

**Zeitschrift:** Bulletin der Schweizerischen Akademie der Medizinischen Wissenschaften = Bulletin de l'Académie suisse des sciences médicales = Bollettino dell' Accademia svizzera delle scienze mediche

**Herausgeber:** Schweizerische Akademie der Medizinischen Wissenschaften

**Band:** 18 (1962)

**Artikel:** Qualitative und quantitative Aspekte der Zwerchfellinnervation der Katze

**Autor:** Yaargil, Günay M.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-309123>

### **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:** 30.04.2026

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

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Zürich  
Vorsteher: Prof. Oscar Wyss

## Qualitative und quantitative Aspekte der Zwerchfellinnervation der Katze

Von *Günay M. Yaşargil*

Es ist anzunehmen, daß bei der proprioceptiven Steuerung der Atmung in gewissem Grad auch Afferenzen aus der Atmungsmuskulatur eine Rolle spielen. Schon *Hering* und *Breuer* (1868) beobachteten, daß nach Vagusdurchschneidung die künstliche Lungenblähung gelegentlich eine Verlängerung der Expiration bewirkt. *Hess* (1931) sah den Ursprung dieser extravagalen Reflexaktivität in erster Linie in der Thoraxwandung, hob aber als reflexogene Zone auch das Zwerchfell hervor und wies auf die Notwendigkeit eingehender Untersuchungen hin, um die Bedeutung solcher einzelner Zonen für die tonisch-reflektorische Atmungssteuerung genauer definieren zu können. Proprioceptive Atmungsreflexe phasischer Natur wurden speziell von *Fleisch* (1934) untersucht und ebenfalls als von vagalen Afferenzen unabhängig erklärt. Auch hier würden Afferenzen muskulären Ursprungs in Frage kommen. Die vorliegenden Untersuchungen beziehen sich zunächst auf den Nachweis und die funktionelle Differenzierung der im N. phrenicus vorkommenden afferenten Einheiten. Im Zusammenhang damit muß gleichzeitig die Aktivität der efferenten Fasern analysiert werden; denn die Funktionsweise der Proprioceptoren steht in enger Beziehung zur motorischen Innervation des untersuchten Muskels.

### *Methodik*

Mittels bipolarer Ableitung spontaner Erregungen von einem intakten Nerven kann die Aktivität efferenter und afferenter Fasern voneinander unterschieden werden (*Yaşargil* 1962). Das Verfahren beruht auf dem Prinzip der primären Negativierung der proximalen Elektrode für die efferenten, und der distalen für die afferenten Impulse. Im Aktionsstrombild des N. phrenicus sind die Voraussetzungen für die gleichzeitige Dar-

