

Aus der Neuro-anatomischen Abteilung des Max Planck-Instituts für Hirnforschung
(Prof. Dr. R. HASSSLER)

Über Aufbau und Gliederung der corticalen Sehsphäre bei der Katze*

Von

RYOSAKU OTSUKA ** und ROLF HASSSLER

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 14. Dezember 1961)

Einleitung

Für neurophysiologische und neuroanatomische Untersuchungen wird zunehmend die Katze als Versuchsobjekt bevorzugt, weil sie ein weitverbreitetes kleines differenziertes Tier ist, welches relativ leicht zu behandeln ist, und weil sie eine nur geringe Variabilität zeigt. Als Grundlage für physiologische Untersuchungen über das visuelle System der Katze interessierte uns die Cytoarchitektonik und Ausdehnung der Sehsphäre oder Regio occipitalis nach BRODMANN (1909), zu der drei Rindenfelder, die Area striata (17), occipitalis (18) und praecoccipitalis (19) gehören.

Über die Cytoarchitektonik des Katzengehirns liegen bisher nur relativ wenige und zum Teil widersprechende Angaben vor. In den Arbeiten von BRODMANN (1906), MINKOWSKI (1913), RAMON Y CAJAL (1922) und O'LEARY (1941), die die Sehrinde der Katze behandelten, gehen die Autoren nur auf die Area 17 ein. Im Atlas von WINKLER u. POTTER (1914) über die Cyto- und Myeloarchitektonik des Katzengehirns stimmen die occipitalen Rindenfelder mit den Untersuchungsergebnissen der erstgenannten Autoren nicht genau überein. Eine neuere Bearbeitung der Architektonik der occipitalen Rindenregion der Katze fehlt auffälligerweise.

Unsere Untersuchung hat daher den Zweck, die Areae striata, occipitalis und praecoccipitalis exakt zu definieren und ihre Ausdehnung in verschiedenen Gehirnen zu bestimmen. Ferner soll der Versuch unternommen werden, diese Felder mit den homologen Feldern des Menschenhirns zu vergleichen, obwohl ein Vergleich wegen der erheblich verschiedenen Höhe der Differenzierung nur begrenzt möglich ist.

* Der Alexander von Humboldt-Stiftung wird für die Unterstützung der Arbeit gedankt.

** Assistant Professor an der Neuro-psychiatrischen Klinik der Universität Kanazawa (Prof. Dr. SHIMAZONO), Japan.

Methodik

In vorliegender Arbeit kamen Serienschnitte vom Katzenhirn zur Untersuchung, die an Nachbarschnitten für Zell- und Markscheidendarstellung tingiert wurden. Unsere Beobachtungen gewannen wir an vier Frontal-, drei Sagittal- und zwei Horizontalschnittserien.

Zur Fixierung wurden zunächst die Katzengehirne *in vivo* mit einer 3%igen Formollösung injiziert. Nach der Präparation des Katzengehirns wurde dieses in einer 10%igen Formollösung fixiert (1–2 Monate). Die fixierten Gehirne wurden anschließend in Paraffin eingebettet und zu Serienschnitten verarbeitet. Die Einzelschnitte hatten eine Dicke von 15 oder 20 μ . Während für die Nissl-Färbung Kresylviolett benutzt wurde, wurde die Markscheidenfärbung nach der Woelckeschen Modifikation der Heidenhainschen Methode ausgeführt. Die einzelnen Schnitte der Schnittserien wurden abwechselnd nach diesen beiden Methoden behandelt, um die Cyto- und Myeloarchitektonik an Nachbarschnitten prüfen zu können.

Die Präparate wurden mit Hilfe eines Vergrößerungsgerätes zehnfach vergrößert aufgezeichnet, um auf den Zeichnungen die Grenzen zwischen den einzelnen Arealen besser markieren zu können. Darauf wurden die Feldergrenzen auf Photos projiziert, die von den Gehirnen von oben, von lateral und von medial angefertigt waren.

Zur Klärung der Variationsbreite der Windungen des Katzengehirns war es ferner notwendig, noch weitere 84 Katzengehirne makroskopisch daraufhin zu untersuchen. Diese Untersuchungen beschränkten sich nur auf die Windungen des Gyrus lateralis und postlateralis, da diese mit unserem Arbeitsthema in enger Beziehung stehen.

Ergebnisse

A. Cytoarchitektonik und Myeloarchitektonik

Die *Area striata* — Feld 17 — hat im Katzengehirn nach BRODMANN eine bistriäre Form des Calcarinatypus. Die zwei wichtigsten Eigentümlichkeiten des Calcarinatypus sind:

Die besonders große Breite der IV. Schicht und ihre Gliederung in mehrere Unterschichten sowie die Verschmelzung der ungewöhnlich schmalen und kleinzelligen III. Schicht mit der II. Schicht. Bei der Katze kann man in der IV. Schicht (*Lamina granularis interna*) zwei Unterschichten (IVa + b und IVc) differenzieren, während man die IV. Schicht beim Affen und Menschen in 3–5 Unterschichten einteilen kann.

Cytologisch finden wir in der IV. Schicht neben kleinen Körnerzellen ziemlich große Sternzellen (bis etwa 28 μ). Diese kommen überwiegend in der Schicht IVa + b vor, fehlen aber in der Schicht IVc fast völlig. Während die Grenze von IVa + b und IVc zunächst nur durch Verdichtung der Körnerzellen auffällt, kann man sie auf Grund dieses Merkmals eindeutig festlegen (Abb. 1). Die IVa + b ist die an Körnern ärmste Schicht der Area 17.

Eine andere Besonderheit des Calcarinatypus ist, daß die II. und III. Schicht sehr schmal und miteinander verschmolzen sind. In diesen Schichten finden wir eine gleichmäßige Verteilung von Körner- und

kleinen Pyramidenzellen, so daß die Grenze zwischen der II. und III. Schicht im Übersichtsbild nicht genau zu erkennen ist.

Über die Lamina zonalis der Area striata sei nur erwähnt, daß sie dünner ist als in den Areae occipitalis und praecoccipitalis.

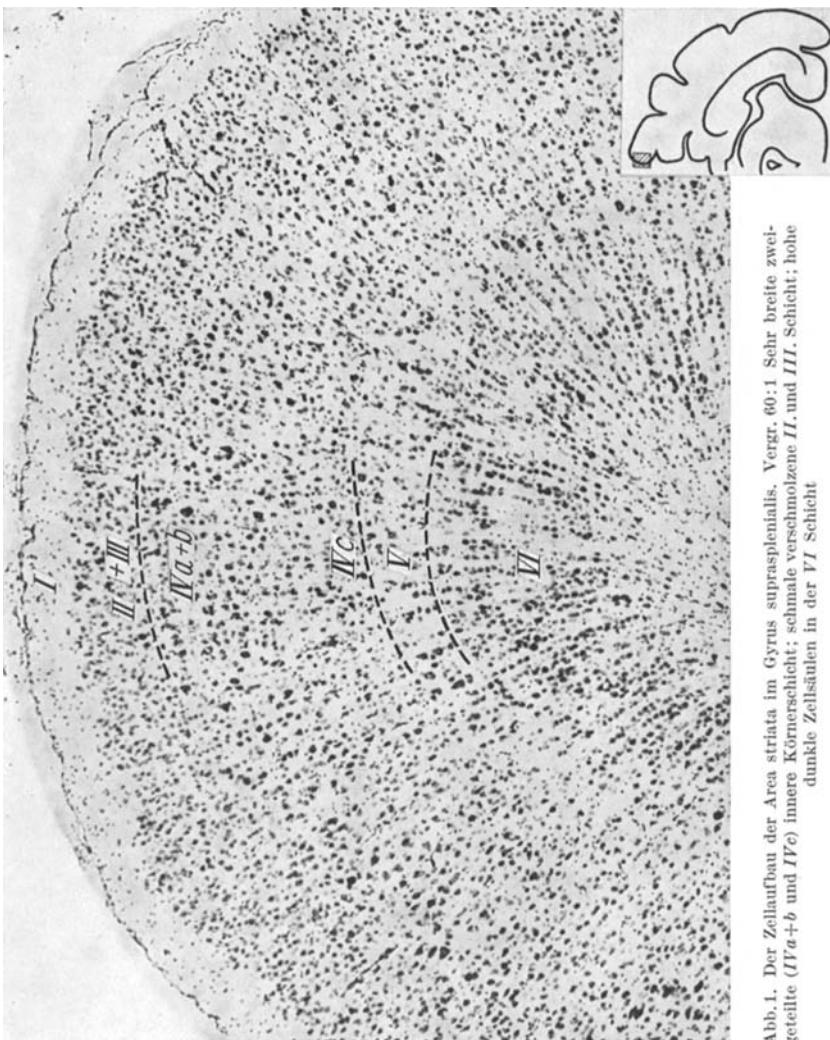


Abb.1. Der Zellaufbau der Area striata im Gyrus suprasplenialis, Vergr. 60:1 Sehr breite zweigeteilte (IVa+b und IVc) innere Körnerschicht; schmale verschmolzene II. und III. Schicht; hohe dunkle Zellsäulen in der VI. Schicht

Die V. Schicht enthält Pyramidenzellen, und zwar wenige große mit breiter Basis — die Meynertschen Solitärzellen — und zum anderen kleinere Pyramidenzellen. Diese beiden Zellelemente zeigen keine bevorzugte Lageorientierung in dieser Schicht, sondern sind unregelmäßig

verteilt. Die V. Schicht ist weniger breit als in anderen Rindenfeldern.

