

sheath would be short-circuited by a rather low leak resistance ($500 \Omega \text{cm}^2$ as against $2000 \Omega \text{cm}^2$ in frog skin). Therefore, while it seems of interest to report the absence of any large potential difference, it would not be permissible to decide for or against an ion "pump".

The present work was carried out during the tenure of a National Science Foundation fellowship. My gratitude is due to Prof. A. von MURALT for hospitality and generous loan of equipment. I also wish to thank Prof. R. STÄMPFLI and Dr. S. WEIDMANN for advice and criticism.

M. NICELY

Hallerianum, Berne, January 27, 1955.

Zusammenfassung

An der bindegewebigen Hülle des Froschischladiacus (Epineurium plus Perineurium) konnte keine nennenswerte Potentialdifferenz ($< 10 \text{ mV}$) gefunden werden.

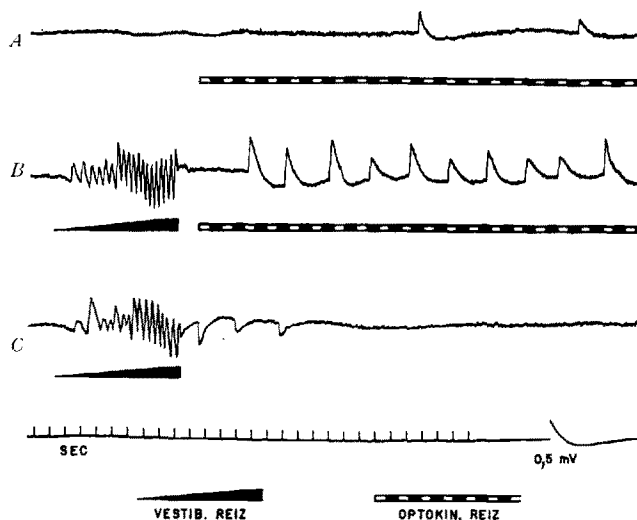
Über einen Bahnungseffekt bei sukzessiver Einwirkung von vestibulären und optokinetischen Reizen

Bekanntlich können vestibulärer und optokinetischer Nystagmus interferieren und – bei Richtungsverschiedenheit – einander komplett auslöschen¹. Dabei handelt es sich keineswegs um eine einfache mechanische Superposition der Nystagmusphasen, sondern um eine integrative Verarbeitung der aus den beiden Sinnessystemen einströmenden Erregungen. Diese Tatsache bildet eine wesentliche Stütze für die Annahme, dass beide Nystagmusformen ein gemeinsames Koordinationszentrum besitzen. Die bei ausschliesslicher Verwendung von Simultanreizen beobachteten Effekte legten es nahe, die Verhältnisse bei Sukzessivreizung zu untersuchen.

Bei 9 jungen Kaninchen (0,4–0,9 kg) wurden die Augenbewegungen elektronystagmographisch aufgenommen. Das wache, nur mit einem Kopfhalter fixierte Tier sass in natürlicher Haltung auf einer kugelgelagerten und mit grossen Massen belasteten Drehscheibe, der durch eine Torsionsfeder eine konstante Winkelbeschleunigung erteilt werden konnte. Gleichzeitig befand sich das Tier im Inneren eines Drehzylinders, der ein Reizmuster von schwarz-weißen senkrechten Streifen (Breite 11°) trug und durch einen Kymographionmotor mit variabler Geschwindigkeit im oder gegen den Uhrzeigersinn rotiert werden konnte. Auf Grund von Vorversuchen wurde als vestibulärer Reiz eine Winkelbeschleunigung von $11^\circ/\text{s}^2$ und 8 s Dauer, für den optokinetischen Reiz eine Streifengeschwindigkeit von $10^\circ/\text{s}$ gewählt. Die Versuche wurden im verdunkelten Raum durchgeführt, so dass die vestibuläre Reizung unter kompletter Ausschaltung aller optischer Reize gesetzt werden konnte, während die folgende optokinetische Reizung durch gleichzeitige Einschaltung von Innenbeleuchtung und Motor des Drehzylinders begonnen wurde. Beginn und Ende der beiden Reize wurden in den Aufnahmen markiert. Die Registrierung der Elektronystagmogramme erfolgte in analoger Weise wie in früheren Versuchen beim Meerschweinchen².

