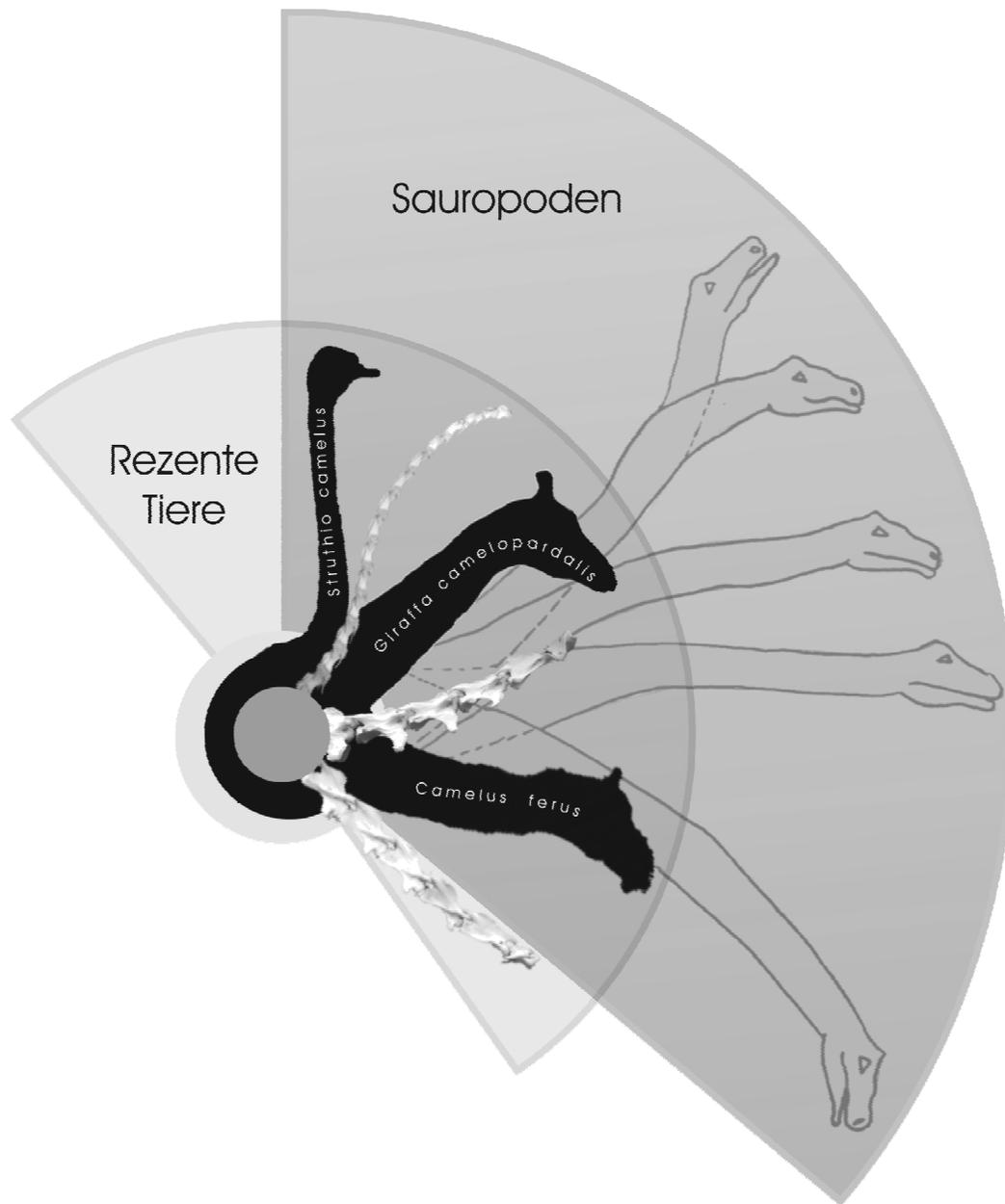


D i s s e r t a t i o n



Funktionsmorphologische Analysen
langer Häse bei rezenten terrestrischen Wirbeltieren zur
Rekonstruktion der Stellung und Beweglichkeit
langer Häse prähistorischer Tiere

Gordon Dzemski

Universität Flensburg

Juli 2006

D I S S E R T A T I O N

Funktionsmorphologische Analysen langer Hälse bei rezenten terrestrischen Wirbeltieren zur Rekonstruktion der Stellung und Beweglichkeit langer Hälse prähistorischer Tiere

Zur Erlangung des Doktorgrades (Dr. phil)
an der Universität Flensburg

--- summa cum laude ---

Vorgelegt von: Gordon Dzemski

Betreut durch: Prof. Dr. Andreas Christian

Abgegeben am: 29. Mai 2006

pdf: <http://www.uni-flensburg.de/biologie/dinosaurier/Frameset%20NPR.htm>

Inhaltsverzeichnis:

1. ZIELE	5
2. EINFÜHRUNG	6
2.1 Der Hals – Ein komplexes Körperglied	8
2.2 Gemeinsamkeiten und Unterschiede der untersuchten Tiere	11
2.3 Eingrenzung des Begriffs „prähistorische langhalsige Tiere“	12
3. MATERIAL UND METHODEN	14
3.1 Methodenübersicht	14
3.2 Auswahl der Tierarten und des Materials	16
3.3 Videoaufnahmen und Analysen der Halsbewegung bei den untersuchten Tieren	18
3.3.1 Aufnahme der Tiere	18
3.3.2 Bildanalysen der Flexionsmaxima	18
3.3.3 Winkelmessungen bei Giraffen und Kamelen	19
3.3.4 Die Halswinkelmessung bei Strauen	20
3.4 Sektionen	21
3.4.1 Massenverteilungen von Haut, Muskeln und Knochen	23
3.4.2 Kraftdehnungsmessung	24
3.5 Datenerhebung an Skeletten	26
3.5.1 Skelettvermessung	26
3.6 Simulationen	28
3.6.1 Dinosimulate	28
3.6.2 Simulation von Extrem- und Mittelwertflexionen mittels 3D-Modellen	35
4. ERGEBNISSE	38
4.1. Flexionsanalysen der untersuchten Tiere	38
4.1.1 Giraffe	39
4.1.2 Kamel	45
4.1.3 Strau	51
4.1.4 Zusammenfassung der Flexionsergebnisse	55
4.2 Morphometrische Daten	57
4.2.1 Wirbelkperanalyse	57
4.2.2 Bandscheibenmchtigkeiten	61
4.2.3 Best-Fit-Positionen	62
4.2.4 Morphometrische Daten der untersuchten Wirbel	64
4.3 Anatomie	68
4.3.1 Bildrekonstruktion des Halswirbelsulenverlaufes bei Giraffen	68
4.3.2 Bildrekonstruktion des Halswirbelsulenverlaufes bei Kamelen	72
4.3.3 Sektionsanalyse des Halswirbelsulenverlaufes bei Strauen	73
4.3.4 Zusammenfassung	75
4.4 Anatomische Studien zum Strauenhals	76

4.4.1 Lokalisation von Ligamenten und Muskeln	76
4.4.2 Gelenkknorpel	77
4.4.3 Zygapophysenposition zueinander.....	77
4.4.4 Massenverteilung im Straußenhals.....	78
4.4.5 Kraft-Dehnungsanalysen verschiedener Ligamente	80
4.4.6 Knochendichte bei Straußen und Giraffenwirbel	81
4.5 Simulation	83
4.5.1 Ergebnisse der simulierten Ligamentdehnung durch „Dinosimulate“	83
4.5.2 Knochensperrung im dorsalen Flexionsbereich	87
5. DISKUSSION.....	90
5.1 Funktionsmorphologische Aspekte der untersuchten Hälse	90
5.2 Die Aktuatoren des Halses	105
5.3 Flexionen der untersuchten Hälse.....	110
5.4 Wirbelsäulenverlauf in der Halssilhouette.....	119
6. REKONSTRUKTION DER HALSSTELLUNG UND DES HALSEINSATZES BEI SAUROPODEN AM BEISPIEL VON DIPLODOCUS CARNEGII.....	121
6.1 Zusammenfassung und Interpretation der Indikatoren:	121
6.2 Visualisierung der rekonstruierte Halsstellung und Halsbeweglichkeit von <i>Diplodocus carnegii</i>	125
7. ZUSAMMENFASSUNG.....	131
8. AUSBLICK	132
9. DANKSAGUNG.....	133
10. LITERATURVERZEICHNIS	135
11. BILDVERZEICHNIS	140
12. ANHANG.....	142

1. Ziele

Das Ziel dieser Arbeit ist, Methoden zu entwickeln und zu erproben, mit denen eine fundierte Rekonstruktion von Stellung und Beweglichkeit langer Hälse bei ausgestorbenen Landwirbeltieren speziell mit langen Hälsen ermöglicht wird.

Dazu sollen ausführlich Vergleiche von tatsächlich durchgeführten Halsbewegungen und detaillierten Analysen des Halsaufbaus bei Straußen, Giraffen, Kamelen und anderen rezenten Tieren mit einem langen Hals herangezogen werden, um am Skelett erkennbare Indikatoren abzuleiten, die auch für ausgestorbene Tiere Rückschlüsse auf den Halseinsatz erlauben.

Diese Indikatoren sollen am Beispiel eines Sauropoden (*Diplodocus carnegii*) eine Anwendung finden.

Ferner sollen Computerprogramme entwickelt werden, die eine Vermessung und Simulation von Ligamentdehnung bei variierenden Halsflexionen erlauben.

2. Einführung

In der Ende 2005 erschienenen Neuverfilmung des Klassikers „King Kong“ von Peter Jackson muss ein Riesengorilla nicht nur die Hauptdarstellerin vom Empire State Building retten, sondern gleichfalls sich und seine Auserwählte auf einer Insel gegen Dinosaurier verteidigen.

In der Filmindustrie sind Dinosaurier und andere Kreaturen nach wie vor hoch aktuell (*Jacobsen, 2000*). Die Faszination geht dabei von den sehr dynamisch computergenerierten Modellen aus, die sich unserem Auge, von der möglichen Realität nicht mehr unterscheidbar, präsentieren.

Dabei greifen die CGI-Spezialisten (**C**omputer **G**enerated **I**mages) auf die fachkompetente Beratung von Wissenschaftlern zurück, die sich unter anderem mit der Hauttextur, der Lokomotion und der Halsposition befassen. Insofern basieren die meisten heutigen Dinosaurier im Kinofilm auf wissenschaftlichen Erkenntnissen, die mit einer großzügigen Portion Phantasie zum Leinwandleben erweckt werden. Noch präziser geht es bei den Produktionen von BBC zu. Hier wird eng mit Forschern zusammengearbeitet, um prähistorische Tiere realitätsnah zu animieren (http://www.bbc.co.uk/sn/prehistoric_life/tv_radio/killer_dinosaurs/making_of1.shtml, 06.04.2006).

Der Bedarf an rekonstruierten Dinosauriern reicht von Kinofilmen über Museen bis hin zu Büchern und Postern. Nicht zuletzt die wissenschaftliche Neugierde des Laien, wie diese Tiere wirklich lebten, bedingt dieses Interesse nach dem realen Aussehen und Verhalten der Dinosaurier.

Viele Museen, die Skelette prähistorischer langhalsiger Tiere rekonstruieren, stützen sich auf Methoden wie z.B. die Best-Fit-Methode bzw. neutral pose der Knochen (mündliche Mitteilung STEVENS / mündliche Mitteilung Museum Berlin 2005). Dabei wird der Knochen oder Wirbelkörper nach der besten Passung von Haupt- und Nebengelenken zusammengefügt (real oder virtuell) und die Morphologie an ähnlich aussehende rezente Tiere angelehnt. Oftmals fehlen aber grundlegende Informationen, die zu Massen-, Volumen- und Kraftberechnung benötigt werden (*CHRISTIAN, 2002*).

„Common knowledge“ ist, dass fast nur noch versteinerte Skelettreste prähistorischer Tiere, wie z.B. der Sauropoden, gefunden werden. Die Halsposition der lebenden Tiere muss demnach allein über eine Indikatorensuche aus den Halswirbelkörpern erfolgen. Dazu bedarf es Vergleichswerte von heutigen Tieren, von denen die natürliche (in situ) Halsstellung bekannt ist.

Es wurden Giraffen, Kamele und Strauße auf ihre natürliche Halshaltung bei unterschiedlichen Verhaltensweisen (Halsflexionen), in situ Exkursionswinkel, dem skelettalen Exkursionswinkel sowie in ihrer Anatomie untersucht und das Halsskelett funktionsmorphologisch analysiert.

Dabei ist für die Halsstellung der langhalsigen Tiere die Dorsoventralposition (siehe ausklappbares Glossar, Anhang Nr. 5. S. 150) ausschlaggebend. Die Lateralbeweglichkeit der Hälse rezenter Tiere wurde untersucht, ist aber bei der statischen Betrachtung der Halsstellung prähistorischer langhalsiger Tiere nicht relevant und wird aus diesem Grund nur am Rand diskutiert.

Um eine der natürlichen Haltung möglichst am nächsten kommende Halsstellung zu erstellen, bedarf es tiefergehender Analysen der Wirbelmorphologie, der Ligamentunterstützung dorsoventraler Halsbewegung sowie der Bandscheibendicke. Es wird gezeigt, dass es nicht ausreicht, die Wirbel nur in ihrer besten Passung zusammen zu fügen, um daraus eine allgemein gültige Halsstellung abzuleiten.

Diese Fragen sollen in der vorliegenden Arbeit beantwortet werden.

Die Erkenntnisse dieser Arbeit können nicht nur dazu beitragen, „King Kong“ durch realistischere Dinosaurier das Fürchten zu lehren, sondern sind dazu gedacht, aus ihnen die Halsstellung prähistorischer Tiere grundlegend zu verstehen und aus dieser Erkenntnis zu rekonstruieren. Diese neuen Möglichkeiten helfen Museen, Illustratoren und anderen Wissenschaftlern, ihre prähistorischen langhalsigen Tiere eine natürlichere Halsstellung zu geben und sie somit auf einer größeren Datenbasis dem interessierten Publikum zu präsentieren.

2.1 Der Hals – Ein komplexes Körperglied

Der Hals ist das Bindeglied, welches den Kopf des Tieres mit seinem Rumpf verbindet (*STARCK, 1979*).

Kurze Hälse (kürzer als eine Kopflänge) sowie lange Hälse besitzen gemeinsame Aufgabenschwerpunkte sowie Schwachpunkte in der grundlegenden Konstruktion.

Gemeinsamkeiten liegen zum einen in dem Beweglichkeitsgewinn des Kopfes und sind somit aus evolutionärer Sicht ein Gewinn an Kontrolle über die Umgebung (*KARDONG, 2002*). Es muss nicht der ganze Körper bewegt werden, um einen Blick zur Seite werfen zu können. Z.B. ist bei Fischen die laterale visuelle Abtastung durch die seitliche Ausrichtung der Augen zwar gegeben, die frontale Übersicht aber fehlt und muss durch das Bewegen des ganzen Körpers kompensiert werden (*KING, 1980*).

Zum anderen konnten neue Bewegungsrichtungen des Kopfes (Dorsoventralflexionen, Torsionsbewegungen), neue Kopfformen und Einsatzbereiche entwickelt werden (*STARCK, 1979*).

Erst durch den Hals ist das vom Rumpf abgekoppelte Bewegen des Kopfes möglich. Der Atlas-Axis-Komplex ermöglicht zudem eine Torsionsbewegung des Kopfes, welche sonst nicht in der Wirbelsäule zu finden ist (*LIEM, 2001*). Dadurch wird der Hals in seinem Aufbau sehr komplex. Sehr viele Faktoren müssen genau aufeinander abgestimmt sein, damit das System "Hals" seine Aufgabe ein Leben lang erfüllen kann.

Schwachpunkte des Halses sind der hoch flexible Aufbau, der starke dorsoventrale und laterale Flexionen sowie in bestimmten Bereichen Torsionen zulässt und das relativ ungeschützte Verlaufen wichtiger Versorgungsstränge (Arterie, Vene, Luftröhre und Rückenmark), die nur durch etwas Bindegewebe und Haut (*STARCK, 1979*) von der Außenwelt getrennt sind.

Diese Schwachstellen machen sich auch Raubkatzen zunutze und töten ihre Beute nicht umsonst durch einen gezielten Biss in den Nacken oder Klemmen die Luftröhre ab. Raubvögel wie der Mäusebussard töten Kleinnager durch das Brechen des Halses.

Auch der Mensch tötete bzw. tötet noch heute Vögel durch einen Genickbruch oder seine Mitmenschen durch die Geuilltine, durch das Strangulieren oder den

Genickbruch.

Viele Querschnittsgelähmte unterschiedlichster Ausprägung erlangten durch eine Fraktur (z.B. eine Sportverletzung oder andere schwere Unfälle) der Halswirbelknochen eine teilweise oder vollständige Lähmung des Körpers.

Warum hat sich nun ein solches auf den ersten Blick instabiles und für tödliche Verletzungen prädestiniertes Körperteil in dem Ausmaß evolutionär entwickelt, wie es von z.B. Giraffen, Kamelen und vielen Vogelarten bekannt ist?

Langhalsige Tiere haben Ihre Aktionsmöglichkeiten durch den vorhandenen langen Hals erweitern können.

Der Hals ist bei diesen Tieren nicht nur ein für dorsoventrale und laterale Flexionen sowie Torsionen funktionsfähiges Bindeglied zwischen Rumpf und Kopf, wie es auch beim Menschen nur diese Aufgabe erfüllt, sondern kann als Aktionsorgan angesehen werden, welches viele armähnliche Aufgaben übernimmt.

Alle langhalsigen untersuchten Tiere besitzen außer eines langen Halses auch lange Beine (*STARCK, 1982*), sodass die Tiere die physischen Ausmaße des Halses benötigen, um zumindest für die Wasseraufnahme den Boden erreichen zu können.

Die im Kopf konzentrierten Sinnesorgane (Merkmal höherer Tiere) (*STARCK, 1979*) sind durch den langen Hals weit vom Boden entfernt und geben dem Tier eine vorteilhafte Übersicht über die Umgebung.

Das „Sehen“ wurde in der evolutionären Entwicklungsgeschichte der Tiere gleich mehrmals nebeneinander hervorgebracht (*STARCK, 1979*) und zeigt, wie wichtig der visuelle Sinneseindruck ist. Um diesen Vorteil nochmals zu verbessern, liegt es nahe, die Augen hoch über den Boden zu heben, was mit einem langen Hals vortrefflich gelingt.

Anders als bei Tieren mit einem kurzen Hals wird der lange Hals für die Abwehr oder verschiedene Brunftkämpfe genutzt (*GRZIMEK, 1968*). Hier dient der beschleunigte Kopf dazu, dem Gegner Hörner oder das Schädeldach an den Körper zu schlagen (*GRZIMEK, 1968*). Giraffen umschlingen ihre Häse, um bei Rivalitätskämpfen ihre Stärke zu messen. (*DAGG / FOSTER, 1976*)

Offensichtlich haben die evolutionären Vorteile der heutigen langhalsigen Tiere überwogen, sodass diese den Nachteil des relativ hohen Verletzungsrisikos ausgleichen. Eine gute Sicht durch einen langen Hals warnt frühzeitig vor Fressfeinden (*GRZIMEK, 1968*) und der Nutzen eines funktionellen Halses, der mehr kann als nur den Kopf zu drehen, überwiegt der Gefahr einer möglichen Verletzung. Welches der Hauptzweck des langen Halses ist, läßt sich nicht einfach sagen. Dieser wurde nicht nur zu Darwins und Lamarcks Zeiten (*DARWIN, 1872 / LAMARCK, 1809*) sondern auch heute noch hinterfragt (*HOLDREGE, 2003*). Es stellen sich die Fragen, welche maximalen Bewegungen Tiere (ob rezent oder prähistorisch) mit ihren Hälsen ausführen können, welche sie davon im täglichen Leben in verschiedenen Situationen tatsächlich anwenden und welche Kräfte mit den verschiedenen Halspositionen verbunden sind. Funktionsmorphologische Betrachtungen sowie Verhaltensbeobachtungen sind erforderlich, um die Art und Weise, wie Tiere ihren langen Hals einsetzen, besser zu begreifen.

Vor diesem Hintergrund ist es sehr wichtig zu ergründen, wie rezente langhalsige Tiere ihren Hals halten und bewegen, um diese Erkenntnisse auf prähistorische Tieren mit einem langen Hals zu übertragen.

2.2 Gemeinsamkeiten und Unterschiede der untersuchten Tiere

Gemeinsamkeiten sind bei den untersuchten Säugern und Vögeln in der Halslänge sowie in der Beinlänge zu finden. Diese sind überdurchschnittliche ausgeprägt und treten bei den untersuchten Tieren immer zusammen auf. Eine allgemeine Definition von langen oder kurzen Hälsen sowie Beinen gibt es nicht (STARCK, 1995).

Der Strauß markiert das Ende der Größenskala bei Vögeln (SIBLEY / AHLQUEST, 1990) mit seinen Ausmaßen. Er besitzt somit auch den längsten Vogelhals.

Die Giraffe ist das höchste Landwirbeltier (GRZIMEK, 1968) und besitzt gleichfalls den längsten Hals bei den Säugern. Um die Daten noch weiter zu untermauern, wurden die langen Hälse der Kamele und einige weiterer Vögel untersucht.

Der funktionsmorphologische und morphometrische Aufbau der Hälse ist bei den untersuchten Tieren so ähnlich, dass ein Segmentmodell des Halses beschrieben werden kann und vier Bereiche hervorgehoben werden können. Das ergänzt und erweitert die verbreitete Sichtweise von STARCK (STARCK, 1982), der zu einem Segmentmodell mit drei Bereichen tendiert.

Der Einsatzbereich des Halses und des damit verbundenen Kopfes ist bei allen untersuchten Tieren gleich. Er dient der Verlängerung der Sinnesorgane (LIEM, 2002) und ermöglicht dem Tier die Wasser- und Nahrungsaufnahme vom Boden. Bei allen untersuchten Tieren kann der Kopf als Verteidigung eingesetzt werden, wenn er durch den großen Halsradius beschleunigt wird.

Der morphologische Grundaufbau des Halses mit Luft- und Speiseröhre sowie die Blutversorgung, Muskeln, Bänder und Sehnen sind, mit Variationen, funktionsmorphologisch ähnlich (Kardong, 2002 / KING, 1980).

Auffällige Unterschiede können zwischen den untersuchten Säugern und Vögeln im Körperbau erkannt werden: Die Vögel sind biped, die Säuger quadroped (Storch / Welsch 1997).

Der Wirbelkörperaufbau ist zwischen den Klassen unterschiedlich, was sich bei den Vögeln durch vorhandene Halsrippen und Sattelgelenke ausprägt (KARDONG, 2002 / KING, 1980). Die untersuchten Säugetiere haben stattdessen keine Halsrippen und

besitzen Kugelgelenke (KARDONG, 2002).

Weitere Unterschiede können in der maximalen Bewegungsfreiheit ohne weiteres erkannt werden. Die untersuchten Vögel können ihren Hals weit mehr auslenken als die untersuchten Säuger (STARCK, 1995).

Die Fragestellungen weiterer Wissenschaftler, die langhalsige Tiere untersuchen, unterscheiden sich grundlegend von der in dieser Arbeit. Einige Beispiele sollen dies verdeutlichen:

Arbeiten über die Griaffenhalsdynamik, die der vorliegenden Arbeit nahe kommen, sind von Dagg in den späten 60ern des letzten Jahrhunderts bearbeitet worden (DAGG 1962, 1968).

Weiterhin arbeitet Arencibia mit modernen MRTs an der Halsanatomie des Kamels (ARNECIBIA ET AL., 2005) Die Nasa forschte Anfang der 90er mit Giraffen, um die Auswirkung von Gravitation zu untersuchen (HARGENS,1991). Soziale Untersuchungen von Giraffenverhalten wurden von van der Jeugd, Le Pendu und Tobler&Schwierin untersucht (VAN DER JEUGD,2000/ LE PENDU,2000/TOBLER&SCHWIERIN, 1996). Histologisch Untersuchungen am Straußenmuskel führen Velotto&Crasto durch (Velotto&Crasto, 2004).

2.3 Eingrenzung des Begriffs „prähistorische langhalsige Tiere“

Um den Begriff der prähistorischen langhalsigen Tiere einzugrenzen, der in dieser Arbeit häufig benutzt wird, sollen Beispiele angeführt werden, auf die die Methoden, die in dieser Arbeit entwickelt wurden, angewendet werden können.

Der Begriff „prähistorisch“ deutet es an, dass die zu rekonstruierenden Tiere nicht als rezente Formen greifbar sind. Sie sind durch Versteinerungen oder Abdrücke ganz oder teilweise erhalten geblieben.

Weiterhin müssen die zu rekonstruierenden Tiere langhalsig sein, da der Schwerpunkt dieser Arbeit auf langhalsigen rezenten Tiere liegt. „Langhalsig“ ist kein definierter Begriff.

Es wird für diese Arbeit vorgeschlagen, einen langen Hals mit einer Halsausdehnung von 1½ - 2 Kopflängen zu definieren.

In diese Kategorie können folgende prähistorische langhalsige Tiere fallen. Die im Anschluss aufgeführte Tabelle soll nur als Anhaltspunkt dienen und ist nicht als vollständig zu betrachten.

Saurischia z.B.	Ornitischia z.B.
<i>Dilophosaurus</i>	<i>Scelidosaurus</i>
<i>Coelophysis</i>	<i>Kentrosaurus?</i>
<i>Gallimimus</i>	<i>Tuojiangosaurus</i>
<i>Struthiomimus</i>	<i>Sauropelta</i>
<i>Avimimus</i>	<i>Minmi</i>
<i>Ornitholestes</i>	
Unterordnung Sauropodomorpha z.B.	Unterordnung Ornithopoda z.B.
<i>Anchisaurus</i>	<i>Hypsilophodon</i>
<i>Plateosaurus</i>	<i>Iguanodon?</i>
<i>Massospondylus</i>	<i>Lambeosaurus</i>
<i>Riojasaurus</i>	
<i>Cetiosaurus</i>	
<i>Brachiosaurus</i>	
<i>Camarasaurus</i>	
<i>Barosaurus</i>	
<i>Diplodocus</i>	
<i>Apatosaurus</i>	
<i>Mamenchisaurus</i>	
<i>Saltasaurus</i>	
<i>Segnosaurus</i>	

Tabelle 1: Übersicht über prähistorische langhalsige Tiere

3. Material und Methoden

3.1 Methodenübersicht

Für diese Arbeit wurden Methoden entwickelt, die das breite Feld der Flexionsanalyse bei langhalsigen rezenten Tieren abdecken. Darunter fallen

- die Lebendanalysen,
- Sektionen an Tierhälsen und
- Skelettuntersuchungen.

Die Beobachtungen, Untersuchungen und Experimente in den 3 Bereichen hatten das Ziel, die wichtigsten Elemente der Halsbewegung langhalsiger Tiere zu verstehen und daraus Indikatoren für das Rekonstruieren langer Hälse prähistorischer Tiere abzuleiten.

Die nachfolgende Grafik gibt einen Überblick über die Inhalte der Methoden sowie deren ergebnisorientierten Ablauf:

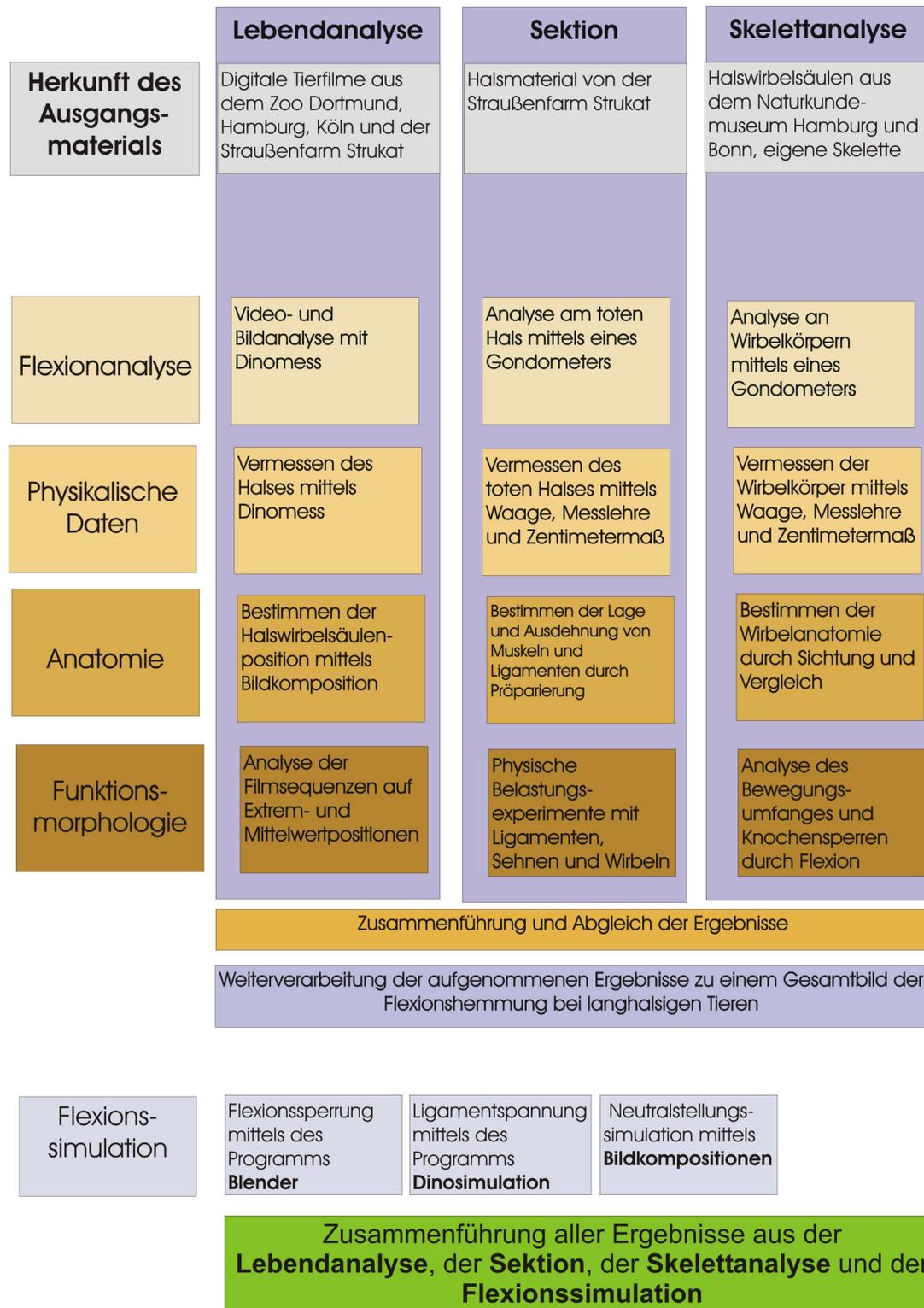


Abbildung 1: Übersicht zu den Methoden der Halsanalyse

3.2 Auswahl der Tierarten und des Materials

Tiere der Klassen Mammalia und Aves wurden ausgesucht, um ein breites Spektrum der Halsbewegung durch die gewonnenen Erkenntnisse sichern zu können.

Die Klasse der Aves steht entwicklungsgeschichtlich sehr nah an den Sauropoden (Larousse, 2002) und ist aus diesem Grunde für die Untersuchungen ausgewählt worden.

Die Klasse der Mammalia beinhaltet heute die einzigen sehr großen (hohen) Lebewesen mit langen Hälsen.

Es wurden keine Reptilien zur Untersuchung herangezogen, da die rezenten Tiere in der Regel nur relativ kurze Hälse aufweisen.

Die Auswahl der Tiere und der Halswirbelsäulenskelette konnte nur nach intensiver Recherche der Verfügbarkeiten erfolgen.

In Deutschland sind langhalsige Tiere in Zoos und Farmen leicht filmbar. Somit wurden Zoo- und Zuchttiere zur Datenaufnahme herangezogen. Es wurden zu den Lebendanalysen die Halswirbelsäulenskelette der jeweiligen Tiere besorgt, um am Skelett die gewonnenen Lebenddaten zu überprüfen und weitere Erkenntnisse zur Halsstellung prähistorischer langhalsiger Tiere zu gewinnen.

Insgesamt wurden 6 Tierarten untersucht:

- *Giraffa camelopardalis* (Giraffe)
- *Camelus ferus* (Kamel)
- *Struthio camelus* (Strauß)
- *Cygnus olox* (Höckerschwan) (als Vergleichsmaterial)
- *Equus caballus* (Hauspferd)
- *Bos taurus taurus* (Hausrind)

Die hauptsächlich zur empirischen Datenerhebung herangezogenen Tierarten waren *Giraffa camelopardalis*, *Camelus ferus* und *Struthio camelus*. An ihnen wurden die Rahmendaten erhoben und durch den Schwan, das Pferd und das Rind ergänzt.

Folgende Tabelle 2 (S.17) gibt eine Übersicht über die Herkunft und die Menge der untersuchten Tiere:

Methode	Giraffe	Kamel	Strauß	Schwan	Pferd	Rind
Film	Zoo Dortmund (7) Tierpark Hagenbeck (3) Zoo Köln (5)	Tierpark Hagenbeck (5) Zoo Köln (5)	Ostsee-Straußenfarm Strukat (20)	-	-	-
Bild	Internet (200) Zoos (800)	Internet (100) Röntgenbild (1) Zoo Hagenbeck	Ostsee-Straußenfarm Strukat	Mecklenburgische Seenplatte (50) Internet (100)	-	-
Skelett	Naturkundliches Museum Bonn (1) Naturkundliches Museum Hamburg (1)	Naturkundliches Museum Bonn (1) Naturkundliches Museum Hamburg (1)	Eigene Präparation (5) Naturkundliches Museum Hamburg (1)	Naturkundliches Museum Hamburg (1)	Lübeck (2)	Heide (2)

Tabelle 2: Übersicht zur Herkunft und Menge der untersuchten Tiere, Medien, Skelette und Präparate

3.3 Videoaufnahmen und Analysen der Halsbewegung bei den untersuchten Tieren

3.3.1 Aufnahme der Tiere

Die zu untersuchenden Zoo- bzw. Farmtiere wurden mittels Digitalkameras der Marke „Canon“ des Typs „XL1s“ gefilmt. Alle Tiere wurden aus 2 Blickwinkeln gleichzeitig mit je einer Kamera aufgenommen, sodass jede Bewegung des Halses sowohl in Frontalsicht wie auch in der seitlichen Sicht analysiert werden konnte.

Insgesamt wurden über 50 Stunden Film aufgezeichnet und als mpeg2 Dateien mit dem kommerziellen Programm „InterVideo WinDVD Creator“ aus den Kameras gelesen und abgespeichert. Die daraus entstandene Filmdatenbank diente als Datenquelle für alle Halsanalysen an lebenden Tieren.

3.3.2 Bildanalysen der Flexionsmaxima

Im *ersten Schritt* wurden aus den aufgenommenen Filmen die Sequenzen, die das Tier in einer aussagekräftigen Position abbilden, mittels dem Freewareprogramm „VirtualDubMod“ herausgeschnitten und durch das Freewareprogramm „PaintShopPro 4.0“ abgespeichert (Downloadlinks s. Internetverzeichnis).

Eine aussagekräftige Position ist z.B. eine Maximalflexion, die das Tier einnimmt. Auf einem Film ist dies ideal im Vergleich von mehreren aufeinander folgenden Bildern zu erkennen, in dem die Bewegung stagniert und wieder rückläufig ist.

Somit konnten bei einer Stunde Film leicht zwischen 20 bis 40 Bilder der Halsstellungsanalyse zugeführt werden.

Im *zweiten Schritt* wurden die Bilder ausgewählt, die die Tiere in einem rechten Winkel zur Kamera zeigten und eine genaue Winkelanalyse der Halsstellung erlaubten.

Hier wurde die Position des Tieres auf dem Bild bestimmt. Anhand der Körperstellung des Tieres zur Kamera und dem Vergleich mit der Aufnahme der zweiten Kamera konnte die Genauigkeit der Körperstellung zur Kamera auf $\pm 5^\circ$ vermessen werden.

Nur gut positionierte Tiere konnten weiter zur Vermessung der Halsstellung gegeben werden, damit die Winkelmessung der Halsstellung nicht verfälscht wird.

Der *dritte Schritt* bestand darin, die Halsstellungen auf den ausgewählten Tierbildern mit dem freien Winkelmessprogramm „MB-Ruler“ zu vermessen.

Dabei wurden 3 Verhaltensweisen mit in die Datenaufnahme einbezogen: Fressende Tiere, sich fortbewegende Tier und ruhende Tiere.

3.3.3 Winkelmessungen bei Giraffen und Kamelen

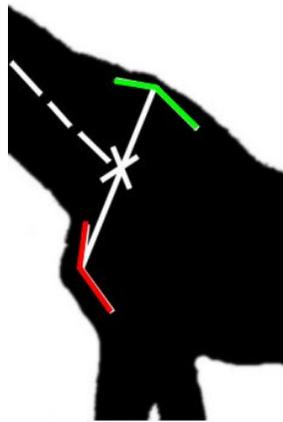


Abbildung 2: Lokalisation der Halsmitte bei Giraffe und Kamel

Die Messung begann am Ansatz des Ohres, der ungefähr in der gleichen Höhe liegt wie der Atlas (1. Halswirbel). Beendet wurde die Messung im Ansatzpunkt des 7. Halswirbels an dem vordersten Brustwirbel. Scapula (Schulterblatt) und Humerus (Oberarmknochen) bilden ein gut zu erkennendes Dreieck (rot). Wird nun eine Linie von der Spitze des Dreiecks bis zum Bug (grün) gezogen, so erhält man auf deren Mittelpunkt (x) ziemlich genau den Ansatzpunkt des 7. Halswirbels (s. Abb. 2, S.19).

3.3.4 Die Halswinkelmessung bei Straußen

Zuerst wurde der Hals in 3 gleiche Segmente eingeteilt.

Die Messung wurde an der Halsbasis begonnen, die beim Vogel sehr gut zu erkennen ist. Es wurde bis zum cranialen Ende des ersten Segments gemessen.

Diese Messmethode wurde beim 2. und 3. Segment wiederholt.

Die erhobenen Daten wurden den Verhaltensweisen (Stehen, Fortbewegen, Fressen) zugeordnet, um eine Aussage über die Halsstellung während eines bestimmten Verhaltens machen zu können.

3.4 Sektionen

Sektionen konnten für diese Arbeit ausschließlich an Straußenhälsen vorgenommen werden. Zur Vorbereitung wurden, als Übungsobjekt, Hühnerhälse seziiert. Mit diesen Präparaten mussten alle wichtigen Schritte vorerst erprobt werden, um die wertvollen Straußenhälse effizient zu untersuchen.

Die Sektionen liefen nach folgendem Schema ab:

Arbeitsschritt	Weiterer Arbeitsverlauf
<i>Auftauen der Hälse</i>	Aufnahme der Masse
<i>Entfernen der Haut, Luft- und Speiseröhre</i>	Aufnahme der Massen
<i>Flexionsanalyse (Exkursionswinkel)</i>	Aufnahme der Exkursionswinkel
<i>Entfernung des Kopfes</i>	Aufnahme der Masse
<i>Analyse der Muskelverläufe</i>	Aufzeichnung von Ursprung, Verlauf, Ansatz
<i>Analyse der Ligamentverläufe</i>	Aufzeichnung von Ursprung, Verlauf, Ansatz
<i>Extraktion des Lig. nuchae</i>	Kraft-Dehnungsmessung
<i>Freilegen des Lig. elasticum</i>	Kraft-Dehnungsmessung
<i>Entfernen der Muskeln</i>	Aufzeichnung der Masse
<i>Trennen der Wirbelkörper</i>	Aufzeichnung der Masse

Tabelle 3: Arbeitsschritte sowie Datenerhebungen bei der Sektio der Straußenhälse

Im weiteren Verlauf wurden die Wirbelkörper zur Präparation und Dauerkonservierung vorbereitet.

Mit den fertigen und aufgestellten Straußenhalspräparaten konnten weitere Flexionsuntersuchungen durchgeführt werden.

Bewegungsmaxima an Straußenhälsen

An den für die Sektion angedachten Straußenhälsen konnten bei der Sektion Flexionsanalysen durchgeführt werden. Folgende Messungen wurden mittels Goniometer (med. Winkelmesser) durchgeführt:

- Dorsoventrale Exkursionswinkel am toten Hals
- Laterale Segmentflexion am toten Hals

Der Muskelschlauch, der für die Bewegung des Halses zuständig ist, umhüllt die Wirbelkörper auf der ganzen Halslänge und verhindert somit ein genaues Vermessen der relativen Winkel zweier benachbarter Wirbelkörper bei der Flexionsanalyse.

Um die Wirbel im Muskelschlauch genau lokalisieren zu können, wurden Nägel senkrecht in die *Processi spinosae* (dorsale Dornfortsätze) und die *Processi transversii* (seitlichen Dornfortsätze) geschlagen (s. Abb. 3, S. 22). Aus den relativen Winkeln der Nägel zueinander konnte die Position der Wirbelkörper im Hals ermittelt werden.



Abbildung 3: Flexionsanalyse mittels Nägeln als Wirbelkörpermarker. a = Winkel des Wirbelgelenkes

Um die dorsoventralen und lateralen Bewegungsmaxima zu bestimmen, wurde der Straußenhals bis zur Sperrung der einzelnen Wirbelgelenke gebeugt. Somit konnten die relativen Maximalflexionen jedes einzelnen Wirbels bestimmt werden.

3.4.1 Massenverteilungen von Haut, Muskeln und Knochen

Durch die Sektion der Straußenhälse konnten Daten zur Bestimmung von Haut-, Muskel- und Knochenmassen ermittelt werden, aus denen der Grundaufbau eines Halses erkennbar wurde.

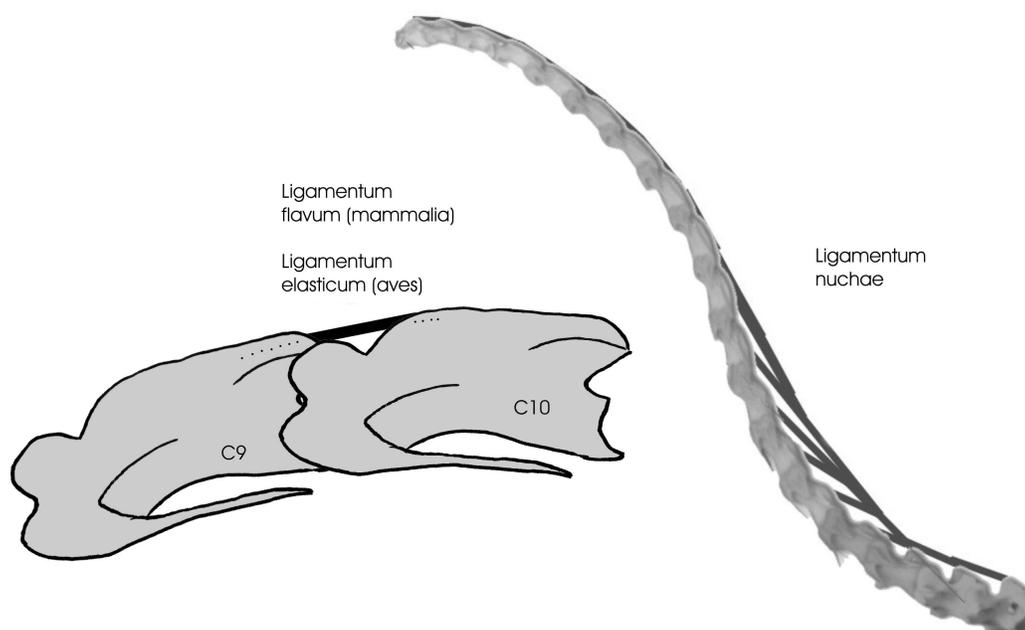


Abbildung 4: Lig. nuchae und Lig. elasticum (Lig. flavum) am Straußenhals (Projektion)

Um Segmentmassen aufnehmen zu können, mussten die Halswirbelsegmente an ihren Wirbelgelenken geteilt werden. Dabei wurde die Mitte des jeweiligen Wirbelgelenkes palpatiert und gekennzeichnet. Mit einem Skalpell konnten die Haut und die Muskelmasse getrennt sowie die Hauptgelenkkapseln (Capsula articularis) und die Prä- und Postzygapophyse voneinander gelöst werden. Die Haut, Luft- und Speiseröhre wurden von dem Bindegewebe (Faszie), die diese mit dem Muskelschlauch verbinden, getrennt und gewogen. Das Muskelgewebe wurde vom Wirbel gelöst, damit das Feuchtgewicht der Wirbel aufgenommen werden konnte. Die Muskelmasse musste feucht gehalten werden, damit sie nicht austrocknet und somit die Massewerte verfälscht. Alle Massen wurden während der Sektion gewogen.

Um die Morphometrie der Ligamente des Halses zu bestimmen, wurden mehrere Apparaturen für diese Arbeit entwickelt.

Die Kraftdehnungsmessungen wurden an zwei, an der Stabilität bzw. Stellungsfixierung maßgeblich beteiligten Komponenten, dem *Ligamentum nuchae* und der *Ligamenta elastica* (s. Abb. 4, S. 23), durchgeführt. Bezeichnungen der Ligamente nach BAUMEL (BAUMEL, 1993).

