Lokomotion (Starts und Sprünge) wurden zusätzlich folgende Parameter ermittelt:

- maximale Geschwindigkeit
- maximale Beschleunigung
- Dauer der Beschleunigung
- Zeit bis zur maximalen Beschleunigung
- Während der Beschleunigung zurückgelegter Weg.

Die Datenverarbeitung erfolgte analog zu Abschnitt 2.3.1, die Beschleunigungen wurden durch numerisches Ableiten der Geschwindigkeit des COM ermittelt.

2.4 **Kraftmessung**

Die Kraftmessungen wurden mit einer Miniaturkraftmessplatte vorgenommen, deren Messprinzip auf der bei mechanischer Belastung auftretenden Verformung dünner Messingbalken und der Nutzung von Wheatstonschen Halbbrücken mit Halbleiter-DMS (Micron Instruments, Simi Valley, Ca) als Widerständen zur Messung dieser Verformung beruht (Beschreibung eines Prototyps in Biewener & Full (1992.)). Das Messgerät geht auf ein Design zurück, welches R. Blickhan entwickelt hat. Es wurde von S. Petkun am Institut für Sportwissenschaft Jena verbessert und dort für die Messungen an Spinnen angepasst. Die Plattform erlaubt die Auflösung der drei Kraftkomponenten (F_X , F_Y , F_Z) der Bodenreaktionskraft (Empfindlichkeit ca. $\pm 0,3$ mN). Das Koordinatensystem hatte die gleiche Orientierung wie das bei der kinematischen Analyse verwendete. Entscheidend für das Design der Plattform ist ein geeigneter Kompromiss zwischen ausreichender Empfindlichkeit und ausreichend hohen Eigenfrequenzen. Die Plattform hat eine Eigenfrequenz von ca. 160 Hz in vertikaler und ca. 140 Hz in horizontaler Richtung. Die Trittlfläche aus Balsaholz misst 18 mm \times 23 mm. Die Größe wurde für Einzelbeinmessungen optimiert. Die Umgebung der Trittlfläche war mit feinkörnigem Sandpapier verkleidet um den sicheren Bodenkontakt der Tarsen zu gewährleisten. Betrieben wird die Plattform mit einem 12-Kanal Gleichspannungsverstärker (DMC-Plus; Hottinger-Baldwin-Messtechnik). Die Abtastfrequenz beträgt 1200 Hz.

Die gemessenen Bodenreaktionskräfte (BRK) wurden jeweils auf die Gewichtskraft des Versuchstieres normiert. Bodenreaktionskräfte sind die vom Substrat auf die Spinne

ausgeübten Kräfte. D. h. die vertikale Kraftkomponente war aufgrund der Erdbeschleunigung fast immer positiv. Nach anterior und nach lateral zeigende Bodenreaktionskräfte wurden in positiven Werten beschrieben, also alle Kräfte im Rechtssystem auf die linke Körperseite projiziert.

Die Zeit, in der die Beine auf die Kraftmessplatte einwirkten (t_C), wurde für alle Geschwindigkeiten auf 1 normiert. Spezifische Kraftstöße wurden aus diesen zeit- und gewichtsnormierten Kraftkurven durch numerische Integration (Trapezregel) bestimmt.

Bei Beinpaar 1 wurden die vor allem bei schnellen Läufen häufig auftretenden sehr kurzen Bodenberührungen (Abschnitt, 3.1.2) nicht in die Auswertung einbezogen, da diese sowohl zeitlich als auch in den dabei generierten Bodenreaktionskräften sehr variabel sind. Gerade bei diesen schnellen Läufen ist der Beitrag des ersten Beinpaars deshalb vermutlich in der Realität geringer als aus den Medianen der Kraftkurven ersichtlich.

Zur Filterung der Rohdaten wurde der gleiche Filter wie bei der Auswertung der kinematischen Daten verwendet. Er wurde hier als Tiefpass-Filter mit der Grenzfrequenz von 120 Hz genutzt.

2.5 Kraftangriffspunkt und virtuelle Beinfeder

Aufgrund der Einzelbeinmessungen war die Betrachtung des Kraftangriffspunktes eines ganzen Tetrapods nur möglich, wenn die Daten mehrerer Läufe mit möglichst ähnlicher Laufgeschwindigkeit zusammengefasst wurden. Die numerische Rekonstruktion der Tetrapods wurde in 8 Geschwindigkeitskategorien vorgenommen (0-0,1 m/s; 0,05-0,15 m/s; 0,1-0,2 m/s; 0,15-0,25 m/s; 0,2-0,35 m/s; 0,3-0,45 m/s; 0,375-0,525 m/s und 0,45-0,8 m/s). Mit zunehmender Geschwindigkeit wurden die Bereiche größer, da dort weniger Messwerte vorhanden waren (Abb. 2).

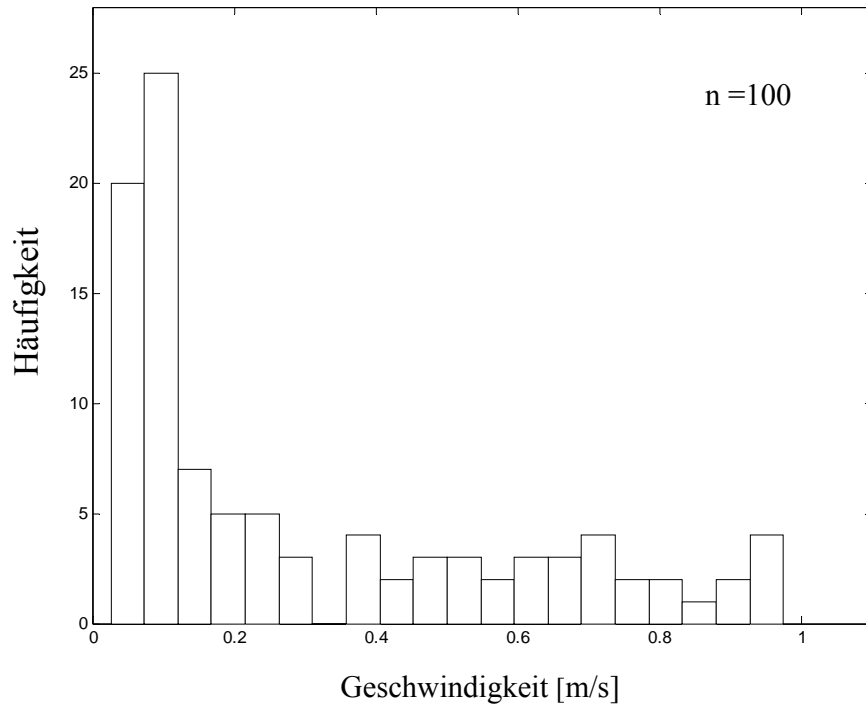


Abb. 2 Verteilung der bei den Versuchen aufgetretenen Geschwindigkeiten.

Da die Zahl der erfolgreichen Versuche gerade bei der BRK-Messung relativ gering war (Tab. 13, Tab. 14), wurde durch Überlappung der Geschwindigkeitsbereiche die Zahl der Versuche pro Bereich maximiert. Als Kontaktkoordinaten der Tarsen wurden mittlere Werte (Median) aus der kinematischen Auswertung genutzt (Abb. 3). Die Bewegung des COM während der Standphase in Lokomotionsrichtung wurde als gleichförmig angenommen. Die kinematischen Daten (Duty-Faktor, Höhe des COM, relative Kontaktdauer) wurden unabhängig von den Kraftdaten, den Approximationen und Regressionen entsprechend (Abschnitt 3.1) berechnet. Als Phasenbeziehung zwischen den Beinen wurde vereinfachend zwischen den Beinsets 0,5 und innerhalb der Tetrapods 1 angenommen, wobei das Aufußen als Trigger-Zeitpunkt festgelegt wurde.

Um die Lage des Gesamt-COP relativ zum COM zu berechnen, wurde den Koordinaten der Aufußpunkte der Beine zu jedem Zeitpunkt ein mittlerer Kraftwert zugewiesen. Anschließend wurde die beinspezifische Kontaktdauer berücksichtigt. Die Verhältnisse der Kontaktzeiten zwischen den Beinpaaren waren auf Grund der linearen Geschwindigkeitsabhängigkeit von f_c (Abschnitt 3.1.2) im gesamten Geschwindigkeitsbereich konstant. Die Kontaktdauer ist beim dritten Beinpaar am größten. Deshalb wurde sie als relatives Maß zu dessen Wert eingeführt. Über die prozentualen Anteile der Einzelbeine an der gesamten Vertikalkraft wurden die Koordinaten der Einzelbeine (relativ zum COM, anterioposterior

und mediolateral) gewichtet und daraus zu jedem Zeitpunkt der virtuelle Gesamt-Kraftangriffspunkt ermittelt.

Prozentualer Anteil der Einzelbeine an F_Z :

$$F_{Zi\%} = 100 \cdot F_{Zi} / F_Z \quad 2.15$$

Nach dem jeweiligen Anteil an der vertikalen Gesamtkraft gewichtete Koordinaten der Einzelbeine:

$$K'_i = K_i \cdot F_{Zi\%} \quad 2.16$$

Position des COP (Gesamt-Kraftangriffspunkt) relativ zum COM in der Horizontalen:

$$COP = \sum_{i=1}^4 K'_i \quad 2.17$$

Prozentuale zeitliche Überlappung der alternierenden Beinsets:

$$U = 2Du - 1 \quad 2.18$$

Bei niedrigeren Geschwindigkeiten mit Duty-Faktoren größer 0,5 kommt es zur zeitlichen Überlappung der Kontaktphasen beider Beinsets. Die Dauer des Doppelkontakts wurde für jede Geschwindigkeit aus dem arithmetischen Mittel der Duty-Faktoren für die Einzelbeine errechnet. Die mittlere Körperhöhe als Funktion der Geschwindigkeit wurde als *Tangens hyperbolicus* -Abhängigkeit angesetzt (Abschnitt 3.1.2, Abb. 11, Formel 3.2). Die Vertikalamplitude wurde aufgrund ihres geringen Ausmaßes nicht in die Berechnung einbezogen.

Zusätzlich sollte ermittelt werden, wie sich der COP im Bereich maximaler vertikaler Bodenreaktionskräfte verhält. Dazu wurden die Abschnitte, in denen die Summe der vertikalen Kraftkomponenten die Gewichtskraft der Tiere überstieg, ermittelt.

3 ERGEBNISSE

3.1 Kinematik

3.1.1 *Relativkoordinaten der Tarsen zum COM*

Relativ zum COM arbeiten die Beinpaare anatomisch bedingt in unterschiedlichen Bereichen. (Abb. 3) Nur die Beinpaare 1 und 4 weisen ähnliche Spurweiten auf. Die Reihenfolge der Beinpaare ist von innen nach außen bei allen beobachteten Lokomotionsformen Beinpaar 1, Beinpaar 4, Beinpaar 2, Beinpaar 3. Signifikante Geschwindigkeitsabhängigkeiten treten nur beim vierten Beinpaar auf. Hier ist der laterale Abstand zwischen Tarsus und Körperlängsachse beim langsamen Laufen signifikant größer als bei allen anderen Lokomotionstypen ($p < 0,007$). Bei den beschleunigten Bewegungsformen sind die Relativkoordinaten der Tarsen variabler als bei der gleichförmigen Lokomotion (Levene-Test, $p < 0,05$).

Gleichförmige Lokomotion

Vor allem bei der gleichförmigen Lokomotion überlappen die craniocaudalen Arbeitsbereiche der vorderen Beinpaare deutlich (Abb. 3, Tab. 3). Das erste Beinpaar weist eine craniocaudale Reichweite zwischen 43,6 mm und 18,4 mm (LL) bzw. 38,8 mm und 19,2 mm (LS) auf. Mit jeweils ca. 11,9 mm liegt sein lateraler Arbeitsbereich der Körperlängsachse am nächsten.

Beinpaar 2 überstreicht craniocaudal einen Bereich von 33,9 mm bis 7,4 mm (LL) bzw. 32,8 mm bis 3,5 mm (LS). Seine seitliche Entfernung beträgt ca. 23 mm.

Bei Beinpaar 3 ist der laterale Abstand zur Körperlängsachse mit ca. 29 mm am größten, craniocaudal bewegt es sich zwischen 10,7 mm und -21,1 mm bzw. 6,8 mm bis -21,8 mm.

Der Arbeitsbereich des vierten Beinpaares liegt komplett hinter dem COM. Er befindet sich zwischen -16,8 mm und -44,6 mm bzw. -21,6 mm bis -44,6 mm. Der seitliche Abstand zur Körperlängsachse beträgt 19,5 mm bzw. 16,6 mm. Dieser Unterschied ist signifikant ($p < 0,05$).

In Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit verändern sich die craniocaudale Lage der Auf- und Abfußpunkte der verschiedenen Beinpaare signifikant ($p < 0,01$) aber jeweils unterschiedlich stark. Bei den Beinpaaren 1 und 4 sind die Anpassungen am größten. Der Auffußpunkt verlagert sich jeweils ca. 4,8 mm nach caudal. Bei Beinpaar 3 erfolgt eine Anpassung von 4 mm, während sie beim zweiten Beinpaar mit ca. 1 mm sehr gering ist.

Beim Abfußen sind die Verhältnisse umgekehrt. Hier finden bei den Beinpaaren 1, 3 und 4 keine signifikanten Anpassungen statt ($p > 0,275$).

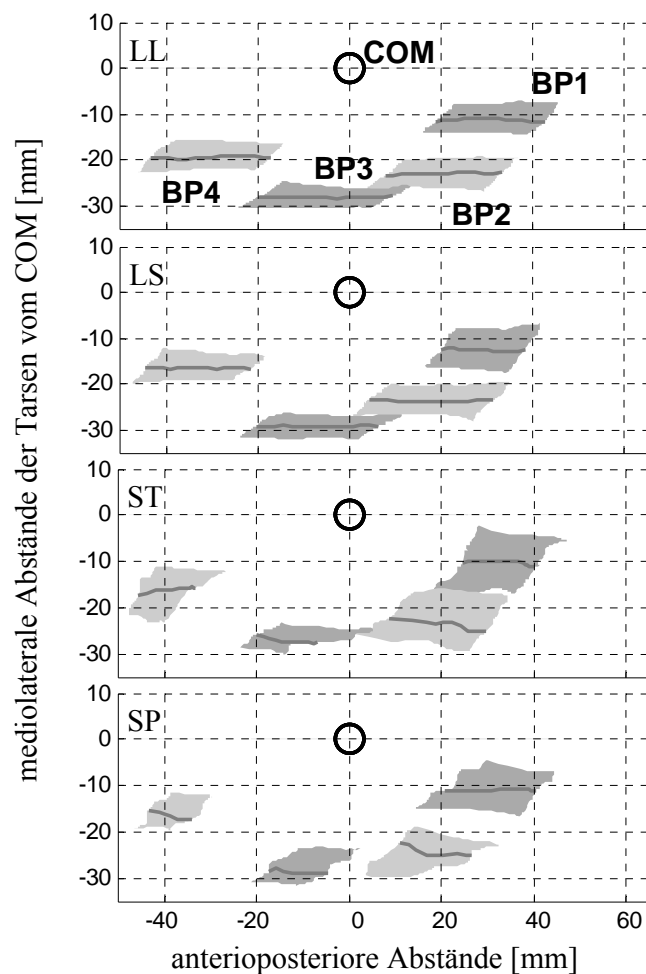


Abb. 3 Bodenkontaktbereiche der verschiedenen Beine bei den untersuchten Lokomotionsformen. Die Linien entsprechen dem Median. Die Flächen sind mediolateral durch die Quartile und anterioposterior durch den Median der Relativkoordinaten begrenzt. LL = kontinuierliche Lokomotion bei $v < 0,3$ m/s, LS = kontinuierliche Lokomotion bei $v > 0,3$ m/s, ST = Start, SP = Sprung.

Der Abfußpunkt des zweiten Beinpaars verlagert sich dagegen um 3,9 mm nach caudal. Dadurch verringert sich die Strecke, die der COM während der Kontaktphase der Beinpaare 1, 3 und 4 zurücklegt, signifikant ($p < 0,001$), verlängert sich aber für Beinpaar 2 (nicht signifikant; $p = 0,087$). Am deutlichsten wird diese Verkürzung bei Beinpaar 1 (5,6 mm) und Beinpaar 4 (4,8 mm). Im Mittel betragen die während der Kontaktphase überstrichenen Strecken 27,5 mm (LL) und 24,5 mm (LS), so dass die mittlere Geschwindigkeitsanpassung von 3 mm relativ gering ist.

Die dabei erreichten absoluten Längenänderungen der Beine, also die Strecke vom Tarsus bis zum Prosoma, hängen von der jeweiligen Insertion am Prosoma ab. Bei angenommenen jeweils konstanten Y-Koordinaten (mediolateral) und konstanter Körperhöhe verkürzt sich Beinpaar 1 bei der langsamen Lokomotion um ca. 22,4 mm, während es sich bei der schnellen Lokomotion um 15,7 mm verkürzt. Bei den mittleren Beinpaaren 2 und 3 sind die Längenänderungen deutlich konstanter. Bei Beinpaar 2 nimmt sie um ca. 1,5 mm von 16,1 mm auf 14,6 mm ab. Da Beinpaar 3 hauptsächlich hinter dem COM arbeitet, überwiegt hier auch die Beinverlängerung. Diese ändert sich von ca. 6,7 mm bei der langsamen auf ca. 6,4 mm bei der schnellen Lokomotion kaum. Das vierte Beinpaar arbeitet ausschließlich hinter dem COM, also ausschließlich durch Beinstreckung. Diese sinkt von 22,2 mm bei der langsamen auf ca. 18,4 mm bei der schnellen Lokomotion.

Gemessen an der anatomischen Länge der Beine (Tab. 1) wird die Beinverkürzung beim ersten Beinpaar am stärksten vermindert. Sie sinkt von ca. 55 % bei der langsamen Lokomotion auf ca. 38 % bei schnellen Läufen. Bei Beinpaar 4 sinkt die Beinverlängerung von ca. 46 % auf ca. 38 %, während Beinverkürzung bzw. -verlängerung bei den Beinpaaren 2 und 3 nahezu konstant bleiben (BP2 3,7 %; BP3 3,3 % bzw. 0,8 %)

Beschleunigte Lokomotion, Start und Sprung

Bei Starts und Sprüngen sind die craniocaudalen Arbeitsbereiche der hinteren Beinpaare oft kleiner als die der vorderen. Bei den hinteren beiden Beinpaaren sind die Arbeitsbereiche signifikant ($p < 0,001$) kleiner als bei der gleichförmigen Lokomotion (Abb. 3, Tab. 3). Beim ersten Beinpaar reicht dieser von ca. 41,5 mm bis 23,3 mm (ST) bzw. bis 22,1 mm (SP). Der laterale Abstand beträgt 9,6 mm bzw. 10,8 mm. Die craniocaudalen Relativbewegungen des zweiten Beinpaars zum COM reichen von 29,5 mm bzw. 26,4 mm bis 7,5 mm bzw. 11,8 mm. Der laterale Abstand beträgt ca. 23,5 mm. Die Arbeitsbereiche der dritten und vierten Beinpaare liegen bei den beschleunigten Bewegungsformen signifikant ($p < 0,001$) weiter caudal. Beinpaar 3 fußt bei 0 mm bzw. -4,4 mm auf und bei -20,9 mm bzw. -17,7 mm ab. Die seitliche Entfernung liegt bei 26,6 mm bzw. 28,3 mm. Der Bewegungsbereich von Beinpaar 4 liegt bei einem lateralen Abstand von 16,8 mm bzw. 16 mm, zwischen -33,6 mm und -46,7 mm bzw. zwischen -32,9 mm und -43,3 mm.

			BP1			BP2			BP3			BP4		
			Median	Q25 / Q75	n	Median	Q25 / Q75	n	Median	Q25 / Q75	n	Median	Q25 / Q75	n
LL	TD	X	43,6	39,8 / 45,8	108	33,9	31,4 / 37,0	159	10,7	7,3 / 14,0	189	-16,8	-18,8 / -14,4	194
		Y	12,4	10,0 / 14,6		22,8	19,6 / 25,7		28,5	26,8 / 30,8		19,8	17,5 / 22,3	
	TO	X	18,4	15,9 / 21,5	113	7,4	3,7 / 10,5	166	-21,1	-24,6 / -17,0	181	-44,6	-46,5 / -41,8	172
		Y	11,4	7,8 / 14,1		23,4	19,7 / 26,2		28,0	24,7 / 30,8		19,2	16,0 / 22,6	
LS	TD	X	38,8	35,2 / 42,3	68	32,8	29,5 / 35,7	81	6,8	3,2 / 11,5	89	-21,6	-25,0 / -18,4	97
		Y	11,8	7,9 / 17,4		23,4	19,9 / 26,4		29,6	27,8 / 32,2		16,7	14,6 / 19,2	
	TO	X	19,2	15,8 / 21,6	69	3,5	0,4 / 8,0	88	-21,8	-25,1 / -18,7	87	-44,6	-48,6 / -41,8	90
		Y	11,9	7,5 / 15,7		22,7	20,2 / 26,3		28,6	26,0 / 31,0		16,5	12,6 / 20,0	
ST	TD	X	41,6	37,8 / 47,7	27	29,5	24,3 / 34,6	25	0,0	-13,7 / 4,9	24	-33,6	-40,8 / -26,7	23
		Y	11,4	4,9 / 17,3		25,1	18,7 / 30,8		27,5	25,3 / 30,3		15,6	12,1 / 22,3	
	TO	X	23,3	18,3 / 26,9	25	7,5	-0,1 / 15,9	25	-20,9	-24,6 / -18,0	20	-46,7	-47,9 / -44,1	21
		Y	7,7	2,7 / 17,3		22,8	16,5 / 26,3		25,6	24,1 / 26,9		18,0	11,1 / 20,0	
SP	TD	X	41,4	38,7 / 44,8	21	26,4	17,9 / 31,5	22	-4,4	-11,4 / 2,3	25	-32,9	-38,7 / -29,9	19
		Y	10,8	3,6 / 13,6		24,5	23,1 / 27,3		28,7	23,6 / 31,6		16,6	12,5 / 18,9	
	TO	X	22,1	16,0 / 29,9	22	11,8	4,3 / 17,1	23	-17,7	-21,7 / -12,7	24	-43,3	-46,5 / 38,7	19
		Y	10,8	4,3 / 14,3		22,2	18,7 / 29,1		27,0	22,9 / 30,2		15,4	12,7 / 19,2	

Tab. 3 Auf- und Abfuß-Koordinaten bei den 4 untersuchten Lokomotionsarten (Langsamer Lauf (LL), Schneller Lauf (LS), Start (ST) und Sprung (SP) in mm) mit dem COM als Koordinatenursprung. Angegeben sind jeweils der Median, das 25 % und das 75 % Quartil (Q25 / Q75) sowie die Anzahl der pro Beinpaar (BP1-4) untersuchten Ereignisse (TD – Auffußen bzw. Position des Tarsus bei Beginn der Beschleunigungsphase, TO - Abfüßen).

3.1.2 Gleichförmige Lokomotion

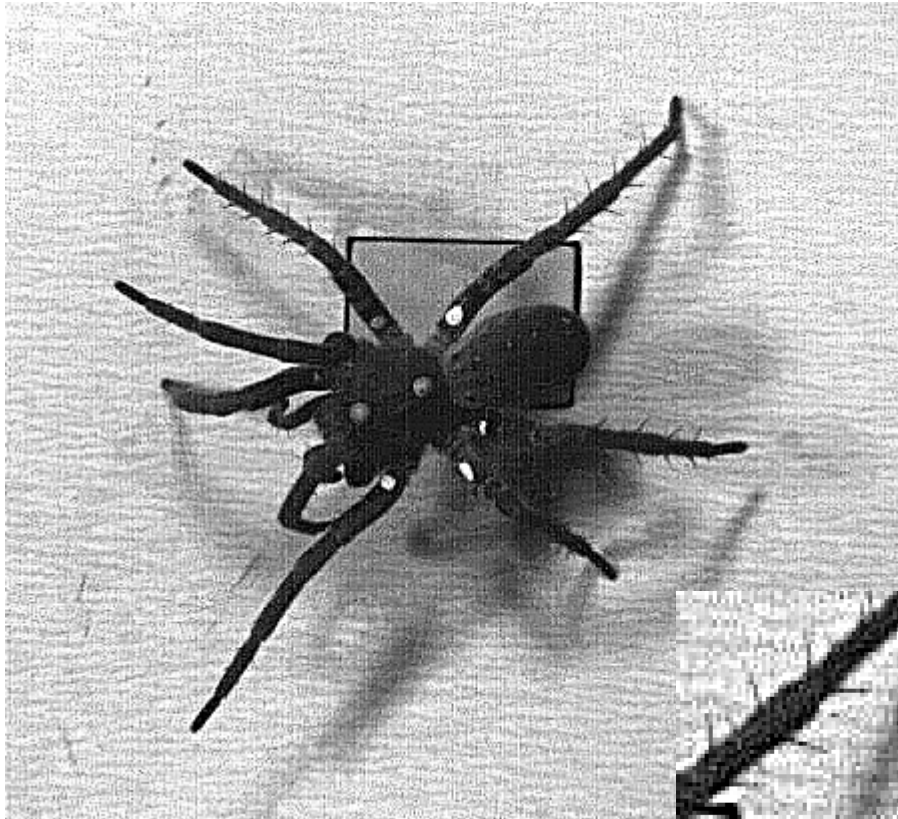


Abb. 4 Sehr schneller Lauf über die Kontaktfläche der Kraftmessplatte. Der vergrößerte Ausschnitt zeigt die aufgrund des hohen Innendruckes aufgerichteten Beinstacheln. Erkennbar sind auch die beiden, zur Bestimmung der Körperlängsachse und des Körperschwerpunktes genutzten, Markierungen auf dem Prosoma.

Kontaktphase

Auf Grund des oft postulierten diagonalen Schrittmusters (Wilson 1967; Ferdinand 1981; Ward & Humphreys 1981), in dem davon ausgegangen wird, dass sich immer vier, diagonal gegenüberliegende Beine in der gleichen Schrittphase befinden, wären für alle kinematischen Parameter der vier Beinpaare gleiche Geschwindigkeitsabhängigkeiten zu erwarten gewesen. Die Messwerte zeigen zwar ähnliche Abhängigkeiten, es gibt aber auch deutliche Unterschiede.

Die Kontaktfrequenzen aller Beinpaare sind linear von der Laufgeschwindigkeit abhängig (Formel 2.3). Dabei weisen das erste und das vierte Beinpaar die größten Anstiege auf (Tab. 4). Beide unterscheiden sich statistisch nicht voneinander. Sie unterscheiden sich jedoch von den beiden anderen Beinpaaren ($p < 0,01$). Vor allem beim ersten Beinpaar fällt

die starke Streuung auf. Bei höheren Laufgeschwindigkeiten weichen die Werte nach oben hin ab (Abb. 5). Die linearen Anstiege haben zur Folge, dass auch die Verhältnisse zwischen den Kontaktzeiten der einzelnen Beinpaare im gesamten Geschwindigkeitsbereich konstant sind. D. h. Beinpaar 3 mit dem geringsten Anstieg der Kontaktfrequenz weist stets die größte und Beinpaar 1 die kürzeste Kontaktzeit auf. Auf das dritte Beinpaar normiert heißt das, dass die Kontaktdauer von Beinpaar 1 ca. 78,5 %, die des zweiten Beinpaares ca. 94 % und die des vierten Beinpaares ca. 83 % der Kontaktdauer von Beinpaar 3 betragen.

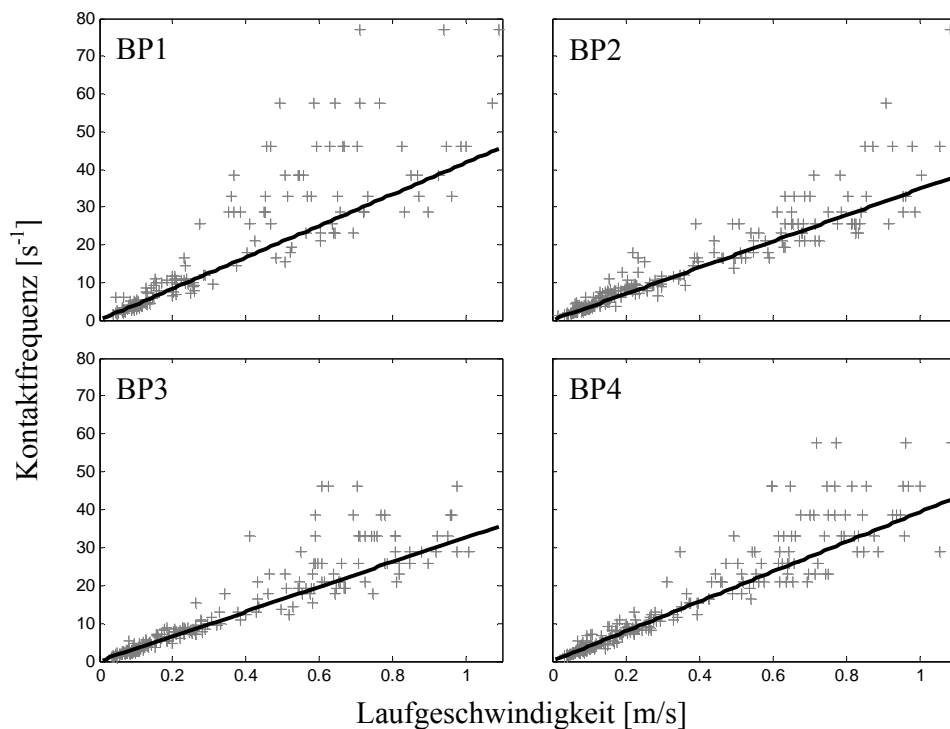


Abb. 5 Kontaktfrequenzen aller Beinpaare gegen die Laufgeschwindigkeit. Dargestellt sind Messwerte und lineare Regressionen.

	a (Vertrauensbereich)
BP1	41,7 (40,6; 42,8)
BP2	34,8 (34,2; 35,3)
BP3	32,7 (32,3; 33,1)
BP4	39,3 (38,4; 39,8)

Tab. 4 Anstiege der linearen Regressionen von f_c gegen v aller vier Beinpaare, sowie deren Vertrauensintervalle.

Schwungphase

Die Schwungfrequenzen der Beinpaare zeigen nach linearen Anstiegen bei geringen Geschwindigkeiten und einem Übergangsbereich bei ca. 0,3 m/s nahezu konstante Werte. Diese sind bei den Beinpaaren 2, 3 und 4 nahezu identisch; die mittleren Werte liegen zwischen 13 Hz und 15,5 Hz (Tab. 5). Beinpaar 1 weicht mit signifikant niedrigeren Werten ab ($p < 0,05$). In diesem Geschwindigkeitsbereich ist die Schwungdauer von Beinpaar 1 länger als die der anderen Beinpaare.

	Schwungfrequenz [s ⁻¹]
BP1	11,1 (10,6; 11,7)
BP2	13,2 (12,7; 13,7)
BP3	15,4 (14,8; 16,0)
BP4	14,4 (13,8; 14,9)

Tab. 5 Invertierte Schwunghasen-Dauer der Laufbeinpaare bei Geschwindigkeiten oberhalb 0,3 m/s. Wert der bilinearen Regression oberhalb des Übergangsbereichs (Abschnitt 2.3.1, Formel 2.4) und Vertrauensbereich.

Bei niedrigen Geschwindigkeiten liegen die Anstiege zwischen 34,5 beim ersten Beinpaar und 42 bei Beinpaar 3. Sie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander ($p > 0,05$).

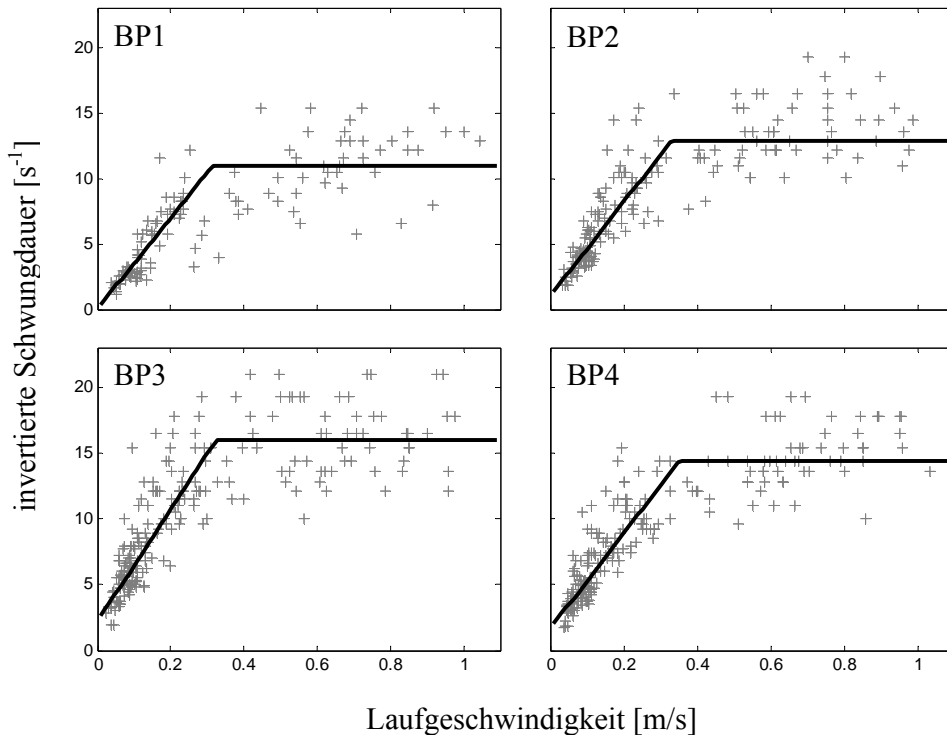


Abb. 6 Schwingfrequenzen aller Beinpaare sowie bilineare Approximationen gegen die Laufgeschwindigkeit aufgetragen.

Die Eigenschaften von f_C und f_S schlagen sich in den Geschwindigkeitsabhängigkeiten der Schrittfrequenz (f_T) nieder (Formel 2.5). Auch hier nehmen die Frequenzen erst linear zu, um bei höheren Geschwindigkeiten nichtlineare Eigenschaften zu zeigen. Die Schrittfrequenzen erreichen jedoch keinen konstanten Wert sondern steigen bis zum Erreichen der Maximalgeschwindigkeit auf ca. 11 Hz an. Die Frequenzen der vorderen Beinpaare sind etwas niedriger (ca. 10,5 Hz) als die der beiden hinteren Beinpaare. Bei sehr hohen Geschwindigkeiten (0,85 – 1,1 m/s) beträgt der Unterschied im Mittel bis zu 1 Hz (Abb. 7), dieser ist aber nur zwischen den Beinpaaren 1 und 4 signifikant ($p < 0,05$).

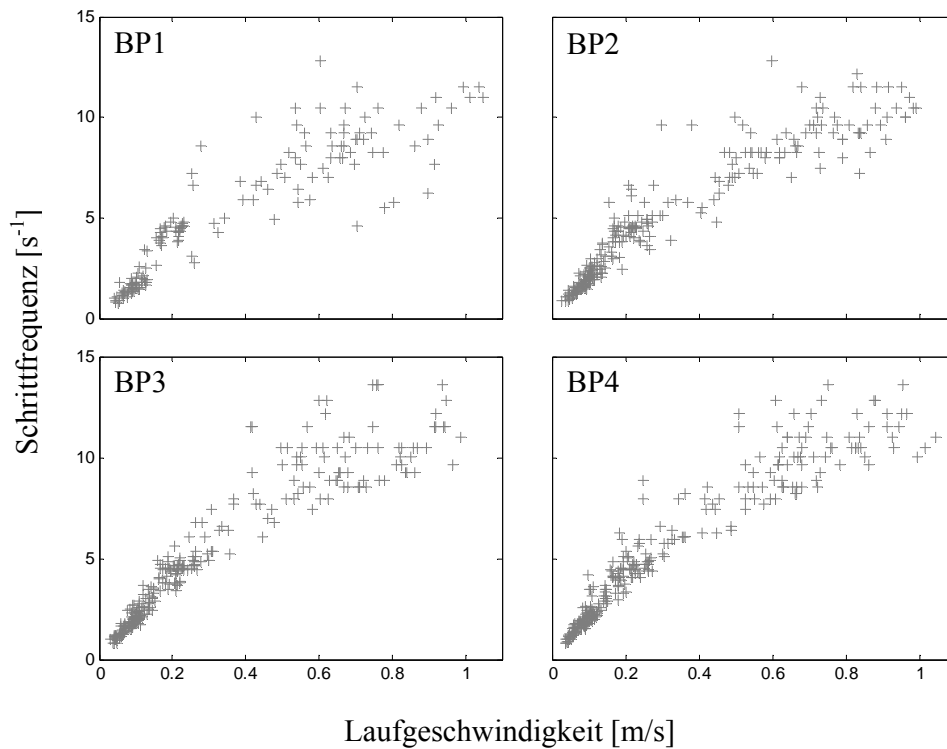


Abb. 7 Schrittfrequenzen aller vier Beinpaare gegen die Laufgeschwindigkeit aufgetragen.

Schrittweite

Die Schrittweiten der einzelnen Beinpaare werden von den Tieren genau entgegengesetzt zur Schrittfrequenz an steigende Geschwindigkeiten angepasst. Bei niedrigen Geschwindigkeiten werden die Schrittweiten kaum verändert. Erst bei Geschwindigkeiten von etwa 0,2 m/s werden sie erhöht. Im gesamten Geschwindigkeitsbereich sind die Schrittweiten des ersten Beinpaares etwas größer als die der hinteren Beinpaare. Bei niedrigen Geschwindigkeiten (bis 0,3 m/s) nehmen die Schrittweiten von vorn nach hinten ab. Signifikant ist jedoch nur der Unterschied zwischen dem ersten und allen anderen Beinpaaren ($p < 0,01$).

BP	Schrittweite [mm]; $v < 0,3 \text{ m/s}_s$		Schrittweite [mm]; $v_{max} (0,85-1,1 \text{ m/s})$	
	Median	Q25 / Q75	Median	Q25 / Q75
1	54,1	51,4 / 56,8	101,7	82,3 / 121,1
2	50,0	48,3 / 51,6	95,9	85,9 / 105,9
3	48,7	47,4 / 50,0	89,9	77,7 / 102,1
4	47,5	46,2 / 48,7	82,9	75,0 / 90,8

Tab. 6 Schrittweiten der einzelnen Beinpaare bei Geschwindigkeiten unterhalb von 0,3 m/s und im Bereich der Maximalgeschwindigkeit (Mediane und Quartile). Das erste Beinpaar weicht signifikant von allen anderen ab (ANOVA, bonferroni (post-hoc), $p < 0,01$).

