

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

Die Bedeutung des Films für die Erforschung des Fortbewegungsvorganges bei den Tieren

W. KRÜGER, Berlin

The following article by Professor KRÜGER is a very instructive example of what we elsewhere called "horizontal comparison". Encyclopedic films treating the same topic, but concerning different animals have been used for extensive comparative studies. We think that this example can encourage us to go on with our undertaking and we hope that it will give impulses for further work of similar kind.

L'article suivant par le Prof. KRÜGER est un exemple très instructif de ce que nous avons nommé autrefois la comparaison horizontale. On a employé des films encyclopédiques traitant le même thème (la locomotion), mais chez un grand nombre d'animaux différents, pour faire des études comparatives étendues. Nous croyons que cet exemple saisissant doit nous encourager à progresser dans la voie choisie et nous espérons qu'il serve de stimulant pour des travaux analogues.

Der folgende Aufsatz von Herrn Prof. KRÜGER ist ein sehr aufschlußreiches Beispiel für das, was wir an anderer Stelle einmal als horizontalen Vergleich bezeichnet haben. Filme über das gleiche Thema (die Lokomotion) bei einer großen Anzahl verschiedener Tierarten sind hier zu einer umfassenden vergleichenden Studie zusammengefaßt worden. Wir glauben, daß dieses sehr eindrucksvolle Beispiel uns zum Weiterschreiten auf dem begonnenen Wege ermutigen sollte und hoffen, daß es zu ähnlichen Arbeiten Anregung geben möge.

Auch vor Erfindung der Kinematographie pflegte man bei den Landsäugetieren Schritt, Trab, Paß und Galopp als Gangarten zu unterscheiden. Doch konnte man natürlich nicht alle Feinheiten im Zusammenspiel der Gliedmaßen übersehen. Auch über die wechselnde Beanspruchung der einzelnen Gliedmaßen bei den verschiedenen Gangarten läßt sich auf den bloßen Augenschein hin nichts aussagen. Der Tierarzt, der bei einem lahmen Pferd die schmerzende Gliedmaße herausfinden sollte, ließ sich früher das Tier einfach im Trab vorführen. Da bei dieser Gangart die diagonalen Gliedmaßen gleichzeitig aufsetzen, kann man unschwer dasjenige diagonale Gliedmaßenpaar erkennen, dem das kranke Bein angehört. Meist ist dieses damit zugleich auch bereits erkannt, da die Eigenheiten der Bewegungsstörung in den meisten Fällen anzeigen, ob die Vorder- oder Hintergliedmaßen betroffen sind. Nur wenn die Bewegungsstörungen

sehr gering sind, kann man das gelegentlich nicht entscheiden. Für solche Zweifelsfälle gibt es seit einigen Jahren eine zusätzliche, ziemlich sichere Probe, ob die schmerzhafteste Erkrankung sich an einer Hintergliedmaße befindet. Es handelt sich um die Beobachtung der Bewegung im Galopp.

Die Grundlagen für die Lahmheitsdiagnose im Galopp wurden mit Hilfe von Filmaufnahmen geschaffen (2, 3, 5, 6, 7). Hierfür verwendeten wir Pferde mit dünner, schwach behaarter Haut, bei denen die lateralen Knochenhöcker von Schulterblatt, Oberarmbein, Becken und Oberschenkelbein ebenso wie die der distalen Knochen deutlich hervortraten. Notfalls wurde das Haar mit Öl glattgestrichen, so daß auch im Filmbild die Höcker, an denen sich Knochenlage und Gelenkwinkelveränderungen ablesen lassen, gut sichtbar waren. Die Auswertung der einzelnen von einem Wagen aus genau von der Seite aufgenommenen Filmbilder ergab, daß ein galoppierendes Tier die beiden diagonalen Gliedmaßenpaare ungleichmäßig beansprucht. Während es in jeder Bewegungsfolge¹⁾ die zuerst fußende Hintergliedmaße und die dazu gehörige diagonale, jeweils zuletzt fußende Vordergliedmaße schont, läßt es auf das andere diagonale Gliedmaßenpaar, die sog. „Mitteldiagonale“, die Körperlast verstärkt einfallen. Es ist auch die zur Mitteldiagonalen gehörige Hintergliedmaße, die allein dem Körper den Antrieb verleiht. Die andere Hintergliedmaße verhält sich in dieser Beziehung passiv. Deshalb geht ein Tier, dessen rechte Hintergliedmaße schmerzt, nur Linksgalopp, und ein solches, das an der linken Hintergliedmaße erkrankt ist, nur Rechtsgalopp. Auch vom Reiter und unter Dressurzwang können lahme Pferde nicht zu einer Galoppart veranlaßt werden, die ihre Schmerzen vermehrt.

