

FRIEDRICH – SCHILLER – UNIVERSITÄT JENA  
Fakultät für Sozial- und Verhaltenswissenschaften  
Institut für Sportwissenschaft



---

seit 1558

***Dynamik und Kinematik der  
Lokomotion von *Formica polycтена****

Dissertation  
zur Erlangung des akademischen Grades  
doctor philosophiae (Dr. phil.)

vorgelegt dem Rat der Fakultät für Sozial- und Verhaltenswissenschaften der  
Friedrich-Schiller-Universität Jena  
von Dipl.-Sportwiss. Lars Reinhardt  
geboren am 21. August 1979 in Jena

## **Gutachter**

- Prof. Dr. Reinhard Blickhan  
Friedrich-Schiller-Universität Jena  
Institut für Sportwissenschaft / Bewegungswissenschaft
- Prof. Dr. Tobias Siebert  
Universität Stuttgart  
Institut für Sport- und Bewegungswissenschaft / Trainingswissenschaft
- Prof. Dr. Tobias Seidl  
Westfälische Hochschule (Bocholt)  
Fachbereich Maschinenbau / Bionik und Sensorik

Tag der mündlichen Prüfung: 20. Oktober 2014

# Vorwort

Die vorliegende Dissertation entstand in den Jahren 2006 bis 2014 am Lehrstuhl für Bewegungswissenschaft, des Instituts für Sportwissenschaft der Friedrich-Schiller-Universität Jena und schließt kumulativ Vorarbeiten und Teilergebnisse ein.

Im Einzelnen wurden ihre Aufgabenstellung und Realisierung insbesondere durch die Volkswagenstiftung (2002-2008, „3-D spatial orientation of a small brain navigator“, [I/78 578]) und die Deutsche Forschungsgemeinschaft (2009-2014, „Verteilung der Bodenreaktionskräfte bei Ameisen“, [BL 236/20-1/2]) gefördert.

Diese Arbeit liefert einen Beitrag zum Verständnis der terrestrischen Lokomotion von Insekten, welche unter drastisch anderen Bedingungen erfolgt als bei größeren Tieren. So ist zum einen die Anzahl und Ausrichtung der Beine verschieden und zum anderen ist die Gravitation nicht mehr die dominante Größe, im Verhältnis zu anderen, die Bewegung beeinflussenden Kräften. Dementsprechend waren Abweichungen in den kinematischen und dynamischen Mustern zu erwarten.

Da dynamische Messreihen für diese Größenordnung noch nicht vorlagen, mussten messtechnische Voraussetzungen völlig neu geschaffen werden. Vor diesem Hintergrund gelang es im Rahmen dieser Arbeit, eine Miniaturkraftmessplattform zu konstruieren, mit der die 3D-Bodenreaktionskräfte eines einzelnen Insektenbeins zuverlässig registriert werden können. Die Kraftmessplatte wurde gemeinsam mit einer Hochgeschwindigkeitskamera in umfangreichen Studien zur Lokomotion von Waldameisen bei unterschiedlichen Anstiegen eingesetzt. Die gekoppelte Information von Dynamik und Kinematik generierte ein aussagekräftiges Bild über die Bewegungsstrategien von Ameisen. Dabei entstand ein in dieser Form weltweit einzigartiger Datensatz.

Die gewonnenen Erkenntnisse liefern wichtige Grundlagen zur Beurteilung der Mechanik, der Sinnesphysiologie und der Motorik. Des Weiteren lassen sich beispielsweise in der Bionik und Robotik konkrete Anwendungen realisieren. Dazu zählen etwa extrem geländegängige Trage- und Transporthilfen, die den sicheren Gang auf sechs Beinen imitieren.

# Zusammenfassung

Für jegliche Form der pedalen Fortbewegung stellen Bodenreaktionskräfte ein charakteristisches Merkmal dar. Daher gehört ihre Erfassung zu den wesentlichen Bestandteilen einer umfassenden biomechanischen Analyse der Lokomotion. Während die Forschung auf diesem Gebiet für größere Arten schon weit vorangeschritten ist, sind Studien an kleinen Tieren ausgesprochen rar. Vor allem aus messtechnischen Gründen konzentrierten sich frühere Untersuchungen, ausschließlich auf Tiere, mit einem Körpergewicht von mehr als einem Gramm. Infolgedessen wurden für Insekten – die artenreichste Tierklasse überhaupt – bisher nur relativ schwere Spezies, wie Schaben und Stabheuschrecken, als Versuchstiere herangezogen. Genau wie Schaben, sind auch die meisten Ameisen ausgesprochen schnelle und wendige Läufer mit ähnlicher Kinematik. Allerdings sind Ameisen, deren typisches Körpergewicht zwischen 5 und 30 mg beträgt, etwa zwei bis drei Größenordnungen leichter als Schaben. Bei derart kleinen Tieren ist die Gravitationskraft höchstwahrscheinlich nicht mehr die dominante Größe, im Vergleich zu anderen, bewegungsbeeinflussenden Kräften, wie Luftwiderstand, Substrathaftung oder Gelenkreibung. Daher sollte im Rahmen der vorliegenden Dissertation untersucht werden, welche kinematischen und dynamischen Muster sich bei der Ameisenlokomotion identifizieren lassen und wie sich diese im Vergleich zu größeren Arten darstellen.

Grundvoraussetzung für das Gelingen des Projektes war die Entwicklung eines miniaturisierten Messplatzes zur Erfassung der dreidimensionalen Bodenreaktionskräfte der Einzelbeine kleiner Insekten, bei gleichzeitiger Aufzeichnung der Kinematik mit möglichst hoher Orts- und Zeitauflösung (Hochgeschwindigkeitskameras). Im Rahmen dieser Arbeit ist es gelungen eine neuartige Ultraminiaturkraftmessplattform mit einem Auflösungsvermögen im Mikronewton-Bereich zu entwickeln und gemeinsam mit einer Hochgeschwindigkeits-Videokamera in einen weltweit einzigartigen Messplatz zu integrieren. Der Kraftsensor wurde stereolithographisch gefertigt und mit Halbleiterdehnungsmessstreifen bestückt. Wir ermittelten einen hochlinearen Zusammenhang zwischen applizierter Kraft und Messsignal im Eichbereich von  $\pm 1300 \mu\text{N}$ . Der gleiche Zusammenhang bestand auch in vereinzelt durchgeführten Belastungsproben mit Gewichten von bis zu 4 mN, was den relativ großen Messbereich und die Robustheit unseres Prototyps belegt. Die Empfindlichkeit lag über  $50 \text{ V N}^{-1}$  in allen drei Richtungen, was die Auflösung von Kräften bis etwa  $10 \mu\text{N}$  gestattet.

Da bereits kinematische Daten der gleichen Gattung publiziert sind und es sich bei dieser Art um einen ausgesprochen variablen Läufer und Kletterer handelt, haben wir die Waldameisenart *Formica polyctena* als Studientier gewählt. Für das Verständnis der ebenen Lokomotion bestimmten wir das Schrittmuster, die dreidimensionale Kinematik der Hauptkörpersegmente und des Körperschwerpunkts, sowie die Bodenreaktionskräfte von Einzelbeinen während des Schrittzklus. Unsere Ergebnisse zeigen, dass Waldameisen dieselbe Gangdynamik über einen weiten Geschwindigkeitsbereich benutzten, ohne das alternierende, tripodale Schrittmuster aufzulösen. Mit wachsenden Laufgeschwindigkeiten kam es zu einer proportionalen Zunahme der Schrittlänge und Schrittfrequenz. Die Energetik des Körperschwerpunkts indizierte einen federnden Gang, da kinetische und potentielle Energie nahezu in Phase verliefen. Darüber hinaus wurde ein hohes Maß an Nachgiebigkeit in den Vorderbeinen festgestellt, weil sich die effektive Beinlänge während der Kontaktphase fast halbierte. Gerade diese Nachgiebigkeit führt zu geringen vertikalen Oszillationen des Körperschwerpunktes und ermöglicht die Aufrechterhaltung des Bodenkontaktes auch bei höheren Geschwindigkeiten. Federnde Gangarten, ohne Flugphasen, scheinen eine weit verbreitete Strategie bei kleinen, schnell laufenden Lebewesen zu sein und können hinlänglich gut über das bipedale Masse-Feder-Modell beschrieben werden. Diese Form der Lokomotion wird auch als „Grounded Running“ bezeichnet und scheint, gemäß unseren Ergebnissen, auch für Ameisen die bevorzugte Fortbewegungsstrategie, zumindest bei ebener Lokomotion zu sein.

Da sich Waldameisen stets in einer verhältnismäßig stark strukturierten Umgebung fortbewegen müssen, stellt das Klettern für sie eine übliche Herausforderung dar. Allerdings sind die Strategien, mit denen diese schnellen Läufer unterschiedliche Substratsteigungen bewältigen, bisher weitgehend unbekannt. Um diesen Sachverhalt näher zu beleuchten, untersuchten wir auch die aufwärtsgerichtete Lokomotion von *F. polyctena* bei Steigungen zwischen  $0^\circ$  und  $90^\circ$ . Unsere Ergebnisse bestätigen frühere Studien, die ergaben, dass *Formica* keine steigungsabhängigen Anpassungen der Kinematik und des Schrittmusters durchführt. Selbst bei größeren Substratwinkeln lässt sich die Kinematik nicht von der ebenen Lokomotion unterscheiden, sondern erscheint weiterhin dynamisch. Allerdings gab es im Vergleich zur Ebene erwartungsgemäß gravierende Änderungen in den Kraftmustern der Beine. Dies gilt insbesondere für die Vorderbeine, welche beim Klettern Kräfte mit ausgeprägter anterior-posteriorer und lateraler Komponente generierten. Zusätzlich waren die Normalkräfte dieser Beine bei größeren Anstiegen ( $> 45^\circ$ ) negativ und damit im Vergleich

zu den Hinterbeinen entgegengesetzt gerichtet. Folglich zogen sich die Tiere mit den Vorderbeinen vorwärts und drückten sich mit den Hinterbeinen vom Substrat ab. Der Beitrag zum Vortrieb war bei den Hinterbeinen, im Vergleich zur Lokomotion in der Ebene, gering ausgeprägt. Die Messungen zum vertikalen Klettern bei Schaben lieferten ähnliche Ergebnisse bezüglich der Beinkräfte und lassen darauf schließen, dass beide Insektenarten eine ähnliche Strategie bei der Bewältigung von Anstiegen verfolgen.

# Inhaltsverzeichnis

<b>Vorwort.....</b>	<b>i</b>
<b>Zusammenfassung.....</b>	<b>ii</b>
<b>Abbildungsverzeichnis .....</b>	<b>vii</b>
<b>Tabellenverzeichnis .....</b>	<b>viii</b>
<b>1 Einleitung.....</b>	<b>1</b>
1.1 Biomechanik der Ameisenlokomotion .....	1
1.1.1 Grundlegendes zur Lokomotion .....	1
1.1.2 Lokomotion bei Insekten .....	3
1.1.3 Die Orientierung von Ameisen .....	4
1.1.4 Substrathaftung .....	7
1.1.5 Muskuläre Koordination .....	8
1.2 Bodenreaktionskraftmessung bei Ameisen.....	10
1.2.1 Stand der Technik .....	10
1.2.2 Die Fragilität der Mikrosystemtechnik .....	11
1.2.3 Über die Auslegung von Kraftsensoren – Balkentheorie .....	12
1.2.4 Konsequenzen für den Sensorbau.....	14
1.3 Hauptaspekte der Arbeit .....	15
<b>2 Übersicht zu den Artikeln .....</b>	<b>16</b>
2.1 Reinhardt & Blickhan, 2014 .....	16
2.2 Reinhardt et al., 2009 .....	17
2.3 Reinhardt & Blickhan, 2014 .....	18
<b>3 Artikel I (Ultra-miniature force plate) .....</b>	<b>19</b>
<b>4 Artikel II (Dynamics and kinematics of ant locomotion) .....</b>	<b>20</b>
<b>5 Artikel III (Level locomotion in wood ants) .....</b>	<b>21</b>
<b>6 Poster I (Climbing strategies in ants) .....</b>	<b>22</b>
6.1 Introduction.....	23
6.2 Materials and Methods.....	23
6.3 Results.....	23
6.4 Discussion.....	24
6.5 References.....	25
<b>7 Abschlusssdiskussion .....</b>	<b>26</b>
7.1 Bodenreaktionskraftmessung bei Ameisen.....	26

---

7.1.1	Metalllegierungen .....	26
7.1.2	Polymere .....	27
7.1.3	Schwachstellen des Prototypen .....	29
7.2	Biomechanik der Ameisenlokomotion .....	31
7.2.1	Schrittmuster und Gangartwechsel .....	31
7.2.2	Lokomotion und Duftspuren .....	32
7.2.3	Kinematische und dynamische Muster .....	33
7.2.4	Energetische Kosten der Lokomotion .....	35
7.2.5	Grounded Running bei Ameisen .....	37
7.2.6	Steigungsdynamik und Gravizeption .....	38
<b>Literaturverzeichnis .....</b>		<b>40</b>
<b>Danksagung .....</b>		<b>47</b>
<b>Erklärung .....</b>		<b>48</b>
<b>Lebenslauf .....</b>		<b>49</b>
<b>Veröffentlichungen .....</b>		<b>50</b>



# Abbildungsverzeichnis

Abb. 1.1:	Grundlegende biomechanische Modelle der pedalen terrestrischen Lokomotion (aus Dickinson et al., 2000). .....	2
Abb. 1.2:	Route einer einzelnen Wüstenameise ( <i>Cataglyphis fortis</i> ) bei der Futtersuche. Nach der Nahrungsaufnahme erfolgt der Rückweg (grüne Linie) zum Nest auf direktem Weg (Abbildung verändert nach Müller & Wehner, 1988). .....	5
Abb. 1.3:	Propriorezeptive Borstenfelder bei <i>Formica polyctena</i> nach Markl (1974). .....	6
Abb. 1.4:	Kopfüberhängende Ameise mit Zusatzlast (Endlein, 2007). .....	7
Abb. 6.1:	Single leg ground reaction forces (normalized to body weight, $F_G$ ) of <i>Formica polyctena</i> at slopes of $0^\circ$ (A), $45^\circ$ (B) and $90^\circ$ (C). Force vectors at the time of mid-stance are presented as red arrows in the sagittal plane (cp. Table 1). The centre of mass is located close to the petiole and is marked by a red dot. ....	24
Abb. 7.1:	Ashby-Diagramm: E-Modul der Werkstoffe in Abhängigkeit von ihrer Dichte mit Hilfslinien für gleiche Materialeffizienz für Druck-/Zugstab, Biegebalken und Druckbiegung einer Platte. Markiert sind Stahl (grün) und Messing (blau), als typische Materialien für den Sensorbau, sowie PVC (rot), als potentieller Werkstoff für eine Ultraminiaturkraftmessplattform für den Einsatz im Bereich der Insektenbiomechanik. Abbildung verändert nach Degischer und Lüftl (2012). .....	27
Abb. 7.2:	Einfluss des Materials auf die Dehnung eines einseitig eingespannten Biegebalkens mit einer Last am freien Ende. Die Abmessungen des Balkens betragen in allen Fällen 30 x 10 x 1 mm (L/B/H) und die eingeleitete Kraft ( $F = 0.1 \text{ N}$ ) wirkt immer entlang der z-Achse. Zum Vergleich sind Balken aus den Materialien Stahl (A), Messing (B) und Accura 60® (C) dargestellt. Letzteres wird verwendet, um dreidimensionale Modelle stereolithographisch aufzubauen und besitzt PVC-ähnliche Eigenschaften. Die Dehnungen wurden softwaregestützt (SolidWorks 2010, Waltham, MA, USA) unter Verwendung der Finite-Elemente-Methode berechnet. ....	28
Abb. 7.3:	Beschaffenheit des Waldbodens. ....	35

# Tabellenverzeichnis

Tab. 6.1:	Average (mean $\pm$ s.d.) running speeds ( $v$ ) and ground contact times ( $t_c$ ), plus the mean ground reaction forces at mid-stance in antero-posterior ( $F_x$ ), lateral ( $F_y$ ) and in the vertical ( $F_z$ ) direction. Forces are normalized to body weight ( $F_G$ ) and the legs of the left side. ....	25
Tab. 7.1:	Eigenschaften des Balkens bei Verwendung verschiedener Materialien. Eigenfrequenz, Auslenkung am Balkenende und Dehnung wurden mit FEM berechnet.....	29

# 1 Einleitung

## 1.1 Biomechanik der Ameisenlokomotion

### 1.1.1 Grundlegendes zur Lokomotion

*Die Fortbewegung an Land erfolgt überwiegend auf Beinen. Einfache biomechanische Modelle dienen zur Beschreibung und helfen grundlegende lokomotorische Mechanismen zu identifizieren.*

Als Lokomotion wird in der Biologie im Allgemeinen die aktive Fortbewegung eines Individuums im Raum bezeichnet. Sie zählt zu den elementaren Merkmalen des Lebens und spielt u. a. eine entscheidende Rolle bei der Futtersuche, der Paarung, der Flucht vor Angreifern und dem Erschließen neuer Lebensräume. Im Laufe der Evolution hat sich eine Vielzahl unterschiedlicher Arten der aquatischen, aerialen und terrestrischen Lokomotion entwickelt. So stellen das Schwimmen und Fliegen die Hauptlokomotionsformen im Wasser bzw. in der Luft dar. Gehen, Laufen, Hüpfen, Klettern, Hangeln und Kriechen bilden die häufigsten Fortbewegungsarten an Land.

Bei der terrestrischen Lokomotion kommen meist muskelgetriebene Beine zum Einsatz, deren Wechselwirkung mit dem Boden zu einer gerichteten Bewegung führt. Bei Spinnen erfolgt die Beinflexion ebenfalls muskulär, allerdings ersetzt teilweise ein einzigartiger hydraulischer Mechanismus die Extensoren (Parry & Brown, 1959). Die Extremitäten von Schlangen sind fast vollkommen zurückgebildet, wodurch das Spektrum möglicher Fortbewegungsarten stark limitiert ist und sich im Wesentlichen auf das typische Schlängeln beschränkt (Gray, 1946). Ähnliches gilt für Schnecken, welche ihre Fußsohlen in wellenförmige Bewegungen versetzen (Lissmann, 1945).

Üblicherweise werden für die Beschreibung und Einordnung der terrestrischen Lokomotion einfache biomechanische Modelle herangezogen, welche neben kinematischen Parametern, auf der Mechanik des Körperschwerpunktes (KSP) und den Bodenreaktionskräften fußen. Mit diesen Modellen lassen sich verschiedene Gangarten identifizieren, welche auf unterschiedlichen Mechanismen basieren. Die gebräuchlichsten Modelle (vgl. Abb. 1.1) sind das inverse Pendel Modell (engl. „inverted pendulum, IP) und das Masse-Feder-Modell

(engl. „spring-loaded inverted pendulum“, SLIP). Beim menschlichen Gehen wird ein inverser Pendelmechanismus genutzt, welcher den effektiven Austausch zwischen potentieller und kinetischer Energie ermöglicht (Alexander, 1991; Cavagna et al., 1976). Für schnellere Gangarten, wie Laufen (bzw. Rennen), Traben, Galoppieren oder Hüpfen, wird ein Federmechanismus genutzt, der auf der Speicherung und Rückgewinnung elastischer Energie in Sehnen, Bändern und Muskeln beruht (Alexander, 1991; Blickhan, 1989; McMahon & Cheng, 1990). Die kinetische und potentielle Energie des KSP verlaufen beim SLIP in- und beim IP gegenphasig (Blickhan & Full, 1993; Cavagna et al., 1977). Als Maßzahlen für den Phasenversatz bzw. die Übereinstimmung im Kurvenverlauf beider Energieformen, und damit als mechanisches Unterscheidungskriterium zwischen Gehen und Rennen, dienen die *%Recovery* und die *%Congruity* (Ahn et al., 2004; Cavagna et al., 1976).

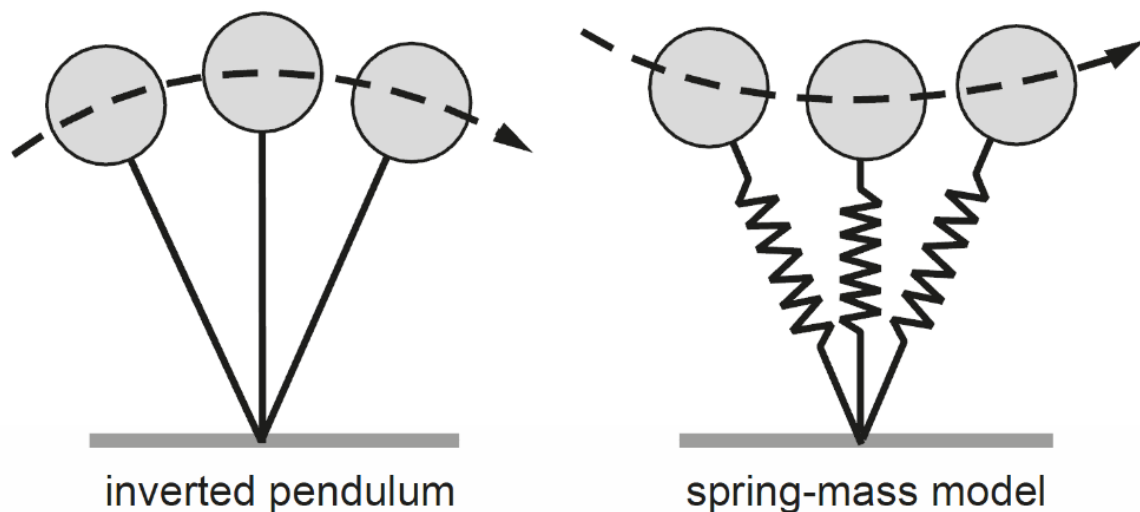


Abb. 1.1: Grundlegende biomechanische Modelle der pedalen terrestrischen Lokomotion (aus Dickinson et al., 2000).

Die Erweiterung des SLIP-Modells zu einem zweibeinigen Masse-Feder-Modell (engl. „bipedal spring-loaded inverted pendulum“, BSLIP) ermöglicht, durch Variation der Federsteifigkeit, sowohl die Modellierung des zweiteleskopbeinigen Gehens, als auch des Rennens (Geyer et al., 2006). Mit diesem Modell können Doppelstützphasen abgebildet werden, welche typischerweise bei Gangarten ohne Flugphasen, wie Gehen oder „Grounded-Running“, auftreten (Rubenson et al., 2004).

### 1.1.2 Lokomotion bei Insekten

*Insekten nutzen größtenteils ein tripodales Schrittmuster. Die Kraftmuster und die globale Dynamik können bei Ameisen durchaus von Mustern abweichen, die bisher an größeren Spezies gewonnen wurden.*

Innerhalb der Insekten existieren extrem schnelle und wendige Arten, die ihre Lokomotion hervorragend an unterschiedliche Gegebenheiten anpassen können. Die Bewältigung verschiedener Anstiege gelingt ihnen ebenso mühelos, wie das Überwinden von Unebenheiten oder sehr glatten Untergründen (Duch & Pflüger, 1995; Federle et al., 2002; Full & Tu, 1991; Gladun & Gorb, 2007; Goldman et al., 2006; Graham & Cruse, 1981; Larsen et al., 1995; Pelletier & Caissie, 2001; Seidl & Wehner, 2008; Sponberg & Full, 2008; Weihmann & Blickhan, 2009). Wie Experimente an der Wüstenameise *Cataglyphis fortis* und der amerikanischen Großschabe *Periplaneta americana* gezeigt haben, erreichen sie Geschwindigkeiten von bis zu 50 Körperlängen pro Sekunde (Full & Tu, 1991; Seidl & Wehner, 2008; Weihmann & Blickhan, 2009).

Einen ersten Hinweis auf die grundlegenden lokomotorischen Prinzipien liefern die Schrittmuster. An einer Vielzahl von Insektenarten wurde bereits gezeigt, dass das alternierende, tripodale Schrittmuster, ohne Flugphasen, über einen weiten Geschwindigkeitsbereich aufrechterhalten wird (Delcomyn, 1971; Full et al., 1991; Full & Tu, 1991; Goldman et al., 2006; Hughes, 1952; Seidl & Wehner, 2008; Weihmann & Blickhan, 2009; Zollikofer, 1994c). Nur vereinzelt und bei sehr schnellen Läufen ging *Periplaneta americana* zum quadru- bzw. bipedalen Schrittmuster über (Full & Tu, 1991). Die konsequente Einhaltung des Tripod-Ganges sowie die abgespreizte Beinhaltung ermöglicht es den Insekten jederzeit schnelle Richtungswechsel durchzuführen und gewährleistet eine hohe statische Stabilität (Ting et al., 1994).

Systematische Messungen der Bodenreaktionskräfte konzentrierten sich, vor allem aus messtechnischen Gründen, ausschließlich auf wesentlich größere Tiere als Ameisen (Körpergewicht > 1 g). So wurden Schaben (Full et al., 1991; Full & Tu, 1990; Full et al., 1995) und Stabheuschrecken (Cruse, 1976) als Versuchsobjekte für sechsbeinige Arthropoden herangezogen. Die Bodenreaktionskraftverläufe der schnellen Lokomotion konnten sowohl in der Sagittal- (Blickhan & Full, 1993), als auch in der Horizontalebene (Schmitt & Holmes, 2000; Seipel et al., 2004) über reduzierte Masse-Feder-Modelle erklärt werden. Auch die

mechanische Energie des KSP, deren kinetische und potentielle Beiträge annähernd in Phase verliefen, stützten das Bild des federartigen Ganges (Full & Tu, 1991).

Goldman et al. (2006) lieferten erste Einzelbein-Kraftmessungen für die vertikale Lokomotion (Klettern) der falschen Totenkopfschabe (*Blaberus discoidalis*). Diese unterschieden sich erwartungsgemäß deutlich von den Kraftmustern der ebenen Lokomotion. Während des vertikalen Kletterns generierten alle Beine der Schwerkraft entgegengesetzte, d.h. substratparallele, Kräfte. Die vorderen beiden Beinpaare zogen seitlich in Richtung der Körperlängsachse. Zeitgleich zogen die Vorderbeine den Kopf zur Wand, während die Hinterbeine das *Abdomen* von ihr wegdrückten.

Da Ameisen eine ähnliche Kinematik zeigen wie Schaben, erwartet man auch ähnliche Bodenreaktionskraftmuster. Jedoch sind Ameisen, deren Körpergewicht typischerweise 5 bis 30 mg beträgt, etwa 1000-fach leichter, als die schwersten Schabenarten. Bei derart kleinen Tieren ist die Gravitationskraft höchstwahrscheinlich nicht mehr die dominante Größe, im Vergleich zu anderen, bewegungsbeeinflussenden Kräften, wie Luftwiderstand, Substrathaftung oder Gelenkreibung (Federle et al., 2000; Full & Koehl, 1993; Garcia et al., 2000; Lipp et al., 2005). Vor diesem Hintergrund könnten Untersuchungen an Ameisen abweichende dynamische Muster aufzeigen.

### 1.1.3 Die Orientierung von Ameisen

*Mechanorezeptoren unterstützen die Orientierung von Ameisen. Die in diesem Zusammenhang vermutlich wesentliche Änderung der Lastverteilung bei der Überwindung von Steigungen kann nur durch dynamische Messungen ermittelt werden.*

Wenn sich Tiere bewegen, verfolgen sie meist ein konkretes Ziel, wie beispielsweise den Erwerb von Nahrung. Die Lokomotion stellt in diesem Zusammenhang das Mittel zur Überbrückung der Distanz zwischen dem aktuellen Standort und der potentiellen Nahrungsquelle dar. Unabhängig davon, ob die exakte Position der Nahrung bekannt ist, oder erst gefunden werden muss, müssen sich die Tiere in ihrer Umwelt zurechtfinden. Dementsprechend ist die Lokomotion untrennbar mit der Orientierung verbunden.

Aufbauend auf den Erkenntnissen von v. Frisch (1974) zur Bienenorientierung, lieferte die Arbeitsgruppe um Wehner von der Universität Zürich in den letzten Jahrzehnten umfangreiche Ergebnisse zum Thema der räumlichen Orientierung der Wüstenameise *Cataglyphis fortis* (Bregy et al., 2008; Grah et al., 2007; Seidl & Wehner, 2008; Wehner, 2003;

Wittlinger et al., 2007a; Wittlinger et al., 2007b; Wohlgemuth et al., 2002; Wolf & Wehner, 2005). Die besondere Leistung der Tiere besteht darin, dass sie sich in ihrer – zumindest aus Menschensicht – ausgesprochen strukturarmen Umwelt problemlos orientieren können. Die Tiere entfernen sich bei der Nahrungssuche teilweise über hundert Meter vom Nest und laufen anschließend fast geradlinig zum Ausgangspunkt zurück. Und das auch dann, wenn sie bei der vorausgehenden Futtersuche einen ganz anderen Weg genommen haben (Abb. 1.2).

Die Orientierung bei Ameisen basiert grundsätzlich auf drei unterschiedlichen Mechanismen. Einerseits kennzeichnen sie ihre Route mit Duftspuren (Hölldobler, 1995; Horstmann, 1976). Andererseits nutzen sie die so genannte Landmarkenorientierung (Akesson & Wehner, 2002; Bregy et al., 2008; Fukushi & Wehner, 2004; Graham & Collett, 2002; Seidl & Wehner, 2006). Dabei speichern die Tiere schnappschussartig markante Objekte, wie Steine, Zweige, Pflanzen, etc., ihres Weges und sammeln auf diese Weise Orientierungshilfen. Nicht nur ausgedehnte Objekte, sondern auch Duftwolken dienen, vor allem bei der Nahrungssuche, als Landmarken (Steck et al., 2011; Wolf & Wehner, 2000, 2005).

Zudem nutzt *Cataglyphis* die Wegintegration als weitere Orientierungsmöglichkeit (Müller & Wehner, 1988). Dieses interne Navigationssystem befähigt die Tiere, unabhängig davon, welchen Weg sie laufen und wie viele Richtungsänderungen sie dabei vornehmen, zu jedem Zeitpunkt den direkten Rückweg zum Ausgangspunkt „berechnen“ zu können. Mathematisch ausgedrückt, betreiben die Tiere eine Art Vektoraddition, wobei die Teilstrecken mit verschiedenen Richtungen (Teilvektoren) zu einer Gesamtstrecke zusammengerechnet werden. Der so entstandene Heimvektor wird dann auf dem Rückweg konsequent abgelaufen.

Mehrere Komponenten dieses Systems konnten bisher experimentell nachgewiesen werden. Zum einen sind Ameisen in der Lage ihre Schritte zu zählen und somit Strecken zu berechnen (Wittlinger et al., 2007a). Zum anderen nutzen sie den so genannten Himmelskompass für die Richtungsorientierung (Müller & Wehner, 1988; Wehner, 2003). Wie

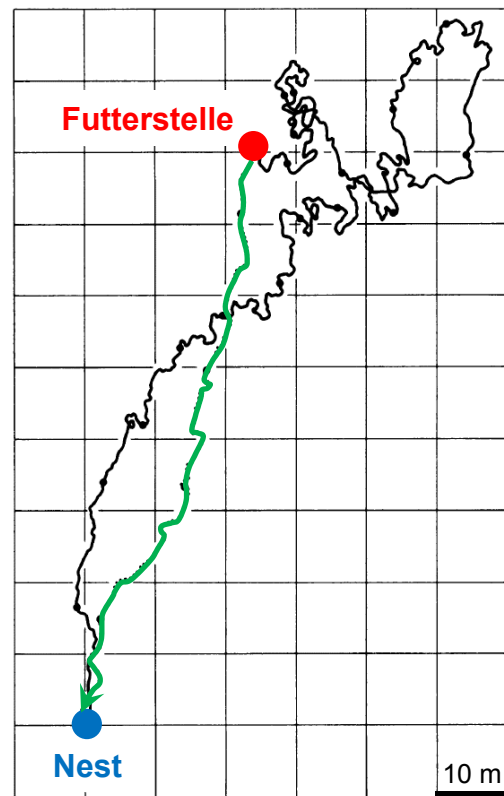


Abb. 1.2: Route einer einzelnen Wüstenameise (*Cataglyphis fortis*) bei der Futtersuche. Nach der Nahrungsaufnahme erfolgt der Rückweg (grüne Linie) zum Nest auf direktem Weg (Abbildung verändert nach Müller & Wehner, 1988).

Wohlgemuth et al. (2002) bei *Cataglyphis fortis* erstmals nachgewiesen haben, funktioniert die Wegintegration nicht nur in der Ebene, sondern auch bei dreidimensionalen Wegstrecken. Folglich rekonstruieren Ameisen die horizontale Projektion der tatsächlich zurückgelegten Wegstrecke. Die Tiere müssen daher zwangsläufig die Steigung des Untergrundes berücksichtigen. In jedem Fall müssen Mechanismen der Gravitationsperzeption vorhanden sein, deren genaue Funktionsweisen allerdings noch nicht erschöpfend geklärt sind. Laut Markl (1963) sind bei Landinsekten hauptsächlich borstenförmige Mechanorezeptoren für den Schweresinn verantwortlich. Diese befinden sich an verschiedenen Gelenken des Körpers (z.B.: Fühler, Hals-, *Petiolus*-, *Coxa*- und *Gaster*- Gelenk; vgl. Abb. 1.3) und registrieren die Stellung der Körpersegmente zueinander.

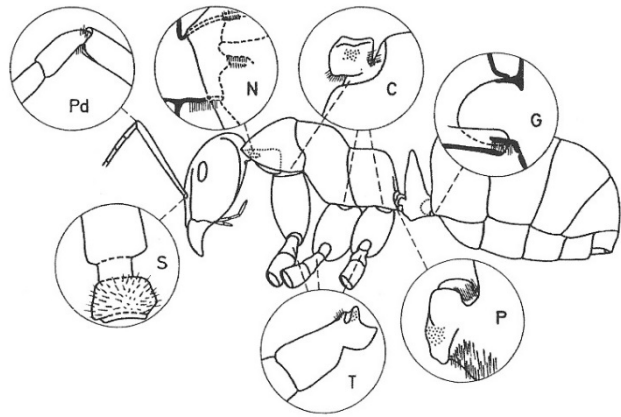


Abb. 1.3: Propriozeptive Borstenfelder bei *Formica polyctena* nach Markl (1974).

Die Untersuchungen von Weihmann und Blickhan (2009) sowie von Seidl und Wehner (2008) zeigen, dass *Cataglyphis* und auch *Formica* nur geringe Anpassungen der Körperhaltung an die Steigung vornehmen. Aus dieser Tatsache und aus den Untersuchungen von Wittlinger (2007b) folgern Seidl und Wehner (2008), dass die Gravizeption nicht ausschließlich über die Borstenfelder erfolgen kann. Wahrscheinlich liefern, neben den Borstenfeldern, auch die *campaniformen Sensillen* wichtige Information über den Substratwinkel. Durch diese Mechanorezeptoren im Exoskelett sind Insekten in der Lage die Verteilung des Körpergewichtes auf die Beine und dadurch die Stellung zur Schwerkraft zu registrieren (Zill et al., 2004). Seidl und Wehner (2008) vermuten, dass die Anstiegsberechnung auch über diesen Mechanismus erfolgt. Laufen die Tiere bergauf, ist der Gravitationsvektor des Körperschwerpunktes im Vergleich zur ebenen Lokomotion eher auf die Hinterbeine gerichtet. Möglicherweise werden diese dann stärker belastet. Ob dies vor allem bei stärkeren Anstiegen der Fall ist, können nur Messungen zeigen. Es ist durchaus möglich, dass dann die Ameisen an den Vorderbeinen hängen, statt sich mit den Hinterbeinen zu stützen. Die Vielzahl der simultan eingesetzten Beine impliziert eine hohe Unbestimmtheit bzgl. der Lastverteilung. Dies gilt insbesondere für die oberflächenparallelen Scherkräfte. Vielleicht genügt es mit der Belastung eines Beinpaars den Schrittzähler zu gewichten, um die Projektion des Weges zu berechnen.



### 1.1.4 Substrathaftung

*Die Substrathaftung, welche essentiell und bei kleinen Tieren ausgeprägt ist, erlaubt die Überwindung unterschiedlichen Terrains. Es ist zu erwarten, dass die Notwendigkeit der Haftung die Lokomotion beeinflusst.*

Die Arbeitsgruppe Insektenbiomechanik von der Universität Cambridge befasst sich mit dem Thema Haftung bei Insekten. Ameisen sind in der Lage, mehr als das Hundertfache ihres Körpergewichtes zu tragen, während sie an glatten Oberflächen haften (Abb. 1.4). Die offensichtlich entscheidende Rolle spielt dabei der besondere Aufbau der *Tarsen*. Sowohl die tarsalen Haftpads (*Arolien*) als auch die tarsalen Krallen bzw. Klauen (*Unguis*) übernehmen in diesem Zusammenhang unterschiedliche Aufgaben. Auf glatten Oberflächen, wie z.B. Blättern, werden vor allem die Haftpads verwendet. Hierbei verstärkt ein dünner Flüssigkeitsfilm die Adhäsion zwischen *Arolium* und Oberfläche. Durch Druck auf die *Arolien* während der Beinbelastung kommt es zusätzlich zur Verdünnung dieses Films, was letztlich zum direkten Kontakt des viskoelastischen Materials der Haftlappen mit dem Untergrund führt (Endlein & Federle, 2008; Federle et al., 2001). Die resultierende Verstärkung der Scherkräfte erhöht den Hafteffekt zusätzlich. In diesem Zusammenhang spielt natürlich auch die Mikrostruktur der Oberfläche eine entscheidende Rolle. Die Krallen dienen zum Festklammern an rauen Oberflächen, wie z.B. an der Rinde von Bäumen. Bei diesem Vorgang sind die wirkenden Reibungskräfte entscheidend für den Halt. Diese wiederum werden durch das Verhältnis von Oberflächenrauigkeit und Krallengröße bestimmt. Dai et al. (2002) entwickelten, basierend auf statischen Messungen, ein Modell dieses Zusammenhangs beim Rosenkäfer (*Pachnoda marginata*). Frantsevich und Gorb (2004) untersuchten den Vorgang des Festklemmens bei Hornissen (*Vespa crabro*) und registrierten Haltkräfte, die dem 25-fachen des Körpergewichtes entsprachen.



Abb. 1.4: Kopfüberhängende Ameise mit Zusatzlast (Endlein, 2007).

Endlein und Federle (2008) zeigten weiterhin, dass die beiden Haftorgane nicht getrennt voneinander aktiv werden, sondern eng zusammen arbeiten. Sie werden sogar vom selben Muskel (*Musculus retractor unguis*) bewegt. Bei jedem Schritt kommt es innerhalb

eines Bruchteils einer Sekunde immer wieder zum selben Ablauf. Zunächst versucht das Tier mit den Krallen Halt zu finden. Ist die Oberfläche zu glatt, rutschen diese ab, schwingen nach unten durch und das *Arolium* wird entfaltet. Eine spezielle Drüse pumpt die Haftflüssigkeit in die Haftpads, die dann zwischen den Krallen hervorragen. Der entstandene Flüssigkeitsfilm bewirkt den Hafteffekt. Zu Beginn der sich anschließenden Schwungphase wird das *Arolium* durch Abrollen vom Substrat gelöst ohne negative Bodenreaktionskräfte zu generieren.

Schon seit längerem ist bekannt, dass die *Tarsen* von Schaben nicht nur mit einem, sondern mit mehreren Haftenrichtungen ausgestattet sind (Roth & Willis, 1952). Einerseits sind an den proximalen *Tarsomeren* (Fußgliedern) die *tarsalen Euplantulaen* zu finden und andererseits an der distalen *Tarsus*-Spitze das bereits angesprochene *pretarsale Arolium*. Beide übernehmen gegensätzliche Funktionen. Die *Euplantulaen* sorgen für die Haftung wenn die Beine vom Körper tangential nach vorn Druck ausüben sollen, hingegen erzeugen die *Arolien* Kontakt beim tangentialen Zug nach hinten (Clemente & Federle, 2008).

Die Ausrichtung der Beine (vorn/hinten) und die Bewegungsrichtung (aufwärts/abwärts) beeinflussen somit den Gebrauch der tarsalen Haftpads. Während der geradlinigen, aufwärtsgerichteten Lokomotion beispielsweise, tragen die Vorderbeine durch Zug und die Hinterbeine durch Druck zum Vortrieb bei. Dementsprechend werden vorn die *Arolien* und hinten die *Euplantulaen* eingesetzt. Beim Abwärtslauf würde genau der entgegengesetzte Fall eintreten. Insgesamt ist also die Ausprägung der Haftorgane entscheidend für das Spektrum der möglichen Kraftübertragungen am Beinende. Es ist damit zu rechnen, dass der Aufbau des Kontaktkraftvektors durch die Haftorgane bestimmt wird. Die bereits angedeutete hohe Unbestimmtheit der Kraftverteilung zwischen den Beinen wird sehr wahrscheinlich durch die Haftmechanismen eingeschränkt (Günther & Weihmann, 2011, 2012). Dies aber, je nach Anpassung, in unterschiedlicher Weise von Spezies zu Spezies.

### 1.1.5 Muskuläre Koordination

*Aus der starren Kinematik zeichnet sich die Notwendigkeit einer komplexen, stark ansteigsabhängigen muskulären Koordination ab, deren Gesetzmäßigkeiten durch die Erfassung der Lastverteilung eingegrenzt werden können.*

Abgesehen von basal bestehenden Voraussetzungen – natürlich müssen die Beine der Tiere netto das Körpergewicht tragen und Kippmomente ausbalancieren – können darüber

hinaus bestehende Gemeinsamkeiten helfen, die Kontrollstrategien innerhalb dieses Systems mit ausgesprochen kleinem Hirn zu verstehen. Hierbei ist zu beachten, dass die unterschiedliche Belastung der Beine, bei fast gleichbleibender Kinematik zu einer radikalen Änderung der Anregungsmuster der Muskulatur führen muss. Ein Bein mit dem sich das Tier einen Hang hoch zieht, muss wahrscheinlich hangabwärts bremsen. Zum einen ist die Aktivität von Flexoren und zum anderen von Extensoren erforderlich. Die Erfassung der Reaktionskräfte ist somit die Voraussetzung zum Verständnis der flexiblen Leistungen des zentralen Nervensystems (nicht nur) von Ameisen. Dies gilt umso mehr, als unsere eigenen Untersuchungen belegen, dass die an Schaben gewonnenen Muster sich nicht ohne weiteres auf Ameisen übertragen lassen und speziell auch die geringe Größe durchaus deutliche Abweichungen wahrscheinlich machen. Vielleicht lassen sich allgemeingültige, sensomotorische Bauprinzipien und Verschaltungsstrukturen aufzeigen. Die auf bestimmte Bewegungsvorgaben gerichteten Koordinationsmuster könnten unter Berücksichtigung einfacher, lastabhängiger Rückkopplungen (basierend auf Mechanorezeptoren) erzeugt werden.

