

might look like "brain waves"; needless to say, one might prescribe *a priori* a set of wanted values for the $\vec{\gamma}_r$ and determine a suitable matrix A from (63) afterwards. The analogy with some brain functions (rythms, sleep, arousal of attention²) is evident, but will not be discussed here; it should point out, though, interesting ways in which this controlling device, in addition to those previously analyzed, might be put into operation.

2. In conclusion, we should like to remark that many interesting problems remain open. We have, for instance, shown that *if* some conditions on the matrices B or Γ are satisfied, *then* some types of periodic behavior occur; the converse statements, although perhaps of mere academic interest and not very relevant for our purposes, offer a mathematical challenge which is left unsolved here, that of finding necessary as well as sufficient conditions for special types of periodic behavior to occur.

Other aspects we have only mentioned or barely touched upon. Such are: the extension to continuous systems of the results reported here, with possible applications to realistic brain models [6]; a detailed discussion and classification of reverberation types and properties; the design of devices which may best secure, with or without learning, all the properties required

² This idea is related to a model, the "Conceptron", proposed by Prof. V. BRATTENBERG in a seminar in our group.

here of the matrices B and Γ ; a deeper study of the collective motions defined in the previous section and of the relations between the two ensuing methods of describing the evolution of the network; and, certainly, several other problems which would emerge from the application of our methods to concrete instances. To some of these shortcomings we hope to remedy in subsequent works.

We wish to express our sincere thanks to Dr. F. LAURIA for many illuminating discussions; and to Prof. M. LÉVY for his kind hospitality at the Laboratoire de Physique Théorique, in Paris, where part of this research was made.

References. [1] CAIANIELLO, E. R.: Outline of a theory of thought processes and thinking machines. *J. theor. Biol.* **1**, 204—235 (1961). — [2] CAIANIELLO, E. R.: Decision equations and reverberations. *Kybernetik* **3**, 98—100 (1966); Non linear problems posed by decision equations. Summer School, Ravello (1965). — [3] CAIANIELLO, E. R.: Mathematical and physical problems in the study of brain models. Ojai Valley Symposium (1964). — [4] CAIANIELLO, E. R., and A. DE LUCA: Decision equation for binary systems. Application to neuronal behavior. *Kybernetik* **3**, 33—40 (1966). — [5] CAIANIELLO, E. R.: A study of neural networks and reverberations. Bionics Symposium. Dayton (1966). — [6] LAURIA, F.: Mathematical approach to the study of a cerebral cortex. Histological methods of calculating the coupling coefficients in the neuronics equations. *J. theor. Biol.* **8**, 54—70 (1965).

Prof. E. R. CAIANIELLO
Istituto di Fisica Teorica
Mostra d'Oltremare, Pad. 19
Napoli/Italia

Zur Regelung der Stellung des Femur-Tibia-Gelenkes bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus* in der Ruhe und im Lauf*

ULRICH BÄSSLER

Landesanstalt für Naturwissenschaftlichen Unterricht in Baden-Württemberg, Stuttgart

Eingegangen am 12. Februar 1967

Zusammenfassung. Das femorale Chordotonalorgan adaptiert nicht vollständig. — Werden die femoralen Chordotonalorgane einer Körperseite operativ dauernd gespannt, weichen die Tiere auf einer senkrechten Lauffläche in Richtung der intakten Körperseite von der Senkrechten ab. — Der Regelkreis zur Stabilisierung des Femur-Tibia-Gelenkes kann auf unterschiedliche Werte adaptieren. Daraus werden Rückschlüsse auf die einzelnen Glieder des Regelkreises gezogen. — Eine Operationstechnik zur Verlegung des Ansatzes der Receptorsehne des femoralen Chordotonalorganes von der dorsalen auf die ventrale Seite des Femur-Tibia-Gelenkes wird beschrieben. Auf diese Weise operierte Tiere bewegen die Femur-Tibia-Gelenke während des Laufens nur, wenn die Tarsen einen Gegenstand berühren. Sonst bleiben die Beine starr ausgestreckt. Sind die Tiere dagegen in Ruhe, beugen sie das operierte Bein in regelmäßigen Abständen. — Die Untersuchung der Tiere am Laufrad ergibt: Verhindert man das Rückschwingen eines Beines, wird es beim Laufen nicht bewegt. Es erzeugt aber eine Kraft. Diese Kraft ist im intakten Bein größer als bei durchtrennter Receptorsehne und kleiner als bei dauernd gespanntem Chordotonalorgan. — Es wird ein Modell entwickelt, das die Steuerung des Führungsgrößengebers für die Bewegung eines Beines durch die bis jetzt bekannten Afferenzen aus Beinreceptoren abbildet.

A. Problemstellung

Die Stabheuschrecke *Carausius morosus* kann die Stellung ihrer Femur-Tibia-Gelenke äußeren Einflüssen gegenüber weitgehend konstant halten (WENDLER, 1961, 1964; BÄSSLER, 1965). Diese Eigenschaft ist der

Tätigkeit eines Regelkreises zuzuschreiben. Der dazugehörige Regler ist ein P -Regler. Als Fühler dient ein Chordotonalorgan, das die Stellung des Femur-Tibia-Gelenkes mißt. Das Chordotonalorgan liegt dorsal an der Basis des Femur. (Die relativen Lagebeziehungen beziehen sich auf das senkrecht vom Körper abstehende Bein). Es ist mit dem Femur-Tibia-Gelenk durch eine cuticulare Sehne (Receptorsehne) verbunden. Diese entspringt dorsal der Drehachse des Femur-Tibia-Gelenkes an der Tibia (Abb. 1, nähere Einzelheiten bei BÄSSLER, 1965).

Der genannte Regelkreis adaptiert, mindestens bei höherer Belastung, langsam aber vollständig. Regeltechnisch ausgedrückt: Die Stellgröße ist nicht nur eine Funktion der Regelabweichung, sondern auch der Zeit seit Beginn der Regelabweichung. Eine konstante Störgröße wird also nach einiger Zeit immer weniger korrigiert (BÄSSLER, 1965). Bis jetzt ist nicht geklärt, ob dieses Adaptieren auf einer Eigenschaft des Sinnesorganes oder des Zentralnervensystems beruht. Eine Klärung dieser Frage soll im ersten Teil der Arbeit versucht werden (Kapitel B).

Reizt man das Chordotonalorgan mechanisch, entfernt sich die Tibia von ihrer Ausgangsstellung, kehrt aber, trotz Dauerreizung, auf Grund der Adaptation nach einiger Zeit in ihre frühere Lage zurück. In der

* Mit Unterstützung der Stiftung Volkswagenwerk.

Ausgangsstellung stand die Tibia bei allen bisherigen Versuchen senkrecht zum Femur. Nun fällt auf, daß die Tiere in natürlicher Haltung die Gelenke oft sehr lange gestreckt halten (z. B. in der Katalepsie), woraus sich die Frage ergibt, ob der Regelkreis auf unterschiedliche Werte adaptieren kann (Kapitel C).

Nach SCHALLER (unveröffentlicht, zitiert nach WENDLER, 1964) und WENDLER (1964) wird ein Bein, das sich an einer relativ zum Tier unbeweglichen Plattform festhalten kann, während des Laufens nicht bewegt. Daraus folgt, daß während des Laufens die Führungsgrößen der Regelkreise der einzelnen Beingelenke nicht auf Grund eines starren zentralnervösen Programmes verändert werden, sondern daß dieses Programm seinerseits von peripheren Afferenzen gesteuert wird. Die Art und Weise dieser Beeinflussung soll im folgenden untersucht werden (Kapitel D und Kapitel E).

B. Das zeitliche Verhalten

der das Chordotonalorgan verlassenden Signale

Die Tatsache, daß die Stellgröße bei anhaltender Reizung des Chordotonalorganes zu Null wird (vollständige Adaptation des Regelkreises) könnte u. a. an folgenden Eigenschaften der beteiligten Strukturen liegen:

1. Das Chordotonalorgan adaptiert vollständig, ist also die alleinige oder überwiegende Ursache für das Adaptieren des Regelkreises.

