

Von der Mathematik der nervösen Ordnungsleistung

Von ERICH v. HOLST, Heidelberg¹

Die Überschrift mag Zweifel erwecken: Was haben Nervensystem und Mathematik miteinander zu tun? Erscheint es nicht widersinnig, dieses erdachte System leerer Begriffe auf jenes Organ anzuwenden, das Teile des Körpers leitend verbindet, ihre Tätigkeit aufeinander abstimmt, durch mannigfache Reflexe regulierend in das innere Getriebe eingreift und zugleich das äußere Tun und Lassen bestimmt, auf jenes rätselhafte Gebilde, von dessen Funktion auch unser psychisches Erleben irgendwie abhängt? In der Tat, auf den ersten Blick erscheint es so – und auch noch auf den zweiten –, wenn wir die zwei großen Etappen wissenschaftlicher Analyse der nervösen Funktion bescheiden so nennen wollen. Die erste Etappe, beherrscht von der Überraschung, auch an diesem Organ Gesetze zu entdecken, und überzeugt, alles Geschehen durch feste Beziehungen zwischen Reiz und Reaktion erklären zu können, stand unter dem Zeichen des *Reflexbegriffes*, dem sich alles, selbst das höhere Verhalten («bedingte Reflexe») unterzuordnen hatte. Die zweite Etappe, ins Feinere der nervösen Funktion mit der elektrophysiologischen Registriertechnik eindringend, zerlegte das nervöse Geschehen in eine *Summe frequenter* oszillierender *Entladungsfolgen* der Nervenzellen und -fasern, vorerst mit wenig Aussicht, daraus wieder ein harmonisches Ganzes aufbauen zu können.

Beide Verfahren haben ihre großen Verdienste, beide ihrem Nutzen Abbruch getan durch Verabsolutierung ihrer Resultate, denn die Tätigkeit des Nervensystems ist vielschichtig. Es gibt Reflexe im strengen Sinne, aber es gibt auch eine Fülle von Vorgängen, die diesen Begriff sprengten, wollte man sie ihm einordnen. Es gibt schnelle oszillierende Entladungsvorgänge in Menge, aber es gibt darüber hinaus eine Fülle langsamer rhythmischer und unrythmischer Prozesse, von denen wir bisher noch wenig Genaues wissen. Jede experimentelle Methode zieht ihren besonderen gedanklichen Aspekt vom funktionellen Aufbau des Nervensystems nach sich.

Hier sei von einer Methode und einem Aspekt die Rede, die weder zum Reflex- noch zum Entladungsbilde passen und die uns in eine *neue* unbekannte *Schicht* dieses rätselvollen Organs einführen: dorthin, wo «*Mathematik*» sichtbar wird. Die Aufgabe, die hier geleistet wird, ist vielleicht die charakteristischste für das zentrale Nervensystem überhaupt: die Bewegungen des Körpers und der Glieder zu erzeugen und zu ordnen. Die Entstehung der *koordinierten Bewegung*, der *Harmonie* des gesamten Bewegungsapparats heißt also unser Problem.

Wer das Spiel seiner eigenen Glieder oder derjenigen

eines Hundes, einer Eidechse, eines Insekts beim Schreiten beobachtet, wird bemerken, daß dabei mehrere Gelenke zusammenarbeiten, die sich abwechselnd beugen und strecken. Doch gehen sie nicht gleichzeitig, sondern in bestimmter Abfolge aus der einen in die andere Bewegungsphase über; es herrschen zwischen den rhythmischen Schwingungen der Einzelgelenke gewisse Phasenabstände, die Ursache dafür, daß das Bein nicht einfach hin- und herpendelt, sondern sich in einer bestimmten, zum Beispiel elliptischen Bahn bewegt. Die gleiche Erscheinung bestimmter Phasenabstände zeigt noch deutlicher ein Blick auf die Bewegung verschiedener Gliedmaßen: unser rechtes und linkes Bein schwingen gegensinnig, d.h. im Phasenabstand eines halben Gesamtschrittes, ebenso bei Pferd und Hund im Trab z.B. das Vorder- und Hinterbein der gleichen Seite. Beim Übergang zu Schritt oder Galopp ändern sich diese Beziehungen. Betrachten wir das Laufen vielfüßiger Tiere – Spinnen, Krebse, Tausendfüßler – oder die Bewegung der Körpersegmente von «schlängelnden» Fischen oder Schlangen, so sind hier die Phasenabstände geringer: ein Bein oder Segment ist seinem Nachbarn um den Bruchteil einer Schwingung voraus, wodurch im Ganzen «Wellen» über die Beine oder den Leib wandern.

Damit lassen sich aus der bunten Vielfalt der tierischen Bewegung 2 Fragen herauschälen: 1. Wie entsteht überhaupt die rhythmische Bewegung der einzelnen Glieder? 2. Wie kommt die Einhaltung bestimmter Phasenbeziehungen zwischen den Muskeln derselben oder verschiedener Gliedmaßen oder Segmente zustande? Die erste Ära der Erforschung des Nervensystems hatte auf beide Fragen eine schnelle Antwort bereit: Rhythmus und Bewegungsordnung sind Reflexe, ein Muskel erzeugt bei seiner Verkürzung einen Reiz, der seinen Gegenspieler reflektorisch verkürzt und umgekehrt (Kettenreflex); ein Glied löst reflektorisch die Bewegung des nächsten aus (Reflexkette). Diese Antwort verdankt ihre auch heute noch allgemeine Beliebtheit weniger ihren Beweisen – die dürftig sind – als ihrer Einfachheit. Wäre sie richtig, so trennte eine tiefe Kluft die niederen Funktionen der Bewegungskoordination von den höheren des Verhaltens und Handelns – denn hier hat der Reflexbegriff allen Bemühungen zum Trotz vollkommen versagt. Sie ist, wie ich zeigen möchte, nicht richtig; uns bleibt die Hoffnung auf ein zusammenhängendes Verständnis der zentralnervösen Leistung erhalten.

Beweise gegen die Reflextheorie der Bewegungskoordination gibt es verschiedene; es sei nur erwähnt, daß Durchtrennung aller oder der meisten Nervenbahnen, durch die Reflexreize zentralwärts geleitet werden können, die Entstehung geordneter Bewegung

¹ Zoologisches Institut der Universität Heidelberg.

