

Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft.
Wissenschaftlicher und administrativer Teil = Actes de la Société
Helvétique des Sciences Naturelles. Partie scientifique et administrative
= Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 142 (1962)

Vereinsnachrichten: Sektion für Medizinische Biologie

Autor: [s.n.]

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 12.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

11. Sektion für Medizinische Biologie

Sitzung der Schweizerischen Medizinisch-Biologischen Gesellschaft

Samstag, den 8. September 1962

Präsident: Prof. Dr. O. WYSS (Zürich)

1. ULRICH A. CORTI (Zürich), MAX DIETIKER (Kloten). – *Vorrichtung zur Messung der Instabilität des Gleichgewichtes beim stehenden Menschen.*

Anlässlich der Jahresversammlung der SNG in Porrentruy im Jahre 1955 berichteten wir über eine Apparatur zur Unruhebestimmung bei Menschen und Tieren (1). Mit diesem Gerät lassen sich die kurzzeitigen Gewichtschwankungen (*KGS*) und deren Rhythmus auch am stehenden Menschen messen. Beim Einsatz der Apparatur zeigte der stehende Mensch unter bestimmten Voraussetzungen sichtbare Körperschwankungen. Auf Grund dieser Beobachtung erschien es wünschenswert, sichtbare und unsichtbare Körperschwankungen genauer zu untersuchen.

Meßprinzip

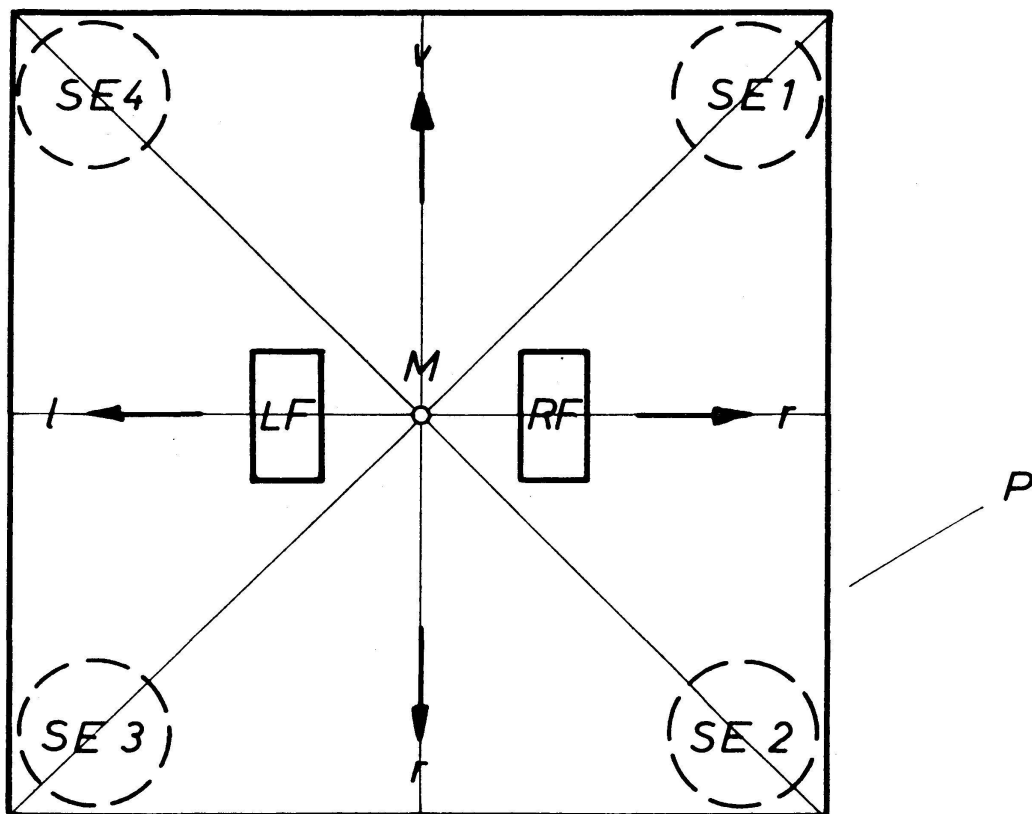


Abbildung 1

Nun ist das Phänomen der Körperschwankung bereits von verschiedenen Forschern, zum Beispiel von Liebert (2), Schildbach (3), Grandjean (4, 5) und namentlich von v. Skramlik (6) studiert worden. Sie

bestimmten die Größe derselben durchwegs durch die Registrierung der Kopfbewegungen, ein Verfahren, das unseres Erachtens noch verschiedene Fragen offen läßt. Die dabei verwendeten Meßeinrichtungen sind insbesondere hinsichtlich ihrer Anwendung ziemlich umständlich.

Wir versuchten daher, die Instabilität des Gleichgewichtes (Körperschwankungen) nach einer anderen Methode, und zwar mittels eines modifizierten Reaktionstisches (*RT*), zu messen.

Abbildung 1 zeigt den Grundriß des verwendeten Reaktionstisches. Die *RT*-Platte (*P*) liegt auf vier Stützelementen *SE 1* bis *SE 4*. Jedes derselben besteht aus einem Federsystem mit einem Freiheitsgrad (vertikal); damit verbunden ist je ein mechanisch-elektrischer Umformer, bestehend aus einem Ringmagneten und einer Tauchspule.

Die Versuchsperson ist mit ihrem linken Fuß (*LF*) und mit ihrem rechten Fuß (*RF*) auf der Platte (*P*) abgestützt. Von der Ruhelast der Versuchsperson abgesehen, wirken auf die Stützelemente noch zeitlich variable Kräfte, die durch die Füße ebenfalls auf die Platte übertragen werden. Die durch diese Zusatzkräfte verursachten Durchbiegungen der Federn sind den Vertikalkomponenten der Zusatzkräfte proportional, und die in den mechanisch-elektrischen Umformern erzeugten Spannungen sind proportional den Durchbiegungsgeschwindigkeiten. Durch Integration dieser Spannungen erhält man solche proportional zu den Durchbiegungen selbst, also proportional zu den Vertikalkomponenten der Zusatzkräfte.

Angenommen, die Vertikalprojektion des Schwerpunktes *S* der Versuchsperson falle mit dem Mittelpunkt *M* der Platte *P* zusammen, so sind alle Stützelemente gleich belastet.

Verschiebt sich nun infolge Körperschwankung der Schwerpunkt *S* der Versuchsperson beispielsweise nach rechts, so nimmt die Belastung der Stützelemente *SE 1* und *SE 2* um den gleichen Betrag zu, diejenige von *SE 3* und *SE 4* um den gleichen Betrag ab. Verschiebt sich *S* nach links, nimmt die Belastung von *SE 3* und *SE 4* um den gleichen Betrag zu und diejenige von *SE 1* und *SE 2* um den gleichen Betrag ab. Bei einer Verschiebung von *S* vorwärts-rückwärts treten analoge Verhältnisse für *SE 1* und *SE 4* einerseits und für *SE 2* und *SE 3* anderseits auf.

Verschiebt sich *S* beispielsweise vom Mittelpunkt *M* aus auf der Winkelhalbierenden im zweiten Quadranten (begrenzt durch *l* und *v*), so nimmt die Belastung des Stützelementes *SE 4* zu und diejenige von *SE 2* ab, während die Abnahme der Belastung bei *SE 1* und *SE 3* gleich groß ist.

Durch entsprechende Addition der Spannungen, welche den Durchbiegungen der Stützelemente *SE 1* bis *SE 4* proportional sind, lassen sich die horizontalen Verschiebungen des Schwerpunktes *S* der Versuchsperson «rechts-links» (*xz*-Ebene) und «vorwärts-rückwärts» (*yz*-Ebene) sowie die kurzzeitigen Gewichtschwankungen (*KGS*) in der *z*-Achse und deren Rhythmus gleichzeitig messen.

Prinzipschema der Meßanordnung

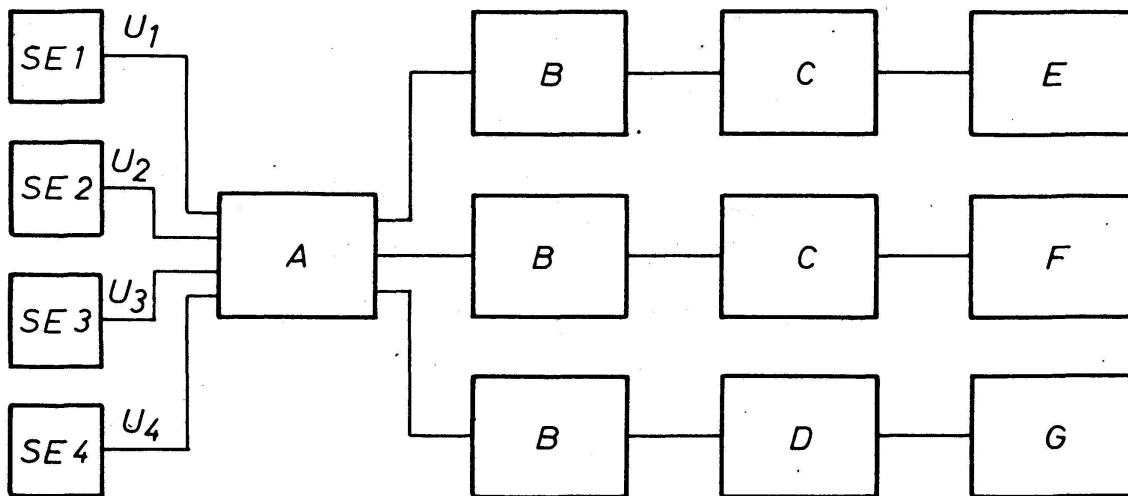


Abbildung 2

u_1 bis u_4 Signalspannungen der vier mechanisch-elektrischen Umformer (siehe Abb. 1).