## 1.2 Bodenreaktionskraftmessung bei Ameisen

### 1.2.1 Stand der Technik

*Verfügbare Sensoren sind für die Messung der Bodenreaktionskräfte von Ameisen nicht geeignet, woraus sich die Notwendigkeit neuer Ansätze ergibt.*

Für jegliche Form der pedalen Lokomotion sind die Bodenreaktionskräfte ein charakteristisches Merkmal und ein möglicher Zugang zur Berechnung innerer Kräfte. Deshalb ist deren Erfassung fester Bestandteil einer umfassenden biomechanischen Analyse. Abhängig von Kraftbereich und Versuchsobjekt steht eine Reihe von Messverfahren zur Verfügung. Sie beruhen überwiegend auf dem Prinzip, wonach sich eine Struktur durch das Wirken einer äußeren Kraft verformt – dieser Vorgang ist allein mikroskopisch sichtbar. Die Verformung wird durch Sensoren erfasst, wobei in den meisten Fällen ein linearer Zusammenhang zwischen Sensorsignal und eingeleiteter Kraft existiert. Im Auflösungsbereich von 1 mN bis 30 kN sind Messplatten zur Erfassung aller drei Kraftkomponenten (3D) kommerziell verfügbar. Deren empfindlichste Vertreter sind geeignet, dreidimensionale Bodenreaktionskräfte von Kleinsäugetern zu registrieren (Zumwalt et al., 2006). Aus unterschiedlichen Überlegungen heraus, wurden inzwischen viele Kraftmessplatten, die in Studien an kleinen Tieren eingesetzt werden, eigenständig konstruiert. Dementsprechend wurden in den letzten Jahrzehnten Prototypen von Miniaturkraftmessplattformen für nur zwei Raumrichtungen (2D) entwickelt, die ausreichend empfindlich waren, Bodenreaktionskräfte von Tieren zu erfassen, deren Körpergewicht nur wenige Gramm beträgt (Drechsler & Federle, 2006; Full & Tu, 1990; Heglund, 1981; Lin & Trimmer, 2012; Wood et al., 2009). Für diese wurde immer wieder das Design von Heglund (1981) verwendet und an verschiedene Anwendungsbereiche angepasst. Neben andersgelagerten Überlegungen, führte die Modifizierung dieses Designs zu den ersten 3D Kraftmessplatten im Millinewtonbereich (Autumn et al., 2006; Blickhan & Barth, 1985; Dai et al., 2011; Full et al., 1991; Katz & Gosline, 1993). Wie bereits erwähnt, wurden die ersten dreidimensionalen Bodenreaktionskraftmessungen schnell laufender Insekten an Schaben durchgeführt (Full et al., 1991). Ihr durchschnittliches Körpergewicht betrug etwa 2 g, womit die Messungen am unteren Rand des Auflösungsvermögens der verwendeten Kraftmessplatte erfolgten.

## 1.2.2 Die Fragilität der Mikrosystemtechnik

*Insekten können in Relation zum eigenen Körpergewicht verhältnismäßig große Kräfte erzeugen, was die Verwendung ultrasensitiver Mikrosysteme verhindert und einen wichtigen Aspekt bei der Materialauswahl eines alternativen Sensors darstellt.*

Für die Erfassung der Dynamik noch leichterer Insekten, wie beispielsweise Ameisen oder Käfer, sind die im vorherigen Abschnitt beschriebenen Sensoren nicht geeignet. In diesem Bereich könnten ultrasensitive Mikrosysteme (engl. „micro electro mechanical systems“, MEMS) ein geeignetes Mittel sein. Jedenfalls wurde deren prinzipielle Eignung für die Insektenbiomechanik bereits demonstriert (Bartsch et al., 2007; Kan et al., 2013; Muntwyler et al., 2010). Das Hauptproblem dieser Geräte besteht in ihrer Fragilität und der resultierenden Enge des Messbereichs. Muntwyler et al. (2010) determinierten diesen mit  $\pm 200 \mu\text{N}$  für ihren Sensor. Im Grunde ist dieser Messbereich ideal für größere Ameisenarten, wie *Formica* oder *Cataglyphis*, deren Körpergewicht meist zwischen 10 und 30 mg liegt. Problematisch ist nur, dass gerade diese Tiere problemlos Kräfte erzeugen können, die ihr eigenes Körpergewicht deutlich überschreiten. *Cataglyphis fortis* beispielsweise ist in der Lage, Gewichte von 40 mg (0,39 mN) zwischen den *Mandibeln* zu tragen (Zollikofer, 1994b). Wie eigene Untersuchungen an Schaben zeigen, ist davon auszugehen, dass die Beißkräfte noch viel höher sein können. Bei *Periplaneta americana* ermittelten wir maximale Beißkräfte von etwa 500 mN, was etwa dem 50-fachen des Körpergewichtes der untersuchten Tiere entspricht (Weihmann et al., in prep.). Wenn Ameisen ähnliche Beißkräfte generieren können – was sehr wahrscheinlich ist – lägen diese Werte bei etwa 10 mN. Selbst bei genauster Einpassung eines MEMS-Sensors in die Lauffläche, würden die Tiere diesen sicherlich immer noch als Unregelmäßigkeit im Substrat erkennen und eventuell mit ihren *Tarsen* oder *Mandibeln* bearbeiten. Würden sie dabei nur ansatzweise die prognostizierten Maximalkräfte erreichen, käme es mit Sicherheit zur Beschädigung des Sensors. Eine Kraftmessplattform für dieses Anwendungsfeld muss dementsprechend zwei, auf den ersten Blick konträre, Anforderungen erfüllen. Sie muss zum einen hochempfindlich und zum anderen relativ robust sein. Die Auswahl eines Materials, welches beiden Anforderungen gerecht wird, ist daher ein Kernaspekt der Vorüberlegungen des Sensordesign.

### 1.2.3 Über die Auslegung von Kraftsensoren – Balkentheorie

*Die Zusammenhänge der Balkentheorie determinieren das Sensordesign.*

Wie im vorangegangenen Abschnitt dargestellt, beruhen die meisten Kraftsensoren auf der Messung von Verformungen aufgrund einer äußeren Kraft. Häufig bestehen diese Sensoren aus Konstruktionen dreidimensional angeordneter Biegebalken, welche mit Dehnungsmessstreifen (DMS) bestückt sind. Idealerweise ist die Geometrie derart, dass jedes Biegeelement auf nur eine Kraftkomponente ( $F_x$ ,  $F_y$  oder  $F_z$ ) reagiert. In diesem Fall gibt es kein Übersprechen eines Messkanals auf einen anderen. Dementsprechend genügt für eindimensionale Kraftsensoren ein einzelner Biegebalken. Aus der Balkentheorie ergeben sich Zusammenhänge, die nicht nur für diesen Fall gelten, sondern auch auf mehrdimensionale Sensoren übertragbar sind. Daher wird im Folgenden der einseitig eingespannte Biegebalken herangezogen, um den Einfluss der Geometrie und des Materials auf die Eigenschaften des Sensors darzustellen.

Wirkt eine vertikale Kraft  $F$ , am freien Ende eines horizontal eingespannten Balkens, kommt es zu einer Auslenkung  $z$  in Richtung der Kraft (vgl. Abb. 7.2). Dabei wird der Balken an der Oberseite gedehnt und gleichermaßen an der Unterseite gestaucht. Die Dehnung bzw. Stauchung ist nahe der Einspannung am größten und nimmt zum freien Ende hin ab. Um das größtmögliche Messsignal zu erhalten würde man einen DMS folglich dicht an der Einspannung applizieren. Im elastischen Teil der Biegung gilt das Hookesche Gesetz, nach dem sich die elastische Verformung proportional zur wirkenden Belastung verhält. Die entsprechende Proportionalitätskonstante wird auch als Elastizitätsmodul (E-Modul,  $E$ ) bezeichnet und stellt eine wichtige Materialkonstante dar. Je größer der E-Modul, umso biegesteifer ist das Material und umso geringer ist die Verformung bei gleicher Last. Übertragen auf das Beispiel des Kragbalkens führt eine Erhöhung des E-Moduls zu einer geringeren Auslenkung bzw. Oberflächendehnung.

Unter Kenntnis von  $E$  und den Abmessungen des Balkens (Länge  $l$ , Breite  $b$  und Höhe  $h$ ), lässt sich die Auslenkung am Balkenende  $z$ , bei Wirkung einer Kraft  $F$  (statische Balkenbiegung) mit Formel (1.1) berechnen (Grote & Feldhusen, 2011).

$$z = \frac{F \cdot l^3}{3 \cdot E \cdot I} \quad (1.1)$$

Wobei das axiale Flächenträgheitsmoment ( $I$ ) eines Balkens mit rechteckigem Querschnitt folgendermaßen definiert ist:

$$I = \frac{1}{12} \cdot h^3 \cdot b \quad (1.2)$$

Durch Einsetzen von (1.2) in (1.1) ergibt sich:

$$z = \frac{4 \cdot F \cdot l^3}{E \cdot b \cdot h^3} \quad (1.3)$$

Da die Auslenkung proportional zur wirkenden Kraft ist, repräsentiert der Biegebalken eine Feder, deren Steifigkeit  $k$  durch die Proportionalität beider Größen bestimmt ist.

$$k = \frac{F}{z} \quad (1.4)$$

Durch Umstellen von (1.4) kann die Federsteifigkeit auch direkt über die Balkendimensionen und den E-Modul berechnet werden.

$$k = \frac{E \cdot b \cdot h^3}{4 \cdot l^3} \quad (1.5)$$

Weiterhin lässt sich die dynamische Balkenbiegung als harmonischer Oszillator beschreiben, dessen Eigenfrequenz  $f$ , mit Kenntnis der Steifigkeit und der effektiven Masse berechnet werden können. Die effektive Masse ist das Produkt der Balkenmasse  $m$  und des Trägheitsmomentenfaktors, welcher bei rechtwinkligen Biegebalken 0,24 beträgt (Chen et al., 1995).

$$f = \frac{1}{2 \cdot \pi} \sqrt{\frac{k}{0,24 \cdot m}} \quad (1.6)$$

Das Produkt von Materialdichte  $\rho$  und Volumen, welches bei einem Quader dem Produkt seiner Abmessungen entspricht, ergibt dessen Masse. Ersetzt man dies mit  $m$  in Gleichung (1.6) und ergänzt weiterhin die Steifigkeit gemäß Formel (1.5), erhält man  $f$  in Abhängigkeit von den Materialeigenschaften ( $E, \rho$ ) und den Balkendimensionen ( $l, b, h$ ). Nach Kürzen der Gleichung zeigt sich, dass die Breite  $b$  keinen Einfluss auf die Eigenfrequenz hat.

$$f = \frac{1}{2 \cdot \pi} \sqrt{\frac{\frac{E \cdot b \cdot h^3}{4 \cdot l^3}}{0,24 \cdot l \cdot b \cdot h \cdot \rho}} = \frac{1}{2 \cdot \pi} \sqrt{\frac{E \cdot h^2}{0,96 \cdot l^4 \cdot \rho}} \quad (1.7)$$

## 1.2.4 Konsequenzen für den Sensorbau

*Die Materialauswahl ist von entscheidender Bedeutung für die späteren Eigenschaften des Sensors.*

Eigenfrequenz, Steifigkeit und Dehnung sind wichtige Kenngrößen jedes Sensors und müssen an den zu erwartenden Messbereich angepasst werden. Für alle Sensoren, die bei dynamischen Messungen eingesetzt werden, ist die Eigenfrequenz von großer Bedeutung. Generell gilt, dass der nutzbare Frequenzbereich umso größer wird, je höher die Eigenfrequenz des Aufnehmersystems ist (Giesecke, 2007). Zuverlässige Messergebnisse sind erst bei Signalen zu erwarten, die unterhalb eines Drittels der Eigenfrequenz liegen. Aus Formel (1.6) ergibt sich, dass ein Balken möglichst steif und leicht sein muss, um eine hohe Eigenfrequenz zu haben. Aus dieser Sicht und gemäß (1.7) ist es somit sinnvoll, Materialien mit großem E-Modul und geringer Dichte zu verwenden. Andererseits muss sichergestellt werden, dass es im anvisierten Kraftbereich zu optimalen Dehnungen (durch Ausnutzen des vollständigen Dehnungsbereiches des DMS) an den Applikationsstellen der DMS kommt, ohne deren Elastizitätsgrenzen zu überschreiten. Die Auslenkung am Balkenende, also dem Ort der Krafteinleitung, sollte bestenfalls mikroskopisch gering sein.

Bereits an dieser Stelle wird deutlich, dass die Materialauswahl von entscheidender Bedeutung für den Sensorbau ist. Sie ist sogar die einzige Möglichkeit ein Dilemma zu umgehen, welches beim Vergleich von Formel (1.3) und (1.5) deutlich wird. Es äußert sich darin, dass Steifigkeit und Verformung umgekehrt proportional zueinander sind. Besonders die Länge  $l$  und Höhe  $h$  des Balkens, sind dahingehend äußerst empfindliche Stellgrößen, da diese mit der dritten Potenz in die Berechnungen eingehen und sich konträr beeinflussen.



## 1.3 Hauptaspekte der Arbeit

Aus der Einleitung ergibt sich eine Reihe von Fragen, die im Rahmen der vorliegenden Dissertation beantwortet werden sollen. Diese lassen sich in zwei übergeordnete Themenkomplexe einordnen. Der erste Komplex ist methodisch orientiert und befasst sich mit der Entwicklung eines Sensors zur Messung der Bodenreaktionskräfte kleinerer Insektenarten (vorrangig Ameisen). Dieses Thema steht im Mittelpunkt des Artikels in Kapitel 3. Der zweite Themenbereich untersucht verschiedene Fragen zur Biomechanik der Ameisenlokomotion und wird in den Kapiteln 4-6 behandelt. Während die Kapitel 4 und 5 jeweils einem Forschungsartikel zur ebenen Lokomotion entsprechen, sind die Ergebnisse aus Kapitel 6 noch nicht in Artikelform publiziert. Sie wurden allerdings als Poster auf der Jahrestagung der Society for Experimental Biology im Juli 2013 präsentiert. Inhalt dieses Kapitels ist die Dynamik von *Formica polyctena* bei unterschiedlichen Anstiegen.

### Themenkomplex I (Bodenreaktionskraftmessung bei Ameisen)

- (1) Welches Material eignet sich für den Bau einer Miniaturkraftmessplattform für den Einsatz im Bereich der Insektenbiomechanik?
- (2) Welches Design ermöglicht die unabhängige Erfassung dreidimensionaler Bodenreaktionskräfte im Mikronewtonbereich?
- (3) Welches Fertigungsverfahren eignet sich für das gewählte Material und ermöglicht die exakte Umsetzung der Konstruktion?

### Themenkomplex II (Biomechanik der Ameisenlokomotion)

- (1) Was verändern die Tiere mit wachsender Geschwindigkeit, bzw. gibt es einen Gangartwechsel bei Ameisen?
- (2) Finden sich bei Ameisen dieselben kinematischen und dynamischen Muster wie bei größeren Insektenarten (v. a. Schaben)?
- (3) Welche biomechanischen Modelle können zur Beschreibung der Ameisenlokomotion herangezogen werden?
- (4) Wie energieeffizient ist die Lokomotion von Ameisen?
- (5) Wie ändert sich die Beinbelastung bei der Bewältigung von Anstiegen und können diese Information für die Gravizeption genutzt werden?
- (6) Mit welcher Strategie bewältigen Waldameisen senkrechte Anstiege?

## 2 Übersicht zu den Artikeln

### 2.1 Reinhardt & Blickhan, 2014

Reinhardt, L., & Blickhan, R. (2014). Ultra-miniature force plate for measuring triaxial forces in the micronewton range. *J. Exp. Biol.*, 217(5), 704-710.

#### *Inhalt*

In diesem Artikel beschreiben wir das Design, die Herstellung und die Eichung einer weiterentwickelten Ultraminiatur-Kraftmessplattform im Mikronewton-Bereich. Zudem weisen wir die Funktionstüchtigkeit des Sensors anhand von Einzelmessungen an einer Ameise und einer kleinen Metallkugel nach. Das Messgerät wurde stereolithographisch aus PVC-ähnlichem Material hergestellt und mit Halbleiter-Dehnungsmessstreifen bestückt. Mit einer Empfindlichkeit von  $50 \text{ V N}^{-1}$  ist die Auflösung dreidimensionaler Kräfte von  $10 \text{ }\mu\text{N}$  möglich.

#### *Arbeitsanteile gemäß Autorenvereinbarung*

##### *Lars Reinhardt*

- ✓ Entwicklung und Bau der Kraftmessplatte, Durchführung der Eichmessungen, Auswertung der Daten, Erstellung des Manuskriptes

##### *Reinhard Blickhan*

- ✓ Konzeptionelle Unterstützung, Überarbeitung des Manuskriptes

## 2.2 Reinhardt et al., 2009

Reinhardt, L., Weihmann, T., & Blickhan, R. (2009). Dynamics and kinematics of ant locomotion: do wood ants climb on level surfaces? *J. Exp. Biol.*, 212(15), 2426-2435.

### ***Inhalt***

Aufgrund technischer Defizite im Bereich der Kraftmessung ist die Biomechanik der Lokomotion kleinerer Tiere nur wenig erforscht. Die bisher vorhandenen Technologien limitierten die Forschung auf Lebewesen mit einem Körpergewicht von über einem Gramm. In dieser Publikation präsentieren wir erstmals gemessene Bodenreaktionskräfte von Waldameisen mit einem durchschnittlichen Gewicht von etwa 10 mg. Hierzu kam eine selbstkonstruierte Miniaturkraftmessplattform zum Einsatz, deren prinzipielles Design und Funktionsprinzip beschrieben wird. Als Hauptergebnis wurde ermittelt, dass sich die Kraftverläufe deutlich von denen schwererer Insekten unterscheiden. Die untersuchten Ameisen zeigten ein ähnliches Muster wie kletternde Schaben.

### ***Arbeitsanteile gemäß Autorenvereinbarung***

#### *Lars Reinhardt*

- ✓ Entwicklung der Methode, Durchführung der Messungen, Auswertung der Daten, Erstellung des Manuskriptes

#### *Tom Weihmann*

- ✓ Unterstützung bei der Erstellung des Manuskriptes

#### *Reinhard Blickhan*

- ✓ Konzeptionelle Unterstützung, Überarbeitung des Manuskriptes

## 2.3 Reinhardt & Blickhan, 2014

Reinhardt, L., & Blickhan, R. (2014). Level locomotion in wood ants: evidence for grounded running. *J. Exp. Biol.*, 217(13), 2358-2370.

### ***Inhalt***

Zum besseren Verständnis der lokomotorischen Strategien kleiner Insekten untersuchten wir die schnelle, geradlinige Lokomotion der einheimischen Ameisenart *Formica polyctena* in der Ebene. Im vorliegenden Manuskript präsentieren wir die dreidimensionale Kinematik des Körperschwerpunktes sowie die Bodenreaktionskräfte der Einzelbeine. Unsere Ergebnisse zeigen, dass die Tiere dieselbe Gangart über einen weiten Geschwindigkeitsbereich verwendeten. Die Lokomotion ist federnd, es existieren keine Flugphasen und der Körperschwerpunkt zeigt relativ geringe vertikale Oszillationen. Die Gesamtheit dieser Befunde deutet in Richtung „Grounded-Running“, welches bereits für andere kleine Tiere nachgewiesen wurde.

### ***Arbeitsanteile gemäß Autorenvereinbarung***

#### *Lars Reinhardt*

- ✓ Entwicklung der Methode, Durchführung der Messungen, Auswertung der Daten, Erstellung des Manuskriptes

#### *Reinhard Blickhan*

- ✓ Konzeptionelle Unterstützung, Überarbeitung des Manuskriptes

### **3 Artikel I**

## **Ultra-miniature force plate for measuring triaxial forces in the micro newton range**

Reinhardt, L.<sup>1</sup>, Blickhan, R.<sup>1</sup>

The Journal of Experimental Biology, 217(5), 704-710, 2014

Akzeptiert: 7. November 2013

<sup>1</sup> Friedrich-Schiller-Universität Jena  
Institut für Sportwissenschaft  
LS Bewegungswissenschaft  
Seidelstr. 20  
07749 Jena, Deutschland

Korrespondierender Autor

Lars Reinhardt

Email: lars.reinhardt@uni-jena.de

Tel.: +49 3641 9 45706

## METHODS &amp; TECHNIQUES

## Ultra-miniature force plate for measuring triaxial forces in the micronewton range

Lars Reinhardt\* and Reinhard Blickhan

## ABSTRACT

Measuring the ground reaction forces of a single leg is indispensable to understanding the dynamics of legged locomotion. Because of the technical state of the art, investigations are limited to animals with a body mass above 1 g. Here we present the design, fabrication, calibration and performance of a novel ultra-miniature force platform at the micronewton level. The sensor was built using the stereolithography technology and is equipped with semiconductor strain gauges. We found a highly linear signal response in the calibrated force range to  $\pm 1300 \mu\text{N}$ . Individual tests revealed that our force plate still shows a linear response at forces as great as 4 mN, confirming a large measuring range and particular robustness. The sensitivity was above  $50 \text{ V N}^{-1}$  in all directions, which makes it possible to resolve forces of  $10 \mu\text{N}$ . We demonstrated the suitability of the device on the basis of a typical ground reaction force measurement of an ant, *Formica polyctena*.

**KEY WORDS:** 3D reaction force, Miniature force plate, Triaxial force measurement, Insect biomechanics, Small animal

## INTRODUCTION

Ground reaction forces represent the ‘footprint’ of the dynamics of legged locomotion. Depending on the force range and the object of investigation, a number of measurement techniques are available (Table 1). Each of these is based on deformations of measuring instruments when a force is applied. Accordingly, in most cases, cantilevers equipped with strain gauges or piezo elements are used as sensing units. In the range from 1 mN up to 30 kN, three-dimensional (3D) force plates are commercially available from different manufacturers. However, for a variety of reasons, many force sensors used in biomechanical studies on small animals are custom-made. Over the last few decades, several researchers have developed two-dimensional miniature force plates for species weighing only a few grams (Heglund, 1981; Full and Tu, 1990; Drechsler and Federle, 2006; Wood et al., 2009; Lin and Trimmer, 2012). Versions of the Heglund (Heglund, 1981) force plate design were most often used to design measuring instruments for animals of different size. Furthermore, it was possible to build 3D force plates via the advancement of this design (Full et al., 1991; Katz and Gosline, 1993; Autumn et al., 2006; Dai et al., 2011). Another approach consisting of bronze springs with attached strain gauges led to a force plate within the same sensitivity range (Blickhan and Barth, 1985). Unfortunately, none of these devices are suitable to resolve 3D forces at the micronewton level. They are therefore not able to capture the dynamics of small insects, for example, in the size range of an ant.

In this area, ultrasensitive, silicon-based microelectromechanical systems (MEMS) devices seem to be the method of choice. Various prototypes and their principal usability in the field of insect biomechanics have already been demonstrated (Bartsch et al., 2007; Muntwyler et al., 2010; Kan et al., 2013). However, a major problem with these sensors is their high fragility and the associated small measuring range. Muntwyler and colleagues reported a force range for their device from  $\pm 20$  to  $\pm 200 \mu\text{N}$  (Muntwyler et al., 2010). Ants are able to generate forces up to a multiple of their own weight with their mandibles. Measurements have been published showing that ants of the species *Cataglyphis fortis* could easily carry loads of 40 mg (Zollikofer, 1994). It is to be expected that these animals may generate much higher forces with their mandibles and legs, which would damage the MEMS devices.

In a first attempt, we have succeeded in building a 3D miniature force plate based on PVC springs as well as measuring ground reaction forces in ants (Reinhardt et al., 2009). This sensor combined an adequate sensitivity and robustness for our task. However, this design variant, consisting of a horizontal bar cross-connected with two orthogonally oriented bars, caused undesirable crosstalk effects. In this paper, we present a detailed description of a further development of our first prototype with significantly lower crosstalk between the channels.

## RESULTS

## Static calibration

Mean sensor outputs versus loading force are plotted in Fig. 1 and the corresponding values are shown in Table 2. There is a high linearity between output voltage and applied force in all directions of the sensor. Coefficients of determination ( $r^2$ ) of the linear regressions were found to be nearly 1.0 for all piezoresistors. Based on these results, we determined the sensitivity matrix  $\mathbf{K}^{-1}$ :

$$\mathbf{K}^{-1} = \begin{pmatrix} -0.0978 & 0.0295 & -0.0007 \\ -0.0057 & -0.1976 & -0.0040 \\ 0.0010 & -0.0013 & -0.0510 \end{pmatrix} \text{mv} / \mu\text{N}. \quad (1)$$

Calculating the inverse of  $\mathbf{K}^{-1}$  provides the characteristic matrix  $\mathbf{K}$ :

$$\mathbf{K} = \begin{pmatrix} -10.13 & -1.51 & 0.27 \\ 0.30 & -5.02 & 0.39 \\ -0.28 & 0.13 & -19.60 \end{pmatrix} \mu\text{N} / \text{mv}. \quad (2)$$

Inserting  $\mathbf{K}$  in Eqn 13 (see Materials and methods) results in the following matrix equation:

$$\begin{pmatrix} F_x \\ F_y \\ F_z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -10.13 & -1.51 & 0.27 \\ 0.30 & -5.02 & 0.39 \\ -0.28 & 0.13 & -19.60 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} U_x \\ U_y \\ U_z \end{pmatrix}. \quad (3)$$

Science of Motion, Friedrich-Schiller-University Jena, Seidelstr. 20, 07749 Jena, Germany

\*Author for correspondence (lars.reinhardt@uni-jena.de)

Received 18 July 2013; Accepted 7 November 2013

Table 1. Prior measurement techniques

Reference	Technology	Axis	Resolution
Heglund, 1981	Aluminium beams/strain gauge	2	0.1 N
Blickhan and Barth, 1985	Plastic/bronze beams/strain gauge	3	1 mN
Full and Tu, 1990	Brass beams/semiconductor strain gauge	2	1 mN
Full et al., 1991	Brass beams/semiconductor strain gauge	3	1 mN
Katz and Gosline, 1993	Brass beams/semiconductor strain gauge	3	1 mN
Drechsler and Federle, 2006	Metal beams/strain gauge	2	0.1 mN
Autumn et al., 2006	Brass beams/semiconductor strain gauge	3	0.5 mN
Bartsch et al., 2007	MEMS-based	3	1 µN
Wood et al., 2009	Invar® FeNi36/capacitive sensor	2	5 µN
Reinhardt et al., 2009	PVC-based/semiconductor strain gauge	3	10 µN
Muntwyler et al., 2010	MEMS-based	3	1 µN
Dai et al., 2011	Aluminium beams/strain gauge	3	1 mN
Lin and Trimmer, 2012	Acrylic/strain gauge	2	0.3 mN
Kan et al., 2013	MEMS-based	3	1 µN

MEMS, microelectromechanical systems.

For the piezoresistors of the three directions (*x*, *y* and *z*), we determined the following regressions:

$F_x(U_x) = -10.13 U_x, r^2 = 0.997, N = 40,$  (4)

$F_y(U_y) = -5.02 U_y, r^2 = 0.999, N = 40,$  (5)

$F_z(U_z) = -19.60 U_z, r^2 = 0.997, N = 25.$  (6)

Matrix **K** and Fig. 1 confirm the predictions of the finite element analysis concerning the decoupling (crosstalk <2%) of the *z*-direction from the other two directions. Similarly, there is crosstalk below 6% in the *x*-direction when forces act along the *y*-axis. Surprisingly, we found crosstalk between *F<sub>x</sub>* and *F<sub>y</sub>* (see Fig. 1A). With respect to the calibrated forces, this effect is in the range of 15%. This behaviour can be corrected, because a highly significant relationship was determined through linear regression:

$F_y(F_x) = -0.1491 F_x, r^2 = 0.988, N = 40.$  (7)

Dependence on site of force application

The *z*-component is largely independent (<5%) of the site (±2 mm) of force application (see Fig. 3D). As predicted by modelling, the vertically oriented bending beams changed their signals at off-centre vertical loads (Fig. 2D). Here *S<sub>x</sub>* only responds to shifts of the point of

force application in the *x*-direction and *S<sub>y</sub>* only to changes in the *y*-direction. In each direction, a significant (*r*<sup>2</sup>>0.937) relationship between position and signal of the corresponding sensor exists. This is directly proportional to the signal of the vertical force sensor (*S<sub>z</sub>*). With knowledge of *S<sub>z</sub>* and the *x*- and *y*-coordinates of the point of force application, this effect could be corrected with the following equations:

$S_x(S_z, x) = S_z(-0.3790x - 0.0371), r^2 = 0.987, N = 45,$  (8)

$S_y(S_z, y) = S_z(-0.2453y + 0.0568), r^2 = 0.937, N = 45.$  (9)

One example of a static calibration experiment including force calculation under application of all corrective calculations is shown in Fig. 2.

Dynamic calibration

The dynamic calibration led to similar results as in the static experiments (Fig. 3). Because the calibration events had an average duration of 57.2±8.6 ms, which is approximately equal to the contact time of an ant leg during running (see Fig. 6), these trials verify the applicability of the sensor in the field of insect biomechanics. Through the software-supported identification of the site of force application, accuracy and spatial resolution was clearly higher than in the static experiments. Accordingly, quantity and quality of the data set and thus reliability of the results were much higher.

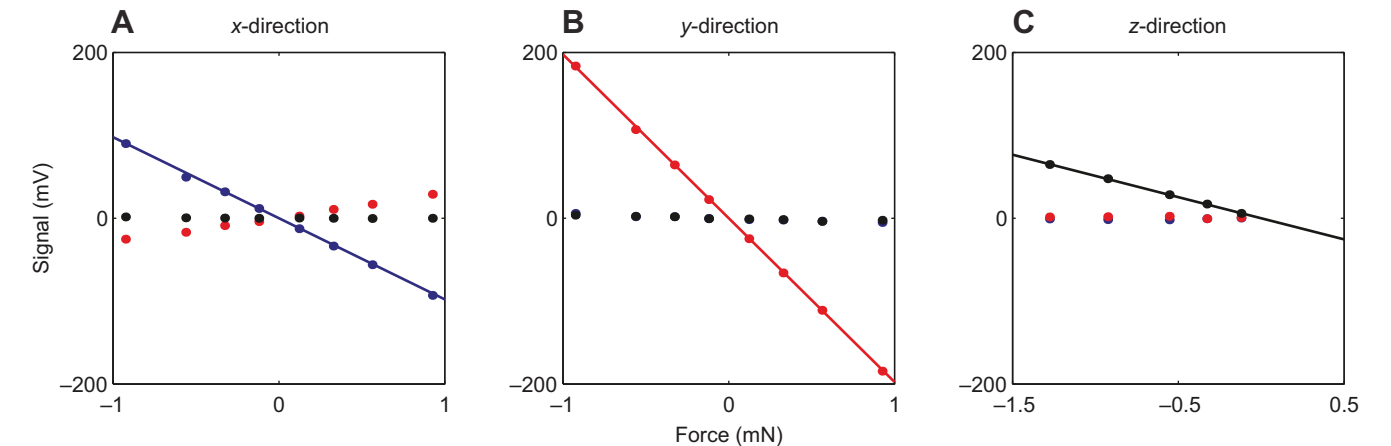


Fig. 1. Three-dimensional calibration of the force plate using standard weights between 12 and 130 mg (0.12–1.28 mN). The coloured points represent the signal changes of the strain gauges with respect to the applied load force. In each plot, the same colour scheme is used: *S<sub>x</sub>*, blue; *S<sub>y</sub>*, red; *S<sub>z</sub>*, black. For each direction, regression lines are shown (see Eqns 4–6). As standard deviations are smaller than the marker size, no error bars are plotted (see Table 2).

Table 2. Average signal changes at different load situations

Load force (μN)	Direction (x, y, z)	U <sub>x</sub> (mV)	U <sub>y</sub> (mV)	U <sub>z</sub> (mV)	N
122	1, 0, 0	-12.60±2.95	2.72±1.51	0.27±1.48	5
	-1, 0, 0	11.78±0.67	-3.98±1.13	0.10±0.92	5
328	1, 0, 0	-33.53±1.04	10.74±1.80	-0.08±0.88	5
	-1, 0, 0	31.96±1.55	-8.89±2.12	0.18±1.15	5
562	1, 0, 0	-56.07±2.68	16.96±0.84	-0.31±1.29	5
	-1, 0, 0	49.68±2.58	-16.80±1.43	0.44±1.57	5
925	1, 0, 0	-92.98±1.35	28.98±1.23	0.09±1.24	5
	-1, 0, 0	90.06±1.78	-25.14±2.02	1.66±3.43	5
122	0, 1, 0	-1.62±0.47	-24.58±1.10	-0.71±1.44	5
	0, -1, 0	-0.27±1.13	22.48±1.21	-0.53±2.31	5
328	0, 1, 0	-2.26±0.24	-65.95±0.80	-1.49±1.56	5
	0, -1, 0	1.81±1.66	64.23±1.69	1.93±1.33	5
562	0, 1, 0	-3.57±0.99	-110.89±1.97	-3.73±1.35	5
	0, -1, 0	1.92±2.88	107.08±1.27	2.40±1.29	5
925	0, 1, 0	-5.15±0.76	-184.49±1.80	-2.42±1.27	5
	0, -1, 0	5.81±2.02	183.57±2.89	3.87±2.12	5
122	0, 0, -1	0.25±0.46	0.70±0.84	5.89±0.89	5
	0, 0, -1	-0.51±1.54	-0.46±0.40	17.08±1.18	5
328	0, 0, -1	-1.91±2.13	2.34±1.76	28.31±0.83	5
	0, 0, -1	-1.67±0.75	1.90±0.93	47.60±1.19	5
554	0, 0, -1	-1.91±2.13	2.34±1.76	28.31±0.83	5
	0, 0, -1	-1.67±0.75	1.90±0.93	47.60±1.19	5
925	0, 0, -1	-1.67±0.75	1.90±0.93	47.60±1.19	5
	0, 0, -1	-0.92±1.96	1.58±2.77	64.81±1.81	5
1276	0, 0, -1	-0.92±1.96	1.58±2.77	64.81±1.81	5
	0, 0, -1	-0.92±1.96	1.58±2.77	64.81±1.81	5

Data are means ± s.d.

Concerning the crosstalk effect at off-centre vertical loads, we determined the following equations (see Fig. 3B,C):

$S_x(S_z, x) = S_z(-0.3690x - 0.0943), r^2 = 0.995, N = 964, \quad (10)$

$S_y(S_z, y) = S_z(-0.1960y - 0.1061), r^2 = 0.995, N = 820. \quad (11)$

As soon as the steel ball was on the plate with its complete weight (322 μN), *S<sub>z</sub>* remained stable at a constant level of approximately 15 mV (Fig. 3D, Fig. 4B). Consequently, the vertical calibration factor amounted to -21.39±1.60 μN mV<sup>-1</sup> and the corresponding regression equation is:

$F_z(U_z) = -21.39 U_z, r^2 = 0.923, N = 1784. \quad (12)$

In Fig. 4, we present one example of a dynamic experiment including force calculation under application of all corrective calculations.

Natural frequencies

Natural frequencies of the three force directions were calculated to be between 200 and 380 Hz (see Table 3). We conducted an experiment to determine the actual eigenfrequencies of the prototype. This was done by repeatedly tapping on the weighing table with approximately 5 Hz over a period of 60 s. As can be seen from Fig. 5, all significant oscillations were above 200 Hz.

Ground reaction forces in ants

One possible field of application of our miniature force plate is in research on small insects. The device has already been successfully deployed within an experimental setup for biomechanical analysis of ant locomotion. During 6 months of operation, in total approximately 1500 runs have been registered, implicating at least 3000 runs in which the platform survived without damage or

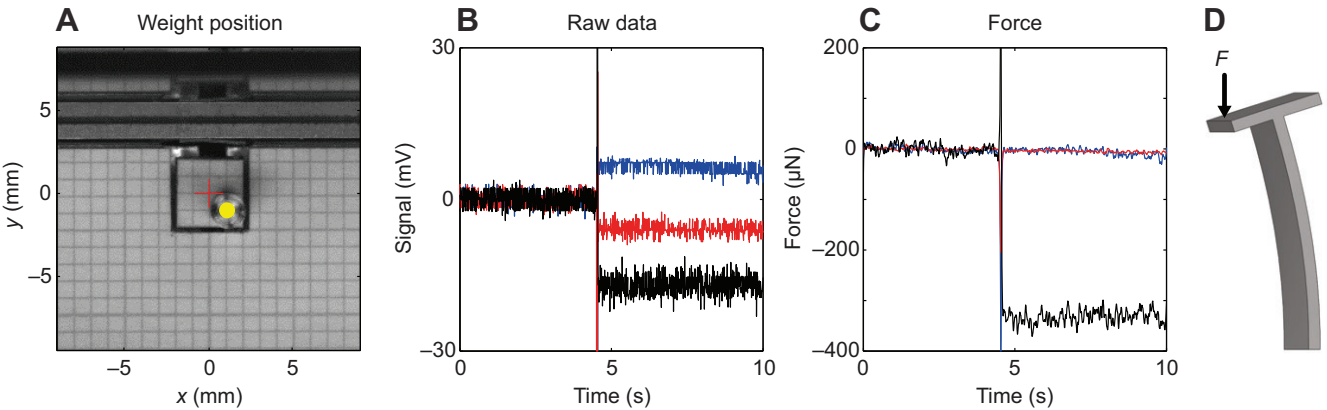
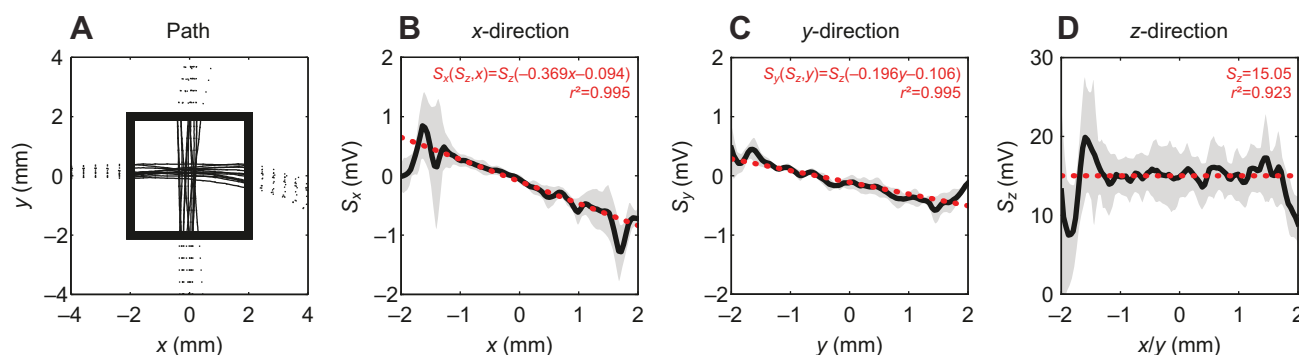


Fig. 2. Example of an off-centre calibration experiment. (A) A standard weight (yellow dot) with a mass of 33.4 mg (328 μN) was placed on the tread of the force plate at the point with the coordinates (x=1 mm; y=-1 mm) with respect to the centre of the tread (red cross). At the beginning of the measurement, a zero adjustment of all channels was performed. After approximately 5 s, the weight was carefully and quickly removed from the plate with a fine magnetic tool and the measurement was stopped after 10 s. (B) Unfiltered raw data sampled at 100 Hz (*S<sub>x</sub>*, blue; *S<sub>y</sub>*, red; *S<sub>z</sub>*, black). Although gravitational force acted only vertically (*z*-direction), all channels changed their signal. These curves were low-pass (10 Hz) filtered using a first-order Butterworth filter. (C) Calculated three-dimensional forces (*F<sub>x</sub>*, blue; *F<sub>y</sub>*, red; *F<sub>z</sub>*, black). The lateral forces superimpose at the zero level. (D) Simplified representation of the beam bending when an eccentric load is applied.





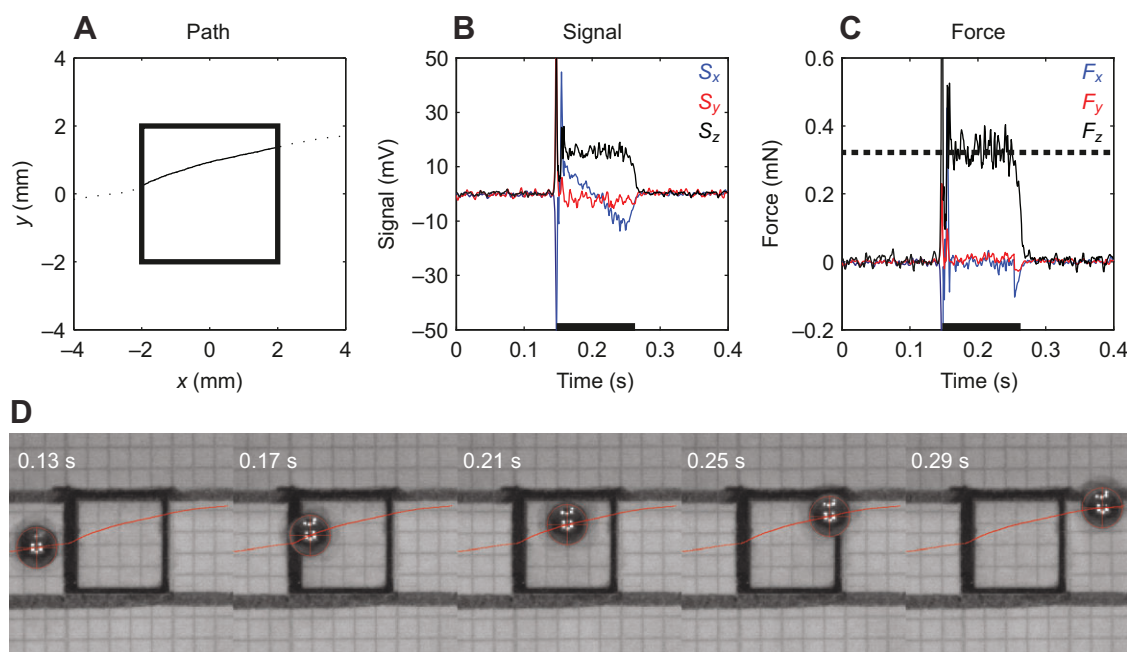
**Fig. 3. Dynamic calibration using a 32.8 mg steel ball with a diameter of 2 mm.** The ball was set rolling across the plate 13 times along the x-axis and just as often along the y-axis. (A) Pathways of the steel ball shown as black lines. The outline of the force plate is marked by a bold black square. (B–D) Mean signal of the strain gauges in the x- (B), y- (C) and z-directions (D) versus the position of force application. In each plot, solid black lines represent the mean values and grey areas the standard deviations. Linear regressions are designated by red dotted lines, and the equations are presented. Signals of the horizontal (x, y) channels in the plots B and C are normalised to a vertical signal of 1 mV (21.4  $\mu$ N). (D) The signal of the vertical ( $S_z$ ) channel is independent from the load position and the linear regression results in a constant value.

decreased performance. One exemplary measurement of the red wood ant *Formica polyctena* is shown in Fig. 6.