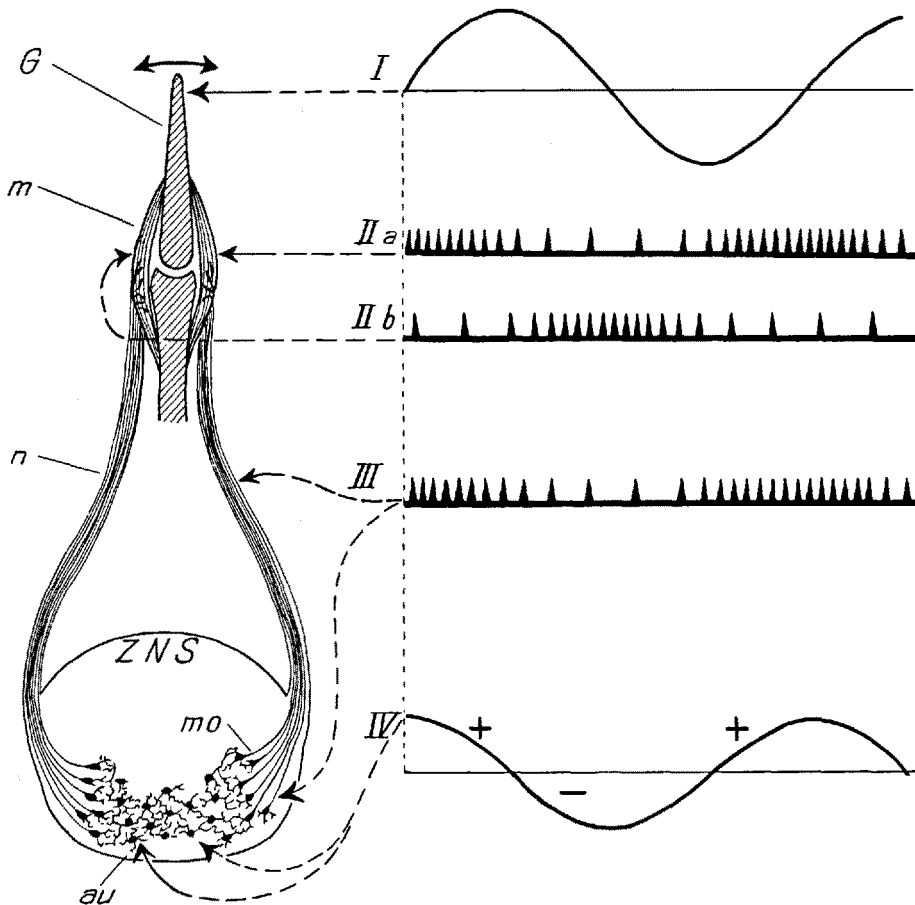


Abb. 1. Einfaches Schema zur Erläuterung der Tätigkeitsform verschiedener, beim Bewegungsablauf beteiligter Elemente.

- I Schwingende Bewegung des Gliedes G.
 II Oszillierende Tätigkeitsform zweier antagonistischer (a und b) Muskelemente (m).
 III Entsprechende oszillierende Tätigkeitsform einer motorischen Ganglienzelle (mo) oder Nervenfaser (n).
 IV «Schwingende» Arbeitsweise der hypothetischen, den motorischen Elementen vorgelagerten «automatischen» Zellen (au) des Zentralnervensystems (ZNS). Die Aufgabe dieser Elemente ist es, das antagonistische Gleichgewicht der motorischen Elemente rhythmisch zu verschieben. Die Aktivitätsformen von I–III sind (z. B. mechanisch, optisch, elektrisch) registrierbar; Kurve IV ist aus der Analyse der «relativen Koordination» (s. S. 379, Kol. 2) erschlossen.

nicht verhindert, ja daß in manchen Fällen sogar nach völliger chirurgischer Abtrennung aller Peripherie noch geordnete rhythmische Aktionsströme vom isolierten Zentralnervensystem ableitbar sind. Die Bewegung und ihre Ordnung sind rein zentraler («automatischer») Herkunft. Periphere Reize können die Aktivität des Nervensystems zwar anregen, hemmen, modifizieren, doch dieses ist auf sie nicht angewiesen. Eine «tiefere» Schicht hält schon alle «Bewegungsmuster» bereit, um sie jederzeit an die Oberfläche des Tuns entlassen zu können.

Viel weniger leicht als die Reflextheorie hat es die «oszillatorische» Theorie des Zentralnervensystems mit einer handlichen Vorstellung der Bewegungskoordination. Da die Entladungsserien der einzelnen Neurone um ein Vielfaches frequenter sind als der Takt der schwingenden Gliedmaßen, so macht ihr schon die Erklärung langsamer rhythmischer Muskelbewegungen Mühe. Die mindestens denkbare Hypothese von ketten-

artig aneinandergeschlossenen Neuronen, durch welche ein Einzelimpuls in eine Impulsserie transformiert wird, wäre ein hypothetischer Lösungsversuch in dieser Richtung. Doch wird uns von hier aus kein gangbarer Pfad zum Verständnis der Bewegungsordnung sichtbar. Wir müssen doch wohl eine andere Schicht zu Hilfe nehmen, welche nicht mehr oszillatorischen Charakter trägt und eben darum der Aktionsstromtechnik wenig zugänglich ist.

Das Schema Abb. 1 mag diesen Gedanken erläutern: der äußeren Betrachtung sichtbar ist allein das schwingende Glied mit seinen sich abwechselnd verkürzenden Muskeln. Einen ersten Schritt in die Tiefe bedeutet die Aufnahme der Aktionsströme der Muskeln: Verkürzung und Erschlaffung lösen sich in alternierende Serien von Einzelschüßungen der Muskelfasern auf, die sich bald dichter, bald spärlicher folgen. Das gleiche Bild ergibt die Aktionsstromableitung von den motorischen Nervenfaseren oder den zugehörigen

Nervenzellen selbst. Die Arbeitshypothese nun, ohne die wir alles Folgende nicht verstehen können, lautet: Die oszillatorische Arbeitsweise ist nicht konstitutiv für die Funktion des Nervensystems überhaupt, es handelt sich dabei vielmehr nur um eine Sonderanpassung, entwickelt zur einfachsten Lösung der Aufgabe der «Reizleitung» in Anlehnung an die oszillatorische (tetanische) Natur der Bewegungsmuskeln. Zwar trägt das System der peripheren und zentralen Leitungskabel samt ihrem Zubehör an Zellen diesen Charakter, jedoch in jener tieferen Schicht, wo Bewegungsrhythmus und Koordination, wo Handeln und Verhalten sich ausbilden, gleicht das Zentrum formal wieder mehr der äußersten Peripherie. Soweit unsere Hypothese. Wenn sie richtig ist, dann dürfen wir hoffen, durch methodische Untersuchung der peripheren Bewegung mehr und Genaueres über die zentrale Koordination und ihre Gesetze zu erfahren als durch die übliche Aktionsstromtechnik. Wieweit der

Erfolg diesem Gedanken recht gibt, bleibe dem Urteil des Lesers überlassen, der unserer Darstellung zu folgen unternimmt.