Bezeichnungen wie Interspinalligament (zwischen den Prozessi liegenden) oder Intraspinalligament (sich über mehrere Wirbelkörper spannende Ligament) sind Sammelbegriffe für dieselben Ligamentarten. In der Literatur geläufig sind die Einzelbezeichnungen *Lig. elasticum* beim Strauß (und generell bei der Klasse der Aves) und *Ligamentum flavum* bei Säugetieren. Das Nuchalligament wird bei allen Tieren gleich benannt.

3.4.2 Kraftdehnungsmessung

Die Kraftdehnungsmessungen am Nuchalligament und dem *Ligamentum elasticum* wurden an selbst konstruierten Geräten nach Vorlage von McNEILL ALEXANDER (McNEILL ALEXANDER, 1968) (s. Abb. 5, S. 24) durchgeführt.

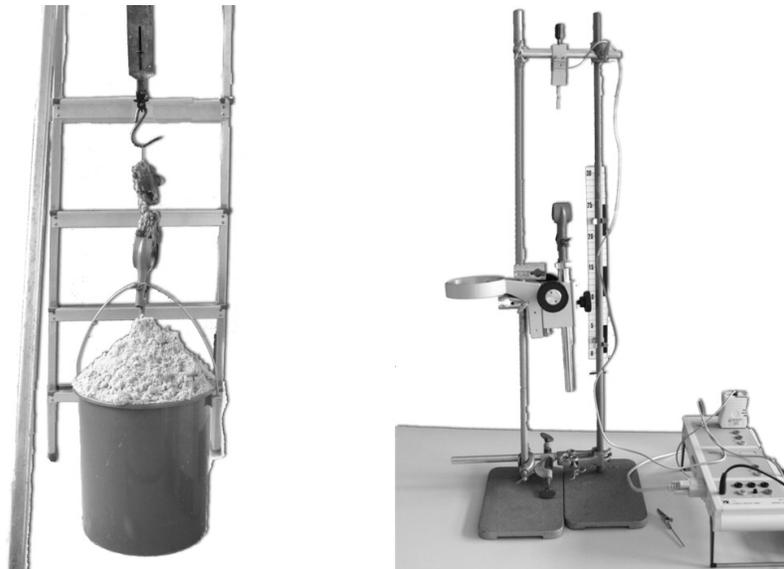


Abbildung 5: Entwickelte Apparaturen zur groben (links) und feinen (rechts) Kraftmessungen der extrahierten Ligamente

Zur Feinmessung wurde dafür ein Gerät entwickelt, das mit 0.1N Messgenauigkeit arbeitete. Mittels eines Feintriebes konnte dosiert Kraft auf das Ligament gegeben werden, welches an einem elektronischen Kraftmesser (Newtonmeter) befestigt war. Die Kraft konnte sofort auf dem Computer durch das Datenerfassungssystem „Cassy“ erfasst und weiterverarbeitet werden. Die Dehnungslänge wurde mit einer Genauigkeit von 0,5mm bestimmt.

Das *Lig. nuchae* und das *Lig. elasticum* wurden zur Feinmessung in 1N-Schritten belastet und gleichzeitig wurde die Dehnung bestimmt.

Nach der Feinmessung wurde das jeweilige Ligament auf seine Reißfestigkeit getestet. Bei dieser Prozedur konnte das zu testende Ligament maximal mit bis zu 250N belastet werden. Das *Lig. nuchae* musste durch eine Klammerkonstruktion gehalten werden, damit Kraft auf das Band gebracht werden konnte. Das *Lig. elasticum* wurde in seiner natürlichen Position zwischen zwei Wirbelkörpern belastet. Somit entfiel hier die Klammerkonstruktion. Die Wirbelkörper wurden in die Apparatur zwischen Federwaage und Gewicht gespannt.

Beide Ligamente wurden bis zum Zerreißen gespannt. Dabei wurde die Dehnung sowie die aufgebrachte Kraft gemessen.

3.5 Datenerhebung an Skeletten

3.5.1 Skelettvermessung

Die verschiedenen Giraffen-, Kamel- und Straußenskelette wurden mit einer Messlehre und einem Zentimetermaß vermessen.

Die Messstrecken sind auf folgender Abbildung 6 (S. 29) festgehalten.

Die Messwerte wurden dazu genutzt, um mit dem für diese Arbeit entwickelten Programm „*Dinosimulate*“ relative Ligamentdehnungen zu erheben und Aussagen über eine mögliche habituelle Ruhehaltung des Tieres zu machen

Skelettflexionsmessung

Durch die Skelettflexionsmessung wurden die dorsoventralen sowie lateralen Maximalflexionen (Exkursionswinkel) ermittelt, die von den Wirbelkörpern maximal ermöglicht werden. Dazu wurden Wirbelpaare aneinander gehalten und nach dorsoventral bzw. lateral flektiert. Der corpus vertebrae (Wirbelhauptkörper) wurde als relative Horizontale des jeweiligen Wirbels gesetzt und die Differenz aus den beiden Horizontalen wurde als Flexion in Winkelgrad gemessen.

Bildkomposition

Die Bildkomposition der Extrem- und Mittelwertflexion ist ein wichtiges Werkzeug, um einerseits die Wirbel in eine sinnvolle, der Lebendflexion entsprechende Position zu bringen und andererseits eine Methode anzuwenden, die häufig zur Flexionsbestimmung genutzt wird.

Dazu wurden die Programme „Corel PhotoPaint 11“ und „PaintShopPro 4.0“ benutzt.

Aus den seitlich fotografierten Wirbeln konnten per Grafikprogramm die Zygapophysen und die Wirbelgelenkkugel bzw. -pfanne zueinander positioniert werden. Aus dieser Überlagerung ist es möglich, eine angenäherte Best-Fit-Position bildlich zu erzeugen, indem die Post- und Präzygapophysen in eine ideale Deckung zueinander gebracht sowie ~7mm Bandscheibenabstand (siehe Kapitel 4.2.2) zwischen Wirbelgelenkkugel bzw. -pfanne berechnet werden.

Eine zweite aufschlussreiche Möglichkeit der Bildkomposition ergab sich aus der Kombination von Realbild, also dem Bild eines lebenden Tieres, und das Einfügen von Halswirbeln (s. z.B. Abb. 18, S. 69).

Die auf dieser Weise entstandenen Bildkompositionen zeigen die Positionen der Halswirbel im lebenden Tier ohne invasive Methoden oder radiologische Techniken. Diese Methode gibt Aufschluss über den Halswirbelsäulenverlauf bei verschiedenen Flexionsstellungen des Tierhalses.

3.6 Simulationen

3.6.1 Dinosimulate

Das Programm „Dinosimulate“ wurde für diese Arbeit in GFA-Basic geschrieben (Code: siehe Anhang). Es hat die Aufgabe, relative (%) Ligamentlängen der *Lig. elastica* (*Lig. flava*) bei unterschiedlichen Wirbelflexionen zu berechnen. Natürlich kann das auch mit einem Maßband am Objekt mit je einem Helfer zum Halten der Wirbel gemacht werden. Mit diesem Computerprogramm können schnell unterschiedliche Setups, d.h. unterschiedliche Halsstellungen, vermessen werden.

Theoretischen Hintergrund der simulierten relativen Ligamentdehnung des Lig. elasticum

Die Methode beruht auf der Annahme, dass die *Ligamenta elastica* (*Lig. flava*) zwischen den Wirbeln der Tierskelette in der habituellen Ruhehaltung eine gleiche relative Dehnung einnehmen (z.B. 56% ihrer Gesamtdehnungsmöglichkeit).

Bei der simulierten Ligamentdehnung werden alle Wirbel in gleiche auf einer horizontalen Linie ausgerichtete Flexion gebracht, sodass theoretisch alle *Ligamenta elastica* (*Lig. flava*) 50% ihrer maximal möglichen Dehnung einnehmen müssten. Durch unterschiedliche Ursprungs- und Ansatzpunkte, absolute Längen und absolute Ansatzhöhen sind die simulierten Ligamente bei gleicher Flexion aller Wirbelgelenke aber nicht bei einer 50%igen Dehnung sondern sie variieren um $\pm 15\%$.

Das ist die Grundlage für die Interpretation der variierenden relativen Ligamentdehnung:

Je stärker ein simuliertes *Lig. elasticum* (*Lig. flavum*) relativ bei gleicher Flexion aller Wirbelgelenke gedehnt ist, desto

- a) weniger Flexion ist nach ventral möglich (es kann nicht mehr so stark gedehnt werden).
- b) mehr zieht das Ligament den Hals in dorsaler Richtung (durch größere Spannung im Ligament).

Um einen deutlichen Datensatz für die gesamte Dehnbarkeit der *Ligamenta elastica* (*Lig. flava*) zu erhalten, wird die Flexion von $+40^\circ$ dorsaler Beugung bis zu -40° ventraler Beugung durchgeführt. Dies ist nur eine mögliche Flexion. Dieselben

Ergebnisse würden auch bei einer $+1^\circ$ bis -1° Dehnung herauskommen. Die Ergebnisse wären aber nicht deutlich genug zu erkennen.

Beim Arbeiten mit Dinosimulate wird ein Datenblatt (Abb. 7, S. 30) des zu untersuchenden Halses geladen.

In diesem Datenblatt sind alle wichtigen Messstrecken der einzelnen Wirbel in Zentimeterangaben enthalten sowie die genaue Position der Ligamentursprünge sowie der Ligamentansätze (Abb. 6, S. 29).

Die Daten für dieses Datenblatt werden in der 1. Phase der Datenerhebung am Wirbel erhoben.

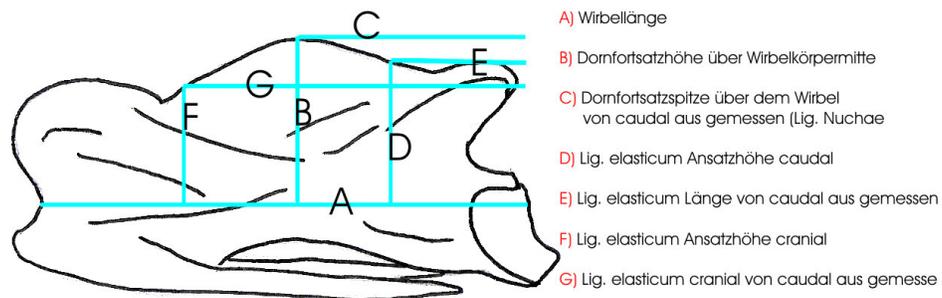


Abbildung 6: Messstrecken zur Datenerhebung für das Programm "Dinosimulate"

	A	B	C	D	E	F	G
	1	1	1	1	1	1	1
	1	1	1	1	1	1	1
	11.9	5	0	5.5	1	4	0
	23.1	8.5	4	7	1.5	4	21
	22.8	9.5	5.5	7.5	2	5	16
	23	10.5	6	8	2.5	5.5	16
	23.5	11	8	9	3.5	6	16.5
	22.1	12	8.5	9.5	4	7	14.5
	21.2	14	8.5	9.5	5	8.5	10.5
	13.4	17	7	11	4.5	10.5	9

Abbildung 7: "Datasheet" für das Programm "Dinosimulate". Die Buchstaben sind Verweise auf die Messstrecken auf Abb. 6. Jede Zeile entspricht einem Wirbel. Die mit Einsen gefüllten Zeilen dienen als Dummies und sind nicht weiter von Bedeutung. Wirbel werden durch ein Komma getrennt.

Um die Halswirbelsäule im Programm positionieren zu können (s. Abb. 8, S.31), wird der Atlas (A) mit der Maus markiert und die volle Halswirbelsäule (B) bewegt sich nach der Technik der reversen Kinematik (*reverse kinematic*) relativ zum Atlas. In modernen 3D-Programmen wird üblicherweise die *reverse kinematic* benutzt, um Objektbewegung zu simulieren. Diese Technik wurde gewählt, da bei der *forward kinematic* jeder einzelne Wirbel positioniert werden müsste, um die Halswirbelsäule zu flektieren.

Ist die Halswirbelsäule richtig eingestellt, werden folgenden Werte in Echtzeit über trigonometrische Algorithmen („Dreiecksberechnung“) berechnet:

- Absoluter Wirbelwinkel zur Horizontalen des Koordinatensystems (0° = Horizontale Ausrichtung des Wirbels / 90° = vertikale Ausrichtung des Wirbels) (C)
- Relativer Wirbelwinkel zum vorherigen Wirbel. Hier wird der Winkel berechnet, der zwischen zwei benachbarten Wirbeln vorliegt (D).

- Absolute Streckung des *Lig. nuchae* und des *Lig. Elasticum*. Es wird die absolute Strecke von Ursprung und Ansatz der Ligamente berechnet (E).
- Relative Streckung des *Lig. nuchae* und des *Lig. elasticum*. Berechnet wird hier die prozentuale Streckung des Ligaments ab einer vom Benutzer festgelegten Streckung, z.B. ab der dorsalen Maximalflexion (F).

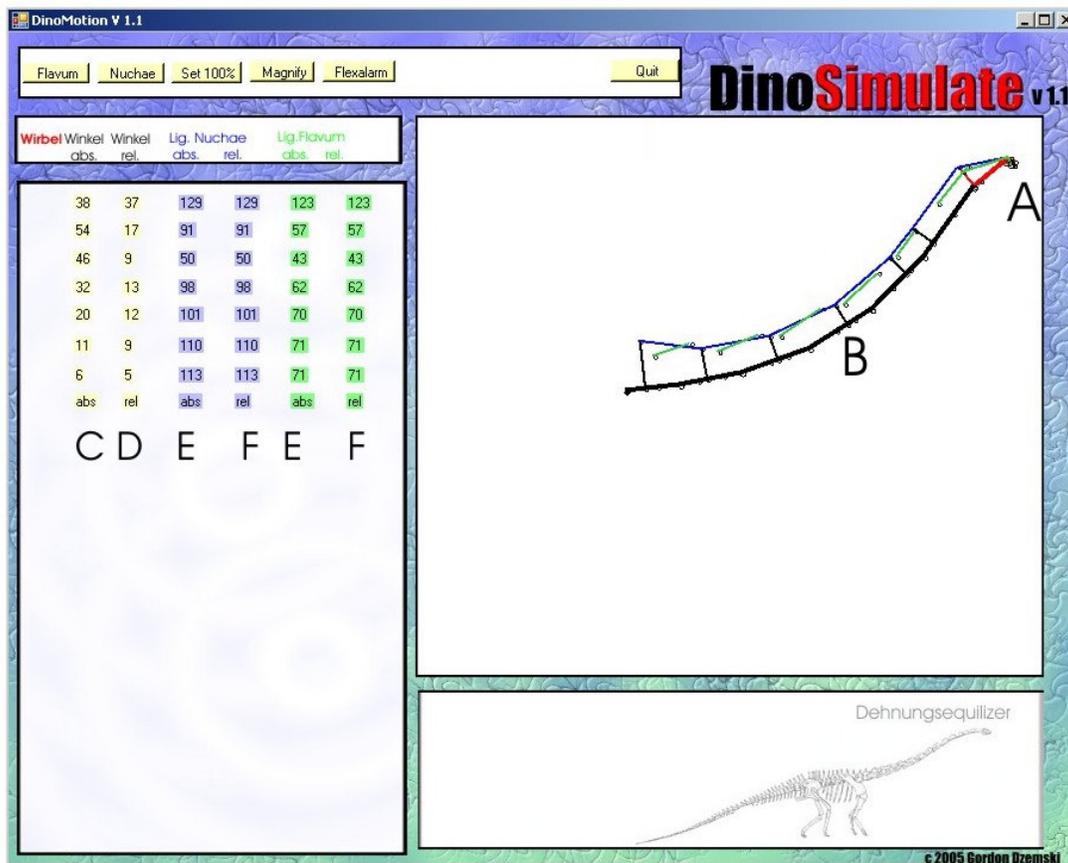


Abbildung 8: Dinosimulate mit aufsteigenden Giraffenhals. Blau = *Lig. nuchae* , Grün = *Lig. flavum* (*Lig. elasticum*).

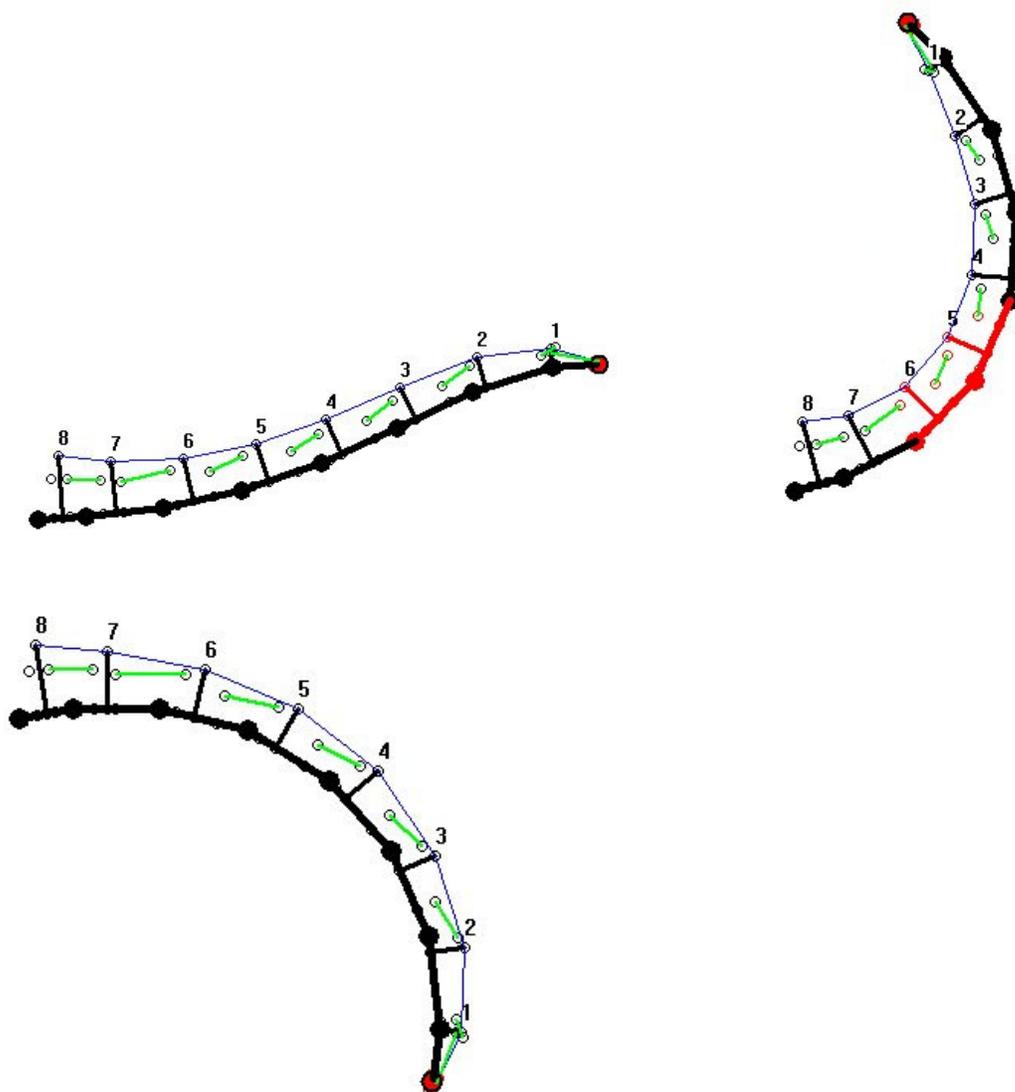
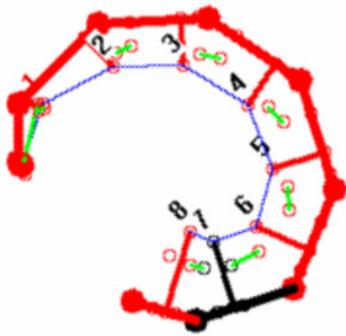


Abbildung 9: Beispiele der Grafikausgabe (hier: Giraffenhalsflexionen) des Programms "Dinosimulate". Schwarz kennzeichnen die Wirbelausmaße. Blau = Lig. nuchae, Grün = Lig. flavum (Lig. elasticum).

Simulation und Berechnung der simulierten Ligamentdehnungen

Für die Rekonstruktion prähistorischer langhalsiger Tiere ist die Berechnung der Ligamentdehnung von simulierten *Ligamenta flava* (*Lig. elastica*) aufschlussreich. Je weiter ein Ligament gedehnt werden kann, desto stärkere ventrale Flexion ist möglich.

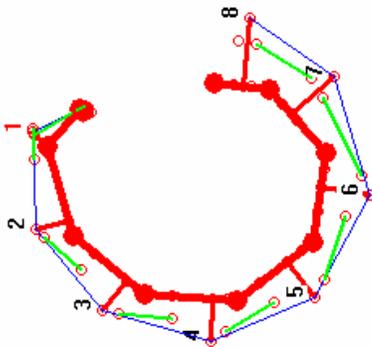
Der Ablauf dieser Methode muss hier Schrittweise erklärt werden:



Konfiguration jedes Wirbelgelenks auf freie festgelegte +40° dorsaler Flexion.
Aufnahme der (grünen) simulierten absoluten Ligamentlängen in mm
z.B. zwischen dem 6 und 5 Wirbel = **45 mm** absolute Ligamentlänge



Konfiguration jedes Wirbelgelenks auf 0° Flexion.
Aufnahme der (grünen) simulierten absoluten Ligamentlängen in mm.
Das Ligament zwischen dem 6. und 5. Wirbel ist nun bei einer 0° Flexion **78mm** absolut gedehnt.



Konfiguration jedes Wirbelgelenks auf -40° ventraler Flexion.
Aufnahme der (grünen) simulierten absoluten Ligamentlängen in mm.
Das Ligament zwischen dem 6. und 5. Wirbel ist nun bei einer -40° ventralen Flexion **102mm** absolut gedehnt.

Um die relative prozentuale Ligamentdehnung zu berechnen, wird zunächst die absolute Längendifferenz zwischen +40° bis -40° des ausgewählten Ligaments ermittelt. Für eine relative Betrachtung der Ligamentlänge ist es nicht von Bedeutung, ob der Flexionsbereich von 40° -40° oder z.B. von 20° -20° reicht. Entscheidend ist, dass eine gleichartige Flexion von dorsal nach ventral ausgeführt wird, um alle Wirbelgelenke miteinander in der relativen Ligamentdehnung vergleichbar zu machen.

102mm – 45mm = **57mm absolute Längendifferenz** (Werte aus dem Beispiel)

Das simulierte Ligament zwischen dem 6. und 5. Wirbel dehnt sich also über die gesamte Flexion (+40° bis -40°) des Wirbelgelenkes um 57mm.

Um die Längendifferenzen der simulierten Ligamente unter den verschieden großen Dornfortsätzen und verschieden hohen Ligamentursprüngen und Tieren vergleichbar zu machen, wird die relative Längendifferenz des Ligaments zur Flexion berechnet:

Bei dem simulierten Beispielligament sind **57mm** Dehnung die maximale Streckung, also **100%**.

Für die Abschätzung der Halsstellung bei der habituellen Ruhehaltung wird jedes Wirbelgelenk des Halses in eine neutrale Stellung von 0° berechnet. Die neutrale Stellung von 0° wird definiert als Stellung mit exakt in einer Linie liegenden Wirbelhauptkörpern (corpus vertebrae).

Das Beispielligament zwischen dem 6. und 5. Wirbel hätte somit eine relative Dehnung von

Berechnung der **absoluten** Ligamentdehnung

$$78\text{mm} - 45\text{mm} = \mathbf{33\text{mm}}$$

Berechnung der **relativen** Ligamentdehnung

$$\frac{33\text{mm} \times 100\%}{57\text{mm}} = \mathbf{57,9\%}$$

Wird nun die relative Dehnung jedes Wirbelgelenks eines Halses verglichen, werden Unterschiede in der simulierten Ligamentdehnung erkennbar. Diese Unterschiede können zur Interpretation der habituellen Ruhehaltung angewendet werden.

Mit absoluten Werten könnte bei der Flexionsanalyse nichts bewirkt werden, da sie sich bei jedem Tier und jedem Wirbel unterscheiden.

3.6.2 Simulation von Extrem- und Mittelwertflexionen mittels 3D-Modellen

UZR-Modeller und Blender

Neue Methoden in der Computertechnik erlauben es, reale Objekte in ein computerlesbares Format zu bringen und sie dort zu manipulieren bzw. zu positionieren.

Sehr nützlich erwies sich die 3D-Simulation von Wirbelkörpern für die vorliegende Forschungsfrage, da es häufig sehr kompliziert und zeitaufwändig ist, mehrere Wirbel in eine bestimmte Position zu legen und gleichzeitig verschiedene Messungen vorzunehmen. Am Computer ist diese Aufgabe leicht zu lösen. Dort werden die virtuellen Wirbelkörper in eine bestimmte Lage gebracht und bleiben dort unverändert, bis eine Änderung vorgenommen wird. Das Freewareprogramm Blender, ein 3D-Programm welches aus einem kommerziellen Produkt entstand, ist eine große Hilfe gewesen. Andere kommerzielle Programme wie *Rhinoceros* und *3ds Max 6* wurden getestet. Der Funktionsumfang entspricht aber dem des Freewareprogramms *Blender* und somit brauchte kein Computerprogramm für einige tausend Euro angeschafft werden.

Um das für diese Arbeit benutzte Wirbelmaterial zu digitalisieren, wurde das Verfahren der Silhouettenrekonstruktion genutzt. Es werden 40 Fotos von allen Seiten des Wirbels in genau festgelegten Abständen aufgenommen. Dabei steht der Wirbel auf einer mit Punkten versehenen Matte, die zur Kalibrierung dient.

Der Computer errechnet aus den Daten der Kalibrierungsmatte und der eingeschwärzten Silhouette die Raumdaten des Objektes.

Dieses Verfahren hat den Vorteil der genauen Rekonstruktion organischer Formen, wie z.B. von Wirbelkörpern. Die Abbildungsgenauigkeit liegt bei der Silhouettenrekonstruktion bei ~1 mm (Angaben des Herstellers).

Weitere Systeme zur Digitalisierung wären z.B. der *Digiarm*. Ein stiftähnliches Tool, welches an einem 3-gliedrigen Arm befestigt ist und mit der Hand geführt wird. Es werden Punkte in einem bestimmten Maßstab auf das Objekt aufgetragen und dann mit dem Stift abgetastet. So lassen sich einfach Oberflächenstrukturen mit bis zu maximal 2.000 Einzelpunkten in den Computer per Hand einlesen. Diese Methode eignet sich aber nicht für das Digitalisieren der Halswirbel, die mit 120.000 Punkten Auflösung gescannt wurden, da die organisch hoch komplexe Form ein Arbeiten mit dem Digiarm nahezu unmöglich macht.

Eine weitere Methode, die der Silhouettenrekonstruktion sehr ähnlich ist, ist das Laserscannen. Hier wird mithilfe eines Laserstrahls ein Strich auf ein Objekt geworfen. Durch das Drehen des Objektes ändert sich die Kontur der Linie. Die Bilder werden mittels einer Kamera aufgenommen und der Computer wertet die Bilder aus. Daraus lassen sich die Objekte virtuell rekonstruieren. Der Nachteil dieser Systeme ist der sehr hohe Anschaffungspreis. Die Auflösung ist zwar höher als bei der für diese Arbeit benutzten Methode, brächte aber objektiv keine besseren Ergebnisse. Die Oberfläche wäre nur schöner anzusehen, da auch das Relief unter 1 mm abgebildet wäre.

Anwendung der 3D-Programme

Liegen die virtuellen Wirbel abgespeichert vor, sind der Phantasie in Blick auf das Arrangieren von Halsstellungen keine Grenzen mehr gesetzt. Es können alle erdenklichen Wirbelwinkel angefertigt und sofort am Computer ausgemessen werden.

Kombiniert mit den in der 1. Phase erhobenen Daten erlaubt diese Methode einen Einblick in die Funktionsmorphologie der untersuchten Tiere.

Mit dem Programm „Blender“ fanden für diese Arbeit folgende Methoden eine Anwendung:

- Ermittlung von Extremflexionen in lateraler und dorsoventraler Richtung
- Simulation von Nullstellungen (Best-Fit-Positionen) der Halswirbelsäule
- Simulation von virtuellen Bandscheibenmächtigkeiten
- Visualisierung von Halswirbelsäulenverläufen im lebenden Tier
- Visualisierung der Extrem- und Mittelwertflexionen
- Visualisierung von Ligamentverläufen

4. Ergebnisse

4.1. Flexionsanalysen der untersuchten Tiere

Als Ausgangsmaterial für die Flexionsmessung wurden zum einen präparierte Halsskelette und zum anderen Filmaufnahmen aus den Zoos und der Farm verwendet.

Zum direkten Vergleich der Ergebnisse sind für jedes untersuchte Tier zuerst die Flexionsergebnisse der Skelettuntersuchung aufgeführt und nachfolgend die Flexionsergebnisse der Lebendanalysen. Die Ergebnisse setzen einen Fokus auf die erreichte dorsoventrale und laterale Maximalflexion (Exkursionswinkel) sowie der eingenommen Position des Halses beim Fressen, Ruhen und sich Fortbewegen.

Die einzelnen Wirbel bei Giraffe, Kamel und Strauß wurden jeweils bis zu ihrem maximalen Auslenkungsbereich flektiert. Im dorsalen Bereich war das die Knochensperre der Zygapophysen am Processusansatz (s. Abb. 25, S. 88).

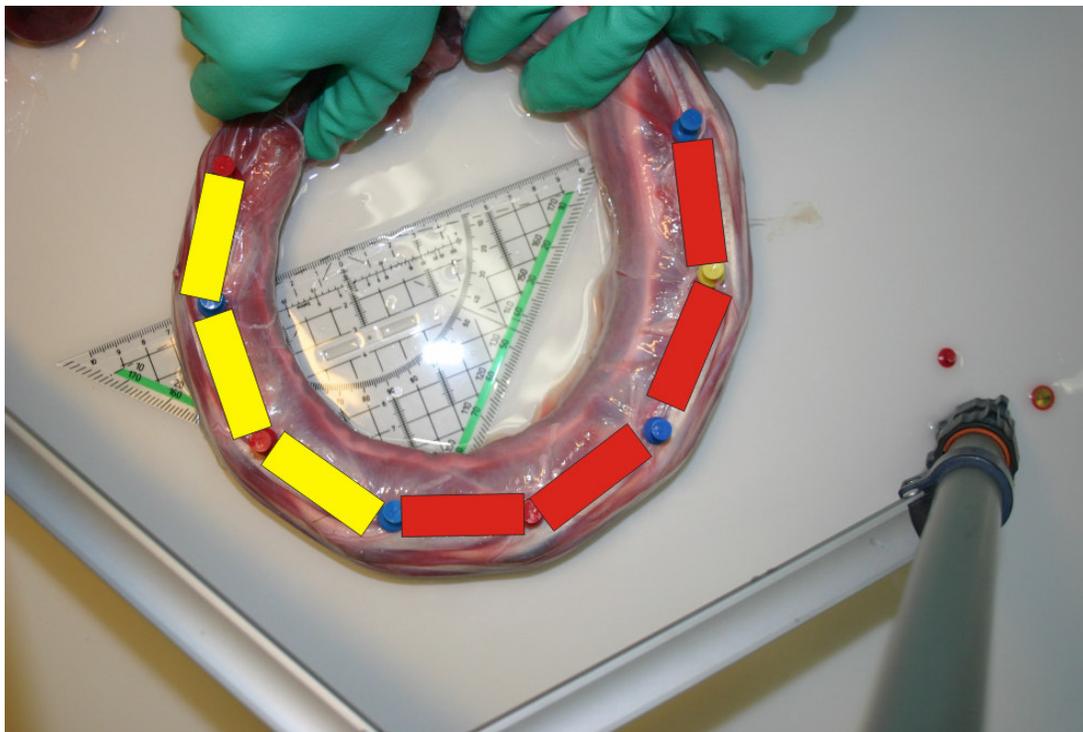


Abbildung 10: Halsflexionsanalysen am Straußenhals

Der ventrale sowie laterale Flexionsbereich der Skelette wurde durch die Zygapophysengelenkflächen und -kapseln begrenzt. Die dorsoventrale Flexion wurde bis zu dem Punkt ausgeführt, an dem sich noch $\frac{1}{4}$ der Gelenkflächen überlappten. Bei der lateralen Flexion waren es noch $\frac{1}{8}$ der Gelenkfläche. Diese Werte wurde bei Straußensektionen ermittelt (s. Abb. 10, S. 38).

Kennzeichnung der Streubreite

Aus den Flexionsmessungen der Individuen wurde jeweils das arithmetische Mittel gebildet, welches als Ergebnis in die Tabellen eingezeichnet werden konnte. Die Ergebnisse werden über jedem Balken mit einem Fehlerindikator gekennzeichnet. Dieser umfasst $\pm 1,5^\circ$. Das ist die durchschnittliche Streubreite der Flexionsmessung, die bei wiederholten Messungen an denselben Skeletten auftrat.

4.1.1 Giraffe

Skelettflexionen der Giraffe

Folgendes Diagramm 1 gibt die dorsoventrale Maximalflexion (Exkursionswinkel) des Giraffenskelettes aus Bonn (Index nicht bekannt) und Hamburg (Index: 5834) im Durchschnitt wieder.

Dabei ist 1 das Gelenk zwischen Atlas und Axis, 2 bis 6 die weiteren Halswirbelgelenke sowie 7 das Gelenk zwischen dem 7. Halswirbel und dem 1. Brustwirbel.

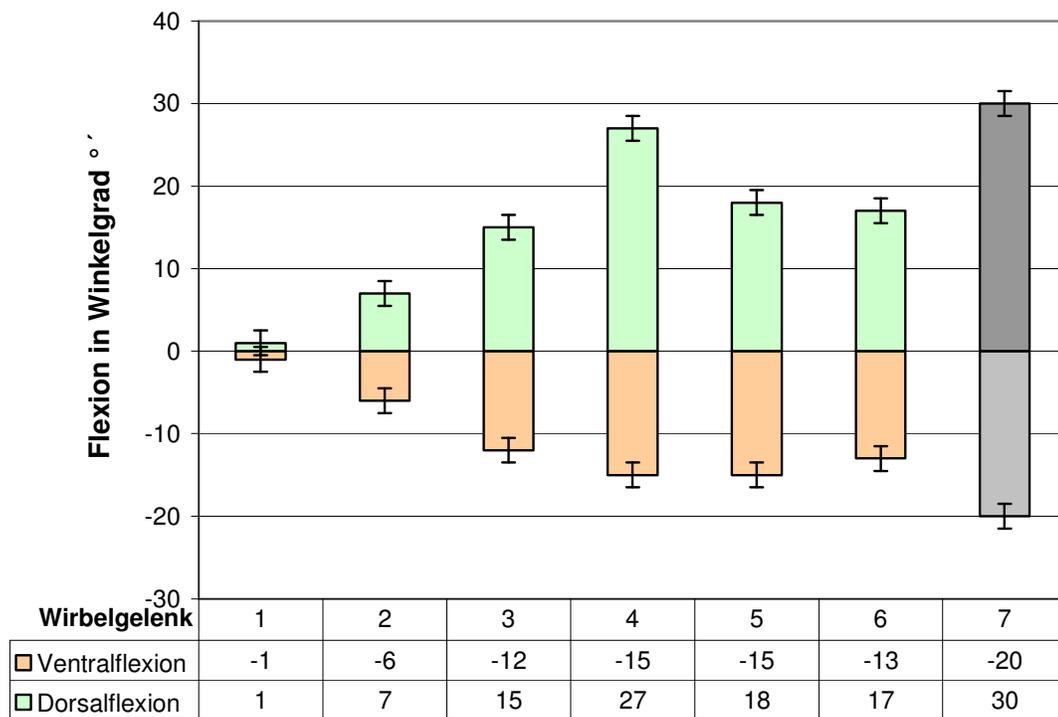


Diagramm 1: Exkursionswinkel der Wirbelgelenke von $n = 2$ untersuchten Giraffenskeletten. Die Streubreite ist markiert und das arithmetische Mittel bildet das Ergebnis.

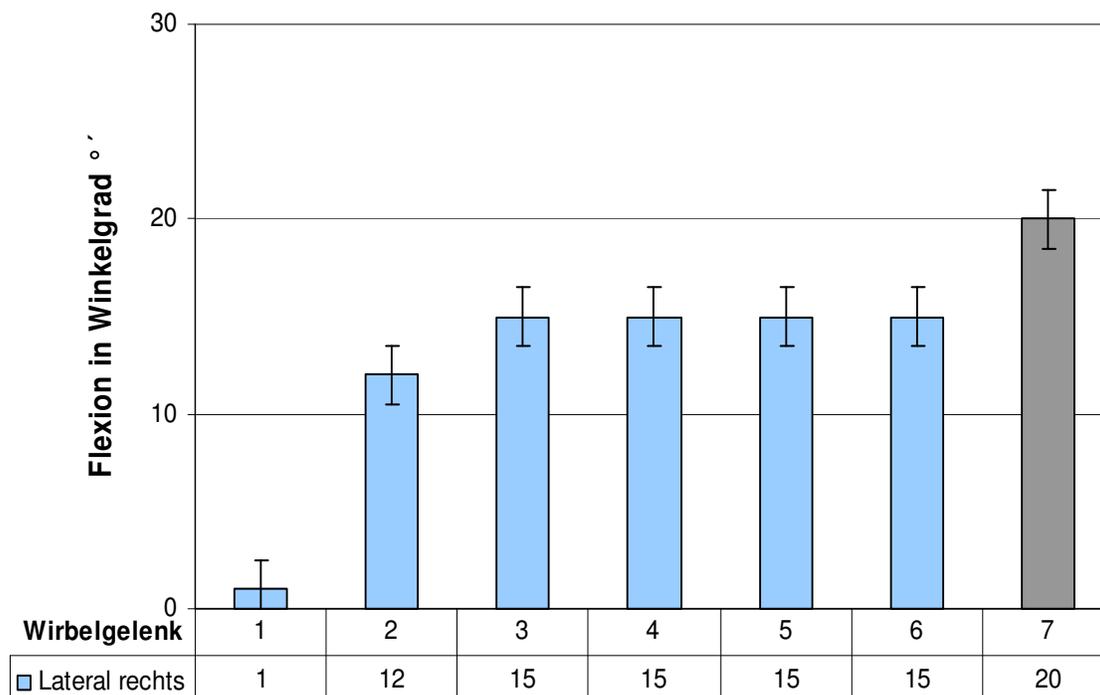


Diagramm 2: Rechte Lateralflexion der Wirbelgelenke bei $n = 2$ untersuchten Giraffen. Die Streubreite ist markiert und das arithmetische Mittel bildet das Ergebnis.

Die Giraffe besitzt 7 Halswirbel, wie es bei Säugetieren üblich (*STARCK, 1982*) ist. Insgesamt wurde die Giraffe in ihrer Funktionsmorphologie bis jetzt nur sehr wenig untersucht. *DAGG & FOSTER (DAGG / FOSTER 1962 UND 1976)* haben Bewegungsmaxima und Lokomotionsanalysen durchgeführt die aber nicht die in dieser Arbeit erreichte Detailgenauigkeit aufweisen.

Die Ergebnisse der Flexionsmessung zeigen, dass die Giraffe beim 4. Wirbelgelenk, also in der Mitte des Halses, mit 42° den größtmöglichen Exkursionswinkel zeigt. Dieser ist zum Kopf sowie zur Basis hin abnehmend. Der Atlas-Axis-Komplex zeigt eine Dorsoventral- sowie Lateralflexion von unter einem 1° .

Die mögliche Lateralflexion ist an der Halsbasis der Giraffe mit 20° am größten. Sie bleibt weiter über den Hals verteilt relativ gleich bei 15° liegt aber unter dem erreichten Wert des Halsbasisgelenkes zum 1. Brustwirbel. Zwischen Axis und dem 3. Halswirbel ist mit 12° eine geringere laterale Flexion zu messen als bei den übrigen Halswirbelgelenken. Zwischen Atlas und Axis besteht eine laterale Flexionsmöglichkeit von unter 1° .

Der Atlas-Axis-Komplex ist für die Torsion konzipiert, die bei der Giraffe $\sim 35^\circ$ beträgt. Sie trägt dazu bei, den Kopf auf der Halsachse drehen zu können. Weiter ist auf dem gesamten Hals nur eine geringe Torsion von unter 1° nachzuweisen.

Lebendflexion der Giraffe

Ergebnisse der Flexionsmessungen (s. Abb. 11, S. 42) bei lebenden Giraffen aus dem Zoo Dortmund, Tierpark Hagenbeck und Zoo Köln zeigen, dass die maximalen in situ Halswinkel zu den Maximalwinkeln der Skelettflexion sehr gut übereinstimmen.

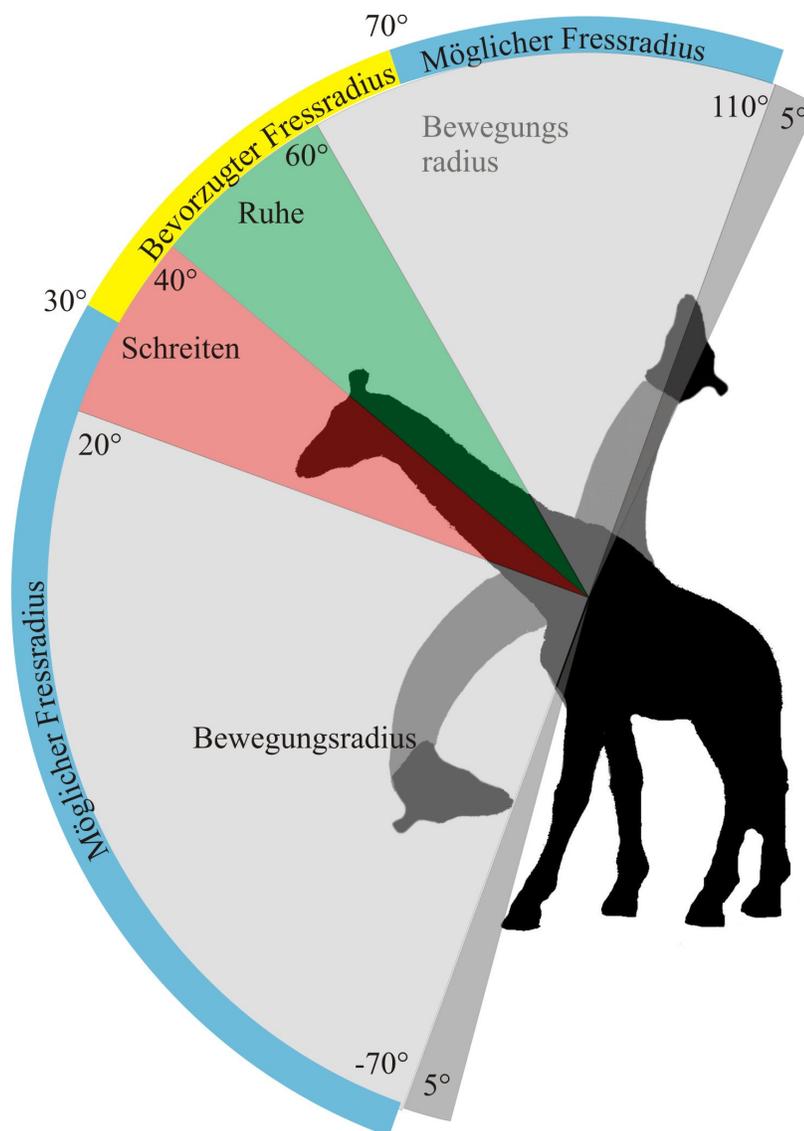


Abbildung 11: Dorsoventrale Lebendflexionen bei der Giraffe, gemessen an $n = 15$ Individuen. Das arithmetische Mittel bildet jeweils die Ergebnisse (Winkelbereiche).

Die Halsstellung in der Ruhestellung, z.B. beim Stehen und Widerkauen, liegt zwischen 40° und 60° . Bewegt sich die Giraffe fort (ab ca. 10m), senkt sich der Hals auf die Fortbewegungsstellung, die zwischen 20° bis 40° liegt. Der gesamte maximale Flexionsbereich erstreckt sich von -70° unter der Horizontalen auf 110° über der Horizontalen. Das Tier kann folglich halbkreisförmig das Areal um den Giraffenhals erreichen.

Dabei wird Nahrung bevorzugt zwischen 30° und 70° aufgenommen, wobei der mögliche Fressradius bis zu den maximalen Flexionsbereichen reicht und, wenn auch seltener, genutzt wird.

Ein Grauzonenbereich, eine Überdehnung des Halses, von jeweils 5° über die maximale Eigenflexion wird durch das Drücken des Halses bzw. des Kopfes an Gegenstände erreicht.

Nicht auf der Grafik eingezeichnet sind die möglichen maximalen Lateralflexionen des Tieres. Die Areale, die nicht im dorsoventralen Flexionsbereich liegen, z.B. der Rumpf des Tieres, können durch die Lateralflexion des Halses erreicht werden. Die Gesamtflexion der Lateralauslenkung des Halses beläuft sich auf $\sim 75^\circ$. Damit sich die Giraffe z.B. mit ihrem Maul an der Flanke säubern kann, wird die Brustwirbelsäule bei der Lateralflexion stark eingesetzt. Die an der Halsbasis anfangende starke Spezialisierung auf eine Lateralflexion setzt sich in der Brustwirbelsäule weiter fort. Ohne diese unterstützende Wirkung der ersten Brustwirbelkörper könnte die Giraffe ihren Rumpf nicht mit dem Maul erreichen.

