

(Aus dem Zoologischen Institut Göttingen.)

Über relative Koordination bei Arthropoden* (mit Vergleichsversuchen am Regenwurm).

Von

Erich v. Holst.

Mit 15 Textabbildungen.

(Eingegangen am 18. Februar 1943.)

Die Erforschung der tierischen Bewegungskoordination hat einen bezeichnenden Entwicklungsgang genommen: am Anfang stand die Feststellung bestimmter Bewegungsbeziehungen der Glieder, die als Gesetze — „Ganggesetze“ — gefaßt und im Sinne der klassischen Reflexphysiologie mit von Bein zu Bein fortwirkenden Reflexauslösungen gedeutet wurden. Das zweite Stadium leitete die Entdeckung ein, daß diese *Beziehungen sich* nach äußeren Eingriffen (Beinamputation) in mannigfacher Weise *ändern* können (v. Buddenbrock¹, Bethe^{2, 3}, v. Holst⁴ u. a.), womit die These starrer Kettenreflexe fiel, wofern man nicht zu ihrer Rettung die Hilfsvorstellung einer Unzahl weiterer, für den Verlustfall bereitliegender Reflexe hinzuziehen wollte — ein Hauptbeweis der *Betheschen Plastizitätslehre*⁵. Der dritte Entwicklungsschritt, der das Koordinationsproblem endgültig dem Bereich reflexartiger Deutungen entzog und ein grundsätzliches Umdenken auf diesem Gebiet notwendig machte, beginnt mit der Entdeckung der *relativen Koordination* (v. Holst⁶), d. h. jener loseren Bindung innerhalb der Einzelbewegungen, die ein tieferes Eindringen in die im Zentralnervensystem wirkenden Ordnungskräfte und ihr Wechselspiel möglich machte. Bei der relativen oder gleitenden Koordination bewegen die Glieder sich im Gegensatz zur absoluten Ordnung in verschiedener Frequenz, jedoch unter gleichmäßigen periodischen Änderungen der Frequenz und Amplitude, die formal weitgehend den Periodenformen quasiharmonischer und harmonischer Schwingungen entsprechen. Relative Koordination fand sich zunächst bei den Lokomotionsbewegungen verschiedener Fische und Säuger, dann bei gewissen Willkürbewegungen des gesunden Menschen (v. Holst), später auch bei unwillkürlichen Bewegungen pathologischer Natur (Parkinsonstremor, R. Jung⁷). In neuerer Zeit hat die Analyse der rhythmischen bioelektrischen Erscheinungen der Hirnrinde zur Entdeckung anscheinend analoger Beziehungen im menschlichen Hirn geführt (R. Jung⁸, H. Hugger⁹). Schließlich hat Bethe¹⁰ in seiner neuesten Arbeit über die Koordination spontaner Bewegungen der Meduse den Ausdruck relative Koordination

* Herrn Professor Albrecht Bethe zum 70. Geburtstag.

auch auf die dort von ihm aufgefundenen Koppelungserscheinungen (und auf die weitgehend entsprechenden, zum Teil schon länger bekannten Phänomene beim Herzen) ausgedehnt.

Die im folgenden kurz beschriebenen Versuche gingen von der Frage aus, ob gleitende Koordinationsformen auch bei Arthropoden und Würmern vorkommen und ob sich hier vielleicht methodisch besonders geeignete Untersuchungsobjekte zur weiteren Analyse dieser so allgemeinen nervösen Erscheinungen finden würden. Fast wider Erwarten ergab eine Reihe von Stichproben bei verschiedenen Arthropoden überall positive Ergebnisse. Der dadurch nahegelegte Plan einer systematischen Durcharbeitung zahlreicher Formen ließ sich aus zeitbedingten Gründen nicht verwirklichen. Die vorliegenden Ergebnisse sind aber eindeutig genug, um ihre Mitteilung zu rechtfertigen; sie werden hoffentlich zu weiteren Versuchen auf diesem fruchtbaren Boden in späterer Zeit anregen! Die anschließend mitgeteilten Versuche am Regenwurm, die dieses Objekt in eine Reihe mit den Koordinationstypen von Herz und Meduse rücken, sollen vor allem dazu dienen, den Unterschied deutlich zu machen, der nach Meinung des Verfassers zwischen diesen Gruppen von Nervenmuskelsystemen einerseits und denen der Arthropoden und Wirbeltiere (einschließlich des Menschen) auf der anderen Seite besteht.

Methodik.

Den ausgewerteten Bewegungskurven liegen längere Filmstreifen zugrunde; die Tiere laufen auf ebenem Untergrund; die kleinen, vielbeinigen Formen auf einer Quecksilberoberfläche, wodurch die gegenseitige mechanische Bindung der jeweils in Stemmphase befindlichen Beine auf ein Minimum verringert wird. Registriert wird gewöhnlich Beginn und Ende der Stemmphase; Eintragung über der fortlaufenden Zeit in „Gangtafeln“ (vgl. *Bethe*⁵, Kurvenbeispiel s. Abb. 2).

Von den verschiedenen möglichen Auswertungsverfahren wurde hier die variationsstatische Methode (*v. Holst*⁶) benutzt, welche die Häufigkeit verschiedener möglicher Phasenbeziehungen zweier Rhythmen veranschaulicht. Sie sei noch etwas genauer ausgearbeitet. Ein bestimmter, charakteristischer Moment im Bewegungsablauf des einen Rhythmus wird in seiner relativen zeitlichen Lage zum gleichen Moment des anderen Rhythmus in ein Koordinationsystem eingetragen, das horizontal die möglichen Beziehungen in „Klassen“ beliebiger Anzahl (in Abb. 1 z. B. 7 Klassen), vertikal die Zahl der betreffenden Phasenlagen für eine möglichst lange Laufstrecke enthält. Da absolute Anzahlen nicht interessieren, empfiehlt es sich aus gleich zu nennendem Grunde, den entstehenden Variationskurven stets gleiche Gipfelhöhe zu geben und die Klassen nebeneinander über die gleiche Strecke auszudehnen. Wenn man der Klasse Nr. 1 die Fälle einordnet, wo beide aufeinander bezogenen Kurvenpunkte übereinander liegen, dann bedeutet eine Variationskurve mit dem Maximum bei 1 (Abb. 1, Kurve a): Überwiegen synchroner, gleichsinniger Bewegung (Phasenabstand = 0); der Phasenabstand wächst mit Verschieben des Kurvengipfels nach der Mitte (Abb. 1 b). Liegt die Kurve in der Mitte der Strecke, dann alternieren die Beine (größtmöglicher Phasenabstand von $\frac{1}{2}$ Schritt 1 c); bei weiterem Vorrücken verringert der Abstand sich wieder, um am Ende wieder = 0 zu werden (daher Klasse 1 am Beginn und Ende der Strecke). Der jeweilige Kurvengipfel bezeichnet also die „angestrebte“ Lage oder *Koaktionslage* (= Phasenlage, in der die Glieder zusammenzugehen bestrebt oder gezwungen

sind (vgl. v. Holst⁶). Die *Steilheit* der entstehenden Variationskurve ist zugleich ein Maß für den Grad der gegenseitigen Bindung der Bewegungen. Bei starrmaschineller Bindung wäre es ein senkrechter Strich; je lockerer die Beziehung, um so breiter der Fuß des Kurvenberges.

Da alle möglichen Übergänge zwischen fester und völlig aufgehobener Kopplung der Bewegungen vorkommen, sei als allgemein anwendbarer Ausdruck der Begriff des *Kopplungsgrades* K vorgeschlagen, des Quotienten aus Gipfelhöhe (Abstand vom Fußpunkt zum Gipfel) und Fußpunktbreite der Variationskurve. Kurve a (Abb. 1) hat z. B. einen Kopplungsgrad von $K = 1,7$; bei b beträgt $K = 2,3$; bei c nur 1,3. In Kurve d gelangen wir zu einem Grenzfall: hier kommen gerade sämtliche möglichen Phasenbeziehungen, doch mit größtmöglichem Häufigkeitsunterschied vor; $K = 1$. Geht die Lockerung der Beziehung beider Bewegungen weiter, dann sinkt K unter 1; bei Kurve e ist $K = 0,68$, bei f = 0,11, bei g = 0, hier herrscht demnach völlige Beziehungslosigkeit, alle Phasenlagen sind gleich häufig.

