

Kältezittern während isolierter Kühlung des Rückenmarkes nach Durchschneidung der Hinterwurzeln*

KARL-AUGUST MEURER, CLAUS JESSEN und MASAMI IRIKI**

W. G. Kerckhoff-Institut der Max-Planck-Gesellschaft, Bad Nauheim,
und Physiologisches Institut der Universität Gießen

Eingegangen am 8. September 1966

Summary. 1. In dogs and cats, the dorsal roots of the lumbosacral spinal cord were cut bilaterally to interrupt thermosensitive afferents. After 3 weeks, experiments were undertaken in light anesthesia and at an ambient air temperature of 30°C. Local cooling in the lumbar vertebral canal and simultaneous local warming in the thoracic part of the vertebral canal was performed without lowering the general body temperature.

2. Local cooling in the lumbar vertebral canal elicited shivering of the hind limbs, although the dorsal roots of the lumbosacral spinal cord were cut. Since all possible thermosensitive afferents conducted from the wall of the vertebral canal and the meninges to the spinal cord were interrupted, shivering in these experiments can only have been elicited by direct cooling of the structures in the spinal cord.

3. Shivering induced by local cooling of the deafferented lumbosacral spinal cord was restricted to the hindlimbs. This means that, under the conditions of the experiments, the proprioceptive afferents of intact parts of the spinal cord cannot have participated in causing the tremor. The pattern of shivering was marked by irregular movements with greatly varying amplitudes.

Zusammenfassung. 1. Zur Ausschaltung thermosensibler Afferenzen wurden bei Hunden und Katzen die Hinterwurzeln des lumbosacralen Rückenmarkes beidseits extradural durchtrennt. Nach 3 Wochen wurde in flacher Narkose und bei einer Umgebungstemperatur von 30°C eine isolierte Kühlung im lumbalen Vertebraalkanal ohne allgemeine Senkung der Kerntemperatur vorgenommen, während gleichzeitig das intakte Thorakalmark gewärmt wurde.

2. Die lokale Kühlung im Wirbelkanal führte auch nach der Durchschneidung der Hinterwurzeln zum Kältezittern der nur motorisch innervierten Hinterextremitäten. Da die sensiblen Afferenzen aus der Wand des Wirbelkanals und den Meningen unterbrochen waren, muß der Angriffspunkt der Kühlung im Rückenmark selbst gesucht werden.

3. Das Zittern, welches unter den genannten Bedingungen durch die isolierte Kühlung des deafferentierten Rückenmarkes ausgelöst wurde, blieb auf die nur motorisch innervierten Hinterextremitäten beschränkt, so daß muskuläre Reafferenzen intakter Rückenmarksabschnitte nicht wirksam werden konnten. Das Muster dieses Kältezitterns war geprägt durch unregelmäßige Bewegungen mit stark schwankender Amplitude.

* Auszugsweise vorgetragen auf der Frühjahrstagung der Deutschen Physiologischen Gesellschaft, Würzburg, 20.–23. April 1966.

** Stipendiat der Alexander von Humboldt-Stiftung.

Die Untersuchungen von SIMON, RAUTENBERG, THAUER u. IRIKI an intakten Hunden (1963, 1964) und von SIMON, KLUSSMANN, RAUTENBERG u. KOSAKA an spinalisierten Hunden (1966) haben gezeigt, daß eine isolierte Kühlung im Wirbelkanal Kältezittern auslösen und aufrechterhalten kann. Der Wirbelkanal muß somit als Sitz thermosensibler Strukturen angesehen werden.

Die Versuche ließen die Frage offen, ob der Effekt der Kühlung durch eine direkte Temperaturempfindlichkeit intramedullärer Neuronsysteme oder durch eine Reizung sensibler Elemente in den Wänden des Wirbelkanals oder in den Meningen hervorgerufen wird. Zur Differenzierung dieser beiden Möglichkeiten untersuchten wir, inwieweit die Auslösung von Kältezittern durch lokale Kühlung im Wirbelkanal auch nach Ausschaltung der das Rückenmark erreichenden sensiblen Afferenzen, d. h. nach beidseitiger Durchschneidung der hinteren Wurzeln, möglich ist.

Die Untersuchung dieser Frage bot gleichzeitig die Möglichkeit, den Einfluß der Afferenzen auf das Muster des Kältezitterns erneut zu analysieren. Dazu liegen bisher Untersuchungen von SHERRINGTON; BURTON u. EDHOLM; PERKINS jr.; STUART u. PORTER; STUART, OTT, ISHIKAWA u. ELDRED vor. In einem Teil der Fälle wurde dabei das Rückenmark nur einseitig deafferentiert, und das Kältezittern wurde stets durch äußere Kühlung ausgelöst. Dabei kam es zu generalisiertem Kältezittern des ganzen Tieres, so daß ein Einfluß von Afferenzen der Gegenseite oder der unversehrten Abschnitte des Rückenmarkes auf den Tremorrhythmus der nur motorisch innervierten Extremität nicht ausgeschlossen werden kann. Im Gegensatz dazu würde jedoch ein Kältetremor, der durch lokale Kühlung eines beidseits deafferentierten Rückenmarksabschnittes ausgelöst wird und auf die aus diesem Abschnitt innervierten Extremitäten beschränkt bleibt, nicht unter der Einwirkung von Afferenzen aus intakt gebliebenen Rückenmarksabschnitten stehen.

Methodik

Versuchstiere. Die Versuche wurden in der Zeit von Juli 1963 bis Dezember 1965 an 37 Hunden (Körpergewicht 5–10 kg) und 13 Katzen (Körpergewicht 2–3 kg) in einer Klimakammer durchgeführt.

Operation und Narkose. In einer vorbereitenden Operation in Nembutal-Narkose (40 mg/kg Körpergewicht) wurde die Durchschneidung der Hinterwurzeln vorgenommen. Dazu wurden nach einer Laminektomie die Vorder- und Hinterwurzeln des Lumbosacralmarkes vorsichtig voneinander gelöst und der Verlauf der letzteren bis zu den Spinalganglien verfolgt. Die Durchschneidung der Hinterwurzeln erfolgte extradural unmittelbar vor ihrem Eintritt in den Duralsack. Unterhalb des Segmentes, dessen Hinterwurzeln als letzte makroskopisch sicher isoliert und durchschnitten werden konnten, wurde das Rückenmark quer durchtrennt. Frühestens 3 Wochen nach dieser Operation wurde der eigentliche Versuch durchgeführt. Als Narkoticum diente dabei Pernocton in einer Dosierung von 50 mg/kg Körpergewicht. Der Wirbelkanal wurde erneut freigelegt, und je eine U-förmige Polyäthylenthermode wurde

peridural über dem intakten thorakalen und über dem deafferentierten lumbosacralen Teil des Rückenmarkes fixiert, so daß die Temperatur dieser beiden Rückenmarksabschnitte unabhängig voneinander erhöht oder gesenkt werden konnte. Die Thermoden wurden in Höhe des zweiten deafferentierten Segmentes aus dem Wirbelkanal herausgeführt, sie waren an ihrem Austrittsort gegeneinander isoliert. In der Abb. 1 ist die Anordnung der Thermoden im Wirbelkanal schematisch dargestellt.

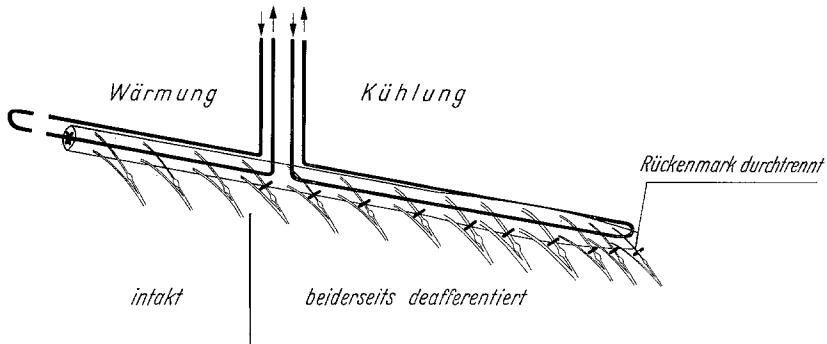


Abb. 1. Schematische Darstellung der Thermodenanordnung über dem beidseits deafferentierten lumbosacralen und dem intakten thorakalen Rückenmarksabschnitt. Die Durchtrennung der Hinterwurzeln ist durch schwarze Querstriche angedeutet

Versuchsablauf

Mit dem Beginn der Untersuchungen, d. h. etwa 5 Std nach der Gabe des Narcoticums, befanden sich die Tiere in einem flachen Narkosestadium. Die Versuche wurden bei einer Raumtemperatur von 30°C vorgenommen, eine periphere Kühlung des Versuchstieres erfolgte durch Senkung der Raumtemperatur auf 23°C.