A Addierwerk.

B Miller-Integratoren.

C Rechengeräte mit Analog-Digital-Convertern; sie liefern in digitaler Form die mittlere kurzzeitige Schwerpunktverschiebung in einem frei wählbaren Zeitintervall sowie den mittleren Rhythmus dieser Verschiebung.

D Rechengerät mit Analog-Digital-Converter; es liefert in digitaler Form die mittlere positive und negative Gewichtschwankung (KGS) in einem frei wählbaren Zeitintervall sowie den mittleren Rhythmus dieser Schwankung.

E Elektronisches Zählgerät zur Registrierung der mittleren kurzzeitigen horizontalen Schwerpunktverschiebung «rechts-links» (xz-Ebene) und von deren mittlerem Rhythmus.

F Elektronisches Zählgerät zur Registrierung der mittleren kurzzeitigen horizontalen Schwerpunktverschiebung «vorwärts-rückwärts» (yz-Ebene) und von deren mittlerem Rhythmus.

G Elektronisches Zählgerät zur Registrierung der mittleren kurzzeitigen Gewichtschwankung (KGS) in der z-Achse und von deren mittlerem Rhythmus.

Der Meßbereich dieser Meßanordnung erstreckt sich von 0,1 Hz bis 20 Hz.

Anwendungsmöglichkeiten. Merkwürdigerweise scheint keiner der früheren Autoren die Frage nach der praktischen Bedeutung der Messung der Instabilität des Gleichgewichtes beim stehenden Menschen aufgeworfen zu haben, obwohl dieselbe ein erhebliches Interesse beansprucht. Ihre Durchführung erscheint indiziert bei Schwindel-, Taumel-, Rausch-, Fieberzuständen, Ermüdungserscheinungen, Störungen der Seh- und Hörfunktionen, bei Nervenkrankheiten, Katatonie, Vergiftungen, bei der Ménière'schen Krankheit usw. Sie ist wahrscheinlich auch zur Prüfung analeptisch und narkotisch wirkender Stoffe, zur Kontrolle therapeuti-

scher Maßnahmen und zur Untersuchung von Altersstadien geeignet und dürfte sich zudem überall dort empfehlen, wo es sich um die Erzielung optimaler Gleichgewichtslagen handelt.

Weitere Anwendungsgebiete erschließen sich, wenn durch geeignete mechanisch-elektrische Umformer der Frequenzbereich der Apparatur nach unten bis auf 0 Hz erweitert wird. Es lassen sich dann auch sehr langsam verlaufende (quasistatische) Schwerpunktverschiebungen messen, wie sie beispielsweise bei Dislokationen von Lebewesen auf der Plattenoberfläche auftreten. Mit Hilfe eines 2-Koordinaten-Schreibers ließe sich der Verlauf einer solchen Dislokation direkt registrieren.

Vorläufige Meßergebnisse. Bei den folgenden Messungen wurden die Versuchspersonen ersucht, sich auf dem *RT* möglichst ruhig zu verhalten. Jede Messung dauerte 100 sec (frei wählbares Zeitintervall). Auf der *RT*-Platte wurden Begrenzungsleisten angebracht, um für alle Versuchspersonen eine gleichartige Standposition zu gewährleisten.

Beispiel 1 *Instabilität des Gleichgewichtes*

a: Mit offenen Augen.

b: Mit geschlossenen Augen

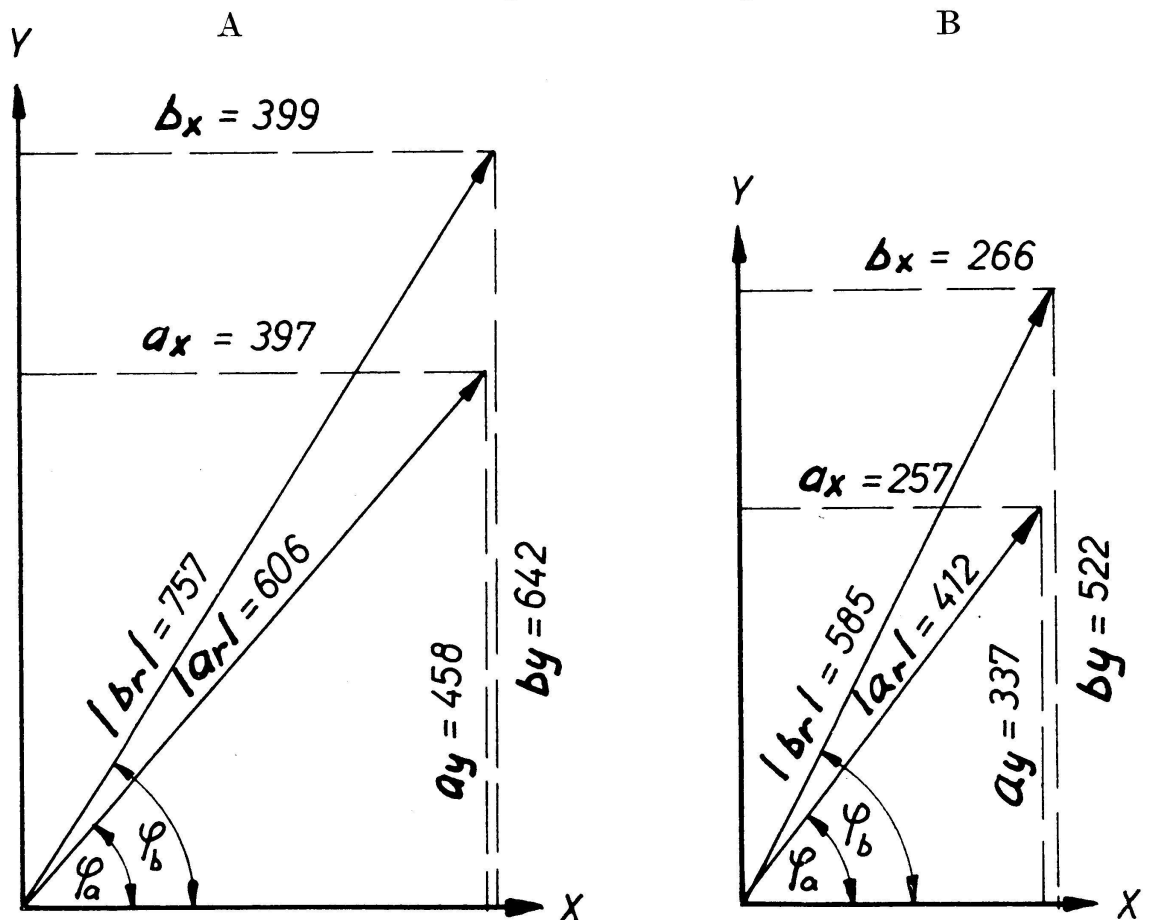


Abbildung 3

Die für die Schwerpunktverschiebungen und die *KGS* angegebenen Zahlenwerte sind den Verschiebungen bzw. den Schwankungen proportional. Die entsprechenden Rhythmuswerte wurden aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht in die Diagramme eingezeichnet. Sie liegen bei den Schwerpunktverschiebungen zwischen 0,2 und 1,5 pro sec und für die *KGS* zwischen 4 und 7 pro sec.

Abbildung 3 zeigt die Größe der mittleren Gleichgewichtinstabilität (Körperschwankungen) bei zwei Versuchspersonen *A* und *B* bei offenen und geschlossenen Augen.

A Alter: 26, Größe: 180 cm, Gewicht: 73 kg.

B Alter: 35, Größe: 179 cm, Gewicht: 71 kg.

Die Vektordiagramme zeigen das Mittel aus je vier Messungen, die alle im Verlauf von zirka zwei Stunden ausgeführt wurden. Die mit *a* bezeichneten Werte beziehen sich auf die Körperschwankungen bei offenen Augen, die mit *b* bezeichneten auf die Körperschwankungen bei geschlossenen Augen. Auf der Abszisse wurden die Mittelwerte «rechts-links» (*xz*-Ebene) und auf der Ordinate die Mittelwerte «vorwärts-rückwärts» (*yz*-Ebene) aufgetragen. $|a_r|$ und der $\angle \varphi_a$ ergeben Betrag und Richtung der Resultierenden der mittleren Körperschwankung mit offenen Augen, $|b_r|$ und der $\angle \varphi_b$ dasselbe mit geschlossenen Augen. Wie ersichtlich, sind die Körperschwankungen bei geschlossenen Augen größer als bei offenen Augen; dabei fällt auf, daß sich die Zunahme hauptsächlich auf die *y*-Komponente beschränkt.

