

UNIVERSITÄT BAYREUTH
KULTURWISSENSCHAFTLICHE FAKULTÄT
LEHRSTUHL FÜR SPORTWISSENSCHAFT I

Neuromuskuläre Kontrolle des menschlichen Gehens:

Eine computergestützte, modellbasierte Untersuchung verschiedener

Kontrollstrategien und deren Auswirkungen auf die Stabilität

DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DES AKADEMISCHEN GRADES
DOKTOR DER PHILOSOPHIE (DR. PHIL.)

im Oktober 2023 vorgelegt dem Rat der Fakultät für Kulturwissenschaften
der Universität Bayreuth
von Lucas Schreff
geboren am 09. September 1993 in Rothalmünster

Die vorliegende Dissertation wurde am 19. Juni 2024 von der Promotionskommission der
Kulturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bayreuth
angenommen.

Gutachtende Personen waren:

PD Dr. Roy Müller, Universität Bayreuth

Prof. Dr. Andreas Hohmann, Universität Bayreuth

Prof. Dr. Reinhard Blickhan, Friedrich-Schiller-Universität Jena

Das Rigorosum fand am 10. Juli 2024 an der Universität Bayreuth statt.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich ganz besonders bei meinem Erstbetreuer PD Dr. Roy Müller und meinem Zweitbetreuer Prof. Dr. Daniel Häufle bedanken. Ich hätte mir keine besseren Mentoren für meine Promotion vorstellen können. Sie hatten stets ein offenes Ohr für meine Fragen, welche sie mit großer Geduld und immenser Fachkompetenz beantworteten. Durch zahlreiche Ratschläge, produktive Diskussionen und das Einbringen ihrer Ideen haben sie maßgeblich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Vielen Dank für die kontinuierliche Unterstützung und das entgegengebrachte Vertrauen!

Mein aufrichtiger Dank gebührt auch Dr. Johanna Vielemeyer und Prof. Dr. Alexander Badri-Spröwitz für die hervorragende Zusammenarbeit und ihren wichtigen Beitrag bei der Erstellung von Publikationen. Vielen Dank für den konstruktiven sowie inspirierenden Austausch und für die ansteckende Begeisterung für das Forschungsvorhaben!

Einen liebevollen Dank richte ich an meine Familie für ihre bedingungslose Unterstützung, die Ermutigungen und das Verständnis in schwierigen Phasen. Diese moralische und emotionale Stütze möchte ich nicht missen. Vielen Dank, dass ihr immer für mich da seid und an mich glaubt!

Zu guter Letzt, bedanke ich mich bei meinen Freundinnen und Freunden, die mich seit Beginn der Promotion augenzwinkernd als „Dr.“ betitelten und mich durch ihre Kommentare unbeabsichtigt motivierten. Vielen Dank, dass ihr mir stets Momente des Ausgleichs gewährt und ich immer auf eure Hilfe zählen kann!

Zusammenfassung

Das zweibeinige Gehen des Menschen wird als ein ständiger Prozess des Fallens und der Rückgewinnung des Gleichgewichts angesehen. Aufgrund der im Vergleich zu Vierbeinern geringeren Unterstützungsbasis ist ein hoher neuromuskulärer Kontrollaufwand erforderlich, um die Stabilität während der Fortbewegung aufrechtzuerhalten. Insbesondere extrinsische Störungen, wie beispielsweise Abwärtsstufen, stellen eine Herausforderung für das menschliche Gehen dar, denn die Bewegungsmuster, die für die grundlegende Fortbewegung vermutlich überwiegend im Rückenmark generiert werden (Feedforward-Kontrolle), müssen angepasst werden. In experimentellen Untersuchungen wurden in den vergangenen Jahren unterschiedliche Strategien identifiziert, die bei der Adaption der Beinkontrolle eine wichtige Rolle spielen. Neben der Feedforward-Kontrolle zählen hierzu die Feedback-Kontrolle, welche auf propriozeptiven Kraft- und Längeninformationen der Muskeln basiert und die antizipative Kontrolle, die vorausschauende Ganganpassungen aufgrund von visueller Wahrnehmung ermöglicht.

Doch nicht nur die Beine erfordern während des menschlichen Gehens neuromuskuläre Kontrolle. Der gesamte Körper muss in nahezu aufrechter Position balanciert werden. Ein Konzept zur Gleichgewichtskontrolle beruht auf der Beobachtung, dass sich die Bodenreaktionskräfte (engl. ground reaction force, GRF) während des Gehens nahe einem Punkt, bezeichnet als virtueller Drehpunkt (engl. virtual pivot point, VPP) oberhalb des Körperschwerpunkts (engl. center of mass, CoM) schneiden. In der Theorie stabilisiert der VPP den menschlichen Körper während des Gehens wie ein physikalisches Pendel.

Das Hauptziel dieser Arbeit ist es, den Einfluss verschiedener Kontrollstrategien auf die Stabilität des menschlichen Gehens zu evaluieren. Hierbei wird hauptsächlich auf die antizipative und die VPP-Kontrolle eingegangen. Die Evaluierung der Kontrollstrategien erfolgt mithilfe eines computergetriebenen, neuromuskuloskelettalen Reflexmodells. Dieses bietet die Möglichkeit, das Verhalten der menschlichen Gliedmaßen während des Gehens nachzuahmen und die Kontrollstrategien, die für die Erzeugung der Bewegungsmuster verantwortlich sind, getrennt voneinander untersuchen zu können.

Im Hauptteil dieser Arbeit (Kapitel 2-6) werden die Ergebnisse aus unterschiedlichen wissenschaftliche Untersuchungen vorgestellt. Die Studie aus Kapitel 2, bei welcher experimentell beobachtete antizipative Muskelanpassungen während des letzten Kontakts vor einer Abwärtsstufe auf das Reflexmodell übertragen wurden, zeigt, dass die antizipative Kontrolle einen großen Beitrag für die stabile Bewältigung von Untergrundänderungen liefert. Das Reflexmodell konnte je nach Ausmaß der antizipativen Anpassungen bis zu siebenfach höhere Abwärtsstufen bewältigen als ohne Anpassungen.

Bei den Untersuchungen aus Kapitel 3 wurde mittels prädiktiver Simulation geprüft, welche Auswirkung (altersbedingte) Muskelschwäche auf die Bewältigung von Abwärtsstufen mit antizipativen Muskelanpassungen hat. Entgegen den Erwartungen konnten beim Gang mit 30 % reduzierter Muskelkraft annähernd so hohe Stufen bewältigt werden wie beim Gang ohne reduzierter Muskelkraft. Allerdings führten beim Gang mit reduzierter Muskelkraft im Bereich höherer Stufen (>10 cm) eine geringere Anzahl der getesteten antizipativen Muskelanpassungen zu einem stabilen Verhalten des Modells bei Abwärtsstufen. Dies könnte darauf hinweisen, dass antizipative Muskelanpassungen beim Gehen mit geringer Muskelkraft genauer abgestimmt werden müssen.

Der VPP-typische Schnittpunkt der GRFs wurde bisher bei allen VPP-bezogenen Untersuchungen sowohl beim ebenen als auch beim extrinsisch und intrinsisch gestörten Gehen beobachtet. Daher liegt die Vermutung nahe, dass es sich beim VPP-Konzept um einen grundlegenden Mechanismus handelt, ohne dessen stabilisierende Funktion bipedes Gehen beim Menschen nicht möglich ist. In den Kapiteln 4 und 5 wird diese Annahme infrage gestellt. Durch Optimierung der Kontrollparameter des Reflexmodells konnte in Kapitel 4 simulationsbasiert ein stabiler, gleichmäßiger Gang ohne VPP vorhergesagt werden. Zusätzlich imitieren die Proband*innen einer experimentellen Studie (Kapitel 5) den Gang des humanoiden Roboters Lola, dessen GRFs nicht VPP-typisch in der Nähe eines Punktes über dem CoM schneiden. Durch das veränderte Gangbild und eine angepasste Gewichtsverteilung konnte auch bei zwei der zehn Proband*innen Gehen ohne VPP beobachtet werden. Beide Studien zeigen somit, dass ein stabiles, gleichmäßiges Gehen ohne VPP-typischen Schnittpunkt der GRFs grundsätzlich möglich ist.

In Kapitel 6 wurde mithilfe des Reflexmodells der Einfluss antizipativer Anpassungen auf die Fokussierung der GRFs und auf die Position des möglichen Schnittpunkts (VPP) während des ersten (gestörten) Kontakts nach einer Abwärtsstufe untersucht. Ohne antizipative Anpassungen nahm die Fokussierung der GRFs mit steigender Stufenhöhe ab. Zusätzlich wurde eine horizontale Verschiebung des GRF-Schnittpunkts in Laufrichtung beobachtet. Mithilfe antizipativer Anpassungen konnte beiden Trends entgegengewirkt werden. Je nach Ausmaß der antizipativen Anpassungen war es möglich, bei unterschiedlichen Stufenhöhen eine hohe Fokussierung der GRFs und eine Schnittpunkt-Position in einem Bereich, ähnlich dem beim ebenen Gehen, nachzuweisen.

Die Erkenntnisse der in dieser Arbeit vorgestellten Studien können in Zukunft genutzt werden, um robotische Hilfsmittel, wie Exoskelette oder Prothesen weiterzuentwickeln und das Wissen über die Kontrolle des menschlichen Gehens zu erweitern, um die klinische Diagnostik und Therapieansätze zu verbessern. Das Ziel sollte sein, die Sturzgefahr von älteren Personen und unterschiedlichen Patientengruppen zu verringern oder deren Gehfähigkeit wieder herzustellen. Hierfür sollten in Zukunft sowohl die antizipativen als auch die VPP-Kontrollstrategien der entsprechenden Zielgruppen genauer untersucht werden.

Abstract

Human bipedal walking is considered a continuous process of falling and regaining balance. Due to the smaller base of support compared to quadrupeds, a high degree of neuromuscular control is required to maintain stability during locomotion. In particular, extrinsic perturbations such as step-down perturbations present a challenge to human walking as the walking patterns primarily generated in the spinal cord (feedforward control) for basic locomotion need to be adapted. In recent years, experimental studies have identified various strategies that play a crucial role in adapting leg control. In addition to feedforward control, these include feedback control, based on proprioceptive force and length information from muscles, and anticipatory control, enabling predictive gait adjustments based on visual perception.

However, neuromuscular control is not limited to the legs during human walking; the entire body must be balanced in an upright position. One concept of balance control is based on the observation that ground reaction forces (GRFs) during walking intersect near a point known as the virtual pivot point (VPP) above the center of mass (CoM). In theory, the VPP stabilizes human walking like a physical pendulum.

The main objective of this thesis is to evaluate the influence of different control strategies on the stability of human walking, with a primary focus on anticipatory and VPP control. The evaluation of control strategies is conducted using a computer-assisted neuromusculoskeletal reflex model. This model allows replicating the behavior of human limbs during walking and enables the investigation of control strategies responsible for generating movement patterns separately.

In the main body of this work (Chapters 2-6), the results of various scientific investigations are presented. The study in Chapter 2, where experimentally observed anticipatory muscle adaptations during the last contact before a step-down perturbation were transferred to the reflex model, demonstrates that anticipatory control contributes significantly to the successful coping with extrinsic perturbations. Depending on the extent of anticipatory adaptations, the reflex model could handle up to seven times higher step heights than without adjustments.

In the investigations of Chapter 3, predictive simulations were used to examine the effects of (age-related) muscle weakness on the successful coping with step-down perturbations with anticipatory muscle adaptations. Contrary to expectations, a gait with 30 % reduced muscle strength could handle perturbation heights almost as well as a gait without reduced muscle strength. However, in the case of walking with muscle weakness at higher perturbation heights (>10 cm), a lower number of tested anticipatory muscle adaptations led to a stable model behavior in step-down perturbations, indicating that anticipatory muscle adaptations may need to be finely tuned for walking with low muscle strength.

The VPP-like intersection point of GRFs has been observed in all VPP-related studies to date, both in level and extrinsically or intrinsically perturbed walking. This leads to the assumption that the VPP concept represents a fundamental mechanism without which bipedal walking in humans is not possible. In Chapters 4 and 5, this assumption is challenged. By optimizing the control parameters of the reflex model, a stable, steady gait without a VPP was predicted in simulation-based investigations in Chapter 4. Additionally, participants in an experimental study (Chapter 5) imitated the gait of the

humanoid robot Lola, whose GRFs do not intersect near a point above the CoM in a VPP-like manner. By altering gait patterns and adjusting weight distribution, walking without a VPP was observed in two out of ten participants. Both studies demonstrate that stable, steady walking without a VPP-like intersection of GRFs is possible.

In Chapter 6, the reflex model was used to investigate the influence of anticipatory adaptations on the focusing of GRFs and the position of the potential intersection point (VPP) during the first (perturbed) contact after a step-down perturbation. Without anticipatory adaptations, the focusing of GRFs decreased with increasing perturbation height, along with a horizontal shift of the GRF intersection point in the walking direction. Anticipatory adaptations counteracted both trends. Depending on the extent of anticipatory adaptations, high GRF focusing and a position of the intersection point above the CoM could be demonstrated at different step heights.

The findings of the studies presented in this work can be used in the future to improve robotic aids such as exoskeletons or prostheses and expand knowledge of human walking control to enhance clinical diagnostics and therapeutic approaches. The goal should be to reduce the risk of falls for older individuals and various patient groups or restore their ability to walk. To achieve this, the anticipatory and VPP control strategies of the respective target groups should be investigated in more detail in the future.

Inhaltsverzeichnis

Danksagung	I
Zusammenfassung	II
Abstract	IV
Formelzeichen und Abkürzungen	VII
Abbildungsverzeichnis	VIII
1 Einleitung	1
1.1 Motivation	1
1.2 Kontrolle des zweibeinigen Gehens bei Mensch und Modell	5
1.2.1 Beinkontrolle	5
1.2.2 Gleichgewichtskontrolle	9
1.3 Topologie und Funktionsweise neuromuskuloskelettaler Modelle	12
1.3.1 Mechanischer Layer	13
1.3.2 Muskulärer Layer	14
1.3.3 Neuronaler Layer	15
1.3.4 Ermittlung von Kontrollparametern	16
2 Evaluating anticipatory control strategies for their capability to cope with step-down perturbations in computer simulations of human walking	18
3 Anticipatory compensation of step-down perturbation is influenced by muscle force decrease	30
4 ‘Virtual pivot point’ in human walking: always experimentally observed but simulations suggest it may not be necessary for stability	34
5 Walking like a robot: do the ground reaction forces still intersect near one point when humans mimic a humanoid robot?	42
6 Antizipative Anpassungen beim menschlichen Gehen über Abwärtsstufen beeinflussen den VPP-typischen Schnittpunkt der Bodenreaktionskräfte	59
7 Diskussion	63
7.1 Zusammenfassung der Ergebnisse	63
7.2 Einfluss der Strategien zur Beinkontrolle auf den Erhalt dynamischer Stabilität	64
7.3 Einfluss von Alterung auf die Kontrolle des menschlichen Gehens	66
7.4 Der VPP beim menschlichen Gehen über ebenen Untergrund	68
7.5 Der VPP beim menschlichen Gehen über Abwärtsstufen	70
7.6 Einordnung der Limitationen dieser Arbeit	71
7.7 Anwendungsmöglichkeiten der Forschungsergebnisse in der Praxis und Ausblick	72
Lebenslauf	IX
Publikationen in peer-reviewed Journals	X
Eidesstattliche Versicherung	XI
Referenzen	XII

Formelzeichen und Abkürzungen

$\bar{\theta}$	Mittelwert aller tatsächlichen Bodenreaktionskräfte
θ^i	Winkel zwischen Boden und tatsächliche Bodenreaktionskräfte
θ_{VPP}^i	Winkel zwischen Boden und theoretischen Bodenreaktionskräften, die direkt in den VPP zeigen
BEE	Dämpfungselement
BoS	Unterstützungsbasis
CE	kontraktiler Element
CMA-ES	Kovarianzmatrix-Adaptation Evolutionsstrategie
CoM	Körperschwerpunkt
CoP	Druckzentrum
CPG	Zentrale Mustergeneratoren
DP	Divergenzpunkt
F_{maxSOL}	isometrische Maximalkraft des Soleus
G	Feedback-Gain
G_0	Gain für antizipative Muskelanpassungen
GAS	Gastrocnemius
GLU	Gluteus
GRF	Bodenreaktionskräfte
h	Höhe Abwärtsstufe
HAM	Hamstrings
HFL	Hüftflexoren
IK	initialer Kontakt
IP	Schnittpunkt der Bodenreaktionskräfte
MoS	Stabilitätsmarge
MTU	Muskel-Sehnen-Einheit
P(t)	Feedback-Signal
PEE	parallel elastisches Element
P_h	Position des VPPs bezüglich des CoMs in horizontaler Richtung
P_v	Position des VPPs bezüglich des CoMs in vertikaler Richtung
R^2	Bestimmtheitsmaß
SEE	seriell elastisches Element
SOL	Soleus
TA	Tibialis Anterior
u(t)	Stimulations-Signal
u_0	Stimulations-Bias
VAS	Vastus
VPP	virtueller Drehpunkt
X_{CoM}	vorhergesagte, horizontale Position des Schwerpunkts
ΔP	Zeitliche Verzögerung des Feedback-Signals
ω	Feedforward-Anteil

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1. Stabiles, aufrechtes Gehen beim Menschen	2
Abb. 2. Feedback-Kontrolle bei der Bewältigung von verdeckten Abwärtsstufen	7
Abb. 3. Antizipative Kontrolle bei der Bewältigung von sichtbaren Abwärtsstufen	9
Abb. 4. Template-Modelle zur Beschreibung des menschlichen Gehens	10
Abb. 5. VPP basierte Kontrolle	11
Abb. 6. Modellierungsebenen neuromuskuloskelettaler Modelle am Beispiel des Reflexmodells	13
Abb. 7. Hill-Modell einer Muskel-Sehnen-Einheit	15
Abb. 8. Reflexschleife für die Feedback-Kontrolle bei neuromuskuloskelettalen Modellen	16

1 Einleitung

1.1 Motivation

Bipedie (vom lat. *bipes* „Zweifüßler“) beschreibt das Stehen beziehungsweise Fortbewegen auf zwei Beinen. Die gewohnheitsmäßige Zweibeinigkeit wird evolutionär oft als das Ereignis betrachtet, das den Menschen vom Affen trennte (Ward, 2002). Da die Bipedie beispielsweise das Greifen und Tragen von Nahrungsmitteln oder Werkzeugen ermöglichte, liegt die Vermutung nahe, dass die gewohnheitsmäßige Zweibeinigkeit grundlegend für die Evolution und Entwicklung des modernen Menschen war (Hutchinson & Gatesy, 2005). Neben den Vorteilen der Bipedie erfordert der Verlust an Stabilität im Vergleich zu Tieren mit mehreren Beinen einen größeren Bedarf an neuronaler Kontrolle (Hutchinson & Gatesy, 2005; Inman, 1966). So beherrschen Kinder beispielsweise die motorischen Voraussetzungen für bipedes Stehen ohne Unterstützung oder Fortbewegen meist erst nach dem Krabbeln auf Händen und Knien (Grillner & El Manira, 2020; Størvold et al., 2013).

Beim Stehen befindet sich die vertikale Projektion des Körperschwerpunkts (engl. *center of mass*, CoM) innerhalb der Unterstützungsbasis (engl. *base of support*, BoS (z.B. Shumway-Cook & Horak, 1986)). Der Bereich der BoS wird durch die Außenkante der Körperteile, die mit dem Untergrund in Kontakt stehen, begrenzt. Je größer die BoS, desto besser kann die Stabilität aufrechterhalten werden. Daher wird die BoS bei einer extrinsischen Störung, wie beispielsweise einem horizontalen Stoß, durch einen Schritt in die Richtung der Krafteinwirkung vergrößert.

Im Vergleich zum Stehen bezeichnet Patla (2003) das bipede Gehen als ständigen Prozess des Fallens und der Rückgewinnung des Gleichgewichts. Beim Gehen wechseln sich Einzelstütz- (ein Bein ist in der Standphase, das andere in der Schwungphase) und Doppelstützphasen (beide Beine sind in der Standphase) ab und der CoM sowie die BoS sind ständig in Bewegung. Während des Gehens befindet sich der CoM nur während 20 % eines Doppelschritts innerhalb der BoS (Winter, 1991). Da die Ganggeschwindigkeit bei der BoS keine Rolle spielt, wurde sie als ungeeignet für die Bewertung der dynamischen Stabilität während der Fortbewegung eingeordnet (Iqbal & Pai, 2000; Pai & Patton, 1997). Daher entwickelten Hof et al. (2005) ein neues Konzept, bei welchem die zukünftige horizontale Position des CoMs in anterior-posteriore Richtung, basierend auf der Ganggeschwindigkeit, der Beinlänge, der Gravitation und der aktuellen horizontalen Position des CoMs vorhergesagt werden kann. Die Stabilitätsmarge (engl. *margin of stability*, MoS) wird anhand der horizontalen Distanz zwischen der anterioren Begrenzung der BoS und dem extrapolierten CoM berechnet (Abb. 1). Befindet sich der extrapolierte CoM zum Zeitpunkt des initialen Kontakts (IK) innerhalb der BoS, ist die MoS positiv. Dies weist auf eine stabile Körperkonfiguration hin (Hof et al., 2005).

Nachdem Kinder das stabile, aufrechte Gehen erlernt haben, müssen sie während der Wachstumsphase die Gangmuster ständig anpassen, z.B. an die sich verändernde Anthropometrie (Beck et al., 1981). Auch im weiteren Verlauf des Lebens ist es notwendig den Gang aufgrund von Unfällen, Krankheiten oder Alterung immer wieder zu adaptieren. Dies ist möglich, da der menschliche Körper mehr als 200 Freiheitsgrade aufweist. Die Redundanz des menschlichen Körpers kann jedoch nicht nur als Segen (Latash, 2012) sondern auch als Problem (Bernshtein, 1967) betrachtet werden. Denn obwohl das Gehen zu den Alltagsbewegungen zählt, bedeutet die Koordination der Beine aufgrund

der Vielzahl an Freiheitsgraden einen hohen Kontrollaufwand für das neuromuskuläre System (z.B. Capaday, 2002; Nielsen, 2003).

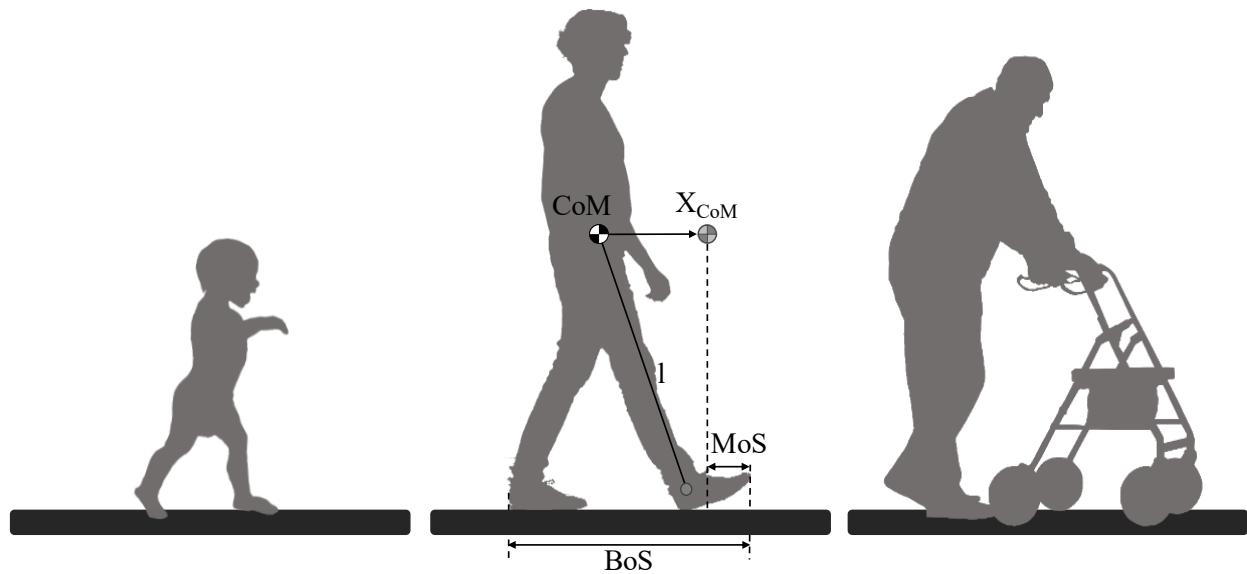


Abb. 1. Stabiles, aufrechtes Gehen beim Menschen

Nachdem Kinder das aufrechte Gehen erlernt haben, müssen sie ihr Gangmuster im Lauf des Lebens aufgrund von Wachstum, Alterung, Verletzungen oder Krankheiten anpassen. Um beurteilen zu können, ob unterschiedliche Körperkonfigurationen während des Gehens als stabil interpretiert werden können, stellten Hof et al. (2005) die Stabilitätsreserve (engl. margin of stability, MoS) vor. Basierend auf der Ganggeschwindigkeit, der Beinlänge l , der Gravitation und der aktuellen horizontalen Position des Körperschwerpunkts (engl. center of mass, CoM) wird zunächst die zukünftige, horizontale Position des CoMs (X_{CoM}) vorhergesagt. Befindet sich X_{CoM} zum Zeitpunkt des initialen Bodenkontakts näher an der horizontalen Projektion des CoMs als die anteriore Begrenzung der Unterstützungsbasis (engl. base of support, BoS) weist die MoS einen positiven Wert auf (Hof et al., 2005), was ein Indiz für eine stabile Körperkonfiguration ist. Als anteriore Begrenzung der BoS wird in dieser Arbeit wie in Aminiaghdam et al. (2017) die horizontale Projektion des Vorfußes verwendet.

Alterung oder die Folgen von Unfällen und Krankheiten führen jedoch nicht nur zu einem veränderten Gangbild, sondern erhöhen auch die Sturzgefahr. Für die Entwicklung geeigneter Therapie- und Trainingsmethoden, sowie für die Steuerung von humanoiden und Reha-Robotern ist es wichtig, ein besseres Verständnis über die neuromuskuläre Kontrolle des Gangs zu erlangen (Geyer & Seyfarth, 2019).

Aus diesem Grund wurden in der Vergangenheit zahlreiche experimentelle Untersuchungen durchgeführt. Es wird angenommen, dass die grundlegenden Stimulationen der Beinmuskeln im Rückenmark durch sogenannte zentrale Mustergeneratoren (engl. central pattern generators, CPGs) erzeugt werden (Brown, 1911; Sherrington, 1910). Damit der Gang an Umgebungseinflüsse adaptierbar ist, erfolgt gemäß aktueller Forschungsergebnisse eine Anpassung der CPG-Stimulationen auf Basis von körpereigenen Feedbacksystemen (Grillner & El Manira, 2020). Hierzu zählen zum Beispiel propriozeptive Feedbacks der Skelettmuskeln, welche Reflexe verursachen können, oder das visuelle Feedback der Augen, das antizipative Anpassungen beziehungsweise eine präzise Planung des Gangs ermöglicht. Diese Kontrollansätze bilden in der Robotik die Grundlage für die Steuerung von humanoiden Robotern und neuromuskulären Gangmodellen (Geyer & Seyfarth, 2019). Die

Generierung von grundlegenden Bewegungsmustern durch CPGs wird als Feedforward-Kontrolle bezeichnet und die Steuerung durch propriozeptive oder andere somatosensorische Feedbackschleifen als Feedback-Kontrolle. Obwohl die Kontrolle auf Basis visueller Wahrnehmung ähnlich zur Feedforward-Kontrolle durch ein Feedbacksignal erfolgt, wird sie in der vorliegenden Arbeit gesondert betrachtet, da die Anpassungen vorausschauend geplant werden können. Der entsprechende Kontrollansatz wird im Folgenden, wie beispielsweise in einer Studie von Patla (2003), als antizipative Kontrolle bezeichnet. (Weitere Informationen zu den Strategien zur Beinkontrolle sind in Kapitel 1.2.1 zu finden)

Neben der Kontrolle der Beinmuskeln zählt auch die Kontrolle des Oberkörpers zu den zentralen Aufgaben des neuromuskulären Systems während des Gehens. Die Fähigkeit den Oberkörper beziehungsweise den gesamten menschlichen Körper in einer nahezu aufrechten Position zu balancieren, wird als Schlüsselkompetenz der Bipedie angesehen (Maus et al., 2010; Sharbafi & Seyfarth, 2015). Für das Aufrechterhalten des Gleichgewichts ist auch die Beinkontrolle von entscheidender Bedeutung. Die Auswahl der Muskelstimulationsmuster muss so erfolgen, dass durch die Platzierung der Füße die Bodenreaktionskräfte (engl. ground reaction force, GRF) zur Kontrolle der CoM-Bewegung und des Körperschwungs genutzt werden können (Lugade et al., 2011; Patla, 2003). Experimentelle Studien zum menschlichen Gehen (z.B. Gruben & Boehm, 2012; Maus et al., 2010; Vielemeyer et al., 2021) zeigen, dass sich die GRFs während der Einzelstützphase nahe eines Punktes, bezeichnet als virtueller Drehpunkt (engl. virtual pivot point, VPP), oberhalb des CoMs schneiden. Es wird vermutet, dass der VPP den menschlichen Gang stabilisiert (Gruben & Boehm, 2012; Maus et al., 2010). (Weitere Informationen zur Gleichgewichtskontrolle sind in Kapitel 1.2.2 zu finden)

Doch wie kann beurteilt werden, wann ein Gang stabil ist und wann nicht? Eine positive MoS ist zwar ein Indiz dafür, dass die aktuelle Körperkonfiguration stabil ist, doch eine negative MoS kann durch den folgenden Schritt wieder ausgeglichen und ein Sturz verhindert werden. Außerdem weisen Reimann und Bruijn (2023) darauf hin, dass ein nicht anpassungsfähiger Gang (z.B. von einem humanoiden Roboter oder einem computergestützten Modell) im gleichen Sinne stabil sein kann, wie ein Bleistift, der auf seiner Spitze steht. Kleinste Abweichungen von der theoretisch möglichen, aufrechten Position würden zu einem Sturz führen. Aus diesem Grund werden in der Robotik die Gänge humanoider Systeme auf ihre Robustheit gegenüber extrinsischen Störungen untersucht (Darici et al., 2020). Bruijn et al. (2013) definieren den stabilen Gang in ihrem Review-Artikel als Gang, bei welchem Störungen nicht zu einem Sturz führen.

Auch bei experimentellen Untersuchungen sind Störexperimente von großer Bedeutung. Ein typisches, extrinsisches Störexperiment ist das Gehen über eine Abwärtsstufe. Für eine erfolgreiche Bewältigung von Abwärtsstufen passen Menschen ihre Gangmuster an. Um ein besseres Verständnis über die einzelnen Kontrollstrategien zu erlangen und ihren Beitrag für die Anpassung des Gangs evaluieren zu können, werden spezielle Versuchsbedingungen bei den Störexperimenten angewendet. So kann beispielsweise der Einfluss antizipativer Kontrolle auf Basis visueller Wahrnehmung durch Verdecken der Abwärtsstufe eingeschränkt werden (Müller et al., 2020). Allerdings ist es vor allem schwierig die Beiträge von Feedback- und Feedforward-Kontrolle voneinander zu unterscheiden, da beide vermutlich gleichzeitig zur Muskelstimulation bei der menschlichen Fortbewegung beitragen (McDonagh & Duncan, 2002; Müller et al., 2015). Dies ist einer der Gründe, warum seit einigen

Jahren neuromuskuloskelettale Modelle für die Untersuchung der unterschiedlichen Kontrollstrategien eingesetzt werden.

Computergestützte, neuromuskuloskelettale Modelle haben grundsätzlich das Potenzial, Erkenntnisse aus experimentellen Untersuchungen zu validieren und durch prädiktive Simulation zu ergänzen (Geyer & Seyfarth, 2019). Da die Modelle Fortbewegung durch das Zusammenspiel von neuronaler Kontrolle und muskuloskelettaler Dynamik erzeugen, sind sie dazu geeignet, verschiedene Kontrollstrategien isoliert oder in beliebigen Kombinationen zu untersuchen und ihren Einfluss auf die Stabilität beziehungsweise auf die Robustheit gegenüber Untergrundänderungen zu evaluieren (Haeufle et al., 2018). Umgekehrt müssen auch Vorhersagen, welche auf Basis von prädiktiver Simulation getroffen wurden, experimentell validiert werden. Der Vergleich zwischen Menschen und neuromuskulären Modellen könnte so dazu beitragen, Kontrollhypothesen zu widerlegen und andere zu bestätigen (Geyer & Seyfarth, 2019).

Das Reflexmodell von Geyer und Herr (2010) ist eines dieser neuromuskuloskelettalen Modelle. Die Stimulation der Modellmuskeln erfolgt durch eine reine Feedbacksteuerung, hauptsächlich auf Basis von propriozeptiven Muskellängen- und Muskelkraft-Reflexschleifen. Da das Modell in der Lage ist das menschliche Fortbewegungsverhalten bemerkenswert gut vorherzusagen, kam dessen Kontrollansatz bereits bei einer Vielzahl an unterschiedlichen Studien zum Einsatz, beispielsweise zur Simulation von geriatrischen (z.B. Reimann et al., 2020; Song & Geyer, 2018) oder pathologischen Gängen (z.B. Lassmann et al., 2023). Aber auch für die Untersuchung unterschiedlicher Kontrollstrategien wurde das Reflexmodell bereits verwendet (z.B. Dzeladini et al., 2019; Song & Geyer, 2015). So erweiterten Häufle et al. (2018) das Modell um eine Feedforward-Steuerung und konnten dadurch nachweisen, dass die Kombination von Feedback- und Feedforward-Kontrolle die Robustheit gegenüber Untergrundstörungen erhöhen kann. Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass sich die GRFs des Reflexmodells, ähnlich wie beim Menschen, während der Einzelstützphase beim Gehen über ebenem Untergrund VPP-typisch schneiden (Barazesh & Sharbafi, 2020; Sharbafi et al., 2018). (Weitere Informationen zum Reflexmodell von Geyer und Herr (2010) sind in Kapitel 1.3 zu finden.)

Ziel dieser Arbeit ist es, das Verständnis über die Bein- und Gleichgewichtskontrolle des menschlichen Gangs mithilfe des Reflexmodells zu verbessern. Dabei wird vor allem auf die antizipative und die VPP-Kontrolle eingegangen. Um deren Beitrag zur menschlichen Fortbewegung evaluieren zu können, werden die Studienergebnisse dieser Arbeit mit anderen modellbasierten Untersuchungsergebnissen in Relation gestellt. Bei der in Kapitel 2 vorgestellten Studie (Schreff et al., 2022) wurden experimentell beobachtete antizipative Muskelanpassungen (Müller et al., 2020) auf das Reflexmodell übertragen und ihr Effekt auf die Robustheit gegenüber Abwärtsstufen untersucht. Die Hypothese **H1** der Studie war, dass die übertragenen, antizipativen Anpassungen die Robustheit des Modells erhöhen.

Bei den Proband*innen der experimentellen Untersuchungen handelte es sich ausschließlich um gesunde, junge Personen. Daher wurde in Kapitel 3 durch prädiktive Simulationen mithilfe des Reflexmodells geprüft, welche Auswirkungen (altersbedingte) Muskelschwäche auf antizipative Muskelanpassungen bei Abwärtsstufen haben (Schreff et al., 2023a, 2023b). In dieser Studie wurde die Hypothese **H2** aufgestellt, dass der Effekt der antizipativen Anpassungen, die Robustheit des Modells zu erhöhen, durch reduzierte Muskelkraft stark abgeschwächt wird.

Da der VPP-typische Schnittpunkt der GRFs nicht nur in allen VPP-bezogenen Untersuchungen (z.B. Gruben & Boehm, 2012; Maus et al., 2010; Vielemeyer et al., 2021) beim ebenen Gehen beobachtet wurde, sondern auch beim Hinabsteigen von sichtbaren und verdeckten Stufen (Vielemeyer et al., 2019) sowie beim intrinsisch gestörten Gehen mit vorgebeugtem Oberkörper (Müller et al., 2017), liegt die Vermutung nahe, dass es sich beim VPP-Konzept um einen grundlegenden Mechanismus handelt, ohne dessen stabilisierende Funktion bipedes Gehen beim Menschen nicht möglich ist. In den Kapiteln 4 und 5 wird diese Annahme infrage gestellt. Es wurde die Hypothese untersucht, dass sowohl beim Reflexmodell als auch beim Menschen ein stabiles, gleichmäßiges Gehen ohne VPP-typischen Schnittpunkt der GRFs möglich ist (Hypothese **H3** und **H4**). Beim Reflexmodell erfolgte die Suche nach einem Gang ohne fokussierte GRFs mithilfe eines Optimierungsalgorithmus (Schreff et al., 2023c). Um auch beim Menschen einen Gang ohne VPP zu finden, imitieren die Proband*innen einer experimentellen Studie (Vielemeyer et al., 2023b) den Gang des humanoiden Roboters Lola, dessen GRFs nicht in der Nähe eines Punktes über dem CoM schneiden (Staufenberg et al., 2019). Der Gang des Roboters ist durch gebeugte Beine, einen gebeugten Oberkörper und eine geringe Ganggeschwindigkeit gekennzeichnet. Außerdem stimmt die Gewichtsverteilung des Roboters nicht mit der des Menschen überein.

Die experimentelle Studie von Vielemeyer et al. (2019) zeigt, dass die Fokussierung der GRFs im gestörten Kontakt nach einer verdeckten Abwärtsstufe geringer ist als nach einer sichtbaren Stufe. Dies deutet darauf hin, dass die GRFs aufgrund der eingeschränkten visuellen Wahrnehmung der Stufe nicht so gut in die Richtung des VPPs gelenkt werden können. Aus diesem Grund wird in Kapitel 6 mithilfe des Reflexmodells die Hypothese **H5** aufgestellt, dass antizipative Anpassungen im letzten Kontakt vor einer Abwärtsstufe die Fokussierung der GRFs sowie die Position des ermittelten Schnittpunkts im gestörten Kontakt nach der Stufe beeinflussen.

1.2 Kontrolle des zweibeinigen Gehens bei Mensch und Modell

Für die motorische Kontrolle des menschlichen Gangs werden in der Literatur unterschiedlichste Strategien beschrieben (z.B. Goswami & Vadakkepat, 2018; Patla, 2003). Im Rahmen dieses Kapitels folgt zunächst eine Beschreibung von drei bioinspirierten Kontrollstrategien (Feedforward-, Feedback- und antizipative Strategie), welche für die Erzeugung beziehungsweise Anpassung von Stimulationsmustern der Beinmuskeln bei neuromuskuloskelettalen Modellen eingesetzt werden. Anschließend wird betrachtet, wie Menschen das Gleichgewicht auf Basis unterschiedlicher Sensorsysteme kontrollieren und ihren Körper in aufrechter Position halten. Dabei liegt das Hauptaugenmerk auf der VPP-Kontrollstrategie.

1.2.1 Beinkontrolle

Die rhythmischen Stimulationsmuster agonistischer und antagonistischer Muskelgruppen, welche grundlegend für zyklische Bewegungen wie Gehen, Laufen oder Schwimmen sind, werden durch zentrale Mustergeneratoren erzeugt. Zentrale Mustergeneratoren, auch Oszillatoren genannt, sind neuronale low-level Netzwerke. Die CPG Netzwerke, die für die Fortbewegung verantwortlich sind, befinden sich im Rückenmark (Grillner, 2006). Erste Hinweise auf die Generierung zyklischer Aktivierungsmuster von neuronalen Schaltkreisen im Rückenmark, wurden bei dezerebrierten Katzen gefunden, welche trotz der Trennung des Rückenmarks vom Gehirn Schrittbewegungen auf einem

Laufband durchführten (Brown, 1911; Sherrington, 1910). Das Laufband diente bei diesen Versuchen als Auslöser der Bewegung. Das Signal zur Bewegungsauslösung erhalten die CPGs bei einer intakten Verbindung vom Gehirn. Shik et al. (1966, 1969) konnten bei einer dezerebrierten Katze nachweisen, dass durch eine elektrische Stimulierung des Mittelhirns Gehbewegungen initiiert werden. Die Katze ging bei zunehmender Stimulationsstärke erst zum Trab und dann zum Galopp über.

Aufgrund der motorischen Redundanz und der hohen Anzahl an Muskeln, die bei der Fortbewegung beteiligt sind, ist es noch unklar, wie CPGs entsprechende Aktivierungsmuster für unterschiedliche Gangarten und Geschwindigkeiten erzeugen. Die Muskel-Synergie-Hypothese beruht darauf, dass ein großer Anteil an elektromyografischen Mustern durch die lineare Kombination einer geringen Anzahl an Grundwellenformen reproduziert werden können (z.B. d'Avella et al., 2003; Ivanenko et al., 2006; Ting & Macpherson, 2005). Für das Gehen und Laufen wurden fünf Grundwellenformen identifiziert (Cappellini et al., 2006; Sartori et al., 2013). Der Zeitpunkt der Erzeugung dieser Grundwellen scheint für die Bestimmung der Geschwindigkeit entscheidend zu sein (Aoi et al., 2019).

Mittlerweile ist die Existenz von CPGs sowohl bei wirbellosen Tieren als auch bei Wirbeltieren nachgewiesen (Ijspeert, 2008). Beim Menschen wird ihre Existenz allerdings noch diskutiert (Minassian et al., 2017) und auch die Muskel-Synergie-Hypothese ist noch nicht experimentell bestätigt (Tresch & Jarc, 2009). Unabhängig davon wird die CPG-Kontrolle, auch Feedforward-Kontrolle genannt, zur Reproduzierung der grundlegenden Eigenschaften des zyklischen, menschlichen Gangs bei computergestützten Stimulationen des menschlichen Gangs genutzt (z.B. Aoi et al., 2010; Taga et al., 1991). Auch die Anwendbarkeit der fünf Grundwellenformen für die Erzeugung des Feedforward-Signals für unterschiedliche Ganggeschwindigkeiten wurde bei einem Computermodell nachgewiesen (Aoi et al., 2019). Bei Modellen mit reiner Feedforward-Kontrolle werden allerdings keine sensorischen Informationen verarbeitet, was dazu führt, dass sie nur für das ungestörte Gehen auf ebenem Untergrund geeignet sind (Kuo, 2002).

Beim alltäglichen Gehen ist der Untergrund allerdings in den seltensten Fällen eben und der Mensch muss ständig auf Untergrundstörungen reagieren. Bei unerwarteten Untergrundstörungen sind willkürliche (beabsichtigte) Reaktionen zu langsam um die dynamische Stabilität aufrechtzuerhalten (Reaktionszeit ~ 200 ms, (Patla, 2003)). Daher reagiert der Körper z.B. beim Stolpern über unerwartete Hindernisse (z.B. Schillings et al., 2000) oder, wie in Abb. 2 dargestellt, bei unvorhersehbaren Veränderungen des Bodenniveaus (z.B. Klint et al., 2009; Müller et al., 2020; van der Linden et al., 2007) mit Reflexen (Reaktionszeit < 100 ms, (Patla, 2003)). Auch durch externe Stöße auf den Körper während des Gehens (Hof & Duysens, 2018), rutschige Oberflächen (Marigold & Patla, 2002) oder Laufbandstörungen (Beschleunigung oder Abbremsen des Laufbands während der Standphase, Sloat et al., 2015) werden Reflexe ausgelöst.