2. Das Chordotonalorgan arbeitet tonisch oder phasisch-tonisch. Dann muß im Zentralnervensystem eine Instanz vorhanden sein, die für die Adaptation verantwortlich zu machen ist.

3. Das Chordotonalorgan enthält sowohl tonische als auch phasische Fasern. Als Fühler im Regelkreis arbeiten aber nur die phasischen.

Eine Unterscheidung zwischen den Möglichkeiten (1) auf der einen und (2) und (3) auf der anderen Seite ist auf Grund folgender Überlegung möglich:

Wenn man annimmt, daß das Chordotonalorgan vollständig adaptiert [Möglichkeit (1)], ist die zugehörige Affferenz wenige Minuten nach Beginn eines Dauerreizes gleich Null, völlig unabhängig davon, ob im einen Fall das Chordotonalorgan stark gespannt oder im anderen Fall völlig entspannt ist. Tiere, deren Chordotonalorgane dauernd gespannt sind, dürften sich also in ihrem Verhalten nicht von solchen unterscheiden, deren Chordotonalorgane dauernd entspannt sind. Treten aber Unterschiede im Verhalten auf, ist eine der Möglichkeiten (2) oder (3) verwirklicht.

Das Verhalten von Tieren mit entspanntem Chordotonalorgan ist schon aus früheren Versuchen mit durchtrennten Receptorsehnen bekannt: Tiere, bei denen die Receptorsehnen einer Körperseite durchtrennt sind, liefen auf einer senkrechten Fläche nicht senkrecht nach oben wie intakte Tiere, sondern sie wichen nach der operierten Körperseite hin von der Senkrechten ab (Abb. 2). Eine auffällige Änderung in der Bewegungsweise der operierten Beine war nicht zu beobachten, die Bewegungen erschienen gelegentlich nur etwas „übertrieben“ (BÄSSLER, 1965).

Das Spannen des Chordotonalorganes wurde folgendermaßen durchgeführt:

Das mit CO₂ narkotisierte Tier wurde in einem Wachsbecken festgeschnallt und seine Beine mit physiologischer Kochsalzlösung bedeckt. Die zu operierenden Beine waren so befestigt, daß ihre kopfwärtige Seite nach oben zeigte. Mit einem Skalpell wurde die Cuticula wie in Abb. 1 durchgeschnitten. Die Muskulatur, die an dem herausgeschnittenen Cuticulastückchen ansetzt (im wesentlichen Streckmuskulatur) wurde durchtrennt, das Cuticulastückchen nach links geklappt und mit einer Nadel in aufgeklapptem Zustand festgehalten. Dann wurde die Receptorsehne durchtrennt. Der zum Chordotonalorgan führende Teil der Receptorsehne wurde nach links oben aus der Wunde herausgezogen und das Cuticulastückchen wieder zugeklappt. Dadurch war die Receptorsehne fest eingeklemmt, das Chordotonalorgan also dauernd gespannt.

Die Tiere streckten das operierte Bein während des Laufens oft längere Zeit unbeweglich nach oben (etwa wie in Abb. 9). Je länger die Operation zurücklag, desto mehr wurde das operierte Bein normal bewegt und nur noch gelegentlich nach oben gehalten. Von

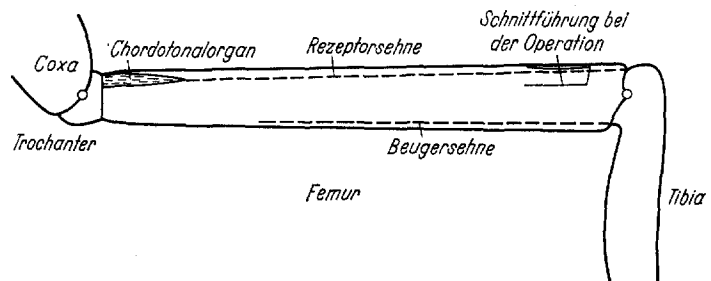


Abb. 1. Die Lage des femoralen Chordotonalorganes, schematisch

der Zeit unmittelbar nach der Operation abgesehen, waren am operierten Bein oft rasche Suchbewegungen zu beobachten. Berührten die Tarsen dabei den Boden, wurde das Bein mindestens einen Schritt lang, oft auch länger, normal bewegt.

Bei einigen Tieren wurden die Receptorsehnen einer Körperseite auf die geschilderte Weise festgelegt. Diese Stabheuschrecken wurden auf ihr Verhalten im Schwerefeld untersucht.

Wie in früheren Experimenten (BÄSSLER, 1965) waren die Tiere auf einer senkrechten Lauffläche (50 × 70 cm) frei beweglich. In 1,50 m Abstand vom Zentrum der Lauffläche befand sich eine Dunkelkammerlampe mit dunkelgrünem Licht. Das Licht fiel senkrecht zur Lauffläche ein.

Die Ergebnisse der Untersuchungen zeigen die Abb. 3 und 4. In den Abbildungen sind nur Tiere aufgeführt, die auf der linken Seite operiert waren; die rechts operierten Tiere weichen um einen entsprechenden Betrag nach links ab. Die Werte sind quantitativ nur schlecht reproduzierbar, weil sich die einzelnen Chordotonalorgane nicht im gleichen Spannungszustand befinden. Aber in allen Versuchen wichen die Laufrichtungen der frisch operierten Tiere deutlich in Richtung der intakten Körperseite von der Senkrechten ab. Die Abweichung wird um so kleiner, je länger die Operation zurückliegt.

Tiere mit entspannten und gespannten Chordotonalorganen unterscheiden sich also auch nach der Adaptationszeit von einigen Minuten in zwei Punkten deutlich voneinander: einmal in der Art und Weise, wie sie das operierte Bein bewegen, zum anderen in ihrem Verhalten im Schwerefeld. Damit kann die Möglichkeit (1), daß das Chordotonalorgan rein phasisch arbeitet, ausgeschlossen werden. Eine Entscheidung zwischen den Möglichkeiten (2) und (3) kann nicht getroffen werden.

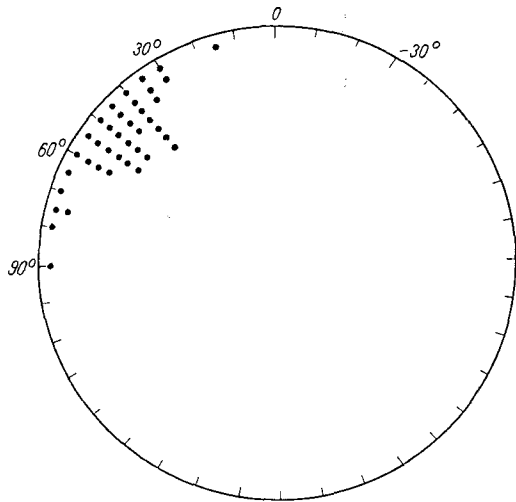


Abb. 2. Verteilung der Laufrichtungen auf senkrechter Lauf-
fläche. Beleuchtung sehr schwach, senkrecht zur Lauffläche.
Tiere mit durchtrennten Receptorsehnen der linken Beine.
40 Messungen (nach BÄSSLER, 1965)

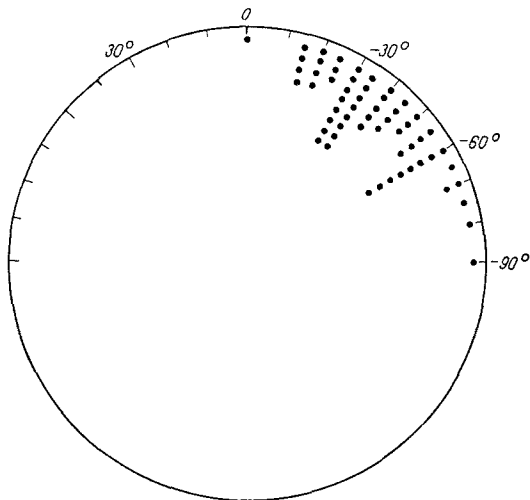


Abb. 3. Verteilung der Laufrichtungen auf senkrechter Lauf-
fläche. Beleuchtung sehr schwach, senkrecht zur Lauffläche.
Bei den Versuchstieren waren die Chordotonalorgane der linken
Beine operativ gespannt. Beginn der Messungen 4 Std nach
der Operation, 58 Messungen