Beispiel 2 Instabilität des Gleichgewichtes

a: Normales Stehen

b: Normales Stehen mit einem Gewicht von 11 kg in der rechten Hand

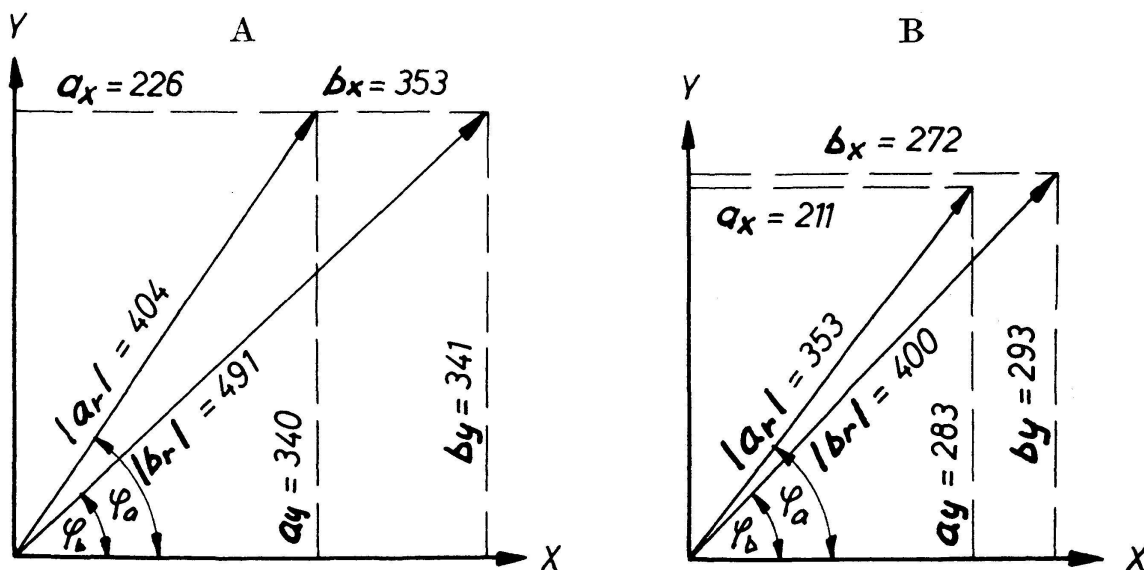


Abbildung 4

Beispiel 3 Instabilität des Gleichgewichtes unter dem Einfluß von Alkohol

a: Mit offenen Augen.

b: Mit geschlossenen Augen.

c: KGS mit geschlossenen Augen.

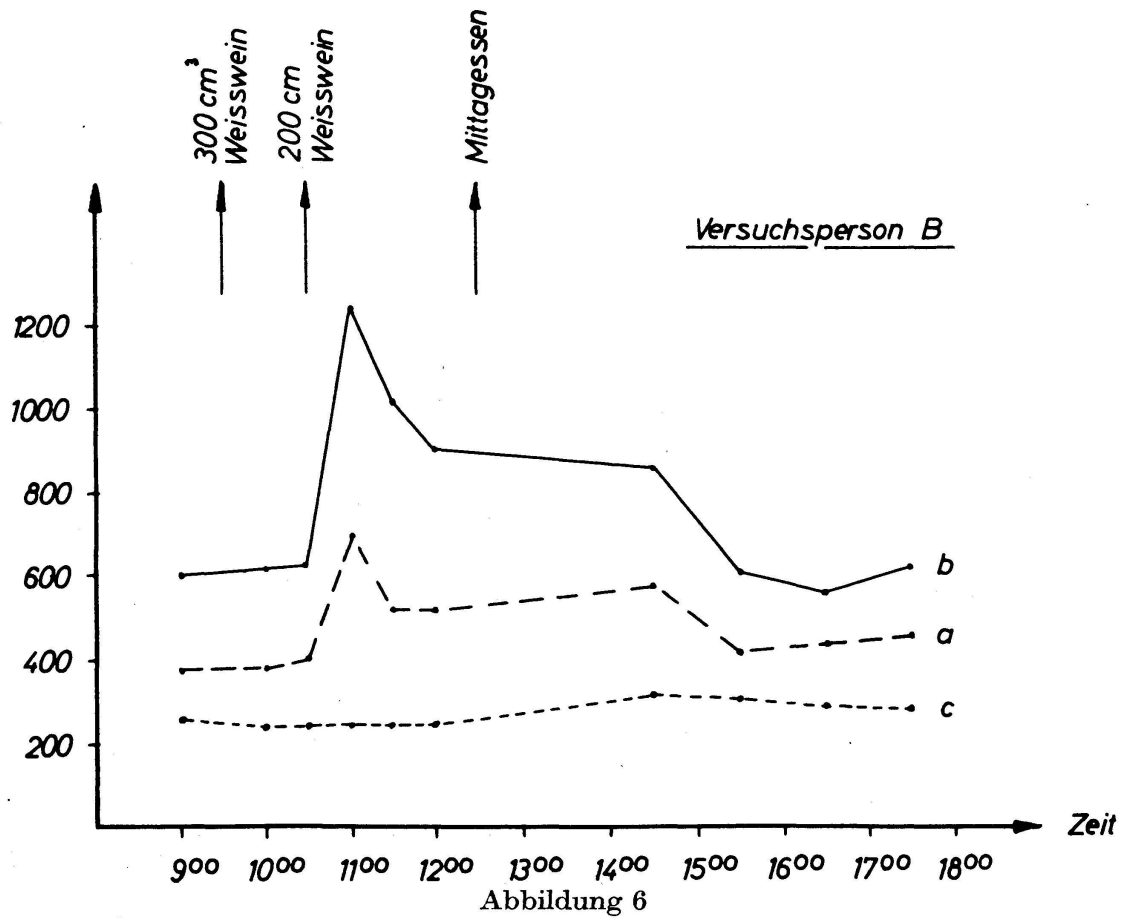
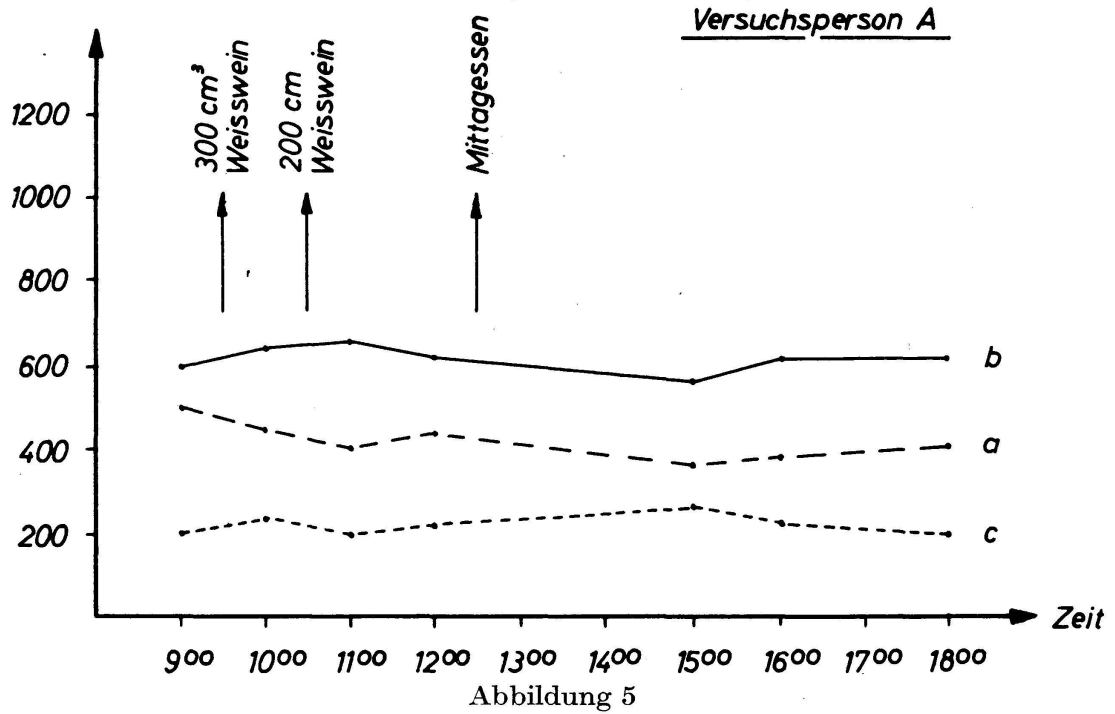


Abbildung 4 zeigt für die Versuchspersonen *A* und *B* die Änderung der Gleichgewichtinstabilität unter dem Einfluß eines Zusatzgewichtes in der rechten Hand. Die beiden Darstellungen zeigen das Mittel aus je vier Messungen. Die Zunahme der Körperschwankungen unter dem Einfluß des zusätzlichen Gewichtes erfolgt fast ausschließlich in der *x*-Komponente.

Wie aus den Beispielen 1 und 2 hervorgeht, ist die vektorielle Darstellung der Meßergebnisse für diese und ähnliche Fälle besonders aufschlußreich, lassen sich doch mit einem Blick Betrag und Richtung der mittleren Körperschwankung ablesen. Im Bedarfsfalle können auch noch die Rhythmuswerte berücksichtigt werden.

In den Abbildungen 5 und 6 wurden die Mittelwerte der Körperschwankungen und die Mittelwerte der *KGS* der Versuchspersonen *A* und *B* unter dem Einfluß von Alkohol als Funktion der Zeit dargestellt. Bei den Körperschwankungen wurde der Betrag

$$|a_r| = \sqrt{a_x^2 + a_y^2} \quad \text{bzw.} \quad |b_r| = \sqrt{b_x^2 + b_y^2}$$

aufgetragen.