Daß beim Schwimmen und Kriechen, beim Laufen und Fliegen die Bewegungsorgane in bestimmter Folge arbeiten, daß es allenthalben charakteristische «Gangarten» gibt, ist altbekannt. Die genauere Beschreibung dieser Bewegungsordnung war zugleich der Ansatzpunkt für die Lehre von der Reflexkoordination. Denn wo ein Bein mit gesetzmäßiger Bestimmtheit der Bewegung seines Vordermannes nachfolgt, da liegt der Schluß von einem *post hoc* auf ein *propter hoc* nahe. Im Falle einer Bewegungswelle würde dann ein reflektorischer Erregungsprozeß mit der gleichen Geschwindigkeit durch das Nervensystem laufen, mit der die sichtbare Welle über die Gliedmaßen oder Segmente wandert. Indessen ist hier Vorsicht geboten: Was wir tatsächlich feststellen können, sind ja nur die Phasenabstände der Einzelschwingungen. Man hat ohne Bedenken das *subjektive* Phänomen fortlaufender Wellen auf das beobachtete *Objekt* übertragen und daran z. B. Folgerungen über die Geschwindigkeit der «Erregungsleitung» angeknüpft, die in der Tat nicht gerechtfertigter sind als z. B. Schlüsse über die «Fortleitung» eines Bildes über eine Kinoleinwand. Und noch ein anderer Fehler schlich sich ein: die Angaben über die Bewegungsordnung, über die «Ganggesetze» waren nicht exakt genug. In der Tat: sie waren gerade um so viel zu ungenau, als sie die Bewegungsordnung zu präzise festlegten! Das war ein kleiner, aber folgenreicher Fehler; denn er begründete eine starre Auffassung von der nervösen Ordnungsleistung für die tatsächlich Wandelbarkeit, «Plastizität», wie BETHE es genannt hat, so kennzeichnend ist. Diese gewisse «Ungenauigkeit» nämlich ist gerade das Fenster, durch das wir die Wirkweise der zentralen Ordnungskräfte allein von außen her erkennen können; und dieses Fenster wurde damit von Anbeginn verschlossen.

Zu diesem unserem Leitgedanken ein einfaches Modellbild: Es sei die Aufgabe gestellt, aus der bloßen Beobachtung der Fortbewegung einer Reihe miteinander verbundener Fahrzeuge das Prinzip ihrer gegenseitigen Koppelung zu ermitteln. Die Aufgabe erscheint unlösbar, solange ein konstanter gegenseitiger Abstand der Einzelgefährte angenommen wird. Wird dagegen das Augenmerk auf Relativbewegungen zwischen ihnen (etwa bei Geschwindigkeitsänderungen oder beim Fahren auf unebenem Gelände) gerichtet, so ergibt sich sogleich eine Handhabe, denn bei starrer mechanischer Beziehung gäbe es nur konstanten Abstand oder völligen Bruch jeder Bindung; bei elastischer Koppelung (z. B. durch eine Feder) müßten sich Relativbewegungen von einer Form zeigen, wie sie aus der sich ändernden Feder- und der Massenträgheit folgen. Bei Koppelung durch magnetische Kräfte müßten dagegen etwaige Relativbewegungen wieder eine andere Form besitzen. Auf die Bewegungskoordination angewandt heißt das: es gilt, in der *Unregelmäßigkeit* der Bewegungen die *Regel*, in der Abweichung von starrer Ordnung die Ordnung zu erkennen.

Die Analyse gefilmter Bewegungen bringt uns auf den Weg. Das erste Ergebnis der Untersuchung zahlreicher Tierformen – Insekten, Hundert- und Tausendfüßler, Fische, Säuger und Mensch – ist überraschend einheitlich: die angegebenen Ordnungsformen, «Gangarten», bezeichnen allenthalben nur ein statistisches Durchschnittsverhalten, um das die tatsächliche Ordnung mehr oder weniger weit, ja nach dem Grade der inneren Aktivität und nach den äußeren Umständen, herumpendelt¹.

Einige Beispiele mögen das erläutern. Wir wollen etwa die Bewegungsbeziehung zwischen rechtem und linkem Vorderbein bei einer auf längerer Laufstrecke gefilmten *Heuschrecke* erfahren. Wir messen sie Schritt für Schritt aus, es zeigt sich, daß alternierende Bewegung (Phasenabstand = $\frac{1}{2}$ Schritt) am häufigsten ist, aber auch abweichende Phasenbeziehungen mit – wenn wir vom Alternieren ausgehen – absinkender

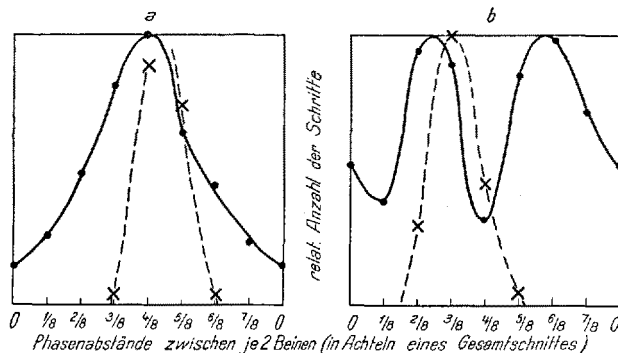


Abb. 2a, b. Variationsstatistische Auswertung der Beziehung je zweier Beine (a des rechten und linken Vorderbeins, b des gleichseitigen Mittel- und Hinterbeins) einer auf dem Boden laufenden (x-----x) bzw. an einem senkrechten Stab hochkletternden (•—•) Heuschrecke (*Locusta*). In einer längeren Filmstrecke sind die jeweiligen Phasenabstände Schritt für Schritt ausgemessen und in acht Klassen geordnet. Die Kurvenpunkte stellen die einzelnen Klassengrößen dar. Nähere Erläuterung im Text.

Häufigkeit vorkommen. Es ergibt sich in diesem Fall die gestrichelte Variationskurve von Abb. 2a. Diese besagt: die Bewegung pendelt, jedoch wenig, um den bevorzugten Phasenabstand von $\frac{1}{2}$ Schritt herum. Ein ganz ähnliches Bild ergibt zum Beispiel auch der Vergleich des gleichseitigen Mittel- und Hinterbeins, nur liegt der Kurvengipfel jetzt weiter links, das heißt der ausgezeichnete Phasenabstand ist geringer (Abb. 2b, gestrichelte Kurve).

Dieses Bild ändert sich mit einem Schlage, wenn wir das gleiche Tier an einem Stab hochklettern lassen: die Beziehungskurve beider Vorderbeine hat sich jetzt so weit verbreitert, daß tatsächlich *sämtliche* möglichen Phasenbeziehungen, jedoch mit ungleicher Häufigkeit, vorkommen (Abb. 2a, ausgezogene Kurve). Das heißt aber, daß der Grad der inneren Koppelung beider Beine sehr erheblich abgenommen hat. Überraschender noch verhalten sich Mittel- und Hinterbein:

¹ E. v. HOLST, Erg. Physiol. 42, 228 (1939); dort auch die ältere einschlägige Literatur.

