

Die Kontrolle sechsbeinigen Laufens:  
Erweiterung des Simulationssystems Walknet zur  
quantitativen Beschreibung verschiedener biologischer  
Experimente

Diplomarbeit

am Fachbereich Biologische Kybernetik / Theoretische Biologie  
im Studiengang Biologie  
der Universität Bielefeld  
Betreuer: Prof. Dr. Holk Cruse

vorgelegt von

Ulrich Beckers

Münster 2002

# Inhalt

<b>1. EINLEITUNG .....</b>	<b>1</b>
<b>2. DAS SELEKTORNETZ .....</b>	<b>4</b>
<b>2.1 Anforderungen an das Selektornetz .....</b>	<b>4</b>
<b>2.2 Die bisherigen Selektornetzversionen .....</b>	<b>5</b>
<b>2.2.1 Das Selektornetz 1 .....</b>	<b>5</b>
<b>2.2.2 Das Selektornetz 2 .....</b>	<b>6</b>
<b>2.3 Das Selektornetz 3 .....</b>	<b>8</b>
<b>2.4 Überlegungen zur Robustheit des Selektornetzes 3 .....</b>	<b>10</b>
<b>3. DIE KOORDINATIONSMECHANISMEN .....</b>	<b>15</b>
<b>3.1 Anforderungen an die Koordinationsmechanismen .....</b>	<b>15</b>
<b>3.2 Die Basiskoordination .....</b>	<b>16</b>
<b>3.3 Weitere Koordinationsmechanismen .....</b>	<b>18</b>
<b>3.4 Koordinationseinflüsse für komplexe Laufsituationen .....</b>	<b>19</b>
<b>3.4.1 Mechanismus 5 .....</b>	<b>19</b>
<b>3.4.2 Der Belastungsfaktor load .....</b>	<b>21</b>
<b>3.4.3 Mechanismus 5y .....</b>	<b>22</b>
<b>3.4.4 Änderung von Mechanismus 1 .....</b>	<b>24</b>
<b>3.4.5 Änderung von Mechanismus 2 .....</b>	<b>24</b>
<b>4. DAS SIMULATIONSSYSTEM .....</b>	<b>26</b>
<b>4.1 Aufbau der Simulation .....</b>	<b>26</b>
<b>4.2 Das Simulationssystem liegt in zwei Versionen vor .....</b>	<b>27</b>
<b>4.2.1 Identisch implementierte Koordinationsmechanismen beider Versionen des Simulationssystems .....</b>	<b>27</b>
<b>4.2.2 Version A des Simulationssystems .....</b>	<b>29</b>

4.2.3 Version B des Simulationssystems .....	32
<b>5. SIMULATIONSERGEBNISSE .....</b>	<b>34</b>
5.1 Ermittlung und Darstellung der Ergebnisse .....	34
5.2 Simulationsergebnisse des ungestörten Laufens .....	35
5.2.1 Simulationsergebnisse der Version A .....	36
5.2.2 Simulationsergebnisse der Version B .....	40
<b>5a SIMULATION KOMPLEXER LAUFSITUATIONEN I (STEHENDE BEINE).....</b>	<b>45</b>
5a.1 Ergebnisse der Simulation .....	45
5a.1.1 Situation L2 .....	46
5a.1.2 Situation L2 R2 .....	47
5a.1.3 Situation L2 L3 R2 R3 .....	50
5a.1.4 Situation L3 R3 .....	52
5a.1.5 Situation L1 L3 R1 R3 .....	54
5a.1.6 Situation L1 L2 R1 R2 .....	57
5a.1.7 Situation L1 .....	59
5a.1.8 Situation L1 R1 .....	61
5a.1.9 Situation L1 L2 .....	63
5a.1.10 Situation L1 L2 L3 .....	65
<b>5b SIMULATION KOMPLEXER LAUFSITUATIONEN II (AMPUTATIONSVERSUCHE) .....</b>	<b>68</b>
5b.1 Ergebnisse der Simulation .....	68
5b.1.1 Situation L1 .....	69
5b.1.2 Situation L3 .....	72
5b.1.3 Situation L2 .....	73
5b.1.4 Situation L1 R3 .....	76
5b.1.5 Situation L2 R2 .....	78
5b.1.6 Situation L3R2 .....	81
5b.1.7 Situation R1 R2 R3 L1 L3 .....	82

<b>6. INTEGRATION IN DAS WALKNET .....</b>	<b>84</b>
<b>6.1 Einbau des Selektornetzes 3 in das Walknet .....</b>	<b>84</b>
<b>6.2 Ergebnisse nach Einbau des Selektornetzes 3 .....</b>	<b>85</b>
<b>7. DISKUSSION .....</b>	<b>89</b>
<b>7.1 Vergleich der beiden Simulationssysteme .....</b>	<b>89</b>
<b>7.1.1 Ungestörter Lauf .....</b>	<b>89</b>
<b>7.1.2 Fixierte Beine .....</b>	<b>90</b>
<b>7.1.3 Amputationsversuche .....</b>	<b>92</b>
<b>7.2 Zusammenfassung der diskutierten Ergebnisse .....</b>	<b>94</b>
<b>7.3 Integration in das Walknet .....</b>	<b>94</b>
<b>8. AUSBLICK .....</b>	<b>96</b>
<b>8.1 Änderungen in der Simulation .....</b>	<b>96</b>
<b>8.2 Benutzerschnittstelle des Programms .....</b>	<b>96</b>
<b>8.3 Weitere Integration in das Walknet .....</b>	<b>97</b>
<b>9. ZUSAMMENFASSUNG .....</b>	<b>98</b>
<b>LITERATUR .....</b>	<b>100</b>
<b>ANHANG .....</b>	<b>104</b>

## 1. Einleitung

Die Evolution hat verschiedene Laufsysteme entwickelt. Sechsbeiniges Laufen tritt in der Entwicklungsgeschichte mit der im Devon (vor ca. 400 Mio Jahren) entwickelten Klasse Insecta (auch Hexapoda genannt) relativ früh auf (Lehmann, Hilmer, 1997). Diese evolutionär sehr erfolgreiche Klasse besitzt als ein Hauptbestimmungskriterium adulter Tiere sechs Laufbeine (Imagines beinlos) (Schäfer, 1994). Vier- oder zweibeiniges Laufen wurde erst später in der Evolution entwickelt.

Daher stellt das sechsbeinige Laufen auch einen Forschungsschwerpunkt bei der Software- und Hardwaresimulation (Schreitroboter) von Laufverhalten dar. Als ein bewährtes Vorbild für eine Simulation dient die Stabheuschrecke *Carausius morosus* (siehe Abbildung 1.1). Diese besitzt eine übersichtliche Morphologie und eine vergleichsweise nicht allzu komplexe Neuroanatomie, so dass man vermuten kann, dass die Kontrolle des Laufverhaltens relativ einfach ist.



**Abbildung 1.1:**  
*Carausius morosus*

Der Lauf einer Stabheuschrecke ist hoch koordiniert. Schon frühe Untersuchungen (v. Holst 1943, Wendler 1964) zeigten, dass jedes Bein ein eigenes Kontrollsystem besitzt. Die Bewegung der einzelnen Beine während des Laufens lässt sich in zwei Phasen unterteilen: Entweder befindet sich ein Bein am Boden und führt eine Stemm-bewegung aus oder es besitzt keinen Bodenkontakt und eine Schwingbewegung wird ausführt. Dabei ist die Stemm-bewegung beim vorwärts gerichteten Lauf eine Beinbewegung in posteriorer Richtung, während die Schwingbewegung nach anterior ausgeführt wird. Beim normalen Vorwärtslauf wird die Stemm-bewegung bis zu einem in Körperkoordinaten bestimmten Punkt, der *posterior extreme position* (PEP) ausgeführt, während das Ende der Schwingbewegung durch einen entsprechenden anterioren Punkt, der *anterior extreme position* (AEP), definiert ist.

Die Kontrollsysteme jedes Beines können als Oszillatoren betrachtet werden, bei denen die Beinposition zwischen der AEP und PEP hin und her schwingt. Die Bewegungen

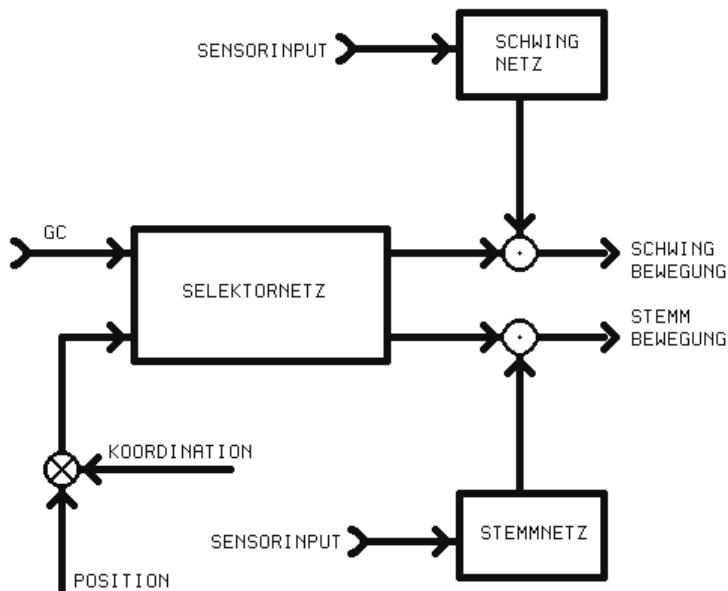
der Beine sind über Koordinationsmechanismen gekoppelt (Wendler, 1964), so dass sich ein geordnetes und stabiles Laufmuster einstellt. Abhängig von der Laufgeschwindigkeit gibt es zwei Grundtypen von Laufmustern: den tripododen Gang bei hohen Laufgeschwindigkeiten, bei dem sich immer drei Beine gleichzeitig in der Schwingbewegung befinden oder, bei niederen Geschwindigkeiten oder hoher Belastung, den tetrapoden Gang, bei dem sich maximal zwei Beine gleichzeitig in der Schwingphase befinden dürfen (Graham, 1985).

Die Koordinationsmechanismen sind so leistungsfähig, dass auf Ereignisse, die den Lauf stören, dynamisch reagiert wird und der Lauf so stabil bleibt, dass das System nicht kollabiert. Sogar der Verlust von mehreren Laufbeinen lässt das System nicht zusammenbrechen. Vielmehr werden die verbliebenen Beine werden so koordiniert, dass ein weitgehend stabiler Lauf immer noch möglich ist (u. a. Wendler, 1964; Bässler, 1971; Graham, 1977).

Als Voraussetzung für eine exakte Simulation des Laufens ist die möglichst genaue Kenntnis des Verhaltens des biologischen Vorbildsystems unerlässlich. Neben den Versuchen zu Laufsituationen, wie sie in der Natur vorkommen (Lauf über Hindernisse, Verlust von Beinen etc.), bieten künstliche Versuchssituationen oft einen erweiterten Einblick in die Verhaltensorganisation.

So wurden in Experimenten die Körper der Tiere so fixiert, dass einige Beine frei auf einem Laufrad laufen konnten, andere hingegen auf einer angebrachten Plattform standen (Cruse, Saxler, 1980). Es wurde beobachtet, dass in fixierten Beinen Kräfte erzeugt werden, die spezifisch von der Bewegung der benachbarten Beine abhängig sind. Diese bei den “stehenden Beinen eines laufenden Tieres“ beobachteten Kraftoszillationen werden auf die Wirkung koordinierender Einflüsse zurückgeführt. In einer zweiten hier näher betrachteten Gruppe von Versuchen, wird die Koordination der Beine bei frei (Graham, 1977) oder auf dem Laufrad (Wendler, 1974) laufenden Tieren nach Amputation verschiedener Beine betrachtet .

Das Ziel eines Simulationssystems ist, all diese Verhaltensweisen reproduzieren zu können. Cruse et al. stellten 1995 das Simulationssystem “Walknet“ vor, welches den Lauf der Stabheuschrecke simuliert. Das Walknet besteht aus sechs über Koordinationsmechanismen gekoppelten Einzelmodulen, welche jeweils in drei Untermodulen unterteilbar sind. Bei diesen Modulen (siehe Abbildung 1.2) handelt es sich um zwei neuronale Netze, die die Bewegungstrajektorie bei der Schwing- und Stemmbewegung kontrollieren, und um das Selektornetz, welches entscheidet, ob sich das Bein in der Schwing- oder Stemmpause befindet.



**Abbildung 1.2:** Schematische Übersicht über den Aufbau eines Beinmoduls im Walknet

Im ursprünglichen Walknet lieferte das Selektornetz nur diskrete Werte zur Aktivierung entweder des Schwing- oder des Stemmnetzes. Die Simulation ist hiermit u. a. im Stande, geradeaus zu laufen, Hindernisse zu überwinden und nach Störungen weiterzulaufen. Komplexere Laufverhalten, wie oben beschrieben, kann dieses System nicht simulieren. Ein erweitertes Selektornetz (Schuchert, 1999) wurde vorgestellt, bei dem das Netz so modifiziert wurde, dass auch diese Laufverhalten begrenzt simuliert werden können.

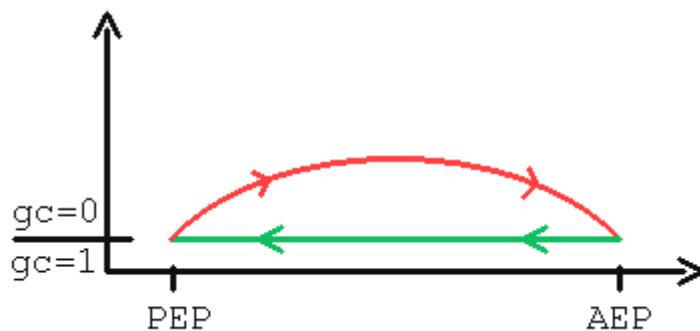
Das Ziel dieser Diplomarbeit ist es, das Selektornetz und die Koordinationsmechanismen zwischen den Beinen so weiter zu entwickeln, dass das Modell komplexe Situationen im Rahmen der Genauigkeit der biologischen simulieren kann.

## 2. Das Selektornetz

Das Selektornetz ist im Simulationssystem “Walknet“ die für das Umschalten des Schwing- oder Stemmnetzes verantwortliche Funktionseinheit. In diesem Kapitel wird das bisherige und im Rahmen dieser Arbeit weiterentwickelte Selektornetz im Detail vorgestellt.

### 2.1 Anforderungen an das Selektornetz

Wie in der Einleitung bereits erwähnt, kann man beim Laufbein zwischen zwei Zuständen unterscheiden: der Schwing- und der Stemmphase. Die primäre Aufgabe des Selektornetzes ist es, zu entscheiden, in welcher Phase sich ein Bein zu einem Zeitpunkt befinden soll. Dabei soll ein Bein so lange eine Stemmbeugung ausführen, bis es die PEP erreicht. Die Schwingbewegung soll entsprechend durch die AEP begrenzt sein (siehe Abbildung 2.1).



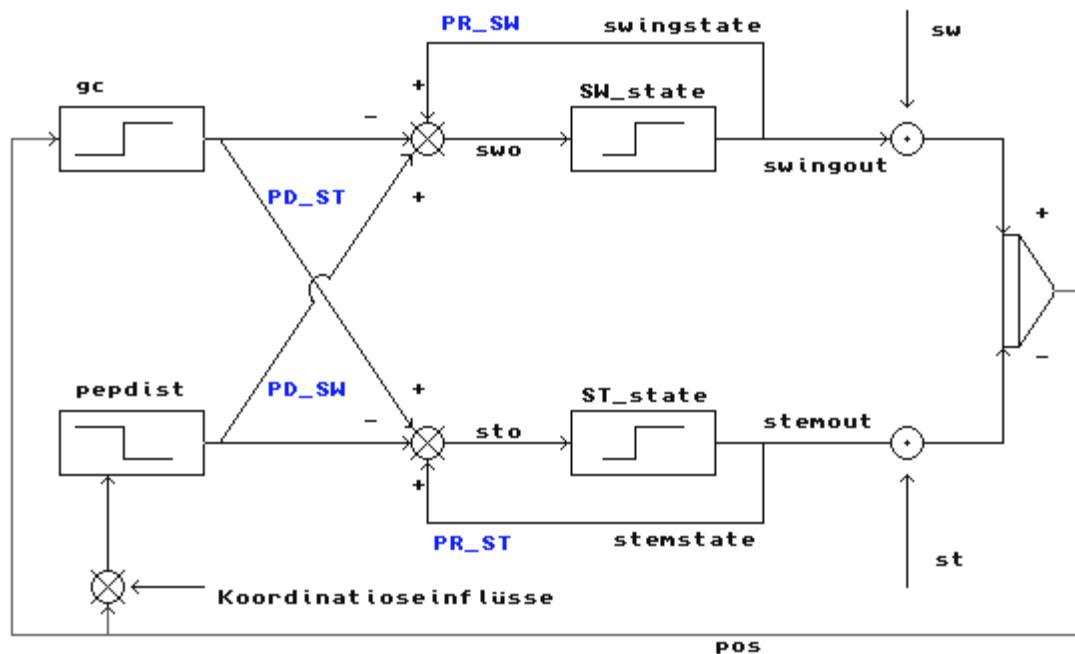
**Abbildung 2.1:** Seitenansicht des Verlaufs eines idealen Schrittes. Während der Stemmphase (grün) ist  $gc=1$ , während der Schwingphase (rot) ist  $gc=0$ .

Das Selektornetz soll das Umschalten zwischen diesen beiden Phasen sicherstellen. Als Eingangswerte für das Selektornetz werden zunächst die aktuelle Beinposition (*pos*), gemessen in einem körperfesten Koordinatensystem, sowie ein Bodenkontaktsensor (*gc*) angenommen. Das System muss für koordinierende Einflüsse (siehe Kapitel 3) und eventuell weitere sensorische Einflüsse erweiterbar bleiben. Da das Selektornetz nicht nur die Entscheidung in welcher Phase sich das Bein befindet liefern soll, sondern auch die Stärke der Stemm- und Schwingbewegung festlegen, werden als Ausgangswert zwei Werte benötigt, einer zur Erregung des Stemmuskels (*stemout*) und einer zur Erregung des Schwingmuskels (*swingout*).

## 2.2 Die bisherigen Selektornetzversionen

### 2.2.1 Das Selektornetz 1

Das von Cruse et al. (1993) vorgestellte Selektornetz besteht aus einem einfachen rekurrenten Netzwerk mit zwei über positive Rückkopplung vernetzten Neuronen:, deren Aktivitäten werden mit *stemout* (Stemmneuron) und *swingout* (Schwingneuron) bezeichnet. Bei der Simulation eines einzelnen Selektornetzes wird als Eingangswert nur die aktuelle Beinposition eingespeist. Im Verbund mehrerer Netze werden beim Eingangswert noch koordinierende Einflüsse berücksichtigt. Abbildung 2.2 zeigt ein Schaltbild dieser Version des Selektornetzes.



**Abbildung 2.2:** Das Selektornetz nach Cruse et al. (1993). Die Gewichte sind blau dargestellt.

Charakteristisch für dieses Selektornetz sind vier Stufenfunktionen: *gc*, *pepdist*, *SW\_state* und *ST\_state*. Diese fungieren als eine Art Kippschalter, bei denen ein unterschwelliges Eingangssignal auf null gesetzt wird und ein überschwelliges auf eins. Die Funktion *gc* beschreibt einen Sensor für das Erreichen der AEP: ist der Wert von  $pos \leq$  der AEP, ist der Ausgangswert der Funktion *gc* = null, ist  $pos >$  AEP, ist *gc* = eins. Die Bedeutung von *gc* unterscheidet sich in der hier genutzten Version von der in Abbildung 2.1 angegebenen Definition. Die Funktion *pepdist* ist ein Sensor für das

Erreichen der PEP: ist der Wert von  $pos \geq$  der PEP, ist der Ausgangswert von  $pepdist =$  null, ist  $pos < PEP$ , ist  $pepdist =$  eins.

Das Netz zeigt ein oszillatorisches Verhalten für die Erregung an den Ausgängen  $stemout$  und  $swingout$ , beide Ausgänge sind im Wechsel aktiviert oder inaktiviert. Die Rückkopplungen dienen der Stabilisierung des jeweiligen Zustandes. Mit dieser Version des Selektornetzes ist eine Vielzahl von Laufsituationen simulierbar. Da jedoch an den Ausgängen  $swingout$  und  $stemout$  nur feste und keine variablen Ausgangswerte erzeugt werden können, ist eine Abstufung der Muskelerregung nicht simulierbar.

### 2.2.2 Das Selektornetz 2

Um komplexere Laufverhalten zu simulieren, muss das Netz so abgeändert werden, dass es eine variable Muskelerregung erzeugen kann.

Eine erweiterte Version des Selektornetzes (Schuchert, 1999), das Selektornetz 2 (Abbildung 2.3), erreicht dieses durch folgende Veränderungen:

1. Veränderung der Funktion  $pepdist$
2. Verlagerung der Stufenfunktionen  $SW\_state$  und  $ST\_state$  in die positive Rückkopplungsschleife
3. Einfügen einer negativen Rückkopplung (NR\_ST und NR\_SW)
4. Einfügen von Schwellwertfunktionen für die Werte  $swingout$  und  $stemout$

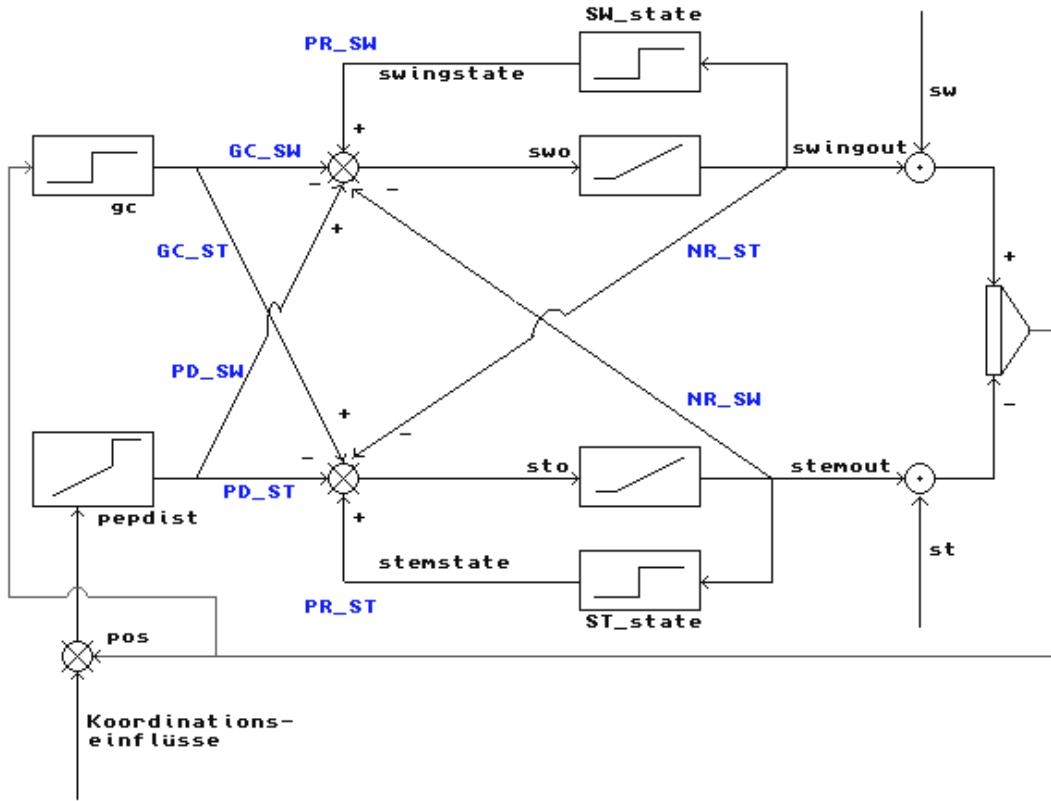
Zu 1:

Die Funktion  $pepdist$  hat hierbei zwei Aufgaben. Zum einen ermöglicht sie nun einen zum Positionswert und den Koordinationseinflüssen proportionalen Ausgangswert, zum anderen ist sie, wie bisher, für das Umschalten von der Stemmpphase in die Schwingphase verantwortlich. Dieses wird durch den Wert  $SW\_Start$  erreicht.

Mathematisch wird die Funktion als

$$\begin{aligned} pepdist &= PEP - pos & | \text{ mit } pepdist \leq 0, \text{ sonst} \\ & & pepdist = SW\_Start \end{aligned}$$

dargestellt.



**Abbildung 2.3:** Das Selektornetz 2 nach Schuchert (1999). Die Gewichte sind blau dargestellt.

Zu 2:

Da *swingout* und *stemout* nun beliebige Werte  $\geq 0$  annehmen können, müssen, um ein unbegrenztes Wachstum dieser Werte zu verhindern, die auf diese Werte einwirkenden positiven Rückkopplungen begrenzt werden. Die Schwellwerte der Rückkopplungen (*ST\_state*, *SW\_state*) sind dabei frei wählbare Parameter. Es erscheint biologisch plausibel, die Schwellwerte auf den Grenzwert null zu setzen, so dass jegliche Aktivierung der Neuronen positiv rückgekoppelt ist.

Zu 3:

Um eine gleichzeitige Aktivierung des Stemm- und Schwingneurons zu vermeiden, sind diese negativ miteinander rückgekoppelt.

Zu 4:

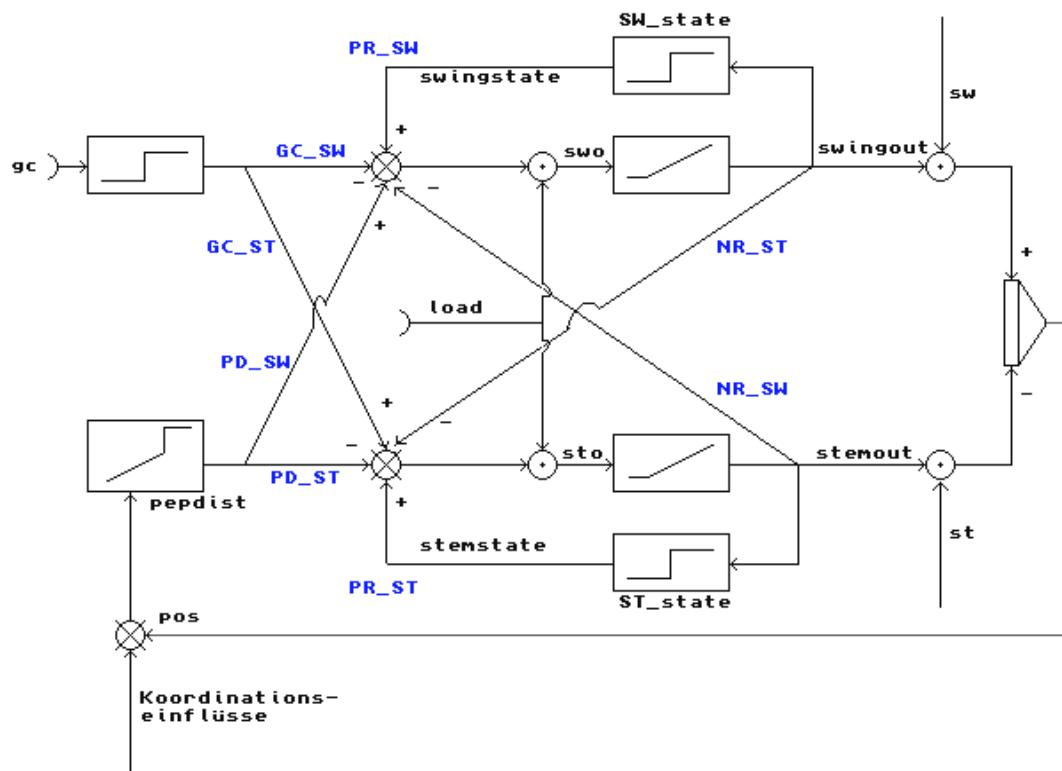
Um eine biologisch unplausible, negative Aktivierung des Stemm- oder Schwingneurons zu verhindern, muss ein Schwellwert eingefügt werden, der Werte  $< 0$  auf null setzt.

## 2.3 Das Selektornetz 3

Das in dieser Arbeit entwickelte Selektornetz 3 (Abbildung 2.4) ist eine leicht modifizierte Version des Selektornetz 2.

Es unterscheidet sich von diesem in drei Punkten:

1. Anpassung an eine dreidimensionale Simulation
2. Optionale Erweiterung des Netzes um den Faktor *load*
3. Die Wahl des Parametersatzes.



**Abbildung 2.4:** Das Selektornetz 3. Die Gewichte sind blau dargestellt.

Zu 1:

Das Selektornetz wurde so abgeändert, dass *gc* dem Bodenkontaktsensor entspricht, wie er in *Carausius* gefunden wurde. Dieser Sensor ist, solange das Bein Bodenkontakt hat, auf 1 gesetzt, sonst auf 0.

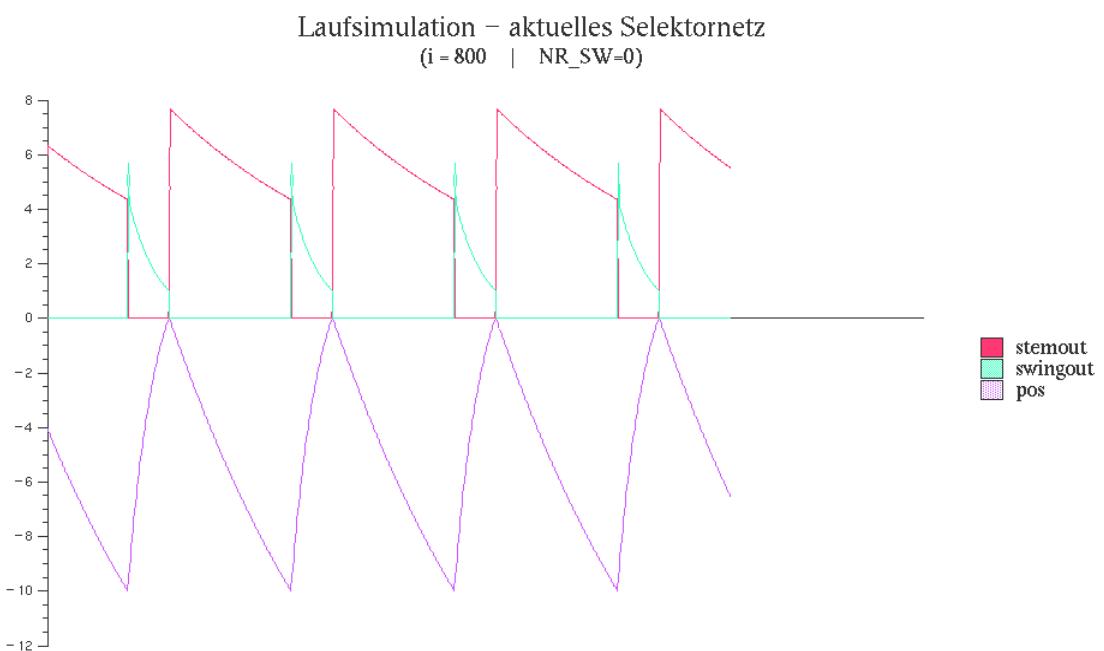
Gleichzeitig wird, wenn sich das Bein in der Schwingphase befindet und die AEP nach anterior überschreitet, Bodenkontakt hergestellt. Befindet sich das Bein in der Stemmphase und überschreitet die PEP nach posterior, wird das Bein vom Boden abgehoben.

Zu 2:

Der Einfluss *load* wurde eingeführt, um Situationen verschiedener mechanischer Belastungen im Bein (z. B. Amputation, Festhalten eines Beines) zu simulieren. Eine eingehende Besprechung des Faktors *load* findet sich in den weiteren Kapiteln, insbesondere der Diskussion.

Zu 3:

Die Wahl der Parameter wurde entsprechend den in Abschnitt 2.4 dargestellten Überlegungen durchgeführt. Für alle weiteren Versuche werden die dort aufgeführten Parameter genutzt.



Das Netz zeigt eine regelmäßige Oszillation des Positionswertes zwischen der AEP und PEP. Die Werte *stemout* und *swingout* nehmen variable Werte an.

## 2.4 Überlegungen zur Robustheit des Selektornetzes 3:

Wie oben besprochen, soll das Selektornetz eine stabile Oszillation zwischen der bis zum Erreichen der PEP andauernden Stemmphase und der bis zum Erreichen der AEP andauernden Schwingphase zeigen. Das Verhalten des Selektornetzes wird durch einen Parametersatz beeinflusst. Dieser soll dem Netz ein stabiles Verhalten verleihen und muss so gewählt sein, dass das Netz auch durch äußere Einflüsse nicht zum Kollabieren gebracht werden kann. Im folgenden wird die Herleitung eines stabilen Parametersatz erläutert.

Aus der Abbildung 2.4 des Selektornetzes 3 lassen sich Gleichungen ableiten, mit denen das Verhalten des Netzes zu jeder Zeit beschrieben werden kann.

Für den Ausgang des Stemmneurons gilt:

$$\begin{aligned} \text{stemout} &= \text{sto} & | \text{ mit } \text{sto} \geq 0, \text{ sonst } \text{stemout} = 0 \\ (\text{Gl.1}) \quad \text{sto} &= \text{gc} * \text{GC\_ST} - \text{pepdist} * \text{PD\_ST} - \text{NR\_ST} * \text{swingout} + \text{PR\_ST} * \\ &\quad \text{stemstate} \end{aligned}$$

Für den Ausgang des Schwingneurons gilt:

$$\begin{aligned} \text{swingout} &= \text{swo} & | \text{ mit } \text{swo} \geq 0, \text{ sonst } \text{swingout} = 0 \\ (\text{Gl.2}) \quad \text{swo} &= -\text{gc} * \text{GC\_SW} + \text{pepdist} * \text{PD\_SW} - \text{NR\_SW} * \text{stemout} + \\ &\quad \text{PR\_SW} * \text{swingstate} \end{aligned}$$

Für die Gleichungen gelten folgende Bedingungen:

$$\begin{aligned} \text{stemstate} &= 1 & | \text{ mit } \text{stemout} \geq \text{ST\_state}, \text{ sonst } \text{stemstate} = 0 \\ \text{swingstate} &= 1 & | \text{ mit } \text{swingout} \geq \text{SW\_state}, \text{ sonst } \text{swingstate} = 0 \\ \text{pepdist} &= \text{SW\_Start} & | \text{ mit } \text{pos} \leq \text{PEP}, \text{ sonst } \text{pepdist} = \text{PEP} - \text{pos} \end{aligned}$$

Das Selektornetz soll nur diese vier verschiedenen Zustände zulassen:

- ⇒ Stemmphase
- ⇒ Den Grenzfall des Umschaltens von der Stemmphase in die Schwingphase
- ⇒ Schwingphase
- ⇒ Den Grenzfall des Umschaltens von der Schwingphase in die Stemmphase.

Betrachtet man nun obige Gleichungen (Gleichung 1 und 2) für jeden dieser vier Zustände, lassen sich daraus Bedingungen für die einzelnen Parameter ableiten.

Durch Einsetzen von *stemstate* (1 bzw. 0), *swingstate* (1 bzw. 0) und *gc* (1 bzw. 0) in die Gleichungen zu den vier Zuständen, sowie der Berücksichtigung, dass während der Stemmphase (*NR\_ST* \* *swingout*) = 0 und während der Schwingphase (*NR\_SW* \* *stemout*) = 0 sind, erhält man folgende Gleichungen:

Während der Stemmphase

$$(Gl. 3) \quad sto = GC\_ST - pepdist * PD\_ST + PR\_ST > ST\_state$$

$$(Gl. 4) \quad swo = -GC\_SW + pepdist * PD\_SW - NR\_SW * stemout \leq 0$$

Am Umschaltpunkt von der Stemm- in die Schwingphase

$$(Gl. 5) \quad sto = -SW\_Start * PD\_ST - NR\_ST * swingout \leq 0$$

$$(Gl. 6) \quad swo = SW\_Start * PD\_SW + PR\_SW > SW\_state$$

Während der Schwingphase

$$(Gl. 7) \quad sto = -pepdist * PD\_ST - NR\_ST * swingout \leq 0$$

$$(Gl. 8) \quad swo = pepdist * PD\_SW + PR\_SW > SW\_state$$

Am Umschaltpunkt von der Schwing- in die Stemmphase

$$(Gl. 9) \quad sto = GC\_ST - pepdist * PD\_ST + PR\_ST > ST\_state$$

$$(Gl. 10) \quad swo = -GC\_SW + pepdist * PD\_SW - NR\_SW * stemout \leq 0$$

Zur weiteren Vereinfachung kann man, wie in 2.2.2 angenommen, *ST\_state* und *SW\_state* auf null setzen.

Aus den Gleichungen ist ersichtlich, dass es umso problematischer ist, dass die Stemmphase aktiviert bleibt je größer der Wert von *pepdist* wird. Während der Stemmphase muss *pepdist* beim Erreichen der am weitesten posterior gelegenen Position einen maximalen Wert einnehmen dürfen, bei der eine Stemmbegehung noch zulässig ist.

Per Definition (Bedingungen der Gleichung 1 und 2) kann *pepdist* nur Werte kleiner als null oder *SW\_Start* annehmen. Der kleinste zulässige Wert für die Stemmbegehung ist also null und wird bei *pos* = PEP angenommen. Die Gleichungen 3 und 4 müssen mit diesem Wert immer noch erfüllt sein. Ein Einsetzen dieser Werte führt zu Gleichung 11 und 12.

Während der Schwingphase gilt entsprechend, dass kleine Werte für *pepdist* problematisch sind. Daher muss mit dem minimalen Wert von *pepdist* beim Erreichen

des Grenzwertes von AEP die Gleichung immer noch erfüllt bleiben. Dieser minimale Wert von  $pepdist$  ( $pepdist_{min}$ ) ist vom Betrag gleich der maximal zulässigen Schrittamplitude ( $maxamp$ ): es gilt  $maxamp = (-pepdist_{min})$ .

Beim Umschaltpunkt von der Schwing- in die Stemmphase soll die Bedingung erfüllt sein, dass das Bein nicht nur beim Erreichen der AEP, sondern auch bei vorherigem Bodenkontakt (z. B. Aufsetzen auf ein Hindernis) in die Stemmphase wechselt.

Die minimale erlaubte Schrittamplitude sei  $minamp$ . Für den Wechsel in die Stemmphase gilt dann:  $pepdist = (-minamp)$ .