Zwischen 9.15 und 9.30 Uhr genossen *A* und *B* je 300 cm³ und zwischen 10.30 und 10.45 Uhr noch je 200 cm³ Weißwein.

Bei *A* verlaufen die Kurven für die Instabilität des Gleichgewichtes fast horizontal. Auch die *KGS*-Kurve verläuft horizontal, abgesehen von einem geringen Anstieg zwischen 12.00 und 15.00 Uhr, welcher wahrscheinlich auf den Einfluß der Nahrungsaufnahme zurückzuführen ist (7).

Die Versuchsperson *B* zeigt ein ganz anderes Bild. 300 cm³ Weißwein hatten offensichtlich keinen Einfluß auf die Körperschwankungen; die Werte blieben zwischen 8.45 und 10.30 Uhr praktisch konstant. Nach der zweiten Alkoholaufnahme um 10.30 Uhr nahmen jedoch die Körperschwankungen um zirka 100 % zu. Besonders ausgeprägt ist der Anstieg bei geschlossenen Augen. Offenbar ist hier die kritische Grenze der Alkoholverträglichkeit wesentlich überschritten worden. Der Abfall erfolgt relativ langsam; erst um zirka 15.30 Uhr wird der Normalpegel wieder erreicht. Die *KGS*-Kurve verläuft bis 12.00 Uhr fast horizontal und steigt dann nach dem reichlichen Mittagessen auf höhere Werte an.

Zwischen 11.00 und 12.00 Uhr sanken bei der Versuchsperson *B* die Rhythmuswerte der Körperschwankungen auf fast die Hälfte, verglichen mit den Werten zwischen 8.45 und 10.30 Uhr. Dieses Phänomen wurde unter ähnlichen Bedingungen auch bei anderen Versuchspersonen beobachtet.

Herrn Prof. Dr. O. Wyß, Direktor des Physiologischen Instituts der Universität Zürich, danken die Verfasser bestens für das ihnen Untersuchungen entgegengebrachte Interesse und die bei der Durchführung der Experimente geleistete Hilfe.

Literaturverzeichnis

1. Corti U. A., Gaßmann F., Weber M.: Unruhebestimmung bei Menschen und Tieren. Verh. SNG 1955 (Porrentruy), 164–167.
2. Liebert H.: Über die Schwankungen beim Stehen. Arbeitsphysiol. 11, 151–157 (1941).
3. Schildbach F.: Über das Stehen bei verschiedenen Fußstellungen. Arbeitsphysiol. 11, 158–164 (1941).
4. Grandjean E.: Fonctions nerveuses à l'altitude. Helv. Physiol. Acta 6, 489–515 (1948).
5. — The effect of altitude upon various nervous functions. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 143, 12f. (1954).
6. Skramlik E. von: Über die Körperschwankungen beim Stehen. Z. Biol. 110, 81–110 (1958).
7. Corti U. A.: Der Einfluß der Ernährung auf die kurzzeitigen Gewichtsschwankungen des Menschen. Verh. SNG 1957 (Neuchâtel), 114–117.

2. J. WARTENWEILER, M. STEINEMANN, A. WETTSTEIN (Abteilung für Naturwissenschaften der ETH, Zürich). – *Über die Kraftentfaltung bei Kontraktionen der Skelettmuskulatur.*

Unsere vom Schweizerischen Nationalfonds unterstützten Untersuchungen der Mechanik menschlicher Bewegungen, die wir mit Hilfe einer elektronischen Apparatur der *Viterra*, Wallisellen (System Blaser-Corti), und eines Chronocinégraphen-Zielfilmgerätes der *Compagnie des Montres Longines*, St-Imier, durchgeführt haben, zeitigen folgende Ergebnisse in bezug auf die Kraftentfaltung bei Kontraktionen der Skelettmuskulatur:

Kraftverlauf bei dynamischer Muskelarbeit. Wenn der Kraftverlauf bei Kontraktionen einzelner Muskeln, bzw. einheitlich funktionierender Muskelgruppen, senkrecht zur Zeitachse aufgezeichnet wird, entstehen typische Kurven, die den jeweiligen Charakter der zugrunde liegenden Bewegung wiedergeben. So spiegelt sich zum Beispiel in der sinusförmigen Kraftkurve die reine Schwingbewegung. U-förmige Kurven weisen auf schwunghafte Bewegungen gegen größeren Trägheitswiderstand hin.

Dreieckförmige Kurven werden vor allem bei schwunghaften Bewegungen mit markierter Bewegungsumkehr gefunden, und rechteckige Formen charakterisieren die Bewegungen gegen Reibungswiderstand (siehe Abbildung 1).

Maximalkraft. Nach F. Franke und andern Autoren ist die Maximalkraft abhängig vom Kontraktionszustand der Muskulatur: Je kürzer der Muskel, desto kleiner die Kraft.

Die Maximalkraft ist auch abhängig vom Kontraktionsvorgang. So stellten wir in einem Dehnungs-Entdehnungsversuch z. B. folgende im mittleren Bereich auffallend lineare Beziehung zwischen Kraft und Verkürzungsgeschwindigkeit fest (siehe Abbildung 2):

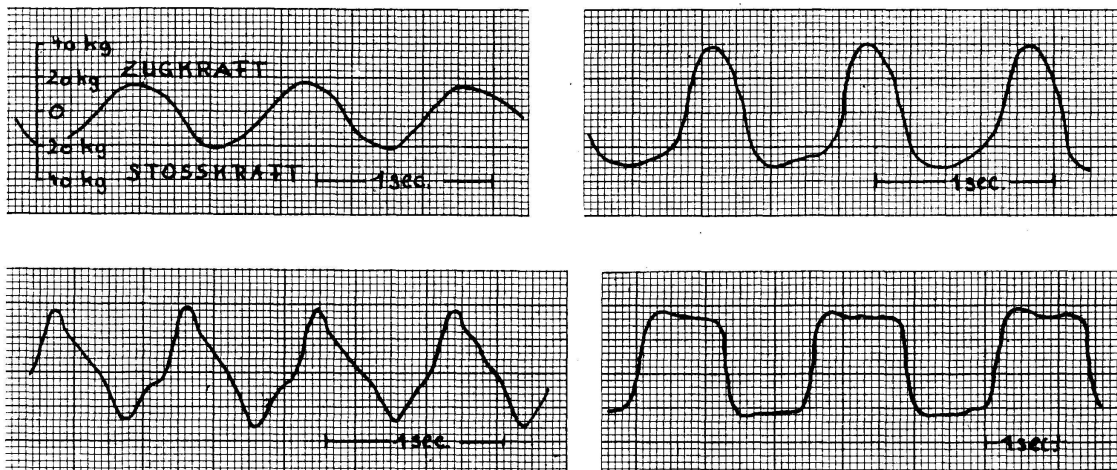


Abbildung 1

Kraftverlauf bei dynamischer Muskelarbeit

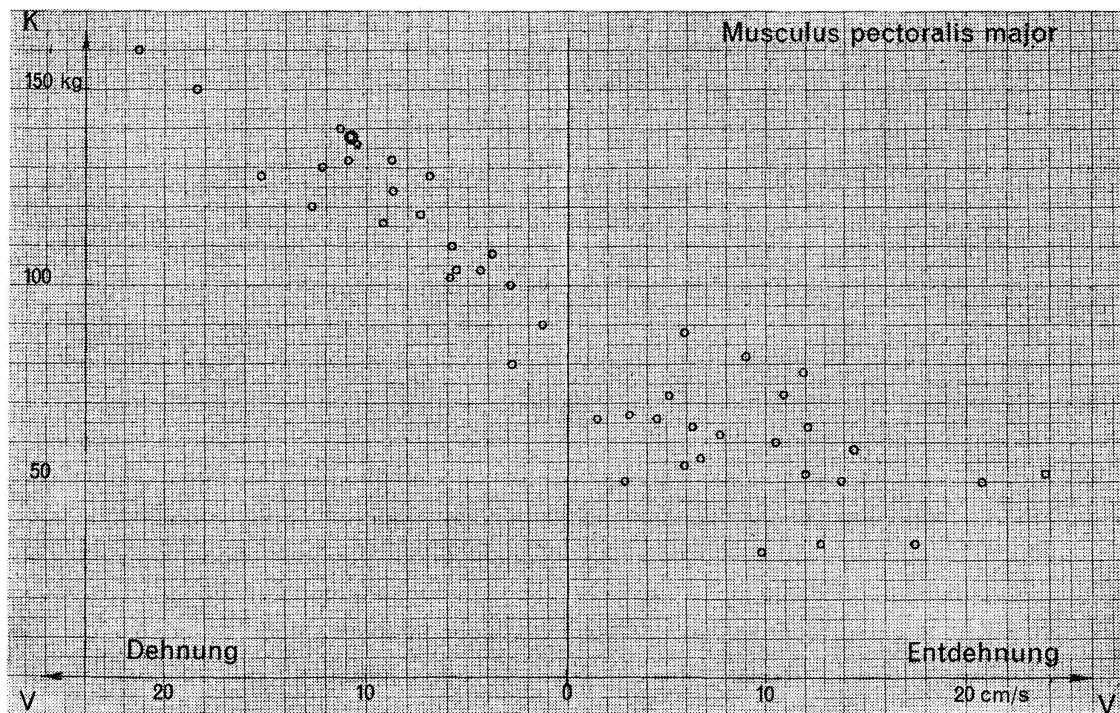


Abbildung 2

Maximalkraft des Musculus pectoralis major bei
variabler Verkürzungsgeschwindigkeit

Das Ergebnis kann in einem allgemeinen Satz zusammengefaßt werden: Mit zunehmender Verkürzungsgeschwindigkeit nimmt die Kraft regelmäßig ab. Der Satz gilt auch in bezug auf die Verlängerung, wobei sich das Verhältnis umkehrt.

