

Aus dem Physiologischen Institut der Freien Universität Berlin und der Abteilung
für klinische Neurophysiologie der Universität Freiburg i. Br.

Neurophysiologische Grundlagen des Binocularsehens

Von

O.-J. GRÜSSER und U. GRÜSSER-CORNEHLS

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 20. August 1965)

Wird von einem Menschen mit ungestörtem binocularen Sehvermögen ein Objekt im Schraum fixiert, so sieht er mit *zwei* Augen *ein* Ding. Die Physiologen haben sich seit PANUM (1858) daran gewöhnt, zu sagen, daß dies so sei, „weil“ das Bild des entsprechenden Objekts auf „korrespondierende Netzhautbezirke beider Augen“ fallen würde. PANUM zeigte, daß geringfügige Verschiebungen eines Netzhautbildes aus der „normalen Lage“ beim beidäugigen Sehen nicht unmittelbar zu subjektiven Doppelbildern führen, sondern daß die Verschiebung einen bestimmten Wert überschreiten muß, ehe Doppelbilder wahrgenommen werden. Treten im Bereich des schärfsten Sehens Doppelbilder auf, so sind diese für die visuelle Informationsaufnahme sehr störend, da wechselseitige Löschungsphänomene („Wettstreit der Sehfelder“) auftreten. Auf der anderen Seite müßten beim normalen Sehen aus geometrisch-optischen Gründen ständig störende Doppelbilder auftreten von all jenen Sehdingen, die außerhalb der Horopterfläche liegen. Dies ist jedoch nicht der Fall (siehe HERING 1920).

Bei Patienten mit *kongenitalem Strabismus* fallen die Bilder eines Objekts auf nichtkorrespondierende Netzhautbezirke. Bei solchen Patienten kann man in der Regel eine mehr oder weniger ausgeprägte Unterdrückung der Wahrnehmung des auf eine Netzhaut fallenden Bildes feststellen. Dafür hat HARMS (1938) die sehr treffende Bezeichnung „*Hemmungsamblyopie*“ geprägt.

Alle diese Beobachtungen lassen den Schluß zu, daß es im zentralen visuellen System für das Binocularsehen mindestens zwei verschiedene physiologische Prozesse gibt, einen für die *binoculare Integration*, den anderen für den *binocularen Wettstreit*. Wir haben an Katzen mit Hilfe der Mikroelektrodentechnik versucht, einen Einblick in diese binocularen Mechanismen im zentralen Sehsystem zu bekommen.

Anatomische Vorbedingungen

Zur Untersuchung der neurophysiologischen Grundlagen des binocularen Sehens sind Katzen nützliche Tiere, da sie ein sehr gutes stereoskopisches Sehen haben. Neuroanatomische Befunde (z. B. CAJAL 1922; O'LEARY 1941; SHOLL 1953,

1955; POLYAK 1957) machen eine ausgedehnte binoculare Integration im visuellen Cortex der Katze wahrscheinlich.

Im Chiasma opticum kreuzen etwa 60% der Opticusfasern zur kontralateralen Seite, während 40%, ipsilateral zum Geniculatum laterale bzw. zu den vorderen Corpora quadrigemina ziehen.

Das Geniculatum lat. der Katze hat eine Schichtung in drei Hauptschichten. Die kontralateralen Opticusfasern endigen getrennt in zwei, die ipsilateralen Opticusfasern endigen in einer dieser drei Zellschichten (z. B. MINKOWSKI 1920; O'LEARY 1940). Zwischen den Hauptschichten des Geniculatum lat. finden sich große Nervenzellen (nucleus interlaminaris medialis und centralis von THUMA 1928), an denen Opticusfasern vom ipsilateralen und kontralateralen Auge gemeinsam endigen (HAYHOW 1958). Insgesamt ergeben die anatomischen Untersuchungen jedoch, daß die überwiegende Mehrheit der Opticusfasern vom ipsilateralen bzw. kontralateralen Auge im Geniculatum noch getrennt verschaltet werden und die eigentliche binoculare Integration vorwiegend in den verschiedenen Schichten der Area 17 erfolgt.

Bei den Primaten und beim Menschen ist die getrennte Endigung von Fasern aus dem ipsilateralen bzw. kontralateralen Auge im Geniculatum lat. ebenfalls histologisch nachgewiesen. In den Schichten 1, 4, 6 des 6schichtigen Geniculatum lat. endigen die Fasern aus dem kontralateralen Sehnerven, in den Schichten 2, 3, 5 jene aus dem ipsilateralen Sehnerven (z. B. MINKOWSKI 1920; BALADO u. FRANKE 1924; LE GROS CLARK 1932, 1941; CHAKO 1948; GLEES u. LE GROS CLARK 1941). Das afferente visuelle System der Katze kann also als vereinfachtes Modell im Vergleich zum menschlichen Sehssystem bei binocularen Fragestellungen dienen.

Methodik

Mit Glasmikroelektroden, die einen Spitzendurchmesser zwischen 0,5 und 1 μ hatten, wurden die Aktionspotentiale von einzelnen Nervenzellen der Sehrinde (Area 17), der Sehstrahlung, des Geniculatum lat. und des Sehnerven von Katzen registriert. Die Tiere waren in encéphale isolé Präparation, curarisiert und künstlich beatmet. Augenbewegungen wurden durch Curare unterdrückt, was durch eine Elektronystagmogrammregistrierung kontrolliert wurde. Über die in Augenhöhe liegenden

Elektronystagmogrammelektroden wurde gleichzeitig ein abgeschwächtes Elektroretinogramm registriert.

Zur Lichtreizung wurde jedes Auge getrennt mit diffusem Licht belichtet. Dazu wurde ein elektronisch gesteuertes binoculare Lichtreizgerät

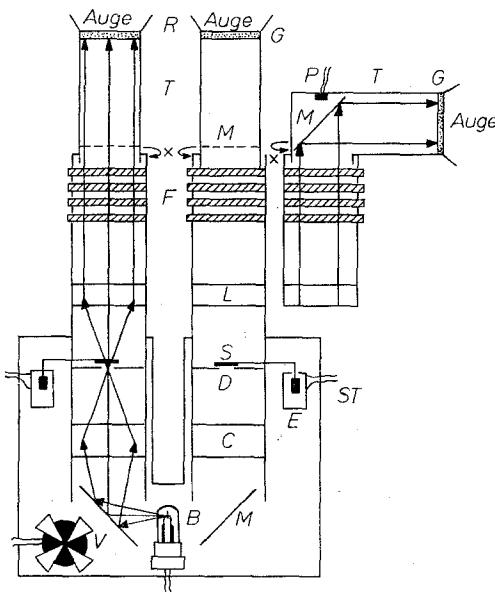


Abb. 1. Schema des binocularen Lichtreizgerätes. *B* Lichtquelle, eine 6 V, 17 A Wolframbandlampe; *C* Kondensor; *M* Spiegel, *D* Lochblende; *E* Elektromagnet zur Bewegung des Verschlusses; *S, ST* Anschlüsse zum elektronischen Steuergerät; *L* Linsen; *F* Filter und Graukeile; *P* Photozelle; *G* Mattglasplatte vor dem Auge; *T* Schwenkbarer Tubus; *V* Ventilator; *R* Gummiringe, die Streulicht zum anderen Auge verhindern

benutzt. Das Schema des binocularen Lichtreizgerätes (CORNEHLS u. GRÜSSER 1959) ist in Abb. 1 gezeigt. Die Beleuchtungsstärke der Mattscheibe vor jedem Auge konnte durch Filter und Graukeile für jedes Auge unabhängig variiert werden. Der Abstand der Mattscheibe von der Cornea betrug 3–4 mm. Durch ein elektronisches Steuengerät wurden die Verschlüsse unabhängig voneinander ein- und ausgeschaltet, die Frequenz der Lichtreize war bei einem 1:1 Hell-Dunkelverhältnis von 0,5 bis zu 70 sec⁻¹ beliebig regelbar.

Folgende Reizkombinationen waren möglich:

1. Monoculare Belichtung eines Auges mit Lichtreizen wechselnder Frequenz bei gleichzeitiger Dunkelheit oder gleichzeitiger Dauerbelichtung des anderen Auges.
2. Binoculare Belichtung mit variabler Reizfrequenz; synchron für beide Augen, alternierende Lichtreize, beliebige Phasenverschiebung und verschiedene Reizfrequenzen für beide Augen.
3. Binoculare Belichtung wie unter 2., jedoch mit verschiedener Beleuchtungsstärke für beide Augen.

Für die im folgenden geschilderten Resultate wurden 87 Neurone aus dem Geniculatum lat., 141 Neurone aus der Sehstrahlung und 292 Neurone aus dem primären visuellen Cortex verwertet.