Als Reflexe werden schnelle, unwillkürliche Reaktionen bezeichnet, welche aufgrund von Feedback-Signalen somatosensorischer Sensoren erfolgen. Die Feedback-Signale der Sensoren können sowohl eine short-loop Reflexantwort über das Rückenmark (spinaler Reflex) als auch eine long-loop Reflexantwort, bei der Teile des Gehirns miteinbezogen werden, hervorrufen (Macefield, 2009; Zaier, 2019). Zu den somatosensorischen Sensoren zählen beispielweise die Propriozeptoren von Muskel-Sehnen-Einheiten (engl. muscle-tendon units, MTUs) bei welchen grundsätzlich zwischen Muskelspindeln und Golgi-Sehnenorganen unterschieden wird. Muskelspindeln sind besondere Fasern im Muskel, die nicht zur Kraftentwicklung beitragen, aber in der Lage sind, die Länge von

Skelettmuskeln zu registrieren. Muskelspindeln können sogenannte Muskeldehnreflexe verursachen. Beispielsweise wird bei einem Schlag auf eine Sehne der Muskel gedehnt. Zum Schutz vor Überdehnung löst die registrierte Längenänderung eine Aktivierung des Muskels aus. Da bei diesem Reflex das Feedback-Signal und die Reaktion vom selben Muskel ausgehen, wird er auch als monosynaptischer Reflex bezeichnet. Golgi-Sehnenorgane liegen im Bereich der Sehnen, nahe dem Muskelansatz und registrieren die Muskelspannung. Der sogenannte Sehnenreflex entspricht einem umgekehrten Dehnreflex und führt als Schutz vor Überspannung zu einer Hemmung des Muskels. Auch hier gehen Feedback-Signal und Reaktion vom selben Muskel aus. Neben den monosynaptischen Reflexen gibt es auch polysynaptische Reflexe. Diese werden beispielsweise durch Mechanorezeptoren in der Haut ausgelöst. Bei polysynaptischen Reflexen befinden sich Rezeptor und Effektor des Reflexbogens in unterschiedlichen Regionen. Ein Beispiel für einen polysynaptischen Reflex ist der Beugereflex. Bei einem Tritt auf einen spitzen Gegenstand werden die Beugemuskeln (Flexoren) der entsprechenden Körperhälfte aktiviert und die Strecker (Extensoren) gehemmt. Um die Stabilität aufrechterhalten zu können, wird auch die nicht betroffene Körperhälfte miteinbezogen. Hier werden die Flexoren gehemmt und die Extensoren aktiviert. (Feigenpan, 2017)

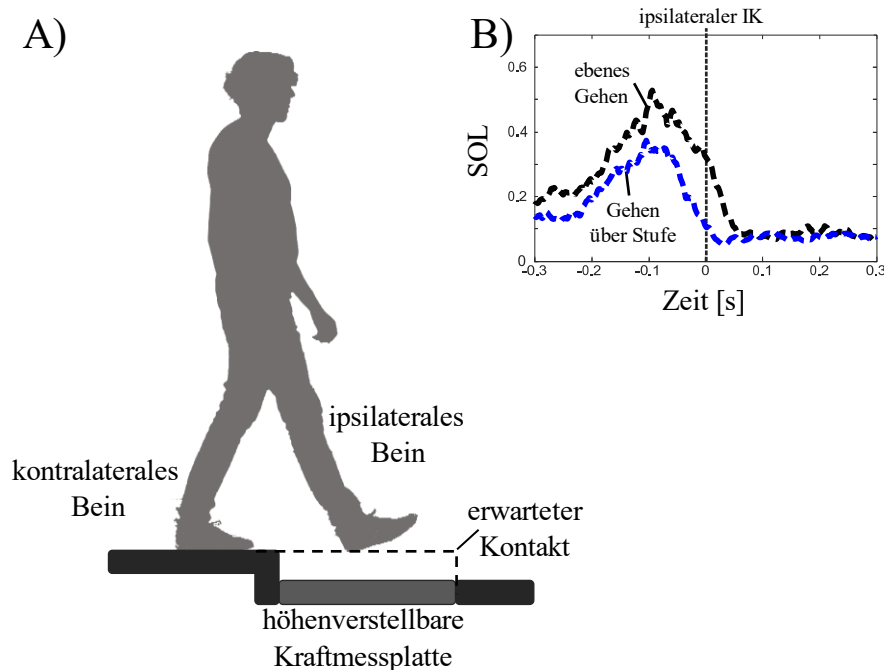


Abb. 2. Feedback-Kontrolle bei der Bewältigung von verdeckten Abwärtsstufen

Bei nicht erwarteten Untergrundstörungen wie beispielsweise verdeckten Abwärtsstufen reagiert der Mensch unwillkürlich mit Reflexen und kann so die dynamische Stabilität aufrechterhalten. Bei einer experimentellen Untersuchung führten Müller et al. (2020) Untersuchungen mit sichtbaren und verdeckten Abwärtsstufen mittels einer höhenverstellbaren Kraftmessplatte durch. Die Verdeckung der Kraftmessplatte erfolgte durch ein dünnes Papier. Im Rahmen der Versuche mit verdeckter Kraftmessplatte wurden bei mehreren Durchgängen die Höhe der Kraftmessplatte zufällig zwischen 0 cm (eben, verdeckt) und 10 cm (Abwärtsstufe, verdeckt) variiert (A). Dadurch wussten die Probanden*innen nicht, ob sie eine Abwärtsstufe bewältigen müssen oder nicht. Beim Vergleich der Versuche mit verdeckter Abwärtsstufe (10 cm) mit dem ebenen Gehen (0 cm, sichtbar) über eine nicht verdeckte Kraftmessplatte war auffällig, dass die Probanden*innen (Alter: $26,8 \pm 5,3$ Jahre) bei den Versuchen mit verdeckter Abwärtsstufe, vermutlich ausgelöst durch den ausbleibenden, erwarteten, ebenen Kontakt (0 cm) den Plantarflexor *M. gastrocnemius medialis* (GAS) des ipsilateralen Beins bereits vor dem tatsächlichen initialen Kontakt (IK) aktivierten (B).

Bei der Simulation des menschlichen Gangs mit computergestützten Modellen ist es möglich, rhythmische Bewegungsmuster (unabhängig von CPGs) durch Reflexschleifen zu erzeugen (Geyer & Herr, 2010). Diese Kontrollstrategie wird als Feedback- oder Reflex-Kontrolle bezeichnet. Da Modelle mit Feedback-Kontrolle in der Lage sind sensorische Informationen zu verarbeiten, können sie die rhythmischen Bewegungsmuster bei unerwarteten Störungen verändern und so beispielsweise Untergrundänderungen wie Abwärtsstufen bewältigen.

Aufgrund biologischer Erkenntnisse ist es allerdings nicht sehr wahrscheinlich, dass die Bewegungsmuster auch bei der menschlichen Fortbewegung ausschließlich durch Reflexschleifen erzeugt werden. Vielmehr wird angenommen, dass Reflexe die Aktivierungsmuster der CPGs, basierend auf dem aktuellen Zustand des Körpers an die Umgebung anpassen (z.B. Dzeladini et al., 2019; Grillner & El Manira, 2020). Viele computergestützte Modelle kombinieren daher Feedforward- und Feedback-Kontrolle. Durch die Kombination beider Kontrollstrategien konnte bei den Modellen beispielsweise eine verbesserte Modellierung von unterschiedlichen Ganggeschwindigkeiten und Schrittlängen nachgewiesen werden (Dzeladini et al., 2014).

Nicht nur Reflexe nehmen Einfluss auf die Bewegungsmuster der CPGs. Der Mensch ist in der Lage auf Basis visueller Wahrnehmung den Gang, insbesondere bei Ausweichmanövern oder bei der Überwindung von Hindernissen, präzise zu planen (Drew et al., 2008; Grillner & El Manira, 2020). Das Sehen ist für die Planung der Fortbewegung über mehrere Schritte hinweg entscheidend, da es Raum-Zeit-Informationen, welche supraspinal (d.h. im Gehirn) verarbeitet werden, über die Umgebung liefert (Higuchi, 2013; Patla, 1997). Daher können Anpassungen der Feedforward-Muster, basierend auf Erfahrungswerten, bereits vor dem Erreichen des Hindernisses geplant und angewendet werden (Patla, 2003). Die Kontrollstrategie, bei der vorausschauende Anpassungen vor einer vorhersehbaren Untergrundstörung (Abb. 3) erfolgen, wird als antizipative Kontrolle bezeichnet.

Bei experimentellen Untersuchungen wurden antizipative Anpassungen zum Beispiel vor dem Übergang von unterschiedlichen Bodensteifigkeiten (Yumbla et al., 2019), vor der Überwindung von Hindernissen unterschiedlicher Höhe (Müller et al., 2010; Patla & Rietdyk, 1993) und vor dem Übergang vom ebenen Gehen zum Treppensteigen (Peng et al., 2016) nachgewiesen. Müller et al. (2020) konnten in einer Studie (Abb. 3) zeigen, dass Proband*innen bei der Bewältigung von Abwärtsstufen die vorausschauenden Adaptionen in Abhängigkeit von der Störungshöhe vornahmen. Grundsätzlich führten die muskulären Anpassungen in den genannten Experimenten zu veränderten Gehgeschwindigkeiten und Schrittlängen oder zu einer Höhenregulation des CoM infolge angepasster Gelenkwinkel.

Im Gegensatz zur Feedforward- und Feedback-Kontrolle wird die antizipative Kontrolle nicht für die Generierung von grundlegenden Bewegungsmustern bei computergestützten Modellen verwendet, sondern um die Bewegungsmuster anderer Kontrollstrategien anzupassen. Taga (1998) erweiterte beispielsweise sein CPG basiertes Modell um eine antizipative Strategie. Das Modell war in der Lage, Hindernisse zu überwinden, indem die Schrittlängen vor dem Hindernis und die Flugkurve des Schwungbeins verändert wurden. Durch die Anpassung von Reflexschleifen mittels supraspinaler Kontrolle, zeigten Song und Geyer (2015) in einer weiteren Studie, dass ihr Reflexmodell neben der Überwindung von Hindernissen auch andere Bewegungsaufgaben, wie Treppensteigen oder das Gehen über eine Rampe, bewältigen kann.

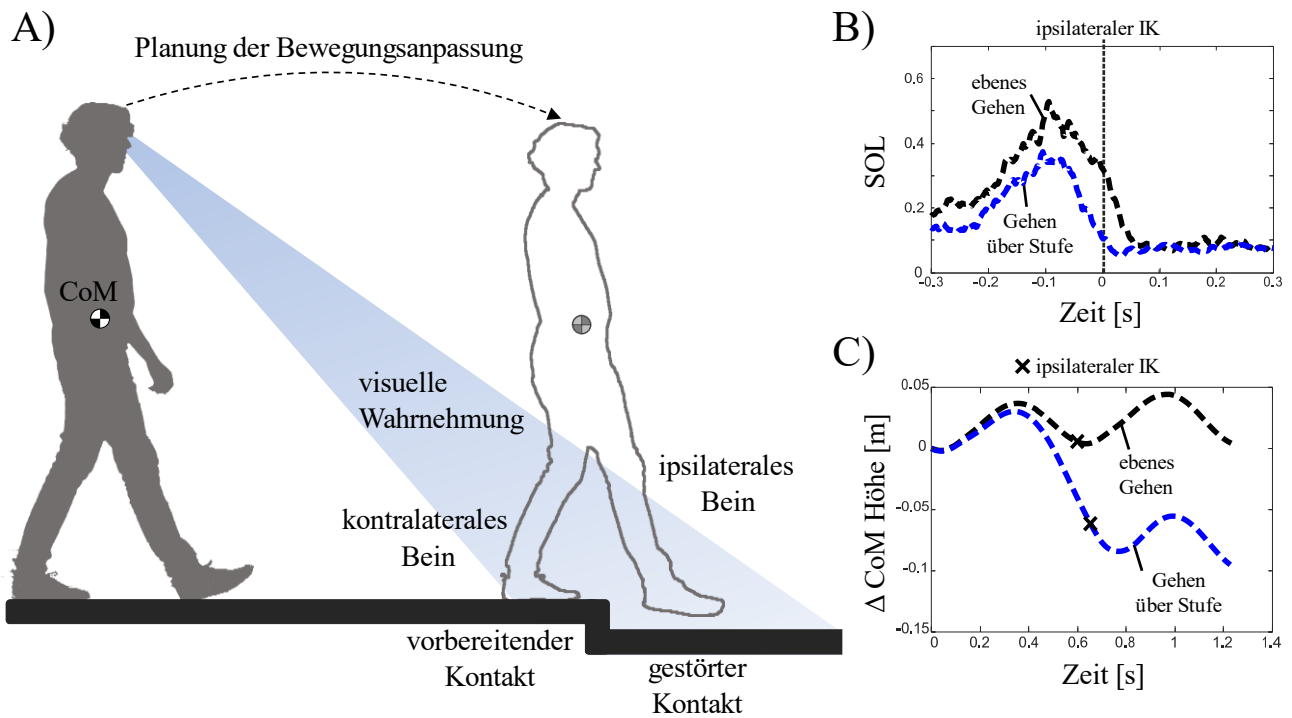


Abb. 3. Antizipative Kontrolle bei der Bewältigung von sichtbaren Abwärtsstufen

Bei der antizipativen Strategie wird das Hindernis frühzeitig visuell wahrgenommen (A). Basierend auf Erfahrungswerten werden dann Anpassungen vorgenommen, um das Hindernis zu bewältigen (Patla, 2003). Müller et al. (2020) untersuchten beispielsweise in einer Studie die antizipativen Anpassungen junger Probanden*innen (Alter: 26.8 ± 5.3 Jahre) im vorbereitenden (letzten) Kontakt vor einer sichtbaren Abwärtsstufe. Im Vergleich zum ebenen Gehen wurde die Muskelaktivität der Plantarflexoren *M. gastrocnemius medialis* (GAS) und *M. soleus* (SOL) des kontralateralen Beins zur Bewältigung der Abwärtsstufe (Höhe $h = 10$ cm) während der letzten 200 ms vor dem ipsilateralen Initialkontakt (IK) signifikant reduziert (B). Dadurch beugten die Probanden*innen sowohl das Sprunggelenk als auch das Kniegelenk stärker und brachten ihren Körperschwerpunkt (engl. center of pressure, CoM) auf ein niedrigeres Höhenniveau.

1.2.2 Gleichgewichtskontrolle

Bei der Bipédie stellt die Fähigkeit den Oberkörper beziehungsweise den gesamten menschlichen Körper in einer nahezu aufrechten Position zu balancieren eine Schlüsselkompetenz dar (Maus et al., 2010; Sharbafi & Seyfarth, 2015). Die Kontrolle des Gleichgewichts erfolgt durch einen sensorbasierten Regelkreis. Der Mensch nutzt propriozeptive, vestibuläre und visuelle Informationen, um die Lage des eigenen Körpers im Raum abschätzen zu können (Mergner et al., 2003; Peterka, 2002). Registriert er Abweichungen vom aufrechten Gang, werden absteigende motorische Bewegungen gesendet, um Muskelaktivitäten zu verändern und so korrigierende Kräfte zu generieren (Reimann et al., 2020).

Bei der Simulation des menschlichen Gangs spielte die Gleichgewichtskontrolle des Oberkörpers zunächst eine eher untergeordnete Rolle. Die sogenannten Template-Modelle (Abb. 4), wie beispielsweise das Feder-Masse-Modell (Blickhan, 1989; McMahon & Cheng, 1990), wurden verwendet, um Teilfunktionen des menschlichen Gangs zu untersuchen. Das Feder-Masse-Modell, bestehend aus einer einzelnen, masselosen Feder und einem Massepunkt, wurde später um eine zweite Feder erweitert (Geyer et al., 2006) und erhielt anschließend einen starren Körper, der den Oberkörper

repräsentiert und die Punktmasse ersetzt (Poulakakis & Grizzle, 2007; Sharbafi et al., 2013). Diese Erweiterung ermöglichte die modellbasierte Untersuchung der Gleichgewichtskontrolle, wofür in der Folge unterschiedliche Konzepte vorgestellt wurden. Beispielsweise verwendeten Rummel und Seyfarth (2010) für die Stabilisierung des Rumpfes passive (lineare) Federn. Um das nicht lineare Verhalten des Hüftdrehmoments beim Menschen modulieren zu können, schlugen Sharbafi und Seyfarth (2015) später ein Modell vor, bei welchem während der Doppelstützphase die Hüftsteifigkeit durch die Abstimmung von Federeigenschaften in Abhängigkeit eines Feedback-Signals der Beine angepasst wurde. Während der Einzelstützphase erfolgte die Stabilisierung des Oberkörpers anhand des VPP-Konzepts, welches Maus et al. (2010) mithilfe des VPP-Modells vorstellten. Das VPP-Konzept beruht auf der Beobachtung, dass sich beim Menschen die GRFs während des Gehens in einem als VPP bezeichneten Punkt, oberhalb des CoMs schneiden (Abb. 5). Für die Umsetzung der VPP-Kontrolle fügten Maus et al. (2010) dem VPP-Modell Hüftmomente bei, welche sicherstellten, dass die GRFs stets in den VPP geleitet werden.

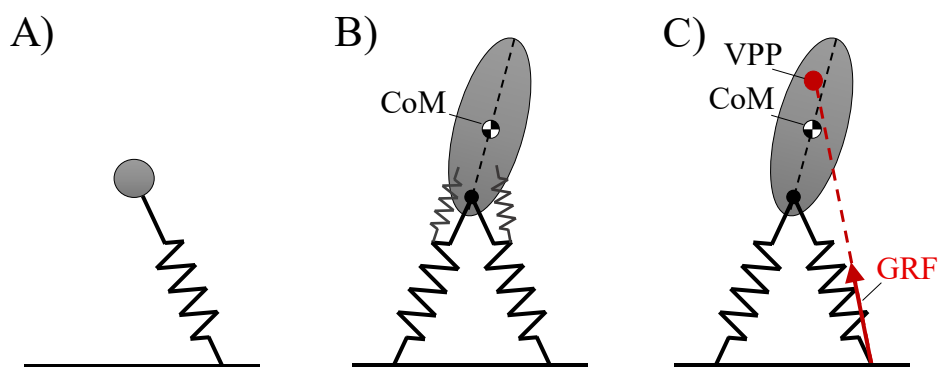


Abb. 4. Template-Modelle zur Beschreibung des menschlichen Gehens

(A) zeigt das Feder-Masse-Modell (Blickhan, 1989; McMahon & Cheng, 1990), dessen punktförmige Masse bei Nachfolgemodellen durch einen Oberkörper ersetzt wurde. Die Erweiterung des Feder-Masse-Modells erforderte eine Gleichgewichtskontrolle zum Balancieren des Oberkörpers. Diese kann wie in (B) dargestellt durch passive (Rummel & Seyfarth, 2010) oder aktive Federn (Sharbafi & Seyfarth, 2015) erfolgen. Ein weiterer Ansatz war grundlegend für das VPP-Modell (C). Bei diesem Modell wurde der Oberkörper durch das Hinzufügen von Hüftmomenten stabilisiert, die sicherstellen, dass die Bodenreaktionskräfte (engl. ground reaction forces, GRF) stets in einen Punkt, den sogenannten virtuellen Drehpunkt (engl. virtual pivot point, VPP), oberhalb des Körperschwerpunkts (engl. center of pressure, CoM) zeigen. (Abbildung adaptiert von Vielemeyer et al. (2021))

Maus et al. (2010) interpretierten den GRF-Schnittpunkt als Drehpunkt eines aufgehängten, virtuellen Pendels, welches nach einer Störung (Auslenkung) wieder in senkrechte Position zurückkehrt und dadurch Stabilität verleiht. Allerdings ist die Winkelbeschleunigung eines virtuellen Pendels mit verteilter Masse um 180° zu der des menschlichen Gangs verschoben (Gruben & Boehm, 2012). Aus diesem Grund erhielt der VPP in anderen Studien auch andere Bezeichnungen (engl. divergent point, DP (Gruben & Boehm, 2012) oder engl. intersection point, IP (Vielemeyer et al., 2019)). Gruben und Boehm (2012) erklären die stabilisierende Wirkung des VPPs anhand eines schaukelnden, starren Körpers, welcher keine Phasenverschiebung im Vergleich zum menschlichen Gang aufweist und sich selbständig, aufgrund eines GRF-Schnittpunkts oberhalb des CoMs, stabilisiert (Lipscombe, 1993). Bei diesem Vergleich wird jedoch nicht berücksichtigt, dass der Mensch von einem starren Körper

abweicht, da er die Massen der einzelnen Segmente beim Gehen durch seine Gelenke im Raum bewegt.

Obwohl somit die stabilisierende Wirkung des VPPs noch nicht eindeutig belegt werden konnte, wurde er bisher bei allen VPP bezogenen, experimentellen Studien zum menschlichen Gehen (Maus et al., 2010) und Laufen (Drama & Badri-Sprowitz, 2020) beobachtet. Bei den Studien zum menschlichen Gehen konnten weder verschiedenen Ganggeschwindigkeiten (Gruben & Boehm, 2012; Vielemeyer et al., 2021), veränderte Oberkörperneigungen (Müller et al., 2017) noch extrinsische Störungen wie verdeckte oder sichtbare Abwärtsstufen (Drama et al., 2020; Vielemeyer et al., 2019) verhindern, dass die GRFs auf den VPP ausgerichtet waren. Auch bei einigen Tieren wie Hunden (Maus et al., 2010), Makaken (Blickhan et al., 2018) oder Vögeln (Maus et al., 2010) wurde der VPP beobachtet. Dies legt die Vermutung nahe, dass es sich beim VPP-Konzept um einen gemeinsamen, grundlegenden Mechanismus handelt. Es wird allerdings noch diskutiert, ob der VPP, wie beim VPP-Modell, als Zielvariable zur Auswahl von Gangmustern dient, oder ob er aufgrund eines intelligenten Zusammenspiels des neuromuskuloskelettalen Systems entsteht (Vielemeyer, 2022).

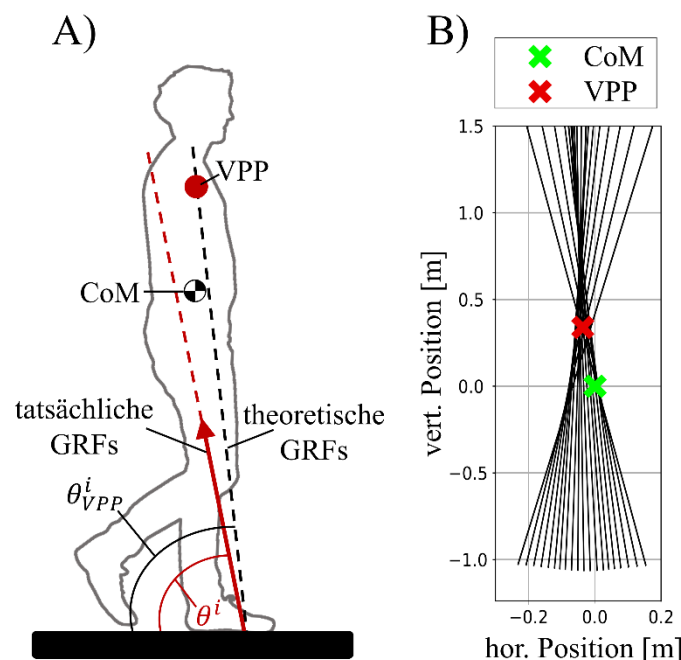


Abb. 5. VPP basierte Kontrolle

Beim menschlichen Gehen befindet sich der virtuelle Drehpunkt (engl. virtual pivot point, VPP) oberhalb des Körperschwerpunkts (engl. center of mass, CoM). Allerdings schneiden sich nicht alle Aktionslinien der Bodenreaktionskräfte (engl. ground reaction forces, GRF) ausgehend vom Druckpunkt (engl. center of pressure, CoP) während der Einzelstützphase direkt im VPP. Einige laufen knapp daran vorbei (A). Für eine Bestimmung der Fokussierung der GRFs wird das Bestimmtheitsmaß R^2 (engl. coefficient of determination) verwendet. Die Berechnung des R^2 erfolgt mithilfe der Winkel zwischen den tatsächlichen GRFs (θ^i) und den theoretischen GRFs (θ_{VPP}^i), welche ausgehend vom CoP stets direkt Richtung VPP zeigen. In (B) ist exemplarisch ein VPP-Plot für das ebene ungestörte Gehen in einem CoM-zentrierten Koordinatensystem dargestellt.

Für die Bestimmung des VPPs werden die GRFs der Einzelstützphase eines Schrittes, ausgehend vom Druckpunkt, in ein CoM-zentriertes Koordinatensystem gelegt. Anschließend wird mittels Optimierung der Punkt gesucht, dessen quadrierte, senkrechte Abstände zu den Kraftvektoren minimal sind.

Die Position des ermittelten Punktes stellt gleichzeitig die Position des VPPs in Bezug auf den CoM dar. Mithilfe des Bestimmtheitsmaßes R^2 (engl. coefficient of determination) ist es dann möglich, die Fokussierung der GRFs auf den VPP zu bewerten. Adaptiert von den Studien von Herr and Popovic (2008) und Vielemeyer et al. (2019) kann für die Berechnung des R^2 folgende Formel verwendet werden:

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^N (\theta^i - \theta_{VPP}^i)^2}{\sum_{i=1}^N (\theta^i - \bar{\theta})^2}$$

Wie in Abb. 5 dargestellt, sind θ_{VPP}^i die Winkel theoretischer GRFs, welche zu jedem Messzeitpunkt i ausgehend vom Druckzentrum (engl. center of pressure, CoP) direkt in den VPP zeigen, und θ^i die Winkel zwischen den tatsächlichen GRFs in Bezug auf den Boden. $\bar{\theta}$ ist der Mittelwert aller θ^i . Bei einem maximalen R^2 von 1 stimmen die Winkel der tatsächlichen und theoretischen GRFs zu jedem Zeitpunkt überein. Sind die Werte für R^2 kleiner als 1 oder negativ, spricht dies für eine geringere Fokussierung der tatsächlich ermittelten GRFs. Alternativ zum R^2 berechneten Müller et al. (2017) die Variable VPP_RMSD, welche den Mittelwert der quadrierten, senkrechten Abstände zwischen dem VPP und den ermittelten Kraftvektoren darstellt. Da die Einheit [mm] der Variable VPP_RMSD nicht normalisiert ist, ist sie allerdings nicht dafür geeignet, die Ergebnisse unterschiedlicher Studien zu vergleichen. (Für weitere Informationen siehe Vielemeyer, 2022)

1.3 Topologie und Funktionsweise neuromuskuloskelettaler Modelle

Obwohl die in Abb. 4 gezeigten Varianten des Feder-Masse-Modells gute Vorhersagen über die menschliche Gangdynamik liefern, sind sie nicht für die Untersuchung des Zusammenspiels zwischen den neuronalen, muskulären und skelettalen Komponenten während des menschlichen Gangs und somit nicht für die Untersuchung der unterschiedlichen Strategien zur Beinkontrolle geeignet. Auch um den Einfluss des neuromuskuloskelettalen Systems auf die Entstehung des VPPs untersuchen zu können, werden komplexere Modelle als das Feder-Masse-Modell benötigt. Bei den entsprechenden Fragestellungen dieser Arbeit bietet sich die Anwendung von neuromuskuloskelettalen Modellen an. Diese Modelle zeichnen sich im Vergleich zum Feder-Masse-Modell dadurch aus, dass ihre Beine in mehrere Segmente unterteilt sind. Um die Segmente bewegen zu können sind diese mit Muskel-Sehnen-Komplexen ausgestattet, welche für die Erzeugung von Muskelkräften Stimulationen von einer neuronalen Einheit erhalten. Die Berechnung von Segmentbewegungen und Gelenkmomenten anhand von Muskelkräften wird als prädiktive, dynamische Vorwärtssimulationen bezeichnet (Geijtenbeek, 2019). Bei diesem Vorgehen wird die aus experimentellen Untersuchungen bekannte, inverse, dynamische Simulation zur Ermittlung von Gelenkmomenten und Muskelkräften anhand getrackter Bewegungen umgekehrt.

Obwohl im Laufe der Zeit viele unterschiedliche neuromuskuloskelettale Modelle entwickelt wurden, ähneln sich diese in ihrer Topologie. Die gemeinsame Gesamtstruktur lässt sich in drei Modellierungsebenen unterteilen: mechanischer, muskulärer und neuronaler Layer (Abb. 6). In den folgenden Absätzen wird der Aufbau neuromuskuloskelettaler Modelle anhand des Reflexmodells von Geyer und Herr (2010) beschrieben, welches basierend auf dem bipeden Feder-Masse-Modell in der Entwicklungsumgebung Matlab® Simulink® implementiert wurde. Da das Reflexmodell die Kinematik

und Dynamik des gleichmäßigen, menschlichen Gangs erstaunlich gut vorhersagt, wird das Modell in dieser Arbeit für die Untersuchungen der einzelnen Kontrollstrategien verwendet.

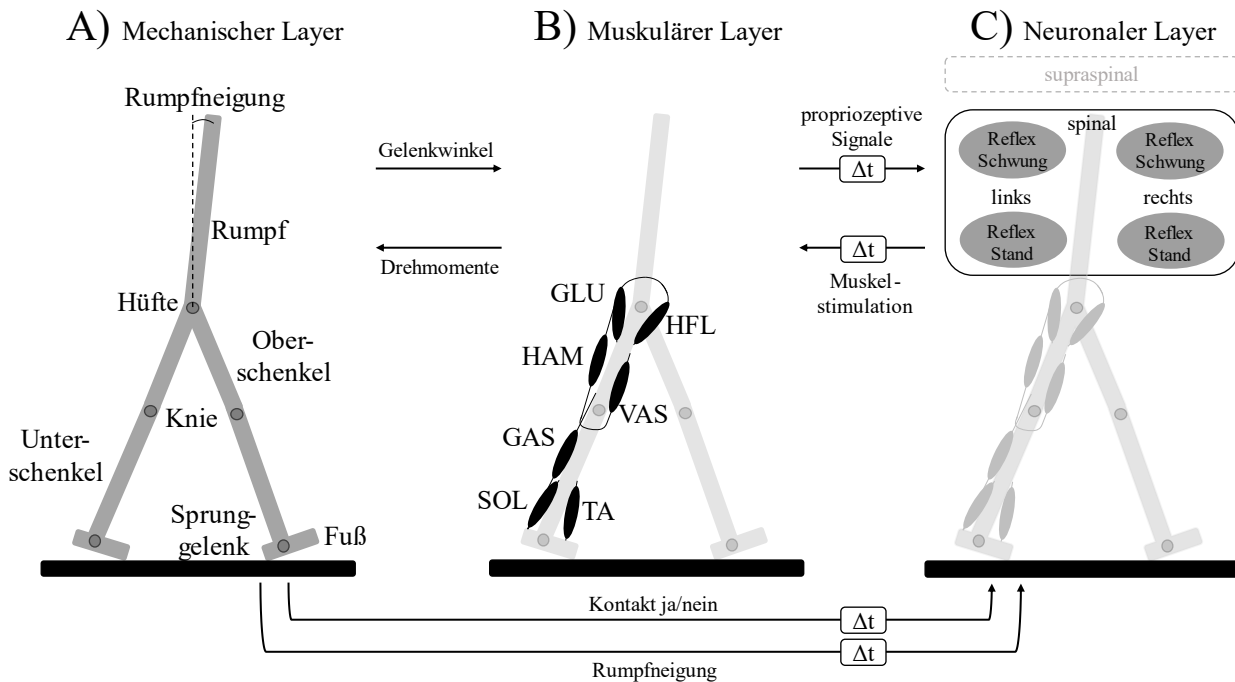


Abb. 6. Modellierungsebenen neuromuskuloskelettaler Modelle am Beispiel des Reflexmodells

Die Struktur von neuromuskuloskelettalen Modellen lässt sich grundsätzlich in die drei Modellierungsebenen (A) mechanischer Layer, (B) muskulärer Layer und (C) neuronaler Layer unterteilen. Hier wird die Topologie anhand des 2D (sagittale Ebene) Reflexmodells von Geyer und Herr (2010) beschrieben. Der mechanische Layer zeigt den skelettalen Aufbau des Modells, welcher insgesamt sieben Segmente umfasst, die durch Scharniergelenke miteinander verbunden sind. Beim muskulären Layer sind exemplarisch die sieben Muskel-Sehnen-Einheiten (Gluteus (GLU), Hüftflexoren (HFL), Hamstrings (HAM), Vastus (VAS), Gastrocnemius (GAS), Soleus (SOL), Tibialis Anterior (TA)) gezeigt, über die jedes Bein des Modells verfügt. Grundsätzlich unterscheiden sich neuromuskuloskelettale Modelle darin, wie die Bewegungsmuster durch den neuronalen Layer auf spinaler (low-level) Ebene erzeugt werden. Das ursprüngliche Reflexmodell (Geyer and Herr, 2010) wird nur anhand von Reflexschleifen kontrolliert. Jedes Bein besitzt für die Schwing- und Standphase unterschiedliche Kontrollparameter. Komplexere Varianten des Modells unterteilen den Gangzyklus in mehrere Phasen, was die Anzahl an Kontrollparametern erhöht und/oder erweitern den neuronalen Layer, um eine supraspinale (high-level) Ebene, um den Gang beim Auftreten von Hindernissen (antizipativ) anpassen zu können (z.B. Song and Geyer, 2015). Die Layer von neuromuskuloskelettalen Modellen interagieren durch den Austausch von Signalen. Da die neuronale Übertragung von Informationen beim Menschen Zeit in Anspruch nimmt, werden auch beim Reflexmodell die Signale zwischen dem neuronalen Layer und anderen Layern zeitlich verzögert (Δt). (Abbildung adaptiert von Geyer und Seyfarth (2019))

1.3.1 Mechanischer Layer

Der mechanische Layer (Abb. 6A) beschreibt das menschliche Skelett mittels vereinfachter, kinematischer Ketten. Die Segmente von neuromuskuloskelettalen Modellen sind durch Gelenke miteinander verbunden. Bei dem Reflexmodell handelt es sich um ein 2D-Modell. Daher sind die Hüft-, Knie- und Sprunggelenke als Scharniergelenke modelliert. Die Beine bestehen aus je drei Segmenten. Sowohl die Füße (je 1,25 kg), Unter- (je 3,50 kg) sowie Oberschenkel (je 8,5 kg) weisen eine anthropomorphe Masse auf. Das Modell ist zusätzlich mit einem Rumpf ausgestattet, in welchem die

gesamte Masse (53 kg) eines menschlichen Oberkörpers inklusive Arme und Kopf konzentriert ist. Um den Rechenaufwand bei der Simulation in Grenzen zu halten, sind alle sieben Segmente im Gegensatz zu den menschlichen Knochen als starre Körper implementiert.

Der mechanische Layer interagiert mit den anderen Layern anhand unterschiedlicher Signale. Dem muskulären Layer werden Gelenkwinkel übergeben, da diese für die Bestimmung der Muskellängen benötigt werden. Umgekehrt erfolgt die Berechnung der Gelenkmomente anhand von Muskelkräften. Für den neuronalen Layer liefert der mechanische Layer Informationen über die Rumpfeigung und Signale zur Unterscheidung von Schwung- und Standphase. Beim Menschen sind für die Wahrnehmung der Rumpfeigung, das Vestibularorgan im Mittelohr, propriozeptives Feedback und die visuelle Wahrnehmung verantwortlich (Mergner et al., 2003; Peterka, 2002). Zur Unterscheidung zwischen Schwung- und Standphase eines Beins registriert der mechanische Layer, nach Vorbild der Mechanorezeptoren in der menschlichen Haut, den Kontakt zwischen Fuß und Untergrund (Abb. 6).

1.3.2 Muskulärer Layer

Im muskulären Layer werden die Muskelkräfte beziehungsweise die Momente erzeugt, die für die Bewegung der Segmente sorgen. Die Berechnung der Muskelkräfte erfolgt oft mithilfe des Hill-Modells (Hill, 1938). Es ist von Vorteil, dass bei der Modellierung der Muskel-Sehnen-Einheiten nach Hill die Eigenschaften des biologischen Vorbilds berücksichtigt werden, denn Muskeln reduzieren im Vergleich zu mechanischen Aktuatoren den Kontrollaufwand (Haeufle et al., 2020).

Das Muskel-Sehnen Modell nach Hill besteht grundsätzlich aus drei Komponenten: dem kontraktile Element (engl. contractile element, CE), dem parallel elastischen Element (engl. parallel elastic element, PEE) und dem seriell elastischen Element (engl. serial elastic element, SEE). Beim SEE werden die Sehnen, welche sich an beiden Muskelenden befinden, zu einer Feder zusammengefasst. An das SEE sind die anderen beiden Elemente parallelgeschaltet. Das CE repräsentiert den Muskel und das PEE die elastische Eigenschaft des Bindegewebes, welches den Muskel umschließt. Mittlerweile gibt es mehrere Varianten des Muskel-Sehnen Modells nach Hill. Beispielsweise weist das beim Reflexmodell verwendete Muskelmodell mit dem BEE (engl. buffer elastic element) ein weiteres Element auf, welches verhindert, dass das aktive CE kollabiert (Abb. 7).

In Abb. 6B sind die sieben MTUs dargestellt, über welche jedes Bein des Reflexmodells verfügt. Die individuellen Parameter der MTUs wurden anhand experimenteller Untersuchungen festgelegt (Yamaguchi et al., 1990) und unterscheiden sich beispielsweise bezüglich ihrer maximalen isometrischen Kraft, ihrer maximalen Kontraktionsgeschwindigkeit und ihrer optimalen Länge. Diese Parameter beeinflussen auch die Kraftgenerierung des CEs, welche von der Kraft-Längen- und der Kraft-Geschwindigkeits-Relation, der maximalen isometrischen Kraft und vom Zustand der Aktivierung abhängt. Der Aktivierungszustand steht beim Reflexmodell wiederum in Beziehung mit dem Muskelstimulationssignal, welches der muskuläre Layer vom neuronalen Layer erhält. Umgekehrt übergibt der muskuläre Layer propriozeptive Muskelkraft- und Muskellängen-Signale an den neuronalen Layer.

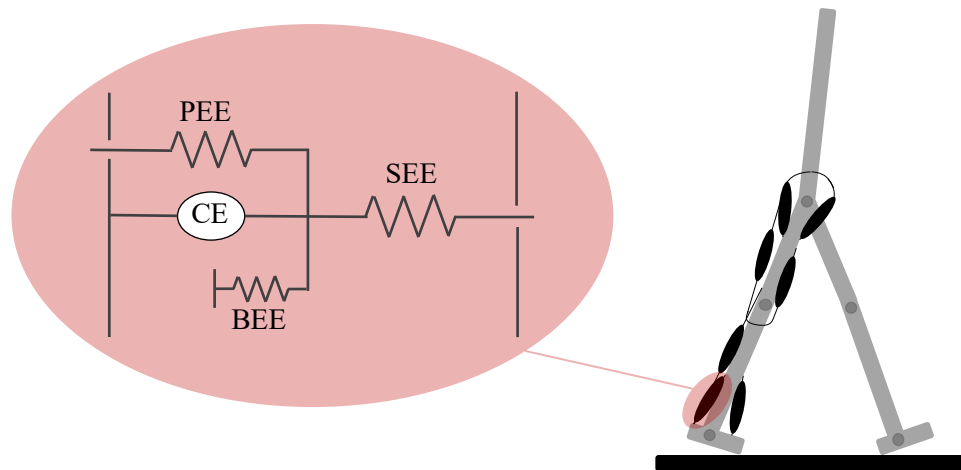


Abb. 7. Hill-Modell einer Muskel-Sehnen-Einheit

Das Muskel-Sehnen Modell nach Hill besteht aus drei Hauptkomponenten: dem kontraktile Element (engl. contractile element, CE), dem parallel elastischen Element (engl. parallel elastic element, PEE) und dem seriell elastischen Element (engl. serial elastic element, SEE). Die Elemente stehen stellvertretend für den Muskel und das Bindegewebe, das den Muskel umschließt, sowie für die Sehne. Das beim Reflexmodell verwendete Muskel-Sehnen-Modell schützt das aktive CE mithilfe des zusätzlichen BE-Elements (engl. buffer elastic element, BEE) vor dem Kollabieren.

1.3.3 Neuronaler Layer

Neuromuskuloskelettale Modelle unterscheiden sich hauptsächlich hinsichtlich ihrer neuronalen Layer, welche für die Generierung der Bewegungsmuster verantwortlich sind. In Kapitel 1.2 wurden bereits unterschiedliche Strategien zur Kontrolle des menschlichen Gangs vorgestellt. Da die Verarbeitung von Informationen bei der Feedforward- und Feedback-Kontrolle überwiegend im Rückenmark erfolgt, spricht man von low-level Strategien, welche bei neuromuskuloskelettalen Modellen auf spinaler Ebene umgesetzt werden. Für die (antizipative) Anpassung des Gangs aufgrund von Hindernissen oder Störungen wird der neuronale Layer um eine supraspinale Ebene erweitert. Da die Informationen der visuellen Wahrnehmung im Gehirn verarbeitet werden, spricht man bei der antizipativen Kontrolle von einer high-level Strategie.

Beim ursprünglichen Reflexmodell (Geyer & Herr, 2010) erfolgt die Generierung der Gangmuster ausschließlich auf Basis der Feedback-Kontrolle. Hierfür erhält der neuronale Layer bioinspirierte Sensorsignale aus den anderen Layern (siehe Abb. 6) und erzeugt daraus die Stimulationen der Muskeln. Bereits vor der Implementierung des Reflexmodells zeigten Geyer et al. (2003), dass rhythmische Bewegungsmuster durch Reflexschleifen auf Basis von propriozeptiven Signalen erzeugt werden können. In Abb. 8 ist die Reflexschleife zu sehen, die beim vereinfachten Modell zur hüpfenden Fortbewegung eingesetzt wurde und auch grundlegend für die Generierung der Stimulationen beim Reflexmodell ist.

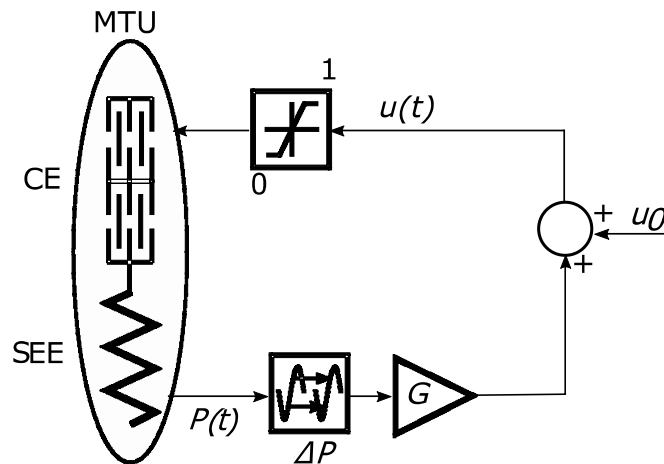


Abb. 8. Reflexschleife für die Feedback-Kontrolle bei neuromuskuloskelettalen Modellen

Vorgestellt wurde die Kontroll-Methode erstmals von Geyer et al. (2003). Sie bildet die Grundlage für die Muskelstimulation beim Reflexmodell von Geyer und Herr (2010) und wird mittlerweile auch bei weiteren neuromuskuloskelettalen Modellen verwendet. Als Feedback-Signal $P(t)$ dienen propriozeptive Muskelkraft- und Muskellängen-Signale der Muskel-Sehnen-Einheit (engl. muscle tendon unit, MTU). $P(t)$ unterliegt ähnlich zur neuronalen Informationsübertragung beim Menschen einer zeitlichen Verzögerung ΔP . Zusätzlich wird das Signal durch den Kontrollparameter G (Gain) verstärkt und mit dem Stimulations-Bias u_0 addiert. Das resultierende Stimulations-Signal $u(t)$ wird zurück zur MTU geleitet und kann nur Werte zwischen 1 und 0 annehmen. (Abbildung übernommen mit der Genehmigung von Geyer und Herr (2010))

Bei den Muskeln des Reflexmodells erfolgt die Generierung des Stimulations-Signals überwiegend durch eigene Kraft- und Längen-Feedbacks oder anhand propriozeptiver Signale anderer Muskeln. Die Muskeln, welche für das Balancieren des Oberkörpers zuständig sind (HAM, GLU, HFL) erhalten unter anderem zusätzlich Informationen über die Oberkörperneigung, welche ebenfalls für die Erzeugung des Stimulations-Signals verwendet wird. Das Gangmuster des Modells lässt sich hauptsächlich durch die Veränderung von Kontrollparametern beeinflussen. Beim Reflexmodell handelt es sich bei den Kontrollparametern überwiegend um Gains G , durch welche die Feedbacksignale verstärkt werden (Abb. 8). Um den spezifischen Anforderungen unterschiedlicher Gangphasen gerecht zu werden, besitzt das Reflexmodell für Stand- und Schwungphase unterschiedliche Kontrollparameter. Mit den gewählten Default-Kontrollparametern von Geyer und Herr erreicht das Reflexmodell eine Ganggeschwindigkeit von 1,38 m/s bei einer Schrittlänge von 0,77 m.

1.3.4 Ermittlung von Kontrollparametern

Es wurde bereits gezeigt, dass durch Modifikation der Default-Kontrollparameter eine Vielzahl an Bewegungsmustern simuliert werden können (z.B. Song & Geyer, 2015, 2018). Damit beispielsweise die Ganggeschwindigkeit des Reflexmodells verändert werden kann, müssen die Reflex-Gains neu festgelegt werden. Geyer und Herr (2010) bestimmten die Default-Kontrollparameter des Reflexmodells per Hand. Alternativ ist es auch möglich, die Reflex-Gains mithilfe von Optimierungs-Algorithmen zu ermitteln.

Grundsätzlich ist noch nicht genau geklärt, wie Menschen ihre Kontrollparameter anpassen. Es wird angenommen, dass der Gang anhand unterschiedlicher Ziele optimiert wird. Experimentelle

Untersuchungen (z.B. Bertram & Ruina, 2001; Selinger et al., 2015; Zarrugh et al., 1974) weisen darauf hin, dass die Minimierung von energetischen Transportkosten eines dieser Ziele ist. Auch die Minimierung der Muskelaktivität während des Gehens könnte eine Rolle spielen, um einem Ermüden der Muskeln vorzubeugen (Crowninshield & Brand, 1981). Neben den Transportkosten (z.B. Falisse et al., 2019; Song & Geyer, 2015; Wang et al., 2012) und der Muskelaktivität (z.B. Ackermann & van den Bogert, 2010; Song & Geyer, 2018) wurden bisher weitere Ziele wie der Erhalt der Kopfstabilität (Veerkamp et al., 2021) oder die Abschwächung der Auswirkung äußerer Kräfte (Dorn et al., 2015) für die Optimierung des Gangs bei neuromuskuloskelettalen Modellen verwendet. Ähnlich wie beim Menschen werden bei Untersuchungen mit neuromuskuloskelettalen Modellen mehrere Zielvariablen für die Auswahl der Gangparameter kombiniert, wodurch sich eine Zielfunktion mit mehreren Komponenten ergibt. Durch Gewichtung der einzelnen Komponenten kann Einfluss auf das optimierte Gangmuster genommen werden. In einer aktuellen Studie (Veerkamp et al., 2021) zur Evaluierung unterschiedlicher Gewichtungen konnte festgestellt werden, dass die Transportkosten zu großen Teilen für die Vorhersage eines physiologischen Gangs beitragen. Die Optimierung der, mit der Muskelermüdung verbundenen Kosten, benötigt allerdings einen geringeren Rechenaufwand und führt auch zu einer menschenähnlichen Muskelaktivierung, Kinematik und Dynamik (Song & Geyer, 2018).

