

Die arboreal quadrupede Fortbewegung der Primaten.

Das Grundmuster der Bewegungsprinzipien
und die Konsequenzen für die Evolution des
Bewegungssystems der Primaten.

Habilitationsschrift

vorgelegt am: 30. August 2010
der Biologisch-Pharmazeutischen Fakultät
der Friedrich Schiller Universität Jena

von

Dr. Manuela Schmidt

aus Sömmerda

Gutachter

1. Prof. Dr. Martin S. Fischer
Institut für Spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie mit Phyletischem Museum
Friedrich Schiller Universität Jena
2. Prof. em. Dr. Dr. Hans Rainer Duncker
Aulweg 123, 35385 Giessen
3. Prof. Dr. Brigitte Demes
Department of Anatomical Sciences
Stony Brook, State University of New York

Erteilung der Lehrbefähigung am

07. Februar 2011 in Jena

Dank

Die vorliegende Schrift verdankt ihre Entstehung der Unterstützung zahlreicher Personen in den vergangenen Jahren. Mein außerordentlicher und persönlicher Dank gilt meinem akademischen Lehrer, Prof. Dr. Martin S. Fischer, für seinen Beitrag und seinen Anteil an dem Entwicklungsprozess, der sich in dieser Arbeit abbildet. Ohne seine Unterstützung und sein Vertrauen gäbe es diese Arbeit nicht.

Dr. Nadja Schilling danke ich für ihre Freundschaft und ihren Beistand während unseres gemeinsamen Weges. Prof. Dr. Hartmut Witte gilt mein besonderer Dank für interessante Gespräche, Diskussionen und vielfältige Anregungen. Für viele anregende Gespräche in den vergangenen Jahren danke ich auch Dr. Karin Lilje, Dr. Cornelia Krause, John Nyakatura, Sabine Moritz und André Schmidt.

Für die Überlassung der Tiere für diese Studie bedanke ich mich bei Frau Prof. Dr. Elke Zimmermann (Tierärztliche Hochschule Hannover), bei Frau Dr. Ewa Trzesowska (Zoo Poznan) sowie beim Deutschen Primatenzentrum Göttingen und dem Zoopark Gettdorf. Danja Voges hat mir freundlicherweise die Filme der Lisztaffen aus ihrer Diplomarbeit zur Verfügung gestellt.

Die Versuchsaufbauten verdanken ihre Umsetzung der beständigen Unterstützung und Hilfsbereitschaft von Herrn Blochberger, Herrn Rochelmeyer und seinen Mitarbeitern der Tischlerei sowie der Kollegen am Lehrstuhl für Biomechatronik der Technischen Universität Ilmenau.

Für die kompetente und geduldige Unterstützung bei der Durchführung der röntgenkinematographischen Bewegungsanalyse danke ich Dr. Dieter Haarhaus, Katja Felbel und Rommy Peterson. Für tatkräftige Hilfe bei der Datenaufnahme sowie bei der Haltung und Habituation der Tiere danke ich Dr. Remi Hackert, Johanna Neufuß und Elizabeth Watts.

Matthias Krüger danke ich für seine Unterstützung bei der Arbeit mit Sammlungsmaterial des Phyletischen Museums. Das Museum für Naturkunde Berlin und das Naturhistorischen Museum der Burggemeinde Bern haben mir freundlicherweise Zugang zum Material ihrer Sammlungen gewährt.

Inhalt

Einleitung	1
Bewegungssystem und Bewegung	5
Bewegungsweisen und ihre Diversität	9
Phylogenie und evolutiver Ursprung der Primaten	19
Die Extremitäten	
Längen, Proportionen und ihre Determinanten	33
Die Extremitäten der Theria	34
Die Extremitäten der Primaten	38
Arboreal quadrupede Fortbewegung	
Der physikalisch-mechanische Kontext	56
Taxa, Tiere und Methoden	61
Bewegungsprinzipien	78
Das Grundmuster der Bewegungsprinzipien	125
Zusammenfassung	133
Literatur	139
Anhang	A 1
Ehrenwörtliche Erklärung	
Quellennachweise der Abbildungen	

Einleitung

Die Veränderung des Bewegungssystems im Laufe der Phylogenese der Primaten ist ein makroevolutiver Prozess, der sich einer direkten Beobachtung entzieht und einer experimentellen Untersuchung nicht zugänglich ist. Zugänglich ist lediglich das vorläufige Ergebnis dieses Prozesses, das gegenwärtige Muster der Variationen der Merkmale von Form und Funktion innerhalb und zwischen allen Arten der rezenten Primaten. Die evolutionäre Morphologie als Methode der Aufklärung evolutiver Prozesse rekonstruiert nun anhand des rezenten Musters der Variationen die historische Reihenfolge von Transformationsereignissen. Dies geschieht auf der Grundlage eines phylogenetischen Systems. Der Fossilbefund liefert zusätzliche Indizien für den zeitlichen Ablauf von Merkmalsveränderungen, darf aber nicht als kontinuierliche Serie von Entwicklungsstufen überbewertet werden.

Untrennbar verbunden mit der Rekonstruktion von Transformationsereignissen ist auch die Entwicklung eines adaptiven Szenarios als eine Art prospektiven Vorgehens, welches die Ursachen für Veränderungen zu erklären sucht. Die vorliegende Arbeit rekonstruiert anhand des Vergleichs rezenter Arten die initialen Merkmalsveränderungen in der Funktion des Bewegungssystems am evolutiven Ursprung der Primaten. Auf dieser Grundlage werden die daraus erwachsenen neuen Anpassungsmöglichkeiten aber auch die Limitierungen der Anpassbarkeit des Bewegungssystems für die weitere Evolution der Bewegungsformen innerhalb der Primaten diskutiert.

Die Primaten umfassen heute etwa 400 Arten. Beinahe ebenso viele sind im Fossilbefund dokumentiert, der bis in das frühe Eozän zurückreicht (†*Teilhardina asiatica*: 55 Mill. Jahre, NI ET AL. 2004). Nach molekulargenetischen Datierungen soll die Divergenz zwischen Primates und ihrer vermuteten Schwestergruppe aber bereits in der späten Kreide erfolgt sein. Das Alter des letzten gemeinsamen Vorfahren wird auf ca. 80 Millionen Jahre geschätzt (ARNASON ET AL. 1998, TAVARÉ ET AL. 2002, STEIPER & YOUNG 2006). Im Laufe ihrer Stammesgeschichte haben Primaten eine große Vielfalt an Formen entwickelt. Das Größenspektrum reicht von kleinen madagassischen Mausmakis (*Microcebus berthae*: 30 g) bis hin zu männlichen Gorillas (*Gorilla gorilla spp*: 200 kg). Größer noch als die Vielfalt der Formen sind aber die Diversität der Verhaltensweisen in ihrem ethologischen Kontext und die ihnen zugrunde liegenden Bewegungsweisen. Hierin übertreffen Primaten viele andere Säugetiergruppen, die ein ähnliches Größenspektrum aufweisen.

Unter den abgeleiteten Merkmalen der Primates sind es insbesondere die Veränderungen im visuellen System und die Entwicklung von Greifextremitäten, welche die Hypothesen zur Lebensweise des letzten gemeinsamen Vorfahren der Primaten begründen (SMITH 1913, JONES 1916, LE GROS CLARK 1959, CARTMILL 1972, SZALAY & DAGOSTO 1980, 1988, SUSSMAN 1991, CROMPTON 1995, BLOCH & BOYER 2002, GEBO 2004, RASMUSSEN & SUSSMAN 2007, ROSS & MARTIN 2007).

Alle bis heute vorgeschlagenen adaptiven Szenarios zur Entstehung dieser Merkmale sind Varianten eines Themas, nämlich Arborikolie, das Leben auf Bäumen. Tatsächlich sind Primaten wohl die einzige Säugetiergruppe, die trotz zunehmender Körpergröße im Laufe ihrer Phylogenese stets eine enge Bindung an den arborikolen Lebensraum beibehalten hat. Der Wald ist jedoch kein einheitliches Habitat und die Frage, warum sich Primaten von anderen arborikolen Säugetieren in den genannten Merkmalen unterscheiden, wurde erst durch eine Präzisierung der Hypothesen hin zur Charakterisierung eines spezifischen Habitates gelöst (CARTMILL 1972, ROSE 1974, SUSSMAN 1991).

Schlüssel hierfür waren konvergente Merkmalsentwicklungen in anderen Säugetiergruppen. Die Korrelation zwischen Greifextremitäten und Stereoskopie mit dem Erwerb neuer Nahrungsquellen in einem neuen Habitat ist jedoch zunächst nur ein erster Schritt bei der Suche nach einer adaptiven Erklärung für strukturelle Merkmalsveränderungen. Konvergenzen sind ein zuverlässiger Hinweis darauf, dass Koinzidenz ausgeschlossen werden kann und dass tatsächlich ein adaptiver Zusammenhang zwischen Strukturmerkmalen, Verhaltensweisen und

Habitat besteht. Der adaptive Wert dieser Merkmale erschließt sich allerdings erst durch die Betrachtung der Unterschiede zwischen Primaten und ihren nächstverwandten Gruppen in der unmittelbaren Funktionsweise der Merkmale und ihrer Wirkung in den Bewegungs- und Verhaltensweisen.

Primaten bilden gemeinsam mit den Scandentia und Dermoptera eine monophyletische Verwandtschaftsgruppe, die Euarchonta (MURPHY ET AL. 2001, SPRINGER ET AL. 2004, KRIEGS ET AL. 2007). Die Arborikolie ist ein gemeinsames Merkmal aller drei Gruppen und kann deshalb für das Grundmuster der Euarchonta angenommen werden. Während die zwei einzigen rezenten Arten der Dermoptera hochspezialisierte Gleitflieger sind und sich nur kletternd oder hangeln im Geäst fortbewegen, unterscheiden sich die quadrupeden Scandentia in ihren Bewegungsweisen nicht von anderen arborikolen Säugetieren, wie den Sciuridae (Rodentia) oder vielen arborikolen Marsupialia (z.B. Petauridae, SHAPIRO & YOUNG 2010). JENKINS (1974) hatte am Beispiel der Scandentia dargestellt, dass für Säugetiere dieser Größenordnung der arborikole Lebensraum keine spezifischen Anforderungen an die Fortbewegung stellt. Für ein Tier dieser Größe sind praktisch alle Lebensräume und damit auch alle Substrate der Lokomotion diskontinuierlich und unübersichtlich.

FISCHER (1994), FISCHER ET AL. (2002) und WITTE ET AL. (2002) haben in der Biomechanik der Bewegung kleiner Theria zahlreiche Gemeinsamkeiten gefunden, die unabhängig vom spezifischen Lebensraum, der Körpergestalt und der systematischen Stellung der jeweiligen Arten sind. Diese Gemeinsamkeiten können deshalb für das Grundmuster der Theria angenommen werden und ebenso für die Grundmuster aller marsupialen und plazentalen Verwandtschaftsgruppen, deren letzter gemeinsame Vorfahre klein war. Die Biomechanik der Fortbewegung kleiner Theria ist als Anpassungen des Bewegungssystems an eine quadrupede Lokomotion zu verstehen ist, die schnell ist und dabei permanent externen Störungen durch das Substrat ausgesetzt ist.

Diese Prinzipien der quadrupeden Fortbewegung, die bei den rezenten Scandentia unabhängig von ihrem spezifischen Habitat anzutreffen sind, kennzeichneten sicher sowohl den letzten gemeinsamen Vorfahren der Euarchonta als auch denjenigen der Primaten und ihrer Schwestergruppe.

Studien zur Evolution der Fortbewegung der Primaten haben die Frage nach dem Grundmusterzustand des Taxons und nach den darin enthaltenen ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen bislang nicht beantwortet. Im Zentrum der Aufmerksamkeit steht bis heute vielmehr die Suche nach typischen Unterschieden zwischen Primaten und anderen

Säugetieren ohne Berücksichtigung ihrer Verwandtschaftsverhältnisse. Das Ergebnis dieses Ansatzes ist folglich ein Typus, der die Querschnittssumme der Merkmalsausprägungen diesbezüglich untersuchter Arten darstellt und überwiegend aus dem Vergleich vermeintlich typischer Primaten mit vermeintlich typischen Vertretern anderer Säugetiergruppen hervorgegangen ist. Die Gruppe der Merkmale kontrastiert die Unterschiede zwischen Primaten und den zu einem artifiziellen Taxon zusammengefassten „Nicht-Primaten“.

Obwohl daraus die Transformationsrichtung von Merkmalsveränderungen nicht rekonstruierbar ist, werden diese Unterschiede als Anpassung der Primaten an die arboreale Fortbewegung interpretiert: So sollen Primaten längere und beweglichere Gliedmaßen haben, aufgrund derer ihre Schrittlängen größer und ihre Schrittfrequenzen kleiner seien als diejenigen anderer Säugetiere (ALEXANDER & MALOY 1984, REYNOLDS 1987). Die größere Schrittlänge werde auch durch ausgreifendere Bewegungen nach anterior und posterior erreicht (REYNOLDS 1987, LARSON 1998, LARSON ET AL. 2000, 2001).

Der adaptive Vorteil dieser Merkmale ist in den Anpassungsnotwendigkeiten der arborealen Fortbewegung begründbar. Die niedrige Schrittfrequenz und die längeren Kontaktzeiten reduzieren die maximalen Vertikalkräfte, die von den Extremitäten auf das Substrat übertragen werden und beugen dadurch Substratschwingungen und einer Überlastung der Tragfähigkeit vor (SCHMITT 1999, SCHMITT 2006). Dafür nutzen Primaten bevorzugt Gangarten mit langen Kontaktzeiten und ohne Flugphasen (CARTMILL ET AL. 2002, SCHMITT 2006, YOUNG 2009). Schließlich übertragen Primaten einen größeren Anteil ihrer Gewichtskraft über die Hinterextremitäten auf das Substrat und entlasten dadurch die mobilen Vordergliedmaßen (KIMURA ET AL. 1979, REYNOLDS 1985a, b, DEMES ET AL. 1994, CARTMILL ET AL. 2002).

Aus biomechanischer Perspektive ergibt die Zusammenschau all dieser Einzelmerkmale ein kohärentes Bild über die Angepasstheit der Bewegungsprinzipien der Primaten an die spezifischen Anforderungen der arborealen Fortbewegung. Dieses Bild hat sich heute in der einschlägigen Literatur weitgehend durchgesetzt (STRASSER ET AL. 1998, RAVOSA & DAGOSTO 2007). Die Kohärenz ist jedoch die Folge des typologischen Ansatzes und nicht das Ergebnis des Evolutionsprozesses. Solange die Frage nach ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalszuständen in diesen Bewegungsprinzipien nicht beantwortet ist, fehlt die Grundlage für die Suche nach adaptiven Erklärungen ebenso wie für die Rekonstruktion und Erklärung nachfolgender Evolutionsschritte innerhalb der Primaten.

Fragen und Ziele der Arbeit

Auch eine evolutionäre Morphologie, die sich in der Auswahl der zum Vergleich verwendeten Taxa auf die Phylogenie als natürliches Ordnungssystem stützt, kann Typologie nicht vermeiden. Eine Auswahl von Taxa ist stets mit der Prämisse verbunden, dass das gewählte Taxon bestimmte Gemeinsamkeiten mit einer Gruppe von Taxa hat, die es erlauben Erkenntnis von dem untersuchten Taxon auf die Gruppe zu übertragen. Je wahrscheinlicher diese gemeinsamen Merkmale aus der gemeinsamen Abstammung resultieren, also Synapomorphien darstellen, umso geringer ist die Gefahr, dass das „Typische“ nur ein erdachtes, nicht-natürliches Ähnlichkeitsfeld umschreibt. Die evolutionäre Morphologie ersetzt also die Suche nach dem Typischen durch die Suche nach dem Grundmuster als der Gesamtheit aller ursprünglichen und abgeleiteten Merkmale einer Gruppe verwandter Taxa. Die Rekonstruktion eines bestimmten Evolutionsprozesses erfolgt somit durch die Aufklärung der historischen Reihenfolge in der Abänderung von Grundmusterzuständen. MARTIN (1972) hat dies, bezogen auf die Primaten, wie folgt formuliert: „The main aim of any essentially evolutionary study is to distinguish [such] specialisations from ancestral retentions and to attempt to trace the evolution of the various living Primates from the ancestral pattern which emerges“ (MARTIN 1972, S.43).

Damit ist das zentrale Anliegen meiner Arbeit umrissen: der Ersatz des Typus durch die Rekonstruktion eines Grundmuster der Primaten für die Merkmale der Fortbewegung. Auf dieser Grundlage diskutiere ich schließlich die in diesem Grundmuster gegebenen Möglichkeiten der Anpassung und die Limitierungen der Anpassbarkeit für nachfolgende Evolutionsschritte.

Ein solches Anliegen bedarf zunächst einer Auseinandersetzung mit der Frage, wo in den Interaktionen zwischen Bewegungssystem und Bewegung Anpassung tatsächlich stattfindet. Das erste Kapitel der Arbeit widmet sich dieser Frage unter Bezugnahme auf ein zentrales Konzept der funktionellen Morphologie. BOCK & VON WAHLERT (1965) haben den Ort evolutiver Anpassung in der Interaktion eines Form-Funktionskomplexes mit seiner biologischen Rolle gesehen. Die Anwendbarkeit dieses Konzeptes auf das Bewegungssystem diskutiere ich, um daraus abzuleiten, welche Integrationsebenen in den Beziehungen zwischen Bewegungssystem und Bewegung berücksichtigt werden

müssen, um Anpassungsereignisse aufzufinden und erklären zu können.

Ebenso wichtig für die Entwicklung von Paradigmen der Anpassung ist die Kenntnis der Anpassungsnotwendigkeiten. Im zweiten Kapitel gehe ich deshalb auf diese Frage näher ein. Die Diversität der Bewegungsweisen von Primaten wird hier in Kürze umrissen und die Körpergröße eines Tieres in ihrem Verhältnis zu den Objekten der Interaktion wird hier als wichtigste Determinante der Anpassungsnotwendigkeiten heraus gestellt. Darüber hinaus erörtert dieses Kapitel auch die unterschiedliche Strenge der Anpassungsnotwendigkeiten für bestimmte Bewegungsweisen und die daraus ableitbaren unterschiedlichen Selektionskräfte in ihrem Einfluss auf die Evolution des Bewegungssystems der Primaten.

Im darauf folgenden Kapitel stelle ich die Phylogenie der Primaten vor und gehe auf diejenigen Kontroversen näher ein, die sich auf die Rekonstruktion des Grundmusters der Primaten besonders auswirken. Für eine umfängliche Zahl von Strukturmerkmalen ist der Grundmusterzustand aufgeklärt und von diesen spielen insbesondere der stereoskopische Gesichtssinn und die Greifextremitäten der Primaten eine zentrale Rolle bei der Rekonstruktion der Lebensweise des letzten gemeinsamen Vorfahren. Kontroversen in diesen Hypothesen gründen auf verschiedenen Interpretationen des adaptiven Wertes der abgeleiteten Merkmale. Die Hypothesen zu Lebensraum, Habitat und Körpergröße des letzten gemeinsamen Vorfahren beinhalten Annahmen über ursprüngliche Anpassungsnotwendigkeiten und unterstützen dadurch die Rekonstruktion der ursprünglichen Bewegungsweisen. Die Phylogenie allein kann diese Frage nicht lösen, weil schon auf der Ebene der Art die Diversität der Bewegungsweisen groß ist. Der Einfluss der Körpergröße darauf muss berücksichtigt werden und deshalb entscheidet erst eine Zusatzhypothese über die ursprüngliche Körpergröße darüber, welche Bewegungsweisen zum Grundmuster der Primaten gehören könnten.

Das fünfte Kapitel widmet sich dem Grundmuster und der Größenbedingtheit von Körperproportionen der Primaten. Sie gelten als morphologische Korrelate der Bewegungsweisen und sind ein Element der strukturellen Anpassung des Bewegungssystems. Woran genau diese Anpassung erfolgt, wird aber erst in der Analyse der Bewegungsprinzipien deutlich werden. Die Ausführungen im ersten Kapitel der Arbeit werden die Begründung hierfür darlegen.

Der umfänglichste Teil der Arbeit behandelt schließlich die Bewegungsprinzipien als die vermittelnde Ebene zwischen struktureller und funktioneller Anpassung des Bewegungssystems an Bewegun-

gen. Nach einer Erörterung der für das Grundmuster der Primaten anzunehmenden Bewegungsweisen und der Anpassungsnotwendigkeiten, denen diese unterliegen, begründe ich zunächst die Auswahl der zum Vergleich herangezogenen Taxa. Beschreibung und Vergleich der Bewegungsprinzipien konzentrieren sich schließlich nicht nur auf die Darstellung der funktionellen Merkmale als Entitäten. Vielmehr ist es die Einsicht in die Wechselbeziehungen zwischen den Merkmalen, in ihre gegenseitigen oder einseitigen Bedingtheiten und auch der Rückbezug auf die strukturellen Anpassungen, aus der schließlich ein differenziertes Bild der Anpassbarkeit und der Limitierungen der Anpassbarkeit entwickelt werden kann.

Der abschließende Teil der Arbeit diskutiert die Bedingungen, die sich als richtungweisend für den weiteren Evolutionsprozess aus dem rekonstruierten Grundmuster ergeben. Die Unterschiede innerhalb der ausgewählten Primaten bestimmen diese Überlegungen, denn sie weisen schon auf nachfolgende Evolutionsschritte innerhalb der Primaten hin. Aus deren Vergleich zum hypothetischen Grundmuster sind die Lizenzen ableitbar, welche die initialen Anpassungen der Fortbewegung für den weiteren Verlauf des Evolutionsprozesses zur Verfügung stellen. Aus den vergleichenden Betrachtungen der Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen Strepsirhini und Haplorhini lassen sich Anpassungen erkennen, die erst mit zunehmender Körpergröße notwendig werden. Ähnlichkeiten können nun als Homologien oder Homoplasien in den jeweiligen Großgruppen identifiziert werden. Parallelentwicklungen sind dabei nicht nur Ausdruck des adaptiven Wertes einer bestimmten Veränderung sondern auch eine Folge der Limitierung von Möglichkeiten, die schon im Grundmuster der Primaten ihre Ursache haben kann. Unterschiede zwischen den Strepsirhini und den Anthropeida deuten auf verschiedene Anpassungen und auch auf verschiedene Lösungen im Umgang mit Limitierungen hin, die Konsequenzen für die weitere Entwicklung des Bewegungssystems haben.

Bewegungssystem und Bewegung

Zentrale Begriffe ihrer Interaktion

Eine Studie zur Evolution eines biologischen Systems bedarf zunächst der Setzung eines definitorischen Rahmens um die zentralen Begriffe der Argumentation. Die folgenden Ausführungen erklären den Inhalt der Begriffe „Bewegungssystem“ und „Bewegung“ und setzen sich mit der Frage nach der Interaktion zwischen beiden und den Orten evolutiver Anpassung auseinander. Ein diesbezüglich zentrales Konzept der Morphologie, dass nämlich evolutive Anpassung in der Wechselwirkung eines Form-Funktionskomplexes und seiner biologischen Rolle stattfindet (BOCK & VON WAHLERT 1965), wird in seiner Anwendbarkeit auf die Beziehungen zwischen Bewegungssystem und Bewegung diskutiert. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit der Unterscheidung von Verhaltensweisen und Bewegungsweisen anhand der unterschiedlichen Qualität ihrer biologischen Rollen. Das Bewegungssystem selbst stellt sich als integrierte Einheit dar, dessen Komponenten nur bedingt als unabhängig voneinander evolvierbare Form-Funktionskomplexe betrachtet werden können. Strukturelle Anpassung auf der Ebene der Art gibt deshalb nur den Rahmen der Möglichkeiten für die Funktionen des Bewegungssystems vor, aber erst funktionelle Anpassung und Anpassbarkeit bestimmen über die Diversität der Bewegungsweisen und Verhaltensweisen im Repertoire einer Art. Die Elemente dieser funktionellen Anpassung sind die Bewegungsprinzipien. Ihnen kommt eine zentrale Rolle für das Verständnis der Evolution des Bewegungssystems zu, vermitteln sie doch zwischen dem Bewegungssystem als Form-Funktionskomplex und der Vielzahl seiner biologischen Rollen.

Bewegungssystem und Bewegung

Definiert man das Bewegungssystem als die Summe aller Strukturen und Funktionen des Körpers, die für die Ausführung von Bewegung notwendig sind, kann das Bewegungssystem nichts anderes als das Individuum selbst sein. Ein solch holistischer Ansatz ist aber für die Rekonstruktion evolutiver Veränderungen in diesem System nicht förderlich, weshalb ich hier unter Bewegungssystem die skeletalen und muskulären Elemente des postcranialen Apparates zusammenfasse, wohl wissend, dass Bewegung nicht ohne neuronale Steuerung und Kontrolle und nicht ohne eine entsprechende Versorgung der Aktoren durch das Herz-Kreislauf-System möglich ist.

Für die Wahl der zu betrachtenden Merkmale stellt sich die Frage, ob das Bewegungssystem nur als Ganzes einen Form-Funktionskomplex darstellt oder ob in ihm integrierte, unabhängig anpassbare Komplexe voneinander abgrenzbar sind. Die definitorischen Kriterien des Form-Funktionskomplexes sind ja, dass er eine biologische Rolle habe und unabhängig von anderen Form-Funktionskomplexen an diese Rolle anpassbar sei (BOCK & VON WAHLERT 1965). Die Interaktion zwischen Form-Funktionskomplex und biologischer Rolle ist also ein Zwei-Komponenten-System und zwischen den Komponenten wird das Bestehen einer linearen Beziehung gegenseitiger Bestimmtheit angenommen.

Nun ist der Bewegungsapparat in der Gesamtheit seiner Stütz-, Antriebs- und Kontrollelemente ein integriertes System und agiert ganzheitlich. Das System zeichnet sich durch eine Fülle von Rückkopplungsmechanismen zwischen den verschiedenen Integrationsstufen aus. Eine mögliche Abgrenzung von Form-Funktionskomplexen bedarf also zunächst der Klärung, was der tatsächliche Gegenstand der Anpassung ist.

Das Bewegungssystem jedes Individuums hat das Potential, eine Vielzahl von Bewegungen durchführen zu können. Bewegung ist aus physikalischer Sicht zunächst nichts anderes als die Ortsveränderung eines Körpers. Erst der Kontext, in welchem Bewegung stattfindet, verleiht Bewegung eine biologische Rolle und folglich bestimmt auch die Vielfalt der Kontexte über die Vielfalt der biologischen Rollen. Erst eine Differenzierung der biologischen Rollen erlaubt es, die Ebenen der Anpassung exakter zu fassen. Die Unterscheidung von Verhaltensweisen und Bewegungsweisen ist ein erster Schritt auf diesem Weg.

Verhaltensweisen und Bewegungsweisen

Verhaltensweisen haben immer einen ethologischen Kontext. Sie beinhalten Bewegungen zum Zwecke des Nahrungserwerbs, des Revierverhaltens, der sozialen Interaktionen, der Erzeugung und Versorgung von Nachkommen und schließlich des unmittelbaren Erhalts des inneren physiologischen Gleichgewichts (Abb. 1.1). Verhaltensweisen sind stets Aktivitäten des Individuums, nicht aber seiner Baueinheiten auch wenn der allgemeine Sprachgebrauch hier häufig keine klare Grenze zieht.

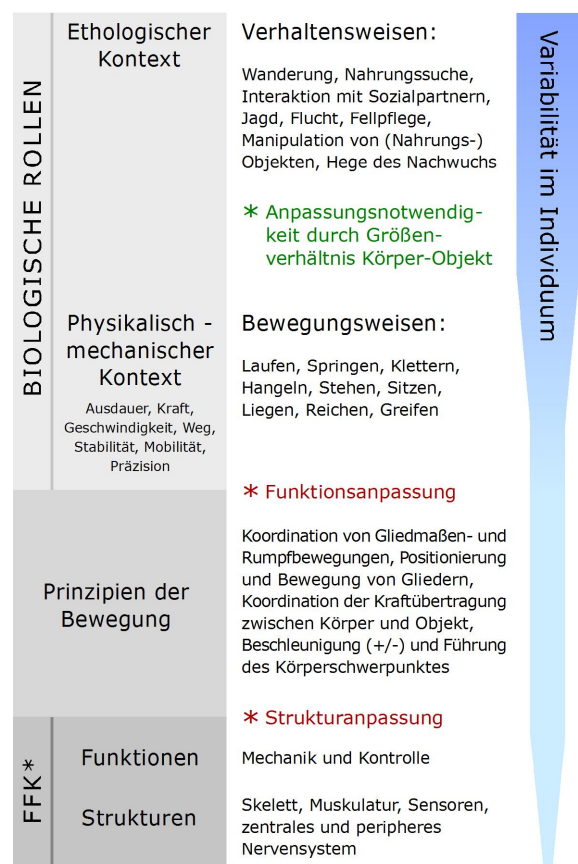


Abb. 1.1 Ebenen der Interaktion zwischen dem Bewegungssystem (= *Form-Funktionskomplex) und den Bewegungs- und Verhaltensweisen (= Biologische Rollen). Zentrale Rolle der Bewegungsprinzipien als Gegenstand struktureller Anpassung und Element funktioneller Anpassung.

Auf der Ebene der Verhaltensweisen ist die Variabilität der Bewegungen schon im Individuum am größten. Dass ein und dasselbe Bewegungssystem eine Fülle von Verhaltensweisen ausführen kann, belegt die Nicht-Linearität der Beziehung zwischen dem Bewegungssystem und den Verhaltensweisen. Kein

Element des Bewegungsapparates ist un-mittelbar an eine Verhaltensweise angepasst. Die Angepasstheit wird stattdessen über Integrationsebenen vermittelt und die Einführung dieser Ebenen gelingt mit der Unterscheidung von Verhaltensweisen, Bewegungsweisen und Bewegungsprinzipien.

Jede ethologisch motivierte Verhaltensweise hat auch eine physikalisch-mechanischen Intention. Diese Intentionen sind Ausdauer, Kraft, Geschwindigkeit und Weg bis hin zu Stabilität, Mobilität und Präzision. Diese oder eine Teilmenge dieser Qualitäten soll entweder in der Bewegung des ganzen Körpers oder in der Bewegung seiner Glieder erzielt werden. Für Revierwanderungen oder die Suche nach Sozialpartnern ist Ausdauer und effektiver Streckengewinn wichtig, für Fluch oder Jagd zählen maximale Geschwindigkeit und Kraft. Nahrungssuche ist oft mit langsamer, unregelmäßiger Fortbewegung verbunden und bedarf vor allem der Stabilität der Körperhaltung und präziser Reich- und Greifbewegungen.

Je nach Art dieser Intentionen steht dem Individuum nun ein Repertoire an Bewegungsweisen zur Verfügung. Bewegungsweisen sind eine den Verhaltensweisen untergeordnete Integrationsebene. Sie haben primär einen physikalisch-mechanischen Kontext (Geschwindigkeit, Kraft, Ausdauer, Präzision) und werden dadurch zu den ausführenden Elementen der Verhaltensweisen. Das Aufsuchen von Nahrungsquellen kann beispielsweise die Bewegungsweisen Laufen, Klettern oder Hangeln umfassen. Schlafen kann im Sitzen und Liegen erfolgen. Manipulation von Nahrungsobjekten beinhaltet eine bestimmte Körperhaltung und die Bewegung der Glieder, z.B. Reichen und Greifen.

Bewegungsweisen sind definiert und gegeneinander abgrenzbar durch eine spezifische Positionierung und Bewegung des Rumpfes gegenüber dem Substrat, durch die jeweilige Beteiligung der einzelnen Gliedmaßen und durch die Interaktion zwischen Rumpf und Extremitäten (BELL PETTIGREW 1874, MUYBRIDGE 1887, GRAY 1968, HILDEBRAND ET AL. 1985, HUNT ET AL. 1996, ALEXANDER 2002, BIEWENER 2003). Gegenüber den Verhaltensweisen ist die Variabilität der Bewegungsweisen auf der Ebene des Individuums geringer, und es bestehen Korrelationen zwischen bestimmten Bewegungsweisen und bestimmten Merkmalen der Bewegungssysteme (z.B. Körperproportionen), die auf einen gewissen Grad der Angepasstheit hindeuten.

Bewegungsprinzipien

Die Ursache für diese Korrelationen wird aber erst erklärbar, wenn noch eine weitere Ebene der Interaktion zwischen Bewegung und Bewegungssystem berücksichtigt wird. So, wie die Bewegungsweisen die ausführenden Elemente der Verhaltensweisen sind, sind die ausführenden Elemente der Bewegungsweisen die Bewegungsprinzipien. Der Begriff „principles“ im Zusammenhang mit Funktionselementen der Bewegung wird in der englischsprachigen Literatur benutzt (z.B. GREGORY 1912, DICKINSON ET AL. 2000, ALEXANDER 2002, BIEWENER 2003), aber dort nicht in einem streng definierten Sinne gebraucht. Ich verstehe unter Bewegungsprinzipien, die Art und Weise, wie das Bewegungssystem eine bestimmte Bewegungsweise ausführt. Bewegungsprinzipien der Fortbewegung sind beispielsweise Gangarten und die Kinematik und Kraftwirkung der Extremitäten auf das Substrat sowie deren Veränderungen zur Regulierung der Geschwindigkeit.

Funktionelle und strukturelle Anpassung

Mit der Unterscheidung von Bewegungsweisen und Bewegungsprinzipien gelingt es die Ebenen der Anpassung zu verorten. Bewegungsprinzipien werden an den physikalisch-mechanischen Kontext der jeweiligen Bewegungsweise angepasst und diese funktionelle Anpassung geschieht unter Berücksichtigung biomechanischer Anforderungen, die aus der Körpergröße und ihrem Verhältnis zum Substrat oder zum Objekt der Interaktion resultieren. Das Potential funktioneller Anpassung ist ihre Plastizität schon auf der Ebene des Individuums, wo strukturelle Anpassungen kaum mehr möglich sind (bei der Behandlung des Individuums als Merkmalsträger in einem begrenzten Zeithorizont, HENNIG 1950).

An der Schnittstelle zwischen den Bewegungsprinzipien und dem Bewegungssystem liegt die Ebene der strukturellen Anpassung. Deren Gegenstand sind die Bewegungsprinzipien. Der Prozess dieser Anpassung ist häufig eine Änderung von Proportionen, die sich auf das Funktionieren des Bewegungssystems auswirken. BOCK & VON WAHLERT (1965) haben das Funktionieren einer bestimmten Form vom Fungieren eines Form-Funktionskomplexes unterschieden und so ist der Begriff des Funktionierens auch hier gebraucht.

Strukturelle Anpassung ist oft nichts anderes als die meist nur subtile Verschiedenheit von Größen-

und Mengenverhältnissen im Vergleich zwischen Arten. Diese betreffen nicht nur die Dimensionen von Gliedern zueinander, sondern auch Größenverhältnisse zwischen Gelenkflächen und zwischen Muskelansatzstellen. Unterschiede im Knochenbau gehen auf die unterschiedliche Beteiligung der einzelnen Bauelemente zurück. Auch strukturelle Unterschiede in der Muskulatur und ihren Kontraktionseigenschaften sind häufig auf Änderungen der Mengenverhältnisse (Faserzahl, Fasertypen) zurückzuführen.

Fazit

Die Interaktionen zwischen Bewegungssystem und Bewegung sind nicht als Zwei-Komponenten-Systeme aus jeweils einem Form-Funktionskomplex und einer biologischen Rolle verstehbar, in welchen es jeweils nur eine zu entschlüsselnde Ebene der evolutiven Anpassung gibt. Das Bewegungssystem erfährt eine strukturelle Anpassung an die Bewegungsprinzipien und diese wiederum sind funktionell an die Bewegungsweisen anpassbar. Erst diese haben eine eigentliche biologische Rolle in der Interaktion mit physikalisch-mechanischen Faktoren der Umwelt. Die Verhaltensweisen und ihr ethologischer Kontext bilden eine den Bewegungsweisen übergeordnete Ebene biologischer Rollen. Strukturelle und funktionelle Anpassungen des Bewegungssystems daran sind nicht aus Korrelationen zu entschlüsseln, sondern nur über eine detaillierte Analyse von Form-Funktionsbeziehungen auf der Ebene der Bewegungsprinzipien und Bewegungsweisen.

Gerade die Subtilität struktureller Anpassung ist im Falle der Primaten ein wichtiger Grund für die zu beobachtende Diversität der Bewegungsweisen. Sie bildet nämlich die Basis für ein hohes Maß an funktioneller Anpassung, die in der Wechselbeziehung von Bewegungsprinzipien und Bewegungsweisen stattfindet. Ich möchte deshalb im nächsten Kapitel eine Übersicht über die Diversität der Bewegungsweisen der Primaten geben. Neben der begrifflichen Schärfung widmet sich diese Übersicht vor allem der Klärung der Anpassungsnotwendigkeiten, denen Bewegungsweisen unterliegen. Wie ich eingangs erläuterte, sucht die evolutionäre Morphologie in der Rekonstruktion evolutiver Transformationsereignisse immer auch eine Erklärung für diese Transformationen. Die Entwicklung plausibler Paradigmen der Anpassung setzt aber die Kenntnis des physikalisch-mechanischen Kontextes einer Bewegungsweise und der sich daraus ergebenden Anpassungsnotwendigkeiten für das Bewegungssystem und für die Bewegungsprinzipien voraus.

Bewegungsweisen und ihre Diversität

Nachdem ich zuvor die Bewegungsweisen als Gegenstand der funktionellen Anpassung und die Bewegungsprinzipien als Gegenstand der strukturellen Anpassung des Bewegungssystems charakterisiert habe, werde ich nun eine Übersicht über die Bewegungsweisen der Primaten geben, welche die Anpassungsnotwendigkeiten aus dem jeweiligen physikalisch-mechanischen Kontext ableitet. Das Ordnen der Diversität zum Zwecke ihrer Beschreibung erfordert auch hier zunächst wieder begriffliche Klarheit. Die Unterscheidung der Bewegungsweisen kann unter Bezugnahme auf die Verhaltensweisen erfolgen. Eine Schärfung der Begriffe und eine Eindeutigkeit der Definitionen gelingen jedoch besser unter Bezugnahme auf die Bewegungsprinzipien.

Bestimmten Bewegungsweisen kann aufgrund strengerer Anpassungsnotwendigkeiten eine größere selektive Kraft gegenüber anderen Bewegungsweisen zugesprochen werden. Gleichzeitig darf aber eine *a priori* Annahme hinsichtlich dieser selektiven Kraft nicht dazu verleiten, Bewegungsweisen mit schwächer erscheinenden Anpassungsnotwendigkeiten in ihrem möglichen Einfluss auf die Evolution des Bewegungssystems zu vernachlässigen. Deshalb ist es notwendig, sich das Repertoire der Bewegungsweisen zu vergegenwärtigen, bevor Paradigmen der Anpassung aus dem Verteilungsmuster der Variation von Merkmalen abgeleitet werden.

Diversität der Bewegungsweisen

In der Stammesgeschichte der Primaten hat sich eine Vielfalt von Bewegungsweisen entwickelt, welche diejenige vieler anderer Säugetiergruppen bei weitem übertrifft. STERN & OXNARD (1973) haben diese Vielfalt sehr treffend formuliert: „Primates stand, sit, lie, walk, run, hop, leap, climb, hang, swing, swim, and engage in other activities too numerous to mention. They may do these things often or rarely, quickly or slowly, with agility or clumsiness, on the ground or in the trees (or, with swimming, in the water), on thick branches or thin ones, on vertical, oblique or horizontal supports, with all appendages or only some.“ (STERN & OXNARD 1973, S.1). Entscheidend für die Evolution dieser Vielfalt innerhalb der Primaten waren vor allem zwei Faktoren:

- Verglichen mit anderen Säugetiergruppen zeichnen sich viele Primaten durch eine geringgradige strukturelle Anpassung des Bewegungssystems an nur eine oder wenige spezifische Funktionen aus (MARTIN 1990, FLEAGLE 1999). Somit bleibt der Rahmen der Möglichkeiten funktioneller Anpassung auf der Ebene der Art und des Individuums groß. Nur wenige Arten sind in ihrem Bewegungsrepertoire aufgrund spezifischer struktureller Anpassung limitiert.
- Primaten haben im Laufe ihrer Phylogenese stets eine enge Bindung an den arborikolen Lebensraum beibehalten. Dieser Lebensraum mit seiner hohen räumlichen Strukturierung ist eine Herausforderung für die Lokomotion, die Orientierung und die Nahrungssuche und bestimmt maßgeblich die Anpassungsnotwendigkeiten an die Bewegungsweisen.

Generelle Anpassungsnotwendigkeit

- Körpergröße

Nicht nur in einem arborikolen Lebensraum sondern generell bestimmt die Körpergröße entscheidend über die biomechanischen Anforderungen, die eine Bewegungsweise an die Bewegungsprinzipien und an das Bewegungssystem stellt. Anpassungen an sich verändernde Körpergröße im Laufe der Evolution erfolgen sowohl auf der Strukturebene als auch auf der Funktionsebene (GALILEI 1638, D'ARCY THOMPSON

1942, GOULD 1966, SCHMIDT-NIELSEN 1975, ALEXANDER 1985, BIEWENER 1983a, 1990, 2005).

Körpergröße beeinflusst als Gewichtskraft die Mechanik der Bewegung eines Tieres grundlegend. Mit zunehmender Körpergröße verändern sich die Relationen zwischen Strecken, Flächen und Volumina innerhalb des Körpers. Würden sich alle Körperproportionen isometrisch zur Größe verändern, wären große und kleine Tiere geometrisch ähnlich. Da das Volumen mit zunehmender Größe aber um die dritte Potenz steigt, Flächen nur um die zweite Potenz, würden sich bei einer Beibehaltung geometrischer Ähnlichkeit flächenbasierte Funktionen des Körpers (Gasaustausch, Nährstoffaufnahme, Muskelkraft, Traglast der Knochen) nachteilig gegenüber volumenbasierten Funktionen (Gewicht) verändern (GALILEI 1638, D'ARCY THOMPSON 1942). Torsionsmomente erhöhen sich sogar um die vierte Potenz gegenüber einem linearen Parameter (PREUSCHOFT ET AL. 1998). Größenzunahme des Körpers ist daher stets mit Veränderungen der Körperproportionen (Allometrie) verbunden, um das nachteilige Verhältnis der Oberfläche zum Volumen bei großen Tieren zu kompensieren (HUXLEY 1932, GOULD 1966, SCHMIDT-NIELSEN 1975, ALEXANDER 1985). Diese größenbedingte Veränderung wird Allometrie genannt und der Isometrie gegenübergestellt. Isometrie ist die geometrische Ähnlichkeit zwischen verschiedenen großen Tieren. Sie findet man bei Säugetieren seltener und dann nur in einem begrenzten Größenspektrum (z.B. Equidae: GRIFFIN ET AL. 2004, Felidae: DAY & JAYNE 2007). Ihre Beibehaltung kann ein Indiz für Limitierung der Anpassbarkeit sein (GOULD 1966).

Spezifische Anpassungsnotwendigkeit

- Körpergröße vs Substrat

Unter terrestrischen Bedingungen sind die Größe des Substrates wie auch die Richtung der Gravitation konstante Faktoren. Bewegungsweisen sind hier meist Ausdruck der unmittelbaren Anpassungen an die jeweilige Körpergröße.

Die Diversität der Bewegungsweisen innerhalb der Primaten resultiert zwar auch aus evolutiven Veränderungen der Körpergröße und entsprechenden allometrischen Veränderungen im Körper. Hinzu kommt aber, dass Größe und Richtung der Substrate im arborikolen Lebensraum variabel sind. Deshalb bestimmt das Substrat im Verhältnis zur Körpergröße die Anpassungsnotwendigkeiten der Bewegungsweisen. Eine relevante Substrateigenschaft ist sein

Durchmesser, der in Relation zum Gewicht des Tieres über die Nachgiebigkeit und Tragfähigkeit entscheidet. Sein Verhältnis zum Rumpfdurchmesser hat Einfluss auf die Torsionsmomente um die Längsachse des Substrates, die auf den Körper rückwirken. Die Neigung des Substrates ist schließlich ein weiterer Faktor, beeinflusst er doch das Verhältnis zwischen Bewegungsrichtung und dem Vektor der Gravitation. Bewegungsweisen der Primaten sind deshalb Ausdruck der Anpassung an das Größenverhältnis zwischen Substrat und Körper und an die sich stetig ändernde Richtung der Schwerkraft gegenüber den Achsen des Rumpfes, auf welche die Gravitation Torsionsmomente ausübt.

Während in anderen Säugetiergruppen ein genereller Trend besteht, dass mit zunehmender Körpergröße ein Übergang zur terrestrischen Lebensweise stattfindet, ist dies innerhalb der Primaten allenfalls für die größten Formen zutreffend. Doch selbst männliche Gorillas mit einer Körpermasse von 200 kg erklettern Bäume, um dort ihre Nester zu bauen und zu schlafen. Ein subfossiler Vertreter der madagassischen Indridae, †*Archaeoindris fontoy-nonti*, aus dem späten Quartär, war etwa ebenso groß wie rezente Gorillas und lebte wohl bevorzugt am Boden. Die Gliedmaßenproportionen dieses Tieres ähneln denen von Riesenfaultieren, die Arme waren deutlich länger als die Beine (CARLTON 1936, GODFREY ET AL. 1997). Der größte Primat, der jemals lebte, hatte schätzungsweise ein Gewicht von 300 kg. †*Gigantopithecus blacki* ist allerdings nur durch Fragmente des Unterkiefers bekannt, gefunden in pleistozänen Ablagerungen Chinas (VON KÖNIGSWALD 1952). Er gehört zur Familie der Hominidae und ist wahrscheinlich ein Vertreter der Stammgruppe der Orang Utans. Aufgrund der Körpermasse ist es aber recht unwahrscheinlich, dass sich diese Form noch auf Bäumen aufhalten konnte. Eine ausgesprochen terrestrische Lebensweise ist innerhalb der rezenten Primaten nur bei Vertretern der Cercopithecinae zu finden, die sich dadurch den Zugang zu neuen Habitaten und Nahrungsquellen erschlossen haben. Die Radiation dieser Gruppe im späten Miozän und Pliozän war mit der Ausdehnung arider Savannengebiete in Afrika verbunden (PICKFORD & SENUT 1988, EATON 2007).

Die Begriffe Lokomotion und Idiotion

Je nachdem, ob eine signifikante Ortsbewegung des Körpers erfolgt oder nicht, können Bewegungsweisen zwei Kategorien zugeordnet werden. Die Kategorie

der Ortsbewegung ist die Lokomotion (HOWELL 1944, PROST 1965), aber für die andere Kategorie gibt es bislang noch keinen eigenen, positiven Terminus. Grund dafür ist, wie so oft, dass nur der Ausschluss eines Kriteriums, nämlich das der Ortsbewegung, einer Bewegungsweise die Zugehörigkeit zur zweiten Kategorie zuweist.

Im Hinblick auf die Bewegungsweisen der Primaten, war es PROST (1965), der als Erster das Vorhandensein einer zweiten Kategorie neben der Lokomotion überhaupt in Erwägung zog. Er hat die verschiedenen Positionierungen des Körpers unter dem Begriff „Positionsverhalten“ zusammengefasst und der Lokomotion gegenüber gestellt. Prost erwähnt zwar das Vorhandensein von Aktivitäten, die weder der Lokomotion noch der Aufrechterhaltung von Körperpositionen dienen, weist diesen jedoch nur eine untergeordnete Rolle für die Evolution des Bewegungssystems zu. Mit dem Begriff „Aktivitäten“ wird in der Definition des Positionsverhaltens der Kontextbezug aber weitgehend außer Acht gelassen und folglich nicht zwischen Verhaltensweisen und Bewegungsweisen unterschieden. Diese Unschärfe schlägt sich seither in der Verwendung des Begriffes nieder. Mit dem Positionsverhalten wird gemeinhin beschrieben, wie und wie häufig ein Individuum sitzt, steht oder liegt (z.B. MORBECK 1977, SCHÖN YBARRA & SCHÖN 1987, FONTAINE 1990, GEBO & CHAPMAN 1995, HUNT ET AL. 1996). Positionierungen des Körpers sind sicher eine wichtige Beschreibungsebene nicht-lokomotorischer Bewegungsweisen, doch geben sie nur einen Teilaspekt dieses umfänglichen Repertoires wider.

FISCHER (1998) hat in seiner Studie zur Lokomotion des Klippschliefer (*Procapra capensis*, Hyracoidea) den Begriff „Idiotion“ eingeführt und darunter „alle nicht-lokomotorischen, auf das Tier selbst oder auf Artgenossen gerichtete Bewegungen“ zusammengefasst (FISCHER 1998, S. 10). In dieser Definition ist der ethologische Kontext enthalten, wodurch der Begriff der Idiotion primär eine Summe von Verhaltensweisen umschreibt. Betrachtet man nicht-lokomotorische Verhaltensweisen bei Primaten oder Säugetieren im Allgemeinen, ist eine Erweiterung des Begriffes Idiotion um die Interaktion mit Individuen anderer Arten sinnvoll. Dies können sympatrische Vertreter nah verwandter Taxa sein ebenso wie Beutegreifer oder Beutetiere. Damit wäre die Idiotion als Kategorie von Verhaltensweisen der Kategorie lokomotorischer Verhaltensweisen gleichrangig und auf dieser Grundlage könnten auch die Bewegungsweisen in lokomotorische und idiomotorische Bewegungen unterschieden werden.

Lokomotorische Verhaltensweisen umfassen Wanderungen, das Durchstreifen des Reviers beim

Aufsuchen von Nahrungsquellen einschließlich der Jagd, die Suche nach Sozialpartnern entweder bei der Partnerfindung oder beim Wechsel zwischen sozialen Gruppen der jeweiligen Population und die Flucht vor Prädatoren. Das idiomotorische Repertoire eines Individuums beinhaltet beispielsweise die individuelle und soziale Fellpflege, die Manipulation von Nahrungsobjekten, das Interagieren mit Jungtieren, die Markierung des Reviers oder von Gruppenmitgliedern mit Duftstoffen. Eine Vielzahl von Verhaltensweisen hat aber sowohl lokomotorische als auch idiomotorische Komponenten, beispielsweise das Sammeln von Nahrung am Ort der Nahrungsquelle, die Hege des Nachwuchses, Spielverhalten, Dominanzpräsentation, Kopulation und Kampf.

Eine Unterscheidung zwischen Lokomotion und Idiomotion bezogen auf den ethologischen Kontext ist deshalb oft ein pragmatisches Mittel der Beschreibung, eine grundsätzliche und allgemein gültige Dichotomie auf der Ebene der Verhaltensweisen besteht allerdings nicht. Auf der Ebene der Bewegungsweisen begründet der physikalisch-mechanische Kontext der signifikanten Ortsbewegung jedoch die Annahme der Dichotomie zwischen Lokomotion und Idiomotion, die sich in den Bewegungsprinzipien widerspiegeln sollte.

Lokomotorische Bewegungsweisen der Primaten

Lokomotorischen Bewegungsweisen wird generell eine größere selektive Kraft zugesprochen, weshalb diese im Hinblick auf ihre Anpassungsnotwendigkeiten am häufigsten untersucht und am besten verstanden sind (GRAY 1944, 1968, HOWELL 1944, WASHBURN 1950, ASHTON & OXNARD 1964, ALEXANDER 1977, 1982, 2002, HILDEBRAND ET AL. 1985, BIEWENER 1990, 2003). Bei der Lokomotion agiert ein Individuum über einen relativ längeren Zeitraum gegen die Wirkung externer und interner Kräfte wie Gravitation, Reibung und Masseträgheit. Lokomotion bedeutet deshalb stets Belastung für das Bewegungssystem sowie ein hoher Kraft- und Energieaufwand.

Die lokomotorischen Bewegungsweisen der Primaten sind die quadrupede Fortbewegung, das Springen, Klettern, Hangeln und die Bipedie (MOLLISON 1911, NAPIER & NAPIER 1967). Je nach Körpergröße, Substrat oder auch taxonomischen Kriterien wurde oftmals eine weitere Gliederung in Subtypen vorgeschlagen (ROSE 1973, ROLLINSON & MARTIN 1981, HUNT ET AL. 1996), die aber eher künstli-

che Segmentierung der natürlichen Variationen darstellt. Die fünf genannten Bewegungsweisen unterscheiden sich grundlegend in ihren Bewegungsprinzipien und sind deshalb durch diese qualitativen Kriterien gegeneinander abgrenzbar.

Quadrupede Fortbewegung

Der quadrupede Gang gehört zum Repertoire beinahe jeder Primatenart. Er dominiert bei allen Verhaltensweisen, in denen größere horizontale Distanzen zu überwinden sind, beispielsweise beim Durchstreifen des Reviers auf der Suche nach Sozialpartnern oder Nahrungsquellen.



Abb. 2.1 Arboreal und terrestrisch quadrupede Fortbewegung, **a**: *Eulemur fulvus*, Lemuridae **b**: *Papio hamadryas*, Cercopithecidae.

Nach dem Größenverhältnis zwischen Körper und Substrat wird zwischen arborealer und terrestrischer Quadrupedie unterschieden (Abb. 2.1). Arboreale Quadrupedie ist die Fortbewegung auf einem Substrat, dessen Durchmesser kleiner ist als der Rumpfdurchmesser (ROSE 1973, JENKINS 1974A, PREUSCHOFT 2002, WITTE ET AL. 2002). Aus diesem Größenverhältnis resultieren spezifische Anforderungen an das Bewegungssystem, nämlich Balancierfähigkeit und Nachgiebigkeit. Balance bedeutet die Stabilisierung des Rumpfes gegenüber seitwärts gerichteten Torsionsmomenten, die durch die Schwerkraft erzeugt werden. Nachgiebigkeit sorgt für eine der Tragfähigkeit des Astes angemessene Verteilung der Gewichtskraft auf dem Substrat und für eine Stabilisierung der Rumpfachsen in dorsoventraler und anteroposteriorer Ausrichtung (SCHMITT 1999).

Das Größenverhältnis zwischen Körper und Substrat bei der terrestrisch quadrupeden Fortbewegung erfordert zwar auch Mechanismen der Achsenstabilisierung. Diese dienen aber eher der Energieeffizienz, da die Torsionsmomente durch eine Anpassung der Spurweite (Abstand der Kontaktpunkte zwischen linken und rechten Extremitäten)

leichter zu beherrschen sind. Torsionsmomente beim Laufen auf einem die Spurweite limitierenden schmalen Substrat werden mit zunehmender Körpergröße problematisch. Sie erhöhen sich um die vierte Potenz gegenüber einem linearen Parameter; die verfügbare Muskelkraft zum Ausgleich der Momente wächst dagegen nur um die zweite Potenz (PREUSCHOFT ET AL. 1998). Große Primaten lösen dieses Problem entweder durch einen Wechsel hin zu einer terrestrischen Lebensweise unter Beibehaltung der Quadrupedie als bevorzugte Bewegungsweise oder durch eine Änderung der bevorzugten Bewegungsweise unter Beibehaltung des arborikolen Lebensraums.

Klettern

Klettern ist ebenso wie der quadrupede Gang ein ubiquitäres Element im Bewegungsrepertoire aller arborikolen Primaten. Es wird vor allem beim Suchen und Sammeln der Nahrung benutzt und um vertikale Distanzen zu überbrücken. Im Allgemeinen wird unter Klettern nur die quadrupede Fortbewegung auf einem stark geneigten Substrat verstanden (HUNT ET AL. 1996, PREUSCHOFT ET AL. 1998). Dabei befindet sich der am Körperschwerpunkt angreifende Gravitationsvektor außerhalb der Unterstützungsfläche der Gliedmaßen und die Extremitäten werden durch Zugkräfte stärker in Anspruch genommen als durch Druckkräfte (CARTMILL 1985, PREUSCHOFT ET AL. 1998). Bei welchem Winkel aber der Übergang vom Laufen zum Klettern stattfindet, ist nach diesem Kriterium nicht nur von Art zu Art verschieden, sondern kann auch vom Individuum durch bestimmte Körper- und Behaltungen beeinflusst werden. Eine Unterscheidung zwischen Laufen und Klettern ist nach diesem Kriterium ohne Messung der entsprechenden Parameter nicht möglich.

Manche Autoren fügen zur Schärfung der Definition deshalb dem Neigungswinkel des Substrates noch die Diskontinuität hinzu und heben dadurch die Irregularität der Bewegungsabläufe beim Klettern als wichtiges Unterscheidungskriterium zum quadrupeden Gang hervor (SCHÖN YBARRA & SCHÖN 1987, GEBO & CHAPMAN 1995). Klettern unter diesem Aspekt erreicht nun eine völlig neue Qualität. Es erfordert ein anderes Maß an Mobilität in den Gelenken und das Bewegungssystem kann sich nicht länger auf einfache neuronale Regelmechanismen verlassen. Klettern bedarf der Assistenz zentraler Sinnesorgane, der Koordination zwischen Hand und Auge sowie der bewussten Einschätzung von Entfernungen und Substrateigenschaften. Somit erfordert Klettern, definiert als unregelmäßige Bewegungsabfolgen auf einem diskontinuierlichen Substrat, ein signifikant

höheres Maß an supraspinaler Kontrolle gegenüber jeder Art zyklischer Laufbewegung auf einem kontinuierlichen Substrat. Mit dieser definitiven Unterscheidung wird die besondere Rolle des Kletterns für die Evolution des Bewegungssystems der Primaten unterstrichen.

Springen

Springen ist die bevorzugte schnelle Fortbewegungsweise kleiner bis mittelgroßer Primaten (NAPIER & NAPIER 1967, FLEAGLE & MITTERMEIER 1980, FLEAGLE ET AL. 1981, CROMPTON 1984, DEMES & GÜNTHER 1989, GÜNTHER ET AL. 1991, PREUSCHOFT ET AL. 1998). Primaten springen, um schnell eine Diskontinuität im Substrat zu überbrücken oder schnell ihre Position zu verändern bei der Flucht vor einem Prädator. Unter allen lokomotorischen Bewegungsweisen zeigt das Springen wohl die größte Abhängigkeit von den Allometriebeziehungen innerhalb des Körpers und deren Veränderungen mit zunehmender Masse.

Die Sprungweite, die ein Tier erreichen kann, ist abhängig von seiner Absprunggeschwindigkeit, dem Absprungwinkel und schließlich der Gravitation, die den Körper wieder zum Substrat zurückbringt. CROMPTON ET AL. (1993) haben nachgewiesen, dass nur die hochgradig spezialisierten Springer (Galagonidae, Tarsiidae) die Energieeffizienz ihrer Sprünge optimieren, indem sie einen Absprungwinkel von 45° nutzen. Mit diesen ballistischen Sprüngen können große Weiten erzielt werden (Abb. 2.2). Manche Koboldmakis (*Tarsius spectrum*, Tarsiidae) erreichen Rekordwerte von bis zu 5 Metern bei einer Kopf-Rumpf-Länge von etwa 12 Zentimeter (NOWAK 1999). Aber auch weniger spezialisierte kleine Primaten können durch Springen viel größere Distanzen relativ zu ihrer eigenen Größe überwinden als größere Arten.

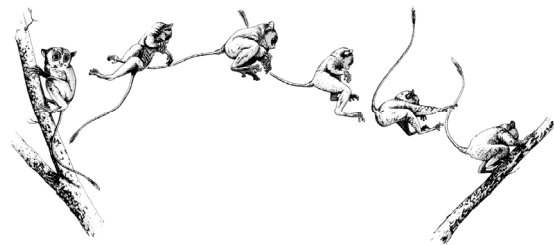


Abb. 2.2 *Tarsius bancanus*, Tarsiidae: Absprung, Flugphase und Landung beim Sprung zwischen vertikalen Substraten („vertical clinging and leaping“). (Aus Geissmann 2003).

Die Größenabhängigkeit im Erreichen von Sprungweiten erklärt sich aus der schon erläuterten nachteiligen Zunahme von Muskelkraft gegenüber dem

Körpergewicht (DEMES & GÜNTHER 1989, PREUSCHOFT ET AL. 1998) und der daraus resultierenden Limitierung für die Beschleunigung ($a = F/m$). DEMES & GÜNTHER (1989) berichten beispielsweise, dass *Galago moholi* (Galagonidae) seine Masse von 280 g mit der 12,5fachen Kraft seines Gewichtes beschleunigen kann. Der größere Katta (*Lemur catta*, Lemuridae) beschleunigt seine Körpermasse von 2,8 kg dagegen nur mit der 4fachen Kraft seines Gewichtes.

Trotz dieser Limitierung der für die Beschleunigung verfügbaren Kraft ist das Springen als Bewegungsweise nicht nur auf kleine Primaten beschränkt. Auch größere Primaten, wie die Indris und Sifakas (Indridae) können noch beachtliche Sprungweiten erzielen, nur haben sie hierfür andere Bewegungsprinzipien entwickelt (DEMES ET AL. 1995). Springen ist sicher die energetisch aufwendigste Bewegungsweise. Schon eine Abweichung um 15° vom ballistisch optimalen Absprungwinkel kostet 1 Joule mehr Absprungenergie, wofür immerhin 20 Joule metabolische Energie bereitgestellt werden müssen (CROMPTON ET AL. 1993). Viele Primaten müssen diesen Energieaufwand leisten, da die Strukturierung ihres Habitates oft nur flache Sprünge statt hoher ballistischer Sprünge erlaubt.

Nur wenige Primaten springen selten oder überhaupt nicht, entweder weil sie zu groß sind, um die bei der Landung auftretenden Belastungen zu kompensieren (z.B. Hominoidea) oder weil ihnen die physiologischen Grundlagen zur Generierung schneller und kraftvoller Muskelkontraktion fehlen (Loridae).

Hangeln (Suspension)

Suspensorische Fortbewegung nutzen vor allem größere Primaten, um sich in Bereichen ihres Habitats zu bewegen, in denen der Durchmesser der Substrate relativ gering ist (NAPIER 1967, FLEAGLE & MITTERMEIER 1980, GRAND 1984, PREUSCHOFT & DEMES 1984, PREUSCHOFT ET AL. 1998). Dies geschieht bei der Nahrungssuche in den terminalen Ästen und Kronenbereichen des Waldes, wo Früchte und Blüten in großer Menge zu finden sind (AVIS 1962, GRAND 1972, ROSE 1974, CARTMILL & MILTON 1977). Durch das Hängen unter dem Substrat vermeiden Primaten nicht nur Torsionsmomente sondern verteilen ihr Gewicht in der Regel auch auf mehrere Substrate (GRAND 1984, PREUSCHOFT & DEMES 1984).

Suspensorische Fortbewegung kann quadruped oder bimanuell sein, mit oder ohne Unterstützung des Schwanzes. Biped Suspension ist dagegen ein häufiges Element idiomotorischer Bewegungsweisen bei der Nahrungssuche. Da die Gliedmaßen beim

Hangeln vor allem durch Zugkräfte belasten werden, sind sie in der Regel gestreckt. Dennoch ist ein hohes Maß an Kraft nötig, um der Zugkraft entgegenzuwirken. Nur die Loridae können genügend Kraft aufbringen, um ihrer Gliedmaßen kontinuierlich gegen die Schwerkraft zu beugen und so mit einer nahezu gleichen Beinbewegung oberhalb und unterhalb des Substrates zu laufen (ISHIDA ET AL. 1990). Die bimanuelle Suspension (= Brachiation, KEITH 1923) erfordert gegenüber dem quadrupeden Hangeln eine grundlegend veränderte Mobilität der Vordergliedmaßen, welche alternierend über dem Kopf bewegt werden müssen während der Rumpf sich darunter um seine Längsachse dreht (JENKINS ET AL. 1978, PREUSCHOFT & DEMES 1984). Primaten, die diese Bewegungsweise über längere Distanzen nutzen, wie beispielsweise Klammeraffen, Wollaffen (Atelidae) und Gibbons (Hylobatidae, Abb. 2.3), haben entsprechende Anpassungen auf struktureller und funktioneller Ebene entwickelt (u.a. KEITH 1923, AVIS 1962, ERIKSON 1963, STERN & OXNARD 1973, JENKINS ET AL. 1978, PREUSCHOFT & DEMES 1984, LARSON 1998). Gibbons können durch die Einschaltung einer Flugphase zwischen zwei Handgriffen sogar enorme Geschwindigkeiten (bis zu 50 km/h) erreichen („ricochetal brachiation“).

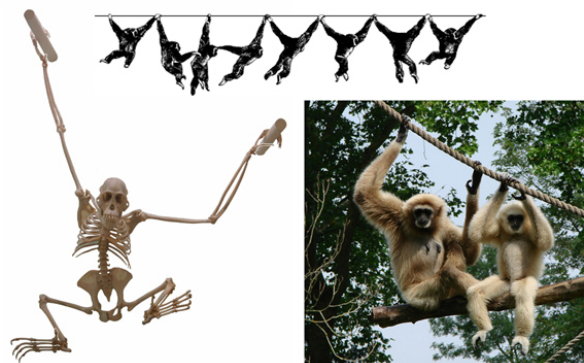


Abb. 2.3 *Hylobates lar*, Hylobatidae: bimanuelle Suspension und strukturelle Anpassungen am Skelett (enorme Verlängerung der Arme, dorsale Schulterblätter, mobiles Schultergelenk, kurzer Rumpf, Reduktion des Schwanzes) sowie an den Händen (kurzer Daumen) und Füßen (breiter Interdigitalspalt zwischen Hallux und den übrigen Zehen). Referenzen im Text.

Bipedie

Nicht wenige Primatenarten bewegen sich über kurze Strecken nur auf den Hinterbeinen fort. Diese fakultative Bipedie wird häufiger am Boden benutzt, um beispielsweise Früchte oder auch ein Jungtier in den Händen zu tragen (NAPIER & NAPIER 1967). Gibbons können auch auf größeren Ästen biped laufen und nutzen dabei ihre langen Arme für zusätzliche

Balance. Die Stabilisierung des Gleichgewichtes über einer sehr kleinen Unterstützungsfläche ist nämlich die größte Herausforderung des bipeden Laufens und wieder von Größenverhältnissen bestimmt. Balance ist um so einfacher, je näher der Körperschwerpunkt dem Untergrund ist, weshalb Primaten außer dem Menschen beim bipeden Laufen ihren Rumpf nach vorn neigen und Hüft- und Kniegelenke beugen (D'AOÛT ET AL. 2004, HIRASAKI ET AL. 2006).

Beim bipeden Hüpfen wird Stabilität dynamisch durch die Geschwindigkeit erreicht. Ein bekanntes Beispiel hierfür sind die Sifakas (*Propithecus verreauxi*, Indridae), die sich mit aufgerichtetem Rumpf am Boden hüpfend fortbewegen.

Das Gehen auf zwei nahezu gestreckten Beinen mit aufgerichtetem Rumpf ist eine Bewegungsweise, die über größere Distanzen nur vom Menschen genutzt wird. Diese obligate Bipedie erfordert bestimmte Bewegungsprinzipien zur Stabilisierung des Gleichgewichts auf der sehr kleinen Unterstützungsfläche, die ohne spezifische Strukturanpassungen nicht erreicht werden können. Zudem haben sich in der weiteren Evolution der menschlichen Bipedie noch zusätzliche Bewegungsprinzipien entwickelt, die Ausdauer und Energieeffizienz begünstigen. Aus der umfangreichen Primär- und Sekundärliteratur zu diesem Forschungsfeld sollen hier nur einige Referenzen beispielhaft genannt werden: KEITH 1923, LE GROS CLARK 1959, MORTON & FULLER 1952, LOVEJOY 1988, JUNGERS 1982, CARRIER 1984, COPPENS & SENUT 1991, BERGE 1994, HUNT 1994, STEUDEL 1996, FLEAGLE 1999, SCHMITT 2003a, WITTE ET AL. 2003, LOVEJOY ET AL. 2009.

Idiomotorische Bewegungsweisen der Primaten

Primaten verbringen, wie viele andere Säugetiere auch, den überwiegenden Anteil ihrer Aktivitätsphasen nicht mit Fortbewegung (ROSE 1974, GARBER 1984). Bei arborikolen Primaten entfallen 75% der Tagesaktivität auf Ruhephasen und aktive idiomotorische Verhaltensweisen, bei terrestrischen Primaten sind dies immer noch 50%. Der Unterschied erklärt sich aus der jeweils unterschiedlichen Verfügbarkeit von Nahrung (ROSE 1974).

Obwohl Idiomotion also die Hauptkomponente im Verhalten von Primaten darstellt, gibt es bislang noch kein umfassendes Ordnungssystem dieser Verhaltensweisen und der sie ausführenden Bewegungsweisen. Lediglich die verschiedenen Varianten

der Körperhaltungen von Primaten sind inzwischen in ein definitives System eingebunden (HUNT ET AL. 1996). Grund für das Fehlen des Ordnungssystems ist, dass nur für wenige Primaten das Gesamtrepertoire lokomotorischer und idiomotorischer Bewegungsweisen dokumentiert wurde (RIPLEY 1967, ROSE 1977).

Ich möchte deshalb im Folgenden am Beispiel ausgewählter Bereiche idiomotorischen Verhaltens die daran beteiligten Bewegungsweisen charakterisieren und auf ihre Bedeutung für die Evolution des Bewegungssystems eingehen. Gemessen am täglichen Zeitaufwand bilden Positionsverhalten, Nahrungserwerb, Manipulation von Nahrungsobjekten sowie das Komfortverhalten die umfanglichsten Komponenten der Idiomotion.

Positionsverhalten

Die Ruhepositionen von Primaten sind wie bei vielen Säugetieren Ausdruck bestimmter Strategien der Thermoregulation. Kleine Primaten haben typische eingerollte Schlafpositionen, um sich vor Wärmeverlust zu schützen. In der Mittagshitze ist dagegen für viele Arten die Abgabe überschüssiger Wärme wichtig. Dann ruhen sie meist lang gestreckt auf einem Ast liegend mit herabhängenden Gliedmaßen (FORD & DAVIS 1992). Liegen ist auch ein häufiges Element des so genannten Wohlfühlverhaltens und kommt im Zusammenhang mit der gegenseitigen Fellpflege bei vielen Arten vor.

Sitzen ist die bei weitem häufigste Körperhaltung von Primaten bei nicht-lokomotorischen Aktivitäten. Der Körper ist dabei aufgerichtet, das Gewicht wird von den Hinterbeinen und dem Ischium getragen. Für JONES (1916) war der Trend zur aufrechten Sitzhaltung eine wichtige Voraussetzung für die Entstehung der bipeden Fortbewegung des Menschen. ROSE (1977) berichtet, dass Paviane (*Papio anubis*) 50% ihrer Tagesaktivität im Sitzen verbringen und dabei ruhen, Nahrung aufnehmen oder sich putzen. Die Ischialkallositäten der Cercopithecoidea sind als strukturelle Anpassungen des Bewegungssystems an diese Körperposition zu verstehen (WASHBURN 1957, ROSE 1974, VILENSKY 1978).

Quadrupedes, tripedes oder bipedes Stehen kommt im Kontext vieler Verhaltensweisen vor, bevorzugt auf Substraten mit breiter Unterstützungsfläche (RIPLEY 1967). Es ist nach dem Sitzen die häufigste Körperhaltung bei idiomotorischen Aktivitäten (ROSE 1977, GARBER 1984). Auf schmalen Substraten im arborikolen Habitat stehen Primaten häufig quer zur Längsachse eines Astes, weil dabei das Gleichgewicht besser ausbalanciert werden kann

(FONTAINE 1990). Beim bipeden Stehen sind Hüft- und Kniegelenken gebeugt und der Körper ist aufgerichtet. Diese Haltung wird bei der Nahrungsaufnahme regelmäßig genutzt und ist eine häufige Position bei der Raumorientierung.

Nahrungserwerb - Sammeln und Jagen

Die überwiegende Mehrzahl der Primaten sucht und sammelt ihre Nahrung in den terminalen Ästen und Zweigen der Kronenbereiche und Strauchschichten des Waldes (AVIS 1962, CARTMILL 1972, 1974, GRAND 1972, 1984, ROSE 1974, VILENSKY 1978, GARBER 1984, MARTIN 1990, SUSSMAN 1991, CROMPTON 1995, DUNBAR & BADAM 2000). Hier sind Früchte, Blüten und Insekten in großer Menge zu finden, aber die Substrate sind dünn, flexibel und bieten selten stabilen Halt.

Die Anforderungen an den Nahrungserwerb liegen deshalb einerseits in einer sicheren Positionierung des Körpers und andererseits in der Geschicklichkeit der Hände beim Ergreifen und Festhalten der Nahrungsobjekte. Für eine stabile Körperposition verteilen Primaten ihr Gewicht oft auf verschiedene Äste und sichern diese Position durch festes Umklammern der Substrate mit den Greiffüßen und oft unter Hinzunahme des Schwanzes (GRAND 1972, 1984, DUNBAR & BADAM 2000). Effektiver sind aber suspensorische Körperhaltungen, bei denen das Tier sich mit den Hinterbeinen an einen Ast hängt und mit den Vorderbeinen einen bestimmten Reichraum abdecken kann (MARTIN 1972, EHRLICH & MUSICANT 1977, GARBER 1984, JANSON & BOINSKI 1992, MELDRUM ET AL. 1997, MELDRUM 1998). Der Umfang des Reichraumes hängt sehr von der Mobilität der Schulter ab, weshalb Primaten mit Anpassungen an suspensorische Fortbewegung hier im Vorteil gegenüber quadrupeden Arten sind (AVIS 1962, GRAND 1972, CARTMILL & MILTON 1977).

Das Jagen nach Arthropoden oder anderen Beutetieren erfordert dagegen noch andere Fertigkeiten. Vor allem von den strepsirhinen Primaten weiß man, dass schnelle Fangbewegungen oft stereotype Bewegungsmuster darstellen (Bishop 1962, 1964, Martin 1972). Bei den Anthropoidea bestimmen visueller und taktiler Sinn das Suchen und Fangen tierischer Beute. Jagdtechniken und verwendete Bewegungsweisen variieren nicht nur zwischen Arten sondern können auch bei verschiedenen Populationen einer Art sehr unterschiedlich sein.

Manipulation

Vor allem im Hinblick auf das Ergreifen und Manipulieren von Nahrungsobjekten bei Primaten wurde sehr viel über die Evolution der Hand, über Händigkeit und cortikale Kontrolle der Handbewegungen nachgedacht (z.B. JOUFFROY & LESSERTISSEUR 1959, NAPIER 1960, 1961, BISHOP 1962, 1964, FAGOT & VAUCLAIR 1991, MACNEILAGE 1991, WESTERGAARD & SUOMI 1996, PADBERG ET AL. 2007).

Die Feinkontrolle der Hand und individuelle Fingerbewegungen sind keine Eigenschaft aller Primaten. Lemuriformes und Loriformes haben ein spezifisches Greifmuster, bei dem sich alle Finger gemeinsam um ein Objekt schließen. Auch die haplorhinen Tarsiiformes zeigen dieses Greifmuster, das somit wahrscheinlich dem Grundmusterzustand der Primates entspricht. Das Umgreifen resultiert aus einer Veränderung der Gelenkebenen zwischen den Carpalia und zwischen Metacarpalia und Phalangen im Vergleich zur Hand der Scandentia (JOUFFROY & LESSERTISSEUR 1959, ALTNER 1971). Insektivore Strepsirhini zeichnen sich durch eine höhere Präzision im Ergreifen kleinerer Objekte aus (BISHOP 1964). BISHOP (1964) beschreibt, dass auch Neuweltaffen wie *Aotus*, *Saimiri* oder *Callicebus* noch keine individualisierte Kontrolle einzelner Fingerbewegungen haben (Abb. 2.4), aber den Tastsinn ihrer Fingerbeeren häufiger einsetzen als Lemuren oder Loris.



Abb. 2.4 *Saimiri sciureus*, Cebidae: Manipulation.

Bei Vertretern der Pitheciidae und Atelidae konnten Präzisionsgriffe beobachtet werden. Auch *Cebus*-Arten können ihre Finger unabhängig voneinander bewegen, haben mehrere Präzisionsgriffe und eine funktionelle Opponierbarkeit des Daumens (COSTELLO & FRAGASZY 1988). Die Präzision der Altweltaffen im Ergreifen von Objekten ist aber deutlich größer und

resultiert nicht nur aus der echten Opponierbarkeit des Daumens durch eine zusätzliche Rotationsachse (NAPIER 1960, 1961) sondern auch aus der stärkeren kortikalen Kontrolle der Hand- und Fingermuskulatur (HEFFNER & MASTERTON 1983, MUIR & LEMON 1983, MAIER ET AL. 2002).

Die unterschiedlichen Manipulationsfähigkeiten der Primaten bedeuten nicht zwangsläufig eine Einschränkung oder Erweiterung im Spektrum nutzbarer Nahrungsquellen. Wie im Lokomotionsverhalten so bestimmt auch im Ernährungsverhalten die Morphologie des Bewegungssystems nur den Rahmen der Möglichkeiten (JANSON & BOINSKI 1992). Jede Art hat ein ihren Nahrungspräferenzen entsprechendes Repertoire an Verhaltensweisen und Bewegungsweisen, die etwaige Limitierungen auf Seiten der Morphologie kompensieren können (CANT & TEMERIN 1984). Die Breite des Spektrums wächst mit den kognitiven Fähigkeiten auf der Ebene des Individuums wie auch im Vergleich zwischen Arten. Nur durch die Plastizität im Verhalten können Primaten den saisonalen Unterschieden in der Verfügbarkeit bestimmter Nahrungsquellen begegnen.

Komfortverhalten - individuelle und soziale Fellpflege (Autogrooming und Allogrooming)

Fellpflege ist eine lebensnotwendige Aktivität aller Säugetiere, haben sich doch mit der Entstehung des Haarkleides eine Fülle von Ektoparasiten entwickelt. Die häufigsten Ektoparasiten der Primaten sind Milben (Psoroptoidea, Ixodidae, Trombiculidae), aber auch Haarlinge, Läuse (vor allem Ischnocera und Anoplura) und Flöhe sind verbreitet (HILL 1957, HOOGSTRAAL & THEILER 1959, FIENNES 1972, HUTCHINS & BARASH 1976, KÄSTNER 2003). Der Befall durch Zecken ist von besonderer Relevanz, da diese Parasiten Vektoren für zahlreiche Krankheitserreger (z.B. *Borrelia*, *Babesia*) sind.

Freilandstudien an einigen Primatenarten haben die Befallsrate der Tiere mit Ektoparasiten dokumentiert und mit der Vitalität und Mortalität innerhalb der beobachteten Population in Beziehung gesetzt (*Lemur catta*: KOYAMA ET AL. 2008; *Chlorocebus aethiops*: STRUHSAKER 1967, *Papio ursinus*: WASHBURN & DEVORE 1961, BRAIN & BOHRMANN 1992). Sie illustrieren die Notwendigkeit regelmäßiger Fellpflege bei frei lebenden Primaten sehr gut und verdeutlichen, dass von diesem Verhalten und den darin integrierten Bewegungsweisen eine nicht zu unterschätzende Selektionskraft ausgeht. Auch wenn in der Evolution der Primaten die gegenseitige Fellpflege als sozi-

ale Funktion kooptiert wurde, ist ihre primäre Funktion in der Entfernung von Ektoparasiten immer noch wichtig (HUTCHINS & BARASH 1976, BARTON 1985).



Abb. 2.5 Individuelle und soziale Fellpflege bei Primaten. a: *Eulemur fulvus*, Lemuridae b: *Tarsius syrichta*, Tarsiidae, c: *Cebus apella*, d: *Macaca mulatta*.

Obwohl Vergleichsstudien zu den Putzbewegungen bei Primaten weitgehend fehlen, scheint doch ein grundsätzlicher Unterschied zwischen Strepsirhini und Anthropeidea zu bestehen. Bei den mit einem procumbenten Vordergebiss ausgestatteten Strepsirhini dominiert die orale Fellpflege durch Lecken und den Einsatz des Zahnkammes (ROBERTS 1941, BUETTNER-JANUSCH & ANDREW 1962). Bei Neu- und Altweltaffen überwiegt das manuelle Putzen (Abb. 2.5). So war nach BISHOP (1962) auch die Feinkontrolle der Finger bei der Fellpflege ein entscheidender Faktor in der Evolution der Primatenhand. Die Hinterextremität ist an der Fellpflege ebenfalls beteiligt. Das Kratzen durch die Vorder- und Hinterläufe ergänzt auch bei Primaten das gezielte Entfernen von Parasiten unter visueller Kontrolle. Strepsirhini und Tarsiidae haben hierfür Putzkrallen an der Hinterhand.

Fazit

Primaten zeichnen sich durch ein umfangreiches Repertoire lokomotorischer und idiomotorischer Bewegungsweisen aus. Die Körpergröße und ihr Verhältnis zu den Dimensionen des Substrates bestimmen wesentlich über die Anpassungsnotwendigkeiten der Lokomotion.

Lokomotorische Bewegungsweisen unterscheiden sich in der Strenge dieser Anpassungsnotwendig-

keiten. So erfordern Springen und Hangeln sehr spezifische Bewegungsprinzipien, die häufig erst durch Anpassungen auf struktureller Ebene möglich werden. Die arboreal quadrupede Fortbewegung benötigt gegenüber der terrestrischen Quadrupedie Bewegungsprinzipien, die dem geringen Durchmesser, der Diskontinuität und Instabilität des Substrates Rechnung tragen. Balance und Nachgiebigkeit sind die Anpassungsnotwendigkeiten dieser Bewegungsweise, die unter allen lokomotorischen Bewegungen die häufigste innerhalb der Primaten darstellt.

Auch wenn die beispielhaften Beschreibungen idiomotorischer Bewegungsweisen noch keine Integration zu einem definitiven System zulassen und Annahmen über mögliche Struktur-Funktionsbeziehungen noch weitgehend spekulativ bleiben, so wird aus dem Genannten doch ersichtlich, dass Idiotion hohe Ansprüche an die Mobilität des Bewegungssystems stellen. Idiomotorische Bewegungsweisen sind zielgerichtet und assistiert von zentralen sensorischen Informationen (= „Willkürmotorik“). Ihr Einfluss auf die Evolution des Bewegungssystems der Primaten war deshalb sicher keineswegs geringer als derjenige der Lokomotion.

Im Hinblick auf die lokomotorischen Bewegungsweisen sind die Merkmalsverteilungen in den einzelnen Primatengruppen gut dokumentiert, so dass hier die Evolutionsgeschichte auf der Basis der Phylogenie und unter gleichzeitiger Berücksichtigung evolutiver Änderung der Körpergröße rekonstruierbar ist. Das folgende Kapitel stellt nun die Phylogenie der Primaten und ihre Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Säugetiergruppen vor. Die darauf basierende Rekonstruktion des Grundmusters der rezenten Primaten wird erörtert um schließlich die verschiedenen Hypothesen zum evolutiven Ursprung der Gruppe zu diskutieren. Diese Hypothesen beinhalten Annahmen über Lebensraum und Körpergröße des letzten gemeinsamen Vorfahrens, aus denen die Bewegungsweisen im Grundmuster der Primaten abgeleitet werden können. Diese Hypothesen stellen zusammen mit der Phylogenie die zentralen Kriterien für die Auswahl von Arten zur Rekonstruktion des Grundmusterzustandes der Bewegungsprinzipien.

Phylogenie und evolutiver Ursprung der Primaten

Ein zuverlässig begründetes System von Verwandtschaftsbeziehungen ist die notwendige Voraussetzung für die Rekonstruktion von Evolutionsprozessen, da nur vor dem Hintergrund der Phylogenie Aussagen über die Richtung und die historische Reihenfolge von Merkmalstransformationen möglich sind. Dies gilt insbesondere dann, wenn die Evolution eines Merkmalskomplexes wie das Bewegungssystem betrachtet werden soll, bei dem häufige Homoplasien innerhalb der Mammalia auf eine gewisse Limitierung struktureller Variabilität hinweist. Im Folgenden werden zunächst die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Primaten und zwischen ihnen und anderen Säugetiergruppen erörtert. Näher eingehen möchte ich auf Kontroversen, die relevant sind für die Diskussion um das Grundmuster der Primaten. Diese sind die Stellung der Cheirogaleidae im System der Strepsirhini und die Frage nach der Schwestergruppe der Primaten.

Das Grundmuster der Primaten bildet die Basis für Hypothesen zur Biologie des letzten gemeinsamen Vorfahren der rezenten Primaten. Diese Hypothesen suchen nach adaptiven Erklärungen für den Erwerb neuer Merkmale und rekonstruieren Lebensraum und Verhaltensweisen auf der Basis von Konvergenzen in anderen Säugetiergruppen. Entscheidend für die Evolution des Bewegungssystems ist dabei die Frage nach der ursprünglichen Körpergröße der Primaten, weil diese maßgeblich über die Anpassungsnotwendigkeiten der Bewegungsweisen bestimmt. Deshalb kann die Phylogenie allein nicht die Kriterien für die Wahl der Taxa stellen, aus deren Vergleich das Grundmuster der Bewegungsprinzipien rekonstruiert werden soll. Zusatzannahmen über Körpergröße, Habitat und Bewegungsweisen sind nötig und werden aus den Hypothesen zum evolutiven Ursprung der Primaten abgeleitet.

Das phylogenetische System der Primates

Das phylogenetische System der Primaten stützt sich morphologisch vor allem auf Merkmale des Gebisses und des Schädels. Diese Merkmale sind aber keineswegs weniger homoplastisch als die Strukturen des postcranialen Skelettes (SÁNCHEZ-VILLAGRA & WILLIAMS 1998, WILLIAMS 2007). Ihre bevorzugte Verwendung in systematischen Studien begründet sich vielmehr durch ihre Repräsentanz im Fossilbefund. LOCKWOOD (2007) hat jedoch hervorgehoben, dass dem Problem der Homoplasien begegnet werden kann, wenn statt Einzelmerkmalen die strukturell und funktionell integrierten Merkmalskomplexe auf ihren phylogenetischen Informationsgehalt hin geprüft werden.

So sind auch diejenigen dentalen und cranialen Strukturen, auf die sich die Phylogenie der Primaten stützt, solche morphologischen Komplexe, z.B. der Bau des Vordergebisses, die craniale Blutversorgung,

die innere und äußere Nasenregion, das Auge und der Aufbau der Retina zusammen mit der Begrenzung zwischen Orbita und Schläfengruppe (GROVES 1974, HERSHKOVITZ 1977, CARTMILL & MACPHEE 1980, MACPHEE & CARTMILL 1986, SHOSHANI ET AL. 1996, ROSS ET AL. 1998, FLEAGLE 1999, ROSS & KIRK 2007). Darüber hinaus spielt der Bau der Plazenta und die Art der Plazentation eine wichtige Rolle (LUCKETT 1993). Funktionelle und strukturelle Merkmale des Bewegungssystems unterstützen die Monophylie der Hominoidea (SCHULTZ 1968, SHOSHANI ET AL. 1996), sind aber sonst kaum in die Begründung von Verwandtschaftshypothesen involviert (Übersicht 3.1). Dadurch können Zirkelschlüsse in der Argumentation über die Evolution des Bewegungssystems vermieden werden. Taxa, die aufgrund vieler erhaltener Plesiomorphien als relativ ursprünglich gelten, müssen dies nicht zwangsläufig auch im Hinblick auf ihre Bewegungsweisen sein. Andere Taxa mit überwiegend abgeleiteten Merkmalszuständen können ursprüngliche Bewegungsweisen beibehalten haben.

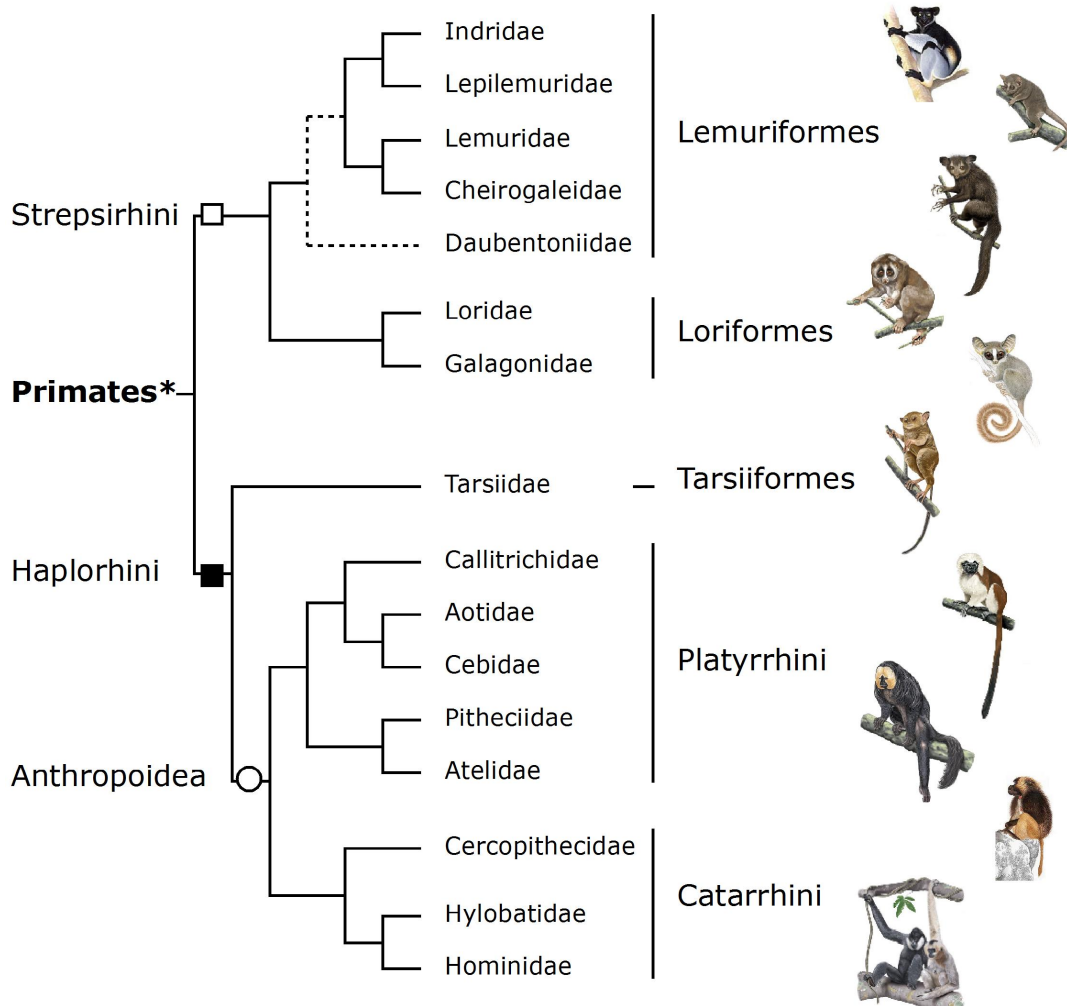


Abb. 3.1: Das phylogenetische System der Primates. Aktuelle Hypothese nach PURVIS (1995), GEISSMANN (2003).

Übersicht 3.1

Autapomorphien der Großgruppen (aus Geissmann 2003, Schmidt 2010)**Strepsirhini**

- procumbentes Vordergebiss
- obere Incisivi klein od. fehlend
- nondeciduate, epitheliochoriale Plazenta

Haplorhini

- tagaktiv
- Retina mit Macula lutea und Fovea centralis
- trockener Nasenspiegel
- postorbitale Platte aus Jugale, Frontale und Alisphenoid
- deciduate, hämochoriale Plazenta

Tarsiiformes

- Incisivus (I2) im Unterkiefer reduziert
- Augen und Orbitae enorm vergrößert
- zwei Toilettenkrallen
- Calcaneus und Naviculare verlängert

Anthropeidea

- Mandibula U-förmig, laterale Kaubewegungen
- Unterkieferhälften verwachsen
- Uterus simplex, nur 1 Zitzenpaar

Lemuriformes

- ringförmiges Ectotympanicum frei im Inneren der Bulla tympanica aufgehängt
- craniale Blutversorgung über Arteria carotis interna
- endemische Verbreitung auf Madagascar

Loriformes

- Trend zur Reduktion des zweiten Strahls an Händen und Füßen

Platyrrhini

- maternale Blutgefäße in der Plazenta
- blutbildende Zentren in den Plazentazotten

Catarrhini

- äußerer knöcherner Gehörgang
- zweiter Prämolare reduziert
- sektorales Vordergebiss
- Vomeronasalorgan reduziert
- opponierbarer Daumen
- Ischialkallositäten

Durch die Zusammenführung morphologischer und molekulargenetischer Studien ist das phylogenetische System der Primaten heute weitgehend stabil (YODER 1994, PURVIS 1995, SHOSHANI ET AL. 1996, ROSS ET AL. 1998, GOODMAN ET AL. 1998, HEESY ET AL. 2006). So sind die Strepsirhini und Haplorhini als Monophyla gut begründet. Gleiches gilt für die Anthropeidea, die Platyrrhini und die Catarrhini (Abb. 3.1). Innerhalb der Strepsirhini widersprechen sich morphologische und molekulargenetische Befunde im Hinblick auf die Stellung der Cheirogaleidae (CARTMILL 1975, TATTERSALL & SCHWARTZ 1975, YODER 1994). Bei den Platyrrhini wird der taxonomische Status der einzelnen Verwandtschaftsgruppen diskutiert (GOODMAN ET AL. 1998, RYLANDS ET AL. 2000).

Die Stellung der Cheirogaleidae im System der Strepsirhini

Unter allen auf Madagaskar vorkommenden Vertretern der Strepsirhini teilen die Cheirogaleidae eine Fülle morphologischer, physiologischer und ethologischer Merkmale mit den auf dem afrikanischen Festland lebenden Galagonidae. Insbesondere *Microcebus* und *Galago* gleichen sich nicht nur im Habitus (Abb. 3.2), sondern auch in Merkmalen des Schädels

und des postcranialen Skeletts. Beide haben ein ringförmiges, von der Bulla tympanica umwachsenes Ectotympanicum und die gleiche Zahl und Anordnung der Ethmoturbinalia. Darüber hinaus findet man bei den Cheirogaleidae das gleiche Muster der cranialen Blutversorgung wie bei den Loriformes (CARTMILL 1975, TATTERSALL & SCHWARTZ 1975). BISHOP (1964) hat auf die Ähnlichkeiten der Hände in Morphologie und Funktionsweise bei *Microcebus murinus* und *Galago senegalensis* hingewiesen. CHARLES-DOMINIQUE & MARTIN (1970) listen eine Reihe von Verhaltensmerkmalen auf, welche die Cheirogaleidae mit den Galagonidae teilen.



Abb. 3.2 a: *Microcebus murinus*, Cheirogaleidae b: *Galago moholi*, Galagonidae.

Aufgrund dieser Ähnlichkeiten wurden die Cheirogalidae lange Zeit in die Gruppe der Loriformes gestellt (SZALAY & DELSON 1979), eine Hypothese, die wegen des endemische Vorkommens der Cheirogalidae gemeinsam mit den Lemuriformes auf Madagaskar Zweifel hervorbrachte (KOOP ET AL. 1989). Eine kombinierte Analyse aus molekulargenetischen und morphologischen Daten bestätigte schließlich auch die Monophylie der madegassischen Lemuriformes (YODER 1994, YODER ET AL. 1996).

Die gemeinsamen Merkmale der Cheirogalidae und Galagonidae könnten folglich auch plesiomorph für die Lemuriformes und Loriformes sein und schon zum Grundmuster der Strepsirhini gehören, sofern parallele oder konvergente Entwicklung ausgeschlossen werden kann (CHARLES-DOMINIQUE & MARTIN 1970, MARTIN 1972). In morphologischen Verwandtschaftsanalysen der Lemuriformes erscheinen die Cheirogalidae deshalb häufig als Schwestergruppe aller anderen lemuriformen Primaten (YODER 1994, PURVIS 1995). Die basale Divergenz der Gruppe fand zusätzliche Unterstützung durch die bislang älteste Fossilform eines lemuriformen Primaten. Der jüngst in oligozänen Ablagerungen Pakistans entdeckte †*Bugtilemur mathesoni* (MARIVAUX ET AL. 2001) scheint aufgrund von Merkmalen des Gebisses den Cheirogalidae nahe zu stehen.

Molekulargenetische Verwandtschaftsanalysen konnten die basale Stellung der Cheirogalidae innerhalb der Lemuriformes nicht bestätigen. Karyologische, mitochondriale und chromosomale Befunde sprechen stattdessen für eine basale Stellung von *Daubentonia madagascariensis* (DENE ET AL. 1976, DUTRILLAUX 1988, PORTER ET AL. 1995, YODER ET AL. 1996). Die Kontroverse zwischen morphologischen und molekulargenetischen Studien ist aber möglicherweise das Resultat methodischer Artefakte bei der Erstellung von Cladogrammen basierend auf molekulargenetischen Datensätzen und unter Verwendung der Methode maximaler Sparsamkeit (BERGSTEN 2005). Wenn Taxa schnell evolvieren, also eine hohe Mutationsrate aufweisen, werden diese oft fälschlicherweise an basaler Stelle im Cladogramm platziert. Taxa mit niedriger Evolutionsrate erscheinen dagegen häufig als Schwestergruppen. Wenn eine Art wie *Daubentonia madagascariensis*, die in vielen Merkmalen hoch abgeleitet erscheint und deshalb wahrscheinlich eine relativ höhere Mutationsrate aufweist als viele andere Lemuriformes, an der Basis eines Stammbaumes steht, ist dies oft ein Indiz für diese Baumbildungsartefakte („long-branch-attraction artefacts“). Noch bis vor etwa 10 Jahren galt das Auftreten dieser Artefakte als unwahrscheinlich, mittlerweile sind aber zahlreiche Beispiele dafür bekannt.

Das phylogenetische System der Euarchonta

Die Aufklärung der verwandtschaftlichen Beziehungen im Umfeld der Primaten ist für die Bestimmung plesiomorpher und apomorpher Merkmalszustände im Grundmuster der Primaten unabdingbar, doch sind hier die Verhältnisse nach wie vor unklar (Abb. 3.3).

Die Primates bilden gemeinsam mit den Spitzhörnchen (Scandentia) und den Riesengleitern (Dermoptera) sehr wahrscheinlich eine natürliche Verwandtschaftsgruppe. Dies hatte schon GREGORY (1910) vermutet und die drei Ordnungen mit den Fledermäusen (Chiroptera) und den Rüsselspringern (Macroscelidea) zu einer Überordnung Archonta zusammengefasst. MCKENNA (1975) hat später die Macroscelidea von den Archonta ausgeschlossen. Nach der grundlegenden Revision des phylogenetischen Systems der Plazentalia und der Auflösung der Archonta stehen die Chiroptera heute nicht mehr in naher Verwandtschaft zu den drei verbliebenen Gruppen. Scandentia, Dermoptera und Primates bilden nun als Euarchonta die wahrscheinliche Schwestergruppe der Glires (Rodentia + Lagomorpha) (MURPHY ET AL. 2001, SPRINGER ET AL. 2004, KRIEGS ET AL. 2007).

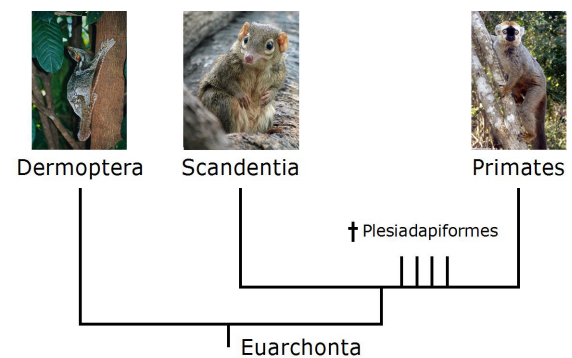


Abb. 3.3 Morphologisch begründete Hypothese zu den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Euarchonta. Referenzen im Text.

Die Beziehungen innerhalb der Euarchonta sind trotz intensiver Studien und langjähriger Debatten ungelöst. Molekulargenetische Studien sprechen überwiegend für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Primates und Dermoptera (ADKINS & HONEYCUTT 1991, SHOSHANI ET AL. 1996, MURPHY ET AL. 2001, SPRINGER ET AL. 2004). Paläontologische Studien unter Einbeziehung der fossilen †Plesiadapiformes ergaben kürzlich eine nähere Verwandtschaft zwischen Dermoptera und Scandentia (BLOCH ET AL. 2007). Gemeinsame

morphologische Merkmale von rezenten Primaten und Spitzhörnchen stützen wiederum eine nahe Verwandtschaft zwischen Primates und Scandentia (CARTMILL & MACPHEE 1980, MACPHEE & CARTMILL 1986, WIBLE & COVERT 1987, KAY ET AL. 1992, LUCKETT 1993). Unter allen möglichen Hypothesen hat diese eine besonders langjährige Tradition. GREGORY (1910) und später LE GROS CLARK (1959) wiesen die Tupaiidae sogar noch als Teilgruppe der Primates aus. Nach SIMPSON (1945) gehörten sie in das nähere Umfeld der Lemuriformes.

Die Schwierigkeit in der Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse lag vor allem darin, dass es zu jener Zeit nicht gelang, die Primates als monophyletische Einheit zu definieren. Viele fossile Formen, vor allem die paläozänen †Plesiadapiformes schienen den Primaten nahe zu stehen und sollten deshalb durch die Definition nicht ausgeschlossen werden. Die von MIVART (1867, 1873) aufgelisteten Merkmale, welche die rezenten Primaten als natürliche Einheit definieren sollten, wurden daher eher als evolutive Trends verstanden (LE GROS CLARK 1959). Erst MARTIN (1968) formulierte erstmals Autapomorphien für die Primates exklusive der Tupaiidae und auch exklusive der †Plesiadapiformes. So sind die Primates als Monophylum inzwischen sicher begründet und gegenüber den ebenfalls monophyletischen Scandentia und Dermoptera als eigenständiges Taxon ausgewiesen (MARTIN 1990, SHOSHANI ET AL. 1996, GEISSMANN 2003, SCHMIDT 2010).

Kontroverse:

Die fossilen †Plesiadapiformes

Für diese Gruppe paläozäner Säugetiere (65 - 55 Mill. Jahre) wurde schon früh eine nahe Verwandtschaft zu den Primaten vermutet (MATTHEW & GRANGER 1921, GIDLEY 1923, SIMPSON 1940). Die Annahme beruhte zunächst nur auf Ähnlichkeiten im Gebiss, da Zähne und Kieferfragmente den Hauptteil des Fossilmaterials ausmachten. Heute ist der Fossilbefund wesentlich umfangreicher und umfasst auch andere Teile des Schädels und postcraniales Material. Inzwischen sind über 100 Arten der †Plesiadapiformes beschrieben (FLEAGLE 1999, BLOCH ET AL. 2007).

Traditionell werden die †Plesiadapiformes insgesamt als eigene Ordnung innerhalb der Euarchonta betrachtet (SZALAY 1969, 1981, SZALAY & DECKER 1974, BEARD 1993, FLEAGLE 1999). Eine Begründung der Monophylie durch Autapomorphien anstelle der Formulierung adaptiver Trends ist jedoch nie erfolgt (WIBLE & COVERT 1987). Andere Autoren halten die †Plesiadapiformes deshalb für eine paraphyletische Gruppierung, die Stammgruppenvertreter der Prima-

tes beinhaltet (HOFSTETTER 1977, MACPHEE ET AL. 1983, GINGERICH 1986, WIBLE & COVERT 1987, BLOCH ET AL. 2007).

Tatsächlich scheint für manche Taxa eine verwandtschaftliche Nähe zur Stammlinie der Primates wahrscheinlich. †Plesiadapidae, †Carpolestidae und †Saxonellidae weisen mögliche synapomorphe Merkmale mit den Primates im Bau der Molaren, der Fußwurzel und des Ellbogengelenkes auf (GIDLEY 1923, SIMPSON 1940, SZALAY ET AL. 1975, SZALAY & DAGOSTO 1980, 1988, BLOCH ET AL. 2007, DAGOSTO 2007). Der jüngere Fund eines nahezu vollständigen Skelettes von †*Carpolestes simpsoni* (BLOCH & BOYER 2002, BLOCH ET AL. 2007) unterstützt diese Hypothese ebenfalls. †*Carpolestes* besaß einen divergierenden Hallux mit Plattnagel sowie Handproportionen, die auf gut entwickelte Greiffähigkeit hinweisen. Dieser Fund hat die Bedeutung der †Plesiadapiformes für die Rekonstruktion des evolutiven Ursprungs der Primaten wieder zur Diskussion gestellt (pro: BLOCH & BOYER 2002, 2003, BLOCH ET AL. 2007, SARGIS ET AL. 2007, SILCOX ET AL. 2007; contra: KIRK ET AL. 2003, SOLIGO & MARTIN 2007).

Das Grundmuster der Primaten

Primaten werden häufig als Generalisten bezeichnet, was bedeuten soll, dass sich in ihrem Grundmuster nur wenige Apomorphien als Ausdruck neuer Anpassungen finden. Vor allem im Bewegungssystem haben sich viele ursprüngliche Merkmalszustände aus dem Grundmuster der Theria und Placentalia erhalten. Die Gliederung der Wirbelsäule ist plesiomorph, die Autopodien sind pentadactyl, die zeugopodialen Elemente sind nicht verschmolzen und bleiben gegeneinander beweglich, eine Clavicula ist stets vorhanden.

