

grosse Streuung) gerechnet werden muss, erscheint es uns bedenklich, jede doppelgipflige Häufigkeitsverteilung durch ein inhomogenes Material deuten zu wollen. (Ausführliche Darstellung erfolgt an anderer Stelle.)

H. LÜLLMANN und W. FÖRSTER

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

Summary

Our experiments suggest that a M-shaped curve of frequency distribution does not need to be always the result of non-homogeneous material.

New Investigations on the Pyramidal System in *Macaca mulatta*

Repetitive electrical square wave shocks of short duration (0.5–1 ms) were used for stimulation of the precentral cortical area in monkeys (*Macaca mulatta*). The action potentials were led off from peripheral nerves in the fore limbs (N. ulnaris, N. medianus, N. radialis) and the hind limbs (N. tibialis, N. peroneus, the hamstring nerve) and from the ventral roots in the lumbar region. In some experiments the action potentials of the pyramidal fibres in the lateral columns in the lumbar part of the cord were also recorded. The animals were narcotized with dial and had received a small dose of d-tubocurarine (0.7 mg per kg).

1. Monosynaptic activation of spinal motoneurons from the precentral region

When a stimulus frequency of 15 per second was used (bipolar stimulation and low stimulus strength) for stimulation of the precentral region (area 4) the electrical response in the peripheral nerves or the ventral roots on the *contralateral* side which followed upon each stimulus consisted of an early synchronized action potential and subsequent less synchronized potential waves. Figure 1A shows a series of superimposed records of the initial part of the action potentials in the right L_5 ventral root when the upper part of the left precentral region was stimulated. The latency of the first action potential was on an average 4.7 ms (stimulus artefact to the left in the picture). The latency of the initial discharge in the lateral pyramidal tract recorded at the level of L_5 and evoked by stimulation of the same cortical point was 3.6 ms (Fig. 1B). When taking into account the conduction length from the cortex to the L_5 segment this latency shows that the conduction velocity for the most rapidly conducting fibres of the corticospinal fibres is about 60 M per second. If this latency value (3.6) and the value of the conduction time in the ventral root (0.4 ms; see Fig. 1C) are subtracted from 4.7 one obtains 0.7 ms. This value is of the same magnitude as the synaptic delay in the oculomotor nucleus¹ and that of the monosynaptic spinal reflex relay².

Thus, our experiments show that in *Macaca mulatta* a monosynaptic relay is involved between the most rapidly conducting pyramidal fibres and the spinal motoneurons. Monosynaptic activation of the motoneurons

from corticospinal neurones has never been shown before, the reason being that earlier investigations of similar type were performed on cats¹.

The thorough analysis by LLOYD¹ on cats showed that in the lumbar region of this animal spinal interneurons are of great importance for activation of the motoneurons when descending fibres in the pyramids are stimulated. Monosynaptic activation was never found. In experiments on cats we confirmed LLOYD's observations and we found that pyramidal activation of the motoneurons in the cervical region of the same animal were also of internuncial order. Our experiments on cats also indicated: (i) that the majority of fibres in the pyramids are not of precentral cortical origin; (ii) that the lateral pyramidal tract to the lumbar region is poorly developed in this animal (cf. LASSEK²); and (iii) that the ventral pyramidal tract is absent (cf. WINKLER and POTTER³).

It is of great interest that monosynaptic activation of the spinal motoneurons from corticospinal fibres can be shown in the monkey, which has a more developed pyramidal system than the cat, including both a ventral and a lateral pyramidal tract.

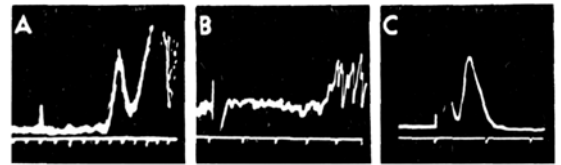


Fig. 1.—A, superimposed records of the initial part of the action potentials in the right L_5 ventral root following each stimulus in a train of shocks delivered to the upper part of the left precentral cortical area (stimulus frequency 15 per second). B, action potentials from the right lateral pyramidal tract at the L_5 level following stimulation of the same cortical point as in A. C, action potential in the L_5 ventral root (electrodes on the peripheral end of the cut root) following stimulation at the root entry. Time in milliseconds.

We found that the monosynaptic response was most easily obtained when stimulus frequencies between 10 and 20 per second were used, although we have obtained it in the cervical region also when single shocks were used. In localization experiments, the lowest threshold for monosynaptic responses in the L_5 root and in the nerves of the hind limb was found in the upper part of the precentral gyrus corresponding to the hind leg area. The lowest threshold for monosynaptic responses in the nerves of the fore limb was obtained lateral to the hind leg area. Stimulation of the postcentral and frontal areas with stimulus strengths at threshold for response in the nerves of the legs evoked from the precentral area did not elicit any monosynaptic response.

When the lateral column (including the lateral pyramidal fibres) was cut contralaterally to the precentral region stimulated, the total response in the contralateral ventral roots diminished, whereas a large monosynaptic response appeared in the *ipsilateral* ventral roots (release). This response diminished when the lateral column on the ipsilateral side was transected. The first part of the experiment shows that in monkeys there are monosynaptic connections between the pyramidal neurones and the motoneurons also on the ipsilateral side. The second part indicates that part of the pyramidal fibres which connect the precentral cortical region and

¹ R. LORENTE DE NÓ, Amer. J. Physiol. 111, 272 (1935); 112, 595 (1935); 113, 505 (1935).

² J. C. ECCLES and J. J. PRITCHARD, J. Physiol. 89, 43 (1937). — B. RENSHAW, J. Neurophysiol. 3, 373 (1940). — D. P. C. LLOYD, J. Neurophysiol. 6, 110 (1943).

¹ D. P. C. LLOYD, J. Neurophysiol. 4, 525 (1941).

² A. M. LASSEK, J. Neuropath. 5, 72 (1946).

³ C. WINKLER and A. POTTER, *An anatomical guide to experimental researches on the cats brain*, Amsterdam (1914).

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 vertebral 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. Würde 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 Eisenbahnystagmus 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.