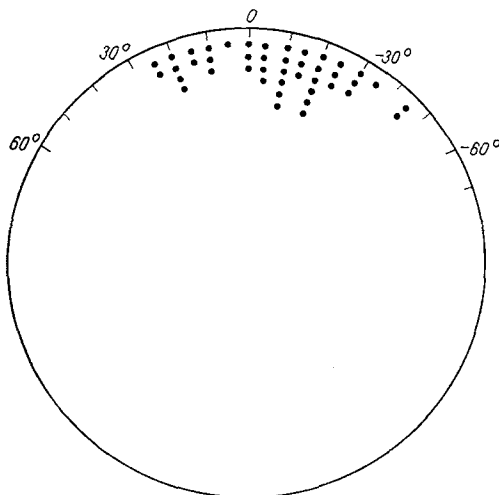


Abb. 4. Dieselben Tiere wie in Abb. 3, jedoch 4 Tage nach der
Operation. 43 Messungen

C. Die Adaptation des Regelkreises

Wenn die vollständige Adaptation auf eine Eigen-
schaft des Zentralnervensystems zurückzuführen ist,
sind zunächst zwei Möglichkeiten denkbar:

2a) Das für die Adaptation verantwortliche Glied
(phasisches Glied, *Ph*) liegt vor der Einmündungsstelle
der Führungsgröße (Abb. 5). Durch das phasische Glied
würde eine Meldung des Chordotonalorganes im Laufe
einer Minuten auf Null absinken. Der Einfluß der
Führungsgröße auf die Muskulatur bliebe dagegen un-
abhängig von der Zeit.

2b) Das phasische Glied liegt hinter der Einmün-
dungsstelle der Führungsgröße. Dabei würde auch die
Führungsgröße im Laufe der Zeit zu Null werden. Die
Tiere könnten also eine Gelenkstellung, die von der
Nulllage abweicht, höchstens einige Minuten aufrecht-
erhalten. Nach der Adaptationszeit erhielte die Musku-
latur immer gleichlautende Befehle.

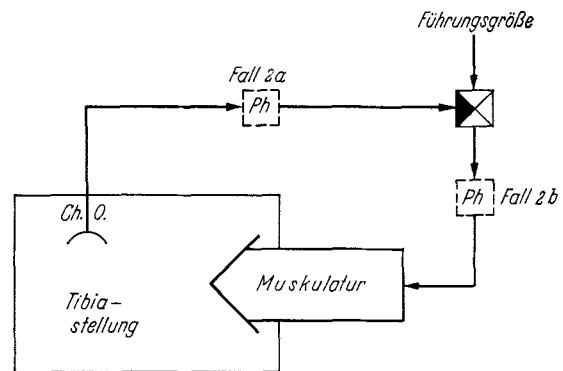


Abb. 5. Die möglichen Fälle der Lage des phasischen Gliedes
(*Ph*) im Regelkreis

Das Wirkungsgefüge (2a) bildet formal den Regel-
kreis auch dann ab, wenn als Fühler nur einige phasi-
sche Fasern des Chordotonalorganes arbeiten [Mög-
lichkeit (3)].

Um eine Entscheidung zwischen (2a) und (2b) zu
treffen, muß nach Verhaltensweisen gesucht werden,
bei denen bestimmte Gelenkstellungen längere Zeit ein-
gehalten werden. Ist das Tier in der Lage, verschiedene
solcher Stellungen zu wählen, könnte (2b) ausgeschie-
den werden.

Solche Verhaltensweisen sind:

a) Werden die Beine eines Tieres in Richtung der
Körperquerachse belastet, werden sie etwas aus ihrer
Ruhelage (Winkel zwischen Femur und Tibia etwa 90°)
ausgelenkt. Der Grad der Auslenkung ist abhängig von
der Belastung (*P*-Regler) und von der Zeit seit Beginn
der Belastung (Adaptation). Bei geringen Belastungen
(im Experiment 1 g und weniger) änderte sich die so-
fort eingenommene Auslenkung auch bei 1½stündiger
Beobachtungszeit nicht in meßbarer Weise (BÄSSLER,
1965).

b) Die Tiere können eine gestreckte Stellung des
Femur-Tibia-Gelenkes stundenlang aufrechterhalten,
auch wenn in einer solchen Stellung die Tibia entgegen
der Schwerkraft dauernd von Muskeln gehalten werden
muß. Solche Gelenkstellungen sind besonders in der
Katalepsie zu beobachten. Ein Tier in Katalepsie kann
man z.B. so halten, daß die Vorderbeine horizontal
liegen und ohne Unterstützung sind. Beschwert man
dann eine Vordertibia mit 20—50 mg, wird zwar das

Gelenk unter Umständen etwas gebeugt, verharrt aber stundenlang in dieser Stellung.

c) Reizt man das Chordotonalorgan mechanisch, entfernt sich die Tibia von ihrer Ausgangsstellung, kehrt aber trotz Dauerreizung auf Grund der Adaptation nach einiger Zeit in ihre frühere Lage zurück. In der Ausgangslage stand die Tibia bei fast allen Tieren senkrecht zum Femur (BÄSSLER, 1965). Bei drei Tieren (von insgesamt 28) kehrte die Tibia aber in eine Stellung zurück, die von der Stellung senkrecht zum Femur verschieden war. Der Winkel zwischen Femur und Tibia war dann immer größer als 90° .

d) Um Ausgangslagen zu erhalten, die in der Nähe der gestreckten Gelenkstellung liegen, sollte versucht werden, das Chordotonalorgan zu reizen, während sich das Tier in Katalepsie befand.

Ein Tier in Katalepsie wurde auf einer Paraffinplatte in der Stellung von Abb. 6 festgeschnallt. Der Femur des linken Vorderbeines wurde von der Betrachterseite, also von hinten her, aufpräpariert, die Receptorsehne durchtrennt und der zum Chordotonalorgan ziehende Teil in eine Klemme eingespannt. Diese war an einem Mikromanipulator befestigt. Die Schwierigkeit der Untersuchungen lag vor allem darin, daß die Tiere in Katalepsie bleiben sollten und deshalb die Lage der beiden Vorderbeine nicht verändert werden durfte. So mußten diese im Gegensatz zu früheren Experimenten von hinten her aufpräpariert werden. Da die Receptorsehne auf der kopfwärtigen Seite des Femur verläuft, mußte diese mit einem Häkchen unter der Streckersehne hindurch auf die Hinterseite des Femur gezogen werden. Mit einer Ausnahme blieben alle Tiere in Katalepsie, hielten also auch nach Beendigung der Operation die Tibia in gestreckter Lage. Meistens war das Gelenk allerdings nicht völlig gestreckt (Winkel zwischen Femur und Tibia zwischen 140° und 180°), vermutlich, weil durch die Operation ein kleiner Teil der Streckmuskulatur entfernt werden mußte.

Ein typisches Verhalten bei Reizung des Chordotonalorganes durch Ziehen an der Receptorsehne ist in Abb. 7 wiedergegeben. Es stimmt mit den früheren Ergebnissen überein, nur kehrte die Tibia jetzt in eine Stellung zurück, die von 90° (senkrecht nach unten) verschieden war. Gelegentlich war das Femur-Tibia-Gelenk in der Ruhe vollständig gestreckt. Zog man dann die Receptorsehne etwas heraus, wartete einige Minuten (wegen der Adaptation) und schob dann die Receptorsehne wieder nach innen, bewegte sich die Tibia nach innen, kehrte aber nach einiger Zeit wieder in die gestreckte Lage zurück.

Damit sind eine Reihe von Verhaltensweisen bekannt, bei denen der Winkel zwischen Femur und Tibia längere Zeit konstant gehalten wird. Es handelt sich dabei aber nicht immer um denselben Winkel. Daraus ergibt sich, daß der Einfluß der Führungsgröße auf die Muskulatur unabhängig von der Zeit ist. Das phasische Glied liegt also entweder zwischen dem Chordotonalorgan und der Einmündungsstelle der Führungsgröße [Möglichkeit (2a)] oder das Chordotonalorgan enthält neben tonischen, bzw. phasisch-tonischen Fasern auch rein phasische [Möglichkeit (3)].