## DISCUSSION

In this work, we present a new design and fabrication method of a triaxial miniature force plate for the micronewton range. A 3D beam construction was built using the highly precise stereolithography (SLA) technique. The prototype was equipped with commercially available semiconductor strain gauges and connected to a digital multi-channel amplifier system. We here demonstrate that the properties of the used material are suitable for sensor design. The polycarbonate similar material is light, very elastic, well damped, and the adhesive bond with the strain gauges is solid and permanent. For the investigated range up to 1.3 mN, we found a highly linear behaviour in all directions. Furthermore, individual experiments with loads of up to 4 mN proved the same

characteristics and confirmed the particular robustness of our force plate. This property in particular is a distinct advantage compared with other highly sensitive MEMS devices described in the literature (Bartsch et al., 2007; Muntwyler et al., 2010; Kan et al., 2013). These sensors are extremely fragile and are not able to resist the maximum forces that, for instance, ants can produce with their mandibles. Thus, MEMS devices are, despite their high sensitivities, rather unsuitable for experiments with freely running insects. Additionally, they are considerably more expensive to produce. The stereolithographic manufacturing processes offer freedom of design, which makes it possible to adapt the sensor to a wide range of applications. Therefore, our measuring device can be applied far beyond the field of insect biomechanics. For example, the force plate could be invaluable to the design and testing of the next generation of micro-robots (Hoffman and Wood, 2011; Ozcan et al., 2013).

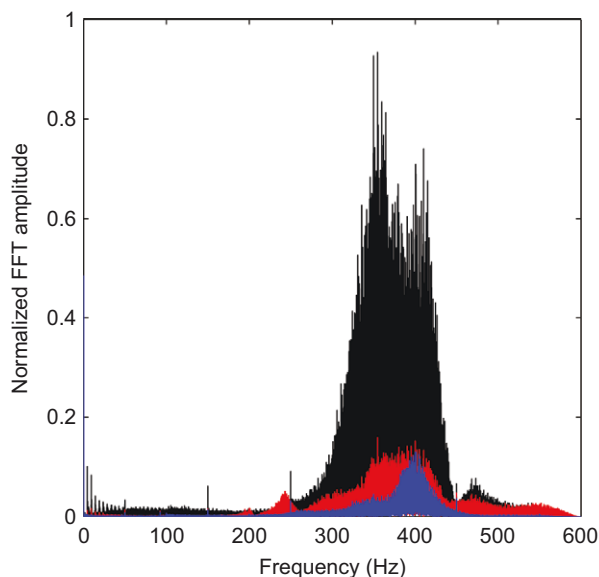


**Fig. 4. Individual measurement of a rolling steel ball.** Force and video data were synchronously sampled at 1200 Hz. (A) Pathway of the ball and outline of the force plate (bold square). (B) Sensor signals were smoothed by applying a low-pass first-order Butterworth filter, with a cut-off frequency of 150 Hz. A black bar on the time axis marks the stage in which the ball crossed the force plate. (C) Calculated three-dimensional forces ( $F_x$ , blue;  $F_y$ , red;  $F_z$ , black). The dotted line indicates the weight force (322  $\mu$ N). (D) Image sequence of the presented trial including the pathway (red line).

**Table 3. Specification of the force plate based on finite element method (FEM) simulations and measurements**

	x-direction	y-direction	z-direction
Beam dimensions (length × width × depth; mm)	10.5×4×0.4	6×4×0.5	19×4×0.4
Calculated (FEM) natural frequency (Hz)	379.16	278.93	200.77
Calculated (FEM) spring constant (N mm <sup>-1</sup> )	0.1005	0.0691	0.3598
Sensitivity (V N <sup>-1</sup> )	97.84	197.62	51.05
Unfiltered residual noise (±s.d., mV)	1.18±0.33	1.34±0.45	1.39±0.31
Resolvable force after filtering (μN)	5.42	2.87	10.75

Although in the planning phase we went to great lengths to reach low crosstalk between the individual force components, the crosstalk effect was still present. The crosstalk from the *x*- to the *y*-direction could most probably be avoided by simply positioning the strain gauge *S<sub>y</sub>* higher. Although the current arrangement ensures maximum sensitivity, it also causes a relatively high transverse strain in the piezoresistor during loads in the *x*-direction. Fig. 7A shows that the lower half of *S<sub>y</sub>* is placed on a stable base while the upper half is attached to the considerably more flexible beam. With the current design, eccentric vertical loads will always result in crosstalk effects. We minimize this effect by indicating the point of force application as precisely as possible so that corrective calculations can be performed subsequently. When the sensor is used, as in our case, for single leg ground reaction force measurements of small insects, this point is recorded anyway from kinematics. Another possibility is to decrease the size of the plate; however, this reduces the probability that the animals hit the plate with one leg while running. The standard method to use force distribution between four vertical channels to calculate or to compensate for the site of force application yielded unreproducible nonlinear behaviour of the vertical component. Certainly, design space is limited by size (strain gauges), mass (natural frequency) and sensitivity. Through the chosen L-shaped design, the mentioned nonlinearities are avoided and it is easily possible to arrange an array of up to four plates. This may allow us in future to measure ground reaction forces of the legs of one tripod synchronously.



**Fig. 5. Frequency spectra calculated by fast Fourier transform (FFT).** The force plate was excited to oscillate by repeatedly tapping on the laboratory table with a frequency of ~5 Hz over a period of 60 s. Data were recorded at 1200 Hz and low-pass filtered at 500 Hz (Butterworth, fourth order). *S<sub>x</sub>*, blue; *S<sub>y</sub>*, red; *S<sub>z</sub>*, black.

## MATERIALS AND METHODS

### Design and fabrication of the force plate

We used 3D CAD and simulation software SolidWorks 2010 (Waltham, MA, USA) to design the miniature force plate and to calculate its properties using the finite element method (FEM). The vertical (*z*) component of the sensor is composed of a parallel stack of two cantilever beam springs aligned horizontally and perpendicular to each other in a L shape (Fig. 7A). At their free ends, the springs are connected by a rigid vertical element. Perpendicularly, two additional bar springs are mounted – oriented orthogonal to each other – allowing us to register forces in the plane of movement (*x*, *y*). At the end of the upper beam, a square tread is attached. Via this element, forces can be introduced. The arrangement of two orthogonally oriented spring blade elements represents a commonly used design for two-dimensional sensors (Heglund, 1981; Klärner and Barnes, 1986; Drechsler and Federle, 2006). It ensures low crosstalk effects, is easy to manufacture and its properties are predictable by beam theory. Thus, the sensor can be adapted in advance to its later application. Our design has the advantage that the horizontal beam construction (*z*) is insensitive to loads in the *x*- and *y*-directions. Consequently, low crosstalk effects are to be expected and have been predicted by FEM (Fig. 8).

The natural frequencies were predicted to be between 200 and 380 Hz (Table 3). For fabrication, the 3D CAD model was transferred into STL format and the prototype was built layer-by-layer via SLA. In particular, the Viper si2 SLA system (3D Systems, Darmstadt, Germany) was used with a layer thickness of 0.05 mm and a material very similar to polycarbonate (Accura 60, 3D Systems, Darmstadt, Germany). At the points of the largest strain (red rectangles, Fig. 7A), each dimension was equipped with one semiconductor strain gauge of type KSP-3-120-F2-11 (Kyowa, Tokyo, Japan). For their application, a cyano-acrylate based adhesive from the same manufacturer was used (CC-33A).

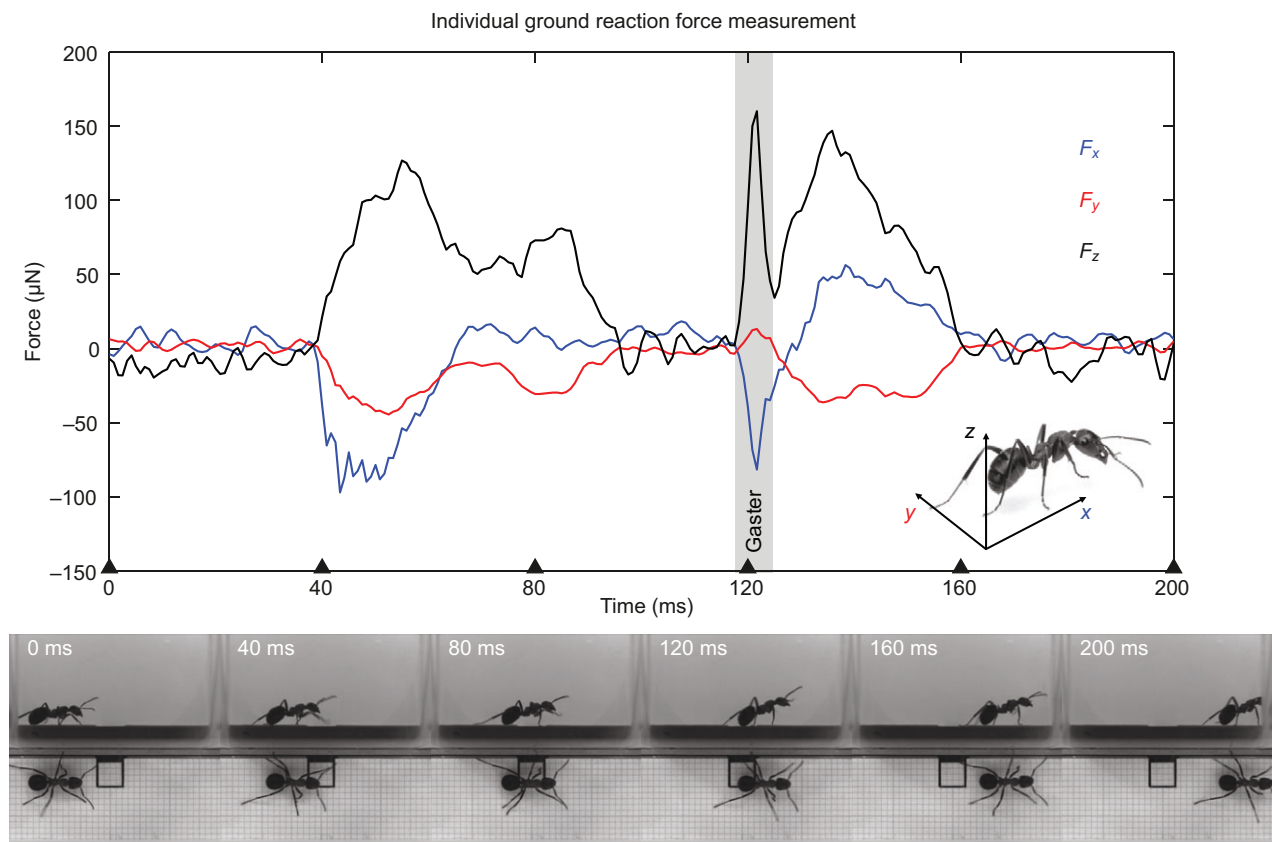
### Experimental setup

The sensitive unit was installed in a computer numerical control (CNC)-fabricated aluminium housing and wired with a shielded low-noise cable. We used the MGCplus data acquisition system (Hottinger Baldwin Messtechnik, Darmstadt, Germany) for signal processing. The amplifier module ML10B with an AP01i connection board was used to integrate the semiconductor strain gauges into a Wheatstone bridge circuit with a 1 V bridge excitation. No filter was chosen and the nominal value was set to 1 mV V<sup>-1</sup> for maximum gain. A desktop PC with the data acquisition software Catman Easy V3.3.3 (Hottinger Baldwin Messtechnik, Darmstadt, Germany) was connected through a USB communication processor (CP22). Raw data were saved in MDF format and all further steps of data processing were made in MATLAB R2010a (The MathWorks, Natick, MA, USA). A Fastcam SA3 high-speed video system (Photron, San Diego, CA, USA) was integrated in the setup to capture kinematics. We mounted the sensor to a vibration isolation workstation (MK2601, Minus K Technology, Inglewood, CA, USA) with a natural frequency below 1 Hz.

### Static calibration

A calibration procedure is needed to evaluate a linear matrix transform (**K**, Eqn 13) between the piezoresistor bridge signals and the three-component force load vector (Valdastri et al., 2005):

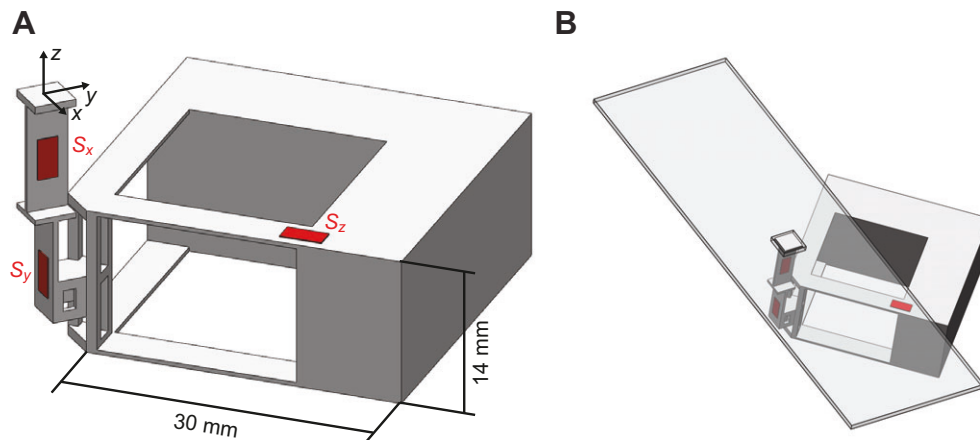
$$\begin{pmatrix} F_x \\ F_y \\ F_z \end{pmatrix} = \mathbf{K} \begin{pmatrix} U_x \\ U_y \\ U_z \end{pmatrix} \quad (13)$$



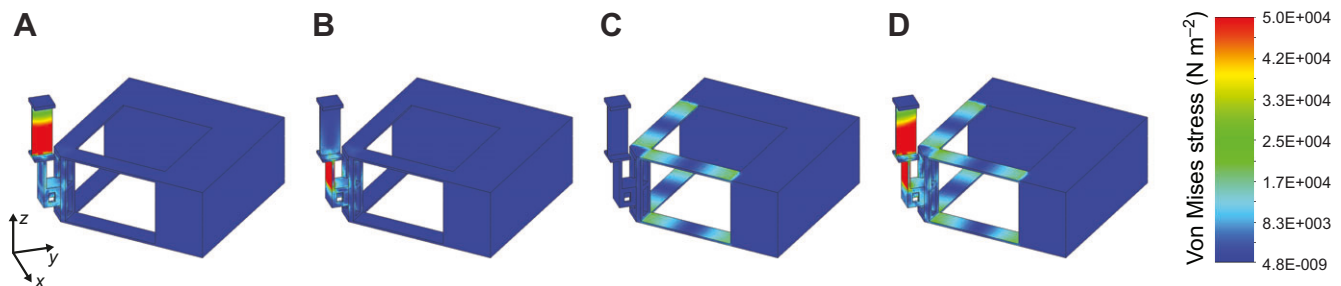
**Fig. 6. Individual ground reaction force measurement of a running wood ant of the species *Formica polyctena*.** Blue, fore–aft forces ( $F_x$ ); red, lateral forces ( $F_y$ ); black, vertical forces ( $F_z$ ). The ant had a body mass of 23.2 mg and ran with a velocity of  $10.2 \text{ cm s}^{-1}$ . Force data were sampled at 1200 Hz and smoothed using a low-pass first-order Butterworth filter with a cut-off frequency of 150 Hz. An image sequence of the synchronously recorded high-speed video is shown in the lower part of the figure. The single frames are shown in a 40 ms time interval and the corresponding time points are indicated by black triangles in the force tracings. As can be seen, the ant steps on the plate firstly with the left front leg at ~40 ms. Approximately 50 ms later, the stance phase ends and the leg is lifted up again. In the horizontal force (blue) after 40 ms the ringing of this component at a frequency of ~400 Hz is observed. At ~120 ms the hind left leg steps on the tread and has ground contact until 160 ms. Closer examination of video and force registration revealed that the first major force impact at 120 ms is not generated by the hind leg but by the abdomen (gaster), which touches the ground at this instant (grey area).

To calculate **K**, we followed the algorithm described by Dai and colleagues (Dai et al., 2011). Five standard weights with masses from 12 to 130 mg (0.12–1.28 mN) were used and their weight was measured

accurately to 0.1 mg using an analytical balance (ABS 80-4, Kern and Sohn, Balingen, Germany). Each calibration experiment proceeded according to the same pattern. The force plate was rotated such that gravity acted in the



**Fig. 7. Construction drawing.** (A) Design of the triaxial miniature force plate. The transducer is sensitive in the three directions of the illustrated coordinate system. In each direction, at least one beam is arranged to take up the respective force component. Beam bending is measured by strain gauges whose positions are marked by red rectangles. Vertical forces (z-direction) effect bending of four horizontally aligned cantilevers. One of them is equipped with a strain gauge ( $S_z$ ) at its clamping. Horizontal forces in the x- and y-directions are registered by the signal of the strain gauges  $S_x$  and  $S_y$ , respectively, on two orthogonally oriented bars. At the end of the upper beam, a square tread is attached (side length 4 mm). (B) Embedding of the force plate in our experimental runway for measuring ground reaction forces in ants.



**Fig. 8. Results of the finite element analysis at different load conditions.** Von Mises stress in the three-dimensional model was calculated when a 1 mN force was acting on the tread in the  $x$ - (A),  $y$ - (B) and  $z$ -directions (C). A triaxial force of 1 mN in each direction causes the stress condition shown in D.

direction to be calibrated. A weight was placed on the tread, zero adjustment of all bridge channels was performed and the measurement was started. After approximately 5 s, the weight was carefully and quickly removed from the plate with a fine magnetic tool and the measurement was stopped after 10 s. This procedure was repeated five times per calibration situation. We calculated the difference between the mean voltages of the first and the last 3 s of each calibration cycle. These values were used to calculate the linear regression between the loaded weight and the output signal with the Curve Fitting Toolbox in MATLAB. Zero crossing was forced by setting up a linear equation with an intercept of zero as the regression model. From the regression analysis, the sensitivity matrix  $\mathbf{K}^{-1}$  (Eqn 14) was established, which is the inverse of  $\mathbf{K}$ :

$$\begin{pmatrix} U_x \\ U_y \\ U_z \end{pmatrix} = \mathbf{K}^{-1} \begin{pmatrix} F_x \\ F_y \\ F_z \end{pmatrix}. \quad (14)$$

Our simulations and calibration experiments have shown that the measurement of the force in the  $z$ -direction is independent from the point of force application. However, the upright-standing beams also bend at off-centre vertical loads (see Fig. 2D). To quantify this effect, we repeated the calibration process in the  $z$ -direction at nine different positions. We used scale paper bonded to the tread to define these points. They were arranged in a  $3 \times 3$  matrix with a grid width of 1 mm around the centre. An example of an off-centre calibration is illustrated in Fig. 2.

### Dynamic calibration

Besides the static calibration, we performed dynamic experiments using a steel ball with a mass of 32.8 mg and a diameter of 2 mm. For this, the force plate was tilted by an angle of approximately 2 deg to the plane and the steel ball was allowed to roll across the plate with a starting distance of approximately 4 cm. Because of the marginal inclination, it was assumed that only a vertical force of 322  $\mu\text{N}$  acted on the sensor, when the steel ball was on the plate. The slope was chosen so that the ball rolled closely along the horizontal axes of the coordinate system (see Fig. 3A). We repeated this procedure 13 times for the  $x$ - and  $y$ -directions. The signals of the force sensor were recorded synchronously with high-speed videos at 1200 Hz (resolution: 0.077 mm pixel $^{-1}$ ). Steel ball kinematics were digitized using the software WINalyze 3D (Version 2.1.1, Mikromak, Berlin, Germany). On average, the ball rolled across the plate with a velocity of  $7.1 \pm 1.1$  cm s $^{-1}$  (mean  $\pm$  s.d.) and the contact duration was  $57.2 \pm 8.6$  ms. Thus, in every single experiment,  $\sim 70$  data points were registered to map the complete plate length of 4 mm. These data points were used to re-calculate the calibration factor in the  $z$ -direction and the crosstalk effect on  $S_x$  and  $S_y$  at off-centre vertical ( $z$ ) loads.

### Competing interests

The authors declare no competing financial interests.

### Author contributions

L.R. made significant and substantial contributions to the conception, design, execution and interpretation of the findings being published, and drafting and revising the article. R.B. made significant and substantial contributions to the design, execution and interpretation of the findings being published.

### Funding

This work was funded by the German Research Foundation (DFG) [BL 236/20-1 to R.B.].

### References

- Autumn, K., Hsieh, S. T., Dudek, D. M., Chen, J., Chitaphan, C. and Full, R. J. (2006). Dynamics of geckos running vertically. *J. Exp. Biol.* **209**, 260–272.
- Bartsch, M. S., Federle, W., Full, R. J. and Kenny, T. W. (2007). A multi-axis force sensor for the study of insect biomechanics. *J. Microelectromech. Syst.* **16**, 709–718.
- Blickhan, R. and Barth, F. (1985). Strains in the exoskeleton of spiders. *J. Comp. Physiol. A* **157**, 115–147.
- Dai, Z., Wang, Z. and Ji, A. (2011). Dynamics of gecko locomotion: a force-measuring array to measure 3D reaction forces. *J. Exp. Biol.* **214**, 703–708.
- Drechsler, P. and Federle, W. (2006). Biomechanics of smooth adhesive pads in insects: influence of tarsal secretion on attachment performance. *J. Comp. Physiol. A* **192**, 1213–1222.
- Full, R. J. and Tu, M. S. (1990). Mechanics of six-legged runners. *J. Exp. Biol.* **148**, 129–146.
- Full, R. J., Blickhan, R. and Ting, L. H. (1991). Leg design in hexapedal runners. *J. Exp. Biol.* **158**, 369–390.
- Heglund, N. C. (1981). Short communication: a simple design for a force-plate to measure ground reaction forces. *J. Exp. Biol.* **93**, 333–338.
- Hoffman, K. and Wood, R. (2011). Myriapod-like ambulation of a segmented microrobot. *Auton. Robots* **31**, 103–114.
- Kan, T., Takahashi, H., Binh-Khiem, N., Aoyama, Y., Takei, Y., Noda, K., Matsumoto, K. and Shimoyama, I. (2013). Design of a piezoresistive triaxial force sensor probe using the sidewall doping method. *J. Micromech. Microeng.* **23**, 035027.
- Katz, S. L. and Gosline, J. M. (1993). Ontogenetic scaling of jump performance in the african desert locust (*Schistocerca gregaria*). *J. Exp. Biol.* **177**, 81–111.
- Kläerner, D. and Barnes, W. J. P. (1986). The cuticular stress detector (CSD2) of the crayfish: II. Activity during walking and influences on leg coordination. *J. Exp. Biol.* **122**, 161–175.
- Lin, H.-T. and Trimmer, B. A. (2012). A new bi-axial cantilever beam design for biomechanics force measurements. *J. Biomech.* **45**, 2310–2314.
- Muntwyler, S., Beyeler, F. and Nelson, B. J. (2010). Three-axis micro-force sensor with sub-micro-Newton measurement uncertainty and tunable force range. *J. Micromech. Microeng.* **20**, 025011.
- Ozcan, O., Baisch, A. T. and Wood, R. J. (2013). Design and feedback control of a biologically-inspired miniature quadruped. IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS), pp. 1438–1444. Tokyo, Japan.
- Reinhardt, L., Weihmann, T. and Blickhan, R. (2009). Dynamics and kinematics of ant locomotion: do wood ants climb on level surfaces? *J. Exp. Biol.* **212**, 2426–2435.
- Valdastri, P., Roccella, S., Beccai, L., Cattin, E., Menciasci, A., Carrozza, M. C. and Dario, P. (2005). Characterization of a novel hybrid silicon three-axial force sensor. *Sens. Actuators A Phys.* **123–124**, 249–257.
- Wood, R. J., Cho, K.-J. and Hoffman, K. (2009). A novel multi-axis force sensor for microbotics applications. *Smart Mater. Struct.* **18**, 125002.
- Zollikofer, C. (1994). Stepping patterns in ants – influence of load. *J. Exp. Biol.* **192**, 119–127.



## 4 Artikel II

# Dynamics and kinematics of ant locomotion: do wood ants climb on level surfaces?

Reinhardt, L.<sup>1</sup>, Weihmann, T.<sup>1</sup>, Blickhan, R.<sup>1</sup>

The Journal of Experimental Biology, 212(15), 2426-2435, 2009

Akzeptiert: 16. Mai 2009

<sup>1</sup> Friedrich-Schiller-Universität Jena  
Institut für Sportwissenschaft  
LS Bewegungswissenschaft  
Seidelstr. 20  
07749 Jena, Deutschland

Korrespondierender Autor  
Lars Reinhardt  
Email: lars.reinhardt@uni-jena.de  
Tel.: +49 3641 9 45706

## Dynamics and kinematics of ant locomotion: do wood ants climb on level surfaces?

Lars Reinhardt\*, Tom Weihmann and Reinhard Blickhan

Freidrich-Schiller-University, Seidelstr. 20, Jena, Germany

\*Author for correspondence (e-mail: lars.reinhardt@uni-jena.de)

Accepted 16 May 2009

### SUMMARY

The biomechanics of running in small animals have remained poorly characterized because of the difficulty of recording three-dimensional ground reaction forces. Available techniques limit investigations to animals with a body mass above 1 g. Here we present, for the first time, single-leg ground reaction forces of ants (body mass 10 mg), measured with a custom-built miniature force plate. We investigated forces and high-speed kinematics for straight level runs (average speed:  $8.4 \text{ cm s}^{-1}$ ) of *Formica polyctena* workers. The major finding was that the time course of ground reaction forces strongly differed from previous observations of larger insects. Maximum vertical force was reached during the first third of the tripod contact phase. During this period the body was decelerated predominantly by the front legs. Subsequently, the front legs pulled and accelerated the body. This ‘climbing’ type of stride may be useful on the bumpy and unstable substrates that the animals face in their natural habitats, and may therefore also occur on level ground. Propulsive forces were generated predominantly by the front and hind legs. Dragging of the gaster on the substrate resulted in a breaking momentum, which was compensated by the legs. Future investigations will reveal, whether the identified pattern is due to specialization.

Key words: *Formica polyctena*, arthropods, ground reaction force, locomotion.

### INTRODUCTION

The kinematics of ant locomotion seems to be fairly similar to those observed in other insects, which suggests similarities in the patterns of ground reaction forces. However, ants are much smaller than the insects investigated so far and gravity may no longer be the dominant factor when compared with other forces such as drag and those involved in securing a foothold (Federle et al., 2000; Full and Köhl, 1992). In the light of this, the similarity of locomotory principles among insects is more surprising than it may at first appear. Probing this for a notably small sized class of legged locomotion may reveal rather different dynamical patterns.

Comparatively slow walking insects such as stick insects (Graham and Cruse, 1981), leaf beetles (Pelletier and Caissie, 2001) and locusts (Burns, 1973; Duch and Pflüger, 1995) display an alternating tripod gait. This is also true of cockroaches at higher running speeds (Delcomyn, 1971). To distinguish between the two categories Seidl and Wehner (Seidl and Wehner, 2008) describe two basic forms of insect locomotion. The first mode, largely relying on sensory feedback, is well known from the slow moving stick insect *Carausius morosus* (Cruse, 1979). The second type, known from faster moving cockroaches, is characterized as a dynamically stable bouncing gait (Full and Tu, 1990; Full and Koditschek, 1999). Several studies substantiate the notion that locomotion in arthropods follows the same rules as those observed for a wide range of terrestrial vertebrates. In eight-, six-, four- and two-legged animals ranging in size from cockroaches to humans, the force patterns were found to be consistent with a simple spring loaded inverted pendulum (SLIP) model. This model describes the general mechanics of the centre of mass (COM) during dynamically similar types of locomotion such as running, hopping or trotting, in the sagittal plane (Blickhan and Full, 1993). Schmitt et al. (Schmitt et al., 2002) developed an analogue model for the horizontal plane – the so called lateral leg-spring (LLS) model. This has been validated with experimental data from the cockroach *Blaberus discoidalis*

(Full and Tu, 1990). Both models are based on a typical time course for the resulting ground reaction forces. During a complete stride at slow running speed a sinusoidal pattern is expected, oscillating with the stride period around the net load in both a vertical (body weight) and a lateral direction. At higher speeds of locomotion the animals only remain in contact with the surface for a fraction of the natural period of the system. A sinusoidal trajectory with a negative (braking) momentum at the beginning and a positive (accelerating) one at the end is expected in the fore–aft force (Blickhan and Full, 1993; Schmitt et al., 2002).

As mentioned above, cockroaches use an alternating tripod gait when running or trotting (mean speed:  $35 \text{ cm s}^{-1}$ ). In fact, the sum of the ground reaction force components from the three synchronously acting legs (total force) complies with the conditions of the SLIP and the LLS. All active legs generate rather similar, outwardly directed, forces during one tripod. Consequently, the centre of mass is pushed to the side, where only the middle leg supports the animal. Similar to the lateral force component, the vertical one also describes a roughly parabolic curve progression for each leg. Consequently and in agreement with the SLIP model, the time course of the total force component in this direction is also unimodal. In the direction of motion the negative horizontal force of the front leg is approximately cancelled out by the positive contribution of the hind leg. Only the sinusoidal course of the middle leg remains to constitute the fore–aft component of the whole system (Blickhan and Full, 1993). During running then, the total force equates to the expected sinusoidal pattern. Kinematic analysis of ant locomotion reveals similarities to cockroaches. According to Zollikofer (Zollikofer, 1994) *Formica* ants trot with comparable velocities and the same gait pattern (tripod). *Formica pratensis* for example moves with about  $9 \text{ body lengths s}^{-1}$  (Weihmann and Blickhan, 2009). This is exactly the average relative speed reached by *Blaberus discoidalis* in the experiments described by Full and Tu (Full and Tu, 1990). Although similarities in terms of running

velocity and gait pattern are obvious, differences in movement control do seem to occur. Evidence suggests that both types of movement control described above are used within the subfamily Formicinae. There are species adapted to fast running across flat terrain and others that negotiate their rugged habitat mostly by scrambling. Recent kinematic studies have revealed differences between *Cataglyphis* and *Formica pratensis* despite their kinship, similar anatomy and similar sensory configuration (Weihmann and Blickhan, 2009). The high relative velocity of *Formica* ants [according to Sponberg and Full (Sponberg and Full, 2008), the influence of control and feedback loops is limited] and the rhythmic fluctuations of the COM which occur in this species point to a cockroach-like type of locomotion (Seidl and Wehner, 2008; Weihmann and Blickhan, 2009).

Weihmann and Blickhan (T.W. and R.B., submitted) demonstrate that wood ants do not make larger posture adjustments to inclines than the desert ant *Cataglyphis fortis*, and postulate that wood ants always try to find a secure foothold on the substrate, as do chameleons (Higham and Jayne, 2004).

Our aim was to analyze whether the similarities to cockroach locomotion found in the kinematics of ant locomotion are also reflected in the ground reaction forces, or whether a permanent clinging to the substrate can be detected despite higher relative velocities than those reached by chameleons or stick insects. The first experiments were conducted in the horizontal plane to permit a comparison with previous studies (Full et al., 1991). In order to answer the questions we have set ourselves we built a miniature force plate to measure ground reaction forces in the micronewton range. For the first time, we are able to resolve three-dimensional forces during free locomotion of very small insects (body mass *ca.* 10 mg).

## MATERIALS AND METHODS

### Animals

Workers of a *Formica polyctena* (Förster 1850) colony collected in a forest near Jena, Germany were used as study animals ( $N=8$ ; average mass:  $10.3 \pm 1.0$  mg;  $\pm$  s.d.). Depending on the filling of the crop, the length of the gaster is highly variable. Therefore, the length of the thorax (average length:  $3.1 \pm 0.3$  mm;  $\pm$  s.d.) from cervix to petiolus was used to scale body length. Only straight runs at a constant speed were selected ( $v=8.4 \pm 2.0$  cm s<sup>-1</sup>;  $\pm$  s.d.). On average, the maximum lateral deflection of the straight path during the stepping cycle was  $1.0 \pm 0.4$  mm. The surface of the track and the tread of the force plate were covered with scale paper.

### Force plate

As no three-dimensional (3-D) force platforms with micronewton resolution are commercially available, the measurements required the development of a custom-built device. This platform consists

of a cross of four horizontal beams fixed to a metal frame (Fig. 1A). These bars (cross) take up the vertical component of the force. In the centre of the cross two orthogonally oriented bars are mounted for transmitting the two horizontal forces (anterior–posterior, lateral). At the end of the beam, a square tread is attached (side length 4 mm). This design minimizes weight and allows for the attachment of small semiconductor strain gauges. Selection of suitable materials (PVC) allows for a sufficiently high natural frequency (lowest component: 280 Hz; critically damped). Contact times of the investigated runs amounted to  $61.7 \pm 15.2$  ms (mean  $\pm$  s.d.). The ant's footfall position was measured from a synchronous high-speed video recording of the runs. We analyzed runs in which only a single leg stepped onto the force plate. The unamplified sensitivities of the plate are given in Table 1 together with the residuals of humming and noise remaining after the filter process (analogue 2 pole low pass at 300 Hz). The signals were amplified (factor: 60000) using a commercial amplifier (Vishay 2100, Micro Measurements; Vishay Electronic GmbH, Selb, Germany) and a custom-built amplifier. Forces applied to the plate *via* a needle mounted onto a sensitive bending bar allowed calibration. Owing to the design of the force plate, crosstalk could not be completely eliminated. Without any mathematical corrections this influence could reach values up to 30%. By taking into account the point of force application with an accuracy of 0.1 mm, the maximum crosstalk effect could be reduced to 4–6%.

### Video analysis

Runs were recorded using a high-speed video system (HCC-1000, VDS Vosskühler GmbH, Osnabrück, Germany) with a resolution of  $1024 \times 512$  pixels and a sample rate of 922 frames per second. A mirror provided a side view (Fig. 1B). The camera was mounted perpendicularly at a distance of about 15 cm above the running track. The images were digitized using commercial software (WINalyze v2.1; Mikromak<sup>®</sup>; Berlin, Germany) and were used to select suitable runs (typical movement pattern, straight runs, constant speed). Only trials in which the ants ran straight along the path without touching the walls were evaluated. To ensure that the laboratory animals have to run straight the test canal were very narrow (15 mm; Fig. 1B). Speed was determined by analyzing four consecutive step cycles with the step on the plate in the central segment.

### System of coordinates

As we only analyzed straight runs along the direction of the force platform, the animal-fixed system of coordinates was valid for both the kinematic and dynamic investigations (Fig. 1C). The y-axis is parallel to the animal's long axis in walking direction. The x-axis is laterally to the right, parallel to the substrate, and the z-axis is perpendicular to the xy-plane. Positive ground reaction forces in the forward direction ( $F_y$ ) accelerate the animal. Positive lateral

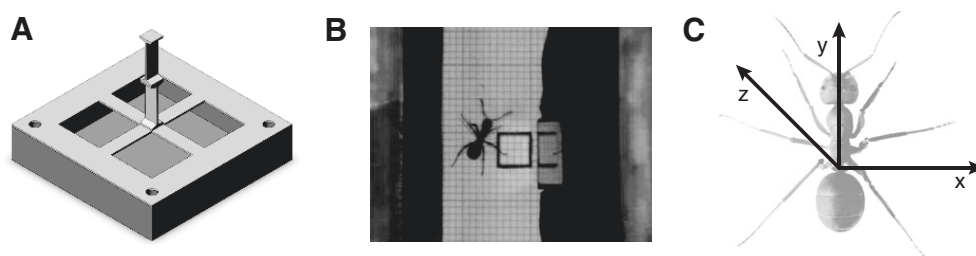


Fig. 1. (A) A drawing of the three-dimensional force plate. (B) Single-leg ground reaction force measurement of a *Formica* ant. The ant is stepping with the second (middle) leg onto the force plate. (C) System of co-ordinates.

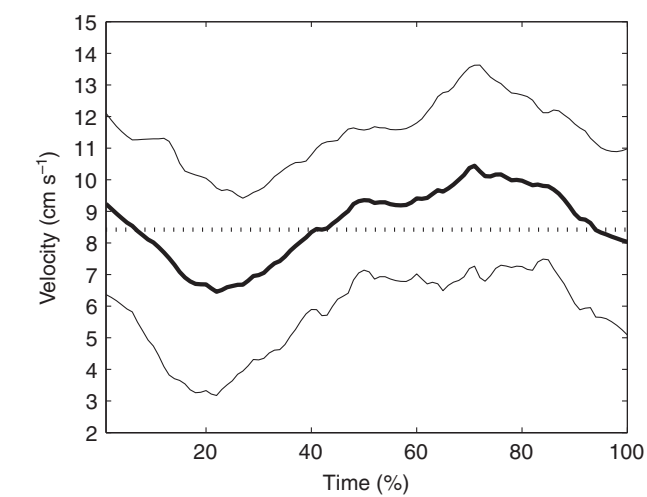


Fig. 2. Average time course of the running speed during the stance phase ( $N=27$ ). Bold line: mean speed ( $8.4\text{ cm s}^{-1}$ ); thin lines: the standard deviation.

forces ( $F_x$ ) accelerate the animal to the right, and positive vertical forces ( $F_z$ ) push the animal upwards. We do not distinguish between left and right legs. All results on the left side are mapped to the right. Correspondingly a positive forward force observed for the front leg implies pulling and negative force implies pushing. For the right middle leg a positive lateral force implies pulling, and for the hind leg a positive forward component implies pushing.

**RESULTS**  
**Kinematics**

Time course of running speed

On average, the animals ran at a speed of  $8.4\pm2.0\text{ cm s}^{-1}$  ( $N=27$  runs; range:  $3.6\text{--}13.2\text{ cm s}^{-1}$ ). The time course (Fig. 2) was roughly sinusoidal. In the first half of the stance, as detected for the leg under investigation by the force plate, the animals decelerated down to a speed of about  $6.6\text{ cm s}^{-1}$  and accelerated thereafter to a speed of up to  $10.5\text{ cm s}^{-1}$ .

Points of touchdown of the legs

During contact, the tarsi moved almost parallel to the long axis of the animal's body (Fig. 3). The lateral distance of the start and end values, with respect to the petioles [about centre of mass; see Zollikofer (Zollikofer, 1994)], did not differ ( $t$ -test,  $P>0.05$ ; Table 2).

Table 1. Sensitivity of the force plate and the maximum absolute value of the residual noise for the three components

	Lateral	Anterior	Vertical
Sensitivity	$213.8\text{ mV N}^{-1}$	$311.7\text{ mV N}^{-1}$	$42.3\text{ mV N}^{-1}$
Residual noise	$1.6\text{ }\mu\text{N}$	$1.1\text{ }\mu\text{N}$	$8.2\text{ }\mu\text{N}$

Table 2. Leg placement: coordinates of touch down and take off of the tarsi with respect to the petiolus

Leg	Contact time (ms)	Lateral $x$ (mm)		Anterior–posterior $y$ (mm)		
		Touch down	Lift off	Touch down	Lift off	$\Delta y$
Front	$67.0\pm11.7$	$2.21\pm0.42$	$2.47\pm0.56$	$5.39\pm0.37$	$0.72\pm0.57$	$4.67\pm0.54$
Middle	$60.1\pm8.9$	$5.25\pm0.77$	$5.02\pm0.84$	$3.00\pm0.43$	$-1.83\pm0.73$	$4.83\pm0.97$
Hind	$57.5\pm20.7$	$4.03\pm0.79$	$3.74\pm0.61$	$-2.97\pm0.38$	$-6.07\pm0.35$	$3.09\pm0.34$

Values are mean  $\pm$  s.d.

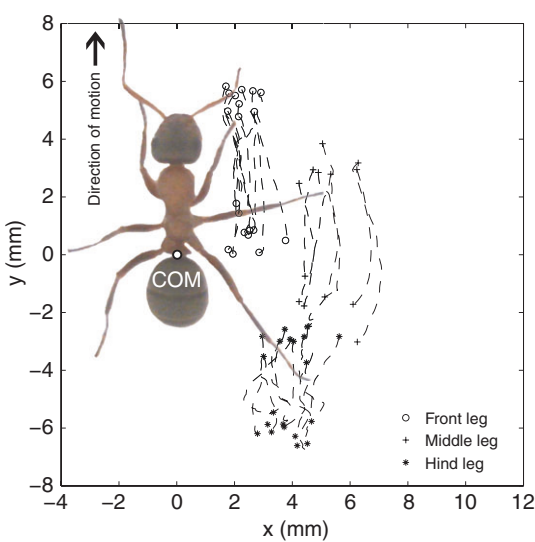


Fig. 3. Position of the tarsi with respect to the petiolus (dashed lines) and the points of touch down and lift off (symbols) in the animal-fixed system of coordinates. In accordance to Zollikofer (Zollikofer, 1994) the petiolus is considered as the COM.

The front legs contacted the ground closer to the body axis ( $x_{td}=2.21\text{ mm}$ ) than the middle and hind legs ( $5.25\text{ mm}$  and  $4.03\text{ mm}$ ). Touchdown occurred anterior to the petiolus for the front and middle legs ( $y_{td}=5.39\text{ mm}$  and  $3.00\text{ mm}$ ) but posterior for the hind legs ( $-2.97\text{ mm}$ ). Although the front and hind legs stayed anterior or posterior to the petiolus, respectively, the middle leg switched side and was lifted off posterior to the petiolus ( $-1.83\text{ mm}$ ).

The distance covered in direction of the long axis ( $\Delta y$ ; Table 2) was shorter for the hind legs than for the front and middle legs (Tukey's test,  $P<0.05$ ). The high-speed video recordings confirmed that after complete extension, the hind legs were dragged along and did not change their position with respect to the body. This peculiarity is also supported by the force recordings described below. Contact times on average amounted to  $61.7\pm15.2\text{ ms}$  (mean  $\pm$  s.d.). There was a slight but not significant tendency towards shorter times from the front to the hind legs. In agreement with the findings of Seidl and Wehner (Seidl and Wehner, 2008), all observed ants ran with a tripod gait. Our results can be explained by the function and arrangement of the different legs. Front legs contribute to propulsion largely by flexion, whereas hind legs do this by extension. Middle legs generate thrust by leg rotation.

**Dynamics**

Ground reaction forces

The force patterns were variable. Nevertheless, a basic pattern emerged that differed from previous findings in other walking and running insects.