Als Unterlage zu den Untersuchungen über die Gangarten des Pferdes dienten von uns selbst aufgenommene Filme²⁾. Für die Bearbeitung des Bewegungsapparates der Säugetiere im Rahmen des Säugetierbandes des Handbuches der Zoologie war es erforderlich, weitere Säugerformen zum Vergleich heranzuziehen. Dabei bewährten sich die Einheiten der Zoologischen Filmenzyklopädie des Instituts für den Wissenschaftlichen Film in Göttingen ganz besonders. Jede dieser Filmeinheiten stellt nur jeweils einen Bewegungstypus der betreffenden Tierart dar, diesen stets in guter Sicht von der Seite und oft auch noch aus anderen Blickrichtungen. So kann die Tätigkeit der einzelnen Gliedmaße und das Zusammenspiel aller sehr gut studiert werden. Besonders angenehm war bei der Auswertung

¹⁾ Als Bewegungsfolge bezeichne ich die bewegungsmorphologische Einheit, d. h. einen Abschnitt des Bewegungsvorganges von einer bestimmten Gliedmaßenstellung bis zur Wiederkehr der gleichen. Der Einheitlichkeit halber läßt man die Bewegungsfolge mit dem Auftreten einer Hintergliedmaße beginnen.

²⁾ Die Filme befinden sich im Archiv des Veterinär-Anatomischen Instituts der Humboldt-Universität Berlin.

auch das beim Aufbau der Filmenzyklopädie angewandte „Baukastenprinzip“, das es ermöglicht, sowohl die verschiedenen Gangarten derselben Tierart untereinander als auch gleiche Gangarten verschiedener Tiere beliebig zu vergleichen. So trugen gerade diese Filmeinheiten nicht wenig dazu bei, unsere Vorstellungen über die verschiedenen Gangarten der Säugetiere und ihren inneren, letzten Endes auf Koordinationsleistungen des Zentralnervensystems zurückgehenden Zusammenhang zu erweitern und abzurunden. Ich möchte dies noch an einigen Beispielen belegen.

Es zeigte sich u. a., daß einzelne Arten, z. B. Guanaco (Film E 2), beim Galoppieren in kurzen Zeitabständen von Rechts- in Linksgalopp und wieder zurück fallen, offenbar, um nicht über längere Strecken hinweg dauernd *einem* der beiden diagonalen Gliedmaßenpaare die Hauptlast der Fortbewegung aufzubürden. Bemerkenswert ist auch der Galopp von Bibobanteng (Film E 10). Anders als im allgemeinen bei Säugetieren üblich, wirken bei ihm die sagittalen Gliedmaßenpaare in der gleichen Weise zusammen, wie sonst die diagonalen. Das Tier setzt also beispielsweise in der Bewegungsfolge zuerst den linken Hinterfuß auf, läßt dann kurz nacheinander den rechten Hinter- und Vorderfuß folgen und setzt zuletzt den linken Vorderfuß auf. Diese Bewegungsform war bisher bei den Haustieren nur als Ausnahmegangart unter der Bezeichnung „Kreuzgalopp“ (hinten Rechts-, vorn Linksgalopp oder umgekehrt) bekannt; offenbar ist sie bei einzelnen Bovidenarten aber ganz normal. Wie es sich mit der Beanspruchung der Gliedmaßen bei dieser Gangart verhält, bedarf noch der Aufklärung.

Die Filmauswertung führte auch zu der Erkenntnis, daß kleinere, zu schneller Fortbewegung befähigte digitigrade und unguigrade Tiere über eine vervollkommnete Art des Galopps verfügen. Während beispielsweise Pferd, Rind, große Hirscharten usw. beim schnellen Galopp eine Schwebephase nur *zwischen* den Bewegungsfolgen (also zwischen der zuletzt fußenden Vordergliedmaße der einen und der zuerst fußenden Hintergliedmaße der folgenden Bewegungsfolge) einfügen, können Hasen, Gazellen usw. sowie auch manche Raubtiere (s. Film E 53 über den Galopp des Boxers) außerdem noch *innerhalb* der Bewegungsfolge — zwischen den Fußungsmomenten der zur Mitteldiagonalen gehörigen Hinter- und Vordergliedmaße — also im Augenblick der stärksten Körperstreckung — den Körper vollkommen vom Erdboden lösen. So entsteht der sog. „Sprunggalopp“ (9).