Als Ergebnis lassen sich Zusammenhänge beim Vergleich der Skelettflexion mit der Lebendflexion erkennen. Werden die dorsoventralen Flexionswerte der Skelettanalyse der 6 Halswirbelgelenke addiert, ergeben sich die theoretischen Gesamtflexionsmöglichkeit des Halses in dorsoventraler Richtung (s. Tabelle 3, S. 44).

Giraffe	
Skelettflexion	
Wirbelgelenke	Dorsoventral
1	2°
2	13°
3	27°
4	42°
5	33°
6	30°
7	50°

Addition der Winkel der Skelettflexionsanalyse

$$(2^\circ + 13^\circ + 27^\circ + 42^\circ + 33^\circ + 30^\circ) =$$

$$147^\circ$$

Exkursionswinkel

Tabelle 3: Addition der Flexionswinkel von der maximalen Skelettflexion zur Berechnung der durchschnittlichen Dorsoventralflexion bei der Giraffe

Rechnerisch liegt die Gesamtflexion aller Wirbel bei 147°. Am Skelett kann eine maximale dorsale Flexion von 85° und eine ventrale Flexion von 62° gemessen werden. Ausschlaggebend für die Schätzung der maximalen skelettalen Dorsoventralflexion sind die Überlappungen der Zygapophysen. Bei der maximalen ventralen Gesamtflexion des Halses überlappen sich die Zygapophysen nur noch bis maximal 1/4. Ähnliche Ergebnisse lassen sich auch an den weiteren untersuchten Tieren feststellen. Bei der maximalen skelettalen Dorsalflexion wurde die Knochensperre als limitierender Faktor identifiziert, da die maximale Flexion nach dorsal von keinen weiteren bedeutenden Geweben begrenzt werden kann. Auch diese Ergebnisse sind bei allen untersuchten Tieren ähnlich.

Um eine in situ Flexion von dorsal 115° und ventral 75° zu erzeugen, bedarf es der Annahme, dass das Wirbelgelenk zwischen 7. Halswirbel und 1. Brustwirbel bei einer dorsalen Flexion eine Beugung von ~ +30° zulässt. Bei einer ventralen Flexion von in situ maximal -75° muss das Wirbelgelenk zwischen 7. Halswirbel und 1. Brustwirbel eine negative Flexion von ~ -13° zulassen. Hier ist sogar eine maximale ventrale Flexion von -20° möglich.

Bei den Giraffenskeletten konnte bei der Datenaufnahme auf den 1. Brustwirbel zugegriffen werden. Diagramm 1 (S. 40) zeigt, dass das Wirbelgelenk zwischen 1. Brustwirbel und 7. Halswirbel den geforderten Flexionsraum für die Giraffenhalsbewegung abdecken kann.

Es kann angenommen werden, dass der Flexionsraum zwischen maximaler dorsaler und maximaler ventraler skelettalen Bewegung im lebenden Tier bis auf $\sim 7^\circ$ bei der ventralen Flexion ausgeschöpft wird. Somit sind die limitierenden Faktoren bei der maximalen dorsalen Flexion die Knochensperren, die bei der skelettalen Dorsalflexion beobachtet werden können und bei der maximalen ventralen Flexion die haupttragenden Ligamente (*Lig. nuchae* und *Lig. flavum*), da es hier keine Knochenstrukturen gibt, die eine Ventralbewegung hemmen könnten.

4.1.2 Kamel

Skelettflexion des Kamels

Die Skelettflexion des Kamelskelettes aus Bonn (Index 83.412) und Hamburg (Index: 7642) ergeben im Gesamten ein anderes Bild als das der Giraffenskelette. Im Detail werden Unterschiede sichtbar (s. Diagram 3, S. 44).

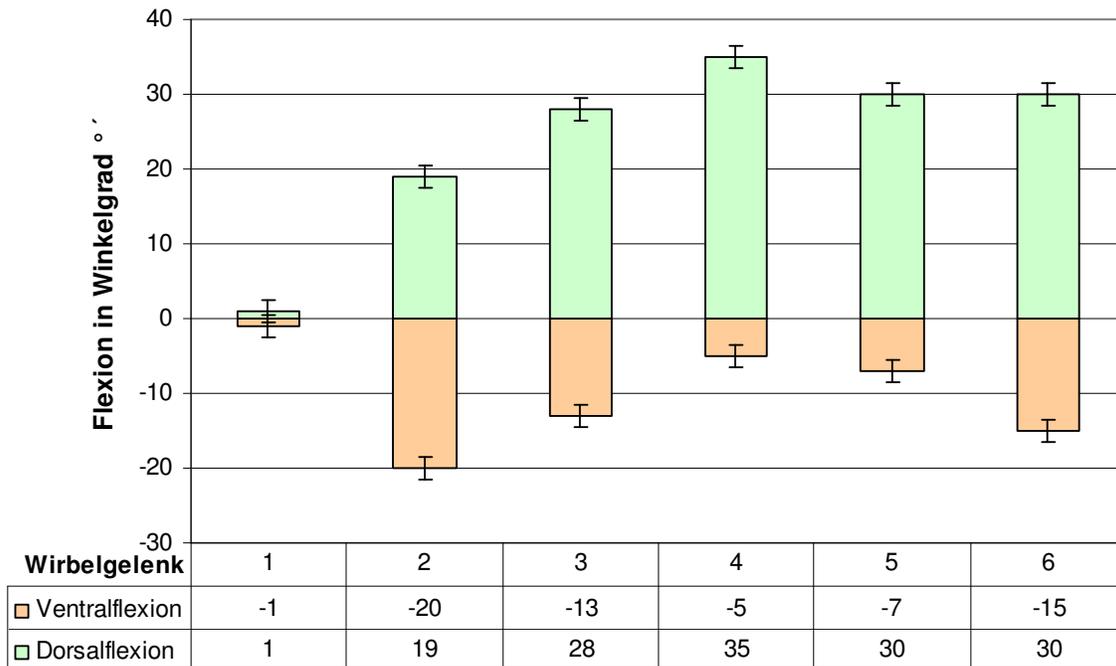


Diagramm 3: Halsflexionsanalyse bei $n = 2$ untersuchten Kamelhals skeletten. Die Streubreite ist markiert. Das arithmetische Mittel bildet die Ergebnisse.

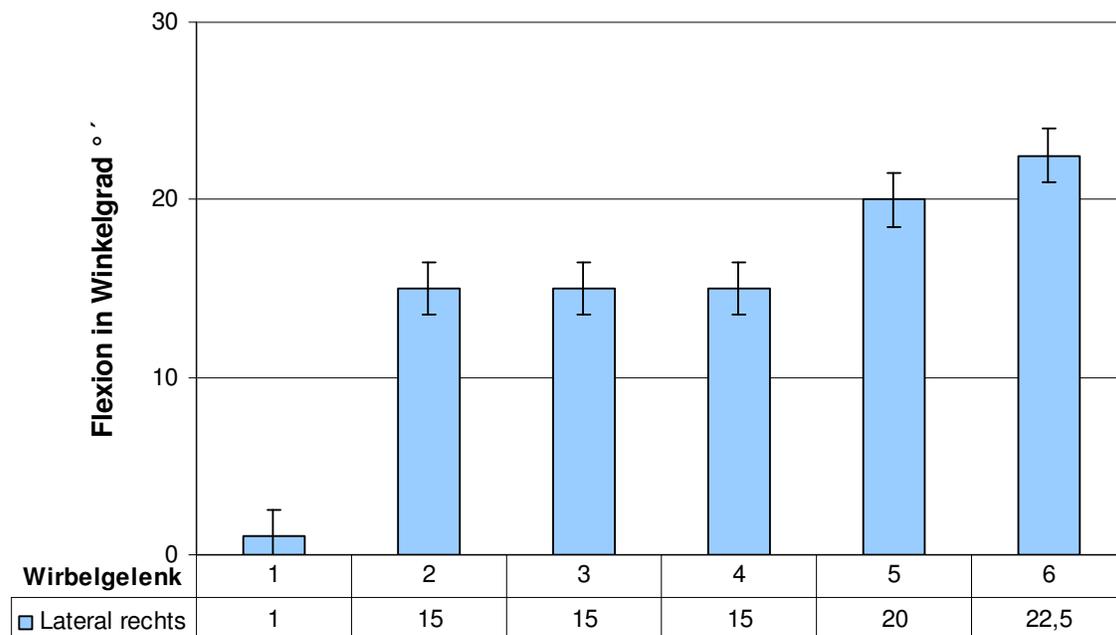


Diagramm 4: Rechte Lateralflexion der Wirbelgelenke von $n = 2$ untersuchten Kamelhals skeletten. Die Streubreite ist markiert. Das arithmetische Mittel bildet die Ergebnisse.

Der Kamelhals weist gleichfalls 7 Halswirbel auf. Die größte Gesamtflexion der Wirbelgelenke besteht zwischen dem 3. und 4. Halswirbel (3. Wirbelgelenk). Wie bei der Giraffe ist auch beim Kamel die Mitte des Halses dorsoventral am flexibelsten und nimmt zum Kopf und zur Halsbasis hin an Flexibilität ab. Die Flexionsmöglichkeit ist aber größer als die der Giraffe in diesem Bereich.

Der Atlas-Axis-Komplex besitzt eine dorsoventrale Flexionsmöglichkeit von unter 1° und ist auch hier wie bei allen Säugetieren (*STARCK, 1982 / LIEM, 2001 / KARDONG, 2002*) zur Torsion bestimmt. 35° lassen sich Atlas und Axis gegeneinander tordieren. Eine Torsion der übrigen Halswirbelgelenke ist mit unter 1° nachzuweisen.

Die Lateralbewegung ist bei dem 2., 3. und 4. Wirbelgelenk untereinander ähnlich ($\pm 1,5^\circ$) und nimmt dann über dem 5. bis zum 6. Gelenk hin zu. Auch beim Kamel ist die Halsbasis für die Lateralflexion der beweglichste Teil des Halses (s. Diagramm 4, S. 46).

Lebendflexionen des Kamels

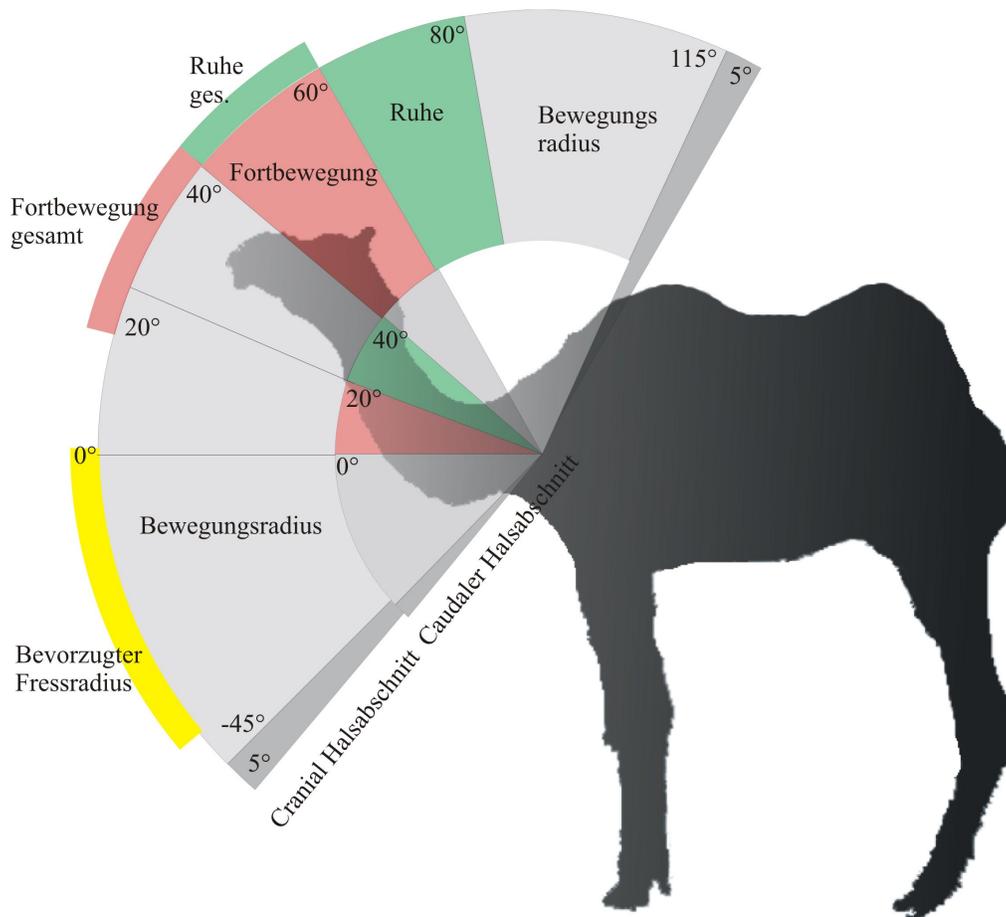


Abbildung 12: Dorsoventrale Lebendflexion von $n = 9$ untersuchten Kamelen. Das arithmetische Mittel bildet jeweils die Ergebnisse (Winkelbereiche).

Trotz ähnlicher Skelettflexionen positioniert das Kamel seinen Hals offensichtlich in einer anderen Haltung als die Giraffe. Das Kamel nimmt über den Hals verteilt einen steileren Winkel und eine größere Rundung ein. Um dem gerecht zu werden, wurde die Flexionsgrafik um einen zweiten Bereich erweitert.

In dem cranial zugewandten Halsabschnitt vom 4. Wirbelkörper bis zum Atlas kann ein Ruhebereich zwischen 60° und 80° gemessen werden. Dagegen liegt der caudal zugewandte Halsbereich vom 5. bis zum 7. Halswirbel in einem Ruhebereich zwischen 20° und 40° .

Der Fortbewegungsbereich im cranialen Halsabschnitt liegt zwischen 40° und 60° . Der caudale Halsbereich liegt bei der Fortbewegung dagegen zwischen 0° und 20° (s. Abb. 12, S. 48).

Der bevorzugte Fressbereich, der häufig von den Kamelen genutzt wird, liegt zwischen -40° und 0° . Ist ein Nahrungsangebot in höheren Lagen zu finden, wird dieses, wenn auch seltener, genutzt.

Wird der gesamte Hals als Einheit bei der Flexion betrachtet, d.h. wird er vom 7. Halswirbel bis zum Atlas vermessen, positioniert das Kamel seinen Hals in der habituellen Ruhehaltung zwischen 40° und 60° . Die Fortbewegungshaltung überstreicht den Bereich von 20° bis 40° . Diese Werte sind mit denen bei der Giraffe identisch.

Der dorsoventrale Radius des Halses reicht von $\sim -45^\circ$ unter der Horizontalen bis $\sim 115^\circ$ über der Waagerechten. Bei dem Kamel wird in situ ein Bereich von $\sim 160^\circ$ der möglichen Halsbewegung überstrichen. Durch die morphologisch verringerte ventrale Flexionsmöglichkeit hat das Kamel gegenüber der Giraffe einen um $\sim 20^\circ$ reduzierten Flexionsbereich (ohne die Bereiche der Überdehnung).

Das Kamel erreicht seinen Rumpf wie die Giraffe über die Lateralflexion. Auch hier ähnelt die maximale Lateralflexion mit $\sim 200^\circ$ der lateralen Flexionsmöglichkeit der Giraffe. Diese kann aber gleichfalls nur durch die Lateralflexion der ersten Brustwirbel erreicht werden, da der eigentliche Hals nur eine laterale Flexion von max. $\sim 90^\circ$ zulässt.

Bei dem Kamel wie auch bei der Giraffe ergeben sich aufschlussreiche Einblicke, wenn die Skelettflexionswerte der 6 Halswirbelgelenke addiert und mit der Lebendanalyse verglichen werden.

Kamel Skelettflexion	
Wirbelgruppe	Dorsoventral
1	2°
2	39°
3	42°
4	40°
5	37°
6	45°

*Addition der Winkel der
Skelettflexionsanalyse*

$$(2^\circ + 39^\circ + 42^\circ + 40^\circ + 37^\circ + 45^\circ) =$$

$$205^\circ$$

Exkursionswinkel

Tabelle 4: Addition der Flexionswinkel von der maximalen Skelettflexion zur Berechnung der durchschnittlichen Dorsoventralflexion bei dem Kamel.

Die errechnete Dorsoventralflexion liegt bei 205°. Nach Diagramm 3 (S. 46) kann ein Kamel seinen Hals gesamt um 143° nach dorsal flektieren. Nach ventral gesamt um 62°.

Auch bei dem Kamel sind die Überlappungen der Zygapophysen ausschlaggebend für die Schätzung der maximalen skelettalen Dorsoventralflexion. Bei der maximalen ventralen Gesamtflexion des Halses überlappen sich die Zygapophysen nur noch bis maximal 1/4. Bei der maximalen skelettalen Dorsalflexion wurde auch beim Kamel die Knochensperre als limitierender Faktor identifiziert, da die maximale Flexion nach dorsal von keinen weiteren bedeutenden Geweben begrenzt werden kann.

Röntgenbilder (s. Anhang) zeigen, dass der 1. Brustwirbel mit einer Inklination von ~ -20° im ruhig stehenden Tier vorliegt. Von dort aus setzt der Hals an und kann maximal 123° (143° - 20°) nach dorsal flektiert werden. Dies entspricht 3° mehr als bei den untersuchten lebenden Tieren. Es liegt trotzdem noch sehr gut in einem Tolleranzbereich, der sich aus den verschiedenen untersuchten Individuen zwangsläufig ergibt. Da die skelettale Flexion durch die Knochensperrung limitiert wird, kann auch in situ davon ausgegangen werden, dass eine weitere Dorsalbewegung durch Knochensperren verhindert wird.

Die Ventralbewegung von 62° entspricht bei einer gleich bleibenden Inklination von ~ -20° einer skelettale Flexion von -82°. Diese überstreicht um 32° die erhobenen Lebenddaten.

Daraus kann geschlossen werden, dass die Ventralflexion des gesamten Halses durch Ligamente (*Lig. nuchae* und *Lig. flavum*) gesperrt wird, da hier keine Knochenstrukturen vorhanden sind, die eine Bewegung hemmen würden

Ein Kamel kann eine lokal begrenzte ventrale Halsflexion gut ausführen, um z.B. Nahrung über ein Hindernis hinweg zu erreichen. Hier wird das Wirbelgelenk maximal flektiert, sodass sich nur noch $\frac{1}{4}$ der Zygapophysenflächen überlappen.

Bei der ventralen Gesamtflexion des Halses beruht die frühe Sperrung auf der niedrigeren Gesamtflexionsmöglichkeit, als auf der Flexionsmöglichkeit von einzelnen Wirbelgruppen. Das Ligament Nuchae wird bei der Ventralflexion des gesamten Halses stärker gedehnt und sperrt möglicherweise die weitere Bewegung früher, als wenn nur bei einer lokalen Flexion des Halses, z.B. in der Halsmitte, eine Wirbelgruppe nach ventral flektiert wird.

4.1.3 Strauß

Skelettflexion beim Strauß

Der Straußenhals verfügt über 18 Halswirbel und über die größte dorsoventrale Flexionsmöglichkeit am 7. und 8. Wirbelgelenk. Folgend die Ergebnisse der skelettalen Flexionsanalyse von 5 Straußenhals skeletten.

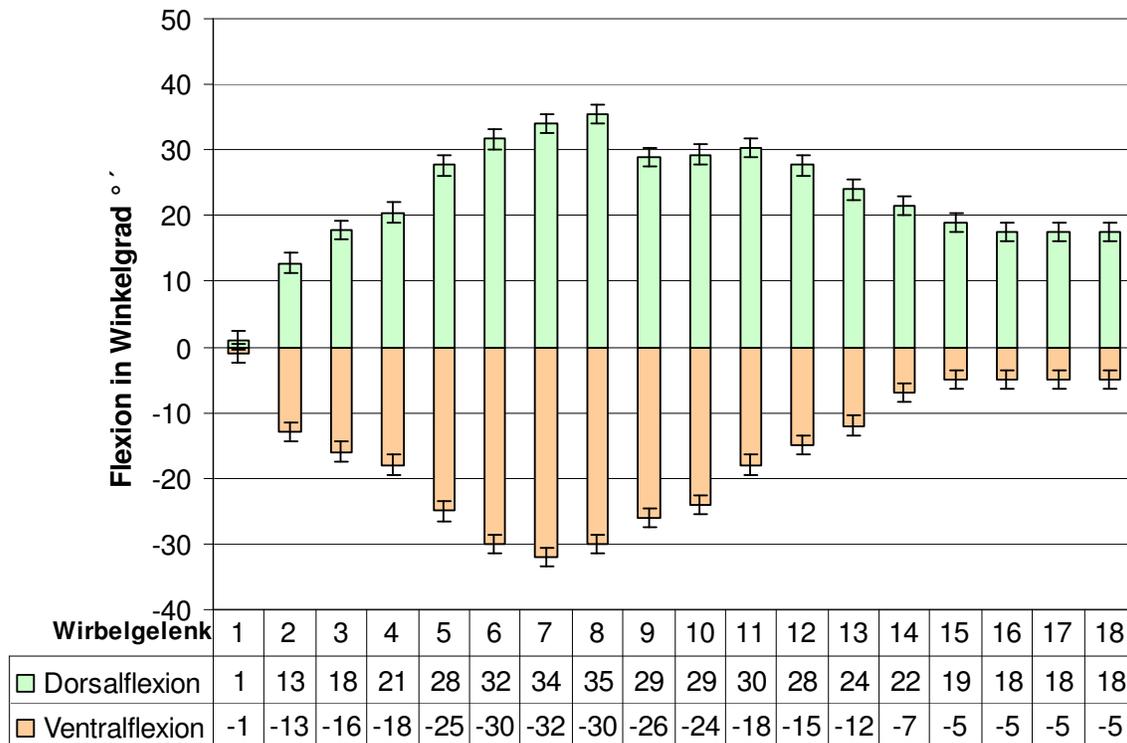


Diagramm 5: Halsskelettflexionsanalyse bei n= 5 untersuchten Straußenhalsknochen. Die Streubreite ist markiert. Das arithmetische Mittel bildet jeweils die Ergebnisse.

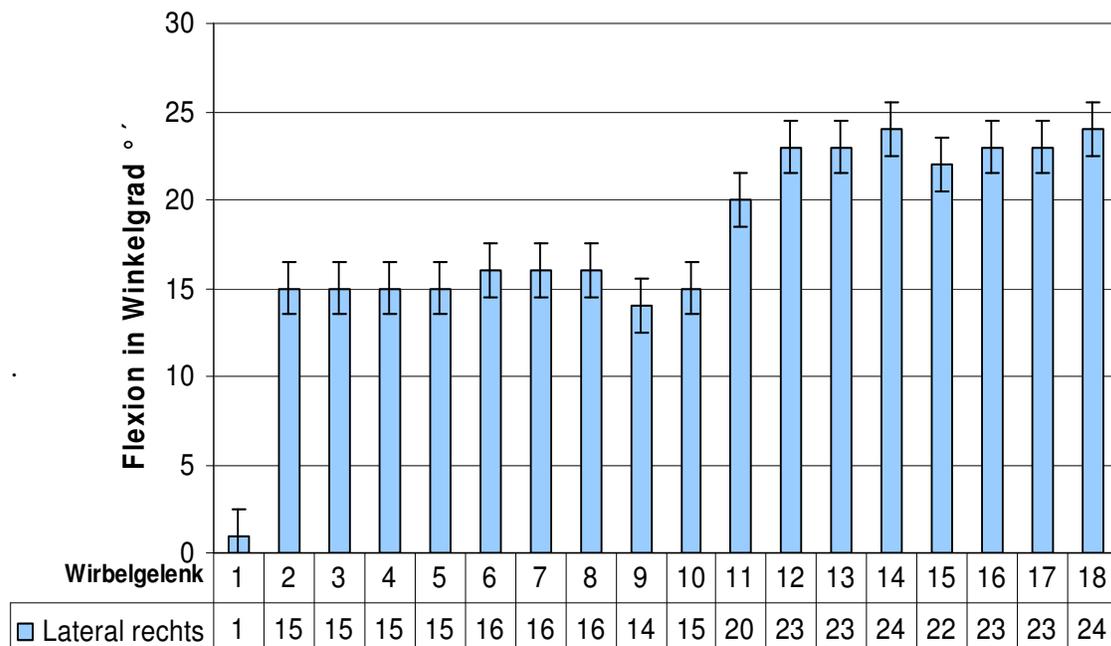


Diagramm 6: Rechte Lateralflexion der Wirbelgelenke bei n = 5 untersuchten Straußenhalsknochen. Die Streubreite ist markiert. Das arithmetische Mittel bildet jeweils die Ergebnisse.

Bei den untersuchten Straußenhalsskeletten nimmt die Flexion nach caudal sowie nach cranial hin ab (s. Diagramm 5, S. 52).

Der Atlas-Axis-Komplex besitzt eine Dorsoventralflexion von $<1^\circ$. Auch beim Strauß ist der Craniocervicalbereich für die Kopfbewegung zuständig. Der Strauß hat eine Torsionsbereich am Craniocervicalbereich von $\sim 45^\circ$. Eine Torsion der übrigen Halswirbel ist kaum möglich und liegt unter 1° .

Die Lateralflexion bleibt vom 2. bis 11. Wirbelgelenk zwischen 15° und 20° . Ab dem 12. Wirbelgelenk steigt sie auf 23° bis 25° pro Gelenk. Wie bei den untersuchten Säugern ist auch die Straußenhalsbasis der Bereich des Halses, der für die Lateralbewegung zuständig ist (s. Diagramm 6, S. 52).

Bei Straußen wurde erkannt, dass die maximale dorsale Flexion durch Knochensperren begrenzt ist, da sich skelettale und in situ Dorsalflexion bei allen untersuchten Individuen deckt.

Die Ventralflexion konnte bei den untersuchten vollständigen Straußenhälsen soweit ausgeführt werden, bis nur noch $\frac{1}{4}$ der Zygapophysenkontaktfläche miteinander in Kontakt standen. Diese Ergebnisse konnten auf die weiteren untersuchten Tiere übernommen werden und Ergaben aussagefähige Resultate.

Lebendflexion des Straußes

Der Strauß zeigt eine grundsätzlich andere Halshaltung als die untersuchten Säugetiere. Abbildung 13 (S. 54) visualisiert die Ergebnisse bei der in situ flexion des Straußes:

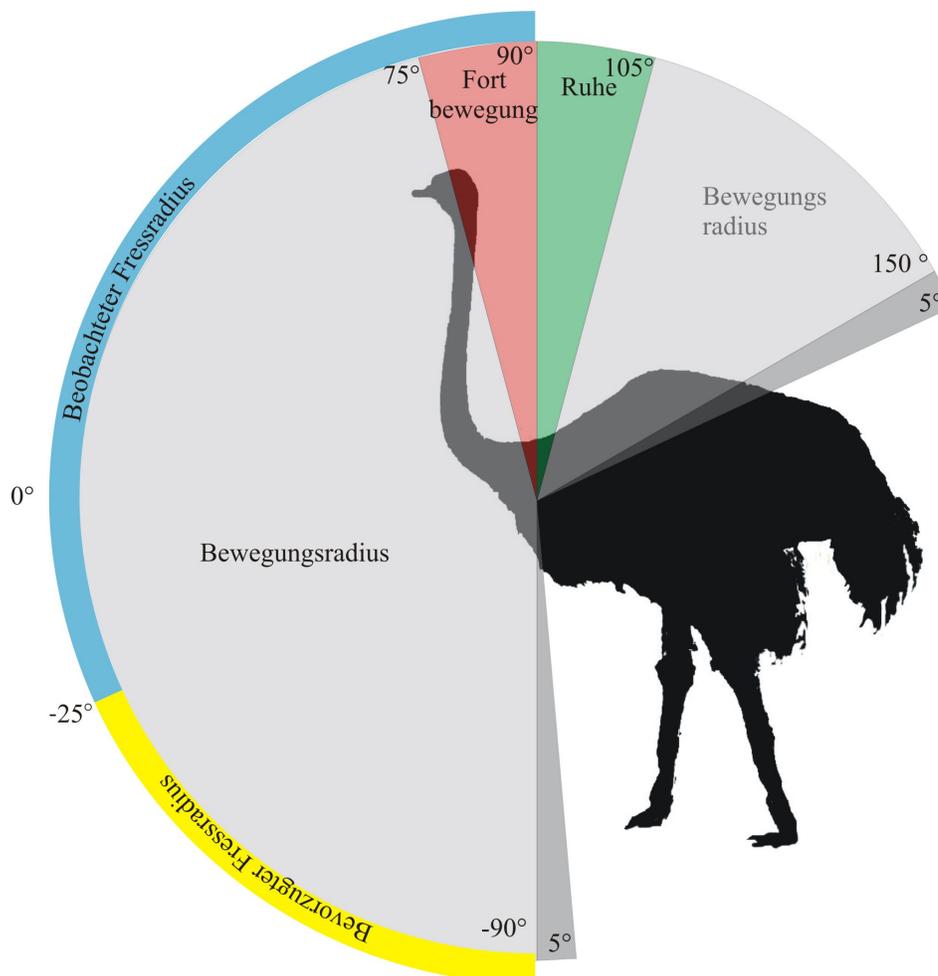


Abbildung 13: Dorsoventrale Lebendflexion von $n = 20$ untersuchten Straußen. Das arithmetische Mittel bildet jeweils die Ergebnisse (Winkelbereiche).

In der habituellen Ruhehaltung positioniert der Strauß seinen Hals in einem Winkel von 90° bis 105° Grad. Häufig ist er in einer leichten „S“-Form gebogen, um ihn zu stabilisieren. Dieses Verhalten kann aber auch für kurze Zeit durch ein starkes Strecken des Halses überlagert werden, wenn der Vogel etwas beobachtet oder sich bedroht fühlt und in die offensive Abwehr übergeht.

In der Fortbewegungshaltung wird der Hals auf eine Position von 75° - 90° gebeugt. Die „S“-Form wird verstärkt, um möglicherweise die kinetische Energie der

Bewegung beim Laufen in die „S“-Form aufzunehmen und somit die Stöße abzufedern. Die Fortbewegungshaltung ist bei Straußen nicht ganz so klar abgegrenzt wie bei den untersuchten Säugern.

4.1.4 Zusammenfassung der Flexionsergebnisse

Bei allen untersuchten Tierarten ist die Dorsalflexion allein durch das Knochengewebe hinter den Zygapophysen gesperrt. Giraffe, Kamel und Strauß nutzen im lebenden Körper die vollständige Flexionsmöglichkeit nach dorsal und gehen bei der Dorsalbeugung bis an die Knochenhemmung der Wirbel heran. Somit wird der Bewegungsspielraum der Halswirbelsäule im dorsalen Bereich optimal ausgeschöpft. Im Gegensatz dazu wird die Ventralbewegung der untersuchten Tiere nicht durch die Knochenhemmung sondern durch die Ligamenthemmung gesperrt. Hier kann zwischen lokaler Flexion und Gesamtflexion des Halses unterschieden werden.

Bei der lokalen Flexion wird der gesamte durch das Skelett ermöglichte Flexionsraum 1 oder 2 Wirbelgelenke genutzt (z.B. zum Erreichen von Nahrung hinter einer Barriere).

Die Gesamtflexion des vollständigen Halses wird durch die haupttragenden Ligamente früher gesperrt, sodass die Einzelflexion der Wirbelgelenke nicht so ausgeprägt ist, wie bei der lokalen Flexion nur eines Halsbereiches. Die liegt an den überspannenden Nuchalligament, welches der lokalen Flexion mehr Flexionsraum lässt als der Gesamtflexion.

Die Zygapophysenüberlappung ist bei allen Tieren bei der maximalen Ventralflexion gleich ausgeprägt. $\frac{1}{4}$ der Zygapophysenfläche stehen dann noch in Kontakt und spannen die Gelenkkapsel um die Zygapophyse sehr stark, so dass hier möglicherweise von einer leichten flexionslimitierenden Wirkung ausgegangen werden kann.

Die Zygapophysenform ist an den Spitzen leicht abgeschrägt (Abb. 26, S. 89). Diese Schräge hat möglicherweise die Aufgabe, den Zygapophysen bei extremster Flexion idealen Kontakt zu ermöglichen, um die Aufgabe der Stabilisierung erfüllen zu können.

Untersuchungen haben gezeigt (siehe Kapitel 5.3.2), dass vornehmlich das *Ligamentum nuchae* ein limitierender Faktor bei der ventralen Halsflexion des Straußes ist. Wird der Hals über einen bestimmten Winkel ventral gebeugt, sperrt das *Lig. nuchae* eine weitere Flexion durch eine limitierte Dehnung der Proteinfaser und verhindert somit Verletzungen (Luxationen) an der Halswirbelsäule oder Quetschungen der Luftröhre. Möglicherweise ist dies auch bei Giraffen oder Kamelen der Falle. Sie haben nicht unbedingt ein so flexibles Nuchalligament wie z.B. das Rind. Detaillierte Untersuchungen sind hier aber nicht in der Literatur vorhanden.

Die Lateralflexion nimmt bei allen untersuchten Tieren zur Halsbasis hin zu, wobei in der Mitte ein Abschnitt mit gleich bleibenden Flexionsmöglichkeiten besteht. Die Halsbasis ist das Zentrum der Lateralbewegung, die sich zudem noch durch fast kreisförmige Kontaktflächen der Zygapophysen auszeichnet. Die Dorsoventralflexion ist im Bereich der stärksten Lateralflexion, folglich an der Halsbasis, beim Strauß schwach ausgeprägt. Bei dem Kamel ist der Bereich der Halsbasis (6. Wirbelgelenk bis 4. Wirbelgelenk) mit einer auffälligen Möglichkeit zu einer Dorsalflexion ausgestattet. Dies steht möglicherweise mit der habituelleren Ruhehaltung im Zusammenhang. Bei der Giraffe ist das 6. Wirbelgelenk ohne eine auffällige Dorsalflexionsmöglichkeit ausgestattet. Es fällt aber das 7. Wirbelgelenk durch eine starke Dorsalflexionsmöglichkeit auf, die möglicherweise die Form der habituelleren Ruhehaltung der Giraffe widerspiegelt.

Möglicherweise ist an den dorsalen Flexionswerten eine habituelle Ruhehaltung im Groben zu erkennen, die weitere Indikatoren der Halsstellungsanalyse unterstützen kann.

Generell besitzen Giraffe, Kamel und Strauß die deutlich größte dorsoventrale Flexionsmöglichkeit in der jeweiligen Mitte des Halses. Die Kopf-Atlas-Axis-Einheit ist bei jedem untersuchten Tier der Bereich der größten Torsion, um den Kopf in die verschiedenen Richtungen schwenken zu können. Sonst liegt der Torsionswinkel an den übrigen Wirbelgelenken bei den untersuchten Tieren unter 1°.

Trotz dieser Gemeinsamkeiten besitzen alle untersuchten Tiere unterschiedliche habituelle Ruhehaltungen und Fortbewegungshaltungen sowie verschiedene bevorzugte Fressbereiche. Jedes Tier besitzt eine sich von den anderen unterscheidende Halsstellung während der Ruhe-, Fortbewegungs- und Fresshaltung.

4.2 Morphometrische Daten

4.2.1 Wirbelkörperanalyse

Zygapophysenvergleich

Bei dem Hamburger Giraffen- und dem Kamelskelett wurden jeweils die Zygapophysenkontaktflächen aufgezeichnet (s. Abb. 14, S. 58). Die Nummer in den Wirbelflächen gibt die Position des Wirbels an, von dem die Zygapophyse stammt. Die Präzygapophyse am cranialen Ende des Wirbels, welche zum Kopf hinzeigt ist jeweils oben hellbraun eingezeichnet. Im Gegensatz dazu zeigt die Postzygapophyse zur Halsbasis und ist unten dunkelbraun zu erkennen. Übereinander sind die Zygapophysenflächen gezeichnet, die miteinander in Kontakt stehen. Als Beispiel: Die etwas größere Postzygapophyse des 4. Halswirbels steht mit der etwas kleineren Präzygapophyse des 3. Wirbels im direkten Kontakt.

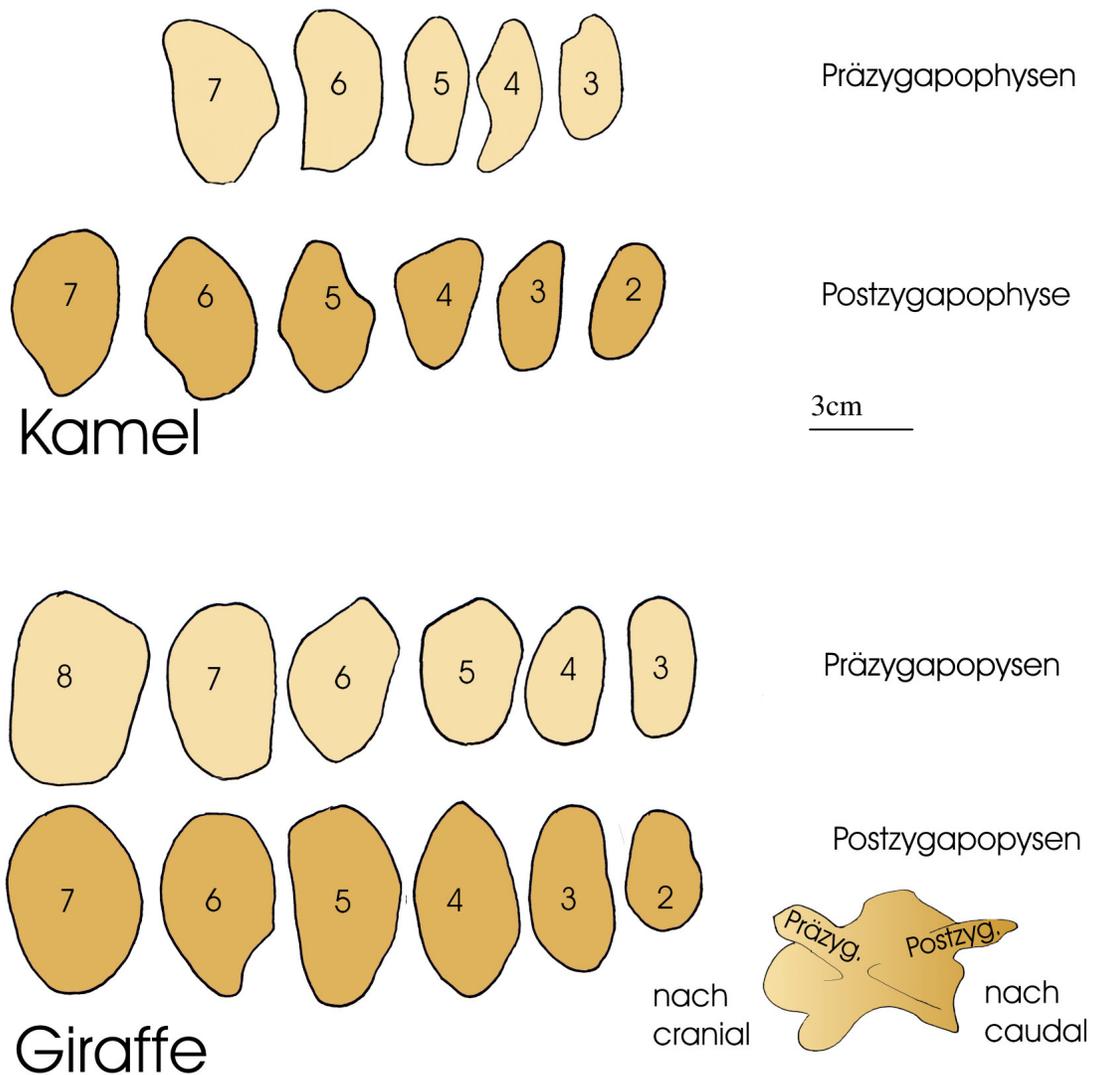


Abbildung 14: Vergleich der Größe der Zygapophysenkontaktfläche bei Giraffe (5834) und Kamel (83.412).

Deutlich ist bei allen Zygapophysenflächen zu sehen, dass bei demselben Wirbel die Postzygapophyse größer ist als die Präzygapophyse.

Weiterhin kann eine deutliche Entwicklung in cranialer Richtung von einer breiteren Kontaktfläche zu einer schmaleren erkannt werden.

Wird die maximale Länge durch die größte Breite geteilt, ergibt sich folgender Index:

Giraffe						
	Präzygapophyse			Postzygapophyse		
Wirbel	Länge(cm)	Breite (cm)	Index	Länge(cm)	Breite(cm)	Index
T1	5	3,5	0,70	X	X	
7	4,5	2,7	0,60	4,8	3,4	0,71
6	4,2	2,7	0,64	4,8	3	0,63
5	3,8	2,5	0,66	5,2	2,8	0,54
4	3,6	2	0,56	5,2	2,8	0,54
3	3,6	1,6	0,44	4,5	2,2	0,49
2	X	X		3,2	2	0,63

Kamel						
	Präzygapophyse			Postzygapophyse		
Wirbel	Länge(cm)	Breite (cm)	Index	Länge(cm)	Breite(cm)	Index
7	5,5	3,1	0,56	4,2	2,8	0,67
6	5	2,8	0,56	4,2	2,8	0,67
5	4,5	2	0,44	4	2,5	0,63
4	4,8	1,9	0,40	3,5	2,2	0,63
3	3,8	1,8	0,47	3,4	1,6	0,47
2	X	X		3,1	1,7	0,55

Tabelle 5: Indextabelle zur Verhältnisbestimmung der Breite zur Länge der Zygapophysenkontaktfläche.

Es stellt sich heraus, dass die Kontaktflächen der Zygapophysen an der Halsbasis eher gleichbreit und gleichlang ausgeprägt sind als die Kontaktflächen weiter cranial. Am cranialen Halsende ist zu erkennen, dass die Kontaktflächen im Verhältnis mehr lang als breit sind als im Halsbasisbereich. Dieser Trend setzt sich bei jedem Wirbel, ausgenommen von Axis, in Richtung Kopf fort. Hier liegt der Indexwert der Postzygapophyse des Axis über der Präzygapophyse des 3. Wirbelkörpers.

Insgesamt sind die Kontaktflächen der caudal gelegenen Zygapophysen plan wobei sie zur Halsmitte hin ihre stärkste konvexe/konkave Ausprägung einnehmen, die sich weiter cranial etwas zurückbildet.

Als Ergebnis ist festzuhalten, dass sich offensichtlich die Lateralbewegung in der Halsbasis durch breitere und planere Zygapophysengelenkflächen besser ermöglicht wird, als mit den schlanken Kontaktflächen im oberen Halsbereich, die eher eine Dorsoventralflexion unterstützen.

Nicht nur bei den untersuchten Säugetieren sind die sich verjüngenden und in ihrer planen bzw. konvexen Ausprägung ändernden Zygapophysenkontaktflächen festzustellen.

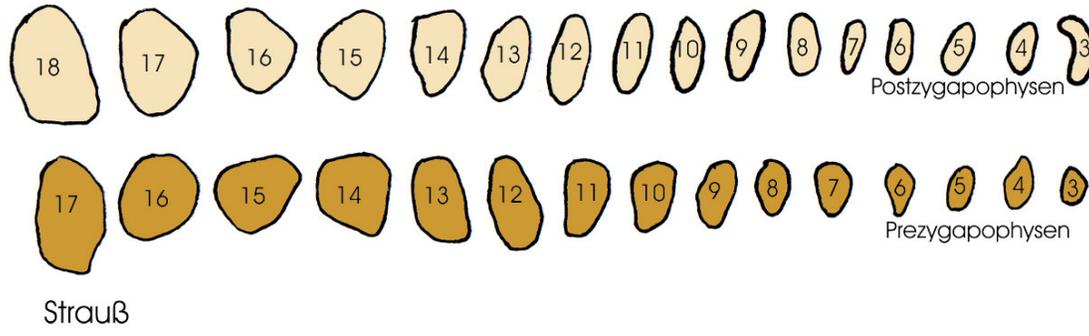


Abbildung 15: Vergleich der Größe der Zygapophysenkontaktfläche beim Strauß (Hamburger Skelett).

Die Zygapophysen sind auch bei den Straußen (s. Abb. 15, S. 60) an der Halsbasis eher breiter und werden zum Kopf hin schmaler. Deutlich ist die mehr lang als breite Ausprägung ab dem 12. Halswirbel zum cranialen Halsende hin zu erkennen. Die ohne Wölbung vorliegenden caudalen Zygapophysen nehmen zur Halsmitte eine leicht konvexe Form an, die sich zum Kopf hin wieder abschwächt.

4.2.2 Bandscheibenmächtigkeiten

Die Mächtigkeit der Bandscheibe wurde an 2 Pferden, 2 Rindern und einem Kamel erhoben. Die Messwerte wurden mit einem Messschieber aufgenommen. Die Messpunkte waren jeweils der Außenrand und die Mitte der Bandscheibe. Die beiden Werte wurden gemittelt und als Bandscheibendicke erhoben.