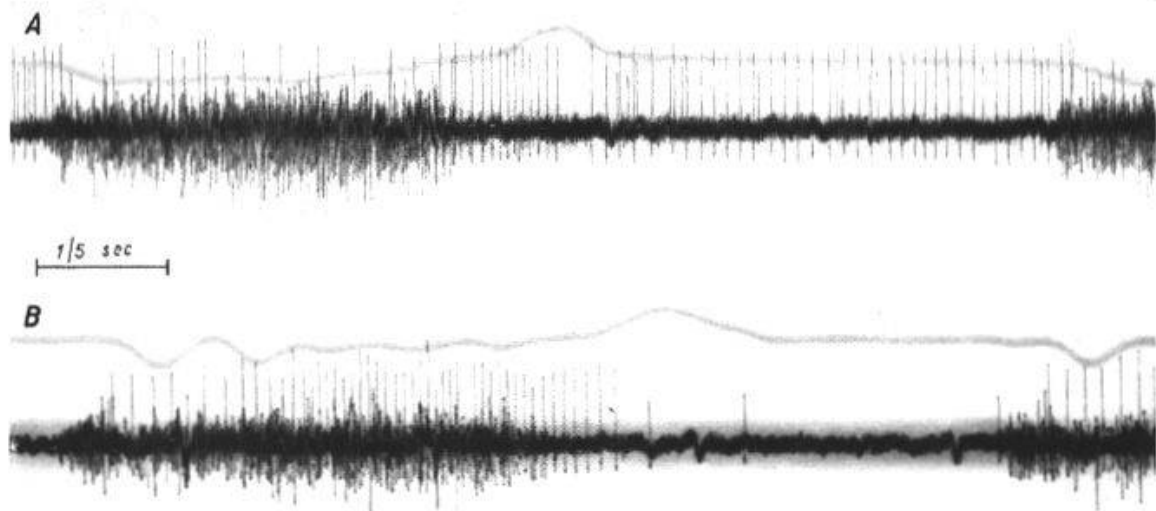


Abb. 1. Aktionsstrombild des Phrenicus während einer vollständigen Atmungsphase (Inspiration  $\rightarrow$  Expiration): A. Aktivierungsart einer parallel geschalteten afferenten Einheit; B. Aktivierungsart einer in Serie geschalteten afferenten Einheit. (Bipolare Ableitung vom intakten C5- bzw. C6-Ast des N. phrenicus. Ausschlagsrichtung der primären Negativierung für afferente Impulse nach oben, für efferente nach unten. Trachealendruck: Inspiration nach unten, Expiration nach oben. Katze. Spontanatmung.)

stellung efferenter und afferenter Impulse besonders günstig (Abb. 1 und 2), einerseits dank der asynchronen Impulsfolge in den relativ zahlreichen efferenten Fasern, andererseits dank der geringen Anzahl afferenter Einheiten, welche zudem hauptsächlich während der Expiration aktiviert werden (Abb. 1 A). Anhand der fortlaufenden Registrierung dieser letzteren ist es möglich, Zahl, Aktivierungsart und Entladungsfrequenz afferenter Einheiten in den einzelnen Phrenicusästen zu bestimmen. Mit doppelt-bipolarer Ableitung können überdies die identischen Impulse an zwei Stellen eines nicht durchschnittenen Nerven registriert werden, so daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit sowohl afferenter als auch efferenter Impulse sich berechnen läßt (Abb. 2).

Die Versuche wurden an Katzen durchgeführt; die Tiere wurden mit Dial (Ciba) oder Numal (Roche) i.p. narkotisiert. Die Halsäste des N. phrenicus wurden beidseits freigelegt und unter körperwarmem Paraffinöl gehalten. Die Ableitung erfolgte mit doppelt-bipolaren Platinelektroden über zwei symmetrische Verstärker auf einen Doppelstrahl-Oscillographen. Für die Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit wurden die beiden Strahlensysteme der Registrierröhre mit einem Zeitmarkiergerät auf eine gemeinsame Zeitablenkung von 100/sec synchronisiert. Auf beide Strahlen wurden übereinstimmende Zeitmarken gebracht (1,0 msec und 0,1 msec). Die Anschlüsse waren immer so gewählt, daß (bei Registrierung von links nach rechts) der Ausschlag nach unten der Nega-

