

Mikroableitungen im Tectum opticum des frei beweglichen Kaninchens

Ein experimenteller Beitrag zum Problem des Bewegungssehens* **

K.-P. SCHAEFER

Abteilung für Klinische Neurophysiologie (Leiter: Prof. Dr. F. DUENSING)
und Psychiatrische Klinik (Direktor: Prof. Dr. J. E. MEYER)
der Nervenkliniken der Universität Göttingen

Eingegangen am 5. September 1965

Einleitung

Nach zusammenfassenden Darstellungen von STEIN⁵⁸, MAYER-GROSS⁴⁸, METZGER⁵⁰, JUNG³⁸ u.a. hat es bisher keine Theorie vermocht, das Bewegungssehen befriedigend zu erklären. v. BUDDENBROCK¹⁷ weist darauf hin, daß das Bewegungssehen eine eigenartige Mittelstellung zwischen den einfachen Licht- und Schattenreflexen der niederen Tierwelt und dem Objekterkennen höherer Vertebraten und des Menschen einnimmt. Von zoologischer Seite liegen einige Beobachtungen in dieser Richtung vor^{14—17,32}. Im wesentlichen ist das Bewegungssehen bis heute eine Domäne psychologisch orientierter Forschungsrichtungen gewesen, wie aus den Untersuchungen von EXNER²⁵, WERTHEIMER⁶⁵, KOFFKA⁴⁰ u.a. hervorgeht.

Die Elektrophysiologie ermöglicht es, die Tätigkeit einzelner Neurone mit der Mikroelektrode direkt abzuleiten. Bei der Untersuchung von Bewegungsvorgängen kann auf den Nachweis einer von vielen Faktoren mitbestimmten optomotorischen Reaktion oder die subjektiven Angaben des psychologischen Experiments zunächst verzichtet werden. Über das visuelle System, speziell die Sehrinde und die vestibulären Hirnzentren, liegen auch schon einige Untersuchungen mit Mikroelektroden vor (siehe JUNG³⁸; DUENSING u. SCHAEFER^{23,24}; BAUMGARTNER¹¹). Dagegen fehlen genauere Angaben über die integrativen Strukturen, welche die optisch-vestibuläre Koordination und somit auch die Orientierung im Raum gewährleisten. Das eigentliche Problem scheint sich offensichtlich auf die Wahrnehmung von Bewegungsreizen und die Auffindung hierzu geeigneter Neuronensysteme zu konzentrieren. Diese müßten auch den opto-

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

** Die Versuche wurden auszugsweise bereits auf der XI. Jahrestagung der Deutschen EEG-Gesellschaft in Bad Nauheim 1962⁵³ sowie dem Internationalen Physiologen-Kongreß in Leyden 1962⁵⁴ vorgetragen und sind Teil der Habilitations-schrift für die Medizinische Fakultät der Universität Göttingen⁵⁵.

kinetischen Nystagmus vermitteln und gleichzeitig — um den verhaltensphysiologischen Aspekt zu berücksichtigen — das Herannahen bedrohlicher Objekte oder anderer im seitlichen Blickfeld auftauchender bewegter Gegenstände mitteilen.

Von dieser Überlegung ausgehend erschien es sinnvoll, das *Tectum opticum des Kaninchens* mit Mikroelektroden zu untersuchen. Dieser Hirnteil bildet bei niederen Tieren die eigentliche Sehsphäre, in der im wesentlichen einfache Hell-Dunkel-Reize und bewegte Reizmuster verarbeitet werden, während das Objekterkennen in stärkerem Maße der Großhirnrinde vorbehalten bleibt^{17-19,39,56,63}. Wir wissen noch wenig über die neuronale Aktivität des *Tectum opticum*. Nur Untersuchungen bei Fröschen von LETTVIN u. Mitarb.^{43,44}, MATORANA u. Mitarb.⁴⁵⁻⁴⁷ und GRÜSSER-CORNEHLS u. Mitarb.²⁹ haben uns gezeigt, daß das retinotectale System Neurone aufweist, die auf bewegte Reizmuster ansprechen. Im Gegensatz zum Cortex, der in anatomischer und physiologischer Hinsicht schon sehr komplizierte Verhältnisse aufweist, ist das *Tectum opticum* des Kaninchens noch relativ einfach strukturiert (siehe SPATZ⁵⁷). Es stellt mit seinen sieben Zell- und Faserschichten gewissermaßen ein *vereinfachtes Modell der Großhirnrinde* dar, so daß die Möglichkeit gegeben ist, Substrat und Funktion zueinander in Beziehung zu setzen und die funktionelle Verarbeitung eines Bewegungsreizes „schichtweise“ zu verfolgen.