Der optokinetische Nystagmus wird beim Kaninchen durch stillstehende Kontraste im Gesichtsfeld stärker gehemmt und ist daher schwieriger auszulösen als beim

Menschen (TER BRAAK¹). Wie Abbildung A zeigt, entwickelte er sich auch unter den vorliegenden Versuchsbedingungen nur allmählich, wobei erst nach minutenlanger Reizung ein stationärer Zustand erreicht wurde. Hingegen kam es nach einer kurzen Drehbeschleunigung, die einen kurzdauernden vestibulären Nystagmus erzeugte, zu einer schlagartigen Entwicklung der optokinetischen Reaktion (Abb. B). Von besonderer Bedeutung ist dabei die Tatsache, dass dieser Bahnungseffekt vom Richtungsverhältnis der beiden Sukzessivreize prinzipiell unabhängig war und auch noch bei Reizintervallen von 5 s regelmässig auftrat. Dieser wesentliche Unterschied gegenüber den bekannten Interferenzeffekten bei Simultanreizung konnte durch Beobachtungen bei optokinetischer Dauerreizung und überlagerter kurzer Drehbewegung bestätigt werden: Trotz komplexer Bedingungen und dementsprechender Verschiedenheit der Interferenzbilder resultierte als überdauernder Effekt niemals eine Abschwächung, häufig aber eine Verstärkung der optokinetischen Reaktion. Da der beschriebene Bahnungseffekt auch nach verhältnismässig langen Intervallen zwischen den beiden heterogenen Sukzessivreizen auszulösen war, ist die Beteiligung eines Zwischenneuronenlagers anzunehmen, dessen Synapsenreichtum eine entsprechende Persistenz der Aktivität gewährleistet. In erster Linie kommt hierfür das von H. W. MAGOUN ausführlich untersuchte retikuläre Bahnungssystem des Hirnstammes in Frage².



Elektronystagmogramme (Kaninchen). – A Optokinetische Reizung (Drehzylinder linksdrehend). – B Optokinetische Reizung (wie bei A) nach kurzer vestibulärer Reizung (Rechtsdrehung), Reizintervall etwa 1,5 s. – C Vestibuläre Reizung (wie bei B).

Wenn auch die untersuchte Reizsituation (zeitliche Trennung von vestibulärem und optokinetischem Reiz) in biologischer Hinsicht einen hohen Grad von Unwahrscheinlichkeit besitzt, so erscheint doch der nachgewiesene Bahnungseffekt sinnvoll. Da bei den nicht fixierten Tieren der rein subkortikal gesteuerte optokinetische Nystagmus unter Normalbedingungen nur durch gleichsinnige Verschiebung der Gesichtsfelder ausgelöst wird, wie sie praktisch nur bei drehenden Eigenbewegungen auftritt, besteht in der biologischen Reizsituation eine zwangsläufige Koppelung mit labyrinthären Reaktionen.

¹ E. HUIZINGA und P. VAN DER MEULEN, Ann. Otol. 60, 927 (1951).

² H. BORNSCHIEIN und G. SCHUBERT, Z. Biol. 107, 95 (1954).

¹ J. W. G. TER BRAAK, Arch. Néerl. Physiol. 21, 309 (1936).

² D. B. LINDSLEY, Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis. 30, 174 (1952).

Dies lässt annehmen, dass die optomotorische Reaktion bei diesen Tieren nur eine kontrollierende Hilfsfunktion darstellt, die im Bedarfsfall durch vestibuläre Reaktionen schlagartig aktiviert wird.

H. BORNSCHEIN und F. KREJCI

Physiologisches Institut der Universität Wien und I. Universitätsklinik für Ohren-, Nasen- und Kehlkopfkrankheiten, Wien, den 11. Dezember 1954.

Summary

In the rabbit rotatory vestibular stimulation followed by optokinetic stimulation has a persisting facilitatory effect on the latter. The facilitation is independent of the direction of the second stimulus relative to the first one. It can therefore not be explained on the basis of the well-known addition effect in simultaneous stimulation. The neurophysiological and biological aspects of the phenomenon are discussed.

