

the motoneurons on the same side, run in the lateral pyramidal tract. The last conclusion is in agreement with histological observations on the chimpanzee¹.

2. The rôle of the anterior columns for the activation of spinal motoneurons

When the anterior columns (including the ventral pyramidal tract) were transected in the cervical region, the ventral root responses elicited from the precentral cortex diminished and even disappeared, although the lateral columns were left intact. These experiments show the paramount importance of the anterior columns (including the anterior pyramidal tracts) for activation of the motoneurons from the precentral cortex in animals with well developed pyramidal system. The importance of the ventral columns for the activation of the spinal motoneurons was also demonstrated by chronic experiments which showed that transection of the anterior columns (at Th⁹⁻¹⁰) was followed by a considerable impairment of the motility in the hind legs. Further, stimulation of the precentral area in such an animal was followed by a very poor electrical response in the nerves of the hind legs.

3. Some clinical aspects

On the basis of the observations summarized in paragraph 2 concerning the importance of the anterior columns, it is possible to explain why in many cases paresis follows upon cordotomies on patients with intractable pains². The results are also of interest for the explanation of the motor defects following compression of the anterior part of the spinal cord in patients having intervertebral disc herniations³. The fact that transection of the lateral columns in man only slightly affects the voluntary movements³ demonstrates the importance of the ventral columns in man.

C. G. BERNHARD, E. BOHM, and
I. PETERSÉN

*Physiological Department II, Karolinska Institutet,
Stockholm, October 24, 1952.*

Zusammenfassung

Es wurde in elektrophysiologischen Versuchen gezeigt, dass bei dem Affen (*Macaca mulatta*) die spinalen Motoneuronen von den kortikospinalen Neuronen monosynaptisch aktiviert werden können. Einige Eigenschaften der monosynaptischen Aktivität wurden beschrieben und einige klinische Aspekte aufgezeigt.

¹ J. F. FULTON and D. SHEEHAN, J. Anat. 69, 181 (1935).

² C. G. BERNHARD, E. BOHM, and I. PETERSÉN (in press).

³ T. J. PUTNAM, Arch. Neurol. Psychiat. 44, 950 (1940). – L. C. OLIVER, Lancet 256, 910 (1949). – O. SJÖQVIST (personal communication).

DISPUTANDUM

Über das Wesen der optomotorischen Reaktionen

In einem kürzlich in dieser Zeitschrift erschienenen Aufsatz berichten W. v. BUDDENBROCK und I. MOLLER-RACKE über Versuche zur Frage, inwieweit die retinalen Bildverschiebungen, die bei der Eigenbewegung der In-

sekten entstehen, optomotorisch wirksam sind¹. Zu dieser das Wesen der Optomotorik berührenden und sinnesphysiologisch ganz allgemein bedeutsamen Frage möchten wir folgendes bemerken.

Schwimmende und fliegende Tiere sind ständig der Gefahr passiver Vertragung durch Strömung oder Wind ausgesetzt. An sich, ohne Kontakt mit dem Untergrund, wären diese Vertragungen nach Richtung und Ausmass für die Tiere nicht wahrnehmbar. Viele haben aber ein Interesse an der Beibehaltung eines bestimmten Aufenthaltsortes in bezug auf die feste Umgebung. So ist es begreiflich, dass sie sich gegen die passive Vertragung durch aktive Kompensationsbewegungen schützen und sich dabei nach der scheinbar verschiebenden Umgebung orientieren. Sofern diese Kompensationsbewegungen optisch ausgelöst werden, entsprechen sie den «optomotorischen Reaktionen» des Laboratoriumsversuches.

Im letzteren Fall pflegt man die natürlichen Verhältnisse gewissermassen umzukehren, indem man eine künstlich gegliederte «Umgebung» (senkrecht gestreiftes Papierband) am gläsernen Tierbehälter vorbeigleiten lässt. Bewegt man das Band geradlinig, so ist gegen diese Umkehrung nicht viel einzuwenden. Etwas anders liegt der Fall jedoch bei der üblichen Verwendung einer kreisförmigen «Umgebung» relativ geringen Durchmessers. Die hier gebotene Situation entspricht – auch nach Umkehrung – weit weniger natürlichen Verhältnissen². Auch ist die Beteiligung etwa vorhandener Drehsinnesorgane zu berücksichtigen, das heisst, es ist nicht immer gleichgültig, ob man die Umgebung um das Tier herum dreht oder umgekehrt das Tier innerhalb der ruhenden Umgebung. Der Versuch führt ferner leicht zu Trugschlüssen, wie wir sehen werden.

