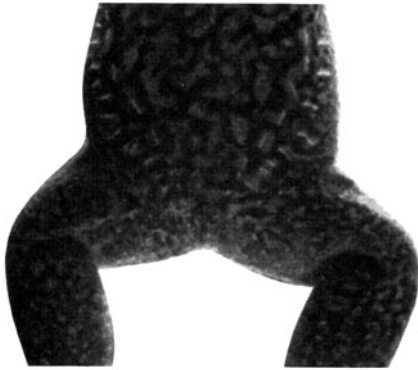


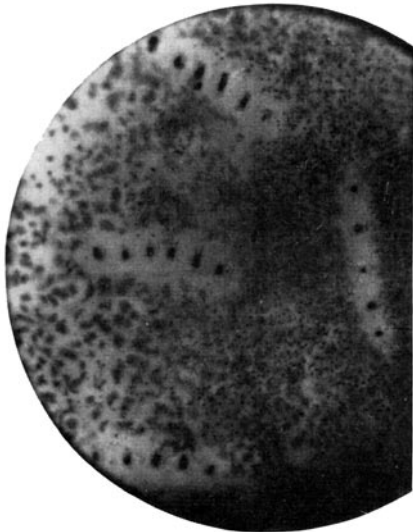
Elektrophysiologische Untersuchungen an der Seitenlinie von *Xenopus laevis*.

Nachdem sich das Seitenorgansystem des Krallenfrosches (*Xenopus laevis*) in orientierenden Versuchen¹ als ein besonders günstiges Objekt für die elektrophysiologische



a

logische Methode erwiesen hatte, wurden die Innervationsverhältnisse genauer studiert und weitere Ableitungsversuche vom Seitennerven vorgenommen. Über



b

Abb. 1. a Einige Längsknospenreihen der oberen Seitenlinie und Querknospenreihen der mittleren am Abdomen von *Xenopus* (Dorsalansicht). b Eine Längs- und drei Querknospenreihen mit Andeutung der einzelnen Sinnesknospen (präpariertes Hautstück; Ansicht von aussen).

einen Teil der Befunde soll im folgenden kurz berichtet werden².

¹ Frühjahr 1951.

² Die Durchführung der Versuche fand (mit Unterbrechungen) während der Jahre 1951–1954 statt. Massgeblich daran beteiligt waren die Studenten der Biologie A. C. J. BURGERS (Innervation), P. F. ELBERS und A. M. STADHOUDERS (Elektrophysiologie). Für die Innervationsverhältnisse sei auf die rezente Arbeit von R. W. MURRAY (Quart. J. micr. Sci. 96, 351 [1955]) verwiesen, dessen Ergebnisse mit den unsrigen im wesentlichen übereinstimmen.

Anatomie der Seitenorgane bei Xenopus. Die freien Sinnesknospen liegen zu kurzen Längs- und Querreihen vereint entlang der bei Amphibien üblichen drei «Seitenlinien» in der Haut des Abdomens. In der vorliegenden Untersuchung kamen vor allem die Sinnesorgane der mittleren Seitenlinie (die sich aus Querreihen zusammensetzt) und zum Teil auch jene der oberen (Längsreihen) zur Ableitung (Abb. 1). Diese beiden dorsolateral gelegenen Seitenlinien verlaufen parallel und dicht nebeneinander von der Schulter- zur Analgegend. Sowohl die Längsknospenreihen der oberen als die Querknospenreihen der mittleren Seitenlinie werden von je einem eigenen Nerven aus versorgt. Beide Nerven verlaufen an der Innenoberfläche der Haut. Für jede Knospenreihe verlassen zwei Fasern den betreffenden Nerven; sie verzweigen sich und innervieren beide jede einzelne Sinnesknospe der Reihe. Ausser diesen «dicken» Fasern (etwa 21 μ) enthalten die Nerven noch eine Anzahl «dünner» Fasern (etwa 4 μ); auch von diesen treten jeweils einige an die Knospenreihe heran. Eine frei vorragende Cupula war an den Sinnesknospen nicht zu sehen, was ihr Vorhandensein aber nicht ausschliesst.