Die VI. Schicht der Area striata des Katzenhirns sticht dagegen durch ihre Breite hervor und zeigt eine charakteristische Anordnung ihrer Zellelemente in zwei Unterschichten. Während die multiformen Zellen die obere Unterschicht (VIa) bilden, liegen die fusiformen Zellen markwärts (VIb). Sowohl die multiformen wie die fusiformen Zellen sind dicht zu Säulen in Richtung der radiären Fasern angeordnet und zeigen eine starke Affinität zu Kresylviolett. In den Furchen und besonders im Furchengrund allerdings verschmälert sich die VI. Schicht allgemein erheblich; dabei kommt es gleichzeitig zur Vermischung der beiden Zelltypen, so daß eine Unterscheidung der Unterschichten oft recht schwierig wird (Abb. 6).

Die oben erwähnten Merkmale der einzelnen Schichten der Area striata sind natürlich erheblichen Schwankungen unterworfen, z.B. in der Breite einer Schicht oder in der Anordnung der einzelnen Zellelemente. An der medialen Hemisphärenfläche ist die Area striata allgemein kleinzelliger und voller Körnerzellen. Diese körnerreichen Abschnitte (Abb. 6) sind schmäler und dichter und stechen dadurch von der Umgebung ab. Das Charakteristische der Grundstruktur aber ist überall wiederzufinden. Eine eindeutige lineare Abgrenzung gegen andere Areale ist so stets möglich.

Im Markscheidenpräparat hebt ein oberflächennaher Faserstreifen die Area striata hervor. Besonders das Markscheidenbild der Schicht IV a + b und V ist sehr charakteristisch. In der Schicht IV a + b befindet sich der sogenannte Gennarische Streifen, der die Area striata kennzeichnet (Abb. 2). Im Vergleich zum Menschenhirn ist er aber bei der Katze weniger dicht und dunkel, daher nicht so augenfällig. Daneben gibt es noch einen schmalen inneren (BAILLARGER) Markfaserstreifen, der sich in der V. Schicht parallel zum Gennarischen Streifen erstreckt. Im Menschenhirn tritt dieser Streifen völlig zurück. Die genaue Grenze der anderen Schichten kann man im Markscheidenpräparat des Katzenhirns nicht bestimmen, weil alle Merkmale weniger markant sind als im Menschenhirn.

Die *Area occipitalis* — Feld 18 — besitzt als spezifisches Merkmal eine breite III. Schicht. Sie ist sehr gut entwickelt und weist zwei Unterschichten (IIIa und IIIb) auf, ähnlich wie im Menschenhirn. In der Schicht IIIa finden sich ausschließlich kleine und mittelgroße Pyramidenzellen. Dagegen setzt sich die Schicht IIIb aus großen, mittleren und kleinen Pyramidenzellen zusammen, welche keine besondere Lagerung erkennen lassen, sondern in dieser Unterschicht miteinander gemischt vorkommen. Allgemein ist bei der Katze die Schicht III der *Area occipitalis* breiter als die homologe Schicht in anderen Feldern. Aus diesem

Grund ist die Area occipitalis leicht von anderen Feldern zu unterscheiden (Abb. 3 und 4). Die IV. Schicht ist aus relativ großen Körnerzellen locker aufgebaut.

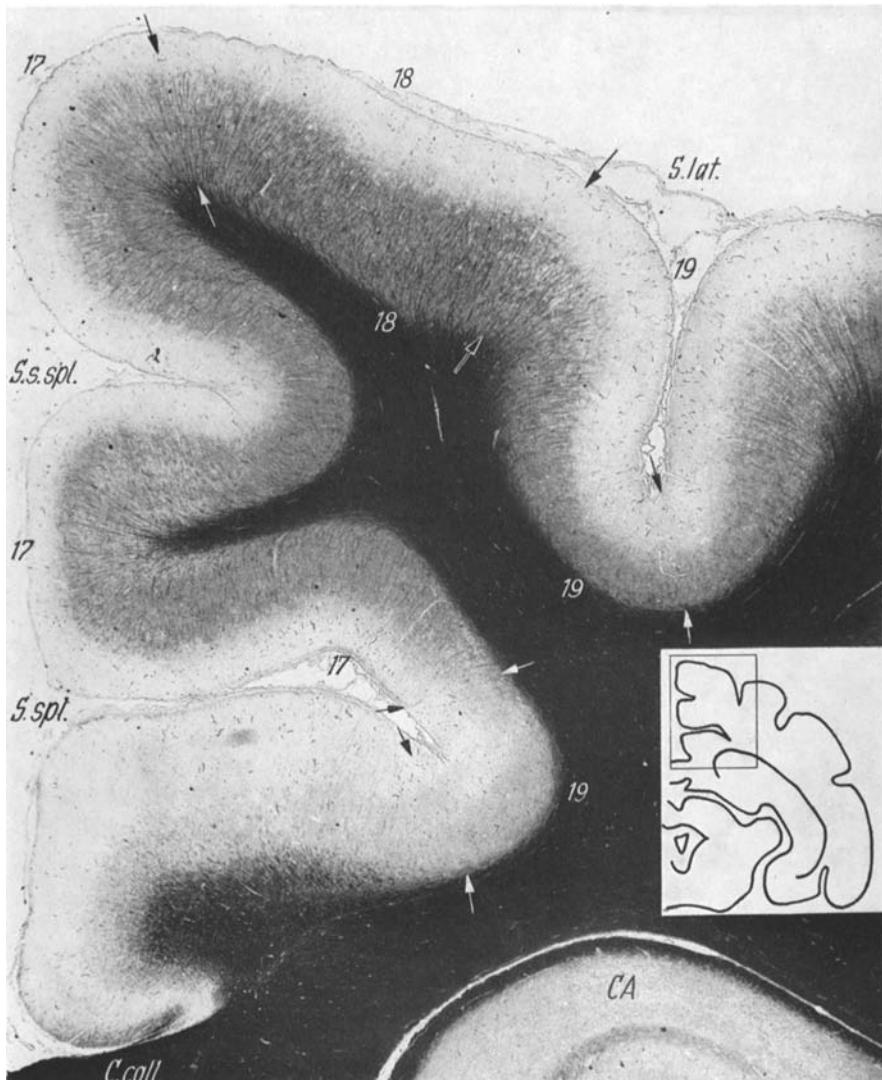


Abb. 2. Die Markfaserstrukturen der Sehsphäre mit ihren Grenzen. Die Zahlen zwischen den Pfeilen deuten auf die Felder hin: 17 Area striata; 18 Area occipitalis; 19 Area praecoccipitalis. *C. call* Corpus callosum; *CA* Cornu Ammonis; *S. lat.* suleus lateralis; *S. spl.* suleus splenialis; *S. s. spl.* suleus suprasplenialis. Der Gennarische Streifen in Area 17 ist weniger dicht und liegt oberflächlich. In der Area 18 weicht der äußere Markfaserstreifen infolge Verbreiterung der II und IIIa markwärts zurück; Area 18 ist das markfaser-reichste Feld mit den dicksten Radii. Vergr. 15:1

Die Lamina granularis externa (II) ist schmal und sehr locker gebaut, sie lässt sich wieder von der III. Schicht abgrenzen. Die V. Schicht ist relativ breiter als im Menschenhirn. Man kann nur wenige große Pyramidenzellen noch erkennen. Dagegen ist die Lamina multiformis (VI)

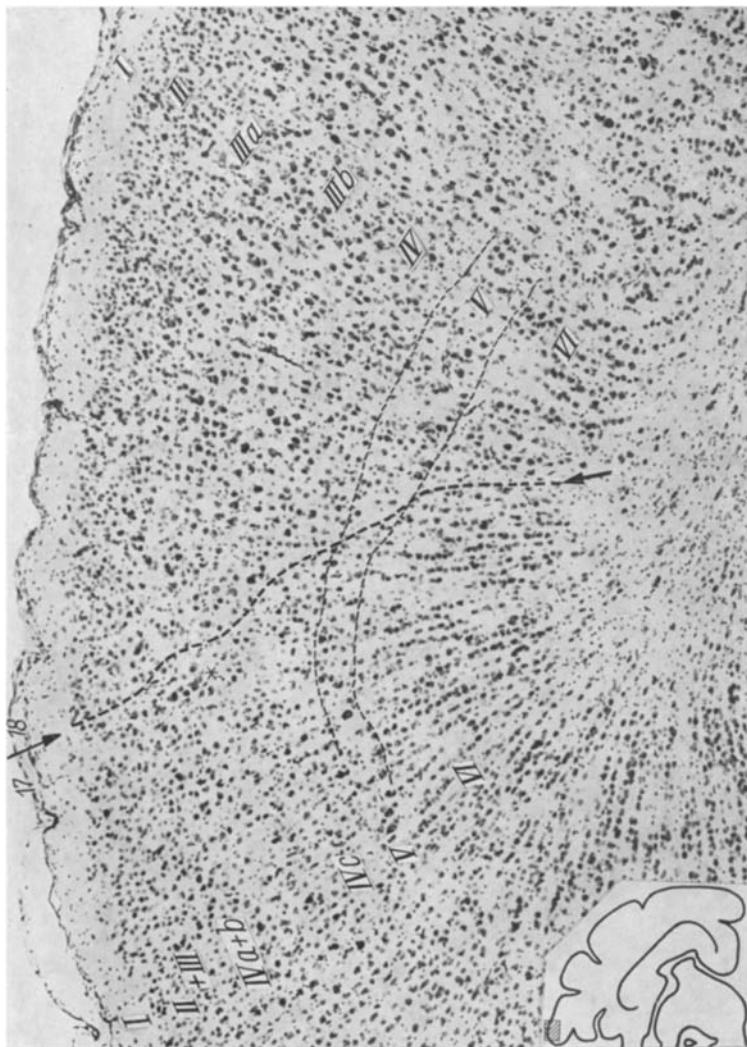


Abb. 3. Die Grenze zwischen Area striata (links) und Area occipitalis (rechts). Beachte die starke Verbreiterung der III. Schicht mit Aufgliederung in IIIa und IIIb rechts gegenüber der Verbreiterung und Aufgliederung der IV. Schicht links. Unmittelbar links der Grenze in der III. Schicht ein Haufen größerer Pyramidenzellen, mit * bezeichnete. Verbreiterung der V. und Verschmierung der VI. Schicht in Area 18. Die Grenze verläuft schräg. Vergl. Abb. 1. Die Grenze verläuft schräg. Vergl. Abb. 1.

