

Aus dem Elektro-Laboratorium der Psychiatrisch-Neurologischen
Universitätsklinik Wien (Vorstand: Prof. Dr. H. HOFF).

Über die Ausbreitung der Makrorhythmen am Gehirn des Menschen und des Kaninchens auf Grund toposkopischer Untersuchungen.

Von
H. PETSCHKE und A. MARKO.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. November 1954.)

Der Gedanke, daß die mit den üblichen Elektroden ableitbaren Makrorhythmen des Gehirns nicht streng lokalisierten, begrenzten Pulsationen von elektrischen Feldern entsprechen, sondern über die Rinde wandern, geht auf BERGER³ zurück. 1933 nahm er nach Feststellung von Seitenasymmetrien des Alphasrhythmus an, daß im EEG „ein in ganz bestimmter Richtung über die Hirnrinde verlaufender Vorgang, eine fortschreitende Tätigkeitswelle“, zum Ausdruck kommt und daß diese Welle in beiden Großhirnhälften von vorn nach hinten verläuft. Obwohl aber seitdem mehr als 20 Jahre verflossen sind, wurde das Hauptaugenmerk bisher immer auf die örtliche Verteilung der Potentiale gelegt und die zeitliche nur insofern berücksichtigt, als es sich darum handelte, makrozeitliche Beziehungen der Tätigkeit festzustellen, etwa als Beschreibung paroxysmaler Erscheinungen oder temporärer Herdzeichen beim Epileptiker. Mikrozeitliche Analysen gewannen erst mit der Entwicklung der Toposkopie durch WALTER²⁸ eine Bedeutung. Innerhalb weniger Jahre wurden mehrere Verfahren angegeben, die wir bei der Beschreibung unseres Toposkops²³ ausführlicher erörterten. Sinn der vorliegenden Darstellung ist, die allgemeine Wanderwellennatur der bioelektrischen Makrorhythmen aufzuzeigen und zu versuchen, die Ursachen ihrer Ausbreitung zu ergründen.

Technik.

Für unsere Untersuchungen benutzten wir das *Multivibrator-Toposkop*, eine Weiterentwicklung des *Photozellentoposkops*, das in diesem Archiv bereits vor kurzem eingehend behandelt wurde und worauf wir verweisen (PETSCHKE u. MARKO²³). Zum Verständnis des Folgenden sei hier kurz nochmals das Prinzip seiner Arbeitsweise dargestellt.

Im Topogramm werden die elektrischen Potentiale über einer geradlinigen Elektrodenreihe in monopolarer Ableitung als Hell-Dunkel-Werte am Leuchtschirm

einer Kathodenstrahlröhre dargestellt, wobei die Elektrodenreihe mit 680 Kipungen/sec elektrisch abgetastet wird. Diese Abtastung erfolgte anfangs durch Widerstandsphotozellen, die aber dem Auflösungsvermögen ziemlich enge Grenzen setzten, weshalb später Multivibratorschaltungen angewendet wurden. Dieses Muster von 8 untereinanderliegenden Leuchtpunkten, die entsprechend den Potentialveränderungen unter den Elektroden heller oder dunkler werden, wird auf einem Film mit 12 bzw. 30 cm/sec registriert. Auf ihm ist somit direkt der Ablauf von Wellen über die Rinde in der Projektion auf die Elektrodenreihe erkennbar. Durch verschiedene Elektrodenanordnungen, z. B. ein Kreuz von je 4 Elektroden als Kreuzarmen, gelingt es ferner, nicht nur die Projektion der einfallenden Welle, sondern ihren tatsächlichen Einfallswinkel und ihre wahre Geschwindigkeit zu erfassen und auch Richtungsänderungen der Abläufe annähernd zu beschreiben.

Mit der Beschränkung auf eine Dimension (Elektrodenreihe) verzichtet diese Methode bewußt auf die flächenhafte Darstellung, da sie damit den Vorteil einer kontinuierlichen Registrierung gewinnt. Ihr Auflösungsvermögen ist durch den Elektrodenabstand, der im Durchschnitt 3–4 cm beträgt, und durch die Abtastgeschwindigkeit ($1/680 \text{ sec} = 1,4 \text{ msec}$) bedingt.

Bei Auswertung der Topogramme ist noch folgendes zu berücksichtigen: Da die Filmgradation des Registrierpapiers zumeist eine steile Kurve darstellt, erfolgt der Umschlag von Dunkel in Hell manchmal kraß ohne kontinuierliche Übergänge. Es müssen dann diese Umschlagpunkte für die Ausbreitung vermessen werden. Sie entsprechen Zeiten gleicher Amplitude. Eine tatsächliche Änderung der Frequenz im Laufe der Ausbreitung liegt nur dann vor, wenn die am Tintenschreiber gleichzeitig aufgenommenen Kurven gleiche Amplituden ergeben; andernfalls wird eine solche nur vorgetäuscht und die Ermittlung der Geschwindigkeit erfolgt durch den Zeitvergleich der Mitten zwischen den beiden Umschlagstellen (die Amplitudenänderung der Potentiale am Schädel ändert auch das Verhältnis Aussteuerung des Kathodenstrahls : Gesamthelligkeit).

Die Geschwindigkeitsprojektion auf die Elektrodenreihe und die Dauer des Ablaufs ergibt sich aus folgenden Formeln:

Dauer des Ablaufs: $\frac{b}{c_f \cdot \tan \alpha}$, Ablaufgeschwindigkeit: $\frac{c_f \cdot \tan \alpha \cdot e}{b^2}$, wobei b Bandbreite des Topogramms, e Elektrodenentfernung 1–8, c_f Filmgeschwindigkeit und α Neigungswinkel des Schattenstreifens im Topogramm sind.

Wenn Frequenz und Ausbreitungsgeschwindigkeit eines Schwingungsvorganges bekannt sind, erhebt sich die Frage nach der Wellenlänge. Denn die Formel $c = v \cdot \lambda$ ist nicht ein durch Beobachtung gewonnenes Naturgesetz, sondern eine mathematische Beziehung, die für jeden Vorgang gilt, der periodisch und mit einer bestimmten Geschwindigkeit abläuft. Sie beantwortet die Frage nach dem räumlichen Abstand des Auftretens zweier Perioden. In diesem Zusammenhang gewinnt die von uns (PETSCHKE²²) 1952 aufgestellte Forderung nach Einführung des Begriffes der „bioelektrischen Wellenlänge der Hirnwellen“ erneut Bedeutung. Die Wellenlänge stellt die Ausdehnung jenes kat- oder anelektrotonischen Feldes dar, das als Potentialberg über die Rinde läuft, was nichts anderes als die im EEG registrierte Welle ist. Denn analog dem Längsschnitt durch eine Wasserwelle, der in der Aufundab-Bewegung eines Korkes an der Wasseroberfläche sein Abbild findet, ist auch der Ausschlag am Kathodenstrahlrohr oder am Schreibsystem in unipolarer Ableitung das getreue Abbild des Profils der unter der Ableitelektrode durchlaufenden Welle.

Die Untersuchungen wurden am uneröffneten Schädel des Gesunden und Epileptikers mit Ag-AgCl-Watte-Elektroden vorgenommen, die Elektrodenwiderstände wurden unterhalb von 10 KOhm gehalten und differierten maximal um 3 KOhm

(Eingangswiderstand des EEG-Gerätes: 2 MOhm). Ferner wurde beim Kaninchen von corticalen und intracerebralen Elektrodenreihen abgeleitet. Die Ableitungen erfolgten mittels eines Ediswan-Mark-II-Tintenschreibers, der infolge seiner Verstärkereigenschaften (getreue Wiedergabe von Frequenzen bis 10 KHz ohne Amplitudenabfall) als Verstärkersystem für die toposkopische Methode besonders geeignet ist. Die Dauer der toposkopischen Aufnahmen wurde auf der Tintenschreiberkurve markiert.

Ergebnisse.

Als mit dem Multivibrator-Toposkop ein neues Beobachtungsmittel zur Verfügung stand, das in geradezu spezifischer Weise das mikrozeitliche Geschehen an der Hirnoberfläche zu untersuchen erlaubte, lag es nahe, durch dieses neue Mikroskop alle möglichen bekannten bioelektrischen Erscheinungen ohne besondere Auswahl zu untersuchen. Dabei zeigte sich wider Erwarten, daß selbst bei den scheinbar unregelmäßigen Vorgängen Wanderwellen das Bild beherrschten, die in verschiedener Richtung und mit verschiedener Geschwindigkeit über die Rinde liefen. Besonders hervorzuheben ist der kontinuierliche, stetige Ablauf dieser Wanderwellen. Die Ausbreitung erfolgt mit gleichförmiger oder nach einer Exponentialfunktion abnehmender Geschwindigkeit, seltener mit zunehmender. Eine sprungweise Änderung der Geschwindigkeit ohne gleichzeitige Änderung von Wellenform und Frequenz konnten wir nicht beobachten. Im Ablauf der Welle kann eine Frequenzverminderung oder -erhöhung (also eine Zu- oder Abnahme der Wellendauer) vorkommen.