Methodik. Die Versuchstiere (Krallenfrösche verschiedener Herkunft) wurden durch Zerquetschen von Hirn und Rückenmark getötet und immobilisiert. Die Nerven der oberen und mittleren Seitenlinie wurden von der Schultergegend ausgehend teilweise freigelegt. Durch Versengen mit dem Thermokauter wurden dann unter optischer Kontrolle (Binokular) sukzessive sämtliche Knospenreihen bis auf eine – wirksame – ausser Funktion gesetzt. Als mechanische Prüfreize dienten dabei Pipettenströmchen oder auch Berührung der Haut in der Nähe der Sinnesknospen mit einem Pinselhaar. Das Tier wurde nun auf einer schiefen Unterlage befestigt, so dass sich der Hinterkörper unter Wasser befand und Strömungsreize auf die erhaltene Knospenreihe einwirken konnten. Vorderteil und Nerv blieben ausserhalb des Wassers. Beobachtung und Registrierung der Aktionsströme erfolgten in der üblichen Weise (Philips Oszillograph GM 5652).

Versuchsergebnisse. Bei Ableitung vom Seitennerven zeigt sich die von sämtlichen acustico-lateralen Sinnesorganen her bekannte «spontane Aktivität»³. Nach Ausschaltung aller Knospenreihen bis auf eine erhält man in der Regel nur mehr Impulse einer Grösse, das heisst von einer Nervenfaser (Abb. 2a). Manchmal sind es dagegen zweierlei Impulse, wohl von den beiden «dicken» Nervenfaser (Abb. 3a). Zusätzliche Kauterisierung der betreffenden Knospenreihe bringt die Impulse zum Verschwinden. Das spontane Feuern in der Einzelfaser erfolgt meist mehr oder weniger unregelmässig, vielleicht infolge irgendwelcher Präparationsschäden. Ein Regelmass wie im Beispiel der Abbildung 4a war jedenfalls eher Ausnahme.

Mechanische Reizung bewirkte Frequenzzunahme der spontanen Impulse und als Nacheffekt eine vorübergehende Abnahme der Impulsfrequenz (Abb. 2b). Von den beiden Fasern der in Abbildung 3a dargestellten Knospenreihe reagierte bei Reizung mit einem Pipettenströmchen bloss eine in dieser Weise (Abb. 3b), die andere eher entgegengesetzt (?). Bei Erzeugung einer hin- und herschwankenden Wasserbewegung im gesamten Versuchsgefäss ergab sich, dass Strömung von kaudal nach rostral für die Querknospenreihen der mittleren Seitenlinie frequenzsteigernd wirkt, Strömung von vorn nach hinten dagegen ausgesprochen impuls hemmend (Abb. 4b). Bei einer Längsknospenreihe der obo-

³ Vgl. S. DIJKGRAAF, Exper. 8, 205 (1952).

ren Seitenlinie bewirkte in ähnlicher Weise (wenn auch etwas weniger ausgeprägt) Wasserströmung von lateral nach medial Frequenzzunahme, Strömung in umge-

bisher nicht mit der gleichen Deutlichkeit beobachtet wurden, halten wir es für sehr wohl möglich, dass es solche Fasern gibt (vgl. hierzu auch Abb. 3b).