Mit diesen Vereinfachungen ergeben sich für Gleichung 3 bis 10 folgende Bedingungen:

Während der Stemmphase

$$(Gl. 11) \quad sto = GC\_ST + PR\_ST > 0$$

$$(Gl. 12) \quad swo = -GC\_SW - NR\_SW * stemout \leq 0 \quad \Rightarrow \text{ist immer erfüllt}$$

Am Umschaltpunkt von der Stemm- in die Schwingphase

$$(Gl. 13) \quad sto = -SW\_Start * PD\_ST + PR\_ST \leq 0$$

$$(Gl. 14) \quad swo = SW\_Start * PD\_SW - NR\_SW * stemout > 0$$

Während der Schwingphase

$$(Gl. 15) \quad sto = maxamp * PD\_ST - NR\_ST * swingout \leq 0$$

$$(Gl. 16) \quad swo = - maxamp * PD\_SW + PR\_SW > 0$$

Am Umschaltpunkt von der Schwing- in die Stemmphase

$$(Gl. 17) \quad sto = GC\_ST + minamp * PD\_ST - NR\_ST * swingout > 0$$

$$(Gl. 18) \quad swo = -GC\_SW - minamp * PD\_SW + PR\_SW \leq 0$$

$PD\_SW$  und  $PD\_ST$  werden in den Gleichungen nicht eindeutig durch andere Parameter definiert. Sie sind frei wählbar mit der Bedingung  $> 0$  zu sein. Zur weiteren Vereinfachung wird hier jeweils der Wert 1 eingesetzt.

Bei der Gleichung zur Berechnung des Wertes  $swo$  am Umschaltpunkt der Stemm- in die Schwingbewegung (Gleichung 14) gilt für  $stemout$  in der negativen Rückkopplungsschleife der letzte Wert vor Erreichen des Umschaltpunktes. Der Wert von  $stemout$  entspricht hier der Gleichung 11. Bei der Berechnung von  $sto$  am Umschaltpunkt von der Schwing- in die Stemmphase (Gleichung 17) gilt für  $swingout$  in der negativen Rückkopplung ( $PR\_SW - minamp$ ).

Mit diesen Überlegungen ergeben sich die folgenden Beziehungen:

PR_SW > maxamp	folgt aus Gleichung 16
GC_SW ≥ PR_SW - minamp	folgt aus Gleichung 18
NR_ST * (PR_SW - maxamp) ≥ maxamp	folgt aus Gleichung 15
GC_ST + minamp > NR_ST * (PR_SW - minamp)	folgt aus Gleichung 17
GC_ST + PR_ST > 0	folgt aus Gleichung 11
SW_Start ≥ PR_ST	folgt aus Gleichung 13
SW_Start > NR_SW * (PR_ST + GC_ST)	folgt aus Gleichung 14

Durch Umformen dieser Gleichungen ergibt sich eine übersichtlichere Eingrenzung der Parameter:

PR_SW > maxamp
GC_SW > PR_SW - minamp
NR_ST ≥ maxamp/(PR_SW - maxamp)
GC_ST ≥ NR_ST * (PR_SW - minamp) - minamp
PR_ST > (-GC_ST)
SW_Start ≥ PR_ST
NR_SW < SW_Start / (GC_ST + PR_ST)

PEP ist gemäß Definition kleiner als AEP. AEP – PEP beschreibt die normale Schrittamplitude. *maxamp* gibt, wie oben erwähnt, die maximale Schrittamplitude an und muss größer als AEP – PEP sein. *minamp*, die minimale Schrittamplitude, muss kleiner AEP – PEP sein. Diese Werte sind im Rahmen dieser Bedingungen frei wählbar.

Setzt man die PEP auf –10 und die AEP auf 0, so kann man mit maxamp = 11 und minamp = 6 folgenden Parametersatz erhalten:

PR_SW > 11	⇒ PR_SW = 15
GC_SW < 15	⇒ GC_SW = 12
NR_ST > 11/(15 - 11)	⇒ NR_ST = 3
GC_ST ≥ 3 * (11 - 6) - 6	⇒ GC_ST = 12
PR_ST > (-12)	⇒ PR_ST = 1
SW_Start ≥ PR_ST	⇒ SW_Start = 17
NR_SW < 17 / (12 + 1)	⇒ NR_SW = 0

Zur Wiederholung sind hier noch einmal die weiter oben bereits definierten im Selektornetz verwendeten Werte angegeben.

PD\_ST = 1  
PD\_SW = 1  
SW\_Swingstate = 0  
ST\_Stemstate = 0

Im weiteren Verlauf der Arbeit werden zwei Versionen der Simulation betrachtet. Die mit A bezeichnete Version nutzt die oben aufgeführten Werte. Die mit B bezeichnete Version nutzt zwei abweichende Werte (Alle anderen Parameter entsprechen den obigen Werten). Es gilt für Version B

NR\_SW = 1.5 und damit für  
GC ST = 9.

Hier wurde angenommen, dass der Bodenkontaktsensor während der ganzen Stemmpphase aktiv ist (siehe Abschnitt 2.3). Alternativ wäre es denkbar, dass der Bodenkontaktsensor nur zu Beginn der Stemmpphase, aber nicht mehr während der weiteren Dauer der Stemmpphase wirken sollte. Stattdessen könnte die Stemmpphase z.B. durch sensorische Rückmeldungen der Belastungssensoren stabilisiert werden. In diesem Fall würden sich die Gleichungen so ändern, dass für

PR\_ST > 0 und  
NR\_SW < (SW\_Start / PR\_ST)

gelten würde.

### 3. Die Koordinationsmechanismen

Um sechsbeiniges Laufen simulieren zu können, muss ein Verbund aus sechs Selektornetzmodulen betrachtet werden. Dieser Verbund wird über verschiedene, die PEP der Nachbarbeine beeinflussende, Koordinationsmechanismen realisiert.

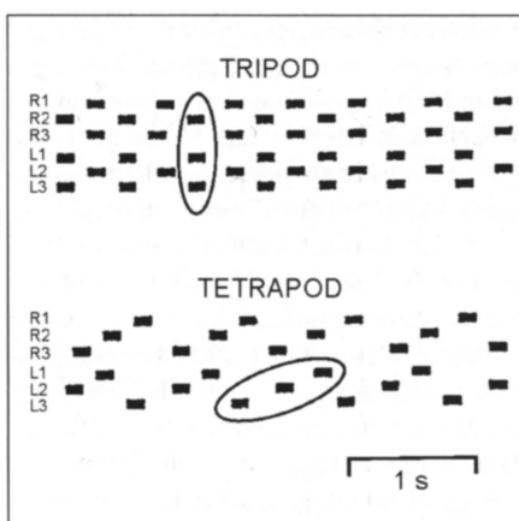
Die Koordinationsmechanismen müssen nicht nur den ungestörten Lauf ermöglichen, sondern sollen auch bei Störungen (z. B. Beinverlust) einen stabilen Lauf erzeugen, der den experimentellen biologischen Daten möglichst gut entspricht.

#### 3.1 Anforderungen an die Koordinationsmechanismen

Als typische Gangart für den Vorwärtslauf bei Insekten wird der tripode Gang beschrieben. Graham (1985) zeigte, dass beim langsamen Lauf der Stabheuschrecke die tetrapode Gangart vorherrschend ist. Bei diesem läuft auf jeder Körperseite eine Art Welle von Schwingbewegungen von caudal nach rostral; beide Wellen verlaufen zeitlich ein wenig versetzt. Hiermit ergibt sich z. B. folgende Schwingphasenabfolge (R steht für rechtes, L für linkes Bein, 1 steht für das Vorder-, 2 für das Mittel-, 3 für das Hinterbein):

.... → R2 → L3 → R1 → L2 → R3 → L1 → R1 → R2 → L3 → R1 → L2 → ....

Der tripode Gang kann als Grenzform eines schnellen tetrapoden Ganges betrachtet werden, bei welchem abwechselnd jeweils die drei Beine R1, L2, R3 und L1, R2, L3 schwingen.

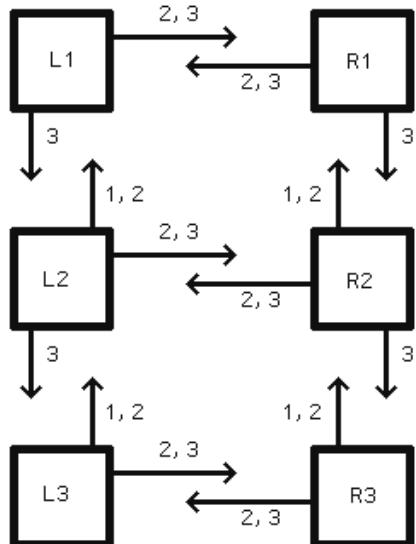


*Abbildung 3.1: Laufmuster des tri- und tetrapoden Ganges. Auf der Abszisse ist die Zeit aufgetragen, auf der Ordinate die Phase der sechs Laufbeine. Die schwarzen Balken zeigen die Dauer der Schwingphasen an, die weißen Abstände die der Stemmphasen.*

Bei der Laufsimulation müssen also sechs Selektornetzmodule so koordiniert werden, dass sie ein tetrapodes Laufverhalten zeigen, und sich bei erhöhter Laufgeschwindigkeit auch der tripode Gang ergibt. Die Laufmuster sollen sich schnellstmöglich einstellen, d.h. ohne dass es zu Schritten kommt, bei denen eine instabile Situation vorliegt. Dieses sollte sowohl nach Laufbeginn mit unterschiedlicher Startkonfiguration der Beine, als auch nach Störungen beim Laufen möglich sein. Eine zu vermeidende instabile Situation ist, dass sich zwei benachbarte Beine gleichzeitig in der Schwingphase befinden. Für diese (Basis)Koordination wurden drei Koordinationsmechanismen gefunden (Cruse, 1990; Cruse et al, 1997). Weitere Koordinationsmechanismen sind notwendig, um komplexere Laufsituationen zu beschreiben.

### 3.2 Die Basiskoordination

Die drei Mechanismen zur Basiskoordination bestehen aus einem rostral gerichteten (Einfluss 1), einem rostral und contralateral gerichteten (Einfluss 2) und einem caudal und contralateral gerichteten Einfluss (Einfluss 3) (Cruse et al, 1997).



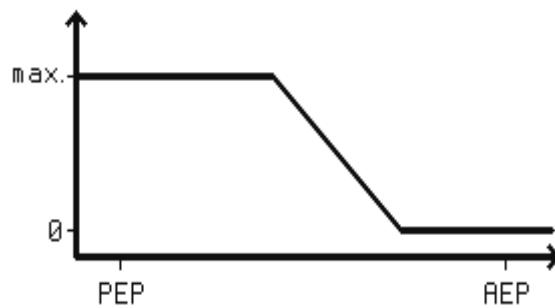
**Abbildung 3.2:** Übersicht über die Abhängigkeiten der drei Basiskoordinationsmechanismen zwischen den sechs Beinen

Der rostral gerichtete Einfluss 1 vermag die Stemmphase eines Beines zu verlängern, falls sich das ipsilateral caudale Nachbarbein in der Schwingphase befindet (Cruse, Epstein, 1982; Cruse, Schwarze, 1988; Dean, Wendler, 1982; Foth, Bässler, 1985a). Die Verlängerung der Stemmphase wird durch eine Verschiebung der PEP nach posterior realisiert (Cruse 1985a). Dieser Einfluss bewirkt, dass ein Bein, dessen caudales Nachbarbein sich gerade in der Schwingphase befindet, möglichst nicht auch

in die Schwingphase wechselt, auch wenn es die normale PEP - nachfolgend als dPEP (default PEP) abgekürzt - erreicht. In der Simulation wird die PEP um den Betrag  $s_1$  nach posterior verschoben, solange sich das ipsilaterale caudale Nachbarbein in der Schwingphase befindet (bzw. solange dieses Bein keinen Bodenkontakt hat). Damit wird die Stemmphase maximal bis zum Erreichen der dPEP plus der Verschiebung (diese hat einen negativen Betrag) verlängert.

Mechanismus 2 wirkt sich ebenfalls in rostraler Richtung aus, zusätzlich tritt er, in schwächerer Ausprägung (Cruse, Knauth, 1989), contralateral auf. Dieser Mechanismus kann beim Empfängerbein eine Schwingphase vor Erreichen der dPEP auslösen, wenn das Senderbein eine Stemmphase beginnt (Cruse, Schwarze, 1988). Die PEP wird in der Simulation durch diesen Mechanismus um den Betrag  $s_2$  nach anterior verschoben (beim schwächer gewichteten contralateral wirkenden Einfluss 2 ist der Betrag mit  $c$  als  $s_{2c}$  indiziert). Der Betrag  $s_2$  ist abhängig von der Änderung der Stemmbe wegung des Senderbeines, was über einen Bandpassfilter realisiert ist.

Der caudal und contralateral wirkende Mechanismus 3 bewirkt, dass das Empfängerbein, in Abhängigkeit der Position des Senderbeines während seiner Stemmphase, eine Schwingphase schon vor Erreichen der dPEP beginnen kann.



**Abbildung 3.3:** Schematische Darstellung von Mechanismus 3. Die Ordinate bezieht sich auf die Position des Senderbeines, die Abszisse zeigt den auf das Empfängerbein einwirkenden Wert  $s_3$  an.

Entfernt sich das Senderbein von seiner AEP, steigt beim Empfängerbein die Tendenz, eine Schwingphase auszulösen (Dean, Wendler, 1982; Foth, Bäsler, 1985b; Cruse, Schwarze, 1988). Der Einfluss  $s_3$  (für den ebenfalls schwächer gewichteten, contralateralen Einfluss ist dieses entsprechend  $s_{3c}$ ) ist umso größer, je weiter das

Senderbein von der AEP in posteriorer Richtung entfernt ist, erreicht jedoch sein Maximum, deutlich bevor das Senderbein seine PEP erreicht hat.

Die Stemmphase des Senderbeines wird in der Simulation über den Bodenkontaktsensor  $gc$  festgestellt.

Für  $s3$  gilt:

$\begin{aligned} \text{if } gc = 1 \rightarrow s3 = f(\text{pos}) * c_3, \\ \text{else } s3 = 0 \end{aligned}$	$\begin{aligned} &  \text{ mit } c_3 \text{ als Gewichtsfaktor,} \\ &f(\text{pos}) \text{ entspricht der Funktion in} \\ &\text{Abbildung 3.3} \end{aligned}$
--	---

Unter Berücksichtigung dieser drei Koordinationsmechanismen ergibt sich für die PEP-Werte der Beine der linken Körperseite:

$$\text{PEP L1} = d\text{PEP} + s1(L2) + s2(L2) + s2_c(R1) + s3_c(R1)$$

$$\text{PEP L2} = d\text{PEP} + s1(L3) + s2(L3) + s3(L1) + s2_c(R2) + s3_c(R3)$$

$$\text{PEP L3} = d\text{PEP} + s3(L2) + s2_c(R3) + s3_c(R3)$$

Für die PEP-Werte der rechten Beine gelten entsprechend die spiegelsymmetrisch ermittelten Werte.

### 3.3 Weitere Koordinationsmechanismen

Im Walknet sind diese drei Koordinationsmechanismen implementiert. Zusätzlich ist dort als vierter Einfluss ein als “targeting“ bezeichneter Mechanismus innerhalb des Schwingnetzmoduls realisiert (Dean, 1990; Cruse et al ,1998). Dieser Mechanismus wirkt nur ipsilateral.

Zwei weitere Mechanismen sind bekannt, von denen der als Mechanismus 6 bezeichnete (Cruse et al, 1998) eine kleine, rückwärts gerichtete, Ausweichbewegung des Beines auslöst, wenn dieses am Ende der Schwingbewegung gegen das nächstvordere Bein stößt. Der Einfluss ist hier nicht weiter betrachtet, da er bei der Art dieser Simulation<sup>1</sup> nicht benötigt wird.

Der als “Coactivation“ bezeichnete Mechanismus 5 (Cruse, 1985) kann bei Belastung eines Beines in den Nachbarbeinen Kräfte induzieren. Dieser Mechanismus wirkt sich sowohl ipsilateral nach rostral und caudal, sowie contralateral aus.

---

<sup>1</sup> Der Mechanismus 6 vermeidet ein “auf die Füße treten“. Dieses kann in der Simulation nicht vorkommen, da hier nur die Positionswerte der einzelnen Beine relativ zur jeweiligen PEP oder AEP berechnet werden. Es werden keine realen Beintrajektorien der Beine innerhalb eines für den ganzen Sechsbeiner einheitlichen, Koordinatensystem ermittelt.

Mechanismus 5 wurde teilweise in einer Simulation nachempfunden (Schuchert, 1999), im Walknet ist er bislang nicht implementiert.

Ältere Versuchsdaten (Cruse, 1980b), lassen auf einen weiteren koordinativen Einfluss schließen, der kurz vor Erreichen der PEP des Senderbeines in den Empfängerbeinen eine stärkere Aktivierung der Stemmmuskeln auslösen kann. Da er, wie Mechanismus 5, während der Stemmpphase des Senderbeines eine Aktivierung der Stemmmuskulatur im Empfängerbein auslöst, soll er vorläufig Einfluss 5y genannt werden.

### 3.4 Koordinationseinflüsse für komplexe Laufsituationen

Um komplexe Laufverhalten zu simulieren, sind vermutlich mehr Koordinationsmechanismen als die drei Mechanismen der Basiskoordination notwendig. Daher werden in diesem Abschnitt der Aufbau und die Funktion der Mechanismen 5, 5y und zu diskutierende Änderungen der Koordinationsmechanismen 1 und 2 ausführlicher dargestellt.

#### 3.4.1 Mechanismus 5

Bei Experimenten, bei denen einige Beine sich auf einem Laufrad frei bewegen konnten, andere hingegen so auf einer kleinen Plattform platziert waren, dass sie nicht liefen, sondern ortsfest stehen blieben, wurde festgestellt, dass in den stehenden Beinen Kräfte entwickelt werden, die abhängig von den frei laufenden Beinen sind (Cruse, Saxler, 1980 a und b).

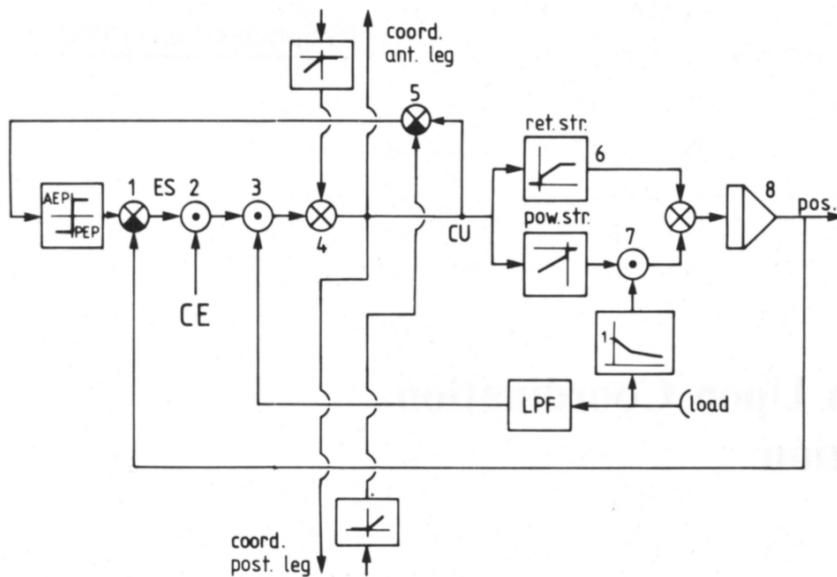
Mindestens ein Teil der gefundenen Kraftentwicklung konnte auf den später gefundenen Coaktivierungsmechanismus zurückgeführt werden. Dieser Mechanismus vermag in Beinen abhängig von der Muskelereggung der Nachbarbeine Kräfte zu induzieren: wird in den Nachbarbeinen eine stärkere Kraft erzeugt, induziert dieses im Empfängerbein ebenfalls eine stärkere Kraft.

Von einem entsprechenden Mechanismus wurde auch vermutet, dass er für die veränderte Koordination nach Beinverlust verantwortlich ist (Cruse, 1983).

Beim ungestörten Lauf soll sich dieser Mechanismus nicht auswirken, da er benachbarte Beine in die gleiche Phase zwingt und so den anderen Koordinationsmechanismen entgegenwirkt, was zu instabilen Situationen (zeitgleiche Schwingphasen benachbarter Beine) führen könnte.

Es ist also eine Fallunterscheidung nötig, ob sich ein Bein normal bewegt oder eine Störung<sup>2</sup> vorliegt.

Wie diese Fallunterscheidung realisiert ist, ist bislang unbekannt. Cruse (1983) erarbeitete ein Modell für Crustaceen, bei dem ein Belastungsfaktor (*load*) in die Koordination eingeht. Mit diesem Modell ist es möglich, die Koordination nach Beinamputation den biologischen Vorbilddaten entsprechend zu simulieren.



**Abbildung 3.4:** Modell zur Simulation von Laufverhalten bei Crustaceen (Cruse, 1983)

Das Modell ist belastungsabhängig (*load*) und es wird auch bei Amputation mehrerer Beine eine stabile Beinkoordination erhalten.

Obwohl dieses Modell das Laufverhalten von Crustaceen nachbildet, sind die Ergebnisse im Prinzip auch auf *Carausius* übertragbar. Eine Belastung eines Beines kann über die campaniformen Sensillen festgestellt werden, von denen einige auch im nach Autotomie eines Beines (Sollbruchstelle zwischen Femur und Trochanter), verbleibenden Stumpf vorhanden sind.

Dieses Modell beinhaltet zwar nicht die hier besprochenen Koordinationsmechanismen. Für das Problem der Fallunterscheidung, die bei Mechanismus 5 notwendig ist, liefert dieses Modell jedoch einen Hinweis. Durch die Berücksichtigung eines Belastungsfaktors könnte z. B. ein Schwellwert verschoben werden oder können Kräfte mit einem Faktor multipliziert werden.

Für den Mechanismus 5 wird in diesem Modell angenommen, dass bei besonderen Situationen<sup>2</sup> ein Schwellwert verschoben wird und der Mechanismus 5 zusätzlich

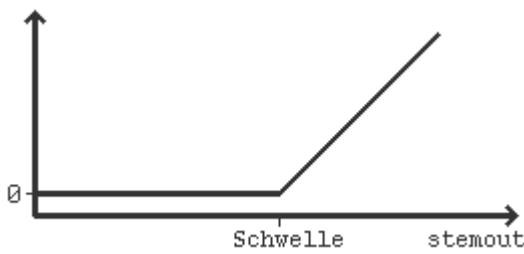
<sup>2</sup> Als Störungen werden hier nur die beiden Fälle Amputation eines oder mehrerer Beine bzw. die „stehenden Beine eines laufenden Tieres“ betrachtet.

dieses Bein mit einem stärkeren Wirkfaktor beeinflusst. Wie der Schwellwert dabei verschoben wird, ist mit dem hier vorgestellten Modell nicht geklärt, im Diskussionsteil wird darauf genauer eingegangen.

Die Erzeugung einer stärkeren Kraft im Empfängerbein wird durch eine Verschiebung der PEP um den Betrag  $s5$  verursacht. Die Implementierung des Mechanismus ist im Modell auf folgende Weise realisiert:

$$s5 = (\text{stemout}(\text{Senderbein}) - \text{Schwelle}_5) * k_s * c_5 \quad | \text{ falls } s5 < 0, s5 = 0 \text{ und } c_5 \text{ als Gewichtsfaktor.}$$

Für  $\text{Schwelle}_5$  und den Wirkfaktor  $k_s$  gilt, dass deren Werte von dem Zustand des jeweiligen Empfängerbeines und Senderbeines abhängen.



**Abbildung 3.5:** Darstellung von Mechanismus 5. Auf der Abszisse ist der  $\text{stemout}$ -Wert des Senderbeines, auf der Ordinate der Ausgangswert des Mechanismus 5 aufgetragen. Der Wert ‘Schwelle’ hängt von der Laufsituation ab.

Im hier dargestellten Modell werden für diese beiden Werte nur zwei Möglichkeiten betrachtet:

1. Ein großer Schwellwert und kleiner Faktor  $k_s$ , wenn sich das Senderbein und das Empfängerbein im normalen Lauf befinden.
2. Ein kleiner Schwellwert und großer Faktor  $k_s$ , wenn das Empfängerbein fixiert ist oder das Empfänger- oder Senderbein amputiert ist.

### 3.4.2 Der Belastungsfaktor load

Der Belastungsfaktor *load* ist kein neuronaler Koordinationsmechanismus. Er hängt nicht von den Nachbarbeinen ab, sondern wird für jedes Beinmodul unabhängig ermittelt<sup>3</sup>.

<sup>3</sup> in einer dynamischen Simulation müsste man auftretende mechanische Kopplungen zwischen den Beinen beachten

Der Einfluss *load* stellt einen Faktor für jedes Selektornetzmodul dar, der die Belastung des Beines registriert. Dieser Faktor wird mit den Werten, die das Ergebnis *sto* und *swo* liefern, multipliziert (siehe Abbildung 2.4). Bei normalem Lauf ist der Wert des *load*-Faktors als 1 definiert, so dass sich die Ausgangswerte *stemout* und *swingout* hierdurch nicht ändern. Bei anderen Laufsituationen kann der Faktor vom Wert eins abweichen, was in den folgenden Kapiteln im einzelnen besprochen wird.

### 3.4.3 Mechanismus 5y

Bei Betrachtung der Daten von Cruse (1980) fällt auf, dass einige experimentelle Befunde von Cruse und Saxler (1980 a und b) nicht mit der in Abschnitt 3.4.1 dargestellten Wirkweise von Mechanismus 5 zu erklären sind.

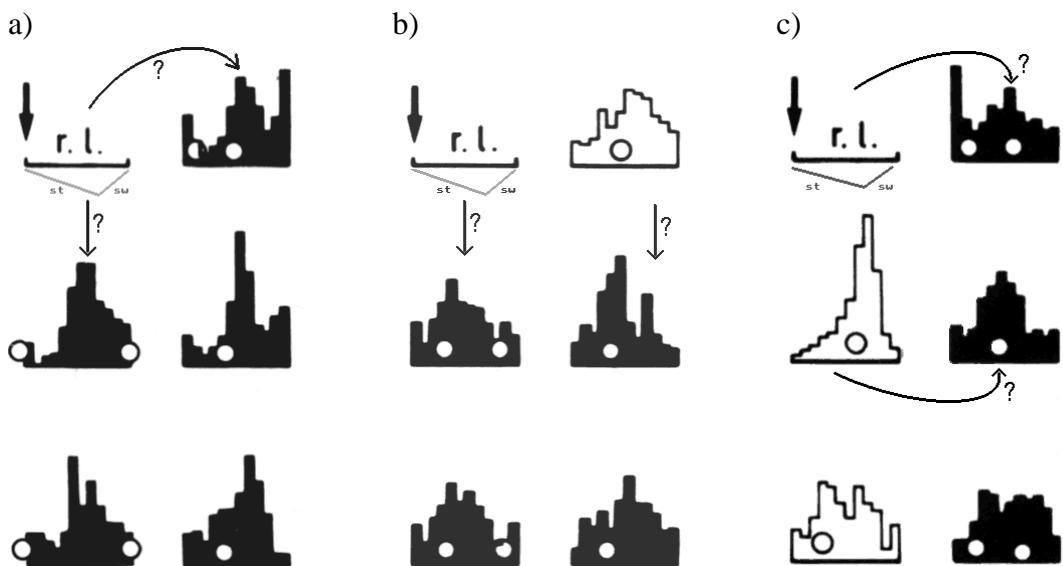
Abbildung 3.6 zeigt, in leicht erweiterter Form<sup>4</sup>, einige der Histogramme, wie sie von Cruse (1980) aufgearbeitet wurden. Die Histogramme der Laufexperimente bestehen aus sechs Diagrammen für die jeweiligen Beine. Die Anordnung der Diagramme entspricht der Aufsicht auf ein Tier, d.h. das Diagramm links oben steht für das Bein L1 (links vorne) und rechts unten für das Bein R3 (rechts hinten). Die Abszisse der Diagramme bezeichnet die Zeit. Das mit r. l. bezeichnete Diagramm markiert das Referenzbein. Dort ist die Dauer eines gemittelten Schrittes aufgetragen. Der eingezeichnete Geradenabschnitt beginnt als Referenzpunkt mit dem Anfang der *Stemphase* (entspricht der AEP, markiert durch einen Pfeil) und dauert bis zum Ende der *Schwingphase* (entspricht ebenfalls der AEP). Die Phasenbeziehungen der anderen Beine sind relativ dazu aufgetragen. Auf der Ordinate ist bei diesen Beinen die relative Verteilung des Auftretens von Kraftmaxima aufgetragen. Schwarz ausgefüllte Diagramme bezeichnen fixierte Beine, nicht ausgefüllte Diagramme kennzeichnen frei laufende Beine, alle Diagramme sind normalisiert. Weiße Punkte markieren die im Modell von Cruse (1980) ermittelten Kraftmaxima.

In verschiedenen Situationen (Abbildung 3.6) sind in den Daten in fixierten Beinen Kraftmaxima erkennbar, die nicht auf die bislang im Simulationsmodell erfassten Mechanismen zurückzuführen sind. Daher wird vorläufig ein weiterer Mechanismus angenommen:

Kurz bevor das Senderbein seine *Stemphase* beendet, wird im Empfängerbein eine stärkere Kraft induziert.

---

<sup>4</sup> Beim Referenzbein wurde zur besseren Übersicht der Verlauf der *Stemphase* (st) und *Schwingphase* (sw) angedeutet, dieses sind allerdings nur geschätzte Werte. Des weiteren sind die Pfeile zwischen den Diagrammen ergänzt

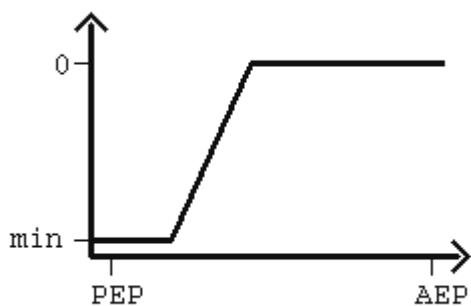


**Abbildung 3.6:** Histogramme von Laufversuchen von Cruse und Saxler (1980 a, b) in der Aufarbeitung von Cruse (1980). Die ergänzten Pfeile deuten auf die nicht durch die Mechanismen 1,2,3 und 5 erklärbaren Maxima hin.

Dieser Mechanismus wirkt sich - ähnlich wie Mechanismus 5, daher der vorläufige Name 5y - nicht beim normalen Lauf aus, sondern ist bislang nur in den Daten der Versuche mit fixierten Beinen beobachtet.

Wie bei den anderen Koordinationsmechanismen wird auch hier angenommen, dass sich der Mechanismus 5y auf das Empfängerbein durch eine Verschiebung der PEP auswirkt. Ist Einfluss 5y aktiv, wird im Empfängerbein die PEP um den Betrag  $s_{5y}$  verschoben, für  $s_{5y}$  gilt:

$$s_{5y} = (\text{pos}(\text{Senderbein}) - \text{Schwelle}_{5y}) * c_{5y} \quad | \text{ falls } s_{5y} < 0, s_{5y} = 0 \text{ und } c_{5y} \text{ als Gewichtungsfaktor}$$



**Abbildung 3.7:** Darstellung der Funktion 5y. Auf der Abszisse ist die Position des Senderbeines aufgetragen, auf der Ordinate der Ausgangswert des Mechanismus 5y.

Der Mechanismus wird ipsilateral in caudaler Richtung zwischen den Vorder- und Mittelbeinen und schwächer gewichtet contralateral zwischen den Vorderbeinen und, noch schwächer gewichtet, auch zwischen den Mittelbeinen wirkend angenommen.

### 3.4.4 Änderung von Mechanismus 1

Wie in Abschnitt 3.2 vorgestellt, kann durch Mechanismus 1 die PEP eines rostral gelegenen Nachbarbeines negativ verschoben werden und so in diesem Bein eine verlängerte Stemmphase erzeugt werden. Bislang wurde der Mechanismus 1 als vom Bodenkontaktsensor  $gc$  abhängig beschrieben (Cruse et al, 98). Solange beim Senderbein  $gc = \text{null}$  ist, ist Einfluss 1 aktiv und die PEP des Empfängerbeines wird um einen festen Betrag  $k_1$  verschoben.

Für  $s1$  gilt dann:

$$\text{if } gc = 0 \rightarrow s1 = k_1, \text{ else } s1 = 0. \quad | \quad k_1 = \text{Verschiebungskonstante der PEP}$$

Ist das Senderbein dauerhaft ohne Bodenkontakt (z. B. bei Beinverlust), wirkt sich Mechanismus 1 immer mit dem Betrag  $s1$  auf das Empfängerbein aus.

Als alternative Implementierung dieses Mechanismus (Mechanismus 1b) wird hier ein zum Ausgangswert des Schwingneurons proportionaler Einfluss vorgeschlagen.

Für  $s1$  gilt hier:

$$s1 = \text{swingout} * c_1 \quad | \quad c_1 = \text{Gewichtsfaktor}$$

Diese Version benötigt keine Fallunterscheidung, und der Belastungsfaktor  $load$  wirkt sich ebenfalls auf den Ausgangswert  $s1$  aus. Der Einfluss ist immer aktiv: ist  $swingout$  nicht erregt, führt dieses zum Ausgangswert null bei  $s1$  (auch wenn beim Senderbein kein Bodenkontakt besteht).

### 3.4.5 Änderung von Mechanismus 2

Einfluss 2 ist als abhängig von der Änderung der Stemmbe wegung beschrieben (Cruse et al, 1998). Dieses kann realisiert werden, indem der Ausgangswert  $s2$  des Einfluss 2 aus dem Positionswert während der Stemmphase des Senderbeines nach Durchlaufen eines Bandpassfilters erhalten wird (dabei sind nur Ausgangswerte größer null

zulässig). Zur Feststellung der Stemmpphase wird hier der Bodenkontaktsensor  $gc$  genutzt.

Es gilt für  $s2$ :

$$\begin{array}{ll} \text{if } gc = \text{true} \rightarrow s2 = \text{bandpass}(pos) * c_2 & | c_2 = \text{Gewichtsfaktor} \\ \text{else } s2 = 0 & \text{und } s2 \geq 0 \end{array}$$

Die Änderung der Stemmbewegung lässt sich auch als abhängig von der Aktivierung des Stemmmuskels auffassen. Daher wird hier als modifizierter Mechanismus 2 (Mechanismus 2b) vorgeschlagen, statt des Positionswertes  $pos$  den Wert der Aktivierung der Stemmmuskulatur  $stemout$  zu verwenden (auch muss der Ausgangswert der Funktion mindestens null betragen).

So gilt für  $s2$ :

$$s2 = \text{bandpass}(stemout) * c_2 \quad | c_2 = \text{Gewichtsfaktor} \\ \text{und } s2 \geq 0$$

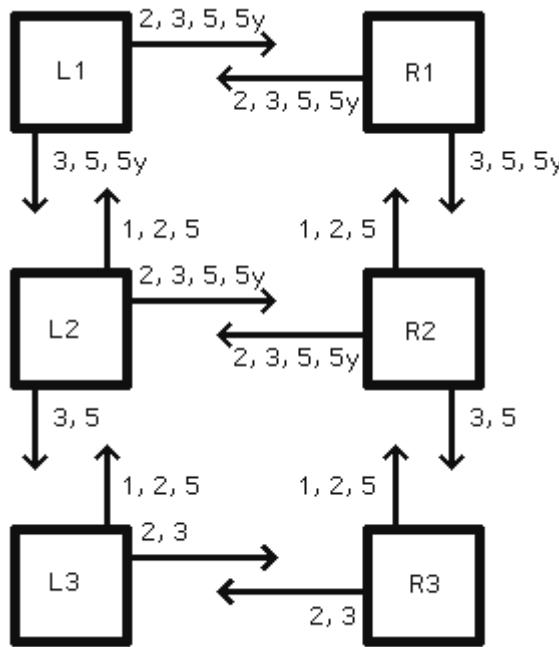
Es ist keine Fallunterscheidung mehr nötig, um die Stemmpphase zu identifizieren. Mechanismus 2b kann auch ohne Bodenkontakt einen Ausgangswert ungleich null liefern.

## 4. Das Simulationssystem

Das in Abschnitt 2.3 und 2.4 vorgestellte Selektornetz 3 wird über die in Kapitel 3 dargestellten Koordinationsmechanismen zu einem einfachen Simulationssystem erweitert.

### 4.1 Aufbau der Simulation

Die Simulation ist als Computerprogramm in ANSI C++ realisiert (GCC, AmigaOS), der Quelltext ist im Anhang beigefügt. Sechs Selektornetzmodule sind über die Mechanismen 1, 2, 3, 5, 5y koordinativ miteinander verbunden. Die Abbildung 4.1 zeigt die Vernetzung der Selektornetzmodule über die jeweiligen Koordinationsmechanismen.



**Abbildung 4.1:** Im Simulationssystem realisierte Vernetzung der Selektornetzmodule über die Koordinationsmechanismen.

## 4.2 Das Simulationssystem liegt in zwei Versionen vor

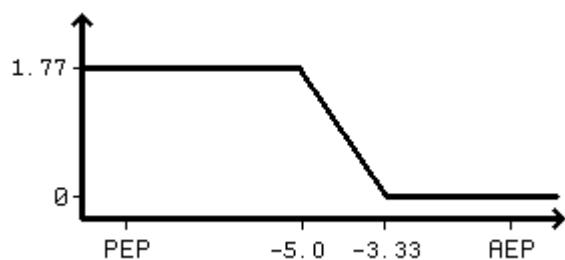
Vom Simulationssystem sind zwei leicht unterschiedliche Versionen (A und B) realisiert, die sich in fünf Punkten voneinander unterscheiden (alle anderen Faktoren sind in beiden Versionen identisch):

1. Mechanismus 1
2. Mechanismus 2
3. Gewichtung des Mechanismus 5
4. der load-Faktor
5. die Gewichtung von GC\_ST und der negativen Rückkopplung NR\_SW

### 4.2.1 Identisch implementierte Koordinationsmechanismen beider Versionen des Simulationssystems

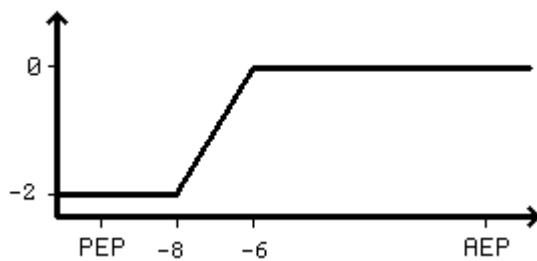
Mechanismus 3, 5 und 5y sind in beiden Versionen identisch implementiert, Einfluss 5 ist in den beiden Versionen jedoch unterschiedlich gewichtet. Die dAEP ist auf 0, die dPEP auf -10 gesetzt.

Mechanismus 3 (Abbildung 4.2) ist ab einer Position des Senderbeines von -3.33 aktiv und erreicht beim Positionswert -5.0 das Maximum. Einfluss 3 wird ipsilateral mit dem Faktor  $c_3 = 0.8$  und contralateral mit dem Faktor  $c_{3c} = 0.6$  gewichtet. Diese Gewichte gelten für Version A und Version B.



**Abbildung 4.2:** Die Funktion des Mechanismus 3 mit den in der Simulation benutzten Werten.

Mechanismus 5y (Abbildung 4.3) ist ab einer Position des Senderbeines von -6 aktiv und erreicht bei -8 das Minimum. Der Einfluss wird caudal vom Vorderbein zum Mittelbein mit dem Faktor  $c_{5y} = 3$  gewichtet, contralateral zwischen den Vorderbeinen mit  $c_{5y} = 2$  und zwischen den Mittelbeinen mit  $c_{5y} = 1$ . Zwischen den Mittel- und Hinterbeinen sowie contralateral zwischen den Hinterbeinen ist  $c_{5y} = 0$ . Die Gewichtung ist in Version A und B identisch.