D. Versuche mit positiver Rückkoppelung

In der Einleitung wurde erwähnt, daß die Führungsgröße des hier untersuchten Regelkreises während des Laufes wahrscheinlich nicht auf Grund eines starren zentralnervösen Programmes verändert wird, sondern daß dieses Programm seinerseits von peripheren Af-

ferenzen gesteuert wird. Um zu untersuchen, ob dabei auch Afferenzen aus dem femoralen Chordotonalorgan beteiligt sind, genügt es nicht, das Sinnesorgan einfach auszuschalten. Man müßte vielmehr dafür sorgen, daß falsche Afferenzen abgegeben werden. Das wäre z. B. der Fall, wenn der Ansatz der Receptorsehne von der dorsalen Seite des Femur-Tibia-Gelenkes auf die ventrale verlegt würde. Dadurch wäre gleichzeitig aus der negativen Rückkoppelung im Regelkreis zur Stabilisierung des Femur-Tibia-Gelenkes eine positive Rück-

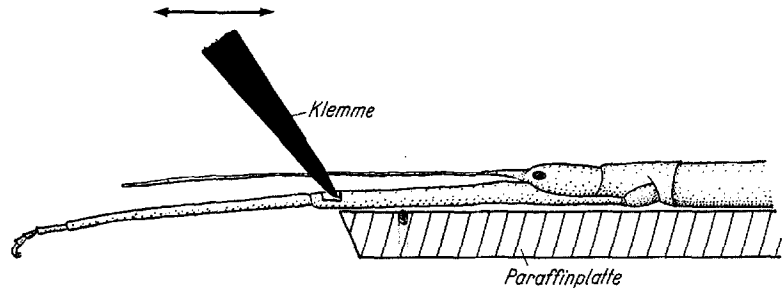


Abb. 6. Apparat zur mechanischen Reizung des Chordotonalorganes

koppelung geworden. Geringe aktive oder passive Bewegungen müßten durch die positive Rückkoppelung sofort verstärkt werden.

Eine Stabheuschrecke wird mit CO_2 narkotisiert, in einem Becken festgeschnallt und mit physiologischer Kochsalzlösung bedeckt. Die kopfwärtige Seite des zu operierenden Beines weist nach oben. Mit einer Rasierklinge wird etwa wie in Abb. 1 der Femur eröffnet (nur etwas weiter zur Ventralseite

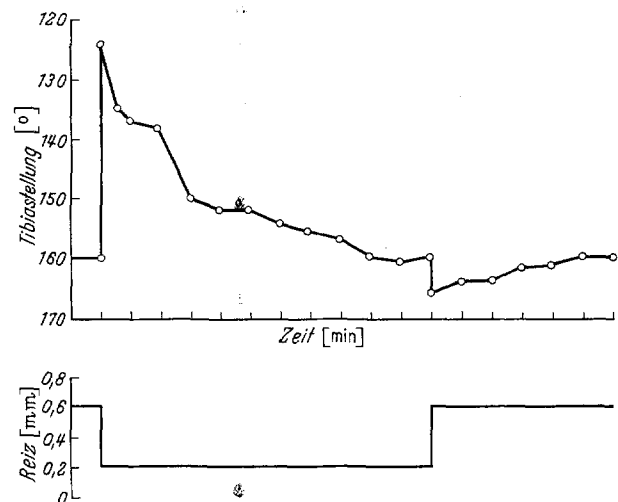


Abb. 7. Abhängigkeit der Tibiabewegung von der Stellung der Receptorsehne (Reiz) und der Zeit. Beim Reiz bedeutet 0 die Stellung der Receptorsehne, bei der bei Bewegungen der Receptorsehne nach innen keine Bewegung der Tibia, bei einer geringen Bewegung der Receptorsehne nach außen aber eine Bewegung der Tibia auftritt. Unter Tibiastellung wird der Winkel zwischen Femur und Tibia verstanden

ferenzen gesteuert wird. Um zu untersuchen, ob dabei auch Afferenzen aus dem femoralen Chordotonalorgan beteiligt sind, genügt es nicht, das Sinnesorgan einfach auszuschalten. Man müßte vielmehr dafür sorgen, daß falsche Afferenzen abgegeben werden. Das wäre z. B. der Fall, wenn der Ansatz der Receptorsehne von der dorsalen Seite des Femur-Tibia-Gelenkes auf die ventrale verlegt würde. Dadurch wäre gleichzeitig aus der negativen Rückkoppelung im Regelkreis zur Stabilisierung des Femur-Tibia-Gelenkes eine positive Rück-

geachtet wird, daß die Receptorsehne umgebogen bleibt. Zum Schluß wird die Wunde wieder verschlossen.

Die meisten Tiere warfen das operierte Bein ein bis zwei Stunden nach der Operation ab. Einige konnten mehrere Tage lang untersucht werden. In einem einzigen Fall waren Beobachtungen über mehrere Monate hinweg möglich. (Es handelte sich dabei um ein linkes Mittelbein). Bei diesem Tier war die Receptorsehne schließlich mit der Beugersehne verwachsen.

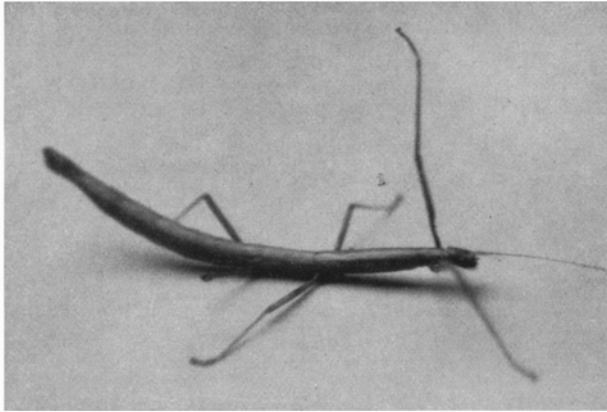


Abb. 8. Operiertes Tier im freien Lauf. Das linke Vorderbein dieser Stabheuschrecke wurde auf die im Kapitel D beschriebene Art operiert

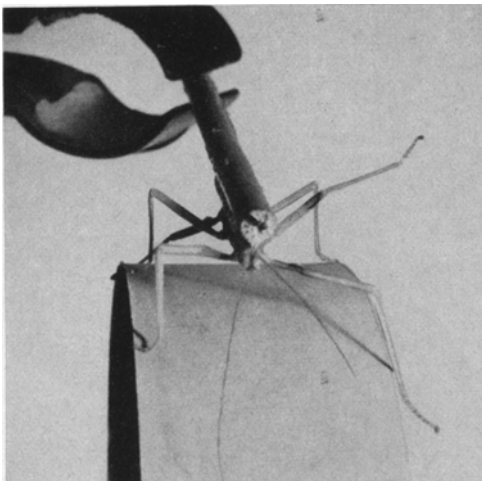


Abb. 9. Operiertes Tier am Laufrad während des Laufens. Operiert ist das linke Mittelbein. Man erkennt dort noch die Operationsnarbe

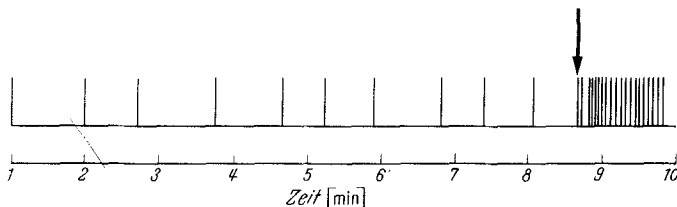


Abb. 10. Abhängigkeit der Häufigkeit des Auftretens der spontanen Beugungen des operierten Beines eines ruhenden Tieres vom Gewicht. Die senkrechten Striche markieren den Beginn einer Beugungsphase. Am Pfeil wurde ein Gewicht von ca. 20 mg mit Alleskleber an das distale Ende der Tibia geklebt. Das Tier steht so, daß sein Rücken nach oben weist

