

(Aus dem Physiologischen Institut der Universität Breslau.)

Beiträge zur Physiologie der willkürlichen Bewegung.

IX. Mitteilung.

Fortlaufende Hin- und Herbewegungen.

Von

K. Wachholder und **H. Altenburger.**

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 19. Juli 1926.)

Inhaltsübersicht.

- Einleitung. Fragestellung und Kritik der Leistungsfähigkeit der Methode (S. 625).
I. Eigentümlichkeiten der Form fortlaufender Hin- und Herbewegungen (S. 628).
II. Die aus den Aktionsstrombildern erschließbaren Tätigkeitszustände der Agonisten und Antagonisten (S. 631).
a) Gegenseitiges Verhalten der antagonistischen Muskeln (S. 631).
b) Die Muskeltätigkeiten in ihren Beziehungen zu den Phasen der Bewegungskurve (S. 633).
III. Zurückführung der Bewegungen auf die veranlassenden Kräfte (S. 637).
Zusammenfassung (S. 641).

Fragestellung und Kritik der Leistungsfähigkeit der Methodik.

Wenn im folgenden versucht wird, durch die gleichzeitige Aufzeichnung der Bewegungskurve und der Aktionsstromkurven je eines Agonisten und Antagonisten die bei einfachen willkürlichen Bewegungen wirksamen Kräfte und deren Zusammenspiel festzustellen und so das Zustandekommen derartiger Bewegungen aufzuklären, so sind wir uns der durch die Leistungsfähigkeit der Methodik gesetzten engen Grenzen wohl bewußt. Es erscheint uns erforderlich, einleitend kurz die Grenzen des mit dieser Methode Feststellbaren zu erörtern:

Einmal haben Untersuchungen von *Fulton*¹⁾ am Nerv-Muskelpräparat des Frosches und von *Haas*²⁾ bei normaler willkürlicher Innervation ergeben, daß die Größe der Aktionsströme eines Muskels der Größe der von diesem entwickelten Spannung zwar weitgehend, aber doch nicht streng parallel geht, sondern noch von anderen Faktoren abhängt wie Länge des Muskels und der synchronen oder asynchronen

¹⁾ *Fulton*, Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B **97**, 424. 1925.

²⁾ *Haas*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **212**, 651. 1926.

Tätigkeit der einzelnen Fasern. Es ist demnach nicht möglich, aus dem Aktionsstrombilde die Größe der einzelnen bewegenden Muskelkräfte und damit die Drehmomente zu bestimmen. Wohl aber ist es nach den Ergebnissen unserer früheren Mitteilungen möglich, aus dem Aktionsstrombilde zu schließen, ob der Muskel bei der betreffenden Bewegung tätig ist oder nicht, und zu welchem Zeitpunkte dies der Fall ist, ferner auch noch, ob er schwach, mäßig oder stark tätig ist und wann seine Tätigkeit zu- und wann sie wieder abnimmt.

Eine zweite Schwierigkeit liegt in der Feststellung, ob und in welchem Umfange neben den Muskeltätigkeiten noch passive Kräfte wie Reibung, Trägheit und Elastizität für die resultierende Bewegung von Bedeutung sind, da diese Kräfte nicht von Stromschwankungen begleitet sind. Trotzdem glauben wir, daß die Aktionsstrombilder unter gewissen Umständen auch über das Vorhandensein und die Bedeutung von Elastizitäts- und Trägheitskräften Aufschluß geben können.

Wenn wir nämlich sehen, daß, solange die Bewegung in einer Richtung fortgesetzt wird, die Aktionsströme des Agonisten in gleicher Stärke anhalten, so dürfen wir annehmen, daß die Bewegung im wesentlichen auf dieser aktiven Muskeltätigkeit beruht und daß daneben Trägheitskräfte kaum in Frage kommen. Wenn dagegen die Ströme im Agonisten schon erheblich vor Beendigung der Bewegung verschwunden sind, so muß angenommen werden, daß diese von da ab durch Trägheitskräfte fortgeführt wird. Diese dürften sehr stark sein, wenn zur selben Zeit noch Ströme im Antagonisten auftreten, d. h. die Hinbewegung durch eine Kontraktion der Antagonisten abgebremst werden muß, ehe es zur Rückbewegung kommen kann.

Ferner müssen wir dann, wenn wir eine Umkehr der Bewegungsrichtung finden, ohne daß in entsprechenden Muskeln Ströme aufgetreten sind, annehmen, daß die Rückbewegung durch die elastischen Kräfte der bei der Hinbewegung gedehnten Gewebe (Muskeln usw.) bewirkt wird. Ist aber damit überhaupt die jetzt noch umstrittene Bedeutung von Elastizitätskräften für die willkürliche Bewegung nachgewiesen, so ist anzunehmen, daß diese auch in anderen Fällen (z. B. bei anderen Geschwindigkeiten), in denen Aktionsströme vorhanden sind, mitwirken und hier nur durch die aktive Tätigkeit verdeckt werden.

Dieses Vorgehen, aus dem Fehlen von Aktionsströmen auf das Wirken von Trägheits- oder Elastizitätskräften zu schließen, setzt voraus, einmal daß kein anderer Agonist oder Antagonist als der auf seine Aktionsströme untersuchte tätig ist und zweitens, daß die Ableitung der Ströme derart ist, daß sie auch schwache aktive Anspannungen des Muskels erkennen läßt. Ersteres ist dadurch gewährleistet, daß wir die Bewegungen stets bei solchen Gliedstellungen ausführen ließen, bei welchen der untersuchte Muskel nach unseren Erfahrungen der Hauptagonist bzw. Antagonist ist, z. B. der *Ext. carp. rad.* bei Handbewegungen mit gebeugten Fingern. Daß auch die letztere Voraussetzung erfüllt ist, ergibt sich daraus, daß bei der von uns angewandten Technik von den Beugern oder Streckern

der Hand schon Aktionsströme abzuleiten waren, wenn diese unter Ausschaltung der Gliedschwere einem Zuge von nur 30 g das Gleichgewicht zu halten hatten.

Wenn demnach mit der von uns angewandten Methode wenigstens unter gewissen Bedingungen auch das Wirken von Trägheits- und Elastizitätskräften mit Sicherheit erschlossen werden kann, so liegen die Verhältnisse bei der dritten Art von passiven Kräften, der Reibung, nicht so günstig. Gewiß kann man in allen denjenigen Fällen, in denen die Bewegung eine Verlangsamung erfährt oder zum Stillstand kommt, ohne daß der Antagonist in Tätigkeit tritt, auf das Vorhandensein von passiven, die Bewegung abbremsenden Kräften schließen, aber nicht darauf, ob dies Reibungs- oder Elastizitätskräfte sind. Nun kommt es aber, wie aus unseren Ergebnissen vorweggenommen sei, unter gewissen Umständen allein durch Elastizitätskräfte zu ganz erheblichen Rückbewegungen. Da hierbei auch die Reibungskräfte überwunden worden sein müssen, möchten wir glauben, daß diese nur gering sein können und normalerweise gegenüber den anderen Kräften vernachlässigt werden können, wie dies vor kurzem auch schon von *R. Wagner*¹⁾ betont worden ist.