Autapomorphien des Gebisses und des Schädels

Die Zahnzahl der Primaten ist gegenüber dem Grundmuster der Euarchonta reduziert. Es fehlt jeweils ein Incisivus pro Kieferhälfte. Rezente Primaten besitzen auch niemals mehr als drei Prämolaren. Fossile †Adapiformes und †Omomyidae haben dagegen häufig noch einen vierten Prämolaren, weshalb die Zahnformel im Grundmuster der Primaten wohl 2.1.4.3 / 2.1.4.3 lautet. Große Bedeutung für die Systematik haben vor allem die Tympanalregion und die Schädelbasis. Gemeinsam ist allen Primaten als abgeleitetes Merkmal die Bildung des ventralen Teils

der Bulla tympanica allein durch einen Fortsatz des Felsenbeins (Processus tympanicus petrosi) (MACPHEE ET AL. 1983, MACPHEE & CARTMILL 1986). Die jeweilige Lage der Foramina für die Zweige der Arteria carotis interna liefert wichtige Argumente für die Monophylie der einzelnen Gruppen innerhalb der Primaten (SZALAY 1975, MACPHEE & CARTMILL 1986).

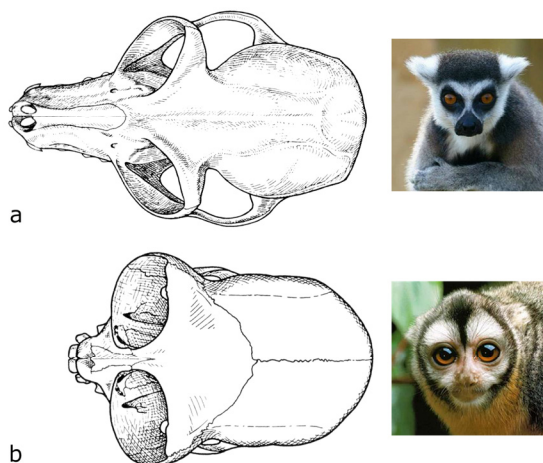


Abb. 3.4 Schädel. Dorsalansicht. a: *Lemur catta*, Lemuridae, b: *Aotus trivirgatus*, Aotidae. (Aus KÄSTNER 1995).

Der Bau des Schädels ist aber vor allem geprägt durch die Größenrelationen von Gehirn, Augen und Nasenkapsel (Abb. 3.4). Die großen, nach vorn gerichteten Orbitae sind ein abgeleitetes Merkmal der Primaten, ebenso wie die Ausbildung einer hinteren knöchernen Abgrenzung gegenüber der Temporalgrube (MARTIN 1968).

Mit der Vergrößerung der Orbita beteiligt sich auch das Ethmoid an der Bildung der medialen Orbitawand (CARTMILL 1971, MARTIN 1986). Die postorbitale Spange schützt die Augen vor Deformierung bei der Kontraktion der Kaumuskulatur (M. temporalis) und gewährleistet, dass die Augenbewegung und -positionierung nicht durch Kaubewegungen gestört wird (RAVOSA ET AL. 2000, HEESY 2005, ROSS ET AL. 2007). Durch die frontale Ausrichtung der Orbitae kommt es zu einer umfänglichen Überlappung der Gesichtsfelder beider Augen (Abb. 3.4). Das binoculare Gesichtsfeld verschiedener Primaten liegt etwa bei 130°-145° (ROSS 2000) und übertrifft in seiner Größe selbst carnivore Säugetiere (HEESY 2004). Für Scandentia (*Tupaia glis*) wurde lediglich ein Wert von 60° ermittelt (HUGHES 1977).

Autapomorphien des Bewegungssystems

Im Bau des Bewegungssystems sind die Greifextremitäten ein abgeleitetes Merkmal der Primaten. Dabei handelt es sich ebenso wie beim stereoskopischen Gesichtssinn nicht um ein Einzelmerkmal sondern um einen strukturell und funktionell integrierten Merkmalskomplex. Der Greiffuß scheint zunächst deutlich differenzierter gegenüber dem Grundmuster der Euarchonta. Der erste Strahl ist relativ kräftig und in abduzierter Stellung gegenüber den anderen Zehen. Die Opponierbarkeit resultiert aus einer Bewegung im Sattelgelenk zwischen dem Entocuneiforme und dem Metatarsale I. Der M. adductor hallucis ist kräftig entwickelt (GEB0 1993), ebenso wie die Flexorenmuskulatur der Zehen.

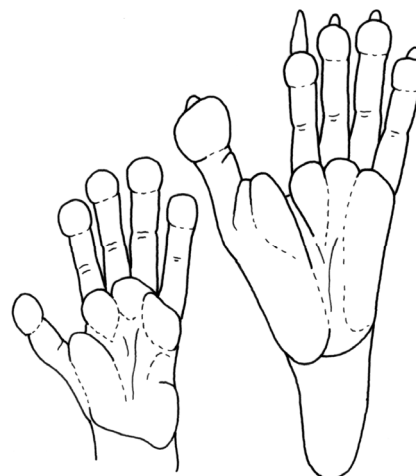


Abb. 3.5 Hand und Fuß von *Lemur catta*, Lemuridae. Palmar- und Plantaransicht. (Nach BIEGERT 1961).

Die Primatenhand zeigt ebenfalls Anpassungen an das Greifen und unterscheidet sich von der für Säugetiere als ursprünglich geltenden Spreizhand der Scandentia. Dies äußert sich in der Ausprägung ihrer carpalen Gelenkflächen und -linien und in den Proportionen der Metacarpalia gegenüber den proximalen Phalangen (ALTNER 1971, JOUFFROY ET AL. 1991, HAMRICK 2001).

Das Ergreifen von Objekten mit nur einer Hand - so definierte NAPIER (1961) das Greifen („prehensibility“) - ist dennoch kein spezifisches Merkmal der Primaten. Viele Scandentia, Rodentia und Marsupialia sind dazu befähigt (BISHOP 1962, IWANIUK ET AL. 1998, WHISHAW & PELLIS 1990, IVANKO ET AL. 1996, IWANIUK & WISHAW 2000, SARGIS 2001). Entscheidend für eine grundlegend neue Qualität des Greifens im Grundmuster der Primaten ist jedoch die Ausbildung

von Nägeln statt Krallen an allen Fingern zusammen mit der Vergrößerung der Fingerbeeren, die mit Leistenhaut überzogen sind. Die Epithelleisten sind Träger der Mechanorezeptoren (Merkelsche Tastzellen, Meissnersche Körperchen) und zwischen den Leisten münden die Ausführungsgänge ekkriner Schweißdrüsen. Erst durch die Leistenhaut und die Dichte ihrer Mechanorezeptoren wurde die Hand zu einem spezialisierten Greif- und Kontaktsinnesorgan.

Der Besitz von Nägeln ist also ein weiteres abgeleitetes Merkmal der Primaten. Sekundäre Umbildungen zu krallenähnlichen Strukturen sind aber relativ häufig (HAMRICK 1998, SOLIGO & MÜLLER 1999). Alle Strepsirhini tragen beispielsweise eine Putzkralle an der zweiten Zehe, die Tarsiidae haben eine weitere Putzkralle an ihrer dritten Zehe. Das Fingertier (*Daubentonia madagascariensis*, Daubentoniidae), die Kielnagelgalagos (*Eoticus*, Galagonidae) und die Krallenaffen (Callitrichidae) haben krallenähnliche Nägel an allen Fingern und den Zehen II bis V, die ihnen beim Klettern an vertikalen Baumstämmen eine stabile Verankerungsmöglichkeit mit dem Substrat bieten.

Weitere Autapomorphien

Die Fortpflanzung der Primaten ist geprägt durch einen langsamen reproduktiven Umsatz kombiniert mit einer hohen Investition in die Jungtiere. Die meisten Arten bringen nur ein Junges zur Welt. Tragzeit und Säuglingsphase sind lang. Nach einer Tragzeit von vier bis neun Monaten werden die Jungtiere mit geöffneten Augen, einem Haarkleid und bereits gut entwickelten motorischen Fähigkeiten geboren. Die Abhängigkeit von der elterlichen Fürsorge ist hoch und die Bindung an das Muttertier ist eng. Die Jungen klammern sich im Fell ihrer Mütter fest und werden getragen (Traglinge). Für die vollständige Ausreifung der cerebralen Funktionen bedarf es einer längeren Juvenilphase, die bei den stets in Sozialverbänden lebenden Anthrozoidea als Lernphase für soziale und motorische Fähigkeiten wichtig ist.

Aufgrund der vermutlich nachtaktiven Lebensweise des letzten gemeinsamen Vorfahren wird in Analogie zu rezenten nachtaktiven Primaten angenommen, dass zum Grundmuster kein ausgeprägtes soziales Gruppenverhalten gehört (CROOK & GARTLAN 1966, CHARLES-DOMINIQUE & MARTIN 1970, CLUTTON-BROCK & HARVEY 1977, HEESY & ROSS 2001). Nachtaktive Primaten sind meist solitäre Tiere. Die Streifgebiete sind groß und überlappen zwischen männlichen und weiblichen Individuen. Ursprünglich für Primaten ist sicher, dass die Kommunikation akustisch und über Duftstoffe erfolgt.

Hypothesen zum evolutiven Ursprung der Primaten

Die Abhängigkeit der Bewegungsweisen vom Verhältnis zwischen Körpergröße und Substrat erfordert Zusatzannahmen für die Wahl der Taxa, aus deren Vergleich das Grundmuster der Bewegungsprinzipien rekonstruiert werden soll. Die Hypothesen zur Biologie des letzten gemeinsamen Vorfahren der Primaten spielen deshalb eine zentrale Rolle in der Rekonstruktion der Evolution von Bewegungsweisen und Bewegungsprinzipien, da sie in ihren Annahmen zum Lebensraum, zur Ernährungsweise und zur ursprünglichen Körpergröße die Anpassungsnotwendigkeiten des Bewegungssystems im Grundmuster der Primaten umreißen.

Bis heute spielen im wesentlichen zwei abgeleitete Merkmalskomplexe, der stereoskopische Gesichtssinn und die Entwicklung von Greifextremitäten, eine zentrale Rolle in den Diskussionen um die Biologie des letzten gemeinsamen Vorfahren und damit um den evolutiven Ursprung der Primaten. Die bestehenden Kontroversen gründen in den unterschiedlichen Paradigmen zum Anpassungswert dieser Merkmalskomplexe, weshalb ich zunächst auf diese Überlegungen näher eingehe.

Paradigmen zum Anpassungswert abgeleiteter Merkmalskomplexe der Primaten

1. Konvergenz der Orbitae und Stereoskopie

Durch die Konvergenz der Orbitae in der Frontalebene des Schädels überlappen sich die Gesichtsfelder beider Augen und Primaten haben dadurch einen stereoskopischen Gesichtssinn. Stereoskopie verbessert die Tiefenschärfe, verstärkt die Kontraste und erhöht die Lichtempfindlichkeit. Sie erfordert aber nicht nur eine hinreichende Überlappung der Gesichtsfelder beider Augen sondern benötigt auch eine entsprechende neuronale Verarbeitung. Im Gehirn der Primaten findet man daher keine vollständige Überkreuzung beider Sehnerven (contralaterale Projektion) im Chiasma opticum, sondern 40-50% der Projektionen enden in den ipsilateralen Hirnarealen (ALLMAN 1977, PETTIGREW 1986). In den verschiedenen Ebenen der Verarbeitung optischer Signale - vom Mittelhirndach bis zum primären visuellen Cortex -

werden also stets die Informationen aus beiden Gesichtsfeldern integriert. Dass auch eine relative Vergrößerung der Hirnvolumens schon zum Grundmuster der Primaten gehört, geht auf die Vergrößerung der optischer Hirnareale zurück (STARCK 1975, ALLMAN 1977, BARTON 2004). Relativ große Augen sowie ein dichromatisches Farbsehen machen ebenso wie der stereoskopische Gesichtssinn eine nachtaktive Lebensweise für den letzten gemeinsamen Vorfahren der Primaten wahrscheinlich (CARTMILL 1992, HEESY & ROSS 2001, HEESY 2004, ROSS & KIRK 2007).

Die ersten Hypothesen zum evolutiven Ursprung der Primaten nahmen an, dass der stereoskopische Gesichtssinn eine lokomotorischen Anpassung der Primaten sei (SMITH 1913, COLLINS 1921). COLLINS (1921) und LE GROS CLARK (1959) vermuteten, dass Primaten die verbesserte Tiefenschärfe nutzen können, um Sprungdistanzen abzuschätzen und den prospektiven Ort der Landung zu bestimmen. Der Abstand der Augen zueinander limitiert jedoch den Bereich tiefenscharfen Sehens insbesondere bei kleinen Primaten (CARTMILL 1972, HEESY 2009). Einfach gesprochen können diese viel weiter springen als sie scharf sehen können. Im Moment des Absprunghs verbessert die Stereoskopie deshalb nicht die Antizipierbarkeit des Landungsortes (HEESY 2009).

Die Vorteile der Stereoskopie funktionieren nur im Nahbereich. CARTMILL (1972, 1992) vermutete aufgrund der Konvergenz zu Greifvögeln und carnivoren Säugetieren, dass der stereoskopische Gesichtssinn der Primaten eine Anpassung an das Fangen und Ergreifen von Beutetieren darstellt. Aber Stereoskopie ist nicht notwendigerweise an eine faunivore Ernährung gebunden, wie der Vergleich von Nahrungspräferenzen und Habitus bei arborikolen Beuteltieren zeigt (RASMUSSEN & SUSSMAN 2007). Auch Blüten und Früchte können unter visueller Kontrolle manipuliert werden. In den letzten Jahren haben Studien einen Zusammenhang zwischen der Ausrichtung der Orbitae und der Aktivität bei Primaten nachgewiesen (HEESY & ROSS 2001, HEESY 2004, ROSS & KIRK 2007, ROSS ET AL. 2007). Demnach hat auch Nachtaktivität einen fördernden Einfluss auf den Grad der Überlappung der Gesichtsfelder beider Augen und könnte deshalb ebenfalls zum Grundmuster der Primaten gehören.

Die Hypothese, dass der stereoskopische Gesichtssinn eine Anpassung an das Manipulieren von Objekten und eine verbesserte Koordination des Reichens und Greifens darstellt, wurde kürzlich durch neurologische Befunde in Frage gestellt. BARTON (2004) fand, dass der Konvergenzgrad der Orbitae innerhalb der Primaten mit der Zahl der Neuronen in den parvozellulären Schichten des Corpus genicula-

tum laterale im Thalamus des Diencephalon korreliert ist, während eine Korrelation zur Neuronendichte in den magnozellularen Bahnen nicht besteht. Letztere sind jedoch vor allem an der Wahrnehmung von Bewegung und Geschwindigkeit beteiligt. Die parvozellulären Bahnen vermitteln dagegen die Wahrnehmung von Farbe, Form und Textur. Daraus hat ISBELL (2006) eine alternative Hypothese zur Rolle des stereoskopischen Gesichtssinnes in der Evolution der Primaten entwickelt, die auch darauf Bezug nimmt, dass Tiefenschärfe und Kontrastwahrnehmung vor allem im unteren Teil des Gesichtsfeldes verbessert sind. Sie vermutet, dass die Stereoskopie eine mögliche Anpassung an die Detektion von Schlangen als primäre Raubfeinde der Primaten erklärbar ist. Stellt man jedoch die Phylogenese der Schlangen der Phylogenese der Primaten gegenüber, ergeben sich hier einige Unstimmigkeiten. Zum Zeitpunkt des Ursprungs der Primaten vor etwa 80 Mill. Jahren gab es wahrscheinlich bereits größere Schlangen, die als Prädatoren der ersten Primaten in Frage kommen könnten, sofern sie nicht aquatisch waren. Die nahe Verwandtschaft der afrikanischen und südamerikanischen Boidae macht einen Gondwana-Ursprung der Gruppe wahrscheinlich (KLUGE 1991, VENCES ET AL. 2001), aber fossile Würgeschlangen erscheinen erst im Fossilbefund des Paläozän (RODRIGUEZ-ROBLES ET AL. 1999). Die Detektion kleiner Schlangen mit kryptischer Färbung, welche sich insbesondere im unteren Gesichtsfeld befinden, wird aber erst mit dem Auftreten giftiger Schlangen (Colubroidae) im mittleren Eozän (VIDAL 2002) relevant und hatte sicher eine Bedeutung für die Evolution der Altweltaffen seither.

Die Befunde von BARTON (2004) belegen zwar, dass die Stereoskopie nicht unmittelbar größeren Einfluss auf das Manipulieren von Objekten und die Bewegungskontrolle der Hände hat, widersprechen aber der Hypothese nicht, dass sie einen Vorteil beim Aufsuchen von tierischer und pflanzlicher Nahrung bietet. Weitere Vorteile könnten in einer visuellen Überwachung der Auffußorte bei der quadrupeden Fortbewegung und beim Klettern sein. Auch für die Detektion von Ektoparasiten im Fell ist eine verbesserte Perzeption im unteren Gesichtsfeld günstig (Isbell 2006).

2. Greifextremitäten und die Ausprägung der Tegulae

Die Befunde von BARTON (2004) und die Überlegungen von ISBELL (2006) legen dar, dass nicht notwendigerweise ein einziges adaptives Szenario die Entstehung der Stereoskopie gemeinsam mit der

Entstehung der Greifextremitäten erklären muss. Die zuvor entwickelten Hypothesen sahen ihren Anspruch aber gerade in einer solchen Synthese zum evolutiven Ursprung der Primaten.

Konvergenzentwicklungen in anderen Säugetiergruppen - Greiffüße mit opponierbarer Großzehe bei arborikolen Beuteltieren und stereoskopischer Gesichtssinn bei den Carnivora - zeigen jedoch, dass diese Merkmalskomplexe in ihrem Auftreten nicht miteinander korrelieren. Mit der jüngsten Beschreibung postcranialen Fossilmaterials von †*Carpolestes simpsoni* (BLOCH & BOYER 2002) ist darüber hinaus auch wahrscheinlich, dass die Greifextremitäten zeitlich vor der Konvergenz der Orbitae in der Stammlinie der Primaten entstanden sind (GEB0 2004, SARGIS ET AL. 2007).

Wie schon bei der Stereoskopie, muss auch bei den Greifextremitäten zunächst geklärt werden, worin genau ihr adaptives Potential besteht. Hierin unterscheiden sich nämlich die vorderen und hinteren Autopodien und dies hat Konsequenzen für ihre Funktion in den Bewegungsprinzipien und damit für die Bewegungsweisen, die aufgrund der Greifextremitäten für das Grundmuster der Primaten anzunehmen sind. Der Fuß der Primaten erzeugt vor allem einen kraftvollen Klammergriff um das Substrat. Durch diesen kraftvollen Griff können Torsionsmomente auf die Substratachse übertragen werden, die in ihrer Rückwirkung auf den Rumpf eine Balance des Gleichgewichtes ermöglichen (CARTMILL 1985, PREUSCHOFT ET AL. 1998, PREUSCHOFT 2002, WITTE ET AL. 2002).

Der Hallux muss besonders große Druckkräfte übertragen, womit auch die stete Präsenz eines Nagels statt einer Kralle an seinem Endglied erklärbar ist. Durch die abgeflachte Nagelplatte ist das Endglied widerstandsfähiger gegenüber Kompression. Auch Primaten, bei denen die Nägel anderer Strahlen sekundär wieder krallenähnlich geworden sind, behalten den Plattnagel am Hallux bei (MARTIN 1990, HAMRICK 1998, SOLIGO & MÜLLER 1999). Obwohl gelegentlich vermutet, scheint der Besitz von Krallen an den übrigen Strahlen das Laufen auf schmalen Ästen sowie das Ergreifen und Manipulieren von Objekten kaum zu beeinträchtigen (GARBER 1980, LEMELIN & GRAFTON 1998, KRAKAUER ET AL. 2002, NYAKATURA ET AL. 2008). Arborikole Marsupialia (Didelphidae, Phalangeroidea), die wie Primaten Greiffüße besitzen, haben entweder einen Nagel am Hallux oder die Tegula des ersten Strahles ist reduziert (CARTMILL 1974).

Die Primatenhand zeigt ebenfalls Anpassungen an das Greifen; hier steht jedoch weniger die Kraftentwicklung als vielmehr die Präzision im Ergreifen und Halten von Objekten im Vordergrund. So ent-

steht auch die unabhängige Beweglichkeit der einzelnen Finger früher in der Evolution der Hand als die Opponierbarkeit des ersten Strahls (NAPIER 1961, BISHOP 1962, 1964). Im Grundmuster der Primaten sind beide Merkmale aber noch nicht vorhanden.



Abb. 3.6 *Microcebus murinus*, Cheirogaleidae. Typische Körperhaltung bei der Nahrungsaufnahme mit unterschiedlichen Rollen der vorderen und hinteren Autopodien.

Die unterschiedliche Ausprägung der Autopodien und die Differenzen im Hinblick auf Greifkraft und Präzision sind als Anpassungen an eine quadrupede Fortbewegung nicht erklärbar. Hier erfüllen Vorder- und Hinterextremität ähnliche Funktionen und eine parallele Entwicklung kräftiger Greifhände wäre zu erwarten. Kräftige Greiffüße allein müssen deshalb als Anpassung an Bewegungen erklärt werden, bei denen Vorder- und Hinterextremitäten unterschiedliche Funktionen haben. Hierfür kommt als lokomotorische Bewegungsweise das Springen in Frage, bei welcher Greiffüße einen stabilen Halt bei der Landung bieten.

Die unterschiedlichen Aufgaben von Händen und Füßen bei der Nahrungsaufnahme könnten die morphologische Verschiedenheit der vorderen und hinteren Autopodien im Grundmuster der Primaten ebenso erklären. Im Unterschied zu arborikolen Säugetieren ohne Greiffüße, konsumieren Primaten ihre Nahrung oft unmittelbar am Sammelort. Beim Ergreifen und Manipulieren von Nahrungsobjekten wird der Rumpf aufgerichtet und die Greiffüße umklammern dabei das schmale Substrat (Abb. 3.6). Auch hierbei werden Torsionsmomente erzeugt, um den Rumpf zu balancieren.

Eine Entscheidung zwischen beiden Hypothesen ist wieder auf der Basis von Konvergenzvergleichen möglich. Während viele arborikole Säugetiere auch ohne Greiffüße exzellente Sprungfähigkeiten entwickelt haben, findet man die beschriebene Körper-

position bei der Nahrungsaufnahme auch bei marsupialen Arten, die wie Primaten Greiffüße besitzen (CARTMILL 1974, RASMUSSEN 1990, RASMUSSEN & SUSSMAN 2007). Größere Primaten, die bevorzugt springen (z.B. Indridae), haben aber tatsächlich relativ große Greiffüße (DEMES & GÜNTHER 1989).

Hypothesen zur Lebensweise des letzten gemeinsamen Vorfahren der Primaten

Aufgrund der unterschiedlichen Interpretationen des adaptiven Wertes abgeleiteter Merkmale der Primaten, gibt es auch verschiedene Hypothesen zur Biologie des letzten gemeinsamen Vorfahren. Während im Hinblick auf den Lebensraum und das spezifische Habitat Einigkeit besteht, divergieren die Überlegungen zur primären lokomotorischen Bewegungsweise, zur Ernährung und zur ursprünglichen Körpergröße der Primaten.

Die Divergenzen bezüglich der Bewegungsweise resultieren aus der Argumentation um die Bedeutung von Konvergenzen und Fossilbefunden. Bei der Diskussion um die ursprüngliche Körpergröße spielt die unterschiedliche Interpretation der „Cope’schen Regel“ eine wichtige Rolle, die besagt, dass der Ursprung neuer Großgruppen meist auf kleine Formen und ihr höheres adaptives Potential zurückgeht (COPE 1887, 1896). Diese Überlegungen von Cope wurden später von DÉPÉRET (1909) umgedeutet zu einem Gesetz der zunehmenden Körpergröße im Laufe der Evolution und bis heute oft in diesem Sinne fehlinterpretiert (siehe STANLEY 1973).

1. Lebensraum, Habitat und Fortbewegung

Schon zu Beginn des vorigen Jahrhunderts entwickelten SMITH (1913) und JONES (1916) eine umfassende Theorie zum evolutiven Ursprung der Primaten. In dieser Theorie wurden erstmals die von MIVART (1867, 1873) aufgelisteten diagnostischen Merkmale der Gruppe in den Kontext eines arborikolen Lebensraumes gestellt. Greifextremitäten galten als offensichtliche Anpassungen an das Klettern und Laufen in einem stark strukturierten, dreidimensionalen Umfeld und der stereoskopische Gesichtssinn ermöglichte die Einschätzung von Entfernungen beim Springen und Klettern (COLLINS 1921).

Das offensichtliche Fehlen primatentypischer Merkmalsausprägungen bei anderen arborikolen Säugetieren veranlasste CARTMILL (1972) zu einer Präzisierung dieser Hypothese im Hinblick auf die tatsächliche Habitatnutzung baumlebender Säugetiere in Abhängigkeit von der Gestalt ihrer Autopodien. Er

schlussfolgerte, dass die Unterschiede zwischen Primaten und anderen arborikolen Säugetieren aus der Besiedlung eines spezifischen Habitats erklärt werden können. So seien Greifextremitäten und stereoskopischer Gesichtssinn am wahrscheinlichsten mit der Nahrungssuche in den terminalen Ästen und Zweigen im Kronenbereich des Waldes oder auch in der Strauchschicht entstanden („visual predation hypothesis“). Er begründet diese Hypothese mit der konvergenten Entstehung von Greiffüßen bei arborikolen Beuteltieren (Didelphidae, Phalangeriidae). Die Fortbewegung auf einem schmalen Substrat und der Aufenthalt dort während der Nahrungsaufnahme erforderten neue Strategien der Fortbewegung und Stabilisierung der Körperhaltung, die erst durch Greifextremitäten gewährleistet werden konnten. Seitdem haben nicht nur Verhaltensbeobachtungen sondern auch die konvergente Entwicklung bestimmter Bewegungsprinzipien bei Primaten und Vertretern der Didelphidae, Phalangeridae, Tarsipedidae und Petauridae die Hypothese eines korrelativen Zusammenhanges zwischen Greifextremitäten und der Fortbewegung auf schmalen Substraten bestärkt (CARTMILL 1974, RASMUSSEN 1990, White 1990, LEMELIN 1999, LEMELIN ET AL. 2003, LEMELIN & SCHMITT 2007, RASMUSSEN & SUSSMAN 2007).

Nicht auf Konvergenzvergleiche sondern auf die Fossilbefunde der paläozänen †Plesiadapiformes und der eozänen †Adapiformes und †Omomyidae gründet sich dagegen die Hypothese, dass nicht die quadrupede Fortbewegung sondern das Springen die dominierende lokomotorische Bewegungsweise der ersten Primaten gewesen sei (NAPIER & WALKER 1967, COVERT 1988, 1995, DAGOSTO 1988, 2007, SZALAY & DAGOSTO 1980, 1988). Demnach soll schnelles und häufiges Springen über größere Distanzen verbunden mit präziser und sicherer Landung durch Umgreifen schmaler Substrate die ursprüngliche Bewegungsweise in der Stammlinie der Primaten gewesen sein. Stereoskopischer Gesichtssinn und Greiffüße wären als Anpassung an ein präzises Einschätzen von Entfernungen und den stabilen Halt bei der Landung entstanden (SZALAY & DAGOSTO 1980). Tatsächlich finden sich bei den †Adapiformes wie auch den fossilen Vertretern der Tarsiiformes eine Reihe von Merkmalen im Bau der Hintergliedmaße und ihren Proportionen, die als Anpassungen an eine springende Lokomotion zu interpretieren sind und den fossilen †Plesiadapiformes fehlen. DAGOSTO (2007) fasst die Befunde zusammen und illustriert, dass alle größeren rezenten und fossilen Primaten längere Hintergliedmaßen haben verglichen mit den Scandentia als vermutete rezente Schwestergruppe. Allerdings unterscheiden sich die kleinsten Primaten (Cheirogaleidae, Callitrichidae: *Cebuella pygmaeus*) nicht

signifikant von der Merkmalsausprägung der Scandentia oder auch einiger kleiner Marsupialia. Dies gilt sowohl für die Morphologie der Hintergliedmaßen als auch für die Mechanik des Springens selbst (CROMPTON ET AL. 1993). Welche Merkmale und welche Bewegungsweisen also zum Grundmuster der Primates gehören, hängt entscheidend davon ab, welche Körpergröße für den letzten gemeinsamen Vorfahren angenommen wird.

Die Hypothese von CARTMILL (1972) beinhaltet die Annahme einer „neuen“ biologischen Rolle, die Exploration und Nahrungssuche in einem neuen Habitat, als Erklärung für die Entstehung einer neuen Bewegungsweise, der arboreal quadrupeden Fortbewegung. Dem Szenario von SZALAY & DAGOSTO (1980) fehlt stattdessen eine plausible Hypothese, weshalb sich in der Stammlinie der Primaten eine neue Bewegungsweise für eine plesiomorphe biologische Rolle entwickelt haben soll. Viele arborikole Säugetiere haben Bewegungsweisen in ihrem Repertoire, die ihnen eine schnelle Fortbewegung in den instabilen und diskontinuierlichen Bereichen ihres Habitats erlauben. Springen gehört sicher zum lokomotorischen Repertoire im Grundmuster der Primaten. Ob hier aber schon qualitative Unterschiede zu entsprechenden Bewegungsweisen anderer arborikoler Säugetiere anzunehmen sind, ist eine noch offene Frage.

2. Ernährungsweise und Nahrungserwerb

Der zweite Aspekt der „visual predation hypothesis“ (CARTMILL 1972) begründet die Entwicklung des stereoskopischen Gesichtssinnes mit dem Aufspüren und Ergreifen von Insekten als Nahrungsquelle. Hier stützt Cartmill seine Hypothese auf die konvergente Entwicklung dieses Merkmals-komplexes bei Raubvögeln (Strigiformes, Falconiformes) und Carnivora. CARTMILL (1972) vermutet, dass der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten sich eher langsam und schleichend fortbewegte und dabei seiner Beute auflauerte, ähnlich wie die rezenten Vertreter der Loridae.

Widerspruch gegen diese Hypothese richtete sich vor allem auf den angenommenen Zusammenhang zwischen stereoskopischen Gesichtssinn und faunivorer Ernährung, da die Ausprägung des Gebisses vor allem bei fossilen †Plesiadapiformes, †Adapiformes und †Omomyidae keinen eindeutigen Nachweis einer solchen Ernährung zuließ. SUSSMAN (1991) schlug deshalb vor, dass es eher Früchte und Blüten waren, die von den ersten Primaten als Nahrungsquelle bevorzugt wurden.

Den Hypothesen von CARTMILL (1972) und SUSSMAN (1991) ist in jedem Falle gemeinsam, dass der evolutive Ursprung der Primaten auf den Erwerb neuer, energiereicher Nahrungsquellen in den terminalen Ästen und Zweigen des tropischen Regenwaldes zurückgeht. Durch die Koevolution von Angiospermen und Insekten findet man diese Nahrungsquellen aber stets in Assoziation miteinander. Es ist deshalb wohl nicht unwahrscheinlich, dass sich die frühesten Primaten beide Nahrungsquellen zu Nutze machten, so wie es alle kleinen Primaten heute tun. Die Kombination aus Nachtaktivität und einer omnivoren Ernährung mit Präferenz für tierische Kost gilt heute als die plausibelste Erklärung für die Entwicklung des stereoskopischen Gesichtssinns im Grundmuster der Primaten zu sein. (MARTIN 1990, RASMUSSEN 1990, CROMPTON 1995, GEBO 2004, ROSS & MARTIN 2007, ROSS ET AL. 2007, HEESY 2009).

3. Die Körpergröße des letzten gemeinsamen Vorfahren der Primaten

Die Körpergröße eines Tieres und ihr Verhältnis zum Substrat oder zum Objekt der Interaktion bei der Idiomotion bestimmen über die zentralen Anpassungsnotwendigkeiten der Bewegungsweisen. Deshalb ist die Frage der ursprünglichen Körpergröße der Primaten besonders wichtig für die Rekonstruktion der Evolution des Bewegungssystems.

Die überwiegende Mehrzahl der Hypothesen zum evolutiven Ursprung der Primaten nimmt eine geringe Körpergröße für den letzten gemeinsamen Vorfahren an (SMITH 1913, JONES 1916, LE GROS CLARK 1959, CARTMILL 1972, SUSSMAN 1991, DAGOSTO 1988, GEBO 2004, SILCOX ET AL. 2007). Diese Annahmen gründen sich, wenn auch nicht immer explizit formuliert, auf die Interpretationen der Cope'schen Regel und auf den Fossilbefund. Erst SOLIGO & MARTIN (2006) lehnen diese Vorgehensweise ab und begründen, dass nur auf der Grundlage der Phylogenie eine Hypothese zur Körpergröße im Grundmuster der Primaten abgeleitet werden kann.

Die Cope'sche Regel:

COPE stellte am Ende des 19. Jahrhunderts die Hypothese auf, dass der Ursprung neuer phylogenetischer Großgruppen in der Regel auf kleine Formen zurückgeht (COPE 1887, 1896). Er begründet dies damit, dass eine zunehmende Körpergröße stets mit Spezialisierungen verbunden ist, die nicht umkehrbar sind und deshalb die Anpassbarkeit an sich verändernde Umweltbedingungen erschweren oder verhindern. Nur generalisierte Formen haben das notwendige adaptive Potential beibehalten, um mit dem Erwerb

neuer Eigenschaften den evolutiven Ursprung neuer Großgruppen zu initialisieren - und solche generalisierten Formen sind eben in der Regel klein. Diese „Cope'sche Regel“ wurde später von DEPÉRET (1909) umgedeutet zu einem Gesetz der zunehmenden Körpergröße im Laufe der Evolution und bis heute oft in diesem Sinne fehlinterpretiert. So richteten sich viele Erklärungen dieser Regel auf die dem Großsein innewohnenden adaptiven Vorteile (RENSCH 1954, RÖHRS 1958, SIMPSON 1953, GOULD 1966) und behandeln weniger die Fragen nach dem Zusammenhang zwischen Körpergröße und der Entstehung neuer adaptiver Merkmalskomplexe.

Richtet man sich aber nach der Argumentation von COPE selbst, so können frühe Stammlinienvertreter der Primaten gerade so groß gewesen sein, dass sie sich auch ohne spezialisierte Greifextremitäten häufig in dem entsprechenden Habitat aufhalten konnten. Sucht man nach diesen Fähigkeiten innerhalb der rezenten Mammalia, findet man sie nur bei recht kleinen Tieren (z.B. *Ptilocercus*, 25 - 60 g, Scandentia; *Macrotarsomys*, 25 - 100 g, *Micromys*, 5 - 8 g, Rodentia; *Sylvisorex*, 3 - 12 g, Eulipotyphla; *Marmosa*, 15 - 130 g, *Cercartetus* 15 - 40 g, *Tarsipes* 7 - 20 g, Marsupialia; Abb. 3.7). Ratten sind wohl die größten Vertreter, die bekannt sind für ihre Balancierfähigkeit auf schmalen Substraten.

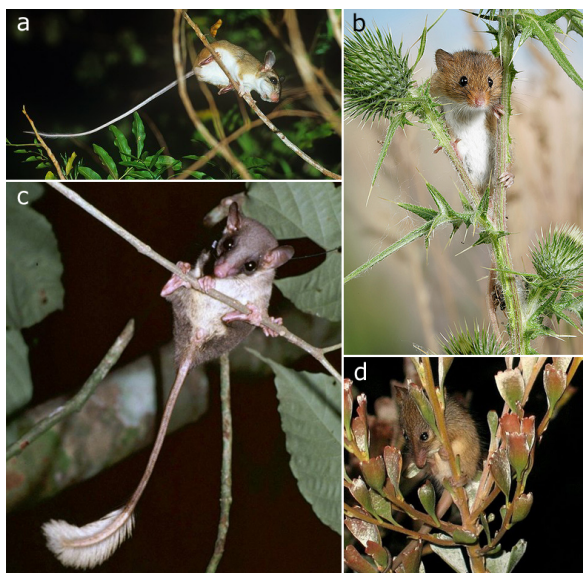


Abb. 3.7 Kleine arborikole Säugetiere. a: *Macrotarsomys ingens*, Muridae, b: *Micromys minutus*, Muridae, c: *Ptilocercus lowii*, Tupaiidae, d: *Tarsipes rostratus*, Tarsipedidae.

Der Fossilbefund:

Unter Bezugnahme auf den Fossilbefund argumentiert GEBO (2004), dass die ersten Primaten nicht größer gewesen sein können als die kleinsten lebenden Vertreter aus der Gattung *Microcebus* (30 - 100 g).

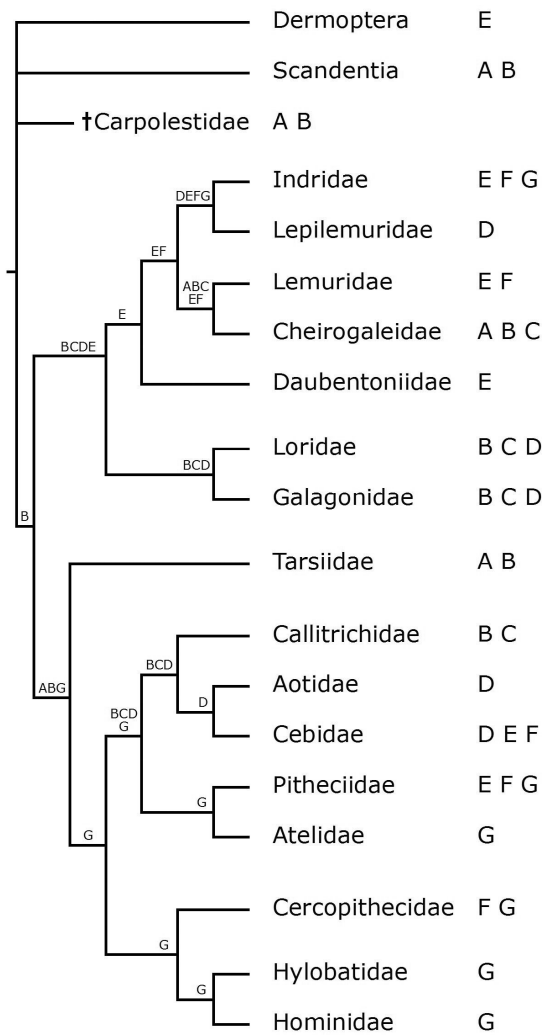
Seine Annahme beruht auch auf Größenschätzungen der ältesten Fossilformen (z.B. †*Anchomomys*, †*Donrussellia*, †*Teilhardina*) und der in China gefundenen winzigen Haplorhini des mittleren Eozän, die auf ein Gewicht von 10 - 15 g geschätzt werden (GEBO ET AL. 2001). Auch die Vertreter der †Plesiadapiformes, die der Stammart der Primaten am nächsten zu stehen scheinen, waren kleine Formen. Die Kopfrumpf-Länge von †*CARPOLESTES SIMPSONI* betrug etwa 15 - 20 cm (BLOCH & BOYER 2002).

SOLIGO (2006) hat die Veränderungen der Körpergröße in der Phylogenese der Primaten anhand von fossilem und rezemtem Material untersucht und fand keinen Hinweis auf einen Trend evolutiver Zunahme. Zu Recht argumentiert er gegen die vermeintlich Cope'sche aber tatsächlich Depéret'sche Regel, dass Körpergröße sich aufgrund immanenter, nicht näher bestimmbarer Eigenschaften phylogenetischer Linien verändert. Eine Veränderung der Körpergröße im Laufe der Evolution ist immer das Resultat der Interaktion mit äußeren Faktoren (z.B. klimatische Einflüsse).

Rekonstruktion auf der Grundlage der Phylogenie:

SOLIGO & MARTIN (2006) nehmen das Fehlen eines Trends hin zur zunehmenden Körpergröße zusammen mit der Lückenhaftigkeit des Fossilbefundes der Primaten zum Anlass, die Hypothesen zur geringen Körpergröße des letzten gemeinsamen Vorfahren der Primaten in Frage zu stellen. Nur auf der Grundlage der Phylogenie kann die Körpergröße im Grundmuster der Primaten rekonstruiert werden.

Die Autoren verwenden eine phylogenetische Hypothese auf der Ebene der Arten (PURVIS 1995). Im Hinblick auf die Systematik der Lemuriformes stützen sie sich auf neuere, molekulargenetisch begründete Hypothesen (YODER ET AL. 1996), in denen *Daubentonia madagascariensis* vermutlich aufgrund von Baumbildungsartefakten an der Basis der Lemuriformes steht. Zur Rekonstruktion der Transformationsrichtungen wird die Methode der unabhängigen Kontraste (GARLAND ET AL. 1999, MIDFORD ET AL. 2005) verwendet, in der die Körpergröße nicht als diskretes Merkmal, sondern als numerische Variable mit einer Variationsbreite behandelt wird. Die ursprüngliche Körpergröße zweier Schwesterarten wird durch eine Mittelwertbildung rekonstruiert. Ein Außengruppenvergleich zur Bestimmung der sparsamsten Transformationshypothese kommt hier nicht zur Anwendung. Anhand dieser Methode berechnen SOLIGO & MARTIN (2006) für das Grundmuster der Primaten eine mittlere Körpermasse von 1171 g mit einem Konfidenzintervall von 236 - 3610 g.



Merkmalsskodierung:
 < 100 g = A
 100 - 299 g = B
 300 - 599 g = C
 600 - 1199 g = D
 1200 - 2399 g = E
 2400 - 4800 g = F
 > 4800 g = G

Abb. 3.8 Rekonstruktion der Körpergröße im Grundmuster der Primaten mit Hilfe von Außengruppenvergleich und sparsamster Transformationshypothese. Das Größenspektrum der Familien wurde in diskrete Merkmalszustände (=Größenklassen) transformiert. Gemeinsame Merkmalsausprägung bei zwei Schwester-taxa wird als Synapomorphie in das Grundmuster beider Taxa übernommen. Bestehen keine Gemeinsamkeiten, gelten die Ausprägungen in beiden Gruppen als gleichermaßen wahrscheinlicher Grundmusterzustand.

Ich habe in Abbildung 3.8 den Versuch unternommen, die Körpergröße im Grundmuster der Primaten anhand eines solchen Ansatzes zu rekonstruieren. Als Außengruppen wurden die Scandentia, die Dermoptera und die fossilen †Carpolestidae verwendet. Für

die Transformation der Körpergröße in diskrete Merkmalszustände habe ich für die unteren Größenklassen eine höhere Auflösung gewählt, da die Kontroversen ja genau diesen Größenbereich betreffen. Selbst mit der gleichen Verwandtschaftshypothese und den Körpermassen, die SOLIGO & MARTIN (2006) verwendeten, erhält man unter Anwendung der jeweils sparsamsten Transformationshypothese eine geringere Körpergröße für den letzten gemeinsamen Vorfahren der Primaten (100 - 300 g).

Fazit

Das Phylogenetische System der Primaten ist in weiten Teilen gut begründet, aber zwei für die Rekonstruktion des Grundmusters entscheidende Fragen sind noch nicht gelöst: die Stellung der Cheirogaleidae im System der Strepsirhini und die Schwestergruppenbeziehungen innerhalb der Euarchonta. Beide Fragen sind besonders für die Rekonstruktion der ursprünglichen Körpergröße der Primaten relevant und haben deshalb unmittelbare Auswirkungen auf die Rekonstruktion der Evolution des Bewegungssystems.

Ich habe dargestellt, dass vor allem zwei abgeleitete Merkmalskomplexe im Grundmuster der Primaten, der stereoskopische Gesichtssinn und die Greifextremitäten eine zentrale Rolle in der Entwicklung von Hypothesen zu Habitat, Fortbewegung und Ernährungsweise des letzten gemeinsamen Vorfahren spielen. So war der ursprüngliche ethologische Kontext des Bewegungsverhaltens die Fortbewegung und Nahrungssuche in den terminalen Ästen und Zweigen des arborikolen Lebensraumes. Die Entwicklung des stereoskopischen Gesichtssinns kann als Anpassung an die Nachtaktivität und einer omnivoren Ernährung mit Präferenz für tierische Kost im Grundmuster der Primaten erklärt werden.

Im Hinblick auf die primäre lokomotorische Bewegungsweise - quadrupeder Gang oder Springen - argumentiert DAGOSTO (2007) für eine Vereinbarkeit der Hypothesen von CARTMILL (1972) und SZALAY & DAGOSTO (1980). Die arboreal quadrupede Fortbewegung könnte die bevorzugte Bewegungsweise für Exploration und Nahrungssuche gewesen sein, Springen die bevorzugte Bewegungsweise zur Überwindung größerer Distanzen und Diskontinuitäten. Fossilbefunde lassen jedoch vermuten, dass die Entwicklung der Greiffüße den morphologischen Anpassungen an das Springen zeitlich voraus ging (BLOCH & BOYER 2002, GEBO 2004, SILCOX ET AL. 2007).

Die Körpergröße des letzten gemeinsamen Vorfahren der Primaten kann nicht anhand des

Fossilbefundes und unter Bezugnahme auf eine zu-
meist fehlinterpretierte „Cope’sche Regel“ rekon-
struiert werden. Wie bei anderen Merkmalen auch,
muss der Zustand im Grundmuster auf der Grundlage
einer phylogenetischen Hypothese ermittelt werden,
aber aufgrund der oben genannten Kontroversen ist
hier keine abschließende Entscheidungsfindung mög-
lich.

Ich möchte deshalb im folgenden Kapitel die
Größenabhängigkeit der Körpergestalten von Prima-
ten besprechen und hier insbesondere auf die
Proportionen von Rumpf und Gliedmaßen eingehen.
Im Vergleich mit Außengruppen ist es möglich,
denjenigen Größenbereich zu bestimmen, bei wel-
chem spezifische Unterschiede zwischen den
betrachteten Gruppen auftreten. Derjenige Grö-
ßenbereich, in welchem aber plesiomorphe Merk-
malsausprägungen erhalten bleiben, kann als Hilfsan-
nahme dafür verwendet werden, das hypothetisierte
Größenspektrum des letzten gemeinsamen Vorfah-
ren der Primaten einzugrenzen. Körperproportionen
gelten aber vor allem als morphologische Korrelate
lokomotorischer Bewegungsweisen (u.a. NAPIER & NA-
PIER 1967, STERN & OXNARD 1973, JUNGERS 1985). Sie
sind die augenscheinlichsten Strukturanpassungen an
die Bewegungsprinzipien und der Vergleich dieser
Prinzipien erfordert den Rückbezug zum Vergleich
der Strukturmerkmale.

Die Extremitäten

Längen, Proportionen und ihre Determinanten

Körperproportionen gelten als morphologische Korrelate der Bewegungsweisen und wurden in Klassifikationssystemen lokomotorischer Bewegung oft als Morphotypen für Kategorien verwendet (z.B. NAPIER & NAPIER 1967). Korrelationen zwischen Körpergestalten und bevorzugten Bewegungsweisen können zwar auf einen adaptiven Zusammenhang hinweisen, die Anpassungsnotwendigkeiten für die Proportionen werden jedoch von den Bewegungsprinzipien bestimmt und erst diese richten sich nach den Anpassungsnotwendigkeiten der Bewegungsweisen. Springen erfordert beispielsweise eine rapide Beschleunigung des Körpers (DEMES & GÜNTHER 1989, CROMPTON ET AL. 1993). Die Körpergröße bestimmt darüber, welche Bewegungsprinzipien hierbei genutzt werden können. Kleine Primaten beschleunigen ihren Körper durch rapide Extension des Sprunggelenkes und große Primaten durch Extension im Hüftgelenk. Die Absprunggeschwindigkeit ist dann umso größer, je größer der Weg ist, auf dem der Körper beschleunigt werden kann. Primaten, die bevorzugt springen, haben deshalb besonders lange Hintergliedmaßen und die Proportionen innerhalb der Hinterextremität sind bestimmt von der jeweiligen Aufgabe der Gelenke bei der Beschleunigung. Der Ort struktureller Anpassung liegt also in der Interaktion der Bewegungsprinzipien mit dem Bewegungssystem.

Ich werde in diesem Kapitel nicht den Erklärungen dieser Interaktionen vorweg greifen, sondern beschreiben, wie sich Primaten in ihren Körperproportionen unterscheiden und welchen Einfluss die Körpergröße dabei hat. Ein Vergleich mit Außengruppen bildet die Grundlage für die Rekonstruktion des Grundmusterzustandes unter Berücksichtigung der im vorigen Kapitel abgeleiteten Annahme zur Körpergröße des letzten gemeinsamen Vorfahren der Primaten. Aus den Unterschieden zwischen den jeweiligen Großgruppen der Primaten können Hypothesen zur Evolution der Körperproportionen abgeleitet werden.

4.1 Die Extremitäten der Theria

Beginnen möchte ich mit einem Exkurs zur funktionellen Neuorganisation der Extremitäten in der Stammlinie der Theria. Erstens gründet sich darauf die Auswahl der Maße, die Definition der betrachteten Gestaltmerkmale und die diesbezüglichen Unterschiede zu traditionellen, anthropologisch geprägten Studien der Körperproportionen von Primaten. Zweitens wird erst aus dieser Perspektive erklärbar, weshalb Körperproportionen nicht in gleichem Umfang variieren wie die Bewegungs- und Verhaltensweisen. Zieht man die entwicklungs-biologischen Determinanten und die in ihnen begründete morphologische Integration im Individuum als mögliche Ursache limitierter Variabilität in Betracht, dann wird deutlich, dass Körperproportionen nicht beliebig anpassbar sind, weshalb der funktionellen Anpassung durch die Bewegungs-prinzipien so große Bedeutung für die Evolution des Bewegungssystems zukommt.

Evolution

In der Stammlinie der Theria fand eine grundlegende funktionelle Neuorganisation der Gliedmaßen gegenüber dem Grundmuster der Amniota statt (JENKINS & WEIJS 1979, KUZNETSOV 1985, BRAMBLE & JENKINS 1989, FISCHER 1994, 1998, FISCHER & WITTE 1998, GASC 2001). Die Extremitäten der Theria bestehen nicht mehr aus drei sondern aus vier funktionellen Elementen; drei tragen geometrisch zur Vorwärtsbewegung des Rumpfes bei (propulsive Elemente) und eines vermittelt den Kontakt zum Substrat (Kontaktelement).

Die Addition eines zusätzlichen propulsiven Elementes geschah in Vorder- und Hinterextremität in unterschiedlicher Weise. Durch die Reduktion des Coracoids wurde die Scapula als neues proximales Element in die Bewegungskette der Vordergliedmaße aufgenommen. Bei vielen Säugetiergruppen ist auch die Clavicula reduziert und die Scapula kann sich, nur durch Muskelschlingen gehalten und geführt, in der Ebene der anderen Beinelemente bewegen. Der scapuläre Drehpunkt liegt auf gleicher Höhe mit dem Hüftgelenk und deshalb ist die Beingeometrie der Theria durch eine Neuorganisation der funktionellen Analogiebeziehungen zwischen den Elementen der Vorder- und Hintergliedmaßen charakterisiert (KUZNETSOV 1985, FISCHER 1994). Die Vorderextremität der Theria ist nicht mehr nur ein Arm und die auf den Homologiebeziehungen innerhalb der Tetrapoda beruhende Trennung zwischen Schultergürtel und Glied-

maße kann für eine funktionelle Interpretation der Gliedmaßenproportionen nicht länger förderlich sein.

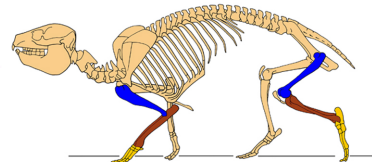
An der Hinterextremität wurde das neue propulsive Element auf andere Weise gewonnen. Mit der Ausbildung eines neuen Sprunggelenkes fand eine funktionelle Neuorganisation des Autopodiums statt. Der verlängerte Tarsometatarsus wurde zum propulsiven Element der Hinterextremität. In asymmetrischen Gangarten, wie dem Galopp, kommen Lumbalwirbelsäule und Becken als weiteres propulsives Element der Hinterextremität hinzu (FISCHER 1994, 1998, FISCHER ET AL. 2002, SCHILLING & HACKERT 2006).

Funktionelle Analogie und serielle Homologie

Aus der funktionellen Neuordnung der Beinstruktur in der Stammlinie der Theria ergeben sich für die quadrupede Fortbewegung neue funktionelle Analogiebeziehungen zwischen den Elementen der Vorder- und Hinterextremitäten (Abb. 4.1.1).

Serielle Homologie

Stylopodium
Zeugopodium
Autopodium



Funktionelle Analogie

proximales
mittleres
distales Element

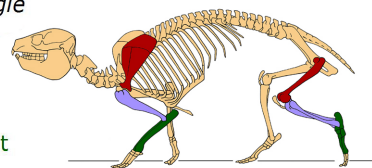


Abb. 4.1.1: Seriell homologe und funktionell analoge Elemente in Vorder- und Hinterextremität der Theria am Beispiel von *Procavia capensis* (Hyracoidea).

In symmetrischen Gangarten, in denen alle Extremitäten den gleichen geometrischen Beitrag (Schrittlänge) zu Vorwärtsbewegung leisten, entsprechen sich die propulsiven Elemente Scapula und Femur, Humerus und Tibia+Fibula sowie Radius+Ulna und Tarsometatarsus in ihrer Lage zueinander und in ihrem Bewegungsmuster (FISCHER ET AL. 2002). Die Hand und die Phalangen des hinteren Autopodiums bilden die Kontaktelemente im Grundmuster der

Theria. Eine Verlängerung des Carpometacarpus, wie sie in einigen Säugetiergruppen auftritt, kann auch diesem Element eine propulsive Rolle zuweisen, die aber für das Grundmuster der Theria nicht angenommen wird. In asymmetrischen Gangarten verhalten sich Vorder- und Hinterextremitäten unterschiedlich (HOWELL 1944, GRAY 1968, HILDEBRAND 1966, 1985) und funktionelle Analogiebeziehungen zwischen einzelnen Elementen sind hier nicht erkennbar.

Trotz der funktionellen Neuordnung der Beinstruktur blieben die gemeinsamen Entwicklungsprogramme der „alten“ Vorder- und Hinterextremitäten auch bei den Säugetieren bestehen (DAVIS & CAPECCHI 1996, MÜLLER & WAGNER 1996, RUVINSKY & GIBSON-BROWN 2000, WELLIK & CAPECCHI 2003). Seit dem Ursprung der Tetrapoda vor etwa 365 Millionen Jahren hatten die seriell homologen Elemente Stylopodium, Zeugopodium und Autopodium auch eine nahezu identische Funktion in der Bein-geometrie der Vorder- und Hintergliedmaßen. Ihre schon deutlich älteren, gemeinsamen genetischen Entwicklungsprogramme führten im Laufe der Evolution zu einer entwicklungsbiologischen und schließlich morphologischen Integration der Extremitäten (OLSON & MILLER 1958, HALLGRÍMSSON ET AL. 2002, YOUNG & HALLGRÍMSSON 2005). Diese Integration in der Architektur der Entwicklungsprozesse verleiht den seriell homologen Strukturen der Extremitäten das Potential phänotypischer Kovariation in Anpassung an eine gemeinsame Funktion (HALLGRÍMSSON ET AL. 2009). Dass die morphologische Integration nicht mit der funktionellen Umstrukturierung der Säugetierextremitäten aufgehoben ist, belegen die vielfachen Nachweise von Wachstumskorrelationen zwischen seriell homologen Elementen in den Extremitäten der Theria (MOLLISON 1911, OLSON & MILLER 1958, WAYNE 1986, HALLGRÍMSSON ET AL. 2002, YOUNG & HALLGRÍMSSON 2005, LAWLER 2008).

Entwicklungsbiologische Integration als mögliche Ursache limitierter Variabilität

Mit dem Ursprung der Theria kam es zu einer Dissoziation der funktionellen und entwicklungsbiologischen Einflussfaktoren auf die Gliederung der Extremitäten (SCHMIDT & FISCHER 2009). Stylopodium, Zeugopodium und Autopodium haben nach wie vor gemeinsame Entwicklungsprogramme für die Musterbildung innerhalb der Extremitäten, die aber bei den Theria zu Interferenzen mit einer funktionell notwendigen Gliederung der Extremitäten führen können.

Bereits DARWIN (1859) hatte in der „*correlation of growth*“ einen wichtigen limitierenden Faktor der Variabilität erkannt und MOLLISON (1911) hat schon vor 100 Jahren Wachstumskorrelationen als Grund für die Ähnlichkeit in den Proportionen der Vorder- und Hinterextremität der Primaten diskutiert. Er erkannte, dass „Differenzierungen der Extremitäten-Proportionen leichter erfolgen im Verhältnis der Extremitäten zum Rumpf, als in den beiden Extremitäten zueinander“ (MOLLISON 1911, S. 247). Innerhalb der Extremitäten sind die Proportionen der Abschnitte wiederum stärker konserviert als die Proportionen zwischen den seriell homologen Elementen der Vorder- und Hinterextremität. Mollison nannte dies die „Homotypie der Proportionen“.

Heute wissen wir, dass dieser unterschiedliche Grad von Veränderbarkeit auf genetische Entwicklungsprogramme als Ursache von Wachstumskorrelationen zurückgeht (TABIN & LAUFER 1993, MÜLLER & WAGNER 1996, SHUBIN ET AL. 1997, RUVINSKY & GIBSON-BROWN 2000, HALLGRÍMSSON ET AL. 2002, WELLIK & CAPECCHI 2003, YOUNG & HALLGRÍMSSON 2005, ZAKANY & DUBOULE 2007). Die Programme steuern die Musterbildung der seriell homologen Elemente beider Extremitäten (Abb. 4.1.2).

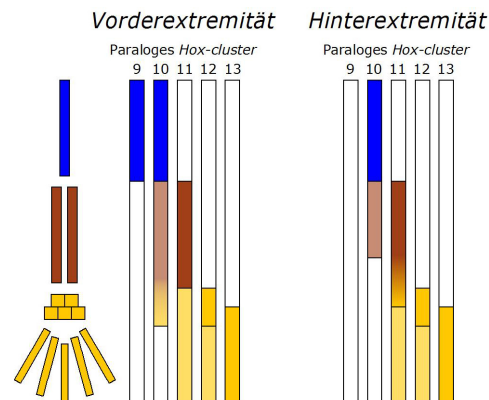


Abb. 4.1.2: Expressionsmuster der paralogen *Hox*-Gene *Hoxd9* - *Hoxd13* bei der Maus (*Mus musculus*, Muridae). Die Gene sind an der proximo-distalen Musterbildung der Extremitäten der Tetrapoda beteiligt. Primärexpression in Klarfarben, Sekundärexpression semitransparent. (Nach WELLIK & CAPECCHI 2003).

Für die Identität der Vorder- und Hinterextremitäten gibt es natürlich auch genetische Faktoren, die im Hühnchen-Modell identifiziert wurden (GIBSON-BROWN ET AL. 1996, LOGAN ET AL. 1998, LOGAN & TABIN 1999, RODRIGUEZ-ESTEBAN ET AL. 1999). Solche Faktoren bewirken eine Modularisierung der Entwicklung und sind entscheidend für das Potential der individuellen Anpassbarkeit (CHEVERUD 1996, WAGNER 1996, WAGNER & ALTENBERG 1996, HALLGRÍMSSON ET AL. 2009). Ob aber mit der Dissoziation zwischen funktionell analo-

gen und seriell homologen Elementen in den Gliedmaßen der Theria die Modularisierung gegenüber der Integration einen stärkeren Einfluss auf die Musterbildung gewann, muss vor dem Hintergrund der phänotypischen Kovariation zwischen seriell homologen Elementen in Frage gestellt werden (SCHMIDT & FISCHER 2009). Inwiefern der Einfluss der Integration limitierend ist und ob der Grad dieser Limitierung in verschiedenen Säugetiergruppen unterschiedlich ist, kann derzeit noch nicht beantwortet werden (YOUNG & HALLGRÍMSSON 2005, LAWLER 2008). Die Suche nach evolutiven Erklärungen für unterschiedliche Körperproportionen sollte deshalb nicht ad hoc von einer getrennten Veränderbarkeit der Vorder- und Hintergliedmaßen oder deren Teilelementen ausgehen und mögliche Wachstumskorrelationen mit in Betracht ziehen.

Funktion als Kriterium für die Bestimmung von Körperproportionen

Die funktionelle Determinierung der Körperproportionen ist nur dann erkennbar, wenn die zum Vergleich ausgewählten Längenmaße und Proportionen auch die Funktionsweise der Gliedmaßen korrekt abbilden. Von einem anthropologisch geprägten Verständnis für Bewegungsfunktionen geleitet, wird bis heute den Größenverhältnissen zwischen den Langknochen der Gliedmaßen besondere Beachtung geschenkt. Der intermembrale Vergleich konzentriert sich auf die Verhältnisse der Stylopodien oder auch der Zeugopodien in Vorder- und Hinterextremität zueinander. Inwiefern damit aber tatsächlich funktionelle Anpassungen wiedergegeben werden, muss vor dem Hintergrund der tatsächlichen Funktionsweise der Extremitäten außerhalb der Hominoidea in Frage gestellt werden.

Die Berechnung von Indizes, also von Quotienten aus zwei gleichdimensionalen Maßen hat eine lange Tradition in der Beschreibung von Körperproportionen in der Anthropologie (MOLLISON 1911, MARTIN 1928). Indizes geben beispielsweise die Proportionen zwischen Humerus und Radius (Brachialindex), Femur und Tibia (Cruralindex) und zwischen den Summe der Langknochen beider Extremitäten (Intermembralindex = $\frac{\text{Humerus} + \text{Radius}}{\text{Femur} + \text{Tibia}}$) wider. Bei mehrgliedrigen (> 2) Extremitäten ist der Wert dieser Indizes zur Abbildung funktionell relevanter Proportionen aber begrenzt. Weitaus besser geeignet ist hierfür die Berechnung des prozentualen Anteils jedes Elementes an der

Gesamtlänge der mehrgliedrigen Extremität (HILDEBRAND 1952, SCHMIDT 2005a, 2008). Wenn sich aus einer solchen Betrachtung unterschiedlich starke Relationen zwischen jeweils zwei Elementen ergeben, kann über eine sinnvolle Darstellung durch Indizes nachgedacht werden.

Die Proportionen zwischen den Extremitäten sind nur dann als strukturelle Anpassung an Bewegungsprinzipien interpretierbar, wenn sie auch die einander funktionell entsprechenden Elemente betrachten. Die traditionellen Indizes zwischen den seriell homologen Elementen (z.B. Humero-Femoralindex, Intermembralindex) können dagegen eine Abbildung möglicher Wachstumskorrelationen sein. Das Längenverhältnis der Extremitäten zueinander oder zwischen Extremitäten und Rumpf sollte die Gliedmaßen als Ganzes berücksichtigen. Je nach Fragestellung kann auch das Verhältnis der summierten Längen der propulsiven Elemente eine funktionell relevante Beschreibungsgröße sein.

Das Wissen um die Evolution der Extremitäten der Theria begründet die Definitionen der von mit untersuchten Körperproportionen (siehe Übersicht 4.1). In ihrem konsequenten Bezug auf die Funktionsweise der Extremitäten quadrupeder Säugetiere weichen sie von den traditionell betrachteten Gestaltmerkmalen ab. Deren Definitionen resultieren aus einer anthropologisch geprägten Perspektive auf die Fortbewegung von Tieren.

Körpergröße und die Vergleichbarkeit von Arten

Nachdem ich die Funktionsweise der Extremitäten als Richtlinie für die Wahl der zu beschreibenden Gestaltmerkmale begründet habe, bedarf die Rekonstruktion des Grundmusterzustandes noch einiger Vorüberlegungen zur Vergleichbarkeit dieser Merkmale zwischen Arten.

Dass Körperproportionen Ausdruck der strukturellen Anpassung an Bewegungsprinzipien und nicht an Bewegungsweisen sind, wird darin deutlich, dass die Variation der Körpergröße in einer taxonomischen Gruppe mit ähnlichen Bewegungsweisen evolutive Gestaltänderungen hervorrufen kann (GREGORY 1912, HILDEBRAND 1952, MAYNARD-SMITH & SAVAGE 1956, MEUNIER 1959, ALEXANDER ET AL. 1979, JUNGERS 1985, BERTRAM & BIEWENER 1990, STEUDEL & BEATTIE 1993). Die Körpergröße in ihrem Einfluss auf die Bewegungsprinzipien ist also eine wichtige Determinante der Proportionen.

Die Begriffe Skalierung und Allometrie

Die Veränderung von Merkmalen in Abhängigkeit von der Körpergröße wird als relatives Wachstum oder als Skalierung bezeichnet (HUXLEY 1924, HUXLEY & TEISSIER 1936, GOULD 1966, 1971, SCHMIDT-NIELSEN 1975, 1984). Bei isometrischer Skalierung verändern sich alle Längen- und Flächenparameter proportional zur Größe, während allometrische Skalierung eine über- oder unterproportionale Veränderung bedeutet.

Im zweiten Kapitel habe ich die mechanische und physiologische Notwendigkeit allometrischer Skalierung bereits erörtert. Da das Volumen eines Körpers mit zunehmender Größe um die dritte Potenz steigt, Flächen aber nur um die zweite Potenz wachsen, würden sich bei isometrischer Skalierung flächenbasierte Funktionen des Körpers (Gasaustausch, Nährstoffaufnahme, Muskelkraft, Traglast der Knochen) nachteilig gegenüber volumenbasierten Funktionen (Gewicht) verändern (GALILEI 1638, D'ARCY THOMPSON 1942). Größenveränderungen des Körpers, ob in der Evolution oder der Ontogenese, sind daher stets mit allometrischen Veränderungen der Körperproportionen verbunden, um das nachteilige Verhältnis der Oberfläche zum Volumen bei großen Tieren zu kompensieren (HUXLEY 1932, GOULD 1966, SCHMIDT-NIELSEN 1975, 1984, ALEXANDER 1985). Diese Veränderungen werden durch die lineare Allometriegleichung $y = bx^\alpha$ beschrieben (SNELL 1892, LAPICQUE 1907, HUXLEY 1932, HUXLEY & TEISSIER 1936). Der Anstieg der Geraden ist der Allometrikoeffizient α , b ist der Schnittpunkt der Geraden mit der y-Achse.

Es gibt Wachstumsallometrien in der Ontogenese jedes Individuums, intraspezifische und interspezifische Allometrien (MEUNIER 1959, GOULD 1966, 1977, STEUDEL 1982a, b). Die Allometrien innerhalb der Individuen einer Art sind von der Allometrie im Vergleich zwischen Arten zu unterscheiden. Intraspezifische Allometrie kann physiologische Ursachen haben, interspezifische Allometrie ist das Ergebnis evolutiver Anpassung (GOULD 1971, 1977). MEUNIER (1959) prägte in diesem Zusammenhang den Begriff der Transpositionsallometrie. Transposition ist die gesetzmäßige Versetzung von Allometriergeraden in einer Serie von Populationen oder nahe verwandten Arten. Im Sinne MEUNIERS beschreibt Transposition einen mikroevolutiven Prozess, in dem Größenänderung noch keine Gestaltänderung bewirkt, die von wachstumsbedingten Veränderungen in der Ontogenese verschieden sind.

Die Vergleichbarkeit der Körperproportionen zwischen Arten

Unter der Voraussetzung der Isometrie innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe oder der Transpositionsallometrie in einer Serie von Gruppen können Körperproportionen als diskrete, homologisierbare Merkmale verwendet werden, die, aufgetragen auf ein phylogenetisches System, in eine Grundmusterrekonstruktion für ein bestimmtes Taxon einfließen können. Diese Voraussetzungen sind aber selten erfüllt. Isometrie ist häufig nur dann festzustellen, wenn Körperproportionen über die Grenzen von Großgruppen hinweg in einem breiten Größenspektrum verglichen werden (ALEXANDER ET AL. 1979). Die verschiedenen Allometrieverhältnisse innerhalb der Verwandtschaftsgruppen im Datensatz werden durch solche Interpolationen aber maskiert (GOULD 1966, SCHMIDT-NIELSEN 1984, BIEWENER 2005).

Auf der Ebene niedrigerer taxonomischer Kategorien ist Allometrie fast immer zu beobachten (HILDEBRAND 1952, GOULD 1966, BIEGERT & MAURER 1972, STEUDEL 1982a, b, JUNGERS 1985, BERTRAM & BIEWENER 1990, STEUDEL & BEATTIE 1993). Die Unterschiede zwischen Familien resultieren oft aus einem unterschiedlichen Bewegungsrepertoire, aber diese phylogenetischen Effekte können auch andere Ursachen haben. Innerhalb der Felidae gibt es beispielsweise keine größenbedingten Proportionsveränderungen (DAY & JAYNE 2007), während sie bei den Canidae durchaus bestehen (HILDEBRAND 1952, WAYNE 1986). Das unterschiedliche Ausmaß von Allometrie oder sogar ihr Fehlen, hat GOULD (1971) als Limitierung der Anpassbarkeit interpretiert. Dies wird auch in der geometrischen Ähnlichkeit vieler Hunderassen deutlich (WAYNE 1986, Fischer persönl. Mitteilung). Eine wichtige Ursache dieser Limitierungen sind genetische und entwicklungsbiologische Determinanten und die durch sie mitbestimmte stabilisierende Selektion. Sie entscheiden über den Grad morphologischer Integration und damit über die phänotypische Variabilität, auf welche die externen Selektionsfaktoren zugreifen (u.a. MAYNARD-SMITH ET AL. 1985, WAGNER & ALTENBERG 1996, SCHWENK & WAGNER 2001). Der letzte gemeinsame Vorfahre der Felidae war nicht klein, sondern vermutlich etwa 40 kg schwer (MATTERN & MCLENNAN 2000) und das Potential phänotypischer Variabilität in der Phylogenese der Katzen war deshalb möglicherweise eingeschränkt (DAY & JAYNE 2007). Unterschiede zwischen Verwandtschaftsgruppen sind folglich nicht nur ein Hinweis auf verschiedene Anpassungen sondern auch das Ergebnis unterschiedlicher Anpassbarkeit.

4.2 Die Extremitäten der Primaten

Bei den Primaten sind allometrische Proportionsveränderungen vielfach dokumentiert und mit dem Einfluss unterschiedlicher Bewegungsweisen als Anpassung an unterschiedliche Körpergrößen erklärt (MOLLISON 1911, SCHULTZ 1930, 1933, 1954, 1970, BIEGERT & MAURER 1972, CORRUCINI 1978, JUNGERS 1979, 1985, JOUFFROY 1975, JOUFFROY & LESSERTISSEUR 1979, AIELLO 1981, STEUDEL 1982a,b, STRASSER 1992, LEMELIN & JUNGERS 2007). Sie belegen, dass es oberhalb der Artebene praktische keine diskreten Zustände in den Merkmalen der Körperproportionen gibt, sondern nur Relativität: eine Art hat relativ zu ihrer Größe längere oder kürzere Gliedmaßen als eine andere Art.

Die Rekonstruktion eines Grundmusterzustandes solcher Merkmale bedarf deshalb immer der Zusatzannahme einer bestimmten Körpergröße. Erst durch die Beschreibung der größenabhängigen Veränderungen innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe kann der jeweilige Zustand des Merkmals bei einer bestimmten Körpergröße geschätzt werden.

Datenbasis und Methoden der Analyse

Datenbasis und Kriterien für die Wahl der Außengruppen

Die Analyse basiert auf der Vermessung von insgesamt 279 Individuen aus 148 Arten. Die Messstrecken an den Skelettelementen der Extremitäten sind in Abb. 4.2.1 dargestellt. Die Rumpflänge wurde als Strecke zwischen dem ersten Thorakalwirbel und dem Ende des Sakrum gemessen. Sie fehlt bei Individuen, die nicht als Bänderskelette präpariert waren. Das Skelettmaterial stammt aus den Sammlungen des Phyletischen Museums Jena, des Museums für Naturkunde Berlin, der Bayrischen Staatssammlung München und des Naturhistorischen Museums der Burgergemeinde Bern.

Die Primaten sind mit 77 Arten vertreten. Hominoidea wurden nicht in die Studie einbezogen. Die gemeinsamen Merkmale der Scandentia, Rodentia und Marsupialia werden als Repräsentation des plesiomorphen Merkmalszustandes (Grundmuster Theria) interpretiert. Die Mehrzahl der Arten in diesen Gruppen hat eine geringe Körpergröße (< 1 kg).

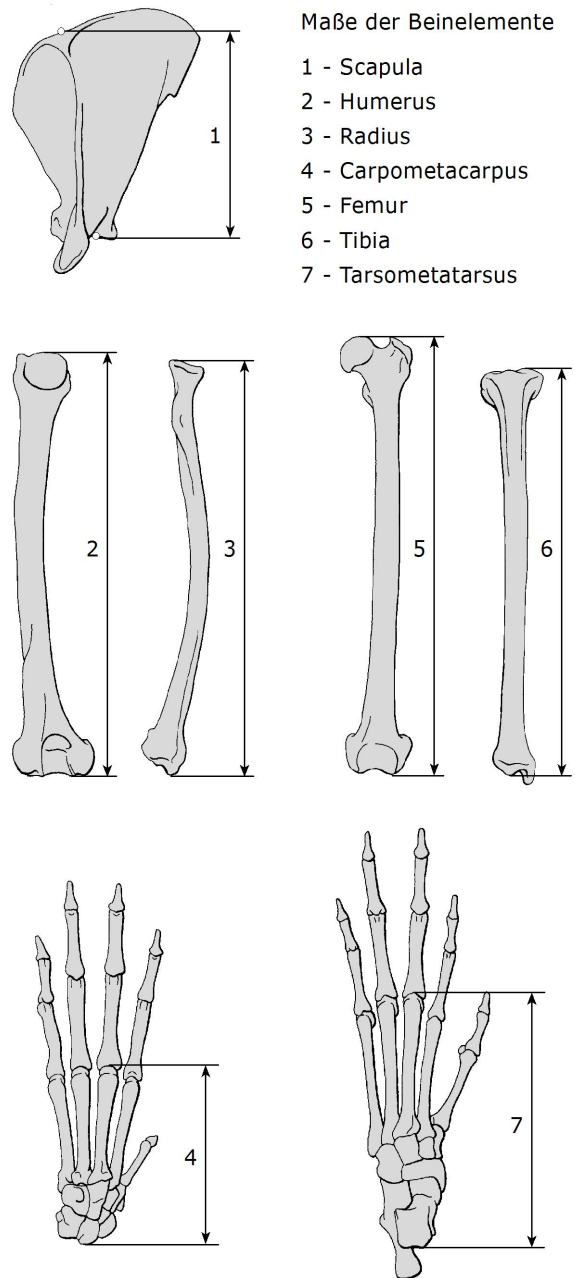


Abb. 4.2.1: Skeletale Elemente der Extremitäten. Messstrecken.

Das Größenspektrum der Carnivora ist wiederum demjenigen der Primaten vergleichbar. Hierdurch kann ich zeigen, wie die Veränderung der Körpergröße im Laufe der Evolution Einfluss auf die Gliedmaßenproportionen in beiden Gruppen nimmt. Dabei wird deutlich werden, dass die Divergenz vom jeweiligen Grundmusterzustand das Maß der Verschiedenheit beider Gruppen im alleinigen Ver-

gleich größerer Arten überhöht darstellt. Einfacher formuliert können also die Unterschiede zwischen Katzen und Meerkatzen niemals als spezifische Merkmale einer der beiden Großgruppen identifiziert und gar als deren Anpassung interpretiert werden.

Das Maß für die Körpergröße

Ein kritischer Faktor jeder allometrischen Studie ist das Maß, welches die Größe = Körpervolumen gut wiedergibt und sich zwischen Arten isometrisch zur Größe verändert. Viele Allometriestudien haben ein Längenmaß des Körpers, z.B. die Rumpflänge als Surrogat für die Größe verwendet, da ein solches Maß immer am Skelettmaterial oder an Kadavern ermittelt werden konnte. Man weiß aber inzwischen, dass es praktisch kein Längenmaß am Körper gibt, das sich über große Verwandtschaftsgruppen hinweg proportional zur Körpergröße verändert. Deshalb wird heute generell die Körpermasse als Maß für die Größe benutzt (AIELLO 1981, JUNGERS 1985), auch wenn dabei Unschärfen in Kauf genommen werden müssen. Ist die Masse eines Individuums nicht bekannt, wird sie durch einen Wert aus Literaturquellen ersetzt.

Auch die Masse verhält sich nicht vollkommen isometrisch zum Körpervolumen, da sich die Zusammensetzung des Körpers in den jeweiligen Anteilen von Skelett, Muskulatur und Eingeweiden mit zunehmender Größe ändert (GRAND 1977). Die Masse in ihrer Wirkung als Gewichtskraft hat aber gegenüber dem Körpervolumen den größeren Einfluss auf die Bewegung und deshalb auch die größere selektive Kraft. Größe wird deshalb in der funktionellen Morphologie des Bewegungssystems mit der Masse und nicht mit dem Körpervolumen gleichgesetzt.

Intraspezifische Variation

Der Umgang mit der intraspezifischen Variation in morphometrischen Studien wird bisweilen kontrovers diskutiert. In der Mehrzahl der Fälle wird ein Mittelwert über alle Individuen einer Art berechnet, um jede Art in einer Analyse gleich zu wichten, unabhängig von der vermessenen Individuenzahl. Diese Vorgehensweise ist nachvollziehbar aber nicht unproblematisch, weil die Variationen zwischen Arten und die Variationen innerhalb einer Art grundsätzlich verschiedene Ursachen haben (siehe oben). Intraspezifische Proportionsunterschiede gehen mitunter auf variierende Wachstumsallometrien zurück und damit auf physiologische Wirkursachen. Unterschiedlich große Adulte einer Art können unter-

schiedliche Proportionen haben, die aber nicht als funktionelle Anpassung an die unterschiedliche Größe interpretiert werden sollten. Eine Mittelwertberechnung innerhalb der Art bildet folglich nicht-reale Proportionswerte ab.

Um dies zu vermeiden, habe ich keine Mittelwerte gebildet, wenn mehrere Individuen einer Art vermessen wurden. Stattdessen wurde das größte Individuum bezüglich der Summe beider Beinlängen in die Analyse einbezogen. Die Daten dieser Individuen sind im Anhang wiedergegeben. Bevorzugt wurden die Individuen mit assoziierten Gewichtsangaben. Auch dieses Vorgehen ist nicht unbedenklich, da das verfügbare Größenspektrum von Sammlungsmaterial von Zufälligkeit bestimmt ist und sicher nicht die natürliche intraspezifischen Varianz abbildet. Hierin liegt aber ein systemischer Fehler morphometrischer Studien, die sich nicht auf eine umfangreiche Individuenzahl jeder untersuchten Art stützen.

Auswahl der Längenmaße und Größenverhältnisse

Wie oben bereits begründet, richtet sich die Auswahl der Längenmaße und der berechneten Größenverhältnisse nach der Funktionsweise der Extremitäten quadrupeder Säugetiere (Übersicht 4.1). Die Länge der Gliedmaßen wird als Summe ihrer propulsiven Elemente wiedergegeben und nicht nur aus den Längen von Stylopodium und Zeugopodium berechnet. In die Berechnung der Vorderextremitätenlänge wird der Carpometacarpus einbezogen, wenn die Skalierung der Extremität und ihr Längenverhältnis gegenüber dem Rumpf oder der Hinterextremität betrachtet werden. Im Vergleich der intramembralen Proportionen wird dieses Element nicht berücksichtigt, da ihm ein funktionell analoges Element an der Hinterextremität fehlt.

Die Proportionen zwischen Beinlänge und Rumpflänge und zwischen Vorder- und Hinterextremität werden als Indizes berechnet. Die Längenverhältnisse der drei propulsiven Elemente einer Extremität zueinander werden durch ihren prozentualen Anteil an der Summe ihrer Längen dargestellt.

Auch im Längenverhältnis zwischen zwei Skelettelementen ist der Effekt der Körpergröße nicht eliminiert ist (HILDEBRAND 1952, AIELLO 1981, STEUDEL & BEATTIE 1993). Für den Vergleich zwischen Arten oder Verwandtschaftsgruppen erhält man dadurch zwar diskrete Merkmalszustände. Diese sind aber nur dann auch homologisierbare Merkmale, wenn beide Skelettelemente sich isometrisch zueinander verhalten. Häufig ist dies jedoch nicht der Fall.

Übersicht 4.1

Definitionen der Maße und Proportionen

Rumpflänge

Thorakal- + Lumbalwirbelsäule + Sakrum

Gliedmaßenlänge

Vorderextremität:

Scapula + Humerus + Radius + Carpometacarpus

Hinterextremität:

Femur + Tibia + Tarsometarsus

Propulsive Elemente:

Vorderextremität: Scapula, Humerus, Radius

Hinterextremität: Femur, Tibia, Tarsometarsus

Kontaktelemente:

Vorderextremität: Phalangen, (Carpometacarpus)

Hinterextremität: Phalangen

Intermembrale Proportionen

$$= \frac{\text{Scapula} + \text{Humerus} + \text{Radius} + \text{Carpometacarpus}}{\text{Femur} + \text{Tibia} + \text{Tarsometarsus}}$$

Intramembrale Proportionen

% propulsives Element der Vorderextremität

$$= \frac{\text{Element}}{\text{Scapula} + \text{Humerus} + \text{Radius}} \times 100$$

% propulsives Element der Hinterextremität

$$= \frac{\text{Element}}{\text{Femur} + \text{Tibia} + \text{Tarsometarsus}} \times 100$$

Proportionen sind aber funktionell wichtige Beschreibungsgrößen. Auf der Ebene des Individuums bilden die Proportionen der Skelettelemente nach Abschluss der Wachstumsphase ein strukturelles Rahmenwerk, in das sich die Prinzipien der verschiedenen Bewegungsweisen im Repertoire des Individuums einpassen müssen. Die Skelettproportionen des Individuums beeinflussen dann die Bewegungsabläufe innerhalb der Extremitäten, die Koordination der Gliedmaßen untereinander, die Gewichtsverteilung zwischen Vorder- und Hinterbeinen, die Momente in den Gelenken und die Biegebeanspruchung der Knochen. Proportionsunterschiede können deshalb häufig Unterschiede in den Bewegungsprinzipien erklären.

Die Kontaktelemente werden in diese Betrachtung nicht einbezogen, da sie eine grundsätzlich andere Funktion haben als die propulsiven Elemente und folglich anderen Anpassungsnotwendigkeiten unterliegen. Dies trifft im Falle der Finger und Zehen

auf alle in der Studie behandelten Gruppen zu, während die Rolle des Carpometacarpus in den einzelnen Gruppen unterschiedlich ist.

Bei den Carnivora mit digitigrader Handhaltung (Felidae) trägt der stets vom Boden abgehobene Carpometacarpus zur Translationsbewegung des Rumpfes bei und ist genauso wie der Tarsometatarsus relativ lang und mit einem hohen Drehpunkt versehen. Marsupialia, viele Rodentia, Scandentia, Primates, Mustelidae und Procyonidae sind dagegen überwiegend palmigrad, die Hand wird mit einem großen Teil ihrer Fläche aufgesetzt und nur am Ende der Kontaktphase wird der Carpometacarpus abgehoben. Da dieser aber in der Regel recht kurz ist, ist sein geometrischer Beitrag zur Vorwärtsbewegung gering.

Unter den terrestrischen Vertretern der Cercopithecidae findet man ebenfalls Formen mit digitigrader Handhaltung, z.B. *Chlorocebus*, *Erythrocebus*, *Mandrillus*, *Papio* und *Theropithecus* (NAPIER & NAPIER 1967, TUTTLE 1969, WHITEHEAD 1993). Erst kürzlich wurde aber gezeigt, dass der funktionelle Kontext dieser Handhaltung und so wohl auch ihr Anpassungswert bei den Primaten anders ist als bei den Felidae oder auch den Canidae (PATEL 2009). Cercopithecidae gehen nur bei langsamer Geschwindigkeit digitigrad, nutzen diese Positionierung jedoch nicht, um bei höheren Laufgeschwindigkeiten die Reibungsfläche mit dem Substrat zu minimieren. Mit diesem Effekt werden die digitigraden und unguigraden Kontaktelemente großer Lauftiere erklärt (GREGORY 1912, GRAY 1944, HOWELL 1944, HILDEBRAND 1985).

Regression zur Ermittlung der Allometriegleichung

Die Allometriegleichung $y = bx^\alpha$ wird durch Regression eines bestimmten Längenmaßes gegenüber der Körpermasse ermittelt. Eine logarithmische Transformation der Daten ist bei der Skalierung von Längen- oder Flächenmassen gegen die Körpermasse sinnvoll, um den Datenpunkten eine lineare Gleichung anzupassen. Die logarithmische Transformation der Allometriegleichung ist dann:

$$\log(y) = \log(b) + \alpha \log(x).$$

Zur Ermittlung der Gleichung sind vor allem zwei Modelle in Gebrauch (GOULD 1966, STEUDEL 1982a, JUNGERS 1985, SOKAL & ROHLF 1995): Im Regressionsmodell I („least square“) wird angenommen, dass die unabhängige X-Variable frei von Messfehlern ist. Im Modell II („reduced major axis“ RMA) wird stattdessen auch der potentielle Messfehler der X-Variablen (Körpermasse) berücksichtigt und die Daten müssen keiner bivariaten Normalverteilung fol-

gen (SOKAL & ROHLF 1995). Die notwendigen Voraussetzungen für Modell II entsprechen also dem Charakter der meisten morphometrischer Datensätze hinsichtlich fehlender Angaben zur Körpermasse bei vielen Skelettpräparaten musealer Sammlungen. Auch in der vorliegenden Datensammlung waren von ca. 50 Prozent der vermessenen Individuen die zugehörigen Massen nicht verfügbar und wurden aus Literaturquellen ergänzt (ROWE 1996, SMITH & JUNGERS 1997, NOWAK 1999).

Beide Regressionsmodelle liefern ähnliche Aussagen, wenn die Abhängigkeit der Variablen Y von X hoch signifikant ist (GOULD 1966, AIELLO 1981, STEUDEL 1982a, JUNGERS 1985). Im anderen Falle gilt das Modell II als die im statistischen Sinne strengere Methode. Auf eine Gegenüberstellung der Ergebnisse beider Methoden wird hier verzichtet, auch wenn im Zuge der Berechnung der Regressionsgeraden nach Modell II und ihrer Konfidenzintervalle die Regressionsgleichung nach Modell I quasi als Beiprodukt abfällt.

Vergleich der Proportionen

Ein statistischer Vergleich zwischen Gruppen erfordert ein Abwägen bei der Gliederung der Datensammlung. Wählt man Gruppen mit hohem taxonomischem Rang erhält man durch die höhere Stichprobenzahl auch eine statistisch gut gesicherte Differenzierung. Die evolutiven Einflüsse, die diese Differenz hervorgerufen haben, sind jedoch im Einzelnen nicht diagnostizierbar und eine adaptive Erklärung für die Verschiedenheit ist nicht möglich. Wählt man dagegen eine Gliederung in Gruppen mit niedrigem taxonomischem Niveau ist der Stichprobenumfang oft gering und Mittelwertsunterschiede haben selten statistische Signifikanz. Die adaptive Signifikanz ist jedoch mit höherer Wahrscheinlichkeit erkennbar.

Ich habe mich beim Vergleich der Proportionen zwischen Gruppen für eine Gliederung meiner Datensammlung in Familien entschieden, da in den meisten Fällen das Bewegungsverhalten innerhalb einer Familie sehr einheitlich erscheint und die phylogenetischen Einflüsse auf das Bewegungssystem überschaubar sind. Im Falle der Platyrrhini wurde deshalb die von RYLANDS ET AL. (2002) vorgeschlagene Gliederung der Gruppe in die fünf Familien Aotidae, Atelidae, Callitrichidae, Cebidae und Pitheciidae beibehalten, die andere Autoren nicht unterstützen (GOODMAN et al. 1998, GROVES 2001, WILSON & REEDER 2005). Bei den Cercopithecoidea sprechen die Unterschiede im Bewegungsverhalten zwischen den Cercopithecinae und Colobinae stattdessen für eine sepa-

rate Betrachtung der beiden Gruppen, auch wenn SCHULTZ (1970) die größere Uniformität der Cercopithecoidea gegenüber den Hominoidea, Platyrrhini und Strepsirhini hervorhob. Der Vergleich erfolgte durch eine einfaktorische Varianzanalyse (ANOVA) mit nachfolgendem a posteriori Test auf Signifikanz der Mittelwertsunterschiede. Wegen der mitunter großen Differenz im Stichprobenumfang der jeweiligen Gruppen wurde hierfür die GT2-Methode verwendet (HOCHBERG 1974, SOKAL & ROHLF 1995).

Die Frage, inwiefern die relativen Längen einzelner Beinelemente intramembral und zwischen Vorder- und Hinterextremität zueinander in Beziehung stehen, wird über eine klassische Korrelationsanalyse beantwortet. Hierfür wird der Pearson'sche Produkt-Moment-Korrelationskoeffizient berechnet und durch einen Student's t-Test auf Signifikanz geprüft.

Gliedmaßenlänge und ihr Verhältnis zur Körpergröße

Bisherige Studien

Als typisches Merkmal der Primaten gelten seit jeher ihre langen Gliedmaßen, mit denen sie raumgreifende Bewegungen in ihrem dreidimensionalen Lebensraum ausführen können. Studien, in denen Primaten mit anderen Säugetiergruppen hinsichtlich ihrer Extremitätenlängen verglichen werden, sind allerdings selten.

ALEXANDER ET AL. (1979) haben die Größenabhängigkeit der Langknochen in verschiedenen Gruppen geprüft. Die Primaten waren mit fünf Arten in dieser Studie vertreten (*Otolemur crassicaudatus*, *Cercopithecus mitis*, *Chlorocebus aethiops*, *Colobus abyssinicus*, *Papio anubis* und *Homo sapiens*), außerdem wurde Carnivora (n = 9), Artiodactyla (n = 10), Rodentia (n = 5), Lagomorpha (n = 2) und „Insectivora“ (n = 3) untersucht. Tatsächlich fielen die Primaten durch Allometrie geraden auf, die gegenüber dem Durchschnitt aller Gruppen verschoben waren. Humerus, Ulna, Femur und Tibia der fünf Primaten waren relativ länger verglichen mit gleich großen Vertretern der übrigen Gruppen.

Mit Referenz auf diese Arbeit, die darauf zielte typische Gruppenmerkmale aufzuzeigen, wird seither berichtet, dass Primaten (als Gruppenmerkmal!) längere Gliedmaßen hätten als die meisten anderen Säugetiere. Trotz der erheblichen Diskrepanz zwischen tatsächlichem Befund und späterer Interpreta-

tion, wurde bis heute die gedachte Richtung der evolutiven Transformation dieser Merkmale weder in Frage gestellt noch erneut überprüft. Ob also verlängerte Extremitäten zum Grundmuster der Primaten gehören und ob es sich hierbei um einen abgeleiteten Merkmalszustand einzelner Primatengruppen handelt, soll daher der Betrachtung der intermembralen und intramembralen Proportionen vorangestellt werden.

Ergebnisse der vorliegenden Arbeit

Die Abhängigkeit der Extremitätenlänge von der Körpermasse ist in allen hier berücksichtigten Gruppen sehr groß. Im Mittel gehen mehr als 90% der Varianz der Länge auf die Varianz der Größe zurück (Tabn. 4.2.1 und 4.2.2). Allometrie ist häufiger als Isometrie und positive Allometrie ($\alpha > 0,33$) ist häufiger als negative Allometrie ($\alpha < 0,33$).

Die Länge der Vorderextremität der Primaten nimmt mit zunehmender Körpergröße überproportional zu. Besonders lange Vordergliedmaßen haben die Platyrrhini. Die Hinterextremität skaliert mit positiver Allometrie nur bei den strepsirhinen Primaten. Die größeren Strepsirhini, hier vor allem die Lemuridae, haben also relativ zu ihrer Größe längere Gliedmaßen als die kleineren Formen (u.a. Cheirogaleidae, Loridae). In dem deutlich breiteren Massenspektrum der Haplorhini (130 g - 23,5 kg) verhält sich die Länge der Hinterextremität isometrisch zur Größe. Der Anstieg der Allometrieggeraden wird aber nicht unwesentlich von den großen terrestrischen Cercopithecinae (z.B. *Papio*, *Theropithecus*) beeinflusst. Betrachtet man die Neuweltaffen separat, so fällt der Anstieg der Geraden höher aus, die Hinterbeine werden mit zunehmender Körpergröße auch in dieser Gruppe überproportional lang (Tab. 4.2.2).

Tabelle 4.2.1: Ergebnisse der Regression.

<i>Skalierung der Vorderextremität</i>					α - Anstieg
					b - Schnittpunkt mit Y_0
					C.I. - Konfidenzintervall
	n	$\alpha \pm 95\% \text{ C.I.}$	b $\pm 95\% \text{ C.I.}$	F-Wert	r ²
Primates	67	0,38 \pm 0,02	2,64 \pm 0,17	1097	0,94
Strepsirhini	23	0,39 \pm 0,07	2,60 \pm 0,45	118	0,85
Haplorhini	44	0,37 \pm 0,02	2,76 \pm 0,16	1272	0,97
Platyrrhini	21	0,40 \pm 0,05	2,59 \pm 0,31	321	0,94
Catarrhini	23	0,35 \pm 0,05	2,93 \pm 0,44	196	0,90
Scandentia	3	0,36 \pm 0,39	2,67 \pm 1,99	14	0,94
Rodentia	19	0,35 \pm 0,04	2,53 \pm 0,21	317	0,95
Marsupialia	12	0,31 \pm 0,04	2,82 \pm 0,31	241	0,96
Carnivora	21	0,39 \pm 0,06	2,35 \pm 0,49	154	0,89

Tabelle 4.2.2: Ergebnisse der Regression

<i>Skalierung der Hinterextremität</i>					α - Anstieg
					b - Schnittpunkt mit Y_0
					C.I. - Konfidenzintervall
	n	$\alpha \pm 95\% \text{ C.I.}$	b $\pm 95\% \text{ C.I.}$	F-Wert	r ²
Primates	75	0,34 \pm 0,02	3,05 \pm 0,13	1484	0,95
Strepsirhini	27	0,38 \pm 0,04	2,85 \pm 0,27	323	0,93
Haplorhini	48	0,33 \pm 0,02	3,18 \pm 0,16	971	0,96
Platyrrhini	25	0,36 \pm 0,04	2,94 \pm 0,26	366	0,94
Catarrhini	23	0,31 \pm 0,05	3,33 \pm 0,45	135	0,87
Scandentia	3	0,39 \pm 0,63	2,65 \pm 3,20	6	0,86
Rodentia	22	0,34 \pm 0,05	2,71 \pm 0,27	195	0,91
Marsupialia	12	0,29 \pm 0,04	2,96 \pm 0,30	219	0,96
Carnivora	32	0,37 \pm 0,04	2,55 \pm 0,37	277	0,90

Positiv allometrisch skalieren auch die Extremitäten der Carnivora und Scandentia, wenn auch nicht in jedem Fall der Allometrie-Koeffizient signifikant von 0,33 verschieden ist. Bei den Scandentia liegt dies sicher am geringen Stichprobenumfang. Bei den Marsupialia und Rodentia verhalten sich dagegen sowohl die Vorder- als auch die Hintergliedmaßen beinahe isometrisch zur Körpermasse. Bei den Marsupialia nehmen die Extremitätenlängen mit zunehmender Körpergröße sogar geringfügig ab.

In der Darstellung der größenbedingten Veränderungen auf der Ebene der Arten fällt auf, dass Gruppenunterschiede erst mit zunehmender Größe sichtbar werden (Abb. 4.2.2). Tatsächlich haben größere Primaten relativ längere Extremitäten als Rodentia, Marsupialia oder Carnivora vergleichbarer Größe. Die Scandentia als nächstverwandte Gruppe zu den Primaten sind in diesem Größenbereich nicht vertreten, so dass eine direkte Gegenüberstellung hier nicht möglich ist.

Körpergröße jedoch auf sekundäre Reduktion zurückzuführen (FORD 1980, GEBO 1989, GOMEZ 1992, MARTIN 1992). Die kleineren Loridae und Callitrichidae könnten demnach die relativ längeren Vorderextremitäten ihrer größeren Vorfahren beibehalten haben.

Auf der Basis der Allometriegleichung kann die Gruppenspezifität der Merkmalsausprägung ebenfalls geprüft werden. So hätten die Primaten als Taxon nur dann relativ längere Gliedmaßen gegenüber den Vergleichsgruppen, wenn bei gleichem Anstieg der Allometrie-geraden ihr Schnittpunkt mit der Y-Achse in positiver Richtung verschoben wäre (= Transposition, MEUNIER 1959). Ein unterschiedlicher Anstieg der Geraden weist stattdessen auf die Verschiedenartigkeit der größenbedingten Änderung innerhalb der einzelnen Taxa hin. In Abbildung 4.2.3 sind die Anstiege und Schnittpunkte mit der Y-Achse zwischen den einzelnen Gruppen anhand ihrer Konfidenzintervallen verglichen.

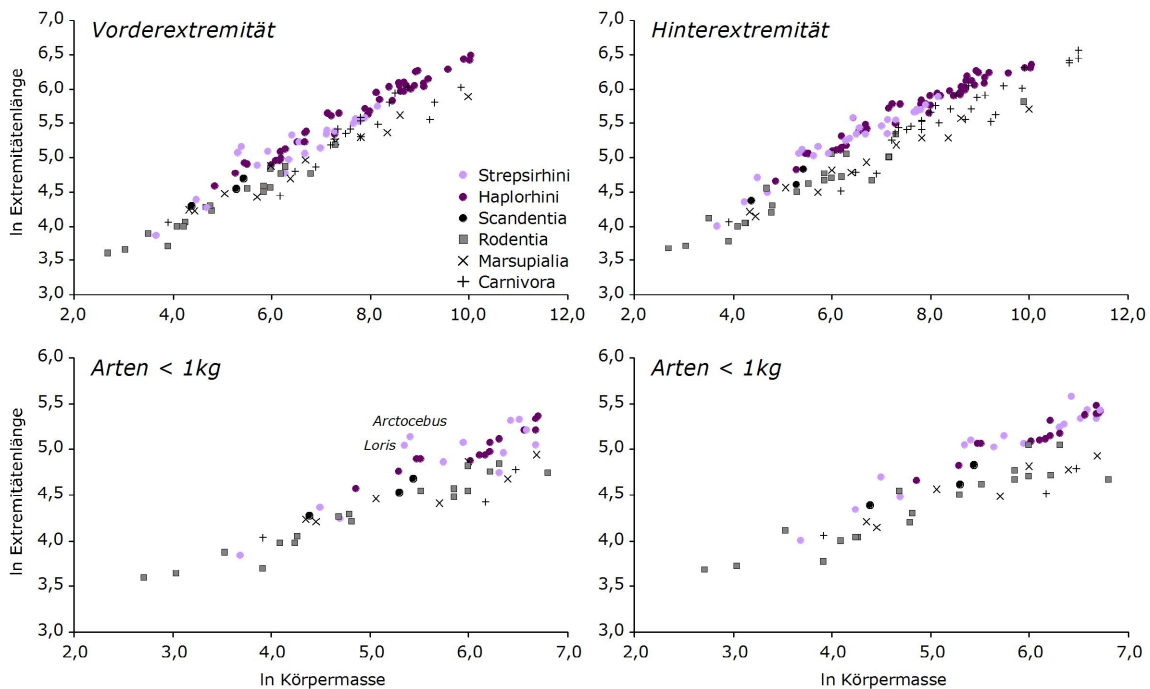


Abb. 4.2.2: Skalierung der Gliedmaßenlängen bei Primaten im Vergleich zu Außengruppen. Oben: Gesamter Datensatz. Unten: Fokus auf kleinere Arten

Die kleinsten Vertreter aller fünf Taxa sind sich hinsichtlich ihrer Beinlängen aber sehr ähnlich, was in der Fokussierung auf die Arten mit einer Körpermasse unter 1 kg nochmals deutlich wird (Abb. 4.2.2). Schon bei einer Größe von 500 g wird aber die Divergenz zwischen Primaten und den übrigen Gruppen sichtbar. Unterhalb dieser Größengrenze fallen besonders *Arctocebus* und *Loris* (Loridae) durch ihre langen Vorderextremitäten auf, aber auch einige Callitrichidae. In beiden Gruppen ist die geringe

Dieser statistische Vergleich unterstützt die Annahme ebenfalls nicht, alle Primaten hätten relativ zu ihrer Größe längere Gliedmaßen als andere Säugetiere. Bei den Vordergliedmaßen der Scandentia, Carnivora und Primates sind die Anstiege und die Schnittpunkte mit der Y-Achse nicht signifikant verschieden. Für die Hintergliedmaßen gilt das Gleiche mit Ausnahme der Catarrhini, die durch einen niedrigen Allometrie-Koeffizienten und einen höheren Wert für *b* auffallen.

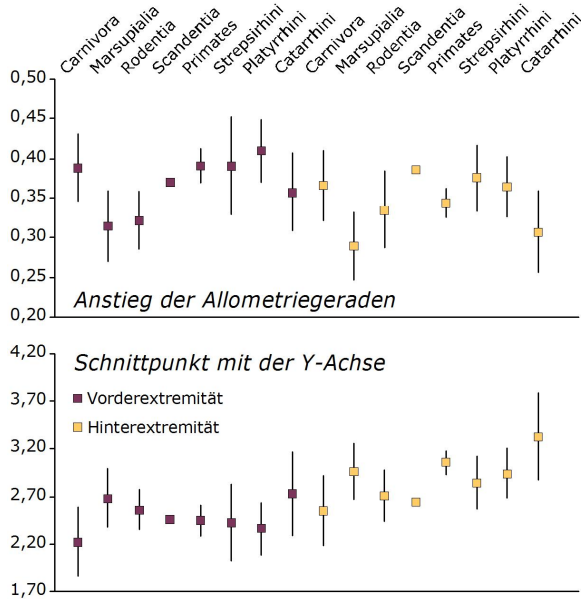


Abb. 4.2.3: Vergleich des Allometrikoeffizienten (Anstieg) und des Schnittpunktes mit der Y-Achse und ihrer Konfidenzintervalle.

Hypothese zum Grundmusterzustand

Größere Primaten haben relativ längere Extremitäten als Rodentia, Marsupialia oder Carnivora vergleichbarer Größe. Zum Grundmuster der Primaten würden relativ längere Extremitäten als abgeleitetes Merkmal aber nur dann gehören, wenn der letzte gemeinsame Vorfahre aller rezenten Primaten größer als 500 g gewesen wäre.

Gliedmaßenlänge und ihr Verhältnis zur Rumpflänge

Funktionelle Bedeutung dieses Merkmals

Das Verhältnis zwischen Rumpflänge und Beinlänge ist ein funktionell wichtiges Maß. Bei der Fortbewegung hat es Einfluss auf die Beingeometrie, die Koordination der Fußfallereignisse und die Positionierung der Extremitäten relativ zum Körperschwerpunkt. Gerade hierin wird die geometrische Unähnlichkeit zwischen verschiedenen Arten deutlich, in der sich Anpassungen an Bewegungsweisen widerspiegeln können. Vergleiche dieser Merkmalsausprägung zwischen Primaten und anderen Säugetieren gibt es bislang nicht.

Ergebnisse der vorliegenden Arbeit

Wie oben bereits ausgeführt, ist das Verhältnis zwischen zwei Längenmaßen immer vom Allometrieverhalten beider Parameter beeinflusst. Im Vergleich zwischen Verwandtschaftsgruppen kann Homologie nur dann angenommen werden, wenn die jeweiligen Längenmaße das gleiche Allometrieverhalten in den Vergleichsgruppen zeigen.

Betrachtet man zunächst das Verhältnis der Rumpflänge zur Körpergröße, so ist die Varianz dieses Merkmals innerhalb der Primaten deutlich größer als in den Vergleichsgruppen (Abb. 4.2.4). Sehr ähnlich verhält sich die Rumpflänge zur Körpergröße bei den Marsupialia, Rodentia und Scandentia. Die Carnivora haben bei ebenfalls geringerer interner Varianz einen relativ längeren Rumpf als die „kleinen“ Säugetiere.

Innerhalb der Primaten sind die Cheirogaleidae, Galagonidae und Loridae besonders auffällig. Cheirogaleidae und Galagonidae haben den relativ kürzesten Rumpf unter allen hier betrachteten Primaten. Sollte diese Gemeinsamkeit zwischen beiden Familien den Grundmusterzustand der Strepsirhini widerspiegeln, wie CHARLES-DOMINIQUE & MARTIN (1970) dies für eine Reihe anderer Merkmale vermutet haben, so wäre die Erhöhung im Längenverhältnis zwischen Beinen und Rumpf bei den Strepsirhini zunächst auf eine Verkürzung des Rumpfes zurückzuführen.