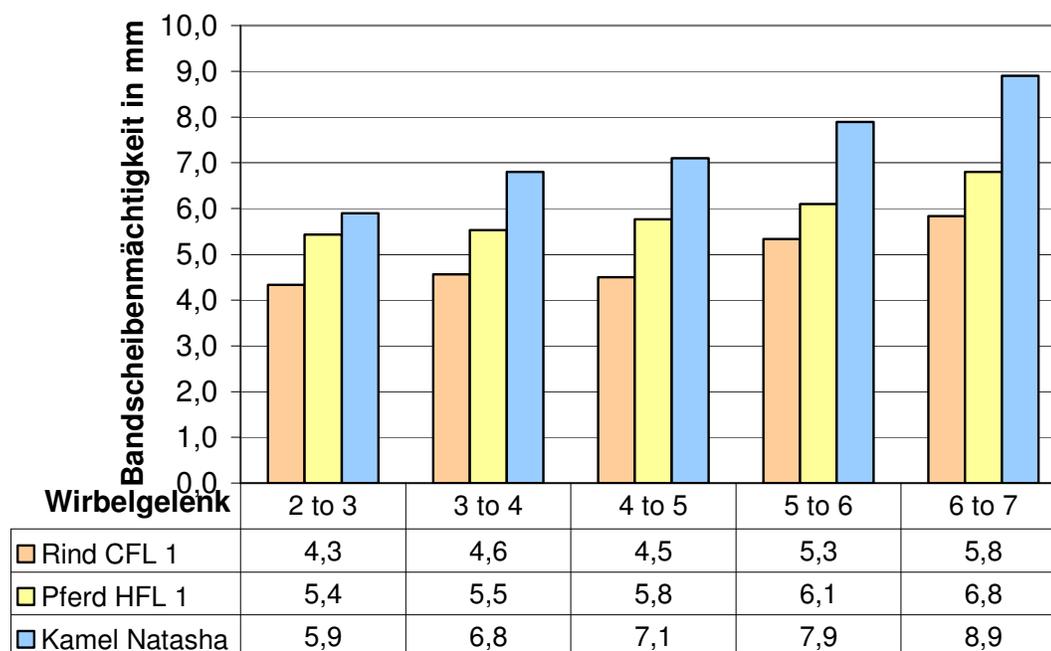


Tabelle 6: Bandscheibenmächtigkeiten in cm gemessen an 2 Pferden und 2 Rindern und den Röntgenbildern des Kamels „Natasha“ aus dem Tierpark Hagenbeck.

Deutlich ist ein Mächtigkeitzuwachs von der 1. Bandscheibe zwischen Axis und dem 3. Wirbel zu der letzten Bandscheibe zwischen dem 6. und 7. Wirbel zu erkennen. Die Bandscheiben der Rinder sind etwas dünner als die der Pferde. Das Kamel hat die Mächtigen Bandscheiben. Keine Bandscheibe wurde mit einer Mächtigkeit von über 9mm gemessen. Messungen an Röntgenbildern von Schäferhunden ergaben einen Bandscheibendurchmesser von ~5mm. Es kann somit $\frac{1}{2}$ bis max. 1 Zentimeter (in dieser Arbeit immer 7mm) als gut geschätzter Durchschnittswert bei Giraffen und Kamelen angenommen werden.

Zwischen Atlas und Axis befand sich bei den untersuchten Tieren keine Bandscheibe.

4.2.3 Best-Fit-Positionen

Die Best-Fit-Position ist dann erreicht, wenn beide Gelenkflächen der Zygapophysen auf ihrer Mittelstellung zueinander gebracht worden sind und die Mächtigkeit der Bandscheibe zwischen dem Hauptgelenk berücksichtigt wurde. Die Mittelposition der Zygapophysengelenkflächen wird aus dem arithmetischen Mittel der Strecke zwischen Anfang und Ende der Gelenkfläche errechnet. Viele Museen verwenden diese Methode, um die Halsstellung ausgestorbener Tierarten zu rekonstruieren. Werden die Wirbelkörper der untersuchten Halswirbelsäulen in ihre Best-Fit-Position gebracht, ergeben sich bei den untersuchten Tieren folgende Halspositionen:

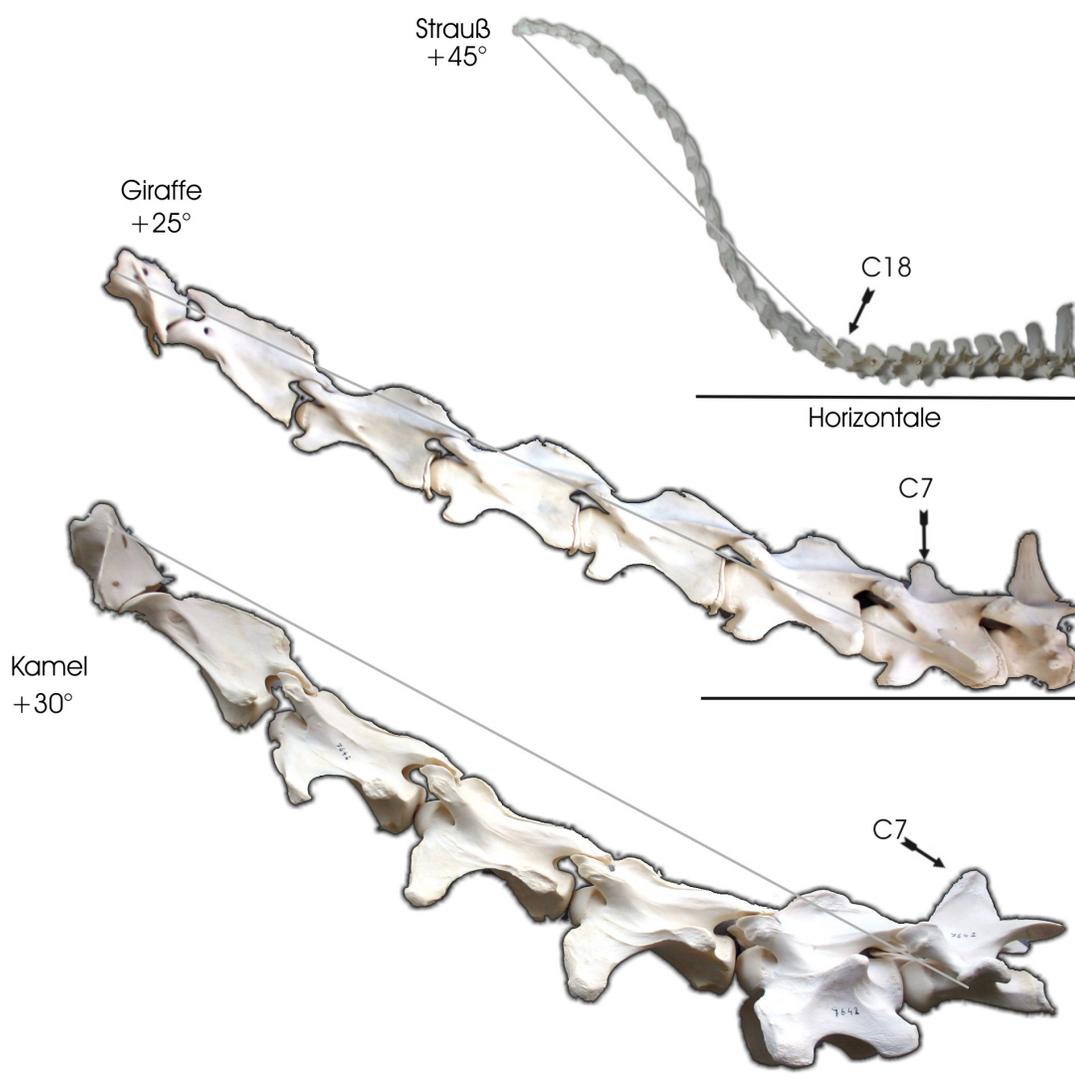


Abbildung 16: Best-Fit-Positionen bei Strauß (Hamburger Skelett), Giraffe und Kamel (Hamburger Giraffe 5834 und Kamel 7642). Messung von Mitte des 7. Halswirbelhauptkörpers bis Mitte vorderes Ende Atlas. (graue Linie)

Ergänzend zu den Bildkompositionen wurden Computermodelle von der Giraffen- und der Kamelhalswirbelsäule erstellt, die eine leichte Modellierung der Best-Fit-Position ermöglichen. Die Computerrekonstruktionen (s. Abb. 17, S. 63) geben eine Gesamtübersicht über die maximale Dorsoventralflexion und die Mittelstellung von Giraffe und Kamel. Es wurde kein Strauβenhalsmodell modelliert.

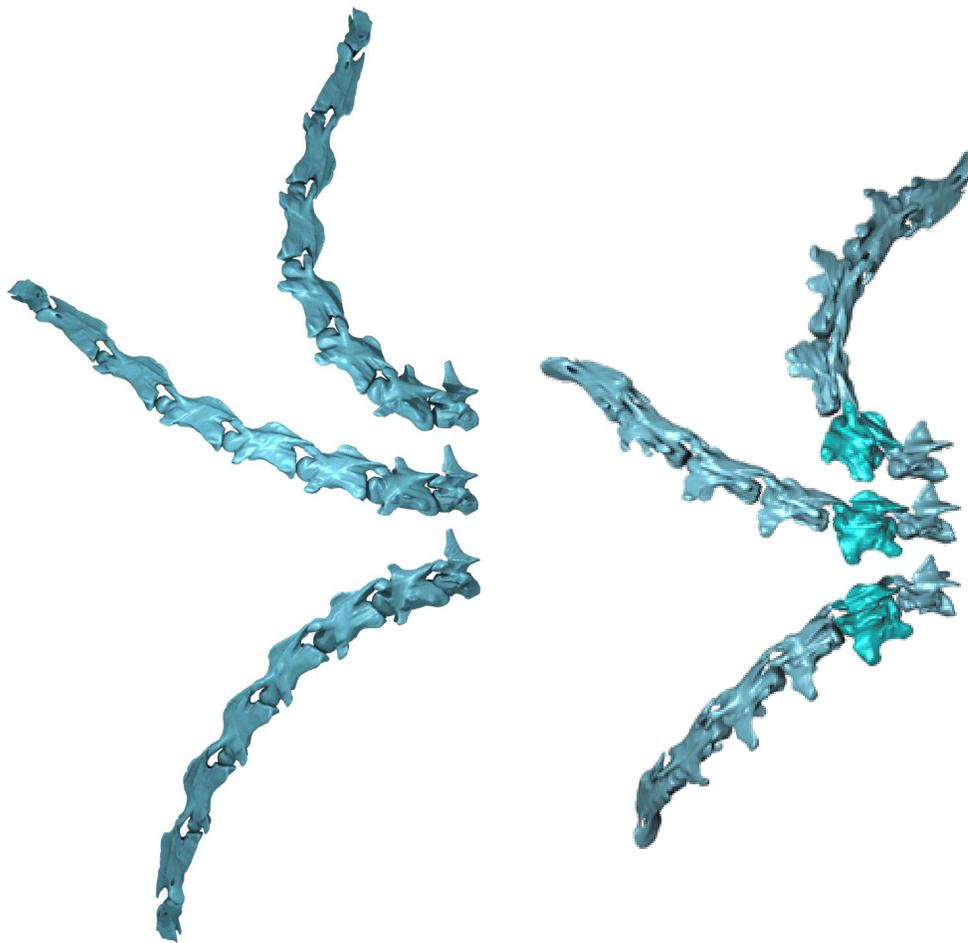


Abbildung 17: Computerrekonstruktion des Exkursionswinkels sowie der Best-Fit-Stellung eines Giraffenhalses (links) und eines Kamelhalses (rechts) (der Atlas ist beim Kamel nicht 3D rekonstruiert.).

Bei der Giraffe liegt die Best-Fit-Position bei $\sim 25^\circ$ Gesamtflexion, beim Kamel bei $\sim 30^\circ$ und beim Strauβ bei $\sim 45^\circ$.

Zum Vergleich die habituelle Ruhehaltung der untersuchten Tiere sowie die Best-Fit-Positionen:

Tier	Habituelle Ruhehaltung des Halses	Best-Fit-Position der Wirbelsäulenrekonstruktion
<i>Giraffe</i>	40°-60° Ø 50°	~25°
<i>Kamel</i>	60°- 80°/ 40°- 60° Ø 50°	~30°
<i>Strauß</i>	80°- 100° Ø 90°	~45°

Tabelle 7: Vergleich der habituellen Ruhehaltung mit dem Best-Fit-Positionswinkel bei Giraffe, Kamel und Strauß.

Somit entspricht die Best-Fit-Position nicht der habituellen Ruhehaltung der untersuchten Tiere (s. Tab. 7, S. 64) und kann nicht als einziger Indikator für die Halsrekonstruktion prähistorischer Tiere dienen.

4.2.4 Morphometrische Daten der untersuchten Wirbel

Die Gesamtlänge der Wirbel hat bei den meisten untersuchten Tieren ihre größte Ausdehnung in der Mitte des Halses Dabei ist es unbedeutend ob die Gesamtlänge des Wirbels oder die des corpus vertebrae betrachtet wird. Bei dem längsten Wirbel ist auch der Wirbelhauptkörper am längsten. Eine gute Übersicht zeigt Tabelle 8 (S. 65).

Als ergänzender Datensatz zu den hauptsächlich in dieser Arbeit untersuchten Tieren ist hier zusätzlich die Wirbellänge eines Schwanskeletts aus dem Naturkundlichen Museum Hamburg und die Daten des *Diplodocus carnigii* aus dem Naturkundlichen Bayerischen Staatsmuseum angefügt. Das Schwanenhalsskelett

und das prähistorische Skelett des *Diplodocus* zeigen gleichfalls einen starken Längengewinn zur Mitte des Halses hin, der weiter zur Halsbasis wieder abnimmt.

Wirbel	Giraffe Ges. Wirbellänge	Giraffe Corpus vert	Kamel Ges. Wirbellänge	Kamel Corpus vert.	Strauß Ges. Wirbellänge	Strauß Corp. vert.	Schwan Ges. Wirbel.	Diplodocus Ges. Wirbellänge
1	13,9	11,9	11,2	9,7	1,3	0,6	x (fehlt)	10
2	24,6	23,1	22,2	20,4	3,2	2,8	2,2	14
3	25,6	22,8	20,5	17,9	3,9	3,2	2,7	21,5
4	26,7	23,0	20,7	17,7	4,9	4,2	3,1	25
5	27,7	23,5	20,0	17,3	5,8	4,6	3,4	34
6	26,8	22,1	18,4	15,1	6,3	5	3,6	37
7	21,9	21,2	16,3	13,1	6,5	5,3	3,7	42,5
8	14,4	13,4			6,8	5,4	3,8	44,5
9					6,9	5,5	3,9	45,5
10					7,1	5,8	4	46,5
11					7,1	5,8	4	48
12					7,2	5,8	4	47
13					7,2	5,8	4	40
14					7,5	5,9	4,1	30
15					7,7	5,9	4,1	36
16					7,9	6	4	
17					7,2	5,5	3,8	
18					7,1	5,1	3,5	
19					6,7	4,7	3,4	
20							3,4	
21							3,5	
22							3,5	
23							3,3	
24							3,3	

Tabelle 8: Wirbellänge (in cm) (caudal-cranial) der untersuchten Tiere an jeweils n = 1. Längster Wirbel ist rot hervorgehoben. Hellgrün ist der 1. Brustwirbel hervorgehoben.

Anders ist es bei der Breite und Höhe der Wirbelkörper (s. Tabelle 9, S. 66). Hier ist ein eindeutiger Trend vom cranialen Halsbereich (Kopf) hin zum caudalen Bereich (Halsbasis) zu erkennen. Dabei fallen Atlas und Axis wieder durch breiter werdende Wirbelkörper auf.

Auf folgenden Tabellen sind die Höhen und Breiten der Wirbelkörper sowie in Tabelle 10 (S. 66) die Höhen der Processi in cm angegeben.

Höhe						Breite					
Wirbel	Giraffe	Kamel	Strauß	Schwan	Diplodocus	Wirbel	Giraffe	Kamel	Strauß	Schwan	Diplodocus
1	7,3	7,5	2,1	1,7	9,5	1	10,5	13	2,1	1,5	8,5
2	11,8	10,9	3,4	1,5	19	2	9,9	9,9	3	1,6	8
3	13,3	11,7	2,6	1,3	22,5	3	9,4	11,3	2,9	1,7	13,5
4	14,9	13,5	2,7	1,2	24	4	9,9	13	2,7	1,7	15,5
5	15,2	14,8	3	1,3	29	5	10,3	13,2	3	1,7	17
6	16,4	16,7	3	1,4	32	6	10,8	13,8	3	1,7	23
7	17,9	15,9	3	1,4	37,5	7	15,1	15	3,2	1,8	20
8	22,3		3,3	1,4	40	8	16		3,3	1,8	26,5
9			3,5	1,5	42	9			3,3	1,9	29
10			3,4	1,5	43,5	10			3,4	1,9	32
11			3,4	1,6	45	11			3,5	1,9	34
12			3,4	1,6	50	12			3,6	2,1	35
13			3,4	1,6	58	13			3,8	2	40
14			3,6	1,6	67	14			4,1	2,2	46
15			3,8	1,7	59	15			4,6	2,3	51
16			4	1,7		16			4,9	2,6	
17			4,4	1,9		17			5,5	2,6	
18			4,7	1,9		18			5,7	2,7	
19			5,8	2		19			6,6	2,7	
20			6,1	2,1		20			7,3	2,8	
21			6,6	2,1		21			7,1	2,7	
22			6	2,1		22			7,5	2,8	
23				3,1		23				3,3	
24						24					

Tabelle 9: Höhen- und Breitenvergleich (in cm) der untersuchten Wirbelkörper (Je Tier n=1). Durch Rot wird die maximale Ausdehnung hervorgehoben.

Wirbel	Giraffe	Kamel	Strauß	Wirbel	Giraffe	Kamel	Strauß
Atlas	5	6	x	15	-	-	2,7
Axis	8,5	6	1	16	-	-	2,9
3	9,5	5,5	1,6	17	-	-	3,3
4	10,5	5,5	1,7	18	-	-	3,8
5	11	6	1,8	19	-	-	4,4
6	12	7,5	1,9	20	-	-	4,7
7	14	11,5	2	21	-	-	5,3
8	17	-	2,1	22	-	-	5,6
9	-	-	2,3	23	-	-	5,7
10	-	-	2,5	24	-	-	6,5
11	-	-	2,5	25	-	-	6,8
12	-	-	2,5	26	-	-	8,2
13	-	-	2,6	27	-	-	11,2
14	-	-	2,6	-	-	-	-

Tabelle 10: Prozessushöhe (in cm) der hauptsächlich untersuchten Tierhalsskelette (je Tier n = 1).

Aus den morphometrischen Daten lassen sich Indikatoren zur Wirbelposition in der Halswirbelsäule ableiten (ausgenommen Atlas und Axis). Bei allen untersuchten Tieren ist ein eindeutiger Trend der von caudal nach cranial abnehmenden Wirbelbreite zu erkennen. Bei dem Gewicht der Halswirbel (nicht abgebildet) ist auch ein eindeutiger Trend zu leichteren Wirbeln von caudal nach cranial zu erkennen.

Die Wirbelkörperlänge variiert über das Halsskelett und hat bei den untersuchten Tieren die stärkste Ausprägung eher in der Halsmitte als an den Halsenden.

Es bleibt festzuhalten, dass die Wirbelkörper insgesamt an Substanz und damit auch an physischer Ausdehnung (bis auf wenige Ausnahmen) abnehmen.

4.3 Anatomie

4.3.1 Bildrekonstruktion des Halswirbelsäulenverlaufes bei Giraffen

Mittels der Bildkomposition konnte der Halswirbelsäulenverlauf der Tierhäuse rekonstruiert werden. Dazu wurde ein ideal (genaue Lateralansicht) fotografiertes Realbild der in der habituellen Ruhehaltung stehenden Tiere mit dem eines im Museum montierten Skelettes kombiniert. Durch das Anpassen des Brustkorbes, der Wirbelsäule, (des Schwanzes) und des Schulterblattes an die Morphologie des abgebildeten Tieres konnte ein Einblick in die Anatomie mit der Position und Ausrichtung des 1. Brustwirbels erfolgen. An diesem Brustwirbel konnte das im Computer generierte Bild der Halswirbelsäule angelegt und, mit den ermittelten Flexionsdaten kombiniert, bis zum Kopf eingefügt werden. Hinzu kamen Erfahrungswerte des Halswirbelverlaufes anhand von Schattenwürfen auf dem Hals der untersuchten Tiere, die die unteren lateralen Fortsätze auf der Haut abzeichneten und das Ertasten von Dornfortsätzen an lebenden Tieren im Zoo und auf den Farmen.

Anatomie des Giraffenhalses in der habituellen Ruhehaltung

Über die Anatomie des Giraffenhalses herrscht überraschenderweise im Allgemeinen recht große Unklarheit. Eine Übersicht über den Halsaufbau ist im deutschsprachigen Raum kaum und im anglikanischen Raum nur vereinzelt zu finden. Häufig sind diese Übersichten in der Anatomie nicht korrekt. Häufigster Fehler ist das zu tiefe Ansetzen der Halswirbelsäule an der Brustwirbelsäule, der falsche Verlauf im Hals und das falsche Angeben von Halsstellungen während des Stehens und die falsche Bandscheibendicke. Berühmt ist bei der Giraffe eine Halsstellung von 45° geworden. Untersuchungen für diese Arbeit haben, wie schon aufgeführt, gezeigt, dass Giraffen ihren Hals zwar auch bei 45° positionieren, aber häufig ihren Hals über 45° im Stehen und auf unter 40° beim Laufen halten.

Direkte Anfragen an Tiermedizinische Hochschulen und bei Tierärzten zur Bandscheibenmächtigkeit von Giraffen und Kamelen brachten keine oder falsche Angaben.

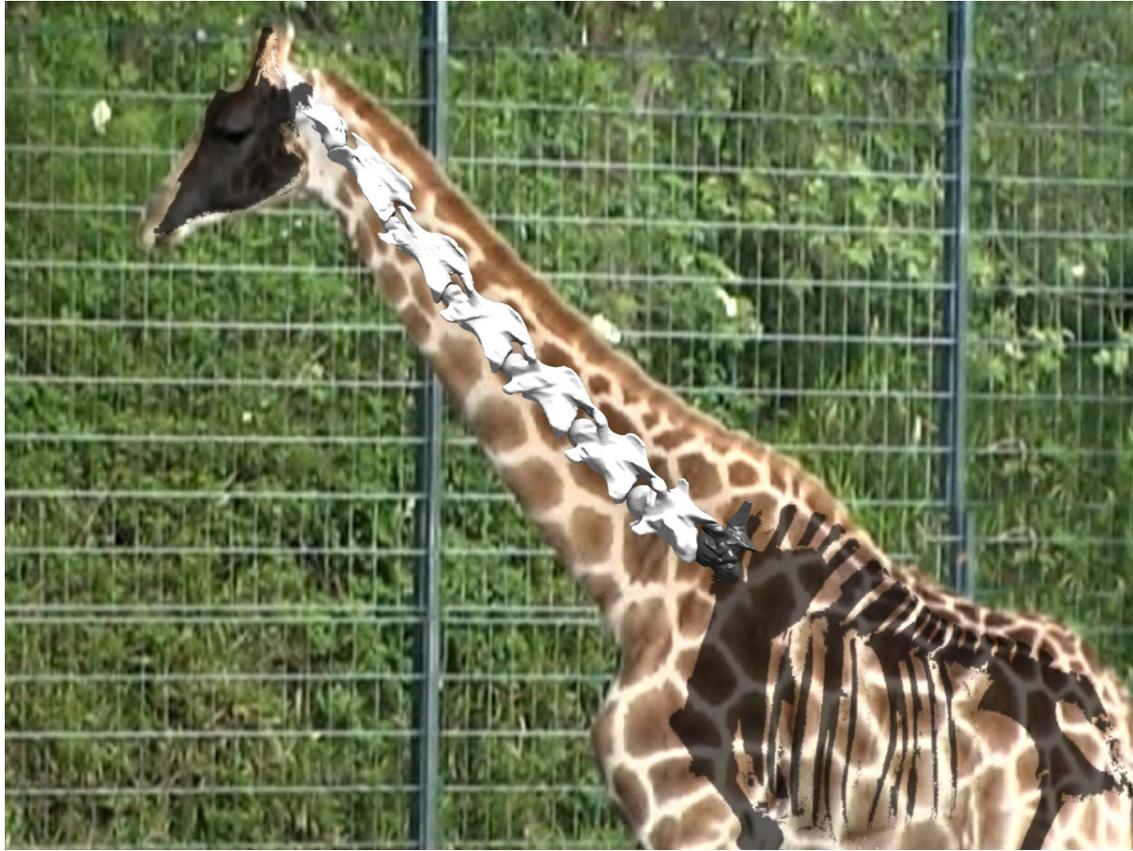


Abbildung 18: Bildkomposit einer Giraffe (Zoo Dortmund) mit einem Skelett und 3D- Wirbelkörpern zur Darstellung der Halswirbelsäulenposition während der Habituelle Ruhehaltung.

Die auf der Abb. 18 (S. 69) gezeigte Bildkomposition ist das Ergebnis mehrerer Arbeits- und Datenerhebungsschritte. Die Halsbasis beginnt mit dem 7. Halswirbel geringfügig oberhalb der Halsmitte. Für die Rekonstruktion prähistorischer langhalsiger Tiere ist diese Information sehr wichtig. Ab dem 4. Halswirbel sind die Dornfortsätze der Wirbel unter der Giraffenhaut zu ertasten. Somit liegen sie dort sehr nah am dorsalen Rand des Giraffenhalses. Auf der ventralen Halsseite ist somit genug Platz für die Luftröhre und die Speiseröhre die nicht, wie häufig angenommen wird, im Muskelschlauch des Halses oder zwischen den processi transversarii mitläuft. Sie ist durch eine Faszie (PLATZER, 2003) mit dem Muskelschlauch verbunden. Die Luftröhre kann, wie auch bei uns Menschen, direkt durch die Haut des Halses ertastet werden.

Die Halswirbelsäule nimmt im Giraffenhals der in habituelle Ruhehaltung stehenden Giraffe eine leicht durchhängende (konkave), aber weitgehend lineare Form an.

Ligamente des Giraffenhalses

Auf der dorsalen Halsseite verläuft das Nuchalligament (s. Abb. 19, S. 70, blau eingezeichnet) von den Spitzen des Brustwirbelsäulenprocessi netzartig zu dem Ligamentum supraspinale (vordere Längsband), welches sich auf den Processi der Brustwirbelsäule befindet und bis zum Kreuzbein verläuft. Aus dem vorderen Längsband entspringt das *Lig. nuchae* (PLATZER, 2003).



Abbildung 19: Projektion des *Lig. nuchae* (blau) bei der Giraffe (Bildkomposit).

Das 1 bis 2kg schwere Nackenband (persönliche Mitteilung, Hummel) hemmt möglicherweise im Zusammenspiel mit den Ligamenta flava eine Überdehnung des Halses bei der ventralen Flexion.

Der eingezeichnete Verlauf ist eine Möglichkeit, da kein Giraffenhals für diese Arbeit seziiert werden konnte. Er beruht auf den Sektionsanalysen des Straußes, einer Zeichnung von *Kingdon* (*KINGDON*, 2002) und den Ansatzstellen auf den untersuchten Giraffenhalswirbeln.

Zwischen den Processi spannt das *Lig. flavum* (grün eingezeichnet) und ist für die Halsstabilisierung zuständig. Es trägt die überwiegende Masse des Halses und dient zur passiven Speicherung der kinetischen Energie bei der Ventralbewegung (*MCNEILL ALEXANDER 2002, DZEMSKI, 2005*), um diese bei der Dorsalflexion wieder in die Bewegung einfließen zu lassen (*BIEWENER, 2003*). Der Verlauf der Flavumligamente beruht auf den Sektionsanalysen des Straußes und den Ansatzpunkten auf den Giraffenwirbeln sowie funktionsmorphologischen Überlegungen. Der genaue Ursprung, Verlauf und Ansatz der Ligamente bei Giraffen und Kamel und zum größten Teil auch bei Straußen wird in Literatur nicht ausführlich behandelt (*ENDO, 1997*).

Die Unterseite des Halses zeigt keine Hinweise auf große Ligamente. Durch die Schwerkraft ist dort ein tragendes Element auch nicht sinnvoll, da der Hals, der Anziehungskraft nachgehend, selbstständig nach unten gezogen wird. Ausschließlich die Wirbelgelenkbänder, die die Wirbelgelenke zusammenhalten und den Hals bei der Dorsalflexion vor Überdehnung schützen, haben ihren Ursprung auf der ventralen Seite der Giraffenhalswirbel.

4.3.2 Bildrekonstruktion des Halswirbelsäulenverlaufes bei Kamelen



Abbildung 20: Bildkomposit eines Dromedars mit einem Skelett und 3D-Wirbelkörpern zur Darstellung der Halswirbelsäulenposition während der habituellen Ruhehaltung (Atlas ist nicht 3D rekonstruiert).

Die Halswirbelsäule des Kamelhalses beginnt, wie bei der Giraffe, geringfügig oberhalb der Mitte der Halsbasis (s. Abb. 20, S. 72). Danach nimmt der Wirbelsäulenverlauf in der Ruhestellung einen bei jedem Wirbel steileren Winkel ein, der die typische Kamelhalsstellung hervorbringt. Wie bei der Giraffe liegen die Wirbel ab der Mitte des Halses bis zum Kopf, ungefähr ab dem 4. Halswirbel, recht nah unter der Haut des dorsalen Halsrandes.

4.3.3 Sektionsanalyse des Halswirbelsäulenverlaufes bei Straußen

Ein guter Überblick über die Lage der Wirbel sowie die Querschnittsflächen der Muskeln im anatomisch vollständigen Straußenhals konnte mit Querschnitten, wie denen auf Abbildung 21 (S. 73), durch den gefrorenen Hals gewonnen werden.

Auf folgendem Bild sind folgende Details sichtbar:

- Größe und Lage der Luftröhre
- Lage und Fläche der Muskeln
- Aufbau des Wirbelknochengewebes
- Kontaktfläche und Winkel der Prä- und Postzygapophyse
- Mächtigkeit der Knorpelauflage der Zygapophysen und des Hauptgelenkes

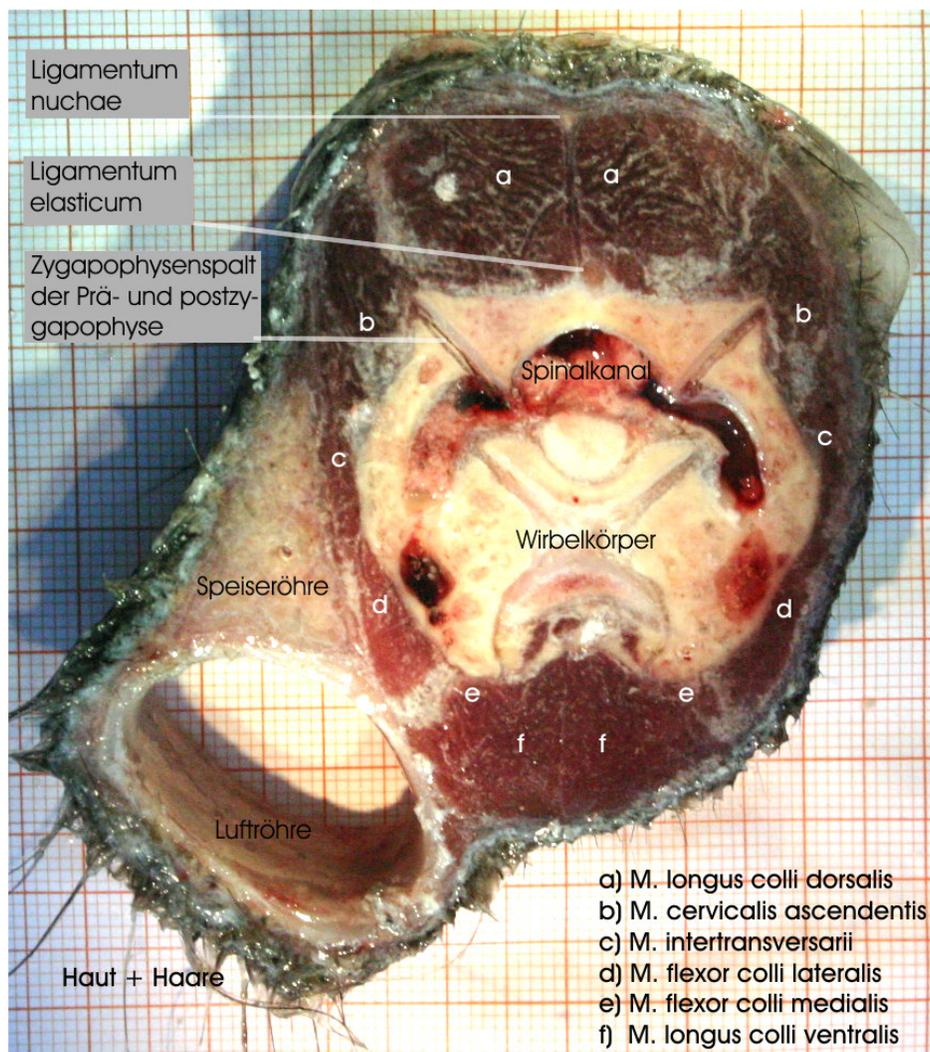


Abbildung 21: Einblick in die Halsanatomie des Straußes. Querschnitt zwischen dem 10. und 11. Halswirbelkörper. Deutlich kann das Wirbelgelenk gesehen werden.

Der Wirbelsäulenverlauf im Straußenhals konnte durch 4 gesägte Halsquerschnitte (siehe Abb. 22 A-D, S. 74) des gefrorenen Halses ermittelt werden. Teilbild (A) entspricht dem 13. Wirbel, (B) dem 10. Halswirbel und (C) ist der 3. Halswirbel. Teilbild (D) ist Axis mit Fragmenten (Zygapophysen) vom Atlas. Deutlich ist auf Abbildung 22 (durch grüne Linien ist der Abstand zum dorsalen bzw. ventralen Halsrand kenntlich gemacht) der mittlere Verlauf des Wirbelkörpers an der Halsbasis (A) zu erkennen, der sich zur Halsmitte (B) nach dorsal nähert und am Halsende (C) auf der dorsalen Halsseite liegt. Es ist zu beachten, dass nicht nur der Muskelschlauch zum Hals gezählt wird, sondern auch Luft- und Speiseröhre die Halskontur bilden. Am Atlas-Kopf Ansatz (D) nimmt der Abstand zum dorsalen Halsrand wieder ab, da hier ein starker Muskelzuwachs zu verzeichnen ist. Die Muskeln sind für die Kopfbewegung verantwortlich (Starck, 1982).

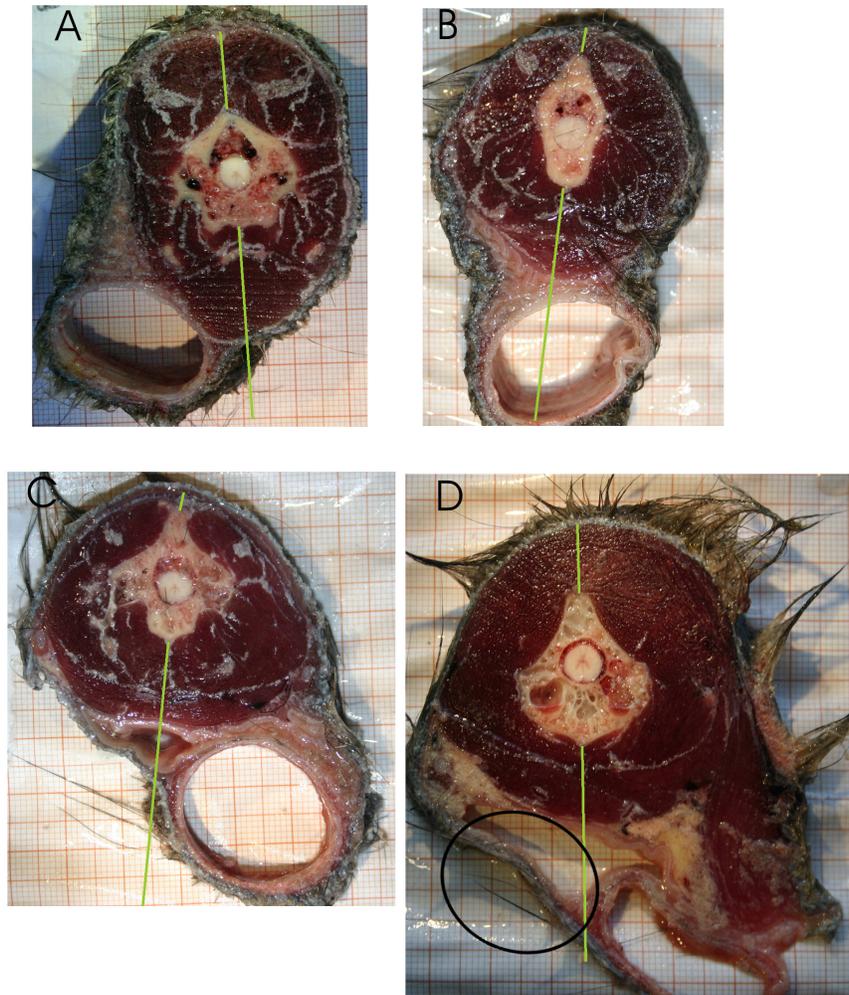


Abbildung 22: Halsquerschnitte beim Strauß, zur Positionsdefinition des Halswirbelkörpers. Schwarzes Oval steht für die zerstörte Luftröhre.

Wie bei dem Kamel und der Giraffe verlaufen auch beim Strauß die Halswirbel von der Basis bis zur Halsmitte relativ in der Mitte des Halses und ab der Halsmitte an der dorsalen Randseite des Straußenhalses. Die Dornfortsätze können beim Straußen ab der Halsmitte sehr gut palpatiert werden.

4.3.4 Zusammenfassung

Als Gesamtergebnis zur Halswirbelsäulenrekonstruktion bei der habituellen Ruuehaltung kann festgehalten werden, dass der Wirbelsäulenverlauf im Hals der untersuchten Tiere ein einheitliches Bild ergibt. Während die Halswirbel in der Halsbasis noch relativ mittig verlaufen, nähern sie sich zum mittleren Bereich des Halses dem dorsalen Halsrand. Dort verläuft die Wirbelsäule bis zum Kopf und bleibt nach cranial hin tastbar. Erst am Kopf nimmt die Muskelmasse bei allen Tieren wieder zu und die letzten Dornfortsätze (ab C3 bis C1) sind nicht mehr palpatierbar. Der Raum der Luft- und Speiseröhre nimmt bei allen untersuchten Tieren immer mindestens 1/3 des Halsdurchmessers im ventralen Halsbereich für sich ein.

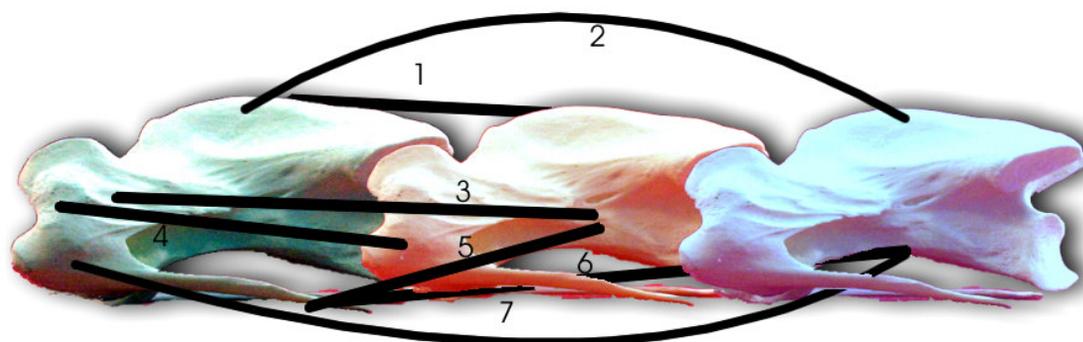
Im Gegensatz dazu wird der dorsale Raum über der Halsbasis bei allen untersuchten langhalsigen Tieren mit einem dichten Muskelgeflecht und dem Nuchalligament durchzogen (McGOWAN, 1999). Diese spannen von den Dornfortsätzen der Brustwirbelsäule zu den Processi der Halswirbel (Stark, 1982). Charakteristisch ist das große Volumen über der Halsbasis. Es ist notwendig, um die benötigten Hebelwirkungen zu erreichen, die sich aus dem Zusammenspiel von Brustwirbel, Nuchalligament, Wirbelkörper und Wirbelgelenk ergeben.

4.4 Anatomische Studien zum Straußenhals

Der Straußenhals konnte im Rahmen dieser Arbeit durch die sehr gute Verfügbarkeit anatomisch detailliert untersucht werden. Viele der Ergebnisse liegen als Basis für die in dieser Arbeit erstellten Thesen zugrunde. Aus diesem Umstand werden die Untersuchungsergebnisse ausführlich festgehalten, um sie später in der Diskussion einfließen lassen zu können.

4.4.1 Lokalisation von Ligamenten und Muskeln

3 Straußenhälse wurden alleine dafür genutzt, um Ursprung, Verlauf und Ansatz wichtiger bewegungsrelevanter Gewebe (Muskeln, Bänder) zu untersuchen. Es ergab sich folgendes, stark vereinfachtes Bild:



- 1: Lig. *elasticum*
- 2: M. longus colli dorsalis
- 3: M. cervicalis ascendens
- 4: M. intertransversarii
- 5: M. flexor colli lateralis
- 6: M. flexor colli medialis
- 7: M. longus colli ventralis

Abbildung 23: Anatomische Sektionsergebnisse von $n = 5$ Straußenhälse. Position und Verlauf der wichtigsten Muskeln und Ligamente.

Die Strukturen sind nach Landolt & Zweers (*LANDOLT / ZWEERS, 1985*) benannt worden. Für die Dorsalflexion hat sich der M. longus colli dorsalis und für die Ventralflexion der M. longus colli ventralis als Hauptaktuator herausgestellt. Die Lateralbewegung ist ein Zusammenspiel aus mehreren kürzeren und schmalen Muskelgruppen, die gleichzeitig für die Stabilisation des Halses verantwortlich sind. Darunter fallen M. flexor colli lateralis für die ausscherende Bewegung und M. flexor colli medialis für die gegenläufige Bewegung aus dem Lateralbereich in die

Medianebene. Der *M. cervicalis ascendentis* und *M. intertransversarii* sind für die seitliche Halsstabilisierung verantwortlich.

Haupttragendes passives Element des Straußenhalses ist das *Lig. elasticum*, welches sich von *Processi* zu *Processi* spannt. Nicht eingezeichnet ist das *Lig. nuchae*, welches sich ausgehend von der Brustwirbelsäule über die Halsbasis zu den *Processi* der Wirbel 18. – 8. spannt. Das Nuchalligament ist ein verzweigtes Bändernetz und hat tragende / limitierende Aufgaben im ventralen Maximalflexionsbereich, z.B. bei der Nahrungsaufnahme vom Boden. Ansatzpunkt des *Lig. nuchae* sind die großen *Processi* der Thoraxwirbelsäule (Abb. 4, S. 23).

4.4.2 Gelenkknorpel

Aus der Analyse der Querschnitte ergab sich folgendes Ergebnis über die Mächtigkeit der Knorpelauflagen auf den Gelenkflächen der Straußenwirbel:

Es konnten 10 sehr gut zu erkennende Zygapophysenquerschnitte über den gesamten Hals verteilt vermessen werden. Die Mächtigkeit pro Knorpelaufgabe variiert zwischen 0,5 bis 0,8 mm. Unebenheiten im Knochengewebe werden durch den hyalinen Gelenkknorpel (*PLATZER*, 2003, S.24) ausgeglichen, so dass unterschiedliche Dicken gemessen werden konnten. Durchschnittlich bleibt die Knorpeldicke über die Wirbel verteilt gleich. Eine Ausnahme ist der Gelenkknorpel zwischen Atlas und Axis. Hier beträgt die Mächtigkeit nur 0,25mm pro Knorpelaufgabe. Somit darf bei der Rekonstruktion von Straußenhälsen kaum bis keine Lücke zwischen den Wirbelkörpern im Gelenk gelassen werden.

4.4.3 Zygapophysenposition zueinander

Die relative Position der linken und rechten Zygapophyse ist nicht willkürlich (s. Abb. 24, S.78). Die Nebengelenke stehen zueinander fast immer in einem rechten Winkel (Abb. 24 **B**, S.78). Dieser ist auf der Abb. 22 **B** weiß abgetragen. An der Halsbasis nimmt der Winkel leicht zu, dass Werte von bis zu 105° gemessen werden können. Diese Anordnung verhindert eine Torsion des Halses alleine durch die mechanische Sperrung der Wirbelknochen. Die Zygapophysenspalten können unter den gestrichelten grünen Linien erkannt werden.