Die Abb. 8 und 9 zeigen operierte Tiere während des Laufens. Das operierte Bein wird gestreckt gehalten und nicht bewegt. Die operierten Vorderbeine werden meistens senkrecht in die Höhe gestreckt. Bei Mittel- und Hinterbeinen ist dieses Verhalten nicht so deutlich zu erkennen. Meistens wird das Bein in den

ersten Stunden nach der Operation während des Laufens auch in den basalen Gelenken nicht bewegt. Später sind oft geringe tastende, teilweise im Schrittrhythmus liegende Bewegungen im Coxa-Trochanter- und Subcoxalgelenk zu beobachten. Bei diesen Bewegungen kommen die Tarsen manchmal mit dem Boden in Berührung. Daraufhin wird das Femur-Tibia-Gelenk gebeugt. Berührt ein starr ausgestrecktes operiertes Bein einen über der Lauffläche befindlichen Gegenstand (etwa einen Holzstab) mit den Tarsen, wird das betreffende Femur-Tibia-Gelenk immer gebeugt. Beim nächsten Schritt wird der Gegenstand losgelassen und das Bein wieder unbeweglich und starr nach oben gehalten. Manchmal folgen auf das Beugen zuerst ein oder zwei kurze Schritte bei gebeugtem Femur-Tibia-Gelenk, erst dann wird es wieder gestreckt. Es wurde nie beobachtet, daß das Femur-Tibia-Gelenk des operierten Beines während des Laufens gebeugt wurde, ohne daß vorher das betreffende Bein einen Gegenstand berührt hätte. Die Meldung „Bein berührt einen Gegenstand“ ist also beim operierten Bein offensichtlich die Voraussetzung für das Zustandekommen einer Beugung des Femur-Tibia-Gelenkes während des Laufens.

Bleibt das Tier stehen, hält es das operierte Bein zunächst weiterhin starr ausgestreckt. Nach mehr oder weniger langer Zeit (im allgemeinen zwischen 30 sec und 3 min) wird das Femur-Tibia-Gelenk vollständig gebeugt und nach etwa 5 sec wieder gestreckt. Die Bewegung ist am Beginn der Beugungsphase langsam, wird aber in kurzer Zeit sehr schnell. Die gesamte Beugungszeit liegt in der Größenordnung von nicht ganz 1 sec. Während des Streckens, das im ganzen langsamer verläuft als das Beugen, ist die Geschwindigkeit der Bewegung zunächst groß, fällt aber im letzten Teil rasch ab.

Ruhenden Tieren wurden während der Untersuchungen kleine, ca. 20 mg schwere Gewichte an das distale Ende der Tibia des operierten Beines geklebt. Dabei ergab sich, daß die Frequenz der Beugungen vom belastenden Gewicht abhängig ist (Abb. 10). Je größer das Gewicht der Tibia ist, desto kürzer ist die Zeit zwischen zwei Beugungen. Damit steht im Einklang, daß operierte Beine bei Tieren, die mit dem Rücken nach unten an einem Zweig hängen, des öfteren keine Beugungen mehr zeigen. In dieser Körperhaltung wird im Gegensatz zur „aufrechten“ Körperhaltung die Tibia durch ihr Gewicht in die gestreckte Stellung gedrückt. Manche Tiere beugen aber auch in dieser Körperhaltung die operierten Beine in ziemlich regelmäßigen Abständen. Bei Tieren in Katalepsie werden die operierten Beine ebenfalls regelmäßig gebeugt. Ein Tier, das sich im Lauf wie die anderen operierten Tiere verhielt, beugte aber in Katalepsie das Bein nicht. Bei Beschwerung mit ca. 20 mg erfolgten Beugungen in Abständen von durchschnittlich 44 sec.

Eine Beugung läßt sich jederzeit dadurch auslösen, daß man die Tibia um einige Winkelgrade nach innen bewegt (passiv beugt). Die geringe Bewegung wird nämlich auf Grund der positiven Rückkoppelung immer mehr verstärkt.

Beobachtet man die Tiere längere Zeit, stellt man fest: Bei manchen Tieren nimmt die Frequenz der Beugungen allmählich zu, bei anderen ändert sie sich nicht in eindeutiger Weise (Abb. 11 und 12).

Bei dem bis jetzt beobachteten Beugen und Strecken der Femur-Tibia-Gelenke der operierten Beine konnte das Gelenk maximal gebeugt und gestreckt werden. Es soll untersucht werden, ob sich das oben geschilderte Verhalten ändert, wenn die Amplitude der Tibiabewegung eingeschränkt wird, wenn sich also das Gelenk nicht mehr vollständig strecken oder beugen kann.

Eine Nadel, die an einem kleinen Stativ befestigt war, wurde so angebracht, daß das Tier das Femur-Tibia-Gelenk nicht über einen bestimmten Winkel hinaus strecken konnte. Diese Versuche wurden teilweise an festgeschnallten, teilweise an freistehenden Tieren durchgeführt. Die Ergebnisse sind in beiden Fällen die gleichen.

Der Winkel zwischen Femur und Tibia, bis zu dem sich das Gelenk wegen der Nadel noch strecken kann, wird im folgenden als maximaler Winkel bezeichnet. Ist der maximale Winkel groß (etwa zwischen 120 und 170°), bleibt das Bein längere Zeit gestreckt (weit über die Zeit hinaus, die sonst zwischen zwei Beugungen liegt). Die dann folgenden Beugungen folgen wesentlich schneller aufeinander als ohne Anschlag. Die Zeit bis zur ersten Beugung ist um so größer, je kleiner der maximale Winkel ist. Wird ein bestimmter Winkel (Grenzwinkel) unterschritten, wird die Tibia nicht mehr gebeugt. Der Grenzwinkel hatte in den einzelnen Fällen recht unterschiedliche Werte. Ist die Nadel so angebracht, daß der maximale Winkel nur unwesentlich kleiner ist als der Grenzwinkel, beugt sich das Femur-Tibia-Gelenk zwar nicht mehr spontan, aber immer noch dann, wenn man die Tibia um einige Winkelgrade nach innen drückt (passiv beugt). Ist der maximale Winkel wesentlich kleiner als der Grenzwinkel, läßt sich eine Beugung nicht mehr durch Anstoßen der Tibia auslösen. Bringt man die Nadel so an, daß die Tibia nicht über einen bestimmten Betrag hinaus gebeugt werden kann, wird sie sofort nach Berühren des Anschlages wieder gestreckt.

Die am Anfang des Kapitels gestellte Frage, ob Afferenzen aus dem femoralen Chordotonalorgan die Führungsgröße des Regelkreises zur Stabilisierung des Femur-Tibia-Gelenkes während des Laufes beeinflussen, läßt sich nun beantworten: Auf Grund der falschen Meldung des Chordotonalorganes wurde das Bein während des Laufes nicht mehr bewegt. Die Führungsgröße des Regelkreises wird also durch Afferenzen aus dem femoralen Chordotonalorgan beeinflusst. Wie diese Beeinflussung aber genau erfolgt, kann erst geklärt werden, wenn weiteres Versuchsmaterial vorliegt. Eine ausführliche Besprechung dieses Problems, sowie der Fragen, die sich durch die spontanen Bewegungen der operierten Beine ergeben haben, erfolgt deshalb erst in Kapitel F.

E. Weitere Beeinflussung der Führungsgröße durch Afferenzen aus Beinreceptoren

Im vorigen Kapitel hat sich ergeben, daß das Beugen des Femur-Tibia-Gelenkes des operierten Beines während des Laufes immer dann zu beobachten war, wenn die Tarsen einen Gegenstand berührten. Tarsenkontakt verändert also die Führungsgröße im hier untersuchten Regelkreis.