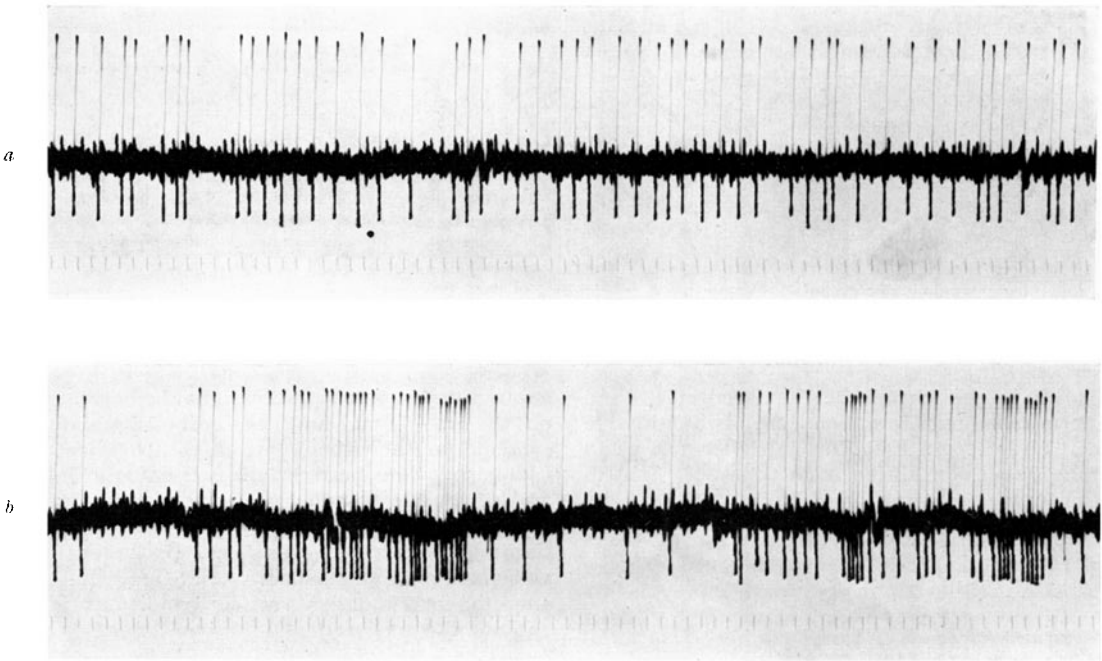


Abb. 2. *a* Spontane Aktivität einer Querknospenreihe: eine Impulsgröße (alle Oszillogramme sind von rechts nach links zu lesen und mit derselben Geschwindigkeit und Verstärkung aufgenommen, sofern nicht anders angegeben). *b* Dasselbe Präparat bei zweimaliger Reizung durch Pinselberührung der Haut.

kehrter Richtung Hemmung der Impulse in der gleichen Faser. Obwohl entgegengesetzt ansprechende Fasern

Versuche, eine Querknospenreihe der mittleren Seitenlinie aus einer fixierten Pipette parallel zur Hautober-

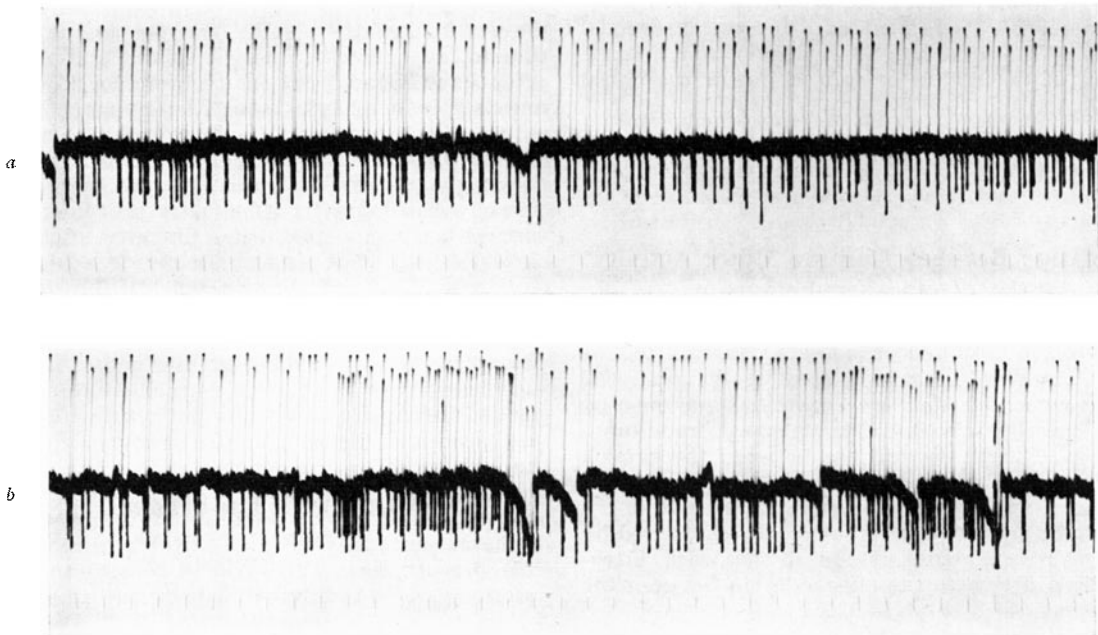


Abb. 3. *a* Spontane Aktivität einer Querknospenreihe: zwei Impulsgrößen. *b* Dasselbe Präparat bei zweimaliger Reizung durch ein Pipettenströmchen.