Eine dritte Begrenzung der Leistungsfähigkeit der von uns angewandten Methode ist dadurch gegeben, daß es aus äußeren Gründen kaum möglich sein dürfte, von den zahlreichen an einer Bewegung beteiligten Muskeln gleichzeitig mehr als 2 auf ihre Aktionsströme zu untersuchen und daß man auch hier nicht das Bild des ganzen Muskels sondern nur dasjenige eines beschränkten Teiles erhält. Dies wird aber dadurch aufgehoben, daß bei einer reinen Bewegungsinnervation, wie bei lockeren widerstandslosen Bewegungen, nicht nur die Bilder verschiedener Teile desselben Muskels, sondern auch diejenigen der verschiedenen Agonisten oder Antagonisten einer Bewegung im allgemeinen bis in alle Einzelheiten hinein derartig gut übereinstimmen, daß man aus dem von einer beschränkten Muskelstelle gewonnenen Aktionsstrombilde mit genügender Sicherheit nicht nur auf die Tätigkeit des ganzen betreffenden Muskels, sondern auch auf diejenige aller Agonisten bzw. Antagonisten der Bewegung schließen darf. Die Übereinstimmung wird aber schlechter, wenn in irgendeiner Form noch ein auf eine willkürliche Haltung gerichteter Impuls hinzutritt, wie z. B. bei willkürlich versteiften Bewegungen, oder beim Heben und Senken von Gewichten oder während der willkürlichen Haltung vor und nach einer Einzelbewegung [isolierter Beugung oder Streckung²⁾].

Infolgedessen erscheint es angebracht, in der vorliegenden Mitteilung mit einer Bewegungsart zu beginnen, bei welcher willkürliche Haltungen keine Rolle spielen, nämlich mit Hin- und Herbewegungen, deren einzelne Beugungen und Streckungen ohne Pausen in fließendem Übergange aufeinander folgen. Derartige einheitliche, „gebundene“ Hin- und Herbewegungen auszuführen, ist nun nur möglich, wenn das betreffende Glied nicht krampfhaft versteift, sondern möglichst locker bewegt wird. Wir behandeln darum ausschließlich derartige lockere

¹⁾ *Wagner*, Zeitschr. f. Biol. **83**, 59 und 120. 1925.

²⁾ VIII. Mitteilung. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **212**, 666. 1926.

Hin- und Herbewegungen. Mit Hilfe der bei der Analyse solcher Bewegungen gewonnenen Erkenntnisse soll dann in der nächsten Mitteilung versucht werden, das durch das Haltungsproblem komplizierte Zustandekommen isolierter einzelner Beuge- und Streckbewegungen zu erklären.

Im folgenden werden zunächst die Eigentümlichkeiten der Form gebundener Hin- und Herbewegungen besprochen, darauf die aus den Aktionsstrombildern erschließbaren Tätigkeitsverhältnisse der Agonisten und Antagonisten in ihrem Verhältnis zueinander und zu den einzelnen Phasen der Bewegungskurve, und zum Schluß wird der Versuch gemacht, hieraus die Bedeutung der verschiedenen aktiven und passiven Kräfte für das Zustandekommen solcher Bewegungen festzustellen.

Dieses unser Ziel unterscheidet sich ganz wesentlich von demjenigen der inzwischen von *R. Wagner*¹⁾ veröffentlichten ausgedehnten Untersuchungen. Ihn interessierte vor allem die Frage, wie das Zusammenspiel unserer Muskeln mit den Veränderungen der äußeren Bewegungsbedingungen wechselt. Er untersuchte die möglichen Grenzfälle, daß die Bewegung nur von Reibungskräften (Rühren in einem zähen Brei) oder nur von Trägheitskräften (Bewegen eines schweren Gewichtes), oder nur von elastischen Kräften (Bewegung gegen den Zug von Federn) beeinflußt wird. Dabei ist er der Meinung, daß normalerweise „bei Landtieren abgesehen von der Schwerkraft nur Trägheitskräfte den Bewegungsablauf praktisch beherrschen“; doch scheint er solche normalen zwanglosen Bewegungen, die nicht durch eine der genannten Außenkräfte einseitig beeinflußt werden, nicht besonders untersucht zu haben. Mit solchen unbeeinflussten Bewegungen und den sie bedingenden *inneren* Kräften beschäftigen sich nun unsere Untersuchungen ausschließlich.

Sie unterscheiden sich von denjenigen *R. Wagners* noch dadurch, daß ihn die Geschwindigkeit, mit der eine Bewegung ausgeführt wird, nur ganz indirekt interessierte und er dementsprechend fast ausschließlich nur langsame in 1—2 Sek. ablaufende Bewegungen untersucht hat. Nach unseren früheren Erfahrungen an Einzelbewegungen stellt aber die Geschwindigkeit einer Bewegung einen, wenn nicht *den* wesentlichen Faktor dar, von dem das ganze Geschehen abhängt.

Dementsprechend haben wir nicht wie *R. Wagner* die äußeren Faktoren variiert, sondern konstant gelassen, nämlich Reibung, Schwerkraft und Widerstände anderer Art möglichst ausgeschaltet und gesehen, wie sich unter diesen einfachsten äußeren Verhältnissen mit zunehmender Bewegungsgeschwindigkeit das Zusammenspiel der bewegenden inneren Kräfte ändert.

Eigentümlichkeiten der Form fortlaufender Hin- und Herbewegungen.

Gewisse Eigentümlichkeiten der Form einfacher Hin- und Herbewegungen sind schon mehrfach, besonders von *Pfahl*²⁾ beschrieben worden. Dieser fand in Übereinstimmung mit früheren Untersuchern, daß langsame Bewegungen nicht glatt in einem Zuge verlaufen, sondern

¹⁾ *R. Wagner*, zitiert S. 627.

²⁾ *Pfahl*, Zeitschr. f. Biol. **82**, 377. 1925.

stufenförmig unter mehrfachen kleinen Beschleunigungen und Verzögerungen. Diese Unregelmäßigkeiten werden nach ihm seltener und undeutlicher, wenn die Bewegung beschleunigt wird, und bei einem gewissen mittleren Tempo sollen die Kurven ganz glatt und annähernd sinusförmig sein. Dieses Tempo hält er für besonders ökonomisch und glaubt, daß in ihm die Bewegung wesentlich durch Elastizitätskräfte zustande komme, weswegen er es „Elastizitätstempo“ nennt. Man soll dieses Tempo erhalten, wenn das zu bewegende Glied passiv angestoßen wird, und man es im Rhythmus der hierdurch ausgelösten Schwingungen willkürlich weiter bewegt. Im Durchschnitt fand er so beim Unterarm etwa eine ganze Schwingung pro Sekunde, an der Hand 3 und an den Fingern 6 Schwingungen.

