

(Aus der Zoologischen Station Neapel.)

Über den Prozeß der zentralnervösen Koordination.

Von

Erich v. Holst.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 13. Mai 1935.)

a) Problem.

Die Fähigkeit des Nervensystems, Bewegungen und Stellungen verschiedener Gliedmaßen und Körperteile so zueinander zu ordnen, daß sie zusammen ein harmonisches Ganzes bilden, ist zugleich eine seiner charakteristischsten und am schwierigsten zu deutenden Eigenschaften. Soweit man bisher überhaupt versucht hat, diese koordinierende Funktion zu erklären, bewegen sich die Vorstellungen gewöhnlich im Rahmen der üblichen Reflexschemata. Man nimmt etwa an, daß eine Extremität, die eine bestimmte Bewegung ausführt, reflektorisch eine andere Extremität in Gang bringt, diese wirkt auslösend auf eine dritte oder wieder auf die erste usw. Solche Vorstellungen haben sich bisher, wo man sie auf ihre Haltbarkeit experimentell prüfte, als unbrauchbar erwiesen *. Die Reflextheorie der Koordination bringt uns dem Verständnis des Koordinationsvorganges nicht näher. Diese Erkenntnis und die Tatsache, daß es sich um eine sehr komplexe Funktion handelt, die von verschiedenen Seiten beeinflussbar ist, welche der Experimentator nicht alle überblickt, geschweige denn in der Hand hat, haben in letzter Zeit hier und da zu der Meinung geführt, daß diese und andere höhere zentrale Funktionen gewissen, mit mechanischen Methoden nicht faßbaren Einwirkungen unterliegen **, eine Meinung, die mir bedenklich scheint, weil sie ein rein physiologisches Problem in das Gebiet weltanschaulicher Spekulation verschiebt.

Daß es zu einer solchen Auffassung kommen konnte, liegt meines Erachtens an dem Fehlen einer brauchbaren Methodik, die es erlaubt, quantitativ Exaktes über den Vorgang der zentralen Koordination auszusagen, und ich machte es mir daher zur Aufgabe, eine neue Methode zu suchen.

* S. für Würmer *v. Holst* (1932/33) ⁶, für Fische *v. Holst* (1935) ¹, ferner die Arbeiten *Bethes* und seiner Mitarbeiter über die Koordination bei Arthropoden u. a. (1931) ², (1935) ³. — ** So spricht z. B. *Auersperg* (1934) ⁴ von den „physikalisch-energetisch unbestimmbaren Leistungen“ des Zentralnervensystems, von dem „übermaschinellen Charakter der koordinativen Leistungen“ und daß dieses „Leistungsganze“ eine „der rein analytisch orientierten Forschung unzugängliche Eigengesetzlichkeit“ enthielte; daß es „unmöglich erscheine, das intrazentral ablaufende Geschehen mit messenden Methoden erfassen zu können“.

b) *Methode.*

Ausgangspunkt waren die auf dem Boden der Plastizitätslehre in letzter Zeit gewonnenen Kenntnisse und Vorstellungen, die in das Problem der Bewegungskoordination der Arthropoden einen gewissen Einblick verschaffen und zugleich auf neuem Wege erste Ansätze zu einer Lösung des Problems enthalten³. Wir wissen heute, daß bei diesen Tieren die Bewegungsordnung nicht durch starre Reflexe festgelegt ist, sondern daß die Beine sich in jedem gegenseitigen Lageverhältnis bewegen können; daß aber ein „Ordnungsgefälle“ besteht, welches die Beine dauernd in einem bestimmten Koordinationsgleichgewicht hält; ferner, daß dieses Gleichgewicht durch verschiedene, zentrale wie periphere Eingriffe verändert werden kann. Nur wenn eine größere Zahl aufeinanderfolgender Beine entfernt wird, stellt sich (bei Diplopoden und Chilopoden) dieses Gleichgewicht nicht mehr ein; die vor und die hinter der Lücke befindlichen Beine bewegen sich in verschiedenem Rhythmus. Dabei blieb aber die Frage offen, ob nicht trotz dieser Allorhythmie noch irgendein gegenseitiger Zusammenhang bestünde.