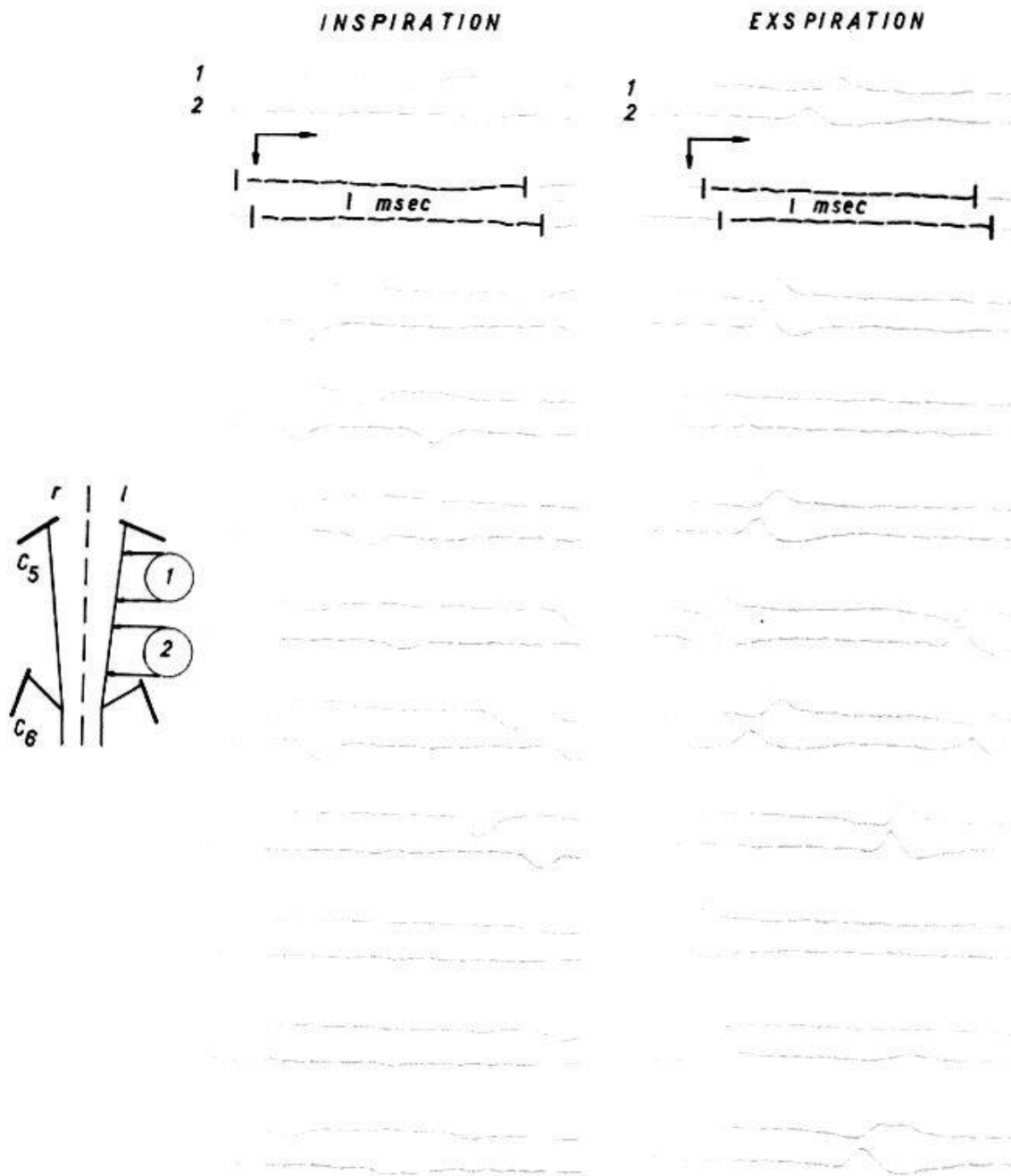


Abb. 2. Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit efferenter und afferenter Impulse im intakten Phrenicus während Inspiration und Exspiration. Doppelt-bipolare Ableitung. Ausschnitte aus Originalaufnahme, von je 0,1 sec Registrierdauer. Frequenz der Zeitablenkung: 100/sec. Abstand zwischen den homologen Elektroden für efferente Impulse: 7,2 mm, für afferente Impulse: 10,8 mm. Zeitmarkierung: 0,1 und 1,0 msec. Ausschlagsrichtung für primäre Negativierung: efferente Impulse nach unten, afferente Impulse nach oben. Katze. Spontanatmung.

tivierung der proximalen Elektroden (efferente Impulse!), derjenige nach oben der Negativierung der distalen Elektroden (afferente Impulse!) entsprach (Abb. 1 und 2).

Da bei den intakten Phrenicusästen die untere Grenze für die Registrierung der Impulse im Durchschnitt bei 30 m/sec lag, umfaßten die

Efferenzen die Aktivität der Alpha- und einen Teil der Gammafasern, die Afferenzen die Gruppen I und II.

### *Ergebnisse*

#### *A. Proprioceptive Afferenzen des Zwerchfells*

Die langsam adaptierenden Afferenzen des N. phrenicus lassen sich nach Aktivierungsart und Ansprechbarkeit auf passive Dehnung in solche, die parallel und solche, die in Serie geschaltet sind, einteilen, entsprechend den A- und B-Typen der proprioceptiven Muskelafferenzen (Matthews 1933).