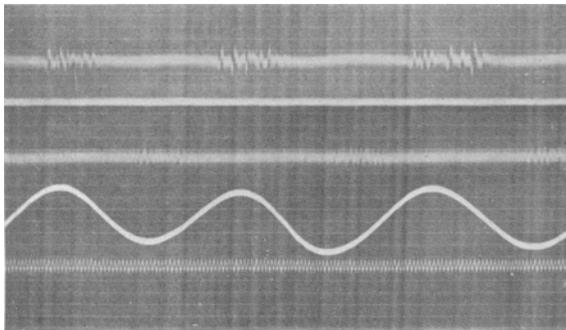


Abb. 1. Bewegung der Hand in dem durch passives Anstoßen gegebenen Tempo (sog. Elastizitätstempo) Streckung \uparrow . Oben Flex. carp. rad., unten Ext. carp. rad. In allen Abbildungen ist die zweite (gerade) Linie von oben die Trennungslinie zwischen den beiden Beleuchtungsfeldern. Ganz unten Zeit in Hundertstel Sek.

Wir fanden bei solchen Anstoßversuchen etwas geringere Werte, so für den Unterarm knapp 1, für die Hand $2-2\frac{1}{2}$ (Abb. 1) und für die Finger 3—4 Schwingungen. Allerdings war die Amplitude der Bewegung in unseren Versuchen wesentlich größer als in denjenigen Pfahls, was nach unseren Erfahrungen nicht ohne Bedeutung ist. Überhaupt handelt es sich bei dem sogenannten Elastizitätstempo keinesfalls um ein engbegrenztes, zahlenmäßig festes Tempo. Vielmehr fanden wir bei Ausführung von Hin- und Herbewegungen mit allmählich steigender Frequenz glatte sinusähnliche Formen schon bei nicht unwesentlich geringeren Geschwindigkeiten (Abb. 3, eine ganze Hin- und Herbewegung der Hand in $\frac{62}{100}$ Sek.). Im übrigen sind die Unregelmäßigkeiten langsamer Bewegungen umso weniger stark, je lockerer die Bewegung ausgeführt wird; doch fehlen sie bei ausgesprochen langsamen Bewegungen, bei denen jede einzelne Bewegungsphase 1 Sek. und länger dauert, niemals völlig, auch nicht bei solchen Leuten, welche in der Ausführung lockerer Bewegungen geübt sind.

Bei einer Steigerung der Frequenz über das Elastizitätstempo hinaus bleiben die Kurven glatt, aber die Sinusform verschwindet mehr und mehr und macht einer Kurve mit steilen gestreckten Schenkeln und scharfen Wendungen Platz (Abb. 4). Wie eine genauere Ausmessung der Kurven (Abb. 2—4) ergibt, entfallen bei einer Frequenz von einer ganzen Schwingung pro Sekunde auf die allmähliche Verlangsamung, Umkehr und Wiederbeschleunigung der Bewegung $\frac{84}{100}$ Sek. und auf die Mittelstrecken mit maximaler Geschwindigkeit $\frac{16}{100}$ Sek.; bei einer Frequenz von etwas weniger als 2 pro Sekunde $\frac{50}{100}$ bzw. $\frac{12}{100}$ und bei einer Frequenz von 4 pro Sekunde $\frac{14}{100}$ bzw. $\frac{11}{100}$. Die Erhöhung der Frequenz kommt also bei diesen mäßig schnellen Hin- und Herbewegungen im wesentlichen nur durch eine Verkürzung der für die Wendungen benötigten Zeit zustande. Bei höheren Frequenzen von 5 pro Sekunde an nehmen dann unter unwillkürlichem Kleinerwerden des Bewegungsumfanges die Mittelstrecken rapide ab, und bei den höchst möglichen Frequenzen besteht die ganze Bewegung nur noch aus einer Reihe unmittelbar aneinander anschließender Wendungen. Die Maximalfrequenz, mit der wir Hin- und Herbewegungen eines Gliedes auszuführen vermögen, scheint danach mit der Schnelligkeit der Wendefähigkeit zusammenzuhängen.

Umgekehrt besteht auch eine untere Frequenz für die Möglichkeit, wirklich gebundene Hin- und Herbewegungen auszuführen; denn abgesehen von der stufenweisen Durchführung der einzelnen Beugungen und Streckungen geht bei ausgesprochen langsamen Bewegungen auch die Umkehr von der einen in die andere Richtung selten fließend in einem Zuge vor sich. Vielmehr ist hier meist ein scharfer, dem übrigen langsamen Tempo gar nicht angepaßter Knick oder ein Plateau vorhanden. Auch subjektiv hat man bei langsamen Bewegungen den Eindruck, einzelne Beugungen und Streckungen aneinander zu reihen, und erst von einem mittleren Tempo an denjenigen, eine einheitliche gebundene Hin- und Herbewegung auszuführen. Jedoch auch hier ergibt sich bei genauerer Beobachtung, daß sich die beiden Bewegungsrichtungen voneinander abheben [*Isserlin*¹⁾]. Lenken wir unsere Aufmerksamkeit auf die Bewegung, so sind uns die Impulse in der einen Richtung bewußter als in der anderen, ja scheinen überhaupt nur in dieser einen Richtung zu liegen. Nach unseren Erfahrungen ist nun die Richtung dieser unwillkürlichen Betonung nicht nur innerhalb derselben Hin- und Herbewegung, sondern auch bei den verschiedenen Bewegungen einer Person in demselben Gelenk immer die gleiche. So betonten die einen unserer Versuchspersonen im Handgelenk stets die Extension, die anderen die Flexion, im Fingergelenk die gleiche Richtung. Ob diese Personen auch in allen anderen Gelenken stets

¹⁾ *Isserlin*, Kräpelin's Psychol. Arb. 6, 1. 1914.

in derselben Richtung betonen, ob es also Extensions- und Flexions-typen unter den Menschen gibt, müssen wir noch dahingestellt sein lassen.

Dem meist sehr ausgeprägten Unterschiede der subjektiven Betonung entsprechen nicht immer deutliche objektive Unterschiede der beiden Bewegungsphasen. Diese werden wesentlich deutlicher, wenn die Versuchsperson die in der einen Richtung gelegenen Impulse *willkürlich* betont. In diesem Falle ist die Bewegung in der betonten Richtung kürzer und steiler als in der anderen (Abb. 6 und 7). Außerdem beginnt sie nicht selten mit einem mehr oder weniger deutlichen Knick, der entweder im Wendepunkte oder kurz nach ihm gelegen ist, während der Übergang in die andere Richtung fließender erfolgt (Abb. 7). Dieselben Unterschiede zwischen den beiden Bewegungsphasen können auch bei zwanglosen, nicht betonten Bewegungen beobachtet werden, aber sehr viel weniger ausgesprochen.