Die Durchströmung der Thermoden erfolgte aus Ultrathermostaten, das Durchflußvolumen betrug 80 ml/min. Zur Kühlung des deafferentierten lumbosacralen Rückenmarksabschnittes wurde die hier anliegende Thermode mit Wasser perfundiert, dessen Temperatur zwischen 8 und 27°C lag. — Um eine Mitkühlung des nicht deafferentierten thorakalen Rückenmarkes zu vermeiden, wurde die diesem Bereich anliegende Thermode gleichzeitig mit Wasser von 39,5–45°C durchströmt, so daß die Temperatur dieses Abschnittes während der Kühlperioden sich jeweils in Höhe der Rectaltemperatur oder darüber befand. Da das erste deafferentierte Segment schon im Bereich dieser wärmenden Thermode lag, konnte ein Übergreifen der Kühlung auf nichtdeafferentierte Segmente sicher vermieden werden. Über vorgeschaltete Dreiwegehähne konnten beide Thermoden auch mit Wasser der gleichen Temperatur durchströmt werden.

1. Registrierte Größen

a) *Elektromyogramm.* Die Aktivität der Muskulatur wurde durch bipolare Ableitung von Elektromyogrammen mit rostfreien Stahlelektroden, die in einem Abstand von ca. 2 cm in proximale Muskelgruppen des Oberschenkels einer Vorder- und einer Hinterextremität eingestochen worden waren, registriert. Nach Verstärkung mit einem Differentialverstärker in CW-Kopplung (Zeitkonstante 0,1 bzw. 0,025 sec) wurden die Elektromyogramme mit einem Physioscript-Direktschreiber der Fa. Schwarzger, München, oder mit dem UV-Lichtschreiber Galvomat der Fa. Bell Howell CEC, Friedberg, aufgezeichnet.

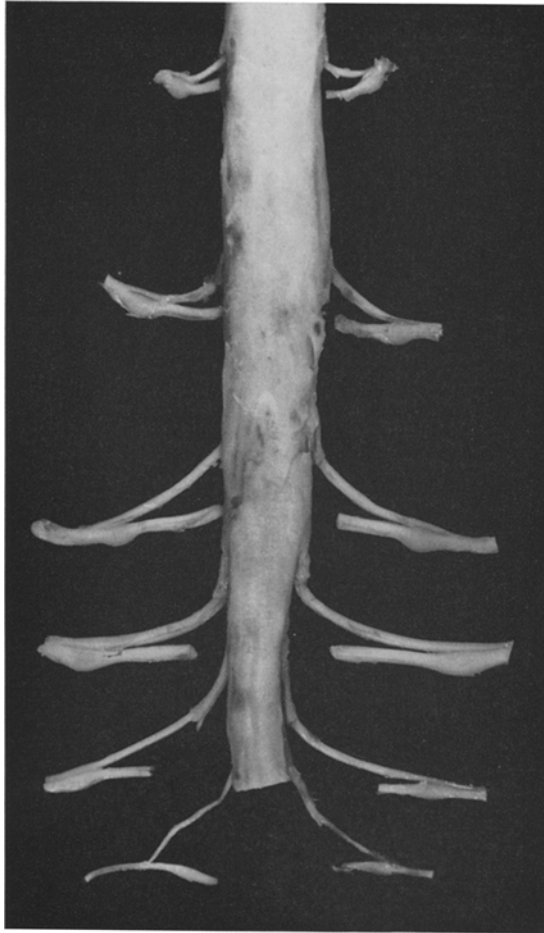


Abb. 2. Unterer Abschnitt eines von Th₁₃—S₁ beidseits deafferentierten Rückenmarkes nach Fixierung in Formalin. Versuch vom 22. 9. 1964, Hund, 10 kg. Aufsicht auf die Dorsalseite des Rückenmarkes

Die zur Elektromyographie benutzten Schreibsysteme des Direktschreibers hatten eine obere Grenzfrequenz von 300 Hz, die Galvanometer des Galvomatens eine Eigenfrequenz von 8000 Hz.

b) *Mechanogramme*. Gleichzeitig wurde die mechanische Aktivität derselben Extremitäten registriert. Dazu waren die Extremitäten über einen Faden mit einer Stahlblatfeder verbunden. Durch Zug an dieser Feder wurde die druckaufnehmende Membran eines umgebauten Statham-Elementes entlastet. Die Aufzeichnung der Mechanogramme erfolgte nach Verstärkung mit Trägerfrequenzverstärkern (TV 544 Schwarzer bzw. EM 36 Atlas) synchron mit den Elektromyogrammen auf den Direktschreibern. Bei einer Eichung der Stahlfedern war die Auslenkung der Schreibzeiger bzw. der Galvanometer den angehängten Gewichten von 20—200 g direkt proportional. Die obere Grenzfrequenz der Schreibsysteme des Physioscript betrug 60 Hz, die Eigenfrequenz der Galvanometer des UV-Schreibers 585 Hz.

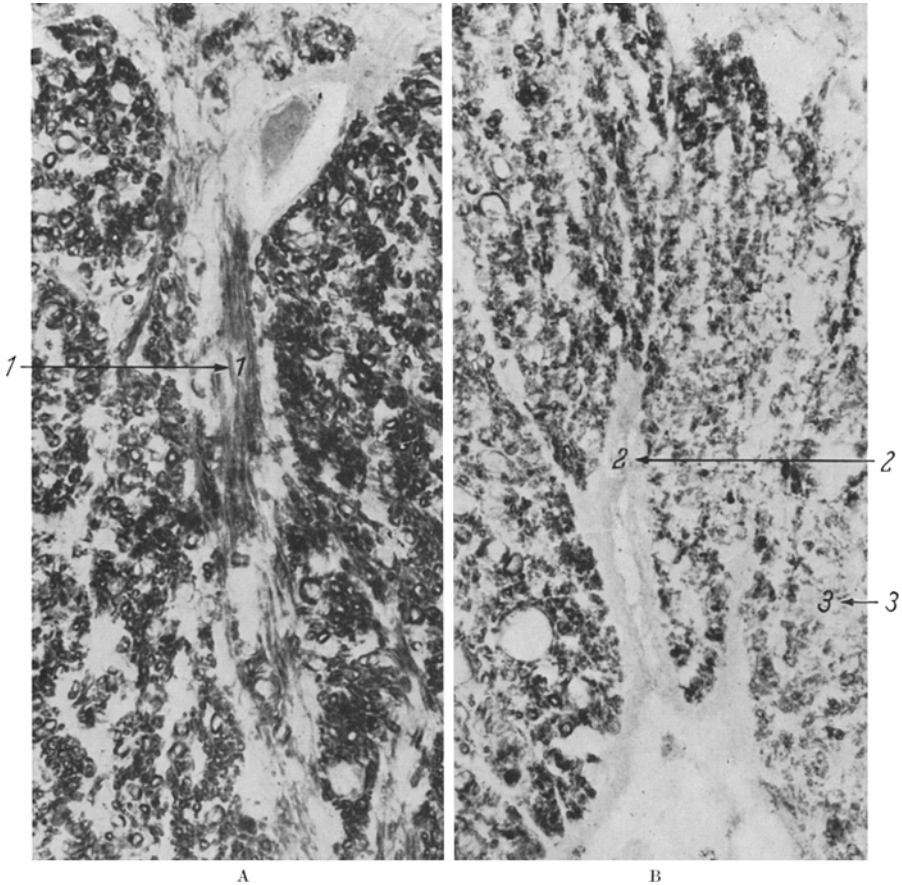


Abb. 3 A und B. Histologisches Bild der Markscheiden im Bereich der Vorder- und Hinterwurzel eines oberen Lumbalsegmentes 21 Tage nach beidseitiger Deafferentierung von L_4-S_1 . Versuch vom 14.12.1964. Hund, 7 kg. Fixierung: Formalin, Färbung: Sudanschwarz, Vergrößerung: 65mal. — A Vordere Wurzel (Längsschnitt) mit intakten Markscheiden (1). Beidseits normale Querschnitte markhaltiger Fasern im Vorder- und Seitenstrang. B Hintere Wurzel (Längsschnitt). Im Wurzelareal (2) keine Markscheiden sichtbar. Markscheidenzerfall im Hinterstrang (3)