Nach unserer oben erwähnten Auffassung liegt die biologische Bedeutung der optomotorischen Reaktionen im wesentlichen in der Kompensation passiver Vertragung³. Damit wäre aber ihr Auftreten infolge aktiver Eigenbewegung des Tieres unverständlich. Zweifellos kann die Bildverschiebung auf der Retina die gleiche sein, ob sich nun das Tier passiv oder aktiv in bezug auf die Umgebung bewegt. Entscheidend für das Auftreten oder Ausbleiben motorischer Reaktionen ist jedoch das Gehirn, welches mit der aktiven Bewegung auch die ihr inhärente Bildverschiebung selbst hervorruft und darüber also *a priori* informiert sein kann. Wüsste ein Tier ganz allgemein nicht haargenau zwischen der Reizung seiner Sinnesorgane infolge passiver und aktiver Bewegung zu unterscheiden, so wäre es nicht nur gegen passive Vertragung mangelhaft geschützt, sondern überhaupt ständig Täuschungen ausgesetzt.

Für die allgemeine Verbreitung dieser sinnesphysiologisch fundamental wichtigen Unterscheidungsfähigkeit sprechen denn auch zahlreiche Tatsachen, sowohl aus der menschlichen Wahrnehmungslehre als aus dem Verhalten der Tiere. So konnten wir feststellen, dass man Elritzen auf Darbietung geringfügiger Änderungen des hydrostatischen Druckes dressieren kann, und führten aus: «Es mag erstaunlich scheinen, dass auch eine lebhaft im Versuchsgefäss auf- und abschwimmende Elritze eine Druckschwankung um 1 cm prompt bemerkt, ob-

¹ W. v. BUDDENBROCK und INGRID MOLLER-RACKE, Exper. 8, 392 (1952).

² S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 20, 162 (1934).

³ Der sogenannte Eisenbahnyastagmus bzw. ähnliche Erscheinungen bei Tieren treten auf, wenn der verschiebenden Umgebung nur mit den Augen gefolgt wird. Das Ausbleiben entsprechender Lokomotorik kann verschiedene Gründe haben, zum Beispiel mechanischer Kontakt mit dem Untergrund. Die Beibehaltung des Gesichtsfeldes kann die optische Wahrnehmung unterstützen und auch in diesem Sinne biologisch bedeutsam sein.

wohl sich für sie der hydrostatische Druck von selbst fortwährend um mehrere (bis 20) Zentimeter ändert. Es liegt hier ein ähnlicher Fall vor wie bei der Reizung der Seitenorgane: jede, auch die geringste von einem Fremdkörper hervorgerufene Wasserbewegung wird wahrgenommen, obwohl die Seitenlinien gleichzeitig von den mannigfaltigsten, durch die Schwimmbewegungen des Fisches erzeugten Wasserbewegungen getroffen werden. Der Unterschied liegt eben in beiden Fällen darin, dass der eine Reiz von einer fremden Gewalt, der andere dagegen vom Fisch selbst hervorgerufen wird. An die Reize der letzteren Art ist er durch ihr unaufhörliches Auftreten wahrscheinlich so gewöhnt, dass er sie kaum oder gar nicht bemerkt¹.» Ausser durch Erfahrung oder Gewöhnung könnten die infolge der Eigenbewegung zu erwartenden Sinnesreize den Tieren auch angeborenermassen gegeben sein. v. HOLST und MITTELSTAEDT haben die Gesamtheit dieser selbsterzeugten Sinnesreize neuerdings als «Reafferenz» der durch äussere Ursachen bewirkten «Exafferenz» gegenübergestellt und im sogenannten Reafferenzprinzip den Versuch einer physiologischen Deutung des beobachteten Tatbestandes gemacht². Verwandte Gedankengänge hat gleichzeitig auch SPERRY entwickelt³.