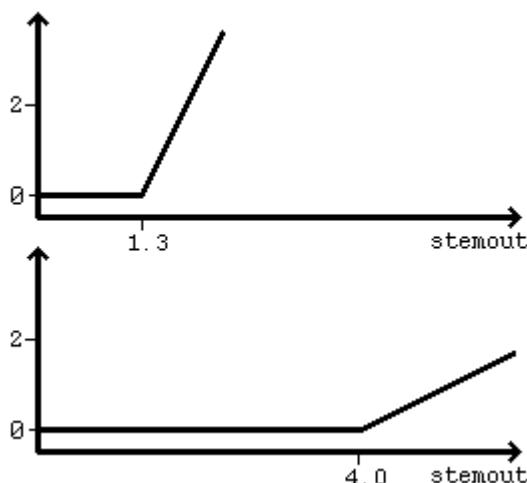


**Abbildung 4.3:** Funktion des Mechanismus 5y mit den in der Simulation benutzten Werten.

Für die Funktion des Mechanismus 5 (Abbildung 4.4) gelten für den Schwellwert  $Schwelle_5$  und den Wirkfaktor  $k_s$  für die einzelnen Beine folgende Bedingungen:

- ⇒ Läuft das Empfängerbein ungestört und kein caudales Nachbarbein ist amputiert, gilt  $Schwelle_5 = 4.0$  und  $k_s = 1.0$  für die Einflüsse der rostral, caudal und contralateral gelegenen Nachbarbeine.
- ⇒ Ist das Empfängerbein fixiert, gilt  $Schwelle_5 = 1.3$  und  $k_s = 4.0$  für die Einflüsse aus rostral und caudaler sowie contralateraler Richtung.
- ⇒ Ist das Empfängerbein amputiert, beträgt die  $Schwelle_5 = 1.3$  und  $k_s = 4.0$  für die Einflüsse aus caudaler und rostral Richtung, für die Einflüsse aus contralateraler Richtung ist  $Schwelle_5 = 4.0$  und  $k_s = 1.3$ .
- ⇒ Ist das caudal gelegene Senderbein amputiert, gilt für das Empfängerbein  $Schwelle_5 = 1.3$  und  $k_s = 4.0$  für die Einflüsse aus caudaler Richtung, und  $Schwelle_5 = 4.0$  und  $k_s = 1.3$  für die Einflüsse aus rostral und contralateraler Richtung.

Die Funktion des Mechanismus 5 ist in Version A und B identisch, nur die Gewichtung des Mechanismus unterscheidet sich in den beiden Versionen.



**Abbildung 4.4:** Funktion des Mechanismus 5 mit den in der Simulation verwendeten Werten. Die obere Funktion gilt für die Situation festgehaltener oder amputierter Beine, die untere Funktion für den ungestörten Lauf.

#### 4.2.2 Version A des Simulationssystems

Version A (Abbildung 4.5 und 4.6) nutzt die in Abschnitt 3.4.2 vorgestellten modifizierten Mechanismen 1b (abhängig von *swingout*) und 2b (abhängig von *stemout*).

Bei Mechanismus 1b ist die Proportionalitätskonstante  $c_1$  auf 0.25 gesetzt.

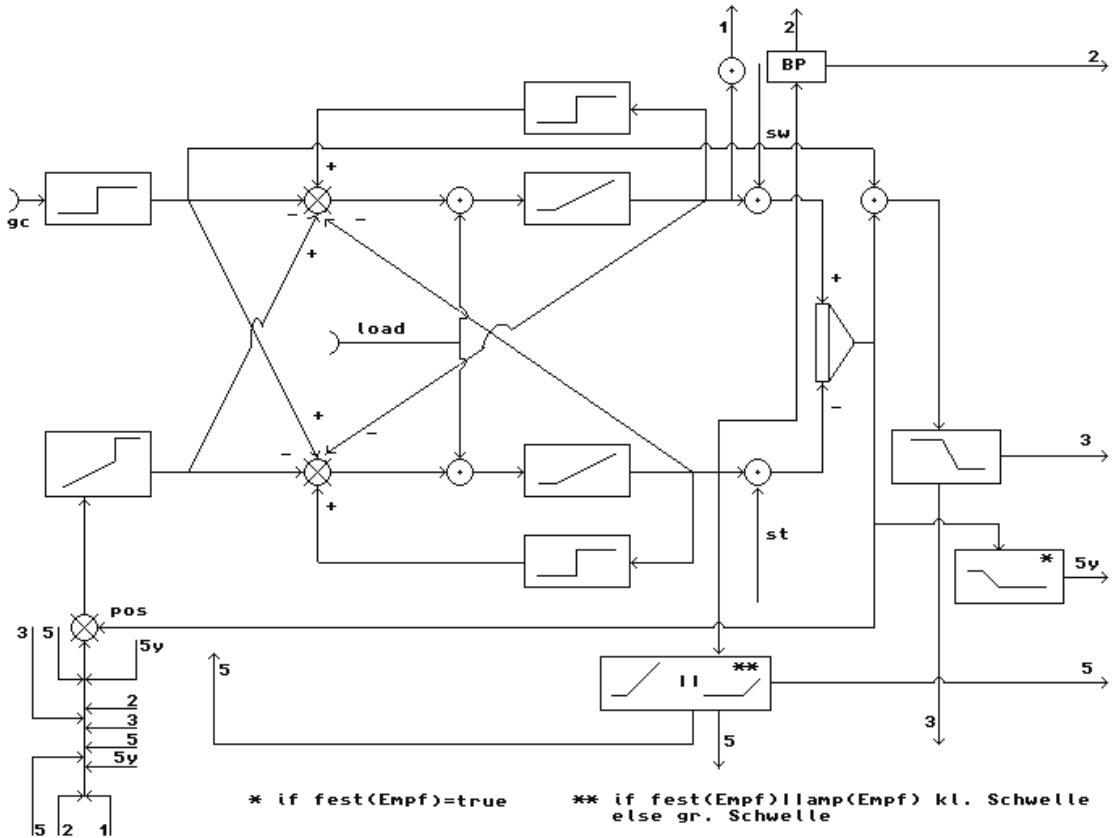
Bei Mechanismus 2b ist  $c_2$  für den ipsilateral wirkenden Einfluss auf 0.6 gesetzt, für den contralateral wirkenden Einfluss auf 0.3.

Der Sensor für Belastung (*load*) ist bei den Selektornetzmodulen dieser Version sensibel auf die Versuchsbedingungen normaler Lauf (*load* = 1.0), Amputation (*load* = 1.4) und fixierte Beine (*load* = 1.15).

Die Gewichtung der negativen Rückkopplung *NR\_SW* ist auf null, die Gewichtung des Bodenkontaktsensors am Stemmneuron *GC\_ST* auf 12 gesetzt.

Einfluss 5 wirkt sich in rostraler Richtung mit dem Faktor  $c_5 = 1.0$ , in caudaler Richtung mit dem Faktor  $c_5 = 0.6$  und contralateral mit  $c_5 = 0.8$  aus.

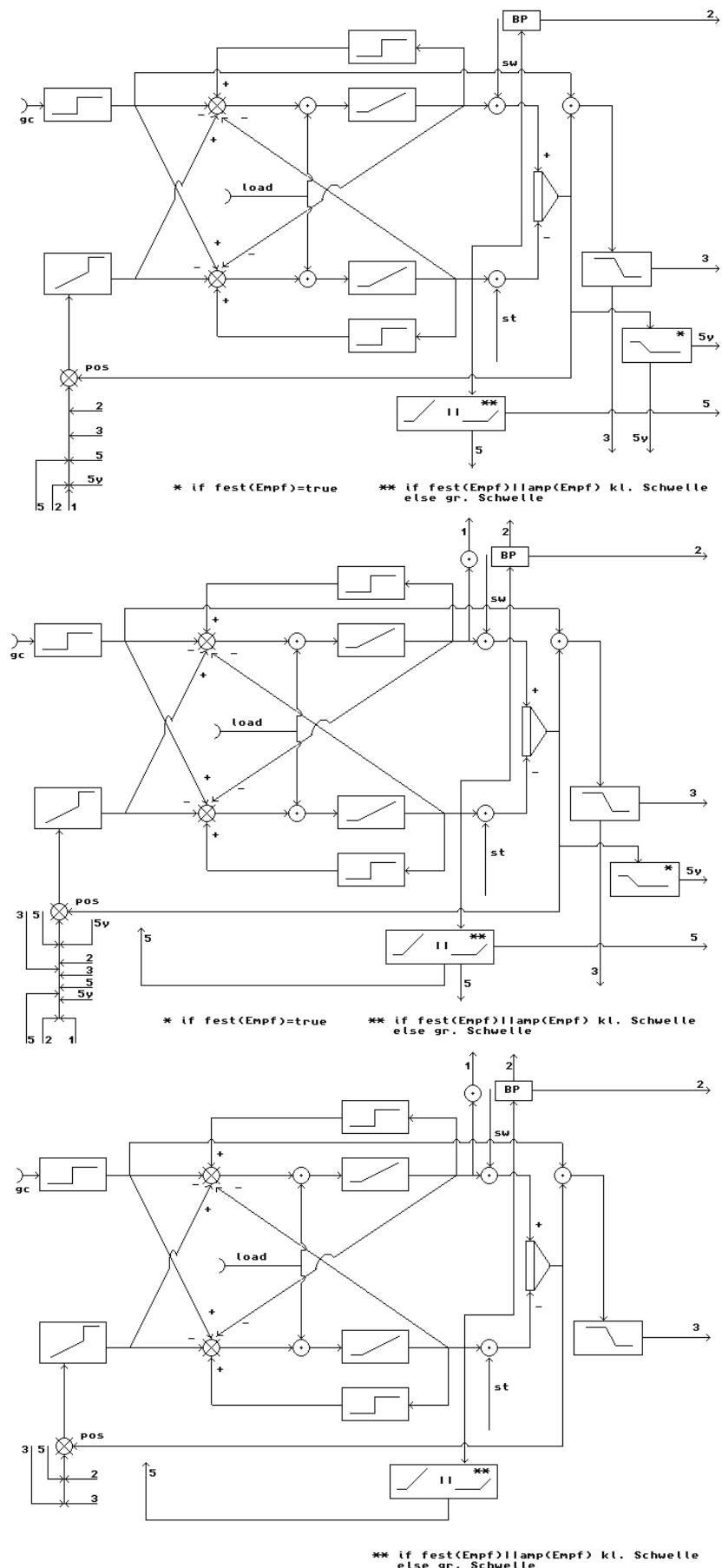
In Abbildung 4.5 ist ein Ausschnitt der Version A der Simulation, das Selektornetzmodul des Beines L2 (linkes Mittelbein), dargestellt.



**Abbildung 4.5:** Detailansicht des Schaltplanes des in der Version A des Simulationssystems verwendeten Selektornetzmoduls L2 (linkes Mittelbein). Dargestellt ist das Selektornetz 3 und alle Ein- und Ausgänge der Koordinationseinflüsse (entsprechend nummeriert), sowie schematisch die Kennlinien der dazugehörigen Mechanismen. Für Einfluss 1 ist keine Kennlinie dargestellt, da hier der Ausgangswert von swingout unverändert weitergeleitet wird. Bei Einfluss 2 ist, statt durch den Funktionsgraphen, die Bandpassfunktion durch die Abkürzung "BP" gekennzeichnet.

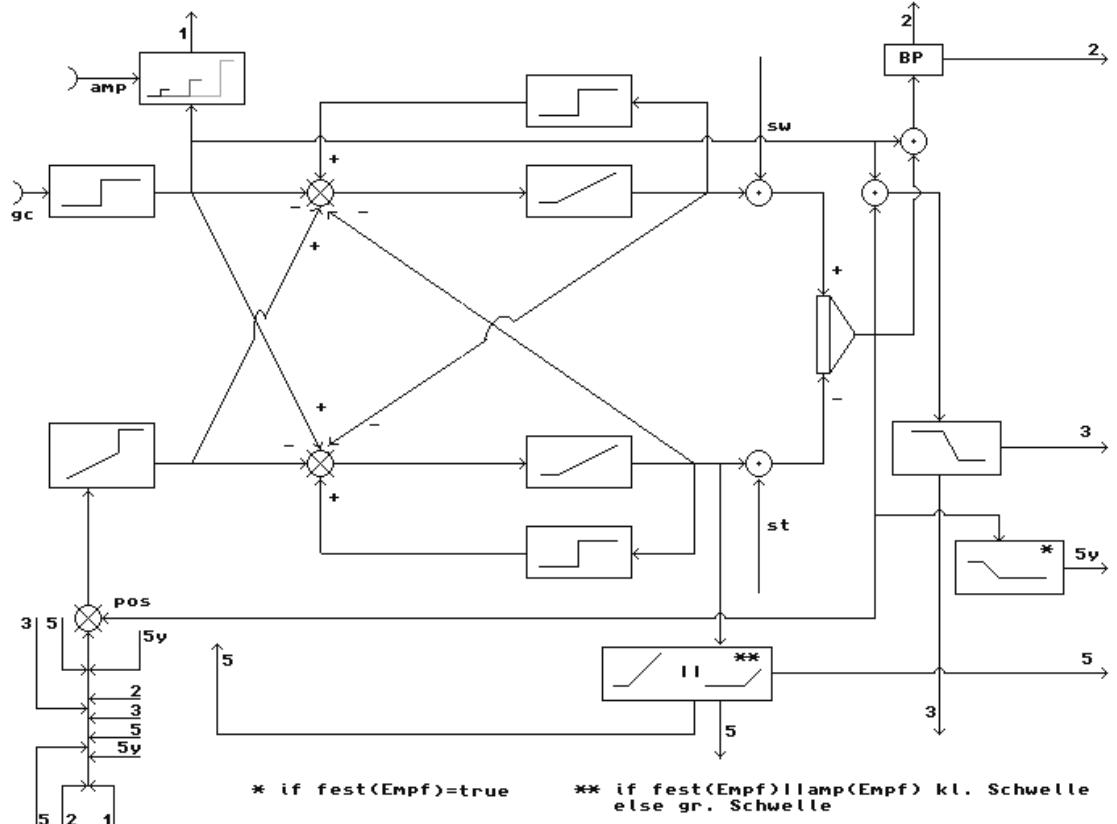
Nächste Seite:

**Abbildung 4.6:** Schaltplan der gesamten linken Seite der Version A des Simulationssystems. Die Darstellung entspricht der in Abbildung 4.5.



#### 4.2.3 Version B des Simulationssystems

Analog zu Abbildung 4.5 zeigt Abbildung 4.7 das Beinmodul L2 (linkes Mittelbein) der Version B des Simulationssystems als Schaltplan.



**Abbildung 4.7:** Schaltplan des Beinmoduls L2 der Version B des Simulationssystems.

Die Darstellung entspricht der in Abbildung 4.5. Einfluss 1 ist abhängig vom Bodenkontaktsensor und empfindlich auf Amputation des Sender- und Empfängerbeines und kann neben dem Nullwert drei Ausgangswerte liefern. Dargestellt ist dieses durch drei Stufen.

Die Version B unterscheidet sich in folgenden fünf Punkten von der Version A:

1. Der Sensor *load* ist nicht aktiviert.
2. Die Gewichtung des Bodenkontaktsensors am Stemmneuron *GC\_ST* ist auf 9, die der negativen Rückkopplung *NR\_SW* auf den Wert 1.5 gesetzt.

3. Der Einfluss 2 ist in der nicht modifizierten Version (d.h. positionsabhängig) integriert, der Gewichtsfaktor  $c_2$  ist für den ipsilateralen Einfluss auf 1.2 gesetzt, für den contralateralen Einfluss auf 0.6.
4. Einfluss 1 basiert hier auf der nicht modifizierten Version (d.h. bodenkontaktabhängig), die Verschiebungskonstante  $k_1$  ist auf -1.0 gesetzt.  
Der Einfluss ist für die Simulation der Laufkoordination mit amputierten Beinen erweitert worden:  
Ist das Senderbein amputiert, wird die Verschiebungskonstante  $k_1$  um 2.0 erniedrigt und wirkt so bei diesem Bein permanent mit -3.0.  
Ist das Empfängerbein amputiert, ist dieses sensibler auf Einfluss 1, es wirkt sich dann auf dieses Bein der Einfluss nicht mit  $k_1 = (-1)$ , sondern mit  $k_1 = (-9)$  aus.
5. Einfluss 5 ist in dieser Version in rostral und caudal Richtung mit  $c_5 = 1.2$  gewichtet, contralateral mit  $c_5 = 1.0$ .

## 5 Simulationsergebnisse

Mit den im vorigen Kapitel vorgestellten Simulationssystemen werden verschiedene Laufsituationen simuliert. Da der Ergebnisteil recht umfangreich ist, wird dieses Kapitel in zwei weitere Unterkapitel (5a, 5b) aufgeteilt. Neben dem ungestörten Lauf (5.2), werden die Versuche von Cruse und Saxler (1980) (5a) und verschiedene Amputationsversuche (5b) simuliert.

### 5.1 Ermittlung und Darstellung der Ergebnisse

Eine allgemein gültige Beschreibung des Verhaltens zweier Beine wurde von Calvitti und Beer (2000) für zwei über Koordinationseinfluss 1, 2 und 3 gekoppelte Selektornetze gezeigt. Eine entsprechende Beschreibung für die hier dargestellten Simulationssysteme kann aufgrund des großen Aufwandes im Rahmen dieser Arbeit nicht erbracht werden. Stattdessen werden hier stichprobenartig verschiedene Startpositionen so ausgewählt, dass möglichst kritische Startpositionen untersucht wurden.

Alle Simulationsversuche in Abschnitt 5.2, 5a und 5b wurden mit beiden Varianten des Simulationssystems (A und B) durchgeführt. In den Versuchen werden als Startparameter die Positionswerte der einzelnen Beine zu Beginn der Simulation übergeben. Die Startwerte werden in Prozent Entfernung von der dAEP angegeben, es entspricht die Position der dAEP = 0%, die der dPEP = 100%. Es gibt grundsätzlich drei verschiedene Konfigurationsmöglichkeiten für den Parametersatz der Startposition, zwei spezifische und eine generelle:

1. Startposition aller contralateralen Beinpaare jeweils auf der exakt gleichen Position.
2. Startposition der Beine auf Positionswerten, die einem biologisch sinnvollen Schritt muster entsprechen.
3. Willkürlich gewählte Startpositionen der Beine. Dieses umfasst alle Werte, die nicht einer der ersten beiden Konfigurationen zuzuordnen sind.

Da die Simulation lateralsymmetrisch aufgebaut ist und rauschfrei rechnet, ist in der ersten Situation bei den contralateralen Beinpaaren nicht zu erwarten, dass sich ein Bein gegenüber dem anderen profiliert, sondern dass diese in Phase schwingen. Beginnen die Beine mit Startpositionen, die einem biologisch sinnvollen Muster entsprechen, und ändert sich dieses Muster auch nach einigen Schritten nicht bzw. zeigt eine zyklische

Wiederholung, so lässt dies nicht auf das Einwirken der Koordinationsmechanismen schließen. Durch Tests mit verschiedenen beliebigen Parametersätzen muss überprüft werden, ob ein erhaltenes stabiles Schrittmuster nur zufällig zustande kommt oder durch die Koordinationsmechanismen systematisch bedingt wird. Ein endgültiger Beweis für die Wirksamkeit der Koordinationsmechanismen ist hiermit jedoch, wie bereits erwähnt, nicht erbracht.

Alle drei Fälle werden in jeder Versuchssituation mehrfach überprüft. Wegen der großen Datenmenge werden für die einzelnen Versuchssituationen nicht alle Ergebnisse aufgeführt, sondern nur die qualitativ unterschiedlichen.

Die Ergebnisse sind in zwei Histogrammtypen dargestellt:

Abbildung 5.1 zeigt das Laufverhalten der Simulation nach einigen Schritten. Diese Darstellung (Typ 1) ist an den Diagrammtyp von Cruse & Saxler (1980b) und Cruse (1980) (siehe auch Abschnitt 3.4.3) angelehnt. Die Darstellung zeigt sechs Diagramme für die einzelnen Beine. Das Arrangement der Diagramme entspricht der Aufsicht auf ein Tier. In Abbildung 5.1 sind die einzelnen Diagramme zusätzlich entsprechend gekennzeichnet. Auf der Abszisse ist die Zeit dargestellt. Auf der Ordinate ist orangerot die Aktivierung des Stemmmuskels aufgetragen, in blau der Positions Wert des Beines. Hierbei ist die dPEP jeweils durch die untere Gerade und die dAEP durch die obere Gerade markiert.

Der zweite Histogrammtyp (z.B. Abbildung 5.2) (Typ 2) zeigt das Laufverhalten direkt nach Beginn der Simulation. Die Anordnung der Diagramme für die einzelnen Beine ist hier eine andere. Die Bahnen zeigen, von oben nach unten betrachtet, die Daten in der Reihenfolge R1, R2, R3, L1, L2 und L3. Zusätzlich zu den wie im anderen Diagrammtyp aufgeführten Daten wird hier, grau dargestellt, noch der Summenwert der aktuell auf das jeweilige Bein einwirkenden Koordinationsmechanismen angezeigt. Des Weiteren wird, als Kontrolle, in Bahn R2 hellgrün die Aktivierung des Schwingmuskels dargestellt.

Die Parameter des Versuchs werden in einer für alle Experimente einheitlichen Tabelle dargestellt. In der Tabelle ist für jedes Bein die Startposition angegeben, sowie ob es fixiert oder amputiert ist.

## 5.2 Simulationsergebnisse des ungestörten Laufens

In diesem Abschnitt werden die Ergebnisse der Simulation von Laufsituationen ohne jegliche Störung aufgeführt. Es wird das grundsätzliche Laufverhalten der beiden Versionen des Simulationssystems aufgezeigt. Zum Vergleich werden mit beiden Systemen teilweise Situationen mit identischen Parametern simuliert.

### 5.2.1 Simulationsergebnisse der Version A

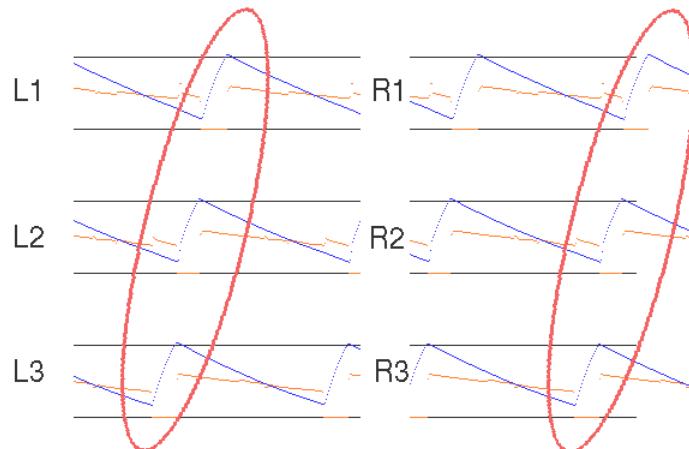
Es werden die Ergebnisse von drei Simulationen aufgeführt.

a) willkürlich ausgewählte Startposition der Beine:

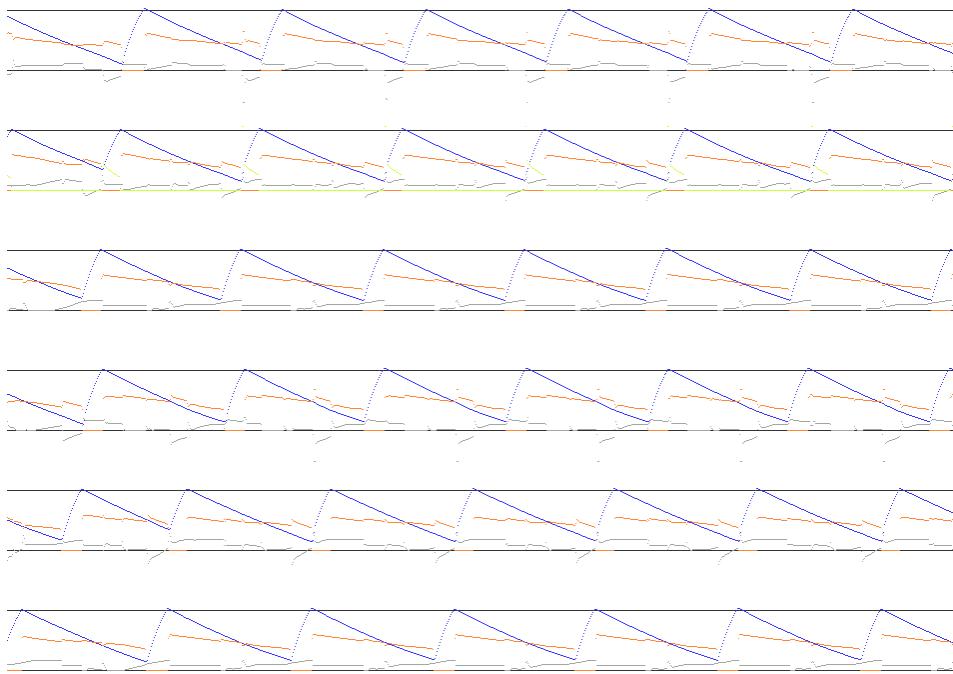
Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	10	10	30	40	50	50
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	N	N	N	N	N	N

Es wurden insgesamt deutlich mehr als 10 verschiedene zufällige Startkonfigurationen getestet. Bei allen Tests wurde ein nach einigen Startschriften gleichbleibendes Muster gefunden. Es stellt sich entweder das in Abbildung 5.1 oder 5.3 ein, ist dieses Laufmuster erreicht, treten im weiteren Verlauf der Simulation keine Verschiebungen der Phasenbeziehungen der Beine zueinander auf..

Wie aus diesen Abbildungen ersichtlich ist, entspricht das resultierende Laufmuster der tetrapoden Gangart.



**Abbildung 5.1:** Laufsituation nach einigen Schritten. Die Markierung hebt das tetrapode Schrittmuster vor.

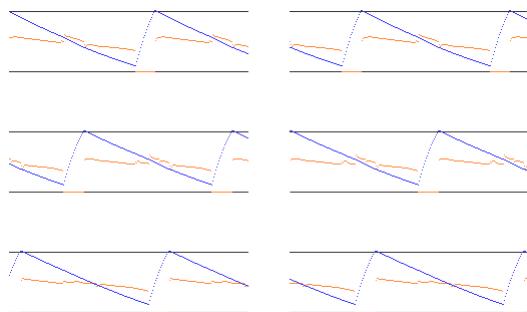


**Abbildung 5.2:** Laufsituation nach Beginn der Simulation. Es ist durchgehend ein tetrapodes Laufmuster zu erkennen, die relative Koordinierung der Beine verschiebt sich jedoch zu Anfang der Simulation, bis sich ein gleichbleibendes Muster einstellt.

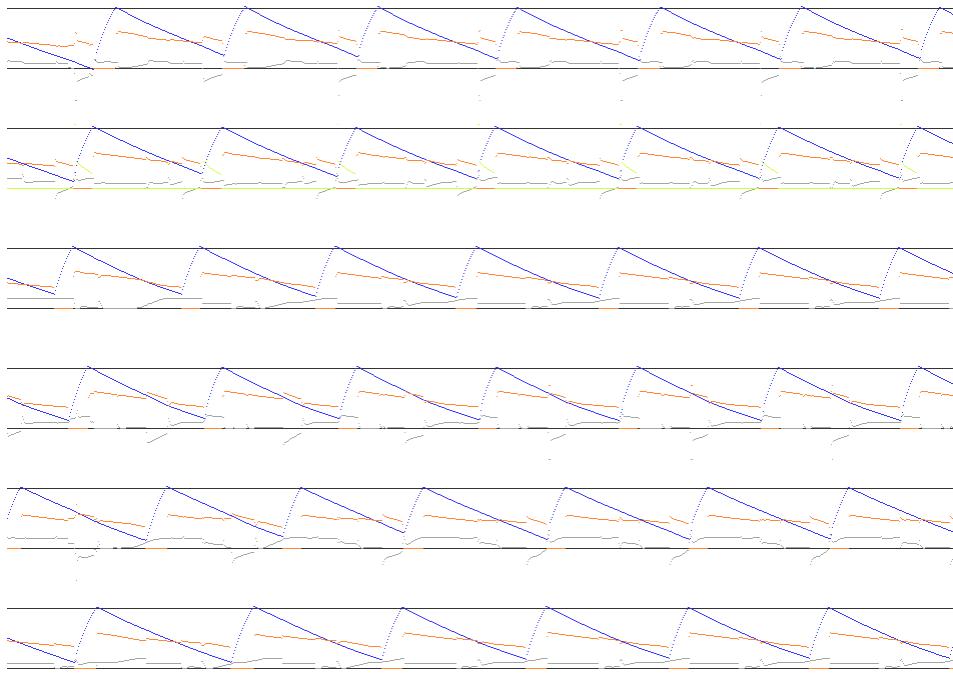
b) Startposition aller Beine identisch:

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	50	50	50	50	50	50
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	N	N	N	N	N	N

Abbildungen 5.3 und 5.4 zeigen, dass sich auch hier ein tetrapodes Laufmuster einstellt. Dieses unterscheidet jedoch von dem in Abbildung 5.1 gezeigten Muster.



**Abbildung 5.3:** Laufsituation nach einigen Schritten. Das Laufmuster ist statisch stabil, es treten keine zeitgleichen Schwingphasen benachbarter Beine auf.

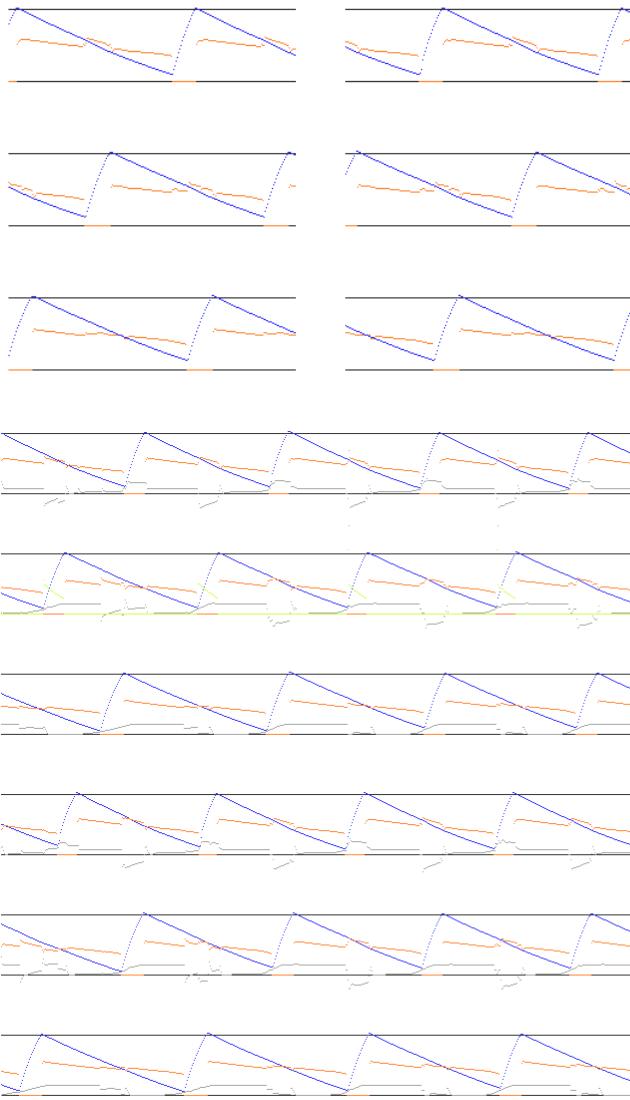


**Abbildung 5.4:** Laufsituation zu Beginn der Simulation. Das Bein R2 beginnt mit einer Schwingphase, daher kann sich ein Laufmuster einstellen, welches contralateral nicht in Phase ist. Es treten zu keinem Zeitpunkt zeitgleiche Schwingphasen von benachbarten Beinen auf. Nach einigen Schritten des Einschwingens bleibt das Laufmuster konstant.

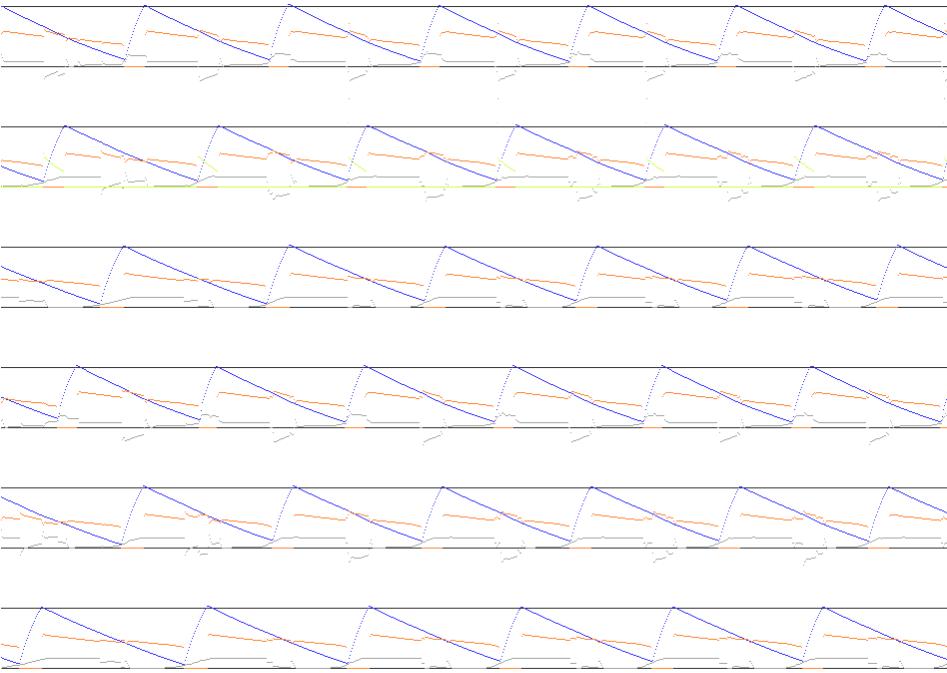
c) Startpositionen der Beine entsprechen einem tetrapoden Laufmuster:

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	0	66.6	33.3	50	16.6	83.3
<b>Fixiert</b>	N	N	N	N	N	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N

Aus Abbildung 5.5 und 5.6 ist ersichtlich, dass sich auch hier ein tetrapodes Laufmuster einstellt. Das Muster verschiebt sich zu Beginn der Simulation, so dass das Schrittmuster in Abbildung 5.6 nicht dem zu Beginn der Simulation entspricht. Hat die Simulation das in Abbildung 5.6 gezeigte Laufmuster erreicht, kommt es zu keinen weiteren Phasenverschiebungen zwischen den Beinen



**Abbildung 5.5:** Laufsituation nach einigen Schritten, das Laufmuster ist stabil und entspricht dem in der Abbildung 5.3 dargestellten.



**Abbildung 5.6:** Laufsituation zu Beginn der Simulation, das Laufmuster verschiebt sich zu Anfang der Simulation, nach einigen Schritten stellt sich ein stabiles Muster ein.

Auch Startpositionen außerhalb des Intervalls zwischen der dAEP und dPEP (Daten nicht gezeigt) bereiten der Simulation keine Probleme. Wird die Simulation mit Positions値en gestartet, die dem tripodden Gang entsprechen (Daten nicht gezeigt), stellt sich ebenfalls ein tetrapodes Laufmuster ein.

Es wurde mit diesen Versuchen gezeigt, dass die Version A der Simulation in allen getesteten Fällen, auf ein stabiles Laufmuster konditioniert wird, das entweder dem in Abbildung 5.1 oder in Abbildung 5.3 dargestellten Muster entspricht.

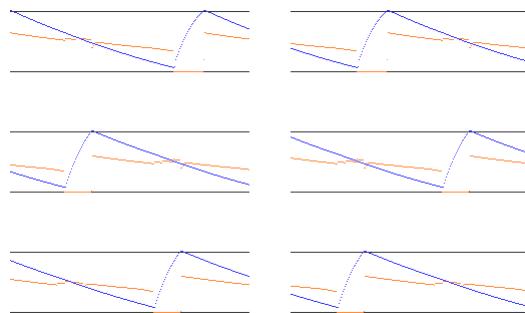
### 5.2.2 Simulationsergebnisse der Version B

Es werden die Ergebnisse von vier Simulationen aufgeführt.

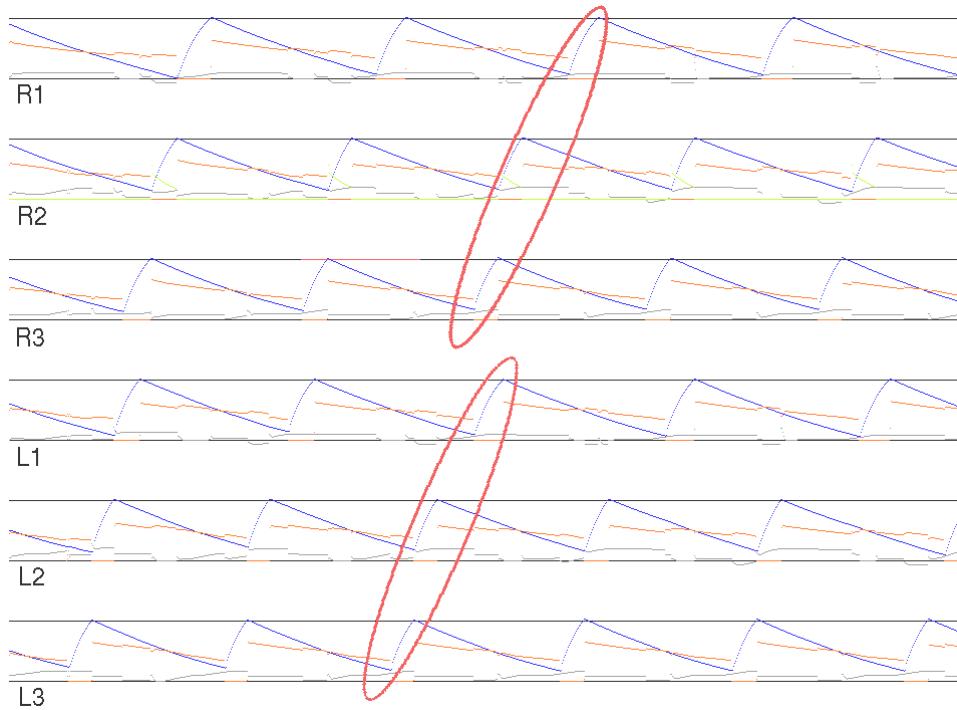
a) willkürliche Verteilung der Startpositionen:

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	10	10	30	40	50	50
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	N	N	N	N	N	N

Wie aus den Abbildungen 5.8 zu sehen ist, zeigt die Simulation ein tetrapodes Laufmuster. Bei den Schritten zu Beginn der Simulation (Abbildung 5.8) kommt es so lange zu Phasenverschiebungen zwischen den Beinen, bis sich das in Abbildung 5.7 gezeigte Muster einstellt, dieses ist konstant. Es wurden eine Vielzahl weiterer Startparameter getestet, das resultierende Schrittmuster entspricht in allen getesteten Fällen dem in Abbildung 5.7 gezeigten Muster.