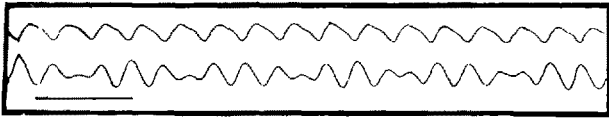


Abb. 3. Graphische Registrierung der spontanen Schwingbewegungen von 2 Flossen (oben linke Brustflosse, unten Rückenflosse) eines enthirnten Fisches (*Labrus*). Der untere Rhythmus zeigt das Bild einer harmonischen Schwingung. (Zeitstrecke: 2 sec).

der Koppelungsgrad sinkt auf einen Bruchteil, dazu aber hat die Kurve zwei neue Gipfel, von denen keiner genau mit dem alten zusammenfällt (Abb. 2b, ausgezogene Kurve). Die bevorzugte Phasenbeziehung hat sich gewandelt, wir haben eine neue «Gangart» vor uns.

In mancher Hinsicht noch lehrreicher ist das Verhalten des *Hundertfüßers Lithobius*, der im Laufen Bewegungswellen zeigt, wobei ein Bein zum nächsten den Phasenabstand von etwa $\frac{1}{6}$ Schritt einhält. Dieses Tier hat, wie viele Verwandte, die Gabe, ein Bein, an dem man es festhält, selbst abzuwerfen; und danach zeigt sich ebenfalls unmittelbar eine veränderte Laufordnung. Beim intakten Tier ist die Bewegung eines Beins mit der seines gleichseitigen Nachbarn ziemlich fest verkoppelt. Die Analyse ergibt eine spitzgipfelige Kurve. Wird nun in der Nachbarschaft eine Anzahl anderer Beine amputiert, so sinkt erstens der Koppelungsgrad, zum zweiten aber steigt der Phasenabstand der betrachteten Beine von $\frac{1}{6}$ auf fast $\frac{1}{2}$ Schritt an! Auch die Beziehung zwischen Beinen weiter voneinander entfernter Segmente ändert sich völlig, wenn einige dazwischenliegende (bis zu 4) Extremitätenpaare entfernt werden. Dazu sinkt der Koppelungsgrad sehr stark ab. Bei noch größerer Beinlücke verschwindet jede Bindung: die vorne gelegenen Gliedmaßen laufen dann unabhängig von den hinteren in einem schnelleren Takt.

Die Regel, daß mit abnehmender Beinzahl zwischen den restlichen Beinen die Phasenabstände zunehmen, hat ihre genaue Parallele im Verhalten der Formen mit von Natur verschiedener Beinzahl. Man kann in der Tat aus einem *Lithobius*, wenn man ihm 4 Beinpaare läßt, ein nach Spinnenart laufendes Tier, läßt man ihm deren 3, ein «Insekt» machen, während er mit 2 Beinpaaren wie eine Eidechse oder ein Hund im Kreuztrab läuft. Und zwar ist dabei innerhalb weiter Grenzen der anatomische Abstand zwischen den erhaltengebliebenen Beinen ziemlich gleichgültig!

Was bedeutet nun all dieses? Fragen wir nach dem biologischen Sinn der Ordnungsumstellungen, so ist die Antwort leicht zu geben: es handelt sich ersichtlich um zweckmäßige Anpassungen an die jeweiligen technischen Bedingungen der Fortbewegung. Bei der langsam einen Zweig erkletternden Heuschrecke sinkt die innere Bindung der Beine, «denn» jedes muß selbst seinen Fußpunkt suchen. Und die neuen Gangarten des beinarm gemachten *Lithobius* gleichen nicht bloß

«zufällig» denen der Spinnen, Insekten oder Vierfüßer; «denn» es handelt sich hier jeweils um die bewegungsmechanisch zweckmäßigste Koordinationsform. Schlechter steht es mit der physiologischen Erklärung. Die Möglichkeit solcher Umstellungen, ihre weitgehende Unabhängigkeit von der anatomischen Lage der Beine und schließlich auch das Nachlassen der Koppelung zwischen 2 Beinen nach Beinverlust an anderer Stelle, diese Erscheinungen zeigen nur sehr eindringlich, daß die Koordination ein labiler dynamischer Gleichgewichtszustand ist, der das ganze System einheitlich ergreift, der also nicht zu einer Kette von Einzelreflexen oder einer zentralen «Erregungswelle» oder dergleichen degradiert werden darf! Doch über diese Schlüsse negativen Charakters hinaus bleibt alles weitere noch dunkel. Sicher ist allein der wichtige Befund, daß es so etwas wie eine zentrale Koppelung gibt, die quantitativen Änderungen unterliegen kann. In Erinnerung an unser Beispiel mit den aneinandergesetzten Fahrzeugen muß es unsere nächste Aufgabe sein, diesen Koppelungsfaktor genauer zu erfassen. Doch dazu bedarf es einer exakteren Methode.

Als über Erwarten günstiges Objekt zur genauen graphischen Registrierung der Gliederbewegungen erwiesen sich Meeresfische (*Labrus*, *Serranus*, *Sargus* u. a.), die durch schwingendes Pendeln ihrer verschiedenen Flossen bei meist unbewegtem Leib durch das Wasser gleiten. Der aufmerksame Beobachter nimmt wahr, daß die einzelnen Flossen oft nicht in bestimmter «Gangart», sondern in verschiedenem Takt unter Ausbildung mannigfacher Bewegungsperioden arbeiten. Diese Bewegungen gehen nun mit wunderbarer Ebenmäßigkeit weiter, sobald man (in Narkose) durch eine bestimmte Schnittführung das Hirn ausschaltet, dessen Aufgabe ja in einer ständigen Beeinflussung der Körperbewegung, in Anpassung an die jeweiligen Sinneseindrücke, besteht. So wird der Organismus zu einem Präzisionsapparat, der zugleich mit hoher Empfindlichkeit auf äußere Körperreize und innere

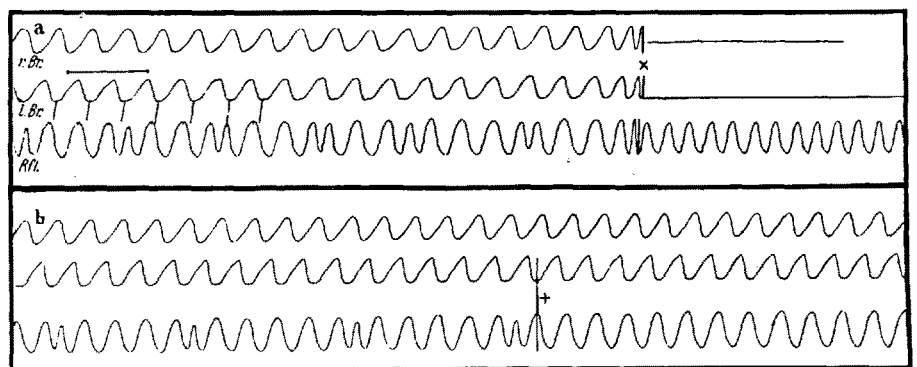


Abb. 4. Spontanes Schwingen von 3 Flossen (rechte, linke Brustflosse, Rückenflosse) eines enthirnten Fisches (*Labrus*). In a ist bei x die Schreibfläche vorübergehend angehalten und durch einmaligen Druck auf den Rücken die Brustflossenautomatie gehemmt. Der Rückenflorhythmus (untere Kurve) zeigt unter dem Einfluß beider Brustflorhythmen quasiharmonische (frequenzgekoppelte) Schwingungen, die in 4b bei + spontan in Gleichtakt mit den Brustflorhythmen übergehen (Zeitmarke: 2 sec).