Im folgenden wollen wir die Wanderwellennatur der Hirnwellen an Hand verschiedenartiger Phänomene näher erörtern.

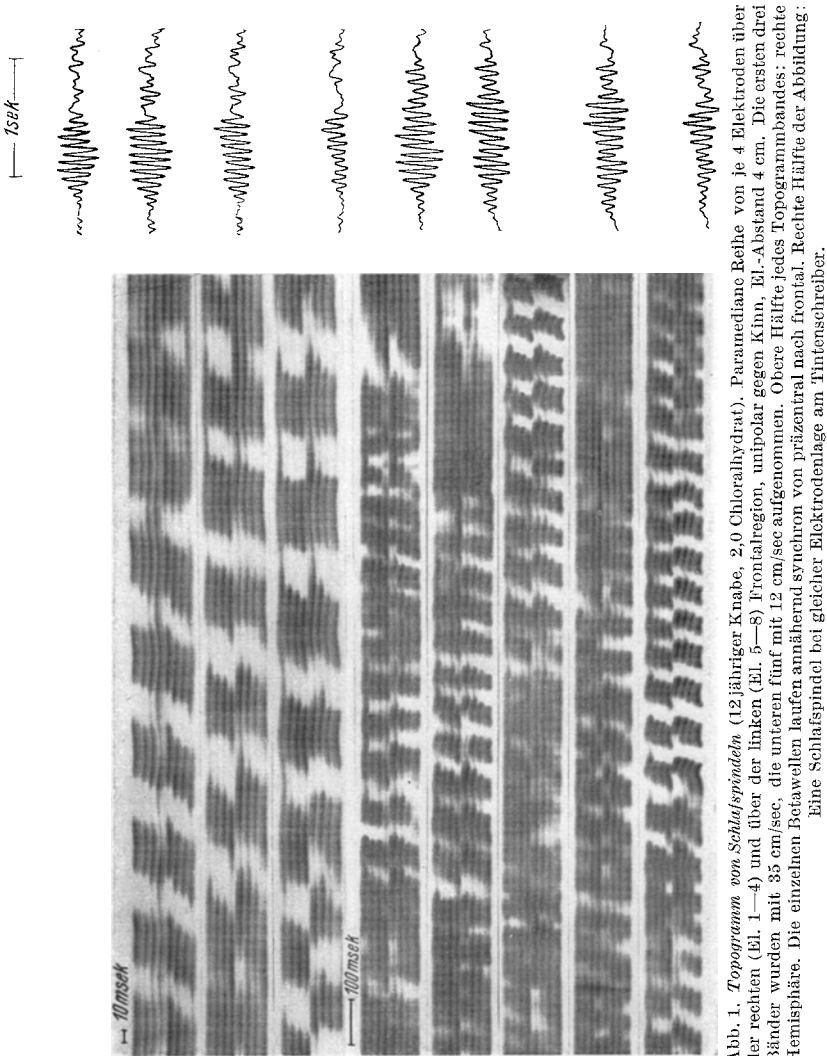
Der Alpharhythmus. Über die Haupteigenschaften der Ausbreitung des Grundrhythmus haben wir vor kurzem berichtet (PETSCHÉ u. MARKO²⁴). Wir wollen uns daher an dieser Stelle mit einer kurzen Skizzierung begnügen. Als Durchschnittsgeschwindigkeit der Alphausbreitung fanden wir Werte von etwa 1—5 m/sec. Höhere und niedrigere Werte sind keine Seltenheit, obwohl 15 m/sec im allgemeinen nicht überschritten werden. Aus der Literatur ist uns nur die Angabe RÉMONDS²⁶ bekannt, welcher bei medianer Ableitung im Durchschnitt 125 cm/sec fand. Die Werte schwanken von Individuum zu Individuum oft beträchtlich. Es handelt sich dabei (eine Frequenz von 10 c/s angenommen) um elektrotonische Felder von 10—50 cm Durchmesser, die über die Rinde laufen und den Alpharhythmus darstellen. Der letzte Wert übertrifft die Ausdehnung des ganzen Schädels zwar bei weitem, was aber nichts zu sagen hat. Denn die Ausdehnung des elektrotonischen Feldes (also die Wellenlänge) ist aus der zeitlichen Differenz der Durchgänge eines Wellenpunktes unter den beiden Meßelektroden errechnet. Der Begriff hat daher nur soweit Geltung, als es sich im Bereich der

Wellenlänge um dieselben elektrischen Bedingungen für das Zustandekommen dieser Schwingung handelt, wie unter dem Bereich der Meßelektroden. Offenbar ist das aber an den Grenzen der Alpharegion, also vor allem in der der Beobachtung zugänglichen Gegend der hinteren Zentralregion, keineswegs mehr der Fall (JASPER¹⁵). Hier fehlen die mikrobiologischen Voraussetzungen für die Entstehung eines regelmäßigen Alpha, so daß an dieser Stelle die Äquipotentialfläche des elektrotonischen Feldes der einzelnen Alphawelle (des Alphafeldes) ziemlich jäh nach 0 abbricht. Aus diesem Grund liegt die Bedeutung des Begriffes „Wellenlänge“ bei Ausdehnungen, die die der Gehirnregion übertreffen, vor allem in der darin enthaltenen Steilheit der Feldverteilungskurve. Es ist klar, daß derartig weit ausgebreitete Potentialberge bei gleicher absoluter Amplitude viel flacher sind als eng begrenzte (kleine Wellenlängen).

Aus den mitgeteilten Werten geht hervor, daß die sensorische Rinde jeweils höchstens von einem derartigen Alphafeld besetzt sein kann. Die Ausbreitung des Alphas dürfte nach allen Seiten wallartig von einem Erregungszentrum aus, dem von ADRIAN u. YAMAGIWA¹ beschriebenen Alphafocus, erfolgen, wobei der Walldurchmesser dem Durchmesser des elektrotonischen Feldes entspricht. Häufig findet sich eine Richtungs-umkehr der Ausbreitung, was auf ein Wandern des Herdes schließen läßt. Eingehendere Untersuchungen über die Art dieser Herdwanderung sowie über die Beziehung von Ausbreitung und Spindelbildung sind zur Zeit noch im Gang.

Die Schlafspindeln. In Abb. 1 wurden die Schlafspindeln bei einem 12jährigen gesunden Knaben unter 2,0 Chloralhydrat im leichten Schlafstadium bifrontal analysiert. Ihre maximale Amplitude betrug 200 μ V. Abgeleitet wurde von zwei paramedianen, parallelen Reihen von je 4 Elektroden (Elektrodenabstand 4 cm). Die beiden vordersten Elektroden befanden sich 2 cm über dem Brauenbogen, die rückwärtigen etwa über der Präzentralregion. Die Spindelbildung ist besonders deutlich an den fünf letzten Bändern des mit 12 cm/sec aufgenommenen Topogramms zu erkennen. Die einzelnen Beta treten deutlich seitensynchron auf. In den etwa 9 sec, die in Abb. 1 festgehalten sind (die Bänder sind in kontinuierlicher Folge wiedergegeben), kommt es nur zweimal vor, daß die Hemisphären außer Schritt fallen, das eine Mal am Beginn des dritten Bandes und das zweite Mal im sechsten Band in der Spindel rechts, wo auf 11 Betawellen rechts 12 Betawellen links kommen. Das Topogramm läßt an diesen Stellen den Eindruck entstehen, als ob hier die Spindel aus dem Gefüge kommen könnte. Diese Nahtstellen sind auch am EEG deutlich erkennbar. Die Ausbreitung zeigt hier ebenfalls ein charakteristisches Verhalten: Die Welle breitet sich unregelmäßiger und nicht mehr so weit nach frontal aus. Bis auf

seltene Ausnahmen an solchen Nahtstellen, an denen es auch hin und wieder zu einer Umkehr der Ausbreitung kommen kann, ist die Synchronie von Ablaufsrichtung und -geschwindigkeit recht gut. Der Beginn



der Welle über beiden Hemisphären differiert kaum um mehr als $\frac{1}{100}$ sec. Im allgemeinen ändert sich die Richtung wenig. Die Betawellen laufen durchweg gegen frontal zu, über die genaue Richtung kann aus einer Elektrodenreihe allein wenig gesagt werden. Messen wir die Geschwindigkeiten der einzelnen Betawellen, so ergeben sich für die erste Spindel

der Abb. 1 als Durchschnittswerte der auf die Elektrodenreihe projizierten Geschwindigkeiten:

rechts:	185	205	195	145	250 cm/sec,
links:	80	90	65	85	185 cm/sec;

für die zweite Spindel (zweites Band):

rechts:	50	75	85	105	125	95 cm/sec,
links:	60	75	100	275	165 cm/sec.	