**Abbildung 5.7:** Laufsituation nach einigen Schritten. Es liegt ein tetrapodes Laufmuster vor.

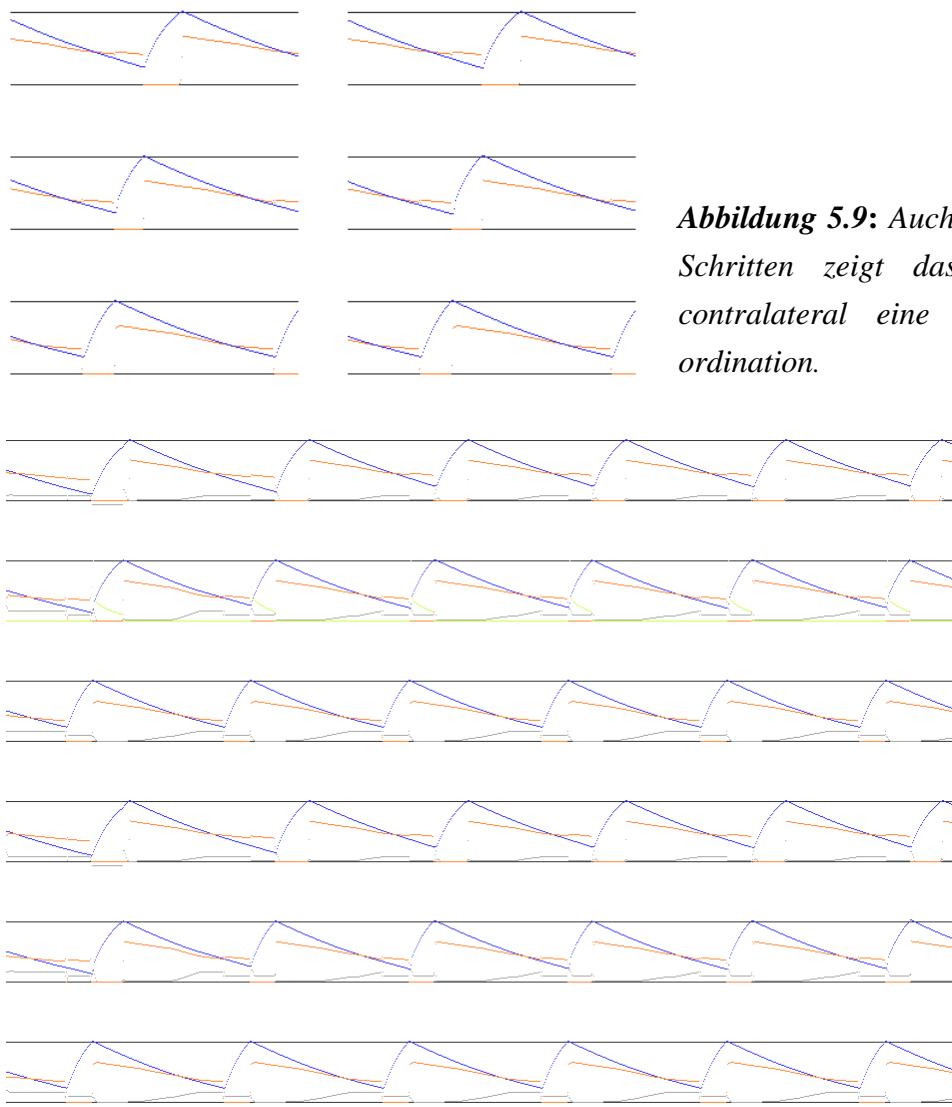


**Abbildung 5.8:** Laufsituation zu Beginn der Simulation. Das zunächst zu beobachtende tetrapode Laufverhalten wird durch die Markierungen verdeutlicht. Im weiteren Verlauf stellt sich das Laufmuster aus Abbildung 5.7 ein. Dieses ist konstant.

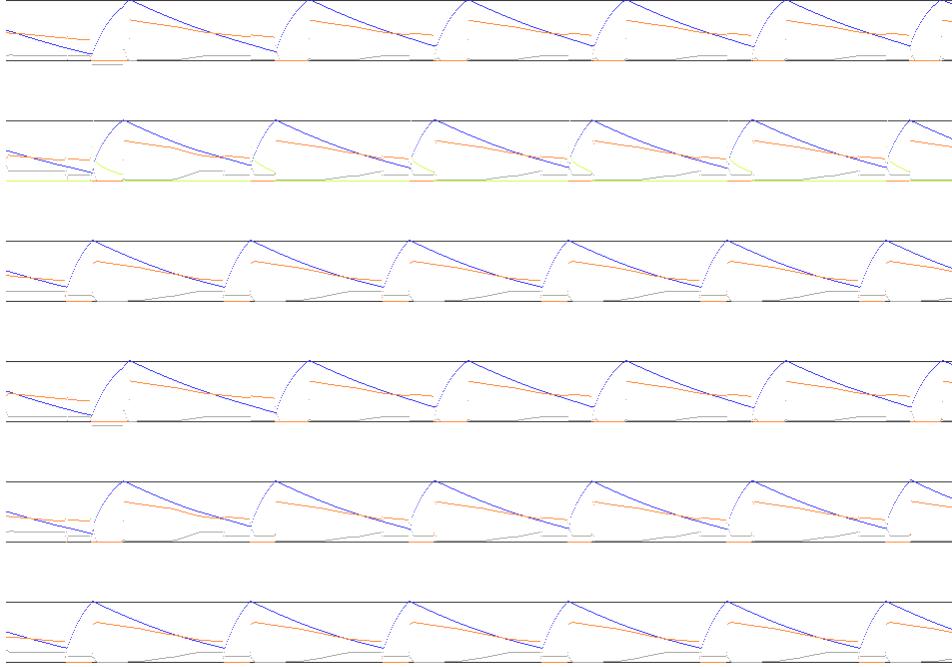
b) Alle Startpositionen identisch:

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	50	50	50	50	50	50
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	N	N	N	N	N	N

In den Abbildungen 5.9 und 5.10 ist zu erkennen, dass die Beinkoordination ipsilateral dem tetrapoden Laufmuster entspricht. Betrachtet man die contralaterale Koordination, so ist zu erkennen, dass die gegenüber liegenden Beinpaare genau in Phase schwingen.



**Abbildung 5.9:** Auch nach einigen Schritten zeigt das Laufmuster contralateral eine In-Phase-Koordination.



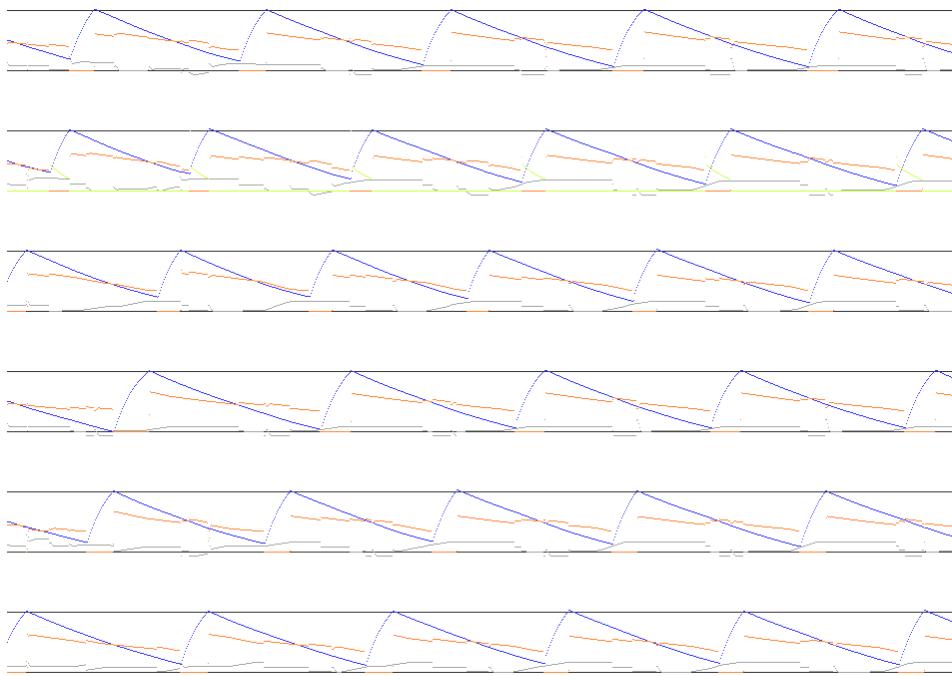
**Abbildung 5.10:** Laufsituation zu Beginn der Simulation. Es stellt sich contralateral eine In-Phase-Koordinierung ein.

- c) Die Startposition von fünf Beinen ist identisch, ein Bein hat eine geringfügig abweichende Startposition.

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	50	50,1	50	50	50	50
<b>Fixiert</b>	N	N	N	N	N	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N

Wie aus Abbildung 5.11 zu ersehen, stellt sich bei diesem Parametersatz ein tetrapodes Laufmuster ein. Es zeigt sich, dass für das Erreichen einer stabilen Koordination, bei dem sich die contralateralen Beine nicht In-Phase bewegen, es ausreicht, wenn nur eine einzige der 6 Startpositionen von den anderen geringfügig abweicht. Im dargestellten Fall beträgt die Abweichung zwei Promille.

Das sich nach einigen Schritten einstellende konstante Laufmuster entspricht dem in Abbildung 5.7 dargestellten und ist hier nicht noch einmal aufgeführt..



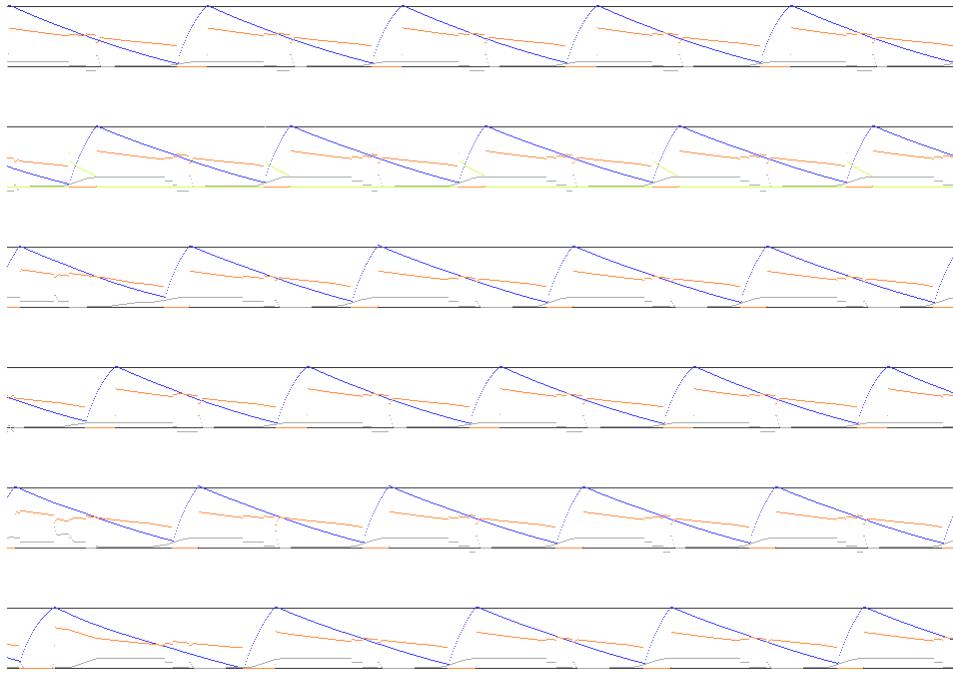
**Abbildung 5.11:** Darstellung der Laufsituation zu Beginn der Simulation. Es ist zu erkennen, dass sich bald ein tetrapodes Laufmuster einstellt.

d) Die Startpositionen entsprechen einem tetrapoden Laufmuster

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	0	66.6	33.3	50	16.6	8.33
<b>Fixiert</b>	N	N	N	N	N	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N

In den Abbildungen 5.12 und 5.13 ist zu erkennen, dass das Laufmuster sich von dem durch die Startpositionen vorgegebenen Muster unterscheidet. Das Laufmuster verschiebt sich am Anfang der Simulation gegenüber dem der Anfangssituation. Nach

einigen Schritten stellt sich auch hier ein konstantes Laufmuster ein, welches dem in Abbildung 5.7 gezeigten Muster entspricht.



**Abbildung 5.12:** Situation zu Simulationsbeginn. Das Laufmuster verschiebt sich so lang, bis nach einigen Schritten ein stabiles Muster erreicht wird.

Es wurde in den Versuchen gezeigt, dass unabhängig von den Startpositionen, solange mindestens eine der sechs Startpositionen nicht identisch mit den anderen fünf Startpositionen ist, die Simulation der Version B ein stabiles, tetrapodes Laufverhalten zeigt. Das resultierende Laufmuster entspricht dem in Abbildung 5.7 gezeigten.

Insgesamt wurden pro Simulationssystem eine Vielzahl von Startparametern getestet. Die Zahl der Versuche ist nicht genau bestimmt, ist aber bei beiden Simulationssystemen größer als 30. Da hier nur willkürlich ausgesuchte Ergebnisse aufgeführt sind, sei auf die im Anhang beigefügte CD verwiesen, die weiteres Ergebnismaterial enthält.

Für beide Versionen gilt, dass sich unabhängig von den Startpositionen nach einigen Schritten ein konstantes Laufmuster einstellt (Für Version B gilt die gezeigte Ausnahme, dass die Startposition mindestens eines contralateralen Beines sich unterscheiden muss).

## 5a Simulation komplexer Laufsituationen I (stehende Beine)

Die Simulation soll eine Reproduktion komplexer Laufsituationen ermöglichen. In diesem Abschnitt werden Ergebnisse aufgeführt, die aus der Simulation der von Cruse und Saxler (1980b Tabelle 1) beschriebenen Versuche erhalten wurden. Bei diesen Versuchen liefen die Tiere am Laufrad, wobei verschiedene Beine auf kleinen Plattformen ortsfest standen. Die von diesen Beinen in posteriorer Richtung erzeugten Kräfte wurden gemessen (siehe Abschnitt 3.4.1).

Die Simulationsergebnisse werden den entsprechenden biologischen Messdaten gegenübergestellt.

### 5a.1 Ergebnisse der Simulation

Es werden in zehn Abschnitten die einzelnen Situationen beschrieben. Die Position der fixierten Beine ist einheitlich auf die Mitte der Distanz zwischen AEP und PEP gesetzt. In jeder Situation wird zunächst das Ergebnis von Cruse und Saxler (1980b) dargestellt (Die Darstellungsweise wurde in Abschnitt 3.4.3 beschrieben). Diesen Abbildungen schließen sich die Versuchsergebnisse der Simulation an. Die Ergebnisse sind in allen Fällen mindestens durch Histogramme des Typs 1 angegeben, um einen übersichtlichen Vergleich zu den Ergebnissen der experimentellen Daten zu ermöglichen. Bei diesen Diagrammen beginnt das Referenzbein in der Darstellung mit einer Stemmphase. In den Diagrammen sind insgesamt mehr als 1.0 Schritte des Referenzbeins protokolliert. Bei einigen Versuchssituationen sind die Simulationsergebnisse zusätzlich durch Histogramme vom Typ 2 angegeben.

Die Simulationen wurden in allen Fällen mit Version A und B und pro Situation mit verschiedenen Parametern der Startposition der einzelnen Beine durchgeführt. Für jede Situation sind alle festgestellten signifikant variierenden Ergebnisse aufgeführt.

In den Abbildungen entspricht Bild *a*) dem Ergebnis der Simulation der Version A und Bild *b*) dem der Version B. Die Parameter der einzelnen Simulationen werden den jeweiligen Ergebnissen als Tabelle vorangestellt. Die Versuchssituationen sind nach den jeweils frei laufenden Beinen benannt; Situation L2 R3 bedeutet also, dass das linke Mittel- und rechte Hinterbein frei laufen, während die anderen Beine fixiert sind.

Bei den Ergebnissen sind viele Daten nicht aufgeführt. Diese sind im Anhang auf der CD entweder als Bildmaterial beigefügt oder können mit der, ebenfalls auf der CD enthaltenen, Simulationssoftware ermittelt werden.

### 5a.1.1 Situation L2

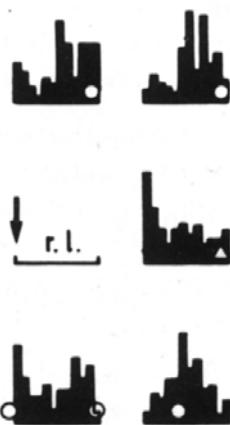


Abbildung 5a.1

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	50	50	50	50	30	50
Fixiert	J	J	J	J	N	J
Amputiert	N	N	N	N	N	N

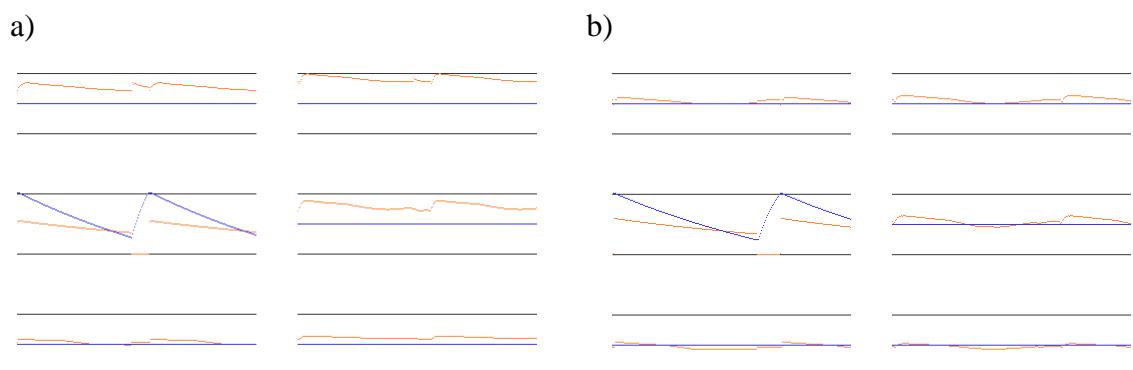


Abbildung 5a.2

Man kann in den Ergebnissen beider Versionen in allen fixierten Beinen Kraftoszillationen erkennen. Die Koordinierung der zum Referenzbein ipsilateralen Beine stimmt weitgehend mit den experimentellen Ergebnissen überein. Bei L1 zeigt sich bei der Simulation zu Beginn der Stemmpause des Referenzbeines das Hauptmaximum, welches sich auf den Einfluss des Mechanismus 5 zurückführen lässt. Zu Beginn der Schwingphase des Referenzbeines ist bei L1 ein lokales Kraftmaximum, das auf Mechanismus 1 zurückzuführen ist, zu beobachten. Dieses entspricht den experimentellen Daten. Das in den experimentellen Daten gegen Ende der Stemmpause des

Referenzbein auftretende Kraftmaximum im Bein L1, ist in der Simulation nicht zu erkennen.

Bei den contralateralen Beinen zeigt das Mittelbein eine entsprechende Koordinierung. Beim Vorderbein und Hinterbein entspricht das Ergebnis nicht voll den experimentellen Daten: Die etwa nach der Hälfte der Schrittdauer des Referenzbeins auftretenden Maxima bei diesen Beinen sind in den Simulationsergebnissen nicht eindeutig nachvollziehbar.

Da nur ein Bein läuft, ist das Ergebnis der Simulation unabhängig von der Startposition des Laufbeins.

Die Ergebnisse von Version A und B unterscheiden sich qualitativ nur unwesentlich.

### 5a.1.2 Situation L2 R2

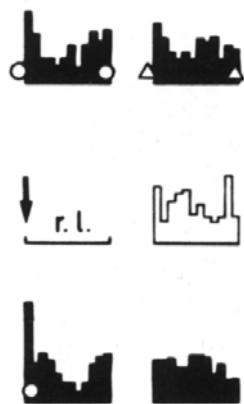


Abbildung 5a.3

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	50	80	50	50	30	50
Fixiert	J	N	J	J	N	J
Amputiert	N	N	N	N	N	N

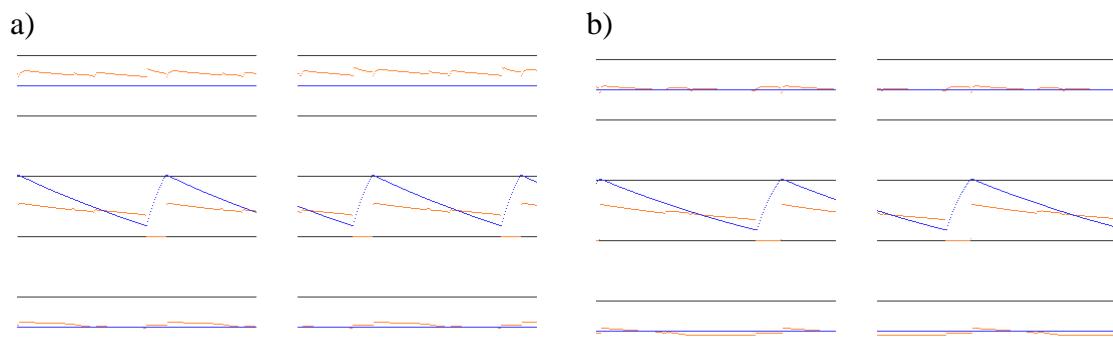
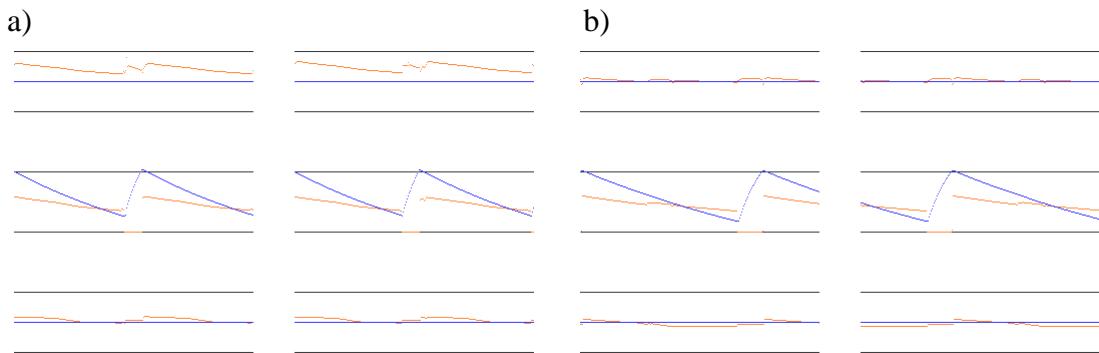


Abbildung 5a.4

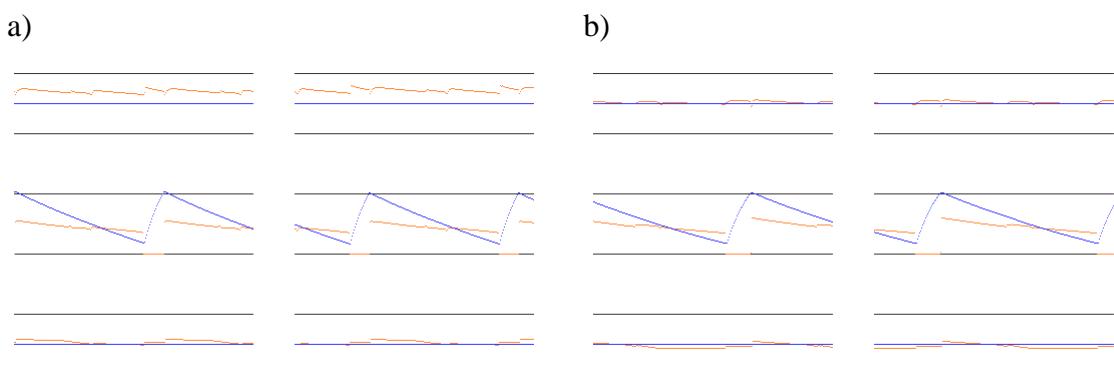
### Simulationsergebnisse - komplexe Laufsituationen I

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	50	51	50	50	50	50
<b>Fixiert</b>	J	N	J	J	N	J
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N



**Abbildung 5a.5**

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	50	30	50	50	35	50
<b>Fixiert</b>	J	N	J	J	N	J
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N



**Abbildung 5a.6**

Das Ergebnis dieser Situation zeigt in beiden Versionen eine gute Übereinstimmung mit den experimentellen Daten. Insgesamt ist die Koordinierung der laufenden Beine weitgehend unabhängig von der Startposition dieser Beine und stimmt mit den experimentellen Ergebnissen überein. Um eine In-Phase Koordination der beiden laufenden Beine zu vermeiden, reicht bei Version B, dass die Laufbeine nicht auf der exakt

gleichen Position starten (Abbildung 5a.5b), während bei Version A eine größere Abweichung der Startpositionen benötigt wird (Grenzwert nicht bestimmt).

In den experimentellen Daten ist eine deutliche Kopplung zwischen dem Auftreten eines Kraftmaximums bei den Beinen L1, L3 und R1 und dem Beginn der Stemmphase des Referenzbeines zu erkennen. Diese Kopplung ist in den Daten der Simulation ebenfalls ersichtlich. Die Kopplung dieser Kraftmaxima ist in Version A deutlicher ausgeprägt als in Version B.

Die Verteilung der Kraftmaxima bei L1 im Simulationsergebnis entspricht genau den experimentellen Befunden, da auch gegen Ende des Schrittes des Referenzbeines hier Kraftmaxima auftreten. Nach etwa der Hälfte des Schrittes des Referenzbeines ist hier ein weiterer schwacher Einfluss zu erkennen, der in der Simulation der Version A ebenfalls zu erkennen ist. Die Ergebnisse der Version B sind nicht so deutlich ausgeprägt.

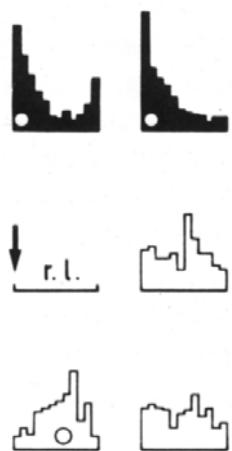
Für das Ergebnis des Beines R1 gilt ebenfalls: Das Ergebnis der Version A entspricht gut den experimentellen Befunden, bei Version B ist die Kopplung nicht so eindeutig ausgeprägt, insbesondere fehlt hier das Maximum zu Beginn der Stemmphase des Referenzbeines.

Beim Bein L3 entspricht das Simulationsergebnis in beiden Versionen den experimentellen Befunden, Mechanismus 5 bewirkt ein Kraftmaximum zu Beginn der Stemmphase des Referenzbeins. Zu Beginn der Schwingphase des Referenzbeines wird ein Kraftmaximum induziert, da der hemmende Einfluss 3 während der Schwingphase nicht wirkt.

Eine eindeutige Koordination des Beines R3 ist in den experimentellen Daten nicht ersichtlich. Hier zeigt die Simulation eine an das Bein R2 gekoppelte Koordination, die aus den experimentellen nicht abzuleiten ist, diesen aber auch nicht widerspricht.

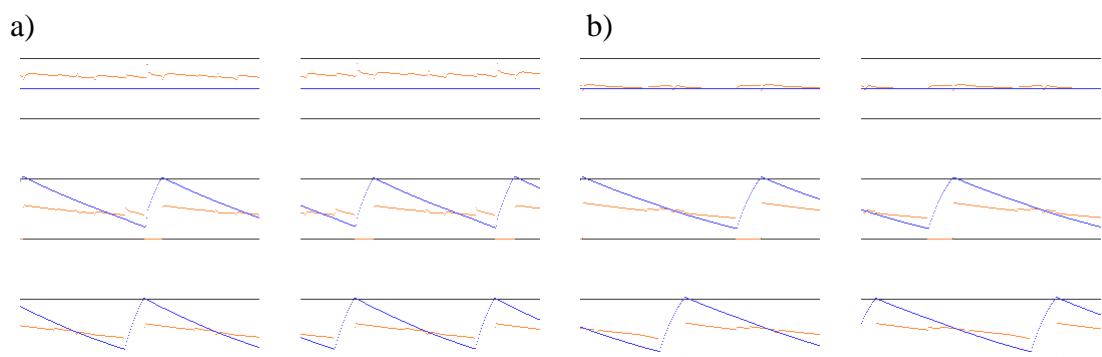
Gesamt betrachtet stimmt die Koordination der Version B weitgehend, die der Version A sehr gut mit den experimentellen Ergebnissen überein.

**5a.1.3 Situation L2 L3 R2 R3**



*Abbildung 5a.7*

<b>Bein</b>	<b>R1</b>	<b>R2</b>	<b>R3</b>	<b>L1</b>	<b>L2</b>	<b>L3</b>
<b>Startposition [%]</b>	50	80	40	50	30	90
<b>Fixiert</b>	J	N	N	J	N	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N



*Abbildung 5a.8*

<b>Bein</b>	<b>R1</b>	<b>R2</b>	<b>R3</b>	<b>L1</b>	<b>L2</b>	<b>L3</b>
<b>Startposition [%]</b>	50	50	50	50	50	55
<b>Fixiert</b>	J	N	N	J	N	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N

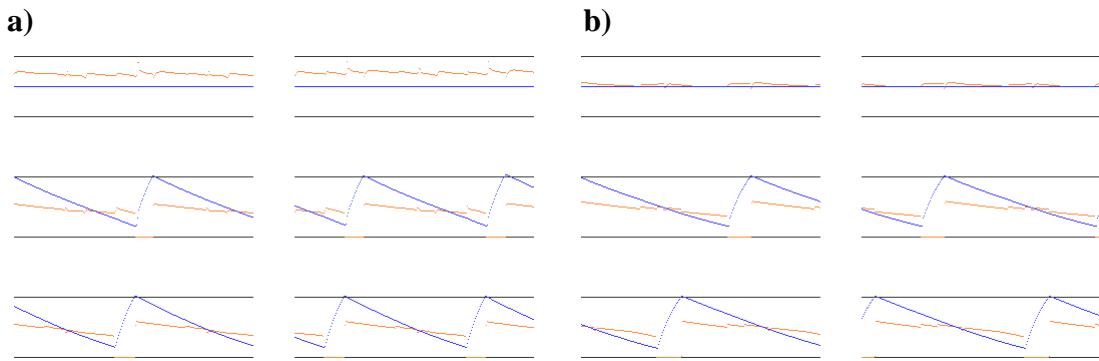


Abbildung 5a.9

In dieser Situation zeigen die experimentellen Befunde eine deutliche Kopplung zwischen dem Auftreten eines Kraftmaximums in den fixierten Beinen und dem Beginn der Stemmphase des Referenzbeines.

In der Simulation treten bei den Ergebnissen beider Versionen an diesen Stellen Kraftmaxima auf. Es ist hier eine Kopplung zu erkennen. Darüber hinaus sind in den Ergebnissen auch Kopplungen zwischen dem Auftreten eines Kraftmaximums in den festgehaltenen Beinen und dem Beginn der Stemmphase des Beines R2 sowie dem Beginn der Schwingphasen der Mittelbeine erkennbar. Diese Kopplungen sind mit den experimentellen Daten nicht nachvollziehbar.

Bei den Simulationsergebnissen ist das Niveau der einzelnen Kraftmaxima sehr ähnlich. Aus den experimentellen Daten wäre eine stärkere Kopplung zwischen dem Beginn der Stemmphase des Referenzbeines und der Kraftentwicklung in den stehenden Beinen zu erwarten gewesen. Verantwortlich für die Kopplung zwischen der Stemmphase und dem Kraftmaximum ist der Einfluss des Mechanismus 5. Die Stärke der Ausprägung der Maxima ist abhängig von der Gewichtung dieser Einflüsse. Das in den experimentellen Daten deutlich ausgeprägte Kraftmaximum des Beines R1 ist schwer mit diesen Einflüssen zu erklären.

Die Koordination der laufenden Beine entspricht den experimentellen Daten, R2 hat eine Phasenverschiebung von 0.5 zum Referenzbein. Bei L3 ist die Phasenverschiebung gegenüber dem Referenzbein bei Version A größer als zwei Drittel, bei Version B etwa zwei Drittel, was den experimentellen Befunden entspricht. Das Simulationsergebnis ist von der Startposition unabhängig. Bei Version A gibt es eine Ausnahme: die Startpositionen aller Beine dürfen nicht identisch sein, sonst kommt es zu einer In-Phase Koordinierung kontralateraler Beinpaare (Daten nicht aufgeführt).

Die Ergebnisse der Simulation (A und B) stimmen zum Teil mit den experimentellen Befunden überein.

**5a.1.4 Situation L3 R3**

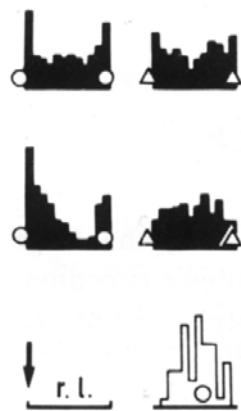


Abbildung 5a.10

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	50	50	40	50	50	90
<b>Fixiert</b>	J	J	N	J	J	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N

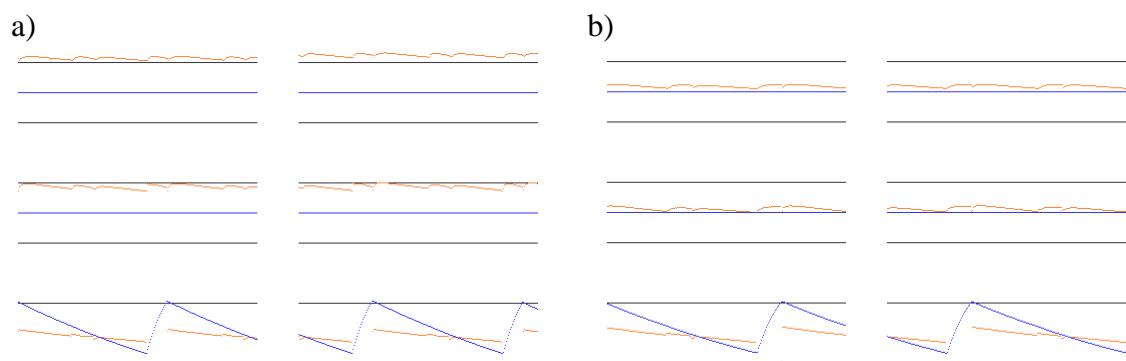
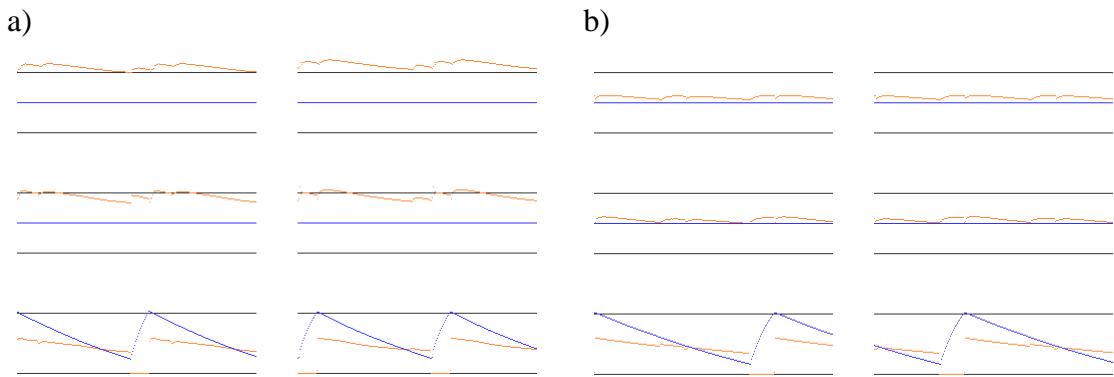


Abbildung 5a.11

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	50	50	50	50	50	51
<b>Fixiert</b>	J	J	N	J	J	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N



**Abbildung 5a.12**

In dieser Situation laufen nur die beiden Hinterbeine, während alle anderen Beine fixiert sind. Der Vergleich der Simulationsdaten mit den experimentellen Befunden zeigt insgesamt eine weitgehende Übereinstimmung auf.

Abgesehen von der Bedingung, dass nicht alle Beine auf exakt derselben Position starten dürfen - es kommt hier zu einer In-Phase-Koordinierung der contralateralen Beinpaare (Daten nicht gezeigt) – ist die Koordinierung der Beine weitgehend unabhängig von den Startpositionen. Bei Version A sind jedoch leichte Unterschiede zu verzeichnen: In den meisten Fällen stellt sich das Laufmuster aus Abbildung 5a.11a ein, in Abbildung 5a.12a ist das resultierende Laufmuster abgebildet, welches sich bei sehr ähnlichen Startpositionen einstellt. Ein genaue Bestimmung, des Grenzwert der Startposition bei dem sich das eine oder andere Muster einstellt, wurde nicht durchgeführt. Es reicht jedoch eine Mindestabweichung der Startposition der beiden laufenden Beine von 10% (Daten nicht gezeigt), um das Laufmuster aus Abbildung 5a.11a zu erhalten.

Bei den Experimenten zeigt die Koordinierung der stehenden Beine in ein In-Phase Verhalten. In Abbildung 5a.10 ist deutlich zu erkennen, dass zu Beginn und zum Ende des Schrittes des Referenzbeines in den Beinen L1, L2 und R1 Kraftmaxima induziert werden. Die Simulationsergebnisse entsprechen weitgehend dieser Beobachtung. Bei den Ergebnissen der Version A ist die Kopplung bei Bein R1 etwas ausgeprägter als bei Version B.

Für Bein R2 lassen sich aus den experimentellen Daten keine eindeutigen Kopplungen aufzeigen. Es ist jedoch zu erkennen, dass das Maximum zu Beginn der Stemmphase des Referenzbeines hier nicht ausgeprägt ist. Die Ergebnisse der Simulation zeigen eine schwache Kopplung. In Abbildung 5a.12a ist diese Kopplung stärker ausgeprägt.

Das Laufmuster der Simulationsergebnisse stimmt weitgehend mit den experimentellen Befunden überein, die Koordinierung der Version A ist insgesamt stärker ausgeprägt als bei Version B.