recht gut entwickelt. Sie ist aber deutlich schmäler, weniger dicht und dunkel als die gleiche Schicht in der Area striata. Dies ist aber nur ein untergeordnetes Merkmal, um die Area striata und Area occipitalis zu unterscheiden.

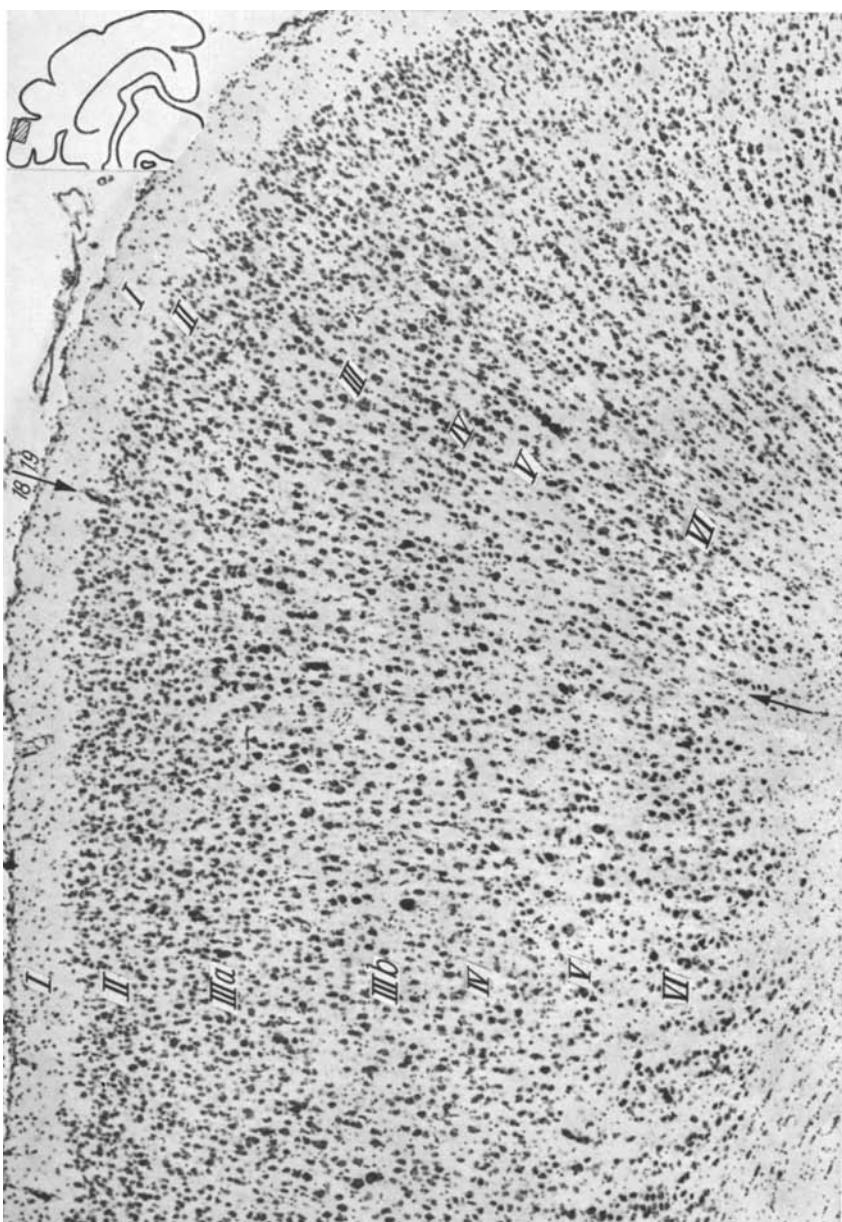


Abb. 4. Der Zellauflaufbau der Areae occipitalis (links) und praecoccipitalis (rechts). Die Pfeile zeigen die Grenze zwischen den beiden Feldern im Bereich des Gyrus lateralis. Area 18 ist durch die breite zweigeteilte III und die lockere II und IV gegenüber Area 19 abgesetzt. Vergr. 60:1

Im Markscheidenpräparat findet man deutliche Unterschiede zwischen der Area striata und der Area occipitalis (Abb. 2). In der Area occipitalis ist nämlich das Grundgeflecht dichter und diffuser als in der Area striata,

die Radii sind zahlreicher, dunkler und weniger regelmäßig, so daß eine deutliche Schichtung trotz der Markfaserreichtums fehlt (Abb. 2).

In der *Area praeoccipitalis* — Feld 19 — ist im Gegensatz zur *Area occipitalis* die III. Schicht schwach entwickelt und enthält nur kleine

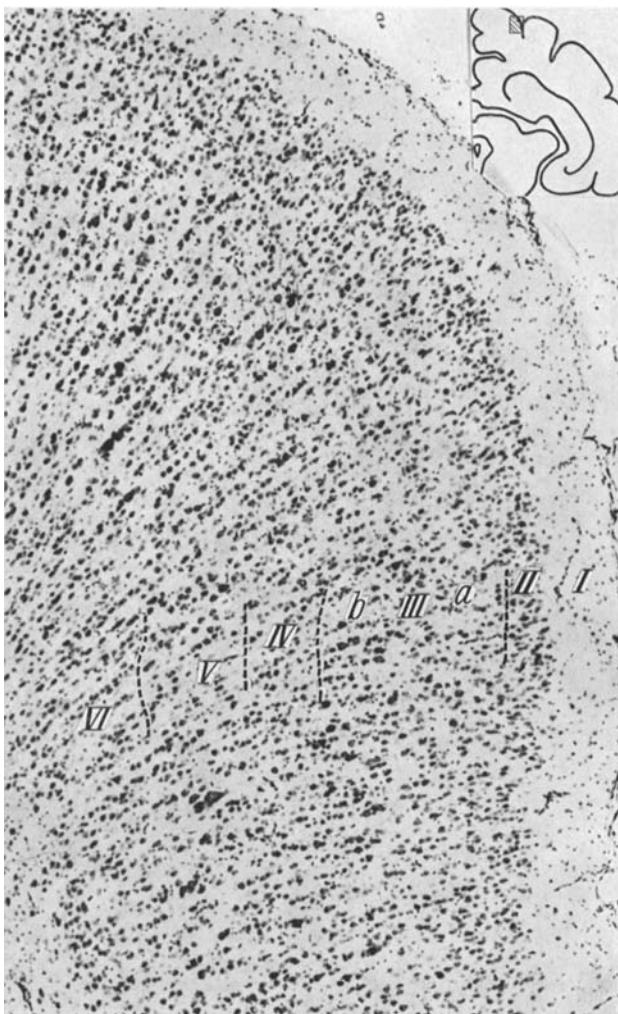


Abb. 5. Der Zellaufbau der *Area praeoccipitalis* in der medialen Furchenwand des Sulcus lateralis.
Aus der einheitlich kleinzelligen Rinde stecken nur vereinzelte große Zellen in der V hervor.
Vergr. 60:1

und einige mittelgroße Pyramidenzellen. Eine Gliederung in IIIa und IIIb ist dadurch angedeutet, daß die IIIa ausschließlich aus kleinen Pyramidenzellen in lockerer Lagerung zusammengesetzt ist, so daß sie

hell erscheint (Abb. 5). Die Lamina granularis interna (IV) ist breiter und dichter als in der Area occipitalis, jedoch viel weniger dicht als die IVc in der Area striata (siehe Abb. 4 und 6).