Willkürlich betonte Bewegungen in einem Gelenk können nun von einer Versuchsperson meist nur in einer Richtung gleichmäßig fließend ausgeführt werden und zwar in derjenigen, in der die Versuchsperson auch unwillkürlich betont, während bei dem Versuch, in der entgegengesetzten Richtung zu betonen, abgesehen von der subjektiv empfundenen Schwierigkeit, dies durchzuführen, bald größere Unregelmäßigkeiten in der Bewegung auftreten. So stammen die Abb. 6 und 7 von einer Versuchsperson, welche geneigt ist, bei Bewegungen im Handgelenk unwillkürlich die Streckrichtung zu betonen. Dementsprechend ist die willkürlich extensionsbetonte Bewegung (Abb. 6) recht regelmäßig ohne wesentliche Unterschiede zwischen Beugung und Streckung, während die willkürlich flexionsbetonte Bewegung (Abb. 7) wesentlich ungleichmäßiger ist. Derartige Unterschiede können dazu dienen, die Richtung der unwillkürlichen Betonung auch in weniger ausgesprochenen Fällen objektiv festzustellen.

II. Die aus den Aktionsstrombildern erschließbaren Tätigkeitszustände der Agonisten und Antagonisten.

a) Gegenseitiges Verhalten der antagonistischen Muskeln.

Überblickt man die Abb. 1—7, die Hin- und Herbewegungen der Hand von verschiedener Frequenz zeigen, so tritt in allen eine streng alternierende Tätigkeit der beiden Antagonisten, des Flexor und Extensor carpi rad., hervor. Überschneidungen der Aktionsstromperioden sind selten und dann nur geringfügig, im Gegenteil schließen bei Bewegungen mittlerer Frequenz, etwa im Elastizitätstempo, die Aktionsstromperioden meist nicht unmittelbar aneinander an, so daß auf kurzen Strecken beide Muskeln völlig stromfrei sind (Abb. 1, 2 rechts und 3). Diese meist nur wenige Hundertstel Sekunden betragenden

Pausen sind um so länger, je lockerer die Bewegung ausgeführt wird. Dies kann soweit gehen, daß sie bei ganz lockeren Bewegungen etwa $\frac{1}{3}$ der ganzen Kurve ausmachen. In anderen Kurven sind Unterschiede vorhanden derart, daß, wie z. B. in Abb. 6 zwischen Extensor- und Flexorströmen regelmäßig eine größere Pause liegt als zwischen Flexor- und Extensorströmen, oder daß die einen durch eine kleinere Pause getrennt sind, während die anderen aneinander anschließen, oder sich sogar überschneiden (Abb. 7). Neben diesen Unterschieden sind dann meist auch solche in der Dauer und Stärke der Ströme zwischen beiden Muskeln vorhanden, wobei zwischen dem Ende der großen und dem Beginne der kleinen Aktionsstromperiode der größere Zwischenraum zu liegen pflegt. Alle diese Unterschiede sind charakteristisch für ausgesprochen *betonte* Bewegungen, einerlei, ob die Betonung willkürlich oder unwillkürlich erfolgt, wobei, wie man in Versuchen mit willkürlicher Betonung einwandfrei feststellen kann, die längere und stärkere Aktionsstromperiode dem Muskel der betonten Seite angehört und die Pause dementsprechend vor der unbetonten Muskelaktion liegt, was für die Theorie der zentralnervösen Koppelung der Antagonisten (rebound) nicht ohne Bedeutung sein dürfte¹⁾.

Das ausgesprochen reziproke Verhalten der Antagonisten ist am reinsten bei mittleren Bewegungsfrequenzen; hier ist bei einigermaßen lockerer Bewegungsführung der Antagonist während der Tätigkeit des Agonisten stets in völliger Ruhe (Abb. 2 und 3). Bei sehr langsamen Bewegungen, bei denen eine Hin- und Herbewegung 2 Sek. und mehr dauert, sind von den Antagonisten fast stets schwache Aktionsströme zu registrieren und zwar meist durch Pausen getrennte Stromgruppen oder Einzelströme, denen dann jedesmal in kurzem Abstande eine der für langsame Bewegungen charakteristischen kleinen Unregelmäßigkeiten (Verzögerungen) nachfolgt. Für das Verständnis des Zustandekommens langsamer Bewegungen ist es von Bedeutung, daß man, wenn auch selten, Bewegungen mit deutlichen Stufen findet, ohne daß im Antagonisten Ströme zu finden sind. In diesem Falle sind dann die Ströme im Agonisten nicht von gleichmäßiger Stärke,

¹⁾ Größere Unterschiede in der Dauer und der Stärke der Ströme der beiden Muskeln findet man ganz unabhängig von der Betonung auch, wenn die Hin- und Herbewegung nicht um die Mittellage des betreffenden Gelenkes ausgeführt wird, wie das bei dem in dieser Darstellung Beschriebenen vorausgesetzt ist, sondern in der Nähe einer der Endstellungen des Gelenkes. In diesem Falle findet man stets, daß der Muskel, welcher das Glied von der Endstellung fortbewegt, wesentlich schwächer tätig ist als der entgegengesetzt wirkende. Wenn trotzdem die Bewegung in beiden Richtungen gleich schnell und ausgiebig erfolgt, so ist das nur dadurch möglich, daß in der einen Richtung passive Kräfte unterstützend wirken, in der anderen nicht. Diese passiven Kräfte dürften in den in der Nähe der Endstellung des Gelenkes besonders starken Elastizitätskräften der gedehnten Gewebe der Gegenseite zu suchen sein (s. u.).

sondern man sieht sie kurz vor jeder Verzögerung der Bewegung schwächer werden und kurz vor jeder Beschleunigung wieder anschwellen. Derartige Kurven ohne Antagonistentätigkeit erhält man nur dann, wenn die Versuchsperson imstande ist, ganz lockere Bewegungen auszuführen. Überhaupt sind die Ströme im Antagonisten umso stärker, je weniger locker man die Bewegung ausführt. Diese Durchbrechung des streng reziproken Verhaltens der Antagonisten dürfte demnach wohl einer unwillkürlichen Gelenkversteifung zuzuschreiben sein, die beim Bemühen, ganz langsame Bewegungen auszuführen, nur sehr schwer zu vermeiden ist.