Die anderen lemuriformen Primaten zeigen eine solche Verkürzung allerdings nicht und die Loridae als Schwestergruppe der Galagonidae haben sogar den längsten Rumpf unter allen Primaten. Hierbei handelt es sich aber um einen abgeleiteten Merkmalszustand, der nicht zuletzt aus einer deutlichen Vermehrung der Wirbelzahlen resultiert (STRAUSS & WISLOCKI 1932, SCHULTZ 1954). Loridae haben im Mittel 15 Thorakalwirbel und 6 - 9 Lendenwirbel. Bei den Haplorhini ist die Varianz der relativen Rumpflänge geringer als bei den Strepsirhini. Atelidae (hier *Alouatta* und *Lagothrix*) und Cercopithecinae haben einen etwas kürzeren Rumpf, während Pitheciidae und Colobinae einen etwas längeren Rumpf haben.

Nicht nur das Allometrieverhalten der Extremitäten, sondern auch das der Rumpflänge ist also in den einzelnen Primatengruppen unterschiedlich. Dass sich die Primaten also durch lange Beine gegenüber dem Rumpf auszeichnen, geht auf verschiedene Parametervariationen in den einzelnen Familien zurück und ist folglich kein homologisierbarer Merkmalszustand.

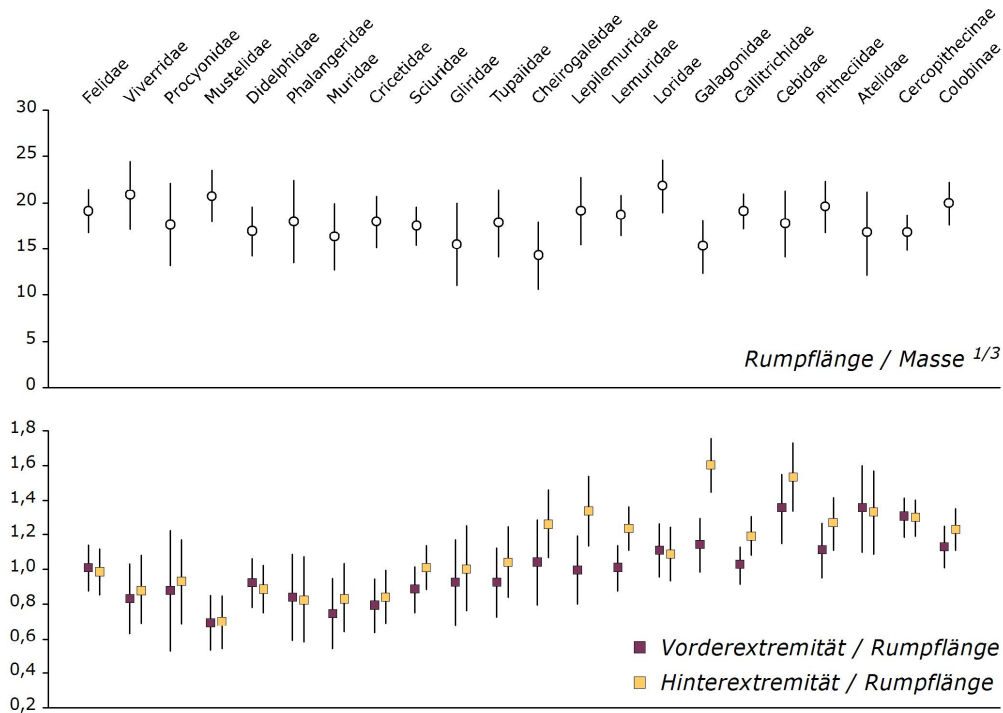


Abb. 4.2.4: Verhältnis der Rumpflänge zur Körpergröße. Verhältnisse der Extremitätenlängen zur Rumpflänge. Vergleich der Mittelwerte und Vergleichsintervalle (ermittelt aus ANOVA und *post hoc* - Test).

Besonders groß ist das Verhältnis zwischen Bein- und Rumpflänge bei den springenden Formen (Lepilemuridae und Galagonidae) und betrifft dort insbesondere die Hinterextremitäten (Abb. 4.2.4). Dieser Zusammenhang ist seit langem bekannt und in den spezifischen biomechanischen Notwendigkeiten des Springens erklärt (HOWELL 1944, JUNGERS 1979, DEMES & GÜNTHER 1989, PREUSCHOFT ET AL. 1998). Aber auch die überwiegend quadrupeden Cebidae weisen ungewöhnlich lange Gliedmaßen auf. Dies liegt hier insbesondere an der Merkmalsausprägung bei *Cebus* (Index VE = 1,3 - 1,4; HE = 1,6 - 1,9), während bei *Saimiri* die Gliedmaßen nicht in solchem Ausmaß verlängert sind (Index VE = 0,84; HE = 1,13). Die niemals springenden Loridae haben trotz des langen Rumpfes immer noch relativ längere Gliedmaßen als alle quadrupeden Marsupialia, Rodentia und Scandentia.

Primaten, die sich meist quadruped aber häufig auch springend fortbewegen (Cheirogaleidae, Lemuridae, Callitrichidae, Colobinae), haben längere Hinterbeine gegenüber dem Rumpf als diejenigen Formen außerhalb der Primaten, die sich quadruped und häufig in synchronen Gangarten bewegen (z.B. Tupaiidae, Sciuridae). Springen, selbst wenn es nicht die häufigste Bewegungsweise ist, hat also maßgeblichen Einfluss auf das Verhältnis zwischen Rumpf- und Beinlängen. Dass allerdings die Vordergliedmaßen der Primaten unabhängig von ihrer jeweils bevorzugten Lokomotionsweise auch

relativ lang gegenüber dem Rumpf sind, wird als Anpassung an die raumgreifenden Bewegungen beim Klettern interpretiert (JUNGERS 1985). MOLLISON (1911) räumte aber ein, dass diese gleichgerichteten Veränderungen beider Extremitäten gegenüber dem Rumpf auch in einer Wachstumskorrelation begründet sein könnten.

Hypothese zum Grundmusterzustand

Im Verhältnis zwischen Beinlänge und Rumpflänge unterscheiden sich die Primaten von den Vergleichsgruppen. Die Vorderextremitäten und mehr noch die Hinterextremitäten sind länger gegenüber dem Rumpf als dies in den übrigen Taxa der Fall ist. Das gilt auch für die kleinsten Vertreter aller Gruppen.

Die Erhöhung des Index in allen Primatengruppen geht aber auf verschiedene Parametervariationen in den einzelnen Gruppen zurück. Sie bedeutet nicht notwendigerweise eine gleichförmige Gestaltänderung, die als abgeleitetes Merkmal der Primaten interpretiert werden könnte. Die Merkmalsausprägung im Verhältnis von Beinlänge und Rumpflänge ist nicht homolog innerhalb der Primaten.

Das Längenverhältnis der Extremitäten zueinander

Bisherige Studien und funktionelle Bedeutung

Der Intermembralindex hat sich seit langem als morphologisches Korrelat für die Unterscheidung von Bewegungsweisen bei Primaten etabliert (NAPIER & NAPIER 1967, WALKER 1974, JUNGERS 1985). Da er aber die seriell homologen Stylopodien und Zeugopodien der Extremitäten zueinander in Beziehung setzt, kann er ebenso wahrscheinlich Wachstumskorrelationen wiedergeben.

Ein alternatives Maß, nämlich der Quotient aus den Beinlängen einschließlich aller propulsiven Elemente hat demgegenüber einen unmittelbaren Bezug zur Beingeometrie bei der Lokomotion und kann folglich Auskunft über mögliche Angepasstheiten des Systems daran geben. Vergleiche dieser Merkmalsausprägung zwischen Primaten und anderen Säugetieren gibt es nicht.

Innerhalb der Primaten ist die Literatur zu den Gliedmaßenproportionen und ihrer funktionellen Bedeutung sehr umfangreich (MOLLISON 1911, SCHULTZ 1930, 1933, 1954, NAPIER & NAPIER 1967, NAPIER & WALKER 1967, BIEGERT & MAURER 1972, JOUFFROY 1975, CORRUCINI 1978, JOUFFROY & LESSERTISSEUR 1979, JUNGERS 1979, 1985, AIELLO 1981, DEMES & JUNGERS 1989). Für den nur aus Stylopodium und Zeugopodium berechneten Intermembralindex hatte JUNGERS (1985) beispielsweise eine Abhängigkeit von der Körpergröße für die Primaten als Gruppe festgestellt. Tatsächlich ist aber im Längenverhältnis der Gliedmaßen der Einfluss der Größe nicht trennbar vom Einfluss der Anpassung an bestimmte Bewegungsweisen. Viele kleine Primaten sind auch spezialisierte Springer (z.B. Galagonidae, Tarsiidae) mit enormer Verlängerung der Hinterextremitäten.

Die größten Primaten wiederum (Hominidae) haben viele Anpassungen an die armschwingende Lokomotion aus dem Grundmuster der Menschenaffen übernommen und so auch lange Vorderextremitäten im Verhältnis zur ihrer Körpergröße und zur Länge der Hintergliedmaßen (MOLLISON 1911, KEITH 1923, NAPIER & NAPIER 1967).

Quadrupede Primaten haben weniger große Längendifferenzen zwischen den Gliedmaßen. Bei den terrestrischen Formen sind die Extremitäten nahezu gleich lang (MOLLISON 1911, SCHULTZ 1933, NAPIER & NAPIER 1967, AIELLO 1981, JUNGERS 1985).

Ergebnisse der vorliegenden Arbeit

Wie schon die relative Rumpflänge so variiert auch der Quotient der Extremitätenlängen bei den Primaten stärker als bei den Vergleichsgruppen, was auf die höhere Diversität ihrer lokomotorischen Bewegungsweisen zurückgeht. Die Vergleichsgruppen bestehen dagegen nur aus quadrupeden Arten. Eine starke Wachstumskorrelation zwischen den Gliedmaßen ist zunächst nicht zu erkennen. Selbst wenn diese nur innerhalb der Familien bestünde, wäre die Varianz wohl geringer. Augenscheinlich sind die Längen der Gliedmaßen unabhängig voneinander veränderbar und folglich auch anpassbar an die unterschiedlichen biomechanischen Notwendigkeiten der verschiedenen Bewegungsweisen.

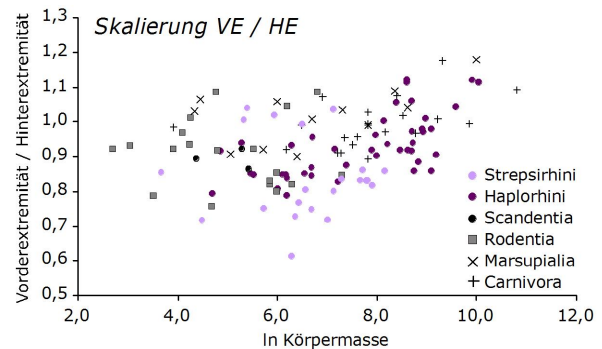


Abb. 4.2.5: Größenabhängige Veränderung im Längenverhältnis der Extremitäten zueinander.

Tabelle 4.2.3: Signifikanztest der Skalierung.

VE / HE	n	F-Wert	r ²	*** p > 0,001
				* p > 0,05
Primates	67	23,72 ***	0,27	
Strepsirhini	23	0,01	0,10	
Haplorhini	44	31,47 ***	0,43	
Platyrrhini	21	7,62 *	0,29	
Catarrhini	23	4,29	0,17	
Scandentia	3	0,03	0,03	
Rodentia	19	0,05	0,03	
Marsupialia	12	3,91	0,28	
Carnivora	21	4,38 *	0,19	

Das Längenverhältnis zwischen Vorder- und Hinterextremität zeigt keine enge Beziehung zur Körpergröße (Abb. 4.2.5). Selbst wenn eine signifikante Abhängigkeit nachgewiesen werden kann, gehen niemals mehr als 45% der Varianz im Längenverhältnis auf eine Varianz der Größe zurück (Tab. 4.2.3). Statistische Signifikanz wird nur auf höherem taxonomischem Niveau erreicht, was einerseits in einer

Verstärkung kleiner Effekte durch eine hohe Stichprobenzahl und andererseits in dem größeren Massenspektrum begründet sein kann. Auf niedrigerem taxonomischem Niveau besteht einzig bei den Cercopithecinae noch eine signifikante Abhängigkeit des Längenverhältnisses zwischen den Extremitäten von der Körpergröße.

Die vermeintliche Korrelation zwischen Körpergröße und dem Längenverhältnis der Gliedmaßen, die in früheren Studien gefunden wurde, maskiert aber die eigentliche Beziehung zwischen Körpergröße und bestimmten – aber nicht allen – Bewegungsweisen. Das Spektrum der Varianz im Längenverhältnis zwischen den Extremitäten spannt sich von der springenden Fortbewegung zur suspensorischen Lokomotion. Auch innerhalb kleinerer Verwandtschaftsgruppen bleibt diese Beziehung bestehen (FLEAGLE & MITTERMEIER 1980).

Hypothese zum Grundmusterzustand

Da die unterschiedliche Merkmalsausprägung bei Strepsirhini und Anthropoidea nur im unterschiedlichen Allometrieverhalten der Hinterextremität begründet ist, darf hier, anders als beim Längenverhältnis zwischen Beinen und Rumpf, Homologie angenommen werden. Eine Hypothese zum Zustand des Merkmals im Grundmuster der Primaten ist deshalb zulässig.

Vor dem Hintergrund einer phylogenetischen Hypothese unter Berücksichtigung der zu den Primaten nächstverwandten Scandentia könnten die Ähnlichkeiten zwischen Sciuridae, Tupaiidae, Callitrichidae, Cebidae und Pitheciidae auf die Beibehaltung eines plesiomorphen Merkmalszustandes hinweisen, der auch bei vielen Rodentia so noch besteht.

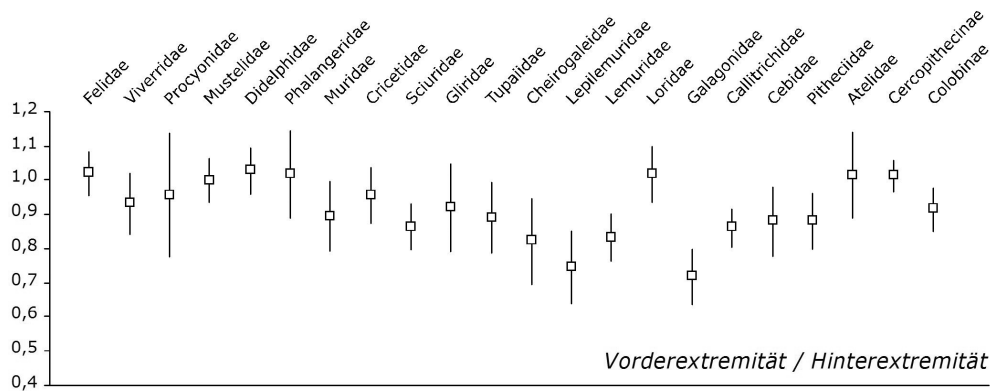


Abb. 4.2.6: Verhältnis der Extremitätenlängen zueinander. Vergleich der Mittelwerte und Vergleichsintervalle (ermittelt aus ANOVA und *post hoc* - Test).

Unter den Primaten haben die quadrupeden Loridae, die Cercopithecinae sowie *Alouatta* und *Lagothrix* (Atelidae) Ähnlichkeit zu den Carnivora und Marsupialia im Hinblick auf das Längenverhältnis der Beine (Abb. 4.2.6). Callitrichidae, Cebidae und Pitheciidae haben intermembrale Proportionen, die den Muridae, Sciuridae und Tupaiidae am ähnlichsten sind. Mit Ausnahme der Loridae haben die Strepsirhini einen niedrigeren Quotienten als die Anthropoidea. Innerhalb der Anthropoidea haben wiederum die meisten Platyrrhini einen niedrigeren Quotienten als die Catarrhini.

Diese Gruppenunterschiede wurden über lange Zeit als Evolutionsstufen von den Halbaffen hin zu den Menschenaffen interpretiert, die ja unter allen Primaten den höchsten Quotienten aufweisen (NAPIER 1967, NAPIER & WALKER 1967).

Im Grundmuster der Primates wären die Hinterextremitäten demnach etwas länger als die Vorderextremitäten (Quotient etwa 0,9). Der niedrigere Quotient der Strepsirhini stellte dann ein abgeleitetes Merkmal gegenüber dem Grundmuster der Primaten dar. Auch die Längen Anpassung der Extremitäten bei den Cercopithecinae erscheint abgeleitet im Vergleich zu den Colobinae, deren Merkmalsausprägung dem Grundmuster der Familie wohl näher kommt. Im Längenverhältnis der Extremitäten in den einzelnen Primatengruppen bildet sich also keineswegs eine evolutive Stufenfolge ab.

Intramembrale Proportionen der propulsiven Elemente

Bisherige Studien und funktionelle Bedeutung

Studien über die Proportionsverhältnisse aller propulsiven Elemente der Extremitäten gibt außerhalb meiner eigenen Arbeiten (SCHMIDT 2005a, 2008) bislang nicht und auch in anderen Säugetiergruppen wurden oftmals nur die Proportionsverhältnisse zwischen den Langknochen untersucht. Demzufolge richten sich auch die Paradigmen über die Anpasstheit der intramembralen Proportionen traditionsbedingt auf das Verhältnis zwischen Stylopodium und Zeugopodium (Brachialindex und Cruralindex).

Bis heute gibt es deshalb auch nur wenige Überlegungen zur funktionellen Bedeutung der Proportionen aller drei propulsiven Elemente einer Extremität zueinander gibt (KUZNETSOV 1995, FISCHER & WITTE 1998, SEYFARTH ET AL. 2001, LILJE ET AL. 2003, SCHMIDT & FISCHER 2009). Auf diese Überlegungen gehe ich nach der Darstellung der Befunde ein und diskutiere auf der Grundlage dieser Paradigmen die Konsequenzen der Dissoziation zwischen funktionell analogen und seriell homologen Elementen für die individuelle Anpassbarkeit der Proportionen in Vorder- und Hinterextremität.

Ergebnisse der vorliegenden Arbeit

Die Proportionen der drei propulsiven Elemente zueinander innerhalb einer Extremität sind wie schon das Längenverhältnis der Gliedmaßen zueinander kaum von der Körpergröße beeinflusst.

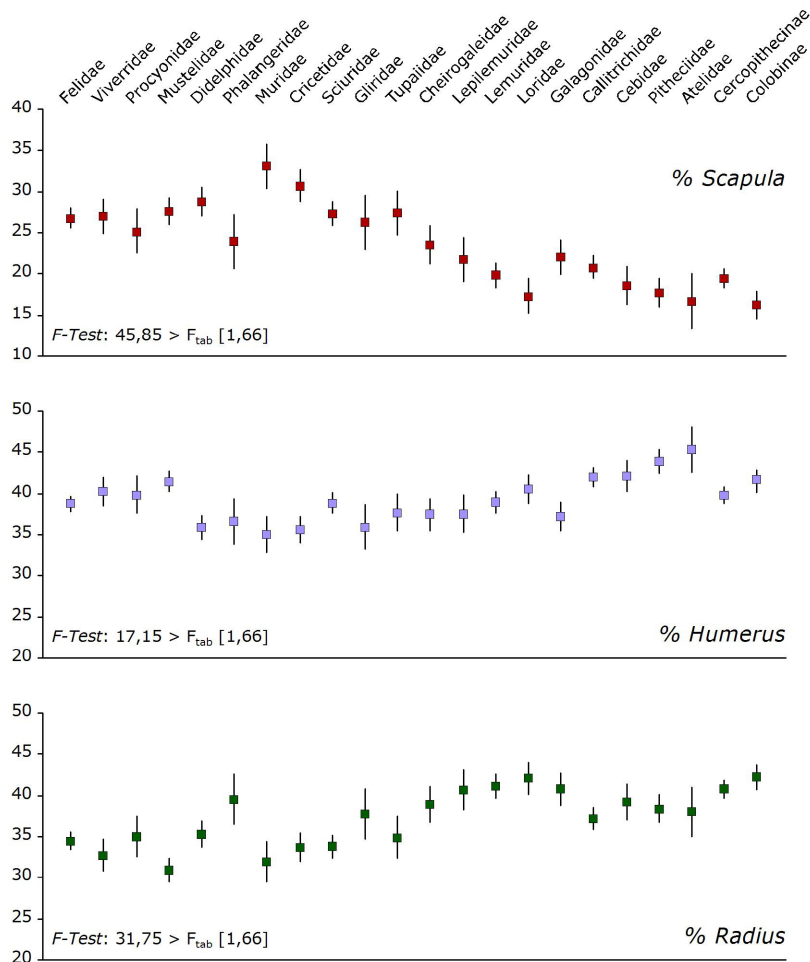


Abb. 4.2.7: Relative Längen der propulsiven Elemente der Vorderextremität. Vergleich der Mittelwerte und Vergleichsintervalle (ermittelt aus ANOVA und *post hoc* - Test).

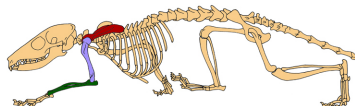


Tabelle 4.2.4: Relative Längen der Propulsiven Elemente. Signifikanz der Skalierung.

	% Scapula			% Femur		
	n	F-Wert	r ²	n	F-Wert	r ²
Primates	77	9,64 **	0,13	75	13,68 ***	0,16
Strepsirhini	27	0,99	0,03	27	13,58 **	0,35
Haplorhini	50	3,69	0,07	48	13,40 ***	0,23
Platyrrhini	26	23,39 ***	0,44	25	38,64 ***	0,63
Catarrhini	24	4,06	0,16	23	0,51	0,02
Scandentia	3	0,02	0,01	3	0,00	0,00
Rodentia	24	2,31	0,13	24	1,59	0,07
Marsupialia	12	2,47 *	0,22	12	9,53 *	0,51
Carnivora	32	0,01	0,00	32	11,93 **	0,28

	% Humerus			% Tibia		
	n	F-Wert	r ²	n	F-Wert	r ²
Primates	77	0,91	0,01	75	8,17 **	0,10
Strepsirhini	27	15,10 ***	0,30	27	3,56	0,13
Haplorhini	50	7,43 **	0,13	48	0,35	0,01
Platyrrhini	26	7,58 **	0,20	25	2,75	0,11
Catarrhini	24	4,94 *	0,19	23	2,29	0,10
Scandentia	3	0,12	0,06	3	0,39	0,01
Rodentia	24	27,58 ***	0,65	24	0,78	0,04
Marsupialia	12	2,65	0,23	12	4,88	0,35
Carnivora	32	3,92	0,25	32	7,72 **	0,21

	% Radius			% TarsoMt		
	n	F-Wert	r ²	n	F-Wert	r ²
Primates	77	10,93 ***	0,14	75	2,39	0,03
Strepsirhini	27	0,04	0,00	27	2,49	0,09
Haplorhini	50	26,59 ***	0,36	48	11,99 ***	0,21
Platyrrhini	26	5,95 *	0,17	25	27,36 ***	0,54
Catarrhini	24	0,06	0,00	23	7,68 *	0,27
Scandentia	3	0,07	0,04	3	0,06	0,00
Rodentia	24	1,94	0,12	24	5,16 *	0,21
Marsupialia	12	0,23	0,03	12	2,18	0,20
Carnivora	32	2,55	0,18	32	2,36	0,07

Nur auf hohem taxonomischem Niveau besteht eine signifikante Abhängigkeit zwischen den relativen Längen der Beinelemente und der Körpermasse, die sich auf niedrigerem Niveau aber nur bei den Neuweltaffen bestätigt (Tab. 4.2.4). Wieder ist in dieser Größenabhängigkeit aber der eigentliche Einfluss der Lokomotionsweise zu erkennen, die sich vor allem in Proportionsänderungen der Vorderextremität widerspiegelt.

Primaten, bei denen beim Klettern oder bimanuelle Suspension einen hohen Anteil im Bewegungsrepertoire haben (Loridae, Cebidae, Pitheciidae, Atelidae und Colobinae) zeigen eine relative Verkürzung der Scapula gegenüber den anderen propulsiven Elementen (Abb. 4.2.7).

Bei den Platyrrhini erfolgt diese Verkürzung zugunsten des Humerus, bei den Loridae und Colobinae wird dagegen der Radius relativ länger.

Die Cheirogaleidae haben unter allen Primaten das relativ längste Schulterblatt. Auch unter den Galagonidae und Lepilemuridae sind Arten vertreten, deren Schulterblatt relativ lang ist. Im Anhang sind die intramembralen Proportionen für jede Art aufgelistet.

Im Vergleich der Variation der drei Elemente zeigt sich, dass Scapula und Radius stärker variieren als der Humerus. Beide Elemente verhalten sich in den meisten Fällen invers proportional zueinander. Dieser Eindruck wird durch die Korrelationsanalyse bestätigt. In fast allen Gruppen ist eine hoch signifi-

kante Korrelation zwischen den relativen Längen von Scapula und Radius nachweisbar. Die Korrelation übertrifft fast immer diejenige zwischen jeweils benachbarten Elementen (Tab. 4.2.5).

Der Anteil des Carpometacarpus an der Länge der Vorderextremität soll hier separat betrachtet werden (Abb. 4.2.8), da seine Funktion als propulsives Element in den meisten Gruppen vernachlässigbar gering ist. Die relative Länge dieses Elementes variiert kaum zwischen den einzelnen Gruppen. Sie liegt im Mittel bei 12% - 13%. Bei den Carnivora sind die Werte etwas höher verbunden mit der digitigraden Positionierung der Hand. Eine geringe Varianz der relativen Länge des Metacarpus berichtet HILDEBRAND (1952) auch für ein größeres Spektrum der Canidae. Innerhalb der Primaten sind nur die Loridae auffällig. Im Zuge der Umwandlung ihrer Autopodien zu kräftigen Greifzangen wurde der Carpometacarpus relativ kürzer.

Hypothese zum Grundmusterzustand

Die relative Verkürzung der Scapula kann als abgeleitetes Merkmal der Primaten interpretiert werden. Diese Verkürzung steht in enger Beziehung zur Mobilität der Schulter (SCHMIDT & KRAUSE IM DRUCK). Die Tupaiidae sind in den Proportionen ihrer Vordergliedmaßen den arborikolen Rodentia (Sciuridae, Gliridae) ähnlicher als den Primaten. Auffällig ist aber, dass die Cheirogaleidae eine intermediäre Stellung zwischen der Merkmalsausprägung der Außengruppen und den übrigen Primatenfamilien einnehmen. Sie haben unter allen Primaten das relativ längste Schulterblatt. Auf der Ebene der Arten sind die Proportionen der Vorderextremität bei *Microcebus murinus* und *Galago senegalensis* besonders ähnlich.

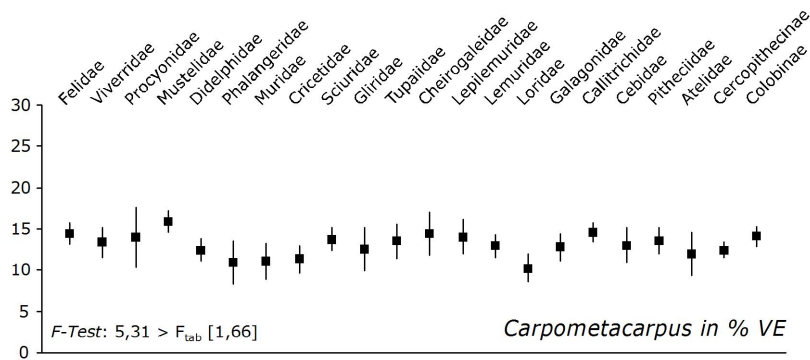


Abb. 4.2.8: Relative Länge des Carpometacarpus. Vergleich der Mittelwerte und Vergleichsintervalle (ermittelt aus ANOVA und *post hoc* - Test).

An der Hinterextremität ist die inverse Proportionalität zwischen den „äußeren“ propulsiven Elementen noch stärker sichtbar als an der Vorderextremität. Nur bei den Catarrhini und den Scandentia sind die relativen Längen von Femur und Tibia stärker miteinander korreliert (Tab. 4.2.5). Besonders bemerkenswert ist aber, dass die Varianz der Proportionen der Hinterextremität insgesamt viel geringer ist im Vergleich zur vorderen Extremität. Illustriert wird dies in den F-Werten der Varianzanalyse (Abb. 4.2.7 und Abb. 4.2.8). Die Tibia hat in allen hier berücksichtigten Familien eine beinahe identische relative Länge. Unterschiede zwischen den Familien in den Proportionen von Femur und Tarsometatarsus zeigen keine enge Beziehung zu einer bestimmten Bewegungsweise. Gar nicht selten besteht sogar eine größere Ähnlichkeit zwischen näher verwandten Gruppen unabhängig von Unterschieden in den bevorzugten Lokomotionsweisen, z.B. Marsupialia, Cercopitheciidae, Lemuridae + Lepilemuridae.

Verglichen mit den Außengruppen führte die Verkürzung der Scapula innerhalb der Strepsirhini zu einer relativen Verlängerung des Unterarmes, so dass Oberarm und Unterarm eine nahezu gleiche relative Länge erhalten. In gleicher Weise sind auch die Proportionen der Vorderextremität bei den Catarrhini verändert. Den Platyrrhini ist dagegen eine deutliche Zunahme der relativen Länge des Humerus gemeinsam. Die Ähnlichkeiten zwischen den Strepsirhini und Cercopitheciidae könnten dem Zustand im Grundmuster der Primaten entsprechen. Dafür spräche, dass die relative Länge des Humerus dieser Primaten derjenigen der Außengruppenvertreter ähnlich ist. Der relativ lange Humerus der Platyrrhini wäre dann ein abgeleitetes Merkmal der Neuweltaffen.

Die größere Uniformität der Hinterextremität gegenüber der Vorderextremität wurde schon häufiger für einzelne Primatengruppen berichtet (MOLLISON 1911, NAPIER & NAPIER 1967, WALKER 1974, JUNGERS 1979). SCHMIDT & FISCHER (2009) haben gezeigt, dass diese Uniformität auch über die Großgruppengren-

zen hinausgeht. Offenbar haben quadrupede Säugtiere generell eine sehr einheitliche Proportionierung der Hintergliedmaßen, welche als plesiomorphes Merkmal im Grundmuster der Primaten anzunehmen ist.

Die Proportionen der propulsiven Elemente und ihre funktionelle Bedeutung

Die zuvor geschilderte Beobachtung der unterschiedlichen Varianz der Proportionen von Vorder- und Hintergliedmaßen wirft nun grundlegende Fragen bezüglich der Angepasstheit und Anpassbarkeit der intramembralen Gliederung auf, die in Untersuchungen kleinerer Verwandtschaftsgruppen und bei der Betrachtung von nur zwei der drei propulsiven Elemente gar nicht auffällig werden können.

Im Vergleich der Gliederung der Extremitäten fällt auf, dass das jeweils mittlere Element weniger variiert als die beiden äußeren Elemente, deren relative Längen sich invers proportional zueinander verhalten. Interessanterweise folgt auch die Hinterextremität der Vögel diesem Muster (ENGELS 1938, GATESY 1991, ZEFFER ET AL. 2003), obwohl deren Mittelsegment, der Tibiotarsus, nicht der Tibia der Theria homolog ist. Eine solche Übereinstimmung ist wohl kaum zufällig, sondern das Resultat konvergenter Anpassung.

Der bis heute einzige Versuch einer adaptiven Erklärung dieser gruppenübergreifenden Gemeinsamkeit dreigliedriger Extremitäten baut auf Ergebnissen einer mathematischen Simulation auf (SCHMIDT & FISCHER 2009). Diese Simulation hat Regeln für die selbststabile Translationsbewegung einer dreigliedrigen Extremität vorgeschlagen (SEYFARTH ET AL. 2001).

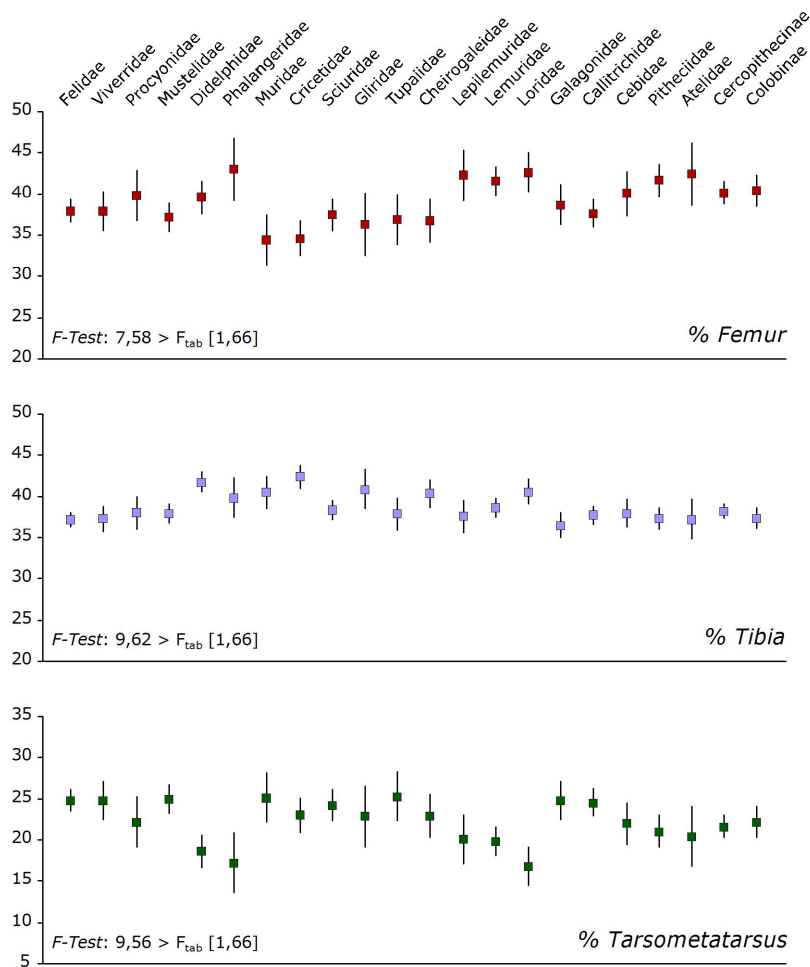
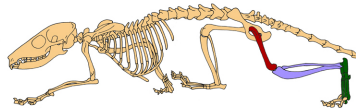


Abb. 4.2.9: Relative Längen der propulsiven Elemente der Hinterextremität. Vergleich der Mittelwerte und Vergleichsintervalle (ermittelt aus ANOVA und *post hoc* - Test).



Selbststabilität bedeutet, dass ein System sich gleichmäßig fortbewegen kann und dabei Störungen durch „intelligente“ Mechanik ausgleicht, statt hierfür neuronale Rückkopplungsmechanismen zu benötigen (WAGNER & BLICKHAN 1999, WAGNER 2004, FISCHER & BLICKHAN 2006, BLICKHAN ET AL. 2007). Je schneller ein Tier sich fortbewegt, umso wichtiger werden solche intrinsischen mechanischen Eigenschaften für die Erhaltung der Stabilität. Ich werde darauf in späteren Abschnitten noch zurückkommen.

Tabelle 4.2.5: Intramembrale Proportionen. Korrelationen.

	% Sca - % Hum	% Fem - % Tib
Primates	0,61 ***	0,09
Strepsirhini	0,72 ***	0,03
Haplorhini	0,45 ***	0,34
Platyrrhini	0,69 ***	0,31
Catarrhini	0,77 ***	0,60 **
Scandentia	0,59	0,99 ***
Rodentia	0,56 **	0,47 *
Marsupialia	0,31	0,62 *
Carnivora	0,30	0,36 *

	% Sca - % Rad	% Fem - % TarsMt
Primates	0,47 ***	0,84 ***
Strepsirhini	0,76 ***	0,83 ***
Haplorhini	0,59 **	0,88 ***
Platyrrhini	0,51 ***	0,96 ***
Catarrhini	0,78	0,48 *
Scandentia	0,83 ***	0,07
Rodentia	0,68 ***	0,70 ***
Marsupialia	0,85 ***	0,82 **
Carnivora	0,62 ***	0,81 ***

	% Hum - % Rad	% Tib - % TarsMt
Primates	0,41 ***	0,47 ***
Strepsirhini	0,09	0,54 **
Haplorhini	0,46	0,15
Platyrrhini	0,27	0,04 *
Catarrhini	0,21	0,41
Scandentia	0,94	0,20
Rodentia	0,23	0,29
Marsupialia	0,24	0,05
Carnivora	0,56 ***	0,25

Für die Beinsegmentierung ergab sich aus dieser Betrachtung zunächst eine adaptive Erklärung für die beobachteten Gemeinsamkeiten zwischen den verschiedenen Tiergruppen. Das Modell sagte voraus, dass die Bewegung eines dreigliedrigen Beines dann besonders stabil ist, wenn die äußeren Elemente ungleich lang und das mittlere Element nicht länger als die halbe Beinlänge ist, was tatsächlich auf ein großes Spektrum quadrupeder Säugetiere zutrifft (SCHMIDT &

FISCHER 2009). Weiterhin war das mittlere Element ein besonders kritischer Faktor für die Stabilität und seine Länge durfte nur in geringem Umfang variiert werden. Die geringere Variation der relativen Länge von Humerus und Tibia bei allen hier betrachteten Gruppen deutet also darauf hin, dass beide Extremitäten in gewissem Maße diesen biomechanischen Notwendigkeiten stabiler Translationsbewegung folgen und daran angepasst sind, obwohl Humerus und Tibia keine seriell homologen Elemente sind. Dieser Anpassung standen etwaige Wachstumskorrelationen offenbar nicht im Wege.

Individuelle Anpassbarkeit der Proportionen in Vorder- und Hinterextremität

Eine offene Frage bleibt dabei aber, warum die Proportionen der Vordergliedmaße in viel stärkerem Umfang variieren als die der Hintergliedmaße. Am Häufigsten wird die größere Uniformität der Hinterextremität der Säugetiere mit der Uniformität ihrer Funktion als Antriebsorgan bei der Lokomotion erklärt. Die Vorderextremität erfülle stattdessen ein größeres Spektrum von Funktionsweisen und deshalb sei die größere Differenziertheit ihrer Proportionen Ausdruck der Angepasstheit an diese Multifunktionalität (NAPIER 1967, NAPIER & NAPIER 1967, WALKER 1974, ROLLINSON & MARTIN 1981). Plausibel erscheint diese Hypothese allerdings nur auf den ersten und wohl eher subjektiven Blick. Tatsächlich hat auch die Hinterextremität der Säugetiere sehr verschiedene Funktionen im Repertoire lokomotorischer und idiomotorischer Bewegungsweisen.

Beispielsweise ist sie oft das dominierende Putzorgan bei der Fellpflege. Bei der Lokomotion sind ihre Bewegungsweisen nicht einheitlicher sondern oft sogar stärker verschieden als diejenigen der Vordergliedmaßen, z.B. beim Wechsel zwischen Gangarten, beim Springen, Stemmklettern oder der fakultativen Bipedie. Die Multifunktionalität ist ganz sicher eine Eigenschaft beider Extremitäten und erklärt nicht die Heterogenität der einen Extremität gegenüber der anderen.

SCHMIDT & FISCHER (2009) gehen deshalb in ihren Überlegungen weiter und stellen die Frage, ob Vorder- und Hinterextremitäten überhaupt unabhängig voneinander anpassbar sind, wenn man die gemeinsamen Entwicklungsprogramme zwischen den seriell homologen Elementen mit in Betracht zieht. Unter diesem Aspekt könnte die Hinterextremität, die einheitlicher den Regeln selbststabiler Translationsbewegung folgt, dasjenige Element sein, das im Laufe

der Evolution eine stärkere Optimierung hinsichtlich dieser Funktion erfahren hat. Die größere Heterogenität der Vordergliedmaße kann die individuelle Anpassung dieses Beines widerspiegeln, kann aber auch nur ein Kompromiss aus der Wirkung verschiedener Faktoren sein. Der limitierende Einfluss der mit der Hinterextremität geteilten ontogenetischen Musterbildung auf die individuelle Gliederung könnte durch die Scapula mit ihrem unabhängigen Entwicklungsprogramm (HUANG ET AL. 2000, PELLEGRINI ET AL. 2001, YOUNG 2004) kompensiert werden.

Zusammenfassung der Ergebnisse

Gliedmaßenlänge

Obwohl die Mehrheit der Primaten relativ lange Extremitäten im Verhältnis zu ihrer Körpergröße hat, handelt es sich hierbei nicht um einen abgeleiteten Merkmalszustand, der für das Grundmuster der Gruppe angenommen werden darf. Erst ab einer Körpermasse von etwa 500 g unterscheiden sich Primaten durch relativ längere Gliedmaßen von anderen Säugetiergruppen.

War der letzte gemeinsame Vorfahr aller rezenten Primaten etwa so groß wie die Tupaiidae oder Cheirogaleidae, dann muss von einer parallelen Veränderung der Körperproportionen bei den Strepsirhini und Haplorhini ausgegangen werden. Das unterschiedliche Allometrieverhalten der Extremitäten in beiden Gruppen unterstützt diese Hypothese ebenso wie die Beobachtung, dass sekundär verzweigte Formen wie die Callitrichidae und die kleineren Loridae sowohl im Verhältnis ihrer Beinlängen zur Körpergröße als auch in ihren Gliedmaßenproportionen größeren Primaten ähnlicher sind als den sehr wahrscheinlich primär kleinen Cheirogaleidae. Diese wiederum zeigen nämlich unter allen Primaten die größte Ähnlichkeit zu Vertretern der Außengruppen (Scandentia, Rodentia).

Die größere Beinlänge gegenüber der Rumpflänge unterscheidet die Primaten von den hier betrachteten Außengruppen, aber dieses Größenverhältnis ist aufgrund der unterschiedlichen Einflussfaktoren auf diesen Wert nicht homolog im Vergleich zwischen den Gruppen und der diesbezügliche Zustand im Grundmuster der Primaten kann nicht rekonstruiert werden.

Längenverhältnis der Extremitäten zueinander

Mit der Einbeziehung aller Elemente der Extremität in die Berechnung des Längenverhältnisses zwischen

den Gliedmaßen bildet dieses Gestaltmerkmal funktionelle Anpassungen zuverlässiger ab als der traditionell verwendete Intermembralindex. Reduziert man die Gliedmaßen nur auf Stylopodium und Zeugopodium können funktionelle Einflüsse nicht von den Wachstumskorrelationen zwischen seriell homologen Elementen dissoziiert werden. Dieses Argument verliert seine Berechtigung auch dann nicht, wenn die Resultate aus der hier verwendeten Berechnung im Wesentlichen die Ergebnisse früherer Proportionsstudien bestätigen.

Das Variationspektrum des Quotienten aus den Längen der Vorder- und Hinterextremität korreliert mit dem Spektrum lokomotorischer Bewegungsweisen innerhalb der Primaten. Springende Formen haben sehr lange Hinterextremitäten gegenüber den Vorderextremitäten. Bei quadrupeden Arten ist das Verhältnis ausgeglichener. Strepsirhini haben einen durchschnittlich niedrigeren Quotienten als die Anthropoidea. Der Außengruppenvergleich weist die Merkmalsausprägung der Strepsirhini als abgeleiteten Zustand gegenüber dem Grundmuster der Primaten aus.

Intramembrale Proportionen der propulsiven Elemente

Ein abgeleitetes Merkmal der Primaten in der Gliederung der Vorderextremität ist die relative Verkürzung des Schulterblattes zugunsten des Radius. Der relativ lange Humerus der Platyrrhini ist ein abgeleitetes Merkmal der Neuweltaffen. Die größte Ähnlichkeit zu Vertretern der Außengruppen in den Proportionen der propulsiven Elemente der Vorderextremität findet sich bei Arten der Cheirogaleidae und Galagonidae. Die größte Verschiedenheit zu den Außengruppen zeigen die Loridae und Colobinae aufgrund einer noch stärkeren Verkürzung der Scapula.

Die Proportionen der Hinterextremität sind verglichen mit der Vordergliedmaße einheitlicher und unterscheiden sich auch nicht von den entsprechenden Merkmalsausprägungen in den Außengruppen. Hier haben Primaten den für das Grundmuster der Plazentalia anzunehmenden Merkmalszustand beibehalten.

Eine Gemeinsamkeit in der Gliederung von Vorder- und Hinterextremität ist die stärkere Variation der relativen Längen der beiden äußeren propulsiven Elemente Scapula und Radius bzw. Femur und Tarsometatarsus. Die mittleren Elemente Humerus und Tibia variieren nur in geringerem Umfang. Diese Gemeinsamkeit beider Extremitäten scheint durch die biomechanischen Anforderungen selbststabiler Translation einer dreisegmentigen Extremität erklärbar. Die größere Variation der Proportionen der

Vorderextremität kann ein Ausdruck ihrer individuellen Angepasstheit darstellen. Adaptive Erklärungen hierfür könnten jedoch zu voreilig sein. Die Vorder- und Hintergliedmaßen aller Tetrapoden sind morphologisch integrierte Strukturkomplexe, deren individuelle Anpassbarkeit durch Wachstumskorrelationen zwischen seriell homologen Elementen limitiert sein kann. Dies gilt umso mehr für die Säugetiere, bei denen mit der Neustrukturierung der Gliedmaßen im Zuge ihrer Parasagittalisierung eine fundamentale Dissoziation zwischen den seriell homologen und den funktionell analogen Elementen stattgefunden hat.

Fazit

Aus Veränderungen der Körpergröße im Laufe der Evolution resultieren veränderte Anpassungsnotwendigkeiten, die sich im allometrischen Verhalten nahezu aller betrachteten Längenparameter widerspiegeln. Skalieren diese Längenparameter unterschiedlich, kommt es zur Veränderung von Proportionen.

Körperproportionen sind das Ergebnis der strukturellen Anpassung des Bewegungssystems an die größtenbedingten Anforderungen der Bewegungsprinzipien. Dabei ist das Maß der Veränderbarkeit nicht auf allen Ebenen gleich. Die Längen der Gliedmaßen zueinander oder im Verhältnis zu Körpergröße und Rumpflänge variieren mehr als die relativen Längen der propulsiven Elemente innerhalb einer Extremität. Strukturelle Anpassung findet also vor allem in den intermembralen Proportionen statt.

Die Einbeziehung aller drei propulsiven Elemente der Extremitäten in die Betrachtung der intramembralen Proportionen eröffnet eine neue Sichtweise auf die Anpassbarkeit der Gliedmaßen. Intramembrale Proportionen sind gruppenübergreifend ähnlicher als intermembrale Proportionen. Dies gilt vor allem für die Hinterextremität, deren Gliederung sehr grundlegenden biomechanischen Anforderungen an die quadrupede Fortbewegung (z.B. Selbststabilität der Translation) folgt. Stabilisierende Selektion in der Evolution der Theria und Plazentalia hat die Veränderbarkeit dieser Proportionen limitiert. Die Körpergröße hat darauf keinen Einfluss.

Gleiches gilt für die Proportionen der Vorderextremität. Obwohl hier die Variabilität größer ist, ist die Variation der Körpergröße nicht die Hauptursache für die Verschiedenheit zwischen den Arten. Eine gewisse Anpassbarkeit an Bewegungsprinzipien besteht im Längenverhältnis der Scapula gegenüber den anderen Elementen. Die Scapula ist zwar dem

Femur der Hinterextremität funktionell analog, doch sie gehört nicht zu den seriell homologen Elementen der Gliedmaßen. Folglich teilt sie nicht deren gemeinsame Entwicklungsprogramme, auf welche die stabilisierende Selektion zugreift. Die Kovariation zwischen Scapula und Radius zeigt jedoch, dass in der Musterbildung der Extremität eine Abstimmung zwischen dem Entwicklungsprogramm der Scapula und den Programmen der Vorderextremität stattfindet, die den Proportionen der Vorderextremität schließlich eine größere Anpassbarkeit verleiht.

Das folgende Kapitel rekonstruiert den Zustand der Bewegungsprinzipien der arboreal quadrupeden Fortbewegung aus dem Vergleich ausgewählter Primaten mit Vertretern der Scandentia, Rodentia und Marsupialia. Dabei spielen die Interaktionen zwischen den hier geschilderten Körperproportionen und den Prinzipien der Bewegung eine wichtige Rolle bei der Interpretation der strukturellen und funktionellen Anpassung.

Wichtig für die Interpretation der Bewegungsprinzipien der Primaten ist beispielsweise, dass alle Primaten – auch die kleinsten – lange Beine im Verhältnis zur Rumpflänge haben. Dies wird bei der Analyse der Beingeometrien, der zeitlichen Koordination der Fußfallereignisse und der Gewichtsverteilung zwischen den Extremitäten von Bedeutung sein.

Relevant für die Bewegungsprinzipien der quadrupeden Lokomotion ist, dass die arboreal quadrupeden Primaten meist längere Hinterextremitäten gegenüber den Vorderextremitäten haben. Dies ist keine Besonderheit der Primaten gegenüber ihren nächstverwandten Gruppen, sondern nur die Beibehaltung eines plesiomorphen Merkmals, das sie nicht nur mit den Scandentia sondern auch mit den Rodentia teilen. Inwiefern die Angleichung der Extremitätenlängen bei den Loridae eine Veränderung der Bewegungsprinzipien hervorruft, wird zu klären sein.

Besonderes Augenmerk liegt auf dem Zusammenwirken zwischen intramembralen Proportionen und der Kinematik der propulsiven Elemente. Die Frage dabei ist, ob die abgeleiteten Proportionen der Vorderextremität mit einer veränderten Kinematik korrelieren und deshalb die Beingeometrie einen abgeleiteten Merkmalskomplex darstellt. An der Hinterextremität gilt umgekehrt die Frage, ob die plesiomorphen Proportionen auch in einer plesiomorphen Beingeometrie resultieren oder ob die Kinematik der propulsiven Elemente die limitierte Veränderbarkeit der Proportionen kompensiert.

Arboreal quadrupede Fortbewegung

Dieses Kapitel ist den Bewegungsprinzipien der arboreal quadrupeden Fortbewegung gewidmet, welche als neue Bewegungsweise für das Grundmuster der Primaten angenommen werden kann. Die arborikolen Scandentia und Dermoptera bewegen sich dagegen nicht regelmäßig in dieser Bewegungsweise fort. Arboreal quadrupede Fortbewegung unterscheidet sich von der allgemeinen Quadrupedie durch einen anderen physikalisch-mechanischen Kontext, der im Verhältnis zwischen Substratdurchmesser und Rumpfdurchmesser gegeben ist. Dieses Verhältnis stellt insbesondere bei langsamen Bewegungsgeschwindigkeiten neue Anforderungen an die Bewegungsprinzipien.

Im ersten Teil wird der allgemeine und spezifische physikalisch-mechanische Kontext der arboreal quadrupeden Fortbewegung erörtert und daraus die Anpassungsnotwendigkeiten abgeleitet. Die bisherigen Hypothesen zur Angepasstheit der Bewegungsprinzipien der Primaten an diese Bewegungsweise werden dargestellt und die Notwendigkeit der Rekonstruktion des Grundmusters wird begründet.

Der zweite Teil behandelt die Kriterien für die Auswahl der Taxa, aus deren Vergleich Hypothesen zum Grundmuster abgeleitet werden. Die Biologie der Taxa gibt Einblick in das Repertoire der lokomotorischen und idiomotorischen Bewegungsweisen der Arten. Anschließend gehe ich auf die von mir verwendeten Methoden und Techniken der Bewegungsanalyse ein.

Im dritten Teil des Kapitels vergleiche ich Gangarten und Fußfallmuster, metrische Gangparameter wie Schrittlänge und Schrittfrequenz, die Kinematik von Rumpf und Extremitäten sowie die Kraftwirkungen der Extremitäten auf das Substrat bis hin zu deren Einfluss auf die Energetik des Körperschwerpunktes. Besondere Berücksichtigung finden dabei die gegenseitigen Bedingtheiten dieser Bewegungsprinzipien und ihre Interaktion mit den im vorigen Kapitel dargestellten Körperproportionen.

5.1 Der physikalisch-mechanische Kontext und seine Anforderungen an die Bewegungsweise

Generelle Anforderung

○ Körpergröße

Ich habe in den vorangegangenen Kapiteln mehrfach den grundlegenden Einfluss der Körpergröße auf die strukturellen und funktionellen Anpassungsnotwendigkeiten des Bewegungssystems begründet. Bei der quadrupeden Fortbewegung beeinflusst die Körpergröße die Antizipierbarkeit des Auffußortes der Extremitäten und darüber die Stabilität der Körperführung in Bewegungsrichtung (FISCHER 1994). Weiterhin wirkt die Körpergröße als Gewichtskraft belastend auf die Extremitäten, die den Rumpf tragen und der Gewichtskraft entgegenwirken müssen (GRAY 1944). Die von der Gewichtskraft erzeugten Momente in den Gelenken werden durch muskuläre Arbeit ausgeglichen. Diese Momente sind umso größer, je weiter der Vektor der Kraft von der Drehachse entfernt ist (BIEWENER 1983a, b).

Größere Tiere sind aufgrund des Verhältnisses zwischen Volumen und Fläche im Nachteil gegenüber kleineren Tieren in der Gewinnung von metabolischer Energie, im Gasaustausch pro Zeit, in der Erzeugung von Muskelkraft und in der Stabilität ihrer Skelettelemente. Positive Allometrie der Flächen gegenüber der Masse können diesen Nachteil ausgleichen (GOULD 1966, 1971, SCHMIDT-NIELSEN 1975, 1984, BERTRAM & BIEWENER 1990, BIEWENER 1990, GEHR ET AL. 1981).

Neben diesen strukturellen Anpassungen finden aber vor allem funktionelle Anpassungen an die jeweiligen Anforderungen der Körpergröße statt (GRAY 1944, HOWELL 1944, MAYNARD SMITH & SAVAGE 1956, HEGLUND ET AL. 1974, ALEXANDER 1977, MCMAHON 1977, FEDAK ET AL. 1982, HEGLUND ET AL. 1982, GARLAND 1983, HEGLUND & TAYLOR 1988, DEMES & GÜNTHER 1989, STEUDEL & BEATTIE 1993, PREUSCHOFT ET AL. 1998, GASC 2001). Anpassungen an zunehmende Körpergröße zielen auf eine Reduktion des Energieaufwandes durch Mechanismen der Energiespeicherung und -rückgewinnung und auf eine Reduktion der auftretenden Maximalkräfte (HEGLUND ET AL. 1974, ALEXANDER 1977, ALEXANDER & BENNET-CLARK 1977, CA-

VAGNA ET AL. 1977, FEDAK ET AL. 1982). Größere Säugetiere haben niedrigere Schrittfrequenzen, größere Schrittlängen und Beingeometrien, bei denen der Vektor der resultierenden Bodenreaktionskraft den Drehachsen der Gelenke näher ist (GRAY 1944, BIEWENER 1983a, 1990, 2005, HEGLUND & TAYLOR 1988).

Bemerkenswert ist der Umfang der Studien zu den Anpassungen an zunehmende Körpergröße. Aber auch kleine Säugetiere haben nicht nur Vorteile gegenüber großen Tieren. Ihr Potential an Kraft und Energie ist größer, aber die geringe Körpergröße wirkt sich nachteilig auf die Stabilität der Bewegung aus (FISCHER 1994, 1998). Die Bewegungsprinzipien kleiner Säugetiere, die als Anpassungen an die Anforderungen der geringen Körpergröße an die quadrupede Fortbewegung interpretiert werden können, gehören zum Grundmuster der Theria, deren letzter gemeinsamer Vorfahre wahrscheinlich spitzmaus- bis rattengroß gewesen ist (JENKINS & PARRINGTON 1976, BRAMBLE & JENKINS 1989, KIELAN-JAWOROWSKA ET AL. 2004).

Bewegungsprinzipien kleiner Säugetiere

FISCHER (1994), GASC (2001), FISCHER ET AL. (2002) und WITTE ET AL. (2002) haben in den Bewegungsprinzipien der Fortbewegung kleiner Theria (50 g - 2000 g) zahlreiche Gemeinsamkeiten gefunden, die unabhängig vom spezifischen Lebensraum, der Körpergestalt und der systematischen Stellung der jeweiligen Arten sind. Diese Gemeinsamkeiten können deshalb für das Grundmuster der Theria angenommen werden und ebenso für die Grundmuster aller marsupialen und plazentalen Verwandtschaftsgruppen, deren letzter gemeinsame Vorfahre klein war.

Für ein Tier dieser Größe sind praktisch alle Lebensräume und damit auch alle Substrate der Lokomotion diskontinuierlich und unübersichtlich. Der jeweils nächste Auffußort der Extremitäten ist nicht antizipierbar und deshalb ist das Bewegungssystem permanent externen Störungen durch das Substrat ausgesetzt (FISCHER 1994, GASC 2001). Kleine Säugetiere bewegen sich gewöhnlich schnell fort. Der

Ausgleich von Störungen und die Stabilisierung des Körpers erfolgen also auf dynamische Weise. Statische Stabilität hat für die Lokomotion nur eine untergeordnete Bedeutung.

Die gemeinsamen Bewegungsprinzipien der Lokomotion kleiner Theria sind als funktionelle Anpassungen an schnelle Fortbewegung auf diskontinuierlichem Substrat erklärbar. Eine große Rolle spielen dabei die Mechanismen der dynamischen Selbst-Stabilität, die im Moment des Auftretens einer Störung das Gleichgewicht und die Kontinuität der Bewegung erhalten oder unmittelbar wieder herstellen (FISCHER & WITTE 1998, FISCHER & BLICKHAN 2006, BIEWENER & DALEY 2007). Diese Mechanismen sind in der Mechanik des Einzelbeines implementiert. Beine funktionieren wie nachgiebige Federn. Beine und Rumpf gemeinsam sind als Feder-Masse-System verstehbar (MCMAHON ET AL. 1987, BLICKHAN 1989, MCMAHON & CHENG 1990, FARLEY ET AL. 1993, GEYER ET AL. 2006, BIEWENER & DALEY 2007). Im Feder-Masse-System können die Vertikalbewegungen des Rumpfes nach Bedarf eingestellt werden, indem die Beine ihre Steifigkeit variieren.

Die Federeigenschaften der Beine sind durch ihre Segmentierung in einzelne, gegeneinander gewinkelte Beinelemente gegeben. Durch die Arbeit extrinsischer Muskulatur werden die Beine in ihrem proximalen Drehpunkt vor- und zurückbewegt. Intrinsische Muskulatur bewegt die Elemente gegeneinander und ist auch der Ort der Energiespeicherung und -rückgewinnung (ALEXANDER & BENNET-CLARK 1977). Federbeine haben eine funktionelle Länge, die der Distanz zwischen proximalem Drehpunkt und Kontaktpunkt mit dem Substrat entspricht und relativ unabhängig gegenüber der anatomischen Beinlänge justiert werden kann. So können auch anatomisch unterschiedlich lange Vorder- und Hintergliedmaßen die gleiche Drehpunkthöhe haben und so als gleich lange Stützen den Rumpf tragen.

Nicht nur die Extremitäten kleiner Säugetiere funktionieren in dieser Weise, aber vor allem bei kleinen Theria arbeiten die Beine als Stoßdämpfer und verleihen der Bewegung Nachgiebigkeit. Nachgiebigkeit bedeutet die Minimierung vertikaler Rumpfbewegungen (Abb. 5.1.1).

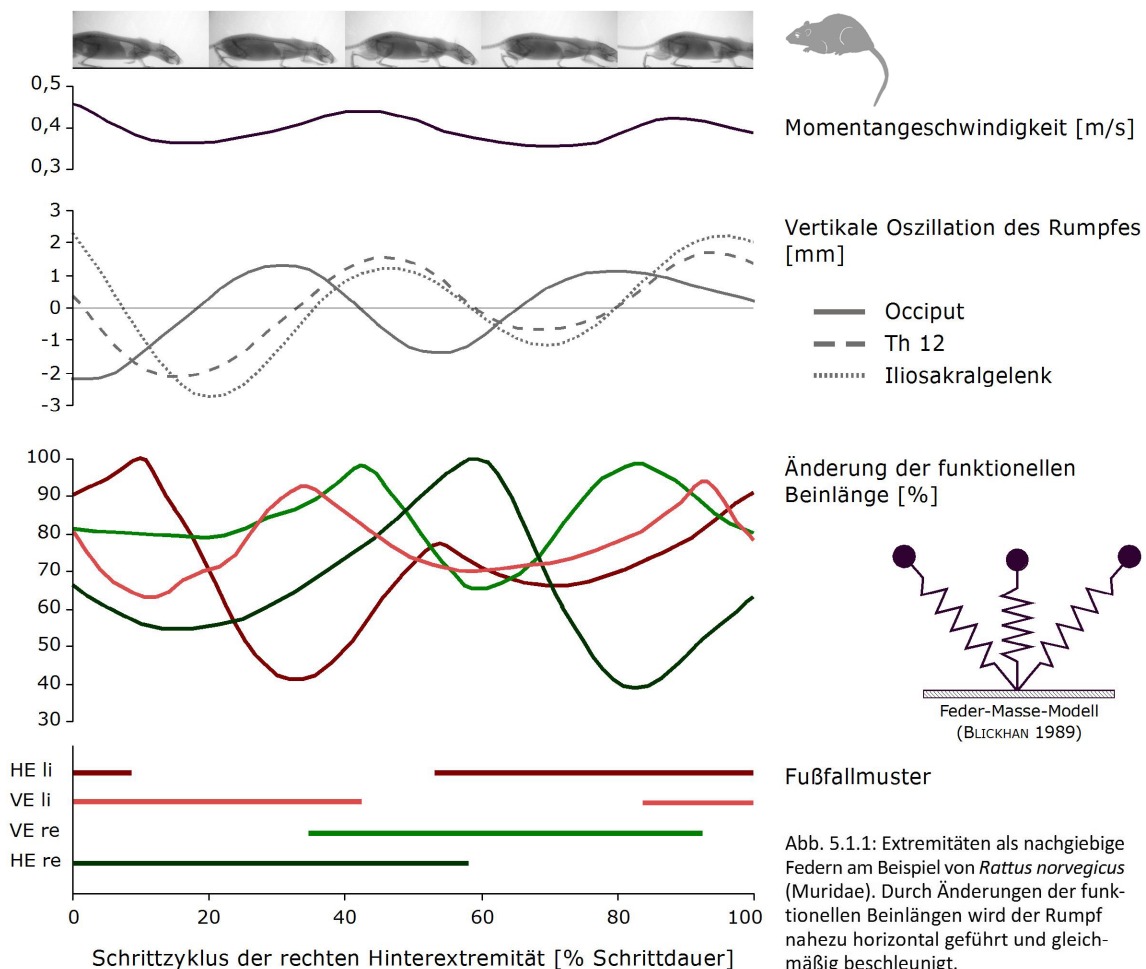


Abb. 5.1.1: Extremitäten als nachgiebige Federn am Beispiel von *Rattus norvegicus* (Muridae). Durch Änderungen der funktionellen Beinlängen wird der Rumpf nahezu horizontal geführt und gleichmäßig beschleunigt.

Distale Gelenke gleichen Höhenunterschiede im Substrat aus, so dass diese nicht an die proximalen Drehpunkte und damit an den Körperschwerpunkt weitergereicht werden (FISCHER 1994, FISCHER & WITTE 1998, FISCHER ET AL. 2002). Dadurch kann sich die Rumpfachse auch bei erheblichen Höhenunterschieden im Substrat auf einer gleichmäßigen, nahezu horizontalen Bahn bewegen. Die notwendige Reduktion vertikaler Rumpfbewegungen überwiegt bei kleinen Tieren den energetischen Vorteil, der aus vertikalen Oszillationen des Körperschwerpunktes gewonnen werden könnte (CAVAGNA ET AL. 1977).

Dynamische Stabilität durch Nachgiebigkeit ist deshalb die generelle Anforderung, welche die quadrupede Fortbewegung an die Bewegungsprinzipien kleiner Tiere stellt. Diese Prinzipien der quadrupeden Fortbewegung, die auch bei den Scandentia unabhängig von ihrem spezifischen Habitat anzutreffen sind (SCHILLING & FISCHER 1999), kennzeichneten sicher sowohl den letzten gemeinsamen Vorfahren der Euarchonta als auch denjenigen der Primaten und ihrer Schwestergruppe.

Spezifische Anforderung

○ Körpergröße vs Substrat

JENKINS (1974a) hat am Beispiel der Scandentia gezeigt, dass für Säugetiere dieser Größenordnung auch der arborikole Lebensraum keine spezifischen Anforderungen an die Fortbewegung stellt. Die Substrate der Lokomotion sind stets unübersichtlich. Für ein Tupaia oder ein Hörnchen erscheint ein größerer Ast bisweilen kontinuierlicher und überschaubarer als der von Blättern und Totholz überdeckte Waldboden.

Die Fortbewegung der Primaten in den terminalen Ästen und Zweigen des Waldes unterliegt also zunächst genauso den Anforderungen eines diskontinuierlichen Substrates wie jedes andere Substrat, wenn das sich dort bewegende Säugetier klein ist. Die beschriebenen Bewegungsprinzipien kleiner Theria könnten folglich als plesiomorphe Merkmale zum Grundmuster der Primaten gehören.

Bei der arboreal quadrupeden Fortbewegung ist aber das Substrat nicht mehr nur für kleine Tiere diskontinuierlich und unübersichtlich. Mit zunehmender Körpergröße erhöht sich sogar die Diskontinuität (GRAND 1984). Gleichzeitig sinkt die Tragkraft des Substrates relativ zur Gewichtskraft des Tieres. Das weitere Gesichtsfeld größerer Tiere sowie der stereoskopische Gesichtssinn der Primaten garantieren jedoch nicht, dass die physische Beschaffenheit des Substrates am jeweils nächsten Auffußort rechtzeitig

antizipiert werden kann und das Bewegungssystem rasch genug darauf reagiert. Eine nachgiebige Bewegungsweise reduziert unter diesen Bedingungen nicht nur die Rumpfbewegungen in der Sagittalebene des Tieres sondern auch die Maximalkräfte, die auf das Substrat übertragen werden (SCHMITT 1999).

Stabilität durch Nachgiebigkeit ist somit die erste spezifische Anforderung, welche die arboreal quadrupede Fortbewegung an die Bewegungsprinzipien der Primaten stellt. Kleine Primaten können hierfür die Bewegungsprinzipien aus dem Grundmuster übernehmen. Bis zu welcher Körpergröße diese allerdings ausreichend sind, ist nicht bekannt. Möglicherweise müssen größere Primaten zusätzliche Mechanismen zur Gewährleistung der Nachgiebigkeit implementieren. In anderen Säugetiergruppen sind die plesiomorphen Prinzipien in einem Größenbereich unter 2 - 3 kg Körpermasse zu finden (JENKINS 1971, JENKINS & CAMAZINE 1977, BIEWENER 1983b, GASC 1993, STEUDEL & BEATTIE 1993, ROCHA BARBOSA ET AL. 1996, FISCHER ET AL. 2002).

Eine neue Qualität biomechanischer Anforderungen an die Bewegungsweise ist jedoch durch das Verhältnis zwischen Körpergröße und Substrat gegeben. Die Bewegung auf einem Substrat, dessen Durchmesser kleiner ist als der Rumpfdurchmesser des Tieres, erfordert Balance. Balance ist der Ausgleich von Drehmomenten, die durch die Wirkung der Schwerkraft um die Längsachse des Rumpfes entstehen (Abb. 5.1.2). Diese Drehmomente sind umso größer, je weiter der Körperschwerpunkt vom Substrat entfernt ist. Durch die flexible Anpassbarkeit der funktionellen Beinlänge können arboreal quadrupede Säugetiere ihren Körperschwerpunkt dem Substrat annähernd und dadurch die Drehmomente reduzieren.

Eine weitere Strategie der Balance ist die Erzeugung eines gleichgroßen Momentes in entgegengesetzter Drehrichtung (CARTMILL 1985). Für die Erzeugung eines solchen Momentes muss ein Kräftepaar auf das Substrat übertragen werden. Überträgt eine Extremität ihre Kraft punktförmig, kann das Kräftepaar nur von einem contralateralen Beinpaar generiert werden. Arborikole Säugetiere, die Greifextremitäten besitzen, können ein solches Kräftepaar stattdessen mit nur einer einzigen Extremität hervorbringen, wenn der Greifradius um das Substrat entsprechend groß ist (CARTMILL 1985, PREUSCHOFF ET AL. 1995, WITTE ET AL. 2002). Dadurch wird eine stärkere Arbeitsteilung zwischen dem für die Balance zuständigen Kontaktelement und den propulsiven Elementen der Gliedmaßen möglich, deren Bewegungen dann mehr in die Gewährleistung der Nachgiebigkeit eingebunden werden können. Große Greifkräfte zur Erzeugung von Drehmomenten

sind dann unabhängig von der für die Nachgiebigkeit notwendigen Reduktion der maximalen Bodenreaktionskräfte möglich.

Balance ist deshalb eine neue Anforderung, welche die arboreal quadrupede Fortbewegung an die Bewegungsprinzipien der Primaten stellt. Sie ist vor allem dann erforderlich, wenn sich ein Tier langsam bewegt oder sogar auf schmalen Substrat verweilt. Beides kennzeichnet die Verhaltensweisen vieler Primaten bei der Nahrungssuche (CARTMILL 1972, GRAND 1972, 1984, MARTIN 1972, DUNBAR & BADAM 2000).

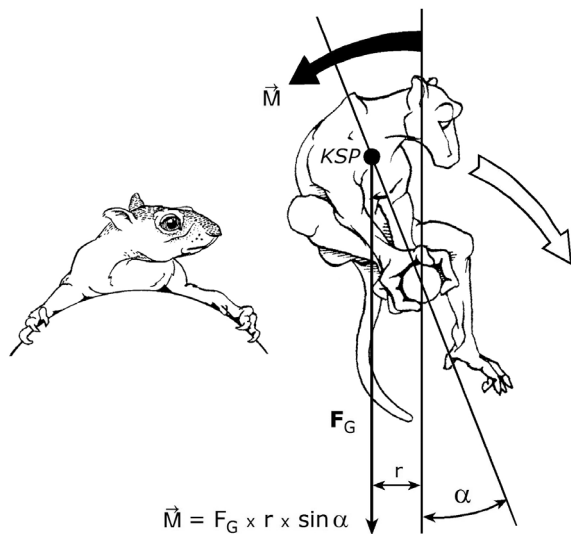


Abb. 5.1.2: Das Verhältnis zwischen Rumpfdurchmesser und Substratdurchmesser stellt spezifische Anforderungen an die Bewegungsprinzipien der arboreal quadrupeden Fortbewegung. (Nach CARTMILL 1985).

Die Bewegungsprinzipien arboreal quadrupeder Primaten: Hypothesen zu ihrem adaptiven Wert

Die spezifischen Anforderungen der arboreal quadrupeden Fortbewegungsweise an ihre Bewegungsprinzipien sind also Nachgiebigkeit und Balance. Zahlreiche Studien der Bewegungsprinzipien der Primaten haben inzwischen eine Reihe von Merkmalen der Kinematik und Kinetik als spezifische Anpassungen an diese Anforderungen vorgeschlagen:

- ***Gangarten und Fußfallmuster:***

Primaten nutzen eine besondere Sequenz der Fußfolge, die bei den meisten anderen Säugetieren nicht vorkommt. Dabei wird die Hinterextremität zeitlich vor der gegenseitigen Vorderextremität aufgesetzt (PROST 1965, HILDEBRAND 1967, TOMITA 1967).

Zur Minimierung der Substratreaktionskräfte nutzen Primaten auch bei größerer Geschwindigkeit Gangarten, welche die Dauer des Substratkontaktes maximieren und Flugphasen vermeiden (CARTMILL ET AL. 2002, SCHMITT 2006, YOUNG 2009).

- ***Schrittlänge und Schrittfrequenz:***

Aufgrund ihrer längeren Gliedmaßen können Primaten größere Schritte machen (ALEXANDER & MALOY 1984, REYNOLDS 1987, DEMES ET AL. 1990). Die gleichzeitige Senkung der Schrittfrequenz erhöht die Dauer des Substratkontaktes und reduziert die maximalen Substratreaktionskräfte (DEMES ET AL. 1990, SCHMITT 1999).

- ***Bewegung der Extremitäten:***

Der Bewegungsumfang der Gliedmaßen und die Mobilität der Gelenke sind größer als bei anderen Säugetieren (REYNOLDS 1987, LARSON 1998, LARSON ET AL. 2000, 2001). Die größere Schrittlänge wird durch ausgreifendere Bewegungen nach anterior und posterior erreicht.

Durch die größere Protraktion der Vorderextremität gerät der Auffußort der Hand in den Bereich des Gesichtsfeldes und unterliegt somit einer visuellen Kontrolle. Der Auffußort der Hinterextremität nähert sich durch den größeren Protraktionswinkel der Lage des Körperschwerpunktes an (REYNOLDS 1987, RAICHLEN ET AL. 2009).

Die Gliedmaßen werden zudem stärker gebeugt, um den Körperschwerpunkt dem Substrat anzunähern und eventuelle Torsionsmomente um die Längsachse des Rumpfes zu minimieren (SCHMITT 1999, LARNEY & LARSON 2004).

- ***Substratreaktionskräfte und Verteilung der Gewichtskraft zwischen den Extremitäten***

Die niedrige Schrittfrequenz und die längeren Kontaktzeiten reduzieren die maximalen Vertikalkräfte, die von den Extremitäten auf das Substrat übertragen werden und beugen dadurch einer

Überlastung der Tragfähigkeit des Substrates vor (SCHMITT 1999, SCHMITT 2006). Hinzu kommt, dass Primaten einen größeren Anteil ihrer Gewichtskraft über die Hinterextremitäten auf das Substrat übertragen und dadurch die mobilen Vordergliedmaßen entlasten (KIMURA ET AL. 1979, REYNOLDS 1985a, b, DEMES ET AL. 1994, CARTMILL ET AL. 2002).

Notwendigkeit der Rekonstruktion eines Grundmusters der Bewegungsprinzipien

Aus biomechanischer Perspektive ergibt die Zusammenschau all dieser Einzelmerkmale ein kohärentes Bild über die Anpasstheit der Bewegungsprinzipien der Primaten an die spezifischen Anforderungen der arboreal quadrupeden Fortbewegung. Dieses Bild hat sich heute in der einschlägigen Literatur weitgehend durchgesetzt (STRASSER ET AL. 1998, RAVOSA & DAGOSTO 2007).

Dies darf jedoch nicht darüber hinweg täuschen, dass es sich hierbei um einen Typus handelt, der die Querschnittssumme der Merkmalsausprägungen diesbezüglich untersuchter Arten darstellt und überwiegend aus dem Vergleich vermeintlich typischer Primaten (häufig Vertreter der Catarrhini) mit vermeintlich typischen Vertretern anderer Säugetiergruppen hervorgegangen ist. Die Gruppe der Merkmale kontrastiert die Unterschiede zwischen Primaten und den zu einem artifiziellen Taxon zusammengefassten „Nicht-Primaten“. Die gedachten Transformationsrichtungen basieren keinesfalls auf einer phylogenetischen Hypothese und deshalb dürfen diese Merkmale nicht als Autapomorphien der Primaten missverstanden werden.

Mit Ausnahme der wenigen, in diskreten Zuständen vorliegenden Merkmale (Gangarten, Fußfallmuster, Verteilung der Gewichtskraft zwischen Vorder- und Hintergliedmaßen), ist der Grundmusterzustand für diese mehrheitlich als Relativitäten erscheinenden Eigenschaften der Fortbewegung ungeklärt. Gerade in diesen Fällen, der relativen Größe von Schrittlängen, Frequenzen, Bewegungsumfängen oder Kräften, kann eine typologisch orientierte Auswahl von Arten zu erheblichen Fehlinterpretationen von Transformationsereignissen führen, weil diese Merkmale von der Körpergröße der Tiere beeinflusst sind. Vergleicht man hier größere Vertreter aus zwei verschiedenen Taxa, so beinhalten die Differenzen zwischen ihnen stets die größenbedingten evolutiven

Veränderungen beider Gruppen. Hier gelten folglich dieselben Einwände, die ich schon beim Vergleich der Extremitätenproportionen dargelegt habe. Die Auswahl der Arten für den Vergleich von Bewegungsprinzipien zur Rekonstruktion ihres Grundmusterzustandes erfordert nicht nur eine phylogenetische Begründung sondern muss sich auch an Zusatzannahmen hinsichtlich der ursprünglichen Körpergröße orientieren.

5.2 Taxa, Tiere, Methoden und Techniken der Bewegungsanalyse

Kriterien für die Auswahl der Arten

Außengruppen

Die gemeinsamen Bewegungsprinzipien kleiner Säugetiere, die als abgeleitete Grundmustermerkmale der Theria angenommen werden können, sind als plesiomorphe Merkmale in den Grundmustern der Marsupialia, Plazentalia und der Euarchontoglires erhalten (JENKINS 1971, JENKINS & WEIJS 1979, FISCHER & LEHMANN 1998, ROCHA BARBOSA ET AL. 1996, SCHILLING & FISCHER 1999, SCHILLING 2005, SHAPIRO & YOUNG 2010).

Für die Wahl der Außengruppen zum Vergleich mit Primaten ergibt sich daraus der vorteilhafte Umstand, dass nicht nur die nächstverwandten Scandentia und Dermoptera für die Rekonstruktion des Grundmusters der Primaten geeignet sind, sondern auch kleine Säugetiere anderer Taxa berücksichtigt werden können. Die Körpergröße ist dabei das wichtigere Auswahlkriterium. In jeder Großgruppe der Theria ändern sich die Bewegungsprinzipien mit zunehmender Körpergröße und die gruppenübergreifende Beibehaltung plesiomorpher Bewegungsprinzipien ist häufig auf eine Größenspektrum unterhalb von 2 - 3 kg Körpermasse beschränkt (JENKINS 1971, JENKINS & CAMAZINE 1977, BIEWENER 1983a, 2005, FISCHER ET AL. 2002).

Für die Mehrzahl der Arten innerhalb dieses Größenspektrums hat die Unterscheidung von arborikolem und terrestrischen Lebensraum keine funktionelle Relevanz für die Fortbewegung, da die Substrate der Lokomotion sowohl am Boden als auch im Geäst grundsätzlich die gleichen Anforderungen an die Bewegung stellen (JENKINS 1974a). Erst die Ausprägung von Greiffüßen, z.B. bei verschiedenen Gruppen der Marsupialia ist ein Indiz für die bevorzugte Nutzung schmaler Äste und Zweige und somit für korrelierte Veränderungen der Bewegungsprinzipien gegenüber dem Grundmuster der Theria (RASMUSSEN 1990, SCHMITT & LEMELIN 2002, LEMELIN ET AL. 2003, SCHMIDT 2008).

Der Vergleich dieser Arten mit Primaten erschließt Konvergenzen und unterstützt adaptive

Erklärungen, trägt aber nicht zur Grundmusterrekonstruktion der Bewegungsprinzipien der Primaten bei. Die Gestalt der Autopodien ist deshalb neben der Körpergröße ein weiteres Kriterium für die Wahl der Außengruppenvertreter.

Primaten

Kriterien für die Wahl der Taxa innerhalb der Primaten sind die Phylogenie, die Körpergröße und die dominierende lokomotorische Bewegungsweise.

Für die Rekonstruktion des Grundmusters sollten Vertreter der strepsirhinen Lemuriformes und Loriformes und der Platyrrhini untersucht werden. Studien zu den Bewegungsprinzipien der Altweltaffen sind umfangreich in der Literatur und für den Vergleich verfügbar. Die arboreal quadrupede Fortbewegung sollte die bevorzugte lokomotorische Bewegungsweise der ausgewählten Taxa sein.

Das Größenspektrum der Arten sollte dem für das Grundmuster hypothetisierten Spektrum entsprechen und darüber hinaus auch demjenigen Größenbereich, in welchem in anderen Säugetiergruppen die plesiomorphen Bewegungsprinzipien der quadrupeden Fortbewegung beibehalten werden. Für die Rekonstruktion evolutiver Prozesse innerhalb der Primaten ist es eine wichtige Frage, bei welcher Größe Veränderungen der Bewegungsprinzipien gegenüber dem Grundmuster in Erscheinung treten. Die Klärung dieser Frage bestimmt letztlich, ob die Ähnlichkeiten zwischen größeren Vertretern der Strepsirhini und Haplorhini als Homologien oder als Homoplasien zu verstehen sind.

Unter allen rezenten Primaten findet man Formen, die in ihrer Körpergröße der unteren Grenze des hypothetisierten Spektrums im Grundmuster entsprechen (50 - 150 g), nur innerhalb von drei Familien, den Cheirogaleidae, den Galagonidae und den Tarsiidae. Darunter haben nur die Cheirogaleidae auch die arboreal quadrupede Fortbewegung als dominierende Bewegungsweise beibehalten, während die Tarsiidae und die kleineren Galagonidae Spezialisierungen an das Springen entwickelt haben.

Ich habe mich deshalb in der Auswahl der Primaten für ein Größenspektrum entschieden, dass mit *Microcebus murinus* eine der kleinsten Arten einschließt. Der Braune Maki, *Eulemur fulvus*, ist wie-

derum die größte Art und entspricht etwa dem oberen Grenzwert des Größenspektrums, bei dem Säugtiere noch größenunabhängig gleiche Bewegungsprinzipien aufweisen. Mit einer Masse von 2,5 kg übertrifft *Eulemur* das vermutete Größenspektrum im Grundmuster der Primaten (siehe S. 30). Neben den lemuriformen Strepsirhini habe ich eine Art der Loridae, *Nycticebus pygmaeus*, gewählt, die sich im unteren Größenbereich befindet und deren bevorzugte Bewegungsweise ebenfalls die arboreale Quadrupedie ist.

Die Haplorhini sind mit zwei Arten der Platyrrhini vertreten, dem Totenkopffaffen *Saimiri sciureus* und dem Lisztaffen, *Saguinus oedipus*. Der letzte gemeinsame Vorfahre der Anthropeida war vermutlich größer als derjenige der Strepsirhini. Frühe Stammlinienvertreter, wie †*Darwinius masillae* hatten eine geschätzte Körpermasse von etwa 800 g (FRANZEN ET AL. 2009). Unter den rezenten Anthropeida findet man Arten dieser Größe nur noch bei den Cebidae, den Aotidae und den Callitrichidae. Die Grundmusterrekonstruktion auf der Basis der Phylogenie und unter Anwendung der Methode der sparsamsten Hypothese ergibt dagegen einen höheren Wert für die Größe des letzten gemeinsamen Vorfahren der Anthropeida (> 4800 g). Die arboreal quadrupede Fortbewegung ist bei Neu- und Altweltaffen dieser Größe aber oft nicht mehr die bevorzugte Bewegungsweise.

Allen fünf untersuchten Primaten ist die quadrupede Fortbewegung auf schmalen Substraten und die Nahrungssuche in den peripheren Bereichen der Bäume gemeinsam. Diesbezüglich gleichen sie dem letzten gemeinsamen Vorfahren der Primaten. Dennoch bestehen auch Unterschiede im Bewegungsrepertoire, die sich aus verschiedenen Lebensbereichen ergeben. Diese Unterschiede bilden sich bisweilen in der Morphologie der Autopodien ab, deren Greiffähigkeiten im Hinblick auf Kraft und Präzision verschieden sein können (Abb. 5.2.1).

Im Folgenden werde ich eine kurze Übersicht über die Biologie der ausgewählten Arten geben und dabei diejenigen Aspekte ihrer Lebensweise besonders berücksichtigen, die in enger Beziehung zur Funktionsweise des Bewegungssystems stehen. Die Kenntnis dieser Beziehungsgefüge zwischen Bewegungsweisen und Verhaltensweisen ist eine Voraussetzung für die Diskussion über die Angepasstheit bestimmter Bewegungsweisen und mögliche Limitierungen der Anpassbarkeit aufgrund konkurrierender Selektionskräfte, die aus verschiedenen biologischen Rollen auf das Bewegungssystem resultieren. So hängen lokomotorische Verhaltensweisen von Reviergrößen und Habitatstrukturen ab, aber auch von der Bedrohung durch Prädatoren.

Idiomotorisches Verhalten steht in Beziehung zur Beschaffenheit und Verfügbarkeit von Nahrungsobjekten, zum jeweiligen Sozialsystem und zur Fortpflanzungsbiologie.

An dieser Stelle sei zu erwähnen, dass die hypothesenbestimmten Auswahlkriterien der zu untersuchenden Tiere zur Wahl eines Vertreters einer Familie oder Gattung führen. Die jeweilig verwendete Art hängt gerade bei der Untersuchung von Primaten sehr von der Verfügbarkeit von Tieren für experimentelle Studien ab. In aller Regel sind „typische“ Primaten (*Macaca*, *Papio*) leichter beschaffbar als Formen, die relevanter für die Rekonstruktion bestimmter Evolutionsprozessen sind. Die von mir untersuchten Arten stellen deshalb die verfügbaren Vertreter der für die Fragestellung relevanten Gattung dar. Ich werde deshalb im Vergleich der Bewegungsprinzipien meist auf die Nennung des vollständigen Artnamens verzichten.

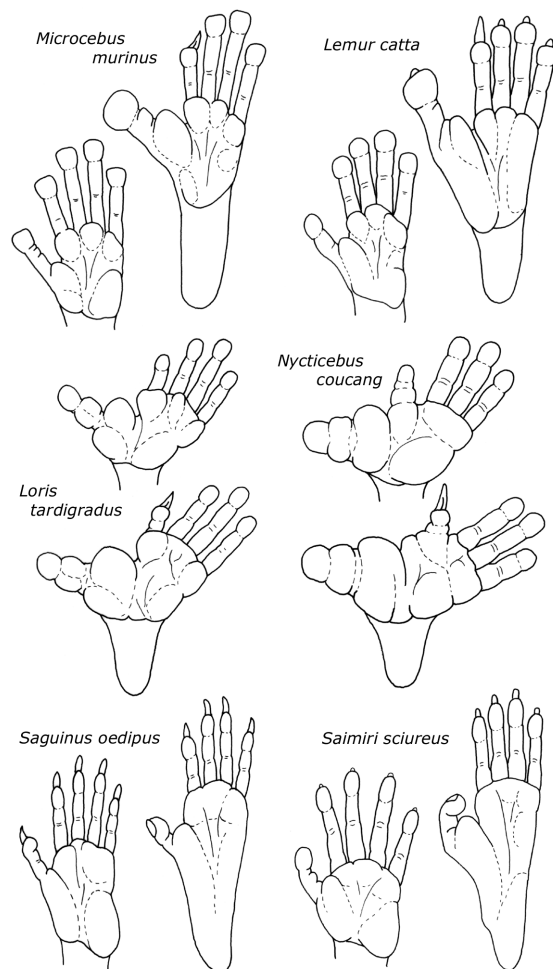


Abb. 5.2.1: Autopodien von Vertretern der Cheirogaleidae, Lemuridae, Loridae, Callitrichidae und Cebidae. (Nach Biegert 1961).

Zur Biologie der untersuchten Primaten

Microcebus murinus (J.F. Miller 1777), Grauer Mausmaki

Familie:	Cheirogaleidae
Kopf-Rumpf-Länge:	80 - 120 mm
Schwanzlänge:	130 - 160 mm
Gewicht:	45 - 85 g

Die Gattung *Microcebus* gehört zur Familie der Cheirogaleidae, die auch die Gattungen *Allocebus*, *Cheirogaleus*, *Mirza* und *Phaner* umfasst. Die Arten der Familie sind relativ kleine, nachtaktive Primaten, die wie alle Lemuriformes endemisch auf Madagaskar vorkommen (Abb. 5.2.2).



Abb. 5.2.2: *Microcebus murinus*.

Lebensraum und Habitate

Microcebus murinus hat ein weites Verbreitungsgebiet auf Madagaskar. Man findet die Tiere entlang der Westküste sowohl in den feuchten Regenwäldern im Süden als auch in den trockeneren Wäldern im Norden (MARTIN 1972, TATTERSALL 1982). Die Tiere halten sich in Gebüsch am Waldrand oder in den unteren Etagen des Waldes auf (MARTIN 1972). Dieser Vegetation entsprechend sind die Substrate der Fortbewegung sehr variabel aber in der Regel von geringem Durchmesser.

Lokomotion

Mit hoher Geschwindigkeit rennen Mausmakis durch die dichten Netzwerke dünner Zweige, abrupt unterbrochen durch kurze Pausen (PETTER 1962, MARTIN 1972, WALKER 1979). Diskontinuitäten im Substrat werden durch Sprünge überwunden. CROMPTON ET AL. (1993) zeigten, dass diese Sprünge zwar sehr schnell aber auch energetisch aufwendig sind, weil ihre Trajektorien wegen der dichten Vegetation relativ flach sein müssen.

Die Fußwurzel von *Microcebus murinus* (Naviculare und Calcaneus) ist moderat verlängert (Abb. 5.2.1). MARTIN (1972) berichtet Sprungweiten von bis zu 3 Metern. Wie viele andere Säugetiere - und anders als viele Primaten - springen Mausmakis mit gestrecktem Rumpf in der Flugphase und landen auf den Vorderbeinen, die die Landungsenergie auffangen müssen.

Springen ist die dominierende Bewegungsweise bei der Flucht vor Prädatoren. *Microcebus murinus* unterliegt einer enormen Prädationsrate. Etwa 25 Prozent einer Population werden pro Jahr allein von Eulen (*Tyto alba*, *Asio madagascarensis*) erbeutet. Hinzu kommen Verluste durch Schlangen, tagaktive Raubvögel und Schleichkatzen (GOODMAN ET AL. 1993).

Nahrung und Nahrungserwerb

Wie viele kleine Säugetiere decken auch Mausmakis ihren hohen Energiebedarf durch kohlehydratreiche Nahrung. *Microcebus murinus* ernährt sich omnivor von Früchten, Blüten, Blättern und Baumsäften, aber auch von zuckerhaltigen Ausscheidungen bestimmter Zikaden.

Der Proteinbedarf wird durch Arthropoden, kleinere Reptilien und Frösche gedeckt. Beutetiere werden akustisch und visuell lokalisiert und mit einer Hand oder mit beiden Händen gefangen. Die Bewegung beim Fangen von Fluginsekten hat MARTIN (1972) detailliert beschrieben: Aus einer kauern Position heraus strecken sich Mausmakis dabei, ergreifen die Beute und kehren dann in die Ausgangsposition zurück. Die Greiffüße verankern währenddessen den Körper sicher mit dem Substrat. Sowohl die Körperbewegungen als auch die unmittelbare Reich- und Greifbewegung der Hände sind sehr schnell und folgen einem stereotypen Muster (BISHOP 1962, MARTIN 1972, HLADIK 1979).

Aktivität, Sozialverhalten und Fortpflanzung

Während der kälteren Trockenzeit oder in Phasen mit geringem Nahrungsangebot verfallen Mausmakis in Torpor, eine Ruhestarre, die durchschnittlich 3 - 4 Stunden pro Tag andauern kann (SCHMID & SPEAKMAN 2000).

Mausmakis haben ihre täglichen Hauptaktivitätsphasen nach Einbruch der Dunkelheit und vor Sonnenaufgang. Während der Aktivitätsphasen gehen sie allein auf Nahrungssuche. Ihre Reviergrößen variieren innerhalb des Verbreitungsgebietes wie auch saisonal. Im Mittel liegen sie bei 2 - 4 ha (RADESPIEL 2000, SCHMID & SPEAKMAN 2000). Die Reviere männlicher und weiblicher Individuen überlappen. Die Markierung der Reviergrenzen erfolgt über Duftstoffe, wobei Hände und Füße mit Urin eingerieben werden, der sich dann auf Äste und Zweige überträgt. Apokrine Duftdrüsen kommen im Bereich der Wangen und der Genitalien vor. Deren Duftstoffe spielen vor allem bei der Partnersuche eine Rolle (GLASTON 1983).

Die Ruhephasen des Tages verbringen die Tiere versteckt in Nestern oder Baumhöhlen. Mausmakis bauen wie auch Galagos und Fingertiere globulärer Nester aus Blättern und Zweigen (PETTER 1962, MARTIN 1972). Weibliche Tiere ruhen häufig in kleineren Gruppen, die Männchen sind außerhalb der Paarungszeit meist solitär.

Während der Fortpflanzungszeit werden die Jungtiere im Nest abgelegt. Die Paarungszeiten der Mausmakis einer Population sind synchronisiert. Nach einer Tragzeit von 59 - 62 Tagen werden die Jungen zu Beginn der Regenzeit geboren und etwa einen Monat gesäugt (PETTER-ROUSSEAU 1962). Mehrlingsgeburten sind die Regel. Anders als bei vielen anderen Primaten klammern sich die Jungtiere nicht im Fell der Mutter fest, sondern werden im Maul transportiert.

Eulemur fulvus (É. Geoffroy 1796), Brauner Maki

Familie:	Lemuridae
Kopf-Rumpf-Länge:	430 - 500 mm
Schwanzlänge:	415 - 510 mm
Gewicht:	2100 - 2500 g

Die Lemuridae umfassen fünf Gattungen (*Eulemur*, *Haplemur*, *Lemur*, *Prolemur*, *Varecia*) mit insgesamt 19 Arten. Mit Ausnahme von *Eulemur fulvus* (Abb. 5.2.3) sind alle *Eulemur* - Arten durch einen ausgeprägten Geschlechtsdichromatismus gekennzeichnet. Die Vertreter der Gattung sind mittelgroß (1,2 - 3,5 kg) und wie alle Lemuriformes endemisch auf Madagaskar vorkommend.

Lebensraum und Habitate

Eulemur fulvus hat ein disjunktes Verbreitungsmuster im Norden und Nordwesten der Insel mit zwei bis drei größeren Populationen (TATTERSALL 1982). Dichte

Primärregenwälder und feuchte Bergwälder sind der bevorzugte Lebensraum der Braunen Makis. Hier halten sie sich beinahe ausschließlich in den oberen Regionen des Waldes auf (WARD & SUSSMAN 1979). Besonders in Primärwäldern bildet das Kronendach ein kontinuierliches Substrat für die täglichen Streifzüge, so dass „Umwege“ über den Waldboden kaum nötig sind. Entsprechend selten sind Braune Makis auch am Boden zu beobachten.



Abb. 5.2.3: *Eulemur fulvus*.

Lokomotion

Unmittelbar verbunden mit der relativen Kontinuität des Habitats ist die Prädominanz quadrupeder Fortbewegung. Horizontale und diagonale Äste mit Durchmessern zwischen 3 und 10 cm werden bevorzugt, vertikale Substrate eher gemieden (WALKER 1979, TATTERSALL 1982, DAGOSTO 1994). Springen ist wie auch bei *Microcebus* die dominierende Bewegungsweise bei der Flucht. Die Sprungweiten von Lemuren sind beachtlich (bis 4 m). Kurze Sprünge dienen der schnellen Überwindung von Lücken im Substrat, vor allem beim Nahrungserwerb in den terminalen Ästen und Zweigen.

Solange ausreichend Nahrung verfügbar ist, beschränken sich die täglichen Streifzüge auf den

Umkreis von einigen Bäumen (125 - 150 m) (SUSSMAN 1974). DAGOSTO (1995) berichtet für *Eulemur rufus* saisonale Unterschiede in den Häufigkeiten der einzelnen Bewegungsweisen. Die Unterschiede bestehen vor allem bei den unmittelbar mit Nahrungssuche assoziierten Fortbewegungsweisen und nicht bei den Streifzügen durch das Revier. Springen ist während der Trockenzeit die häufigere lokomotorische Bewegungsweise. Dann verbringen Lemuren mehr Zeit mit Nahrungserwerb und deshalb sind die damit verbundenen Lokomotionsweisen häufiger.

Der wichtigste Raubfeind der madagassischen Halbaffen ist die Fossa (*Cryptoprocta ferox*). Diese große Schleichkatze (5,5 - 8,6 kg) jagt fast ausschließlich Lemuren, die sie bis in die hohen Baumkronen verfolgen kann (RASOLOARISON ET AL. 1995, GOODMAN 2003). Lemuren werden zudem häufig von Raubvögeln (*Accipiter henstii*, *Buteo brachypterus*, *Polyboroides radiatus*) und hin und wieder von Schlangen (Boidae) erbeutet (COLQUHOUN 2006).

Nahrung und Nahrungserwerb

Eulemur fulvus ernährt sich wie alle Arten der Gattung überwiegend frugivor (SUSSMAN 1974, TATTERSALL 1982, GANZHORN 1986, OVERDORFF 1993). Auch Blüten und junge Blätter gehören zum Nahrungsspektrum, vor allem dann, wenn Früchte saisonal bedingt seltener werden.

Größere Früchte werden mit einer oder beiden Händen gehalten, aber nicht manuell geschält oder zerkleinert (BISHOP 1964). Kleinere Nahrungsobjekte werden direkt mit dem Maul aufgenommen. Nach BISHOP sind Lemuren weniger geschickt und akkurat im Ergreifen von Objekten als die insektivoren Lorisiformes und unterscheiden sich von diesen auch in den Trajektorien der Reichbewegung.

Aktivität, Sozialverhalten und Fortpflanzung

Ein kennzeichnendes Merkmal der Gattung ist das kathermerale Aktivitätsmuster (TATTERSALL 1987). *Eulemur* ist weder ausgesprochen tag- noch nachtaktiv sondern zeigt vielmehr sporadische Aktivitätsphasen über den ganzen 24-Stunden-Zyklus. Das Ausmaß der Nachtaktivität variiert saisonal in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot, aber auch von der Mondphase - bei Vollmond ist die Aktivität am höchsten (GARBUIT 1999, KAPPELER & ERKERT 2003, TARNAUD 2006, DONATI ET AL. 2009).

Die Ruhephasen verbringen Braune Lemuren meist aufrecht sitzend in Astgabeln oder auf größeren Stämmen. Individuelle und soziale Fellpflege erfolgen vor allem durch Zunge und Zahnkamm (ROBERTS 1941, BUETTNER-JANUSCH & ANDREW 1962, BISHOP

1964). Die Hände haben dabei lediglich Halte- und Stützfunktion. Mit der Putzkrallen der Hinterhand kratzen Lemuren die Flanken des Rumpfes, die Achseln und die Seiten des Kopfes (vgl. Abb. 2.5).

Braune Lemuren leben in Gruppen von 9 bis 12 Tieren. Die Gruppen sind territorial mit relativ kleinen Revieren (bis 2 ha) (HARRINGTON 1975, MITTERMEIER ET AL. 1994). Die Reviermarkierung erfolgt über Duftstoffe, die von einem circumanalen Drüsenfeld abgegeben werden, das in beiden Geschlechtern vorhanden ist (TATTERSALL 1982). Neben der olfaktorischen Kommunikation spielen vor allem Lautäußerungen eine große Rolle bei der Verständigung zwischen Gruppenmitgliedern.

Die Gruppenzusammensetzung variiert zwischen den Populationen. Häufig besteht eine Gruppe aus mehreren Männchen und Weibchen sowie deren Nachwuchs. Eine hierarchische Sozialstruktur kommt bei anderen Arten der Gattung gelegentlich vor (z.B. *Eulemur macaco*), wurde bei *Eulemur fulvus* aber nicht beobachtet (HARRINGTON 1975). In einem Gebiet sind Paarungen und die Geburten der Jungtiere synchronisiert. Die Jungen werden von der Mutter getragen und klammern sich in den ersten Wochen in deren Bauchfell fest.

Nycticebus pygmaeus (Bonhote 1907), Zwerglori

Familie:	Loridae
Kopf-Rumpf-Länge:	210 - 290 mm
Schwanzlänge:	vestigial
Gewicht:	370 - 460 g

Nycticebus ist eine von vier Gattungen der Familie Loridae, die insgesamt nur acht Arten umfasst. Die anhand zweier Skelette beschriebene Gattung und Art *Pseudopotto martini* (SCHWARTZ 1996) ist umstritten (SARMIENTO 1998). Die Loridae haben ein ungewöhnliches Verbreitungsmuster. Je zwei Gattungen kommen in Südostasien und in Zentral- und Ostafrika vor, wobei stets eine Gattung einen eher schlanken Habitus (*Loris*, *Arctocebus*) und die andere Gattung einen eher robusten Habitus (*Nycticebus*, *Perodicticus*) aufweist.

Das Wissen über die Biologie der Loridae stammt im Wesentlichen aus Studien über *Nycticebus coucang*, *Loris tardigradus* und *Perodicticus potto*. Über das Verhalten der Zwergloris im Freiland ist nur wenig bekannt (ROWE 1996, NOWAK 1999) und auch in Gefangenschaft ist die Art sehr selten.

Lebensraum und Habitat

Nycticebus pygmaeus (Abb. 5.2.4) kommt in Laos, Kambodscha, Vietnam und Südchina vor. Sein Lebensraum sind die immergrünen Primär- und Sekundärwälder (DUCKWORTH 1994, RATAJSZCZAK 1998).



Abb. 5.2.4: *Nycticebus pygmaeus*.

Lokomotion

Für die Lokomotion der Loridae hatten NAPIER & NAPIER (1967) eine eigene Kategorie vorgeschlagen: „slow climbing“. Langsam und schleichend bewegen sich Loris aber nicht generell sondern vor allem beim Anpirschen an kryptische Beutetiere. Bei den Streifzügen durch das Revier können Zwergloris recht zügig unterwegs sein (DUCKWORTH 1994).

Loridae sind die einzigen kleineren arborikolen Primaten, die nicht springen und auch keine synchronen Gangarten nutzen (WALKER 1969, JUNGERS 1979, DYKYJ 1980, GEBO 1987, 1989, DEMES & JUNGERS 1989, SELLERS 1996). Dies bedeutet, dass strukturelle und funktionelle Anpassungen an die quadrupede Fortbewegung nicht mit Anpassungsnotwendigkeiten an das Springen konkurrieren. Loris sind quasi „pure“ Quadrupeden.

Bei allen Loridae ist der Schwanz reduziert und die Vorzugsrichtung der Wirbelsäulenbewegungen hat sich von dorsoventral nach seitwärts verlagert, verbunden mit einer Vermehrung der Wirbelzahlen im präsakralen Bereich (STRAUSS & WISLOCKI 1932, SCHULTZ 1954, ANKEL 1967, SHAPIRO ET AL. 2001).

Aufgrund des fehlenden Sprungvermögens müssen Diskontinuitäten im Habitat auf andere Weise überwunden werden. Hierbei nutzen Loris die große Mobilität ihrer Wirbelsäule und ihrer proximalen Gliedmaßen (DYKYJ 1980). Der Vorderkörper kann um fast 180° gegenüber dem Hinterkörper verdreht werden und auch der Abduktionsgrad der Arme und Beine ist enorm. *Nycticebus* wechselt

müheless von der Bewegung oberhalb des Substrates zur Bewegung unterhalb, um ein Hindernis zu umgehen. Größere Lücken werden durch eine besondere Bewegungsweise („cantilever“) überbrückt, bei der Rumpf und Arme weit über die Substratlücke gestreckt werden bis die Hände neuen Halt finden (GEBO 1987, PREUSCHOFF ET AL. 1995).

Zwergloris bevorzugen dünne Äste und Zweige (Durchmesser 1 - 1,5 cm) als Substrat für die Fortbewegung, da diese von den kräftigen Greifhänden und -füßen gut umgriffen werden können. Die Kontraktionseigenschaften der Skelettmuskulatur der Loridae sind auf ausdauernde Krafterzeugung spezialisiert (Ariano et al 1973, Marechal et al. 1976, Sickles & Pinkstaff 1981, Kimura et al. 1987). Die Muskulatur besteht zu einem hohen Anteil aus oxidativen Muskelfasern vom Typ I. Schnell kontrahierende, rein glykolytische Fasern vom Typ IIb fehlen dagegen. Zur Versorgung der oxidativen Fasern vor allem in der Greifmuskulatur sind an Unterarm und Unterschenkel arterielle Wundernetze („rete mirabile“) vorhanden (Wislocki & Strauss 1932).

Nahrung und Nahrungserwerb

Nycticebus pygmaeus ernährt sich omnivor, wobei tierische Kost etwa 40% seiner Nahrung ausmacht (RATAJSZCZAK 1998, STREICHER ET AL. 2008). Bevorzugt werden Insekten, die keine schnellen Fluchtmechanismen haben, z.B. Schmetterlingslarven, Ameisen und Termiten (RASMUSSEN & NEKARIS 1998). Oft enthalten diese Beutetiere aber Giftstoffe zur Abwehr von Fressfeinden. Die niedrige Stoffwechselrate der Loris wird häufig mit der verlangsamten Metabolisierung dieser Toxine erklärt (Rasmussen & Izard 1988).

Das Spektrum tierischer Nahrung umfasst auch Vogeleier, Jungvögel, kleinere Echsen und Säugetiere (RATAJSZCZAK 1998). Darüber hinaus ernähren sich Zwergloris von Früchten und Baumexudaten. Bei der Nahrungssuche orientieren sich Zwergloris vorwiegend visuell und olfaktorisch.