Es liegt nahe, den Fall von $K = 1$ als *Grenzfall zwischen absoluter und relativer Koordination* festzusetzen. Selbstverständlich ist das willkürlich; der Übergang ist,

wie auch bei den Arthropoden wieder deutlich wird, durchaus fließend — einer der vielen Beweise, daß im einen wie im anderen Falle der gleiche Kopplungsfaktor wirksam ist! Hat die entstehende Variationskurve zwei Gipfel — d. h. werden zwei verschiedene Phasenlagen bevorzugt, wobei entweder eine über-

wiegt oder beide gleich häufig sein können (verschiedene bzw. gleiche Höhe beider Kurvengipfel) —, dann könnte man, wie in Abb. 1h angedeutet, die Kurve in zwei Komponenten zerlegen und für beide den Kopplungsgrad angeben. Da diese Zerlegung leicht etwas willkürlich wird, so dürfte sich meist die Angabe von K wie in normalen Kurven empfehlen, wobei die Kurvenhöhe durch den tiefsten und höchsten Punkt bestimmt wird; in Abb. 1h ist z. B. $K = 0,43$.

Hat ein Rhythmus überwiegend oder durchweg langsamere Frequenz als der andere, dann ist es zweckmäßig, den schnellen auf den langsameren zu beziehen und nicht umgekehrt; denn im letzteren Fall würde es häufig vorkommen, daß innerhalb der Strecke eines Gesamtschrittes des schnellen Rhythmus der als Bezugspunkt gewählte Bewegungsmoment des langsameren nirgends vorkommt. Man müßte dann, um auch diesen Fall in die Variationskurve aufzunehmen, für ihn eine weitere Klasse anfügen, wie das auch Hugger⁹ getan hat. Bezieht man den schnellen Rhythmus auf den langsamen, so läßt sich dieser Ausweg vermeiden.

Bei dieser Art der Auswertung ist noch zu beachten, daß die bloße Wiedergabe einer Variationskurve oder Angabe eines Kopplungsgrades K mehrdeutig sein kann. Beträgt K z. B. = 0,5, so kann das entweder geringe Kopplung über die ganze gemessene Strecke oder aber z. B. Abwechslern zwischen fester und völlig aufgehobener Beziehung bedeuten. Es muß daher, mindestens stichprobeweise, die Bewegungskurve selbst kontrolliert werden. Die relative Koordination ist dabei, wie bekannt (v. Holst⁶), an periodischen Frequenzschwankungen erkennbar, die im Falle gegenseitiger Abhängigkeit bei beiden Rhythmen gegensinnig verlaufen, bei einseitiger Einflubnahme nur einen Rhythmus betreffen. Diese Prüfung hat in allen hier mitgeteilten Fällen ergeben, daß bei längeren Laufkurven zwar Schwankungen des Kopplungsgrades vorkommen (die in den wiedergegebenen Variations-

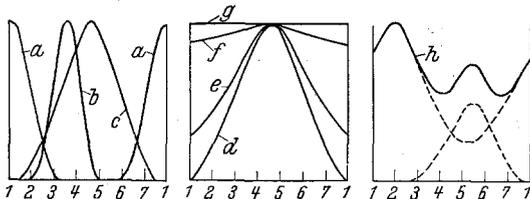


Abb. 1. Schemata zur Erläuterung der variationsstatischen Auswertung der aus Filmen gewonnenen „Gangtafeln“ (Beispiel s. Abb. 2); nähere Beschreibung im Text.

kurven gemittelt werden), daß diese Schwankungen aber gering sind, solange das Tier mit *gleichmäßiger* Geschwindigkeit geradeaus läuft. Nur bei plötzlichen Wendungen oder beim ganz langsamen Lauf nimmt der Koppelungsgrad meist stark ab; solche Stellen wurden nicht mit ausgewertet.

Ergebnisse.

Insekten.

Als Beispiel aus der Gruppe der Insekten sei das grüne *Heupferd* (*Locusta viridissima*) gewählt. Auf horizontalem Boden (Abb. 2a) ist der Gang der für Insekten typische: linkes Vorder- und Hinterbein

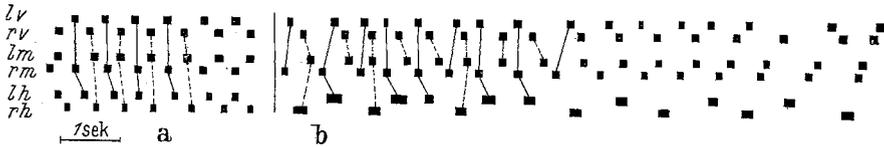


Abb. 2 a und b. Kurze Ausschnitte aus (nach Filmausmessungen gezeichneten) „Gangtafeln“ einer Heuschrecke (*Locusta*). Über der fortlaufenden Zeit sind für jedes Bein die Schwingphasen (Abheben des Beines vom Boden) schwarz ausgezogen. l links, r rechts, v, m, h Vorder-, Mittel- und Hinterbein. In a läuft das Tier auf ebenerm Boden, in b an einem senkrechten Stab aufwärts (vgl. dazu Abb. 3). Die ausgezogenen und unterbrochenen Linien sollen die Orientierung erleichtern.

bewegen sich mit dem rechten Mittelbein zusammen; nur fällt eine gewisse Tendenz der langen Hinterbeine auf, zurückzubleiben. Der Koppelungsgrad zwischen je zwei Beinen des gleichen Segments bzw.

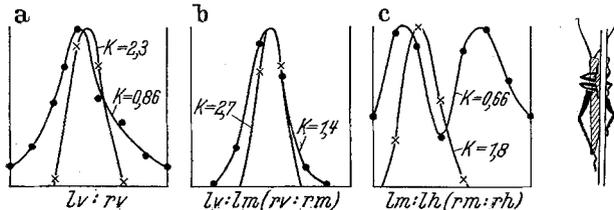


Abb. 3. Variationskurven der Phasenbeziehungen je zwei Beine bei der über ebenen Boden laufenden bzw. am Stab hochklettenden (s. Skizze rechts) Heuschrecke. Die Kurven mit \times betreffen den Lauf am Boden, diejenigen mit \bullet den Lauf am Stab. Der jeweilige Koppelungsgrad K ist beigefügt. Übrige Bezeichnungen wie in Abb. 2 (lv : rv bedeutet z. B. Bewegung des linken Vorderbeines bezogen auf die des rechten).

der gleichen Körperseite liegt zwischen $K = 1,8$ und 3 (Abb. 3a—c); es besteht also recht feste absolute Koordination.

Die Sachlage ändert sich völlig, wenn die Heuschrecke an einem senkrechten Stab hochklettert (Abb. 2b): die vorhin kaum merkbare Tendenz der Hinterbeine zu langsamerem Eigenrhythmus kommt zur vollen Entfaltung; über lange Strecken besteht zwischen dem letzten und den übrigen Beinpaaren das Rhythmusverhältnis $1:2$. Abb. 3c zeigt, daß dabei erstens *relative Koordination* herrscht, und daß zweitens beide nunmehr auftretenden Kurvengipfel in ihrer Lage von dem beim

Laufen über dem Boden erhaltenen Gipfel abweichen. Die *neuen Koaktionslagen* sind folglich *anders* gelagert als die alten!

Darüber hinaus *lockern sich* aber auch die *Bindungen zwischen* den *übrigen Beinen*: Der Koppelungsgrad zwischen Vorder- und Mittelbein einer Seite nimmt auf die Hälfte ab, der zwischen beiden Vorderbeinen sogar auf fast ein Drittel! Hier herrscht jetzt ebenfalls relative Koordination.

Wir können diese ganze Umstellung biologisch als Anpassung an die andersartigen Belastungsverhältnisse beim Hochklettern verstehen; physiologisch ist sie als Wirkung veränderter Reizung gewisser, unseren Muskelspindeln entsprechenden Rezeptoren in den Gelenken aufzufassen. Das Primäre dürfte die Ablösung des Rhythmus des letzten Beinpaars sein, ihre Folge die Lockerung der Beziehung zwischen den übrigen Beinen, auch zwischen dem vorderen Paar. Daß eine Änderung an einer Stelle sich nicht allein beim benachbarten Beinpaar, sondern über das ganze Gebiet hinweg auswirken kann, werden wir weiter unten noch deutlicher sehen.