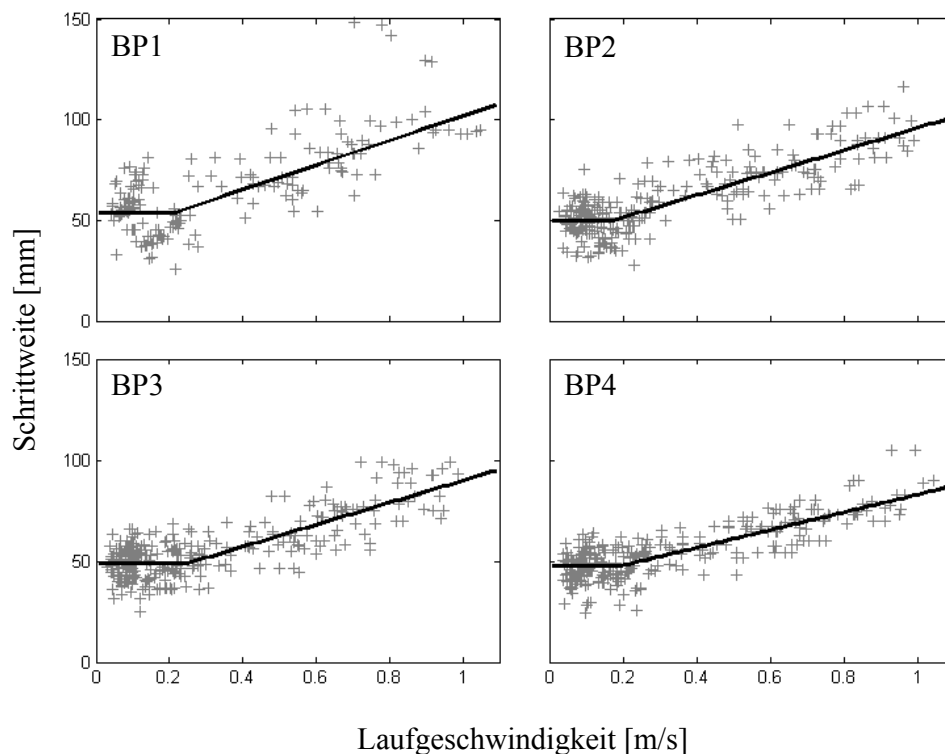


Abb. 8 Schrittweiten aller Beinpaare gegen die Laufgeschwindigkeit sowie deren bilineare Approximation.

Der Vergleich der Anstiege bei $v > 0,3 \text{ m/s}$, zeigt keine signifikanten Unterschiede ($p > 0,05$). Bei Maximalgeschwindigkeit sind die Schrittweiten aller Beinpaare in etwa doppelt so groß wie bei niedrigen Geschwindigkeiten (Tab. 6).

Die Strecke die der Tarsus in einem Zyklus zurücklegt, entspricht der des COM im gleichen Zeitraum (Abschnitt 2.3.1, S.12). Im zweibeinigen System ist die Strecke, die der COM zurücklegt, aber die Summe aus den Kontaktphasen der kontralateralen Beine

abzüglich des Zeitraumes in dem beide Beine Bodenkontakt haben bzw. zuzüglich des Zeitraumes in dem keines der beiden Beine den Boden berührt. Aufgrund dieser variablen Zeiträume kann der COM in Schwung- und Kontaktphase unterschiedliche Strecken zurücklegen. Bei *Ancylometes* bleibt die Strecke, die der COM während der Kontaktphase der einzelnen Beine zurücklegt (s_C), über den gesamten Geschwindigkeitsbereich nahezu konstant, bzw. nimmt leicht ab. Die Strecke, die es in der Schwungphase zurücklegt (s_S), steigt dagegen deutlich an (Abb. 9). Bei Beinpaar 1 ist s_S im gesamten Geschwindigkeitsbereich größer als s_C . Bei den anderen Beinpaaren kommt es im mittleren Geschwindigkeitsbereich zu einer Überschneidung der beiden Geschwindigkeitsabhängigkeiten. Diese haben die bilinearen Abhängigkeiten der Schrittweite zur Folge (Abb. 8, Tab. 7) und bestimmen die Geschwindigkeit, ab welcher die Schrittweite wächst.

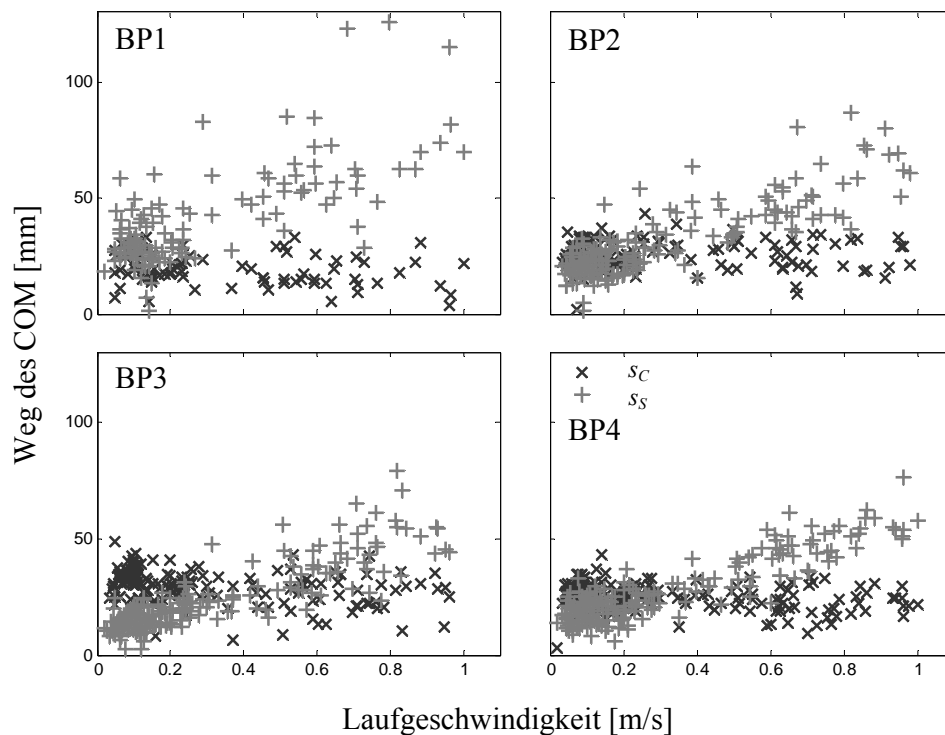


Abb. 9 Bewegung des COM bei Kontakt- (s_C : \times) und Schwungphase (s_S : $+$) in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit.

	[m/s]
BP1	0,22 (0,12; 0,38)
BP2	0,18 (0,13; 0,24)
BP3	0,24 (0,16; 0,36)
BP4	0,19 (0,14; 0,25)

Tab. 7 Schnittpunkte der bilinearen Regressionen bei den Schrittweiten der Beinpaare (Median und Vertrauensbereich).

Duty-Faktor

Bei niedrigen Geschwindigkeiten liegen die Duty-Faktoren aller Beinpaare mit Ausnahme des ersten im Mittel über 0,5.

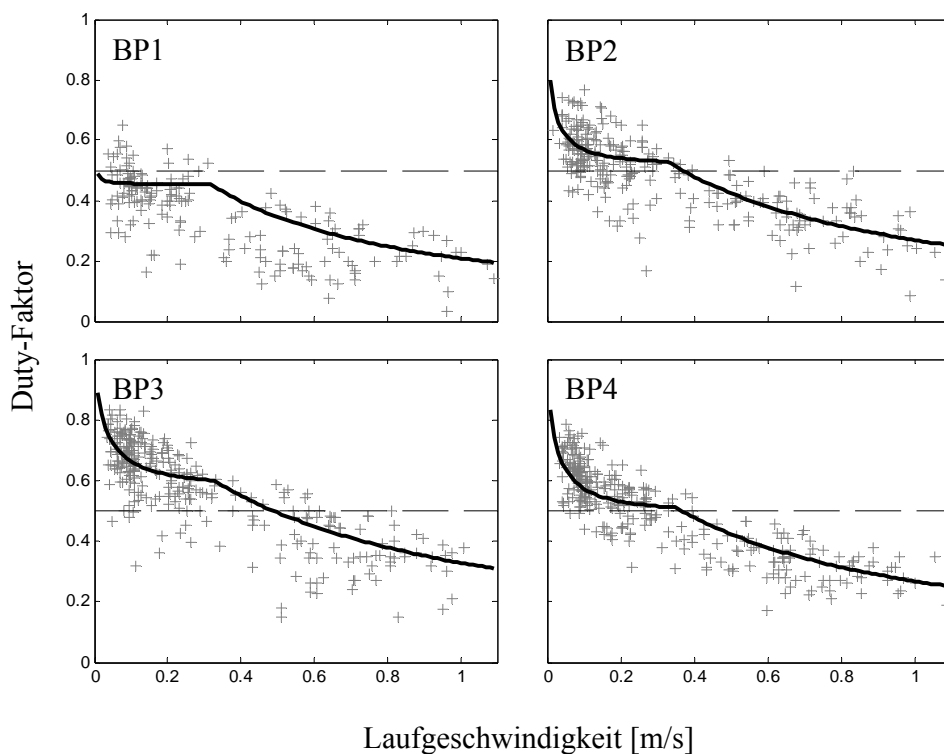


Abb. 10 Duty-Faktoren aller Laufbeinpaare gegen die Geschwindigkeit sowie deren aus den Regressionen von f_c und f_s berechnete Approximation. Die gestrichelte Linie markiert den Wert $t_s = t_c$.

Die Duty-Faktoren des zweiten und vierten Beinpaares unterschreiten den Wert von 0,5 zwischen 0,365 und 0,38 m/s (Abb. 10). Als letztes Unterschreitet auch das dritte Beinpaar diesen Wert bei ca. 0,47 m/s.

Körperhöhenanpassung

Bei niedrigen Laufgeschwindigkeiten heben die Tiere ihren Körper nur wenige mm vom Untergrund ab, so dass die Coxen gelegentlich den Boden berühren. Der Mittelpunkt des Prosoma befindet sich im Mittel $9,4 (\pm 1,1)$ mm über dem Substrat. Bei den durchschnittlichen Prosomadimensionen von *A. bogotensis* (Tab. 2) heißt das, dass die Coxalgelenke sich ca. 6 mm über dem Substrat befinden. Bei Geschwindigkeiten über ca. 0,25 m/s wird der Körper deutlich angehoben. Bereits bei Geschwindigkeiten um 0,45 m/s ist das Maximum mit $17,4 (\pm 1,4)$ mm erreicht (Abb. 11). Bei weiterer Geschwindigkeitssteigerung findet keine Zunahme mehr statt. Die Körperhöhenanpassung lässt sich mit (Formel 3.2) beschreiben.

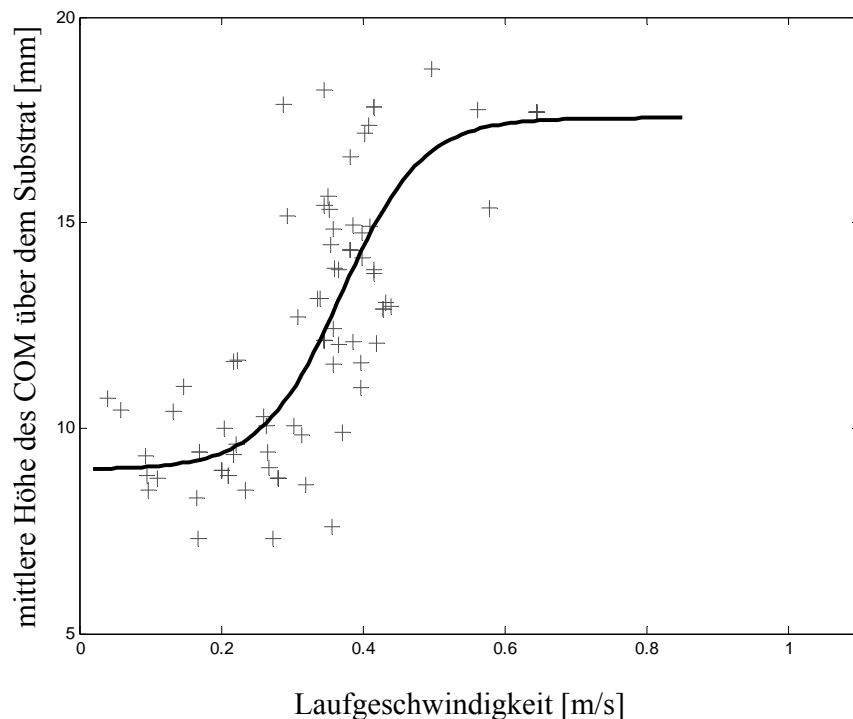


Abb. 11 Höhe des Körperschwerpunktes (H_{COM}) gegen die Laufgeschwindigkeit.

Unter Verwendung von Formel 3.1 kann man die Übergangsgeschwindigkeit vom Gehen zum Laufen abschätzen (Alexander & Jayes 1983; Geyer 2005). Nimmt man für l_0 die Entfernung zwischen den Artikulationsstellen der Laufbeine und dem Substrat an, diese liegt etwa 2 mm unterhalb des Prosomamittelpunktes, verschiebt sich die Übergangsgeschwindigkeit v_{trans} durch das Anheben des COM von ca. 0,17 m/s auf ca. 0,27 m/s.

$$v_{trans} \approx \sqrt{0.5gl_0} \quad 3.1$$

$$H_{COM} = 4,3 \cdot 10^{-3} \cdot \tanh(8,9 \cdot (v - 0,37)) + 13,3 \cdot 10^{-3} \quad 3.2$$

Horizontale Fluktuation der Schwerpunktlage

Die horizontale Auslenkung (A_Y) (Abb. 13) ist deutlich von der Lokomotionsgeschwindigkeit abhängig. Sie zeigt einen sehr diskontinuierlichen Verlauf. Dabei ist der Anstieg bei niedrigen und mittleren Geschwindigkeiten deutlich größer als bei höheren Geschwindigkeiten (Abb. 12d). Bei hohen Geschwindigkeiten ist die horizontale Amplitude nahezu konstant bei ca. 0,59 ($\pm 0,34$) mm, bei niedrigen und mittleren Geschwindigkeiten werden maximale Werte von ca. 2 mm erreicht.

	$v < 0,3$ m/s		$v > 0,3$ m/s	
	a	b	a	b
f_Y	31,4	- 0,3	5,6	2,6
A_Y	7,3	0,0	0,4	0,4

Tab. 8 Parameter der linearen Regressionen der Form $f_Y = a \cdot v + b$, von Frequenz und Amplitude des COM in der Horizontalebene bei Geschwindigkeiten ober- und unterhalb von 0,3 m/s.

Die Horizontalfrequenz zeigt ebenfalls eine zweigeteilte Geschwindigkeitsabhängigkeit. Hier ist der Anstieg bei niedrigeren Geschwindigkeiten ebenfalls größer als bei höheren Geschwindigkeiten. Bei niedrigen Geschwindigkeiten weisen die Daten eine hohe Variabilität auf.

Bei beiden Parametern tritt die Diskontinuität zwischen 0,2 m/s und 0,3 m/s und damit etwas früher als bei den meisten kinematischen Parametern der Einzelbeine auf (Abschnitt 3.1.2, S.27)

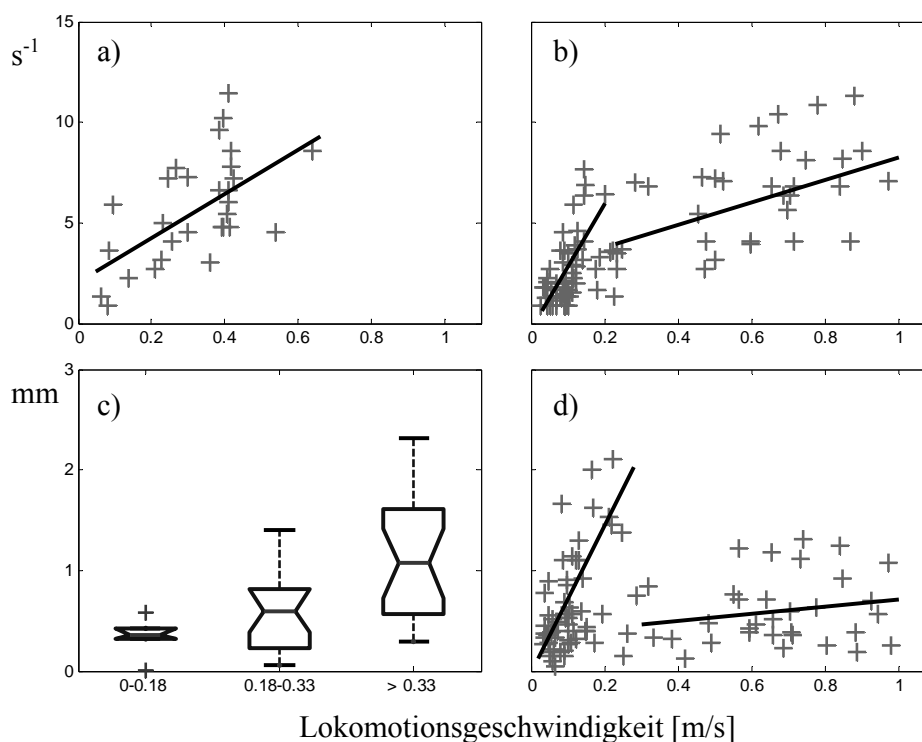


Abb. 12 Frequenzen und Auslenkungen des COM in der Horizontal- und in der Sagittalebene a) Vertikalfrequenz (f_z), b) Horizontalfrequenz (f_y), c) Vertikalamplitude (A_z), d) Horizontalamplitude (A_y).

Vertikale Auslenkung des COM

Die Vertikalfrequenz steigt mit wachsender Geschwindigkeit linear an ($f_z = 11 \cdot v + 2,1$) (Abb. 12a). Der Anstieg ist signifikant ($p < 0,05$) kleiner als der mittlere Anstieg der Schrittfrequenz bei Geschwindigkeiten unterhalb von 0,3 m/s. Dieser ist mit einem Wert von 21 ca. doppelt so groß. Die vertikale Auslenkung des COM steigt mit der Geschwindigkeit ebenfalls an (von ca. 0,5 mm bei sehr niedrigen Geschwindigkeiten auf Werte von maximal etwa 2 mm bei Geschwindigkeiten über 0,3 m/s). Sie variiert dabei aber sehr stark, so dass auch bei hohen Geschwindigkeiten meist niedrigere Amplituden zu finden sind (Abb. 12c). Häufig treten auch Trajektorien auf, die scheinbar aus der Überlagerung mehrerer Frequenzen resultieren. Dementsprechend weisen auch die Frequenzanalysen oft mehr als ein Maximum auf. Für beide Werte ist die Datenlage bei Geschwindigkeiten oberhalb von 0,5 m/s ungenügend.

Vergleicht man die hier ermittelten Frequenzen und Auslenkungen mit den in Abschnitt 3.2.1 ermittelten Bodenreaktionskräften, wird aufgrund der Abhängigkeiten in Formel 3.3 klar, dass bei einem linearen Masse-Feder-System wachsende Frequenzen und Schwer-

punktauslenkungen zu vergleichsweise großen Zunahmen der Beschleunigungen und damit auch der resultierenden Kräfte führen.

$$\begin{aligned} s &= a \cdot \sin \omega t \\ \ddot{s} &= -a\omega^2 \cdot \sin \omega t \end{aligned} \tag{3.3}$$

Dabei entspricht der Weg s dem Produkt aus der Amplitude a und dem Sinus der Kreisfrequenz ω . Die Beschleunigung als zweite Ableitung des Weges verhält sich proportional zur Kraft und entspricht dem Quadrat der Kreisfrequenz und der Amplitude. Der Term $\sin\omega t$ kann maximal den Wert 1 erreichen. Man kann ihn also, um die maximale Veränderung zu finden, gleich 1 setzen.

Die Maxima der vertikalen Bodenreaktionskräfte der einzelnen Beine steigen im Mittel um 20 % (Tab. 13, Tab. 14). Dabei ist nur die Zunahme bei den Beinpaaren 2 und 4 signifikant ($p=0,041/0,049$). Nimmt man als träge Masse nur das Gewicht von Pro- und Opisthosoma (dieses entspricht etwa 65 % des Gesamtgewichtes und damit ca. 0.002 kg), als Frequenz 7 Hz und als Amplitude 0,0015 m an, erhält man durch Einsetzen in Formel 3.4 den auf der Beschleunigung des COM basierenden Anteil der Bodenreaktionskraft.

$$\begin{aligned} F_{Trägheit} &= 0,0015m \cdot (2\pi \cdot 7/s)^2 \cdot 0,002kg \\ &\approx 0,006N \end{aligned} \tag{3.4}$$

Dieser Anteil wächst um ca. 17 % gegenüber den bei langsamer Lokomotion erzeugten Bodenreaktionskräften, die zum überwiegenden Teil auf der Gewichtskraft der Spinnen (ca. 0,0315 N, Tab. 2) und zu einem kleineren Teil auch hier auf der Trägheit von Pro- und Opisthosoma beruhen (ca. 1 %). Die ermittelten kinematischen Werte liegen also in einem Bereich der zu den ermittelten Kraftzuwächsen passt.

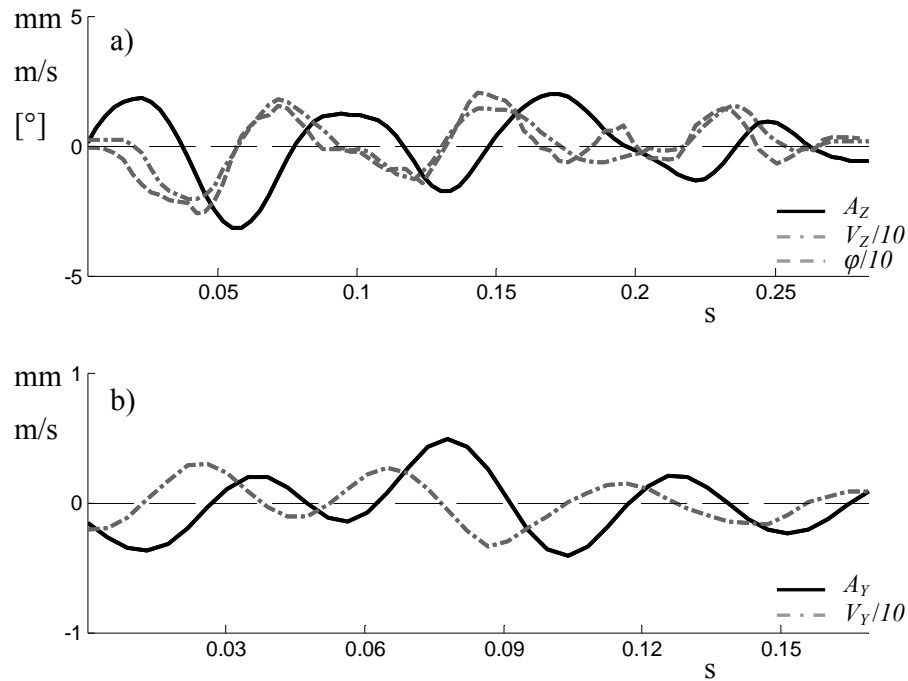


Abb. 13 Beispieltrajektorien des COM: a) vertikale Auslenkung (A_z), Vertikalgeschwindigkeit ($V_z, \times 10^{-1}$) und Winkel des Geschwindigkeitsvektors gegen das Substrat ($\phi, \times 10^{-1}$) bei einer mittleren Laufgeschwindigkeit von 0,37 m/s; b) horizontale Auslenkung (A_y) und horizontale Geschwindigkeit ($V_y, \times 10^{-1}$) bei einer mittleren Laufgeschwindigkeit von 0,82 m/s.

Winkel zwischen Geschwindigkeitsvektor und Substrat

Approximativ wurden die Zeitpunkte von Auf- und Abfußen der Beinsets aus den Maxima und Minima der Vertikalbeschleunigung des COM bestimmt (Abschnitt 2.3.1, S.15). Die Winkel des Geschwindigkeitsvektors zum Substrat zeigen jeweils lineare Geschwindigkeitsabhängigkeiten. Die Winkel beim Auffußen (TDW) sind negativ, die beim Abfußen (TOW) positiv. Dabei bleiben die Werte stets unterhalb von 20° bzw. oberhalb von -20° . Die absoluten Beträge der beiden Anstiege unterscheiden sich nicht signifikant voneinander ($p > 0,05$). Der geschwindigkeitsabhängige Anstieg des TD -Winkels ist hochsignifikant ($p < 0,001$), der des TO -Winkels ist es auf dem 5 %-Niveau nicht ($p = 0,094$).

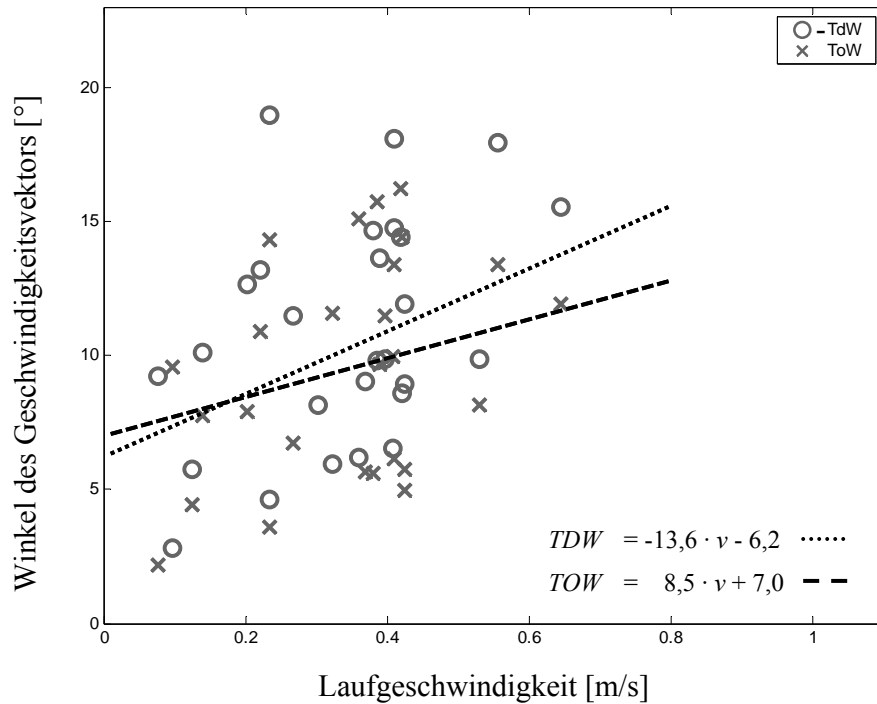


Abb. 14 Winkel zwischen Geschwindigkeitsvektor des COM und dem Substrat in der Sagittalebene im Schnittpunkt der COM-Trajektorie mit der mittleren Höhe des COM sowie lineare Regressionen des *TD*-Winkels und des *TO*-Winkels in Anhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit (*v*). Sowohl der *TD*-Winkel als auch seine Regression sind negativ dargestellt.

Phasenbeziehungen

Die Phasenbeziehungen zwischen den Beinpaaren sind im Geschwindigkeitsverlauf nicht konstant. Bei langsamen und mittleren Geschwindigkeiten entspricht das Laufmuster weitgehend dem alternierend-tetrapoden System. Die kontralateralen Beine arbeiten jeweils um ca. $\frac{1}{2}$ Phase versetzt. Die Phasenverschiebungen der ipsilateralen Beine liegen nahe 0,5 (Tab. 10). Die größte Abweichung findet sich zwischen erstem und zweitem Beinpaar. Das zweite Beinpaar ist um 0,68 bzw. 0,62 Phasen gegen das erste Beinpaar verschoben aktiv ($p < 0,05$). Auch zwischen zweitem und drittem Beinpaar weichen die Phasenbeziehungen geringfügig von 0,5 ab. Die Aktivität von Beinpaar 3 ist um ca. 0,6 Phasen gegen Beinpaar 2 versetzt ($p < 0,05$).

Die Kopplung zwischen den kontralateralen Beinen ist bei sehr niedrigen Geschwindigkeiten bis ca. 0,15 m/s bei allen Beinpaaren geringer als im mittleren Bereich (0,15 m/s – 0,3 m/s) (Tab. 9). Bei hohen Geschwindigkeiten dissoziieren die Verteilungen

bei Beinpaar 2 und 3 in zwei Modi. Nur bei Beinpaar 4 ist die kontralaterale Kopplung bei hohen Geschwindigkeiten am höchsten.

Bei der schnellen Lokomotion kommt es zu Verschiebungen sowohl der kontra- als auch der ipsilateralen Phasenbeziehungen. Die kontralateralen Phasenbeziehungen bleiben bei den Beinpaaren 1 und 4 konstant bei ca. 0,5, ändern sich aber bei den Beinpaaren 2 und 3. Hier findet eine Verschiebung um ca. $\frac{1}{4}$ statt, so dass die mittleren Phasenbeziehungen eher bei 0,25 bzw. 0,75 liegen (Tab. 11, Abb. 15).

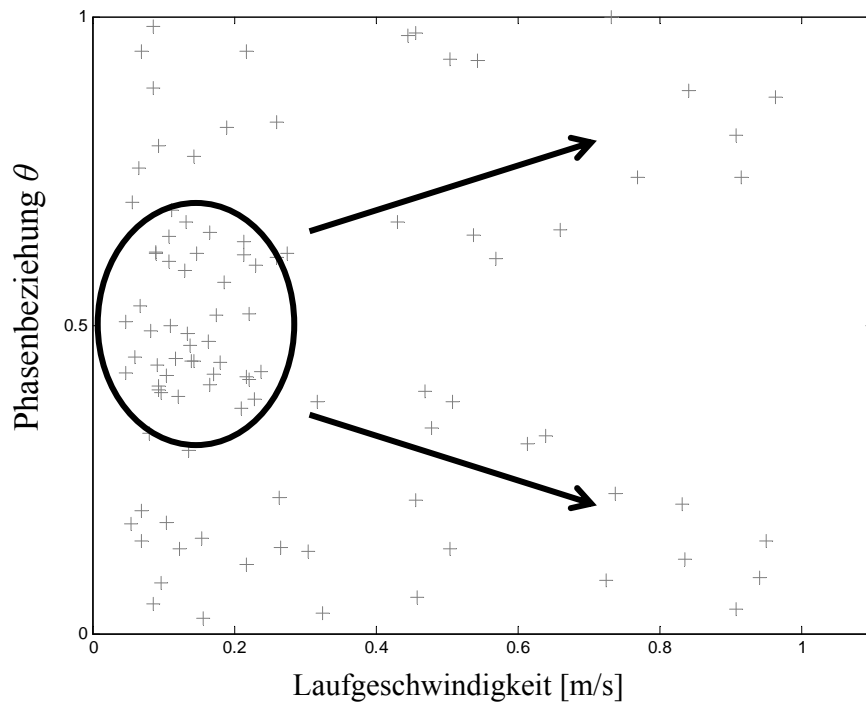


Abb. 15 Entwicklung der kontralateralen Phasenbeziehungen des zweiten Beinpaares in Abhängigkeit von der Laufgeschwindigkeit. Es findet ein kontinuierlicher Wechsel von $\bar{\theta} = 0,5$ zu intermediären Phasenbeziehungen statt.

Die ipsilateralen Beziehung von Beinpaar 2 zu Beinpaar 1 und von Beinpaar 3 zu Beinpaar 2 verringern sich auf Werte unter 0,5 ($p < 0,05$), so dass sich die Phasenbeziehungen zwischen den Beinpaaren 3 und 1 bzw. zwischen den Beinpaaren 4 und 2 ebenfalls verändern (Tab. 10).

BP	$v < 0,15$ m/s		$0,15 < v < 0,3$ m/s		$v > 0,3$ m/s	
	$\bar{\theta}$	\bar{R}	$\bar{\theta}$	\bar{R}	$\bar{\theta}$	\bar{R}
1	0,44 ($\pm 0,81$)	0,67	0,48 ($\pm 0,41$)	0,92	0,50 ($\pm 0,74$)	0,73
2	0,48 ($\pm 1,13$)	0,36	0,48 ($\pm 1,11$)	0,38	0,08 ($\pm 1,22$)	0,25
3	0,46 ($\pm 0,93$)	0,57	0,51 ($\pm 0,89$)	0,61	0,43 ($\pm 1,15$)	0,34
4	0,47 ($\pm 0,79$)	0,68	0,48 ($\pm 0,68$)	0,77	0,48 ($\pm 0,63$)	0,80

Tab. 9 Mittlere kontralaterale Phasenbeziehungen $\bar{\theta}$ der 4 Beinpaare, sowie Kopplung \bar{R} und zirkuläre Standardabweichung bei niedrigen, mittleren und hohen Laufgeschwindigkeiten.

BP	$v < 0,15$ m/s		$0,15 < v < 0,3$ m/s		$v > 0,3$ m/s	
	$\bar{\theta}$	\bar{R}	$\bar{\theta}$	\bar{R}	$\bar{\theta}$	\bar{R}
2/1	0,68 ($\pm 0,87$)	0,62	0,62 ($\pm 0,49$)	0,88	0,47 ($\pm 0,76$)	0,71
3/2	0,59 ($\pm 0,63$)	0,80	0,56 ($\pm 0,73$)	0,74	0,43 ($\pm 0,87$)	0,62
4/3	0,43 ($\pm 0,42$)	0,91	0,44 ($\pm 0,52$)	0,87	0,44 ($\pm 0,68$)	0,77
3/1	0,31 ($\pm 0,96$)	0,54	0,31 ($\pm 0,86$)	0,63	0,90 ($\pm 1,20$)	0,27
4/2	0,06 ($\pm 0,78$)	0,70	0,11 ($\pm 0,77$)	0,70	0,92 ($\pm 1,15$)	0,34

Tab. 10 Mittlere ipsilaterale Phasenbeziehungen $\bar{\theta}$, sowie Kopplung \bar{R} und zirkuläre Standardabweichung bei niedrigen, mittleren und hohen Laufgeschwindigkeiten.

	$\bar{\theta}$	\bar{R}
BP2($\bar{\theta} > 0.5$)	0,82 ($\pm 0,80$)	0,68
BP2($\bar{\theta} < 0.5$)	0,21 ($\pm 0,79$)	0,69
BP3($\bar{\theta} > 0.5$)	0,68 ($\pm 0,65$)	0,79
BP3($\bar{\theta} < 0.5$)	0,31 ($\pm 0,72$)	0,74

Tab. 11 Vergleich der mittleren Phasenbeziehung $\bar{\theta}$ bei Beinpaar 2 und Beinpaar 3 der beiden bei $v > 0,3$ m/s auftretenden Phasen-Modi. Signifikant unterscheiden sich die Werte bei Beinpaar 3 ($p < 0,05$, fett; zirkulärer T-Test nach Fisher (1993)).

3.1.3 Start / Sprung, Beschleunigung aus dem Stand

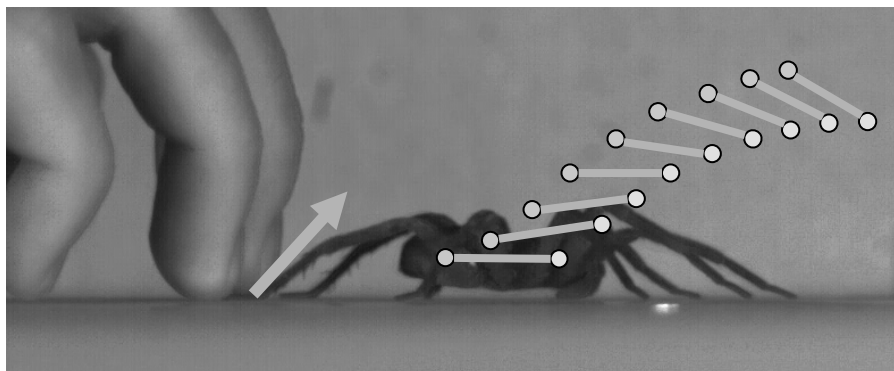


Abb. 16 Versuchstier kurz vor dem Absprung (siehe aufgestellte Hinterbeindornen). Der Pfeil entspricht der vom vierten Beinpaar erzeugten Bodenreaktionskraft (Abb. 21d). Während des Sprunges erfolgt eine Vorwärtsrotation der Körperlängsachse.

Zwischen den Beinpaaren konnte keine bestimmte Abfolge beim Abfußen festgestellt werden. Sowohl beim Start als auch beim Sprung verlassen alle Beinpaare nach 67,5 % bis 82 % der gesamten Beschleunigungsdauer (Median) den Boden (siehe Anhang, Tab. IV).

Die mittlere horizontale Maximalgeschwindigkeit die beim Start erreicht wird, beträgt 0,75 m/s. Diese unterscheidet sich nicht signifikant ($p=0,118$) von den maximalen Geschwindigkeiten beim Sprung, die im Mittel bei 0,79 m/s liegen. Die Beschleunigungsdauer ist beim Start mit 0,065 Sekunden signifikant länger ($p<0,001$) als beim Sprung. Hier dauert die Beschleunigungsphase nur ca. 0,049 s. Die maximale Beschleunigung ist beim Sprung mit 3,1 g signifikant höher als bei Startereignissen (2,0 g, $p<0,001$; Tab. 12). Während der Beschleunigung werden die maximalen Beschleunigungswerte jedoch bei beiden Vorgängen zum gleichen Zeitpunkt, nach 44 % bis 46 % der Gesamtdauer, erreicht. Bei den Beschleunigungsvorgängen werden vom COM in Bewegungsrichtung unterschiedliche Wegstrecken zurückgelegt. Diese Strecke ist mit ca. 21 mm bei Sprüngen kürzer als bei Starts, wo sie ca. 28 mm beträgt ($p=0,016$).

	ST (n = 21)		SP (n = 29)		p
	Median	Q25 / Q75	Median	Q25 / Q75	
v_{max} [m/s]	0,75	0,62/0,83	0,79	0,70/0,86	0,118
a_{max} [g]	2,03	1,12/2,58	3,11	2,52/3,54	<0,001
Zeit bis a_{max} [s]	0,03	0,023/0,054	0,022	0,02/0,026	0,002
Zeit bis a_{max} [%]	46,4	42,0/54,6	43,7	40,0/50,0	0,347
Zurückgelegter Weg [mm]	27,9	21,9/34,6	21,0	16,9/25,1	0,016
Beschleunigungsdauer [s]	0,065	0,057/0,099	0,049	0,043/0,058	<0,001

Tab. 12 Vergleich der Parameter Maximalgeschwindigkeit (v_{max}), Maximalbeschleunigung (a_{max}), Dauer bis zur maximalen Beschleunigung, prozentuale Dauer bis zur maximalen Beschleunigung, während der Beschleunigungsphase zurückgelegter Weg und Beschleunigungsdauer von Start (ST) und Sprung (SP).