Arbeitsbedingungen (wie Sauerstoffzufuhr, Temperatur, Narkosemittel usw.) reagiert, während seine Bewegungen über viele Stunden spontan weitergehen. «Urbilder der Mathematik» hat ein bekannter theoretischer Physiker solche Bewegungskurven, wie sie die Abb. 3–6 zeigen, genannt.

Diese Bewegungsbilder zeigen das Gesuchte in Reinkultur: die Regel in der scheinbaren Regellosigkeit, d. h. in der Abweichung von Gangarten mit festgelegten Phasenbeziehungen. Die Zahl verschiedener Periodenformen erschien zunächst (in einem Kurvenmaterial von vielen hundert Metern) unübersehbar, da jeder Außenreiz, jede innere Zustandsänderung in ganz bestimmter Weise die gesamte zentrale Dynamik beeinflussen, wodurch sich immer neue Verhältnisse ergeben. Doch führt eine genauere formale Betrachtung zunächst zur Unterscheidung zweier Haupttypen von Perioden: der *erste* Typ ist in Physik und Technik allbekannt; es sind *harmonische Schwingungen*, wie sie durch Überlagerung von zwei oder mehr einfachen sinusförmigen rhythmischen Vorgängen verschiedener

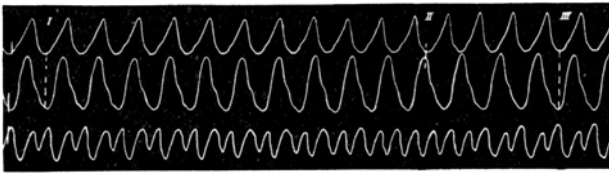


Abb. 5. Spontane Flossenschwingungen eines Fisches wie in Abb. 3 und 4. Periodenbildung im unteren Rhythmus, solange beide oberen gleichsinnig schwingen (bei I und III). Verschwinden der Periodik, wo beide oberen Rhythmen gegensinnig schwingen (bei II).

Frequenz entstehen (Abb. 3 und 5). Der *zweite* Typ umfaßt eine Gruppe von Periodenformen anderer Art, die der Physiker *quasiharmonische* (frequenzgekoppelte) Schwingungen nennt (Abb. 4). Sie sind die für uns zunächst interessantere Erscheinung, denn in ihnen verbirgt sich der gesuchte Koppelungsfaktor. Betrachten wir sie also etwas näher!

Im Gegensatz zu den harmonischen Schwingungen ist die Amplitude der Schwingungen hier fast, (manchmal völlig) konstant, dagegen zeigt die Frequenz starke Schwankungen in einem langsameren Takt, der durch das Frequenzverhältnis beider schwingenden Flossen bestimmt wird (Abb. 4a und b). Diese Periodizität erlischt, sobald man den nichtperiodischen, «führenden» Rhythmus (oder die führenden Rhythmen) zum Stillstand bringt, (Abb. 4a). Sie wird geringer, wenn man ihn schwächt. Sie erlischt aber auch, wenn man ihn über ein gewisses Maß hinaus stärkt oder aber den periodischen Rhythmus schwächt: dann nämlich vermag dieser seine abweichende Eigenfrequenz nicht mehr aufrechtzuerhalten, er geht sprunghaft in den Takt des «stärkeren» Rhythmus über (Abb. 4b). Der in diesem Sinne «stärkere» Rhythmus kann sowohl der langsamere als auch der schnellere sein; auch kann die «Führung» je nach den sonstigen

Umständen wechseln. Bei genauer Auswertung zeigt sich aber stets, daß auch der geführte auf den führenden Rhythmus zurückwirkt, wobei immer die von beiden Seiten «angestrebte» Phasenlage die gleiche ist.

Es ist deutlich, daß es sich hier um einen «Kampf» zwischen verschiedenen «Zentren» handelt, die übrigens nachweislich an verschiedenen Orten im Rückenmark verteilt liegen, entsprechend der Lage der zugehörigen Flossen. Die «Kämpfer» sind offenbar die automatisch tätigen Elemente («Zellgruppen») der erwähnten tieferen Schicht mit ihren verschiedenen Eigenfrequenzen, ihre «Waffe» aber ist der gesuchte Koppelungsfaktor. Eine eingehende Kurvenanalyse, mit deren Darstellung der Leser verschont sei, gestattet genauere formale Angaben über seine Wirkungsart¹.

Nennen wir die von zwei betrachteten schwingenden Flossenstrahlen angestrebte Phasenlage die *Koaktionslage* (die Rhythmen koagieren in diesem Phasenabstand), dann ist die Koppelungswirkung gleich Null in der Koaktionslage selbst und in der (durch den Phasenabstand einer halben Schwingung von ihr unterschiedenen) Gegenlage. Entfernt sich der Phasenabstand aus diesen beiden ausgezeichneten Beziehungen, dann nimmt der Koppelungseffekt allmählich bis zu einem Maximum zu, das sich in der Mitte zwischen beiden befindet. Und zwar ist die Wirkung auf beide Rhythmen immer entgegengesetzt: läuft Rhythmus *a* dem Rhythmus *b* aus der Koaktionslage voraus, dann wird *a* verlangsamt, *b* beschleunigt; der Effekt steigt zunächst an und sinkt bei Erreichen der Gegenlage auf Null ab, um bei weiterem Vorrücken von *a* gegen *b* sich ins Gegenteil zu verkehren. Jetzt wird *a* beschleunigt, *b* verlangsamt, bis nach einem vollen Umlauf *a* und *b* wieder in Koaktionslage sind und der Koppelungseinfluß erneut gleich Null wird. Auf diese Weise kommt die Frequenzperiodik von Abb. 4 zustande. Ein rhythmischer Prozeß ist also an den anderen wie mit einem Gummifaden angebunden, dessen Spannung jedoch über eine gewisse Streckung hinaus wieder auf Null absinkt.

Ich habe für diesen Koppelungsfaktor den ganz unverbindlichen Namen *M-Effekt* («Magneteffekt») vorgeschlagen. Daß es sich dabei um einen rein zentralen Prozeß handelt, an dem Reflexreize – etwa solche, die beim Flossenschwingen in Haut oder Muskeln entstehen können – nicht ursächlich beteiligt sein müssen, ist experimentell erwiesen. Nur nebenbei sei noch erwähnt, daß es möglich ist, den M-Effekt durch ein physikalisches Modell mit in bestimmter Weise verkoppelten trägheitsfreien rhythmischen Bewegungsabläufen formal genau nachzuahmen².