Diese Umstellung durch veränderte Belastung ist im Grunde der einleitend erwähnten Umordnung nach Beinamputation vergleichbar, denn auch dort kann nur die Annahme eines Ausfalls sonst beteiligter Rezeptoren die Abänderung in der Bewegungsordnung der übrigbleibenden Beine verständlich machen. So liegt es nahe, auch den Einfluß von Beinamputationen auf den Koppelungsgrad zu untersuchen. Als Objekt wurde hier die Stabheuschrecke (*Dixippus*) verwendet, an der *v. Buddenbrock*¹ zum ersten Male Koordinationsumstellungen nach Beinverlust beobachtet hatte. Die zwei geprüften Beinkombinationen: Amputation des linken vorderen und rechten hinteren Beines, und Amputation des mittleren Beinpaars, brachten übereinstimmend das erwartete Ergebnis: der Koppelungsgrad zwischen gegenüberliegenden oder gleichseitigen Beinen sinkt nach dem Eingriff sehr erheblich, im Mittel auf etwa die Hälfte, ab — jedoch sinkt er nicht unter $K = 1$. Daß relative Koordination hier nicht auftritt, hängt vermutlich damit zusammen, daß eine solche vierfüßige Stabheuschrecke wegen der Langsamkeit ihrer Bewegungen bei gleichzeitigem Abheben ihrer Vorderbeine oder beider Beine einer Seite das Gleichgewicht verlieren müßte; es können folglich nicht alle überhaupt möglichen Phasenbeziehungen in Erscheinung treten. Ein vielbeiniger Arthropode ist darum für unsere Frage ein besseres, weil weniger durch mechanische Bedingungen in seiner Bewegungsordnung eingegengtes Untersuchungsobjekt (vgl. S. 853 u. f.).

Es erschien interessant, als Gegenstück zu Bewegungsformen, wo das Zusammenspiel der Einzelbewegungen im Interesse einer möglichst sicheren und zugleich ökonomischen Lokomotion bestimmte Formen anzunehmen sucht, auch einmal solche Bewegungen zu untersuchen, an denen sich ebenfalls mehrere Glieder beteiligen, ohne daß aber eine Koordinationsform zweckmäßiger wäre als eine beliebige andere. Derartige Bewegungen gibt es bei Arthropoden verschiedene, so z. B. die Fühlerbewegungen oder die „angelnden“ Suchbewegungen, die die meisten Arthropoden ausführen, wenn die Füße den festen Boden verlieren (vgl. *v. Holst*¹¹).

Als Beispiel seien die Suchbewegungen eines auf dem Rücken liegenden Maikäfers (*Melolontha*) gebracht. Die Beine schwingen in dorso-ventraler Richtung, dem Augenscheine nach voneinander unabhängig. Die Auswertung langer Filmstreifen zeigt indessen, daß völlige Unabhängigkeit zweier benachbarter Beine zwar häufig vorkommt, daß aber etwa ebensooft relative Koordination von sehr wechselnden Koppelungsgraden und vorübergehend auch absolute Koordination auftritt. Da die Koppelungsgrade oft aus inneren Gründen auf kurzer Strecke stark wechseln, so ist eine variationsstatische Auswertung hier nicht angebracht. Abb. 4 gibt statt deren einen kurzen Kurvenausschnitt, der verschiedene Beziehungen erkennen läßt: die Hinterbeine schwingen überwiegend synchron; beide Mittelbeine sind voneinander unabhängig; das rechte

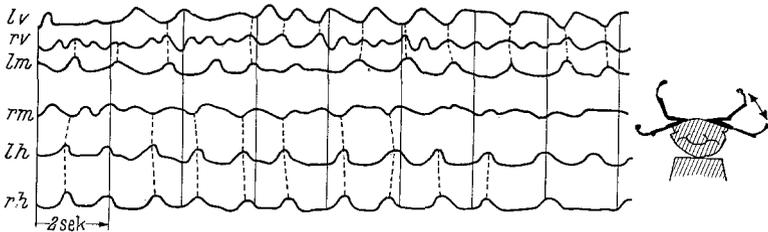


Abb. 4. Ausschnitt aus einer längeren kurvenmäßigen Auswertung eines Filmstreifens von einem auf dem Rücken liegenden, mit den Beinen „Suchbewegungen“ ausführenden Maikäfers (vgl. Skizze rechts). Bezeichnungen wie in Abb. 2; die unterbrochenen Striche weisen auf Beziehungen der Rhythmen hin.

steht zeitweise in alternierender Bindung zum hinteren Beinpaar, das linke Mittelbein dagegen alterniert vorwiegend mit dem linken Vorderbein. Am bemerkenswertesten ist die Beziehung zwischen beiden Vorderbeinen: das rechte hat etwa die doppelte Frequenz wie das linke und schwingt mit ihm auf längerer Strecke im 2:1-Verhältnis (mit gelegentlichen Unterbrechungen von 1:1-Schwingungen). Dabei ist beim Rhythmus des rechten Vorderbeins der alternierende Wechsel einer weiter ausholenden Schwingung und einer kleineren „dazwischengeschobenen“ deutlich — ein für starken Koppelungseinfluß bei 2:1-Verhältnis sehr charakteristisches Verhalten (*v. Holst*⁶).

Das Bemerkenswerte an diesen verschiedenartigen Beziehungen, die in mannigfachem Wechsel auftreten und verschwinden können, ist die Tatsache, daß mit ihnen kein äußerlich erkennbarer Zweck verbunden ist. Für das schließliche Zustandekommen der Umkehrreaktion — die beim Maikäfer regelmäßig erst dann gelingt, wenn nach langen, vergeblichen Suchbewegungen der Körper durch Abheben der Flügeldecken zum Umkippen gebracht wird — sind sie offenbar belanglos. Wir können folglich schließen, daß die *verschiedensten Koppelungsgrade* auch als *bloße Begleiterscheinungen* bei zentralen Rhythmen, die miteinander „zufällig“ in funktionellen Kontakt geraten, auftreten können. Die an

sich vielleicht näherliegende Annahme, daß es sich hier nur um Rudimente der normalen lokomotorischen Ordnung handelt, verbietet sich deshalb, weil die *Bewegungsbeziehungen* ja hier zum großen Teil *andere* sind als beim Laufen.

Hundertfüßer.

Um die Abhängigkeit des Koppelungsgrades von Beinamputationen im Zusammenhang mit dabei auftretenden Koordinationsumstellungen zu prüfen, schien der in seiner Bewegungsordnung schon bekannte Hundertfuß *Lithobius forficatus* (v. Holst¹²) ein geeignetes Objekt. In ihm war schon früher aufgefallen, daß nicht jede Beinkombination eine neue Ordnung ergibt, sondern daß es in gewissen Fällen vorkommt, daß zwei Ordnungszustände miteinander abwechseln oder daß überhaupt keine bestimmte Beziehung sich mehr einstellt. Soweit diese früheren,

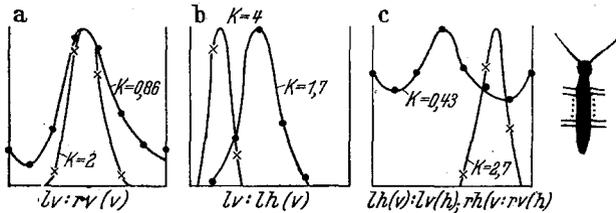


Abb. 5 a—c. Variationskurven der Phasenbeziehungen je zweier Beine eines *Lithobius* beim Laufen auf der Quecksilberfläche. Die mit • bezeichneten Kurven beziehen sich auf das rechts skizzierte Tier, die ×-Kurven auf das gleiche vor Entfernung der 4 mittleren Beinpaare. Bezeichnungen wie in Abb. 2 und 3; rv(v) heißt z. B. rechtes Vorderbein der vorderen Vierergruppe.

nur durch kurze Filmstreifen gestützten, Beobachtungen an Hand längerer Filme erneut nachgeprüft wurden, konnten sie hier bestätigt werden. Zur Frage der relativen Koordination ergab sich darüber hinaus, daß erwartungsgemäß die Koppelungsgrade schrittweise immer mehr absinken (und schließlich Null werden), je mehr beinlose Segmente sich zwischen die beiden Beine schieben, deren Bewegungen man vergleicht. Aber auch innerhalb unbeschädigter Beingruppen macht sich der Einfluß von andernorts ausgefallenen Beinen bemerkbar. Ein Beispiel mag die Zusammenhänge deutlich machen.