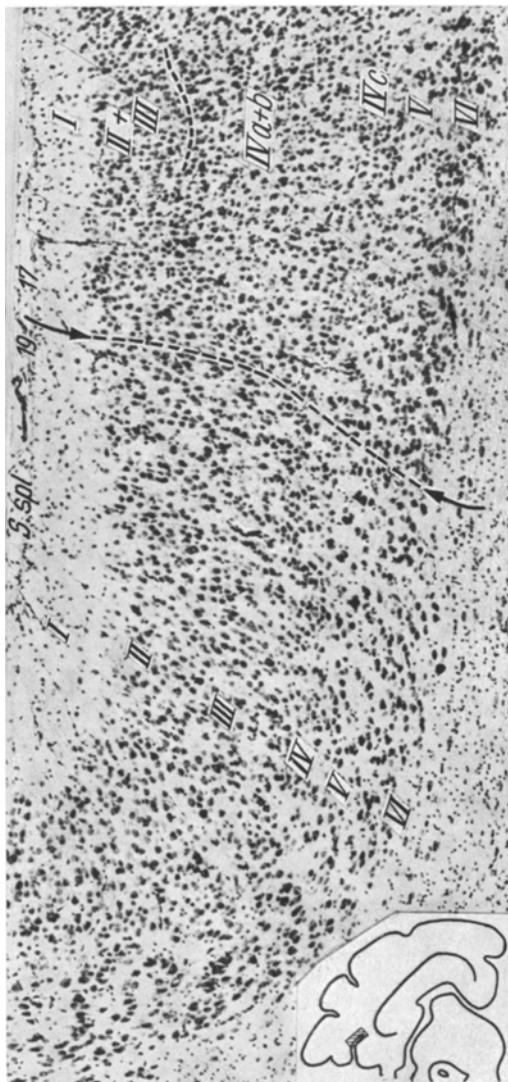


Abb. 6. Der Zellaufbau der Areæ striata und praecentralis im Furchengrund des Sulcus splenialis. Die Pfeile zeigen die schräg verlaufende Grenze zwischen den beiden Feldern. Die Area striata ist hier viel kömenerich als auf der Windungskuppe. Zu beachten ist die Vereinigung von IVa und IVc längs der Feldergrenze und ihr Übergang in die schmale IV der Area I9 sowie der scharfe Umschlag der Struktur der V. und VI. Schicht an der Grenze. Vergr. 60:1

Die Lamina ganglionaris hat wenige auffällig große (bis 40μ) Pyramidenzellen verstreut unter zahlreichen kleinen und uncharakteristischen Zellen. Die V. Schicht der Area praecentralis weist keine hohe Differenzierung auf, obgleich sie besser entwickelt ist als die gleiche Schicht der

Area occipitalis. Die Lamina multiformis (VI) ist breiter als dieselbe Schicht der Area occipitalis, aber die Zellen zeigen nicht die kompakte Lage und Säulenanordnung, wie in der Area striata (Abb. 4 und 6).

Die Lamina zonalis ist etwas breiter im Vergleich zur gleichen Schicht in der Area occipitalis. Hier ist aber der Unterschied nicht so augenscheinlich. Dagegen ist der Breitenunterschied der Laminae zonales im Bereich der Areae praecoccipitalis und striata recht gut zu erkennen (Abb. 6).

Der Schichtenaufbau der Area praecoccipitalis ist auf der Windungskuppe und im Furchengrund stets gleich, obzwar alle Schichten außer der I. und II. im Furchengrund schmäler werden (Abb. 6).

Das Markscheidenbild der Area praecoccipitalis ist nicht besonders charakteristisch. Die Markscheidenanordnung (Abb. 2) ist diffuser und viel lockerer als in der Area occipitalis. Auf Grund der ganz charakteristischen Markfaserstruktur der Area striata kann man sowohl die Area occipitalis als auch die Area praecoccipitalis ohne Schwierigkeit unterscheiden. Auch dort, wo die Area praecoccipitalis am rostralen und occipitalen Rand und an der Medialfläche der Hemisphäre direkt an die Area striata angrenzt (siehe unten), kann man die Grenze durch das Fehlen des Gennarischen und die Betonung des inneren Baillagerschen Streifens eindeutig bestimmen. Die Area 19 hat einen wenig spezialisierten cyto- und myeloarchitektonischen Aufbau.

B. Makroskopische Variationen der Regio occipitalis

Die Nomenklatur der Windungen und Furchen des Katzengehirns ist bei den betreffenden Autoren sehr unterschiedlich, da viele von diesen eine eigene Nomenklatur für das Katzengehirn eingeführt haben; z. B. ist Gyrus marginalis nach RAMON Y CAJAL identisch mit Gyrus lateralis nach WINKLER u. POTTER. In dieser Arbeit verwenden wir ausschließlich die Nomenklatur von WINKLER u. POTTER, da sie auch bei neurophysiologischen Arbeiten üblich ist.

Die Bereiche der Areae striata, occipitalis und praecoccipitalis dehnen sich über den Gyrus lateralis, postlateralis, suprasplenialis, splenialis und postsplenialis aus. In der Gegend des Gyrus lateralis und postlateralis fielen uns am Katzengehirn häufig Variationen in der Ausbildung der Furchen und Windungen auf.

Auf Grund der Auswertung von 84 Photogrammen von Katzengehirnen konnten wir vier Haupttypen differenzieren. Beim I. Typ steht der Sulcus lateralis direkt mit dem Sulcus postlateralis in Verbindung. Die Kontinuität der Sulci ist darauf zurückzuführen, daß die Sulci hier sehr tief eingezogen sind. Der Typ I stellt den häufigsten Typ dar und beträgt in unserem Untersuchungsmaterial etwa 68%.

Beim II. Typ endet der Sulcus lateralis vor dem Gyrus suprasylvius posterior, während der Sulcus postlateralis noch weit in den Gyrus lateralis hineinreicht. Diesen Abschnitt des Sulcus postlateralis möchten

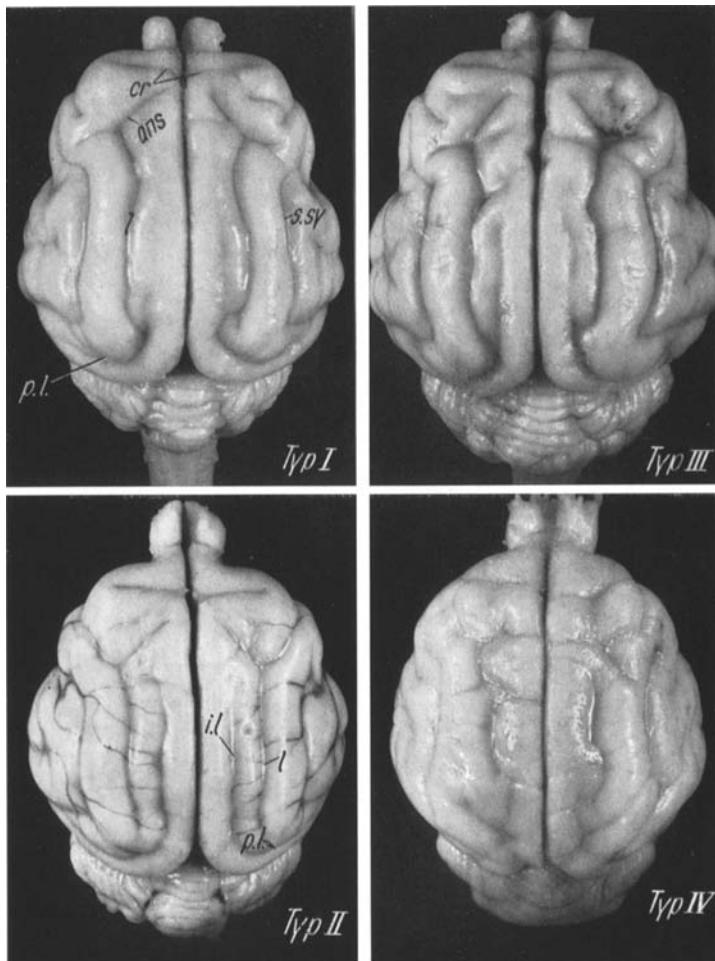


Abb. 7. Die Variationen der Windungen und Furchen des Gyrus lateralis und Gyrus postlateralis. Beim I. Typ gibt es keine tiefe akzessorische Längsfurche im Gyrus lateralis. Beim II. Typ hat der Gyrus lateralis einen tiefen Sulcus *accessorius intralateralis* (*i.l.*). Der III. Typ ist eine Übergangsform zwischen dem I. und II. Typ. Der IV. Typ ist eine Sonderform mit vielen Furchenabweichungen. *ans* Sulcus ansatus; *cr* Sulcus crucatus; *il* Sulcus accessorius intralateralis; *l* Sulcus lateralis; *pl* Sulcus postlateralis

wir als *Sulcus accessorius intralateralis* bezeichnen. Diese akzessorische Furche kann in einigen Fällen die gleiche Tiefe wie der Sulcus lateralis aufweisen. Hier besteht also keine direkte Verbindung mehr zwischen

dem Sulcus lateralis und postlateralis. Der in den Gyrus lateralis hineinreichende Sulcus postlateralis teilt jenen in zwei Windungen. Die Häufigkeit des II. Typus ist etwa 9,5%.

Der III. Typ stellt eine Übergangsform zwischen dem I. und II. Typus dar. Die akzessorische Furche ist bei diesem Typ nicht so markant ausgebildet (Abb. 7). Sie erreicht nicht dieselbe Ausdehnung und Tiefe, wie beim II. Typ. Bei diesem Typ besteht häufig eine mehr oder weniger deutliche Verbindung mit dem Sulcus lateralis. Die Häufigkeit des III. Typus beträgt etwa 18%.