Beim Nahrungserwerb sind suspensorische Körperhaltungen häufig (MILLER 1943, WALKER 1969). Im Unterschied zu *Eulemur* und *Microcebus* haben Loris eine höhere Präferenz für die Nutzung der Hände gegenüber dem Maul beim Ergreifen von Nahrungsobjekten. Reich- und Greifbewegungen sind sehr präzise, was auf eine stärkere Kontrolle der Hand-Augen-Koordination hindeutet (BISHOP 1962, 1964). Trotz der auf Krafterzeugung spezialisierten Muskeleigenschaften können Loris sehr schnelle Fangbewegungen ausführen. Wie schon bei *Microcebus* beschrieben, folgen diese Bewegungen auch bei

Nycticebus einem stereotypen Muster, bei dem die Trajektorie der Hand vor dem Auslösen der Bewegung festgelegt ist und nachträglich nicht mehr justiert werden kann.

Aktivität, Sozialverhalten und Fortpflanzung

Wie alle Strepsirhini außerhalb Madagaskars sind Zwergloris nachtaktiv und gehen allein auf Nahrungssuche. Obwohl über Reviergrößen und die Ausdehnung nächtlicher Streifzüge kaum Angaben vorliegen, scheinen Loris einen hohen Anteil ihrer Aktivitätsphasen mit Fortbewegung zu verbringen (EHRlich & MUSICANT 1977, DYKYJ 1980).

Die Ruhephasen verbringen Zwergloris in einer typischen, zusammengerollten Körperhaltung meist auf oder auch unterhalb eines horizontalen Astes. Bei der individuellen Fellpflege werden die Hände zur Reinigung von Gesicht und Kopf benutzt und dienen nicht nur der Unterstützung der Körperhaltung.

Loris begegnen Raubfeinden nicht durch Fluchtverhalten, sondern schützen sich durch ihre kryptische Lebensweise. Ihre Fellfärbung ist unauffällig, die Bewegungen sind nahezu geräuschlos und Vokalisationen unter Artgenossen sind sehr leise (CHARLES-DOMINIQUE 1977, DUCKWORTH 1994, STANFORD 2002, NEKARIS ET AL. 2007). Beim Kontakt mit einem Prädator schützt sich *Nycticebus* auch durch ein Gift, das aus der Verbindung des Brachialdrüsensekrets mit dem Speichel entsteht und mit dem Zahnkamm im Fell verteilt wird (ALTERMAN 1995, HAGEY ET AL. 2007).

Zwergloris leben solitär. Die Reviere der Männchen überlappen mit denen der Weibchen. Beim Aufeinandertreffen von Artgenossen in den Überlappungsbereichen kommt es zu sozialen Kontakten, die oft auch von kurzen Sequenzen gegenseitiger Fellpflege begleitet sein können.

Die niedrige Stoffwechselrate der Loris beeinflusst viele Lebensbereiche und so auch die Entwicklung der Jungtiere (RASMUSSEN & IZARD 1988). Tragzeit und Laktationsdauer sind länger als bei anderen Säugetieren ähnlicher Körpergröße. Adulte Größe und Geschlechtsreife werden relativ spät erreicht. Die Wurfgröße von *Nycticebus* liegt bei ein bis zwei Jungen, die in den ersten Tagen nach der Geburt von der Mutter getragen werden, in deren Bauchfell sie sich festklammern. Nach einigen Wochen geht das Muttertier wieder allein auf Nahrungssuche und setzt das Jungtier im Geäst ab. Nestbau kommt bei Loris nicht vor.

Saguinus oedipus (Linnaeus 1758), Lisztaffe

Familie:	Callitrichidae
Kopf-Rumpf-Länge:	205 - 255 mm
Schwanzlänge:	307 - 402 mm
Gewicht:	410 - 430 g

Die Callitrichidae sind die artenreichste Familie der Neuweltaffen und umfassen heute mehr als 40 Arten in 7 Gattungen (WILSON & REEDER 2005, SCHRÖPEL 2007). Morphologische Argumente trennten die Arten der Familie in zwei Gruppen, die Tamarine (*Saguinus* und *Leontopithecus*) und die Marmosetten (*Callithrix*, *Mico* und *Cebuella*). Molekulargenetische Befunde konnten die Monophylie dieser Gruppierungen nicht bestätigen (RYLANDS ET AL. 2002).

Allen Arten gemeinsam ist der Besitz von Krallen an den Endphalangen der Finger und Zehen. Nur der Hallux trägt einen Plattnagel. Tatsächlich sind diese Krallen aber als stark modifizierte Nägel erkannt worden und entsprechen also nicht den Krallen anderer Säugetiere (THORNDIKE 1968).

Ein gemeinsames Merkmal der Familie ist die sekundäre Reduktion der Körpergröße, mit der eine Reihe weiterer Merkmalsveränderungen korreliert sind. Hierzu gehören der Verlust des dritten Molaren in beiden Kieferhälften zusammen mit einer Vereinfachung der Molarenstruktur sowie das stete Vorkommen von Zwillingsgeburten (LEUTENEGGER 1973, 1980, FORD 1980, SUSSMAN & KINZEY 1984, MARTIN 1992).



Abb. 5.2.5: *Saguinus oedipus*.

Lebensraum und Habitate

Lisztaffen haben ein relativ kleines Verbreitungsgebiet im Nordwesten Kolumbiens (HERSHKOVITZ 1977), wo sie in Sekundärwäldern und den Restbeständen des Primärregenwaldes leben. Die Arten der Gattung *Saguinus* bewegen sich im Unterschied zu Marmoset-

ten häufiger auf horizontalen Substraten mit geringem Durchmesser und klettern seltener an großen Baumstämmen (Abb. 5.2.5). Ihre Krallen sind etwas kürzer und überragen die Finger- und Zehenspitzen nur mäßig.

Lokomotion

Quadrupedie ist die dominierende lokomotorische Bewegungsweise bei Tamarinen, synchrone Gangarten und kurze Sprungsequenzen sind dabei sehr häufig (HERSHKOVITZ 1977, LINDSAY 1979, GARBER 1980). Klettern und Springen an und zwischen vertikalen Substraten ist bei *Saguinus* - Arten seltener als bei *Callithrix*.

Auch wenn größere Äste für die Fortbewegung bevorzugt werden (GARBER 1980, ARMS ET AL. 2002), nutzt *Saguinus oedipus* auch Lianen und dünne Zweige, um Distanzen zwischen zwei Bäumen zu überbrücken (NEYMAN 1977, GARBER 1984). Häufiger werden Diskontinuitäten allerdings durch große Sprünge überwunden (GARBER 1980), die auch bei der Flucht vor Raubfeinden die dominierende Bewegungsweise sind. Die wichtigsten Prädatoren von Krallenaffen sind Greifvögeln (z.B. *Morphnus guianensis*) und Schlangen (*Boa constrictor*, *Eunectes murinus*) (HEYMANN 1987, VASQUEZ & HEYMANN 2001). Lisztaffen ruhen bevorzugt im oberen Kronenbereich ihrer Schlafbäume und hier auf den dicken Ästen in Stammnähe.

Nahrung und Nahrungserwerb

Das Nahrungsspektrum von *Saguinus oedipus* umfasst Früchte, Samen, Pflanzensäfte und Blüten sowie Arthropoden und manchmal kleinere Wirbeltiere (NEYMAN 1977, GARBER 1980, 1993). Heuschrecken, Zikaden und Schaben werden in den unteren Waldschichten erbeutet (GARBER 1984). Der Anteil tierischer Kost macht etwa 40% aus, aber die Beschaffung dieser Nahrung erfordert einen deutlich höheren Zeitaufwand gegenüber pflanzlichen Nahrungskomponenten.

LINDSAY (1979) beschreibt, dass Tamarine nicht sehr geschickt sind im Fangen von Insekten. Auch bevorzugen sie kleine Früchte, die sie trotz ihrer Krallen gut umgreifen können. Bei der Nahrungssuche orientiert sich *Saguinus* überwiegend visuell (SAVAGE ET AL. 1987). Bei der Jagd nach Insekten spielt auch der Tastsinn zur Erkundung von Baumhöhlen und Nischen im Holz eine wichtige Rolle (EGLER 1992, GARBER 1993). Lisztaffen sind wie alle Tamarine weniger spezialisiert auf die Ernährung von Baumexudaten. Ihnen fehlt die Verlängerung der unteren Incisivi zum Aufbrechen der Baumrinde.

Aktivität, Sozialverhalten und Fortpflanzung

Wie die meisten Anthrozoidea sind Lisztaffen tagaktiv, ihre Aktivitätsphasen beginnen nach Sonnenaufgang und enden deutlich vor Sonnenuntergang (NEYMAN 1977, GARBER 1980). Im Tagesverlauf wechseln Phasen der Nahrungssuche und Wanderung mit Phasen für Ruhe und soziale Aktivitäten ab. Die Wohngebiete („home ranges“) vieler *Saguinus* - Arten sind im Mittel 20-40 ha groß und die täglichen Steifzüge einer Gruppe sind ausgedehnt (NEYMAN 1977).

Saguinus oedipus lebt in kleineren Sozialgruppen. Die Kommunikation erfolgt akustisch und über visuelle Signale, doch auch Duftstoffe aus sternalen und circumanal Drüsenfeldern spielen bei allen Krallenaffen noch eine Rolle im Sozialverhalten (FRENCH & SNOWDON 1981). Gruppen von Lisztaffen im Freiland umfassen etwa 5 bis 10 Tiere (NEYMAN 1977) und setzen sich aus mehreren adulten Männchen und Weibchen sowie deren Nachwuchs zusammen. Die adulten Tiere sind nicht immer untereinander verwandt (SCHRÖPEL 2007).

In der Regel ist nur ein Weibchen einer Sozialgruppe reproduktiv. Das Weibchen hat dann mit zwei Zwillingsgeburten pro Jahr einen relativ hohen reproduktiven Umsatz. Ein damit korreliertes Verhalten ist die kooperative Aufzucht der Jungtiere, an der sich die Väter oder auch andere Gruppenmitglieder beteiligen. Die Kooperation besteht dabei vor allem im abwechselnden Tragen der Jungtiere in deren ersten 3-4 Lebenswochen. Lisztaffen tragen ihre Jungen auch noch 8 Wochen nach der Geburt, was im Zusammenhang mit ihren ausgedehnten täglichen Wanderungen gesehen wird.

Saimiri sciureus (Linnaeus 1758), Gewöhnlicher Totenkopffaffe

Familie:	Cebidae
Kopf-Rumpf-Länge:	275 - 370 mm
Schwanzlänge:	380 - 450 mm
Gewicht:	550 - 1250 g

Nach der von der IUCN „Primate Specialist Group“ vorgeschlagenen Taxonomie der Platyrrhini (RYLANDS ET AL. 2000) gehören zur Familie der Cebidae die Totenkopffaffen (*Saimiri*) und die Kapuzineraffen (*Cebus*).

Lebensraum und Habitate

Die Gattung *Saimiri* umfasst derzeit fünf allopatrische Arten, von denen *Saimiri sciureus* (Abb. 5.2.6) das größte Verbreitungsgebiet hat. Die Art kommt im nördlichen Amazonasbecken von Französisch-Gua-

yana bis nach Peru und Ecuador vor. Totenkopffaffen leben hier in verschiedenen Waldtypen, vor allem in Sekundärwäldern, Flusswäldern und Mangrovenwäldern.



Abb. 5.2.6: *Saimiri sciureus*.

Lokomotion

Totenkopffaffen bewegen sich vor allem quadruped und springend in den unteren Schichten des Waldes (FLEAGLE & MITTERMEIER 1980, FLEAGLE ET AL. 1981, BOINSKI 1989, FONTAINE 1990). Dünne Äste und Zweige werden häufig genutzt, vor allem beim Suchen und Sammeln von Nahrung. Suspensorische Bewegungsweisen sind selten.

Die häufigsten Raubfeinde der Totenkopffaffen sind tagaktive Greifvögel (*Harpia harpyja*, *Morphnus guianensis*) (BOINSKI 1987a, COLQUHOUN 2006). Beim Auftauchen eines potentiellen Prädator flieht die Gruppe alarmiert durch Warnrufe. Hier profitieren Totenkopffaffen von der kooperativen Vigilanz ihrer großen Verbände.

Nahrung und Nahrungserwerb

Saimiri sciureus ernährt sich von tierischer Kost sowie Früchten, Blüten und Samen (MITTERMEIER & COIMBRA-FILHO 1977, TERBORGH 1983, BOINSKI 1989, JANSON & BOINSKI 1992). Die Suche nach Insekten und kleinen Wirbeltieren nimmt den überwiegenden Zeitanteil der täglichen Nahrungssuche in Anspruch. Meist werden dabei Blätter und Blüten abgesucht, von denen die Insekten dann mit dem Mund abgenommen werden. Auch wenn die Präferenzen auf weniger mobilen Arthropoden liegen, wurden Totenkopffaffen schon beim Fangen fliegender Insekten beobachtet (FLEAGLE ET AL. 1981, BOINSKI 1989).

Die Früchte, die *Saimiri* konsumiert, sind meist beerenartig, weichschalig und von geringem Durchmesser (TERBORGH 1983). Zum Abpflücken wird eher der Mund als die Hand benutzt (JANSON & BOINSKI

1992). Oft sind Totenkopffaffen mit Gruppen von *Cebus apella* vergesellschaftet (THORINGTON 1968), wobei *Saimiri* wohl vom besseren Gedächtnis der Kapuzineraffen für Standorte von Nahrungsquellen und *Cebus* von der höheren Vigilanz profitiert.

Aktivität, Sozialverhalten und Fortpflanzung

Totenkopffaffen leben in großen Sozialverbänden und unternehmen täglich ausgedehnte Streifzüge. Die Gruppen können über 100 Individuen umfassen (THORINGTON 1968, MITTERMEIER & COIMBRA-FILHO 1977, BALDWIN & BALDWIN 1981). Für die tägliche Futtersuche teilen sich die Verbände in kleinere, meist gleichgeschlechtliche Trupps auf und schließen sich erst am Abend wieder zusammen („fission and fusion“). Die Größe der Wohngebiete liegt zwischen 65 und 250 ha (BALDWIN & BALDWIN 1981) und die Tagesstrecken können 1,5 bis 4 km lang sein. Dennoch entfallen nur etwa 20% der Tagesaktivität auf die Lokomotion (BOINSKI 1989).

Totenkopffaffen ruhen nicht in aufrecht sitzender Position, sondern je nach Umgebungstemperatur ausgestreckt auf einem Ast oder mit dem Kopf auf den Armen liegend, während der Schwanz über Schulter und Rücken gelegt wird.

Ungewöhnlich für anthropoide Primaten ist die hierarchische Organisation der weiblichen Tiere der Gruppe, die in einem engen Sozialgefüge leben (MITCHELL ET AL. 1991). Dominanzhierarchien innerhalb der Männchen kommen nur während der Paarungszeit vor (BOINSKI 1987b). Kämpfe sind dann sehr häufig. Durch saisonale Fetteinlagerungen nimmt die Körpergröße der Männchen zur Paarungszeit gegenüber den Weibchen zu.

Akustische Kommunikation spielt bei *Saimiri* wohl die wichtigste Rolle in sozialen Interaktionen (WINTER 1968, BOINSKI & MITCHELL 1992). Die beträchtliche Vergrößerung ihrer occipitalen Hirnregion wird mit der Vergrößerung auditorischer Rindenfelder in Zusammenhang gebracht (HERSHKOVITZ 1977, JANSON & BOINSKI 1992). Dagegen kommen olfaktorische Signale kaum vor. Totenkopffaffen waschen zwar Hände, Füße und Schwanz mit Urin, doch dient das wahrscheinlich der Temperaturregulation.

Bei Totenkopffaffen sind Einlingsgeburten die Regel, wobei ein Weibchen nur ein Junges pro Jahr zur Welt bringt. Um die Prädationsrate der Jungtiere zu mindern, sind alle Geburten in einer Sozialgruppe streng synchronisiert und finden innerhalb von nur einer Woche statt (BOINSKI 1987a). In den ersten Wochen nach der Geburt werden die Jungtiere auf dem Rücken der Mutter getragen.

Methoden und Techniken der Bewegungsanalyse

Die präzise Erfassung kinematischer und kinetischer Parameter der Bewegung erfordert heute noch immer die Analyse unter Laborbedingungen. Hier ist eine zuverlässige Kalibrierung der Aufnahmetechnik möglich und zeitliche und räumliche Auflösung der Messsysteme können bestmöglich an die Bewegungsgeschwindigkeit und die Körpergestalt des untersuchten Tieres angepasst werden. Ein Nachteil dieser *ex situ* Analysen ist aber, dass das natürliche Substrat der Bewegung nur imitiert werden kann und dass dabei Reduktionen seiner physischen Eigenschaften nicht vermeidbar sind.

Bis vor einigen Jahren wurde die Fortbewegung von Primaten noch auf flachen Laufbändern untersucht. Heute sind die Substrateinflüsse besser verstanden und viele Studien berücksichtigen nicht nur das Verhältnis zwischen Substratdurchmesser und Rumpfdurchmesser, sondern simulieren beispielsweise auch die Nachgiebigkeit (STEVENS 2006), Neigung (LAMMERS ET AL. 2006, NYAKATURA ET AL. 2008, NYAKATURA & HEYMANN 2010) oder die Diskontinuität (CARLSON 2006, HIGURASHI ET AL. 2009, 2010) des natürlichen arborikolen Lebensraumes. Der erste methodische Anspruch jeder Bewegungsanalyse besteht also in der Konstruktion eines Laufsubstrates, das dem natürlichen Vorbild möglichst nahe kommt und gleichzeitig an die jeweiligen Messtechniken angepasst ist.

Versuchsaufbauten und Habituation der Tiere

Erfassung der Kinematik

Die Durchmesser der Substrate der jeweiligen Versuchsaufbauten sind nicht willkürlich gewählt, sondern entsprechen den in der Literatur verfügbaren Informationen über bevorzugte Substratstärken der jeweiligen Arten in ihrem natürlichen Lebensraum (MARTIN 1972, WALKER 1979, FLEAGLE & MITTERMEIER 1980, GARBER 1980, 1984, TATTERSALL 1982, BOINSKY 1989, FONTAINE 1990, DAGOSTO 1994).

Versuchsaufbauten, die allein für die Analyse der Kinematik konstruiert wurden, zielten auf eine Vereinbarkeit des arborealen Substrates mit den Vorteilen eines Laufbandes, welches das sich bewegende Tier stets im Fokus der Aufnahmetechnik hält.

Für *Eulemur* und *Saguinus* wurden hierfür Laufseile auf Radfelgen gespannt, deren Bewegung

mit einem niedrig übersetzten Motor angetrieben wurde. Der Durchmesser der Seile war der Körpergröße der Tiere entsprechend gewählt: 5 cm bei *Eulemur* und 2,5 cm bei *Saguinus*.

Auch die kinematischen Parameter von *Microcebus* wurden auf einem sich bewegenden Substrat erhoben. Hier wurde ein großes Laufrad verwendet, das bei einem Durchmesser von 160 cm dem kleinen Mausmaki eine nahezu horizontale Laufstrecke bot. Der Substratdurchmesser war 1,5 cm und das Rad wurde durch die Eigenbewegung des Tieres angetrieben.

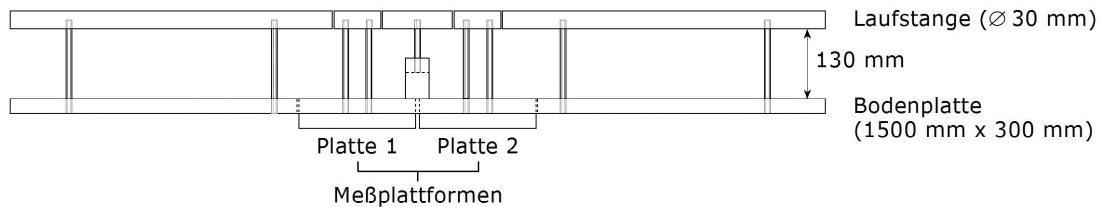
Synchrone Erfassung von Kinematik und Kinetik

Die gleichzeitige Dokumentation der Körperbewegungen und der Substratreaktionskräfte erfordert ein stabiles, möglichst vibrationsfreies Substrat, auf dem die Tiere über eine in die Laufstrecke integrierte Kraftmessplattform laufen. Die Laufstrecke sollte möglichst lang sein relativ zur Größe des Tieres, um im Messbereich eine gleichmäßige Bewegungsgeschwindigkeit zu erreichen. Bei der Nachbildung eines arborealen Substrates sind die Kraftmessplatten in den Boden eingelassen, auf dem ein Rundholz als Laufsubstrat aufgeständert ist (Abb. 5.2.7). Ein aus dem Rundholz ausgeschnittenes Segment ist fest auf die darunter liegenden Messplatte fixiert und überträgt die Substratreaktionskräfte. Mit einem solchen Versuchsaufbau wurden die Substratreaktionskräfte von *Saimiri*, *Saguinus*, *Microcebus* und *Nycticebus* gemessen.

Je nach Art wurden Durchmesser und Länge des Rundholzes variiert: bei *Saimiri* und *Saguinus* war die Strecke 150 cm lang und der Substratdurchmesser war 3 cm, für *Microcebus* genügte eine kürzere Laufstrecke von 100 cm und ein schmaleres Substrat von 1,5 cm Durchmesser. Bei diesen drei Arten waren jeweils zwei Messplatten hintereinander in die Laufstrecke eingelassen. In der größeren Konstruktion waren die mit den Plattformen verbundenen Segmente in ihrer Länge so gewählt, dass sie möglichst mit nur einer Extremität Kontakt haben und somit die Kräfte eines einzelnen Beines aufgezeichnet werden konnten. In der kleineren Konstruktion waren die Segmente aus Stabilitätsgründen noch recht lang und die gemessenen Kräfte sind folglich die Summe aller mit dem Segment in Kontakt befindlichen Extremitäten.

Da sich der Zeitraum der Bewegungsanalyse der fünf Primaten über mehrere Jahre erstreckte, spiegeln die verschiedenen Versuchsaufbauten natürlich auch eine zunehmende Optimierung von Analysemethoden wider.

Abb. 5.2.7: Laufkanal mit zwei integrierten Kraftmessplatten. Synchrone Aufzeichnung der Substratreaktionskräfte und der Kinematik durch Röntgenkinematographie am Beispiel von *Saimiri sciureus*.



Bei *Eulemur fulvus*, der ersten von mir untersuchten Art, stand noch die Kinematik im Vordergrund meines Interesses und Substratreaktionskräfte wurden nicht gemessen. Für die vergleichende Betrachtung kann ich hier auf Literaturquellen zurückgreifen (CARLSON ET AL. 2005, FRANZ ET AL. 2005). Die für *Nycticebus* verwendete Konstruktion wurde kürzlich im Rahmen eines Verbundprojektes zur Untersuchung von Kletterbewegungen bei kleinen Reptilien und Säugetieren („InspiRat“) entwickelt. *Nycticebus* lief hier auf einem Substrat von 150 cm Länge und einem Durchmesser von 2 cm.

Habituation

Die Gewöhnung aller untersuchten Individuen an die jeweilige Versuchssituation erfolgte durch positive Verstärkung mit Futtergabe, wobei der notwendige Zeitaufwand für die Habituation bei den einzelnen Individuen recht unterschiedlich war.

Die Habituation an die sich bewegenden Substrate dauerte in der Regel länger, während die Bewegung über die Kraftmessplattformen oft gar keine Gewöhnungszeit erforderte. *Saguinus* und *Saimiri* liefen stets in abgeschlossenen Plexiglas-Aufbauten, *Eulemur* wurde stattdessen an einer Leine geführt und *Microcebus* und *Nycticebus* bewegten sich frei auf dem Substrat.

Die Haltung der Tiere und die Durchführung der Bewegungsanalysen wurde beim zuständigen Ministerium des Landes Thüringen beantragt und genehmigt und unterlag regelmäßigen Kontrollen durch den Tierschutzbeauftragten der Friedrich Schiller Universität und des Amtstierarztes.

Mess- und Aufnahmetechnik

Zeitliche und räumliche Auflösung

Jede kinematische Analyse muss in der zeitlichen und räumlichen Auflösung ihrer Messtechnik die Körpergröße, Gestalt und Bewegungsgeschwindigkeit der zu untersuchenden Tiere berücksichtigen. Kleine Säugetiere laufen schon bei niedriger Geschwindigkeit mit Frequenzen von 5 - 8 Schritten pro Sekunde. Gewöhnliche Videosysteme mit einer Aufnahmerate von 50 oder 60 Hertz erreichen hierfür nicht die nötige zeitliche Auflösung, da ein einzelner Schritt in kaum mehr als 10 Bildern dargestellt ist.

Die Bestimmung der Auf- und Abfußereignisse der Extremitäten ist dadurch mit hoher Unschärfe belegt und erzeugt künstlich eine große Variationsbreite derjenigen Parameter, die zu diesen Zeitpunkten bestimmt und anhand dieser Zeitpunkte verglichen werden. Erst mit Aufnahmeraten von über 100 Hz kann eine genügende zeitliche Schärfe zumindest für die langsamen Laufgeschwindigkeiten erreicht werden.

Die kinematischen Parameter der hier untersuchten Primaten wurden mit Bildraten von mindestens 150 Hz aufgezeichnet. Bei separaten Messungen der Substratreaktionskräfte wurden Laufgeschwindigkeiten und Fußfolgeereignisse mit Aufzeichnungsraten von 200 - 500 Hz ermittelt. Zum Einsatz kamen hierbei Hochgeschwindigkeitskameras (Mikromak® Camsys; Mikromak Service K. Brinkmann, Berlin und Visario® MiniVis; Weinberger GmbH, Erlangen). Diese Normallicht-Videosysteme verfügen über Shutter, um Bewegungsunschärfen zu mindern.

Die Röntgenkinematographie

Für die Darstellung der Rumpf- und Gliedmaßenbewegung eines Tieres sind Normallicht-Aufnahmen limitiert aufgrund der begrenzten Sichtbarkeit der Bewegungsabläufe bei äußerer Betrachtung. Fell und aufliegendes Muskel- und Fettgewebe verhindern den Blick auf die sich bewegenden Skelettelemente, weshalb Gelenke erst im distalen Bereich der Extremitäten exakt lokalisiert werden können. Vergleicht man die in der Literatur häufig zu findenden Lageschätzungen z.B. von Hüfte und Schulter mit Röntgenaufnahmen, so offenbaren sich hierbei Fehler, die eine Über- oder Unterbewertung der Bewegungsumfänge der gesamten Gliedmaßen zur Folge haben. Die röntgenkinematographische Visualisierung von Bewegungsabläufen ist deshalb eine zuverlässige Technik für kinematische Studien.

Die Strahlenbelastung ist bei kleineren Tieren sehr gering verglichen mit dem humanmedizinischen Einsatz der Röntgendiagnostik, weil die Körperdichten kleiner Tiere nur geringe Strahlendosen erfordern. Strahlenabsorption und -streuung sind ebenfalls gering. Durch gute Habituation, wohl durchdachte Versuchsaufbauten und Beschränkung auf die statistisch notwendige Zahl von Laufsequenzen kann die Strahlenexposition der Versuchstiere zusätzlich minimiert werden.

Die röntgenkinematographischen Bewegungsanalysen von *Microcebus*, *Eulemur*, *Saguinus* und *Saimiri* wurden am Institut für den Wissenschaftlichen Film in Göttingen durchgeführt. Für eine Beschreibung der dortigen Anlage, mit der maximale Bildraten von 150 Hz möglich waren, verweise ich auf die Publikationen zu *Eulemur* und *Saimiri* (SCHMIDT & FISCHER 2000, SCHMIDT 2005b). Die Aufnahmen von *Saguinus* hat Danja Voges (Fachgebiet Biomechatronik, TU Ilmenau) im Rahmen ihrer Diplomarbeit vorgenommen und mir für meine Auswertung überlassen.

Seit 2007 ist eine biplanare Röntgenanlage (Neurostar®, Siemens Deutschland AG) für zoologische Studien in Jena vorhanden, bei der die Einzelbilder mit einer Aufnahmezeit von bis zu 2000 Hz durch Hochgeschwindigkeitskameras (Visario® G2; Weinberger GmbH, Erlangen) digital erfasst werden. Die räumliche Auflösung der Kameras reicht bis zu 1536 x 1024 dpi und das sichtbare Bildfeld ist mit 38 cm Durchmesser beinahe doppelt so groß wie das der Philips-Anlage. Die im System integrierten Kameras sind mit zwei variabel positionierbaren Normallicht-Kameras (Visario® MiniVis) synchronisiert. Mit diesem System wurde die Bewegungsanalyse von *Nycticebus* durchgeführt. Als Aufnahmezeit wurde

500 Hz gewählt. Bei der gleichzeitigen Erfassung von Kinematik und Bodenreaktionskräften wurden die Tiere in lateraler Projektion gefilmt.

Die Abbildungsschärfe des Röntgenbildes ist durch die Einstellung verschiedener Kenngrößen optimierbar. Zunächst ist die räumliche Anordnung von Strahlungsquelle, Bildverstärker und abzubildendem Objekt entscheidend. Ein möglichst großer Abstand zwischen Röntgenröhre und Verstärker mindert die Bildverzerrung, erhöht aber die Menge der Streustrahlung, die wiederum den Bildkontrast reduziert. Ein Abstand von 80 - 100 cm ist hier ein guter Kompromiss. Je näher sich wiederum das abzubildende Objekt am Bildverstärker befindet, umso höher ist auch die Schärfe der Abbildung.

Diese Gesetzmäßigkeiten sind bei der Konstruktion von Versuchsaufbauten zu berücksichtigen. Im Mittel betrug der Abstand zwischen Tier und Bildverstärker bei den untersuchten Primaten 20 cm. Für eine optimale Bildqualität sind schließlich auch die Blendenöffnung der Iris und die an der Strahlungsquelle anliegende Spannung und Stromstärke wichtig und werden deshalb spezifisch an die Körperform des jeweiligen Tieres angepasst. Eine relativ weiche Strahlung (niedrige Röhrenspannung) macht zwar viele Details auch im Weichgewebe sichtbar, ist aber mit einer höheren Strahlenabsorption und -belastung verbunden. Bei höherer Spannung werden die großen Skelettelemente schärfer abgebildet, kleinere Knochen verschwinden allerdings, sie werden „überstrahlt“. Die optimal angelegte Röhrenspannung liegt je nach Größe des Tieres zwischen 40 und 60 kV.

Bedingt durch die Optik des Strahlenverlaufes treten bei Röntgenbildern kissenförmige Verzerrungen am Bildrand auf (= geometrische Unschärfe), die mit Hilfe eines orthogonalen Referenzgitters ermittelt und im späteren Auswerteprozess korrigiert werden. Ich habe hierfür ein „Gitter“ aus kleinen Stahlkugeln (\varnothing 1mm) verwendet, die im Abstand von 10 mm in einer Plexiglas-Matrix eingelassen waren.

Messung der Substratreaktionskräfte

Für die Messung der Substratreaktionskräfte von kleineren Säugetieren habe ich zwei Kraftmessplattformen der Firma Kistler genutzt (Kistler Instrumente AG, Winterthur, Schweiz). Jede Platte (Typ: 9286, Größe: 200 mm x 120 mm) verfügt über vier piezoelektrische Kraftsensoren. Aus der Verrechnung der durch jeden Sensor aufgezeichneten Druckkraft ergeben sich die drei orthogonalen Kraftkomponenten: die Vertikalkraft, die Longitudinalkraft (in der Ebene der Bewegungsrichtung) und die

Transversalkraft. Der Messbereich der Platten reicht bis 5 kN in vertikaler und bis 1 kN in horizontaler und transversaler Richtung. Das Auflösungsvermögen liegt bei etwa 0,1 N.

Die gewählte Messfrequenz betrug 500 Hz bei *Saimiri* und *Nycticebus*, 750 Hz bei *Microcebus* und bis zu 2000 Hz bei *Saguinus*. Durch einen Ladungsverstärker werden die von der Plattform ausgehenden elektrischen Ladungen erst in analoge Gleichspannung gewandelt, bevor sie durch einen A/D - Wandler in ein digitales Signal konvertiert werden.

Mit entsprechender Software (BioWare® Version 2.2, Kistler Instrumente AG; LabView®, spezifisches Steuerprogramm erarbeitet von J. Mämpel, Fachgebiet Biomechatronik der TU Ilmenau) lassen sich die Kräfte in ihrem Zeitverlauf darstellen und werden anschließend exportiert und Microsoft® Excel ausgewertet.

Auswertung der Kinematik

Bildanalyse

Zur Quantifizierung kinematischer Parameter aus Normallicht- und Röntgenfilmen werden die Koordinaten von zuvor definierten Markerpunkten in Bildabfolgen erfasst. Aus ihrer Ortsveränderung über die Zeit lassen sich Geschwindigkeiten sowie räumliche und zeitliche Gangparameter ermitteln. Aus der relativen Lage von Markerpunkten zueinander werden die Winkel der Gelenke und der Skelettelemente berechnet. Die Erfassung der Koordinaten erfolgt durch spezielle Bewegungsanalyse-Programme (Unimark, R. Voss, Tübingen; SIMI Motion®, SIMI Reality Motion Systems GmbH, Unterschleißheim).

Röntgenbilder bestehen aus verschiedenen Grauwerten und sind bis heute noch keiner automatisierten Punkteverfolgung der handelsüblichen Bewegungsanalyse-Programme zugänglich. Die Auswertung erfolgt deshalb interaktiv, also durch manuelle Markierung der gewählten Punkte. Diese Prozessierung ist vor allem bei hochfrequenten Aufnahmen sehr zeitaufwendig. Im Programm „Unimark“ waren noch die Koordinaten in jedem Einzelbild zu markieren, „SIMI Motion“ verfügt dagegen über Interpolationsfunktionen und je nach Bewegungsgeschwindigkeit genügt die Markierung in Abständen von 10 - 20 Bildern. Beide von mir verwendete Programme haben eine Korrekturfunktion für Bildverzerrungen auf der Basis von Referenzgittern, die gleichzeitig auch die Kalibrierung für die Berechnung von Strecken darstellen. Korrigierte und kalibrierte Koordinaten, Strecken und Winkel wurden exportiert und in Microsoft® Excel statistisch ausgewertet.

Definition kinematischer Parameter

Der Beschreibung und dem Vergleich von Bewegungsprinzipien muss ein definitorischer Rahmen gesetzt werden, da die Literatur hier häufig mehrere Varianten bietet. Die Definitionen der in dieser Studie ausgewerteten kinematischen Parameter sind in der Übersicht 5.1 wiedergegeben.

Der Schrittzklus

Die Bezugsgröße für Beschreibung und Vergleich kinematischer Parameter ist der Schrittzklus. Ein Schrittzklus ist durch Auf- und Abfüßen einer Extremität in eine Kontaktphase (syn. Stemmphase) und eine Vorschwingphase (syn. Schwungphase) unterteilt. In der Kontaktphase überträgt die Extremität Kräfte auf das Substrat und wird relativ zu ihrem proximalen Drehpunkt retrahiert. Der Rumpf bewegt sich bezogen auf den Fußpunkt vorwärts.

In der Vorschwingphase wird keine Kraft auf das Substrat übertragen, die Extremität wird protrahiert und ihr distales Ende bewegt sich relativ zum Rumpf vorwärts.

Die exakte Bestimmung der Auf- und Abfußereignisse hängt sehr von der Bildfrequenz der Filmaufnahmen ab. Selbst bei hohen Frequenzen von 500 Hz ist das Auffußereignis einer Extremität immer noch auf einen Moment von 2 - 3 Bildern beschränkt (4 - 6 ms). Unmittelbar nach der Berührung des Kontaktelementes mit dem Substrat („soft contact“) folgt schon die Lastaufnahme („hard contact“).

Das Abheben der Extremität nimmt stattdessen einen längeren Zeitraum in Anspruch (bis zu 20 ms). Gerade bei Primaten dauert das Ablösen der Kontaktelemente vom Substrat relativ länger als bei vielen anderen Säugetieren bedingt durch die langen Finger und Zehen der Autopodien. Der Kontaktverlust des letzten Fingergliedes markiert aber hier nicht die biomechanisch relevante Grenze zwischen Kontaktphase und Vorschwingphase. Die Protraktion der Extremität beginnt in der Regel schon mit dem Abheben der Metapodien und dieses Abheben markiert auch das Ende der Kraftübertragungsphase.

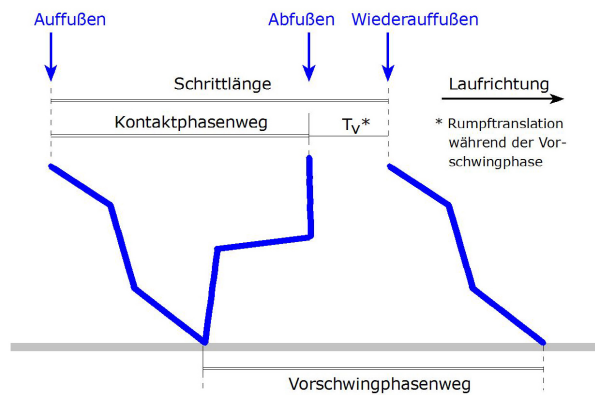
In der vorliegenden Arbeit ist das Abfußereignis deshalb als das Abheben der Metapodien definiert. Zu diesem Zeitpunkt entsprechen sich die Bewegungsphasen der Extremitäten von Primaten und anderen Säugetieren im Hinblick auf die Kinematik und Kinetik und können miteinander verglichen werden. Gleiches gilt auch für die Betrachtung innerhalb der Primaten mit ihren unterschiedlich gestalteten Autopodien.

Übersicht 5.1

Definitionen der kinematischen Parameter

Zeitliche und räumliche Gangparameter

- Schrittdauer: Zeit vom Aufsetzen einer Extremität bis zu ihrem Wiederaufsetzen
- Schrittfrequenz: $1 / \text{Schrittdauer}$
- Schrittlänge: Horizontalbewegung des Rumpfes vom Aufsetzen einer Extremität bis zum Wiederaufsetzen (nach Reynolds 1987)
- Tiergeschwindigkeit: Schrittlänge / Schrittdauer
- Kontaktphasendauer: Zeit vom Aufsetzen einer Extremität bis zu ihrem Absetzen
- Kontaktphasenweg: Horizontalbewegung des Rumpfes vom Aufsetzen bis zum Absetzen
- Vorschwingphasendauer: Zeit zwischen dem Absetzen und dem Wiederaufsetzen einer Extremität
- Vorschwingphasenweg: Horizontalbewegung der Fußspitze zwischen Absetzen und Wiederaufsetzen, Näherungswert für die Schrittlänge bei der Fortbewegung auf festem Grund

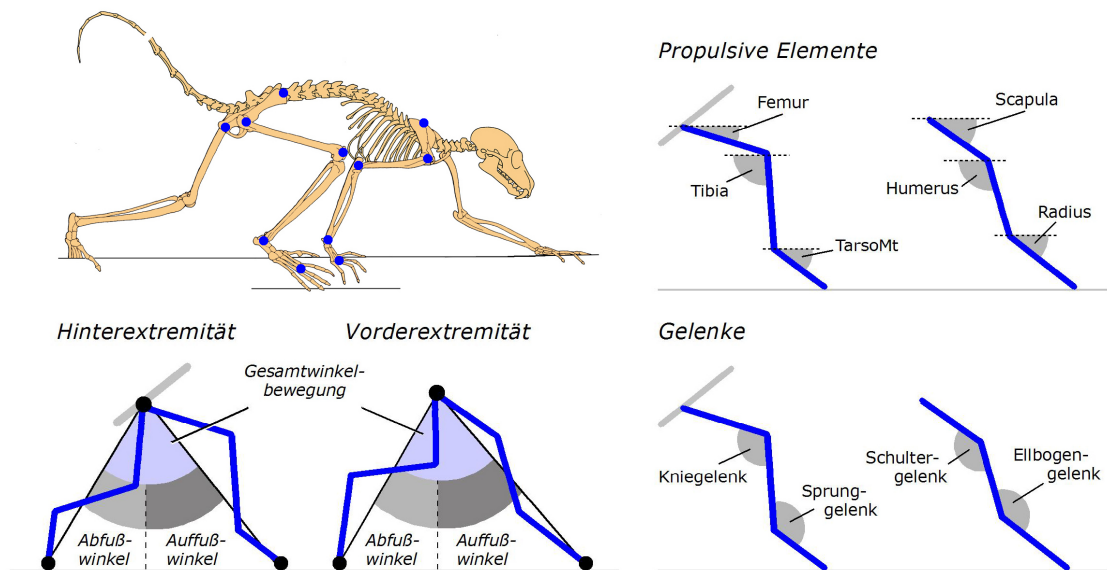


Gangarten

Die Bestimmung der Gangarten folgt dem System von Hildebrand (1966), wonach eine Gangart durch zwei Parameter definiert ist, den "duty factor" und den Diagonalitätswert.

- "duty factor": prozentualer Anteil der Kontaktphase an der Schrittdauer einer Extremität
- Diagonalität: zeitlicher Abstand zwischen dem Aufsetzen einer Hinterextremität und dem nachfolgenden Aufsetzen der gleichseitigen Vorderextremität in Prozent der Schrittdauer (der Hinterextremität)

Winkelbewegungen der Extremitäten, ihrer Elemente und Gelenke



Gangarten

Die Definition von Gangarten in dieser Arbeit folgt dem von HILDEBRAND (1966) eingeführten System, in dem jede Gangart durch zwei Parameter bestimmt wird. Die relative Dauer der Kontaktphase („*duty factor*“) ist ein Maß für die Geschwindigkeit und definiert die Grenze zwischen Schritt und Laufen (syn. Gehen und Rennen bei der menschlichen Fortbewegung). Der zweite Parameter, der Diagonalitätswert, ist ein Maß für die Fußfolge. Danach werden Passgang, Trab, laterale und diagonale Sequenz unterschieden.

Schrittdauer und Schrittlänge

Während weitgehende Einigkeit über die Definition der zeitlichen Gangparameter besteht (= Schrittdauer, Dauer der Kontakt- und Vorschwingphase), wird der Begriff der Schrittlänge in verschiedenen Quellen für verschiedene Parameter verwendet, z.B. für den Vorschwingphasenweg, für die Summe aus Kontaktphasen- und Vorschwingphasenweg oder für den Weg, den der Rumpf während eines Schrittes zurücklegt.

Da die Geschwindigkeit in den meisten Fällen aus der Division von Schrittlänge und Schrittdauer bestimmt wird, führen verschiedene Schrittlängendefinitionen zwangsläufig zu Geschwindigkeitsangaben, die von der tatsächlichen Tiergeschwindigkeit abweichen können.

Wird die Tiergeschwindigkeit direkt gemessen, dann ergibt sie sich aus dem Weg, den der Rumpf während eines Schrittes zurücklegt. Die Schrittlänge muss demzufolge ein Parameter sein, welcher der Horizontalbewegung des Rumpfes während eines Schrittes entspricht (Übersicht 5.1). Im Idealfall, nämlich bei gleichmäßiger Geschwindigkeit auf festem Grund, ist dies die Horizontalbewegung der Fußspitze vom Abfußen bis zum Wiederauffußen eines Beines (= Vorschwingphasenweg). Bei ungleichmäßiger Geschwindigkeit - der Regelfall - oder unter den Bedingungen eines Laufbandes können die Werte voneinander abweichen, weshalb hier der Horizontalbewegung des Rumpfes als Maß der Schrittlänge Vorrang gegeben wird.

Bewegungen der Extremitäten

In der vorliegenden Arbeit richtet sich die Definition der kinematischen Parameter nach den Gegebenheiten der quadrupeden Fortbewegung. Die Winkel der propulsiven Beinelemente werden in Bezug zur Horizontalebene und auf der Beugeseite des jeweils

proximalen Gelenkes angegeben (Übersicht 5.1). Anders als beim Menschen ist die Beugung des Schultergelenkes quadrupeder Tiere eine Verringerung des caudalen Winkels zwischen Scapula und Humerus (vgl. INMAN ET AL. 1944, LARSON 1993). Die Begriffe Protraktion und Retraktion beschreiben die Relativbewegung eines Beinelementes oder des gesamten Beines gegenüber dem Rumpf.

Die Winkel der Beinelemente stellen ebenso wie die Gelenkwinkel die Projektion der Raumwinkel auf die Sagittalebene dar, welche der Ebene der Vorwärtsbewegung des Rumpfes entspricht. Durch die Projektion der Raumwinkel in diese Ebene wird der Beitrag der Bewegungsumfänge zur Vorwärtsbewegung hervorgehoben. Seitwärtsgerichtete Bewegungen der Extremitäten sind bei uniplanaren Aufnahmen oft nur aus der scheinbaren Verkürzung der Skelettelemente abschätzbar. Hier beschränke ich mich auf eine deskriptive Darstellung der Abduktions- und Adduktionsbewegungen.

Die Begriffe Abduktion und Adduktion beschreiben sowohl Bewegungsphasen als auch -zustände. Ein Beinelement ist dann abduziert, wenn sein distales Gelenk weiter von der Sagittalebene entfernt ist als das proximale Gelenk. Die Bewegung des distalen Punktes von medial nach lateral ist die Abduktionsbewegung. Eine Adduktion liegt vor, wenn das distale Gelenk sich relativ zum proximalen Gelenk weiter medial befindet.

Eine detaillierte Beschreibung der Positionierung und Bewegung der mehrgliedrigen Kontaktelemente ist mit den hier verwendeten uniplanaren Darstellungsverfahren nicht möglich. Die Greifbewegung um das Substrat ist dreidimensional und solange die Mechanik dieses Greifvorganges nicht verstanden ist, ist auch unbekannt, welche Bewegungen und Haltungen mechanisch relevant sind und deshalb beschrieben und verglichen werden sollten.

Definition kinetischer Parameter

Das Koordinatensystem, in welchem die Kraftrichtungen definiert sind, folgt hier dem Standard der *International Society of Biomechanics*:

F_x = Kraftvektor in longitudinaler Richtung

F_y = Kraftvektor in vertikaler Richtung

F_z = Kraftvektor in transversaler Richtung.

Die Kräfte in den drei Raumrichtungen werden in ihrem zeitlichen Verlauf über die Dauer der Kontaktphase dargestellt. Zeitpunkt und Größe der jeweiligen Maxima sowie der Kraftimpuls werden bestimmt. In der Longitudinalkraft werden eine bremsende und

eine beschleunigende Phase unterschieden. Für den Vergleich zwischen verschiedenen großen Individuen und Arten werden die Kräfte in Prozent ihrer jeweiligen Gewichtskraft ($FG = \text{Masse} \times \text{Fallbeschleunigung}$) angegeben.

Energetik des Masseschwerpunktes

Die Energiezustände des Körperschwerpunktes (= KSP) werden aus den Substratreaktionskräften berechnet (CAVAGNA ET AL. 1976, CAVAGNA ET AL. 1977, BLICKHAN & FULL 1987, PARCHMAN ET AL. 2003). Dabei ist die Summe aller Kräfte zu bestimmen, die während des Schrittzklus eines Beines auf den Körper wirken. Bei *Microcebus* ergab sich diese Summe unmittelbar aus den Messungen, bei den anderen drei Arten habe ich die Ganzkörperkräfte aus den Messungen eines ipsilateralen Beinpaars auf der Basis des jeweiligen Fußfallmusters konstruiert unter der Annahme einer symmetrischen Verteilung der Kräfte auf beiden Körperseiten.

Die drei Kraftkomponenten werden zunächst durch die Körpermasse [kg] dividiert, um die Beschleunigung des KSP zu berechnen. Von der Vertikalkraft wird das Gewicht [N] zuvor subtrahiert. Dann wird durch Integration der Beschleunigung die momentane Geschwindigkeit des KSP in horizontaler und vertikaler Richtung bestimmt. Im Falle der longitudinalen Komponente ist die Tiergeschwindigkeit die Integrationskonstante. Die Integrationskonstante für die vertikale und mediolaterale Raumrichtung wird Null gesetzt.

Aus der momentanen Geschwindigkeit des KSP wird die vertikale und horizontale Bewegungsenergie ($E_{\text{KIN}} = \frac{1}{2} mv^2$) berechnet und durch nochmalige Integration der vertikalen Geschwindigkeit erhält man die vertikale Bewegung des KSP. Integrationskonstante hier ist die aus der mittleren Vertikalgeschwindigkeit in einem Schrittzklus berechnete Bewegung ($s = vt$) (PARCHMAN ET AL. 2003). Daraus ergibt sich die potentielle Energie ($E_{\text{POT}} = mgh$). Weitere Eingangsgrößen in die Berechnung sind die Körpermasse m , die Geschwindigkeit des Tieres v und die Fallbeschleunigung g .

Der Umfang der Energierückgewinnung wird in Prozent der Gesamtenergie angegeben, die für die Bewegung des Schwerpunktes während eines Schrittes benötigt wird (= „% recovery“). Dabei werden die positiven Änderungen der potentiellen Energie, der totalen kinetischen Energie ($E_{\text{KIN}} = E_{\text{KINX}} + E_{\text{KINY}} + E_{\text{KINZ}}$) und der Gesamtenergie ($E_{\text{TOT}} = E_{\text{POT}} + E_{\text{KIN}}$) jeweils summiert:

$$\% \text{ recovery} = \frac{(\sum \Delta E_{\text{KIN}} + \sum \Delta E_{\text{POT}} - \sum \Delta E_{\text{TOT}}) \times 100}{(\sum \Delta E_{\text{KIN}} + \sum \Delta E_{\text{POT}})}$$

Datenbestand: Primaten und Vertreter der Außengruppen

Für jede der fünf Primatenarten standen mindestens zwei Individuen für die Studie zur Verfügung. Im Falle von *Saguinus* stammen die Daten von insgesamt vier Tieren. Tabelle 5.2.1 gibt eine Übersicht über Körpermasse, Geschlecht und Alter der Tiere.

Da die Zusammenstellung aller hier verglichenen Daten einen längeren Zeitraum umfasste - die Untersuchung einer Art dauert von der Anschaffung der Tiere über die Konstruktion des Versuchsaufbaues, die Habituation und Messung bis hin zur Auswertung und Publikation etwa 2 Jahre - ist der Datenbestand heterogen und spiegelt darin auch die zunehmende Schärfung meiner Fragestellung und die fortschreitende Optimierung der Analysetechnik wider.

Tabelle 5.2.1: Versuchstiere.

	Masse [g]	Geschlecht	Alter [J]
<i>Microcebus murinus</i>	1	M	2
	2	M	3
<i>Eulemur fulvus</i>	1	M	> 20
	2	F	10
<i>Nycticebus pygmaeus</i>	1	M	10
	2	F	11
<i>Saguinus oedipus</i>	1	M	10
	2	F	17
	3	M	8
<i>Saimiri sciureus</i>	4	M	7
	1	M	3
	2	M	6

Am umfangreichsten sind die Kinematik der Extremitäten sowie die zeitlichen und räumlichen Gangparameter für alle Arten dokumentiert und umfassen hier stets auch ein großes Geschwindigkeitsspektrum innerhalb der symmetrischen Gangarten (SCHMIDT & FISCHER 2000, SCHMIDT 2005a, 2009). Für *Saimiri* wurden auch asymmetrische Schrittsequenzen aufgezeichnet. Einen vollständigen Datensatz bestehend aus synchroner röntgenbasierter Kinematik und Kinetik gibt es nur für *Saimiri* (SCHMIDT 2005b) und für *Nycticebus*. Substratreaktionskräfte wurden bei *Microcebus* und *Saguinus* separat von der Röntgenkinematographie gemessen. Die Gangparameter von *Saguinus* wurden aus den die Kraftmessung begleitenden Normallicht-Aufnahmen bestimmt. Bei

Eulemur und *Nycticebus* stammt der größere Teil der Daten von dem jeweils männlichen Individuum, das besser an die Versuchssituation gewöhnt werden konnte.

Die Vergleichsdaten von Vertretern der Außengruppen wie *Tupaia glis* (Scandentia, Tupaiidae), *Rattus norvegicus* (Rodentia, Muridae), *Monodelphis domestica* (Didelphimorphia, Didelphidae) und anderen Arten mit plesiomorphen Bewegungsprinzipien stammen überwiegend aus Studien der Jenaer Arbeitsgruppe, so dass ich auch auf das vorhandene Filmmaterial zurückgreifen konnte, um gegebenenfalls noch weitere Daten zu erheben. Die Kinematik von *Tupaia glis* hat Nadja Schilling im Rahmen ihrer Diplomarbeit detailliert untersucht (SCHILLING & FISCHER 1999). Die Vergleichsdaten zur Extremitätenbewegung von *Rattus norvegicus* und *Monodelphis domestica* stammen aus einer gemeinsamen Studie zur Kinematik kleiner Säugetiere (FISCHER ET AL. 2002). Zusätzlich hat mir André Schmidt einige Daten zur Bewegung der Ratte auf arborealem Substrat aus seiner aktuellen Dissertation überlassen. Fußfallmuster und metrische Gangparameter für die drei genannten Arten sowie die Winkelbewegungen der Extremitäten habe ich anhand des verfügbaren Filmmaterials neu ausgewertet. Kinetische Daten gibt es für *Tupaia* in asymmetrischen Gangarten (WITTE ET AL. 2002) und für *Rattus* beim Laufen auf ebenem Substrat (nicht publiziert) erhoben. Substratreaktionskräfte von *Monodelphis* auf terrestrischem und arborealem Substrat sind in der Literatur verfügbar (LAMMERS & BIKNEVICIUS 2004, LAMMERS ET AL. 2006).

Deskriptive und vergleichende Statistik

Beschreibung und Vergleich von Bewegungsparametern anhand ihrer Mittelwerte ist nur dann sinnvoll, wenn ihre Varianz nicht oder kaum durch die Variation der Bewegungsgeschwindigkeit beeinflusst ist. Die Abhängigkeit des jeweiligen Parameters von der Geschwindigkeit ist also stets zu überprüfen. Ich habe hierfür lineare Regressionsanalysen nach dem Modell I (Methode der kleinsten Quadrate) durchgeführt. Dabei ist die Geschwindigkeit die unabhängige Variable X. Der Anstieg der Regressionsgeraden α (= Regressionskoeffizient) und ihr Schnittpunkt mit der Y-Achse b wurden berechnet (SOKAL & ROHLF 1995).

Mit dem F-Test habe ich die Varianzen der Stichproben von X und Y verglichen. Die Güte der Geradenanpassung ist durch das Bestimmtheitsmaß r^2 angegeben. Dieses Maß gibt an, wie hoch der Anteil der Variation der abhängigen Variablen Y ist, der aus der Variation der unabhängigen Variablen erklärt

werden kann. Bei einer Wahrscheinlichkeit von weniger als 5% wird die Hypothese einer Abhängigkeit des Parameters Y von der Geschwindigkeit abgelehnt (Signifikanzniveau = 0,05). Eine logarithmische Transformation der Daten war nicht notwendig, da in allen Fällen die Verteilung der Punktwolke die Annahme einer linearen Abhängigkeit rechtfertigte.

Liegt eine signifikante Beeinflussung durch die Geschwindigkeit vor, können die Mittelwerte zwischen Arten nur nach vorherigem Ausschluss dieses Effektes in einer Kovarianzanalyse (ANCOVA, SOKAL & ROHLF 1995) verglichen werden. Voraussetzung dafür ist jedoch, dass die Geschwindigkeit den jeweiligen Parameter in jeder Art in gleicher Weise beeinflusst. Die Regressionsgeraden sollten sich in ihrem Anstieg nicht signifikant unterscheiden. Bestehen signifikante Unterschiede bei dennoch gleichem Trend der geschwindigkeitsabhängigen Veränderung, ist eine Berechnung des bereinigten Mittelwertes in separaten Gruppen möglich. Beim Vergleich von Schrittlängen und Schrittfrequenzen habe ich diese Methode gewählt.

Ist der Geschwindigkeitseinfluss auf einen bestimmten Parameter aber von Art zu Art verschieden, kann dieser Effekt nicht durch eine Kovarianzanalyse bereinigt werden. In diesen Fällen habe ich die Arten nicht anhand ihrer Mittelwerte verglichen, sondern die Variation der Parameter in Form der Quartile abgebildet. Oberes und unteres Quartil enthalten jeweils 25 Prozent der Messwerte und sind durch den Median getrennt.

5.3 Bewegungsprinzipien der arborealen Quadrupedie

Im Folgenden werden die Bewegungsprinzipien der arboreal quadrupeden Fortbewegung der Primaten dargestellt und mit Vertretern der Außengruppen verglichen. Die Bewegungsprinzipien der quadrupeden Fortbewegung von *Tupaia glis* (Scandentia), *Rattus norvegicus* (Rodentia), *Monodelphis domestica* (Didelphimorphia) und anderen Säugetieren dieser Größenordnung gelten als Repräsentation des Grundmusterzustandes der Theria.

Die Bewegungsprinzipien, für welche Hypothesen zum Grundmusterzustand der Primaten, abgeleitet werden, sind Gangarten und Fußfallmuster, metrische Gangparameter wie Schrittlänge und Schrittfrequenz, die Kinematik von Rumpf und Extremitäten sowie die Kraftwirkungen der Extremitäten auf das Substrat und deren Einfluss auf die Energetik des Körperschwerpunktes. Besondere Berücksichtigung finden dabei die gegenseitigen Bedingungen dieser Bewegungsprinzipien und ihre Interaktion mit den Körperproportionen.

Jeder der folgenden Abschnitte beginnt mit einer Erörterung der bisherigen Studien zur Merkmalsverteilung und vergleicht den Wissensstand mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit. Auf dieser Basis wird eine Hypothese zum Zustand des Merkmals im Grundmuster der Primaten vorgeschlagen. Bisherige Paradigmen zum Anpassungswert des jeweiligen Bewegungsprinzips werden schließlich unter Bezugnahme auf den hypothetisierten Grundmusterzustand diskutiert.

Die Bezugsgröße für die Beschreibung und den Vergleich von Bewegungsprinzipien der quadrupeden Fortbewegung ist der Schrittzzyklus als die sich wiederholende Einheit jeder zyklischen Lokomotionsweise. Ein Schrittzzyklus ist durch Auf- und Abfußen einer Extremität in eine Kontaktphase (syn. Stemmphase) und eine Vorschwingphase (syn. Schwungphase) unterteilt. In der Kontaktphase überträgt die Extremität Kräfte auf das Substrat und wird relativ zu ihrem proximalen Drehpunkt retrahiert. Der Rumpf bewegt sich bezogen auf den Fußpunkt vorwärts. In der Vorschwingphase wird keine Kraft auf das Substrat übertragen, die Extremität wird protrahiert und ihr distales Ende bewegt sich relativ zum Rumpf vorwärts.

Gangarten und Fußfallmuster

In dem von HILDEBRAND (1966) eingeführten System der Definition der Gangarten werden diese nicht nur anhand der Geschwindigkeit sondern auch nach ihrem Fußfallmuster unterschieden. Die Dauer der Kontaktphase relativ zur Schrittdauer ist dabei das Maß für die Geschwindigkeit. Dieser auf der Abszisse eines Koordinatensystems aufgetragene „*duty factor*“ setzt die definitorische Grenze zwischen dem Schritt („*walk*“) und dem Laufen („*run*“). Der Wert der Ordinate, die Diagonalität, beschreibt die zeitliche Versetzung der Auftußereignisse eines gleichseitigen Beinpaars. Hiernach werden Passgang und Trab sowie laterale und diagonale Sequenz unterschieden. Die Abfolge der Fußfallereignisse bestimmt folglich das Gangbild.

Bisherige Studien zur Merkmalsverteilung zwischen Primaten und anderen Säugetieren

Obwohl Primaten wie die meisten quadrupeden Säugetiere symmetrische und asymmetrische Gangarten im Repertoire ihrer Bewegungsweisen haben, nutzen sie bei der Fortbewegung auf schmalen Substrat häufiger symmetrische Gangarten (HILDEBRAND 1967, ARMS ET AL. 2002, FRANZ ET AL. 2005, NYAKATURA & HEYMANN 2010). Innerhalb der symmetrischen Gangarten überwiegt der Schritt. Der Wechsel zum Rennen findet allerdings durch kontinuierliche Parametervariation statt (HILDEBRAND 1966, STUART ET AL. 1976, VILENSKY 1983, HEGLUND & TAYLOR 1988, BIEWENER 2003) und so ist der Übergang vom Schritt zum Laufen fließend. Die Dauer der Kontaktphase nimmt mit zunehmender Geschwindigkeit mehr und mehr ab bis die Extremitäten eines contralateralen Beinpaars keine gemeinsame Kontaktphase mehr haben. Die Kontinuität dieses Übergangs ist noch dadurch hervorgehoben, dass oftmals ein Beinpaar schon eine kurze gemeinsame Flugphase aufweist, während das andere Beinpaar noch eine gemeinsame Kontaktphase hat (CARTMILL ET AL. 2002). SCHMITT

(2006) identifiziert diese Schritte als besondere Gangart („*amble*“ nach MUYBRIDGE 1887, „*single foot*“ nach HILDEBRAND 1966).

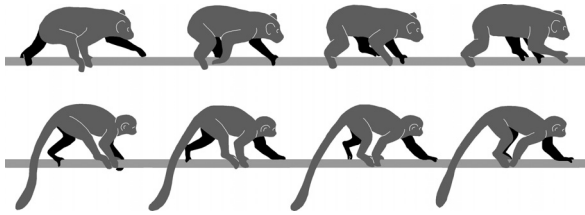


Abb. 5.3.1: Diagonales Fußfallmuster mit zeitlicher Kopplung eines diagonalen Beinpaars. Oben: *Nycticebus pygmaeus*. Unten: *Saimiri sciureus*.

Zahlreiche Beobachtungen belegen, dass sich Primaten auch im Hinblick auf das Gangbild von anderen Säugetieren unterscheiden. Dies hatte bereits MUYBRIDGE (1887) in seinen Filmaufnahmen eines Pavians bemerkt. PROST (1965), IWAMOTO & TOMITA (1966, TOMITA 1967) und schließlich HILDEBRAND (1967) haben später nachgewiesen, dass die von MUYBRIDGE nicht näher charakterisierten Unterschiede zwischen dem Pavian und den anderen Säugetieren darin begründet sind, dass das Hinterbein eines diagonalen Beinpaars zeitlich vor dem Vorderbein aufgesetzt wird (Abb. 5.3.1). Diese diagonale Sequenz der Fußfolgeereignisse ist inzwischen für eine Vielzahl von Primatenarten nachgewiesen (ROLLINSON & MARTIN 1981, VILENSKY 1989, VILENSKY & LARSON 1989, CARTMILL ET AL. 2002, STEVENS 2006, 2007, WALLACE & DEMES 2008). Die Mehrzahl der Säugetiere nutzt dagegen ein laterales Fußfallmuster, bei dem die Vorderextremität eines diagonalen Beinpaars zeitlich vor dem Hinterbein aufgesetzt wird (HILDEBRAND 1966)

Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und Vergleich

Unter den hier verwendeten Versuchsbedingungen bevorzugten *Eulemur* und *Nycticebus* den Schritt als symmetrische Gangart. Bei *Microcebus* und *Saguinus* und *Saimiri* waren Schritte im Übergangsbereich zum Rennen nicht selten, bei denen ein Beinpaar schon eine kurze gemeinsame Flugphase aufweist, während das andere Beinpaar noch eine gemeinsame Kontaktphase hat. Solche „*half-runs*“ (CARTMILL ET AL. 2002) kamen auch bei *Nycticebus* und *Saimiri* gelegentlich vor. Bei der Fortbewegung am Boden oder auf großen Ästen bevorzugten insbesondere die kleineren Arten *Microcebus* und *Saguinus* asymmetrische Gangarten und hierbei, wie alle kleinen Säugetiere,

den halfbound, bei dem sich die Hinterextremitäten synchron bewegen.

Für die Primaten und Vertreter der Außengruppen sind die definitorischen Parameter „*duty factor*“ und Diagonalitätswert in Abb. 5.3.2 in der von HILDEBRAND (1966) vorgeschlagenen Weise in einem Gangartendiagramm aufgetragen. Die Kontinuität der Parametervariation ist bei jeder Art deutlich erkennbar und eine klare Abgrenzung der Primaten gegenüber den Vertretern der Außengruppen ist nicht erkennbar. Gemeinsam ist den Primaten, *Tupaia* und *Monodelphis* die enge zeitliche Kopplung der Kontaktphasen eines diagonalen Beinpaars. Dabei sind die Übergänge zum Trab fließend. Der Diagonalitätswert setzt wie auch der „*duty factor*“ nur künstliche Grenzen in einem kontinuierlichen Spektrum der Variation beider Parameter.

Microcebus und *Saguinus* nutzen häufig den langsamen Trab ebenso wie *Tupaia* und *Monodelphis*. Auch die laterale Fußfolgesequenz kommt bei den kleineren Primaten gelegentlich vor. Umgekehrt ist aber die diagonale Sequenz bei *Tupaia*, *Monodelphis* und *Rattus* nicht zu beobachten. Bei *Eulemur* und *Saimiri* ist die Präferenz für das diagonale Fußfallmuster am stärksten ausgeprägt.

Die Ratte scheint dagegen eine andere Fußfallsequenz zu bevorzugen, bei der die Auffußereignisse aller Extremitäten etwa in gleichem zeitlichem Abstand zueinander liegen („*single foot*“ nach HILDEBRAND). Diese Gangart nutzen Ratten auf dem Boden ebenso wie bei der Fortbewegung auf schmalen Substrat.

Hypothese zum Grundmusterzustand der Primaten

Das diagonale Fußfallmuster ist als abgeleitetes Merkmal für das Grundmuster der Primaten anzunehmen, da es bei den Vertretern der Außengruppen nicht vorkommt. Es ersetzt jedoch nicht den plesiomorphe Merkmalszustand (laterales Fußfallmuster). Vielmehr kam mit dem diagonalen Muster ein weiteres Merkmal hinzu und somit wurde die Variabilität der Merkmalsausprägung innerhalb der Primaten größer.

In den jeweiligen Familien tritt das diagonale Fußfallmuster selten ausschließlich auf. Vor allem kleine quadrupede Arten (Cheirogaleidae, Loridae, Callitrichidae) nutzen den langsamen Trab ebenso häufig und für Callitrichidae, Loridae und Cercopithecidae wurde schon häufiger das Vorkommen eines lateralen Fußfallmusters beschrieben (HILDEBRAND 1967, VILENSKY ET AL. 1988, DEMES ET AL. 1990, SCHMITT 2003b, STEVENS 2007). Auch Totenkopffaffen

nutzen auf ebenem Grund häufig eine laterale Sequenz (PROST & SUSSMAN 1969, VILENSKY & PATRICK 1985).

Die Bevorzugung langsamer symmetrischer Gangarten bei der arboreal quadrupeden Fortbewegung ist wahrscheinlich ebenfalls ein abgeleitetes Merkmal der Primaten gegenüber den Scandentia. Spitzhörnchen verhalten sich auf schmalen Substraten ähnlich wie Sciuridae und überwinden diese durch schnelle asymmetrische Gangarten wie den bound und den halfbound.

Ratten und beispielsweise auch Gleithörnchen (Petauridae) können sich aber ebenso wie Primaten langsam auf schmalen Substrat bewegen (SHAPIRO & YOUNG 2010, SCHMIDT & FISCHER eingereicht). Aufgrund der Merkmalsausprägung bei den Scandentia, würde ich dies aber als Konvergenz zu den Primaten interpretieren. Ein Argument dafür ist auch, dass diese Rodentia hierfür eine andere Fußfolgesequenz nutzen.

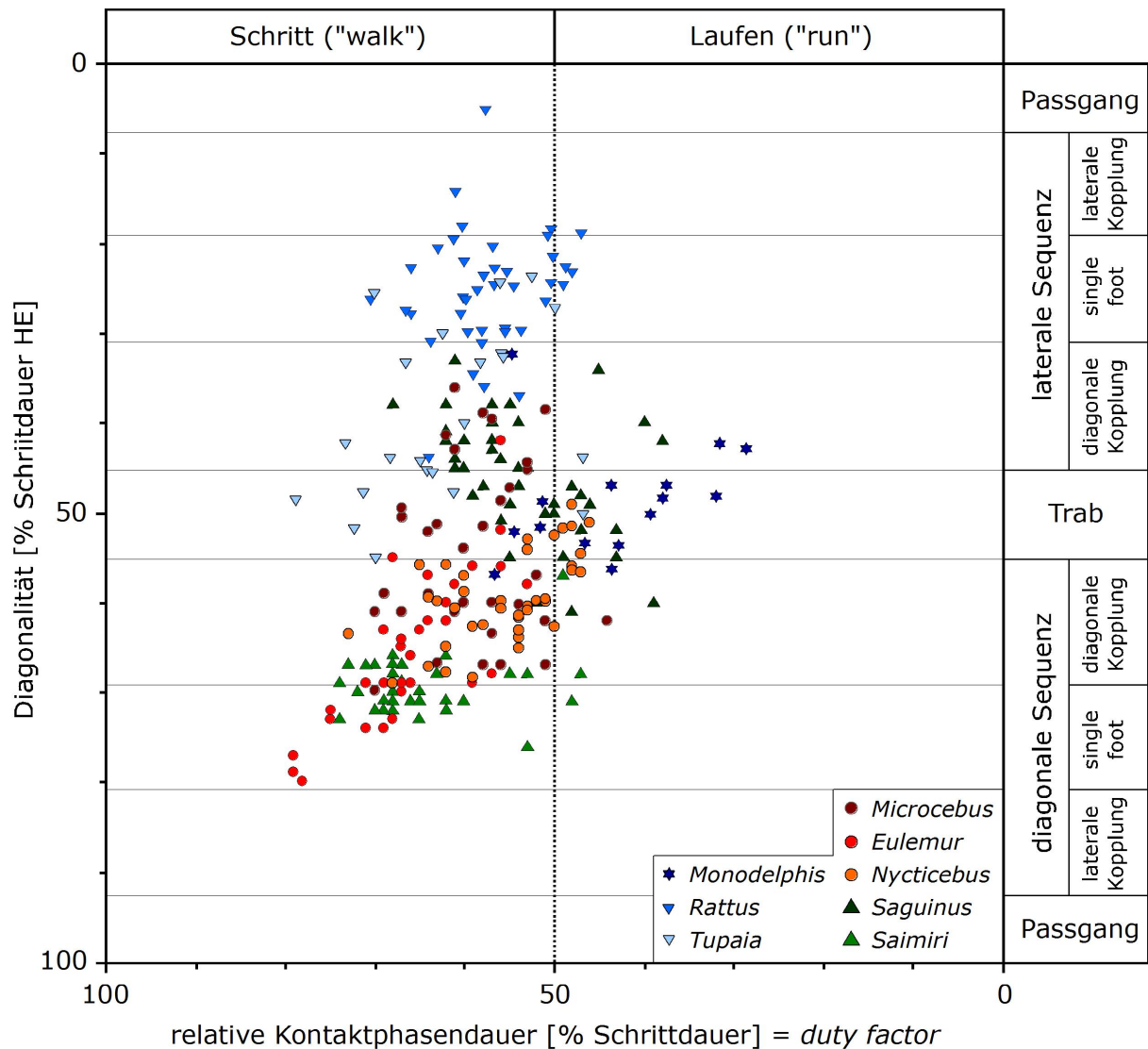


Abb. 5.3.2: Gangarten der Primaten und der Vertreter der Außengruppen, definiert nach HILDEBRAND (1966).

Paradigmen zum adaptiven Wert

Die Präferenz der Primaten für langsame symmetrische Gangarten liegt vermutlich darin begründet, dass im Galopp oder halfbound die höheren Kräfte das ohnehin nachgiebige Substrat in Schwingung versetzen und die Stabilität der Fortbewegung beeinträchtigen. Relevant wird dies umso mehr, wenn die Körpergröße im Verhältnis zur Tragfähigkeit des Substrates zunimmt.

Auch das Vermeiden von Gangarten mit längeren Flugphasen kann in diesem Sinne interpretiert werden. Gangarten mit längeren Kontaktzeiten verleihen den Primaten eine höhere Stabilität beim Rennen auf schmalen Substrat (SCHMITT 2006). Von einigen Primatenarten wurde berichtet, dass sie statt Galopp und halfbound den Kanter als asymmetrische Gangart ohne Flugphase nutzen und so die Substratschwingungen möglichst gering halten (SCHMITT ET AL. 2006, YOUNG 2009).

Die größere Variabilität der Fußfallmuster nutzen Primaten für eine Anpassung an die jeweiligen Substratbedingungen (VILENSKY ET AL. 1994, STEVENS 2006, NYAKATURA ET AL. 2008). Beispielsweise korreliert der Diagonalitätswert eng mit der Substratneigung (PROST & SUSSMAN 1969, ROLLINSON & MARTIN 1981, NYAKATURA ET AL. 2008).

Der adaptive Wert des diagonalen Fußfallmusters der Primaten wurde in den letzten Jahrzehnten vielfach diskutiert. Als mögliche Ursachen wurden eine posteriore Verlagerung des Körperschwerpunktes, eine veränderte neuronale Kontrolle der Gliedmaßenkoordination oder eine beschleunigte Vorschwingphase der Hinterextremitäten vorgeschlagen (ROLLINSON & MARTIN 1981, VILENSKY 1989, VILENSKY & LARSON 1989, SHAPIRO & RAICHLIN 2002, RAICHLIN 2004, STEVENS 2006). PROST (1965) sah den Vorteil dieser Fußfolge in dem Schrittlängengewinn durch laterale Undulationen der Wirbelsäule.

Heute richtet sich das Hauptaugenmerk bei der Suche nach einer adaptiven Erklärung für das diagonale Muster auf seine konvergente Entstehung bei arborikolen Marsupialia (Didelphidae, Phalangeriidae). Diskutiert werden die adaptiven Vorteile wieder primär im Zusammenhang mit der arborealen Fortbewegung auf schmalen Substrat (RASMUSSEN 1990, WHITE 1990, CARTMILL ET AL. 2002, SCHMITT & LEMELIN 2002, LEMELIN ET AL. 2003, STEVENS 2007, NYAKATURA ET AL. 2008, SCHMIDT 2008, WALLACE & DEMES 2008). So schlugen CARTMILL ET AL. (2002) vor, dass die zuerst auffußende Hinterextremität eines diagonalen Beinpaars einen größeren Teil des Körpergewichtes als Last aufnimmt und dadurch die Vordergliedmaße entlastet. Die Plausibilität dieser Hypothese stützt

sich nicht nur auf die Konvergenz bei arboreal quadrupeden Primaten und Marsupialia im Hinblick auf die Substratnutzung, sondern insbesondere auf den offensichtlichen Zusammenhang zwischen dem Fußfallmuster, der Greiffähigkeit der Hintergliedmaßen und der Verteilung der Gewichtskraft zwischen Vorder- und Hinterextremitäten (ROLLINSON & MARTIN 1981, DEMES ET AL. 1994, SCHMITT & LEMELIN 2002, SCHMITT 2003B, LEMELIN & SCHMITT 2007, SCHMIDT 2008, RAICHLIN ET AL. 2009). Eine Erklärung dieses Zusammenhanges bedarf aber noch der Betrachtung der Kinematik und Kinetik der arboreal quadrupeden Fortbewegung.

Schrittfrequenz und Schrittlänge

Die Variation der Schrittfrequenz und der Schrittlänge sind in symmetrischen Gangarten die Bewegungsprinzipien der Veränderungen der Geschwindigkeit (HEGLUND ET AL. 1974, GOSLOW ET AL. 1983, VILENSKY 1983, VILENSKY & GEHLEN 1984, HILDEBRAND 1985, HEGLUND & TAYLOR 1988, VILENSKY ET AL. 1988, FISCHER 1994, SCHILLING & FISCHER 1999, BIEWENER 2003). Die Veränderbarkeit dieser Parameter hängt nicht unwesentlich von Strukturmerkmalen wie der Länge und der Masseträgheit der Extremitäten ab und diese wiederum unterliegen dem Einfluss der Körpergröße. Der Vergleich dieser geschwindigkeitsabhängigen Parameter bei Tieren verschiedener Körpergröße ist deshalb nicht unproblematisch, aber für die Rekonstruktion eines Grundmusterzustandes unabdingbar. Ich beginne deshalb hier mit einem Exkurs zu den Methoden des Vergleichs und einer Abwägung ihrer Vorteile und Nachteile.

Der Vergleich von Schrittfrequenzen und Schrittlängen bei Tieren unterschiedlicher Körpergröße

Die Eliminierung des Größeneinflusses auf die Geschwindigkeit als Voraussetzung für den Vergleich zwischen Arten ist ein methodisches Problem, für dessen Lösung vor allem zwei Wege vorgeschlagen wurden: die Ermittlung von Übergangsgeschwindigkeiten zwischen Gangarten (HEGLUND ET AL. 1974) und die Berechnung einer dimensionslosen Geschwindigkeit, der „Froude number“ (ALEXANDER & JAYES 1983).

Nach HEGLUND ET AL. (1974) sollte die Geschwindigkeit, bei welcher Säugetiere von einer Gangart zur

nächsten wechseln, ein physiologisch äquivalenter Parameter bei Tieren unterschiedlicher Größe sein. Frequenz und Schrittlänge bei einer Übergangsgeschwindigkeit wären folglich vergleichbar. Reguläre, geschwindigkeitsbestimmte Gangartwechsel sind zwar charakteristisch für größere Lauftiere wie Pferde oder Hunde, kommen aber bei Primaten und vielen kleineren Säugetieren nicht regelhaft vor (VILENSKY 1983, REYNOLDS 1987, VILENSKY ET AL. 1988).

Deshalb wurden später die Vorzugsgeschwindigkeiten innerhalb von Gangarten als physiologisch äquivalente Vergleichsgrößen bei verschiedenen Tieren diskutiert (PERRY ET AL. 1988), da bei diesen Geschwindigkeiten die energetischen Kosten der Fortbewegung minimal sind (HOYT & TAYLOR 1981).

ALEXANDER & JAYES (1983) schlugen eine grundlegend andere Methode vor. Sie postulierten, dass sich bei gegebener geometrischer Gestaltähnlichkeit Säugetiere dynamisch ähnlich fortbewegen, wenn das Verhältnis zwischen kinetischer ($E_{\text{KIN}} = \frac{1}{2} mv^2$) und potentieller ($E_{\text{POT}} = gmh$) Energie gleich wäre. Als Maß für dieses Verhältnis entlehnten die Autoren die „Froude number“ ($F = v^2 / gl$) aus der Schiffsbautechnik mit v = Tiergeschwindigkeit, g = Fallbeschleunigung und l = charakteristischer Längenparameter des Körpers. Die „Froude number“ wird aber häufig auch dann benutzt, wenn die Bedingung der geometrischen Ähnlichkeit gar nicht erfüllt ist, und dies führte vermehrt zu Kritik auch an dieser Methode (DONELAN & KRAM 1997, STEUDEL-NUMBERS & WEAVER 2006).

Besonders anfällig für den Effekt der geometrischen Unähnlichkeit ist die von ALEXANDER & JAYES (1983) verwendete Hüfthöhe als charakteristischer Längenparameter des Körpers. STEUDEL-NUMBERS & WEAVER (2006) schlugen als Alternative vor, die dritte Wurzel der Körpermasse als Längenparameter zu verwenden, da sich nur diese „Länge“ isometrisch zur Körpergröße verhält. Die Korrektur der „Froude number“ eliminiert nun den Faktor der Körpergröße, nicht aber die aus der Verschiedenheit der Körpergestalt resultierenden Einflüsse auf die Geschwindigkeit.

Bisherige Studien zur Merkmalsverteilung zwischen Primaten und anderen Säugetieren

Relativ größere Schrittlängen und relativ niedrigere Schrittfrequenzen gegenüber anderen Säugetieren gelten als eine spezifische Anpassung der Primaten an die arboreale quadrupede Fortbewegung (ALEXANDER & MALOY 1984, REYNOLDS 1987). Die größere Schrittlänge wurde als Folge der verlängerten

Gliedmaßen interpretiert. Die niedrigere Schrittfrequenz soll in veränderten Pendeleigenschaften der Gliedmaßen begründet sein (PREUSCHOFT ET AL. 1998, RAICHLLEN 2004).

Aufgrund der zuvor geschilderten Problematik der Vergleichbarkeit ist aber nach wie vor ungeklärt, ob eine signifikante Veränderung von Schrittlänge und Schrittfrequenz für das Grundmuster der Primaten angenommen werden kann. Bevor ich diese Problematik näher erörtere, will ich das Verhältnis der Gangparameter zur Geschwindigkeit besprechen und auf das symmetrische Verhalten der Vorder- und Hinterextremitäten eingehen.

Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und Vergleich

Geschwindigkeitsabhängige Veränderungen der Schrittlänge und der Schrittfrequenz.

Die Primaten in dieser Studie erhöhen ihre Geschwindigkeit durch eine Vergrößerung von Schrittlänge und Schrittfrequenz und verhalten sich diesbezüglich nicht anders als andere quadrupede Säugetiere (Abb. 5.3.3). Dabei kann die Geschwindigkeit um das Zehnfache gesteigert werden, ohne dass ein Gangartwechsel nötig wird. Die Ergebnisse der Regressionsanalyse sind tabellarisch im Anhang zu finden.

Die Zunahme der Schrittfrequenz beruht im Wesentlichen auf einer Verkürzung der Kontaktphasendauer (Abb. 5.3.4). Einige Arten zeigen zudem eine signifikante Abnahme der Vorschwingphasendauer mit zunehmender Geschwindigkeit, doch ist die Variationsbreite dieses Parameters meist geringer. Eine Ausnahme bildet *Nycticebus*, der seine Schrittfrequenz über eine Verkürzung von Kontakt- und Vorschwingphase gleichermaßen erhöht und sich hierbei wie die nah verwandten *Schlangloris* und *Plumploris* verhält (DEMES ET AL. 1990).

Die Erhöhung der Schrittlänge geschieht bei allen Arten wiederum durch eine Verlängerung des Vorschwingphasenweges, während der Weg, den der Rumpf während der Kontaktphase eines Beines zurücklegt, bei den meisten Arten nahezu unverändert bleibt. Selbst wenn eine signifikante Abhängigkeit von der Geschwindigkeit besteht, gehen nur etwa 30% der Variation des Kontaktphasenweges auf die Variation der Geschwindigkeit zurück (Abb. 5.3.4, Anhang A14).

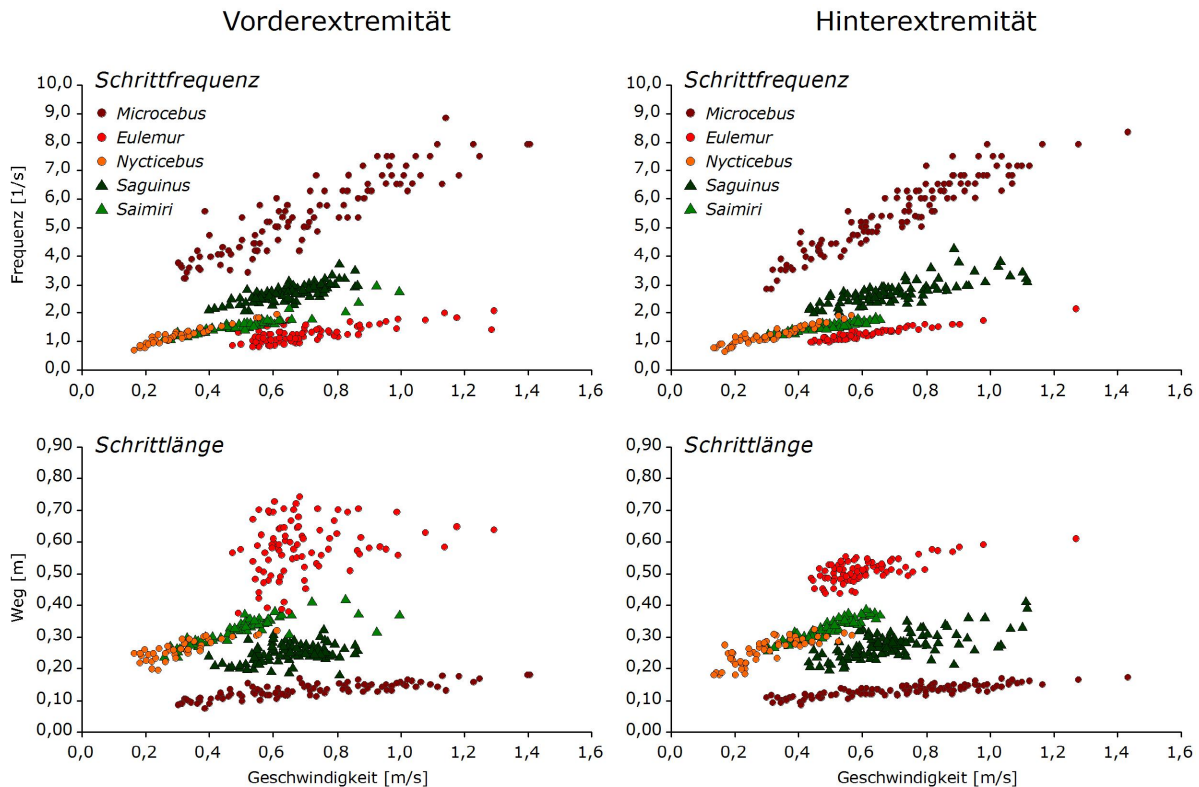


Abb. 5.3.3: Änderung der Schrittfrequenz und der Schrittlänge in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit.

Symmetrie der Vorder- und Hintergliedmaßen und ihre Beeinflussung durch die Pendeleigenschaften

Vorder- und Hinterextremitäten verhalten sich in der Regel identisch im Hinblick auf die Variation metrischer Gangparameter (Abb. 5.3.4). Dies wird auch im Vergleich der Mittelwerte deutlich, die im Anhang (A12) für die metrischen Gangparameter der Primaten und Außengruppenvertreter zu finden sind.

Frequenz und Schrittlänge sind im Mittel vorn und hinten gleich. Dies gilt oft, aber nicht generell, auch für die Zeiten und Wege der Kontakt- und Vorschwingphase. Massenunterschiede zwischen Vorder- und Hinterbeinen können zu unterschiedlichen Pendeleigenschaften führen, die sich vor allem auf die Geschwindigkeit des Beines in der Vorschwingphase auswirken (PREUSCHOFT ET AL. 1998, RAICHLIN 2004). Unter den hier betrachteten Arten ist ein solcher Effekt bei *Eulemur*, *Nycticebus* und *Saimiri* sichtbar, bei denen sich die Mittelwerte der Vorschwingphasendauern unter Berücksichtigung des Geschwindigkeitseinflusses signifikant unterscheiden. Bei *Nycticebus* schwingen die Hintergliedmaßen langsamer als die Vordergliedmaßen ($F_s = 145,59$, $p > 0.001$), während bei *Eulemur* und *Saimiri* die

Hinterbeine relativ schneller sind (*Eulemur* - $F_s = 14,67$, $p > 0.001$, *Saimiri* - $F_s = 210,73$, $p > 0.001$). Bei *Eulemur* ist die Variation des Parameters gegenüber der Variation der Geschwindigkeit aber sehr groß und der F-Wert entsprechend kleiner als derjenige von *Nycticebus* und *Saimiri*.

Daten zur relativen Masse der Beinsegmente (PREUSCHOFT ET AL. 1998) lassen vermuten, dass hier ein Zusammenhang zur Masseverteilung in der Hinterextremität und dem sich daraus ergebenden Masseträgheitsmoment besteht (Tab. 5.3.1). Bei *Eulemur* und *Saimiri* ist die Masse des Hinterbeines im Oberschenkel konzentriert, bei *Nycticebus coucang* ist dagegen der Oberschenkel relativ leichter und der Unterschenkel relativ schwerer. Auch der Unterarm ist vergleichsweise schwerer.

Die Verschiebung des Masseschwerpunktes der Extremitäten nach distal bei *Nycticebus* beruht vor allem auf der überproportionalen Zunahme der Greifmuskulatur. Sie ist sehr wahrscheinlich ein gemeinsames Merkmal der Loridae und erklärt, warum diese Tiere die Dauer ihrer Vorschwingphasen stärker beeinflussen können als andere Primaten. Neben der Masseverteilung in den Extremitäten spielt aber auch die Kinematik der Gliedmaßen eine Rolle für die Geschwindigkeit des vorschwingenden Beines, worauf ich später noch eingehen werde.

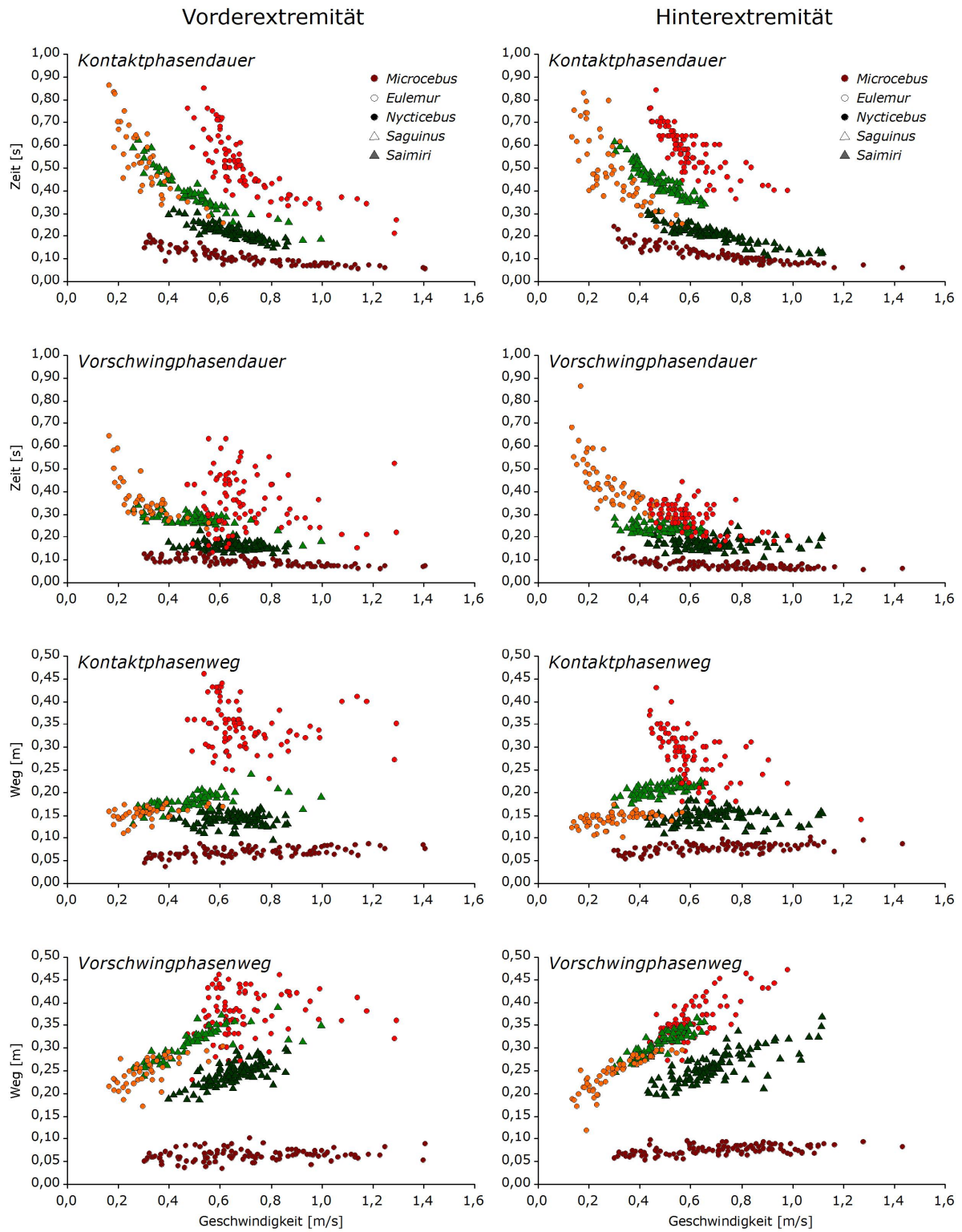


Abb. 5.3.4: Änderung der Zeiten und Wege der Kontakt- und Vorschwingphase in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit.

Tabelle 5.3.1: Vergleich der Beinsegmente.

<i>Relative Massen [% Körpermasse]</i> <small>AUS PREUSCHÖFT ET AL. 1998</small>			
	Oberarm	Unterarm	Hand
<i>Monodelphis sp.</i>	1,8	1,2	0,3
<i>Tupaia glis</i>	1,5	0,7	0,2
<i>Caluromys philander</i>	1,6	1,4	0,4
<i>Eulemur fulvus</i>	2,2	1,4	0,8
<i>Nycticebus coucang</i>	2,2	1,7	0,7
<i>Saguinus oedipus</i>	2,4	1,9	1,0
<i>Saimiri sciureus</i>	2,5	2,1	0,9
	Oberschenkel	Unterschenkel	Fuß
<i>Monodelphis sp.</i>	4,0	1,5	0,5
<i>Tupaia glis</i>	5,7	1,8	0,5
<i>Caluromys philander</i>	4,5	1,7	0,7
<i>Eulemur fulvus</i>	7,0	2,5	1,5
<i>Nycticebus coucang</i>	4,6	2,7	1,4
<i>Saguinus oedipus</i>	5,0	2,5	1,4
<i>Saimiri sciureus</i>	6,0	2,7	1,7

Vergleich von Schrittlängen und Schrittfrequenzen

Während ein Vergleich von Mittelwerten bei der weitgehend geschwindigkeitsunabhängigen Vorschwingphasendauer noch zulässig ist, gilt dies nicht für Schrittfrequenz und Schrittlänge. Hier sind die Mittelwerte vom Einfluss der Geschwindigkeit zu bereinigen, welche wiederum in ihrem Absolutwert eine Abhängigkeit von der Körpergröße beinhaltet.

Aus den obigen Ausführungen zu den Methoden des Vergleichs ist ersichtlich, dass keine der genannten Methoden absolut zuverlässig ist im Ausschluss der Einflüsse von Größen- und Gestaltunterschieden auf die Geschwindigkeit, dass aber die Methode des Vergleichs dimensionsloser Parameter zuverlässiger erscheint gegenüber dem Vergleich von auf postulierten Übergangsgeschwindigkeiten beruhenden Erwartungswerten. Diese Erwartungswerte sind aus Regressionsgleichungen für eine bestimmte Auswahl von zumeist „typischen“ Säugetieren ermittelt und ihr Erklärungsraum ist folglich durch diese Auswahl determiniert und limitiert.

Für den Vergleich der Primaten mit Vertretern der Außengruppen im Hinblick auf Schrittlänge und Schrittfrequenz habe ich mich für den Vergleich dimensionsloser Parameter entschieden. In der Berechnung der „Froude number“ sowie der relativen Schrittlänge ist der Einfluss der Körpergröße ausgeschlossen durch Division mit der dritten Wurzel der Körpermasse ($l_0 = m^{1/3}$). Die Berechnung der relativen Frequenz folgt den Vorschlägen von HOF (1996) für die Ermittlung dimensionsloser Gangparameter (relative Frequenz = $f / (g/l_0)^{0,5}$).

Im Vergleich der mittleren relativen Schrittfrequenzen bestätigen sich die Beobachtungen zur Dauer der Vorschwingphase. *Eulemur*, *Saguinus*, *Nycticebus* und *Saimiri* haben eine niedrigere Schrittfrequenz als *Microcebus* und die Außengruppenvertreter (Abb. 5.3.5).

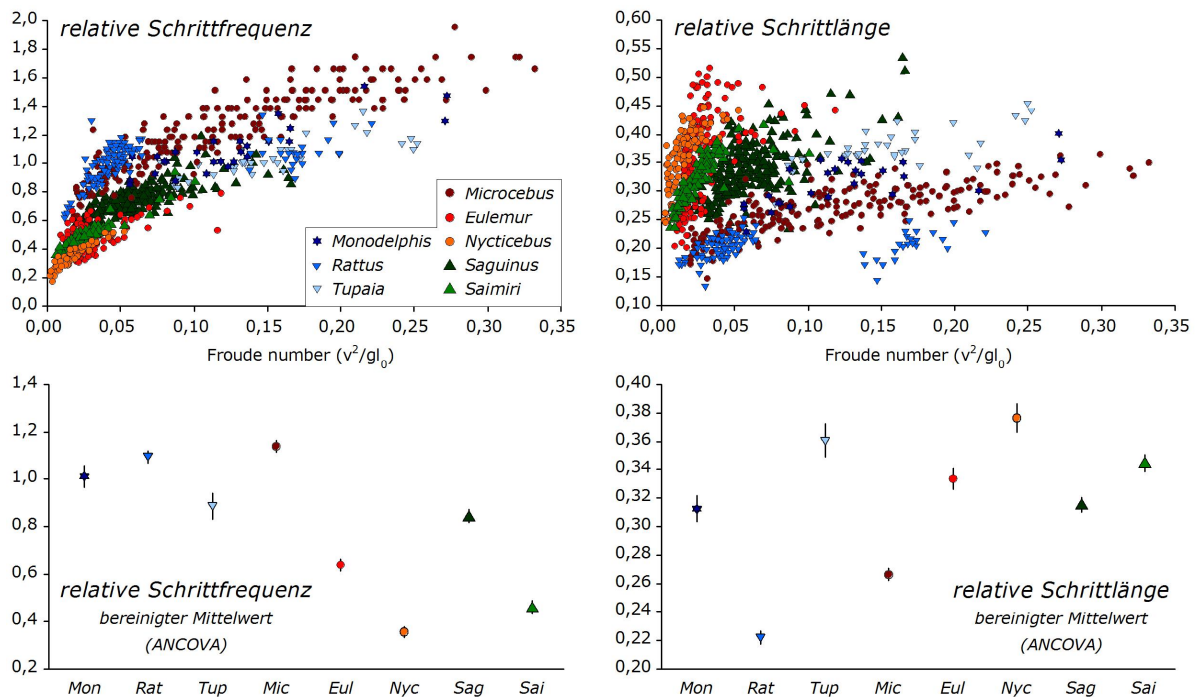


Abb. 5.3.5: Relative Frequenz und relative Schrittlänge in Abhängigkeit von der Froude number (oben). Vergleich der bereinigten Mittelwerte zwischen Primaten und Vertretern der Außengruppen (unten).

Microcebus hat sogar die relativ höchste Frequenz unter allen Arten. Auch bei *Saguinus* ist die Frequenz noch vergleichsweise hoch und unterscheidet sich nicht signifikant von derjenigen des *Tupaia*.

Im Vergleich der relativen Schrittlängen ist ein Körpergrößeneffekt nicht deutlich sichtbar. Zwar unterscheiden sich beinahe alle Arten signifikant in ihrer relativen Schrittlänge (Abb. 5.3.5), ein phylogenetisches Signal ist darin jedoch nicht erhalten. Die relativ größten Schrittlängen haben *Nycticebus* und *Tupaia*, die relativ kleinsten Schrittlängen haben *Rattus* und *Microcebus* gefolgt von *Monodelphis* und *Saguinus*.

Hypothese zum Grundmusterzustand der Primaten

Die Bewegungsprinzipien, die einer Änderung der Geschwindigkeit zugrunde liegen, sind bei Primaten genauso wie bei anderen Säugetieren die Variation von Schrittlänge und Schrittfrequenz. Sie gehören als plesiomorphe Merkmale zum Grundmuster der Primaten.

Eine niedrigere Schrittfrequenz gegenüber Vertretern der Außengruppen kann nur dann als abgeleitetes Merkmal für das Grundmuster der Primaten angenommen werden, wenn der letzte gemeinsame Vorfahre größer war als *Microcebus* und *Saguinus* oder aber bei dieser geringen Größe deutlich kräftigere Greifextremitäten hatte, was auf die kleineren Loridae zutrifft.

Diese Größenabhängigkeit spricht sehr für den vermuteten Einfluss der Masseverteilung in den Extremitäten auf die Schrittfrequenz. PREUSCHOF ET AL. (1998) haben erklärt, dass arboreal quadrupede Primaten erst mit zunehmender Körpergröße eine relativ kräftigere Greifmuskulatur benötigen, um die in vierter Potenz wachsenden Torsionsmomente um die Substratachsen zu kontrollieren. Größere Arten haben demzufolge relativ schwerere Zeugopodien und Autopodien als kleine Arten. Die veränderte Masseverteilung resultiert in einer höheren Masse-trägheit, welche die Schwinggeschwindigkeit der Extremitäten reduziert und die Dauer der Vorschwingphase verlängert (PREUSCHOF ET AL. 1998, DEMES ET AL. 1990).

Unter den hier betrachteten Primaten hat nur *Microcebus* trotz seiner Greifextremitäten eine ähnliche mittlere Vorschwingphasendauer wie *Tupaia*, *Rattus* und *Monodelphis* als Vertreter der Außengruppen (Abb. 5.15). Bei *Eulemur* und *Nycticebus* dauert die Vorschwingphase stattdessen mehr als dreimal so lang.

In Kapitel 4 habe ich gezeigt, dass die relative Verlängerung der Extremitäten nur dann als abgeleitetes Merkmal zum Grundmuster der Primaten gehören würde, wenn der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten größer gewesen wäre als beispielsweise die Cheirogaleidae, Galagonidae und Callitrichidae. Doch selbst die Verlängerung der Extremitäten bei größeren Primaten wie *Eulemur* und *Saimiri* führt nicht zwangsläufig auch zu einer Erhöhung der Schrittlänge. Zwar haben langbeinige Formen wie *Nycticebus* auch große Schrittlängen und die kurzbeinigen Ratten und Mausmakis machen kleinere Schritte, im intermediären Bereich ist aber die Variation der relativen Schrittlängen geringer als die Variation der relativen Beinlängen bei den hier verglichenen Arten.

Der schwache Zusammenhang zwischen Beinlängen und Schrittlängen beruht darauf, dass der Einfluss der Gliedmaßenlänge auf die Schrittlänge nicht unmittelbar ist, sondern vielmehr von der Beingeometrie bestimmt wird. Die Beingeometrie als Produkt der Gliedmaßenproportionen und der Kinematik überführt die anatomische Beinlänge in eine funktionelle Beinlänge. Zur funktionellen Beinlänge kommen schließlich noch der Bewegungsumfang der Extremitäten und des Rumpfes als weitere Einflussfaktoren auf die Schrittlänge hinzu.

Paradigmen zum adaptiven Wert

Die bisherigen Überlegungen zum adaptiven Wert größere Schrittlängen und niedrigerer Schrittfrequenzen sind plausibel im Hinblick auf die Anpassungsnotwendigkeiten der arboreal quadrupeden Fortbewegung, weil diese Bewegungsprinzipien vorteilhaft für die Nachgiebigkeit sind. Doch in diesen Überlegungen nicht berücksichtigt war bisher die Transformationsrichtung der Merkmalsveränderungen (ALEXANDER & MALOY 1984, REYNOLDS 1987, VILENSKY 1989). Nicht die Primaten haben ihre Schrittlängen vergrößert, sondern Carnivora und Artiodactyla haben sie gegenüber dem Grundmuster der Theria reduziert.

Für das Grundmuster der Primaten bedeutet dies, dass die plesiomorphen Bewegungsprinzipien zur Gewährleistung von Nachgiebigkeit aus dem Grundmuster der Theria beibehalten wurden. Relative Schrittfrequenz und Schrittlänge des *Tupaia* deuten sogar auf eine noch größere Nachgiebigkeit der quadrupeden Fortbewegung der Scandentia hin.

Die Reduktion der Schrittfrequenz wird ebenso als adaptiver Vorteil für die arboreal quadrupede Fortbewegung interpretiert. Da sie aber eine Folge des Besitzes von Greifextremitäten ist, kann sie ebenso ein evolutives Beiprodukt sein, das erst nach

seiner Entstehung einen sekundären Anpassungswert gewann. So wäre die Reduktion der Schrittfrequenz als Korrelat der zunehmenden Masse der Greifmuskulatur zunächst eine Exaptation im Sinne von GOULD & VRBA (1982).

Größere Primaten nutzen die veränderten Masseigenschaften ihrer Extremitäten vorteilhaft für die arboreale Fortbewegung. Die niedrigere Frequenz mindert Substratschwingungen (DEMES ET AL. 1990). Die unterschiedlichen Schwinggeschwindigkeiten der Vorder- und Hintergliedmaßen erzeugen Torsionsmomente, die bei der diagonalen Kopplung der Gliedmaßen vor allem um die dorsovertrale Achse des Körpers wirken. Diese Momente könnten die lateralen Undulationen des Rumpfes unterstützen, die Lemuren und Loris ausgiebig nutzen, um Schrittlänge zu gewinnen (DEMES ET AL. 1990, SHAPIRO ET AL. 2001).

Die vorteilhafte Nutzung eines Merkmals ist jedoch kein zuverlässiger Hinweis auf seine Entstehung als evolutive Anpassung an diesen Vorteil, insbesondere dann wenn die historische Reihenfolge der Transformationen eine andere ist (GOULD & LEWONTIN 1979).

Bewegungen der Wirbelsäule und des Beckens

Durch die starre Verbindung der Wirbelsäule mit dem Becken werden Kräfte und Momente von der Hinterextremität unmittelbar auf den Rumpf übertragen. Axiale Bewegungen wiederum wirken sich auf die Lage des Hüftgelenkes aus und Bewegungen der Hinterextremitäten wirken zurück auf die Rumpfachse. Als Beispiele habe ich schon die Übertragung von Torsionsmomenten beim Balancieren oder beim Vorschwingen des Beines genannt.