Wie diese Gegenüberstellung zeigt, ist die Geschwindigkeitsänderung über beiden Hemisphären annähernd gleich. Dies könnte daran liegen, daß der Ausgangspunkt der Erregung jeweils in streng gesetzmäßiger Symmetrie oscilliert, wobei aber die Lage jedes Focus zur Ableitreihe etwas differiert. Näher können wir hier auf die Natur der Schlafspindeln nicht eingehen. Festzuhalten ist, daß sie sich mit 65—275 cm/sec ausbreiten, wobei wohl der niedrigste Wert am nächsten an die tatsächliche Geschwindigkeit herankommen dürfte, da höhere Werte als Projektionsgeschwindigkeiten bei schräg zur Ableitreihe einfallender Welle aufgefaßt werden können (geradlinige, in sich parallele Ausbreitung im Bereich des Ableitsystems vorausgesetzt). Manchmal zeigen die Wellen eine deutliche exponentielle Verlangsamung über den vordersten beiden Elektroden. Nehmen wir als durchschnittliche, gleichförmige Geschwindigkeit dieser Beta 65 cm/sec an, dann ergibt sich als Wellenlänge (bei der durchschnittlichen Frequenz von 14,4 c/s) 4,5 cm. Wir können also die Betawellen der Schlafspindeln der Abb. 1 als elektrotonische Felder von 4,5 cm Durchmesser ansehen, die sich mit 65 cm/sec über die Rinde in frontaler Richtung ausbreiten. Im Falle der exponentiellen Verlangsamung nimmt die Größe dieses Feldes ab; so beträgt z. B. die Geschwindigkeit der letzten Betawelle des 3. Bandes der Abb. 1 über den vordersten beiden Elektroden links 32 cm/sec, während die Frequenz nahezu unverändert geblieben ist (bzw. die Wellendauer). Das elektrotonische Feld hat sich damit auf 2,2 cm verkleinert.

Der grand-mal-Anfall. Um klare bioelektrische Bilder von großen Anfällen ohne störende Muskelpotentiale zu erhalten, haben wir die Aufnahmen unter Lysthenon, einem Muskelrelaxans, im Elektroschock an schizophrenen Patienten unter künstlicher Beatmung gemacht. Die Elektroden wurden je nach Patient verschieden gelegt: entweder 2 paramediane Reihen von je 4 Elektroden, in gleichmäßigen Abständen über die ganze Rinde verteilt, oder, wie im Fall der Abb. 2, mit einer medianen Elektrodenlage von der Glabella bis occipital (El.-Abstand 4 cm). Die Bezugs Elektrode lag in diesem Fall am rechten Ohr. Aufgenommen wurde ein Teil des klonischen Stadiums, wie aus der gleichzeitig geschriebenen nebenstehenden kurzen Probe des EEG's ersichtlich ist. Die 15 Topogrammbänder der rechten Seite sind fortlaufend von

links oben nach rechts unten zu lesen und entsprechen etwa 12 sec Aufnahmedauer.

Ganz entgegen unseren Erwartungen, daß die zeitlich-mikroskopische Auflösung der Tätigkeit über der Schädeloberfläche im großen Anfall ein völlig ungeordnetes Geschehen aufdecken würde, zeigen sich dabei

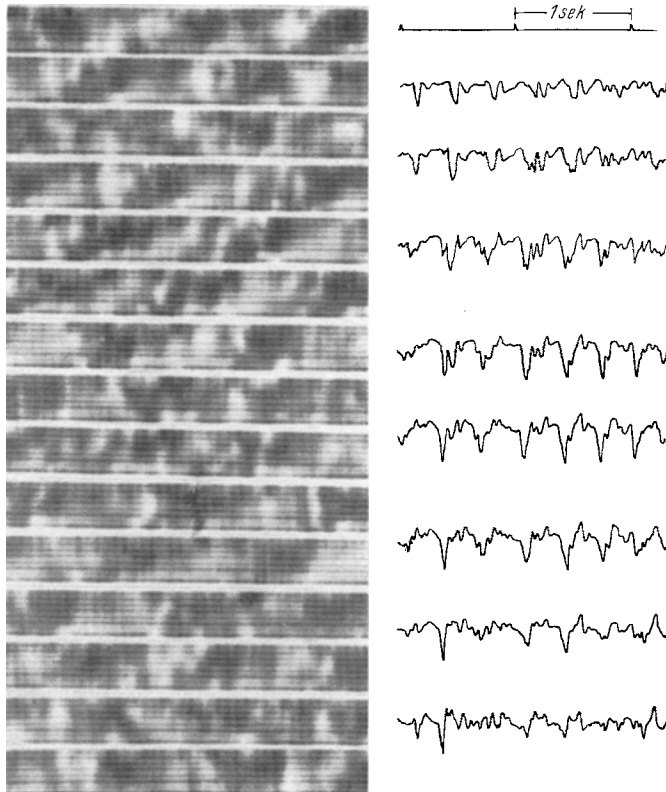


Abb. 2. *Topogramm eines großen epileptischen Anfalls* (Elektrokrampf unter Lythelon und Sauerstoff). Elektrodenlage: 8 Elektroden in der Medianen von der Glabella (1) nach occipital (8), unipolar gegen linkes Ohr, El.-Abstand 4 cm. Links: EEG vom klonischen Stadium. Rechts: Topogramm (von links oben nach rechts unten durchlaufend zu lesen) des klonischen Stadiums. Aufnahmedauer 12 sec.

ebenso stetige Abläufe von Spitzen- und Wellenkomponenten, allerdings unregelmäßiger und über kürzere Strecken als bei den Schlafspindeln oder beim Alpha. Auch Entstehungsort und Ablaufsrichtung sowie -geschwindigkeit wechseln mehr. Wiederum ist ein deutlicher Unterschied zwischen dem Ablauf der raschen Betafrequenzen und der langsamen (im Durchschnitt 2,5 c/s) Delta zu beobachten. Die Betawellen breiten sich in verschiedenen Richtungen aus; sie beginnen spontan an

verschiedenen Stellen und enden wieder an anderen; die Entfernung, über die sie sich ausbreiten, wechselt von einem Mal zum anderen. Die langsamen Delta dagegen, die besonders deutlich als schräg verlaufende dunkle Bänder in der unteren Hälfte der Abb. 2 zu erkennen sind (Neigungswinkel etwa 30°), zeigen eine relativ konstante Ausbreitung von occipital nach frontal von 130 cm/sec. In einzelnen Fällen erreichen sie 390 cm/sec ($= 60^\circ$). Diese Werte stehen in guter Übereinstimmung mit den von uns an regelmäßigen Spike-and-Wave-Abläufen vermessenen Geschwindigkeiten der Wellenkomponente. Aus Beobachtungen an 20 Fällen ist uns bekannt, daß sich die Wellen vorwiegend parallel zur Medianen ausbreiten. Wir dürfen deshalb auch den ihnen zukommenden Wellenlängen von 43 cm für die langsamere und 97 cm für die schnellere Welle (3 c/s bzw. 4 c/s) der Abb. 2 einen realen Wert als Durchmesser der katelektrotonischen Felder, die im großen Anfall occipito-frontal über die Rinde laufen, zubilligen. Auch hier läßt sich wieder die schon früher erwähnte Beziehung zwischen Frequenz und Ausbreitungsgeschwindigkeit feststellen.

Unter den Spitzenkomponenten kommen keine kleineren Neigungswinkel als etwa 70° vor, was $v = 620$ cm/sec entsprechen würde ($2 = 41$ cm bei 15 c/s), siehe 4. Band, oben, Mitte. Dieser Wert dürfte auch der tatsächlichen Geschwindigkeit der Spitze am nächsten kommen. Wenn auch die occipito-frontalen Spitzenabläufe bei weitem überwiegen, kommen auch einzelne fronto-occipitale vor, so z. B. die Spitze zu Beginn des 6. Bandes.

Im Gegensatz zu den bisher erwähnten Erscheinungen sind hier verschiedene „Nahtstellen“ zu erkennen, an denen der kontinuierliche Ablauf der Spitze unterbrochen wird und die Spitze in einer anderen Richtung ihren Weg fortsetzt, wie etwa in der Mitte des 3. Bandes der Abb. 2, in welchem ein helles Muster, ähnlich dem Druckbuchstaben „M“, zu erkennen ist. Bei diesem Ablauf handelt es sich um eine Betawelle, die ihren Ausgang occipital nahm, um mit 560 cm/sec ($\alpha = 68^\circ$) bis unter Elektrode 5 zu laufen, wo sie eine weitere Betawelle auszulösen scheint, die mit 480 cm/sec ($\alpha = 65^\circ$) wieder zum Ausgangspunkt nach occipital zurückläuft. Dort wird eine weitere ausgelöst, die schließlich mit 790 cm/sec ($\alpha = 74^\circ$) bis nach frontal gelangt und dort die letzte auslöst, welche mit etwa 2600 cm/sec über die ganze Rinde wieder nach occipital läuft. Die erste Welle scheint also eine ganze Kette von Reaktionen ausgelöst zu haben. Wenn wir wieder als Wert, der dem wahren Wert von v am nächsten kommt, den langsamsten Wert annehmen, erhalten wir für $v = 480$ cm/sec und im Durchschnitt 15 c/s als Größe des elektrotonischen Feldes 32 cm.