Der IV. Typ stellt gegenüber den besprochenen Typen eine Sonderform dar. Der Sulcus lateralis und postlateralis sind unregelmäßig in Ausbildung und Verlauf (Abb. 7). Besonders vom Sulcus lateralis gehen kurze Querfurchen aus in den Gyrus lateralis und Gyrus suprasylvius medius hinein. Eine akzessorische Furche ist hier nicht festzustellen. Die Grenze zwischen dem Gyrus lateralis und postlateralis kann ferner oft unregelmäßig gegliedert sein. Dieser Typ macht etwa 4,5% der gesamten Katzenhirne aus.

Während wir in der Literatur über die Großhirnoberfläche der Katze keinen Hinweis auf diese akzessorische Furche finden konnten, hat FLATAU im Hunde-Cortex eine Fissura confinis beschrieben (von russischen Autoren Sulcus entolateralis genannt), die die Windung zwischen Suleus lateralis und Fissura longitudinalis cerebri längs in zwei Windungen, wenn auch unvollständig, aufteilt. Der Suleus entolateralis kann zu 30% beim Hund fehlen. Da das Hundegehirn in der Regel deutlich größer als das Katzengehirn ist, könnte man vermuten, daß die Ausbildung einer akzessorischen intralateralen Furche bei der Katze von der individuellen Hirngröße abhängt. Das ist aber nicht der Fall; akzessorische Furchen haben wir sowohl an großen wie an relativ kleinen Katzengehirnen gefunden.

C. Hirnkarten über die Ausdehnung der Felder der visuellen Sphäre

Die Lokalisation und Oberflächenausdehnung der Areae striata, occipitalis und praecoccipitalis von der Katze zeigt bei den einzelnen untersuchten Individuen keine erheblichen Unterschiede, die über die übliche biologische Variationsbreite hinausgingen. Nur die Area occipitalis hat auf der Konvexität der Hemisphäre gelegentlich anscheinend größere Variationen, wenn in dem Gyrus lateralis eine akzessorische Furche auftritt (siehe oben). Da Teile der Area occipitalis in dieser Furche liegen, erscheint ihre Ausdehnung, auf die Oberfläche der Hemisphäre projiziert, dann schmäler, obgleich die absolute Flächenausdehnung der Area occipitalis fast in allen Fällen gleich ist. Auf Grund der nur geringen Variationsbreite der Areae striata, occipitalis und praecoccipitalis möchten wir unsere Ergebnisse über die Lokalisation und

Ausdehnung der Felder der Sehsphäre zunächst an Hand einer an nähernd durchschnittlichen Hirnkarte beschreiben (Abb. 8a), bevor wir die Variationen behandeln.

Die *Area striata* liegt zum größten Teil an der Medialseite der Hemisphäre und erstreckt sich über den Gyrus suprasplenialis, splenialis und postsplenialis sowie über Teile des Gyrus lateralis und postlateralis. Die Grenze zwischen der *Area striata* und *occipitalis* auf dem Gyrus lateralis verläuft fast parallel zur Fissura longitudinalis cerebri. Die *Area striata* erreicht hier maximal eine Breite von 2 mm und macht so etwa ein Viertel des Gyrus lateralis aus. Im Bereich des Gyrus postlateralis wird die *Area striata* etwas breiter und die Grenze zwischen *Area striata* und *occipitalis* befindet sich hier mehr oder weniger im Sulcus postlateralis. Demnach wird die Oberfläche des Gyrus postlateralis zum größten Teil von der *Area striata* bedeckt.

Die Ausdehnung der *Area striata* in rostraler Richtung ist von der Größe des Gehirns abhängig. Im Durchschnitt beträgt diese Entfernung von Occipitalpol etwa 18–25 mm.

Auf der Medialfläche verläuft die vordere Grenze bogenförmig zum Sulcus splenialis und dann caudalwärts auf der ventralen Fläche des Gyrus splenialis bis zum Ende des Sulcus splenialis. Die Grenze der *Area striata* an der Medialfläche des Gehirns verläuft also im Sulcus splenialis in caudo-rostraler Richtung und liegt hier dem Windungstal am nächsten. Diese Grenze wird vom Gyrus forniciatus überdeckt und ist bei der Oberflächenbetrachtung des Gehirns nicht zu sehen. An der Medialseite der Hemisphäre nimmt die *Area striata* fast den ganzen caudalen Bereich des Gyrus postlateralis ein. Ein Herübergreifen der *Area striata* über den Sulcus splenialis und postsplenialis konnte niemals beobachtet werden. Der größte Teil der *Area striata*, nämlich etwa 70% liegen an der medialen Fläche der Großhirnhemisphäre.

Die hier besprochenen Ausdehnungsverhältnisse der *Area striata* werden im Diagramm Abb. 8a veranschaulicht.

Die *Area occipitalis* schließt sich direkt lateral an die *Area striata* an, aber nur auf der Oberfläche der Hemisphäre, wie dies aus den Abb. 8a und 8b zu ersehen ist. Danach breitet sich das rostrale Gebiet der *Area occipitalis* zum größten Teil auf der caudalen Hälfte des Gyrus lateralis aus. Im caudalen Bereich der Hemisphäre dehnt sich die *Area occipitalis* etwas auf den Gyrus postlateralis aus. Hier allerdings nimmt die *Area striata* ein größeres Gebiet ein, so daß die *Area occipitalis* rostralwärts in den Sulcus postlateralis hineingedrängt wird. Die *Area occipitalis* liegt caudal also zum größten Teil innerhalb des Sulcus postlateralis, so daß sie dort von der Oberfläche verschwindet.

Ein Vergleich der rostralen Ausdehnung der *Area striata* und *occipitalis* läßt erkennen, daß der Vorderrand der *Area occipitalis* ein wenig

caudal von dem der Area striata liegt. Der caudale Rand der Area occipitalis wird im Sulcus postlateralis und auf dem Gyrus postlateralis völlig von der Area striata umgeben. Ferner möchten wir hier noch einmal betonen, daß die Area striata beim Katzengehirn nicht von der Area occipitalis umgeben wird, wie dies am Menschen- und Affenhirn der Fall ist, da die area occipitalis auf der Medialseite nicht vorhanden ist.

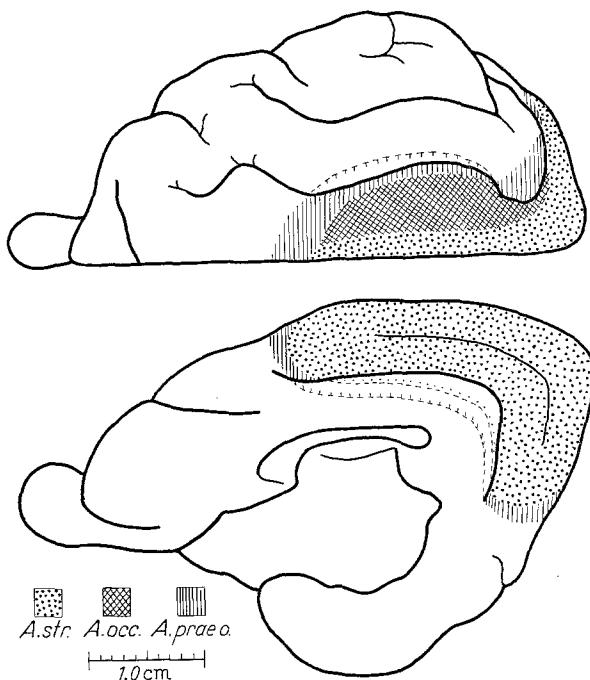


Abb. 8a. Karte der durchschnittlichen Felderausdehnung der Area striata, Area occipitalis und Area praecoccipitalis. Die Feldergrenzen in den Furchen sind gestrichelt angegeben. Beachte, daß nur die Area praecoccipitalis die Area striata kranzförmig voll umgibt

Der laterale Rand der Area occipitalis erreicht oft nicht vollständig die äußere Kante des Gyrus lateralis. Dies ist jedoch davon abhängig, ob sich auf dem Gyrus lateralis eine akzessorische Furche befindet oder nicht. Wenn eine solche nicht vorliegt (Abb. 8b, 1 und 2) kann die laterale Grenze der Area occipitalis vollständig die äußere Kante des Gyrus lateralis erreichen. Diese Verhältnisse konnten wir allerdings nur in einem einzigen Fall beobachten. Wenn andererseits eine tiefe Zusatzfurche auf dem Gyrus lateralis vorhanden ist (Abb. 8b, 3 und 4), so geht die Area occipitalis immer über diese nach lateral hinaus, ohne aber die laterale Kante des Gyrus lateralis zu erreichen.

Im Sulcus postlateralis breitet sich die Area occipitalis teilweise über das Windungstal des Sulcus postlateralis hinaus noch zu einem geringen Teil auf der Occipitalfläche des Gyrus suprasylvius posterior aus. Man muß also daran denken, daß die Area occipitalis auf der rostralen Wand des Gyrus postlateralis und im Windungstal des Sulcus postlateralis liegt.