Diese Frage gab mir Anlaß, nach einem geeigneteren Objekt zu suchen, dessen Bewegungsorgane mit verschiedener Frequenz arbeiten, bei dem aber trotz dieser Unabhängigkeit ein gewisser gegenseitiger Einfluß vorhanden bleibt, der sich nun in bestimmten Abweichungen von Frequenz und Amplitude äußern muß. Das geeignete Objekt fand sich in *Labrus festivus*, einem Knochenfisch des Golfes von Neapel. Dieser Fisch schwimmt gewöhnlich nicht durch Schlängelung des Körpers, sondern durch wellenförmige Schwingung verschiedener Flossen, die in derselben Weise bewegt werden, wie die Schwanzflosse des Goldfisches beim „Propellerreflex“⁵. In der Hauptsache benutzt er die Brustflosse und den hinteren verbreiterten Teil der Rückenflosse. Dazu können gelegentlich noch After- und Schwanzflosse kommen. Schon bei bloßer Beobachtung sieht man, daß die Rückenflosse in schnellerem Rhythmus schwingt als die Brustflossen, die ihrerseits beide meist alternierend, ab und zu auch synchron bewegt werden. Man kann ferner erkennen, daß die Rückenflosse so lange gleichmäßig schwingt, als nur sie allein tätig ist; treten die Brustflossen in Aktion, so erscheinen im Rückenflossensrhythmus gewisse Abweichungen, die anscheinend eine Beziehung zum Brustflossensrhythmus besitzen.

Die nächste Aufgabe war nun, diese Bewegungen so zu registrieren, daß möglichst alles ausgeschaltet wird, was einen verändernden Einfluß auf sie haben kann, damit die gegenseitige Beziehung der Rhythmen unverwischt zum Ausdruck kommt. Vor allem also ist das Hirn mit seinen ständig wechselnden Wirkungen auf die Rückenmarkstätigkeit auszuschließen; andererseits muß die aktive Bewegung der Flossen voll erhalten bleiben. Schließlich fand ich, daß diese Forderungen erfüllt werden, wenn in sehr schonender Weise ein Querschnitt durch

die obere Medulla, und zwar hinter dem Austritt des Oculomotorius und am besten vor dem Vagusaustritt, geführt wird. Mit dieser Schnittführung geht der Einfluß des Hirns auf das Rückenmark verloren; die Atmung kommt zum Stillstand, und die rhythmischen Flossenbewegungen werden mit größter Gleichmäßigkeit stunden- und tagelang fortgesetzt.

Benutzt wurden Tiere von 15—25 cm Länge; Operation in Urethannarkose; mit dem Skalpell wird an der richtigen Stelle ein schmaler Querspalt in den Schädel geschnitten, durch diesen Spalt ein aus Rasierklingenstahl verfertigtes, zugeschliffenes Plättchen, welches so breit ist, daß es den Schädelquerschnitt an dieser Stelle gerade ausfüllt, allmählich hineingesenkt und so die Medulla schonend durchtrennt. Der Blutverlust ist minimal. Der Fisch kommt in ein kleines Seewasserbecken, wo er mit dem Maul am Wasserzuleitungsschlauch befestigt wird (s. Abb. 1a); der Körper ruht hinten auf einer entsprechend geformten Bleigabel (b). Registriert

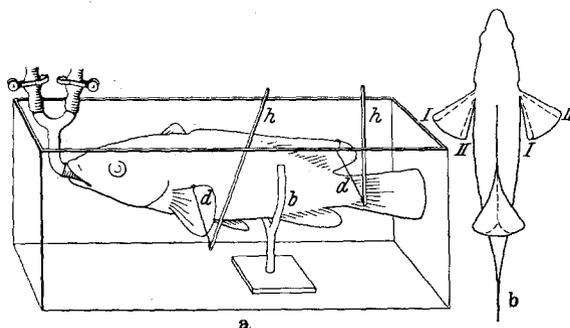


Abb. 1a und b. a Schema der Versuchsanordnung; nähere Erläuterungen im Text. b Labrus festivus, von oben gesehen, die Schwingweite von Rücken- und Brustflossen schematisch angedeutet.