3.2 Bodenreaktionskräfte

3.2.1 Gleichförmige Lokomotion

Vertikale Kraftkomponente

Die Bodenreaktionskräfte der verschiedenen Beinpaare zeigen charakteristische Verläufe. Die vertikalen Kraftkomponenten sind sowohl bei langsamer als auch bei schneller Lokomotion unimodal (Abb. 17, Abb. 18). Bei schnellen Läufen kommt es vor allem bei den Beinpaaren 1 und 2 gelegentlich zu Impakt-Peaks. Die vertikalen Kraftmaxima sind bei höheren Geschwindigkeiten im Mittel um 20 % größer. Signifikante geschwindigkeitsabhängige Unterschiede treten beim zweiten und vierten Beinpaar auf ($p=0,041$ bzw. $p=0,049$). Der prozentuale Anstieg bei Beinpaar 2 beträgt ca. 30 % und der des vierten Beinpaars ca. 16 %, während der Anstieg beim dritten Beinpaar mit ca. 8 % deutlich geringer ist (Tab. 13, Tab. 14). Bei langsamer Lokomotion sind die Maximalwerte der Beinpaare drei und vier signifikant höher als der Wert des ersten Beinpaars ($p<0,017$). Bei hohen Geschwindigkeiten treten solche Unterschiede nicht mehr auf.

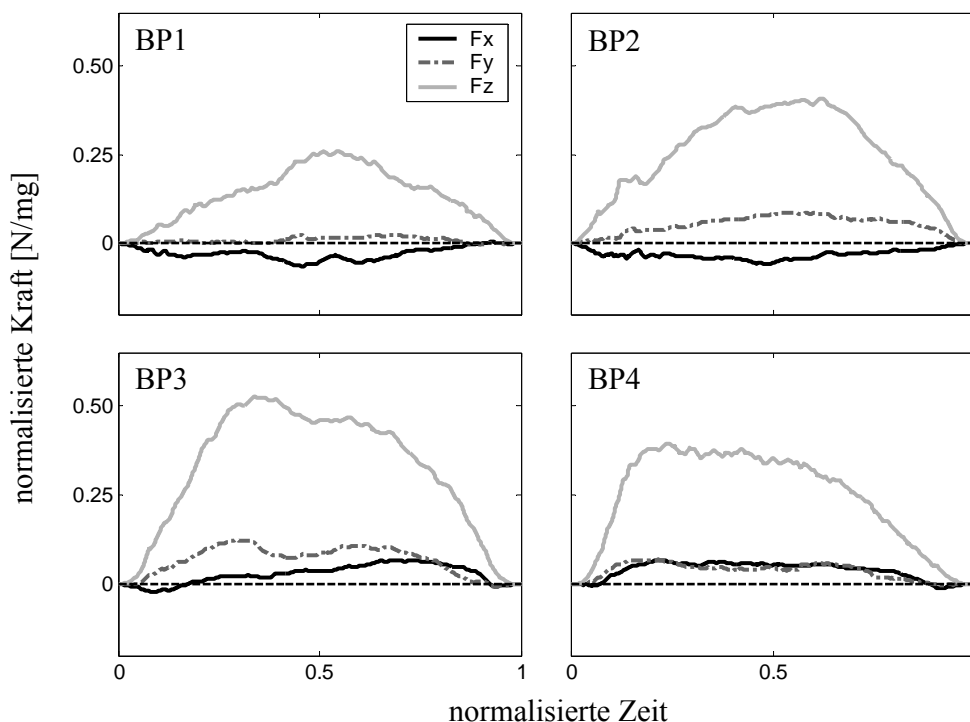


Abb. 17 Auf das Körpergewicht normierte mittlere Bodenreaktionskräfte (Median) aller Laufbeinpaare bei Geschwindigkeiten unterhalb 0,3 m/s (siehe auch Tab. 13 und Abb. I-III im Anhang).

Tendenziell befinden sich die Kraftmaxima bei den hinteren beiden Beinpaaren näher am Beginn der Kontaktphase, während die Maxima bei den vorderen Beinpaaren eher im späteren Verlauf der Kontaktphasen erscheinen. Dieser Unterschied ist jedoch nur bei langsamer Lokomotion zwischen Beinpaar 2 und 4 signifikant ($p=0,023$), zwischen den Beinpaaren 4 und 1 ist er es auf dem 5 %-Niveau nicht ($p=0,059$).

Mit wachsender Geschwindigkeit nehmen die Absolutwerte der auf Kontaktdauer und Körpergewicht normierten Kraftstöße (Abschnitt 2.4) bei allen Beinen zu. Signifikant sind diese Unterschiede aber nicht ($p>0,083$; Tab. III). Zwischen den Beinpaaren bestehen deutliche Unterschiede. Vor allem das erste Beinpaar erzeugt signifikant geringere Kraftstöße ($p<0,006$; Tab. XVII, XVIII). Die Werte betragen etwa die Hälfte der vom dritten Beinpaar erreichten Werte. Dieses erzeugt bei allen Geschwindigkeiten die größten vertikalen Kraftstöße (Tab. 13, Tab. 14). Unter Berücksichtigung der Kontaktdauer, die bei Beinpaar 3 im gesamten Geschwindigkeitsbereich am größten und bei Beinpaar 1 am kürzesten ist (Abschnitt 3.1.2), ist davon auszugehen, dass der Anteil des dritten Beinpaares an der Gesamtkraft den des ersten Beinpaares noch stärker übertrifft. Bei

langsamer Lokomotion ist auch der spezifische Kraftstoß des vierten Beinpaars signifikant kleiner als der des dritten ($p=0,041$; Tab. 13).

Horizontale Kraftkomponente

Die horizontalen Kraftkurven zeigen deutliche geschwindigkeitsabhängige Unterschiede. Bei langsamer Lokomotion erzeugen die beiden vorderen Beinpaare hauptsächlich bremsende Kräfte, während die hinteren Beinpaare vor allem beschleunigende Kräfte erzeugen. Die Beträge der Maximalwerte, d. h. die Minima der vorderen Beinpaare und die Maxima der hinteren Beinpaare sowie deren zeitliches Auftreten während der Kontaktphase unterscheiden sich nicht signifikant ($p>0,385$ bzw. $p>0,125$). Aufgrund der unterschiedlichen Vorzeichen sind die Unterschiede zwischen den Kraftstößen der vorderen und der hinteren Beinpaare (Tab. 13) hoch signifikant ($p<0,001$; Tab. XXI).

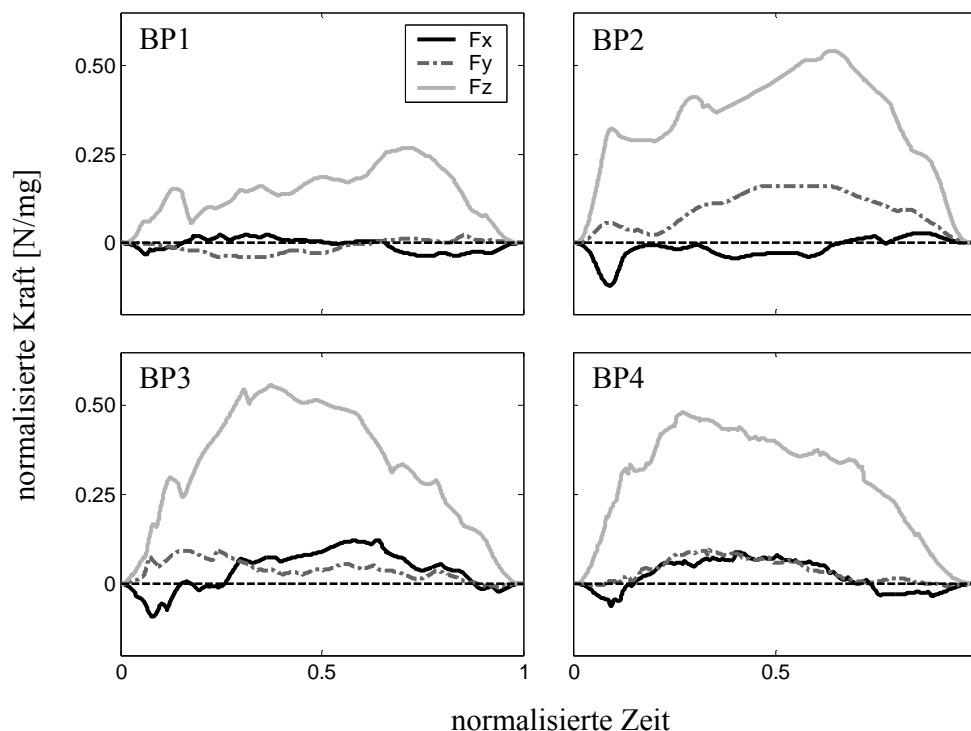


Abb. 18 Auf das Körpergewicht normierte mittlere Bodenreaktionskräfte (Median) aller Beinpaare bei der schnellen Lokomotion ($v > 0,3$ m/s; siehe auch Tab. 14 und Abb. IV-VI).

Bei der schnellen Lokomotion ist nur der Unterschied zwischen den Kraftstößen des dritten und des ersten Beinpaars signifikant ($p=0,017$), da die Kraftstöße der vorderen Beinpaare tendenziell gestiegen sind und der Kraftstoß des vierten Beinpaars tendenziell gesunken ist. Obwohl die Kraftstöße der Beinpaare 1 und 2 auch bei höheren Geschwindigkeiten

negative Werte aufweisen und die der hinteren Beinpaare auch weiterhin positiv sind (Tab. 14), erzeugen alle Beinpaare sowohl positive als auch negative Bodenreaktionskräfte (Abb. 18). So steigen die Maxima der Horizontalkräfte der vorderen Beinpaare signifikant ($p=0,038$ bzw. $p=0,018$), während der Anstieg bei den hinteren Beinpaaren nicht signifikant ist ($p>0,2$). Die Kraftmaxima der vorderen Beinpaare befinden sich hier ebenfalls etwa in der Mitte der Kontaktphase und weisen positive Werte auf (Tab. 14). Die Kraftmaxima der hinteren Beinpaare sind in etwa doppelt so groß wie die der vorderen, wobei nur der Unterschied zwischen erstem und viertem Beinpaar signifikant ist ($p=0,024$). Die Minimalwerte der horizontalen Kraftkomponente treten hier vor allem am Anfang und am Ende der Kontaktphase auf. Bei schnellen Läufen sind diese bremsenden Kräfte bei allen Beinen gleichermaßen ausgeprägt. D. h. weder die Lage innerhalb der Kontaktphase noch die Werte der minimalen Horizontalkräfte weisen zwischen den Beinpaaren signifikante Unterschiede auf ($p>0,33$). Bei den hinteren Beinpaaren steigen deren absolute Werte geschwindigkeitsabhängig signifikant ($p<0,05$).

Mediolaterale Kraftkomponente

Laterale Bodenreaktionskräfte sind sowohl bei langsamer als auch bei schneller Lokomotion hauptsächlich positiv, d. h. die Beine üben nach außen gerichtete Kräfte auf das Substrat aus. Das erste Beinpaar trägt kaum zur Erzeugung seitlich gerichteter Kräfte bei, so dass sich bei langsamer Lokomotion die Kraftstöße der anderen Beinpaare signifikant von diesem unterscheiden ($p<0,002$). Bei schneller Lokomotion ist der spezifische Kraftstoß des ersten Beinpaares im Mittel leicht negativ die Variabilität aller Beinpaare ist jedoch deutlich größer, so dass sich hier nur noch das vierte Beinpaar signifikant von Beinpaar 1 unterscheidet ($p=0,007$). Es gibt keine geschwindigkeitsabhängigen Unterschiede ($p>0,329$). Die maximalen lateralen Kraftwerte der verschiedenen Beinpaare unterscheiden sich nicht signifikant ($p>0,056$).

Bei der langsamen Fortbewegung liegen die Maxima der vorderen drei Beinpaare im mittleren Bereich der Kontaktphase, das des vierten Beinpaars eher am Anfang. Die Unterschiede zwischen Beinpaar 4 und den Beinpaaren 2 und 3 sind signifikant ($p=0,01$ bzw. $p=0,024$). Bei schneller Lokomotion befinden sich die Maxima der vorderen Beinpaare eher am Ende und die der hinteren Beinpaare eher am Anfang der Kontaktphase (Abb. 18, Tab. 14). Die Unterschiede zwischen Beinpaar 3 und Beinpaar 1 ($p=0,03$), zwischen Beinpaar 4 und Beinpaar 1 ($p=0,024$) sowie zwischen Beinpaar 4 und Beinpaar 2 ($p=0,033$) sind signifikant.

		BP1 (n = 8)		BP2 (n = 12)		BP3 (n = 6)		BP4 (n = 12)	
		Median	Q25/Q75	Median	Q25/Q75	Median	Q25/Q75	Median	Q25/Q75
Absolute Maximalwerte [N/mg]	F_{Xi}	-0,12	-0,14 / -0,09	-0,10	-0,16 / -0,07	0,09	0,06 / 0,12	0,09	0,07 / 0,13
	F_{Yi}	-0,01	-0,03 / 0,04	0,09	-0,01 / 0,13	0,13	-0,01 / 0,19	0,04	-0,01 / 0,12
	F_{Zi}	0,35	0,22 / 0,44	0,42	0,37 / 0,54	0,54	0,46 / 0,68	0,46	0,39 / 0,50
Lage der Maximalwerte [%]	F_{Xi}	33,1	9,2 / 48,6	37,8	15,8 / 51,0	60,4	43,8 / 72,1	38,2	26,3 / 65,3
	F_{Yi}	49,7	31,0 / 68,7	61,7	45,6 / 72,4	48,4	35,1 / 70,7	22,5	14,7 / 40,2
	F_{Zi}	49,8	42,2 / 79,6	56,5	46,6 / 63,3	42,5	36,3 / 62,4	37,8	24,5 / 51,9
Spezifischer Kraftstoß $\times 10^{-3}$	F_{Xi}	-34,7	-50,6 / -23,2	-33,1	-49,8 / -27,1	26,5	1,9 / 54,2	40,4	28,6 / 55,1
	F_{Yi}	7,4	1,9 / 17,4	56,8	41,7 / 70,6	75,1	41,5 / 85,7	41,1	23,6 / 45,9
	F_{Zi}	164,7	122,3 / 206,9	260,0	215,7 / 331,1	325,7	307,0 / 336,3	231,7	220,7 / 284,6

Tab. 13 Absolute Maximalwerte (unabhängig vom Vorzeichen) aller drei Bodenreaktionskraftkomponenten sowie Lage der Kraftmaxima in der Kontaktphase und spezifische Kraftstöße (normiert auf $m \cdot g \cdot t_c$) der drei Kraftkomponenten bei $v < 0,3$ m/s. Nach anterior und nach lateral gerichtete Bodenreaktionskräfte weisen positive Werte auf.

		BP1 (n = 6)		BP2 (n = 6)		BP3 (n = 5)		BP4 (n = 19)	
		Median	Q25/Q75	Median	Q25/Q75	Median	Q25/Q75	Median	Q25/Q75
Absolute Maximalwerte [N/mg]	F_{Xi}	0,07	0,02 / 0,09	0,05	0,04 / 0,15	0,13	0,09 / 0,17	0,11	0,07 / 0,29
	F_{Yi}	0,02	-0,01 / 0,07	0,02	-0,03 / 0,18	-0,03	-0,08 / 0,18	0,09	-0,02 / 0,16
	F_{Zi}	0,46	0,23 / 0,56	0,61	0,50 / 0,63	0,59	0,52 / 0,67	0,55	0,45 / 0,83
Lage der Maximalwerte [%]	F_{Xi}	47,4	32,6 / 69,7	69,7	23,8 / 85,5	59,0	54,0 / 62,7	39,6	28,7 / 44,9
	F_{Yi}	75,8	70,0 / 90,3	63,4	37,0 / 84,1	16,8	12,0 / 55,9	34,0	25,5 / 41,0
	F_{Zi}	45,0	20,2 / 69,1	50,0	29,8 / 63,6	34,4	23,0 / 41,1	31,6	26,4 / 34,4
Spezifischer Kraftstoß $\times 10^{-3}$	F_{Xi}	-20,7	-32,1 / -3,4	-17,6	-33,9 / 42,5	31,3	14,8 / 50,8	33,7	-13,6 / 58,4
	F_{Yi}	-4,1	-18,6 / 11,4	111,6	-32,2 / 120,6	44,9	4,1 / 117,9	40,1	23,3 / 50,7
	F_{Zi}	185,2	114,1 / 218,3	353,6	322,7 / 384,7	381,9	314,6 / 383,1	298,9	245,0 / 379,6

Tab. 14 Absolute Maximalwerte aller drei Bodenreaktionskraftkomponenten sowie Lage der Kraftmaxima in der Kontaktphase und spezifische Kraftstöße der drei Kraftkomponenten bei $v > 0,3$ m/s.

Kraftvektorrichtungen

In der Sagittalebene ergeben sich die Kraftvektoren aus den Beträgen der vertikalen und der horizontalen Kraftkomponente. Die Kraftvektoren des dritten Beinpaars zeigen bei allen Geschwindigkeiten in Richtung des COM. Bei allen anderen Beinen sind sie zwar auch leicht zum COM geneigt, aber nicht direkt auf diesen gerichtet, so dass die Kraftvektoren des vierten Beinpaars ein vorwärts gerichtetes und die der beiden vorderen Beinpaare rückwärts gerichtete Drehmomente generieren (Abb. 21a, b). Die Bodenreaktionskraftvektoren des ersten Beinpaars sind deutlich kleiner als die der anderen Beinpaare.

In der Horizontalebene ergeben sich die Kraftvektorrichtungen der Bodenreaktionskräfte aus den horizontalen und den lateralen Kraftkomponenten. Die Neigung der Vektoren zum COM ist hier deutlicher ausgeprägt. Dennoch sind sie außer beim dritten Beinpaar nicht direkt auf den COM gerichtet. Bei der langsamen Lokomotion sind die Beiträge der beiden vorderen Beinpaare klein. Bei der schnellen Lokomotion ist das beim zweiten Beinpaar nicht mehr der Fall (Abb. 22a, b).

3.2.2 Start / Sprung, Bodenreaktionskräfte bei der beschleunigten Bewegung

Im Vergleich zur kontinuierlichen Lokomotion verschieben sich die meisten BRK-Charakteristika der Beine deutlich. Zwischen Start und Sprungmanövern sind die Kräfte jedoch recht ähnlich. Dennoch treten auch hier einige signifikante Unterschiede auf. Die Variabilität ist vergleichsweise hoch.

Vertikale Kraftkomponente

Beim Sprung unterscheidet sich der vertikale spezifische Kraftstoß des vierten Beinpaars signifikant von allen anderen ($p < 0,016$). Er ist etwa dreimal größer als der des dritten Beinpaars, welches den zweitgrößten vertikalen Kraftstoß erzeugt (Tab. 16). Der Kraftstoß des ersten Beinpaars ist im Mittel negativ; es zieht also am Substrat. Der Unterschied zwischen den Beinpaaren 1 und 3 ist ebenfalls signifikant ($p < 0,001$). Obwohl die Größenverhältnisse zwischen den Kraftstößen beim Start ähnlich groß sind, treten hier, bis auf den Unterschied zwischen erstem und drittem Beinpaar ($p = 0,022$), keine signifikanten Unterschiede auf. Im Vergleich zum Sprung sind nur die Kraftstöße des ersten Beinpaars signifikant verschieden ($p = 0,043$). Beim Start sind dessen Kraftstöße positiv.

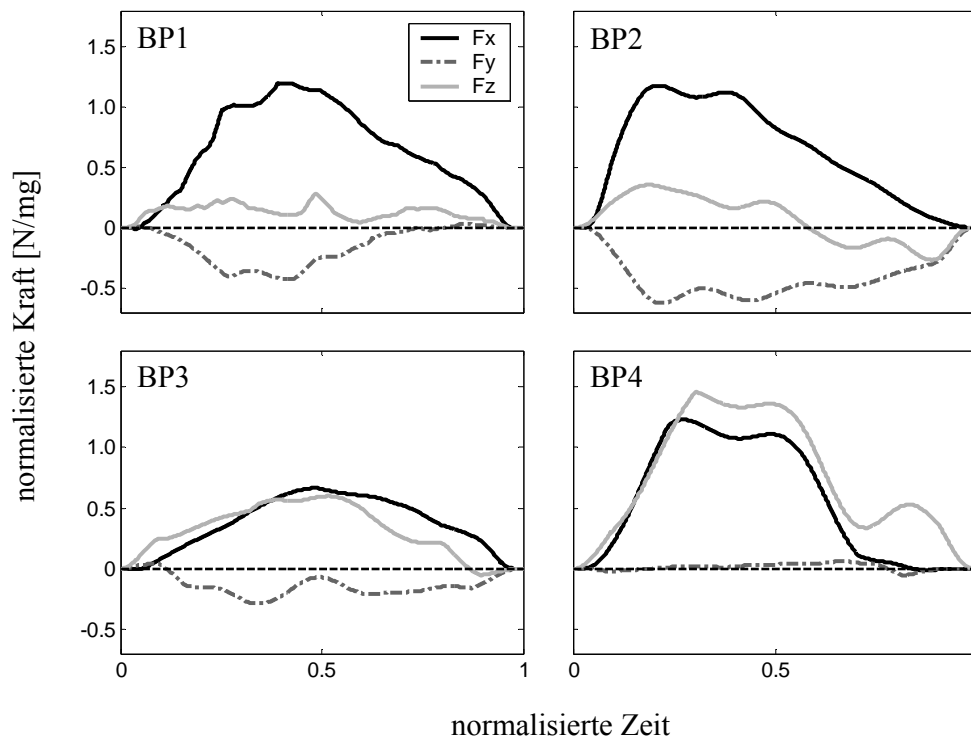


Abb. 19 Auf das Körpergewicht normierte mittlere Bodenreaktionskräfte (Median) aller Beinpaare beim Start (siehe auch Tab. 15 und Abb. VII-IX).

Die Lage der Maxima ist weder zwischen den Beinpaaren noch zwischen den verschiedenen Beschleunigungsmodi signifikant verschieden. Sie liegen jeweils im mittleren Bereich der Kontaktphase (Tab. 15, Tab. 16).

Bei den Kraftmaxima verhält es sich ähnlich wie bei den Kraftstößen, so dass beim Sprung vom vierten Beinpaar die größten Werte erzeugt werden. Diese unterscheiden sich signifikant von allen anderen Beinpaaren ($p < 0,016$). Sie sind knapp dreimal so groß wie die des dritten Beinpaares. Dessen Werte unterscheiden sich ebenfalls signifikant von den Maximalwerten des ersten Beinpaares ($p = 0,01$), die nur etwa $\frac{2}{3}$ so groß sind. Zwischen Springen und Starten treten hinsichtlich der erreichten Kraftmaxima bei keinem Beinpaar signifikante Unterschiede auf ($p > 0,179$).

Horizontale Kraftkomponente

Die Kraftstöße von Beinpaar 1 und 4 sind beim Sprung etwa gleich groß und unterscheiden sich, mit Ausnahme des Unterschiedes zwischen den Beinpaaren 4 und 3 ($p = 0,063$) signifikant von den anderen ($p < 0,006$). Dort sind die Kraftstöße nur halb bzw. $\frac{1}{3}$ so groß (Tab. 15, Tab. 16). Bei Starts sind vor allem die Werte der Beinpaare 1 und 4 niedriger. Signifikant ist dieser Unterschied aber nur bei Beinpaar 1 ($p < 0,001$). Die horizontalen

Kraftstöße der Beinpaare 1, 2 und 4 sind hier nahezu gleich groß. Nur der Unterschied zwischen Beinpaar 1 und Beinpaar 3 ist signifikant ($p=0,016$), (Tab. XXIII, Tab. XXIV).

Die Lageparameter der horizontalen Kraftmaxima weisen beim Sprung keine signifikanten Unterschiede zwischen den Beinpaaren auf. Die Kraftmaxima liegen alle in der ersten Hälfte der Beschleunigungsphase. Dabei liegt das Maximum des ersten Beinpaares mit ca. 29 % am weitesten vorn, die der anderen Beinpaare liegen zwischen 40 % und 46 %, wobei das des dritten Beinpaares am weitesten hinten liegt. Beim Start ist diese Verteilung ähnlich. Allerdings treten hier die Maxima der Beinpaare 1 und 2 nach ca. 30 % der Kontaktphase auf, während sich die der hinteren Beinpaare zwischen 40 % und 49 % befinden, wobei wiederum das des dritten Beinpaares als letztes auftritt. Hier ist der Unterschied zwischen erstem und drittem Beinpaar signifikant ($p=0,016$). Zwischen Start und Sprung gibt es bei keinem der Beinpaare einen signifikanten Unterschied.

Die Maximalkraftwerte spiegeln die Ergebnisse des Kraftstoßvergleiches wieder. Beim Sprung sind die Werte des ersten Beinpaares am größten und unterscheiden sich signifikant von den deutlich kleineren Werten der Beinpaare 2 und 3 ($p<0,004$). Die etwas niedrigeren Werte des vierten Beinpaares unterscheiden sich signifikant von denen des dritten ($p=0,001$; Tab. X). Beim Start erzeugt wiederum das erste Beinpaar die größten horizontalen Kraftwerte. Die Werte der Beinpaare 2 und 4 sind nahezu gleich groß und etwa doppelt so groß wie die Werte des dritten Beinpaares (Tab. 15). Signifikant ist der Unterschied zwischen erstem und drittem Beinpaar ($p=0,002$; Tab. IX). Bei Beinpaar 1 nehmen die horizontalen Kraftmaxima vom Start zum Sprung signifikant zu ($p=0,003$; Tab. I). Der Unterschied beträgt im Mittel ca. 10 %.

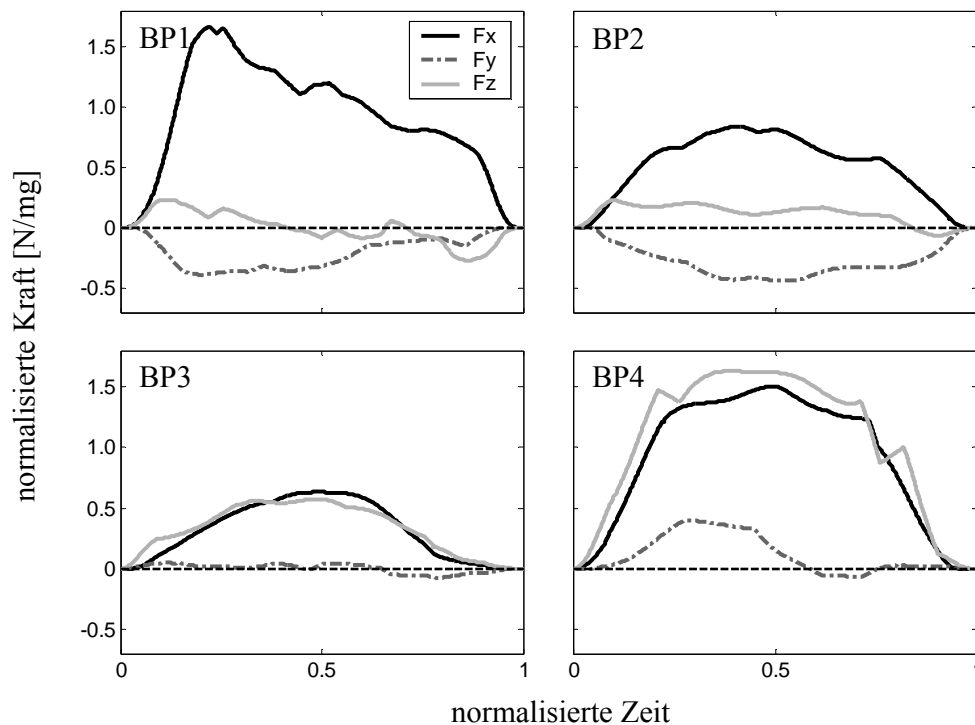


Abb. 20 Auf das Körpergewicht normierte mittlere Bodenreaktionskräfte (Median) der Laufbeinpaare beim Sprung (siehe auch Tab. 16 und Abb. X-XII).

Mediolaterale Kraftkomponente

Die mediolateralen Kraftstöße der vorderen Beinpaare unterscheiden sich von denen der hinteren Beinpaare. Bei Sprung und Start sind die Werte der Beinpaare 1 und 2 negativ. Beim Sprung erzeugt Beinpaar 3 kaum laterale Kräfte, während der Kraftstoß des vierten Beinpaars etwas kleiner als der des ersten Beinpaars, aber positiv, ist. Die Unterschiede zwischen dem ersten und den beiden hinteren Beinpaaren sind hier signifikant ($p < 0,03$). Beim Start erzeugt das vierte Beinpaar kaum laterale Kräfte, während das dritte Beinpaar ähnliche Werte erreicht wie das erste Beinpaar. Es treten keine signifikanten Unterschiede auf. Auch zwischen Sprung und Start treten aufgrund der insgesamt hohen Variabilität (Abb. VIII, Abb. XI) dieser Kraftkomponente bei keinem der Beinpaare signifikante Unterschiede auf ($p > 0,083$).

Beim Sprung liegen die Kraftmaxima bei den Beinpaaren 1, 3 und 4 bei ca. 33 %, die des zweiten Beinpaars bei ca. 79 % der Beschleunigungsdauer. Signifikant unterscheidet sich das zweite Beinpaar von Beinpaar 1 und Beinpaar 3 ($p < 0,048$). Zwischen Sprung und Start gibt es keine signifikanten Unterschiede. Die maximalen Beträge der mediolateralen Kraftkomponenten, d. h. richtungsunabhängig die größten gemessenen Kräfte, unter-

scheiden sich sowohl bei Sprung als auch bei Start weder zwischen den Beinpaaren noch zwischen den Beschleunigungstypen signifikant.

Kraftvektorrichtungen

In der Sagittalebene zeigen sich deutliche Unterschiede zwischen den Beinpaaren. Die BRK-Vektoren der vorderen Beinpaare zeigen nach vorn, während die Vektoren der hinteren Beinpaare in Richtung des COM geneigt sind (Abb. 21c, d), dabei aber deutlich dorsal am COM vorbei zeigen. Der resultierende Drehimpuls führt beim Sprung zur Vorwärtsrotation um die Körperquerachse (Abb. 16).

In der Horizontalebene zeigen die BRK-Vektoren ebenfalls nach anterior. Außerdem sind die Kräfte der vorderen Beinpaare im Mittel nach lateral vom COM weg gerichtet. Bei Beinpaar 4 und Beinpaar 3 ist das beim Sprung nicht der Fall (Abb. 22d).

		BP1 (n = 10)		BP2 (n = 4)		BP3 (n = 6)		BP4 (n = 5)	
		Median	Q25/Q75	Median	Q25/Q75	Median	Q25/Q75	Median	Q25/Q75
Absolute Maximalwerte in N/mg	F_{Xi}	1,59	1,11 / 1,68	1,25	1,08 / 1,43	0,67	0,52 / 0,74	1,23	0,40 / 1,50
	F_{Yi}	-0,01	-0,44 / 0,14	-0,32	-0,66 / 0,02	-0,01	-0,50 / 0,07	-0,02	-0,09 / 0,01
	F_{Zi}	0,46	0,34 / 0,54	0,43	0,28 / 0,59	0,63	0,50 / 0,71	1,47	0,50 / 1,58
Lage der Maximalwerte in %	F_{Xi}	33,8	22,5 / 42,9	29,6	22,9 / 36,4	48,6	44,7 / 53,9	40,5	31,6 / 56,3
	F_{Yi}	41,9	36,5 / 50,8	41,4	22,9 / 60,0	7,7	4,6 / 35,7	67,1	36,7 / 88,2
	F_{Zi}	47,9	19,2 / 76,5	35,7	20,0 / 51,4	40,6	29,8 / 50,0	42,9	32,1 / 55,8
spezifischer Kraftstoß $\times 10^{-3}$	F_{Xi}	682,0	638,1 / 802,1	619,0	382,5 / 855,5	374,5	314,3 / 469,2	547,6	173,6 / 919,1
	F_{Yi}	-118,3	-220,5 / -31,1	-409,4	-629,3 / -189,4	-135,1	-284,1 / 53,1	14,3	-11,7 / 230,8
	F_{Zi}	107,1	-14,0 / 210,8	70,1	-22,7 / 162,9	360,5	182,3 / 402,8	839,2	278,1 / 1135,3

Tab. 15 Absolute Maximalwerte der drei Bodenreaktionskraftrichtungen, sowie Lage der Kraftmaxima in der Beschleunigungsphase und spezifische Kraftstöße (normiert auf $m \cdot g \cdot t_c$) der drei Kraftkomponenten beim Start. Nach anterior und nach lateral gerichtete Bodenreaktionskräfte sind positiv.

		BP1 (n = 8)		BP2 (n = 6)		BP3 (n = 12)		BP4 (n = 5)	
		Median	Q25/Q75	Median	Q25/Q75	Median	Q25/Q75	Median	Q25/Q75
Absolute Maximalwerte in N/mg	F_{Xi}	1,79	1,71 / 1,91	1,03	0,62 / 1,27	0,64	0,36 / 0,92	1,51	1,24 / 1,68
	F_{Yi}	-0,20	-0,71 / 0,09	-0,54	-0,94 / 0,03	0,11	0,00 / 0,17	0,11	-0,01 / 0,41
	F_{Zi}	0,38	0,28 / 0,49	0,47	0,16 / 0,76	0,60	0,46 / 1,16	1,63	1,54 / 2,09
Lage der Maximalwerte in %	F_{Xi}	28,7	23,0 / 48,6	42,4	34,0 / 63,2	45,8	41,7 / 55,1	40,0	34,4 / 50,6
	F_{Yi}	32,8	19,2 / 55,3	78,7	49,5 / 85,0	32,2	7,3 / 54,2	33,3	28,0 / 90,7
	F_{Zi}	22,5	16,8 / 48,4	35,6	6,2 / 65,2	42,4	31,5 / 50,0	40,0	35,2 / 43,6
spezifischer Kraftstoß $\times 10^{-3}$	F_{Xi}	934,4	859,0 / 959,1	546,6	322,1 / 711,1	319,9	195,2 / 521,6	996,0	652,1 / 1044,2
	F_{Yi}	-217,1	-377,4 / -43,4	-308,6	-573,7 / -23,0	2,4	-78,3 / 98,0	170,6	-68,4 / 231,9
	F_{Zi}	-26,9	-101,0 / 57,2	135,4	-182,3 / 386,8	341,7	224,3 / 628,5	1170,1	864,3 / 1241,7

Tab. 16 Absolute Maximalwerte der drei Bodenreaktionskraftrichtungen, sowie Lage der Kraftmaxima in der Beschleunigungsphase und spezifische Kraftstöße der drei Kraftkomponenten beim Sprung.

3.2.3 *Vergleich beschleunigte Bewegung mit schnellem Lauf*

Die Bodenreaktionskräfte der beiden beschleunigten Bewegungsformen unterscheiden sich deutlich von denen des schnellen Laufs.

Vertikale Kraftkomponente

Die mittleren vertikalen Kraftstöße des vierten Beinpaars sind bei Sprung und Start deutlich größer als beim schnellen Lauf. Die Kraftstöße der vorderen beiden Beinpaare sind hingegen kleiner (Tab. 14, Tab. 15, Tab. 16). Dabei sind die Unterschiede zwischen Sprung und schnellem Lauf beim ersten und vierten Beinpaar signifikant ($p < 0,003$). Die Kraftmaxima unterscheiden sich nur beim vierten Beinpaar signifikant zwischen Sprung und schnellem Lauf ($p = 0,001$). Die Lage der maximalen vertikalen Kraftwerte unterscheidet sich nicht signifikant voneinander ($p > 0,2$).

Horizontale Kraftkomponente

Am deutlichsten werden die Unterschiede bei den horizontalen Kraftstößen. Die Unterschiede sind außer zwischen Start und schnellen Läufen (LS) bei Beinpaar 2 ($p = 0,071$) überall signifikant ($p < 0,028$). Die horizontalen Kräfte, die bei den beschleunigten Bewegungen erzeugt werden, sind dabei ca. 10- bis 30-mal so groß wie bei der kontinuierlichen Lokomotion (Tab. 14, Tab. 15, Tab. 16).

Der Vergleich der horizontalen Kraftmaxima zeigt ein ähnliches Bild. In den meisten Fällen sind die Unterschiede zwischen den Werten der beschleunigten Vorgänge, die das 20fache der gleichförmigen Lokomotion teilweise übersteigen, signifikant unterschiedlich von diesen ($p < 0,01$). Bei den Beinpaaren 4 und 2 sind die Unterschiede zwischen den Starts und den schnellen Läufen knapp nicht signifikant ($p = 0,069$ bzw. $0,071$; Tab. I).

Bezüglich der Lage der horizontalen Kraftmaxima ergeben sich kaum signifikante Unterschiede. Nur beim dritten Beinpaar, bei dem sich dieses Maximum beim schnellen Lauf eher im hinteren Bereich und bei den beschleunigten Bewegungen ca. in der Mitte der Kontaktphase befindet, sind die Unterschiede deutlich. Zwischen Sprung und Lauf ist der Unterschied signifikant ($p = 0,027$), zwischen Start und schnellem Lauf ist er es knapp nicht ($p = 0,052$).