Ausholbewegung. Bei der Ausholbewegung kann die Maximalkraft bis auf zirka 200 % der statischen Maximalkraft ansteigen.

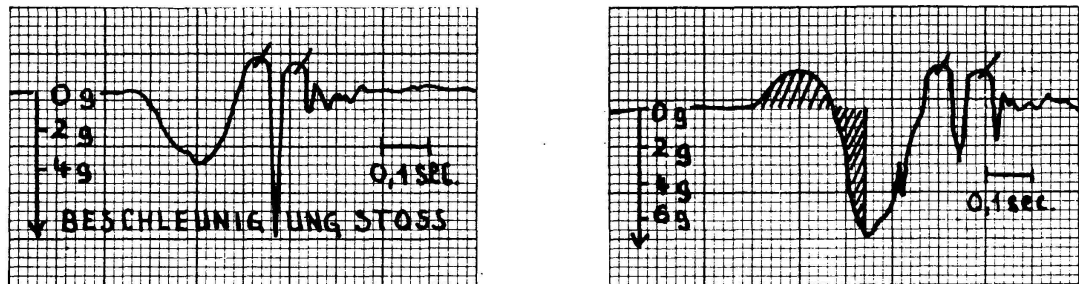


Abbildung 3

3. GÜNAY M. YASARGIL, ERWIN A. KOLLER, OSCAR A.M. WYSS (Zürich). – *Über die Innervation des Zwerchfells.*

Es wird allgemein angenommen, daß die Innervation des Zwerchfells eine vorwiegend, wenn nicht ausschließlich, motorische ist; dies im Gegensatz zu den Muskeln der Extremitäten, über deren sensible Innervation als afferente Komponente der Propriozeptivität für Warmblüter, insbesondere die Katze, eingehende Untersuchungen vorliegen.

Die als Muskelspindeln und Golgi-Sehnenorgane bekannten Spannungsrezeptoren kommen in den Muskeln der Extremitäten in relativ großer Zahl vor (Cooper, 1960), und dementsprechend finden sich in diesen Muskelnerven relativ große Kontingente afferenter markhaltiger Fasern (Sherrington, 1894; Rexed und Therman, 1948). Im Histogramm eines de-efferentierte Muskelnerven unterscheidet man nach Maßgabe der Faseraußendurchmesser drei Gruppen von afferenten Fasern: Gruppe I (12–20 μ), Gruppe II (4–12 μ) und Gruppe III (1–4 μ) (Lloyd und Chang, 1948; Rexed und Therman, 1948). Die afferenten Fasern der Gruppe I stammen einerseits aus den sogenannten «primären Rezeptorenendigungen» der Muskelspindeln (Kuffler, Hunt und Quilliam, 1951), andererseits aus den Golgi-Sehnenorganen (Hunt, 1954). Die erstgenannten werden als Ia-Fasern und die letzteren als Ib-Fasern bezeichnet (Hunt, 1954). Es handelt sich bei diesen Fasern der Gruppe I um rasch leitende Fasern (über 70 m/sec), wobei die Leitungsgeschwindigkeit der Ia-Fasern im Mittel etwas höher liegen soll als die der Ib-Fasern (Bradley und Eccles, 1953). Die afferenten Fasern der Gruppe II scheinen hauptsächlich aus den sogenannten «sekundären Rezeptorenendigungen» der Muskelspin-

deln zu stammen (*Hunt*, 1954); ihre Leitungsgeschwindigkeit liegt unterhalb 70 m/sec. Den eigentlichen Spannungsreceptoren dieser ersten beiden Gruppen werden nicht zugeordnet die Endigungen der afferenten Fasern der Gruppe III, welche möglicherweise nociceptive Afferenzen der Muskeln übermitteln (*Paintal*, 1960).

Ganz allgemein lassen sich jedoch die verschiedenen morphologischen und funktionellen Eigenschaften der proprioceptiven Receptoren und ihrer afferenten Fasern nicht nach einem einfachen Schema einander zuordnen, sondern es ist von Fall zu Fall zu untersuchen, wie sich die verschiedenen Eigenschaften in einer afferenten Einheit kombinieren. Dies gilt zunächst für die Einteilung der Muskelreceptoren nach ihrer Ansprechbarkeit und ihrer Aktivierungsart. Die zu den gewöhnlichen Muskelfasern *parallel* geschalteten afferenten Einheiten werden bei Kontraktion entlastet, durch passive Dehnung des erschlafften Muskels aktiviert (*Matthews*, 1933). Soweit es sich dabei um Muskelspindeln mit eigener motorischer Innervation handelt, kann durch Aktivierung dieser Efferenzen der Entlastung entgegengewirkt werden. Hierauf beruht die Anpassungsfähigkeit dieser Receptoren an verschiedene Kontraktionszustände des Muskels, und hierin liegt auch die besondere physiologische Bedeutung der motorischen Innervation der Muskelspindeln, die somit der adäquaten Steuerung des Bereitschaftszustandes dieser proprioceptiven Receptoren dient (*Matthews*, 1933; *Leksell*, 1945; *Kuffler*, *Hunt* und *Quilliam*, 1951). Die *in Serie* geschalteten Receptoren werden sowohl durch aktive Kontraktion als auch durch passive Dehnung des Muskels aktiviert (*Matthews*, 1933), wobei das Ansprechen dieser Receptoren auf passive Dehnung bei wesentlich höherer Spannung erfolgt als dasjenige der Muskelspindeln (*Hunt*, 1954). Zu diesen *in Serie* geschalteten Receptoren gehören, anatomisch betrachtet, die Golgi-Sehnenorgane; es gibt jedoch auch unter den Muskelspindeln, nach ihrer Aktivierungsart beurteilt, *in Serie* geschaltete Einheiten.

Ein weiterer Gesichtspunkt der funktionellen Unterteilung proprioceptiver Receptoren betrifft die Tendenz zur Adaptation, das heißt zum Nachlassen der Erregungsbildung bei konstanter Dauereinwirkung einer bestimmten Spannung. Man unterscheidet rasch adaptierende Receptoren, die nur im Moment der Spannungszunahme (evtl. -abnahme) kurzfristig mit frequenzmäßig abklingender Erregung ansprechen, von langsam adaptierenden, welche unter konstant gehaltener Spannung während langer Zeit mit konstanter Frequenz ihre Erregungen abgeben. Wenn in gewissem Rahmen das rasch adaptierende Verhalten den Sehnenorganen und das langsam adaptierende Verhalten den Muskelspindeln zugeschrieben wird, so darf diese Zuordnung nicht als starre Regel hingenommen werden. Dasselbe gilt auch für die Unterscheidung der Ia-Einheiten von den Afferenzen der Gruppe II. In der Regel sprechen zwar die ersteren auf geringste Spannungsänderungen im Muskel sofort an; es können aber auch die letzteren gelegentlich eine höhere Ansprechbarkeit aufweisen (*Hunt* und *Perl*, 1960).

Die efferenten Fasern eines Muskelnerven lassen sich nach morphologisch-funktionellen Gesichtspunkten in $A\alpha$ - ($8-20\mu$) und $A\gamma$ -Fasern ($3-8\mu$) differenzieren (*Eccles und Sherrington, 1930; Rexed und Therman, 1948*). Die $A\alpha$ -Fasern, welche die gewöhnlichen sogenannten «extrafusalen Muskelfasern» innervieren, sind funktionell verschiedenen Motoneuronen zuzuordnen. Den rasch leitenden Fasern dieser Gruppe, deren Leitungsgeschwindigkeit ungefähr derjenigen der afferenten Fasern der Gruppe I gleichkommt, entsprechen die die eigentlichen Bewegungsmuskeln innervierenden phasischen α -Motoneurone; den weniger rasch leitenden Fasern entsprechen die tonischen α -Motoneurone, welche hauptsächlich die Haltemuskeln innervieren (*Granit, Henatsch und Steg, 1956; Granit, Phillips, Skoglund und Steg, 1957; Eccles, Eccles und Lundberg, 1958*). Die γ -Motoneurone, deren axonale Fortpflanzungsgeschwindigkeit geringer ist als 50 m/sec, innervieren die «intrafusalen Muskelfasern», also die Muskelfasern der Muskelspindeln (*Leksell, 1945; Kuffler, Hunt und Quilliam, 1951; Hunt und Kuffler, 1951*). Abweichungen von diesem funktionell-morphologischen Unterteilungsschema sind möglich, indem auch unter diesen Fasergruppen Überschneidungen vorkommen. Die C-Fasern, die in jedem Muskelnerven mehr oder weniger reichlich vorhanden sind, seien hier nur am Rande erwähnt.