Aus diesen Messungen ergeben sich zwei Feststellungen: 1. In einem gegebenen Augenblick wird die gesamte Rinde nur von wenigen elektrotonischen Feldern besetzt, häufig sogar nur von einem einzigen, was aus der Größe dieser Felder hervorgeht, die oft ein Vielfaches der Schädeloberfläche beträgt. Mit anderen Worten: Eine „Momentaufnahme“ des Hirngeschehens mit kürzester Belichtungszeit würde im großen Anfall

nicht ein unregelmäßiges Bild von Potentialgebirgen ergeben, etwa ähnlich einem Alpenrelief, sondern eine höchst einförmige Landschaft, aus wenigen flachen Hügeln aufgebaut. 2. Da mediane Ableitungen bei einer solchen Größe der Felder kontinuierliche Abläufe von occipital nach frontal erkennen lassen, muß es zu einer Überschreitung der Mittellinie durch die Felder kommen.

Häufig sind beim Grand-mal-Anfall die Bilder infolge Amplituden- und Frequenzänderung etwas unklar, so daß nicht jede einzelne Welle eindeutig analysiert werden kann.

Die Seitenbeziehung der langsamen Wellen ist im klonischen Stadium auffallend gut. Es kommt kaum vor, daß beide Hemisphären länger als 1 sec asynchron tätig sind. Dagegen wechseln in symmetrischen Ableitungen die Spitzenabläufe stark. Bei einzelnen Personen sind die Spitzen über einer Hemisphäre wesentlich besser ausgeprägt als über der anderen. Zeitweise (siehe auch Abb. 2) findet sich die der negativen Spitze entsprechende Hellstelle synchron über allen Ableitungen. Sofern dabei nicht der Einfluß der Bezugselektrode anzunehmen ist, scheint nur noch die Annahme einer sehr raschen Ausbreitung der Spitze oder aber einer gleichzeitigen Projektion an die Rinde (von subcortical her) berechtigt. Diese Wellen sind aber weitaus in der Minderzahl gegenüber denjenigen, welchen eine kontinuierliche, meßbare Ausbreitung zukommt. Das Auftreten von stetigen Abläufen im Grand-mal-Geschehen zwingt uns dazu, übergeordnete Prozesse anzunehmen, wie sie bei der Tätigkeit einer großen Zahl von Einzelelementen, die einander in nicht vorhersagbarer Weise beeinflussen, immer auftreten müssen.

Die Frage nach der Art der Begrenzung solcher elektrotonischer Felder liegt nahe. Für den Alpharhythmus haben wir Anhaltspunkte, daß sie annähernd kreisförmig aussehen, was in einem gleichförmigen Medium von vornherein zu erwarten ist. Die Spitzenkomponenten der regelmäßigen Spike-and-Wave-Komplexe scheinen sich vorwiegend in geraden, transversalen Potentialwällen in medianer Richtung über die Rinde zu bewegen, was im folgenden beschrieben werden soll. Im übrigen gestattet die hier mitgeteilte Methode nur indirekte Rückschlüsse auf die Gestalt der elektrotonischen Felder. Diese ist keineswegs identisch mit der Kurve der Feldverteilung bei BRAZIER⁴ oder bei CORRIOL⁸. Eine solche Feldverteilungskurve stellt vielmehr die Umhüllende der Einzelamplituden dar und ist in gewissem Sinn das Zeitintegral über die wandernden elektrotonischen Felder.

Die Spike-and-Wave-Abläufe. Über die Ausbreitung der regelmäßigen Spike-and-Wave-Abläufe haben wir bereits berichtet (PETSCHÉ u. a.²⁵). Wir verzichten deshalb hier auf eine Abbildung des Topogramms solcher Abläufe bei medianer Elektrodenlage. Es zeigte sich, daß sich die Spitzen

mit großer Geschwindigkeit und oft außerordentlich regelmäßig unter gleichzeitiger exponentieller Verlangsamung (seltener auch Beschleunigung) meist occipito-frontal ausbreiten. V variiert im Durchschnitt zwischen 500 und 3000 cm/sec. Die Konstanz von Ausbreitungsrichtung und -geschwindigkeit entspricht etwa dem Grad der Regelmäßigkeit des EEG-Musters. Unklar blieb bei der bisherigen Darstellung die Seitenbeziehung. Bei transversaler Elektrodenlage von einem Ohr zum anderen über den Vertex zeigte sich, daß die Spitzen häufig streng synchron diese Transversale passieren, sich also median bzw. paramedian in paralleler Wellenfront ausbreiten. Die Welle, die in den medianen Ableitungen einen viel häufigeren Wechsel in der Ausbreitung zeigt und manchmal über der ganzen Rinde gleichzeitig aufzutreten scheint, zeigt eine viel weniger strenge Seitenbeziehung. Manchmal laufen die Spitzen über den paramedianen Ableitungen gegenüber den temporalen etwas voraus, bis etwa $\frac{1}{10}$ sec, manchmal bleiben sie über einer Temporalregion etwas zurück. Im Falle unregelmäßiger einzelner Spike-and-Wave-Komplexe (Spike-and-Wave-Varianten nach GIBBS) fanden wir bei Querableitungen gar nicht selten ein kontinuierliches Überschreiten der Mittellinie durch sehr hohe Spitzen (mehrere mV).

Die Wellenlänge beträgt bei einer Spitzengeschwindigkeit von 1200 cm/sec 80 cm (Abb. 3, zu Beginn des Ablaufs occipital), bei 390 cm/sec nur mehr 26 cm (gegen Ende des Ablaufs). Die Größe des Feldes nimmt also bei exponentieller Verlangsamung und gleichbleibender Spitzendauer mit der Ausbreitung ab. Bei raschen Abläufen, wie den in der oben zitierten Arbeit vermessenen Spike-and-Wave-Abläufen von 3500 cm/sec, beträgt sie (bei 15 c/s) 233 cm, über der Frontalregion, wo $v = 670$ cm/sec, jedoch nur mehr 46 cm. Bei derartig großen Wellenlängen können natürlich, wie schon oben erläutert, nur mehr Teilfelder über der Rinde bestehen, die in ihren Außenbezirken durch eine Änderung der Bedingungen im leitenden Medium einen abrupteren Übergang zur Feldgrenze aufweisen, als bei konformen Bedingungen zu erwarten wäre.

Der entgegengesetzte Fall, nämlich eine scheinbare Beschleunigung der Geschwindigkeit von occipital nach frontal, tritt im Fall der Abb. 3 auf. Die negative Spitze, etwa in der Mitte des letzten Bandes, läuft anfangs mit durchschnittlich 425 cm/sec, über den vorderen Ableitungen dagegen mit 1400 cm/sec. Auch hier bleibt die Frequenz gleich, die Wellenlänge nimmt zu (von 71 cm auf 234 cm frontal bei 6 c/s). In keinem klaren Zusammenhang damit steht die Spitzenamplitude, die über den Elektroden 5 und 6 am höchsten ist und nach vorne zu abnimmt. Viel seltener bleibt in diesem Fall die Geschwindigkeit konstant, und nur bei einer Spitze der Abb. 3 (6. Band, Mitte) verlangsamt sie sich in gewohnter Weise in ihrem Ablauf nach frontal.



Abb. 3. Topogramm von unregelmäßigen Spike-and-Wave-Komplexen (Spike-and-Wave-Variants nach GIBBS). Elektrodenlage wie in Abb. 2, unipolar gegen Kinn. Dem EEG-Ausschnitt der oberen Hälfte der Abbildung entspricht das Topogramm vom 6. bis einschließlich 10. Band.

Für die Wellenkomponenten, die im allgemeinen viel langsamere Geschwindigkeiten aufweisen, sind unregelmäßigere Ausbreitungsformen zu finden, die zeitweise überhaupt keine Kontinuität erkennen lassen.