Die *parallel* geschalteten afferenten Einheiten werden bei intakter Innervation des Zwerchfells während der Expiration aktiviert (Abb. 1A); bei ruhiger Atmung bleibt ihre Aktivierung während der Inspiration in der Regel aus. Hingegen ist eine solche Aktivierung in Dyspnoe feststellbar. Mit der Durchschneidung der Nn. phrenici ändert sich das Verhalten dieser afferenten Einheiten in dem Sinne, daß das Maximum ihrer Aktivierung in die Inspirationsphase verlegt wird; denn die maximale passive Dehnung des Zwerchfells verschiebt sich infolge rein thorakaler Atmung von der Expirations- nach der Inspirationsphase. Daß diese Afferenzen unter sich keine einheitliche Gruppe bilden, zeigt sich in ihrem unterschiedlichen Verhalten auf passive Dehnung des Zwerchfells. Afferente Einheiten mit mehr phasischer Entladungsart sind von solchen mit mehr tonischem Charakter zu unterscheiden. Gemäß der Fortpflanzungsgeschwindigkeit sind die ersteren der Gruppe Ia, die letzteren der Gruppe II der Muskelafferenzen zuzuordnen, wobei auf Grund der Untersuchungen an der Skelettmuskulatur der Katze der Grenzwert nach Hunt (1954) bei 70 m/sec liegt (Abb. 3).

Die *in Serie* geschalteten afferenten Einheiten werden bei intakter Zwerchfellinnervation während der Inspiration aktiviert (Abb. 1B). Ihre Aktivierung ist nach Ausschaltung der Zwerchfellmotorik stark herabgesetzt bis aufgehoben, was als geringe Ansprechbarkeit auf passive Dehnung zu deuten ist. Mit einer Fortpflanzungsgeschwindigkeit von über 70 m/sec gehören diese afferenten Einheiten der Gruppe Ib der Muskelafferenzen an.

Diese Ergebnisse zeigen, daß in qualitativer Hinsicht kein wesentlicher Unterschied zwischen den proprioceptiven Afferenzen des Zwerchfells und denjenigen der Extremitätenmuskeln besteht. Die Auszählung ergibt aber für diese Afferenzen des N. phrenicus in Übereinstimmung mit dem anatomischen Befund von Hinsey, Hare und Phillips (1939) signifikant