### 5a.1.5 Situation L1 L3 R1 R3

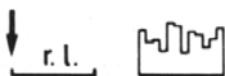
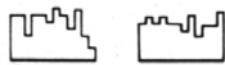
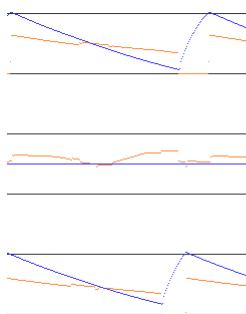


Abbildung 5a.13

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	10	50	40	70	50	90
<b>Fixiert</b>	N	J	N	N	J	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N

a)



b)

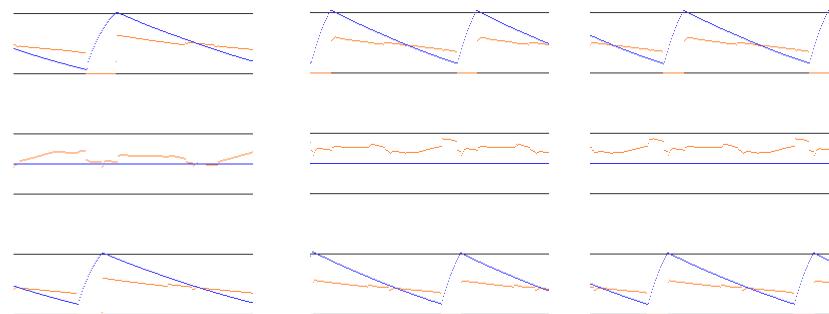
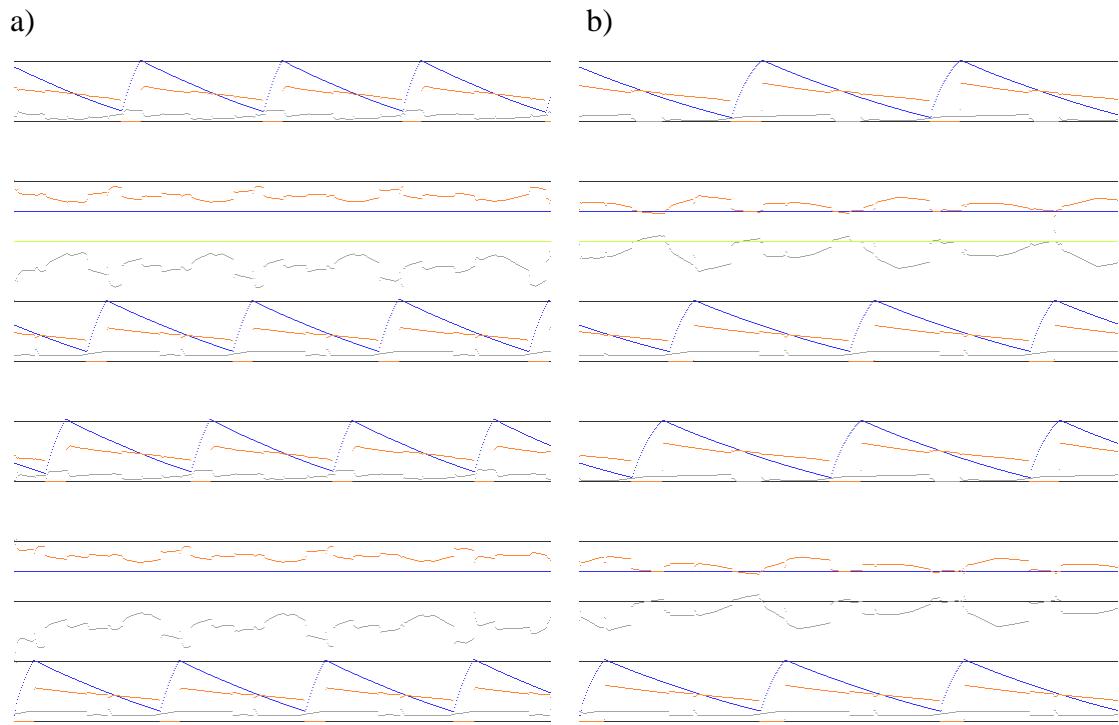
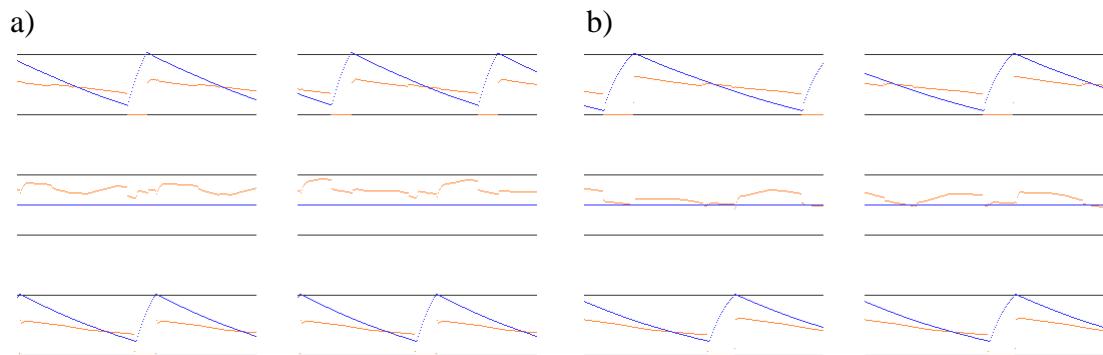


Abbildung 5a.14: Situation der Simulation nach einigen Schritten. Es wird kein konstantes Laufmuster erreicht, die relative Phasenlage der einzelnen Beine verschiebt sich kontinuierlich.



**Abbildung: 5a.15:** Zusätzliche Darstellung der Simulationsergebnisse durch Histogramme vom Typ 2, die Situation zu Beginn der Simulation ist dargestellt.

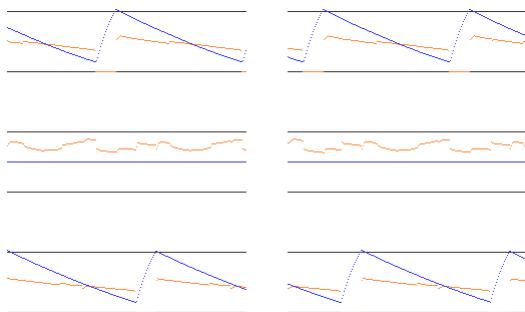
Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	51	50	50	50	50	50
<b>Fixiert</b>	N	J	N	N	J	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N



**Abbildung 5a.16:** Wie in Abbildung 5a.14 stellt sich auch hier kein stabiles Laufmuster ein, sondern die ipsilateralen Phasenbeziehungen verschieben sich permanent.

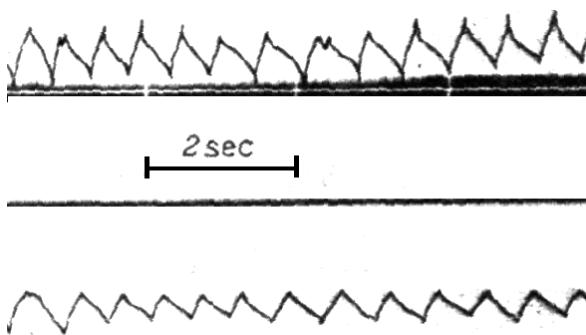
Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	10	50	60	90	50	30
<b>Fixiert</b>	N	J	N	N	J	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N

a)



**Abbildung 5.17:** In dieser Situation stellt sich bei Version A das abgebildete Laufmuster ein. Bei Version B zeigt sich kein konstantes Laufmuster, das Ergebnis entspricht den oben gezeigten Versionen

Die experimentellen Daten zu dieser Situation zeigen keine ausgeprägte systematische Koordinierung zwischen den Beinen. Bei den fixierten Beinen ist eine Häufung von Kraftmaxima zu Beginn und zum Ende des Schrittes des Referenzbeines zu erkennen. Die Laufbeine zeigen kein koordiniertes Laufmuster. Wendler (1964) fand bei der Untersuchung dieser Situation ein Koordinationsmuster der laufenden Beine: Der Beginn der Schwingphase eines Vorderbeines schließt sich direkt der Beendigung der Schwingphase des ipsilateralen Hinterbeines an. Die Vorderbeine bewegen sich in ähnlicher Koordination zu den Hinterbeinen, wie die Mittelbeine beim ungestörten Lauf (Abbildung 5.18).



**Abbildung 5.18:** Ergebnis von Wendler (1964) für diese Situation. Dargestellt ist das Ergebnis einer Körperseite. Die obere Kurve zeigt die Bewegung des Vorder-, die untere die Bewegung des Hinterbeines.

Bei den Ergebnissen der Version A kommt es je nach Wahl der Startpositionen zu einer weitgehend statisch stabilen Koordination (Abbildung 5a.14a und 5a.15a). Bei den laufenden Beinen treten nach einigen Schritten kaum zeitgleiche Schwingphasen auf (nur zwischen L1 und R3 bzw. L3 und R1), solange die Bedingung erfüllt ist, dass mindestens ein contralaterales Beinpaar in der Position der Startwerte um 20% variiert

(Daten nicht gezeigt). Ist diese Bedingung nicht erfüllt, kommt es zu einer In-Phase-Koordinierung verschiedener Beinpaare (Abbildung 5a.16a).

In den meisten Fällen zeigt die Phasenverschiebung zwischen den Beinen eine Drift und es stellt sich kein konstantes Laufmuster ein. Bei einer geeigneten Wahl der Startparameter (siehe Abbildung 5.17) stellt sich ein konstantes Laufmuster ein, welches den Beschreibungen von Wendler entspricht.

Bei den fixierten Beinen ist in Version A das Auftreten von Kraftmaxima zu Beginn und Ende des Schrittes des Referenzbeines zu beobachten.

Version B zeigt ebenfalls eine nicht konstante Beinkoordinierung. Unabhängig von den Startpositionen treten gelegentlich zeitgleiche Schwingphasen der laufenden Beine auf. (Abbildung 5a.15b, 5a.16b).

Bei den fixierten Beinen ist nur ipsilateral eine Kopplung des Auftretens der Kraftmaxima und der jeweiligen Phase des Referenzbeines festzustellen.

Insgesamt entsprechen die Ergebnisse weitgehend den experimentellen Befunden. Mit Version A sind die Beobachtungen von Wendler (1964) mit geeigneten Startwerten nachvollziehbar.

### 5a.1.6 Situation L1 L2 R1 R2

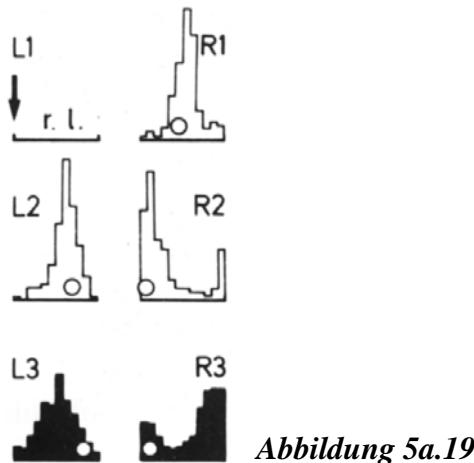


Abbildung 5a.19

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	10	80	50	70	30	50
Fixiert	N	N	J	N	N	J
Amputiert	N	N	N	N	N	N

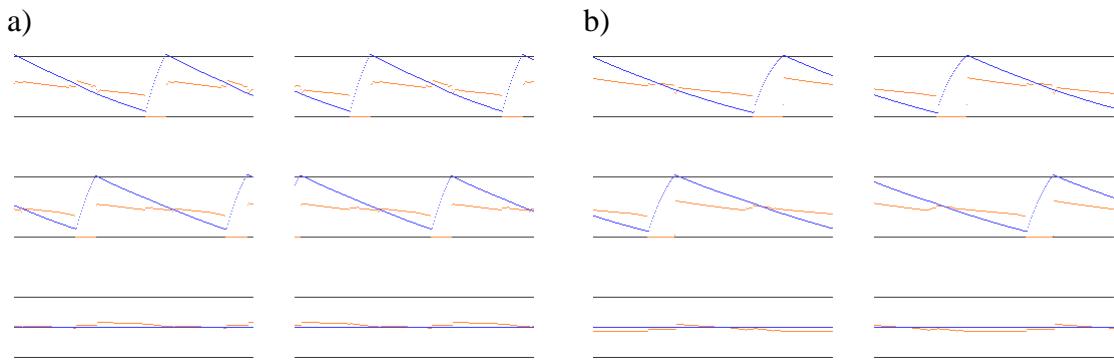


Abbildung 5a.20

Die experimentellen Ergebnisse dieser Situation zeigen, dass sich die laufenden Beine weitgehend in der gleichen Koordination bewegen wie beim ungestörten Lauf. Dieses gilt auch für die Simulation, sowohl für Version A als auch für Version B.

Aus Abbildung 5a.19 ist ersichtlich, dass bei den fixierten Beinen eine deutliche Kopplung zwischen der Verteilung des Auftretens von Kraftmaxima und der Schrittphase des Referenzbeines vorhanden ist. Bei L3 ist nach etwa der Hälfte des Schrittes des Referenzbeines das Auftreten eines Kraftmaximums am wahrscheinlichsten, bei R3 zu Beginn und zum Ende des Schrittes des Referenzbeines. Diese Kopplung ist in beiden Versionen der Simulation in gleicher Weise zu beobachten, jedoch ist die Amplitude der Maxima nicht sehr ausgeprägt.

Das resultierende Schrittmuster der Simulation ist weitgehend unabhängig von den Startpositionen der einzelnen Beine. Es gilt auch hier die Einschränkung, dass die Position mindestens eines contralateralen Beines abweichend sein muss, oder sich zwischen den contralateralen Beinpaaren eine In-Phase-Koordinierung einstellt (Daten nicht gezeigt).

Das Bein L2 zeigt eine Phasenverschiebung von etwa 0.5 gegenüber dem Referenzbein. Das Kraftmaximum in L3 ist über Mechanismus 5 an den Beginn der Stemmphase von L2 gekoppelt. Die Schwingphase von R2 ist an den Beginn der Stemmphase des Referenzbeines gekoppelt. In R3 ist das zu beobachtende Kraftmaximum über den Mechanismus 5 an den Beginn der Stemmphase von R2 gekoppelt. Die in L3 und R3 auftretenden Kraftmaxima entsprechen den experimentellen Daten.

### 5a.1.7 Situation L1

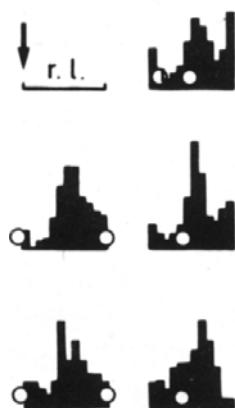


Abbildung 5a.21

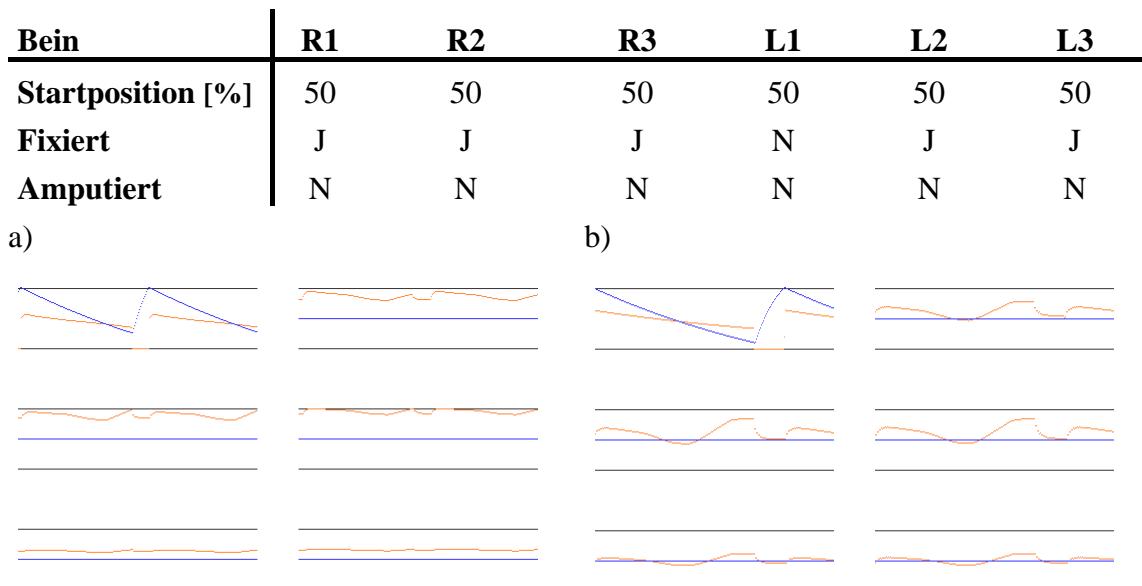
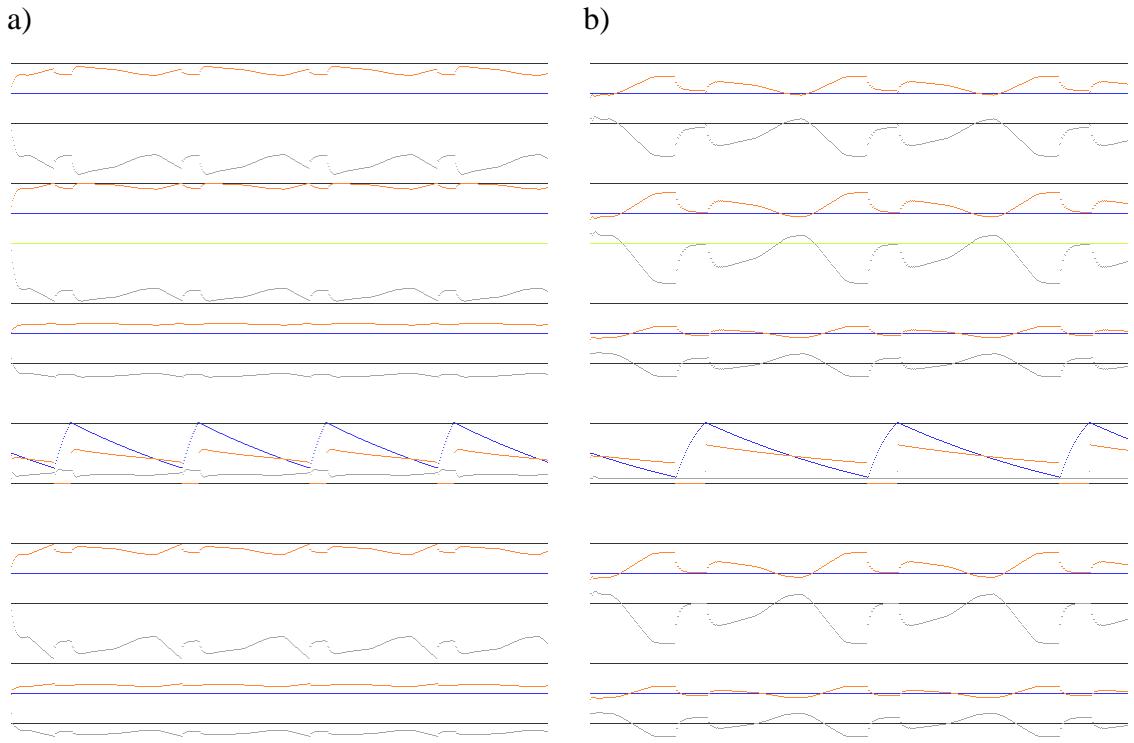


Abbildung 5a.22



**Abbildung 5a.23:** Zusätzliche Darstellung der Anfangssituation der Simulation, der Einfluss der Koordinationsmechanismen ist hier abgebildet.

Da in dieser Situation L1 das einzige Laufbein ist, sind die Ergebnisse unabhängig von der Startposition dieses Beines. Die experimentellen Ergebnisse zeigen bei allen Beinen Kraftoszillationen. Qualitativ sind die Ergebnisse der Simulation beider Versionen identisch: Alle fixierten Beine zeigen die gleiche Koordinierung. Zu Beginn der Stemmpphase des Referenzbeines und zum Ende der Stemmpphase dieses Beines ist in den fixierten Beinen ein Kraftmaximum zu erkennen. Das erste Maximum in L2 und R2 ist auf die Wirkung des Mechanismus 5 zurückzuführen, das zweite Maximum auf Mechanismus 5y. In den Beinen L3, R2 und R3 werden die Kraftmaxima durch Mechanismus 5 vermittelt.

Die experimentellen Daten zeigen eine ähnliche Kopplung: Bei allen fixierten Beinen ist etwa in der Mitte des Schrittes des Referenzbeines ein Kraftmaximum erkennbar. Auch ist in diesen Daten für die Beine R1 und R2 eine Häufung des Auftretens von Kraftmaxima zwischen dem Ende und dem Anfang des Schrittes des Referenzbeines zu beobachten (Es ist hier zu beachten, dass die Histogramme den Mittelwert aus vielen Schritten darstellen und als zyklisch betrachtet werden müssen, also das Ende der Diagramme mit dem Anfang verbunden werden kann). Für L2, L3 und R3 ist die Häufung von Kraftmaxima zum Beginn des Schrittes des Referenzbeines weder

eindeutig aus den experimentellen Daten zu belegen noch zu widerlegen. Cruse und Saxler (1980b) beschreiben das Verhalten aller fixierten Beine als In-Phase. Insgesamt entsprechen die Ergebnisse der Simulation den experimentellen Daten.

### 5a.1.8 Situation L1 R1



Abbildung 5a.24

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	10	50	50	70	50	50
Fixiert	N	J	J	N	J	J
Amputiert	N	N	N	N	N	N

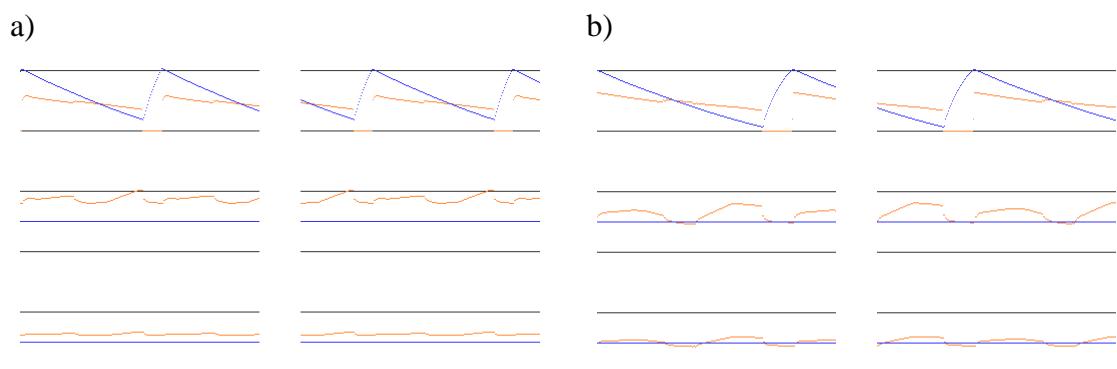


Abbildung 5a.25

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	51	50	50	50	50	50
Fixiert	N	J	J	N	J	J
Amputiert	N	N	N	N	N	N

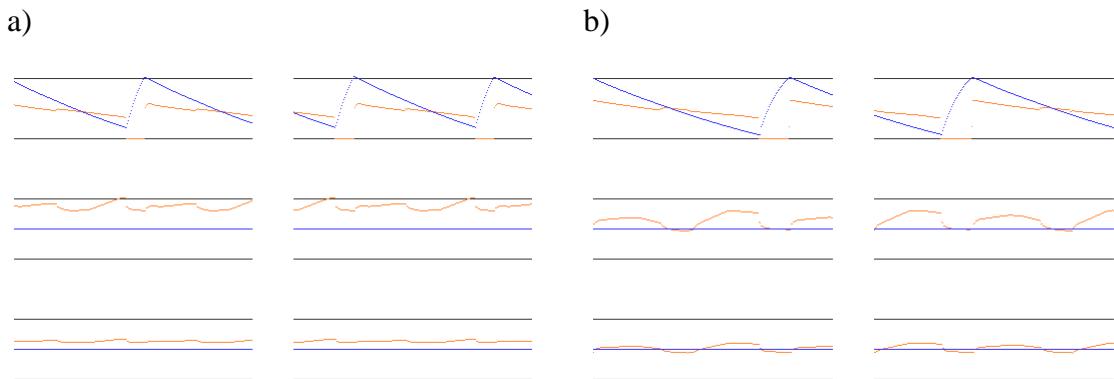


Abbildung 5a.26

Die beiden laufenden Beine L1 und R1 zeigen sowohl in den experimentellen Daten als auch in den Ergebnissen der Simulation die gleiche Koordination: beide Beine alternieren mit einer Phasenverschiebung von ca. 0.5.

Die stehenden Beine weisen untereinander eine In-Phase-Koordination auf, dies ist ebenso in den Ergebnissen der Simulation zu beobachten. Bei den fixierten Beinen zeigt die Simulation bei jedem Bein zwei Maxima pro Schritt des Referenzbeines: bei den ipsilateralen Beinen ist das erste Maximum stärker ausgeprägt, bei den contralateralen Beinen das zweite Maximum.

Betrachtet man das Ergebnis der experimentellen Daten, so ist bei den Beinen L2 und L3 ein Doppelmaximum erkennbar (das erste bei ca. einem ersten Drittel des Schrittes des Referenzbeines, das zweite geht über das Ende des Referenzbeinschrittes bis zum Anfang des Schrittes). Die Verteilung der beiden Maxima entspricht in etwa der Verteilung der beiden Maxima in der Simulation, wobei das zweite Maximum in der Simulation nicht über das Ende des Referenzbeinschrittes hinausgeht (kann im biologischen Experiment daran liegen, dass die Schrittängen des Referenzbeines variieren). Das erste Maximum in L2 wird durch den Einfluss 5y induziert, das zweite durch Mechanismus 5. Im Bein L3 werden die beiden Maxima von L2 über den Mechanismus 5 induziert.

In den contralateralen Beinen entspricht das erste Maximum dem in den experimentellen Daten aufgeführten Maximum. Dieses wird in R2 von R1 über Mechanismus 5y bewirkt. Das zweite Maximum wird über Mechanismus 5 bewirkt, wenn das Bein R1 eine Stemmphase beginnt.

Die Abweichungen in der Verteilung der Maxima können daran liegen, dass im biologischen Experiment die Phasenbeziehung von L1 und R1 mehr variiert und das Verhältnis von Stemmphase zu Schwingphase in der Simulation von dem der biologischen Experimente abweicht.

R3 ist über den Mechanismus 5 mit R2 gekoppelt und ist daher in Phase gekoppelt. Als Bedingung für die Koordinierung in den Simulationssystemen muss vorausgesetzt werden, dass mindestens eines der Beine L1, L2, R1 oder R2 eine abweichende Startposition besitzt. Sonst kommt es auch hier zu einer In-Phase-Koordinierung der contralateralen Beine (Daten nicht gezeigt). Die Ergebnisse beider Versionen der Simulation zeigen insgesamt eine hohe Übereinstimmung mit den experimentellen Daten.

### 5a.1.9 Situation L1 L2

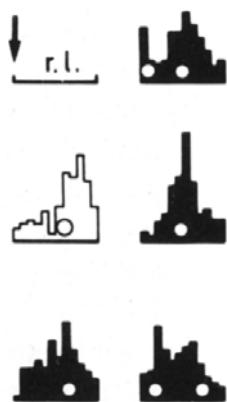


Abbildung 5a.27

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	50	50	50	70	30	50
<b>Fixiert</b>	J	J	J	N	N	J
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N

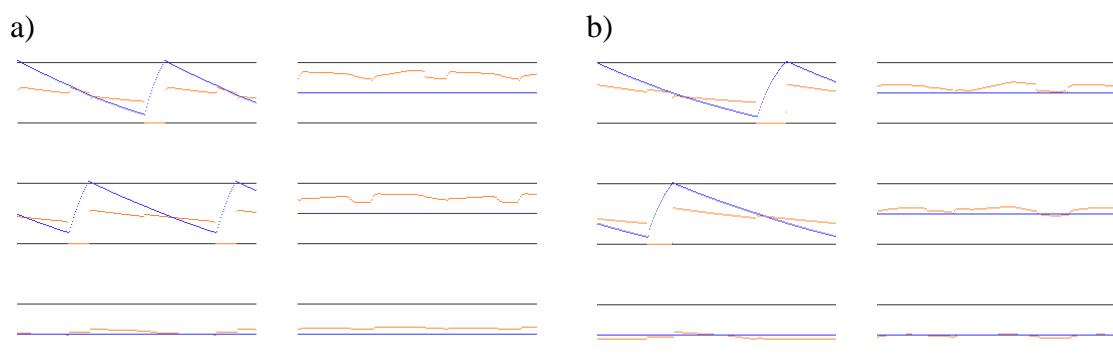


Abbildung 5a.28

Aus den Daten der experimentellen Befunde dieser Situation ist zwischen den beiden laufenden Beinen die gleiche Koordination wie bei einem ungestört laufenden Tier zu beobachten. Die fixierten Beine zeigen eine deutliche Kopplung zum Referenzbein. Das Bein R1 zeigt ein deutliches Doppelmaximum: eines zu Beginn der Stemmphase des Referenzbeines und eines in der Mitte des Schrittes des Referenzbeines. Beim Bein R2 ist ein Maximum in der Mitte des Schrittes ausgeprägt. Das Bein R3 zeigt ein Doppelmaximum etwa nach einem Drittel des Referenzbeinschrittes (eventuell ist dieses auch nur ein breit gestreutes Maximum). Das Bein L3 zeigt ein breites Maximum zur Hälfte des Referenzbeines.

Die Ergebnisse der Simulation A und B zeigen für die Beine L3 und R3 ein entsprechendes Koordinationsmuster. Beim Ergebnis für das Bein R2 ist neben dem Hauptmaximum (bewirkt durch Mechanismus 5 von L2 und R1 her wirkend) zur Mitte des Referenzbeinschrittes ein schwächeres zweites Maximum (bewirkt durch Mechanismus 5y vom Bein L2 her wirkend) erkennbar. Version A zeigt dieses weniger ausgeprägt als Version B und entspricht somit deutlicher den experimentellen Daten, aus denen dieses zweite Maximum nicht ableitbar ist.

Die Kopplung des Beines R1 entspricht in Version A voll den experimentellen Befunden, das Ergebnis weist genau das entsprechende Doppelmaximum auf: das erste Maximum ist über Mechanismus 5 an den Beginn der Stemmphase des Referenzbein gekoppelt, das zweite Maximum über Mechanismus 5y an das Ende der Stemmphase. Beim Ergebnis der Version B ist das Maximum von R1 zu Beginn der Stemmphase des Referenzbeines nicht so deutlich ausgeprägt.

Die Verteilung der Maxima in der Simulation kann von den biologischen Daten abweichen, da das Verhältnis von Stemm- und Schwingphase nicht identisch ist.

Das Ergebnis der Simulation ist unabhängig von den Startpositionen der Beine (Vergleichsdaten nicht aufgeführt).

**5a.1.10 Situation L1 L2 L3**

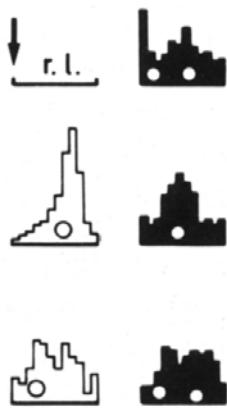


Abbildung 5a.29

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	50	50	50	70	30	90
<b>Fixiert</b>	J	J	J	N	N	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N

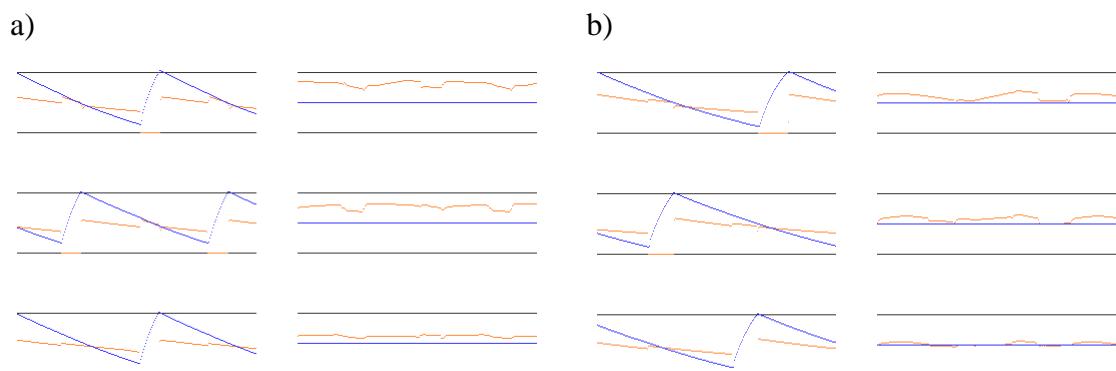


Abbildung 5a.30

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	50	50	50	50	50	50
<b>Fixiert</b>	J	J	J	N	N	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	N

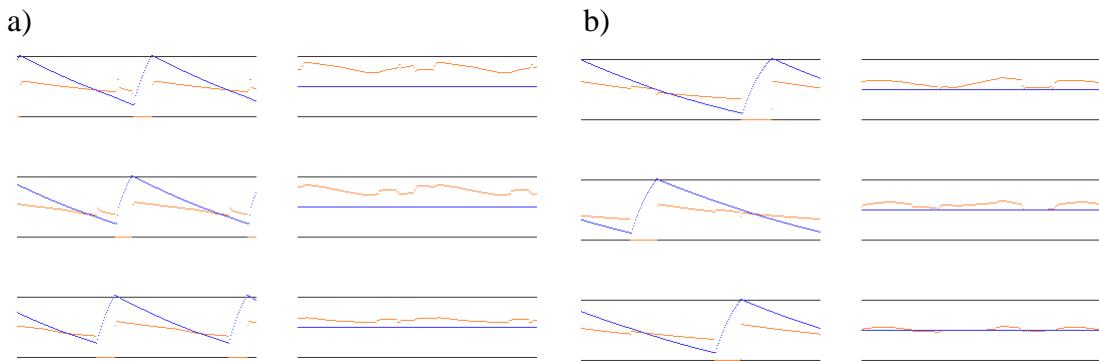


Abbildung 5a.31

Bei diesem Versuch zeigt sich in der experimentellen Situation eine weitgehend dem ungestörten Lauf entsprechende Koordinierung. Der Beginn der Stummphase von L3 ist hierbei nicht sehr genau festgelegt, dieses liegt wahrscheinlich daran, dass die Laufgeschwindigkeit im Experiment variiert.

Die Koordination der stehenden Beine zeigt für R1 eine starke Kopplung an das Referenzbein. Beginnt dieses seine Stummphase, tritt in R1 ein Kraftmaximum auf, zur Mitte des Schrittes des Referenzbeines hin tritt ein zweites Maximum auf. R2 zeigt zur Mitte des Schrittes des Referenzbeines das Hauptmaximum. Es ist jedoch auch hier ein zweites Maximum (schwach ausgeprägt) zu Beginn des Schrittes des Referenzbeines zu erkennen. Das Bein R3 zeigt zur Mitte des Referenzbeinschrittes ein gestreutes Maximum, eventuell ist dieses auch ein Doppelmaximum.

Bei den Ergebnissen der Simulation der Version A treten in Abhängigkeit von der Startposition der Beine zwei Laufmuster auf: Zum einen, bei deutlich verschiedenen Startpositionen der Laufbeine (ca. 30% Abweichung vom ipsilateralen Nachbarbein, Grenze nicht exakt bestimmt), eine dem tripodden Gang entsprechende Koordination der laufenden Beine (Abbildung 5a.30a), bei den anderen Startpositionen eine dem tetrapoden Gang entsprechende Koordination (Abbildung 5a.31a).

Die Koordinierung der Beine in Version B ist unabhängig von der Startposition der Beine. Es zeigt sich bei den laufenden Beinen ein tetrapodes Laufmuster, am Übergang zum tripodden Laufmuster. Direkt vor Beginn der Stummphase des Referenzbeines beginnt das Bein L3 seine Stummphase. Das Bein L2 beginnt seine Stummphase nach etwa der Hälfte des Schrittes des Referenzbeines.

Die Verteilung der Kraftmaxima bei R1 entspricht mit dem Doppelmaximum sowohl in Version A (gilt für beide in dieser Versionen auftretenden Laufmuster) als auch in Version B den experimentellen Befunden.

Die Koordination des Beins R2 stimmt in Abbildung 5a.30a recht gut mit den experimentellen Daten überein: etwa nach der Hälfte des Schrittes des Referenzbeines

ist hier ein deutlich ausgeprägtes Maximum zu sehen (durch Einfluss 5 induziert), zu diesem Zeitpunkt beginnt auch L2 seine Stemmphase. Ein zweites schwach ausgeprägtes Maximum findet sich bei diesem Bein zu Beginn der Stemmphase des Referenzbeines. In Abbildung 5a.31a sind ebenfalls zwei Maxima erkennbar. Das Hauptmaximum ist breiter und nicht so scharf abgegrenzt. Es dauert vom Beginn der Schwingphase des Referenzbeines (zeitgleich mit dem Beginn der Stemmphase von L2) bis zum Beginn der Stemmphase des Referenzbeines. Das Maximum ist über Mechanismus 5 von R1 und L2 induziert. Dieses Maximum weicht von den experimentellen Daten ab. Ein zweites Maximum ist zur Mitte des Schrittes des Referenzbeines erkennbar (Von L2 über Mechanismus 5y abhängig), dieses stimmt mit den experimentellen Daten überein.

Beim Ergebnis der Version B für das Bein R2 ist ein Doppelmaximum der entwickelten Kraft zu erkennen. Die Peaks dieses Doppelmaximums liegen kurz nach Beginn und gegen Ende der Stemmphase des Referenzbeines und stimmen in der relativen Verteilung nicht genau mit den experimentellen Daten überein.

Bei R3 ist die Kopplung insgesamt schwach ausgeprägt. Das Ergebnis von Version A in Abbildung 5a.31a weist hier die höchsten Übereinstimmungen mit den experimentellen Daten auf, die, wie bereits erwähnt, ein breit gestreutes Maximum aufweisen.

Insgesamt weist Version A der Simulation für alle Beine eine weitgehende Übereinstimmung der experimentellen Befunde auf. Version B zeigt für alle Beine außer R2 diese Übereinstimmungen.

## 5b. Simulation komplexer Laufsituationen II (Amputationsversuche)

Das Simulationssystem soll auch bei Beinverlust eine den biologischen Vorbilddaten entsprechende Koordination aufzeigen. Die Beinkoordination nach Beinverlust wurde bereits von v. Buddenbrock (1921) und einer Vielzahl weiterer Autoren betrachtet (u. a. Wendler, 1964; Graham, 1977; Bässler, 1971; bei Schaben Hughes, 1957 etc). Simulationssysteme der Beinkoordination nach Amputation wurden von Graham (1977) oder Cruse (1983) (für Crustaceen) vorgestellt.

### 5b.1 Ergebnisse der Simulation

Insgesamt sind bei einem lateralsymmetrischen Sechsbeiner 39 verschiedenen Möglichkeiten einer Amputation denkbar (von einem amputierten Bein bis hin zu allen Beinen amputiert). Beschränkt man sich auf die Fälle, bei denen maximal zwei Beine amputiert sind, und nie mehr als ein Bein auf einer Seite, bleiben acht Möglichkeiten. Hiervon werden die sechs von Graham (1977) dargestellten Situationen zuzüglich einer weiteren Situation, die nur kurz beschrieben wird und zu der keine experimentellen Vergleichsdaten existieren, betrachtet.