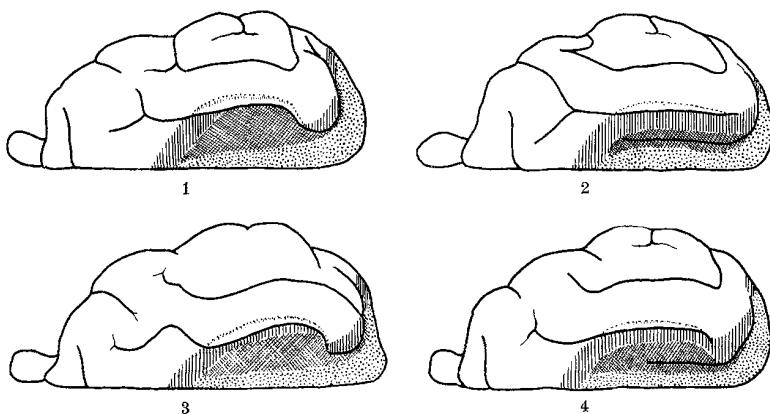


Abb. 8b. Die Felderverteilung der kortikalen Sehsphäre auf der Konvexität in vier speziellen Hemisphären

Die *Area praecoccipitalis* umschließt die *Areae striata* und *occipitalis* vollständig (siehe Abb. 8a). Auf der Konvexität schließt sich die *Area praecoccipitalis* lateral an die *Area occipitalis* an und liegt zum größten Teil — das vordere Gebiet ausgenommen — im Sulcus lateralis; dabei verläuft die laterale Grenze der *Area praecoccipitalis* im Furchengrund des Sulcus lateralis. Rostral auf dem Gyrus lateralis legt sich die *Area praecoccipitalis*, bandförmig verbreitert, vor die *Area occipitalis* und *striata*; sie umgibt die letztere auch auf der Medialfläche der Hemisphäre.

Auf der occipitalen Konvexität verbreitert sich die *Area praecoccipitalis* oft bis über das Windungstal des Sulcus postlateralis nach lateral und nimmt hier oft einen Teil des Gyrus suprasylvius posterior ein (siehe Abb. 8a).

Auf der Medialfläche bildet die *Area praecoccipitalis* eine schmale Zone, die unmittelbar an die *Area striata* angrenzt, da auf der Medialfläche die *Area occipitalis* fehlt. Bis auf den vorderen und hinteren Abschnitt (siehe Abb. 8a), liegt die *Area praecoccipitalis* zum größten Teil im Sulcus splenialis. Auf Grund dieser Lage kann man bei einer Oberflächenbetrachtung die *Area praecoccipitalis* nicht sehen.

Im rostralen Bereich ist die *Area praecoccipitalis* auf dem Gyrus supra-splenialis und splenialis als Zone zu erkennen, die in ihrer Breite variieren kann. Ähnliche Verhältnisse beobachten wir auch im caudo-

basalen Bereich. Diese Einzelheiten der Ausbreitungsverhältnisse der Area praecoccipitalis können nur dargestellt werden, wenn der Gyrus suprasylvius medius und fornicatus entfernt werden. Auf den Skizzen der Abb. 8a und 8b sind die in den Furchen verborgenen Teile auf den durchscheinend gedachten Nachbarwindungen durch Strichelung mit Signatur angedeutet worden.

Die tatsächlich in vier Hemisphären beobachteten Variationen der Ausdehnungen der occipitalen Felder sind in Abb. 8b wiedergegeben. Die Schwankungsbreite ist, abgesehen von der Oberflächenausdehnung der Area occipitalis, unerheblich. Noch geringer ist sie an der Medialfläche, so daß auf eine bildliche Darstellung verzichtet werden kann.

Besprechung

Die Sehrinde der Katze ist in den letzten Jahrzehnten häufig Gegenstand eingehender physiologischer Untersuchungen gewesen, so daß ein Bedürfnis nach einer eingehenden Analyse der cyto- und myeloarchitektonischen Struktur besteht. SCHLAPP (1898), BOLTON (1900), BRODMANN (1903) und CAMPBELL (1905) beschrieben die Cytoarchitektonik und die Lokalisation der visuellen Rinde sowohl im Gehirn des Menschen wie in denjenigen verschiedener Säugetierordnungen. Wie BRODMANN hervorhob, besitzt die primäre Sehrinde des Menschen und der Säugetiere eine ganz charakteristische Struktur, die er als „Calcarinatypus“ bezeichnete. Unter den vielen Eigentümlichkeiten des „Calcarinatypus“ ist am auffälligsten, daß die Lamina granularis interna (IV) sehr breit und stark differenziert und gegliedert ist. In der Area striata des Menschen und der Primaten gliedert sich die IV. Schicht in weitere 3—5 Unterschichten. Sie erreicht schon bei den Cebiden die höchste Entwicklung mit besonders scharfer Schichtung und Ausbildung eines zelldichten Mittelstreifens der IV_b, IV_b_β genannt. Demgegenüber läßt die Differenzierung der Area striata bei den Anthropoiden und beim Menschen wieder etwas nach. Die Unterschicht IV_b enthält den charakteristischen Gennarischen Markfaserstreifen. Auf Grund dieses Merkmals kann man schon makroskopisch die Area striata unterscheiden.

In der Area striata des Katzengehirns dagegen gibt es nur zwei Unterschichten der IV. Schicht, wie dies schon von BRODMANN beschrieben und als bistriärer Typus bezeichnet wurde. Im Anschluß an BRODMANN hat dann MINKOWSKI (1913) die Lokalisation der Sehrinde mit Hilfe der sekundären Atrophie sehr genau untersucht. RAMON Y CAJAL (1923) und O'LEARY (1941) haben den Zellaufbau und die Synaptologie der Area striata auf Grund ihrer mit Silber und Gold imprägnierten Präparate beschrieben. O'LEARY untersuchte Blöcke aus der optisch erregbaren Rinde (BISHOP) und ihren Randbezirken von 50 Kaninchen: Nach dem Zellaufbau hatten diese Blöcke die Struktur der Area striata.

Mit Ausnahme von 4% fielen die Grenzen der optisch erregbaren Rinde mit denen der Area striata zusammen in Bestätigung von KORNMÜLLER.

Obwohl die Arbeiten von RAMON Y CAJAL und O'LEARY fast ausschließlich über den Zellaufbau und die verschiedenen Zelltypen und nur sehr spärlich über die Lokalisation berichteten, schien der Hauptzitz der Area striata bei der Katze ziemlich klar. Dennoch weicht die Beschreibung der Grenzen der Area striata durch verschiedene Autoren weniger oder mehr voneinander ab. In der Reihe der Primaten nimmt die Ausdehnung auf der Konvexität immer mehr ab und an der Medialfläche versinkt die Area striata in der zunehmend sich vertiefenden Fissura calcarina. Aber auch beim Menschen, der systematisch einer einzigen Species angehört, gibt es noch erhebliche individuelle Variationen ihrer Ausdehnung und Lage (FILIMONOFF; LUNGWITZ).

Über die Areae occipitalis und praeoccipitalis (nach BRODMANN) im Katzengehirn haben nur WINKLER und POTTER (1914) in ihrem Atlas berichtet. Hierbei bezeichnen sie die Area occipitalis (nach BRODMANN) als Area praeoccipitalis und Area praeoccipitalis (nach BRODMANN) als Area paroccipitalis. Leider vermißt man in diesem Atlas eine Hirnkarte über die genaue Ausdehnung dieser Felder. Die Lokalisation der Area occipitalis nach WINKLER u. POTTER (= Area striata nach BRODMANN) deckt sich zum Teil nicht mit den Beobachtungen von BRODMANN und MINKOWSKI. Der Atlas von WINKLER u. POTTER behandelt die speziellen Probleme der damals sehr jungen Rindenarchitektonik nicht so ins einzelne gehend und genau, da sein Hauptzweck in der Gliederung und Beschreibung der Struktur der Basalganglien und des Hirnstammes bestand.

Im folgenden sollen nun unsere Beobachtungsergebnisse mit denen anderer Autoren verglichen werden.

Zur Interpretation unserer Ergebnisse haben wir für die Bezeichnung der Felder die Nomenklatur von BRODMANN und für die Windungen und Furchen die Bezeichnungen von WINKLER u. POTTER angewandt.

Die Erkennung der Area striata ist recht eindeutig, weil hier besondere Strukturen vorliegen, die oben schon beschrieben wurden. In den Arbeiten von BRODMANN, MINKOWSKI und O'LEARY werden unterschiedliche Lokalisationen der Area striata angegeben; z. B. ist die Area striata nach der Beschreibung von MINKOWSKI auf der Medialfläche größer als nach derjenigen von O'LEARY.

Unsere Bestimmungen der Ausdehnung der Area striata gleichen weitgehend jenen von BRODMANN und MINKOWSKI. Bei den vorhandenen kleinen Abweichungen muß man zweierlei bedenken: 1. liegt eine mehr oder weniger große individuelle Variation der Area striata im Katzengehirn vor und 2. bestehen unterschiedliche Auffassungen über die Ausdehnung der Area striata, da die Area striata Unterareale von unter-

schiedlicher Struktur aufweist. Zum Beispiel beobachtet man an der medialen Hemisphärenfläche im caudalen Bereich eine andere — stärker verkörnelte — Struktur als im rostralnen Gebiet (vgl. Abb. 6 und 1).

Die laterale Grenze der Area striata ist nach unserer Beschreibung fast gleich mit jener von MINKOWSKI; sie liegt aber zum Teil medialer als jene nach BRODMANN. Auf Grund der Variationsbreite des Katzengehirns kann man nicht definitiv die Grenzen der Areale übereinstimmend für alle Gehirne festlegen. Unsere Untersuchungen von neun Schnittserien verschiedener Schnittrichtung zeigen eindeutig, daß durchschnittlich die Area striata nur etwa den 3. bis 4. Teil des Gyrus lateralis von der Mantelkante an nach lateral einnimmt. Nach rostral erstreckt sich die Area striata bei der Katze deutlich weiter, als ADRIANOV u. MERING beim Hund fanden.