Ergebnisse

A. Die Signalentstehung in der Netzhaut

Zum Verständnis der Resultate über die binoculare Integration im zentralen visuellen System ist ein kurzer Blick auf die Signalentstehung in der Netzhaut notwendig (Abb. 2). Die Netzhaut enthält (in zentripetaler Richtung gerechnet) die Neurone 1–3. Ordnung des afferenten visuellen Systems. In den Rezeptoren der Katzenretina entsteht bei Belichtung ein intensitätsabhängiges Receptorpotential (R-Potential), das durch intraretinale Ableitung mit ultrafeinen Mikropipetten abgegriffen werden kann (GRÜSSER 1957, 1960; MOTOKAWA u. Mitarb. 1957; BROWN u. WIESEL 1959). Die Amplitude des R-Potentials, das die für die Receptorpotentiale typischen Einschwingvorgänge zeigt, ist näherungsweise proportional dem Logarithmus der Beleuchtungsstärke.

In der bipolaren Schicht wird das Receptorpotential wahrscheinlich umgesetzt in Nervenzellentladungen, wobei sich wie in der folgenden Ganglienzellschicht der Netzhaut zwei Typen von Nervenzellen unterscheiden lassen: *on-Zentrum-Neurone* und *off-Zentrum-Neurone*. Bei Belichtung mit kleinen Lichtpunkten haben die *on-Zentrum-Neurone* ein erregendes Feldzentrum und eine hemmende Peripherie, während die *off-Zentrum-Neurone* ein hemmendes Feldzentrum und eine erregende Feldperipherie haben (z. B. KUFFLER 1953; BAUMGARTNER 1961). Da unsere Untersuchungen mit diffusen Lichtreizen durchgeführt wurden, die retinale Feldorganisation also nicht berücksichtigt wurde, sprechen wir im folgenden kurz von *on-Neuronen* und *off-Neuronen*.

Im Entladungsmuster der *on-* und *off-Zentrum-Neurone* wird alle Information, die von der Netzhaut ins zentrale Nervensystem gelangt,

codiert. Eine andere Informationsübertragung zwischen Auge und zentralem Nervensystem ist nicht bekannt (Lit. siehe GRANIT 1955).

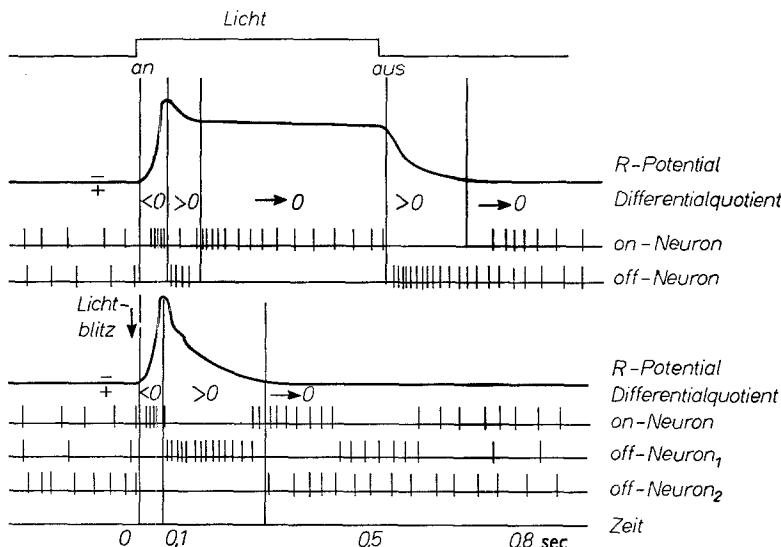


Abb. 2. Zeitliche Beziehung zwischen dem receptorabhängigen R-Potential und den retinalen Neuronen (on- und off-System) bei Dauerlicht und einem kurzen Lichtblitz (aus GRÜSSER 1961). Die rhythmischen Entladungsmuster nach dem Lichtblitz haben keine Entsprechung im R-Potential. Auf Dauerlicht und in den ersten Phasen nach einem Lichtblitz werden die on-Neurone aktiviert, wenn der Differentialquotient des R-Potentials negativ ist, gehemmt, wenn er positiv ist. Die off-Neurone verhalten sich umgekehrt. Hemmung und Erregung sind immer relativ zum vorausgehenden Aktivierungsgrad. Einige off-Neurone (off₂) werden nach Lichtblitzen erst dann aktiviert, wenn das R-Potential wieder etwa das Ruhepotential erreicht hat. Neben dem Differentialquotienten lässt sich (vor allem im „steady-state“) auch eine Beziehung zwischen der Höhe des R-Potentials und der Aktivierung der on-Neurone bzw. Hemmung der off-Neurone finden

B. Erregungsverarbeitung im Geniculatum laterale

Die Geniculatumzellen sind im afferenten visuellen System Neurone 4. Ordnung. Im Geniculatum lat. fand sich eine überwiegend *monocular Beeinflussung* der Entladungsmuster. 90% der Geniculatum-Neurone wurden nur durch ein Auge aktiviert (GRÜSSER u. SAUR 1960). Hierbei ließen sich wiederum zwei Klassen feststellen: on-Zentrum-Neurone und off-Zentrum-Neurone. Etwa 10% der Geniculatum-Neurone ließen einen *binocularen Einfluß* erkennen, wobei vorwiegend ein Auge aktivierend, das andere Auge hemmend wirkte. Möglicherweise handelt es sich bei den binocular beeinflußten Geniculatum-Neuronen um Registrierungen von Nervenzellen, die zwischen den drei Hauptschichten des Geniculatum lat. der Katze liegen. Vergleichende Ableitungen von den Axonen der Geniculatum-Neurone in der Sehstrahlung (141 Neurone, Abb. 4, Tab. 1) zeigten, daß mit unseren Methoden in der Sehstrahlung nur Axone von monocular beeinflußbaren Geniculatum-Neuronen registrierbar waren.

Auch nach den Makroelektroden-Registrierungen von BREMER (1964, weitere Literatur siehe dort) ist eine gewisse binoculare Integration im Geniculatum der Katze wahrscheinlich.

C. Binoculare Integration im visuellen Cortex

Im visuellen Cortex fanden wir 6 Neuronen-Klassen mit verschiedener binocularer Integration (Tab. 1, siehe auch HUBEL u. WIESEL 1961, 1962; BURNS u. Mitarb. 1960; GRÜSSER-CORNEHLS u. GRÜSSER 1961; GRÜSSER 1963).

a) mo₁-Klasse. 14 von 292 corticalen Neuronen waren „rein“ monocular aktiviert. Hierbei wurden 12 Neurone durch das kontralaterale Auge, 2 durch das ipsilaterale Auge aktiviert. 8 waren *on-Neurone* (B), 6 *off-Neurone* (D). Die Versuche weisen darauf hin, daß es (wahrscheinlich in der histologischen Schicht IV) auch im visuellen Cortex noch eine reine monocular Repräsentation gibt. Das starke Überwiegen von kontralateralen aktivierten Neuronen (12:2) legt jedoch den Schluß nahe, daß diese rein monocular Informationsverarbeitung möglicherweise jenem Teil des temporalen Gesichtsfeldes zugeordnet ist, der aus geometrisch-optischen Gründen monocular ist. Untersuchungen mit Lichtpunkten und perimetrischer Bestimmung könnten diese Frage klären.

b) mo₂-Klasse (monocular Dominanz). Die erste Stufe der binocularen Integration im visuellen Cortex wird durch diese Klasse repräsentiert. Diese Neurone werden als *typische on- oder off-Neurone* durch Lichtreizung des „dominanteren“ Auges aktiviert. Licht- oder Dunkelreizung des „nicht-dominanteren“ Auges löste eine variable *Hemmphase* von 40—350 msec Dauer aus, die bei „Licht-an“ meist regelmäßiger als bei „Licht-aus“ beobachtet wurde. Synchronre Belichtung beider Augen ergab den gleichen Reaktionstyp wie Belichtung des dominanten Auges, jedoch war die mittlere Entladungsrate während der Aktivierungsphasen im Vergleich zu monocularer Belichtung des dominanten Auges signifikant reduziert. Diese Reduktion ist durch einen inhibitorischen Einfluß des nicht-dominanten Auges bedingt. Auch mit alternierender oder phasenverschobener Belichtung wurde der hemmende Einfluß des nicht-dominanten Auges gefunden (Abb. 3). Die Abb. 4c zeigt für das Kollektiv der mo₂-Neurone den hemmenden Einfluß des nicht dominanten Auges auf die binocular Reaktion.

