

# Hirnbioelektrische Untersuchungen zur Frage der $\alpha$ -Wellen beim Kaninchen\*

Von REINHOLD GRÜTTNER

Aus dem ehemaligen Kaiser-Wilhelm-Institut für Hirnforschung, Berlin-Buch

(Z. Naturforschg. 1, 400—410 [1946]; eingegangen am 29. April 1946)

Bei Ableitungen von der Hirnrinde (oder genauer von der Dura) des nicht aufgespannten, nicht narkotisierten Kaninchens fanden sich über der ganzen Konvexität gleichartige, regelmäßige, sinusförmige Potentialschwankungen von etwa 5 bis 7 Hz. Diese „6-Hz-Schwankungen“, die stets vorhanden waren, wenn das Kaninchen sich bewegte, unterscheiden sich deutlich von den erheblich größeren, unregelmäßigeren und durchschnittlich trügeren Potentialsschwankungen, die man von der Rinde des unbeweglich aufgespannten Kaninchens erhält („Feldeigenströme“ nach A. E. Kornmüller). Die „Feldeigenströme“ konnte man auch von der Rinde des nicht aufgespannten Kaninchens ableiten, aber nur, wenn dieses sich vollkommen ruhig verhielt.

Es wird die Frage erörtert, inwieweit die 6 Hz-Schwankungen den  $\alpha$ -Wellen des Menschen, die „Feldeigenströme“, den vom *schlafenden* Menschen abgeleiteten Potentialsschwankungen entsprechen.

Die fruchtbare Weiterentwicklung der hirnbioelektrischen Forschung wird dadurch behindert, daß die Ergebnisse der *tierexperimentellen* Untersuchungen mit den am *Menschen* gemachten Befunden immer noch nicht völlig in Übereinstimmung gebracht werden konnten. Denn da man beim Menschen im wesentlichen auf die Ableitung der durch die Kopfhaut erfassbaren, von der Hirnrinde der Konvexität stammenden Potentialsschwankungen angewiesen ist und eine Ableitung von tiefer liegenden Hirnabschnitten oder auch von anderen Rindengebieten kaum möglich ist, wird ein wirkliches Verständnis der am Menschen beobachteten hirnbioelektrischen Erscheinungen nur durch das Tiereperiment zu erzielen sein. Solange aber die Frage ungeklärt oder auch nur in erheblichem Maße strittig ist, inwieweit die im Tiereperiment gemachten Beobachtungen sich auf den Menschen übertragen lassen (und umgekehrt), wird ein sicheres Vorwärtsschreiten auf diesem Forschungsgebiet nicht möglich sein.

Für die spontane elektrische Aktivität des menschlichen Gehirns (soweit sie sich durch Ableitung von der Kopfhaut erfassen läßt) ist der von H. Berger<sup>1</sup> entdeckte  $\alpha$ -Rhythmus charakteristisch, wenn man von kleineren, frequenteren,

bisher wegen ihrer Kleinheit noch nicht genauer erforschten Schwankungen ( $\beta$ -Wellen nach Berger) absieht. Es dürfte heute, insbesondere durch die Untersuchungen von A. E. Kornmüller und R. Janzen<sup>2</sup> sowie M. A. Rubin<sup>3</sup> als entschieden gelten, daß es keine bevorzugten Orte (wie etwa den occipitalen Fokus Adrians<sup>4</sup>) für die Entstehung des  $\alpha$ -Rhythmus gibt, sondern *alle* Teile der Hirnrinde imstande sind,  $\alpha$ -Wellen, also annähernd sinusförmige Potentialsschwankungen, deren Frequenz zwischen 8 und 12 Hz liegt, zu produzieren. Diese  $\alpha$ -Wellen zeigen zwar bezüglich ihrer Amplitude und Frequenz, bezüglich ihrer Phase und der Kontinuität ihres Auftretens gewisse lokale Unterschiede, jedoch ist der Grundtypus der Schwankungen bei einem gesunden, wachen, nicht ermüdeten Menschen über der ganzen Konvexität der gleiche (s. Abb. 5 A). Im Gegensatz hierzu ist die Frage, ob es auch beim *Tier* über der ganzen Konvexität gleichartige Potentialsschwankungen vom Typ der  $\alpha$ -Wellen gibt, nach wie vor strittig. Gegenüber den grundlegenden Untersuchungen Kornmüllers<sup>5</sup>, der je nach dem architektonischen Feld der Hirnrinde, von dem abgeleitet wurde, einen anderen Typus von Potentialsschwankungen fand, die er daher als

<sup>1</sup> J. Neurophysiol. 1, 313 [1938].

<sup>2</sup> E. D. Adrian u. B. H. C. Matthews. J. Physiol. 80, 1 [1933]; E. D. Adrian u. K. Yamagawa, Brain 58, 323 [1935].

<sup>3</sup> A. E. Kornmüller, Die bioelektrischen Erscheinungen der Hirnrindenfelder, Thieme Leipzig 1937.

\* Die Arbeit ist im Winter 1942/43 entstanden.

<sup>1</sup> Das Elektrenkephalogramm des Menschen, Nova acta Leopoldina, N. F., 6, 173 ff. [1938].

<sup>2</sup> Arch. Psychiatr. 110, 224 [1939]; Z. Neurol. 166, 287 [1939].



*Feldeigenströme*<sup>5a</sup> bezeichnete, wollen andere Autoren auch beim Tier in ähnlicher Weise wie beim Menschen einen  $\alpha$ -Rhythmus gefunden haben<sup>6</sup>. Abgesehen davon, daß teilweise unter unphysiologischen Bedingungen gearbeitet wurde<sup>7</sup>, oder daß man manchen Befunden, wie z. B. denen von Ectors, skeptisch gegenüberstehen muß, hat keiner dieser Autoren Stellung zu der Frage genommen oder eine befriedigende Erklärung dafür gegeben, wie sich ihre eigenen Befunde mit den Befunden Kornmüllers vereinigen lassen. Andererseits haben die einzigen Autoren (H. Rohracher<sup>8</sup> und H. Schaefer<sup>9</sup>), die zu dieser Frage Stellung genommen haben, selber keine hirnbioelektrischen Tierversuche ausgeführt.

Die hier mitgeteilten Versuche sind veranlaßt worden durch zufällige Beobachtungen bei hirnbioelektrischen Untersuchungen am Kaninchen, deren Problemstellung mit der Frage, ob es auch beim Tier  $\alpha$ -Wellen gebe, ursprünglich nichts zu tun hatte. Die Tiere waren auf ein Tierbrett gespannt und zeigten, wie üblich, die von Kornmüller beschriebenen Feldeigenströme. Hierbei kam es vor — das war an sich nichts Ungewöhnliches —, daß die Feldeigenströme vorübergehend eine „Hemmung“ aufwiesen. Die abgeleiteten Kurven zeigten hierbei fast gerade Linien, die sich aber bei genauerem Zusehen als ganz leicht gewellt erwiesen, und bei höherem Verstärkungsgrad traten diese Wellen deutlicher in Erscheinung.

Dieser Befund konnte dann immer wieder gemacht werden. Die Wellen waren auch bei Ableitung von subcortikalen Gebieten vorhanden, und es konnten auch Bedingungen gefunden werden, von denen das Verschwinden der Feldeigenströme und das Auftreten der regelmäßigen, an Amplitude wesentlich kleineren Wellen abhing. Aus Gründen, auf die später eingegangen wird, wurden die Versuche unter möglichst physiologischen Bedingungen, also am nicht aufgespannten, möglichst freibeweglichen Tier fortgesetzt.

<sup>5a</sup> Als Versuchstiere dienten Kornmüller Kaninchen und Affen. Die Kaninchen waren auf ein Tierbrett gespannt, die Affen befanden sich in Pernokton-Narkose.

<sup>6</sup> L. Ectors, Arch. int. Physiol. **43**, 267 [1936], Versuchstier Kaninchen; G. Ito u. K. Kaketa, Tohoku J. exp. Med. **30**, 546 [1937], Versuchstier Kaninchen; F. Bremer, L'activité électrique de l'écorce cérébrale, Paris 1938 (Hermann & Cie.), Hase u. Katze; M. B. Rheinberger u. H. Jasper, Amer. J. Physiol. **119**, 186 [1937], Katze. Ausführliche Literaturnachweise zu dieser Frage finden sich bei Bremer, Rohracher<sup>8</sup> u. Schaefer<sup>9</sup>.