Dasselbe dürfte der Grund sein, weshalb es bei schnellen Hin- und Herbewegungen nicht mehr zu vollständiger Saitenruhe kommt, während der Muskel Antagonist ist. Bei allmählicher Steigerung der Frequenz sieht man zunächst in einem Muskel, und zwar charakteristischer Weise in demjenigen der unwillkürlich oder willkürlich betonten Bewegungsrichtung, zwischen den starken Aktionsstromperioden noch eben sichtbare Schwankungen auftreten (Abb. 5). Diese werden bei weiterer Steigerung der Frequenz stärker und werden auch im anderen Muskel sichtbar, so daß die Antagonisten nicht mehr abwechselnd tätig und ruhig, sondern abwechselnd stärker und schwächer tätig sind. In der Nähe der maximalen Bewegungsfrequenz macht demnach die rhythmisch alternierende Tätigkeitsform mehr und mehr einer andauernden krampfartigen Kontraktion beider Antagonisten Platz, wie man sie sonst im Zustande starker willkürlicher Gelenkversteifung beobachtet. Also auch hier ist wohl ebenso wie bei langsamen Hin- und Herbewegungen die gleichzeitige Tätigkeit der Antagonisten dem Hinzutreten einer unwillkürlichen Versteifung zuzuschreiben und demnach keine Durchbrechung des Prinzips der Reziprozität der Antagonisten bei willkürlichen Bewegungen (*H. E. Hering*) vorhanden. In der Tat tritt der Krampfzustand um so später ein, und die erreichbare Maximalfrequenz der Bewegung ist um so höher, je lockerer die Bewegung ausgeführt wird. Hinzuzufügen wäre noch, daß die Versteifung im Ellenbogengelenk bei geringeren Frequenzen beginnt als im Hand- oder Fingergelenk und in allen Gelenken bei umfangreichen Bewegungen früher als bei kleinen.

b) Die Muskeltätigkeit in ihren Beziehungen zu den Phasen der Bewegungskurve.

Die zeitlichen Beziehungen zwischen den Aktionsstromperioden der beiden Antagonisten und den Phasen der Bewegungskurve hängen ganz von der Frequenz der Hin- und Herbewegungen ab. Abb. 2 zeigt das für langsame Bewegungen typische Bild. Man sieht wie im Extensor carpi rad. nicht mit, sondern erst mehrere Hundertstel Sekunden

nach Beginn der Extensionsbewegung schwache Ströme einsetzen. Diese dauern, allmählich an Frequenz und Stärke zunehmend, während

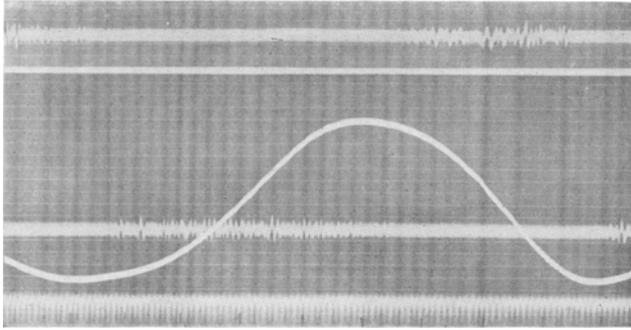


Abb. 2. Langsame Bewegung. Einsetzen der Ströme nach Bewegungsumkehr. Abb. 2-4 sind Ausschnitte aus einer fortlaufenden immer schneller werdenden Hin- und Herbewegung der Hand.

der ganzen Extensionsbewegung an, nehmen gegen deren Ende wieder ab, reichen aber, wenn auch schwach, über die Bewegungsumkehr

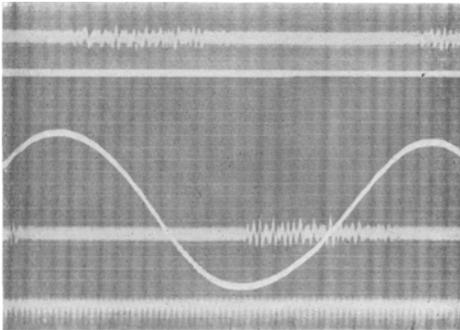


Abb. 3. Mäßig schnelle Bewegung. Einsetzen der Ströme mit Bewegungsumkehr.

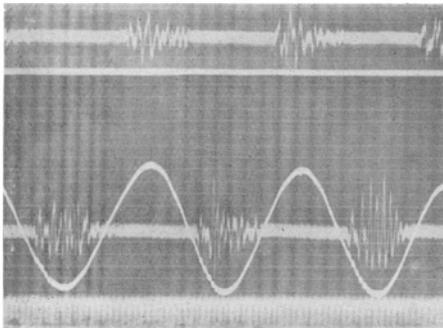


Abb. 4. Schnelle Bewegung. Einsetzen der Ströme vor Bewegungsumkehr.

hinaus bis in den Beginn der Flexionsphase hinein. Während dieser Zeit ist die Saite des Flex. carpi rad. völlig ruhig. Ganz entsprechend setzen auch die Ströme im Flex. carpi rad. erst nach Beginn der Flexion ein und reichen etwas in die Extensionsphase hinein (Abb. 2 links).

Bei langsamen Bewegungen sind also die einzelnen Beuge- und Streckphasen und die Tätigkeiten der entsprechenden Agonisten zeitlich so gegeneinander verschoben, daß letztere den ersteren um einige Hundertstel Sekunden nachhinken.

Mit steigender Bewegungsfrequenz rücken die Aktionsstrom- bzw. Tätigkeitsperioden den entsprechenden Bewegungsphasen gegenüber immer mehr nach

vorn. Bei mittleren Frequenzen erfolgt der Einsatz der Ströme nicht mehr nach dem Bewegungsbeginn, sondern fällt in den Augenblick der Bewegungsumkehr (Abb. 3). Ebenso rückt auch das Ende der Stromperiode vor und reicht nicht mehr bis in die folgende Bewegungsphase hinein (Abb. 2 rechts). Ja wenn Bewegungsbeginn und Aktionsstromeinsatz zusammenfallen, dann enden die Ströme schon nicht unbeträchtlich vor der Bewegungsphase (Abb. 3).

Je frequenter die Bewegung weiterhin wird, desto mehr eilen die Aktionsstromperioden den entsprechenden Bewegungsphasen voraus, so daß z. B. die Ströme im Extensor schon während der zweiten Hälfte der Flexion beginnen, die Bewegungsumkehr und die erste Hälfte der Flexion ausfüllen und dann von den Flexorströmen abgelöst werden (Abb. 4). Bei maximaler Bewegungsfrequenz und kleiner Amplitude kommt es sogar vor, daß die Aktionsstromperioden ganz in die vorangehende entgegengesetzt gerichtete Bewegungsphase hineinfallen (Abb. 5). Gleichzeitig mit diesem Vorrücken der Aktionsstromperioden sieht man die Ströme wesentlich stärker werden, als sie bei langsameren Bewegungsfrequenzen sind.