Intracerebrale Abläufe von Wanderwellen beim Kaninchen. Da Geschwindigkeitsmessungen mit den üblichen EEG-Elektroden am un eröffneten Schädel manche Fehlerquellen enthalten können, haben wir den Ablauf der Wellen an der Rinde und im Gehirn des Kaninchens mittels Silbernadelelektroden, die bis auf $\frac{1}{2}$ mm freie Spitze isoliert waren, untersucht. Wir wählten zwei Anfallstypen: den durch elektrische Rindenreizung auslösbaren, mit tonisch-klonischen Krämpfen einhergehenden generalisierten Krampfanfall und den viel kürzeren, klinisch nicht manifesten Multiple-Spike-Wave-Anfall, welcher beim Kaninchen durch elektrische Reizung des Ammonshornes ausgelöst werden kann. Die Ausbreitung der Anfälle wurde an einer Reihe von 8 Elektroden (paramedian) im Abstand von 3 mm an der Rinde studiert. Mittels eines Rechens aus 6 bis auf die Spitze isolierten Silbernadeln im Abstand von 3 mm wurden die Anfälle bei millimeterweise vorgeschobener Rechen-elektrode in der Tiefe des Gehirns studiert. Gearbeitet wurde am nicht-narkotisierten Tier nach der Technik von MONNIER u. LAUE²⁰. Abb. 4 gibt 5 aufeinanderfolgende Multiple-Spike-and-Wave-Gruppen wieder, die in der richtigen zeitlichen Reihenfolge während eines Anfalls aufgenommen wurden, der vom gegenseitigen Ammonshorn durch Reizung mit 2,7 V bei 30 c/s Reizfrequenz und 2 msec Impulsbreite ausgelöst wurde. Die beiden obersten Zeilen jedes Bandes entsprechen jeweils Rindenelektroden. Die 6 Nadeln des Elektrodenrechens, von welchen die unteren 6 Zeilen stammen, liegen in der unteren Ebene des Thalamus, wie die histologische Kontrolle bestätigte. Auch in diesem Fall ist eine ziemlich regelmäßige Ausbreitungstendenz, von vorne nach rückwärts, zu beobachten, mit deutlicher Verlangsamung über den rückwärtigen Elektroden. Nur in den unregelmäßigen Abläufen des 3. und 4. Bandes findet sich manchmal das umgekehrte Verhalten. Besonders deutlich ist hier die schon mehrmals erwähnte Verlangsamung zu sehen. So breitet sich z. B. die 4. Spitze der 2. Gruppe über El. 2—3 des Rechens (d. i. 4. und 5. Zeile des 2. Bandes) mit 139 cm/sec (an der Grenze der Meßbarkeit bei der verwendeten Filmgeschwindigkeit), über El. 5—6 aber nur mehr mit 9,8 cm/sec aus. Da die Spitzenfrequenz ziemlich regelmäßig 24 c/s beträgt, hat sich das ursprüngliche elektrotonische Feld von 5,8 auf 0,4 cm verkleinert, die bisher wohl größte beobachtete Feldveränderung während des Ablaufs einer Welle. Im Durchschnitt beträgt die Geschwindigkeit etwa 84 cm/sec und die Wellenlänge 3,5 cm. Aus Abb. 5 geht hervor, daß die Elektroden in anatomisch völlig verschiedenen Regionen liegen, deren Zusammenhang keineswegs einheitlich ist. Die Elektroden 1—6 befinden sich in folgenden Gebieten: Commissura anterior, Regio innominata, Pedunculus

thalami inferior, etwas oberhalb der Columna fornicis descendens, Putamen, Formatio reticularis und hinterer Vierhügel. Eine derartige

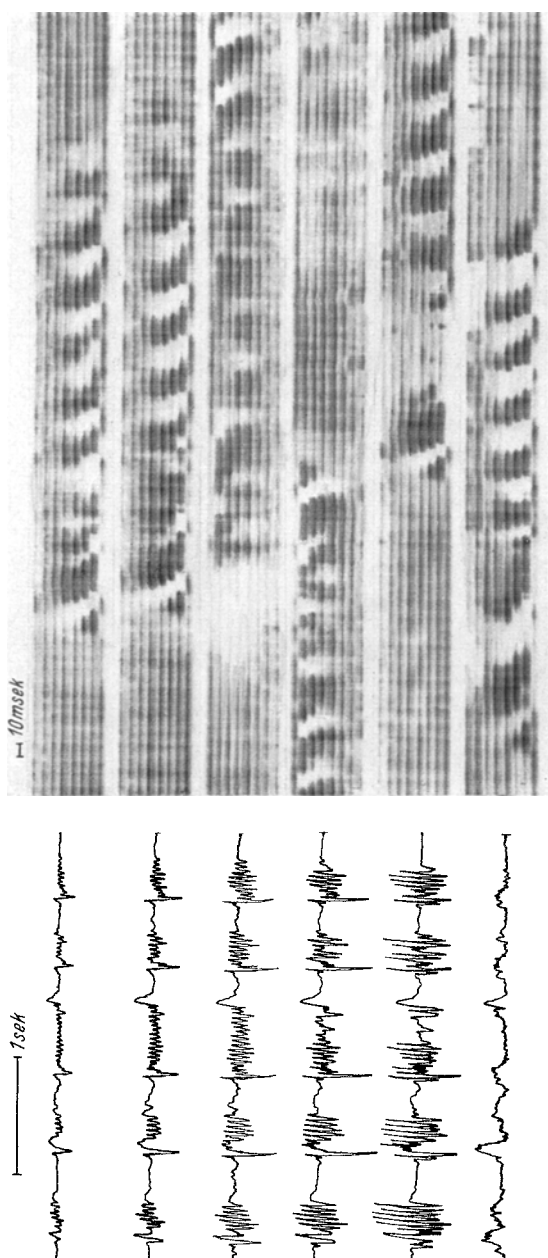


Abb. 4. Topogramme von 5 aufeinanderfolgenden Multiple-Spike-Wave-Gruppen, ausgelöst durch kontralaterale Ammonsornreizung beim Kanarienvogel. Die obersten beiden Zeilen jedes Bandes entsprechen Rindenableitungen. Die untersten 6 wurden von intracerebralen Elektroden abgeleitet, deren Lage aus Abb. 5 ersichtlich ist. Die linke Abbildungshälfte stellt die zugehörigen EEG-Kurven der 6 intracerebralen Elektroden dar, unipolare Ableitung gegen Ohr. Zu beachten die konstante Ausbreitung über den 6 intracerebralen Elektroden unter gleichzeitiger Verlangsamung.

kontinuierliche Ausbreitung über anatomisch verschiedenartigen Gebieten ist erklärbar mit der Annahme von *elektrotonischen Raumwellen*, deren Ausdehnung sehr groß ist, und in unserem Fall die Ausdehnung des Kaninchengehirns, konforme Ausbreitungsbedingungen vorausgesetzt, bei weitem übertreffen würde. In Abb. 5 ist die „Momentaufnahme“ des Durchgangs einer solchen Raumwelle, die einer Spitzen-

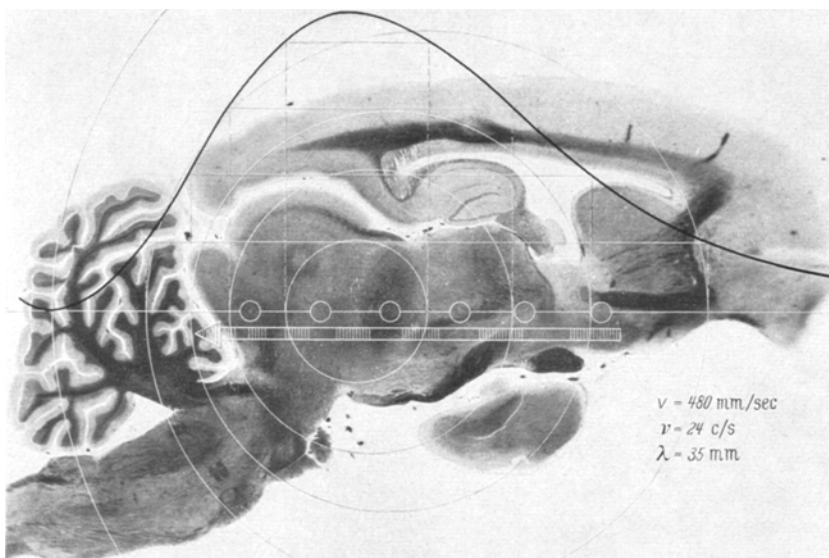


Abb. 5. Elektrodenlage zu Abb. 4. „Momentaufnahme“ eines elektrotonischen Feldes (Domäne, Raumwelle), das einer Spitze der Nachentladung (siehe Abb. 4) entspricht und von vorne nach rückwärts kontinuierlich durch das gesamte Zwischen- und Mittelhirn läuft. Die weißen Kreise deuten die Äquipotentiallinien eines solchen Feldes während seines Durchganges durch das Gehirn an. Die ausgezogene schwarze Kurve ist das Profil des Feldes in der Richtung seiner Ausbreitung.

entladung des Anfallsmusters der Abb. 4 entspricht, durch das Kaninchengehirn schematisch gezeichnet. Sie entspricht dem elektrotonischen Feld bei mittlerer Geschwindigkeit zur Zeit des Durchgangs zwischen Elektrode 4 und 5. Die Gestalt des Potentialberges, dessen weiß eingezeichnete Höhenschichtenlinien seine Äquipotentiallinien sind, ist mit der Gestalt der im EEG registrierten Spitze (bei rascher Schreibung) identisch, wie aus den obigen Überlegungen hervorgeht. Wieder ist zu erwähnen, daß die Amplitudenänderung in keiner ersichtlichen Weise mit der Geschwindigkeit und mit dem Ablauf verknüpft ist.