Anhand der Mechanogramme wurden die Frequenzen des Kältetremors für eine Reihe von Versuchen ausgezählt. Zur statistischen Auswertung wurden aus fünf zufällig ausgewählten Abschnitten je einer nach dem Zufall ausgewählten Kühlperiode eines jeden Versuches die Tremorfrequenzen über einen Zeitraum von 10 sec ausgezählt und daraus die durchschnittliche Frequenz der Mechanogramme mit Standardabweichung errechnet.

c) *Temperaturen.* Die Temperaturen im Rectum, in der Extremitätenmuskulatur, an den Pfotenballen und an der Rumpfhaut wurden thermoelektrisch mit dem „Ellab“-Thermometer und entsprechenden Thermoelementen gemessen. Im Bereich des lumbosacralen deafferentierten Rückenmarkes und im Bereich des intakten thorakalen Rückenmarkes wurden die Temperaturen jeweils etwa 5 cm vom Eintritt der Thermoden entfernt gemessen. Die Meßspitzen der Elemente lagen dabei

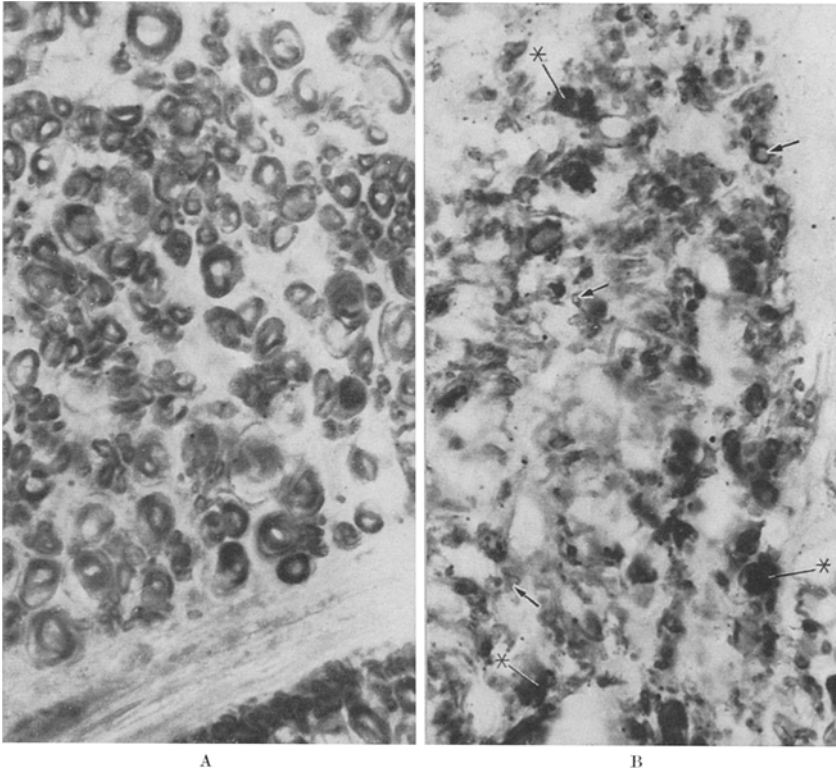


Abb. 4 A und B. Histologisches Bild normaler (A) und zerfallener (B) Markscheiden aus dem gleichen Abschnitt des Rückenmarkes wie Abb. 3 bei stärkerer Vergrößerung. Versuch vom 14. 12. 1964. Fixierung: Formalin, Färbung: Sudanschwarz, Vergrößerung: 162mal. — A Normale Markscheiden im intakten Vorderstrang. Beachte die dunkel gefärbten Markscheidenringe. — B Markscheidenzerfall im Hinterstrang. Beachte die groben sudanophilen Tropfen und Ballen (*). Nur bei \nearrow einige histologisch erhaltene Strukturen feinsten markhaltiger Fasern

peridural und lateral vom Rückenmark. — Die Temperaturen der Durchströmungsflüssigkeiten wurden unmittelbar vor dem Eintritt der Thermoden in den Wirbelkanal bestimmt. Rectal- und Periduraltemperaturen wurden gleichzeitig mit geeigneten Galvanometern auf dem UV-Schreiber registriert.

2. Kontrolle der Deafferentierung

Bei allen Versuchstieren waren die Reflexe im Bereich der Hinterbeine vollständig aufgehoben. Die Prüfung der Berührungs- und Schmerzempfindung ergab eine vollständige Anaesthesie im gleichen Bereich. Der Muskeltonus war deutlich vermindert. Koordinierte Laufbewegungen der Hinterextremitäten konnten nicht beobachtet werden. Blasen- und Mastdarmfunktion waren gestört.

Nach positiv verlaufenen Versuchen wurde das Rückenmark herauspräpariert und die Vollständigkeit der Deafferentierung in mehreren Fällen makroskopisch und mikroskopisch überprüft. — Die Abb. 2 zeigt den unteren Abschnitt des von Th₁₃—S₁ beidseits deafferentierten Rückenmarkes eines Hundes nach Fixierung in Formalin (Versuch vom 22. 9. 1964).

Das mit Formalin konservierte Rückenmark aus den Versuchen vom 14. 12. 1964 und 21. 7. 1965 wurde mit den Markscheidenfärbungen Sudanschwarz, Benda-Spielmeyer und Scharlachrot sowie polarisationsmikroskopisch untersucht (Prof. Dr. OKSCHE¹, Anatomisches Institut der Universität Gießen). Es wurden die folgenden histologischen Befunde erhoben: „In der vorderen Wurzel und im Vorderseitenstrang beider Hunde finden sich intakte Markscheiden. Dagegen zeigen die entsprechenden Hinterstränge das Bild eines Markscheidenzerfalls. Eindeutige Degenerationszeichen fehlen hier lediglich an den feinsten markhaltigen Fasern, was allerdings keinen Schluß über die Funktionstüchtigkeit dieser Elemente zuläßt. Eindeutig ist das Fehlen der Markscheiden bzw. ein ausgeprägter Markscheidenzerfall an den Eintrittsstellen der hinteren Wurzeln. Sehr überzeugend ist der polarisationsmikroskopische Befund. Im Gegensatz zu den intakten Vorderseitensträngen sind die normalen „Malteserkreuz“-Strukturen der Markscheiden im Hinterstrang nicht mehr nachweisbar. Im letzteren findet sich lediglich eine granuläre, unregelmäßig angeordnete, zum Teil ballenartig akkumulierte doppelbrechende Substanz.“ — (Abb. 3 und 4.)

Ergebnisse

1. Darstellung eines Einzelversuches

Die Abb. 5 zeigt die charakteristischen Phasen eines Versuches in Ausschnitten aus der Originalregistrierung (Versuch vom 21. 7. 1965, Hund, 5 kg, 3. Kühlperiode, Deafferentierung von L₁—S₁ beidseits). Der deafferentierte Rückenmarksabschnitt wurde abwärts von L₂ mittels Durchströmung der periduralen Thermode mit Wasser von 23° C gekühlt.

Vor Beginn der Kühlperiode (Abb. 5a) war in den Elektromyogrammen der Vorderextremität (Spur 1) und der Hinterextremität (Spur 6) sowie in den zugehörigen Mechanogrammen (Spur 2 bzw. 7) kein Kältezittern nachweisbar. Das Elektromyogramm der Vorderextremität wurde durch das EKG überlagert, während im Elektromyogramm der Hinterextremität vereinzelte Potentiale auftraten. — Die Rectaltemperatur betrug zu diesem Zeitpunkt 37,8° C (Spur 4), die Periduraltemperatur im Bereich des deafferentierten Rückenmarkes 37,4° C (Spur 5). Da die Thermode, die im Periduralraum des cranial anschließenden intakten Rückenmarkes lag, bereits mit Wasser von 40° C durchströmt wurde, lag die dort gemessene Temperatur mit 39,2° C deutlich über der Rectaltemperatur (Spur 3).