Für die Optimierung bzw. Minimierung der Kostenfunktion wird in vielen Studien (z.B. Dorn et al., 2015; Song & Geyer, 2015, 2018; Wang et al., 2012) die Kovarianzmatrix-Adaptation Evolutionsstrategie (engl. covariance matrix adaptation evolution strategy, CMA-ES) angewendet (Hansen, 2006). Der Code des Optimierungsalgorithmus ist öffentlich zugänglich. Allerdings erfordert die Anwendung in Verbindung mit neuromuskuloskelettalen Modellen fortgeschrittene Software-Entwicklungskennntnisse. Aus diesem Grund entwickelte Geijtenbeek (2019) die Open Source Software SCONE, welche ohne Programmierkenntnisse verwendet werden kann. Für die Ansteuerung der Muskeln kann bei SCONE die Reflex-Kontroll-Strategie von Geyer et al. (2003) ausgewählt werden und für die Optimierung der Kontrollparameter wird die CMA-ES verwendet.

2 Evaluating anticipatory control strategies for their capability to cope with step-down perturbations in computer simulations of human walking

Schreff, L., Haeufle, D.F.B., Vielemeyer, J. & Müller, R., 2022. Evaluating anticipatory control strategies for their capability to cope with step-down perturbations in computer simulations of human walking. *Scientific Reports* 12, 10075.

Hypothese **H1**: Experimentell beobachtete, auf das Reflexmodell übertragene, antizipative Anpassungen erhöhen die Robustheit des Modells gegenüber Abwärtsstufen.



OPEN

Evaluating anticipatory control strategies for their capability to cope with step-down perturbations in computer simulations of human walking

Lucas Schreff^{1,2}✉, Daniel F. B. Haeufle^{3,4}, Johanna Vielemeyer^{1,5} & Roy Müller^{1,2}

Previous simulation studies investigated the role of reflexes and central pattern generators to explain the kinematic and dynamic adaptations in reaction to step-down perturbations. However, experiments also show preparatory adaptations in humans based on visual anticipation of a perturbation. In this study, we propose a high-level anticipatory strategy augmenting a low-level muscle-reflex control. This strategy directly changes the gain of the reflex control exclusively during the last contact prior to a drop in ground level. Our simulations show that especially the anticipatory reduction of soleus activity and the increase of hamstrings activity result in higher robustness. The best results were obtained when the change in stimulation of the soleus muscle occurred 300 ms after the heel strike of the contralateral leg. This enabled the model to descend perturbation heights up to -0.21 m and the resulting kinematic and dynamic adaptations are similar to the experimental observations. This proves that the anticipatory strategy observed in experiments has the purpose of increasing robustness. Furthermore, this strategy outperforms other reactive strategies, e.g., pure feedback control or combined feedback and feed-forward control, with maximum perturbation heights of -0.03 and -0.07 m, respectively.

For developing hypotheses and models of motor control principles in human locomotion, researchers rely on different experimental conditions. Each experimental condition may reveal specific and important insights which can further be tested by modelling and computer simulation.

The first and fundamental experimental condition is periodic level walking. Level walking may be achieved based on central pattern generators (CPGs)^{1,2}. CPGs are neuronal networks in the spinal cord that can generate rhythmic feed-forward signals^{3,4}. In humans, the presence of CPGs is still discussed^{5,6}. In computer simulations, CPGs allow to reproduce core characteristics of periodic walking (e.g.,⁷). In this scenario, the controller does not process any sensory information and can therefore not react to any perturbations.

A second level of experimental conditions are unexpected or camouflaged step-down perturbations (e.g.,^{8–12}). Such experiments show that humans react to perturbations through reflexes. Reflex-based control is also known as feedback control and depends on proprioceptive information from receptors in the muscle-tendon complexes. Computer-based models with feedback control^{13,14} can also react to perturbations and therefore cope with them. In computer simulations, the two approaches feedback and feed-forward control are sometimes combined. In a previous study, Häufle et al.¹⁵ added feed-forward control to the feedback model of Geyer and Herr¹³ and showed that the interplay of different control strategies can improve the robustness of the model when descending unexpected drops in the ground.

An interesting third level of experimental conditions are visible – and therefore expected – perturbations. Such experiments reveal anticipatory adaptations, for example, in overcoming obstacles of different heights^{16,17}, in the transition from steady state walking to descending stairs¹⁸ and step-down perturbations¹⁹, or in the transition

¹Department of Neurology/Department of Orthopedic Surgery, Klinikum Bayreuth GmbH, Bayreuth, Germany. ²Bayreuth Center of Sport Science, University of Bayreuth, Bayreuth, Germany. ³Hertie Institute for Clinical Brain Research and Center for Integrative Neuroscience, Tübingen, Germany. ⁴Institute for Modelling and Simulation of Biomechanical Systems, University of Stuttgart, Stuttgart, Germany. ⁵Institute of Sport Sciences, Friedrich Schiller University Jena, Jena, Germany. ✉email: lucas.schreff@gmx.de

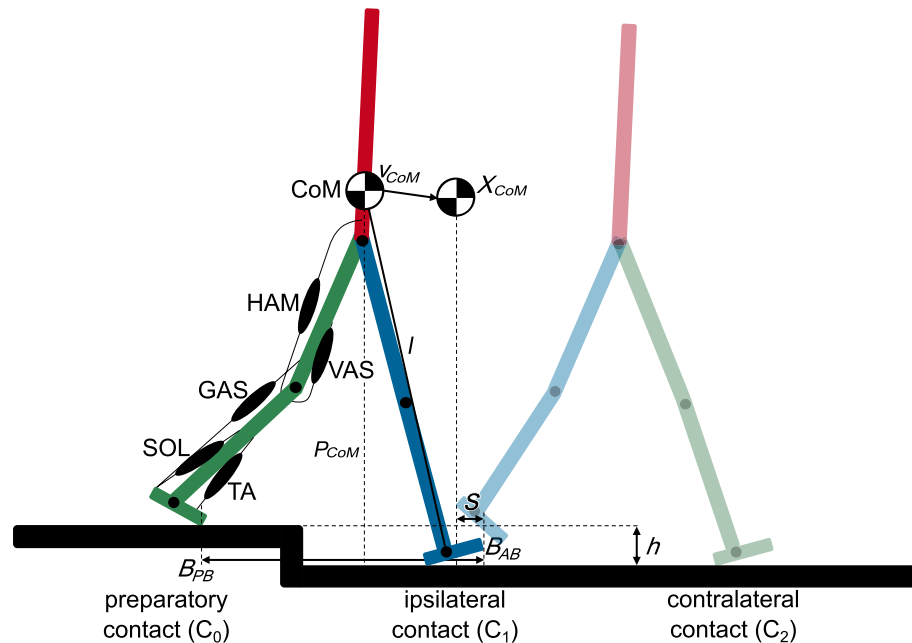


Figure 1. The model descends a drop in the ground with the perturbation height h . The contralateral leg is labelled green and the ipsilateral one blue. In the preparatory contact, the five muscles, hamstrings (HAM), vasti (VAS), gastrocnemius (GAS), soleus (SOL), and tibialis anterior (TA) are exemplarily shown in the contralateral leg. B_{AB} and B_{PB} bound the base of support in anteroposterior direction. For the calculation of the margin of stability (S) according to the principle of Hof et al.²² the horizontal component of the CoM (P_{CoM}), the distance between CoM and the ankle joint (l) as well as the velocity of the CoM (v_{CoM}) are additionally required. X_{CoM} represents the extrapolated center of mass.

from different ground stiffnesses²⁰. Moreover, Müller et al.¹⁹ investigated the muscular adaptations that subjects make during the last ground contact prior to descending visible drops in the ground of -0.10 and -0.20 m. Due to the altered muscle activities, the ankle and knee joints were more flexed and the body's center of mass (CoM) was thus lowered. This was presumably achieved by changes in muscular activities of the plantar flexors *M. gastrocnemius medialis* (GAS) and *M. soleus* (SOL). The activity of both muscles was significantly decreased depending on the perturbation height within the last 200 ms before the heel strike of the other (ipsilateral) leg occurred at the perturbed ground level height¹⁹. The benefit of anticipatory strategies for stability in step-down perturbations has been confirmed on the level of center of mass momentum in computer simulations²¹.

The purpose of our study is to investigate the potential benefit of anticipatory adaptations on the muscular control level. For this, we extend the walking model of Geyer and Herr¹³ to include an anticipatory control strategy. The anticipatory control strategy is employed exclusively during the last (preparatory) contact prior to a step-down perturbation (Fig. 1). In this step, we only change the synaptic gains in the reflex loops of the original model¹³ at two different times (“early anticipation”: during the entire preparatory contact C_0 , “late anticipation”: 300 ms after heel strike). The performance is evaluated in step-down perturbations. Our hypothesis is that the experimentally observed reduction in plantar flexor activity in the step prior to the perturbation¹⁹ will allow the model to descend larger perturbation heights. Furthermore, due to the observed interaction between perturbation height and muscle activation in all measured contralateral leg muscles (*M. vastus medialis*, *M. biceps femoris*, *M. tibialis anterior*, *M. gastrocnemius medialis*, *M. soleus*¹⁹) we also investigate muscle adaptations for each muscle group of the model individually (analogous to Häufle et al.¹⁵). In addition, we pursue the goal of finding other anticipatory strategies in which the activity of the plantar flexors is not reduced. Such strategies might be relevant in patients with spasticity in the plantar flexors or in the elderly. We compare simulation results to experimental data (CoM trajectories, ground reaction forces, leg joint kinematics, and muscle activities).

Methods

The basis: muscle-reflex model of human walking. We investigated the potential benefit of anticipatory strategies in computer simulations of human walking. The model used in our study is based on the muscle reflex model of Geyer and Herr¹³, which accurately predicts kinematics and dynamics of level (unperturbed) human walking. The model considers one trunk and two segmented legs consisting of thigh, shank, and foot (Fig. 1). The rigid bodies of the legs and the trunk are connected by hinge joints, actuated by 14 Hill-type muscle tendon units.

Walking is generated only by reflex-based inputs, mainly from proprioceptive muscle length and force feedbacks. Muscle stimulations of the hamstrings, hip flexors, and the gluteus additionally depend on the forward lean angle and velocity of the trunk. The feedback signals consider a neuronal time delay ΔP of 5–20 ms, a

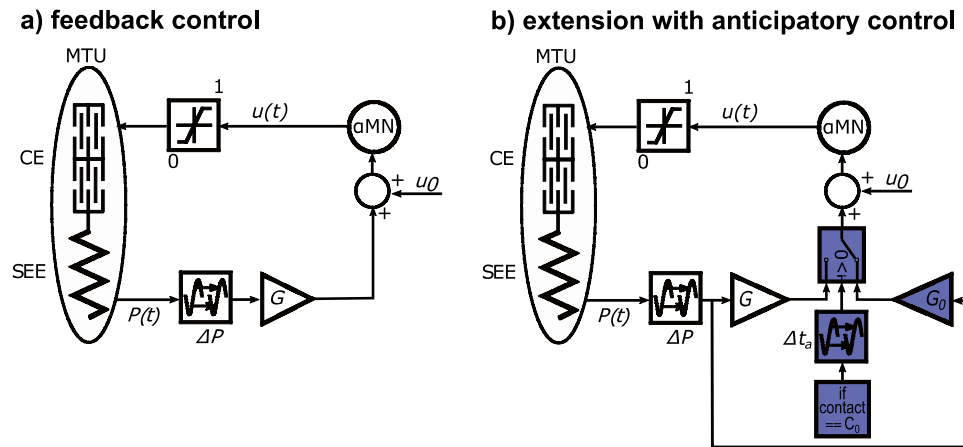


Figure 2. Block diagrams of (a) the original reflex-based walking model of Geyer and Herr¹³ and (b) the extension for the application of an anticipatory strategy. In both diagrams, the feedback signal $P(t)$ from the muscle–tendon unit (MTU) is time-delayed ΔP , gained (G), and added to a constant stimulation bias (u_0). The resulting stimulation signal (u_i) is transmitted back to the muscle via a -motor neuron (aMN) and can only assume values in the range between 1 and 0. The extension is characterized by counting the ground contacts of the left leg. At the preparatory step C_0 , the reflex gain G is switched to the anticipatory gain G_0 . If $\Delta t_a = 0$, the anticipatory gain is active from heel strike of C_0 (early anticipation), while late anticipation is implemented with $\Delta t_a = 0.3$ s. Adopted with permission from Geyer and Herr¹³

synaptic gain G , and small constant stimulation biases u_0 (Fig. 2a). A detailed description of how the reflexes are modeled can be found in^{13,23}.

The novel extension: anticipatory control for step-down perturbations. Previous experiments showed a change in muscle activity already in the last stance phase prior to a visible step-down perturbation¹⁹. We term this last stance phase the “preparatory contact” (C_0 in Fig. 1). Müller et al.¹⁹ found that the anticipatory strategy significantly decreased plantar flexor (i.e. *M. gastrocnemius medialis* and *M. soleus*) activity during the preparatory contact. In our model extension, the anticipatory strategy is implemented by exclusively increasing or decreasing feedback gains of one muscle in the contralateral leg only during the preparatory contact (Fig. 2b). We investigated anticipatory feedback gain adaptation in the plantar flexors gastrocnemius (GAS), and soleus (SOL) and additionally in the hamstrings (HAM), vasti (VAS), and tibialis anterior (TA). For all muscles, except the hamstrings, the gain adjustments modify the level of their proprioceptive force feedback and, consequently, their stimulation. The feedback signal we want to adapt for the hamstrings depends on the forward lean angle, velocity of the trunk, and the body weight bearing on the corresponding leg.

The experimental data of Müller et al.¹⁹ indicate that muscular adaptations in the plantar flexors do not occur immediately after heel strike of the preparatory contact, but only in the further course of the stance phase. This observation was also made during the transition step that subjects performed in preparation for descending stairs¹⁸. To test whether these late adaptations have a benefit compared to immediate adaptations after heel strike, we examine two different cases, which we refer to as “late anticipation” and “early anticipation”. For the implementation of early anticipation, we performed the gain adjustment during the entire preparatory contact (from heel strike to toe off). For late anticipation, the gain adaptation was implemented from 300 ms after heel strike (approximately midstance) to toe off. Before and after the preparatory contact, the model uses default values for the reflex gains. Geyer and Herr¹³ heuristically tuned these reflex gains for level walking to generate a robust walking pattern which resembles human joint kinematics, ground reaction forces and muscle activity patterns. The parameters were not systematically optimized for any specific cost function.

Model analysis. To investigate the capability of the model to compensate for step-down perturbations, we performed a grid search varying perturbation height h and anticipatory gains G_0 . The anticipatory gain G_0 was modified for each muscle until the feedback signal became less than 0.05 or exceeded 0.95 (corresponding to nearly deactivated or almost fully activated muscle) at any point during the preparatory step. The step-down perturbation was implemented by shifting the ground contact reference height y_0 by the perturbation height h :

$$y_0 = 0m + h \quad (1)$$

The simulations start ten seconds before the perturbation allowing the model to reach a steady state walking pattern in 18 regular unperturbed steps. The simulations were continued for another ten seconds. We defined that a trial was successful when the model was still walking at the end of the simulation (20 s). With this time span we ensured that the model would either fall or return to a walking pattern after the perturbation.

To evaluate the dynamic stability of the model after the obstacle, we calculated the margin of stability (S) in anteroposterior direction^{22,24}. The margin of stability

$$S = B_{AB} - X_{COM} \quad (2)$$

is the horizontal distance between an extrapolated center of mass (X_{CoM}) and the anterior boundary (B_{AB}) of the base of support, which in our case is the horizontal projections of the model's forefoot to the ground. X_{CoM} is calculated using the horizontal component of the CoM (P_{CoM}), the horizontal velocity of the CoM (v_{CoM}), the acceleration due to gravity (g), as well as the distance between the CoM and the ankle joint (l) (Fig. 1).

$$X_{CoM} = P_{CoM} + \frac{v_{CoM}}{\sqrt{\frac{g}{l}}} \quad (3)$$

We determined the margin of stability at heel strike of the preparatory contact (C_0) and the two following contacts (C_1, C_2) after the drop in the ground. In steady state walking, the heel has a velocity of about 1.3 m/s at heel-strike which causes deformation—not sliding—in the ground contact model. In some higher perturbation steps, the heel strike velocity is higher, and the foot is pushed forward sliding on the ground. Since this artificially increases the base of support after the heel strike, we calculate the margin of stability only when the velocity of the heel falls below 1.5 m/s to avoid these artifacts.

At heel strike of the preparatory contact, the margin of stability S_{C0} is about 0.005 m. In theory, positive values indicate a stable body configuration²². To be able to combine S_{C1} and S_{C2} into one value, we calculate the “shift in margin of stability”. This parameter is calculated by the mean deviation between S_{C1} as well as S_{C2} and the margin of stability (S_0) in the preparatory contact.

$$\Delta S = \frac{|S_{C1} - S_{C0}| + |S_{C2} - S_{C0}|}{2} \quad (4)$$

The “shift in margin of stability” would be zero if the margin of stability of the two steps after the perturbation (S_{C1} and S_{C2}) would be exactly the same as the margin of stability at heel strike of the preparatory contact S_{C0} . Comparing ΔS for two walking patterns indicates, that the case with smaller ΔS shows less deviation from the level walking pattern in terms of margin of stability and may be interpreted as “more stable”.

The model was implemented in Matlab® Simulink® R2021a and the simulations were performed with the ode15s solver (max. step size of 10 ms, relative and absolute error tolerance of 10^{-3} and 10^{-4} , respectively).

Data preparation of previously performed walking experiments. To compare the simulation results to experiments, we analyzed data of previously performed and published walking experiments^{19,25}. Eight subjects (two female, six male, mean \pm s.d., age: 26.8 ± 5.3 years, mass: 70.0 ± 10.6 kg, height: 180.9 ± 7.6 cm) were instructed to walk (average horizontal steady state CoM velocity 1.22 m/s) along an 8 m walkway with two consecutive force plates in its center reaching the first force plate with the contralateral and the second force plate with the ipsilateral leg. The force plate at second contact was adjustable in height as was the subsequent part of the walkway. All subjects gave written informed consent. For the expected stepdown, the track was lowered by -0.1 m from the site of the second force plate. Spherical reflective markers were placed on the tip of the fifth toe, lateral malleolus, epicondylus lateralis femoris, trochanter major, anterior superior iliac spine, acromion, epicondylus lateralis humeri and ulnar styloid processus on both sides of the body as well as on L5 and C7 process spinosus. The CoM was determined using a body segment parameters method. Additionally, the inner angles of the knee and ankle joint were calculated.

Further information concerning the participants, and the technical details of the measurement equipment (i.e. force plates, cameras) and data processing can be found in Müller et al.¹⁹ and partly in Vielemeyer et al.²⁵ and AminiAghdam et al.²⁶.

Ethics approval and consent to participate. The investigation was approved by the ethics review board of the University of Jena (3532-08/12) and was in accordance to the Declaration of Helsinki.

Results

Early anticipation. Lowering the feedback gain of the antigravity muscles (GAS, SOL, VAS) during the entire preparatory contact (C_0 in Fig. 1) allows the model to handle larger perturbations. Reducing the gain in SOL from $1.2/F_{maxSOL}$ to $0.8/F_{maxSOL}$ (where F_{maxSOL} is the maximum isometric force of the SOL muscle) enables the model to cope with perturbations up to -0.15 m (Fig. 3a). For comparison: without any anticipatory adaptation the model already falls at a perturbation height $h = -0.04$ m. For adaptations in the VAS and GAS muscles, the model tolerates drops in the ground up to -0.07 and -0.05 m, respectively.

The behavior of the hamstrings (HAM) is the opposite compared to the antigravity muscles. An increase of the HAM gain from 1 to 4 enables the model to descend perturbations heights of up to -0.15 m without falling (Fig. 3b). Contrary to our expectations, anticipatory adjustments to the gain of the TA muscle bring no benefit. The TA of the model receives a feedback signal during ground contact only at the beginning and end of the stance phase. A change in the feedback gain therefore has almost no influence on the muscle activity of the TA and thus also not on the ankle angle (for more detail see supplementary material S1).

In general, the model was able to handle perturbations better if the shift in margin of stability (ΔS) was small (typically $\Delta S < 0.08$ m). This is visible by the contour lines in Fig. 3. The margin of stability (S_{C1}) at heel strike of the ipsilateral contact becomes more negative with increasing perturbation heights. This means that as a result of the perturbation the extrapolated center of mass is shifted to the front resulting in forward falling of the model. Decreasing or increasing the anticipatory gain (G_0) of the SOL, respectively of the HAM, reduced this risk.

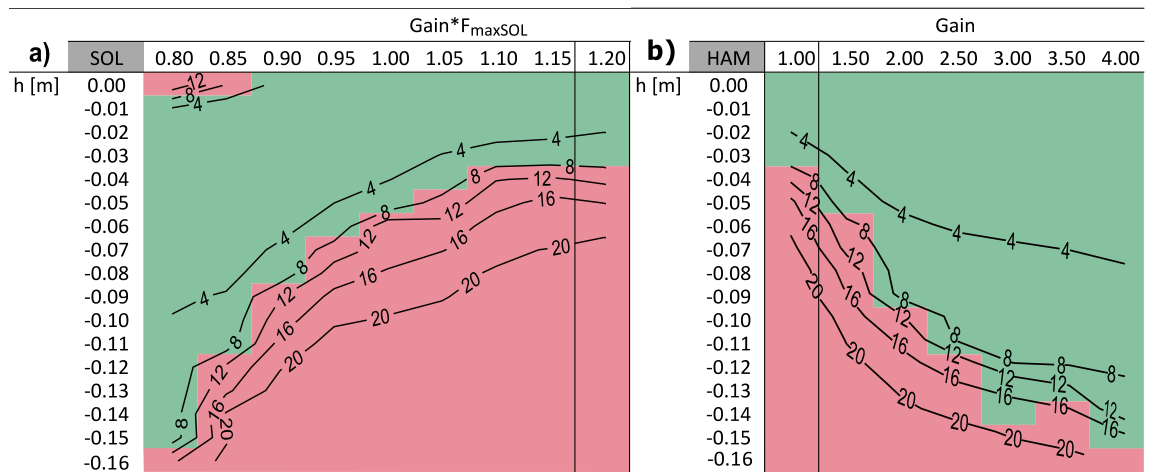


Figure 3. The figures (a, b) show successful (green) and unsuccessful (red) trials for various early gain adaptations and different perturbation heights h . Default settings of the gain, as previously described in Geyer et al.¹³, are indicated by vertical lines. For the early anticipatory SOL adaptations (a), the default gain setting is $1.2/F_{maxSOL}$ (F_{maxSOL} is the maximum isometric force of the SOL muscle). For the early anticipatory HAM adaptations (b) it is 1. In addition, contour lines indicate the calculated shift in margin of stability ΔS [cm] for each trial. For reasons of clarity, no further contour lines were drawn for $\Delta S > 20$ cm.

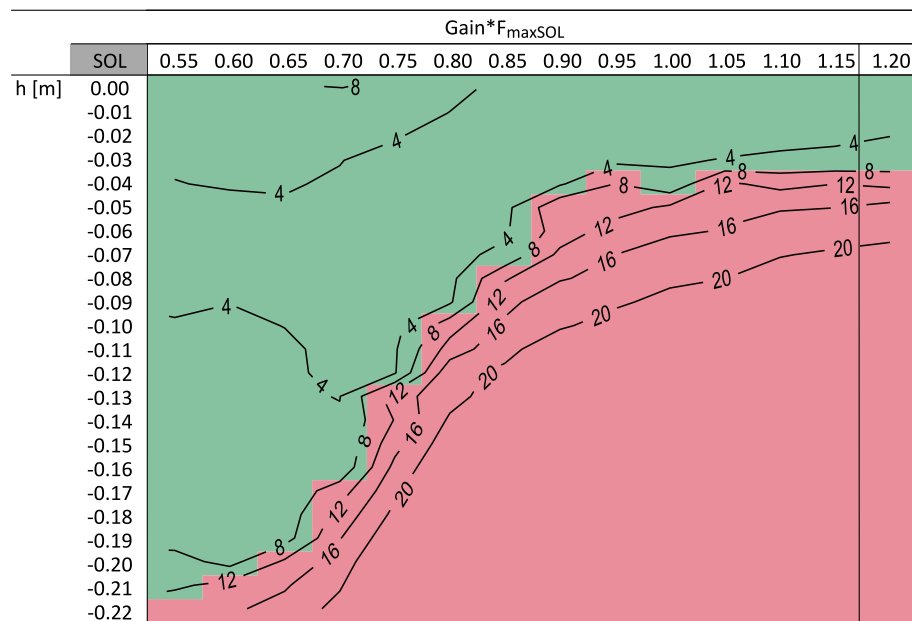


Figure 4. The figure shows successful (green) and unsuccessful (red) trials for various late anticipatory SOL gain adaptations and different perturbation heights h . Default settings of the gain, as previously described in Geyer et al.¹³, are indicated by vertical lines. Furthermore, contour lines can be seen in the figure to show in which area the calculated shift in margin of stability ΔS [cm] for each trial is located. For reasons of clarity, no further contour lines were drawn in the range of $\Delta S > 20$ cm.

Late anticipation. When the change in feedback gain is delayed by 300 ms after the heel strike of the preparatory contact, only the SOL shows noticeable improvements over to the early anticipations. With reduction of the feedback gain $1.2/F_{maxSOL}$ to $0.55/F_{maxSOL}$, the model can handle perturbation heights of up to -0.21 m (Fig. 4). Supplementary Video S2 shows an animation of the trial with late anticipatory SOL adjustment ($G_{oSOL} = 0.55/F_{maxSOL}$) at the perturbation height $h = -0.21$ m.

Despite the late anticipatory gain change in GAS and HAM, simulations yield similar results to those obtained with the early anticipatory modification. The model can cope with drops in the ground up to -0.06 and -0.16 m, respectively. In both cases, this represents an improvement of -0.01 m over the early anticipation. For TA and VAS, neither late gain increases nor late gain decreases bring any benefit in robustness, i.e., allow the model to

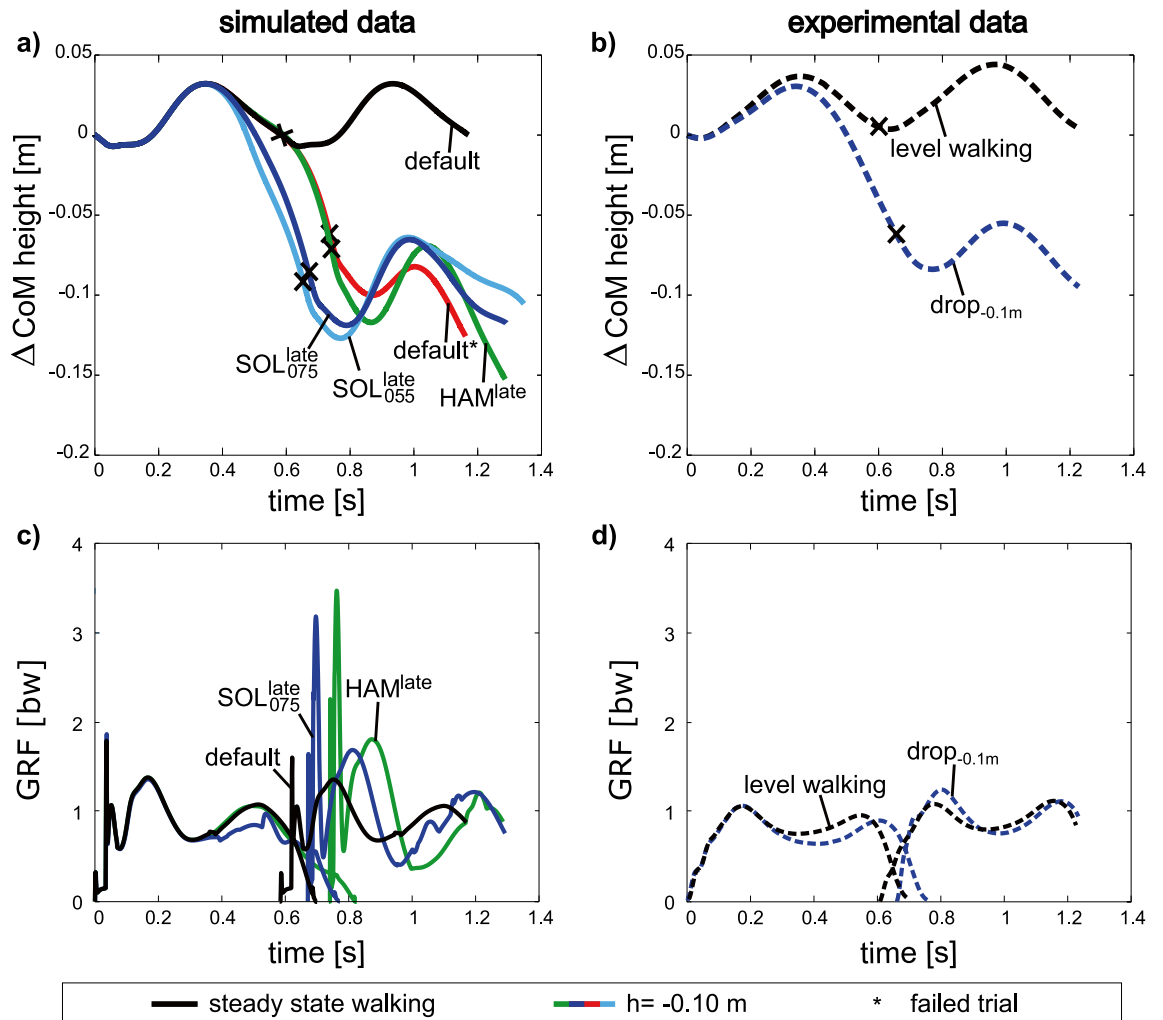


Figure 5. The figure shows the CoM trajectories and ground reaction forces from the heel strike of the preparatory contact (C_0) to the heel strike of the contralateral contact (C_2) for level and perturbed walking (perturbation height $h = -0.10$ m). The left half of the figure presents the simulated data (a, c) (horizontal steady-state CoM velocity 1.36 m/s) and the right half presents the experimental data (b, d) (horizontal steady-state CoM velocity 1.22 m/s). The CoM trajectories are shifted by the CoM height at heel strike of the preparatory contact. For the lines of the simulated data, on one side trials with the default gain values and on the other side trials of the late anticipatory SOL ($G_{OSOL} = 0.75/F_{maxSOL}$; $G_{OSOL} = 0.55/F_{maxSOL}$) and HAM adjustments ($G_{OHAM} = 4$) were selected. For the vertical ground reaction forces, the simulated data shows a trail with default gains for level walking and trials with the SOL adjustment ($G_{OSOL} = 0.75/F_{maxSOL}$) and the HAM adjustment ($G_{OHAM} = 4$) for perturbed walking. Note: The sharp peaks in the simulated data occur because in the model it is assumed that the bones are rigid bodies. In real humans, soft tissue (sometimes termed wobbling masses) comprises the majority of the weight in the legs and trunk. These can shift relative to the bones during impact and have the effect of reducing impact forces^{27,28}.

descend larger perturbations than with the default gains. The margin of stability analysis revealed results comparable to the early anticipation.

Effects on the center of mass and joint kinematics. Changing the feedback gain affects the CoM trajectory in the preparatory contact (Fig. 5a) and, in consequence, also the CoM position at ipsilateral heel strike (marked as “x” in Fig. 5a). The SOL strategy reduces the CoM height by about -0.088 m (early anticipation with $G_{OSOL} = 0.80/F_{maxSOL}$, not shown) and -0.085 m respectively -0.092 m (late anticipation with $G_{OSOL} = 0.75/F_{maxSOL}$ “x” on solid blue line respectively $G_{OSOL} = 0.55/F_{maxSOL}$ “x” on solid light blue line in Fig. 5a) at a perturbation height of -0.10 m. The CoM is therefore lowered further than in the reference condition (“x” on red line in Fig. 5a) in which the model performs the step-down without anticipatory adaptation and therefore falls after the perturbation. In contrast, the HAM strategy reduces the CoM height by about -0.075 m (early anticipation, not shown) and -0.071 m (late anticipation, “x” on green line in Fig. 5a with $G_{OHAM} = 4$). When comparing the simulation data to the experimental data at ipsilateral heel strike, it can be seen that the CoM height for the model is at a lower height level than for the subjects (-0.062 m, “x” on dashed blue line in Fig. 5b).

The simulation with late anticipatory (SOL_{075}^{late}) adjustment (solid blue line Fig. 5c) predicts a reduced second ground reaction force (GRF) peak towards the end of the preparatory contact C_0 by about 8% (from 1.07 to 0.98 bw) compared to the level walking (solid black line) and by about 7% (from 1.05 to 0.98 bw) compared to the HAM strategy (solid green line) trials. This matches the trend of the experimental data (second GRF peak of C_0 decreased by 11% from 0.95 to 0.84 bw) (Fig. 5d). The ground reaction forces of the ipsilateral contact (C_1) show that the heel strike occurs earlier for the SOL strategy than the HAM strategy (Fig. 5c). Compared to the level walking trial, both strategies predict an increased first GRF peak in the perturbed step (C_1) by about 22% (from 1.36 to 1.74 bw) for the SOL strategy and by about 25% (from 1.36 to 1.81 bw) for the HAM strategy. However, the lower first GRF peak in the late SOL strategy is closer to the experimental data (first GRF peak of C_1 increased by about 17% from 1.04 to 1.25 bw) (Fig. 5d).

In the simulation, the observed adjustment in CoM height was achieved by a 6 deg more flexed knee and 27 deg more flexed ankle joint angle in the contralateral leg at ipsilateral heel strike (with respect to the reference condition, red lines Fig. 6) using the (SOL_{075}^{late}) strategy (solid blue lines). Thus, the simulated data of the SOL strategy show the trends of the experimental data for both the knee joint angles (Fig. 6a, b) and the ankle joint angles (Fig. 6c, d). With the HAM strategy, the knee joint angle (solid green line in Fig. 6a) is similar to the angle occurring in the reference condition (solid red line in Fig. 6a) at ipsilateral heel strike (C_1). Please note that the reference condition is without anticipatory adaptation and the model falls after the perturbation. The ankle angle does not show any major differences with respect to the reference line for the HAM strategy during the entire period considered. The muscle activity of the SOL is lowered during the SOL_{075}^{late} strategy (activation peak decreased by about 48% compared to the reference trial from 0.62 to 0.32). However, in the HAM strategy, the SOL activity has a 9% higher activation peak than in the reference trial (from 0.62 to 0.68).

Supplementary Videos S3 and S4 show a comparison of the joint positions for different gain adjustments at a perturbation height $h = -0.10$ m. S3 is an animation of overlaid trials with late ($G_{0SOL} = 0.55/F_{maxSOL}$, colored) and early anticipatory SOL adjustments ($G_{0SOL} = 0.80/F_{maxSOL}$, greyscale). The animation in S4 shows an overlay of trials with late anticipatory SOL ($G_{0SOL} = 0.55/F_{maxSOL}$, colored) and late anticipatory HAM adjustments ($G_{0HAM} = 4$, greyscale).

Discussion

Our results show that anticipatory adjustments in the preparatory contact can enhance the robustness of the model when coping with expected step-down perturbations. The maximum perturbation height that can be handled was increased sevenfold from -0.03 m in the original reflex model of Geyer and Herr¹³ to -0.21 m with anticipatory reflex gain adjustment. However, not all muscles equally benefit from the anticipatory adjustment: anticipatory adaptations in the SOL as well as in the HAM muscle have proven to be particularly effective.

In the SOL strategy, we reduced the feedback gain of the soleus muscle and thus, lowered its activity (Fig. 6e) in the preparatory contact, resulting in curves similar to those observed in the experimental data (Fig. 6f). As a result, both the ankle and the knee joint of the contralateral leg were more flexed (Fig. 6a and c) during the preparatory contact (C_0) and, consequently, the CoM of the model was brought to a lower height at ipsilateral heel strike (solid blue and light blue lines in Fig. 5a). These kinematic adaptations are comparable to the experimental findings (dashed blue line Fig. 5b; for more information see¹⁹). However, taking a closer look at the CoM height at ipsilateral heel strike it becomes obvious that the CoM was adjusted differently, i.e., about -0.06 m in the experiments versus about -0.09 m in the simulation. Figure 5a shows that the level of CoM height reduction is dependent on the magnitude of the SOL gain adjustment. Comparing the SOL activity for the two depicted SOL adjustments $G_{0SOL} = 0.75/F_{maxSOL}$ and $G_{0SOL} = 0.55/F_{maxSOL}$, it can be seen that the SOL adjustment with the gain reduction of $G_{0SOL} = 0.75/F_{maxSOL}$ better fits the experimental data. Interestingly, the model predicts that this gain reduction is just enough to allow for the -0.10 m step-down perturbation. But it must be noted that in the simulations we only change the gain of a single muscle. In the experiments, however, targeted changes are made in all muscles. In addition, our simulations do not consider adjustments in the ipsilateral leg. For example, humans prefer toe landing (or a more plantar flexed ankle joint) for stepping down larger height differences^{11,19,29}. The missing adjustments in the ipsilateral leg could also provide an explanation why the CoM is lowered more in the simulations than in the experiments. Because even in the reference trial without anticipatory adaptation, the CoM ("x" on red line in Fig. 5a) is at a lower level than in the experimental data ("x" on dashed blue line in Fig. 5b). Such adjustments in the ipsilateral leg could be implemented, for example, by adding a feedforward control¹⁵ extending the ankle and therefore achieving earlier ground contact and less lowering of the CoM.

In our simulations, we examined early (during the entire preparatory contact C_0) as well as late anticipatory adjustments (300 ms after heel strike). We found that the model was able to handle -0.06 m larger perturbation heights with the late adjustments than with the early adjustments. It is noticeable that the margin of stability values S_{CI} in the successful trials of the late adjustments are less in the negative range than in those of the early adjustments at the same perturbation heights. The component in the calculation of the margin of stability that leads to this result is the horizontal CoM velocity (v_{CoM}), which was lower in late adjustments. However, whether the lower horizontal CoM velocity is crucial to tolerate larger perturbation heights needs to be investigated in more detail in the future.

The literature^{34–36} suggests that in human walking it is most economical to push off pre-emptively because it reduces the subsequent collision. Also, in coping with step-down perturbations a pre-emptive push off could play a role in reducing the collision in the ipsilateral leg. In the late SOL strategy, the CoM velocity is decreased right before the ipsilateral heel strike, which could point in the direction of more precise timing of contralateral push off. However, we think that the lower first GRF peak of the ipsilateral leg (Fig. 5c) in the late SOL strategy compared with the late HAM strategy, is mainly caused by the reduced CoM height.

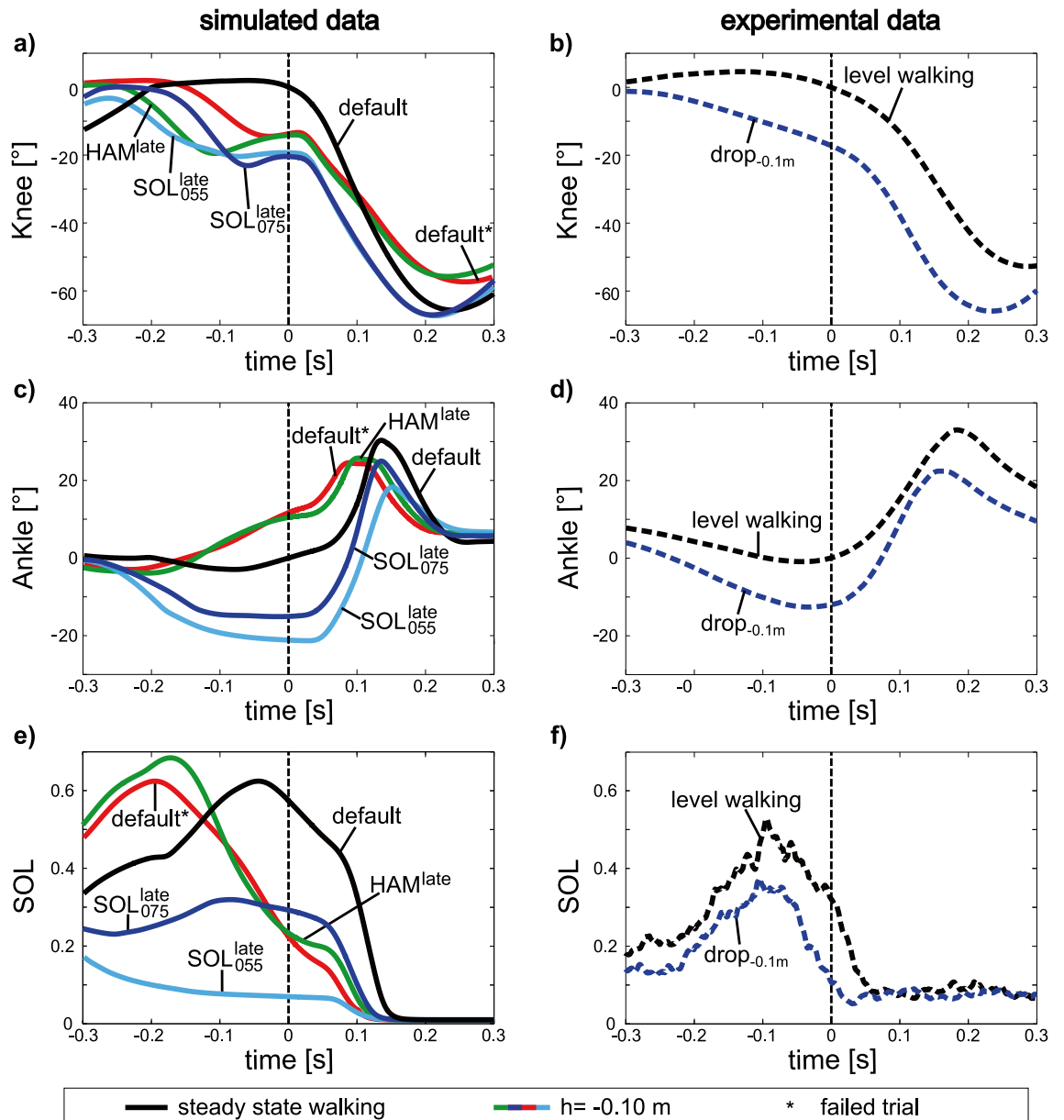


Figure 6. Shown are the kinematics (angle) of the knee (a, b) and ankle joint (c, d) and the muscle activity patterns (e, f) of the *M. soleus* (SOL) of the contralateral leg for level and perturbed walking (perturbation height $h = -0.10$ m). All data are triggered to the heel strike of the ipsilateral contact (C_1) ($t = 0$, vertical dashed line). For the curves of the simulated data (horizontal steady state CoM velocity 1.36 m/s), on one side trials with the default gain values and on the other side trials of the late anticipatory SOL ($G_{OSOL} = 0.75/F_{maxSOL}$; $G_{OSOL} = 0.55/F_{maxSOL}$) and HAM adjustments ($G_{OHAM} = 4$) were selected. The curves of the experimental data (horizontal steady state CoM velocity 1.22 m/s) are generated by the mean of knee and ankle joint angles from eight subjects. Note: The ankle joint angles of simulated and experimental data differ. The leg joint angles are given relative to the joint angles at the ipsilateral heel strikes of the level walking trials (solid and dashed black lines).

In contrast to the SOL strategy, increased gains enhance the robustness of the simulation in the HAM strategy. Thus, the HAM strategy differs from the results of the experimental investigations of Müller et al.¹⁹. Moreover, compared to the SOL strategy knee and ankle joints are not flexed to the same extent (Fig. 6a and c). As a result, the height of the CoM is not lowered as much, and the heel strike of the ipsilateral leg occurs at a later time (Fig. 5a). In Supplementary Video S4 it can be seen that the step length at step-down is larger for the HAM strategy than for the SOL strategy. The longer step length allows better control of the forward horizontal momenta after contact on the perturbed ground level³⁰.

Although the HAM strategy is not observed in experimental investigations with young (age: 26.8 ± 5.3 years) subjects¹⁹, it could be used by other groups of people. Compared to young adults, older people show a higher co-contraction in the leg joints when performing step-down movements (e.g.,^{31,32}). For example, when descending

the first step of a staircase, the co-contraction in the ankle and knee joints of the contralateral leg is several times higher in the elderly³³. The high co-contraction might conflict with the lowering of the SOL muscle activity and therefore speculatively favor the HAM strategy in elderly subjects. The HAM strategy could also be considered for people with spastic plantar flexor muscles. However, these speculations still need to be investigated in more detail.

It has already been shown that varying reflex gains in the walking controller of Geyer and Herr¹³ allows to generate a wide variety of movement tasks, such as overstepping obstacles and walking on inclined surfaces¹⁴. For the application of our HAM or SOL strategy, we changed only a single gain parameter during a single ground contact. The anticipatory adjustments therefore are built on the feedback control of the walking model and are not implemented using another control approach. Such anticipatory adaptation of a reflex gain based on processing of environmental cues could be interpreted as a high-level controller efficiently relying on the low-level reflex strategy. This is interesting from a hierarchical motor control point of view (e.g.,^{37,38}), but also in terms of finding control patterns e.g., by reinforcement learning^{39,40}.

The muscle reflex model of Geyer and Herr¹³, extended here to include anticipatory adaptation of muscle gains during the last contact prior to a step-down perturbation, could be further modified in the future. Experimental data in the literature indicates that anticipation can happen already in steps before C_0 (so C_{-1} , C_{-2} etc.). In the subjects of the studies^{18,41,42}, a reduction of CoM velocity and step length was already observed at these steps. Similar findings could be obtained through motion-optimized simulations by Darici et al.²¹. It remains to be examined whether the adjustments made in C_{-1} and C_{-2} ensure that the reflex model can handle larger perturbation heights.