Allerdings breiten sich die Spitzen und Wellen in cerebro keineswegs immer so kontinuierlich und über so weite Bereiche aus wie im Falle der abgebildeten Multiple-Spikes-and-Waves. Viel häufiger läßt sich bei intracerebraler Ableitung eine kontinuierliche Ausbreitung nur über wenigen

Elektroden nachweisen, während einige Millimeter davon entfernt schon ein anderes elektrotonisches Feld herrscht. Es ist auch nichts anderes zu erwarten, da schon von den üblichen EEG-Kurven her bekannt ist, wie verschiedenartig oft die Tätigkeit über eng benachbarten Elektroden sein kann.

Rindenableitungen bei den beschriebenen Nachentladungen zeigen einen ziemlich starken Wechsel in Ausbreitungsgröße, -richtung und -geschwindigkeit, wenn auch im allgemeinen die fronto-occipitale Richtung bevorzugt wird. Die Ausbreitung respektiert keineswegs die cytoarchitektonischen Grenzen; im allgemeinen nehmen die Amplituden von der präzentralen gegen die striäre Region hin ab. Wie schon JUNG u. TÖNNIES¹⁶ betonten, ist die gerichtete Erregungsausbreitung am Cortex besonders deutlich im Uhrwerkstadium ausgeprägt: Sie erfolgt fast konstant fronto-occipital mit einer mittleren Geschwindigkeit von 2,5 m/sec. Immer wieder konnten wir sehen, daß die Ausbreitung um so regelmäßiger und über weitere Strecken erfolgt, je regelmäßiger die Potentiale in bezug auf Form und „Synchronie“ sind.

Ähnliche Untersuchungen wurden noch bei anderen cerebralen Vorgängen durchgeführt, so bei temporalen Herden, ferner an Tumoren, an Alphawellen verschiedenen Reifungsgrades, Flackerlichtreaktionen und am dysrhythmischen EEG. Immer war eine mehr oder weniger gerichtete Ausbreitung von Wanderwellen zu sehen. Im Interesse der Kürze soll auf nähere Darstellung der dabei beobachteten Einzelheiten verzichtet werden.

Besprechung der Ergebnisse.

Wir glauben die Wanderwellennatur und gleichzeitig die kontinuierliche Ausbreitung der Vorgänge an der Oberfläche und zum Teil auch im Gehirn durch diese Untersuchungen eindeutig erwiesen zu haben und stimmen damit mit den Schlußfolgerungen LILLYs überein, nach welchem die Spontanaktivität aus „Figuren“ (unseren elektrotonischen Feldern) besteht, die entstehen, sich ausbreiten und wieder verschwinden.

Gelegentlich fanden sich zwar einzelne Wellen, die scheinbar über der ganzen Rinde gleichzeitig auftraten. Da das derzeitige Auflösungsvermögen des Toposkops bei einem Elektrodenabstand von 4 cm mit etwa 100 m/sec begrenzt ist, bleibt die Möglichkeit, daß diese raschen Wellen auch rascheren Abläufen als 100 m/sec entsprechen könnten.

Wir wollen nun versuchen, die Art und Weise der Ausbreitung dieser Vorgänge zu deuten.

Messungen der Ausbreitungsgeschwindigkeit wurden vor allem von ADRIAN², BREMER⁵, BURNS⁶, CHANG⁷, ECCLES¹⁰, GERARD¹⁴, LORENTE DE No²¹ und ROSENBLUETH u. CANNON²⁷ vorgenommen. Bezüglich näherer Details sei auf die zusammenfassende Darstellung von ECCLES¹⁰ hingewiesen. Bei den dabei vermessenen Wellen handelte es sich

hauptsächlich um durch lokale elektrische Reizung ausgelöste Spitzen, deren Ausbreitung sich im allgemeinen nur über wenige Millimeter erstreckte. Die Geschwindigkeit wird zwischen 0,6 und 3 m/sec angegeben. Allerdings handelt es sich dabei gewissermaßen um Modellwellen, deren Beziehung zu den üblichen Makrowellen nicht ohne weiteres klar ist.

Wenn wir uns die Potentiale als Ordinaten über der Hirnoberfläche vorstellen, so haben wir ein ziemlich flaches Gebirge, das rasch seine Gestalt verändert. Es besteht aus einzelnen Hügeln, die sich rasch nach verschiedenen Seiten verschieben. Damit erhält der Begriff „bioelektrische Hirnwelle“ eine neue Bedeutung. Wir wollen uns fragen, ob nicht in der Natur eines ausgedehnten elektrotonischen Feldes, wie es jede Hirnwelle darstellt, schon die Voraussetzung für das Wandern dieses Feldes enthalten ist. Da offenbar die Ausbreitung im Größenraum der Beobachtungsgeräte kontinuierlich erfolgt, kann man sich das Medium in seiner Eigenschaft als Trägersubstanz der Welle als aus einer Unzahl von Einzelelementen aufgebaut denken, die über eine Reihe gleicher Eigenschaften verfügen. Das Problem der Ursache der Ausbreitung könnte damit auf folgende einfache Form gebracht werden: Gegeben sei ein Kollektiv von Einzelindividuen, deren jedes zwei Zustände annehmen kann, den der Ruhe und den der Entladung. Die Einzelindividuen seien Neuronen*. Wenn nun in diesem Kollektiv von Neuronen eine große Zahl von Einzelindividuen in den Zustand 2 übergeht, also entlädt, so entsteht ein räumliches Feld von Entladung. Das weitere Schicksal dieses Feldes hängt von gewissen Bedingungen ab, die am klarsten im analogen Fall des thermodynamischen Verhaltens oder des Ferromagnetismus durch statistische Behandlung des Problems zutage treten. Dieses Feld wird sich unter bestimmten Bedingungen ausbreiten, wie CRAGG u. TEMPERLEY⁹, die vor kurzem dieses Problem auf hypothetischer Basis behandelten, postulierten. Unsere Untersuchungen haben ihre Postulate bestätigt.

Greifen wir nochmals auf das oben erwähnte System von Einzelindividuen zurück. Es ist noch nötig, anzunehmen, daß die Einzelelemente in ihrer Tätigkeit, die im Übergang aus einem Zustand in den anderen besteht, aufeinander eine gewisse Beeinflussung ausüben können, wie es bei den Neuronen auch tatsächlich der Fall ist. Der Grad dieser Wechselwirkung sei in dem System gegeben. Aus der mathematischen Behandlung des Problems ergibt sich, daß, von bestimmten Werten der Wechselwirkung im System an, die Gesamtheit der Neuronen noch zusätzliche physikalische Eigenschaften zeigen wird, die aus den bekannten Gesetzen der Tätigkeit des Einzelneurons nicht ohne weiteres abzuleiten

* Unter „Entladung“ verstehen wir nicht die Depolarisation der Ganglienzelle allein, sondern die damit verbundene gesamte elektrische Veränderung in ihrem verzweigten Dendritensystem.

sind: Von einem bestimmten Grad der Wechselwirkung an werden sogenannte *Kooperative Prozesse* auftreten. Derartige Prozesse werden von CRAGG u. TEMPERLEY⁹ auf Grund der hohen Wechselwirkung der Elemente im Nervensystem gefordert. Ihre postulierten Eigenschaften in bezug auf Größe, Ausbreitung und Entstehung decken sich mit denen unserer elektrotonischen Felder.

Das anschaulichste Beispiel solcher Kooperativer Prozesse, wie sie nur an einer Gesamtheit von Einzelindividuen mit einem genügend hohen Grad von Wechselwirkung auftreten können, bei denen also die Elemente einen nur geringen Freiheitsgrad aufweisen (nur in beschränktem Maße agieren können, ohne das Nachbarelement zu beeinflussen), stellt der Vergleich mit dem Magnetismus dar. Ein ferromagnetischer Körper, dessen Elementärmagnete Eisenatome darstellen, in welchen die dritte Elektronenschale noch nicht vollständig aufgefüllt ist, während die vierte bereits Besetzungen aufweist, ist ein System magnetischer Dipole und läßt sich mit einem regelrechten Raumbitter von Kompaßnadeln, die ohne äußeres Magnetfeld in beliebige Richtungen zeigen können, vergleichen. Werden diese Nadeln immer näher aneinandergebracht, so nimmt die Wechselwirkung des Feldes zwischen den einzelnen Nadeln zu und ihr individueller Freiheitsgrad immer mehr ab. Die zunehmende gegenseitige Beeinflussung der Elementarfelder genügt schließlich einmal, zwei annähernd gleich gerichtete Nadeln vollends parallel zu stellen und ein Feld von doppelter Stärke des Elementarfeldes zu bilden. Dieses Feld, *Domäne* genannt (im Falle des Magnetismus: WEISS'scher Bezirk), wird nun immer mehr Nadeln in seine Richtung ziehen und sich mit einer bestimmten Geschwindigkeit über das ganze Kollektiv ausbreiten.