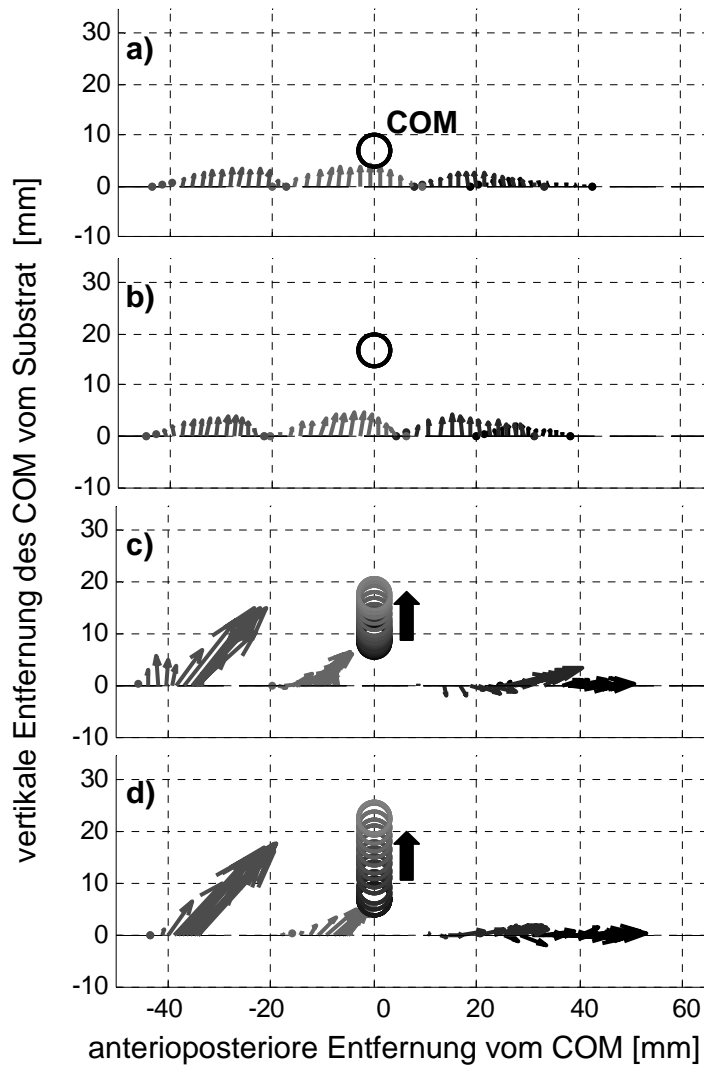


Abb. 21 Sagittale Projektion der Kraftvektoren über den während der Standphase zurückgelegten Weg der Tarsen relativ zum COM. Dieser wird bei Start und Sprung angehoben; a) langsame Lokomotion (LL), b) schnelle Lokomotion (LS), c) Start (ST), d) Sprung (SP); vertikale Bewegung des COM (↑).

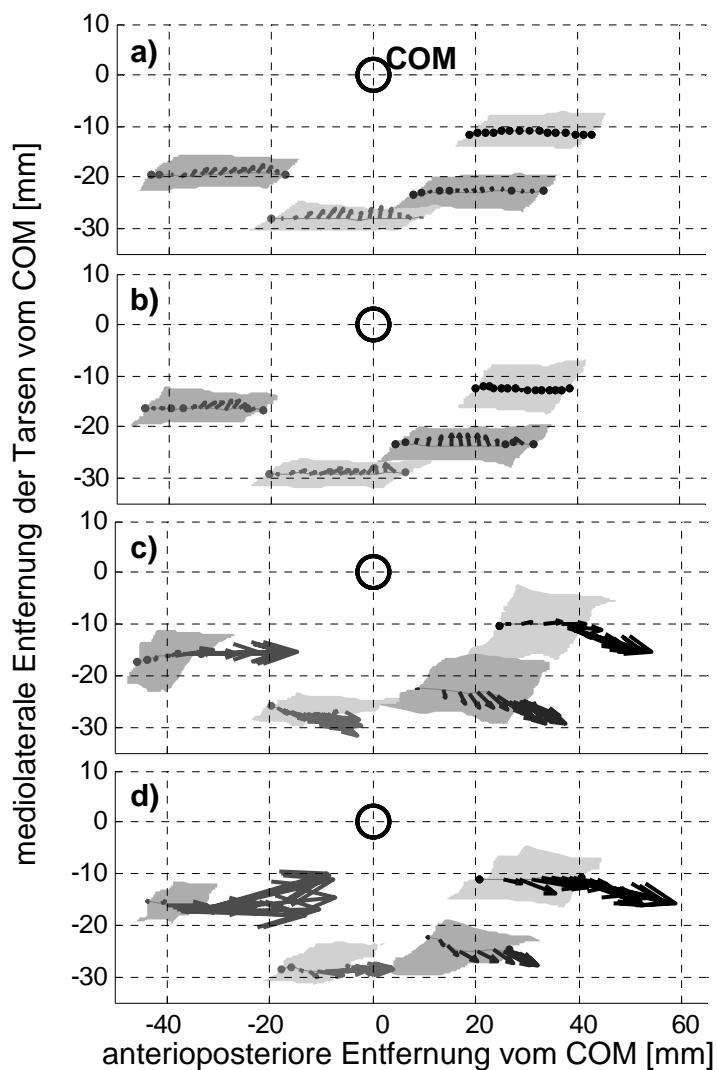


Abb. 22 Horizontale Projektion der Kraftvektoren über den während der Standphase zurückgelegten Weg der Tarsen relativ zum COM; a) langsame Lokomotion (LL), b) schnelle Lokomotion (LS), c) Start (ST), d) Sprung (SP). Die Pfeillänge ist im Vergleich zu Abb. 21 verdoppelt, Kontaktareale wie in Abb. 3.

3.3 Kraftangriffspunkt und virtuelle Beinfeder

Aus Abschnitt 3.1.2 (S.38) geht hervor, dass die Annahmen, die hier hinsichtlich der Koordination der Beine untereinander getroffen wurden, nur im mittleren Geschwindigkeitsbereich annähernd zutreffen und die Aussagekraft der hier erzielten Ergebnisse außerhalb dieses Bereichs begrenzt ist.

Die richtige Berechnung der Ruhelänge der virtuellen Feder ist bei der Ermittlung von Angriffswinkel, Längenänderung (Δl) und Steifigkeit einer virtuellen Gesamtfeder von entscheidender Bedeutung. Weil unter anderem die stark gebeugten Beine der Tiere dazu führen, dass sich die vertikalen Kräfte vergleichsweise langsam auf- und abbauen (Abschnitt 4.1.3), ist der Bereich der Kontaktdauer, in dem die Summe der vertikalen Kräfte die Gewichtskraft übertrifft, relativ klein. Er wächst mit der Geschwindigkeit von ca. 50 % auf ca. 60 %.

Werden die alternierenden Beinsets im gesamten Geschwindigkeitsbereich aufrechterhalten, sinkt deren Duty-Faktor schon bei Geschwindigkeiten um 0,3 m/s unter 0,5. Wenn keine zeitliche Überlappung zwischen den Kontaktphasen der Tetrapods mehr existiert, wandert der COP innerhalb der Unterstützungsfläche in kurzer Zeit relativ große Strecken. Das geschieht vor allem bei Auf- und Abbau der Kraft, denn die relativen Unterschiede der Bodenreaktionskräfte der einzelnen Beine sind gerade am Anfang und am Ende des Bodenkontakts, also bei kleinen Kraftwerten, groß. Hat die vertikale Kraftkomponente einen hinreichend großen Wert erreicht, verläuft diese Wanderung deutlich langsamer. Nur in diesem Bereich kann man eine sinnvolle, d. h. wahrscheinlich nicht dominant von Dissipation überlagerte, Elastizität bestimmen, der ein annähernd federartiges Verhalten des Gesamtsystems zugrunde liegt.

Bei Mensch und Säugetieren bauen sich die vertikalen Kräfte viel schneller auf und die Beinsets sind in weniger Untereinheiten gegliedert, so dass die Übergänge viel kürzer und die anfänglichen Fluktuationen des COP kleiner sind. Es handelt sich dort um Beine, welchen eine Feder zugeordnet werden kann, während hier versucht wird, die Eigenschaften einer virtuellen Gesamtfeder zu bestimmen, deren Verhalten auf der Interaktion von mindestens vier recht variabel arbeitenden Laufbeinen beruht. Aus diesen Gründen wurde für die Berechnung der anterioposterioren Auffußkoordinaten (x -TD), der Längenänderung der virtuellen Feder in der Kontaktphase (Δl), der absoluten (k) und der relativen

Steifigkeit ($\tilde{k} = \frac{kl_0}{mg}$) sowie des Angriffswinkels die Länge der virtuellen Feder zu dem Zeitpunkt bestimmt, wo die Gesamtvertikalkraft (F_Z) $\frac{1}{4}$ der Gewichtskraft (F_g) übersteigt.

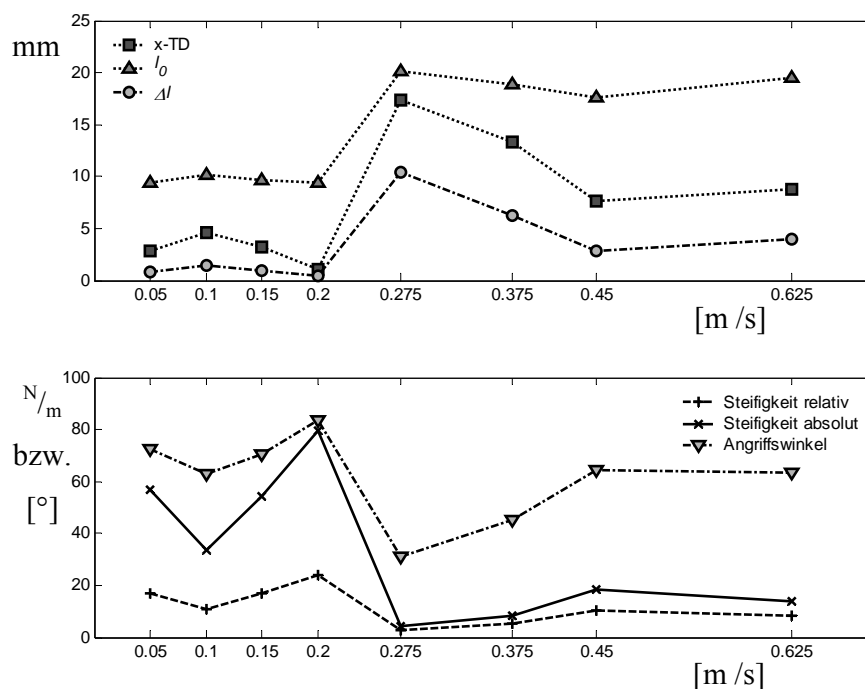


Abb. 23 Δl , l_0 , anterioposteriore Koordinate des Aufsetzpunktes der virtuellen Feder (x-TD), absolute und relative Federsteifigkeit (Die relative Steifigkeit ist dimensionslos.) und Angriffswinkel der virtuellen Gesamtfeder in den acht Geschwindigkeitskategorien.

Im Bereich niedriger Laufgeschwindigkeiten hängt die Länge der virtuellen Feder beim Bodenkontakt hauptsächlich von der Höhe des COM über dem Substrat ab. Denn die Aufsetzpunkte entfernen sich anterioposterior nicht weiter als 5 mm vom COM (Abb. 23), solange sich die Kontaktphasen der alternierenden Beinsets zeitlich substantiell überlappen. Ohne zeitliche Überlappung der Tetrapods resultiert der errechnete COP allein aus der relativen Position der Tarsen zueinander und den zum jeweiligen Zeitpunkt generierten relativen Vertikalkräften (Formel 2.15-17), so dass die Lage des virtuellen COP in einem Summenansatz über zwei gemittelte Tetrapods, wie er hier beschrieben wird, möglicherweise stärker als in der Realität fluktuiert. Kommt es zu Flugphasen zwischen den Bodenkontakten der alternierenden Beinsets, wächst die anterioposteriore Entfernung zwischen COM und Aufsetzpunkt der virtuellen Feder auf ca. 17 mm. Gemeinsam mit der bei steigenden Geschwindigkeiten zunehmenden Hüfthöhe verursacht das eine Zunahme von l_0 und Δl (Abb. 23). Obwohl der Abstand zwischen Aufsetzpunkt

und COM bei Geschwindigkeiten über 0,4 m/s wieder sinkt, was zur Abnahme von Δl führt, bleibt l_0 auch bei höheren Geschwindigkeiten nahezu konstant, da die weitere Zunahme der Körperhöhe (Abb. 11) kompensierend wirkt.

Die geschwindigkeitsabhängige Zunahme von Δl führt zur Abnahme der absoluten Steifigkeit von relativ hohen Werten um 50 N/m auf sehr niedrige Werte um 10 N/m im mittleren und hohen Geschwindigkeitsbereich. Die relative Steifigkeit sinkt von Werten um 17 bei niedrigen Geschwindigkeiten auf Werte um 4 im mittleren Bereich um bei hohen Geschwindigkeiten wieder Steifigkeitswerte um 9 zu erreichen. Der Angriffswinkel der virtuellen Feder sinkt von relativ konstanten Werten um 70° auf ca. 30° bei 0,275 m/s, und steigt dann wieder auf nahezu 65° an (Abb. 23).

Betrachtet man nur den Bereich, in dem die Vertikalkraft des Tetrapods die Gewichtskraft übertrifft, bleibt die Strecke, um die sich der COM bewegt, relativ konstant bei ca. 15 mm. Die Strecke, die der COP in anterioposteriorer Richtung zurücklegt, sinkt von 19,5 mm bei 0,1 m/s auf Werte um 12 mm bei mittleren Geschwindigkeiten, um bei Geschwindigkeiten über 0,4 m/s auf Werte um 4 mm zu sinken. Sie ist hier deutlich geringer als die des COM. Bei niedrigen und mittleren Geschwindigkeiten führen die Zeitverläufe der vertikalen Kraftkomponenten der Einzelbeine (Abb. 17) dazu, dass sich der COP der Spinne in der Mitte der Kontaktphase, d. h. wenn $F_Z > F_g$, in anterioposteriorer Richtung permanent in unmittelbarer Nähe des COM befindet. Der Abstand beträgt meist weniger als 2 mm. Daraus resultiert, dass sowohl der Weg, den COP und COM zurücklegen, als auch die dabei erreichten Geschwindigkeiten sehr ähnlich sind. Die Geschwindigkeitsdifferenz beträgt im Mittel 0,011 ($\pm 0,048$) m/s.

Das Verhältnis von horizontaler Maximalkraft zum Maximum der vertikalen Gesamtkraftkomponente ist im unteren und mittleren Geschwindigkeitsbereich sehr niedrig. Die horizontale Kraftkomponente erreicht jeweils nur Werte von ca. $1/10$ der Vertikalkraft (Tab. 17). Dabei ist dieses Verhältnis bei den Einzelbeinen meist höher (Tab. 13). Aufgrund der gegensätzlichen Richtungen der Kraftvektoren heben sie sich im Gesamtsystem nahezu auf.

[m/s]	[%]
0 – 0,15	5,3 ($\pm 0,3$)
0,15 – 0,4	9,3 ($\pm 2,3$)
$v > 0,4$	17,1

Tab. 17 Verhältnis zwischen den Maxima der horizontalen Gesamtkraft (F_X) und der vertikalen Gesamtkraft (F_Z) bei verschiedenen Geschwindigkeiten.

4 DISKUSSION

4.1 Kontinuierliche Lokomotion

Beim Übergang vom Stand zur langsamen Lokomotion muss die Zahl der gleichzeitig das Substrat berührenden Beine deutlich sinken. Dennoch sind die Relationen zwischen den vertikalen Bodenreaktionskräften der einzelnen Beine den Verhältnissen beim waagerechten Stand anderer Laufspinnen (*Cupiennius salei*, *Grammostola spatula* (Brüssel 1987; Sens 1996)) sehr ähnlich. Die Unterschiede bestehen neben der fehlenden Konstanz der Werte vor allem in der stärkeren Belastung des ersten und der schwächeren Belastung des dritten Beinpaars. Der Beitrag von Beinpaar 1 steigt von ca. 10 % auf ca. 20 % der Gesamtkraft, bei Beinpaar 3 sinkt er von deutlich über 30 % auf Werte um 30 %.

Der Achsenabschnitt der Regressionsgerade der invertierten Schwungdauer (f_s) ist, da Schwungphasen nur bei der Lokomotion auftreten können, größer als der der invertierten Kontaktdauer (f_c), denn im Stand berühren alle Beine den Boden ($t_c \rightarrow \infty$). Bei der langsamen Lokomotion ist der Anstieg beider als näherungsweise linear angenommener Geschwindigkeitsabhängigkeiten unterschiedlich. Mit Ausnahme des ersten Beinpaars sind die Anstiege der Schwungfrequenz bei niedrigen Geschwindigkeiten stets größer als die der Kontaktfrequenz. Da sowohl der Achsenabschnitt als auch der Anstieg von f_s größer sind, ist der Verlauf des Duty-Faktors, in diesem Geschwindigkeitsbereich hyperbolisch. (Formel 2.7, Abb. 10)

Die beobachteten Unschärfen der Phasenbeziehungen zwischen den Beinen haben bei großen Duty-Faktoren der Einzelbeine zur Folge, dass immer mehr als 4 Beine gleichzeitig Bodenkontakt haben. Dadurch wird die Fläche des von den Bodenkontaktpunkten der Tarsen umschriebenen Polygons maximiert. Der COM befindet sich bei niedrigen Lokomotionsgeschwindigkeiten weniger als 10 mm über dem Substrat, und die anterioposterioren Abstände zwischen dem COM und den Aufußpunkten der Tarsen der Beinpaare 1 und 4 reichen von 20 mm bis über 40 mm. Dabei betragen die mediolateralen Abstände bei Beinpaar 3 bis zu ca. 30 mm. Auch im Vergleich zu Insekten, wie Schaben (*Periplaneta americana*) (Ting et al. 1994), und Reptilien, wie Geckos (*Hemidactylus garnotti*) (Chen et al. 2006), resultiert daraus eine sehr hohe statische Stabilität.

Bei höheren Geschwindigkeiten kann die Trägheit des Spinnenkörpers dazu führen, dass auch große Unterstützungsflächen die statische Stabilität der Lokomotion nicht in ausreichendem Maß gewährleisten können. Von vielen Organismen mit viel kleineren Unterstützungsflächen werden bei mittleren und hohen Geschwindigkeiten Bewegungsmodi gewählt, bei denen die Laufbeine das Verhalten linearer Federn imitieren (McMahon 1985; Blickhan & Full 1993; Farley et al. 1993). Dieser Mechanismus führt zum selbststabilen Verhalten des Gesamtsystems (Seyfarth et al. 2002; Blickhan et al. 2003), und kann die statische Stabilität ersetzen.

Diese Effekte wurden nicht nur bei Vertebraten gefunden (Muir et al. 1996; Abernethy et al. 2002; Geyer et al. 2006), auch bei Insekten konnten ähnliche Effekte nachgewiesen werden. Die schnellere Lokomotion von Schaben kann ebenso wie der Trab vieler tetrapoder Vertebraten durch ein monopodes Masse-Feder-System approximiert werden (Blickhan & Full 1993; Full & Koditschek 1999). Das zeigt sich auch daran, dass Beinamputationen bei der langsamen Lokomotion von Schaben zu beträchtlichen Störungen des Geh-Rhythmus' führen, während sie bei schnellen Läufen weit weniger gestört sind (Wilson 1966; Delcomyn 1971; Delcomyn 1981) und die Lokomotion viel flüssiger erscheint. Durch die Amputation einzelner Laufbeine kann die statische Stabilität der auf drei gleichzeitig agierenden Beinen basierenden Sets weitgehend zerstört werden. Dennoch kann, wenn sich die Eigenschaften des lokomotorischen Systems der Tiere bei höheren Geschwindigkeiten denen eines Masse-Feder-Systems nähern, die sich einstellende Selbststabilität zu einer deutlich verminderten Störung der Lokomotion führen.

Bei mittleren und hohen Geschwindigkeiten kann man die rhythmischen, vertikalen Auslenkungen des COM (Abb. 13) als scheinbar elastisches federartiges Verhalten des Gesamtsystems interpretieren. Bei Spinnen konnten bisher keine elastischen Strukturen in den Laufbeinen nachgewiesen werden (Sensenig & Shultz 2003). Deshalb ist wirkliches federartiges Verhalten bei Spinnen sehr unwahrscheinlich bzw. von eher untergeordneter Bedeutung. Aber auch bei Säugetieren ist das Beinverhalten beim Rennen, welches dem einer linearen Feder recht nahe kommt (Blickhan 1989; McMahon & Cheng 1990), nur zum Teil auf Sehnen und Bänder zurückzuführen (Alexander 1997). Der andere Teil wird auch dort durch zuerst negative und nachfolgend positive Arbeit verrichtende Muskulatur aktiv erzeugt. Hier zeigt sich, dass das federartige Hüpfen nicht unbedingt mit passiv-elastischen Eigenschaften gleichgesetzt werden kann, aber offensichtlich, auch unter

Aufwendung metabolischer Energie, so viele Vorteile, wie z. B. selbststabiles Verhalten bietet, dass sich diese Investition lohnt.

4.1.1 Anatomische Zwänge und sich daraus ergebende physiologische Einschränkungen

Die Beinpaare 1 und 4 arbeiten fast ausschließlich in der sagittalen Ebene, also fast ausschließlich durch Beugung bzw. Streckung im Trochantero-Femoral-, Femoro-Patellar- und im Tibio-Metatarsal-Gelenk (Ehlers 1939; Sens 1996; Reinhardt 2006). Die Rotation in der Hüfte kann kaum zur Verlängerung der Schrittweite genutzt werden, so dass bei diesen Beinpaaren die Verkürzung vor allem durch Flexion in den semihydraulischen Gelenken erreicht wird (Abb. 4, Abb. 16, Abb. 24).

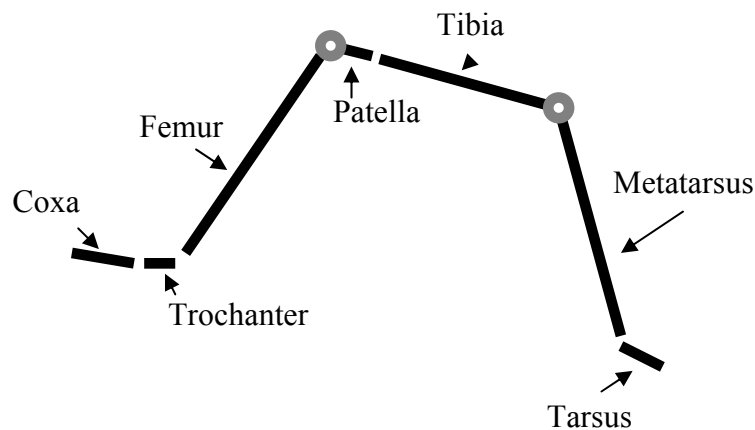


Abb. 24 Schematische Skizze eines Spinnenbeines mit seinen 7 Segmenten. Die Gelenke zwischen Femur und Patella sowie zwischen Tibia und Metatarsus werden ausschließlich hydraulisch gestreckt.

Gleichzeitig wächst mit steigender Laufgeschwindigkeit, kürzeren Kontaktzeiten und daraus resultierend steigender Kontraktionsgeschwindigkeit der Flexoren, der im Prosoma erzeugte hydraulische Druck (Prestwich 1988). Die Strecke, um die das erste und vierte Beinpaar verkürzt werden, wird dadurch eventuell eingeschränkt. Obwohl sich Beinpaar 1 in der Kontaktphase und Beinpaar 4 in der Schwungphase verkürzen, hat auch das bei höheren Laufgeschwindigkeiten frühere Auffußen des vierten Beinpaares eine Verkürzung der Strecke zur Folge, die diesem Beinpaar für die Streckung in der Kontaktphase zur Verfügung steht.

Die Kontaktweite nimmt bei Beinpaar 1 um 5,6 mm und bei Beinpaar 4 um 4,8 mm ab, während sie bei Beinpaar 2 mit zunehmender Geschwindigkeit sogar wächst (Tab. 3). Da sich die Kontaktdauer bei stark vereinfachter Betrachtung aus der mittleren Lokomotionsgeschwindigkeit und der Strecke, die der COM während dieser Kontaktphase zurücklegt, ergibt, resultieren daraus wiederum signifikant größere Anstiege der Kontaktfrequenz (f_C). Die Messergebnisse spiegeln diese Abhängigkeiten wider (Abb. 5, Tab. 4).

Da auch bei maximaler Flexion aufgrund der Körperhöhe die effektive Beinlänge nicht 0 sein kann, ergibt sich die durch die Anatomie begrenzte maximale Kontaktweite dieser Beine nach Pythagoras. Der geometrische Einfluss der Körperhöhe ist allerdings gering. Bei Beinpaar 1, dessen Länge ca. 40 mm beträgt (Tab. 1), verringert sich durch die Anhebung des COM, die vom gestreckten Bein erreichbare Strecke um ca. 6,5 %, so dass die mit zunehmender Kontraktionsgeschwindigkeit abnehmende Effizienz der muskulären Krafterzeugung (Hill 1938) wahrscheinlich ebenfalls eine Rolle bei der geschwindigkeitsabhängigen Abnahme der Kontaktstrecken spielt. Tatsächlich setzt das erste Beinpaar bei der schnellen Lokomotion ca. 5,6 mm weiter hinten auf (Tab. 3), was bei nahezu konstanten Abfußkoordinaten einer Verringerung der Schrittweite um 25 % entspricht. Auch unter Berücksichtigung der dreidimensionalen Arbeitsweise des Beines (Abschnitt 3.1.1) bleibt es bei einer Abnahme der effektiven Beinverkürzung um 17 %.

Es ist nicht davon auszugehen, dass sich die physiologischen Eigenschaften der Spinnenmuskulatur grundlegend von denen anderer Taxa unterscheiden. Deshalb kann angenommen werden, dass die Beinflexoren, die bei stark gebeugten Beinen besonders stark verkürzt sind, ihr Kraftmaximum nicht erreichen. Blickhan (1983) weist diesen Zusammenhang für das Tibia-Metatarsus-Gelenk von Vogelspinnen nach. Am geringsten ist die Beinlängenänderung während der Kontaktphase bei Beinpaar 3 (ca. 18 %). Sein Aktionsbereich befindet sich vor und hinter dem COM, so dass es bei jedem Bodenkontakt zuerst gebeugt und dann gestreckt wird. Da die Kontaktweite bei allen Beinpaaren in etwa gleich ist (ca. 25 mm), kann man davon ausgehen, dass bei Beinpaar 3 ein größerer Anteil der Relativbewegung des Tarsus in den körpernahen Gelenken generiert wird. Sowohl bei schnellen als auch bei langsamen Läufen werden vom dritten Beinpaar mit die größten Vertikalkräfte (0,54 N/mg bzw. 0,59 N/mg) erzeugt. Die eher seitliche, durch Rotation in den proximalen Beingelenken geprägte und dabei vergleichsweise gestreckte Arbeitsweise (Reinhardt 2006) hat, verglichen mit den anderen Beinpaaren, eine höhere Steifigkeit zur Folge. Bei gleichen Kontaktzeiten (t_C) kann das zu den relativ großen Vertikalkraftstößen dieses Beinpaares beitragen.

Die von Beinpaar 4 erzeugten Bodenreaktionskräfte werden wahrscheinlich vor allem im Trochantero-Femoral-Gelenk muskulär erzeugt. In diesem Gelenk wird das distale Bein gegen den Boden gepresst. Die Streckung, die während der Kontaktphase erfolgt, wird in den beiden Scharniergelenken gewährleistet. Dabei sinken die hydraulischen Drehmomente, die in diesen Gelenken erzeugt werden können, mit zunehmender Gelenkstreckung (Parry & Brown 1959; Karner 1999), und Beinpaar 4 ist gerade am Ende der Kontaktphase sehr gestreckt (Reinhardt 2006). Zusammen mit den bei höheren Geschwindigkeiten am Ende der Kontaktphasen meist bremsenden Horizontalkräften (Abb. 18) wird deutlich, dass die starke Streckung passiv erreicht wird. Niederegger & Gorb (2006) konnten zeigen, dass die Friktion zwischen Substrat und tarsalen bzw. metatarsalen Scopulae vom Anpressdruck und von der Belastungsrichtung abhängt. Zudem ist eine Relativbewegung der Oberflächen zueinander für die Erzeugung der Friktion unerlässlich. Zieht man proximal am Tarsus, sind die Friktionskräfte nur halb so groß wie beim Schieben in Richtung des distalen Tarsusendes. Die passive Streckung des vierten Beinpaars am Ende der Kontaktphase hat die Umkehrung des Vorzeichens der horizontalen BRK-Komponente zur Folge. Das führt zur Verminderung der Kontaktkräfte. Anschließend wird der Tarsus so vom Substrat abgehoben, dass das stark gestreckte Bein nur noch im Bereich des Metatarsus-Tarsus-Gelenkes Kontakt zum Boden hat (Lindner 2004; Reinhardt 2006) und das distale Tarsusende nach oben zeigt. Dadurch sollten die Friktionskräfte, aufgrund der damit einhergehenden Minimierung der Kontaktfläche, weiter vermindert werden. Anschließend kann das Bein ohne Widerstand vom Substrat gelöst und wieder nach vorn geschwungen werden.

4.1.2 BRK-Vektorrichtungen

Die BRK-Vektoren der einzelnen Beine weichen sowohl bei langsamer als auch bei schneller Lokomotion nur wenig von der Senkrechten ab. Damit sind sie weit davon entfernt, entlang der Beinachse in Richtung des COM zu weisen. Daraus folgt, dass in den proximalen Gelenken große flektorische Drehmomente wirksam werden und dass die hydraulischen Streckmomente der Femur-Patella-Gelenke und der Tibia-Metatarsus-Gelenke der hinteren Beinpaare nicht oder nur wenig zur Beschleunigung der Tiere beitragen. Auch beim vierten Beinpaar, dessen Aktivität hauptsächlich auf der Streckung in den beiden Scharniergelenken beruht, ist das so. Offensichtlich spielt die hydraulische Krafterzeugung nur eine untergeordnete Rolle. Sie kann aber bei gleichzeitiger Aktivität der Beugemuskulatur, für eine Stabilisierung auf unsicherem Substrat bzw. gegen

Störungen im unebenen Terrain beitragen. In der Kontaktphase mindern die hydraulischen Momente die beugenden Muskelmomente in jedem Fall.

Dass der hydraulische Druck zumindest bei schnelleren Bewegungen auch in den Beinen erhöht ist, kann an der Aufrichtung der Beinstacheln abgelesen werden (Parry 1960; Karner 1999) (Abb. 4). Diese findet bei *C. salei* bei ca. 50 kPa statt (Karner 1999). Dieser Wert liegt nur wenig unterhalb der maximalen Druckwerte von ca. 60 kPa (Parry & Brown 1959; Stewart & Martin 1974; Anderson & Prestwich 1975). Um weitergehende Aussagen zu Funktion der Muskulatur und Bein Streckung in den verschiedenen Beinpaaren treffen zu können, müsste an dieser Stelle eine Auswertung der inversen Dynamik durchgeführt werden. Grundlagen hierzu liefern bisher Messungen an *C. salei* (Reinhardt 2006). Aber auch so wird deutlich, dass der hydraulische Streckmechanismus während der Kontaktphase eine deutlich geringere Rolle spielt als bisher angenommen (Abschnitt 1.1).

Würden die Kraftvektoren, wie sie es bei den meisten Säugetieren und Vögeln tun (Blickhan & Full 1993; Minetti et al. 1999; Witte et al. 2002; Günther et al. 2004; Usherwood & Wilson 2005), der Beinachse folgen, zöge das eine Reduktion der Gelenkmomente und damit auch eine Minimierung des Energieverbrauchs nach sich. In mediolateraler Richtung ist das bei Schaben der Fall (Full et al. 1991). Aufgrund der vergleichsweise kurzen Beine sind die Horizontalkraftvektoren, obwohl sie in Richtung des COM zeigen, relativ steil. Bei Spinnen ist die Entfernung zu den Aufsetzpunkten der Tarsen deutlich größer, die mittlere Höhe des COM aber nicht. Daraus würden sich, sollten die Horizontalkraftvektoren entlang der Beinachse ausgerichtet sein, sehr flache Anstellwinkel ergeben, was zur Folge hätte, dass die horizontalen Kraftkomponenten und damit auch der Druck, der von den Beinen auf das Prosoma ausgeübt würde, sehr groß wären (Sens 1996). Da es keine anatomischen Strukturen zum Auffangen dieser Belastungen zu geben scheint, könnte die Leistungsfähigkeit der prosomalen Druckpumpe dadurch stark beeinträchtigt werden. Zudem müssten in den hydraulischen Gelenken starke Streckmomente generiert werden. Das erfordert aufgrund der bogenförmigen Konfiguration der Spinnenbeine mehr Energie als mit z-förmigen Beinkonfigurationen anderer Organismengruppen (Seyfarth et al. 2001; Blickhan et al. 2005). Denn die Gelenkachsen sind weiter von der Beinachse entfernt, was zur Erzeugung ähnlicher Bodenreaktionskräfte größere Drehmomente in den Gelenken erfordert (Günther et al. 2004). Zudem müsste die prosomale Druckpumpe permanent hohe Druckwerte erzeugen und an den Tarsen würden ständig große Scherkräfte auftreten, die den sicheren Stand

bzw. die sichere Lokomotion der Tiere beeinträchtigen können. In der Tat weist Brüssel (1987) darauf hin, dass sowohl *C. salei* als auch *Dolomedes*, eine zu *Ancylometes* nahe verwandte Gattung, auf Quecksilber ihre Ruuehaltung nicht verändern, obwohl es auf einer solchen Oberfläche auf Grund der geringen Viskosität des Materials, nicht möglich ist, seitliche oder anterioposteriore Bodenreaktionskräfte aufzubauen. Wahrscheinlich ist dieses Verhalten, was offenbar auch bei gleichförmiger Lokomotion beibehalten wird, darauf zurückzuführen, dass die Substrate auf denen sich die Tiere normalerweise bewegen, selten von fester Struktur sind bzw. sehr unterschiedlich plastisch bzw. elastisch auf Belastung reagieren. Der Einfluss dieser Unsicherheit kann durch die senkrechten Vektoren reduziert werden. Die Ausrichtung der BRK-Vektoren parallel zum Schwerkraftvektor wird auch beim schrägen Stand weitgehend beibehalten (Brüssel 1987).

Full et al. (1991) leiten aus einer ähnlichen Situation beim Metathorakalbein der Schabe (*Blaberus discoidalis*) in der sagittalen Projektion ab, dass die Anatomie der Tiere nicht die Momente in den einzelnen Beinen sondern die Summe aller vom Organismus zu erbringenden Momente minimiert. Das könnte gerade unter Berücksichtigung der offensichtlich nicht stattfindenden Reduktion der Gelenkmomente in den einzelnen Beinen auch hier das entscheidende Optimierungskriterium sein.

4.1.3 Verschiebung des COP

Die mittlere Kontaktweite der Laufbeine von *A. bogotensis* ist mit ca. 25 mm verglichen zur Länge der virtuellen Gesamtfeder relativ groß. Diese resultiert unter Annahme alternierender Beinsets aus den Koordinaten der einzelnen Bodenkontaktpunkte, den Relationen der vertikalen Bodenreaktionskräfte zwischen den beteiligten Beinen und aus der Höhe des COM (Abschnitt 2.5). Bei niedrigen und mittleren Geschwindigkeiten wird diese Länge vor allem von der Körperhöhe bestimmt, da die Kontaktkoordinaten und die Zeitverläufe der Bodenreaktionskräfte zur Folge haben, dass sich der COP in anterior-posteriorer Richtung nie weit vom COM entfernt (Abschnitt 3.3). Der COP verschiebt sich gegenüber den Fußpunkten der Einzelbeine. Bullimore & Burn (2006) beschreiben ein ähnliches Phänomen im Zusammenhang mit der Betrachtung des Einflusses des für das menschliche Bein charakteristischen Fußes auf das Verhalten eines klassischen Masse-Feder-Systems. Folgt man ihrer Argumentation und verlängert den Bereich in dem der COP verschoben wird (Abb. 26) so weit, dass sich die Strecke, um die sich der COM während der Kontaktphase eines Beinsets vorwärts bewegt (s_C), und die Strecke, um die

sich der COP verschiebt (d), angleichen, verschwindet die zweite Dimension aus den Formeln. Bei *Ancylometes* nähern sich beide Werte im unteren Geschwindigkeitsbereich stark an (Abschnitt 3.3).

Wenn l_0 die Ruhelänge der Feder, v die Horizontalgeschwindigkeit und t_{FM} die Kontaktdauer des Masse-Feder-Systems ist und $s_C = vt_{FM}$ bzw. $\varphi_0 = \arcsin((vt_{FM} - d)/2l_0)$ gilt, verschwindet bei $d \rightarrow s_C$, der Angriffswinkel φ_0 (Winkel zwischen Schwerkraftvektor und Längsachse der virtuellen Feder). Daraus ergibt sich, dass die Längenänderung der virtuellen Beinfeder der vertikalen Auslenkung (Δz) des COM entspricht (Formel 4.1).

$$\Delta l = l_0(1 - \cos \varphi_0) + \Delta z = l_0(0) + \Delta z \quad 4.1$$

Die Verschiebung des COP ist bei niedrigeren Geschwindigkeiten besonders ausgeprägt, was hier zu sehr niedrigen horizontalen Gesamtkräften führt. Sie betragen nur ca. 5 % der vertikalen Kraft. Aber auch im mittleren Geschwindigkeitsbereich ist das Verhältnis von horizontaler zu vertikaler Kraftkomponente mit ca. 9 % vergleichsweise gering (Tab. 17, siehe auch Abschnitt 4.1.6)

Dem postulierten Masse-Feder-Modell sollten also die Eigenschaften, die sich bei festem Fußpunkt aus der Horizontalgeschwindigkeit ergeben, weitgehend fehlen und das Verhalten eher einem eindimensionalen, also auf der Stelle hüpfenden bzw. um den COM oszillierenden Masse-Feder-Modell entsprechen (Abb. 25). D. h. der COM schwingt um die Ruhelage und hat relativ zum COP keine Vorwärtsgeschwindigkeit. Der Einfluss der Fliehkraft wird vernachlässigbar, so dass sich t_{FM} der halben Schwingungsdauer, also die Kontaktfrequenz des Systems der doppelten Eigenfrequenz des Oszillators nähert (Blickhan 1989). Die horizontalen Bodenreaktionskräfte werden mit zunehmendem d geringer und die Kontaktdauer nimmt zu (Bullimore & Burn 2006). Somit wird der Vertikalimpuls zeitlich gedehnt, was zur Verringerung der notwendigen maximalen Vertikalkräfte führt.

Zudem führt die vergrößerte Kontaktdauer zu einer Verringerung der nötigen Verkürzungsgeschwindigkeit der Beugemuskulatur in den Beinen und damit zu einer erhöhten Wirksamkeit.