Entfernt man einem *Lithobius* die ersten kleinen und die letzten großen Beinpaare (die sich nur unregelmäßig am Laufen beteiligen), dann besteht zwischen dem vordersten der verbleibenden Beinpaare beim Lauf über die Quecksilberfläche ein Koppelungsgrad von etwa 2 (Abb. 5a), zwischen einem Vorderbein und seinem in dichtem Phasenabstand bewegten gleichseitigen Hintermann sogar ein *K* von etwa 4 (Abb. 5b). Sobald man einige der darauffolgenden Beinpaare entfernt, sinken beide Koppelungsgrade. Fehlen vier nachfolgende Beinpaare, dann besteht im ersten Beinpaar nur noch *relative* Koordination (Abb. 5a), *obschon es gar nicht unmittelbar an die neuentstandene Beinlücke angrenzt* und obschon

die *Koaktionslage unverändert* bleibt. Zwischen dem ersten und zweiten gleichseitigen Bein bleibt dagegen die innere Bindung weit enger ($K = 1,7$), *obschon die Koaktionslage sich völlig ändert* (Abb. 5b) und die Beine jetzt alternierend schwingen! Die Beine diesseits und jenseits der Lücke zeigen erstens eine ganz andere Koaktionslage als vor der Beinamputation, zum zweiten sinkt der Koppelungsgrad von 2,7 auf nur 0,43 ab. Die entstehende Variationskurve ist dabei zweigipfelig; die bevorzugte neue Phasenbeziehung ist Alternation; nächst dem kommt aber auch synchrones Schwingen gehäuft vor. An der Stelle des ehemaligen Häufigkeitsgipfels liegt jetzt gerade ein Kurvental!

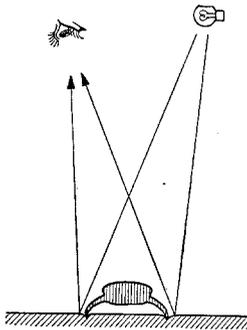


Abb. 6. Skizze zur Erläuterung, wie man das Hinabwandern der „Fußstapfen“ eines laufenden *Geophilus* sichtbar machen kann. Das mittels am Hinterende angeleitetem Haar festgehaltene Tier läuft über Quecksilber. Lichtquelle und Auge werden so eingestellt, daß nur Lichtstrahlen von den leicht eingedellten Berührungstellen zwischen Bein und Quecksilber gegen das Auge reflektiert werden.

Dieses Beispiel, das sich durch weitere ähnliche vermehren ließe, erläutert sehr schön unsere schon früher vertretene Auffassung, daß keineswegs nur einander benachbarte Glieder voneinander abhängen, sondern daß — ganz im Sinne von *Bethes* Plastizitätstheorie — jedes tätige Glied auf jedes andere Einfluß hat; was entsteht, ist immer ein *Gesamtgleichgewicht*, innerhalb dessen jedem Glied — mit einem unterschiedlichen Grade von Bestimmtheit — seine Stellung zugewiesen wird.

Erwähnt sei noch, daß nicht immer Beinamputationen die Koppelungsgrade überall herabsetzen müssen; es kommt auch das Gegenteil vor. Wenn man z. B. eine größere vordere und hintere Beingruppe von je 4 Beinpaaren durch eine Lücke von 4 Segmenten trennt, dann sind das letzte Paar der vorderen und das erste der hinteren Gruppe voneinander fast unabhängig. Ihr Koppelungsgrad steigt aber, sobald man die vordere Beingruppe von vorne, die hintere von hinten her

dezimiert. Am Ende, wenn nur noch ein vierbeiniges Tier (mit Beinabstand von 4 Segmenten) übrigbleibt, besteht zwischen diesen 2 Beinpaaren überwiegend absolute Koordination! Die Erklärung ist naheliegend: die vorher enger an ihre beiden Gruppen angeschlossenen 2 Beinpaare verfallen nach Auflösung jener Bindungen ihrem jetzt allein übriggebliebenen gegenseitigen Einfluß, der sich zuvor nicht hatte durchsetzen können — auch hier wieder das beim Studium der relativen Koordination sich immer wieder aufdrängende Bild einander widerstrebender, unablässig um die Vorherrschaft ringender, verschiedener Ordnungstendenzen!

Als Gegenstück zu *Lithobius* sei zum Abschluß dieser Reihe von Beispielen *Geophilus longicornis* gewählt, ein Tier, dessen eigenartige Bewegungskoordination die Aufmerksamkeit der Biologen seit langem gefesselt haben würde, wenn sie ihnen nicht infolge seiner Winzigkeit entgangen wäre. *Geophilus* bringt das Kunststück fertig, bei völliger Beziehungslosigkeit zwischen beiden Beinen des gleichen Segmentes und bei weitesten Unterschieden der Frequenzen und Phasenabstände der

Beine einer Körperseite (in jedem betrachteten Augenblick), doch die denkbar präziseste nervöse Koppelung dadurch zu beweisen, daß alle etwa 50 Beine einer Körperseite nacheinander in die gleichen, vom ersten Beinpaar bestimmten Fußstapfen treten (*v. Holst*¹¹). Die zurückgelegte Laufspur gleicht folglich der eines Zweifüßers, der jedoch rechtes und linkes Bein voneinander unabhängig bewegt. Die Genauigkeit, mit der die Beine nacheinander auf den gleichen Fußpunkt treten, ist am größten bei unebenem, rauhem Untergrund: beim Laufen auf der berußten Glasfläche gibt es häufig kleine Verschiebungen (die Fußstapfen vergrößern

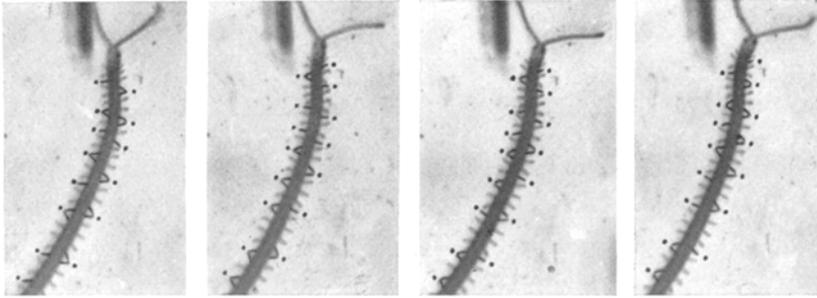


Abb. 7. Aufeinanderfolgende Filmbilder der vorderen Hälfte eines über Quecksilber laufenden (am Hinterende jedoch festgehaltenen, also über die Fläche gleitenden) *Geophilus*. Zur Verdeutlichung der Bewegung sind die gerade den Untergrund berührenden sowie die soeben auf ihn sich aufsetzenden bzw. von ihm abgehobenen Beine geschwärzt. Die Fußpunkte sind durch daneben gezeichnete Punkte angedeutet.

und verziehen sich); beim Lauf über die Quecksilberfläche werden diese Verschiebungen noch deutlicher.

Man kann das schon dem bloßen Auge sichtbar machen, indem man die Quecksilberfläche so beleuchtet, daß nur die Fußstapfen Lichtpunkte gegen das Auge reflektieren (Abb. 6). Das sich bietende Bild ist sehr fesselnd: beiderseits des Körpers wandern Reihen von glitzernden Lichtpunkten mit gleichmäßiger, doch hier und da etwas schwankender Geschwindigkeit nach hinten; manche von ihnen erlöschen schon bald nach ihrem Erscheinen wieder, dafür treten gelegentlich am Körperende neue Lichtpunkte auf. Filmauswertungen bestätigen diese Beobachtungen (Abb. 7 und 8). Es zeigt sich zunächst, daß, bei Auswertung langer Laufstrecken, der Koppelungsgrad zwischen rechtem und linkem Bein eines beliebigen Segmentes annähernd oder völlig gleich Null ist. Ferner bemerkt man eine allgemeine Tendenz, die Abstände der Fußpunkte, d. h. also die „Wellenlänge“ der Beine immer wieder gegeneinander auszugleichen: wo einer von mehreren zu dicht nebeneinanderliegenden Fußpunkten aufgegeben wird, wo also von einem bestimmten Segment ab das folgende Bein gegen die bewegungsauslösenden Impulse seines Vordermanns refraktär bleibt, da wird die Geschwindigkeit, mit der die

voraufgegangene Welle über den Körper fortschreitet, verlangsamt und die der danach folgenden Welle beschleunigt, so daß die Wellenlängen sich wieder einem gewissen Mittelwert nähern. Daß dieser Mittelwert in der Kopf- und Schwanzregion des Tieres kleiner ist als in der mittleren Körperzone, hängt offenbar damit zusammen, daß hier die Segmente und die Beine selbst kleiner sind (Abb. 7); und diese Erscheinung erklärt das Aufgeben von Fußpunkten in der Mittelregion und ihr gelegentliches Neuauftreten am Körperende.