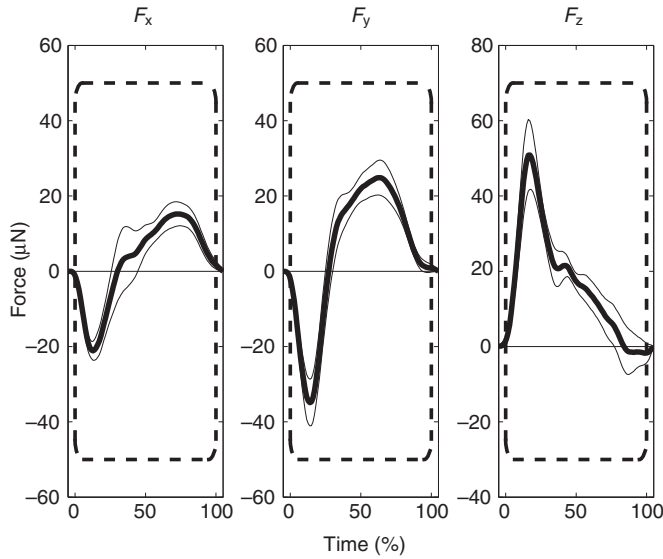


Fig. 4. Components of the ground reaction force of the front leg. Bold lines: mean ( $N=10$ ); thin lines: s.e.m. The dashed rectangle marks stance, without considering the tripod overlap.

#### Front legs

Surprisingly, both horizontal components of the ground reaction force changed sign. During the first third of the contact, negative forces were observed in the anterior (minima:  $F_y = -39.6 \pm 18.6 \mu\text{N}$ ; mean  $\pm$  s.d.) and in the lateral (minima:  $F_x = -27.4 \pm 11.2 \mu\text{N}$ ) direction. The average of the peak forces observed in the individual tracings is higher than the peak of the average time-course depicted in Fig. 4 as this process results in smoothing due to shifts of the instant where the peak occurs. In the second half of the step, forces became positive with maxima of  $F_x = 21.8 \pm 8.5 \mu\text{N}$  and  $F_y = 29.7 \pm 13.9 \mu\text{N}$ , respectively. Similarly, the vertical component of the ground reaction force reached its maximum ( $F_z = 58.3 \pm 25.3 \mu\text{N}$ ) after the initial  $27.6 \pm 15.9\%$  of the stance and thereafter decreased continuously.

#### Middle legs

The lateral component of the ground reaction force ( $F_x$ ) of the middle leg (Fig. 5) had a sinusoidal time course similar to that observed for the front leg, but forces changed sign at about the middle of the stance. The negative maximum ( $-41.4 \pm 20.0 \mu\text{N}$ ) was reached after about 25% of the contact, the positive maximum ( $26.1 \pm 14.6 \mu\text{N}$ ) was reached after  $66.2 \pm 8.0\%$  of contact.

Fore-aft forces were clearly lower for the middle legs as compared with the other legs. The time course varied strongly. Negative as well as positive force peaks in the order of  $10 \mu\text{N}$  were observed. The vertical maximum of  $57.9 \pm 24.4 \mu\text{N}$  was reached after  $35.3 \pm 12.9\%$  of contact, similar to the location of the maximum of the lateral force and those detected for the front leg.

#### Hind legs

Forces observed for the hind legs were much more reproducible (Fig. 6). All components showed a unimodal time course. Laterally, after  $47.1 \pm 12.5\%$ , a minimum ( $-17.6 \pm 8.2 \mu\text{N}$ ) was reached. Anteriorly, after  $42.5 \pm 10.2\%$  of stance, the animal pushed with  $29.1 \pm 6.4 \mu\text{N}$ . Within the last third of the ground contact, a small negative force (pulling) of about  $-8.8 \pm 5.7 \mu\text{N}$  was observed. It results from dragging the tarsi across the surface (see above). The vertical component ( $F_z$ ) has its maximum ( $44.4 \pm 13.1 \mu\text{N}$ ) at about  $44.1 \pm 11.4\%$  of the contact time.

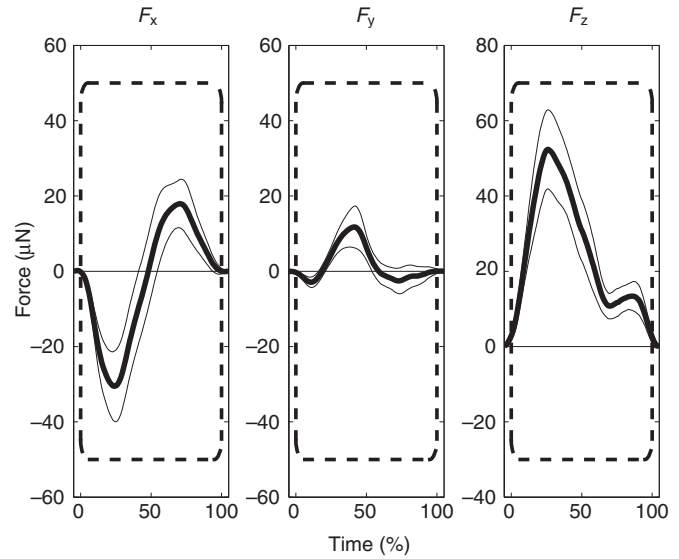


Fig. 5. Components of the ground reaction force of the middle leg. Bold lines: mean ( $N=7$ ); thin lines: s.e.m. The dashed rectangle marks stance, without considering the tripod overlap.

Table 3 shows the average extrema of the ground reaction forces and their relative times during stance phase. In all legs the vertical force component was dominant. Vertical load was about evenly distributed among the legs. There was no significant difference between the legs (ANOVA,  $P=0.29$ ). The anterior forces were lower and less evenly distributed. The highest propulsive forces were generated by front and hind legs. The front legs strongly contributed to braking. Although the hind legs largely pushed outward, the middle and front legs pushed and pulled with about the same magnitude sideways.

More relevant than the peak forces are the net contributions to momentum by each leg (Table 4). In the vertical component there was no net difference with respect to leg number (ANOVA,  $P=0.67$ ). Weight was thus evenly distributed among the legs. In the

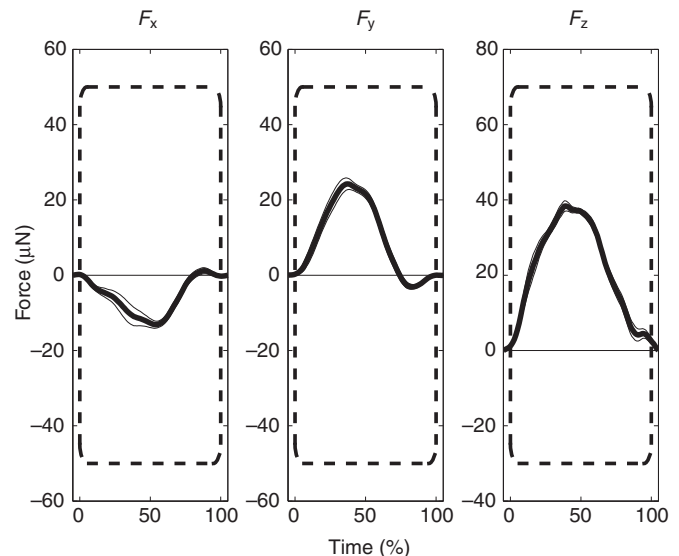


Fig. 6. Components of the ground reaction force of the hind leg. Bold lines: mean ( $N=10$ ); thin lines: s.e.m. The dashed rectangle marks stance, without considering the tripod overlap.

Table 3. Extrema of the ground reaction force and the relative time during stance phase

Leg	Value	$F_x$ (lateral)		$F_y$ (anterior)		$F_z$ (vertical)
		Minimum	Maximum	Minimum	Maximum	Maximum
Front	Force ( $\mu\text{N}$ )	$-27.4 \pm 11.2$	$21.8 \pm 8.5$	$-39.6 \pm 18.6$	$29.7 \pm 13.9$	$58.3 \pm 25.3$
	Time (%)	$19.8 \pm 7.6$	$62.4 \pm 15.9$	$18.4 \pm 3.8$	$54.0 \pm 14.7$	$27.6 \pm 15.9$
Middle	Force ( $\mu\text{N}$ )	$-41.4 \pm 20.0$	$26.1 \pm 14.6$	$-7.8 \pm 4.3$	$14.1 \pm 13.5$	$57.9 \pm 24.4$
	Time (%)	$28.3 \pm 6.0$	$66.2 \pm 8.0$	$54.9 \pm 27.4$	$41.6 \pm 23.5$	$35.3 \pm 12.9$
Hind	Force ( $\mu\text{N}$ )	$-17.6 \pm 8.2$	$3.4 \pm 2.8$	$-8.8 \pm 5.7$	$29.1 \pm 6.4$	$44.4 \pm 13.1$
	Time (%)	$47.1 \pm 12.5$	$81.5 \pm 6.7$	$77.4 \pm 7.6$	$42.5 \pm 10.2$	$44.1 \pm 11.4$

Values are mean  $\pm$  s.d.

direction of locomotion, the front and hind leg both contributed considerably to propulsion whereas the contribution of the middle leg was negligible. Here the braking and accelerating segments cancel each other out. With respect to the lateral component the tripodal walking pattern must be taken into account. Above we mapped all forces measured for the left legs to the right legs of the body. Within the tripod the left middle leg generates forces in concert with the right front and hind legs and *vice versa*. The momentum of the right hind leg pushing the animal to the left was largely compensated by the sum of the momentums generated by the right front leg and the left middle leg (Table 4).

Vectors of the ground reaction force

Figs 7–9 show projections of the force vector during stance with respect to the body fixed (petiolus) co-ordinate system (for convention see Fig. 1C). Here too, the forces generated by the tripod are depicted (right front leg, left middle leg, right hind leg). Drawing the vectors in that way helps to visualize the action of the ground reaction forces with respect to the centre of mass.

In the horizontal plane (Fig. 7A,B) it was obvious that at the beginning of the stance, all vectors of the ground reaction force pointed towards the petiolus (centre of mass). Whereas the direction of the force vector (115 deg. with respect to x-axis; maximum at 38% of

Table 4. Mean contributions to momentum

Leg	Lateral ( $\text{nN s}^{-1}$ )	Anterior ( $\text{nN s}^{-1}$ )	Vertical ( $\text{nN s}^{-1}$ )
Front	$226 \pm 507$	$417 \pm 453$	$1158 \pm 496$
Middle	$127 \pm 707$	$-2 \pm 281$	$1447 \pm 453$
Hind	$-368 \pm 315$	$589 \pm 194$	$1354 \pm 926$
$\Sigma_{\text{tripod}}$	$-15$	$1004$	$3959$

The lateral components measured at the right middle leg are mapped to the left assuming a tripod consisting of the right front leg, the left middle leg and the right hind leg. For convention of the sign see Fig. 1C. The lateral component of the mean momentum right front leg is pointing outwards whereas those of the middle and hind leg are pointing inwards (compare Fig. 1A). The values were calculated as means of the single measurements, hence differences with Figs 4–6 may result.

Values are mean  $\pm$  s.d.

contact time; time III, Fig. 7A) changed only a little for the hind leg, the force vectors changed orientation of the front and middle legs. After 14% of the stance phase (just before time I, Fig. 7A), the front leg generated a maximum pushing force vector with an angle of 234 deg. with respect to the x-axis. In the middle leg a corresponding maximum was observed at 24% of contact time (orientation: 3 deg. with respect to the x-axis). The largest horizontal forces after the

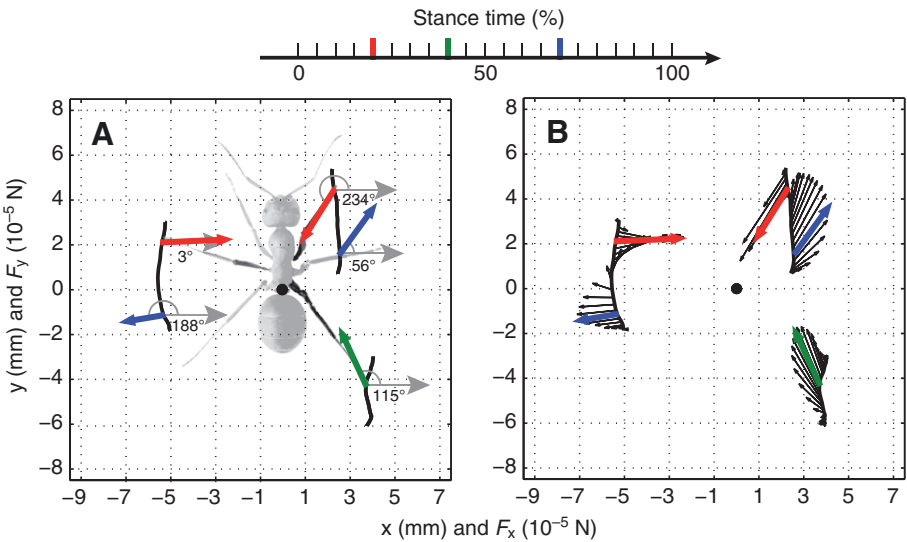


Fig. 7. Horizontal projections of the ground reaction force generated by a tripod consisting of the right front leg, the left middle leg and the right hind leg. (A) Selected vectors and angles with respect to the x-axis at instant I (red), II (green) and III (blue). (B) Force vectors mapped onto the position of the tarsi in the body coordinate system (the petiolus is marked as a black dot at the point of origin). The lines at the vector bases mark the mean path of the leg tips with respect to the petioles during stance (compare with Fig. 3). The animal is assumed to walk upwards in the diagram, i.e. while fixing the coordinate system at the petioles the tips move from above (anterior) to below (posterior) during stance. Correspondingly, the bases of the vectors of the ground reaction force move in this direction with respect to time.

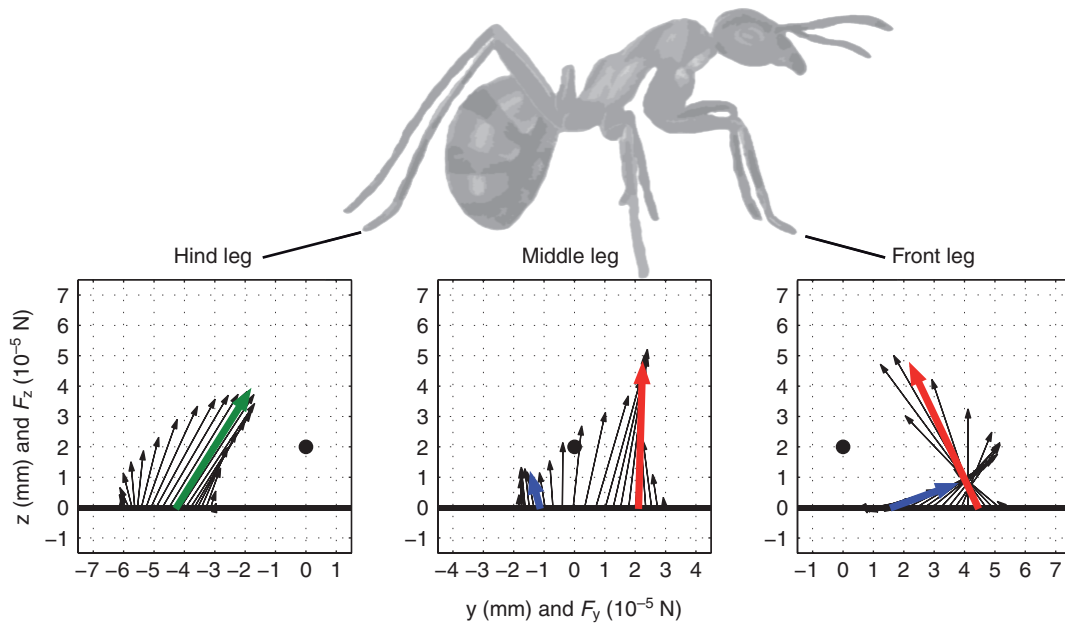


Fig. 8. Projection of the ground reaction force vectors into the sagittal plane. Black dot: petiolus at (0, 2). The animal moves from left to right and the leg tips (bases of the vectors at the  $y$ -axis in the  $xy$ -plane) from right to left. The colouring of the force arrows are the same as in Fig. 7.

orientation change occurred at about 70% of contact time (time II, Fig. 7A). The pulling forces were directed at 56 deg. for the front leg and at 188 deg. for the middle leg with respect to the  $x$ -axis.

In the sagittal plane the projection of the ground reaction force of the hind leg reached a maximum value at 39% of contact time (time III, Fig. 8). Its orientation of 58 deg. with respect to the  $y$ -axis was largely maintained during stance. The vector of the ground reaction force of the middle leg roughly remained perpendicular to the substrate ( $y$ -axis) or parallel to the  $z$ -axis. In the first leg,

orientation changed from braking to forward acceleration, as observed in the horizontal plane. The angle with respect to the  $y$ -axis shifted continuously during stance from 145 deg. to 0 deg. at the end of the stance phase.

In the projection into the transverse plane, again, the orientation of the vector of the ground reaction force of the hind leg shifted only little. At the instant of maximum force development (39% of contact time; time III, Fig. 9), the angle with respect to the  $x$ -axis amounted to 106 deg. and the vector clearly pointed above the centre

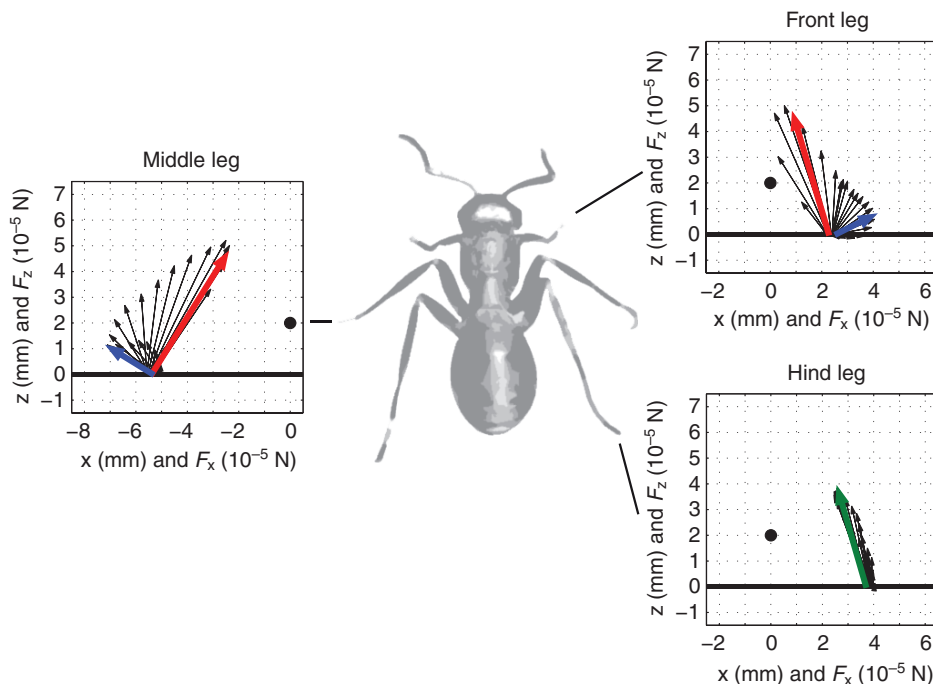


Fig. 9. Projection of the ground reaction force vectors into the transverse plane. Black dot: petiolus at (0, 2). The animal moves 'into' the page. In the projection the leg tips follow a complicated time course (compare with Fig. 3). The colouring of the force arrows are the same as in Fig. 7.

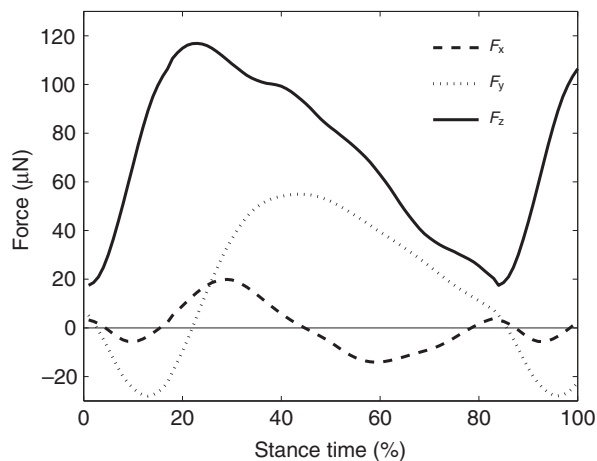


Fig. 10. Components of leg-generated force acting on the COM, calculated as the sum of the single leg forces during the stance phase of one tripod, taking into consideration the initial and final stance overlap of 17%. The lateral force ( $F_x$ ) oscillates around zero with a zero net momentum. The fore-aft force ( $F_y$ ) also oscillates around zero but the initial braking momentum is followed by an accelerating momentum, which exceeds the former by a factor of five (maximum of the mean force  $53 \mu\text{N}$ ). Vertical force ( $F_z$ ) is positive throughout the stance and reaches a maximum ( $121 \mu\text{N}$ ) early, at 25% contact time.

of mass. For the front and middle legs, the pattern observed in the horizontal perspective was visible again. The vectors of the ground reaction force were close to mirror-image symmetrical with respect to the zy-plane. At the beginning of stance they pointed towards the centre of mass and then the directions reversed. Although the angle included with the x-axis decreases from approximately  $120^\circ$  to  $30^\circ$  for the front leg, this angle increases about the same amount ( $\sim 90^\circ$  from  $60^\circ$  to  $150^\circ$  for the middle leg. For both legs the instant of the force maximum was observed again at about 20% of stance (time I, Fig. 9).

## DISCUSSION

### Ground reaction force during one tripod

Red wood ants display a typical tripod gait pattern in which all legs of a tripod have ground contact in phase with each other (Seidl and Wehner, 2008). The front and the hind legs of one side and the middle leg of the other side contact the ground simultaneously while the other legs are in the swing phase. All statements in our discussion refer to the combination of right front leg, left middle leg and right hind leg. We observed a stance-phase overlap of  $17 \pm 3\%$  between subsequent tripods which entailed a higher duty factor than that found by Seidl and Wehner (Seidl and Wehner, 2008). As mentioned above we used scale paper as a substrate. Sand paper, as used by Seidl and Wehner, is rougher. The time required to obtain and release footholds (Federle and Endlein, 2004; Larsen et al., 1995) should thus have been greater in our experiments. Under the assumption of the double support, the total force (Fig. 10) acting on the animal's centre of mass can be calculated, and with it the acceleration of the ant.

As mentioned above, the net momentum in the lateral direction was zero, i.e. the animal maintained its straight path. As we had selected runs in which the animals maintained a constant speed, we would have expected the net anterior component of momentum to be very small, generating just sufficient thrust to overcome aerodynamic drag. However, air drag is negligible, because even with an overestimated drag coefficient of 4 and a frontal area of

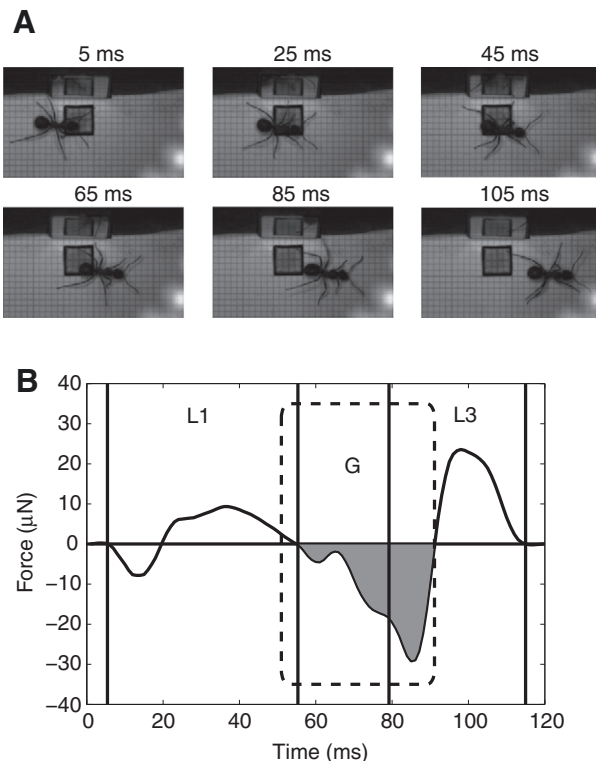


Fig. 11. Braking effect of the gaster in running *Formica* ants. (A) Video recording of ant worker running across the 3-D force plate. (B) Time course of the fore-aft component of the ground reaction force. The animal stepped onto the plate first with the left front leg (L1), then dragged the tip of the gaster (G) across the plate (dashed rectangle), and then stepped onto the plate with the hind leg (L3). Vertical lines indicate the contact and lift-off times for both legs.

$12 \text{ mm}^2$ , the estimated drag force is only  $0.3 \mu\text{N}$ . Thus, the measured forward momentum ( $1000 \text{ nN s}^{-1}$ , Table 4) is much larger than the braking momentum because of air drag ( $0.3 \mu\text{N} \times 60 \text{ ms} = 18 \text{ nN s}^{-1}$ ).

The fact that contrary to expectations a significant positive net impulse in walking direction was observed can be explained by a behavioural trait that occurs under particular, e.g. recruiting circumstances. During locomotion, *Formica* ants hold the tip of their gaster close to the surface (T.W. and R.B., submitted). Consequently ground contact frequently occurs. This was shown by Horstmann (Horstmann, 1976) in experiments on smoked glass. Secretions from the gaster are used to mark the path for their nestmates during foraging (Hölldobler, 1995). Fig. 11 shows a video sequence of an ant crossing the force plate, together with the synchronously registered fore-aft component of the ground reaction force. In the beginning, the animal stepped onto the force plate with the left front leg (L1), which first decelerates and then accelerates. At about 55 ms, the front leg was lifted off the ground but at the same time the tip of the gaster (G) was dragged across the plate, resulting in a braking force. While the gaster was still sliding, the left hind leg (L3) stepped onto the plate and, after the gaster had slipped off the platform, the remaining left hind leg produced a propulsive force until it was lifted off the ground. The net forward thrust generated by the legs could not have been deduced from kinematics alone (Seidl and Wehner, 2008) (T.W. and R.B., submitted); it became visible only through the registration of ground reaction forces. In our setup a continuous registration of the drag force generated by the gaster was not possible. In addition to Horstmann's results, the vertical oscillations

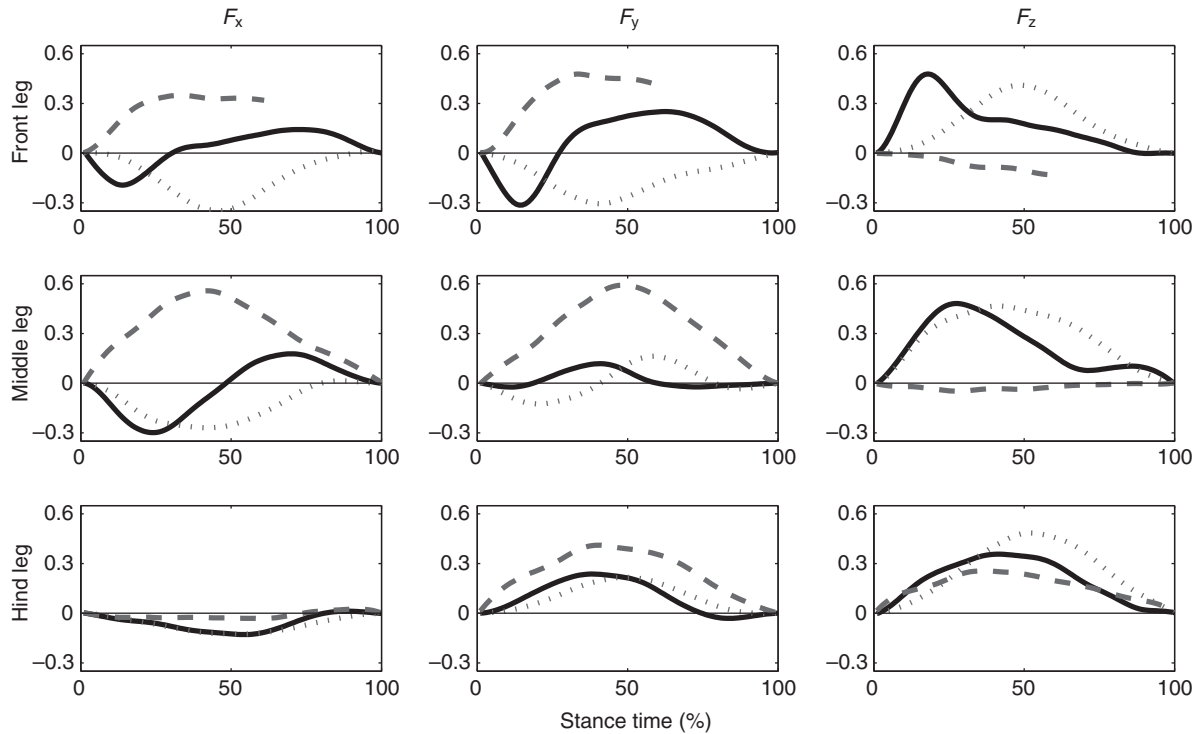


Fig. 12. Comparison of the normalized (to body weight) ground reaction forces in wood ants (solid, black line) and running (dotted, grey line) and climbing cockroaches (dashed, grey line). The cockroach data are taken from the work of Full et al. (Full et al., 1991) and Goldman et al. (Goldman et al., 2006).

of the centre of mass (T.W. and R.B., submitted) confirm the possibility of a more or less cyclical ground contact of the gaster. The calculated vertical component (Fig. 10) of the tripodal force – considering the overlap – averages about  $70\mu\text{N}$  which amounts to a contribution of only 70% to the support of the body weight. Since the strong effect of the gaster was unexpected, no systematic force measurements were taken in this study. This will be explored in further studies.

The time course of the ground reaction forces (Fig. 6) and the total vertical force (Fig. 10) indicate that in the initial stance phase, the legs of the tripod carry a proportion of the body weight. Towards the end of the step, the gaster takes more and more load. At the same time the hind leg ceases to generate propulsion forces. This is also the phase when the front leg generates the highest forward thrust. We infer from this context that the increasing load on the gaster brings with it increasing friction in the direction of motion. The resulting deficit is compensated by the positive force production of the front legs. As we did not find a significant difference between the legs in terms of vertical momentum, this issue requires further investigation. Similarly, future research will consider body rotations and torque which can, in principle, be calculated from the data presented.

So far, comparable measurements in other ant species are not available. The most direct comparison is possible with data on the cockroach *Blaberus discoidalis* (Full et al., 1991). This insect also runs with an alternating tripod gait, but it is about 250 times heavier (body mass  $\sim 2\text{ g}$ ) and runs about four times faster than our ants (average speed  $37.8\text{ cm s}^{-1}$ ).

The ground reaction forces in *B. discoidalis* differ from our findings in several aspects (Fig. 12). With the exception of the fore–aft component ( $F_y$ ) of the middle leg, all forces were found to be unimodal (Full et al., 1991). As in our study, the vertical forces were evenly distributed among cockroach legs. However, the time

course of the frontal and lateral components was much simpler. Laterally all legs continuously pushed outwards. The front legs were found to mainly decelerate, compensated by the propulsion generated by the hind legs. In contrast to *Formica* ants, the abdomen of *B. discoidalis* did not generate significant braking forces.

Although the relative speed was similar to our experiments with *F. polyctena*, Kram et al. (Kram et al., 1997) found a significantly lower duty factor of 0.53 in *Blaberus discoidalis*. This results in a negligible tripodal overlap. The sum of the single leg forces of one tripod could be considered to be the total force acting on the centre of mass. Full et al. (Full et al., 1991) (Fig. 8) present a single measurement in which a cockroach steps onto the platform with all three legs in succession. These data were used to estimate that the sum of the mean vertical force of one tripod only amounts to approximately 70% of the average body weight. Assuming that these cockroaches do not drag their abdomen above the ground, the subject's body weight in this single registration was clearly lower than the specified mean value of 2.1 g.

The net pattern of ground reaction forces of the cockroach very much resembles that observed for running, hopping and trotting vertebrates. This can be described by a lumped parameter model, the spring loaded inverted pendulum model (SLIP) (Blickhan, 1989; Blickhan and Full, 1993; Full and Koditschek, 1999; McMahon and Cheng, 1990). A planar version of the spring mass system can also be used to describe the kinetics of locomotion of cockroaches in the horizontal plane (Schmitt and Holmes, 2000; Seipel et al., 2004). In *Formica* the pattern of the lateral component of the ground reaction force revealed small oscillations of higher frequency (Fig. 10), which may represent higher modes of oscillation of a spring mass model (cp. Geyer et al., 2006), but it clearly differs from the observations in cockroaches. As pointed out above, vertical oscillations take place in the ant. However, due to the influence of the abdomen, the lumped parameter model may not be applicable



to our present data. The kinetics of many gaits is not sufficiently described by the spring mass system (Blickhan and Full, 1993). Examples are creeping, galloping and climbing. *Formica pratensis* seems to adapt its kinematics only slightly when walking across different slopes (T.W. and R.B., submitted). Wood ants adapted to structurally complex substrates (e.g. forest floor, vegetation) may always tend to cling to their substrate, in agreement with our measurements. After a short period of deceleration, the ants pulled inward with both front and middle legs. This allows secure attachment to the substrate with the aid of adhesive pads or claws (Federle et al., 2001; Frantsevich and Gorb, 2004). On smooth surfaces, ants stick with their pretarsal arolium (Federle et al., 2001). In *Formica* these pads are well developed (Gladun and Gorb, 2007). They unfold on smooth substrates when the leg is pulling proximally. The thin fluid film between arolium and substrate can compensate for small-scale surface roughness and ensures an intimate contact between the viscoelastic cuticle of the arolium and the substrate (Drechsler and Federle, 2006). Adhesive pads can achieve very high friction forces (Federle and Endlein, 2004; Federle et al., 2002).

Goldman et al. (Goldman et al., 2006) published single-leg force measurements for vertically climbing *Blaberus discoidalis*. As expected, the force patterns differed from those observed during locomotion on level ground (compare Fig. 12), whereas the kinematics did not. In contrast to level running, all legs generated exclusively positive forces in the fore–aft direction to overcome gravity. Additionally, the two forelegs pulled laterally towards the midline to cling to the substrate. While the front legs pulled the head towards the wall, the hind legs pushed the abdomen away from it. Our results for the later stance phase of ants running on level ground show similarities to these force patterns, which are mainly indicated by the positive  $F_x$  values of the front and middle legs and the positive  $F_y$  value of the front leg. Although differences are observable in the initial stance phase and in the absolute values, the qualitative similarities to cockroach climbing forces are greater than to those reaction forces generated during level running (for a comparison, see above). We assume that the dominating factor in the similar vertical force patterns is the direction of the gravity vector, which also affects the other force components.

The activity of the hind legs seems to be independent of slopes and other influences. On upward slopes it always pushes against the substrate, generates propulsion and determinates the clearance. The only difference between hind leg activity in level and vertical locomotion in cockroaches is that the extrema of  $F_y$  and  $F_z$  are interchanged because of weight bearing caused by the directional change of the gravity vector.

Pelletier and Caissie (Pelletier and Caissie, 2001) provided evidence that pulling a load during horizontal locomotion influences the speed of operation in a similar way to the angle of the gravity vector during running on slopes. We therefore suppose that the ant's gaster serves a similar role in the fore–aft direction as gravity does during climbing.

As pointed out by Seidl and Wehner (Seidl and Wehner, 2008), insects display two basic forms of locomotion: (i) slow locomotion largely relying on sensory feedback, as in the stick insect *Carausius morosus* (Cruse, 1976), and (ii) dynamically stable bouncing gaits, as in cockroaches (Full and Tu, 1990). Based on kinematic observations, Seidl and Wehner assumed the latter for ants. This may well be valid for the desert ant *Cataglyphis*. *Formica polyctena* seems to bounce too, but the general dynamics are more complicated and no longer described sufficiently by a simple spring mass model. To what extent this gait is controlled by sensory feedback is not known and requires further investigation. *Formica* employs a much

higher cycle frequency (5 Hz at 9 cm s<sup>-1</sup>) than *Carausius morosus* (~2 Hz) (Wendler, 1964), but neuromuscular signal transmission in the ant may be facilitated by short legs. However, the mean speed reached by the ants in our investigation was 12 body lengths s<sup>-1</sup> higher than that observed for the cockroach (9 body lengths s<sup>-1</sup>) in the force analysis (Full and Tu, 1990; Ting et al., 1994) but lower than the peak values observed for a cockroach running on two legs (Full and Tu, 1991). Compared with the stick insect, the wood ant may be adapted to fast locomotion on a variable and unstable substrate. This may be because of the relatively more muscular coxae of the ants, which enable them to generate the necessary propulsion forces.

The mechanical (non-neuronal) feedback available in spring-like musculo-skeletal systems (Blickhan et al., 2007; Daley and Biewener, 2006; Daley et al., 2007; Grimmer et al., 2008; Seyfarth et al., 2002; Sponberg and Full, 2008) provides further stability and permits the unloading of the neuronal control system during planar locomotion across rough terrain. Other environments may require different measures to achieve a similar goal. Sponberg and Full (Sponberg and Full, 2008) proved the existence of self-stabilising mechanisms that are independent of classical spring mass models (SLIP, LLS) in insects. For example, no adaptations in leg kinematics or muscle activation could be detected. It is probable, therefore, that certain habitat-specific mechanisms lead to a dynamic stabilization of the locomotive system, as defined by Grimmer et al. (Grimmer et al., 2008). The spiny legs of spiders and cockroaches, for example, help to transfer forces and energy on a 'gap-filled' terrain with rather sparse footholds (Spagna et al., 2007) and enable the animals to uphold their motion pattern. It remains to be shown in future studies whether the strategy of initial pushing with the front legs offers an advantage for the species investigated within an environment where slopes, solidity and roughness may differ considerably from step to step.

The locomotion of ants is also relevant in the context of orientation. Excellent and extensive information about ant orientation has been gathered by Wehner and his co-workers. Experiments with *Cataglyphis fortis* proved the existence of an internal navigation system (Wittlinger et al., 2007; Müller and Wehner, 1988; Seidl and Wehner, 2008; Sommer and Wehner, 2004). This so-called path integrator performs some kind of vector analysis. Wohlgemuth et al. (Wohlgemuth et al., 2002) demonstrated that this mechanism is used on flat surfaces and works just as well for three-dimensional paths. However, Grah et al. (Grah et al., 2007) concluded that *Cataglyphis* essentially represents its environment in a simplified, two-dimensional fashion. Therefore, the ants must be able to monitor and recalculate the influence of slopes. Here, the animals may make use of graviception. Primarily the hair field mechanoreceptors at nearly all joints of the insects provide this information (Markl, 1974) and their stimulation depends on changes in segment angles. Similar information is provided by chordotonal organs. In addition the campaniform sensilla are used in this context as they detect strains in the exoskeleton of the legs and may be important for slope detection. These sensors are affected by and depend on changing load distribution among the legs (Ehmer and Gronenberg, 1997; Weidner, 1982).

This study provides the first ever information about force patterns during planar locomotion in wood ants. Contrary to expectations formed on the basis of other arthropod studies, the dynamics do not reflect the pure spring-like mechanisms suggested by the rhythmic oscillating type of COM kinematics. Although gravity presses the animal onto its support during level locomotion, the ground reaction forces have significant similarities to those involved in climbing

and less to those at work in cockroaches running on a horizontal surface. There is evidence that the locomotion of wood ants is in fact a 'climbing' style characterized by a permanent clinging to the substrate. Even though the ant's force patterns resemble those of both horizontal and vertical cockroach locomotion, we have to answer the question posed in the title with 'yes'. Wood ants obviously climb on level surfaces. Similarities to horizontal cockroach locomotion, particularly remarkable in the vertical component of the ground reaction force, are probably caused predominantly by the formative direction of the gravity vector. Our results could be the starting point for future comparisons under variable loading and sloped regimes.

We thank Walter Federle for brushing up our English and for thorough and critical proofreading. This work has been supported by the Volkswagenstiftung as a part of the research project '3-D spatial orientation of a small-brain navigator' (Grant No.: I/78 578 to R.B.).