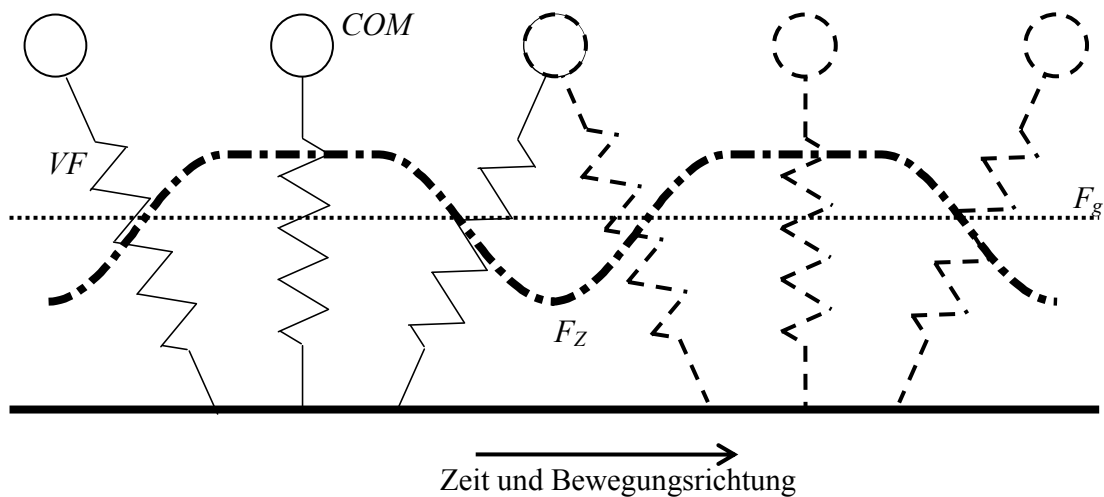


Abb. 25 Die Skizze verdeutlicht das Verhalten der virtuellen Gesamtfeder (VF) bei Kontaktphasen zweier alternierender Beinsets und der dabei erzeugten Vertikalkräfte, bei einem Gesamt-Duty-Faktor knapp über 0,5. Die Kraftplateaus entstehen als Summe der vertikalen Kraftkomponenten im mittleren Teil der Kontaktphase, in dem die Kraft der Vorderbeine zu- und die der hinteren Beine abnimmt (Abb. 26). Dabei befindet sich der COP fast direkt unter dem COM.

4.1.4 Lokomotion im unteren Geschwindigkeitsbereich

Das von Geyer (2005) entwickelte „zweibeinige“ Masse-Feder-Modell beschreibt unter Einbeziehung der bei niedrigen Geschwindigkeiten auftretenden zeitlichen Überlappung der kontralateralen Beine auf masselosen, linearen Federn basierendes Gehen. Den Beinen des Modells entsprechen bei Arthropoden die abwechselnd aktiven Beinsets. Für das normale Gehen, d. h. zwei Vertikalkraftmaxima pro Standphase, zeigt sein Modell zwei stabile Gehmuster auf. Eine der beiden Lösungen (steilerer Angriffswinkel / härtere Feder) zeigt nur kleine vertikale Fluktuationen, wie sie bei niedrigen Geschwindigkeiten auch bei *Ancylometes* zu finden sind (Abb. 12c). Die Phasenbeziehungen zwischen den Beinpaaren lassen hier bei relativ großer Streuung auf eine annähernd tetrapodale Koordination schließen (Tab. 9, Tab. 10). Nimmt man diese als gegeben an und rekonstruiert das Verhalten des lokomotorischen Apparates aus den Bodenreaktionskräften, den Kontaktkoordinaten der Tarsen und den Koordinaten des COM (Abschnitt 2.5), so ergibt sich für die virtuelle Gesamtfeder in diesem Geschwindigkeitsbereich ein Angriffswinkel von ca. 70° (Abb. 23). Geyers Modell weist ähnliche Werte auf, aber die absolute Steifigkeit ist bei *Ancylometes* mit weniger als 80 N/m sehr gering. Man kann die dimensionslose Systemenergie (\tilde{E}_s) der Tiere nach Geyer (2005) für eine Geschwindigkeit von 0.15 m/s

approximieren. Aufgrund des wandernden COP (Abschnitt 4.1.3) kann man den Term, der den Drehimpuls enthält, vernachlässigen. Sowohl die Steifigkeit der virtuellen Feder als auch die vertikale Auslenkung des COM sind bei 0,15 m/s so gering, dass auch die Federenergie keine Rolle spielt. Nimmt man also nur Werte für kinetische und potentielle Energie an (Formel 4.2), erhält man als Wert der dimensionslosen Systemenergie ca. 1,1. Sie wird dabei deutlich von der potentiellen Energie dominiert.

$$\tilde{E}_S = \left(\frac{m}{2} v^2 + mgH_{COM} \right) / mgl_0 \quad 4.2$$

Bei dieser Systemenergie weist die relative Steifigkeit Werte auf (Abschnitt 3.3), die für Angriffswinkel um 70° durchaus im selbststabilen Bereich des Geh-Modells liegen. Gegen eine Ähnlichkeit des vielbeinigen, spinnentypischen Gehens mit menschlichem Gehen spricht neben der COP-Verschiebung auch, dass die Summe der Vertikalkraftkurven der an einem Tetrapod beteiligten Beine auch bei niedrigen Geschwindigkeiten keine zweigipflige Form hat. Die Unterschiede bei der Lage der Vertikalkraftmaxima zwischen den vorderen und den hinteren Beinpaaren haben in der mittleren tetrapodalen Kontaktphase ein Plateau mit nahezu konstanten Kraftwerten zur Folge (Abb. 25). Dieses Plateau kann eventuell mit einer anderen Eigenschaft von Geyers zweibeinigem Gehmodell in Zusammenhang gebracht werden.

Für sehr kleine Geschwindigkeiten, d. h. für sehr lange Kontaktphasen konnte Geyer Lösungsdomänen beschreiben, die so bisher noch nicht aus Messungen bekannt sind (Geyer et al. 2006). Auch bei Annahme eines festen Fußpunktes der einzelnen Beine, ändert sich hier die Lage von COM und COP zueinander sehr langsam. Bei dieser Art des Gehens treten mehr als 2 Vertikalkraftmaxima pro Standphase auf. Diese sind im Modell sowohl in der Trajektorie des COM als auch in der Vertikalkraft sichtbar. Das hat zur Folge, dass das Plateau mit quasikonstanter Vertikalkraft in Relation zum Kraftauf- und Abbau länger wird. Weil sie während des Einbeinstandes erzeugt werden, hängt die Zahl der Kraftmaxima im zweibeinigen Modell von der Eigenfrequenz der Einzelbeine, also von der Federsteifigkeit und dem Gewicht der Punktmasse sowie von der Kontaktdauer ab. Geyer geht davon aus, dass die „double support“-Phase erst dann eintritt, wenn sich das Masse-Feder-System weit genug um den festen Fußpunkt gedreht hat, so dass das lastlose „Schwungbein“, welches seit seinem Abheben in einem bestimmten Anstellwinkel verharrt, wieder den Boden berühren kann. Also davon, dass der Wechsel von einem auf das andere Bein vergleichsweise wenig Zeit in Anspruch nimmt, d. h. der Duty-Faktor

auch bzw. gerade bei sehr niedrigen Geschwindigkeiten nur knapp oberhalb von 0,5 liegt. Weil der „double support“ immer nur bei der ersten und der letzten Schwingung gegeben ist, sinkt der Duty-Faktor von $\frac{2}{3}$ bei M-förmigem Kraftverlauf, mit abnehmender Geschwindigkeit gegen die Asymptote 0.5 bei unendlich vielen Schwingungen.

Obwohl man möglicherweise Ähnlichkeiten zwischen dem Kraftplateau des Modells und dem Plateau der Gesamtkraft eines Beinsets bei der langsamen Lokomotion von *Ancylometes* vermuten kann, konnten die Mehrfachschwingungen hier nicht nachgewiesen werden. Die Schwingungsdauer des COM ist fast im ganzen Geschwindigkeitsbereich höher als die durchschnittliche Kontaktdauer der Einzelbeine, nur bei niedrigsten Geschwindigkeiten trifft das nicht zu. Um mehr als 2 Schwingungen pro Kontaktphase beobachten zu können, müsste die Schwingungsdauer des COM kleiner als die halbe Kontaktdauer eines Beinsets sein. Setzt man die Regressionen beider Geschwindigkeitsabhängigkeiten gleich und löst nach der Geschwindigkeit auf (Formel 4.3), erhält man 0,036 m/s als Schnittpunkt (v_x).

$$v_x = (-2,1/11)/(1-70/11) = 0,036 \text{ ms}^{-1} \quad 4.3$$

Bei so niedrigen Geschwindigkeiten konnten keine kontinuierlichen Läufe erzielt werden, so dass das Auftreten von Mehrfachschwingungen auch bei Vernachlässigung der relativ großen Phasenabweichungen nicht überprüft werden konnte. Obwohl hier die Schwächen des Mess-Setups und der Filterprozeduren nicht vernachlässigt werden dürfen, müssen auch die Unterschiede zwischen Modell und Organismus berücksichtigt werden. Im Unterschied zum Modell übersteigt der Duty-Faktor gerade bei sehr geringen Geschwindigkeiten $\frac{2}{3}$ teilweise deutlich, zudem variieren Duty-Faktoren und die Phasenbeziehungen der Beine (Abschnitt 3.1.2, S.32, S.38). Damit ändern sich die Eigenschwingungen durch kontinuierlichen Lastwechsel zwischen den Beinsets ebenfalls kontinuierlich und es kommt zu Interferenzen und Verwischungen aufgrund der nicht ganz gleichzeitig agierenden Beinpaare.

Unabhängig davon, können die vertikalen Auslenkungen des COM, die bei Geschwindigkeiten um 0,1 m/s ca. 0,5 mm betragen, auch aufgrund der stark gebeugten Arbeitsweise der Laufbeine (Abschnitt 4.1.6) und aufgrund der Dämpfungseigenschaften der Spinnenbeine selbst (Blickhan 1983) deutlich reduziert worden sein, wodurch auch eventuelle Fluktuationen der vertikalen Kraftkomponente reduziert würden.

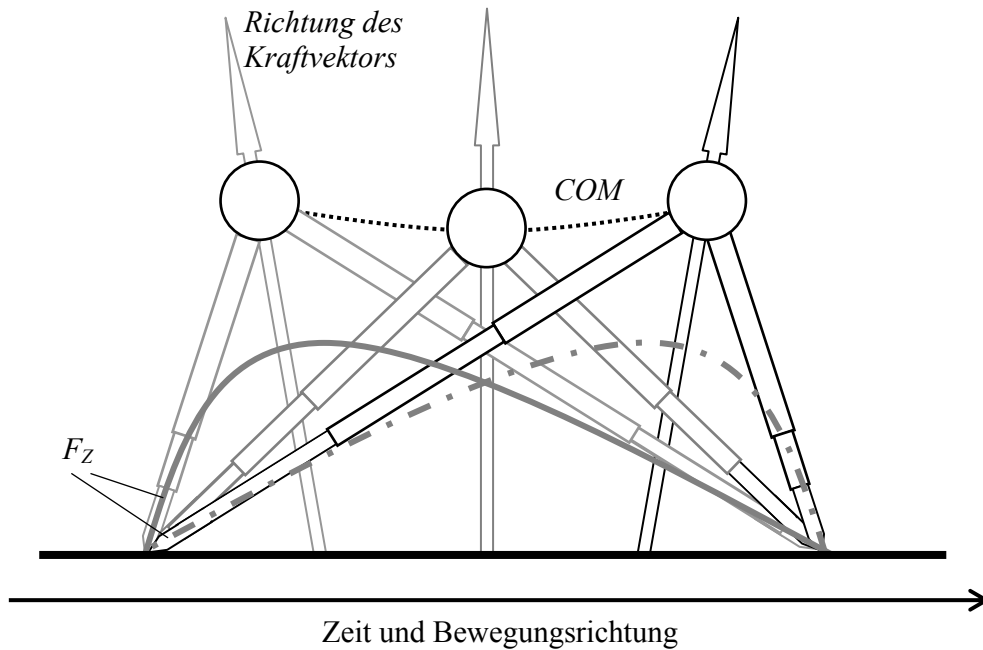


Abb. 26 Schematische Skizze von COM-Trajektorie, vertikaler Kraftkomponente und BRK-Vektor eines lokomotorischen Systems, dessen zwei nach vorn und nach hinten gerichteten Beine gleichzeitig auf- und abfußen, in der Kontaktphase (die Farbe der Teleskopbeine wird mit der Zeit kräftiger; die Vertikalkraftkurven sind nicht positions-, sondern nur zeitabhängig dargestellt; Strich-Punkt-Linie: Kraftkurve des Vorderbeines).

Wie sich zeigt, nähert sich die Lokomotion der Spinnen bei niedrigen Geschwindigkeiten McGeers „rimless wheel“ (McGeer 1990) mit kleiner Schrittweite. Die vertikale Auslenkung des COM mit ca. 0,5 mm und die horizontalen Bodenreaktionskräfte von ca. 5 % der Vertikalkraft sind vergleichsweise gering (Abb. 12, Tab. 17), d. h. der COP befindet sich fast immer unterhalb des COM und die Bewegungsenergie des COM fluktuiert kaum. Die anterioposterioren Kräfte der Einzelbeine (Beinpaar 1-2 eher bremsend, Beinpaar 3-4 eher beschleunigend), deren Maxima zwischen 16 % (Beinpaar 3) und 31 % (Beinpaar 1) der vertikalen Kraftkomponenten erreichen, dienen weitgehend zur Verspannung der Beine gegeneinander und heben sich zu jedem Zeitpunkt der Standphase nahezu auf. Bei relativ nachgiebigen Beinen, aber geringer Elastizität (Abschnitte 4.1.2, 4.1.6) ist diese Art der Fortbewegung vermutlich weniger energieaufwendig als die bei den typischen Fluktuationen zwischen potentieller und kinetischer Energie nötigen Be- und Entschleunigungen. Bei der hier beschriebenen Konfiguration des lokomotorischen Systems würden diese immer mit besonders hohen metabolischen Kosten einhergehen (Full & Tu 1991). Das bedeutet aber auch, dass eine stärkere zeitliche Koordination, wie

sie typisch für viele schnell laufende Insekten ist (Blickhan & Full 1993; Zollikofer 1994), hier nicht nur keinen Vorteil bringen, sondern die Erzeugung kontinuierlicher, nahezu konstanter vertikaler Bodenreaktionskräfte sogar behindern würde. Im Übrigen zeigen auch Schaben bei sehr langsamer Fortbewegung deutliche Abweichungen vom alternierenden Tripod (Hughes 1952; Wendler 1964; Delcomyn 1981).

Im „double support“ seines zweibeinigen Masse-Feder-Modells postuliert auch Geyer das Ausbalancieren der Kräfte, so dass sich der COP zwischen den beiden Beinfedern befindet (Geyer et al. 2006). Bei *Ancylometes* ist dieses Ausbalancieren auf zwei Ebenen zu finden. Da hier auch die zum Einbeinstand des Modells homologisierbare Aktivität der Beinsets auf der gleichzeitigen Aktivität mehrerer Beine beruht, findet die allmähliche Übernahme der Vertikalkrafterzeugung nicht nur im „double support“ statt (Abb. 26). Deutlich wird das am Auftreten der Vertikalkraftmaxima der einzelnen Beinpaare bei niedrigeren Geschwindigkeiten. Bei den vorderen Beinpaaren treten diese nach ca. 50 % der Kontaktphase oder später, bei den hinteren Beinpaaren nach ca. 40 % der Kontaktphase oder früher auf (Tab. 13, Tab. 14). D. h. der COP kann bei der kontinuierlichen Lokomotion auch bei Duty-Faktoren, die nur wenig oberhalb von 0,5 liegen, permanent mit nahezu konstanter Relativgeschwindigkeit zum Substrat verschoben werden (Abschnitt 4.1.3). Bei tatsächlicher Zweibeinigkeit wäre das nur unter Einbeziehung eines langen Fußes in ähnlichem Umfang möglich.

4.1.5 Anheben des Körperschwerpunktes

Mit steigender Laufgeschwindigkeit treten bei einigen Parametern Diskontinuitäten bis hin zu Brüchen in den Geschwindigkeitsabhängigkeiten auf (Abb. 6, Abb. 12). Meist sind diese in einem recht schmalen Geschwindigkeitsbereich zwischen 0,2 und 0,4 m/s, zu beobachten. Eine der auffälligsten Anpassungen ist das Anheben des COM von ca. 9,4 mm bei langsamen Läufen auf ca. 17,4 mm bei schneller Lokomotion (Abb. 11).

Sollen Bodenkontakte des Spinnenkörpers während der Lokomotion vermieden werden, kann die mittlere vertikale Auslenkung des Schwerpunktes die mittlere Körperhöhe nicht übersteigen. Bei weitgehend konstanter Kontaktweite kann die Schrittweite nur bei wachsender Schwungweite (s_s) zunehmen (Abb. 9). Diese kann die Kontaktweite im zweibeinigen System aber nur übersteigen, wenn es Phasen gibt, in denen die Schwerkraft überkompensiert wird. Das führt zu größeren vertikalen Auslenkungen des COM (Geyer

2005). Es kann daher sinnvoll sein unter Berücksichtigung einer natürlichen Substrat-
rauhigkeit die Körperhöhe anzuheben. Auch bei *Ancylometes* wachsen die vertikalen
Auslenkungen des COM mit zunehmender Geschwindigkeit von ca. 0,5 mm bis auf Werte
von über 2 mm (Abb. 12c).

Bei *A. bogotensis* nimmt die Beinverkürzung bzw. -verlängerung mit steigender
Geschwindigkeit auch aufgrund des Anhebens der Körperhöhe, trotz nahezu konstanter
Kontaktstrecken teilweise stark ab (Abschnitt 3.1.1). Diese Abnahme ist vor allem bei den
hauptsächlich durch Änderung der effektiven Beinlänge arbeitenden Beinpaaren 1 und 4
ausgeprägt. Hier sinkt diese von 54,5 % der absoluten Beinlänge auf 38,3 % bzw. von
46,3 % auf 38,3 %. Zur verminderten Beinverkürzung tragen auch veränderte Auf- bzw.
Abfußkoordinaten bei (Abschnitt 4.1.1).

Aufgrund der geringeren Beinverkürzung, müssen die Flexoren der semihydraulischen
Gelenke in der Kontaktphase der vorderen Beinpaare weniger stark verkürzt werden, und
die Muskelfasergeschwindigkeit kann sinken. Beides führt unter Annahme üblicher
Muskeleigenschaften zu einer energetisch effizienteren Arbeitsweise.

Blickhan (1983) weist für das Tibia-Metatarsus-Gelenk von Vogelspinnen nach, dass die
Flexoren dieses Gelenkes bei einer Streckung von 180° die größten Kräfte entwickeln.
Sollte das auch für das Femur-Patella-Gelenk zutreffen, könnte die bei höheren Geschwin-
digkeiten insgesamt gestrecktere Arbeitsweise der Laufbeine den Energieverbrauch auch
bei den hinteren Beinpaaren mindern, da die Flexoren der hydraulisch gestreckten
Beingelenke auch hier eine wichtige, bisher unterschätzte Rolle bei der Erzeugung der
Bodenreaktionskräfte spielen (Abschnitt 4.1.2).

Berechnet man für *Ancylometes* die Geschwindigkeit, bei der die Froude-Zahl 0,5 beträgt,
nach Formel 3.1, hängt diese allein von der Ruhelänge der Laufbeine ab. Sie markiert bei
vielen Tieren die Geschwindigkeit, bei der von einer Lokomotionsform, die durch die
antiphase Fluktuation von potentieller und kinetischer Energie geprägt ist, zu einer
Lokomotionsform bei der beide Energieformen in Phase fluktuieren gewechselt wird
(Cavagna et al. 1977; Heglund et al. 1982; Taylor & Heglund 1982). Sie leitet sich
entweder aus dem inversen Pendel (Alexander 1977) oder genauer aus dem Masse-Feder-
Modell (Geyer et al. 2006) ab.

Die Ruhelänge (l_0) ist aber normalerweise die Laufbeinlänge von Vertebraten, deren Beine
mehr oder weniger senkrecht unter dem Körper stehen und deren Fußpunkte man auch im

Modell als solche betrachten kann. Versucht man jedoch die Spinnenlokomotion mit Hilfe der etablierten Modelle zu verstehen, muss die virtuelle Gesamtfeder eines Tetrapods als äquivalent zu den normalerweise zur Berechnung der Froude-Zahl genutzten Laufbeinen betrachtet werden. Die Höhe des COM, welches sich meist nahe an den Hüften befindet, hat hier wie dort großen Einfluss auf diese Länge. Denn die Hüfthöhe entspricht gleichzeitig der kleinstmöglichen Ruhelänge. Berechnet man die Übergangsgeschwindigkeit mit Hilfe der Körperhöhe, erhält man aufgrund der relativ plötzlich eintretenden Körperhöhenanpassung zwei verschiedene Werte. Bei niedrigem COM liegt sie bei ca. 0,21 m/s und bei einer Höhe von 17,4 mm bei ca. 0,29 m/s. Blickhan & Full (1987) schlagen vor, dass die für die Berechnung der Übergangsgeschwindigkeit relevanten Gelenke nicht immer die anatomischen Hüften sein müssen. Als effektive Hüfte können bei Arthropoden die Gelenke gelten, durch deren Achsen die Trajektorie des COM bestimmt wird. Bei der Lokomotion von *C. salei* weisen am ehesten die Femur-Patella-Gelenke entsprechende Eigenschaften auf (Reinhardt 2006). Deren Gelenkachsen befinden sich, weitgehend unabhängig von der Lokomotionsgeschwindigkeit, in der Kontaktphase ca. 17 mm über dem Substrat. Betrachtet man diesen Wert als für die Berechnung der Übergangsgeschwindigkeit entscheidend, würde man nur eine Übergangsgeschwindigkeit bei ca. 0,29 m/s erhalten. Diese stimmt gut mit den meisten Diskontinuitäten kinematischer Parameter wie Schwungfrequenz und Horizontalamplitude überein (Abschnitt 3.1.2). Sie kann jedoch nicht mit dem Übergang von einer dem Gehen homologisierbaren Lokomotionsform zu einer dem Trab ähnlichen Lokomotion betrachtet werden. Der Gangartwechsel bei dieser Geschwindigkeit ist trotz großer Abweichungen am ehesten mit dem Übergang vom Trab zum Galopp bei anderen Tieren vergleichbar (Abschnitt 4.1.7). Bei verschiedenen Säugetieren tritt dieser Gangartwechsel bei Froude-Zahlen von ca. 2,5 auf (Alexander & Jayes 1983; Iriarte-Diaz et al. 2006).

Auch wenn man Schrittfrequenz und Geschwindigkeit beim Gangartwechsel von *Ancylometes* mit den von Heglund & Taylor (1988) für Säugetiere mit sehr unterschiedlichem Körpergewicht ermittelten Regressionen vergleicht, zeigen sich deutliche Abweichungen. Lägen die Werte auf den gewichtsabhängigen Regressionsgeraden, sollte der Wechsel bei einer Geschwindigkeit von ca. 0,44 m/s und bei einer Schrittfrequenz von ca. 10 Hz eintreten. Die Diskontinuität in der Schwungfrequenz, die sich letztlich an gleicher Stelle auch in der Schrittfrequenz niederschlägt (Abb. 6, Abb. 7), tritt bei Geschwindigkeiten von ca. 0,3 m/s auf. Die Schrittfrequenzen der einzelnen Beine weisen bei dieser Geschwindigkeit Werte um 6 Hz auf.

Offensichtlich findet die Anpassung der Lokomotion hier, anders als bei Krabben (Blickhan & Full 1987), bei Geschwindigkeiten statt, die nicht äquivalent zu den Übergangsgeschwindigkeiten von Säugetieren sind. Krabben nutzen bei hohen Geschwindigkeiten meist nur vier Beine. Diese Gemeinsamkeit mit der Säugerlokomotion kann bei *Ancylometes* nicht gefunden werden. Aus der Geschwindigkeitsverteilung der untersuchten Fluchtmanöver (Abb. 2) geht hervor, dass es im Gegensatz zu vielen Säugetieren (Heglund et al. 1974), abgesehen von der allgemeinen Bevorzugung langsamer Geschwindigkeiten, keine bevorzugten Geschwindigkeiten gibt, die den verschiedenen Schrittmustern zugeordnet werden könnten. Außerdem nimmt die Schrittfrequenz hier anders als bei Krabben und Säugetieren kontinuierlich zu. Die zu beobachtenden Differenzen sind möglicherweise auch auf die wegen ihres hohen Schlankheitsgrades und ihrer bogenförmigen Konfiguration vergleichsweise geringe Steifigkeit der Spinnenbeine zurückzuführen, so dass Randbedingungen, wie die Gesamtsteifigkeit des lokomotorischen Systems bei Spinnen, von denen bei Säugetieren und Krabben abweichen und zu anderen Lösungen führen.

4.1.6 Mittlerer Geschwindigkeitsbereich

Bei sehr niedrigen Laufgeschwindigkeiten findet man die Vertikalkraftmaxima der rekonstruierten Gesamtkraft im Bereich zeitlicher Überlappung der Kontaktphasen der beiden alternierenden Beinsets (Abschnitt 3.3). Aufgrund sinkender Duty-Faktoren nimmt diese Überlappung mit steigender Laufgeschwindigkeit ab. Bereits bei Geschwindigkeiten um 0,1 m/s befinden sich die Maxima der vertikalen Gesamtkraft nicht mehr im Überlappungsbereich. Mit weiter steigender Laufgeschwindigkeit rücken diese dann weiter auseinander und die Fluktuationen nehmen zu. Bei der realen Lokomotion könnte auch die Zunahme der Kopplung, die kontra- und ipsilateralen Kopplungen der benachbarten Beine nähern sich bei mittleren Geschwindigkeiten 0,5 besonders stark (Tab. 9-11), zur Verminderung der zeitlichen Überlappung beitragen.

Die Steifigkeit der bogenförmigen Beine ist geringer als die gleich dimensionierter z-förmiger Beine (Fischer & Blickhan 2006). Aufgrund der linear wachsenden Schrittfrequenzen nimmt auch die Vertikalfrequenz des COM zu. Diese geht quadratisch in die Berechnung der Schwerpunktsbeschleunigung und des daraus resultierenden Anteiles der Bodenreaktionskraft ein (Formel 3.3). Die Anstiege von Bodenreaktionskraft und vertikaler Schwerpunktsauslenkung bedingen einander, aufgrund der damit einhergehenden Erhöhung der Gesamtenergie des lokomotorischen Systems, auch unter

Berücksichtigung der beobachteten sich ändernden Laufbeinkoordination, gegenseitig (Seyfarth et al. 2002; Geyer et al. 2006).

Bei vielen Tierarten ist das Verhältnis zwischen Gesamthorizontal- und Gesamtvertikalkraft größer als bei *Ancylometes* (Heglund 1981; Gottschall & Kram 2005). Nach Biewener (2003) wächst dieses Verhältnis aber nicht nur mit zunehmender Laufgeschwindigkeit sondern auch mit der Anzahl der an der Lokomotion beteiligten Beinpaare. So erreicht das Maximum der horizontalen Kraftkomponente beim Rennen von Zweibeinern ca. 23 %, beim Trab von Vierbeinern ca. 37 % und beim Trab sechsbeiniger Insekten ca. 40 % der maximalen Vertikalkraft (Biewener 2003). Bei den Metathorakalbeinen der Schabe *B. discoidalis* erreicht die horizontale Kraftkomponente bis zu 56 % der vertikalen Kraft (Full et al. 1991).

Umso erstaunlicher sind die im Vergleich zur vertikalen Kraftkomponente sehr niedrigen Horizontalkräfte der Beinsets bei *Ancylometes*. Bei niedrigen Geschwindigkeiten erreicht die horizontale Komponente des Gesamtsystems nur ca. 5 % der Vertikalkraft (Tab. 17). Obwohl dieses Verhältnis im mittleren Geschwindigkeitsbereich auf ca. 10 % anwächst, ist es immer noch extrem niedrig. Erst bei hohen Geschwindigkeiten erreicht es Werte, die mit denen anderer Tiere vergleichbar sind.

Die horizontalen Kraftkomponenten der Einzelbeine erreichen Werte zwischen 16 % der Vertikalkraftkomponente (Beinpaar 3) und 33 % (Beinpaar 1). Aufgrund der synchronen Aktivität der Laufbeine in alternierenden Sets und wegen der gegensätzlichen Orientierung der BRK-Vektoren heben sie sich bei niedrigen und mittleren Geschwindigkeiten gegenseitig weitgehend auf. Erst bei höheren Geschwindigkeiten zerfallen die Sets gleichzeitig aktiver Beine zunehmend (Abschnitt 4.1.7), wodurch die gegenseitige Kompensation der horizontalen Kräfte geringer und die Horizontalkräfte des Gesamtsystems wahrscheinlich größer werden.

Ähnlich wie beim „grounded running“ vieler Vögel (Rubenson et al. 2004) und dem so genannten „groucho running“ (McMahon et al. 1987) wirkt sich die relativ stark flektierte Arbeitsweise der Laufbeine und ihre Konfiguration im Bogenmodus, aufgrund der damit einhergehenden geringen Steifigkeit (Fischer & Blickhan 2006), auf die Trajektorie des COM und den Duty-Faktor aus. D. h. die Trajektorien sind auch im mittleren Geschwindigkeitsbereich vergleichsweise flach, und das Auftreten von Duty-Faktoren kleiner als 0,5 wird zu höheren Geschwindigkeiten hin verschoben. Beim dritten Beinpaar

wird dieser Wert erst bei ca. 0,47 m/s unterschritten (Abb. 10). Die Schrittfrequenz ändert sich jedoch nicht durch geringe Steifigkeiten (McMahon et al. 1987). Das Verhältnis zwischen der Kontaktlänge (s_C) und der Ruhelänge der Laufbeine (l_0) ist beim „grounded running“ der Vögel und beim „groucho running“ des Menschen größer als bei den entsprechenden Lokomotionsformen von Säugetieren bzw. beim normalen menschlichen Rennen, wo dessen Wert etwa 1 ist (Cavagna & Kaneko 1977; Rubenson et al. 2004). Bei *Ancylometes* ist die Kontaktlänge im mittleren Geschwindigkeitsbereich mit ca. 25 mm ebenfalls deutlich größer als die in der mittleren Standphase ca. 10 mm lange virtuelle Gesamtfeder, was ebenfalls als Hinweis auf Ähnlichkeiten der Spinnenlokomotion zum „grounded running“ bzw. „groucho running“ anderer Gruppen gewertet werden kann.

Die Verlängerung der Kontaktzeit erlaubt es den Tieren, die maximalen Vertikalkräfte zu minimieren. Denn ein eher rechteckiger BRK-Verlauf ermöglicht die Erzeugung des gleichen Impulses bei reduzierter vertikaler Maximalauslenkung des COM und maximaler Vertikalkraft (Blickhan 1989). Mit zunehmend weicheren Federn und deshalb verlängerten Kontaktzeiten können die Kraftmaxima bis nahe des Minimums der Gewichtskraft sinken. Durch längere Kontaktzeiten wird auch die nötige Muskelfasergeschwindigkeit reduziert. Beides kann die Laufökonomie erhöhen. Energetische Vorteile bringt der Mechanismus aber nur, wenn die Beine anatomische Strukturen aufweisen, die die benötigte Nachgiebigkeit gewährleisten und Bewegungsenergie in elastischen Strukturen speichern können. Bei Vögeln ist das durch vergleichsweise nachgiebige Sehnen (Rubenson et al. 2004) verwirklicht. Muss diese Nachgiebigkeit wie beim „groucho running“ menschlicher Probanden rein muskulär erzeugt werden, steigen die metabolischen Kosten stark an (McMahon et al. 1987). Bei gleicher Lokomotionsgeschwindigkeit sind sie um bis zu 50 % höher.

Spinnenbeine sind aufgrund ihrer Geometrie vergleichsweise nachgiebig. Bisher konnten aber noch keine Mechanismen zur elastischen Energiespeicherung in den Spinnenbeinen nachgewiesen werden (Sensenig & Shultz 2003). Es muss also vorerst davon ausgegangen werden, dass auch *Ancylometes* keine elastischen Mechanismen nutzt, die beobachteten Schwingungen des COM also wahrscheinlich weitgehend auf Dissipation und Einspeisung von Bewegungsenergie durch die Laufbeine beruhen. Es erscheint daher sinnvoll, dass die Tiere Flugphasen und damit einhergehende Impulsfluktuationen, welche die energetischen Kosten deutlich steigern würden, weitgehend vermeiden. Phasen, in denen kein Laufbein

mehr Kontakt zum Substrat hat, sind nur bei den höchsten Laufgeschwindigkeiten, wo sie sich auf Grund der benötigten Schrittlängen nicht mehr vermeiden lassen, zu beobachten. Trotz der vermutlich aktiven Erzeugung des federartigen Verhaltens scheinen bei Spinnen die positiven Auswirkungen zu überwiegen. Zu diesen ist wahrscheinlich auch das selbststabile Verhalten von Masse-Feder-Systemen zu zählen.

Ruina et al. (2005) entwerfen in ihrem „collisional model“ ein Szenarium, in dem es auch völlig unelastischen Systemen möglich ist, die Vorteile kinematisch federartigen Verhaltens bei minimalen Energieverlusten zu nutzen. Seine Argumentation beruht auf kleinen Landewinkeln, die er als Winkel zwischen dem Geschwindigkeitsvektor des COM und dem Substrat begreift, und relativ großen Angriffswinkeln (Winkel zwischen Beinachse und Substrat) der als reine Dämpfer modellierten Beine. Dabei sind die steilen Angriffswinkel nur insofern von Bedeutung, dass sie bei festem COP geringe vertikale Auslenkungen des COM und resultierend geringe Änderungen des Vertikalimpulses gewährleisten. Bei *Ancylometes* sind die vertikalen Auslenkungen relativ zur mittleren Höhe des COM über dem Substrat auch bei niedrigeren Angriffswinkeln gering (Abb. 11, Abb. 12c, Abb. 23). Den Bodenkontakt eines solchen Beines beschreiben Ruina et al. als Abfolge von Dissipation beim Bodenkontakt unter Beinverkürzung, Schwingen über einen festen Kontaktpunkt wie beim invertierten Pendel und dabei erfolgreicher Einspeisung aktiv, muskulär erzeugter Energie, um die energetischen Verluste auszugleichen. Sein Ansatz ist also explizit nicht energetisch konservativ. Dennoch ist dieser Vorgang deutlich ökonomischer, als würde in der Kontaktphase sämtliche Bewegungsenergie eliminiert, um sie nachher von neuem zu erzeugen (Ruina et al. 2005). D. h. selbst wenn am Beginn der Kontaktphase ein vollständig unelastischer Stoß zur Reduktion der Vertikalgeschwindigkeit auf 0 führt, betragen die Kosten einer solchen pseudoelastischen Kollision nur $\frac{1}{4}$ der völlig plastischen Kollision, da die kinetische Energie der Vorwärtsbewegung im ersten Fall weitgehend erhalten bleibt.

Auch bei *Ancylometes* sind die Landewinkel relativ klein, sie steigen kaum über 15° (Abb. 14), und die Angriffswinkel der virtuellen Gesamtfeder sind zumindest teilweise, mit Werten bis 80° (Abschnitt 3.3), relativ steil. Elastische Mechanismen könnten zusätzlich zur Verminderung der Kosten beitragen. Das würde bei einem vollständig elastischen System konservative Energieregimes erlauben (Geyer 2005), und die Verluste auf das Abbremsen der Beinmassen beschränken. Da elastische Elemente aber nicht nachzuweisen

sind (Abschnitt 4.1), scheint das pseudoelastische Verhalten ein geeigneter Mechanismus zu sein, um die zwangsläufig auftretenden Verluste an Bewegungsenergie gering zu halten.

4.1.7 *Schnelle Lokomotion*

Bei Laufgeschwindigkeiten oberhalb von ca. 0,3 m/s kommt es zu einer deutlichen Veränderung der Phasenbeziehungen zwischen den Beinen (Abschnitt 3.1.2, S.38). Vor allem bei den mittleren Beinpaaren 2 und 3 ändern sie sich grundlegend.

Im Gegensatz zum alternierenden Tetrapod sind die kontralateralen Beziehungen dieser Beinpaare jetzt nicht mehr ca. $\frac{1}{2}$ sondern intermediär (Tab. 11). Beim dritten Beinpaar beträgt der Phasenversatz 0,68 bzw. 0,31 und beim zweiten Beinpaar 0,82 bzw. 0,21. D. h. zwischen den Bodenkontakten dieser Beinpaare liegen jetzt unterschiedlich lange Zeiträume, was sich auch im Kopplungsgrad zwischen diesen Beinen niederschlägt. Dieser sinkt von 0,8 auf ca. 0,62.

Das erste Beinpaar weist auch hier eine kontralaterale Phasenbeziehung von ca. $\frac{1}{2}$ auf. Seine Rolle bei der Krafterzeugung ist dabei wahrscheinlich deutlich geringer als die der anderen Beinpaare, da es bei schneller Lokomotion oft nur sehr kurz Kontakt zum Substrat hat (Abb. 5). Diese Bodenkontakte wurden aufgrund ihrer sehr hohen Variabilität nicht in die Auswertung der Bodenreaktionskräfte einbezogen. Sie folgt wahrscheinlich aus den Tast- und Orientierungsfunktionen dieses Beinpaares (Melchers 1963). Blickhan et al. (1993) verweisen darauf, dass auch andere Spezies wie Schaben, Eidechsen und Krabben bei schneller Lokomotion die Anzahl der aktiven Laufbeinpaare reduzieren. Der Steuerungsaufwand kann so vermindert werden und bei anatomisch differierenden Laufbeinen können sich die Tiere auf die Beinpaare mit der größten Kontaktweite beschränken. Bei *Ancylometes* ist das vierte Beinpaar besonders lang (ca. 48 mm), die Beinpaare 2 und 3 müssen aufgrund ihrer geringeren Beinverkürzung in der Kontaktphase weniger stark gegen den, gerade bei hohen Geschwindigkeiten wahrscheinlich großen, Hämolympdruck arbeiten (siehe unten), so dass die Reduktion der Beteiligung des ersten Beinpaares an der Erzeugung der Bodenreaktionskräfte sinnvoll erscheint. Den flektorischen Momenten dieses Beinpaares wirken die extensorischen Momente des hydraulischen Mechanismus aufgrund der notwendigen starken Flexion besonders stark entgegen. Bei Berücksichtigung der insgesamt hohen koordinativen Variabilität, ist es denkbar, dass das erste Beinpaar bei der schnellen Lokomotion vor allem dazu genutzt wird das Gesamtsystem auszubalancieren und damit Stürze zu vermeiden.

Auch die Phasenbeziehungen der ipsilateralen Beine eines hypothetischen Beinsets verändern sich, aber vor allem sinkt die Kopplung zwischen diesen Beinen. Zwischen Beinpaar 4 und Beinpaar 2 sinkt sie von 0,7 auf 0,34 und zwischen den dritten und den ersten Beinen von 0,63 auf 0,27.

Intermediäre Phasenverschiebungen zwischen den Beinen eines Beinpaares sind ein typisches Merkmal asymmetrischer Gangarten (Hildebrand 1977, 1989). Auch die Bodenreaktionskräfte der einzelnen Beinpaare von *Ancylometes* sprechen für eine gewisse Ähnlichkeit zu diesen. So erzeugen alle Beine, wie beim Galopp von Pferden (Minetti et al. 1999; Biewener 2003; Ruina et al. 2005), bremsende und beschleunigende horizontale Reaktionskräfte. Bei den vorderen Beinpaaren überwiegt zwar auch bei hohen Geschwindigkeiten der bremsende Anteil und bei den hinteren der beschleunigende, aber auch diese Dysbalance findet sich im Pferdegalopp wieder.