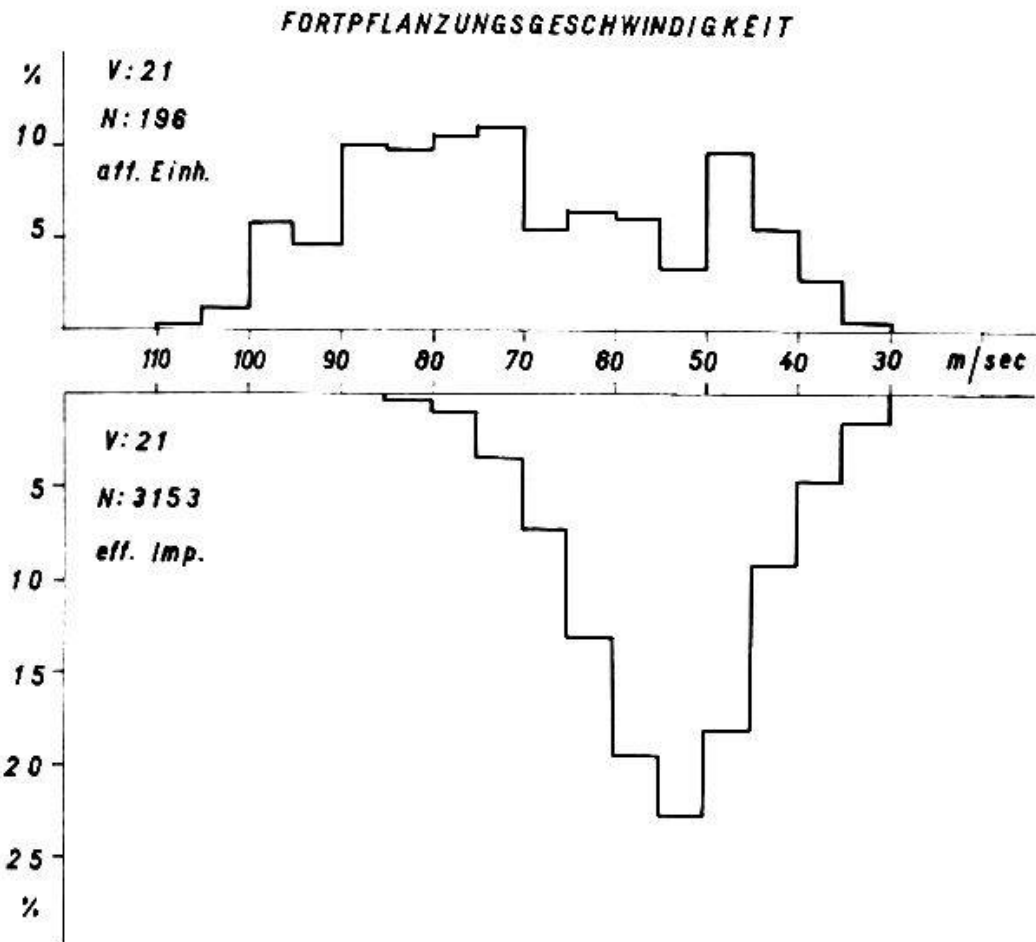


Abb. 3. Häufigkeitsverteilung afferenter Einheiten und efferenter Impulse im N. phrenicus gemäß ihrer Fortpflanzungsgeschwindigkeit. (Abszisse: Fortpflanzungsgeschwindigkeit in m/sec; Ordinate: Zahl der afferenten Einheiten (nach oben) und efferente Impulszahl (nach unten), prozentual. V: Zahl der im intakten Zustand untersuchten Phrenicusäste aus 15 Versuchen; N: Gesamtzahl der afferenten Einheiten bzw. efferenten Impulse. Ermittelt aus Messungen bei ruhiger Spontanatmung der Katze gemäß Abb. 2.)

niedrigere Werte als für die Nerven der übrigen Skelettmuskeln. Im N. phrenicus differiert die Zahl der langsam adaptierenden Afferenzen, welche eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit von über 30 m/sec aufweisen, zwischen 0 und 20, wobei die parallel geschalteten Einheiten häufiger gefunden werden als die in Serie geschalteten. Ihr Vorkommen in den verschiedenen Phrenicusästen variiert überdies stark von Fall zu Fall; ihre Verteilung rechts und links ist hingegen annähernd symmetrisch.

In bezug auf die zentrale Wirkung dieser Afferenzen unter normalen Versuchsbedingungen geht aus der zahlenmäßigen Analyse hervor, daß dem Zwerchfell als reflexogener Zone in mindestens 20% der Fälle eine Bedeutung für die Atmungssteuerung zukommen kann, welche aber noch näher zu untersuchen ist.

## *B. Efferente Innervation des Zwerchfells*

Die Zusammenstellung der efferenten Impulse nach ihrer Fortpflanzungsgeschwindigkeit ergibt für den N. phrenicus eine Häufigkeitsverteilungskurve, welche aus Mittelwerten von 15 Versuchen in Abb. 3 wiedergegeben ist. Impulse mit geringerer Fortpflanzungsgeschwindigkeit als 45 m/sec, welche im Bereich der Gammafasern liegen, machen nur einen geringen Teil der efferenten Innervation des Zwerchfells aus. Es ist noch abzuklären, ob diese ausschließlich der Innervation intrafusaler Muskelfasern dienen; denn die Anzahl der Muskelspindeln im Zwerchfell der Katze scheint auf Grund der vorliegenden Befunde gering zu sein. Außerdem zeigen sie bei intakter Zwerchfellinnervation und unter normalen Versuchsbedingungen keine Aktivierung während der Inspiration.

Der Großteil der efferenten Impulse findet sich im unteren Alpha-bereich mit einem Maximum zwischen 60 und 45 m/sec. Diese Impulse sind jenen efferenten Fasern zuzuschreiben, deren Motoneurone als tonisch bezeichnet werden (*Granit* u. Mitarb. 1956, 1957; *Eccles, Eccles* und *Lundberg* 1957). Impulse rascher leitender Fasern überlagern sich in relativ geringer Zahl den langsamer leitenden, was die Schlußfolgerung zuläßt, daß die efferente Innervation des Zwerchfells der Katze bei ruhiger Spontanatmung hauptsächlich auf die Tätigkeit tonischer motorischer Einheiten beruht.