Von 162 Neuronen der mo₂-Klasse war für 83 das ipsilaterale Auge, für 79 das kontralaterale Auge dominant. 74 gehörten zur lichtaktivierten B-Gruppe der on-Neurone, 88 zur dunkelaktivierten D-Gruppe der off-Neurone. Die 74 on-Neurone (B) können in der ursprünglichen Nomenklatur von JUNG u. Mitarb. (1952) und JUNG (1961 a, b) als *BC-Neurone*, die 88 off-Neurone (D) als *DC-Neurone* bezeichnet werden. Vom dominanten Auge ergibt sich eine Aktivierung bei Belichtung

(B-System) bzw. bei Verdunkelung (D-System), während das nicht-dominante Auge entsprechend dem C-Typ von JUNG u. Mitarb. (1957) bei Belichtung und Verdunkelung eine Hemmphase auslöst. Auch bei binocularer *elektrischer Reizung der Sehnerven* konnten die Neurone der

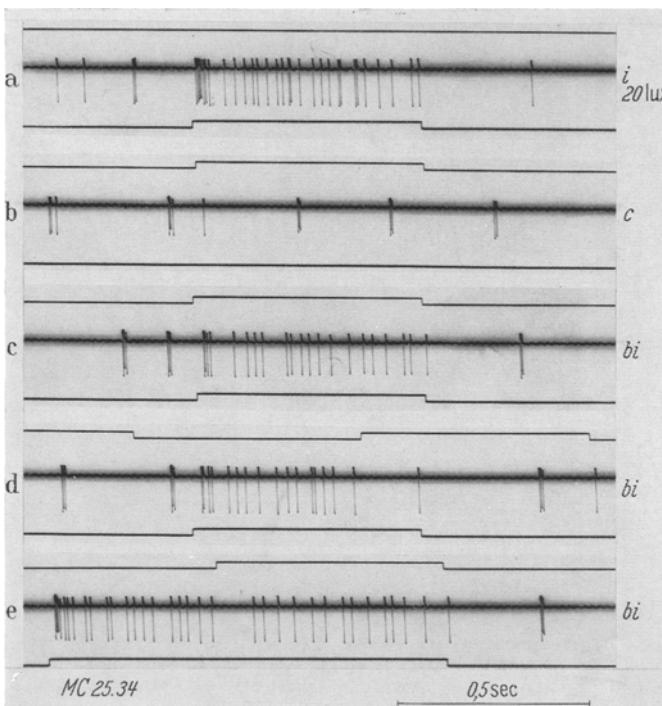


Abb. 3a—e. mo_2 -Neuron (on-Typ) im primären visuellen Cortex. Demonstration des Hemmeffektes der Belichtung des nicht-dominanten Auges mit Hilfe phasenverschobener Lichtreize. a Belichtung des dominanten Auges; b des nicht-dominanten Auges; c binoculare Belichtung. Deutliche Verminderung der Aktivierung im Vergleich zu a. d und e phasenverschobene Lichtreize. Hemmeffekt bei Beginn und nach Ende der Belichtung des nicht-dominanten Auges. Wie in den folgenden Abbildungen bedeutet ein Ausschlag der Photozellen nach oben „Licht-an“

mo_2 -Klasse durch Opticusreizung des dominanten Auges primär aktiviert, durch Opticusreizung des nicht-dominanten Auges primär gehemmt werden. Messung der Latenzzeiten der Neurone der mo_2 -Klasse nach elektrischer Opticusreizung (2,1—4,5 msec) bzw. elektrischer Radiatoreizung (0,4—1,0 msec) weisen darauf hin, daß die Neurone der mo_2 -Klasse innerhalb des afferenten visuellen Systems vorwiegend Neurone 5. Ordnung sind, also direkt von Afferenzen der Geniculatum-Neurone versorgt werden. Die unten beschriebenen drei Klassen höherer binocularer Integration dagegen sind Neurone 6. oder höherer Ordnung.

Auf längere Lichtreize reagierten die on- oder off-Neurone der mo_2 -Klasse in der Regel mit einer phasisch-tonischen Aktivierung. Zwischen 0,05 und 650 Lux war das Entladungsmuster beleuchtungsstarkenabhängig:

1. Die Latenzzeit der on- oder off-Aktivierungsphase nahm mit steigender Beleuchtungsstärke ab.
 2. Die durchschnittliche Entladungsrate während der Aktivierungsphase nahm zu.

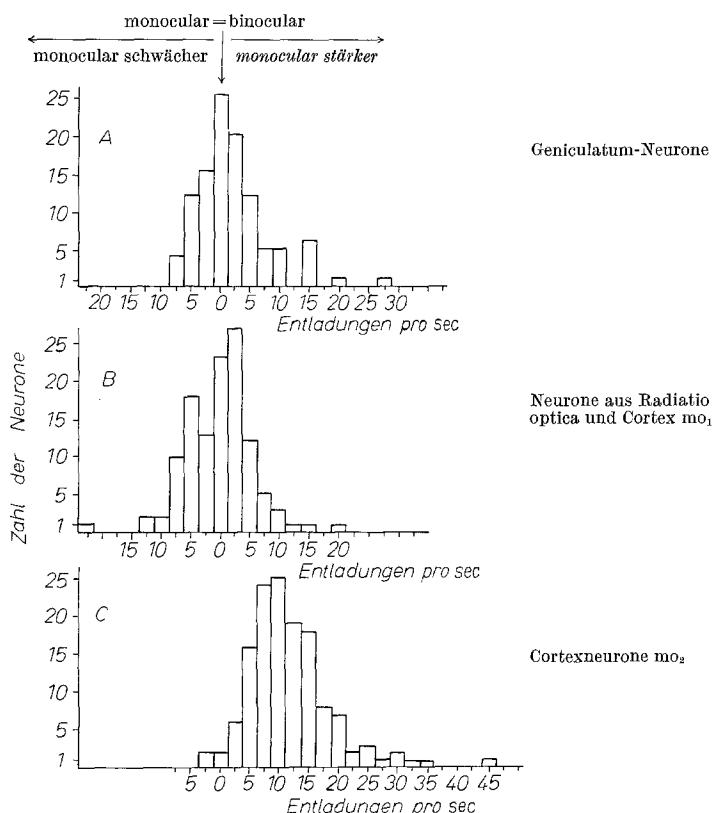


Abb. 4. Verteilung der mittleren Differenz der Entladungsrate (Abszisse) für jeweils zehn Reaktionen bei monoculärer Belichtung des dominanten Auges und zehn Reaktionen bei binocularer synchroner Belichtung. Ordinate: Zahl der Neurone. *A* Geniculatumneurone; *B* 103 Neurone aus der Sehstrahlung und 14 mo₊-Neurone aus dem primären visuellen Cortex. *C* mo₊-Neurone aus dem visuellen Cortex. Auf der Abszisse ist die mittlere Differenz der Entladungszahl in den ersten 200 msec des aktivierenden Reizwechsels für je zehn Reize bei monoculärer Belichtung und bei binocularer Belichtung aufgetragen. Ist die monoculare Aktivierung stärker als die binoculare Aktivierung, so liegen die Werte rechts von dem 0-Wert. Auf Grund der zufälligen Variation ist bei fehlender binocularer Beeinflussung eine Streuung um den Mittelwert 0 zu erwarten. Dies trifft für 90% der Geniculatumneurone und für die Neurone der Sehstrahlung zu. Die Verschiebung des Mittelwertes für die mo₊-Neurone des visuellen Cortex nach rechts zeigt den mittleren hemmenden Einfluß des nicht-dominanten Auges auf das ganze Neuronenkollektiv an

3. Mit steigender Beleuchtungsstärke verkürzte sich die Dauer der kurzen Hemmungsphase der off-Neurone und die „postinhibitorische on-Aktivierung“ war kürzer, jedoch nahm die Entladungsrate in der postinhibitorischen on-Aktivierungsphase mit steigender Beleuchtungsstärke zu.

Tabelle 1. *Verteilung der verschiedenen Neuronenklassen in der Sehstrahlung und im visuellen Cortex¹*

		Effektives oder dominantes Auge		Summe
		ipsilateral	kontralateral	
<i>Sehstrahlung</i>				
mo ₁ -Klasse	B on-Aktivierung	31	47	78
	D off-Aktivierung	22	41	63
		53	88	141
<i>Visueller Cortex</i>				
mo ₁ -Klasse	B on-Aktivierung	2	6	8
	D off-Aktivierung	0	6	6
		2	12	14
mo ₂ -Klasse	B on-Aktivierung	43	31	74
	D off-Aktivierung	40	48	88
		83	79	162
bi ₁ -Klasse			30	
bi ₂ -Klasse			30	
bi ₃ -Klasse	C on-off-Hemmung	26		86
A-Klasse		30		30
Alle corticalen Neurone				292

¹ Die zahlenmäßige Verteilung von neuronalen Reaktionstypen in einer Mikroelektrodenversuchsserie läßt keinen Rückschluß über die „wirkliche“ Verteilung in der untersuchten Gehirnstruktur zu. Je nach Mikroelektrodenart werden Nervenzellen bestimmter Größe oder Zellen aus Schichten bestimmter Zelldichte bevorzugt registriert. Die große Zahl der auf diffuses Licht reagierenden Neurone ist dadurch bedingt, daß die Zellen mit der Mikroelektrode unter diffuser, binocularer Flimmerlichtreizung gesucht wurden.

4. Im photopischen Helligkeitsbereich hatten die on-Neurone häufig eine gruppierte on-Aktivierung, die unter 0,1 Lux Beleuchtungsstärke nicht mehr festzustellen war.

Die mittlere Latenzzeit der Aktivierungsphase betrug für 80 on-Neurone der mo₂-Klasse bei 20 Lux Beleuchtungsstärke $25,6 \pm 2,8$ msec, für 69 off-Neurone der mo₂-Klasse $30,0 \pm 5,7$ msec.