Die dargelegten sensiblen und motorischen Innervationsverhältnisse sind für die Extremitätenmuskeln schon so gut bekannt, daß sie ganz allgemein als Grundlage der Muskelinnervation gelten dürfen. Am Zwerchfell sind genauere Untersuchungen dieser Art jedoch noch nicht vorgenommen worden. Wohl konnte auf Grund anatomischer und funktioneller Befunde (*Hinsey, Hare und Phillips, 1939; Cardin, 1939, 1944*) angenommen werden, daß auch das Zwerchfell über eine sensible Innervation verfügt; doch gelang es erst *Yasargil* (1961), diese proprioceptive Komponente der Zwerchfellinnervation einer systematischen Analyse zu unterziehen, die einen Vergleich mit der Innervation der schon im Detail untersuchten Extremitätenmuskeln zuläßt. Im Anschluß daran wurde von *Yasargil, Koller und Bugajski* (1962) auch eine systematische Untersuchung der motorischen Innervation des Zwerchfells in Angriff genommen. Bei allen diesen Untersuchungen am Zwerchfell ergab sich aus der Autonomie der Innervation der Atmungsmuskulatur eine physiologische Versuchssituation, die sich für die Extremitätenmuskulatur wohl nie in dieser natürlichen Art und Weise realisieren läßt. Über die bisher erhobenen Befunde soll hier in kurzer Zusammenfassung referiert werden.

1. Gleichzeitige Registrierung afferenter und efferenter Impulse am intakten Phrenicusast

Bei bipolarer Ableitung der spontanen respiratorischen Aktivität vom intakten C5- oder C6-Ast des N. phrenicus der Katze lassen sich afferente und efferente Impulse an der Ausschlagsrichtung unterscheiden, indem die primäre Negativierung für die ersteren an der distalen,

für die letzteren an der proximalen Elektrode erfolgt (Yasargil, 1961, 1962a). Bei doppelt-bipolarer Ableitung können die einzelnen Impulse mit der von Hartmann und Wyss (1953) entwickelten Technik von zwei auf eine bestimmte Distanz auseinanderliegenden Stellen desselben Nervenastes miteinander registriert und am zeitlichen Intervall ihres Auftretens als identisch erkannt werden. Es kann bei nicht allzu intensiver Aktivität bzw. in einem dünnen Nervenast jeder einzelne Erregungsimpuls auf Richtung und Geschwindigkeit der Fortpflanzung untersucht werden, was eine quantitative Analyse der Gesamtaktivität eines intakten Nervenastes bei erhaltener Zwerchfellinnervation ermöglicht. So konnten zum Beispiel im Verlauf einer einzelnen In- und Expirationsphase 6 afferente Impulse mit einer Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 90 m/sec, ein afferenter Impuls mit 70 m/sec sowie 79 efferente Impulse mit 35 bis 75 m/sec und einem Maximum zwischen 55 und 60 m/sec ausgemessen werden (Yasargil, 1962a: Abb. 1).

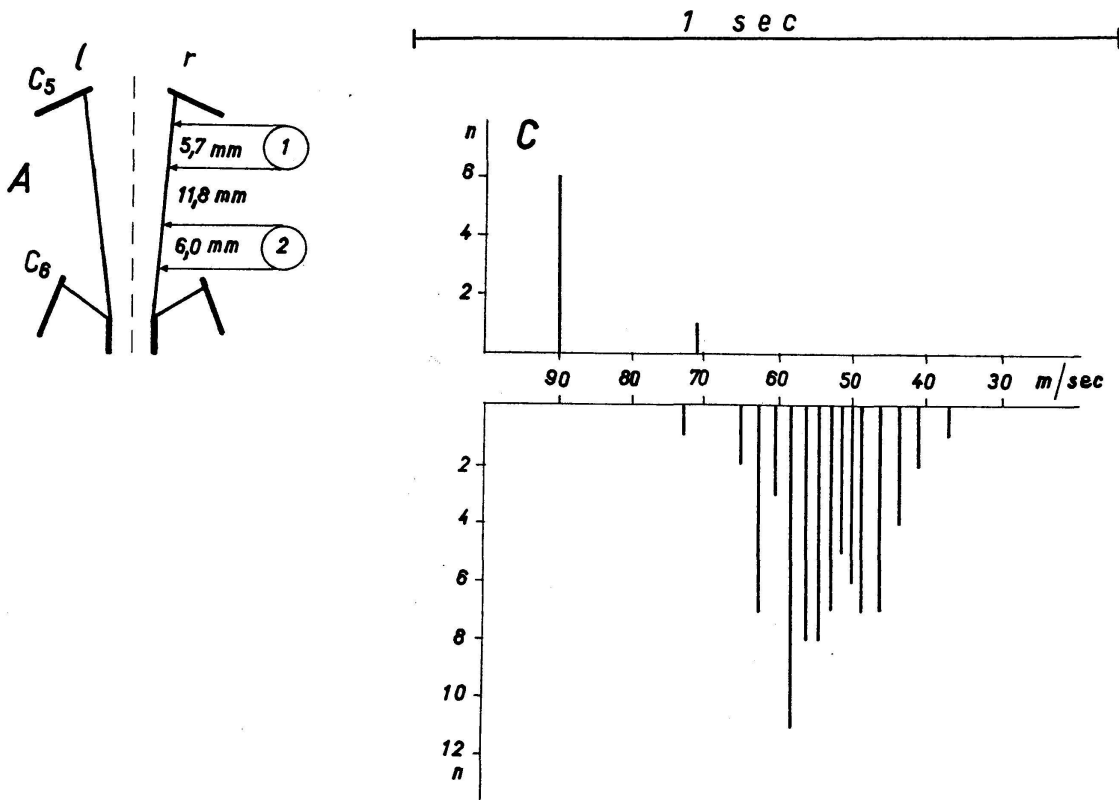


Abbildung 1

Gesamtaktivität eines nicht durchschnittenen Phrenicusastes (C5) der Katze während einer In- und Expiration, dargestellt als Häufigkeitsverteilung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit sowohl afferenter als auch efferenter Impulse.

Gemeinsame Abszisse: Fortpflanzungsgeschwindigkeit in m/sec; Ordinate: Absolute Zahl afferenter (nach oben) und efferenter (nach unten) Impulse (Yasargil, 1962a: Helv. Physiol. Acta 20, 43, Abb. 3C).

Der Nachweis afferenter bzw. efferenter Erregungsfrequenzen setzt entweder die Ableitung von einzelnen Nervenfasern oder von nur wenigen aktiven Fasern in einem genügend dünnen Nervenast voraus. Dies bedeutet aber gleichzeitig den Nachweis efferenter bzw. afferenter *Einheiten*, die Erregungsfolgen von konstanter Frequenz abgeben. Für die in relativ geringer Zahl vorhandenen *afferenten* Einheiten im N. phrenicus gelingt dieser Nachweis leicht, so daß ihre Aktivierungsart genauer festgelegt werden kann; viel schwieriger oder meistens undurchführbar ist der Nachweis am unaufgeteilten Nervenstamm für die in größerer Zahl vorhandenen, gleichzeitig aktiven *efferenten* Einheiten. Auf diese Weise ergab sich aus 15 gleichartigen Versuchen an C5- und C6-Ästen des N. phrenicus der Katze, bei einer Gesamtzahl von 196 afferenten Einheiten und 3153 efferenten Impulsen, ein Verteilungsspektrum nach Fortpflanzungsgeschwindigkeiten für die ersteren zwischen 30 und 110 m/sec mit einem breiten Maximum bei etwa 80 m/sec und einem schmäleren bei etwas unter 50 m/sec, für die letzteren zwischen 30 und 80 m/sec mit eindeutigem Maximum zwischen 50 und 55 m/sec (*Yasargil*, 1962b: Abb. 2).

2. Charakterisierung der afferenten Innervation

Für die genauere Untersuchung der afferenten Einheiten nach ihrer Aktivierungsart hat sich für den N. phrenicus folgendes Vorgehen bewährt: Vorerst Ableitung von einem nicht durchschnittenen Phrenicusast der einen Seite bei vollständig erhaltener Zwerchfellinnervation; hierauf schrittweise Durchschneidung der vier in Frage kommenden Phrenicusäste, das heißt bei der Katze beidseits C5 und C6, mit Kontrolle der afferenten Aktivität nach jeder Durchschneidung. Mit Vorteil wird dabei zuerst der untersuchte Ast zentral durchschnitten, so daß in ihm nur noch die afferente Aktivität, im Prinzip unverändert, weiter besteht, was vor allem dann gilt, wenn es sich um parallel geschaltete afferente Einheiten handelt. Charakteristisch für die parallel geschalteten Einheiten ist, daß sie bei erhaltener Zwerchfellinnervation während der Inspiration (bei ruhiger Spontanatmung) entweder keine oder nur eine geringe Aktivität zeigen, während der Expiration dagegen viel stärker aktiviert werden (Abb. 3 A). Die totale Denervierung des Zwerchfells bewirkt eine zeitliche Verschiebung der Aktivierung dieser Einheiten mit Bezug auf die Atmungsphase, das heißt, sie werden während der Inspiration mit dem passiven Hochsteigen des Zwerchfells aktiviert, dagegen nicht mehr oder bedeutend weniger während der Expiration (Abb. 3 C).