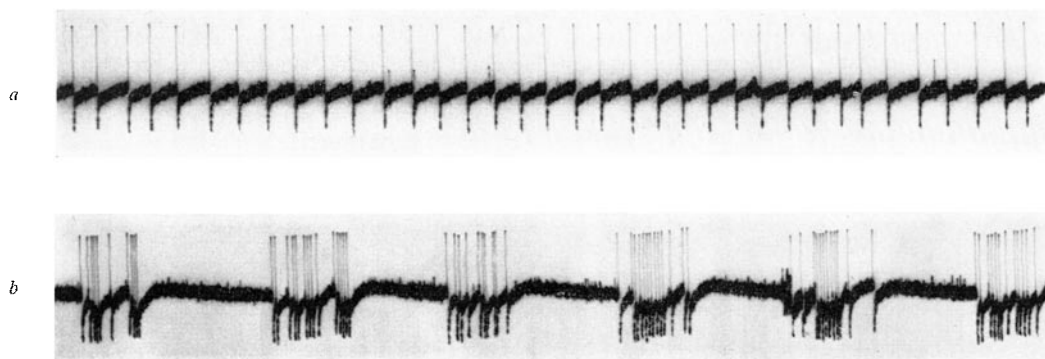


Abb. 4. *a* Besonders regelmässige spontane Aktivität einer Querknospenreihe (von links nach rechts zu lesen). *b* Dasselbe Präparat bei Hin- und Herschwanken der gesamten Wassermasse (ebenfalls von links nach rechts zu lesen); kopfwärts gerichtete Wasserbewegung wirkt frequenzbeschleunigend, schwanzwärts gerichtete hemmt die spontanen Impulse.

fläche einmal in Längsrichtung der Knospenreihe, dann quer zu ihr anzuströmen, ergaben eine etwas grössere Wirksamkeit im letzteren Fall. Das galt aber nur, wenn die Strömung dabei von hinten nach vorn lief; Anströmen in Richtung von vorne nach hinten bewirkte im Gegenteil, wie gesagt, Hemmung der Impulse.

S. DIJKGRAAF

Institut für vergleichende Physiologie der Universität Utrecht, Holland, den 23. März 1956.

Summary

Electrophysiological recording of the spontaneous activity from a single group of lateral sense organs on the abdomen of *Xenopus laevis* results in a more or less regular series of large spikes, either all of the same height or of two different sizes (each group is innervated by two "large" lateralis fibres). Mechanical stimulation of such a group may cause a rise or a fall of spontaneous impulse frequency. There is evidence for a two-directional sensitivity of the same unit (nerve fibre) from a single group, out of the middle as well as out of the dorsal lateral line.

The Relation Between Gamma Motor Activity and the Electroencephalogram

The gamma motor fibres of LEKSELL¹, innervating the intrafusal fibres of the muscle spindles, have a wide range of connections and are controlled not only by spinal reflexes but also to a great extent from supra spinal levels. Diffuse connections between the gamma motor system and most parts of the brain have been demonstrated, and the physiological significance of the muscle spindle activity has recently been elucidated by GRANIT and his collaborators². In all this work, attention has been drawn to the close relation between the

gamma motor system and the reticular activating system³ on the one hand, and the bulbo-reticular inhibitory system⁴ on the other. One might therefore expect to find correlations between the activity of cerebral cortex and of muscle spindles under conditions in which the influence of spinal reflexes on muscle spindles was minimized and kept constant. By recording electroencephalogram and the activity of single muscle spindles simultaneously under various conditions in cats and rabbits, this was verified, and sometimes extremely good correlation was obtained.

Electroencephalograms from motor, temporal and occipital areas of the cortex were recorded in lightly anaesthetized cats and rabbits, simultaneously with the activity of single muscle spindles from fine filaments of dorsal roots. Needle electrodes for subcortical stimulation and heating electrodes for the thermosensitive structures of the anterior hypothalamus were inserted stereotaxically. As a rule "arousing" stimuli such as nociceptive procedures, lowering the body temperature, twisting the pinna or electrical stimulation of the mesencephalic reticular formation were found to "activate" (desynchronize) the cortical activity and at the same time to cause increased muscle spindle activity. On the other hand, procedures which were found to inhibit muscle spindle activity, such as raising the body temperature, local heating of the hypothalamus, and elicitation of some skin reflexes from the upper thoracic and neck region, were usually accompanied by synchronization of cortical activity. "Spontaneous" fluctuations in cortical activity were several times found to be synchronous with those seen in the muscle spindle record, *c.f.* Figure. The anaesthetic level had, however, to be critically balanced. Doses of anaesthetics just large enough to give slow wave activity in the electroencephalogram, did not abolish gamma motor activity. In such cases, hypothalamic heating could influence muscle spindle discharge without any noticeable effects on the electroencephalogram. Unimpaired cortical activity was thus not necessary for hypothalamic effects on gamma motor activity. Neither were the changes in cortical activity secondary to fluctuations in muscle spindle discharge, since they were readily obtained in *encéphale isolé* preparations. Thermosensitive structures in the anterior part of the hypothalamus may thus influence

¹ L. LEKSELL, *Acta physiol. scand.* 10 (Suppl. 31), 84 (1955).

² R. GRANIT, *Receptors and Sensory Perception* (Yale Univ. Press, New Haven 1955).

³ G. MORUZZI and H. W. MAGOUN, *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 1, 455 (1949).

⁴ H. W. MAGOUN, *Science* 100, 549 (1941).