Bei quadrupeden Säugetieren dominieren laterale Undulationen und Rotationen um die Längsachse der Wirbelsäule in den symmetrischen Gangarten (ENGLISH 1980, PRIDMORE 1992, SCHILLING & HACKERT 2006). In asymmetrischen Gangarten dreht sich die Vorzugsrichtung der Wirbelsäulenbewegung um 90° und ausgiebige sagittale Flexionen und Extensionen addieren nun einen signifikanten Beitrag zur Schrittlänge (HILDEBRAND 1959, GOSLOW ET AL. 1973, JENKINS 1974A, GASC 1993, ROCHA-BARBOSA ET AL. 1996, SCHILLING & FISCHER 1999, FISCHER ET AL. 2002). Diese Sagittalbewegungen gelten als ein abgeleitetes Merkmal im Grundmuster der Theria (FISCHER 1998, GASC 2001, FISCHER ET AL. 2002, SCHILLING & HACKERT 2006).

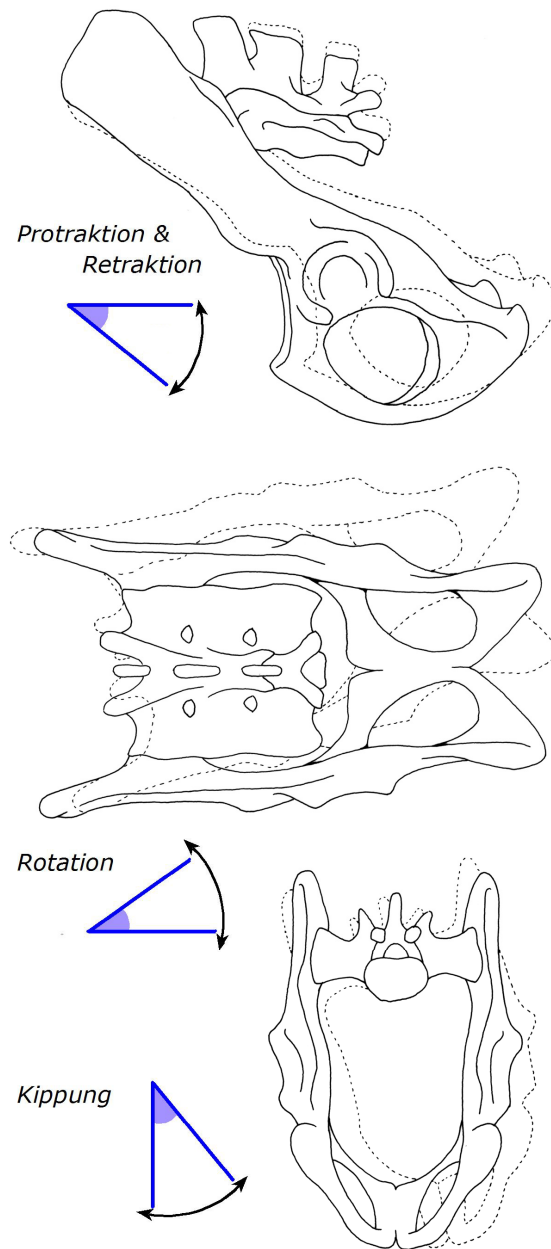


Abb. 5.3.6: Lageänderungen des Beckens durch Bewegungen der Wirbelsäule.

Bisherige Studien zur Merkmalsverteilung zwischen Primaten und anderen Säugetieren

Studien zur Bewegung der Wirbelsäule und des Beckens gibt es für Primaten nur in geringem Umfang (HUROV 1987, DEMES ET AL. 1990, VILENSKY ET AL. 1994, SHAPIRO ET AL. 2002). DEMES ET AL. (1990) und SHAPIRO ET AL. (2002) beschreiben die lateralen Undulationen bei strepsirhinen Primaten und zeigen, dass diese vorteil-

haft für einen zusätzlichen Schrittlängengewinn sind, wenn eine diagonale Fußfolgesequenz genutzt wird. Beobachtungen an anderen kleinen arborikolen Säugetieren lassen vermuten, dass eine strenge Kopplung zwischen dem diagonalen Fußfallmuster und dem Vorkommen der Undulationen nicht besteht (PRIDMORE 1992, SCHMIDT & FISCHER EINGEREICHT). Entscheidender für den Umfang der Undulationen ist die zeitliche Kopplung eines diagonalen Beinpaars.

HUROV (1987) beschreibt die Wirbelsäulenbewegungen im Galopp bei zwei Vertretern der Cercopithecinae (*Chlorocebus aethiops* und *Erythrocebus patas*) und findet deutliche Unterschiede in der Bewegungsamplitude zwischen den Arten. Bei der Meerkatze *Chlorocebus* erhöht sich die Amplitude der sagittalen Flexionen und Extensionen um das Fünffache in dem beobachteten Geschwindigkeitsbereich, während sie sich beim Husarenaffen kaum verändert.

Beim Springen nutzen kleine Primaten die Sagittalbewegungen der Wirbelsäule in hohem Maße, um ihr Massenträgheitsmoment zu optimieren und den Rumpf in der Flugphase in eine günstige Landeposition zu bringen (GÜNTHER ET AL. 1991, CROMPTON ET AL. 1993, PREUSCHOF ET AL. 1995).

Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und Vergleich

Auch bei den hier untersuchten Primaten dominieren laterale Undulationen und Rotationen um die Längsachse der Wirbelsäule in den symmetrischen Gangarten. Undulationen bewirken eine Beckenrotation um die dorsoventrale Achse und eine horizontalen Translation des Hüftgelenkes (Abb. 5.3.6). Longitudinale Rotationen wiederum kippen das Becken seitwärts, wodurch das Hüftgelenk gehoben oder gesenkt wird.

Schrittlängengewinn

Am Ende der Vorschwingphase einer Hinterextremität erreichen Beckenkippen und Seitwärtsrotation ihr Maximum. Das Hüftgelenk der auffußenden Extremität liegt dann an seinem tiefsten Punkt und am weitesten cranial relativ zum Hüftgelenk der anderen Hinterextremität, welche sich am Ende ihrer Kontaktphase befindet. So kann die horizontale Translation der Hüftgelenke einen Beitrag zur Schrittlänge der Hinterextremität leisten.



Abb. 5.3.7: Laterale Undulationen der Wirbelsäule zur Gewinnung von Schrittlänge am Beispiel von *Nycticebus pygmaeus*. Auffußen der linken Hinterextremität.

Die strepsirhinen Primaten nutzen die Möglichkeit dieses Zugewinns in etwas stärkerem Umfang als *Saguinus* und *Saimiri* (Tab. 5.3.2). Bei *Eulemur* liegt der prozentuale Anteil der Hüfttranslation an der Schrittlänge bei etwa 14%.

Tabelle 5.3.2: Horizontale Translation des Hüftgelenks.

	Translation [mm]	% Kontaktph.weg
<i>Microcebus</i>	3 ± 1	4,3
<i>Eulemur</i>	19 ± 3	5,1
<i>Nycticebus M</i>	13 ± 2	9,3
<i>Nycticebus F</i>	14 ± 3	7,3
<i>Saguinus</i>	8 ± 1	2,8
<i>Saimiri</i>	10 ± 1	2,3

Besonders die Loridae können durch ihre verlängerte Lumbalwirbelsäule diesen Beitrag noch deutlich steigern, wie DEMES ET AL. (1990) schon für *Loris tardigradus* und *Nycticebus coucang* berichteten. Der Schlanklori erreichte Hüfttranslationen im doppelten Umfang des etwa 10mal größeren *Eulemur*, was eine Steigerung der Schrittlänge um 25% erbrachte. Auch bei *Nycticebus pygmaeus* trägt die Hüfttranslation mit etwa 18% zur Schrittlänge der Hinterextremität bei (Abb. 5.3.7). Begünstigt wird diese hohe laterale Beweglichkeit der Lumbalwirbelsäule nicht nur durch die größere Zahl der Wirbel sondern auch durch die

horizontale Ausrichtung der Zygapophysengelenke bei den Loridae (ANKEL 1967, CURTIS 1995).

SHAPIRO ET AL. (2001) haben den Umfang lateraler Undulationen der Lumbalwirbelsäule bei einigen strepsirhinen Primaten verglichen und fanden den größten Bewegungsumfang bei *Nycticebus pygmaeus* und *Nycticebus coucang* und den geringsten bei *Varecia variegata* und *Eulemur fulvus*. Bei manchen Individuen änderte sich der Bewegungsumfang mit der Geschwindigkeit, aber artspezifische Muster waren kaum zu erkennen. Auch bei den hier untersuchten Arten sind Geschwindigkeit und Hüfttranslation nicht miteinander korreliert.

Die Drehpunktlage der Vordergliedmaße ist nicht an Rumpfbewegungen gebunden, doch können die Gelenkungen der Clavicula mit dem Sternum und dem Acromion der Scapula den Bewegungsumfang des Schulterblattes einschränken oder aber seine Bewegungen in bestimmte Bahnen zwingen (SCHMIDT & FISCHER 2000, SCHMIDT & KRAUSE IM DRUCK). Durch die zeitliche Kopplung der diagonalen Gliedmaßen bei Primaten vergrößern laterale Undulationen der Wirbelsäule aber auch den Bewegungsumfang der Schulterregion relativ zur Bewegungsrichtung des Rumpfes (SCHMIDT & FISCHER 2000, SHAPIRO ET AL. 2002). Ist der Rumpf zur Seite der auf Fußenden Extremität gekrümmt, kann das Acromion relativ zum Sternum weiter nach cranial bewegt werden (Abb. 5.3.8). Auf der contralateralen Seite ist gleichzeitig eine größere Caudalbewegung möglich. Unter den hier betrachteten Primaten nutzen vor allem *Eulemur* und *Nycticebus* diesen Zugewinn an Mobilität, der bei *Nycticebus* durch die relativ langen Claviculae noch größer wird (SCHMIDT & KRAUSE IM DRUCK).

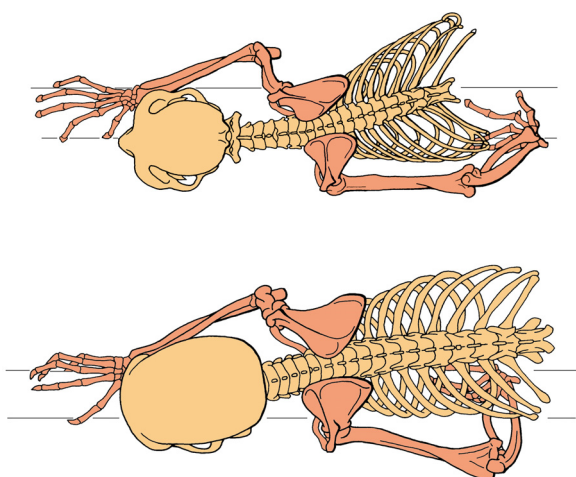


Abb. 5.3.8: Einfluss der lateralen Undulationen der Wirbelsäule auf den Bewegungsumfang der Schulterregion. Bei *Eulemur fulvus* (oben) liegt die Scapula der auf Fußenden Extremität weiter cranial gegenüber der Scapula der anderen Extremität. *Saimiri sciureus* (unten) mit geringerer Translation.

Neigung des Beckens

Die Flexionen und Extensionen der Wirbelsäule in der Sagittalebene sind bei allen fünf Primatenarten von geringem Umfang. Sagittalbewegungen der Wirbelsäule ändern den Winkel des Beckens gegenüber der Horizontalebene. Die Amplitude dieser Lageänderung im Verlauf einer Kontaktphase erreicht nur bei *Eulemur* Werte über 5°.

Tabelle 5.3.3: Protraktion und Retraktion des Beckens.

	Auffußwinkel		Abfußwinkel	
	MW ± SD	Min - Max	MW ± SD	Min - Max
<i>Microcebus</i>	42 ± 6	25 - 60	37 ± 5	26 - 49
<i>Eulemur</i>	55 ± 5	43 - 64	41 ± 6	31 - 58
<i>Nycticebus M</i>	58 ± 7	39 - 74	53 ± 7	39 - 74
<i>Nycticebus F</i>	38 ± 6	25 - 46	33 ± 8	25 - 46
<i>Saguinus</i>	59 ± 4	48 - 67	55 ± 4	35 - 75
<i>Saimiri</i>	38 ± 4	25 - 45	36 ± 3	29 - 49
.....				
<i>Tupaia</i>	19 ± 4	9 - 30	16 ± 4	6 - 27
<i>Rattus</i>	36 ± 3	32 - 43	35 ± 4	28 - 43
<i>Monodelphis</i>	33	21 - 42	21	21 - 39

Auffällig ist, dass alle fünf Primatenarten im Mittel eine relativ große Neigung der Beckenachse gegenüber der Horizontalebene haben verglichen mit Vertretern der Außengruppen (Tab. 5.3.3). Bei *Tupaia* ist der Neigungswinkel selten größer als 20° (SCHILLING & FISCHER 1999). Bezieht man eine größere Auswahl von Säugetieren ähnlicher Körpergröße in den Vergleich ein, so bestätigt sich die relativ größere Neigung der Beckenachse bei den Primaten (JENKINS 1971, JENKINS & CAMAZINE 1977, ROCHA BARBOSA ET AL. 1996, FISCHER ET AL. 2002, SCHILLING 2005).

Doch gilt dies nur für die mittlere Positionierung. Die Spannweite der Werte ist groß und reflektiert die Variabilität dieses Merkmals und seine Beeinflussung durch situationsbedingte Körperhaltungen. Mit Ausnahme von *Nycticebus* bewegten sich alle Arten in dieser Studie mit einer moderaten Krümmung im hinteren Abschnitt der Lumbalwirbelsäule. Bei *Eulemur* ist diese Krümmung besonders markant. Bei *Nycticebus* ist der Rücken gerade und nur der hinterste Abschnitt der Lumbalwirbelsäule ist nach ventral gebogen.

Durch das Ausmaß der Wirbelsäulenbiegung kann auch der Abstand zwischen Körperschwerpunkt und Substrat der jeweiligen Bewegungssituation angepasst werden. Unter den Primaten habe ich dieses Bewegungsprinzip nur bei einem der beiden Zwergloris beobachtet. Das weibliche Tier konnte nicht genügend an die Versuchssituation habituiert werden und hat deshalb eine sehr geduckte

Körperhaltung eingenommen. Auch *Tupaia* hat seinen Rumpf auf dem Laufband sehr gestreckt und den Körperschwerpunkt dem Untergrund angenähert. Bei exploratorischen Bewegungen auf festem Grund zeigen Spitzhörnchen eine stärkere Rückenkrümmung (JENKINS 1974a). Für Mustelidae wurden ähnliche, situationsbedingte Unterschiede in der Körperhaltung berichtet (MORITZ ET AL. 2007, HORNER & BIKNEVICIUS 2010).

Hypothese zum Grundmusterzustand der Primaten

Die Hypothesen zum Grundmuster der Wirbelsäulenbewegung sind aufgrund der geringen Vergleichsbasis nur schwach begründet. Offenbar zeigen Primaten hier die gleichen Bewegungsprinzipien wie andere Säugetiere, so dass eine Änderung der Vorzugsrichtung der Bewegung für das Grundmuster nicht anzunehmen ist.

Strepsirhini nutzen laterale Undulationen der Wirbelsäule, um ihre Schrittlänge zu erhöhen. Anthropeida machen von dieser Möglichkeit weniger Gebrauch. Eine sehr große Amplitude der lateralen Undulationen ist ein abgeleitetes Merkmal der Loridae und korreliert mit der Vermehrung der Wirbelzahlen im Rumpfbereich bei diesen Primaten.

Die Beckenachse der hier untersuchten Primaten ist im Vergleich zu den Außengruppen gegenüber der Horizontalebene stärker geneigt. Die Variabilität ist zwar groß, aber dennoch könnte dies ein abgeleitetes Merkmal im Grundmuster der Primaten sein.

Paradigmen zum adaptiven Wert

Durch Flexion der Wirbelsäule in der Sagittalebene kann das Becken nicht nur stärker geneigt sondern auch nach cranial verlagert werden. So können die Abstände der Gliedmaßendrehpunkte zueinander verändert werden, wodurch schließlich die Gewichtsverteilung zwischen Vorder- und Hintergliedmaßen beeinflussbar ist. Je stärker der Rücken gekrümmt wird, umso größer kann der Anteil des Körpergewichts sein, den die Hinterextremität trägt, wenn die Kinematik des Beines selbst unverändert bleibt.

Bewegungen der Extremitäten

Die Beingeometrie im Grundmuster der Theria begründet, wie schon bei der Betrachtung der Extremitätenproportionen, die Auswahl der verglichenen Merkmale und die Unterschiede der hiesigen Analyse zu bisherigen Studien der Kinematik der Extremitäten von Primaten. Ein allgemeiner Exkurs zur Beingeometrie wird deshalb den Ausführungen zur Bewegung der Extremitäten der Primaten vorangestellt.

Die Beingeometrie der Theria

Wie im einleitenden Abschnitt dieses Kapitels schon beschrieben, sind die Extremitäten der Theria nachgiebige Federn (BLICKHAN 1989, MCMAHON & CHENG 1990, FARLEY ET AL. 1993, FISCHER & BLICKHAN 2006, GEYER ET AL. 2006, BIEWENER & DALEY 2007). Sie bestehen aus mindestens drei gegeneinander gewinkelten propulsiven Elementen und einem Kontaktelement, durch welches die Kraft auf das Substrat übertragen wird (KUZNETSOV 1985, FISCHER & WITTE 1998). Aus der artübergreifenden Ähnlichkeit der Vorder- und Hinterextremitäten im Hinblick auf diese Gliederung leiten sich die funktionellen Analogiebeziehungen zwischen den propulsiven Elementen beider Extremitäten ab (vgl. Abb. 4.1.1).

Die Bewegung der Extremitäten während der Kontaktphase resultiert aus einer weitgehend kontinuierlichen Retraktion der drei propulsiven Elemente, ihre Winkelgeschwindigkeit ist nahezu konstant (FISCHER ET AL. 2002). Die jeweils proximalen Elemente Scapula und Femur bewegen sich parallel zu den distalen Elementen Radius und Tarsometatarsus. FISCHER & WITTE (1998) haben dieses Bewegungsprinzip als „*pantograph behaviour*“ bezeichnet. Wie bei diesem Zeichengerät wird also auch im Bein die Auslenkung des proximalen Elementes nur auf einen größeren Maßstab, der Auslenkung des distalen Elementes, übertragen (Abb. 5.3.9). Länge und Winkelung des mittleren Elementes bestimmen den Grad der Vergrößerung. Das Längenverhältnis zwischen proximalem und distalem Element hat wiederum Einfluss auf die Kraft, die nötig ist, um das distale Element zu bewegen, aber auch auf die Kraft, die aus dieser Konstruktion für den Antrieb gewonnen werden kann.

Die von den drei propulsiven Elementen eingeschlossenen Gelenke, Schulter- und Ellbogengelenk der Vorderextremität und Knie- und Sprunggelenk

der Hinterextremität bestimmen durch die Amplitude ihrer Bewegungsumfänge maßgeblich die Änderung der funktionellen Beinlänge. Die funktionelle Beinlänge ist die Distanz zwischen proximalem Drehpunkt und Kontaktpunkt mit dem Substrat. Gelenkbewegungen während der Kontaktphase resultieren vor allem aus dem Umfang, in dem die gelenkstabilisierende Muskulatur Beugung unter der einwirkenden Schwerkraft zulässt (COHEN & GANS 1975, ENGLISH 1978A, FISCHER 1999, SCHOLLE ET AL. 2001, FISCHER & BLICKHAN 2006). Während der Vorschwingphase bestimmen die Bewegungen der Gelenke die Geschwindigkeit der vorschwingenden Extremität.

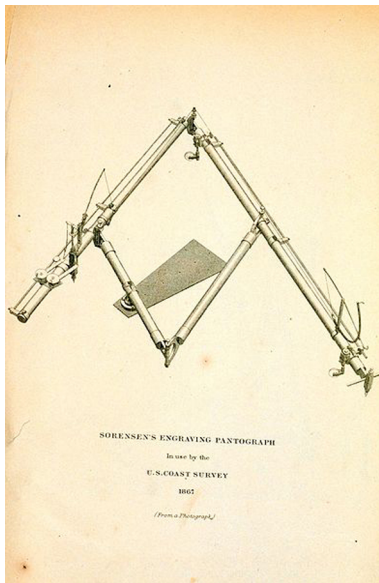


Abb. 5.3.9: Gravurpantograph von Sorensen (1867).

Die Steifigkeit des Beines während der Kontaktphase wird über die spinalen Regelkreise eingestellt, wobei die zweigelenkigen Extensoren der Vorder- und Hinterextremität (*M. triceps brachii* und *M. triceps surae*) eine zentrale Position in der Perzeption der Beingeometrie einnehmen (ECCLES & LUNDBERG 1958 HONGO ET AL. 1984, CAICOYA ET AL. 1999). Die Perzeption erfolgt als Dehnungsgrad in den Muskelspindeln, deren *Ia*-Afferenzen über Interneurone im Rückenmark auf die Motoneurone der eingelenkigen Muskeln der Extremität verschaltet sind.

In symmetrischen Gangarten tragen gleiche Drehpunkthöhen der Vorder- und Hinterextremitäten zur Stabilisierung der Rumpfachse in der Sagittalebene bei. Vertikale Oszillationen des Körperschwerpunktes können kontrolliert und minimal gehalten werden. Ich habe im Kapitel 5.1 bereits erörtert, dass dies ein Prinzip der dynamischen Stabilität darstellt, welche für die Nachgiebigkeit der Bewegung wichtig ist. Bei gleichen Drehpunkthöhen können Vorder-

und Hinterextremitäten die gleichen Schrittlängen erreichen, wenn sich die Bewegungsumfänge der Gliedmaßen, darstellbar in der Gesamtwinkelbewegung einer Extremität, einander anpassen. Unterschiede in den anatomischen Längen der Vorder- und Hinterextremität werden dadurch ausgeglichen.

Während der Drehpunkt der Hinterextremität in einem formschlüssigen Gelenk, dem Hüftgelenk, in einer festen Lagebeziehung zum Rumpf steht, gilt dies für den Drehpunkt der Vorderextremität nicht. Die Vorderextremität rotiert um einen Momentanpol, ein kraftschlüssiges Gelenk dessen Lagebeziehung zum Rumpf von der Aktivität der extrinsischen Muskulatur bestimmt wird (ENGLISH 1978B). Im Röntgenbild kann der Momentanpol ermittelt werden, indem man den Punkt der geringsten Bewegung relativ zum Rumpfskelett sucht („*point of zero velocity*“). Dieser befindet sich bei kleineren Vertretern der Theria am vertebralen Rand der Scapula und liegt auf gleicher Höhe mit dem Hüftgelenk (FISCHER ET AL. 2002). Im Grundmuster der Theria haben Vorder- und Hinterextremitäten in symmetrischen Gangarten die gleiche Drehpunkthöhe, die gleiche Schrittlänge und folglich auch die gleiche Gesamtwinkelbewegung.

Bisherige Studien zur Merkmalsverteilung zwischen Primaten und anderen Säugetieren

Beschreibungen der Bewegungsabläufe von Gelenken und Beinelementen bei Primaten übernehmen nicht selten Bezugssysteme aus Studien der menschlichen Fortbewegung. Die Scapula wird deshalb aus der Betrachtung der Kinematik der Vorderextremität von Primaten weitgehend ausgeschlossen, die nur als Arm dem Hinterbein als funktionelles Analogon gegenübergestellt wird. Einzige Ausnahmen bilden zwei röntgenkinematographische Arbeiten zur Schulterbewegung von *Chlorocebus aethiops* (ROBERTS 1974, WHITEHEAD & LARSON 1994) sowie eine Studie über die funktionelle Morphologie der Vorderextremität von *Alouatta seniculus* (SCHÖN YBARRA & SCHÖN 1987). Das Auslassen der Scapula führt aber zu einer anderen Einschätzung der Drehpunktlage, der funktionellen Beinlänge und schließlich der Winkelbewegung der Vorderextremität.

Vergleichende Studien zur Extremitätenbewegung von Primaten mit anderen Säugetieren haben sich insbesondere mit dem Umfang der Gesamtwinkelbewegung beschäftigt (REYNOLDS 1987, LARSON 1998, LARSON ET AL. 2000, 2001). REYNOLDS (1987)

beschrieb, dass Primaten (*Eulemur*, *Ateles*, *Erythrocebus* und *Pan*) bei einer postulierten Übergangsgeschwindigkeit zwischen symmetrischen und asymmetrischen Gangarten relativ größere Schrittlängen haben als andere Säugetiere, die sie durch eine größere Winkelbewegung der Extremitäten erreichen. Der Außengruppenvergleich beruhte hier auf einer Regressionsgleichung über die Schrittlängen von vier anderen Säugetieren: Maus, Ratte, Hund und Pferd (HEGLUND ET AL. 1974).

LARSON ET AL. (2000, 2001) haben diese Hypothese an einem umfangreicheren Artenspektrum geprüft und fanden, dass Primaten tatsächlich im Mittel eine größere Winkelbewegung haben als Carnivora, Rodentia und Artiodactyla. Welche Transformationsrichtungen diesen Mittelwertunterschieden zugrunde liegen und welche Merkmalsausprägung in welcher Gruppe abgeleitet ist, muss auf der Basis einer Phylogenie noch geklärt werden. Die Vorderextremität der Primaten fällt durch einen besonders großen Bewegungsumfang auf, den sie durch eine erhöhte Protraktion des Humerus erreicht. Der große Bewegungsumfang des Armes im Vergleich zur Hinterextremität ist aber vor allem in der Annahme begründet, der proximale Drehpunkt der Vorderextremität läge im Schultergelenk.

LARSON (1998) und LARSON ET AL. (2000) haben die größere Protraktion des Humerus als typisches Merkmal quadrupeder Primaten beschrieben. Die Autoren diskutieren seinen adaptiven Vorteil im Zusammenhang mit der visuellen Kontrolle der Positionierung der Hand. Diese Hypothese wird unterstützt durch Beobachtungen bei arborikolen Marsupialia, deren Humerus auch einen größeren Auffußwinkel hat (SCHMITT & LEMELIN 2002, LEMELIN & SCHMITT 2007).

Eine ebenfalls umfangreiche Vergleichsstudie behandelt die Frage, ob die Extremitäten der Primaten als Anpassung an die arboreale Fortbewegung besonders nachgiebig sind (LARNEY & LARSON 2004). Als Maß für die Nachgiebigkeit wurde die Amplitude der Beugung von Ellbogen- und Kniegelenk verglichen. In diesem Parameter unterschieden sich die Primaten im Mittel nicht so deutlich von den Mittelwerten der Marsupialia und Rodentia. Die Nachgiebigkeit des Ellbogengelenkes war häufig größer gegenüber derjenigen des Kniegelenkes.

Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und Vergleich

Lage der proximalen Drehpunkte

Der Drehpunkt der Scapula kann näherungsweise durch den Schnittpunkt zwischen dem vertebrale

Rand und der Spina scapulae angegeben werden (vgl. Übersicht 5.1). Als Momentanpol hat er jedoch keine konstante Lagebeziehung zum Rumpfskelett, wie dies beim Hüftgelenk als formschlüssigem Drehpunkt der Hinterextremität (in symmetrischen Gangarten) der Fall ist.

Bei *Microcebus*, *Saguinus* und *Saimiri* liegt der Drehpunkt der Scapula auf gleicher Höhe mit dem Hüftgelenk der gleichseitigen Hinterextremität. Bei *Eulemur* kann sich der Oberrand des Schulterblattes aber bisweilen unterhalb der Ebene des Hüftgelenkes befinden. In diesen Fällen gibt es im Formumriss der Scapula selbst keinen Punkt der geringsten Bewegung und der Momentanpol ist nach dorsal entlang der virtuellen Verlängerung der Spina scapulae verlagert (SCHMIDT 2008).

Bei *Nycticebus pygmaeus* sind die Verhältnisse grundlegend anders. Nur das weibliche Tier, das nicht an die Versuchssituation habituiert werden konnte und in den aufgezeichneten Sequenzen eine eher geduckte Körperhaltung einnahm, verhielt sich im Hinblick auf die Drehpunktlagen so wie die vier anderen Arten. Das männliche Tier, dessen Körperhaltung und Bewegungsweise im Versuch seinem gewöhnlichen Verhalten im Käfig entsprachen, zeigte ein anderes Muster. Hier lag der Oberrand der Scapula auf gleicher Höhe mit dem Iliosakralgelenk und das Hüftgelenk befand sich etwa auf der Ebene der Schulter. Durch die umfangreiche Beckenrotation und die starke Neigung der Beckenachse zur Horizontalebene wird hier das Ilium offenbar zu einem zusätzlichen propulsiven Element der Hinterextremität. Eine solche intraspezifische Variabilität ist von anderen Arten bisher nicht bekannt. Sie verdeutlicht einmal mehr die Anpassbarkeit der Bewegungsprinzipien in einem gegebenen strukturellen Rahmen. Beide Verhaltensweisen sind aber Teil des natürlichen Bewegungsrepertoires, wie Studien an anderen Vertretern der Loridae belegen (EHRlich & MUSICANT 1977). Deshalb werde ich im Folgenden die kinematischen Parameter der beiden Tiere separat aufführen. Bei den anderen vier Primatenarten waren Unterschiede zwischen den Individuen weniger auffällig, aber doch bisweilen vorhanden.

Wie für das Hüftgelenk oben beschrieben, ist die Drehpunkthöhe der Extremitäten nicht konstant im Verlauf eines Schrittzyklus. Die Drehpunkte der gleichseitigen Extremitäten ändern ihre vertikale Position aber stets gemeinsam. Ist das Hüftgelenk der auffußenden Hinterextremität an seinem tiefsten Punkt, so ist auch der Drehpunkt der Vorderextremität am Ende ihrer Kontaktphase am weitesten abgesenkt. Die Drehpunkte der Gliedmaßen der anderen Körperseite liegen zu diesem Zeitpunkt relativ höher.

Winkelbewegungen der Extremitäten

Die Winkelbewegung einer Extremität beschreibt ihren Bewegungsumfang als Stütz- und Antriebselement. Sie wird ermittelt als der Winkel zwischen zwei Geraden. Eine Gerade verbindet den proximalen Drehpunkt mit dem Kontaktpunkt beim Aufsetzen, die zweite Gerade verbindet diese Punkte beim Absetzen der Extremität. Der Winkel der jeweiligen Gerade zur Vertikalen stellt den Auffuß- bzw. Abfußwinkel der Extremität dar.

Bei den Primaten wie auch bei anderen Säugetieren unterscheiden sich die Winkelbewegungen vorn und hinten in ihren Mittelwerten oft um wenige Grad (Abb. 5.3.10). Nur bei *Tupaia* und *Eulemur* ist der Bewegungsumfang der Vordergliedmaßen gegenüber den Hintergliedmaßen deutlich größer. Bei *Nycticebus pygmaeus* (♂) erreicht die Hinterextremität den Bewegungsumfang der Vorderextremität dann, wenn das Hüftgelenk als proximaler Drehpunkt angenommen wird.

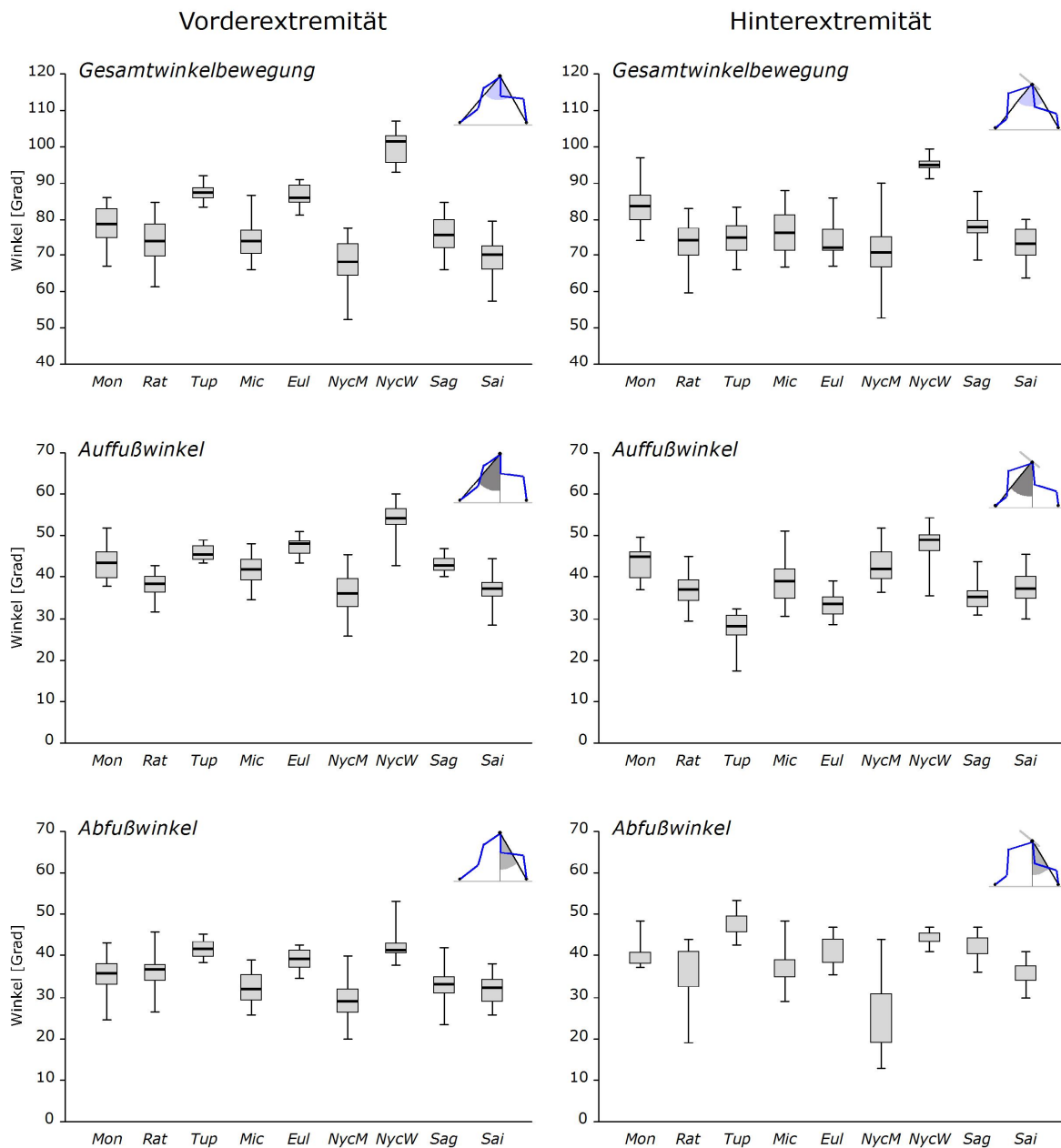


Abb. 5.3.10: Winkelbewegung der Extremitäten bei Primaten und Vertretern der Außengruppen.
 Mon - *Monodelphis*, Rat - *Rattus*, Tup - *Tupaia*, Mic - *Microcebus*, Eul - *Eulemur*,
 Nyc - *Nycticebus* [M: Männchen, W: Weibchen], Sag - *Saguinus*, Sai - *Saimiri*.
 Median, oberes und unteres Quartil und Extremwerte.

Im Vergleich zwischen den Primaten wird deutlich, dass die Gesamtwinkelbewegung der Extremitäten in keiner unmittelbaren Beziehung zur relativen Schrittlänge steht, die ja ebenso von der Extremitätenlänge beeinflusst ist (vgl. Abb. 5.3.5). *Microcebus* und *Saguinus* haben beispielsweise trotz großer Winkelbewegung relativ kleine Schrittlängen und *Nycticebus* erreicht die großen Schrittlängen nicht durch große Winkelbewegung sondern primär durch die langen Gliedmaßen. Der Bewegungsumfang der hinteren Extremität ist bei allen Arten sehr ähnlich und unabhängig von Körpergröße oder systematischer Stellung. Eine Erhöhung der Gesamtwinkelbewegung bei Primaten gegenüber anderen Säugetieren, die als eine Ursache der relativ größeren Schrittlängen vorgeschlagen wurde (REYNOLDS 1987, LARSON ET AL. 2000, 2001), ist im Vergleich der hier berücksichtigten Arten nicht erkennbar.

Während die Gesamtwinkelbewegung der Vorderextremität variabler erscheint als diejenige der Hinterextremität, ist der Grad der Variation im Verhältnis von Auf- und Abfußwinkel vorn geringer. Der Auffußwinkel der Vorderextremität ist bei allen fünf Primatenarten stets größer als ihr Abfußwinkel und die Differenz liegt im Mittel bei 11% ($\pm 2\%$) der Gesamtbewegung (Abb. 5.3.10). Auffällig ist hier vor allem der Unterschied zwischen den beiden Zwergloris, während im Vergleich zwischen den Arten kein spezifischer Einfluss der Körpergröße oder der Gliedmaßenproportionen erkennbar ist. Die Exkursionen der Hinterextremität nach anterior und posterior sind bei den meisten Arten symmetrisch, der Winkel der zwischen dem Fußpunkt und dem Drehpunkt beim Auf- und Abfüßen eingeschlossen wird, bildet folglich ein gleichseitiges Dreieck. Eine starke Asymmetrie besteht bei *Tupaia* und dem männlichen *Nycticebus*, weshalb die Variation zwischen den Arten gegenüber der Vorderextremität größer erscheint (mittlere Differenz der Auf- und Abfußwinkel in Prozent der Gesamtbewegung: $3\% \pm 12\%$).

Beingeometrien und Bewegungen der propulsiven Elemente

Die Beingeometrie ist sowohl von der Positionierung der propulsiven Elemente als auch von den Längenverhältnissen zwischen den Elementen bestimmt wird. Im Begriff der Beingeometrie sind die Struktur und ihr Funktionieren also zusammengefasst. So ist die Gleichheit der Winkelbewegung von Vorder- und Hinterextremität nicht notwendigerweise das Ergebnis gleicher Bewegungen der Beinelemente, sondern resultiert ebenso aus den Proportionen der propulsiven Elemente.

In Kapitel 4 habe ich die Extremitätenproportionen der Primaten verglichen und gezeigt, dass die Längenverhältnisse zwischen den propulsiven Elementen der Vorder- und Hinterextremität unterschiedlich sind. Die Scapula ist kürzer gegenüber dem Humerus und dem Radius, ihre relative Länge liegt bei 17% - 24% der Summe der drei propulsiven Elemente. An der Hinterextremität ist stattdessen das distale Element, der Tarsometatarsus, relativ kürzer (17% - 23%) als Femur und Tibia (vgl. Anhang A2). Weiterhin sind die Proportionen der Hinterextremität artübergreifend ähnlicher als die entsprechenden Proportionen der Vorderextremität. Die unterschiedlichen Proportionen verleihen den Vorder- und Hinterextremitäten also zunächst eine unterschiedliche Bein-geometrie. Der Grad der Ähnlichkeit oder Verschiedenheit der Gliedmaßenproportionen sollte sich folglich auch in entsprechenden Gemeinsamkeiten oder Unterschieden in der Kinematik der propulsiven Elemente widerspiegeln.

Da bei dem diagonalen Fußfallmuster der Primaten die Hinterextremität unmittelbar hinter der noch in Kontakt befindlichen gleichseitigen Vorderextremität aufgesetzt wird, beeinflussen schließlich auch die Längenverhältnisse der Gliedmaßen zueinander und gegenüber dem Rumpf die Kinematik. Sind die Gliedmaßen sehr lang, ist eine gegenseitige Störung der Bewegungsabläufe auf einer Körperseite nicht unwahrscheinlich und birgt ein Risiko für die Kontinuität und Stabilität der Fortbewegung. Bei Primaten, die sich auf flachem Grund bewegen, werden diese Störungen durch so genanntes „overstriding“ vermieden - das Hinterbein wird dabei seitlich am Vorderbein vorbei geführt und der Fuß setzt neben oder sogar vor der Hand auf (HILDEBRAND 1967, LARSON & STERN 1987, DEMES ET AL. 1994, D'AOÛT ET AL. 2004, CARTMILL ET AL. 2007, WALLACE & DEMES 2008). Bei der arboreal quadrupeden Fortbewegung ist dagegen die Spurweite durch den Substratdurchmesser limitiert und „overstriding“ kommt hier nur dann vor, wenn sich die Kontaktphasen der gleichseitigen Extremitäten bei höherer Geschwindigkeit kaum noch überlappen (WALLACE & DEMES 2008, SCHMIDT 2008).

1. Bewegungsverlauf während eines Schrittzklus

Bevor ich die kinematischen Unterschiede zwischen den Arten und ihre Beziehung zu den Gliedmaßenproportionen diskutiere, möchte ich zunächst die Gemeinsamkeiten der Bewegungsabläufe darstellen. Die Bewegung der Extremitäten während der Kontaktphase resultiert aus einer weitgehend kontinuierlichen Retraktion der drei propulsiven Elemente, ihre Winkelgeschwindigkeit ist nahezu kon-

stant (Abb. 5.3.11). Die jeweils proximalen Elemente Scapula und Femur bewegen sich parallel zu den distalen Elementen Radius und Tarsometatarsus. Darin folgen auch die Primaten dem mechanischen Prinzip des Pantographen (FISCHER & WITTE 1998).

ist als das Femur. So übertrifft die Amplitude des Femur diejenige der Scapula erheblich, bei einigen Arten sogar um das Doppelte (*Eulemur*, *Saguinus*).

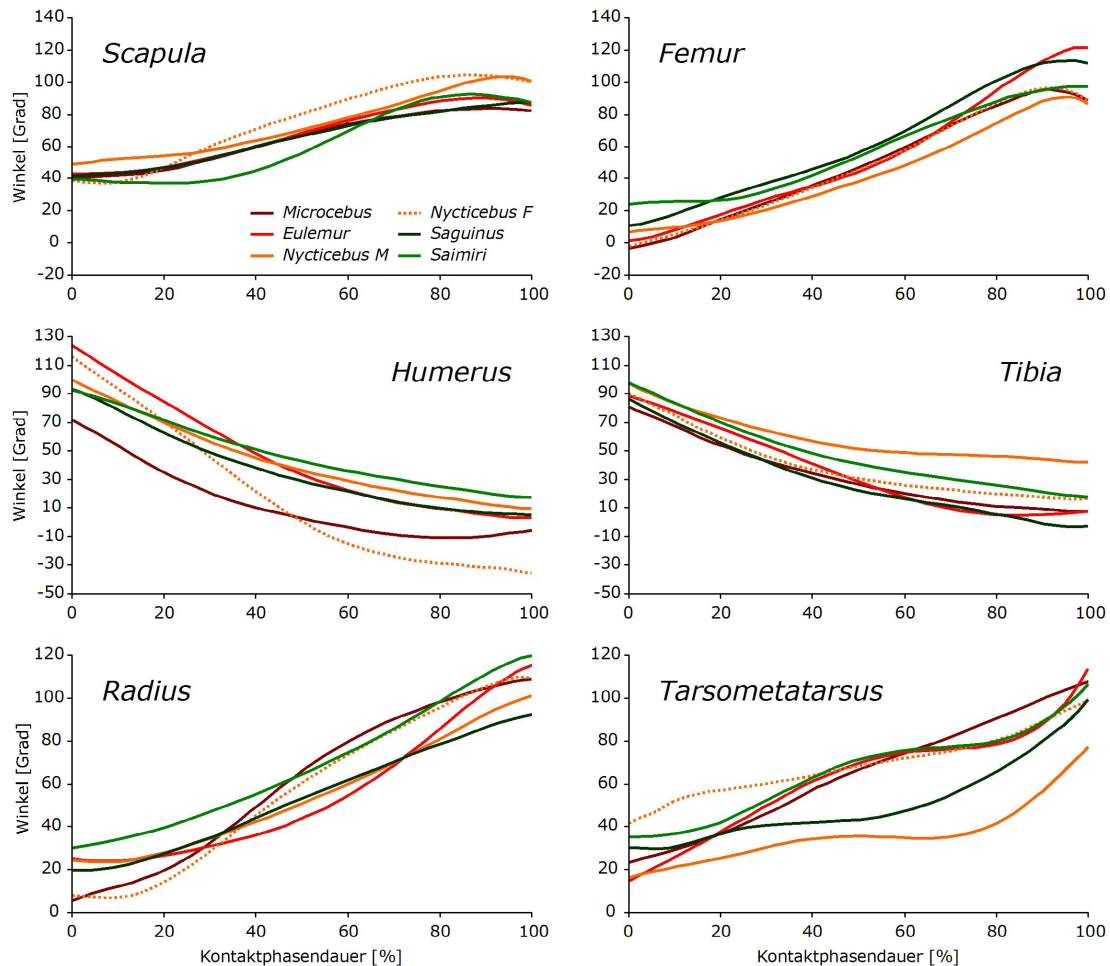


Abb. 5.3.11: Bewegungen der propulsiven Elemente der Vorder- der Hinterextremität während der Kontaktphase.

Die zentrale Rolle dieses Prinzips für die Bewegung der Extremität wird auch durch die geringe Variation zwischen den Arten unterstrichen. Am Beginn eines Schrittzklus haben die parallel geführten Elemente Scapula und Radius sowie Femur und Tarsometatarsus ihre größte Neigung gegenüber der Horizontalebene und rotieren während der Kontaktphase in eine annähernd vertikale Position. Die mittleren Elemente Humerus und Tibia beginnen stattdessen ihre Retraktionsbewegung mit einer vertikalen Position und erreichen beim Abfußen eine annähernd horizontale Lage.

Die Amplituden der Bewegung der funktionell analogen Elemente von Vorder- und Hinterextremität entsprechen sich aber in der Regel nicht, weil die Scapula bedingt durch die Art ihrer Kopplung mit dem Rumpf in ihrem Bewegungsumfang stärker limitiert

Der Humerus gleicht diese Differenz durch einen größeren Bewegungsumfang gegenüber der Tibia weitgehend aus.

Während der Vorschwingphase variieren die Bewegungen der propulsiven Elemente in größerem Umfang zwischen den Arten. Übereinstimmend ist, dass die Protraktion im Hinblick auf die Winkelgeschwindigkeit der Elemente keine kontinuierliche Bewegung ist (Abb. 5.3.12). Die Geschwindigkeit des Beines ist in der Anfangs- und Endphase der Vorschwingbewegung niedrig. Im Unterschied zum Aufußen ist das Abfußen der Extremität kein zeitlich eng begrenzter Moment im Schrittzklus und dehnt sich über mehrere Millisekunden aus, in denen die Kontaktelemente allmählich vom Substrat gelöst werden. So beginnt die Protraktion der Extremität proximal und setzt sich sukzessiv nach distal fort.

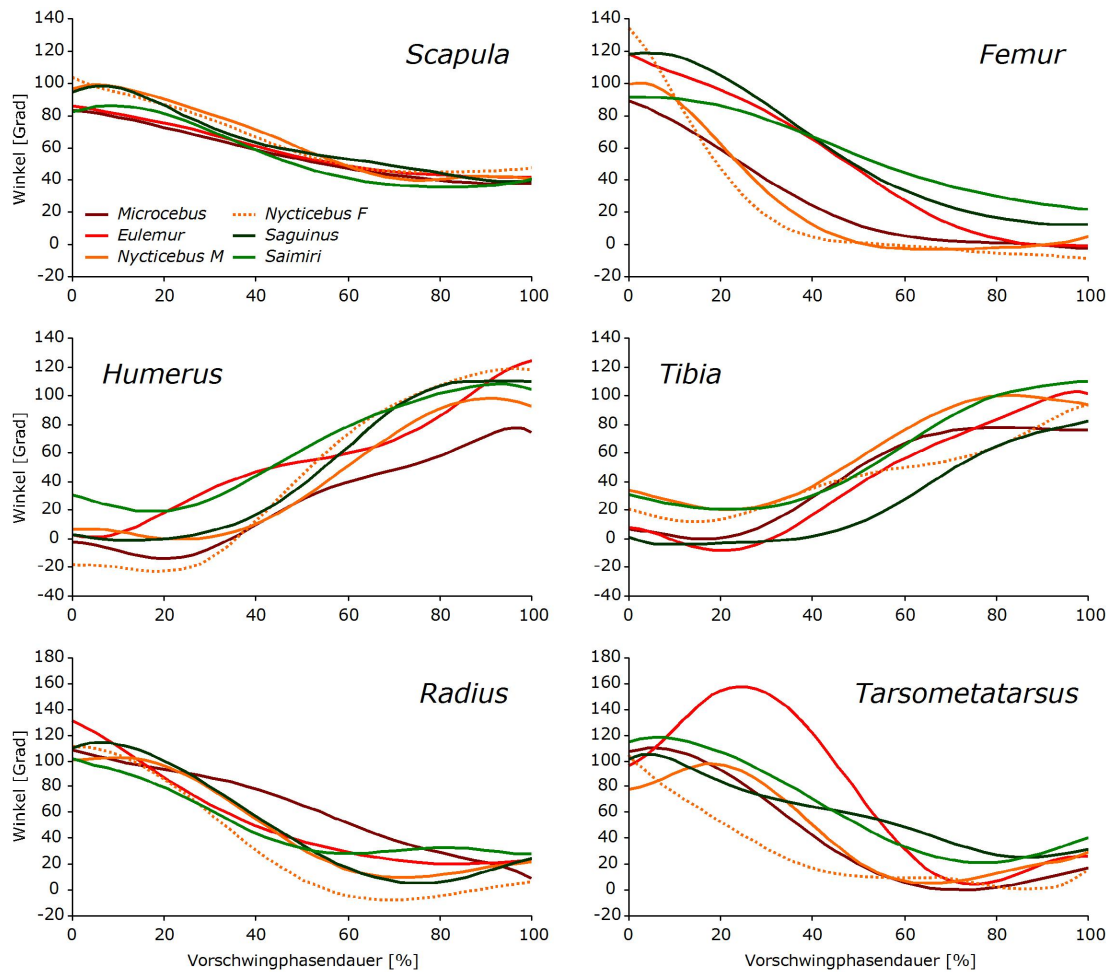


Abb. 5.3.12: Bewegungen der propulsiven Elemente der Vorder- der Hinterextremität während der Vorschwingphase.

Scapula und Femur befinden sich schon in ihrer Vorwärtsbewegung, während sich die Retraktion von Humerus und Tibia noch über das Ende der Kontaktphase hinaus fortsetzt. Eine deutliche Beschleunigung der Extremität tritt dann bei 30% der Phasendauer ein und endet bei etwa 75%. Im letzten Viertel der Vorschwingphase hat das Bein die Geometrie seiner Auffußposition beinahe erreicht. Im distalen Bereich beginnt bereits die Retraktion.

2. Einfluss der Geschwindigkeit auf die Beingeometrie

Bedingt durch die mechanischen Rahmenbedingungen der Beinbewegung sind der Variation kinematischer Parameter als Mittel zur Veränderung von Schrittlänge und Geschwindigkeit Grenzen gesetzt. Diese Grenzen wurden schon in der geringgradigen Veränderbarkeit des Kontaktphasenweges der Extremitäten deutlich.

Eine Regressionsanalyse der Auf- und Abfußwinkel der propulsiven Elemente gegenüber Schrittlänge und Geschwindigkeit bestätigt diese Limitierung.

Selbst wenn ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Positionierung bestimmter Elemente einerseits und Schrittlänge oder Geschwindigkeit andererseits nachweisbar ist, beeinflusst die Variation von Geschwindigkeit und Schrittlänge die Variation der Kinematik durchschnittlich nur um etwa 20%-30% (Anhang A15).

Die Auf- und Abfußwinkel der Hinterextremität sind stärker von Änderungen der Schrittlänge und Geschwindigkeit beeinflusst als die entsprechenden kinematischen Parameter der Vorderextremität.

Im Vergleich zwischen den Arten wird deutlich, dass es kein einheitliches Prinzip der Veränderung der Kinematik in Abhängigkeit von Geschwindigkeit und Schrittlänge gibt. Ebenso wenig ist hier ein phylogenetisches oder körpergrößenbestimmtes Signal erkennbar. Einzige Gemeinsamkeit zwischen den Arten besteht im Verhalten des Humerus und der Vergrößerung seines Auffußwinkels mit zunehmender Schrittlänge. An der Hinterextremität hat die Änderung der Auf- und Abfußwinkel des Femur meist den größten Einfluss auf die Schrittlänge.

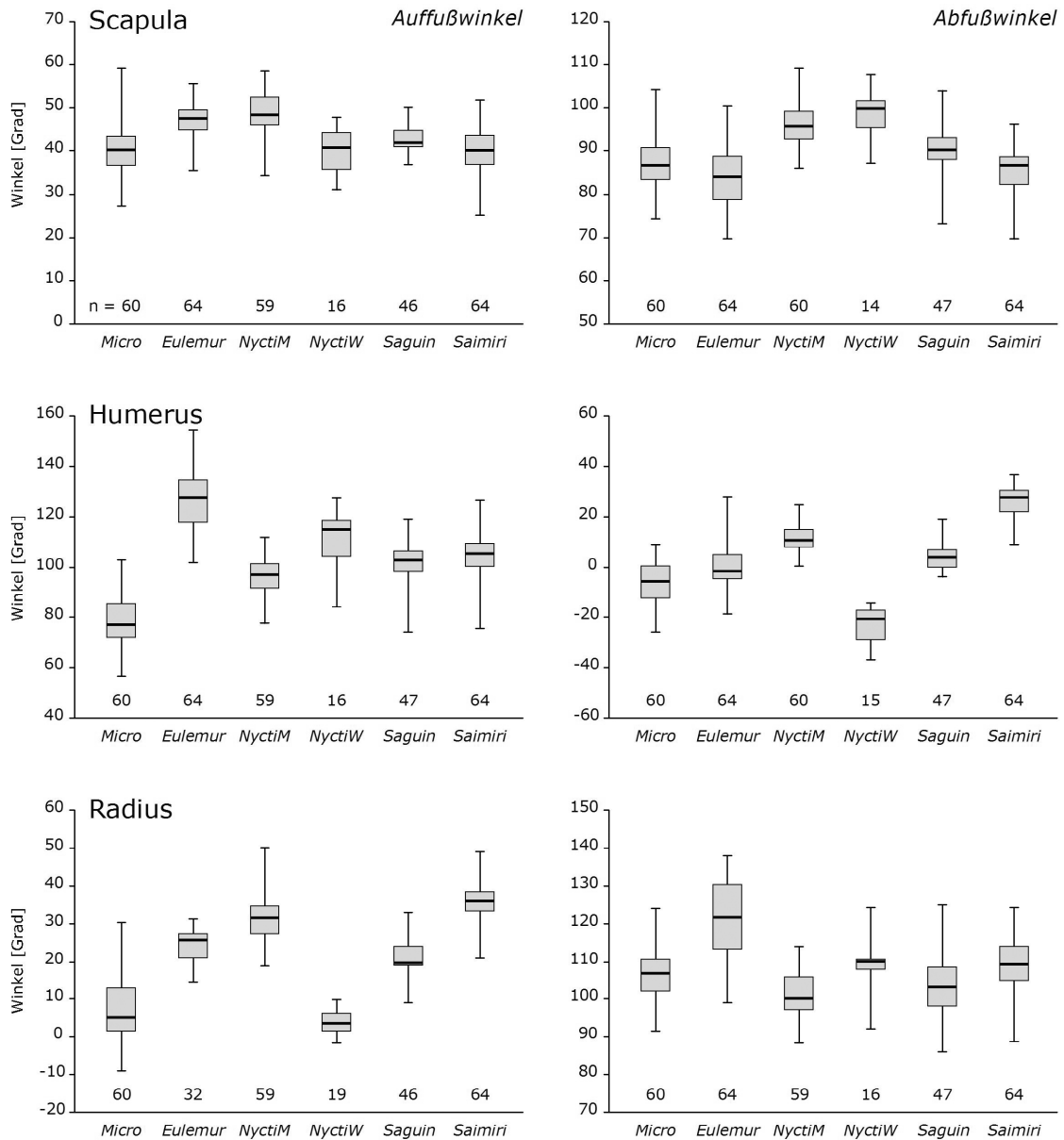


Abb. 5.3.13: Propulsive Elemente der Vorderextremität. Auf- und Abfußwinkel. Median, oberes und unteres Quartil und Extremwerte.

3. Auf- und Abfußwinkel der propulsiven Elemente und ihre Beziehung zu den intramembralen Extremitätenproportionen

Aufgrund der unterschiedlichen Einflüsse von Geschwindigkeit und Schrittlänge auf die Kinematik der propulsiven Elemente ist eine Kovarianzanalyse nicht das geeignete Mittel für den Vergleich von Mittelwerten zwischen den Arten. Die Auf- und Abfußpositionen sind deshalb anhand ihrer Mediane und Quartile verglichen, um die Variation zu berücksichtigen, die von Art zu Art verschiedene Ursachen hat (Abb. 5.3.13 und 5.3.14).

Die größte Ähnlichkeit zwischen den Arten besteht im Auffußwinkel der Scapula. Hier fällt nur

Nycticebus auf, dessen relativ lange Claviculae einen größeren Abfußwinkel zulassen. Ebenfalls sehr ähnlich sind sich die fünf Primaten in den Abfußpositionen des Radius sowie den Auffußwinkeln der Elemente der Hinterextremität. In diesen Parametern weicht oft nur eine Art vom allgemeinen Muster ab.

Unter allen hier verglichenen Primaten hat *Microcebus* den kleinsten Auffußwinkel des Humerus und den kleinsten Abfußwinkel des Femur. Die Gesamtwinkelbewegung der Extremitäten bleibt davon jedoch relativ unbeeinflusst. Der geringe Bewegungsumfang des Humerus wird durch die Proportionen der Vorderextremität ausgeglichen. *Microcebus* hat unter den hier verglichenen Primaten die relativ längste Scapula. An der Hinterextremität kompen-

siert der größere Bewegungsumfang des Tarsometatarsus stattdessen die geringere Amplitude des Femur.

Die relative Verkürzung der Scapula gegenüber Humerus und Radius bei *Eulemur*, *Nycticebus*, *Saguinus* und *Saimiri* geht unmittelbar mit einer veränderten Auffußposition des Humerus einher (Abb. 5.3.13). Diese ist bei allen Arten durch einen größeren Winkel zur Horizontalen gekennzeichnet.

Relevant für Kraftwirkungen innerhalb der Extremität ist, dass der Humerus über die Vertikale hinaus protrahiert wird, wie dies von LARSON ET AL. (2000) als typisches Merkmal der Primaten beschrieben wurde. Das Ellbogengelenk kommt dadurch in eine anteriore Position gegenüber der Schulter und die Drehrichtung der schwerkraftinduzierten Gelenkmomente kann sich verändern (SCHMIDT & SCHILLING 2007).

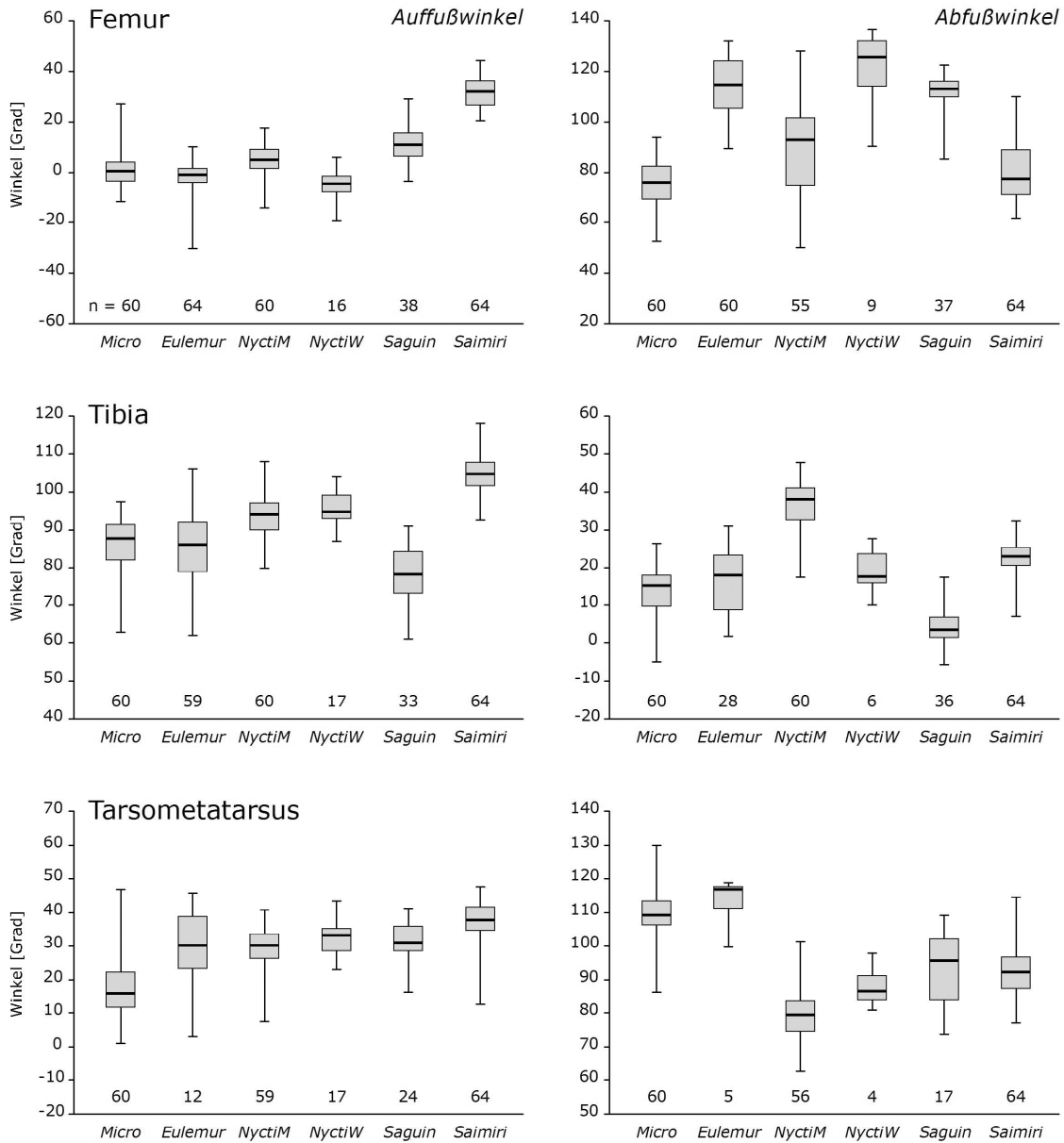


Abb. 5.3.14: Propulsive Elemente der Hinterextremität. Auf- und Abfußwinkel. Median, oberes und unteres Quartil und Extremwerte.

Eulemur und *Nycticebus* (♀) erreichen den relativ großen Auffußwinkel ihrer Vorderextremität vor allem durch einen großen Auffußwinkel des Humerus. Das unterschiedliche Erscheinungsbild der Fortbewegung der beiden Zwergloris, die sich ja in der Gesamtwinkelbewegung ihrer Extremitäten so stark unterscheiden, geht vorn zudem auf einen stärkere Retraktion des Humerus und eine größere Amplitude des Radius beim weiblichen Tier zurück.

An der Hinterextremität ist dagegen die übereinstimmende Positionierung aller Elemente beim Auffußen der Extremität auffällig, nicht nur bei *Nycticebus* sondern auch im Vergleich zwischen den Arten (Abb. 5.3.14).

4. Vergleich der Beingeometrien von Primaten mit Vertretern der Außengruppen

Im Vergleich der Beingeometrien der Primaten mit Vertretern der Scandentia, Rodentia und Marsupialia fällt die Einheitlichkeit der Auffußposition der Hinterextremität besonders auf (Abb. 5.3.15). Diese Positionierung ist nicht nur auf die Primaten beschränkt, sondern erscheint ebenso bei anderen Säugetieren unabhängig von ihrer systematischen Stellung. Erst ab einer Körpergröße von 4 - 5 kg verändert sich diese Position hin zu eine etwas stärkeren Streckung.

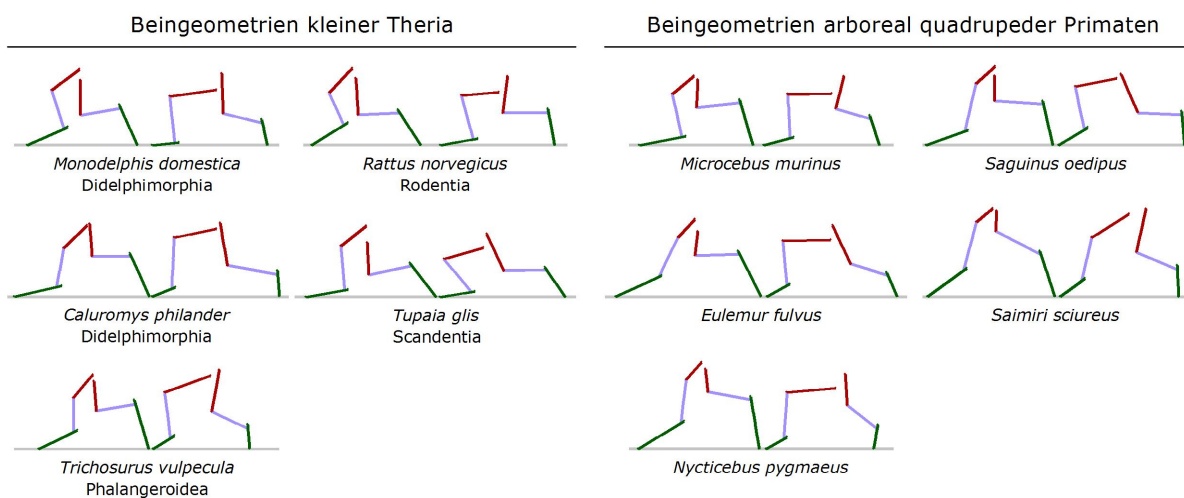


Abb. 5.3.15: Beingeometrien der Primaten im Vergleich zu Vertretern der Außengruppen. Auf- und Abfußpositionen der Vorder- und Hinterextremitäten. Referenzen im Text.

Der Totenkopffaffe fällt häufig durch eine besondere Positionierung seiner Beinelemente auf. Die Unterschiede zwischen *Saimiri* und den übrigen Arten sind in einer allgemein gestreckteren Beinhaltung begründet. Während bei den anderen Arten der Humerus beim Abfüßen und das Femur beim Auffußen annähernd horizontal ausgerichtet sind, hat *Saimiri* hier größere Neigungen der Elemente. Dennoch ist die Winkelbewegung der Extremitäten kaum reduziert. An der Vorderextremität gleicht eine Veränderung der Proportionen den geringeren Bewegungsumfang von Humerus und Radius aus. Anders als bei *Microcebus* mit seiner stark flektierten Beinhaltung, ist bei *Saimiri* jedoch die Scapula relativ kurz und der Humerus relativ lang. An der Hinterextremität gleicht ein größerer Auffußwinkel der Tibia die geringere Amplitude des Femur aus.

Saimiri ähnelt in seiner gestreckteren Beinhaltung eher größeren Vertretern der Anthroipoidea (VILENSKY & GANKIEWICZ 1990A, B, SCHMITT 1994, LARSON ET AL. 2000, 2001, POLK 2002, LARNEY & LARSON 2004).

Dabei nehmen die Auffußwinkel von Femur und Tarsometatarsus um etwa 20° zu (GOSLOW ET AL. 1973, JENKINS & CAMAZINE 1977, VILENSKY & GANKIEWICZ 1990A, B, POLK 2002, DAY & JAYNE 2007).

Eine einheitliche Auffußposition der Vorderextremität wurde bisher sowohl für verschiedene kleine Säugetiere berichtet (FISCHER & BLICKHAN 2006) als auch bei den größeren Felidae beobachtet (DAY & JAYNE 2007). Unter den Primaten gleicht nur *Microcebus* den anderen kleineren Säugetieren in der Winkelung und in den Proportionen der Beinelemente. Bei den größeren Primaten ändert sich die Geometrie der Auffußposition durch die relative Verkürzung des proximalen Elementes und den größeren Auffußwinkel des mittleren Elementes.

In die Vergleichsgruppe habe ich zwei arborikole Marsupialia (*Caluromys philander*, Didelphidae und *Trichosurus vulpecula*, Phalangeridae) aufgenommen, die wie Primaten Greiffüße und ein diagonales Fußfallmuster haben und für die auch eine konvergente Veränderung der Auffußposition hin zur stärkeren Protraktion berichtet wurde (SCHMITT &

LEMELIN 2002, LEMELIN & SCHMITT 2007). Im Vergleich der Beingeometrien ist zwar tatsächlich eine Vergrößerung der humeralen Protraktion, z.B. gegenüber *Monodelphis* erkennbar, doch die Proportionsverhältnisse zeigen keine größere Ähnlichkeit zu den Primaten. Eine nahezu gleiche Auffußposition der Vorderextremität haben auch JENKINS & WEIJS (1979) beim Opossum (*Didelphis virginiana*) beobachtet. Der Humerus der Marsupialia ist im Vergleich zu dem der Primaten recht kurz (34% der Summe der propulsiven Elemente), so dass ein größerer Auffußwinkel des Humerus keine stärkere Protraktion der Vorderextremität erbringt. Dies ist vor allem daran erkennbar, dass die Hand bei allen vier Arten unter dem Auge aufgesetzt wird, ebenso wie bei *Microcebus*, *Monodelphis*, *Rattus*, *Tupaia* und vielen anderen Säugetieren (FISCHER ET AL. 2002, LEMELIN & SCHMITT 2007).

Die Abfußpositionen der Extremitäten erscheinen insgesamt variabler in allen Gruppen, insbesondere bei der Hinterextremität ist hier kein Einfluss der Körpergröße oder der Längenverhältnisse zwischen den Extremitäten erkennbar. Die Abfußposition der Vorderextremität zeichnet sich bei den meisten Vertretern der Außengruppen durch eine starke Retraktion des Humerus aus, die das Ellbogengelenk über die Ebene der Schulter hebt. Dadurch erreicht der Radius einen großen Abfußwinkel von 120° und mehr (FISCHER ET AL. 2002). Bei den Primaten ist stattdessen der Humerus zum Zeitpunkt des Abfußens nahezu horizontal und der Winkel des Radius liegt im Mittel bei 100° - 110°.

Funktionelle Beinlänge und Bewegungen der Gelenke

1. Funktionelle Beinlänge und die Nachgiebigkeit der Kinematik

Der Vergleich der funktionellen Beinlängen von Vorder- und Hinterextremität und der Amplituden ihrer Änderung im Verlauf der Kontaktphase illustriert die Federeigenschaften der Gliedmaßen hinsichtlich ihrer Kinematik sehr gut (Abb. 5.3.16).

Am Beginn und Ende der Kontaktphase sind die Beine maximal gestreckt und erfahren während der Kontaktphase zunächst eine Beugung gefolgt von einer erneuten Streckung. Das Minimum der funktionellen Beinlänge wird erreicht, wenn das Kontaktelement sich unterhalb des proximalen Drehpunktes der Extremität befindet. Die Amplitude der Änderung ist bei allen Arten ähnlich, nur der weibliche Zwerglori fällt durch eine besonders ausgeprägte Beugung der Vorderextremität auf.

Die Hinterextremität, die außer bei *Nycticebus* stets länger ist als die Vorderextremität, ist gegenüber dieser bei allen Arten stärker flektiert. Selbst bei maximaler Streckung am Ende der Kontaktphase erreicht ihre funktionelle Länge nur etwa 70% - 80% der anatomischen Beinlänge. Die Gliedmaßen von *Microcebus* sind unter allen Arten am stärksten flektiert und diejenigen von *Saimiri* und *Eulemur* sind am stärksten gestreckt.

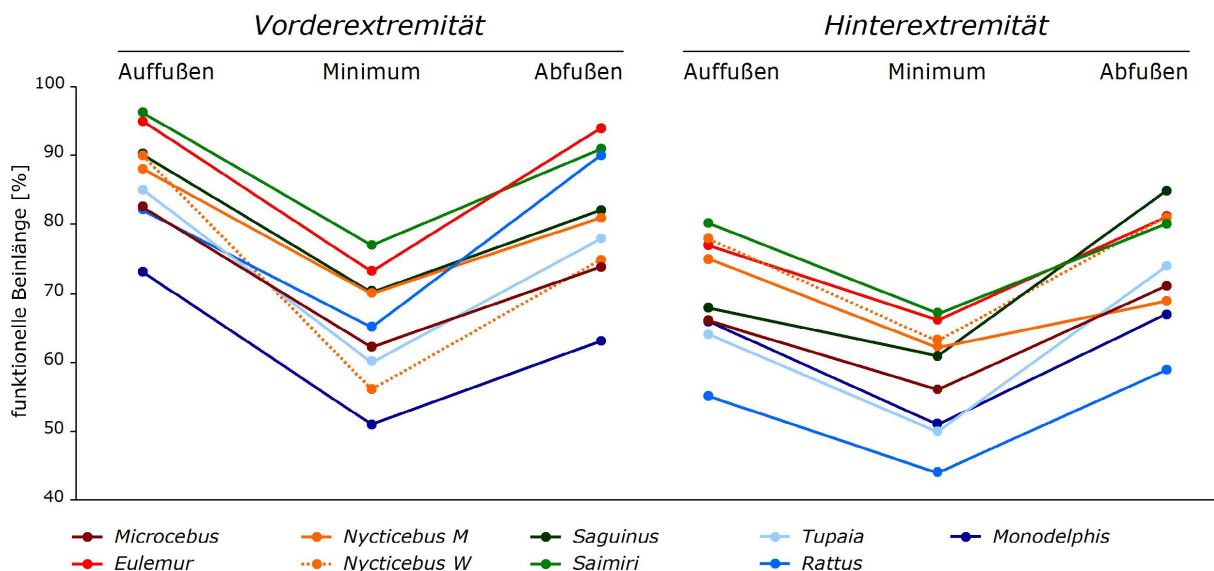


Abb. 5.3.16: Relative Änderung der funktionellen Beinlänge der Vorder- und Hinterextremitäten während der Kontaktphase.

Die Unterschiede zwischen den Arten sind an der Vorderextremität wiederum stärker ausgeprägt, die jeweiligen Längenunterschiede zwischen Vorder- und Hintergliedmaßen wirken sich hier also deutlicher aus.

Die Nachgiebigkeit der Kinematik wird von der Amplitude der Längenänderung zwischen dem Aufußßen und dem Erreichen des Minimalwertes bestimmt (SCHMITT 1999, LARNEY & LARSON 2004). Diese ist an der Vorderextremität bei allen Arten größer gegenüber der Hinterextremität. Dieser Befund stimmt mit den Beobachtungen von LARNEY & LARSON (2004) zur unterschiedlichen Nachgiebigkeit von Ellbogen- und Kniegelenk überein.

Die zunehmende Protraktion der Vorderextremität bei den größeren Arten erhöht die Nachgiebigkeit ihrer Bewegung nicht, weil die Amplitude der Änderung der funktionellen Beinlänge gleich und unabhängig vom Grad der Protraktion bleibt. Arten, die ihre Extremitäten zu Beginn der Kontaktphase stärker strecken, beugen diese auch weniger während der Kontaktphase. Die Hypothese, dass die größere Protraktion der Vorderextremität bei Primaten die Nachgiebigkeit ihrer Bewegung erhöht (LARSON ET AL. 2000), wird hier nicht bestätigt. Dass aber in der Variation dieser Parameter das Potential zur Erhöhung der Nachgiebigkeit liegt, zeigen die Verhältnisse beim weiblichen Zwerglori. Bei der Betrachtung der Bodenreaktionskräfte werde ich auf die Auswirkungen der unterschiedlichen Nachgiebigkeiten von Vorder- und Hinterextremität auf die Beinsteifigkeit und die Kräfteverteilung zwischen den Gliedmaßen zurückkommen.

Im Vergleich der Änderung der funktionellen Beinlängen zwischen den Primaten und den Vertretern der Außengruppen *Tupaia*, *Rattus* und *Monodelphis* wird sichtbar, dass die Primaten keine nachgiebigere Kinematik haben als diese anderen kleinen Säugetiere (Abb. 5.3.16). Die Hinterextremitäten von *Tupaia*, *Rattus* und *Monodelphis* sind insgesamt stärker flektiert und die Amplitude der Längenänderung ist etwas größer als bei den Primaten. Der Grad der Flexion und damit die Nachgiebigkeit sind bei allen fünf Primaten geringer, auch wenn die Ähnlichkeit zwischen *Microcebus* und den Vertretern der Außengruppen relativ groß ist. Bei der Vorderextremität fällt *Microcebus* in den Variationsbereich der Außengruppenvertreter. Unter denen hat *Monodelphis* die am stärksten flektierten Extremitäten und *Tupaia* zeigt die größte Nachgiebigkeit in der Änderung der funktionellen Beinlänge. Die Amplitude der Längenänderung ist hier auch größer als diejenige der Primatenextremitäten. Folglich ist die Vorderextremität der Primaten ebenso nachgiebig wie diejenige der Vergleichsgruppen und die

Hinterextremität der Primaten ist sogar in geringem Umfang weniger nachgiebig.

2. Bewegungen der Gelenke und ihr Einfluss auf die Änderung der funktionellen Beinlänge

Während Streckung und Beugung der Extremität stets einen biphasischen Verlauf in einem Schrittzklus haben, trifft dies nicht notwendigerweise auch auf die Gelenke zu, die von den propulsiven Elementen eingeschlossen werden.

Die Biphasizität ist deutlich im Ellbogen und Kniegelenk ausgeprägt, während im Schultergelenk die zweite Streckungsphase ausbleiben kann (Abb. 5.3.17). Das Sprunggelenk kann entweder kontinuierlich gebeugt oder nach leichter Beugung kontinuierlich gestreckt werden. Die funktionelle Analogie zwischen den propulsiven Elementen der Vorder- und Hinterextremitäten, die auf der Ähnlichkeit ihrer Bewegungsabläufe beruht, ist zwischen den sich in ihren Lagebeziehungen entsprechenden Gelenken (Schulter und Knie, Ellbogen und Sprunggelenk) also nicht gegeben. Hier sind sich Ellbogen- und Kniegelenk bezüglich ihrer Rolle bei der Änderung der funktionellen Beinlänge ähnlicher. In allen Gelenken beginnt die erste Beugephase kurz vor oder mit dem Aufußßen, erreicht ihr Ende jedoch zu unterschiedlichen Zeitpunkten im Verlauf der Kontaktphase. Da die zwei Gelenke einer Extremität sich gegenläufig öffnen, beginnen die Streckungen nicht zeitgleich und gewährleisten dadurch eine gleichmäßige Retraktion oder Protraktion der Extremität.

Während die Bewegungsabläufe der propulsiven Elemente bei allen Arten recht einheitlich erscheinen, sind die Unterschiede im zeitlichen Verlauf der Gelenkbewegungen recht groß (Abb. 5.3.17 und 5.3.18). Die Variation spiegelt dabei nicht nur die Einflüsse der unterschiedlichen Proportionen innerhalb der Extremität wider, sondern eben auch die unterschiedlichen Längenverhältnisse zwischen Vorder- und Hinterextremität. Relativ gering sind nur die Unterschiede in der Bewegung des Kniegelenkes während der Kontaktphase.

Die Amplituden von Schulter- und Ellbogengelenk während der Kontaktphase sind bei *Eulemur* und bei *Nycticebus* (♀) auffallend groß, gehen aber bei *Eulemur* auf eine größere Extension und bei *Nycticebus* (♀) auf eine größere Flexion der Gelenke zurück (Abb. 5.3.19). Während der Vorschwingphase ist der Grad der Beugung der Vorderextremität von Art zu Art verschieden. Bei *Saimiri* ist die Beugung am geringsten, was sich auf die Pendelgeschwindigkeit der Vorderextremität auswirkt. Deren Vorschwingphase dauert länger als diejenige der Hinterextremität und dieser Unterschied resultiert offenbar nicht

nur aus der Masseverteilung in der Extremität sondern auch aus der unterschiedlich starken Beugung. Die Hinterextremität ist im Vergleich zu den anderen Arten während der Vorschwingphase nicht auffallend mehr oder weniger flektiert.

Ein größerer Abfußwinkel im Kniegelenk erhöht bei allen Arten außer bei *Microcebus* die Amplitude der Bewegung während der Kontaktphase und Vorschwingphase (Abb. 5.3.20).

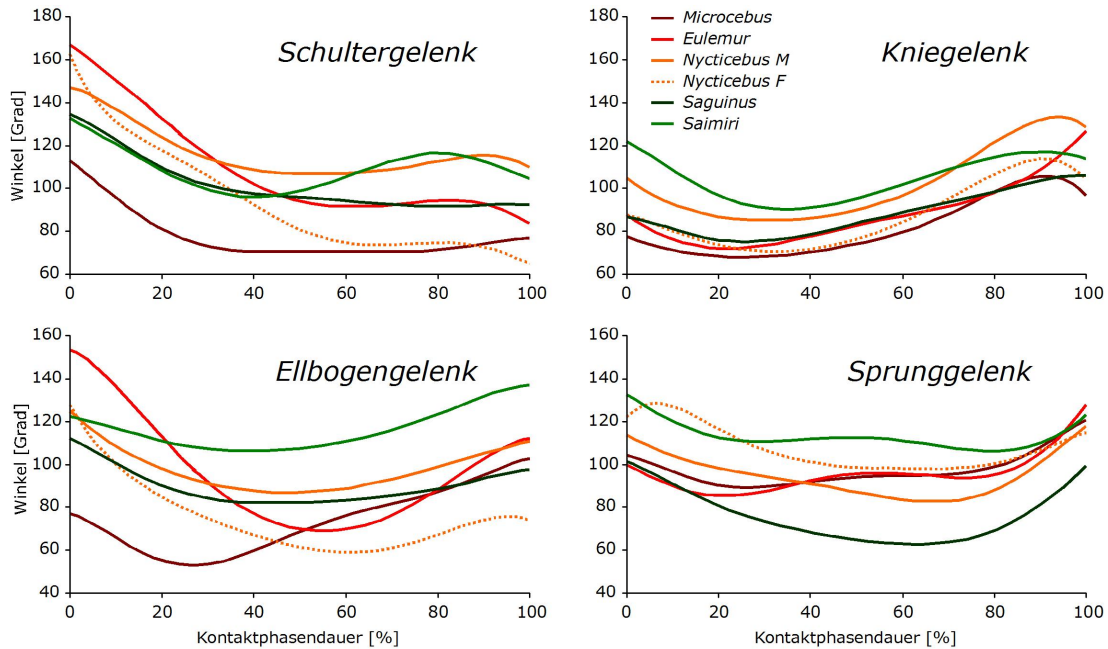


Abb. 5.3.17: Bewegungen der Gelenke der Vorder- der Hinterextremität während der Kontaktphase.

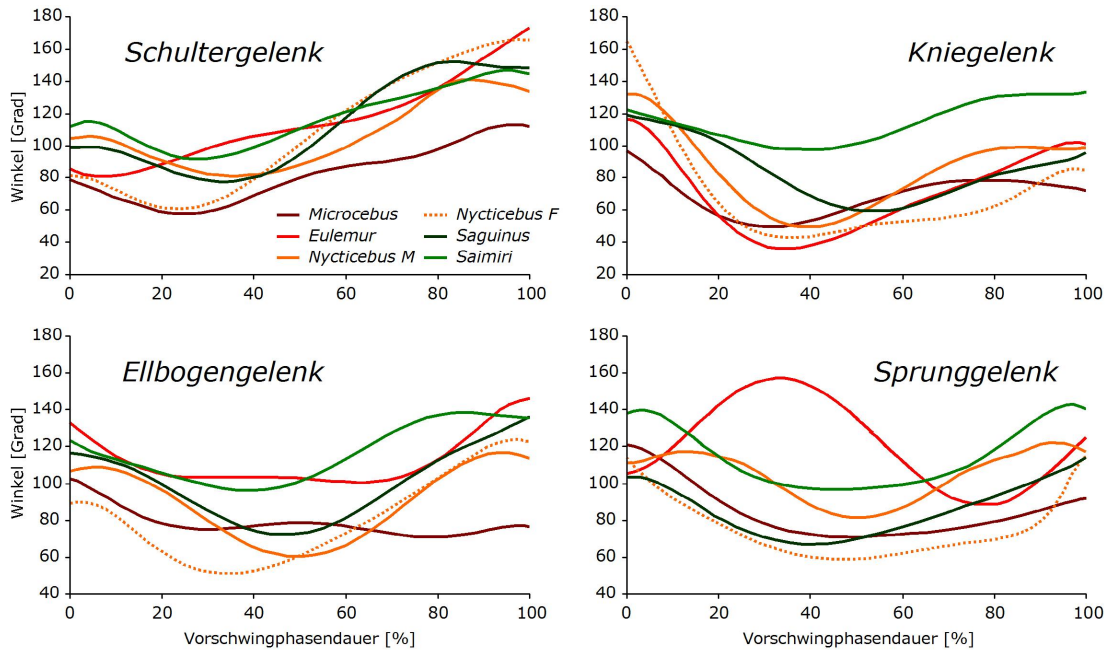


Abb. 5.3.18: Bewegungen der Gelenke der Vorder- der Hinterextremität während der Vorschwingphase.

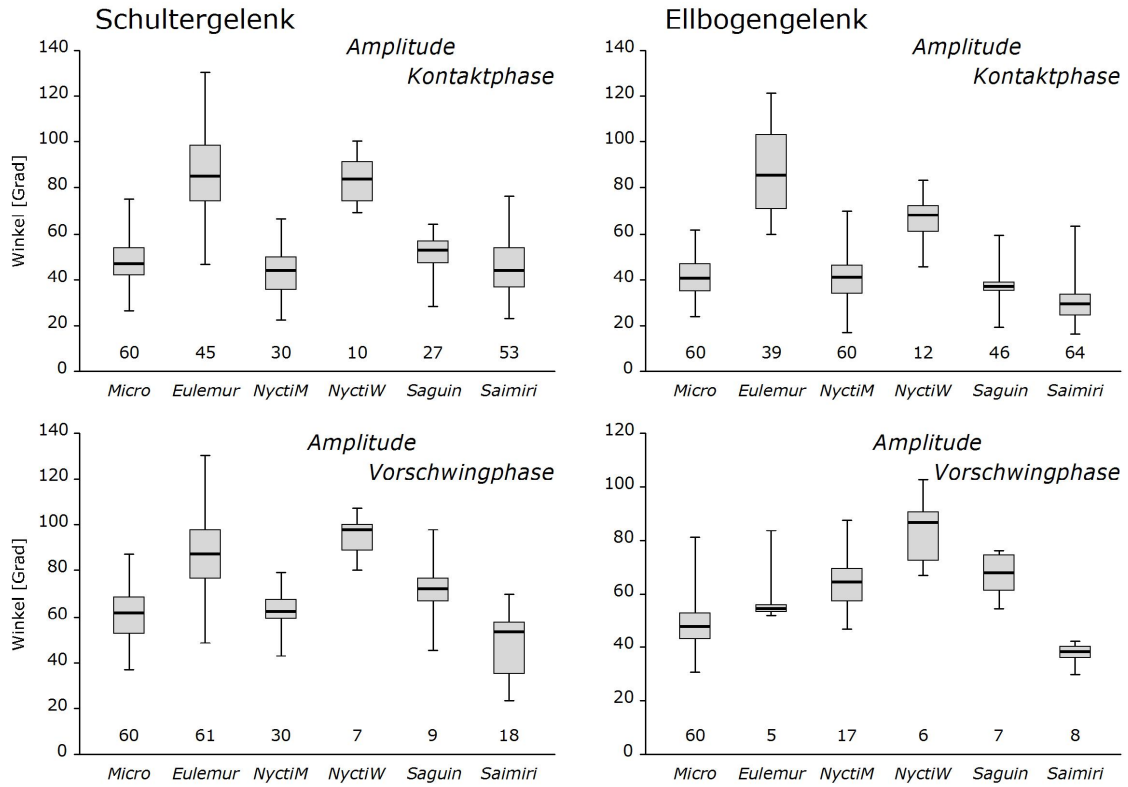


Abb. 5.3.19: Gelenke der Vorderextremität. Amplituden (Min-Max) der Kontakt- und Vorschwingphase. Median, oberes und unteres Quartil und Extremwerte.

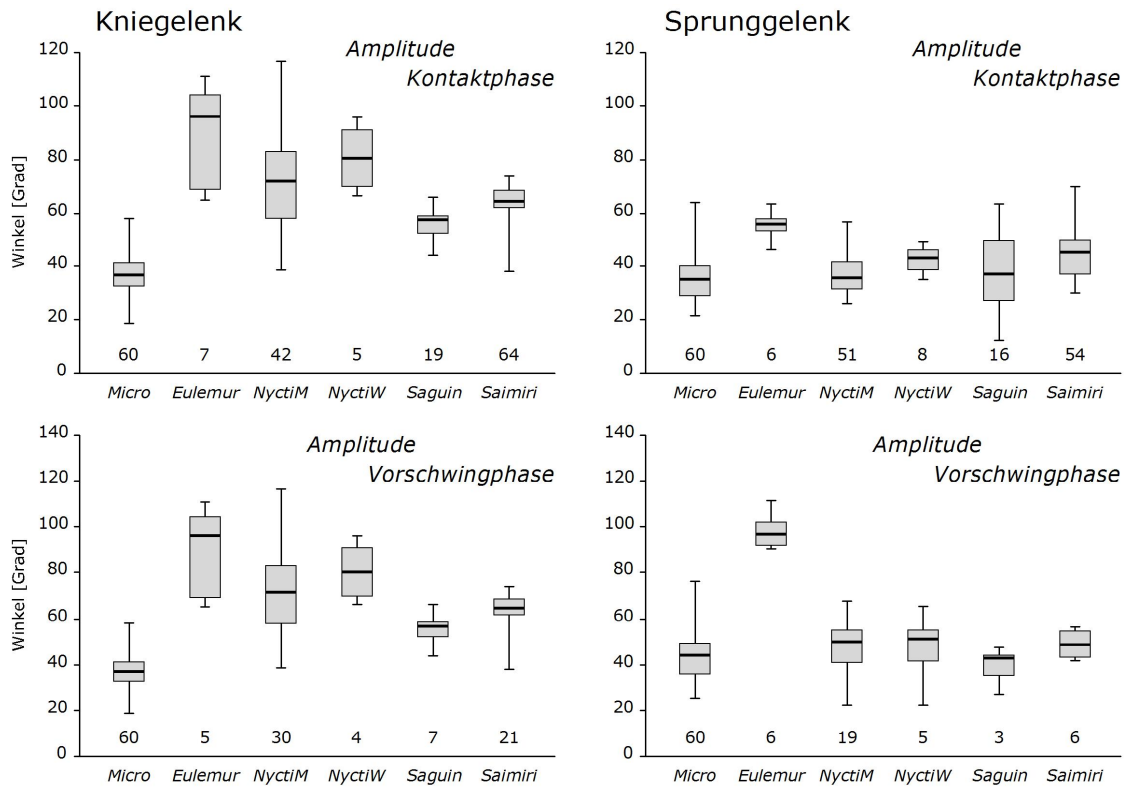


Abb. 5.3.20: Gelenke der Hinterextremität. Amplituden (Min-Max) der Kontakt- und Vorschwingphase. Median, oberes und unteres Quartil und Extremwerte.

Hierin wird die Zunahme der funktionellen Beinlänge in der zweiten Hälfte der Kontaktphase sichtbar, die ja bei allen Arten einen positiven Einfluss auf die Schrittlänge hat. Eine Vergrößerung der Nachgiebigkeit bedeutet dies allerdings nicht. In den Parametern der Sprunggelenksbewegung sind die Unterschiede zwischen den Arten geringfügig. Bei *Eulemur* ist hier eine etwas stärkere Flexion des Beines zu erkennen, die mitverantwortlich ist für dessen relativ schnellere Vorschwingbewegung gegenüber der Vorderextremität.

Positionierung der Kontaktelemente

Mit der unterschiedlichen Gestalt der vorderen und hinteren Kontaktelemente geht auch eine unterschiedliche Positionierung und Greifhaltung einher.

Bei allen Primaten ist die Hand auf ihrer gesamten Ventralfläche mit Leistenhaut bedeckt und wird auch stets mit dieser Fläche auf das Substrat aufgesetzt. Erst im letzten Viertel der Kontaktphase löst sich der Carpometacarpus allmählich vom Substrat. *Microcebus* setzt seine Hand unmittelbar unter dem Auge auf und gleicht auch in diesem Merkmal den Vertretern der Außengruppen eher als den übrigen Primaten. Bei den anderen Primaten reicht die Hand weiter nach vorn bedingt durch die craniale Verschiebung des Bewegungsraumes der Vorderextremität.

Microcebus und *Saguinus* platzieren die Hand seitlich der Mittellinie des Substrates während die anderen Primaten, die ihre Vorderextremität weiter nach vorn strecken, die Hand mittig auf die Oberseite des runden Substrates aufsetzen. Der erste Strahl divergiert gegenüber den anderen Fingern und reicht auf die gegenüberliegende Seite des Substrates.

In der Haltung der übrigen Finger gibt es geringfügige Unterschiede zwischen den Arten. *Eulemur* positioniert den zweiten Strahl auf der Oberseite des Substrates in Bewegungsrichtung und winkelt ihn dabei leicht an. Die verbleibenden Finger umgreifen die Seite des Substrates und reichen bei der hier verwendeten Substratdicke bis in den unteren Quadranten, so dass der Greifradius etwa dem Substratdurchmesser entspricht. Bei *Microcebus* und *Saguinus* sind die gewählten Substratstärken relativ zum Greifradius der Hand größer. Bei beiden Arten liegt die Längsachse des Substrates oft zwischen zweitem und drittem Strahl. Alle Finger sind gebeugt und berühren das Substrat nur mit ihrer Basis und den Fingerspitzen. *Nycticebus* und *Saimiri* legen dagegen alle Finger flach dem Substrat an. Ihre Hände umgreifen das gewählte Substrat um mehr als die Hälfte des Durchmessers. Die Substratachse wird vom Daumen einerseits und den verbleibenden Fin-

gern andererseits umschlossen. Bei *Nycticebus* ist die Spreizung der Hand dabei deutlich größer, auch bedingt durch die Verkürzung des zweiten Strahls. Beim Abheben vom Substrat wird die Hand am häufigsten zwischen erstem und zweiten Strahl oder, bei *Microcebus* und *Saguinus*, zwischen zweitem und dritten Strahl abgerollt.

In der Haltung und Positionierung des Fußes besteht dagegen eine größere Einheitlichkeit. Der Fuß nimmt immer eine deutlichere Greifhaltung schon mit Beginn der Kontaktphase ein, schließt also die Substratachse zwischen der Großzehe einerseits und den übrigen Zehen andererseits ein. Der abduzierbare Hallux divergiert deutlich gegenüber den anderen Zehen, die parallel zueinander positioniert werden. Nicht nur die Abduktionsfähigkeit, sondern auch der große und tief gespaltene Interdigitalabstand begünstigt diese Greifposition (vgl. Abb. 5.2.1). Die distale Fußfläche nimmt mit der Lateralseite des Substrates Kontakt auf, der erste Strahl umgreift die obere Rundung und reicht mit seiner Endphalanx auf die Gegenseite. Die Zehenspitzen der übrigen Strahlen kommen mit dem unteren Quadranten des Substratdurchmessers in Kontakt und so umschließt der Greifradius des Fußes bei allen Arten mindestens die Hälfte des Substratdurchmessers.

Durch die Opponierbarkeit, die Rotation des Hallux in seinem Grundgelenk, kann die Großzehe fest an das Substrat gepresst werden und dadurch eine Gegenkraft zu den übrigen Zehen aufbringen. So ist der Fuß zur Erzeugung signifikanter Drehmomente um die Längsachse des Substrates befähigt. Bei den drei strepsirhinen Arten ist die Fußwurzel nicht von Leistenhaut bedeckt, bei *Saguinus* und *Saimiri* überzieht Leistenhaut dagegen die gesamte Planta. Dennoch wird auch bei diesen Arten die Fußwurzel nicht auf das Substrat aufgesetzt. Eine plantigrade Fußhaltung kommt bei lokomotorischen Bewegungsweisen nicht vor, spielt aber sehr wahrscheinlich eine Rolle bei idiomotorischen Bewegungsweisen wie dem Sitzen.

Abduktion und Adduktion der Extremitäten

Bei der Fortbewegung auf einem Substrat, dessen Durchmesser kleiner ist als der Rumpfdurchmesser des Tieres sind Bewegungen der Gliedmaßen außerhalb der Sagittalebene kaum zu vermeiden, da die Fußpunkte in einer Linie unterhalb des Körpers und medial gegenüber den proximalen Drehpunkten liegen. Da solche Bewegungen die in die Ebene der Vorwärtsbewegung projizierten Längen der propulsiven Elemente verkürzen, sind ausgeprägte Abduktionen

und Adduktionen aber nachteilig für den Schrittlängengewinn.

Um das Substrat zu erreichen, werden die Autopodien nach medial geführt indem Unterarm und Unterschenkel gegenüber der Sagittalebene adduziert werden. Die Adduktion resultiert aber nicht aus einer Medialrotation der Elemente in ihrem proximalen Gelenk, denn weder Ellbogen- noch Kniegelenk lassen Bewegungen außerhalb der Ebene von Humerus und Femur zu. Stattdessen rotieren die proximalen Beinelemente um ihre Längsachse, um die distalen Elemente nach innen zu führen. Die relative Verlängerung des Unterarmes bei den Primaten erscheint hier vorteilhaft, da sie den aus der Kinematik resultierenden Verlust an Schrittlänge mindert.

1. Die Mobilität der Schulter

Die Innenrotation des Humerus ist keine Schultergelenksbewegung. Sie entstammt aus einer entsprechenden Innenrotation der Scapula. Diese ist über die Clavicula mit dem Sternum gelenkig verbunden und folglich ist ihre Mobilität von der Länge der Clavicula und dem Bewegungsumfang der claviculären Gelenke mitbestimmt (SCHMIDT & KRAUSE IM DRUCK).

Das Schulterblatt claviculärer Säugetiere bewegt sich nicht nur in einer Ebene, sondern Rotationen um die Längsachse sowie Abduktion und Adduktion kommen ebenfalls vor (Abb. 5.3.21). Diese Bewegungen sind nur durch die Verstrebung der Scapula mit dem Sternum via Schlüsselbein möglich und entfallen mit dem Verlust des Schlüsselbeines bei aclaviculären Säugetieren (JENKINS 1974B, SCHMIDT & FISCHER 2000, SCHMIDT & KRAUSE IM DRUCK).

Bei einer ausgeprägten Protraktion des Schulterblattes erzwingt die Kopplung mit dem Sternum über das Schlüsselbein geradezu eine Medialrotation der Scapula (Abb. 5.3.22). Da aufgrund dieser Medialrotation der Extremität die Ebene der Gelenkflexion von der Parasagittalebene abweicht, erzeugt die mit dem Aufußen beginnende Beugung der Gelenke zunächst eine Abduktion des Humerus und eine Zunahme des Adduktionswinkel des Unterarmes. Rotiert das Schulterblatt im Verlauf der Kontaktphase zurück in die Parasagittalebene, bewegt sich mit ihr auch die gesamte Vorderextremität wieder zurück in die Ebene der Vorwärtsbewegung.

Saimiri bildet diesbezüglich aber eine Ausnahme unter den hier untersuchten Primaten. Beim Totenkopffaffen kann der Humerus durch aktive Adduktion gegenüber der Scapula während der Kontaktphase in der Parasagittalebene verbleiben (Abb. 5.3.22). Eine aktive Adduktion des Humerus haben SCHÖN YBARRA & SCHÖN (1987) auch für *Alouatta seniculus* beschrieben.

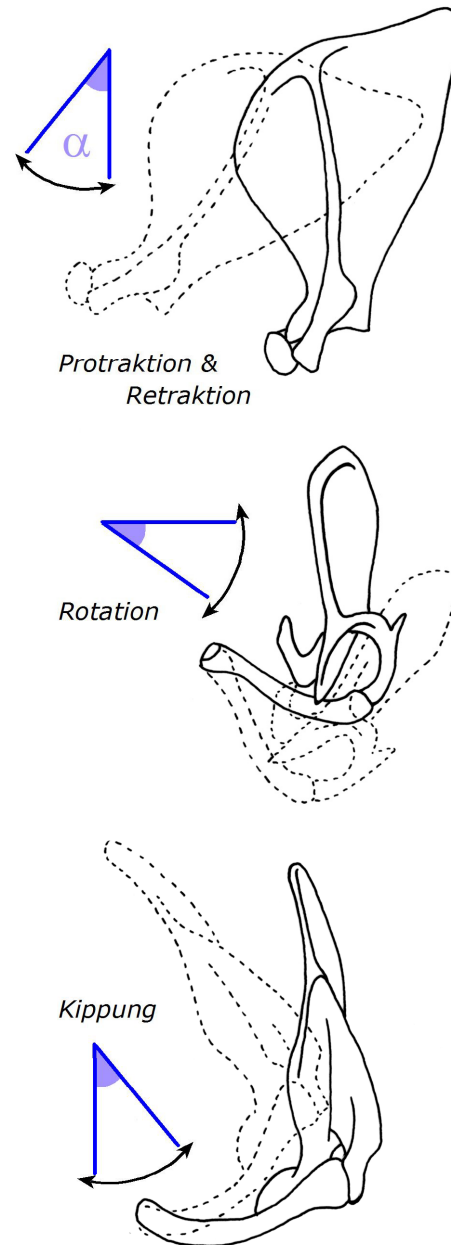


Abb. 5.3.21: Bewegungen der Scapula und ihre Führung durch die Clavicula.

Bei den strepsirhinen Primaten sind aktive mediolaterale Bewegungen im Schultergelenk offenbar nicht möglich. Selbst *Nycticebus pygmaeus* abduziert die Vorderextremität auch bei akrobatischen Kletterbewegungen immer durch eine Abduktion der Scapula, was sehr wahrscheinlich die relative Kürze dieses Elementes bei den Loridae erklärt.

Bei den cercopithecinen Altweltaffen geht die eingeschränkte Mobilität der Vorderextremität außerhalb und in der Parasagittalebene auf einen reduzierte Bewegungsumfang der Scapula zurück (ROBERTS 1994, WHITEHEAD & LARSON 1994, SCHMIDT &

KRAUSE IM DRUCK). Diese Reduktion ist auch das Ergebnis einer Verkürzung der Claviculae. JENKINS ET AL. (1978) haben ebenfalls auf den engen Zusammenhang zwischen der Länge des Schlüsselbeine und der Mobilität der Scapula hingewiesen.

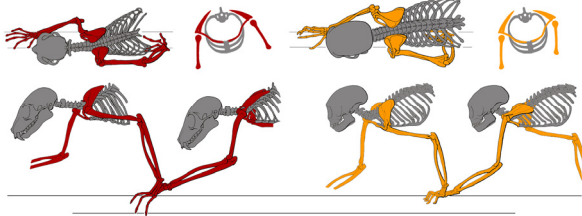


Abb. 5.3.22: Die Medialrotation und Kippung der Scapula bewirken bei *Eulemur fulvus* (links) eine Medialrotation und Abduktion des Humerus. Bei *Saimiri sciureus* (rechts) ist eine aktive Adduktion des Humerus im Schultergelenk möglich. Das Element kann sich somit unabhängig von der Lage der Scapula parallel zum Rumpf bewegen.

2. Die Mobilität der Hüfte

An der Hinterextremität sind die zeitlichen Abläufe der Abduktionsbewegung während des Substratkontaktes etwas anders und unterscheiden sich zwischen den Arten abhängig vom Umfang seitwärts gerichteter Undulationen des Rumpfes.

Um den Fuß an das Substrat zu führen, rotiert das Femur zunächst um seine Längsachse nach außen und erzeugt dadurch die Adduktion des Unterschenkels. Bei *Eulemur* und *Nycticebus*, die ihren Rumpf zum Zeitpunkt des Auffußens der Hinterextremität zur Gegenseite krümmen, ist die notwendige Adduktion der Tibia minimal. Hüftgelenk und Femur befindet sich in der gleichen Ebene mit dem Substrat.

Bei beiden Arten geht die Streckung des Hüftgelenkes im Verlauf der Kontaktphase mit einer Abduktion des Femur einher. Bei *Nycticebus* ist diese enorm und beim männlichen Tier mit seinem stärker geneigten Becken noch größer als beim Weibchen (vgl. Abb. 5.3.7). Hier scheint eine Einschränkung der Hüftrotation durch das Ligamentum teres femoris wahrscheinlich, welches den Gelenkkopf des Femur mit dem Acetabulum verbindet.

Auch *Saguinus* abduziert das Femur mit zunehmender Streckung im Hüftgelenk, hat aber auch schon zu Beginn der Kontaktphase eine abduzierte Haltung, weil die seitwärts gerichteten Undulationen des Rumpfes nur geringfügig sind und das Femur folglich beim Aufußen am Rumpf vorbeigeführt werden muss. Gleiches gilt auch für *Microcebus*. *Saimiri* kann aufgrund seiner gestreckteren Beinhaltung und des geringeren Bewegungsumfanges im Hüftgelenk seine Hinterextremitäten nahezu parasagittal führen.