## REFERENCES

- Blickhan, R. (1989). The spring-mass model for running and hopping. *J. Biomech.* **22**, 1217-1227.
- Blickhan, R. and Full, R. J. (1993). Similarity in multilegged locomotion: bouncing like a monopode. *J. Comp. Physiol. A* **173**, 509-517.
- Blickhan, R., Seyfarth, A., Geyer, H., Grimmer, S., Wagner, H. and Günther, M. (2007). Intelligence by mechanics. *Philos. Transact. A Math. Phys. Eng. Sci.* **365**, 199-220.
- Burns, M. D. (1973). The control of walking in Orthoptera. I. Leg movements in normal walking. *J. Exp. Biol.* **58**, 45-58.
- Cruse, H. (1976). The function of the legs in the free walking stick insect, *Carausius morosus*. *J. Comp. Physiol. A* **112**, 235-262.
- Cruse, H. (1979). A new model describing the coordination pattern of the leg of a walking stick insect. *Biol. Cybern.* **32**, 107-113.
- Daley, M. A. and Biewener, A. A. (2006). Running over rough terrain reveals limb control for intrinsic stability. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **103**, 15681-15686.
- Daley, M. A., Felix, G. and Biewener, A. A. (2007). Running stability is enhanced by a proximo-distal gradient in joint neuromechanical control. *J. Exp. Biol.* **210**, 383-394.
- Delcomyn, F. (1971). The locomotion of the cockroach *Periplaneta americana*. *J. Exp. Biol.* **54**, 443-452.
- Drechsler, P. and Federle, W. (2006). Biomechanics of smooth adhesive pads in insects: influence of tarsal secretion on attachment performance. *J. Comp. Physiol. A* **192**, 1213-1222.
- Duch, C. and Pflüger, H. J. (1995). Motor patterns for horizontal and upside down walking and vertical climbing in the locust. *J. Exp. Biol.* **198**, 1963-1976.
- Ehmer, B. and Gronenberg, W. (1997). Proprioceptors and fast antennal reflexes in the ant *Odontomachus* (Formicidae, Ponerinae). *Cell Tissue Res.* **290**, 153-165.
- Federle, W. and Endlein, T. (2004). Locomotion and adhesion: dynamic control of adhesive surface contact in ants. *Arthropod Struct. Dev.* **33**, 67-75.
- Federle, W., Rohrseitz, K. and Hölldobler, B. (2000). Attachment forces of ants measured with a centrifuge: better 'wax-runners' have a poorer attachment to a smooth surface. *J. Exp. Biol.* **203**, 505-512.
- Federle, W., Brainerd, E. L., McMahon, T. A. and Hölldobler, B. (2001). Biomechanics of the movable pretarsal adhesive organ in ants and bees. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **98**, 6215-6220.
- Federle, W. M., Curtis, A. S. G. and Full, R. J. (2002). An integrative study of insect adhesion: mechanics and wet adhesion of pretarsal pads in Ants. *Integr. Comp. Biol.* **42**, 1100-1106.
- Frantsevich, L. and Gorb, S. (2004). Structure and mechanics of the tarsal chain in the hornet, *Vespa crabro* (Hymenoptera: Vespidae): implications on the attachment mechanism. *Arthropod Struct. Dev.* **33**, 77-89.
- Full, R. J. and Koditschek, D. E. (1999). Templates and anchors: neuromechanical hypotheses of legged locomotion on land. *J. Exp. Biol.* **202**, 3325-3332.
- Full, R. J. and Köhl, M. A. R. (1992). Drag and lift on running insects. *J. Exp. Biol.* **176**, 89-101.
- Full, R. J. and Tu, M. S. (1990). Mechanics of six-legged runners. *J. Exp. Biol.* **148**, 129-146.
- Full, R. J., Blickhan, R. and Ting, L. H. (1991). Leg design in hexapedal runners. *J. Exp. Biol.* **158**, 369-390.
- Geyer, H., Seyfarth, A. and Blickhan, R. (2006). Compliant leg behaviour explains basic dynamics of walking and running. *Proc. Biol. Sci.* **273**, 2861-2867.
- Gladun, D. and Gorb, S. (2007). Insect walking techniques on thin stems. *Arthropod Plant Interact.* **1**, 77-91.
- Goldman, D. I., Chen, T. S., Dudek, D. M. and Full, R. J. (2006). Dynamics of rapid vertical climbing in cockroaches reveals a template. *J. Exp. Biol.* **209**, 2990-3000.
- Grah, G., Wehner, R. and Ronacher, B. (2007). Desert ants do not acquire and use a three-dimensional global vector. *Front. Zool.* **4**, 12.
- Graham, D. and Cruse, H. (1981). Coordinated walking of stick insects on amercury surface. *J. Exp. Biol.* **92**, 229-241.
- Grimmer, S., Ernst, M., Günther, M. and Blickhan, R. (2008). Running on uneven ground: leg adjustment to vertical steps and self-stability. *J. Exp. Biol.* **211**, 2989-3000.
- Higham, T. E. and Jayne, B. C. (2004). Locomotion of lizards on inclines and perches: hindlimb kinematics of an arboreal specialist and a terrestrial generalist. *J. Exp. Biol.* **207**, 233-248.
- Hölldobler, B. (1995). The chemistry of social regulation: multicomponent signals in ant societies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **92**, 19-22.
- Horstmann, K. (1976). Über die Duftspur-Orientierung bei Waldameisen (Formica polyctena Förster). *Insectes Soc.* **23**, 227-242.
- Kram, R., Wong, B. and Full, R. J. (1997). Three-dimensional kinematics and limb kinetic energy of running cockroaches. *J. Exp. Biol.* **200**, 1919-1929.
- Larsen, G. S., Frazier, S. F., Fish, S. E. and Zili, S. N. (1995). Effects of load inversion in cockroach walking. *J. Comp. Physiol. A* **176**, 229-238.
- Markl, H. (1974). The perception of gravity and of angular acceleration in invertebrates. In *Handbook of Sensory Physiology, Volume 6: Vestibular System*. Berlin: Kornhuber.
- McMahon, T. A. and Cheng, G. C. (1990). The mechanics of running: how does stiffness couple with speed? *J. Biomech.* **23 Suppl.** **1**, 65-78.
- Müller, M. and Wehner, R. (1988). Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **85**, 5287-5290.
- Pelletier, Y. and Caissie, R. (2001). Behavioural and physical reactions of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae) walking on a slanted surface. *Biol. Cybern.* **84**, 269-277.
- Schmitt, J. and Holmes, P. (2000). Mechanical models for insect locomotion: dynamics and stability in the horizontal plane. I. Theory. *Biol. Cybern.* **83**, 501-515.
- Schmitt, J., Garcia, M., Razo, R. C., Holmes, P. and Full, R. J. (2002). Dynamics and stability of legged locomotion in the horizontal plane: a test case using insects. *Biol. Cybern.* **86**, 343-353.
- Seidl, T. and Wehner, R. (2008). Walking on inclines: how do desert ants monitor slope and step length? *Front. Zool.* **5**, 8.
- Seipel, J. E., Holmes, P. J. and Full, R. J. (2004). Dynamics and stability of insect locomotion: a hexapedal model for horizontal plane motions. *Biol. Cybern.* **91**, 76-90.
- Seyfarth, A., Geyer, H., Günther, M. and Blickhan, R. (2002). A movement criterion for running. *J. Biomech.* **35**, 649-655.
- Sommer, S. and Wehner, R. (2004). The ant's estimation of distance travelled: experiments with desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J. Comp. Physiol. A* **190**, 1-6.
- Spagna, J. C., Goldman, D. I., Lin, P. C., Koditschek, D. E. and Full, R. J. (2007). Distributed mechanical feedback in arthropods and robots simplifies control of rapid running on challenging terrain. *Bioinspir. Biomim.* **2**, 9-18.
- Sponberg, S. and Full, R. J. (2008). Neuromechanical response of musculo-skeletal structures in cockroaches during rapid running on rough terrain. *J. Exp. Biol.* **211**, 433-446.
- Ting, L. H., Blickhan, R. and Full, R. J. (1994). Dynamic and static stability in hexapedal runners. *J. Exp. Biol.* **197**, 251-269.
- Weidner, H. (1982). Morphologie, anatomie und histologie. In *Handbuch der Zoologie, Bd. 4, Arthropoda. 2. Hälfte: Insecta. 1. Teil: Allgemeines*; 11. Berlin: W. de Gruyter.
- Wendler, G. (1964). Laufen und Stehen der Stabheuschrecke *Carausius morosus*: Sinnesborstenfelder in den Beingelenken als Glieder von Regelkreisen. *Z. Vgl. Physiol.* **48**, 198-250.
- Wittlinger, M., Wehner, R. and Wolf, H. (2007). The desert ant odometer: a stride integrator that accounts for stride length and walking speed. *J. Exp. Biol.* **210**, 198-207.
- Wohlgemuth, S., Ronacher, B. and Wehner, R. (2002). Distance estimation in the third dimension in desert ants. *J. Comp. Physiol. A* **188**, 273-281.
- Zollikofer, C. (1994). Stepping patterns in ants: influence of body morphology. *J. Exp. Biol.* **192**, 107-118.

## 5 Artikel III

# Level locomotion in wood ants: evidence for grounded running

Reinhardt, L.<sup>1</sup>, Blickhan, R.<sup>1</sup>

The Journal of Experimental Biology, 217(13), 2358-2370, 2014

Akzeptiert: 30. März 2014

<sup>1</sup> Friedrich-Schiller-Universität Jena  
Institut für Sportwissenschaft  
LS Bewegungswissenschaft  
Seidelstr. 20  
07749 Jena, Deutschland

Korrespondierender Autor  
Lars Reinhardt  
Email: lars.reinhardt@uni-jena.de  
Tel.: +49 3641 9 45706



## RESEARCH ARTICLE

# Level locomotion in wood ants: evidence for grounded running

Lars Reinhardt\* and Reinhard Blickhan

## ABSTRACT

In order to better understand the strategies of locomotion in small insects, we have studied continuous level locomotion of the wood ant species *Formica polyctena*. We determined the three-dimensional centre of mass kinematics during the gait cycle and recorded the ground reaction forces of single legs utilising a self-developed test site. Our findings show that the animals used the same gait dynamics across a wide speed range without dissolving the tripodal stride pattern. To achieve higher velocities, the ants proportionally increased stride length and stepping frequency. The centre of mass energetics indicated a bouncing gait, in which horizontal kinetic and gravitational potential energy fluctuated in close phase. We determined a high degree of compliance especially in the front legs, as the effective leg length was nearly halved during the contact phase. This leads to only small vertical oscillations of the body, which are important in maintaining ground contact. Bouncing gaits without aerial phases seem to be a common strategy in small runners and can be sufficiently described by the bipedal spring-loaded inverted pendulum model. Thus, with our results, we provide evidence that wood ants perform ‘grounded running’.

**KEY WORDS:** *Formica polyctena*, Arthropod, Ground reaction force, Insect biomechanics, Ant locomotion, Grounded running

## INTRODUCTION

Among insects, extremely fast and agile species exist that can easily adapt their locomotor performance to a variety of substrates and inclines (Graham and Cruse, 1981; Full and Tu, 1991; Duch and Pflüger, 1995; Larsen et al., 1995; Pelletier and Caissie, 2001; Goldman et al., 2006; Gladun and Gorb, 2007; Seidl and Wehner, 2008; Sponberg and Full, 2008; Weihmann and Blickhan, 2009). For example, experiments on the desert ant *Cataglyphis fortis* revealed running speeds of up to 50 body lengths per second on level ground (Seidl and Wehner, 2008; Weihmann and Blickhan, 2009). Similar relative velocities were also measured in the cockroach species *Periplaneta americana* (Full and Tu, 1991).

From a biomechanical point of view, questions regarding principles of locomotion or commonly used type of gait arise. It is well known that insects maintain the alternating tripodal gait pattern without aerial phases over wide ranges of speeds and slopes (Hughes, 1952; Delcomyn, 1971; Full et al., 1991; Full and Tu, 1991; Zollikofer, 1994; Goldman et al., 2006; Seidl and Wehner, 2008; Weihmann and Blickhan, 2009). Only at their highest speeds and in individual cases does *P. americana* change to quadrupedal and bipedal running (Full and Tu, 1991).

The faster locomotion of cockroaches was characterised as a bouncing gait, in which horizontal kinetic and gravitational potential

energy of the centre of mass (CoM) change in phase (Full and Tu, 1990). This pattern of energy fluctuations is typical for running, trotting or hopping in various animals and can be described by simple spring-loaded inverted pendulum (SLIP) models (Blickhan and Full, 1993). In addition, SLIP-accordant ground reaction force patterns were determined in cockroaches. While the SLIP model is valid for the sagittal plane, an analogous model for the horizontal plane – the lateral leg-spring (LLS) model – has already been developed and validated with cockroaches (Schmitt et al., 2002). The SLIP model consists of a point mass on top of a compliant spring, which is compressed during the first half of stance and decompressed in the second half. Hence, the CoM reaches its minimum height during midstance and at the same time has the lowest speed. This is different from the situation in the inverted pendulum (IP) model, which is used as a standard model for a walking gait (Cavagna et al., 1976). In this model, through vaulting over a stiff supporting leg, a cyclic exchange from kinetic to potential energy and vice versa is achieved and the CoM describes a circular path with the highest point and the lowest velocity at midstance. In reality, stiff legs rarely occur and CoM dynamics is better described by a bipedal spring-loaded inverted pendulum (BSLIP) (Geyer et al., 2006) both for walking and for bouncing gaits with double support phases. This model has been adapted to experimental data of different gaits in humans, horses, quails and cockroaches (Geyer et al., 2006; Srinivasan and Ruina, 2006; Srinivasan and Holmes, 2008; Lipfert et al., 2012; Andrada et al., 2013b; Andrada et al., 2013a). Despite leg compliance, the lift of the CoM at midstance remains the criterion for a walking gait whereas lowering the CoM indicates a bouncing gait. In both gaits, inertia contributes to energy conversion and recovery. Mechanical energy can be stored and released as elastic energy through spring elements or kinetic and potential energy can be transformed into each other by a pendular exchange (Cavagna et al., 1964; Cavagna et al., 1976; Heglund et al., 1982).

To distinguish between bouncing and vaulting mechanics, two measures can be considered: (i) the percentage of energy recovery and (ii) the percentage of congruity (Cavagna et al., 1976; Ahn et al., 2004). Congruity conveys the similarity between the curve progressions of kinetic and potential energy (Ahn et al., 2004). Thus, a congruity of 100% is the result when the two curves have an identical trend throughout the whole gait cycle. Correspondingly, congruity amounts to 0% in the case of the IP and 100% in the SLIP model. The percentage of recovery expresses the magnitude of energy exchanged between potential and kinetic energy by the pendular mechanism (Cavagna et al., 1976). The two energy forms are out of phase in the IP and consequently the percentage of energy recovery approaches 100%. This value, however, cannot be reached because of losses in the collision (Ruina et al., 2005). While running, there is no exchange between these energies in the SLIP, and energy recovery amounts to 0% in this conservative model. Depending on the stiffness of the legs and style, the BSLIP model recovery can assume all values between 0% and 100% (ignoring collision loss). The recovery values measured for the cockroach

Science of Motion, Friedrich-Schiller-University Jena, Seidelstr. 20, 07749 Jena, Germany.

\*Author for correspondence (lars.reinhardt@uni-jena.de)

Received 14 October 2013; Accepted 30 March 2014

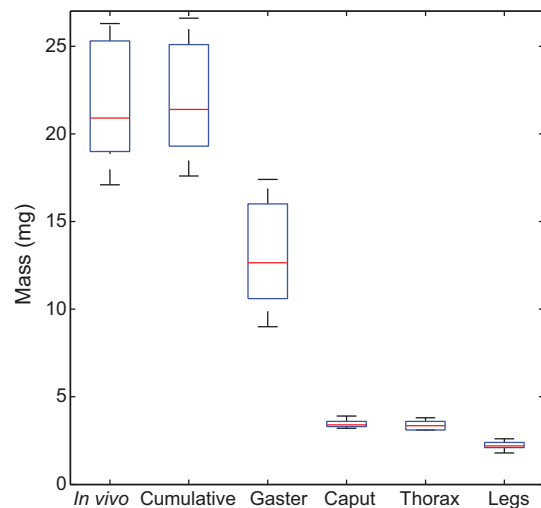
### List of symbols and abbreviations

$a_x$	acceleration in the x-direction
$a_y$	acceleration in the y-direction
$a_z$	acceleration in the z-direction
BSLIP	bipedal spring-loaded inverted pendulum
CoM	centre of mass
$E_{kin}$	kinetic energy
$E_{pot}$	potential energy
$E_{tot}$	total energy
$f$	stepping frequency
$F_x$	force in the antero-posterior direction
$F_y$	force in the lateral direction
$F_z$	force in the vertical direction
GRF	ground reaction force
$h_{CoM}$	CoM height
IP	inverted pendulum
LLS	lateral leg-spring
$s_{co}$	contact width
$s_{cy}$	stride length
SLIP	spring-loaded inverted pendulum
$s_{sw}$	swing width
$t_{co}$	contact time
$t_{cy}$	cycle time
$t_{sw}$	swing time
$v$	speed
$v_x$	velocity in the x-direction
$v_y$	velocity in the y-direction
$v_z$	velocity in the z-direction
$x$	anterio-posterior direction
$y$	lateral direction
$z$	vertical direction
$\alpha$	thorax–substrate angle
$\beta$	caput–thorax angle
$\gamma$	caput–substrate angle
$\delta$	gaster–thorax angle
$\varepsilon$	gaster–substrate angle
$\zeta$	thorax–x-axis angle

varied with a mean of 15.7%, supporting a bouncing gait (Full and Tu, 1990).

Elastic structures in the legs are advantageous for bouncing gaits. As the joint axes are aligned vertically in the hindleg of cockroaches, the exoskeleton can operate as an energy-conserving spring during running (Dudek and Full, 2006). However, this does not apply for all insect species. For instance, in the case of ants, the leg plane is orientated perpendicular to the substrate. Consequently, the joint axes are orientated parallel to the ground and the exoskeleton cannot function as a passive spring element without the contribution of muscles and apodemes in the joints. Nevertheless, because of the existence of resilin, a certain degree of passive elasticity cannot be ruled out in the ant leg (Weis-Fogh, 1960). This long-chained protein is ideally suited as an energy store and has been found between the leg segments of several insects (Andersen, 1963; Andersen, 1964; Andersen and Weis-Fogh, 1964; Alexander, 1966; Anderson, 1966; Sannasi, 1969; Neff et al., 2000; Bennet-Clark, 2007; Patek et al., 2011; Michels and Gorb, 2012).

However, it is unclear to what extent resilin may support bouncing dynamics and, furthermore, the magnitude of energy recovery mechanisms in small insects has not yet been elucidated. It has even



**Fig. 1. Boxplot results of the segment mass distribution.** The upper and lower parts of the blue box represent the interquartile range and the red line is the median. Black bars extending from the box indicate the highest and lowest values, excluding outliers.

been argued that animals weighing less than 1 kg are not using energy recovery and locomotion is generated and maintained by muscle contraction alone (Reilly et al., 2007). In addition, the influence of relative friction and viscosity (damping ratio) of the limbs is notably higher in ants than in larger animals, as a result of their extremely low mass and size (Garcia et al., 2000). Moreover, forces like drag and those involved in securing a foothold also hinder propulsion (Full and Koehl, 1993; Federle et al., 2000), and the energetic cost of locomotion is disproportionately high (Full, 1991).

From this point of view, it is difficult to predict which movement strategy ants are using. The concepts on global CoM dynamics (IP and SLIP models) introduce virtual legs, which are generated by the co-operation of the legs constituting the tripod. Using compliant legs (BSLIP model), walking gaits are possible with much reduced vertical excursions of the CoM. Furthermore, the virtual leg may pivot about a virtual hip located above the animal. Nevertheless, considering the findings in other insects, we expected to find a bouncing gait, if inertia plays any role for an insect of such a small size. In order to examine this issue, we analysed the three-dimensional CoM kinematics of *Formica polyctena* Förster 1850, and measured its ground reaction forces (GRFs).

## RESULTS

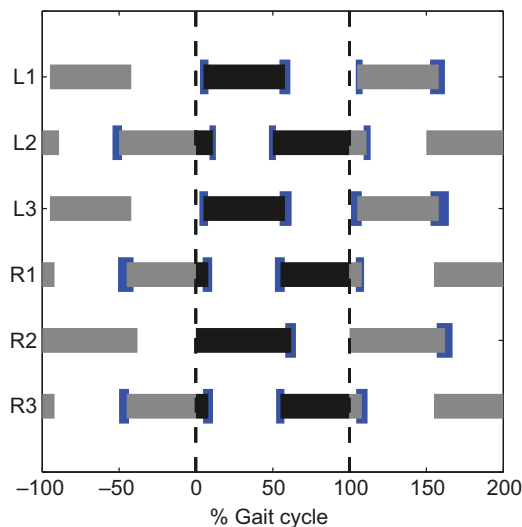
### Mass distribution

The results of the mass distribution are given in Table 1 and Fig. 1. The cumulated segment masses resulted in the same values as the mass of the living animals (paired *t*-test,  $P=0.01$ ). A large proportion (58%) of the total mass was concentrated in the gaster (abdomen). Accordingly, the total CoM has to be near this body part. The variability in the gaster mass (s.d. of 3.1 mg or 14%) was high because of its variable filling level (Josens et al., 1998). This variability completely determined the variability of the total mass of

**Table 1. Average segment mass**

	Gaster	Caput	Thorax	$\Sigma$ Legs	Cumulative	Total ( <i>in vivo</i> )
Mass (mg)	13.00 $\pm$ 3.08	3.47 $\pm$ 0.23	3.38 $\pm$ 0.26	2.21 $\pm$ 0.22	22.06 $\pm$ 3.12	21.77 $\pm$ 3.32
Relative mass	0.58	0.16	0.16	0.10		

$N=10$ , means  $\pm$  s.d.



**Fig. 2. Stride pattern of *Formica polyctena* at running speeds of  $10.9 \pm 0.9 \text{ cm s}^{-1}$ .** Shown is the average temporal sequence of the ground contacts of all legs (left: L1–L3, right: R1–R3). The measures are normalised to the gait cycle time (black bars, 0–100%), which is defined by the right middle leg (R2). The extrapolated sequences of the previous (–100% to 0%) and subsequent (100% to 200%) steps are illustrated by grey bars.  $N=10$ . Means  $\pm$  s.d. (s.d. indicated by blue areas).

the ant. Levene's test for homogeneity of variance revealed that the variances of the two groups do not differ ( $P=0.97$ ). All other segments showed only minor variations of about 1% body mass. Moreover, the gaster mass strongly correlated with the total mass of the animals (Pearson correlation:  $r=0.98$ ). The mass of all legs added up to only 10% of body mass and all had approximately the same size. Thus, the mass of a single leg does not exceed 2% of the ant's total mass.

### Stride pattern

In our experiments, *F. polyctena* showed a tripodal stride pattern with no more than three legs in the air at any time. There were overlapping phases of both tripods (double support) in which all legs were on the ground partially. The middle leg initiated the contact phase and touched the ground a bit earlier than the other two legs of the same tripod (Fig. 2, R2). An average step cycle in the investigated velocity range ( $9.5\text{--}12.5 \text{ cm s}^{-1}$ ) lasted  $85.8 \pm 3.2 \text{ ms}$  (mean  $\pm$  s.d.) which corresponds to a stepping frequency ( $f$ ) of  $11.7 \pm 0.4 \text{ Hz}$ . For all legs, the contact phase was longer than the swing phase. This applied in particular to the middle legs, where the duty factor was 0.62 (see Table 2). At the front legs and hindlegs, the contact phase was clearly shorter and the duty factor accordingly smaller. Most step parameters were speed dependent (Fig. 3). With increasing speed ( $v$ ), contact time ( $t_{\text{co}}$ ) linearly decreased while swing time ( $t_{\text{sw}}$ ) remained constant at about 35 ms (Fig. 3A). The intersection of the two regression lines was at  $18.8 \text{ cm s}^{-1}$ . Thus, at

**Table 2. Selected stride parameters for velocities from 9.5 to  $12.5 \text{ cm s}^{-1}$**

	$t_{\text{co}}$ (ms)	$t_{\text{sw}}$ (ms)	$t_{\text{st}}$ (ms)	Duty factor ( $t_{\text{co}}/t_{\text{st}}$ )
Front leg	$44.7 \pm 4.2$	$40.9 \pm 3.5$	$85.6 \pm 3.4$	$0.52 \pm 0.04$
Middle leg	$53.0 \pm 3.1$	$33.0 \pm 2.2$	$86.0 \pm 2.6$	$0.62 \pm 0.03$
Hindleg	$46.1 \pm 2.6$	$40.0 \pm 3.8$	$85.9 \pm 3.7$	$0.54 \pm 0.03$

$t_{\text{co}}$ , contact duration;  $t_{\text{sw}}$ , swing duration;  $t_{\text{st}}$ , stride duration.  $N=10$ , means  $\pm$  s.d.

speeds above this value, the swing phase was longer than the ground contact and the duty factor fell below 50% (Fig. 3C). As expected, contact ( $s_{\text{co}}$ ) and swing width ( $s_{\text{sw}}$ ) increased with speed. Again, there was a linear relationship between the two variables and  $v$  (Fig. 3B). Stride length ( $s_{\text{cy}}$ ) and stepping frequency ( $f$ ) were also linearly dependent on speed (Fig. 3E,F).

### Three-dimensional motion of the CoM

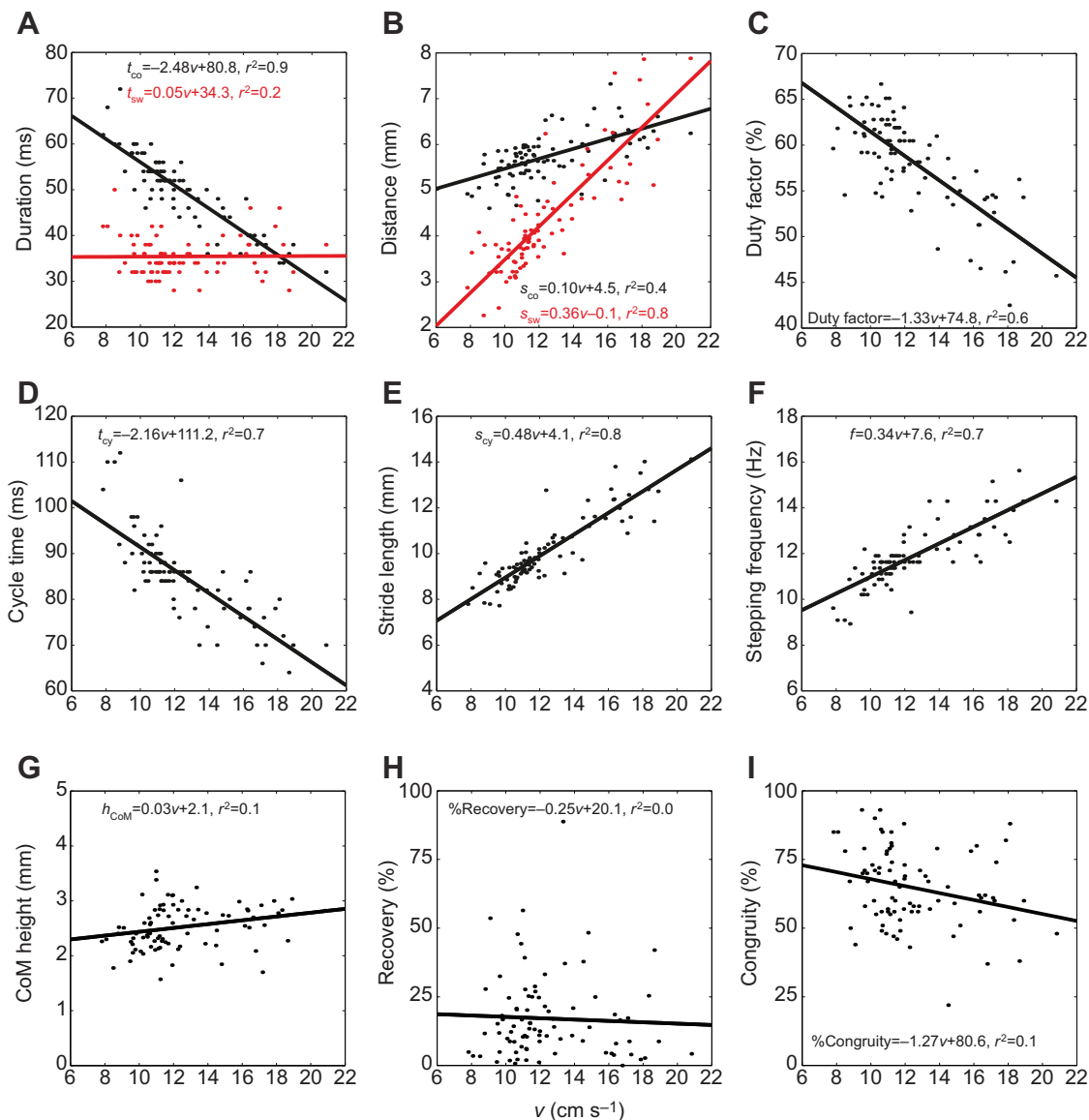
In a single step cycle, the CoM covered a distance of  $9.4 \pm 0.7 \text{ mm}$  in the antero-posterior direction (Fig. 4,  $x$ ). The forward speed of the CoM ( $v_x$ ) rapidly decreased in the double support phase and steadily increased during the remainder of the gait cycle. Correspondingly, negative accelerations in the  $x$ -direction ( $a_x$ ) were found during the double support. In the lateral direction ( $y$ ), the CoM oscillated around zero. Around midstance the maximum lateral displacement of about 0.1 mm was reached at the side where two legs were on the ground, and subsequently the CoM swung back to the other side. On average the CoM was  $2.5 \pm 0.4 \text{ mm}$  above the ground ( $z$ ) and fluctuated around this value sinusoidally with double step frequency. In the initial stance phase until the end of double support, the CoM was reduced by about 0.1 mm. Thereafter it was raised again to its highest point at midstance. In accordance with this, the vertical velocity was positive until midstance. In the phases where all legs were on the ground, accelerations of up to  $5 \text{ m s}^{-2}$  were registered.

### CoM mechanics in the contact phase

For evaluating the gait dynamics, we calculated the CoM energetics during the contact phase of one tripod in all investigated steps. Besides linear regression analysis (Fig. 3G–I), the influence of running speed on CoM mechanics was determined by classifying the trials into two velocity groups using a median split. Thus, we obtained one sample with slower runs (group 1,  $v < 11.5 \text{ cm s}^{-1}$ ,  $N=43$ ) and one with faster runs (group 2,  $v > 11.5 \text{ cm s}^{-1}$ ,  $N=42$ ). In both group 1 and group 2, potential energy ( $E_{\text{pot}}$ ) and kinetic energy ( $E_{\text{kin}}$ ) proceeded nearly in phase in a sinusoidal pattern (Fig. 5A). A first minimum occurred in  $E_{\text{pot}}$  and  $E_{\text{kin}}$  at around 20–30% of contact. Kinetic energy reached its maximum value between 65% and 75% at all speeds. The maximum of the potential energy, i.e. the highest CoM position, was found between 60% and 80%, whereby the maximum was reached later at group 2. The CoM was raised at higher speeds (Fig. 5B, Table 3). Although the regression analysis revealed only a weak correlation ( $r^2=0.1$ ) between  $v$  and  $h_{\text{CoM}}$  (Fig. 3G), we found significantly higher values for  $h_{\text{CoM}}$  (two-tailed  $t$ -test,  $P=0.02$ ) in group 2. Consequently, the potential energy oscillated around a higher value in group 2 ( $0.56 \mu\text{J}$ ) compared with group 1 ( $0.48 \mu\text{J}$ , see Fig. 5A). Because of the greater velocities (see Table 3),  $E_{\text{kin}}$  was higher in group 2 as well. For the percentage of mechanical energy recovery, we calculated values around 16–18% for the two speed ranges, which are not significantly different from each other (Fig. 5C, Table 3). In accordance with this, we found high values (60–70%, Fig. 5D, Table 3) for the congruity of the curve progressions of kinetic and potential energy. However, the comparison of means revealed significantly lower congruity values in group 2 than in group 1 (two-tailed  $t$ -test,  $P=0.02$ ). Nevertheless, percentage congruity was on average higher than 50% in both groups, indicating a running gait.

### Three-dimensional body kinematics

In Fig. 6 the trajectories of the body markers of all investigated steps as well as the tarsi positions of all legs are shown in the sagittal and horizontal plane in a body-fixed coordinate system. Tarsi positions are slightly curved (Fig. 6B). Consequently, during one contact



**Fig. 3. Gait parameters relative to speed.** Phase duration (A;  $t_{co}$ , contact time;  $t_{sw}$ , swing time), distance covered (B;  $s_{co}$ , contact width;  $s_{sw}$ , swing width), duty factor (C), cycle time ( $t_{cy}$ ; D), stride length ( $s_{cy}$ ; E), stepping frequency ( $f$ ; F), mean centre of mass (CoM) height ( $h_{CoM}$ ; G), percentage recovery (H) and percentage congruity (I) versus running speed ( $v$ ). In A and B, black dots symbolise the values of the contact phase and red dots represent the swing phase ( $N=85$ ). Linear regressions are designated by solid lines, and the equations are presented for each plot.

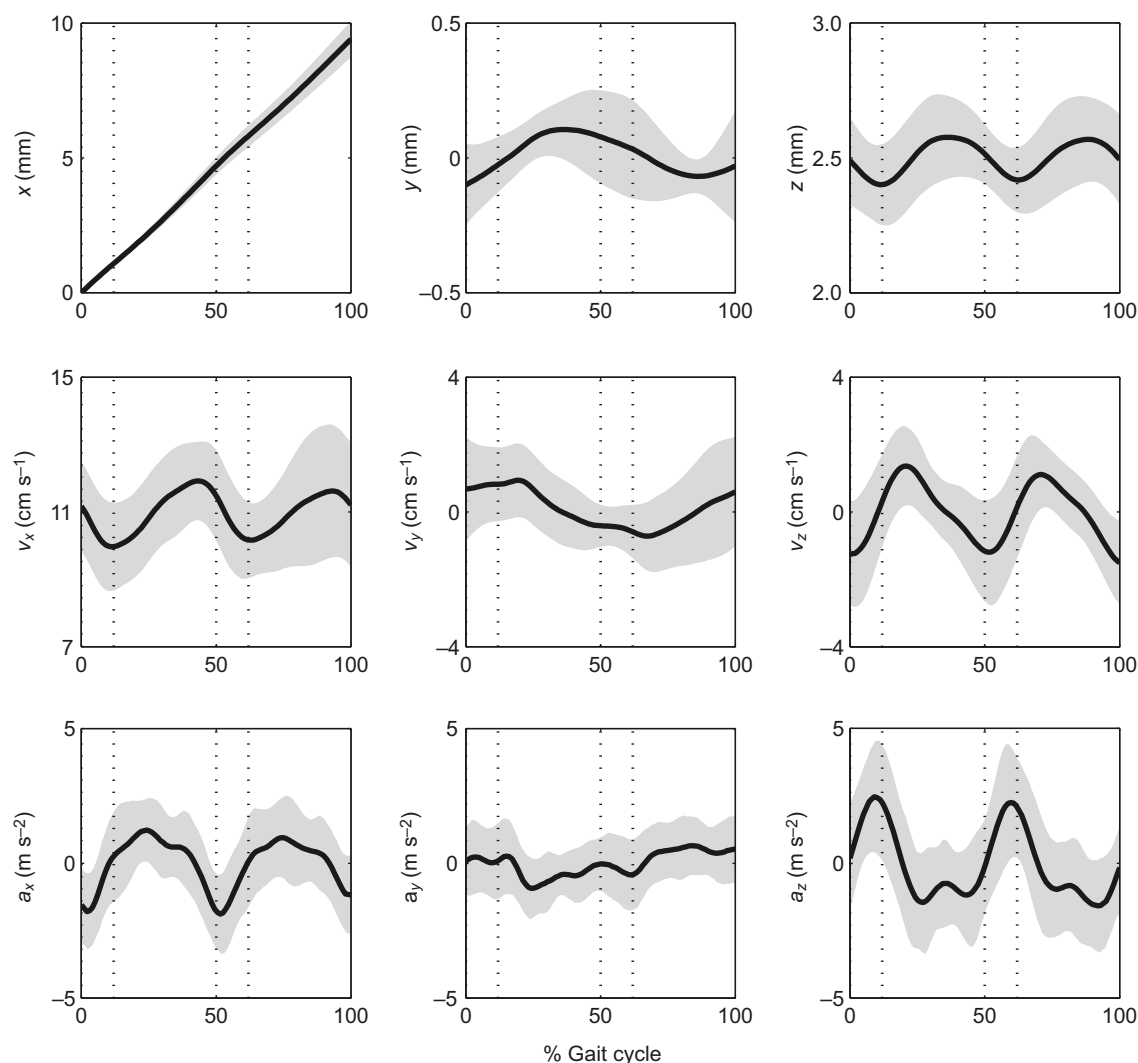
phase the CoM swung to the side where two legs were on the ground and back into the initial  $y$ -position. Marker B3 was located on average less than 0.3 mm away from the CoM. The points digitised more cranially (B1/B2) seemed to move along an arcuate path around a pivot point located close to the CoM (Fig. 6A). However, the gaster tip (B4) remained nearly at the same spot and kept its orientation (see below). Moreover, during the entire individual step cycle, the angular position of the three main segments to each other varied little. The peak-to-peak amplitudes of all rotational movements amounted to less than 5 deg (Fig. 7A). In particular, the angle between the caput and thorax ( $\beta$ ) almost did not change, remaining at  $139.4 \pm 1.9$  deg (Table 4). The same applied to the gaster–substrate angle ( $\epsilon$ ), which on average remained at  $41.4 \pm 2.3$  deg with an angular velocity around zero (Fig. 7B). The most distinct rotational motion was the pitch movement of the thorax–caput complex around the petiolus and is reflected in  $\alpha$  and  $\delta$ . Because of the steady gaster position, they showed an almost

identical cosinusoidal time course with two oscillations per gait cycle. On average,  $\alpha$  oscillated around  $22.7 \pm 2.3$  deg while  $\delta$  amounted to  $161.3 \pm 2.3$  deg. This rotation was performed at angular velocities of up to  $\pm 500$  deg  $s^{-1}$  (Fig. 7B). We calculated the rotational energy of pitch and found maximum values of 0.4 nJ. These are about 50 times smaller than the fluctuations of the kinetic and potential energy of the CoM (Fig. 7C). On average, these two energy forms oscillated in a range of  $\pm 20$  nJ with the same amplitudes. The yaw ( $\zeta$ ) angle had a sinusoidal profile around 0 deg with one oscillation per stepping cycle.

### Three-dimensional GRFs

The front and middle leg pair generated only minor propulsive forces over the entire contact phase ( $F_x > 0$ , Fig. 8), and braked especially during the first half of stance. In contrast, the hindlegs produced relatively high positive forces in the running direction before slightly braking towards the end. In the lateral ( $F_y$ ) direction,





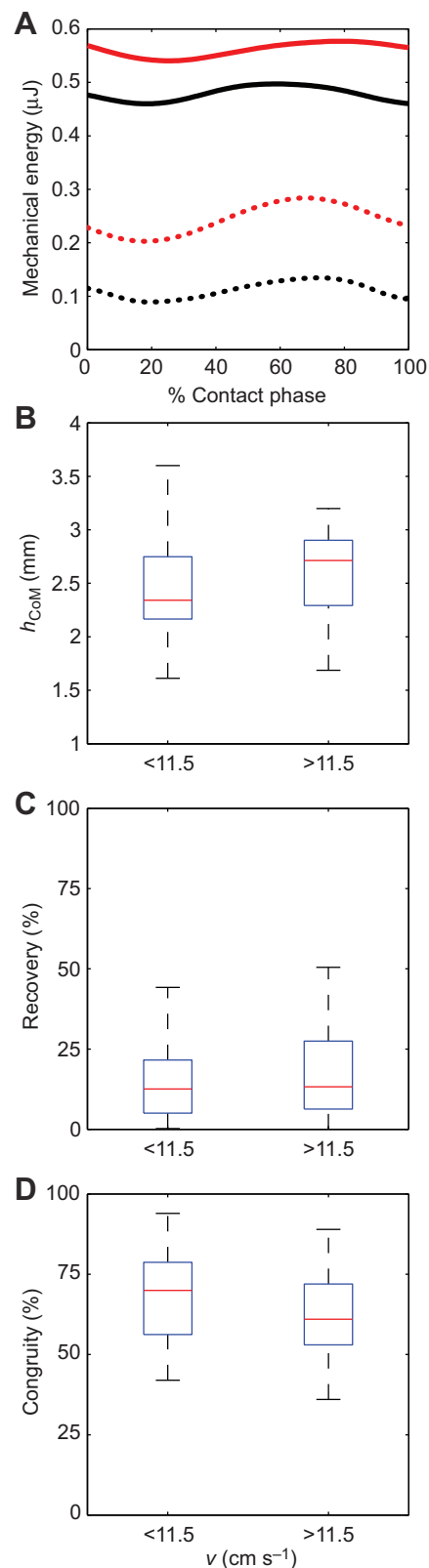
**Fig. 4. Three-dimensional CoM kinematics in *F. polycytena*.** Mean trajectories of CoM position, velocity and acceleration ( $a$ ) during one gait cycle are shown in the coordinate system defined in Fig. 11C. The areas between the dashed vertical lines (0–12% and 50–62%) indicate phases when legs of both tripods were on the ground. Mean values are shown as solid black lines and s.d. as grey areas. The investigated animals weighed  $20.2 \pm 3.0$  mg and ran with an average speed of  $10.9 \pm 0.9$  cm s $^{-1}$ . Presented curves were calculated from all measurements of animals in the velocity range from 9.5 to 12.5 cm s $^{-1}$  ( $N=50$ ).

the middle leg as well as the hindleg produced consistently negative forces (i.e. pressing them outward). However, we registered no significant forces in the lateral direction in the front legs. All legs generated positive, substrate-normal forces (pressing on the substrate), whereby the time courses of the middle leg and hindleg were very similar. Up until 30% of stance, both time courses steeply increased up to 0.5 body weight and subsequently fell off continuously. At midstance, the three legs all had the same force values (one-third body weight). The front legs generated the same vertical force over a major part of the contact. Thus, the body weight was shifted more and more towards the cranial legs. With knowledge of the individual leg forces and the stride pattern, we calculated the total leg-generated force acting on the CoM (Fig. 9A). While the vertical ( $F_z$ , red) and fore-aft force ( $F_x$ , blue) went through two cycles per step, only one period was seen in the lateral direction ( $F_y$ , green).  $F_z$  on average corresponded to body weight and oscillated around this value with an amplitude of 0.4 body weight. After the overlap phase until midstance, this force was higher than the weight force. The maximum force was generated at about 20% and 70% of the gait cycle and then continuously decreased until the

next double support to its minimum.  $F_x$  oscillated around zero and was negative during double support. At around midstance, this force component reached its maximum of 0.3.  $F_y$  fluctuated around zero in a sinusoidal pattern with amplitudes below 0.1.

### Subsumption

In the following paragraph, we use a representative image sequence (Fig. 10) to describe the stepping pattern, the kinematics and dynamic contributions of the individual legs during level locomotion in *F. polycytena*. This comprehensive description provides the background for the considerations in the Discussion. All three legs can be considered as two-segmented in a simplified manner. Viewed in the sagittal plane, the distal segment (tibia, metatarsus and tarsus) of the front leg reaches the ground at an angle of about 50 deg at the moment of touchdown, while the femur is orientated  $\sim 10$  deg to the horizontal. Consequently, the angle between the two segments is around 120 deg. In the course of stance, this angle decreases up to 55 deg while the distal segment tilts over the contact point and the angle of attack is around 110 deg at lift-off. Meanwhile, the hindleg extends during the stance phase. As a result, the angle in the



**Fig. 5. CoM energetics of the contact phase at different speed ranges.** The investigated trials ( $N=85$ ) were divided into two velocity groups, ranging from 7.8 to 11.5  $\text{cm s}^{-1}$  ( $N=43$ , black), and from 11.5 to 20.8  $\text{cm s}^{-1}$  ( $N=42$ , red). (A) The mean trajectories of the potential (solid lines) and kinetic (dotted lines) energy. (B–D) The boxplots compare the average  $h_{\text{CoM}}$ , the percentage recovery of mechanical energy (see Cavagna et al., 1976) and the percentage congruity (see Ahn et al., 2004) between the two groups.

femur–tibia joint increases from around 55 to 140 deg while the approach angle of the distal segment decreases from 65 to 30 deg. A different situation exists in the middle leg, as it operates sideways in an extended position. The almost constant angle in the femur–tibia joint causes only small changes in the effective leg length, i.e. the distance between coxa and tarsus tip. Because the coxa height is the same, these changes can be determined in the top view and amount to less than 7%. The angle of attack of the effective leg ranges between 25 and 30 deg. This happens while the leg is loaded with a large portion of the body weight, especially in the vertical and lateral direction and particularly during the first half of stance ( $F_y$  and  $F_z$ , Fig. 8). Thus, a relatively high leg stiffness is indicated, which is sufficient to compensate for the lateral forces of the contralateral legs. This would cause the CoM to be slightly deflected to the side if two legs were on the ground ( $y$ , Fig. 4 and Fig. 6B). However, when considering the sagittal projection, the leg is clearly compressed during midstance. Compared with the length at the moment of touchdown or lift-off (2.8 mm), effective leg length is reduced by 18% at midstance. An even greater shortening can be found in the front leg. The sagittal coxa–tarsus distance decreases from about 4.5 mm at touchdown to 3 mm at midstance and finally to 2.5 mm at lift-off. Thus, leg length is reduced by 33% in the first half of the contact phase, and by another 11% in the second half. This happens mainly through flexion in the femur–tibia joint, which causes erection of the femur and forward pitching of the thorax (decreasing  $\alpha$ , Fig. 7A). The gaster position (i.e. its height and its angle to the substrate,  $\varepsilon$ , Fig. 7A), remains unaffected by pitch. Instead, its fluctuations are erratic, uncoordinated and clearly decoupled from the thorax oscillations (Fig. 7B). In this process, the front leg is braking ( $F_x < 0$ , Fig. 8) before it contributes slightly to propulsion in the second part of contact ( $F_x > 0$ , Fig. 8). As the hindleg is pushing forward as well, running speed ( $v_x$ , Fig. 4) and kinetic energy ( $E_{\text{kin}}$ , Fig. 5A and Fig. 7C) continue to increase until the legs of the other tripod hit the ground.