Wir erwähnten bereits, dass optomotorische Reaktionen grundsätzlich nur bei passiver Vertragung gegenüber der Umgebung zu erwarten sind. Optische Reizung infolge der Eigenbewegung löst normalerweise keine solchen Reaktionen aus; jeder aktiven Bewegung entspricht eine ganz bestimmte Sinnesreizung, und das Tier ist über diese zu erwartende Reizung also von vornherein informiert. Es ist nun klar, dass künstliche Eingriffe, welche entweder die normale Bildwahrnehmung oder aber die normale Bewegung stören, auch die normale Beziehung zwischen beiden in einer für das Tier zunächst unkontrollierbaren Weise abändern müssen. Nur unter diesen künstlichen und anomalen Umständen können auch aktive Bewegungen zu «unerwarteter» Reizung und somit – indirekt – zu optomotorischen Reaktionen führen.

Ein schönes Beispiel des ersten Falles bildet das Verhalten der Fliege *Eristalis* mit 180° verdrehtem Kopf. Die Bildverschiebung auf der Retina entspricht nicht mehr der bei Eigenbewegung gewohnten; der Unterschied wird vom Tier offenbar als reale Verschiebung der Umgebung empfunden und dementsprechend optomotorisch beantwortet⁴. Ganz ähnlich verhalten sich Fische und Amphibien nach Verdrehung der Augen⁵.

Beispiele des zweiten Falles bilden die Beobachtungen von WOLTER und TONNER. WOLTER sah optomotorisch gesteuerte Augenstielbewegungen bei *Carcinus maenas*, wenn das Tier am Rand einer grossen, kreisförmigen Glasschale entlang lief, bei ruhendem Streifenband. War der Kopf des Tieres dem Zentrum der Schale zugewandt, so schwenkte es die Augentiele in der Richtung der Bewegung; war der Kopf auswärts gerichtet, entgegen der Bewegungsrichtung⁶. v. BUDDENBROCK sieht in diesen Versuchen «ein sehr deutliches Beispiel für die Tatsache, dass das Tier bei der optomotorischen Reaktion auf die durch die eigene Bewegung erzeugten Retinaverschiebungen reagiert»⁶. Wir möchten das Ergebnis dagegen folgendermassen deuten: Das Tier läuft aktiv etwa ge-

radeaus, wird aber durch die Biegung der Schalenwand passiv in eine krumme Bahn gezwängt, das heisst ein wenig um seine Vertikalachse gedreht. Diese *passive Drehung* – und nicht die eigene Bewegung – verursacht die optomotorisch wirksame retinale Bildverschiebung¹. TONNER beobachtete optomotorisch gesteuerte Körperkrümmungen bei Aeschnalarven, die am Ende eines horizontalen, um eine senkrechte Achse drehbaren Glasstabes befestigt waren und beim Schwimmen also zwangsmässig eine Kreisbahn zurücklegten². Es drängt sich wiederum die gleiche Deutung auf: das Tier schwimmt aktiv etwa geradeaus, wird aber dabei *passiv um seine Vertikalachse gedreht*. Auf diese Drehung wird entsprechend reagiert.

Von grossem Interesse für das Verständnis der zentralnervösen Vorgänge bei diesen Reaktionen ist ein drittes Beispiel, welches v. BUDDENBROCK und MOLLER-RACKE in ihrer eingangs erwähnten Arbeit veröffentlichten³. Es handelt sich in diesem Fall um den Rüsselkäfer *Calandra oryzae*, der nach Blendung des rechten Auges in homogener Umgebung im Bogen nach rechts läuft, in gestreifter Umgebung im Bogen nach links. Mit Recht erklären die Autoren das Verhalten «durch die Annahme, dass in der stehenden, gestreiften Trommel die retinalen Bildverschiebungen bei der Vorwärtsbewegung so wirken, als ob die Aussentrommel linksherum gedreht würde.» Dieses Ergebnis ist aber nicht so «unerwartet und paradox», als es den Anschein hat. Denn nach dem oben Mitgeteilten darf wohl ohne weiteres angenommen werden, dass auch in diesem Fall die optomotorische Reaktion deshalb ausgelöst wurde, weil die vom Tier *beabsichtigte* Bewegungsrichtung – etwa geradeaus – nicht mit der tatsächlich von ihm befolgten übereinstimmte. Die Rechtskrümmung seiner Bahn (in homogener Umgebung) ist eine typische «Zwangsbewegung»; sie ist dem Käfer infolge der ihm auferlegten Einäugigkeit offenbar ebenso unbemerkt aufgezwungen wie die Krümmung der Bahn bei *Carcinus* durch die runde Glasschale und bei der Aeschnalarve durch den rotierenden Glasstab.