Dennoch ist das Schrittmuster von *Ancylometes* nicht direkt mit asymmetrischen Gangmustern von Vertebraten vergleichbar. Gegen diese Vergleichbarkeit spricht einerseits, dass das vierte Beinpaar die kontralaterale Phasenbeziehung von 0,48 aus den niedrigeren Geschwindigkeitsbereichen beibehält, wobei die Kopplung sogar leicht steigt (Tab. 9), andererseits finden die Phasenverschiebungen bei *Ancylometes* weitgehend kontinuierlich statt, so dass eine eindeutige Abgrenzung verschiedener Schrittmuster hier nicht möglich ist.

Das lokomotorische System von *Ancylometes* entspricht vielmehr einer metachronen Welle. Obwohl diese bei Insekten mit der Fähigkeit zum schnellen Laufen, wie Schaben, bestimmten Heuschrecken und Laufkäfern meist nur bei sehr geringen Geschwindigkeiten eingesetzt wird (Hughes 1952; Delcomyn 1971; Evans 1977; Delcomyn 1981), ist seit langem bekannt, dass es z. B. bei der vergleichsweise langsamen Stabheuschrecke (*Carausius morosus*) über den von ihr genutzten Geschwindigkeitsbereich ein Kontinuum der Phasenbeziehungen gibt (Wendler 1964). Der alternierende Tripod kommt nur bei einer bestimmten, relativ hohen Geschwindigkeit zum Einsatz und stellt dort nur einen Sonderfall der metachronen Welle mit eben den bekannten Phasenbeziehungen von 0,5 zwischen den benachbarten Laufbeinen dar.

Auch die im Gegensatz zu den anderen Laufbeinen nahezu im gesamten Geschwindigkeitsbereich konstante kontralaterale Phasenbeziehung des vierten Beinpaares von ca. $\frac{1}{2}$ kann als Argument für das Vorhandensein der metachronen Koordination bei *Ancylometes* gewertet werden. Verschiedene modellhafte Vorstellungen zur Beinordination bei

Insekten gehen davon aus, dass die Aktivität der Laufbeine vom jeweils posterioren Bein ausgelöst oder zumindest bestimmt wird (Graham 1972; Delcomyn 1981; Cruse et al. 2007). Dadurch wird das vierte Beinpaar zum wichtigsten Taktgeber, dessen zentralnervöse Steuerung das Laufmuster weitgehend bestimmt. Die weiter anterior gelegenen Beine folgen um geschwindigkeitsabhängige Phasen versetzt dem jeweils caudal gelegenen Bein.

Nach (Wilson 1967), handelt es sich beim alternierenden Tetrapod um die Interferenz ipsilateraler, metachroner Wellen, deren Wellenlänge genau 2 beträgt. Die gleichzeitig aktiven Beine sind also nicht trotz sondern wegen einer bestimmten Phasenverschiebung, in der gleichen Phase. Da die Wellenlänge mit zu bzw. abnehmender Geschwindigkeit von 2 abweicht, ergeben sich auch von 0 bzw. 1 abweichende ipsilaterale und resultierend kontralaterale Phasenverschiebungen innerhalb der „Beinsets“.

Die ipsilateralen Phasenverschiebungen zwischen dem dritten und dem zweiten Beinpaar verändert sich von 0,58 bei langsamen Läufen zu 0,43 bei der schnellen Lokomotion (Tab. 10). Trotz der konstanten Phasenverschiebung zwischen Beinpaar 4 und Beinpaar 3 von jeweils ca. 0,44 können die kontralateralen, von 0,5 verschiedenen Phasenverschiebungen bei Beinpaar 3 und die noch stärker abweichenden Phasen bei Beinpaar 2 unter Berücksichtigung der stets vorhandenen hohen Variabilität eventuell als Resultat ipsilateraler Verschiebungen interpretiert werden. Beinpaar 1 folgt diesem Muster nicht weil es immer wieder aussetzt um an passender Stelle wieder einzusetzen, was zu den bei hoher Geschwindigkeit teilweise sehr kurzen Bodenkontakten passt, so dass die kontralaterale Phasenverschiebung hier nahe bei 0,5 liegt.

Die Verschiebung der Phasenbeziehungen bei den Beinpaaren 2 und 3 kann zum Entstehen eines Beinkontinuums führen, das trotz steigender Laufgeschwindigkeit und abnehmender Duty-Faktoren der einzelnen Beine das Auftreten von Flugphasen weitgehend verhindert. Die einzelnen Laufbeine könnten in diesem Fall nicht mehr in weitgehend synchronen Beinsets agieren. Diese würden sich weitgehend auflösen und ein Schrittzyklus bestünde nun aus der Abfolge der weitgehend unabhängig voneinander erfolgenden Bodenkontakte der einzelnen Beine. Die Richtungsumkehr der Vertikalgeschwindigkeit von abwärts nach aufwärts würde nicht mehr abrupt bei einem synchronen Bodenkontakt mehrerer gleichzeitig agierender Beine erfolgen sondern sukzessiv durch mehrere aufeinander folgende Einzelimpulse, denn alle Beine befänden sich im gleichen Zyklus. Dieser beginnt wenn ein bestimmtes Bein den Boden berührt, erstreckt sich über den Zeitraum während

dessen die einzelnen Laufbeine nacheinander und geschwindigkeitsabhängig, teilweise zeitlich überlappend, ihre Einzelzyklen von Stand und Schwungphase durchlaufen und endet, wenn dieses Bein am Anfang der nächsten Standphase wieder den Boden berührt. Die Abnahme der horizontalen Frequenzen des COM und deren geringer Anstieg bei hohen Laufgeschwindigkeiten weist auf einen solchen Koordinationswechsel und die daraus resultierende relative Zyklusverlängerung hin (Abb. 12b). In den Daten der vertikalen Schwerpunktsfluktuationen kann ein solcher Zusammenhang aufgrund der relativ großen Streuung und wegen der geringen Datenlage bei höheren Geschwindigkeiten nicht gefunden werden. Würde er bestehen, wäre das Senken und Heben des COM nicht mehr synchron zu den Schrittzyklen der Einzelbeine, es würde sich über den Gesamtzyklus erstrecken, und der Anstieg der Schwingungsfrequenz des COM müsste deutlich sinken. Die Zahl der gleichzeitig Bodenreaktionskräfte erzeugenden Beine würde mit zunehmender Geschwindigkeit abnehmen, was einen Teil des Anstiegs der Vertikalkraftmaxima der Einzelbeine um ca. 20 % (Abschnitt 3.1.2, S.35) erklären könnte. Als Resultat des Koordinationswechsels müsste jedes Bein die Schwungphase so weit verlängern, dass während dieser Zeit die anderen Beinpaare ihren Teil der Bodenreaktionskraft erzeugen können. Diese Zunahme der Schwungdauer kann in den bilinearen Abhängigkeiten der Schwungfrequenz (f_s) wieder gefunden werden (Abb. 6). Die Schwungdauer der Einzelbeine weist bei hohen Geschwindigkeiten nahezu konstante Werte zwischen 0.065 s und 0.076 s auf, nur Beinpaar 1 schert mit Zeiten von ca. 0,09 s aus.

Beschränkt man sich auf die Betrachtung der vertikalen Fluktuationen des COM, wird dessen zyklische Beschleunigung durch die vertikale Auslenkung und vor allem durch die Frequenz bestimmt (Formel 3.3). Daraus folgt, dass die Fluktuationen der vertikalen Bodenreaktionskräfte durch diese Werte bestimmt werden. Der geschwindigkeitsabhängige Frequenzanstieg (Abb. 12a) kann durch Verlängerung der Schrittweite und durch Anpassung der Beincoordination (siehe oben) reduziert werden. Da Kontaktweite und Kontaktdauer aufgrund der Beinlängen weitgehend fixiert sind, kann die Vergrößerung der Schrittweite nur durch eine Verlängerung der Strecke, die der COM während der Schwungphase zurücklegt, erreicht werden. Diese sind bei höheren Geschwindigkeiten deutlich größer als die Kontaktweiten (Abb. 9). Die daraus folgende relative Erhöhung der Schwungdauer vermindert die Zunahme der metabolischen Kosten der Schwungphase aufgrund relativ niedriger Kontraktionsgeschwindigkeiten der entsprechenden Muskulatur sowie weiterhin geringer Radialbeschleunigungen und resultierend weitgehend konstanter

Drehmomente in den proximalen Beingelenken. Die Zunahme der Schwungweite (s_s) senkt auch die Zahl der Retraktionen, die über eine bestimmte Strecke erfolgen. Beide Effekte können dazu beitragen, dass die Transportkosten, d. h. die zum Bewältigen einer bestimmten Wegstrecke nötige metabolische Energie nicht übermäßig steigen.

Laut Gottschall & Kram (2005) und Modica & Kram (2005) steigen die Kosten für das Beinschwingen beim Menschen leicht mit der Geschwindigkeit, von 10-15 % der Transportkosten beim Gehen auf ca. 20 % beim Rennen. Marsh et al. (2004) weisen beim Perlhuhn (*Numida meleagris*) metabolische Kosten für das Beinschwingen von bis zu 25 % der Transportkosten nach. Fedak et al. (1982) zeigen jedoch, dass die Kosten für das Schwingen der Beine bei kleinen Tieren relativ zum metabolischen Gesamtumsatz mit weniger als 7 % bei höheren Geschwindigkeiten deutlich niedriger sind als bei größeren Tieren, wo sie Werte zwischen 15 % und 30 % erreichen. Bei *Ancylometes* ist das Gewicht der Beine mit ca. 35 % des Gesamtgewichtes recht groß, zudem sind sie vergleichsweise lang. Anders als bei Säugetieren und Vögeln verteilt sich deren Gewicht auf 8 und nicht auf 4 bzw. 2 Beine. Reduziert sich aufgrund der erhöhten Anzahl der Durchmesser der Laufbeine, kann bei gleicher Länge die Summe der Trägheitsmomente unter Umständen kleiner sein, als wäre die Masse in wenigen Beinen konzentriert. Dennoch haben die zu erzeugenden Winkelbeschleunigungen vermutlich größeren Einfluss auf die Drehmomente, so dass sich bei ähnlichen Frequenzen und Transportkosten auch der metabolische Anteil der Protraktionen in einem ähnlichen Bereich bewegen sollte wie bei anderen kleinen Tieren.

Ruina et al. (2005) weisen nach, dass in zweidimensionalen Systemen ohne elastische Energiezwischenspeicherung, unter Annahme flacher Schwerpunktstrajektorien, d. h. kleinen Winkeln zwischen Geschwindigkeitsvektor und Substrat zum Zeitpunkt des Auf- bzw. Abfußens, die Änderung der Bewegungsenergie und damit die metabolischen Kosten, von der Anzahl der Impulse, die zur Richtungsumkehr von abwärts zu aufwärts führen, abhängt. Die Bewegungsenergie ändert sich mit dem Quadrat des Winkels, um den sich die Richtung ändert. D. h. halbieren des Winkels reduziert die für jede Kollision benötigte Energie auf ein Viertel. Erfolgen zwei Impulse statt einem, um die gleiche Winkeländerung zu erreichen, benötigt man also nur die Hälfte der Energie. Das Verteilen des Impulses auf n Subkollisionen reduziert die Kosten der Einzelimpulse um den Faktor n .

Bei *Ancylometes* bleiben die Landewinkel auch bei hohen Geschwindigkeiten mit ca. 15° klein und elastische Energiespeicherung findet wahrscheinlich nicht statt (Abschnitt 4.1; Abb. 14). Das Aufbrechen der tetrapodalen Koordination in Sequenzen aufeinander folgender Einzelbeinaktivitäten könnte demnach ebenfalls zur Reduktion der lokomotorischen Kosten beitragen.

Bei Säugetieren gibt es Hinweise darauf, dass Gangartwechsel zusätzlich zur Minimierung der zum Erreichen einer bestimmten Geschwindigkeit notwendigen metabolischen Kosten auch auf nicht metabolische Gründe zurückgeführt werden können. Farley & Taylor (1991) schlugen vor, dass durch den Wechsel vom Trab zum Galopp aufgrund größerer Kontaktweiten und –zeiten auch die Belastung des Beinskelettes reduziert werden kann. Sie untersuchten diesen Wechsel bei mit unterschiedlichen Gewichten beladenen Pferden und konnten zeigen, dass der Wechsel mit zunehmender Last bei niedrigeren Geschwindigkeiten aber bei dem gleichen Belastungsniveau der Beine erfolgt. Bei Krabben (*Ocypode quadrata*) konnte diese Belastungsabnahme von Blickhan et al. (1993) nicht gefunden werden. Sie wächst im Gegenteil auf den fünffachen Wert. Diese Zunahme kann mit der Reduktion der an der Lokomotion beteiligten Laufbeine, der beim Galopp konstanten Schrittfrequenz und der weitgehend konstanten Kontaktlänge begründet werden (Blickhan et al. 1993).

Ähnlich wie bei Krabben nimmt auch bei *Ancylometes* die Zahl der gleichzeitig Bodenreaktionskräfte erzeugenden Beine tendenziell ab (siehe oben). Auch die Kontaktweite wird von den Tieren nicht verlängert, so dass die Kontaktdauer der Einzelbeine hyperbolisch mit der Geschwindigkeit sinken muss. Aber die Schrittfrequenz nimmt keine konstanten Werte an sondern wächst bis zur Maximalgeschwindigkeit. Gemeinsam mit der Anpassung der Beincoordination kann das zu einer vergleichsweise geringen Belastungszunahme der Beine und zu der relativ geringen Zunahme der vertikalen Bodenreaktionskräfte der einzelnen Beine von ca. 20 %, beitragen. Denn aufgrund der kontinuierlich steigenden Schrittfrequenz können pro Bodenkontakt vergleichsweise geringere Momente erzeugt werden, da pro Zeiteinheit mehr Bodenkontakte erfolgen können als bei über große Geschwindigkeitsbereiche konstanter Schrittfrequenz.

Der hydraulische Innendruck ist bei der schnellen Lokomotion hoch. Das kann an der Aufrichtung der erektilen Beinstacheln abgelesen werden. Bei *C. salei* findet sie bei ca.

50 kPa statt (Karner 1999), dieser Wert liegt nur wenig unterhalb der maximalen Druckwerte von ca. 60 kPa (Abschnitt 4.1.2). Seine primäre Aufgabe besteht vermutlich auch hier in der Streckung der Beine während der Protraktion. In den Kontaktphasen generiert dieser Mechanismus keine, sich auf die Bodenreaktionskräfte auswirkenden, streckenden Drehmomente. Die steilen BRK-Vektoren schließen das, auch für das vierte Beinpaar, bei dem die hydraulische Streckung den größten beschleunigenden Effekt hätte, aus (Abb. 21b).

4.1.8 Horizontale Auslenkungen des COM

Wie Schaben (Kubow & Full 1999) nutzt offenbar auch *Ancylometes* horizontale Oszillationen zur Stabilisation des Schrittmusters. Die dreidimensionale Arbeitsweise ihrer Beine ermöglicht es substantielle mediolaterale Kräfte zu erzeugen (Tab. 13, Tab. 14), so dass auch in dieser Dimension federartiges Verhalten zur Selbststabilisation des Systems genutzt werden kann (Schmitt et al. 2002; Seipel et al. 2004). Dabei kompensieren sich die lateralen Kräfte der einzelnen Beine zumindest bei niedrigen und mittleren Geschwindigkeiten wie bei der Schabe gegenseitig (Full et al. 1991), d. h. die Gesamtkraft ist ähnlich wie bei der horizontalen Kraftkomponente bei Geschwindigkeiten unterhalb von 0,3 m/s, geringer als die Kraftkomponenten der Einzelbeine (Abschnitt 4.1.4 und Tab. 17).

Sowohl bei der Amplitude des COM als auch bei dessen Horizontalfrequenz ändert sich die Geschwindigkeitsabhängigkeit zwischen 0,2 m/s und 0,3 m/s deutlich. Der Anstieg der Frequenz unterhalb dieser Grenze ist etwa 1½-mal so groß wie der Anstieg der Schrittfrequenz im unteren Geschwindigkeitsbereich (Abschnitt 3.1.2, S.34-35). Bei alternierenden Beinsets und einem Duty-Faktor von 0,5 entspricht die Horizontalfrequenz der halben Vertikalfrequenz des COM (Seipel et al. 2004). Sie sollte also gleich der Schrittfrequenz sein, da die vertikale Schwingungsfrequenz des COM aus der Aktivität der beiden alternierenden Sets resultiert. Aufgrund der deutlichen zeitlichen Überlappungen der Beinaktivitäten in diesem Geschwindigkeitsbereich und wegen der hohen Variabilität der Frequenzen ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Horizontalfrequenz des COM aus komplexeren Interaktionen der einzelnen Laufbeine resultiert. Einzelne Trajektorien weisen auf Interferenzen hin. Im mittleren Geschwindigkeitsbereich ist auch bei *Ancylometes* die synchrone Aktivität der Laufbeine in alternierenden Tetrapods besonders ausgeprägt. Die kontralateralen Kopplungen der Beinpaare 1 bis 3 sind hier am höchsten und auch ipsilateral werden hohe Kopplungswerte erreicht. Zudem weisen die Duty-Faktoren Werte nahe 0,5 auf. Vergleicht man in diesem Geschwindigkeitsbereich

Horizontalfrequenz ($2,9 (\pm 0,87) \text{ s}^{-1}$) und die mittlere Schrittfrequenz ($2,75 (\pm 0,56) \text{ s}^{-1}$) miteinander, zeigt der t-Test auf dem 5 %-Niveau keinen signifikanten Unterschied.

Das zweibeinige, nach dem Vorbild von Schaben entworfene, horizontale Masse-Feder-Modell (Schmitt & Holmes 2000), kann genau wie das vertikale Masse-Feder-Modell (Seyfarth et al. 2002) Selbststabilität aufweisen. Diese wird aber nur erreicht, wenn die Winkel zwischen dem Geschwindigkeitsvektor des COM und der Körperlängsachse einen bestimmten Wert nicht überschreiten (Schmitt et al. 2002). Bleiben diese Winkel klein, führt das auch zu kleinen lateralen Auslenkungen des COM, wie sie vor allem bei der schnellen Lokomotion auch bei *Ancylometes* gefunden wurden (Abb. 12d). Bei ca. 0,3 m/s sinken sie plötzlich von Werten bis zu 2 mm auf nahezu geschwindigkeitsunabhängige Werte um 0,6 mm. Das ist demnach ein Indikator für erhöhte Stabilität gegen seitliche Störungen. Diese würde wiederum zur Verminderung des regulatorischen Aufwandes bei hohen Geschwindigkeiten führen (Abschnitt 4.1). Mit der Horizontalamplitude nimmt auch der Anstieg der Horizontalfrequenz ab. Die Zunahme der Schrittzkluslänge, die wahrscheinlich dafür verantwortlich ist (Abschnitt 4.1.7), hat eventuell aufgrund der Reduktion der Zahl gleichzeitig aktiver Beine eine Verminderung der Gesamt-Horizontalkraft zur Folge, was zu der beobachteten Abnahme der seitlichen Auslenkungen des COM führen kann.

4.2 Beschleunigte Bewegung

Trotz nahezu radialsymmetrischer Anordnung und unterschiedlicher Arbeitsweise bei Beugung und Streckung (Abschnitt 4.1.1) sind die Bodenreaktionskräfte der verschiedenen Laufbeine bei der gleichförmigen Lokomotion recht ähnlich. Das trifft sowohl auf die einzelnen Komponenten als auch auf die Kraftvektorrichtungen zu. Vollkommen anders ist die Nutzung der Laufbeine bei der beschleunigten Bewegung. Die Bodenreaktionskräfte der Beinpaare sind beim beschleunigten Verhalten deutlich größer als bei der kontinuierlichen Lokomotion und unterscheiden sich bei den verschiedenen Beinpaaren deutlich voneinander. Beim Start sind die Bodenreaktionskräfte und die resultierenden Beschleunigungen insgesamt geringer als beim Sprung (Tab. 12). Starts und Sprünge stellen bei *A. bogotensis* nur graduelle Abstufungen ein und desselben Verhaltens dar. Dementsprechend variabel sind die bei den Aktionen zurückgelegten Strecken bzw. die generierten Bodenreaktionskräfte. Die resultierenden Maximalgeschwindigkeiten, die sich nicht signifikant voneinander unterscheiden, sind im Durchschnitt nicht größer als die bei

der kontinuierlichen Lokomotion erreichten Höchstgeschwindigkeiten (ST 0,75 m/s; SP 0,79 m/s; Abb. 2). Das spricht für eine nahezu maximale Ausschöpfung der physiologischen Leistungsfähigkeit beim Sprung. Da die Bodenkontaktzeiten bei sehr schnellen Läufen und die Absprungetzeiten sehr ähnlich sind (LS ca. 0,028s, ST ca. 0,03s, SP ca. 0,022s; Tab. 4, Tab. 12), ist davon auszugehen, dass die Flexoren ihre höchsten, gegen die Trägheit des Spinnenkörpers und bei den vorderen Beinpaaren eventuell auch gegen den hohen Druck, möglichen Muskelfasergeschwindigkeiten erreichen.

Im Gegensatz zu anderen Spinnenarten hält *Ancylometes* keine feste Abfolge bei der Aktivität der einzelnen Beinpaare ein. Vorbereitete Sprünge, wie sie bei Springspinnen (Parry & Brown 1959), *C. salei* (Karner 1999) und anderen Taxa (Ehlers 1939) beobachtet werden können, kamen nicht vor. Karner (1999) weist darauf hin, dass die Koordination der Beinpaare von *C. salei* bei unvorbereiteten Sprüngen ebenfalls keinem bestimmten Koordinationsmuster folgt. Die Fluchtsprünge von *Ancylometes* sind verglichen mit den unvorbereiteten Sprüngen von *C. salei* erstaunlich homogen und es kam äußerst selten zu seitlichen oder gar nach rückwärts gerichteten Sprüngen. Es ist nicht auszuschließen, dass auch *Ancylometes* aus erhöhter Position vorbereitete Sprünge mit komplexeren Verläufen ausführt. In der Ebene war dies jedoch nicht zu beobachten.

Bei Sprüngen und Starts generieren die vorderen Beinpaare fast ausschließlich horizontale Bodenreaktionskräfte, die in Bewegungsrichtung zeigen (Abb. 19, Abb. 20, Abb. 21c, d, Abb. 22c, d). Im Gegensatz zur kontinuierlichen Lokomotion sind die mediolateralen Kraftkomponenten nach medial gerichtet. Das sollte ausgehend von der Ruhestellung dieser Beine, die Tarsen zeigen schräg nach vorn vom Prosoma weg, die Nutzung des maximalen Muskelquerschnittes der Flexoren aller Beinglieder erlauben. Wie Reinhardt (2006) zeigen konnte, spielen die vorderen Laufbeine auch eine besondere Rolle bei Richtungsänderungen. Mit nicht exakt parallel zur Körperlängsachse ausgerichteten BRK-Vektoren sollte die Ausrichtung der resultierenden Bewegung feiner einstellbar sein.

Im Gegensatz zur katapultartigen Beschleunigung der vorderen Beinpaare generieren die hinteren Beinpaare zusätzlich zu beschleunigenden Kräften auch starke vertikale Kräfte. Diese führen zur Anhebung des COM und aufgrund der resultierenden BRK-Vektoren zur Vorwärtsrotation des Spinnenkörpers (Abb. 16). Die Anhebung führt bei hinreichend großen Kräften dazu, dass der COM der Spinne eine Wurfparabel beschreibt, wobei die Vorwärtsrotation sicherstellt, dass die verstärkt sensorisch genutzten vorderen Beinpaare

als erste wieder den Boden berühren. Zudem befindet sich die als nächstes zurückzulegende Strecke sofort im Gesichtsfeld des Tieres, was diesem erlaubt schnellstmöglich den nächsten Unterschlupf anzusteuern. Die vorwiegend in Bewegungsrichtung ausgeführten Fluchtsprünge passen ebenfalls zu diesem Bild.

Bei Starts wird durch die Aktivität der hinteren Beinpaare die Höhe des COM so eingestellt, dass anschließend direkt in den schnellen Lauf übergegangen werden kann. Nach Starts und bei schnellen Läufen beträgt sie jeweils ca. 17 mm (siehe auch Abb. 21). Spinnen, die bei Starts und Sprüngen rückwärts rotieren, ist das nicht möglich. *C. salei* und *Sitticus pubescens* benutzen nach dem Absprung ihren Sicherheitsfaden um die Rückwärtsrotation zu stoppen bzw. in eine Vorwärtsrotation umzukehren (Parry & Brown 1959; Karner 1999). In den semiaquatischen Habitaten von *Ancylometes* ist es unwahrscheinlich, dass dieser Mechanismus gerade bei Fluchtsprüngen von ebenen Oberflächen, unter Umständen auch von der Wasseroberfläche (Suter & Gruenwald 2000), immer zur Verfügung steht. *Ancylometes* scheint sich auch insgesamt seltener anzuheften als Spinnen, zu deren normalen Verhaltensweisen die Lokomotion in größeren Höhen gehört.

Aus den BRK-Messungen des vierten Beinpaares ergeben sich Vektoren, die entgegen den Erwartungen vergleichsweise steil sind. Sie zeigen also weder auf die proximalen Beingelenke, was die Momente im Bein minimieren würde und als sicheres Indiz hydraulischer Beinstreckung zu werten wäre, noch sind sie auf eines der hydraulischen Gelenke gerichtet, wodurch dieses von Drehmomenten weitgehend befreit würde. Sie zeigen beim vierten Beinpaar in einem Winkel von ca. 45° dorsal an allen Beingelenken vorbei (Abb. 16), woraus folgt, dass der hydraulische Mechanismus bei *A. bogotensis* auch hier keinen Beitrag zur Beinstreckung leistet. Die Länge des vierten Beinpaares von *A. bogotensis* übertrifft die der anderen Beinpaare um mindestens 17 % (Tab. 1). Deshalb ist es ihnen bei Sprüngen und Starts möglich, trotz des relativ großen Winkels zwischen BRK-Vektor und Substrat, die Kraft dieses Beinpaares über eine vergleichsweise lange Zeit auf den Boden zu übertragen, ohne den Bodenkontakt deutlich vor den vorderen Beinpaaren zu verlieren.

Nicht anders als bei der Skalierung direkt muskelantagonistischer Organismen wächst auch hier das Volumen und damit das Gewicht der Tiere mit der dritten, die zur Verfügung stehende Muskelkraft aber nur mit der zweiten Potenz der Länge. Der Druckaktuator

skaliert genau wie die Muskulatur. Da der Maximaldruck aufgrund des nahezu konstanten Verhältnisses zwischen aktivem Muskelquerschnitt im Prosoma und dessen Gesamtfläche auch bei beträchtlicher Größenzunahme nahezu konstant bleibt (Parry & Brown 1959; Palmgren 1978), ist die hydraulische Krafterzeugung in den Gelenken genau wie die Flexionskraft von der zur Verfügung stehenden Querschnittsfläche in den Beinen abhängig. Aus vergleichenden Messungen geht hervor, dass das Verhältnis von Länge und Durchmesser der Beinsegmente bei so verschiedenen Taxa wie Springspinnen, *A. bogotensis* und Vogelspinnen sehr ähnlich ist (Tab. 19). Deshalb müssen auch die Hebelverhältnisse der Beugemuskulatur bzw. der streckenden Kräfte ähnlich sein. Da diese Kräfte aber jeweils nur in der zweiten Potenz, das Körpergewicht jedoch in der Dritten skalieren, steht größeren Spinnen in den großen Beingelenken relativ weniger Kraft zur Verfügung. Bei *C. salei* konnten vorbereitete Sprünge nur bei Tieren beobachtet werden, deren Körpergewicht unter 1,26 g lag (Karner 1999). Es gibt vermutlich eine Gewichtsgrenze, oberhalb derer der hydraulische Streckmechanismus nicht mehr ausreichend große Kräfte erzeugt, um es den Tieren zu erlauben, Sprünge auszuführen.

Die hinteren Beine von *A. bogotensis* sind bei unvorbereiteten Sprüngen, da sie quasi aus der Ruuehaltung heraus erfolgen, deutlich gestreckter als bei den vorbereiteten Sprüngen von *C. salei* und von Salticiden (Parry & Brown 1959; Karner 1999). Gemeinsam mit den bei zunehmender Streckung abnehmenden Volumenänderung in den Gelenken, die nach Formel 4.5 geringere Drehmomente zur Folge haben, ist es adulten *A. bogotensis* ebenso wie anderen schwereren Spinnen ohne spezielle Vorbereitung dadurch nicht möglich den hydraulischen Mechanismus effektiv zur Beschleunigung zu nutzen. Aus Zentners Berechnungen geht hervor, dass es schweren Spinnen nur möglich ist die Beine beim Sprung kontrolliert und schnell zu strecken, wenn die Steifigkeit der großen Scharniergelenke deutlich erhöht wird (Zentner 2003). Wird diese Bedingung nicht erfüllt, kommt es zu starken Schwingungen in der Gliederkette und zum vorzeitigen Abbruch des Beschleunigungsvorgangs. Die Fixierung einzelner Gelenke kann zwar die Absprungdauer vermindern, aber gleichzeitig verringert sich dadurch auch die Sprungweite drastisch. Da Fluchtsprünge eine lebenswichtige Fähigkeit für viele Tiere sind, ist es offensichtlich, dass größere Spinnen eine andere Möglichkeit finden mussten, um diese erfolgreich durchzuführen.

Dementsprechend wird die Hydraulik nicht zur Beschleunigung des Spinnenkörpers genutzt. Ausgehend von der Richtung der BRK-Vektoren werden die beobachteten

Bodenreaktionskräfte in den hinteren Beinpaaren wahrscheinlich vor allem in den proximalen Beingelenken durch muskuläre Absenkung der Femora generiert. Die Aktuatoren der distalen Gelenke müssen das distale Bein dabei so versteifen, dass der COM der Spinne von dieser Kraft beschleunigt werden kann. Bei Vogelspinnen sind die flektorischen Momente im Tibia-Metatarsus-Gelenk bis zu dreimal größer als die extensorischen (Blickhan 1983). Diese mit zunehmender Gelenkstreckung wachsende Kraftfähigkeit der Flexoren können ebenfalls zur Stabilisierung der bogenförmigen Beine genutzt werden. Zudem kann das Ungleichgewicht zwischen Flexion und Extension auch die wichtige Rolle der vorderen Beinpaare bei der Beschleunigung der Tiere in Bewegungsrichtung erklären.

Die Körperlängsachsen von Springspinnen und juvenilen *C. salei* zeigen nach dem Absprung eine deutliche Rückwärtsrotation. Der Gesamtkraftvektor muss dementsprechend ventral am COM vorbeizeigen. Weil *Sitticus pubescens* für den Absprung ausschließlich das vierte Beinpaar nutzt, konnten Parry & Brown (1959) zeigen, dass die Drehmomente der hydraulisch gestreckten Gelenke die in den proximalen Gelenken muskulär erzeugten Momente deutlich übertreffen. Juvenile *C. salei* nutzen bei vorbereiteten Sprüngen vor allem die Beinpaare 4 und 2. Sie sind ebenfalls in der Lage große Weiten zu erzielen. Deshalb ist es unwahrscheinlich, dass der Rückwärtsdrall ausschließlich vom zweiten Beinpaar erzeugt wird. Da das vierte Beinpaar aber nur so flache BRK-Vektoren generieren kann, wenn die Drehmomente der hydraulischen Gelenke dominieren, muss davon ausgegangen werden, dass bei vorbereiteten Sprüngen auch *C. salei* den hydraulischen Mechanismus zur Beinextension nutzt. Die bei *A. bogotensis* zu beobachtende starke Vorwärtsrotation schließt diesen Mechanismus aus.

Vergleicht man bei den verschiedenen Arten die Längenverhältnisse der funktionellen Hauptsegmente des vierten Beinpaares miteinander, zeigt sich bei *S. pubescens* und bei *C. salei* eine weitere Anpassung an die springende Fortbewegung. Während das Längenverhältnis zwischen Femur und Patella-Tibia bei allen drei Arten sehr ähnlich ist, sind die distalen Segmente (Metatarsus-Tarsus) bei *C. salei* und *S. pubescens* relativ kürzer als bei *A. bogotensis* (Tab. 18). Diese Verschiebung der Längenrelation erlaubt es den Tieren Drehmomente des Tibia-Metatarsus-Gelenkes über kürzere Hebel als *A. bogotensis* auf das Substrat zu übertragen. Damit ist die mechanische Übertragung ("effective mechanical advantage"; (Biewener 1990)), d. h. der Abstand zwischen Gelenkachse und Schwerpunkt

der für das hydraulische Drehmoment relevanten Fläche (Formel 4.5), relativ zur Länge der distalen Beinsegmente, größer als bei anderen Spinnen. Das Verhältnis zwischen hydraulischem Drehmoment und durch die Bodenreaktionskräfte erzeugtem Drehmoment ist demnach zu Gunsten des hydraulischen Momentes verschoben. Bei hypothetisch gleich großem hydraulischem Drehmoment erreichen die Spinnen mit den kürzesten distalen Segmenten den größten Betrag der Bodenreaktionskraft. Somit ist diese Verkürzung bei Springspinnen, aufgrund der deutlichen Dominanz von Sprüngen im Verhaltenrepertoire dieser Tiere, am stärksten ausgeprägt.

	<i>Cupiennius salei</i>	<i>Sitticus pubescens</i>	<i>Ancylometes bogotensis</i>	<i>Grammostola spatula</i>
Pa-Ti / Fe	1,17	1,19	1,25	1,22
Met-Ta / Fe	1,25	0,96	1,50	1,38

Tab. 18 Längenverhältnisse der funktionellen Hauptsegmente Patella-Tibia (Pa-Ti), Femur (Fe) und Metatarsus-Tarsus (Met-Ta) der vierten Beinpaare. Die Daten für *S. pubescens* und *G. spatula* wurden der Literatur entnommen (Parry & Brown 1959; Sens 1996), bei *C. salei* und *A. bogotensis* wurden bei je 3 adulten Weibchen beide Beine vermessen.

	<i>Cupiennius salei</i>	<i>Sitticus pubescens</i>	<i>Ancylometes bogotensis</i>	<i>Grammostola spatula</i>
L / Fe-Pa	28,06	20,07	23,89	20,11
L / Ti-Met	37,56	30,81	32,18	31,83
Fe-Pa / Ti-Met	1,34	1,54	1,35	1,58

Tab. 19 Verhältnisse zwischen der Länge (L) der vierten Beinpaare und den Gelenkachsenlängen der semihydraulischen Gelenke bzw. zwischen den Gelenkachsenlängen. Die Daten für *S. pubescens* und *G. spatula* wurden der Literatur entnommen (Parry & Brown 1959; Sens 1996), bei *C. salei* und *A. bogotensis* wurden bei je 3 adulten Weibchen beide Beine vermessen. (Femur-Patella-Gelenk: Fe-Pa; Tibia-Metatarsus-Gelenk: Ti-Met).

Die einzelnen Beine müssen bei der Flexion Hämolympfvolumina verdrängen und bei der Extension dem im Prosoma erzeugten Druck und den daraus resultierenden Hämolympfströmen den geringst möglichen Widerstand entgegenbringen. Sowohl die Extension als auch die Flexion können nach Hagen-Poiseuille (Formel 4.4) aufgrund der engen Lakunen

bei sehr raschen Bewegungen in ihrer Geschwindigkeit eingeschränkt sein (Rovner 1980; Zentner et al. 2000).

$$\dot{V} = \frac{dV}{dt} = \frac{\pi r^4}{8\eta} \cdot \frac{\Delta P}{l} \quad 4.4$$

Der mögliche Volumenstrom (\dot{V}) resultiert aus der Volumenänderung (dV) pro Zeiteinheit (dt), wobei dieser Quotient wiederum von der vierten Potenz des Rohrdurchmessers (r), von der Länge des Rohres (l), von der Druckänderung (ΔP) und von der dynamischen Viskosität der strömenden Flüssigkeit (η) abhängt.

Das Problem der Beinstreckung wurde, vor allem in der Annahme seiner herausragenden Bedeutung bei allen schnellen Lokomotionsformen, bereits von einigen Autoren diskutiert (Frank 1957; Sens 1996; Sensenig & Shultz 2003). Im Hinblick auf die hier nachgewiesene untergeordnete Rolle des hydraulischen Mechanismus bei der Krafterzeugung der kontinuierlichen und beschleunigten Lokomotion von *A. bogotensis* soll vor allem der Beugemechanismus betrachtet werden. Besonders in den vorderen Beinpaaren kann der hohe hydraulische Druck, wie er bei den meisten schnellen Bewegungen anhand aufgestellter Beinstacheln (Parry & Brown 1959; Karner 1999) beobachtet werden kann, und die daraus resultierenden extensorischen Momente in den semihydraulischen Gelenken deren Flexion stark behindern. Es stellt sich die Frage, wie es den Tieren gelingt, diese Beine dennoch schnell zu beugen (Tab. 12), so dass die Bodenreaktionskräfte effektiv zur Beschleunigung beitragen können.

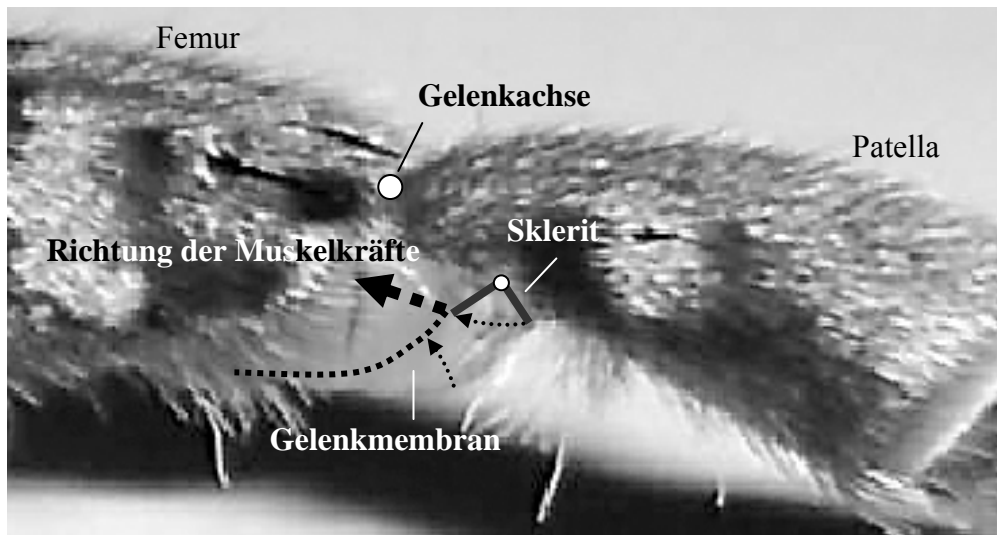


Abb. 27 Relaxiertes Femur-Patella-Gelenk des linken zweiten Beines von anterior. Die bogenförmigen Gelenksklerite sind beim lebenden Tier nur schwer zu erkennen, da sie von Membranmaterial umgeben sind. Durch den Zug der flektorischen Muskulatur verändert sich die Lage des Sklerites, so dass das Volumen des membranösen Balges abnimmt.