A benefit of robustness was also previously observed in the same model by combining feedback and repetitive feedforward control¹⁵. The focus there was on the experimental conditions of level periodic walking and reactive walking in the presence of unexpected perturbations. The combination led to a maximum perturbation height of -0.07 m and also showed to be beneficial in other muscles groups, e.g., VAS¹⁵. The anticipatory strategy implemented here outperforms the reactive & repetitive strategy threefold. As all of these simulations were performed on the basis of the same reflex-based walking controller¹³, this comparison sheds light on the relative benefit of such control strategies and is therefore a first step towards a quantitative comparison of the many components of walking control⁴³.

Data availability

The datasets generated and analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Received: 7 December 2021; Accepted: 31 May 2022

Published online: 16 June 2022

References

- Grillner, S. Biological pattern generation: the cellular and computational logic of networks in motion. *Neuron* **52**, 751–766. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.11.008> (2006).
- Brown, T. G. The intrinsic factors in the act of progression in the mammal. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **84**, 308–319. <https://doi.org/10.1098/rspb.1911.0077> (1911).
- Orlovskij, G. N., Deliagina, T. G. & Grillner, S. *Neuronal Control of Locomotion. From Mollusc to Man* (Oxford University Press, Oxford, 2003).
- Ijspeert, A. J. Central pattern generators for locomotion control in animals and robots: A review. *Neural Netw.* **21**, 642–653. <https://doi.org/10.1016/j.neunet.2008.03.014> (2008).
- Minassian, K., Hofstoetter, U. S., Dzeladini, F., Guertin, P. A. & Ijspeert, A. The human central pattern generator for locomotion: Does it exist and contribute to walking?. *Neuroscientist* **23**, 649–663. <https://doi.org/10.1177/1073858417699790> (2017).
- MacKay-Lyons, M. Central pattern generation of locomotion: a review of the evidence. *Phys. Ther.* **82**, 69–83. <https://doi.org/10.1093/ptj/82.1.69> (2002).
- Taga, G., Yamaguchi, Y. & Shimizu, H. Self-organized control of bipedal locomotion by neural oscillators in unpredictable environment. *Biol. Cybern.* **65**, 147–159. <https://doi.org/10.1007/BF00198086> (1991).
- van der Linden, M. H., Marigold, D. S., Gabreëls, F. J. M. & Duysens, J. Muscle reflexes and synergies triggered by an unexpected support surface height during walking. *J. Neurophysiol.* **97**, 3639–3650. <https://doi.org/10.1152/jn.01272.2006> (2007).
- Af Klint, R., Nielsen, J. B., Sinkjaer, T. & Grey, M. J. Sudden drop in ground support produces force-related unload response in human overground walking. *J. Neurophysiol.* **101**, 1705–1712. <https://doi.org/10.1152/jn.91175.2008> (2009).
- Müller, R., Häufle, D. F. B. & Blickhan, R. Preparing the leg for ground contact in running: The contribution of feed-forward and visual feedback. *J. Exp. Biol.* **218**, 451–457. <https://doi.org/10.1242/jeb.113688> (2015).
- Müller, R., Tschiesche, K. & Blickhan, R. Kinetic and kinematic adjustments during perturbed walking across visible and camouflaged drops in ground level. *J. Biomech.* **47**, 2286–2291. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2014.04.041> (2014).
- Müller, R., Ernst, M. & Blickhan, R. Leg adjustments during running across visible and camouflaged incidental changes in ground level. *J. Exp. Biol.* **215**, 3072–3079. <https://doi.org/10.1242/jeb.072314> (2012).
- Geyer, H. & Herr, H. A muscle-reflex model that encodes principles of legged mechanics produces human walking dynamics and muscle activities. *IEEE Trans. Neural Syst. Rehabil. Eng.* **18**, 263–273. <https://doi.org/10.1109/TNSRE.2010.2047592> (2010).
- Song, S. & Geyer, H. A neural circuitry that emphasizes spinal feedback generates diverse behaviours of human locomotion. *J. Physiol.* **593**, 3493–3511. <https://doi.org/10.1113/JP270228> (2015).
- Haeufle, D. F. B., Schmorte, B., Geyer, H., Müller, R. & Schmitt, S. The benefit of combining neuronal feedback and feed-forward control for robustness in step down perturbations of simulated human walking depends on the muscle function. *Front. Comput. Neurosci.* **12**, 80. <https://doi.org/10.3389/fncom.2018.00080> (2018).
- Patla, A. E. & Rietdyk, S. Visual control of limb trajectory over obstacles during locomotion: Effect of obstacle height and width. *Gait Posture* **1**, 45–60. [https://doi.org/10.1016/0966-6362\(93\)90042-Y](https://doi.org/10.1016/0966-6362(93)90042-Y) (1993).
- Müller, R., Grimmer, S. & Blickhan, R. Running on uneven ground: Leg adjustments by muscle pre-activation control. *Hum. Mov. Sci.* **29**, 299–310. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2010.01.003> (2010).
- Peng, J., Fey, N. P., Kuiken, T. A. & Hargrove, L. J. Anticipatory kinematics and muscle activity preceding transitions from level-ground walking to stair ascent and descent. *J. Biomech.* **49**, 528–536. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2015.12.041> (2016).

19. Müller, R., Vilemeyer, J. & Häufle, D. F. B. Negotiating ground level perturbations in walking: Visual perception and expectation of curb height modulate muscle activity. *J. Biomech.* **113**, 110121. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2020.110121> (2020).
20. Yumbla, E. Q., Obeng, R. A., Ward, J., Sugar, T. & Artemiadis, P. Anticipatory muscle responses in transitions from rigid to compliant surfaces: towards smart ankle-foot prostheses. In *IEEE International Conference on Rehabilitation Robotics: [Proceedings]* 880–885; <https://doi.org/10.1109/ICORR.2019.8779403> (2019).
21. Darici, O., Temeltas, H. & Kuo, A. D. Anticipatory control of momentum for bipedal walking on uneven terrain. *Sci. Rep.* **10**, 540. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-57156-6> (2020).
22. Hof, A. L., Gazendam, M. G. J. & Sinke, W. E. The condition for dynamic stability. *J. Biomech.* **38**, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2004.03.025> (2005).
23. Geyer, H., Seyfarth, A. & Blickhan, R. Positive force feedback in bouncing gaits?. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**, 2173–2183. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2454> (2003).
24. AminiAghdam, S., Griessbach, E., Vilemeyer, J. & Müller, R. Dynamic postural control during (in)visible curb descent at fast versus comfortable walking velocity. *Gait Posture* **71**, 38–43. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2019.04.014> (2019).
25. Vilemeyer, J., Griessbach, E. & Müller, R. Ground reaction forces intersect above the center of mass even when walking down visible and camouflaged curbs. *J. Exp. Biol.* <https://doi.org/10.1242/jeb.204305> (2019).
26. AminiAghdam, S., Vilemeyer, J., Abel, R. & Müller, R. Reactive gait and postural adjustments following the first exposures to (un)expected stepdown. *J. Biomech.* **94**, 130–137. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2019.07.029> (2019).
27. Liu, W. & Nigg, B. M. A mechanical model to determine the influence of masses and mass distribution on the impact force during running. *J. Biomech.* **33**, 219–224. [https://doi.org/10.1016/S0021-9290\(99\)00151-7](https://doi.org/10.1016/S0021-9290(99)00151-7) (2000).
28. Gittoes, M. J. R., Brewin, M. A. & Kerwin, D. G. Soft tissue contributions to impact forces simulated using a four-segment wobbling mass model of forefoot-heel landings. *Hum. Mov. Sci.* **25**, 775–787. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2006.04.003> (2006).
29. van Dieën, J. H., Spanjaard, M., Konemann, R., Bron, L. & Pijnappels, M. Mechanics of toe and heel landing in stepping down in ongoing gait. *J. Biomech.* **41**, 2417–2421. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2008.05.022> (2008).
30. van Dieën, J. H., Spanjaard, M., Konemann, R., Bron, L. & Pijnappels, M. Balance control in stepping down expected and unexpected level changes. *J. Biomech.* **40**, 3641–3649. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2007.06.009> (2007).
31. Hortobágyi, T. & DeVita, P. Muscle pre- and coactivity during downward stepping are associated with leg stiffness in aging. *J. Electromyogr. Kinesiol.* **10**, 117–126. [https://doi.org/10.1016/S1050-6411\(99\)00026-7](https://doi.org/10.1016/S1050-6411(99)00026-7) (2000).
32. Liu, M.-J., Wei, S.-H., Yu, Y.-H. & Chang, Y.-J. Leg stiffness and electromyography of knee extensors/flexors: Comparison between older and younger adults during stair descent. *J Rehabil Res Dev* **44**, 429–435. <https://doi.org/10.1682/JRRD.2006.04.0033> (2007).
33. Buckley, J. G., Cooper, G., Maganaris, C. N. & Reeves, N. D. Is stair descent in the elderly associated with periods of high centre of mass downward accelerations?. *Exp. Gerontol.* **48**, 283–289. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2012.11.003> (2013).
34. Darici, O., Temeltas, H. & Kuo, A. D. Optimal regulation of bipedal walking speed despite an unexpected bump in the road. *PLoS ONE* **13**, e0204205. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204205> (2018).
35. Kuo, A. D., Donelan, J. M. & Ruina, A. Energetic consequences of walking like an inverted pendulum: step-to-step transitions. *Exerc. Sport Sci. Rev.* **33**, 88–97. <https://doi.org/10.1097/00003677-200504000-00006> (2005).
36. Kuo, A. D. Energetics of actively powered locomotion using the simplest walking model. *J. Biomech. Eng.* **124**, 113–120. <https://doi.org/10.1115/1.1427703> (2002).
37. Merel, J., Botvinick, M. & Wayne, G. Hierarchical motor control in mammals and machines. *Nat. Commun.* **10**, 5489. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13239-6> (2019).
38. Walter, J. R., Günther, M., Haeufle, D. F. B. & Schmitt, S. A geometry- and muscle-based control architecture for synthesising biological movement. *Biol. Cybern.* **115**, 7–37. <https://doi.org/10.1007/s00422-020-00856-4> (2021).
39. Song, S. *et al.* Deep reinforcement learning for modeling human locomotion control in neuromechanical simulation. *J. NeuroEng. Rehabil.* **18**, 126. <https://doi.org/10.1186/s12984-021-00919-y> (2021).
40. Wang, J., Qin, W. & Sun, L. Terrain adaptive walking of biped neuromuscular virtual human using deep reinforcement learning. *IEEE Access* **7**, 92465–92475. <https://doi.org/10.1109/ACCESS.2019.2927606> (2019).
41. Darici, O. & Kuo, A. D. Humans optimally anticipate and compensate for an uneven step during walking. *Elife* **11**, e65402 (2022).
42. Crosbie, J. Step adjustment during negotiation of kerbs: A “covert” study. *Gait Posture* **4**, 192. [https://doi.org/10.1016/0966-6362\(96\)80626-6](https://doi.org/10.1016/0966-6362(96)80626-6) (1996).
43. Patla, A. E. Strategies for dynamic stability during adaptive human locomotion. *IEEE Eng. Med. Biol. Mag.* **22**, 48–52. <https://doi.org/10.1109/memb.2003.1195695> (2003).

Author contributions

R.M. formulated the overarching research goal. L.S., D.H., R.M. developed the methodology, discussed the results, and wrote the manuscript. L.S. implemented the model extension and performed the simulations. J.V. performed the gait analysis and J.V. and L.S. processed the experimental data.

Funding

This project was supported by the DFG (MU 2970/4-2 to L.S., J.V. and R.M.). D.H. was supported by the Ministry of Science, Research, and the Arts Baden-Württemberg (Az: 33-7533.-30-20/7/2).

Competing interests

The authors declare no competing interests.

Additional information

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1038/s41598-022-14040-0>.

Correspondence and requests for materials should be addressed to L.S.

Reprints and permissions information is available at www.nature.com/reprints.

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

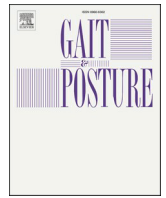
© The Author(s) 2022

3 Anticipatory compensation of step-down perturbation is influenced by muscle force decrease

Schreff, L., Haeufle, D.F., Abel, R. & Müller, R., 2023. Anticipatory compensation of step-down perturbation is influenced by muscle force decrease. *Gait & Posture* 100, 83–84.

Schreff, L., Haeufle, D.F.B., Abel, R. & Müller, R., 2023. Antizipative Kompensation von Abwärtsstufen wird durch Muskelkraftreduzierung beeinflusst. 4ter GAMMA-Kongresses, Heidelberg.

Hypothese **H2**: Der Effekt, dass antizipative Anpassungen die Robustheit des Gangs gegenüber Abwärtsstufen erhöhen, wird durch reduzierte Muskelkraft stark abgeschwächt.



Anticipatory compensation of step-down perturbation is influenced by muscle force decrease

Lucas Schreff^{a,b}, Daniel F.B. Haeufle^{c,d}, Rainer Abel^a, Roy Müller^{a,b}

^a Klinikum Bayreuth GmbH, Department of Orthopedic Surgery, Bayreuth, Germany

^b University of Bayreuth, Bayreuth Center of Sport Science, Bayreuth, Germany

^c Hertie Institute for Clinical Brain Research and Center for Integrative Neuroscience, Tübingen, Germany

^d University of Stuttgart, Institute for Modelling and Simulation of Biomechanical Systems, Stuttgart, Germany

Background

To negotiate changes in ground level, young adults anticipate the magnitude of the perturbation height and adjust their muscle activation in preparation [1]. Computer simulations with a neuromuscular model show that especially the anticipatory reduction of M. soleus (SOL) activity result in higher robustness to step-down perturbations [2]. However, walking performance depends on a range of physiological changes (e.g., muscle force decreases with increasing age [3]). Thus, the purpose of our study is to evaluate the potential benefit of anticipatory adjustments to neuromechanical simulations of human walking with reduced muscle force.

Methods

To this end, we optimized the control parameters of a reflex-based walking model [4]. We performed two optimization runs with the same cost function, one gait with full muscle force and one with muscle

force reduced to 70% [5]. For the two gaits, the performances of anticipatory control strategies were evaluated in step-down perturbations. We conducted a grid search varying perturbation height and reducing the anticipatory gain (G_0). The anticipatory gain is only active in the last ground contact before the perturbation and causes a reduction in soleus activity in the stance phase.

Results

In perturbed walking without anticipation, both gaits (100% and 70% muscle force) could handle height differences of up to -3 cm. The 70% muscle force gait showed higher muscle activities to compensate for the loss in muscle force. Adding anticipatory control strategies allowed the model to descend larger drops in the ground. The gait with 100% muscle force was able to cope with perturbations of up to -17 cm and the gait with reduced muscle force tolerated height differences of up to -12 cm. Moreover, the ranges for robust solutions differ in the simulations of the two gaits.

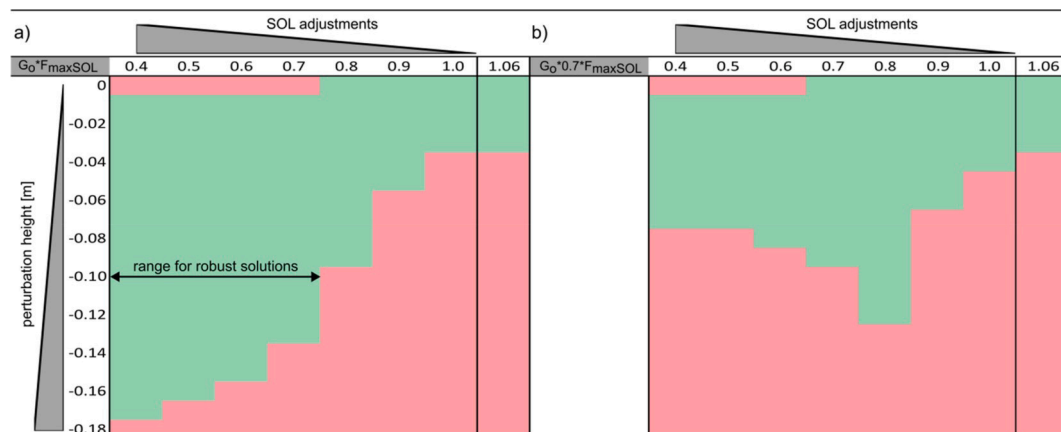


Fig 1. The figure shows successful (green) and unsuccessful (red) trials for gaits without (a) and with (b) reduced muscle force. Settings without anticipation are located to the right of vertical lines.

Conclusions

The simulation results show that loss of muscle force contributes to a reduced range of robust solutions to step-down perturbations. Anticipatory control strategies are still effective with reduced muscle force but the maximum perturbation height for which they work is reduced. In the future, these simulation results need to be confirmed by experimental data. While the loss of (age-related) muscle force can be counteracted by physical training for the improvement of anticipation further investigations should focus on the question of the extent to which anticipatory strategies can be strengthened and optimized through training programs. Additional studies on anticipatory strategies can also focus on the possible influences of medical agents or alcohol, which could weaken this form of muscular control.

References

- [1] R. Müller, J. Vielemeyer, D.F. Häufle, Negotiating ground level perturbations in walking: Visual perception and expectation of curb height modulate muscle activity, *Journal of Biomechanics* (2020), 110121.
- [2] L. Schreff, D.F. Häufle, J. Vielemeyer, R. Müller, Evaluating anticipatory control strategies for their capability to cope with step-down perturbations in computer simulations of human walking, *Scientific Reports* (2022), 10075.
- [3] B.H. Goodpaster, S.W. Park, T.B. Harris, S.B. Kritchevsky, M. Nevitt, A.V. Schwartz, A.B. Newman, The loss of skeletal muscle strength, mass, and quality in older adults: the health, aging and body composition study, *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences* (2006) 1059–1064.
- [4] H. Geyer, H. Herr, A muscle-reflex model that encodes principles of legged mechanics produces human walking dynamics and muscle activities, *IEEE Transactions on neural systems and rehabilitation engineering* (2010) 263–273.
- [5] S. Song, H. Geyer, Predictive neuromechanical simulations indicate why walking performance declines with ageing, 2018, pp. 1199–1210.

Antizipative Kompensation von Abwärtsstufen wird durch Muskelkraftreduzierung beeinflusst

Lucas Schreff^{1,2}, Daniel F. B. Häufle^{3,4}, Rainer Abel¹, Roy Müller^{1,2}

Hintergrund

Experimentelle Beobachtungen

- Antizipative Anpassungen im letzten Kontakt vor einer Stufe (Abb. 1):
 → Herabsetzung des Körperschwerpunkts (COM) in Abhängigkeit der Stufenhöhe (Abb. 2a)
- Ursache: Verringerte Muskelaktivität in den Plantarflexoren (Abb. 2c)

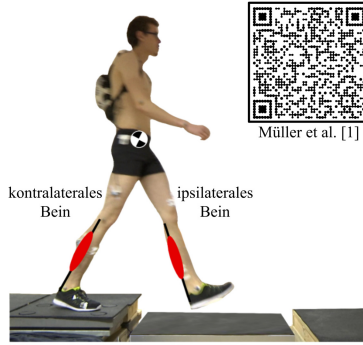


Abb. 1: experimentelle Untersuchungen mit jungen Probanden (26.8 ± 5.3 Jahre). Die rot markierten Muskeln zeigen den Bereich der Plantarflexoren (*M. gastrocnemius* (GAS) und *M. Soleus* (SOL))

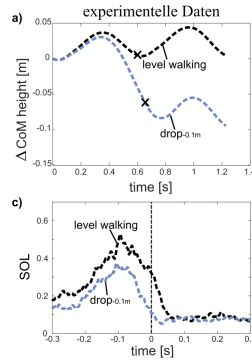


Abb. 2: die Kurven für COM-Höhe und Soleus-Muskelaktivität zeigen bei den Simulationen ähnliche Verläufe, wie bei den experimentellen Untersuchungen. X in a und b sowie die gestrichelten Linien in c und d markieren den ipsilateralen Touchdown. Bei den Simulationen kennzeichnet „default“ Versuche bei denen keine antizipativen Anpassungen vorgenommen wurden. Die Stufenhöhe h beträgt -0.10 m.

Simulation

- Übertragung der in den Experimenten beobachteten, antizipativen Muskelanpassungen (Abb. 2d) auf ein reflex-basiertes Modell (Abb. 3)
- Bewältigbare Stufenhöhe steigt mit zunehmender Muskelanpassung
 → Antizipative Strategie erhöht die Robustheit des Modells (Abb. 4a)

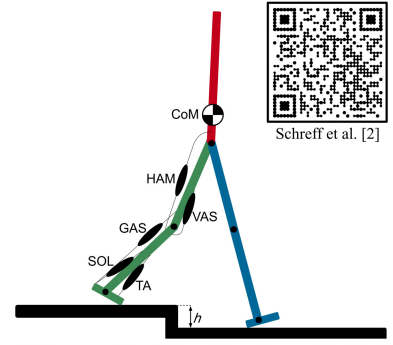


Abb. 3: neuromuskuläres Reflexmodell von Geyer und Herr [3] mit fünf Beinmuskeln und zwei Hüftmuskeln (nicht abgebildet). Die Stimulierung der Muskeln erfolgt durch propriozeptive Kraft- und Längenfeedbacks, welche durch Gains verstärkt werden.

Ziel der Studie

Bewertung des Einflusses von reduzierter Muskelkraft (z.B. verursacht durch zunehmendem Alter [4]) auf die antizipative Kompensation von Abwärtsstufen mithilfe prädiktiver Simulation

Methodik

Prädiktive Simulation

- Verwendung des neuromuskulären Reflexmodells von Geyer und Herr [3] (Abb. 3)
- Optimierung von zwei Gängen mit unterschiedlichen Muskelkräften (100% Muskelkraft und 70% Muskelkraft [5]) unter Anwendung der gleichen Kostenfunktion
- Evaluierung der antizipativen Kompensations-Performance beider Gänge bei Abwärtsstufen
- Anwendung einer Rastersuche (Abb. 4) durch Variierung der Stufenhöhe h und Reduzierung des antizipativen Gains G_0
- Reduziertes Gain G_0 während des letzten Kontakts vor der Stufe -> Verringerte Muskelaktivität des Soleus

Ergebnisse

Gang mit 100% Muskelkraft

- Bewältigte Stufenhöhe ohne antizipative Anpassung -3 cm
- Maximal bewältigte Stufenhöhe mit antizipativen Anpassungen -17 cm



Videos und weitere Infos

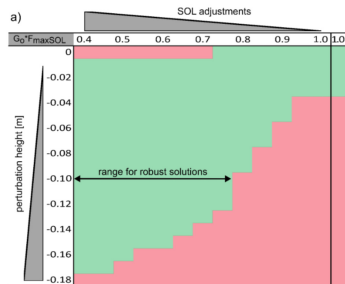
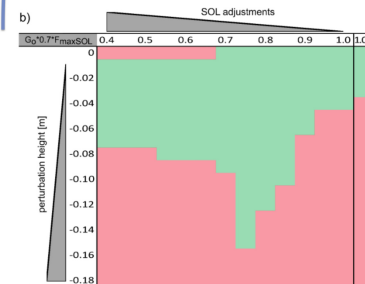


Abb. 4: erfolgreiche (grün) und fehlgeschlagene (rot) Versuche für Gänge ohne (a) und mit (b) reduzierter Muskelkraft. Die Ergebnisse der Versuche ohne Antizipation befinden sich rechts der vertikalen Linien.

Gang mit 70% Muskelkraft

- Bewältigte Stufenhöhe ohne antizipative Anpassung -3 cm (Kompensation der reduzierten Muskelkraft durch erhöhte Muskelaktivität)
- Maximal bewältigte Stufenhöhe mit antizipativen Anpassungen -15 cm
- Reduzierte Range an robusten Lösungen bei höheren Stufen



Diskussion

- Zunahme der Robustheit durch antizipative Anpassung ist beim Gang mit 70% Muskelkraft geringer als beim Gang mit 100% Muskelkraft
 - Reduzierte Range an robusten Lösungen im Bereich höherer Stufen beim Gang mit reduzierter Muskelkraft (Anzeichen für eine höhere Sturzgefahr aufgrund fehlerhafter Anpassungen der Muskelaktivität?)
- Weitere Untersuchungen der Thematik durch experimentelle Studien notwendig!

Fragestellungen für die Zukunft

- Wie genau können Muskelaktivitäten (im Alter) angepasst werden?
- Verwenden ältere Personen die gleichen Anpassungsstrategien wie junge Personen und welchen Einfluss hat dabei die verringerte Ganggeschwindigkeit der älteren Personen?
- Können antizipative Anpassungsstrategien durch Trainingsprogramme verbessert/optimiert werden?

Zugehörigkeiten

- 1 Klinik für Orthopädie, Klinikum Bayreuth GmbH, Bayreuth, Germany
- 2 Bayreuther Zentrum für Sportwissenschaft, Universität Bayreuth, Bayreuth, Germany
- 3 Hertie-Institut für klinische Hirnforschung und Centrum für Integrative Neurowissenschaften, Tübingen, Germany
- 4 Institut für Modellierung und Simulation Biomechanischer Systeme, Universität Stuttgart, Stuttgart, Germany

Förderung

Diese Arbeit wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) 327485414, 449912641 gefördert.

Referenzen

- [1] Müller, R., Vielmeier, J., & Häufle, D. F. (2020). Negotiating ground level perturbations in walking: Visual perception and expectation of curb height modulate muscle activity. *Journal of Biomechanics*, 110121.
- [2] Schreff, L., Häufle, D. F., Vielmeier, J., & Müller, R. (2022). Evaluating anticipatory control strategies for their capability to cope with step-down perturbations in computer simulations of human walking. *Scientific Reports*, 10075.
- [3] Geyer, H., & Herr, H. (2010). A muscle-reflex model that encodes principles of legged mechanics produces human walking dynamics and muscle activities. *IEEE Transactions on neural systems and rehabilitation engineering*, 263-273.
- [4] Goodpaster, B. H., Park, S. W., Harris, T. B., Kritchevsky, S. B., Nevitt, M., Schwartz, A. V., ... & Newman, A. B. (2006). The loss of skeletal muscle strength, mass, and quality in older adults: the health, aging and body composition study. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, 1059-1064.
- [5] Song, S., & Geyer, H. (2018). Predictive neuromechanical simulations indicate why walking performance declines with ageing. *The Journal of physiology*, 596(7), 1199-1210.

4 ‘Virtual pivot point’ in human walking: always experimentally observed but simulations suggest it may not be necessary for stability

Schreff, L., Haeufle, D.F.B., Badri-Spröwitz, A., Vielemeyer, J. & Müller, R., 2023. 'Virtual pivot point' in human walking: Always experimentally observed but simulations suggest it may not be necessary for stability. *Journal of Biomechanics* 153, 111605.

Hypothese **H3**: Mithilfe des Reflexmodells kann vorhergesagt werden, dass ein stabiles, gleichmäßiges Gehen ohne VPP-typischen Schnittpunkt der GRFs möglich ist.



Short communication

‘Virtual pivot point’ in human walking: Always experimentally observed but simulations suggest it may not be necessary for stability

Lucas Schreff^{a,b,*}, Daniel F.B. Haeufle^{c,d}, Alexander Badri-Spröwitz^{e,f}, Johanna Vielemeyer^{a,g}, Roy Müller^{a,b}

^a Department of Neurology/Department of Orthopedic Surgery, Klinikum Bayreuth GmbH, Bayreuth, Germany

^b Bayreuth Center of Sport Science, University of Bayreuth, Bayreuth, Germany

^c Hertie Institute for Clinical Brain Research and Center for Integrative Neuroscience, Tübingen, Germany

^d Institute for Modelling and Simulation of Biomechanical Systems, University of Stuttgart, Germany

^e Dynamic Locomotion Group, Max Planck Institute for Intelligent Systems, Stuttgart, Germany

^f Department of Mechanical Engineering, KU Leuven, Belgium

^g Institute of Sport Sciences, Friedrich Schiller University Jena, Jena, Germany



ARTICLE INFO

Keywords:

Collision fraction
Neuromuscular model
Perturbed locomotion
Postural stability
VPP

ABSTRACT

The intersection of ground reaction forces near a point above the center of mass has been observed in computer simulation models and human walking experiments. Observed so ubiquitously, the intersection point (IP) is commonly assumed to provide postural stability for bipedal walking. In this study, we challenge this assumption by questioning if walking without an IP is possible. Deriving gaits with a neuromuscular reflex model through multi-stage optimization, we found stable walking patterns that show no signs of the IP-typical intersection of ground reaction forces. The non-IP gaits found are stable and successfully rejected step-down perturbations, which indicates that an IP is not necessary for locomotion robustness or postural stability. A collision-based analysis shows that non-IP gaits feature center of mass (CoM) dynamics with vectors of the CoM velocity and ground reaction force increasingly opposing each other, indicating an increased mechanical cost of transport. Although our computer simulation results have yet to be confirmed through experimental studies, they already indicate that the role of the IP in postural stability should be further investigated. Moreover, our observations on the CoM dynamics and gait efficiency suggest that the IP may have an alternative or additional function that should be considered.

1. Introduction

Human bipedal locomotion crucially relies on the ability to continuously balance the whole body in an upright configuration. Given the importance of postural stability during walking, various balancing strategies have been investigated with the help of computational models (e.g., Geyer and Herr, 2010; Rummel and Seyfarth, 2010; Sharbafi and Seyfarth, 2015). One such strategy is based on the observed intersection of ground reaction forces (GRF) near a point above the center of mass (CoM) during a single stride (Gruben and Boehm, 2012; Maus et al., 2010). This intersection point (IP) has been interpreted as the pivot point of a virtual pendulum and referred to as the virtual pivot point (Maus et al., 2010). However, human walking cannot accurately be modeled as a pendulum with distributed mass because, e.g., the angular

acceleration of a pendulum with distributed mass is 180 degrees out of phase with that of a human body (Gruben and Boehm, 2012). For a rocking rigid body, which does have the phase behavior and an IP above the CoM similar to a walking human, the mass returns to upright without external control, exhibiting stability (Gruben and Boehm, 2012; Lipscombe and Pellegrino, 1993). Humans differ from a single rigid body due to their joints, which they use to move the masses of individual segments. Hence, whether the IP is necessary for postural stability in human walking has yet to be conclusively determined.

So far, in all experimental IP-related human locomotion studies, the GRF intersection point was observed. Examples include: during walking at varying speeds (Gruben and Boehm, 2012; Maus et al., 2010; Vielemeyer et al., 2021), in hip-flexed walking (Müller et al., 2017), while walking and running down visible and camouflaged ground

* Corresponding author at: Klinikum Bayreuth GmbH, Department of Neurology/Department of Orthopedic Surgery, Hohe Warte 8, 95445 Bayreuth, Germany.
E-mail address: lucas.schreff@gmx.de (L. Schreff).

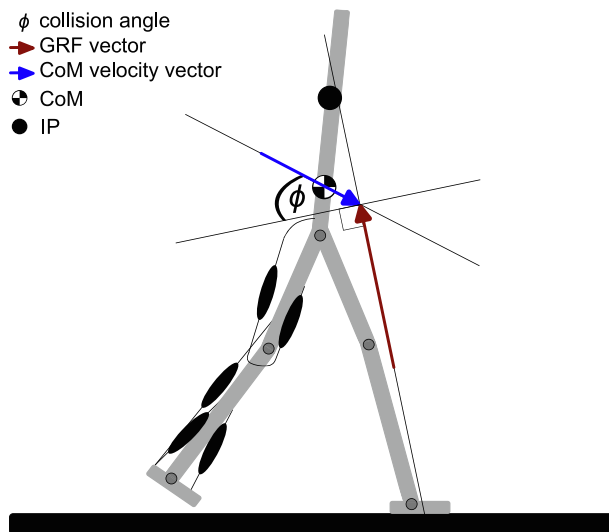


Fig. 1. The used neuromuscular reflex model (Geyer and Herr, 2010) considers seven segments, all with anthropomorphic masses (1 upper body with 53.5 kg, 2 thighs 8.5 kg each, 2 shanks 3.5 kg each, and 2 feet 1.25 kg each), connected by hinge joints. Each leg includes seven Hill-type muscle-tendon units (the gluteus and hip flexor muscles are not shown). Stimulation patterns of the muscles are generated by reflex-based signals, mainly from proprioceptive muscle force and length feedback. To balance the trunk, muscle stimulations of the hamstrings, hip flexors, and gluteus additionally depend on the trunk's forward lean angle and velocity. The GRF line-of-action passes close to the IP located above the CoM of the model. To illustrate the collision-based analysis (Lee et al., 2011; Lee et al., 2013), the collision angle is the angle between the CoM velocity vector and the perpendicular to the GRF vector (eqns. 1.6, 1.7, Lee et al., 2013). The collision fraction (min 0, max 1) is then the weighted average of the instantaneous ratio of actual collision (collision angle) to the potential collision (eqn. 1.14, Lee et al., 2013). Lee defines the potential collision as the sum of the instantaneous angles of the GRF (with respect to vertical, θ) and the velocity vector (with respect to horizontal, λ) (page 4 of Lee et al., 2013). A zero collision fraction is found in a rolling wheel where the wheel's CoM velocity vector and its GRF vector are oriented perpendicularly (Lee et al., 2011). A high collision fraction indicates that CoM velocity and GRF vectors feature, in average, a more non-perpendicular orientation during the stance phase.

perturbations (Drama et al., 2020; Velemeier et al., 2019), and in the gait of patients with Down Syndrome (Velemeier et al., 2023). GRFs that do not intersect the CoM have been shown not only in humans but also in quadrupeds (Jayes and Alexander, 1978; Maus et al., 2010), birds (Maus et al., 2010) and bird models (Drama and Badri-Sprowitz, 2020), suggesting common underlying mechanics and control strategies.

To investigate the function of the IP, Maus et al. (2010) developed a computational model with two massless spring-like legs and one trunk segment. They introduced hip moments to ensure that the GRFs intersected at a single point. In other spring-loaded models with a trunk, where the IP was not used as a target variable, it has been shown that the force vectors are focused above the CoM (Rummel and Seyfarth, 2010; Sharbafi and Seyfarth, 2015). Barazesh and Sharbafi (2020) then demonstrated that the physiologically more detailed neuromuscular reflex model of Geyer and Herr (2010) with its default control parameters predicts an IP.

The results and interpretations of previous experimental studies and simulations could indicate that an IP is a prerequisite for stable, steady, and upright walking. In this study, we challenge this indication. We ask if walking without IP is possible and, if so, what effects walking without IP has on robustness and mechanical locomotion efficiency. For our investigation, we applied the neuromuscular walking model of Geyer and Herr (2010) and performed two optimization runs to create gaits with and without IP based on different cost functions. Subsequently, we

evaluated the robustness of the different gaits in step-down perturbations and calculated collision fraction values (Lee et al., 2011; Lee et al., 2013) to assess CoM dynamics.

2. Methods

We simulated walking with a 2D (sagittal plane) human-like multi-body model (Fig. 1) (Geyer and Herr, 2010) controlled by the neuromuscular reflex control method (Geyer et al., 2003).

We calculated the IP for the single support phase of one stride in steady locomotion. Here, a CoM-centered coordinate frame, where the vertical axis is gravity aligned, was used to make it comparable to other studies (e.g., Müller et al., 2017; Velemeier et al., 2019). For the calculation of the IP, the GRFs were placed in this coordinate system. Because the GRFs do not intersect at exactly one point, the coefficient of determination R^2 , derived from a study by Herr and Popovic (2008), helps to assess the spread. R^2 reaches a maximum value of 1 and has no lower bound. An R^2 value lower than 1 or even negative values indicate that the force vectors are less focused, approaching negative infinity when all GRF vectors are parallel. To determine the IP and the coefficient of determination R^2 , we adopted the calculation script of Velemeier et al. (2021).

To create gaits with and without IP, we applied the covariance matrix adaptation evolution strategy (Hansen, 2006), where we optimized 12 model control parameters. We performed two optimization runs with three-stage cost functions (J). As suggested by Song and Geyer (2015) the first two stages were implemented to find stable and steady walking solutions. In contrast to Song and Geyer (2015), we calculated the margin of stability (Hof et al., 2005) for 6 consecutive heel strikes at stage 2. A gait is considered stable and steady when the maximum difference of the 6 values is less than 0.75 cm. To determine the margin of stability, we adapted Schreff et al.'s (2022) calculation script. Only stage 3 differed in the two optimization runs. In the first optimization run, we minimized the coefficient of determination R^2 to find a gait without IP (equation (1)). In the second run, we maximized R^2 to find a gait with IP (equation (2)). In addition, we optimized in this run the walking speed (v_{sim}). As target speed (v_{igr}) we used the walking speed of the gaits with very low R^2 that resulted at the end of the first optimization run (1.25 m/s).

$$J = R^2 \quad (1)$$

$$J = 1 - R^2 + |v_{sim} - v_{igr}| \quad (2)$$

For both optimization runs, the default control parameters of the model were used as initial parameters. During the optimizations, we saved intermediate results to collect viable gaits with varying R^2 . Based on a rating of Herr and Popovic (2008) we defined walking with IP when $R^2 > 0.6$. Lower values characterized walking without IP.

We evaluated the robustness of all gaits for which we stored the underlying control parameters during the two optimization runs by testing their ability to recover from step-down perturbations. After each successful trial, the step-down height h was increased by 1 cm until the model could no longer recover from the perturbation with its respective control parameters. For more information see Haeufle et al. (2018) and Schreff et al. (2022).

To evaluate the efficiency of CoM dynamics during walking, we performed a collision analysis (more detailed explanation in Fig. 1) based on collision angle (CA) and fraction (CF) equations established by (Lee et al., 2011; Lee et al., 2013). Importantly, Lee et al. (2011) show that high collision angle and, consequently, collision fraction values correspond to a high mechanical cost of transport. Here, to assess the efficiency of our optimized gaits, we investigate whether there is a correlation between the CF and R^2 .

The equations for the collision analysis, as well as for the calculation of the coefficient of determination and the margin of stability can be

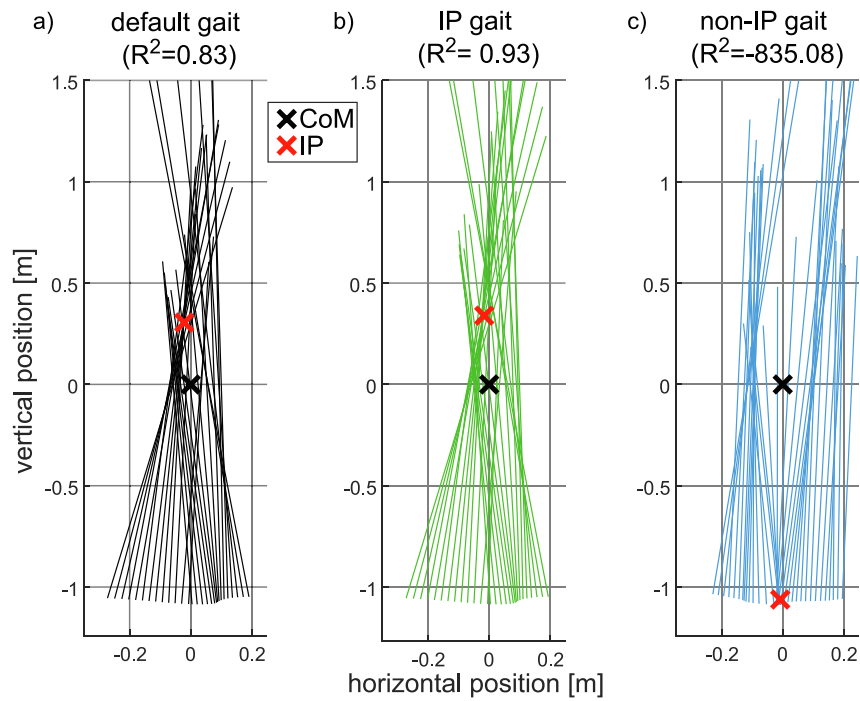


Fig. 2. Ground reaction force plots in a CoM-centered coordinate system for three gaits: default (Geyer and Herr, 2010) (a), IP (b), and non-IP (c).

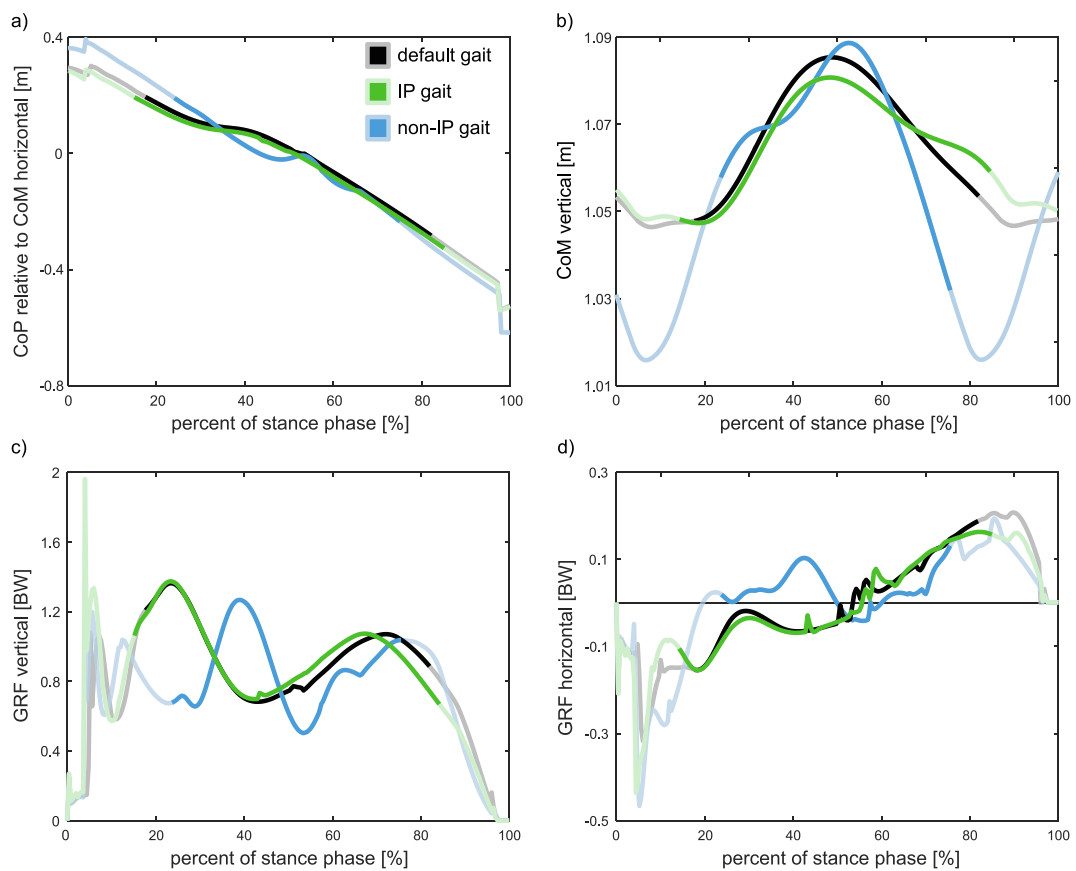


Fig. 3. The center of pressure (CoP) relative to the horizontal CoM position (a), vertical CoM position (b), vertical GRFs (c), and horizontal GRFs (d) plotted over an entire stance phase. Shown are the default, the IP, and the non-IP gait. The IP calculation is conducted during the single-support phase plotted here with non-transparent lines. Semi-transparent lines indicate the double-support phase.

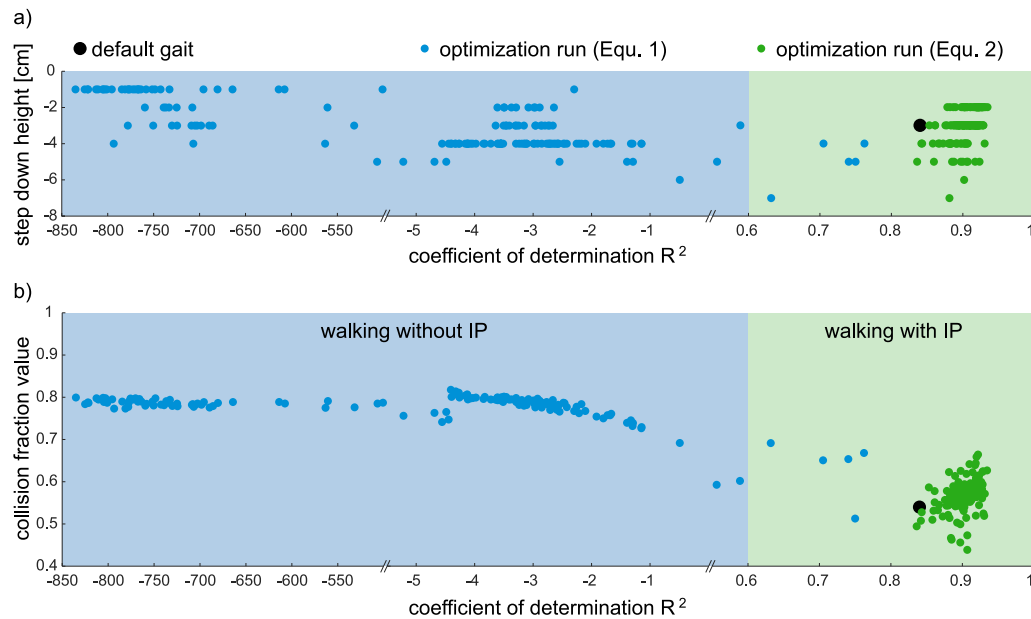


Fig. 4. Maximum step-down heights (a) and collision fraction values (b) of all optimized and stable gaits. Green background areas indicate IP walking gaits with R^2 values above 0.6. Blue areas indicate non-IP walking gaits, with R^2 values below 0.6. The default gait (Geyer and Herr, 2010) is marked as a black data point. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

found in the [supplementary information](#).

We optimized the model's control parameters running Matlab® Simulink® R2021a, with the ode15s solver, a maximum step size of 10 ms, and relative and absolute error tolerances of 10^{-3} and 10^{-4} , respectively.