## Methodik

Es wurde von der Dura abgeleitet. Als Elektroden dienten ursprünglich zylindrische Körbchen aus V2A-Stahl, die durch kleine, in den Schädelknochen gebohrte Trepanlöcher auf die Dura gesenkt wurden. Die Befestigung dieser Elektroden erfolgte nach dem Vorbild der von W. R. Heß<sup>10</sup> zur Reizung und Ausschaltung subcortikaler Gebiete angegebenen Elektroden: ein als Elektrode dienendes Körbchen war in eine Fassung eingekittet, mit der es auf die Leitstifte eines am Schädelknochen über dem Trepanloch angeschraubten Sockels aufgesteckt wurde. Mit einem Schräubchen konnte die Fassung an einem der beiden Leitstifte festgeklemmt werden. Diese Elektroden lieferten gute Resultate, solange das Tier sich nicht zu sehr bewegte; bei lebhafteren Bewegungen jedoch zeigten die Registrierungen Störungen, die offenbar durch Erschütterungen der an sich sehr fest sitzenden Elektroden hervorgerufen wurden. Es kam also darauf an, Elektroden von noch geringerer Masse zu finden, die sich gut am Knochen befestigen ließen. Als solche bewährten sich schließlich in hervorragender Weise kleine Schräubchen, die in den Schädelknochen eingedreht wurden und gerade so lang waren, daß sie bis auf die Dura reichten. Diese Schräubchen waren nicht größer als die vorher zum Befestigen der Elektrodensockel benutzten. Nur bestanden sie nicht wie diese aus Messing, sondern aus V2A-Stahl. Sie hatten einen Gewindedurchmesser von 1,2 mm und waren, abgesehen von dem der Dura aufliegenden Ende, mit Bakelitlack überzogen, um seitliche Einstreuungen von Potentialschwankungen durch den Knochen zu verhindern.

An die Schräubchen war ein sehr dünner, isolierter Kupferdraht angelötet, der vor dem Versuch nach Art einer Schraubenfeder auf einen Bleistift gewickelt wurde. Dadurch entstand eine sehr elastische Zuleitung, die auch bei stärkeren Bewegungen des Tieres nicht so leicht abgerissen werden konnte.

Es wurde unipolar gegen das Nasenbein abgeleitet. Als Indifferente diente eine mit Kochsalzlösung getränkte Wollfaden-Elektrode, die auf dem Nasenbein befestigt wurde. Der Wollfaden befand sich in einem kleinen, dünnwandigen Kupferzylinder von 2,5 mm äußerem Durchmesser, der oben zu einem Gefäß von 5 mm Durchmesser erweitert war, um einen möglichst langen Wollfaden aufnehmen zu können. Dadurch hielt sich der Faden über längere Zeit feucht. Gefäß und Ansatzstück waren je 5 mm lang. Die Befestigung des Kupferzyliniders mit dem nach unten etwas überstehenden Wollfadendoch erfolgte in ähnlicher Weise wie bei den oben erwähnten Körbchen-Elektroden.

<sup>7</sup> So Ito u. Kaketa am curaresierten Tier, Bremer an Katzen, bei denen unter Schonung der Gefäße das Gehirn vom Rückenmark durch einen Schnitt getrennt war (cerveau isolé).

<sup>8</sup> Die elektrischen Vorgänge im menschlichen Gehirn, Barth, Leipzig 1941.

<sup>9</sup> Elektrophysiologie II. Bd., Deuticke Wien 1942.

<sup>10</sup> Die Methodik der lokalisierten Reizung und Ausschaltung subcortikaler Hirnabschnitte, Thieme Leipzig 1932.

Bei den ersten Versuchen diente, da als Eingangsverstärker ein Differentialverstärker benutzt wurde, zur Erdung des Versuchstieres eine Ohrklappe. Diese war aber den Tieren offensichtlich lästig, denn sie versuchten sie abzustreifen. Außerdem wurden die Ableitungen durch Aktionsströme, die von den Ohrmuskeln stammten, gestört. Später wurde daher unter Verzicht auf das Differentialprinzip die Ohrklappe fortgelassen.

Zum Anbringen der Elektroden wurde das Versuchstier nach dem Anlegen eines Kopfhalters auf ein Tierbrett gespannt, dann wurde unter Lokalanästhesie die Kopfhaut durch einen möglichst weit nach vorn reichen den Längsschnitt gespalten, die Kopfhaut zurückgeschlagen und das Periost abgeschabt. Nach Anbringen der Elektroden, deren genaue Lage bei der Mitteilung der Versuchsergebnisse angegeben wird, wurde, und zwar meist von drei Stellen gleichzeitig, zunächst vom aufgespannten Tier abgeleitet; einmal, um den Sitz der Elektroden zu kontrollieren, und dann, um die Aktionsströme des aufgespannten und des frei beweglichen Tieres miteinander vergleichen zu können. Hierauf wurde das Tier vorsichtig aus seinen Fesseln gelöst und in einen geräumigen Kasten auf Stroh gesetzt.

Die Aktionsströme wurden mit dem Polynurographen von Tönnies verstärkt und in unmittelbar sichtbarer Tintenschrift aufgezeichnet.

Es wurden im ganzen sechs Kaninchen benutzt, von denen fünf Angora-Kaninchen waren und ein (braunes) Kaninchen einer anderen Rasse angehörte.

### Versuchsergebnisse

Vor der Besprechung der hirnbiologischen Ergebnisse muß kurz auf das Verhalten der Tiere während des Versuches eingegangen werden, da die Kenntnis dieses Verhaltens für die Beurteilung der Versuchsergebnisse wesentlich sein wird.

Vor dem Versuch waren die meisten Tiere, die sich in dem oben erwähnten Kasten befanden, sehr lebhaft: sie schnupperten ständig umher, waren fast ununterbrochen in Bewegung und versuchten immer wieder, über den Rand des Kastens zu steigen. Auf den Versuch, den Kopfhalter anzubringen, reagierten die meisten Tiere, wenn man nicht sehr vorsichtig zu Werke ging, leicht mit starken Abwehrbewegungen. Sobald jedoch der Kopfhalter, der stark auf das Nasenbein drückt, angebracht war, ließen die Abwehrbewegungen in vielen Fällen wesentlich nach, und man konnte die Tiere ohne besondere Mühe auf das Tierbrett festspannen. Während der Operation waren (bei ausreichender Lokalanästhesie) an den Tieren irgendwelche Schmerz- oder sonstige Reaktionen nicht wahrzunehmen. Nach der Operation verhielten sich die aufgespannten Tiere im allgemeinen völlig ruhig. Jedenfalls deutet absolut nichts darauf hin, daß ein aufgespanntes Tier sich in ängstlicher Erregung befindet, wie Rohracher annimmt. Beim Aspannen von dem Tierbrett machten die Tiere meist heftige Abwehrbewegungen, und man mußte sie gut festhalten, damit sie sich nicht die Elektroden, deren Zuleitungen an einem Klemmbrett befestigt waren, ausrissen. Nach dem

Aspannen lagen die meisten Tiere eine ganze Weile wie erschöpft da, und erst allmählich fingen sie an, sich normal zu bewegen. Das erste zu den Versuchen benutzte Tier versuchte, nachdem es abgespannt war, sich die Elektroden (es handelte sich um die oben erwähnten zuerst benutzten Körbchen-Elektroden) mit den Vorderpfoten abzustreifen, die übrigen Tiere dagegen fühlten sich durch die Elektroden (abgesehen von der anfangs benutzten Ohrklappe) offenbar nicht belästigt. Die Tiere waren, nachdem sie von dem Tierbrett abgespannt waren, zeitweise genau so lebhaft wie vor dem Beginn des Versuches und fraßen eine vorgelegte Kohlrübe mit offensichtlich großem Appetit. Im ganzen gab es jedoch viel längere Perioden, in denen die Tiere vollkommen unbeweglich, den Kopf in eine Ecke des Kastens gesteckt, dasaßen. Die Augen hatten die Tiere hierbei meist geöffnet, jedoch gab es auch Tiere, die die Augen zeitweise schlossen, wobei sie — wie Tiere oft tun, wenn sie schlafen — mit der hinteren Körperhälfte auf der Seite lagen, statt wie sonst auf den Hinterbeinen zu sitzen. Noch ein auffallender Unterschied war an den Tieren vor und nach dem Aufspannen auf das Tierbrett zu bemerken. Nach dem Aspannen waren die Tiere außerordentlich scheu. Trat man an den Kasten heran und versuchte, sie anzufassen, so duckten sie sich ganz in sich zusammen und saßen mit stieren Augen völlig unbeweglich da. In dieser Haltung blieben sie oft noch längere Zeit sitzen, nachdem man sich von dem Kasten entfernt hatte. Vor der Operation konnte ein solches Verhalten nie beobachtet werden.