In der Abb. 5b wurden die schwach ausgeprägten Anfangsstadien des Kältezitterns erfaßt. Sichtbares Kältezittern setzte 25 sec nach Beginn der Kühlung ein und blieb während der gesamten Kühlperiode auf die Hinterextremitäten beschränkt. Die bei Auftreten des Kältezitterns im lumbosacralen Vertebraalkanal gemessene Temperatur betrug 33,8° C (Spur 5). Das Mechanogramm der Hinterextremität (Spur 7) zeigte einen

¹ Wir danken Herrn Professor Dr. OKSCHE für die Anfertigung und Beurteilung der histologischen Präparate.

in seiner Amplitude und Form unregelmäßigen Tremor. Im Elektromyogramm (Spur 6) entluden sich wenige motorische Einheiten jeweils periodisch mit dem Beginn der Inspiration. Mit der Verstärkung des Tremors bei fortschreitender Kühlung (Abb. 5c) trat die Unregelmäßigkeit des Kältezitterns noch deutlicher in Erscheinung: das Mechanogramm spiegelte die groben unkoordinierten Bewegungen der Hinterextremität wider, ihre Amplituden ließen große Schwankungen erkennen. Die Zahl der elektromyographisch erfaßten aktiven motorischen Einheiten und deren Entladungsfrequenz nahmen zu (Spur 6). Die zu Beginn der Kühlung vorhandene Atemabhängigkeit des Kältezitterns war in dieser Phase nicht mehr nachweisbar.

Zur Beendigung der Kühlung wurde die dem deafferentierten Rückenmarksteil anliegende Thermode mit warmem Wasser durchströmt, so daß die Periduraltemperatur schnell anstieg (Abb. 5d). Das Kältezittern wurde in kurzer Zeit schwächer und ließ während einer Übergangsphase im Elektromyogramm wieder die anfänglich vorhandene atemsynchrone Periodizität erkennen. 20 sec nach dem Ende der Kühlung, bei einer Periduraltemperatur von $33,5^{\circ}\text{C}$ (Spur 5), zitterte das Tier nicht mehr, wie das Elektromyogramm und das Mechanogramm der motorisch aus dem deafferentierten Rückenmarksabschnitt innervierten Hinterextremität (Spuren 6 und 7) zeigen. — Die Rectaltemperatur war mit $37,8^{\circ}\text{C}$ gegenüber der Vorperiode unverändert.

2. Zusammenfassende Darstellung der Versuche

Alle Versuche, in denen Kältezittern ausgelöst werden konnte, sind in den folgenden Tabellen gemeinsam dargestellt. Die Tab. 1 enthält die in 30 Kühlperioden aus 16 Versuchen an Hunden erhobenen Befunde.

Die Dauer der Kühlperioden schwankte zwischen 9 und 40 min, in der Mehrzahl der Fälle betrug sie etwa 20 min. — Die Temperatur der Kühlflüssigkeit lag im allgemeinen bei etwa 22°C , jedoch konnte in einigen Fällen auch schon bei einer Kühlwassertemperatur von 27°C Kältezittern ausgelöst werden. — Die Rectaltemperatur betrug 1 min vor Beginn der Kühlung im Mittel $39,2^{\circ}\text{C}$, sie stieg während der Kühlung um durchschnittlich $0,1^{\circ}\text{C}$ an. Die Periduraltemperatur über dem deafferentierten Rückenmarksbereich betrug bei Einsetzen des Kältezitterns durchschnittlich $32,3^{\circ}\text{C}$ und fiel im weiteren Verlauf der Kühlung im Mittel noch um 2°C ab. Sie lag damit auf Grund der Lage der Meßfühler sicher wesentlich niedriger als die Temperatur im Rückenmark selbst, die jedoch nicht gemessen werden konnte. — 1 min vor Beginn der Kühlung lag die Periduraltemperatur im thorakalen Bereich des Vertebralkanales infolge der bereits vorher begonnenen Wärmung dieses Abschnittes um durchschnittlich $0,7^{\circ}\text{C}$ über der Rectaltemperatur. Um in diesem Abschnitt einen Temperaturabfall zu vermeiden, wurde

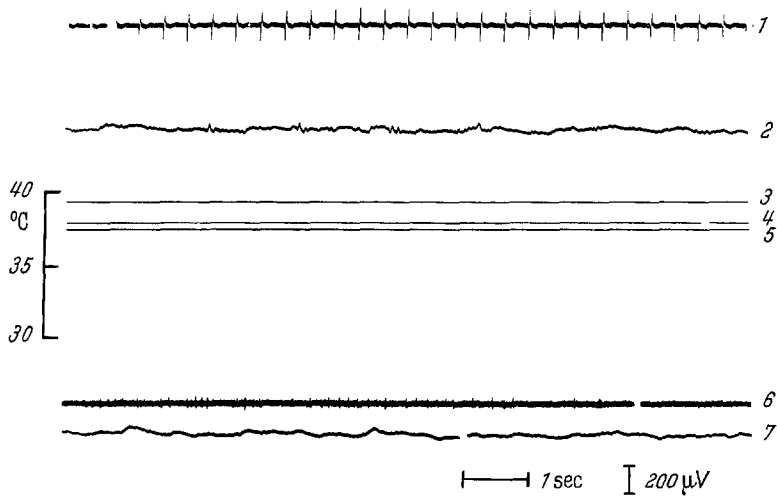


Abb. 5a. Registrierung 15 sec vor Beginn der Kühlung

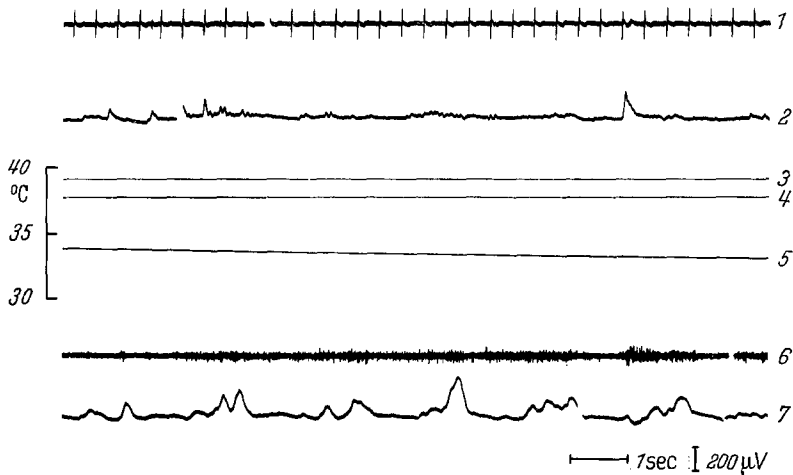


Abb. 5b. Registrierung 25 sec nach Beginn der Kühlung

Abb. 5a—d. Elektromyogramme, Mechanogramme und Temperaturen bei Kühlung (22° C) des deafferentierten und Wärmung (41° C) des intakten Rückenmarksabschnittes mittels periduraler Thermoden in warmer Umgebung (30° C). — Im Bereich von L₁—S₁ beidseits deafferentiertes Rückenmark, Hund, 6 kg. Versuch vom 21. 7. 1965. Leichte Pernoctonarkose. Registrierung auf UV-Direkt-schreiber. Spur 1: Elektromyogramm der Vorderextremität. — Spur 2: Mechanogramm der Vorderextremität. — Spur 3: Periduraltemperatur im Bereich des intakten Rückenmarkes. — Spur 4: Rectaltemperatur. — Spur 5: Periduraltemperatur im Bereich des deafferentierten Rückenmarkes. — Spur 6: Elektromyogramm der Hinterextremität. — Spur 7: Mechanogramm der Hinterextremität

die Temperatur der Thermodenflüssigkeit im Verlauf der Kühlperiode weiter erhöht, so daß die Periduraltemperatur gegen Ende der Kühlung im Mittel um 0,6° C angestiegen war. Das Kältezittern setzte im Durch-