Noch treffender wird der Vergleich, wenn wir uns jede der kleinen Kompaßnadeln an ihrer Achse mit einer Spiralfeder versehen denken, die die Nadel wieder in ihre Ausgangslage zurückzudrehen versucht: Die Domäne breitet sich dann nicht unbegrenzt nach allen Richtungen über das ganze Feld aus und bleibt als stationäres Feld bestehen, sondern sie läuft als ein begrenztes räumliches Feld, in welchem die Nadeln vorwiegend in eine Richtung weisen, durch das Kollektiv.

Wir fassen die oben beschriebenen elektrotonischen Felder als solche Domänen auf, ihre Ausdehnung entspricht der Wellenlänge, die sich aus ihrer Frequenz und Geschwindigkeit ergibt.

Welche zusätzlichen Eigenschaften, die nicht aus den Eigenschaften eines einzelnen Neurons abzuleiten sind, müssen sich nach diesen Überlegungen für das ZNS ableiten lassen? Einmal müßte beim Wachstum embryonalen Nervengewebes die elektrische Tätigkeit zu dem Zeitpunkt plötzlich auftreten, sobald sich die Nervenfortsätze so weit entwickelt haben, daß der Grad ihrer Wechselwirkung mit Nachbarzellen genügend groß ist, Kooperative Prozesse entstehen zu lassen, wie es tatsächlich

KORNMÜLLER¹⁸ und andere beobachten konnten. Ferner könnten diese Domänen nicht konstant stehen bleiben, sondern müßten sich ausbreiten, wobei die Größe der Domäne und deren Geschwindigkeit nur von der Konformität des nervösen Gewebes und der Wechselwirkung der Ganglienzellen abhängig sind. Größere Domänen und höhere Geschwindigkeiten wären in Geweben von niedrigem Grad der Wechselwirkung (hohem Freiheitsgrad) zu erwarten, etwa in jugendlichen Gehirnen, in denen die anatomischen Faserverbindungen noch nicht voll ausgereift sind, oder in Gehirnen mit einem partiellen anatomischen oder funktionellen Ausfall von Nervenzellen. Langsamere Ausbreitung wäre im erwachsenen Gehirn zu erwarten.

Nach der Theorie der Kooperativen Prozesse ist die Größe der Einwirkung der einzelnen Ganglienzellen aufeinander die Hauptursache für Entstehung und Ausbreitung von Domänen. Diese Einwirkung erfolgt, wie seit langem bekannt, auf synaptischem Wege über Neuriten und Dendriten. Daneben scheinen aber auch nicht-synaptische Ausbreitungskomponenten (etwa durch kapazitive Übertragung oder auf elektrolitischem Wege) eine gewisse Rolle zu spielen, worauf schon vor längerer Zeit GERARD¹⁴ hingewiesen hat und was in letzter Zeit wieder von FESSARD¹² betont wurde*. GERARD u. LIBET¹³ konnten am isolierten coffeinisierten Gehirn des Frosches 5—6 c/s Wellen beobachten, die fronto-occipital abließen. Baden des Gehirns in einer Nicotininlösung von einer Konzentration, die genügte, sämtliche synaptischen Prozesse zu blockieren, konnte den Ablauf der Wellen nicht unterbinden. Diese liefen sogar über einen Schnitt hinweg, der durch das Gehirn geführt wurde. Erst eine 1 mm dicke RINGER-Schicht, in diesen Schnitt eingebracht, vermochte die Ausbreitung zu verhindern. Ferner traten diese im coffeinisierten Gehirn entstandenen Wellen in ein nicht-coffeinisiertes über, wenn beide Gehirne in Berührung gebracht wurden. BREMER⁵ berichtet ähnliches vom Rückenmark. Die sehr regelmäßige Vorderhorn-tätigkeit nach Strychnisierung kann durch eine Durchtrennung des Rückenmarkes nicht unterbrochen werden, sofern nur die beiden Stücke in Kontakt bleiben. Von KATZ u. SCHMITT¹⁷, ferner von FESSARD¹¹ ist bekannt, daß Nervenerregungen Fasern überspringen können. Auch wir konnten vereinzelt Phänomene beobachten, die durch synaptische Ausbreitung allein nicht befriedigend zu deuten sind. So war bei Querableitungen von Spike-and-Wave-Varianten manchmal ein Überschreiten

* In dem neuen Werk "Epilepsy and the Functional Anatomy of the Human Brain" (J. & A. Churchill, London 1954), das uns erst während der Drucklegung dieser Arbeit zugänglich wurde, schreiben PENFIELD und JASPER den elektrischen Feldeffekten, die unabhängig von synaptischen Verbindungen wirken, eine wichtige Rolle im epileptischen Geschehen zu. Diese Ausbreitungsform wird dabei durch die hohen Entladungen und erniedrigten Reizschwellen besonders begünstigt.

der Mittellinie nachzuweisen, ohne daß es zu einer Verzögerung in der Medianen gekommen wäre (was dafür sprechen könnte, daß die Erregungswelle an der Falx in die Tiefe und auf der Gegenseite wieder auftaucht). Sofern wir keine Projektion an die Rinde annehmen, wogegen andere Überlegungen sprechen, ist diese Kontinuität beim Querablauf über die Mediane nur mit einem kapazitiven Durchgang der Domänen durch die Falx zu erklären, was bei den üblichen Domänengrößen von 10^1 — 10^2 cm und den hohen Spitzenpotentialen von mehreren mV gar nicht unvorstellbar ist. Ähnliches beobachteten wir auch im Grand-mal-Anfall.

Daß die Ausbreitung der Domänen nicht an große, anatomisch makroskopisch faßbare Leitungssysteme gebunden sein kann, dafür spricht vor allem der rasche Richtungswechsel von Welle zu Welle, was besonders deutlich im Grand-mal-Muster zu sehen ist. Dafür scheint einzig und allein der Grad der elektrischen Konnektivität maßgeblich zu sein. Wieweit eine solche gegenseitige elektrische Beeinflussung an den Weg über die Synapsen gebunden ist oder wieweit sie auch nicht-synaptisch erfolgen kann, läßt sich durch unsere Untersuchungen nicht entscheiden. Allerdings ist nach den erwähnten Beispielen anzunehmen, daß auch nicht-synaptische Einwirkungen von Zelle zu Zelle zur Ausbreitung der Domänen beitragen dürften.

Als Ursache der Richtung der Ausbreitung nahmen GERARD u. LIBET¹³ beim Frosch das Kraftfeld einer Gleichspannung an. Sie fanden eine Potentialdifferenz von 8 mV zwischen Bulbus olfactorius und occipitaler Rinde. In einer weiteren Potentialdifferenz zwischen pialer und ventrikulärer Oberfläche der Rinde („p-v-potential“, etwa 2—3 mV) sahen sie die Ursache für die Ausbreitung der Coffeinwellen überhaupt: Die Ausbreitung sollte analog einer Depolarisationswelle in einer verletzten Membran erfolgen.

Neben der Größe der Wechselwirkung und damit auch der Größe der Domäne wird das kontinuierliche Fortschreiten der Domänen noch durch andere Faktoren begünstigt, unter welchen den wichtigsten Faktor die 90gradige, einseitig gerichtete Phasenverschiebung der Hirnwelle gegenüber der durch sie induzierten Welle der Erregbarkeit darstellt, wodurch der Hirnwelle der Weg in einer Richtung gebahnt wird. Wir wollen auf diesen Punkt bei der Besprechung des Alparhythmus noch näher eingehen.