Die vorliegenden Untersuchungen sind an frei beweglichen, wachen Tieren durchgeführt worden. Daß die Meßgenauigkeit der Ergebnisse unter diesen Umständen durch die unkontrollierten Spontanbewegungen und nicht übersehbaren Gegenregulationen beeinträchtigt ist, war zu erwarten. Andererseits bestand aber Gelegenheit, die einzelnen *Tectum*-Neurone in stundenlangen Versuchen einer Vielzahl von Testreizen zu unterziehen und ihre Tätigkeit unter biologischen Bedingungen kennenzulernen. Soll hier zunächst die Spontanaktivität der *Tectum*-Neurone, die Größe ihrer receptorischen Felder sowie ihr Verhalten auf Bewegungs- und Lichtreize beschrieben werden, so kommen in einer folgenden Mitteilung die Entladungsmuster bei Arousalreizen, rotatorischen Beschleunigungsreizen und bei aktiven Zuwendebewegungen der Versuchstiere zur Darstellung.

Methodik

Als Versuchstiere dienten Kaninchen mit einem Gewicht von 3—6 kg. Nach Vorbehandlung mit Atropin wurde in leichter Äthernarkose die Kopfhaut gespalten und parasagittal vor der Lambdanaht ein 5 mm breites Bohrloch angelegt. Es wurde darauf geachtet, daß die *Lamina interna* als dünne Knochenlamelle erhalten blieb. Mit einer feinen Pinzette konnte diese dann im Zentrum des Bohrloches aufgeklappt und die *Dura* in einem Bereich von wenigen Quadratmillimetern freigelegt werden. Dies ermöglichte dann die Einführung der Mikroelektrode, ohne daß es zu Hirnpulsationen kam.

Drei weitere kleine Bohrlöcher dienten der Befestigung von Schräubchen-Elektroden aus Silber oder Kupfer, welche als indifferente Elektrode für die Mikroableitung und zur bipolaren Ableitung des EEG angebracht wurden. Diese erwiesen sich gleichzeitig als sehr nützlich zur Verankerung eines Sockels, der aus Zahnzement

bestand und um das Bohrloch herumgelegt wurde. In diesen Sockel wurden auch die beiden Litzen eines Telefonkabels eingemauert. Die eine Litze diente als Ableitkabel für die indifferente Elektrode, die andere stand frei in der Luft und wurde als Überträgerkabel für die Mikropotentiale benutzt. Die Mikroelektrode konnte im akuten Versuch jeweils an das freie Ende dieser Litze angelötet werden. Die Ableitung des Nystagmus und der Aktionspotentiale der Hals- oder Extremitäten-Muskulatur erfolgte über feine Kupferlackdrähte, die ebenfalls in Narkose in die Muskeln eingehämt wurden und das Tier später in seiner freien Beweglichkeit nicht behinderten.

Bereits nach wenigen Vorversuchen ergab sich die Notwendigkeit, die freie Beweglichkeit der Versuchstiere zu begrenzen. Die Tiere sollten zwar aktive und passive Kopfbewegungen ausführen, sowie auf Lage- und Beschleunigungsreize ungehindert reagieren können, andererseits aber doch nicht fortlauen und bei rotatorischen Beschleunigungsreizen nicht den Drehpunkt verlassen. Zu beiden Seiten und am hinteren Ende eines schmalen Tierbrettes wurde daher ein grobmaschiges Drahtgitter angebracht, dessen Seitenwände abnehmbar waren, die Kopfpartie aber beiderseits und frontal offengelassen. Die Tiere wagten es im allgemeinen nicht, nach vorwärts-abwärts, 1,50 m in die Tiefe, zu springen und blieben bei Dreh- und Kippbewegungen still sitzen. Das jeweilige Ableitkabel war so lang, daß es die Kopfbewegungen nicht behinderte und notfalls auch beim Sprung nach vorn auf den Fußboden nicht aus der Verankerung gerissen wurde. In einigen Fällen gelang es sogar, das bereits registrierte Neuron auch nach einem Sprung „in die Tiefe“ weiterhin abzuleiten.