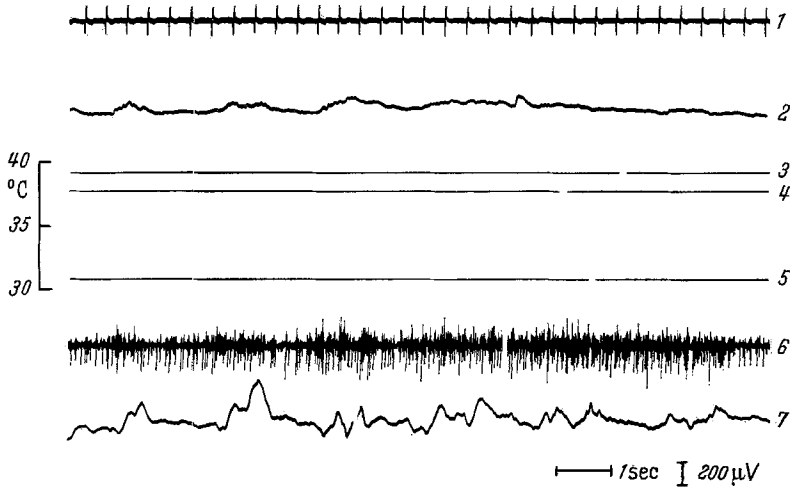


Abb. 5 c. Registrierung 3 min 45 sec nach Beginn der Kühlung

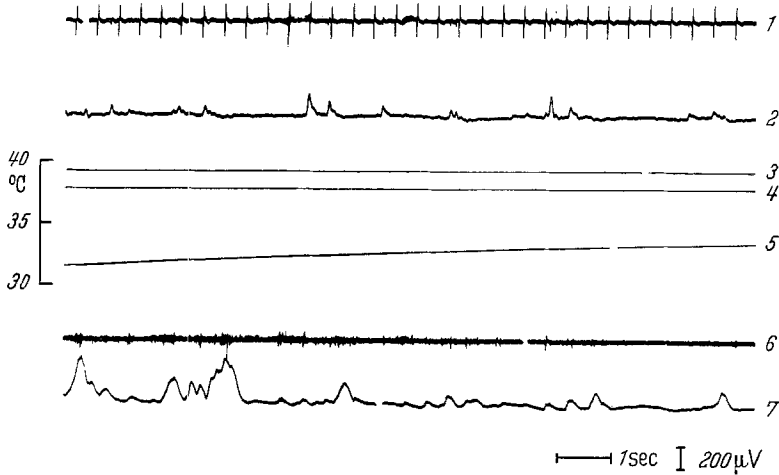


Abb. 5 d. Registrierung 20 sec nach Ende der Kühlung

schnitt nach $2\frac{1}{2}$ min ein. Als kürzestes Intervall zwischen dem Beginn der Kühlung und dem Auftreten von Kältezittern wurden in einem Fall 15 sec gemessen. Nach Beendigung der Kühlung war das Kältezittern im Durchschnitt nach $4\frac{1}{2}$ min nicht mehr nachweisbar. Der Tab. 2 liegen die Werte aus 13 Kühlperioden in 7 Versuchen an Katzen zugrunde, die ein gleichartiges Verhalten erkennen lassen.

Versuche, in denen kein Kältezittern ausgelöst werden konnte, sind in den Tabellen nicht enthalten. Als Ursachen für das Ausbleiben des

Tabelle 1. *Rectal- und Periduraltemperatur bei Kühlung im lumbalen (deafferentierten) mittels peridural gelegener Thermoden*

16 Versuche mit 30 Kühlperioden, deafferentierte Hunde, leichte Pernocotmarkose. duraltemperaturen im lumbalen und thorakalen Abschnitt des Vertebralkanales 1 min des Kältezitterns. Außerdem die Ausdehnung des deafferentierten Rückenmarksflüssigkeit sowie die Zeit vom Beginn der Kühlung bis zum Auftreten von Kältezittern

Datum	Gewicht	Ausdehnung des deafferentierten Rückenmarksbereiches	Dauer der Kühlperiode	Temperatur der Durchströmungsflüssigkeit der Thermode		Rectaltemperatur			
				im lumbalen Vertebralkanal	im thorakalen Vertebralkanal	1 min vor Beginn der Kühlung	bei Beginn des Kältezitterns	bei Ende des Kältezitterns	5 min nach Ende des Kältezitterns
				° C	° C	° C	° C	° C	° C
22. 7. 1963	7,5	L ₅ - S ₃	20	8	—	40,8	40,8	40,8	40,8
18. 12. 1963	6,4	L ₄ - S ₃	25	15	39	38,9	38,9	39,2	39,2
18. 3. 1964	8,9	L ₃ - S ₃	40	22	42	40,1	40,1	40,1	40,1
22. 9. 1964	10,0	Th ₁₃ - S ₁	18	20	40	39,0	39,1	39,4	39,6
14. 12. 1964	7,0	L ₁ - S ₁	15	19	41	38,5	38,5	38,7	38,8
10. 2. 1965	7,0	L ₂ - S ₁	25	25	41	38,7	38,7	38,6	38,6
8. 4. 1965	9,0	Th ₁₃ - L ₇	15	27	42	39,9	39,9	40,1	40,2
12. 4. 1965	6,0	L ₁ - S ₁	15	27	42	38,9	39,0	39,2	39,2
14. 5. 1965	10,5	L ₁ - S ₁	16	8	40	37,4	37,4	37,4	37,3
5. 7. 1965	10,0	L ₂ - S ₂	15	21	41	39,5	39,5	39,5	39,6
21. 7. 1965	6,0	L ₁ - S ₁	9	22	41	38,5	38,5	38,5	38,5
20. 10. 1965	7,0	L ₁ - S ₁	16	20	44	39,0	39,0	38,9	38,9
25. 10. 1965	9,0	Th ₁₃ - S ₁	20	20	40	38,9	38,9	39,0	39,0
2. 11. 1965	7,6	Th ₁₃ - L ₇	20	22	44	40,8	40,9	41,0	40,8
23. 11. 1965	7,2	Th ₁₃ - L ₇	25	19	43	38,9	38,9	39,5	39,6
3. 12. 1965	5,2	Th ₁₂ - S ₁	20	21	41	40,0	40,1	40,1	40,0
Gewogenes Mittel						39,2	39,2	39,3	39,3
						±0,89	±0,89	±0,91	±0,91

Kältezitterns in diesen Fällen kommen eine zu tiefe Narkose und intraoperative Schädigungen des Rückenmarkes in Betracht.

3. Das Muster des Kältezitterns nach Deafferentierung

Die Merkmale des Kältezitterns nach Durchschneidung der Hinterwurzeln und der Einfluß der Afferenzen auf die Form des Kältezitterns werden im folgenden durch einen Vergleich der Elektromyogramme und Mechanogramme dieser Versuchsserie mit älteren und neuen Untersuchungen über das Kältezittern intakter Tiere dargestellt. Diese Befunde gliedern sich derart, daß dem Kältezittern intakter Tiere bei

und Wärmung im thorakalen (nicht deafferentierten) Abschnitt des Vertebralkanales in warmer Umgebung (28–30° C)

Angegeben sind die Mittelwerte aus jedem Versuch von Rectaltemperatur und den Perivorbeginn der Kühlung, bei Beginn und Ende des Kältezitterns und 5 min nach Ende bereiches, die Dauer der Kühlperioden und die Temperaturen der Kühl- bzw. Wärm- und die Zeit vom Ende der Kühlung bis zum Verschwinden des Kältezitterns

Periduraltemperatur								Zeit bis zum Beginn des Kältezitterns in Minuten	Zeit bis zum Ende des Kältezitterns in Minuten	Anzahl der Kühlperioden
im lumbalen Vertebralkanal				im thorakalen Vertebralkanal						
1 min vor Beginn der Kühlung	bei Beginn des Kältezitterns	bei Ende des Kältezitterns	5 min nach Ende des Kältezitterns	1 min vor Beginn der Kühlung	bei Beginn des Kältezitterns	bei Ende des Kältezitterns	5 min nach Ende des Kältezitterns			
° C	° C	° C	° C	° C	° C	° C	° C	min	min	
40,2	30,6	38,0	39,3	40,4	40,4	40,4	40,4	3'45''	11'	2
38,8	29,0	39,0	39,0	38,9	38,9	39,0	39,0	2'	15'	1
40,2	33,7	40,7	40,7	40,1	40,2	40,4	40,4	5'30''	13'	2
38,6	28,7	38,2	38,4	38,7	38,8	38,9	38,9	5'30''	4'	1
39,0	26,9	37,0	38,8	38,6	38,2	38,3	38,8	2'15''	45''	2
39,2	34,0	39,2	39,4	39,8	40,0	40,0	40,3	2'	15'	1
39,1	33,6	33,6	38,9	39,9	38,7	39,8	40,0	1'	10''	1
39,8	32,5	39,7	39,9	39,6	39,5	39,8	40,7	2'	1'	1
38,5	20,4	35,6	40,1	38,6	39,0	39,7	39,9	6'35''	1'	2
39,2	33,2	36,2	38,7	40,7	40,8	40,7	40,6	1'10''	1'10''	2
38,6	34,9	35,6	38,6	40,0	40,0	39,6	39,8	41''	54''	5
39,1	37,2	36,7	38,5	41,7	41,8	41,4	40,3	1'43''	1'40''	3
39,8	31,7	37,3	38,5	40,6	40,4	39,7	40,3	1'20''	1'5''	2
40,8	39,3	38,9	40,5	40,9	41,3	41,6	41,7	3'	45''	1
39,4	38,8	38,7	39,3	40,5	40,3	40,4	40,7	1'	4'	1
40,2	32,1	39,7	40,7	40,9	40,8	40,9	40,9	58''	2'10''	3
39,3	32,3	37,7	39,3	39,9	39,9	40,0	40,1	2'34''	4'32''	30
±0,69	±4,67	±1,89	±0,8	±0,93	±1,03	±0,82	±0,76	±1'50''	±5'23''	

peripherer Kühlung (und diesem gleichgeordnet das Kältezittern an den vollständig innervierten vorderen Extremitäten bei deafferentiertem Lumbalmark und peripherer Kühlung) das durch lokale Kühlung im Wirbelkanal induzierte Kältezittern an den Hinterbeinen nach Deafferentierung des Lumbalmarkes gegenübergestellt wird. Zwischen diesen beiden Formen steht eine dritte Gruppe, in der das Kältezittern der Hinterbeine nach Deafferentierung des Lumbalmarkes durch eine periphere Kühlung des ganzen Tieres ausgelöst wird. Ein Vergleich dieser Befunde mit dem Ziel, den Einfluß der Deafferentierung auf das Kältezittern deutlich zu machen, setzt voraus, daß das Muster des