wird der Rhythmus der Rückenflosse (*Dorsal-D-Rhythmus*) und der Brustflossenrhythmus (*Pectoral-P-Rhythmus*). Da die Brustflossen unter dieser Bedingung stets alternierend schwingen, genügt die Registrierung einer (der linken) Flosse. Die ausbalancierten Registrierhebel (h) sind aus Stroh, die Schreibspitzen aus Papier, der im Wasser bewegte Teil aus dünnem Celluloidstäbchen. Um die Bewegung der Flossen nicht zu beeinträchtigen, werden die Hebel nicht direkt mit ihnen verbunden, sondern durch etwa 2 cm lange feine Drähtchen (d), die einerseits gelenkig am Hebel, andererseits mittels eines Häkchens an 2 oder 3 Flossenstrahlen festsitzen. Bei der Brustflosse wurde stets an den 2 obersten Strahlen etwa in der Mitte ihrer Länge, bei der Rückenflosse an den vierten bis sechsten Strahlen (von hinten gerechnet), am Ende des zweiten Drittels ihrer Länge festgemacht. Die Achse der Schreibhebel verläuft der Achse des Fisches parallel.

Der Fisch überlebt die Operation gewöhnlich mehrere (bis 6) Tage. Bald nach Erwachen aus der Narkose beginnt das Hirn wieder zu arbeiten; die Augen werden lebhaft hin und her bewegt. Nach einiger Zeit beginnen sie stark zu quellen, so daß sie, ohne ihre Beweglichkeit ganz einzubüßen, nach einigen Tagen weit aus dem Kopfe hervortreten; auch manche innere Organe sammeln oft größere Flüssigkeitsmengen auf. Da diese Erscheinungen nach meiner Beobachtung nur nach dieser Schnittführung auftreten, glaube ich, daß hier in der Medulla ein für die Regelung des Wasserhaushaltes besonders wichtiges Gebiet liegt — eine Frage, die näherer Nachprüfung wert ist.

Das Rückenmark erlangt seine Erregbarkeit im Laufe mehrerer (2—10) Stunden wieder. Zunächst werden Reize gar nicht beantwortet; nach einer Weile kann man bereits reflektorisch rhythmische Flossenbewegungen erzielen, besonders durch Kneifen der vorderen Afterflossenpartie; später genügt schon eine bloße Berührung dieser Stelle, um ausdauernde Rücken- und Brustflossenrhythmen zu erzeugen; schließlich treten die Bewegungen von selbst auf. Zunächst sind sie schwach, die Amplitude gering, im Verlauf der folgenden Stunden werden die Rhythmen stärker, um zuletzt in voller natürlicher Amplitude und Frequenz und mit größter Gleichmäßigkeit abzulaufen. Dabei erzeugen Rücken- wie Brustflossen einen nach hinten-unten gerichteten Wasserstrom. Manche Tiere zeigen kaum Bewegungsunterbrechungen, bei anderen treten ab und zu kleine Pausen auf; entweder bleiben alle Flossen stehen oder allein die Rückenflosse; auch eine oder beide Brustflossen kommen manchmal für einige Zeit zum Stillstand.

c) Befunde.

Frequenz und Amplitude des Brustflossenrhythmus (P-Rh.) sind stets ebenmäßig, gleichgültig, ob der D-Rhythmus tätig ist oder nicht;

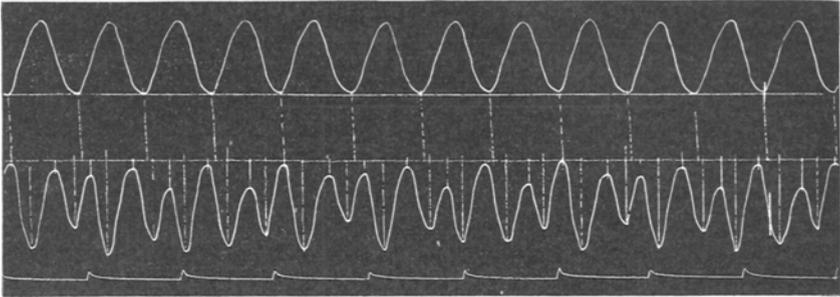


Abb. 2. *Labrus festivus*, Kurvenbeispiel; oben linke Brustflosse, darunter Rückenflosse; Zeit ebenso wie in den anderen Kurven in Sek. (Tier XXIII, 18).

der Rückenflossenrhythmus (D-Rh.) ist dagegen nur so lange gleichmäßig, als beide Brustflossen stillstehen; treten sie in Tätigkeit, so zeigt er stets starke Abweichungen, wie Abb. 2 als Beispiel zeigt.