Sens (1996) zeigt anhand der Zugrichtungen der großen Femur-Muskeln (Patella-Flexoren), dass es deren Anordnung und deren Insertion am Sklerit des Femur-Patella-Gelenks erlauben, bei der Flexion dieses Gelenkes über den gesamten Winkelbereich optimale Hebelverhältnisse zu gewährleisten. Hier muss zwischen der Optimierung der flektorischen Momente und der Verringerung der extensorischen Momente unterschieden werden. In den Gelenkmembranen beider hydraulisch gestreckter Gelenke gibt es mehr oder weniger stark ausgeprägte Sklerite. Diese stellen chitinöse Verstärkungen der am stärksten ausgeprägten Falten des membranösen Gelenkbalges dar. An diesen Skleriten inserieren starke Flexoren. Der Zug am Gelenksklerit wird mit der Aktivierung der Flexormuskulatur aufgebaut. Im Femur-Patella-Gelenk rotiert dieser dabei von einer Position parallel zum proximoventralen Patellarand, so dass er sich entlang der Zugrichtung der inserierenden Muskeln ausrichtet (Abb. 27). Weil der Sklerit als Teil der Gelenkmembran verstanden werden muss, wird durch diesen Vorgang, noch bevor die eigentliche Flexion des Gelenkes einsetzt, das Volumen des vorher stark geblähten Balges verringert. Die Verringerung ist um so stärker, je gestreckter das Gelenk ist, so dass gerade bei stark gestrecktem Gelenk, welches ein vergleichsweise großes Hämolympfvolumen enthält, relativ große Mengen der hydraulisch aktiven Flüssigkeit entfernt werden können. Dadurch können die Volumenströme bei der eigentlichen Flexion reduziert werden, so dass sich auch die gegen die Flexion wirkenden Streckmomente reduzieren (Formel 4.5).

$$\frac{dV}{d\alpha} = A \cdot r_A \quad 4.5$$

dV ist die Änderung des Gelenkvolumens, $d\alpha$ die Änderung des Gelenkwinkels, A die Querschnittsfläche des Gelenks und r_A der Abstand zwischen Drehachse des Gelenks und mittlerem Angriffspunkt des hydraulischen Druckes. Die Terme auf beiden Seiten des Gleichheitszeichens entsprechen jeweils dem hydraulischen Drehmoment eines Scharniergelenkes. Bei der nächsten Beinstreckung und in Folge dessen relaxierten Patellaflexoren, rotiert das Sklerit wieder in die Ruhestellung. Die komplette Gelenkfläche steht wieder zur Druckkraftherzeugung zur Verfügung und die Gelenkmembran kann wieder das maximale Volumen hydraulisch wirksamer Hämolymphe aufnehmen, was die Extension der Beine optimiert.

Die wesentlich geringeren Volumina aus dem Tibia-Metatarsus-Gelenk (Parry & Brown 1959; Karner 1999), sie erreichen nur ca. $1/10$ des Volumens der Femur-Patella-Gelenke, könnten von elastischen Strukturen, wie man sie möglicherweise im posterioren Patellaspalt oder allgemein im Patella-Tibia-Gelenk finden kann, aufgenommen werden. Vermutlich wird aber zumindest ein Teil auch dieser Hämolymphe ins Prosoma abgeleitet. Einen Beleg dafür, dass die Volumina, die in den Beinen gespeichert werden können, gering sein müssen, liefern Parry & Brown (1959) mit dem Nachweis, dass sich das Volumen von in bestimmten Positionen fixierten Beinen bei verschiedenen hydraulischen Drücken nur geringfügig ändert. Wenn es tatsächlich in nennenswertem Umfang zur Speicherung elastischer Energie im Spinnenbein kommen sollte, wiese dieser Mechanismus Ähnlichkeiten zur Funktionsweise der menschlichen Achillessehne auf. Die Speicherung würde bei *Ancylometes* erst möglich, wenn aufgrund ihrer Viskosität und hoher Bewegungsfrequenz der Laufbeine nicht genügend Hämolymphe aus den Beinen fließt und deshalb elastische Strukturen im Bein gedehnt werden, so dass die elastische Energiespeicherung wie beim lokomotorischen Apparat des Menschen erst bei höheren Geschwindigkeiten wirksam werden kann (Alexander 1991), bei niedrigen Geschwindigkeiten aber keine Rolle spielt.

4.3 Von der Lokomotion abweichende Funktionen der Spinnenbeine

In der Ökologie von Laufspinnen spielt der Beutefang eine ebenso große Rolle wie die Lokomotion. Rovner (1980) geht sogar so weit, dass er den Beutefang als primäre Aufgabe des Beinapparates dieser vor allem morphologisch und ökologisch definierten Spinnengruppe betrachtet. Im Vergleich mit anderen Arthropoden sind Spinnenbeine im Durchschnitt besonders lang. Gemeinsam mit den Scopulae an Metatarsus und Tibia, die bei der normalen Lokomotion nur selten zum Einsatz kommen (Rovner 1978), und der radial-symmetrischen Anordnung am Körper macht diese Eigenschaft den lokomotorischen Apparat der Laufspinnen zu einem hervorragenden Beutefanginstrument, welches es erlaubt, gefährliche Beute in einem sicheren Abstand vom weichhäutigen und deshalb gefährdeten Opisthosoma zu manipulieren. Die Beinlänge stellt somit einen Kompromiss aus festem Griff und sicherem Abstand zur Beute dar. Die Lebensbedingungen semiaquatischer Spinnen wie *A. bogotensis* haben keine anatomischen Änderungen von Skelettelementen zur Folge (Stratton et al. 2004). Im Hinblick auf die Fähigkeit der Tiere, auch große Beute mit Hilfe von Giftinjektionen ihrer Cheliceren bewegungsunfähig zu machen, wird auch die Anforderung an den Beinapparat deutlich, wehrhafte Beute vor dem Biss effektiv überwältigen und handhaben zu können. Auch die herausragende Eigenschaft der Spinnenbeine, das Fehlen von extensorischer Muskulatur in den Beinen und die alleinige Streckung durch den hydraulischen Mechanismus sind laut Rovner (1980) auf diese Anforderungen zurückzuführen, weil dadurch der Querschnitt der flektorischen Muskulatur maximiert werden kann, ohne die Beinstreckung zu beeinträchtigen. Beim Beutefang sind sowohl der flektorische als auch der extensorische Mechanismus in höchstem Maß aktiviert, weil Extension wie Flexion jeder Zeit gewährleistet sein müssen. Den hohen Innendruck kann man wiederum an den abstehenden Beinstacheln, die zur Verteidigung gegen wehrhafte Beute und Angreifer dienen (Melchers 1967; Rovner 1980; Isbister & Hirst 2002), erkennen. Die Koaktivierung beider Mechanismen führt offenbar zu keiner deutlichen gegenseitigen Behinderung, was ebenfalls mit dem oben beschriebenen Mechanismus erklärt werden kann. Zudem erweist sich auch hier die Konfiguration der Flexoren, die mit zunehmender Beinstreckung größere Drehmomente erzeugen können (Blickhan 1983), und des Streckmechanismus', dessen Drehmomente mit zunehmender Beinstreckung abnehmen (Parry & Brown 1959; Karner 1999), als hilfreich. Die, im Gegensatz zu vielen Insektenbeinen, bogenförmige Gestalt der Spinnebeine vermindert zwar die Beinsteifigkeit (Blickhan et al. 2003) verbessert aber ebenfalls die Fähigkeiten des Beinapparates als Greifer.

5 ZUSAMMENFASSUNG

Einleitung

Durch den hydraulischen Streckmechanismus der großen Scharniergelenke zwischen Femur und Patella sowie zwischen Tibia und Metatarsus unterscheiden sich Webspinnen (Araneae) von allen anderen Tiergruppen. Die vergleichsweise dünnen und dabei recht langen Beine weisen zudem eine Segmentkonfiguration auf, die als Bogenmodus beschrieben wird. Bei axialer Belastung sind sie deshalb weniger steif als die bei terrestrischen Vertebraten und Arthropoden vorherrschenden z-förmig konfigurierten Beine. Wie bei den meisten Arthropoden sind auch die Beine der Laufspinnen vom Körper abgespreizt.

Trotz aller Unterschiede basiert auch die Spinnenlokomotion auf der Aktivität von Laufbeinen, so dass allgemeine Prinzipien, wie sie in mechanischen Modellen beschrieben werden, auch hier angewendet werden können und sich zur Beschreibung der untersuchten Bewegungen nutzen lassen.

Um Informationen über die reguläre Lokomotion eines lokomotorischen Generalisten zu erhalten wurde eine Spezies gewählt, deren Ökologie und Anatomie möglichst geringe Adaptationen an besondere Anforderungen, wie Graben oder Klettern aufwies. *Ancylometes bogotensis* entsprach diesen Anforderungen besser als andere große Laufspinnen.

Zielstellung

Die untersuchten Lokomotionsformen gliedern sich in kontinuierliche und beschleunigte Bewegungen. Die kontinuierliche Lokomotion wurde in schnelle und langsame Läufe unterteilt. Dabei sollte ermittelt werden, ob es kinematische Anpassungen und/oder Anpassungen der Bodenreaktionskräfte an unterschiedliche Laufgeschwindigkeiten gibt. Ein wichtiger Aspekt war, Informationen über die Relevanz der Hydraulik bei der Erzeugung der Bodenreaktionskräfte zu erhalten. Als dritter Punkt sollte geklärt werden, ob die Tiere ähnlich wie viele Vertebraten und Insekten bei der schnellen Lokomotion stabilisierende Effekte nutzen bzw. wie sie Stabilität gewährleisten können.

Die beschleunigten Bewegungen wurden in Starts und Sprünge unterteilt. Auch hier war eine wichtige Frage, ob bzw. wie die Tiere den hydraulischen Streckmechanismus bei der Beschleunigung einsetzen. Direkt damit verknüpft ist die Frage nach dem Einsatz der

flektorischen Muskulatur. Zudem sollte geklärt werden, ob Start und Sprung unterschiedliche Mechanismen zu Grunde liegen

Material und Methoden

Die kinematischen Daten wurden mit einer Hochgeschwindigkeitsvideokamera unabhängig voneinander in der horizontalen und in der sagittalen Ebene erfasst. Die Messung der Bodenreaktionskräfte einzelner Beine erfolgte mit einer am Institut konstruierten und gebauten, hoch empfindlichen, auf Halbleiter-DMS und Messing-Biegebalken basierenden Miniaturkraftmessplatte.

Die erhaltenen Daten wurden einer deskriptiven und analytischen, statistischen Auswertung unterzogen. Von besonderer Bedeutung war die Anwendung der Kreisstatistik auf die kinematischen Daten. Zudem wurde versucht die durchschnittlich von den Tieren generierten Gesamt-Bodenreaktionskräfte mit numerischen Methoden zu rekonstruieren.

Ergebnisse

Die Untersuchung der kontinuierlichen Lokomotion wies Diskontinuitäten in den Geschwindigkeitsabhängigkeiten verschiedener kinematischer Parameter nach. Der Körperschwerpunkt wird im mittleren Geschwindigkeitsbereich stark angehoben. Die kontralateralen Phasen zwischen den Beinen der mittleren Beinpaare verschieben sich mit zunehmender Geschwindigkeit von gegenphasigen hin zu intermediären Werten. Bei mittleren und hohen Geschwindigkeiten konnten sowohl in der Horizontal- als auch in der Sagittalebene rhythmische Schwingungen des COM nachgewiesen werden. Trotz aller kinematischer Veränderungen steigen die von den einzelnen Beinen generierten Bodenreaktionskräfte mit zunehmender Laufgeschwindigkeit vergleichsweise wenig. Zudem sind die Unterschiede zwischen den Beinen gering. Die horizontalen Kraftkomponenten sind vergleichsweise klein und eliminieren sich aufgrund der entgegengesetzten Vorzeichen bei den vorderen und den hinteren Beinpaaren im Gesamtsystem weitgehend. Der Kraftangriffspunkt befindet sich bei niedrigen und mittleren Geschwindigkeiten meist in der Nähe bzw. direkt unter dem COM.

Start und Sprung unterscheiden sich hauptsächlich durch die Höhe der erzeugten Bodenreaktionskräfte und den daraus resultierenden Beschleunigungen. Die relative Verteilung der Kraftwerte zwischen den Beinen und die Kraft-Zeit-Verläufe unterscheiden sich abgesehen davon nicht. Diese unterscheiden sich jedoch deutlich von denen der kontinuierlichen Lokomotion. Obwohl alle Beine gleichzeitig agieren, kommt es zu einer

deutlichen Aufgabenteilung zwischen den Beinpaaren. Die vorderen Beinpaare erzeugen ausschließlich beschleunigende Kräfte, während die hinteren Beinpaare zusätzlich Kräfte erzeugen, die den COM deutlich aufwärts beschleunigen. Die BRK-Vektoren des vierten Beinpaars weisen dabei dorsal an allen Beingelenken vorbei. Die Körperlängsachse wird beim Sprung in eine Vorwärtsrotation versetzt.

Schlussfolgerungen

Aufgrund der geschwindigkeitsabhängigen Phasenverschiebungen und wegen der mit steigender Geschwindigkeit sinkenden Duty-Faktoren der einzelnen Beine können drei Schrittmuster unterschieden werden. Diese weisen Ähnlichkeiten zum Gehen, zum Trab und zum Galopp anderer Tiergruppen auf, besitzen aber aufgrund der anatomischen Eigenarten auch einzigartige Eigenschaften. Die wechselnde Koordination der Einzelbeine hat starke Veränderungen des federartigen Verhaltens des Gesamtsystems zur Folge.

Weitgehend lineare Zunahme der Schrittfrequenz, relativ geringe vertikale Auslenkungen und Vertikalfrequenz des COM, sowie das Vermeiden von Flugphasen über weite Geschwindigkeitsbereiche führen zu einem vergleichsweise niedrigen Anstieg der maximalen Vertikalkräfte.

Weitgehend fehlende elastische Mechanismen im lokomotorischen Apparat der Spinnen würden bei großen Auslenkungen hohe metabolische Kosten verursachen. Aufgrund der bogenförmigen und deshalb nachgiebigen Konfiguration der Spinnenbeine müssten diese unter großem Energieaufwand größere Gelenkmomente generieren als vergleichbar dimensionierte Beine in Z-Konfiguration.

Bei den im mittleren und hohen Geschwindigkeitsbereich auftretenden vertikalen und horizontalen Schwingungen ist davon auszugehen, dass diese zur Stabilisierung des Systems genutzt und unter Energieverbrauch erzeugt werden. Dabei findet vermutlich keine elastische Energiespeicherung bzw. -rückgewinnung statt.

Der hydraulische Mechanismus hat bei der Krafterzeugung der kontinuierlichen Lokomotion höchstens eine die entsprechenden Gelenke stabilisierende Funktion. Er wird vor allem bei der Protraktion der vorderen Beinpaare genutzt. Die Bodenreaktionskräfte werden muskulär von flektorischer Muskulatur erzeugt.

Auch bei den beschleunigten Bewegungsformen spielt der hydraulische Mechanismus für die Krafterzeugung keine Rolle. Die vorderen Beinpaare erzeugen in den Scharniergelenken große horizontale Kräfte, während die hinteren Beine vor allem durch Senkung

der Femora im Trochanter-Femur-Gelenk Bodenreaktionskräfte generieren. Der hydraulische Druck wird vermutlich auch hier zur Stabilisierung gegen Störungen und möglicherweise zur Versteifung der Gelenke genutzt. Die großen vertikalen Kraftkomponenten der hinteren Beinpaare führen zur Anhebung des COM und ermöglichen den Tieren damit Sprünge. Die Vorwärtsrotation der Körperlängsachse legt nahe, dass die untersuchten Fluchtsprünge nicht primär dazu dienen, weite Distanzen zu überbrücken, sondern es den Tieren vor allem ermöglichen, nach dem schnellsten ihnen zur Verfügung stehenden Fluchtmanöver die Flucht durch einen Sprint fortzusetzen.

LITERATURVERZEICHNIS

- Abernethy, B., A. Hanna, A. Plooy (2002). "The attentional demands of preferred and non-preferred gait patterns." Gait Posture **15**(3): 256-65.
- Alexander, R. (1991). "Energy-saving mechanisms in walking and running." J Exp Biol **160**(1): 55-69.
- Alexander, R. M. (1977). Mechanics and scaling of terrestrial locomotion. Scale effects in animal locomotion. T. J. Pedley. New York, Academic Press: 93–110.
- Alexander, R. M. (1988). "Why mammals Gallop." Amer. Zool. **28**: 237-245.
- Alexander, R. M. (1989). "Optimization and gaits in the locomotion of vertebrates." Physiol Rev **69**(4): 1199-227.
- Alexander, R. M. (1997). "Invited Editorial on "Interaction of leg stiffness and surface stiffness during human hopping"." J Appl Physiol **82**: 13-14.
- Alexander, R. M., A. S. Jayes (1983). "A dynamic similarity hypothesis for the gaits of quadrupedal mammals." J. Zool. Lond. **201**: 135–152.
- Anderson, J. F., K. N. Prestwich (1975). "The Fluid Pressure Pumps of Spiders (Chelicerata, Araneae)." Z. Morph. Tiere.
- Barth, F. G. (1986). "Vibrationssinn und vibratorische Umwelt von Spinnen." Naturwissenschaften **73**.
- Barth, F. G. (2002). A spider's world. Senses and behavior. Berlin, Springer.
- Biewener, A. (2003). Animal Lokomotion, Oxford University Press.
- Biewener, A., R. J. Full (1992.). Force platform and kinematic analysis. Biomechanics: Structures and Systems A Practical Approach. A. Biewener. New York, IRL at Oxford University Press.: 45-73.
- Biewener, A. A. (1990). "Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion." Science **250**(4984): 1097-103.
- Biewener, A. A. (2005). "Biomechanical consequences of scaling." J Exp Biol **208**(Pt 9): 1665-76.
- Biewener, A. A. (2006). "Patterns of mechanical energy change in tetrapod gait: pendula, springs and work." J Exp Zoolog A Comp Exp Biol **305**(11): 899-911.
- Blickhan, R. (1983). Dehnungen im Aussenskelett von Spinnen. Frankfurt a.M., Wolfgang Goethe-Universität.
- Blickhan, R. (1989). "The spring-mass model for running and hopping." J Biomech **22**(11-12): 1217-27.
- Blickhan, R., R. J. Full (1987). "Locomotion energetics of the ghost crab: II Mechanics of the center of mass." J. Exp. Biol. **130**: 155-174.
- Blickhan, R., R. J. Full (1993). "Similarity in multilegged locomotion: bouncing like a monopode." J. comp. Physiol. A **173**: 509-517.
- Blickhan, R., R. J. Full, L. Ting (1993). "Exoskeletal strain: Evidence for a trot-gallop transition in rapid running ghost crabs." J. Exp. Biol. **179**: 301-321.
- Blickhan, R., S. Petkun, T. Weihmann, M. Karner (2005). Schnelle Bewegungen bei Arthropoden: Strategien und Mechanismen. Autonomes Laufen. F. Pfeiffer and H. Cruse. Berlin Heidelberg, Springer: 19-45.
- Blickhan, R., H. Wagner, A. Seyfarth (2003). Brain or muscles? Recent Res. Devel. Biomech. S. G. Pandalai. Trivandrum, India, Transworldresearch. **1**: 215-245.
- Brüssel, A. (1987). Belastungen und Dehnungen im Spinnenskelett unter natürlichen Verhaltensbedingungen. Fachbereich Biologie. Frankfurt am Main, J.W.Goethe Universität: 178.
- Bullimore, S. R., J. F. Burn (2006). "Consequences of forward translation of the point of force application for the mechanics of running." J Theor Biol **238**(1): 211-9.

- Cavagna, G. A., N. C. Heglund, C. R. Taylor (1977). "Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure." Am J Physiol **233**(5): R243-61.
- Cavagna, G. A., M. Kaneko (1977). "Mechanical work and efficiency in level walking and running." J Physiol **268**(2): 467--81.
- Chen, J. J., A. M. Peattie, K. Autumn, R. J. Full (2006). "Differential leg function in a sprawled-posture quadrupedal trotter." J Exp Biol **209**(Pt 2): 249-59.
- Clarke, J. (1986). "The comparative functional morphology of the leg joints and muscles of five spiders." Bull.Br.arachnol.Soc. **7**(2): 37-47.
- Cruse, H., V. Durr, J. Schmitz (2007). "Insect walking is based on a decentralized architecture revealing a simple and robust controller." Philos Transact A Math Phys Eng Sci **365**(1850): 221-50.
- Delcomyn, F. (1971). "The locomotion of the cockroach *Periplaneta americana*." J. exp. Biol. **54**: 443-452.
- Delcomyn, F. (1981). Insect locomotion on land. Locomotion and Energetics of Arthropods. C. F. Herreid, 2nd and C. R. Fourtner. New York, Plenum Press: 103-125.
- Dickinson, M. H., C. T. Farley, R. J. Full, M. A. R. Koehl, R. Kram, S. Lehman (2000). "How Animals Move: An Integrative View." Science **288**: 100-106.
- Ehlers, M. (1939). "Untersuchungen über Formen aktiver Lokomotion bei Spinnen." Zool. Jb. Syst. **72**: 373 ff.
- Evans, M. E. G. (1977). "Locomotion in the Coleoptera Adephaga, especially Carabidae." J. Zool. Lond. **181**: 189-226.
- Farley, C. T., J. Glasheen, T. A. McMahon (1993). "Running springs: speed and animal size." J Exp Biol **185**: 71-86.
- Farley, C. T., C. R. Taylor (1991). "A mechanical trigger for the trot-gallop transition in horses." Science **19**: 306-308.
- Fedak, M. A., N. C. Heglund, C. R. Taylor (1982). "Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. II. Kinetic energy changes of the limbs and body as a function of speed and body size in birds and mammals." J Exp Biol **97**: 23-40.
- Ferdinand, W. (1981). "Die Lokomotion der Krabbenspinnen (Araneae, Thomisidae) und das Wilsonsche Modell der metachronen Koordination." Zool. Jb. Physiol. **85**: 46-65.
- Fischer, M. S., R. Blickhan (2006). "The tri-segmented limbs of therian mammals: kinematics, dynamics, and self-stabilization - a review." J Exp Zoolog A Comp Exp Biol **305**(11): 935-52.
- Fisher, N. I. (1993). Statistical analysis of circular data. Cambridge, Cambridge University Press.
- Frank, H. (1957). "Untersuchungen zur funktionellen Anatomie der lokomotorischen Extremitäten von *Zygiella x-notata*, einer Radnetzspinne. 76: 423-460." Zool.Jb.(Anat.) **76**: 423-460.
- Fröhlich, A. (1978). Verhaltensphysiologische Untersuchungen zur Lokomotion der Spinnen *Agelena labyrinthica* Cl. und *Sitticus pubescens* F. Berlin, FU - Berlin.
- Full, R. J., R. Blickhan, L. H. Ting (1991). "Leg design in hexapedal runners." J Exp Biol **158**: 369-90.
- Full, R. J., D. E. Koditschek (1999). "Templates and anchors: neuromechanical hypotheses of legged locomotion on land." J Exp Biol **202 Pt 23**: 3325-32.
- Full, R. J., M. S. Tu (1991). "Mechanics of a rapid running insect: two-, four- and six-legged locomotion." J. exp. Biol. **156**: 215-231.
- Geyer, H. (2005). Simple Models of Legged Locomotion based on Compliant Limb Behavior. Inst. of Sport Science. Jena, Friedrich Schiller University: 104.

- Geyer, H., A. Seyfarth, R. Blickhan (2006). "Compliant leg behaviour explains basic dynamics of walking and running." Proc Biol Sci.
- Gottschall, J. S., R. Kram (2005). "Energy cost and muscular activity required for leg swing during walking." J Appl Physiol **99**(1): 23-30.
- Graham, D. (1972). "A Behavioural Analysis of the Temporal Organisation of Walking Movements in the 1st Instar and Adult Stick Insect (*Carausius morosus*)." J. comp. Physiol. **81**: 23-52.
- Günther, M., V. Keppler, A. Seyfarth, R. Blickhan (2004). "Human leg design: optimal axial alignment under constraints." Journal of Mathematical Biology.
- Heglund, N. C. (1981). "A simple design for a force-plate to measure ground reaction forces." J. exp. Biol. **93**: 333-338.
- Heglund, N. C., M. A. Fedak, C. R. Taylor, G. A. Cavagna (1982). "Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. IV. Total mechanical energy changes as a function of speed and body size in birds and mammals." J Exp Biol **97**: 57-66.
- Heglund, N. C., C. R. Taylor (1988). "Speed, stride frequency and energy cost per stride: how do they change with body size and gait?" J Exp Biol **138**: 301-18.
- Heglund, N. C., C. R. Taylor, T. A. McMahon (1974). "Scaling stride frequency and gait to animal size: mice to horses." Science **186**(4169): 1112-3.
- Hildebrand, M. (1977). "Analysis of Asymmetrical Gaits." J. o. Mammalogy **58**(2): 131-156.
- Hildebrand, M. (1989). "The Quadrupedal Gaits of Vertebrates, The timing of leg movements relates to balance, body shape, agility, speed, and energy expenditure." BioScience **39**: 766-775.
- Hill, A. V. (1938). "The heat of shortening and the dynamic constants of muscle." Proc. R. Soc. London B **126**: 136-195.
- Huber, K. C., T. S. Haider, M. W. Müller, B. A. Huber, R. J. Schweyen, F. G. Barth (1993). "DNA sequence data indicates the polyphyly of the family *Ctenidae* (*Araneae*)." Journal of Arachnology **21**(3): 194-201.
- Hughes, G. M. (1952). "The co-ordination of insect movements. I: The walking movements of insects." J. exp. Biol. **29**: 267-284.
- Iriarte-Diaz, J., F. Bozinovic, R. A. Vasquez (2006). "What explains the trot-gallop transition in small mammals?" J Exp Biol **209**(Pt 20): 4061-6.
- Isbister, G. K., D. Hirst (2002). "Injuries from spider spines, not spider bites." Vet. Hum. Toxicol. **44**(6): 339-42.
- Karner, M. (1999). Volumenverschiebungen beim Sprung der Jagdspinne *Cupiennius salei* (Keyserling, 1877). Fachber. Biologie. Frankfurt a. M., Johann Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt a. M.
- Krolikowski, K., J. Harrison (1996). "Haemolymph acid-base status, tracheal gas levels and the control of post-exercise ventilation rate in grasshoppers." J Exp Biol **199**(2): 391-399.
- Kubow, T. M., R. J. Full (1999). "The role of the mechanical system in control: A hypothesis of self-stabilization in hexapedal runners." Phil. Trans. Roy. Soc. London B **354**: 849-861.
- Lindner, F. (2004). Kinematik der distalen und proximalen Beinsegmente bei der Jagdspinne *Cupiennius salei* (Keyserling 1877). Inst. f. Sportwissenschaft. Jena, Friedrich-Schiller-Universität.
- Maier, L., T. M. Root, E. A. Seyfarth (1987). "Heterogeneity of spider leg muscle: Histochemistry and electrophysiology of identified fibers in the claw levator." Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology (Historical Archive) **157**(3): 285 - 294.

- Manton, S. M. (1977). The Arthropoda: Habits, functional Morphology, and Evolution. Oxford, Clarendon Press.
- Marsh, R. L., D. J. Ellerby, J. A. Carr, H. T. Henry, C. I. Buchanan (2004). "Partitioning the Energetics of Walking and Running: Swinging the Limbs Is Expensive." Science **303**: 80-83.
- McGeer, T. (1990). "Passive dynamic walking." Int. J. Robot. Res. **9**: 68-82.
- McMahon, T. A. (1985). "The role of compliance in mammalian running gaits." J Exp Biol **115**: 263-82.
- McMahon, T. A., G. C. Cheng (1990). "The mechanics of running: how does stiffness couple with speed?" J Biomech **23 Suppl 1**: 65-78.
- McMahon, T. A., G. Valiant, E. C. Frederick (1987). "Groucho running." J Appl Physiol **62(6)**: 2326-37.
- Melchers, M. (1963). "Zur Biologie und zum Verhalten von *Cupiennius salei* (Keyserling), einer amerikanischen Ctenide." Zool. Jb. Abt. System., Ökol. u. Geogr. **91**: 1-90.
- Melchers, M. (1967). "Der Beutefang von *Cupiennius salei* Keyserling (Ctenidae)." Z. Morph. Ökol. Tiere **58**: 321-346.
- Merrett, P. (1988). "Notes on the biology of the neotropical pisaurid, *Ancylometes bogotensis* (Araneae: Pisauridae)." Bull. British Arachnol. Soc. **7**: 197-201.
- Minetti, A. E., O. L. Ardig, E. Reinach, F. Saibene (1999). "The relationship between mechanical work and energy expenditure of locomotion in horses." J Exp Biol **202(Pt 17)**: 2329-38.
- Modica, J. R., R. Kram (2005). "Metabolic energy and muscular activity required for leg swing in running." J Appl Physiol **98(6)**: 2126-31.
- Muir, G. D., J. M. Gosline, J. D. Steeves (1996). "Ontogeny of bipedal locomotion: walking and running in the chick." J Physiol **493 (Pt 2)**: 589-601.
- Niedegger, S., S. N. Gorb (2006). "Friction and adhesion in the tarsal and metatarsal scopulae of spiders." J. Comp. Physiol. A **192**: 1223-1232.
- Palmgren, P. (1978). "On the muscular anatomy of spiders." Acta Zoologica Fennica **155**: 1-41.
- Parry, D. A. (1960). "Ein hydraulischer Mechanismus bei Spinnen." Endeavour **19**: 156-162.
- Parry, D. A., H. J. Brown (1959). "The jumping mechanism of salticid spiders." J. Exp. Biol. **36**: 654-664.
- Parry, D. A., R. H. J. Brown (1959). "The hydraulic mechanism of the spider leg." J. Exp. Biol. **36**: 423-433.
- Prange, H. D. (1977). The Scaling and Mechanics of Arthropod Exoskeletons. Scale effects in animal locomotion. T. J. Pedley, London: Academic Press: 169-181.
- Prestwich, K. N. (1988). "The constraints on maximal activity in spiders." J. Comp. Physiol. B **158**: 437-447.
- Reinhardt, L. (2006). Gleichförmige Lokomotion der Jagdspinne *Cupiennius salei* (KEYSERLING 1877): 3D-Beinsegmentkinematik. Inst. of Sport Science. Jena, Friedrich Schiller University: 52.
- Rovner, J. S. (1978). "Adhesive hairs in spiders: behavioral functions and hydraulically mediated movement." Symp. zool. Soc. London **42**: 99-108.
- Rovner, J. S. (1980). "Morphological and ethological adaptations for prey capture in wolf spiders (Araneae, Lycosidae)." J. Arachnol. **8**: 201-215.
- Rubenson, J., D. B. Heliams, D. G. Lloyd, P. A. Fournier (2004). "Gait selection in the ostrich: mechanical and metabolic characteristics of walking and running with and without an aerial phase." Proc Biol Sci **271(1543)**: 1091-9.
- Ruina, A., J. E. Bertram, M. Srinivasan (2005). "A collisional model of the energetic cost of support work qualitatively explains leg sequencing in walking and galloping,

- pseudo-elastic leg behavior in running and the walk-to-run transition." J Theor Biol **237**(2): 170-92.
- Sachs, L. (2002). Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden. Berlin, Springer.
- Schmid, A. (1998). "Different functions of different eye types in the spider *Cupiennius salei*." J Exp Biol **201** (Pt 2): 221-5.
- Schmitt, J., M. Garcia, R. C. Razo, P. Holmes, R. J. Full (2002). "Dynamics and stability of legged locomotion in the horizontal plane: a test case using insects." Biol Cybern **86**(5): 343-53.
- Schmitt, J., P. Holmes (2000). "Mechanical models for insect locomotion: dynamics and stability in the horizontal plane I. Theory." Biol Cybern **83**(6): 501-15.
- Schmitt, J., P. Holmes (2003). "Mechanical models for insect locomotion: active muscles and energy losses." Biol Cybern **89**(1): 43-55.
- Schmitz, A., S. F. Perry (2001). "Bimodal breathing in jumping spiders: morphometric partitioning of the lungs and tracheae in *Salticus scenicus* (Arachnida, Araneae, Salticidae)." J Exp Biol **204**(Pt 24): 4321-34.
- Seipel, J. E., P. J. Holmes, R. J. Full (2004). "Dynamics and stability of insect locomotion: a hexapedal model for horizontal plane motions." Biol Cybern **91**(2): 76-90.
- Sens, J. (1996). Funktionelle Anatomie und Biomechanik der Laufbeine einer Vogelspinne. Saarbrücken, Universität des Saarlandes, Saarbrücken.
- Sensenig, A. T., J. W. Shultz (2003). "Mechanics of cuticular elastic energy storage in leg joints lacking extensor muscles in arachnids." J Exp Biol **206**(Pt 4): 771-84.
- Seyfarth, A., H. Geyer, M. Günther, R. Blickhan (2002). "A movement criterion for running." J Biomech **35**(5): 649-55.
- Seyfarth, A., M. Günther, R. Blickhan (2001). "Stable operation of an elastic three-segment leg." Biol Cybern **84**(5): 365-82.
- Stewart, D. M., A. W. Martin (1974). "Blood pressure in the tarantula *Dugesia hentzi*." J. Comp. Physiol. **88**: 141-172.
- Stratton, G. E., R. B. Suter, P. R. Miller (2004). "Evolution of water surface locomotion by spiders: a comparative approach." J. of Linnean Society **81**: 63-78.
- Suter, R. B., J. Gruenwald (2000). "Predator avoidance on the water surface? Kinematics and efficacy of vertical jumping by *Dolomedes* (Araneae, Pisauridae)." J. Arachnol. **28**: 201-210.
- Taylor, C. R., N. C. Heglund (1982). "Energetics and mechanics of terrestrial locomotion." Annu Rev Physiol **44**: 97-107.
- Taylor, J. R., W. M. Kier (2003). "Switching skeletons: hydrostatic support in molting crabs." Science **301**(5630): 209-10.
- Ting, L. H., R. Blickhan, R. J. Full (1994). "Dynamic and static stability in hexapedal runners." J Exp Biol **197**: 251-69.
- Usherwood, J. R., A. M. Wilson (2005). "No force limit on grayhound sprint speed." Nature **488**(8): 753-4.
- Ward, T. M., W. F. Humphreys (1981). "Locomotion in burrowing and vagrant wolf spiders (Lycosidae)." J. exp. Biol. **92**: 305-321.
- Wells, D. J., C. P. Ellington (1994). "Beyond the vertebrates: achieving maximum power during flight in insects and hummingbirds." Adv Vet Sci Comp Med **38B**: 219-32.
- Wendler, G. (1964). "Laufen und Stehen der Stabheuschrecke *Carausius morosus*: Sinnesborstenfelder in den Beingelenken als Glieder von Regelkreisen." Z. Vergl. Physiol. **48**: 198-250.
- Wilson, D. M. (1966). "Insect walking." Annu Rev Entomol **11**: 103-22.
- Wilson, D. M. (1967). "Stepping patterns in tarantula spiders." J.exp. Biol **47**: 133-151.

- Witte, H., J. Biltzinger, R. Hackert, N. Schilling, M. Schmidt, C. Reich, M. S. Fischer (2002). "Torque patterns of the limbs of small therian mammals during locomotion on flat ground." J Exp Biol **205**(Pt 9): 1339-53.
- Zentner, L. (2003). Untersuchung und Entwicklung nachgiebiger Strukturen basierend auf innendruckbelasteten Röhren mit stoffschlüssigen Gelenken. Ilmenau, Techn. Univ. Ilmenau: 134.
- Zentner, L., S. Petkun, R. Blickhan (2000). "From the spider leg to a hydraulik device." Technische Mechanik **20**: 21-29.
- Zollikofer, C. (1994). "Stepping Patterns in Ants - Influence of Speed and Curvature." J Exp Biol **192**(1): 95-106.

ANHANG

Vergleich der Bewegungsarten

Signifikanzwerte von $p \leq 0,05$ sind **fett** hervorgehoben.