3. Results

We optimized gaits for high and low R^2 in two independent runs. With both cost functions, the model produced stable walking patterns, with R^2 values ranging from -835.08 to 0.93 . We named the gait with the highest R^2 value the “IP gait”, with a walking speed of 1.25 m/s and a step length of 0.78 m. For the lowest R^2 “non-IP gait”, the model walked at a speed of 1.24 m/s with a step length of 0.80 m. In comparison, the “default gait” with identical parameters as the model of Geyer and Herr (2010) has an R^2 of 0.83 , at a walking speed of 1.36 m/s and a step length of 0.77 m. Fig. 2 shows the IP plots of the three different gaits. In the supplementary videos 1, 2 and 3, the animations of the gaits can be seen.

Fig. 3 illustrates parameters relevant to establish an IP. The three gaits differ mainly in the CoM trajectories in the vertical direction and their GRFs. For the non-IP gait, more oscillations are visible for the vertical GRFs, compared to the default gait. The horizontal GRFs of the non-IP gait stand out as they are mostly positive during the single support phase (non-transparent blue line of Fig. 3d).

We examined all gaits of the two optimization runs for robustness against step-down perturbations and collision potential. The results can be seen in Fig. 4. For robustness, there is no clear trend in the gaits with IP ($R^2 > 0.6$) and without IP (R^2 less than 0.6). However, it seems that CF values increase for gaits without IP.

Due to the choice of our cost functions, it cannot be excluded that non-IP gaits with low CF values exist. At this point, we performed a further optimization run in which we minimized CF values in addition to Eq. (1). However, we could not find any gaits with $R^2 < -1$ that featured CF values below 0.6 .

4. Discussion

The optimized gaits of the neuromuscular reflex model predict that

stable, steady, and upright walking is possible without the IP-typical intersection of GRFs. While our simulation results on the relation between IP and stability have yet to be confirmed in human experimental investigations, e.g., by “exaggerated walking” as investigated by Herr and Popovic (2008), we show that an IP is not necessary for simulation of stable bipedal locomotion.

In previous studies, it was assumed that the IP is necessary for postural stability. Maus et al. (2010) evaluated the influence of the IP on postural stability using a step-down perturbation with a very low height of 5 mm. In contrast, we used perturbation heights of at least 1 cm for our investigations. The model can recover from ground drops of up to 3 cm, with default control parameters. The IP and non-IP gaits reject step-downs mainly in the range between 1 cm and 5 cm. In sum, we found no correlation between R^2 and the manageable obstacle height (Fig. 4a). We conclude that an IP is not necessary for robustness against step-down perturbations, respectively postural stability during walking.

In our simulations, we used the default gait as a reference because it accurately predicts the kinematic and kinetic data (for more information see Geyer and Herr, 2010) known from experimental studies on human gait (e.g., Aminighdam et al., 2017; Vielemeyer et al., 2021). In comparison, the horizontal and vertical GRFs of the non-IP gait exhibit more oscillations. Furthermore, high collision fraction values (up to 0.82 , Fig. 4b) indicate that the CoM dynamics of non-IP walking gaits have increased potential for collisions, leading to a higher mechanical cost of transport and lower locomotion efficiency. However, some IP gaits with very high R^2 values (0.91 , Fig. 4b) also show increased CF values (0.66), suggesting that IP walking is not a guarantee for avoiding collisions and a minimal cost of transport. Through our additional investigations, we found that walking with low collision potentials, which means efficient walking, seems possible only for gaits with high R^2 .

In summary, we predict that stable and upright human walking without an IP should be possible. However, we cannot rule out that the IP plays a role in promoting stability during locomotion, because it is possible that the absence of a GRF intersection point in the non-IP gaits and therefore a loss of the IP's potential stabilizing effect can be compensated by another stabilizing strategy. Given the many experimental studies demonstrating focused GRF in human walking, we challenge the community to further investigate the function of the IP. Our findings on the CoM dynamics and gait efficiency suggest that the IP

may have an alternative or additional function that should be taken into consideration.

CRedit authorship contribution statement

Lucas Schreff: Writing – original draft, Visualization, Software, Methodology, Investigation, Conceptualization. **Daniel F.B. Haeufle:** Writing – review & editing, Methodology, Conceptualization. **Alexander Badri-Spröwitz:** Writing – review & editing, Methodology. **Johanna Vielemeyer:** Writing – review & editing, Software. **Roy Müller:** Writing – review & editing, Project administration, Methodology, Funding acquisition, Conceptualization.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

This work was funded by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG, German Research Foundation) 327485414, 449912641.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2023.111605>.

References

- Aminiaghdam, S., Rode, C., Müller, R., Blickhan, R., 2017. Increasing trunk flexion transforms human leg function into that of birds despite different leg morphology. *J. Exp. Biol.* 220, 478–486.
- Barazesh, H., Sharbafi, M., 2020. A biarticular passive exosuit to support balance control can reduce metabolic cost of walking. *Bioinspir. Biomim.* 15 (3), 036009.
- Drama, Ö., Badri-Spröwitz, A., 2020. Trunk pitch oscillations for energy trade-offs in bipedal running birds and robots. *Bioinspir. Biomim.* 15 (3), 036013.
- Drama, Ö., Vielemeyer, J., Badri-Spröwitz, A., Müller, R., 2020. Postural stability in human running with step-down perturbations: an experimental and numerical study. *R. Soc. Open Sci.* 7 (11), 200570.
- Geyer, H., Herr, H., 2010. A muscle-reflex model that encodes principles of legged mechanics produces human walking dynamics and muscle activities. *IEEE transactions on neural systems and rehabilitation engineering : a publication of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society* 18 (3), 263–273.
- Geyer, H., Seyfarth, A., Blickhan, R., 2003. Positive force feedback in bouncing gaits? *Proceedings. Biological sciences* 270 (1529), 2173–2183.
- Gruben, K.G., Boehm, W.L., 2012. Force direction pattern stabilizes sagittal plane mechanics of human walking. *Hum. Mov. Sci.* 31 (3), 649–659.
- Haeufle, D.F.B., Schmorte, B., Geyer, H., Müller, R., Schmitt, S., 2018. The Benefit of Combining Neuronal Feedback and Feed-Forward Control for Robustness in Step Down Perturbations of Simulated Human Walking Depends on the Muscle Function. *Front. Comput. Neurosci.* 12, 80.
- Hansen, N., 2006. The CMA Evolution Strategy: A Comparing Review. In: Lozano, J.A., Larrañaga, P., Inza, I., Bengoetxea, E. (Eds.), *Studies in Fuzziness and Soft Computing Towards a New Evolutionary Computation*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 75–102.
- Herr, H., Popovic, M., 2008. Angular momentum in human walking. *J. Exp. Biol.* 211, 467–481.
- Hof, A.L., Gazendam, M.G.J., Sinke, W.E., 2005. The condition for dynamic stability. *J. Biomech.* 38 (1), 1–8.
- Jayes, A.S., Alexander, R.M., 1978. Mechanics of locomotion of dogs (*Canis familiaris*) and sheep (*Ovis aries*). *J. Zool.* 185 (Pt 3), 289–308.
- Lee, D.V., Bertram, J.E.A., Anttonen, J.T., Ros, I.G., Harris, S.L., Biewener, A.A., 2011. A collisional perspective on quadrupedal gait dynamics. *J. R. Soc. Interface* 8 (63), 1480–1486.
- Lee, D.V., Comanescu, T.N., Butcher, M.T., Bertram, J.E.A., 2013. A comparative collision-based analysis of human gait. *Proceedings. Biological sciences* 280 (1771), 20131779.
- Lipscombe, P.R., Pellegrino, S., 1993. Free Rocking of Prismatic Blocks. *J. Eng. Mech.* 119 (7), 1387–1410.
- Maus, H.-M., Lipfert, S.W., Gross, M., Rummel, J., Seyfarth, A., 2010. Upright human gait did not provide a major mechanical challenge for our ancestors. *Nat. Commun.* 1, 70.
- Müller, R., Rode, C., Aminiaghdam, S., Vielemeyer, J., Blickhan, R., 2017. Force direction patterns promote whole body stability even in hip-flexed walking, but not upper body stability in human upright walking. *Proceedings. Mathematical, physical, and engineering sciences* 473 (2207), 20170404.
- Rummel, J., Seyfarth, A., 2010. Passive stabilization of the trunk in walking. In: *Proceedings of SIMPAR 2010 Workshops—International Conference on Simulation, Modeling and Programming for Autonomous Robots*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 127–136.
- Schreff, L., Haeufle, D.F.B., Vielemeyer, J., Müller, R., 2022. Evaluating anticipatory control strategies for their capability to cope with step-down perturbations in computer simulations of human walking. *Sci. Rep.* 12, 10075.
- Sharbafi, M.A., Seyfarth, A., 2015. FMCH: A new model for human-like postural control in walking. In *2015 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS)*, pp. 5742–5747.
- Song, S., Geyer, H., 2015. A neural circuitry that emphasizes spinal feedback generates diverse behaviours of human locomotion. *J. Physiol.* 593 (16), 3493–3511.
- Vielemeyer, J., Griebach, E., Müller, R., 2019. Ground reaction forces intersect above the center of mass even when walking down visible and camouflaged curbs. *J. Exp. Biol.* 222.
- Vielemeyer, J., Müller, R., Staufenberg, N.-S., Renjewski, D., Abel, R., 2021. Ground reaction forces intersect above the center of mass in single support, but not in double support of human walking. *J. Biomech.* 120, 110387.
- Vielemeyer, J., Galli, M., Zago, M., Müller, R., Condoluci, C., 2023. A Study on the Intersection of Ground Reaction Forces during Overground Walking in Down Syndrome: Effects of the Pathology and Left-Right Asymmetry. *Symmetry* 15 (2), 544.

‘Virtual pivot point’ in human walking: always experimentally observed but simulations suggest it may not be necessary for stability

Lucas Schreff, Daniel F.B. Haeufle, Alexander Badri-Spröwitz, Johanna Vielemeyer, Roy Müller

Coefficient of determination (Herr and Popovic, 2008; Vielemeyer et al., 2021)

The coefficient of determination R^2 is a parameter to assess the spread of the force vectors around the intersection point (IP). θ_{Sim}^i are the angles between the force vectors from the simulation and the floor and $\bar{\theta}_{Sim}$ is the average value of all θ_{Sim}^i of the single measuring times i . θ_{IP}^i are the angles between theoretical force vectors pointing to the calculated IP at each measuring time and the floor.

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^N (\theta_{Sim}^i - \theta_{IP}^i)^2}{\sum_{i=1}^N (\theta_{Sim}^i - \bar{\theta}_{Sim})^2}$$

Margin of stability (Hof et al., 2005):

The Margin of stability S is parameter to evaluate the dynamic stability of walking. S in anteroposterior direction is the horizontal distance between the anterior boundary (B_{AB}) of the base of support and an extrapolated center of mass (X_{CoM}).

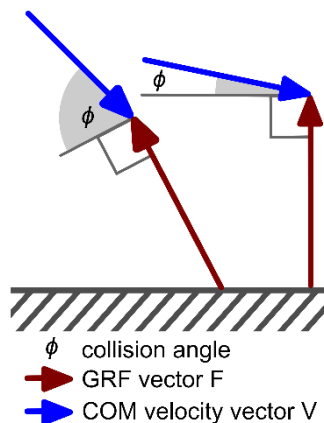
$$S = B_{AB} - X_{CoM}$$

X_{CoM} depends on the horizontal velocity of the CoM (v_{CoM}), the acceleration due to gravity (g), the distance between the CoM and the ankle joint (l), as well as the horizontal component of the CoM (P_{CoM}).

$$X_{CoM} = \frac{v_{CoM}}{\sqrt{\frac{g}{l}}} + P_{CoM}$$

Collision fraction (Lee et al., 2011; eqns. 1.6 and 1.14 of Lee et al., 2013):

The collision fraction (CF) value determines the collision potential between CoM velocity (V) and ground reaction force (F) vectors during a stance phase. Using both vectors the instantaneous collision angle ϕ can be calculated.



$$\phi = \arcsin(|F * V| / |F||V|)$$

For the determination of CF, the angles (θ, λ) between F and vertical and between V and horizontal are additionally required.

$$CF = \frac{\sum_{i=1}^N |F^i| |V^i| (\phi^i / (\theta^i + \lambda^i))}{\sum_{i=1}^N |F^i| |V^i|}$$

References

- Herr, H., Popovic, M., 2008. Angular momentum in human walking. *The Journal of experimental biology* 211, 467–481.
- Hof, A.L., Gazendam, M.G.J., Sinke, W.E., 2005. The condition for dynamic stability. *Journal of Biomechanics* 38, 1–8.
- Lee, D.V., Bertram, J.E.A., Anttonen, J.T., Ros, I.G., Harris, S.L., Biewener, A.A., 2011. A collisional perspective on quadrupedal gait dynamics. *Journal of the Royal Society, Interface* 8, 1480–1486.
- Lee, D.V., Comanescu, T.N., Butcher, M.T., Bertram, J.E.A., 2013. A comparative collision-based analysis of human gait. *Proceedings. Biological sciences* 280, 20131779.
- Vielemeyer, J., Müller, R., Staufenberg, N.-S., Renjewski, D., Abel, R., 2021. Ground reaction forces intersect above the center of mass in single support, but not in double support of human walking. *Journal of Biomechanics* 120, 110387.

5 Walking like a robot: do the ground reaction forces still intersect near one point when humans mimic a humanoid robot?

Vielemeyer, J., Staufenberg, N.-S., Schreff, L., Rixen, D. & Müller, R., 2023. Walking like a robot: do the ground reaction forces still intersect near one point when humans imitate a humanoid robot? Royal Society Open Science 10.

Hypothese **H4**: Der Mensch ist in der Lage ohne VPP-typischen Schnittpunkt der GRFs stabil und gleichmäßig zu gehen.

Research



Cite this article: Vielemeyer J, Staufenberg N-S, Schreff L, Rixen D, Müller R. 2023 Walking like a robot: do the ground reaction forces still intersect near one point when humans imitate a humanoid robot? *R. Soc. Open Sci.* **10**: 221473. <https://doi.org/10.1098/rsos.221473>

Received: 15 November 2022

Accepted: 4 May 2023

Subject Category:

Physics and biophysics

Subject Areas:

biomechanics

Keywords:

bipedal gait, humanoid robot, virtual pivot point

Author for correspondence:

Johanna Vielemeyer

e-mail: johanna.vielemeyer@uni-jena.de

Electronic supplementary material is available online at <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.6653112>.

Walking like a robot: do the ground reaction forces still intersect near one point when humans imitate a humanoid robot?

Johanna Vielemeyer^{1,2}, Nora-Sophie Staufenberg³,
Lucas Schreff^{2,4}, Daniel Rixen³ and Roy Müller^{2,4}

¹Institute of Sport Sciences, Friedrich-Schiller-University Jena, 07737 Jena, Germany

²GaitLab, Klinikum Bayreuth GmbH, 95445 Bayreuth, Germany

³Munich Institute of Robotics and Machine Intelligence, Technical University Munich, 85748 Garching, Germany

⁴Bayreuth Center of Sport Science, University of Bayreuth, 95447 Bayreuth, Germany

JV, 0000-0003-1282-3576; RM, 0000-0002-4688-1515

Bipedal walking while keeping the upper body upright is a complex task. One strategy to cope with this task is to direct the ground reaction forces toward a point above the centre of mass of the whole body, called virtual pivot point (VPP). This behaviour could be observed in various experimental studies for human and animal walking, but not for the humanoid robot LOLA. The question arose whether humans still show a VPP when walking like LOLA. For this purpose, ten participants imitated LOLA in speed, posture, and mass distribution (LOLA-like walking). It could be found that humans do not differ from LOLA in spatio-temporal parameters for the LOLA-like walking, in contrast to upright walking with preferred speed. Eight of the participants show a VPP in all conditions ($R^2 > 0.90 \pm 0.09$), while two participants had no VPP for LOLA-like walking ($R^2 < 0.52$). In the latter case, the horizontal ground reaction forces are not balanced around zero in the single support phase, which is presumably the key variable for the absence of the VPP.

1. Introduction

Walking is commonplace in humans, but however not trivial, as the heavy trunk must be balanced. Various balancing strategies are possible, keeping the trunk close to vertical. These strategies can be described in a simplified way with templates [1]. One

such template for human walking is the spring-loaded inverted pendulum model with a trunk (TSLIP). This is a lower body model (e.g. [2–4]) extended by a trunk as rigid body (e.g. [5–7]). There exist several connections between lower and upper body for the TSLIP model, e.g. adding compliant hips [8,9] or adjusting the hip torques such that the ground reaction forces (GRFs) intersect at a point, the virtual pivot point (VPP), above the centre of mass (CoM) during one stride [5].

Analogous to the VPP model, an intersection point of the GRFs above the CoM could also be found in various experimental studies for human walking [5,10–14], and even for some animals such as dogs [5,15], macaques [16] and quails [17]. In those experiments, the GRFs point to the VPP with a small spread. In simulations of running humans, humanoid robots and birds, there were stable solutions for the VPP position both below and above the CoM [18–21]. However, the question arises whether the VPP is a target driving the gait strategy or merely a consequence of the complex dynamics and control during gait.

The intersection point is often reported to appear within a large range of heights. Already Maus *et al.* [5] has reported a VPP position of 5–70 cm above the CoM. Additionally, a VPP could also be observed in walking with different trunk inclinations [11] and in walking over visible and camouflaged curbs [12], although the VPP height varied between and within participants. There are control mechanisms in simulation where the VPP emerges purely from mechanics and leg force feedback [8,9]. These observations lead to the assumption that the VPP is not a target variable but emerges as a side product and the position depends on the type of gait.

However, although a VPP has been observed in all known human VPP studies, there are also systems like the humanoid robot LOLA that walk without a VPP. LOLA is stabilized by a real-time controller which uses hybrid force and position control of CoM and foot trajectories (for technical details, see [22–26]). The robot has no VPP, neither as target quantity nor as an emergent dynamical consequence [27]. LOLA's gait pattern differs from that of humans in several parameters: its posture is more crouched than a human's posture to avoid singularities in joint angles and with 0.5 m s^{-1} it walks significantly slower than the preferred human walking speed. Additionally, LOLA has a different mass distribution with its legs being relatively heavier than those of humans. At least the first two changes in gait are also of clinical interest, as various diseases (e.g. cerebral palsy [28]) and the behaviour of the elderly (e.g. [29]) may be associated with these traits.

The question is whether and how these changed parameters affect the absence of VPP, leading to the following research question: When humans imitate LOLA's gait in speed, posture, and weight distribution all at the same time (LOLA-like walking), do gait parameters more closely resemble those of LOLA and can a VPP still be observed? Based on former studies, it is assumed here that the VPP occurs as a mechanical consequence [11,12,30], and thus can be considered independently from the most likely different control strategies of humans and robot.

We hypothesize that the LOLA-like walking of humans would affect both the position of the VPP and the spread around that point. Here, the spread is likely to increase, possibly even so far that a VPP can no longer be observed. If there is no VPP in LOLA-like walking anymore, we may get a deeper understanding of the parameters that are responsible for the VPP. If there is still a VPP, differences between humans and robot in VPP-relevant parameters can be instructive to better understand the mechanics of bipedal walking.

2. Material and methods

2.1. Participants

Eleven participants took part in this experiment. Data from a single participant have been discarded due to incomplete kinematic data; therefore trials from ten volunteers (two female, eight male; mean \pm s.d., average age: 30.7 ± 10.5 years, age range: 23–57 years, mass: 74.4 ± 15.3 kg, height: 1.78 ± 0.07 m) were considered in the analysis. All participants were physically active and had no known limitations which could have affected their performance in the study. Prior to participation, each volunteer signed an informed consent form. The experiment was approved by the ethics committee of the University of Jena (3532-08/12), and conducted in accordance with the Declaration of Helsinki.

2.2. Measurements

The participants were asked to walk along a 5 m walkway with gait modifications concerning walking speed, posture and weight distribution. Two speeds were conducted: a preferred

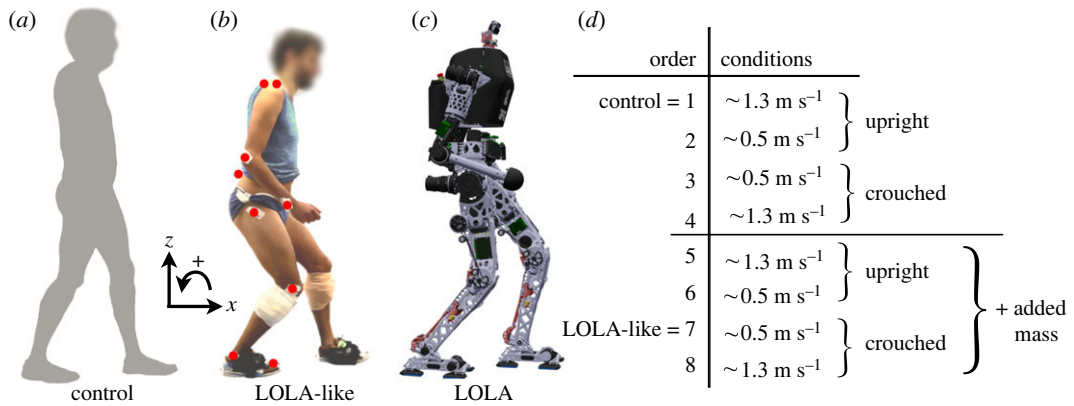


Figure 1. Experimental performance of one participant and robot LOLA. (a) Upright walking with preferred speed without added mass (control) and (b) crouched slow walking with added mass on shanks and feet (LOLA-like). Red circles indicate the positions of the markers on one body side. (c) Robot LOLA during walking. (d) Overview of the measurement order.

walking speed (approx. 1.3 m s^{-1}) and a slow walking speed comparable to the typical walking speed of the robot LOLA (approx. 0.5 m s^{-1}). The speed was controlled with a light barrier system (Witty, Microgate, Bolzano, Italy). Besides the upright, human-like posture, a crouched, robot-like posture was investigated, which was demonstrated by the examiner. The participants were instructed to walk with bent leg joints and arms in a rather stiff gait. This posture was controlled by the examiner through observation and feedback (especially by the reference to bent knees). As illustration for the gait of LOLA, a video of the walking robot was shown to the participants before investigation.

Firstly, the participants had to walk with the preferred speed and an upright posture (control condition; figure 1a). This was followed by walking slowly, first with an upright posture and second with a crouched posture. Thereafter, the crouched posture was performed at the preferred walking speed. Then these four settings were repeated with weights added on the participant's legs. Figure 1d shows the order of performance. Weights were attached to shanks and feet (figure 1b) and selected for each participant to match robot LOLA's weight distribution. For details concerning the calculation of added weight, see table S1 in the electronic supplementary material. Several practice trials took place before each setting until the participant could adequately perform the movement task. Figure 1b illustrates slow crouched walking with added mass (LOLA-like condition); figure 1c shows robot LOLA during walking.

Four force plates (Kistler, Winterthur, Switzerland) were built into the walkway (figure S1; electronic supplementary material). The first two force plates (Type 9260AA6) were aligned along their long sides and rotated clockwise by 41° around the vertical axis, so that the robot LOLA could place successive contacts on individual force plates. Force plates 3 (Type 9260AA6) and 4 (Type 9286BA) were aligned along their short sides without rotation, i.e. straight behind each other. The GRFs of all force plates were sampled at 250 Hz. The participants were instructed to use force plates 1 and 2 for the slow speed conditions and force plates 3 and 4 for the preferred speed conditions. For each condition, one contact was evaluated.

All trials were recorded with 10 cameras (250 Hz) by a 3D infrared system (Vicon, Oxford, UK). The measurement systems (force plates and cameras) were synchronized using the trigger of the camera system. Depending on performance, participants completed 5–10 trials for each condition. A trial was only analysed when the participant hit each relevant force plate with only one foot without visual targeting of the force plates and without preparatory adjustments of the step length. It was also necessary to maintain the correct speed and correctly realize the above-mentioned instructions without losing any reflective joint marker of the infrared system. The spherical markers (14 mm in diameter) were placed on the tip of the fifth toe, lateral malleolus, epicondylus lateralis femoris, trochanter major, acromion, epicondylus lateralis humeri and ulnar styloid processus on both sides of the body as well as on L5 and C7 process spinosus (figure 1a).

For the robot LOLA, kinematic data were collected from the angle sensors of the joints. Kinetic data were measured with the first two force plates and redundantly with internal sensors. Only the first contact was taken into account in the evaluation. Eight runs were performed.

2.3. Data processing and statistical analysis

Human raw data were filtered with a fourth-order bidirectional low-pass Butterworth filter. Human kinetic data were filtered at a cutoff frequency of 30 Hz and their kinematic data at a cutoff frequency of 50 Hz. GRFs of humans and robot were normalized to individual body weight (BW). The instances of touch down (TD) and take-off (TO) of the first and second contacts were calculated as the events when the GRFs exceeded or fell below the threshold of 0.05 BW. In the absence of additional force plates, the TO of the step before the first contact and the TD of the step after the second contact were calculated using a characteristic apex in the velocity profile of the malleolus lateralis for the human experiments [31]. For the robot, the internal force sensors were used here. The human CoM was determined using a body segment parameters method according to Plagenhoef *et al.* [32].

To calculate the VPP position, GRF vectors starting at the centre of pressure (CoP) were used for every instant of measurement. They were regarded in a CoM-centred coordinate frame, where the vertical axis is parallel to gravity. The position of the VPP with respect to the CoM is defined as the point where the sum of the squared perpendicular distances to the GRFs from TO to the following TD is minimal. The theoretical forces are the linear connections between the CoP and the computed VPP. For estimation of the amount of agreement between theoretical forces and experimentally measured GRFs, the angle of the GRFs θ_{Exp} and of the theoretical forces θ_{VPP} relative to the ground was considered for each trial (N_{Trial}) and measurement time (N_{Time}). The mean experimental angle $\bar{\theta}_{\text{Exp}}$ is the grand mean over all trials and measurement times. Then, the coefficient of determination R^2 was calculated as follows, adapted from Herr & Popovic [33]:

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{N_{\text{Trial}}} \sum_{j=1}^{N_{\text{Time}}} (\theta_{\text{Exp}}^{ij} - \theta_{\text{VPP}}^{ij})^2}{\sum_{i=1}^{N_{\text{Trial}}} \sum_{j=1}^{N_{\text{Time}}} (\theta_{\text{Exp}}^{ij} - \bar{\theta}_{\text{Exp}})^2} \quad (2.1)$$

with at least one pair of i, j , so that $\theta_{\text{Exp}}^{ij} \neq \bar{\theta}_{\text{Exp}}$. The VPP as well as the R^2 were calculated for the exact single support phase, as described in Vielemeyer *et al.* [13].

By definition, the values of R^2 can vary between $-\infty$ and 1. Note that an R^2 value of 1 indicates a perfect fit between model and experiment and an R^2 value of 0 or even negative values mean that the estimation of the model is equal to or worse than using the mean experimental value as an estimate [33]. Based on the rating of Herr & Popovic [33], the VPP was defined as a point if R^2 was greater than 0.6, separately for each condition. The VPP position was only calculated if it was classified as a point. Here, the anterior–posterior (x) direction and the vertical (z) direction were considered. The (centroidal) angular momentum of the whole body was calculated as described in Vielemeyer *et al.* [12].

To compare spatio-temporal gait parameters (table 1) and VPP variables (table 2) between conditions, repeated measures ANOVA ($p < 0.05$) regarding the factors ‘speed’ (preferred and slow), ‘posture’ (upright and crouched) and ‘mass’ (without and with added mass) were used. To examine whether the variables differ between humans and LOLA, one-sample t -tests between humans and LOLA were conducted separately for each condition. To analyse whether the VPP was above, below or at the CoM, and anterior or posterior to it, t -tests compared to zero were performed separately for each condition.

3. Results

In all investigated spatio-temporal gait parameters (step length, speed, contact time, absolute and relative duration of single support phase, and double support phase) significant differences between human participants and the robot LOLA could be observed for the control condition (upright walking at a preferred speed and without added mass), but not for the LOLA-like condition (crouched slow walking with added mass), as shown in table 1. Furthermore, a mean R^2 value of $>0.90 \pm 0.09$ for eight of ten participants indicates that, contrary to the robot LOLA, these participants have a VPP in all conditions, especially for LOLA-like walking (table 2). The VPP plot does not change strongly when imitating LOLA’s gait, as figure 2 illustrates for one representative participant. The illustration with added mass looks similar and can be found in the electronic supplementary material (figure S2). Since LOLA has a negative R^2 value (table 2), the VPP cannot be denoted as a point, and therefore the VPP position was not calculated.

Table 1. Statistical analysis of spatio-temporal gait parameters. Human data are mean \pm s.d. between participants. Significant differences between humans and LOLA are underlined, significant p -values are in bold. Only significant interactions are shown. The set-ups are preferred speed with/without added mass and slow with/without added mass. The speed is calculated as mean value of one contact. Additionally, contact time, step length, double support phase (DSP) time and single support phase (SSP) time are shown. 'rel' is the relative duration of the corresponding phase with respect to the contact time.

		p -value (F -value/ η^2)									
		posture		speed (s)		posture (p)		mass (m)		interaction	
		upright		crouched							
		speed/mass									
speed ($m\ s^{-1}$)	pref/no	<u>1.36 \pm 0.11</u>	<u>1.17 \pm 0.14</u>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	s^* p: 0.001	(24.01/0.73)	
	slow/no	<u>0.52 \pm 0.04</u>	<u>0.48 \pm 0.06</u>	(392.18/0.98)	(31.24/0.78)	(11.91/0.57)					
	pref/yes	<u>1.22 \pm 0.16</u>	<u>1.10 \pm 0.16</u>						s^* m: 0.003	(16.86/0.65)	
	slow/yes	<u>0.52 \pm 0.05</u>	<u>0.49 \pm 0.06</u>								
LOLA			0.49								
contact time (s)	pref/no	<u>0.67 \pm 0.05</u>	<u>0.76 \pm 0.12</u>	0.000	0.033	0.078					
	slow/no	<u>1.22 \pm 0.21</u>	<u>1.30 \pm 0.29</u>	(66.45/0.88)	(6.32/0.41)	(3.95/0.31)					
	pref/yes	<u>0.73 \pm 0.07</u>	<u>0.82 \pm 0.13</u>								
	slow/yes	<u>1.23 \pm 0.23</u>	<u>1.30 \pm 0.31</u>								
LOLA			1.13								
SSP time (s)	pref/no	<u>0.43 \pm 0.02</u>	<u>0.46 \pm 0.06</u>	0.002	0.131	0.000			s^* p: 0.011	(10.03/0.53)	
	slow/no	<u>0.55 \pm 0.06</u>	<u>0.51 \pm 0.07</u>	(19.09/0.68)	(2.76/0.24)	(47.86/0.84)					
	pref/yes	<u>0.50 \pm 0.04</u>	<u>0.52 \pm 0.07</u>								
	slow/yes	<u>0.60 \pm 0.07</u>	<u>0.54 \pm 0.09</u>								
LOLA			0.48								
DSP time (s)	pref/no	<u>0.13 \pm 0.02</u>	<u>0.16 \pm 0.04</u>	0.000	0.025	0.568					
	slow/no	<u>0.31 \pm 0.08</u>	<u>0.37 \pm 0.14</u>	(50.58/0.85)	(7.25/0.45)	(0.35/0.38)					
	pref/yes	<u>0.13 \pm 0.02</u>	<u>0.16 \pm 0.04</u>								
	slow/yes	<u>0.30 \pm 0.09</u>	<u>0.37 \pm 0.14</u>								
LOLA			0.31								

(Continued.)

Table 1. (Continued.)

	posture		p-value (F -value/ η^2)			interaction
	speed/mass	upright	crouched	speed (s)	posture (p)	
SSP _{rel} (%)	pref/no	<u>64.5 ± 3.0</u>	<u>61.3 ± 4.9</u>	0.000	0.009	0.000
	slow/no	<u>46.0 ± 4.8</u>	<u>40.7 ± 8.7</u>	(152.57/0.94)	(11.18/0.55)	(45.16/0.83)
	pref/yes	<u>68.0 ± 3.4</u>	<u>63.4 ± 4.5</u>			
	slow/yes	<u>49.1 ± 5.6</u>	<u>43.1 ± 7.7</u>			
LOLA		43.0				
DSP _{rel} (%)	pref/no	<u>18.8 ± 1.3</u>	<u>20.8 ± 2.6</u>	0.000	0.011	0.000
	slow/no	<u>25.4 ± 3.0</u>	<u>27.8 ± 4.9</u>	(71.41/0.89)	(10.25/0.53)	(29.32/0.77)
	pref/yes	<u>17.2 ± 1.5</u>	<u>19.7 ± 2.5</u>			
	slow/yes	<u>24.0 ± 3.2</u>	<u>27.3 ± 5.1</u>			
LOLA		27.8				
step length (m)	pref/no	<u>0.71 ± 0.03</u>	<u>0.67 ± 0.03</u>	0.000	0.002	0.214
	slow/no	<u>0.44 ± 0.04</u>	<u>0.41 ± 0.05</u>	(274.75/0.97)	(18.35/0.67)	(1.79/0.17)
	pref/yes	<u>0.71 ± 0.05</u>	<u>0.68 ± 0.04</u>			
	slow/yes	<u>0.44 ± 0.05</u>	<u>0.42 ± 0.07</u>			
LOLA		0.40				

Table 2. Statistical analysis of virtual pivot point (VPP) variables. Human data are mean \pm s.d. between participants. Only significant interactions are shown. The set-ups are preferred speed with/without added mass and slow speed with/without added mass. The horizontal (x) and vertical (z) position of the VPP are calculated for $R^2 > 0.6$.

	posture		p-value (F -value/ η^2)			interaction
	speed/mass	upright	crouched	speed (s)	posture (p)	
R^2	pref/no	0.99 \pm 0.00	0.95 \pm 0.05	0.246 (1.54/0.15)	0.201 (1.907/0.17)	0.364 (0.91/0.09)
	slow/no	0.98 \pm 0.01	0.21 \pm 2.19			
	pref/yes	0.99 \pm 0.01	0.97 \pm 0.02			
	slow/yes	0.98 \pm 0.03	0.82 \pm 0.19			
	LOLA		-0.86			
VPPx (cm)	pref/no	-3.2 \pm 0.9	-5.8 \pm 2.2	0.098 (3.66/0.34)	0.057 (5.17/0.43)	0.008 (13.25/0.65)
	slow/no	-3.2 \pm 0.9	-4.1 \pm 1.9			(14.02/0.67)
	pref/yes	-2.7 \pm 1.9	-4.4 \pm 1.8			
	slow/yes	-3.5 \pm 1.2	-3.6 \pm 1.9			
	LOLA		—			
VPPz (cm)	pref/no	27.7 \pm 7.6	64.9 \pm 23.9	0.000 (43.98/0.86)	0.006 (15.56/0.69)	0.000 (126.43/0.95)
	slow/no	48.7 \pm 15.7	72.5 \pm 21.6			s^* m: 0.002 (22.47/0.76)
	pref/yes	41.0 \pm 9.7	81.5 \pm 26.5			p^* m: 0.043
	slow/yes	78.7 \pm 26.0	140.0 \pm 47.7			(6.12/0.47)
	LOLA		—			

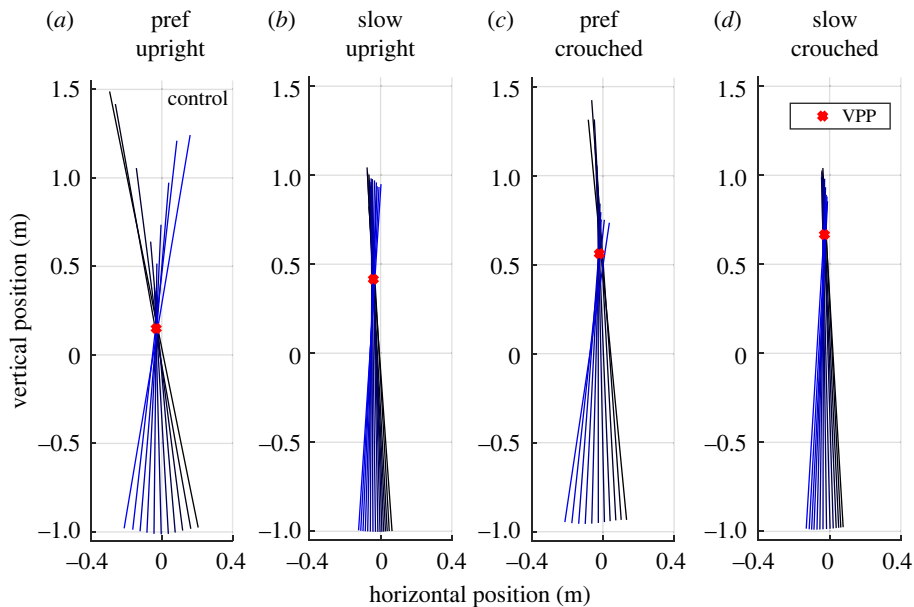


Figure 2. Exemplary plot of the virtual pivot point (VPP). VPP of a representative participant for experimental set-ups without added mass is shown. (a) Preferred speed, upright posture, (b) slow speed, upright posture, (c) preferred speed, crouched posture, (d) slow speed, crouched posture. Coloured lines show the ground reaction forces (GRFs) scaled with factor two at different measurement times originating at the centre of pressure in a coordinate system centred on the centre of mass. The illustration of the GRFs starts at touch down (black) and ends at take-off (blue). Red crosses indicate the calculated VPP.

3.1. Virtual pivot point parameters

The mean vertical VPP position of humans ranges from 27.7 cm in the control condition to 140.0 cm in the LOLA-like condition, as illustrated in [figure 3](#) and [table 2](#). It is always located significantly above the CoM. All changes in speed, posture, and mass shift the VPP upwards. There are interactions between speed and mass and between posture and mass ([table 2](#)). The standard deviation increases analogously. The mean horizontal VPP position of humans was significantly posterior to the CoM in all conditions ranging from -2.7 to -5.8 cm. No significant difference was found in R^2 values between conditions.

The evolution in time of the CoP relative to the horizontal CoM position (CoP_{CoM}) differs between humans and robot in all conditions ([figure 4a](#)); the profiles of the human participants are smoother than the CoP_{CoM} profile of LOLA. To evaluate the difference between the profiles of humans and robot, the difference between the time integrals from TD to TO was calculated. For this integral, no significant differences could be observed between all conditions ([table S2](#); electronic supplementary material). Since the CoM height and peak-to-peak amplitude ([figure 4b](#)) get smaller in LOLA-like walking compared with the control condition, the profile of the CoM fits better between humans and LOLA in LOLA-like walking than in the control condition. The profiles are consistent within the standard deviation. Here, the slower speed minimizes the peak-to-peak amplitude of CoMz for humans, while posture and added masses minimize its height. Nevertheless, the human CoMz peak-to-peak amplitude is higher than that of LOLA in all conditions. The GRF profiles of humans ([figure 4c,d](#)) are also smoother than that of LOLA, and there is no correspondence of the profiles. Note that this can be observed for single trials as well as for the mean. Nevertheless, all changes in speed, posture, and mass bring the human GRF profiles closer to LOLA's (smoothed) profile, [figure 4](#), which is also reflected in the integrals displayed in [table S2](#), electronic supplementary material.

All differences between the profiles are significantly greater than zero ($p < 0.015$), i.e. human profiles differ from the profiles of LOLA in all conditions. The differences between the integrals of the input variables of the VPP (CoP, CoM, and GRFs) of humans and robot are smallest for LOLA-like walking or no significant difference can be detected from the smallest value. This means that in LOLA-like walking, one observes the best match of all conditions regarding the input variables of the VPP between LOLA and humans. Electronic supplementary material, [table S2](#), shows values for the whole contact phase, but the ratios are the same for the single support phase.

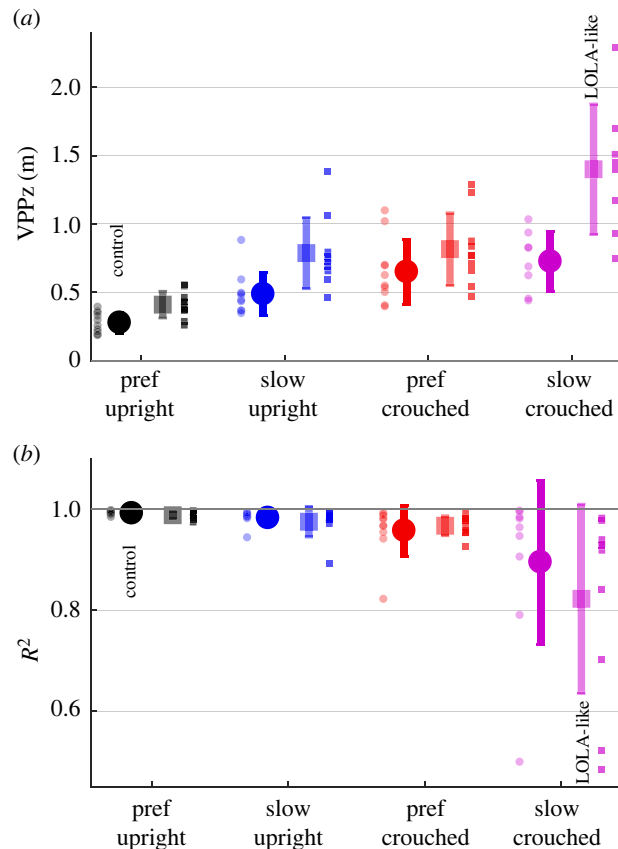


Figure 3. Mean \pm s.d. of the virtual pivot point (VPP) variables between participants ($n = 10$) for each experimental set-up (preferred or slow speed, upright or crouched posture, with or without added mass). (a) Vertical (z) VPP position. Each small dot is the mean over all trials of one set-up for one participant. Values for $R^2 < 0.6$ were excluded, since below the VPP is considered not to exist (i.e. $n = 8$ for slow crouched with and without added mass). (b) R^2 describes the spread around the VPP. Each small dot represents one participant. Note that R^2 values smaller than zero are disregarded for clearness in the plot (i.e. $n = 9$ for slow crouched with added mass), in table 2 all values are shown. Non-transparent circle: without added mass; transparent square: with added mass.

3.2. Participants 5 and 9

The R^2 values of two male participants are smaller than 0.6 in some conditions. For the crouched slow walking, participant 5 has R^2 values of about 0.50 and participant 9 has values of -6.00 (without added mass) and 0.52 (with added mass, i.e. LOLA-like condition). That means that no VPP was found here. For all other conditions, these two participants have R^2 values > 0.89 and thus a VPP. Figure 5 shows how the VPP plot changes according to R^2 for humans (figure 5a,b) and for LOLA (figure 5c).

The deviations in CoP_{CoM} and CoMz are within the standard deviation of all participants (figure 6a,b) and, thus, the influence on the change of R^2 seems to be small. In all conditions and for LOLA, the vertical GRFs are close to one in the single support phase, as shown in figure 6d, and thus do not affect the R^2 value noticeably. The main difference between the outliers and the other participants is found in the horizontal GRFs. While for LOLA-like walking participant 5 has exclusively negative horizontal GRFs in the single support phase and participant 9 has predominantly positive values, the mean profile of the other eight participants is more linear and balanced around zero (figure 6c). The duration of the single support phase relative to the contact time is smaller for the outliers (participant 5: 0.34, participant 9: 0.31) than for the other participants (mean 0.46 ± 0.06 , all values > 0.40) for LOLA-like condition (without added mass analogous).

4. Discussion

In the hypothesis, it was assumed that the gait changes would affect both the position of the VPP and the spread around it. It could be observed that indeed all changes affect the VPP position. However, no

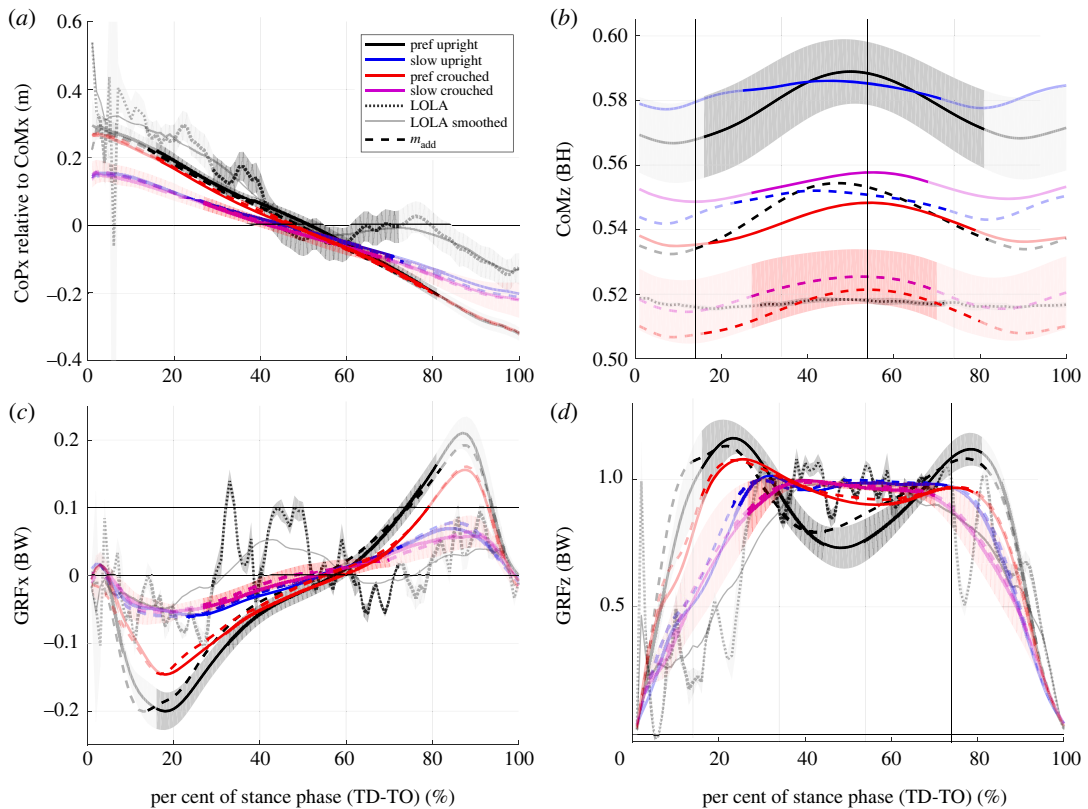


Figure 4. Evolution over time of variables included in the calculation of the virtual pivot point (VPP) from touch down (TD) to take-off (TO). All experimental set-ups (preferred speed upright (black), slow speed upright (blue), preferred speed crouched (red), slow speed crouched (purple), with added mass (dashed line)), and the robot LOLA (grey; dotted line: measured data; solid line: smoothed data) are shown. Values are mean of all trials and subsequent mean of all participants ($n=10$). For control condition (preferred speed, upright, without added mass) and LOLA-like walking (slow crouched walking with added mass) mean \pm s.d. is shown and for the robot LOLA, mean \pm s.d. of all trials is illustrated. The non-transparent trajectory represents the single support phase, which is included in the calculations of the VPP. (a) Horizontal (x), centre of mass (CoM)-related centre of pressure (CoP) position. (b) Vertical (z), CoP-related CoM position proportional to body height (BH). (c) Horizontal ground reaction forces (GRFs) and (d) vertical GRFs proportional to body weight (BW). Note that the trajectories of the robot LOLA are noisy due to its control pattern.

significant difference in spread could be observed between conditions, which can be attributed to the increasing variability between participants with more severe gait changes.