Unter konstanten Adaptationsbedingungen war auf Lichtreize gleicher Beleuchtungsstärke für die Latenzzeiten der Aktivierungsphase eine zufällige Variation zwischen 3 und 8 msec festzustellen.

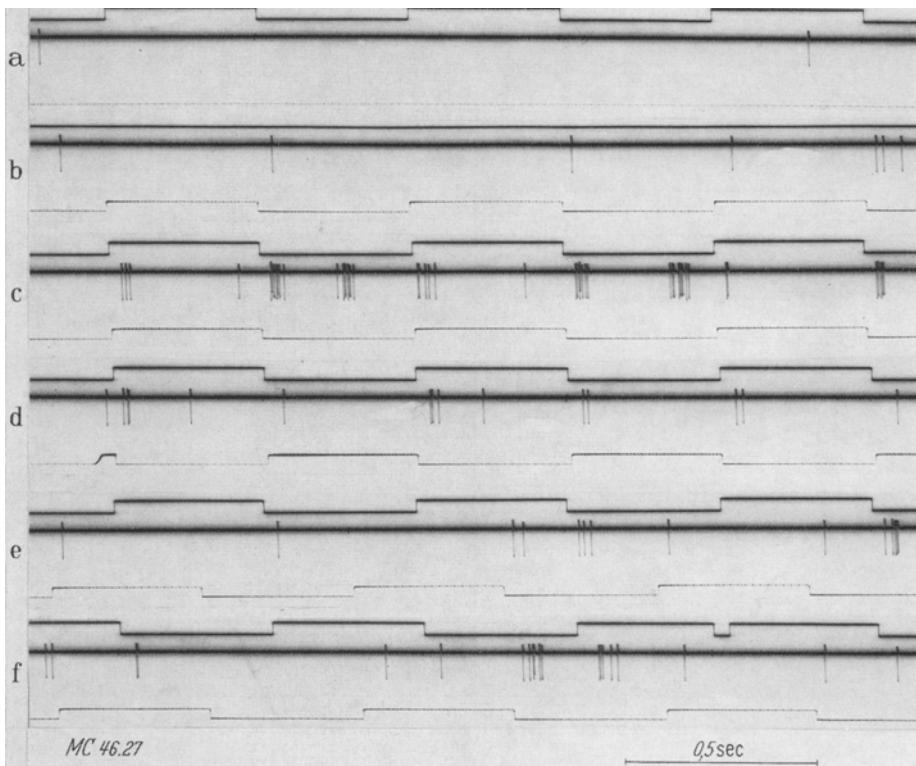


Abb. 5a—f. *bi₁-Neuron im primären visuellen Cortex.* a, b Keine oder nur schwache Reaktion bei monocularer Belichtung; a kontralaterales Auge; b ipsilaterales Auge; c ausgeprägte on-off-Reaktion bei binocularer synchroner Belichtung; d—f die binoculare Bahnung ist von der zeitlichen Verschiebung der binocularen Lichtreize zueinander abhängig

c) *bi₁-Klasse (binoculare Summation).* Die „binocular summierenden“ Neurone der bi₁-Klasse zeigten keine oder eine sehr schwache Reaktion bei monocularer Belichtung, jedoch eine ausgeprägte Aktivierung bei synchroner binocularer Lichtreizung (Abb. 5). Der Grad der binocularen Bahnung war eine Funktion der Phasenlage der Lichtreize für beide Augen und bei synchroner Lichtreizung am stärksten. Die mittlere Entladungsrate der bi₁-Neurone konnte durch die Änderung der Phasenbeziehung zwischen den binocularen Lichtreizen gesetzmäßig beeinflußt werden (Abb. 6).

Die Neurone der bi_1 -Klasse antworteten meistens mit kurzen, hochfrequenten Entladungsgruppen. Die fehlende oder schwache monocular Reaktion war nicht durch Erhöhung oder Abschwächung der Beleuchtungsstärke zu beeinflussen und die binoculare Bahnung nahm zwischen 1 und 650 Lux mit Erhöhung der Beleuchtungsstärke nur geringfügig zu. Synchrone binoculare Lichtreize von verschiedener Beleuchtungsstärke für beide Augen lösten jedoch eine geringere binoculare Bahnung aus, als binoculare Lichtreize der höheren Beleuchtungsstärke und eine stärkere Bahnung als binoculare, synchrone Lichtreize der niedrigeren Beleuchtungsstärke.

d) bi_2 -Klasse (binoculare Integration). Die „*binocular*“ integrierenden Neurone der b_2 -Klasse wurden monocular von jedem Auge aktiviert, entweder als on-, on-off- oder als off-Neurone. Der Reaktionstyp auf diffuse, monocular Belichtung konnte verschieden oder gleich für beide Augen sein. 13 Neurone reagierten auf monocular Reizung jedes Auges mit on-off-Antworten, 13 auf Belichtung des einen Auges mit off- oder on-off-Antworten, auf Belichtung des anderen Auges mit on-Antworten 4 Neurone zeigten bei Belichtung jedes Auges on-Antworten. Wie bei den Neuronen der mo_2 -Klasse fand sich eine Zunahme der Aktivierung mit Erhöhung der Beleuchtungsstärke, jedoch war die Korrelation zwischen Beleuchtungsstärke und Entladungsrate weniger eng als für die Neurone der mo_2 -Klasse. Einige bi_2 -Neurone zeigten keine regelmäßige Abhängigkeit des Entladungsmusters von der Beleuchtungsstärke (Abb. 7).

Der binoculare Reaktionstyp war bei Kenntnis der monocularen Reaktionsform voraussagbar. Hemmungs- und Erregungsphasen summieren sich jeweils mit umgekehrten Vorzeichen. Wurden durch binoculare Lichtreize zwei Aktivierungsphasen überlagert, so nahm die mittlere Entladungsrate im Vergleich zur monocularen Aktivierung zu. Wurde eine Aktivierungsphase von einem Auge mit einer Hemmungsphase vom anderen Auge überlagert, so nahm die Entladungsrate ab.

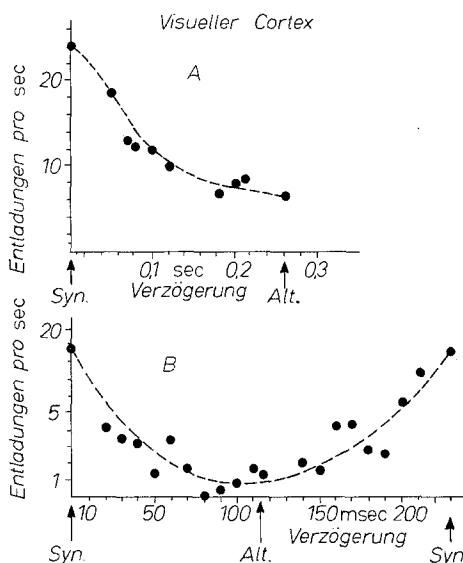


Abb. 6 A und B. *Zwei bi_1 -Neurone (A, B).* Abhängigkeit der mittleren Entladungsrate (Ordinate) von der zeitlichen Verschiebung (Abszisse) der binocularen Lichtreize (20 Lux). Aufgetragen ist auf der Abszisse die Verzögerung des ipsilateralen Lichtreizes gegen den kontralateralen. Hell-Dunkel-Perioden in A 520 msec; in B 230 msec

Bei einigen Neuronen war hierbei die Hemmung durch ein Auge so groß, daß die Erregung durch das andere Auge unterdrückt wurde.

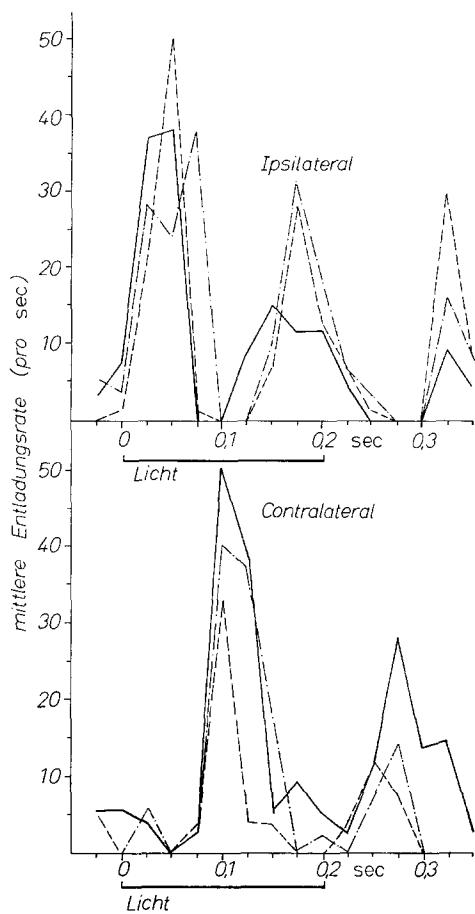


Abb. 7. bi_2 -Neuron im visuellen Cortex. Verschiedene Entladungsmuster bei monocularer Belichtung des ipsilateralen Auges und des kontralateralen Auges. Beleuchtungsstärken 5, 10 und 20 Lux. Dauer der Belichtung durch Querballen markiert. Ordinate: mittlere Entladungsrate aus 20 Reaktionen. Abszisse: Zeit. Bei Belichtung des kontralateralen Auges nimmt die Entladungsrate ab mit Abnahme der Beleuchtungsstärke. Für das ipsilaterale Auge besteht das entgegengesetzte Verhalten. —— 20 Lux; - - - 10 Lux; - - 5 Lux

Bei binocularer Überlagerung von zwei Hemmungsphasen war regelmäßig wiederum eine Hemmungsphase zu beobachten, in der wahrscheinlich der Grad der Hemmung ebenfalls höher war als bei monocularer Lichtreizung. Eine quantitative Messung dieser Hemmungszunahme war ohne einen dritten, aktivierenden Testreiz bei extracellulärer Registrierung natürlich nicht möglich.