Abb. 9a, b zeigt schematisch den Unterschied zwischen dem Lauf über unebenes, festes Gelände, wo die Wellenlängen sich in weitesten

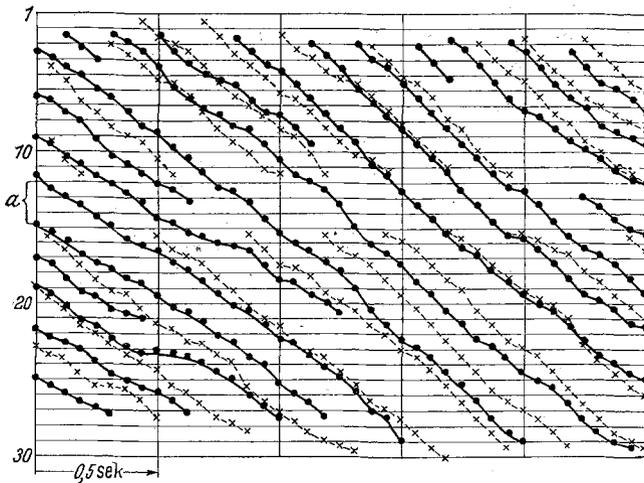


Abb. 8. Auswertung eines Filmstreifens eines über Quecksilber (wie in Abb. 7) laufenden *Geophilus* (vordere Tierhälfte). Dargestellt ist das Wandern der Fußpunkte (= Stemmphasen) von vorne nach hinten, relativ zu den (links angegebenen) Körpersegmenten. ● rechte Seite, × linke Seite. Auf der linken Seite ist Bein 13—15 amputiert.

Grenzen den gegebenen Bodenerhebungen und Vertiefungen anpassen und dem Lauf über Quecksilber, wo die Wellen sich gegeneinander in ein Gleichgewicht zu bringen suchen. Das Bestehen einer solchen allgemeinen *Tendenz eines Gesamtgleichgewichtes* ist höchst bemerkenswert bei einem Tier mit so streng an den Lauf auf einem festen Substrat angepaßtem Koordinationsmechanismus; denn unter normalen Bedingungen kann diese allgemeine Tendenz gar nicht zur Geltung kommen! Die gegenseitige Verschiebung der Linien von Abb. 9b geschieht nämlich offenbar durch verschieden schnelle Bewegung der in Stemmphase befindlichen Beine und infolgedessen beschleunigte bzw. verlangsamte Weitergabe des „Fußpunktes“ an den jeweiligen Hintermann.

Wir müssen auch dieses Verhalten als einen *Sonderfall* der *relativen* oder *gleitenden Koordination* auffassen; denn wenn man die Bewegung irgendeines Beines auf die seines um einige Segmente entfernten Hinter-

mannes bezieht, so ergibt sich stets eine Variationskurve mit einem Maximum an bestimmter Stelle; der Koppelungsgrad ist dabei über 1 bei dichter beisammen gelegenen Beinen und sinkt mit dem Abstand der Beine immer weiter ab, bis er bei 30 oder mehr Segmenten Abstand Null erreicht. Dies alles gilt jedoch nur für den Lauf über Quecksilber, beim Lauf über festen Untergrund gibt es schon bei nahegelegenen Beinen ständige und unregelmäßige große Schwankungen der Koaktionslage, als Funktion der wechselnden Wellenlängen. Die äußere mechanische Fixierung der Beine widerstreitet also hier der angestrebten inneren Ordnung.

Auch die Wirkung von Beinamputationen wurde bei *Geophilus* geprüft und ergab weitgehend entsprechende Verhältnisse wie bei *Lithobius*: Beinlücken von 1—2 Segmenten setzen den Koppelungsgrad zwischen dem vor und hinter der Lücke gelegenen Bein noch nicht merklich herab. Mit weiterem Anwachsen der Beinlücke sinkt K schnell unter 1 und schließlich auf 0; d. h., daß jetzt die Beine hinter der Lücke in eigenen, neuen Fußtapfen laufen.

Eine weitere interessante Feststellung ergab noch die Filmauswertung: die Wellen der rechten und linken Beinreihe sind zwar ohne direkten Zusammenhang, gleichwohl ist aber auch auf der Quecksilberfläche die mittlere Geschwindigkeit ihres Fortschreitens beiderseits übereinstimmend. Diese Geschwindigkeit ändert sich oft, solche *Änderungen ergreifen* aber stets alle Wellen beider Seiten, also den *ganzen zentralen Vorgang**. Auch diese Tatsache beweist wieder, wie sehr es sich selbst bei diesem Koordinationsmechanismus, für den man derartiges am wenigsten hätte vermuten sollen, um ein in bestimmtem Gleichgewichtszustand befindliches oder zu ihm hinstrebendes funktionelles System handelt. Von bloßen „Reflexketten“ oder dgl. kann auch hier keine Rede sein, obschon die Annahme, daß ein Bein das nächste durch spezifische „Reize“ im richtigen Moment auf den rechten Fußpunkt gleichsam hinleitet, gar nicht zu umgehen ist. Aber diese „Reflexe“ präzisieren

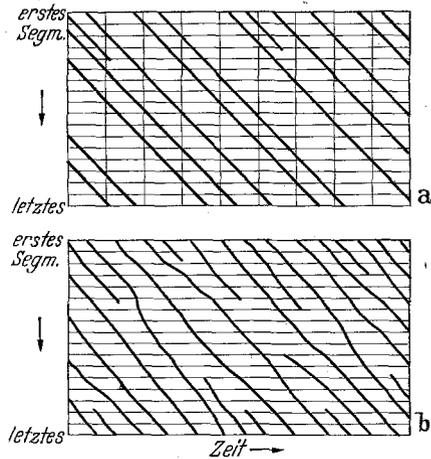


Abb. 9 a und b. Schemata, die das Hinabwandern der „Fußpunkte“ (mithin der Bewegungswellen) über eine Körperseite von *Geophilus* veranschaulichen; a für den Fall des Laufens über festen, unebenen Boden, b für den Fall des Laufens über Quecksilber, d. h. nach Aufhebung der mechanischen Bindungen zwischen den in Stemmphase befindlichen Beinen.

* Das gilt auch für geköpft Tiere, die über keinerlei etwaige übergeordnete Aktivitätszentren mehr verfügen.

nur eine an sich schon im ZNS verankerte bestimmte Ordnungstendenz und vermitteln ihre Anpassung an die wechselnden Außenbedingungen.

Ein Rückblick auf diese *Beispiele von relativer Koordination* bei *Arthropoden* wird deutlich machen, daß wir von einer weitergehenden Analyse auf diesem Gebiet noch viel Aufklärung erwarten dürfen. Eigene weitere Stichproben an Tausendfüßern (Polydesmus) und Krebsen (Flußkrebse) lassen die Phänomene der gleitenden Koordination in mannigfachen Ausbildungsformen auch bei Arthropoden allgemein verbreitet erscheinen. Indessen kommt es heute, wo die bloße Feststellung derartiger Phänomene bis hinauf zum menschlichen Großhirn gesichert ist und wo der Nachweis neuer Fälle allmählich beginnt, banal zu wirken, vor allem darauf an, daß man Objekte findet, die eine über das bei Fischen Erreichte hinausgehende Analyse möglich machen; und gerade hierin werden die Arthropoden vielleicht von Nutzen sein, bei denen die Erscheinungen von Fall zu Fall, im Zusammenhang mit Besonderheiten ihres Bewegungsmodus, vielfach abgewandelt sind. Worauf es ankommt ist jetzt: dem eigentlichen Koppelungsfaktor dem „M-Effekt“ (v. Holst⁶), dessen Existenz und fundamentale Bedeutung ja erst die relative Koordination sichtbar machte, näher beizukommen; festzustellen, ob es überhaupt allenthalben der gleiche Faktor ist und ihn unter Hinzuziehung elektrophysiologischer und noch zu entwickelnder chemischer Methoden genauer zu erkennen. Ist dieses Ziel erreicht, dann wird das ganze Problem der zentralen Koordination — bis hinauf zu seinen so bedeutsamen Analogien mit psychischen Ordnungskräften, die auch erst die relative Koordination sichtbar gemacht hat (v. Holst¹³) — uns in viel klarerem Lichte erscheinen und die neue Erkenntnis hoffentlich auch über den engeren Rahmen dieses Fachgebietes hinaus Bedeutung bekommen. Denn es erscheint mir als eine wichtige Zukunftsaufgabe der Koordinationsforschung, eine Brücke zu schlagen zwischen der klassischen Nervenphysiologie, der bei uns neu aufblühenden physiologisch gerichteten Tierpsychologie* und der experimentellen Humanpsychologie — Gebieten, die heute noch fast ohne gegenseitiges Verständnis oder Berührungspunkte nebeneinanderstehen. Verschiedene, zum Teil unerwartete, Beziehungen haben sich bereits ergeben; sie darzustellen ist indessen hier nicht der Ort.