Worin mag nun der M-Effekt chemophysikalisch bestehen? Die Frage hängt mit derjenigen nach der Natur der rhythmischen Automatie selbst eng zusammen. Handelt es sich, wie ich vermute, um chemische «Schwingungskreise», um eine rhythmische Stoffproduktion, durch welche die automatischen

¹ E. v. HOLST, Pflügers Arch. 237, 655 (1936).

² E. v. HOLST, Erg. Physiol. 42, 228 (1939).

Zellgruppen die motorischen Zellen zu ihren peripheren Entladungsserien anregen? Eine sicher begründete Antwort läßt sich nicht geben; die Chemie verfügt noch nicht über Methoden zur Feinanalyse so hoch empfindlicher Organfunktionen. Man wird sich langsam von außen her (z. B. durch Verabreichung von bestimmten Substanzen auf dem Blutwege) an das Problem herantasten und so zunächst nur Indizien für die mögliche Natur des Vorganges sammeln müssen.

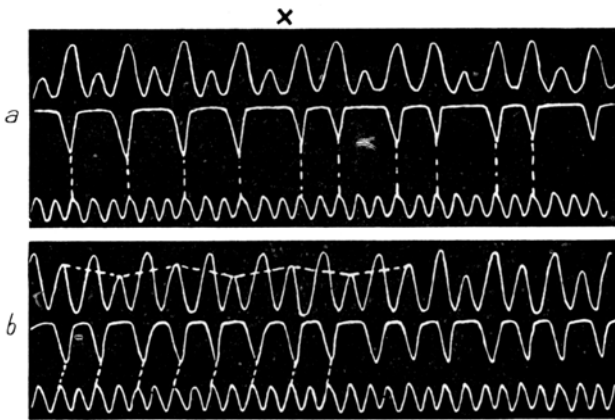


Abb. 6. Komplizierte Bewegungsperioden dreier Flossen eines enthirnten Fisches (*Sargus*). In a: Frequenzverhältnis der Rhythmen (von oben nach unten) zunächst 2:1:3, von der Mitte (x) ab sprunghafter Übergang in 3:2:5 infolge allmählicher Änderung der O_2 -Zufuhr. In b: Frequenzverhältnis 5:3:6. (Die gestrichelten Linien sollen die Übersicht über die Perioden erleichtern.)

Wenden wir uns nun der anderen Gruppe von Erscheinungen zu, den harmonischen Schwingungen! (Abb. 3 und 5). Im reinen Falle, wo keine M-Wirkung beteiligt ist, sind hier die Frequenzen der Einzelrhythmen durchaus voneinander unabhängig und durch äußere Reize, jede für sich, variierbar, wie es dem Wesen überlagerter Schwingungen entspricht. Daß es sich in der Tat um eine physiologische Überlagerung handeln muß, bezeugen viele Daten: wird einer von beiden Rhythmen gehemmt, so tritt die Frequenz des anderen rein hervor; überlagern sich zwei Rhythmen verschiedener Frequenz einem dritten (Abb. 5), so addiert und subtrahiert sich mit ihrer fortlaufenden gegenseitigen Phasenverschiebung auch ihre Wirkung auf den dritten Rhythmus u. a. m.¹. Dieses und manches Weitere scheint dafür zu sprechen, daß diese harmonischen Schwingungen im Rückenmark mit dem M-Effekt nichts Näheres zu tun haben. Doch ist dem nicht so: es zeigt sich nämlich, daß diejenige Phasenlage, in der bei Überlagerung zweier Schwingungen das Maximum der Bewegungsamplitude liegt, immer zugleich auch im Falle einer dazutretenden M-Wirkung die Koaktionslage ist.

Was das bedeuten könnte, darüber deckten erst gewisse Beobachtungen mit mehrfacher Registrierung einer Flossenschwingung eine Spur auf. Ebenso wie eine Extremität aus mehreren in Phasenabständen arbei-

tenden Gliedern, so besteht nämlich die Fischflosse aus mehreren in «Wellenform» schwingenden unabhängig innervierten Flossenstrahlen. Trennt man deren Hautverbindungen und registriert ihre Bewegungen einzeln, so zeigt es sich, daß zwischen ihnen die gleichen Erscheinungen auftreten können, wie zwischen den verschiedenen Flossen: einzelne Strahlen schwingen vorübergehend in abweichender Frequenz, und sogleich wird dann M-Wirkung und Überlagerung seitens ihrer Nachbarn sichtbar. Es spielt sich also im Kleinen das gleiche ab wie zwischen entfernten Zellgruppen im Großen. Diese Erscheinung spricht für eine gewisse «Lockerheit» der Bindung innerhalb der einer Flosse zugehörigen zentralen Elemente, eine Tatsache, die folgender Hypothese Raum gibt: Wenn im Kampf zweier automatischer Rhythmen (= Zellgruppen) verschiedener Frequenz keiner von beiden völlig obsiegt, dann entstehen reine quasiharmonische Schwingungen. Doch kann es leicht vorkommen, daß einzelne Teilgruppen des einen Zellkomplexes sich dem Takt des andern vollkommen anschließen, indem sie sich zugleich von ihren Nachbargruppen funktionell lösen. Dann aber werden die zugehörigen motorischen Zellen durch zwei Reizprozesse verschiedener Frequenz am gleichen Ort erregt, die sich in ihrer Wirkung überlagern, was die Muskelbewegung getreulich in Form von harmonischen Schwingungen widerspiegelt. Diese Vorstellung hat einiges für sich, bewiesen ist sie freilich nicht.

Es erscheint nun angebracht, zwei ordnende Begriffe einzuführen. Wir können alle Koordinationsformen, bei denen die Beziehung der Glieder so wenig schwankt, daß alle rhythmischen Bewegungen übereinstimmende Frequenz haben, unter den Begriff der *absoluten Koordination*, alle anderen, bei denen die Frequenzen verschieden sind und damit Periodenbildungen mannigfacher Art auftreten, unter den Begriff der *relativen* (gleitenden) *Koordination* fassen. Die relative Koordination ist der Gegenstand unseres Interesses, denn nur bei ihr treten die Kräfte sichtbar auf den Plan, die zwar auch bei der absoluten Ordnung, jedoch hier latent, wirksam sind.