Zunächst ist nun dem Einwand zu begegnen, daß diese Abweichungen mechanischen Ursprungs sind, etwa durch die von den Brustflossen bewirkten Wasserbewegungen zustande kommen. Wenn man das Becken durch eine Querwand, die beiderseits bis an den Körper des Fisches reicht, in zwei Abteilungen teilt, in deren vorderer sich die Brust- und in deren hinterer die Rückenflossen bewegen, so bleiben die Unregelmäßigkeiten des D-Rh. doch in vollem Umfange bestehen. Oder: durch momentanes Berühren der Rückenflosse oder einmaliges Kneifen in die obere Schwanzflossenpartie kann der D-Rh. für einige Zeit gehemmt

werden, ohne daß gleichzeitig der P-Rh. beeinträchtigt wird; die Rückenflosse bleibt dann vollkommen unbewegt, wie Abb. 3 als Beispiel zeigt. Schließlich, um noch einen dritten Beweis anzuführen, läßt sich leicht errechnen, daß die Abweichungen des D-Rh., wenn sie durch die Brustflossenbewegung mechanisch verursacht wären, den tatsächlichen Abweichungen entgegengesetzt gerichtet sein müßten. Es ergibt sich also

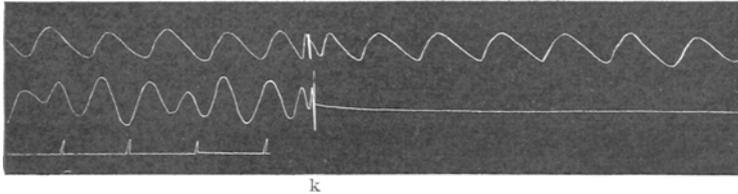


Abb. 3. Hemmung des D-Rhythmus durch einmaliges Kneifen (k) in den Schwanz (Tier XXI, 14).

mit voller Sicherheit, daß diesen Unregelmäßigkeiten des D-Rh. irgendein zentralnervöser Vorgang zugrunde liegt.

Methode der Kurvenausmessung. Um die Art und Größe dieser Abweichungen festzustellen, wurden die Kurven so ausgemessen: Auf eine in die Kurve eingezeichnete Horizontale (h, s. Abb. 4) wird je ein bestimmter Moment des P-Rh. aufgetragen, und zwar wurde willkürlich der Augenblick der Richtungs-umkehr von der Bewegung nach vorne zu der nach hinten gewählt (d). Auf dieselbe Linie (h) werden alle Momente der Richtungs-umkehr des D-Rh. aufgetragen. Auf diese Weise erhält man die *Zeitdauer* (= Frequenz) aller Ausschläge in der einen (a) und in der anderen Richtung (b). Jeder dieser Ausschläge (a und b) beginnt in einer bestimmten Entfernung rechts oder links vom nächst benachbarten Bezugspunkt d des D-Rh. (a', b'). Die Größen aa und bb werden in ein Koordinatensystem eingetragen, das horizontal die Entfernung nach rechts oder links von der Bezugslinie d (im Koordinatensystem = senkrechte Mittellinie), vertikal die jeweilige Länge der Strecken aa (als Punkte) und bb (als Kreuze) enthält.

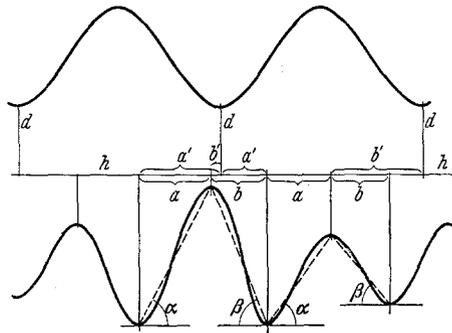


Abb. 4. Schema der Kurvenausmessung; näheres siehe im Text.

Als *Zeitmaß* empfiehlt es sich, keine absoluten Einheiten zu wählen, sondern einen Maßstab, der im schwingenden System selbst enthalten ist; ich verwendete als Einheit die Zeitdauer eines P-Rh., also den

Abstand von einem zum nächsten d und nannte diese Zeiteinheit $10 p$. In dieser Maßeinheit p sind die Größen aa , bb (am linken Tafelrande) und $a'b'$ (unten) ausgedrückt. Wir erhalten also eine Tafel, in der die Zeitdauer aller D-Schläge in der einen und in der anderen Richtung nach ihrer zeitlichen Lage zum P-Rh. eingeordnet ist, und die wir *Zeittafel* nennen wollen. Abb. 5 a zeigt die Zeittafel für den D-Rh. von Abb. 2.