Ist diese Deutung richtig, so lässt sich aus dem Verhalten des Tieres die Schlussfolgerung ziehen, dass mindestens zwei zentrale Instanzen beteiligt sind: eine übergeordnete, die etwa «Geradeauslaufen» veranlasst, und eine ihr untergeordnete Instanz, die diesen Befehl in einen unsymmetrischen Bewegungsantrieb umfälscht. Die höhere Instanz ist weder über diese Fälschung an sich unterrichtet noch über ihre Folgen, etwa auf Grund propriozeptiver Erregungen. Das spricht für eine geringe Bedeutung derartiger Erregungen einerseits bei der Bewegungskoordination (wenigstens an höchster Stelle), andererseits aber auch beim zentralen Vergleich der aktiv und passiv bedingten retinalen Bildverschiebung (einem Vergleich, der ja jeder optomotorischen Reaktion zugrunde liegen muss): das Tier richtet sich nur nach jener aktiv bedingten Bildverschiebung, welche bei der von ihm beabsichtigten Bewegung zu erwarten wäre.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass optomotorisches Verhalten in erster Linie dem Bedürfnis der Tiere nach Kompensation passiver Vertragung entspricht. Die Notwendigkeit, passiv und aktiv bedingte Sinnesreizung unterscheiden zu können, liegt also hier

¹ S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 28 389 (1941).

² E. v. HOLST und H. MITTELSTAEDT, Naturwissenschaften 37, 464 (1950).

³ R. W. SPERRY, J. comp. physiol. Psychol. 43, 482 (1950).

⁴ H. MITTELSTAEDT, Naturwissenschaften 36, 90 (1949). – E. v. HOLST und H. MITTELSTAEDT, Naturwissenschaften 37, 464 (1950).

⁵ H. WOLTER, Zool. Jb. physiol. Abt. 56, 581 (1936).

⁶ W. v. BUDDENBROCK, Vergleichende Physiologie, Bd. I, Sinnesphysiologie (Verlag Birkhäuser, Basel 1952), S. 88.

¹ Bei einer Nachprüfung des Wolterschen Versuches konnten wir feststellen, dass die optomotorischen Augenstielbewegungen nur dann auftreten, wenn die Krabben an der Wand einer *runden* Schale entlang laufen, nicht dagegen beim Lauf entlang der *geraden* Wand eines Aquariums oder beim *freien* Lauf in der runden Schale. Dieses Ergebnis entspricht unserer Deutung (Anm. bei der Korrektur).

² F. TONNER, Z. vgl. Physiol. 25, 427 (1938).

³ W. v. BUDDENBROCK und INGRID MOLLER-RACKE, Exper. 3, 392 (1952).

besonders auf der Hand. Durch Eigenbewegungen werden normalerweise keine optomotorischen Reaktionen ausgelöst. Scheinbare Ausnahmen sind immer durch künstliche Eingriffe oder anomale Umstände bedingt, die entweder zu einer anomalen Sinnesreizung führen oder aber dem Tier zu seiner aktiven, von ihm beabsichtigten Bewegung eine andere, *von ihm nicht intendierte* Bewegung auferlegen. Die optomotorische Reaktion wird dann durch jene zusätzliche Bewegung ausgelöst.

S. DIJKGRAAF

Institut für vergleichende Physiologie der Universität Utrecht, den 22. November 1952.

Summary

Flying and swimming animals need to be able to avoid passive displacement by air and water currents. Optomotor reactions essentially serve this purpose. The animals must be able to distinguish precisely between sensory stimulation caused by passive displacement and by active locomotion. Stimulation due to active movements does not release optomotor reactions. Apparent exceptions to this rule, occurring only under artificial circumstances, are caused by a derangement of either normal sensory stimulation or normal movement and, consequently, of their normal correlation. Examples of both cases are discussed.

Die Verfasser von *Neues zur Optomotorik der Insekten*¹ begrüßen es, dass Prof. S. DIJKGRAAF mit seinen obigen Bemerkungen die Diskussion über dieses sehr aktuelle Thema eröffnet hat. Da es sich dabei um grundsätzliche Fragen handelt, werden sie an dieser Stelle in einem der nächsten Hefte der *Experientia* die Diskussion in Ausführlichkeit fortsetzen.