## DISCUSSION

### Tripod conservation

Similar to other fast-moving insects, the walking legs of wood ants are organised in stereotyped alternating tripods. The front and rear leg of one side and the middle leg of the other side move simultaneously during a step, while each moves out of phase with its contralateral pair (Hughes, 1952; Delcomyn, 1971; Zollikofer, 1994). Throughout the entire contact period a statically stable situation was ensured, as the CoM (Fig. 10, red dot) was always within the support area of the tripod (Ting et al., 1994).

In our experiments, we found no significant adaptations in gait dynamics to running speed over the investigated range from 7.8 to 20.8  $\text{cm s}^{-1}$  (10–26 body lengths  $\text{s}^{-1}$ ). In none of the recorded video sequences was a flight phase observed and the tripodal gait pattern with double support phases was instead maintained. As shown in Fig. 3C, the duty factor decreased linearly with increasing speed. At speeds of 8  $\text{cm s}^{-1}$ , this parameter was around 0.65. Through linear regression, we estimated that the duty factor should fall below 0.5 at a velocity of  $\sim 19 \text{ cm s}^{-1}$ . Consequently, the double support phase should disappear and flight phases occur. Thus, taking the flight phase as a criterion, a gait change would be the result. However, this could not be proven, although we determined values below 0.5 in a few trials. This is most likely to be due to measurement inaccuracies. As the sample rate of kinematics was 500 Hz, phase durations could only be determined with an error of  $\pm 4$  ms. Based on linear regression analysis we expect a gait cycle time of around 70 ms at running speeds near 20  $\text{cm s}^{-1}$  (Fig. 3A). With an assumed

**Table 3. Average centre of mass energetics of the contact phase at two speed ranges**

Group	Speed range (cm s <sup>-1</sup> )	N	Mean speed (cm s <sup>-1</sup> )	$h_{\text{CoM}}$ (mm)	Recovery (%)	Congruity (%)
1	<11.5	43	10.31±0.14	2.43±0.39	16.15±14.70	68.98±13.87
2	>11.5	42	14.61±0.39	2.62±0.38	18.12±16.75	61.48±14.13

$h_{\text{CoM}}$ , centre of mass height.

Means ± s.d.

contact duration of 35 ms (duty factor of 0.5), the estimated duty factor can range between 0.42 and 0.59 within the specified range of error. As we could not find runs above 21 cm s<sup>-1</sup> and we did not observe aerial phases, we conclude that *F. polystena* does not perform a gait change. Therefore, we conclude that this is the maximum possible velocity of this species.

This assumption is confirmed by other studies on the closely related species *Formica pratensis*. In more than a hundred trials, the authors did not find velocities above 21.8 cm s<sup>-1</sup> (Seidl and Wehner, 2008; Weihmann and Blickhan, 2009). The preferred speed range of *F. pratensis* was between 11 and 14 cm s<sup>-1</sup>. Furthermore, a mean  $h_{\text{CoM}}$  of 1.9 mm with typical vertical oscillations of 0.1–0.2 mm was determined (Weihmann and Blickhan, 2009), which is congruent with our results. In addition, Seidl and Wehner found a linear relationship between speed and step frequency, with maximum values of 20 Hz in their fastest trials (Seidl and Wehner, 2008). In our fastest runs, the durations of the contact and swing phase were measured around 30 ms (Table 2 and Fig. 3A). This is associated with a stepping frequency of ~16 Hz (Fig. 3F). Across the investigated speed range, the swing phase duration remained nearly constant at 35.4±4.4 ms. Hence, we conclude that the ants always performed the swing phase as quickly as possible, probably in order to quickly reach ground contact again. As the step length is limited by leg length, higher velocities could only be achieved by higher step frequencies. This in turn means that both the contact and the swing time must be reduced if the duty factor should stay above 0.5. Thus, the maximum speed seems to be determined by the duration of the swing phase or rather the ability of the animals to perform this movement.

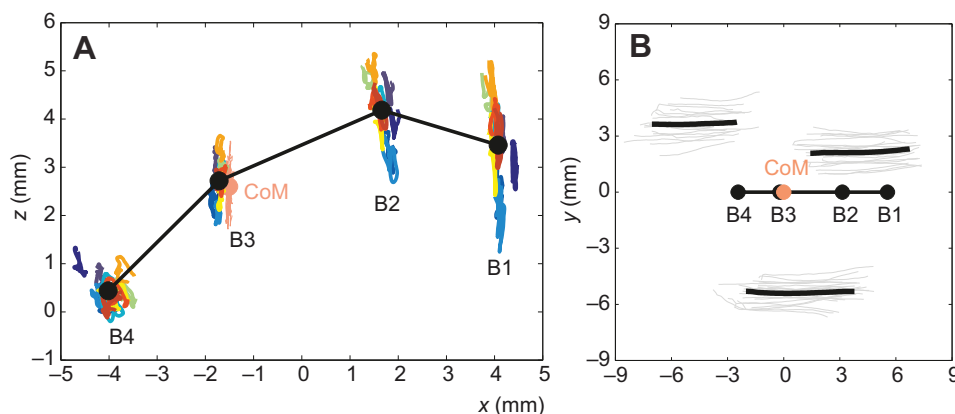
### Vaulting or bouncing

At first glance, the absence of aerial phases and the related duty factors above 0.5 suggest a walking gait. This type of gait is typically described by the inverted pendulum model, whereby the CoM is vaulting over a stiff supporting leg (Cavagna et al., 1976). Following this model, it is to be expected that the CoM reaches its highest point at midstance. Furthermore, kinetic and potential energy should be out of phase, which would also be expressed in a high percentage of energy recovery and a small percentage of congruity

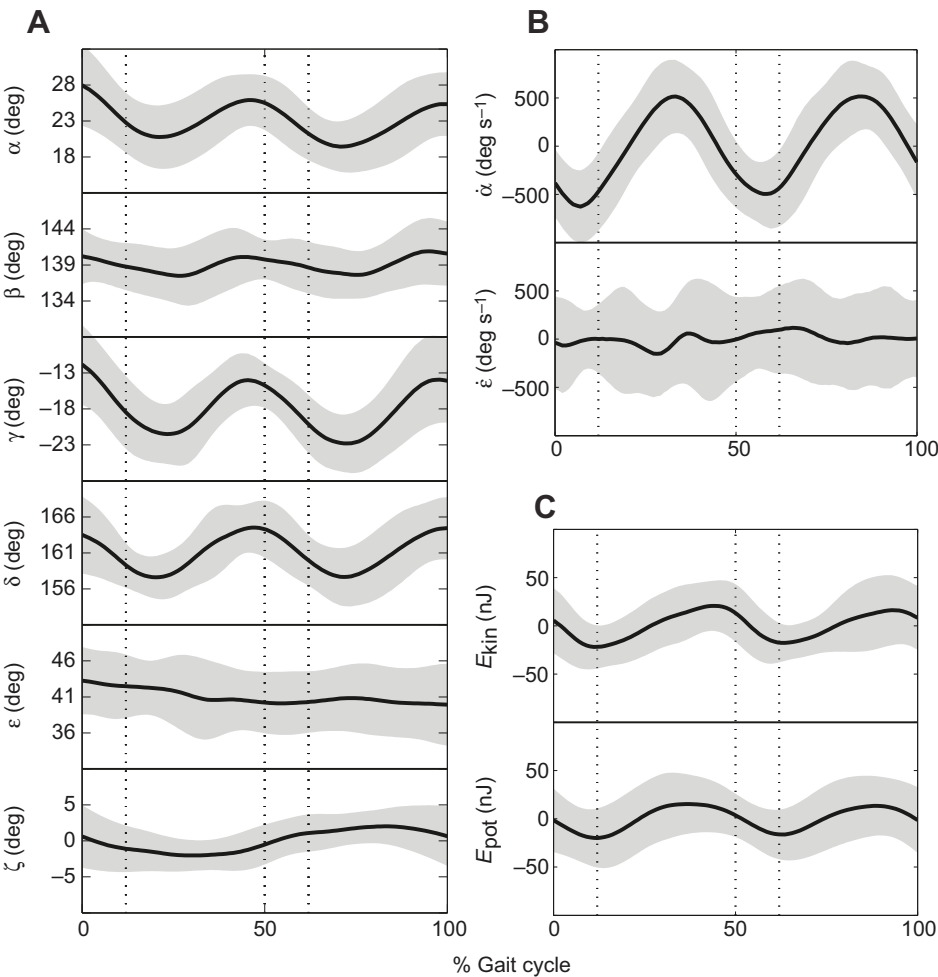
(Cavagna et al., 1976; Ahn et al., 2004). Our findings do not support major energy exchange, as kinetic and potential energy are in phase for long periods of the contact phase (Fig. 5A and Fig. 7C). Accordingly, the congruity between the curve progressions of the two energy forms is relatively high. We determined congruity values of 60–70% and a recovery of 16–18% (Fig. 3H,I, Fig. 5C,D and Table 3). Furthermore, the CoM did not reach its highest point before 60% of stance time (Fig. 4 and Fig. 5A). These results appear to be consistent with those of the cockroach *Blaberus discoidalis*. Over a speed range from 0.08 to 0.66 m s<sup>-1</sup> (2–16 body lengths s<sup>-1</sup>), these fast-moving insects use the alternating tripod gait without aerial phases as well (Full and Tu, 1990). Furthermore, the maximum stride frequency of 13 Hz was very close to that of *F. polystena*. For the cockroaches, recovery values varied around a mean of 15.7% and did not vary as a function of speed. This is equivalent to our calculations and led the authors (Full and Tu, 1990) to also reject the inverted pendulum model.

It should be noted that in the transition region between walking and bouncing (i.e. especially within the transition region to grounded running), the measures of recovery and congruity are ill-defined. This transition region is characterised by small excursions of the CoM. With diminishing vertical excursions of the CoM and constant variance, recovery approaches zero and the phase of the potential energy cannot be determined reliably. In our case, the vertical displacement of the CoM of about 10% body height is within the magnitude of the standard deviation.

However, even without aerial phases, the gait of cockroaches was classified as a bouncing gait (Full and Tu, 1990; Full et al., 1991; Blickhan and Full, 1993; Srinivasan and Holmes, 2008). This is not an isolated case as several species, such as birds, crabs, primates, horses, marsupials and elephants, show bouncing mechanics with duty factors above 0.5 (e.g. Alexander and Jayes, 1978; Blickhan and Full, 1987; Gatesy and Biewener, 1991; Kimura, 1996; Muir et al., 1996; Gatesy, 1999; Schmitt, 1999; Hutchinson et al., 2003; Schmitt, 2003; Srinivasan and Holmes, 2008; Biknevicius et al., 2013). These gaits are known by terms such as ‘compliant walking’ (Alexander and Jayes, 1978), ‘grounded running’ (Rubenson et al., 2004) or ‘Groucho running’ (McMahon et al., 1987). So far, the most suitable model to describe all these types of locomotion is the bipedal spring-mass



**Fig. 6. Visualisation of the body movement during the gait cycle.** (A) Trajectories of the digitised body markers (B1–B4) from 20 gait cycles of 10 runs in the sagittal plane. Each run was performed by a different individual ant and is shown in a different colour. Black lines and dots represent the mean body posture of all steps. The calculated position of the CoM is marked by a pink dot. (B) Position of the tarsi and body markers in the horizontal plane with respect to the CoM (pink dot). The trajectories of the individual experiments are shown as thin grey lines and the mean curves as thick black ones. The animal moves from left to right and the leg tips from right to left.



**Fig. 7. Segment angles and CoM energetics.** (A) Mean body angle trajectories during one gait cycle ( $N=20$ ).  $\alpha$ , thorax–substrate angle;  $\beta$ , caput–thorax angle;  $\gamma$ , caput–substrate angle;  $\delta$ , gaster–thorax angle;  $\epsilon$ , gaster–substrate angle;  $\zeta$ , yaw (thorax–x-axis) angle. Note the different scales. (B) Angular velocities of two selected angles. (C) Fluctuations of CoM kinetic energy (in the xy-plane) and potential energy. Presented curves were calculated from all measurements of animals in the velocity range from 9.5 to 12.5 cm s<sup>-1</sup>. Mean values are shown as solid black lines and s.d. as grey areas. The areas between the dashed vertical lines (0–12% and 50–62%) indicate phases when legs of both tripods were on the ground.

model (BSLIP) (Geyer et al., 2006). In this model, during compliant walking, the CoM is at its apex at midstance, similar to the inverted pendulum. Nevertheless, the BSLIP is purely conservative and entails energy storage. Correspondingly, energy recovery in the model is diminished to values less than 50%. Small birds, for example, only reached values around 30% during walking (Nyakatura et al., 2012). The BSLIP model can also be used to describe grounded running (Andrada et al., 2013a). In this gait, the CoM is not raised above its height at touch down, but double support is maintained. This gait seems to play a very prominent role in small animals with compliant legs (i.e. small birds). In these animals the recovery values during grounded running are about 7% (Nyakatura et al., 2012). Our findings give rise to the assumption that wood ants also use this type of locomotion. More specifically, the mechanical compliance, demonstrated in the front and middle leg of *F. polyctena*, leads to only small vertical oscillations of the CoM and supports nevertheless the maintenance of ground contact. We conclude that this is therefore very probably a main objective during locomotion in these animals.

Elastic elements in the insect leg

On the assumption that the investigated ants conducted grounded running, we hypothesise that elastic elements could be of advantage.

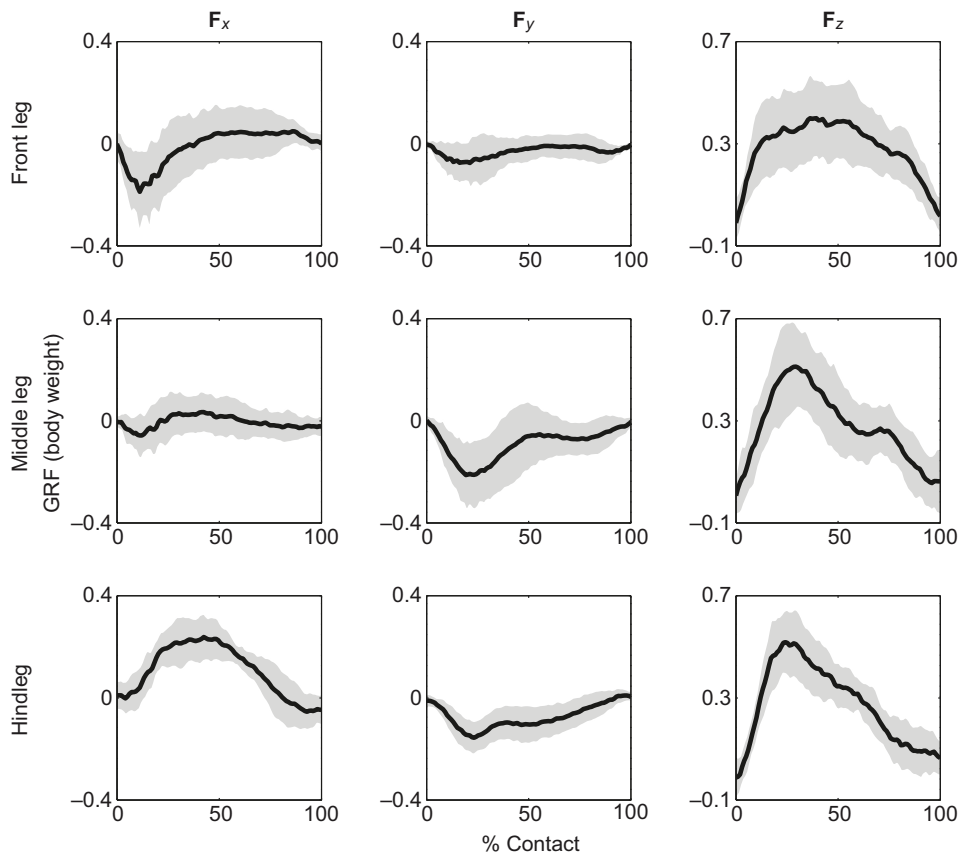
As previously mentioned, a rubber-like protein called resilin is known as a component of the insect cuticle and can provide elasticity to the legs (Weis-Fogh, 1960). In cockroaches, resilin was studied at the tibio-tarsal joint and the articulation between the fourth and fifth tarsal segments of the hindleg (Neff et al., 2000). This spring-like elasticity in the cockroaches' hindleg was provided by resilin in connection with the exoskeleton (Dudek and Full, 2006). According to these authors, as much as 75% of the mechanical energy of the CoM may be returned each step. Moreover, 40% of the external mechanical work done to the CoM can be stored and returned because of the elasticity of the leg. Nevertheless, this is considered an overestimate of energy storage and return in this system and it is assumed that in reality these springs only contribute marginally in improving energetic efficiency in cockroaches (Patek et al., 2011). It is more likely that the leg springs function as a kind of shock absorber, which responds to perturbations more quickly than a neural signal could (Koditschek et al., 2004; Dudek and Full, 2006; Dudek and Full, 2007). Thus, locomotion can be stabilised by elastic legs. As resilin pads can be found within the joint apparatus, they are predestined to act as elastic antagonists to the leg muscles (Neff et al., 2000). In this way, it is possible to produce restoring forces without muscle activity. Additionally, it is also conceivable that this

Table 4. Mean body angles in the sagittal plane

$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\delta$	$\epsilon$
22.7±2.3 deg	139.4±1.9 deg	-17.9±2.7 deg	161.3±2.3 deg	41.4±2.3 deg

Means ± s.d.





**Fig. 8. Components of the ground reaction force of the legs.** Curves are shown in the coordinate system defined in Fig. 11C. Mean values are shown as solid black lines and s.d. as grey areas. The ground reaction forces (GRFs) are normalised to body weight. A value of one corresponds to the weight force of the animal. The investigated animals weighed  $20.9 \pm 3.9$  mg and ran at a speed of  $13.5 \pm 3.6$  cm s<sup>-1</sup>.

effect is used as a drive for the leg extension in the swing phase. As previously mentioned, leg compliance in the front leg of *F. polyctena* is mainly reached by flexion in the femur–tibia joint. This leads to an eccentric load of the leg extensor muscles during the contact phase. Therefore, we assume that there is a considerable contribution to leg compliance by muscle activity. However, in future studies, skeletal anatomy and muscle architecture of walking legs of fast running ant species should be examined in more detail to allow for a discrimination of the mechanisms.

### Mechanical cost of transport

The investigated ants moved with a preferred speed of around  $11$  cm s<sup>-1</sup>, a step length of  $\sim 9$  mm and a step frequency of  $12$  Hz. Consequently, they pass 111 gait cycles in 9 s to cover a distance of 1 m. On their daily foraging trips, wood ants travel distances of up to 200 m (Kirchner, 2001). This amounts to 22,200 steps on level surfaces. However, the habitat of wood ants is far from flat and they permanently have to face obstacles along their path when moving over sticks and stones. Consequently, it can be assumed that they take many more steps to cover such distances in the wild. Furthermore, the locomotion is acyclic and intermittent, and therefore conditions for energy-saving mechanisms through pendular or spring mechanics are rather disadvantageous.

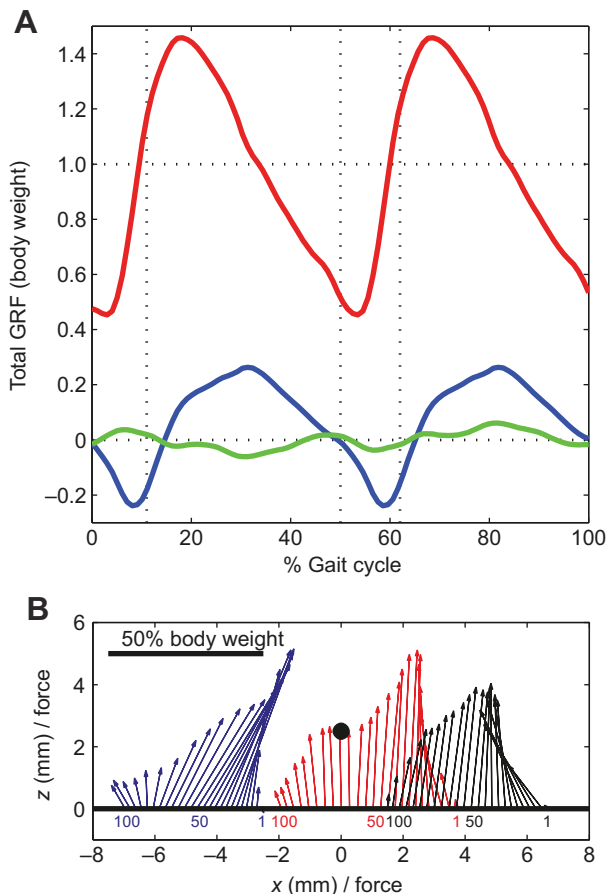
It has been unclear whether these strategies play a role in small animals, with a body mass below 1 kg (Reilly et al., 2007). Although the relative amount of external mechanical energy used to move the CoM is independent of body size, the metabolic costs of transport are much higher in smaller animals (Full, 1991; Reilly et al., 2007). Reilly et al. came to the conclusion that locomotion is generated and maintained by muscle contraction alone and that these animals benefit little from passive energy-saving mechanisms (Reilly et al., 2007). For lizards (mass 21 g) and squirrels (mass 238 g), they

calculated that the metabolic energy saved by pendular exchange and elastic energy recovery is less than 2%. This holds especially true for the crouched posture, which is typical for small animals, and is associated with more abducted and flexed limbs and causes higher metabolic cost as a result of a higher muscular effort (Biewener, 1990; Reilly et al., 2007; Biknevičius et al., 2013). Furthermore, it was shown that metabolic costs are mainly reduced by an adjustment of the stepping frequency (Reilly et al., 2007). Experiments on stick insects, cockroaches and mice showed that passive forces of leg muscles and joint structures are relatively large in animals with low-weight limbs compared with gravitational forces (Garcia et al., 2000; Hooper et al., 2009). This is particularly reflected in a higher muscular activity during the swing phase in order to overcome these forces and results in a further increase of metabolic cost. Under these circumstances, running (i.e. bouncing dynamics) is preferred over walking in small animals (Garcia et al., 2000). The same probably also applies to ants and confirms the hypothesis that ants perform grounded running.

As the mass of the abdomen, which amounts to nearly 60% of the body mass (Table 1 and Fig. 1), swings independently from the rest of the body, these fluctuations do not contribute to the rhythmic changes of the body's rotational energy. The decoupling indicates a compliant connection and significantly reduces the amount of rotational energy of the animal's body.

### GRFs

Because of the modified experimental procedure (see Materials and methods), we caused a behaviour modification in comparison to our previous studies (Reinhardt et al., 2009). In this way, exploratory behaviour was strongly reduced and the ants were trained on steady fast locomotion. Naturally, these changes were associated with changes in the GRFs. This is particularly evident in the substrate-



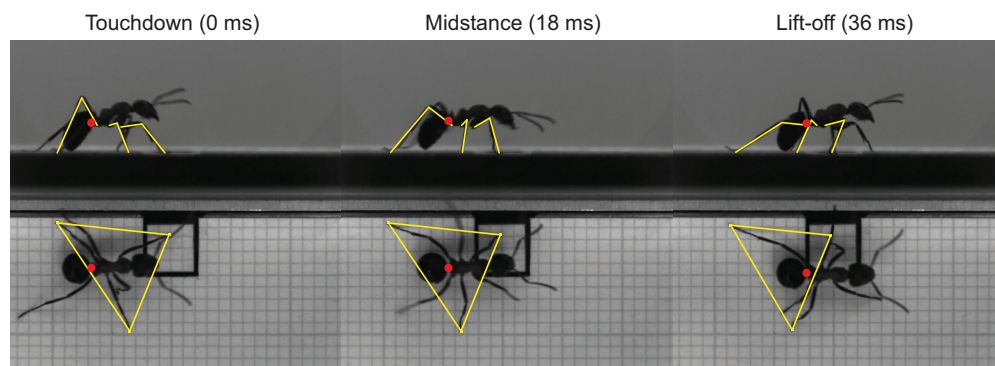
**Fig. 9. Total force and force vectors.** (A) Components of leg-generated force acting on the CoM, calculated as the sum of the single leg forces (mean curves in Fig. 8) during the gait cycle, taking into consideration the two phases of stance overlap (dashed grey lines). All values are normalised to body weight and gait cycle time. The fore–aft force ( $F_x$ , blue) and lateral force ( $F_y$ , green) oscillated around zero and the vertical force ( $F_z$ , red) was positive throughout stance and fluctuated around the body weight with a net momentum of one. (B) Projection of the force vectors of the three legs in the sagittal plane during one stance phase: front leg (black), middle leg (red), hindleg (blue); black dot, CoM (0, 2.5). The animal moved from left to right and the leg tips (bases of the vectors at the x-axis in the xy-plane) moved from right to left with respect to the CoM. Coloured numbers at the bases define the following time points: beginning (1), midstance (50) and end of the contact phase (100).

parallel forces ( $F_x$ ,  $F_y$ ) of the front and middle leg. In the previous experiments, the lateral force of these legs showed a sinusoidal curve progression, which is equivalent to an initial outward pushing

and a later inward pulling during the second part of stance. The situation was similar in the fore–aft force of the front leg, which firstly braked and later accelerated the body forwards. Our recent investigations determined a clearly smaller forward impulse of the front leg in the second part of the contact phase and no sign change in the lateral force of the middle leg. The front leg produced nearly no force in this direction. However, the middle leg hardly contributes to propulsion. Almost identical curve progressions were identified for the hindleg, again providing evidence for its role as the primary propulsion unit.

The force patterns of the first test series revealed similarities to vertically climbing cockroaches, which were particularly apparent in the lateral force component of the two front legs (Goldman et al., 2006; Reinhardt et al., 2009). The ants probably ensured ground contact through permanently clinging to the substrate by laterally pulling towards the midline during the second half of stance. Thus, the behaviour of the animals was primarily aimed at exploring the unfamiliar surroundings and not at overcoming a known path as fast as possible. This is also confirmed by the detected ground contact of the gaster tip, which is necessary to set up a pheromone trace (Horstmann, 1976). As the gaster touched the ground in none of the analysed trials of the current test series, we conclude that an ant trail was already established through the modified experimental procedure. As our results indicated, the ants ran significantly faster on this familiar path. Hence, it is assumed that the recent results, unlike the previous ones, reflect the fast, straight locomotion in *F. polyctena*.

When evaluating the GRFs more similarities emerge to those of fast running than to climbing cockroaches (see Full et al., 1991; Goldman et al., 2006). The vertical force component regularly predominates and the sagittal force vectors are therefore standing steep over a wide duration of the contact phase in all legs (Fig. 9B). Furthermore, no inward directed lateral forces were found in any leg. The sum of the leg-generated forces (Fig. 9A), which could be considered to be the total force acting on the CoM, oscillated in a similar manner (Full and Tu, 1990). In the fore–aft direction, an initial negative impulse is cancelled out by a positive one in the second half of stance. The amplitude was around 0.2 body weight and thus similar to that of *F. polyctena*. Similar to our experiments, the vertical component fluctuated bimodally around the body weight, whereby the maximum value was not larger than 1.5. Following the calculations of Andrada et al. (Andrada et al., 2013a), these values are typical for grounded running, while aerial phases, such as in running, do not occur until 1.7 body weight. Finally, the asymmetric curve progression of the total vertical GRF (Fig. 9A) is typical for grounded running, as this also occurs in quails (Andrada et al., 2013a). A further consequence of this context is that grounded running in ants is more likely to occur in steady, fast locomotion than in exploratory behaviour.



**Fig. 10. Exemplary sequence of the contact phase during level locomotion.** Running speed:  $12.1 \text{ cm s}^{-1}$ . The selected frames show the posture of *F. polyctena* at the time of touchdown, midstance and lift-off from the side and from above. In each image a red dot indicates the calculated CoM position. Yellow lines in the sagittal view show the position of the two functional leg segments (femur, tibia–metatarsus–tarsus) with ground contact. Triangles in the top view indicate the support polygon.



**Fig. 11. Experimental setup and coordinate system.** (A) Experimental setup from above. The floor was covered with graph paper and the tread of the miniature force plate was embedded in the middle. One sidewall of the track was equipped with optical prisms for an additional side perspective. At both ends, plastic tubes were mounted through which the ants entered and left the experimental runway. (B) Single frame of a video sequence of the locomotion of *F. polystena*. The kinematics were recorded at 500 Hz with a resolution of 768×512 pixels (0.074 mm pixel<sup>−1</sup>). (C) The coordinate system.

Conclusions

In conclusion, there is evidence that the investigated ants performed grounded running. This type of gait in small insects combines high running speeds with small vertical oscillations of the CoM necessary to ensure ground contact (Blickhan and Full, 1993). Flight phases would drastically increase the risk of falling, as their habitat is typically strongly structured and extremely rough for ants. Furthermore, the ability to perform fast turns is hereby guaranteed – something that in the wild may be more relevant than energy saving or speed (Gatesy and Biewener, 1991; Daley and Usherwood, 2010). In other words, the fact that a bouncing gait could be identified may be less a matter of efficiency than of control. Even in such a small animal the inertia of the system contributes to the gait pattern, influences its dynamics and may help to improve stability (Ting et al., 1994; Full et al., 2002; Blickhan et al., 2007).

MATERIALS AND METHODS

Animals

The presented studies were conducted between summer and autumn on workers of the local ant species *F. polystena*. All animals were taken from the same nest in a forest near Jena and subsequently kept in a formicarium in the lab under constant and natural conditions (see Reinhardt et al., 2009). We used nest material as a substrate, wetted at regular intervals, and the ants were fed honey and insects. Part of the formicarium was illuminated by a 60 W daylight lamp in a 12 h rhythm. For an individual experiment, a single ant was randomly removed from the formicarium and weighed by a precision balance (ABS 80-4, Kern & Sohn, Germany). The ants were put into a plastic tube (diameter 12 mm, length 150 mm), which was repeatedly placed via an adaptor at the start and thereafter at the end of an experimental runway (W:H:D: 25×30×90 mm; Fig. 11A). In this way the ants regularly continued steady fast locomotion for 5–20 ‘rounds’ corresponding to total distances of 1.2–4.8 m. This procedure strongly reduced exploratory behaviour and about 10 runs per hour of successful attempts could be completed. Only runs in which the whole runway was crossed straight at constant speed and in which the tread of the force plate was entered with a single leg were selected.

Experimental setup

The kinematics were recorded with an extremely light-sensitive high-speed camera (Fastcam SA3, Photron, San Diego, CA, USA), which reduces the

need for additional lighting (LED illumination with a total power of 4 W). One sidewall of the track was equipped with optical prisms so that the motion sequences could be recorded from the sagittal and the horizontal plane synchronously with a single camera (Fig. 11A). The substrate was covered with graph paper and the tread (4×4 mm) of a highly sensitive, three-dimensional, ultra-miniature force plate was embedded in the middle of the runway (Fig. 11B). We used a 3D CAD and simulation software to design the force plate and to calculate its properties by the finite element method. For production of the prototype, we used the stereolithography technology and applied semiconductor strain gages to it (Reinhardt and Blickhan, 2014). Forces as great as 10 μN can be resolved with this sensor and the natural frequencies are above 200 Hz for all directions (see Table 5). A digital amplifier system (MGCplus, Hottinger Baldwin Messtechnik, Darmstadt, Germany) was used to detect the signals of the strain gauges with a sampling rate of 1200 Hz. All further calculations were made in MATLAB R2010a (The MathWorks, Natick, MA, USA). We selected a zero order Savitzky–Golay smoothing algorithm with a box width of 5 points (4.2 ms). Thus, we were able to measure events until 240 Hz without any loss in signal.

Coordinate system

The same system of coordinates was used for the kinematic and dynamic investigations (Fig. 11C). The *x*-axis is parallel to the animal’s long axis in the walking direction. The *y*-axis is laterally to the left, parallel to the substrate, and the *z*-axis is perpendicular to the *xy*-plane. Positive GRFs in the forward direction (*F<sub>x</sub>*) accelerate the animal. Positive lateral forces (*F<sub>y</sub>*) accelerate the animal to the left, and positive vertical forces (*F<sub>z</sub>*) push the animal upwards. We do not distinguish between left and right legs. All results on the right side are mapped to the left. Correspondingly, a positive forward directed reaction force observed for the front leg implies pulling and negative force implies pushing. For the left middle leg a positive lateral force implies pulling inwards, and for the hindleg a positive forward component implies pushing outwards.

Kinematic and dynamic analysis

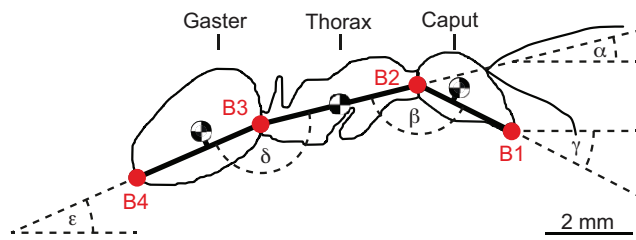
Our entire data set for the dynamic and kinematic analysis included 61 individual runs from 31 different ants. The studied ants had a mean body mass of 21.0±3.7 mg and moved with velocities from 7.8 to 20.8 cm s<sup>−1</sup>. From this data set we analysed 59 single leg GRF measurements (speed 13.5±3.6 cm s<sup>−1</sup>, mass 20.9±3.9 mg) consisting of 21 steps of the front leg, 21 steps of the middle leg and 17 steps of the hindleg pair. As confirmed by

Table 5. Specification of the force plate based on FEM simulations and measurements

	x-direction	y-direction	z-direction
Calculated (FEM) natural frequency (Hz)	379.16	278.93	200.77
Calculated (FEM) spring constant (N mm)	0.1005	0.0691	0.3598
Sensitivity (V N <sup>−1</sup> )	97.84	197.62	51.05
Unfiltered residual noise (±s.d., mV)	1.18±0.33	1.34±0.45	1.39±0.31
Resolvable force after filtering (μN)	5.42	2.87	10.75

FEM, finite element method.





**Fig. 12. Body segments and marker positions.** Schematic representation of the digitised body markers (B1–B4, red), the estimated positions of the individual segment centres of gravity (represented by the black and white circles) and the calculated angles in the sagittal plane.

our investigations (see Results, ‘Three-dimensional body kinematics’), the CoM was located near the petiolus. Therefore, the joint between the petiolus and gaster (Fig. 12, B3) was digitised three-dimensionally in 85 gait cycles of 60 runs (speed  $12.5 \pm 3.2 \text{ cm s}^{-1}$ , mass  $21.0 \pm 3.7 \text{ mg}$ ). The complex 3D body kinematics and the stride pattern were studied in 20 gait cycles of 10 runs (speed  $11.0 \pm 0.7 \text{ cm s}^{-1}$ , mass  $21.2 \pm 2.0 \text{ mg}$ ). Pseudo-replication was avoided, as we obtained similar results when mean values for individual trials ( $N=61$ ) instead of individual measurements ( $N=85$ ) were analysed with the same method (data not shown).

### Gait cycle

One finding was that the animals touched the ground first with the middle leg of one tripod (see Results, ‘Stride pattern’). A step cycle has therefore been normalised to the contact and the following swing phase of the middle leg. The contact phase starts with the touchdown of the tarsus and ends with the active lifting of the leg. In the hindlegs the tarsus is regularly dragged over the substrate without a significant rise. For this reason, the start of the swing phase was here defined by the moment when the tarsus was moved away from the contact point. For the other two pairs of legs, the swing phase started with the release of the tarsus from the ground. All information in the description of the CoM kinematics is related to the tripod L1/R2/L3 (left front leg, right middle leg and left hindleg).

### Digitisation

In order to describe the spatial position of the body segments, the following points (Fig. 12, B1–B4) were digitised three-dimensionally with the software WINalyze 3D (Version 2.1.1, Mikromak, Berlin, Germany): (i) the distal mandible tip (B1), (ii) the cervix (B2), (iii) the joint between the petiolus and gaster (B3) and (iv) the posterior end of the gaster (B4). The field of vision was about 60 mm wide. Camera resolution was  $768 \times 512$  pixels, so minimum tracking accuracy was below 0.1 mm. An accuracy of at least 0.05 mm can be assumed as WINalyze is able to compute sub-pixel resolutions via interpolating algorithms (Frischholz and Spinnler, 1993). We used the graph paper on the tread to calibrate the video sequences.

### Body model and CoM determination

Because of the low leg masses (the sum of all legs is  $\sim 10\%$  of the body mass; see Results, ‘Mass distribution’), it was assumed that their position has only a small impact on the CoM position. The same applies for the mandibles, antennae and other small appendages (McMeeking et al., 2012). Hence, they were not included in the calculations. The remaining body segments of the ant were separated into three major parts, whereby the gaster (abdomen) and caput (head) each represented one segment. The third segment that we designated as thorax (alitrunk) consists of the remaining parts (mesosoma, petiolus and coxae). This simplification was justified through kinematic preliminary investigations, which indicated that their position relative to each other did not change.

In order to calculate the location of the total CoM, we needed the relative mass and the position of the centre of gravity of each body segment. As we have demonstrated, the mass of each segment correlates with the total mass of the ant and can therefore be calculated as a percentage of the body mass (see Results, ‘Mass distribution’). Under the assumption of a homogeneous density distribution, the centroid of a volume is equivalent to the centre of

gravity in each segment (McMeeking et al., 2012) (see Fig. 12). Thus, we took a single frame of a typical video sequence to estimate the position of these points and to formulate a geometric relationship concerning the marker points (B1–B4). Accordingly, we determined the gaster centre at a normal distance of 0.35 mm at 4/9 of the distance between B4 and B3. The caput centre was calculated at a normal distance of 0.35 mm at 1/3 of the distance between B2 and B1. The thorax had its centre of gravity in the middle between B2 and B3. Finally, the total CoM position was calculated via the weighted sum of the coordinates of the three segment centres.

### Body angles

For describing the sagittal plane kinematics, we calculated five angles (Fig. 12). These were the angles between the thorax and substrate ( $\alpha$ ), thorax and caput ( $\beta$ ), caput and substrate ( $\gamma$ ), thorax and gaster ( $\delta$ ), and gaster and substrate ( $\epsilon$ ). In addition, the angle between the thorax and the x-axis ( $\zeta$ ) was calculated in the transverse plane.

### CoM mechanics

To classify the gait into existing models of locomotion, it is imperative to calculate the fluctuations of gravitational potential energy ( $E_{\text{pot}}$ ) and kinetic energy ( $E_{\text{kin}}$ ) of the CoM. As the marker B3 is in very good agreement with the position of the CoM (see Results, ‘Three-dimensional body kinematics’), we used its kinematics to calculate the CoM mechanics during the gait cycle.  $E_{\text{pot}}$  was calculated using the formula:  $E_{\text{pot}} = mgz$ , where  $m$  is the mass of the ant,  $g$  is the acceleration due to gravity and  $z$  is the vertical position of the CoM. For each direction,  $E_{\text{pot}}$  was calculated via:  $E_{\text{pot}} = 0.5 m v^2$ . Whereby  $v$  is the velocity in the respective direction, which was determined by temporal derivation of the coordinates. The sum of these energies corresponded to the total energy ( $E_{\text{tot}}$ ) of the CoM. We relied on the phase relationship of  $E_{\text{pot}}$  and  $E_{\text{kin}}$  to distinguish running from walking (Ahn et al., 2004). A phase shift of 180 deg between the two energies indicates a walking gait and a shift of 0 deg indicates a running gait (Cavagna et al., 1977). The phase shift is also reflected in the percentage recovery and percentage congruity (Cavagna et al., 1976; Ahn et al., 2004). Ideally, percentage recovery is 100% in a walking trial and 0% in a running trial, while the opposite is true for the percentage congruity. We calculated both values for our data and set a border at 50% congruity to categorise our trials as walking or (grounded) running, following Ahn et al. (Ahn et al., 2004).

### Mass distribution

To determine the sub-segment masses, 10 animals were selected that were similar in size and mass to the animals in the dynamic and kinematic studies. The measurements were performed with an electronic precision balance (ABS 80-4, Kern & Sohn) with an accuracy of 0.1 mg. The animals were weighed *in vivo*, then killed by freezing ( $-18^\circ\text{C}$ ). A few hours later, they were individually taken from the freezer and sliced into segments. Thus, we ensured that no mass loss was caused by escaping fluids. The legs were removed distally of the coxae and weighed together.

### Acknowledgements

We thank Tom Weihmann and Emanuel Andrada for helpful discussions that led to an earlier version of this manuscript. We also thank two anonymous referees who provided helpful comments on previous drafts of the manuscript.

### Competing interests

The authors declare no competing financial interests.

### Author contributions

L.R. made significant and substantial contributions to the conception, design, execution and interpretation of the findings being published, and drafting and revising the article. R.B. made significant and substantial contributions to the design, execution and interpretation of the findings being published.

### Funding

This work was funded by the German Research Foundation (DFG) [BL 236/20-1 to R.B.].

### References

Ahn, A. N., Furrow, E. and Biewener, A. A. (2004). Walking and running in the red-legged running frog, *Kassina maculata*. *J. Exp. Biol.* **207**, 399–410.