Die relative Koordination ist ein bei Gliederfüßern und Wirbeltieren weit verbreitetes Phänomen, welches sogar auch bei Säugern und beim Menschen vorkommt. Daß zum Beispiel gar nicht so selten Hunde mit den Vorder- und Hinterbeinen in verschiedenem Takt laufen, wird zunächst unglaublich erscheinen — aus einem ganz bestimmten, am Schluß dargelegten psychologischen Grunde. Doch Filme beweisen es,

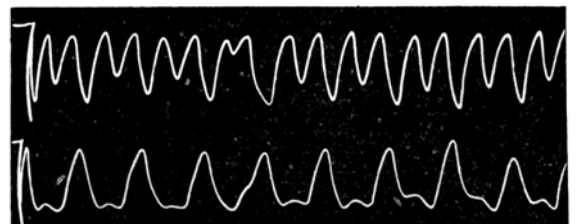


Abb. 7. Willkürliche menschliche rhythmische Armbewegungen im Taktverhältnis 2:1. Anstelle der erstrebten gleichmäßigen Einzelschwingungen treten (unbewußt) harmonische Schwingungen (gegenseitige Überlagerung beider Rhythmen) auf.

¹ E. v. HOLST, Pflügers Arch. 237, 655 (1936).

und deren Auswertung ergibt entsprechende Periodenbildungen, wie wir sie von Fischen kennenlernten¹.

Interessanter noch sind die Verhältnisse beim Menschen: veranlaßt man unvoreingenommene Personen, bei geschlossenen Augen beide Arme in verschiedenem Takt zu bewegen, dann gelingt das den meisten nicht oder sehr unvollkommen; der deutlich gespürte Widerstand ist offenbar das subjektive Korrelat des zwischen beiden Rhythmen wirksamen M-Effekts. Wo es doch gelingt, da treten Periodenbilder auf, die starke M-Wirkung und Superposition verraten (Abb. 7)¹. Dabei kommen die entstehenden Abweichungen von der beabsichtigten Bewegung der Person selbst meist nicht deutlich zum Bewußtsein. Sie treten nicht etwa infolge, sondern trotz der auf die Bewegung hingelenkten Aufmerksamkeit auf. Auch bei nichtwillkürlichen rhythmischen Gliederbewegungen (beim Parkinson-Tremor) ist ferner das Auftreten von relativer Koordination nachgewiesen worden (R. JUNG²).

Nach alldem kann kein Zweifel daran bestehen, daß wir es bei der relativen Koordination und den ihr zugrunde liegenden Vorgängen mit Dingen von ganz allgemeiner Bedeutung zu tun haben. Wir sollten darum die althergebrachten starren Vorstellungen von der nervösen Ordnung verlassen und uns in viel höherem Maße gewöhnen, *dynamisch* zu denken. Man kann leider nicht behaupten, daß sich unsere Anschauungen dadurch vereinfachen, im Gegenteil! vom «primitiv, aber falsch», sind wir auf dem Wege zum «komplizierter, aber richtiger», und unser Wunschziel: «einfach und richtig» liegt noch in weiter Ferne! Doch wird diese Einfachheit nie und nimmer primitive Anschaulichkeit, sondern allein: mathematische Formulierbarkeit heißen.

Indessen haben wir bereits jetzt einen großen Vorteil gewonnen: die *Einheit des zentralnervösen Geschehens*. Wer die alten Reflexvorstellungen verläßt und sich mit der Auffassung dynamischer Gleichgewichte im Nervensystem befreundet, für den besteht nicht mehr eine Kluft zwischen «niederer» und «höherer» zentralnervöser Leistung, zwischen reflektorischer Lokomotion und spontanem «höherem» Verhalten als zwei mit verschiedenem Maße gemessenen Welten, die die Natur — aus wer weiß welch merkwürdigem Zufall! — in *ein und demselben Organ* untergebracht hat. Die Konsequenz aus dieser wiedergewonnenen Einheit beginnt sich bereits zu zeigen: die in niederster Zone des Nervensystems gemachten Entdeckungen scheinen von Bedeutung sowohl für die Physiologie als auch die Psychologie des höchsten Nervensystems, des menschlichen Hirns.

Zum ersten Punkt können wir uns kurz fassen: es ist über 20 Jahre her, daß es HANS BERGER gelang,

auch von der menschlichen Hirnrinde Aktionsströme, und zwar rhythmische von recht langsamem Takt (etwa 10 Schwingungen pro sec) abzuleiten. Diese hirnelektrischen Rhythmen, die ununterbrochen, auch in Schlaf und Narkose, ablaufen und die bei geistiger Aktivität und im Affekt Rhythmen von höherer Frequenz Platz machen, sind seither Gegenstand unübersehbar zahlreicher Untersuchungen geworden, ohne daß ihre Entstehung und Funktion bisher eine einheitliche Klärung erfahren hätte. Bei mehrfacher Ableitung von verschiedenen Stellen der Rinde hat man nun festgestellt (JUNG, HUGGER¹), daß auch zwischen diesen Rhythmen relative Koordination auftreten kann: es gibt Koppelungen und Überlagerungen, es gibt, wie im Fische Rückenmark, einen Wechsel der jeweils «führenden» d. h. den Arbeitstakt der Umgebung beeinflussenden Zone. Was dieser Befund hier für eine Bedeutung hat, ist freilich heute noch eine offene Frage.

Zum zweiten, weitaus merkwürdigeren Punkt, der Beziehung zu «psychischen» Erscheinungen, müssen wir etwas weiter ausholen. Wir sind bisher analysierend vorgegangen, den Blick aufs Einzelne, Trennbare gerichtet. Der M-Effekt ist aber, entsprechend seiner eigenen Aufgabe, Bindungen zu stiften, von «synthetischem» Charakter, und es verlohnt, die umfassenderen «Synthesen» genauer zu betrachten, welche entstehen, wenn mehr als zwei Parteien (d. h. verschiedene Zellgruppen) im Spiel sind, wozu vor allem die Flossensrhythmen einladen. Man sollte zunächst meinen, daß dabei eine undurchsichtige Fülle von Kombinationen möglich wird, doch das Gegenteil ist der Fall: es treten nämlich neue Ordnungsregeln auf den Plan, die zuvor, im engeren Bereich, nicht sichtbar werden konnten. Ganz allgemein macht sich eine starke Tendenz zum Einspielen auf ganzzahlige Frequenzverhältnisse bemerkbar, wodurch Periodenbildungen höherer Ordnung entstehen. Innerhalb der schon bei drei Rhythmen theoretisch sehr großen Zahl von Kombinationsmöglichkeiten, wovon Abb. 6 drei Beispiele gibt, werden immer solche mit relativ einfachen Zahlenbeziehungen (1:2:3, 1:2:4, 1:3:4, 2:3:6, 3:4:6) bevorzugt, wobei die allgemeine Tendenz zu den einfachsten und zugleich stabilsten Ordnungen, wie 1:1:2 und schließlich vor allem 1:1:1 (also zu absoluter Koordination) hinzielt. Durch verschiedene Stärkegrade der M-Wirkung und vor allem der gegenseitigen Überlagerung können die entstehenden Bilder gleichwohl noch mannigfaltig genug sein.