Für die binoculare Summation von zwei Aktivierungsphasen (Abb. 8) galt regelmäßig, daß die binoculare Entladungsrate größer als jede einzelne monocularer Entladungsrate, jedoch kleiner als deren algebraische Summe war.

Bei binocularer elektrischer Opticusreizung wurden bi_2 -Neurone mit Latenzzeiten zwischen 3 und 9 msec aktiviert.

e) bi_3 -Klasse (binoculare Hemmung). Die Neurone dieser Klasse wurden durch monocular Belichtung jedes Auges bei „Licht-an“ und „Licht-aus“ gehemmt. Diese Reaktionsform entspricht also dem C-Typ von JUNG u. Mitarb. (1957). Die Dauer der Hemmungsperiode war sehr variabel (80—370 msec) und für jedes Auge in der Regel verschieden. Einige Neurone zeigten bei monocularer Belichtung nur eine sehr schwache Verminderung der spontanen Entladungsrate, bei

binocularer synchroner Belichtung jedoch deutliche on- und off-Hemmungen. Im Anschluß an die Hemmungsperioden war bei allen bi_3 -Neuronen eine geringe postinhibitorische Erhöhung der Entladungsrate zu beobachten.

f) A-Klasse. Nur 30 der insgesamt 292 registrierten Zellen aus der primären Sehrinde konnten durch die in den eigenen Versuchen benutzten großflächigen, diffusen Lichtreizen verschiedener Frequenz in ihrer spontanen Entladungsrate nicht beeinflußt werden. Bei diesen Zellen handelt es sich wahrscheinlich um spezialisierte Neurone, die entweder

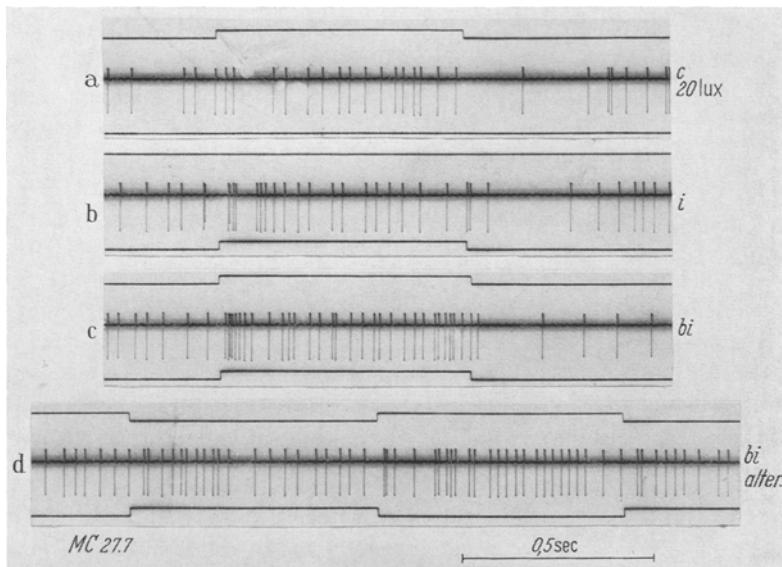


Abb. 8 a—d. *bi₂-Neuron* im visuellen Cortex, das bei monocularer Belichtung des kontralateralen a und des ipsilateralen Auges b als on-Neuron reagiert. Die on-Aktivierungsphasen summieren sich bei binocularer synchroner Belichtung c. Bei binocularer alternierender Belichtung d durchgehende Aktivierung durch die Lichtperioden beider Reize

nur auf kleine Lichtmuster und bewegte Lichtreize reagierten oder nicht-visuelle Funktionen haben (A-Neurone von JUNG u. Mitarb. 1952). Neurone, die nur auf richtungsbestimmte Muster oder nur auf bewegte visuelle Reize reagieren, wurden in den Untersuchungen von HÜBEL u. WIESEL (1959) und BAUMGARTNER u. BROWN (1964) beschrieben.

D. Deutung der Befunde für das Binocularsehen

In den Neuronen der *mo₂*-Klasse, die histologisch wahrscheinlich in der doppelten Rindenschicht 4 zu lokalisieren sind, wird die Information, die jedes Auge erhält, *getrennt* repräsentiert. In der einen Unterschicht sind die afferenten Impulse vom kontralateralen Auge dominant aktivierend, jene vom ipsilateralen Auge vorwiegend hemmend. In der anderen Unterschicht gilt das umgekehrte. Es werden also in der ersten Stufe der binocularen Integration im visuellen Cortex die auf beide Augen fallenden Bilder nochmals im Erregungsmuster „abgebildet“, wobei durch

hemmende Wechselwirkung zwischen den kontralateralen und den ipsilateralen mo_2 -Neuronen eine gewisse binoculare Steuerung erfolgt. Ist der Erregungszufluß aus einer Netzhautstelle eines Auges sehr viel stärker als aus dem korrespondierenden Areal der anderen, so kommt es zu einer Störung des Gleichgewichtes in den zwei Schichten der ersten binocularen Integration. Der hemmende Einfluß des nicht-dominanten Auges wird dann für eine Schicht unter Umständen stärker als der erregende Einfluß des dominanten Auges. Die Verarbeitung der Information von einem Auge muß dann also weitgehend unterdrückt sein. Ein solcher Zustand tritt z. B. ein, wenn von einem Auge ein kontrastreiches Bild, vom anderen ein kontrastarmes oder kontrastschwaches Bild gesehen wird. Für dieses physiologische Postulat gibt es eine psychologische Erfahrung. Dies ist die Dominanz einer kontrastreichen Figur über eine kontrastarme Figur beim Binocularsehen. Erreichen die Schicht der ersten binocularen Integration in der Sehrinde aus beiden Netzhäuten widersprüchliche, von Punkt zu Punkt jedoch für jedes Auge unabhängig wechselnde visuelle Informationen, so ist mit ständigen wechselseitigen Hemmungsvorgängen zwischen den beiden Klassen der mo_2 -Neurone zu rechnen. Das psychologische Korrelat für diese wechselseitige Hemmung ist der „Wettstreit der Sehfelder“. Ob für die Hemmung der mo_2 -Neurone eine Vorwärtshemmung (Hemmung durch Geniculatumafferrenzen) oder eine Rückwärtshemmung (Hemmung durch Kollateralen von mo_2 -Neuronen der anderen corticalen Schicht) besteht, läßt sich aus den bisherigen Versuchen nicht klären.

Für die Neurone der mo_2 -Klasse bleibt trotz hemmender binocularer Modifikation durch das nicht-dominante Auge ein Reaktionstyp erhalten, wie er schon im Auge vorkommt. Mit gutem Grund wurde bisher (JUNG u. MITARB. 1952, 1957; GRÜSSER 1956; GRÜSSER u. CREUTZFELDT 1957; GRÜSSER u. GRÜTZNER 1958; GRÜSSER u. SAUR 1960; GRÜSSER u. Mitarb. 1962; BAUMGARTNER 1961; HERZ u. Mitarb. 1963) angenommen, daß die Neurone im afferenten visuellen System die Hell-Dunkel-Information in zwei parallelen Systemen getrennt übertragen (B- und D-System, JUNG 1961). Der Informationsinhalt der B- oder on-Neurone des afferenten visuellen Systems bedeutet „heller“, jener der D- oder off-Neurone „dunkler“. Die Intensität der Information heller bzw. dunkler ist proportional der Entladungsraten der jeweiligen informationsübertragenden Systeme. Durch den Mechanismus der lateralen Hemmung sind die informationsübertragenden Systeme der on- und off-Neurone in der Lage, eine hinreichend gute Information der Bilder auf den beiden Netzhäuten in die Sehrinde zu vermitteln. Die laterale Hemmung bedingt eine Kontrastverschärfung (REICHARDT u. MACCINITIE 1962), welche die Abbildungseigenschaften des optischen Systems im Auge verbessert.