In Serie geschaltete afferente Einheiten verhalten sich bei intakter Zwerchfellinnervation umgekehrt wie die parallel geschalteten: Sie werden während der Inspiration aktiviert und während der Expiration entlastet (Abb. 4 A). Die Durchschneidung des untersuchten Astes bewirkt eine Verschiebung der Aktivierungsphase in die Expiration (Abb. 4 B); dabei wird die Entladungsfrequenz stark herabgesetzt, nicht selten bis

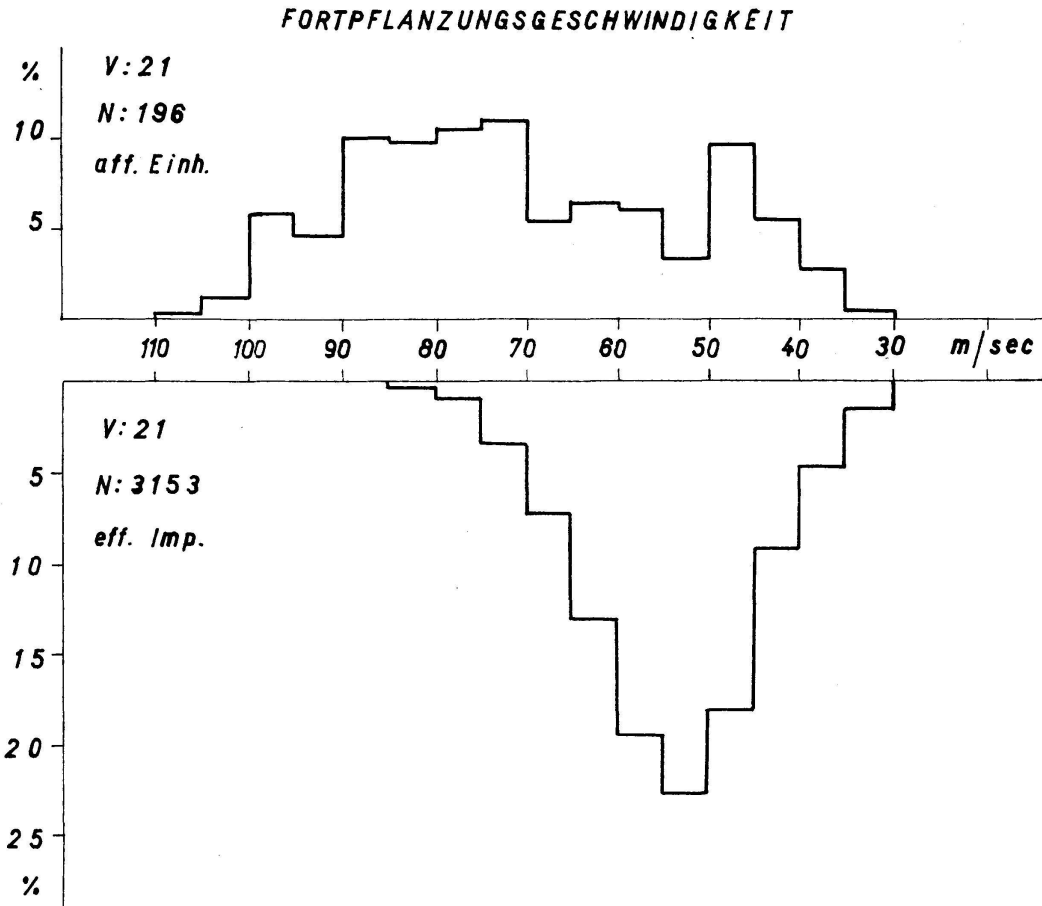


Abbildung 2

Häufigkeitsdiagramm der Fortpflanzungsgeschwindigkeit afferenter Einheiten (nach oben) und efferenter Impulse (nach unten), zusammengestellt aus 15 Versuchen. Gemeinsame Abszisse: Fortpflanzungsgeschwindigkeit in m/sec; Ordinate: Zahl afferenter Einheiten und efferenter Impulse in Prozenten. V: Zahl der untersuchten Phrenicusäste. N: Gesamtzahl der afferenten Einheiten bzw. efferenten Impulse. Katze, Spontanatmung (Yasargil, 1962b: Bull. Schweiz. Akad. med. Wiss. 18, 229, Abb. 3).

zum Verschwinden jeglicher Impulsabgabe. Bei völlig gelähmtem Zwerchfell ist die Aktivierung solcher Einheiten ähnlich derjenigen parallel geschalteter afferenter Einheiten, mit dem Unterschied jedoch, daß die in Serie geschalteten Einheiten auf passive Dehnung des Zwerchfells bei Spontanatmung mit geringerer Impulsfrequenz (Abb. 4 D) oder überhaupt nicht ansprechen. Auf diese Weise lassen sich in einem einzelnen Phrenicusast die verschiedenen afferenten Einheiten in bezug auf ihren Aktivierungsmodus unterscheiden, und zugleich läßt sich für die verschiedenen afferenten Fasern die Fortpflanzungsgeschwindigkeit bestimmen (Yasargil, 1962a).

3. Charakterisierung der efferenten Innervation

Schwieriger gestaltet sich eine Analyse der efferenten Aktivität, wo für die Identifizierung efferenter *Einheiten* auf das Elektromyogramm des Zwerchfells Bezug zu nehmen ist. Bei gleichzeitiger Registrierung der

elektrischen Aktivität einer geeigneten Stelle des gleichseitigen Zwerchfells und dem Elektrophrenicogramm lassen sich die den regelmäßigen Entladungen bestimmter motorischer Einheiten entsprechenden efferenten Phrenicusimpulse nachweisen. Für eine quantitative Auswertung eignet sich der C4-Ast des Kaninchens besonders gut, da bei diesem Tier die afferenten Einheiten ganz allgemein viel spärlicher vorkommen als bei der Katze und insbesondere der C4-Ast sozusagen immer frei von Afferenzen ist. Eine systematische Auswertung einer großen Zahl efferenter Impulse nach ihrer Fortpflanzungsgeschwindigkeit ergab verschiedene Häufigkeitsverteilungskurven, je nachdem die inspiratorische Innervation während der Expirationsphase oder während der Inspirationsphase bei Eupnoe, mäßiger Dyspnoe oder sehr starker Dyspnoe untersucht wurde. Es zeigte sich nämlich, daß mit zunehmender Aktivierung der inspiratorischen Innervation das Häufigkeitsmaximum für die efferenten Impulse von etwas über 40 m/sec nach 60 m/sec verschoben wurde, was als Ausdruck dafür betrachtet werden muß, daß bei der Rekrutierung vorher inaktiver Motoneurone solche ins Spiel gesetzt werden, deren efferente Fasern eine höhere Fortpflanzungsgeschwindigkeit besitzen. Weiterhin zeigte ein Vergleich mit dem histologischen Faserspektrum, das heißt mit der Verteilungskurve der im histologischen Bild ausgezählten und ausgemessenen Fasern nach Maßgabe des Faseraußendurchmessers, daß unter Zugrundelegung des für markhaltige Nervenfasern des Warmblüters geltenden Proportionalitätsfaktors ($6 \times \text{Faseraußendurchmesser in } \mu = \text{Fortpflanzungsgeschwindigkeit in m/sec}$) erst bei maximaler Aktivierung Konkordanz zwischen den beiden Maxima erreicht wird, und daß bei geringeren Graden inspiratorischer Aktivierung das funktionelle Maximum dem morphologischen gegenüber in Richtung geringerer Fortpflanzungsgeschwindigkeiten und kleinerer Faserkaliber verschoben ist (Yasargil, Koller und Bugajski, 1962).

Schlußfolgerung

Die bisher vorliegenden Befunde, die an Katzen und Kaninchen erhoben wurden, lassen mit Bezug auf die afferente und efferente Innervation des Zwerchfells die folgenden, als vorläufig zu betrachtenden prinzipiellen Aussagen zu:

1. Die afferente Innervation des Zwerchfells ist in qualitativer Hinsicht derjenigen der übrigen Skelettmuskulatur vergleichbar. Auch das Zwerchfell verfügt über parallel geschaltete und in Serie geschaltete proprioceptive Rezeptoren.
2. In quantitativer Hinsicht steht die afferente Innervation des Zwerchfells hinter derjenigen der Extremitätenmuskulatur weit zurück. Bei der Katze kann sie als relativ spärlich, beim Kaninchen als äußerst spärlich bezeichnet werden.
3. Die efferente Innervation des Zwerchfells ist für Katze und Kaninchen als eine von tonischen α -Motoneuronen ausgehende Innervation zu