Graham teilt die Amputationen (maximal zwei Beine, nie ipsilateral zwei Beine) in vier Klassen ein:

1. Amputation eines Vorderbeines oder Hinterbeines
2. Amputation eines Mittelbeines
3. Amputation eines Vorderbeines und Hinterbeines
4. alle anderen Amputationen

Die Versuche werden nach den amputierten Beinen benannt (z.B. bedeutet R1, dass das rechte Vorderbein amputiert ist). Die Simulationsergebnisse werden den Daten von Graham (sofern Vergleichsdaten vorliegen) gegenübergestellt. Situation L2 R2 wird gesondert betrachtet.

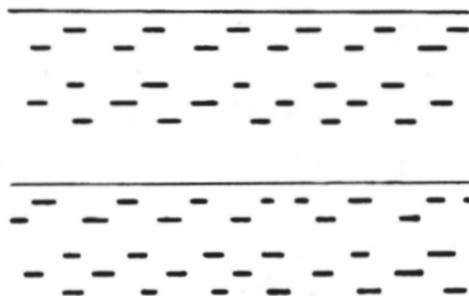
Die experimentellen Daten von Graham sind in Histogrammen nach der Wilson Konvention (1966) über mehrere Schritte aufgearbeitet, in der hier abgebildeten Form jedoch um die vertikale Achse gedreht (z.B. Abbildung 5b.1). Auf der Abszisse ist die Zeit aufgetragen. Die schwarzen Balken repräsentieren die Schwingphasen der Beine, die Anordnung der Beine entspricht von oben nach unten gesehen L1, L2, L3, R1, R2, R3.

Die Simulationsergebnisse sind überwiegend durch Histogramme vom Typ 2 (siehe 5.1.) dargestellt. Die Abbildungen *a*) zeigen auch hier die Ergebnisse der Version A, die Abbildungen *b*) die der Version B.

Pro Situation wurden verschiedene Startpositionen getestet, es sind jedoch nur qualitativ unterschiedliche Ergebnisse aufgeführt. Für weitere Ergebnisse sei auch hier auf die Daten auf der CD im Anhang und die Simulationssoftware verwiesen.

Bei vier Situationen sind zum weiteren Vergleich zusätzlich die Ergebnisse des Simulationsmodells von Cruse (1983) aufgeführt. Die Diagramme zeigen die Bewegung von drei simulierten Beinen. Oben im Diagramm ist das am weitesten anterior gelegene Bein eingezeichnet, unten das am weitesten posterior gelegene. Auf der Abszisse ist die Zeit aufgetragen, auf der Ordinate die relative Beinposition (anterior oben, posterior unten).

### 5b.1.1 Situation L1



**Abbildung 5b.1:** Darstellung der experimentellen Ergebnisse von Graham (1977). Es sind die Daten von zwei Tieren aufgeführt.



**Abbildung 5b.2** Simulationsergebnis einer vergleichbaren Situation von Cruse (1983). Das Modell ist Crustaceen nachempfunden und simuliert drei Beine.

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	10	20	30	40	50	60
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	N	N	N	J	N	N

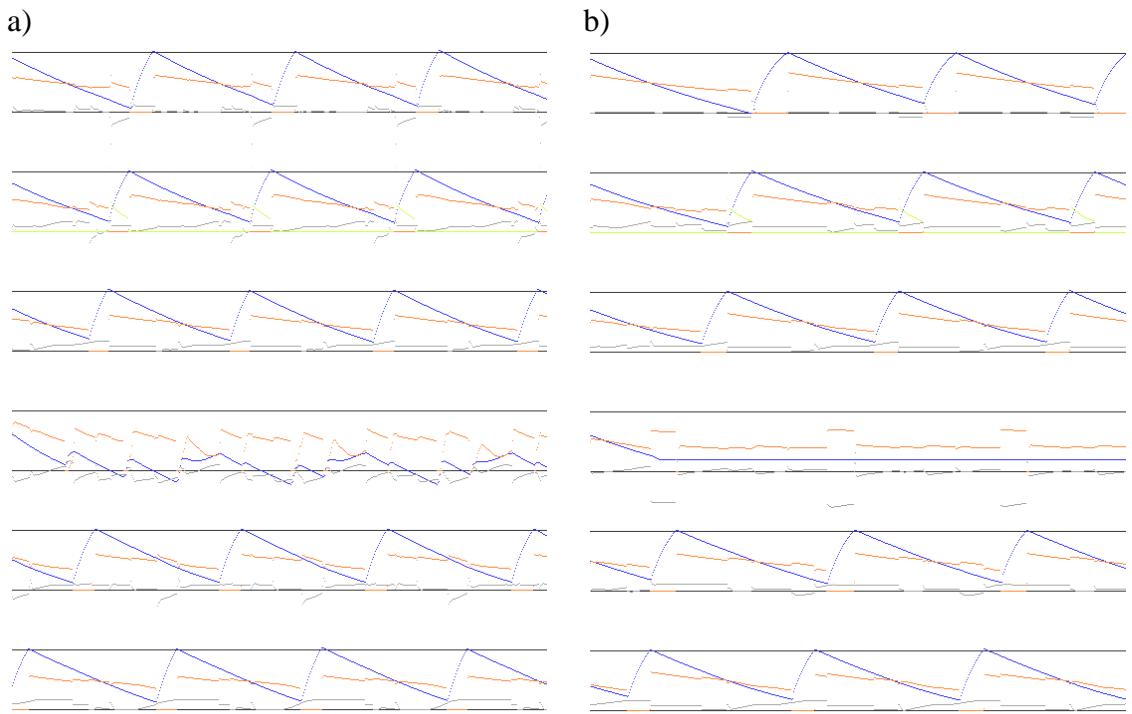


Abbildung 5b.3

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	50	50	50	50	50	50
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	N	N	N	J	N	N

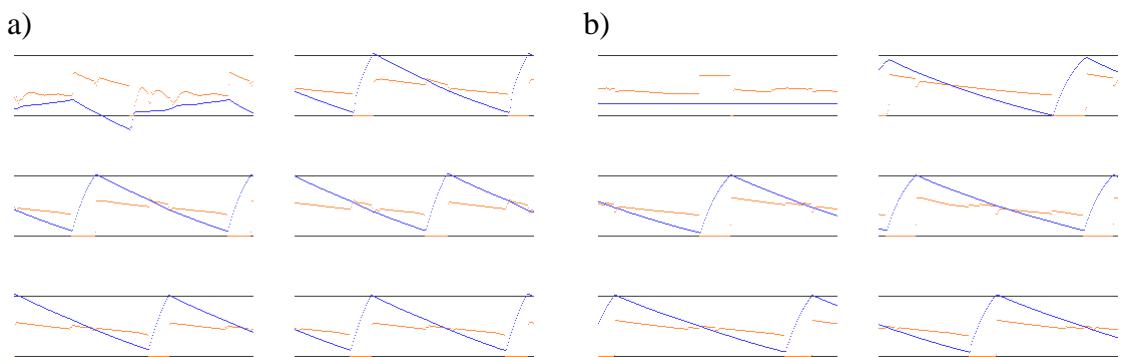


Abbildung 5b.4

Die Daten von Graham zeigen, dass das Laufmuster nach der Amputation eines Vorderbeines geordnet und gleichförmig ist. Graham beschreibt das resultierende Laufmuster als ein tetrapodes mit hoher Schrittzahl. Aus den Versuchsergebnissen

(Abbildung 5b.1) ist zu ersehen, dass sich teilweise die Schwingphasen der Beine R1, R3 und L2 sowie die Schwingphasen der Beine L1 und R2 zeitlich überlappen.

Die Simulationsergebnisse zeigen ein ähnliches Verhalten. Bei beiden Versionen stellen sich nach einigen Schritten gleichbleibende Laufmuster ein. Zu keinem Zeitpunkt befinden sich benachbarte Beine gleichzeitig in der Schwingphase. Das gelegentliche Auftreten von Doppelschritten bei den Vorderbeinen (das Vorderbein macht zwei Schritte, während das Mittelbein in der gleichen Zeit nur einen Schritt macht) wurde nur während der ersten Schritte der Simulation beobachtet. Insgesamt zeigen die Ergebnisse der Version A und B ein anderes Verhältnis von Stemm- und Schwingbewegung auf (ca. 4:1 in der Simulation gegenüber ca. 2.5:1 in den experimentellen Daten). Die Simulation entspricht einer sehr langsamen Schrittgeschwindigkeit

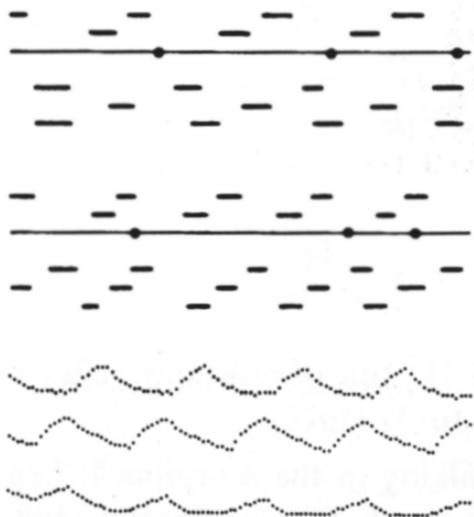
Bei Version A treten abhängig von den Startpositionen (Grenzwerte nicht bestimmt) zwei Laufmuster auf. Das in Abbildung 5b.3a dargestellte Ergebnis stimmt gut mit den experimentellen Daten überein. Es stellt sich ein dem tetrapoden Lauf entsprechendes Schrittmuster ein, bei den Beinen R3 und L2 treten zeitlich überlappende Schwingphasen auf. Das zweite Laufmuster (Abbildung 5b.4a) zeigt ein dem tripodden Gang entsprechendes Laufmuster. Beide Schrittmuster entsprechen den experimentellen Daten, bei dem in Abbildung 5b.3a gezeigten Laufmuster ist die In-Phase Beziehung der Beine L1 R2 L3 bzw. L2 R3 etwas schwächer ausgeprägt als in den experimentellen Daten. Bei der in Abbildung 5b.4a gezeigten Situation ist diese stärker als in den experimentellen Daten ausgeprägt.

Das Ergebnis der Version B zeigt ein tetrapodes Laufmuster mit teilweise zeitlich überlappenden Schwingphasen der Beine L3 und R2 bzw. L2 und R3. Das Ergebnis entspricht weitgehend den experimentellen Daten.

Die Simulation des amputierten Beines zeigt in beiden Versionen deutliche Unterschiede. Bei Version A oszilliert die Position des amputierten Beines, eine Regelmäßigkeit ist in der Bewegung des amputierten Beines dabei kaum zu erkennen. Man kann jedoch ein übergeordnetes "Supermuster" erkennen, das antiphasisch zum Mittelbein schwingt. In der Version B verändert sich die Position des amputierten Beines nicht. Es ist jedoch eine Oszillation in der Aktivierung des Stemmuskels dieses Beines zu erkennen. Diese ist deutlich an die Schwingphase des caudalen Nachbarbeines gekoppelt.

Beide Versionen unterscheiden sich in der resultierenden Bewegung des Beinstumpfes von den Simulationsergebnissen von Cruse (1983). Vergleichsdaten aus einem biologischen Experiment mit *Carausius* liegen nicht vor.

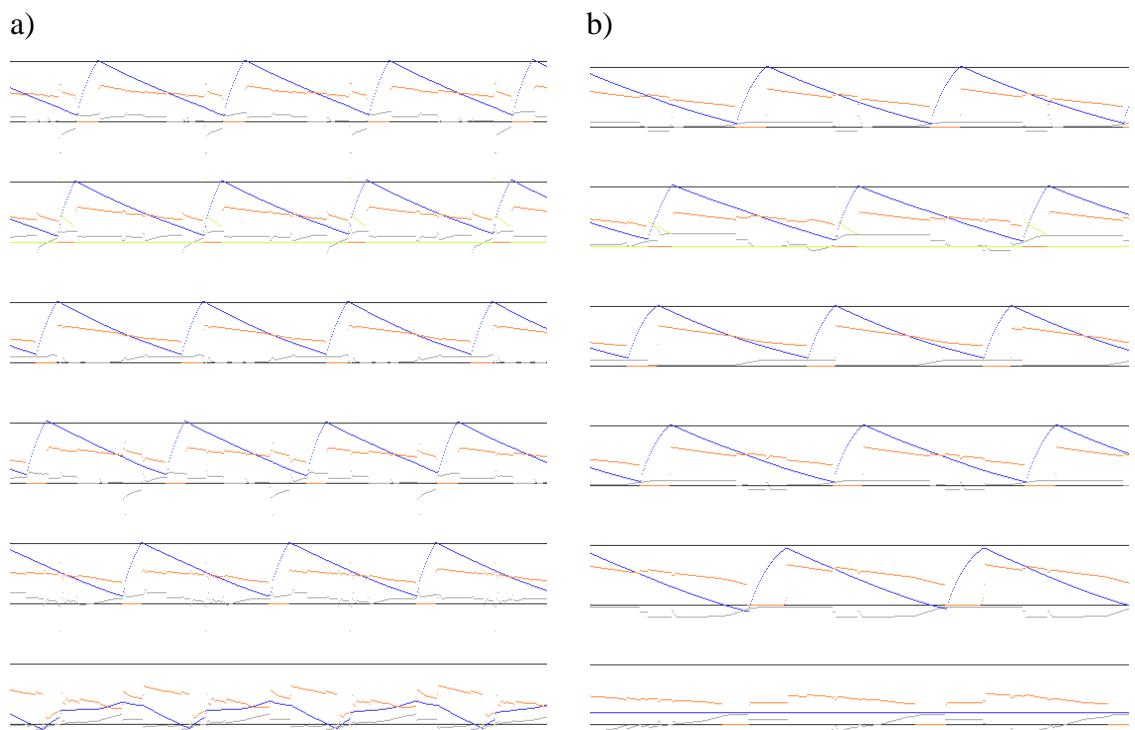
### 5b.1.2 Situation L3



**Abbildung 5b.5:** In dieser Abbildung sind die Ergebnisse von zwei Tieren aufgeführt. Zusätzlich sind die Bewegungen der Beinstümpfe berücksichtigt: Ein Punkt zeigt den Beginn einer Vorwärtsbewegung eines Beinstumpfes an.

**Abbildung 5b.6:** Simulationsergebnis einer vergleichbaren Situation von Cruse (1983)

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	30	40	50	50	40	30
<b>Fixiert</b>	N	N	N	N	N	N
<b>Amputiert</b>	N	N	N	N	N	J



**Abbildung 5b.7**

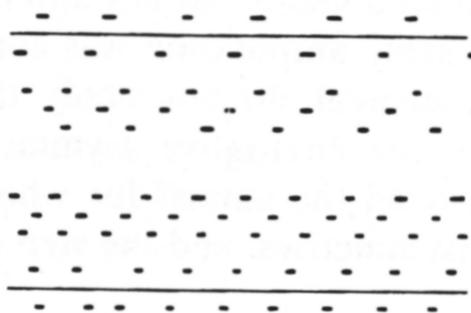
Diese Situation entspricht, ebenso wie die im vorigen Abschnitt besprochene Situation L1, nach Grahams Einteilung einer Amputation der Klasse 1. Die Ergebnisse (Abbildung 5b.5) der experimentellen Daten entsprechen etwa den Daten der Situation L1 (Abbildung 5b1). Es zeigt sich ein tetrapodes Laufmuster mit der Tendenz zeitgleichen Auftretens von Schwingphasen bei nicht benachbarten Beinen (z.B. R1 und R3). In Abbildung 5b.5 ist der Beginn der Vorwärtsbewegung des Stumpfes des amputierten Beines in den experimentellen Daten protokolliert, eine Koordinierung ist aus diesen Ergebnissen nicht mit Sicherheit zu erkennen. Es deutet sich an, dass der Stumpf des amputierten Beines in Anti-Phase zum ipsilateralen rostralen Nachbarbein koordiniert ist.

Die Simulationsergebnisse zeigen in beiden Versionen, unabhängig von der Startposition, tetrapode Laufmuster. Das Ergebnis der Version A zeigt für alle Beine ein dem ungestörten Lauf entsprechendes Schrittmuster (außer für das amputierte Bein L3). Es kommt hier zu keinem Zeitpunkt zu überlappenden Schwingphasen der Beine. Bei Version B sind zeitlich überlappende Schwingphasen zu beobachten. Diese treten nicht zwischen benachbarten Beinen auf.

Die Koordination des amputierten Beines zeigt in beiden Versionen der Simulation ein regelmäßiges Muster. In Version A oszilliert das amputierte Bein in der Frequenz des ipsilateralen rostralen Nachbarbeines. Beginnt dieses eine Schwingphase, schwingt der Stumpf des amputierten Beines nach hinten. Wie der Beginn des Vorschwingens des Stumpfes gekoppelt ist kann aus den Daten nicht genau erkannt werden. Der Stumpf verhält sich weitgehend antiphasisch zum ipsilateralen rostralen Nachbarbein. Dieses entspricht den Beobachtungen von Graham.

In Version B ist bei der Stemmmuskelaktivierung ein regelmäßiges Muster zu erkennen: Das Maximum der Muskelaktivierung ist hier an den Beginn der Stemmbe wegung des ipsilateralen rostralen Nachbarbeines gekoppelt.

### 5b.1.3 Situation L2

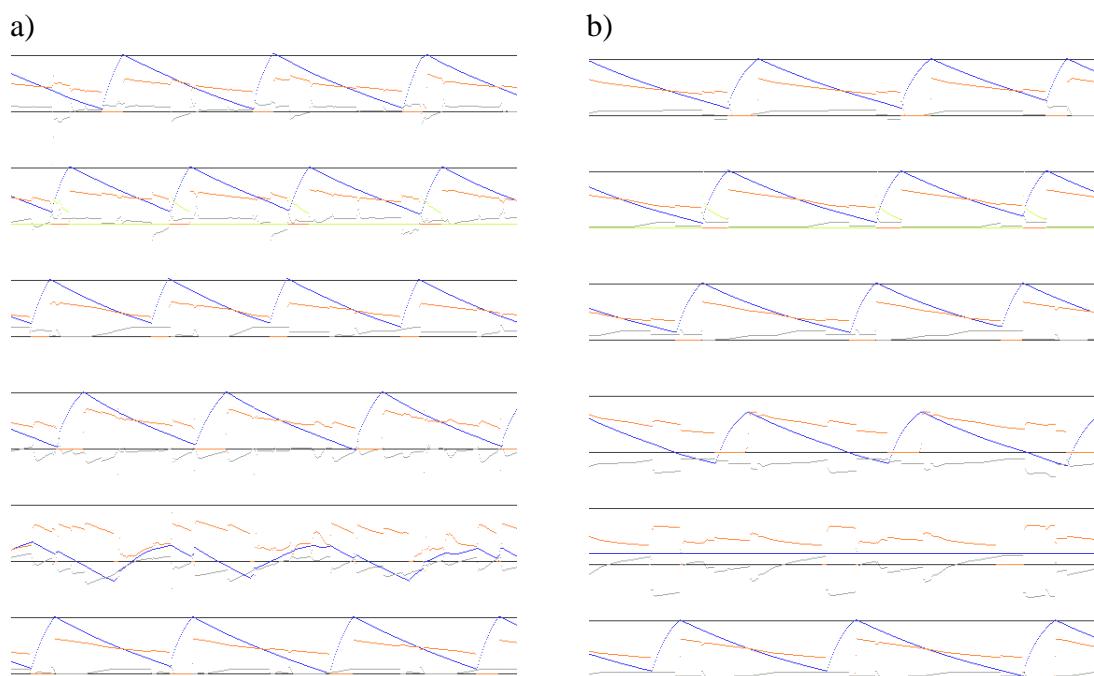


*Abbildung 5b.8: Ergebnisse der experimentellen Situation L2 bzw. R2*



*Abbildung 5b.9: Simulationsergebnis der vergleichbaren Situation (Cruse, 1983)*

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	10	20	30	40	50	60
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	N	N	N	N	J	N



*Abbildung 5b.10*

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	50	50	50	50	50	50
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	N	N	N	N	J	N

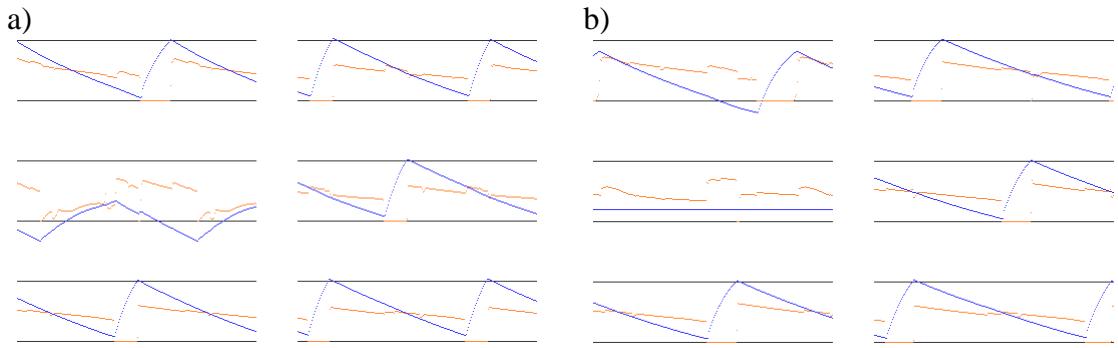


Abbildung 5b.11

In dieser Situation ist ein Mittelbein amputiert. Graham ordnet dieses einer Amputation der zweiten Klasse zu. Die experimentellen Daten zeigen zwar ein geordnetes Laufmuster, dieses ist jedoch nicht sehr stabil. Graham berichtet, dass die benachbarten Beine L1 und R1 teilweise eine In-Phase Koordinierung zeigen. Dieses wird bei den Simulationsergebnissen nicht beobachtet. Es treten nur statisch stabile Laufmuster auf (Bei Version B kann es bei den ersten Schritten zu zeitgleichen Schwingphasen der Vorderbeine kommen). In beiden Versionen treten teilweise In-Phase Kopplungen zwischen nicht benachbarten Beinen auf.

Bei Version B ist eine Verschiebung der AEP und PEP von L1 zu beobachten, die Schrittamplitude ändert sich nicht. Bässler (1971) beschreibt, dass sich die PEP eines rostral zu einem amputierten Bein nach posterior verschiebt. Die AEP ändert sich gemäß seinen Beobachtungen nicht.

Die Bewegung des Stumpfes in Version A zeigt ein weitgehend geordnetes Bewegungsmuster und sein vorderer Extrempunkt ist an den Beginn der Schwingphase des ipsilateralen caudalen Nachbarbeines gekoppelt. Beginnt dieses eine Schwingphase, beginnt der Stumpf mit einer Rückwärtsbewegung.

Die Stemmmuskelerregung des amputierten Beins bei Version B ist durch die Wirkung von Mechanismus 1 antiphasisch an die Stemmmuskelerregung des ipsilateralen caudalen Nachbarbeines gekoppelt.

Damit zeigen die amputierten Beine ein deutlich anderes Verhalten, als in der Simulation von Cruse (1983) (Abbildung 5b.9) entsprechen aber den Beobachtungen von Wendler (1964), soweit dieses übertragbar ist: Wendler betrachtete die Situation, in der beide Mittelbeine amputiert sind (siehe Abschnitt 5b.1.5 und Abbildung 5b.18).

#### 5b.1.4 Situation L1 R3

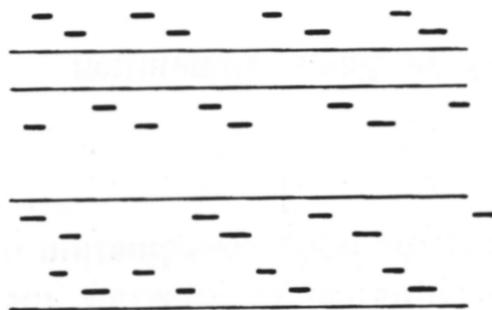


Abbildung 5b.12 : Ergebnisse der experimentellen Situation L3 R1 bzw. L1 R3.

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	30	40	50	50	40	30
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	N	N	J	J	N	N

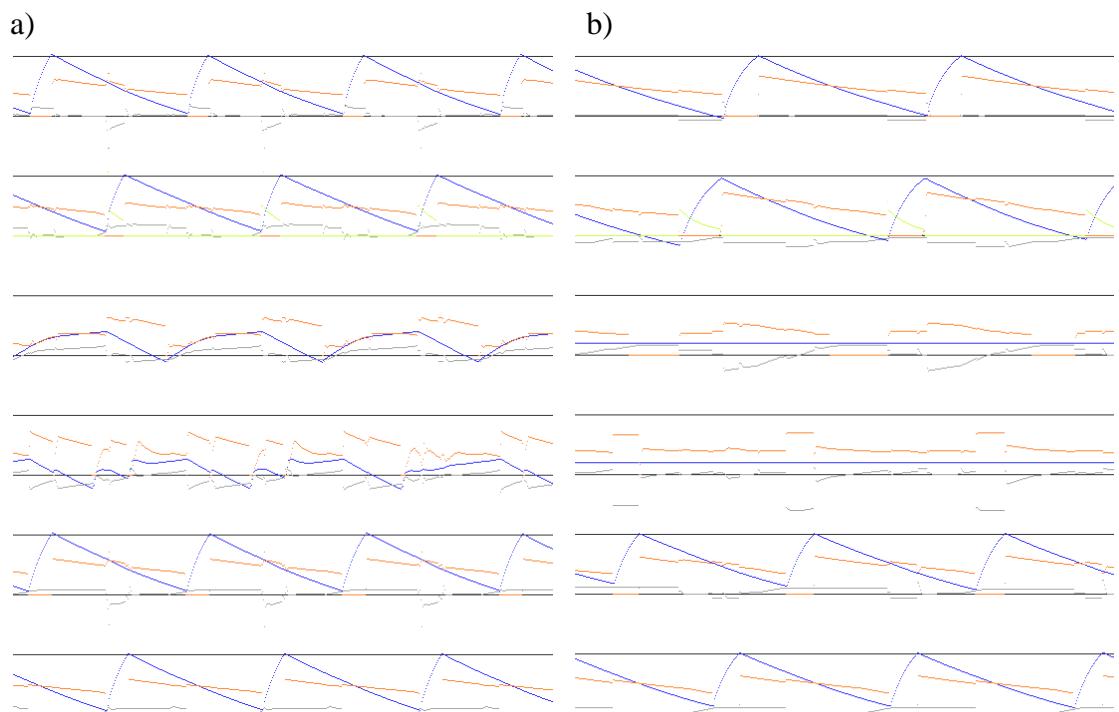


Abbildung 5b.13

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	50	50	50	50	50	50
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	N	N	J	J	N	N

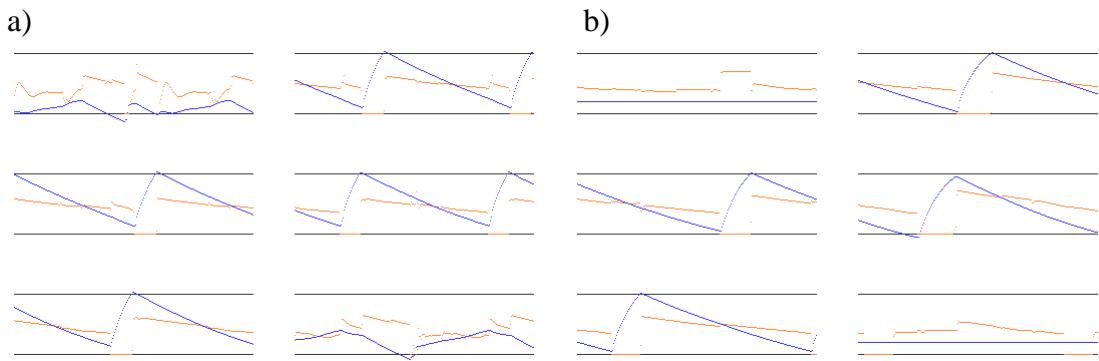


Abbildung 5b.14

Die Situation mit einem amputierten Vorderbein und Hinterbein wird von Graham als Klasse 3 bezeichnet. Das Laufmuster entspricht einem tetrapoden Gang. Überlappende Schwingbewegungen sind nicht zu beobachten.

Die Ergebnisse der Simulation zeigen bei dieser Situation in Version A, abhängig von der Startposition (Parameter nicht eindeutig bestimmt) zwei alternative resultierende Schrittmuster: ein dem tetrapoden Gang entsprechendes Laufmuster (Abbildung 5b.14a), welches mit den experimentellen Befunden von Graham übereinstimmt. Zum anderen ein tripodes Muster (Abbildung 5b.13a). Dieses deckt sich nicht mit den experimentellen Daten, da es hier zu zeitgleichen Schwingphasen zwischen L1 und R2 bzw. L2 und R3 kommt.

Version B zeigt, unabhängig von der Startposition, ein dem tetrapoden Gang entsprechendes Schrittmuster, dieses stimmt mit den in Abbildung 5b.12 gezeigten Daten weitgehend überein. Zu Beginn der Simulation können zeitlich überlappende Schwingphasen zwischen R2 und R3 auftreten (Abbildung 5b.13b). Nach einer Einschwingphase ist dieses nicht mehr zu beobachten und die Phasenbeziehungen zwischen den Beinen bleiben konstant (Abbildung 5b.14b).

Für die Bewegung der Beinstümpfe ist in Version A zu erkennen, dass das Bein R3 antiphasisch mit dem Beginn der Schwingphase von R2 und dem Beginn der Stemmphase von L3 gekoppelt ist. Für L1 lässt sich eine Kopplung weniger deutlich erkennen. Die Bewegung des Stumpfes ist hier antiphasisch an L2 und R1 gekoppelt.

Die Stemmaktivierung der amputierten Beine in Version B zeigt für R3, eine In-Phase Beziehung zur Stemmaktivierung von R2 (durch Mechanismus 5 bewirkt). Der Stemmaktivator von L1 ist antiphasisch mit dem von L2 gekoppelt (bewirkt durch Mechanismus 1). Biologische Vergleichsdaten liegen hierzu nicht vor.

### 5b.1.5 Situation L2 R2

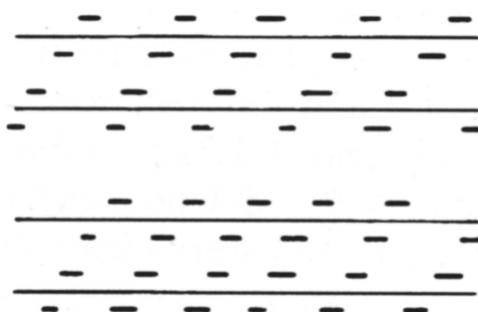


Abbildung 5b.15

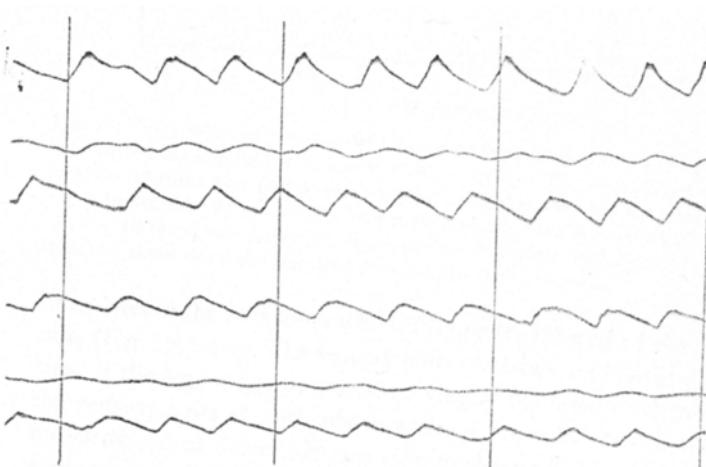
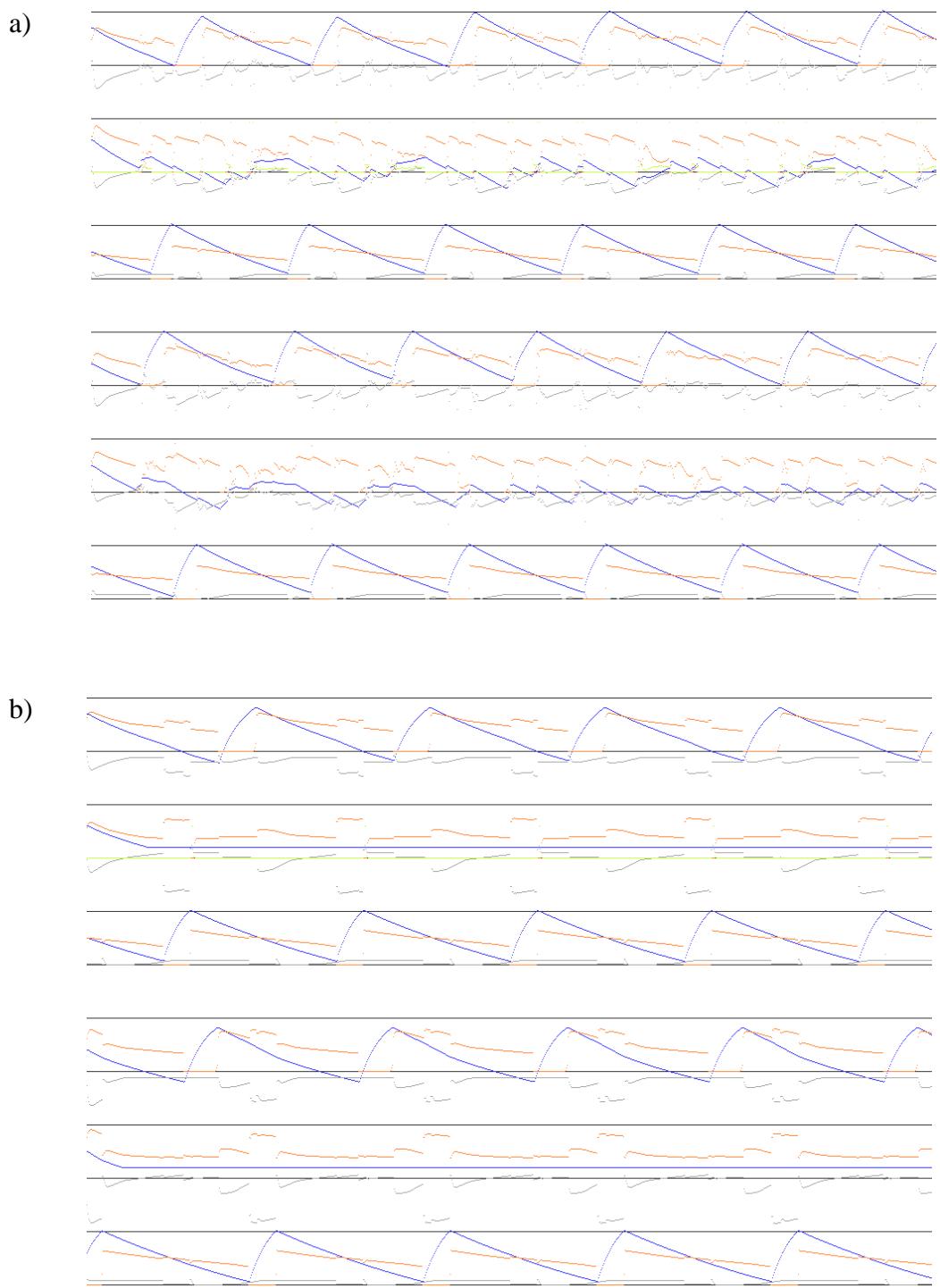


Abbildung 5b.16: Histogramm der entsprechenden Versuchssituation bei Wendler (1964). Auf der Ordinate sind die Bewegungen der Beine bzw. der Stümpfe aufgetragen, auf der Abszisse die Zeit.

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	30	40	50	60	50	40
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	N	J	N	N	J	N



**Abbildung 5b.17**

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
<b>Startposition [%]</b>	50	50	55	50	50	50
<b>Fixiert</b>	N	N	N	N	N	N
<b>Amputiert</b>	N	J	N	N	J	N

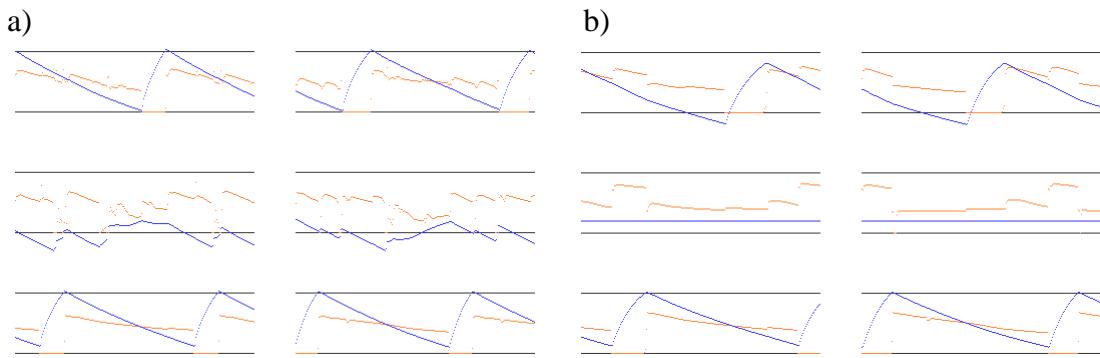


Abbildung 5b.18

Sind beide Mittelbeine amputiert, so zeigen die Tiere in den experimentellen Situationen gleichförmige Laufmuster, die einer Art tetrapodem Gang entsprechen. Die Schwingbewegung des Vorderbeins beginnt kurz nach Beendigung der Schwingbewegung des Hinterbeins. Contralateral kommt es zu Phasenverschiebungen und es kann zu zeitlichen Überlappungen der contralateral gelegenen Beinen kommen.

Die Simulationsergebnisse zeigen überwiegend entsprechende Laufmuster. In Version A kommen teilweise Überlappungen der Schwingphasen von L1 und R3, bzw. L3 und R1 (Abbildung 5b.17a) vor. Starten alle Beine auf der gleichen Position, kommt es bei dieser Version zu Überlappungen der Schwingphasen von L3 und R3 (Ergebnisse nicht gezeigt).

Version B zeigt unabhängig von der Startposition ein Laufmuster ohne zeitliche Überschneidungen der Schwingphasen zweier Beine. Es ist, wie in der Situation L2 (Abschnitt 5b.1.3) eine Verschiebung der PEP der Beine L1 und R1 nach posterior zu beobachten (wird durch Mechanismus 1 bewirkt), dieses entspricht Beobachtungen von Bässler (1971). Die beobachtete Verschiebung der AEP bei der Simulation wurde von Bässler nicht beobachtet.

Wendler (1964) beobachtete bei Autotomie der beiden Mittelbeine, dass sich die Stümpfe weitgehend so verhalten wie intakte Mittelbeine, d.h. sie bewegen sich anti-phasisch zum Hinterbein (Abbildung 5b.16).

Die Koordination der amputierten Beine zeigt in Version A eine Oszillation der Stümpfe, ein geordnetes Muster ist hier nur bei genauerer Betrachtung zu erkennen. Bei R2 ist eine Art übergeordnetes "Supermuster" in der Bewegung des Stumpfes

festzustellen. Man sieht, dass die maximal anteriore Position zeitgleich mit dem Beginn der Schwingphase des caudalen Nachbarbeines erreicht wird. Dieses entspricht Wendlers Beobachtungen. Bei L2 ist in den gezeigten Daten diese Kopplung nicht so deutlich zu erkennen, man findet aber auch hier zu Beginn der Schwingphase des caudalen Nachbarbeines lokale maximale anteriore Positionen.