Für die weitere binoculare Integration der bi_1 -, bi_2 - und bi_3 -Klasse dagegen erscheint die Frage, ob der Informationsinhalt „heller“ oder „dunkler“ sei, weniger bedeutsam. Diesen Neuronen müssen komplexere Informationsinhalte zugeschrieben werden, z. B. stereoskopische Tiefe und ähnliches. Genaueres läßt sich erst aussagen, wenn die Reaktionsmuster dieser Neuronenklasse für Reizbedingungen, die dem freien Binocularsehen entsprechen, untersucht sind.

Bei den „binocular summierenden“ bi_1 -Neuronen im visuellen Cortex läßt sich durch Analyse der Reaktion bei monocularer und binocularer Belichtung mit verschiedener Phasenverzögerung der Belichtung beider Augen die funktionelle Bedeutung ermitteln. Die Abb. 7 zeigt, daß die durchschnittliche Entladungsrate der bi_1 -Neurone unter der Bedingung der binocularen Bahnung eine Funktion der *zeitlichen Verzögerung der binocularen Lichtreize* ist oder mit anderen Worten: die durchschnittliche Entladungsrate ist ein Maß der *binocularen Zeitdifferenz*. Zunächst überraschen Neurone, die im visuellen System bilaterale Zeitdifferenzen messen. Betrachtet man jedoch die Reizsituation bei freien Blickbewegungen im Raum, so bietet sich eine Erklärungsmöglichkeit an: Fixieren beide Augen ein Objekt im Sehraum, so fallen die Bilder aller Objekte im Sehraum, die hinreichend außerhalb des durch den Fixationspunkt bestimmten Horopters liegen, auf nichtkorrespondierende Netzhautbezirke. Bei willkürlichen oder unwillkürlichen Augenbewegungen zu einem neuen Fixierpunkt innerhalb oder außerhalb der vorausgehenden Horopterfläche wird ein außerhalb des Horopters liegendes Objekt aus geometrischen Gründen korrespondierende Netzhautfelder nacheinander erregen. Die zeitliche Differenz ist dabei — wiederum aus geometrischen Gründen — von der Winkelgeschwindigkeit der Augen und der Distanz eines gegebenen Objektes vom Horopter abhängig. Eine Messung der zeitlichen Differenz zwischen zwei gleichen Reizen korrespondierender Netzhautfelder beider Augen könnte daher für die Messung der Distanz eines bestimmten Objektes von der gerade eingestellten Horopterfläche von Bedeutung sein. Diese Erklärung würde den bi_1 -Neuronen im visuellen Cortex eine wichtige stereoskopische Funktion zuschreiben.

E. Binoculare Ungleichungen

Angenommen, die mittlere Aktivierung, die durch monocular Belichtung an einem corticalen Neuron von einem Auge hervorgerufen wird, sei M_i , die mittlere Aktivierung, die durch monocular Reizung des anderen Auges hervorgerufen wird, sei M_{ii} und die durchschnittliche Aktivierung bei binocularer synchroner Belichtung sei B , dann ergeben sich für die verschiedenen Möglichkeiten die folgenden vollständigen

Sätze von Ungleichungen:

$$M_i > B > M_{ii}; \quad M_i < B > M_{ii}; \quad M_i > B < M_{ii} \quad (1)$$

und

$$(M_i + M_{ii}) < B; \quad (M_i + M_{ii}) > B. \quad (2)$$

Diese Ungleichungen erlauben vier logisch mögliche Kombinationen, die in Tab. 2 dargestellt sind. Wie aus Tab. 2 hervorgeht, ist im visuellen Cortex unter den Bedingungen diffuser binocularer Lichtreizung jede dieser logisch möglichen Kombinationen durch eine Neuronenklasse repräsentiert. Dieser Befund weist darauf hin, daß für Reizung mit diffusen binocularen Lichtreizen mit unseren Untersuchungen alle möglichen binocularen Operationen erfaßt wurden. Eine weitere experimentelle Differenzierung ist natürlich mit gestalteten Lichtreizen anzunehmen.

Tabelle 2

	$M_i > B > M_{ii}$	$M_i < B > M_{ii}$	$M_i > B < M_i$
$(M_i + M_{ii}) > B$	mo_2	bi_2	bi_3
$(M_i + M_{ii}) < B$	log. unmögl.	bi_1	log. unmögl.

F. Psychophysische Korrelationen

Unter der Annahme ähnlicher binocularer Mechanismen im visuellen Cortex der höheren Säugetiere, die verhaltensphysiologisch ein gutes stereoskopisches Sehen haben, erscheint der Vergleich der Mikroelektrodenresultate aus dem visuellen System der Katze mit subjektiven sinnesphysiologischen Erfahrungen beim Menschen berechtigt. Für das Binocularsehen ergeben sich dann die folgenden psychophysischen Korrelationen, die an anderer Stelle (GRÜSSER-CORNEHLS u. GRÜSSER 1961; JUNG 1961) schon besprochen wurden.

Die *binoculare Rivalität* („Wettstreit der Sehfelder“) zeigt sich im hemmenden Einfluß des nicht-dominanten Auges für die mo_2 -Neurone und bei einigen bi_2 -Neuronen. Der hemmende Einfluß des nicht-dominanten Auges an mo_2 -Neuronen ist von der Stärke der retinalen Aktivierung abhängig und besonders stark mit Flimmerlicht. Im freien Binocularsehen kommen infolge der unwillkürlichen Augenrucke „Flimmerlichterregungen“ ständig entlang von Konturen vor, die damit im binocularen Wettstreit bei ungleichen Reizen für beide Augen ein Übergewicht erhalten. Man spricht dann von der Dominanz einer konturreichen Gestalt über eine konturarme im Wettstreit der Sehfelder.

Die relativ unabhängige Repräsentation der Bilder beider Augen in den beiden Schichten der corticalen mo_2 -Neurone, die möglicherweise, das sei hier als Hypothese bemerkt, mit den histologischen Schichten 4a und 4c entsprechend den Kleistschen Vorstellungen übereinstimmen,

kann noch in einem einfachen Experiment nachgeprüft werden. Wird z. B. durch zwei Rohre mit dem einen Auge eine Briefmarke, mit dem anderen ein 10-Pfennigstück auf korrespondierende Netzhautstellen unter tachistoskopischen Bedingungen angeschaut, dann sieht man nicht einen „Briefmarken-Pfennig“, sondern beide Gegenstände, d. h., der Informationsgehalt entspricht näherungsweise der Summe der einzelnen Informationen durch jedes Auge. Bei längerer binocularer Fixierung tritt dann die langsame Periodik der wechselseitigen binocularen Hemmung auf, man sieht entweder eine Briefmarke oder ein 10-Pfennigstück. Ein solches Verhalten ist zu erwarten, wenn monocular-dominante Systeme in Funktion treten, nicht jedoch, wenn nur Neurone aktiviert würden, die eine echte binoculare Konvergenz zeigen.

Der *Fechnersche Paradoxeffekt* (1861) läßt sich auf die einfache Formel bringen, daß die subjektive binoculare Helligkeit näherungsweise dem arithmetischen Mittel aus den beiden monocularen Helligkeiten entspricht. Nimmt man an, daß bei diffuser Belichtung die subjektive Helligkeit mit dem mittleren Erregungsniveau der lichtaktivierten B-Neurone in der mo_2 -Klasse der Sehrinde parallel geht, so läßt sich in der binocularen Verminderung der Entladungsfrequenz eine gewisse Analogie zum Fechnerschen Paradoxeffekt finden: Bei monocularer Belichtung werden im Vergleich zur binocularen Belichtung weniger Neurone, dafür aber stärker aktiviert. Die binoculare Belichtung erhöht die Zahl der aktivierten Neurone, vermindert jedoch ihre Entladungsraten, so daß das mittlere corticale Erregungsniveau nur wenig ansteigt. In den untersuchten Helligkeitsbereichen nimmt bei Verdoppelung der Beleuchtungsstärke die Entladungsraten der Neurone des B-Systems mit on-Antworten um 10—30% zu. Dies entspricht etwa der Zunahme der monocularen Aktivierung im Vergleich zur binocularen Aktivierung bei gleicher Beleuchtungsstärke. Die beiden dominanten Systeme reagieren bei binocularer Belichtung näherungsweise so, als ob monocular jedes Auge mit der halben Beleuchtungsstärke belichtet würde. Für die Neuronreaktionen bei verschiedenen Beleuchtungsstärken des linken und des rechten Auges gilt Analoges.