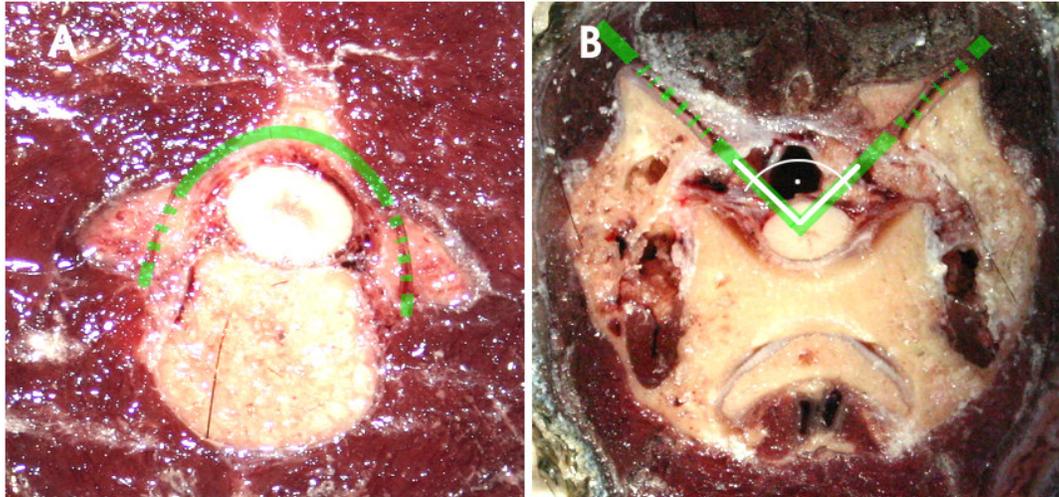


Abbildung 24: Torsionsbewegung ermöglichender Halsbereich (Bild A) und Torsionsbewegung sperrender Bereich (Bild B).

Eine Ausnahme bildet wieder das Gelenk zwischen Atlas und Axis. Da hier eine Torsion erwünscht ist (PROCTOR / LYNCH, 1993), stehen die Zygapophysen auf einer kreisförmigen Bahn (grüne Linie, Abb. 24 A, S. 78) zueinander. Damit ist die torsionsblockierende Wirkung eines rechten Winkels aufgehoben und es kann die Kopfdrehung im Atlas-Axis-Verbund initiiert werden.

4.4.4 Massenverteilung im Straußenhals

Wird zuerst die Kontur des Halses betrachtet, fällt folgendes auf:

Im Allgemeinen ist die Halskontur im Querschnitt, wie auf Abbildung 22 (S. 74) zu sehen ist, an der Halsbasis(A) deutlich oval, wobei sie zu (C) in eine runde Form übergeht. M. longus colli dorsalis und ventralis sind in dem Halsbasisbereich sehr stark ausgeprägt, so dass hier die Halskontur oval ausfällt. Im oberen Halsbereich, in Kopfnähe, muss nicht mehr sehr viel Halsmasse gestützt werden. Hier bedarf es Muskeln, die den Hals in alle Richtungen bewegen können und nicht eine spezielle Richtung bevorzugt ist. Somit fällt die Halskontur im Kopfbereich relativ rund aus.

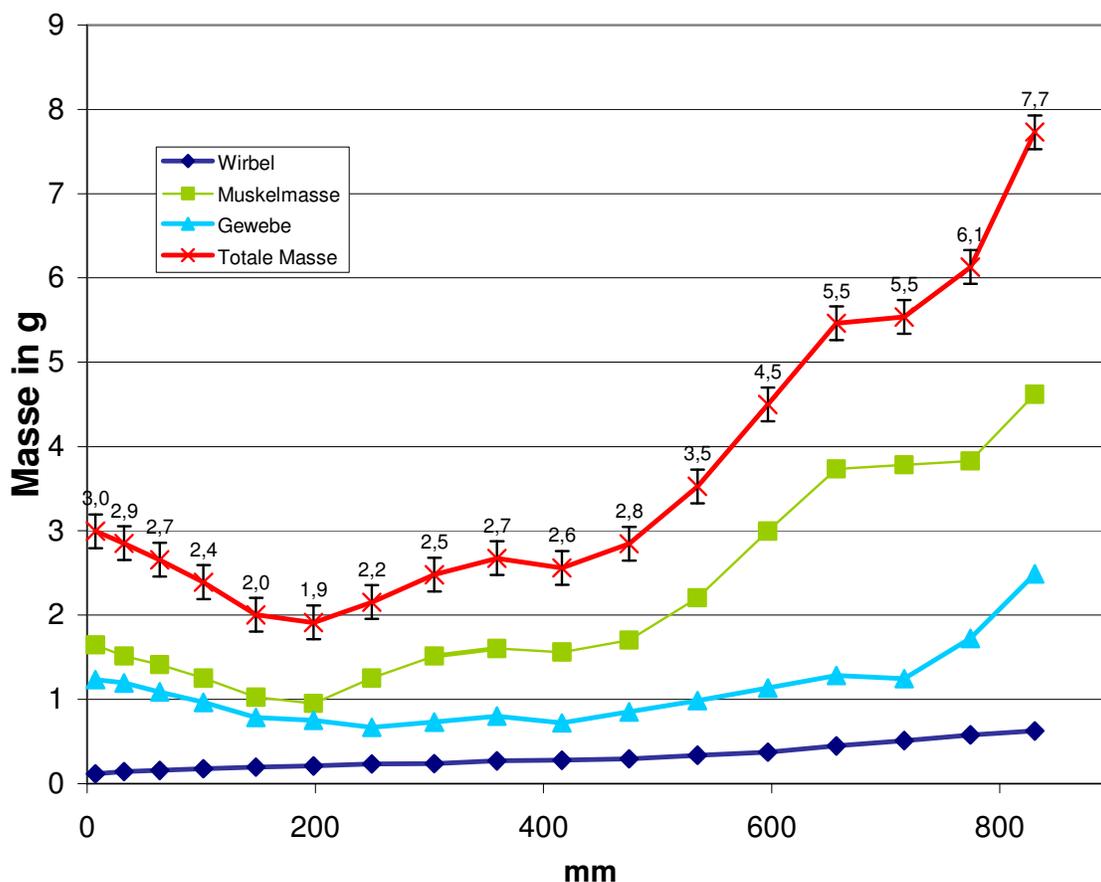


Diagramm 7: Stufenweise Abnahme der Muskelmassen von caudal nach cranial (rostral) bei n = 5 untersuchten Straußenhälsen. Jeder Datenpunkt ist ein Wirbel.

Die Muskelsegmentmasse (grüne Linie) zeigt eine diskontinuierliche Massenabnahme. In zwei Stufen (s. Diagramm 7, S. 79) nimmt die Muskelmasse von der Halsbasis her ab. Die Muskelreduktion erfolgt von 650mm-480mm sowie von 320mm-200mm.

Das Haut- / Luftröhren- / Speiseröhrengewicht (Gewebe) steigt ab 450mm (10 Wirbel) nach caudal stärker an. Daher folgt es leicht dem treppenförmigen Muskelanstieg, der sich natürlich in einem Anstieg des Halsumfanges äußert.

Das Wirbelgewicht steigt von cranial bis caudal kontinuierlich an.

4.4.5 Kraft-Dehnungsanalysen verschiedener Ligamente

Die Ergebnisse der Kraft-Dehnungsanalysen des Nuchalligaments und des *Lig. elasticum* zeigen die unterschiedlichen Aufgabenfelder der tragenden Ligamente in der Halsbewegung.

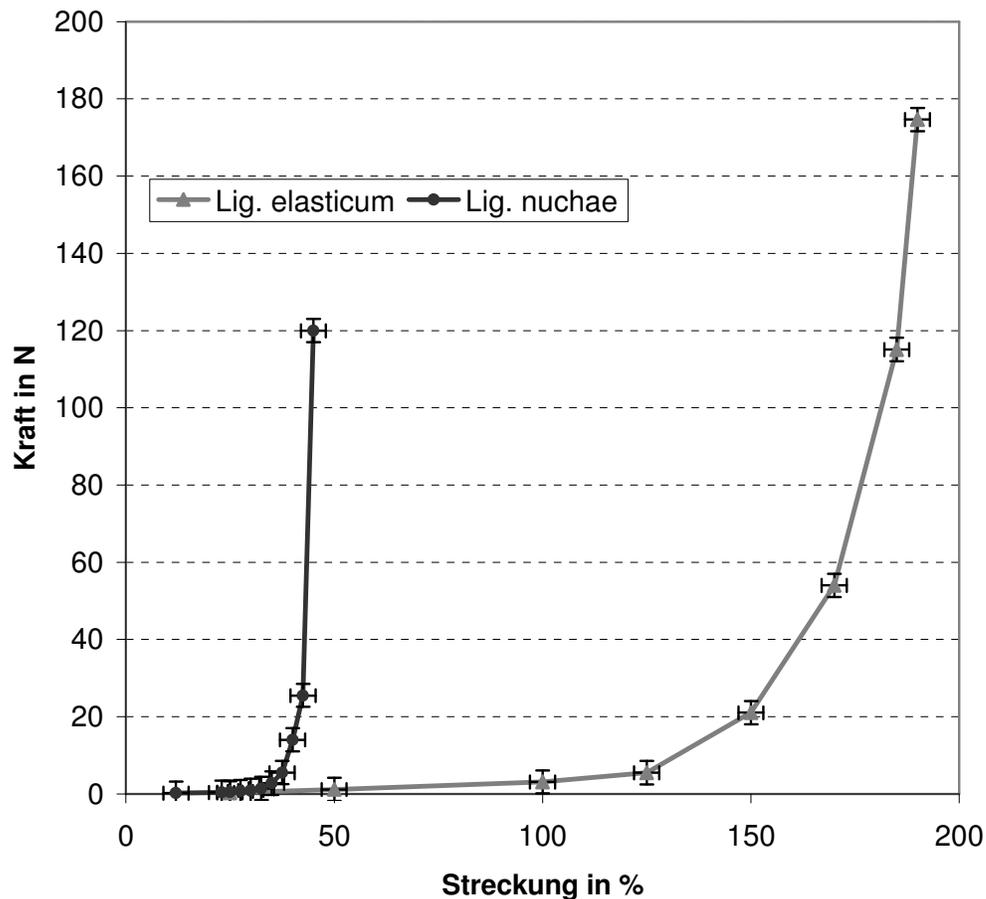


Diagramm 8: Kraftdehnungsanalysen am *Lig. nuchae* und *Lig. elasticum* des Straußes gemessen an jeweils $n = 5$ Ligamenten.

Das Nuchalligament des Straußes konnte in den Experimenten um ~40% gedehnt werden. Bis ~35% bleibt der dazu nötige Krafteinsatz unter ~10N pro Nuchalligament (Querschnitt des Ligaments: ~16mm²).

Ab einer Dehnung von ~35% bis zum Reißen des *Lig. nuchae* bei ~45% Dehnung steigt der Kraftaufwand bis ~120N an. Die aufzuwendende Kraft beim Nuchalligament steigt exponentiell zur Dehnung.

Anders sieht es bei dem *Lig. elasticum* aus. Aufgrund des hohen Anteils des Proteins Elastin (CHRISTEN, 2005) ist das Ligament stark dehnbar. Hier steigt die Kraft über einen großen Dehnungsraum von 0% bis ~190% sehr viel seichter als beim *Lig. nuchae*. Das Elasticumligament kann über einen sehr großen Dehnungsraum gespannt werden. Im Experiment zeigte sich eine Dehnung von 190% zur entspannten Länge. Dabei werden von dem *Lig. elasticum* Kräfte bis ~175N bei einem Querschnitt von ~10 – 20 mm² aufgenommen. Über ~175N reißt das *Lig. elasticum* durch.

4.4.6 Knochendichte bei Straußen und Giraffenwirbel

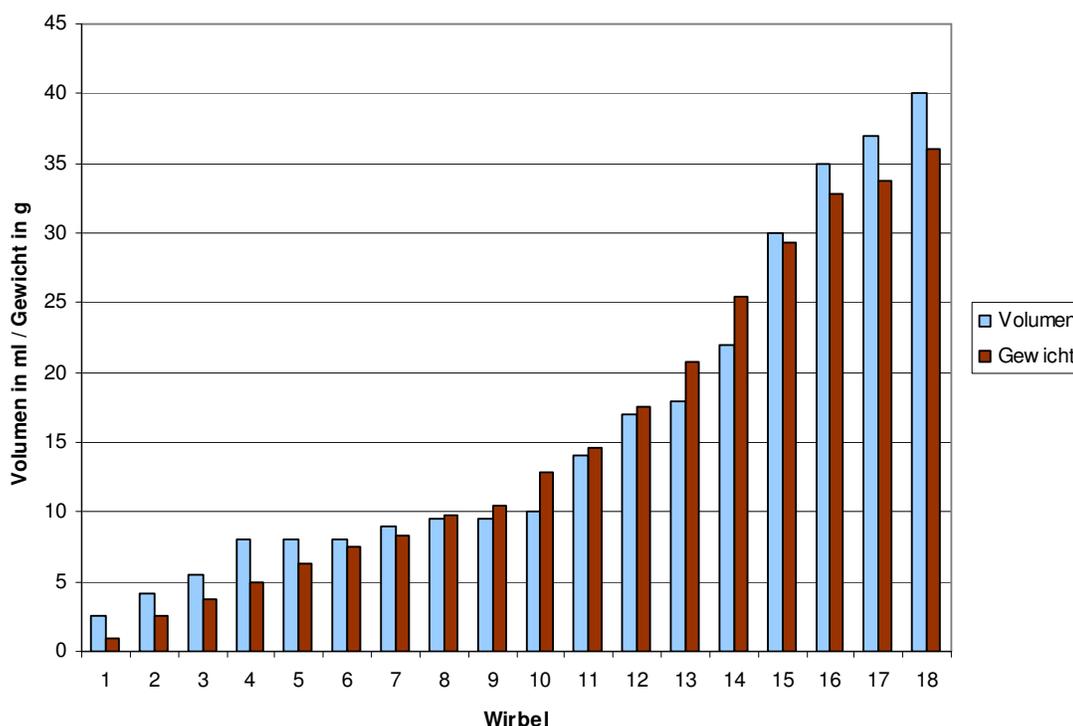


Diagramm 9: Dichtemessungen an Wirbelkörpern des Straußes (n = 2 Individuen (C18: n = 1)).

Die Knochendichte wurde nach einer Apparatur von McNeill Alexander (*Weighing Dinosaurs*) konstruiert (MCNEILL ALEXANDER, 1989).

Die Knochendichte ist bei den untersuchten Straußenwirbeln nicht gleich bleibend. Sie bewegt sich am caudalen Ende bei einem Wert unter 1. Die Wirbelkörper sind also leichter als Wasser. In der Halsmitte ist die Knochendichte hoch, über 1 und nimmt zum cranialen (rostralen) Ende wieder ab. Hier liegt die Dichte wieder unter 1.

Deutlich ist zu erkennen, dass die Wirbelkörper in der Halsmitte eine dichtere Knochengewebsmatrix aufweisen als am caudalen oder cranialen Halsende.

Eine ähnliche Dichteabnahme von der Mitte zur Halsbasis hat *SCHALKWYK* (*SCHALKWYK et al., 2004*) an Giraffenwirbeln festgestellt. Seine Messungen geben nur die Wirbel C3 bis C5 wieder, bei denen aber eine Dichteabnahme von 1,4 zu 1,3 zu erkennen ist. Dies stützt die erhobenen Dichtewerte bei der Straußenanalyse.

4.5 Simulation

4.5.1 Ergebnisse der simulierten Ligamentdehnung durch „Dinosimulate“

Die Ligamentdehnungsanalyse wurde mit dem für diese Arbeit hergestellten Programm „Dinosimulate“ durchgeführt.

Für die Giraffe und das Kamel (s. Diagramm 10, S. 83) wurden durch das Programm „Dinosimulate“ folgende prozentualen Ligamentdehnungen ermittelt, wie sie für eine Ligament ähnlich dem *Ligamentum flavum*, von 0° bis 40° simulierter nach ventral gerichteter Flexion, gelten würden. Dabei wurde der Wirbelaufbau durch die erhobenen morphometrischen Datensätze mittels des Computers simuliert (s. Abb. 9, S. 32) und die Ligamentdehnung durch trigonometrische Algorithmen berechnet.

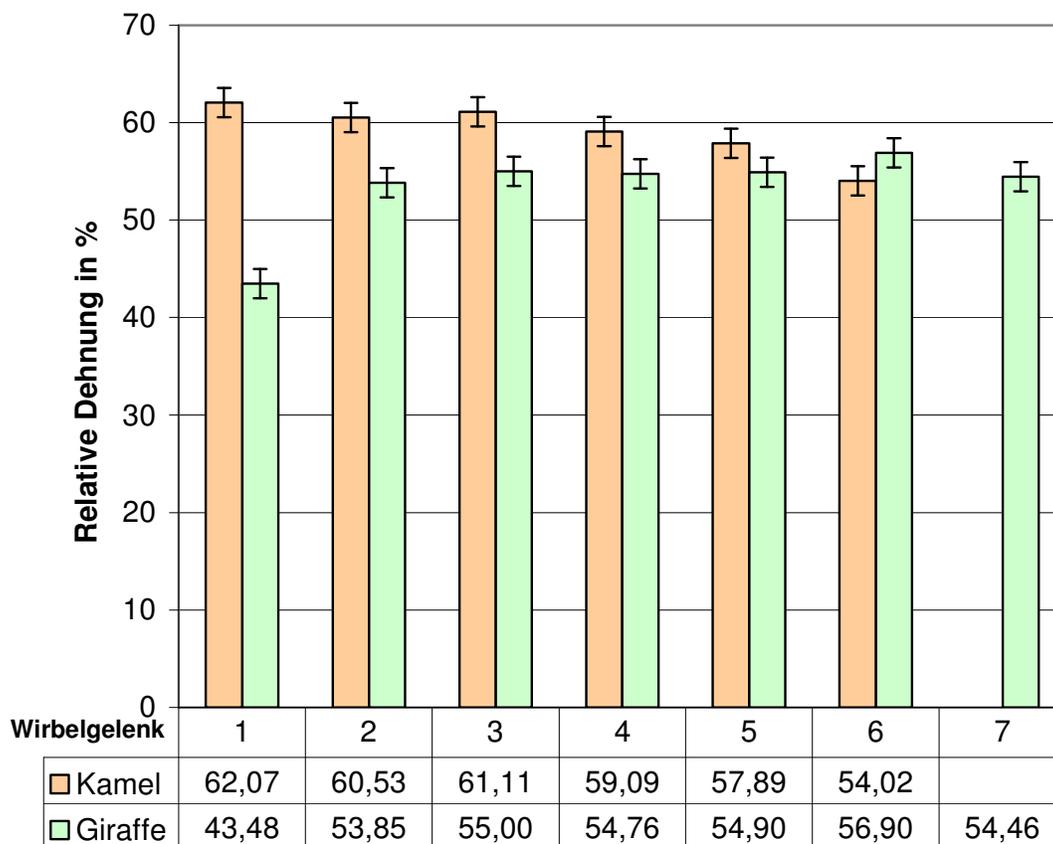


Diagramm 10: Simulierte Ligamentdehnung in % bei 40° Flexion (nach ventral) des jeweiligen Wirbelgelenkes.

Bei der Giraffe ist deutlich zu erkennen, dass die relative Dehnung des simulierten Ligaments bei 0° Flexion (40° absoluter Flexion von der Ausgangstellung aus) in der Halsbasis mit 56,9% am stärksten ausfällt. Der Dehnungsverlauf der simulierten Ligamente nimmt über den Hals verteilt nach cranial nur leicht ab. Zwischen dem 3. Wirbel und Axis besteht noch eine relative Dehnung von 53,85%.

Wie am lebenden Tier zu erkennen ist, wird der Hals in der habituellen Ruhehaltung relativ linear gehalten. Dies zeigen auch die errechneten Ligamentdehnungswerte. An der Halsbasis sind diese etwas höher, da hier der Giraffenhals eine leicht stärkere dorsale Krümmung einnimmt. Diese wird nicht weiter ausgebaut, sondern geht in den bekannten graden Hals der Giraffe über, der nur eine sehr leichte S-Form einnimmt. Diese S-Form wird durch den leichten Spannungsabfall des letzten simulierten Ligaments ermöglicht, der den simulierten Hals etwas nach ventral abfallen lässt.

Beim Kamel liegt ein Schwankungsbereich über den Hals von 54,02% (Halsbasis) bis 62,07% (3. Wirbel und Axis) vor und ist von caudal nach cranial hin ansteigend. Die relative Ligamentdehnung nimmt über den Hals verteilt zu und somit lässt die Möglichkeit einer Ventralflexion nach. Das virtuelle Ligament erfährt von der Halsbasis bis zum Kopf eine Steigerung der Spannung. Das simulierte Flavumligament ist an der Halsbasis nicht sehr stark gespannt, so dass der Hals hier etwas durchhängen kann. Eine eher ventral durchhängende Stellung des Kamelhalses ist durch die schwach ausgeprägte relative Ligamentdehnung des Halsbasisbereiches wahrscheinlich und zeigt sich am lebenden Tier. Durch die weiter nach cranial ansteigende simulierte Ligamentdehnung wird der Hals immer mehr nach dorsal angehoben. Aufgrund dessen kann aus den errechneten simulierten Werten möglicherweise die typische habituelle Ruhehaltung des Kamels abgeleitet werden.

Eindeutig variiert die Ligamentdehnung bei dem Kamel stärker als bei der Giraffe.

Ähnlich liegen die Ergebnisse beim Straußenhals:

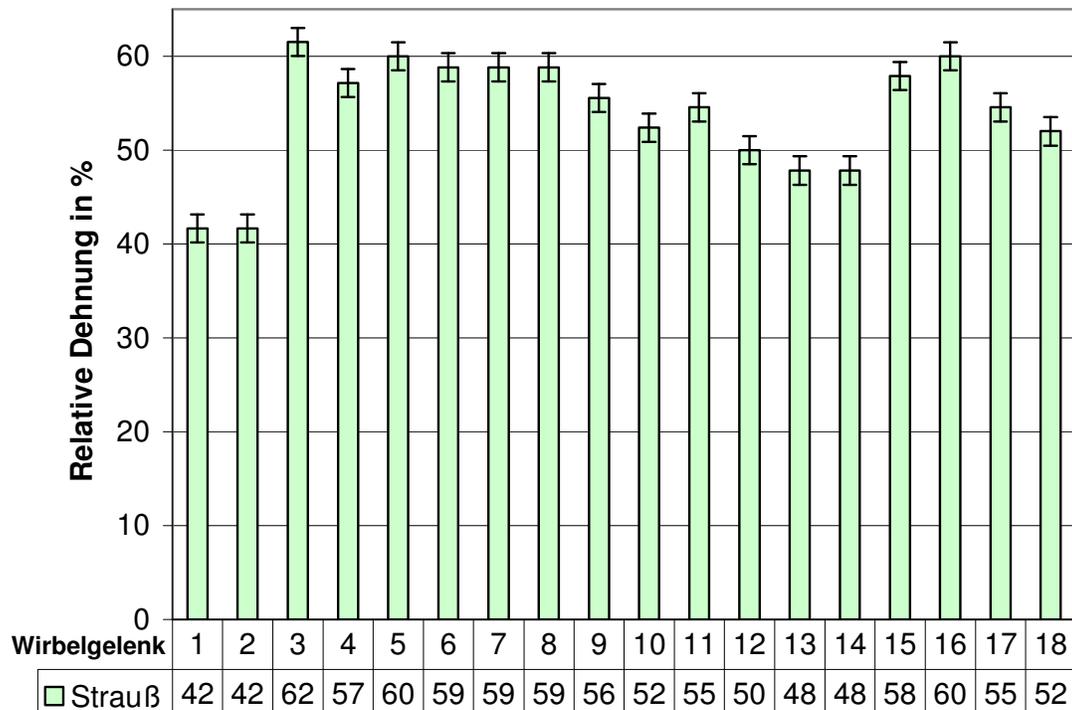


Diagramm 11: Simulierte Ligamentdehnung in % bei 40° Flexion (nach ventral) des jeweiligen Wirbelgelenkes.

Beim Straußenhals hebt sich deutlich der Bereich vom 18. bis 15. Halswirbel ab, der beim lebenden Strauß den Abschnitt des Halses darstellt, der die geschwungene dorsale Form des Halses vorgibt. Der Bereich vom 14. bis zum 12. Halswirbelgelenk ist im Flexionsvergleich wenig gespannt. Dieser Abschnitt der schwächer gespannten Ligamente ist für das absenken des Halses sehr wichtig. In diesem Bereich kann viel kinetische Energie in den *Lig. elastica* gespeichert werden, um sie bei der Rückführung des Halses wieder in die Bewegung einzubringen. Ab dem 11. bis zum 3. Halswirbel verläuft die relative Dehnung der Ligamente stärker und gleichmäßiger. Dies gibt deutlich die gradlinige Halsstellung in der habituellen Ruhehaltung vom 11. bis 3. Wirbelgelenk vor.

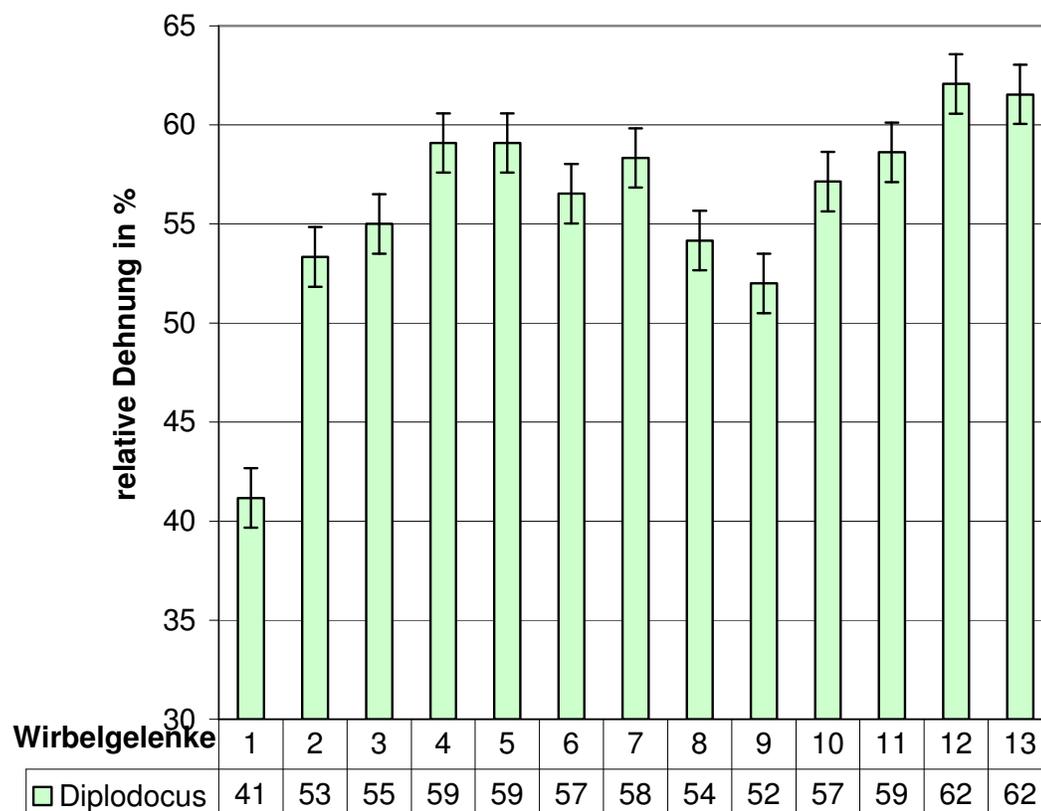


Diagramm 12: Simulierte Ligamentdehnung in % bei 40° Flexion (nach ventral) des jeweiligen Wirbelgelenkes. 3% Standardabweichung wurden angenommen und sind gekennzeichnet.

Der *Diplodocus carnegii* aus dem Bayerischen Staatsmuseum zeigt beim 8. und 9. Halswirbelgelenk bei gleicher Flexion eine schwächere Dehnung als die Ligamente zwischen den übrigen Halswirbelgelenken. Hier ist vermutlich eine stärkere ventrale Flexion des *Diplodocus* möglich als an der Halsbasis oder dem cranialen Halsende. Möglicherweise liegt hier das Flexionszentrum für die dorsoventralen Halsbewegungen.

Die Halsbasis zeigt vom 13. bis 10. Wirbelgelenk eine stärkere Dehnung des simulierten *Lig. elasticum*. In diesem Bereich wird der Hals möglicherweise stärker nach dorsal flektiert. Hier ist außerdem weniger Dorsoventralflexion möglich, als am 8. und 9. Halswirbel. Die Halsbasis wird vermutlich steifer getragen und stabilisiert damit den sehr langen Hals des Tieres. Möglicherweise ist in diesem Halsbereich eine stärker nach dorsal positionierte habituelle Ruhehaltung zu finden, die den Hals etwas weiter über die Horizontale hebt.

Das Ligament zwischen dem 2. bis 7. Halswirbelgelenk wird bei gleicher Flexion stärker gedehnt, sodass hier vermutlich der Hals wieder stärker nach dorsal gehoben wird. Es kann angenommen werden, dass dieser Bereich eher versteift getragen wurde und nicht sehr intensiv bei einer dorsoventralen Flexion beansprucht wurde da vermutlich das dorsoventrale Flexionszentrum beim 8. und 9. Wirbelgelenk lag.

Bei der Analyse der Ligamentdehnung wird das Eigengewicht des Halses vernachlässigt. Es steigen die Durchmesser der Ligamente von cranial nach caudal hin an, woraus vermutet wird, dass hierdurch die Zunahme des Halsgewichtes abgepuffert wird.

Mit dieser Methode können keine absoluten Flexionsänderungen errechnet werden. Es ist aber, wie aus den Ergebnissen der rezenten Tiere ersichtlich, möglich, einen Verlauf der Halsform vorzugeben. Dieser ergänzt die anderen Indikatoren für eine mögliche Halsform bei der Rekonstruktion prähistorischer langhalsiger Tiere.

4.5.2 Knochensperrung im dorsalen Flexionsbereich

Die Knochensperre ist der hauptsächlich limitierende Faktor in der Dorsalflexion der Halswirbelsäule der untersuchten Tiere. Abbildung 25 (S. 88) ist ein Versuch, die Dreidimensionalität dieses Faktors zu verdeutlichen. Der 4. Wirbelkörper eines Kamelskelettes (halbdurchsichtig) wird in seiner Dorsalbewegung durch den 5. Halswirbel gesperrt, indem die Zygapophysenspitzen an den Wirbelknochen des C5 stoßen.



Abbildung 25: C4 (halbdurchsichtig) und C5 des Kamelhalses in dorsaler Extremflexion (Knochensperrung). 7mm für die Bandscheibe sind in die Grafik eingerechnet.

Bei der maximalen Ventralflexion (Abb. 26, S. 89) sperren das *Ligamentum nuchae* (blau) und das *Ligamentum flavum* (grün).

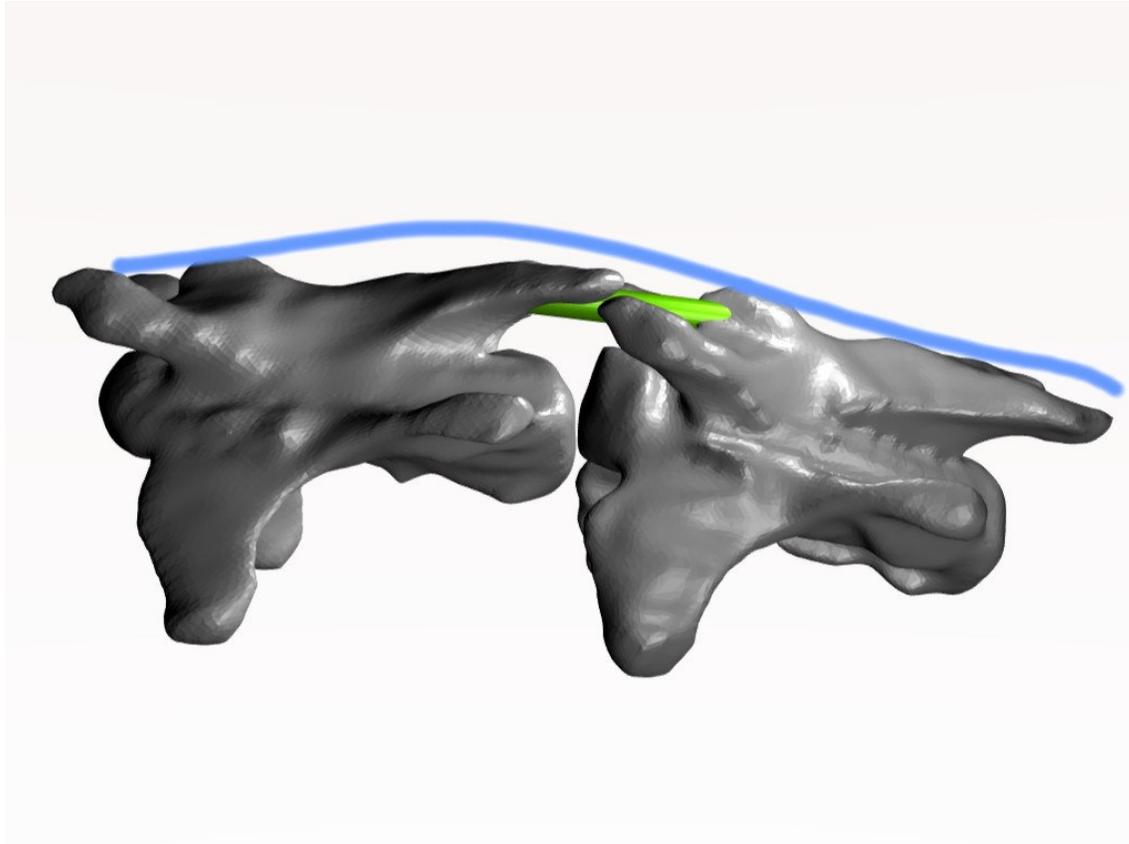


Abbildung 26: 5. und 4. Halswirbel des Kamels in maximaler Ventralflexion. Grün: Lig. flavum, Blau: Lig. nuchae. Muskelgewebe ist bei der Grafik mit eingerechnet, aber nicht eingezeichnet. 7mm Bandscheibe sind in die Grafik mit eingerechnet.

Auf den Abbildungen 25 (S. 88) und 26 (S.89) ist gut zu erkennen, wie sich die Zygapophysen bei der maximalen Ventralflexion zu nur $\frac{1}{4}$ überlappen. Darüber hinaus ist die Abschrägung der Zygapophysenspitzen zu erkennen, die den Zygapophysen eine Kontaktmöglichkeit bei ventraler Extremflexion bietet. Diese scheint für die Ventralflexion sehr von Bedeutung zu sein, da die abgeschrägten Zygapophysenspitzen bei allen Wirbeln der untersuchten Tiere zu finden sind, die eine starke Ventralflexion zulassen. Bei den anderen Wirbeln sind die abgeschrägten Zygapophysenkontaktflächen nicht zu finden.

5. Diskussion

5.1 Funktionsmorphologische Aspekte der untersuchten Hälse

Der funktionsmorphologische Aufbau des Halses zeigt bei allen untersuchten Tieren eine ähnliche Ausprägung. STARCK unterteilt den Hals in 3 Abschnitte: Einen nicht über dorsal streckbaren Bereich kurz hinter dem Kopf, einen ventral konvexen Bereich in der Mitte, der starke Dorsoventralflexionen zulässt und einen dritten, kurzen Abschnitt der relativ unbeweglich ist (STARCK, 1979). Diese decken sich zum Teil mit den in dieser Arbeit entwickelten Halsabschnitten. Es ist aber eine 4-teilige Aufgliederung des Halses angebracht.

Es hat sich gezeigt, dass der Hals in 4 voneinander stark unterschiedliche, sich gegenseitig ergänzende Bereiche eingeteilt werden kann. Um dem Leser die Unterscheidung der Halsbereiche so einfach wie möglich zu machen, werden 4 Begriffe für die einzelnen Halsabschnitte verteilt über diese Arbeit benutzt:

Der *Halsbasisbereich*, der grob das 1. Längendrittel darstellt.

Die *Halsmitte*, die grob das 2. Längendrittel des Halses bezeichnet.

Das *craniale Halsende*, das im letzten Längendrittel des Halses zu finden ist.

Der *Craniocervicalbereich*, der immer Axis, Atlas und das Kopfgelenk einschließt.

Diese Bereiche sind bei jedem untersuchten Tier unterschiedlich gelegen. Sie werden in der folgenden Tabelle definiert:

Tiere Halsber. /	Halsbasis	Halsmitte	Craniales Halsende	Craniocervicalbereich
Giraffe	C7 – C6	C5 – C3	C4 – C2	C2 – C1
Kamel	C7 – C6	C5 – C3	C4 – C2	C2 – C1
Strauß	C18 – C14	C13 – C8	C7 – C3	C2 – C1
Schwan	C24 – C18	C17 – C9	C8 – C3	C2 – C1
Diplodocus	C14 – C11	C10 – C7	C6 – C3	C2 – C1

Tabelle 11: Eingrenzung der 4 Halsbereiche bei den verschiedenen untersuchten Tieren. C= Wirbel

Folgend werden die unterschiedlichen Bereiche und die Aufgaben des Halses diskutiert:

Die Halsbasis

Die Halsbasis ist das caudale Drittel des Halses, welches das vollständige Gewicht des Halses sowie des Kopf tragen muss. Dabei ist die Morphologie der Wirbel funktionell auf den Bedarf der Halsstabilisation abgestimmt. Auf Tabelle 11 (S. 90) ist der betreffende Halsbereich eingegrenzt und kann für die untersuchten Tiere abgelesen werden.

Zygapophysen

Breite (ovale) Zygapophysen (s. Abb. 14, S. 58) verteilen die aufgebrachte Kraft der Halsmasse gleichmäßig auf eine große Fläche, so dass hier das Gewicht des Halses auf das übrige Tierskelett übertragen werden kann. Der Länge-Breite-Index (Länge/Breite) liegt im statischen Halsbereich am höchsten ($>0,5$). Dies zeigt an, dass hier die Zygapophysenkontaktflächen ovaler, verglichen mit cranialer liegenden Wirbelkörpern, sind. Durch den flachen Verlauf der Kontaktflächen, die, zudem durch hyalinen Knorpel (PLATZER, 2003) ausgestattet, eine ideale Verbindung von Pre- und Postzygapophyse zulassen, findet eine bestmögliche Druckübertragung durch die kleinen Wirbelgelenke statt.

Die rechte und linke Zygapophyse eines jeden Wirbels stehen in einem ungefähren 90° Winkel zueinander, um einer Torsion des Halses entgegen zu wirken (s. Abb. 24, S. 78).

Durch den rechtwinkligen Verlauf der Zygapophysenkontaktfläche wird eine hohe statische Stabilität im Wirbelsäulenverlauf erzeugt. Dazu braucht das Tier keine Kraft aufwenden, da allein die Anordnung der Kontaktflächen Stabilität verleiht. Dieser Umstand erhöht das Leistungsspektrum des Halses, da Torsion durch den funktionsmorphologischen Aufbau der Wirbelkörper verhindert wird und das Tier z.B. bei dem Abrufen von Ästen einseitig große Kraft erzeugen kann, ohne den Hals aktiv zu stabilisieren.

Wirbelkörper

Der lange Hebel der Processi (Dornfortsätze) ist für das statische Halten des Halses durch die passiven Elemente, dem *Ligamentum elasticum* (Lig. flavum) und dem

Ligamentum nuchae von Vorteil. Hier können durch die Hebelwirkung der langen Dornfortsätze große Zugkräfte auf die Halswirbelsäule gebracht werden, um den Hals gegen die Schwerkraft zu halten (DZEMSKI, 2005)

Knochendichte

Die niedrige Knochendichte hat zur Folge, dass die Wirbel zwar leicht gebaut sind, dennoch ein großes Volumen (eine größere Fläche) besitzen, um Angriffspunkte für Muskeln, Sehnen und Bänder bereitzustellen. Des Weiteren können die Wirbelgelenke durch diese „Leichtbauweise“ eine große Auflagefläche der Zygapophysen aufweisen, die den Druck adäquat verteilen und somit Belastungsspitzen minimieren, ohne das Gesamtgewicht des Halses weiter zu erhöhen.

Funktionsmorphologisch trägt die geringe Dichte der Wirbelkörper im Halsbasisbereich bei, ein größtmöglichstes Maß an Stabilität zu ermöglichen (große Wirbelkontaktflächen) und dabei maximale Gewichtsreduktion des Halses zu ermöglichen.

Aufgrund der kurzen Hebellängen der gedrunenen Wirbelkörper (Wirbellänge) in der Halsbasis ist eine optimale Kraftunterstützung des gesamten Halses gewährleistet, die nicht unnötig die Halsbasis durch Hebelwirkungen belastet.

Hier zeigt es sich, dass trotz geringer Dichte des Materials ein überaus haltbares und belastungsfähiges Material durch die Natur erzeugt wird, welches als Matrize für viele Ingenieurvisionen erhalten muss.

Funktionsmorphologische Diskussion

Die funktionsmorphologischen Besonderheiten der Halsbasis konzentrieren sich auf die Stabilisierung des Halses. Aus diesem Grund ist der Bereich der Halsbasis in dorsoventraler Richtung der Bewegungsärmste. Trotzdem liegt der Flexionsbereich bei einigen Tieren (Kamel, Giraffe) hier eher im dorsalen Bereich der Flexion.

Mehrere Faktoren verhindern eine starke Ventralflexion:

Zum einen sind es die hohen Processi, die starke und kurze Ligamente zwischen jedem Dornfortsatz gespannt haben. Bewegt das Tier den Hals in ventrale Richtung,

werden durch den langen Hebel der Dornfortsätze diese Ligamente weit auseinander gezogen und somit gedehnt und gespannt.

Die Gewebespernung durch Ligamente greift hauptsächlich bei der Ventralbewegung. Eine Dorsalflexion wird bei den untersuchten Tieren durch Knochensperren limitiert. Die deutliche Aussparung auf der Oberseite der Präzygapophyse passt sich immer genau in Lage und Form an die Postzygapophyse des vorhergegangenen Wirbelkörpers an (s. Abb. 25, S. 88).

Aufgrund der abgeflachten Zygapophysenkontaktflächen (Facies articulares) im Halsbasisbereich ist eine Lateralbewegung bevorzugt in diesem Areal zu finden. Laterale Flexionen werden durch die Morphologie der Wirbel unterstützt und dienen dem Tier dazu, den Hals nach links und rechts zu wenden. In diesem Bereich wird durch die Zygapophysenform wenig ventrale Bewegung unterstützt, da diese eher konkav/konvex geformte Zygapophysen voraussetzt.

Durch die geringe ventrale Bewegungsmöglichkeit braucht das Tier den muskulösen Anteil des Halses bei einem Absenken und wieder Aufrichten des Halses nur gering gegen die Schwerkraft heben. Starke dorsoventrale Flexionen wären hier dem Tier nicht nützlich, da die gesamte Masse des Halses gegen die Schwerkraft gehoben werden müsste. Aus dem Diagram 7 (S. 79) geht hervor, dass der Halsbasisbereich durch die stufenweise Abnahme der Muskelmasse den schwersten Bereich des Halses darstellt. Ihn auf einer Ebene zu belassen ist aus energetischer Sicht zweckmäßig.

Ein anderer Zusammenhang besteht bei einer Drehbewegung der Halsbasis:

Eine laterale Drehbewegung erscheint in diesem Halsbereich besonders sinnvoll, da hier keine zusätzliche Hebearbeit verrichtet werden muss, der den Energiehaushalt des Tieres weiter belasten würde. Der Hals wird auf einer Ebene lateral bewegt (nicht tordiert). Dies ermöglicht dem Tier mit dem Kopf an periphere Orte zu gelangen ohne den Rumpf zu bewegen und somit Energie zu sparen.

Natürlich ist eine laterale Flexion auch in einem geringeren Maße in der Halsmitte und am cranialen Halsende zu finden. Diese Wirbel müssen aber schon die morphologischen Eigenschaften aufweisen, eine weite Dorsoventralflexion zu

unterstützen und dabei noch die ausstehende Halsmasse zu tragen. Die Zygapophysen sind in der Weise ausgerichtet, dass eine Dorsoventralbewegung bei einem Maximum an Stabilität gewährleistet ist. Das Hinzukommen einer weiteren funktionsmorphologischen Eigenschaft würde die Komplexität der Wirbelgelenke erhöhen, die Anfälligkeit für Verletzungen steigern und die Stabilität verringern. Insgesamt wird die Lateralbewegung durch die Wirbelgelenkkapsel (*capsula articularis*) limitiert, die das Hauptgelenk des Hauptwirbelkörpers (*Corpus vertebrae*) umschließt (PLATZER, 2003).

Im Überblick ist die Halsbasis der Abschnitt für das Halten des Halses. Es ist beim Strauß wenig Bewegung zu registrieren. Kamel und Giraffe haben im Halsbasisbereich eine eher nach dorsal gerichtete Flexionsmöglichkeit. Bei allen untersuchten Tieren limitieren Bänder- bzw. Knochensperren die Dorsoventralflexion. Eine Ausnahme bildet hier die Lateralflexion, die durch die besonders flache Zygapophysenform ermöglicht wird. In der Halsbasis setzen die Muskelbäuche an, die ihre Kraft an weiter cranial gelegene Wirbel durch Sehnen leiten. Das Gewicht der Muskelbäuche belastet somit nur den relativ unbeweglich gehaltenen Halsbasisbereich und nicht den dynamischen mittleren Halsabschnitt.

Der mittlere Halsbereich

Das zweite Drittel des Halses aller untersuchten Tiere ist der Bereich, der sehr aktiv in dorsoventrale Bewegungen involviert ist.

Der funktionsmorphologische Aufbau des Wirbelkörpers ist in diesem Abschnitt von dem Aufbau der Wirbel in der Halsbasis deutlich zu unterscheiden:

Zygapophysen

Die Möglichkeit der starken Dorsoventralflexion in diesem Bereich wird durch längliche, leicht konvex geformte Zygapophysen (konkave Präzygapophysen) ermöglicht. Der Länge-Breite-Index (Länge/Breite) der Gelenkflächen (*Facies articulares*) liegt im mittleren Halsabschnitt niedriger als im Halsbasisbereich. Dies zeigt an, dass hier die Zygapophysenkontaktflächen nicht länglicher, verglichen mit caudal liegenden Wirbelkörpern, sind (s. Tabelle 5, S. 59).