- Alexander, R. M. (1966). Rubber-like properties of the inner hinge-ligament of Pectinidae. *J. Exp. Biol.* **44**, 119-130.
- Alexander, R. M. and Jayes, A. S. (1978). Vertical movements in walking and running. *J. Zool.* **185**, 27-40.
- Andersen, S. O. (1963). Characterization of a new type of cross-linkage in resilin, a rubber-like protein. *Biochim. Biophys. Acta* **69**, 249-262.
- Andersen, S. O. (1964). The cross-links in resilin identified as dityrosine and trityrosine. *Biochim. Biophys. Acta* **93**, 213-215.
- Andersen, S. O. and Weis-Fogh, T. (1964). Resilin. A rubberlike protein in arthropod cuticle. In *Advances in Insect Physiology*, Vol. 2 (ed. J. W. L. Beament, J. E. Treherne and V. B. Wigglesworth), pp. 1-65. Academic Press.
- Andersen, S. O. (1966). Covalent cross-links in a structural protein, resilin. *Acta Physiol. Scand. Suppl.* **263**, 1-81.
- Andrada, E., Rode, C. and Blickhan, R. (2013a). Grounded running in quails: simulations indicate benefits of observed fixed aperture angle between legs before touch-down. *J. Theor. Biol.* **335**, 97-107.
- Andrada, E., Nyakatura, J. A., Bergmann, F. and Blickhan, R. (2013b). Adjustments of global and local hindlimb properties during terrestrial locomotion of the common quail (*Coturnix coturnix*). *J. Exp. Biol.* **216**, 3906-3916.
- Bennet-Clark, H. (2007). The first description of resilin. *J. Exp. Biol.* **210**, 3879-3881.
- Biewener, S. A. (1990). Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion. *Science* **250**, 1097-1103.
- Biknevicius, A. R., Reilly, S. M., McElroy, E. J. and Bennett, M. B. (2013). Symmetrical gaits and center of mass mechanics in small-bodied, primitive mammals. *Zoology* **116**, 67-74.
- Blickhan, R. and Full, R. J. (1987). Locomotion energetics of the Ghost crab: II. mechanics of the centre of mass during walking and running. *J. Exp. Biol.* **130**, 155-174.
- Blickhan, R. and Full, R. J. (1993). Similarity in multilegged locomotion: bouncing like a monopode. *J. Comp. Physiol. A* **173**, 509-517.
- Blickhan, R., Seyfarth, A., Geyer, H., Grimmer, S., Wagner, H. and Günther, M. (2007). Intelligence by mechanics. *Philos. Trans. R. Soc. A* **365**, 199-220.
- Cavagna, G. A., Saibene, F. P. and Margaria, R. (1964). Mechanical work in running. *J. Appl. Physiol.* **19**, 249-256.
- Cavagna, G. A., Thys, H. and Zamboni, A. (1976). The sources of external work in level walking and running. *J. Physiol.* **262**, 639-657.
- Cavagna, G. A., Heglund, N. C. and Taylor, C. R. (1977). Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *Am. J. Physiol.* **233**, R243-R261.
- Daley, M. A. and Usherwood, J. R. (2010). Two explanations for the compliant running paradox: reduced work of bouncing viscera and increased stability in uneven terrain. *Biol. Lett.* **6**, 418-421.
- Delcomyn, F. (1971). The locomotion of the cockroach *Periplaneta americana*. *J. Exp. Biol.* **54**, 443-452.
- Duch, C. and Pflüger, H. J. (1995). Motor patterns for horizontal and upside down walking and vertical climbing in the locust. *J. Exp. Biol.* **198**, 1963-1976.
- Dudek, D. M. and Full, R. J. (2006). Passive mechanical properties of legs from running insects. *J. Exp. Biol.* **209**, 1502-1515.
- Dudek, D. M. and Full, R. J. (2007). An isolated insect leg's passive recovery from dorso-ventral perturbations. *J. Exp. Biol.* **210**, 3209-3217.
- Federle, W., Rohrseitz, K. and Hölldobler, B. (2000). Attachment forces of ants measured with a centrifuge: better 'wax-runners' have a poorer attachment to a smooth surface. *J. Exp. Biol.* **203**, 505-512.
- Frischholz, R. W. and Spinnler, K. P. (1993). Class of algorithms for real-time subpixel registration. *Proc. SPIE* **1989**, 50-59.
- Full, R. (1991). The concepts of efficiency and economy in land locomotion. In *Efficiency and Economy in Animal Physiology* (ed. R. W. Blake), 97-131. Cambridge: Cambridge University Press.
- Full, R. J. and Koehl, M. A. R. (1993). Drag and lift on running insects. *J. Exp. Biol.* **176**, 89-101.
- Full, R. J. and Tu, M. S. (1990). Mechanics of six-legged runners. *J. Exp. Biol.* **148**, 129-146.
- Full, R. J. and Tu, M. S. (1991). Mechanics of a rapid running insect: two-, four- and six-legged locomotion. *J. Exp. Biol.* **156**, 215-231.
- Full, R. J., Blickhan, R. and Ting, L. H. (1991). Leg design in hexapedal runners. *J. Exp. Biol.* **158**, 369-390.
- Full, R. J., Kubow, T., Schmitt, J., Holmes, P. and Koditschek, D. (2002). Quantifying dynamic stability and maneuverability in legged locomotion. *Integr. Comp. Biol.* **42**, 149-157.
- Garcia, M., Kuo, A., Peattie, A. M., Wang, P. C. and Full, R. J. (2000). Damping and size: Insights and biological inspiration. In *International Symposium on Adaptive Motion of Animals and Machines*. Montreal: McGill University.
- Gatesy, S. M. (1999). Guinea fowl hind limb function. I: Cineradiographic analysis and speed effects. *J. Morphol.* **240**, 115-125.
- Gatesy, S. M. and Biewener, A. A. (1991). Bipodal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. *J. Zool.* **224**, 127-147.
- Geyer, H., Seyfarth, A. and Blickhan, R. (2006). Compliant leg behaviour explains basic dynamics of walking and running. *Proc. Biol. Sci.* **273**, 2861-2867.
- Gladun, D. and Gorb, S. (2007). Insect walking techniques on thin stems. *Arthropod-Plant Interact.* **1**, 77-91.
- Goldman, D. I., Chen, T. S., Dudek, D. M. and Full, R. J. (2006). Dynamics of rapid vertical climbing in cockroaches reveals a template. *J. Exp. Biol.* **209**, 2990-3000.
- Graham, D. and Cruse, H. (1981). Coordinated walking of stick insects on a mercury surface. *J. Exp. Biol.* **92**, 229-241.
- Heglund, N. C., Fedak, M. A., Taylor, C. R. and Cavagna, G. A. (1982). Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. IV. Total mechanical energy changes as a function of speed and body size in birds and mammals. *J. Exp. Biol.* **97**, 57-66.
- Hooper, S. L., Guschlbauer, C., Blümel, M., Rosenbaum, P., Gruhn, M., Akay, T. and Büschges, A. (2009). Neural control of unloaded leg posture and of leg swing in stick insect, cockroach, and mouse differs from that in larger animals. *J. Neurosci.* **29**, 4109-4119.
- Horstmann, K. (1976). Über die duftspur-orientierung bei waldameisen (*Formica polyctena* Foerster). *Insectes Soc.* **23**, 227-242.
- Hughes, G. M. (1952). The co-ordination of insect movements: I the walking movements of insects. *J. Exp. Biol.* **29**, 267-285.
- Hutchinson, J. R., Faini, D., Lair, R. and Kram, R. (2003). Biomechanics: are fast-moving elephants really running? *Nature* **422**, 493-494.
- Josens, R. B., Farina, W. M. and Rocas, F. (1998). Nectar feeding by the ant *Camponotus mus*: intake rate and crop filling as a function of sucrose concentration. *J. Insect Physiol.* **44**, 579-585.
- Kimura, T. (1996). Centre of gravity of the body during the ontogeny of chimpanzee bipedal walking. *Folia Primatol. (Basel)* **66**, 126-136.
- Kirchner, W. (2001). *Die Ameisen: Biologie und Verhalten*. Munich: Beck C. H.
- Koditschek, D. E., Full, R. J. and Buehler, M. (2004). Mechanical aspects of legged locomotion control. *Arthropod Struct. Dev.* **33**, 251-272.
- Larsen, G. S., Frazier, S. F., Fish, S. E. and Zill, S. N. (1995). Effects of load inversion in cockroach walking. *J. Comp. Physiol. A* **176**, 229-238.
- Lipfert, S. W., Günther, M., Renjewski, D., Grimmer, S. and Seyfarth, A. (2012). A model-experiment comparison of system dynamics for human walking and running. *J. Theor. Biol.* **292**, 11-17.
- McMahon, T. A., Valiant, G. and Frederick, E. C. (1987). Groucho running. *J. Appl. Physiol.* **62**, 2326-2337.
- McMeeking, R. M., Arzt, E. and Wehner, R. (2012). Cataglyphis desert ants improve their mobility by raising the gaster. *J. Theor. Biol.* **297**, 17-25.
- Michels, J. and Gorb, S. N. (2012). Detailed three-dimensional visualization of resilin in the exoskeleton of arthropods using confocal laser scanning microscopy. *J. Microsc.* **245**, 1-16.
- Muir, G. D., Gosline, J. M. and Steeves, J. D. (1996). Ontogeny of bipedal locomotion: walking and running in the chick. *J. Physiol.* **493**, 589-601.
- Neff, D., Frazier, S. F., Quimby, L., Wang, R. T. and Zill, S. (2000). Identification of resilin in the leg of cockroach, *Periplaneta americana*: confirmation by a simple method using pH dependence of UV fluorescence. *Arthropod Struct. Dev.* **29**, 75-83.
- Nyakatura, J. A., Andrada, E., Grimm, N., Weise, H. and Fischer, M. S. (2012). Kinematics and center of mass mechanics during terrestrial locomotion in northern lapwings (*Vanellus vanellus*, Charadriiformes). *J. Exp. Zool. A* **317**, 580-594.
- Patek, S. N., Dudek, D. M. and Rosario, M. V. (2011). From bouncy legs to poisoned arrows: elastic movements in invertebrates. *J. Exp. Biol.* **214**, 1973-1980.
- Pelletier, Y. and Caissie, R. (2001). Behavioural and physical reactions of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae) walking on a slanted surface. *Biol. Cybern.* **84**, 269-277.
- Reilly, S. M., McElroy, E. J. and Biknevicius, A. R. (2007). Posture, gait and the ecological relevance of locomotor costs and energy-saving mechanisms in tetrapods. *Zoology* **110**, 271-289.
- Reinhardt, L. and Blickhan, R. (2014). Ultra-miniature force plate for measuring triaxial forces in the micronewton range. *J. Exp. Biol.* **217**, 704-710.
- Reinhardt, L., Weihmann, T. and Blickhan, R. (2009). Dynamics and kinematics of ant locomotion: do wood ants climb on level surfaces? *J. Exp. Biol.* **212**, 2426-2435.
- Rubenson, J., Helians, D. B., Lloyd, D. G. and Fournier, P. A. (2004). Gait selection in the ostrich: mechanical and metabolic characteristics of walking and running with and without an aerial phase. *Proc. Biol. Sci.* **271**, 1091-1099.
- Ruina, A., Bertram, J. E. A. and Srinivasan, M. (2005). A collisional model of the energetic cost of support work qualitatively explains leg sequencing in walking and galloping, pseudo-elastic leg behavior in running and the walk-to-run transition. *J. Theor. Biol.* **237**, 170-192.
- Sannasi, A. (1969). Resilin in the cuticle of click beetles. *J. Georgia Entomol. Soc.* **4**, 31-32.
- Schmitt, D. (1999). Compliant walking in primates. *J. Zool.* **248**, 149-160.
- Schmitt, D. (2003). Insights into the evolution of human bipedalism from experimental studies of humans and other primates. *J. Exp. Biol.* **206**, 1437-1448.
- Schmitt, J., Garcia, M., Razo, R. C., Holmes, P. and Full, R. J. (2002). Dynamics and stability of legged locomotion in the horizontal plane: a test case using insects. *Biol. Cybern.* **86**, 343-353.
- Seidl, T. and Wehner, R. (2008). Walking on inclines: how do desert ants monitor slope and step length. *Front. Zool.* **5**, 8.
- Sponberg, S. and Full, R. J. (2008). Neuromechanical response of musculo-skeletal structures in cockroaches during rapid running on rough terrain. *J. Exp. Biol.* **211**, 433-446.
- Srinivasan, M. and Holmes, P. (2008). How well can spring-mass-like telescoping leg models fit multi-pedal sagittal-plane locomotion data? *J. Theor. Biol.* **255**, 1-7.
- Srinivasan, M. and Ruina, A. (2006). Computer optimization of a minimal biped model discovers walking and running. *Nature* **439**, 72-75.
- Ting, L. H., Blickhan, R. and Full, R. J. (1994). Dynamic and static stability in hexapedal runners. *J. Exp. Biol.* **197**, 251-269.
- Weihmann, T. and Blickhan, R. (2009). Comparing inclined locomotion in a ground-living and a climbing ant species: sagittal plane kinematics. *J. Comp. Physiol. A* **195**, 1011-1020.
- Weis-Fogh, T. (1960). A rubber-like protein in insect cuticle. *J. Exp. Biol.* **37**, 889-907.
- Zollikofer, C. (1994). Stepping patterns in ants – influence of speed and curvature. *J. Exp. Biol.* **192**, 95-106.

## **6     Poster I**

# **Climbing strategies in ants**

Reinhardt, L.<sup>1</sup>

Jahrestagung der Society for Experimental Biology, 2013, 3.7-6.7, Valencia, Spanien.

Akzeptiert: 10. Mai 2013

<sup>1</sup> Friedrich-Schiller-Universität Jena  
Institut für Sportwissenschaft  
LS Bewegungswissenschaft  
Seidelstr. 20  
07749 Jena, Deutschland

Korrespondierender Autor  
Lars Reinhardt  
Email: [lars.reinhardt@uni-jena.de](mailto:lars.reinhardt@uni-jena.de)  
Tel.: +49 3641 9 45706

## 6.1 Introduction

Climbing is an everyday challenge for insects because they always have to move in a highly structured environment. However, the strategies how these fast runners cope with slopes are largely unknown so far. In order to better understand these strategies we have studied continuous, upward locomotion of the wood ant species *Formica polyctena* at substrate angles from  $0^\circ$  to  $90^\circ$ .

## 6.2 Materials and Methods

We have measured the ground reaction forces of the single legs on a relatively smooth substrate at slopes between  $0^\circ$  and  $90^\circ$ . Thereby a highly sensitive, self-built ultra-miniature force platform came to use. Simultaneously, kinematics were recorded from two orthogonal perspectives using a high-speed video camera with 500 single pictures per second. Representative points were digitized with the software WINalyze 2.1 (Mikromak Service, Berlin, Germany) and transferred into three-dimensional coordinates. Only runs were selected in which the whole channel (10 cm) has been run through straight and with constant speed.

## 6.3 Results

*Formica polyctena* do not make any slope dependent modifications in posture and stride pattern. Although velocities are largest at level substrates, they only decrease slightly at higher slopes (cp. Tab. 6.1). As expected, the situation is quite different in the ground reaction forces, which characterize the functioning of the single legs. Only the hind legs in principle retain their mode of operation. As can be seen on the unchanged orientation of the force vector (cp. Abb. 6.1). However, in the front and middle legs the angle between substrate and force vector decreases with increasing incline. In concrete terms, this means that  $F_x$  and  $F_y$  are growing while  $F_z$  is getting smaller. Thus, when climbing, the front legs generate high pulling forces, directed towards the body in antero-posterior ( $96\% F_G$ ) and lateral direction. At slope angles greater than  $45^\circ$  the front leg pulls on the substrate ( $F_z < 0$ ). These forces have approximately the same amount as the opposite directed normal forces of the hind legs.

## 6.4 Discussion

Force measurements of comparable fast insects have only been published for much larger cockroaches at substrate angles of  $0^\circ$  and  $90^\circ$  (Full et al., 1991; Goldman et al., 2006). Our results show that ants use a similar climbing strategy as cockroaches. During climbing, all legs generated accelerations in the fore-aft direction, too. Furthermore, the front and hind legs produced opposite directed normal forces while the middle legs generated no significant forces in this direction. In addition, the front and middle legs also pulled laterally towards the midline. On the basis of the cockroach data, a model analogous to the spring-loaded, inverted pendulum has already been developed (Goldman et al., 2006). In view of the presented similarities, it remains to be clarified if this template can also be applied on climbing ants.

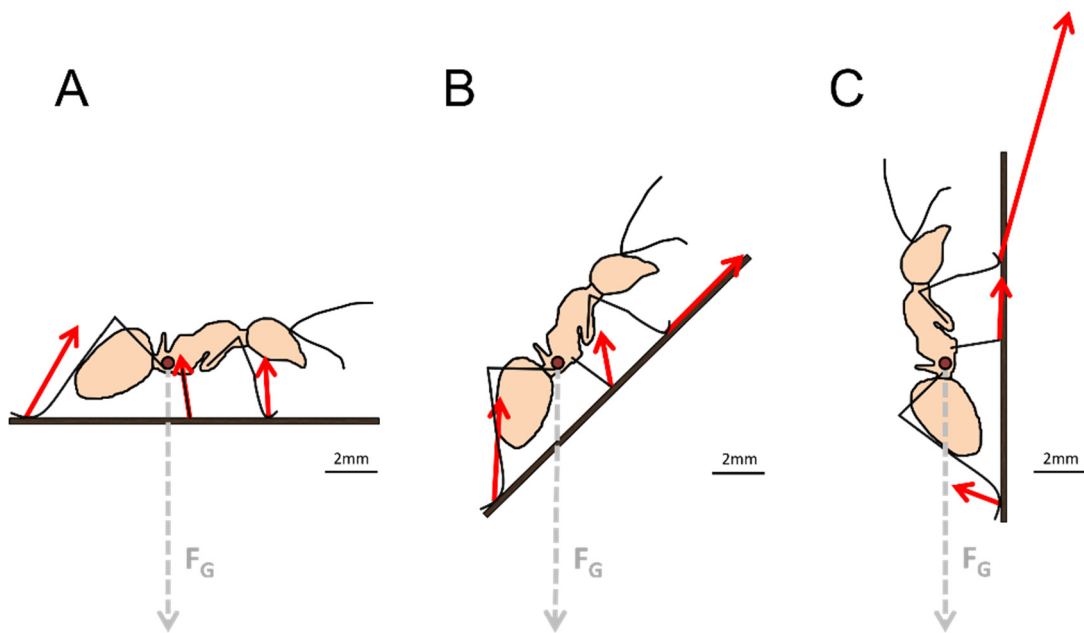


Abb. 6.1: Single leg ground reaction forces (normalized to body weight,  $F_G$ ) of *Formica polystena* at slopes of  $0^\circ$ (A),  $45^\circ$ (B) and  $90^\circ$ (C). Force vectors at the time of mid-stance are presented as red arrows in the sagittal plane (cp. Table 1). The centre of mass is located close to the petiole and is marked by a red dot.



Tab. 6.1: Average (mean  $\pm$  s.d.) running speeds ( $v$ ) and ground contact times ( $t_c$ ), plus the mean ground reaction forces at mid-stance in antero-posterior ( $F_x$ ), lateral ( $F_y$ ) and in the vertical ( $F_z$ ) direction. Forces are normalized to body weight ( $F_G$ ) and the legs of the left side.

Leg	N	$v$ (cm/s)	$t_c$ (ms)	$F_x$ (%)	$F_y$ (%)	$F_z$ (%)
0°						
I	12	10,5 $\pm$ 1,7	45,3 $\pm$ 5,9	-1,4 $\pm$ 5,1	-0,7 $\pm$ 4,4	23,3 $\pm$ 9,5
II	11	8,4 $\pm$ 1,5	66,9 $\pm$ 12,7	-3,7 $\pm$ 5,4	-9,1 $\pm$ 5,6	24,1 $\pm$ 5,9
III	11	9,4 $\pm$ 2,0	61,1 $\pm$ 11,0	20,0 $\pm$ 4,3	-16,9 $\pm$ 5,9	35,2 $\pm$ 8,3
45°						
I	10	6,6 $\pm$ 0,4	80,0 $\pm$ 6,2	41,5 $\pm$ 6,9	23,7 $\pm$ 4,4	0,7 $\pm$ 4,8
II	10	6,7 $\pm$ 0,8	83,2 $\pm$ 12,8	12,2 $\pm$ 4,1	5,0 $\pm$ 7,4	18,0 $\pm$ 4,3
III	10	6,7 $\pm$ 0,4	92,2 $\pm$ 12,0	29,6 $\pm$ 11,1	-8,7 $\pm$ 4,2	26,7 $\pm$ 5,8
90°						
I	12	6,2 $\pm$ 0,8	89,0 $\pm$ 11,7	96,4 $\pm$ 18,6	53,8 $\pm$ 18,5	-26,6 $\pm$ 12,3
II	10	5,6 $\pm$ 0,7	105,4 $\pm$ 14,8	24,3 $\pm$ 10,3	56,2 $\pm$ 14,8	-0,8 $\pm$ 6,4
III	10	6,3 $\pm$ 0,9	94,0 $\pm$ 13,0	7,3 $\pm$ 6,6	0,6 $\pm$ 5,6	18,6 $\pm$ 6,3

## 6.5 References

- Full, R. J., Blickhan, R., & Ting, L. H. (1991). Leg design in hexapedal runners. *J. Exp. Biol.*, 158(1), 369-390.
- Goldman, D. I., Chen, T. S., Dudek, D. M., & Full, R. J. (2006). Dynamics of rapid vertical climbing in cockroaches reveals a template. *J. Exp. Biol.*, 209(15), 2990-3000.

## 7 Abschlussdiskussion

### 7.1 Bodenreaktionskraftmessung bei Ameisen

#### 7.1.1 Metalllegierungen

*Typische Materialien des Sensorbaus, wie Stahl und Messing, scheiden aus.*

Üblicherweise werden metallische Legierungen, wie Stahl oder Messing, für den Sensorbau verwendet. Beide Materialien haben eine ähnliche Dichte, allerdings ist der E-Modul von Stahl etwa doppelt so groß, wie der von Messing (vgl. Abb. 7.1 und Tab. 7.1). Infolgedessen verwendeten Full und Kollegen (1991) – im Sinne einer Empfindlichkeitsmaximierung – Biegebalken aus Messing für ihre Schaben-Kraftmessplatte. Das Auflösungsvermögen betrug etwa 1 mN ( $\approx 3\%$  des Körpergewichtes) und die Eigenfrequenz 400 bis 650 Hz. Die maximale Schrittfrequenz von Schaben liegt bei 15 Hz, wobei das alternierende tripodale Schrittmuster ohne Flugphasen, über nahezu alle Geschwindigkeiten beibehalten wird (Full & Tu, 1990). Bei schnellen Läufen erreichen die Tiere folglich bis zu 30 Standphasen pro Sekunde. In diesem Fall überschreitet die Eigenfrequenz die Frequenz der zu erwartenden Messereignisse um mehr als das 13-fache. Ein derart großer Abstand zur Resonanzfrequenz ist wichtig. So können auch schnellere Änderungen im Reaktionskraftverlauf detektiert werden und eine nachträgliche Tiefpass-Filterung zur Reduzierung der hochfrequenten Rauschamplituden, ohne signifikanten Informationsverlust, ist möglich. Da bei Ameisen vergleichbare Schrittfrequenzen vorliegen (Reinhardt & Blickhan, 2014a; Seidl & Wehner, 2008), sind ähnliche Werte auch für eine Kraftmessplattform zur Verwendung bei diesen Tieren anzustreben. Die Empfindlichkeit müsste für größere Ameisenarten (Masse  $\approx 20$  mg) allerdings 100 Mal höher sein. Trotz möglicher Optimierungen, ist dies mit Messing- oder Stahlbalken nicht zu gewährleisten, ohne gleichzeitig eine erhebliche Senkung der Eigenfrequenz zu erzielen. Insgesamt scheiden jegliche Metalllegierungen, aufgrund ihrer hohen Dichte und Steifigkeit (E-Modul), aus (vgl. Abb. 7.1).

## 7.1.2 Polymere

Die Materialeigenschaften der Polymere sind adäquat für den Bau einer Miniaturkraftmessplattform für die Insektenbiomechanik. Diese kann mit dem stereolithographischen Fertigungsverfahren hergestellt werden.

Eine vielversprechende Alternative zu den metallischen Legierungen stellen die Polymere dar. Innerhalb dieser Werkstoffgruppe existieren hochelastische Materialien, deren Dichte etwa 7-mal geringer ist, als jene von Messing oder Stahl. Des Weiteren decken sie einen großen Bereich von E-Modulen ab (Abb. 7.1) und es kann ein E-Modul gewählt werden, der relevante Dehnungen im anvisierten Kraftbereich bei deutlich leichter Bauweise gewährleistet.

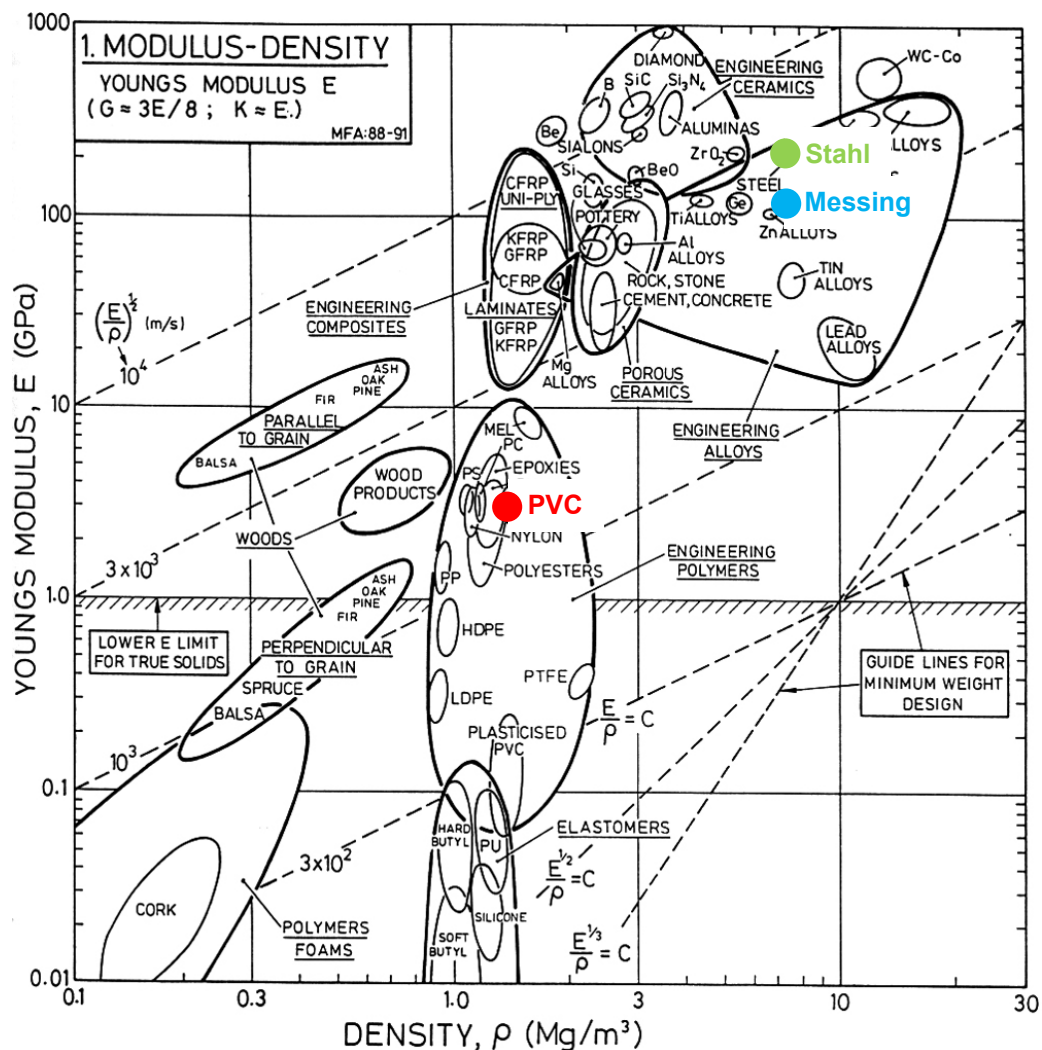


Abb. 7.1: Ashby-Diagramm: E-Modul der Werkstoffe in Abhängigkeit von ihrer Dichte mit Hilfslinien für gleiche Materialeffizienz für Druck-/Zugstab, Biegebalken und Druckbiegung einer Platte. Markiert sind Stahl (grün) und Messing (blau), als typische Materialien für den Sensorbau, sowie PVC (rot), als potentieller Werkstoff für eine Ultraminiaturkraftmessplattform für den Einsatz im Bereich der Insektenbiomechanik. Abbildung verändert nach Degischer und Lüftl (2012).

Es existieren Fertigungsverfahren zum schichtweisen Aufbau dreidimensionaler Modelle aus Polymeren. Eines dieser Verfahren, bei dem Materialien zum Einsatz kommen, die in ihren Eigenschaften dem Kunststoff Polyvinylchlorid (PVC) entsprechen, ist die Stereolithografie (SLA). Mit diesem Verfahren des Rapidprototypings, können Bauteile mit einer Präzision von bis zu 1  $\mu\text{m}$  aufgebaut werden, die zuvor am Computer konstruiert wurden. Somit ist es problemlos möglich, unter Verwendung einer 3D-Konstruktions- und Finite-Elemente-Methode- (FEM) Simulations-Software, verschiedene Designvarianten einer Miniaturkraftmessplatte zu entwerfen und deren mechanisches Verhalten zu simulieren. Ist eine adäquate Lösung gefunden, kann der entsprechende Prototyp relativ schnell und unkompliziert mit einem 3D-Drucker gefertigt werden. Die anschließende Applikation von Dehnungsmesstreifen an definierten Stellen des Modells, ermöglicht die tatsächliche Messung der Dehnung unter Krafteinwirkung. Exakt diesen Weg haben wir mit unserer Kraftmessplatte besprochen und beschreiben diesen detailliert im entsprechenden Artikel (Reinhardt & Blickhan, 2014b).

Da eine detaillierte Beschreibung und Einordnung unserer Designvariante Kapitel 3 zu entnehmen ist, wird auf eine Wiederholung an dieser Stelle verzichtet. Vielmehr soll im folgenden Abschnitt der Einfluss des Materials auf die mechanischen Eigenschaften einer Konstruktion verdeutlicht werden. Dies geschieht anhand des bereits vorgestellten einseitig eingespannten Biegebalkens mit einer Last am freien Ende. Hierzu werden drei, in ihren Abmessungen identische, Balken aus Stahl, Messing und einem SLA-Kunststoff (Accura 60®) in numerischen Simulationen (FEM) mit derselben Kraft belastet und die Ergebnisse mit denen analytischer Berechnungen (Balkentheorie) verglichen (Abb. 7.2 und Tab. 7.1).

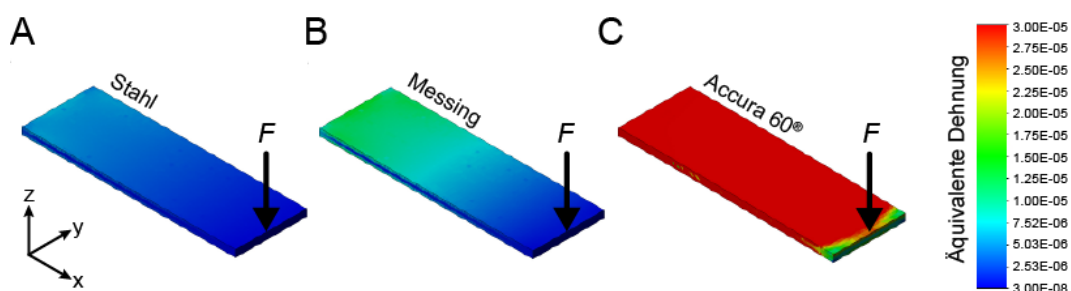


Abb. 7.2: Einfluss des Materials auf die Dehnung eines einseitig eingespannten Biegebalkens mit einer Last am freien Ende. Die Abmessungen des Balkens betragen in allen Fällen 30 x 10 x 1 mm (L/B/H) und die eingeleitete Kraft ( $F = 0.1 \text{ N}$ ) wirkt immer entlang der z-Achse. Zum Vergleich sind Balken aus den Materialien Stahl (A), Messing (B) und Accura 60® (C) dargestellt. Letzteres wird verwendet, um dreidimensionale Modelle stereolithographisch aufzubauen und besitzt PVC-ähnliche Eigenschaften. Die Dehnungen wurden softwaregestützt (SolidWorks 2010, Waltham, MA, USA) unter Verwendung der Finite-Elemente-Methode berechnet.

Die Simulationsergebnisse stimmen erwartungsgemäß mit den Berechnungen der Balkentheorie überein und bestätigen prinzipiell die Tauglichkeit des verwendeten Polymers für das skizzierte Vorhaben (Tab. 7.1). Aufgrund der deutlich geringeren Dichte, beträgt die Masse des Kunststoffbalkens nur etwa 15% derer der Metallbalken. Des Weiteren ist die Dehnung bei gleicher Last etwa 80- (Stahl) bzw. 36-fach (Messing) höher. Dem großen Gewinn bei der Dehnung steht eine verhältnismäßig geringe Einbuße bei der Eigenfrequenz gegenüber. Durch geschickte Optimierung der Balkengeometrie können dahingehend sicherlich noch Verbesserungen erzielt werden. Insgesamt sind diese Ergebnisse sehr verheißungsvoll und waren Ansporn für den unkonventionellen Versuch, eine Ultraminiaturkraftmessplatte stereolithografisch herzustellen.

Tab. 7.1: *Eigenschaften des Balkens bei Verwendung verschiedener Materialien. Eigenfrequenz, Auslenkung am Balkenende und Dehnung wurden mit FEM berechnet.*

	<b>Stahl</b>	<b>Messing</b>	<b>Accura 60®</b>
<i>Dichte (kg/m<sup>3</sup>)</i>	7800	8500	1210
<i>Masse (g)</i>	2,34	2,55	0,36
<i>E-Modul (MPa)</i>	210	100	2,9
<i>Auslenkung (mm)</i>	5,14E-03	1,08E-02	3,72E-01
<i>Steifigkeit (N/m)</i>	19444	9259	269
<i>Eigenfrequenz (Hz)</i>	936	619	279
<i>Auslenkung (mm) FEM</i>	5,02E-03	1,04E-02	3,57E-01
<i>Dehnung FEM</i>	5,50E-06	1,20E-05	4,30E-04
<i>Eigenfrequenz (Hz) FEM</i>	944	628	285

### 7.1.3 Schwachstellen des Prototypen

*Das viskoelastische Verhalten des Kunststoffes und die Lichtempfindlichkeit der Halbleiterdehnungsmessstreifen können das Messsignal beeinflussen. Die unausweichliche Verwendung eines Sekundenklebers mindert die Qualität der Klebeverbindung.*

Die Verwendung eines Polymers für den Sensorbau bringt einige Nachteile mit sich. Zum einen führt das viskoelastische Verhalten von Kunststoffen zu temperatur- und belastungsinduzierten Kriecheffekten, die deutlich stärker ausgeprägt sind, als bei den üblicherweise verwendeten Metalllegierungen. Gerade bei statischen Messungen könnte es daher zum „Wegdriften“ des Signals kommen. Ebenso würden Temperaturschwankungen, wie sie beispielsweise durch Schatten oder Wind ausgelöst werden können, die Ausdehnung des Materials bewirken, was ebenfalls zu einer Signaländerung der applizierten DMS führen würde.

Ein weiteres Problem stellt die Klebeverbindung der DMS dar. Aufgrund des niedrigen Schmelzpunktes des Polymers ( $< 100\text{ °C}$ ) ist die Verwendung eines heißhärtenden Einkomponentenklebstoffes, wie er standardmäßig für stabile und permanente Verbindungen im DMS-Bereich verwendet wird, ausgeschlossen. Deshalb ist die Verwendung eines weniger permanenten Klebers auf Cyanoacrylatbasis (Sekundenkleber) angezeigt.

Es versteht sich von selbst, dass bei den zu erwartenden Kräften im  $\mu\text{N}$ -Bereich Halbleiter-DMS verwendet werden müssen, die etwa 100-fach empfindlicher als Standard Folien-DMS sind. Der Bereich der elastischen Verformbarkeit ist bei Halbleiter-DMS wesentlich geringer, was einen kleinen Messbereich und eine hohe Fragilität bedingt. Überdies bedarf es einer besonders sorgfältigen Abdeckung, da die temperaturbedingte Drift deutlich höher ist und Halbleiterelemente auch auf Strahlung (Licht) reagieren.

Oben genannte Voraussetzungen erschweren die Messungen, dennoch sind sie durchführbar. Insbesondere muss beachtet werden, dass die Messungen unter möglichst konstanten (Labor-) Bedingungen durchgeführt werden. Jegliche Änderungen der Umgebungstemperatur bzw. die direkte Einstrahlung des Sonnenlichtes muss vermieden werden. Eine belastungsinduzierte Drift kann ausgeschlossen werden, da die Bodenkontaktzeiten von Ameisen deutlich unter 100 ms liegen und die Materialdehnungen aufgrund der geringen Kräfte sehr klein sind. Auch wenn das Signal-Rausch-Verhältnis im Vergleich zu anderen Kraftmessplatten noch ungünstig ist, konnten wir dennoch zeigen, dass der entwickelte Sensor zuverlässig im  $\mu\text{N}$ -Bereich misst. Der Nachweis für die Tauglichkeit unserer Kraftmessplatte bei der Bodenreaktionskraftmessung von kleinen Insekten wurde ebenfalls erbracht.

Bei aller Zurückhaltung sollte betont werden, dass das vorgestellte Verfahren einen richtungsweisenden Ansatz auf dem Gebiet der biomechanischen Messtechnik darstellt.

## 7.2 Biomechanik der Ameisenlokomotion

### 7.2.1 Schrittmuster und Gangartwechsel

*Wie die meisten Insekten nutzen auch Waldameisen das tripodale Schrittmuster. Größtenteils verhalten sich die kinematischen Parameter der Lokomotion proportional zur Geschwindigkeit. Ein Gangartwechsel wurde bei Formica polyctena nicht gefunden.*

Insekten laufen auf sechs Beinen und organisieren diese über einen weiten Geschwindigkeitsbereich in einem alternierenden, tripodalen Schrittmuster. Hierbei arbeitet das vordere und hintere Bein von der einen und das mittlere von der anderen Seite des Körpers synchron. Diese Tatsache ist hinlänglich bekannt und wurde bereits mehrfach, an verschiedenen Spezies, bei unterschiedlichen Geschwindigkeiten und Anstiegen, nachgewiesen (Delcomyn, 1971; Full et al., 1991; Full & Tu, 1991; Hughes, 1952; Seidl & Wehner, 2008; Weihmann & Blickhan, 2009; Zollikofer, 1994c). Selbst bei sehr stark strukturierten Untergründen oder beim vertikalen Klettern wichen Schaben nicht von diesem Muster ab (Goldman et al., 2006; Sponberg & Full, 2008).

Erwartungsgemäß hielten auch Waldameisen den Tripod-Gang über alle untersuchten Geschwindigkeiten und Steigungen aufrecht (Reinhardt & Blickhan, 2014a; Reinhardt et al., 2009). Außerdem verliefen nahezu alle Schrittparameter direkt proportional zur Geschwindigkeit. Als einziger Parameter veränderte sich die Schwunghasendauer über alle Laufgeschwindigkeiten nicht und betrug im Mittel etwa 35 ms. Diese Tatsache lässt darauf schließen, dass die Tiere die Beine so schnell wie möglich nach vorn führen. Wahrscheinlich ist es eine wesentliche Bestrebung, den Bodkontakt schnell wiederzuerlangen und somit immer möglichst viele Beine am Boden zu halten (Reinhardt & Blickhan, 2014a). Diese Strategie gewährleistet die permanente Interaktion mit dem Substrat und führt zur Erhöhung der statischen Stabilität (Hughes, 1952; Ting et al., 1994). Einerseits können dadurch Vortriebs- bzw. Haftkräfte übertragen und andererseits ständig die Eigenschaften des Untergrundes, sowie die Stellung zur Schwerkraft detektiert werden (Markl, 1974; Zill & Moran, 1981). Ebenso erhöht der ständige Bodkontakt die Wendigkeit, welche gerade bei der Bewältigung von unebenem Gelände essentiell ist (Daley & Usherwood, 2010). Unsere Untersuchungen belegten ferner, dass die Mechanik des Körperschwerpunkts unverändert bleibt (Reinhardt & Blickhan, 2014a). Da ein Gangartwechsel immer mit gravierenden Änderungen in den Schrittparametern sowie den kinematischen und dynamischen Mustern einhergeht

(Alexander, 1989; Hreljac, 1995), kann ein solcher, zumindest im untersuchten Geschwindigkeitsbereich, ausgeschlossen werden.

## 7.2.2 Lokomotion und Duftspuren

*Die Lokomotion unterliegt den Zwängen der Kommunikation, da der Gaster für die Kennzeichnung einer Duftspur den Boden berühren muss.*

Waldameisen kennzeichnen ihre Route mit einem Spurpheromon, welches sich in Mittel- und Enddarm befindet und durch Entleerung der Rektalblase nach außen abgegeben wird (Horstmann, 1976). Daher wird zum Legen der Duftspur das distale Ende des *Abdomens* über den Boden gezogen oder in regelmäßigen Abständen abgesetzt (Horstmann, 1976). Zum prinzipiellen Nachweis der Bodenberührung dienten in jener Studie Spuren auf einer beruhten Glasplatte, welche beim Absetzen bzw. Schleifen des *Gasters* entstanden. Diese Methode ließ eine genauere Quantifizierung des Bodenkontaktes selbstverständlich nicht zu.

Unsere Messungen bestätigen den Bodenkontakt des *Gasters* bei *Formica* und zeigen zugleich, dass dessen Bremswirkung nicht unerheblich ist (Reinhardt & Blickhan, 2014b; Reinhardt et al., 2009). Bei einem exemplarischen Einzelversuch war das *Abdomen* für 5 bis 10 ms am Boden (bzw. auf der Kraftmessplatte) und verursachte verhältnismäßig große Kräfte in vertikaler und horizontaler Richtung. Während diese in vertikaler Richtung bis zu 150  $\mu\text{N}$  (65% vom Körpergewicht) betrugen, entstanden (Brems-) Kräfte von bis zu 80  $\mu\text{N}$  in Wegrichtung (Reinhardt & Blickhan, 2014b). Dementsprechend verursacht das Spurlegen einen signifikanten Widerstand, der durch einen erhöhten Muskeleinsatz ausgeglichen werden muss. Selbstverständlich bringt eine etablierte Ameisenstraße auch große Vorteile für die gesamte Kolonie mit sich, da sie meist den optimalen Weg zu einer bekannten Nahrungsquelle kennzeichnet. Auf diese Weise wird der effektive Nahrungstransport zum Nest durch eine große Anzahl von Tieren effektiv organisiert und der individuelle Mehraufwand ausgeglichen. Da sich die Duftspuren innerhalb weniger Tage verflüchtigen, müssen sie ständig erneuert werden (Horstmann, 1976). Es ist folglich zweckmäßig und notwendig, dass viele Tiere die Ameisenstraße auf ihrem Weg zur Nahrungsquelle nachzeichnen.

Der fortwährende Bodenkontakt des *Gasters* könnte demzufolge ein Hauptkriterium bei der Lokomotion von Waldameisen sein. Dieses Kriterium schränkt die Kinematik ein und wäre eine Erklärung für die Abstinenz von Flugphasen. Zusätzlich bedingt die konstante



Körperhaltung den Umstand, dass sich der KSP nahe dem *Petiolus* und somit dicht am proximalen Ende des *Gasters* befindet (Reinhardt & Blickhan, 2014a; Zollikofer, 1994a). Folglich ergeben sich durch die Bodenberührung nur geringe vertikale Oszillationen des *Abdomens* und damit auch des KSP. Mit den in Kapitel 5 dargestellten Ergebnissen bestätigten wir diese Vermutung und bewiesen die Entkopplung des Hinterleibs von den zyklischen Bewegungen des restlichen Körpers. So blieb das *Abdomen* in gleichbleibender Orientierung zum Boden, während der *Thorax-Caput*-Komplex eine rhythmische Nickbewegung mit doppelter Schrittfrequenz und einer Amplitude von etwa 5-10° vollzog. Diese kinematische Entkopplung (hiermit ist das Auflösen einer starren Kopplung der Kinematik aller Rumpfmassen gemeint) spricht dafür, dass die Tiere den *Gaster* einfach passiv hängen lassen. Dies ist aus Gründen der Energieeffizienz sinnvoll, da sich mehr als die Hälfte des Körpergewichtes im *Abdomen* konzentriert. Denn jede muskelgetriebene Bewegung des *Gasters* erzeugt metabolische Kosten, die nicht für die Lokomotion genutzt werden können. Höchstwahrscheinlich wird die Entkopplung über eine elastische Verbindung zum *Thorax* realisiert. Wie an zahlreichen anderen Stellen der Kutikula, könnte auch hier *Resilin* für die notwendige Elastizität sorgen (Weis-Fogh, 1960).