4.1. Comparison between humans and robot

Spatio-temporal gait parameters match between humans and the humanoid robot LOLA for the LOLA-like walking but not for the control condition. This means that the test instructions were suitable to mimic LOLA not only in step length and speed, but also in contact time and duration of single and double support. Furthermore, the knee and ankle angle ranges of the ipsilateral leg fit better between LOLA and humans in the LOLA-like condition than in the control condition, as illustrated in figure 7. There was no fit between humans and robot in the VPP input parameters (CoP_{CoM} , CoM, and GRFs), since the profiles differ significantly from zero. However, at least the profiles for CoM and GRFs fit better in LOLA-like walking than in the control condition, and no differences between the conditions for CoP_{CoM} could be observed. The relative duration of single and double support shows similarities between LOLA and humans in LOLA-like condition. However, the profiles of the horizontal GRFs still differ strongly between LOLA and humans (figure 4c). Especially in the single support phase, for which the VPP was calculated, the time integral of the horizontal GRFs of LOLA was obviously greater than zero, while in all conditions the human horizontal GRFs are more balanced around zero. These considerable differences in horizontal GRFs are most likely the reason that LOLA has no VPP.

Although LOLA has been imitated well in many parameters, there are still crucial differences between the dynamics of LOLA and humans, which remain presumably because of the different control strategies.

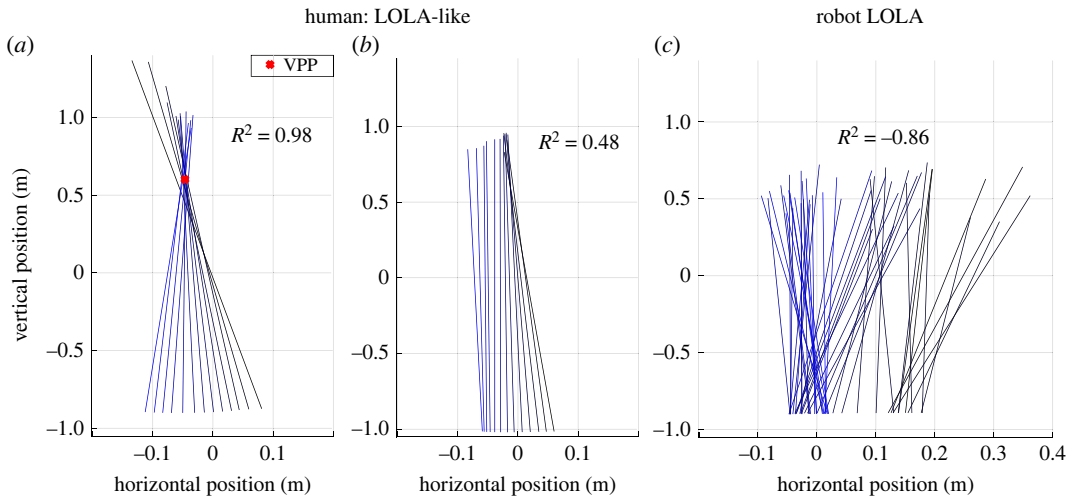


Figure 5. Virtual pivot point (VPP) plot: comparison of robot LOLA and humans. Coloured lines show the ground reaction forces (GRFs) scaled with factor two at different measurement times from touch down (black) to take-off (blue), originating at the centre of pressure in a coordinate system centred on the centre of mass. Red crosses indicate the calculated VPP if $R^2 > 0.6$. (a) One LOLA-like trial (i.e. slow crouched walking with added mass) of participant 3 with $R^2 = 0.98$, and (b) of participant 5 with $R^2 = 0.48$. (c) One trial of robot LOLA. Note that only one R^2 value is calculated for all trials of one condition and therefore the plots of the different trials may vary. Only exemplary plots are shown here, which are representative for all trials.

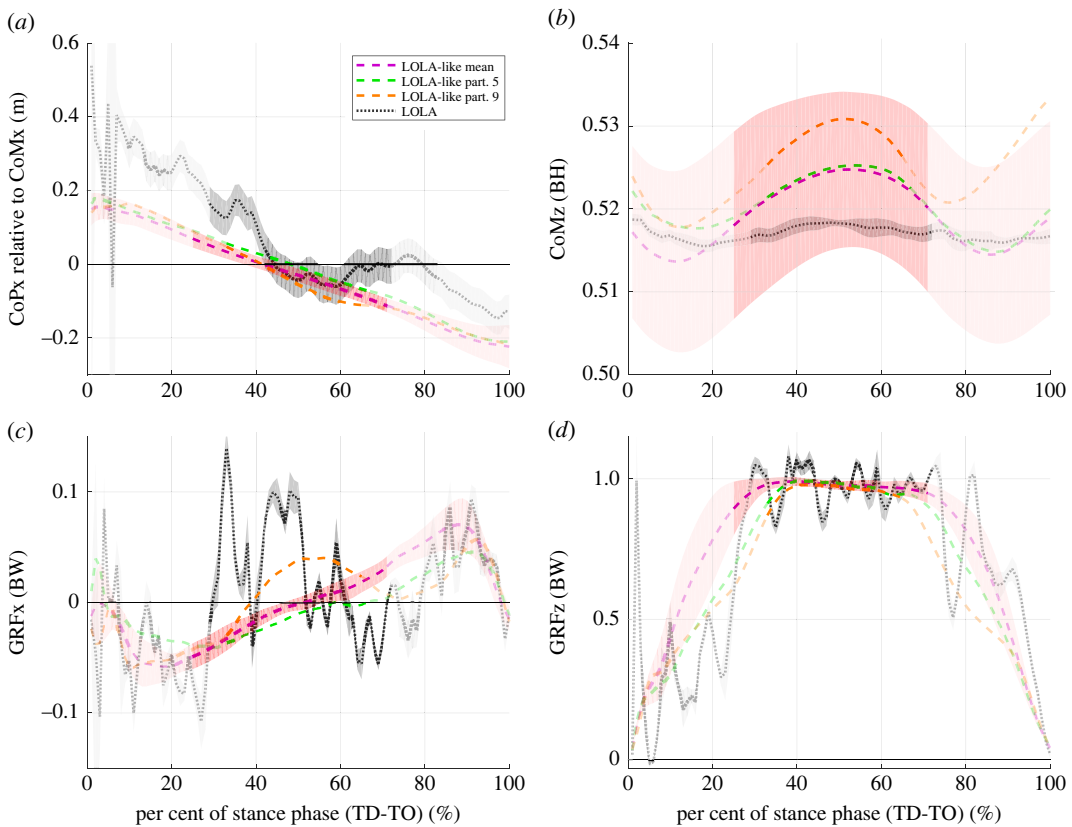


Figure 6. Evolution over time of variables included in the calculation of the virtual pivot point (VPP) for LOLA-like condition (i.e. slow crouched walking with added mass) for outliers from touch down (TD) to take-off (TO). Mean of all trials and subsequent mean \pm s.d. of eight participants are illustrated (purple). For the robot LOLA, mean \pm s.d. of all trials are shown (grey dotted line). The mean value of all LOLA-like trials is displayed in green for participant 5 and in orange for participant 9. The non-transparent trajectory represents the single support phase, which is included in the calculations of the VPP. (a) Horizontal, centre of mass (CoM)-related centre of pressure (CoP) position. (b) Vertical (z), CoP-related CoM position proportional to body height (BH). (c) Horizontal ground reaction forces (GRFs) and (d) vertical GRFs proportional to body weight (BW).

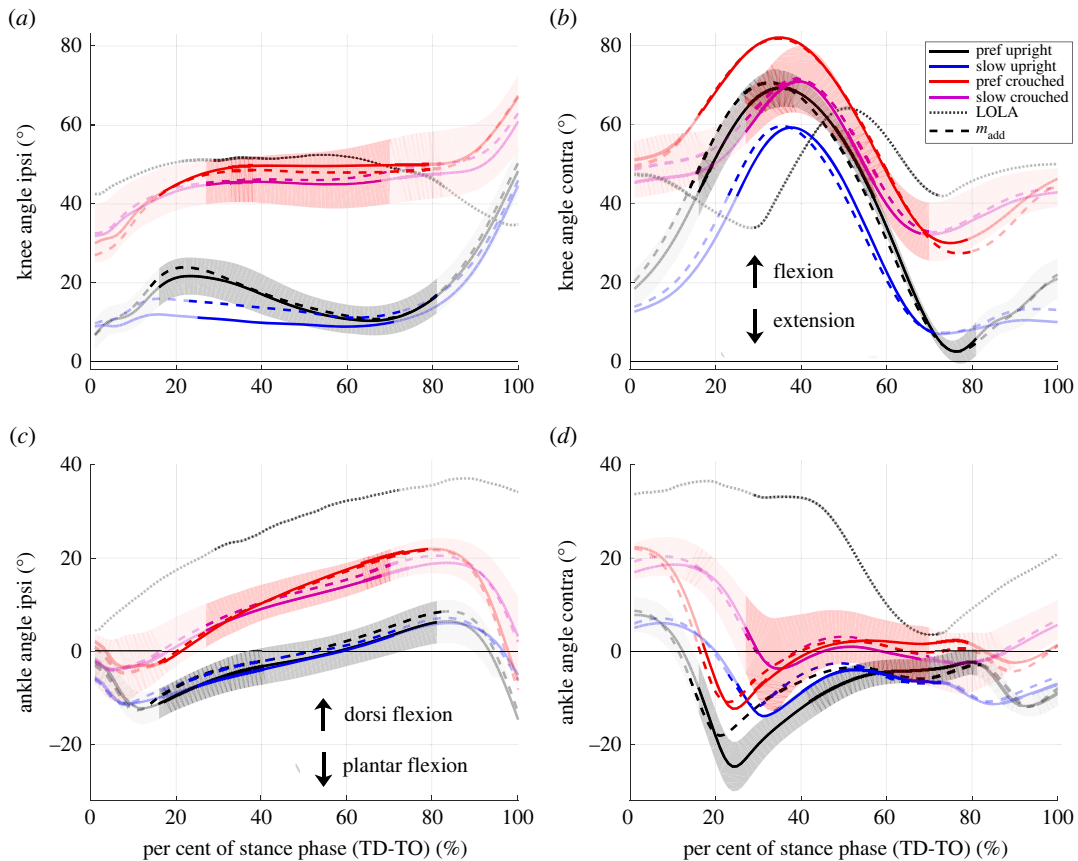


Figure 7. Knee and ankle angles from touch down (TD) to take-off (TO). All experimental set-ups (preferred speed upright (black), slow speed upright (blue), preferred speed crouched (red), slow speed crouched (purple), with added mass (dashed line)) are shown. Values are means of all trials and subsequent mean of all participants ($n = 10$). For control condition (preferred speed, upright, without added mass) and LOLA-like walking (slow crouched walking with added mass) mean \pm s.d. is shown and for the robot LOLA, mean \pm s.d. of all trials is illustrated (grey dotted line). The non-transparent trajectory represents the single support phase. Ipsi denotes the ipsilateral leg in contact, contra refers to the contralateral leg.

For the human participants no second peak was found in the vertical GRFs and lower second peaks in the horizontal GRFs for the slow and crouched walking (figure 4). This represents less active ankle plantar flexors for LOLA-like walking than in the control condition [34,35], which is also illustrated in figure 7c. However, at slow walking speed, humans make adjustments of the lower limb systems to maintain similar effective foot roll-over geometries as at preferred speed [36]. LOLA, on the other hand, has no roller foot and thus no roll-over geometry, while the low ankle plantar flexion is reflected in the GRFs, similar to the LOLA-like condition in humans (figure 7c). Gruben & Boehm [30] found that hip and knee torque control may be adequate for walking upright, but the angular momentum is smaller than with foot roll-over (i.e. ankle torque control). The ankle torque serves for error corrections of the gait [30] and the ankle push-off powers leg swing in human walking [37]. Since LOLA has no swing leg retraction, which could increase the stability [38], there seem to be major differences in the swing leg behaviour between LOLA and normal human walking. This may cause an advantage in stability in humans. Nevertheless, in LOLA-like walking, the angular momentum is not smaller than in the control condition, as illustrated in figure 8. This suggests that the foot roll-over geometry is preserved for LOLA-like walking and thus similar swing leg behaviour can be observed. The results of Browning *et al.* [39], showing that the peak ankle moments in the single support phase do not change when masses are added, support this assumption. Another major difference between humans and robot concerns the anterior-posterior trunk movement. Humans oscillate the trunk near the vertical [12,40,41], while the planned motion for LOLA predetermines a vertical trunk. The peak-to-peak amplitude of the anterior-posterior trunk movement becomes even larger during LOLA-like walking ($3.1 \pm 0.9^\circ$) than in control condition ($2.5 \pm 0.8^\circ$), with mass ($p = 0.024$) and posture ($p = 0.030$) having a significant influence. In summary, this means that at least the

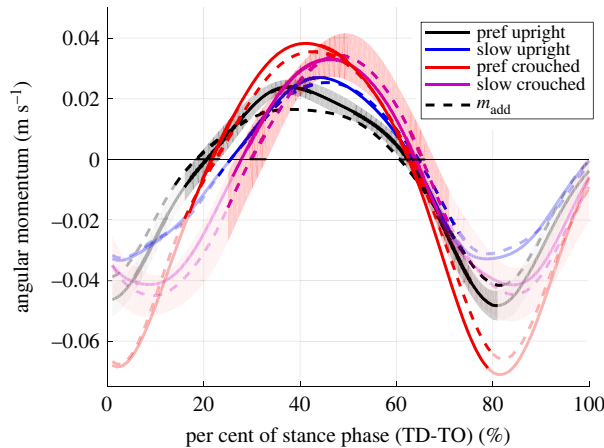


Figure 8. Angular momentum for one contact from touch down (TD) to take-off (TO). All experimental set-ups (preferred speed upright (black), slow speed upright (blue), preferred speed crouched (red), slow speed crouched (purple), with added mass (dashed line)) are illustrated. Values are means of all trials and subsequent mean of all participants ($n = 10$). For control condition (preferred speed, upright, without added mass) and LOLA-like walking (slow crouched walking with added mass) mean \pm s.d. is shown. The non-transparent trajectory represents the single support phase. The angular momentum was normalized to participant's mean centre of mass height and body weight. Negative values indicate clockwise rotation.

swing leg retraction, the roller foot and the trunk movement would have to be adapted to LOLA to achieve a more LOLA-like gait in humans.

4.2. Virtual pivot point in LOLA-like walking

For eight of 10 participants, a VPP could be observed in all conditions. Here, the particular gait changes have different influences on the VPP input variables, but all shift the VPP significantly upwards. Crouched walking with a preferred speed leads to a larger vertical component and a smaller horizontal component in the GRFs. Additionally, the CoMz shifts downward by approximately 5 cm each for the crouched walking and for the walking with added masses compared with the control condition (figure 4b). Both effects increase the VPP height [42]. The slower walking speed causes a smaller ratio of horizontal GRFs in GRF magnitude (figure 4c,d), which shifts the VPP upward [42]. The VPP shift is in contrast to a previous study in which no effect of speed on VPP height was observed [12]. However, on the one hand, the speed differences were smaller there, and, on the other hand, the gait with 0.5 m s^{-1} might be more different to the preferred speed in this study and the examined speeds of the other study. Additionally, the calculated VPP height for slow walking fits well with the results of Gruben & Boehm [10], where the VPPz was $44 \pm 13 \text{ cm}$ above the CoM, as estimated in Vielemeyer *et al.* [12].

It is remarkable that for VPPz and R^2 the range between the participants increases when the gait is changed, as illustrated in figure 3 (VPPz: from 20.7 cm in control condition to 160.8 cm in LOLA-like condition; R^2 : from 0.01 in control condition to 0.50 in LOLA-like condition). It seems that the greater the deviation from normal upright walking the more undirected the forces. However, no increase in dispersion was observed for the VPP input variables (see standard deviation in figure 4), so it is due to the interaction of the variables. This suggests that upright walking represents an optimum of neuromuscular control that always produces a similar pattern of whole-body angular momentum (and thus VPP). This finding fits to previous studies concerning upright walking [5,10,30,33]. In addition, an increasing dispersion between the participants with increasing perturbation of upright gait can also be observed in other studies, e.g. walking down visible and camouflaged curbs [12] or running down camouflaged drops [20].

Nevertheless, two of ten participants (participants 5 and 9) actually succeeded in walking without VPP in the LOLA-like condition. Here, the time integrals of the horizontal GRFs for the single support phase, for which the VPP was calculated, are noticeable. The integral for participant 5 (participant 9) is exclusively negative (positive) with the lowest (highest) mean value over the trials of all participants. This is also reflected in the horizontal GRFs (figure 6c). Therefore, it is possible that this participant falls below (exceeds) a threshold, beyond which VPP behaviour changes. Nevertheless, for

the stabilization, the whole contact, i.e. single and double support phase, has an influence. Since VPP and R^2 were only calculated for the single support phase, it cannot be assessed reliably if these two participants have a VPP or not in the LOLA-like condition in the whole stance phase. In a simulation study, stable walking without VPP could be found [43]. Here, the horizontal GRFs are also not balanced around zero (positive integral) in the single support phase. However, steady-state walking without acceleration was investigated, the GRFs are balanced for the whole contact phase. The results of the simulation study support the assumption that the two participants of this study also perform a non-VPP gait for LOLA-like walking and that the horizontal GRFs are the crucial variables for the presence or the absence of the VPP.

The analyses suggest that in LOLA-like walking there is greater variability in the input variables of VPP than in the control condition, because this gait was not practiced as much as normal walking. Specifically, the greater fraction of double support phase, the lower CoM due to the crouched position and the added mass, and the lower dynamic of slow walking increase this margin and make the gait possibly more robust against perturbations [44–48], presumably at the expense of efficient gait. For the robot LOLA, these factors are probably necessary to maintain walking without falling, since it does not have for example a roller foot or swing leg retraction for error corrections. Since a VPP occurred for eight of ten participants for LOLA-like walking, the title question may be answered under reservation in the affirmative.

Now, further studies could follow to analyse the role of the VPP and try to find a gait without VPP. If a gait without VPP were to be found, this could suggest that the VPP is a consequence of the complex dynamics and control, not a target driving the gait strategy. It would then presumably be possible to find the cause of the existence or non-existence of the VPP. From this, it could be concluded what function the VPP has for gait. If the VPP is not relevant for stability, it could, for example, bring energetic advantages. Here, the pilot study of Herr & Popovic [33] can be taken up, where walking with exaggerated leg protraction and retraction movements was examined, similar to a military marching gait. There, fluctuations in GRFs could be observed, whereby unbalanced horizontal GRFs in the single support phase are probably a good option to find a non-VPP gait. In addition, further extreme gait changes, e.g. by disturbing the CoP, are conceivable.

List of symbols and abbreviations

BW	body weight
BH	body height
CoM	centre of mass of the whole body
CoP	centre of pressure
CoP _{CoM}	centre of pressure relative to the horizontal CoM position
DSP	double support phase
GRFs	ground reaction forces
R^2	coefficient of determination
SSP	single support phase
TD	touch down
TO	take-off
TSLIP	spring-loaded inverted pendulum model with a trunk
VPP	virtual pivot point

Ethics. The experiment was approved by the ethics committee of the University of Jena (3532-08/12).

Data accessibility. Kinetic and kinematic data are available from the figshare repository: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.20381559> [49].

The data are provided in electronic supplementary material [50].

Authors' contributions. J.V.: conceptualization, data curation, formal analysis, methodology, software, validation, visualization, writing—original draft, writing—review and editing; N.-S.S.: conceptualization, data curation, formal analysis, investigation, methodology, software, writing—review and editing; L.S.: validation, visualization, writing—review and editing; D.R.: conceptualization, funding acquisition, project administration, supervision, validation, writing—review and editing; R.M.: conceptualization, data curation, funding acquisition, investigation, methodology, project administration, supervision, validation, writing—review and editing.

All authors gave final approval for publication and agreed to be held accountable for the work performed therein.

Conflict of interest declaration. We declare we have no competing interests.

Funding. This project was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (MU 2970/4-2 to R.M.).

Acknowledgements. The authors would like to acknowledge Susanne Lipfert for the execution and documentation of the experiments and Daniel Renjewski for his contribution to the development of the experimental concept and protocol as well as his input during several discussions while preparing the manuscript. We would like to thank Sebastian Riese and Christian Rimpau for proof reading the manuscript.

References

- Full R, Koditschek D. 1999 Templates and anchors: neuromechanical hypotheses of legged locomotion on land. *J. Exp. Biol.* **202**, 3325–3332. (doi:10.1242/jeb.202.23.3325)
- Alexander R. 1976 Mechanics of bipedal locomotion. *Perspect. Exp. Biol.* **1**, 493–504. (doi:10.1016/B978-0-08-018767-9.50047-0)
- Geyer H, Seyfarth A, Blickhan R. 2006 Compliant leg behaviour explains basic dynamics of walking and running. *Proc. R. Soc. B* **273**, 2861–2867. (doi:10.1098/rspb.2006.3637)
- Mochon S, McMahon T. 1980 Ballistic walking. *J. Biomech.* **13**, 49–57. (doi:10.1016/0021-9290(80)90007-X)
- Maus H, Lipfert S, Gross M, Rummel J, Seyfarth A. 2010 Upright human gait did not provide a major mechanical challenge for our ancestors. *Nat. Commun.* **1**, 70. (doi:10.1038/ncomms1073)
- Poulakakis I, Grizzle J. 2007 Formal embedding of the spring loaded inverted pendulum in an asymmetric hopper. In *2007 European Control Conf. (ECC), Kos, Greece, 2–5 July 2007*, pp. 3159–3166. (doi:10.23919/ECC.2007.7068863)
- Sharbafi M, Maufoyr C, Ahmadabadi M, Yazdanpanah M, Seyfarth A. 2013 Robust hopping based on virtual pendulum posture control. *Bioinspir. Biomim.* **8**, 036002. (doi:10.1088/1748-3182/8/3/036002)
- Rummel J, Seyfarth A. 2010 Passive stabilization of the trunk in walking. In *Proc. 2nd Int. Conf. on Simulation, Modeling and Programming for Autonomous Robots, Darmstadt, Germany, 15–18 November 2010*, p. 200.
- Sharbafi M, Seyfarth A. 2015 FMCH: a new model for human-like postural control in walking. In *2015 IEEE/RSJ Int. Conf. on Intelligent Robots and Systems (IROS), Hamburg, Germany, 28 September–2 October 2015*, pp. 5742–5747. (doi:10.1109/IROS.2015.7354192)
- Gruben K, Boehm W. 2012 Force direction pattern stabilizes sagittal plane mechanics of human walking. *Hum. Mov. Sci.* **31**, 649–659. (doi:10.1016/j.humov.2011.07.006)
- Müller R, Rode C, Aminiaghdam S, Vleemeyer J, Blickhan R. 2017 Force direction patterns promote whole body stability even in hip-flexed walking, but not upper body stability in human upright walking. *Proc. R. Soc. A* **473**, 20170404. (doi:10.1098/rspa.2017.0404)
- Vleemeyer J, Griebelbach E, Müller R. 2019 Ground reaction forces intersect above the center of mass even when walking down visible and camouflaged curbs. *J. Exp. Biol.* **222**, jeb204305. (doi:10.1242/jeb.204305)
- Vleemeyer J, Müller R, Staufenberg N, Renjewski D, Abel R. 2021 Ground reaction forces intersect above the center of mass in single support, but not in double support of human walking. *J. Biomech.* **120**, 110387. (doi:10.1016/j.jbiomech.2021.110387)
- Vleemeyer J, Sole C, Galli M, Zago M, Müller R, Condoluci C. 2023 A study on the intersection of ground reaction forces during overground walking in down syndrome: effects of the pathology and left–right asymmetry. *Symmetry* **15**, 544. (doi:10.3390/sym15020544)
- Andrada E, Hildebrandt G, Witte H, Fischer M. 2022 Positions of pivot points in quadrupedal locomotion: limbs and trunk global control in four different dog breeds. *BioRxiv*. (doi:10.1101/2022.12.09.519601)
- Blickhan R, Andrada E, Hirasaki E, Ogihara N. 2018 Global dynamics of bipedal macaques during grounded and aerial running. *J. Exp. Biol.* **221**, jeb178897. (doi:10.1242/jeb.178897)
- Andrada E, Rode C, Sutedja Y, Nyakatura J, Blickhan R. 2014 Trunk orientation causes asymmetries in leg function in small bird terrestrial locomotion. *Proc. R. Soc. B* **281**, 20141405. (doi:10.1098/rspb.2014.1405)
- Drama Ö, Badri-Spröwitz A. 2019 Trunk pitch oscillations for joint load redistribution in humans and humanoid robots. In *2019 IEEE-RAS 19th Int. Conf. on Humanoid Robots (Humanoids), Toronto, Canada, 15–17 October 2019*, pp. 531–536. (doi:10.1109/Humanoids43949.2019.9035042)
- Drama Ö, Badri-Spröwitz A. 2020 Trunk pitch oscillations for energy trade-offs in bipedal running birds and robots. *Bioinspir. Biomim.* **15**, 036013. (doi:10.1088/1748-3190/ab7570)
- Drama Ö, Vleemeyer J, Badri-Spröwitz A, Müller R. 2020 Postural stability in human running with step-down perturbations: an experimental and numerical study. *R. Soc. Open Sci.* **7**, 200570. (doi:10.1098/rsos.200570)
- Blickhan R, Andrada E, Müller R, Rode C, Ogihara N. 2015 Positioning the hip with respect to the COM: consequences for leg operation. *J. Theor. Biol.* **382**, 187–197. (doi:10.1016/j.jtbi.2015.06.036)
- Buschmann T, Lohmeier S, Bachmayer M, Ulbrich H, Pfeiffer F. 2007 A collocation method for real-time walking pattern generation. In *2007 7th IEEE-RAS Int. Conf. on Humanoid Robots, Pittsburgh, PA, USA, 29 November–1 December 2007*, pp. 1–6. (doi:10.1109/ICHR.2007.4813841)
- Buschmann T, Lohmeier S, Ulbrich H. 2009 Biped walking control based on hybrid position/force control. In *2009 IEEE/RSJ Int. Conf. on Intelligent Robots and Systems, St Louis, MO, USA, 10–15 October 2009*, pp. 3019–3024. (doi:10.1109/IROS.2009.5354643)
- Seiwald P, Sygulla F, Staufenberg N, Rixen D. 2019 Quintic spline collocation for real-time biped walking-pattern generation with variable torso height. In *2019 IEEE-RAS 19th Int. Conf. on Humanoid Robots (Humanoids), Toronto, Canada, 15–17 October 2019*, pp. 56–63. (doi:10.1109/Humanoids43949.2019.9035076)
- Seiwald P, Rixen D. 2020 Fast approximation of over-determined second-order linear boundary value problems by cubic and quintic spline collocation. *Robotics* **9**, 48. (doi:10.3390/robotics9020048)
- TUM Chair of Applied Mechanics. 2022 Humanoid robot LOLA: walking pattern generation for autonomous multi-contact locomotion. See www.youtube.com/watch?v=mGlsc_revMc&list=PLVwoOVYkpmFNgz8cercTVWryz1eh0a&index=2.
- Staufenberg N, Vleemeyer J, Müller R, Renjewski D, Rixen D. 2019 Virtual pivot point analysis of the humanoid robot LOLA. In *Conf. on Dynamic Walking 2019, Canmore, Canada, 3–26 June 2019*.
- Steele K, Krogt M, Schwartz M, Delp S. 2012 How much muscle strength is required to walk in a crouch gait? *J. Biomech.* **45**, 2564–2569. (doi:10.1016/j.jbiomech.2012.07.028)
- Liu B, Hu X, Zhang Q, Fan Y, Li J, Zou R, Zhang M, Wang X, Wang J. 2016 Usual walking speed and all-cause mortality risk in older people: a systematic review and meta-analysis. *Gait Posture* **44**, 172–177. (doi:10.1016/j.gaitpost.2015.12.008)
- Gruben K, Boehm W. 2014 Ankle torque control that shifts the center of pressure from heel to toe contributes non-zero sagittal plane angular momentum during human walking. *J. Biomech.* **47**, 1389–1394. (doi:10.1016/j.jbiomech.2014.01.034)
- O'Connor C, Thorpe S, O'Malley M, Vaughan C. 2007 Automatic detection of gait events using kinematic data. *Gait Posture* **25**, 469–474. (doi:10.1016/j.gaitpost.2006.05.016)
- Plagenhoef S, Gaynor E, Abdelnour T. 1983 Anatomical data for analyzing human motion. *Res. Q. Exerc. Sport* **54**, 169–178. (doi:10.1080/02701367.1983.10605290)
- Herr H, Popovic M. 2008 Angular momentum in human walking. *J. Exp. Biol.* **211**, 467–481. (doi:10.1242/jeb.008573)
- Liu M, Anderson F, Schwartz M, Delp S. 2008 Muscle contributions to support and progression over a range of walking speeds.

- J. Biomech.* **41**, 3243–3252. (doi:10.1016/j.jbiomech.2008.07.031)
35. Winter D. 1983 Energy generation and absorption at the ankle and knee during fast, natural, and slow cadences. *Clin. Orthop. Relat. Res.* **175**, 147–154. (doi:10.1097/00003086-198305000-00021)
 36. Hansen A, Childress D, Knox E. 2004 Roll-over shapes of human locomotor systems: effects of walking speed. *Clin. Biomech.* **19**, 407–414. (doi:10.1016/j.clinbiomech.2003.12.001)
 37. Lipfert S, Günther M, Renjewski D, Seyfarth A. 2014 Impulsive ankle push-off powers leg swing in human walking. *J. Exp. Biol.* **217**, 1218–1228. (doi:10.1242/jeb.107391)
 38. Wisse M, Atkeson C, Kloimwieder D. 2005 Swing leg retraction helps biped walking stability. In *5th IEEE-RAS Int. Conf. on Humanoid Robots, Tsukuba, Japan, 5 December 2005*, pp. 295–300. (doi:10.1109/ICHR.2005.1573583)
 39. Browning R, Modica J, Kram R, Goswami A. 2007 The effects of adding mass to the legs on the energetics and biomechanics of walking. *Med. Sci. Sports Exerc.* **39**, 515–525. (doi:10.1249/mss.0b013e31802b3562)
 40. Müller R, Tschiesche K, Blickhan R. 2014 Kinetic and kinematic adjustments during perturbed walking across visible and camouflaged drops in ground level. *J. Biomech.* **47**, 2286–2291. (doi:10.1016/j.jbiomech.2014.04.041)
 41. Thorstensson A, Nilsson J, Carlson H, Zomlefer M. 1984 Trunk movements in human locomotion. *Acta Physiol. Scand.* **121**, 9–22. (doi:10.1111/j.1748-1716.1984.tb10452.x)
 42. Vielemeyer J. 2022 *Intersection of ground reaction force vectors during human locomotion*. Jena, Germany: Friedrich Schiller University.
 43. Schreff L, Haeufle D, Badri-Spröwitz A, Vielemeyer J, Müller R. 2023 'Virtual pivot point' in human walking: always experimentally observed but simulations suggest it may not be necessary for stability. *J. Biomech.* **153**, 111605. (doi:10.1016/j.jbiomech.2023.111605)
 44. Cui C, Kulkarni A, Rietdyk S, Barbieri F, Ambike S. 2020 Synergies in the ground reaction forces and moments during double support in curb negotiation in young and older adults. *J. Biomech.* **106**, 109837. (doi:10.1016/j.jbiomech.2020.109837)
 45. Dingwell J, Marin L. 2006 Kinematic variability and local dynamic stability of upper body motions when walking at different speeds. *J. Biomech.* **39**, 444–452. (doi:10.1016/j.jbiomech.2004.12.014)
 46. England S, Granata K. 2007 The influence of gait speed on local dynamic stability of walking. *Gait Posture* **25**, 172–178. (doi:10.1016/j.gaitpost.2006.03.003)
 47. Grasso R, Zago M, Lacquaniti F. 2000 Interactions between posture and locomotion: motor patterns in humans walking with bent posture versus erect posture. *J. Neurophysiol.* **83**, 288–300. (doi:10.1152/jn.2000.83.1.288)
 48. Li Y, Crompton R, Alexander R, Günther M, Wang W. 1996 Characteristics of ground reaction forces in normal and chimpanzee-like bipedal walking by humans. *Folia Primatol.* **66**, 137–159. (doi:10.1159/000157191)
 49. Vielemeyer J, Staufenberg N-S, Schreff L, Rixen D, Müller R. 2023 Walking like a robot: do the ground reaction forces still intersect near one point when humans imitate a humanoid robot? Figshare. (doi:10.6084/m9.figshare.20381559)
 50. Vielemeyer J, Staufenberg N-S, Schreff L, Rixen D, Müller R. 2023 Walking like a robot: do the ground reaction forces still intersect near one point when humans imitate a humanoid robot? Figshare. (doi:10.6084/m9.figshare.c.6653112)

6 Antizipative Anpassungen beim menschlichen Gehen über Abwärtsstufen beeinflussen den VPP-typischen Schnittpunkt der Bodenreaktionskräfte

Hypothese H5: Antizipative Anpassungen während des letzten Kontakts vor einer Abwärtsstufe beeinflussen sowohl die Fokussierung der GRFs während des gestörten Kontakts als auch die Position des berechneten VPP-Schnittpunkts.

Abstract

In dieser Studie wird mithilfe eines neuromuskuloskelettalen Modells der Einfluss von antizipativen Anpassungen auf den virtuellen Drehpunkt (VPP) im gestörten Kontakt nach Abwärtsstufen mit unterschiedlichen Höhen untersucht. Die Ergebnisse zeigen, dass mit zunehmender Stufenhöhe die Fokussierung der Bodenreaktionskräfte (GRF) auf den VPP abnimmt und der berechnete VPP-typische GRF-Schnittpunkt in anteriore Richtung verschoben wird. Durch antizipative Anpassungen werden diese Trends verzögert, was dazu beiträgt, dass der Körperschwerpunkt und der Schwung des Körpers mithilfe der GRFs kontrolliert werden können, was wiederum die Robustheit gegenüber Abwärtsstufen erhöht.

1 Einleitung

Bei der bipeden, menschlichen Fortbewegung nimmt die Aufrechterhaltung einer vertikalen Körperausrichtung eine Schlüsselrolle ein. Ein Konzept, welchem eine stabilisierende Funktion zugeschrieben wird, basiert auf der Beobachtung, dass die Bodenreaktionskräfte (engl. ground reaction forces, GRFs) während des Gehens auf einen Punkt, bezeichnet als virtueller Drehpunkt (engl. virtual pivot point, VPP), oberhalb des Körperschwerpunkts (engl. center of pressure, CoM) fokussiert sind (z.B. Gruben & Boehm, 2012; Maus et al., 2010; Vielemeyer et al., 2021). In der grundlegenden Studie von Maus et al. (2010) wurde der Oberkörper eines erweiterten, computergestützten (Feder-Masse-) Modells durch hinzugefügte Hüftmomente stabilisiert, welche sicherstellten, dass die GRFs im VPP schneiden. Ob der VPP tatsächlich als Zielvariable den menschlichen Gang stabilisiert, ist allerdings noch nicht endgültig nachgewiesen. Es konnte sowohl simulationsbasiert (Schreff et al., 2023c) als auch experimentell (Vielemeyer et al., 2023b) gezeigt werden, dass der VPP für ein aufrechtes, stabiles Gehen nicht notwendig ist. Allerdings wich das Gangbild bei beiden Studien vom physiologischen Gangbild ab.

Auch beim physiologischen Gang, über Abwärtsstufen, werden die Gangmuster aufgrund der extrinsischen Störung verändert. Um einen Sturz zu vermeiden, reagiert der Mensch durch Reflexe (z.B. Klint et al., 2009; van der Linden et al., 2007) und agiert vorausschauend

mittels antizipativer Anpassungen (z.B. Darici & Kuo, 2022; Müller et al., 2020). Insbesondere durch eine antizipativ, reduzierte Muskelaktivität des *M. soleus* (SOL) im letzten Kontakt vor der Abwärtsstufe kann die Robustheit des Gangs gegenüber Abwärtsstufen erhöht werden (Müller et al., 2020; Schreff et al., 2022). Die reflexbasierten und antizipativen Anpassungen sind vermutlich grundlegend dafür, dass trotz der Untergrundstörung sowohl beim Gehen über sichtbare als auch über verdeckte Stufen während des gestörten Kontakts ein VPP nachgewiesen werden konnte (Vielemeyer et al., 2019). Denn bei Versuchen mit den verdeckten Abwärtsstufen, bei welchen die visuelle Wahrnehmung und somit die antizipative Kontrolle beeinträchtigt war, nahm die Fokussierung der GRFs auf den VPP ab.

Neben der Fokussierung der GRFs ist auch ihre Richtung und damit die Position des berechneten Schnittpunkts entscheidend, denn die GRFs werden zur Kontrolle der CoM-Bewegung und des Körperschwungs genutzt (Lugade et al., 2011; Patla, 2003). In der Studie von Vielemeyer et al. (2019) variieren die VPP-Positionen bei den unterschiedlichen Stufenhöhen und Versuchsbedingungen, eindeutige Trends sind allerdings nicht zu erkennen.

Ziel dieser Studie ist, den Einfluss der antizipativen Anpassungen auf den VPP beim Abwärtsgehen einer Stufe durch prädiktive Stimulation zu untersuchen. Hierfür wird das neuromuskuloskeletale Reflexmodell von Geyer und Herr (2010) angewendet. Die antizipative Anpassung erfolgt durch die Reduktion der Muskelaktivität des *M. soleus* im letzten Kontakt vor der Stufe und die Berechnung des VPPs für den gestörten Kontakt nach der Stufe. Um die Hypothese zu untersuchen, dass antizipative Anpassungen während des letzten Kontakts vor einer Abwärtsstufe sowohl die Fokussierung der GRFs während des gestörten Kontakts als auch die Position des berechneten Schnittpunkts beeinflussen, wird eine Rastersuche durchgeführt, bei der die Stufenhöhe und die Reduktion der Muskelaktivität variiert werden.

2 Methodik

Für die Simulation des menschlichen Gangs wurde ein neuromuskuloskelettales Modell (Abb. 1A, Geyer & Herr, 2010) verwendet, bei welchem die Stimulation der

Hill-Muskeln anhand von Reflexschleifen erfolgt. Das Modell nutzt für die Generierung der Reflexsignale überwiegend propriozeptive Muskelkraft- sowie Muskelängen-Feedbacks und erreicht unter Verwendung der von Geyer und Herr (2010) vorgestellten Standard-Kontrollparameter eine Ganggeschwindigkeit von 1,36 m/s bei einer Schrittlänge von 0,77 m. Um die Muskelaktivität des *M. soleus* im vorbereitenden (letzten) Kontakt vor der Abwärtsstufe (Abb. 1A) zu reduzieren, wurde ausschließlich ab der mittleren Standphase des vorbereitenden Kontakts (300 ms nach dem initialen Kontakt) der Kontrollparameter G_0 (Gain) verändert. Das Gain ist für die Verstärkung des propriozeptiven Feedbacksignals des SOL verantwortlich, welches für die Generierung des Stimulationssignals des Muskels zuständig ist (für weitere Informationen siehe Schreff et al., 2022). Damit das Modell einen gleichmäßigen Gang generierte, führte es 18 ungestörte Schritte durch, bis es die Abwärtsstufe mit der Höhe h nach ca. 10 s Simulationszeit erreichte. Eine Stufenhöhe galt als erfolgreich bewältigt, wenn das Modell nach 20 s Simulationszeit immer noch ging und nicht zuvor stürzte.

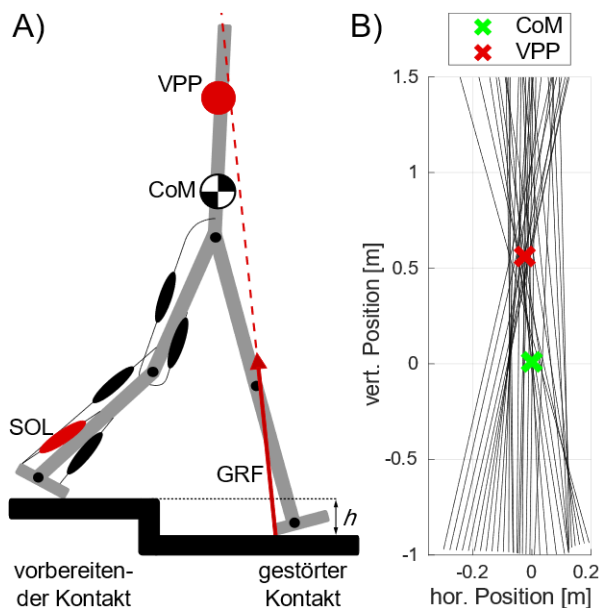


Abb. 1. (A) Das verwendete neuromuskuloskeletale Modell von Geyer und Herr (2010) ist je Bein mit sieben Hill-Muskel-Sehnen-Einheiten ausgestattet. Im kontralateralen Bein, welches sich im vorbereitenden Kontakt vor der Abwärtsstufe befindet, sind exemplarisch fünf Muskel-Sehnen-Einheiten dargestellt (aus Gründen der Übersicht sind die Hüftbeuger und -Strecker nicht abgebildet). Der *M. soleus* (SOL), dessen Aktivität antizipativ reduziert wird, ist rot gekennzeichnet. (B) Für die Ermittlung des virtuellen Drehpunkts (engl. virtual pivot point, VPP) werden die Aktionslinien der Bodenreaktionskräfte (engl. ground reaction forces, GRFs), die während der Einzelstützphase des gestörten Kontakts auftreten, in ein Koordinatensystem gelegt, in dessen Ursprung sich der Körperschwerpunkt (engl. center of pressure, CoM) befindet. Dadurch kann die vertikale und horizontale Position des VPPs relativ zum CoM ermittelt werden.

Die Berechnung des VPPs erfolgte für die Dauer der Einzelstützphase des gestörten (ersten) Kontakts nach der Abwärtsstufe (Abb. 1A). Hierfür wurden die Aktionslinien der GRFs ausgehend vom Druckpunkt (engl. center of pressure, CoP) in ein CoM-zentriertes Koordinatensystem gelegt (Abb. 1B). Die Aktionslinien der GRFs schneiden beim menschlichen Gang allerdings nicht direkt in einem Punkt oberhalb des CoMs. Mithilfe des Bestimmtheitsmaßes R^2 (engl. coefficient of determination) ist es möglich, die Fokussierung der GRFs zu bewerten. Die entsprechende Formel wurde von einer Studie von Herr und Popovic (2008) abgeleitet (Vielemeyer et al., 2021). In der Theorie schneiden sich bei einem R^2 von 1 alle GRF-Aktionslinien direkt in einem Punkt. Sind die Werte für R^2 kleiner als 1 oder negativ, spricht dies für eine geringere Fokussierung der Aktionslinien. In anderen Studien wurde ein Gang mit $R^2 < 0.6$ als Gang ohne VPP definiert (Schreff et al., 2023c; Vielemeyer et al., 2023b).

Um den Einfluss der antizipativen Anpassung auf den VPP zu untersuchen, erfolgte eine Rastersuche, bei der sowohl die Höhe der antizipativen Anpassungen (G_0) als auch die Stufenhöhe (h) variiert wurden. Anschließend wurden das R^2 sowie die horizontale (P_h) und vertikale Position (P_v) des VPP in Bezug auf den CoM analysiert.

3 Ergebnisse

Abb. 2 zeigt, dass die antizipativen Anpassungen das R^2 (A) und die vertikale Position des GRF-Schnittpunkts (B) beeinflussten. Auch die horizontale Position des VPPs variierte bei den einzelnen Versuchen mit unterschiedlichen, antizipativen Anpassungen. Allerdings ist kein eindeutiger Trend zu beobachten.