Diese Form ermöglicht den kleinen Wirbelgelenken auch bei einer starken Ventralflexion in Kontakt zu bleiben und das Gewicht des ausstehenden Halses an die jeweils folgenden Wirbelkörper zu übertragen. Leichte Abschrägungen der Präzygapophysen- und Postzygapophysenspitzen ermöglichen den kleinen Wirbelgelenken auch bei einer extremen lokalen Wirbelgelenkflexion in Kontakt zu bleiben. Die Schrägen sind nur in dem Bereich erhöhter Dorsoventralflexion zu finden.

Eine Lateralbewegung ist in diesem Halsbereich begrenzter als in der Halsbasis möglich. Die gewölbte Form der Zygapophysen limitiert eine Lateralflexion. Funktionsmorphologisch ist hier klar der Gesichtspunkt einer maximierten dorsoventralen Flexionsunterstützung durch die Zygapophysenform zu erkennen.

Wirbelkörper

Ein weiterer Aspekt, der die Halsmitte klar vom Aufbau der Halsbasis unterscheidet, ist die auffällige Streckung der Wirbelkörperlänge gegenüber dem Halsbasiswirbel (Tabelle 8, S.65).

Bei fast allen untersuchten Tieren sind im mittleren Halsabschnitt die längsten Wirbelkörper vorzufinden, die untereinander ähnliche Längen aufweisen.

Der Strauß stellt eine Ausnahme dar. Hier befinden sich die längsten Wirbel in der Halsbasis. Bei dem Strauß sind trotzdem im mittleren Halsbereich die Wirbelkörper ähnlich lang. Somit korrelieren die längsten Wirbel der Halswirbelsäule nicht in jedem Falle mit der stärksten dorsoventralen Flexionsmöglichkeit. Dies muss bei der Rekonstruktion von prähistorischen langhalsigen Tieren beachtet werden.

Die Verlängerung der Wirbelkörper in der Halsmitte ist zur Halsverlängerung ideal. Die wirkenden Hebelkräfte der langen Halswirbelkörper können von der Muskulatur und dem Bändersystem des Tieres gut kompensiert werden, da die Masse des noch verbleibenden Halses im Vergleich zur Halsbasis relativ gering ist.

Unter energetischen Gesichtspunkten ist diese Halsaufteilung von Vorteil, da Energie zum statischen Halten des Halses gespart wird und diese nun zur Bewegung eingesetzt werden kann.

Knochendichte

Die Knochendichte ist im mittleren Halsabschnitt des Straußes höher als an der Halsperipherie (s. Diagram 9, S. 81). Je dichter die Knochen, desto mehr Belastung hält das Gewebe aus (Currey, 2002). Die Untersuchungen zur Knochendichte beim Strauß haben ergeben, dass das Knochengewebe in der Halsmitte dichter ist als bei den cranial bzw. caudal gelegenen Wirbeln. Nach SCHALKWYK (SCHALKWYK *et al.*, 2003) ist die Dichte des Knochengewebes auch bei der Giraffe in der Halsmitte höher als an der Halsbasis.

Eindeutig korreliert das dichtere Knochengewebe des Straußes mit der Druckaufnahme durch die starken Kräfte, die in der Halsmitte während der Dorsoventralbewegung (s. Diagram 5, S. 52) der untersuchten Straußenhäse auftreten. Auch bei der Giraffe liegt das dorsoventrale Flexionszentrum in der Halsmitte (s. Diagram 1, S. 40). Auch hier befinden sich dichtere Wirbel als an der Halsbasis. Langgestreckte Wirbel mit einem dichten Knochengewebe eignen sich besonders dem Hals den nötigen Halt zu geben und ihn dabei nicht unnötig zu verkürzen. Bei einer gleich bleibenden Dichte der Wirbelkörpermasse müssten die Wirbellängen möglicherweise kürzer gehalten werden, damit der Hals seine Stabilität nicht verliert und möglicherweise Wirbelfrakturen bei starker Flexion auftreten.

Der besondere Aufbau des Knochengewebes kann aus der Literatur entnommen werden (CURREY, 2002).

Funktionsmorphologische Diskussion

Die Dorsoventralflexion ist eine der häufigsten Bewegungsmuster, die von den untersuchten Tieren ausgeführt werden. Sie dient dazu, den Kopf in die Nähe von Nahrungsquellen zu bringen, Pickbewegungen auszuführen oder dem Tier durch Anheben des Halses eine gute Position zum Ausspähen des umliegenden Areals zu ermöglichen.

Diese Bewegungsmuster werden zum größten Teil aufgrund der funktionsmorphologischen Besonderheiten der Wirbelkörper in der Halsmitte ausgeführt.

Da die Muskelmasse in diesem Bereich schon eine große Abstufung erfahren hat (s. Diagram 7, S. 79), wird dieser Bereich mittels Sehnen durch die nach hinten in den Halsbasisbereich verlagerten Muskeln angesteuert. Der M. longus colli dorsalis sowie M. longus colli ventralis sind hauptsächlich für die Kraftübertragung zuständig.

Hier ist deutlich zu erkennen, dass der Hals der untersuchten Tiere im mittleren Bereich für einen großen Bewegungsspielraum ausgelegt ist, der wenig Masse besitzt und somit für die Dorsoventralbewegung bevorzugt ist. Die Energie zur Bewegung des Halses wird dadurch gespart, dass die Muskelbäuche zur Halsbasis hin verlegt sind und der mittlere Halsbereich leichter ist. Somit kann nun die gesparte Energie zur Dynamik des mittleren Halsbereiches beitragen und die Effektivität des Halses steigern. Schnelle Pickbewegungen, wie sie z.B. der Strauß ausführt, sind erst durch diese morphologischen Spezialisierungen energetisch sinnvoll durchführbar.

Der Strauß hat die längsten Wirbel in der Halsbasis (17. Wirbel). Vom 8. bis 13. Wirbel schwankt die Wirbelkörperlänge nur um 3 mm. Hier erfährt der Straußenhals eine starke Halsverlängerung, die noch zum mittleren Halsbereich gerechnet werden kann und somit das aufgezeigte Bild, der längsten Halswirbel in der Halsmitte zur Halsverlängerung bei minimalsten zusätzlichen Halsgewicht, der anderen Tierhälse bestätigt.

Die flexionslimitierenden Faktoren bei der Dorsoventralflexion sind die gleichen wie bei der Halsbasis. Dorsal sind Knochensperren der Zygapophysen für eine Flexionslimitierung verantwortlich. Ventral wird die Halsbeugung durch das Bandsystem, bestehend aus Nuchalligament und *Ligamentum elasticum (Lig. flavum)*, begrenzt.

Lateralflexionen sind in einem geringeren Maße als in der Halsbasis möglich und werden durch die einschränkende Wirkung der Zygapophysen sowie der Wirbelgelenkkapseln limitiert.

Das cranialen Halsende

Das craniale Halsende schließt sich bei den untersuchten Vögeln an den Bereich der Halsmitte an und zeichnet sich durch die Reduktion aller Variablen (ausgenommen der Knochendichte) aus. Die Säugetiere grenzen sich durch das Beginnen des cranialen Halsendes schon während der Halsmitte aus, der in den Craniocervicalbereich hineinreicht.

Zygapophysen

Die Zygapophysen nehmen in ihrer Form eine flachere Ausprägung an und limitieren nun wieder stärker die Dorsoventralflexion.

Der Länge-Breite-Index (Länge/Breite) nimmt im Cranialen Halsende immer weiter ab. Dies zeigt an, dass hier die Zygapophysenkontaktflächen immer länger und schmaler werden (Tabelle 5, S. 59). Die Abschrägung der Zygapophysenspitzen wird geringer.

Durch die sehr schlanke Ausprägung der Zygapophysen im cranialen Halsende (Abb. 14, S. 58 und Abb. 15, S. 60) ist keine starke Lateralflexion möglich und sie bleibt bei allen untersuchten Tieren bei ca. $\sim 15^\circ$.

Wirbelkörper

Die Wirbel werden kürzer und leichter und ermöglichen dadurch ein energiesparendes Bewegen des Halses.

Im cranialen Halsende wird die Wirbelmorphologie auf den Anschluss des Craniocervicalbereiches vorbereitet. Die Wirbel werden kleiner und leichter und verlieren wieder an Dichte.

Knochendichte

Die Knochendichte erreicht ähnliche Werte wie in der Halsbasis. Trotz der kleinen Wirbelkörperausmaße im oberen Halswirbelbereich müssen sie das Gewicht des Kopfes und etwaige positive bzw. negative Beschleunigungen standhalten. Da diese Kräfte in diesem Bereich nicht mehr so hoch sind wie in der Halsmitte des Straußes, wird die Dichte der Wirbelkörpermasse etwas geringer. Das hat eine weitere Einsparung von Gewicht zur Folge, die dem Tier eine bessere Energieverteilung bei der Halsbewegung ermöglicht. Je weniger Gewicht gehoben werden muss, desto effektiver kann ein langer Hals eingesetzt werden.

Funktionsmorphologische Diskussion

Lange Hälse sind nur unter dem Gesichtspunkt der energieoptimierten Bewegung sinnvoll die mehr Aufgaben erfüllen, als es auch kurzer Hälse könnten. Dementsprechend haben sich bei einigen Tierarten die langen Hälse zu verlängerten

Gliedmaßen entwickelt, die unter anderem Greifbewegungen (mit dem Schnabel /Maul) und Stoßbewegungen (mit dem Kopf) erfüllen.

Je mehr Aufgaben ein langer Hals erfüllen kann, desto sinnvoller ist seine evolutionäre Entwicklung. Das craniale Halsende trägt dazu bei, weiter an Halslänge zu gewinnen, gleichzeitig den Hals auf den Craniocervicalbereich vorzubereiten und dabei den Aktionsradius des Halses zu vergrößern.

Der Craniocervicalbereich

Unter den Craniocervicalbereich fallen nur zwei Gelenke. Das Wirbelgelenk zwischen dem 2. und 1. Wirbel, Axis und Atlas, sowie die Verbindung des Atlas zum Kopf, der Craniocervicalbereich. An dem Verbund Axis-Atlas ist ausschließlich eine Torsion möglich (s. Abb. 24, S. 78). Der besondere Aufbau dieses Komplexes ermöglicht eine Drehbewegung um die verlängerte Achse des Halses.

Die Drehbewegung ist für den Kopf bestimmt und dient diesem, sich zu positionieren. Sinnesorgane (Auge, Nase, Ohren) und das Maul (Schnabel) müssen unabhängig vom Körper ausgerichtet werden, damit sich nicht das ganze Tier bei jedem stärkeren Blick zur Seite drehen muss. Insgesamt nimmt die Muskelmasse am Craniocervicalbereich wieder zu, um den Kopf adäquat ansteuern zu können.

Zygapophysen

Der Aufbau der kleinen Wirbelgelenke unterscheidet sich im Craniocervicalbereich stark von dem der restlichen Wirbelsäule. Die Zygapophysen zwischen Atlas und Axis erlauben bei allen untersuchten Tieren eine Torsion von max. 35°(Säuger) bis 45° (Vögel) zu beiden Seiten. Hier verlaufen große Muskelstränge (s. Abb. 22 **D**, S. 74), um den Craniocervicalbereich vor einer Überdrehung zu schützen sowie den Kopf präzise in die jeweilige Position zu bringen (Starck, 1979).

Die untersuchten Präzygapophysenkontakflächen des Axis liegen bei jedem Tier über dem Indexwert des 3. Halswirbels, welches an der beginnenden Torsionsmöglichkeit bzw. an der besseren Druckverteilung liegen kann.

Wirbelkörper

Die Wirbelkörper des letzten Halsbereiches sind gleichfalls die in der Gesamtlänge kürzesten (s. Tabelle 8, S. 65). Hier wird die Last des Kopfes nicht durch die Hebelwirkung langer Wirbelkörper verstärkt, sondern durch kompakte und funktionsoptimierte Bauweise ein hochspezialisierter Halsbereich bereitgestellt. Atlas und Axis sind häufig breiter als der 3. Halswirbel. Vermutlich liegt das an den leichter werdenden Wirbeln die ihr Volumen bei Gewichtsminimierung vergrößern, um dem hoch komplexen Muskelsystem für die Kopfsteuerung mehr Ansatzfläche zu bieten.

Knochendichte

Die Wirbelkörper sind in dem Craniocervicalbereich im Vergleich sehr viel kleiner als die restlichen Wirbel, müssen aber trotzdem großen Kräften standhalten, die bei der Kopfbewegung auftreten. Das Tier nutzt seinen Kopf nicht nur für das sanfte Hin und Her schauen, sondern führt mit diesem Schläge bei Balzkämpfen aus, wehrt sich gegen Feinde oder rupft im Boden fest verankerte Grashalme ab. Dabei müssen die Wirbelkörper den Druck optimal an die weitere Halswirbelsäule abgeben.

Hierzu muss funktionsmorphologisch die Knochendichte der Aufgabe angepasst sein, um im Craniocervicalbereich den Hals unterstützen zu können, indem es den ansetzenden Bändern, der komplexe Muskulatur und Sehnen eine den Anforderungen angemessene Basis bietet. Die Knochendichte ist bei den untersuchten Tierskletten im Craniocervicalbereich gleich bleibend wie im cranialen Halsende. Es reicht offensichtlich für die Stabilität der Wirbel aus, dass hier kein weiteres Gewicht durch dichtere Wirbelkörper zu Lasten der Halsaktivität und des Energiehaushaltes bewegt werden muss.

Funktionsmorphologische Diskussion

Der Craniocervicalbereich bietet in den untersuchten Tierhälsen auf kleinstem Raum die größten Möglichkeiten. In diesem Bereich wird durch das Wirbelgelenk zwischen Atlas und Axis, sowie dem Craniocervicalgelenk zwischen Atlas und Kopf eine maximale Dorsoventral- sowie Lateralflexion ermöglicht, die noch dazu eine Tordierung des Kopfes ermöglicht. In der Literatur wurde diesem Bereich des Halses große Aufmerksamkeit geschenkt, die sich in der Fülle der Literatur widerspiegelt. (LIEM, KARDONG, STARCK, MCGOWAN u.a.)

Die evolutionäre Entwicklung der Axis-Atlas-Kopfgelenke ist dermaßen erfolgreich, dass sie sich über viele evolutionäre Generationen nicht verändert hat. Schon Sauropoden hatten ein Axis-Atlas-Kopfgelenk, welches für die freie Bewegung des Kopfes zuständig war.

Zusammenfassung der funktionsmorphologischen Aspekte des Halses

Auffallend an den untersuchten Tierhälsen sind die Übereinstimmungen der vier Halsbereiche Halsbasisbereich, Halsmitte, craniales Halsende sowie der Craniocervicalbereich und die funktionsmorphologischen Spezialisierungen auf die zu erfüllenden Aufgaben. Deutlich können den vier Bereichen ihre spezifischen Funktionen zugeordnet werden, wobei einem bewusst sein muss, dass alle untersuchten Tiere ihre Hälse anders benutzen sowie sich ihr individuelles Haltungsoptimum bei verschiedenen Verhaltensweisen unterschiedlich ausprägt.

Aufgrund der untersuchten Tierhälsen und der diskutierten Variablen können folgende Aussagen getroffen werden:

- Der Hals kann in 4 funktionell spezifische Bereiche eingeteilt werden: Halsbasis(1/3), Halsmitte (2/3), craniales Halsende (3/3) und Craniocervicalbereich (Axis-Atlas-Kopf).
- Über die Fläche sowie der Form der Zygapophysen kann eine Aussage über die Flexionsmöglichkeit der dazugehörigen Wirbelkörper gemacht werden. Alle untersuchten Tiere haben als limitierenden Faktor der Dorsalbewegung die Knochensperre. Die maximale Ventralflexion (in situ) kann und wird bei allen Tieren bis zu einer Zygapophysenüberlappung von $\frac{1}{4}$ ausgeführt. Abgeschrägte Zygapophysenspitzen zeigen vermutlich eine ausgeprägte Möglichkeit zur Ventralflexion des Wirbelgelenks an.
- Eine hohe Knochendichte zeigt beim Strauß und möglicherweise bei den anderen untersuchten Tieren einen starken dorsoventralen Flexionsgebrauch des Halses in diesem Bereich an, da hier der Hals leicht aber stabil gebaut sein muss.

Andere Parameter, die untersucht wurden, wie der Winkel der Zygapophysen in Verlängerung zum Hauptgelenk, die räumliche Abweichung der Gelenkpfanne zur Gelenkkugel und die allgemeine Morphologie der Halsrippen (Strauß, Schwan, Diplodocus) ergaben keine brauchbaren Ergebnisse, so dass sie nicht als Indikatoren für eine mögliche Halsstellung geeignet sind.

Übertragung der Ergebnisse auf prähistorische Tiere mit langen Hälsen

Die Untersuchungen zeigen, dass es aufgrund der Wirbelmorphologie eines individuellen Wirbels möglich ist, die spezielle Funktion zu beschreiben.

Positionsbestimmung der Wirbelkörper im Halswirbelsäulenverlauf

Die Wirbellänge gilt nicht als aussagekräftiger Indikator für die Reihenfolge der Wirbelkörper, da sie im Verlauf von cranial zu caudal variiert (s. Tabelle 8, S.65). Die Dornfortsatzhöhe ist bei den untersuchten Tieren nach cranial hin abnehmend gewesen. Aber nicht alle Tiere zeigen diese Ausprägung (z.B. der Pinguin). In den meisten Fällen kann aber die Processushöhe in Kombination der anderen Indikatoren als Positionsbestimmung in der Halswirbelsäule benutzt werden. Die gesamte Wirbelbreite und -höhe erfährt eine kontinuierliche Zunahme vom 3. Halswirbel bis zum letzten Basiswirbelkörper, der an der Brustwirbelsäule ansetzt (s. Tabelle 9, S. 66). Somit kann die Wirbelbreite als Indikator für die Positionsbestimmung der Wirbel in der Reihenfolge des Halsskelettes genommen werden. In den Fällen, wo nur einzelne bis nur ein Wirbelkörper bekannt sind, kann aufgrund der aufgeführten Indikatoren eine Vermutung angestellt werden, wo die Position des Halswirbels in dem gefundenen Tier lag. Die Feinjustierung der Wirbelkörper erfolgt über die Zygapophysen. Da die kleinen Wirbelgelenke im direkten Kontakt zueinander stehen, müssen sie auch im prähistorischen Skelett ideal zueinander passen. Dies kann anhand von Vergleichen erfolgen, da unterschiedliche Wirbelkörper wie ein falsches Puzzleteil nicht zueinander passen. In den überwiegenden Fällen sind die Wirbelkörper des versteinerten Halsskelettes durch den Druck im Erdreich verdrückt, sodass eine genaue Zuordnung zweier Wirbel aufgrund der Zygapophysenpassform schwierig und ungenau ist, vor allem, wenn nur wenige Wirbel von einem Gesamtskelett zur Verfügung stehen.

Folgende Tabelle 12 (S.103) gibt einen Überblick über die Indikatoren mit ihren Ausprägungen und Auswirkungen auf die Position des Wirbelkörpers im Halsskelett.

Wirbelkörper- position	Wirbelkörper- höhe, -breite	Processushöhe	Zygapophyse	Wirbelkörper- dichte
Richtung caudal	Zunehmend größer	Zunehmend (Bis auf wenige Ausnahmen (Pinguin))	Größer + runder	Höhere Dichte
Mittige Lage	---	---	---	Niedrigere Dichte
Richtung cranial	Zunehmend kleiner	Abnehmend (Bis auf wenige Ausnahmen)	Kleiner + länglicher	Höhere Dichte

Tabelle 12: Überblick über die Indikatoren zur Positionsbestimmung eines Wirbelkörpers im Halsskelett.

Tabelle 12 kann nur angewendet werden, wenn mehrere Wirbelkörper eines Halsskelettes gefunden wurden, da sie die Attribute der Wirbel miteinander vergleicht und erst daraus Indikatoren werden.

Die Zygapophysen sind ein guter Indikator bei Einzelfunden von Wirbelkörpern. Bei eher rundlichen recht planen Kontaktflächen befindet sich der Wirbel wahrscheinlich in einer dorsoventral flexionsarmen Umgebung, die aber eine gute Lateralflexion durch die Zygapophysenmorphologie unterstützt. Dieser Bereich befindet sich häufig am caudalen Ende des Halses, der Halsbasis. Zeigen die Zygapophysen eher eine schmale, konvexe Ausprägung, ist daraus zu schließen, dass der gefundene Wirbel in einem dorsoventral flexionstarken Halsbereich vorgelegen hat. Dies wäre die Halsmitte, ein sehr dynamischer Halsbereich.

Sind weitere Skeletteile (keine Halswirbel) gefunden worden, können diese als Skalierungshilfe für das zu rekonstruierende Tier dienen. Somit ist es möglich, sehr kleine bzw. sehr große Halswirbel zumindest an das craniale bzw. das caudale Ende des Halsskelettes zu positionieren. Es müssen dazu die anderen Indikatoren passen,

um mit einiger Sicherheit eine Aussage über die Wirbelkörperposition treffen zu können.

Generelle Aussagen über eine dorsoventrale Halsstellung kann mit diesen Indikatoren noch nicht getroffen werden.

5.2 Die Aktuatoren des Halses

Ligamentsysteme des Halses

Es wurden für diese Arbeit zwei der wichtigsten Stabilisierungsligamente experimentell untersucht, um deren Aufgaben bei der Halshaltung und Halspositionierung zu identifizieren. Die untersuchten Ligamente stammen von den sezierten Straußen, Rindern und Pferden. Bei Giraffen und Kamelen haben diese Bänder natürlich andere Ausmaße (größerer Querschnitt, länger), verhalten sich aber ähnlich der untersuchten Ligamente.

Giraffe und Kamel besitzen ein sehr gut ausgeprägtes *Lig. nuchae* sowie *Ligamenta flava* zwischen den Dornfortsätzen (mündliche Mitteilung Preuschott). Strauße besitzen sehr gut ausgeprägte *Lig. elasticum* (s. Abb. 4, S. 23) sowie ein gut entwickeltes *Lig. nuchae* (s. Abb. 4, S. 23) Das *Ligamentum nuchae* wiegt bei einer Giraffe zwischen 1 und 2 kg (mündliche Mitteilung, Hummel). Das Ligamentsystem der untersuchten Tiere ist ein bedeutender Faktor bei der Stabilisierung des Halses (McGOWAN, 1999). Das *Ligamentum nuchae* nimmt dabei eine andere Rolle als das *Ligamentum elasticum* ein. Es konnte beim Strauß eindeutig das *Lig. nuchae* als limitierender Faktor bei der Ventralflexion identifiziert werden sowie das *Lig. elasticum* als haupttragendes Element an der Gesamtmasse des Halses sowie als passiver Aktuator bei der Dorsalflexion. Als haupttragendes Element sowie als passiver Aktuator bei der Dorsalbewegung wird in aktueller Literatur das *Ligamentum nuchae* angegeben (KINGDON 2002, BIEWENER 2001, LIEM 2003 USW.). Leider verweisen sie nicht auf selbst erhobene Datensätze.

Absolute Daten wurden folgend am *Ligamentum nuchae* des Straußes erhoben:

Kraftdehnungsanalysen (Diagramm 8, S. 80) zeigen deutlich, dass die Kraft exponentiell ansteigt, wenn beim *Lig. nuchae* der Bereich der maximalen Dehnung erreicht wird. Bei einer Dehnung von 0% bis ~35% wird eine Kraft von unter 1 Nm benötigt. Das Lig Nuchae kann nur bis zu ~40% seiner entspannten Länge gedehnt werden. Aus diesem Grund findet hier keine langsam einsetzende Speicherung kinetischer Energie bei der ventralen Halsflexion statt, die der dorsalen Flexion zugeführt werden könnte.

Das *Ligamentum nuchae* eignet sich somit besser für das Sperren der Ventralbewegung des Halses als ein energiespeicherndes und bei Bedarf rückführendes Element. Möglicherweise unterscheidet sich das *Lig. nuchae* des Straußes von den physikalischen Eigenschaften des *Lig. nuchae* anderer Tiere. Es liegen keine genauen Daten des *Lig. nuchae* von Giraffe und Kamel vor. Natürlich trägt das Nuchalligament bevor es die Bewegung sperrt das Gewicht des Halses mit und entlastet somit weitere stabilisierende Gewebe des Halses. Ab welcher Flexion das Nuchalligament bei Giraffen und Kamelen das tragen des Halses maßgeblich unterstützt, ist nicht in der einschlägigen Literatur verzeichnet.

Anders ist es beim *Ligamentum elasticum*. Absolute Daten wurden für das *Ligamentum elasticum* des Straußes während dieser Arbeit erhoben: Der lineare Kraftanstieg bei der Dehnung (Diagramm 8, S. 80) deutet auf einen guten kinetischen Energiespeicher hin, der auch schon bei einigen Grad ventraler Halsflexion seine gespeicherte Energie in die dorsale Rückführung des Halses geben kann. Das *Lig. elasticum* lässt sich auf 190% seiner entspannten Form dehnen (Tabelle 8, S. 80). Das besondere beim *Lig. elasticum* ist, dass es schon in einem gespannten Zustand zwischen den Wirbeln sitzt. In einem lebenden Tier kann das *Lig. elasticum* nicht entspannt vorgefunden werden. Bei minimalster Spannung wird das *Lig. elasticum* schon auf 100% vorgespannt, so dass es sich nur noch um weitere 90% der entspannten (extrahierten) Ausgangslänge dehnen kann.

Bei 100% Dehnung des *Lig. Elasticum* müssen ~3 Newton aufgewendet werden. Das setzt aber eine extreme Dorsalflexion voraus. Bei einem Straußenhals in Ruhestellung ergibt sich eine Dehnung von ~140% (+-10%) der *Lig. elasticum*. Das würde bedeuten, dass die *Lig. elasticum* mit ~15Nm bis ~20Nm Spannung zwischen den Wirbeln ziehen (s. Diagramm 8, S. 80).

Simulierte Ligamentdehnung

Ergebnisse des Programms „Dinosimulate“ zeigen, dass die dorsoventrale Ligamentdehnung des *Lig. elasticum* bei den untersuchten Tieren unterschiedlich ausfällt (Diagramm 10, 11, 12, S. 83, 85, 86).

Bei dem Kamel ist bei gleicher Flexion (40° absoluter ventraler Flexion vom maximalen dorsalen Flexionsgrad, nicht $+40^\circ$ relativ zur Horizontalen!) der Wirbelgelenke ein Unterschied von $\sim 10\%$ (Tabelle 11, S. 83) von dem etwas schwächer gedehnten Halsbasisbereich zu dem etwas stärker gedehnten cranialen Bereich zu erkennen. Es darf nun angenommen werden, dass der Kamelhals durch die schwächere Spannung der Ligamente im Halsbasisbereich „durchhängt“. Die im Flexionsvergleich weniger stark prozentual gespannten Ligamente an der Halsbasis des Kamels lassen die Wirbelkörper etwas mehr nach ventral flektieren, da fast das gesamte Gewicht des Halses durch die Ligamente gehalten wird. Wäre das simulierte Ligament stärker gespannt, hätte dies einen dorsalen Anstieg des Halses zur Folge, da sich die Masse des Halses nicht ändert, das Ligament aber mehr Kraft benötigt, um gedehnt zu werden. Auffällig ist, dass sich der Kamelhals durch seine Formgebung von dem der Giraffe unterscheidet und dies sich auch in der prozentualen Ligamentdehnung widerspiegelt.

Bei der Giraffe verläuft die prozentuale Ligamentdehnung über den Hals relativ gleichförmig. Der Schwankungsbereich liegt bei dem simulierten Ligament der Giraffe unter 5% (Diagramm 10, S. 83). Auch der Giraffenhals zeigt in der habituellen Ruhehaltung einen sehr linearen Aufbau, der keine starke Dorsoventralflexion im Basisbereich aufweist (s. Abb. 18, S. 69).

Die prozentuale Ligamentdehnung kann als sehr guter Indikator für die grobe habituelle Ruhehaltungsform des Tieres genutzt werden.

Muskelsystem des Halses

Die Muskelmasse ist für die spezialisierten Halsbereiche des untersuchten Tieres optimiert. Die Muskelmasse wird stufenweise, nicht linear, von caudal nach cranial abgebaut (Diagramm 7, S. 79). Das hat den Vorteil, dass in der Halsmitte weniger Muskelmasse zu bewegen ist als im Halsbasisbereich. An der Halsbasis sind die Muskelbäuche angelegt, die mittels Sehnen ihre Kraft für die Dorsoventralflexion zur Halsmitte und dem cranialen Halsende liefern. Die Sehnen haben ihren Ansatzpunkt an den Spitzen der Processi bei *M. longus colli dorsalis* bzw. an den Unterseiten der Wirbelhauptkörper beim *M. longus colli ventralis*. (s. Abb. 23, S. 76).

An der Halsmitte, am cranialen Halsende sowie dem Craniocervicalbereich werden nur die Muskeln angelegt, die für die Lateralbewegung sowie die leichte Unterstützung der Dorsoventralbewegung zuständig sind. Das hat den großen Vorteil, dass für die Dorsoventralbewegung der Halsmitte relativ wenig Muskelmasse mitbewegt werden muss, trotzdem hier die Kraft leistungsfähiger Muskeln (*M. colli dorsalis/ ventralis*) genutzt werden kann.

Die Verschiebung der Muskelbäuche zum Körper (nach proximal) hin ist für die Extremitäten von Tieren schon lange bekannt (*PREUSCHOFT et al., 1994*). Bei den Gliedmaßen fast aller Tiere wird die Kraft durch lange Sehnen zu distalen Elementen der Gliedmaßenbewegung geleitet (*STARCK, 1982 / KINGDON, 2002 / LIEM, 2001*). Dass diese morphologische Besonderheit auch bei Hälsen zu finden ist, wird in der einschlägigen Literatur nicht beschrieben.

Übertragung der Ergebnisse auf prähistorische Tierhälse

Die Analyse der Ligamentsysteme langhalsiger rezenter Tiere ergibt neue Aspekte für die Halsrekonstruktion prähistorischer Tiere mit langen Hälsen.

Die mögliche Ligamentdehnung kann als Indikator dienlich sein.

Es ist sehr schwierig, die Ligamentansatzpunkte bei Wirbelkörpern prähistorischer Tiere zu lokalisieren und von Muskelansatzstellen zu unterscheiden (*Endo, 1997*).

Ist das bei einem Fund dennoch möglich, ergeben sich neue Interpretationsindikatoren für die Halsstellung. Es muss bei diesen Überlegungen immer davon ausgegangen werden, dass das untersuchte Ligament ähnlich dem *Lig. elasticum* aufgebaut ist und eine schwach ansteigende Kraftdehnungskurve besitzt (s. Abb. 8. Seite 80).

Werden die Ligamentlängen bei einer maximalen dorsalen Flexion vermessen und mit denen in neutraler Haltung positionierten Halses verglichen, so können die Messwerte ein Indikator für eine mögliche Halsstellung sein.

Sind die Ergebnisse der Simulation eher gleich bleibend, kann von einem mehr linearen Verlauf des Halses ausgegangen werden. Variieren die Werte dagegen stark bzw. ist ein Anstieg oder ein Abfall der prozentualen Dehnungen zu erkennen, ist als Begründung dafür eine Beugung im Halsverlauf anzunehmen. Dabei zeigt eine

etwas schwächere prozentuale Dehnung einen eher durchhängenderen Halswirbelsäulenverlauf an und eine etwas stärkere prozentuale Dehnung eine stärker nach dorsal gebogenere Halswirbelsäulenform

5.3 Flexionen der untersuchten Hälse

Standart-Halspositionen der untersuchten Tierarten

Standart-Halspositionen der untersuchten Tiere sind die Halsstellungen beim ruhigen Stehen, bei dem sich Fortbewegen und beim Fressen. Sie unterschieden sich durch den dorsoventralen Halswinkel. Jedes der untersuchten Tiere weißt in situ eine individuelle habituelle Ruhe-, Fortbewegungs- sowie Fresshaltung des Halses auf (Vergleiche Abb. 8, 9 und 10).

Bei allen untersuchten Tieren war die Ruhestellung deutlich von der ventraler gelegenen Fortbewegungsstellung abzugrenzen. In der habituellen Ruhehaltung sind die Ligamente in der Weise gespannt, dass sie die Masse des Halses gegen die Schwerkraft halten (s. Abb. 19, S. 70). Das Tier braucht lediglich die Muskulatur zur leichten dorsoventralen und seitlichen Stabilisierung einzusetzen. Dieser Mechanismus dient der unter energetischen Gesichtspunkten ökonomischen Krafteinteilung (MCNEILL ALEXANDER, 2002 / BIEWENER, 2003) und ermöglicht dem Tier einen optimierten Einsatz des Halses, ohne übermäßige Belastungen in Kauf nehmen zu müssen, wenn der Hals nicht zum Erreichen von Nahrung oder zur Abwehr von Feinden genutzt wird. Elektromyogramme (Muskelaktionspotenziale) konnten für diese Arbeit aufgrund des unkooperativen Verhaltens der untersuchten Tiere nicht abgenommen werden.

Die Fortbewegungsstellung ist bei den untersuchten Kamelen und Giraffen mit der leichten ventralen Beugung des Halses (dem Herabsenken des Halses) verbunden, um die tragenden und stabilisierenden Ligamente der Halskonstruktion zu dehnen und somit eine Versteifung (Spannung) des Halses zu erzeugen. Der Strauß verstärkt sein „S“-Form des Halses, um möglicherweise kinetische Energie bei starker Laufbewegung in der Form zu speichern und kontrolliert abzugeben, um in der Weise Belastungsspitzen abzupuffern.

Die in den Ligamenten gespeicherte kinetische Energie festigt den Hals und gleicht oszillierende Bewegungen bei der Fortbewegung aus. Dies verhindert ein unkontrolliertes Ausbrechen des Halses. Durch den stabilisierenden Effekt (DZEMSKI 2005) kann der Kopf ruhig gehalten werden und die lebenswichtige visuelle Erfassung (STARCK, 1982) der Umgebung ist für das Tier auch beim Laufen optimal.

Die Fresshaltungen sind bei den untersuchten Tieren sehr unterschiedlich.

Giraffen fressen überwiegend an höher gelegenen Möglichkeiten bei einem Halswinkel zwischen $+30^\circ$ und $+70^\circ$ (s. Abb. 11, S. 42). Kamele bevorzugen umweltbedingt das Gras auf dem Boden bei einem Winkelbereich zwischen -40° und 0° (s. Abb. 12, S. 48) Strauße picken Körner oder fressen Insekten oft senkrecht unter ihnen auf und liegen deshalb bei einem Winkelbereich zwischen -90° und -25° (s. Abb. 13, S. 54). Hieraus ist zu erkennen, dass sich die überwiegende Fresshaltung von den drei hauptsächlich untersuchten Tierarten sehr unterscheidet.

Trotz ähnlichem Wirbelkörperaufbau mit den schon aufgeführten Merkmalen scheint sich daraus keine in situ Standard-Position wie die habituelle Ruhehaltung des Halses abzuleiten. Alleine aus den herausgearbeiteten Indikatoren (Zygapophysenfläche, Wirbelkörperdimension, Wirbelkörperdichte) der Wirbelkörper ist keine eindeutige Aussage darüber zu treffen, warum z.B. der Giraffenhals gestreckt, aber der Kamelhals gewinkelt getragen oder ob der Hals eher über, an oder unter der Horizontalen in der habituellen Ruhehaltung positioniert wird.

Die dorsoventralen Extrempositionen im Vergleich zur habituellen Ruhehaltung

Die in situ gemessenen dorsalen Extremflexionen passen sehr gut mit den Skelettflexionsergebnissen überein (Tabelle 3 und 4, S. 44 und 50). Die Skelettflexion aller untersuchten Tiere zeigt eindeutig, dass die limitierenden Faktoren der Halsbewegung in dorsaler Richtung die Knochen bzw. Gewebehemmung sind. Dabei stoßen die, mit der Gelenkkapsel überzogenen, Spitzen der Postzygapophysen auf die Basis der Präzygapophyse und sperren somit eine weitere Bewegung nach dorsal.

Anders ist es bei der in situ Ventralflexion. Hier sperren die Ligamente, vornehmlich das Nuchalligament sowie das *Lig. Elasticum (Lig. flavum)*, eine weitere Bewegung nach ventral. Als limitierender Faktor bei der ventralen Skelettflexion wurden die Ergebnisse von der Straußenflexionsanalyse des präparierten Halses genommen. Dem Hals wurden alle Bänder entfernt, so dass nur noch die Gelenkkapseln um die Wirbelgelenke bestanden und diese zusammenhielten. Dabei konnte eine Ventralflexion soweit ausgeführt werden, dass sich nur $\frac{1}{4}$ der Zygapophysenflächen überlappten. Bei der lateralen Flexion waren es nur noch $\frac{1}{8}$ der

Zygapophysenfläche, die in Kontakt zueinander standen. Für die Halsstellungsanalyse der prähistorischen Tiere sind die Resultate der maximalen Dorsoventralflexion der Skelettanalyse verglichen mit der eingenommenen habituellen Ruhehaltung von Wichtigkeit.

Werden alle Wirbel in eine genaue Stellung zwischen der dorsalen sowie ventralen Extremlflexion gebracht, ergibt sich eine ideale skelettale Ruhestellung, bei der sich die Zygapophysen der Wirbelkörper optimal überdecken (s. Abb. 16, S. 62). Die Halshaltung bei der Giraffe läge nun bei $\sim 25^\circ$ über der Horizontalen, beim Kamel bei $\sim 30^\circ$ sowie beim Strauß bei $\sim 45^\circ$. Die in situ Ruhestellung liegt aber bei allen drei untersuchten Tieren deutlich höher (s. Tabelle 7, S. 64).

Ein möglicher Grund für die nach dorsal verschobene habituelle Ruhehaltung kann mit der Druckverteilung auf den Wirbelgelenken zusammenhängen. Je senkrechter der Hals gehalten wird, desto weniger Belastung (Drehmoment) entsteht durch die Hebelwirkung des Halses und muss durch Gewebe (Muskeln, Bänder) stabilisiert werden, um den Hals energetisch günstig zu tragen. Dieser Umstand ist möglicherweise wichtiger, als dass die Zygapophysenkontaktflächen ideal aufeinander liegen. Ein waagerechtes Tragen belastet die stabilisierenden Elemente des Halses mehr, als wenn er in einer senkrechteren Position gehalten wird. Dabei spielen auch die wenigen Grad Differenz zwischen der skelettalen Best-Fit-Position und der habituellen Ruhehaltung eine wichtige Rolle.

Eine exemplarische relativierte Rechnung soll dies verdeutlichen. Bewusst werden hier reale Werte vermieden, damit nicht der Eindruck einer scheinbaren absoluten Genauigkeit entsteht sowie die Erkenntnisse auf andere Tiere übertragbar bleiben. Der Hals wird als nicht biegsame Gerade angenommen.

Mit der Formel

$$T = \text{Schwerpunkt} \times (\cos \alpha)$$

kann das Drehmoment des Halses an der Basis berechnet werden. Der Schwerpunkt wird in der Beispielrechnung bei 1m angenommen. α ist der Winkel, den der Hals

einnimmt. Dabei ist 1 die maximale Belastung für Muskeln und Bänder. Diese Situation entsteht bei dem horizontalen Positionieren des Halses. 0 bedeutet keine Belastung für die Ligamente und Muskeln. Dies ist theoretisch nur bei einer exakten 90° Stellung des Halses möglich.

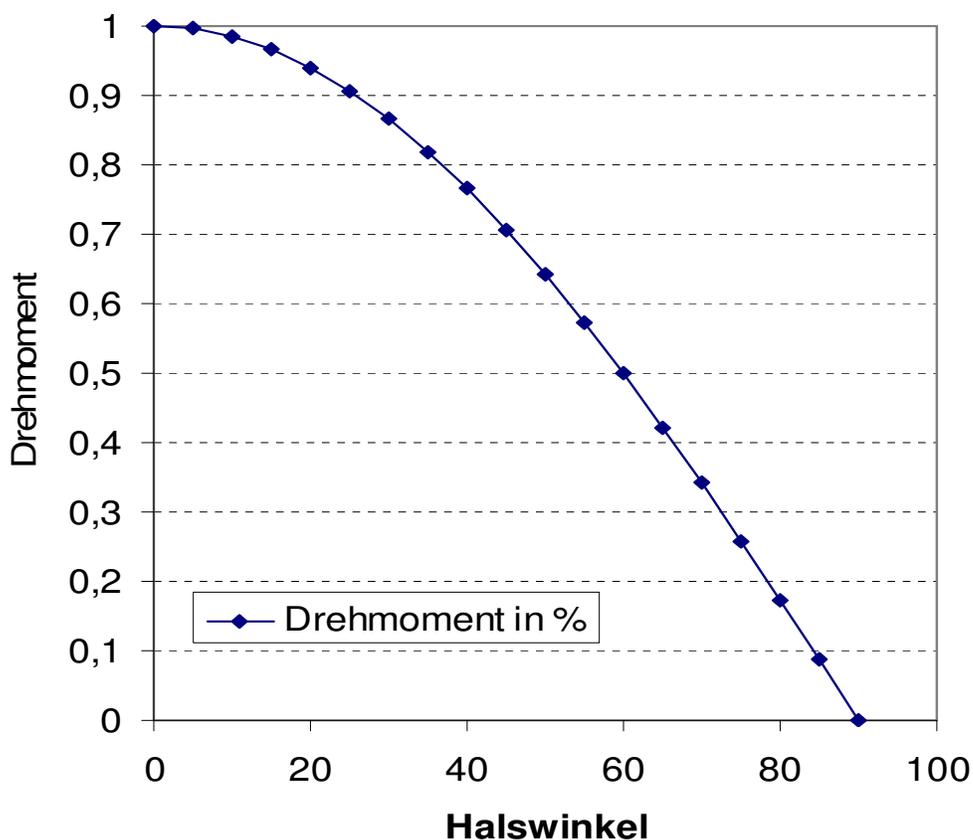


Diagramm 13: Drehmoment des Halses an der Halsbasis bei verschiedenen Halspositionen

Deutlich ist auf Diagramm 13 (S. 113) zu erkennen, dass ein weit nach vorne (horizontal) ausladender Hals durch die Hebelwirkung stark die stabilisierenden Elemente des Tieres belastet und viel Energie verbraucht. Das Drehmoment ist sehr hoch. Ein mehr vertikal positionierter Hals trägt sein Gewicht eher auf den passiven Wirbeln und belastet die Muskeln und Ligamente weniger.

Wird die weit verbreitete habituelle Ruhehaltung der Giraffen von 45° als Beispiel genommen, belastet das die Muskeln und Ligamente mit ~70% der Maximalen Belastung bei einer horizontalen Halsstellung. Eine habituelle Ruhehaltung von 55°

(sehr viel öfter als 45% eingenommen, dies zeigen die in situ Flexionsunteruschungen) belastet die stabilisierenden Gewebe mit ~57%. Ungefähr 13% weniger Drehmoment, welches eine Entlastung für das stabilisierende Gewebe der Giraffe darstellt.

Diese Überlegungen sollten unbedingt bei der Rekonstruktion von prähistorischen Tieren mit langem Hals bedacht werden, da anzunehmen ist, dass eine Ruhestellung auch größtenteils ökonomisch günstig war. In wie weit die Ligamente passiv Kraft in die Halsstellung einfließen lassen und somit die Muskeln entlasten (MCNEILL ALEXANDER, 2002), muss gesondert untersucht werden. Festzuhalten bleibt, dass das Ligamentsystem einen großen Anteil an der Stabilisierung der Halses hat.

Unterschiede der lokalen Flexion und Gesamtflexion der untersuchten Hälse

Die Flexionsanalysen der untersuchten Tiere haben gezeigt, dass die einzelnen Wirbelgelenke in den lebenden Tieren eine Beugung bis zur maximalen skelettal möglichen Flexion zulassen. Bei der Dorsalbewegung ist das an allen untersuchten Tieren zutreffend gewesen. Die Ventralbeugung des Halses weist aber einige Besonderheiten auf:

Bei lokal begrenzter ventraler Flexion des Halses, z.B. in der Halsmitte, können ein oder mehrere Wirbelgelenke maximal flektiert werden. Dies hat seine Ursache in dem schwächer gedehnten Nuchalligament, welches eine starke Ventralbewegung limitiert. Da nur einzelne Elemente des Halses gebeugt werden, setzt die limitierende Wirkung des Nuchalligaments später ein, da nicht jeder Wirbel hintereinander (seriell) mit dem *Lig. nuchae* verbunden ist. Es überspannt mehre Wirbel. Somit ist mehr Ligamentgewebe für eine lokale Flexion verfügbar.

Bei der ventralen Gesamtflexion wird das Nuchalligament in seiner Gesamtheit gespannt und limitiert früher als bei der lokalen Flexion die Bewegung des Halses nach unten. Aus diesem Grund muss bei der Festlegung einer Halsflexion immer beachtet werden, ob der Hals gesamt oder nur teilweise ventral flektiert.