Hypothese zum Grundmusterzustand der Primaten

Plesiomorphe Merkmale im Grundmuster der Primaten sind die Beibehaltung des mechanischen Prinzips des Pantographen, bei dem die drei propulsiven Elemente so zueinander gewinkelt sind, dass das proximale und das distale Element parallel geführt werden. Die funktionelle Beinlänge ist vorn und hinten gleich, die proximalen Drehpunkte liegen auf gleicher Höhe und durch eine gleiche Winkelbewegung wird vorn und hinten die gleiche Schrittlänge erreicht. Der Bewegungsumfang der Extremitäten, gemessen als Gesamtwinkelbewegung ist nicht größer oder kleiner als bei Vertretern der Außengruppen.

Ebenfalls als plesiomorphes Prinzip anzunehmen ist die Auffußposition der Hinterextremität sowohl in ihrer Geometrie als auch in ihrer relativen Invarianz gegenüber dem Abfußwinkel. Die Kinematik der Extremitäten innerhalb der Gangart Schritt ist weitgehend unabhängig von der Geschwindigkeit. Auch im Grad der Nachgiebigkeit der Extremitäten, gemessen an der Amplitude der Änderung der funktionellen Beinlänge gleichen die hier untersuchten Primaten den Vertretern der Außengruppen *Tupaia*, *Rattus* und *Monodelphis*.

Veränderungen gegenüber dem Grundmuster der Theria sind in der Kinematik der Vorderextremität zu finden. Nur *Microcebus* hat diesbezüglich die gleiche Merkmalsausprägung wie *Rattus* und *Monodelphis*. Bei *Eulemur*, *Nycticebus*, *Saguinus* und *Saimiri* ändert sich die Beingeometrie der Vorderextremität. Der Humerus wird über die Vertikale hinaus protrahiert und die Proportionen zwischen den drei propulsiven Elementen verändern sich so, dass die Scapula relativ kürzer wird zugunsten des Radius bei den Strepsirhini und zugunsten des Humerus bei den Platyrrhini. Nur bei *Eulemur* und dem weiblichen *Nycticebus* hat diese Veränderung aber Auswirkungen auf die Gesamtwinkelbewegung der Vordergliedmaße, die im Falle von *Eulemur* so groß wird wie diejenige von *Tupaia*. LARSON (1998) und LARSON ET AL. (2000) haben diese größere Protraktion des Humerus als typisches Merkmal der Primaten beschrieben. Für das Grundmuster der Primaten ist es als abgeleitetes Bewegungsprinzip anzunehmen, wenn der letzte gemeinsame Vorfahre größer war als *Microcebus*. Dass die damit korrelierten Proportionsveränderungen innerhalb der Vorderextremität bei *Eulemur* und *Nycticebus* anders sind als bei *Saguinus* und *Saimiri* könnte ein Indiz für eine parallele Entwicklung in beiden Gruppen sein.

In der Positionierung der Kontaktelemente sind das Umgreifen des Substrates durch den Fuß und die

Opponierbarkeit des Hallux schon lange als abgeleitete Merkmale der Primaten ausgewiesen (MARTIN 1968).

Die Bewegungsprinzipien der Adduktion und Abduktion der Extremitäten sind als plesiomorph für das Grundmuster der Primaten nachgewiesen. Sie bleiben innerhalb der Strepsirhini grundsätzlich erhalten. Innerhalb der Anthropeida ändert sich die Mobilität der Schulter und aktive mediolaterale Bewegungen im Schultergelenk lösen den plesiomorphen Modus der Armabduktion erzeugt durch die Abduktion und Innenrotation der Scapula ab (SCHMIDT & KRAUSE IM DRUCK).

Paradigmen zum adaptiven Wert

Da eine relativ größere Schrittlänge erzeugt durch eine relativ größere Winkelbewegung der Extremitäten nicht zum Grundmuster der Primaten gehören und auch nicht konvergent bei denjenigen arborikolen Marsupialia entstanden sind, die wie Primaten Greifextremitäten besitzen, sind die bisherigen Paradigmen zum adaptiven Wert dieser Bewegungsprinzipien für die arboreal quadrupede Fortbewegung zu überdenken.

In der Zusammenschau von Fußfallmuster, Bein-geometrie und den Längenverhältnissen der Extremitäten zueinander und gegenüber dem Rumpf wird deutlich, dass sich die Veränderungen der Kinematik der propulsiven Elemente der Vorderextremität bei den Primaten nicht notwendigerweise als spezifische Anpassungen an die arboreal quadrupede Fortbewegung darstellen. Die einheitliche Auffußposition der Hinterextremität weist dieser eine offensichtliche Rolle als mechanische und/oder neuronale Stellgröße zu, die auch bei zunehmender Extremitätenlänge nicht verändert wird.

In Verbindung mit dem diagonalen Fußfallmuster erzwingt die Beibehaltung dieser Positionierung folglich eine craniale Verschiebung des Bewegungsraumes der Vorderextremität mit zunehmender Körpergröße sowohl bei den Strepsirhini als auch bei den Anthropeida als Konsequenz der starken positiven Allometrie der Hinterbeinlänge (Abb. 5.3.23).

Eine einheitliche Auffußposition der Vorderextremität, die bei Säugetieren als zentrales Bewegungsprinzip der mechanischen Selbststabilität der quadrupeden Bewegung gilt, muss zugunsten der Verlängerung der Hintergliedmaßen aufgegeben werden. Hierin wird deutlich, dass die mechanischen Anforderungen anderer Bewegungsweisen und ihre Erfüllung durch Anpassung der Längenverhältnisse der Gliedmaßen auch die Bewegungsprinzipien der quadrupeden Fortbewegung verändern.

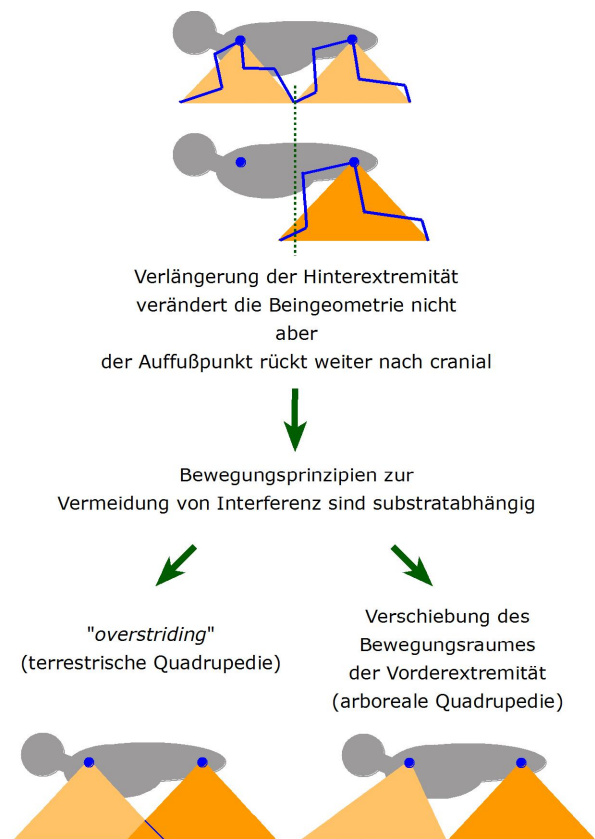


Abb. 5.3.23: Veränderung der Bewegungsräume der Extremitäten als Konsequenz der positiven Allometrie der Hinterextremität.

Die Verlängerung der Gliedmaßen gegenüber dem Rumpf bei den Platyrrhini und Catarrhini ist bei zunehmendem Gewicht nicht länger mit der stark flektierten Beinhaltung vereinbar (BIEWENER 1983A, BIEWENER 1990). Der höhere Grad der Streckung könnte schon zum Grundmuster der Anthropeida gehören, deren letzter gemeinsamer Vorfahre vermutlich größer war als derjenige der Primates und auch derjenige der Strepsirhini. Eine stärkere Streckung der Extremitäten reduziert nicht nur die Belastung der Gelenke durch große Momente sondern verhindert vor allem, dass sich die Extremitäten einer Körperseite in ihren Bewegungsabläufen gegenseitig behindern.

Kraftwirkung der Extremitäten, Nachgiebigkeit und Balance

Jede Extremität überträgt während ihrer Kontaktphase eine Kraft auf das Substrat, die sowohl aus der auf den Körper wirkenden Schwerkraft als auch aus muskulärer Arbeit resultiert. Die Kraft kann in drei Komponenten zerlegt werden: die Vertikalkraft ist als Teilmenge der Gewichtskraft die größte Komponente und wirkt in dorsoventraler Richtung. Die Longitudinalkraft wirkt in oder gegen die Bewegungsrichtung und die mediolaterale Kraft ist seitwärts nach innen oder außen gerichtet. Die von der Extremität übertragenen Kräfte wirken als Bodenreaktionskräfte mit gleichem Betrag in entgegengesetzter Richtung auf den Rumpf zurück; tragen, beschleunigen und bremsen ihn.

Wie diese Kräfte Einfluss nehmen auf Balance und Nachgiebigkeit möchte ich zuerst in einem Exkurs über die allgemeinen Grundlagen dieser Zusammenhänge darstellen, bevor ich die diesbezüglichen Bewegungsprinzipien bei Primaten und anderen Säugetieren vergleiche.

Allgemeine Grundlagen zur Beziehung zwischen Kräften, Nachgiebigkeit und Balance

Funktionelle Differenzierung zwischen Vorder- und Hinterextremitäten

Anders als in ihrer Kinematik, in der sich Vorder- und Hinterextremitäten in symmetrischen Gangarten gleich verhalten (gleiche Frequenz, Schrittlänge und Winkelbewegung), besteht in der Erzeugung und Übertragung von Kräften eine funktionelle Differenzierung. Sowohl die maximalen Vertikalkräfte als auch die bremsenden und beschleunigenden Impulse sind vorn und hinten unterschiedlich groß. So ist hier eine Aufgabenteilung zwischen Vorder- und Hinterextremität zu beobachten, die darin besteht, dass die Vordergliedmaßen die größere Rolle bei der Erzeugung bremsender Impulse übernehmen, während die Hintergliedmaßen den Rumpf beschleunigen (MANTER 1938, JAYES & ALEXANDER 1978, KIMURA ET AL. 1979, BIEWENER 1983B, 2003, PANDY ET AL. 1988, DEMES ET AL. 1994).

Einflussfaktoren auf die Größe und die zeitliche Veränderung der Kräfte

Die Größe der übertragenen Kräfte ist nicht konstant während des Kontaktes sondern wächst zunächst bis zu einem Maximum um dann wieder auf ein Minimum zu fallen. Der zeitliche Verlauf dieser Kraftänderung und die jeweilige Größe der Maximalkräfte hängen von einer Vielzahl von Faktoren ab. Geschwindigkeit und Gangart, Lage des Körperschwerpunktes, die zeitliche Koordination der Kontaktphasen aller Gliedmaßen und schließlich die funktionelle Steifigkeit der Extremitäten beeinflussen die Kraftübertragung auf das Substrat (MANTER 1938, GRAY 1944, CAVAGNA ET AL. 1977, ALEXANDER 1977, 1982, McMAHON ET AL. 1987, DEMES ET AL. 1994, BIEWENER 2003).

Funktionelle Steifigkeit ist eine Eigenschaft der Extremitäten, die nur aus dem Feder-Masse-Modell erklärbar ist (BLICKHAN 1989, McMAHON & CHENG 1990, FARLEY ET AL. 1993, BIEWENER & DALEY 2007). Sie beschreibt das Verhältnis von Kraftänderung zur Längenänderung einer Feder. In der Anwendung auf das Bein errechnet sich die funktionelle Steifigkeit aus dem Quotienten zwischen maximaler Vertikalkraft und der Verkürzung der funktionellen Beinlänge in der Zeit zwischen dem Aufsetzen und dem Moment maximaler Kraftübertragung (DALEY & BIEWENER 2006). Die funktionelle Steifigkeit ist abhängig von der Kinematik und von der mechanischen Steifigkeit des Beines selbst. Letztere wiederum ist das Ergebnis isometrischer Arbeit der gelenkstabilisierenden Muskulatur.

Studien zur bipeden Fortbewegung haben häufig berichtet, dass die mechanische Steifigkeit offenbar eine Konstante ist, die sich geschwindigkeitsunabhängig verhält (McMAHON & CHENG 1990, FARLEY ET AL. 1993, ROBERTS ET AL. 1997). Sie ist aber zwischen Arten verschieden und im Vergleich quadrupeder Lauftieren wurde eine größenabhängige Zunahme der mechanischen Steifigkeit ermittelt (FARLEY ET AL. 1993). Anpassungen der funktionellen Steifigkeit innerhalb einer Art erfolgen deshalb vor allem durch Anpassungen der Kinematik, wobei der Aufsetzwinkel der Extremität die zentrale Rolle spielt. Mathematische Simulationen von Bein- oder Körpermodellen vor allem in schnellen Gangarten haben nun nachgewiesen, dass die funktionelle Steifigkeit der Extremitäten bei quadrupeden und bipeden Säugetieren, beim Menschen und bei Vögeln eine Kenngröße der dynamischen Selbst-Stabilität ist (ALEXANDER & VERNON 1975, CAVAGNA ET AL. 1988, BLICKHAN 1989, McMAHON & CHENG 1990, FARLEY ET AL.

1993, SEYFARTH ET AL. 2002, HERR ET AL. 2002, SEYFARTH ET AL. 2003, DALEY & BIEWENER 2006, DALEY ET AL. 2006).

Die enge Beziehung zwischen dem Auffußwinkel einer Extremität und der dynamischen Selbststabilität der Bewegung erklärt schließlich die limitierte interspezifische Variation dieses kinematischen Parameters bei vielen Säugetieren und bei Vögeln, sowie seine exakte Justierung am Ende der Vorschwingphase (GATESY & BIEWENER 1991, SEYFARTH ET AL. 2003, DALEY & BIEWENER 2006, FISCHER & BLICKHAN 2006, BLICKHAN ET AL. 2007). Die erzwungene Änderung des Auffußwinkels der Vorderextremität bei größeren Primaten kann also unmittelbare Auswirkungen auf die dynamische Selbststabilität haben. Vom Menschen ist auch bekannt, dass die mechanische Steifigkeit des Beines reguliert werden kann. Beim Hüpfen und Laufen auf nachgiebigem Substrat wird sie erhöht, um die vertikalen Oszillationen des Körperschwerpunktes konstant zu halten (FARLEY ET AL. 1991, FERRIS & FARLEY 1997, FERRIS ET AL. 1998).

Aus diesen theoretischen Betrachtungen ergeben sich für die arboreal quadrupede Fortbewegung der Primaten zwei Schlussfolgerungen: Eine nachgiebige Bewegung mit reduzierten Maximalkräften verhindert Substratschwingungen. Sie wird erreicht durch eine möglichst geringe funktionelle Steifigkeit der Extremitäten (SCHMITT 1999). Ein nachgiebiges Substrat erfordert jedoch eine höhere funktionelle Steifigkeit zur Reduktion der vertikalen Oszillationen des Rumpfes und damit zur Gewährleistung einer stabilen Achsenlage.

Bisherige Studien zur Merkmalsverteilung zwischen Primaten und anderen Säugetieren

Funktionelle Differenzierung zwischen Vorder- und Hinterextremitäten

Bei der Mehrzahl der Säugetiere, unabhängig von ihrer Körpergröße, ist die Vertikalkraft der Vorderextremität größer, weil diese, bedingt durch ihre größere Nähe zum Körperschwerpunkt, auch den größeren Anteil der Gewichtskraft trägt. Ausgeprägt ist diese ungleiche Verteilung vor allem bei großen Tieren, kleinere Säugetiere übertragen mit ihren Vorderextremitäten nur geringfügig größere Kräfte in symmetrischen Gangarten (JAYES & ALEXANDER 1978, BIEWENER 1983B, BIEWENER ET AL. 1983, PANDY ET AL. 1988, SCHMIDT & FISCHER EINGEREICHT).

Bei vielen Primaten ist dies jedoch nicht der Fall, hier überwiegt häufiger die maximale Vertikalkraft der Hinterextremität sowohl in symmetrischen als

auch in synchronen Gangarten (KIMURA ET AL. 1979, ROLLINSON & MARTIN 1981, REYNOLDS 1985A, DEMES ET AL. 1994, SCHMITT 1999, FRANZ ET AL. 2005, SCHMIDT 2005B, HANNA ET AL. 2006). Über die biomechanische Ursache dieses Phänomens wurde vielfach diskutiert, ebenso wie über den möglichen adaptiven Wert dieses Merkmals für die quadrupede Fortbewegung der Primaten.

Nahe liegend war zunächst die Vermutung, der Körperschwerpunkt der Primaten läge verglichen mit anderen Säugetieren weiter caudal und näher am Drehpunkt der Hinterextremität (ROLLINSON & MARTIN 1981). Bei quadrupeden Primaten trifft dies jedoch wahrscheinlich nicht zu, obwohl Messungen der tatsächlichen Schwerpunktlage weitgehend fehlen (VILENSKY & LARSON 1989, RAICHLLEN ET AL. 2009). REYNOLDS (1985B) schlug vor, dass die Ursache für die besondere Kraftverteilung eine dynamische Gewichtsverlagerung ist, erzeugt durch ein Drehmoment um das Hüftgelenk.

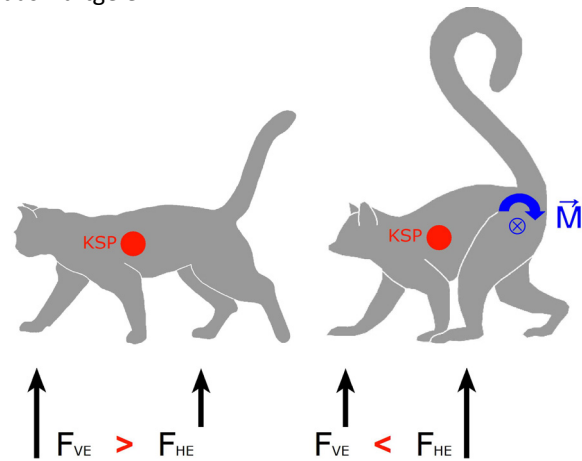


Abb. 5.3.24: Mechanismus des posterioren Gewichtstransfers bei Primaten durch die Auffußposition der Hinterextremität nahe des Körperschwerpunktes (KSP) und Erzeugung eines Drehmomentes um das Hüftgelenk.

Auch wenn Reynolds in einigen Details seiner Hypothese wohl irrte, indem er die Ursache für den Gewichtstransfer in einer veränderten Kinematik und Muskelaktivierung bei Primaten sah, ist der Grundgedanke doch bis heute die plausibelste Hypothese. Nicht Kinematik und Muskelaktivierung sind gegenüber anderen Säugetieren verschieden (SCHMIDT 2005A, LARSON & STERN 2009), sondern die Hinterextremität, die hier als Hebelarm fungiert, ist länger und ihr Kontaktpunkt mit dem Substrat ist im Moment der Gewichtsübernahme näher an der Körperschwerpunkt gerückt (Abb. 5.3.24) (SCHMIDT 2008, RAICHLLEN ET AL. 2009). Auch die stärkere Neigung der Beckenachse bei Primaten begünstigt diese Annäherung. Die horizontale Hebelwirkung der

Hinterextremität ist folglich größer durch die Summe dieser Faktoren. Bei den Atelidae und Hominidae wird der Effekt jedoch durch zusätzliche Muskelaktivierung erhöht, weshalb diese Primaten ihre Vordergliedmaßen stärker entlasten (DEMES ET AL. 1994, LARSON & STERN 2009).

Die Fähigkeit des dynamischen Gewichtstransfers zwischen Vorder- und Hinterextremitäten wurde auch für Hunde berichtet (LEE ET AL. 1999), die im Trab die auf den Vorderextremitäten lastende Gewichtskraft reduzieren, um die Torsionsmomente um die Querachse des Rumpfes zu mindern. Das von der Hinterextremität erzeugte Drehmoment ist ausreichend für die Balance der Körperlängsachse, aber der Fußpunkt reicht nicht so nahe an den Schwerpunkt des Körpers heran, dass die Hinterextremität auch den größeren Anteil der Gewichtskraft tragen könnte.

Unterschiede zwischen arborealer und terrestrischer Quadrupedie

Studien zum Einfluss des Substrates auf die Kraftwirkung der Extremitäten gibt es außerhalb der Primaten für *Monodelphis domestica* (LAMMERS & BIKNEVICIUS 2004), *Caluromys philander* (SCHMITT & LEMELIN 2002) und *Rattus norvegicus* (SCHMIDT & FISCHER EINGEREICHT). Alle diese Arten reduzieren beim Laufen auf schmalen Substrat ihre maximalen Substratreaktionskräfte und erreichen dadurch eine größere Nachgiebigkeit. Auch bei einer Reihe von Primaten ist dieser Substrateinfluss auf die Größe der Kräfte nachgewiesen (SCHMITT 1994, 1999, SCHMITT & HANNA 2004, FRANZ ET AL. 2005).

Die Reduktion der Maximalkräfte geschieht bei Primaten durch eine Verlängerung der Kontaktphase, wodurch der Kraftimpuls auf einen längeren Zeitraum verteilt werden kann. Oft geht dies mit einer stärkeren Gesamtflexion der Extremitäten einher, so dass deren Steifigkeit durch eine höhere Nachgiebigkeit der Kinematik auf arborealem Substrat niedriger ist (SCHMITT 1994, 1999, FRANZ ET AL. 2005, SCHMIDT & FISCHER EINGEREICHT).

Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und Vergleich

Veränderungen der Kraftkomponenten über die Zeit

Die Veränderung der jeweiligen Kraftkomponenten über die Zeit sind für *Microcebus*, *Nycticebus*, *Saguinus* und *Saimiri* in Abbildung 5.3.25 dargestellt. Für

die drei größeren Arten war die Messung der Kräfte einzelner Extremitäten möglich, für *Microcebus* ist dagegen die Summe der Kräfte aller Extremitäten zusammen mit dem zugehörigen Fußfallmuster zu sehen. Bei *Eulemur fulvus* habe ich selbst keine Kraftmessungen durchgeführt. Für den Vergleich beziehe ich mich auf die Arbeiten von CARLSON ET AL. (2005) und FRANZ ET AL. (2005).

Im zeitlichen Verlauf aller Kraftkomponenten gibt es keine großen Unterschiede zwischen *Nycticebus*, *Saguinus* und *Saimiri*. Die größte Ähnlichkeit besteht, wie schon bei der Beingeometrie, an der Hinterextremität. Die Unterschiede vorn liegen im Zeitpunkt der maximalen Vertikalkraft, den *Saguinus* sehr früh im Verlauf der Kontaktphase und *Nycticebus* erst später erreicht. Der Übergang vom bremsenden zum beschleunigenden Impuls ist davon aber unabhängig und erscheint bei allen drei Arten etwa zur Mitte der Kontaktphase. An der Hinterextremität tritt das Maximum der Vertikalkraft bei allen Arten schon im ersten Drittel der Kontaktphase auf. Auch die Kräfte in der Ebene der Bewegungsrichtung haben nur kurzzeitig eine bremsende Wirkung und kehren sich schon früh in beschleunigende Kräfte um.

Am auffälligsten sind die Unterschiede zwischen den Arten in der summierten Wirkung der Kräfte eines ipsilateralen Beinpaars. Der Diagonalitätswert (= die zeitliche Überlappung der Kontaktphasen) hat hier einen großen Einfluss auf den gemeinsamen Kraftstoß eines Extremitätenpaares. *Nycticebus pygmaeus* unterscheidet sich von allen anderen Arten darin, dass die Kraftimpulse der gleichseitigen Vorder- und Hinterextremität so exakt aufeinander abgestimmt sind, dass sie zu einem einzigen Impuls verschmelzen. Auch die Longitudinalkraft beider Extremität addiert sich zu einem einzigen zunächst bremsenden und später beschleunigenden Impuls. So gleicht die Krafterzeugung dieses Beinpaars in ihrem Zeitverlauf der typischen Kraftwirkung eines Einzelbeines. Inwiefern auch andere Loridae einen solch ungewöhnlich hohen Grad der Koordination des Kraft-Zeit-Verlaufs von Vorder- und Hinterextremität haben, ist nicht bekannt.

Die Summe aller Kräfte, die am Beispiel von *Microcebus* illustriert ist, zeigt, dass die summierten Kraftimpulse aller Extremitäten keine konstante Vertikalkraft hervorbringen, sondern dass diese oszilliert. Die Maxima treten dann auf, wenn alle vier Extremitäten gleichzeitig Substratkontakt haben. Die Minima erscheinen jedoch nicht in der Mitte sondern zu Beginn der Zweistütz-Phasen. Auf den Einfluss dieser Kraftoszillationen auf den Körperschwerpunkt gehe ich im nächsten Abschnitt näher ein.

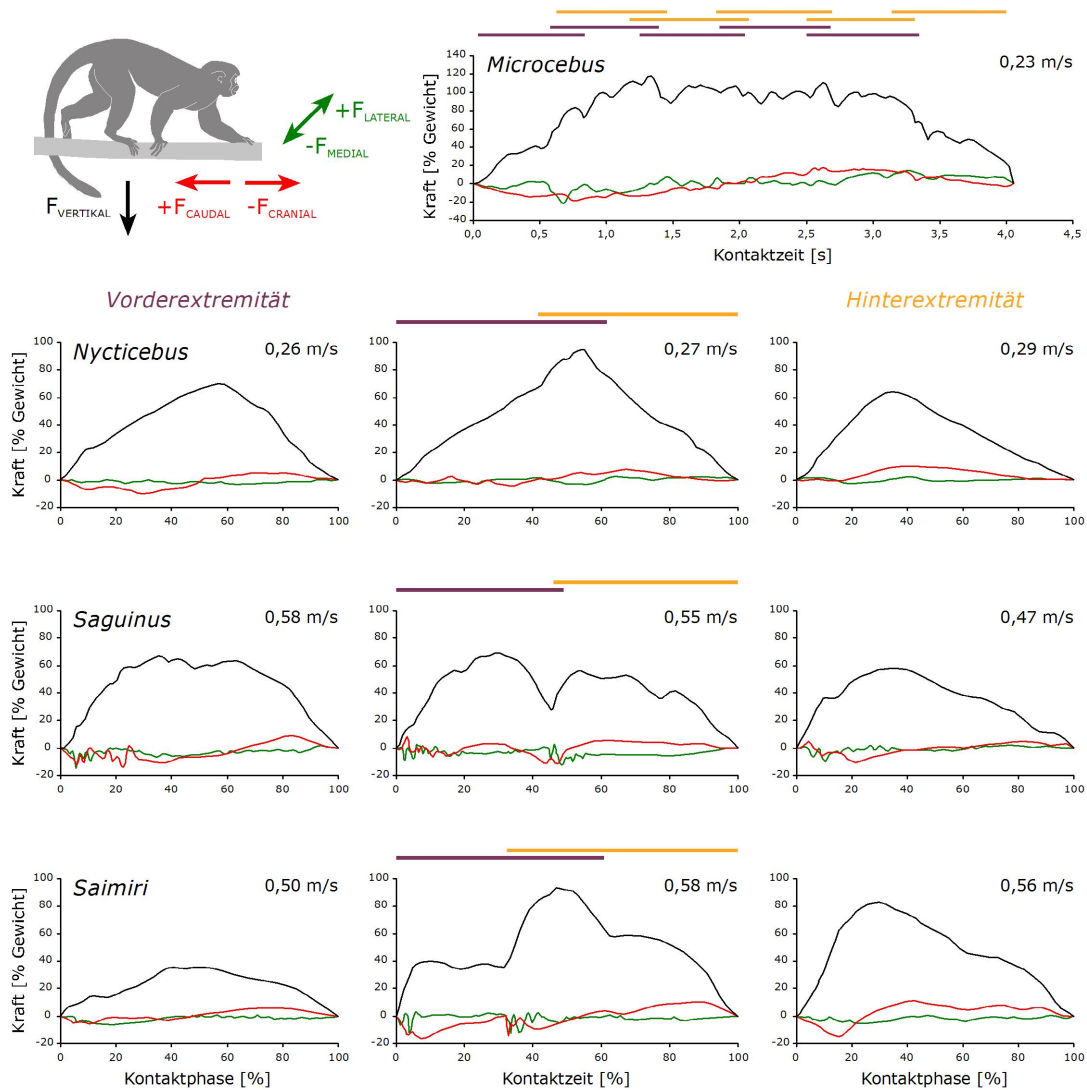


Abb. 5.3.25: Änderung der Kraft über die Zeit. Kraftwirkung der Einzelextremitäten und eines ipsilateralen Beinpaars bei *Nycticebus*, *Saguinus* und *Saimiri*. Summe der Kraftwirkungen aller Extremitäten bei *Microcebus*. Schwarz: Vertikalkraft, Rot: Longitudinalkraft, Grün: Transversalkraft.

Differentielle Steifigkeit und Selbststabilität

An der Vorderextremität fällt der Zeitpunkt der maximalen Vertikalkraft in der Regel mit dem Zeitpunkt der maximalen Beinflexion zusammen. Das Vorderbein verhält sich deshalb wie eine lineare Feder, bei der die Steifigkeit symmetrisch auf alle „Gelenke“ verteilt ist. Die Hinterextremität folgt diesem Bewegungsprinzip nicht, hier erscheint die maximale Kraftübertragung im ersten Drittel der Kontaktphase, während die maximale Flexion des Beines erst später auftritt. Die Hinterextremität hat deshalb nicht nur eine größere funktionelle Steifigkeit gegenüber der Vorderextremität, sondern darüber hinaus auch eine differentielle Steifigkeit ihrer intrinsischen Gelenke. Dies ist beispielsweise auch von der menschlichen Hinterextremität bekannt, bei der die Steifigkeit des

Sprunggelenks größer ist als diejenige des Kniegelenks (FARLEY ET AL. 1991).

SEYFARTH ET AL. (2001) haben in einer Simulation eines dreisegmentigen Beinmodells gezeigt, dass differentielle Steifigkeit der Gelenke in Verbindung mit asymmetrischen Beinproportionen eine zusätzliche Strategie der Stabilisierung der Fortbewegung sein kann. Selbst wenn die Bewegungsgeschwindigkeit bei der arboreal quadrupede Fortbewegung geringer ist und dadurch die Möglichkeiten der neuronalen Kontrolle für die Kompensation von Störungen größer sind, bleiben mechanische Strategien der dynamischen Selbststabilität wichtig. Diese wirken im Moment des Auftreffens auf ein Hindernis, erst dann erfolgt die Nachregulierung über neuronale Regelkreise (BIEWENER & DALEY 2007). Die Hinterextremität der Primaten, die in ihren Proportionen, in

ihrer Kinematik und in ihrer größeren und differenziellen Steifigkeit den Anforderungen dieser Selbststabilität weiterhin folgt, scheint diese Rolle bei der Fortbewegung maßgeblich zu erfüllen.

Substratreaktionskräfte und Nachgiebigkeit

Aus dem Vergleich der Änderung der funktionellen Beinlänge ergab sich bereits, dass die Nachgiebigkeit der Kinematik der Vorderextremität bei allen hier verglichenen Primaten größer ist gegenüber der Hinterextremität (vgl. Abb. 5.3.16). Auch wenn die funktionelle Beinlänge im Verhältnis zur anatomischen Länge zwischen den Arten unterschiedlich ist, ist die jeweilige Amplitude der Längenänderung artübergreifend ähnlich. Die Hinterextremität ist bei *Saguinus* und *Nycticebus* etwas weniger nachgiebig als die der anderen drei Primaten.

Die Größe der maximalen Vertikalkraft ist meist unterschiedlich zwischen Vorder- und Hinterextremität (Tab. 5.3.4) und ergibt zusammen mit der unterschiedlichen Nachgiebigkeit der Kinematik eine Differenz in der funktionellen Steifigkeit der Gliedmaßen. Bei *Eulemur* und *Saimiri* sind die auf der Vorderextremität lastenden Kräfte meist kleiner, während die Änderung der funktionellen Beinlänge größer ist im Vergleich zur Hinterextremität; deren Vordergliedmaßen sind also besonders nachgiebig.

Bei *Saguinus* und *Microcebus* sind die Maximalkräfte vorn und hinten ausgeglichener. Hier ist es nur die größere Amplitude der Beinlängenänderung, die den Vorderextremitäten eine etwas größere Nachgiebigkeit gegenüber den Hinterextremitäten verleiht.

Tabelle 5.3.4: Kräfte [% KG] und Impulse [% KG/s]. Deskriptive Statistik.

		<i>Microcebus murinus</i>			<i>Nycticebus pygmaeus</i>		
		n	MW ± SD	Min - Max	n	MW ± SD	Min - Max
Vertikalkraft Max	VE	10	68,0 ± 18	47,0 - 107	5	74,0 ± 4,0	70,0 - 79,0
	HE	12	65,0 ± 5,0	56,0 - 76	6	61,0 ± 6,0	51,0 - 69,0
Propulsivkraft Max	VE	10	0,8 ± 1,2	2,5 - 2,5	4	5,7 ± 0,5	5,1 - 6,4
	HE	12	11,9 ± 3,4	4,7 - 18,2	6	8,3 ± 3,9	-0,1 - 12,0
Bremskraft Max	VE	9	-12,9 ± 3,6	-18,0 - -7,3	5	-9,1 ± 2,6	-12,6 - -5,8
	HE	12	-3,4 ± 3,5	-12,0 - 2,0	6	-3,6 ± 2,2	-8,1 - -0,9
vertikaler Impuls	VE	10	7,5 ± 2,3	4,5 - 11,2	3	20,4 ± 1,0	19,6 - 21,8
	HE	12	7,0 ± 2,1	2,1 - 9,8	6	24,0 ± 9,4	9,4 - 39,9
propulsiver Impuls	VE	10	0,0 ± 0,0	0,0 - 0,0	3	0,4 ± 0,0	0,3 - 0,4
	HE	12	0,8 ± 0,5	0,0 - 1,8	6	2,2 ± 1,4	0,0 - 4,2
bremsender Impuls	VE	9	1,1 ± 0,4	0,7 - 1,8	4	1,6 ± 0,9	0,8 - 2,9
	HE	12	0,2 ± 0,3	0,0 - 1,2	6	0,7 ± 1,5	0,3 - 3,9
Nettoimpuls x	VE	9	-1,1 ± 0,4	-1,8 - -0,7	4	-1,9 ± 1,0	-3,1 - -0,4
	HE	12	0,6 ± 0,7	-1,2 - 1,8	6	1,4 ± 2,6	-3,9 - 4,2
		<i>Saguinus oedipus</i>			<i>Saimiri sciureus</i>		
		n	MW ± SD	Min - Max	n	MW ± SD	Min - Max
Vertikalkraft Max	VE	34	69,0 ± 8,0	53,0 - 85,0	23	52,0 ± 19	33,0 - 89,0
	HE	33	71,0 ± 12	43,0 - 97,0	24	71,0 ± 15	50,0 - 109
Propulsivkraft Max	VE	34	6,6 ± 3,6	-1,2 - 15,4	23	4,5 ± 1,4	2,7 - 8,0
	HE	32	9,5 ± 5,0	-0,9 - 26,1	24	10,0 ± 3,1	4,7 - 18,2
Bremskraft Max	VE	33	-14,1 ± 8,0	-35,4 - -3,7	23	-56,1 ± 31	-87,3 - -5,0
	HE	33	-13,4 ± 7,8	-35,7 - 1,8	24	-10,9 ± 5,2	-27,6 - -3,9
vertikaler Impuls	VE	33	9,9 ± 1,4	7,5 - 13,4	7	9,2 ± 3,5	2,0 - 15,0
	HE	33	9,2 ± 1,5	6,4 - 12,2	14	17,1 ± 4,2	7,4 - 24,3
propulsiver Impuls	VE	34	0,3 ± 0,3	0,0 - 1,0	7	0,5 ± 0,2	0,2 - 0,8
	HE	33	0,6 ± 0,4	0,0 - 1,8	14	1,5 ± 0,8	0,0 - 2,5
bremsender Impuls	VE	33	0,8 ± 0,7	0,0 - 2,7	7	0,8 ± 0,2	0,5 - 1,1
	HE	33	0,5 ± 0,6	0,0 - 2,1	14	0,7 ± 0,3	0,2 - 1,2
Nettoimpuls x	VE	33	-1,1 ± 0,6	-0,15 - -2,9	7	-0,3 ± 0,3	-0,6 - 0,3
	HE	33	1,1 ± 0,5	0,41 - 2,8	14	0,8 ± 0,9	-1,0 - 2,4

Nycticebus hat unter den fünf Arten sowohl die größte maximale Vertikalkraft als auch den größten vertikalen Impuls. Da dies nicht in der Kinematik begründet ist, haben die Vorderextremitäten offensichtlich eine größere mechanische Steifigkeit, was auch auf andere Arten der Loridae zutreffen scheint (ISHIDA ET AL. 1990, SCHMITT & LEMELIN 2004). Das weibliche Tier in meiner Studie, das eine nachgiebigere Beinbewegung zeigte, überträgt noch größere Kräfte auf das Substrat (88% der Gewichtskraft). Dieser Befund hat zunächst überrascht, weil aufgrund des spezifischen Bewegungsverhaltens der Loridae im Freiland eine gegenteilige Erwartung im Sinne einer besonders großen Nachgiebigkeit nahe lag. Aus dem beim Menschen beobachteten Zusammenhang zwischen Beinsteifigkeit und Substratnachgiebigkeit (FERRIS & FARLEY 1998) lässt sich jedoch eine Erklärung hierfür ableiten. Gerade die steiferen Extremitäten befähigen die Loridae, sich nicht nur auf potenziell sondern auch auf tatsächlich nachgiebigen Substraten sicher zu bewegen, ohne dass sich die Substratschwingungen nachteilig auf die horizontale Translation des Rumpfes auswirken. Die besonderen physiologischen Eigenschaften ihrer Muskulatur, nämlich große Krafterzeugung bei ausdauernde Kontraktionsfähigkeit (s. S. 44-45), erlaubt diesen Primaten die Aufrechterhaltung einer größeren mechanischen Beinsteifigkeit.

Substratreaktionskräfte und Balance

Für die zweite Anforderung des arborealen Substrates, die Balance, sind vor allem die seitwärts gerichteten Kräfte entscheidend. Der zeitliche Verlauf dieser Kräfte zeigt schon das Resultat der Balancierfähigkeit der Primaten und ihre primäre Abhängigkeit von der Greiffähigkeit der Autopodien (Abb. 5.3.25).

Greifextremitäten erzeugen Drehmomente um die Längsachse des Substrates und kompensieren dadurch Drehmomente, die aus seitlichen Verlagerungen des Körperschwerpunktes resultieren (CARTMILL 1985, PREUSCHOF ET AL. 1995, PREUSCHOF 2002). Im Ergebnis sind dadurch die mediolateralen Kräfte gering.

Bei *Nycticebus* wird der Effekt kräftiger Greifextremitäten besonders deutlich, die Mediolateralkräfte sind kaum von Null verschieden. Auch bei *Eulemur fulvus* und *Lemur catta* sind die seitwärts gerichteten Kräfte sowohl in ihren Maxima als auch in ihren Impulsen sehr gering und zudem stets niedriger als die entsprechenden Kräfte bei der Fortbewegung auf flachem Substrat (CARLSON ET AL. 2005). Treten sichtbare Kräfte auf, so sind diese überwiegend nach medial gerichtet. Nur am Ende der Kontaktphase der Hinterextremität erscheint oftmals ein kurzer lateraler Impuls.

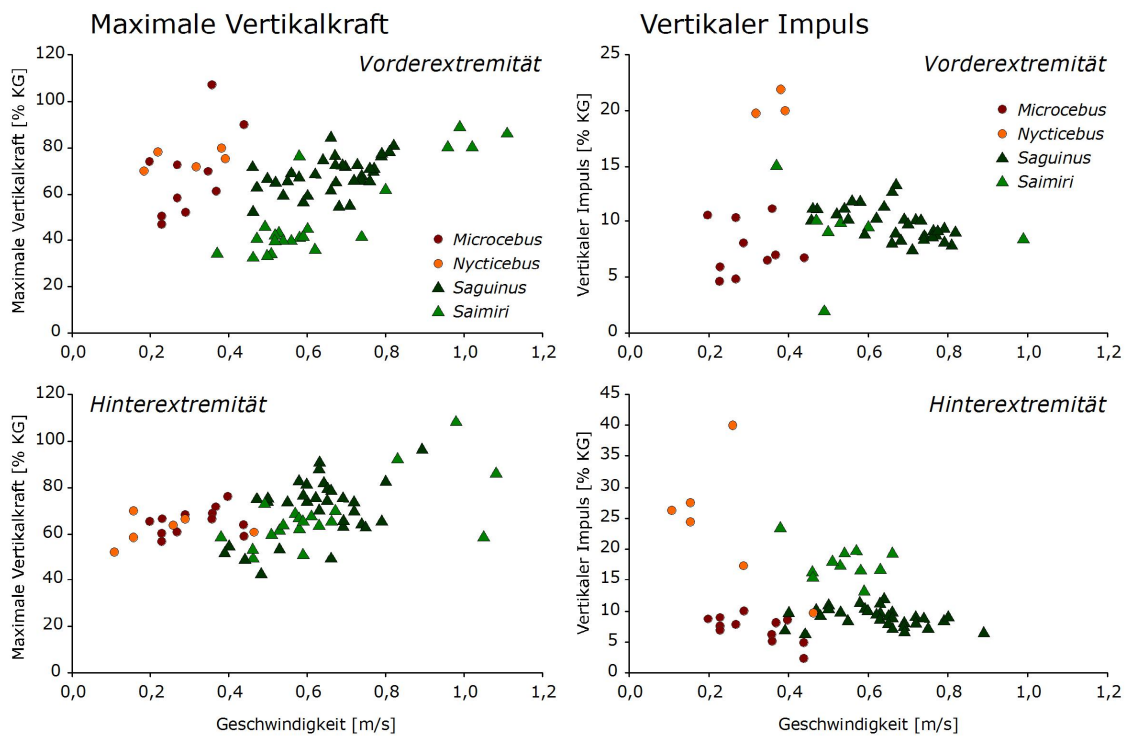


Abb. 5.3.26: Geschwindigkeitsabhängige Veränderungen der maximalen Vertikalkraft und des vertikalen Impulses.

Wahrscheinlich als Folge des ungleichmäßigen Krallendruckes oszillieren bei *Saguinus* die medio-lateralen und die longitudinalen Kräfte am Beginn der Kontaktphase sehr stark. In gewissem Umfang beeinträchtigen Krallen offenbar eine kontinuierliche und gerichtete Kraftübertragung.

Säugetiere ohne Greifextremitäten, wie *Rattus* und *Monodelphis*, haben weitaus größere Kraftimpulse in seitliche Richtung auf arborealem Substrat (LAMMERS & BIKNEVICIUS 2004, SCHMIDT & FISCHER EINGEREICHT). SCHMIDT & FISCHER (EINGEREICHT) berichten, dass Ratten auf schmalen Substrat selbst in symmetrischen Gangarten recht schnell sind. Die Reduktion der Maximalkräfte geschieht nur durch eine nachgiebigere Kinematik, nicht aber durch Verlängerung der Kontaktzeiten. Da den Ratten mit den Greifextremitäten auch die Fähigkeit der Balance durch die Übertragung von Torsionsmomenten fehlt, müssen sie sich auf die dynamische Stabilität bei höherer Geschwindigkeit verlassen.

Einfluss von Gangart und Geschwindigkeit

Alle fünf Arten übertragen im Mittel etwa 70 Prozent ihrer Gewichtskraft auf eine Extremität während der Kontaktphase im Schritt. Beim Wechsel zu schnelleren Gangarten kann dieser Betrag aber über die Gewichtskraft hinaus wachsen (*Eulemur*: VE - 143%, HE - 137% aus FRANZ ET AL. 2005; *Saguinus*: VE - 160%, HE - 130%; *Saimiri*: VE - 88%, HE - 102%). Auch innerhalb einer Gangart erhöht sich die maximale Vertikalkraft mit zunehmender Geschwindigkeit, der vertikale Impuls nimmt jedoch ab, was vor allem auf die Verkürzung der Kontaktphasendauer zurückgeht (Abb. 5.3.26). Die Kinematik ändert sich jedoch kaum, so dass schließlich die Steifigkeit bei höherer Laufgeschwindigkeit größer wird.

Die Lastverteilung zwischen Vorder- und Hinterextremitäten

Die Dominanz der Hinterextremität beim Tragen des Körpergewichtes gilt seit langem als eine Besonderheit der Primaten gegenüber anderen Säugetieren (KIMURA ET AL. 1979, ROLLINSON & MARTIN 1981, DEMES ET AL. 1994). Dass diese Gewichtsverteilung nicht nur aus der Position des statischen Körperschwerpunktes erklärbar ist, sondern dass dem auch ein dynamischer Mechanismus zugrunde liegen muss, ist wegen der unterschiedlichen Ausprägung des Bewegungsprinzips bei Primaten wahrscheinlich.

Die entscheidende Rolle in diesem Mechanismus spielen die Greifextremitäten. Ihre spezifische Fähigkeit, die Hinterextremität fest mit dem Substrat zu

verankern, erklärt sowohl die Unterschiede bei Primaten wie auch die konvergente Entwicklung einer posterioren Gewichtsverlagerung bei arborealen Marsupialia (SCHMITT & LEMELIN 2002, KLINGE 2005).

Im Vergleich der Primaten mit anderen kleinen Säugetieren einschließlich der mit Greifextremitäten ausgestatteten Marsupialia werden die Einflüsse der Autopodien, der Beinlängen aber auch der Körpergestalt auf die Lastverteilung zwischen Vorder- und Hinterextremitäten sichtbar. In Abbildung 5.3.27 habe ich die Befunde von *Microcebus*, *Nycticebus*, *Saguinus* und *Saimiri* den bereits vorhandenen Daten für andere Primaten und Vertreter der Marsupialia und Rodentia hinzugefügt. Für eine Rekonstruktion des Merkmalszustandes im Grundmuster der Theria ist die Vergleichsbasis für symmetrische Gangarten nur gering. Für *Tupaia* und weitere Rodentia (*Tamias striatus*, *Spermophilus tridecemlineatus*, Sciuridae) gibt es Beobachtungen zur Kinetik in asymmetrischen Gangarten (BIEWENER 1983B, WITTE ET AL. 2002). Beim Galopp sind die Vertikalkräfte der Vorderextremitäten bei *Tupaia* und bei Vertretern der Sciuridae stets größer als diejenigen der Hinterextremitäten.

Der Vergleich der Gewichtsverteilung in symmetrischen Gangarten (Abb. 5.3.27) zeigt nun, dass ein Gewichtstransfer auf die Hinterextremität nur bei denjenigen Arten stattfindet, die Greifextremitäten ausgebildet haben. Aber nicht alle Primaten mit Greifextremitäten nutzen dieses Bewegungsprinzip bei der quadrupeden Fortbewegung.

Der Mausmaki mit seinen relativ kurzen Hintergliedmaßen verteilt sein Gewicht etwa gleich zwischen Vorder- und Hinterbeinen. In manchen Laufzyklen überwiegt die Vertikalkraft vorn, in anderen hinten. So ergibt sich eine ähnliche Kraftverteilung wie bei *Rattus norvegicus* während der Fortbewegung auf schmalen Substrat (SCHMIDT & FISCHER EINGEREICHT). Bei *Monodelphis*, dessen Beinbewegung derjenigen von *Microcebus* am Ähnlichsten ist, bleibt eine ausgeprägte funktionelle Differenzierung zwischen Vorder- und Hintergliedmaßen auch auf arborealem Substrat bestehen (LAMMERS & BIKNEVICIUS 2004).

Bei den Lemuridae begünstigen die langen Hinterbeine die posteriore Gewichtsverlagerung merklich, wobei schon geringfügige Unterschiede in den Gliedmaßenproportionen Auswirkungen auf die Gewichtsverteilung haben können. So trägt *Lemur catta* mit seinem niedrigeren Intermembralindex schon deutlich mehr Gewicht auf den Hinterbeinen (FRANZ ET AL. 2005). Durch die kräftige Oberschenkelmuskulatur und den langen Schwanz ist auch eine relativ caudalere Position des Körperschwerpunktes bei den Lemuridae wahrscheinlich. Gleiches gilt wohl auch für *Cheirogaleus*, der einen deutlich längeren

Schwanz besitzt als *Microcebus*. Die saisonalen Variationen der Fetteinlagerungen im Schwanz haben zudem einen merklichen Einfluss auf die Lage des Körperschwerpunktes (YOUNG ET AL. 2007).

Auch bei den Loridae, die trotz kräftiger Greiffüße stets mehr Gewichtskraft über die Vorderextremitäten auf das Substrat übertragen (ISHIDA ET AL. 1990, SCHMITT & LEMELIN 2004), mag die Körpergestalt der primäre Grund dafür sein. Der fehlende Schwanz und die relativ geringere Masse der Hinterbeinmuskulatur gegenüber springenden Formen macht eine cranialere Lage des Körperschwerpunktes wahrscheinlich. Dennoch ist bei den Arten dieser Familie die Fähigkeit zur dynamischen Gewichtsverlagerung vorhanden und wird für andere Bewegungsweisen ausgiebig genutzt. Das Auslegerverhalten bei der Überbrückung von Lücken im Substrat oder die Aufrichtung des Rumpfes beim Ergreifen von Beutetieren sind Beispiele hierfür. Offenbar hat eine solche Gewichtsverlagerung nur für die quadrupede Fortbewegung dieser Tiere keinen spezifischen Vorteil.

Bei den Krallenaffen sind es wiederum die kurzen Hinterbeine relativ zur Rumpflänge, die hier die Fähigkeit der dynamischen Gewichtsverlagerung einschränken (SCHMITT 2003B, HANNA ET AL. 2006). Hinzu kommt die eingeschränkte Greifkraft der hinteren Autopodien.

Cebidae, Meerkatzen und Makaken haben lange Beine gegenüber dem Rumpf. Auch wenn durch die zunehmende Extension der Gliedmaßen der Aufußwinkel der Hinterextremität kleiner wird, reichen die Hinterbeine immer noch so weit nach vorn, dass sie eine günstige Hebelwirkung auf den Körperschwerpunkt erzielen. Gleiches gilt im Übrigen auch für die Menschenaffen (DEMES ET AL. 1994, RAICHLIN ET AL. 2009). Bei den terrestrischen Cercopithecinae *Erythrocebus* und *Papio* könnte dagegen die relative Verkürzung der Hinterbeine gegenüber den Vorderbeinen das ausgeglichene Verhältnis der Vertikalkräfte vorn und hinten erklären.

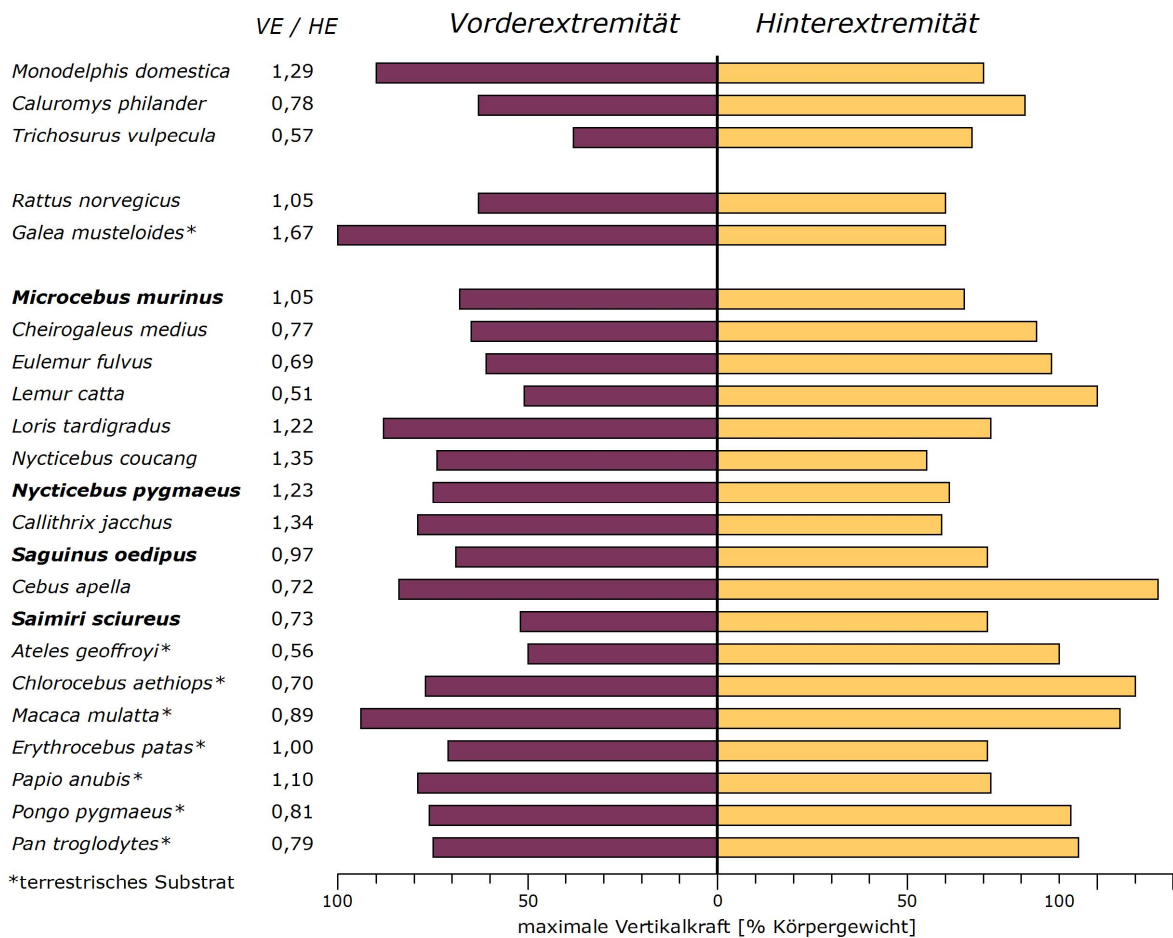


Abb. 5.3.27: Gewichtsverteilung zwischen Vorder- und Hinterextremität in symmetrischen Gangarten bei Primaten, Rodentia und Marsupialia. Referenzen: KIMURA ET AL. 1979, ISHIDA ET AL. 1990, DEMES ET AL. 1994, SCHMITT & LEMELIN 2002, WITTE ET AL. 2002, LAMMERS & BIKNEVICIUS 2004, SCHMITT & LEMELIN 2004, CARLSON ET AL. 2005, FRANZ ET AL. 2005, KLINGE 2005, HANNA ET AL. 2006, fett: eigene Daten.

Einfluss des Substrates auf die Kraftübertragung der Extremitäten

Im Unterschied zur Fortbewegung auf dem Boden übertragen die Extremitäten auf schmalen Substrat stets geringere Kräfte (SCHMITT 1994, 1999, SCHMITT & HANNA 2004, FRANZ ET AL. 2005). Dies wurde nicht nur für Primaten mehrfach dokumentiert, sondern auch bei *Monodelphis* und *Rattus* beobachtet (LAMMERS & BIKNEVICIUS 2004, SCHMIDT & FISCHER EINGEREICHT). Oft geht dies mit einer stärkeren Gesamtflexion der Extremitäten einher, so dass deren Steifigkeit durch eine höhere Nachgiebigkeit der Kinematik auf arborealem Substrat niedriger ist (SCHMITT 1994, 1999, FRANZ ET AL. 2005). Die Reduktion der Maximalkräfte geschieht außerdem durch eine Verlängerung der Kontaktphase, wodurch der Kraftimpuls auf einen längeren Zeitraum verteilt werden kann.

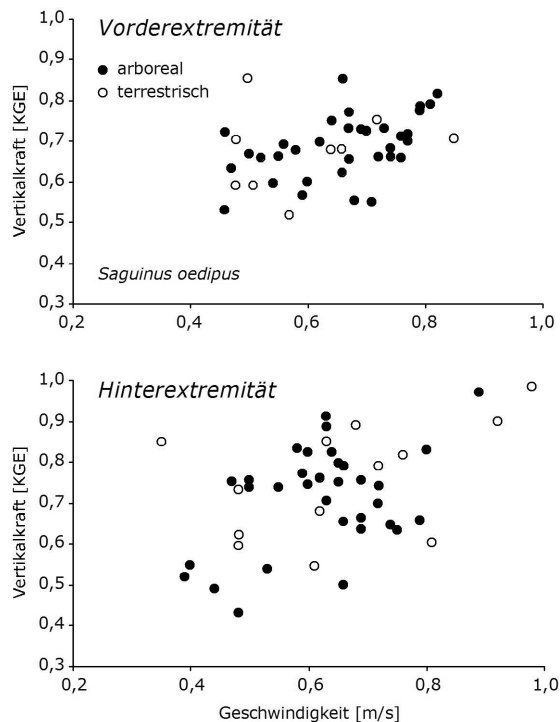


Abb. 5.3.22: *Saguinus oedipus*. Maximale Vertikalkraft der Vorder- und Hinterextremität bei der Fortbewegung auf arborealem und terrestrischem Substrat.

Bei anthropoiden Primaten ist der Effekt an der Vorderextremität meist deutlicher sichtbar (SCHMITT 1994, 1999, SCHMITT & HANNA 2004), während Beobachtungen strepsirhiner Arten kein einheitliches Prinzip zeigen. Bei *Cheirogaleus medius* nehmen die Kräfte vorn auf terrestrischem Substrat ab (SCHMITT & HANNA 2004) und FRANZ ET AL. (2005) berichten, dass sich bei *Lemur catta* Kinematik und Kraftübertragung

der Hinterextremität stärker in Abhängigkeit vom Substrat verändern.

Unter den von mir untersuchten Primaten, habe ich die Substrateinflüsse auf die Kraftwirkungen der Extremitäten nur bei *Saguinus* betrachtet. Eine signifikante Veränderung der Maximalkräfte in Abhängigkeit vom Substrat ist hier nicht festzustellen (Abb. 5.3.28). Die Bewegungsprinzipien der Nachgiebigkeit werden auf dem terrestrischen Substrat beibehalten. Auf flachem Substrat bevorzugen Liszaffen jedoch schnelle und asymmetrische Gangarten, die dann auch mit höheren Substratreaktionskräften verbunden sind. Ein Vorteil der langsamen symmetrischen Fortbewegung auf schmalen Substrat besteht in der Minimierung von Substratschwingungen, die ja rückwirkend auf den Körper die Stabilität der Rumpfachsen beeinträchtigen können (DEMES ET AL. 1990).

Hypothese zum Grundmusterzustand der Primaten

Plesiomorphe Bewegungsprinzipien im Hinblick auf die Kraftwirkung der Extremitäten im Grundmuster der Primaten sind die Dominanz der Hinterextremität bei der Beschleunigung des Rumpfes und die Mechanismen der größeren Nachgiebigkeit bei der Fortbewegung auf schmalen Substrat.

Die Beobachtungen an *Monodelphis* und *Rattus* zeigen, dass die Reduktion der Maximalkräfte bei arborealer quadrupeder Fortbewegung durch eine stärkere Flexion der Extremitäten möglich ist (LAMMERS & BIKNEVICIUS 2004, SCHMIDT & FISCHER EINGEREICHT). Eine Zunahme der Kontaktphasendauer wurde nur bei *Monodelphis* beobachtet, konnte hier aber nicht unabhängig Einfluss der Geschwindigkeit beurteilt werden. *Microcebus* hat keine größere Kontaktphasendauer bei der Fortbewegung auf schmalen Substrat im Vergleich zu *Tupaia* und *Rattus*.

Gegenüber diesen Plesiomorphien sind alle Eigenschaften der Kinetik, die unmittelbar mit der Greiffähigkeit der Extremitäten verbunden sind, als abgeleitete Merkmale für das Grundmuster der Primaten anzunehmen. Dazu gehört das Potential einen größeren Anteil des Körpergewichtes auf die Hinterextremität zu übertragen, aber nicht unbedingt die systematische Nutzung dieses Potentials für die arboreale quadrupede Fortbewegung.

Die Reduktion der mediolateralen Kräfte als Bewegungsprinzip der Balance ist ebenfalls mit der Eigenschaft der Greifextremitäten verbunden Torsionsmomente zu generieren und somit wahrscheinlich ein abgeleitetes Bewegungsprinzip der Primaten.

Paradigmen zum adaptiven Wert

Über den adaptiven Vorteil der posterioren Gewichtsverlagerung für die arboreal quadrupede Fortbewegung der Primaten wurde ausgiebig diskutiert. REYNOLDS (1985A) nahm an, dass die damit verbundene Entlastung der Vordergliedmaßen deren Mobilität begünstigt. Ein enger Zusammenhang zwischen der Mobilität der Vordergliedmaße, insbesondere der Schulter, und dem Grad ihrer Entlastung bei der Fortbewegung besteht vor allem bei den Atelidae und Hominidae, seltener jedoch bei primär quadrupeden Formen (DEMES ET AL. 1994, FRANZ ET AL. 2005, SCHMIDT 2005B, LARSON & STERN 2009). Besonders in synchronen Gangarten, in denen die Vorderextremität durch größere Kräfte stärkerer Belastung unterliegt, erfolgt keine zunehmende Entlastung durch einen posterioren Gewichtstransfer (FRANZ ET AL. 2005, HANNA ET AL. 2006). Gerade die Loridae, die unter allen Strepsirhini die wohl größte Mobilität der Schulter aufweisen und zudem die Fähigkeit der dynamischen Gewichtsverlagerung in hohem Maße haben, nutzen diese Fähigkeit nicht für die quadrupede Lokomotion.

CARTMILL ET AL. (2002) schlugen deshalb vor, dass der Gewichtstransfer gerade dann maximal ist, wenn die Vorderextremität auf ein noch unbekanntes Substrat aufgesetzt wird. Dadurch wäre die Sicherheit erhöht, denn sollte der Auffußort instabil sein, könnte das Vorderbein seine Position noch ändern. Selbst wenn eine solche Verhaltensreaktion in Anbetracht der Bewegungsgeschwindigkeit nicht sehr wahrscheinlich ist und auch noch nicht beobachtet wurde, spiegelt sich hierin doch die unterschiedliche Bedeutung der Extremitäten für die dynamische Selbststabilität der Bewegung wieder.

Eine Schwäche in beiden Erklärungsansätzen ist jedoch die fehlende Berücksichtigung der zeitlichen Abfolge der Merkmalstransformationen in der Evolution der Primaten, in der sich die Kinematik der Vorderextremität erst mit zunehmender Körpergröße veränderte. Die große Variation der Merkmalsausprägung ebenso wie ihre Bedingtheit durch die Körpergestalt, lassen folglich ebenso die Schlussfolgerung zu, dass dieses Merkmal bei der quadrupeden Fortbewegung zunächst nur als evolutives Beiprodukt erscheint (RAICHLIN ET AL. 2009).

Viele Primaten, auch kleine Arten wie *Microcebus*, *Galago* und *Nycticebus*, nutzen das Potential ihrer Greifextremitäten für eine posteriore Gewichtsverlagerung vor allem bei idiomotorischen Aktivitäten wie dem Beutefang oder dem Aufsammeln pflanzlicher Nahrung in den terminalen Ästen der Bäume (vgl. Abb. 3.6). Schon NAPIER (1967) hatte auf

die Bedeutung der aufrechten Körperposition für viele Verhaltensweisen der Primaten hingewiesen. So könnte die Fähigkeit zur posterioren Gewichtsverlagerung primär die Aufrichtung des Körpers bei idiomotorischen Verhaltensweisen begünstigt haben.

Erst innerhalb der Anthropeida wurde mit der Mobilisierung des Schultergelenkes eine Entlastung der Vorderextremität bei der quadrupeden Lokomotion tatsächlich notwendig, weshalb die Atelidae und Hominidae diese Fähigkeit durch zusätzliche Muskelrekrutierung verstärken (LARSON & STERN 2009). Für arboreal quadrupede Primaten besteht diese Notwendigkeit nicht. Gleiches gilt für die arborealen Didelphidae und Phalangeridae, die mit dem Erwerb von Greifextremitäten auch das Potential für den posterioren Gewichtstransfer konvergent zu den Primaten erworben haben und für ähnliche Verhaltensweisen beim Sammeln von Nahrung auf schmalen Substraten nutzen (RASMUSSEN 1990, LEMELIN 1999, SCHMITT & LEMELIN 2002, LEMELIN ET AL. 2003, RASMUSSEN & SUSSMAN 2007). *Caluromys philander* hat zudem relativ längere Hintergliedmaßen als andere Vertreter der Didelphidae ohne Greiffüße.

Kraftwirkung der Extremitäten und ihr Einfluss auf die Bewegungen des Rumpfes

Bei der quadrupeden Fortbewegung erzeugt jede Extremität für sich einen periodischen Kraftimpuls, durch den sich der Körperschwerpunkt auf- und abwärts und nach caudal und cranial bewegt. Wie aus diesen singulären Kraftimpulsen eine kontinuierliche Vorwärtsbewegung des Rumpfes und eine nahezu horizontale Führung des Körperschwerpunktes erzeugt werden kann, hängt von der zeitlichen Koordination der Gliedmaßen und ihrer jeweiligen Kraftübertragung ab (MANTER 1938, CAVAGNA ET AL. 1977).

Die Summe aller Kräfte, die gleichzeitig von den jeweils in Kontakt befindlichen Extremitäten auf das Substrat übertragen werden, bestimmt also die Bewegung des Rumpfes. Die Geschwindigkeit der horizontalen Translation in Bewegungsrichtung ist abhängig von den bremsenden und beschleunigenden Kraftimpulsen der Gliedmaßen.

Da die Kraftwirkungen der Extremitäten auf den Rumpf einen großen Einfluss auf die Stabilität der Bewegung haben und deshalb für die Fortbewegung auf einem nachgiebigen und diskontinuierlichen Sub-

strat besonders wichtig sind, möchte ich auch diesen Aspekt in die Betrachtung der Bewegungsprinzipien der arboreal quadrupeden Fortbewegung aufnehmen. Eine allgemeine Erklärung dieser Zusammenhänge sei auch hier der Darstellung meiner Befunde vorangestellt, die nur in diesem Kontext interpretiert werden können.

Einfluss der Substratreaktionskräfte auf die Bewegung des Körperschwerpunktes

Die vertikalen Oszillationen des Körperschwerpunktes entstehen in Abhängigkeit von der zeitlichen Koordination der Gliedmaßen und ihrer maximalen Kraftübertragung. Eine Aufwärtsbeschleunigung des Körperschwerpunktes entsteht immer dann, wenn die Summe der Vertikalkräfte aller in Kontakt befindlichen Beine das Körpergewicht überschreitet. Eine Abwärtsbeschleunigung findet dementsprechend dann statt, wenn die Summe aller Vertikalkräfte geringer ist als das Körpergewicht. Die Amplitude der vertikalen Oszillationen hat schließlich Einfluss auf den Energiezustand des Körperschwerpunktes.

Zum Zeitpunkt maximaler Vertikalkräfte ist auch die potentielle Energie des Schwerpunktes maximal. Seine kinetische Energie ist aber dann am größten, wenn die Summe der Beschleunigungskräfte ihr Maximum erreicht. Sind diese beiden Maxima zueinander phasenverschoben, kann sich der Körperschwerpunkt wie ein mechanisches Pendel verhalten und aus dem Austausch zwischen Lageenergie und Bewegungsenergie Energie zurückgewinnen (CAVAGNA ET AL. 1976, CAVAGNA ET AL. 1977).

Große Oszillationen begünstigen den Austausch. Sie entstehen dann, wenn die funktionelle Steifigkeit der Extremitäten groß ist. Dieses Bewegungsprinzip gilt als charakteristisch für langsame Gangarten wie den Schritt (CAVAGNA ET AL. 1977, BLICKHAN & FULL 1987, GRIFFIN ET AL. 2004, BIEWENER 2003). Typisch für schnelle Gangarten ist dagegen, dass potentielle und kinetische Energie in Phase oszillieren und ein Energieüberschuss in elastischen Elementen gespeichert und später aus diesen zurückgewonnen wird (CAVAGNA ET AL. 1977, ALEXANDER 1980, HEGLUND ET AL. 1982, MINETTI ET AL. 1999). Lange Zeit wurden diese Mechanismen energetischer Optimierung als zwei diskrete Bewegungsprinzipien verstanden, die gangartspezifisch seien und zwei grundlegend verschiedene Beinmechaniken (Inverses Pendel oder Masse-Feder) voraussetzen (CAVAGNA ET AL. 1977, REILLY & BIKNEVICIUS 2003, GRIFFIN ET AL. 2004, HOYT ET AL.

2006). Einige Autoren sehen diese Mechanismen sogar als geeignetere Parameter für Gangartdefinitionen, da ihre mechanische Relevanz für die Bewegung eines Tieres größer erscheint gegenüber den kinematischen Eigenschaften, die den Definitionen von Gangarten traditionell zugrunde liegen (REILLY & BIKNEVICIUS 2003, BIKNEVICIUS & REILLY 2006, HOYT ET AL. 2006, HORNER & BIKNEVICIUS 2010).

Ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen kinematischen Gangarten und den Energieoszillationen des Rumpfes besteht bei der bipeden Fortbewegung der Vögel und des Menschen (CAVAGNA ET AL. 1976, HEGLUND ET AL. 1982, ROBERTS ET AL. 1997, DONELAN ET AL. 2002), weil bei der Bipedie die Gangart nur von einem Parameter („*duty factor*“) und nicht von zweien (Diagonalität und „*duty factor*“) bestimmt wird. Die Dynamik des Körperschwerpunktes bei der bipeden Fortbewegung ist deshalb weit mehr von der Mechanik des Einzelbeines abhängig (FEDEK ET AL. 1982, MCMAHON ET AL. 1987, DALEY & BIEWENER 2006).

Für die überwiegende Mehrzahl quadrupeder Wirbeltiere und sogar Arthropoden gibt es stattdessen keine zwei diskreten Prinzipien für die Mechanik des Beines und die Energetik des Körperschwerpunktes. Vielmehr bestimmen Geschwindigkeit, funktionelle Steifigkeit der Gliedmaßen und die zeitliche Koordination der Kontaktphasen über die Phasenbeziehung zwischen potentieller und kinetischer Energie des Körperschwerpunktes und die Amplituden der Energieoszillationen (BLICKHAN & FULL 1987, FARLEY & KO 1997, PARCHMAN ET AL. 2003, AHN ET AL. 2004, BIEWENER 2006, USHERWOOD ET AL. 2007, BISHOP ET AL. 2008). Die mechanischen Voraussetzungen dafür sind im Masse-Feder-Bein gegeben (GEYER ET AL. 2006, BIEWENER & DALEY 2007).

Bisherige Studien zur Merkmalsverteilung zwischen Primaten und anderen Säugetieren

Der Umfang, in welchem Energie aus der Phasenverschiebung zwischen E_{POT} und E_{KIN} zurückgewonnen wird, liegt bei größeren Lauftieren wie Hunden, Schafen oder Pferde maximal zwischen 30% und 50% der erforderlichen Energiemenge für die Bewegung des Körperschwerpunktes während eines Schrittzzyklus (= „% *recovery*“) und nimmt mit zunehmender Geschwindigkeit deutlich ab (CAVAGNA ET AL. 1977, MINETTI ET AL. 1999). GRIFFIN ET AL. (2004) haben bei Hunden Werte von bis zu 70% berechnet.

Kleinere Säugetiere sind in diesen Betrachtungen aber wenig berücksichtigt. Nur für *Monodelphis domestica* (PARCHMAN ET AL. 2003) und das Frettchen

(*Mustela putorius f. furo*, HORNER & BIKNEVICIUS 2010) gibt es Befunde, weshalb eine Hypothese zum Zustand dieses Merkmals im Grundmuster der Theria nur sehr schwach begründet sein kann. Gemeinsam ist beiden Arten der geringe Umfang der zurückgewonnenen Energiemenge, der bei *Monodelphis* kaum größer ist als 10% und bei *Mustela* zwischen 10% und 20% schwankt.

Über das Erklärungsprimat der Energieoptimierung lokomotorischer Anpassungen wurden andere Anpassungsnotwendigkeiten in den vertikalen Bewegungen des Körperschwerpunktes bisher noch oft außer Acht gelassen. Geringe vertikale Oszillationen begünstigen die Stabilisierung der Rumpfachse bei der Fortbewegung auf unebenem Terrain, weshalb kleinere Tiere auf die Vorteile der Energierückgewinnung aus Vertikalbewegungen des Körperschwerpunktes wohl weitgehend verzichten zugunsten einer möglichst horizontalen Rumpftrajektorie (PARCHMAN ET AL. 2003, USHERWOOD ET AL. 2007, BISHOP ET AL. 2008, HORNER & BIKNEVICIUS 2010). Um vertikalen Oszillationen so gering wie möglich zu halten, werden die Kontaktphasen der Gliedmaßen und das Erscheinen ihrer jeweiligen Maximalkräfte zeitlich so aufeinander abgestimmt, dass die Summe aller Vertikalkräfte stets nahezu konstant ist. Bei der Schleichbewegung der Katzen hat man erst kürzlich beobachtet, dass diese zeitliche Abstimmung in einer Anpassung des Diagonalitätswertes besteht: die aus dem Austausch zwischen Bewegungsenergie und Lageenergie gewonnene Energiemenge nimmt in dem Umfang ab, wie die zeitliche Überlappung der Kontaktphasen der Extremitäten einer Körperseite zunimmt (BISHOP ET AL. 2008).

Obwohl die vertikalen Bewegungen des Körperschwerpunktes besonders kritisch für die Stabilisierung der Rumpfachse bei der Fortbewegung auf diskontinuierlichem Substrat sind, gibt es für Primaten bislang nur einen einzigen Befund zum Einfluss der Kraftimpulse der Extremitäten auf die Bewegung und Energetik des Rumpfes. Cavagna et al. (1977) haben in ihrer vergleichenden Untersuchung dieser Mechanismen auch eine Makaken-Art (*Macaca speciosa*, 3,6 kg) betrachtet und fanden hier nur minimale Vertikalbewegungen des Körperschwerpunktes. Im Schritt betrug die Amplitude der Oszillationen nur etwa 1 cm und erhöhte sich auch beim Rennen auf kaum mehr als 2 cm. Die aus der Phasenverschiebung zwischen E_{POT} und E_{KIN} zurückgewonnene Energiemenge betrug in symmetrischen Gangarten maximal 30% und schon bei einer Geschwindigkeit von 1,5 m/s lag der Wert nur noch bei 10%.

Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und Vergleich

Bei den kleinen arboreal quadrupeden Primaten erreicht die Amplitude der vertikalen Oszillationen des Körperschwerpunktes nicht annähernd die Größenordnung, die für größere Säugetiere berichtet wurde, sondern bleibt weit darunter (> 1 mm). Die potentielle Energie des Körperschwerpunktes ist bei allen Arten um ein vielfaches kleiner als seine kinetische Energie (Abb. 5.3.29), weshalb auch der Umfang der Rückgewinnung von Energie trotz bestehender Phasenverschiebung zwischen E_{POT} und E_{KIN} relativ gering. Die Amplitude der Änderung der potentiellen Energie während eines Schrittzklus liegt nur bei etwa 2,5% - 5% derjenigen der kinetischen Energie.

Dennoch unterscheiden sich die Arten im Umfang ihrer Energierückgewinnung (Abb. 5.3.30), wobei der Betrag bei *Nycticebus* am größten und bei *Saimiri* am geringsten ist. Mit Ausnahme von *Saimiri* ist eine große Abhängigkeit von der Geschwindigkeit zu sehen, welche die Unterschiede zwischen den Arten zunächst geringer erscheinen lässt.

Die oben beschriebene Beziehung zur zeitlichen Koordination der Kontaktphasen der Extremitäten ist ebenfalls sichtbar, aber auch hier bleiben Unterschiede zwischen den Arten bei jeweils gleichem Diagonalitätswert bestehen.

Ursächlich für diese Unterschiede ist nicht das Verhältnis der Amplituden zwischen potentieller und kinetischer Energie sondern die Größe dieser Amplituden selbst. Bei *Saguinus* und *Saimiri* sind die Amplituden der Änderung der kinetischen Energie um das 3fache höher gegenüber *Microcebus* und *Nycticebus*. Dieser Unterschied ist sehr wahrscheinlich das Resultat der unterschiedlichen Kräfteverteilung zwischen Vorder- und Hinterextremitäten. Vertikale Bewegungsenergie kann in horizontale Bewegungsenergie überführt werden, wenn der resultierende Vektor aus vertikaler und longitudinaler Kraftkomponente in Bewegungsrichtung weist (CAVAGNA ET AL. 1977). Da der bremsende Impuls der Hinterextremität klein ist, ist diese Voraussetzung hinten meist schon im ersten Drittel der Kontaktphase erfüllt (Abb. 5.3.31).

Je größer nun die Vertikalkraft der Hinterextremität ist, umso größer ist auch die Wirkung ihrer Schubkraft auf den Körper. Trägt dagegen die Vorderextremität einen größeren Anteil der Gewichtskraft, ist ihre Schubwirkung auf den Körper aufgrund des geringeren beschleunigenden Impulses kleiner. Die Kräfteverteilung zwischen Vorder- und Hinterextremitäten hat also maßgeblichen Einfluss auf die Bewegungsenergie des Körperschwerpunktes.

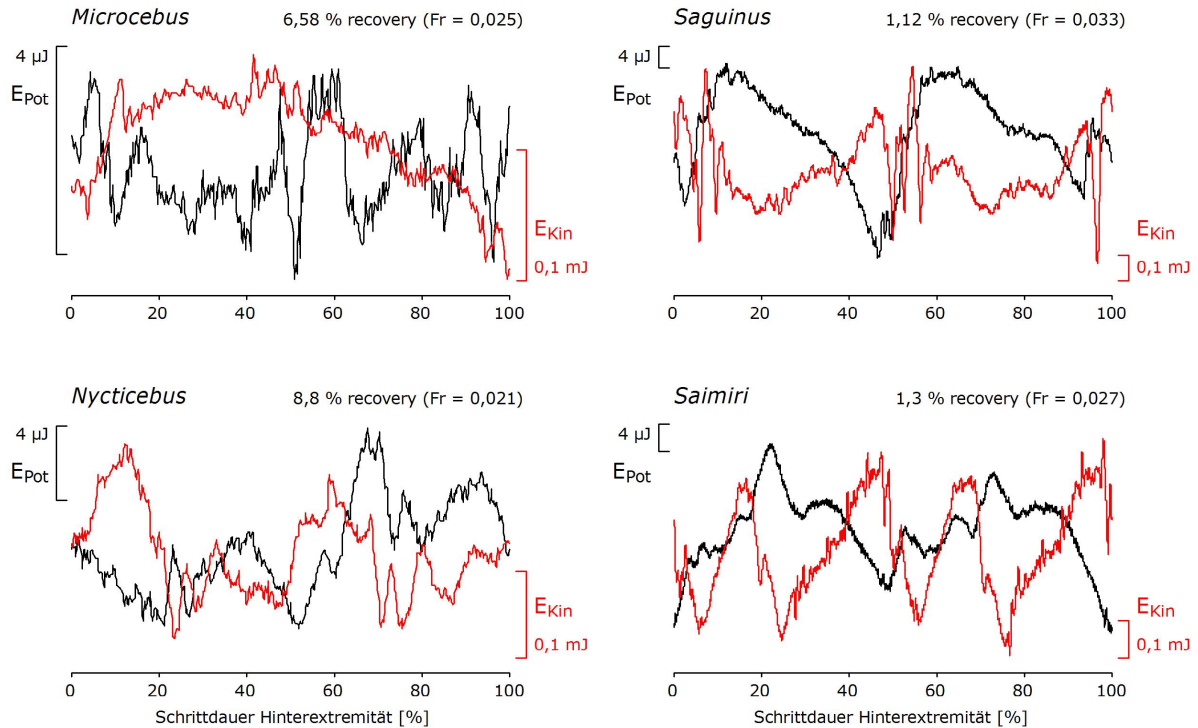


Abb. 5.3.29: Oszillationen der kinetischen und potentiellen Energie des Körperschwerpunktes während eines Schrittes.

Mit der größeren Vertikalkraft der Vorderextremität erhält sich *Nycticebus* die Möglichkeit der Energierückgewinnung aus der Phasenverschiebung zwischen E_{POT} und E_{KIN} . Inwiefern dies nur ein Nebeneffekt anderer Anpassungsnotwendigkeiten ist, kann aufgrund der noch geringen Vergleichsmöglichkeiten zwischen Arten nicht entschieden werden. Loridae zeichnen sich durch eine niedrige Stoffwechselrate und eine „energiesparende“ Lebensweise aus (s.S. 44 - 45), so dass die Energierückgewinnung aus der Energetik des Körperschwerpunktes für sie nicht unvorteilhaft ist. Mit der durchschnittlich langsameren Bewegungsgeschwindigkeit wird dieser Effekt noch verstärkt. Durch den Gewichtstransfer auf die Hinterextremitäten vor allem bei *Saimiri* verschwindet die Möglichkeit der Energieeinsparung. Stattdessen verleiht der posteriore Gewichtstransfer denjenigen Primaten, die ihn nutzen, eine größere Schubkraft für die Hinterextremität und eine erhebliche Zunahme der Bewegungsenergie ihres Körperschwerpunktes. Der Umfang des „rear-drive“ (KIMURA ET AL. 1979) oder „hind limb drive“ (DEMES ET AL. 1994), also der Schubkraft der Hinterextremität, wird folglich nicht nur durch das Verhältnis der bremsenden und beschleunigenden Impulse sondern auch durch das der vertikalen Kräfte bestimmt.

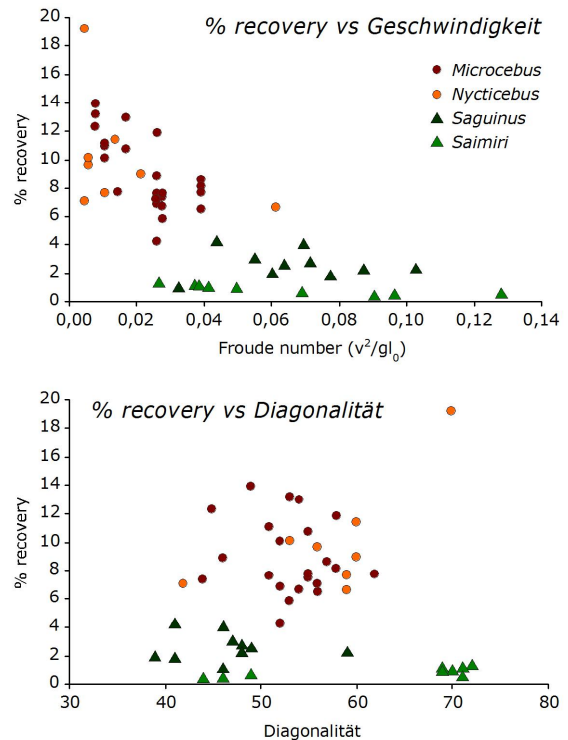


Abb. 5.3.30: Energierückgewinnung („% recovery“) aus Oszillationen der potentiellen und kinetischen Energie des Körperschwerpunktes. Einfluss der Geschwindigkeit und der Diagonalität.

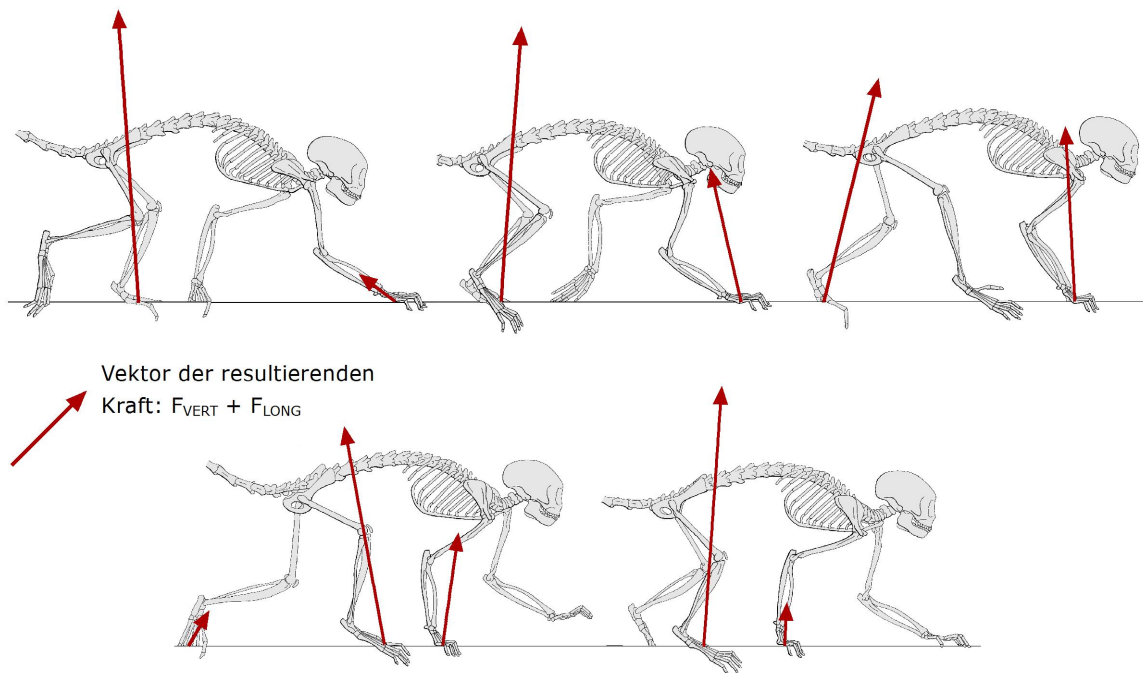


Abb. 5.3.31: Richtung der resultierenden Substratreaktionskraft während der Kontaktphasen eines gleichseitigen Beinpaars in Relation zur Kinematik der Extremitäten am Beispiel von *Saimiri sciureus*.

Hypothese zum Grundmusterzustand der Primaten

Sollte sich der Zusammenhang zwischen dem Verhältnis der Kräfte zwischen Vorder- und Hintergliedmaßen und dem Umfang der Energierückgewinnung aus den Energieoszillationen des Körperschwerpunktes auch bei anderen Arten zeigen, so bestünde hier ein Einfluss der Körpergröße resultierend aus den sich ändernden Gliedmaßenproportionen. Der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten hatte aufgrund seiner Greiffüße sicher die Fähigkeit des posterioren Gewichtstransfers. Waren aber die Hintergliedmaßen relativ kurz gegenüber der Rumpflänge, wurde diese Fähigkeit möglicherweise nicht systematisch für die Fortbewegung genutzt, so wie es bei *Microcebus* zu beobachten ist. Ob *Microcebus* nun mehr oder weniger Energie aus den vertikalen Oszillationen seines Körperschwerpunktes zurück gewinnt als andere kleine Säugetiere, ist nicht zu beantworten. Das minimale Ausmaß der vertikalen Bewegungen des Körperschwerpunktes erfüllt sicher die Anforderungen des arborealen Substrates an die Nachgiebigkeit, aber ob hier ein Unterschied zur Fortbewegung kleiner Tiere auf terrestrischem Substrat besteht, ist ebenfalls unbekannt.

Vergleich der Bewegungsprinzipien - Zusammenfassung

Gangarten und Fußfallmuster

Das diagonale Fußfallmuster ist eine Autapomorphie der Primaten. Es ersetzt jedoch nicht die plesiomorphen Gangarten sondern kommt als weitere Anpassungsmöglichkeit an die Anforderungen des Substrates hinzu. *Tupaia*, *Rattus* und *Monodelphis* nutzen ein diagonales Fußfallmuster nicht. Gemeinsam ist allen Arten die Präferenz für eine zeitliche Kopplung der Kontaktphasen eines diagonalen Beinpaars.

Schrittlänge und Schrittfrequenz

Erst größere Strepsirhini und Haplorhini haben gegenüber anderen Säugetieren relativ längere Gliedmaßen, weshalb eine dadurch bedingte Erhöhung der Schrittlänge nur dann zum Grundmuster der Primaten gehören würde, wenn der letzte gemeinsame Vorfahre ein Gewicht von mehr als 400 - 500 g gehabt hätte. Die relativ größten Schrittlängen haben

Nycticebus und *Tupaia*, gefolgt von *Saimiri* und *Eulemur*. *Microcebus* hat dagegen eine geringere Schrittlänge als zwei der drei Außengruppenvertreter. Die Länge der Gliedmaßen hat keinen direkten Einfluss auf die Größe der relativen Schrittlänge.

Im Hinblick auf die Schrittfrequenz verhalten sich *Microcebus* und auch *Saguinus* ähnlich wie die Vertreter der Außengruppen. Hier ist ein großer Einfluss der Körpergröße sichtbar, der sich aus der zunehmenden Masse der Greifmuskulatur bei größeren Primaten erklärt (PREUSCHOFT ET AL. 1998). Die Limitierung der Schrittfrequenz durch die Massesträgheit der Extremitäten gehört ebenso wie die größere Schrittlänge nur dann zum Grundmuster der Primaten, wenn der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten größer war als *Microcebus* und *Saguinus*.

Winkelbewegung und Beingeometrie der Extremitäten

Plesiomorphe Merkmale im Grundmuster der Primaten sind die Beibehaltung des mechanischen Prinzips des Pantographen, bei dem das proximale und das distale propulsive Element parallel geführt werden. Die funktionelle Beinlänge ist vorn und hinten gleich, die proximalen Drehpunkte liegen auf gleicher Höhe und durch eine gleiche Winkelbewegung wird vorn und hinten die gleiche Schrittlänge erreicht. Der Bewegungsumfang der Extremitäten, gemessen als Gesamtwinkelbewegung ist nicht größer oder kleiner als bei Vertretern der Außengruppen.

Ebenfalls als plesiomorph anzunehmen ist die Auffußposition der Hinterextremität sowohl in ihrer Geometrie als auch in ihrer relativen Invarianz gegenüber dem Abfußwinkel. Auch im Grad der Nachgiebigkeit der Extremitäten gleichen die hier untersuchten Primaten den Vertretern der Außengruppen *Tupaia*, *Rattus* und *Monodelphis*.

Veränderungen gegenüber dem Grundmuster der Theria sind in der Kinematik der Vorderextremität zu finden. Nur *Microcebus* hat diesbezüglich die gleiche Beingeometrie wie *Rattus* und *Monodelphis*. Bei *Eulemur*, *Nycticebus*, *Saguinus* und *Saimiri* wird der Humerus über die Vertikale hinaus protrahiert. Diese Veränderung der Kinematik korreliert mit einer Veränderung der Proportionen zwischen den drei propulsiven Elementen. Die Scapula wird relativ kürzer zugunsten des Radius bei den Strepsirhini und zugunsten des Humerus bei den Platyrrhini. Nur bei *Eulemur* und dem weiblichen *Nycticebus* hat diese Veränderung aber Auswirkungen auf die Gesamtwinkelbewegung der Vordergliedmaße. Für das Grundmuster der Primaten ist dieses Merkmal als abgeleitetes Bewegungsprinzip anzunehmen, wenn

der letzte gemeinsame Vorfahre größer war als *Microcebus*. Dass die damit korrelierten Proportionsveränderungen innerhalb der Vorderextremität bei *Eulemur* und *Nycticebus* anders sind als bei *Saguinus* und *Saimiri* könnte ein Indiz für eine parallele Entwicklung in beiden Gruppen sein.

Bei Neuwelt- und Altweltaffen nimmt die Winkelbewegung der Extremitäten mit zunehmender Körpergröße und Beinlänge sogar weiter ab (VILENSKY & GANKIEWICZ 1990A, B, SCHMITT 1994, LARSON ET AL. 2000, 2001, POLK 2002, LARNEY & LARSON 2004). Stattdessen kommt es in diesen Gruppen zu einer stärker gestreckten Beingeometrie.

Größere Strepsirhini behalten ihre flektierten Extremitäten aber mit zunehmender Körpergröße bei und das hat Konsequenzen für die Bewegungsräume der Extremitäten, wenn die Gliedmaßen an Länge zunehmen. Der Auffußort der Hinterextremität verschiebt sich bezogen auf den Rumpf weiter nach vorn. Bedingt durch das diagonale Fußfallmuster käme es zu einer Überlappung mit dem Bewegungsraum der Vorderextremität, wenn dieser nicht nach cranial ausweichen würde. Deshalb haben vor allem die Strepsirhini eine so große Protraktion der Vorderextremität (LARSON ET AL. 2000).

Wieder erscheinen alle diese korrelativen Veränderungen der Beingeometrie nur bei größeren Arten, aber nicht bei *Microcebus*.

Substratreaktionskräfte

Plesiomorphe Bewegungsprinzipien im Hinblick auf die Kraftwirkung der Extremitäten im Grundmuster der Primaten sind die Dominanz der Hinterextremität bei der Beschleunigung des Rumpfes und die Mechanismen der größeren Nachgiebigkeit bei der Fortbewegung auf schmalen Substrat.

Gegenüber diesen Plesiomorphien sind alle Eigenschaften der Kinetik, die unmittelbar mit der Greiffähigkeit der Extremitäten verbunden sind, als abgeleitete Merkmale für das Grundmuster der Primaten anzunehmen. Dazu gehört das Potential einen größeren Anteil des Körpergewichtes auf die Hinterextremität zu übertragen und die Reduktion der mediolateralen Kräfte als Bewegungsprinzip der Balance.

Durch die zeitliche Koordination der Kraftimpulse der Extremitäten werden vertikale Oszillationen des Körperschwerpunktes vermieden. Diejenigen Primaten, die einen größeren Anteil ihrer Gewichtskraft auf die Hinterextremitäten übertragen, können dadurch die Schubwirkung dieser Extremität auf den Körperschwerpunkt verstärken.

Fazit

Die spezifischen Anforderungen der arboreal quadrupeden Fortbewegungsweise an ihre Bewegungsprinzipien sind Nachgiebigkeit und Balance. Die Anforderung der Nachgiebigkeit gehört aber schon zum Grundmuster der Theria, deren letzter gemeinsamer Vorfahre klein war. Das Substrat seiner Fortbewegung war deshalb permanent diskontinuierlich und unübersichtlich. Die Anforderung der Balance ist eine Spezifität der arboreal quadrupeden Fortbewegungsweise und deshalb eine neue Anforderung im Grundmuster der Primaten.

Um die Bewegungsprinzipien der arboreal quadrupeden Fortbewegung, die diese Anforderungen erfüllen, im Grundmuster der Primaten zu rekonstruieren, habe ich in diesem Kapitel Gangarten und Fußfallmuster, Schrittlänge und Schrittfrequenz, die Kinematik und die Kraftwirkungen der Extremitäten vergleichend dargestellt und die gegenseitigen Bedingungen zwischen diesen Prinzipien wie auch ihre Beeinflussung durch die Körperproportionen erörtert.

Der Vergleich zeigte in der Mehrzahl der Bewegungsprinzipien eine Abhängigkeit von der Körpergröße. Auf phylogenetische Effekte können die Besonderheiten der Loridae zurückgeführt werden. Zwischen den größeren Arten gibt es Gemeinsamkeiten in zahlreichen Einzelmerkmalen, die bei dem kleinen *Microcebus* nicht in Erscheinung treten. Dieser unterscheidet sich von den Vertretern der Außengruppen nur durch die Nutzung eines diagonalen Fußfallmusters und das Potential des posterioren Gewichtstransfers. Genau diese Bewegungsprinzipien gewährleisteten Balance bei der Lokomotion und bei der Idiomotion auf schmalem Substrat.

Aus dem Vergleich der Bewegungsprinzipien resultieren zwei mögliche Hypothesen für das Grundmuster der Primaten, die ich im folgenden Kapitel diskutieren und im Hinblick auf ihre Wahrscheinlichkeit gegeneinander abwägen werde. War der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten so groß wie *Microcebus*, dann sind die gemeinsamen Merkmale der größeren Strepsirhini und Anthropeoidea als Homoplasien zu verstehen. War der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten aber so groß wie *Eulemur* oder *Saimiri*, dann können die gemeinsamen Merkmale der Strepsirhini und Anthropeoidea auch Homologien sein. *Microcebus* und die anderen Arten der Cheirogaleidae, die mit *Microcebus* die plesiomorphen Bewegungsprinzipien teilen, müssten diese

sekundär wieder angenommen haben. Dies ist nicht unwahrscheinlich und wurde schon für andere Säugetierarten berichtet (z.B. *Procavia capensis*, Fischer 1994). Den sekundär verzweigten Callitrichidae gelang die Rückkehr zu den plesiomorphen Bewegungsprinzipien jedoch nicht in gleichem Umfang und auch die sekundär kleinen *Nycticebus pygmaeus* und *Loris tardigradus* gleichen in den Prinzipien ihrer Lokomotion den größeren Vertretern der Familie.

Das Grundmuster der Bewegungsprinzipien

der arboreal quadrupeden
Fortbewegung und die
Konsequenzen für die Evolution des
Bewegungssystems der Primaten

Die Rekonstruktion des Grundmusters struktureller und funktioneller Merkmale der arboreal quadrupeden Fortbewegung der Primaten gibt ein differenziertes Bild über die historische Reihenfolge von Merkmalstransformationen, welches nach dem Prinzip des Aktualismus aus dem Vergleich rezenter Arten ermittelt werden kann. Nur wenn der Auswahl der zum Vergleich herangezogenen Arten eine phylogenetische Hypothese zugrunde liegt, kann die Richtung der Merkmalstransformationen ermittelt werden und ursprüngliche und abgeleitete Merkmale sind voneinander unterscheidbar. Erst dann kann ein adaptives Szenario zur Evolution der betrachteten Merkmale mehr sein als „telling adaptive stories“, was GOULD & LEWONTIN (1979) zur Recht als Adaptionismus kritisierten.

Der Vergleich der Körperproportionen und Bewegungsprinzipien der Primaten mit Vertretern anderer Säugetiergruppen, welche die zum Grundmuster der Theria gehörenden Proportionen und Prinzipien als plesiomorphe Elemente ihrer Bewegungsweisen beibehalten haben, zeigt für eine Reihe vermeintlich typischer Merkmale der Primatenfortbewegung, dass diese plesiomorph im Grundmuster der Gruppe sind. Diejenigen Merkmale, in denen sich viele Primaten tatsächlich vom Grundmuster der Theria, Plazentalia und Euarchonta unterscheiden, sind abhängig von der Körpergröße. Ob diese Merkmale als abgeleitet für das Grundmuster der Primaten angenommen werden können, ist von den Hypothesen zur Größe des letzten gemeinsamen Vorfahren bestimmt.

Im Folgenden werden die plesiomorphen und autapomorphen Bewegungsprinzipien der arboreal quadrupeden Fortbewegung im Grundmuster der Primaten abgeleitet. Zwei alternative Hypothesen hinsichtlich der Körpergröße des letzten gemeinsamen Vorfahren werden entwickelt. Mit Blick auf die von der Größe bestimmten Anpassungsnotwendigkeiten wäge ich die Wahrscheinlichkeit beider Hypothesen gegeneinander ab und diskutiere die Konsequenzen, die sich aus dem jeweiligen Grundmuster für die Evolution des Bewegungssystems innerhalb der Primaten ergeben haben könnten.

Das Verhältnis zwischen Körpergröße und Substrat: plesiomorphe und autapomorphe Anforderungen an das Bewegungssystem

Ich habe dargelegt, dass die arboreal quadrupede Fortbewegung, die als abgeleitete Bewegungsweise für das Grundmuster der Primaten angenommen werden kann, spezifische Anforderungen an das Bewegungssystem und die Bewegungsprinzipien stellt. Diese Anforderungen resultieren aus der Körpergröße und ihrem Verhältnis zum Substrat der Fortbewegung. Das Substrat der arboreal quadrupeden Lokomotion ist diskontinuierlich und unübersichtlich, instabil und nachgiebig und sein Durchmesser ist kleiner als der Rumpfdurchmesser des Tieres, das sich auf diesem Substrat bewegt.

Die daraus resultierenden Anforderungen an die Bewegung sind Nachgiebigkeit und Balance. Nachgiebigkeit gewährleistet eine Stabilität der Rumpfachse in der Ebene der Bewegungsrichtung, Balance stabilisiert den Rumpf über einer schmalen Kontaktfläche.

Nachgiebigkeit

Die Stabilität der Körperachsen ist ein generelles Problem kleiner Tiere, denn für diese ist kaum ein Substrat kontinuierlich, übersichtlich und stabil (JENKINS 1994, FISCHER 1994, 1998). Trifft die Vorderextremität auf ein Hindernis, würde der Vorderrumpf gegenüber dem Hinterteil abgesenkt oder angehoben werden und Torsionsmomente um die Querachse des Rumpfes könnten die Körperlage destabilisieren. Torsionsmomente um die Querachse treten zudem regelmäßig beim Abbremsen oder Beschleunigen der Bewegung auf und sind auch für größere quadrupede Säugetiere relevant, da deren Körpergewicht ungleicher zwischen Vorder- und Hinterextremitäten verteilt ist (GRAY 1968, LEE ET AL. 1999). Die Bewegungsprinzipien im Grundmuster der Theria, deren letzter gemeinsamer Vorfahre wahrscheinlich nicht größer war als eine Maus oder eine Ratte (JENKINS & PARRINGTON 1976, BRAMBLE & JENKINS 1989), können als Anpassung an die Stabilisierung des Rumpfes verstanden werden (FISCHER 1994, 1998,

FISCHER & WITTE 1998). Je nachgiebiger die Bewegung ist, umso geringer sind die Kraftstöße, die Torsionsmomente um die Rumpfachsen erzeugen.

Die Bewegungsprinzipien der Nachgiebigkeit umfassen eine Beingeometrie, die wie ein Stoßdämpfer funktioniert und Höhenunterschiede im Substrat ausgleicht. Kleine Theria haben Mechanismen der mechanischen Selbststabilität, durch welche die Gliedmaßen stabile zyklische Bewegungsabläufe ausführen können auch ohne umfängliche neuronale Steuerung und Regelung (WAGNER & BLICKHAN 1989, FISCHER & BLICKHAN 2006). Die Bewegungsprinzipien der Nachgiebigkeit im Grundmuster der Theria sind dynamische Prinzipien. Sie erlauben nicht nur eine schnelle Fortbewegung unter dem Einfluss permanenter externer Störungen, sie benötigen auch eine gewisse Bewegungsgeschwindigkeit. Je schneller ein kleines Säugetier läuft, umso stabiler ist die horizontale Führung seines Rumpfes.

Die Fortbewegung des letzten gemeinsamen Vorfahren der Primaten unterlag den selben Anforderungen der Nachgiebigkeit, unabhängig davon ob die ursprüngliche Körpermasse 100 g oder 1000 g war, denn diese Anforderungen erstrecken sich auf ein Größenspektrum, dessen obere Grenze bei 2 - 3 kg liegt (FISCHER ET AL. 2002, WITTE ET AL. 2002). Nachgiebigkeit ist eine plesiomorphe Anforderung an das Bewegungssystem und die Bewegungsprinzipien im Grundmuster der Primaten.

Balance

Die Limitierung der Spurweite durch ein schmales Substrat erfordert die Stabilisierung der Rumpfachse in der Transversalebene quer zur Ebene der Bewegungsrichtung. Torsionsmomente, welche die Schwerkraft um die Längsachse des Rumpfes erzeugt, müssen reduziert oder sogar kompensiert werden. Die Torsionsmomente sind umso größer, je weiter der Körperschwerpunkt vom Substrat entfernt ist.

Der Ausgleich dieser Torsionsmomente geschieht durch Balance. Mit der Entstehung der arboREAL quadrupeden Fortbewegung in der Stammlinie der Primaten wurde die Balance gegenüber seitwärts gerichteten Torsionsmomenten eine neue - eine abgeleitete - Anforderung an das Bewegungssystem und die Bewegungsprinzipien im Grundmuster der Primaten. Das morphologische Korrelat dieser neuen Anforderung sind die Greifextremitäten (CARTMILL 1972, 1974, 1985, PREUSCHOFT ET AL. 1995, PREUSCHOFT 2002, WITTE ET AL. 2002).

Plesiomorphe Bewegungsprinzipien im Grundmuster der Primaten

Die gemeinsamen Merkmale der Primaten, Scandentia, Rodentia und Marsupialia sind plesiomorphe Eigenschaften im Grundmuster der Primaten. In den Körperproportionen sind diese im Verhältnis der Gliedmaßenlängen zueinander zu finden und in den Proportionen der propulsiven Elemente der Hinterextremität.

Ein erstes plesiomorphes Bewegungsprinzip ist das grundsätzlich symmetrische Verhalten der Vorder- und Hinterextremitäten in symmetrischen Gangarten. Diese Symmetrie besteht in der Gleichheit der funktionellen Beinlängen, Drehpunkthöhen, Winkelbewegungen und Schrittlängen aller Gliedmaßen.