Tabelle 2. *Rectal- und Periduraltemperatur bei Kühlung im lumbalen (deafferentierten) mittels peridural gelegener Thermoden*

7 Versuche mit 13 Kühlperioden, deafferentierte Katzen, leichte Pernocotnarkose. Periduraltemperaturen im lumbalen und thorakalen Abschnitt des Vertebraalkanales Ende des Kältezitterns. Außerdem die Ausdehnung des deafferentierten Rückenmarksbereiches sowie die Zeit vom Beginn der Kühlung bis zum Auftreten von Kältezittern

Datum	Gewicht	Ausdehnung des deafferentierten Rückenmarksbereiches	Dauer der Kühlperiode	Temperatur der Durch- strömungs- flüssigkeit der Thermode		Rectaltemperatur			
				im lumbalen Vertebraalkanal	im thorakalen Vertebraalkanal	1 min vor Beginn der Kühlung	bei Beginn des Kältezitterns	bei Ende des Kältezitterns	5 min nach Ende des Kältezitterns
				° C	° C	° C	° C	° C	° C
24. 7. 1963	2,4	L ₄ -S ₃	25	8	—	36,6	36,7	36,6	36,6
25. 10. 1963	2,6	L ₄ -S ₃	25	14	38	37,2	37,1	36,7	36,7
18. 11. 1963	2,8	L ₄ -S ₃	25	8	—	38,4	38,6	38,6	38,7
11. 12. 1963	2,8	L ₄ -S ₃	25	8	39	37,3	37,4	37,2	37,2
12. 12. 1963	2,9	L ₄ -S ₃	15	10	—	37,4	37,4	37,4	37,3
13. 12. 1963	2,8	L ₄ -S ₃	28	15	38	37,2	37,2	37,1	37,1
27. 2. 1964	2,5	L ₃ -S ₂	15	25	38	36,6	36,6	36,6	36,6
Gewogenes Mittel						37,2	37,3	37,2	37,2
						± 0,6	± 0,65	± 0,7	± 0,7

Kältezitterns bei Kühlung im Wirbelkanal und bei peripherer Kühlung gleich ist. Diese Voraussetzung darf auf Grund früherer Untersuchungen (MEURER, IRIKI, BAUMANN u. JESSEN) gemacht werden.

a) *Mechanogramm*. Eine vergleichende Übersicht über die Tremorfrequenzen, die während des Kältezitterns mit erhaltener oder ausgeschalteter afferenter Innervation bei verschiedenen Kühlmethode gemessen wurden, gibt die Tab. 3. Der Vergleich dieser Werte, der mit dem *t*-Test bei paarweiser Zuordnung durchgeführt wurde, zeigte, daß die Unterschiede in den Frequenzen des Kältezitterns zwischen diesen Gruppen nicht signifikant von Null verschieden waren ($p > 20\%$). Die in entsprechender Weise ausgerechneten Werte für das Kältezittern der nur motorisch innervierten Hinterextremität bei peripherer Kühlung liegen in der gleichen Höhe, sind jedoch wegen der geringen Zahl von Versuchen nicht in die Tabelle aufgenommen worden.

Während demnach Deafferentierung und Kühlmethode keinen statistisch zu sichernden Einfluß auf die Höhe der Tremorfrequenz haben, wird die Kopplung zwischen Tremorrhythmus und Atmung durch die Deafferentierung beeinträchtigt. Bei intakten peripher gekühlten

und Wärmung im thorakalen (nicht deafferentierten) Abschnitt des Vertebralkanals in warmer Umgebung (28–30° C)

Angegeben sind die Mittelwerte aus jedem Versuch von Rectaltemperatur und den 1 min vor Beginn der Kühlung, bei Beginn und Ende des Kältezitterns und 5 min nach bereiches, die Dauer der Kühlperioden und die Temperaturen der Kühl- bzw. Wärm- und die Zeit vom Ende der Kühlung bis zum Verschwinden des Kältezitterns

Periduraltemperatur								Zeit bis zum Beginn des Zitterns in Minuten	Zeit bis zum Ende des Zitterns in Minuten	Anzahl der Kühlperioden
im lumbalen Vertebralkanal				im thorakalen Vertebralkanal						
1 min vor Beginn der Kühlung	bei Beginn des Kältezitterns	bei Ende des Kältezitterns	5 min nach Ende des Kältezitterns	1 min vor Beginn der Kühlung	bei Beginn des Kältezitterns	bei Ende des Kältezitterns	5 min nach Ende des Kältezitterns			
° C	° C	° C	° C	° C	° C	° C	° C	min	min	
35,7	31,4	29,3	32,8	34,9	35,1	35,2	35,2	3'	20''	1
35,1	19,4	28,9	34,1	36,2	36,4	34,9	35,2	5'	1'10''	3
38,3	23,2	23,0	37,7	38,4	38,6	38,6	38,7	7'	1'	1
35,3	30,7	33,8	34,1	36,4	35,6	34,3	35,0	1'40''	1'	2
34,8	27,4	31,0	33,1	37,1	37,1	36,9	37,0	1'	30''	1
36,4	27,8	33,1	34,3	37,3	37,3	36,9	36,9	1'20''	11'	3
36,3	30,2	35,4	35,8	35,8	35,7	35,9	35,9	1'	3'	2
36,0 ±1,17	27,1 ±4,56	30,5 ±4,11	34,1 ±1,76	36,6 ±1,13	36,5 ±1,21	36,1 ±1,49	36,2 ±1,35	2'51'' ±2'19''	2'34'' ±3'44''	13

Tabelle 3. Mittelwerte mit Standardabweichung von Tremorfrequenzen der Hinterextremität bei Anwendung verschiedener Kühlmethoden. Allgemeine äußere Kühlung bei Hunden mit intakter afferenter Innervation und isolierte Thermodenkühlung des Lumbalmarks bei Hunden mit deafferentiertem Lumbalmark

Art der Kühlung	Höhe der Frequenz	Zahl der Versuche
Allgemeine äußere Kühlung	10,9 ± 1,89	7
Isolierte Thermodenkühlung des deafferentierten Lumbalmarks	11,0 ± 2,28	8

Tieren nimmt der Tremor mit jeder Inspiration an Frequenz und Amplitude zu. Damit werden im mechanographischen Bild gut abgrenzbare Aktivitätsphasen gebildet, die jeweils etwa gleich lang sind (Abb. 6, A 2). Wird das Kältezittern durch lokale Kühlung des deafferentierten Lumbalmarks ausgelöst, bleibt die Atemabhängigkeit des Rhythmus ebenfalls erhalten, die Dauer der Aktivitätsphasen ist jedoch inkonstant (Abb. 6, B 4). — In besonderem Maße werden Form und Amplitude der einzelnen Ausschläge durch die Deafferentierung verändert (Abb. 6).