Die Form der D-Kurve wird aber noch durch einen zweiten Faktor bestimmt, nämlich die *Geschwindigkeit*, mit der die Bewegung jeweils in der Zeit zwischen zwei Umkehrpunkten ausgeführt wird. Uns interessiert zunächst nicht die Form der Geschwindigkeitszu- und -abnahme

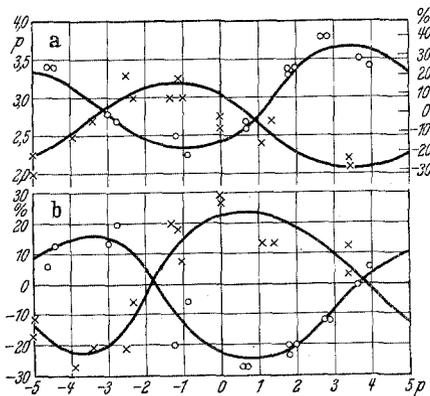


Abb. 5. Zeittafel (a) und Geschwindigkeitstafel (b) der Kurve Abb. 2.

zwischen je zwei Wendepunkten (deren Zeitkurve einer Sinuskurve sehr nahesteht), sondern nur die mittlere Geschwindigkeit jedes Ausschlags. Diese Größe kann als Winkel (α bzw. β , Abb. 4) mittels Winkelmessers mit beweglichem Zeiger auf $\frac{1}{2}^\circ$ genau abgelesen werden. Diese Geschwindigkeitswerte werden in ein anderes Koordinatensystem als Punkte ($\alpha\alpha$) und Kreuze ($\beta\beta$) eingetragen, und zwar ebenfalls in den bestimmten Abständen ($a'b'$) von den Bezugspunkten d des D-Rh. Auch hier schien es am

besten, relative Maße zu wählen; die *Geschwindigkeitseinheit* ist hier die *mittlere Schlaggeschwindigkeit*, die jeweilige \pm -Abweichung von dieser ist in Prozent umgerechnet. Diese Tafel mag *Geschwindigkeitstafel* heißen. Abb. 5 b zeigt sie für Kurve Abb. 2.

Relative Koordination. Wenn der D-Rh. eine gleichmäßige Kurve irgendwelcher Form aufzeichnete, würden die Zeit- und Geschwindigkeitstafeln gerade horizontale Linien enthalten. Wenn die Unregelmäßigkeiten des D-Rh. nicht zu dem P-Rh. in Beziehung ständen, würden die ausgemessenen Punkte und Kreuze in breiter Streuung verteilt liegen, ohne eine Kurve zu ergeben. *Die Tatsache, daß es deutliche Kurven mit einer verhältnismäßig nur sehr geringen Streuung ergibt, beweist einen vom P-Rh. ausgehenden und im D-Rh. rein und ohne Störungen zum Ausdruck kommenden Einfluß.* An Hand dieser Tafeln ist es möglich, über die Art dieser vom P-Rh. ausgehenden Wirkung quantitativ genaue Angaben zu machen.

Die Zeittafel der Kurve Abb. 2 zeigt vor allem die wichtige und stets wiederkehrende Tatsache, daß *der vom P-Rh. ausgehende Einfluß je*

nachdem ob er auf einen D-Schlag nach rechts oder nach links trifft, entgegengesetzt ist. So ergibt die Zeitdauer aller Rechtsschläge eine Kurve, die zu der aller Linksschläge weitgehend spiegelbildlich ist. Die Rechtsschläge (Punkte) haben ihr Zeitminimum etwa 1 p vor und ihr Maximum 3,5 p hinter dem Bezugspunkt. Umgekehrt haben die Linksschläge ihr Maximum etwa 1 p vor ihr Minimum 3,5 p hinter dem Bezugspunkt. (Die Tafel zeigt ferner, daß alle Rechtsschläge im vorliegenden Falle um ein wenig länger dauern als die Linksschläge.) Die Differenz zwischen Maximum und Minimum beträgt 1,3 und 1,1 p, das sind rund 50%.