Beim ebenen Laufen konnte beim Reflexmodell mit Default-Parametern ($G_0 = 1,2$) ein VPP mit einem R^2 von 0,84 nachgewiesen werden ($P_h = -1,6$ cm; $P_v = 34,4$ cm). Das R^2 nahm durch größere antizipative Anpassungen immer weiter ab (siehe erste Zeile (h = 0 cm) von Abb. 2A). Bei der stärksten antizipativen Anpassung ($G_0 = 0,6$) weist das R^2 nur noch einen Wert von 0,3 auf. Beim Gang mit dieser antizipativen Anpassung nimmt die Fokussierung der GRFs mit steigender Stufenhöhe zunächst zu (siehe linke Spalte von Abb. 2A), ehe sie bei Stufenhöhen ab $h = 9$ cm wieder abnimmt. Eine Abnahme von R^2 bei zunehmender Stufenhöhe ist auch bei anderen antizipativen Anpassungen zu beobachten.

Ein ähnlicher Verlauf ist bei der horizontalen Position des ermittelten GRF-Schnittpunkts zu erkennen. P_h ist zunächst negativ, was bedeutet, dass sich der VPP posterior in Bezug auf den CoM befindet. Mit steigender Stufenhöhe wechseln die Werte für P_h vom Negativen ins Positive. Dieser Trend wird durch zunehmende,

antizipative Anpassungen verzögert. Befindet sich P_h zu sehr im positiven Bereich (ab ca. $P_h > 2$ cm, Abb. 2B), kann das Modell die Abwärtsstufe nicht mehr erfolgreich bewältigen und fällt nach dem gestörten Kontakt in anteriore Richtung.

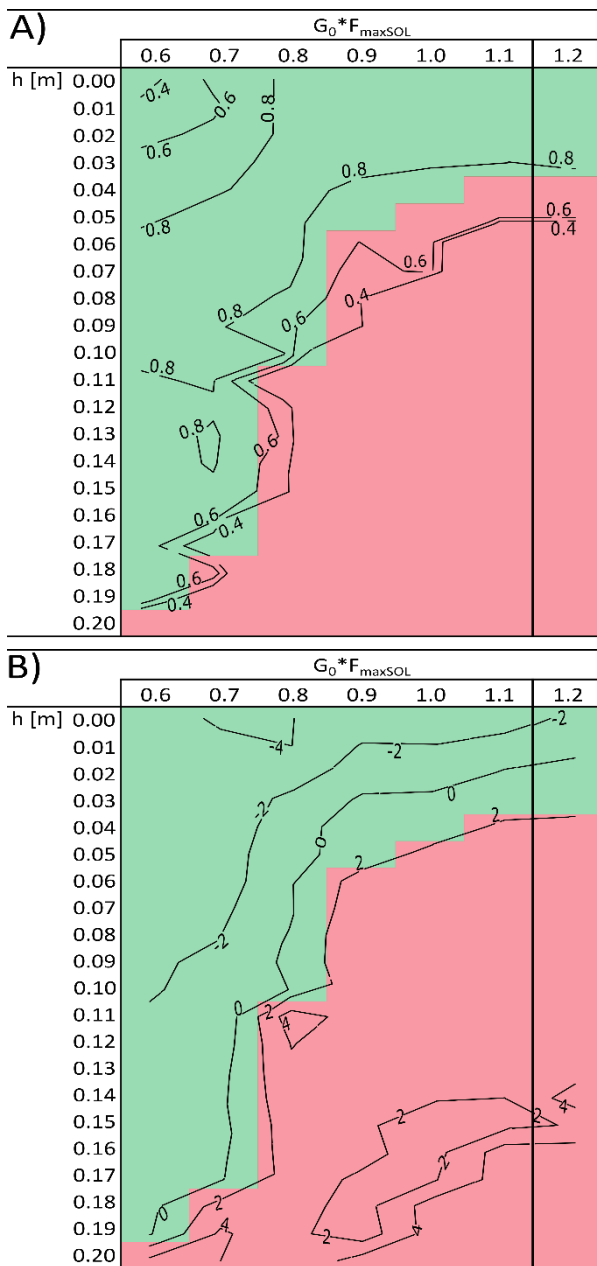


Abb. 2. Die Abbildungen (A und B) zeigen erfolgreiche (grün) und gescheiterte (rot) Versuche des Reflexmodells mit verschiedenen antizipativen *M. soleus* (SOL) Gain (G_0)-Anpassungen (x-Achsen) unterschiedliche Abwärtsstufenhöhen (h) zu bewältigen (y-Achsen). Jeweils in der rechten Spalte, hervorgehoben durch eine vertikale Linie, befindet sich die von Geyer und Herr (2010) vorgestellte G_0 -Standardeinstellung $1,2/F_{maxSOL}$ (F_{maxSOL} ist die isometrische Maximalkraft des SOL). Die Konturlinien in (A) kennzeichnen die berechneten Werte für R^2 der jeweiligen Versuche (aus Gründen der Übersicht wurden keine Konturlinien für $R^2 < 0,4$ eingezeichnet). Die Konturlinien in (B) kennzeichnen die ermittelten horizontalen Positionen (P_h) der berechneten Schnittpunkte der jeweiligen Versuche in Bezug auf den CoM.

Diskussion

Die Untersuchungsergebnisse zeigen, dass antizipative Anpassungen im letzten Kontakt vor einer Abwärtsstufe sowohl die Fokussierung der GRFs als auch die horizontale Position des ermittelten Schnittpunkts während des gestörten Kontakts beeinflussen. Grundsätzlich ist in Abb. 2 zu erkennen, dass zum einen das R^2 mit steigender Stufenhöhe abnimmt und dass sich zum anderen die horizontale Position mit zunehmender Stufenhöhe in Bezug auf den CoM in anteriore Richtung verschiebt. Die antizipativen Anpassungen wirken beiden Trends entgegen.

Bei den experimentellen Untersuchungen zum VPP beim Gehen über sichtbare Abwärtsstufen ($h = 10$ cm und $h = 20$ cm), konnte gezeigt werden, dass sowohl bei geringer ($1.2 \pm 0,1$ m/s) als auch bei hoher Ganggeschwindigkeit ($1.7 \pm 0,1$ m/s), die GRFs des gestörten Kontakts stark auf den VPP fokussiert ($R^2 > 0,97$) sind (Vielemeyer et al., 2019). Der Bereich von Abb. 2A mit R^2 -Werten $> 0,8$ weist darauf hin, dass bei extrinsischen Störungen adaptive Anpassungen für das Aufrechterhalten dieser hohen Werte sowohl bei den Experimenten als auch bei den Simulationen verantwortlich sind.

Da Abwärtsstufen auch mit vergleichsweise niedrigem R^2 bewältigt werden konnten (z.B. $G_0 * F_{maxSOL} = 0,9$; $h = 5$ cm; $R^2 = 0,61$; Abb. 1A), liegt die Vermutung nahe, dass die Fokussierung der GRFs nicht im gleichen Maße entscheidend für einen erfolgreichen Versuch waren, wie die horizontale Position des berechneten Schnittpunkts. Das Reflexmodell tolerierte $P_h < 2$ cm. Bei höheren Werten konnte durch die Ausrichtung der GRFs der CoM und der Schwung des gesamten Körpers scheinbar nicht mehr kontrolliert werden. An dieser Stelle gilt es allerdings zu berücksichtigen, dass es sich bei niedrigen R^2 -Werten nicht mehr um einen Schnittpunkt, sondern eher um einen Schnittbereich handelt. Dennoch könnte eine horizontale Verschiebung des berechneten GRF-Schnittpunkts/-Schnittbereichs bei unterschiedlichen Patientengruppen ein Hinweis für eine erhöhte Sturzgefahr sein. Beispielsweise zeigte eine Studie von Vielemeyer et al. (2023a), dass der VPP bei Personen mit Downsyndrom, im Vergleich zur Kontrollgruppe, in anteriore Richtung verschoben ist. Weitere Patientengruppen sollten daher in Zukunft hinsichtlich R^2 und Position ihres VPPs untersucht werden.

Referenzen

Darici, O. & Kuo, A.D., 2022. Humans optimally anticipate and compensate for an uneven step during walking. *eLife* 11.

- Geyer, H. & Herr, H., 2010. A muscle-reflex model that encodes principles of legged mechanics produces human walking dynamics and muscle activities. *IEEE transactions on neural systems and rehabilitation engineering: a publication of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society* 18, 263–273.
- Gruben, K.G. & Boehm, W.L., 2012. Force direction pattern stabilizes sagittal plane mechanics of human walking. *Human Movement Science* 31, 649–659.
- Herr, H. & Popovic, M., 2008. Angular momentum in human walking. *Journal of Experimental Biology* 211, 467–481.
- Klint, R., Nielsen, J.B., Sinkjaer, T. & Grey, M.J., 2009. Sudden drop in ground support produces force-related unload response in human overground walking. *Journal of neurophysiology* 101, 1705–1712.
- Lugade, V., Lin, V. & Chou, L.-S., 2011. Center of mass and base of support interaction during gait. *Gait & Posture* 33, 406–411.
- Maus, H.-M., Lipfert, S.W., Gross, M., Rummel, J. & Seyfarth, A., 2010. Upright human gait did not provide a major mechanical challenge for our ancestors. *Nature Communications* 1, 70.
- Müller, R., Vilemeyer, J. & Häufle, D.F.B., 2020. Negotiating ground level perturbations in walking: Visual perception and expectation of curb height modulate muscle activity. *Journal of Biomechanics* 113, 110121.
- Patla, A.E., 2003. Strategies for dynamic stability during adaptive human locomotion. *IEEE engineering in medicine and biology magazine: the quarterly magazine of the Engineering in Medicine & Biology Society* 22, 48–52.
- Schreff, L., Haeufle, D.F.B., Badri-Spröwitz, A., Vilemeyer, J. & Müller, R., 2023c. 'Virtual pivot point' in human walking: Always experimentally observed but simulations suggest it may not be necessary for stability. *Journal of Biomechanics* 153, 111605.
- Schreff, L., Haeufle, D.F.B., Vilemeyer, J. & Müller, R., 2022. Evaluating anticipatory control strategies for their capability to cope with step-down perturbations in computer simulations of human walking. *Scientific Reports* 12, 10075.
- van der Linden, M.H., Marigold, D.S., Gabreëls, F.J.M. & Duysens, J., 2007. Muscle reflexes and synergies triggered by an unexpected support surface height during walking. *Journal of neurophysiology* 97, 3639–3650.
- Vilemeyer, J., Griebbach, E. & Müller, R., 2019. Ground reaction forces intersect above the center of mass even when walking down visible and camouflaged curbs. *The Journal of experimental biology* 222.
- Vilemeyer, J., Müller, R., Staufenberg, N.-S., Renjewski, D. & Abel, R., 2021. Ground reaction forces intersect above the center of mass in single support, but not in double support of human walking. *Journal of Biomechanics* 120, 110387.
- Vilemeyer, J., Sole, C., Galli, M., Zago, M., Müller, R. & Condoluci, C., 2023a. A Study on the Intersection of Ground Reaction Forces during Overground Walking in Down Syndrome: Effects of the Pathology and Left–Right Asymmetry. *Symmetry* 15, 544.
- Vilemeyer, J., Staufenberg, N.-S., Schreff, L., Rixen, D. & Müller, R., 2023b. Walking like a robot: do the ground reaction forces still intersect near one point when humans imitate a humanoid robot? *Royal Society Open Science* 10.

7 Diskussion

7.1 Zusammenfassung der Ergebnisse

Das Hauptziel der durchgeführten Untersuchungen war, den Einfluss verschiedener Kontrollstrategien auf die Stabilität des menschlichen Gangs zu evaluieren. Für die Evaluierung der Kontrollstrategien wurde das neuromuskuloskelettale Reflexmodells von Geyer und Herr (2010) verwendet.

Die Untersuchung der antizipativen Kontrollstrategie erfolgte durch die Übertragung der, bei jungen Proband*innen (Alter: $26,8 \pm 5,3$ Jahre) beobachteten muskulären Anpassungen während des letzten Kontakts vor einer Abwärtsstufe (Müller et al., 2020) auf das Reflexmodell. Insbesondere die als SOL-Strategie bezeichnete Anpassung, bei der die Aktivität des Soleus während des vorbereitenden Kontakts (siehe Abb. 1. in Schreff et al. (2022)) reduziert wurde, führte zu einer Erhöhung der Robustheit des Modells gegenüber Abwärtsstufen. Wurde die Aktivität des Soleus während der gesamten Kontaktphase reduziert (frühe SOL-Strategie), konnte die bewältigbare Stufenhöhe im Vergleich zum Modell mit reiner Feedback-Steuerung verfünffacht werden. Erfolgt die Soleus Anpassungen erst 300 ms nach Touchdown des vorbereitenden Kontakts (späte SOL-Strategie), bewältigte das Modell siebenmal höhere Stufen als ohne antizipative Strategie. Da die kinematischen Adaptionen des Modells bei Anwendung der SOL-Strategie mit den Beobachtungen der experimentellen Studie vergleichbar sind, liefern diese Ergebnisse den Nachweis, dass die Antizipation von Untergrundstörungen die Stabilität des menschlichen Gangs erhöhen, was Hypothese **H1** bestätigt. Weitere Untersuchungen zur frühen SOL-Strategie zeigen, dass die antizipativen Anpassungen auch beim Gang mit reduzierter Muskelkraft zu einer erheblichen Erhöhung der Robustheit des Modells führen. Da die maximal bewältigbare Stufenhöhe, im Vergleich zum Gang ohne reduzierter Muskelkraft, nur geringfügig kleiner ist (siehe Abb. 4 in Schreff et al., 2023b und Abb. 1 in Schreff et al., 2023a), kann Hypothese **H2** nicht bestätigt werden. Allerdings führten beim Gang mit reduzierter Muskelkraft im Bereich höherer Stufen (>10 cm) eine geringere Anzahl an getesteten SOL-Aktivitätsanpassungen zu einem robusten Verhalten des Modells bei Abwärtsstufen (siehe Abb. 4 in Schreff et al. (2023b)). Neben der SOL-Strategie konnte beim Modell ohne reduzierte Muskelkraft auch durch die HAM-Strategie, bei welcher die Muskelaktivität der Hamstrings während des vorbereitenden Kontakts erhöht wurde, die Robustheit des Modells deutlich verbessert werden (Schreff et al., 2022). Dieses Ergebnis zeigt, dass auch Anpassungsstrategien, die in der experimentellen Studie von Müller et al. (2020) bei gesunden, jungen Proband*innen nicht zum Einsatz kamen, zur Stabilisierung des menschlichen Gangs beitragen können.

Bei den Untersuchungen zur VPP-Kontrolle war es möglich, durch prädiktive Simulation mittels Gangoptimierung vorherzusagen, dass ein stabiles, gleichmäßiges Gehen ohne VPP-typischen Schnittpunkt der GRFs möglich ist (siehe Abb. 2 in Schreff et al. (2023c)). Auch experimentelle Untersuchungen, bei welchen die Proband*innen den Gang des humanoiden Roboters Lola imitierten, zeigten, dass der VPP für den aufrechten Gang nicht notwendig ist, wodurch die Hypothesen **H3** und **H4** bestätigt werden können. Allerdings führten die Anpassungen (geringere Ganggeschwindigkeit, veränderte Massenverteilung durch Zusatzgewichte und gebeugte Ganghaltung) der experimentellen Studie nur bei zwei der zehn Proband*innen zu einem Gang ohne VPP-typischen Schnittpunkt (siehe Abb. Vielemeyer et al., 2023b). In beiden Studien zeichneten sich die non-VPP Gänge durch

unausgeglichene horizontale GRFs während der Einzelstützphase aus (siehe Abb. 3 in Schreff et al. (2023c) und Abb. 6 in Vielemeyer et al. (2023b)). Darüber hinaus zeigten die non-VPP Gänge der Simulationsstudie eine ähnliche Robustheit gegenüber Abwärtsstufen wie die VPP Gänge. Kollisionsbasierte Analysen deuteten jedoch darauf hin, dass Gänge ohne VPP einen erhöhten mechanischen Transportaufwand erfordern.

Die in Kapitel 6 vorgestellten simulationsbasierten Ergebnisse zeigen die Auswirkungen zunehmender Stufenhöhe auf die Position und das R^2 des VPPs im Kontakt nach der Stufe (siehe Abb. 2). Bei reiner Feedback-Kontrolle nahm das R^2 mit steigender Stufenhöhe ab. Zusätzlich wurde eine horizontale Verschiebung des VPPs in Laufrichtung beobachtet. Durch die Erweiterung der motorischen Kontrolle um eine frühe antizipative SOL-Anpassung konnte beiden Trends entgegenwirkt werden. Je nach Ausmaß der reduzierten Muskelaktivität wies der VPP bei unterschiedlichen Stufenhöhen die höchsten R^2 -Werte auf. Auch die horizontale Position des Schnittpunkts wurde durch die antizipativen Anpassungen in Abhängigkeit von der Stufenhöhe beeinflusst. Diese Ergebnisse unterstützen Hypothese **H5**.

7.2 Einfluss der Strategien zur Beinkontrolle auf den Erhalt dynamischer Stabilität

Um den Einfluss unterschiedlicher Strategien zur Beinkontrolle auf den Erhalt dynamischer Stabilität während des menschlichen Ganges evaluieren zu können, müssen die Ergebnisse von verschiedenen modellbasierten Studien berücksichtigt werden. Untersuchungen haben gezeigt, dass die Generierung von stabilen Gangmustern für das Fortbewegen über ebenen Untergrund bei neuromuskuloskelettalen Modellen sowohl mittels Feedforward- (Aoi et al., 2010; Taga et al., 1991) als auch mittels Feedback-Kontrolle (Geyer & Herr, 2010) erfolgen kann. Für den Erhalt dynamischer Stabilität sind allerdings hauptsächlich extrinsische Störungen herausfordernd. Daher wird bei der Modellierung des menschlichen Ganges oder in der Robotik häufig die Robustheit des entsprechenden Systems gegenüber Untergrundänderungen, wie beispielsweise Abwärtsstufen, untersucht. Das Reflexmodell von Geyer und Herr (2010) ist mit reiner Feedback-Kontrolle in der Lage, Stufen mit bis zu 3 cm zu bewältigen. Dahingegen sind Modelle mit reiner Feedforward-Kontrolle nur für das ungestörte Gehen auf ebenem Untergrund geeignet, da sie die Gangmuster aufgrund der fehlenden sensorischen Informationen nicht an sich verändernde Bedingungen anpassen können (Kuo, 2002).

Haeufle et al. (2018) haben allerdings gezeigt, dass die Erweiterung des Reflexmodells um eine Feedforward-Kontrolle, also die Kombination aus beiden Kontrollstrategien, die Robustheit des Modells gegenüber Abwärtsstufen steigert. Die Generierung der Feedforward-Signale erfolgte durch die Aufzeichnung der mittels Feedbackschleifen erzeugten Stimulationsmuster während des ebenen, gleichmäßigen Gehens. Im Anschluss wurde die Robustheit des Modells gegenüber Abwärtsstufen untersucht, wobei die Anteile von Feedback- und Feedforward-Kontrolle zur Stimulierung der einzelnen Muskeln variiert wurden. Die höchsten Abwärtsstufen (7 cm) bewältigte das Reflexmodell erfolgreich, wenn der Feedforward-Anteil (ω) des *M. gastrocnemius medialis* bei 60 %, 80 % oder 90 % lag. Stufen von bis zu 7 cm konnte das Modell ebenfalls hinabsteigen, wenn die Feedforward-Kontrolle sowohl beim *M. vastus medialis* ($\omega = 40\%$) als auch beim *M. gastrocnemius medialis* ($\omega = 20\%$ oder $\omega = 30\%$) Anwendung fand. Es war somit möglich die maximal bewältigbare Stufenhöhe durch die Kombination aus Feedback- und Feedforward-Kontrolle mehr als zu verdoppeln. Auch beim periodischen Hüpfen wiesen Haeufle et al. (2012) mithilfe eines vereinfachten Modells

mit nur einem Muskel nach, dass die Robustheit gegenüber Untergrundstörungen durch die Kombination beider Kontrollstrategien verbessert werden kann. Der Grund für die verbesserte Robustheit war in beiden Studien, der durch die Untergrundstörung verzögerte, initiale Kontakt. Denn aufgrund dieser Verzögerung wurden die angesprochenen Muskeln durch den unveränderten zeitlichen Rhythmus des Feedforward-Anteils voraktiviert (siehe Abb.4 in Haeufle et al. (2018)).

Speziell die Voraktivierung des *M. gastrocnemius medialis* scheint eine wichtige Rolle beim Hinabsteigen von Abwärtsstufen zu spielen. Eine entsprechend hohe Voraktivierung des ipsilateralen *M. gastrocnemius medialis* vor dem gestörten Kontakt führte bei den modellbasierten Untersuchungen dazu, dass das Standbein (ipsilateral) stärker gestreckt wurde und das Schwungbein (kontralateral) aufgrund eines größeren Abstands zwischen Fuß und Boden (engl. toe clearance) einen größeren Schritt machte ohne zu stolpern (siehe supplementary material (Haeufle et al., 2018)). Die Voraktivierung des *M. gastrocnemius medialis* vor dem ersten Kontakt nach einer Abwärtsstufe konnte auch bei experimentellen Untersuchungen beobachtet werden (Abb. 2), allerdings führten Müller et al. (2020) die Anpassungen je nach Versuchsaufbau auf andere Kontrollstrategien zurück. Bei der Bewältigung von verdeckten Abwärtsstufen wird die Voraktivierung des *M. gastrocnemius medialis* vermutlich durch einen Reflex aufgrund des ausbleibenden, erwarteten Bodenkontakts hervorgerufen (Müller et al., 2020; van der Linden et al., 2007). Bei sichtbaren Abwärtsstufen aktivierten die Proband*innen den *M. gastrocnemius medialis* im ipsilateralen Bein noch früher als bei der Bewältigung von verdeckten Abwärtsstufen (Müller et al., 2020). Dies legt die Vermutung nahe, dass Menschen ohne eingeschränkte visuelle Wahrnehmung beim Gehen über Abwärtsstufen vorausschauend agieren und ihre Muskelaktivität vor dem gestörten, ipsilateralen Kontakt nach der Stufe antizipativ anpassen.

In einer kürzlich erschienen Studie (Bunz et al., 2023) wurde beim Reflexmodell die Voraktivierung des *M. gastrocnemius medialis* als ein Reflex, verursacht durch ein Längenfeedback der Hamstrings, umgesetzt. Die Feedbackschleife wurde sowohl für das kontralaterale als auch für das ipsilaterale Bein implementiert. Aufgrund dieser Erweiterung konnte das Reflexmodell Abwärtsstufen von bis zu 10 cm überwinden. Auch Bunz et al. (2023) begründeten die Zunahme an Robustheit durch einen größeren Schritt des kontralateralen Beins. Hierfür war in ihrer Studie allerdings nicht eine stärkere Streckung des ipsilateralen Beines während des gestörten Kontakts verantwortlich, sondern ein stärker gebeugtes Knie des kontralateralen Beines während der Schwungphase.

Im Vergleich zu den Studien von Haeufle et al. (2018) und Bunz et al. (2023) führte die Kombination aus Feedback- und antizipativer Kontrolle dazu, dass das Reflexmodell noch höhere Abwärtsstufen bewältigen konnte (Schreff et al., 2022). Mithilfe der experimentell beobachteten, muskulären Anpassungen im letzten Kontakt vor der Untergrundstörung (Müller et al., 2020) konnte das Modell Stufenhöhen bis zu 21 cm erfolgreich überwinden. Diese siebenfache Steigerung im Vergleich zum reinen Reflexmodell unterstreicht den Stellenwert der antizipativen Anpassungen vor Abwärtsstufen. Das Ergebnis antizipativer Anpassungen könnte in Zukunft noch weiter verbessert werden. Denn experimentelle Studien zeigen, dass Menschen bereits mehrere Kontakte vor einer Bodenunebenheit Anpassungen durchführen (Crosbie, 1996; Darici & Kuo, 2022; Peng et al., 2016). Ob die nachgewiesenen Geschwindigkeits- und Schrittlängenadaptionen die Robustheit des Reflexmodells zusätzlich verbessern würden, müsste allerdings noch untersucht werden.

Um den Einfluss der einzelnen Kontrollstrategien noch besser bewerten zu können, sollte zusätzlich die Durchführung einer weiteren Studie erfolgen, bei der das Reflexmodell um alle bekannten Anpassungen der unterschiedlichen Strategien erweitert wird. Durch Variation der Kontrollstrategieanteile könnte so untersucht werden, welche Kontrollstrategie welchen Beitrag zur Robustheit gegenüber Untergrundstörungen liefert. Die bereits erzielten Ergebnisse weisen allerdings darauf hin, dass sowohl die Feedback- als auch die antizipative Strategie einen großen Anteil bei der neuromuskuloskelettalen (Bein-) Kontrolle beim menschlichen Gehen haben. Dies deckt sich auch mit den Ausführungen von Geyer und Seyfarth (2019). In ihrer Referenzarbeit weisen sie darauf hin, dass die Muskelreflexbahnen vermutlich nicht nur beim extrinsisch gestörten, menschlichen Gehen aktiv sind, sondern auch während der ungestörten Fortbewegung. Außerdem hängt die Beinkontrolle gemäß Geyer und Seyfarth (2019) beim Menschen stärker von der supraspinalen Steuerung als bei anderen Wirbeltieren ab, denn die spinalen Schaltkreise der CPGs können beim menschlichen Gang durch supraspinale Inputs unterdrückt werden (Dietz, 2003). Die Bedeutung der propriozeptiven Feedbacksteuerung und der visuellen Wahrnehmung für die Kontrolle der Beine wird durch den Umstand unterstrichen, dass Patient*innen ohne afferentes Feedback normalerweise nicht gehen können (Orlovskii et al., 1999).

Die Anteile der einzelnen Kontrollstrategien könnten allerdings spezifisch für unterschiedliche Fortbewegungsarten sein. Beim Laufen sind die Kontaktzeiten kürzer als beim Gehen. Aufgrund der neuronalen Zeitverzögerung der propriozeptiven Feedbacks sind schnelle Anpassungen innerhalb weniger Millisekunden (~ 30 ms (Grey et al., 2007)) nicht möglich. Daher führen Müller et al. (2015) einige muskuläre Anpassungen beim Laufen über Untergrundstörungen auf die Feedforward-Kontrolle zurück. Neben den Fortbewegungsarten wird auch vermutet, dass Alterung oder Erkrankungen den Beitrag der einzelnen Kontrollstrategien beeinflussen. Beispielsweise beruht die Kontrolle bei Parkinson Patient*innen oder bei älteren Personen mehr auf visueller Wahrnehmung als bei jüngeren Erwachsenen (Dietz et al., 1995; Osoba et al., 2019).

7.3 Einfluss von Alterung auf die Kontrolle des menschlichen Gehens

Die Störexperimente zu den unterschiedlichen Kontrollstrategien von Müller et al. (2020) wurden mit jungen Proband*innen (Alter: $26,8 \pm 5,3$ Jahre) durchgeführt. Daher kann auf Basis der Studienergebnisse nicht abgeleitet werden, ob der Effekt der Anpassungsstrategien auch bei Personen im höheren Alter trotz der Degenerierung des neuromuskuloskelettalen Systems gleichbleibt.

Song und Geyer haben in einer Studie (2018) altersbedingte Veränderungen zusammengetragen und unterschieden zwischen neuronalen, muskulären und skelettalen Veränderungen. Zu den neuronalen Veränderungen zählen die langsamere, neuronale Informationsübertragung (Rivner et al., 2001) und das stärkere Rauschen der Sensorsignale (Goble et al., 2009). Die muskulären Veränderungen umfassen geringere Muskelkräfte (Delmonico et al., 2009; Goodpaster et al., 2006) und langsamere Kontraktionsgeschwindigkeiten (Nilwik et al., 2013; Thelen, 2003). Bei den skelettalen Veränderungen handelt es sich um eine veränderte Gewichtsverteilung der Segmente (Pavol et al., 2002) und um einen reduzierten Bewegungsspielraum der Hüftextension (Roach & Miles, 1991). Da das Reflexmodell (Geyer & Herr, 2010) für die Simulation eines jungen, gesunden Gangs ausgelegt ist, übertrugen Song und Geyer in ihrer Studie (2018) die altersbedingten Veränderungen auf das Reflexmodell, um einen Gang von älteren Personen vorhersagen zu können. Bei ihren Untersuchungen konzentrierten

sie sich auf die Ursache für die höheren metabolischen Kosten beim Gang von Älteren und identifizierten die geringere Muskelkraft als Hauptursache für die energetische Ineffizienz.

Die geringere Muskelkraft hat auch Auswirkungen auf die Performanz der antizipativen (SOL-) Anpassungsstrategie (Schreff et al., 2023a, 2023b). Anders, als erwartet war zwar die maximal bewältigbare Stufenhöhe beim optimierten Gang mit 70 % Muskelkraft nur geringfügig niedriger als beim Gang mit 100 % Muskelkraft, allerdings führten beim Gang mit reduzierter Muskelkraft im Bereich höherer Stufen eine geringere Anzahl an antizipativen Muskel-Aktivitätsanpassungen zu einem robusten Verhalten des Modells gegenüber Abwärtsstufen (siehe Abb. 4 in Schreff et al. (2023b)). Es ist nicht bekannt, wie präzise ältere Personen ihre Muskelaktivität anpassen können. Unter Berücksichtigung des Umstands, dass ältere Personen aufgrund eines verzerrten vertikalen Sichtfelds und einem degenerierten dynamischen Sehvermögen (Kasahara et al., 2007) Hindernisse fehlerhaft einschätzen, könnte der eingeschränkte Lösungsspielraum eine Ursache für die altersbedingte hohe Sturzgefahr bei Untergrundänderungen (z.B. Bierbaum et al., 2010) sein.

Auch Reimann et al. (2020) untersuchten die Auswirkungen altersbedingter Muskelkraftabnahme isoliert von anderen degenerativen Veränderungen, die sich während der Alterung zeitgleich einstellen. Sie verwendeten ein erweitertes 3D-Modell (Song & Geyer, 2015) welches auf der Feedback-Kontrolle des Reflexmodells (Geyer & Herr, 2010) basiert. Trotz Störung des Rumpfwinkels konnte kein signifikanter Unterschied bei der Fußplatzierung und bei der Verschiebung des CoMs nachgewiesen werden, der auf die altersbedingte Muskelkraftabnahme rückführbar war. Reimann et al. (2020) weisen in ihrer Arbeit darauf hin, dass die isolierte Betrachtung altersbedingter Faktoren von großer Bedeutung ist, um kausale Zusammenhänge zwischen den einzelnen altersbedingten Veränderungen und deren Auswirkungen auf die Sturzgefahr besser zu verstehen. Anhand des Ergebnisses leiten die Autor*innen ab, dass Muskelschwäche allein die beobachteten Unterschiede in der Gleichgewichtskontrolle zwischen jungen und älteren Personen nicht erklären kann. Dies ist ähnlich zu den Erkenntnissen aus Schreff et al. (2023a, 2023b). Die Auswirkungen der reduzierten Muskelkraft auf die Robustheit kommen erst zum Tragen, wenn die Höhe der Untergrundstörung falsch eingeschätzt wird.

Neben der Möglichkeit, die Auswirkungen einzelner Faktoren auf die Kontrolle des menschlichen Gehens isoliert betrachten zu können, bieten neuromuskuloskelettale Modelle den Vorteil, das Verhalten von unterschiedlichen Personen-/Patientengruppen vorhersagen zu können. Im Gegensatz zur isolierten Betrachtung einzelner Faktoren, macht es bei diesem Anwendungsfall jedoch Sinn, das Modell so genau wie möglich an die Eigenschaften der Personen-/Patient*innengruppen anzupassen, um präzise Vorhersagen zu ermöglichen. Dies zeigt auch eine modellbasierte Studie, bei welcher das Sturzverhalten älterer Personen erst nachdem eine Vielzahl von altersbedingten Faktoren berücksichtigt wurden, präzise vorhergesagt werden konnte (Nowakowski et al., 2022).

Um mithilfe des Reflexmodells Vorhersagen über das antizipative Verhalten älterer Personen bei Abwärtsstufen treffen zu können, müssten neben der reduzierten Muskelkraft noch die weiteren, oben beschriebenen, altersbedingten Faktoren auf das Modell übertragen werden. Außerdem fanden zwei zusätzliche Einflussfaktoren noch keine Beachtung. Einer davon ist, dass ältere Personen mit einer geringeren Geschwindigkeit gehen als Personen jüngeren Alters (z.B. Laurentani et al., 2003). Die meist mit geringerer Ganggeschwindigkeit einhergehende reduzierte Schrittlänge führt dazu, dass auch der Abstand zwischen Fuß und Boden (engl. toe clearance) während der Schwungphase

reduziert wird (Alcock et al., 2018), was die Sturzgefahr erhöht (Mills et al., 2008). Der zweite Einflussfaktor, welcher noch nicht beachtet wurde und die Performanz von Älteren bei Abwärtsstufen auch beeinflussen könnte, sind die hohen Ko-Kontraktionen in Knie- und Sprunggelenk während des Gehens (Hortobágyi et al., 2011). Mithilfe der hohen Ko-Kontraktion in den Gelenken werden die Freiheitsgrade während der Bewegung eingeschränkt, wodurch idealerweise eine größere Stabilität während des Gehens erreicht wird (Latash, 2018). Dies wirft die Frage auf, ob ältere Menschen ihren Gang anhand der gleichen Zielkriterien optimieren wie junge Personen (Arakawa et al., 2021). Die Reduzierung von energetischen Kosten könnte bei älteren Personen einen geringeren Stellenwert haben als der Erhalt der Stabilität. Eine experimentelle Untersuchung zeigt, dass ältere im Vergleich zu jungen Personen auch während des Hinabsteigens der ersten Stufe einer Treppe mehrfach höhere Ko-Kontraktionen in Knie- und Sprunggelenk des kontralateralen Beins aufweisen (Buckley et al., 2013). Dies weist darauf hin, dass das kontralaterale Bein während der Abwärtsbewegung weniger gebeugt war. Buckley et al. (2013) sehen diese Adaption als Ursache für gemessene, geringe vertikale Spitzengeschwindigkeiten des CoMs bei den älteren Studienteilnehmenden.

Diese antizipative Anpassungsstrategie mit erhöhten Ko-Kontraktionen in den Gelenken steht im Widerspruch zu den beobachteten Anpassungen der jungen Proband*innen der experimentellen Untersuchung von Müller et al. (2020), bei welchen die Muskelaktivitäten in den Plantarflexoren reduziert werden. Die HAM-Strategie, bei welcher die Aktivität der Hamstrings antizipativ während des letzten Kontakts vor einer Abwärtsstufe erhöht wird, zeigt, dass es auch alternative Anpassungsstrategien gibt, die zur Stabilisierung des menschlichen Gangs beitragen können (Abb. 3B in Schreff et al., 2022). Um Maßnahmen zur Reduzierung der Sturzgefahr bei älteren Personen ergreifen zu können, sollten in Zukunft sowohl weitere experimentelle als auch modellbasierte Untersuchungen durchgeführt werden.

7.4 Der VPP beim menschlichen Gehen über ebenen Untergrund

Mithilfe des Reflexmodells konnte vorhergesagt werden, dass ein stabiles, gleichmäßige Gehen ohne VPP-typischen Schnittpunkt möglich ist (Schreff et al., 2023c). Auch bei der experimentellen Studie (Vielemeyer et al., 2023b) wurde das Gehen ohne VPP beobachtet.

Der Gang ohne VPP wich in beiden Studien sichtlich vom, als physiologisch interpretierten, Gang ab. Da junge, gesunde Personen ihren physiologischen Gang anhand von Transportkosten optimieren (Bertram & Ruina, 2001; Selinger et al., 2015; Zarrugh et al., 1974), liegt die Vermutung nahe, dass das Gehen ohne VPP weniger effizient ist. Dies zeigen auch kollisionsbasierte Untersuchungen (für ausführliche Informationen zu kollisionsbasierten Analysen siehe Lee et al. (2011; 2013)). Die non-VPP Gänge des Reflexmodells weisen ein höheres Potenzial für Kollisionen auf als die Gänge mit VPP (Schreff et al., 2023c), was ein Indiz für höhere mechanische Kosten ist. Außerdem haben weitere Untersuchungen mit dem Reflexmodell gezeigt, dass die metabolischen Kosten des Gehens um mindestens 10 % verringert werden können, wenn die Kontrolle von Exosuits basierend auf dem VPP-Konzept erfolgt (Barazesh & Sharbafi, 2020; Sharbafi et al., 2018). Der Einfluss des VPPs auf die Effizienz des Gangs müsste allerdings in Zukunft noch durch experimentelle Untersuchungen am Menschen bestätigt werden.

Bei Betrachtung der VPP-Parameter ist bei den Studien von Schreff et al. (2023c) und Vielemeyer et al. (2023b) auffällig, dass bei den non-VPP Gängen die horizontalen GRFs während der

Einzelstützphase nicht ausgeglichen waren und vom bekannten Verlauf des physiologischen Gangs abwichen. Es konnte allerdings noch nicht aufgeklärt werden, was die Ursache für den Verlauf und die Unausgeglichenheit der horizontalen GRFs ist. Bei der Ursachenanalyse könnten in Zukunft Methoden des maschinellen Lernens Anwendung finden. Mithilfe des Reflexmodells ist es möglich eine Vielzahl an unterschiedlichen Gängen mit VPP und ohne VPP zu optimieren und beispielsweise mit einem Random-Forest Algorithmus zu analysieren. Ein Random-Forest besteht aus mehreren Entscheidungsbäumen, die der Klassifizierung von neuen Datensätzen dienen. Beim Random-Forest Algorithmus wird jeder Entscheidungsbaum einzeln ausgewertet und die am häufigsten gewählte Klasse (z.B. Gehen mit oder Gehen ohne VPP) ist der Output (Aggregation). Für die Entscheidungsfindung muss zunächst mithilfe der Gangparameter eines Teils der optimierten VPP und non-VPP Gänge ein Training der Entscheidungsbäume erfolgen. Auf Basis der Trainingsdaten werden hierfür neue, zufällige Datensätze erzeugt (Bootstrapping). Das Training der Entscheidungsbäume des Random-Forest erfolgt dann mit zufällig ausgewählten Features der neu gebildeten Datensätze. Bei der Validierung der trainierten Entscheidungsbäume ist es möglich, A-posteriori-Wahrscheinlichkeiten zu speichern, mit denen die einzelnen Bäume die Entscheidungen fällen, um die Klasse einer neuen Eingabe vorherzusagen. Diese Wahrscheinlichkeiten können dann bei der Aggregation berücksichtigt werden. Zusätzlich ist es anhand der Wahrscheinlichkeiten nachvollziehbar, welche Features für die Klassifikation ausschlaggebend waren.

Nachdem mit Hilfe des Reflexmodells die Ursachen für das Auftreten bzw. Nichtauftreten des VPP ermittelt wurden, könnten in zukünftigen experimentellen Studien Versuchsbedingungen geschaffen werden, um nachhaltig einen Gang ohne VPP-typischen Schnittpunkt zu finden. Denn in der experimentellen Studie von Vielmeyer et al. (2023b) waren die GRFs nur bei zwei der zehn Proband*innen nicht auf einen Punkt oberhalb des CoMs fokussiert, obwohl alle Proband*innen die gleiche Bewegungsaufgabe (Gehen mit geringer Ganggeschwindigkeit, gebeugter Ganghaltung und veränderter Massenverteilung durch Zusatzgewichte) bewältigen mussten. Auch bei einer neuen Studie von Vielmeyer et al. (2023) konnte die Störung des Druckpunktverlaufs durch unterschiedliche Versuchsbedingungen nicht dazu führen, dass sich ein Gang ohne VPP bei den Proband*innen einstellte. Untersucht wurde Barfußgehen, Gehen mit Schuhen, Rückwärtsgehen, Gehen mit starrer Sohle, Gehen auf Stelzen und Gehen im Handstand. Nur bei einer Testperson entstand beim Gehen im Handstand kein VPP-typischer Schnittpunkt. Bei den anderen Versuchsbedingungen konnte bei allen Studienteilnehmenden ein VPP beobachtet werden.

Die Ergebnisse der experimentellen Studien deuten darauf hin, dass bei den bisherigen Untersuchungen das neuromuskuläre Zusammenspiel noch nicht ausreichend stark gestört wurde. Außerdem handelte es sich bei den Proband*innen der Studien um junge, gesunde Personen, welche die Bewegungsaufgabe der jeweiligen Versuchsbedingung durch Adaption ihres normalen, physiologischen Gangs lösen konnten. Daher könnte der nächste Schritt sein, Patient*innen mit beispielsweise neurologisch bedingten, pathologischen Gangmustern (= Gangmuster die vom normalen, physiologischen Gang abweichen) in Bezug auf den VPP zu untersuchen. Liu et al. (2022) vermuten, dass es Patient*innen nach einem Schlaganfall nicht möglich ist, die GRFs kontrolliert in den VPP zu leiten. Neben dem hemiparetischen Gang (= ein Bein wird in einer halbkreisförmigen, zirkumduzierenden Bewegung nach vorne geführt (z.B. Beyaert et al., 2015; Jørgensen et al., 1995)), der häufig bei Personen nach einem Schlaganfall beobachtet wird, sollten auch andere pathologische Gänge wie beispielsweise der

parkinsonsche Gang (gekennzeichnet durch kleine, trippelnde Schritte mit einer Tendenz zur Vorwärtsneigung und fehlendem Mitschwingen eines oder beider Arme (z.B. Lewek et al., 2010; Sofuwa et al., 2005)) oder der Scherengang (aufgrund einer Spastik der Adduktoren beider Beine, werden die Füße abwechselnd kreisförmig vor dem Körper nach vorne geschoben (z.B. Sutherland & Davids, 1993; Wren et al., 2005)) untersucht werden.

Neben dem R^2 , welches für die Unterscheidung von Gängen mit und ohne VPP verwendet wurde, ist auch die Position des berechneten GRF-Schnittpunkts von Bedeutung. Die Position des VPPs variiert in Abhängigkeit der Versuchsbedingungen (siehe Abb. 5.1 in Vielemeyer, 2022). Beispielsweise sorgten in der Studie von Vielemeyer et al. (2023b) alle Versuchsbedingungen (sowohl Gehen mit geringerer Geschwindigkeit, mit gebeugter Körperhaltung als auch Gehen mit zusätzlicher Masse) für eine Verschiebung der horizontalen VPP-Position in kraniale Richtung (nach oben). Auch die Oberkörperneigung wirkte sich auf die horizontale Position des VPPs aus (Müller et al., 2017). Neben den unterschiedlichen Versuchsbedingungen könnten auch krankheitsbedingte Abweichungen vom Gangbild gesunder Menschen Einfluss auf die Position des VPPs haben. Einen ersten Hinweis darauf liefern VPP-Analysen bei Personen mit Downsyndrom (Vielemeyer et al., 2023a). Der aufgrund des Gendefekts beeinflusste Gang hatte zwar keine auffälligen Auswirkungen auf die Fokussierung der GRFs ($R^2 = 0,98$), allerdings war eine signifikante Verschiebung der horizontalen VPP-Position in anteriore Richtung nachweisbar. Neben dem R^2 von unterschiedlichen Patientengruppen sollten auch die Positionen der berechneten Schnittpunkte untersucht werden.

7.5 Der VPP beim menschlichen Gehen über Abwärtsstufen

In der experimentellen Studie von Vielemeyer et al. (2019) wurde beobachtet, dass der VPP auch nach sichtbaren und verdeckten Abwärtsstufen während des gestörten Kontakts auftritt. Bei Untersuchungen mit dem Reflexmodell (Kapitel 6) konnte gezeigt werden, dass für die Entstehung des VPP-typischen GRF-Schnittpunkts trotz der extrinsischen Störung antizipative und reflexbasierte Anpassungen verantwortlich sind. Mit zunehmenden antizipativen Anpassungen war das Reflexmodell wie in Schreff et al. (2022) in der Lage höhere Stufen zu bewältigen. Bei diesen Versuchen wurde meist auch eine hohe Fokussierung der GRFs im gestörten Kontakt nachgewiesen. Außerdem verzögerten die antizipativen Anpassungen den Trend, dass mit zunehmender Stufenhöhe der berechnete Schnittpunkt in Bezug auf den CoM in horizontale Richtung (anterior) verschoben wird.

Die Richtung der GRFs könnte bei Abwärtsstufen für den stabilisierenden Effekt entscheidend sein. Denn bei den simulationsbasierten Untersuchungen konnten auch einige Stufen mit geringer GRF-Fokussierung ($R^2 < 0,6$) bewältigt werden. Auch andere Studienergebnisse weisen darauf hin, dass ein hohes R^2 für die Bewältigung von Abwärtsstufen nicht zwingend erforderlich ist (Schreff et al., 2023c). Bei der Untersuchung einer Vielzahl an VPP und non-VPP Gängen konnten keine Unterschiede in Bezug auf die Robustheit gegenüber Abwärtsstufen festgestellt werden. Mit den unterschiedlichen VPP- und non-VPP Gängen war das Modell in der Lage, Abwärtsstufen, hauptsächlich im Bereich zwischen 1 und 5 cm zu, bewältigen. Dieses Ergebnis schließt jedoch nicht aus, dass der VPP zur Robustheit bzw. Stabilisierung des menschlichen Gangs beiträgt. Das Fehlen des möglichen Stabilisierungseffekts des VPPs könnte durch andere stabilisierende Strategien kompensiert werden.