Schlußbemerkung

Beim Vergleich von neurophysiologischen Befunden an Säugetieren mit sinnesphysiologischen Resultaten am Menschen ist Vorsicht geboten, auch wenn vergleichbare Leistungen im Verhaltensversuch bei Mensch und Tier festzustellen sind. Die Integrationsleistung einzelner Nervenzellen im ZNS läßt sich jedoch nur bei Tieren untersuchen. Daher sind wir zum Verständnis der integrativen Funktion des menschlichen Gehirns auf die Deutung tierexperimenteller Befunde angewiesen. Die Resultate der Mikroelektrodenuntersuchungen am visuellen System von Katzen

haben bisher zahlreiche Analogien zu sinnesphysiologischen Wahrnehmungen beim Menschen ergeben (z. B. BAUMGARTNER 1961; GRÜSSER 1956; GRÜSSER u. GRÜSSER-CORNEHLS 1960; JUNG 1961; JUNG u. Mitarb. 1957). Die beschriebenen Versuche zur binocularen Integration im visuellen System der Katze sollen ein weiterer Baustein sein zum Verständnis der integrativen Leistung von Nervensystemen und als Grundlage eines Modells für die binoculare Integration im menschlichen Gehirn dienen. Die Art der Lichtreizung (diffuse, weiße Lichtreize) bedingt, daß unsere Ergebnisse nur ein unvollständiges Bild der binocularen Integration im zentralen Sehssystem ergeben können. Untersuchungen von HUBEL u. WIESEL (1959, 1961, 1962) zeigten, daß mit gestalteten Lichtreizen erheblich komplexere Reaktionsmuster an corticalen Neuronen auftreten. Es wird experimentell reizvoll sein, die binoculare Integration im visuellen Cortex der Katze unter Reizbedingungen zu untersuchen, die sich dem natürlichen Sehen im freien Raum annähern.

Zusammenfassung

Bei 48 Katzen (encéphale isolé Präparation) wurden Entladungsmuster von 141 Neuronen der Sehstrahlung und 292 Neuronen des primären visuellen Cortex (Area 17) mit KCl-Mikroelektroden registriert. Beide Augen wurden mit einem elektronisch gesteuerten, binocularen Lichtreizgerät mit diffusem weißen Licht gereizt (Abb. 1). Das Reizgerät ermöglichte eine synchrone, alternierende oder eine phasenverschobene Lichtreizung beider Augen. Die Frequenz war zwischen 0,5 und 70 Reizen pro sec beliebig variierbar.

An allen Neuronen, die aus der Sehstrahlung registriert wurden, konnten keine Zeichen einer binocularen Integration gefunden werden. Sie wurden in 2 Gruppen als lichtaktivierte on-Neurone (B-System) oder als dunkelaktivierte off-Neurone (D-System) entweder vom ipsilateralen oder vom kontralateralen Auge aktiviert. Bei der Katze kreuzen etwa 60% der Opticusfasern zur kontralateralen Seite; diese Tatsache dürfte das Überwiegen der kontralateral aktivierten Neurone in der Sehstrahlung bedingen (88:53).

In der primären Sehrinde wurden 6 verschiedene Neuronen-Klassen gefunden, die für die binoculare Integration unterschiedliche Operationen mit den Eingangssignalen aus der Sehstrahlung ausführten.

1. *Monoculare Neurone (mo₁-Klasse)*. Diese Neurone konnten durch Belichtung oder Verdunkelung eines Auges als on- oder off-Neurone aktiviert werden, während die Belichtung des anderen Auges keine Antwort auslöste. 14 Neurone dieser Klasse wurden registriert.

2. *Monocular dominante Neurone (mo₂-Klasse)*. Diese Neurone stellen den ersten Schritt der binocularen Integration im primären visuellen Cortex dar. Lichtreizung des „dominannten“ Auges bewirkte eine on- oder

off-Aktivierung (B-System oder D-System), während die Belichtung und Verdunkelung des nicht-dominanten Auges eine primäre Hemmung von 40—350 msec auslöste. Entsprechend der Hemmung durch das nicht-dominante Auge war die Belichtungs- bzw. Dunkelaktivierung bei synchroner binocularer Reizung schwächer als bei monocularer Lichtreizung des dominanten Auges. Der hemmende Effekt des nicht-dominanten Auges war bei phasenverschobenen Lichtreizen besonders gut zu sehen.

3. Die *binocular summierenden Neurone (bi₁-Klasse)* zeigten bei monocularer Belichtung unabhängig von der Beleuchtungsstärke keine oder eine nur sehr schwache Reaktion. Auf binoculare Lichtreize reagierten die Neurone dieser Klasse mit einer oft gruppierten on-off-Aktivierung. Die binoculare Bahnung war bei synchroner Lichtreizung am stärksten und nahm mit Erhöhung der Phasenverschiebung zwischen den binocularen Lichtreizen ab.

4. Die *binocular integrierenden Neurone der bi₂-Klasse* hatten bei monocularer Belichtung eine on-, on-off- oder off-Aktivierung. Die Reaktion auf binoculare Lichtreize war von der Überlagerung der monocular ausgelösten excitatorischen bzw. inhibitorischen Perioden abhängig.

5. Die *binocular gehemmten Neurone der bi₃-Klasse* zeigten bei monocularer Reizung jedes Auges eine primäre on- und off-Hemmung (C-Typ). Die primären Licht- und Dunkelhemmungen waren bei binocularer synchroner Lichtreizung stärker als bei monocularer Reizung.

6. *A-Klasse*. 30 der 292 Neurone reagierten nicht auf monocular oder binocularre Lichtreize. Diese Neurone antworten wahrscheinlich nur auf bewegte Reize oder auf Hell-Dunkelmuster.

Die Bedeutung der Resultate für das binoculare Sehen wird besprochen. Offensichtlich gibt es in der primären Sehrinde verschiedene Stufen der binocularen Integration. In den monocular-dominanten Neuronensystemen (*mo₂*) finden sich Hemmungsvorgänge, die für den binocularen Wettstreit verantwortlich sein können, während die Neurone der *bi₁*- und *bi₂*-Klasse vermutlich für die binoculare Fusion und das Tiefensehen tätig sind.

Summary

In cats (encéphale isolé preparation) the discharge patterns of 144 neurons of the visual radiation and 292 neurons of the primary visual cortex (area 17) were recorded by means of microelectrodes. The eyes were stimulated with a special binocular stimulator, which allowed independent stimulation of each eye with diffuse white light stimuli. This stimuli could be applied synchronously or alternately with different phase lag, different frequencies or different intensities for the two eyes.

Signs of binocular integration were not found in the neurons recorded from the visual radiation.

In the primary visual cortex with respect to binocular integration 6 different classes of neurons could be discriminated. These classes remained invariant under photopic or scotopic light conditions.

1. *The monocular neurons* (mo_1 -class). These neurons were activated as typical on-neurons (B) or off-neurons (D) by illumination or darkening of one eye; stimulation of the other eye elicited no response.

2. *The monocular dominant neurons* (mo_2 -class). These neurons responded with on-activation (B) or off-activation (D) to light-stimulation of the "dominant" eye. Light-stimulation of the non-dominant eye caused an inhibitory period at "light-on" and "light-off" lasting 40—350 msec. Synchronous stimuli to both eyes elicited a response of the type similar to that elicited by stimulation of the dominant eye alone. With binocular stimulation the discharge rate during the on- or off-activation periods was significantly reduced. This reduction was caused by the inhibitory input of the non-dominant eye. The discharge rate during the on- or off-activation increased with increasing of the luminance of the stimuli.

3. The neurons of the bi_1 -class had no or a very weak response to monocular stimulation. Binocular light stimuli elicited strong on-off-responses. This binocular facilitation was depending on the phase lag of the light stimuli and the stronger the less the delay between the stimuli.

4. The binocular integrating neurons of the bi_2 -class responded with on-, on-off- or off-activation to monocular stimulation of each eye alone. The response to binocular light stimuli was depending on the summation of excitatory or inhibitory periods caused by each eye.

5. The binocular inhibited neurons of the bi_3 -class were inhibited at "on" and "off" by monocular stimulation of each eye. These inhibitory periods increased if binocular synchronous or alternating stimuli were applied.

6. 30 of the 292 neurons recorded in the primary visual cortex did not respond to diffuse monocular or binocular light stimuli (A-class). These neurons probably respond only to moving stimuli or pattern stimulation.

The results are discussed in respect to binocular vision (binocular rivalry, stereoscopic vision, FECHNERS paradox effect). The cat's central visual system is useful as an experimental model of binocular vision in higher mammals and in man.

Die experimentellen Untersuchungen zu dieser Arbeit wurden 1958 im Laboratorium der Abteilung für klinische Neurophysiologie der Universität Freiburg i. Brsg. mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützte auch die Auswertung der Experimente durch eine Sachbeihilfe (Co 33/1).