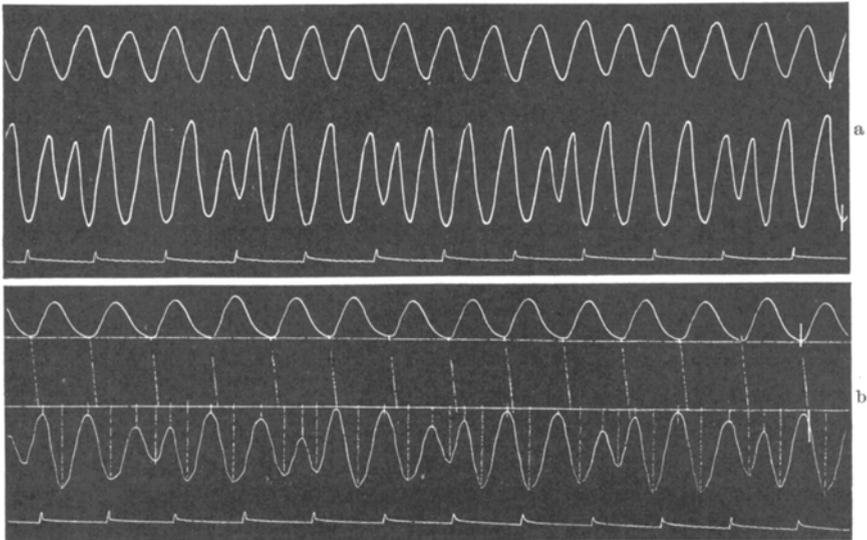
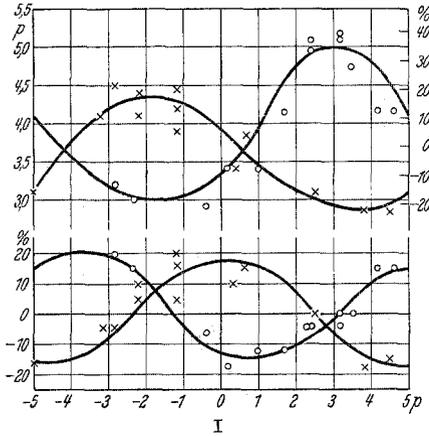


Abb. 6a und b. Zwei weitere Kurvenstücke des gleichen Tieres wie Abb. 2 (XXIII, 9 u. 11).

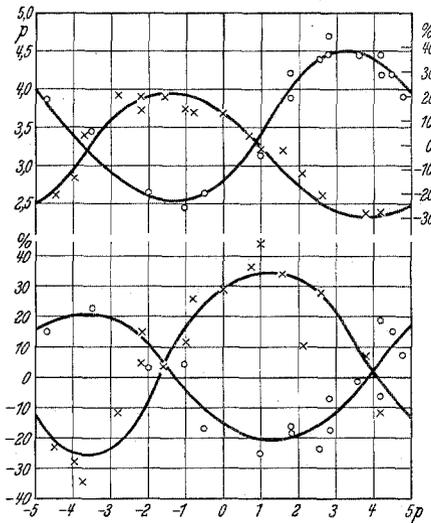
Betrachten wir nun die Geschwindigkeitstafel, so zeigt diese mit der Zeittafel weitgehende Übereinstimmung. Auch die Geschwindigkeiten unterliegen einem je nach der Bewegungsrichtung entgegengesetzten Einfluß: die entstehenden Kurven sind einander spiegelbildlich ähnlich. Beide Kurven liegen aber im vorliegenden Falle um etwa 1,5 p nach rechts verschoben, d. h. die Maxima und Minima liegen zeitlich 1,5 p später. Die Geschwindigkeitsdifferenz zwischen Maxima und Minima beträgt etwa 40 und 47%.

In dieser Kurve (Abb. 2) ist die Zeitdauer des D-Rh. im Mittel etwa 5,6 p, d. h. das Frequenzverhältnis zwischen D-Rh. und P-Rh. = 0,56 : 1. Dieses Verhältnis ist nun keineswegs konstant; durch verschiedene Einwirkungen, auf die wir später eingehend zu sprechen kommen, läßt es sich in weiten Grenzen ändern. Damit entsteht die wichtige Frage, ob die vom P-Rh. ausgehende Wirkung sich irgendwie mit diesem Frequenzverhältnis wandelt. Abb. 6 a und b zeigt zwei weitere Kurven-

stücke von demselben Tier wie Abb. 2; das Frequenzverhältnis beträgt hier etwa 0,74 : 1 und 0,66 : 1. Der äußeren Erscheinung nach sind die 3 Kurven weitgehend verschieden, der Bau der Perioden oder



I



II

Abb. 7, I und II. Zeit- und Geschwindigkeitstafeln der Kurven Abb. 6 a und b.