Vergleichsversuche am Regenwurm.

Die folgenden Versuche gingen von der Frage aus, ob relative Koordination auch bei einem einfachen Nervmuskelsystem auftreten kann, dessen Koordinationsmechanismus — im Gegensatz zu dem der Arthropoden und Wirbeltiere — auf dem Prinzip einer Kette von aufeinander folgenden Auslösungen beruht.

* Vgl. hierzu besonders die Arbeiten von K. Lorenz und seinen Mitarbeitern in den Bänden der Zeitschrift für Tierpsychologie.

Bekanntlich galt der Regenwurm auf Grund des „Friedländerschen Versuchs“, laut dem zwei durch einen Faden nur mechanisch verbundene Wurmstücke koordiniert kriechen, lange Zeit als Musterbeispiel einer „Reflexkette“. Wir wissen heute, daß diese Vorstellung zu einfach ist; denn erstens läuft die „peristaltische“ Erregungswelle auch über lange, aller Nerven beraubte Bauchmarkstrecken fort, wo alle Reflexe unterbrochen sind (*v. Holst*¹⁴); zum zweiten entsteht auch im völlig isolierten Bauchmark der, z. B. mittels Aktionsstromableitung feststellbare, zentrale „Kriechrhythmus“ in Form von Entladungsserien, analog etwa denen des Atemzentrums (Versuche gemeinsam mit *H. Schriever*, vgl. *v. Holst*¹⁵).

Drittens zeigt dieser zentrale Automatismus eine Abhängigkeit von der Temperatur, die mit einem Temperaturkoeffizienten von 2—3 ganz der des automatischen Herzrhythmus entspricht (*v. Holst*¹⁴). Eine spontane automatische Grundlage des peristaltischen Bewegungsablaufs ist also auch hier sicher vorhanden; nur wird sie beherrscht durch Reflexe: Dehnung eines Segmentes, sei es durch äußeren Zug oder durch Kontraktion der Ringmuskeln, bringt den zentralen Rhythmus im nachfolgenden Segment in Gang oder beschleunigt ihn; Verhinderung dieser Dehnung verlangsamt oder

hemmt ihn umgekehrt (Stehenbleiben der Kriechwelle in Segmenten die mechanisch gehindert sind, sich zu strecken, *v. Holst*¹⁴).

Da für unsere Zwecke die spontane Kriechfähigkeit des möglichst unbehinderten Tieres zu registrieren war, wurde das in Abb. 10 skizzierte Verfahren benutzt, durch das die Bewegung eines vorderen, mittleren und hinteren kurzen Segmentabschnittes ohne Störung des Wurms aufgeschrieben wird. Bei Beachtung einiger Vorsichtsmaßnahmen (Ausmerzungen von Kurvenstücken, bei denen der Wurm sich etwas um seine Längsachse drehte, was ebenfalls auf die Schreibhebelstellung Einfluß hat), erhält man Kurven, die alles in unserem Zusammenhang Wichtige deutlich erkennen lassen.

Zunächst fällt überall, wo die Kriechfrequenz Schwankungen zeigt (wie sie auf Außenreize oder auch spontan auftreten können), eine Beziehung zwischen ihr und der Geschwindigkeit des Wellenverlaufs über den Wurmkörper auf. Abb. 11 gibt dafür ein Beispiel; bei Auswertung

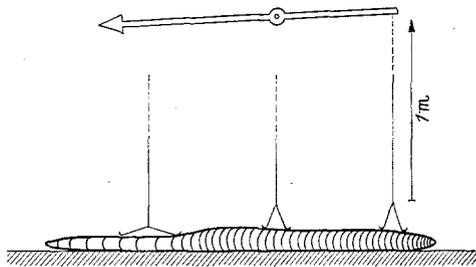


Abb. 10. Skizze des Registrierungsverfahrens der Bewegung eines spontan kriechenden Regenwurms. An drei Stellen des Körpers sind feine Fadenschlingen an die Haut genäht, die über lange Verbindungsfäden zu 3 Schreibhebeln führen. Streckung des Wurms bewirkt Herabziehen des Fadens (= Kurvenanstieg). Der Wurm kriecht in einer kreisförmig geschlossenen Glasrinne von passender Breite, die auf einem Drehtisch steht, der mit Fortschreiten der Bewegung langsam im Gegensinn zurückgedreht wird, so daß der Abstand zwischen Wurm und Schreibhebeln sich nicht merklich ändert.

mehrerer Kurvenstücke des gleichen Tiers tritt diese Beziehung trotz einiger Streuung ganz deutlich zutage (Abb. 12): Je höher die Frequenz, um so schneller läuft die Welle über die Segmente. Der tatsächliche Kausalzusammenhang ist umgekehrt, wie wir gleich sehen werden: je

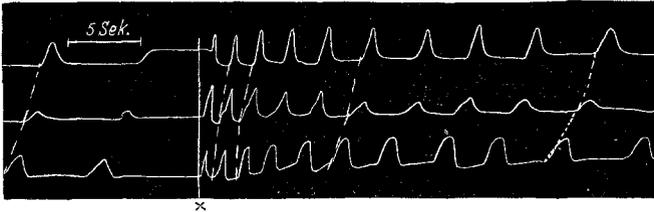


Abb. 11. Bewegungskurve eines spontan kriechenden Regenwurms (Methodik s. Abb. 10); obere Kurve: Bewegung von 6—8 Segmenten der Kopfzone; mittlere Kurve: Bewegung einer mittleren, untere: einer hinteren Segmentgruppe. Der Wurm kriecht rückwärts (Wellen vom Schwanz zum Kopf); bei \times Reizung des Kopfendes durch leichtes Kneifen. Kurvenanstieg = Segmentstreckung, Kurvenabfall = Segmentverkürzung (diese und die folgenden Kurven sind von links nach rechts zu lesen).

langsamer die Welle verläuft, desto stärker hemmt sie das Entstehen einer neuen Welle am Vorderende. Es handelt sich um eine, auch aus früheren Versuchen schon bekannte, Rückwirkung aus der gerade in Bewegung befindlichen Wurmzone auf das jeweilige Vorderende (v. Holst¹⁴).

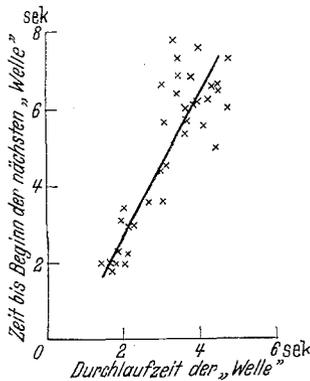


Abb. 12. Ausmessung des Zeitabstandes von einer bis zur nächsten Bewegungswelle und der Durchlaufzeit der Welle (von der ersten bis zur dritten registrierten Zone), aus mehreren Kurvenstücken des gleichen Tieres (s. Abb. 11).

Diese Rückwirkung geht aus Abb. 13 sehr deutlich hervor. Hier wurde dem Wurm bei jeder zweiten Streckung des Vorderendes ein mechanisches Kriechhemmnis in den Weg gelegt, das er nur langsam überwinden konnte. Die erste Folge davon ist, daß diese zweite Welle, zumal in der vorderen Wurmhälfte, nur stark verlangsamt weitergeleitet wird (reflektorische Verlangsamung bei Behinderung der Streckung); die zweite Folge, daß wegen der hemmenden Rückwirkung dieser langsamen Welle auf das Vorderende dieses selbst erst nach einer gewissen Pause wieder spontan eine neue Kriechwelle einleitet. Diese neue Welle läuft ungehindert durch, folglich beginnt die nachfolgende Aktion des Kopf-

endes sofort ohne Pause. So entsteht das merkwürdige Bild, daß am Kopfende je Welle 1 und 2, am Schwanzende aber umgekehrt je Welle 2 und nachfolgende Welle 1 zu „Bigemini“ zusammenrücken, ja gelegentlich sogar miteinander verschmelzen (unten rechts).