Weitgehend unabhängig von der Länge der Gliedmaßen im Verhältnis zur Körpermasse sind die Schrittlänge und die Winkelbewegung der Extremitäten. In dem hier betrachteten Größenspektrum sind diese Parameter auch nicht von der Körpergröße beeinflusst. Große Winkelbewegungen der Extremitäten sind ein Bewegungsprinzip, welches Nachgiebigkeit gewährleistet. Der Körperschwerpunkt kann in geringem Abstand zum Substrat geführt werden, und schwerkraftinduzierte Torsionsmomente um die Rumpfachsen bleiben gering. Groß ist dabei die Amplitude der Änderung der funktionellen Beinlänge. Auch in diesem Parameter unterscheiden sich die hier untersuchten Primaten nicht von den Vertretern der Außengruppen.

Eine weitere Gemeinsamkeit der Primaten, Scandentia und Marsupialia ist die enge zeitliche Kopplung der Extremitäten eines diagonalen Beinpaars. Die diagonale Kopplung, die im Trab am höchsten ist, hatten schon GRAY (1944, 1968) und HILDEBRAND (1985) als Prinzip der Stabilisierung der Rumpfachsen erklärt. Der Trab gilt deshalb als die stabilste unter den symmetrischen Gangarten. Bei der Fortbewegung auf schmalem Substrat bleibt die diagonale Kopplung vorteilhaft, weil die gleichzeitig in Kontakt befindlichen Greifextremitäten Torsionsmomente um beide Richtungen der Substratachse erzeugen können und dadurch die Rumpffposition über dem Substrat ausbalancieren.

Ebenfalls plesiomorph im Grundmuster der Primaten sind die Beingeometrie der Hinterextremität, ihre Auffußposition und ihre dominierende Rolle

bei der Beschleunigung des Rumpfes. Die Einheitlichkeit jedes dieser Merkmale in verschiedenen Großgruppen der Theria und ihre stete Koinzidenz machen einen korrelativen Zusammenhang wahrscheinlich. Beingeometrie, Auffußposition und Antrieb bilden deshalb sehr wahrscheinlich einen Merkmalskomplex, der nur als Komplex einen adaptiven Wert hat. Dieser Wert wird mutmaßlich gemindert, wenn ein Bestandteil des Komplexes sich verändert.

WAGNER & SCHWENK (2000) haben für einen solchen Komplex den Begriff der evolutionär stabilen Konfiguration („*evolutionary stable configuration*“ ESC) geprägt. Die Funktion des Komplexes erzeugt über die Mechanismen der internen Selektion phänotypische Stabilität (MAYNARD SMITH ET AL. 1985, WAGNER & SCHWENK 2000, SCHWENK & WAGNER 2001). An der Hinterextremität der Theria ist phänotypische Stabilität sichtbar in den Proportionen der propulsiven Elemente zueinander (SCHMIDT & FISCHER 2009).

Wie eine entsprechende Stabilität auf der Ebene eines Bewegungsprinzips erzeugt wird, ist aber nur unter Einbeziehung der neuronalen Steuerung zu verstehen. Denkbar ist, dass die Positionierung einer Extremität im Moment des Auffußens als internale Repräsentation eines Sollwertschemas zentral abgelegt ist. Die exakte Justierung erfolgt über einen Abgleich von Sollwert und Istwert kurz vor und nach dem Aufußen (BIEWENER & DALEY 2007, XIANG ET AL. 2007). Ein solches Sollwertschema kann der stabilisierenden Selektion unterliegen. In diesem Zusammenhang interessant erscheint die Beobachtung, dass bei Katzen nach einer Läsion der lokomotorischen Zentren im Mittelhirn (Nucleus cuneiformis) die Koordination der Hinterbeingeometrie nicht mehr funktionierte und die Tiere zwar noch gehen aber nicht mehr rennen konnten (SHIK & ORLOVSKY 1976). Ich möchte diese Thematik hier nicht vertiefen, sondern nur darauf hinweisen, dass auch Bewegungsprinzipien stabilisierender Selektion unterliegen können und dass daraus Limitierungen für die evolutive Veränderbarkeit resultieren können.

Zum Grundmuster der Primaten gehört als plesiomorphes Bewegungsprinzip, dass die Hinterextremität durch ihre einheitliche Auffußposition und die Proportionen ihrer Elemente den Regeln der selbststabilen Translation folgt (SEYFARTH ET AL. 2001, FISCHER & BLICKHAN 2006, BLICKHAN ET AL. 2007). Die Einhaltung dieser Regeln scheint für die Erfüllung der Antriebsfunktion besonders wichtig zu sein.

Autapomorphe Bewegungsprinzipien im Grundmuster der Primaten

Die Unterschiede zwischen den Primaten und den Vertretern der Scandentia, Rodentia und Marsupialia sind abgeleitete Merkmale im Grundmuster der Primaten. Unter diesen Merkmalen sind das diagonale Fußfallmuster und das Potential des posterioren Gewichtstransfers die einzigen Bewegungsprinzipien, die alle fünf von mir untersuchten Primaten gemeinsam haben und in denen sie sich von den Außengruppenvertretern unterscheiden. Weitere Merkmale wie die reduzierte Schrittfrequenz, die veränderte Beingeometrie der Vorderextremität und die relative Verlängerung der Gliedmaßen gegenüber der Körpergröße teilen nur die größeren Arten unter Ausschluss von *Microcebus murinus*.

Fußfallmuster, posteriorer Gewichtstransfer und Greifextremitäten

Das diagonale Fußfallmuster, bei dem eine Hinterextremität zeitlich vor der gegenseitigen Vorderextremität aufgesetzt wird, und die Fähigkeit, einen größeren Anteil des Körpergewichtes auf die Hinterextremitäten zu übertragen, sind Bewegungsprinzipien, die nur bei Säugetieren vorkommen, die Greiffüße haben. Die Wahrscheinlichkeit eines korrelativen Zusammenhanges zwischen diesen drei Merkmalen ist hoch, da diese - und nur diese Merkmale konvergent bei arborikolen Marsupialia und hier sogar mehrfach parallel entstanden sind (CARTMILL 1972, RASMUSSEN 1990, WHITE 1990, SCHMITT & LEMELIN 2002, LEMELIN ET AL. 2003, RASMUSSEN & SUSSMAN 2007).

Die Hypothese, dass auch die protrahierte Vorderextremität zu diesem Merkmalskomplex gehört (LARSON ET AL. 2000, SCHMITT & LEMELIN 2002, LEMELIN & SCHMITT 2007), bestätigt sich nicht, wenn man die Platzierung der Hand in Relation zum Kopf betrachtet. *Caluromys philander* und *Trichosurus vulpecula* - beides Vertreter mit Greiffüßen aber aus verschiedenen Großgruppen der Marsupialia (südamerikanische Didelphimorphia und australische Phalangeroidea) - platzieren ihre Hand unmittelbar unter dem Auge, eine Auffußposition, die zum Grundmuster der Theria gehört. *Microcebus* und auch der größere *Cheirogaleus medius* aus der Fami-

lie der Cheirogaleidae positionieren ihre Hand in genau der gleichen Weise (LEMELIN & SCHMITT 2007).

Greifextremitäten, diagonales Fußfallmuster und der posteriore Gewichtstransfer sind wahrscheinlich ebenso eine evolutionär stabile Konfiguration wie die Positionierung und Proportionierung der Hinterextremität. Dieser Komplex ist jedoch eine Autapomorphie der Primates und sein adaptiver Wert ist in den Anpassungsnotwendigkeiten der arboreal quadrupeden Fortbewegung zu suchen.

Durch die Kombination dieser drei Merkmale wird die Vorderextremität zum Zeitpunkt ihres Auftreffens entlastet. Trifft diese auf ein Hindernis oder auf einen instabilen Auftreffort, dann ist der Kraftstoß, der aus diesem Kontakt auf den Rumpf zurückwirkt, relativ klein und die nachteilige Wirkung dieser Störung auf die Stabilität der Rumpfachsen wird gemindert. Das Gewicht wird um die Querachse des Rumpfes balanciert, ähnlich wie LEE ET AL. (1999) dies für den Trab der Hunde beschrieben haben. Aber erst durch die Positionierung der Hinterextremität in unmittelbarer Nähe des Körperschwerpunktes und durch die stabile Verankerung der Extremität mit dem Substrat kann das für die Balance erforderliche Drehmoment soweit erhöht werden, dass Primaten mehr als die Hälfte ihrer Gewichtskraft auf die Hinterextremität verlagern können.

Die Annahme von REYNOLDS (1985b), die Entlastung der Vorderextremität wäre als Anpassung an die erhöhte Mobilität der Vorderextremität der Primaten zu erklären, berücksichtigt die historische Reihenfolge der Merkmalstransformationen nicht. Der Grad der Entlastung korreliert erst innerhalb der Anthropeida mit dem Grad der Mobilität der Schulter (DEMES ET AL. 1994, LARSON & STERN 2009).

Primaten haben mit diesem Merkmalskomplex vielmehr ein zusätzliches Bewegungsprinzip der mechanischen Selbststabilität entwickelt. Gerade für kleine Arten ist dies vorteilhaft. Sie haben eine hohe Schrittfrequenz, eine hohe Bewegungsgeschwindigkeit und können den jeweils nächsten Auftreffort der Vordergliedmaßen nicht antizipieren. CARTMILL ET AL. (2000) haben den adaptiven Vorteil dieses Merkmalskomplexes ähnlich interpretiert, nur nahmen sie an, die Vorderextremität könne den Kontakt mit der prospektiven Störung vermeiden. Diese Annahme reflektiert die Vorstellung der Dominanz der neuronalen Intelligenz gegenüber der mechanischen Intelligenz. Die Bedeutung mechanischer Intelligenz für die Lokomotion findet erst in den letzten Jahren zunehmend Beachtung (LIDA & PFEIFER 2004, ASAMA 2006, FISCHER & BLICKHAN 2006, BLICKHAN ET AL. 2007) und ihre Rolle in der Evolution des Bewegungssystems wird neu zu überdenken sein.

Schrittfrequenz, Gliedmaßenlänge und Beingeometrie der Vorderextremität

Für das Grundmuster der Primaten sind nun zwei Merkmalskomplexe identifiziert, die sich als evolutionär stabile Konfigurationen darstellen. Positionierung, Proportionierung und Antriebsfunktion der Hinterextremität bilden den plesiomorphe Komplex. Greifextremitäten, diagonales Fußfallmuster und posteriorer Gewichtstransfer bilden den autapomorphen Komplex. Ihr adaptiver Vorteil für die arboreal quadrupede Fortbewegung besteht unabhängig davon, ob der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten 100 g, 500 g oder 1000 g schwer gewesen ist.

Die Reduktion der Schrittfrequenz, die überproportionale Zunahme der Gliedmaßenlänge und die Veränderung der Beingeometrie sind demgegenüber strukturelle und funktionelle Merkmale, in denen sich größere Primaten von kleinen Arten unterscheiden. Die Zugehörigkeit dieser Merkmale zum Grundmuster der Primaten ist abhängig davon, welche Körpergröße für das Grundmuster anzunehmen ist. Die Größengrenze, bei welcher diese Merkmale in Erscheinung treten, liegt bei 400 - 500 g Körpermasse.

Hypothese A:

Der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten war größer als 400 - 500 g.

Diese Hypothese wird durch die Rekonstruktion der ursprüngliche Körpergröße mit der von SOLIGO & MARTIN (2006) verwendeten Methode gestützt (vgl. S. 30-31), welche die Körpergröße im Grundmuster zweier Taxa aus deren Mittelwert bestimmt. War der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten größer als 400 - 500 g, dann gehören die Reduktion der Schrittfrequenz, die überproportionale Verlängerung der Extremitäten und die veränderte Beingeometrie der Vorderextremität zum Grundmuster der Primaten.

Betrachtet man diese drei Merkmale als Entitäten, die jede für sich eine unabhängig evolvierbare Einheit darstellen, dann wäre die Annahme einer parallelen Entwicklung der drei Merkmale innerhalb der Strepsirhini bei den Lemuriformes und Lorisiformes und bei den Anthropeida eine weniger sparsame Hypothese gegenüber der Annahme, diese Merkmale gehörten zum Grundmuster der Primaten und wären bei den Cheirogaleidae reduziert.

Das Grundmuster der Primaten würde dann auch dem in der Einleitung geschilderten Typus entsprechen, in welchem jedem Einzelmerkmal auch ein eigener adaptiver Wert zugewiesen werden muss, um die gleichzeitige Entstehung aller Merkmale zu erklären. Gleichzeitig ist nachzuweisen, dass der adaptive Wert dieser Autapomorphien den adaptiven Wert derjenigen Merkmale überwiegt, die zum Grundmuster der Primates und ihres Schwestertaxons gehören. Dieser Nachweis wurde weder in der bisherigen Behandlung der Einzelmerkmale erbracht, noch gab es in der vorliegenden Studie überzeugende Hinweise darauf. Stattdessen verlieren größere Primaten durch die Reduktion der Schrittfrequenz und die veränderte Beingeometrie der Vorderextremität zwei für die dynamische Selbststabilität wichtige Bewegungsprinzipien.

Hypothese B:

Der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten war kleiner als 400 - 500 g.

Diese Hypothese wird durch die Rekonstruktion der ursprünglichen Körpergröße auf phylogenetischer Grundlage und unter Anwendung der Methode der sparsamen Transformation gestützt (vgl. S. 30-31). War der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten nicht größer als 400 - 500 g, dann gehören die Reduktion der Schrittfrequenz, die überproportionale Verlängerung der Extremitäten und die veränderte Beingeometrie nicht zum Grundmuster der Primaten. Ihre parallele Entwicklung innerhalb der Strepsirhini und der Anthropoidea bedarf einer Erklärung.

Unter allen rezenten Primaten fehlen die genannten Merkmale nur den Cheirogaleidae. Die sekundär kleinen Callitrichidae haben ebenfalls eine relativ hohe Schrittfrequenz aber die Auffußposition der Vorderextremität von *Saguinus oedipus* gleicht derjenigen von *Saimiri sciureus*. Im Unterschied zu den anderen Familien der Neu- und Altweltaffen haben die Callitrichidae sehr flektierte Extremitäten ebenso wie die Strepsirhini. Die Rückkehr zu einer flektierten Beingeometrie wurde schon für sekundär verzweigte Arten anderer Säugetiergruppen berichtet (z.B. *Tragulus javanicus*, *Procapra capensis*, FISCHER 1994, FISCHER ET AL. 2002). Häufiger bleiben allerdings die Beingeometrien der größeren Vorfahren erhalten, wie dies am Beispiel der Felidae und der Hunderassen zu sehen ist (WAYNE 1986, DAY & JAYNE 2007, FISCHER PERSÖNL. MITTEILUNG) und möglicherweise auch für fossile Zwergformen der Proboscidea,

Cervidae oder Rhinocerotidae angenommen werden kann.

Im Vergleich der größeren Primaten wird deutlich, dass zwischen der Schrittfrequenz einerseits und der Gliedmaßenlänge und Kinematik andererseits kein unmittelbarer korrelativer Zusammenhang besteht. PREUSCHOFT ET AL. (1998) haben die Reduktion der Schrittfrequenz bei größeren Primaten auf das überproportionale Wachstum der Greifmuskulatur zurückgeführt. Die positive Allometrie der Muskelmasse ist darin begründet, dass die Torsionsmomente, die von den Greifextremitäten ausgeglichen werden müssen, in vierter Potenz gegenüber der Körpergröße wachsen.

Die Reduktion der Schrittfrequenz ist damit eine Folge der Allometrie der Masseträgheiten der Gliedmaßen, also eine unvermeidbare Folge des Besitzes von Greifextremitäten. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass eine reduzierte Frequenz auch einen adaptiven Wert hat. Größere Primaten nutzen die veränderten Masseträgheiten ihrer Extremitäten vorteilhaft für die Fortbewegung auf schmalen Substrat. Die niedrigere Frequenz mindert Substratschwingungen (DEMES ET AL. 1990). Nur ist die Reduktion der Schrittfrequenz keine evolutionäre Anpassung an diesen Vorteil, sondern eine Exaptation (GOULD & VRBA 1982).

Reduzierte Schrittfrequenz limitiert nun die Geschwindigkeit quadrupeder Fortbewegung und Springen wird die bevorzugte alternative Bewegungsweise, wenn eine rapide Ortsveränderung nötig ist. Springen unterliegt anderen Anpassungsnotwendigkeiten und beinhaltet andere Bewegungsprinzipien. Die positive Allometrie der Hinterextremität und ihre Verlängerung gegenüber der Vorderextremität sind strukturelle Anpassungen an die Bewegungsprinzipien des Springens (NAPIER & WALKER 1967, JUNGER 1979, 1985, DEMES & GÜNTHER 1989). Besonders ausgeprägt sind diese Anpassungen bei den Strepsirhini und hier korrelieren sie mit der Beingeometrie der Vorderextremität. Diejenigen Arten mit den längsten Hinterbeinen, haben auch den größten Auffußwinkel des Humerus (LARSON 1998).

Dieser Zusammenhang ist nur als Folge einer Limitierung erklärbar. Die einheitliche Auffußposition der Hinterextremität wird auch bei zunehmender Extremitätenlänge nicht verändert. In Verbindung mit dem diagonalen Fußfallmuster erzwingt die Beibehaltung dieser Positionierung eine craniale Verschiebung des Bewegungsraumes der Vorderextremität mit zunehmender Körpergröße als Konsequenz der starken positiven Allometrie der Hinterbeinlänge. Die einheitliche Auffußposition der Vorderextremität, die bei Säugetieren als zentrales Bewegungsprinzip der mechanischen Selbststabilität der quadrupeden

Bewegung gilt (FISCHER & BLICKHAN 2006), muss zugunsten der Verlängerung der Hintergliedmaßen aufgegeben werden.

War der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten nicht größer als die rezenten Cheirogaleidae, dann gehören zum Grundmuster der Primaten nur diejenigen Merkmalskomplexe, für die ein adaptiver Wert für die quadrupede Fortbewegung auf schmalen Substrat nachgewiesen werden konnte: Nachgiebigkeit wird durch plesiomorphe Bewegungsprinzipien erreicht und mit dem Erwerb der Greifextremitäten kamen Bewegungsprinzipien der Balance hinzu.

Abschließende Schlussfolgerungen

Die Methode der sparsamen Transformation und die Behandlung der strukturellen und funktionellen Merkmale des Bewegungssystems als einzelne unabhängig evolvierbare Charaktere ist für die Rekonstruktion eines Grundmusters der Bewegungsprinzipien nicht die geeignete Methode. Vielmehr haben die Ausführungen dieser Arbeit vielfach die gegenseitigen Bedingtheiten der Bewegungsprinzipien deutlich gemacht und erklärt. Die Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Prinzipien, ihre Beeinflussung durch die Körpergestalt und die darin liegenden Kausalitäten sprechen gegen die Behandlung dieser Merkmale als unabhängig evolvierbare Einheiten, die auf ein phylogenetisches System aufgetragen werden können, um daraus ein Grundmuster zu rekonstruieren.

War der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten klein, dann sind die Homoplasien bei größeren Vertretern der Strepsirhini und Anthropeida als Folge allometrischer Anpassungsnotwendigkeit bei gleichzeitig limitierten Anpassungsmöglichkeiten erklärbar. Die Limitierung resultiert aus zwei evolutionär stabilen Konfigurationen im Grundmuster der Primaten und der Notwendigkeit ihrer Beibehaltung auch bei zunehmender Körpergröße.

Die Cheirogaleidae wären folglich die einzigen Primaten, welche die zwei adaptiven Merkmalskomplexe aus dem Grundmuster der Primaten übernommen haben, aber klein genug sind, um nicht von den aus diesen Komplexen resultierenden Limitierungen für weitere Evolutionsprozesse betroffen zu sein. Diese Limitierungen treten erst mit zunehmender Körpergröße in Erscheinung und initiieren evolutive Veränderungen zur Umgehung der Limitierungen. MAYNARD SMITH ET AL. (1985) haben der Notwendigkeit Limitierungen zu umgehen, sogar eine bedeutendere

Rolle in der Evolution zugesprochen als der Notwendigkeit der evolutiven Anpassung an sich verändernde Bedingungen der äußeren Umwelt.

Bezogen auf die Evolution des Bewegungssystems der Primaten war der Verlust der Bewegungsprinzipien für die dynamische Selbststabilität der Vordergliedmaße sehr wahrscheinlich ein wichtiger Initiator für die Veränderung der Regelung und Steuerung dieser Extremität. GRAND (1984) hat darauf verwiesen, dass mit zunehmender Größe die Diskontinuität des arborikolen Lebensraumes zunimmt und dies wurde insbesondere für die Anthropeida relevant, die ein breiteres Größenspektrum umfassen als die rezenten Strepsirhini. Der Verlust der plesiomorphen Regelmechanismen eröffnete hier neue Möglichkeiten der Steuerung, die nicht nur für die Evolution lokomotorischer Bewegungsweisen, sondern auch für die Idiomotion entscheidend waren. Zu nennen sei hier die Hand-Auge-Koordination und die Entwicklung monosynaptischer cortikospinaler Bahnen für die Kontrolle der Muskulatur des Unterarmes und der Finger zusammen mit der Individualisierung der Fingerbewegungen (NAPIER 1960, BISHOP 1962, FAGOT & VAUCLAIR 1991, MACNEILAGE 1991, BORTOFF & STRICK 1993, MAIER ET AL. 2002, LEMON ET AL. 2004).

VILENSKY (1989) und VILENSKY & LARSON (1989) haben die Dominanz der corticalen Bewegungskontrolle auch als Erklärung für das diagonale Fußfallmuster vorgeschlagen. Allerdings ist nur von catarrhinen Primaten der Einfluss corticaler Läsionen auf die Koordination der Extremitätenbewegung bekannt (EIDELBERG ET AL. 1981, VILENSKY ET AL. 1992, COURTINE ET AL. 2005).

Auch die „Emanzipation“ des Humerus von der Positionierung der Scapula durch eine aktive mediolaterale Mobilität im Schultergelenk kann dem größeren Einfluss supraspinaler Kontrolle zugeschrieben werden (SCHMIDT & SCHILLING 2007). Erst dadurch wurde die Entwicklung suspensorischer Lokomotionsweisen möglich, die bei den Atelidae und Hominoidea schließlich zu tiefgreifenden Veränderungen der Körpergestalt und des Bewegungssystems beigetragen haben.

Die vorliegende Arbeit hat mit der Rekonstruktion des Grundmusters der Bewegungsprinzipien der arboreal quadrupeden Fortbewegung eine Voraussetzung geschaffen, die historische Reihenfolge evolutiver Transformationen innerhalb der Primaten nachzuvollziehen und ihre Kausalitäten zu erklären. Ein Typus, der die Querschnittssumme der Unterschiede zwischen Primaten und anderen Säugetieren abbildet, kann dies nicht leisten. Für ein umfassendes Verständnis der Evolution des Bewegungssystems der Primaten sollten zukünftig

aber nicht nur die Einflüsse lokomotorischer Verhaltens- und Bewegungsweisen auf diesen Evolutionsprozess berücksichtigt werden. Idiotion nimmt nicht nur bei Primaten sondern bei Säugetieren im Allgemeinen den überwiegenden Anteil der täglichen Aktivitätsphasen ein. Ihrer Bedeutung für die Evolution der Bewegungssysteme wurde bisher zu wenig Beachtung geschenkt. Mit dieser Arbeit habe ich die Vorteile eines evolutionsmorphologischen Ansatzes gegenüber einem typologischen Ansatz deutlich gemacht. In einem evolutionsmorphologischen Ansatz sind die Beziehungen zwischen dem Bewegungssystem und den Bewegungen erst durch die Integration der verschiedenen Ebenen struktureller und funktioneller Anpassungen verstehbar. Ein solcher Ansatz kann deshalb anleitendes Beispiel für zukünftige Studien zum Grundmuster der Bewegungsprinzipien anderer lokomotorischer und idiomotorischer Bewegungsweisen sein.



Zusammenfassung

Grundlagen für eine evolutionsmorphologische Analyse des Bewegungssystems

1. Die Interaktionen zwischen Bewegungssystem und Bewegung sind nicht als Zwei-Komponenten-Systeme aus jeweils einem Form-Funktionskomplex und einer biologischen Rolle verstehbar, in welchen es nur jeweils eine zu entschlüsselnde Ebene der evolutiven Anpassung gibt. Das Bewegungssystem erfährt eine strukturelle Anpassung an die Bewegungsprinzipien und diese wiederum sind funktionell an die Bewegungsweisen anpassbar. Erst diese haben eine eigentliche biologische Rolle in der Interaktion mit mechanisch-physikalischen Faktoren der Umwelt. Die Verhaltensweisen und ihr ethologischer Kontext bilden eine den Bewegungsweisen übergeordnete Ebene biologischer Rollen. Strukturelle und funktionelle Anpassungen des Bewegungssystems daran sind nicht aus Korrelationen zu entschlüsseln, sondern nur über eine detaillierte Analyse von Form-Funktionsbeziehungen auf der Ebene der Bewegungsprinzipien und Bewegungsweisen.
2. Ein zuverlässig begründetes System von Verwandtschaftsbeziehungen ist die notwendige Voraussetzung für die Rekonstruktion von Evolutionsprozessen, da nur vor dem Hintergrund der Phylogenie Aussagen über die Richtung und die historische Reihenfolge von Merkmalstransformationen möglich sind. Dies gilt insbesondere dann, wenn die Evolution eines Merkmalskomplexes wie das Bewegungssystem betrachtet werden soll, bei dem die Vielzahl von Homoplasien in verschiedenen Gruppen der Mammalia auf eine gewisse Limitierung struktureller Variabilität hinweist. Die Subtilität struktureller Anpassung ist auch im Falle der Primaten ein wichtiger Grund für die zu beobachtende Diversität der Bewegungsweisen. Sie bildet die Basis für ein hohes Maß an funktioneller Anpassung, die in der Wechselbeziehung von Bewegungsprinzipien und Bewegungsweisen stattfindet.

Phylogenie und das Grundmuster der Primaten

1. Das Phylogenetische System der Primaten ist in weiten Teilen gut begründet, aber die Stellung der Cheirogaleidae im System der Strepsirhini und die Schwestergruppenbeziehungen innerhalb der Euarchonta sind nach wie vor nicht gelöst. Diese Kontroversen sind für die Rekonstruktion der ursprünglichen Körpergröße der Primaten relevant.
2. Der stereoskopische Gesichtssinn und die Greifextremitäten sind abgeleitete Merkmale der Primaten und spielen traditionell eine zentrale Rolle in der Entwicklung von Hypothesen zu Habitat, Fortbewegung und Ernährungsweise des letzten gemeinsamen Vorfahren. So war der ethologische Kontext des Bewegungsverhaltens die Fortbewegung und Nahrungssuche in den terminalen Ästen und Zweigen des arborikolen Lebensraumes. In diesem Kontext entstand die arboreal quadrupede Fortbewegung, die als abgeleitetes Merkmal für das Grundmuster der Primaten anzunehmen ist.

Anpassungsnotwendigkeiten der Bewegungsweisen

1. Primaten zeichnen sich durch ein umfangreiches Repertoire lokomotorischer und idiomotorischer Bewegungsweisen aus. Die Körpergröße und ihr Verhältnis zu den Dimensionen des Substrates bestimmen wesentlich über die Anpassungsnotwendigkeiten der Lokomotion. Lokomotorische Bewegungsweisen unterscheiden sich in der Strenge dieser Anpassungsnotwendigkeiten. So erfordern Springen und Hangeln sehr spezifische Bewegungsprinzipien, die häufig erst durch Anpassungen auf struktureller Ebene möglich werden.
2. Die arboreal quadrupede Fortbewegung benötigt gegenüber der terrestrischen Quadrupedie Bewegungsprinzipien, die dem geringen Durchmesser, der Diskontinuität und Instabilität des Substrates Rechnung tragen. Balance und Nachgiebigkeit sind die Anpassungsnotwendigkeiten dieser Bewegungsweise.

Anforderungen an die Bewegungsprinzipien

1. Dynamische Stabilität durch Nachgiebigkeit ist eine generelle Anforderung, welche die quadrupede Fortbewegung an die Bewegungsprinzipien kleiner Tiere stellt. Die Anforderung der Nachgiebigkeit gehört aber schon zum Grundmuster der Theria, deren letzter gemeinsamer Vorfahre klein war. Das Substrat seiner Fortbewegung war deshalb permanent diskontinuierlich und unübersichtlich. Die Anforderungen eines solchen Substrates sind deshalb plesiomorph im Grundmuster der Primaten.
2. Balance ist eine neue Anforderung, welche die arboreal quadrupede Fortbewegung an die Bewegungsprinzipien der Primaten stellt. Sie ist vor allem dann erforderlich, wenn sich ein Tier langsam bewegt oder sogar auf schmalen Substrat verweilt. Beides kennzeichnet die Verhaltensweisen vieler Primaten bei der Nahrungssuche (CARTMILL 1972, GRAND 1972, 1984, MARTIN 1972, DUNBAR & BADAM 2000).

Notwendigkeit der Rekonstruktion eines Grundmusters der Bewegungsprinzipien

1. Aus dem Vergleich vermeintlich typischer Primaten mit vermeintlich typischen Vertretern anderer Säugetiergruppen ist ein Typus der Anpasstheit der Primaten an die arboreal quadrupede Fortbewegung hervorgegangen, der die Querschnittssumme der Merkmalsausprägungen diesbezüglich untersuchter Arten repräsentiert. Der Typus kontrastiert die Unterschiede zwischen Primaten und den zu einem artifizialen Taxon zusammengefassten „Nicht-Primaten“. Die gedachten Transformationsrichtungen basieren nicht auf einer phylogenetischen Hypothese und deshalb dürfen diese Merkmale nicht als Autapomorphien der Primaten missverstanden werden.
2. Mit Ausnahme der in diskreten Zuständen vorliegenden Merkmale (Gangarten, Fußfallmuster, Verteilung der Gewichtskraft zwischen Vorder- und Hintergliedmaßen), ist der Grundmusterzustand für diese mehrheitlich als Re-

lativitäten erscheinenden Eigenschaften der Fortbewegung ungeklärt. Gerade in diesen Fällen, der relativen Größe von Schrittlängen, Frequenzen, Bewegungsumfängen oder Kräften, kann eine typologisch orientierte Auswahl von Arten zu erheblichen Fehlinterpretationen von Transformationsereignissen führen, weil diese Merkmale von der Körpergröße der Tiere beeinflusst sind. Vergleicht man hier größere Vertreter aus zwei verschiedenen Taxa, so beinhalten die Differenzen zwischen ihnen stets die größenbedingten evolutiven Veränderungen beider Gruppen.

Größenabhängige Veränderungen der Körperproportionen

1. Körperproportionen sind Ausdruck der strukturellen Anpassung des Bewegungssystems an die größenbedingten Anforderungen der Bewegungsprinzipien. Dabei ist das Maß der Veränderbarkeit nicht auf allen Ebenen gleich. Die Längen der Gliedmaßen zueinander oder im Verhältnis zu Körpergröße und Rumpflänge variieren mehr als die relativen Längen der propulsiven Elemente innerhalb einer Extremität. Strukturelle Anpassung findet also vor allem in den intermembralen Proportionen statt.
2. Die Einbeziehung aller drei propulsiven Elemente der Extremitäten in die Betrachtung der intramembralen Proportionen eröffnet eine neue Sichtweise auf die Anpassbarkeit der Gliedmaßen. Intramembrale Proportionen sind gruppenübergreifend ähnlicher als intermembrale Proportionen. Dies gilt vor allem für die Hinterextremität, deren Gliederung sehr grundlegenden biomechanischen Anforderungen an die quadrupede Fortbewegung (z.B. Selbststabilität der Translation) folgt. Stabilisierende Selektion in der Evolution der Theria und Plazentalia hat die Veränderbarkeit dieser Proportionen limitiert. Die Körpergröße hat darauf keinen Einfluss.

Vergleich der Bewegungsprinzipien der arboreal quadrupeden Fortbewegung

1. Die Größenabhängigkeit der Körperproportionen reflektiert die Größenabhängigkeit der Bewegungsprinzipien. Die Auswahl der Arten für die Rekonstruktion ihres Grundmusters erfordert deshalb nicht nur eine phylogenetische Begründung, sondern muss sich auch an Zusatzannahmen hinsichtlich der ursprünglichen Körpergröße orientieren. Vertreter der Außengruppen sollen die Bewegungsprinzipien aus dem Grundmuster der Theria beibehalten haben, ein Kriterium, das auf die Mehrzahl rezenter kleiner Säugetiere bis zu einer Größe von etwa 2 - 3 kg zutrifft.
2. Gangarten und Fußfallmuster, Schrittlänge und Schrittfrequenz, die Kinematik und die Kraftwirkungen der Extremitäten wurden vergleichend dargestellt und die gegenseitigen Bedingtheiten zwischen diesen Prinzipien und ihre Beeinflussung durch die Körperproportionen wurden erörtert.
3. Der Vergleich zeigte in der Mehrzahl der Bewegungsprinzipien eine Abhängigkeit von der Körpergröße. Zwischen den größeren Arten gibt es Gemeinsamkeiten in zahlreichen Einzelmerkmalen, die bei dem kleinen *Microcebus* nicht in Erscheinung treten. Dieser unterscheidet sich von den Vertretern der Außengruppen nur durch die Nutzung eines diagonalen Fußfallmusters und durch das Potential des posterioren Gewichtstransfers. Genau diese Bewegungsprinzipien gewährleisteten Balance bei der Lokomotion und bei der Idiomotion auf schmalen Substrat.
4. Aus dem Vergleich der Bewegungsprinzipien resultieren zwei mögliche Hypothesen für das Grundmuster der Primaten: War der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten so groß wie *Eulemur* oder *Saimiri*, dann können die gemeinsamen Merkmale der Strepsirhini und Anthropeidea als homolog interpretiert und als Autapomorphien für das Grundmuster der Primaten angenommen werden. War der letzte gemeinsame Vorfahre der Primaten aber nur so groß wie *Microcebus*, dann sind die gemeinsamen Merkmale der größeren Strepsirhini und Anthropeidea als Homoplasien zu verstehen.

Das Grundmuster der Bewegungsprinzipien der arboreal quadrupeden Fortbewegung

1. Die Methode der sparsamen Transformation und die Behandlung der strukturellen und funktionellen Merkmale des Bewegungssystems als einzelne unabhängig evolvierbare Charaktere ist für die Rekonstruktion eines Grundmusters der Bewegungsprinzipien nicht die geeignete Methode. Die Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Prinzipien, ihre Beeinflussung durch die Körpergestalt und die darin liegenden Kausalitäten sprechen gegen die Behandlung dieser Merkmale als unabhängig evolvierbare Einheiten, die auf ein phylogenetisches System aufgetragen werden können, um daraus ein Grundmuster zu rekonstruieren.
2. Die Hypothese, dass der letzte gemeinsame Vorfahre kleiner war als 400 - 500 g gilt deshalb als wahrscheinlicher. Sie erklärt die Homoplasien bei größeren Vertretern der Strepsirhini und Anthropeidea als Folge allometrischer Anpassungsnotwendigkeit bei gleichzeitig limitierten Anpassungsmöglichkeiten erklärbar. Die Limitierung resultiert aus zwei evolutionär stabilen Konfigurationen im Grundmuster der Primaten und der Notwendigkeit ihrer Beibehaltung auch bei zunehmender Körpergröße. Die Cheirogaleidae wären folglich die einzigen Primaten, welche die zwei adaptiven Merkmalskomplexe aus dem Grundmuster der Primaten übernommen haben, aber klein genug sind, um nicht von den aus diesen Komplexen resultierenden Limitierungen für weitere Evolutionsprozesse betroffen zu sein.

Plesiomorphe Bewegungsprinzipien im Grundmuster der Primaten sind:

- das symmetrische Verhalten der Vorder- und Hinterextremitäten in symmetrischen Gangarten im Hinblick auf die Gleichheit der funktionellen Beinlängen, Drehpunkthöhen, Winkelbewegungen und Schrittlängen aller Gliedmaßen
- Schrittlänge und Winkelbewegung sind nicht größer oder kleiner als bei Vertretern der Außengruppen

- die enge zeitliche Kopplung der Extremitäten eines diagonalen Beinpaars als Prinzip der Stabilisierung der Rumpfachsen
- Beingeometrie der Hinterextremität, ihre Auffußposition und ihre dominierende Rolle bei der Beschleunigung des Rumpfes bilden eine evolutionär stabile Konfiguration (Wagner & Schwenk 2000) und haben nur gemeinsam einen adaptiven Wert.

Autapomorphe Bewegungsprinzipien im Grundmuster der Primaten sind:

- Das diagonale Fußfallmuster, bei dem eine Hinterextremität zeitlich vor der gegenseitigen Vorderextremität aufgesetzt wird, und die Fähigkeit, einen größeren Anteil des Körpergewichtes auf die Hinterextremitäten zu übertragen, sind Bewegungsprinzipien, die nur bei Säugetieren vorkommen, die Greiffüße haben. Diese Bewegungsprinzipien bilden gemeinsam mit den Greifextremitäten ebenfalls eine evolutionär stabile Konfiguration, die abgeleitet ist im Grundmuster der Primaten. Ihr adaptiver Vorteil für die arboreal quadrupede Fortbewegung ist durch die konvergente Entwicklung eben dieses Merkmalskomplexes in mehreren Gruppen der Marsupialia belegt.

Literatur

- ADKINS RM, HONEYCUTT RL (1991). Molecular phylogeny of the superorder Archonta. *Proc Natl Acad Sci USA* 88, 10317 - 10321.
- AHN AN, FURROW E, BIEWENER AA (2004). Walking and running in the red-legged running frog, *Kassina maculata*. *J Exp Biol* 399 - 410.
- AIELLO LC (1981). The allometry of primate body proportions. *Symp Zool Soc Lond* 48, 331 - 358.
- ALEXANDER R MCN (1977). Terrestrial locomotion. In *Mechanics and Energetics of Animal Locomotion* (EDS. ALEXANDER R MCN & GOLDSPIGK G) pp. 168 - 203. Chapman & Hall, London.
- ALEXANDER R MCN (1980). Optimum walking techniques for quadrupeds and bipeds. *J Zool, Lond* 192, 97 - 117.
- ALEXANDER R MCN (1982). *Locomotion of Animals*. Chapman & Hall, New York.
- ALEXANDER R MCN (1985). Body support, scaling, and allometry. In *Functional Vertebrate Morphology* (EDS. HILDEBRAND M, BRAMBLE DM, LIEM KF & WAKE DB) pp. 26 - 37. Harvard University Press, Cambridge.
- ALEXANDER R MCN (2002). *Principles of Animal Locomotion*. Princeton University Press, Princeton.
- ALEXANDER R MCN, BENNET-CLARK HC (1977). Storage of elastic strain energy in muscles and other tissues. *Nature* 265, 114 - 117.
- ALEXANDER R MCN, JAYES AS (1983). A dynamic similarity hypothesis for the gaits of quadrupedal mammals. *J Zool, Lond* 201, 135 - 152.
- ALEXANDER R MCN, MALOIJ GMO (1984). Stride length and stride frequencies of primates. *J Zool, Lond* 29, 577 - 582.
- ALEXANDER R MCN, VERNON A (1975). Mechanics of hopping by kangaroos (Macropodidae). *J Zool, Lond* 177, 265 - 303.
- ALEXANDER R MCN, JAYES AS, MALOIJ GMO, WATHUTA EM (1979). Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). *J Zool, Lond* 189, 305 - 314.
- ALLMAN J (1977). Evolution of the visual system in early primates. *Progress Psychobiol Physiol Psychol* 7, 1 - 53.
- ALTERMAN L (1995). Toxins and toothcombs: potential allospecific chemical defenses in *Nycticebus* and *Perodicticus*. In *Creatures of the Dark: The Nocturnal Prosimians*. (eds. Alterman L, Doyle GA & Izard MZ) pp. 413 - 424. Plenum Press, New York.
- ALTNER G (1971). Histologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen zur Ontogenie und Phylogenie des Handskeletts von *Tupaia glis* (Diard 1820) und *Microcebus murinus* (J.F. Miller 1777). *Folia Primatol* 14, 1 - 106.
- ANKEL F (1967). Morphologie von Wirbelsäule und Brustkorb. In *Primatologia Vol 4* (EDS. HOFER H, SCHULTZ AH UND D STARCK) pp. 1 - 120. Karger, Basel.
- ARIANO MA, ARMSTRONG RB, EDGERTON VR (1973). Hindlimb muscle fiber populations of five mammals. *J Histochem Cytochem* 21, 51 - 55.
- ARMS A, VOGES D, FISCHER MS, PREUSCHOFT H (2002). Arboreal locomotion in small New World monkeys. *Z Morph Anthropol* 83, 243 - 263.
- ARNASON U, GULLBERG A, JANKE A (1998). Molecular timing of primate divergences as estimated by two nonprimate calibration points. *J Mol Evol* 47, 718 - 727.
- ASAMA H (2006). Mobiligence: emergence of adaptive motor function through interaction among the body, brain and environment. 2006 IEEE International Conference on Robotics and Biomimetics.
- ASHTON EH, OXNARD CE (1964). Locomotor patterns in primates. *Proc Zool Soc Lond* 142, 1 - 28.
- AVIS V (1962). Brachiation: the crucial issue for man's ancestry. *Southwestern J Anthropol* 18, 119 - 148.
- BARTON RA (1985). Grooming site preferences in primates and their functional implications. *Int J Primatol* 6, 519 - 532.
- BARTON RA (2004). Binocularity and brain evolution in primates. *Proc Natl Acad Sci USA* 101, 10113 - 10115.
- BALDWIN JD, BALDWIN JI (1981). The squirrel monkey, genus *Saimiri*. In *Ecology and Behavior of Neotropical Primates. Vol. 1*. (EDS. COIMBRA-FILHO AF & MITTERMEIER RA) pp. 277 - 330. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- BEARD KC (1993). Phylogenetic systematics of the Primatomorpha, with special reference to Dermoptera. In *Mammal Phylogeny: Placentals*. (EDS. SZALAY FS, NOVACEK MJ & MCKENNA MC) pp. 129 - 150. Springer Verlag, New York.
- BELL PETTIGREW J (1874). Animal locomotion; or, Walking, swimming, and flying: with a dissertation on aeronautics. Appleton.
- BERGE C (1994). How did the australopithecines walk? A biomechanical study of the hip and thigh in *Australopithecus afarensis*. *J Hum Evol* 26, 259 - 273.
- BERGSTEN J (2005). A review of long-branch attraction. *Cladistics* 21, 163 - 193.
- BERTRAM JE, BIEWENER AA (1990). Differential scaling of the long bones in the terrestrial Carnivora and other mammals. *J Morph* 204, 157 - 169.
- BIEGERT J (1961). Volarhaut der Hände und Füße. In *Primatologia. Handbuch der Primatenkunde. Vol 2* (EDS. HOFER H, SCHULTZ AH & D STARCK) pp. 1 - 326. Karger, Basel.

- BIEGERT J, MAURER R (1972). Rumpfskelettlänge, Allometrien und Körperproportionen bei catarrhinen Primaten. *Folia Primatol* 17, 142 - 156.
- BIEWENER AA (1983a). Allometry of quadrupedal locomotion: the scaling of duty factor, bone curvature and limb orientation to body size. *J Exp Biol* 105, 147 - 171.
- BIEWENER AA (1983b). Locomotor stresses in the limb bones of two small mammals: the ground squirrel and chipmunk. *J Exp Biol* 103, 131 - 154.
- BIEWENER AA (1990). Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion. *Science* 250, 1097 - 1103.
- BIEWENER AA (2003). *Animal Locomotion*. Oxford University Press, New York.
- BIEWENER AA (2005). Biomechanical consequences of scaling. *J Exp Biol* 208, 1665 - 1676.
- BIEWENER AA (2006). Patterns of mechanical energy change in tetrapod gait: pendula, springs and work. *J Exp Zool* 305, 899 - 911.
- BIEWENER AA, DALEY MA (2007). Unsteady locomotion: integrating muscle function with whole body dynamics and neuromuscular control. *J Exp Biol* 210, 2949 - 2960.
- BIEWENER AA, THOMASON J, GOODSHIP A, LANYON LE (1983). Bone stress in the horse forelimb during locomotion at different gaits: a comparison of two experimental methods. *J Biomech* 16, 565 - 576.
- BIKNEVICIUS AR, REILLY SM (2006). Correlation of symmetrical gaits and whole body mechanics: debunking myths in locomotor biodynamics. *J Exp Zool* 305, 923 - 934.
- BISHOP A (1962). Control of the hand in lower primates. *Ann NY Acad Sci* 102, 316 - 337.
- BISHOP A (1964). Use of the hand in lower primates. In *Evolutionary and Genetic Biology in Primates* (ED. BUETTNER-JANUSCH J) pp. 133 - 225. Academic Press, New York.
- BISHOP KL, PAI AK, SCHMITT D (2008). Whole body mechanics of stealthy walking in cats. *PLoS ONE* 3, e3808, 1 - 6.
- BLICKHAN R (1989). The spring-mass model for running and hopping. *J Biomech* 22, 1217 - 1227.
- BLICKHAN R, FULL RJ (1987). Locomotor energetics of the ghost crab. II. Mechanics of the centre of mass during walking and running. *J Exp Biol* 130, 155 - 174.
- BLICKHAN R, SEYFARTH A, GEYER H, GRIMMER S, WAGNER H, GÜNTHER M (2007). Intelligence by mechanics. *Phil Trans Roy Soc Lond, Series A* 365, 199 - 220.
- BLOCH JI, BOYER DM (2002). Grasping primate origins. *Science* 298, 1606 - 1610.
- BLOCH JI, BOYER DM (2003). Response to comment on "grasping primate origins". *Science* 300, 741.
- BLOCH JI, SILCOX MT, BOYER DM, SARGIS EJ (2007). New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates. *Proc Natl Acad Sci USA* 104, 1159 - 1164.
- BOCK WJ, VON WAHLERT G (1965). Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19, 269 - 299.
- BOINSKI S (1987a). Birth synchrony in squirrel monkeys: a strategy to reduce neonatal predation. *Behav Ecol Sociobiol* 21, 393 - 400.
- BOINSKI S (1987b). Mating pattern in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*): implications for seasonal sexual dimorphism. *Behav Ecol Sociobiol* 21, 13 - 21.
- BOINSKI S (1989). The positional behavior and substrate use of squirrel monkeys: ecological implications. *J Hum Evol* 18, 659 - 677.
- BOINSKI S, MITCHELL CL (1992). The ecological and social factors affecting adult female squirrel monkey vocal behavior. *Ethology* 92, 316 - 330.
- BORTOFF GA, STRICK PL (1993). Corticospinal terminations in two new-world primates: further evidence that corticomotoneuronal connections provide part of the neural substrate for manual dexterity. *J Neurosci* 13, 5105 - 5118.
- BRAIN C, BOHRMANN R (1992). Tick infestation of baboons (*Papio ursinus*) in the Namib desert. *J Wildlife Dis* 28, 188 - 191.
- BRAMBLE DM, JENKINS FA JR (1989). Structural and functional integration across the reptile-mammal boundary: the locomotor system. In *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates*. (EDS. WAKE DB & ROTH G) pp. 133 - 146. S Bernhard, Dahlem Konferenzen. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- BUETTNER-JANUSCH J, ANDREW RJ (1962). The use of the incisors by primates in grooming. *Am J Phys Anthropol* 20, 127 - 129.
- CAICOYA AG, ILLERT M, JÄNIKE R (1999). Monosynaptic Ia pathways at the cat shoulder. *J Physiol* 518, 825 - 841.
- CANT JGH, TEMERIN LA (1984). A conceptual approach to foraging adaptations in primates. In *Adaptations for Foraging in Non-human Primates*. (EDS. CANT JG & RODMAN PC) pp. 304 - 342. Columbia University Press, New York.
- CARLSON KJ (2006). Arboreal locomotion from a different angle: external forces during quadrupedalism with abducted limb postures. *Am J Phys Anthropol* 129, 73.
- CARLSON KJ, DEMES B, FRANZ TM (2005). Mediolateral forces associated with quadrupedal gaits of lemurids. *J Zool, Lond* 266, 261 - 273.
- CARLTON A (1936). The limb bones and vertebrae of the extinct lemurs of Madagascar. *Proc Zool Soc Lond* 110, 281 - 307.
- CARRIER DR (1984). The energetic paradox of human running and hominid evolution. *Curr Anthropol* 25, 483 - 494.
- CARTMILL M (1971). Ethmoid component in the orbit of Primates. *Nature* 232, 566 - 567.
- CARTMILL M (1972). Arboreal adaptations and the origin of the order Primates. In *The Functional and Evolutionary Biology of Primates*. (ED. TUTTLE RH) pp. 97 - 122. Aldine-Atherton, Chicago.
- CARTMILL M (1974). Pads and claws in arboreal locomotion. In *Primate Locomotion* (ED. JENKINS FA JR) pp. 45 - 83. Academic Press, New York.
- CARTMILL M (1975). Strepsirhine basicranial structures and the affinities of the Cheirogaleidae. In *Phylogeny of the Primates: A Multidisciplinary Approach*. (EDS. LUCKETT WP & SZALAY FS) pp. 313 - 354. Plenum Press, New York.
- CARTMILL M (1985). Climbing. In *Functional Vertebrate Morphology*. (EDS. HILDEBRAND M, BRAMBLE DM, LIEM KF & WAKE DB) pp. 73 - 88. Harvard University Press, Cambridge.
- CARTMILL M (1992). New views on primate origins. *Evol Anthropol* 1, 105 - 111.
- CARTMILL M, MACPHEE RDE (1980). Tupaiid affinities: The evidence of the carotid arteries and cranial skeleton. In *Comparative Biology and Evolutionary Relationships of Tree Shrews*. (ED. LUCKETT WP) pp. 95 - 132. Plenum Press, New York.
- CARTMILL M, MILTON K (1977). The lorisiform wrist joint and the evolution of "brachiating" adaptations in the Hominoidea. *Am J Phys Anthropol* 47, 249 - 272.
- CARTMILL M, LEMELIN P, SCHMITT D (2002). Support polygons and symmetrical gaits in mammals. *Zool J Linn Soc* 136, 401 - 420.
- CARTMILL M, LEMELIN P, SCHMITT D (2007). Primate gaits and primate origins. In *Primate Origins: Adaptations and Evolution*. (EDS. RAVOSA MJ & DAGOSTO M) pp. 403 - 435. Springer Science & Business Media LLC, New York.
- CAVAGNA GA, THYS H, ZAMBONI A (1976). The sources of external work in level walking and running. *J Physiol, Lond* 262, 639 - 657.
- CAVAGNA GA, HEGGLUND NC, TAYLOR CR (1977). Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *Am J Physiol* 233, R243 - R261.
- CAVAGNA GA, FRANZETTI P, HEGGLUND NC, WILLEMS P (1988). The determinants of step frequency in running, trotting and hopping in man and other vertebrates. *J Physiol, Lond* 399, 81 - 92.
- CHARLES-DOMINIQUE P (1977). *Ecology and Behavior of Nocturnal Primates*. Columbia University Press, New York.

- CHARLES-DOMINIQUE P, MARTIN RD (1970). Evolution of lorises and lemurs. *Nature* 227, 257 - 260.
- CHAVES R, SAMPAIO IC, SCHNEIDER MP, SCHNEIDER H, PAGE SL, GOODMANN M (1999). The place of *Callimico goeldii* in the callitrichine phylogenetic tree: evidence from von Willebrand factor gene intron II sequences. *Mol Phylogenet Evol* 13, 392 - 404.
- CHEVERUD JM (1996). Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *Am Zool* 36, 44 - 50.
- CLUTTON-BROCK TH, HARVEY PH (1977). Primate ecology and social organization. *J Zool, Lond* 183, 1 - 39.
- COHEN AH, GANS C (1975). Muscle activity in rat locomotion: movement analysis and electromyography of the flexors and extensors of the elbow. *J Morph* 146, 177 - 196.
- COLLINS ET (1921). Changes in the visual organs correlated with the adoption of arboreal life and with the assumption of the erect posture. *Trans Ophthalmol Soc UK* 41, 10 - 90.
- COLQUHOUN IC (2006). Predation and cathemerality. Comparing the impact of predators on the activity patterns of lemurids and ceboids. *Folia Primatol* 77, 143 - 165.
- COPE ED (1887). *The Origin of the Fittest*. Appleton, New York.
- COPE ED (1896). *The Primary Factors of Organic Evolution*. Open Court Publ Co, Chicago.
- COPPENS Y, SENUT B (1991). *Origine(s) de la Bipedie chez le Hominides*. CNRS, Paris.
- CORK S, FOLEY W (1991). Digestive and metabolic strategies of arboreal mammalian folivores in relation to chemical defences in temperate and tropical forest. In *Plant Defences against Mammalian Herbivory*. (EDS. PALO RT & ROBBINS CT) pp. 133 - 166. CRC Press, Boca Raton.
- CORRUCCINI RS (1978). Primate skeletal allometry and hominoid evolution. *Evolution* 32, 752 - 758.
- COSTELLO MB, FRAGASZY DM (1988). Prehension in *Cebus* and *Saimiri*. I. Grip type and hand preferences. *Am J Primatol* 15, 235 - 245.
- COURTINE G, ROY RR, HODGSON J, MCKAY H, RAVEN J, ZHONG H, YANG H, TUSZYNSKI MH, EDGERTON VR (2005). Kinematic and EMG determinants in quadrupedal locomotion of a non-human primate (rhesus). *J Neurophysiol* 93, 3127 - 3145.
- COVERT HH (1988). Ankle and foot morphology of *Cantius mckennai*: adaptations and phylogenetic implications. *J Hum Evol* 17, 57 - 70.
- COVERT HH (1995). Locomotor adaptations of Eocene primates: adaptive diversity among the earliest primates. In *Creatures of the Dark: The Nocturnal Prosimians*. (EDS. ALTERMAN L, DOYLE GA & IZARD MZ) pp. 495 - 509. Plenum Press, New York.
- CROMPTON RH (1984). Foraging, habitat structure, and locomotion in two species of *Galago*. In *Adaptations for Foraging in Non-human Primates*. (EDS. CANT JG & RODMAN PC) pp. 73 - 111. Columbia University Press, New York.
- CROMPTON RH (1995). "Visual predation", habitat structure, and the ancestral primate niche. In *Creatures of the Dark: The Nocturnal Prosimians*. (EDS. ALTERMAN L, DOYLE GA & IZARD MZ) pp. 11 - 30. Plenum Press, New York.
- CROMPTON RH, SELLERS WI, GÜNTHER MM (1993). Energetic efficiency and ecology as selective factors in the saltatory adaptation of prosimian primates. *Proc R Soc Lond, Ser B* 254, 41 - 45.
- CROOK JH, GARTLAN JS (1966). Evolution of primate societies. *Nature* 210, 1200 - 1203.
- CURTIS D (1995). Functional anatomy of the trunk musculature in the slow loris (*Nycticebus coucang*). *Am J Phys Anthropol* 97, 367 - 379.
- DAGOSTO M (1988). Implications of postcranial evidence for the origin of euprimates. *J Hum Evol* 17, 35 - 56.
- DAGOSTO M (1994). Testing positional behavior of Malagasy lemurs: a randomization approach. *Am J Phys Anthropol* 94, 189 - 202.
- DAGOSTO M (1995). Seasonal variation in positional behavior of Malagasy lemurs. *Int J Primatol* 16, 807 - 833.
- DAGOSTO M (2007). The postcranial morphotype of primates. In *Primate Origins: Adaptations and Evolution*. (EDS. RAVOSA MJ & DAGOSTO M) pp. 489 - 534. Springer Science & Business Media LLC, New York.
- DALEY MA, BIEWENER AA (2006). Running over rough terrain reveals limb control for intrinsic stability. *Proc Natl Acad Sci USA* 103, 15681 - 15686.
- DALEY MA, USHERWOOD JR, FELIX G, BIEWENER AA (2006). Running over rough terrain: guinea fowl maintain dynamic stability despite a large unexpected change in substrate height. *J Exp Biol* 209, 171 - 187.
- D'AOÛT K, VEREECKE E, SCHOONAERT K, DE CLERCQ D, VAN ELSACKER L, AERTS P (2004). Locomotion in bonobos (*Pan paniscus*): differences and similarities between bipedal and quadrupedal terrestrial walking, and a comparison with other locomotor modes. *J Anat* 204, 353 - 361.
- D'ARCY THOMPSON W (1942). *On Growth and Form*. Cambridge University Press, Cambridge.
- DARWIN C (1859). *On the Origin of Species by means of Natural Selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 1st ed. John Murray, London.
- DAVIS AP, CAPECCHI MR (1996). A mutational analysis of the 5' HoxD genes: dissection of genetic interactions during limb development in the mouse. *Development* 122, 1175 - 1185.
- DAY LM, JAYNE BC (2007). Interspecific scaling of the morphology and posture of the limbs during the locomotion of cats (Felidae). *J Exp Biol* 210, 642 - 654.
- DEMES B, GÜNTHER MM (1989). Biomechanics and allometric scaling in primate locomotion and morphology. *Folia Primatol* 52, 58 - 69.
- DEMES B, JUNGERS WL (1989). Functional differentiation of long bones in lorises. *Folia Primatol* 52, 58 - 69.
- DEMES B, JUNGERS WL, NIESCHALK U (1990). Size- and speed-related aspects of quadrupedal walking in slender and slow lorises. In *Gravity, Posture and Locomotion in Primates*. (EDS. JOUFFROY FK, STACK M, NIEMITZ C) pp. 175 - 197. Il Sedicesimo, Firenze.
- DEMES B, JUNGERS WL, GROSS TS, FLEAGLE JG (1995). Kinetics of leaping primates: influence of substrate orientation and compliance. *Am J Phys Anthropol* 96, 419 - 429.
- DEMES B, LARSON SG, STERN JT JR, JUNGERS WL, BIKNEVICIUS AR, SCHMITT D (1994). The kinetics of primate quadrupedalism: "hindlimb drive" reconsidered. *J Hum Evol* 26, 353 - 374.
- DENE H, GOODMAN M, PRYCHODKO W, MOORE GW (1976). Immunodiffusion systematics of the primates: the Strepsirhini. *Folia Primatol* 25, 35 - 61.
- DEPÉRET C (1909). *The Transformations of the Animal World*. Kegan Paul, London.
- DICKINSON MH, FARLEY CT, FULL RJ, KOEHL MAR, KRAM R, LEHMAN S (2000). How animals move: an integrative view. *Science* 288, 100 - 106.
- DONATI G, LUNARDINI A, KAPPELER PM (1999). Cathemeral activity of red-fronted brown lemurs (*Eulemur fulvus rufus*) in the Kirindy Forest/CFPF. In *New Directions in Lemur Studies*. (EDS. RAKOTOSAMIMANANA B, RASAMIMANANA H, GANZHORN JU & GOODMAN SM) pp. 119 - 137. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- DONATI G, BALDI N, MORELLI V, GANZHORN JU, BORGOGNINI-TARLI SM (2009). Proximate and ultimate determinants of cathemeral activity in brown lemurs. *Animal Behav* 77, 317 - 325.
- DONELAN JM, KRAM R (1997). The effect of reduced gravity on the kinematics of human walking: a test of the dynamic similarity hypothesis for locomotion. *J Exp Biol* 200, 3193 - 3201.
- DONELAN JM, KRAM R, KUO AD (2002). Simultaneous positive and negative external mechanical work in human walking. *J Biomech* 35, 117 - 124.
- DUCKWORTH JW (1994). Field sightings of the pygmy loris, *Nycticebus pygmaeus*, in Laos. *Folia Primatol* 63, 99 - 101.

- DUNBAR DC, BADAM GL (2000). Locomotion and posture during terminal branch feeding. *Int J Primatol* 21, 649 - 669.
- DUTRILLAUX B (1988). Chromosome evolution in primates. *Folia Primatol* 50, 134 - 135.
- DYKVI D (1980). Locomotion of the slow loris in a designed substrate context. *Am J Phys Anthropol* 52, 577 - 586.
- ECCLES RM, LUNDBERG A (1958). Integrative patterns of Ia synaptic actions on motoneurons of hip and knee muscles. *J Physiol* 144, 271 - 298.
- EGLER SG (1992). Feeding ecology of *Saguinus bicolor bicolor* (Callitrichidae: Primates) in a relict forest in Manaus, Brazilian Amazonia. *Folia Primatol* 59, 61 - 76.
- EHRlich A, MUSICANT A (1977). Social and individual behaviors in captive slow lorises. *Behaviour* 60, 197 - 219.
- EIDELBERG E, WALDER JG, NGUYEN LH (1981). Locomotor control in macaque monkeys. *Brain* 104, 647 - 663.
- ELTON S (2007). Environmental correlates of the cercopithecoïd radiations. *Folia Primatol* 78, 344 - 364.
- ENGELS WL (1938). Cursorial adaptations in birds. Limb proportions in the skeleton of *Geococcyx*. *J Morph* 63, 207 - 217.
- ENGLISH AW (1978a). An electromyographic analysis of forelimb muscles during overground stepping in the cat. *J Exp Biol* 76, 105 - 122.
- ENGLISH AW (1978b). Functional analysis of the shoulder girdle of cats during locomotion. *J Morph* 156, 279 - 292.
- ENGLISH AW (1980). The functions of the spine during stepping in the cat. *J Morph* 165, 55 - 66.
- ERIKSON GE (1963). Brachiation in New World monkeys and in anthropoid apes. *Symp Zool Soc Lond* 10, 135 - 164.
- FAGOT J, VAUCLAIR J (1991). Manual laterality in nonhuman primates: a distinction between handedness and manual specialization. *Psychol Bull* 109, 76 - 89.
- FARLEY CT, KO TC (1997). Mechanics of locomotion in lizards. *J Exp Biol* 185, 71 - 86.
- FARLEY CT, GLASHEEN J, McMAHON T (1993). Running springs: speed and animal size. *J Exp Biol* 185, 71 - 86.
- FARLEY CT, BLICKHAN R, SAITO J, TAYLOR CR (1991). Hopping frequency in humans: a test of how springs set stride frequency in bouncing gaits. *J Appl Physiol* 71, 2127 - 2132.
- FEDAK MA, HEGLUND NC, TAYLOR CR (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.
- FERRIS DP, FARLEY CT (1997). Interaction of leg stiffness and surface stiffness during human hopping. *J Appl Physiol* 82, 15 - 22.
- FERRIS DP, LOUIE M, FARLEY CT (1998). Running in the real world: adjusting leg stiffness for different surfaces. *Proc R Soc Lond Ser B*, 265, 989 - 994
- FIENNES RN (1972). Ectoparasites and vectors. In *Pathology of Simian Primates. Part II* (ED. FIENNES RN) pp. 158 - 176. S. Karger, Basel.
- FISCHER MS (1994). Crouched posture and high fulcrum, a principle in the locomotion of small mammals: the example of the rock hyrax (*Procavia capensis*) (Mammalia: Hyracoidea). *J Hum Evol* 26, 501 - 524.
- FISCHER MS (1998). Die Lokomotion von *Procavia capensis* (Mammalia, Hyracoidea): Zur Evolution des Bewegungssystems bei Säugetieren. *Abh Naturwiss Verein Hamburg* (ED. KRAUS O). Goecke & Evers, Keltern-Weiler.
- FISCHER MS (1999). Kinematics, EMG, and inverse dynamics of the therian forelimb - a synthetical approach. *Zool Anz* 238, 41 - 54.
- FISCHER MS, BLICKHAN R (2006). The tri-segmented limbs of therian mammals: kinematics, dynamics, and self-stabilization. *J Exp Zool* 305, 935 - 952.
- FISCHER MS, LEHMANN R (1998). Application of cineradiography for the metric and kinematic study of in-phase gaits during locomotion of the pika (*Ochotona rufescens*, Mammalia: Lagomorpha). *Zoology* 101, 148 - 173.
- FISCHER MS, WITTE HF (1998). The functional morphology of the three-segmented limb of mammals and its specialities in small and medium-sized mammals. *Proc European Mechanics Colloquium, Euromech 375, Biology and Technology of Walking*, pp. 10 - 17, München.
- FISCHER MS, SCHILLING N, SCHMIDT M, HAARHAUS D, WITTE HF (2002). Basic limb kinematics of small therian mammals. *J Exp Biol* 205, 1315 - 1338.
- FLEAGLE JG (1978). Locomotion, posture and habitat utilization of two sympatric Malaysian leaf-monkeys (*Presbytis obscura* and *Presbytis melalophos*). In *Ecology of Arboreal Folivores*. (ed. Montgomery GG) pp. 243 - 251. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- FLEAGLE JG (1999). *Primate Adaptation and Evolution*. 2. Auflage. Academic Press, San Diego.
- FLEAGLE JG, MITTERMEIER RA (1980). Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *Am J Phys Anthropol* 52, 301 - 314.
- FLEAGLE JG, MITTERMEIER RA, SKOPEC AL (1981). Differential habitat use by *Cebus apella* and *Saimiri sciureus* in central Surinam. *Primates* 22, 361 - 367.
- FONTAINE R (1990). Positional behavior in *Saimiri boliviensis* and *Ateles geoffroyi*. *Am J Phys Anthropol* 82, 485 - 508.
- FORD SM (1980). Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of Callitrichidae in Platyrrhini. *Primates* 21, 31 - 43.
- FORD SM (1986). Systematics of the New World monkeys. In *Comparative Primate Biology. Vol. 1: Systematics, Evolution, and Anatomy*. (EDS. SWINDLER D & ERWIN J) pp. 71 - 135. Alan R Liss, New York.
- FORD SM, DAVIS LC (1992). Systematics and body size: implications for feeding adaptations in New World monkeys. *Am J Phys Anthropol* 88, 415 - 468.
- FRANZ TM, DEMES B, CARLSON KJ (2005). Gait mechanics of lemurid primates on terrestrial and arboreal substrates. *J Hum Evol* 48, 199 - 217.
- FRENCH JA, SNOWDON CT (1981). Sexual dimorphism in response to unfamiliar intruders in the tamarin *Saguinus o. oedipus*. *Anim Behav* 29, 822 - 829.
- GALILEI G (1638). *Discorsi e dimostrazioni matematiche, intorno a due nuove scienze. Dialogues concerning two new sciences*. (Übersetzt.: CREW H, DE SALVIO A) 1914, New York.
- GANZHORN JU (1986). Feeding behavior of *Lemur catta* und *Lemur fulvus*. *Int J Primatol* 7, 17 - 30.
- GARBER PA (1980). Locomotor behavior and feeding ecology of the Panamanian tamarin (*Saguinus oedipus geoffroyi*). *Int J Primatol* 1, 185 - 201.
- GARBER PA (1984). Use of habitat and positional behavior in a neotropical primate, *Saguinus oedipus*. In *Adaptations for Foraging in Non-human Primates*. (EDS. CANT JG & RODMAN PC) pp. 112 - 133. Columbia University Press, New York.
- GARBER PA (1993). Feeding ecology and behaviour of the genus *Saguinus*. In *Marmosets and Tamarins. Systematics, Behaviour, and Ecology*. (ED. RYLANDS AB) pp. 273 - 295. Oxford University Press. Oxford, New York, Tokyo.
- GARBUTT N (1999). *Mammals of Madagascar*. Yale University Press, New Haven, London.
- GARLAND TJ (1983). The relation between maximal running speed and body mass in terrestrial mammals. *J Zool, Lond* 199, 157 - 170.
- GARLAND T JR, MIDFORD PE, IVES AR (1999). An introduction to phylogenetically based statistical methods, with a new method for confidence intervals on ancestral values. *Amer Zool* 39, 374 - 388.
- GASC J-P (1983). Asymmetrical gait of the Saharian rodent (*Meriones shawi shawi* (Duvernoy, 1842) (Rodentia, Mammalia): a high-speed cinematographic analysis. *Can J Zool* 71, 790 - 798.
- GASC J-P (2001). Comparative aspects of gait, scaling and mechanics in mammals. *Comp Biochem Physiol A131*, 121 - 133.

- GATESY SM (1991). Hind limb scaling in birds and other theropods: implications for terrestrial locomotion. *J Morph* 209, 83 - 96.
- GATESY SM, BIEWENER AA (1991). Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. *J Zool, Lond* 224, 127 - 147.
- GEBO DL (1987). Locomotor diversity in prosimian primates. *Am J Primatol* 13, 271 - 281.
- GEBO DL (1989). Postcranial adaptation and evolution in Lorisiidae. *Primates* 30, 347 - 367.
- GEBO DL (1993). Functional morphology of the foot in primates. In *Postcranial Adaptation in Nonhuman Primates*. (ED. GEBO DL) pp. 175 - 196. Northern Illinois University Press, DeKalb.
- GEBO DL (2004). A shrew-sized origin for primates. *Yrbk Phys Anthropol* 47, 40 - 62.
- GEBO DL, CHAPMAN CA (1995). Positional behavior in five sympatric Old World monkeys. *Am J Phys Anthropol* 97, 49 - 76.
- GEBO DL, DAGOSTO M, BEARD KC, TAO Q (2001). Middle Eocene primate tarsals from China: implications for haplorhine evolution. *Am J Phys Anthropol* 116, 83 - 107.
- GEHR P, MWANGI DK, AMMANN A, MALOIJ GMO, TAYLOR CR, WEIBEL ER (1981). Design of the mammalian respiratory system. V: Scaling morphometric pulmonary diffusing capacity to body mass: wild and domestic mammals. *Respir Physiol* 44, 61 - 86.
- GEISSMANN T (2003). *Vergleichende Primatologie*. Springer, Berlin.
- GEYER H, SEYFARTH A, BLICKHAN R (2006). Compliant leg behaviour explains basic dynamics of walking and running. *Proc R Soc Lond, Ser B* 273, 2861 - 2867.
- GIBSON-BROWN JJ, AGULNIK SI, CHAPMAN DL, ALEXIOU M, GARVEY N, SILVER LM, PAPAIOANNOU VE (1996). Evidence of a role for T-box genes in the evolution of limb morphogenesis and the specification of forelimb/hindlimb identity. *Mech Dev* 56, 93 - 101.
- GIDLEY JW (1919). Significance of divergence of the first digit in the primitive mammalian foot. *J Wash Acad Sci* 9, 273 - 280.
- GIDLEY JW (1923). Paleocene primates of the Fort Union, with discussion of relationships of Eocene primates. *Proc US Natl Mus* 63, 1 - 38.
- GINGERICH PD (1986). *Plesiadapis* and the delineation of the Order Primates. In *Major Topics in Primate and Human Evolution*. (EDS. WOOD BA, MARTIN B & ANDREWS P) pp. 32 - 46. Cambridge University Press, Cambridge.
- GLASTON AR (1983). Olfactory communication in the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). In *Perspectives in Primate Biology*. (ED. SETH PK). Today & Tomorrow's Printers and Publishing. New Delhi.
- GODFREY LR, JUNGERS WL, REED KE, SIMONS EL, CHATRATH PS (1997). Subfossil lemurs: Inferences about past and present primate communities in Madagascar. In *Natural Change and Human Impact in Madagascar*. (EDS. GOODMAN SM & PATTERSON BD) pp. 218 - 256. Smithsonian Institution, Washington DC.
- GOMEZ AM (1992). Primitive and derived patterns of relative growth among species of Lorisiidae. *J Hum Evol* 23, 219 - 233.
- GOODMAN SM (2003). Predation on lemurs. In *The Natural History of Madagascar*. (EDS. GOODMAN SM & BENSTEAD JP) pp. 1221 - 1228. University of Chicago Press, Chicago.
- GOODMAN SM, O'CONNOR S, LANGRAND O (1993). A review of predation on lemurs: implications for the evolution of social behavior in small, nocturnal primates. In *Lemur social systems and their ecological basis*. (EDS. KAPPELER PM & GANZHORN JU) pp. 51 - 66. Plenum Press, New York.
- GOODMAN M, PORTER CA, CZELUSNIAK J, PAGE SL, SCHNEIDER H, SHOSHANI G, GUNNELL G, GROVES CP (1998). Toward a phylogenetic classification of primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence. *Mol Phyl Evol* 9, 585 - 598.
- GOSLOW GE JR, REINKING RM, STUART DG (1973). The cat step cycle: hind limb joint angles and muscle lengths during unrestrained locomotion. *J Morph* 141, 1 - 42.
- GOULD SJ (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol Rev* 41, 587 - 640.
- GOULD SJ (1971). Geometric similarity in allometric growth: a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. *Am Nat* 105, 113 - 136.
- GOULD SJ (1977). *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge.
- GOULD SJ, LEWONTIN RC (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc R Soc Lond Ser B* 205, 581 - 598.
- GOULD SJ, VRBA ES (1982). Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiol* 8, 4 - 15.
- GRAND TI (1972). A mechanical interpretation of terminal branch feeding. *J Mammal* 53, 198 - 201.
- GRAND TI (1977). Body weight: its relation to tissue composition, segment distribution and motor function. I. Interspecific comparisons. *Am J Phys Anthropol* 47, 241 - 248.
- GRAND TI (1984). Motion economy within the canopy: four strategies for mobility. In *Adaptations for Foraging in Non-human Primates*. (EDS. CANT JG & RODMAN PC) pp. 54 - 72. Columbia University Press, New York.
- GRAY J (1944). Studies in the mechanics of the tetrapod skeleton. *J Exp Biol* 20, 88 - 116.
- GRAY J (1968). *Animal Locomotion*. Norton, New York.
- GREGORY WK (1910). The orders of mammals. *Bull Am Mus nat Hist* 27, 1 - 514.
- GREGORY WK (1912). Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals. *Ann NY Acad Sci* 22, 267 - 294.
- GRIFFIN TM, MAIN RP, FARLEY CT (2004). Biomechanics of quadrupedal walking: how do four-legged animals achieve inverted pendulum-like movements? *J Exp Biol* 207, 3545 - 3558.
- GRIFFIN TM, KRAM R, WICKLER SJ, HOYT DF (2004). Biomechanical and energetic determinants of the walk-trot transition in horses. *J Exp Biol* 207, 4215 - 4223.
- GROVES CP (1974). Taxonomy and phylogeny of prosimians. In *Prosimian Biology*. (eds. Martin RD, Doyle GA & Walker AC) pp. 449 - 473. University of Pittsburgh Press, Pittsburgh.
- GROVES CP (1993). Order Primates. In *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference. 2nd Edition*. (WILSON DE & REEDER DM) pp. 243 - 277. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- GROVES CP (2001). *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- GÜNTHER MM, ISHIDA H, KUMAKURA H, NAKANO Y (1991). The jump as a fast mode of locomotion in arboreal and terrestrial biotopes. *Z Morphol Anthropol* 78, 341 - 372.
- HAGEY LR, FRY BG, FITCH-SNYDER H (2007). Talking defensively, a dual use for the brachial gland exudate of slow and pygmy lorises. In *Primate Anti-Predator Strategies*. (EDS. GURSKY S & NEKARIS KAI) pp. 253 - 274. Springer Science + Business Media LLC, New York.
- HALLGRÍMSSON B, WILLMORE K, HALL BK (2002). Canalization, developmental stability, and morphological integration in primate limbs. *Yrbk Phys Anthropol* 45, 131 - 158.
- HALLGRÍMSSON B, JAMNICZYK H, YOUNG NM, ROLIAN C, PARSONS TE, BOUGHNER JC, MARCUCIO RS (2009). Deciphering the palimpsest: studying the relationship between morphological integration and phenotypic covariation. *Evol Biol* 36, 355 - 376.
- HAMRICK MW (1998). Functional and adaptive significance of primate pads and claws: evidence from New World anthropoids. *Am J Phys Anthropol* 106, 113 - 127.
- HAMRICK MW (2001). Primate origins: evolutionary change in digital ray patterning and segmentation. *J Hum Evol* 40, 339 - 351.
- HANNA JB, POLK JD, SCHMITT D (2006). Forelimb and hindlimb forces in walking and galloping primates. *Am J Phys Anthropol* 130, 529 - 535.

- HARRINGTON JE (1975). Field observations of social behavior of *Lemur fulvus fulvus* E. Geoffroy 1812. In *Lemur Biology* (EDS. TATTERSALL I & RW SUSSMAN) pp. 259 - 279. Plenum Press, New York.
- HEESY CP (2004). On the relationship between orbit orientation and binocular visual field overlap in mammals. *Anat Record A* 281, 1104 - 1110.
- HEESY CP (2005). Function of the mammalian postorbital bar. *J Morphol* 264, 363 - 380.
- HEESY CP (2009). Seeing in stereo: the ecology and evolution of primate binocular vision and stereopsis. *Evol Anthropol* 18, 21 - 35.
- HEESY CP, ROSS CF (2001). Evolution of activity patterns and chromatic vision in primates: morphometrics, genetics and cladistics. *J Hum Evol* 40, 111 - 149.
- HEESY CP, STEVENS NJ, SAMONDS KE (2006). Biogeographic origin of primate higher taxa. In *Primate Biogeography* (EDS. FLEAGLE JG & S LEHMAN) pp. 419 - 437. Kluwer, New York.
- HEFFNER R, MASTERTON B (1983). The role of the corticospinal tract in the evolution of human digital dexterity. *Brain Behav Evol* 23, 165 - 183.
- HEGLUND NC, TAYLOR CR (1988). Speed, stride frequency and energy cost per stride: how do they change with body size and gait? *J Exp Biol* 138, 301 - 318.
- HEGLUND NC, TAYLOR CR, MCMAHON TA (1974). Scaling stride frequency and gait to animal size: mice to horses. *Science* 186, 1112 - 1113.
- HEGLUND NC, CAVAGNA GA, TAYLOR CR (1982). Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. III. Energy changes of the centre of mass as a function of speed and body size in birds and mammals. *J Exp Biol* 97, 41 - 56.
- HENNING W (1950). *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HERR HM, HUANG GT, MCMAHON TA (2002). A model of scale effects in mammalian quadrupedal running. *J Exp Biol* 205, 959 - 967.
- HERSHKOVITZ P (1977). *Living New World monkeys (Platyrrhini), with an introduction to primates. Vol. 1*. University of Chicago Press, Chicago.
- HEYMANN EW (1987). A field observation of predation on a moustached tamarin (*Saguinus mystax*) by an anaconda. *Int J Primatol* 8, 193 - 195.
- HIGURASHI Y, HIRASAKI E, KUMAKURA H (2009). Gaits of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) on a horizontal ladder and arboreal stability. *Am J Phys Anthropol* 138, 448 - 457.
- HIGURASHI Y, HIRASAKI E, KUMAKURA H (2010). Palmar and plantar pressure while walking on a horizontal ladder and single pole in *Macaca fuscata*. *Int J Primatol* 31, 181 - 190.
- HILDEBRAND M (1952). An analysis of body proportions in the Canidae. *Am J Anat* 90, 217 - 256.
- HILDEBRAND M (1959). Motions of the running cheetah and horse. *J Mammal* 40, 481 - 495.
- HILDEBRAND M (1966). Analysis of the symmetrical gaits of tetrapods. *Folia Biotheor* 6, 9 - 22.
- HILDEBRAND M (1967). Symmetrical gaits of primates. *Am J Phys Anthropol* 26, 119 - 130.
- HILDEBRAND M (1985). Walking and running. In *Functional Vertebrate Morphology*. (EDS. HILDEBRAND M, BRAMBLE DM, LIEM KF & WAKE DB) pp. 38 - 57. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, London.
- HILDEBRAND M, BRAMBLE DM, LIEM KF, WAKE DB (1985). *Functional Vertebrate Morphology*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, London.
- HILL WCO (1953). *Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy Vol.1 Strepsirhini*. The University Press, Edinburgh.
- HILL WCO (1957). *Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy Vol.3 Pithecoidea, Platyrrhini*. The University Press, Edinburgh.
- HIRASAKI E, OGIHARA N, NAKATSUKASA M (2006). Primates trained for bipedal locomotion as a model for studying the evolution of bipedal locomotion. In *Human Origins and Environmental Backgrounds*. (EDS. ISHIDA H, TUTTLE R, PICKFORD M, OGIHARA N & NAKATSUKASA M) pp. 149 - 155. Springer Science & Business Media, New York.
- HLADIK CM (1979). Diet and ecology of prosimians. In *The Study of Prosimian Behavior*. (EDS. DOYLE GA & MARTIN RD) pp. 307 - 357. Academic Press, New York.
- HOCHBERG Y (1974). Some generalizations of the T-method in simultaneous inference. *J Multivar Anal* 4, 224 - 234.
- HOF AL (1996). Scaling gait data to body size. *Gait & Posture* 4, 222 - 223.
- HOFSTETTER R (1977). Phylogénie des primates: confrontation des résultats obtenus par les diverse voies d'approches de problème. *Bull Mém Soc Anthropol Paris, séries* 13, 4, 327 - 346.
- HONGO T, LUNDBERG A, PHILLIPS CG, THOMPSON RF (1984). The pattern of monosynaptic Ia-connections to hindlimb motor nuclei in the baboon: a comparison with the cat. *Proc Roy Soc Lond Ser B* 221, 261 - 289.
- HOOGSTRAAL H, THEILER G (1959). Ticks (Ixodoidea, Ixodidae) parasitizing lower primates in Africa, Zansibar, and Madagascar. *J Parasit* 45, 217 - 222.
- HORNER AM, BIKNEVICIUS AR (2010). A comparison of epigeal and subterranean locomotion in the domestic ferret (*Mustela putorius furo*: Mustelidae: Carnivora). *Zoology* 113, 189 - 197.
- HOWELL AB (1944). *Speed in Animals*. Reprinted version 1965. Hafner Publishing Company, New York.
- HOYT DF, TAYLOR CR (1981). Gait and energetics of locomotion in horses. *Nature* 292, 239 - 240.
- HOYT, DF, WICKLER SJ, DUTTO DJ, CATTERFELD GE, JOHNSEN D (2006). What are the relationships between mechanics, gait parameters, and energetics in terrestrial locomotion? *J Exp Zool* 305, 912 - 922.
- HUANG R, ZHI Q, PATEL K, WILTING J, CHRIST B (2000). Dual origin and segmental organisation of the avian scapula. *Development* 127, 3789 - 3794.
- HUGHES A (1977). The topography of vision in mammals of contrasting lifestyle: comparative optics and retinal organisation. In *The Visual System of Vertebrates*. (ED. CRESCITELLI F) pp. 613 - 756. Springer Verlag, New York.
- HUNT KD (1994). The evolution of human bipedality: ecology and functional morphology. *J Hum Evol* 26, 183 - 202.
- HUNT KD, CANT JGH, GEBO DL, ROSE MD, WALKER SE, YOULATOS D (1996). Standardized description of primate locomotor and postural modes. *Primates* 37, 363 - 387.
- HUTCHINS M, BARASH DP (1976). Grooming in primates: implications for its utilitarian function. *Primates* 17, 145 - 150.
- HUROV J (1987). Terrestrial locomotion and back anatomy in vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*). *Am J Primatol* 13, 297 - 311.
- HUXLEY JS (1924). Constant differential growth-ratios and their significance. *Nature* 114, 895 - 896.
- HUXLEY JS (1932). *Problems of Relative Growth*. Methuen, London.
- HUXLEY JS, TEISSIER G (1936). Terminology of relative growth. *Nature* 137, 780 - 781.
- IIDA F, PFEIFER R (2004). Self-stabilization and behavioural diversity of embodied adaptive locomotion. In *Embodied Artificial Intelligence*. (EDS. IIDA F, PFEIFER R, STEELS L & KUNIYOSHI Y) pp. 119 - 129. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- INMAN VT, SAUNDERS M, ABBOTT LC (1944). Observations on the function of the shoulder joint. *J Bone Joint Surg* 26, 1 - 30.
- ISBELL LA (2006). Snakes as agents of evolutionary change in primate brains. *J Hum Evol* 51, 1 - 35.
- ISHIDA H, JOUFFROY FK, NAKANO Y (1990). Comparative dynamics of pronograde and upside down horizontal quadrupedalism in the slow loris (*Nycticebus coucang*). In *Gravity, Posture and Locomotion in Primates*. (EDS. JOUFFROY FK, STACK M, NIEMITZ C) pp. 209 - 220. Il Sedicesimo, Firenze.

- IVANKO TL, PELLIS SM, WHISHAW IQ (1996). Skilled forelimb movements in prey catching and in reaching by rat (*Rattus norvegicus*) and opossums (*Monodelphis domestica*): Relations to anatomical differences in motor systems. *Behavior Brain Res* 79, 163 - 181.
- IWAMOTO M, TOMITA M (1966). On the movement order of four limbs while walking and the body weight distribution to fore and hind limbs while standing on all fours in monkeys. *J Anthropol Soc Nippon* 74, 228 - 231.
- IWANIUK AN, WHISHAW IQ (2000). On the origin of skilled forelimb movements. *Trends Neurosci* 23, 372 - 376.
- IWANIUK AN, NELSON JE, IVANKO TL, PELLIS SM, WHISHAW IQ (1998). Reaching, grasping and manipulation of food objects by two tree kangaroo species, *Dendrolagus lumholtzi* and *Dendrolagus matschiei*. *Aust J Zool* 46, 235 - 248.
- JANSON CH, BOINSKI S (1992). Morphological and behavioral adaptations for foraging in generalist primates: the case of the cebines. *Am J Phys Anthropol* 88, 483 - 498.
- JAYES AS, ALEXANDER R MCN (1978). Mechanics of locomotion in dogs (*Canis familiaris*) and sheep (*Ovis aries*). *J Zool, Lond* 185, 289 - 308.
- JENKINS FA JR (1971). Limb posture and locomotion in the Virginia opossum (*Didelphis marsupialis*) and in other non-cursorial mammal. *J Zool, Lond* 165, 303 - 315.
- JENKINS FA JR (1974a). Tree shrew locomotion and the origins of primate arborealism. In *Primate locomotion* (ED. JENKINS FA JR) pp. 85 - 115. Academic Press, New York.
- JENKINS FA JR (1974b). The movement of the shoulder in clavicate and acavicate mammals. *J Morph* 144, 71 - 84.
- JENKINS FA JR, CAMAZINE SM (1977). Hip structure and locomotion in ambulatory and cursorial carnivores. *J Zool, Lond* 181, 351 - 370.
- JENKINS FA JR, PARRINGTON FR (1976). The postcranial skeletons of the triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. *Phil Trans R Soc* 273, 387 - 431.
- JENKINS FA JR, WEIJS WA (1979). The functional anatomy of the shoulder in the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*). *J Zool, Lond* 188, 379 - 410.
- JENKINS FA JR, DOMBROWSKI PJ, GORDON EP (1978). Analysis of the shoulder in brachiating spider monkeys. *Am J Phys Anthropol* 48, 65 - 76.
- JONES FW (1916). *Arboreal Man*. Edward Arnold, London.
- JOUFFROY FK (1975). Osteology and myology of the lemuriform postcranial skeleton. In *Lemur Biology* (EDS. TATTERSALL I & RW SUSSMAN) pp. 149 - 192. Plenum Press, New York.
- JOUFFROY FK, GASC J-P (1974). A cineradiographic analysis of leaping in an African prosimian (*Galago alleni*). In *Primate locomotion* (ED. JENKINS FA JR) pp. 117 - 142. Academic Press, New York.
- JOUFFROY FK, LESSERTISSEUR J (1959). La main de lémurien malgaches comparée à celle des autres primates. *Mém Inst Sci Madagascar* A13, 195 - 219.
- JOUFFROY FK, LESSERTISSEUR J (1979). Relationships between limb morphology and locomotor adaptations among prosimians: an osteometric study. In *Environment, Behavior and Morphology: Dynamic Interactions in Primates*. (EDS. MORBECK ME, PREUSCHOFT H & GOMBERG N) pp. 143 - 181. Gustav Fischer Verlag, New York.
- JOUFFROY FK, GODINOT M, NAKANO Y (1991). Biometrical characteristics of primate hands. *Hum Evol* 6, 269 - 306.
- JUNGERS WL (1979). Locomotion, limb proportions and skeletal allometry in lemurs and lorises. *Folia Primatol* 32, 8 - 28.
- JUNGERS WL (1982). Lucy's limbs: skeletal allometry and locomotion in *Australopithecus afarensis*. *Nature* 297, 676 - 678.
- JUNGERS WL (1985). Body Size and scaling of limb proportions in primates. In *Size and Scaling in Primate Biology*. (ED. JUNGERS WL) pp. 345 - 381. Plenum Press, New York.
- KAPPELER PM, ERKERT H (2003). On the move around the clock: correlates and determinants of cathemeral activity in wild red-fronted lemurs (*Eulemur fulvus rufus*). *Behav Ecol Sociobiol* 54, 359 - 369.
- KÄSTNER A (2003). *Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose, 5. Teil Insecta*. (ED. DATHE HH). Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- KÄSTNER A (1995). *Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band II: Wirbeltiere, 5. Teil Säugetiere*. (ED. STARCK D). Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- KAY RF, THEWISSEN JGM, YODER AD (1992). Cranial anatomy of *Ignacius graybullianus* and the affinities of the Plesiadapiformes. *Am J Phys Anthropol* 89, 477 - 498.
- KEITH A (1923). Man's posture: its evolution and disorders. *Brit Med J* 1, 451 - 672.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z, CIFELLI RL, LUO Z-X (2004). *Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution, and Structure*. Columbia University Press, New York.
- KIMURA T, OKADA M, ISHIDA H (1979). Kinesiological characteristics of primate walking: its significance in human walking. In *Environment, Behavior and Morphology: Dynamic Interactions in Primates*. (EDS. MORBECK ME, PREUSCHOFT H & GOMBERG N) pp. 297 - 311. Gustav Fischer Verlag, New York.
- KIMURA T, KUMAKURA H, INOKUCHI S, ISHIDA H (1987). Composition of muscle fibers in the slow loris using the musculus biceps brachii as an example. *Primates* 28, 525 - 532.
- KIRK EC, CARTMILL M, KAY RF, LEMELIN P (2003). Comment on "grasping primate origins". *Science* 300, 741.
- KLINGE A (2005). *Arboreale Fortbewegung von Trichosurus vulpecula (Marsupialia: Phalangeridae)*. Diplomarbeit am Institut für Spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie der Friedrich Schiller Universität Jena.
- KLUGE AG (1991). Boine snake phylogeny and research cycles. *Misc Publ Mus Zool, Univ Mich* 178, 1 - 58.
- KOENIGSWALD GHR VON (1952). *Giganthropithecus blacki* von Koenigswald, a giant fossil hominid from the Pleistocene of southern China. *Anthropol Papers Am Mus Nat Hist* 43, 292 - 325.
- KOOP BF, TAGLE DA, GOODMAN SM, SLIGHTOM JL (1989). A molecular view of primate phylogeny and important systematic and evolutionary questions. *Mol Biol Evol* 6, 580 - 612.
- KOYAMA N, AIMI M, KAWAMOTO Y, HIRAI H, GO Y, ICHINO S, TAKAHATA Y (2008). Body mass of wild ring-tailed lemurs in Berenty reserve, Madagascar, with reference to tick infestation: a preliminary analysis. *Primates* 49, 9 - 15.
- KRAKAUER E, LEMELIN P, SCHMITT D (2002). Hand and body position during locomotor behavior in the Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis*). *Am J Primatol* 57, 105 - 118.
- KRIEGS JO, CHURAKOV G, JURKA J, BROSIUS J, SCHMITZ J (2007). Evolutionary history of 7SL RNA-derived SINEs in Supraprimates. *Trends Genet* 23, 158 - 161.
- KUZNETSOV AN (1985). Comparative functional analysis of the fore- and hind limbs in mammals. *Zool J, Moscow* 64, 1862 - 1867.
- KUZNETSOV AN (1995). Energetical profit of the third segment in parasagittal legs. *J Theor Biol* 172, 95 - 105.
- LAMMERS AR, BIKNEVICIUS AR (2004). The biodynamics of arboreal locomotion: the effects of substrate diameter on locomotor kinetics in the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*). *J Exp Biol* 207, 4325 - 4336.
- LAMMERS AR, EARLS KD, BIKNEVICIUS AR (2006). Locomotor kinetics and kinematics on inclines and declines in the gray short-tailed opossum *Monodelphis domestica*. *J Exp Biol* 209, 4154 - 4166.
- LAPICQUE L (1907). Tableau general des poids somatiques et encéphaliques dans les espèces animales. *Bull Soc Anthropol Paris* 9, 248 - 269.
- LARNEY E, LARSON SG (2004). Compliant walking in primates: elbow and knee yield in primates compared to other mammals. *Am J Phys Anthropol* 125, 42 - 50.
- LARSON SG (1993). Functional morphology of the shoulder in primates. In *Postcranial adaptation in nonhuman primates*. (ED. GEBO DL) pp. 45 - 69. Northern Illinois University Press, DeKalb.

- LARSON SG (1998). Unique aspects of quadrupedal locomotion in nonhuman primates. In *Primate Locomotion. Recent Advances*. (EDS. STRASSER E, FLEAGLE JG, ROSENBERGER A & MCHENRY H) pp. 157 - 173. Plenum Press, New York, London.
- LARSON SG, STERN JT JR (1987). EMG of chimpanzee shoulder muscles during knuckle walking: problems of terrestrial locomotion in a suspensory adapted primate. *J Zool, Lond* 212, 629 - 655.
- LARSON SG, STERN JT JR (2009). Hip extensor EMG and forelimb/hind limb weight support asymmetry in primate quadrupeds. *Am J Phys Anthropol* 138, 343 - 355.
- LARSON SG, SCHMITT D, LEMELIN P, HAMRICK M (2000). Uniqueness of primate forelimb posture during quadrupedal locomotion. *Am J Phys Anthropol* 112, 87 - 101.
- LARSON SG, SCHMITT D, LEMELIN P, HAMRICK M (2001). Limb excursion during quadrupedal walking: how do primates compare to other mammals? *J Zool, Lond* 255, 353 - 365.
- LAWLER RR (2008). Morphological integration and natural selection in the postcranium of wild Verreaux's sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*). *Am J Phys Anthropol* 136, 204 - 213.
- LEE DV, BERTRAM JEA, TODHUNTER RJ (1999). Acceleration and balance in trotting dogs. *J Exp Biol* 202, 3565 - 3573.
- LE GROS CLARK WE (1959). *The Antecedents of Man: An Introduction to the Evolution of the Primates*. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- LEMELIN P (1999). Morphological correlates of substrate use in didelphid marsupials: implications for primate origins. *J Zool, Lond* 247, 165 - 175.
- LEMELIN P, GRAFTON BW (1998). Grasping performance in *Saguinus midas* and the evolution of hand prehensility in primates. In *Primate Locomotion. Recent Advances*. (EDS. STRASSER E, FLEAGLE JG, ROSENBERGER A & MCHENRY H) pp. 131 - 144. Plenum Press, New York, London.
- LEMELIN P, JUNGERS WL (2007). Body size and scaling of the hands and feet of prosimian primates. *Am J Phys Anthropol* 133, 828 - 840.
- LEMELIN P, SCHMITT D (2007). Origins of grasping and locomotor adaptations in primates: comparative and experimental approaches using an opossum model. In *Primate Origins: Adaptations and Evolution*. (EDS. RAVOSA MJ & DAGOSTO M) pp. 329 - 401. Springer Science & Business Media, New York.
- LEMELIN P, SCHMITT D, CARTMILL M (2003). Footfall patterns and interlimb coordination in opossums (Family Didelphidae): evidence for the evolution of diagonal-sequence walking gaits in primates. *J Zool, Lond* 260, 423 - 429.
- LEMON RN, KIRKWOOD PA, MAIER MA, NAKAJIMA K, NATHAN P (2004). Direct and indirect pathways for corticospinal control of upper limb motoneurons in the primate. *Prog Brain Res* 143, 263 - 279.
- LEUTENEGGER W (1973). Maternal-fetal weight relationships in primates. *Folia Primatol* 20, 80 - 293.
- LEUTENEGGER W (1980). Monogamy in callitrichids: a consequence of phyletic dwarfism? *Int J Primatol* 1, 95 - 98.
- LILJE KE, TARDIEU C, FISCHER MS (2003). Scaling of long bones in ruminants with respect to the scapula. *J Zool Sys Evol Res* 41, 118 - 126.
- LINDSAY NBD (1979). A report on the field study of Geoffroy's tamarin *Saguinus oedipus geoffroyi*. *Dodo* 16, 27 - 51.
- LOCKWOOD CA (2007). Adaptation and functional integration in primate phylogenetics. *J Hum Evol* 52, 490 - 503.
- LOGAN M, TABIN CJ (1999). Role of Pitx1 upstream of Tbx4 in specification of hindlimb identity. *Science* 283, 1736 - 1739.
- LOGAN M, SIMON HG, TABIN C (1998). Differential regulation of t-box and homeobox transcription factors suggests roles in controlling chick limb-type identity. *Development* 125, 2825 - 2835.
- LOVEJOY CO (1988). Evolution of human walking. *Sci Am Nov*, 118 - 125.
- LOVEJOY CO, SUWA G, SPURLOCK L, ASFAW B, WHITE TD (2009). The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus*: the emergence of upright walking. *Science*, DOI 10.1126/science.1175831.
- LUCKETT WP (1993). Developmental evidence from the fetal membranes for assessing archontan relationships. In *Primates and their Relatives in Phylogenetic Perspective*. (ed. MacPhee RDE) pp. 149 - 186. Plenum Press, New York.
- MACNEILAGE PF (1991). The "postural origin" theory of primate neurobiological asymmetries. In *The Biological Foundations of Language Development*. (EDS. KRASNEGOR N, RUMBAUGH DM, STUDDERT-KENNEDY MG & SCHIEFELBUSCH R) pp. 165 - 188. Academic Press, San Diego.
- MACPHEE RDE, CARTMILL M (1986). Basicranial structures and primate systematics. In *Comparative Primate Biology, Vol. 1: Systematics, Evolution, and Anatomy*. (EDS. SWINDLER DR & ERWIN J) pp. 219 - 275. Alan R. Liss, New York.
- MACPHEE RDE, CARTMILL M, GINGERICH PD (1983). New Palaeogene primate basicrania and definition of the order Primates. *Nature* 301, 509 - 511.
- MAIER MA, ARMAND J, KIRKWOOD PA, YANG H-W, DAVIS JN, LEMON RN (2002). Differences in the corticospinal projection from primary motor cortex and supplementary motor area to macaque upper limb motoneurons: an anatomical and electrophysiological study. *Cerebral Cortex* 12, 281 - 296.
- MANTER JT (1938). The dynamics of quadrupedal walking. *J Exp Biol* 15, 522 - 540.
- MARECHAL G, GOFFART M, REZNIK M, GEREBTZOFF MA (1976). The striated muscles in a slow-mover, *Perodicticus potto* (Prosimii, Lorisidae, Lorisinae). *Comp Biochem Physiol A* 54, 81 - 93.
- MARIVAUX L, WELCOMME J-L, ANTOINE P-O, MÉTAIS G, BALOCH IM, BENAMMI M, CHAIMANEE Y, DUCROCQ S, JAEGER JJ (2001). A fossil lemur from the Oligocene of Pakistan. *Science* 294, 587 - 591.
- MARTIN R (1928). *Lehrbuch der Anthropologie in systematischer Darstellung mit besonderer Berücksichtigung der anthropologischen Methoden*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- MARTIN RD (1968). Towards a new definition of primates. *Man* 3, 377 - 401.
- MARTIN RD (1972). A preliminary field-study of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus* J.F. Miller 1777). *Advances Ethol (Z Tierpsychol)* 9, 43 - 89.
- MARTIN RD (1986). Primates: A definition. In *Major Topics in Primate and Human Evolution* (EDS. WOOD B, MARTIN L & ANDREWS P) pp. 1 - 31. Cambridge University Press, Cambridge.
- MARTIN RD (1990). *Primate Origins and Evolution: A Phylogenetic Reconstruction*. Chapman & Hall, London.
- MARTIN RD (1992). Goeldi and the dwarfs: the evolutionary biology of the small New World monkeys. *J Hum Evol* 22, 367 - 393.
- MATTERN MY, MCLENNAN DA (2000). Phylogeny and speciation of felids. *Cladistics* 16, 232 - 253.
- MATTHEW WD, GRANGER W (1921). New genera of Paleocene mammals. *Am Mus Novit* 13, 1 - 7.
- MAYNARD SMITH J, SAVAGE RJG (1956). Some locomotory adaptations in mammals. *J Linn Soc* 42, 603 - 622.
- MAYNARD SMITH J, BURIAN R, KAUFFMAN S, ALBERCH P, CAMPBELL J, GOODWIN B, LANDE R, RAUP D, WOLPERT L (1985). Developmental constraints and evolution. *Q Rev Biol* 60, 265 - 287.
- MCKENNA MC (1975). Towards a phylogenetic classification of mammals. In *Phylogeny of the Primates: A Multidisciplinary Approach*. (EDS. LUCKETT WP & SZALAY FS) pp. 21 - 46. Plenum Press, New York.
- MCMAHON TA (1977). Scaling quadrupedal galloping: frequencies, stresses, and joint angles. In *Scale Effects in Animal Locomotion*. (ED. PEDLEY TJ) pp. 143 - 151. Academic Press, New York.
- MCMAHON TA, CHENG GC (1990). The mechanics of running: how does stiffness couple with speed. *J Biomech* 23, 65 - 78.
- MCMAHON TA, VALIANT G, FREDERICK EC (1987). Groucho running. *J Appl Physiol* 62, 2326 - 2337.