Im Schreiten verwenden die Säugetiere nicht nur den Schritt und den Paßgang, sondern teilweise auch den Trab. Das gilt besonders von den auf Bäumen lebenden Tieren beim langsamen Klettern in horizontaler oder vertikaler Richtung (s. Film E 26 *Perodicticus potto*). Die synchrone Aktion der diagonalen Gliedmaßen bei dieser Fortbewegungsart erweist sich offenbar hier als besonders vorteilhaft: Sie erspart dem Tier seitliche Einbiegungen des Rückens, die beim Schritt und besonders beim Paß erforderlich sind,

um den Körperschwerpunkt über der Unterstützungsfläche zu halten. Das damit verbundene rhythmische Hin- und Herschwingen des Schwerpunktes von einer Seite auf die andere (4) würde somit die Stabilität der Bewegung an und auf dünnen und schwankenden Ästen sehr beeinträchtigen. Die Anthropoiden und viele andere Affen schreiten auch auf der Erde (s. Film E 45 über den Vierfüßergang eines Orang) im Trab. Möglicherweise hat sich dieser Schreittrab, der bei ausschließlich an das Leben auf der Erde gebundenen Tieren (*Artiodactyla* und *Perissodactyla*) kaum vorkommt, im Zusammenhang mit dem Baumleben stärker ausgeprägt und findet nun sekundär auch bei den ganz oder teilweise zum Leben auf dem Erdboden zurückgekehrten Primaten Verwendung. Auch die schreitende Fortbewegung des Menschen ist eigentlich ein Schreittrab, gekennzeichnet durch die synchrone Aktion der diagonalen Gliedmaßen, mit der Besonderheit jedoch, daß die Schultergliedmaßen den Erdboden nicht mehr erreichen.

Nach diesen Beobachtungen können (8) die Gangarten Schritt, Trab und Paß sowohl beim langsamen Schreiten wie auch beim schnellen Lauf auftreten. Der Schreit-Schritt ist die bevorzugte Gangart vieler plantigrader Tiere, der Lauf-Schritt ist die häufigste beschleunigte Fortbewegung von Elephas. Der Schreit-Trab ist vielen kletternden Tieren, besonders Primaten — diesen auch auf der Erde — eigentümlich. Der Lauf-Trab kommt vor allem den Huf- und Klautentieren, soweit sie überhaupt traben, und vielen digitigraden Carnivoren zu. Schreit-Paß und Lauf-Paß werden vielfach — wenn auch nicht immer — von den gleichen Arten in Anpassung an die Fortbewegungsgeschwindigkeit ausgeübt.

Die Gangarten Schritt, Trab und Paß gehen oft fließend ineinander über und bilden eine einheitliche Gruppe von Bewegungskoordinationen, die sich von den Galoppformen deutlich abhebt. Die Verwandtschaft von Schritt, Trab und Paß ergibt sich außerdem auch aus den Untersuchungen von v. HOLST (1). Seine Versuchstiere (Hunde und Pferde) konnten die Vordergliedmaßen in schnellerem Rhythmus bewegen als die Hintergliedmaßen, so daß sich im Bewegungsbild ein fortlaufender Übergang von Schritt zu Trab zu Paß zu Schritt zu Trab usw. ergab, und zwar sowohl beim Schreiten wie auch beim Lauf.

Literatur

1. v. HOLST, E.: Relative Koordination. *Ergebnisse der Physiologie* 42, 1939.
2. KRÜGER, W.: Der Bewegungsablauf an der Schultergliedmaße des Pferdes beim Schritt, Trab und Galopp. *Tierärztl. Rdsch.* 1937, 809 u. 825.
3. KRÜGER, W.: Der Bewegungsablauf an den Hintergliedmaßen des Pferdes im Schritt, Trab und Galopp. *Tierärztl. Rdsch.* 1939, 549.
4. KRÜGER, W.: Die Wirbelsäulenschwingungen bei der Bewegung des Pferdes. *Berl. Münch. tierärztl. Wechschr.* 1939, 197.
5. KRÜGER, W.: Die Arbeit der Gliedmaßen beim Galopp. *Tierärztl. Rdsch.* 1939, 250.