Weiterhin ergaben unsere Studien, dass der KSP bei schnelleren Läufen signifikant höher lag als bei langsameren (Reinhardt & Blickhan, 2014a). Das Anheben des KSP führt wahrscheinlich zur Verringerung des Schleifens des *Gasters*, was wiederum zur Geschwindigkeitsmaximierung beiträgt. Im Umkehrschluss folgt, dass bei schnellen Läufen die Kennzeichnung einer Duftspur vernachlässigt wird. Dies ist nachvollziehbar vor dem Hintergrund, dass die Erhöhung der Laufgeschwindigkeit meist mit Fluchtreaktionen einhergeht, bei denen ausschließlich die Sicherung des Überlebens das primäre Ziel der Lokomotion darstellt. Außerdem wäre es riskant, „gefährliche Orte“ mit einer Duftspur zu kennzeichnen. Die abschließende Klärung dieses Sachverhaltes kann nur durch weitere Untersuchungen erfolgen.

### 7.2.3 Kinematische und dynamische Muster

*Die Mechanik des Körperschwerpunktes sowie die Bodenreaktionskräfte zeigen Parallelen zu früheren Untersuchungen an Schaben und identifizieren die Gangart „Grounded-Running“. Höchstwahrscheinlich kann ein angepasstes BSLIP-Modell die gefundenen Muster beschreiben.*

Neben den Bodenreaktionskräften werden zur Beschreibung und Einordnung der Lokomotion üblicherweise die Fluktuation des KSP sowie dessen Energetik während des Schrittzklus herangezogen. Unserer Ergebnisse an Waldameisen zeigen, dass potentielle und kinetische Energie des KSP im untersuchten Geschwindigkeitsbereich annähernd in Phase verlaufen. Dementsprechend errechneten wir relativ hohe Werte für die %*Congruity* (60-70%) und niedrige Werte für die %*Recovery* (16-18%). Dies steht im Einklang mit den Befunden an Schaben, bei denen die %*Recovery*, aufgrund der gleichphasigen Energieverläufe, ähnlich gering war (Full & Tu, 1990, 1991). Des Weiteren erreichte der KSP bei diesen extrem schnellen Insekten in der mittleren Standphase eines Tripods seine Minimalhöhe, wobei die Summe der Vertikalkräfte unter den Beinen maximal und die der Horizontalkräfte Null war (Full et al., 1991; Full & Tu, 1990, 1991). Da diese Ergebnisse den Vorhersagen des Masse-Feder-Modells (SLIP, Blickhan, 1989) entsprachen, wurde die Lokomotion von Schaben, trotz fehlender Flugphasen, als „Rennen“ eingeordnet (Blickhan & Full, 1993; Full et al., 1991; Full & Tu, 1990; Srinivasan & Holmes, 2008).

Unsere Befunde bei *Formica polyctena* gehen in eine ähnliche Richtung. Allerdings wurde die minimale KSP-Höhe, genau wie die maximale Vertikalkraft und der Nulldurchgang der Horizontalkraft, deutlich früher erreicht (Reinhardt & Blickhan, 2014a). Eine Asymmetrie in den Bodenreaktionskraftverläufen ist typisch für eine besondere Art der dynamischen Lokomotion, welche besonders bei Vögeln zu finden ist – dem „Grounded Running“ (Andrada et al., 2013; Rubenson et al., 2004). Bei dieser Gangart existieren keine Flugphasen und es kommt nur zu geringen vertikalen Auslenkungen des KSP.

Das aktuell passendste Modell zur Beschreibung des „Grounded Running“ ist das BSLIP-Modell (Geyer et al., 2006). Durch die Verwendung von zwei Federbeinen lassen sich Doppelstützphasen modellieren, wie sie auch beim Tripod-Gang der Insekten zu finden sind. Durch die Einführung von Dämpfung und Beinasyymmetrien können mit diesem Modell auch asymmetrische Bodenreaktionskraftverläufe, wie bei *Formica polyctena*, generieren (Andrada et al., in prep.). Aufgrund der dargestellten Parallelen ordnen wir die beobachtete Gangart der Waldameisen als „Grounded-Running“ ein.

## 7.2.4 Energetische Kosten der Lokomotion

*Die Lokomotion von Ameisen ist verhältnismäßig teuer. Sie bewegen sich in unwegsamem Gelände, was die kontinuierliche Lokomotion erschwert. Dabei profitieren sie höchstwahrscheinlich kaum von Energierückgewinnungsprozessen, sondern müssen ständig externe und interne Widerstände, durch Muskelkraft überwinden. Die kinematische Entkopplung des Hinterleibs könnte zur Energieeffizienz beitragen, oder die metabolischen Kosten zusätzlich erhöhen.*

Waldameisen entfernen sich bei der Futtersuche bis zu 200 m von ihrem Nest (Kirchner, 2007), was gleichbedeutend mit einer Anzahl von über 20.000 Schritten bei absolut ebenem Terrain ist (Reinhardt & Blickhan, 2014a). Es kann jedoch davon ausgegangen werden, dass die Anzahl der Schritte weit höher ist, da die Tiere ständig Hindernisse verschiedener Größe bewältigen müssen. Selbst ein für uns Menschen ebener Waldboden, bestehend aus Erde, Steinen, Zweigen, Blättern, Baumnadeln, Gras, Moosen, etc., stellt für Ameisen ein stark strukturiertes Gelände dar (Abb. 7.3). Folglich ist die Lokomotion von Waldameisen unter natürlichen Bedingungen zwangsläufig stockend, ungleichmäßig und kletternd. Diese Bedingungen sind denkbar ungünstig für jegliche Prozesse der Energierückgewinnung, durch Feder- bzw. Pendelmechanismen.



Abb. 7.3: Beschaffenheit des Waldbodens.

Schließlich wird grundsätzlich angezweifelt, dass diese Mechanismen überhaupt noch eine Rolle spielen bei Tieren, deren Körpergewicht weniger als 1 kg beträgt (Reilly et al., 2007). Obwohl die mechanische Arbeit, die pro Körpergewichtseinheit geleistet wird, über alle Größenklassen hinweg nahezu konstant ist, sind die metabolischen Kosten bei kleinen Tieren weit höher (Full, 1991; Reilly et al., 2007). Berechnet man den Wirkungsgrad der Lokomotion, d.h. das Verhältnis von geleisteter Arbeit zu eingesetzter Energie, schneiden Tiere umso günstiger ab, je größer sie sind. Beim Pferd beträgt der Wirkungsgrad 41,4%, bei der Ameise dagegen nur 0,5% (Wehner & Gehring, 2013). Reilly et al. (2007) zeigten an Eidechsen ( $m = 21$  g) und Erdhörnchen ( $m = 238$  g), dass der Anteil der mechanisch rückgewonnenen Energie weniger als 2% der gesamten lokomotorischen Kosten ausmacht und folgerten, dass die Fortbewegung kleiner Tiere quasi ausschließlich auf Muskelaktivität beruht. Vor allem die, für kleine Tiere typische, kauende Körperhaltung erhöht die metabolischen Kosten immens. Anders als bei Tieren mit gestreckteren Gliedmaßen, wie z. B. Hunde, Pferde oder gar Menschen, muss permanent mehr Muskelkraft aufgewendet werden, um den Körper vom Boden abzustützen (Biewener, 1990; Biknevicius et al., 2013; Günther et al., 2004; Reilly et al., 2007). Bei Insekten sind die Beine zudem seitlich abgespreizt und arbeiten, bedingt durch die radiäre Anordnung, in der Bodenkontaktphase sogar gegeneinander. Das belegen sowohl die Bodenreaktionskraftmessungen an Schaben, als auch unsere eigenen Untersuchungen, welche ergaben, dass die Vorderbeine bremsen und die Hinterbeine zeitgleich beschleunigen (Full et al., 1991; Full & Tu, 1990; Reinhardt & Blickhan, 2014a; Reinhardt et al., 2009). Welchen Einfluss dies auf die energetischen Kosten der Lokomotion hat, müssen weitere Studien erhellen.

Wie Experimente an Stabheuschrecken, Schaben und Mäusen zeigten, sind die relativen passiven Kräfte der Muskeln und Gelenkstrukturen bei Tieren mit leichten Beinen verhältnismäßig hoch (Garcia et al., 2000; Hooper et al., 2009). Die Überwindung dieser Kräfte, speziell in der Schwungphase, führt zu einer vermehrten Muskelaktivität und dadurch ebenfalls zur Erhöhung der metabolischen Kosten. Dieser Umstand ist eine Erklärung, warum kleine Tiere dynamische Gangarten, wie das Rennen, bevorzugen, anstatt zu Gehen (Garcia et al., 2000). Dies gilt höchstwahrscheinlich auch für Ameisen und stärkt unsere Hypothese, dass diese Insekten „Grounded-Running“ betreiben (Reinhardt & Blickhan, 2014a).

Im Rahmen unserer Studien haben wir gezeigt, dass der *Gaster* von Waldameisen, dessen Masse nahezu 60% des Gesamtgewichtes beträgt, kinematisch entkoppelt von der rhythmischen Nickbewegung (Pitch) des restlichen Körpers ist (Reinhardt & Blickhan, 2014a). Der Pitch entsteht durch die Aktivität der sechs am *Thorax* entspringenden Beine.

Daher könnte diese Bewegung nur durch die isometrische Kontraktion von Muskeln oder eine starre Verbindung zum *Thorax* (bzw. *Petiolus*) auf den *Gaster* übertragen werden. Da die Orientierung des *Gasters* nahezu unverändert bleibt, kann eine passive visko-elastische Kopplung vermutet werden und die Aktivität von Muskeln ist unwahrscheinlich. Sollte das der Fall sein, würde dieses morphologische Detail helfen, die metabolischen Kosten zu senken.

Da das Spurpheromon am distalen Ende des *Gasters* austritt, garantiert seine gleichbleibende Orientierung die permanente Möglichkeit, Duftspuren legen zu können. Wie bereits erläutert, könnte dies eine wichtige Randbedingung der Lokomotion sein. Inwieweit die möglicherweise entstehende Reibung einen Widerstand erzeugt, dessen Überwindung zur Erhöhung der metabolischen Kosten führt, konnte mit der von uns verwendeten Methode nicht aufgeklärt werden. Die Kräfte wurden nur sehr lokal auf der Trittfläche der Kraftmessplattform (4 x 4 mm) erfasst (Reinhardt & Blickhan, 2014b). Zukünftige Messungen, unter Verwendung eines Sensors, welcher die Kontaktkräfte des Hinterleibs über eine längere Strecke registriert, wären interessant. Die Untersuchungen könnten erklären, wie teuer das Spurlegen für Ameisen tatsächlich ist, bzw. welche Rolle das *Abdomen* bei der Lokomotion spielt.

### 7.2.5 Grounded Running bei Ameisen

Grounded Running scheint eine besondere Rolle bei der Lokomotion kleiner Lebewesen zu spielen. Es kombiniert hohe Laufgeschwindigkeiten mit geringen vertikalen Oszillationen des KSP und ermöglicht dadurch die Aufrechterhaltung des Bodenkontaktes (Blickhan & Full, 1993). Typischerweise ist ihr Habitat für Ameisen verhältnismäßig stark strukturiert und extrem unwegsam (vgl. Abb. 7.3). Flugphasen würden in dieser Umgebung das Sturzrisiko drastisch erhöhen. Des Weiteren wird hierdurch die Möglichkeit schnelle Wendungen auszuführen gewahrt. Allein diese Tatsache könnte für die Tiere weit wichtiger sein, als Energieeffizienz oder das Erreichen maximaler Geschwindigkeiten (Daley & Usherwood, 2010; Gatesy & Biewener, 1991). Es ist denkbar, dass der federnde Gang auch zur Bewegungskontrolle beiträgt. Selbst bei derart kleinen Lebewesen beeinflusst die Trägheit des Systems das Schrittmuster, sowie die Dynamik und hilft die Stabilität zu verbessern (Blickhan et al., 2007; Full et al., 2002; Ting et al., 1994).

## 7.2.6 Steigungsdynamik und Gravizeption

*Mit wachsender Steigung kommt es zu einer radikalen Veränderung von Bein arbeitsmodus und Beinbelastung. Dies gilt insbesondere für das Vorderbein, dessen substratnormale Bodenreaktionskräfte sich zwischen  $0^\circ$  und  $90^\circ$  kontinuierlich umkehren. Insbesondere der starke Zusammenhang zwischen Substratwinkel und Belastung des Vorderbeins, prädestiniert die campaniformen Sensillen dieses Beines als Steigungsdetektoren.*

Mit zunehmender Steigung verringern Waldmeisen ihre Laufgeschwindigkeit, ohne jedoch die Kinematik oder das Schrittmuster zu verändern (Weihmann & Blickhan, 2009). Erwartungsgemäß, zeigen unsere Bodenreaktionskraftmessungen, dass sich hingegen die Arbeitsweise der einzelnen Beine bei der Bewältigung von Anstiegen radikal ändert (Reinhardt, 2013). Diese Aussage gilt insbesondere für die Vorderbeine. Während diese bei kontinuierlicher Lokomotion in der Ebene ( $0^\circ$ ) lediglich Vertikalkräfte erzeugen, um einen Teil des Körpergewichtes zu tragen (Reinhardt & Blickhan, 2014a), kommt es bei diesen Beinen zu einer massiven Zunahme der tangentialen Bodenreaktionskräfte ( $F_x$ ) bei Substratwinkeln von  $45^\circ$  bzw.  $90^\circ$  (Reinhardt, 2013). D. h., die Tiere ziehen sich mit den Vorderbeinen kräftig hangaufwärts. So wird beim vertikalen Klettern (Anstieg =  $90^\circ$ ) in der mittleren Kontaktphase nahezu das gesamte Körpergewicht vom ersten Bein gehalten, wobei das Ziehen am Substrat auch durch negative Normalkräfte ( $F_z$ ) zum Ausdruck kommt. Für das hintere Beinpaar ermittelten wir relativ konstante Kraftmuster über alle Substratwinkel. Die größten antreibenden (d.h. substrat-tangentialen) Kräfte wurden hier bei mittleren Anstiegen ( $45^\circ$ ) registriert. In substratnormaler Richtung nimmt die Belastung der Hinterbeine mit steigendem Substratwinkel ab. Zusätzlich erzeugten die ersten beiden Beinpaare nach innen gerichtete Lateralkräfte, was bedeutet, dass sich die Tiere am Untergrund festklammerten (lateral schiebend verspannen).

Eine ähnliche Strategie bei der Bewältigung vertikaler Anstiege verfolgen Schaben (Goldman et al., 2006). In Analogie zu unseren Messungen generierten alle Beine vortriebswirksame Bodenreaktionskräfte. Ebenso waren die Normalkräfte des vorderen Beines negativ und besaßen denselben Betrag, wie die positiven Kräfte des hinteren Beinpaars. Eine weitere Gemeinsamkeit zeigt sich in den Lateralkräften der vorderen beiden Beinpaare, welche auch nach innen gerichtet waren. Auf Basis der Schaben-Daten wurde bereits ein SLIP-ähnliches Modell, für das Klettern entwickelt (Goldman et al., 2006). Aufgrund der darge-

stellten Parallelen zu den Bodenreaktionskräften beim Klettern von Ameisen, kann das Modell vermutlich auch auf Ameisen oder andere Insekten übertragen werden. Ein Beweis dafür steht allerdings noch aus.

Die potentielle Kraftverteilung auf die Beine eines Tripods zum Zeitpunkt der mittleren Standphase wurde bereits unter Verwendung eines sagittalen Modells für Substratwinkeln von  $-180^\circ$  bis  $180^\circ$  berechnet (Günther & Weihmann, 2011). Dieses Modell orientiert sich an der Morphometrie von Schaben und setzt eine neigungsunabhängige Körperhaltung und die Minimierung der Bodenreaktionskräfte und Hüftmomente an Vorder- und Hinterbeinen voraus. Es prognostiziert die Umkehr der substratnormalen Bodenreaktionskräfte ( $F_z$ ) des Vorderbeines bei Anstiegen zwischen  $0^\circ$  und  $90^\circ$ . Unterhalb eines Winkels von  $40,8^\circ$  sind die Kräfte positiv (Druck auf das Substrat) und darüber negativ (Zug am Substrat). Beim mittleren und hinteren Bein waren die Normalkräfte im selben Bereich ausschließlich positiv. Übertragen auf die Schaben bedeutet dies, dass sie ab einem Anstieg von  $40,8^\circ$  (kritischer Winkel) mit dem Vorderbein am Substrat ziehen müssen, um ein rückwärtiges Fallen zu vermeiden (Günther & Weihmann, 2011, 2012). Unsere Steigungsmessungen bei *F. polyctena* bestätigen die Modellvorhersagen dahingehend, dass sich auch bei Ameisen die Normalkräfte des Vorderbeines mit wachsendem Anstieg umkehren (Reinhardt, 2013). Höchstwahrscheinlich ist der kritische Winkel bei Ameisen allerdings etwas größer, da wir bei  $45^\circ$  immer noch minimale Druckkräfte gemessen haben. Eine, auf die Morphometrie von *F. polyctena* angepasste Variante des Modells würde womöglich einen etwas anderen kritischen Winkel ergeben. Dennoch bleibt die grundsätzliche Aussage der Modellierung erhalten: der Kontaktverlust des Vorderbeins führt bei größeren Steigungen unweigerlich zum Absturz.

Die großen Veränderungen in den Bodenreaktionskräften des Vorderbeines, könnten eine wichtige Rolle bei der Orientierung von Ameisen spielen. Vermutlich nutzen die Tiere die Belastung dieses Beinpaars, um die Stellung zur Schwerkraft zu messen. In diesem Zusammenhang könnten die, in großer Zahl im *Trochanter* vorhandenen, *campaniformen Sensillen* als Steigungsdetektor zum Einsatz kommen (Zill et al., 2004). Vermutlich wird diese Information für die Rekonstruktion der horizontalen Projektion der tatsächlich zurückgelegten Wegstrecke im Rahmen der Wegintegration genutzt (Wohlgemuth et al., 2002). Somit liefert diese Arbeit einen neuen Ansatzpunkt für weitere Untersuchungen in diese Richtung. Abschließend können wir die Vermutung von Seidl und Wehner (2008) bekräftigen, dass die Beinbelastung als Eingangssignal für die Gravizeption verwendet wird. Mit der Identifikation des Vorderbeins, als potentiell günstigsten Detektor, bei Anstiegen zwischen  $0^\circ$  und  $90^\circ$ , können wir die bestehenden Aussagen sogar noch konkretisieren.



# Literaturverzeichnis

- Ahn, A. N., Furrow, E., & Biewener, A. A. (2004). Walking and running in the red-legged running frog, *Kassina maculata*. *J. Exp. Biol.*, 207(3), 399-410.
- Akesson, S., & Wehner, R. (2002). Visual navigation in desert ants *Cataglyphis fortis*: are snapshots coupled to a celestial system of reference? *J. Exp. Biol.*, 205(14), 1971-1978.
- Alexander, R. M. (1989). Optimization and gaits in the locomotion of vertebrates. *Physiol. Rev.*, 69(4), 1199-1227.
- Alexander, R. M. (1991). Energy-saving mechanisms in walking and running. *J. Exp. Biol.*, 160(1), 55-69.
- Andrada, E., Rode, C., & Blickhan, R. (2013). Grounded running in quails: Simulations indicate benefits of observed fixed aperture angle between legs before touch-down. *J. Theor. Biol.*, 335, 97-107.
- Andrada, E., Rode, C., Sudtedja, Y., Nyakatura, J. A., & Blickhan, R. (in prep.). Trunk orientation causes asymmetries in leg function in small bird terrestrial locomotion.
- Autumn, K., Hsieh, S. T., Dudek, D. M., Chen, J., Chitaphan, C., & Full, R. J. (2006). Dynamics of geckos running vertically. *J. Exp. Biol.*, 209(2), 260-272.
- Bartsch, M. S., Federle, W., Full, R. J., & Kenny, T. W. (2007). A Multiaxis Force Sensor for the Study of Insect Biomechanics. *J. Microelectromech. Syst.*, 16(3), 709-718.
- Biewener, A. A. (1990). Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion. *Science*, 250(4984), 1097-1103.
- Biknevicius, A. R., Reilly, S. M., McElroy, E. J., & Bennett, M. B. (2013). Symmetrical gaits and center of mass mechanics in small-bodied, primitive mammals. *Zoology*, 116(1), 67-74.
- Blickhan, R. (1989). The spring-mass model for running and hopping. *J. Biomech.*, 22(11-12), 1217-1227.
- Blickhan, R., & Barth, F. (1985). Strains in the exoskeleton of spiders. *J. Comp. Physiol. A*, 157(1), 115-147.
- Blickhan, R., & Full, R. J. (1993). Similarity in multilegged locomotion: Bouncing like a monopode. *J. Comp. Physiol. A*, 173(5), 509-517.
- Blickhan, R., Seyfarth, A., Geyer, H., Grimmer, S., Wagner, H., & Günther, M. (2007). Intelligence by mechanics. *Philos. Trans. R. Soc. A*, 365(1850), 199-220.
- Bregy, P., Sommer, S., & Wehner, R. (2008). Nest-mark orientation versus vector navigation in desert ants. *J. Exp. Biol.*, 211(12), 1868-1873.

- Cavagna, G. A., Heglund, N. C., & Taylor, C. R. (1977). Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *Am. J. Physiol.*, 233(5), 243-261.
- Cavagna, G. A., Thys, H., & Zamboni, A. (1976). The sources of external work in level walking and running. *J. Physiol.*, 262(3), 639-657.
- Chen, G. Y., Thundat, T., Wachter, E. A., & Warmack, R. J. (1995). Adsorption-induced surface stress and its effects on resonance frequency of microcantilevers. *J. Appl. Phys.*, 77(8), 3618-3622.
- Clemente, C. J., & Federle, W. (2008). Pushing versus pulling: division of labour between tarsal attachment pads in cockroaches. *Proc. R. Soc. B*, 275(1640), 1329-1336.
- Cruse, H. (1976). The function of the legs in the free walking stick insect, *Carausius morosus*. *J. Comp. Physiol. A*, 112(2), 235-262.
- Dai, Z., Gorb, S. N., & Schwarz, U. (2002). Roughness-dependent friction force of the tarsal claw system in the beetle *Pachnoda marginata* (Coleoptera, Scarabaeidae). *J. Exp. Biol.*, 205(16), 2479-2488.
- Dai, Z., Wang, Z., & Ji, A. (2011). Dynamics of gecko locomotion: a force-measuring array to measure 3D reaction forces. *J. Exp. Biol.*, 214(5), 703-708.
- Daley, M. A., & Usherwood, J. R. (2010). Two explanations for the compliant running paradox: reduced work of bouncing viscera and increased stability in uneven terrain. *Biol. Lett.*, 6(3), 418-421.
- Degischer, H. P., & Lüftl, S. (2012). *Leichtbau*. Wien: Wiley.
- Delcomyn, F. (1971). The Locomotion of the Cockroach *Periplaneta Americana*. *J. Exp. Biol.*, 54(2), 443-452.
- Dickinson, M. H., Farley, C. T., Full, R. J., Koehl, M. A., Kram, R., & Lehman, S. (2000). How animals move: an integrative view. *Science*, 288(5463), 100-106.
- Drechsler, P., & Federle, W. (2006). Biomechanics of smooth adhesive pads in insects: influence of tarsal secretion on attachment performance. *J. Comp. Physiol. A*, 192(11), 1213-1222.
- Duch, C., & Pflüger, H. J. (1995). Motor patterns for horizontal and upside down walking and vertical climbing in the locust. *J. Exp. Biol.*, 198(9), 1963-1976.
- Endlein, T. (2007). *Haftung und Fortbewegung: Kontrollmechanismen von Adhäsionskräften bei Ameisen*. (Dissertation), Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Würzburg.
- Endlein, T., & Federle, W. (2008). Walking on smooth or rough ground: passive control of pretarsal attachment in ants. *J. Comp. Physiol. A*, 194(1), 49-60.
- Federle, W., Brainerd, E. L., McMahon, T. A., & Hölldobler, B. (2001). Biomechanics of the movable pretarsal adhesive organ in ants and bees. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98(11), 6215-6220.

- Federle, W., Riehle, M., Curtis, A. S. G., & Full, R. J. (2002). An Integrative Study of Insect Adhesion: Mechanics and Wet Adhesion of Pretarsal Pads in Ants. *Integr. Comp. Biol.*, 42(6), 1100-1106.
- Federle, W., Rohrseitz, K., & Hölldobler, B. (2000). Attachment forces of ants measured with a centrifuge: better 'wax-runners' have a poorer attachment to a smooth surface. *J. Exp. Biol.*, 203(3), 505-512.
- Frantsevich, L., & Gorb, S. (2004). Structure and mechanics of the tarsal chain in the hornet, *Vespa crabro* (Hymenoptera: Vespidae): implications on the attachment mechanism. *Arthropod. Struct. Dev.*, 33(1), 77-89.
- Frisch von, K. (1974). Decoding the language of the bee. *Science*, 185(4152), 663-668.
- Fukushi, T., & Wehner, R. (2004). Navigation in wood ants *Formica japonica*: context dependent use of landmarks. *J. Exp. Biol.*, 207(19), 3431-3439.
- Full, R. J. (1991). The concepts of efficiency and economy in land locomotion. *Efficiency and economy in animal physiology*, 97-131.
- Full, R. J., Blickhan, R., & Ting, L. H. (1991). Leg design in hexapedal runners. *J. Exp. Biol.*, 158(1), 369-390.
- Full, R. J., & Koehl, M. A. R. (1993). Drag and lift on running insects. *J. Exp. Biol.*, 176(1), 89-101.
- Full, R. J., Kubow, T., Schmitt, J., Holmes, P., & Koditschek, D. (2002). Quantifying Dynamic Stability and Maneuverability in Legged Locomotion. *Integr. Comp. Biol.*, 42(1), 149-157.
- Full, R. J., & Tu, M. S. (1990). Mechanics of six-legged runners. *J. Exp. Biol.*, 148(1), 129-146.
- Full, R. J., & Tu, M. S. (1991). Mechanics of a rapid running insect: two-, four- and six-legged locomotion. *J. Exp. Biol.*, 156, 215-231.
- Full, R. J., Yamauchi, A., & Jindrich, D. (1995). Maximum single leg force production: cockroaches righting on photoelastic gelatin. *J. Exp. Biol.*, 198(12), 2441-2452.
- Garcia, M., Kuo, A., Peattie, A. M., Wang, P. C., & Full, R. J. (2000). *Damping and size: Insights and biological inspiration*. Paper presented at the International Symposium on Adaptive Motion of Animals and Machines, Montreal, Canada.
- Gatesy, S. M., & Biewener, A. A. (1991). Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. *J. Zool. (Lond)*, 224(1), 127-147.
- Geyer, H., Seyfarth, A., & Blickhan, R. (2006). Compliant leg behaviour explains basic dynamics of walking and running. *Proc. R. Soc. B*, 273(1603), 2861-2867.
- Giesecke, P. (2007). *Mehrkomponentenaufnehmer und andere Smart Sensors: der mechatronische Ansatz in der DMS-Technik*. Renningen: Expert.
- Gladun, D., & Gorb, S. (2007). Insect walking techniques on thin stems. *Arthropod Plant Interact.*, 1(2), 77-91.

- Goldman, D. I., Chen, T. S., Dudek, D. M., & Full, R. J. (2006). Dynamics of rapid vertical climbing in cockroaches reveals a template. *J. Exp. Biol.*, 209(15), 2990-3000.
- Grah, G., Wehner, R., & Ronacher, B. (2007). Desert ants do not acquire and use a three-dimensional global vector. *Front. Zool.*, 4(1), 12.
- Graham, D., & Cruse, H. (1981). Coordinated walking of stick insects on a mercury surface. *J. Exp. Biol.*, 92(1), 229-241.
- Graham, P., & Collett, T. S. (2002). View-based navigation in insects: how wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks. *J. Exp. Biol.*, 205(16), 2499-2509.
- Gray, J. (1946). The Mechanism of Locomotion in Snakes. *J. Exp. Biol.*, 23(2), 101-120.
- Grote, K. H., & Feldhusen, J. (2011). *Dubbel Taschenbuch für den Maschinenbau* (K. H. Grote & J. Feldhusen Eds. 23 ed.). Berlin: Springer.
- Günther, M., Keppler, V., Seyfarth, A., & Blickhan, R. (2004). Human leg design: optimal axial alignment under constraints. *J. Math. Biol.*, 48(6), 623-646.
- Günther, M., & Weihmann, T. (2011). The load distribution among three legs on the wall: model predictions for cockroaches. *Arch Appl Mech*, 81(9), 1269-1287.
- Günther, M., & Weihmann, T. (2012). Climbing in hexapods: A plain model for heavy slopes. *J. Theor. Biol.*, 293, 82-86.
- Heglund, N. C. (1981). Short Communication: A Simple Design for a Force-Plate to Measure Ground Reaction Forces. *J. Exp. Biol.*, 93(1), 333-338.
- Hölldobler, B. (1995). The chemistry of social regulation: multicomponent signals in ant societies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92(1), 19-22.
- Hooper, S. L., Guschlbauer, C., Blümel, M., Rosenbaum, P., Gruhn, M., Akay, T., & Büschges, A. (2009). Neural Control of Unloaded Leg Posture and of Leg Swing in Stick Insect, Cockroach, and Mouse Differs from That in Larger Animals. *J. Neurosci.*, 29(13), 4109-4119.
- Horstmann, K. (1976). Über die Duftspur-Orientierung bei Waldameisen (*Formica polyctena* Foerster). *Insect. Soc.*, 23(3), 227-242.
- Hreljac, A. (1995). Effects of physical characteristics on the gait transition speed during human locomotion. *Hum. Movement Sci.*, 14(2), 205-216.
- Hughes, G. M. (1952). The Co-Ordination of Insect Movements: I The Walking Movements of Insects. *J. Exp. Biol.*, 29(2), 267-285.
- Kan, T., Takahashi, H., Binh-Khiem, N., Aoyama, Y., Takei, Y., Noda, K., Matsumoto, K., & Shimoyama, I. (2013). Design of a piezoresistive triaxial force sensor probe using the sidewall doping method. *J. Micromech. Microeng.*, 23(3), 035027.
- Katz, S. L., & Gosline, J. M. (1993). Ontogenetic scaling of jump performance in the african desert locust (*Schistocerca gregaria*). *J. Exp. Biol.*, 177(1), 81-111.
- Kirchner, W. (2007). *Die Ameisen: Biologie und Verhalten* (2 ed.). München: Beck.

- Larsen, G. S., Frazier, S. F., Fish, S. E., & Zill, S. N. (1995). Effects of load inversion in cockroach walking. *J. Comp. Physiol. A*, 176(2), 229-238.
- Lin, H.-T., & Trimmer, B. A. (2012). A new bi-axial cantilever beam design for biomechanics force measurements. *J. Biomech.*, 45(13), 2310-2314.
- Lipp, A., Wolf, H., & Lehmann, F. O. (2005). Walking on inclines: energetics of locomotion in the ant *Camponotus*. *J. Exp. Biol.*, 208(4), 707-719.
- Lissmann, H. W. (1945). The Mechanism of Locomotion in Gastropod Molluscs: I. Kinematics. *J. Exp. Biol.*, 21(1-2), 58-69.
- Markl, H. (1963). Die Schweresinnesorgane der Insekten. *Naturwissenschaften*, 50(17), 559-565.
- Markl, H. (1974). The perception of gravity and of angular acceleration in invertebrates *Handbook of Sensory Physiology* (Vol. 6). Berlin: Kornhuber.
- McMahon, T. A., & Cheng, G. C. (1990). The mechanics of running: How does stiffness couple with speed? *J. Biomech.*, 23, Supplement 1, 65-78.
- Müller, M., & Wehner, R. (1988). Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 85(14), 5287-5290.
- Muntwyler, S., Beyeler, F., & Nelson, B. J. (2010). Three-axis micro-force sensor with sub-micro-Newton measurement uncertainty and tunable force range. *J. Micromech. Microeng.*, 20(2), 025011.
- Parry, D. A., & Brown, R. H. J. (1959). The hydraulic mechanism of the spider leg. *J. Exp. Biol.*, 36(2), 423-433.
- Pelletier, Y., & Caissie, R. (2001). Behavioural and physical reactions of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae) walking on a slanted surface. *Biol. Cybern.*, 84(4), 269-277.
- Reilly, S. M., McElroy, E. J., & Biknevicius, A. R. (2007). Posture, gait and the ecological relevance of locomotor costs and energy-saving mechanisms in tetrapods. *Zoology*, 110(4), 271-289.
- Reinhardt, L. (2013). *Climbing strategies in ants*. Paper presented at the Annual meeting of the Society for Experimental Biology, Valencia, Spain.
- Reinhardt, L., & Blickhan, R. (2014a). Level locomotion in wood ants: evidence for grounded running. *J. Exp. Biol.*, 217(13), 2358-2370.
- Reinhardt, L., & Blickhan, R. (2014b). Ultra-miniature force plate for measuring triaxial forces in the micronewton range. *J. Exp. Biol.*, 217(5), 704-710.
- Reinhardt, L., Weihmann, T., & Blickhan, R. (2009). Dynamics and kinematics of ant locomotion: do wood ants climb on level surfaces? *J. Exp. Biol.*, 212(15), 2426-2435.
- Roth, L. M., & Willis, E. R. (1952). Tarsal structure and climbing ability of cockroaches. *J. Exp. Zool.*, 119(3), 483-517.

- Rubenson, J., Heliam, D. B., Lloyd, D. G., & Fournier, P. A. (2004). Gait selection in the ostrich: mechanical and metabolic characteristics of walking and running with and without an aerial phase. *Proc. R. Soc. B*, 271(1543), 1091-1099.
- Schmitt, J., & Holmes, P. (2000). Mechanical models for insect locomotion: dynamics and stability in the horizontal plane I. Theory. *Biol. Cybern.*, 83(6), 501-515.
- Seidl, T., & Wehner, R. (2006). Visual and tactile learning of ground structures in desert ants. *J. Exp. Biol.*, 209(17), 3336-3344.
- Seidl, T., & Wehner, R. (2008). Walking on inclines: how do desert ants monitor slope and step length. *Front. Zool.*, 5(8).
- Seipel, J. E., Holmes, P. J., & Full, R. J. (2004). Dynamics and stability of insect locomotion: a hexapedal model for horizontal plane motions. *Biol. Cybern.*, 91(2), 76-90.
- Sponberg, S., & Full, R. J. (2008). Neuromechanical response of musculo-skeletal structures in cockroaches during rapid running on rough terrain. *J. Exp. Biol.*, 211(3), 433-446.
- Srinivasan, M., & Holmes, P. (2008). How well can spring-mass-like telescoping leg models fit multi-pedal sagittal-plane locomotion data? *J. Theor. Biol.*, 255(1), 1-7.
- Steck, K., Hansson, B. S., & Knaden, M. (2011). Desert ants benefit from combining visual and olfactory landmarks. *J. Exp. Biol.*, 214(8), 1307-1312.
- Ting, L. H., Blickhan, R., & Full, R. J. (1994). Dynamic and static stability in hexapedal runners. *J. Exp. Biol.*, 197, 251-269.
- Wehner, R. (2003). Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *J. Comp. Physiol. A*, 189(8), 579-588.
- Wehner, R., & Gehring, W. J. (2013). *Zoologie* (24 ed.). Stuttgart: Thieme.
- Weihmann, T., & Blickhan, R. (2009). Comparing inclined locomotion in a ground-living and a climbing ant species: sagittal plane kinematics. *J. Comp. Physiol. A*, 195(11), 1011-1020.
- Weihmann, T., Reinhardt, L., Weißling, K., Siebert, T., & Wipfler, B. (in prep.). Biomechanics and bite forces in the American cockroach *Periplaneta americana* as a role model for generalist omnivore insects.
- Weis-Fogh, T. (1960). A Rubber-Like Protein in Insect Cuticle. *J. Exp. Biol.*, 37(4), 889-907.
- Wittlinger, M., Wehner, R., & Wolf, H. (2007a). The desert ant odometer: a stride integrator that accounts for stride length and walking speed. *J. Exp. Biol.*, 210(2), 198-207.
- Wittlinger, M., Wolf, H., & Wehner, R. (2007b). Hair plate mechanoreceptors associated with body segments are not necessary for three-dimensional path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J. Exp. Biol.*, 210(3), 375-382.
- Wohlgemuth, S., Ronacher, B., & Wehner, R. (2002). Distance estimation in the third dimension in desert ants. *J. Comp. Physiol. A*, 188(4), 273-281.
- Wolf, H., & Wehner, R. (2000). Pinpointing food sources: olfactory and anemotactic orientation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J. Exp. Biol.*, 203(5), 857-868.

- Wolf, H., & Wehner, R. (2005). Desert ants compensate for navigation uncertainty. *J. Exp. Biol.*, 208(22), 4223-4230.
- Wood, R. J., Cho, K.-J., & Hoffman, K. (2009). A novel multi-axis force sensor for microrobotics applications. *Smart. Mater. Struct.*, 18(12), 125002.
- Zill, S., Schmitz, J., & Büschges, A. (2004). Load sensing and control of posture and locomotion. *Arthropod. Struct. Dev.*, 33(3), 273-286.
- Zill, S. N., & Moran, D. T. (1981). The Exoskeleton and Insect Proprioception. I. Responses of Tibial Campaniform Sensilla to External and Muscle-Generated Forces in the American Cockroach, *Periplaneta Americana*. *J. Exp. Biol.*, 91(1), 1-24.
- Zollikofer, C. (1994a). Stepping patterns in ants - influence of body morphology. *J. Exp. Biol.*, 192(1), 107-118.
- Zollikofer, C. (1994b). Stepping patterns in ants - influence of load. *J. Exp. Biol.*, 192(1), 119-127.
- Zollikofer, C. (1994c). Stepping patterns in ants - influence of speed and curvature. *J. Exp. Biol.*, 192(1), 95-106.
- Zumwalt, A. C., Hamrick, M., & Schmitt, D. (2006). Force plate for measuring the ground reaction forces in small animal locomotion. *J. Biomech.*, 39(15), 2877-2881.



# Danksagung

An dieser Stelle ist es an der Zeit, denjenigen Menschen zu danken, die mich von Beginn bis zum Fertigstellen meiner Dissertation begleitet und unterstützt haben.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Reinhard Blickhan. Als mein Doktorvater gab er mir als Sportwissenschaftler die Chance, in der Biomechanik zu promovieren. Damit öffnete er mir das Tor zur Wissenschaft. Er gab mir den Freiraum mich selbst zu entfalten, was meine Selbständigkeit förderte. Sein hoher Anspruch, der internationalen wissenschaftlichen Standards entspricht, formte meine Arbeits- und Denkweise. Selbst am Wochenende und in den späten Abendstunden antwortete er mir bereitwillig auf meine Fragen.

Ich danke Herrn Dr. Tom Weihmann, der gerade zu Beginn der Promotion mein direkter Ansprechpartner war. Durch sein biologisches und biomechanisches Wissen und Können unterstützte er mich, den Zugang zur Arthropodenbiomechanik zu finden.

Mein weiterer Dank gilt Herrn Dr. Michael Günther. Durch zahlreiche Gespräche im Café oder am Arbeitsplatz schärfte er meine (bio-) mechanische Denkweise. Seine Antworten und Kommentare waren hart aber herzlich.

Ich danke Herrn Prof. Dr. Tobias Siebert für die prompte Zusage als Zweitgutachter zu fungieren. Durch die Einstellung als Elternzeitvertretung in seinem Projekt, sicherte er mich finanziell ab und gab mir nebenbei den Freiraum diese Arbeit zu beenden.

Dem Drittgutachter Herrn Prof. Dr. Tobias Seidl gilt ebenfalls mein Dank der sofortigen und unkomplizierten Zusage, das Drittgutachten zu übernehmen.

Bei meinem Kollegen und Projektmitarbeiter Herrn Toni Wöhl bedanke ich mich recht herzlich für seine selbstlose Unterstützung beim Messen. So endete manch gemeinsamer Messtag erst weit nach Mitternacht.

Ich bedanke mich bei meinen „Mitstreitern“ der Arbeitsgruppe für das angenehme Arbeitsklima und das kollegiale Miteinander. Besonders hervorheben möchte ich dabei Herrn Dr. Stefan Hochstein und Herrn Dr. Emanuel Andrada.

Den unzähligen, kleinen, krabbelnden Probanden, die an den Studien teilgenommen haben, bin ich ebenfalls zu großem Dank verpflichtet.

Zuletzt danke ich meiner Familie und meinen Eltern für Ihre Unterstützung.

# Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass mir die geltende Promotionsordnung der Fakultät bekannt ist und dass ich die Dissertation selbst angefertigt und alle von mir benutzten Hilfsmittel, persönliche Mitteilungen und Quellen in meiner Arbeit angegeben habe. Weiterhin erkläre ich, dass mich keine Personen bei der Auswahl und Auswertung des Materials unterstützt haben.

Die Kapitel 3 bis 5 der vorliegenden kumulativen Dissertation sind in internationalen wissenschaftlichen Zeitschriften publiziert. Von Prof. Dr. Reinhard Blickhan habe ich konzeptionelle Unterstützung bei der Erstellung der Erstmanuskripte erhalten. Die Ideen für Kapitel 3 und 5 stammen von mir und wurden federführend von mir ausgearbeitet. Die Erstellung des Manuskriptes für Kapitel 4 war von enger Zusammenarbeit mit Dr. Tom Weihmann geprägt. Als Hauptautor der Artikel oblag mir die Überarbeitung in Bezug auf die Anmerkungen und Empfehlungen der von den Zeitschrifteneditoren bestellten, anonymen Gutachten. Weitere Personen haben mich bei der Erstellung der Manuskripte nicht unterstützt. Zusätzlich sind die Arbeitsanteile, gemäß Autorenvereinbarung, in der Übersicht zu den Artikeln (Kapitel 2) explizit angegeben.

Ferner erkläre ich, dass ich nicht die Hilfe eines Promotionsberaters in Anspruch genommen habe und dass Dritte weder unmittelbar noch mittelbar geldwerte Leistungen von mir für Arbeiten erhalten haben, die im Zusammenhang mit dem Inhalt der vorgelegten Dissertation stehen.

Die Dissertation wurde noch nicht als Prüfungsarbeit für eine staatliche oder andere wissenschaftliche Prüfung eingereicht und keine gleiche, ähnliche oder andere Abhandlung bei einer anderen Hochschule als Dissertation eingereicht.

Ich versichere, nach bestem Wissen die reine Wahrheit gesagt und nichts verschwiegen zu haben.

Jena, den 20.06.2014

---

Lars Reinhardt