Bei den im folgenden zu beschreibenden Versuchen wurde von je drei Stellen der linken und der rechten Hemisphäre abgeleitet, von denen je zwei symmetrisch zur Pfeilnaht lagen. Die ungefähre Lage der Elektroden in bezug auf die Hirnrinde wurde durch Vergleich mit einem von Rose stammenden Kaninchenschädel festgestellt, auf dem die architektonische Gliederung der Großhirnrinde eingetragen war. Eine genauere histologische Lokalisation der Ableitestellen erschien unnötig, da es bei den Versuchen, die einen mehr orientierenden Charakter haben sollten, auf eine feinere Differenzierung der Ergebnisse zunächst nicht ankam. Bei den abgebildeten Kurven handelt es sich um gleichzeitige Ableitungen von drei Stellen der rechten Hemisphäre (1, 2, 3), von denen die vorderste über der area praecentralis granularis (ar. praec. gr.), die mittlere über dem Parietalfeld ar. par. 3 (vielleicht auch etwas weiter hinten über dem von Rose als ar. par. 3 + str. bezeichneten Feld), die hinterste über der area striata (ar. str.) lag. Die Ableitungen von den symmetrisch dazu gelegenen Stellen der linken Hemisphäre ergaben keinen faßbaren Unterschied gegenüber den Ableitungen von der rechten Hemisphäre.

Es sei zunächst das wichtigste Ergebnis der Versuche vorweggenommen. Es zeigte sich, daß man bei der Ableitung vom *nicht* aufgespannten Tier im allgemeinen Kurven erhält (Abb. 1 A), die sich wesentlich von den vom aufgespannten Tier stammenden Kurven (Abb. 1 B) unterscheiden.

Letztere stimmen überein mit den von Kornmüller beschriebenen *Feldeigenströmen* des Kaninchens. Die Bezeichnung „*Feldeigenströme*“ soll daher zur Kennzeichnung dieses Kurventyps beibehalten werden. Ihr hervorstechendstes Merkmal sind die auf allen drei Ableitungen vorhandenen unregelmäßigen, großen tragen Schwankungen, die über 2 und 3 teilweise (aber keines-

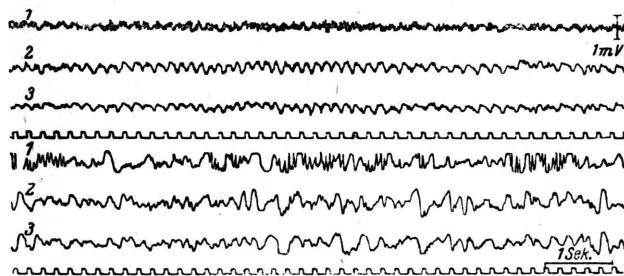


Abb. 1. A und B: Gleichzeitige Ableitungen von der ar.praec.gr. (1), von der ar.par. 3 (2) und der ar.str. (3). A: Tier nicht aufgespannt. Über der ganzen Konvexität gleichartige, sinusförmige Schwankungen mit einer Frequenz von etwa 5—7 Hz. B: Tier aufgespannt. Die Potentialschwankungen sind erheblich größer und unregelmäßiger. Vorwiegend träge Schwankungen. Auf Ableitung 1 Gruppen von 15-Hz-Schwankungen. Papierge- schwindigkeit 33 mm/sec.

wegs immer) gleiche, über 1 jedoch davon deutlich verschiedene Ablaufsformen besitzen. Außerdem zeigt die Ableitung 1 von der ar. praec. gr. für diese Region typische, auf den beiden anderen Ableitungen nicht vorhandene Gruppen von Schwankungen mit einer Frequenz von etwa 15 Hz (im folgenden kurz als „15-Hz-Gruppen“ bezeichnet).

Ein ganz anderes, von dem unregelmäßigen Kurvenbild der Feldeigenströme gänzlich verschiedenes Aussehen zeigen die vom nicht aufgespannten Tier abgeleiteten Kurven. Sie setzen sich zusammen aus erheblich kleineren, sehr regelmäßigen sinusförmigen Schwankungen, deren Frequenz zwischen etwa 5 Hz und 7 Hz liegt. Diese Potentialschwankungen, die kurz als „6-Hz-Schwankungen“ bezeichnet werden sollen, sind in gleicher Weise auf allen drei Ableitungen vorhanden, wenn es auch Unterschiede in der Größe der Schwankun-

gen über den einzelnen Regionen gibt. Und zwar waren in allen Versuchen die Amplituden der Schwankungen praecentral<sup>11</sup> am kleinsten und parietal am größten. Die Amplituden der von der ar.str. abgeleiteten 6-Hz-Schwankungen lagen im allgemeinen zwischen diesen beiden Extremen, jedoch waren die Amplituden der von *verschiedenen* Stellen der ar.str. abgeleiteten Schwankungen unter sich keineswegs gleich, vielmehr nahmen sie in kaudaler Richtung ab. (Diese Verhältnisse müssen im einzelnen noch genauer studiert werden.)

Das oben wiedergegebene Hauptergebnis der Untersuchungen trifft allerdings, wie schon betont wurde, nur im *allgemeinen* zu; denn es kann vorkommen, daß man auch vom freibeweglichen Tier Kurven erhält, die den Kurven B der Abb. 1 ähnlich sind, wie man andererseits auch vom aufgespannten Tier Kurvenstücke ableiten kann, die mit den Kurven A der Abb. 1 übereinstimmen. Um also über die physiologische Bedeutung der einen oder anderen Art von Potentialschwankungen etwas aussagen zu können, wird es wesentlich darauf ankommen, die Bedingungen zu kennen, unter denen beide Arten von Potentialschwankungen auftreten.

Schon einleitend wurde erwähnt, daß die Feldeigenströme, die man gewöhnlich vom *aufgespannten* Tier ableitet, gelegentlich spontan, d. h. ohne daß sich eine bestimmte Ursache ermittelten ließ, eine Hemmung erfuhren und gleichzeitig kleine regelmäßige Potentialschwankungen, also 6-Hz-Schwankungen, auftraten. Diese Hemmung der Feldeigenströme mit dem gleichzeitigen Auftreten von 6-Hz-Schwankungen ließ sich auch willkürlich hervorrufen, wenn man Sinnesreize verschiedenster Art auf das Tier wirken ließ: Kneifen des Versuchstieres, stärkere Geräusche (Klatschen), Geruchsreize (Blasen von Zigarettenrauch gegen die Nase des Versuchstieres) hatten die gleiche Wirkung. *Lichtreize* dagegen brachten, im Gegensatz zu den gleich zu beschreibenden Versuchen am freibeweglichen Tier, die Feldeigenströme meist nicht zum Verschwinden. Die Dauer des Verschwindens der Feldeigenströme bzw. des Auftretens der 6-Hz-Schwankungen, die meist mehrere Sekunden betrug, schien mit der Stärke und der Dauer des Reiz-

<sup>11</sup> Bei den kleinen raschen Potentialschwankungen, von denen die 6-Hz-Schwankungen der praecentralen Ableitung (auch auf den Abbildungen 2, 3 und 4) überdeckt sind, handelt es sich offenbar um Muskelaktionsströme, die in die nahe dem Orbitalrand gelegene Elektrode hineingestreut sind.

zes zuzunehmen. Bemerkenswert ist, daß die vom aufgespannten Tier abgeleiteten 6-Hz-Schwankungen stets bedeutend kleiner waren als die vom frei-beweglichen Tier abgeleiteten.