WENDLER (1964) hat ein weiteres Beispiel beschrieben: Eine an einem Halter festgeklebte Stabheu-

schrecke dreht beim Laufen ein Rad. Können sich während des Laufens die Hinterbeine auf einer kleinen feststehenden Plattform festkrallen, bewegen sie sich nicht mehr. Befestigt man die Plattform an Federn, drücken die Hinterbeine die Plattform gegen die Kraft der Feder längere Zeit nach hinten. Dieses Drücken tritt nur auf, so lange die anderen Beine das Laufrad drehen. Die Hinterbeine werden in dieser Situation nicht normal bewegt. Die Führungsgröße verändert

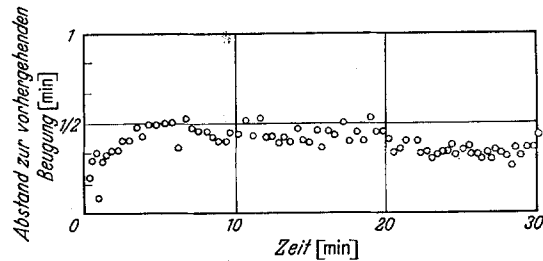


Abb. 11. Abstände zwischen zwei Beugungen eines operierten Beines über einen längeren Zeitraum gemessen

sich während des Laufes im hier betrachteten Regelkreis nicht. Das kann seinen Grund nur in der Beeinflussung der Führungsgröße durch Afferenzen aus den zugehörigen Beinreceptoren haben. Diese Beeinflussung soll im folgenden näher untersucht werden. Für die Experimente wurden allerdings die Vorderbeine herangezogen, weil bei ihnen die Veränderung der Stellung des Femur-Tibia-Gelenkes beim Laufen auffälliger ist als bei den beiden anderen Beinpaaren.

Es wurde mit einer gegenüber WENDLER etwas vereinfachten Apparatur gearbeitet (Abb. 13): Eine Stabheuschrecke

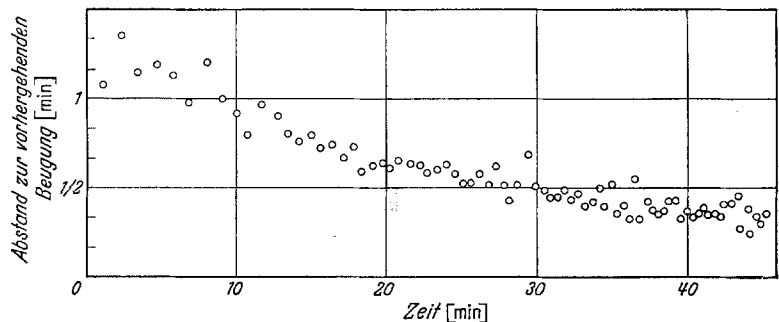


Abb. 12. Wie Abb. 11, aber bei einem anderen Tier

war an einem Holzstab festgeklebt. Der Stab wurde von einer Klemme so gehalten, daß die Längsachse des Tieres senkrecht stand und die Tarsen ein Laufrad aus einem leichten Schaumstoff berührten. Die meisten Tiere liefen in der Apparatur nach kurzem Anstoßen gleichmäßig und ohne seitliche Ausbruchversuche.

Bei den ersten Experimenten konnten sich die Vorderbeine an einem 4 cm langen Holzstab festkrallen. Der Stab war mit zwei Bindfäden in horizontaler Lage an einem drehbaren Galgen befestigt. So konnte der Abstand des Holzstabes vom Tier variiert werden. Bei den späteren Versuchen wurden die Bindfäden und der Holzstab durch zwei Federwaagen ersetzt. An deren Enden war je ein kleines Stückchen Sandpapier festgeklebt. Die Tiere konnten sich mit den Vorderbeinen an je einer Federwaage festhalten.

In der ersten Versuchsreihe krallten sich die Vorderbeine an dem Holzstab fest und wurden während des Laufes, wie von WENDLER beschrieben, nicht bewegt. Dann wurde der Holzstab dem immer noch laufenden Tier genähert. Wenn sich der Stab kurz vor dem

Kopf befand, hob das Tier die Beine nacheinander (so weit es ohne genaue Registrierung zu beobachten ist in der normalen Phasenbeziehung zu den anderen Beinen) vom Holzstab ab. Ließ man den Holzstab in dieser Stellung, krallten sich die Tarsen nicht mehr daran fest, auch wenn sie ihn am Ende eines Schrittes wieder berührten. Vergrößerte man den Abstand des Holzstabes vom Kopf, krallten sich die Tarsen bei der nächsten Berührung wieder an ihm fest und das betreffende Bein bewegte sich nicht weiter. Meistens hielten sich beide Vorderbeine schon nach wenigen Schritten wieder fest.

In der zweiten Versuchsreihe konnte mit Hilfe der Federwaagen die Kraft gemessen werden, die ein Einzelbein bei dem oben erwähnten Verhalten erzeugt. Die

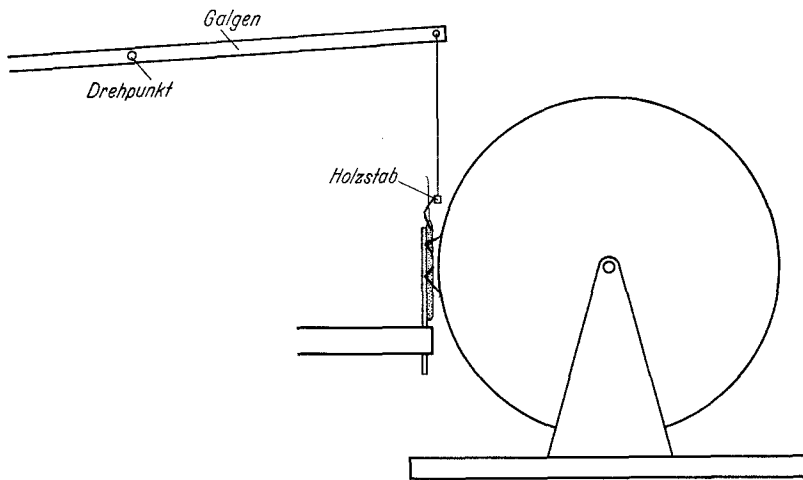


Abb. 13. Laufrad, schematisch

beiden Vorderbeine wurden, während das Tier in Ruhe war, vorsichtig auf die Sandpapierstückchen am Ende der Federwaagen aufgesetzt. Klammerten sich die Tiere daran fest, wurden sie durch kurzes Anstoßen zum Laufen veranlaßt. Sofort zogen die beiden Vorderbeine die Federwaagen aus. Diese wurden vom Beobachter gleichzeitig mit dem Galgen nach oben gezogen, so daß die Femur-Tibia-Gelenke nicht stärker als bis zur 90°-Stellung gebeugt werden konnten. Auf diese Weise wurde ein Abheben der Beine verhindert. Beendete das Tier seinen Lauf, ließ der Zug an den Federwaagen nach. Daraufhin wurde der Galgen wieder gesenkt.

Die Tiere entwickelten bei diesem Versuch Kräfte, die pro Bein normalerweise in der Größenordnung von etwas über 2 p lagen, in einigen Fällen aber 4 p erreichten. Der höchste gemessene Wert betrug 4,2 p.

Die Kraft war bei beiden Beinen annähernd gleich groß. Sie blieb meistens eine längere Zeit (10 sec und länger) konstant. Änderte sie sich, war entweder eine deutliche Veränderung der Laufgeschwindigkeit der restlichen vier Beine zu beobachten (das war der Normalfall), oder die Änderungen erfolgten in einer Frequenz, die größenordnungsmäßig den raschen Suchbewegungen eines Beines entspricht, also wesentlich höher ist als die Frequenz der Schreitbewegungen. Veränderungen in der Frequenz der Schreitbewegungen wurden nicht beobachtet.

Dann wurden Tiere untersucht, an deren einem Vorderbein die Receptorsehne durchtrennt war. Bei diesen Tieren war im Mittel die Kraft auf der intakten Seite um 0,2 p größer als auf der operierten. Wurde

die Receptorsehne eines Beines wie unter Kapitel B in gespanntem Zustand in der Cuticula befestigt, war unmittelbar nach der Operation die Kraft auf der operierten Seite im Mittel um 0,2 p größer als auf der intakten Seite.

F. Besprechung der Ergebnisse

Die Kapitel D und E haben gezeigt, daß die Bewegungen des Femur-Tibia-Gelenkes während eines Schrittes nicht das Ergebnis einer Folgeregelung sind, bei der ein unabhängiger Führungsgrößengeber im Zentralnervensystem die Führungsgröße verändert und der zugehörige Regelkreis die Tibia nachführt. Vielmehr wird die Führungsgröße des Regelkreises von Afferenzen aus Beinreceptoren beeinflusst. Eine reine Folgeregelung wäre auch biologisch nicht sinnvoll, da eine Anpassung der Schreitbewegung an den jeweiligen Untergrund unmöglich wäre.