Biologisch gesehen ist dieser Zusammenhang zwischen mechanischem Widerstand, Leitungsgeschwindigkeit und Bewegungsfrequenz ein-

leuchtend: er erwirkt eine Anpassung des Bewegungsverlaufes an die wechselnden äußeren Widerstände beim Kriechen des Regenwurms im Erdreich.

Das funktionelle Vorderende des kriechenden Wurmes kann das Kopf- oder Schwanzende sein, je nachdem, ob man den Wurm sich selbst überläßt bzw. ihn hinten reizt (Wellen von Kopf zum Schwanz) oder ob man dem Vorschieben der Kopfsegmente einen unüberwindlichen Widerstand entgegensetzt bzw. das Kopfende reizt (Wellen von hinten nach vorne). Wir dürfen in Analogie zu der für Herz und Meduse üblichen Ausdrucksweise den jeweiligen Ausgangspunkt der Kriechwelle als die „aktivste“ Zone bezeichnen, den „*Schrittmacher*“, von dem die rhythmischen Anstöße ausgehen, die, von Segment zu Segment

fortschreitend, den überall schon zur Entladung bereiten automatischen Impulskomplex auslösen, oder richtiger „enthemmen“. Die Phänomene und Periodenformen, die bei dieser Fortleitung der Welle auftreten können, fügen sich alle zwanglos in diese Vorstellung ein; sie hängen durchweg mit der Erscheinung zu-

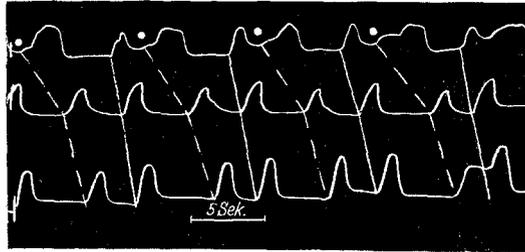


Abb. 13. Kriechender Regenwurm (registriert wie in Abb. 11); bei • wurde das Vorschieben des Kopfendes durch Vorhalten eines sich stark verengenden Glasrohres, das nur langsam zurückwich, mechanisch behindert; infolgedessen verlangsamte Fortleitung der Welle (s. unterbrochene Bezugsstriche) und Pause (obere Kurve) bis zum Beginn einer neuen Welle. (Koinzidenzmarken am linken Kurvenrande.) Erklärung im Text.

sammen, daß die weniger aktive Region den ihr zugeleiteten Anstößen oft nicht zu folgen vermag. Dabei gibt es folgende Möglichkeiten des Verhaltens:

1. Wenn der Kriechrhythmus des Vorderendes für das Hinterende zu frequent ist, dann werden die Bewegungsamplituden einer kürzeren oder längeren hinteren Strecke sehr klein, die Segmente folgen zwar dem frequenten Anstoß, aber mit weit untermaximalen Ausschlägen. Nur zuweilen tritt ein normaler Bewegungsausschlag auf, der dann oft von einer Pause gefolgt ist (Abb. 14). Die Amplitudenverkleinerungen entstehen dadurch, daß die Segmente auf den mechanischen Zug von vorne zwar mit maximaler Streckung reagieren — diese Streckung wird ja durch den Zug selbst unterstützt —, daß aber die aktive nachfolgende Wiederverkürzung (Kontraktion der Längsmuskelschicht) unvollkommen bleibt.

2. Eine zweite Möglichkeit besteht darin, daß das Hinterende nur jedem zweiten Anstoß, diesem aber in voller Höhe, folgt; dazwischen liegt eine Pause (Abb. 15a): 2:1-Rhythmus.

3. Die dritte Möglichkeit ist eine Zwischenform von 1 und 2: die Schwanzsegmente machen je eine Aktion mit voller, die zweite mit mehr

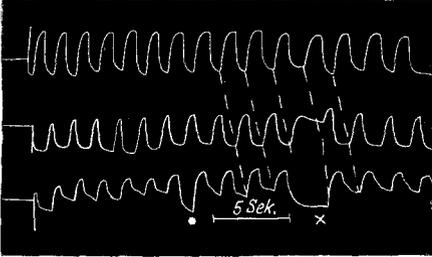


Abb. 14. Spontan kriechender Regenwurm. Registrierung wie in Abb. 11; das Schwanzende macht nur gelegentlich volle Bewegungsausschläge (bei • und x; bei x bleibt die nachfolgende Welle auf halber Strecke stehen).

oder weniger verringerter Amplitude mit, wodurch das Bild des „Alternans“ entsteht (Abb. 15 b).
 Verschiedene Formen des Alternans finden sich auch regelmäßig in Übergangsbereichen zwischen einer vorderen, im Vollrhythmus und einer hinteren, im unterteilten Rhythmus arbeitenden Strecke (Abb. 15 a, b, mittlere Kurven). In der Regel wird dabei (wie bei 1) die Streckung) Ringmuskelkontraktion)

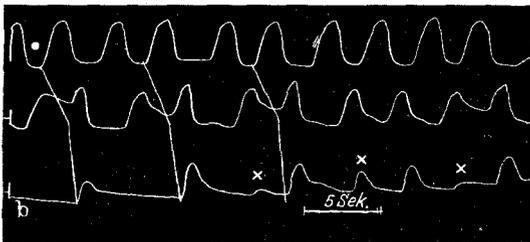
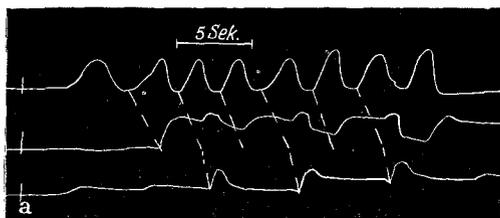


Abb. 15 a und b. Spontan kriechender Regenwurm. Registrierung wie in Abb. 11. a: 1-Rhythmus zwischen Kopf- und Schwanzende; in der Mittelkurve „Alternans“-artige Bewegung. b: „Alternans“ am Schwanzende (bei x zu kleine Ausschläge; in der Mittelkurve „Alternans“-formen und (links) „Bigemini“. Erklärungen im Text.

voll, die Verkürzung (Längsmuskelkontraktion) mehr oder weniger unvollständig durchgeführt. Wenn dazu noch die weitere Erscheinung tritt, daß die eine Welle, die nur geschwächt oder gar nicht bis zum Schwanzende vordringt, zugleich einen langsameren Verlauf hat, als die zweite, dann rücken die Alternansformen wieder zu je 2 als „Bigemini“ zusammen (Abb. 15 b, linke Hälfte der mittleren Kurve).

Die genannten Periodenformen — mit einigen wenigen Varianten von Prinzip im gleicher Entstehungsweise — sind alles, was an normalen Phänomenen dieser Art beim intakten Regenwurm von uns festgestellt werden konnte. Der Versuch, durch Unterkühlung oder sukzessive Narkotisierung einer bloßgelegten mittleren Bauchmarkstrecke darüber hinaus auch noch Bewegungen verschiedener Frequenz im Vorder- und Hintertier und gleitende Koordination zwischen beiden hervorzurufen, brachte kein positives Ergebnis.

Die hier festgestellten Erscheinungen sind nun im Prinzip völlig die gleichen wie beim Herzen* und bei der Meduse (*Bethe*¹⁰); und auch ihre Deutung: Reaktion eines trägeren Systemteils auf Anstöße eines frequenteren Schrittmachers, ist hier wie dort dieselbe. Das Gemeinsame dieser drei Nervenmuskelsysteme ist, daß jeweils ein *bestimmter Ort* die *Führung* hat und die übrigen, *trotz einer potentia vorhandenen eigenen Automatie*, erst durch die periodisch vom Schrittmacher her eintreffenden Anstöße in Gang gebracht werden. Daß diese Abhängigkeit bei Herz und Meduse eine einfache Funktion der höheren Eigenfrequenz des „Schrittmachers“ ist, während beim komplizierteren nervösen Apparat des Regenwurms eine den Segmenten auferlegte Hemmung erst von Ganglion zu Ganglion durch den spezifischen Dehnungsreiz reflektorisch gelöst wird, macht im Bild der entstehenden Periodenform keinen Unterschied aus.