Stellung der Brustwirbelsäule zur dorsoventralen Halsstellung

Um die Halsstellung für die untersuchten Tiere genau bestimmen zu können, reicht es nicht aus, alleine die Ruhestellung zu kennen, die sich aus den bis jetzt ermittelten Indikatoren ergibt. Der 7. Halswirbelkörper setzt nicht zwangsläufig an einem horizontal gelegenen 1. Thoraxwirbelkörper an. Schon hier ist eine dorsoventrale Inklination zu erkennen, die sich aus dem Gesamtaufbau des Tierskelettes ergibt.

Bei den untersuchten Tieren ist der 1. Thoraxwirbel der Giraffe mit $\sim 20^\circ$ der dorsal am stärksten deklinierte Wirbel in der Grundhaltung des Tierskelettes. Bei den Kamelen liegt der T1 bei $\sim -20^\circ$ unter der Horizontalen. Die untersuchten Strauße zeigen beim T1 einen relativ horizontalen Verlauf. Strauße haben durch ihre bipedalen Grundaufbau die Möglichkeit, den Neigungswinkel des T1 stärker als die Säugetiere zu ändern, indem sie ihren Körper leicht nach vorne oder hinten neigen. Dies ist bei Giraffen oder Kamelen nur dadurch zu erreichen, dass sie ihre Vorderbeine oder Hinterbeine spreizen bzw. einwinkeln. Geschieht dies hinten, erreicht das Tier eine positivere Inklination. Werden die Vorderbeine verändert, deklinieren die Tiere in eine negativere Haltung des T1.

Aus diesen Erkenntnissen ergibt sich, dass die bis jetzt festzusetzende habituellen Ruhestellung sowie Fortbewegungshaltung aus den genannten Indikatoren auf die räumliche Position des 1. Thoraxwirbelkörpers gesetzt werden muss. Aus diesem Grund muss bei Giraffen eine $\sim 20^\circ$ -, bei den Kamelen ein $\sim -10^\circ$ - und bei den Straußen ein $\sim +20^\circ$ -Korektur der Halshaltung erfolgen.

Für die Rekonstruktion in der rezenten Form unbekannter Tiere ist es daher von großer Wichtigkeit, sehr präzise bei der Positionierung des ersten Thoraxwirbels vorzugehen. Geringe Abweichungen der T1-Inklination wirken sich in einer starken Änderung der habituellen Ruhestellung bzw. Laufhaltung der zu rekonstruierenden langhalsigen prähistorischen Tiere aus.

Übertragung der Ergebnisse auf prähistorische Tierhälse

Bei (fast) vollständigen Skeletten, vor allem im Halsbasisbereich, kann eine gut begründete Vermutung zur Halsstellung des prähistorischen Tieres aufgestellt werden, die sich aus den Extremflexionen ableitet. Als Halsstellungsindikator wird die maximale Ventral- sowie die maximale Dorsalflexion herangezogen, sowie die Position bei der die Zygapophysenkontaktflächen ideal aufeinander liegen (Best-Fit-Position (s. Abb. 16, S. 62).

Der Anhaltspunkt der Best-Fit-Position dient dazu, eine Theorie über die minimale habituelle Ruhehaltungsposition bei prähistorischen Tieren aufzustellen. Dabei wird zu Grunde gelegt, dass die habituelle Ruhehaltung aller untersuchten Tiere immer über der Best-Fit-Position lag (s. Tabelle 7, S. 64).

Es ist nun möglich, eine Untergrenze für die habituelle Ruhehaltung anhand von quantifizierbaren Messgrößen festzulegen, die mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht bei der habituellen Ruhehaltung unterschritten wurde.

Als Indikator kann eine einfache Formel entwickelt werden:

Best-Fit-Position = unterer Grenzwert für die habituelle Ruhehaltung

Es sind in diesem Stadium der Untersuchung nicht nur Aussagen über die Ruhestellung möglich.

Gleichzeitig können möglicherweise Aussagen über die Fortbewegungshaltung des Halses der prähistorischen Tiere getroffen werden die sich aus den Datensätzen von Kamel und Giraffe ergeben. Kamele und Giraffen neigen den Hals stärker nach ventral, wenn sie sich einige Meter fortbewegen. Auch dieses Verhalten wird den langhalsigen prähistorischen Tieren zu Eigen gewesen sein, damit sie Stabilität in die Halskonstruktion bringen konnten.

Eine mögliche Antwort bietet wieder die eben entwickelte Formel. Da die Fortbewegungshaltung ein paar Winkelgrad unter der habituellen Ruhehaltung liegt, ist es wahrscheinlich, dass sich die Best-Fit-Position gut mit der Fortbewegungshaltung deckt:

Best-Fit-Position = möglicher Richtwert für eine Fortbewegungsposition

Ein weiterer Indikator ist, dass sich bei der Best-Fit-Position die Zygapophysen sehr gut überschneiden und ideal aufeinander liegen. Es ist ein Zustand maximaler Stabilität des Halses hergestellt, da sich der Druck optimal über die kleinen und großen Wirbelgelenke weiter auf die Brustwirbelsäule und somit über die Beine auf den Boden übertragen kann. Belastungsspitzen könnten nun maximal über die Wirbelkörper weitergeleitet werden und es entstehen keine kritischen Druckmomente, die die Wirbel verletzen könnten.

Die Daten des Straußes passen hier gleichfalls in das Bild der möglichen Fortbewegungshaltung. Die Laufhaltung des Straußenhalses nimmt eine S-Form wie die der Best-Fit-Position ein (s. Abb.16, S. 62). Dabei wird aber der Halsbasisbereich stärker nach dorsal gebeugt oder, wahrscheinlicher, die Brustwirbelsäule gibt schon eine solche Flexion vor, damit das „S“ senkrecht steht. Die Daten bei einem laufenden Strauß müssen aber noch bei Dynamikanalysen untersucht werden.

Dies könnte die Diskussion um die Best-Fit-Position und deren Interpretationsmöglichkeiten zur Tierhalsstellung entscheidend vorantreiben.

Ist möglicherweise eine aufgebaute Rekonstruktion eines ruhenden langhalsigen prähistorischen Tieres vorhanden, sollte bei einer weiteren Rekonstruktion eines sich fortbewegenden Individuums die gesenktere Halshaltung berücksichtigt werden. Gleiches gilt natürlich auch für die vielfältigen Animationen im Film und die Bebilderung von Büchern.

Aus dem (fast) vollständigen Halswirbelskelett ergeben sich Einblicke in die mögliche habituelle Ruhehaltung sowie der Fortbewegungshaltung. Im Umkehrschluss können aus einzelnen Wirbeln keine Aussagen über die Halshaltung abgeleitet werden, da hier die Indikatoren für die maximalen Dorsoventralflexionen nicht vorhanden sind.

Die Best-Fit-Position ist eine bis heute übliche Methode, um die Morphologie eines in lebender Haltung unbekanntes Tieres zu ermitteln. Häufig werden die Wirbelkörper

dabei in einer dem Augenmaß gut entsprechenden Stellung zusammengefügt und mit ein wenig Phantasie in die rechte Position gerückt, die ähnlichen, rezenten Tieren nahe kommen.

Durch die veränderte Interpretation der Best-Fit-Methode ist es nun möglich, wie schon diskutiert, denkbare Ruhestellungsminima sowie Fortbewegungsstellungen an der Wirbelmorphologie eines gut erhaltenen Halsskelettes zu ermitteln.

Weitere Informationen lassen sich nicht aus der Best-Fit-Position interpretieren, da die Dynamik der Halshaltung zu variabel ist. Es spielt nicht nur das statische Element „Wirbelkörper“ eine Rolle. Vielmehr muss der Blick von diesem auf weitere Bereiche des Halses, die Ligamente und Muskeln, gelenkt werden, um eine fundierte Aussage über die Halsstellung prähistorischer langhalsiger Tiere zu erhalten.

5.4 Wirbelsäulenverlauf in der Halssilhouette

Trotz moderner bildgebender Verfahren in der Tieranatomie ist der Verlauf der Halswirbelsäule in der Silhouette der Tiere häufig unkorrekt.

Um die funktionsmorphologischen Besonderheiten des Halses zu verstehen sowie anatomisch korrekte Zeichnungen anfertigen zu können, ist die Lage der Halswirbelsäule in der Halssilhouette sehr wichtig. Oberhalb verlaufen Bänder und Muskeln, unterhalb der Wirbelkörper Luft- und Speiseröhre, die ihren Platz benötigen.

Typische Fehler bei Zeichnungen sind das zu hohe Ansetzen der Halswirbelsäule, so dass kein Platz für Muskeln und Ligamente zwischen der Halsskelettbasis und dem Rand der Silhouette bleibt. Des Weiteren wird häufig die Halswirbelsäule zu niedrig in die Halssilhouette eingepasst. Dort bleibt kein Platz für die Luft- und Speiseröhre.

Die beste Wahl, um Klarheit in den Wirbelsäulenverlauf rezenter Tier zu bekommen, sind Röntgenbilder. Es ist sehr schwierig an Röntgenbilder zu gelangen, die den ganzen Hals jeweils mit dem Halsrand abgelichtet haben.

Dieses Problem wurde durch Strauβenhalsquerschnitte und Schattenbilder von Giraffen und Kamelen umgangen.

Der Strauβenhalsquerschnitt (s. Abb. 22, S. 74) zeigt, dass der Wirbelkörper an der Halsbasis (Bild A) von einem Muskelschlauch eingehüllt ist und erst darunter sich Luft- und Speiseröhre befinden. Weiter cranial verschiebt sich der Wirbelkörper (Bild B und C) immer mehr nach dorsal, so dass hier die Prozessusspitzen palpated werden können.

Derselbe anatomische Aufbau kann auch bei der Giraffe (s. Abb. 18, S. 69) und dem Kamel (s. Abb. 20, S. 72) festgestellt werden.

Die Hauptkörper der 7. Halswirbels befindet sich leicht oberhalb der Mitte der Halssilhouette und lässt damit genug Raum für Muskelbäuche und Ligamente, vornehmlich für das *Lig. nuchae*.

Weiter cranial verlagern sich die Wirbelkörper nach dorsal und sind beim Kamel und der Giraffe durch die Haut tastbar. An der Halsbasis können die Prozessuspitzen nicht palpatiert werden.

An der Halsbasis ist die Halswirbelsäule durch sehr viel Gewebe umgeben. Diese behindert eine starke Dorsoventral- und Lateralflexion. Weiter cranial wird die Halssilhouette immer schlanker. Es muss dabei beachtet werden, dass Luft- und Speiseröhre ihren Durchmesser nicht verändern (s. Abb. 22 A-D, S. 74). Eine Kaliberänderung hätte Atemprobleme und Schluckbeschwerden zur Folge.

Die Wirbelkörper wandern ab der Halsmitte an den dorsalen Rand des Halses. Die Wirbelkörper müssen weniger Gewicht tragen und sind deshalb auf weniger Muskelmasse oberhalb der Wirbelkörper angewiesen. Des Weiteren wird in den mittleren, cranialen sowie dem Craniocervicalbereich, die Kraft durch Sehnen von den Muskelbäuchen an der Halsbasis geleitet, so dass hier keine größeren Muskelmassen nötig sind.

Da bei allen untersuchten langhalsigen Tieren die Wirbelsäule leicht oberhalb der Halsmitte (im Längsschnitt des Basisbereiches) ansetzt sowie nach cranial hin zur dorsalen Oberseite wandert, sind diese Erkenntnisse möglicherweise auf andere langhalsige Tiere übertragbar.

Übertragung der Ergebnisse auf prähistorische Tierhälse

Bei der Positionierung der Halswirbel in einer Halssilhouette sind folgende Punkte zu beachten:

- Halswirbelsäule setzt leicht oberhalb der Halsmitte an.
- Raum für Muskeln und Ligamente sind über der Halsbasis anzusetzen.
- Luft- und Speiseröhre behalten ihren Durchmesser.
- Muskelschlauch umschließt nicht Luft- und Speiseröhre.
- Processi der Wirbelkörper sind ab Halsmitte zu palpieren.

6. Rekonstruktion der Halsstellung und des Halseinsatzes bei Sauropoden am Beispiel von *Diplodocus carnegii*

Aufgrund der Ergebnisse in der skelettalen Flexionsanalyse und der in situ Halsstellung der untersuchten Tiere sowie den Möglichkeiten aus der Ligamentsimulation ist es anzunehmen, dass die entwickelten Methoden und daraus abgeleiteten Indikatoren zu Halsstellung auf prähistorische Tiere mit einem langen Hals übertragbar sind.

Um eine beispielhafte Rekonstruktion eines prähistorischen Tieres mit einem langen Hals durchzuführen, wurde der *Diplodocus carnegii* aus dem Bayerischen Staatsmuseum gewählt. Dieser weist ein sehr gut erhaltenes Halsskelett auf und ist auch im Abguss des Bayerischen Staatsmuseums sehr gut abgebildet. Somit konnten hier alle erforderlichen Daten für eine Halsstellungsanalyse erhoben werden. Weiterhin ist der *Diplodocus carnegii* in dem Zusammenhang der Halsstellungsanalyse öfter in der Literatur vertreten (z.B. STEVENS / PARRISH, 1999).

6.1 Zusammenfassung und Interpretation der Indikatoren:

Indikatoren der Halsrekonstruktion

- Die dorsale in situ Maximalflexion des *Diplodocus* deckt sich wahrscheinlich mit der skelettalen Flexion. Die Basisdaten für die Vermutung sind an rezenten Tieren erhoben worden.
- Die in situ Ventralflexion wird wie bei den untersuchten Tieren durch Bänder wie dem Nuchalligament und den *Ligamenta flava* (Lig. elastica) limitiert. Deshalb kann davon ausgegangen werden, dass die Gesamtflexion des Halses nach ventral um mindestens 10° bis 30° geringer ausfällt, als es die skelettalen Wirbel zulassen.
- Best-Fit-Position ist wahrscheinlich die Laufhaltung des Tieres. Sie nimmt einen ungefähren Bereich zwischen $+0$ bis $+15^\circ$ ein. Die Basisdaten für die Vermutung sind an rezenten Tieren erhoben worden.

- Die habituelle Ruhestellung liegt direkt über der Laufhaltung und nimmt einen ungefähren Bereich zwischen $+15$ bis $+30^\circ$ ein. Die Basisdaten für die Vermutung sind an rezenten Tieren erhoben worden.
- Die relative Ligamentlängensimulation zeigt, dass der Hals bei dem 8. und 9. Wirbelgelenk sein dorsoventrales Flexionsmaximum besitzt. Die Best-Fit-Position gibt in diesem Bereich eine stärkere ventrale Neigung vor.
- Die Dornfortsätze sind vom 15. bis 10. Wirbel zueinander ausgerichtet. Der 9. Dornfortsatz ist relativ gerade vom Wirbelhauptkörper abgehend. Die Processi vom 8. bis zum cranialen Ende sind wiederum einander zugewandt. Es kann eine doppelte S-Form des Halses angenommen werden.

Anwendung der Indikatoren

Indikator 1: Morphometrie der Wirbelkörper

Die Wirbel wurden vermessen und anhand ihrer Breite sowie der Zygapophysenstellung und -passung in die vermutlich korrekte anatomische Reihenfolge gebracht sowie die fehlenden Wirbel mit Zeichnungen von HATCHER (*HATCHER, 1901*) ersetzt.



Abbildung 27: Wirbelsortierung nach Wirbelkörperbreite und Zygapophysenpassung (soweit möglich) des *Diplodocus carnegii*. ($n = 1$)

Indikator 2: Limitierende Zygapophysenüberlappung und Knochensperren

Durch die Zygapophysenüberlappung von $\frac{1}{4}$ nach ventral konnte die maximale ventrale Auslenkung des *Diplodocus carnegii* erhoben werden. Nach dorsal wurde die Flexion häufig (wo es möglich war) durch Knochensperren limitiert. Aus diesen

beiden Flexionsanalysen konnte die Gesamtflexion des *Diplodocus carnegii* ermittelt werden. Dieser Indikator ist für die Rekonstruktion des Halses eines prähistorischen Tieres sehr wichtig und bietet die genauesten Aussagen über eine mögliche Bewegungsbegrenzung sowie über die Best-Fit-Position.

Indikator 3: Exkursionswinkel

Der dorsoventrale Exkursionswinkel des Halses wurde für die maximale ventrale und die maximale dorsale Flexion ermittelt, um den Bewegungsspielraum des Diplodocushalses zu ermitteln. Es konnte bei der Rekonstruktion nicht auf 3D-Daten der Wirbel zurückgegriffen werden, da hierzu keine erfasst worden sind. Somit wurden die verdrückten Wirbel flektiert, was einen Unsicherheitsfaktor in die Maximalflexionen bringt. Der dorsale Maximalwinkel ist von hohem Aussagewert, da bei den untersuchten Tieren alle Individuen in situ an die skelettale dorsale Maximalflexion heranreichten. Möglicherweise konnte der untersuchte Diplodocus in Extremsituationen gleichfalls seinen Hals, wie es maximal skelettal möglich ist, nach dorsal flektieren. Die ventrale Maximalflexion wurde bis zu $\frac{1}{4}$ Überlappung der Zygapophysen ausgeführt. Diese Werte wurden an rezenten Tieren erhoben und sind von hohem Aussagewert für die Ventralflexion.

Indikator 4: Best-Fit-Position

Die Zygapophysen wurden auf ihrer besten Passung hin positioniert, um die Untergrenze der habituellen Ruhehaltung festzulegen. Dabei wurden die Zygapophysenkontakflächen (Prä- und Postzygapophyse) auf ihre gemittelte Gesamtausdehnung positioniert.

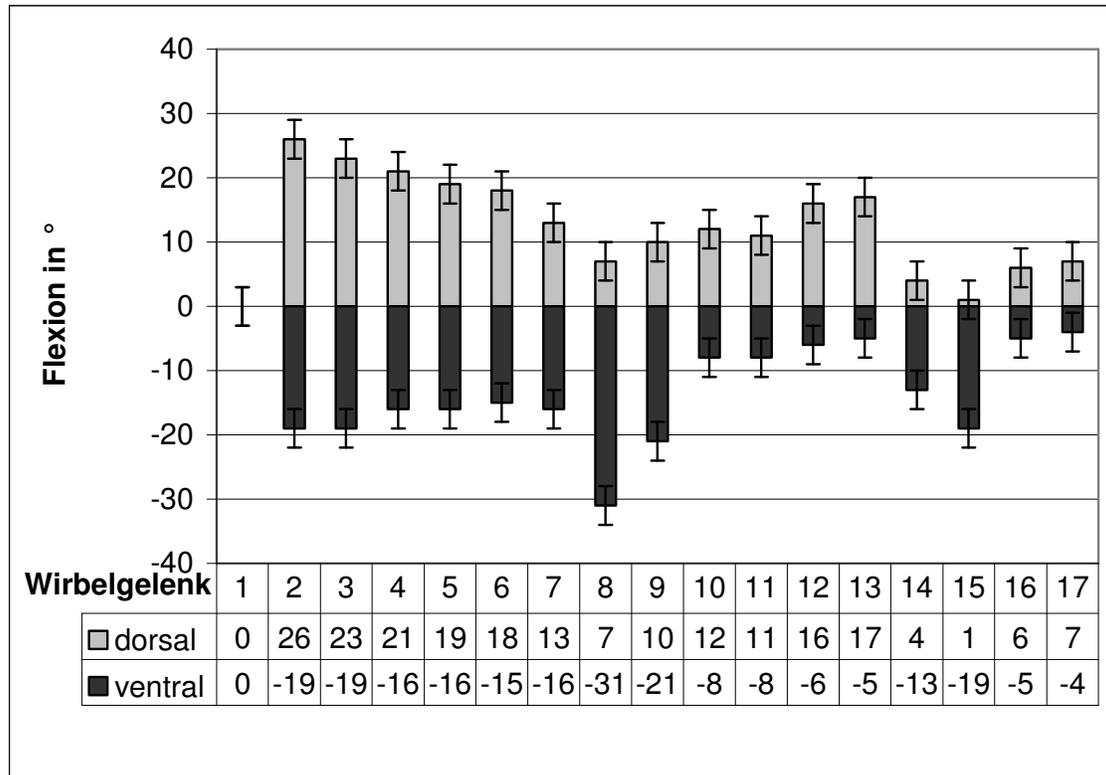


Diagramm 14: Dorsoventrale Maximalflexion der einzelnen Wirbelgelenke beim *Diplodocus carnegii*. (n = 1)

Indikator 5: Ligamentsimulation

Die relativen Ligamentdehnungen virtueller *Lig. elastica* wurden bei gleicher Wirbelgelenkflexion durch das Programm „Dinosimulate“ ermittelt. Die Ergebnisse sind in Diagramm 12 (S. 86) festgehalten. Deutlich ist eine schwächere relative Ligamentdehnung im mittleren Bereich (8. und 9. Wirbel) des Tieres zu erkennen, der hier das Dorsoventrale Flexionsmaximum des *Diplodocus carnegii* vermuten lässt.

6.2 Visualisierung der rekonstruierte Halsstellung und Halsbeweglichkeit von *Diplodocus carnegii*

Exkursionswinkel und Best-Fit-Position des *Diplodocus carnegii*

Im Gesamtbild kann eine der möglichen Flexionsübersichten eines lebenden *Diplodocus*, ermittelt mit den diskutierten Indikatoren, wie folgt aussehen:

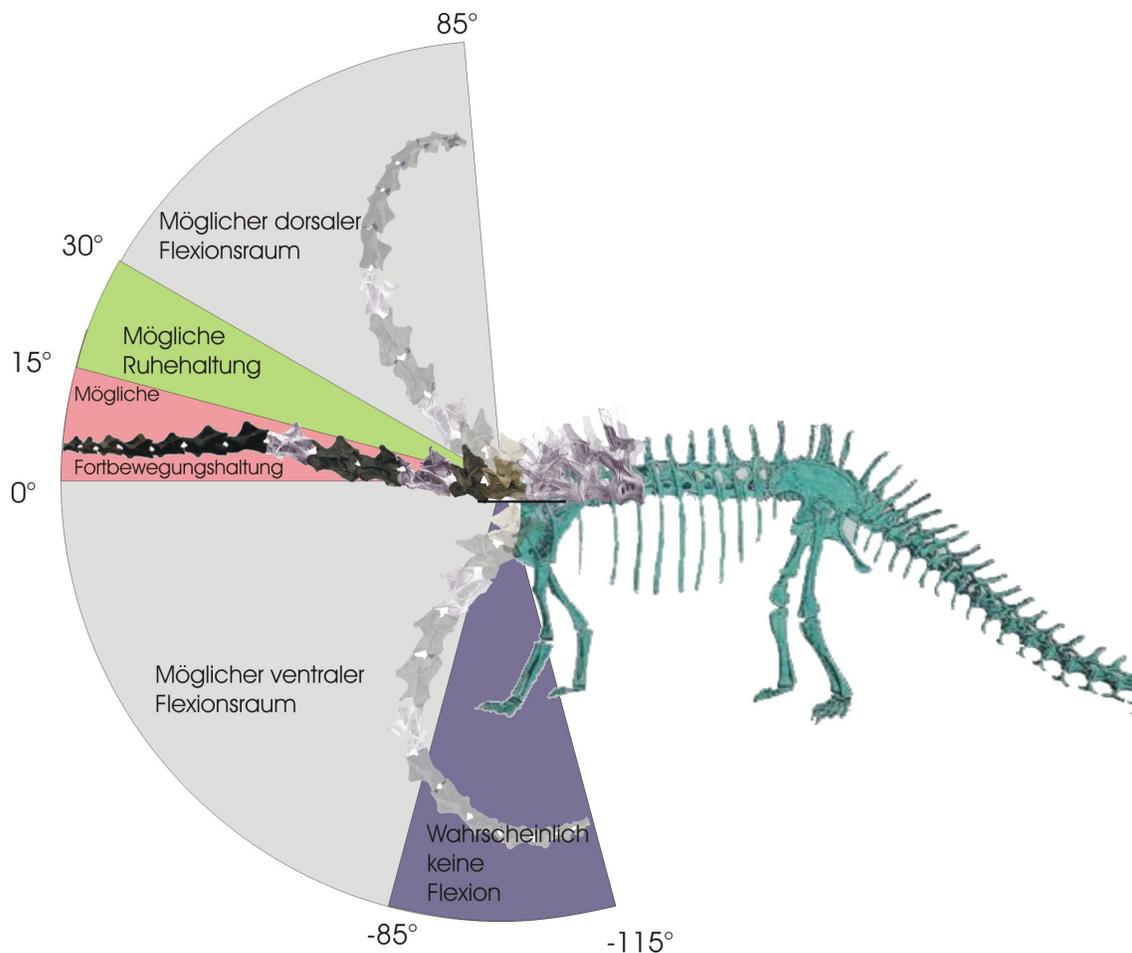


Abbildung 28: Mögliche dorsoventrale Lebendflexion des *Diplodocus carnegii*

Der mögliche dorsale Flexionsraum ergibt sich aus der maximalen, durch Knochensperren limitierten Flexionsanalyse der *Diplodocus carnegii* aus dem Bayerischen Staatsmuseum. Die habituelle Ruhehaltung wurde aus der Erkenntnis gesetzt, dass die Ruhehaltung bei allen untersuchten Tieren über der Best-Fit-Position liegt. Gleichzeitig zeigt die Best-Fit-Position möglicherweise eine Laufhaltung an, wie es auch bei der Giraffe und dem schnell laufenden Kamel und weiteren Tieren mit einem langen nach vorne gestreckten Hals zu finden ist. Der

nach ventral gerichtete Flexionsraum hat seine maximale Auslenkung bei -115° welche aus der Flexionsanalyse erhoben worden ist. Mit großer Wahrscheinlichkeit wird der *Diplodocus* diese Auslenkung nicht erreicht haben, da Ligamente (*Lig. elasticum*, *Lig. nuchae*) die Ventralbewegung limitiert haben. Aus den Erkenntnissen der rezenten Tiere ist eine Verringerung des ventralen Flexionsbereiches von min. 30° nicht ungewöhnliche, wie es z.B. beim Kamel zu beobachten ist. Möglicherweise ist hier eine weitere Einschränkung der Ventralflexion nötig, um eine wahrscheinlichere in situ Halsstellung zu erhalten.

Mögliche In situ Stellungen des Halses von *Diplodocus carnegii*

Noch ein Schritt weiter geht die Ligamentsimulation. Durch die Erkenntnisse aus den simulierten *Ligamenta flava* und dem herausgearbeiteten habituellen Ruhehaltungsbereich aus der Best-Fit-Position, kann eine mögliche Halssilhouette in den habituellen Ruhehaltungsbereich hineingezeichnet werden.

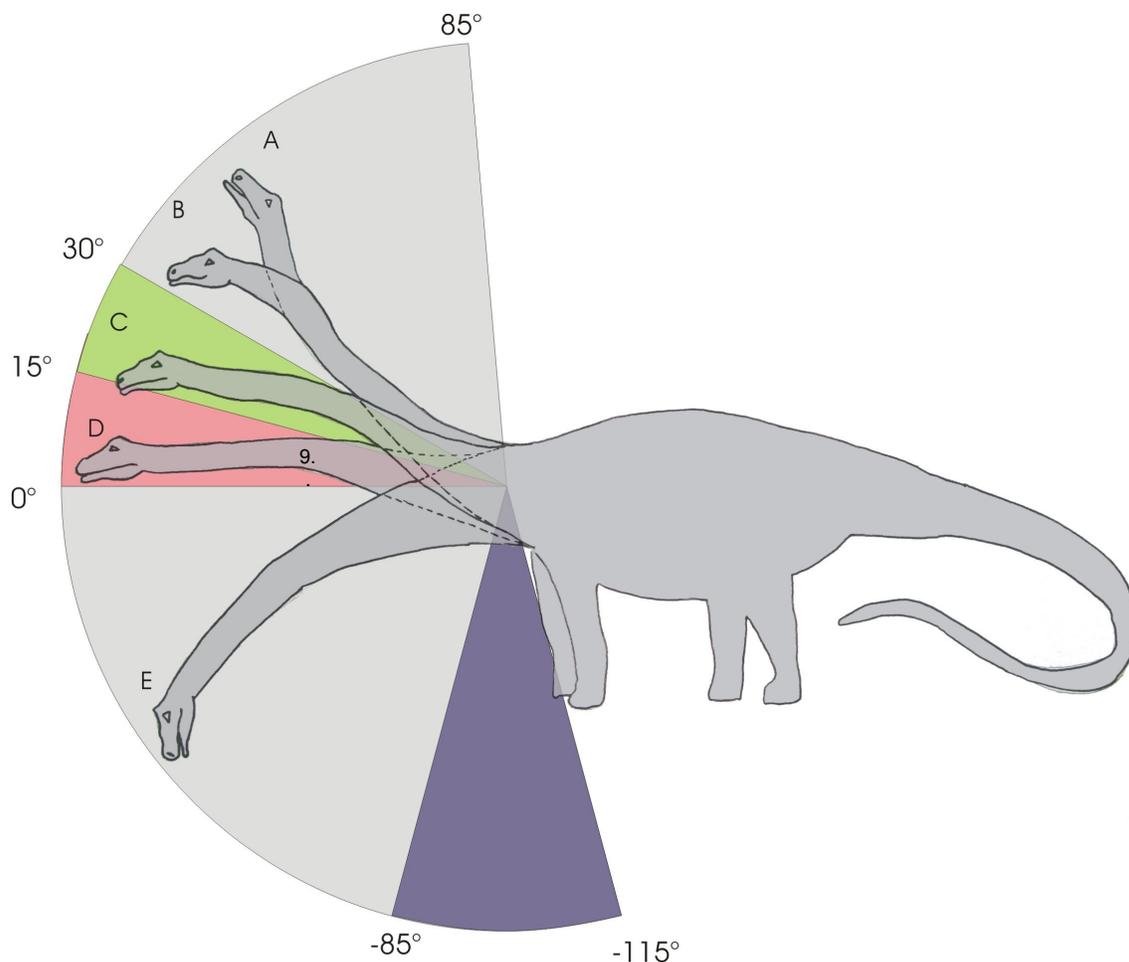


Abbildung 29: Verschiedene mögliche Halsstellung mit den durch die Indikatoren erarbeiteten Positionskonfigurationen. 9. = ungefähre Position des 9. Halswirbelgelenks.

Abb. 29 (S. 127) zeigt vermutliche Halsformen aufgrund der Indikatoren aus der Ligamentsimulation, der Best-Fit-Position und der Exkursionswinkel (Flexionsanalysen aufgrund der Zygapophysen) des *Diplodocus carnegii*. Aufgrund der relativen Ligamentdehnungen kann sowohl der Bereich einer starken Dorsoventralbeweglichkeit definiert werden (Wirbelgelenk 9 und 8, Halsmitte) sowie die Bereiche die sich durch eine stärkere Flexion nach dorsal auszeichnen. Der Basisteil des Halses vom 15. bis 10. Wirbel ist vermutlich für das mäßige Anheben und Senken des zweiten, cranialen Halsteiles zuständig. Zwischen dem 9. und 8. Wirbelgelenk liegt möglicherweise das Flexionsmaximum des Halses, der dem cranialen Teil des Diplodocushalses einen großen dorsoventralen Bewegungsspielraum lässt.

Auf Abb. 29. sind 5 vermutliche häufig eingenommene Halsstellungen eingezeichnet. Stellung **A**: Der Basisteil bis zum 9. Halswirbelgelenk des *Diplodocushalses* ist weit nach dorsal angehoben. Der Halsbereich nach dem 9. Halswirbelgelenk ist gleichfalls sehr weit nach dorsal flektiert, sodass der *Diplodocus* ideal an hoch wachsende Bäume kommen konnte, um dort Nahrung aufzunehmen. Die Flexionsdaten aus Diagramm 14 (Seite 124) zeigen, dass beide Halsbereiche gut nach dorsal flektiert werden konnten und das am 9. Halswirbelgelenk der Bereich der stärksten Flexion den cranialen Halsbereich mit dem Kopf sehr leicht nach dorsal beugen ließ. Der Vorteil liegt in dem leichten vorderen Halsteil, der für das dynamische Positionieren des Kopfes an unterschiedliche Zweige oft bewegt werden musste. Dabei brauchte weniger Energie aufgewendet werden, als wenn der *Diplodocus* seinen ganzen Hals Kranartig bewegt hätte.

Stellung **B**: Diese Haltung wurde vermutlich zwischen dem Abrupfen von Blättern eingenommen, wenn das Tier kaute und schluckte. Der leichte vordere Halsbereich wurde etwas nach unten gefahren, vermutlich mit einer leicht durchhängenden Halswirbelsäule, und somit ökonomisch, dem Zweck des entspannten Fressens, genutzt. Möglicherweise war das auch die Halsstellung, die dem Tier einen schnellen Überblick über das Terrain verlieh, ohne den ganzen Hals mit der schweren Halsbasis nach dorsal zu heben. Die Halsbasis wurde nur wenige Grad nach oben gehoben, und der leichte Halsbereich wurde stärker nach dorsal flektiert, damit die Augenhöhe das Maximum, bei minimalem Energieeinsatz des Tieres, erreichte.

Stellung **C**: Die klassische habituelle Ruhehaltung lag vermutlich zwischen 15° und 30° über der Horizontalen. Der *Diplodocus carnegii* besaß vermutlich zwei spezialisierte Halsabschnitte, die heute in der Form nicht mehr so stark ausgeprägt sind. Dies zeigen die Ergebnisse aus der Ligamentsimulation (Diagramm 12, S. 86). Wie bei den untersuchten Säugern ähnlich beobachtet (nur ein durchhängender Hals) wurde der *Diplodocushals* vermutlich in zwei leicht durchhängende (konkave) Abschnitten getragen, die sich bei dem 9. Halswirbelgelenk treffen. Hier ist gleichfalls das Flexionszentrum angesiedelt, welches die zwei spezialisierten Halsbereiche miteinander verbindet.

Stellung **D**: Die Laufstellung des *Diplodocus* deckt sich vermutlich mit der Best-Fit-Position der Halsskelettanalyse. Dies zeigen die Untersuchungen an rezenten Tieren. Die Halsstellung wird bei starker Belastung (Fortbewegung) in die ideale Deckung der Zygapophysen gefahren wird. Die Best-Fit-Position bietet den Vorteil, auftretenden Spitzenbelastungen bei starker Bewegung durch die gut kontaktierten Wirbelgelenkflächen angemessen an die stabilisierende Elemente des *Diplodocusskelettes* weiterleiten zu können.

Stellung **E**: Die ventrale Fress- /Trinkstellung zeigt noch einmal deutlich einen ab dem 9. Halswirbelgelenk zum Kopf hin stärker flektierten Hals, um den Boden zu erreichen, Hier ist der Vorteil eines leicht und gut beweglichen vorderen Halses zu erkennen, der den massigeren hinteren Halsbereich von einer starken dorsoventralen Flexion befreit und somit dem Tier eine nicht nur ökonomischere Nutzung des Halses zulässt, sondern auch eine schnellere Halsreaktion und somit effizientere und daher von dem Tier bevorzugt (*MCNEILL ALEXANDER, 1992*) Halsnutzung zulässt. Diese Halsstellungen lassen sich wieder aus den Flexionsmessungen (Diagramm 14, S. 124) der Halswirbelgelenke ableiten, die das relativ starke Absenken des hinteren massigeren Halsbereiches zulassen sowie den stärksten Ventralflexionsbereich am 9. Halswirbelgelenk aufweisen. Gleichfalls deuten die relativen Ligamentlängen es an, dass der vordere leichte Halsbereich gerade für die Aufgabe den Kopf in Bodennähe zu bringen, gut geeignet war, da die Ligamente sich am 9. Halswirbelgelenk über einen großen Raum nach ventral strecken konnten.

Ein „Hals am Hals“ ist in vielerlei Hinsicht für ein großes Tier sehr praktisch.

Zum einen braucht nicht immer die gesamte Masse des Halses bewegt werden, wenn der *Diplodocus* eine nur leicht veränderte Halsstellung einnehmen möchte. Ist die Halsbasis in eine relativ niedrige Position gefahren (z.B. für das Trinken von Wasser), kann sie dort ohne weitere Veränderung gehalten werden und es muss nur noch der vordere Halsbereich bewegt werden.

Wird beim Fressen von Bäumen die Halsbasis sehr weit nach dorsal gefahren und danach nur noch der vordere Halsteil ab dem 9. Wirbelgelenk dorsoventral positioniert, kann das Tier Energie zur Bewegung des Halses (und vornehmlich zur

Positionierung des Kopfes) einsparen und somit effizienter mit seinen Energiereserven haushalten.

Generell ist in der habituellen Ruhestellung eine hohe Kopfhaltung von Vorteil, da Feinde (auch wenn es für Diplodociden nicht sehr viele gab) oder Gefahren schneller erkannt werden konnten. Aber auch neue Fressplätze wurden durch die hohe Kopfstellung schneller erspäht.

Der leicht stufenförmige Hals ist für eine habituelle Ruhehaltung ideal, wenn es um maximale Übersicht über das Terrain und minimalsten Kraftaufwand bei höchster Halsstabilität geht. Zwei „Hälse“ in der Halsstruktur geben dem Hals des Diplodocus viel Stabilität ohne selber Energie aufzunehmen. Ohne viel Energie aufbringen zu müssen, kann der Diplodocus seinen cranialen Halsanteil bei Interesse anheben und sich eine besseren „Überblick“ verschaffen. Dazu muss nicht die gesamte Masse des Halses bewegt werden, was in Stresssituationen sehr wichtig ist und Energie für andere Aktionen überlässt.

Generell bleibt festzuhalten, dass die rekonstruierten Halsstellungen neue, mögliche Halsstellungen sind, die auf den Untersuchungen von rezenten Tieren beruhen. Die Methoden die angewendet wurden, sind bei rezenten Tieren erprobt und verifiziert worden. Ob sie aber ohne weiteres auf prähistorische Tiere mit langen Hälsen übertragen werden können, bleibt abzuwarten.

7. Zusammenfassung

Aussagen über die Halsstellung von prähistorischen Tieren sind nur dann fundiert, wenn auf Vergleichswerte zurückgegriffen werden kann. Da es keine lebenden Exemplare der zu rekonstruierenden Tiere mehr gibt, können durch einen Vergleich der Halsstellung rezenter langhalsiger Tiere (wie Giraffe, Kamel und Strauß) und die Analyse der Halsskelette Indikatoren für prähistorische Wirbelknochenfunde herausgearbeitet werden. Diese lassen möglicherweise Rückschlüsse auf die Halsstellung zu und tragen somit zu einer lebensnäheren Halsstellungsrekonstruktion bei.

Indikatoren wie die physikalischen Ausmaße der einzelnen Wirbelknochen, Form und Stellung der Zygapophysen lassen Rückschlüsse auf die Position des einzelnen Wirbels in der Halswirbelsäule zu.

Simulationen zu möglichen begrenzenden Elementen, wie die Wirbelknochen selber in dorsaler Richtung und das *Ligamentum nuchae* sowie das *Ligamentum elasticum* (*Lig. flavum*) in ventraler Richtung, lassen einen Rückschluss auf die maximale Flexion (Exkursionswinkel) des Halses, die vom lebenden Tier eingenommen werden konnte, zu.

Dabei sind bekannte Methoden wie die „Best-Fit-Methode“, das einfach zusammen stecken der Wirbel auf ihre beste Passung hin, neu interpretiert worden. Durch diese Neuinterpretation kann den langhalsigen rezenten Tieren eine Fortbewegungsstellung des Halses zugeordnet werden, die gleichfalls die untere Grenze der habituellen Ruhehaltung des Halses darstellt. Ausgehend von diesen Erkenntnissen ist es durch die Simulation von Ligamentdehnungen möglich, eine Aussage über die grobe Halsform in der habituellen Ruhehaltung zu geben.

Aufschlussreiche Nebenergebnisse sind die Erkenntnisse über die unterschiedlichen habituellen Ruhestellungen und Fortbewegungsstellungen des Halses bei den untersuchten Tieren. Alle Tiere senkten bei der Fortbewegung den Hals nach ventral ab, um ihn zu stabilisieren und ihn besser bei der Bewegung steuern und positionieren zu können.

8. Ausblick

Ein sehr ertragreiches Gebiet der Funktionsmorphologie und Lokomotionsanalysen erschließt sich, wenn von der statischen Betrachtung der Halsstellung auf das dynamische Zusammenspiel von Körper-, Hals- und Kopfbewegung weitergeforscht wird.

Äußerst aufregende Fragen, wie die Kopfkoordination beim schnellen Laufen oder Bewegungsanalysen beim Kurvenlaufen, Springen und Kämpfen, müssen beantwortet werden. In der Humanmedizin werden schon seit Jahrzehnten die Bewegungsmöglichkeiten des menschlichen Körpers analysiert.

In der Zoologie bieten neue Methoden wie das markerlose Motion Tracking, welches in der Zeit dieser Arbeit im DFG-Projekt "Evolution of Gigantism – Biology of sauropod dinosaurs" von unserer Gruppe in Flensburg für die Tierbewegungsanalyse entwickelt wurde, großartige Möglichkeiten, die Gründe für individuelle Bewegungen bei Tieren zu verstehen und dieses Wissen z.B. in der Tiermedizin oder in der Zootierhaltung einfließen zu lassen.

9. Danksagung

Bei Herrn PROF. DR. ANDREAS CHRISTIAN bedanke ich mich für eine sehr intensive und bereichernde Zeit als Doktorand, die mir viele ungeahnte Möglichkeiten erschloss. Die fachliche, unkomplizierte Betreuung, nachhaltige Beratung und freundschaftliche Unterstützung während dieser Zeit wird mir in sehr guter Erinnerung bleiben. Es war ein außergewöhnlicher Lebensabschnitt.

Herrn PD DR. MARTIN SANDER danke ich für die gute Zusammenarbeit und interessanten Diskussionen während meiner Zeit im DFG-Projekt „Evolution of Gigantism: Biology of the sauropod dinosaurs.“. Ihm sei Dank ausgesprochen, dass er mir in dem Rahmen der Forschungsgruppe die Möglichkeit eröffnet hat, meine Promotion zu bestreiten und für die Bereiterklärung zur Begutachtung der Dissertation.

Herrn PROF. DR. WILFRIED PROBST danke ich für die Zeit, die er meiner Dissertation gewidmet hat. Dank auch für die Möglichkeit der baldigen Veröffentlichung von Ergebnissen durch die besondere Aufgabe, Arbeitsblätter für den Schulgebrauch herstellen zu dürfen.

Dank gilt den Menschen, die mich und mein Team an verschiedenen Orten sehr gut betreut haben und mir dadurch Zugang zu Lebend- und Skelettmaterial ermöglichten:
Herrn DR. BRANDSTÄTTER und dem Zoo Dortmund.

Herrn DR. HERING-HAGENBECK, Herr DR. FLÜGGER und dem Tierpark Hagenbeck.

Herrn PROF. DR. NOGGE, Frau DR. KOLTER und Herrn DR. HUMMEL und dem Zoo Köln.

Herrn DR. PETERS vom Walter Koenig Museum in Bonn

Herrn PROF. DR. SCHLIEMANN (ehem. Dir.), Herrn DR. MASCARENHAS und Herrn DR. HALLERMANN vom Zoologischen Museum Hamburg

Frau Strukat von der „Straußenfarm Strukat“

Ein weiterer Dank geht an verschiedene Gesprächspartner, die ich in meiner Zeit als wissenschaftlicher Mitarbeiter kennen lernen durfte und die zu dem Gelingen der Dissertation über fachliche Gespräche beitrugen:

Herrn PROF. DR. PREUSCHOFT, Herrn PROF. DR. STEVENS, Herrn DR. RAUHUT, Herrn DR. ING. WITZEL, Herrn SUTHAU.

Ein Privileg war es, mit studentischen Hilfskräften zusammen arbeiten zu dürfen. Unter ihnen sind es CHRISTINE PLOOG und JAN-THOMAS MÖLLER denen ich besonders herzlich für eine mehrjährige Zusammenarbeit danken möchte.

Ein großer Dank gilt meiner Familie, die sehr viel Gelassenheit in dieser Zeit für mich aufbrachte.

Britta. Danke für die Geduld und Aufopferung während meiner Doktorandenzeit.

Der DFG sei für die Möglichkeit der Forschung und finanziellen Unterstützung im Rahmen des DFG-Forschungsprojektes „Evolution of Gigantism: Biology of the sauropod dinosaurs“ FOR 533/1 Project: Neck Posture Ch. 181/2-1,2 gedankt.