Falls die Bewegung nach einer Richtung betont ist, sei es willkürlich oder unwillkürlich, so tritt zu den im vorigen Abschnitt beschriebenen Unterschieden zwischen dem Agonisten der betonten und demjenigen der unbetonten Richtung noch der hinzu, daß im Verhältnis

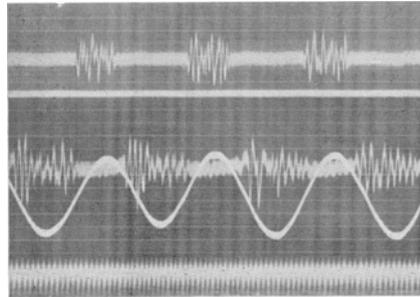


Abb. 5. Sehr schnelle Bewegung Strecken ↑.
Oben Flex., unten Ext. carp. rad.

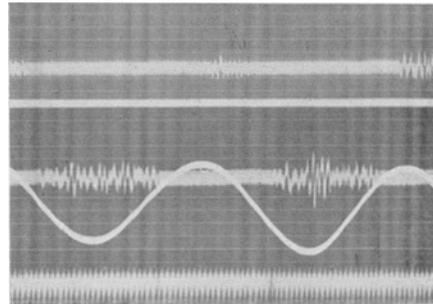


Abb. 6. Absichtlich extensionsbetonte Bewegung,
Extensor unten, Flexor oben. Abb. 5-7 stammen
aus demselben Versuch.

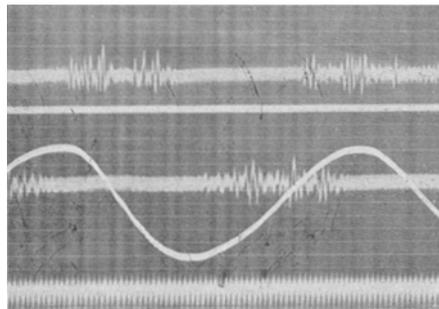


Abb. 7. Absichtlich flexionsbetonte Bewegung.

zur entsprechenden Bewegungsphase der betonte stets früher einsetzt als der unbetonte. So treten in der extensionsbetonten Bewegung (Abb. 6) die Ströme im Extensor $\frac{10}{100}$ Sek. vor Beginn der Streckphase auf, im Flexor aber erst im Moment der Bewegungsumkehr in die Beugungsphase. Bei langsameren Bewegungen ist es sehr häufig, daß die Ströme in der betonten Richtung mit Bewegungsbeginn einsetzen, in der unbetonten wesentlich nachher.

Das für langsame, mäßig schnelle und schnelle Bewegungen typische Verhalten zwischen den Aktionsstrom- bzw. Tätigkeitsperioden der Muskeln und den Phasen der Bewegungskurve ist in der schematischen Abb. 8 zusammengefaßt; und Tab. 1 enthält noch zahlenmäßige Angaben darüber, bei welcher mittleren Dauer einer Hin- und Herbewegung in den Gelenken der oberen Extremität die Ströme nach,

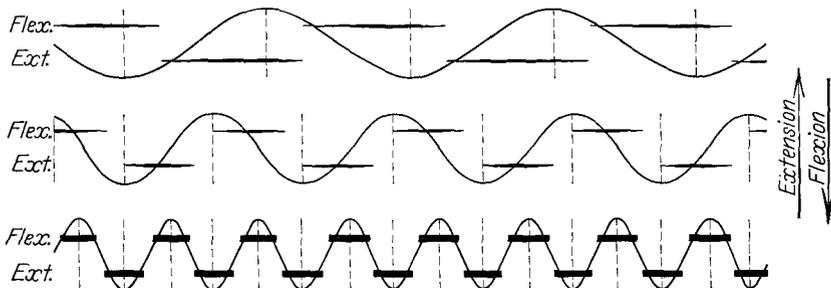


Abb. 8.

mit und vor Beginn der entsprechenden Bewegungsphase einsetzen. Man ersieht daraus, daß der Beginn der Muskeltätigkeit mit dem Beginn der betreffenden Bewegungsphase zusammenfällt im Ellbogengelenk bei knapp 1, im Handgelenk bei knapp 2 und im Finger-Grundgelenk bei $2\frac{1}{2}$ —3 Hin- und Herbewegungen pro Sekunde und schon bei wenig höheren Frequenzen deutlich vor diesen rückt. Das Vorrücken beginnt also umso eher, je proximaler das Gelenk gelegen ist. Dagegen fanden wir es vom Umfange der Bewegung weitgehend unabhängig.

Tabelle 1. Mittlere Dauer einer Hin- und Herbewegung, bei welcher die Aktionsströme im Agonisten nach, mit oder vor Beginn der betreffenden Bewegungsphase einsetzen.

Einsatz der Ströme im Verhältnis zum Bewegungsbeginn	Dauer der Bewegungen in Sek. im		
	Finger	Hand	Ellbogen
nach	—	über 0,6	über 1,5
gleichzeitig	0,3—0,4	0,5—0,6	1,3—1,5
vorher	0,25 und weniger	0,5 und weniger	unter 1,2

Zurückführung der Bewegung auf die veranlassenden Kräfte.

Aus den eben geschilderten Befunden ergibt sich, daß unter gewissen Umständen, nämlich bei größeren Geschwindigkeiten die Bewegung noch weiter geht, nachdem schon der Agonist aufgehört hat, tätig zu sein, und daß unter Umständen, nämlich bei langsameren Geschwindigkeiten die Umkehr in die entgegengesetzte Bewegungsphase sich ohne Eingreifen der Antagonisten vollzieht. Hieraus folgt nach dem in der Einleitung Ausgeführten, daß neben den aktiven Muskelkräften noch passive, nämlich Trägheits- und Elastizitätskräfte am Zustandekommen von willkürlichen Hin- und Herbewegungen beteiligt sein müssen.