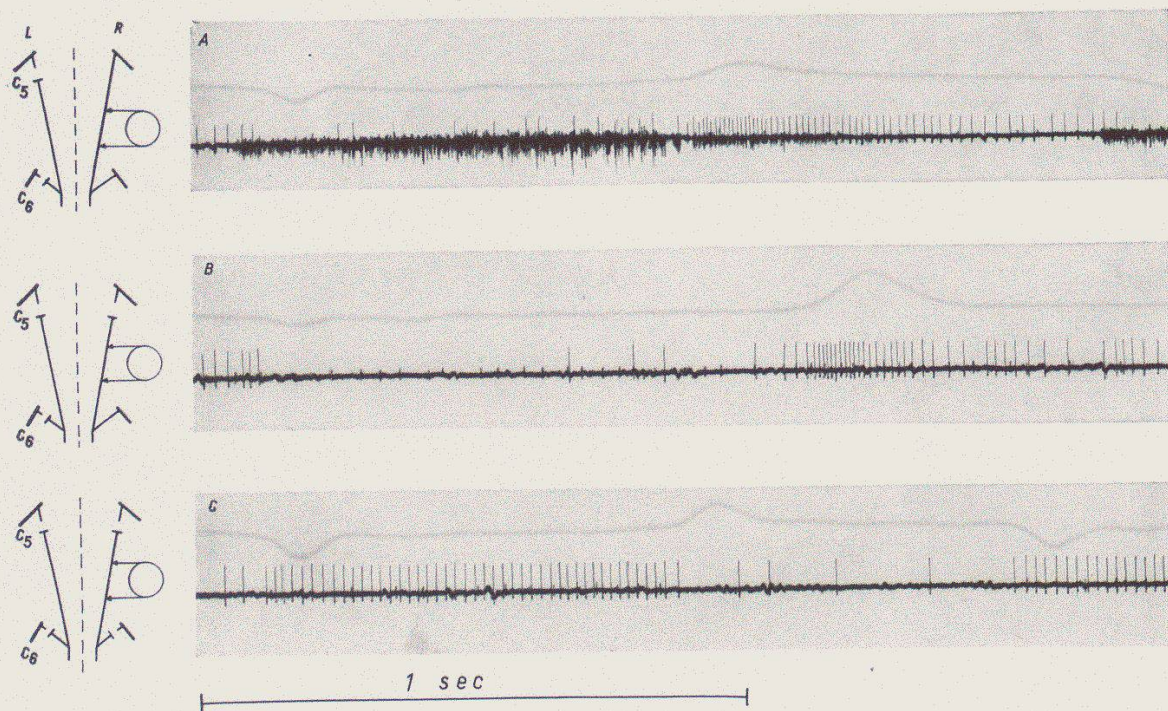


Abbildung 3

Typisches Verhalten einer *parallel* geschalteten afferenten Einheit im C5-Ast des rechten Phrenicus vor und nach zentraler Durchschneidung (A und B) sowie nach Durchschneidung des gleichseitigen C6-Astes (C), bei durchschnittenen Phrenicus-ästen der Gegenseite. Katze, Spontanatmung. Trachealseitendruck: Inspiration nach unten, Expiration nach oben (Yasargil, 1962a: *Helv. Physiol. Acta* 20, 48, Abb. 6).

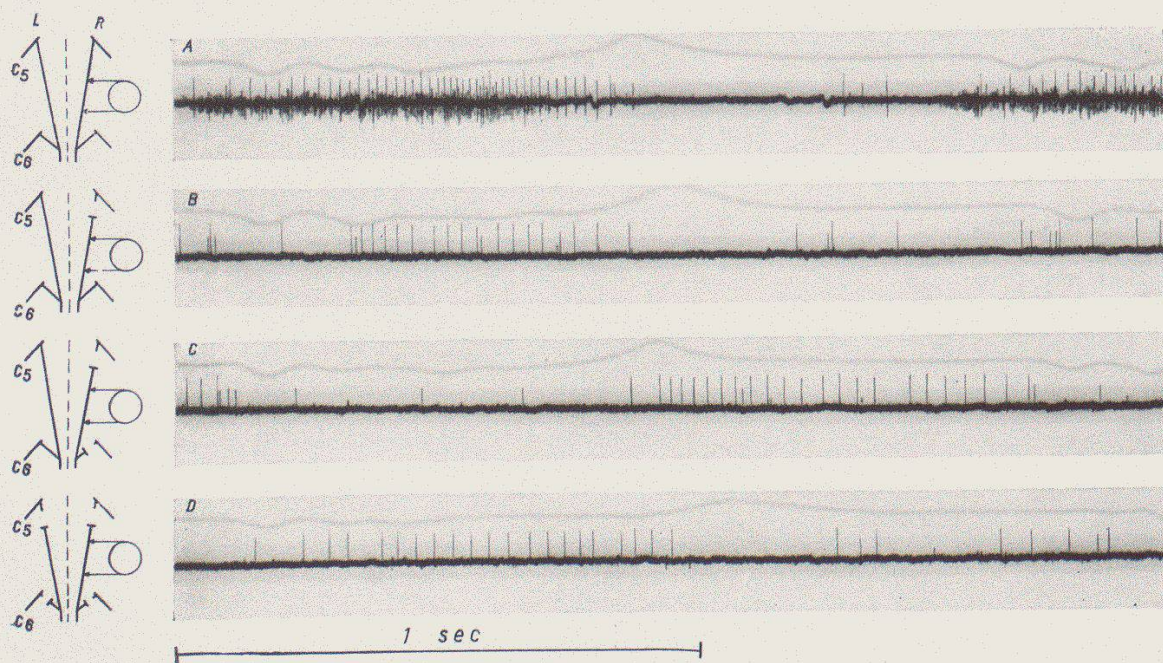


Abbildung 4

Charakteristische Änderungen in der Entladungsart einer *in Serie* geschalteten afferenten Einheit im C5-Ast des rechten Phrenicus, bei sukzessivem Durchschneiden der vier Phrenicusäste. Katze, Spontanatmung. Trachealseitendruck: Inspiration nach unten, Expiration nach oben (Yasargil, 1962a: *Helv. Physiol. Acta* 20, 48, Abb. 5).

bezeichnen. Das Zwerchfell verhält sich somit analog einem Haltemuskel des Skelettmuskelapparates.

4. An schwacher inspiratorischer Innervation sind Motoneurone mit relativ langsam leitenden efferenten Fasern beteiligt. Mit steigender inspiratorischer Aktivität werden nach und nach Motoneurone mit rascher leitenden efferenten Fasern rekrutiert.

Literatur

- Bradley K., Eccles J.C.*: Analysis of the fast afferent impulses from thigh muscles. *J. Physiology* 122, 462–473 (1953).
- Cardin A.*: Il muscolo diaframma e le sue componenti cinestesiche. *Arch. Sci. Biol.* 25, 51–88 (1939).
- *Recettori di tensione nel diaframma.* *Arch. Sci. Biol.* 30, 9–22 (1944).
- Cooper S.*: Muscle spindles and other muscle receptors. "The structure and function of muscle", Vol. I, 381–420. Academic Press Inc. (London) Ltd. (1960).
- Eccles J.C., Sherrington C.S.*: Numbers and contraction-values of individual motor-units examined in some muscle of the limb. *Proc. Roy. Soc. London B* 106, 326–357 (1930).
- *Eccles R.M., Lundberg A.*: The action potentials of the alpha motoneurons supplying fast and slow muscles. *J. Physiology* 142, 275–291 (1958).
- Granit R., Hennrich H.D., Steg G.*: Tonic and phasic ventral horn cells differentiated by posttetanic potentiation in cat extensors. *Acta physiol. scand.* 37, 114 bis 126 (1956).
- *Phillips C.G., Skoglund S., Steg G.*: Differentiation of tonic from phasic alpha ventral horn cells by stretch, pinna and crossed extensor reflexes. *J. Neurophysiol.* 20, 470–481 (1957).
- Hartmann I., Wyss O.A.M.*: Nachweis der Fortpflanzung natürlich ausgelöster Erregungen am nicht aufgeteilten Nervenstamm. *Helv. Physiol. Acta* 11, C39–C41 (1953).
- Hinsey J.C., Hare K., Phillips R.A.*: Sensory components of the phrenic nerve of the cat. *Proc. Soc. exp. Biol. (N.Y.)* 41, 411–414 (1939).
- Hunt C.C.*: Relation of function to diameter in afferent fibers of muscle nerves. *J. gen. Physiol.* 38, 117–131 (1954).
- *Kuffler S.W.*: Stretch receptor discharges during muscle contraction. *J. Physiology* 113, 298–315 (1951).
- *Perl E.R.*: Spinal reflex mechanisms concerned with skeletal muscle. *Physiol. Rev.* 40, 538–579 (1960).
- Kuffler S.W., Hunt C.C., Quilliam J.P.*: Function of medullated small-nerve fibers in mammalian ventral roots: efferent muscle spindle innervation. *J. Neurophysiol.* 14, 29–54 (1951).
- Leksell L.*: The action potential and excitatory effects of the small ventral root fibers to skeletal muscle. *Acta physiol. scand.* 10, Suppl. 31, 1–84 (1945).
- Lloyd D.P.C., Chang H.T.*: Afferent fibers in muscle nerves. *J. Neurophysiol.* 11, 199–207 (1948).
- Matthews B.H.C.*: Nerve endings in mammalian muscle. *J. Physiology* 78, 1–53 (1933).
- Paintal A.S.*: Functional analysis of group III afferent fibers of mammalian muscles. *J. Physiology* 152, 250–270 (1960).
- Rexed B., Therman P.O.*: Calibre spectra of motor and sensory nerve fibres to flexor and extensor muscles. *J. Neurophysiol.* 11, 133–139 (1948).

- Sherrington C.S.*: On the anatomical constitution of nerves of skeletal muscles; with remarks on recurrent fibres in the ventral spinal nerve-root. *J. Physiology* 17, 211–258 (1894).
- Yasargil G.M.*: Afferente Impulse im N. phrenicus der Katze. *Helv. Physiol. Acta* 19, C36–C38 (1961).
- Proprioceptive Afferenzen im N. phrenicus der Katze. *Helv. Physiol. Acta* 20, 39–58 (1962 a).
 - Qualitative und quantitative Aspekte der Zwerchfellinnervation der Katze. *Bull. Schweiz. Akad. med. Wiss.* 18, 225–232 (1962 b).
 - *Koller E.A., Bugajski J.*: Elektrophysiologische und histologische Untersuchung der efferenten Phrenicusfasern des Kaninchens. *Helv. Physiol. Acta* 20, C41–C42 (1962).