Literatur

- BALADO, M., u. E. FRANKE: Das Corpus Geniculatum Externum. S. 118. Berlin: Springer 1937.
- BAUMGARTNER, G.: Kontrastlichteffekte an retinalen Ganglienzellen: Ableitungen vom Tractus opticus der Katze. In: Neurophysiologie u. Psychophysik d. visuellen Systems. Hrsg.: R. JUNG u. H. KORNHUBER, S. 45 u. 256. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1961.
- , and J. L. BROWN: Visual motion detection in the cat. *Science* **146**, 1070—1071 (1964).
- J. L. BROWN, and A. SCHULZ: Responses of single units of the cat visual system to rectangular stimulus patterns. *J. Neurophysiol.* **28**, 1—18 (1965).
- BREMER, F.: Etude electrophysiologique de la convergence binoculaire dans l'aire visuelle corticale du chat. *Arch. ital. Biol.* **102**, 333—371 (1964).
- BROWN, K. T., and T. N. WIESEL: Intraretinal recording with micropipette electrodes in the intact eye. *J. Physiol. (Lond.)* **149**, 537—562 (1959).
- BURNS, B. D., W. HERON, and B. GRAFSTEIN: Responses of cerebral cortex to diffuse monocular and binocular stimulation. *Amer. J. Physiol.* **198**, 200—204 (1960).
- CAJAL, S. RAMON Y: Studien über die Sehrinde der Katze. *J. Psychol. Neurol. (Lpz.)* **29**, 161—181 (1923).
- Histologie aus systeme nerveux de l'homme et des vertebres. Madrid: Instituto Ramon y Cajal. 1952.
- CHAKO, L. W.: The laminar pattern of the lateral geniculate body in the primates. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.* **11**, 211—219 (1948).
- CLARK, W. E. LE GROS: A morphological study of the lateral geniculate body. *Brit. J. Ophthal.* **16**, 264—284 (1932).
- The laminar organization and cell content of the lateral geniculate body in the monkey. *J. Anat. (Lond.)* **75**, 419—433 (1941).
- The visual centers of the brain and their connections. *Physiol. Rev.* **22**, 205—232 (1942).
- CORNEHLS, U., u. O.-J. GRÜSSER: Ein elektronisch gesteuertes Doppellichtreizgerät. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **270**, 78—79 (1959).
- FECHNER, G. T.: Über einige Verhältnisse des binocularen Sehens. *Abh. Kgl. Sächs. Ges. Wiss.* **5**, 339—564 (1861).
- GLEES, P.: The termination of optic fibres in the lateral geniculate body of the cat. *J. Anat. (Lond.)* **75**, 431—440 (1941).
- , and W. E. LE GROS CLARK: The termination of optic fibres in the lateral geniculate body of the monkey. *J. Anat. (Lond.)* **75**, 295—308 (1941).
- GRANIT, R.: Receptors and sensory perception. New Haven: Yale University Press 1955.
- GRÜSSER, O.-J.: Reaktionen einzelner corticaler und retinaler Neurone der Katze auf Flimmerlicht und ihre Beziehungen zur subjektiven Sinnesphysiologie. Med. Diss., Freiburg 1956.
- Rezeptorpotentiale einzelner retinaler Zapfen der Katze. *Naturwissenschaften* **44**, 522 (1957).
- Rezeptorabhängige Potentiale der Katzenretina und ihre Reaktionen auf Flimmerlicht. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **271**, 511—525 (1960).
- Rezeptorabhängige Potentiale der Katzenretina. In: Neurophysiologie u. Psychophysik des visuellen Systems, S. 56—60. Hrsg.: R. JUNG u. H. KORNHUBER. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1961.
- Anatomische und physiologische Grundlagen des Binocularsehens. *Habil.-Schrift.* Berlin 1963.

- GRÜSSER, O.-J., u. O. CREUTZFIELDT: Eine neurophysiologische Grundlage des Brücke-Bartley-Effektes: Maxima der Impulsfrequenz retinaler und corticaler Neurone bei Flimmerlicht mittlerer Frequenzen. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **263**, 668—681 (1957).
- , u. U. GRÜSSER-CORNEHLS: Periodische Aktivierungsphasen visueller Neurone nach kurzen Lichtreizen verschiedener Dauer. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **275**, 292—311 (1962).
- , u. A. GRÜTZNER: Neurophysiologische Grundlagen der periodischen Nachbildphasen nach kurzen Lichtblitzen. *Albrecht v. Graefes Arch. Ophthalm.* **160**, 65—93 (1958).
- , K. A. HELLNER u. U. GRÜSSER-CORNEHLS: Die Informationsübertragung im afferenten visuellen System. *Kybernetik* **1**, 175—192 (1962).
- , u. G. SAUR: Monokulare Lichtreizung einzelner Neurone im Geniculatum laterale der Katze. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **271**, 595—612 (1960).
- GRÜSSER-CORNEHLS, U., u. O.-J. GRÜSSER: Reaktionsmuster der Neurone im zentralen visuellen System von Fischen, Kaninchen und Katzen auf monokulare und binokulare Lichtreize: In: *Neurophysiologie und Psychophysik des visuellen Systems*, S. 275—286. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1961.
- HARMS, H.: Ort und Wesen der Bildhemmung bei Schielenden. *Albrecht v. Graefes Arch. Ophthalm.* **138**, 149—210 (1938).
- HAYHOW, W. R.: The cytoarchitecture of the lateral geniculate body in the cat in relation to the distribution of crossed and uncrossed optic fibers. *J. comp. Neurol.* **110**, 1—64 (1958).
- HENSCHEN, S. E.: Über die Lokalisation der Retina innerhalb des äußeren Knieganglions. *Neurol. Zbl.* **17**, 194—199 (1898).
- HERING, E.: *Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn*. Berlin: Springer 1920.
- HERZ, A., O. CREUTZFIELDT u. J. FUSTER: Statistische Eigenschaften der Neuronaktivität im ascendierenden visuellen System. *Kybernetik* **2**, 61—71 (1964).
- HUBEL, D. H., u. T. N. WIESEL: Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J. Physiol. (Lond.)* **148**, 574—591 (1959).
- , — Integrative action in the cat's laterale geniculate body. *J. Physiol. (Lond.)* **155**, 385—398 (1961).
- , — Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol. (Lond.)* **160**, 106—154 (1962).
- JUNG, R.: Microphysiologie corticaler Neurone: Ein Beitrag zur Koordination der Hirnrinde und des visuellen Systems. *Internat. Meet. Neurobiolog.*, Amsterdam, p. 204—233 (1959).
- Korrelationen von Neuronentätigkeit und Sehen. In: *Neurophysiologie u. Psychophysik d. visuellen Systems*, S. 411—434. Hrsg.: R. JUNG u. H. KORNHUBER. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1961 a.
- Neuronal integration in the visual cortex and its significance for visual information. In: *Sensory communication*, p. 627—674, edit. R. ROSENBLITH. New York and London: M. I. T. Press and J. Willey 1961 b.
- R. v. BAUMGARTEN u. G. BAUMGAETNER: Mikroableitungen von einzelnen Nervenzellen im optischen Cortex: Die lichtaktivierten B-Neurone. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **189**, 521—539 (1952).
- O. CREUTZFIELDT u. O.-J. GRÜSSER: Die Mikrophysiologie kortikaler Neurone und ihre Bedeutung für die Sinnes- und Hirnfunktionen. *Dtsch. med. Wschr.* **82**, 1050—1059 (1957).
- KLEIST, K.: Die einzeläugigen Gesichtsfelder und ihre Vertretung in den beiden Lagen der verdoppelten inneren Körnerschicht der Sehrinde. *Klin. Wschr.* **5**, 3—10 (1926).

- KUFFLER, S.: Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J. Neurophysiol.* **16**, 37–68 (1953).
- MINKOWSKI, M.: Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen der Großhirnrinde und der Netzhaut zu den primären optischen Zentren besonders zum Corpus geniculatum externum. *Arb. a. d. hirnanat. Inst. Zürich* **7**, 255–362 (1913).
- Über den Verlauf, die Endigung und die zentrale Repräsentation von gekreuzten und ungekreuzten Sehnervenfasern bei einigen Säugetieren und beim Menschen. *Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat.* **6**, 201–252 (1920).
- MOTOKAWA, K., T. OIKAWA, and K. TASAKI: Receptor potential of vertebrate retina. *J. Neurophysiol.* **20**, 186–199 (1957).
- O'LEARY, J. L.: A structure analysis of the lateral geniculate nucleus of the cat. *J. comp. Neurol.* **73**, 405–430 (1940).
- Structure of the area striata of the cat. *J. comp. Neurol.* **75**, 131–164 (1941).
- PANUM, P. L.: Physiologische Untersuchungen über das Sehen mit 2 Augen. S. 98. Kiel: Schwer'sche Buchhandlung 1858.
- POLJAK, S.: Die Verbindungen der area striata bei der Katze und deren funktionelle Bedeutungen. *Z. ges. Neurol. Psychiat.* **100**, 545–563 (1926).
- POLYAK, S. L.: The vertebrate visual system, p. 1390. Hrsg.: H. KLÜVER. Chicago: University of Chicago Press 1957.
- REICHARDT, W., u. G. MACGINITIE: Zur Theorie der lateralen Inhibition. *Kybernetik* **1**, 155–165 (1962).
- SHOLL, D. A.: Dendritic organization in the neurons of the visual and motor cortices of the cat. *J. Anat. (Lond.)* **87**, 387–407 (1953).
- The organization of the visual cortex in the cat. *J. Anat. (Lond.)* **89**, 33–46 (1955).
- THUMA, B. D.: Studies on the diencephalon of the cat. *J. comp. Neurol.* **46**, 173–198 (1928).

Dr. U. GRÜSSER-CORNEHLS und Doz. Dr. O.-J. GRÜSSER,
Physiologisches Institut der Freien Universität Berlin, 1 Berlin 33, Arnimallee 22