6. KRÜGER, W.: Der Bewegungsablauf an der äußeren Vordergliedmaße des Pferdes beim Galopp. Dtsch. tierärztl. Wchschr. 1939, 70.
7. KRÜGER, W.: Die Fortbewegung des Pferdes. Anltg. d. dtsh. Ges. f. Züchtungskunde, H. 43, Berlin 1939.
8. KRÜGER, W.: Die Bewegungstypen der Säugetiere. Handb. d. Zoologie (noch unveröffentlicht).
9. SLIJPER, E. J.: Vergleichende Anatomie d. Wirbeltiere. Amsterdam, 1947.

Filme des Instituts für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen (Encyclopaedia Cinematographica)

- E 1 *Elephas maximus* (L.) — Schritt
- E 2 *Lama huanacus* (MOL.) — Galopp
- E 3 *Myocastor coypus* (MOL.) — Schwimmen und Tauchen
- E 4 *Hydrochoerus capybara* (ERXL.) — Schwimmen und Tauchen
- E 5 *Loxodonta africana* (BLBCH.) — Schritt
- E 7 *Pan troglodytes* (BLBCH.) — Vierfüßbergang
- E 8 *Pan troglodytes* (BLBCH.) — Zweifüßbergang
- E 9 *Loxodonta africana* (BLBCH.) — Trab
- E 10 *Bibos banteng* (RAFFL.) — Galopp
- E 13 *Bison bison* (L.) — Schritt
- E 14 *Ammotragus lervia* (PALL.) — Klettern
- E 15 *Thalarctos maritimus* (ERXL.) — Schritt
- E 16 *Thalarctos maritimus* (ERXL.) — Klettern
- E 18 *Jaculus jaculus* (L.) — Graben I
- E 19 *Jaculus jaculus* (L.) — Graben II
- E 20 *Meriones persicus* (BLANF.) — Graben
- E 21 *Tachyglossus aculeatus* (SHAW & NODDER) — Laufen
- E 22 *Tachyglossus aculeatus* (SHAW & NODDER) — Eingraben
- E 24 *Potos flavus* — Klettern
- E 25 *Nycticebus coucang* (BODD.) — Klettern
- E 26 *Perodicticus potto* (E. GEOFFR.) — Klettern
- E 31 *Ursus arctos* (L.) — Galopp
- E 33 *Phoca vitulina* (L.) — Schwimmen und Tauchen
- E 37 *Marmosa ruatanica isthmica* (GOLDMANN) — Klettern
- E 38 *Homo sapiens* (L.) — Gehen I (Knabe; 11 Monate)
- E 39 *Homo sapiens* (L.) — Gehen II (Mädchen; 12 Monate)
- E 43 *Pan troglodytes* (BLBCH.) — Vierfüßbergang II
- E 44 *Gorilla gorilla* (WYMAN) — Vierfüßbergang
- E 45 *Simia satyrus* (L.) — Vierfüßbergang
- E 46 *Canis familiaris* (L.) — Deutscher Schäferhund — Schritt
- E 47 *Canis familiaris* (L.) — Deutscher Schäferhund — Paßtrab
- E 48 *Canis familiaris* (L.) — Deutscher Schäferhund — Kreuztrab
- E 49 *Canis familiaris* (L.) — Deutscher Schäferhund — Langsamer Galopp
- E 50 *Canis familiaris* (L.) — Deutscher Schäferhund — Schneller Galopp
- E 51 *Canis familiaris* (L.) — Boxer — Schritt
- E 52 *Canis familiaris* (L.) — Boxer — Kreuztrab
- E 53 *Canis familiaris* (L.) — Boxer — Galopp

- E 54 *Choloepus didactylus* (L.) — Klettern
E 55 *Loxodonta africana cyclotis* (MATSCHIE) — Schritt
E 60 *Elephas maximus* (L.) — Trab

New Films: — Films nouveaux: — Neue Filme

E 120 *Nyctalus noctula* (L.) — Kaubewegungen 80 m (J. W. SLUITER)
Kaubewegungen einer Fledermaus. Die Kaugeschwindigkeit ist vom Wachzustand abhängig, während die Koordination nicht beeinflusst wird.

E 121 *Aequidens portalegrensis* (Hensel) — Kampf zweier Männchen
120 m (K. LORENZ)

Verlauf eines Kampfes zwischen zwei rivalisierenden Buntbarschmännchen.

E 122 *Haplochromis strigigenus* (Pfeffer) — Gleichgeschlechtliche Paarung zweier Männchen 35 m (K. LORENZ)

Unter bestimmten Umständen übernimmt bei Begegnungen zweier Männchen des Kleinen Maulbrüter eines die Rolle des Weibchens; Balz und Paarung können dann, wie im vorliegenden Fall, alle Stadien bis zum Ablachen durchlaufen.