Die neuen, hier sichtbar werdenden Ordnungsregeln lauten nun folgendermaßen: jede Periodenform stellt ein dynamisches Gleichgewicht von einer bestimmten Stabilität (= Unbeeinflussbarkeit durch innere und äußere Zustandsänderungen) dar, das erst bei Überschreiten des zulässigen Bedingungsgebietes — und dann *sprunghaft* — in eine neue Ordnung übergeht

¹ E. v. HOLST, Pflügers Arch. 240, 44 (1938).

² E. v. HOLST, Erg. Physiol. 42, 228 (1939).

¹ H. HUGGER, Pflügers Arch. 244, 309 (1941).

(Abb. 6a). Es handelt sich damit um ein formales Gegenstück zu dem, was in der Psychologie eine «*dynamische Gestalt*» genannt wird. Eine gehörte Melodie, eine gesehene regelmäßige Figur sind «Zeit- bzw. Raumgestalten» mit innerer Ordnungstendenz, mit einem «Gestaltungsdruck», der sich bereits *vor* dem Bewußtwerden auswirkt. (So erscheint z. B. ein gesehener, eingedellter Kreis bereits im negativen Nachbild vollkommen rund.)

Und weiter: Jede Änderung an einer Stelle (z. B. Ausfall einer kleinen automatischen Zellgruppe) hat bei diesen Bewegungsgestalten des Fischrückenmarks Einfluß auf die *ganze* Periodenform, also auf räumlich wie zeitlich entfernte Teilvorgänge. Ganz analog ist auch eine Melodie eine «Zeitgestalt», in der jeder geänderte Einzelton den Charakter des Ganzen wandelt. Und schließlich zeigt sich, wie in den Bewegungsgestalten, so auch in den Gestalten unserer Wahrnehmung, eine Tendenz zu möglichst einfachen Beziehungen («Gesetz der Einfachheit», der «Prägnanz» der Psychologen).

Sollten diese formalen Parallelen zwischen Bewegungsphysiologie und Gestaltpsychologie ein bloßer Zufall sein? Unwahrscheinlich! Wäre die Hypothese zu gewagt: Es ist die «gleiche» Ordnungs- und Vereinfachungstendenz am Werke, die auf der *motorischen* Seite unsere Bewegungen gestaltend, auf der *rezeptorischen* unsere Sinnesreize ordnet, *bevor* sie als «Wahrnehmungen» ins Bewußtsein treten? Es erscheint als ein kurioses Zusammentreffen, daß diese rezeptorische Ordnungstendenz uns solange gehindert hat, die relative Koordination und damit ihr motorisches Gegenstück zu entdecken. Wie viele Augen haben nicht Insekten, Fische, Vierfüßer in ihrer Bewegung beobachtet; warum sah man nichts als starre Gangarten? Weil das Zentralnervensystem, dank seiner immanenten Ordnungskraft, auf dem Wege zum Bewußtsein alle Abweichungen von der «Regel» als «Störungen» wegzuretuschieben sucht, genau so, wie es Unregelmäßigkeiten der Bewegungsapparatur nach Kräften unterdrückt.

Ich glaube, daß diese Fähigkeit des Nervensystems, eine sehr große Vielfalt von Außenbedingungen in eine viel begrenztere Zahl von Ordnungsformen zu überführen, in einer künftigen Theorie der menschlichen Erkenntnis, die auf biologischem Fundament ruht, eine wichtige Rolle spielen muß, denn sie gibt dem Organismus das Mittel in die Hand, an eine *Vielzahl* von Ursachen *eine* Folge zu knüpfen, kurz: «Entscheidungen» zu treffen und danach zu handeln.

Wir sind am Ende unseres Weges; hier beginnt ungebahntes Dickicht. Doch sei, am Schlusse, der Phantasie noch ein wenig Freiheit gestattet: Ich habe oft versucht, mich selbst beim Lösen einer technischen Aufgabe, z. B. der Konstruktion eines Getriebes, genauer zu beobachten. Die Sache scheint mir etwa so vor sich zu gehen: man konzentriert sich auf bestimmte

zu erfüllende Bedingungen und wendet und bewegt diese Ausgangsvorstellungen langsam vor seinem geistigen Auge hin und her — und darin ist (bisweilen) plötzlich die Lösung da, als wäre sie einem unhörbar zugeflüstert. Ich wüßte für diesen Vorgang kein besseres einfaches Modell zu nennen, als das sprunghafte Auftreten neuer Rhythmengestalten im Fischrückenmark, bei allmählichem Verschieben der äußeren Aktionsbedingungen (Abb. 6a). Denn hier wie dort hängt das entstehende Neue einmal von den Gesetzen der inneren Ordnungskräfte, zum zweiten von der äußeren Situation ab; es muß also bei Bekanntsein nur der äußeren Seite als «spontaner Einfall» erscheinen.

Vielleicht ließe sich noch Weiteres mit Hilfe unseres physiologischen Modells dem Verständnis annähern; die «Enge des Bewußtseins» z. B. könnte irgendwie damit zusammenhängen, daß nicht mehrere dynamische Gestalten nebeneinander bestehen können u.a.m. Doch damit genug der vagen Vergleiche, die logisch berechnete Grenzen mißachten, um weit Entferntes zusammenzubringen. Man mag sich zu solchen Versuchen eines konkreten psychophysischen Parallelismus stellen, wie immer man will: die in unserer Zeit vielfach und oft mit Emphase vertretene These, die ordnenden Leistungen des Nervensystems, die wir subjektiv wie objektiv feststellen können, entzögen sich aller exakten Analyse, muß jedenfalls heute im Prinzip als widerlegt gelten. Wir dürfen daher hoffen, in absehbarer Zeit auch die höchsten zentralen Phänomene, die unserem «Bewußtsein» am nächsten stehen, trotz ihrer ungeheuren Komplikation, mit mathematischer Präzision zu erfassen. Daß eine solche Meinung mit einer materialistischen oder auch nur mechanistischen (=physikalistischen) Auffassung vom psychischen Geschehen selbst nichts zu tun hat, bedarf wohl keiner besonderen Betonung. Denn schon vor allem Experiment ist es bereits für den Denkenden entschieden, daß sich seelisches Erleben und Nervenphysiologie, allgemeiner gesagt, Geist und Natur, nirgends schneiden oder begegnen können. Und eben diese Tatsache macht uns das Rätsel der zwischen diesen zwei Welten gleichwohl bestehenden geheimen Verbindung so besonders anziehend und treibt uns, ihm immer weiter nachzuspüren, wie unbedeutend und wie mühsam gewonnen auch jeder Schritt vorwärts auf diesem dunklen Felde sein mag.

Summary

An exact analysis of the coordination of movements in arthropods and vertebrates leads to the rejection of older explanations in terms of reflex physiology and to a dynamic conception of the process in the central nervous system, which admits of representation by a physical model (as well as of a mathematical formulation). This conception carries with it the implication that locomotion is caused by automatic elements that work in the rhythm of locomotion and are prior to the motor elements.

This view stands in close relation to the physiology of the nervous system and to Gestalt psychology.