Soweit wir die Literatur übersehen, hat außer WINKLER u. POTTER niemand versucht, die Ausdehnung der Areae occipitalis und praeooccipitalis im Katzengehirn festzustellen. Während man die Area occipitalis im Menschengehirn auf Grund bestimmter Merkmale einfach differenzieren kann (siehe oben), ist die Grenze der Area occipitalis im Katzengehirn schwieriger zu finden, weil die III. Schicht bei der Katze nicht ganz so charakteristisch wie beim Menschen entwickelt ist. Trotzdem gibt es aber auch im Katzengehirn erkennbare cytoarchitektonische Unterschiede zwischen der Area occipitalis und anderen Arealen, so daß eine eindeutige Erkennung der Felder möglich ist.

Im Katzengehirn findet man die Area occipitalis mit ihrer spezifischen Struktur nur lateral von der Area striata auf dem Gyrus lateralis und im Sulcus postlateralis (siehe Abb. 8b). Die Area occipitalis ist dort in mehreren Gehirnen schmäler, als sie WINKLER u. POTTER beschrieben haben. Diese Autoren haben außerdem die Lokalisation eines Teiles der Area occipitalis auf der medialen Hemisphärenfläche neben der Area striata und im Sulcus splenialis angegeben. Diese Beobachtungen stehen ganz im Gegensatz zu unseren Ergebnissen. Wir konnten nämlich an der medialen Hemisphärenfläche keinen Rindenabschnitt differenzieren, der der Area occipitalis zuzuordnen wäre. Der dort von WINKLER u. POTTER als Area occipitalis beschriebene Teil entspricht nach unseren Befunden der Area praeooccipitalis und dies nur zu einem kleinen Teil. Beim Hund bilden ADRIANOV u. MERING ebenfalls eine Umrahmung der Area striata durch die Area occipitalis (O_2 ihrer Bezeichnungsweise) an der medialen und lateralen Hemisphärenfläche ab.

Die Abgrenzung der Rindenfelder im Sulcus, insbesondere im Windungstal stellt uns vor zusätzliche Schwierigkeiten in der Beurteilung des Grenzverlaufes. In diesen Gebieten zeigen nämlich die Rindenfelder eine etwas andere Struktur als an den Windungskuppen; im allgemeinen verbreitern sich im Windungstal die Schichten I—III, und die Schichten IV

bis VI verschmälern sich, so daß die Gesamtbreite nicht zu- sondern abnimmt. Im Bereich, in dem an der medialen Hemisphärenfläche die Area occipitalis von WINKLER u. POTTER beschrieben wurde, finden wir an unserem Untersuchungsmaterial in der III. Schicht keine großen Pyramidenzellen. Die cytoarchitektonische Struktur hat mehr Ähnlichkeit mit der Area praecoccipitalis als mit der Area occipitalis. Auf Grund unserer Beobachtungen und obiger Überlegungen möchten wir daher das eben besprochene Gebiet der Area praecoccipitalis zuordnen (siehe unten).

Die Ausdehnung der Area occipitalis auf dem Gyrus lateralis ist vom Auftreten einer akzessorischen Furche (Sulcus intralateralis) auf diesem Gyrus abhängig. Falls eine solche Furche vorhanden ist, nimmt die Area occipitalis auf der Oberfläche einen schmäleren Bezirk ein, obwohl die absolute Flächenausdehnung der Area occipitalis gleich groß oder sogar größer ist als in Gehirnen, denen eine akzessorische Furche fehlt. Durch das Auftreten einer akzessorischen Furche wird die laterale Grenze der Area occipitalis medialwärts (Abb. 8b) verschoben. In jedem Fall ist es der Bereich der Area occipitalis, in dem die akzessorische Furche auftritt. Diese, von uns als II. Typ benannte Windungsvariation findet sich aber nicht häufiger als in 9,5%. Wo diese Furche aber auftritt, gibt sie beim physiologischen Experiment Sicherheit über die Lage der Area occipitalis.

Nach ADRIANOV u. MERING besteht im Hundegehirn keine konstante Lagebeziehung zwischen Area occipitalis und dem dort fast konstanten (70%) „Sulcus entolateralis“, einer Längsfurche des Gyrus lateralis; vielmehr zieht die Area occipitalis als schrages Band über den Gyrus lateralis.

Die Area occipitalis ist im Katzenhirn breiter und stärker differenziert als die Area striata und praecoccipitalis, während sie bei den Primaten durch ihre Schmalheit bei klarer Schichtung auffällt. Überraschend ist bei der Katze der große Markfasergehalt der Area occipitalis und ihr Reichtum an dicken dunklen Radii. Viele neuere Untersuchungsergebnisse über Konvergenz verschiedenartiger Erregungen an Einzelzellen der visuellen Rinde der Katze scheinen an Nervenzellen der Area occipitalis und nicht, wie meist angenommen, an solchen der Area striata gewonnen worden zu sein. Auch nach der Faserstruktur bietet die Area occipitalis viel eher die Voraussetzungen für Erregungskonvergenz und für Integrationsleistung als die Area striata, welche im wesentlichen eine Rindenprojektion der Hemiretinae darstellt. Der letzteren fehlen auch die Faserverbindungen mit dem Vestibularissystem und mit den optomotorischen Systemen (HASSSLER), welche für die optische Wahrnehmung, für den Aufbau und die Konstanz des Sehraumes so entscheidend wichtig sind.

Die Struktur der Area praecoccipitalis ist im Katzengehirn nicht besonders charakteristisch. Wie aber aus den Untersuchungsergebnissen zu ersehen ist, kann man ohne Schwierigkeit die Grenzen zwischen den Areae occipitalis, striata und praecoccipitalis bestimmen; der Grund ist, daß sowohl die Area striata als auch die Area occipitalis spezifische Strukturen aufweisen, die die Unterscheidung von den Nachbarfeldern ermöglichen. Schwierigkeiten liegen nur darin, daß die äußere Grenze der Area praecoccipitalis zum größten Teil im Sulcus liegt und oft unscharf ist. Aber die Tatsache, daß die Area praecoccipitalis die Areae striata und occipitalis umgibt (siehe Abb. 8a und b) und eine ähnliche Struktur aufweist wie im Menschenhirn, läßt die Homologisierung der Area praecoccipitalis der Katze mit derjenigen des Menschen zu.

Derjenige architektonische Rindentyp, der von uns an der medialen Hemisphärenfläche der Area praecoccipitalis zugerechnet wird, hat strukturell mehr Ähnlichkeit mit diesem Feld, als mit der Area occipitalis. Er läßt sich von der Medialfläche auf die Konvexität kontinuierlich verfolgen, wo er rostral die Area striata und lateral die Area occipitalis umgibt. WINKLER u. POTTER haben dagegen die Area occipitalis (von ihnen im Gegensatz zu BRODMANN als praecoccipitalis bezeichnet) hauptsächlich im Sulcus splenialis ebenso wie ADRIANOV u. MERING beim Hund beschrieben. Dennoch gehört das zweite Feld der Sehsphäre an der Medialfläche auf Grund der vorliegenden Untersuchung tatsächlich zur Area praecoccipitalis.

Der strukturelle Aufbau und der Sitz der Areae striata, occipitalis und praecoccipitalis weist im Katzenhirn spezifische Merkmale auf, wie diese Untersuchung zeigt. Während sich die Area striata beim Wickelbär und beim Hund (BRODMANN 1909; ADRIANOV u. MERING 1959) vorwiegend im occipitalen Hirnbereich befindet, reicht die Area striata im Katzenhirn weiter nach rostral. Bei Wickelbär und Hund sind diese drei Felder relativ kleiner als bei der Katze, obwohl alle diese Tiere zu den Carnivoren gehören. Nur bei der Katze kommt es vor, daß die Area occipitalis sich ausschließlich lateral von der Area striata auf der Konvexität befindet und medial und rostral fehlt. Spezifisch für die Katze ist ferner, daß die Area praecoccipitalis sowohl die Area striata wie die Area occipitalis kontinuierlich umgibt. Denn im allgemeinen scheint die Area striata bei den Carnivoren ebenso wie bei den Primaten von allen Seiten von der Area occipitalis umgeben zu werden.

Zusammenfassung

1. Die Cyto- und Myeloarchitektonik der Areae striata, occipitalis und praecoccipitalis (17, 18, 19 nach BRODMANN) wurden bei der Katze an vier Frontal-, drei Sagittal- und zwei Horizontalschnittserien untersucht, die an Nachbarschnitten für Zell- und Markscheidendarstellung

gefärbt wurden. Zur Frage der Variationsbreite der Windungen der Hemisphäre, wurden 84 weitere Katzengehirne makroskopisch überprüft.

2. Die untersuchten Rindenfelder des Katzengehirns weisen unterschiedliche charakteristische cyto- und myeloarchitektonische Strukturen auf. Das spezifische Merkmal der Area striata ist die Gliederung der besonders breiten IV. Schicht (*Lamina granularis interna*) in zwei Unterschichten (IVa + b und IVc) (bistriäre Form des Calcarinatypus nach BRODMANN), die Prägnanz der VI. Schicht und die Schmalheit und Verschmelzung der II. und III. Schicht.