GERARD¹⁴ bezeichnet diese Feld- oder Masseneffekte als „holistic processes“ und hält sie für bedeutungsvoll für die Synchronisierung nicht-synaptischer Mechanismen. Nach ihm sei es vor allem wichtig, zu untersuchen, wie diese holistischen Prozesse am Erfolgsorgan wirken, d. h. wie sie etwa in das physiologische Geschehen der bedingten Reflexe

eingebaut sind. Unserer Meinung nach sind sie mit den von der Physik her bekannten Kooperativen Prozessen gleichzusetzen: Beide beruhen auf einem hohen Grad von Wechselwirkung zwischen aktiven Elementen. Sie scheinen nicht nur für die Erholung von Ganglienzellen maßgeblich zu sein, sondern darüber hinaus noch basale Bahnungs- und Hemmungsfunktionen zu steuern, auf welche sich erst das hochdifferenzierte nervöse Geschehen aufbauen kann, welches nicht mehr mit unseren EEG-Geräten erfaßbar ist. In Analogie zu dem Begriffspaar „Erhaltungs-“ und „Funktions-Stoffwechsel“ wäre die Domänentätigkeit dem ersten Begriff zuzuordnen. Unserer Ansicht nach sind es nur solche Tätigkeiten, die wir mit unseren Ableitgeräten überhaupt erfassen können. Sie entsprechen, wenn der Vergleich mit dem peripheren Geschehen erlaubt ist, am ehesten den extrapyramidalen Hintergrundbewegungen, die in reiner Form nach Zerstörung der vorderen Zentralwindung, von den Feldern 6 und 8 aus gesteuert, auftreten. Erst auf ihnen als Grundlage können sich die differenzierten Bewegungen, die die Pyramidenbahn übermittelt, entwickeln. Ein ebensolches Grundphänomen für die hochdifferenzierten nervösen Vorgänge dürften die Domänen darstellen.

Zusammenfassung.

Am Beispiel verschiedenartiger EEG-Phänomene, wie des Alpharhythmus, der Schlafspindel, der Spike-and-Wave-Abläufe, der Vorgänge im Grand-mal-Anfall und der Nachentladungen nach elektrischer Reizung des Kaninchengehirns, konnte durch Untersuchungen mit dem Multivibrator-Toposkop nachgewiesen werden, daß die mit den üblichen EEG-Elektroden ableitbaren Makrorhythmen Wanderwellencharakter besitzen und sich kontinuierlich über mehr oder weniger ausgedehnte Rindengebiete ausbreiten. Sogar bei Anfallsmustern, die gewöhnlich auf eine Synchronisierung der gesamten Rindentätigkeit zurückgeführt werden, zeigte sich, daß diese keine vollkommene ist, sondern kontinuierliche Wellenabläufe zu beobachten sind, die im allgemeinen im Geschwindigkeitsbereich von etwa 50 cm/sec bis etwa 30 m/sec liegen.

Besteht ein physikalisches System aus einem Kollektiv von Elementen, die aufeinander eine gewisse, genügend große Wechselwirkung ausüben, dann können in diesem System übergeordnete Erscheinungen auftreten, deren Eigenschaften sich nicht allein aus der Kenntnis der Einzelaktivität der Elemente ableiten lassen, sogenannte Kooperative Prozesse. Derartige Systeme weisen feldartige Zustandsveränderungen auf, sogenannte Domänen, die sich mit bestimmten Geschwindigkeiten durch das Kollektiv ausbreiten. Die Gesamtheit der Ganglienzellen der Rinde stellt ein solches Kollektiv dar; unserer Annahme nach sind die elektrotonischen Felder, die wir in allen beobachteten Abläufen finden

und deren Größe, Geschwindigkeit und Ablaufsrichtung wir vermessen konnten, als derartige Domänen aufzufassen. Die Größe der Domäne ist identisch mit der biologischen Wellenlänge der Hirnwelle, die sich aus ihrer Frequenz und Ablaufgeschwindigkeit ergibt. Sie hängt von der Größe der Wechselwirkung ab, die die Neuronen durch ihre elektrische Aktivität aufeinander ausüben, wobei neben synaptischen auch nicht-synaptische Übertragungsmechanismen von Neuron zu Neuron eine gewisse Rolle spielen dürften. Die Domänenbildung scheint eine Basisfunktion des ZNS darzustellen und dürfte die Grundlage für die hochdifferenzierten nervösen Vorgänge bilden.

Literatur.

- ¹ ADRIAN, E. D., and K. YAMAGIWA: The origin of the BERGER rhythm. *Brain* 58, 323—351 (1935). — ² ADRIAN, E. D.: The spread of activity in the cerebral cortex. *J. of Physiol.* 88, 127—161 (1936). — ³ BERGER, H.: Über das Elektrencephalogramm des Menschen, VI. Mitteilung. *Arch. f. Psychiatr.* 99, 555—574 (1933). — ⁴ BRAZIER, MARY: A study of electrical fields of the surface in the head. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. Suppl.* 2, 38—54 (1949). — ⁵ BREMER, F.: Le tétanos strychnique et le mécanisme de la synchronisation neuronique. *Arch. internat. Physiol.* 51, 211—260 (1941). — ⁶ BURNS, D. B.: Some properties of isolated cerebral cortex in the unanesthetized cat. *J. of Physiol.* 112, 156—175 (1951). — ⁷ CHANG, H. T.: Dendritic potentials of cortical neurons produced by direct electrical stimulation of the cerebral cortex. *J. of Neurophysiol.* 14, 1—21 (1951). — ⁸ CORRIOL, J. H.: Méthodes EEG d'enregistrement unipolaire et bipolaire. *Révue neur.* 84, 554—569 (1951). — ⁹ CRAGG, B. G., and H. N. V. TEMPERLEY: The organisation of neurones: a co-operative analogy. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 6, 85—92 (1954). — ¹⁰ ECCLES, J. C.: Interpretation of action potentials evoked in the cerebral cortex. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 3, 449—464 (1955). — ¹¹ FESSARD, A.: Recherches sur l'activité des nerfs isolés. Paris: Hermann 1936. — ¹² FESSARD, A.: Semaine Neurophysiologique de la Salpêtrière. Paris 1954. — ¹³ GERARD, R. W., and B. LIBET: The control of normal and „convulsive“ brain potentials. *Amer. J. Psychiatr.* 96, 1125—1153 (1940). — ¹⁴ GERARD, R. W.: Central excitation and inhibition. *Cybernetics, Transactions of the 9th Conference*, 127—151 (1952). — ¹⁵ JASPER, H., and W. PENFIELD: Electrocorticograms in man: Effect of voluntary movement upon the electrical activity of the precentral gyrus. *Arch. f. Psychiatr. u. Z. Neur.* 183, 163—174 (1949). — ¹⁶ JUNG, R., u. J. F. TÖNNIES: Hirnelektrische Untersuchungen über Entstehung und Erhaltung von Krampfantladungen; die Vorgänge am Reizort und die Bremsfähigkeit des Gehirns. *Arch. f. Psychiatr. u. Z. Neur.* 185, 701—735 (1950). — ¹⁷ KATZ, B., and O. H. SCHMITT: Electric interaction between two adjacent nerve fibers. *J. of Physiol.* 97, 471—488 (1940). — ¹⁸ KORNMÜLLER, A. E.: Die bioelektrischen Erscheinungen architektonischer Felder der Großhirnrinde. *Biol. Rev.* 10, 383—426 (1935). — ¹⁹ LILLY, J. C.: Instantaneous relations between the activities of closely spaced zones of the cerebral cortex. *Amer. J. Physiol.* 176, 493—504 (1954). — ²⁰ MONNIER, M., et H. LAUE: Technique de dérivation des activités électriques corticales et sous-corticales pendant la stimulation du diencephale chez le lapin. *Helvet. physiol. Acta* 11, 73—80 (1953). — ²¹ LORENTE DE NÒ, R.: Limits of variation of the synaptic delay of motoneurons. *J. of Neurophysiol.* 1, 186—194 (1938). — ²² PETSCH, H.: Das Vektor-EEG. *Wien. Z. Nervenheilk.* 5, 304—320 (1952). — ²³ PETSCH, H., u. A. MARKO: Das Photozellentoposkop, eine

einfache Methode zur Bestimmung der Feldverteilung und Ausbreitungsgeschwindigkeit hirnelektrischer Vorgänge. Arch. f. Psychiatr. u. Z. Neur. **192**, 447—462 (1954). — ²⁴ PETSCHKE, H., u. A. MARKO: Toposkopische Untersuchungen zur Ausbreitung des Alfarhythmus. Wien. Z. Nervenheilk. (im Erscheinen). — ²⁵ PETSCHKE, H., A. MARKO u. J. KUGLER: Die Ausbreitung der Spikes and Waves an der Schädeloberfläche. Wien. Z. Nervenheilk. **8**, 294—323 (1954). — ²⁶ RÉMOND, A., et F. OFFNER: Etudes topographiques de l'activité EEG de la région occipitale. Révue neur. **87**, 182—189 (1952). — ²⁷ ROSENBLUETH, A., and W. B. CANNON: Cortical responses to electrical stimulation. Amer. J. Physiol. **135**, 690—741 (1942). — ²⁸ WALTER, W. GREY and H. W. SHIPTON: A new toposcopic display system. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. **3**, 281—292 (1951).

Dr. H. PETSCHKE, Wien (Österreich) IX, Lazarettgasse 14,
E-Labor der Psych.-Neurol. Universitäts-Klinik.