Experiments on the Sense of Time in *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea-Amphipoda)

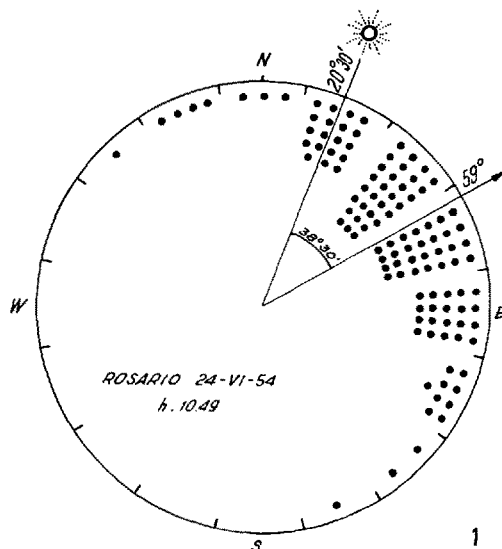
Recent researches have shown that the amphipod *Talitrus saltator* (Montagu) has a natural orientation mechanism based on the position of the sun, which permits it to maintain a determined constant direction of escape¹. The orientated escape reaction is released when animals living on the damp sand of the beach are transferred to a dry place, whereupon they attempt to return to the sea, following a line approximately at right angles to the coast. The population which was the principal object of the aforesaid research live at S. ROSSORE, near Pisa, on a coast which runs approximately in a North-South direction with the sea lying westwards. The escape direction of the individual members of this population oscillates therefore around an azimuth of 270°².

To maintain this constant escape direction, the animals assume an angle with the sun which varies during the course of the day from between approximately 180° and 0°. The orientation angles decrease from morning till sunset with the decreasing of the distance of the sun from the West. The animals in their escape almost always keep the sun on their left side, except when the sun is between East and North or between West and North.

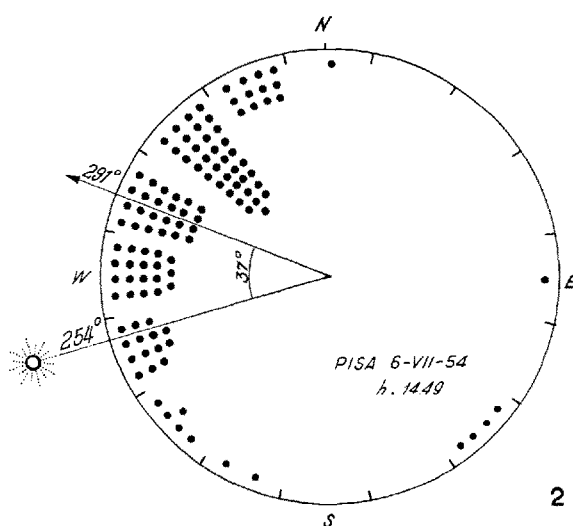
Numerous experiments have been made to discover what mechanism the animals use to modify, in a regular and continuous manner, their orientation angle with the sun during the course of the day³. Since the influence of all principal external factors on the adjustment of the orientation angle, as for example the variation of the sun's height on the horizon, were excluded, it was justifiable to conclude that the reaction depended on an interior physiological mechanism or, in other words, on a proper sense of time in the animals.

To this series of indirect proofs of the existence of a sense of time, I can now add a direct proof given by a new experiment, the logic presupposition of which is as

follows: Since the *Talitrus* makes a different angle with the sun at each hour of the day, if it were transferred to a tangibly different longitude, would it behave according to the time of the place of origin, or according to local time? In the former case, the existence of an internal time-keeping mechanism will be demonstrated, while the latter case would show that the width of the angle with the sun is adjusted according to external factors. Similar experiments have been planned long ago by FRISCH¹ for bees but not yet carried out.



Last June as N. ARRIGHINI (Pietrasanta, Lucca) had to go to Argentina he kindly offered to make the experiment. I wish to express herewith my sincere appreciation of his interest and of the accuracy with which he performed this experiment.



A group of *Talitrus* of S. Rossore (belonging to the same population of which the escape direction has been described above) was collected on the 10th of June and kept in the dark until the time of the experiment made in Rosario de Santa Fé on the following 24th of June. Thirteen *Talitrus* were put in a basin covered

¹ L. PARDI and F. PAPI, *Naturwissenschaften* 39, 262 (1952); *Z. vgl. Physiol.* 35, 459 (1953).

² The azimuths and resulting directions are in degrees from North through East-South-West.

³ F. PAPI and L. PARDI, *Z. vgl. Physiol.* 35, 490 (1953).

¹ K. VON FRISCH, *Aus dem Leben der Bienen* (Springer-Verlag Berlin, 1941), pp. 123-124.