Bei Version B zeigt die Stemmusskelerregung eine antiphasische Kopplung mit den ipsilateralen caudalen Nachbarbeinen. Die in den Stemmusskeln auftretende Kraft ist zu Beginn der Schwingphase des caudalen Nachbarbeines am größten, dieses wird durch die Wirkung des Mechanismus 1 verursacht. Betrachtet man dieses als Startpunkt einer Rückwärtsbewegung des Stumpfes, ergibt sich eine gute Übereinstimmung mit Wendlers Beobachtungen.

### 5b.1.6 Situation L3R2

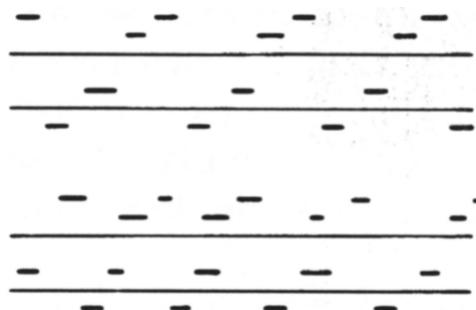


Abbildung 5b.19

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	50	50	50	50	50	50
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	N	J	N	N	N	J

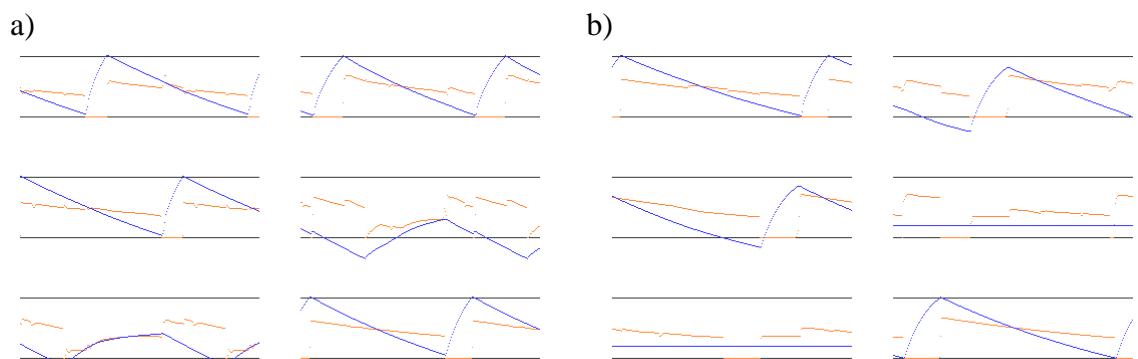


Abbildung 5b.20

Diese Situation gehört, wie L2 R2 im vorigen Abschnitt, zur Klasse 4 nach Grahams Einteilung. Die experimentellen Befunde sind ähnlich wie im letzten Abschnitt: Die nicht amputierten Beine zeigen ein stabiles Laufmuster, das weitgehend einem tetrapoden Laufmuster entspricht. Die Schwingphase des jeweils vorderen Beins beginnt bald nach Beendigung der Schwingphase des caudalen Nachbarbeines. Contralateral treten teilweise überlappende Schwingphasen auf.

Die Simulationsergebnisse beider Versionen zeigen eine stabile Koordination, es liegt eine Art tetrapodes Schrittmuster vor, bei dem die Schwingphasen des rostral gelegenen Beins direkt nach Beendigung der Schwingphase des caudalen Nachbarbeines beginnt. Contralateral treten in der Simulation keine überlappenden Schwingphasen auf.

Die Bewegung der amputierten Beine ist bei Version A bei Bein L3 an den Beginn der Schwingphase von L2 gekoppelt, bei R2 an den Beginn der Schwingphase von R3. Bei Version B ist bei der Stemmmuskelaktivierung von L3 ein an den Beginn der Stemmpause von L2 gekoppeltes Maximum zu erkennen (Mechanismus 5). R2 zeigt ein an die Schwingphase von R3 gekoppeltes Maximum (Mechanismus 1). Biologische Vergleichsdaten für die Bewegung der Stümpfe in dieser Situation liegen nicht vor.

### 5b.1.7 Situation R1 R2 R3 L1 L3

Bein	R1	R2	R3	L1	L2	L3
Startposition [%]	30	40	50	60	50	40
Fixiert	N	N	N	N	N	N
Amputiert	J	J	J	J	N	J

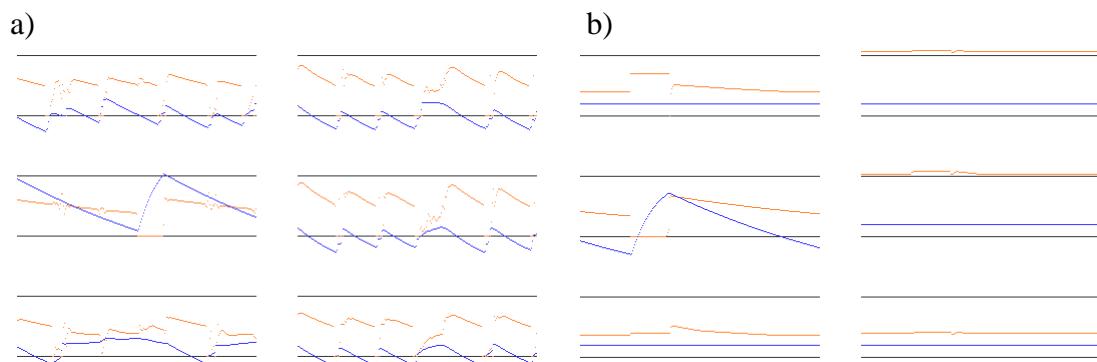


Abbildung 5.21

Diese extreme Situation wurde am laufenden Tier noch nicht untersucht. Sie entspricht jedoch einer häufig in neurophysiologischen Experimenten genutzten Situation. Es ist

zu erkennen, dass die Oszillationen der Stümpfe der amputierten Beine in Version A ein regelmäßiges Muster aufweisen. Auf der rechten Seite sind alle Stümpfe In-Phase koordiniert, die Oszillationen von L1 und L3 haben andere Muster. Abhängigkeiten dieser Muster von der Bewegung des intakten Beines L2 sind nicht zu erkennen.

Bei Version B ist bei den Beinen L1, R1, R2 und R3 ein Maximum der Stemmmuskelaktivität zum Zeitpunkt der Schwingphase des Beines L2 zu verzeichnen. L3 hat ein Maximum der Aktivität beim Beginn der Stemmphase von L2. Die PEP von L2 ist bei Version B nach posterior verschoben. Um das Ergebnis mit biologischen Daten zu vergleichen muss diese Situation am Tier überprüft werden. So stellt das Ergebnis eine Vorraussetzung des Versuches dar.

## 6. Integration in das Walknet

Das im Walknet bislang genutzte Selektornetz entspricht nicht dem angenommenen biologischen Vorbild und soll durch das Selektornetz 3 ersetzt werden. Das Walknet muss dafür entsprechend angepasst werden.

### 6.1 Einbau des Selektornetzes 3 in das Walknet

Das Walknet ist im Vergleich zu der in den vorigen Kapiteln vorgestellten Simulation ein sehr komplexes System. Die Abbildung 1.2 in der Einleitung zeigte bereits den grundsätzlichen Aufbau des Walknet. Insgesamt ist es hoch modular aufgebaut und es wird hier nur das Selektornetzmodul betrachtet (im Programm sind noch an einigen Stellen außerhalb des Selektornetzmoduls Anpassungen notwendig, das Schwing- und Stemmnetz werden jedoch nicht abgeändert).

Durch diesen modularen Aufbau des Walknet sollte ein Austausch des bisherigen und auf Bool'scher Logik basierenden Selektornetzmoduls im Walknet durch das Selektornetz 3 ohne tiefgreifende Änderungen im System möglich sein. Da sowohl das Walknet als auch das in dieser Arbeit vorgestellte Simulationssystem in C++ realisiert sind und die Klassenstruktur nutzen, kann die bisherige das Selektornetz repräsentierende Klasse *Selector* des Walknet durch eine Klasse *NewSelector* ersetzt werden, die das Selektornetz 3 in einer angepassten Form repräsentiert. Die Anpassungen betreffen die Auswahl eines geeigneten Parametersatzes, Änderungen der Eingangs- und Ausgangswerte sowie die Bedingung, dass entweder nur das Stemm- oder Schwingneuron aktiviert ist.

Der Parametersatz für das Walknet wird anhand der Bedingungen in Kapitel 2.4 bestimmt. Die Differenz zwischen der dPEP und dAEP beträgt im Walknet 20, man kann so  $\text{minamp} = 15$  und  $\text{maxamp} = 25$  setzen. Hieraus ergibt sich für

$$\begin{array}{llll} \text{PR\_SW} = 26 & \text{GC\_SW} = 15 & \text{NR\_ST} = 26 & \text{GC\_ST} = 271 \\ \text{PR\_ST} = 1 & \text{SW\_Start} = 17 & \text{NR\_SW} = 0. \end{array}$$

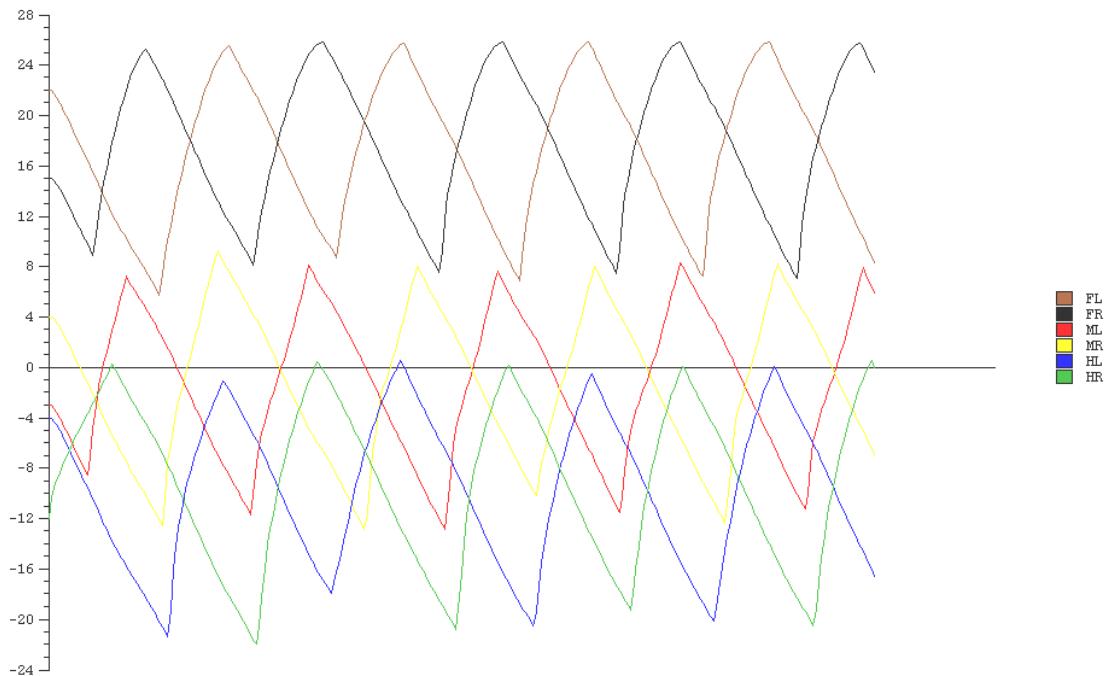
Der Eingang von Positions値 plus Koordinationswerten und der Bodenkontaktsensor *gc* werden in den anderen Programmmodulen berechnet und nicht mehr innerhalb des Selektornetzmoduls ermittelt. Der Bodenkontaktsensor im Walknet muss leicht abgeändert werden. Die Ausgangswerte *stemout* und *swingout* müssen durch Multiplikation mit einem geeigneten Faktor so angepasst werden, dass die Ausgangswerte maximal etwa den Betrag eins einnehmen, da das Schwing- und

Stemmnetz bislang als Eingangswert eins oder null erhielt. Die Bedingung, dass entweder das Stemm- oder Schwingneuron aktiviert ist, wird durch einen Vergleich der Werte *stemout* und *swingout* realisiert. Der kleinere Wert wird auf null gesetzt.

Der Wert *stemout* ist durch eine obere und untere Schranke begrenzt. Ist *stemout* größer null, jedoch kleiner als 0.8, wird er auf den Mindestwert 0.8 gesetzt, Werte größer 1.0 werden auf 1.0 begrenzt; *stemout* kann also nur den Wert null oder einen beliebigen Wert im Intervall zwischen 0.8 und 1.0 annehmen. Der Wert *swingout* besitzt keine obere Schranke und kann beliebige Werte größer null annehmen.

Die Umsetzung dieser Änderungen im Programm ist im Anhang auf der CD als Quellcode beigefügt.

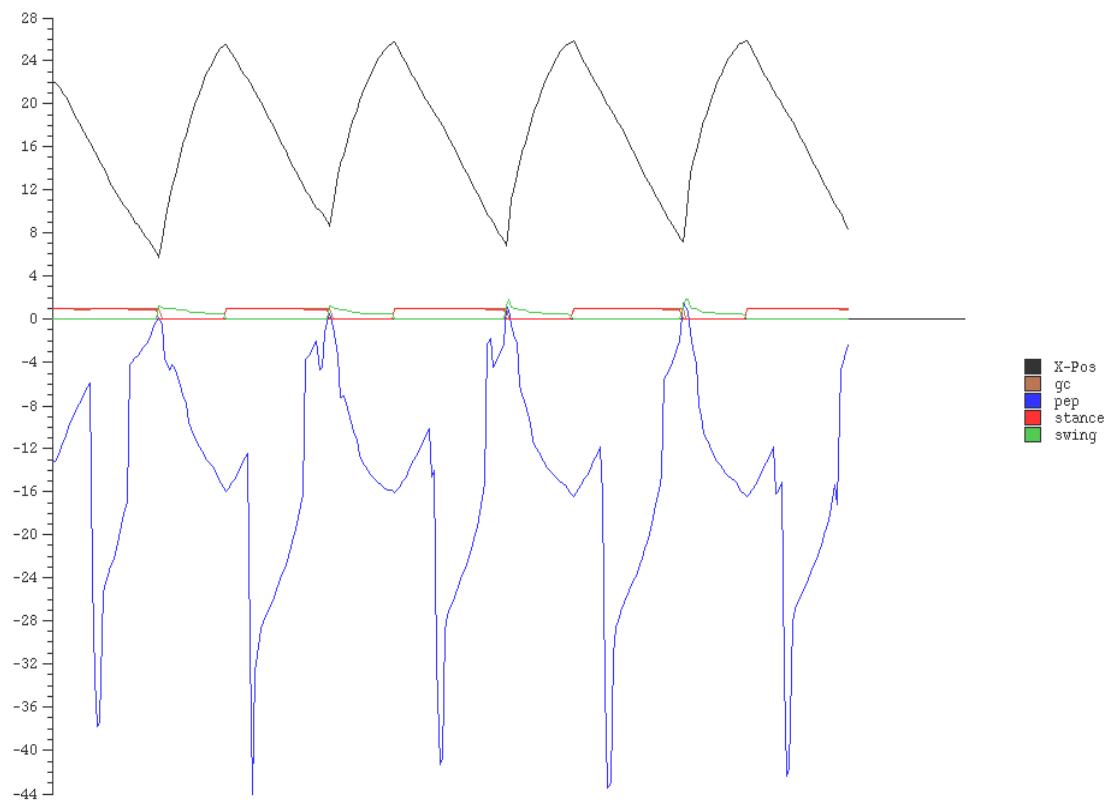
## 6.2 Ergebnisse nach Einbau des Selektornetzes 3



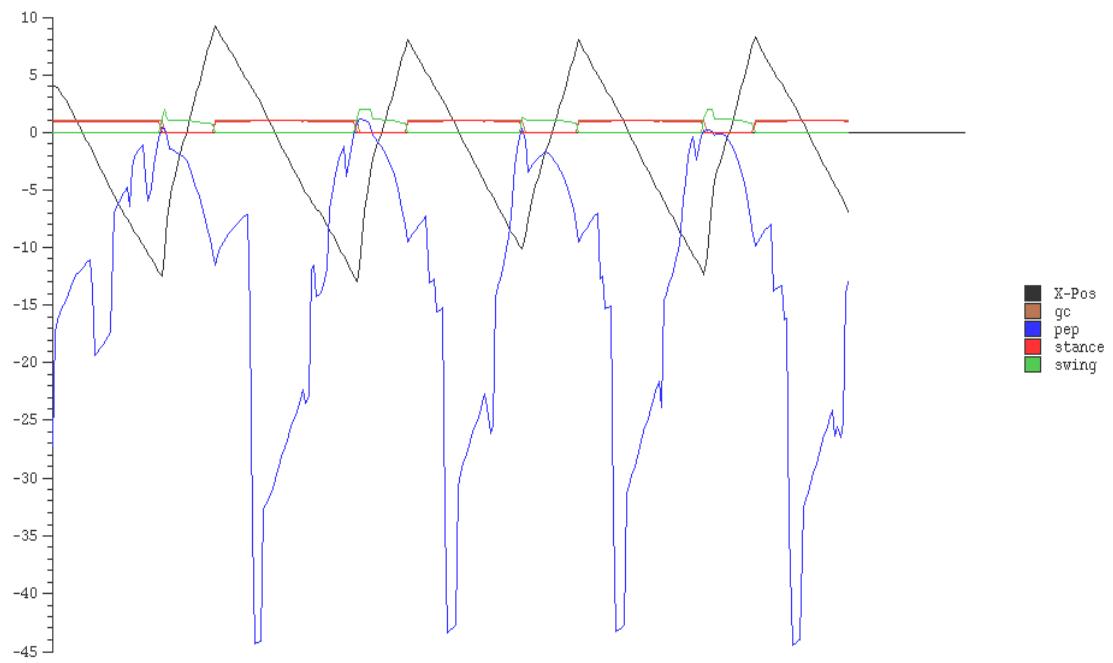
**Abbildung 6.1:** Darstellung des Laufmusters des Walknet nach Integration des Selektornetzes 3. Auf der Abszisse ist die Zeit aufgetragen (300 Zeitschritte), auf der Ordinate die X-Position der jeweiligen Beine.

Die Abbildung 6.1 zeigt das resultierende Laufmuster des Walknet nach Einbau des Selektornetzes 3 mit den im obigen Abschnitt dargestellten Bedingungen. Das Laufmuster ist stabil und entspricht einem tripodden Gang.

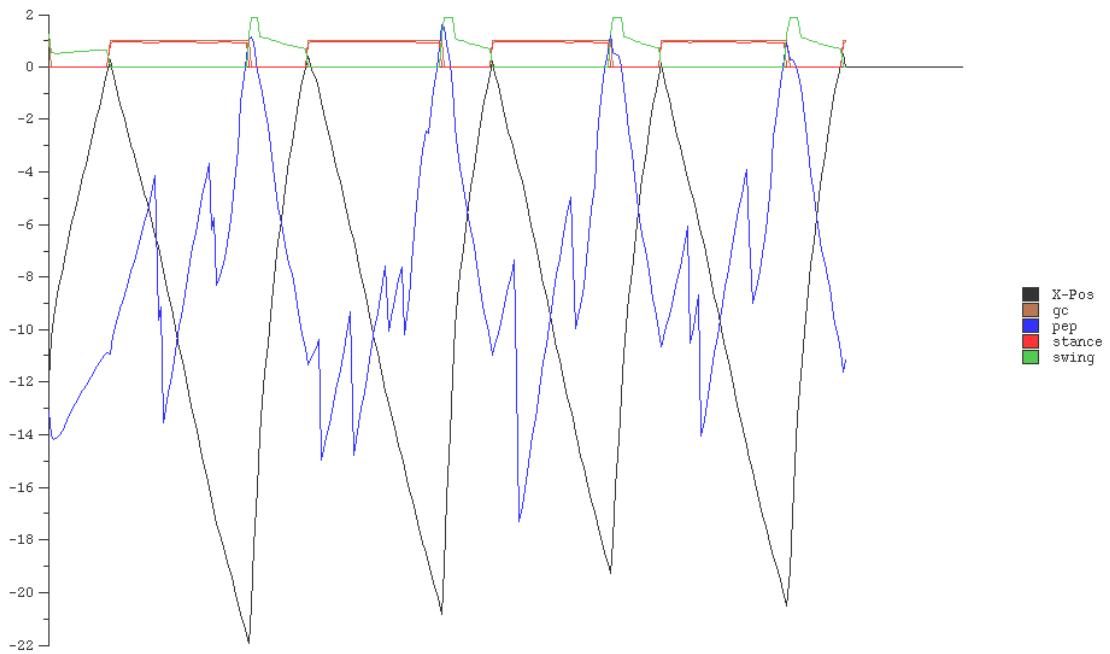
a)



b)

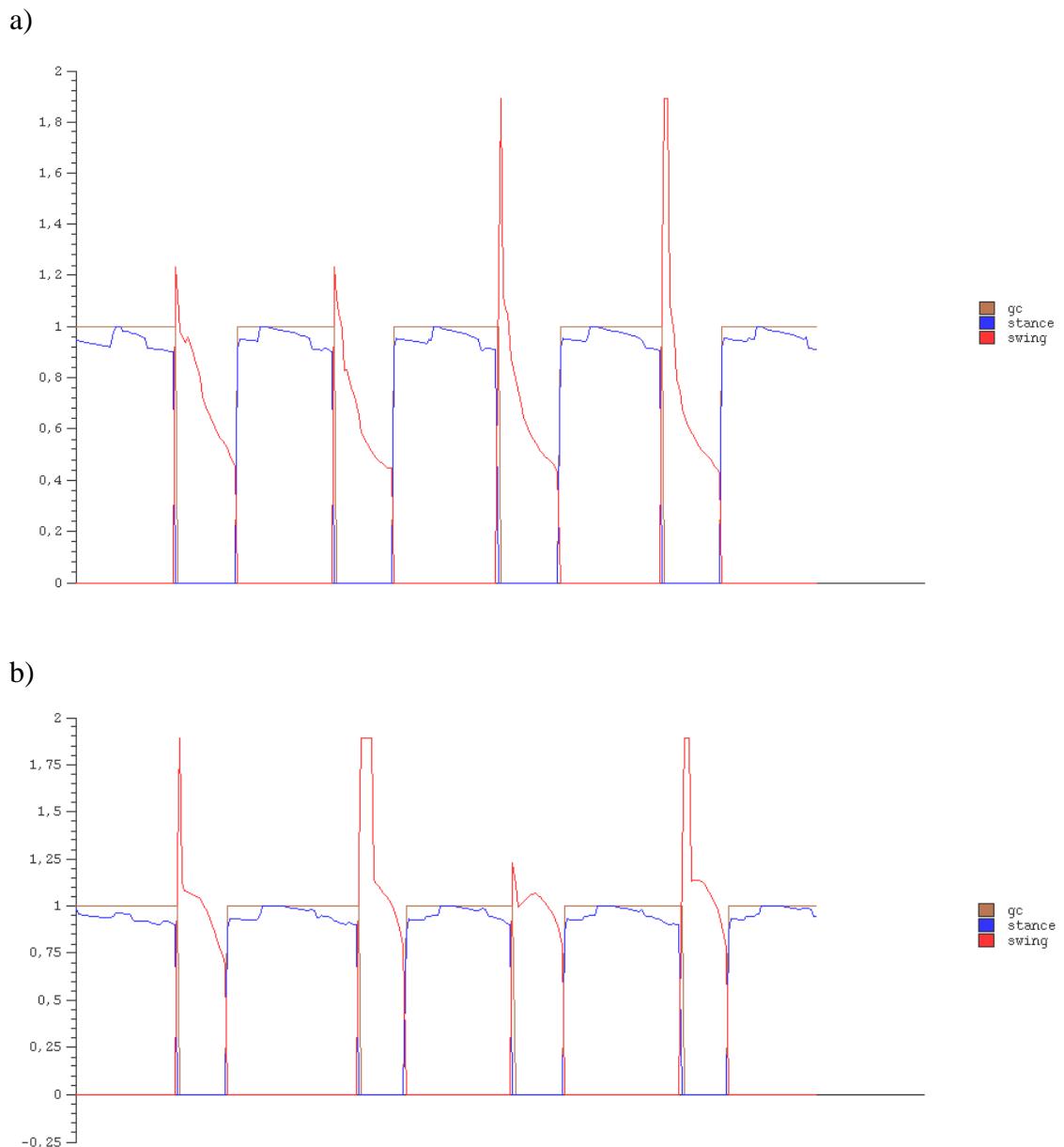


c)



**Abbildung 6.2:** Situation der rechten Beine des in Abbildung 6.1 dargestellten Laufes, a) zeigt die Daten des rechten Vorderbeines, b) zeigt die Daten des rechten Mittelbeines, c) zeigt die Daten des rechten Hinterbeines. Auf der Abszisse ist die Zeit dargestellt (300 Zeitschritte). Die Beinposition (X-Pos) ist schwarz aufgetragen, der Wert pep (entspricht pepdist plus den Koordinationseinflüssen) ist blau dargestellt; gc ist grau, der Wert von stemout (stance) rot, der Wert von swingout (swing) grün aufgetragen.

Die Abbildung 6.2 zeigt alle erhaltenen Daten der Beine der rechten Seite. Zusätzlich sind in Abbildung 6.3 die Werte von *stemout*, *swingout* und *gc* für zwei Beine im Detail dargestellt. Betrachtet man den Wert *stemout*, so ist zu erkennen, dass dieser, solange er größer als null ist, im gegebenen Intervall zwischen 0.8 und 1.0 bleibt, ohne dass die Grenzen des Intervalls oft erreicht werden. Die Begrenzungen des Wertes *stemout* dienen also nur als “Sicherheit“, um einzelne abweichende Werte abzufangen.



**Abbildung 6.3:** Detail der Situation des rechten Vorderbeines (a) und linken Mittelbeines (b). Die Darstellung entspricht der in Abbildung 6.2, es sind nur die Werte für gc, stance und swingout aufgetragen.

## 7. Diskussion

In der Diskussion werden die Ergebnisse der beiden Versionen des Simulationssystems zusammenfassend betrachtet. Die Unterschiede der Ergebnisse zeigen die verschiedenen Wirkweisen der beiden Versionen der Koordinationsmechanismen 1 und 2 sowie die jeweiligen Änderungen des Selektornetzes auf.

Die Besonderheiten bei der Integration in das Walknet werden zusätzlich betrachtet.

### 7.1 Vergleich der beiden Simulationssysteme

Das vorgestellte Simulationssystem umfasst 5 Koordinationsmechanismen. Bei Version B des Systems entsprechen Mechanismus 1, 2 und 3 der Implementierung im Walknet. Bei Version A sind die Koordinationsmechanismen 1 und 2 alternativ realisiert. Die Unterschiede in der Implementierung beider Systeme wurden in Kapitel 3 und 4 vorgestellt. Durch Betrachtung der Ergebnisse der verschiedenen Laufsituationen lassen sich die Auswirkungen der Unterschiede der beiden Versionen analysieren.

#### 7.1.1 Ungestörter Lauf

Betrachtet man die Ergebnisse des ungestörten Laufs (Kapitel 5.2), so ist im Ergebnis der beiden Versionen kaum ein qualitativer Unterschied zu erkennen. Beide Systeme zeigen stabile Schrittmuster. Bei Version A treten zwei alternative Schrittmuster auf (beide sind statisch stabil), je nach Startposition der Beine stellt sich entweder das eine oder andere ein. Bei Version B tritt unabhängig von der Startposition immer das identische Schrittmuster auf (mit einer Ausnahme, siehe 5.2.2 Situation b). Diese Schrittmuster stellen sich nach kürzester Zeit ein.

Die Beine werden in beiden Versionen sehr ähnlich von den Koordinationsmechanismen beeinflusst. Mechanismus 5 und 5y sind in dieser Situation zu keinem Zeitpunkt aktiv. Der in Version A vorhandene Belastungssensor *load* ist bei dieser Laufsituation auf 1.0 gesetzt und wirkt sich somit hier nicht aus.

Es wirken in dieser Situation nur die Einflüsse 1, 2 und 3. Einfluss 3 ist in beiden Versionen identisch implementiert. Die beiden Versionen unterscheiden sich faktisch in dieser Situation also durch die Implementierung von Mechanismus 1 und 2.

Die Betrachtung der auf die Beine einwirkenden Koordination zeigt, dass diese in beiden Versionen sehr ähnlich ist. Mechanismus 1 und 2 scheinen sich also in beiden Versionen ähnlich auszuwirken.

Einer der Gründe zur Änderung dieser beiden Mechanismen ist, dass die Simulation so einfach wie möglich gehalten sein soll und logische Bedingungen (im Sinne Bool'scher Logik) im System weitgehend vermieden werden sollen. Die bisherige Implementierung der beiden Mechanismen sieht eine Fallunterscheidung vor: sie werden abhängig vom Bodenkontaktstatus aktiviert oder deaktiviert. Obwohl die Fallunterscheidung durch den Bodenkontaktsensor schon einfach zu realisieren ist, sind die alternativ vorgeschlagenen Mechanismen 1b und 2b noch einfacher. Diese Einflüsse hängen nur von der Muskelaktivierung ab, eine Fallunterscheidung, ob Kontakt zum Boden besteht oder nicht, entfällt. Sollten beide Versionen eine etwa gleiche Leistungsfähigkeit besitzen, sind die einfacheren Lösungen vorzuziehen.

Beim ungestörten Lauf zeigt sich mit beiden Versionen eine qualitativ gleichwertige Koordinierung der Beine. Das unterschiedliche Verhältnis der Dauer der Stemm- zur Schwingbewegung in Version A und B kann erklären, warum bei Version A zwei Schrittmuster beobachtet werden.

### 7.1.2 Fixierte Beine

Eine Anforderung an die Simulation ist, die von Cruse und Saxler (1980 a und b) beschriebenen Versuche qualitativ entsprechend nachzuempfinden. Die erste Beobachtung hierbei ist, dass in beiden Versionen der Simulation in jeder Versuchssituation in den fest stehenden Beinen Kraftosillationen auftreten.

Beim Vergleich zwischen den biologischen Daten und den Simulationsergebnissen müssen die Unterschiede in der Form der Ergebnisse berücksichtigt werden. Die experimentellen Vergleichsdaten geben nur die zeitliche Verteilung (relativ zum Referenzbein gemessen) des Auftretens von posterior gerichteten Kraftmaxima in den anderen Beinen an. Die quantitative Stärke der Stemm-muskelaktivierung ist nicht angegeben. Die Simulationsdaten haben im Vergleich zu den experimentellen Daten eine sehr hohe Auflösung. Als Vergleichsbasis dient bei den Simulationsergebnissen die Stärke der neuronalen Erregung der Stemm-muskeln. Des weiteren muss bei den biologischen Daten berücksichtigt werden, dass bei diesen das Ergebnis verrauschende Parameter einfließen, besonders die unterschiedliche Laufgeschwindigkeit der Tiere. Die Simulation ist hingegen rauschfrei und die Laufgeschwindigkeit kann als langsamer als in den biologischen Experimenten angenommen werden (Das Verhältnis der Dauer von Stemm- zur Schwingbewegung ist in der Simulation größer).

Die Ergebnisse in Kapitel 5b zeigen, dass das Ergebnis beider Versionen des Simulationssystems in vielen Situationen mit den experimentellen Befunden übereinstimmt. Version A und B unterscheiden sich in einigen Punkten. Version B

erweist sich insgesamt in der Koordinierung der Beine als von der Wahl der Startposition der laufenden Beine unabhängiger.

Beiden Versionen sind in der Koordinierung ipsilateraler Beine Probleme gemeinsam, wenn diese auf der exakt gleichen Position starten. Die ipsilateralen Beine zeigen dann in einigen Situationen eine In-Phase Koordinierung. Dieses liegt an der mathematischen Genauigkeit der Simulation, die exakt lateralsymmetrisch aufgebaut ist. Eine Berücksichtigung von z. B. Rauschen würde diese Einschränkung beheben.

Die Verteilung und Ausprägung der Kraftmaxima ist in beiden Versionen ähnlich. In Version A findet sich insgesamt eine etwas höhere Übereinstimmung der experimentellen Daten mit der Simulation als in Version B. Es werden allerdings in einigen Situationen lokale Kraftmaxima gefunden, die mit den experimentellen Daten nicht nachvollziehbar sind: So findet sich bei der Situation L1 L2 und L1 L2 L3 bei R2 ein lokales Maximum zu Beginn der Stemmphase des Referenzbeines (Abbildungen 5a.27a und 5a.29a), welches aus den experimentellen Daten nicht ersichtlich ist. Die angenommene Ursache für dieses Maximum ist der Einfluss 5y, der contralateral zwischen L2 und R2 wirkt. Da die experimentellen Daten nur die statistische Verteilung der auftretenden Hauptmaxima zeigen, kann nicht festgestellt werden, ob es hier zu lokalen Maxima kommen darf. Es zeigt sich in den gleichen und weiteren Situationen, dass der Einfluss 5y zwischen den beiden Vorderbeinen und ipsilateral vom Vorderbein zum Hinterbein die Koordinierung der festgehaltenen Beine verbessert. Ob der Mechanismus 5y contralateral zwischen den Mittelbeinen wirkt, müsste in einem biologischen Experiment überprüft werden.

Ebenso zeigt sich, dass im Vergleich zu älteren Versuchen (z.B. Schuchert, 1999) mit Mechanismus 5 die Simulation der experimentellen Daten verbessert wurde. Die weitgehende In-Phase Koordination der festgehaltenen Beine in Situation L1 zeigt die Wirkung von Mechanismus 5 gut auf: Hier werden die Kraftoszillationen in den Beinen L3, R2, R3 über Mechanismus 5 induziert (Bei Version A sind zusätzliche Einflüsse des modifizierten Mechanismus 2 nicht auszuschließen).

Insgesamt ist das Niveau der Muskelerregung der fixierten Beine in Version A höher als in Version B. Die Vorderbeine zeigen hier eine besonders hohe Erregung. Dieses ist auf den Einfluss des in der Version A aktiven Einflusses *load* zurückzuführen. Das ist ein Befund, der aus den experimentellen Daten weder bestätigt noch belegt werden kann. Dieser Einfluss wurde eingefügt, um eine Fallentscheidung zu ermöglichen, ob das Bein fixiert ist oder nicht. Um die Wirksamkeit des Mechanismus 5 generell zu überprüfen, wird in der aktuell genutzten Version zur Detektion, ob das Bein fixiert ist, ein spezieller Sensor eingesetzt. Dieser ist in der hier verwendeten Form biologisch

nicht sehr plausibel und soll durch die Nutzung des Belastungsfaktor *load* ersetzt werden.

Aus den Ergebnissen der Versuche mit den fixierten Beinen zeigen sich weitere Unterschiede der beiden Versionen der Mechanismen 1 und 2. Insbesondere betrifft dieses Mechanismus 2, der in der bisherigen Form nur bei Bodenkontakt aktiv ist und von der Änderung der Beinposition abhängt. In der modifizierten Version ist dieser Mechanismus immer aktiviert und hängt nur von der Änderung der Stemm-muskelaktivierung ab und wirkt sich so auch dann aus, wenn das Senderbein fixiert ist. Einige experimentelle Befunde können wahrscheinlich mit dieser Version des Mechanismus 2 nicht nachvollzogen werden: Wird ein Bein festgehalten und plötzlich wieder losgelassen, zeigt sich in den Nachbarbeinen eine Auswirkung eines Koordinationseinflusses (Cruse, Schwarzer, 1988). Da hier die Muskelaktivierung des festgehaltenen Beins als weitgehend konstant vermutet werden kann, würde die modifizierte Version des Mechanismus keinen Effekt zeigen (dieser Versuch wurde mit der Simulation noch nicht durchgeführt). Mechanismus 1 zeigt auch in der modifizierten Version mit einem fixierten Bein als Sender keinen Einfluss. Dieser ist von der Schwingmuskelerregung abhängig, und diese Muskulatur ist bei den festgehaltenen Beinen zu keinem Zeitpunkt erregt.

### 7.1.3 Amputationsversuche

Die Ergebnisse der Amputationsversuche zeigen, dass bei beiden Versionen der Simulation überwiegend stabile Laufmuster erhalten wurden. Es zeigen sich jedoch deutliche Unterschiede in den Ergebnissen beider Versionen. Bei Version A schwingen die Stümpfe der amputierten Beine, während bei Version B dieses nicht zu beobachten ist. Es treten in Version B jedoch Kraftoszillationen des Stemm-muskels auf. Beachtet man die Federeigenschaften der Muskulatur, könnte dieses zu Schwingbewegungen des Stumpfes führen. Die Simulation kann dieses nicht nachvollziehen.

Die Bewegung der Stümpfe ist in der Literatur kaum beschrieben. Wendler (1964) berichtet von der Beobachtung bei Autotomie beider Mittelbeine, dass die Stümpfe etwa in der gleichen Phasenlage wie intakte Mittelbeine (d. h. antiphasisch) zu den Hinterbeinen schwingen. Dieses Verhalten zeigen beide Versionen des Simulations-systems (Bei Version B ist das Kraftmaximum antiphasisch zum Hinterbein).

Bei Crustaceen wurde beobachtet (Clarac, Chasserat 1979; Clarac 1981), dass sich die Stümpfe in Phase mit dem nächst vorderen Bein bewegen. Diese Beobachtung kann mit den Simulationsdaten in beiden Versionen nicht direkt nachvollzogen werden. In Version A ist die Wirkung des Mechanismus 5 aus rostraler Richtung größer als aus

caudaler Richtung, so dass das amputierte Bein durch Mechanismus 5 eher in die Phase des rostralen Beines als in die des caudalen Beines gezwungen wird und somit im Aufbau den Beobachtungen von Clarac und Chasserat entspricht. Bei Version B wirkt Mechanismus 5 aus caudaler und rostraler Richtung identisch gewichtet.

Delcomyn (1991 a und b) zeigte mit elektrophysiologischen Ableitungen bei Amputationsversuchen der Mittel- oder Hinterbeine bei Schaben, dass die Frequenz, mit der die Stümpfe schwingen, bis zu dreimal höher sein kann als bei den laufenden Beinen. Dieses tritt teilweise in ähnlicher Form bei den Ergebnissen der Version A auf (siehe z.B. Abbildung 5b.17a). Beachtet man die Federeigenschaften der Muskeln, die die Bewegung dämpfen, kann angenommen werden, dass auf neuronalem Niveau mehrere Schwingbewegungen detektiert werden, während die Bewegung des Stumpfes diese nicht zeigt. Bei dem Ergebnis der Version A im Falle beider amputierter Mittelbeine (Abschnitt 5b.1. 5) wurde ein zu beobachtenden "Supermuster" erwähnt. So lassen sich pro Schritt eines caudalen Nachbarbeines beim amputierten Bein drei kleine Schwingbewegungen erkennen, die zusammen durch eine starke Dämpfung der Muskeln einer größeren Schwingbewegung entsprechen können. Das Ergebnis der Simulation (Version A) entspricht so den Beobachtungen von Delcomyn und Wendler. Dieses wird über das Zusammenwirken des modifizierten Mechanismus 1 (1b), den Faktor *load* und Mechanismus 5 realisiert. Der Mechanismus 1b spielt hierbei eine besondere Rolle. Das amputierte Bein beeinflusst das rostral gelegene Bein nicht konstant, sondern in Abhängigkeit der Schwingmuskelaktivierung. Der *load* Faktor verstärkt die koordinativen Einflüsse des amputierten Beines. Ist diese Verstärkung zu gering, stellt sich kein (statisch) stabiles Laufmuster ein. Die durch ein amputiertes Bein getrennten Beine zeigen eine zu schwache Kopplung.