Schwabungen scheint ein anderer. Abb. 7, I und II zeigt die Zeit- und Geschwindigkeitstafel von Kurve 6 a und b*. Ein Vergleich der 3 Zeittafeln untereinander zeigt qualitativ weitgehende Übereinstimmung, sowohl in der Form der Zeitkurven als auch in der Lage der Maxima und Minima. Quantitativ bestehen gewisse Unterschiede; so ist z. B. die Differenz zwischen Maximum und Minimum für die Rechtsschläge bei Kurve 2 etwa = 50%, bei Kurve 6a = 54 und bei Kurve 6b etwa = 60%. Ein Vergleich der 3 Geschwindigkeitstafeln untereinander zeigt ebenfalls im großen und ganzen quantitative Übereinstimmung; die Differenz zwischen Maximum und Minimum der Rechtsschläge beträgt hier für die 3 Kurven z. B. etwa 40, 42 und 35%. Auch die Lage der Maxima und Minima ist ungefähr die gleiche, und ebenso schwankt das Lageverhältnis der Zeit- und Geschwindigkeitskurven zueinander nur wenig. Auf die Differenzen kommen wir bei einer späteren Mitteilung eingehend zu sprechen. Im ganzen ergibt der Vergleich der 3 Kurven des gleichen Tieres, daß sich *der vom P-Rh. ausgehende Einfluß mit wechselndem*

Frequenzverhältnis beider Rhythmen nicht grundsätzlich ändert.

Zunächst, ehe wir über die Natur dieses Einflusses selbst nähere Fragen stellen können, erscheint es wichtig zu entscheiden, von wo er seinen Ausgang nimmt. Zwei Möglichkeiten stehen hier offen: entweder sind es reflektorische, durch die Bewegung der Brustflossen entstehende

* Ausgemessen sind 2, den wiedergegebenen unmittelbar benachbarte, Kurvenstücke.

Erregungen, die einen Einfluß auf die Rhythmenbildung des D-Rh. gewinnen, oder es handelt sich um eine Einwirkung des zentralen Prozesses, der den P-Rh. selbst hervorruft, auf jenen, der den D-Rh. erzeugt; das letztere ist weitaus wahrscheinlicher. Der folgende Versuch entscheidet die Frage. An den Enden beider Brustflossen werden 2 kleine Hebel in geeigneter Weise befestigt, die so miteinander verbunden sind, daß ihre Bewegung die Brustflossen in eine passive alternierende Schwingung versetzt, die der normalen aktiven Schwingung weitgehend entspricht. Die Befestigungsstelle selbst wird durch einen kleinen, dicht proximal durch die betreffenden Flossenstrahlen geführten Querschnitt unempfindlich gemacht. Wie oben erwähnt, setzt der P-Rhythmus gelegentlich für kurze Zeit aus; man kann dieses Stehenbleiben auch künstlich, z. B. durch einen momentanen Druck auf den Rücken oder

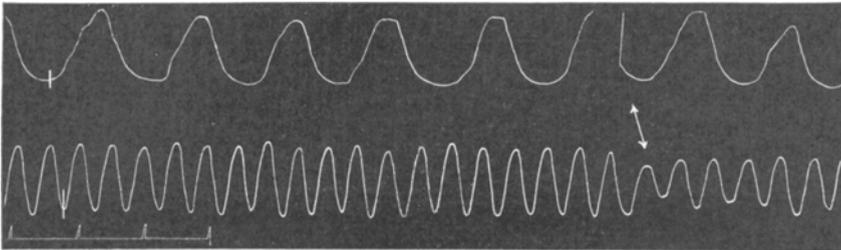


Abb. 8. Gleiches Tier wie Abb. 2 und 6; die Brustflossen sind hier passiv in Schwingung versetzt, der Pfeil bezeichnet eine durch zu heftige Bewegung der Brustflossen bewirkte Hemmung des D-Rhythmus (XXIII, 20).