		F_x				F_y				F_z			
		LL	LS	ST	SP	LL	LS	ST	SP	LL	LS	ST	SP
BP1	LL	NaN	0.020	0.000	0.000	NaN	0.755	0.000	0.003	NaN	0.228	0.146	0.505
	LS		NaN	0.000	0.001		NaN	0.000	0.008		NaN	0.713	0.573
	ST			NaN	0.003			NaN	0.633			NaN	0.274
	SP				NaN				NaN				NaN
BP2	LL	NaN	0.250	0.022	0.001	NaN	0.494	0.440	0.004	NaN	0.041	1.000	0.953
	LS		NaN	0.071	0.010		NaN	0.857	0.038		NaN	0.286	0.762
	ST			NaN	0.533			NaN	0.533			NaN	1.000
	SP				NaN				NaN				NaN
BP3	LL	NaN	0.247	0.002	0.000	NaN	1.000	0.485	0.616	NaN	0.662	0.485	0.437
	LS		NaN	0.004	0.001		NaN	0.792	0.646		NaN	0.792	0.799
	ST			NaN	0.892			NaN	0.892			NaN	0.964
	SP				NaN				NaN				NaN
BP4	LL	NaN	0.232	0.031	0.000	NaN	0.201	0.840	0.160	NaN	0.049	0.448	0.000
	LS		NaN	0.069	0.001		NaN	0.389	0.255		NaN	0.444	0.001
	ST			NaN	0.286			NaN	0.179			NaN	0.179
	SP				NaN				NaN				NaN

Tab. I Vergleich der Kraftmaxima zwischen den unterschiedlichen Lokomotionsformen

		F_x				F_y				F_z			
		LL	LS	ST	SP	LL	LS	ST	SP	LL	LS	ST	SP
BP1	LL	NaN	0.228	0.829	0.959	NaN	0.081	0.696	0.574	NaN	0.491	0.460	0.038
	LS		NaN	0.368	0.228		NaN	0.093	0.059		NaN	0.875	0.414
	ST			NaN	0.781			NaN	0.283			NaN	0.153
	SP				NaN				NaN				NaN
BP2	LL	NaN	0.213	0.659	0.521	NaN	0.820	0.352	0.379	NaN	0.750	0.264	0.599
	LS		NaN	0.429	0.762		NaN	0.286	0.762		NaN	0.429	0.610
	ST			NaN	0.267			NaN	0.267			NaN	1.000
	SP				NaN				NaN				NaN
BP3	LL	NaN	0.931	0.310	0.180	NaN	0.247	0.041	0.180	NaN	0.126	0.589	0.600
	LS		NaN	0.052	0.027		NaN	0.177	0.959		NaN	0.792	0.319
	ST			NaN	0.750			NaN	0.291			NaN	1.000
	SP				NaN				NaN				NaN
BP4	LL	NaN	0.823	0.963	0.879	NaN	0.118	0.101	0.104	NaN	0.265	0.734	0.860
	LS		NaN	0.632	0.722		NaN	0.251	0.522		NaN	0.293	0.201
	ST			NaN	0.786			NaN	0.786			NaN	0.536
	SP				NaN				NaN				NaN

Tab. II Vergleich der prozentualen Lage der absoluten Maxima zwischen den verschiedenen Lokomotionsarten

		F_x				F_y				F_z			
		LL	LS	ST	SP	LL	LS	ST	SP	LL	LS	ST	SP
BP1	LL	NaN	0.181	0.000	0.000	NaN	0.181	0.021	0.105	NaN	0.573	0.360	0.001
	LS		NaN	0.000	0.001		NaN	0.093	0.142		NaN	0.368	0.003
	ST			NaN	0.000			NaN	0.360			NaN	0.043
	SP				NaN				NaN				NaN
BP2	LL	NaN	0.151	0.022	0.001	NaN	0.437	0.022	0.004	NaN	0.083	0.088	0.770
	LS		NaN	0.071	0.010		NaN	0.071	0.067		NaN	0.071	0.610
	ST			NaN	0.800			NaN	0.533			NaN	1.000
	SP				NaN				NaN				NaN
BP3	LL	NaN	1.000	0.002	0.000	NaN	0.931	0.093	0.213	NaN	0.329	0.589	0.616
	LS		NaN	0.004	0.000		NaN	0.126	0.506		NaN	0.931	0.959
	ST			NaN	1.000			NaN	0.180			NaN	0.494
	SP				NaN				NaN				NaN
BP4	LL	NaN	0.406	0.031	0.000	NaN	0.792	0.536	0.574	NaN	0.071	0.448	0.000
	LS		NaN	0.028	0.001		NaN	0.702	0.434		NaN	0.389	0.001
	ST			NaN	0.571			NaN	1.000			NaN	0.250
	SP				NaN				NaN				NaN

Tab. III Vergleich der auf t_c normierten spezifischen Kraftstöße bei den unterschiedlichen Lokomotionsformen

		BP1		BP2		BP3		BP4	
		n = 27(ST) / 22(SP)		n = 25(ST) / 23(SP)		n = 25(ST) / 25(SP)		n = 23(ST) / 22(SP)	
		μ	Q25/Q75	μ	Q25/Q75	μ	Q25/Q75	μ	Q25/Q75
ST	[s]	0,052	0,035/0,063	0,052	0,039/0,086	0,053	0,037/0,078	0,041	0,026/0,054
	[%]	76,9	47,8/92,1	81,8	61,5/94,6	76,9	57,5/99,1	67,5	31,3/98,2
SP	[s]	0,039	0,034/0,053	0,039	0,026/0,053	0,033	0,029/0,04	0,035	0,027/0,039
	[%]	76,4	57,1/92,9	75,0	60,0/87,1	75,0	51,8/84,6	71,4	45,3/82,5

Tab. IV Absolute und prozentuale Dauer bis zum Verlust des Bodenkontaktes der Tarsen bei Start und Sprung. Zwischen den Beinpaaren traten keine signifikanten Unterschiede auf. (Median = μ)

Vergleich der Beinpaare untereinander

Lokomotionsformen bei denen, für die jeweiligen Parameter keine signifikanten Unterschiede nachgewiesen werden konnten, sind nicht aufgeführt.

Vergleich der Extremwerte

Maxima F_Z

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.068	0.005	0.017
BP2		NaN	0.250	0.665
BP3			NaN	0.151
BP4				NaN

Tab. V LL

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.683	0.010	0.002
BP2		NaN	0.379	0.016
BP3			NaN	0.009
BP4				NaN

Tab. VI SP

Maxima F_X

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.536	0.002	0.000
BP2		NaN	0.005	0.000
BP3			NaN	0.682
BP4				NaN

Tab. VII LL

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.364	0.002	0.287
BP2		NaN	0.071	1.000
BP3			NaN	0.548
BP4				NaN

Tab. VIII ST

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.699	0.126	0.024
BP2		NaN	0.662	0.171
BP3			NaN	0.722
BP4				NaN

Tab. IX LS

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.004	0.000	0.065
BP2		NaN	0.212	0.190
BP3			NaN	0.001
BP4				NaN

Tab. X SP

Vergleich der prozentualen Lage der Extremwerte

Maxima F_X

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.335	0.142	0.097
BP2		NaN	0.041	0.046
BP3			NaN	0.213
BP4				NaN

Tab. XI LL

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.699	0.662	0.504
BP2		NaN	0.792	0.239
BP3			NaN	0.009
BP4				NaN

Tab. XII LS

Maxima F_Y

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.563	0.950	0.132
BP2		NaN	0.385	0.010
BP3			NaN	0.024
BP4				NaN

Tab. XIII LL

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.394	0.030	0.024
BP2		NaN	0.052	0.033
BP3			NaN	0.522
BP4				NaN

Tab. XIV LS**Maxima/Minima F_Y**

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.909	0.031	0.573
BP2		NaN	0.286	0.400
BP3			NaN	0.095
BP4				NaN

Tab. XV ST

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.048	0.728	0.435
BP2		NaN	0.042	1.000
BP3			NaN	0.328
BP4				NaN

Tab. XVI SP**Vergleich der Kraftstöße****Vertikal**

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.006	0.003	0.004
BP2		NaN	0.213	0.507
BP3			NaN	0.041
BP4				NaN

Tab. XVII LL

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.758	0.022	0.112
BP2		NaN	0.143	0.400
BP3			NaN	0.548
BP4				NaN

Tab. XVIII ST

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.004	0.009	0.007
BP2		NaN	1.000	0.390
BP3			NaN	0.477
BP4				NaN

Tab. XIX LS

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.808	0.000	0.002
BP2		NaN	0.316	0.016
BP3			NaN	0.006
BP4				NaN

Tab. XX SP

Horizontal

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.969	0.003	0.000
BP2		NaN	0.000	0.000
BP3			NaN	0.335
BP4				NaN

Tab. XXI LL

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	1.000	0.016	0.692
BP2		NaN	0.429	1.000
BP3			NaN	0.548
BP4				NaN

Tab. XXII ST

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.937	0.017	0.052
BP2		NaN	0.329	0.294
BP3			NaN	0.943
BP4				NaN

Tab. XXIII LS

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.004	0.000	0.724
BP2		NaN	0.316	0.063
BP3			NaN	0.006
BP4				NaN

Tab. XXIV SP

Mediolateral

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.002	0.001	0.002
BP2		NaN	0.437	0.035
BP3			NaN	0.053
BP4				NaN

Tab. XXV LL

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.570	0.023	0.030
BP2		NaN	0.103	0.111
BP3			NaN	0.383
BP4				NaN

Tab. XXVI SP

	BP1	BP2	BP3	BP4
BP1	NaN	0.240	0.126	0.007
BP2		NaN	0.931	0.171
BP3			NaN	0.722
BP4				NaN

Tab. XXVII LS

Komponenten der Bodenreaktionskräfte mit Interquartilbereichen

Langsame Lokomotion (LL; $v < 0,3$ m/s)

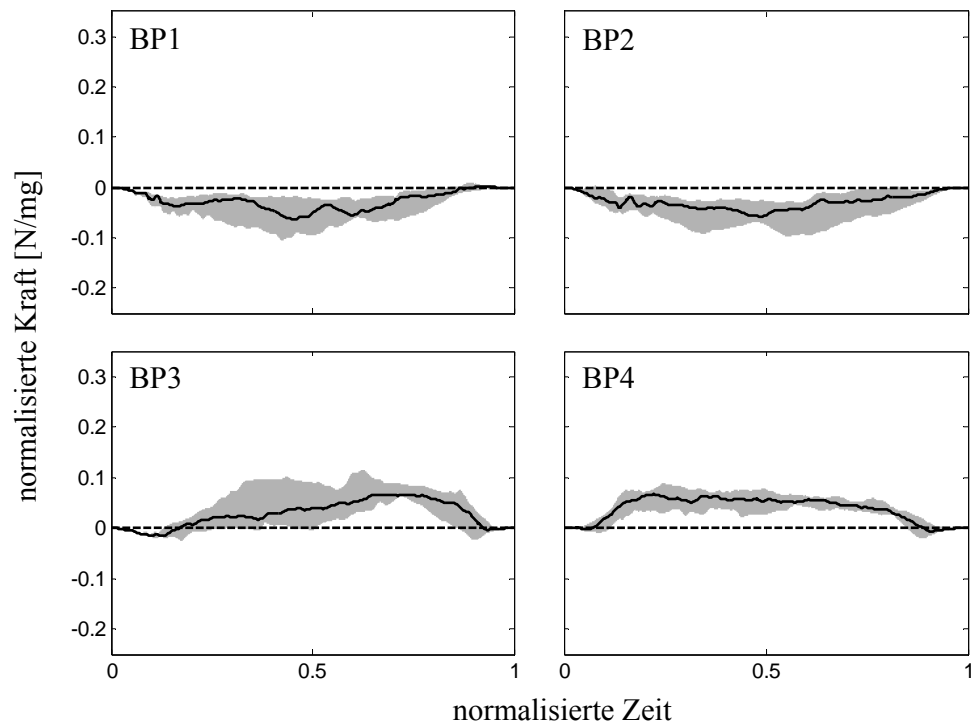


Abb. I Median und Interquartilbereich (grau) der auf das Körpergewicht normierten horizontalen BRK-Komponente (F_x).

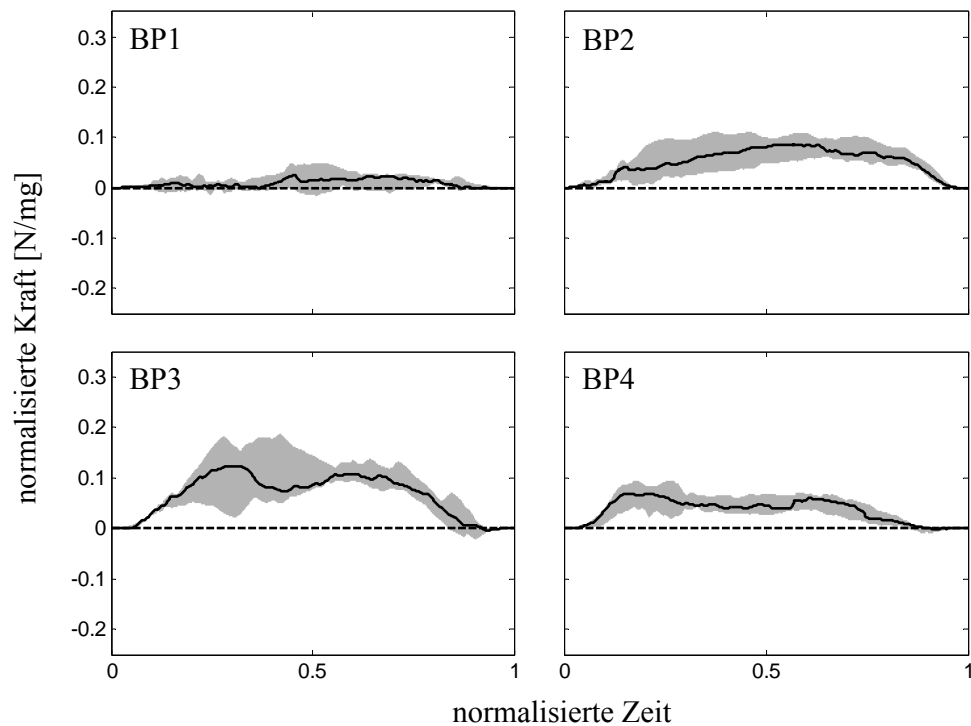


Abb. II Median und Interquartilbereich der auf das Körpergewicht normierten mediolateralen BRK-Komponente (F_y).

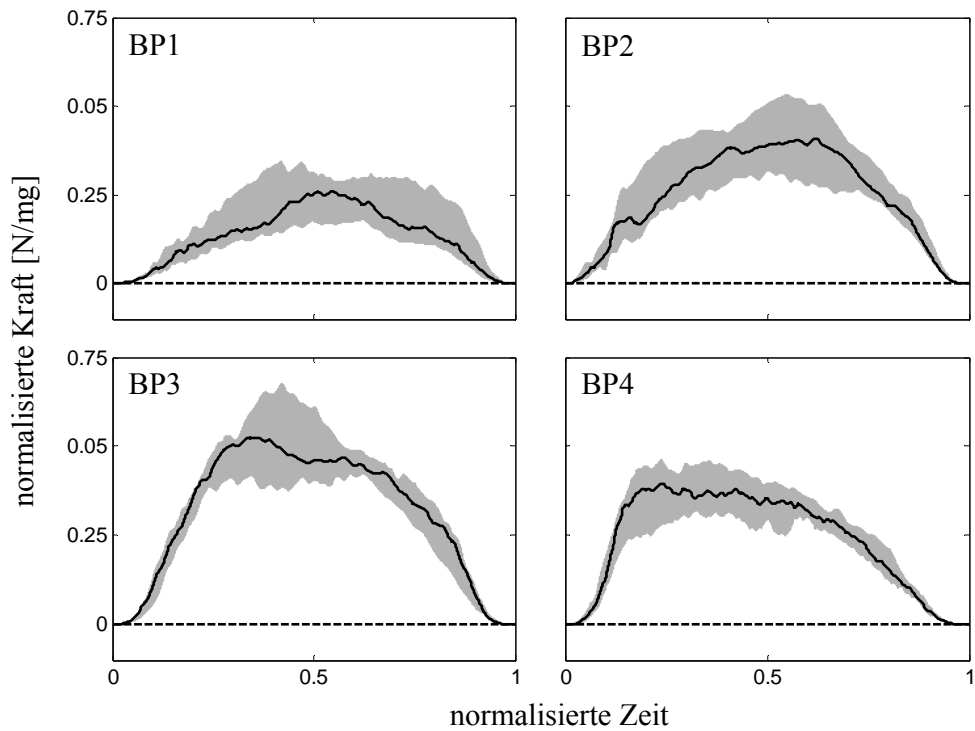


Abb. III Median und Interquartilbereich der auf das Körpergewicht normierten vertikalen BRK-Komponente (F_z).

Schnelle Lokomotion (LS; $v > 0,3$ m/s)

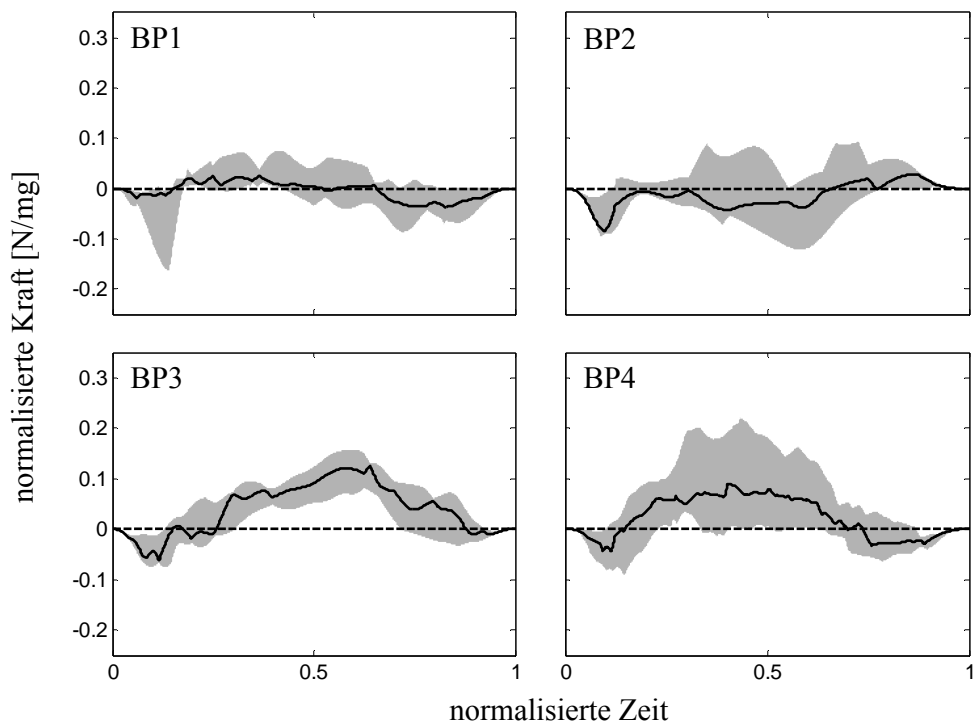


Abb. IV Median und Interquartilbereich der auf das Körpergewicht normierten horizontalen BRK-Komponente (F_x).

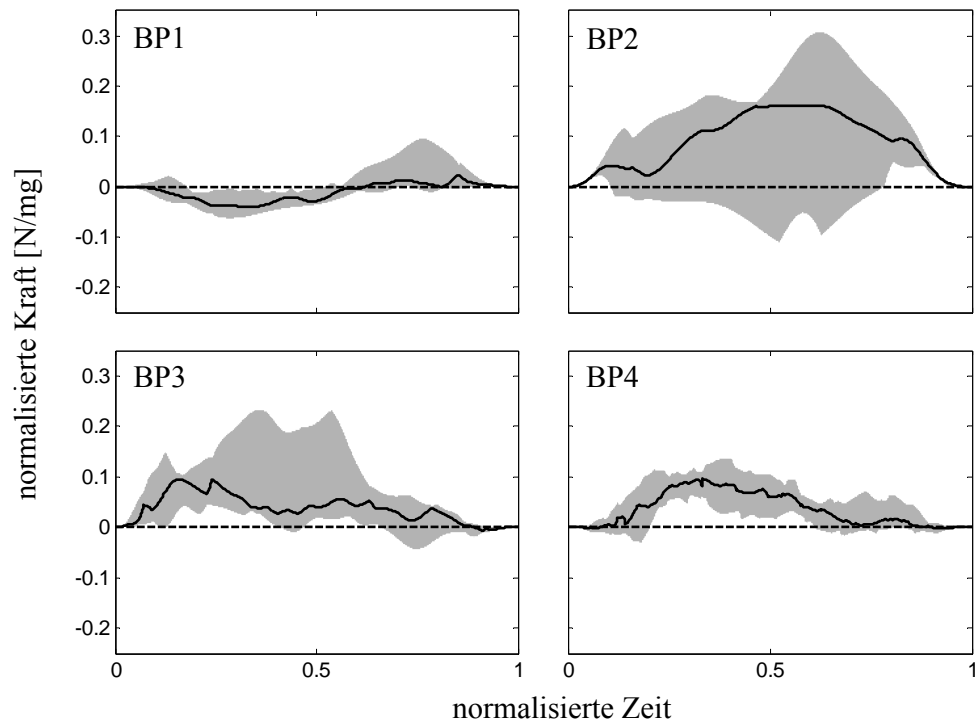


Abb. V Median und Interquartilbereich der auf das Körpergewicht normierten mediolateralen BRK-Komponente (F_y).

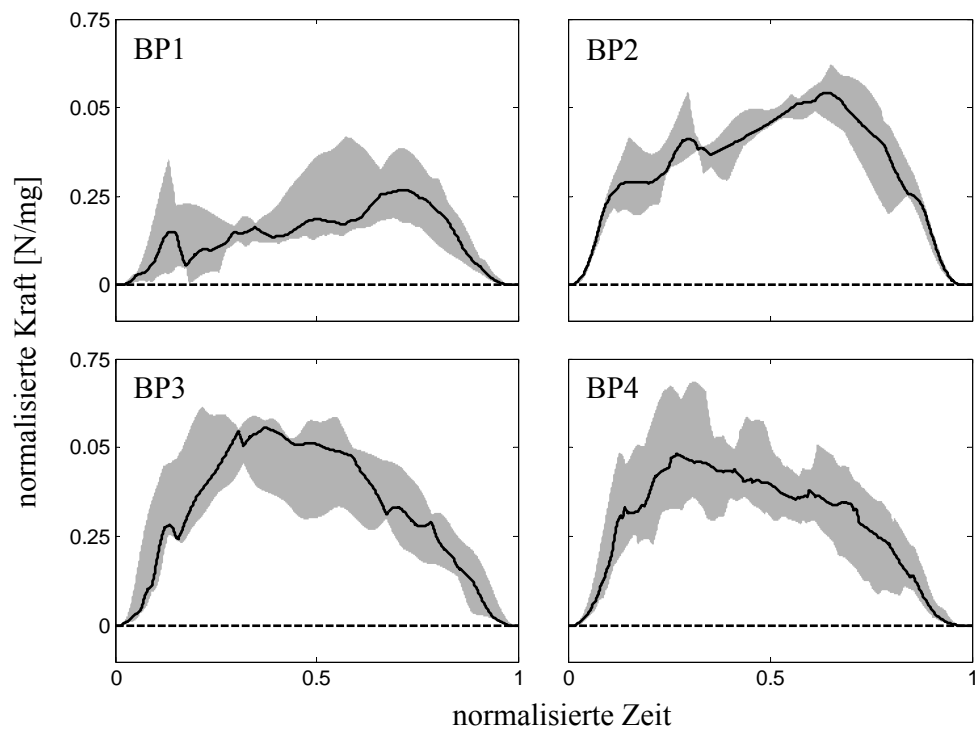


Abb. VI Median und Interquartilbereich der auf das Körpergewicht normierten vertikalen BRK-Komponente (F_z).

Start (ST)

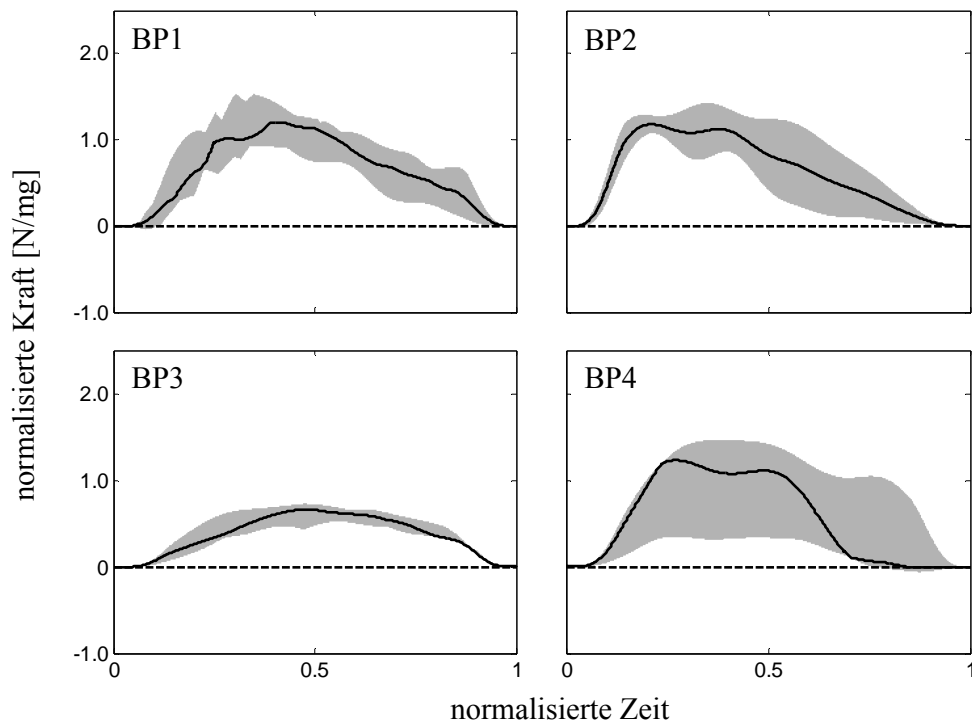


Abb. VII Median und Interquartilbereich der auf das Körpergewicht normierten horizontalen BRK-Komponente (F_x).

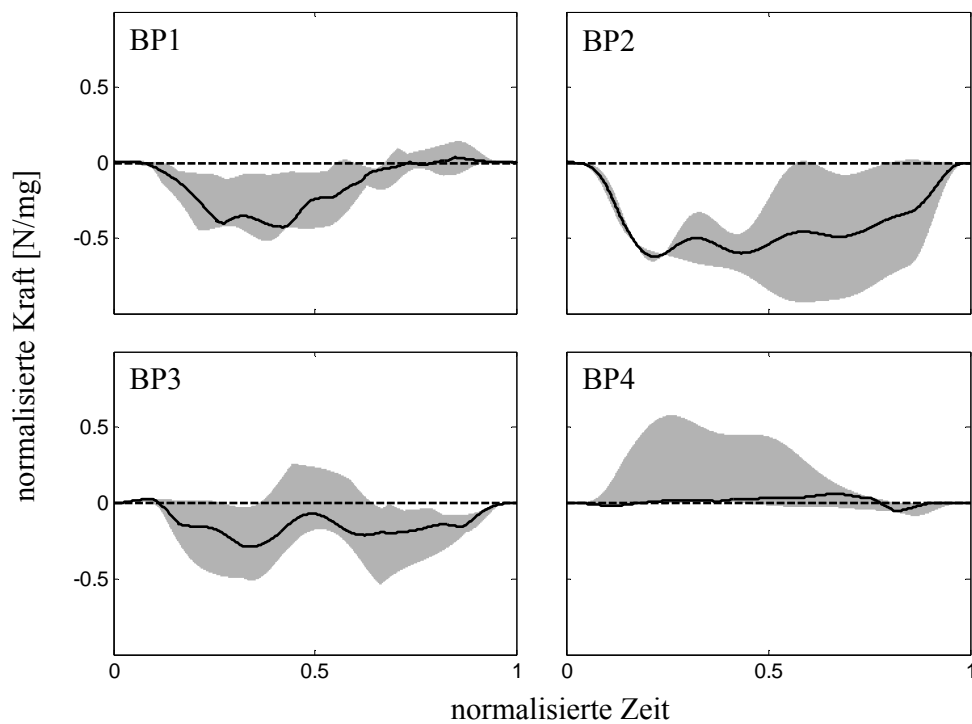


Abb. VIII Median und Interquartilbereich der auf das Körpergewicht normierten mediolateralen BRK-Komponente (F_y).

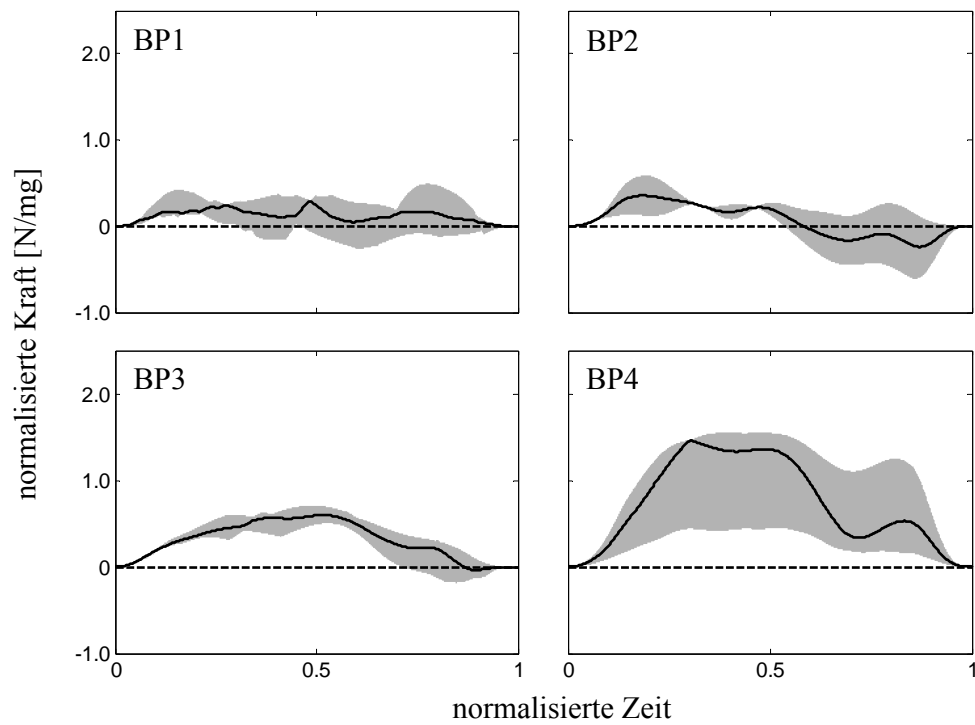


Abb. IX Median und Interquartilbereich der auf das Körpergewicht normierten vertikalen BRK-Komponente (F_z).

Sprung (SP)

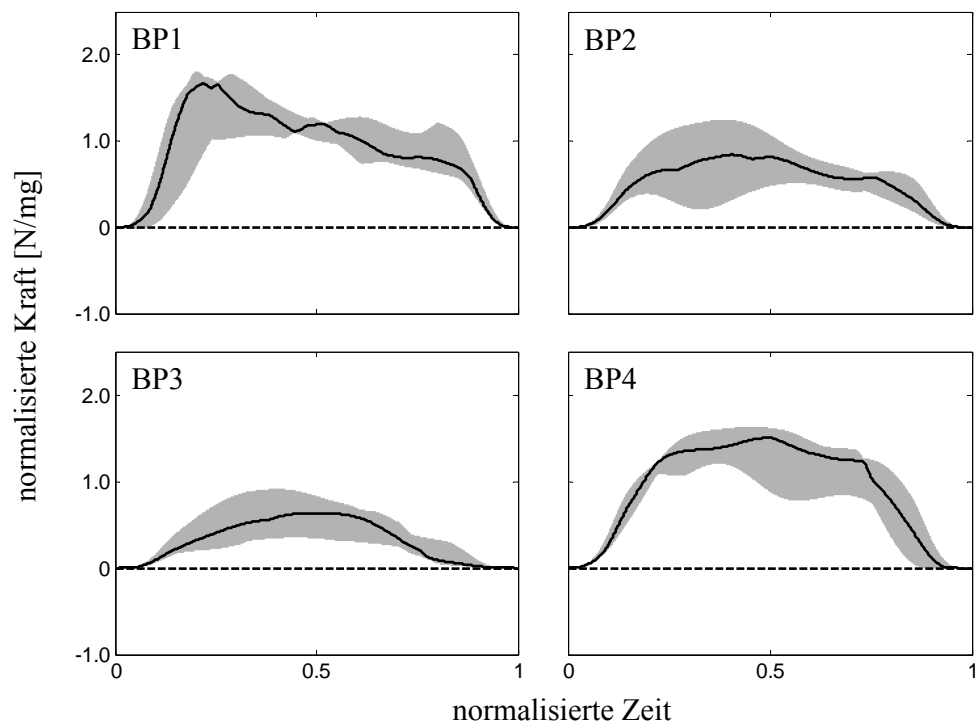


Abb. X Median und Interquartilbereich der auf das Körpergewicht normierten horizontalen BRK-Komponente (F_x).

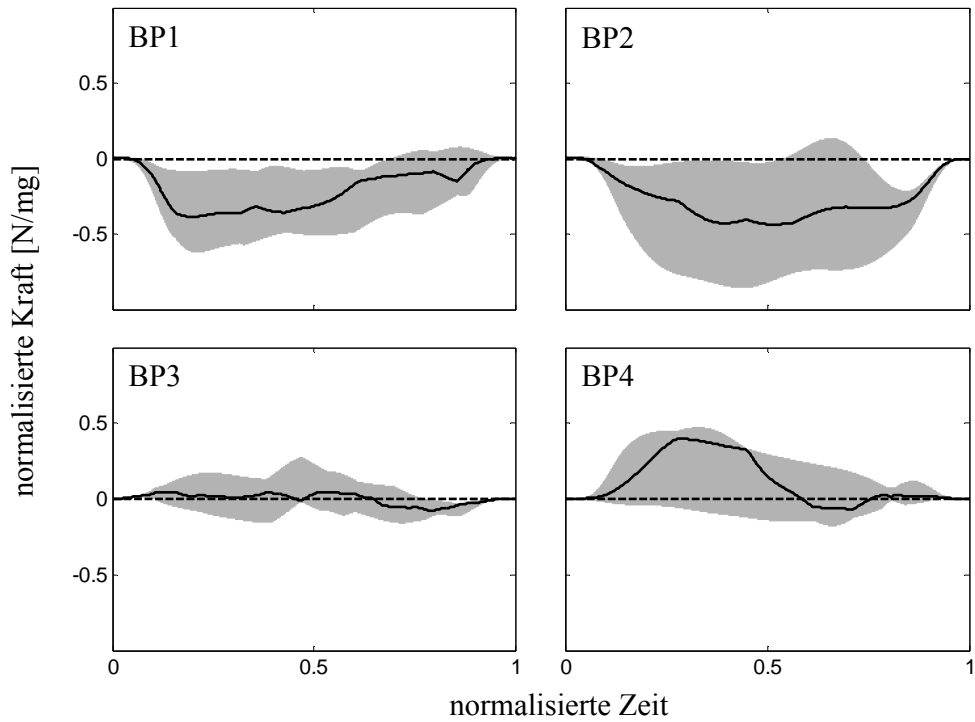


Abb. XI Median und Interquartilbereich der auf das Körpergewicht normierten mediolateralen BRK-Komponente (F_y).

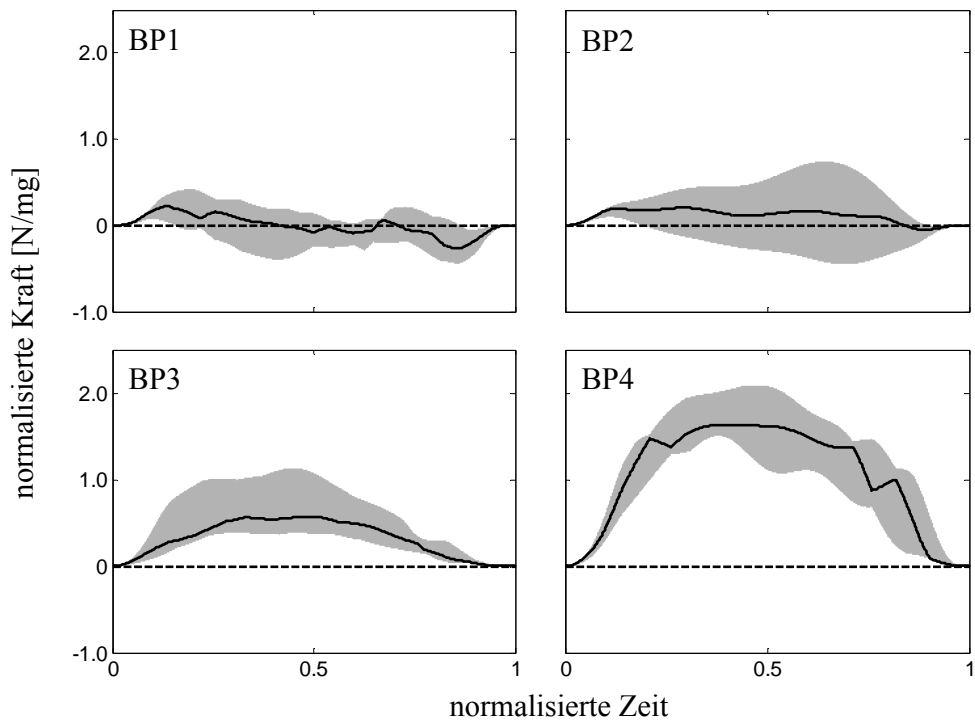


Abb. XII Median und Interquartilbereich der auf das Körpergewicht normierten vertikalen BRK-Komponente (F_z).

DANK

Ich danke all denen von Herzen, die mich in irgendeiner Weise bei der Anfertigung dieser Arbeit unterstützt haben.

EIDESSTATTLICHE ERKLÄRUNG

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig und nur unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel und Literatur angefertigt habe. Die Promotionsordnung der Biologisch-Pharmazeutischen Fakultät ist mir bekannt. Die vorliegende Arbeit, bzw. eine in wesentlichen Teilen ähnliche Abhandlung wurde nicht anderweitig eingereicht.

Jena,

LEBENS LAUF

Name: Tom Weihmann
 Geboren: 05.03.1975 in Wurzen
 Familienstand: ledig

Schulbildung

1981 – 1986 Grundschule Püchau
 1986 – 1991 Polytechnische Oberschule „Otto Grotewohl“ Machern
 1991 – 1993 Magnus-Gottfried-Lichtwer Gymnasium Wurzen
 29.06.1993 Allgemeine Hochschulreife

Studium

1993 – 1999 Biologiestudium an der Universität Leipzig
 1998 – 1999 Diplomarbeit am Staatlichen Museum für Naturkunde Görlitz
 zum Thema: „Untersuchung von Makroinvertebratengemeinschaften in ausgewählten Kleingewässern im Gebiet des Tagebaues Berzdorf bei Görlitz“
 30.07.1999 Abschluss als Diplom-Biologe

Postgraduale Ausbildung

2000 – 2007 Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Lehrstuhl für Bewegungswissenschaft (Prof. Dr. R. Blickhan), Institut für Sportwissenschaft der Friedrich-Schiller-Universität Jena.

Publikationen

- Blickhan, R., S. Petkun, T. Weihmann, M. Karner (2005). Schnelle Bewegungen bei Arthropoden: Strategien und Mechanismen. Autonomes Laufen. F. Pfeiffer and H. Cruse. Berlin Heidelberg, Springer: 19-45.
- Weihmann, T., R. Blickhan (2006). "Legs operate different during steady locomotion and escape in a wandering spider." Journal of Biomechanics **39 Suppl. 1**: 361.
- Seidl, T., T. Weihmann, R. Blickhan, R. Wehner (2006). "Ants running on inclines: path integration and stability." Journal of Biomechanics **39 Suppl. 1**: 361.
- Weihmann, T., R. Blickhan (2003). Fast locomotion in spiders. SEB Annual Main Meeting, Southampton.
- Weihmann, T., R. Blickhan (2005). Pulling or pushing during escape in hunting spiders. 98. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Bayreuth, DZG.
- Weihmann, T., T. Seidl, R. Wehner, R. Blickhan (2006). Ants running at different inclinations: postural adaptations in the sagittal plane. 99. Annual Meeting of the German Zoological Society, Münster.