Bei letzterem ließen sich, wie gesagt, ebenfalls beide Arten von Potentialschwankungen beobachten, und zwar traten Feldeigenströme beim frei-beweglichen Tier nur dann auf, wenn das Tier

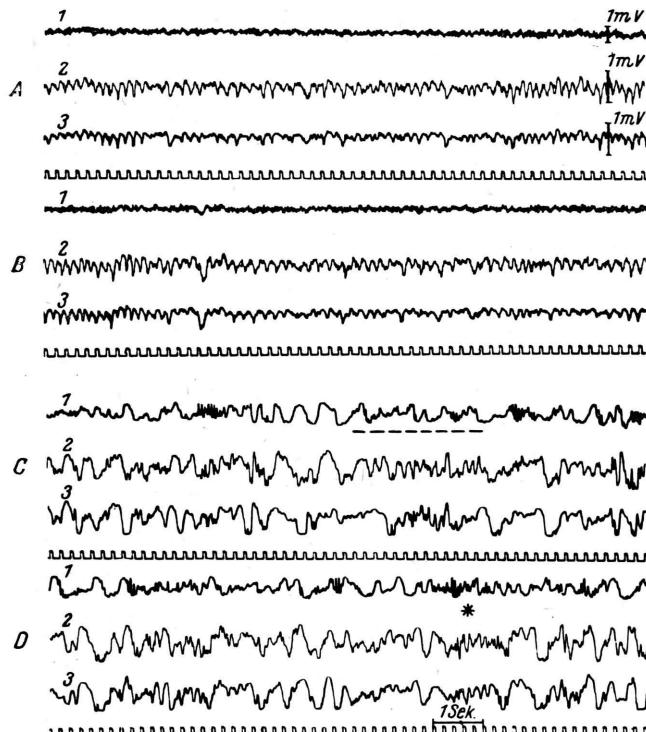


Abb. 2. Dieselben Ableitungen wie Abb. 1 A und B (fortlaufend registriert): Das Tier bewegt sich im Kasten hin und her. C und D (fortlaufend registriert): Das Tier hat längere Zeit völlig still gesessen. Näheres im Text. Papiergeschwindigkeit 20 mm/sec.

absolut still saß (oder lag, s. oben), dagegen niemals, wenn das Tier sich bewegte. Sobald das Tier in Bewegung war, sei es, daß es nur den Kopf bewegte, sei es, daß es im Kasten umherhoppelte oder sich hochaufrichtend versuchte, über den Rand des Kastens zu klettern, stets waren 6-Hz-Schwankungen vorhanden. Lag oder saß das Tier, nachdem es eine gewisse Zeit in Bewegung gewesen war, längere Zeit still, so konnte man häufig einen allmählichen, manchmal auch einen mehr plötzlichen Übergang von den 6-Hz-Schwankungen zu den Feldeigenströmen beobachten. Einen solchen allmählichen Übergang zeigt Abb. 3<sup>12</sup> (Streifen A bis

F dieser Abb. sind fortlaufend registriert). Zunächst war das Tier längere Zeit in sehr lebhafter Bewegung gewesen. Ein Ausschnitt aus den hierbei registrierten Kurven ist auf den fortlaufend registrierten Streifen A und B der Abb. 2 wieder gegeben, die wieder über allen Ableitstellen regelmäßige Potentialschwankungen von 5–7 Hz zeigen. Einige Zeit später blieb das Tier ganz ruhig in einer Ecke des Kastens sitzen. Dabei zeigten die Potentialschwankungen zunächst während längerer Zeit keine Veränderungen gegenüber A und B der Abb. 2; bis dann plötzlich eine kurze Gruppe großer träger Schwankungen auftrat (2. Hälfte von A der Abb. 3). Diese Gruppe ist das erste Anzeichen der sich nunmehr vollziehenden Veränderung des hirnbioelektrischen Zustandsbildes. Zunächst bleibt das Hirnstrombild so wie vor dem Auftreten der trägen Gruppe, jedoch schon wenige Sekunden später (Anfang von C) fangen die Potentialschwankungen an, unregelmäßiger zu werden, dann erfolgt eine kurz dauernde Reduktion der Spannungsproduktion (kurz vor der Mitte von C), hierauf treten (besonders deutlich auf 2) zwei durch träge Schwankungen unterbrochene Gruppen von Potentialschwankungen auf, deren Frequenz annähernd der Frequenz der vorhergehenden 6-Hz-Schwankungen entspricht, deren Amplitude jedoch bedeutend größer ist, und anschließend (Anfang von D) erscheint auf 2 und 3 eine Gruppe von großen, trägen Schwankungen, während gleichzeitig auf 1 eine 15-Hz-Gruppe zu sehen ist. Damit ist eigentlich der Übergang zum Bild der „Feldeigenströme“ vollzogen. Aber noch einmal werden diese abgelöst durch plötzlich wiederauftretende 6-Hz-Schwankungen. Nicht lange jedoch, und aus den wieder unregelmäßig werdenden 6-Hz-Schwankungen (E) entwickelt sich wie zuvor das Bild der Feldeigenströme (F), die anschließend an F für längere Zeit fast ununterbrochen das Kurvenbild beherrschten, wobei das Tier dauernd unbeweglich in einer Ecke des Kastens saß. Nur gelegentlich wurden die Feldeigenströme von kurzen Strecken mit 6-Hz-Schwankungen unterbrochen. Hierbei erfuhrn die Feldeigenströme im Laufe der Zeit be-

<sup>12</sup> Man beachte bei den Abb. 2, 3 und 4, daß der Verstärkungsgrad für die Ableitung 1 nur halb so groß war wie für die Ableitungen 2 und 3 (s. die Eichstriche). Er wurde herabgesetzt, weil die Gipfel der großen trägen Schwankungen auf Ableitung 1 teilweise abgeschnitten wurden, wie Abb. 1B zeigt. Ferner beachte man, daß die Papiergeschwindigkeit bei den Registrierungen der Abb. 2, 3 und 4 nur 20 mm/sec betrug, bei den Registrierungen der Abb. 1 dagegen 33 mm/sec.

merkenswerte Änderungen. Man vergleiche die fortlaufend registrierten Streifen *C* und *D* der Abb. 2 mit dem Streifen *F* der Abb. 3. Erstere sind mehrere Minuten *nach* letzterem registriert. Man

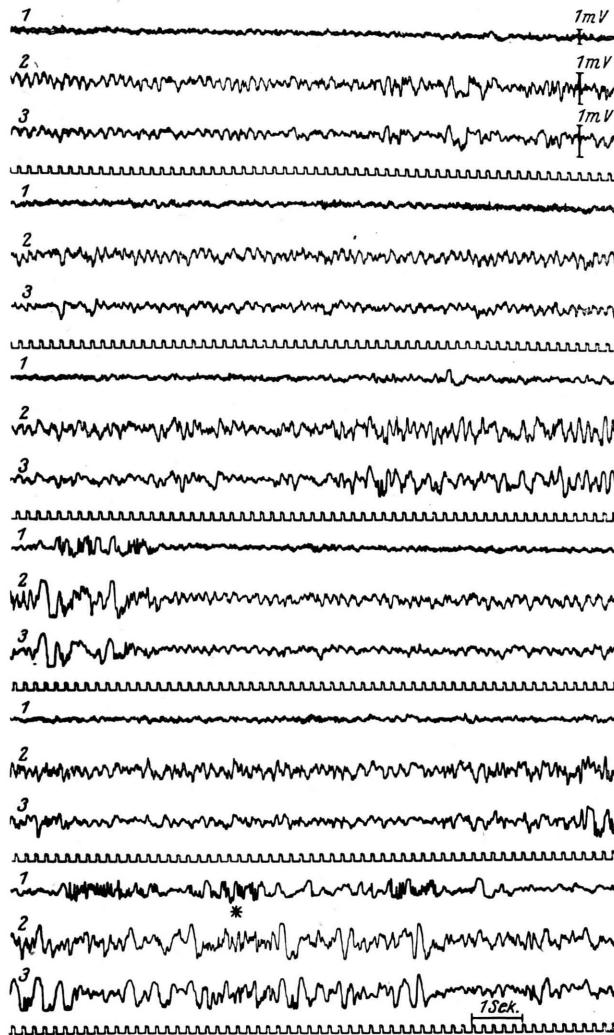


Abb. 3. Dieselben Ableitungen wie Abb. 1, fortlaufende Registrierung vom stillsitzenden Kaninchen. Allmählicher Übergang von dem Bild der 6-Hz-Schwankungen in das Feldeigenstrombild. Näheres im Text. Papiergeschwindigkeit 20 mm/sec.

sieht, daß auf *C* und *D* der Abb. 2 die großen, unregelmäßigen, tragen Schwankungen noch erheblich tragen geworden sind als auf *F* der Abb. 3 und auch die 15-Hz-Gruppen über der Ableitungsstelle 1 sich verändert haben: sie sind wesentlich kürzer und die Amplituden der Schwankungen im ganzen kleiner geworden. Manchmal sind sie nur

gerade eben noch angedeutet wie an der durch eine punktierte Linie markierten Stelle auf *C* der Abb. 2.