Das Mechanogramm eines intakten Vorderbeines bei peripherer Kühlung (A2) zeigte regelmäßige und angenähert sinusförmige Bewegungen. Ein ähnliches Bild findet sich auch im Mechanogramm eines Hinterbeines bei deafferentiertem Lumbalmark (A4), wenn das Kältezittern durch eine periphere Kühlung ausgelöst wurde. Die Spur B4 (Mechanogramm eines Hinterbeines bei isolierter Kühlung des deafferentierten Lumbalmarkes) gibt demgegenüber grobe und ausfahrende Bewegungen wieder, deren Form keine Regelmäßigkeit erkennen läßt. Die Amplituden des Tremors variieren sehr stark. Um diese Unterschiede der Mechanogramme quantitativ erfassen zu können, wurden für einen Versuch jeweils die Amplituden aus 20 zufällig ausgewählten Abschnitten zu je 10 Ausschlägen einmal von der vollständig innervierten Vorderextremität bei peripherer Kühlung, zum anderen von der nur motorisch innervierten Hinterextremität bei peripherer Kühlung, und zum dritten von der Hinterextremität während isolierter Kühlung des deafferentierten Lumbalmarkes ausgemessen und daraus der Mittelwert der Amplituden und die prozentuale Abweichung der Einzelamplituden von diesem Mittelwert für jede der drei Gruppen errechnet. Der mit der χ^2 -Methode nach BRANDT-SNEDECOR mit diesen Werten durchgeführte statistische Vergleich bestätigte das Vorliegen eines Unterschiedes zwischen den Mechanogrammen aller drei Gruppen ($p < 1\%$). Diese typischen Formunterschiede in den Mechanogrammen der Hinterextremität konnten in weiteren Versuchen beobachtet werden.

b) *Elektromyogramm.* Die vorliegenden Kurven ermöglichen einen qualitativen Vergleich der Elektromyogramme, wie sie unter den bereits geschilderten Bedingungen erhalten wurden; auf eine Auswertung nach speziellen elektromyographischen Kriterien wurde jedoch verzichtet, da das Elektromyogramm in erster Linie als Indicator für das Auftreten einer Muskelaktivität gewertet wurde.

Das bei peripherer Kühlung aufgenommene Elektromyogramm vollständig innervierter Extremitäten zeigt entsprechend dem Mechanogramm spindelförmige atemsynchrone Aktivitätsphasen von etwa gleicher Länge (Abb. 6 A1). Das gleichzeitig — also auch bei peripherer Kühlung — abgeleitete EMG der nur motorisch innervierten Hinterextremität zeigt ein ähnliches Bild mit der Einschränkung, daß hier nur wenige Einheiten aktiv sind (Abb. 6 A3). Bei isolierter Kühlung des deafferentierten Lumbalmarkes findet sich an den Hinterbeinen ebenfalls eine atemsynchrone Steigerung der elektrischen Aktivität, die Potentialgruppen sind jedoch von sehr unterschiedlicher Länge und teilweise nur sehr schwach ausgeprägt (Abb. 6 B3). Die geringe Dichte des Potentialmusters stellt ein weiteres elektromyographisches Merkmal nach Deafferentierung dar. Besonders bei starkem und deutlich sichtbarem Kältezittern ist die Anzahl der erfaßten Potentiale nach Durchschnei-

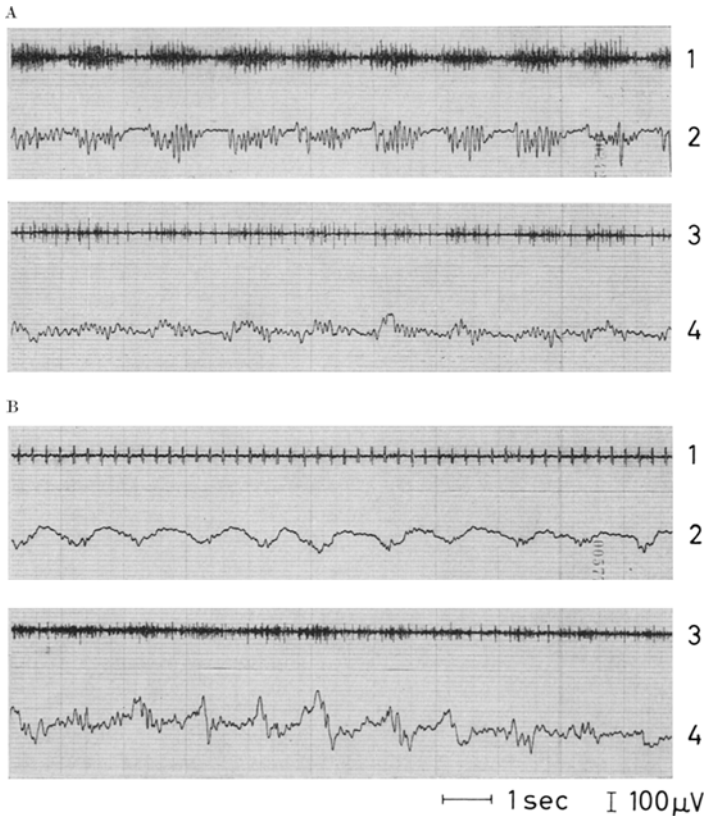


Abb. 6 A und B. Elektromyogramme und Mechanogramme bei peripherer Kühlung des gesamten Tieres und bei lokaler Kühlung des deafferentierten und gleichzeitiger Wärmung des intakten Rückenmarksabschnittes des gleichen Tieres mittels periduraler Thermoden in warmer Umgebung. Im Bereich von Th_{13} — L_1 beidseits deafferentiertes Rückenmark, Hund, 9 kg. Versuch vom 8. 4. 1965. Leichte Pernoxtonarkose. Registrierung auf dem Physioscript-Direktschreiber. — Spur 1: Elektromyogramm der Vorderextremität. — Spur 2: Mechanogramm der Vorderextremität. — Spur 3: Elektromyogramm der Hinterextremität. — Spur 4: Mechanogramm der Hinterextremität. — A Periphere Kühlung des gesamten Tieres, Raumtemperatur $23^{\circ}C$. Registrierung 24 min nach Beginn der Kühlung. — B Lokale Kühlung des deafferentierten ($27^{\circ}C$) und Wärmung ($42^{\circ}C$) des intakten Rückenmarksabschnittes in warmer Umgebung ($30^{\circ}C$). Registrierung 4 min nach Beginn der Kühlung

derung der Hinterwurzeln im Vergleich zu intakten Tieren deutlich reduziert, wobei gleiche Ableitungsbedingungen vorausgesetzt sind. Das ist zumindest teilweise dadurch bedingt, daß die Anzahl der jeweils rekrutierten motorischen Einheiten nach Deafferentierung vermindert ist.

Diskussion

Die vorgelegten Ergebnisse haben gezeigt, daß bei leicht narkotisierten Katzen und Hunden durch eine lokale Kühlung im Vertebralkanal ohne allgemeine Senkung der Kerntemperatur Kältezittern auch

dann ausgelöst werden kann, wenn die hinteren Wurzeln des Rückenmarks im gekühlten Bereich des Wirbelkanals beidseits durchtrennt sind und die Einwirkung von Kaltreizen auf intakte Abschnitte des Rückenmarkes durch eine lokale Temperaturerhöhung in diesem Bereich und durch eine Erhöhung der Raumtemperatur über den Indifferenzpunkt vermieden wird.

Es muß nun zunächst untersucht werden, inwieweit diese Befunde einen Schluß auf *das durch die Kühlung im Wirbelkanal betroffene Substrat* zulassen. Wenn auch die Ergebnisse älterer neurophysiologischer Arbeiten über die Temperaturabhängigkeit spinaler Reflexe (BROOKS, KOIZUMI u. MALCOLM) die Vermutung nahelegen, daß die Ursache des Kältezitterns bei isolierter Kühlung im Wirbelkanal in der Temperaturempfindlichkeit intramedullärer Neuronensysteme liegt, so besteht doch grundsätzlich die Möglichkeit, daß in der Wand des Wirbelkanals oder in den Meningen thermosensible Strukturen lokalisiert sind, deren Kühlung das Kältezittern vermittelt. Unter der Voraussetzung der Gültigkeit des BELL-MAGENDIE'schen Gesetzes wäre zu erwarten, daß die afferenten Fasern solcher möglicherweise vorhandenen thermosensiblen Strukturen über die Hinterwurzeln in das Rückenmark eintreten. Die Durchtrennung der Hinterwurzeln isoliert das Rückenmark von diesen sensiblen Elementen, so daß die Auslösung des Kältezitterns nach Durchschneidung der Hinterwurzeln nur durch das Einwirken der Kühlung auf das *Rückenmark* selbst erklärt werden kann.