Publikationsnummer im Rahmen des Forschungsprojektes FOR 533/1: 29

10. Literaturverzeichnis

ARENCIBIA, A. et al. (2005): Anatomy of the Cranioencephalic Structures of the Camel (*Camelus dromedarius* L.) by Imaging Techniques: A Magnetic Resonance Imaging Study. *Anatomia, Histologia, Embryologia* Volume 34, 52ff

BIEWENER, A.A. (2003): *Animal Locomotion*. Oxford Press

BAUMEL, J. J. (1993): *Handbook of Avian Anatomy – second edition*. Publications of the Nuttall Ornithological club, No 23

CHRISTEN, J. (2005): *Biochemie*. Springer Verlag

CHRISTIAN, A. (2002): Neck posture and overall body design in sauropods - *Mitteilungen des Museums für Naturkunde Berlin, Geowissenschaftliche Reihe* 5, 269-279

CURREY, J.D. (2002): *Bones – Structure and Mechanics*. Princeton University Press

DAGG, A.L., FOSTER, J.D (1976): *The giraffe, its biology, behavior and ecology*. Krieger Publishing

DAGG, A.L., FOSTER, J.D (1962): Giraffe movement and the neck. *Natural History* 72, 44-51

DAGG, A.I. (1962): The role of the neck in the movement of the giraffe. *Journal of Mammalogy* Vol.43, 88-97

DAGG, A.I. (1968): External features of giraffe. *Mammalia* 32, 657-669

DARWIN, C. (1872): *Origin of Species*. Sixth Edition.
(URL: http://pages.britishlibrary.net/charles.darwin/texts/origin_6th/origin6th_07.html)

DZEMSKI, G. (2005): Funktionsmorphologische Betrachtungen der Halsstellung bei Zoogiraffen. *Der Zoologische Garten N. F.* 3, S. 189 - 201

ENDO, HIDEKI ET. AL. (1997): Modified neck musculatur system of the giraffe. *Annals of Anatomy*, 179: S. 481 – 485

GRZIMEK, B. (1968): Grzimeks Tierleben – Säugetiere, Band III

GRZIMEK, B. (1968): Grzimeks Tierleben – Vögel, Band I

HARGENS, A.R. (1991): Developmental adaptations to gravity in animals. Nasa, Ames Research Centre.

HATCHER J.B. (1901): Diplodocus (Marsh) - Its Osteology, Taxonomy, and Probable Habits, with a Restoration of the Skeleton. Memoirs of the Carnegie Museum, Volume 1, Number 1

HILDEBRAND, M. (1985): Walking and Running. In HILDEBRAND, M. BRAMBLE, D. M.

HOLDREGE, C. (2003): The giraffe's short neck, The Nature Institute. In Context 10: 14-19.

JACOBSEN, W (2000): Neue Medien contra Filmkultur. Wiss. Vlg. Spiess, Berlin

VAN DER JEUGD, H.P. (2000): Movements and group structure of giraffe (*Giraffa camelopardalis*) in Lake Manyara National Park, Tanzania. Journal of Zoology, Volume 251, 15ff

KARDONG, K. V. (2002): Vertebrates comparative anatomy, function, evolution – third edition. McGraw-Hill

KING, A. S. (1980): Form and Function in Birds. Academic Press

KINGDON, J. (1989): East African Mammals – an atlas of evolution in Africa. Vol. IIIB. Chicago Press

LANDOLT, R. / ZWEERS, G (1985): Anatomy of the Muscle-Bone Apparatus of the cervical system in the Mallard (*Anas Platyrhynchos* L.) Netherland Journal of Zoology 35, S. 611-650

Le Pendu, Y. (2000): The social organization of giraffes in Niger. African Journal of Ecology, Volume 38, 78ff

LIEM, K. F. and WAKE, D. B. (eds.). Functional Vertebrate Morphology: 38-57,
Harward University Press, Cambridge, USA

LIEM, K. F./ BEMIS, W. E./ WALKER, W. F./ GRANDE, L. (2001): Functional anatomy of the
vertebrates. Harcourt College Publisher

LAMARCK, J.-B. (1809): Philosophie zoologique
(URL :<http://www.mala.bc.ca/~johnstoi/LAMARCK/lamarck7.htm>)

LAROUSSE S.A. (2002) : Encyclopédie Larousse de la Nature, Paris

MCLELLAND, J. (1998): Larynx and trachea. In: Form and Functions in Birds. Volumen 4 69-
193

MCNEILL ALEXANDER, R (1968): Animal Mechanics – second edition. Blackwell Scientific
Publications, Oxford

MCNEILL ALEXANDER, R (1989): Dynamics of Dinosaurs and Other Extinct Giants. Columbia
University Press

MCNEILL ALEXANDER, R (1992): Exploring Biomechanics – Animals in Motion. Scientific
American Library

MCNEILL ALEXANDER, R. (2002): Functions in Elastomeric Proteins in Animals. Elastomeric
Proteins – Structures, Biomechanical Properties, and Biological Roles. Cambridge University
Press

MCGOWAN,C (1999): A practical guide to vertebrate mechanics. Cambridge University Press

PLATZER, Werner (2003): Taschenatlas der Anatomie – Bewegungsapparat. Thieme Verlag
Stuttgart

PREUSCHOFT, H., WITTE, H., CHRISTIAN, A. & RECKNAGEL, S. (1994).
Körpergestalt und Lokomotion bei großen Säugetieren. - Verhandlungen der Deutschen
Zoologischen Gesellschaft 87(2), 147-163

PROCTOR, N.S. / LYNCH, P. L. (1993): Manual of Ornithology. Yale University Press

ROMER, A.S. / PARSON, P. (1983) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Gustav Fischer Verlag, Jena

SASAKI, M (2001): The Structure of the Masseter Muscle in the Giraffe (*Giraffa camelopardalis*). Anatomia, Histologia, Embryologia, Volume 30, 313

SCHALKWYK, O. L. van / SKINNER, J. D. / MITCHELL, G. (2004): A comparison of the bone density and morphology of giraffe (*Giraffa camelopardalis*) and buffalo (*Syncerus caffer*) skeletons. Journal of Zoology. Cambridge University Press. 264: S. 307-315

SIBLEY, .C.G. / AHLQUEST, J.E. (1990): Phylogeny and Classification of Birds. Yale University Press

STARCK, D. (1982):Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage - Band 2. Springer Verlag, Berlin.

STARCK, D. (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage - Band 3. Springer Verlag, Berlin

STARCK, D. (1995): Lehrbuch der Speziellen Zoologie – Band II. Gustav Fischer Verlag, Jena

Stevens, K. A. / Parrish M. (1999): Neck Posture and Feeding Habits of Two Jurassic Sauropod Dinosaurs. Vol. 284. no. 5415, pp. 798 - 800

STORCH, V. / WELSCH, U. (1997): Systematische Zoologie. Gustav Fischer Verlag, Jena

TOBLER, I. / SCHWIERIN, B. (1996): Behavioural sleep in the giraffe (*Giraffa camelopardalis*) in a zoological garden. Journal of Sleep Research, Volume 5, 21

VELOTTO, S. /CRASTO, A. (2004): Histochemical and Morphometrical Characterization and Distribution of Fibre Types in Four Muscles of Ostriche (*Struthio camelus*) Anatomia, Histologia, Embryologia
Volume 33 Page 251

Nachweis der URLs zu den benutzten Programmen:

VirtualDubMod: <http://virtualdubmod.sourceforge.net/>

PaintShopPro 4.0: PC-Heft CD 1999

Ruler: <http://www.markus-bader.de/MB-Ruler/>

Blender: <http://www.blender.org/cms/Home.2.0.html>

UZR-Modeller: <http://www.imodeller.com/de/>

11. Bildverzeichnis

ABBILDUNG 1: ÜBERSICHT ZU DEN METHODEN DER HALSANALYSE	15
ABBILDUNG 2: LOKALISATION DER HALSMITTE BEI GIRAFFE UND KAMEL.....	19
ABBILDUNG 3: FLEXIONSANALYSE MITTELS NÄGELN ALS WIRBELKÖRPERMARKER. A = WINKEL DES WIRBELGELENKES	22
ABBILDUNG 4: LIG. NUCHAE UND LIG. ELASTICUM (LIG. FLAVUM) AM STRAUßENHALS (PROJEKTION).....	23
ABBILDUNG 5: ENTWICKELTE APPARATUREN ZUR GROBEN (LINKS) UND FEINEN (RECHTS) KRAFTMESSUNGEN DER EXTRAHIERTEN LIGAMENTE	24
ABBILDUNG 6: MESSSTRECKEN ZUR DATENERHEBUNG FÜR DAS PROGRAMM "DINOSIMULATE"	29
ABBILDUNG 7: "DATASHEET" FÜR DAS PROGRAMM "DINOSIMULATE". DIE BUCHSTABEN SIND VERWEISE AUF DIE MESSSTRECKEN AUF ABB. 6. JEDE ZEILE ENTSPRICHT EINEM WIRBEL. DIE MIT EISEN GEFÜLLTEN ZEILEN DIENEN ALS DUMMYS UND SIND NICHT WEITER VON BEDEUTUNG. WIRBEL WERDEN DURCH EIN KOMMA GETRENNT.	30
ABBILDUNG 8: DINOSIMULATE MIT AUFSTIEGENDEN GIRAFFENHALS. BLAU = LIG. NUCHAE , GRÜN = LIG. FLAVUM (LIG. ELASTICUM).....	31
ABBILDUNG 9: BEISPIELE DER GRAFIKAUSGABE (HIER: GIRAFFENHALSFLEXIONEN) DES PROGRAMMS "DINOSIMULATE". SCHWARZ KENNZEICHNEN DIE WIRBELAUSMAßE. BLAU = LIG. NUCHAE , GRÜN = LIG. FLAVUM (LIG. ELASTICUM).....	32
ABBILDUNG 10: HALSFLEXIONSANALYSEN AM STRAUßENHALS	38
ABBILDUNG 11: DORSOVENTRALE LEBENDFLEXIONEN BEI DER GIRAFFE, GEMESSEN AN N = 15 INDIVIDUEN. DAS ARITHMETISCHE MITTEL BILDET JEWEILS DIE ERGEBNISSE (WINKELBEREICHE).....	42
ABBILDUNG 12: DORSOVENTRALE LEBENDFLEXION VON N = 9 UNTERSUCHTEN KAMELEN. DAS ARITHMETISCHE MITTEL BILDET JEWEILS DIE ERGEBNISSE (WINKELBEREICHE).....	48
ABBILDUNG 13: DORSOVENTRALE LEBENDFLEXION VON N = 20 UNTERSUCHTEN STRAUßEN. DAS ARITHMETISCHE MITTEL BILDET JEWEILS DIE ERGEBNISSE (WINKELBEREICHE).....	54
ABBILDUNG 14: VERGLEICH DER GRÖßE DER ZYGAPOPHYSENKONTAKTFLÄCHE BEI GIRAFFE (5834) UND KAMEL (83.412). 58	
ABBILDUNG 15: VERGLEICH DER GRÖßE DER ZYGAPOPHYSENKONTAKTFLÄCHE BEIM STRAUß (HAMBURGER SKELETT).....	60
ABBILDUNG 16: BEST-FIT-POSITIONEN BEI STRAUß (HAMBURGER SKELETT) , GIRAFFE UND KAMEL (HAMBURGER GIRAFFE 5834 UND KAMEL 7642). MESSUNG VON MITTE DES 7. HALSWIRBELHAUPTKÖRPERS BIS MITTE VORDERES ENDE ATLAS. (GRAUE LINIE)	62
ABBILDUNG 17: COMPUTERREKONSTRUKTION DES EXKURSIONSWINKELS SOWIE DER BEST-FIT-STELLUNG EINES GIRAFFENHALSES (LINKS) UND EINES KAMELHALSES (RECHTS) (DER ATLAS IST BEIM KAMEL NICHT 3D REKONSTRUIERT.).....	63
ABBILDUNG 18: BILDKOMPOSIT EINER GIRAFFE (ZOO DORTMUND) MIT EINEM SKELETT UND 3D- WIRBELKÖRPERN ZUR DARSTELLUNG DER HALSWIRBELSÄULENPOSITION WÄHREND DER HABITUELLE RUHEHALTUNG.....	69
ABBILDUNG 19: PROJEKTION DES LIG. NUCHAE (BLAU) BEI DER GIRAFFE (BILDKOMPOSIT).....	70
ABBILDUNG 20: BILDKOMPOSIT EINES DROMEDARS MIT EINEM SKELETT UND 3D-WIRBELKÖRPERN ZUR DARSTELLUNG DER HALSWIRBELSÄULENPOSITION WÄHREND DER HABITUELLEN RUHEHALTUNG (ATLAS IST NICHT 3D REKONSTRUIERT) . .	72
ABBILDUNG 21: EINBLICK IN DIE HALSANATOMIE DES STRAUßES. QUERSCHNITT ZWISCHEN DEM 10. UND 11. HALSWIRBELKÖRPER. DEUTLICH KANN DAS WIRBELGELENK GESEHEN WERDEN.....	73
ABBILDUNG 22: HALSQUERSCHNITTE BEIM STRAUß, ZUR POSITIONSDEFINITION DES HALSWIRBELKÖRPERS. SCHWARZES OVAL STEHT FÜR DIE ZERSTÖRTE LUFTRÖHRE.	74
ABBILDUNG 23: ANATOMISCHE SEKTIONSERGEBNISSE VON N = 5 STRAUßENHÄLSEN. POSITION UND VERLAUF DER WICHTIGSTEN MUSKELN UND LIGAMENTE.	76
ABBILDUNG 24: TORSIONSBEWEGUNG ERMÖGLICHENDER HALSBEREICH (BILD A) UND TORSIONSBEWEGUNG SPERRENDER BEREICH (BILD B).....	78
ABBILDUNG 25: C4 (HALBDURCHSICHTIG) UND C5 DES KAMELHALSES IN DORSALER EXTREMFLEXION (KNOCHENSPIERRUNG). 7MM FÜR DIE BANDSCHEIBE SIND IN DIE GRAFIK EINGERECHNET.....	88
ABBILDUNG 26: 5. UND 4. HALSWIRBEL DES KAMELS IN MAXIMALER VENTRALFLEXION. GRÜN: LIG. FLAVUM, BLAU: LIG. NUCHAE. MUSKELGEWEBE IST BEI DER GRAFIK MIT EINGERECHNET, ABER NICHT EINGEZEICHNET. 7MM BANDSCHEIBE SIND IN DIE GRAFIK MIT EINGERECHNET.	89
ABBILDUNG 27: WIRBELSORTIERUNG NACH WIRBELKÖRPERBREITE UND ZYGAPOPHYSENPASSUNG (SOWEIT MÖGLICH) DES DIPLODOCUS CARNEGII. (N = 1)	122
ABBILDUNG 28: MÖGLICHE DORSOVENTRALE LEBENDFLEXION DES DIPLODOCUS CARNEGII.....	125
ABBILDUNG 29: VERSCHIEDENE MÖGLICHE HALSSTELLUNG MIT DEN DURCH DIE INDIKATOREN ERARBEITETEN POSITIONSKONFIGURATIONEN. 9. = UNGEFÄHRE POSITION DES 9. HALSWIRBELGELENKS.....	127

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass die vorliegende Dissertation nach Form und Inhalt, abgesehen von der Beratung durch meinen akademischen Lehrer, selbstständig angefertigt wurde und außer den angegebenen Hilfsmitteln keine weiteren benutzt wurden.

Flensburg, den 29. Mai 2006

12. Anhang

1) Röntgenbilder (Bilderstrecke verkleinert) eines Kamels (Natasha) aus dem Tierpark Hagenbeck

2) Dinosimulate Quellcode

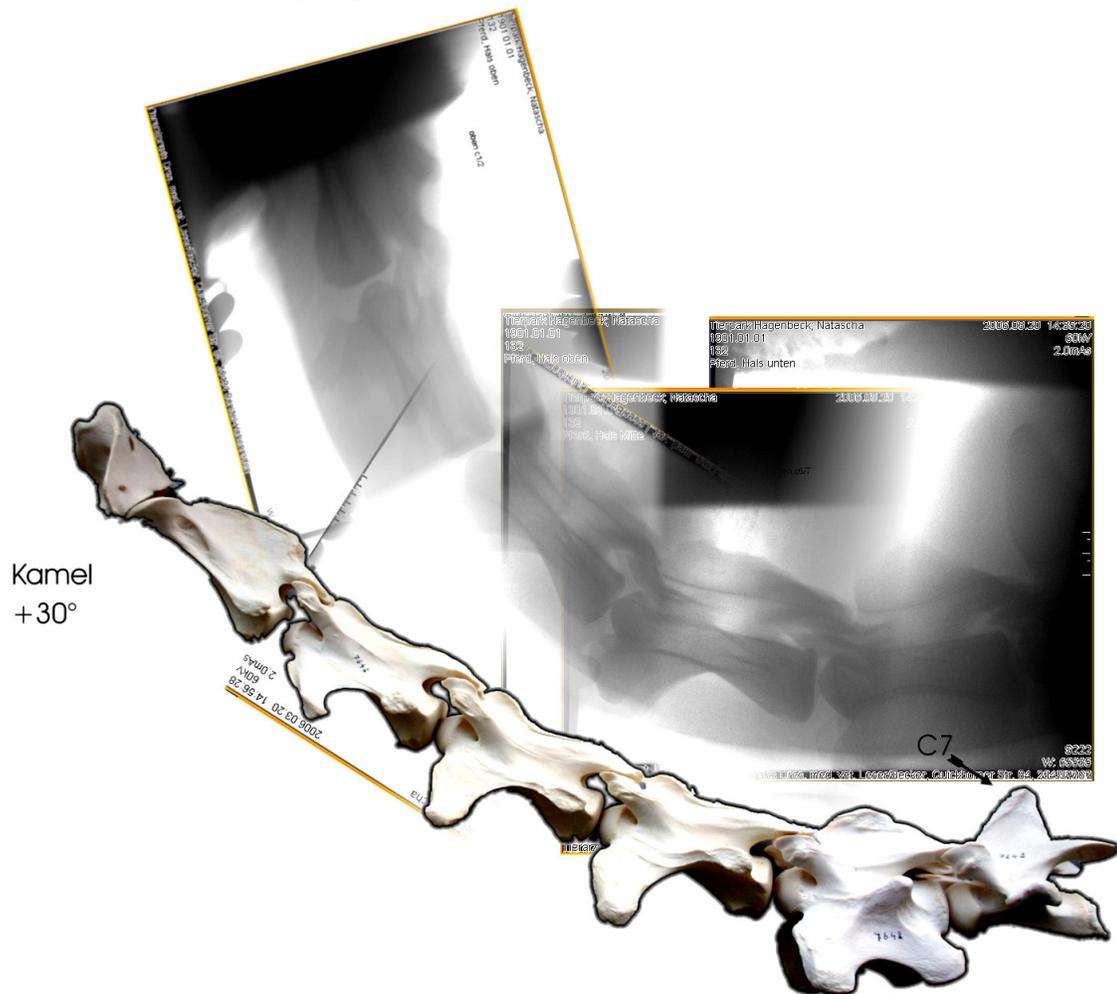
3) „mammal locomotion RESEARCH“ Internetseite

4) Screenshot aus dem Freeware-Programm *Blender*. Hiermit wurden die 3D-Wirbel manipuliert

5) Ausklappbares Glossar

1) Röntgenbilder (Bilderstrecke verkleinert) eines Kamels (Natasha) aus dem Tierpark Hagenbeck

Zur Verdeutlichung der Wirbelposition wurde das Kamelhals skelett aus Hamburg unter die Bilderstrecke gelegt.

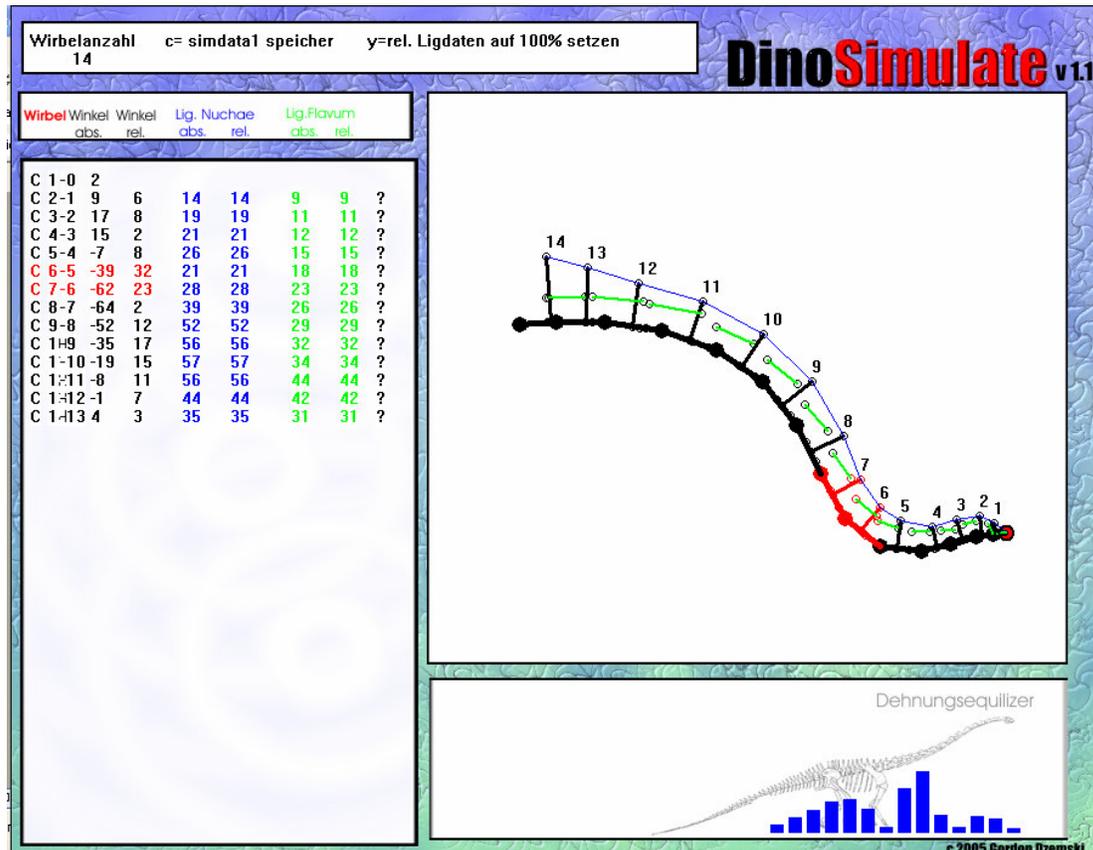


2) Dinosimulate Quellcode

Das Programm „Dinosimulate“ wird nach der Veröffentlichung auf der Seite:

<http://www.uni-flensburg.de/biologie/dinosaurier/Frameset%20NPR.htm>

zu downloaden sein. Es ist mit der Demoversion der Programmierungsumgebung GFA-BASIC lauffähig.



OPENW #1,50,0,900,701,0

```
Anzeige$ = "BG.bmp"
picture2& = LOADBMP(Anzeige$)
PUT 0,0,picture2& // Hintergrund
```

```
xfest = 650
yfest = 320
gehtlos = 1
atlas = 40
wirbelanzahl = 21 // hier die Wirbelanzahl ändern
wirbellange = 20 // hier die Wirbellänge eingeben
a = wirbelanzahl
```

```
DIM xfest(a)
DIM yfest (a)
DIM lang (a)
DIM xwirbelcaudal (a)
DIM ywirbelcaudal (a)
DIM xrichtung(a)
DIM yrichtung(a)
```

DIM xcorect(a)
DIM ycorect(a)
DIM xprozpos(a)
DIM yprozpos(a)
DIM xprozposb(a)
DIM yprozposb(a)
DIM xprozposc(a)
DIM yprozposc(a)

DIM wirbellange(a)
DIM wirbelanzahl(a)
DIM xprozhoch(a)
DIM yprozhoch(a)
DIM xprozhochb(a)
DIM yprozhochb(a)
DIM xprozhochc(a)
DIM yprozhochc(a)

DIM xspitze(a)
DIM yspitze(a)
DIM xspitzeb(a)
DIM yspitzeb(a)
DIM xspitzec(a)
DIM yspitzec(a)

DIM prozfunktion(a)
DIM terma(a)
DIM termb (a)
DIM cosi(a)
DIM Ankathete(a)
DIM Gegenkathete(a)
DIM angle(a)
DIM Wirbelwinkel(a)
DIM wirbelwinkelrel(a)
DIM langflavumsqr(a)
DIM langflavumsqrb(a)
DIM langflavumsqrc(a)

DIM langflavum(a)
DIM langflavumb(a)
DIM langflavumc(a)

DIM xligflavum(a)
DIM yligflavum(a)
DIM xligflavumb(a)
DIM yligflavumb(a)
DIM xligflavumc(a)
DIM yligflavumc(a)

DIM xprocessus(a)
DIM xprocessusb(a)
DIM xprocessusc(a)
DIM Processusspitze(a)
DIM Processusspitzeb(a)
DIM Processusspitzec(a)
DIM hebel(a)
DIM xhebel(a)
DIM yhebel(a)
DIM xhebelb(a)
DIM yhebelb(a)
DIM xhebelc(a)
DIM yhebelc(a)

DIM xhebelstreke(a)
DIM yhebelstreke(a)

DIM bandspeicher(a)
DIM bandspeicherc(a)

OPEN "i",#1,"stradatn.txt"

lupe = 6 //Vergrößerungsfaktor

FOR a = 1 TO wirbelanzahl // Startpunkte für die x wirbel festlegen
xfest(a) = xfest - wirbellange(a)
xfest = xfest - wirbellange
yfest(a) = yfest
bandspeicher(a) = 100 // relative Ligamentlängenvariable, um keinen division durch null zu
bekommen
bandspeicherc(a) = 100 // relative Ligamentlängenvariable, um keinen division durch null zu
bekommen

INPUT #1,wirbellange(a), xprocessus(a),Processusspitze(a),xprocessusb(a),Processusspitzeb(a),
xprocessusc(a), Processusspitzec(a)

wirbellange(a) = wirbellange(a) * lupe
xprocessus(a) = xprocessus(a) * lupe
xprocessusb(a) = xprocessusb(a) * lupe
xprocessusc(a) = xprocessusc(a) * lupe
Processusspitze(a) = Processusspitze(a) * lupe
Processusspitzeb(a) = Processusspitzeb(a) * lupe
Processusspitzec(a) = Processusspitzec(a) * lupe

wirbelanzahl(a) = wirbelanzahl

NEXT a

xfest = 600

DO

//wirbel 1-x Position
rechnen*****

// variablen übergeben zum besseren Handling
xwirbelcaudal = MOUSEX
ywirbelcaudal = MOUSEY

IF MOUSEK = 1
FREEBMP picture2&
CLS

BOX 343,69,868,539 // box bei der manipulation der HWS sichtbar
IF MOUSEK = 1 AND bild = 1
bild = 0
ENDIF
bild = 1
ENDIF

IF MOUSEK = 0 AND bild = 1
PUT 0,0,picture2& // Hintergrund
// Schreiben*****

TEXT 15,20,"Wirbelanzahl c= simdata1 speicher y=rel. Ligdaten auf 100% setzen"
TEXT 50,35,a - 3

```

// Alles schreiben ende*****
bild = 0

ENDIF

FOR a = 1 TO wirbelanzahl STEP 1
  IF a = 1 THEN
    xwirbelcaudal(a) = xwirbelcaudal
    ywirbelcaudal(a) = ywirbelcaudal
  ELSE
    xwirbelcaudal(a) = xwirbelcaudal(a - 1 )
    ywirbelcaudal(a) = ywirbelcaudal(a - 1 )
  ENDIF
  // Bis hier hin

  IF MOUSEK = 1 THEN
    IF xrichtung(a) = 0 THEN
      CIRCLE 49,40,40
    ENDIF
    lang(a) = ((xfest(a) - xwirbelcaudal(a) ^ 2) + ((yfest(a) - ywirbelcaudal(a) ^ 2)
    lang(a) = SQR(lang(a)) // Berechnung der Strecke zwischen
Nullpunkt und letztem cranialem wirbelgelenk/
    xrichtung(a) = ((xfest(a) - xwirbelcaudal(a) * wirbellange(a) / lang(a) // X-Koordinate nach "wirbellange"
    yrichtung(a) = ((yfest(a) - ywirbelcaudal(a) * wirbellange(a) / lang(a) //Y-Koordinate nach "wirbellange"
    Pixeln (Strahlensatz)
    xspitze(a) = ((xfest(a) - xwirbelcaudal(a) * Processusspitze(a) / lang(a) // Prozessusansatz X-Koordinate
nach "wirbellange" pixeln (Strahlensatz)
    yspitze(a) = ((yfest(a) - ywirbelcaudal(a) * Processusspitze(a) / lang(a) //ProzessusansatzY-Koordinate
nach "wirbellange" Pixeln (Strahlensatz)
    xspitzeb(a) = ((xfest(a) - xwirbelcaudal(a) * Processusspitzeb(a) / lang(a) // Prozessusansatz X zweite
spitze caudal
    yspitzeb(a) = ((yfest(a) - ywirbelcaudal(a) * Processusspitzeb(a) / lang(a) //ProzessusansatzY zweite
Spitze caudal
    xspitzec(a) = ((xfest(a) - xwirbelcaudal(a) * Processusspitzec(a) / lang(a) // Prozessusansatz X dritte
spitze cranial
    yspitzec(a) = ((yfest(a) - ywirbelcaudal(a) * Processusspitzec(a) / lang(a) //ProzessusansatzY dritte Spitze
cranial

    IF lang(a) >wirbellange(a) THEN // Wirbel bewegt einen
    Wirbel wenn "lang" größer als wirbellänge

      xcorect(a) = (xfest(a) - xrichtung(a) - xwirbelcaudal(a)
      ycorect(a) = (yfest(a) - yrichtung(a) - ywirbelcaudal(a)
    ENDIF

    IF lang(a) < wirbellange(a) THEN // wirbel stoppen, wenn
    "lang" kleiner wird als "wirbellänge" ? warum das funktioniert, weiß ich auch nicht
      xcorect(a) = (xfest(a) - xrichtung(a) - xwirbelcaudal(a)
      ycorect(a) = (yfest(a) - yrichtung(a) - ywirbelcaudal(a)
    ENDIF

    IF a = lang(wirbelanzahl) AND lang(wirbelanzahl) > wirbellange
      xcorect(a) = xfest
      ycorect(a) = yfest
    ENDIF

    // ATangens für die Winkelgrad der Wirbel
    IF Gegenkathete(a) OR Ankathete(a) = 0
      Gegenkathete(a) = 1
      Ankathete(a) = 1
    ENDIF

    Gegenkathete(a) = (yfest(a) - (yfest(a-1) )) // l (seite)
    Ankathete(a) = (xfest(a-1) - (xfest(a))) // _ (boden)

```

```

angle(a) = Gegenkathete(a) / Ankathete(a)
Wirbelwinkel(a) = DEG(ATAN(angle(a)))
IF SGN(Wirbelwinkel(a)) = -1 AND yfest(a) > yfest(a - 1)           // 360° Kreisbeschreibung
  Wirbelwinkel(a) = Wirbelwinkel(a) + 180
ENDIF
IF SGN(Wirbelwinkel(a)) = 1 AND yfest(a) < yfest(a - 1)
  Wirbelwinkel(a) = Wirbelwinkel(a) - 180
ENDIF

wirbelwinkelrel(a) = ABS(ABS(Wirbelwinkel(a)) - ABS(Wirbelwinkel(a - 1))) // data für den Equilizer
IF SGN(Wirbelwinkel(a-1)) = -1 THEN
  wirbelwinkelrel(a) = ABS(ABS(Wirbelwinkel(a)) + ABS(Wirbelwinkel(a - 1))) //sollte wirbelwinkel negativ
sein, muss addiert werden
ENDIF

//Cosinus ende
ENDIF

// Alles
Zeichen*****
*****
IF wirbelwinkelrel(a) > 20 THEN           // rote mARKER WENN DER RELATIVE WIRBELWINKEL GRÖßER
ALS xx IST
  COLOR 9
ELSE
  COLOR 0
ENDIF

CIRCLE xfest(1) ,yfest(1) ,6           // Jointeam431 b^2dv
PCIRCLE xfest(wirbelanzahl),yfest(wirbelanzahl),3 // letztes unvollständiges Gelenk
DEFLINE 0,5
LINE xfest(a) ,yfest(a),xfest(a) - xrichtung(a)-xcorect(a) ,yfest(a) - yrichtung(a)-ycorect(a)           //
Zeichnen der Wirbellinien
PCIRCLE xfest(a) ,yfest(a) ,4           // Jointeam431 b^2dv

DEFLINE 0,1
CIRCLE xfest(a) - xprozpos(a) - xcorect(a)-xprozhoch(a)-xspitze(a) ,yfest(a) - yprozpos(a) - ycorect(a)-
yprozhoch(a)-yspitze(a),3 //Processuspunkte oben setzen
CIRCLE xfest(a) - xprozposb(a) - xcorect(a)-xprozhoch(a)-xspitzeb(a) ,yfest(a) - yprozposb(a) - ycorect(a)-
yprozhoch(a)-yspitzeb(a),3 //Processuspunkte oben setzen
CIRCLE xfest(a) - xprozposc(a) - xcorect(a)-xprozhoch(a)-xspitzec(a) ,yfest(a) - yprozposc(a) - ycorect(a)-
yprozhoch(a)-yspitzec(a),3 //Processuspunkte oben setzen

DEFLINE 0,1
CIRCLE xfest(a) - xspitze(a) - xcorect(a)-xprozhoch(a) ,yfest(a) - yspitze(a) - ycorect(a)-yprozhoch(a),3
//Processuspunkte auf Wirbelsetzen
CIRCLE xfest(a) - xspitzeb(a) - xcorect(a)-xprozhoch(a) ,yfest(a) - yspitzeb(a) - ycorect(a)-yprozhoch(a),3
//Processuspunkte zweite spitze caudal
CIRCLE xfest(a) - xspitzec(a) - xcorect(a)-xprozhoch(a) ,yfest(a) - yspitzec(a) - ycorect(a)-yprozhoch(a),3
//Processuspunkte dritte spitze cranial

DEFLINE 0,3
LINE xfest(a) - xprozpos(a) - xcorect(a)-xprozhoch(a)-xspitze(a) ,yfest(a) - yprozpos(a) - ycorect(a)-
yprozhoch(a)-yspitze(a),xfest(a) - xspitze(a) - xcorect(a)-xprozhoch(a) ,yfest(a) - yspitze(a) - ycorect(a)-
yprozhoch(a)
DEFLINE 0,1

// Hebelberechnung *****+++
xhebelstreke(a)=xfest(a) - xprozpos(a) - xcorect(a)-xprozhoch(a)-xspitze(a) -xhebel(a)
yhebelstreke(a)=yfest(a) - yprozpos(a) - ycorect(a)-yprozhoch(a)-yspitze(a)-yhebel(a)

// LINE xhebelstreke(a),yhebelstreke(a),xfest(a),yfest(a)           //Processuspunkte oben setzen
// Hebelberechnung ende*****

```

```

IF a > 2 THEN
  TEXT 15, a * 15 + 90, "C"
  TEXT 30, a * 15 + 90, a - 2
  TEXT 40, a * 15 + 90, "-"
  TEXT 45, a * 15 + 90, a - 3
  TEXT 65, a * 15 + 90, FROUND(Wirbelwinkel(a) )

IF a = 3 THEN
  GOTO kopf // damit vom 1. Wirbel keine relativen (falschen) daten gezeigt werden
ENDIF
TEXT 100, a * 15 + 90, FROUND(wirbelwinkelrel(a) )
COLOR 12 // Blau
TEXT 140, a * 15 + 90, FROUND(langflavum(a))
TEXT 180, a * 15 + 90, FROUND((100/bandspeicher(a))*langflavum(a)) // dehnung des
NuchalligamentsLig flavum/Abstand zwiscwhen den Prozessusspitzen
COLOR 10 // grün
TEXT 230, a * 15 + 90, FROUND(langflavumc(a))
TEXT 270, a * 15 + 90, FROUND((100/bandspeicher(a))*langflavumc(a)) // dehnung des Lig
flavum/Abstand zwiscwhen den Prozessusspitzen

COLOR 0

// TEXT 210, a * 15 + 90, FROUND(langflavumsqr(a)/lupe)

TEXT 300, a * 15 + 90, "?"
kopf:
TEXT xfest(a) - xprozpos(a) - xcorect(a)-xprozhoch(a)-xspitze(a) , yfest(a) - yprozpos(a) - ycorect(a)-
yprozhoch(a)-yspitze(a)- 20, a-2

ENDIF

COLOR 0 // alles wieder schwarz falls es mal rot war

// Equilizer
IF a > 2 THEN
  COLOR 12
  PBOX 850 + boxnachrechts, 680 - (wirbelwinkelrel(a) * 1.5), 860 + boxnachrechts, 681 // wirbelequilizer
  COLOR 0
ENDIF
// alles zeichnen
ende*****
*****

boxnachrechts = boxnachrechts - 15

// Prozessusspitzen
rechnen*****
***

  xprozpos(a) = (SIN(RAD(Wirbelwinkel(a)))) * xprozessus(a) //xposition auf lang von caudaljoint
aus gerechnet
  yprozpos(a) = (COS(RAD(Wirbelwinkel(a)))) * xprozessus(a) //yposition auf lang von caudaljoint aus
gerechnet
  xprozposb(a) = (SIN(RAD(Wirbelwinkel(a)))) * xprozessusb(a) //xposition auf lang von caudaljoint
aus gerechnet
  yprozposb(a) = (COS(RAD(Wirbelwinkel(a)))) * xprozessusb(a) //yposition auf lang von caudaljoint aus
gerechnet
  xprozposc(a) = (SIN(RAD(Wirbelwinkel(a)))) * xprozessusc(a) //xposition auf lang von caudaljoint
aus gerechnet
  yprozposc(a) = (COS(RAD(Wirbelwinkel(a)))) * xprozessusc(a) //yposition auf lang von caudaljoint aus
gerechnet

// Prozessusspitze rechnen
ende*****
*****

```


NEXT a

// bis hier her

// wirbelrechnungsschleife

ende*****

boxnachrechts = 0 //wirbelequilizer auf Null stellen

c\$ = INKEY\$

IF c\$ = "c" THEN

OPEN "o",#2,"C:\simdata1.txt"

PRINT #2,"DINOSIMULATE", "GORDON-DZEMSKI"

PRINT #2,"C","Nr. ","abs.-wirbelwinkel", "rel.-Wirbelwinkel", "%-Lig.zuwachs", "abs.-Lig.länge",
"Wirbellänge", "Processushöhe", "Dorfortsatzabstand-zum-caudalen-Gelenk-in-cm"

FOR a = 1 TO wirbelanzahl

WRITE #2,"C",a,Wirbelwinkel(a),wirbelwinkelrel(a), langflavum(a),SQR(langflavumsqr(a)) / lupe,
wirbellänge(a)/lupe, xprocessus(a)/lupe,Processusspitze(a)/lupe

NEXT a

CLOSE #2

ENDIF

IF MOUSEK = 2

FREEBMP pictue2&

CLOSEW #1

CLOSE #2

END

ENDIF

LOOP

.....

3) „mammal locomotion RESEARCH” Internetseite

<http://www.uni-flensburg.de/biologie/dinosaurier/Frameset%20NPR.htm>

mammal locomotion RESEARCH

Research
Results to download
Visual archiv
Contact
For Kids

mammal locomotion RESEARCH
UNIVERSITY OF FLENSBURG

University of Flensburg Home

Welcome to our Website

News

We build up an scientific area for all people who are interested in animal movement especially in giraffe movements.

To start...
download our [results](#) or visit the comprehensive [Visual archiv](#)



For Kids

This area is [for Kids](#). Interesting facts about giraffes, camels, ostrichs, swans and dinosaurs are waiting to be discovered.

... and teacher:
Plan your school lessons with one of the ready-made work sheets.

coming soon...

The 3D-Archive is almost ready for publication. There you can download **high resolution** models of vertebrae of camels and giraffes in all important file formats.

The area for kids and teacher is now in progress...



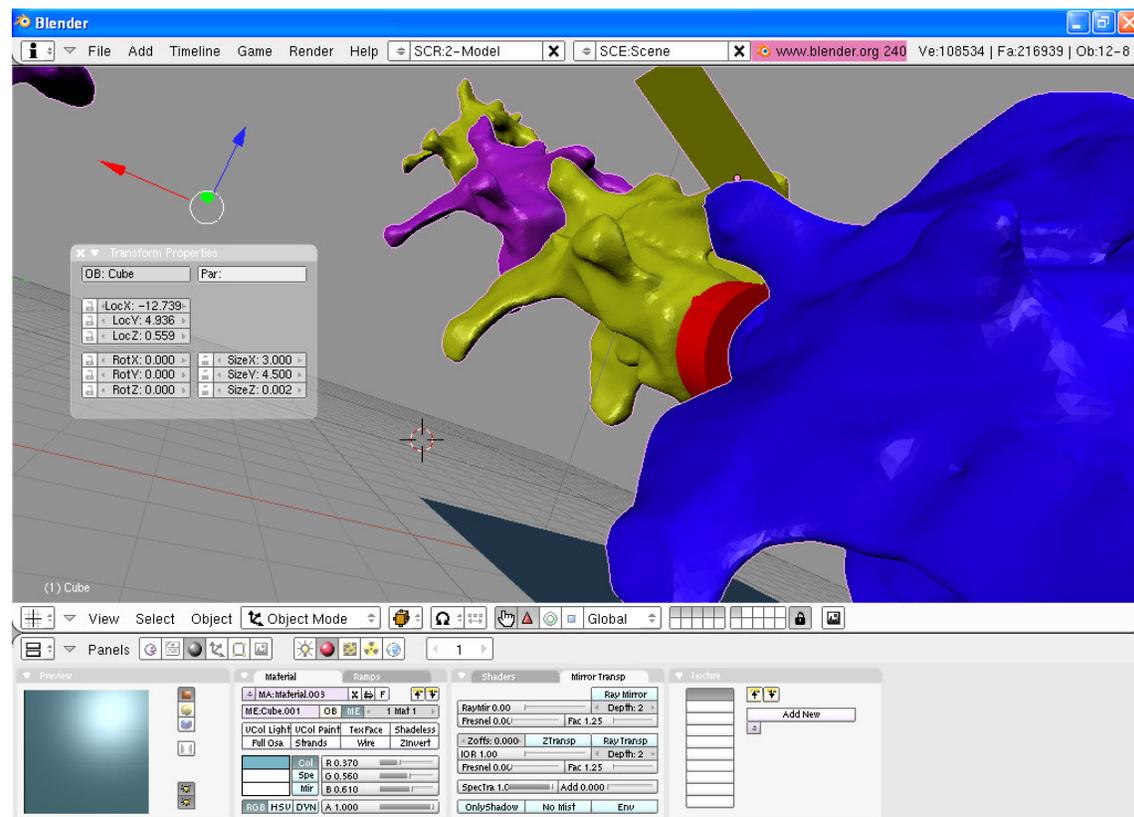
Copyright 2006 Gordon Dzemski / dzemski@uni-flensburg.de / Update: 07.04.2006 mammal locomotion research

4) Screenshot aus dem Freeware-Programm *Blender*. Hiermit wurden die 3D-Wirbel manipuliert

Gerade die CGI-Community ist sehr darauf bedacht, günstige Alternativen für sehr teure Render-Programme (Rhino u.a.) herzustellen. Das ist der Grund, warum häufig die Anschaffung eines kommerziellen Programms durch ein Freeware-Programm überflüssig wird.

Die Leistungsfähigkeit des Programms „Blender“ reicht weit über das positionieren, vermessen und animieren der Objekte hinaus. Physik-engines kreieren eine simulierte Umwelt, in der sich die Gegenstände realitätsnah verhalten können (Schwerkraft, Reibung, Fliehkraft usw.).

Diese Funktionen sollen bei den weiteren Forschungsfragen genutzt werden.



5) Ausklappbares Glossar

Lebenslauf

Name: Dzemski

Vorname: Gordon

Geburtsdatum: 27. September 1977

Geburtsort: Oldenburg in Oldenburg

Eltern: Christine Höft, geb. Beister, gesch. Dzemski, Wolfgang Dzemski

Derzeit wohnhaft: Knooper Weg 2, 24991 Estrup

Schulische Laufbahn:

- Hochtör-Grundschule Neustadt in Holstein
- Jakob-Linow Realschule Neustadt in Holstein
- G. v. Z. Gesamtschule Alhorn Niedersachsen
- Steinkampfschule Neustadt in Holstein
- Berufsfachschule Oldenburg in Holstein
- Fachgymnasium Oldenburg in Holstein **Allgemeine Hochschulreife Juli 2000**

Zivildienst:

Klinikum Neustadt in Holstein 1998 – 1999

Universitäre Laufbahn:

Universität Flensburg - Lehramt an Realschulen

Biologie, Geographie, + Ergänzungsfach Chemie 2000 – 2003

**Erste Staatsprüfung für das Realschullehramt
November 2003**

Promotion an der Universität Flensburg (Herbst 2003 bis Sommer 2006):

Thema: Funktionsmorphologische Analysen langer Hälse bei rezenten terrestrischen Wirbeltieren zur Rekonstruktion der Stellung und Beweglichkeit langer Hälse prähistorischer Tiere.

--- summa cum laude ---

Besondere Leistungen im Studium:

- Notendurchschnitt des ersten Staatsexamens: 1,2
- Erreichen des Studienzieles unterhalb der Regelstudienzeit in nur sechs Semestern
- Abschluss des Ergänzungsfaches Chemie parallel zum Regelstudium
- Studentischer Beirat Frühjahr 2003 bis Herbst 2004
- Mehr als 200 geleistete studentische Hilfskraftstunden
- Freiwillige Hilfe beim Umzug des Institutes für Biologie und HSU und ihre Didaktik

Erlangte Preise:

Preis der Fördergesellschaft der Universität Flensburg e.V. für die erzielte Examensleistung

Beruflicher Werdegang:

- Wissenschaftlicher Mitarbeiter im DFG-Projekt „Biology of sauropod dinosaurs - Evolution of gigantism“.
- Lehraufträge von über 60 SWS an der Universität Flensburg im Institut für Biologie und ihre Didaktik, Institut für Physik und Chemie und ihre Didaktik und das Institut für Geographie und ihre Didaktik.
- Publikationen im Bereich der Funktionsmorphologie, Chemie und Biodidaktik