Hierbei seien einige Bemerkungen über die 15-Hz-Schwankungen eingeschaltet. Oben wurde gesagt, daß diese für die ar.praec.gr. typisch seien. Wenn man den vom aufgespannten Tier stammenden Streifen *B* der Abb. 1 betrachtet, so hat man auch durchaus diesen Eindruck. Auf vielen vom freibeweglichen Tier abgeleiteten Kurven finden sich jedoch gleichzeitig mit den 15-Hz-Schwankungen der ar.praec.gr. auch auf den anderen Ableitungen Gruppen von Schwankungen derselben Frequenz, nur sind hier die Amplituden meist kleiner, oder aber die raschen Schwankungen sind größeren tragen Schwankungen so aufgelagert, daß sie nicht in so deutlichen Gruppen in Erscheinung treten wie über der ar.praec.gr. Letzteres ist z. B. der Fall zu Beginn des Streifens *D* der Abb. 3, kurz bevor die 6-Hz-Schwankungen auftreten. Aber auch an der durch einen Stern markierten Stelle von *F* der Abb. 3 hat man durchaus den Eindruck, daß der 15-Hz-Gruppe auf Ableitung 1 ähnliche Gruppen auf den Ableitungen 2 und 3 entsprechen. Einen sehr bemerkenswerten Befund zeigt die durch einen Stern markierte Stelle auf *D* der Abb. 2, welcher Streifen, wie oben angegeben, mehrere Minuten nach *F* der Abb. 3 registriert wurde. Auf Ableitung 1 (ar.praec.gr.) ist hier eine 15-Hz-Gruppe zu sehen, auf Ableitung 3 dagegen (ar.str.) gleichzeitig eine Gruppe von Schwankungen, deren Frequenz etwa  $7\frac{1}{2}$  Hz, also die Hälfte der Frequenz der 15-Hz-Gruppen beträgt, während auf Ableitung 2 (ar.par. 3) eine Gruppe von Schwankungen vorhanden ist, die sozusagen ein Übergangsstadium von der 15-Hz- zur  $7\frac{1}{2}$ -Hz-Gruppe darstellt. Denn die größeren Schwankungen dieser Gruppe haben eine Frequenz von  $7\frac{1}{2}$  Hz, einigen derselben ist jedoch je eine kleine Zacke aufgelagert, deren jede offenbar ein Äquivalent einer entsprechenden Schwankung der 15-Hz-Gruppe darstellt. Es hat hier zweifellos, gleichzeitig mit der Zunahme der Länge der großen tragen Schwankungen, eine Frequenzhalbierung der 15-Hz-Gruppen stattgefunden. Etwas Ähnliches findet sich auch darüber auf Streifen *C*. Diese Feststellungen werden bei der Diskussion der Frage nach der physiologischen Bedeutung der Feldeigenströme zu berücksichtigen sein.

Weiter oben wurde mitgeteilt, daß sich bei dem aufgespannten Tier durch Sinnesreize der verschiedensten Art eine vorübergehende Hemmung der Feldeigenströme mit gleichzeitigem Auftreten von 6-Hz-Schwankungen erzielen ließ. Genau dasselbe konnte am nicht aufgespannten Tier beobachtet werden. Ein Beispiel dafür bringt Abb. 4. Der Sinnesreiz (Pfeil auf Streifen *B*) bestand in einem leisen Klopfen. Man sieht, wie im Moment des Klopfens die Feldeigenströme verschwinden und dafür 6-Hz-Schwankungen auftreten. Dieses Auftreten der 6-Hz-Schwankungen, während dessen an dem ganz still sitzenden Tier keine Veränderung wahrzunehmen war, dauert nur wenige Sekunden; etwa vom Beginn des Streifens *C* ab entwickelt sich all-

mählich wieder das unregelmäßige Bild der Feld-eigenströme. Hierbei ist noch auf einen bemerkens-werten Befund aufmerksam zu machen, den Abb. 4 zeigt. Man beachte die auf Streifen B, Ableitung 1, durch Kreuze markierten monophasischen, nach oben gerichteten Schwankungen. Diese gehören an sich nicht zu dem während ihres Auftretens vor-handenen 6-Hz-Wellenbild. Jedenfalls konnten sie niemals beobachtet werden, wenn das Tier sich be-wegte. Dagegen waren sie, wenn das Tier still saß, häufig Vorboten des allmählichen Überganges in

bioelektrischen Zustandsbild entsteht. In anderen Fällen konnte im Anschluß an Sinnesreize ein reines 6-Hz-Wellenbild beobachtet werden.

Oben wurde gesagt, daß es beim aufgespannten Tier im allgemeinen nicht möglich war, durch *optische* Reize die Feldeigenströme zum Verschwinden zu bringen. Beim nicht aufgespannten Tier da-gegen trat dieser Fall häufig ein. Der Übergang von Dunkel zu Hell durch Einschalten einer Lampe im dunkel gehaltenen Versuchsraum oder umge-kehrt bewirkte genau so wie ein akustischer oder ein anderer Sinnesreiz eine Hemmung der Feld-eigenströme und ein Auftreten von 6-Hz-Schwan-kungen.

Es sei schließlich noch erwähnt, daß sich, wie schon einleitend bemerkt wurde, 6-Hz-Schwankungen auch von *subcortikalen* Gebieten ableiten ließen. Sie traten — beim aufgespannten Tier — auf der subcortikalen Ableitung im Anschluß an Sinnesreize stets gleichzeitig mit den Rindenableitungen auf. Waren auf letzteren Feldeigen-ströme vorhanden, so zeigte die subcortikale Ableitung ein sehr unregelmäßiges Kurvenbild. Jedoch war es bis-her noch nicht möglich gewesen, diese Versuche in sys-tematischer Weise unter genauer histologischer Kontrolle der Ableitestellen und beim nicht aufgespannten Tier vorzunehmen. Es soll daher hier nicht weiter darauf ein-gegangen und auf eine Wiedergabe von Abbildungen ver-zichtet werden. Doch sei bemerkt, daß bereits R. Jung und A. E. Kornmüller<sup>13</sup> bei Ableitung vom *Ammons-horn* und *Subiculum* als Reaktion auf Schmerzreize eine länger anhaltende Aktivierung in Form von regelmäßi-geen Wellen mit einer Frequenz von 5—6 Hz gefunden haben. Gleichzeitig hiermit erfolgte eine „Hemmung“ der Aktionsströme des Striatums und der „motorischen“ Rinde.

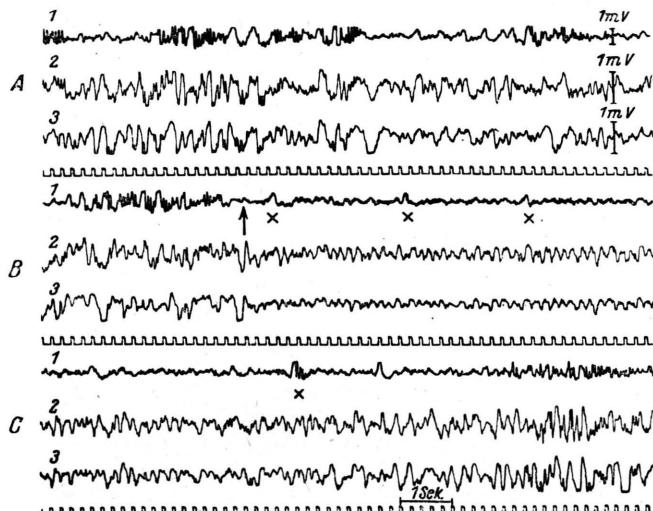


Abb. 4. Dieselben Ableitungen wie Abb. 1, fortlauende Registrierung vom stillsitzenden Kaninchen. Klopfreiz (markiert durch Pfeil auf B) bewirkt vorübergehendes Verschwinden der Feldeigenströme und Auftreten von 6-Hz-Schwankungen. Papiergeeschwindigkeit 20 mm/sec.