Welche Bedeutung diese passiven Kräfte bei den verschiedenen Bewegungsgeschwindigkeiten haben, und wie hier aktive und passive Kräfte zusammenwirken, darüber kann man sich nach den obigen Ergebnissen folgendes Bild machen:

Langsame Bewegungen entstehen durch eine schwache andauernde Tätigkeit der Agonisten der betreffenden Bewegungsphase. Da jede vorübergehende Abschwächung der Aktionströme unmittelbar eine Verlangsamung der Bewegung nach sich zieht (s. S. 632), so ist anzunehmen, daß diese Muskeltätigkeit eben stark genug ist, um die Bewegung in Gang zu halten und daß keine nennenswerten Trägheitskräfte entwickelt werden. Weiterhin kommt es ohne Eingreifen der Antagonisten, ja trotz fortdauernder Agonistentätigkeit nicht nur zum allmählichen Stillstand der Bewegung, sondern sogar zur Umkehr in die entgegengesetzte Bewegungsrichtung. Abbremsung und Umkehr der Bewegung erfolgen also bei langsamen Bewegungen rein passiv dadurch, daß in den durch die Bewegung gedehnten Muskeln usw. beträchtliche Elastizitätskräfte entwickelt werden. Erst nach erfolgter Umkehr setzt dann die Tätigkeit der entsprechenden Muskeln ein und bedingt, daß die Bewegung nicht allmählich erlischt, wie es unter alleiniger Wirkung der Elastizitätskräfte sein würde, sondern in vollem Umfange bis zur erneuten Umkehr in die erste Richtung weiter fortgeführt wird. Dieses späte Eingreifen der Muskeln markiert sich in einer in vielen Bewegungskurven deutlich sichtbaren plötzlichen Beschleunigung etwa $\frac{1}{10}$ Sek. nach Bewegungsumkehr.

Bei mittelschnellen Bewegungen hört die Tätigkeit des Agonisten wesentlich vor der Bewegungsumkehr auf. Der Rest der Bewegungsdurchführung und vor allem die Abbremsung erfolgt dann rein passiv. Es müssen demnach nicht unbedeutende Trägheitskräfte entstanden sein, welche die Bewegung weiterführen. Diese dürften dann durch die Elastizitätskräfte der gedehnten Antagonisten aufgezehrt werden, wodurch es zur Abbremsung der Bewegung kommt. Auch am Zustandekommen der Rückbewegung dürften ebenso wie bei den langsamen Bewegungen

die Elastizitätskräfte noch wesentlich mitwirken; doch wird die Größe dieser Mitwirkung dadurch verdeckt, daß die nunmehrigen Agonisten sich gleich zu Beginn der Rückbewegung kontrahieren und diese dadurch zu einer vollständigen machen.

Bei *schnellen Bewegungen* ist im Beginn einer Bewegungsphase der betreffende Agonist bereits in starker Kontraktion. Diese ist aber schon etwa in der Mitte der Bewegung zu Ende, so daß deren zweite Hälfte allein durch die entwickelten Trägheitskräfte durchgeführt wird. Diese können jedoch nicht voll ausgenutzt werden, da sonst die Bewegung länger dauern würde, als das gewünschte Tempo es erfordert. Vielmehr kommt es in der zweiten Bewegungshälfte zu einer kräftigen, schnell einsetzenden Kontraktion der Antagonisten, wodurch zunächst die ganzen Trägheitskräfte abgebremst werden und dann die Bewegung in der umgekehrten Richtung fortgesetzt wird. Auch hier werden an der Abbremsung und Umkehr der Bewegung Elastizitätskräfte beteiligt sein, diese werden jedoch vermutlich im Verhältnis zu den starken aktiven Kräften, welche hierfür verbraucht werden, nur eine geringe Rolle spielen, zumal sie kaum ausgenutzt werden dürften, da zu ihrer Auswirkung, wie die gedehnte Umkehr langsamer Bewegungen zeigt, eine weit erheblichere Zeit erforderlich ist.

Wenn eine langsame Hin- und Herbewegung allmählich bis zur Maximalfrequenz beschleunigt wird, so geschieht dies, wie oben beschrieben, zunächst im wesentlichen durch eine Beschleunigung der Wendungen. Dies wird beim Übergang von langsamen zu mäßig schnellen Bewegungen dadurch möglich, daß die die Abbremsung der Hinbewegung bewirkenden Elastizitätskräfte nicht mehr gegen eine andauernde Agonistenkontraktion anzukämpfen haben, sondern nur noch gegen verhältnismäßig geringe Trägheitskräfte und sich gegen diese rasch und voll auswirken können. Weiter wird die Wendung dadurch beschleunigt, daß die Streckbewegung von Anfang an nicht allein der Elastizitätswirkung überlassen bleibt, sondern durch Muskelkontraktion beschleunigt wird. Die weitere Verkürzung der Wendung beim Übergang zu schnellen Bewegungen geschieht dadurch, daß statt der relativ langsam wirkenden Elastizitätskräfte mehr und mehr starke plötzliche Kontraktionen der Antagonisten zur Abbremsung herangezogen werden. Da die abzubremsenden Trägheitskräfte mit dem Quadrat der Geschwindigkeit wachsen und außerdem noch der Rückbewegung die entsprechende Beschleunigung erteilt werden muß, so sind ganz erhebliche Muskelkräfte erforderlich, was das auffallend rasche Anwachsen der Stärke der Aktionsströme beim Übergang von mäßig schnellen zu schnellen Hin- und Herbewegungen durchaus verständlich macht. Welche Maximalfrequenz ein Individuum erreichen kann, dürfte demnach davon abhängen, wie weit es fähig ist, seine Muskeln

momentan maximal zu kontrahieren. Ebenso dürfte dies jedoch auch davon abhängen, diese momentan wieder vollständig erschlaffen zu lassen, da sonst die flüssige Hin- und Herbewegung schon vor Erreichung der möglichen Maximalfrequenz durch einen allgemeinen Krampfzustand aller Muskeln unterbunden wird.

Überblickt man das Zusammenwirken der Kräfte bei den verschiedenen Geschwindigkeiten, so ergibt sich, daß bei langsamen Bewegungen aktive Kräfte dadurch verbraucht werden, daß die Bewegung durch sie bis zur vollen Amplitude, ja noch über die Bewegungsumkehr hinaus gegen die bremsende Elastizität der gedehnten Antagonisten durchgeführt werden muß, und bei schnellen Bewegungen dadurch, daß hier starke Trägheitskräfte durch eine Kontraktion der Antagonisten abgebremst werden müssen. Bei einer gewissen mittleren Geschwindigkeit dagegen werden Trägheits- und Elastizitätskräfte voll zur Durchführung bzw. Abbremsung der Bewegung ausgenutzt, und den aktiven Kräften fällt nur die Aufgabe zu, die Bewegung durch immer erneuten Anstoß in gleichem Umfange in Gang zu halten. Dies ist dann der Fall, wenn die Aktionsströme bzw. Tätigkeiten der Agonisten gerade im Beginn der betreffenden Bewegungsphase einsetzen und kurz vor deren Abbremsung wieder erlöschen, was im Ellenbogengelenk zutrifft, wenn eine Hin- und Herbewegung etwa 1,3—1,5 Sek. dauert, im Handgelenk bei 0,5—0,6 Sek. und im Fingergrundgelenk bei 0,3—0,4 Sek. Diese zeitlichen Unterschiede sind verständlich, wenn man bedenkt, daß die abzubremsenden Trägheitskräfte eine Funktion der bewegten Masse, mithin bei gleichen Geschwindigkeiten im Ellenbogengelenk am größten sind, so daß hier schon bei geringeren Geschwindigkeiten eine Kontraktion der Antagonisten zur Abbremsung herangezogen werden muß als im Handgelenk und hier bei geringeren als im Fingergrundgelenk.