Eine Bedingung für diese Schlußfolgerung ist die Vollständigkeit der Durchtrennung der Hinterwurzeln. Der klinische Befund zeigte eine funktionell vollkommene Ausschaltung der Afferenzen: Sensibilität und Reflexe waren an den Hinterbeinen und im unteren Drittel des Rumpfes bei wiederholter Untersuchung vollständig aufgehoben. Dieser Befund wurde durch das Ergebnis der makroskopisch-anatomischen und histologischen Untersuchungen der Hinterwurzelstümpfe gesichert, die einen völligen Zerfall der Markscheiden zeigten. — Beim Hund können jedoch auch nach vollständiger Durchtrennung der hinteren Wurzeln aufsteigende Fasern intakt bleiben, deren Ganglienzellen nicht im Dorsalganglion, sondern in dem Abschnitt der Hinterwurzeln liegen, der zwischen dem Dorsalganglion und dem Eintritt der Wurzel in den Duralsack gelegen ist (DUNCAN u. CROCKER). Mit Rücksicht auf die Lokalisation dieser sogenannten aberrierenden Ganglienzellen wurde die extradurale Durchschneidung der Hinterwurzeln jeweils unmittelbar am Duralsack vorgenommen, so daß diese Fasern sicher zum größten Teil ausgeschaltet worden sind. Das wird durch die histologische Untersuchung der Hinterstränge bestätigt.

Die Beschränkung des Kaltreizes auf den deafferentierten Abschnitt des Rückenmarkes bildet eine weitere Voraussetzung für die Deutung

der Versuchsergebnisse im oben erwähnten Sinne. Dazu wurde eine Wärmung des nicht deafferentierten Rückenmarkes vorgenommen, die ein Übergreifen der Kühlung auf intakte Abschnitte des Rückenmarkes sicher verhinderte. Die Temperatur im thorakalen Bereich des Wirbelkanals lag dementsprechend regelmäßig über der Rectaltemperatur. Außerdem wurde der Einfluß extramedullärer Kaltreize durch Aufrechterhaltung einer hohen Haut- und Bluttemperatur ausgeschlossen.

Die Untersuchungen lassen daher die Schlußfolgerung zu, daß durch eine isolierte Kühlung im Wirbelkanal Kältezittern ausgelöst und aufrechterhalten werden kann, ohne daß sensible Strukturen im Vertebralkanal oder in den Meningen als Angriffspunkt für einen Kaltreiz vorhanden sein müssen. Als Ursache für das Auftreten des Kältezitterns muß also eine Wirkung des Kaltreizes auf intramedulläre Strukturen angenommen werden.

Die Durchschneidung der Hinterwurzeln führt neben der Eliminierung extramedullärer thermosensibler Einflüsse zu einer *Ausschaltung muskulärer Reafferenzen*, deren Bedeutung für den Mechanismus des Kältezitterns von SHERRINGTON, BURTON u. EDHOLM, PERKINS jr., STUART u. PORTER und STUART, OTT, ISHIKAWA u. ELDRED untersucht wurde. Die Arbeiten dieser Autoren führten zu dem Ergebnis, daß eine Deafferentierung des Rückenmarkes das Kältezittern zwar nicht verhindert, aber zu einem mechanographisch und elektromyographisch sehr unregelmäßigen Tremor führt. In den genannten Untersuchungen wurde jedoch das Rückenmark teilweise nur einseitig deafferentiert, und das Kältezittern wurde stets durch eine äußere Kühlung ausgelöst. Es muß daher gegen die Schlußfolgerung der genannten Autoren der Einwand erhoben werden, daß die muskulären Reafferenzen nur zum Teil ausgeschaltet waren. Ein modulierender Einfluß intakter muskulärer Afferenzen aus den kontralateralen oder cranialen Abschnitten des Rückenmarkes auf den Tremorrhythmus der nur motorisch innervierten Extremität kann unter diesen Bedingungen nicht ausgeschlossen werden und wird in den von STUART, OTT, ISHIKAWA u. ELDRED geschilderten Versuchen deutlich erkennbar.

Demgegenüber konnte in unseren Versuchen durch die isolierte Kühlung des deafferentierten Rückenmarkes ein Tremor ausgelöst werden, der *nicht* unter dem Einfluß intakter Afferenzen anderer Rückenmarksabschnitte stand. Das wurde einerseits durch die *doppelseitige* Deafferentierung und durch die Erhöhung der Umgebungstemperatur auf 30° C zum Ausschluß eines peripheren Kaltreizes erreicht. Zum anderen wurde der nicht deafferentierte Abschnitt des Rückenmarkes durch eine Sonde im thorakalen Wirbelkanal über die Höhe der Rectaltemperatur erwärmt, so daß eine kälteinduzierte Erregung in den intakten Teilen

des Rückenmarkes verhindert werden konnte. Diese Versuchsbedingungen hatten zur Folge, daß das Kältezittern auf die Hinterextremitäten beschränkt blieb.

Das Bild dieses Zitterns der nur motorisch innervierten Extremitäten bei isolierter Kühlung des deafferentierten Rückenmarkes war geprägt durch unregelmäßige Bewegungen mit wechselnden Amplituden. Wenn aber das Kältezittern durch eine äußere Kühlung des ganzen Tieres ausgelöst wurde, wurde auch die Form des Tremors an den Hinterbeinen regelmäßiger, und das Mechanogramm glich sich dem Bild des Kältezitterns bei intakten Afferenzen an. Dieser Befund stützt den oben erwähnten Einwand und weist in besonderem Maße auf die intersegmentäre Verknüpfung der Afferenzen (RAMON Y CAJAL; SCHIMERT) und deren Bedeutung für einen regelmäßigen Tremor (KLUSSMANN; TEN BRUGGENCATE, HENATSCH u. BOSSMANN) hin. — Die in diesen Fällen gegenüber dem Normalbefund nur wenig veränderte Tremorform dürfte deshalb durch eine regularisierende Wirkung der Afferenzen der intakten Rückenmarksabschnitte auf das deafferentierte Lumbalmark erklärt werden.

Zusammenfassend muß also gesagt werden, daß die muskulären Reafferenzen zwar für die Entstehung und Aufrechterhaltung des Kältezitterns entbehrlich sind, jedoch einen wesentlichen Einfluß im Sinne einer Regularisierung und Rhythmisierung des Tremors ausüben, und daß ihr Fehlen eine gewissermaßen ataktische Form des Tremors zur Folge hat.

Literatur

- BROOKS, C. McC., K. KOIZUMI, and J. L. MALCOLM: Effects of changes in temperature on reactions of spinal cord. *J. Neurophysiol.* **18**, 205 (1955).
- BRUGGENCATE, H. G. TEN, H. D. HENATSCH u. H. BOSSMANN: Tremor und spinal-motorische α - und γ -Systeme der Katze bei Curareperfusion der Hirnventrikel. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **282**, 102 (1965).
- BURTON, A. C., and O. G. EDHOLM: Man in a cold environment. London: Ed. Arnold Publishers 1955.
- DUNCAN, D., and E. S. CROCKER: Aberrant ganglion cells as a source of intact fibers in severed dorsal roots. *J. Neurophysiol.* **2**, 3 (1939).
- KLUSSMANN, F. W.: Changes of efferent activity of the spinal cord with temperature. Abstr. 23rd Internat. Congr. Physiol. Science Tokyo 1965.
- MEURER, K.-A., M. IRIKI, CH. BAUMANN u. C. JESSEN: Kältezittern bei zentraler und peripherer Kühlung. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **285**, 63 (1965).
- PERKINS, J. F., jr.: The role of proprioceptors in shivering. *Amer. J. Physiol.* **145**, 264 (1945).
- RAMON Y CAJAL, S.: Histologie du système nerveux. Paris: Maloine 1909.
- SCHIMERT, J.: Das Verhalten der Hinterwurzelkollateralen im Rückenmark. *Z. Anat.* **109**, 665 (1939).
- SHERRINGTON, C. S.: Notes on temperature after spinal transection with some observations on shivering. *J. Physiol. (Lond.)* **58**, 405 (1924).

- SIMON, E., F. W. KLUSMANN, W. RAUTENBERG u. M. KOSAKA: Kältezittern bei narkotisierten spinalen Hunden. *Pfügers Arch. ges. Physiol.* **291**, 187 (1966).
- W. RAUTENBERG, R. THAUER u. M. IRIKI: Auslösung thermoregulatorischer Reaktionen durch lokale Kühlung im Vertebralkanal. *Naturwissenschaften* **50**, 337 (1963).
- — — — Die Auslösung von Kältezittern durch lokale Kühlung im Vertebralkanal. *Pfügers Arch. ges. Physiol.* **281**, 309 (1964).
- STUART, D. G., K. OTT, K. ISHIKAWA, and E. ELDRED: The rhythm of shivering. *Amer. J. phys. Med.* **45**, 61 (1966).
- , and R. W. PORTER: Proprioceptive contributions to shivering. *Fed. Proc.* **23**, 567 (1964).

Dr. CLAUD JESSEN
W. G. Kerckhoff-Institut
der Max-Planck-Gesellschaft
6350 Bad Nauheim, Parkstr. 1