das Feldeigenstrombild, oder genauer des Auf-tretens von 15-Hz-Gruppen auf Ableitung 1; denn die 15-Hz-Gruppen, und zwar zuerst ganz kurze, aus nur 2 bis 3 Schwankungen bestehende, dann zunehmend längere, entstanden meist im Anschluß an solche monophasische Schwankungen. Ein An-satz zu einer solchen, im Anschluß an eine mono-phatische Schwankung auftretenden 15-Hz-Gruppe ist auf Streifen C zu sehen (durch Kreuz markiert), während 4 Sek. später (gegen Ende von C) eine voll entwickelte 15-Hz-Gruppe vorhanden ist. Aus dem Gesagten dürfte hervorgehen, daß im vorliegenden Fall das Feldeigenstrombild durch den Sinnesreiz nicht vollständig unterbrochen und durch das 6-Hz-Wellenbild abgelöst wird, sondern in sozusagen rudimentärer Form bestehen bleibt, so daß ein Zwi-schenstadium zwischen dem einen und dem anderen

#### Besprechung der Versuchsergebnisse

Zur Deutung der Versuchsergebnisse ist zu-nächst zusammenfassend festzustellen: Es gibt beim Kaninchen zwei in charakteristischer Weise voneinander verschiedene Arten von Potential-schwankungen: einmal die von Kornmüller be-schriebenen Feldeigenströme. Diese treten *nur dann* auf, wenn das Kaninchen sich in einem Zu-stande körperlicher Ruhe (der Inaktivität) befindet, wobei es gleichgültig ist, ob es sich dabei um eine durch Aufspannen auf ein Tierbrett erzwungene oder eine (beim freibeweglichen Tier) spontan auf-tretende Bewegungslosigkeit handelt. Neben den Feldeigenströmen gibt es jedoch — dies ist das weitere wichtige Ergebnis dieser Untersuchun-gen — noch eine zweite Art von Potentialschwan-

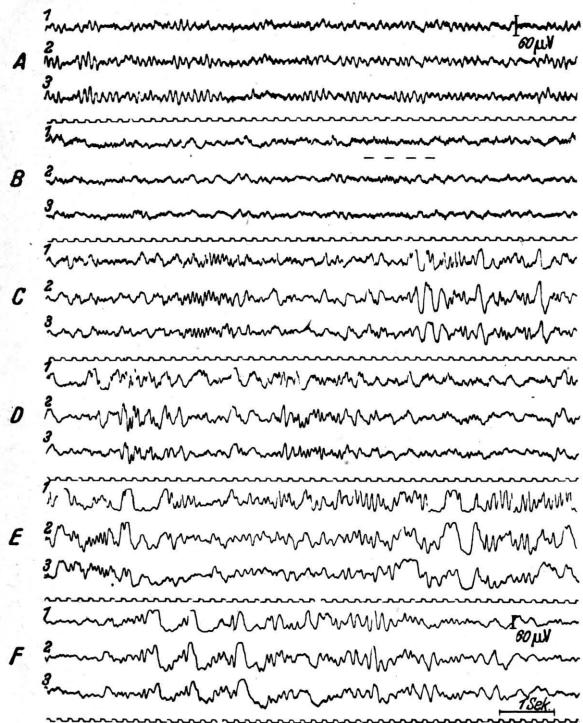


Abb. 5. Versuchsperson Kö. Abänderungen der Rindenpotentiale im Schlaf. Gleichzeitige unipolare Ableitungen von den Punkten 1 (frontal), 2 (zentral) und 3 (occipital). A morgens registriert. Versuchsperson gut ausgeruht. Das für den Wachzustand typische Bild. Die großen Schwankungen haben eine Frequenz von etwa 9 Hz. B-F spät abends registriert. Versuchsperson sehr müde. Ausschnitte aus einer fortlaufenden Registrierung. B Versuchsperson hat sich zum Schlafen hingelegt, ist aber noch längere Zeit wach. Die 9-Hz-Schwankungen fehlen völlig, die Kurven setzen sich vorwiegend aus kleinen unregelmäßigen träge Schwankungen zusammen. C-F Versuchsperson schläft. Zwischen Strecken mit einer gegenüber dem Wachzustand verminderten Spannungsproduktion (ähnlich wie sie B zeigt) Strecken sehr starker Aktivität, die neben unregelmäßigen träge Wellen (im Laufe der Zeit von 4 auf 1,5 Hz abnehmend) regelmäßige Schwankungen auszählbarer Frequenz (14, 10 und 7 Hz) aufweisen. Im Laufe des Schlafes nimmt die Amplitude der Schwankungen zu, ihre Frequenz dagegen ab. Man beachte, daß die Amplitudengrößen der Schwankungen auf F in Wirklichkeit im Verhältnis zu denen der vorangegangenen Registrierungen wesentlich größer sind. Vergl. die Eichstriche auf A und F (D schließt unmittelbar an C an). Papiergeschwindigkeit 33 mm/sec. (Aus R. Grütter u. A. Bonkalo, Arch. Psychiatr. 111, 652 [1940].

lange dauernden Übergangsphasen, in denen das Kaninchen sich in einem inaktiven Zustande befindet.

Hier drängt sich jetzt die Frage auf, ob man bei den gemachten Feststellungen stehen bleiben muß, oder ob vielleicht eine darüber hinausgehende Interpretation der Versuchsergebnisse in der Weise möglich ist, daß man die beiden hirn bioelektrischen Zustandsbilder bestimmten physiologischen Zuständen zuordnen kann, für die das jeweilige motorische Verhalten nur der äußere Ausdruck ist. Es ist ja sicher, daß ein Kaninchen, das sich bewegt, *wach* ist. Ebenso kann man mit Bestimmtheit sagen, daß ein *schlafendes* Kaninchen sich nicht bewegt. Eine eindeutige Zuordnung der hirn bioelektrischen Bilder zu bestimmten physiologischen Zuständen wäre offenbar möglich, wenn auch das Umgekehrte richtig wäre, wenn man also mit Bestimmtheit würde, daß ein Kaninchen, das sich nicht bewegt, schläft. Das ist nun allerdings nicht der Fall, denn es wird zweifellos auch inaktive Phasen geben, in denen das Kaninchen nicht schläft. Doch haben die Versuche ja ergeben, daß es inaktive Übergangsphasen gibt, in denen zunächst das 6-Hz-Bild vorhanden ist, um erst allmählich dem Feldeigenstrombild Platz zu machen.

Außerdem gibt es zu denken, daß es auch beim Menschen zwei voneinander wesentlich verschiedene hirn bioelektrische Zustandsbilder gibt, die einerseits mit den beim Kaninchen gefundenen in vielen Beziehungen große Ähnlichkeit aufweisen und die sich andererseits eindeutig dem Wach- bzw. Schlafzustand zuordnen lassen. Es handelt sich hierbei einmal um das bekannte Bild der  $\alpha$ -Wellen (s. Abb. 5, Streifen A), denen die 6-Hz-Schwankungen des Kaninchens insofern ähnlich sind, als sie wie jene eine annähernd sinusförmige und über der ganzen Konvexität gleiche Ablaufsform besitzen; und dann um ein gänzlich anders geartetes Bild, das für den Schlafzustand charakteristisch ist (s. Abb. 5, Streifen C bis F). Für dieses sind, wie bei den Feldeigenströmen des Kaninchens, einmal unregelmäßige träge, mit der Tiefe des Schlafes an Länge zunehmende Wellen typisch (von den Amerikanern  $\delta$ -waves genannt), die an Amplitude wesentlich größer sind als die  $\alpha$ -Wellen. Außerdem treten, auch hierin also eine große Ähnlichkeit mit den Feldeigenströmen, in unregelmäßigen Abständen spindelförmige Gruppen von Wellen auf, deren Frequenz zu Beginn des Schlafes etwa 14—16 Hz beträgt und mit der Tiefe des Schlafes abnehmen

kungen, deren Ablaufsform im Gegensatz zu den Feldeigenströmen über der ganzen Konvexität die gleiche ist. Diese, die 6-Hz-Schwankungen, treten *stets* dann auf, wenn das Kaninchen in Bewegung, also aktiv ist, und in gewissen mehr oder weniger

kann. Diese „spindles“, wie sie von Loomis und Mitarbeitern<sup>14</sup> genannt werden, sind bei manchen Menschen mehr auf die vorderen Hirnteile beschränkt, bei anderen (wie bei der Versuchsperson der Abb. 5) sind sie über der ganzen Konvexität zu finden.

Auch die 15-Hz-Gruppen des Kaninchens bleiben, wie oben gezeigt wurde, keineswegs immer auf die Ableitung von der ar.praec.gr. beschränkt, sondern finden sich ebenso wie die „spindles“ beim Menschen häufig auch auf Ableitungen von weiter hinten gelegenen Hirnabschnitten. Auch kann die Frequenz dieser Gruppen (jedenfalls über hinteren Hirnabschnitten, wie früher dargelegt) ebenso wie die der unregelmäßigen tragen Schwankungen im Laufe der Zeit abnehmen.