Läßt sich nun über die Art der Beeinflussung der Führungsgröße durch Afferenzen aus Beinreceptoren etwas aussagen? Die folgenden experimentellen Ergebnisse können zur Klärung dieser Frage herangezogen werden:

1. Meldet das Chordotonalorgan „Tibia ist gebeugt“, bleibt das Femur-Tibia-Gelenk, fehlenden Tarsenkontakt vorausgesetzt, dauernd gestreckt. Beim Vorderbein wird außerdem der Trochanterofemur im Coxa-Trochanter-Gelenk maximal angehoben.

2. Tritt Tarsenkontakt ein, wird das Femur-Tibia-Gelenk unabhängig von der Meldung des Chordotonalorganes gebeugt.

3. Das Vorderbein wird erst dann vom Boden abgehoben, wenn der Tarsus kurz vor der Höhe des Kopfes ist. Kann das Bein nicht so weit zurückschwingeren, wird es auch nicht vom Boden abgehoben. So lange aber die restlichen Beine laufen, entwickeln die Vorderbeine eine ziemliche Kraft. Die für diese Reaktionen verantwortlichen Receptoren können das femorale Chordotonalorgan oder die Borstenfelder im Subcoxalgelenk sein.

Bei den Punkten (1) und (3) verharrt das Bein in einer bestimmten Phase seines normalen Bewegungsablaufes, und zwar in der Phase, deren Ende nicht angezeigt wird. Im Punkt (2) läuft eine Phase des normalen Bewegungsablaufes ab. Ausgelöst wird diese Phase im Experiment durch eine Afferenz (Tarsenkontakt), die normalerweise am Beginn dieser Phase steht.

Daraus läßt sich folgende Hypothese über die Steuerung der Bewegung eines Beines ableiten:

In einem Zentrum, von dem aus die Führungsgrößen auf die einzelnen Regelkreise zur Stabilisierung der verschiedenen Beingelenke aufgeschaltet werden, ist ein Programm vorhanden. Dieses Programm läßt sich grob in folgende Phasen zerlegen:

1. Rückschwingeren des Beines im Subcoxalgelenk und je nach Bein mehr oder weniger starkes Beugen bzw. Strecken des Femur-Tibia-Gelenkes.

2. Anheben des Femur im Coxa-Trochanter-Gelenk und Strecken des Femur-Tibia-Gelenkes.

3. Vorschwingen des Beines im Subcoxalgelenk.

4. Senken des Femur im Coxa-Trochanter-Gelenk.

Die Führungsgrößen der Regelkreise der verschiedenen Beingelenke bleiben nun so lange in einer bestimmten Phase des Programmes stehen, bis das Ende dieser Phase von den entsprechenden Sinnesorganen angezeigt wird.

Die experimentellen Ergebnisse stellen sich nach dieser Modellvorstellung folgendermaßen dar:

1. Meldet das Chordotonalorgan „Bein ist gebeugt“ (gespanntes Chordotonalorgan) bleibt das Bein in der zweiten Phase (Kapitel B und D), da deren Ende („Femur-Tibia-Gelenk gestreckt“) nicht angezeigt wird.

2. Bekommt dann das Bein Tarsenkontakt, bedeutet das offensichtlich das Ende der vierten Phase. Auch wenn die dritte und vierte Phase gar nicht durchlaufen ist, kann dann die erste Phase normal ablaufen.

3. In den Versuchen unter Kapitel E (Tier am Laufrad) setzt die 1. Phase ein (Beine erzeugen Kraft). Die Beine verharren aber in dieser Phase, da deren Ende nicht gemeldet wird.

Das Verhalten der operierten Tiere am Laufrad bedarf noch einer besonderen Erklärung:

Durchtrennt man die Receptorsehne, ist der Regelkreis zur Stabilisierung des Femur-Tibia-Gelenkes außer Funktion gesetzt. Gleichgültig, wie ein Regelkreis im einzelnen aufgebaut ist, er hat immer eine dämpfende Wirkung. Auf den letzten Versuch unter Kapitel E übertragen, heißt das: Wenn die Führungsgröße während der ersten Phase in beiden Beinen denselben Wert hat, muß die Kraft, die vom Bein mit durchtrennter Receptorsehne erzeugt wird, größer sein (fehlende Dämpfung) als die des intakten Beines, während sie im Bein mit eingespannter Receptorsehne kleiner oder gleich sein müßte. Das Umgekehrte ist aber der Fall.

Das kann seinen Grund nicht darin haben, daß ein kleiner Teil der Muskulatur entfernt wurde. (Tiere mit durchtrennter und eingespannter Receptorsehne verhalten sich ja verschieden). Vielmehr lassen sich die Ergebnisse so deuten, daß auch innerhalb der oben angeführten Phasen (auf jeden Fall innerhalb der ersten Phase) die jeweilige Führungsgröße vom eingetretenen Erfolg durch eine Art positiver Rückkoppelung abhängig ist. Mit anderen Worten: In der ersten Phase wird die Führungsgröße nicht sofort auf die gebeugte Stellung gelegt, sondern auf einen deutlich größeren Winkel. Eine weitere Verschiebung der Führungsgröße in Richtung der gebeugten Gelenkstellung ist nur möglich, wenn vom femoralen Chordotonalorgan der Beginn der Bewegung gemeldet wird. Das ist beim normalen Bein mit gespannter Receptorsehne der Fall, nicht aber bei dem mit durchtrennter Receptorsehne. Die Führungsgröße des Regelkreises zur Stabilisierung des Femur-Tibia-Gelenkes liegt also beim Bein mit durchtrennter Receptorsehne auf einem größeren Winkel als beim intakten Bein. Bei Beinen mit eingespannter Receptorsehne war unter den Versuchsbedingungen das betreffende Chordotonalorgan stärker gedehnt als in einem intakten Bein. Der Hypothese zufolge lag dann die Führungsgröße beim Bein mit gespannter Receptorsehne auf einem kleineren Winkel zwischen Femur und Tibia als beim intakten Bein.

Damit lassen sich alle experimentellen Befunde mit der obigen Modellvorstellung vereinbaren. Wahrscheinlich ist dieses Modell noch viel zu grob, doch mag es als erster Ansatz in der Richtung einer Erfassung der zentralnervösen Steuermechanismen bei der Durchführung eines Schrittes dienen. Vielleicht läßt sich auf seiner Grundlage auch in das Gebiet der Koordination der Bewegungen verschiedener Beine tiefer eindringen.

Auf Grund der eben erarbeiteten Modellvorstellung soll nun im folgenden das Verhalten von operierten Tieren im Schwerefeld besprochen werden:

Bei Beinen, deren Receptorsehnen gespannt sind, liegt die Führungsgröße des Regelkreises zur Stabilisierung des Femur-Tibia-Gelenkes während des Laufens auf der gestreckten Gelenkstellung. Sind die Beine einer Seite auf diese Art operiert, ist auf dieser Seite der Sollwert der Tibiastellungen „gestreckt“, während das zugehörige Chordotonalorgan „gebeugt“ meldet. Eine Abweichung des Istwertes vom Sollwert ist also gegeben. Damit die Drehtendenz D_s (BÄSSLER, 1965) zu Null wird, muß von den anderen Beinen ebenfalls eine Abweichung nach innen registriert werden. Das ist der Fall, wenn das Tier in Richtung der intakten Körperseite von der Senkrechten abweicht, was mit den Versuchsergebnissen in Einklang steht. Es fällt allerdings auf, daß die Abweichung von der Senkrechten nicht größer ist als bei Durchtrennung der Receptorsehne (hier allerdings nach der anderen Körperseite). Beim Einspannen der Receptorsehne müßte aber eine größere Abweichung vom Sollwert registriert werden als bei Durchtrennung der Receptorsehne. Viele der Tiere hielten jedoch die operierten Femur-Tibia-Gelenke während der Versuche nicht mehr so starr gestreckt, so daß anzunehmen ist, daß die dauernde Meldung der Chordotonalorgane teilweise schon zentralnervös aufgehoben wurde. Offensichtlich wird im Verlauf einiger Tage die gesamte Meldung des Chordotonalorganes kompensiert, da dann die Abweichungen von der Senkrechten immer geringer werden. Gleichzeitig werden die Beine wieder normal bewegt.