In der Area occipitalis ist die III. Schicht sehr breit und in zwei Unterschichten (IIIa und IIIb) differenziert, wobei nur die Unterschicht IIIb große Pyramidenzellen aufweist.

Dagegen zeigt die Area praecoccipitalis keine spezifischen Besonderheiten, außer der hellen kleinzelligen IIIa und einzelnen sehr großen Pyramidenzellen in der V.

3. Die Areae striata, occipitalis und praecoccipitalis haben im Katzengehirn folgenden Sitz und Lagebeziehungen: Die Area striata nimmt auf der medialen Hemisphärenfläche den Gyrus splenialis, suprasplenialis, postsplenialis und auf der Konvexität einen medialen Streifen des Gyrus lateralis und den Gyrus postlateralis ein. Die Area occipitalis befindet sich nur auf der Konvexität in der Mitte des Gyrus lateralis, direkt lateral an die Area striata anschließend, und erstreckt sich in den Furchengrund des Sulcus postlateralis. Die Area praecoccipitalis umgibt sowohl die Area striata als auch die Area occipitalis. Sie besetzt die mediale Wand und den Grund des Sulcus lateralis sowie den Grund des Sulcus splenialis, oft aber auch einen Teil des Gyrus suprasplenialis posterior.

4. Die Gyri lateralis und postlateralis zeigen makroskopisch Variationen, die in vier Haupttypen eingeteilt werden. Der häufigste Typ I besitzt einen Gyrus lateralis ohne Längsfurche. Beim II. Typ, der eine tiefe zusätzliche Längsfurche (Sulcus accessorius intralateralis) im Gyrus lateralis aufweist, erscheint die Area occipitalis an der Oberfläche schmäler, obwohl die absolute Breite der Area occipitalis infolge ihrer Ausdehnung in dieser Furche gleich ist wie bei den Fällen ohne zusätzliche Furche.

5. Die Topographie der Areae striata, occipitalis und praecoccipitalis hat im Katzenhirn folgende Besonderheiten: 1. die Area striata breitet sich weiter rostralwärts aus, 2. die Area occipitalis befindet sich nur auf der Konvexität und 3. die Area praecoccipitalis umgibt die Areae striata und occipitalis kontinuierlich.

6. Die Besonderheiten der Lageverhältnisse der Areae striata und occipitalis, die anders sind als meist angenommen, sollten bei physiologischen und mikrophysiologischen Untersuchungen berücksichtigt

werden. Der auffällige Faserreichtum und die starke Differenzierung der Area occipitalis wird im Zusammenhang mit der Frage des Rindenfeldes der optischen Wahrnehmung hervorgehoben.

Literatur

- ADRIANOV, O. S., u. T. A. MERING: Atlas des Hundegehirns (russ.). Moskau: Medgis 1959.
- ALOUF, I.: Die vergleichende Cytoarchitektonik der Area striata. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **38**, 5—41 (1929).
- BECK, E.: Der Occipitallappen des Affen und des Menschen. I. Teil. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **46**, 193—323 (1934).
- BECHTEREW, W. v.: Über das corticale Sehzentrum. *Msch. Psychiat. Neurol.* **10**, 432—437 (1901).
- BISHOP, G. H., and J. L. O'LEARY: Potential records from the optic cortex of the cat. *J. Neurophysiol.* **1**, 391—404 (1939).
- BOLTON, J. S.: The exact histological localization of the visual area of the human cerebral cortex. *Phil. Trans. B* **193**, 165 (1900).
- BRODMANN, K.: Beiträge zur histologischen Lokalisation der Großhirnrinde. II. Mitt. Der Calcarinatypus. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **2**, 133—159 (1903).
- BRODMANN, K.: Über den allgemeinen Bauplan des Cortex pallii bei den Mammaliern und zwei homologe Rindenfelder im Besonderen. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **6**, 275—400 (1906).
- BRODMANN, K.: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Leipzig: Joh. Ambr. Barth. 1909.
- CAMPBELL, A. W.: Histological studies on the localisation of cerebral function. Cambridge: University Press 1905.
- CHOW, K. L.: A retrograde cell degeneration study of the cortical projection field of the pulvinar in the monkey. *J. comp. Neurol.* **93**, 313—340 (1950).
- CLARK, W. E. LE GROS: The visual cortex of the primates. *J. Anat. (Lond.)* **59**, 350—357 (1925).
- DE CRINTIS, M.: Anatomie der Sehrinde. Berlin: Springer 1938.
- EVARTS, E. V.: Effect of ablation of prestriate cortex on auditory-visual association in monkey. *J. Neurophysiol.* **15**, 191—200 (1952).
- FILIMONOFF, I. N.: Über die Variabilität der Großhirnrindenstruktur. II. Regio occipitalis beim erwachsenen Menschen. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **44**, 1—96 (1932).
- FLATAU, E., u. L. JACOBSON: Handbuch der Anatomie und vergleichende Anatomie des Zentralnervensystems der Säugetiere. Leipzig und Berlin 1899.
- GUREWITSCH, M., u. G. BYCHOWSKY: Zur Architektonik der Hirnrinde (Isocortex) des Hundes. *J. Psychol. u. Neur.* **35**, 283—312 (1928).
- HASSLER, R.: Über die bei der optischen Wahrnehmung beteiligten Hirnsysteme. *Zbl. ges. Neurol. Psychiat.* **112**, 152 (1951).
- JUNG, R.: Coordination of specific and nonspecific afferent impulses at single neurons of the visual cortex. In: Henry Ford Hosp. Int. Symp.: Reticular Formation of the Brain, pp. 423—434. Boston, Little Brown and Co. 1958.
- KLEMPIN, DR.: Über die Architektonik der Großhirnrinde des Hundes. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **26**, 229—249 (1921).
- KÖPPEN, M., u. S. LÖWENSTEIN: Studien über den Zellbau der Großhirnrinde bei den Ungulaten und Karnivoren und über die Bedeutung einiger Furchen. *Msch. Psychiat. Neurol.* **18**, 481—509 (1905).

- KORNMÜLLER, A. E.: Bioelektrische Erscheinungen architektonischer Felder. Eine Methode der Lokalisation auf der Großhirnrinde. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* **130**, 44—60 (1933).
- LUNGWITZ, W.: Zur myeloarchitektonischen Untergliederung der menschlichen Area praecoccipitalis (Area 19 Brodmann). *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **47**, 607 bis 638 (1937).
- MARSHALL, W. H., S. A. TALBOT and H. W. ADES: Cortical response of the anaesthetized cat to gross photic and electrical afferent stimulation. *J. Neurophysiol.* **6**, 1—15 (1943).
- MINKOWSKI, M.: Zur Physiologie der kortikalen Sehsphäre. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **141**, 171—327 (1911).
- MINKOWSKI, M.: Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen der Großhirnrinde und der Netzhaut zu den primären optischen Zentren, besonders zum Corpus geniculatum externum. *Arb. Hirnanat. Inst. Zürich* **7**, 255—362 (1913).
- NGOWYANG, G.: Structural variations of the visual cortex in primates. *J. comp. Neurol.* **67**, 89—107 (1937).
- O'LEARY, J. L.: Structure of the area striata of the cat. *J. comp. Neurol.* **75**, 131—164 (1941).
- O'LEARY, J. L., and G. H. BISHOP: The optically excitable cortex of the rabbit. *J. comp. Neurol.* **68**, 423—477 (1938).
- POLJAK, S.: Die Verbindungen der Area striata bei der Katze und deren funktionelle Bedeutung. *Z. ges. Psychiat.* **100**, 545—563 (1926).
- POLJAK, S.: An experimental study of the association, callosal and projection fibers of the cerebral cortex of the cat. *J. comp. Neurol.* **44**, 197—258 (1927).
- POLJAK, S.: The vertebrate visual system. Chicago: University of Chicago Press 1957.
- RAMON Y CAJAL, S.: Studien über die Sehrinde der Katze. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **29**, 161—181 (1923).
- SCHLAPP, M.: Der Zellenbau der Großhirnrinde des Affen. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **30**, 583—607 (1898).
- SHOLL, D. A.: The organization of the visual cortex in the cat. *J. Anat. (Lond.)* **89**, 33—46 (1955).
- SMITH, G. ELLIOT: The morphology of the occipital region of the cerebral hemisphere in man and apes. *Anat. Anz.* **24**, 436—451 (1904).
- THOMPSON, J. M., C. N. WOOLSEY and S. TALBOT: Visual areas I and II of cerebral cortex of rabbit. *J. Neurophysiol.* **18**, 277—288 (1950).
- VOGT, M.: Über fokale Besonderheiten der Area occipitalis im cytoarchitektonischen Bilde. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **39**, 506—510 (1929).
- VOGT, O.: Zur anatomischen Gliederung des Cortex cerebri. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **2**, 160—180 (1903).
- WINKLER, C., and A. POTTER: An anatomical guide to experimental researches on the cat's brain. Amsterdam: W. Versluys 1914.
- ZUNINO, G.: Die myeloarchitektonische Differenzierung der Großhirnrinde beim Kaninchen (*Lepus caniculus*). *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **14**, 38—70 (1909).

Prof. Dr. R. HASSSLER,

Max Planck-Institut für Hirnforschung, Neuro-anatomische Abteilung
78 Freiburg i. Br., Eisenbahnstr. 2

Prof. Dr. R. OTSUKA,
Neuropsychiatrische Klinik der Universität Kanazawa, Japan