Ist es nun denkbar, daß diese zunächst bloß äußere Ähnlichkeit der vom Menschen und vom Kaninchen abgeleiteten Potentialschwankungen auf tiefer liegende Zusammenhänge hinweist? Ist es also denkbar, daß die 6-Hz-Schwankungen des Kaninchens den  $\alpha$ -Wellen des Menschen, die Feldeigenströme dagegen den vom schlafenden Menschen abgeleiteten Potentialschwankungen entsprechen, oder, anders ausgedrückt, daß die 6-Hz-Schwankungen Ausdruck des Wachzustandes, die Feldeigenströme dagegen Ausdruck des Schlafzustandes des Kaninchens sind?

Eine sichere Beantwortung dieser Frage wäre möglich, wenn man direkte Beweise dafür hätte, daß das Kaninchen tatsächlich schläft, wenn die Hirnrinde Feldeigenströme produziert. Da uns solche Beweise nicht zur Verfügung stehen und auch nicht leicht zu erbringen sein dürften, müssen wir uns darauf beschränken, die für und wider die gemachte Annahme sprechenden Tatsachen abzuwagen.

Gegen die Annahme einer Analogie zwischen den  $\alpha$ -Wellen und den 6-Hz-Schwankungen scheinen zunächst folgende Beobachtungen zu sprechen: Die  $\alpha$ -Wellen sind am besten ausgeprägt und folgen am regelmäßigsten aufeinander, wenn der Mensch sich, obzwar wach, in möglichst vollständiger kör-

<sup>14</sup> A. L. Loomis, E. N. Harvey u. G. Hobart, *Science* [New York] 81, Nr. 2111, 597 [1935]; 82, Nr. 2122, 198 [1935]; *J. Neurophysiol.* 1, 413 [1938].

<sup>15</sup> So fanden z. B. E. D. Adrian u. B. H. C. Matthews (*Brain* 57, 355 [1934]), daß die  $\alpha$ -Wellen bei dem Blick auf eine völlig gleichmäßig erleuchtete Mattscheibe, die das ganze Gesichtsfeld einnahm, ebensogut ausgeprägt waren, als wenn die Augen geschlossen waren, daß sie dagegen bei der unwillkürlichen Beachtung der geringsten Unregelmäßigkeit in der erleuchteten Mattscheibe verschwanden.

perlicher und geistiger Ruhe befindet; dagegen treten sie meist nur vereinzelt oder in kurzen Gruppen auf, falls diese Bedingungen nicht erfüllt sind. Im Gegensatz hierzu erfuhren die 6-Hz-Wellen keine Hemmung, wenn das Kaninchen sich herumschnuppernd im Kasten umherbewegte; ja, im Gegenteil, sie waren dann am regelmäßigsten. Dementsprechend ist es nicht gelungen, durch Einwirkung von Sinnesreizen, insbesondere durch optische Reize, eine vorübergehende Hemmung der 6-Hz-Schwankungen hervorzurufen, so wie das bei den  $\alpha$ -Wellen möglich ist.

Doch ist hierbei folgendes zu bedenken. Bekanntlich sind es vor allem die optischen Sinneseindrücke, bei denen am promptesten eine Hemmung der  $\alpha$ -Wellen eintritt (z. B. beim Augenöffnen), während andere Sinnesreize, z. B. akustische, kaum hemmend auf die  $\alpha$ -Wellen wirken, es sei denn, daß sie überraschend kommen oder daß mit ihnen eine Schreckreaktion verbunden ist. Und zwar ruft zweifellos nicht der optische Reiz als solcher die Hemmung der  $\alpha$ -Wellen hervor<sup>16</sup>, sondern es ist die durch ihn erregte Aufmerksamkeit, die als hemmender Faktor wirksam ist. Exakter und vom Standpunkt des Physiologen richtiger ausgedrückt, sind es wohl die motorischen Begleitvorgänge der Aufmerksamkeit, insbesondere die mit der Beachtung eines Gegenstandes verbundenen Konvergenzbewegungen der Augen<sup>16</sup>, die zur Unterdrückung der  $\alpha$ -Wellen führen. Andererseits ist bekannt, daß das Kaninchen kein *Augentier*<sup>17</sup> ist: es fixiert niemals einen Gegenstand oder folgt ihm mit den Augen. Es braucht daher nicht gegen eine Identität der 6-Hz-Schwankungen mit den  $\alpha$ -Wellen zu sprechen, daß die 6-Hz-Schwankungen gut ausgeprägt waren, obgleich die Kaninchen die Augen geöffnet hatten, und daß sie andererseits unter der Einwirkung optischer Reize keine Hemmung erfuhren.

Auf der anderen Seite erscheint es zunächst sehr unwahrscheinlich, daß ein *aufgespanntes* Kaninchen (dessen Hirnrinde ja vorwiegend Feldeigen-

<sup>16</sup> Vergl. dazu A. E. Kornmüller, *Z. Sinnesphysiol.* 68, 119 [1940].

<sup>17</sup> Die Tatsache, daß das Kaninchen kein Augentier ist, kommt u. a. darin zum Ausdruck, daß bei diesem nach Untersuchungen von Szymanski (*Z. allg. Physiol.* XVIII, 1920) im Laufe von 24 Stdn. ein von Tag und Nacht unabhängiger, häufiger Wechsel zwischen aktiven und inaktiven Phasen stattfand, während bei ausgesprochenen Augentieren nur zwei solche Phasen vorhanden sind, die mit Tag und Nacht zusammenfallen. — Außerdem schläft das Kaninchen wohl meist mit offenen Augen.

ströme produziert) sich in einem fast dauernden Schlafzustand oder zumindest schlafähnlichen Zustand befinden soll.

Hat doch H. Rohracher sogar gemeint, die ganze Versuchssituation, in der sich ein aufgespanntes Kaninchen befindet, sei dazu angetan, das Tier in höchste ängstliche Erregung zu versetzen; schon allein der Umstand, daß es am Operationstisch festgebunden sei und sich wehrlos den operativen Maßnahmen ausgesetzt sehe, rufe eine starke und ständige Unruhe hervor, die sich zweifellos auf das Gehirn auswirke. Ein in ängstlicher Erregung befindliches Tier ist aber sicher wach und befindet sich nicht in einem schlafähnlichen Zustand. Nun ist aber in Wirklichkeit einem aufgespannten Kaninchen im allgemeinen nichts von ängstlicher Erregung anzumerken, es verhält sich vielmehr meist vollkommen ruhig.

Es entsteht also die Frage, ob es denkbar ist, daß ein aufgespanntes Kaninchen in Schlaf oder einen schlafähnlichen Zustand verfällt. Diese Frage muß durchaus bejaht werden. Zunächst ist es eine bekannte Tatsache, daß Kaninchen ebenso wie Meerschweinchen leicht in einen hypnotischen oder Immobilitätszustand versetzt werden können. Unter Umständen genügt es schon, ein Kaninchen eine Zeitlang unbeweglich festzuhalten, um einen hypnotischen Zustand hervorzurufen. Wie eine Durchsicht der einschlägigen Literatur<sup>18</sup> ergab, sind folgende Bedingungen für die Herbeiführung eines hypnotischen Zustandes besonders geeignet: die Verhinderung der normalen Bewegungsfreiheit, die gleichzeitige Einwirkung eines einförmigen Reizes — und zwar ist besonders wirksam ein auf den Kopf des Tieres ausgeübter Druck — und die möglichste Ausschaltung aller übrigen Sinnesreize. Gerade diese Bedingungen sind aber bei einem aufgespannten Tier erfüllt. Weiterhin ist bemerkenswert, daß, wie vor allem Pawlow und seine Schüler nachgewiesen haben, derartige Immobilitätszustände leicht in *echten* Schlaf übergehen können bzw. daß dieselben Bedingungen, die zur Entstehung eines hypnotischen Zustandes führen, geeignet sind, den Schlaf hervorzurufen.