### *Zusammenfassung*

Es wird eine Methode beschrieben, welche die gleichzeitige Analyse der efferenten und afferenten Aktivität im natürlichen Aktionsstrombild des intakten N. phrenicus durchführen läßt. Es wird gezeigt, daß das Zwerchfell der Katze über eine geringe Anzahl proprioceptiver Afferenzen verfügt, welche nach Aktivierungsart und Fortpflanzungsgeschwindigkeit gleiche Merkmale aufweisen wie diejenigen der übrigen Skelettmuskeln. Auf Grund der Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit efferenter Impulse kann die weitere Schlußfolgerung gezogen werden, daß die motorische Innervation des Zwerchfells bei ruhiger Spontanatmung vorwiegend auf der Tätigkeit tonischer motorischer Einheiten beruht.

### *Résumé*

La méthode décrite permet l'analyse simultanée des activités électriques afférente et efférente du nerf phrénique intact. Le diaphragme du chat ne contient qu'un petit nombre d'unités afférentes. Le mode d'activation de ces unités ainsi que la vitesse de propagation dans les fibres afférentes permettent de comparer les récepteurs correspondants

aux récepteurs proprioceptifs des muscles squelettiques des extrémités. Les influx efférents cheminent dans des fibres nerveuses à conduction relativement plus lente, ce qui permet de conclure qu'en eupnée, l'innervation motrice du diaphragme est comparable à celle d'un muscle tonique.

### *Riassunto*

Vien descritto un metodo che permette di eseguire l'analisi simultanea dell'attività elettrica afferente ed efferente del nervo frenico intatto. Si dimostra che il diaframma del gatto dispone di un ristretto numero di afferenze proprioceptive, le quali, per quanto riguarda il modo di attivazione e la velocità di propagazione, mostrano le stesse caratteristiche di quelle della restante muscolatura scheletrica. Sulla base della determinazione della velocità di propagazione di impulsi afferenti si può ulteriormente trarre la conclusione che l'innervazione motoria del diaframma nella respirazione tranquilla riposa in prevalenza sull'attività di unità toniche motrici.

### *Summary*

A method is described which permits the simultaneous analysis of the afferent and efferent electrical activity of the intact phrenic nerve. It has been found that the diaphragm of the cat contains a small number of proprioceptive afferents, which have similar characteristics (activity pattern, conduction velocity) as those of the limb muscles. For the conduction velocity of efferent impulses, high incidence was found between 60 and 45 m per sec. It is concluded that the motor innervation of the diaphragm during spontaneous quiet breathing can be compared with that of the tonic limb muscles.

- Eccles J. C., Eccles R. M. and Lundberg A.:* The action potentials of the alpha motoneurons supplying fast and slow muscles. *J. Physiol. (Lond.)* **142**, 275-291 (1958).
- Fleisch A.:* Neuere Ergebnisse über Mechanik und proprioceptive Steuerung der Atmungsbewegung. *Ergebn. Physiol.* **36**, 249-299 (1934).
- Granit R., Henatsch H. D. and Steg G.:* Tonic and phasic ventral horn cells differentiated by posttetanic potentiation in cat extensors. *Acta physiol. scand.* **37**, 114-126 (1956).
- Granit R., Phillips C. G., Skoglund S. and Steg G.:* Differentiation of tonic from phasic alpha ventral horn cells by stretch, pinna and crossed extensor reflexes. *J. Neurophysiol.* **20**, 470-481 (1957).
- Hering H. E. und Breuer J.:* Die Selbststeuerung der Atmung durch den Nervus vagus. *S.-B. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. 2*, **58**, 909 (1868).
- Hess W. R.:* Die Regulierung der Atmung. Thieme, Leipzig 1931.
- Hinsey J. C., Hare K. and Philipps 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).

*Matthews B.H.C.*: Nerve endings in mammalian muscle. *J. Physiol. (Lond.)* **78**, 1-53 (1933).

*Yaşargil G.M.*: Proprioceptive Afferenzen im N. phrenicus der Katze. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **20**, 39-58 (1962).

## DISCUSSION

*G. Winckler* (Lausanne): Pour donner une base morphologique aux expériences effectuées sur le nerf phrénique et le diaphragme, il faut signaler la complexité structurale du nerf phrénique, qui renferme différentes sortes de fibres nerveuses caractérisées par leur calibre. Dans le diaphragme du lapin, il existe des fuseaux neuro-musculaires. Chez l'homme, les récepteurs encapsulés (fuseaux neuro-musculaires et fuseaux neuro-tendineux) existent également comme nous avons pu le démontrer. La présence de ces récepteurs confirme les résultats obtenus par l'expérimentation sur le nerf phrénique.