Die Analyse des Zusammenspiels der Kräfte führt also zu dem Ergebnis, daß die Ausführung von Hin- und Herbewegungen in einem gewissen mittleren Tempo, das durch die eben angegebenen Zeiten charakterisiert ist, am ökonomischsten ist, weil hier den Muskeln ein großer Teil der Arbeit von passiven Kräften abgenommen wird¹⁾. Es ist das Verdienst von *Pfahl*²⁾, als erster darauf aufmerksam gemacht zu haben, daß bei einer gewissen mittleren Geschwindigkeit die mechanischen Verhältnisse für das Zustandekommen der Hin- und Herbewegung am günstigsten liegen dürften. Er hat dies rein deduktiv aus der Form der Bewegungskurve erschlossen.

¹⁾ Übereinstimmend damit fanden *Atzler* und Mitarbeiter (*Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **208**, 184. 1925) kürzlich durch Gaswechseluntersuchungen, daß das Kurbeldrehen in einem mittleren Tempo am ökonomischsten ist.

²⁾ *Zeitschr. f. Biol.* **82**, 378. 1925 siehe S. 383.

Doch stimmt dasjenige Tempo, in dem unserer Analyse nach die günstigsten Bedingungen für ein Zusammenwirken von aktiven und passiven Kräften gegeben sind, nicht ganz mit dem von *Pfahl* für besonders ökonomisch erachteten Tempo, das man (wie S. 629 angegeben) durch passives Anstoßen des Gliedes erhalten soll, überein. Letzteres ist nicht unerheblich schneller, auch wenn man die von uns gefundene niedrigere Frequenz nimmt.

Jedenfalls fanden wir bei solchen Anstoßbewegungen in den meisten Fällen die Aktionsströme nicht mit, sondern schon etwas vor Bewegungsumkehr einsetzen (Abb. 1), so daß hier nicht nur der zweite Teil der Bewegungsumkehr, die Rückbewegung von ihrem Beginn an unter Mitwirkung von Muskeltätigkeiten stattfindet, sondern auch schon deren erster Teil, die Abbremsung der Hinbewegung, wenigstens ganz gegen Ende unter Zuhilfenahme von Muskelkräften erfolgen dürfte. In keinem Falle sahen wir ein Einsetzen der Ströme nach Bewegungsumkehr, so daß die Pfahlsche Annahme, daß sie in diesem Tempo allein durch Elastizitätskräfte bewirkt werde — daher der Name Elastizitätstempo — durch unsere Untersuchungen nicht bestätigt wird.

Ob nun wirklich dieses mit der Pfahlschen Anstoßmethode ermittelte Tempo oder ein, ein klein wenig langsames, in welchem die Ströme gerade mit Bewegungsbeginn einsetzen, das am meisten ökonomische ist, möchten wir doch noch dahingestellt sein lassen. Denn wenn auch die mechanische Seite einer Bewegung, d. h. das gute oder schlechte Zusammenwirken von aktiven und passiven Kräften für die Frage der Ökonomie einer Bewegung von wesentlicher Bedeutung sein dürfte so darf doch daneben die Bedeutung rein physiologischer Faktoren nicht außer acht gelassen werden. Es ist durchaus möglich, daß ein anderes Tempo noch ökonomischer ist, in welchem zwar das Zusammenspiel von aktiven und passiven Kräften kein optimales, dafür aber das Verhältnis von Kontraktion und Erschlaffung der Muskeln bzw. Erregung und Ruhe der nervösen Zentren ein besonders günstiges für die Erhaltung ihrer Leistungsfähigkeit ist.

Andererseits betrachten wir es als ein wesentliches Ergebnis der vorliegenden Untersuchung, daß die Tätigkeit der nervösen Zentren nicht allein für das Zustandekommen willkürlicher und wohl auch reflektorischer Bewegungen maßgebend ist, sondern daß daneben auch passiven Kräften wie der Trägheit und Elastizität eine bedeutende Rolle zukommt. Es sind dies Anschauungen, die schon seit längerer Zeit von *Rieger*¹⁾ und *Pfahl*²⁾ verfochten werden, ohne daß ihr Versuch das Vorhandensein passiver Kräfte rein deduktiv aus den Eigentümlichkeiten der Bewegungskurve zu erschließen, bisher eine allgemeine

¹⁾ *Rieger*, Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. **31**, 1 und **32**, 377. 1903.

²⁾ *Pfahl*, zitiert S. 639.

Anerkennung gefunden hätte. Wir hoffen, mit den vorliegenden Untersuchungen diesen Anschauungen eine genügende experimentelle Unterlage gegeben zu haben, zugleich aber auch den Anteil festgestellt zu haben, welchen jede einzelne der aktiven und passiven Kräfte an dem Zustandekommen der Bewegung je nach deren Geschwindigkeit hat.

Zusammenfassung.

Es werden bei lockeren, fortlaufend ausgeführten Hin- und Herbewegungen im Ellenbogen-, Hand- und Fingergrundgelenk die Aktionsströme eines Agonisten und seines Antagonisten in ihrer Beziehung zueinander und zu den Phasen der Bewegungskurve untersucht. Aus den gewonnenen Ergebnissen wird geschlossen, daß an dem Zustandekommen solcher Bewegungen neben den Muskeltätigkeiten Trägheitswirkungen und Elastizitätskräfte wesentlich beteiligt sind.

Das Zusammenwirken der aktiven und passiven Kräfte wechselt mit der Geschwindigkeit der Bewegung. Bei langsamen Bewegungen erfolgt die Bewegungsumkehr allein durch die Elastizitätskräfte der durch die Bewegung gedehnten Gewebe (Muskeln), und es bedarf einer dauernden Tätigkeit der Agonisten, um die Elastizitätskräfte so abzubremsen, daß die Wendung der Bewegungsrichtung mit der gewünschten Langsamkeit geschieht. Bei schnellen Bewegungen müssen, um rasche Wendungen zu erzielen, starke Trägheitskräfte durch eine Kontraktion der Antagonisten abgebremst werden. Bei einer gewissen mittleren Geschwindigkeit dagegen werden Trägheits- und Elastizitätskräfte voll zur Durchführung bzw. Wendung der Bewegung ausgenutzt, und die Muskeltätigkeit braucht nur die Bewegung durch immer erneuten Antrieb im gewünschten Umfange in Gang zu halten. Dieses anscheinend optimale ökonomische Tempo ist am Unterarm bei nicht ganz einer Hin- und Herbewegung, an der Hand bei knapp 2 und am Finger bei knapp 3 Bewegungen erreicht.