Bei Version B werden die Kraftmaxima beim amputierten Bein durch den erweiterten klassischen Mechanismus 1 und Mechanismus 5 bedingt. Es ist in dieser Version eine Verschiebung der AEP und PEP des rostralen Nachbarbeines eines amputierten Beines zu beobachten. Dieses wurde von Bässler (1971) bei *Carausius* für die PEP beschrieben, eine Verschiebung der AEP wurde dort nicht festgestellt. Diese Verschiebung geht in der Simulation auf Mechanismus 1 zurück: Dieser wirkt sich permanent bei einem amputierten Senderbein auf das Empfängerbein aus, da bei einem amputierten Bein zu keinem Zeitpunkt Bodenkontakt festgestellt wird. Zusätzlich ist der Mechanismus so erweitert, dass er sich in dieser Situation stärker auswirkt.

Es zeigt sich bei den Amputationsversuchen, dass sich die beiden alternativen Versionen von Mechanismus 1 deutlich auswirken. In Version B wird die Koordination nach Amputation durch eine Fallunterscheidung bei der Wirkweise von Mechanismus 1 ermöglicht (siehe 4.1.2). Beim amputierten Bein ist Mechanismus 1 immer wirksam.

Für die Koordination ist in dieser Version die Kombination des erweiterten Mechanismus 1 und 5 verantwortlich.

Bei Version A gibt es keine Fallunterscheidung für die Wirkweise von Mechanismus 1. Die Koordination der Beine wird auch hier durch das Zusammenspiel des Mechanismus 1 und 5 sowie des Faktors *load* realisiert. Dieser muss für eine stabile Koordination größer als 1.0 sein. Da *load* einen Faktor zur Belastung des Beines darstellt, wäre zu erwarten, dass dieser bei einem amputierten Bein sehr gering ist. Ebenso ist zu beachten, dass der Mechanismus 5 im Falle der amputierten Beine anders wirkt als bei den fixierten Beinen (Beeinflussung der Sensibilität des rostralen Nachbarbeines durch ein amputiertes Bein). Dieses deutet darauf hin, dass es sich hier eigentlich um zwei unterschiedliche Einflüsse handelt.

## 7.2 Zusammenfassung der diskutierten Ergebnisse

Insgesamt können mit beiden Versionen des Simulationssystems eine Vielzahl biologischer Experimente nachvollzogen werden. Version A zeigt bei den Ergebnissen – insbesondere bei den Amputationsversuchen – eine höhere Übereinstimmung der Simulationsergebnisse mit den experimentellen Befunden. Die in dieser Version vereinfachten Mechanismen 1 und 2 sind daher in den getesteten Situationen den klassischen Versionen vorzuziehen.

Der Mechanismus 5y wurde eingeführt. Die Wirkung dieses Mechanismus vom Vorderbein zum Mittelbein ist noch nicht genau geklärt und kann aus den vorliegenden Daten der biologischen Experimente nicht abgeleitet werden.

Die gezeigte Realisierung von Mechanismus 5 zeigt, dass dieser die Simulationsdaten (im Vergleich zu älteren Experimenten) erheblich verbessert. Die Aktivierung des Mechanismus muss jedoch noch so geändert werden, dass auf die hier verwendete Fallunterscheidung verzichtet werden kann. Dieses soll mit dem Faktor *load* ermöglicht werden.

## 7.3 Integration in das Walknet

Es wurde gezeigt, dass die Integration des Selektornetzes 3 in das Walknet möglich ist. Dabei müssen jedoch einige Änderungen am Selektornetz durchgeführt werden (siehe Abschnitt 6.1).

Die Bedingung, dass entweder nur das Stemm- oder Schwingnetz aktiviert sein darf, hebt eine der zentralen Eigenschaften des Selektornetzes 3 auf: die Möglichkeit, dass sowohl das Stemm- als auch das Schwingneuron gleichzeitig aktiviert sein dürfen.

Wird diese Bedingung nicht erfüllt, kommt es im Walknet schon bei normalen Laufsituationen zur gleichzeitigen Aktivierung des Stemm- und Schwingnetzes, und das System kollabiert. Im vereinfachten Simulationssystem wurde nur selten eine zeitgleiche Aktivierung des Stemm- und Schwingneurons beobachtet (Ausnahme Amputationsversuche bei Version A). Die Ursache für diese Unterschiede im Verhalten zwischen dem Walknet und dem vereinfachten Simulationssystems konnte nicht festgestellt werden.

Die notwendigen Begrenzungen für den Wert *stemout* können wahrscheinlich auf die Eigenschaften des nachgeschalteten Stemmnetzes zurückgeführt werden. Eingangs-werte größer als 1.0 bewirken ein Aufschaukeln des Wertes, so dass die Koordinierung gestört wird und das System kollabiert. Ist der Eingangswerte zu gering wird die Koordinierung des System dadurch ebenfalls beeinträchtigt. Um diese Einschränkungen zu beheben, muss das Stemmnetz angepasst werden.

Zu beachten ist, dass die im Walknet genutzten Koordinationsmechanismen von denen des vereinfachtes Simulationssystems abweichen und, da es sich um ein iteratives nicht lineares System handelt, schon geringe Abweichungen zu einem Zeitpunkt sich insgesamt stark auswirken können. Auch dieses kann zu Abweichungen bei den Ergebnissen zwischen den Simulationssystemen führen.

## 8. Ausblick

Es konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht alles realisiert und überprüft werden, was die Simulation weiter verbessern könnte. Für die weitere Arbeit mit der Simulation werden hier einige Aspekte beschrieben, die das System verbessern können.

### 8.1 Änderungen in der Simulation

Die Auswirkungen der Änderungen von Mechanismus 2 sind in den vorliegenden Ergebnissen nicht deutlich genug herausgestellt. Dieser Mechanismus muss noch weiter untersucht werden. Für Mechanismus 5y muss überprüft werden, ob dieser überhaupt zwischen den Vorder- und Mittelbeinen wirken soll und eventuell auch zwischen den Mittel- und Hinterbeinen.

Der Belastungssensor *load* muss weiter untersucht werden. Eine Fallunterscheidung bei der Wirkungsweise von Mechanismus 5 sollte dadurch nicht mehr notwendig sein. Die Wirkweise des Mechanismus 5 bei amputierten Beinen muss weiter betrachtet und nach Möglichkeit vereinfacht werden. Ein Ansatz hierzu ist, dass der Einfluss 5 sich nicht mehr über eine Änderung der PEP auswirkt, sondern der Einfluss direkt auf den Wert *stemout* aufaddiert wird. Erste Untersuchungen mit dieser Implementierung des Mechanismus 5 zeigten jedoch keine Verbesserung des Verhaltens, im Gegenteil die Ergebnisse verschlechterten sich bei dieser (noch nicht optimierten) Version sogar (im Anhang auf der CD ist diese Version ebenfalls, als Version C, enthalten).

Der Einfluss eines Rauschens in der Simulation sollte die Ergebnisse mit den biologischen Daten besser vergleichbar machen.

Insgesamt muss berücksichtigt werden, dass die Simulation auf neuronaler Ebene arbeitet. Ein physikalisches Modell der Beine könnte die Ergebnisse signifikant verändern. Einige Beobachtungen im biologischen Experiment können auf die mechanischen Eigenschaften zurückgeführt werden (Kubow, Full, 1999). Für eine optimale Simulation müssten dieses ebenfalls berücksichtigt werden.

### 8.2 Benutzerschnittstelle des Programms

Um mit der Simulationssoftware effizienter arbeiten zu können, soll diese flexibler gestaltet werden. Dieses betrifft eine Entwicklung einer neuen Benutzerschnittstelle. Damit sollen während der Simulation mehr Manipulationsmöglichkeiten ermöglicht werden. Es sollen Koordinationsmechanismen in Echtzeit beliebig zu aktivieren,

deaktivieren oder anders zu gewichten sein. Ebenso soll die Schrittgeschwindigkeit während der Simulation veränderbar sein, da im unterschiedlichen Verhältnis der Dauer der Stemm- zur Schwingphase in der Simulation und den biologischen Experimenten eine Ursache der Ergebnisabweichung zu vermuten ist.

Die einzelnen Beine sollen zu beliebigen Zeitpunkten festzuhalten oder zu amputieren sein (ist in der hier vorliegenden Version nur zu Beginn der Simulation möglich), beides soll auch rückgängig machbar sein. Ein Rauschfaktor soll variabel zu den Berechnungen zuschaltbar sein.

Die Ergebnisausgabe soll verbessert werden, eine automatische Teilanalyse der Ergebnisse (z. B. Kraftmaximallokalisierung) soll integriert werden.

Die jeweils aktuelle Version der Software ist über das Internet unter <http://files.via-altera.de> zu beziehen.

### 8.3 Walknet

Bei der Integration in das Walknet müssen mindestens zwei Punkte weiter betrachtet werden. Zum einen die Beschränkung des Wertes *stemout*, zum anderen die Bedingung, dass nur das Stemm- oder Schwingnetz aktiviert sein dürfen.

Die Ursache für die notwendige Beschränkung des Wertes *stemout* wird im Aufbau des Stemmnetzes angenommen und sollte durch eine Änderung dieses nicht mehr benötigt werden. Bei der Bedingung, dass nur das Stemm- oder Schwingnetz aktiviert sein darf, muss weiter nach der Ursache hierfür gesucht werden.

Eine weitere Verbesserung der Simulationsergebnisse des Walknets könnte erzielt werden, wenn die bisherigen Koordinationsmechanismen 1 und 2 durch die modifizierten Mechanismen 1b und 2b ersetzt, sowie Mechanismus 5 und 5y integriert werden.

## 9. Zusammenfassung

Im Rahmen dieser Arbeit wurde ein Simulationssystem vorgestellt, mit dem es möglich ist den Lauf der Stabheuschrecke *Carausius morosus* zu beschreiben. Das System ist modular aufgebaut und liegt in zwei leicht unterschiedlichen Versionen vor. Beide Versionen können eine Vielzahl von komplexen Laufsystemen entsprechend den experimentellen Befunden simulieren.

Das System besteht aus sechs über verschiedene Koordinationsmechanismen verbundenen Selektornetzmodulen, die entscheiden, ob sich ein Bein in der Stemm- oder Schwingphase befindet. Für die im bereits früher vorgestellten Simulationssystem Walknet (Cruse et al., 1995) realisierten Koordinationsmechanismen 1 und 2 wurden alternative Lösungen aufgezeigt, deren Implementierung einfacher ist und die Koordinierung verbessern kann. Für den als Mechanismus 5 bezeichneten Koordinationseinfluss wurde eine Implementierung vorgeschlagen, die die Koordinierung der Beine verbessert. Als ein weiterer Koordinationsmechanismus wurde der Einfluss 5y vorgestellt und getestet.

Das beschriebene Selektornetz wurde mit einigen Modifikationen erfolgreich in das Walknet eingebaut.

Im der Einleitung folgenden Kapitel wird die Entwicklung des für die Simulation genutzten Selektornetzmodul beschrieben. Die Funktion des Selektornetzes ist von verschiedenen Parametern abhängig. Für die robuste Funktion des Netzes werden die Bedingungen dieser Parameter hergeleitet.

In Kapitel 3 werden die Mechanismen erläutert, die für die relative Koordination der sechs Beinmodule verantwortlich sind. Es werden die in der Literatur beschriebenen sechs Einflüsse dargestellt. Für zwei etablierte Koordinationsmechanismen (Mechanismus 1 und 2) werden alternative Realisierungen beschrieben. Für Mechanismus 5 wird eine Implementierung vorgeschlagen.

Des weiteren wird ein bislang nicht beschriebener Koordinationsmechanismus (5y) vorgestellt.

Kapitel 4 beschreibt die beiden realisierten Versionen der Simulationssysteme, neben dem generellen Aufbau werden die Unterschiede beider Systeme dargestellt.

In Kapitel 5 werden die mit dem System erhaltenen Ergebnisse aufgeführt. Versuchsergebnisse liegen von ungestörtem Lauf, Laufen mit einem oder mehreren

fixierten Beinen (Kapitel 5a) und Laufen nach Amputation eines oder mehrerer Beine vor (Kapitel 5b).

In Kapitel 6 wird der Einbau des vorgestellten Selektornetzes in das Walknet beschrieben. Neben den, für den erfolgreichen Einbau des Selektornetz notwendigen, Änderungen am System, werden die Ergebnisse der Simulation mit dem Walknet aufgeführt.

Im Kapitel 7 werden zusammenfassend alle Ergebnisse der Arbeit diskutiert. Hierbei liegen besondere Betrachtungsschwerpunkte auf dem Mechanismus 5y und den Unterschieden der Ergebnisse der beiden Versionen des Simulationssystemen.

Die Besonderheiten bei der Integration des Selektornetz in das Walknet werden diskutiert.

Die Arbeit wird mit einem kurzen Ausblick beendet, hier wird auf mögliche Verbesserungen der Ergebnisse bei der Integration des Selektornetzes in das Walknet, sowie einer Weiterentwicklung des in dieser Arbeit beschriebenen Simulationssystem eingegangen.

Im Anhang sind Auszüge des Quellcodes des Simulationsprogramms abgedruckt. Des weiteren enthält der Anhang eine CD mit dem vollständigen Quellcode beider Versionen und beiden Versionen als lauffähige Programme. Auf der CD ist ebenfalls weiteres Ergebnismaterial und eine Übersicht über das Simulationssystem enthalten. Über das Internet können aktuelle Versionen der Simulationssoftware bezogen werden.

## Literatur

**Bässler, U. (1972):** Zur Beeinflussung der Bewegungsweise eines Beines von *Carausius morosus* durch Amputation anderer Beine. *Kybernetik* 10, pp. 110 - 114.

**Buddenbrock, W. von (1921):** Der Rhythmus der Schreitbewegungen der Stabheuschrecke *Dyxippus*. *Biologisches Zentralblatt* 41, pp. 41 - 48.

**Calvitti, A., Beer, R. (2000):** Analysis of a distributed model of leg coordination. I: Individual coordination mechanisms. *Biol. Cybernetics* 82, pp. 197 – 206.

**Clarac, F., Chasserat, C. (1979):** Experimental modification of interlimb coordination during locomotion of crustacea. *Neurosci. Lett.* 12 pp. 271 – 276

**Clarac, F. (1981):** Decapod crustacean leg coordination during walking. *Locomotion and energetics in arthropods*. Hereid, C. F., Fourtner, C. R. (eds), pp 31 – 71, New York: Plenum 1981

**Cruse, H. (1980):** A Quantitative Model of Walking Incorporating Central and Peripheral Influences. *Biol. Cybernetics* 37, pp. 137 - 144.

**Cruse, H., Saxler, G. (1980):** Oscillations of Force in the Standing Legs of a Walking Insect (*Carausius morosus*). *Biol. Cybernetics* 36, pp. 159 - 163.

**Cruse, H., Saxler, G. (1980):** The Coordination of Force Oscillations and of Leg Movement in a Walking Insect (*Carausius morosus*). *Biol. Cybernetics* 36, pp. 165 - 171.

**Cruse, H., Epstein, S. (1983):** Peripheral influences on the movement of the legs in a walking insect *Carausius morosus*. *J. exp. Biol.* 101, pp. 161 - 170.

**Cruse, H. (1983):** The Influence of Load and Leg Amputation Upon Coordination in Walking Crustaceans: A Model Calculation. *Biol. Cybernetics* 49, pp. 119 - 125.

**Cruse, H. (1985):** Which parameters control the leg movement of a walking insect? *J. exp. Biol.* 116, pp. 357 - 362.

**Cruse, H. (1985):** Coactivating influences between neighbouring legs in walking insects. *J. exp. Biol.* 114, pp. 513 - 519.

**Cruse, H., Schwarze, W. (1988):** Mechanisms of coupling between the ipsilateral legs of a walking insect (*Carausius morosus*). *J. exp. Biol.* 138, pp. 455 - 469.

**Cruse, H., Knauth, A. (1989):** Coupling mechanism between the contralateral legs of a walking insect (*Carausius morosus*). *J. exp. Biol.* 144, pp. 199 - 213.

**Cruse, H. (1990):** What mechanisms coordinate leg movement in walking arthropods? *Trends in Neurosciences* Vol. 13, No.1, pp. 15 - 21.

**Cruse, H., Steinkühler, U. (1993):** Solution of the direct and inverse kinematic problems by a common algorithm based on the mean of multiple computations. *Biol. Cybernetics* 69 pp. 345 - 351.

**Cruse, H., Dean, J., Ritter, H. (1995):** Prärationale Intelligenz. *Spektrum der Wissenschaft* 1995, pp. 111 - 115.

**Cruse, H., Dean, J., Kindermann, T., Schmitz, J. (1997):** Simulation komplexer Bewegungen mit Hilfe künstlicher neuronaler Netze. *Neuroforum* 4, pp. 133 - 139.

**Cruse, H., Dean, J., Kindermann, T., Schmitz, J., Schumm, M. (1998):** Simulations of complex movements using artificial neural networks. *Z. Naturforsch.* 53c, pp. 628 - 638.

**Cruse, H. (2002):** The functional sense of central oscillations in walking. Biol. Cybernetics 86, pp. 271 - 280.

**Dean, J., Wendler, G. (1982):** Stick Insects Walking on a Wheel: Perturbations Induced by Obstruction of Leg Protraction. J. Comp. Physiol. 148, pp. 195 - 207.

**Delcomyn, F. (1991a):** Perturbation of the motor system in freely walking cockroaches. I: Rear leg amputation and the timing of motor activity in leg muscles. J. exp. Biol. 156, pp. 483 - 502.

**Delcomyn, F. (1991b):** Perturbation of the motor system in freely walking cockroaches. II: The timing of motor activity in leg muscles after amputation of a middle leg. J. exp. Biol. 156, pp. 503 - 517.

**Foth, E., Bässler, U. (1985a):** Leg movement of stick insects walking with five legs on a treadmill and with one leg on a motor-driven belt: 1: General results and 1 : 1 - coordination. Biol. Cybernetics 51, pp. 313 - 318.

**Foth, E., Bässler, U. (1985b):** Leg movement of stick insects walking with five legs on a treadmill and with one leg on a motor-driven belt: 2: Leg coordination when step-frequencies differ from leg to leg. Biol. Cybernetics 51, pp. 319 - 324.

**Graham, D. (1977):** The Effect of Amputation and Leg Restraint on the Free Walking Coordination of the Stick Insect *Carausius morosus*. J. comp. Physiol. 116, pp. 91 - 116.

**Graham, D. (1985):** Pattern and control of walking in insects. Adv. Insect Physiol. 18, pp. 31 - 140.

**Holst, E. v. (1943):** Über relative Koordination bei Arthropoden. Pflügers Archiv 246, pp. 847 - 865.

**Kindermann, T. (2001):** Behavior and Adaptability of a Six-Legged Walking System with Highly Distributed Control. *Adaptive Behavior* Vol.9, No. 1, pp.16 - 41.

**Kubow, T. M., Full, R. J. (1999):** The role of the mechanical system in control: a hypothesis of self-stabilization in hexapodal runners. *Phil. Trans. R. Soc. Lond B* 354, pp. 849-861.

**Lehmann, U., Hillmer, G. (1997):** Wirbellose Tiere der Vorzeit. 4. Auflage. Enke Verlag. Stuttgart.

**Schäfer, M. (1994):** Brohmer. Fauna von Deutschland. 19. Auflage. Quelle & Meyer Verlag. Heidelberg.

**Schuchert, P. (1999):** Erstellung eines Neuronalen Netzes zur Kontrolle einer Laufmaschine: Simulation komplexer in biologischen Experimenten untersuchter Laufsituationen. Diplomarbeit. Universität Bielefeld.

**Wendler, G. (1964):** Laufen und Stehen der Stabheuschrecke. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 48, pp. 198 - 249.

**Wendler, G (1965):** The coordination of alking movements in arthropods. *Symp. soc. exp. biol.* 20, pp 220 – 249.

**Zill, S., Ridgel, A., DiCaprio, R., Frazier, S. (1999):** Load signalling by cockroach trochanteral campaniform sensilla. *Brain Research* 822, pp. 271 - 275.

## Anhang A

Hier ist der Quellcode des Simulationsprogramms der Version A wiedergegeben (Für den Quellcode der Version B sei auf die CD hingewiesen). Die mit (...) markierten Stellen kennzeichnen Auslassungen bei der Wiedergabe des Codes. Dieses betrifft in erster Linie die spezifischen Grafikausgabefunktionen des AmigaOS/MorphOS. Der Code umfasst zwei Headerfiles, eines für die Implementierung des Selektornetzes 3 und einen für von den Koordinationsmechanismen genutzten Funktionen.

```

// Beinmodul.h
// Selektornetz 3
// Juni 2002 © Ulrich Beckers, ujb@via-altera.de

#include<iostream.h>
using namespace std;

class Selektor {
public:
    Selektor();
    bool selgc (double);           // Bestimmung des Bodenkontakt gc
    double givepos ();            // Export von pos
    double givedelta();           // Export von -a1+a2
    double giveal();
    double givea2();
    void selrest (double &load);   // Berechnungen für den "eigentlichen Schritt"
    void newpos();
    void pepaendern (double &sum); // Schnittstelle für Koordinationsmechanismen
    void setpos();                // Ausgangsposition der Beine setzen

private:
    double stemout, stemstate, swingout,swingstate, pos, pepdist, swnet, stnet, PEP,
    delta, oldpos ;
    bool gc;
    const double SW_Stemstate, SW_Swingstate, GC_ST, GC_SW, NRA1, NRA2, PR_ST, PR_SW,
    Distpep_ST, Distpep_SW, SWINGSTART, AEP;
};

Selektor::Selektor() : SW_Stemstate(0), SW_Swingstate(0), GC_ST(12), GC_SW(12),
,NRA1(3), NRA2(0.0),
    PR_ST (1), PR_SW(15), Distpep_ST(1), Distpep_SW(1), SWINGSTART(17),
AEP(0), PEP(-10),
    swnet(0.04), stnet(0.004), pepdist(-5), stemout(1.0), swingout(0.0),
    stemstate(0.0), swingstate(0.0), delta(0.0),gc(1) { }

void Selektor::setpos()
{
    cin>>pos;
    pos*=-(-1);
}

bool Selektor::selgc(double temp)
{
    temp = (swingout*swnet-stemout*stnet);
    if (temp>0)
        if (pos>AEP) gc=1;
        else gc=0;
    else if (pos<PEP) gc=0;
    else gc=1;
    return gc;
}

double Selektor::givepos()
{
    return pos;
}

```

```

}

double Selektor::givedelta()
{
    return delta;
}

double Selektor::givea1()
{
    return stemout;
}

double Selektor::givea2()
{
    return swingout;
}

void Selektor::selrest(double &load)
{
    double alold;
    alold=stemout; /*al wird temporär zurückgestellt, damit a2 mit dem
    gleichen Variablen (t) rechnen kann */

    //Berechnung von fpos
    pepdist=PEP-pos;
    if (pepdist>=0) pepdist=SWINGSTART;

    //erst "gleichzeitige" Berechnung von a1 und a2
    stemout=(gc*GC_ST+stemstate*PR_ST-Distpep_ST*pepdist-swingout*NRA1)*load;
    if (stemout<0) stemout=0.0;
    swingout=(swingstate*PR_SW+pepdist*Distpep_SW-gc*GC_SW-alold*NRA2)*load;
    if (swingout<0) swingout=0.0;

    //Nun Berechnung von a1l & a2l "schon mal für die nächste Runde"
    if (stemout>SW_Stemstate) stemstate=1;
    else stemstate=0;
    if (swingout>SW_Swingstate) swingstate=1;
    else swingstate=0;
}

void Selektor::newpos()
{
    //Berechnug von pos nach diesem Iterationsschritt
    delta=(swingout*swnet-stemout*stnet);
    pos+=delta;
}

void Selektor::pepaendern (double &sum)           // Import der Koordinationseinflüsse
                                                    // durch Referenz auf double sum
{
    PEP=(-10)+sum;
}

////////END OF HEADER//////////



// functions.h ->Header für Basisfunktionen zur Koordinierung
// Ulrich Beckers © 06-02, beckulr@uni-muenster

class functions
{
public:
functions();
    double bandpass (double &pos);           //bandpassfkt
    double infl3 (double &pos);
    double infl5 (double &al);
    double infl5b (double &al);
    double infl5y (bool &gc, double &pos, double &sum);
private:
    double u1, u2, u3, u4, u5, u6;
};

functions::functions() : u1(0.0), u2(0.0), u3(0.0), u4(0.0), u5(0.0),
u6(0.0) {}


```

```

double functions::bandpass(double &a1)           // &pos: Referenz auf pos
{
    double xl=4.0;
    double xh=2.0;
    u1=a1-(u2/xl);
    u2+=u1;
    u3=((u2/xl)-(u4/xl));
    u4+=u3;
    u5=u3-(u6/xh);
    u6+=u5;
    if (u5<0) u5=0;
    return u5;
}

double functions::infl3(double &pos)
{
    double out;
    out=pos;
    if (out<(-5)) out=(-5);
    if (out>(-3.33)) out=(-3.33);
    out=(3.33+out)*(-1);
    return out;
}

double functions::infl5(double &a1)           // &a1: Referenz auf a1
{
    double out=a1*0.1;
    if (out<4.0) out=0;
    else out-=4.0;           // Schwellwert wird bei "normalem" Lauf nicht erreicht
    return out;
}

double functions::infl5b(double &a1)           // &a1: Referenz auf a1
{
    double out=a1*0.1;
    if (out<1.3) out=0;
    else out-=1.3;
    out*=4;
    return out;
}

double functions::infl5y(bool &gc, double &pos, double &sum)
{
    double out;
    if (gc==0) out=0;
    else out=pos;
    if (out>(-6)) out=0;
    else out+=8;
    if (out<0) out=(0.01);
    if (out!=0) out-=2.0;
    return out;
}

/////////END OF HEADER//////////



// 6BeineX.cpp
// © 07-02 Ulrich Beckers, ujb@via-altera.de
// Simulation 6-beinigen Laufens

// Include von Systemdaten zur Grafikausgabe
#include<graphics/rastport.h>
#include<proto/graphics.h>
#include<intuition/intuition.h>
#include<proto/intuition.h>
#include<proto/exec.h>

// Import des Selektornetz 2b mit Schnittstelle für Verschiebung der PEP
#include"beinmodulX.h"

// Import der Basisfunktionen für die Koordinierung
#include"functionsX.h"

```



```

(...)  Grafikausgaberoutinen
    }
}
while (z<1200);
cout<<"Ganz aufhören?(j/n)";
cin>>a;
}
while (a!=106);
(...) Schließen der Fenster
    CloseWindow(myWindow);
(...)
    CloseWindow(myWindow2);
return 0;
}
// Ende des Main-Programms

void coordination::setpos()
{
    cout<<endl<<"Simulationsmodell Version A"<<endl
    <<"Bitte Startposition (zwischen PEP=10 & AEP=0) eingeben:"<<endl
    <<" Hier für das re VBein:";
    selvr.setpos();
    cout<<" Hier für das re MBein:";
    selmr.setpos();
(...) für die weiteren Beine ebenso
}

void coordination::festhalten()
{
    char temp;

    cout<<"Soll vr festgehalten werden? (j/n)";
    cin>>temp;
    if (temp==106) vr=0;
    else vr=1;
    cout<<"Soll mr festgehalten werden? (j/n)";
    cin>>temp;
    if (temp==106) mr=0;
    else mr=1;
    cout<<"Soll hr festgehalten werden? (j/n)";
    cin>>temp;
    if (temp==106) hr=0;
    else hr=1;
(...) für die weiteren Beine ebenso
}

void coordination::amputation()
{
    char temp;

    cout<<"Soll vr amputiert sein? (j/n)";
    cin>>temp;
    if (temp==106) gvr=0;
    else gvr=1;

    cout<<"Soll mr amputiert sein? (j/n)";
    cin>>temp;
    if (temp==106) gmr=0;
    else gmr=1;

    cout<<"Soll hr amputiert sein? (j/n)";
    cin>>temp;
    if (temp==106) ghr=0;
    else ghr=1;
(...) für die weiteren Beine ebenso
}

void coordination::getgc()
{
    if (gvr==1) vgcr=selvr.selgc(0.0);
    else vgcr=0;

    if (gmr==1) mgcr=selmr.selgc(0.0);

```

```

        else mgcr=0;
(...) für die weiteren Beine ebenso
}

void coordination::coor1()
{
    double temp;

    temp=selhr.givea2();
    c1mr=temp*(-0.25);
    temp=selmr.givea2();
    c1vr=temp*(-0.25);
    temp=selhl.givea2();
    c1ml=temp*(-0.25);
    temp=selml.givea2();
    c1vl=temp*-(0.25);
}

void coordination::coor2()      // Einfluss 2b, ohne Bedingungen und abhängig von stemout
{
    double tal;

    tal=selvr.giveal();
    cc2vl=funcvr.bandpass(tal)*0.3;           // war 0.8

    tal=selmr.giveal();
    cc2ml=funcml.bandpass(tal)*0.3;
    c2vr=funcvr.bandpass(tal)*0.6;           // war 1.2

    tal=selhr.giveal();
    cc2hl=funchl.bandpass(tal)*0.3;
    c2mr=funcmr.bandpass(tal)*0.6;

    tal=selvl.giveal();
    cc2vr=funcvl.bandpass(tal)*0.3;

    tal=selml.giveal();
    cc2mr=funcmr.bandpass(tal)*0.3;
    c2vl=funcvl.bandpass(tal)*0.6;

    tal=selhl.giveal();
    cc2hr=funcchr.bandpass(tal)*0.3;
    c2ml=funcml.bandpass(tal)*0.6;
}

void coordination::coor3()
{
    posvl=selvl.givepos();
    posml=selml.givepos();
    poshl=selhl.givepos();
    posvr=selvr.givepos();
    posmr=selmr.givepos();
    poshr=selhr.givepos();

    if (vgcl==1) c3ml=funcml.infl3(posvl)*0.8;      // ipsilateraler Teil von Coor3
    else c3ml=0;

    if (mgcl==1) c3hl=funchl.infl3(posml)*0.8;           // war auf 0.6
    else c3hl=0;
    if (vgcr==1) c3mr=funcmr.infl3(posvr)*0.8;
    else c3mr=0;
    if (mgcr==1) c3hr=funcchr.infl3(posmr)*0.8;
    else c3hr=0;

    if (vgcl==1) cc3vr=funcvr.infl3(posvl)*(0.6);      // contralateraler Teil von Coor3
    else cc3vr=0;
    if (vgcr==1) cc3vl=funcvl.infl3(posvr)*(0.6);           // war mal auf 0.2
    else cc3vl=0;
    if (mgcl==1) cc3mr=funcmr.infl3(posml)*(0.6);
    else cc3mr=0;

    if (mgcr==1) cc3ml=funcml.infl3(posmr)*(0.6);
    else cc3ml=0;
}

```

```

        if (hgcl==1) cc3hr=funcchr.infl13(poshl)*(0.6);
        else cc3hr=0;
        if (hgcr==1) cc3hl=funchl.infl13(poshr)*(0.6);
        else cc3hl=0;
    }

void coordination::coor5()
{
    double a1;

    a1=selvr.givea1();           // alle von a1(vr) abhängigen
    if (vl==0) cc5vl=funcvr.infl15b(a1)*(-0.8);           // war 1.0
    else cc5vl=funcvr.infl15(a1)*(-0.8);           // war 1.0
    if (mr==0 || gmr==0) c5mrc=funcvr.infl15b(a1)*(-0.6);
    else c5mrc=funcvr.infl15(a1)*(-0.6);

    a1=selmr.givea1();           // alle von a1(mr) abhängigen
    if (vr==0 || gmr==0 || gvr==0) c5vrr=funcmr.infl15b(a1)*(-1.0); // war 1.2
    else c5vrr=funcmr.infl15(a1)*(-1.0);
    if (ml==0) cc5ml=funcmr.infl15b(a1)*(-0.8); // war 1.0
    else cc5ml=funcmr.infl15(a1)*(-0.8);
    if (hr==0 || ghr==0) c5hrc=funcmr.infl15b(a1)*(-0.6); // war 0.9
    else c5hrc=funcmr.infl15(a1)*(-0.6);

    a1=selhr.givea1();           // alle von a1(hr) abhängigen
    if (mr==0 || gmr==0) c5mrr=funcchr.infl15b(a1)*(-1.0); // war 1.2
    else c5mrr=funcchr.infl15(a1)*(-1.0);

    a1=selvl.givea1();           // alle von a1(vl) abhängigen
    if (vr==0) cc5vr=funcvl.infl15b(a1)*(-1);
    else cc5vr=funcvl.infl15(a1)*(-1);
    if (ml==0 || gml==0) c5mlc=funcvl.infl15b(a1)*(-0.6);
    else c5mlc=funcvl.infl15(a1)*(-0.6);

    a1=selml.givea1();           // alle von a1(ml) abhängigen
    if (vl==0 || gml==0 || gvl==0) c5vlr=funcml.infl15b(a1)*(-1.0); // war 1.2
    else c5vlr=funcml.infl15(a1)*(-1.0);
    if (mr==0) cc5mr=funcml.infl15b(a1)*(-0.8); // war 1.0
    else cc5mr=funcml.infl15(a1)*(-0.8);
    if (hl==0 || ghl==0) c5hlc=funcml.infl15b(a1)*(-0.6); // war 0.9
    else c5hlc=funcml.infl15(a1)*(-0.6);

    a1=selhl.givea1();           // alle von a1(hl) abhängigen
    if (ml==0 || gml==0) c5mlr=funchl.infl15b(a1)*(-1.0); // war 1.2
    else c5mlr=funchl.infl15(a1)*(-1.0);
}

void coordination::coor5y()
{
    c5yvr=funcvl.infl15y(vgcl, posvl, sumvl);           // alle von vl abhängigen
    if (vr==0) c5yvr*=2;
    else c5yvr*=0.0;
    c5yml=funcvl.infl15y(vgcl, posvl, sumvl);
    if (ml==0) c5yml*=3;
    else c5yml*=0.0;

    c5yvl=funcvr.infl15y(vgcr, posvr, sumvr);           // alle von vr abhängigen
    if (vl==0) c5yvl*=2;
    else c5yvl*=0.0;
    c5ymr=funcvr.infl15y(vgcr, posvr, sumvr);
    if (mr==0) c5ymr*=3;
    else c5ymr*=0.0;

    cc5ymr=funcml.infl15y(mgcl, posml, summl);           // alle von ml abhängigen
    if (mr==0) cc5ymr*=1.0;
    else cc5ymr*=0.0;

    cc5yml=funcmr.infl15y(mgcr, posmr, summr);           // alle von mr abhängigen
    if (ml==0) cc5yml*=1.0;
    else cc5yml=0.0;
}

void coordination::coorsum()
{
    sumvr=c1vr+c2vr+cc2vr+cc3vr+c5vrr+c5vr+c5yvr;
}

```

```

summr=c1mr+c2mr+cc2mr+c3mr+cc3mr+c5mrr+c5mrc+cc5mr+c5ymr+cc5ymr;
sumhr=cc2hr+c3hr+cc3hr+c5hrc;

sumvl=c1vl+c2vl+cc2vl+cc3vl+c5vlr+cc5vl+c5yvl;
summl=c1ml+c2ml+cc2ml+c3ml+cc3ml+c5mlr+c5mlc+cc5ml+c5yml+cc5yml;
sumhl=cc2hl+c3hl+cc3hl+c5hlc;
}

void coordination::schritt()
{
    double load;
    selvr.pepaendern(sumvr); // Summe der Koordinationsmech wird
    selmr.pepaendern(summr); // an die PEP der einzelnen Beine
    selhr.pepaendern(sumhr); // übergeben
    selvl.pepaendern(sumvl);
    selml.pepaendern(summl);
    selhl.pepaendern(sumhl);

    if (gvr==0) load=1.4; // load >1 bewirkt eine Verschiebung der PEP des
                           // Folgebeins nach hinten
                           // ab load > 1.4 ist dieses deutlich sichtbar
    else if (vr==0) load=1.15; // Geht hier überhaupt ein load-Faktor ein??
    else load=1.0;
    selvr.selrest(load); // Die Berechnung von a1, a2, a21, all
    if (vr==1 && gvr==1) selvr.newpos(); // "Der Schritt"
    else if (gvr==0) selvr.newpos();

    if (gmr==0) load=1.4;
    else if (mr==0) load=(1.15);
    else load=(1.0);
    selmr.selrest(load);
    if (mr==1 && gmr==1) selmr.newpos();
    else if (gmr==0) selmr.newpos();

    if (ghr==0) load=1.4;
    else if (hr==0) load=(1.15);
    else load=1.0;
    selhr.selrest(load);
    if (hr==1 && ghr==1) selhr.newpos();
    else if (ghr==0) selhr.newpos();

    if (gvl==0) load=1.4;
    else if (vl==0) load=(1.15);
    else load=1.0;
    selvl.selrest(load);
    if (vl==1 && gvl==1) selvl.newpos();
    else if (gvl==0) selvl.newpos();

    if (gml==0) load=1.4;
    else if (ml==0) load=(1.15);
    else load=1.0;
    selml.selrest(load);
    if (ml==1 && gml==1) selml.newpos();
    else if (gml==0) selml.newpos();

    if (ghl==0) load=1.4;
    else if (hl==0) load=(1.15);
    else load=1.0;
    selhl.selrest(load);
    if (hl==1 && ghl==1) selhl.newpos();
    else if (ghl==0) selhl.newpos();
}

(...) Typumwandlungen für Grafikausgabe

/////end of main//////////
```

## Anhang B

Auf der beigefügten CD befinden sich beide Versionen der Simulation als ausführbare Programme für die Betriebssysteme AmigaOS und MorphOS im Verzeichnis *Simulation*. Die Quellcodes der Programme sind im Ordner *Simulation/Sources* gespeichert und können mit GCC ohne Änderung für AmigaOS oder MorphOS kompiliert werden.

Der Quellcode des Walknet ist im Ordner Walknet enthalten, im Order *Contribution* befindet sich zusätzliches Ergebnismaterial, diese Arbeit im Word 2000 (.doc) Format, sowie weitere Ergänzungen.

Auf der CD befindet sich ein ausführliches Inhaltsverzeichnis *Inhalt.htm* im HTML-Format. Informationen zu letzten Änderungen sind in der Datei *liesmich* zu finden.

Die aktuellste Version der Simulationssoftware ist über das Internet unter <http://files.via-altera.de> oder <http://www.via-altera.de> beziehbar.