W. VON BUDDENBROCK und
INGRID MÖLLER-RACKE

Zoologisches Institut der Universität Mainz, den 15. Dezember 1952.

¹ W. v. BUDDENBROCK und INGRID MÖLLER-RACKE, *Exper.* 8:392 (1952).

PRO LABORATORIO

A New Microtome for Ultrathin Sectioning for High Resolution Electron Microscopy¹

Several conventional microtomes have been adapted for ultrathin sectioning, the most successful of which has been the SPENCER rotary microtome model 820². Some special microtomes for ultrathin sectioning have been devised, the most advanced of which is the microtome designed by K. R. PORTER. The microtome reported on in this paper represents a further development of the microtome designed by PORTER.

The experience regarding ultrathin sectioning gained by using a specially trimmed SPENCER microtome has provided the basis on which this new simple and reliable

microtome has been constructed. The following conditions have to be satisfied in order to make it possible to produce ultrathin sections:

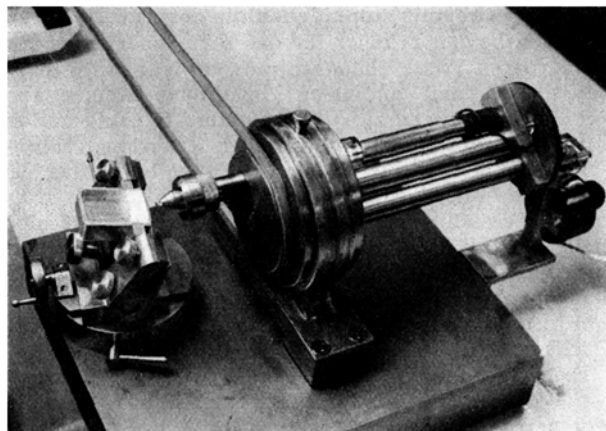
- (1) All movements should be free from vibrations.
- (2) The advance mechanism should not allow any static friction to interfere with the movement of the block-holding system.
- (3) The advance movement should be as minute as 200 Å or less between each cutting.
- (4) The sections should be collected on a liquid surface.
- (5) The knife edge should be passed only once during a cutting cycle.

These conditions have been satisfied by using a circular, continuous movement, the block passing the cutting edge when moving downwards and passing at the side of the knife when moving upwards.

This motion has been possible by using a rotating wheel, on which the block is placed eccentrically (Fig.) A motor is used to rotate the wheel, the pulling force being applied by means of a v-belt.

For the advance mechanism, the principle of thermal expansion is used but made in such a way that it can be thoroughly calibrated. A steel bar is mounted on the one side of the wheel insulated by means of plexi-glass from the rest of the microtome and can be heated by passing an electric current through a wire, coiled around its one end.

This steel bar pushes another steel bar carrying the block-fastening system towards the knife edge. This is made possible by the second steel bar passing through a hole in the wheel, the block-fastening system being fastened to the end protruding on the other side of the wheel.



Prototype of the new microtome for ultrathin sectioning.
For explanation, see text.

As cutting edge razor blades are used, sharpened with a technique described in a previous paper¹. The razor blade is mounted in a curved position and an attached trough² makes it possible to collect the sections on a liquid surface.

The advance movement of the block is almost linear for a period of more than 15 min and for routine work is set at an advance of less than 200 Å between each cutting. The microtome wheel makes 60 revolutions a minute, the amount of sections obtained in one period thus being quite sufficient.

The heated steel bar is cooled to room temperature in 4–5 min by means of a fan.

¹ F. S. SJÖSTRAND, *J. Cell Comp. Physiol.* (in press).

² M. E. GETTNER and J. HILLIER, *J. appl. Phys.* 21, 889 (1950).

¹ This microtome will be produced commercially by LKB-Products, Stockholm, Sweden.

² D. C. PEASE and R. F. BAKER, *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 67, 470 (1948). – M. E. GETTNER and J. HILLIER, *J. appl. Phys.* 21, 889 (1950). – J. HILLIER and M. E. GETTNER, *Science* 112, 520 (1950). – S. B. NEWMAN, E. BORYSKO, and M. SWERDLOW, *J. Res. Nat. Bur. Standards* 4, 43, 183 (1949).