- MELDRUM DJ (1998). Tail-assisted hind limb suspension as a transitional behavior in the evolution of the platyrrhine prehensile tail. In *Primate Locomotion. Recent Advances*. (EDS. STRASSER E, FLEAGLE JG, ROSENBERGER A & MCHENRY H) pp. 145 - 156. Plenum Press, New York, London.
- MELDRUM DJ, DAGOSTO M, WHITE J (1997). Hindlimb suspension and hind foot reversal in *Varecia variegata* and other arboreal mammals. *Am J Phys Anthropol* 103, 85 - 102.
- MEUNIER K (1959). Die Allometrie des Vogelflügels. *Z Wiss Zool* 161, 444 - 482.
- MIDFORD PE, GARLAND T, MADDISON WP (2005). PDAP package of Mesquite. Version 1.06.
- MILLER RA (1943). Functional and morphological adaptations in the forelimbs of the slow lemurs. *Am J Anat* 73, 153 - 183.
- MINETTI AE, ARDIGÒ LP, REINACH E, SAIBENE F (1999). The relationship between mechanical work and energy expenditure of locomotion in horses. *J Exp Biol* 202, 2329 - 2338.
- MITCHELL CL, BOINSKI S, VAN SCHAİK CP (1991). Competitive regimes and female bonding in two species of squirrel monkey (*Saimiri oerstedii* and *S. sciureus*). *Behav Ecol Sociobiol* 28, 55 - 60.
- MITTERMEIER RA, COIMBRA-FILHO AF (1977). Primate conservation in Brazilian Amazonia. In *Primate Conservation*. (EDS. RAINIER III, PRINCE OF MONACO, BOURNE GH) pp. 117 - 166. Academic Press, New York.
- MITTERMEIER RA, FLEAGLE JG (1976). The locomotor and postural repertoires of *Ateles geoffroyi* and *Colobus guereza*, and a reevaluation of the locomotor category semibrachiation. *Am J Phys Anthropol* 45, 235 - 256.
- MITTERMEIER RA, TATTERSALL I, KONSTANT WR, MEYERS DM, MAST RB (1994). *Lemurs of Madagascar*. Conservation International, Washington DC.
- MIVART SG (1867). On the appendicular skeleton of primates. *Phil Trans Roy Soc London* 157, 299 - 429.
- MIVART SG (1873). On *Lepilemur* and *Cheirogaleus* and on the zoological rank of the Lemuroidea. *Proc Zool Soc Lond* 1873, 484 - 510.
- MOLLISON T (1911). Die Körperproportionen der Primaten. *Morph Jb* 42, 79 - 304.
- MORBECK ME (1977). Positional behavior, selective use of habitat substrate and associated non-positional behavior in free-ranging *Colobus guereza* (Rüppel, 1835). *Primates* 18, 35 - 58.
- MORITZ S, FISCHER MS, SCHILLING N (2007). Three-dimensional fibre-type distribution in the paravertebral muscles of the domestic ferret (*Mustela putorius f. furo*) with relation to functional demands during locomotion. *Zoology* 110, 197 - 211.
- MORTON DJ, FULLER DD (1952). *Human Locomotion and Body Form*. Baltimore.
- MUIR RB, LEMON RN (1983). Corticospinal neurons with a special role in precision grip. *Brain Res* 261, 312 - 316.
- MÜLLER GB, WAGNER GP (1996). Homology, hox genes, and developmental integration. *Am Zool* 36, 4 - 13.
- MURPHY WJ, EIZIRIK E, O'BRIEN SJ, MADSEN O, SCALLY M, DOUADY C, TEELING E, RYDER OA, STANHOPE MJ, DE JONG WW, SPRINGER MS (2001). Resolution of the early placental mammalian radiation using Bayesian phylogenetics. *Science* 294, 2348 - 2351.
- MUYBRIDGE E (1887). *Animals in Motion*. (ED. BROWN LS, 1957) Dover Publications, New York. (Originally published by Chapman and Hall, London).
- NAPIER JR (1960). Studies of the hands of living primates. *Proc Zool Soc Lond* 134, 647 - 657.
- NAPIER JR (1961). Prehensibility and opposability in the hands of primates. *Symp Zool Soc Lond* 5, 115 - 132.
- NAPIER JR (1967). Evolutionary aspects of primate locomotion. *Am J Phys Anthropol* 27, 333 - 341.
- NAPIER JR, NAPIER PH (1967). *A Handbook of Living Primates*. Academic Press, New York.
- NAPIER JR, WALKER AC (1967). Vertical clinging and leaping - a newly recognised category of locomotor behaviour of primates. *Folia Primatol* 6, 204 - 219.
- NEKARIS KAI, PIMLEY ER, ABLARD KM (2007). Defense by slender lorises and pottos. In *Primate Anti-Predator Strategies*. (eds. Gursky S und KAI Nekaris) pp. 222 - 240. Springer Science + Business Media, LLC, New York.
- NEYMAN PF (1977). Aspects of the ecology and social organization of free-ranging cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) and the conservation status of the species. In *The Biology and Conservation of the Callitrichidae*. (ED. KLEIMAN DG) pp. 39 - 71. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- NI XJ, WANG YQ, HU YM, LI CK (2004). A euprimate skull from the early Eocene of China. *Nature* 427, 65 - 68.
- NOWAK RM (1999). *Walker's Mammals of the World. Sixth Edition*. The John Hopkins University Press, Baltimore and London.
- NYAKATURA JA, HEYMANN EW (2010). Effects of support size and orientation on symmetric gaits in free-ranging tamarins of Amazonian Peru: implications for the functional significance of primate gait sequence patterns. *J Hum Evol* 58, 242 - 251.
- NYAKATURA J, FISCHER MS, SCHMIDT M (2008). Gait parameter adjustments of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*, Callitrichidae) to locomotion on inclined arboreal substrates. *Am J Phys Anthropol* 135, 13 - 26.
- OLSON EC, MILLER RA (1958). *Morphological integration*. University of Chicago Press, Chicago.
- OVERDORFF DJ (1993). Similarities, differences, and seasonal patterns in the diets of *Eulemur rubriventer* and *Eulemur fulvus rufus* in the Ranomafana national park, Madagascar. *Int J Primatol* 14, 721 - 753.
- PADBERG J, FRANCA JG, COOKE DF, J. SOARES JGM, ROSA M, FIORANI M, GATTASS R, KRUBITZER L (2007). Parallel evolution of cortical areas involved in skilled hand use. *J Neurosci* 27, 10106 - 10115.
- PANDY MG, KUMAR V, BERME N, WALDRON KJ (1988). The dynamics of quadrupedal locomotion. *J Biomech Eng* 110, 230 - 237.
- PARCHMAN AJ, REILLY SM, BIKNEVICIUS AR (2003). Whole-body mechanics and gaits in the gray short-tailed opossum *Monodelphis domestica*: integrating patterns of locomotion in a semi-erect mammal. *J Exp Biol* 206, 1379 - 1388.
- PATEL BA (2009). Not so fast: speed effects on forelimb kinematics in cercopithecine monkeys and implications for digitigrade postures in primates. *Am J Phys Anthropol* 140, 92 - 112.
- PELLEGRINI M, PANTANO S, FUMI MP, LUCCHINI F, FORABOSCO A (2001). Agenesis of the scapula in Emx2 homozygous mutants. *Dev Biol* 232, 149 - 156.
- PERRY AK, BLICKHAN R, BIEWENER AA, HEGLUND NC, TAYLOR CR (1988). Preferred speeds in terrestrial vertebrates: are they equivalent? *J Exp Biol* 137, 207 - 219.
- PETTER J-J (1962). Recherches sur l'écologie et l'éthologie des lémuriers malgaches. *Mém du Mus Nat d'Hist Nat Sér A, Zoologie* 27, 1 - 146.
- PETTER-ROUSSEAU A (1962). Recherches sur la biologie de la reproduction des Primates inférieurs. *Mammalia* 26, 7 - 88.
- PETTIGREW JD (1986). Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. *Science* 231, 1304 - 1306.
- PICKFORD M, SENUT B (1988). Habitat and locomotion in Miocene cercopithecoids. In *A Primate Radiation: Evolutionary Biology of the African Guenons*. (EDS. GAULTIER-HION A, BOURLIÈRE F, GAUTIER J-P & KINGDON J) pp. 35 - 53. Cambridge University Press, Cambridge.
- POLK JD (2002). Adaptive and phylogenetic influences on musculoskeletal design in cercopithecine primates. *J Exp Biol* 205, 3399 - 3412.
- PORTER CA, SAMPAIO I, SCHNEIDER H, SCHNEIDER MPC, CZELUSNIAK J, GOODMAN M (1995). Evidence on primate phylogeny from e-globin gene sequences and flanking regions. *J Mol Evol* 40, 30 - 55.

- PREUSCHOFF H (2002). What does "arboreal locomotion" mean exactly and what are the relationships between "climbing", environment and morphology? *Z Morph Anthropol* 83, 171 - 188.
- PREUSCHOFF H, DEMES B (1984). Biomechanics of brachiation. In *The lesser apes. Evolutionary and Behavioural Biology*. (EDS. PREUSCHOFF H, CHIVERS DJ, BROCKELMAN WY & CREEL N) pp. 96-118. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- PREUSCHOFF H, WITTE H, FISCHER MS (1995). Locomotion in nocturnal prosimians. In *Creatures of the Dark: The Nocturnal Prosimians*. (EDS. ALTERMAN L, DOYLE GA & IZARD MZ) pp. 453 - 472. Plenum Press, New York.
- PREUSCHOFF H, GÜNTHER MM, CHRISTIAN A (1998). Size dependence in prosimian locomotion and its implications for the distribution of body mass. *Folia Primatol* 69, 60 - 81.
- PRIDMORE PA (1992). Trunk movements during locomotion in the marsupial *Monodelphis domestica* (Didelphidae). *J Morph* 211, 137 - 146.
- PROST JH (1965). A definitional system for the classification of primate locomotion. *Am Anthropol* 67, 1198-1214.
- PROST JH, SUSSMAN RW (1969). Monkey locomotion on inclined surfaces. *Am J Phys Anthropol* 31, 53 - 58.
- PURVIS A (1995). A composite estimate of primate phylogeny. *Phil Trans R Soc Lond, Ser B* 348, 405 - 421.
- RADESPIEL U (2000). Sociality in the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*) in Northwestern Madagascar. *Am J Primatol* 51, 21 - 40.
- RAICHLEN DA (2004). Convergence of forelimb and hindlimb natural pendular period in baboons (*Papio cynocephalus*) and its implications for the evolution of primate quadrupedalism. *J Hum Evol* 46, 719 - 738.
- RAICHLEN DA, PONTZER H, SHAPIRO LJ, SOCKOL MD (2009). Understanding hind limb weight support in chimpanzees with implications for the evolution of primate locomotion. *Am J Phys Anthropol* 138, 395 - 402.
- RASMUSSEN DT (1990). Primate origins: lessons from a neotropical marsupial. *Am J Primatol* 22, 263 - 277.
- RASMUSSEN DT, IZARD MK (1988). Scaling of growth and life history traits relative to body size, brain size, and metabolic rate in lorises and galagos (Lorisidae, Primates). *Am J Phys Anthropol* 75, 357 - 367.
- RASMUSSEN DT, NEKARIS KA (1998). Evolutionary history of lorisiform primates. *Folia Primatol* 69, 250 - 285.
- RASMUSSEN DT, SUSSMAN RW (2007). Parallelisms among primates and possums. In *Primate Origins: Adaptations and Evolution*. (EDS. RAVOSA MJ & DAGOSTO M) pp. 775 - 803. Springer Science & Business Media, New York.
- RASOLOARISON RM, RASOLONANDRASANA BPN, GANZHORN JU, GOODMAN SM (1995). Predation on vertebrates in the Kirindy Forest, western Madagascar. *Ecotropica* 1, 59 - 65.
- RATAJSZCZAK R (1998). Taxonomy, distribution and status of the lesser slow loris *Nycticebus pygmaeus* and their implications for captive management. *Folia Primatol* 69, 171 - 174.
- RAVOSA MJ, DAGOSTO M (2007). *Primate Origins. Adaptations and Evolution*. Springer Science & Business Media, New York.
- RAVOSA MJ, NOBLE VE, HYLANDER WL, JOHNSON KR, KOWALSKI EM (2000). Masticatory stress, orbital orientation and the evolution of the primate postorbital bar. *J Hum Evol* 38, 667 - 693.
- REILLY SM, BIKNEVICIUS AR (2003). Integrating kinetic and kinematic approaches to the analysis of terrestrial locomotion. In *Vertebrate Biomechanics and Evolution*. (ED. BELS VL, GASC J-P & CASINOS A) pp. 243 - 265. Bios Scientific Publishers, Oxford.
- RENSCH B (1954). *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- REYNOLDS TR (1985a). Stresses on the limbs of quadrupedal primates. *Am J Phys Anthropol* 67, 351 - 362.
- REYNOLDS TR (1985b). Mechanics of increased support of weight by the hindlimbs in primates. *Am J Phys Anthropol* 67, 335 - 349.
- REYNOLDS TR (1987). Stride length and its determinants in humans, early hominids, primates, and mammals. *Am J Phys Anthropol* 72, 101 - 115.
- RIPLEY S (1967). The leaping of langurs: a problem in the study of locomotor adaptations. *Am J Phys Anthropol* 26, 149 - 170.
- ROBERTS D (1941). The dental comb of lemurs. *J Anat* 75, 236 - 238.
- ROBERTS D (1974). Structure and function of the primate scapula. In *Primate locomotion*. (ed. Jenkins FA Jr) pp. 171 - 200. Academic Press, New York.
- ROBERTS TJ, MARSH RL, WEYAND PG, TAYLOR CR (1997). Muscular force in running turkeys: the economy of minimizing work. *Science* 275, 1113 - 1115.
- ROCHA BARBOSA O, RENOUS S, GASC J-P (1996). Comparison of the fore and hind limb kinematics in the symmetrical and asymmetrical gaits of a caviomorph rodent, the domestic guinea pig, *Cavia porcellus* (Linné, 1758) (Rodentia, Caviidae). *Ann Sci Nat Zool, Paris* 17, 149 - 165.
- RODRIGUEZ-ESTEBAN C, TSUKI T, YONEI S, MAGALLON J, TAMURA K, IZPISUA BELMONTE JC (1999). The T-box genes *Tbx4* and *Tbx5* regulate limb outgrowth and identity. *Nature* 398, 814 - 818.
- RODRIGUEZ-ROBLES JA, BELL CJ, GREENE HW (1999). Gape size and evolution of diet in snakes: feeding ecology of erycine boas. *J Zool* 248, 49 - 58.
- RÖHRS M (1959). Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. *Z wiss Zool* 162, 1 - 95.
- ROLIAN C (2009). Integration and evolvability in primate hands and feet. *Evol Biol* 36, 282 - 291.
- ROLLINSON JMM, MARTIN RD (1981). Comparative aspects of primate locomotion, with special reference to arboreal cercopithecines. *Symp Zool Soc Lond* 48, 377 - 427.
- ROSE MD (1973). Quadrupedalism in primates. *Primates* 14, 337 - 357.
- ROSE MD (1974). Postural adaptations in New and Old World monkeys. In *Primate locomotion*. (ed. Jenkins FA Jr) pp. 201 - 222. Academic Press, New York.
- ROSE MD (1977). Positional behavior of olive baboons (*Papio anubis*) and its relationship to maintenance and social activities. *Primates* 18, 59 - 116.
- ROSS CF (2000). Into the light: the origin of Anthropoidea. *Ann Rev Anthropol* 29, 147 - 194.
- ROSS CF, KIRK EC (2007). Evolution of eye size and shape in primates. *J Hum Evol* 52, 294 - 313.
- ROSS CF, MARTIN RD (2007). The role of vision in the origin and evolution of primates. In *Evolution of nervous systems. Vol. 4: The evolution of primate nervous systems*. (EDS. PREUSS TM & KAAS J) pp. 59 - 78. Elsevier, Oxford.
- ROSS CF, WILLIAMS B, KAY RF (1998). Phylogenetic analysis of anthropoid relationships. *J Hum Evol* 35, 221 - 306.
- ROSS CF, HALL MI, HEESY CP (2007) Were basal primates nocturnal? Evidence from eye and orbit shape. In *Primate Origins: Adaptations and Evolution*. (EDS. RAVOSA MJ & DAGOSTO M) pp. 233 - 256. Springer Science & Business Media, New York.
- ROWE N (1996). *The Pictorial Guide to the Living Primates*. Pogonias Press, Charleston.
- RUVINSKY I, GIBSON-BROWN JJ (2000). Genetic and developmental bases of serial homology in vertebrate limb evolution. *Development* 127, 5233 - 5244.
- RYLANDS AB, SCHNEIDER H, LANGGUTH A, MITTERMEIER R, GROVES CP, RODRIGUEZ-LUNA E (2000). An assessment of the diversity of New World primates. *Neotrop Primates* 8, 61 - 93.
- SÁNCHEZ-VILLAGRA M, WILLIAMS BA (1998). Levels of homoplasy in the evolution of the mammalian skeleton. *J Mammal Evol* 5, 113 - 126.
- SARGIS EJ (2001). The grasping behaviour, locomotion and substrate use of the tree shrews *Tupaia minor* and *T. tana* (Mammalia, Scandentia). *J Zool, Lond* 253, 485 - 490.
- SARGIS EJ, BOYER DM, BLOCH JI, SILCOX MT (2007). Evolution of pedal grasping in Primates. *J Hum Evol* 53, 103 - 107.

- SARMIENTO E (1998). The validity of "*Pseudopotto martini*". African Primates 3, 44 - 45.
- SAVAGE A, DRONZEK LA, SNOWDON CT (1987). Color discrimination by the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*) and its relation to fruit coloration. Folia Primatol 49, 57 - 69.
- SCHILLING N (2005). Ontogenetic development of locomotion in small mammals - a kinematic study. J Exp Biol 208, 4013 - 4034.
- SCHILLING N, FISCHER MS (1999). Kinematic analysis of treadmill locomotion of tree shrews, *Tupaia glis* (Scandentia: Tupaiidae). Z Säugetierk 64, 129 - 153.
- SCHILLING N, HACKERT R (2006). Sagittal spine movements of small therian mammals during asymmetrical gaits. J Exp Biol 209, 3925 - 3939.
- SCHMID J, SPEAKMAN JR (2000). Daily energy expenditure of the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*): a small primate that uses torpor. J Comp Physiol B 170, 633 - 641.
- SCHMIDT A, FISCHER MS (eingereicht). Arboreal locomotion in rats - the challenge of maintaining stability. J Exp Biol
- SCHMIDT M (2005a). Hind limb proportions and kinematics: are small primates different from other small mammals? J Exp Biol 208, 3367 - 3383.
- SCHMIDT M (2005b). Quadrupedal locomotion in squirrel monkeys (Cebidae: *Saimiri sciureus*) - a cineradiographic study of limb kinematics and related substrate reaction forces. Am J Phys Anthropol 128, 359 - 370.
- SCHMIDT M (2008). Forelimb proportions and kinematics: how are small primates different from other small mammals? J Exp Biol 211, 3775 - 3789.
- SCHMIDT M (2010). Primates. In *Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere*. (EDS. WESTHEIDE W & RIEGER G) pp. 564 - 592. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- SCHMIDT M, FISCHER MS (2000). Cineradiographic study of forelimb movements during quadrupedal walking in the brown lemur (*Eulemur fulvus*, Primates: Lemuridae). Am J Phys Anthropol 111, 245 - 262.
- SCHMIDT M, FISCHER MS (2009). Morphological integration in mammalian limb proportions: dissociation between function and development. Evolution 63, 749 - 766.
- SCHMIDT M, KRAUSE C (im Druck). Scapula movements and their contribution to three-dimensional forelimb excursions in quadrupedal primates. In: *Primate Locomotion: Linking Field and Laboratory Research*. (EDS. D'AOUT K & VEREECKE EE). Springer Science & Business Media LLC, New York.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1975). Scaling in biology: the consequences of size. J Exp Zool 194, 287 - 308.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1984). *Scaling: Why is Animal Size so Important*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHMITT D (1994). Forelimb mechanics as a function of substrate type during quadrupedalism in two anthropoid primates. J Hum Evol 26, 441 - 457.
- SCHMITT D (1999). Compliant walking in primates. J Zool, Lond 248, 149 - 160.
- SCHMITT D (2003a). Insights into the evolution of human bipedalism from experimental studies of humans and other primates. J Exp Biol 206, 1437 - 1448.
- SCHMITT D (2003b). Evolutionary implications of the unusual walking mechanics of the common marmoset (*C. jacchus*). Am J Phys Anthropol 122, 28 - 37.
- SCHMITT D (2006). Adaptive value of ambling gaits in primates and other mammals. J Exp Biol 209, 2042 - 2049.
- SCHMITT D, HANNA JB (2004). Substrate alters forelimb to hindlimb peak force ratios in primates. J Hum Evol 46, 237 - 253.
- SCHMITT D, LEMELIN P (2002). Origins of primate locomotion: gait mechanics of the woolly opossum. Am J Phys Anthropol 118, 231 - 238.
- SCHMITT D, LEMELIN P (2004). Locomotor mechanics of the slender loris (*Loris tardigradus*). J Hum Evol 47, 85 - 94.
- SCHOLLE H-C, SCHUMANN NP, BIEDERMANN F, ROELEVELD K, STEGEMAN DF, GRAßME R, SCHILLING N, FISCHER MS (2001). Spatio-temporal surface EMG characteristics from rat triceps brachii muscle during treadmill locomotion indicate selective recruitment of functionally distinct muscle regions. Exp Brain Res 138, 26 - 36.
- SCHÖN YBARRA MA, SCHÖN MA (1987). Positional behavior and limb bone adaptations in red howling monkeys (*Alouatta seniculus*). Folia Primatol 49, 70 - 89.
- SCHRÖPEL M (2007). *Krallenaffen. Waldzwerge aus Südamerika*. Books on Demand GmbH, Norderstedt.
- SCHULTZ AH (1930). The skeleton of the trunk and limbs of higher primates. Hum Biol 2, 303 - 438.
- SCHULTZ AH (1933). Die Körperproportionen der erwachsenen catarrhinen Primaten, mit spezieller Berücksichtigung der Menschenaffen. Anthropologischer Anzeiger 10, 154 - 185.
- SCHULTZ AH (1954). Studien über die Wirbelzahlen und die Körperproportionen von Halbaffen. Vjschr Naturf Ges Zürich 99, 39 - 75.
- SCHULTZ AH (1968). The recent hominoid primates. In *Perspectives on Human Evolution*. (eds. Washburn SL and Jay PC) pp. 122 - 195. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- SCHULTZ AH (1970). The comparative uniformity of the Cercopithecoidea. In *Old World Primates: Evolution, Systematics and Behavior*. (EDS. NAPIER JR & NAPIER PH) pp. 39 - 51. Academic Press, New York.
- SCHWARTZ JH (1996). *Pseudopotto martini*: a new genus and species of extant lorisiform primate. Anthropol Papers Am Mus Nat Hist 78, 1 - 14.
- SCHWENK K, WAGNER GP (2001). Function and the evolution of phenotypic stability: connecting pattern to process. Amer Zool 41, 552 - 563.
- SELLERS W (1996). A biomechanical investigation into the absence of leaping in the locomotor repertoire of the slender loris (*Loris tardigradus*). Folia Primatol 67, 1 - 14.
- SEYFARTH A, GEYER H, HERR HM (2003). Swing-leg retraction: a simple control model for stable running. J Exp Biol 206, 2547 - 2555.
- SEYFARTH A, GÜNTHER M, BLICKHAN R (2001). Stable operation of an elastic three-segment leg. Bio Cyb 84, 365 - 382.
- SEYFARTH A, GEYER H, GÜNTHER M, BLICKHAN R (2002). A movement criterion for running. J Biomech 35, 649 - 655.
- SHAPIRO LJ, RAICHLIN DA (2002). Swing phase and the use of diagonal sequence gait in primates. Am J Phys Anthropol 34, 128 - 129.
- SHAPIRO LJ, YOUNG JW (2010). Is primate-like quadrupedalism necessary for fine-branch locomotion? A test using sugar gliders (*Petaurus breviceps*). J Hum Evol 58, 309 - 319.
- SHAPIRO LJ, DEMES B, COOPER J (2001). Lateral bending of the lumbar spine during quadrupedalism in strepsirhines. J Hum Evol 40, 231 - 259.
- SHIK ML, ORLOVSKY GN (1976). Neurophysiology of locomotor automatism. Physiol Rev 56, 465 - 501.
- SHOSHANI J, GROVES CP, SIMONS EL, GUNNELL GF (1996). Primate phylogeny: Morphological vs molecular results. Mol Phyl Evol 5, 102 - 154.
- SHUBIN N, TABIN C, CARROLL S (1997). Fossils, genes and the evolution of animal limbs. Nature 388, 639 - 648.
- SICKLES DW, PINKSTAFF CA (1981). Comparative histochemical study of prosimian primate hindlimb muscle. Am J Anat 160, 175 - 186.
- SILCOX MT, BOYER DM, BLOCH JI, SARGIS EJ (2007). Revisiting the adaptive origins of primates (again). J Hum Evol 53, 321 - 324.
- SIMPSON GG (1940). Studies of the earliest primates. Bull Am Mus Nat Hist 77, 185 - 212.
- SIMPSON GG (1945). The principles of classification and a classification of mammals. Bull Am Mus Nat Hist 85, 1 - 350.
- SIMPSON GG (1953). *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press, New York.

- SMITH GE (1913). The evolution of man. Ann Report of the Board of Regents of the Smithsonian Institution 1912, 553 - 572.
- SMITH RJ, JUNGERS WL (1997). Body mass in comparative primatology. J Hum Evol 32, 523 - 559.
- SNELL O (1892). Die Abhängigkeit des Hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. Arch Psychiatr 23, 436 - 446.
- SOKAL RR, ROHLF FJ (1995). Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. Third edition. WH Freeman & Company, San Francisco.
- SOLIGO C (2006). Correlates of body mass evolution in primates. Am J Phys Anthropol 130, 283 - 293.
- SOLIGO C, MÜLLER AE (1999). Nails and claws in primate evolution. J Hum Evol 36, 97 - 114.
- SOLIGO C, MARTIN RD (2006). Adaptive origin of primates revisited. J Hum Evol 50, 414 - 430.
- SOLIGO C, MARTIN RD (2007). The first primates: a reply to Silcox et al. (2007). J Hum Evol 53, 325 - 328.
- SPRINGER MS, STANHOPE MJ, MADSEN O, DE JONG WW (2004). Molecules consolidate the placental mammal tree. Trends Ecol Evol 19, 430 - 438.
- STANFORD C (2002). Avoiding predators: expectations and evidence in primate antipredator behavior. Int J Primatol 23, 741 - 757.
- STANLEY SM (1973). An explanation for Cope's rule. Evolution 27, 1 - 26.
- STARCK D (1975) Neenekphalisation. Die progressive Entfaltung des Neuhirns in der menschlichen Stammesgeschichte. In *Hominisation und Verhalten* (EDS. KURTH G & EIBL-EIBESFELDT I) pp. 201 - 233. Gustav Fischer, Stuttgart.
- STEIPER ME, YOUNG NM (2006). Primate divergence times and their paleontological context. Mol Phyl Evol 41, 384 - 394.
- STERN JT JR, OXNARD CE (1973). Primate locomotion: some links with evolution and morphology. In *Primatologia. Handbuch der Primatenkunde. Vol 4.* (EDS. HOFER H, SCHULTZ AH & STARCK D) pp. 723 - 886. Karger, Basel.
- STEUDEL K (1982a). Patterns of intraspecific and interspecific allometry in Old World primates. Am J Phys Anthropol 59, 419 - 330.
- STEUDEL K (1982b). Allometry and adaptation in the catarrhine postcranial skeleton. Am J Phys Anthropol 59, 431 - 441.
- STEUDEL K (1994). Locomotor energetics and hominid evolution. Evol Anthropol 3, 42 - 47.
- STEUDEL K, BEATTIE J (1993). Scaling of cursoriality in mammals. J Morphol 217, 55 - 63.
- STEUDEL-NUMBERS K, WEAVER TD (2006). Froude number corrections in anthropological studies. Am J Phys Anthropol 131, 27 - 32.
- STEVENS N (2006). Stability, limb coordination and substrate type: the ecorelevance of gait sequence pattern in primates. J Exp Zool 305, 953 - 963.
- STEVENS N (2007). The effect of branch diameter on primate gait sequence pattern. Am J Primatol 70, 1 - 7.
- STRASSER E (1992). Hindlimb proportions, allometry, and biomechanics in Old World monkeys (Primates, Cercopithecidae). Am J Phys Anthropol 87, 187 - 213.
- STRASSER E, FLEAGLE JG, ROSENBERGER A, MCHENRY H (1998). *Primate Locomotion. Recent Advances.* Plenum Press, New York, London.
- STRAUSS WL, WISLOCKI GB (1932). On certain similarities between sloths and slow lemurs. Bull Mus Comp Zool 74, 45 - 56.
- STREICHER U, NGOC THANH V, NADLER T, TIMMINS RJ, NEKARIS A (2008). *Nycticebus pygmaeus.* IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1.
- STRUHSAKER T (1967). Social structure among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). Behaviour 29, 83 - 121.
- SUSSMAN RW (1974). Ecological distinctions in sympatric species of Lemur. In *Prosimian Biology.* (EDS. MARTIN RD, DOYLE GA & WALKER AC) pp. 75 - 108. University of Pittsburgh Press, Pittsburgh.
- SUSSMAN RW (1991). Primate origins and the evolution of angiosperms. Am J Primatol 23, 209 - 223.
- SUSSMAN RW, KINZEY WG (1984). The ecological role of the Callitrichidae. Am J Phys Anthropol 64, 419 - 449.
- SZALAY FS (1969). Mixodectidae, Microsyopidae, and the insectivore-primate transition. Bull Am Mus Nat Hist 140, 195 - 330.
- SZALAY FS (1975) Phylogeny of primate higher taxa: the basicranial evidence. In *Phylogeny of the Primates. A Multidisciplinary Approach.* (EDS. LUCKETT WP & SZALAY FS) pp. 91 - 125. Plenum Press, New York.
- SZALAY FS (1981). Phylogeny and the problem of adaptive significance: the case of the earliest primates. Folia Primatol 36, 157 - 182.
- SZALAY FS, DAGOSTO M (1980). Locomotor adaptations as reflected on the humerus of paleogene primates. Folia Primatol 34, 1 - 45.
- SZALAY FS, DAGOSTO M (1988). Evolution of hallucial grasping in the primates. J Hum Evol 17, 1 - 34.
- SZALAY FS, DECKER RL (1974). Origins, evolution, and function of the tarsus in late Cretaceous eutherians and Paleocene primates. In *Primate locomotion* (ED. JENKINS FA JR) pp. 223 - 259. Academic Press, New York.
- SZALAY FS, DELSON E (1979). *Evolutionary History of Primates.* Academic Press, New York.
- SZALAY FS, TATTERSALL I, DECKER RL (1975). Phylogenetic relationships of *Plesiadapis* - postcranial evidence. Contr Primatol 5, 136 - 166.
- TABIN C, LAUFER E (1993). Hox genes and serial homology. Nature 361, 692 - 693.
- TAGLIARO CH, SCHNEIDER MP, SCHNEIDER H, SAMPAIO IC, STANHOPE MJ (1997). Marmoset phylogenetics, conservation perspectives, and evolution of the mtDNA control region. Mol Biol Evol 14, 674 - 684.
- TARNAUD L (2006). Cathemerality in the Mayotte brown lemur (*Eulemur fulvus*): seasonality and food quality. Folia Primatol 77, 166 - 177.
- TATTERSALL I (1982). *The Primates of Madagascar.* Columbia University Press, New York.
- TATTERSALL I (1987). Cathemeral activity in primates: a definition. Folia Primatol 49, 200 - 202.
- TATTERSALL I, SCHWARTZ JH (1975). Relationships among the Malagasy lemurs: the craniodental evidence. In *Phylogeny of the Primates: A Multidisciplinary Approach.* (EDS. LUCKETT WP & SZALAY FS) pp. 299 - 312. Plenum Press, New York.
- TAVARÉ S, MARSHALL CR, WILL O, SOLIGO C, MARTIN RD (2002). Using the fossil record to estimate the age of the last common ancestor of extant primates. Nature 416, 726 - 729.
- TERBORGH JW (1983). *Five New World Primates.* Princeton University Press, Princeton.
- THORINGTON RW JR (1968). Observations of squirrel monkeys in a Colombian forest. In *The Squirrel Monkey.* (EDS ROSENBLUM LA & COOPER RW) pp. 69 - 85. Academic Press, New York.
- THORNDIKE EE (1968). A microscopic study of the marmoset claw and nail. Am J Phys Anthropol 28, 247 - 262.
- TOMITA M (1967). A study on the movement patterns of four limbs in walking. 1. Observation and discussion on the two types of the movement order of four limbs seen in mammals while walking. J Anthropol Soc Nippon 75, 120 - 146.
- TUTTLE RH (1969). Terrestrial trends in the hands of Anthropoidea. Proceedings of the Second International Congress on Primatology. Vol. 2. pp. 192 - 200. Karger, Basel.
- USHERWOOD JR, WILLIAMS SB, WILSON AM (2007). Mechanics of dog walking compared with a passive, stiff-limbed, 4-bar linkage model, and their collisional implications. J Exp Biol 210, 533 - 540.

- VASQUEZ MRO, HEYMANN EW (2001). Crested eagle (*Morphnus guianensis*) predation on infant tamarins (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*, Callitrichinae). *Folia Primatol* 72, 301 - 303.
- VENCES M, GLAW F, KOSUCH J, BÖHME W, VEITH M (2001). Phylogeny of South American and Malagasy boine snakes: molecular evidence for the validity of *Sanzinia* and *Acrantophis* and biogeographical implications. *Copeia* 4, 1151 - 1154.
- VIDAL N (2002). Colubroid systematics: evidence for an early appearance of the venom apparatus followed by extensive evolutionary tinkering. *J Toxicol Toxin Rev* 21, 21 - 41.
- VILENSKY JA (1978). The function of ischial callosities. *Primates* 19, 363 - 369.
- VILENSKY JA (1980). Trot-gallop transition in a macaque. *Am J Phys Anthropol* 53, 347 - 348.
- VILENSKY JA (1983). Gait characteristics of two macaques, with emphasis on relationships with speed. *Am J Phys Anthropol* 61, 255 - 265.
- VILENSKY JA (1989). Primate quadrupedalism: how and why does it differ from that of typical quadrupeds? *Brain Behav Evol* 18, 357 - 364.
- VILENSKY JA, GANKIEWICZ E (1990a). Effects of growth and speed on hindlimb joint angular displacement patterns in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Am J Phys Anthropol* 83, 203 - 210.
- VILENSKY JA, GANKIEWICZ E (1990b). Effects of speed on forelimb joint angular displacement patterns in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Am J Phys Anthropol* 81, 441 - 449.
- VILENSKY JA, GEHLENSEN G (1984). Temporal gait parameters in humans and quadrupeds: how do they change with speed? *J Hum Mov Stud* 10, 175 - 188.
- VILENSKY JA, LARSON SG (1989). Primate locomotion: utilization and control of symmetrical gaits. *Annu Rev Anthropol* 18, 17 - 35.
- VILENSKY JA, PATRICK MC (1985). Gait characteristics of two squirrel monkeys, with emphasis on relationships with speed and neural control. *Am J Phys Anthropol* 68, 429 - 444.
- VILENSKY JA, GANKIEWICZ E, TOWNSEND DW (1988). Effects of size on vervet (*Cercopithecus aethiops*) gait parameters: a cross-sectional approach. *Am J Phys Anthropol* 76, 463 - 480.
- VILENSKY JA, MOORE AM, LIBII J (1994). Squirrel monkey locomotion on an inclined treadmill: implications for the evolution of gaits. *J Hum Evol* 26, 375 - 386.
- VILENSKY JA, MOORE AM, EIDELBERG E, WALDEN JG (1992). Recovery of locomotion in monkeys with spinal cord lesions. *J Mot Behav* 24, 288 - 296.
- WAGNER GP (1996). Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *Am Zool* 36, 36 - 43.
- WAGNER GP, ALTENBERG L (1996). Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50, 967 - 976.
- WAGNER GP, SCHWENK K (2000). Evolutionary stable configurations: functional integration and the evolution of phenotypic stability. In *Evolutionary Biology* (EDS. HECHT MK, MACINTYRE RJ & CLEGG MT) pp. 155 - 217. Kluwer Academic/Plenum Press, New York.
- WAGNER H (2004). Selbststabilisierung als Prinzip der Bewegungswissenschaft. Habilitation. Fakultät für Sozial- und Verhaltenswissenschaften der Friedrich Schiller Universität Jena.
- WAGNER H, BLICKHAN R (1999). Stabilizing function of skeletal muscles: an analytical investigation. *J Theor Biol* 199, 163 - 179.
- WALKER AC (1969). The locomotion of the lorises, with special reference to the potto. *E Afr Wildl J* 7, 1 - 5.
- WALKER AC (1974). Locomotor adaptations in the past and present prosimian primates. In *Primate locomotion* (ED. JENKINS FA JR) pp. 349 - 382. Academic Press, New York.
- WALKER AC (1979). Prosimian locomotor behaviour. In *The Study of Prosimian Behavior*. (EDS. DOYLE GA & MARTIN RD) pp. 543 - 565. Academic Press, New York.
- WALLACE IJ, DEMES B (2008). Symmetrical gaits of *Cebus apella*: implications for the functional significance of diagonal sequence gait in primates. *J Hum Evol* 54, 783 - 794.
- WARD SC, SUSSMAN RW (1979). Correlates between locomotor anatomy and behavior in two sympatric species of *Lemur*. *Am J Phys Anthropol* 50, 575 - 590.
- WASHBURN SL (1950). The analysis of primate locomotion with particular reference to the origin of man. Cold Spring Harbor Symp 15, 67 - 78.
- WASHBURN SL (1957). Ischial callosities as sleeping adaptations. *Am J Phys Anthropol* 15, 269 - 276.
- WASHBURN SL, DEVORE I (1961). Social behavior of baboons and early man. In *The social life of early man*. (ED. WASHBURN SL) pp. 91 - 319. Aldine Publishing Co., Chicago.
- WAYNE RK (1986). Limb morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphologic change. *J Morph* 187, 301 - 319.
- WELLIK DM, CAPECCHI MR (2003). *Hox10* and *Hox11* genes are required to globally pattern the mammalian skeleton. *Science* 301, 363 - 367.
- WESTERGAARD GC, SUOMI SJ (1996). Hand preference for stone artefact production and tool-use by monkeys: possible implications for the evolution of right-handedness in hominids. *J Hum Evol* 30, 291 - 298.
- WHISHAW IQ, PELLIS SM (1990). The structure of skilled forelimb reaching in the rat: a proximally driven movement with a single distal rotatory component. *Behaviour Brain Res* 41, 49 - 59.
- WHITE TD (1990). Gait selection in the brush-tail possum (*Trichosurus vulpecula*), the northern quoll (*Dasyurus hallucatus*), and the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*). *J Mammal* 71, 79 - 84.
- WHITEHEAD PF (1993). Aspects of the anthropoid wrist and hand. In *Postcranial Adaptation in Nonhuman Primates*. (ed. Gebo DL) pp. 96 - 120. Northern Illinois University Press, DeKalb.
- WHITEHEAD PF, LARSON SG (1994). Shoulder motion during quadrupedal walking in *Cercopithecus aethiops*: integration of cineradiographic and electromyographic data. *J Hum Evol* 26, 525 - 544.
- WIBLE JR, COVERT HH (1987). Primates: cladistic diagnosis and relationships. *J Hum Evol* 16, 1 - 22.
- WILLIAMS BA (2007). Comparing levels of homoplasy in the primate skeleton. *J Hum Evol* 52, 480 - 489.
- WILSON DE, REEDER DM (2005). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- WINTER P (1968). Social communication in the squirrel monkey. In *The Squirrel Monkey*. (EDS ROSENBLUM LA & COOPER RW) pp. 235 - 253. Academic Press, New York.
- WISLOCKI GB, STRAUSS WL (1932). On the blood-vascular bundles in the limbs of certain edentates and lemurs. *Bull Mus Comp Zool* 74, 1 - 16.
- WITTE H, PREUSCHOFT H, FISCHER MS (2002). The importance of the evolutionary heritage of locomotion on flat ground in small mammals for the development of arboreality. *Z Morphol Anthropol* 83, 221 - 233.
- WITTE H, BILTZINGER J, HACKERT R, SCHILLING N, SCHMIDT M, REICH C, FISCHER MS (2002). Torque patterns of the limbs of small therian mammals during locomotion on flat ground. *J Exp Biol* 205, 1339 - 1353.
- WITTE H, FISCHER MS, SCHMIDT M, GRUBER S, LUDWIG O, HACKERT R, SCHILLING N, VOGES D, HOFFMANN H, PREUSCHOFT H (2003). Human bipedality: mechanical preconditions and morphological adaptations. *Cour Forsch-Inst Senckenberg* 243, 25 - 33.
- XIANG Y, JOHN P, YAKUSHIN SB, KUNIN M, RAPHAN T, COHEN B (2007). Dynamics of quadrupedal locomotion of monkeys: implications for central control. *Exp Brain Res* 177, 551 - 572.
- YODER AD (1994). Relative position of the Cheirogaleidae in strepsirhine phylogeny: a comparison of morphological and molecular methods and results. *Am J Phys Anthropol* 94, 24 - 46.

- YODER AD, CARTMILL M, RUVOLO M, SMITH K, VIGALYS R (1996). Ancient single origin for Malagasy primates. *Proc Natl Acad Sci USA* 93, 5122 - 5126.
- YOUNG JW (2009). Substrate determines asymmetrical gait dynamics in marmosets (*Callithrix jacchus*) and squirrel monkeys (*Saimiri boliviensis*). *Am J Phys Anthropol* 138, 403 - 420.
- YOUNG JW, PATEL BA, STEVENS NJ (2007). Body mass distribution and gait mechanics in fat-tailed dwarf lemurs (*Cheirogaleus medius*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*). *J Hum Evol* 53, 26 - 40.
- YOUNG N (2004). Modularity and integration in the hominoid scapula. *J Exp Zool* 302, 226 - 240.
- YOUNG NM, HALLGRÍMSSON B (2005). Serial homology and the evolution of mammalian limb covariation structure. *Evolution* 59, 2691 - 2704.
- ZAKANY J, DUBOULE D (2007). The role of Hox genes during vertebrate limb development. *Curr Opin Genet Dev* 17, 359 - 366.
- ZEFFER A, JOHANSSON LC, MARMEBRO A (2003). Functional correlation between habitat use and leg morphology in birds (Aves). *Biol J Linn Soc Lond* 79, 461 - 484.



Anhang

Morphometrie.....	A 2
Metrische Gangparameter, Statistik.....	A 12
Metrische Gangparameter vs Geschwindigkeit.....	A 14
Kinematik vs Geschwindigkeit und Schrittlänge.....	A 15

Morphometrie: Primates

Taxon	n	Masse* [g]	Rumpf	Scapula	Humerus	Radius	CarpMc
[alle Längenmaße in mm]							
Daubentoniidae							
<i>Daubentonia madagasc.</i>	2	2500*	234	45	89	89	32
Cheirogaleidae							
<i>Cheirogaleus major</i>	1	283	---	25	43	41	---
<i>Microcebus murinus</i>	4	110*	81	15	23	23	9
<i>Microcebus myoxinus</i>	1	40*	38	10	14	15	7
<i>Microcebus rufus</i>	3	70*	61	12	20	23	---
Lemuridae							
<i>Eulemur albifrons</i>	1	2250*	---	43	84	88	---
<i>Eulemur collaris</i>	2	2250*	239	44	84	91	34
<i>Eulemur coronatus</i>	2	1250	204	35	69	76	25
<i>Eulemur fulvus</i>	4	2145	260	44	80	85	30
<i>Eulemur macaco</i>	3	2450*	232	40	84	88	34
<i>Eulemur mongoz</i>	2	1500*	200	38	73	75	24
<i>Hapalemur griseus</i>	3	830	162	27	57	62	---
<i>Lemur catta</i>	3	270*	256	44	87	93	33
<i>Varecia variegata</i>	4	3500*	322	54	105	102	43
Lepilemuridae							
<i>Lepilemur leucopus</i>	2	580*	146	29	46	48	18
<i>Lepilemur mustelinus</i>	1	620*	185	34	64	75	29
<i>Lepilemur ruficaudatus</i>	1	800*	166	29	50	52	23
Galagonidae							
<i>Galago alleni</i>	2	314*	114	23	43	45	18
<i>Galago demidoff</i>	2	90*	67	14	25	29	10
<i>Galago senegalensis</i>	2	550	100	25	36	39	15
<i>Otolemur crassicaudatus</i>	4	1110*	151	32	55	59	21
<i>Otolemur garnetti</i>	1	725*	158	36	59	66	21
Loridae							
<i>Arctocebus aureus</i>	2	210*	157	22	61	59	14
<i>Loris tardigradus</i>	3	223	134	22	63	71	13
<i>Nycticebus coucang</i>	3	679	215	34	73	73	25
<i>Nycticebus pygmaeus</i>	1	385	131	28	54	61	16
<i>Perodicticus potto</i>	6	1250*	194	35	78	76	27
Callitrichidae							
<i>Callimico goeldii</i>	2	500*	149	30	55	50	23
<i>Callithrix argentata</i>	3	240	135	23	50	42	19
<i>Callithrix geoffroyi</i>	1	250*	128	23	48	43	19
<i>Callithrix jacchus</i>	4	481	143	27	49	43	20
<i>Cebuella pygmaea</i>	2	130*	81	18	34	31	12
<i>Leontopithecus rosalia</i>	2	550	142	27	53	55	29
<i>Saguinus fuscicollis</i>	1	200	113	18	45	36	17
<i>Saguinus imperator</i>	2	500	163	25	53	44	21
<i>Saguinus labiatus</i>	1	667	185	29	57	51	---
<i>Saguinus midas</i>	2	450*	138	25	49	46	19
<i>Saguinus oedipus</i>	5	410*	139	24	47	40	19
Aotidae							
<i>Aotus nigriceps</i>	2	825*	---	29	65	64	---
<i>Aotus trivirgatus</i>	2	800	217	35	76	68	28

Morphometrie: Primates

Taxon	Femur	Tibia	TarsoMt	IMI	Sca:Hum:Rad	Fem:Tib:TmT
	[alle Längenmaße in mm]					
Daubentoniidae						
<i>Daubentonia madagasc.</i>	127	118	62	0,73	20 : 40 : 40	41 : 39 : 20
Cheirogaleidae						
<i>Cheirogaleus major</i>	60	58	32	0,73	23 : 39 : 38	40 : 39 : 21
<i>Microcebus murinus</i>	33	34	21	0,69	24 : 38 : 38	38 : 38 : 24
<i>Microcebus myoxinus</i>	19	24	12	0,72	26 : 36 : 38	34 : 44 : 22
<i>Microcebus rufus</i>	27	31	19	0,72	22 : 36 : 42	36 : 40 : 24
Lemuridae						
<i>Eulemur albifrons</i>	123	115	50	0,75	20 : 39 : 41	43 : 40 : 17
<i>Eulemur collaris</i>	124	115	55	0,74	20 : 38 : 42	42 : 39 : 19
<i>Eulemur coronatus</i>	104	101	51	0,70	20 : 38 : 42	41 : 39 : 20
<i>Eulemur fulvus</i>	121	113	54	0,73	21 : 38 : 41	42 : 39 : 19
<i>Eulemur macaco</i>	121	113	63	0,71	18 : 40 : 42	41 : 38 : 21
<i>Eulemur mongoz</i>	102	96	54	0,74	20 : 40 : 40	40 : 38 : 22
<i>Haplemur griseus</i>	94	88	45	0,64	18 : 40 : 42	41 : 39 : 20
<i>Lemur catta</i>	134	120	61	0,71	20 : 38 : 42	43 : 38 : 19
<i>Varecia variegata</i>	145	130	79	0,74	21 : 40 : 39	41 : 37 : 22
Lepilemuridae						
<i>Lepilemur leucopus</i>	84	75	35	0,63	24 : 37 : 39	43 : 39 : 18
<i>Lepilemur mustelinus</i>	110	100	54	0,66	20 : 37 : 43	42 : 38 : 20
<i>Lepilemur ruficaudatus</i>	87	75	45	0,63	22 : 38 : 40	42 : 36 : 22
Galagonidae						
<i>Galago alleni</i>	74	65	33	0,64	20 : 39 : 41	43 : 38 : 19
<i>Galago demidoff</i>	36	40	33	0,62	20 : 37 : 43	33 : 37 : 30
<i>Galago senegalensis</i>	76	67	44	0,53	25 : 36 : 39	40 : 36 : 24
<i>Otolemur crassicaudatus</i>	89	85	60	0,62	22 : 38 : 40	38 : 36 : 26
<i>Otolemur garnetti</i>	88	81	58	0,71	22 : 37 : 31	38 : 36 : 26
Loridae						
<i>Arctocebus aureus</i>	70	62	23	0,92	15 : 43 : 42	45 : 40 : 15
<i>Loris tardigradus</i>	68	68	27	0,96	14 : 40 : 46	42 : 42 : 16
<i>Nycticebus coucang</i>	86	83	38	0,87	19 : 41 : 40	42 : 40 : 18
<i>Nycticebus pygmaeus</i>	65	62	29	0,92	20 : 38 : 42	42 : 40 : 18
<i>Perodicticus potto</i>	90	86	33	0,90	19 : 41 : 40	43 : 41 : 16
Callitrichidae						
<i>Callimico goeldii</i>	78	76	47	0,67	22 : 41 : 37	39 : 38 : 23
<i>Callithrix argentata</i>	61	59	37	0,73	20 : 43 : 37	39 : 38 : 23
<i>Callithrix geoffroyi</i>	59	60	38	0,73	20 : 42 : 38	38 : 38 : 24
<i>Callithrix jacchus</i>	61	63	40	0,73	23 : 41 : 36	37 : 38 : 25
<i>Cebuella pygmaea</i>	39	40	25	0,80	22 : 41 : 37	37 : 38 : 25
<i>Leontopithecus rosalia</i>	62	67	47	0,77	20 : 39 : 41	35 : 38 : 27
<i>Saguinus fuscicollis</i>	45	45	34	0,80	18 : 45 : 36	36 : 36 : 28
<i>Saguinus imperator</i>	68	63	40	0,71	20 : 43 : 37	40 : 47 : 23
<i>Saguinus labiatus</i>	74	77	---	----	21 : 42 : 37	-----
<i>Saguinus midas</i>	65	62	37	0,73	21 : 41 : 38	40 : 38 : 22
<i>Saguinus oedipus</i>	58	61	42	0,69	22 : 42 : 36	36 : 38 : 26
Aotidae						
<i>Aotus nigriceps</i>	89	49	49	0,71	18 : 41 : 41	40 : 38 : 22
<i>Aotus trivirgatus</i>	96	52	52	0,75	20 : 42 : 38	40 : 38 : 22

Morphometrie: Primates

Taxon	n	Masse* [g]	Rumpf	Scapula	Humerus	Radius	CarpMc
[alle Längenmaße in mm]							
Cebidae							
<i>Cebus albifrons</i>	1	1615	171	41	104	97	36
<i>Cebus apella</i>	4	2500*	---	54	111	105	---
<i>Cebus capucinus</i>	1	1300*	189	46	100	94	37
<i>Saimiri sciureus</i>	3	708	189	29	68	62	23
Pitheciidae							
<i>Cacajao calvus</i>	2	3450*	355	57	136	120	58
<i>Cacajao melanocephalus</i>	3	3000*	---	54	124	111	---
<i>Callicebus moloch</i>	3	800*	204	30	70	60	23
<i>Chiropotes satanas</i>	1	3000*	258	46	111	92	35
<i>Pithecia irrorata</i>	4	2500*	---	46	119	103	---
<i>Pithecia monachus</i>	1	1500	151	28	78	67	30
<i>Pithecia pithecia</i>	2	1400	235	40	100	95	33
Atelidae							
<i>Alouatta seniculus</i>	1	6000*	307	57	152	130	45
<i>Lagothrix lagotricha</i>	1	6000*	299	63	174	143	53
Cercopithecinae							
<i>Cercopithecus cephus</i>	1	2900*	226	41	97	100	34
<i>Cercopithecus diana</i>	2	4800	315	53	119	116	43
<i>Cercopithecus hamlyni</i>	1	3680	309	55	116	125	44
<i>Cercopithecus mona</i>	1	2750*	259	44	107	104	39
<i>Chlorocebus aethiops</i>	1	5500*	---	67	145	159	40
<i>Erythrocebus patas</i>	3	5500*	---	80	143	155	50
<i>Lophocebus albigena</i>	2	5600*	---	63	128	138	52
<i>Macaca fascicularis</i>	1	2500*	---	50	99	99	---
<i>Macaca mulatta</i>	3	9000*	322	74	155	144	55
<i>Macaca nemestrina</i>	1	14500*	---	86	189	183	68
<i>Macaca nigra</i>	2	4500	298	66	144	150	50
<i>Macaca sylvanus</i>	2	7513	326	74	144	140	57
<i>Miopithecus talapoin</i>	1	820*	184	32	76	75	28
<i>Papio cynocephalus</i>	1	22790	364	114	200	213	71
<i>Papio hamadryas</i>	3	23500	419	122	215	222	78
<i>Theropithecus gelada</i>	2	20400	392	120	202	221	66
Colobinae							
<i>Colobus guereza</i>	1	9800	439	76	158	155	67
<i>Colobus polykomos</i>	1	9000*	387	65	145	139	59
<i>Nasalis larvatus</i>	4	7700*	391	58	186	194	70
<i>Ptilocolobus badius</i>	2	6250	387	58	151	156	57
<i>Ptilocolobus pennantii</i>	1	7000	379	56	144	141	54
<i>Presbytis melalophos</i>	2	6300	387	60	140	152	60
<i>Pygathrix nemaeus</i>	4	8000	378	55	188	200	70
<i>Trachypithecus obscura</i>	1	6000	355	54	137	137	54

Morphometrie: Primates

Taxon	Femur	Tibia	TarsoMt	IMI	Sca:Hum:Rad	Fem:Tib:TmT
	[alle Längenmaße in mm]					
Cebidae						
<i>Cebus albifrons</i>	123	65	36	0,76	17 : 43 : 40	41 : 39 : 20
<i>Cebus apella</i>	119	65	38	0,84	20 : 41 : 39	43 : 37 : 20
<i>Cebus capucinus</i>	114	69	34	0,80	19 : 42 : 39	39 : 38 : 23
<i>Saimiri sciureus</i>	82	52	27	0,74	18 : 43 : 39	38 : 38 : 24
Pitheciidae						
<i>Cacajao calvus</i>	135	77	42	0,84	18 : 44 : 38	43 : 36 : 21
<i>Cacajao melanocephalus</i>	133	78	43	0,80	19 : 43 : 38	42 : 37 : 21
<i>Callicebus moloch</i>	81	46	26	0,74	19 : 43 : 38	42 : 37 : 21
<i>Chiropotes satanas</i>	117	64	36	0,79	18 : 45 : 37	43 : 37 : 20
<i>Pithecia irrorata</i>	129	65	40	0,79	17 : 44 : 39	43 : 38 : 19
<i>Pithecia monachus</i>	90	60	30	0,72	16 : 45 : 39	38 : 37 : 25
<i>Pithecia pithecia</i>	124	64	38	0,73	17 : 43 : 40	42 : 38 : 20
Atelidae						
<i>Alouatta seniculus</i>	147	80	43	0,86	17 : 45 : 38	43 : 37 : 20
<i>Lagothrix lagotricha</i>	152	84	45	0,93	17 : 45 : 38	42 : 37 : 21
Cercopithecinae						
<i>Cercopithecus cephus</i>	113	56	32	0,84	17 : 41 : 42	40 : 40 : 20
<i>Cercopithecus diana</i>	138	77	44	0,80	18 : 41 : 40	40 : 38 : 22
<i>Cercopithecus hamlyni</i>	141	78	45	0,81	19 : 39 : 42	40 : 39 : 21
<i>Cercopithecus mona</i>	125	68	37	0,79	17 : 42 : 41	40 : 39 : 21
<i>Chlorocebus aethiops</i>	140	75	38	1,00	18 : 39 : 43	42 : 38 : 20
<i>Erythrocebus patas</i>	155	83	45	0,99	21 : 38 : 41	38 : 41 : 21
<i>Lophocebus albigena</i>	160	86	51	0,79	19 : 39 : 42	41 : 39 : 20
<i>Macaca fascicularis</i>	102	103	---	----	20 : 40 : 40	-----
<i>Macaca mulatta</i>	161	102	49	0,85	20 : 41 : 39	40 : 37 : 23
<i>Macaca nemestrina</i>	187	107	57	0,91	19 : 41 : 40	42 : 37 : 21
<i>Macaca nigra</i>	143	88	43	0,93	18 : 40 : 42	40 : 37 : 23
<i>Macaca sylvanus</i>	156	88	49	0,84	21 : 40 : 39	42 : 37 : 21
<i>Miopithecus talapoin</i>	85	47	27	0,83	17 : 42 : 41	40 : 38 : 22
<i>Papio cynocephalus</i>	198	127	61	0,98	22 : 38 : 40	40 : 37 : 23
<i>Papio hamadryas</i>	214	132	64	0,98	22 : 38 : 40	40 : 37 : 23
<i>Theropithecus gelada</i>	217	124	64	1,00	22 : 37 : 41	31 : 40 : 23
Colobinae						
<i>Colobus guereza</i>	187	107	62	0,77	20 : 40 : 40	42 : 37 : 21
<i>Colobus polykomos</i>	184	104	51	0,73	19 : 41 : 40	39 : 39 : 22
<i>Nasalis larvatus</i>	195	122	62	0,84	14 : 42 : 44	40 : 37 : 23
<i>Ptilocolobus badius</i>	166	104	55	0,81	16 : 41 : 43	40 : 37 : 23
<i>Ptilocolobus pennantii</i>	168	99	49	0,76	16 : 42 : 42	40 : 38 : 22
<i>Presbytis melalophos</i>	182	106	57	0,73	17 : 40 : 43	40 : 38 : 22
<i>Pygathrix nemaus</i>	187	114	60	0,87	12 : 42 : 46	41 : 37 : 22
<i>Trachypithecus obscura</i>	155	90	45	0,78	16 : 42 : 42	41 : 37 : 22

Morphometrie: Scandentia & Rodentia

Taxon	n	Masse* [g]	Rumpf	Scapula	Humerus	Radius	CarpoMc
[alle Längenmaße in mm]							
Tupaïidae							
<i>Tupaia glis</i>	5	200	105	22	30	27	12
<i>Tupaia tana</i>	1	230	111	25	34	33	14
<i>Tupaia minor</i>	1	80	74	17	23	21	10
Castoridae							
<i>Castor fiber</i>	2	20000*	---	84	86	92	---
Caviidae							
<i>Cavia porcellus</i>	1	500*	153	35	37	30	15
<i>Galea musteloides</i>	2	400	162	27	32	23	12
Cricetidae							
<i>Apodemus flavicollis</i>	1	34	56	12	15	14	7
<i>Arvicola terrestris</i>	1	71	77	16	18	16	7
<i>Lemmus lemmus</i>	1	60	68	14	17	17	5
<i>Mesocricetus auratus</i>	1	120*	83	20	24	21	8
<i>Microtus arvalis</i>	1	21	54	11	12	11	4
<i>Ondatra zibethicus</i>	1	1300*	---	36	39	40	---
Gliridae							
<i>Glis glis</i>	2	123	81	15	22	21	10
<i>Muscardinus avellanarius</i>	1	15	36	8	11	13	4
Muridae							
<i>Acomys minous</i>	1	70	62	16	17	15	5
<i>Mus musculus</i>	1	50	60	12	12	11	4
<i>Rattus norvegicus</i>	3	350	123	24	27	25	12
Sciuridae							
<i>Atlantoxerus getulus</i>	1	350	111	24	32	27	13
<i>Callosciurus notatus</i>	1	220*	112	25	35	30	---
<i>Callosciurus prevosti</i>	2	250*	130	27	41	36	---
<i>Cynomys ludovicianus</i>	1	900*	130	26	38	31	20
<i>Ratufa indica</i>	1	1500*	200	39	65	51	22
<i>Sciurus carolinensis</i>	1	550	141	29	42	41	15
<i>Sciurus vulgaris</i>	3	400*	137	27	42	39	16
<i>Spermophilus citellus</i>	1	200*	112	21	27	23	13
<i>Spermophilus lateralis</i>	2	250	107	24	30	26	---
<i>Tamias sibiricus</i>	1	108	81	17	23	21	10

Morphometrie: Scandentia & Rodentia

Taxon	Femur	Tibia	TarsoMt	IMI	Sca:Hum:Rad	Fem:Tib:TmT
	[alle Längenmaße in mm]					
Tupaïidae						
<i>Tupaia glis</i>	37	37	25	0,80	28 : 38 : 34	37 : 37 : 26
<i>Tupaia tana</i>	45	47	31	0,75	27 : 37 : 36	37 : 38 : 25
<i>Tupaia minor</i>	29	30	20	0,77	27 : 38 : 35	37 : 38 : 25
Taxon	Femur	Tibia	TarsoMt	IMI	Sca:Hum:Rad	Fem:Tib:TmT
	[alle Längenmaße in mm]					
Castoridae						
<i>Castor fiber</i>	108	134	91	-----	32 : 33 : 35	32 : 40 : 28
Caviidae						
<i>Cavia porcellus</i>	44	43	24	1,05	34 : 36 : 30	39 : 39 : 22
<i>Galea musteloides</i>	36	44	30	0,85	33 : 39 : 28	33 : 40 : 27
Cricetidae						
<i>Apodemus flavicollis</i>	20	24	17	0,79	29 : 36 : 35	32 : 40 : 28
<i>Arvicola terrestris</i>	20	23	14	1,01	32 : 37 : 31	35 : 40 : 25
<i>Lemmus lemmus</i>	19	25	11	0,97	30 : 34 : 36	35 : 45 : 20
<i>Mesocricetus auratus</i>	28	27	12	1,08	31 : 36 : 33	42 : 41 : 17
<i>Microtus arvalis</i>	14	18	9	0,93	32 : 35 : 33	34 : 44 : 22
<i>Ondatra zibethicus</i>	44	65	39	-----	32 : 34 : 34	30 : 44 : 26
Gliridae						
<i>Glis glis</i>	29	30	15	0,92	26 : 38 : 36	39 : 40 : 21
<i>Muscardinus avellanarius</i>	13	16	10	0,92	26 : 34 : 40	34 : 42 : 24
Muridae						
<i>Acomys minous</i>	20	24	13	0,93	34 : 35 : 31	35 : 42 : 23
<i>Mus musculus</i>	16	18	10	0,92	34 : 34 : 32	36 : 40 : 24
<i>Rattus norvegicus</i>	34	41	31	0,83	32 : 36 : 32	32 : 39 : 29
Sciuridae						
<i>Atlantoxerus getulus</i>	42	46	29	0,82	29 : 39 : 32	36 : 39 : 25
<i>Callosciurus notatus</i>	43	46	---	-----	28 : 39 : 33	-----
<i>Callosciurus prevosti</i>	49	54	---	-----	26 : 39 : 35	-----
<i>Cynomys ludovicianus</i>	40	40	26	1,08	27 : 40 : 33	38 : 38 : 25
<i>Ratufa indica</i>	78	79	52	0,85	25 : 42 : 33	37 : 38 : 25
<i>Sciurus carolinensis</i>	55	62	38	0,82	26 : 38 : 36	35 : 40 : 25
<i>Sciurus vulgaris</i>	56	61	38	0,80	25 : 39 : 36	36 : 39 : 25
<i>Spermophilus citellus</i>	34	35	21	-----	30 : 38 : 32	38 : 39 : 23
<i>Spermophilus lateralis</i>	38	39	24	0,92	30 : 38 : 32	38 : 39 : 23
<i>Tamias sibiricus</i>	39	33	22	0,76	28 : 38 : 34	41 : 35 : 23

Morphometrie: Marsupialia

Taxon	n	Masse* [g]	Rumpf	Scapula	Humerus	Radius	CarpMc
[alle Längenmaße in mm]							
Didelphidae							
<i>Caluromys philander</i>	2	300*	---	20	24	27	11
<i>Chironectes minimus</i>	1	400	132	31	41	38	20
<i>Didelphis marsupialis</i>	1	1500*	193	47	61	56	22
<i>Didelphis virginiana</i>	2	4270	251	58	65	63	27
<i>Marmosa robinsoni</i>	2	86	67	17	22	21	7
<i>Monodelphis domestica</i>	1	77	82	18	22	22	7
<i>Philander opossum</i>	1	800	155	34	44	44	18
Dasyuridae							
<i>Dasyuroides byrnei</i>	1	158	84	21	26	30	10
Paramelidae							
<i>Isodon obesulus</i>	1	600*	135	31	34	28	14
Phalangeridae							
<i>Spilocuscus maculatus</i>	1	5500*	335	54	95	95	29
<i>Trichosurus vulpecula</i>	3	2500*	230	45	60	70	22
Vombatidae							
<i>Lasiorhinus latifrons</i>	1	22000*	500	102	110	105	38

Morphometrie: Marsupialia

Taxon	Femur	Tibia	TarsoMt	IMI	Sca:Hum:Rad	Fem:Tib:TmT
	[alle Längenmaße in mm]					
Didelphidae						
<i>Caluromys philander</i>	33	39	17	0,92	28 : 34 : 38	37 : 44 : 19
<i>Chironectes minimus</i>	48	50	25	1,06	28 : 37 : 35	39 : 41 : 20
<i>Didelphis marsupialis</i>	72	75	33	1,03	29 : 37 : 34	40 : 42 : 18
<i>Didelphis virginiana</i>	83	78	35	1,09	31 : 35 : 34	42 : 40 : 18
<i>Marmosa robinsoni</i>	25	27	11	1,06	28 : 37 : 35	40 : 43 : 17
<i>Monodelphis domestica</i>	27	27	13	1,03	30 : 35 : 35	40 : 40 : 20
<i>Philander opossum</i>	54	60	25	1,01	28 : 36 : 36	39 : 43 : 18
Dasyuridae						
<i>Dasyuroides byrnei</i>	31	39	26	0,91	27 : 34 : 39	32 : 41 : 27
Paramelidae						
<i>Isodon obesulus</i>	47	47	25	0,90	33 : 37 : 30	39 : 39 : 22
Phalangeridae						
<i>Spilocuscus maculatus</i>	116	102	44	1,04	22 : 39 : 39	44 : 39 : 17
<i>Trichosurus vulpecula</i>	83	81	35	0,99	26 : 34 : 40	42 : 40 : 18
Vombatidae						
<i>Lasiorhinus latifrons</i>	140	109	52	1,18	32 : 35 : 33	47 : 36 : 17

Morphometrie: Carnivora

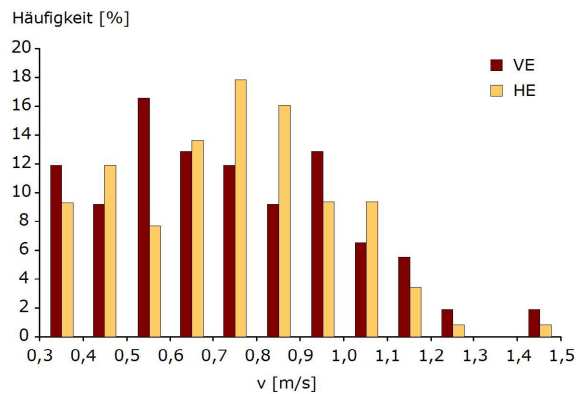
Taxon	n	Masse* [kg]	Rumpf	Scapula	Humerus	Radius	CarpoMc
				[alle Längenmaße in mm]			
Felidae							
<i>Acionyx jubatus</i>	1	60,0*	----	177	243	243	---
<i>Felis concolor</i>	1	60,0*	----	154	216	172	---
<i>Felis geoffroyi</i>	1	2,5*	----	59	84	71	36
<i>Felis lybica</i> f. <i>catus</i>	2	5,0*	315	81	118	116	57
<i>Felis manul</i>	2	4,5*	312	76	111	98	41
<i>Felis margarita</i>	1	3,0*	----	62	102	91	---
<i>Felis nigripes</i>	2	2,5	242	58	89	81	35
<i>Felis planiceps</i>	1	2,5	266	58	82	73	38
<i>Felis sylvestrus</i>	2	3,3	----	69	102	100	---
<i>Lynx caracal</i>	2	6,4	425	90	134	119	63
<i>Lynx lynx</i>	2	19,8	----	119	175	167	---
<i>Lynx rufus</i>	1	13,0*	----	96	141	128	---
<i>Neofelis nebulosa</i>	1	19,0*	458	95	143	110	57
<i>Panthera pardus</i>	2	50,0*	685	167	217	180	97
<i>Uncia uncia</i>	1	50,0*	----	156	204	175	---
Mustelidae							
<i>Gulo gulo</i>	2	7,6	----	80	127	102	---
<i>Lutra lutra</i>	1	10,0*	----	70	87	59	37
<i>Martes foina</i>	2	1,4	241	37	63	48	27
<i>Martes martes</i>	2	1,8	----	41	74	56	36
<i>Meles meles</i>	3	11,2	360	90	107	88	42
<i>Mustela erminea</i>	1	0,5	127	19	31	21	14
<i>Mustela eversmanni</i>	1	1,0*	----	29	42	33	23
<i>Mustela nivalis</i>	1	0,05*	93	13	20	14	10
<i>Mustela putorius</i>	4	0,7	211	28	41	31	19
Procyonidae							
<i>Nasua nasua</i>	1	6,0*	272	67	93	74	---
<i>Potos flavus</i>	3	2,0	256	43	82	67	32
<i>Procyon lotor</i>	1	6,8	----	64	97	100	---
Viverridae							
<i>Arctitis binturong</i>	1	9,0*	----	86	155	118	---
<i>Genetta genetta</i>	1	1,5	241	45	67	57	23
<i>Genetta tigrina</i>	1	1,6	270	53	76	64	27
<i>Paradoxurus hermaphrod.</i>	1	3,5*	273	57	86	63	32
<i>Viverricula indica</i>	1	2,5*	----	49	63	56	31

Morphometrie: Carnivora

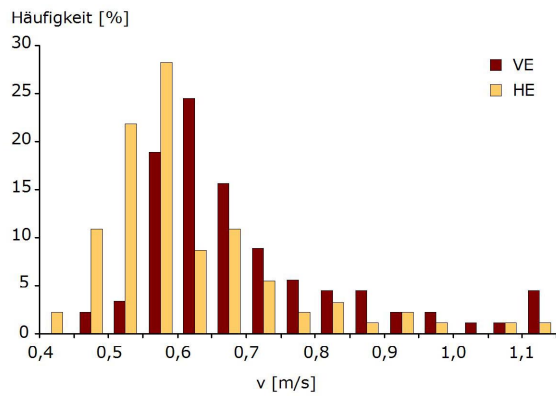
Taxon	Femur	Tibia	TarsoMt	IMI	Sca:Hum:Rad	Fem:Tib:TmT
	[alle Längenmaße in mm]					
Felidae						
<i>Acionyx jubatus</i>	269	262	177	-----	26 : 37 : 37	38 : 37 : 25
<i>Felis concolor</i>	259	226	149	-----	28 : 40 : 32	40 : 36 : 24
<i>Felis geoffroyi</i>	95	91	64	1,00	28 : 39 : 33	38 : 36 : 26
<i>Felis lybica</i> f. <i>catus</i>	130	141	94	1,02	26 : 37 : 37	36 : 39 : 25
<i>Felis manul</i>	115	119	69	1,08	27 : 39 : 34	38 : 39 : 23
<i>Felis margarita</i>	109	107	71	-----	24 : 40 : 36	38 : 37 : 25
<i>Felis nigripes</i>	94	95	67	1,03	25 : 39 : 36	37 : 37 : 26
<i>Felis planiceps</i>	89	99	65	0,99	27 : 38 : 35	35 : 39 : 26
<i>Felis sylvestris</i>	113	115	89	-----	25 : 38 : 37	36 : 36 : 28
<i>Lynx caracal</i>	157	157	106	0,97	26 : 39 : 35	37 : 37 : 25
<i>Lynx lynx</i>	212	209	134	-----	26 : 38 : 36	38 : 38 : 24
<i>Lynx rufus</i>	165	155	102	-----	26 : 39 : 35	39 : 37 : 24
<i>Neofelis nebulosa</i>	163	147	98	0,99	27 : 41 : 32	40 : 36 : 24
<i>Panthera pardus</i>	244	216	145	1,09	30 : 38 : 32	40 : 36 : 24
<i>Uncia uncia</i>	230	223	138	-----	29 : 38 : 33	39 : 38 : 23
Mustelidae						
<i>Gulo gulo</i>	136	126	93	-----	26 : 41 : 33	38 : 35 : 27
<i>Lutra lutra</i>	88	94	69	1,01	32 : 40 : 28	35 : 37 : 28
<i>Martes foina</i>	72	73	47	0,91	25 : 43 : 32	38 : 38 : 24
<i>Martes martes</i>	82	86	55	0,93	24 : 43 : 33	37 : 38 : 25
<i>Meles meles</i>	114	101	63	1,18	32 : 38 : 30	41 : 36 : 23
<i>Mustela erminea</i>	33	34	24	0,92	27 : 44 : 29	36 : 38 : 26
<i>Mustela eversmanni</i>	47	48	23	1,07	28 : 40 : 32	40 : 41 : 19
<i>Mustela nivalis</i>	21	22	15	0,98	27 : 43 : 30	36 : 38 : 26
<i>Mustela putorius</i>	41	46	33	0,99	28 : 41 : 31	34 : 38 : 28
Procyonidae						
<i>Nasua nasua</i>	108	93	55	-----	28 : 40 : 32	42 : 36 : 22
<i>Potos flavus</i>	90	88	56	0,96	22 : 43 : 35	38 : 38 : 24
<i>Procyon lotor</i>	117	121	64	-----	25 : 37 : 38	39 : 40 : 21
Viverridae						
<i>Arctitis binturong</i>	156	136	78	-----	24 : 43 : 33	42 : 37 : 21
<i>Genetta genetta</i>	75	81	55	0,91	27 : 39 : 34	36 : 38 : 26
<i>Genetta tigrina</i>	87	87	57	0,95	27 : 39 : 34	38 : 38 : 24
<i>Paradoxurus hermaphrod.</i>	93	90	63	0,97	28 : 42 : 31	38 : 37 : 25
<i>Viverricula indica</i>	81	82	59	0,89	29 : 38 : 33	36 : 37 : 27

Metrische Gangparameter: Deskriptive Statistik Primaten

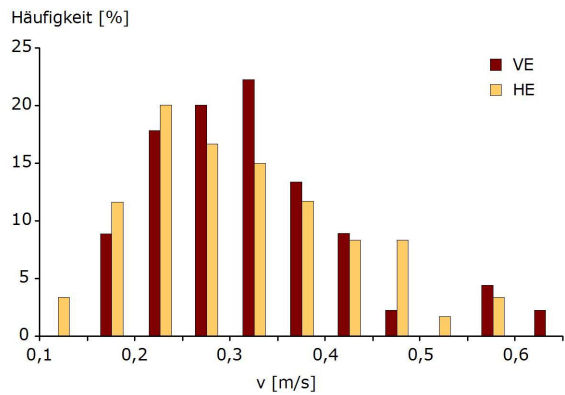
<i>Microcebus murinus</i>			
0,30 - 1,43 m/s	Mittelwert ± SD	Min - Max	
Schrittdauer [s]	VE 0,19 ± 0,05	0,11 - 0,31	
	HE 0,19 ± 0,05	0,11 - 0,35	
Frequenz [1/s]	VE 5,45 ± 1,32	3,19 - 8,82	
	HE 5,56 ± 1,25	2,83 - 8,33	
Schrittlänge [m]	VE 0,13 ± 0,02	0,07 - 0,18	
	HE 0,13 ± 0,02	0,08 - 0,17	
Kontaktphasendauer [s]	VE 0,11 ± 0,03	0,05 - 0,20	
	HE 0,12 ± 0,04	0,06 - 0,24	
Kontaktphasenweg [m]	VE 0,07 ± 0,01	0,04 - 0,09	
	HE 0,08 ± 0,01	0,05 - 0,10	
Duty factor [%]	VE 53 ± 5	42 - 67	
	HE 60 ± 6	47 - 74	
Vorschwingphasendauer [s]	VE 0,09 ± 0,02	0,06 - 0,13	
	HE 0,07 ± 0,02	0,05 - 0,15	



<i>Eulemur fulvus</i>			
0,44 - 1,30 m/s	Mittelwert ± SD	Min - Max	
Schrittdauer [s]	VE 0,86 ± 0,18	0,49 - 1,26	
	HE 0,85 ± 0,12	0,48 - 1,10	
Frequenz [1/s]	VE 1,22 ± 0,27	0,79 - 2,04	
	HE 1,20 ± 0,20	0,91 - 2,08	
Schrittlänge [m]	VE 0,58 ± 0,09	0,37 - 0,94	
	HE 0,51 ± 0,04	0,44 - 0,64	
Kontaktphasendauer [s]	VE 0,51 ± 0,13	0,21 - 0,85	
	HE 0,57 ± 0,10	0,28 - 0,84	
Kontaktphasenweg [m]	VE 0,34 ± 0,05	0,23 - 0,46	
	HE 0,28 ± 0,05	0,14 - 0,43	
Duty factor [%]	VE 60 ± 10	29 - 85	
	HE 67 ± 6	50 - 79	
Vorschwingphasendauer [s]*	VE 0,35 ± 0,12	0,13 - 0,63	
	HE 0,28 ± 0,06	0,16 - 0,44	

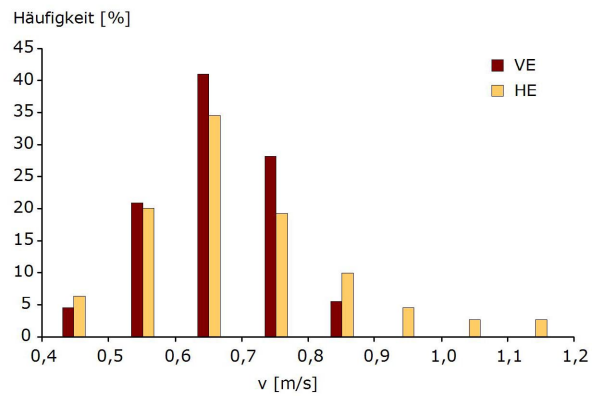


<i>Nycticebus pygmaeus</i>			
0,14 - 0,61 m/s	Mittelwert ± SD	Min - Max	
Schrittdauer [s]	VE 0,88 ± 0,21	0,52 - 1,50	
	HE 0,90 ± 0,23	0,53 - 1,59	
Frequenz [1/s]	VE 1,20 ± 0,28	0,66 - 1,93	
	HE 1,18 ± 0,29	0,63 - 1,87	
Schrittlänge [m]	VE 0,26 ± 0,03	0,19 - 0,32	
	HE 0,26 ± 0,04	0,18 - 0,32	
Kontaktphasendauer [s]*	VE 0,52 ± 0,15	0,26 - 0,86	
	HE 0,48 ± 0,15	0,24 - 0,83	
Kontaktphasenweg [m]	VE 0,15 ± 0,01	0,11 - 0,18	
	HE 0,14 ± 0,01	0,10 - 0,17	
Duty factor [%]	VE 59 ± 6	45 - 70	
	HE 53 ± 7	39 - 83	
Vorschwingphasendauer [s]*	VE 0,36 ± 0,09	0,23 - 0,64	
	HE 0,42 ± 0,11	0,28 - 0,86	

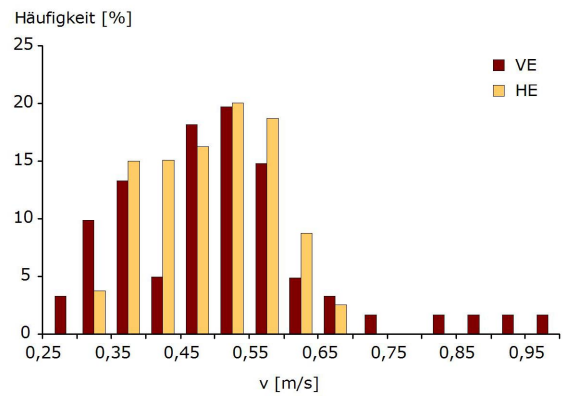


Metrische Gangparameter: Deskriptive Statistik Primaten

<i>Saguinus oedipus</i>			
0,40 - 0,87 m/s		Mittelwert ± SD	Min - Max
Schrittdauer [s]	VE	0,38 ± 0,04	0,27 - 0,49
	HE	0,39 ± 0,04	0,28 - 0,51
Frequenz [1/s]	VE	2,69 ± 0,28	2,06 - 3,70
	HE	2,61 ± 0,27	1,97 - 3,57
Schrittlänge [m]	VE	0,25 ± 0,03	0,18 - 0,32
	HE	0,26 ± 0,03	0,19 - 0,35
Kontaktphasendauer [s]	VE	0,22 ± 0,03	0,15 - 0,32
	HE	0,22 ± 0,03	0,14 - 0,31
Kontaktphasenweg [m]	VE	0,14 ± 0,01	0,10 - 0,17
	HE	0,15 ± 0,02	0,11 - 0,19
Duty factor [%]	VE	57 ± 4	51 - 68
	HE	56 ± 5	43 - 67
Vorschwingphasendauer [s]	VE	0,16 ± 0,02	0,12 - 0,23
	HE	0,17 ± 0,02	0,13 - 0,25

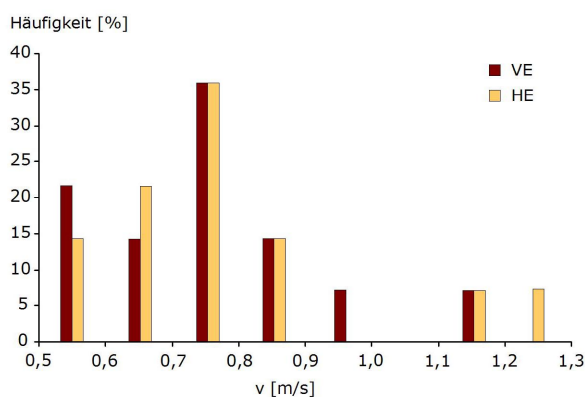


<i>Saimiri sciureus</i>			
0,26 - 1,00 m/s		Mittelwert ± SD	Min - Max
Schrittdauer [s]	VE	0,67 ± 0,12	0,34 - 0,96
	HE	0,67 ± 0,07	0,55 - 0,89
Frequenz [1/s]	VE	1,55 ± 0,33	1,04 - 2,94
	HE	1,51 ± 0,15	1,12 - 1,81
Schrittlänge [m]	VE	0,32 ± 0,04	0,24 - 0,42
	HE	0,32 ± 0,03	0,25 - 0,39
Kontaktphasendauer [s]	VE	0,39 ± 0,09	0,18 - 0,62
	HE	0,43 ± 0,06	0,33 - 0,61
Kontaktphasenweg [m]	VE	0,18 ± 0,02	0,13 - 0,24
	HE	0,21 ± 0,01	0,17 - 0,23
Duty factor [%]	VE	58 ± 4	51 - 69
	HE	64 ± 4	58 - 72
Vorschwingphasendauer [s]*	VE	0,28 ± 0,03	0,16 - 0,34
	HE	0,24 ± 0,02	0,20 - 0,29

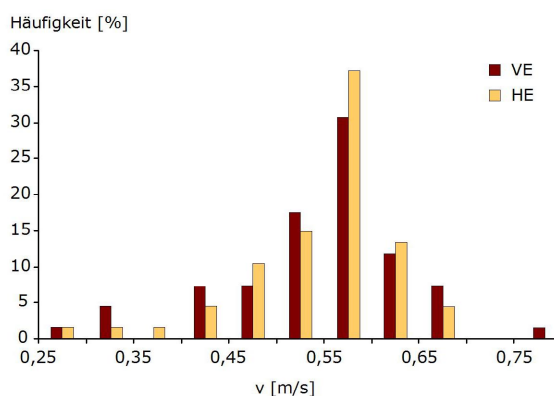


Metrische Gangparameter: Deskriptive Statistik Außengruppe

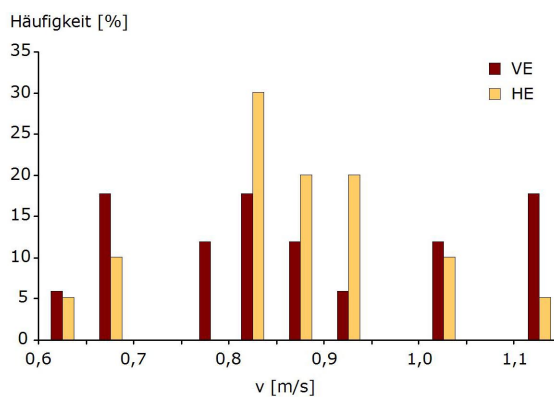
<i>Monodelphis domestica</i>			
0,50 - 1,11 m/s	Mittelwert ± SD	Min - Max	
Schrittdauer [s]	VE 0,20 ± 0,03	0,14 - 0,25	
	HE 0,21 ± 0,02	0,17 - 0,25	
Frequenz [1/s]	VE 5,21 ± 0,92	3,95 - 7,14	
	HE 4,91 ± 0,53	4,05 - 6,00	
Schrittlänge [m]	VE 0,14 ± 0,01	0,12 - 0,16	
	HE 0,15 ± 0,02	0,11 - 0,18	
Kontaktphasendauer [s]	VE 0,08 ± 0,02	0,05 - 0,13	
	HE 0,09 ± 0,03	0,05 - 0,14	
Kontaktphasenweg [m]	VE 0,06 ± 0,01	0,05 - 0,07	
	HE 0,06 ± 0,01	0,04 - 0,09	
Duty factor [%]	VE 41 ± 5	31 - 50	
	HE 44 ± 8	29 - 57	
Vorschwingphasendauer [s]	VE 0,12 ± 0,01	0,09 - 0,15	
	HE 0,11 ± 0,01	0,09 - 0,13	



<i>Rattus norvegicus</i>			
0,29 - 0,66 m/s	Mittelwert ± SD	Min - Max	
Schrittdauer [s]	VE 0,27 ± 0,04	0,20 - 0,41	
	HE 0,26 ± 0,04	0,21 - 0,43	
Frequenz [1/s]	VE 3,78 ± 0,48	2,46 - 5,00	
	HE 3,87 ± 0,47	2,34 - 4,84	
Schrittlänge [m]	VE 0,14 ± 0,01	0,10 - 0,17	
	HE 0,14 ± 0,01	0,09 - 0,17	
Kontaktphasendauer [s]	VE 0,16 ± 0,04	0,12 - 0,29	
	HE 0,16 ± 0,03	0,11 - 0,30	
Kontaktphasenweg [m]	VE 0,08 ± 0,01	0,06 - 0,11	
	HE 0,08 ± 0,01	0,06 - 0,11	
Duty factor [%]	VE 61 ± 5	48 - 73	
	HE 60 ± 5	48 - 73	
Vorschwingphasendauer [s]	VE 0,11 ± 0,01	0,08 - 0,14	
	HE 0,10 ± 0,02	0,08 - 0,17	



<i>Tupaia glis</i>			
0,62 - 1,12 m/s	Mittelwert ± SD	Min - Max	
Schrittdauer [s]	VE 0,22 ± 0,02	0,19 - 0,26	
	HE 0,22 ± 0,03	0,17 - 0,27	
Frequenz [1/s]	VE 4,51 ± 0,47	3,85 - 5,36	
	HE 4,62 ± 0,55	3,66 - 6,00	
Schrittlänge [m]	VE 0,19 ± 0,02	0,13 - 0,23	
	HE 0,19 ± 0,02	0,14 - 0,22	
Kontaktphasendauer [s]	VE 0,10 ± 0,02	0,07 - 0,14	
	HE 0,11 ± 0,02	0,07 - 0,17	
Kontaktphasenweg [m]	VE 0,08 ± 0,01	0,05 - 0,09	
	HE 0,09 ± 0,01	0,07 - 0,12	
Duty factor [%]	VE 45 ± 5	35 - 54	
	HE 50 ± 6	40 - 63	
Vorschwingphasendauer [s]	VE 0,12 ± 0,01	0,10 - 0,14	
	HE 0,11 ± 0,01	0,09 - 0,13	



Metrische Gangparameter: Regression gegen die Geschwindigkeit

Einfluss der Geschwindigkeit auf zeitliche und räumliche Gangparameter

		<i>Vorderextremität</i>					<i>Hinterextremität</i>				
		n	α	b	F-Wert	r ²	n	α	b	F-Wert	r ²
α - Anstieg b - Schnittpunkt mit Y ₀											
Frequenz											
<i>Microcebus</i>	109	4,61	2,14	518,15*	0,83	118	4,99	1,92	873,70	0,88	
<i>Eulemur</i>	90	1,19	0,38	92,54	0,51	92	-2,07	2,96	929,10	0,91	
<i>Nycticebus</i>	45	2,63	0,36	454,86	0,91	60	2,52	0,40	429,25	0,88	
<i>Saguinus</i>	110	2,31	1,19	165,84	0,61	110	1,91	1,38	152,08	0,58	
<i>Saimiri</i>	61	2,09	0,50	464,53	0,89	80	1,58	0,73	502,46	0,87	
Schrittlänge											
<i>Microcebus</i>	109	0,07	0,08	221,58	0,67	118	0,07	0,08	313,25	0,73	
<i>Eulemur</i>	90	0,20	0,44	12,58	0,13	92	0,19	0,39	101,08	0,53	
<i>Nycticebus</i>	45	0,22	0,19	68,64	0,61	60	0,28	0,17	93,56	0,62	
<i>Saguinus</i>	110	0,11	0,17	21,38	0,17	110	0,18	0,15	85,22	0,44	
<i>Saimiri</i>	61	0,21	0,22	96,82	0,62	80	0,33	0,16	491,61	0,86	
Kontaktphase											
Dauer											
<i>Microcebus</i>	109	-0,12	0,19	331,09	0,76	118	-0,14	0,22	493,41	0,81	
<i>Eulemur</i>	90	-0,62	0,95	127,86	0,59	92	-0,57	0,92	144,55	0,62	
<i>Nycticebus</i>	45	-1,19	0,90	96,11	0,69	60	-1,10	0,82	90,30	0,61	
<i>Saguinus</i>	110	-0,30	0,41	355,40	0,77	110	-0,24	0,38	518,39	0,83	
<i>Saimiri</i>	61	-0,57	0,68	299,66	0,84	80	-0,70	0,77	467,36	0,86	
Weg											
<i>Microcebus</i>	109	0,02	0,05	42,48	0,28	118	0,02	0,06	45,92	0,28	
<i>Eulemur</i>	90	-0,04	0,37	1,33	0,01	92	-0,22	0,42	47,95	0,35	
<i>Nycticebus</i>	45	0,07	0,13	12,26	0,22	60	0,06	0,12	15,38	0,21	
<i>Saguinus</i>	110	0,00	0,14	0,02	0,00	110	0,00	0,14	0,27	0,00	
<i>Saimiri</i>	61	0,07	0,15	29,17	0,33	80	0,10	0,16	60,49	0,44	
Vorschw.phase											
Dauer											
<i>Microcebus</i>	109	-0,05	0,12	144,02	0,57	118	-0,05	0,11	93,83	0,45	
<i>Eulemur</i>	90	-0,09	0,41	1,49	0,02	92	-0,23	0,42	39,14	0,30	
<i>Nycticebus</i>	45	-0,63	0,56	46,95	0,52	60	-0,76	0,66	75,76	0,57	
<i>Saguinus</i>	110	-0,03	0,18	3,41	0,03	110	0,00	0,17	0,10	0,00	
<i>Saimiri</i>	61	-0,17	0,36	81,06	0,58	80	-0,04	0,25	2,64	0,03	
Weg											
<i>Microcebus</i>	109	0,01	0,06	4,55	0,04	118	0,02	0,06	37,04	0,24	
<i>Eulemur</i>	90	0,05	0,34	1,83	0,02	92	0,28	0,20	175,02	0,66	
<i>Nycticebus</i>	45	0,20	0,18	33,77	0,44	60	0,30	0,15	142,78	0,71	
<i>Saguinus</i>	110	0,17	0,13	110,47	0,51	110	0,18	0,13	176,49	0,62	
<i>Saimiri</i>	61	0,17	0,23	79,01	0,57	80	0,29	0,17	349,04	0,82	

*fett - Signifikanzniveau p > 0.05

Kinematik: Regression gegen die Geschwindigkeit und die Schrittlänge

Propulsive Elemente der Vorderextremität -

Regression kinematischer Parameter gegen Geschwindigkeit und Schrittlänge

	n	Geschwindigkeit				Schrittlänge				
		α	b	F-Wert	r^2	n	α	b	F-Wert	r^2
α - Anstieg b - Schnittpunkt mit Y_0 1 - Auffußwinkel 2 - Abfußwinkel										
Scapula Auf ¹										
<i>Microcebus</i>	60	9,7	35,3	8,18	0,12	60	49,1	35,7	0,96	0,02
<i>Eulemur</i>	39	2,0	43,2	0,24	0,01	39	6,4	40,8	0,59	0,02
<i>Nycticebus</i>	59	-6,8	50,7	1,62	0,03	40	-44,5	59,6	2,47	0,06
<i>Saimiri</i>	79	-16,4	49,1	12,26	0,14	26	-116,4	76,9	20,23	0,46
Humerus Auf										
<i>Microcebus</i>	60	18,4	65,2	15,76	0,21	60	186,9	54,1	7,44	0,11
<i>Eulemur</i>	58	2,8	124,3	0,08	0,00	55	78,5	79,6	25,03	0,32
<i>Nycticebus</i>	59	11,1	92,7	2,36	0,04	40	126,9	61,9	11,09	0,23
<i>Saimiri</i>	89	17,1	88,7	7,10	0,08	30	100,0	65,6	5,27	0,16
Radius Auf										
<i>Microcebus</i>	60	8,6	1,1	4,04	0,07	60	74,3	-2,5	1,48	0,02
<i>Eulemur</i>	10	7,8	20,2	1,34	0,14	10	7,2	21,2	0,15	0,02
<i>Nycticebus</i>	60	-17,9	36,7	9,42	0,14	40	-29,9	38,2	0,62	0,02
<i>Saimiri</i>	77	-11,6	43,0	6,71	0,08	26	-20,0	42,3	0,27	0,01
Scapula Ab ²										
<i>Microcebus</i>	60	2,0	86,1	0,38	0,01	60	76,0	77,8	2,85	0,05
<i>Eulemur</i>	39	0,7	84,1	0,01	0,00	38	48,2	56,6	14,94	0,29
<i>Nycticebus</i>	60	16,4	91,0	11,12	0,16	41	62,0	80,1	6,30	0,14
<i>Saimiri</i>	81	3,0	83,6	0,52	0,01	46	32,8	74,5	2,69	0,06
Humerus Ab										
<i>Microcebus</i>	60	8,3	-12,2	4,33	0,07	60	98,5	-19,1	3,07	0,05
<i>Eulemur</i>	62	-21,1	22,4	9,22	0,13	61	-66,2	48,5	34,53	0,37
<i>Nycticebus</i>	72	-11,5	14,5	5,15	0,07	43	-0,9	10,1	0,00	0,00
<i>Saimiri</i>	98	-8,8	29,8	5,00	0,04	53	-5,1	27,4	0,07	0,00
Radius Ab										
<i>Microcebus</i>	60	0,3	107,5	0,01	0,00	60	-3,1	108,1	0,01	0,00
<i>Eulemur</i>	12	0,5	129,7	0,00	0,00	12	-6,3	134,3	0,03	0,00
<i>Nycticebus</i>	68	5,8	99,7	0,94	0,01	43	98,7	75,8	10,16	0,20
<i>Saimiri</i>	85	0,1	108,7	0,00	0,00	44	71,2	85,8	7,68	0,15

*fett - Signifikanzniveau $p > 0.05$

Kinematik: Regression gegen die Geschwindigkeit und die Schrittlänge

Propulsive Elemente der Hinterextremität -

Regression kinematischer Parameter gegen Geschwindigkeit und Schrittlänge

	n	Geschwindigkeit				Schrittlänge				
		α	b	F-Wert	r^2	n	α	b	F-Wert	r^2
α - Anstieg b - Schnittpunkt mit Y_0 1 - Auffußwinkel 2 - Abfußwinkel										
Femur Auf ¹										
<i>Microcebus</i>	51	16,8	-11,9	29,79	0,38	49	230,3	-32,4	19,42	0,29
<i>Eulemur</i>	23	-10,7	7,3	5,69	0,21	21	3,7	-0,9	0,22	0,01
<i>Nycticebus</i>	61	23,1	-2,5	12,21	0,17	51	110,1	-24,3	27,01	0,36
<i>Saimiri</i>	75	-9,0	37,0	3,95	0,05	61	27,9	25,9	2,89	0,05
Tibia Auf										
<i>Microcebus</i>	51	16,1	74,3	15,23	0,24	49	222,4	53,9	11,22	0,19
<i>Nycticebus</i>	60	-22,2	100,2	24,46	0,30	50	-32,6	102,3	2,82	0,06
<i>Saimiri</i>	74	-3,1	106,7	0,76	0,01	47	1,4	104,5	0,01	0,00
TarsoMt Auf										
<i>Microcebus</i>	51	8,7	9,6	3,51	0,07	49	112,9	0,2	2,41	0,05
<i>Nycticebus</i>	59	-19,0	34,8	12,72	0,18	48	-61,0	44,9	8,11	0,15
<i>Saimiri</i>	53	4,0	35,4	0,24	0,00	26	-2,8	38,6	0,01	0,00
Femur Ab ²										
<i>Microcebus</i>	58	8,8	69,0	2,39	0,04	56	139,1	55,2	2,13	0,04
<i>Eulemur</i>	25	-6,7	116,9	0,31	0,01	25	-9,3	117,8	0,14	0,01
<i>Nycticebus</i>	57	32,5	78,8	2,71	0,05	49	365,6	-7,2	56,01	0,54
<i>Saimiri</i>	76	62,9	46,0	80,18	0,52	70	107,3	43,2	30,52	0,31
Tibia Ab										
<i>Microcebus</i>	58	18,3	4,0	34,63	0,38	56	309,5	-27,3	35,72	0,40
<i>Nycticebus</i>	64	-0,9	36,9	0,03	0,00	50	20,5	31,8	0,99	0,02
<i>Saimiri</i>	75	-12,7	29,5	13,78	0,16	72	-5,0	26,2	0,21	0,00
TarsoMt Ab										
<i>Microcebus</i>	54	5,7	105,1	1,80	0,03	53	102,6	94,6	2,04	0,04
<i>Nycticebus</i>	56	5,6	78,1	0,51	0,01	45	46,7	67,5	2,25	0,05
<i>Saimiri</i>	59	40,8	69,7	60,55	0,52	28	77,9	63,8	7,82	0,23

*fett - Signifikanzniveau $p > 0.05$

Kinematik: Regression gegen die Geschwindigkeit und die Schrittlänge

Gelenke der Vorderextremität -

Regression kinematischer Parameter gegen Geschwindigkeit und Schrittlänge

	n	Geschwindigkeit					Schrittlänge				
		α	b	F-Wert	r^2	n	α	b	F-Wert	r^2	
α - Anstieg b - Schnittpunkt mit Y_0 1 - Auffußwinkel 2 - Abfußwinkel 3 - Amplitude Kontakt											
Schulter Auf ¹											
<i>Microcebus</i>	60	28,1	100,5	45,04	0,44	60	235,9	89,8	10,98	0,16	
<i>Eulemur</i>	32	7,8	161,6	0,65	0,02	30	78,1	123,2	20,30	0,42	
<i>Nycticebus</i>	57	4,3	143,2	0,26	0,00	38	86,0	120,3	3,74	0,09	
<i>Saimiri</i>	80	3,4	136,1	0,21	0,00	26	-31,4	147,6	0,41	0,02	
Ellbogen Auf											
<i>Microcebus</i>	60	26,4	66,4	28,00	0,33	60	271,8	49,9	12,50	0,18	
<i>Eulemur</i>	10	57,2	110,9	5,28	0,40	10	109,5	81,1	2,30	0,22	
<i>Nycticebus</i>	56	-3,5	127,7	0,10	0,00	38	109,1	96,1	3,33	0,08	
<i>Saimiri</i>	79	-14,4	141,3	4,83	0,06	25	97,5	102,1	1,71	0,07	
Schulter Ab ²											
<i>Microcebus</i>	60	10,4	73,9	12,58	0,18	60	174,5	58,7	20,41	0,26	
<i>Eulemur</i>	36	-13,2	103,1	1,57	0,04	36	-22,3	107,0	1,11	0,03	
<i>Nycticebus</i>	60	1,3	106,4	0,03	0,00	40	61,7	90,4	2,81	0,07	
<i>Saimiri</i>	80	-6,8	114,5	1,19	0,02	45	29,3	101,8	1,01	0,02	
Ellbogen Ab											
<i>Microcebus</i>	60	8,6	95,2	4,38	0,07	60	95,5	89,0	2,68	0,04	
<i>Eulemur</i>	12	-35,4	154,8	3,51	0,26	12	-79,5	183,6	2,05	0,17	
<i>Nycticebus</i>	62	-3,1	113,0	0,11	0,00	40	91,9	87,0	3,85	0,09	
<i>Saimiri</i>	81	3,8	131,0	0,40	0,00	42	50,3	116,9	3,34	0,08	
Schulter Am ³											
<i>Microcebus</i>	60	10,5	42,2	5,66	0,09	60	89,7	38,0	2,01	0,03	
<i>Eulemur</i>	31	25,5	63,1	2,81	0,09	30	105,2	20,2	11,68	0,29	
<i>Nycticebus</i>	30	9,4	39,8	0,40	0,01	24	66,6	23,6	0,85	0,04	
<i>Saimiri</i>	37	6,7	38,0	0,35	0,01	13	-40,7	52,7	0,45	0,04	
Ellbogen Am											
<i>Microcebus</i>	60	-11,1	48,7	7,23	0,11	60	-44,0	46,7	0,53	0,01	
<i>Eulemur</i>	9	87,4	12,7	2,91	0,29	9	177,1	-39,2	1,34	0,16	
<i>Nycticebus</i>	46	10,1	30,1	0,59	0,01	29	148,6	-7,3	5,30	0,16	
<i>Saimiri</i>	57	20,1	15,9	16,61	0,24	20	93,8	-4,6	6,14	0,25	

*fett - Signifikanzniveau $p > 0.05$

Kinematik: Regression gegen die Geschwindigkeit und die Schrittlänge

Gelenke der Hinterextremität -

Regression kinematischer Parameter gegen Geschwindigkeit und Schrittlänge

		Geschwindigkeit					Schrittlänge				
		n	α	b	F-Wert	r ²	n	α	b	F-Wert	r ²
α - Anstieg b - Schnittpunkt mit Y_0 1 - Auffußwinkel 2 - Abfußwinkel 3 - Amplitude Kontakt											
Knie Auf ¹											
<i>Microcebus</i>	51	33,0	62,5	101,89*	0,68	49	452,7	21,5	51,71	0,52	
<i>Nycticebus</i>	59	-3,6	99,1	0,30	0,01	48	67,5	80,5	9,10	0,17	
<i>Saimiri</i>	74	27,6	97,8	2,92	0,04	47	16,2	135,3	0,63	0,01	
Sprung Auf											
<i>Microcebus</i>	51	22,0	85,8	23,14	0,32	49	283,7	61,4	13,32	0,22	
<i>Nycticebus</i>	57	-41,4	135,5	42,49	0,44	48	-97,7	148,2	10,63	0,19	
<i>Saimiri</i>	55	43,9	107,9	6,50	0,11	28	-12,2	129,9	0,02	0,00	
Knie Ab ²											
<i>Microcebus</i>	58	27,1	73,0	15,48	0,22	56	448,6	27,9	52,16	0,23	
<i>Nycticebus</i>	60	36,6	113,6	2,87	0,05	50	388,7	24,1	56,42	0,54	
<i>Saimiri</i>	75	12,0	115,2	0,60	0,01	66	100,8	70,2	11,66	0,15	
Sprung Ab											
<i>Microcebus</i>	54	24,0	108,8	20,71	0,28	53	428,4	64,9	23,68	0,32	
<i>Nycticebus</i>	61	6,5	114,1	0,54	0,01	49	43,9	104,6	1,42	0,03	
<i>Saimiri</i>	60	-11,7	131,1	0,88	0,01	23	66,7	107,9	0,38	0,02	
Knie Am ³											
<i>Microcebus</i>	50	2,9	27,6	0,41	0,01	48	50,7	22,1	0,56	0,01	
<i>Nycticebus</i>	42	11,5	40,7	0,42	0,01	37	235,3	-16,7	27,08	0,44	
<i>Saimiri</i>	47	-0,8	35,7	0,01	0,00	22	-7,0	34,9	0,04	0,00	
Sprung Am											
<i>Microcebus</i>	47	8,7	31,4	2,30	0,05	46	157,1	15,1	2,96	0,06	
<i>Nycticebus</i>	51	-13,1	41,3	3,25	0,06	40	24,9	30,7	0,64	0,02	
<i>Saimiri</i>	44	-7,2	49,3	0,32	0,01	21	-41,0	57,0	0,43	0,02	

*fett - Signifikanzniveau $p > 0.05$

Ehrenwörtliche Erklärung

Ich erkläre hiermit, dass mir die Habilitationsordnung der Friedrich Schiller Universität Jena von 14.02.1997 bekannt ist.

Ferner erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe Dritter und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Die aus anderen Quellen direkt oder indirekt übernommenen Daten und Konzepte sind unter Angabe der Quellen gekennzeichnet.

Bei der Auswahl und Auswertung folgenden Materials haben mir die nachstehend aufgeführten Personen in der jeweils beschriebenen Weise entgeltlich / unentgeltlich geholfen: *entfällt*.

Weitere Personen waren an der inhaltlich-materiellen Erstellung der Arbeit nicht beteiligt. Insbesondere habe ich hierfür nicht die entgeltliche Hilfe von Vermittlungs- bzw. Beratungsdiensten in Anspruch genommen. Niemand hat von mir unmittelbar oder mittelbar geldwerte Leistungen für Arbeiten erhalten, die im Zusammenhang mit dem Inhalt der vorgelegten Arbeit stehen.

Die Arbeit wurde bisher weder im In- noch Ausland in gleicher oder ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde vorgelegt.

Ich versichere, dass ich nach bestem Wissen die reine Wahrheit gesagt und nichts verschwiegen habe.

Jena, den 07. Juli 2010

Quellennachweise der Abbildungen

- Abb. 2.1 *Eulemur fulvus*: www.noahworld.org
Papio hamadryas: www.commonswikipedia.org
- Abb. 2.3 *Hylobates lar*: <http://commons.wikipedia.org>, Piktogramm: www.gibbons.de
- Abb. 2.4 www.animalpicturearchive.com, © Luc Viator
- Abb. 2.5 *Eulemur fulvus*: www.archive.org, © Nick Garbutt
Tarsius syrichta: www.archive.org, © Pierce Fidenci
Cebus apella: www.lysator.liu.se
Macaca mulatta: <http://academic.reed.edu>
- Abb. 3.1 Piktogramme: www.britannica.com, © 2006 Encyclopaedia Britannica, Inc.
- Abb. 3.2 *Microcebus murinus*: www.wissenschaft-online.de
Galago moholi: <http://commons.wikipedia.org>, © Joachim Huber
- Abb. 3.3 *Cynocephalus variegatus*: <http://commons.wikipedia.org>, © Nina Holopainen
Tupaia belangeri: www.flickr.com
Eulemur fulvus: www.wildmadagascar.org, © Wildmadagascar.org
- Abb. 3.4 *Lemur catta*: www.pics24h.com
Aotus trivirgatus: www.outonalimb-forestcanopies.com
- Abb. 3.6 *Microcebus murinus*: www.lemur.duke.edu
- Abb. 3.7 *Macrotarsomys ingens*: www.archive.org, © Nick Garbutt
Micromys minutus: www.nigelblake.co.uk, © Nigel Blake photography
Ptilocercus lowii: www.wissenschaft-online.de, © National Academy of Science, PNAS
Tarsipes rostratus: www.natureitems.blogspot.com
- Abb. 5.2.2 *Microcebus murinus*: <http://commons.wikipedia.org>
- Abb. 5.2.3 *Eulemur fulvus*: www.wildmadagascar.org, © Wildmadagascar.org
- Abb. 5.2.4 *Nycticebus pygmaeus*: www.wildborneo.com.my
- Abb. 5.2.5 *Saguinus oedipus*: <http://commons.wikipedia.org>
- Abb. 5.2.6 *Saimiri sciureus*: <http://commons.wikipedia.org>