Zum Schluß muß noch untersucht werden, ob das im Kapitel F beschriebene spontane Beugen und Strecken des Femur-Tibia-Gelenkes bei künstlicher positiver Rückkoppelung mit den bisher entwickelten Modellen im Einklang steht. Angenommen, die Führungsgröße liegt bei einem Bein mit vertauschtem Ansatz der Receptorsehne in der Ruhe auf einer mittleren Gelenkstellung. Ein geringes Strecken der Tibia wird durch die positive Rückkoppelung verstärkt, bis das Gelenk völlig gestreckt ist. Der Regelvorgang wirkt also in diesem Fall der Führungsgröße entgegen. Die Adaptation des Regelvorganges bewirkt, daß der Einfluß der Führungsgröße nach einiger Zeit wieder überwiegt. Deshalb wird das Gelenk etwas gebeugt. Diese Bewegung wird dann durch die positive Rückkoppelung wieder verstärkt und zwar über die von der Führungsgröße angegebene Stelle hinaus bis zur maximalen Beugung usw. Wird die Tibia durch ein Gewicht belastet, erfolgt der Beginn des Beugens rascher: Die Frequenz der Bewegung wird höher.

Die Bewegung setzt um so früher ein, je weiter die von der Führungsgröße angegebene Stellung von der augenblicklichen, tatsächlichen Lage der Tibia entfernt ist. Daraus ergibt sich: Liegt die Führungsgröße in der Nähe der gestreckten Gelenkstellung, bleibt das Bein lange gestreckt und kurz gebeugt, liegt sie in der

Nähe der gebeugten Gelenkstellung, bleibt es lange gebeugt und kurz gestreckt. Das letztere Verhalten wurde gelegentlich beobachtet (vor allem bei festgeschallten Tieren), das erstere ist der Normalfall (Kapitel D).

Bei dem Tier der Abb. 11 stieg der zeitliche Abstand zwischen zwei Beugungen zunächst etwas an und änderte sich dann während einer halben Stunde nicht mehr. Die Führungsgröße lag also wohl anfänglich der gebeugten Gelenkstellung näher als im weiteren Verlauf des Experimentes. Bei dem Tier, dessen Verhalten in Abb. 12 dargestellt ist, lag dagegen die Führungsgröße zunächst in der Nähe der gestreckten Gelenkstellung und veränderte sich während des Experimentes langsam in Richtung kleinerer Winkelgrade. Die Führungsgröße kann sich also auch außerhalb des Laufes verändern. Das entspricht auch den Beobachtungen an intakten Tieren. Diese Änderungen der Führungsgröße erfolgen allerdings meistens sehr langsam.

Tiere in Katalapsie zeigten teilweise die spontanen Beugungen der operierten Beine, teilweise blieben diese aber auch aus. Im ersten Fall lag die Führungsgröße wahrscheinlich nicht ganz auf der gestreckten Gelenkstellung, wohl aber im zweiten Fall. Beschwerde man jedoch im zweiten Fall die Tibia, so genügte dieses Gewicht, um eine geringe Bewegung der Tibia zu erzeugen.

Bringt man einen Anschlag so an, daß sich das Bein nicht mehr bis zu der von der Führungsgröße angegebenen Stellung strecken kann, muß das Beugen ganz aufhören, da die Muskulatur das Bein unter dem Einfluß der Führungsgröße immer an den Anschlag

drückt. Liegt der Anschlag so, daß sich das Bein nur wenig über die angegebene Stellung hinaus strecken kann, wird es bis zur ersten Beugung länger dauern als ohne Anschlag. In der völlig gestreckten Stellung wird ja der Zeitpunkt, an dem die nach innen tendierende Führungsgröße und der nach außen tendierende Regelvorgang sich gegenseitig aufheben, früher erreicht als in der etwas gebeugten Stellung. Die im Kapitel D als Grenzwinkel bezeichnete Stellung stimmt also mit der von der Führungsgröße angegebenen Stellung überein.

Bis jetzt stehen Experimente und Überlegungen miteinander im Einklang. Die Tatsache allerdings, daß beim Anbringen eines Anschlages auf eine längere Pause, wenn überhaupt, dann rasch aufeinander folgende Beugungen zu beobachten sind (Kapitel D), läßt sich allein durch die oben eingeführten Glieder des Modells nicht erklären. Das wirkliche System ist also komplizierter als das Modell. Doch lassen sich auf Grund der bisherigen Experimente noch keine näheren Angaben machen.

Literatur. BÄSSLER, U.: Zum Einfluß von Schwerkraft und Licht auf die Ruhestellung der Stabheuschrecke (*Carausius morosus*). Z. Naturforsch. 17b, 477 (1962); — Proprioceptoren am Subcoxal- und Femur-Tibia-Gelenk der Stabheuschrecke *Carausius morosus* und ihre Rolle bei der Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung. Kybernetik 2, 168 (1965). — WENDLER, G.: Die Regelung der Körperhaltung bei Stabheuschrecken (*Carausius morosus*). Naturwissenschaften 48, 676 (1961); — Laufen und Stehen der Stabheuschrecke *Carausius morosus*. Sinnesborstenfelder in den Beingelenken als Glieder von Regelkreisen. Z. vergl. Physiol. 48, 198 (1964). — Weitere Literatur bei BÄSSLER (1965) und WENDLER (1964).

Dozent Dr. ULRICH BÄSSLER
7000 Stuttgart-Bad Cannstatt
Pragstr. 17

Stochastische und rhythmische Eigenschaften spontan auftretender Verhaltensweisen von Fischen

G. HAUSKE

Institut für Nachrichtentechnik der Technischen Hochschule München

Eingegangen am 25. März 1967

Summary. A statistical model is presented exhibiting properties of time sequences of certain spontaneously occurring and mutually interdependent behavioural movements of a fish. The statistical description is derived from the theory of renewal processes. It is demonstrated that the probability of a movement to occur is a function only of the temporal distance to the movement that occurred immediately before. Models are developed which can be easily simulated by computer or built up in hardware technique.

1. Einleitung

Das Ziel der angeführten Untersuchungen ist, zeitliche Folgen von spontan auftretenden Verhaltensweisen von Fischen (*Pelmatochromis subocellatus* kri-bensis BOUL., Cichlidae) durch ein einfaches statistisches Modell zu beschreiben. Um die Datenmenge zu begrenzen, ist es dabei zweckmäßig, Unterschiede der Stärke und der Dauer einzelner Verhaltensweisen zu vernachlässigen und die Zeitachse nur so fein als nötig in Takte gleicher Länge zu unterteilen. Damit wird aus einer Folge bestimmter beobachteter Verhaltensweisen (z.B. Beiß-, Grabbewegungen, ...) eine Folge gleich-

abständiger Zeichen (z.B. *A*, *B*, ..., Leerzeichen), die durch geeignete Modelle zu beschreiben ist.

Läßt man ein mögliches Zusammenwirken verschiedener Verhaltensweisen zunächst unberücksichtigt, so wäre das einfachste Modell für eine Folge gleichartiger Verhaltensweisen ein Zufallsprozeß, dessen gleichabständige Ereignisse völlig voneinander unabhängig sind. Diesen Prozeß denke man sich in einem statistischen Impulsgenerator (SIG) derart erzeugt, daß der Wert der konstanten Eingangsgröße die Rate der Ausgangsimpulse bestimmt (Abb. 1a). Die Ergebnisse der Tierversuche zeigen jedoch, daß Folge gleichartiger Verhaltensweisen bestimmte statistische Bindungen enthalten (z.B. Neigung zu Haufenbildung). Durch Einfügen von Rückkoppelungsgliedern können statistische Bindungen der Ausgangsimpulse eines SIGs allgemein erhalten werden (Abb. 1b). Die Art des Rückkoppelungsgliedes bestimmt dabei die statistischen Eigenschaften der Ausgangsfolge. In der vorliegenden Arbeit wird nun u.a. gezeigt, daß die bedingte Häufigkeit des Auftretens einer Verhaltensweise