Wenn wir mit *Bethe*¹⁰ auch diese Erscheinungen: 1:2-Rhythmus, Alternans, Bigemini (bei Herz und Meduse auch noch „*Wenckebachsche* Perioden“ und einiges Weitere) unter den Begriff der *relativen Koordination* fassen, dann erscheint es notwendig, zwischen dieser Ordnungsform einerseits und jener der Arthropoden und Wirbeltiere auf der anderen Seite einen deutlichen Trennungsstrich zu ziehen. Der fundamentale Unterschied liegt darin, daß es sich hier, bei den drei einfachen Typen, um „Auslösungen“ — wenn auch verschiedenen Charakters — handelt, die zu einem feststellbaren Zeitpunkt von einem feststellbaren Ort ihren Ausgang nehmen und mit registrierbarer Geschwindigkeit über das System ziehen. Davon ist nun bei der relativen Koordination der Arthropoden und Wirbeltiere nichts zu merken. Zwar kann ein Ort die *Führung* haben — oft streiten sich allerdings mehrere um die Führung, wodurch charakteristische, als Kompromißerscheinungen deutbare Periodenbilder entstehen — aber die Einflußnahme auf die anderen Orte ist andauernd, in jedem beliebigen Bewegungsmoment nachweisbar; an die Stelle eines von Punkt zu Punkt fortwandernden Auslösungsprozesses tritt eine kontinuierlich fortwährende (einseitige oder gegenseitige) Koppelung wechselnden Ausmaßes, wie sie z. B. am mechanischen Modell als Koppelung durch ein visköses Medium (*v. Holst*⁶) darstellbar ist. Daß hierbei der führende Rhythmus oft der schnellste, aber ebensogut auch der langsamste von allen beteiligten sein kann — im Gegensatz zum „Schrittmacher“fall, wo die Führung dem schnellsten Teil von selbst anheimfällt — haben wir andernorts ausführlich gezeigt (*v. Holst*⁶). Ebenso braucht hier nicht noch einmal ausgeführt zu werden, wieso diese Art der Koppelung dem abhängigen Rhythmus viel mehr

* Ein Unterschied zum Wirbeltierherzen ist die dort strengere Gültigkeit des Alles- oder Nichtsgesetzes; eine Neigung, nach Möglichkeit volle Aktionen auszuführen, besteht zwar auch beim Regenwurm, sie ist hier aber, wie besonders Fall 1 zeigt, weniger ausgeprägt.

Freiheit läßt, so daß, was beim „Auslösungstyp“ insgesamt an Periodenbildern vorkommt, hier nur einen kleinen Ausschnitt aus einer viel größeren Fülle von Möglichkeiten darstellt (v. Holst^{6' 13}).

Im Kurvenbild ist das für die relative Koordination der *Arthropoden* und *Wirbeltiere* Typische, was bei Herz, Meduse und Regenwurm offenbar nie vorkommt, die *gleitende Verschiebung* der einzelnen Frequenzen gegeneinander. Ich schlage daher vor, die relative Koordination dieses Typus, wozu auch die Fälle der menschlichen unwillkürlichen und Willkürbewegungen sowie die der bioelektrischen Rhythmen gehören würden, als *gleitende Koordination* im engeren Sinne zu bezeichnen. Die relative Koordination bei Herz, Meduse und Regenwurm können wir dann, um vorläufig einen neuen Ausdruck zu vermeiden, *nicht-gleitend* nennen. Nur bei der *gleitenden* Koordination läßt sich ein *Kopplungsgrad* angeben; nur bei ihr handelt es sich um einen *Kampf zwischen verschiedenen Eigenfrequenzen mit der Waffe eines Kopplungsfaktors*, des „*M-Effekts*“. Beim nicht-gleitenden Koordinationstyp tritt an die Stelle dieser Begriffe der auslösende „Reiz“ des „*Schrittmachers*“ und die *Antwortbereitschaft* der trägeren Teile; zwischen ihnen bestehen Zusammenhänge derart, wie sie uns *Bethe*¹⁰ an Hand seiner Modellversuche mit elektrischen Kipp-schwingungen im einzelnen dargestellt hat.

Zusammenfassung.

Es wird ein schon früher angegebenes variationsstatisches Verfahren zur Feststellung der Koordinationsbeziehung zwischen verschiedenen rhythmischen Bewegungen weiter entwickelt und der Begriff des *Kopplungsgrades K* als Ausdruck für das Maß von (einseitiger oder gegenseitiger) Abhängigkeit zweier Bewegungsvorgänge eingeführt.

Versuche an *Insekten* (*Locusta*, *Dixippus*, *Melolontha*) und an *Hundertfüßern* (*Lithobius* und *Geophilus*) zeigen, daß auch bei Arthropoden allenthalben *relative Koordination* vorkommt. Im einzelnen ergibt sich, daß der Kopplungsgrad erstens von den äußeren Laufbedingungen stark beeinflußt wird (s. Abb. 3 sowie Abb. 9) und daß er zweitens sich auch nach Beinamputationen in charakteristischer Weise ändert (Abb. 5), wobei er zwischen Beinen mit abgeänderter Phasenbeziehung wesentlich größer sein kann als zwischen solchen, deren Beziehung durch die Amputation unbeeinflußt bleibt. Im allgemeinen sinkt *K* mit Abnahme der Beinzahl; unter bestimmten Bedingungen kann *K* zwischen zwei Beinen nach Amputation anderer Beine aber auch ansteigen.

Es zeigt sich ferner, daß Koppelungen verschiedenen Grades (relative und absolute Koordination) auch bei nichtlokomotorischen Bewegungen, bei denen eine bestimmte Einordnung der bewegten Einzelglieder in eine Gesamtordnung biologisch zwecklos erscheint, als „zufällige“ Begleiterscheinung auftreten kann.

Insgesamt bestätigt und festigt sich der Schluß, daß beim Zusammenspiel der Bewegungen der Arthropoden (wie bei den Wirbeltieren) nicht nur benachbarte Teile, sondern auch weit entfernte aufeinander einwirken, daß wir es folglich mit *dynamischen Systemen* von *veränderlichem Gleichgewichtszustand* zu tun haben.

Vergleichsversuche am spontan kriechenden *Regenwurm* (*Lumbricus*) ergaben, daß hier alle wesentlichen, von Herz und Meduse (*Bethe*) her bekannten Periodenformen (2:1-Rhythmus, Alternans, Bigemini) ebenfalls auftreten, sobald Teile des Nervenmuskelsystems den vom Vorderende ausgehenden rhythmischen Anstößen nicht mehr zu folgen vermögen.

Zum Schluß wird dargelegt, daß diese letzteren Formen von relativer Koordination, die auf rhythmischen, von einem „Schrittmacher“ ausgehenden „Reizen“ beruhen, welche auf trägere Systemteile treffen, grundsätzlich verschieden sind von den Formen relativer Koordination, die bei Arthropoden, Wirbeltieren, bei menschlichen willkürlichen und unwillkürlichen Bewegungen und bei den bioelektrischen Rhythmen im menschlichen Hirn (*Jung*, *Hugger*) auftreten. Diese letzteren Koordinationsformen können mit dem Ausdruck *gleitende Koordination* im engeren Sinne zusammengefaßt werden; zum Unterschied von dem nichtgleitenden Koordinationstyp bei Herz, Meduse und Regenwurm.

Literatur.

- ¹ *Buddenbrock, W. v.*: Biol. Zbl. **41**, 41 (1921). — ² *Bethe, A.*: Pflügers Arch. **224**, 793 (1930). — ³ *Bethe, A.* u. *Woitas*: Pflügers Arch. **224**, 821 (1930). — ⁴ *Holst, E. v.*: Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. **10**, 234 (1935). — *Bethe, A.* u. *Fischer*: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 15, S. 1045. — ⁶ *Holst, E. v.*: Erg. Physiol. **42**, 228 (1939); dortselbst alle frühere Literatur des Verf. über das Gebiet. — ⁷ *Jung, R.*: Z. Neur. **165**, 374 (1939). — ⁸ *Jung, R.*: Nervenarzt **12**, 569 (1939); **14**, 57 (1941). — ⁹ *Hugger, H.*: Pflügers Arch. **244**, 309 (1941). ¹⁰ *Bethe, A.*: Z. vgl. Physiol. **29**, 394 (1941). — ¹¹ *Holst, E. v.*: Zool. Jb., Physiol. **54**, 157 (1934). — ¹² *Holst, E. v.*: Pflügers Arch. **234**, 101 (1934). — ¹³ *Holst, E. v.*: Z. vgl. Physiol. **26**, 481 (1939). — ¹⁴ *Holst, E. v.*: Zool. Jb. Physiol. **51**, 547 (1932); **53**, 67 (1933). — ¹⁵ *Holst, E. v.*: Fortschr. Zool., N. F. **3**, 356 (1938).