Wenn der VPP, wie die kollisionsbasierten Untersuchungen in Schreff et al. (2023c) vermuten lassen, tatsächlich einen Effekt auf die energetischen Kosten des Gehens hat, könnte dies auch interessant

für die Auswahl der antizipativen Anpassungen sein. Denn in den unterschiedlichen Studien (Schreff et al., 2022; Schreff et al., 2023a) führen in den meisten Fällen mehrere antizipative Anpassungen zu einem robusten Verhalten bei Abwärtsstufen. Wenn man bedenkt, dass Menschen ihre Gangart in Abhängigkeit von der Störungshöhe antizipativ anpassen (Müller et al., 2020) und diese auch während der Bewältigung von Abwärtsstufen hinsichtlich des Energieaufwandes optimieren (Darici & Kuo, 2022), könnte das R^2 als Kriterium für die Auswahl geeigneter antizipativer Anpassungen dienen. Eine mögliche Herangehensweise wäre beispielsweise, den Bereich mit R^2 -Werten über 0,8 (siehe Abb. 2 Kapitel 6) als Indikator für sinnvolle antizipative Anpassungen für die Bewältigung der jeweiligen Stufenhöhen zu betrachten. In diesem Bereich ist auch die horizontale Position des berechneten VPPs vergleichbar mit dem P_h beim Gang mit Standard-Kontrollparameter über ebenem Boden.

7.6 Einordnung der Limitationen dieser Arbeit

Die Anzahl der publizierten Studien mit neuromuskuloskelettalen Modellen hat seit den 80er Jahren rasant zugenommen (Hicks et al., 2015). Die eingesetzten Modelle stellen eine mathematische Beschreibung des realen Systems, dem menschlichen Körper, dar. Obwohl in den vergangenen Jahren auch die Komplexität von neuromuskuloskelettalen Modellen zugenommen hat (Geyer & Seyfarth, 2019), sind sie trotzdem eine vereinfachte Abbildung der Realität. Hicks et al. (2015) stellten daher die berechnete Frage, ob neuromuskuloskelettale Modelle gut genug sind valide Ergebnisse zu liefern. Eine pauschale Antwort auf diese Frage gibt es nicht, da sie für jede Fragestellung und Hypothese der jeweiligen Studie neu beantwortet werden muss.

In ihrer Referenzarbeit liefern Shanbhag et al. (2023) eine Übersicht über unterschiedliche biomechanische Modelle zur Untersuchung der Gleichgewichtskontrolle beim menschlichen Gehen und Stehen. Darunter befindet sich auch das hier verwendete Reflexmodell von Geyer und Herr (2010), welches im Gegensatz zur erweiterten 3D-Variante (Song & Geyer, 2015) nur die sagittale Ebene betrachtet. Durch diese Vereinfachung beschränkt sich die Bewertung der Stabilität in dieser Arbeit auf die sagittale Ebene, obwohl beim menschlichen Gehen auch die Stabilität in frontaler Ebene relevant ist (Bauby & Kuo, 2000; Kuo, 1999; O'Connor & Kuo, 2009). Die Wahl des 2D-Reflexmodells begründet sich damit, dass bei den experimentellen Untersuchungen zur antizipativen Kontrolle bei Abwärtsstufen (Müller et al., 2020) die Auswertung z.B. des CoM-Verlaufs in sagittaler Ebene erfolgte. Auch die betrachteten Muskeln der Studie, sind für Bewegungen in der sagittalen Ebene zuständig. Und obwohl der VPP bereits für die frontale Ebene bestimmt wurde (der Schnittpunkt befindet sich unterhalb des CoMs (Vahid Firouzi et al., 2019)), wird auch der VPP überwiegend in der sagittalen Ebenen betrachtet (z.B. Gruben & Boehm, 2012; Maus et al., 2010; Vielemeyer, 2022).

Damit die Ergebnisse modellbasierter Studien als valide betrachtet werden können, sollten sie, wie in Schreff et al. (2022), experimentelle Befunde ergänzen oder durch experimentelle Untersuchungen bestätigt werden. Auch in der Studie Vielemeyer et al. (2023b) war es das Ziel, dass mithilfe des Reflexmodells vorhergesagte Gehen ohne VPP (Schreff et al., 2023c) auch experimentell nachzuweisen. Dies gelang allerdings nur teilweise, da sich das Gehen ohne VPP nur bei einigen der Proband*innen einstellte und kein reproduzierbarer Gang ohne VPP gefunden wurde. Hier sollten in Zukunft weitere Studien ansetzen. An dieser Stelle muss noch darauf hingewiesen werden, dass die Grenze ($R^2 = 0,6$) zwischen Gehen mit und ohne VPP basierend auf einer Studie von Herr & Popovic (2008)

gewählt wurde. Eine klare Grenze lässt sich mit dem derzeitigen Wissensstand allerdings nicht festlegen.

Dass es auch Fragestellungen wie in Schreff et al. (2023a, 2023b) gibt, die ausschließlich modellbasiert oder nur indirekt durch experimentelle Studien untersucht werden können, sollte nicht als Limitation sondern als Motivation für die Verwendung von neuromuskuloskelettalen Modellen betrachtet werden. Beim Menschen gehen degenerative Veränderungen, wie die Reduzierung der Muskelkraft oder reduzierte Kontraktionsgeschwindigkeit mit zunehmendem Alter meistens zeitgleich einher und können daher bei experimentellen Untersuchungen nur schwer isoliert betrachtet werden. Dies ist allerdings notwendig, um kausale Zusammenhänge beispielsweise in Bezug auf das Sturzrisiko herzustellen (Reimann et al., 2020).

7.7 Anwendungsmöglichkeiten der Forschungsergebnisse in der Praxis und Ausblick

Neuromuskuloskelettale Modelle bieten die Möglichkeit das natürliche Verhalten der menschlichen Gliedmaßen während des Gehens nachzuahmen. Mithilfe neuer Erkenntnisse, die durch Studien, wie in dieser Arbeit vorgestellt, erlangt werden, ist es möglich, die Steuerung von neuromuskulären Modellen bioinspiriert immer weiter zu verbessern. Davon könnte vor allem die Robotik profitieren.

Beispielsweise zeigten van der Noot et al. (2015), dass das Reflexmodell von Geyer und Herr (2010) für die Kontrolle von humanoiden Robotern einsetzbar ist. Die Integration von neuromuskuloskelettalen Modellen, kann dazu beitragen, dass sich humanoide Roboter menschenähnlicher verhalten und robuster gegen Untergrundstörungen werden (Geyer & Seyfarth, 2019). Hier könnte auch die in Schreff et al. (2022) vorgestellte, antizipative Steuerung Anwendung finden, welche durch Veränderung eines einzelnen Parameters die Performanz bei Abwärtsstufen stark verbessert.

Auch die Steuerung von drehmomentbetriebenen Exoskeletten, Exosuits und Prothesen, bei welchen eine menschenähnliche Bewegungskontrolle für die natürliche Integration grundlegend ist, stellt ein mögliches Anwendungsgebiet von neuromuskuloskelettalen Modellen dar (Bunz et al., 2023; Geyer & Seyfarth, 2019). Neuromuskuloskelettale Modelle werden hier beispielsweise zur Berechnung der gewünschten Drehmomente benötigt (Herr et al., 2019).

Für die Integration einer antizipativen Steuerung müsste allerdings noch ein Weg gefunden werden, um Abwärtsstufen erkennen zu können. Eine Möglichkeit wurde bereits beim humanoiden Laufroboter HOAP-3 umgesetzt. Ein Distanzsensor an der Sohle erkennt die Untergrundänderung allerdings erst, wenn sich der Fuß bereits über der Abwärtsstufe befindet (Zaier, 2019). Für eine frühere Erkennung könnten alternativ 3D-Kameras eingesetzt werden (Tapu et al., 2020).

Auch wenn Exoskelette und Exosuits in Zukunft einen großen Mehrwert in der Rehabilitationsrobotik bei Personen mit Bewegungsbeeinträchtigungen (z.B. in Folge von Schlaganfall, Rückenverletzungen und neurologischen Störungen) bilden können, ist es möglich sie auch bei Menschen ohne Einschränkungen einzusetzen, um beispielsweise die Effektivität des Gangs zu steigern. Derzeit wird daran geforscht, die robotischen Hilfsmittel anhand des VPP-Konzepts zu kontrollieren, um die metabolischen Kosten des Gehens zu senken (Barazesh & Sharbafi, 2020; Sharbafi et al., 2018).

Der VPP könnte in Zukunft allerdings auch als interessanter Parameter für klinische Ganganalysen dienen. Durch Analyse des VPPs über mehrere Schritte wäre es beispielsweise möglich,

Asymmetrien aufzudecken. Umgekehrt könnte der VPP eingesetzt werden, um z.B. Fußhebeorthesen so einzustellen, dass ein symmetrisches Gangbild entsteht.

Außerdem besteht die Vermutung, dass bei einigen Patientengruppen kein VPP beim Gehen auftritt (Liu et al., 2022) oder die Position des Schnittpunkts verschoben ist. Bei Personen mit Down Syndrom wurde bereits eine signifikante Verschiebung des VPPs in horizontale Richtung nachgewiesen (Vielemeyer et al., 2023a). Durch VPP basierte Analysen bei Patient*innen mit unterschiedlichen Gangstörungen könnte geprüft werden, ob der VPP als Parameter für die Diagnostik unterschiedlicher Krankheitsbilder eingesetzt werden kann. Hierfür sollten beispielsweise Schlaganfall-, Parkinson- oder MS-Patient*innen untersucht werden.

Grundsätzlich ist die Untersuchung der verschiedenen Kontrollansätze bei unterschiedlichen Personengruppen mit neuromuskulären Modellen ein sehr aktuelles Forschungsgebiet der Biomechanik, wie die Vielzahl an neuen Studien zeigt (z.B. Bunz et al., 2023; Lassmann et al., 2023; Ramadan et al., 2022a; Ramadan et al., 2022b; Reimann et al., 2020). Derzeit wird auch der Einsatz von Reinforcement Learning geprüft (z.B. Schumacher et al., 2022; Schumacher et al., 2023), welches eingesetzt werden kann, um Controller von neuromuskulären Modellen zu trainieren und so deren Robustheit gegenüber Untergrundstörungen zu erhöhen. Die Erkenntnisse können in Zukunft genutzt werden, um robotische Hilfsmittel zu verbessern und das Wissen über die Kontrolle des menschlichen Gehens zu erweitern, um die klinische Diagnostik und Therapieansätze zu verbessern.

Lebenslauf

Name: Lucas Schreff
Geburtsdatum: 09.09.1993
Geburtsort: Rotthalmünster

Schulische Ausbildung:

2000 bis 2004: Grundschule Postau
2004 bis 2010 Realschule St. Maria Niederviehbach
Mittlere Reife
Mathematisch-technischer Zweig

Duale Berufsausbildung:

2010 bis 2013 Elektroniker für Betriebstechnik
BMW Dingolfing
Facharbeiterbrief
2010 bis 2013 Hans-Glas-Schule Dingolfing
Fachhochschulreife

Akademische Ausbildung:

2013 bis 2017 Biomedizinische Technik (B.Eng.)
HAW Landshut
2017 bis 2021 Sporttechnologie (M.Sc.)
Universität Bayreuth
seit 2021 Promotionsstudent (Dr. phil.)
Universität Bayreuth

Gutachtertätigkeit:

2023 Scientific Reports (impact factor 4.6 (2022))

Bayreuth, den

.....

Lucas Schreff

Publikationen in peer-reviewed Journals

- Müller, R., **Schreff, L.**, Koch, L.-E., Oschmann, P. & Hamacher, D., 2021. Measuring Gait Stability in People with Multiple Sclerosis Using Different Sensor Locations and Time Scales. *Sensors* 21, 4001.
- **Schreff, L.**, Haeufle, D.F.B., Vielemeyer, J. & Müller, R., 2022. Evaluating anticipatory control strategies for their capability to cope with step-down perturbations in computer simulations of human walking. *Scientific Reports* 12, 10075.
- **Schreff, L.**, Haeufle, D.F.B., Abel, R. & Müller, R., 2023. Anticipatory compensation of step-down perturbation is influenced by muscle force decrease. *Gait & Posture* 100, 83–84.
- **Schreff, L.**, Haeufle, D.F.B., Badri-Spröwitz, A., Vielemeyer, J. & Müller, R., 2023. 'Virtual pivot point' in human walking: Always experimentally observed but simulations suggest it may not be necessary for stability. *Journal of Biomechanics* 153, 111605.
- Zahn, A., Koch, V., **Schreff, L.**, Oschmann, P., Winkler, J., Gaßner, H. & Müller, R., 2023. Validity of an inertial sensor-based system for the assessment of spatio-temporal parameters in people with multiple sclerosis. *Frontiers in Neurology* 14, 1164001.
- Vielemeyer, J., Staufenberg, N.-S., **Schreff, L.**, Rixen, D. & Müller, R., 2023. Walking like a robot: do the ground reaction forces still intersect near one point when humans imitate a humanoid robot? *Royal Society Open Science* 10.
- Oette, C., Müller, R., **Schreff, L.** & Abel, R., 2023. How Do Everyday Life Activities Affect Seating Pressure Measurements? *International journal of spine surgery*.
- Vielemeyer, J., **Schreff, L.**, Hochstein, S. & Müller, R., 2023. Virtual pivot point: Always experimentally observed in human walking? *PLOS ONE* 18, e0292874.

Konferenzposter

- **Schreff, L.**, Haeufle, D.F.B., Abel, R. & Müller, R., 2023. Antizipative Kompensation von Abwärtsstufen wird durch Muskelkraftreduzierung beeinflusst. 4ter GAMMA-Kongresses, Heidelberg
- Haeufle, D.F.B., **Schreff, L.** & Müller, R., 2023. Evaluating anticipatory control for step-down perturbations in simulations of human walking. 18th International Symposium on Computer Methods, Paris.

Eidesstattliche Versicherung

Ich versichere hiermit an Eides Statt, dass ich die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe Dritter und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe; die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Gedanken sind als solche kenntlich gemacht. Darüber hinaus versichere ich, dass ich weder bisher Hilfe von gewerblichen Promotionsberatern bzw. -vermittlern in Anspruch genommen habe noch künftig in Anspruch nehmen werde.

Die Arbeit wurde bisher weder im Inland noch im Ausland in gleicher oder ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde vorgelegt und ist auch noch nicht veröffentlicht.

Bayreuth, den

.....

Lucas Schreff

Referenzen

- Ackermann, M. & van den Bogert, A.J., 2010. Optimality principles for model-based prediction of human gait. *Journal of Biomechanics* 43, 1055–1060.
- Alcock, L., Galna, B., Perkins, R., Lord, S. & Rochester, L., 2018. Step length determines minimum toe clearance in older adults and people with Parkinson's disease. *Journal of Biomechanics* 71, 30–36.
- Aminiaghdam, S., Rode, C., Müller, R. & Blickhan, R., 2017. Increasing trunk flexion transforms human leg function into that of birds despite different leg morphology. *J. Exp. Biol.* 220, 478.
- Aoi, S., Ogiyama, N., Funato, T., Sugimoto, Y. & Tsuchiya, K., 2010. Evaluating functional roles of phase resetting in generation of adaptive human bipedal walking with a physiologically based model of the spinal pattern generator. *Biological Cybernetics* 102, 373–387.
- Aoi, S., Ohashi, T., Bamba, R., Fujiki, S., Tamura, D., Funato, T., Senda, K., Ivanenko, Y. & Tsuchiya, K., 2019. Neuromusculoskeletal model that walks and runs across a speed range with a few motor control parameter changes based on the muscle synergy hypothesis. *Scientific Reports* 9, 369.
- Arakawa, T., Otani, T., Kobayashi, Y. & Tanaka, M., 2021. 2-D forward dynamics simulation of gait adaptation to muscle weakness in elderly gait. *Gait & Posture* 85, 71–77.
- Barazesh, H. & Sharbafi, M.A., 2020. A biarticular passive exosuit to support balance control can reduce metabolic cost of walking. *Bioinspiration & Biomimetics* 15, 36009.
- Bauby, C.E. & Kuo, A.D., 2000. Active control of lateral balance in human walking. *Journal of Biomechanics* 33, 1433–1440.
- Beck, R.J., Andriacchi, T.P., Kuo, K.N., Fermier, R.W. & Galante, J.O., 1981. Changes in the gait patterns of growing children. *The Journal of bone and joint surgery. American volume* 63, 1452–1457.
- Bemshtein, N., 1967. *The co-ordination and regulation of movements*. Pergamon Press, Oxford, New York. <http://worldcatlibraries.org/wcpa/oclc/598328285>.
- Bertram, J.E. & Ruina, A., 2001. Multiple walking speed-frequency relations are predicted by constrained optimization. *Journal of Theoretical Biology* 209, 445–453.
- Beyaert, C., Vasa, R. & Frykberg, G.E., 2015. Gait post-stroke: Pathophysiology and rehabilitation strategies. *Neurophysiologie clinique = Clinical neurophysiology* 45, 335–355.
- Bierbaum, S., Peper, A., Karamanidis, K. & Arampatzis, A., 2010. Adaptational responses in dynamic stability during disturbed walking in the elderly. *Journal of Biomechanics* 43, 2362–2368.
- Blickhan, R., 1989. The spring-mass model for running and hopping. *Journal of Biomechanics* 22, 1217–1227.
- Blickhan, R., Andrada, E., Hirasaki, E. & Ogiyama, N., 2018. Global dynamics of bipedal macaques during grounded and aerial running. *The Journal of experimental biology* 221.
- Brown, T.G., 1911. The intrinsic factors in the act of progression in the mammal. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character* 84, 308–319.
- Bruijn, S.M., Meijer, O.G., Beek, P.J. & van Dieën, J.H., 2013. Assessing the stability of human locomotion: a review of current measures. *Journal of the Royal Society, Interface* 10, 20120999.
- Buckley, J.G., Cooper, G., Maganaris, C.N. & Reeves, N.D., 2013. Is stair descent in the elderly associated with periods of high centre of mass downward accelerations? *Experimental Gerontology* 48, 283–289.
- Bunz, E.K., Haeufle, D.F.B., Remy, C.D. & Schmitt, S., 2023. Bioinspired preactivation reflex increases robustness of walking on rough terrain. *Scientific Reports* 13, 13219.
- Capaday, C., 2002. The special nature of human walking and its neural control. *Trends in Neurosciences* 25, 370–376.
- Cappellini, G., Ivanenko, Y.P., Poppele, R.E. & Lacquaniti, F., 2006. Motor patterns in human walking and running. *Journal of neurophysiology* 95, 3426–3437.
- Crosbie, J., 1996. Step adjustment during negotiation of kerbs: a “covert” study. *Gait & Posture* 4, 192.
- Crowninshield, R.D. & Brand, R.A., 1981. A physiologically based criterion of muscle force prediction in locomotion. *Journal of Biomechanics* 14, 793–801.
- Darici, O. & Kuo, A.D., 2022. Humans optimally anticipate and compensate for an uneven step during walking. *eLife* 11.
- Darici, O., Temeltas, H. & Kuo, A.D., 2020. Anticipatory Control of Momentum for Bipedal Walking on Uneven Terrain. *Scientific Reports* 10, 540.
- d'Avella, A., Saltiel, P. & Bizzi, E., 2003. Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nature Neuroscience* 6, 300–308.
- Delmonico, M.J., Harris, T.B., Visser, M., Park, S.W., Conroy, M.B., Velasquez-Mieyer, P., Boudreau, R., Manini, T.M., Nevitt, M., Newman, A.B. & Goodpaster, B.H., 2009. Longitudinal study of muscle strength, quality, and adipose tissue infiltration. *The American Journal of Clinical Nutrition* 90, 1579–1585.

- Dietz, V., 2003. Spinal cord pattern generators for locomotion. *Clinical Neurophysiology* 114, 1379–1389.
- Dietz, V., Zijlstra, W., Prokop, T. & Berger, W., 1995. Leg muscle activation during gait in Parkinson's disease: adaptation and interlimb coordination. *Electroencephalography and clinical neurophysiology* 97, 408–415.
- Dorn, T.W., Wang, J.M., Hicks, J.L. & Delp, S.L., 2015. Predictive Simulation Generates Human Adaptations during Loaded and Inclined Walking. *PLOS ONE* 10, e0121407.
- Drama, Ö. & Badri-Spröwitz, A., 2020. Trunk pitch oscillations for energy trade-offs in bipedal running birds and robots. *Bioinspiration & Biomimetics* 15, 36013.
- Drama, Ö., Vielemeyer, J., Badri-Spröwitz, A. & Müller, R., 2020. Postural stability in human running with step-down perturbations: an experimental and numerical study. *Royal Society Open Science* 7, 200570.
- Drew, T., Andujar, J.-E., Lajoie, K. & Yakovenko, S., 2008. Cortical mechanisms involved in visuomotor coordination during precision walking. *Brain Research Reviews* 57, 199–211.
- Dzeladini, F., Ait-Bouziad, N. & Ijspeert, A., 2019. CPG-Based Control of Humanoid Robot Locomotion. In: *Humanoid Robotics: A Reference*. Springer, Dordrecht, pp. 1099–1133.
- Dzeladini, F., van den Kieboom, J. & Ijspeert, A., 2014. The contribution of a central pattern generator in a reflex-based neuromuscular model. *Frontiers in human neuroscience* 8, 371.
- Falisse, A., Serranoli, G., Dembia, C.L., Gillis, J., Jonkers, I. & Groote, F. de, 2019. Rapid predictive simulations with complex musculoskeletal models suggest that diverse healthy and pathological human gaits can emerge from similar control strategies. *Journal of the Royal Society, Interface* 16, 20190402.
- Feigenspan, A., 2017. *Prinzipien der Physiologie. Grundlegende Mechanismen und evolutionäre Strategien*. Springer Spektrum, Berlin, Heidelberg.
- Geijtenbeek, T., 2019. SCONE: Open Source Software for Predictive Simulation of Biological Motion. *Journal of Open Source Software* 4, 1421.
- Geyer, H. & Herr, H., 2010. A muscle-reflex model that encodes principles of legged mechanics produces human walking dynamics and muscle activities. *IEEE transactions on neural systems and rehabilitation engineering : a publication of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society* 18, 263–273.
- Geyer, H. & Seyfarth, A., 2019. Neuromuscular Control Models of Human Locomotion. In: *Humanoid Robotics: A Reference*. Springer, Dordrecht, pp. 979–1007.
- Geyer, H., Seyfarth, A. & Blickhan, R., 2003. Positive force feedback in bouncing gaits? *Proceedings. Biological sciences* 270, 2173–2183.
- Geyer, H., Seyfarth, A. & Blickhan, R., 2006. Compliant leg behaviour explains basic dynamics of walking and running. *Proceedings. Biological sciences* 273, 2861–2867.
- Goble, D.J., Coxon, J.P., Wenderoth, N., van Impe, A. & Swinnen, S.P., 2009. Proprioceptive sensibility in the elderly: degeneration, functional consequences and plastic-adaptive processes. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 33, 271–278.
- Goodpaster, B.H., Park, S.W., Harris, T.B., Kritchevsky, S.B., Nevitt, M., Schwartz, A.V., Simonsick, E.M., Tylavsky, F.A., Visser, M. & Newman, A.B., 2006. The loss of skeletal muscle strength, mass, and quality in older adults: the health, aging and body composition study. *The journals of gerontology. Series A, Biological sciences and medical sciences* 61, 1059–1064.
- Goswami, A. & Vadakkepat, P. (Eds.), 2018. *Humanoid Robotics. A reference*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Grey, M.J., Nielsen, J.B., Mazzaro, N. & Sinkjaer, T., 2007. Positive force feedback in human walking. *The Journal of physiology* 581, 99–105.
- Grillner, S., 2006. Biological pattern generation: the cellular and computational logic of networks in motion. *Neuron* 52, 751–766.
- Grillner, S. & El Manira, A., 2020. *Current Principles of Motor Control, with Special Reference to Vertebrate Locomotion*. *Physiological reviews* 100, 271–320.
- Gruben, K.G. & Boehm, W.L., 2012. Force direction pattern stabilizes sagittal plane mechanics of human walking. *Human Movement Science* 31, 649–659.
- Haeufle, D.F.B., Grimmer, S., Kalveram, K.-T. & Seyfarth, A., 2012. Integration of intrinsic muscle properties, feed-forward and feedback signals for generating and stabilizing hopping. *Journal of the Royal Society, Interface* 9, 1458–1469.
- Haeufle, D.F.B., Schmorte, B., Geyer, H., Müller, R. & Schmitt, S., 2018. The Benefit of Combining Neuronal Feedback and Feed-Forward Control for Robustness in Step Down Perturbations of Simulated Human Walking Depends on the Muscle Function. *Frontiers in computational neuroscience* 12, 80.
- Haeufle, D.F.B., Wochner, I., Holzmüller, D., Driess, D., Günther, M. & Schmitt, S., 2020. Muscles Reduce Neuronal Information Load: Quantification of Control Effort in Biological vs. Robotic Pointing and Walking. *Frontiers in robotics and AI* 7, 77.

- Hansen, N., 2006. The CMA Evolution Strategy: A Comparing Review. In: *Towards a New Evolutionary Computation*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 75–102.
- Herr, H. & Popovic, M., 2008. Angular momentum in human walking. *Journal of Experimental Biology* 211, 467–481.
- Herr, H.M., Geyer, H. & Eilenberg, M.F., 2019. Model-based neuromechanical controller for a robotic leg. US Patent.
- Hicks, J.L., Uchida, T.K., Seth, A., Rajagopal, A. & Delp, S.L., 2015. Is my model good enough? Best practices for verification and validation of musculoskeletal models and simulations of movement. *Journal of Biomechanical Engineering* 137, 20905.
- Higuchi, T., 2013. Visuomotor control of human adaptive locomotion: understanding the anticipatory nature. *Frontiers in Psychology* 4, 277.
- Hill, A.V., 1938. The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B - Biological Sciences* 126, 136–195.
- Hof, A.L. & Duysens, J., 2018. Responses of human ankle muscles to mediolateral balance perturbations during walking. *Human Movement Science* 57, 69–82.
- Hof, A.L., Gazendam, M.G.J. & Sinke, W.E., 2005. The condition for dynamic stability. *Journal of Biomechanics* 38, 1–8.
- Hortobágyi, T., Finch, A., Solnik, S., Rider, P. & DeVita, P., 2011. Association between muscle activation and metabolic cost of walking in young and old adults. *The journals of gerontology. Series A, Biological sciences and medical sciences* 66, 541–547.
- Hutchinson, J.R. & Gatesy, S.M., 2005. *Encyclopedia of life sciences*. Wiley, Chichester.
- Ijspeert, A.J., 2008. Central pattern generators for locomotion control in animals and robots: a review. *Neural Networks* 21, 642–653.
- Inman, V.T., 1966. Human Locomotion. *Canadian Medical Association Journal* 94, 1047–1054.
- Iqbal, K. & Pai, Y., 2000. Predicted region of stability for balance recovery: motion at the knee joint can improve termination of forward movement. *Journal of Biomechanics* 33, 1619–1627.
- Ivanenko, Y.P., Poppele, R.E. & Lacquaniti, F., 2006. Motor control programs and walking. *The Neuroscientist* 12, 339–348.
- Jørgensen, H.S., Nakayama, H., Raaschou, H.O. & Olsen, T.S., 1995. Recovery of walking function in stroke patients: the Copenhagen Stroke Study. *Archives of physical medicine and rehabilitation* 76, 27–32.
- Kasahara, S., Okabe, S., Nakazato, N. & Ohno, Y., 2007. Eye Movement Patterns of the Elderly during Stair Descent: Effect of Illumination. *Journal of Light & Visual Environment* 31, 134–140.
- Klint, R., Nielsen, J.B., Sinkjaer, T. & Grey, M.J., 2009. Sudden drop in ground support produces force-related unload response in human overground walking. *Journal of neurophysiology* 101, 1705–1712.
- Kuo, A.D., 1999. Stabilization of Lateral Motion in Passive Dynamic Walking. *The International Journal of Robotics Research* 18, 917–930.
- Kuo, A.D., 2002. The relative roles of feedforward and feedback in the control of rhythmic movements. *Motor Control* 6, 129–145.
- Lassmann, C., Ilg, W., Rattay, T.W., Schöls, L., Giese, M. & Haeufle, D.F.B., 2023. Dysfunctional neuromuscular mechanisms explain gradual gait changes in prodromal spastic paraplegia. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation* 20, 90.
- Latash, M.L., 2012. The bliss (not the problem) of motor abundance (not redundancy). *Experimental Brain Research* 217, 1–5.
- Latash, M.L., 2018. Muscle coactivation: definitions, mechanisms, and functions. *Journal of neurophysiology* 120, 88–104.
- Lauretani, F., Russo, C.R., Bandinelli, S., Bartali, B., Cavazzini, C., Di Iorio, A., Corsi, A.M., Rantanen, T., Guralnik, J.M. & Ferrucci, L., 2003. Age-associated changes in skeletal muscles and their effect on mobility: an operational diagnosis of sarcopenia. *Journal of applied physiology (Bethesda, Md. : 1985)* 95, 1851–1860.
- Lee, D.V., Bertram, J.E.A., Anttonen, J.T., Ros, I.G., Harris, S.L. & Biewener, A.A., 2011. A collisional perspective on quadrupedal gait dynamics. *Journal of the Royal Society, Interface* 8, 1480–1486.
- Lee, D.V., Comanescu, T.N., Butcher, M.T. & Bertram, J.E.A., 2013. A comparative collision-based analysis of human gait. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 20131779.
- Lewek, M.D., Poole, R., Johnson, J., Halawa, O. & Huang, X., 2010. Arm swing magnitude and asymmetry during gait in the early stages of Parkinson's disease. *Gait & Posture* 31, 256–260.
- Liu, C., McNitt-Gray, J.L. & Finley, J.M., 2022. Impairments in the mechanical effectiveness of reactive balance control strategies during walking in people post-stroke. *Frontiers in Neurology* 13, 1032417.

- Lugade, V., Lin, V. & Chou, L.-S., 2011. Center of mass and base of support interaction during gait. *Gait & Posture* 33, 406–411.
- Macefield, V.G., 2009. Long Loop Reflexes. In: Binder, M.D. (Ed.). *Encyclopedia of neuroscience*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 2180–2183.
- Marigold, D.S. & Patla, A.E., 2002. Strategies for dynamic stability during locomotion on a slippery surface: effects of prior experience and knowledge. *Journal of neurophysiology* 88, 339–353.
- Maus, H.-M., Lipfert, S.W., Gross, M., Rummel, J. & Seyfarth, A., 2010. Upright human gait did not provide a major mechanical challenge for our ancestors. *Nature Communications* 1, 70.
- McDonagh, M.J.N. & Duncan, A., 2002. Interaction of pre-programmed control and natural stretch reflexes in human landing movements. *The Journal of physiology* 544, 985–994.
- McMahon, T.A. & Cheng, G.C., 1990. The mechanics of running: how does stiffness couple with speed? *Journal of Biomechanics* 23 Suppl 1, 65–78.
- Mergner, T., Maurer, C. & Peterka, R.J., 2003. A multisensory posture control model of human upright stance. *Progress in brain research* 142, 189–201.
- Mills, P.M., Barrett, R.S. & Morrison, S., 2008. Toe clearance variability during walking in young and elderly men. *Gait & Posture* 28, 101–107.
- Minassian, K., Hofstoetter, U.S., Dzeladini, F., Guertin, P.A. & Ijspeert, A., 2017. The Human Central Pattern Generator for Locomotion: Does It Exist and Contribute to Walking? *The Neuroscientist : a review journal bringing neurobiology, neurology and psychiatry* 23, 649–663.
- Müller, R., Grimmer, S. & Blickhan, R., 2010. Running on uneven ground: leg adjustments by muscle pre-activation control. *Human Movement Science* 29, 299–310.
- Müller, R., Häufle, D.F.B. & Blickhan, R., 2015. Preparing the leg for ground contact in running: the contribution of feed-forward and visual feedback. *The Journal of experimental biology* 218, 451–457.
- Müller, R., Rode, C., Amniaghdam, S., Vielemeyer, J. & Blickhan, R., 2017. Force direction patterns promote whole body stability even in hip-flexed walking, but not upper body stability in human upright walking. *Proceedings. Mathematical, physical, and engineering sciences* 473, 20170404.
- Müller, R., Vielemeyer, J. & Häufle, D.F.B., 2020. Negotiating ground level perturbations in walking: Visual perception and expectation of curb height modulate muscle activity. *Journal of Biomechanics* 113, 110121.
- Nielsen, J.B., 2003. How we walk: central control of muscle activity during human walking. *The Neuroscientist* 9, 195–204.
- Nilwik, R., Snijders, T., Leenders, M., Groen, B.B.L., van Kranenburg, J., Verdijk, L.B. & van Loon, L.J.C., 2013. The decline in skeletal muscle mass with aging is mainly attributed to a reduction in type II muscle fiber size. *Experimental Gerontology* 48, 492–498.
- Nowakowski, K., El Kirat, K. & Dao, T.-T., 2022. Deep reinforcement learning coupled with musculoskeletal modelling for a better understanding of elderly falls. *Medical & Biological Engineering & Computing* 60, 1745–1761.
- O'Connor, S.M. & Kuo, A.D., 2009. Direction-dependent control of balance during walking and standing. *Journal of neurophysiology* 102, 1411–1419.
- Orlovskii, G.N., Deliagina, T.G. & Grillner, S., 1999. *Neuronal control of locomotion. From mollusc to man*. Oxford University Press, Oxford.
- Osoba, M.Y., Rao, A.K., Agrawal, S.K. & Lalwani, A.K., 2019. Balance and gait in the elderly: A contemporary review. *Laryngoscope Investigative Otolaryngology* 4, 143–153.
- Pai, Y.C. & Patton, J., 1997. Center of mass velocity-position predictions for balance control. *Journal of Biomechanics* 30, 347–354.
- Patla, A.E., 1997. Understanding the roles of vision in the control of human locomotion. *Gait & Posture* 5, 54–69.
- Patla, A.E., 2003. Strategies for dynamic stability during adaptive human locomotion. *IEEE engineering in medicine and biology magazine : the quarterly magazine of the Engineering in Medicine & Biology Society* 22, 48–52.
- Patla, A.E. & Rietdyk, S., 1993. Visual control of limb trajectory over obstacles during locomotion: effect of obstacle height and width. *Gait & Posture* 1, 45–60.
- Pavol, M.J., Owings, T.M. & Grabiner, M.D., 2002. Body segment inertial parameter estimation for the general population of older adults. *Journal of Biomechanics* 35, 707–712.
- Peng, J., Fey, N.P., Kuiken, T.A. & Hargrove, L.J., 2016. Anticipatory kinematics and muscle activity preceding transitions from level-ground walking to stair ascent and descent. *Journal of Biomechanics* 49, 528–536.
- Peterka, R.J., 2002. Sensorimotor integration in human postural control. *Journal of neurophysiology* 88, 1097–1118.

- Poulakakis, I. & Grizzle, J.W., 2007. Formal embedding of the Spring Loaded Inverted Pendulum in an Asymmetric hopper. In 2007 European Control Conference (ECC). IEEE. IEEE.
- Ramadan, R., Geyer, H., Jeka, J., Schöner, G. & Reimann, H., 2022a. A neuromuscular model of human locomotion combines spinal reflex circuits with voluntary movements. *Scientific Reports* 12, 8189.
- Ramadan, R., Meischein, F. & Reimann, H., 2022b. High-level motor planning allows flexible walking at different gait patterns in a neuromechanical model. *Frontiers in bioengineering and biotechnology* 10, 959357.
- Reimann, H. & Bruijn, S.M., 2023. The condition for dynamic stability in humans walking with feedback control.
- Reimann, H., Ramadan, R., Fetzrow, T., Hafer, J.F., Geyer, H. & Jeka, J.J., 2020. Interactions Between Different Age-Related Factors Affecting Balance Control in Walking. *Frontiers in Sports and Active Living* 2, 94.
- Rivner, M.H., Swift, T.R. & Malik, K., 2001. Influence of age and height on nerve conduction. *Muscle & nerve* 24, 1134–1141.
- Roach, K.E. & Miles, T.P., 1991. Normal hip and knee active range of motion: the relationship to age. *Physical therapy* 71, 656–665.
- Rummel, J. & Seyfarth, A., 2010. Passive stabilization of the trunk in walking. In *International Conference on Simulation Modeling and Programming for Autonomous Robots*.
- Sartori, M., Gizzi, L., Lloyd, D.G. & Farina, D., 2013. A musculoskeletal model of human locomotion driven by a low dimensional set of impulsive excitation primitives. *Frontiers in Computational Neuroscience* 7, 79.
- Schillings, A.M., van Wezel, B.M., Mulder, T. & Duysens, J., 2000. Muscular responses and movement strategies during stumbling over obstacles. *Journal of neurophysiology* 83, 2093–2102.
- Schreff, L., Haeufle, D.F.B., Abel, R. & Müller, R., 2023a. Anticipatory compensation of step-down perturbation is influenced by muscle force decrease. *Gait & Posture* 100, 83–84.
- Schreff, L., Haeufle, D.F.B., Abel, R. & Müller, R., 2023b. Antizipative Kompensation von Abwärtsstufen wird durch Muskelkraftreduzierung beeinflusst. 4ter GAMMA-Kongresses, Heidelberg.
- Schreff, L., Haeufle, D.F.B., Badri-Spröwitz, A., Vielemeyer, J. & Müller, R., 2023c. 'Virtual pivot point' in human walking: Always experimentally observed but simulations suggest it may not be necessary for stability. *Journal of Biomechanics* 153, 111605.
- Schreff, L., Haeufle, D.F.B., Vielemeyer, J. & Müller, R., 2022. Evaluating anticipatory control strategies for their capability to cope with step-down perturbations in computer simulations of human walking. *Scientific Reports* 12, 10075.
- Schumacher, P., Geijtenbeek, T., Caggiano, V., Kumar, V., Schmitt, S., Martius, G. & Häufle, D., 2023. Natural and Robust Walking using Reinforcement Learning without Demonstrations in High-Dimensional Musculoskeletal Models. Unpublished.
- Schumacher, P., Haeufle, D., Büchler, D., Schmitt, S. & Martius, G., 2022. DEP-RL: Embodied Exploration for Reinforcement Learning in Overactuated and Musculoskeletal Systems. *The Eleventh International Conference on Learning Representations*.
- Selinger, J.C., O'Connor, S.M., Wong, J.D. & Donelan, J.M., 2015. Humans Can Continuously Optimize Energetic Cost during Walking. *Current biology : CB* 25, 2452–2456.
- Shanbhag, J., Wolf, A., Wechsler, I., Fleischmann, S., Winkler, J., Leyendecker, S., Eskofier, B.M., Koelewijn, A.D., Wartzack, S. & Miehling, J., 2023. Methods for integrating postural control into biomechanical human simulations: a systematic review. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation* 20, 1–17.
- Sharbafi, M.A., Barazesh, H., Iranikhah, M. & Seyfarth, A., 2018. Leg Force Control Through Biarticular Muscles for Human Walking Assistance. *Frontiers in Neurorobotics* 12, 39.
- Sharbafi, M.A., Maufroy, C., Ahmadabadi, M.N., Yazdanpanah, M.J. & Seyfarth, A., 2013. Robust hopping based on virtual pendulum posture control. *Bioinspiration & Biomimetics* 8, 36002.
- Sharbafi, M.A. & Seyfarth, A., 2015. FMCH: A new model for human-like postural control in walking. In *2015 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS)*. IEEE, pp. 5742–5747. IEEE.
- Sherrington, C.S., 1910. Flexion-reflex of the limb, crossed extension-reflex, and reflex stepping and standing. *The Journal of physiology* 40, 28–121.
- Shik, M.L., Severin, F.V. & Orlovsky, G.N., 1966. Control of walking and running by means of electric stimulation of the midbrain. *Biofizika* 11, 659–666.
- Shik, M.L., Severin, F.V. & Orlovsky, G.N., 1969. Control of walking and running by means of electrical stimulation of the mesencephalon. *Electroencephalography and clinical neurophysiology* 26, 549.

- Shumway-Cook, A. & Horak, F.B., 1986. Assessing the influence of sensory interaction of balance. Suggestion from the field. *Physical therapy* 66, 1548–1550.
- Sloot, L.H., van den Noort, J.C., van der Krogt, M.M., Bruijn, S.M. & Harlaar, J., 2015. Can Treadmill Perturbations Evoke Stretch Reflexes in the Calf Muscles? *PLOS ONE* 10, e0144815.
- Sofuwa, O., Nieuwboer, A., Desloovere, K., Willems, A.-M., Chavret, F. & Jonkers, I., 2005. Quantitative gait analysis in Parkinson's disease: comparison with a healthy control group. *Archives of physical medicine and rehabilitation* 86, 1007–1013.
- Song, S. & Geyer, H., 2015. A neural circuitry that emphasizes spinal feedback generates diverse behaviours of human locomotion. *The Journal of physiology* 593, 3493–3511.
- Song, S. & Geyer, H., 2018. Predictive neuromechanical simulations indicate why walking performance declines with ageing. *The Journal of physiology* 596, 1199–1210.
- Staufenberg, N.-S., Vielemeyer, J., Müller, R., Renjewski, D. & Rixen, D.J., 2019. Virtual Pivot Point Analysis of the Humanoid Robot Lola.
- Størvold, G.V., Aarethun, K. & Bratberg, G.H., 2013. Age for onset of walking and prewalking strategies. *Early Human Development* 89, 655–659.
- Sutherland, D.H. & Davids, J.R., 1993. Common gait abnormalities of the knee in cerebral palsy. *Clinical orthopaedics and related research*, 139–147.
- Taga, G., 1998. A model of the neuro-musculo-skeletal system for anticipatory adjustment of human locomotion during obstacle avoidance. *Biological Cybernetics* 78, 9–17.
- Taga, G., Yamaguchi, Y. & Shimizu, H., 1991. Self-organized control of bipedal locomotion by neural oscillators in unpredictable environment. *Biological Cybernetics* 65, 147–159.
- Tapu, R., Mocanu, B. & Zaharia, T., 2020. Wearable assistive devices for visually impaired: A state of the art survey. *Pattern Recognition Letters* 137, 37–52.
- Thelen, D.G., 2003. Adjustment of muscle mechanics model parameters to simulate dynamic contractions in older adults. *Journal of biomechanical engineering* 125, 70–77.
- Ting, L.H. & Macpherson, J.M., 2005. A limited set of muscle synergies for force control during a postural task. *Journal of neurophysiology* 93, 609–613.
- Tresch, M.C. & Jarc, A., 2009. The case for and against muscle synergies. *Current Opinion in Neurobiology* 19, 601–607.
- Vahid Firouzi, Andre Seyfarth & Maziar A Sharbafi, 2019. Does VPP exist in lateral balancing?
- van der Linden, M.H., Marigold, D.S., Gabreëls, F.J.M. & Duysens, J., 2007. Muscle reflexes and synergies triggered by an unexpected support surface height during walking. *Journal of neurophysiology* 97, 3639–3650.
- van der Noot, N., Colasanto, L., Barrea, A., van den Kieboom, J., Ronsse, R. & Ijspeert, A.J., 2015. Experimental validation of a bio-inspired controller for dynamic walking with a humanoid robot. In 2015 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS). IEEE. IEEE.
- Veerkamp, K., Waterval, N.F.J., Geijtenbeek, T., Carty, C.P., Lloyd, D.G., Harlaar, J. & van der Krogt, M.M., 2021. Evaluating cost function criteria in predicting healthy gait. *Journal of Biomechanics* 123, 110530.
- Vielemeyer, J., 2022. Intersection of ground reaction force vectors during human locomotion.
- Vielemeyer, J., Grießbach, E. & Müller, R., 2019. Ground reaction forces intersect above the center of mass even when walking down visible and camouflaged curbs. *The Journal of experimental biology* 222.
- Vielemeyer, J., Müller, R., Staufenberg, N.-S., Renjewski, D. & Abel, R., 2021. Ground reaction forces intersect above the center of mass in single support, but not in double support of human walking. *Journal of Biomechanics* 120, 110387.
- Vielemeyer, J., Schreff, L., Hochstein, S. & Müller, R., 2023. Virtual pivot point: Always experimentally observed in human walking? *PLOS ONE* 18, e0292874.
- Vielemeyer, J., Sole, C., Galli, M., Zago, M., Müller, R. & Condoluci, C., 2023a. A Study on the Intersection of Ground Reaction Forces during Overground Walking in Down Syndrome: Effects of the Pathology and Left–Right Asymmetry. *Symmetry* 15, 544.
- Vielemeyer, J., Staufenberg, N.-S., Schreff, L., Rixen, D. & Müller, R., 2023b. Walking like a robot: do the ground reaction forces still intersect near one point when humans imitate a humanoid robot? *Royal Society Open Science* 10.
- Wang, J.M., Hamner, S.R., Delp, S.L. & Koltun, V., 2012. Optimizing Locomotion Controllers Using Biologically-Based Actuators and Objectives. *ACM transactions on graphics* 31.
- Ward, C.V., 2002. Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis*: Where do we stand? *American journal of physical anthropology* 119, 185–215.
- Winter, D.A., 1991. *Biomechanics and motor control of human gait: normal, elderly and pathological* - 2nd edition. 0-88898-105-8 Ed2.

- Wren, T.A.L., Rethlefsen, S. & Kay, R.M., 2005. Prevalence of specific gait abnormalities in children with cerebral palsy: influence of cerebral palsy subtype, age, and previous surgery. *Journal of pediatric orthopedics* 25, 79–83.
- Yamaguchi, G.T., Sawa, A.G.U., Moran, D.W., Fessler, M.J. & Winters, J.M., 1990. A survey of human musculotendon actuator parameters.
- Yumbla, E.Q., Obeng, R.A., Ward, J., Sugar, T. & Artemiadis, P., 2019. Anticipatory muscle responses in transitions from rigid to compliant surfaces: towards smart ankle-foot prostheses. *IEEE International Conference on Rehabilitation Robotics 2019*, 880–885.
- Zaier, R., 2019. Reflex Control. In: *Humanoid Robotics: A Reference*. Springer, Dordrecht, pp. 1185–1219.
- Zarrugh, M.Y., Todd, F.N. & Ralston, H.J., 1974. Optimization of energy expenditure during level walking. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology* 33, 293–306.