die Körperseiten in Höhe der Brustflossen erreichen. Während die Brustflossen stillstehen, besitzt der D-Rh. stets vollkommene Gleichmäßigkeit. Werden nun die Brustflossen passiv in rhythmisch-alternierende Schwingung versetzt, so bleibt die Gleichmäßigkeit des D-Rh. stets voll erhalten, es treten keinerlei Abweichungen auf, die mit den oben geschilderten zu vergleichen wären. Nur wenn die passive Bewegung sehr heftig wird, können gewisse Reize entstehen; diese führen aber zu einer teilweisen und eine Zeitlang anhaltenden Hemmung des D-Rh. (s. Abb. 8). Wenn irgendwelche bei der aktiven Brustflossenbewegung gereizte Rezeptoren die Ursache jener gesetzmäßigen Abweichungen im D-Rh. wären, müßten die gleichen Einflüsse auch von nur passiv bewegten Brustflossen ausgehen; denn die Reizung der Exterorezeptoren ist bei passiver und aktiver Schwingung der Flossen dieselbe, und das gleiche wissen wir über die Propriozeptoren, z. B. durch die bekannten Versuche *Sherringtons* über den „plastischen Tonus“. *Rezeptoren und Reflexe spielen also hier keine Rolle; die vom P-Rh. ausgehenden Wirkungen müssen zentraler Natur sein.*

Dieses Ergebnis steht in bestem Einklang mit früheren Versuchen über die Koordination bei anderen Fischen. Auf ganz anderem Wege habe ich ¹ zeigen können, daß die harmonische Zusammenarbeit der

einzelnen Segmente bei der Schwimmbewegung nicht, wie man bis dahin annahm, auf einem Kettenreflexmechanismus beruht, sondern daß es sich um einen in seiner Natur bis jetzt völlig unbekanntem rein zentralen Vorgang handelt. Für diesen Vorgang ist nunmehr ein quantitativer Maßstab in dem Grade der Einwirkung des P-Rh. auf den D-Rh. gewonnen — und damit eine Möglichkeit, seine nähere Analyse zu beginnen.

In der vorliegenden I. Mitteilung haben wir eine neue, bisher unbekannte Form gegenseitiger Bewegungskoordination kennengelernt. Ich schlage vor, diesen Koordinationstyp „*relative Koordination*“ zu nennen, im Gegensatz zur „*absoluten*“, bei der stets ein bestimmtes gegenseitiges Verhältnis der Bewegungsphasen eingehalten wird — gleichgültig, ob dieses nun wechseln kann (Gangarten von Hund, Pferd) oder nicht (Vogelflug). Die absolute Koordination kann entweder fakultativ sein (Arthropoden)³ oder obligatorisch (höhere Wirbeltiere mit gewissen später zu besprechenden Ausnahmen).

In einer bald folgenden Mitteilung werde ich unter anderem zu zeigen suchen, daß diese relative Koordination nichts anderes als die Vorstufe zur absoluten ist — der Übergang von gar keiner zu völliger Bewegungsharmonie.

Zusammenfassung.

Rückenflosse und Brustflossen von *Labrus festivus* schwingen in einem voneinander unabhängigen Rhythmus von wechselndem Frequenzverhältnis; dabei geht vom einen, dem „dominierenden“, Rhythmus (Brustflossen) ein dauernder Einfluß auf den anderen Rhythmus über, der sich als quantitative Erhöhung bzw. Verminderung von Schlagzeit und Schlaggeschwindigkeit des Rückenflossenrhythmus äußert.

Es wird eine Methode mitgeteilt, durch die, nach Ausschaltung der die Rückenmarkstätigkeit dauernd variierenden Einflüsse des Hirns, eine genaue Registrierung und damit quantitativ exakte Feststellung dieses Koordinationseinflusses möglich wird.

Die Zeit- und Geschwindigkeitstafeln Abb. 5 und 7 zeigen davon Beispiele für das gleiche Tier bei wechselndem Frequenzverhältnis beider Rhythmen.

Diese sich von einem auf den anderen Rhythmus erstreckende Einwirkung ist nicht reflektorischen, sondern rein zentralen Ursprungs.

Der vorliegende neue Typ der Bewegungskoordination wird als „*relative*“ der bisher bekannten „*absoluten*“ Koordination gegenübergestellt.

Literaturverzeichnis.

- ¹ *Holst, E. v.*: Pflügers Arch. **235**, 345 (1935). — ² *Bethe, A. u. E. Fischer*: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 15, S. 1045, 1931. — ³ *Holst, E. v.*: Biol. Reviews **10**, 234 (1935). — ⁴ *Auersperg, A.*: Pflügers Arch. **233**, 549 (1934). ⁵ *Holst, E. v.*: Z. vergl. Physiol. **20**, 582 (1934). — ⁶ *Holst, E. v.*: Zool. Jb. Physiol. **51**, 547 (1932); **52**, 67 (1933).