Es liegt demnach durchaus im Bereich der Möglichkeit, daß ein unbeweglich aufgespanntes Tier, bei dem insbesondere durch den Kopfhalter ein starker gleichmäßiger Druck auf den Kopf ausgeübt wird, zunächst in einen hypnotischen Zustand versetzt wird, der nach einiger Zeit in echten Schlaf übergeht. (Die Vermutung, daß es sich so verhalten

<sup>18</sup> Näheres s. Mangold, Tierische Hypnose, Handwörterbuch d. Naturwiss. 5. Aufl., 5. Bd., S. 522 [1934] und die dort angeführte Literatur, besonders Beritoff, Z. Biol. 89, 77 [1929] und Ten Cate, Biol. Zbl. 48, 348 [1928].

könnte und daß infolgedessen die am aufgespannten Tier nur gelegentlich beobachteten 6-Hz-Schwankungen beim nicht aufgespannten Tier die Regel sein könnten, war es übrigens, die zu den vorstehend beschriebenen Versuchen geführt hatte.)

Daß die Feldeigenströme durch Sinnesreize der verschiedensten Art (Geräusche, Kneifen usw.) zum Verschwinden gebracht und von 6-Hz-Schwankungen abgelöst werden können, ließe sich, falls die Feldeigenströme tatsächlich Ausdruck eines schlafähnlichen Zustandes sein sollten, sehr einfach verstehen; nämlich so, daß die betreffenden Reize *Weckreize* darstellen. Beim schlafenden Menschen hat man, wie R. Grütter und A. Bonkálo<sup>19</sup> gefunden haben, etwas ganz Entsprechendes: während im Wachzustande Sinnesreize im allgemeinen eine Hemmung der  $\alpha$ -Wellen zur Folge haben, können im Schlaf, ohne daß die Versuchsperson wach zu werden braucht, auf geringfügige äußere Reize hin über allen Rindengebieten gleichzeitig vorübergehend  $\alpha$ -Wellen — unter gleichzeitigem Verschwinden der für den Schlaf charakteristischen Potentialschwankungen — auftreten.

Daß beim aufgespannten Kaninchen die im Anschluß an Sinnesreize auftretenden 6-Hz-Schwankungen im allgemeinen weniger deutlich ausgeprägt waren als die vom freibeweglichen Kaninchen abgeleiteten, daß außerdem bei letzterem wesentlich geringere Reize nötig waren, um die Feldeigenströme zum Verschwinden zu bringen, als bei jenem, und daß schließlich beim freibeweglichen Tier auch optische Reize<sup>20</sup> dazu imstande waren, beim aufgespannten Tier dagegen nicht, alles dies ließe sich dann so erklären, daß das freibewegliche Tier sich im allgemeinen in einem weniger tiefen Schlafzustand befunden hat und daher leichter erweckbar war als das aufgespannte.

Im ganzen läßt sich sagen, daß sehr vieles für die oben gemachte Annahme spricht, während man kein entscheidendes Argument *dagegen* geltend machen kann. Trotzdem wäre sie erst dann mehr als eine bloße Arbeitshypothese — von allerdings hohem Wahrscheinlichkeitswert —, wenn es gelänge, etwa an Hand des veränderten Muskeltonus, der veränderten Atmung u. dgl. das Vorhandensein eines Schlafzustandes direkt nachzuweisen, oder wenn es möglich wäre, durch vergleichende

<sup>19</sup> Arch. Psychiat. 111, 652 [1940].

<sup>20</sup> Wenn das Kaninchen auch kein Augentier ist, so ist damit doch nicht gesagt, daß Hell- und Dunkelreize überhaupt keinen Einfluß auf den Aktivitätszustand haben müßten.

Untersuchungen, am besten an höheren Säugetieren (Katze, Hund), zu zeigen, daß auch bei diesen ähnlichen Beziehungen zwischen Wach- und Schlafzustand auf der einen und dem bioelektrischen Zustandsbild der Rinde auf der anderen Seite vorhanden sind wie beim Menschen und wie sie beim Kaninchen vorzuliegen scheinen.

Gewisse Anhaltspunkte für das Vorhandensein dergleichen Beziehungen liefern übrigens die hirnbiologischen Untersuchungen von R. Klaue über den Wach- und Schlafzustand der *Katze*. Nach Klaue<sup>21</sup> ist bei dieser der Schlafzustand (oder genauer der nicht sehr tiefe Schlaf) hirnbiologisch charakterisiert durch das Auftreten von unregelmäßigen trügen Schwankungen, die an Amplitude wesentlich größer sind als die erheblich regelmäßigeren Wellen des Wachzustandes. Außerdem traten (besonders deutlich im künstlichen Schlaf durch Veronal, aber auch im natürlichen Schlaf) in unregelmäßigen Abständen Gruppen regelmäßiger Schwankungen von etwa 12 Hz auf. Doch wäre es erwünscht, daß diese Untersuchungen mit einer verbesserten Versuchstechnik wiederholt würden.

Sollte die hier geäußerte Vermutung über die Bedeutung der 6-Hz-Schwankungen und der Feld-

eigenströme zutreffen, so müßte damit die Frage nach der Existenz von „Feldeigenströmen“, also von Potentialschwankungen, die eine für jedes architektonische Feld der Rinde charakteristische Ablaufsform besitzen, aufs neue eingehend geprüft werden. Ferner aber wäre im Zusammenhang mit der Tatsache, daß die 6-Hz-Schwankungen auch von subcortikalen Gebieten abgeleitet werden könnten, ein Weg zur experimentellen Beantwortung der Frage nach dem Ursprung der für den Wachzustand charakteristischen Potentialschwankungen (also beim Menschen der  $\alpha$ -Wellen) gewiesen. Damit würde vielleicht auch ein neues Licht auf jenen verborgenen Mechanismus fallen, der den Übergang vom Wach- in den Schlafzustand und umgekehrt regelt. Daß dabei im Zusammenhang mit gleichzeitigen Ableitungen von der Rinde und von subcortikalen Gebieten u. a. auch die Methoden der Reizung und Ausschaltung subcortikaler Hirnabschnitte anzuwenden sein werden, braucht kaum besonders betont zu werden.

<sup>21</sup> J. Psychol. Neurol. 47, 510 [1937].

## Das einstige und heutige Vorkommen der wilden Weinrebe im Oberrheingebiet

Von FRANZ KIRCHHEIMER

(Z. Naturforschg. 1, 410—413 [1946]; aus Freiburg i. Br. eingegangen am 22. Mai 1946)

Aus einer der Zukunft vorbehaltenen größeren Darstellung werden die heutigen und früheren Standorte der im Oberrheingebiet urwüchsigen *Vitis silvestris* mitgeteilt. Die Verwüstung der stromnahen Wälder durch den Krieg läßt befürchten, daß die wilden Weinreben überwiegend den Untergang fanden und die folgenden Angaben lediglich als ein Nachruf auf das einstige Vorkommen eines der bemerkenswertesten Gewächse der mitteleuropäischen Flora zu bewerten sind.

**M**it dem Auftreten der als *Vitis silvestris* bekannten wilden Weinrebe im Oberrheintal habe ich mich unter besonderer Berücksichtigung der nördlichsten Standorte beschäftigt<sup>1</sup>. Inzwischen wurde die Gesamtheit ihrer früheren und gegenwärtigen Vorkommen zu erfassen versucht. Die Grundlage dieser Erhebung bildete eine Rundfrage bei sämtlichen Forstämtern des Gebietes. Begehungen der dem Rheine benachbarten Wälder dienten zur Prüfung der erhaltenen Angaben und sonstiger Nachrichten über die Standorte der wilden Weinrebe.

<sup>1</sup> Vergl. Wein u. Rebe 46, 15—22 [1944]; Der Deutsche Weinbau 23, 207—209 [1944]. In diesen Darstellungen sind die wichtigsten Schriften über *Vitis silvestris* und ihre nördlichen Vorkommen nachgewiesen.

Den Ablauf dieser Untersuchungen haben die Zeitverhältnisse erheblich beeinträchtigt. Jedoch mußten sie fortgesetzt werden, da die kriegerischen Ereignisse im Oberrheintal und die mit ihnen verbundenen Wehrbauten zu Zweifeln an der weiteren Erhaltung der *Vitis silvestris* veranlaßten. Schwierig hat sich die Erfassung der früheren Standorte nach dem Schrifttum und älteren Akten der Forstbehörden gestaltet. Das für die Durchsicht vorgesehene Material konnte nicht vollständig beschafft werden.

Ein Vorkommen wilder Weinreben in Mitteleuropa wurde früher von den meisten Autoren bestritten oder angezweifelt. Man hat das als *Vitis silvestris* Gmelin beschriebene Gewächs für eine verwilderte Form der