Das Tierbrett konnte in der bitemporalen und sagittalen Achse gekippt werden. Es war auf einem elektronisch gesteuerten Drehstuhl von der Fa. Tönnies, Freiburg, befestigt, so daß sich Lage-Reflexe und Beschleunigungsreaktionen kombiniert oder nacheinander prüfen ließen. Die Aktionspotentiale wurden auf den am Drehstuhl befestigten kondensator-gekoppelten Vorverstärker gegeben und über Schleifringe dem Hauptsillographen zugeleitet. Das Versuchsprotokoll wurde auf Tonband aufgenommen, so daß das Tierverhalten im akuten Versuch beschrieben werden konnte. Ein mit einem Verstärkerkanal verbundenes Mikrofon ließ eine Lautstärkekurve entstehen, welche beim Auswerten des Kurvenmaterials durch Abhören des Tonbandes identifiziert wurde. Die Registrierung dieser Vorgänge geschah mittels der von Tönnies gebauten Kamera „Recordine“.

An die Registrierung der Neurone wurden regelmäßige elektrische Reizungen mit Hilfe eines ebenfalls von Tönnies entwickelten Reizgerätes angeschlossen. Die nach Frequenz und Dauer variierten Rechteckimpulse wurden über die Mikro-Elektrode geschickt und der jeweilige Reizerfolg beobachtet oder in einigen Fällen auch gefilmt. In gleicher Weise erfolgte dann auch die Markierung der Elektrodenspitze durch eine elektrolytische Läsion des Gewebes, jedoch mit einem batteriegespeisten Reizgerät, das die Applikation eines langsam ansteigenden Gleichstromes von etwa 120 Mikroampere und 7 sec Dauer gestattete (siehe auch v. BAUMGARTEN u. Mitarb.¹⁰). Nach Versuchsende wurden die Tiere durch Überdosierung von Äther oder Evipan getötet und die Gehirne nach Fixation mit 4%igem Formalin in Paraffin eingebettet und in Serie geschnitten. Die Färbung der Schnittpräparate erfolgte nach WERGERT und teilweise nach NISSL. In Anbetracht der markanten histologischen Struktur des Tectum opticum ließ sich die Lage der Elektrolysepunkte ohne größere Schwierigkeiten genau festlegen.

Die Wahl der Elektroden wurde durch vorangehende Versuchsreihen bestimmt, in denen mit Erfolg glasisolierte Elektroden aus 10–25 μ Platindraht zur Anwendung kamen. Diese Elektroden hatten den Vorteil, daß sie relativ stabil waren und sich mit Hilfe einer feinen, an ihren Enden isolierten Pinzette ohne Verwendung eines besonderen Elektrodenhalters in das Gehirn einführen ließen. Die Elektroden-

spitzen waren mit 25—50 μ immerhin so dick, daß die Ableitung von einzelnen Fasern des Tectum opticum mit einiger Sicherheit vermieden werden konnte. Im Einstrahlungsgebiet des Tractus opticus ließen sich lediglich Massenpotentiale mit den bekannten Kriterien der Opticusfasern registrieren. Die Auffindung der Tectum-Neurone bereitete insofern gewisse Schwierigkeiten, als diese meist keine Spontanaktivität besaßen und unter fortwährender Applikation von Bewegungsreizen aufgesucht werden mußten.

Folgende Punkte wurden während der Versuche besonders berücksichtigt:

1. Beobachtung der Spontanaktivität bei Hell-(Raumbeleuchtung) und Dunkel-Adaption.

2. Bestimmung der rezeptiven Feldgrößen vornehmlich bei Bewegungsreizen. Dies erfolgte durch Handbewegungen, mit einem kleinen Holzstab, der an seinem Ende eine kleine weiße Marke hatte und in einigen Fällen auch mit einer kleinen Pendelmarke, um Seitenunterschiede richtungsspezifischer Bewegungsneurone besser erkennen zu können. Die Bestimmung der Winkelgrade erfolgte mit einem Handperimeter.

3. Untersuchungen auf Bewegungsreize. Diese erfolgten zunächst wie unter 2. beschrieben. Geprüft wurde besonders die Richtungsspezifität der einzelnen Neurone, ferner ihr Reaktionsvermögen bei verschieden gestalteten Reizobjekten: Fingerbewegungen, Durchschreiten des Gesichtsfeldes, bewegte Streifenmuster (Streifentrommel) u.a. Beachtet wurden ferner Amplitude, Frequenz und Geschwindigkeit der Bewegungsreize. Die Reizmarkierung erfolgte meist mit einer Photozelle.

4. Antwort auf diffuse und punktförmige Lichtreize. Diese wurden mit einem Stroboskop bei direkter Beleuchtung im Bereich des rezeptiven Feldes oder bei indirekter Beleuchtung der gegliederten (Laborsituation) oder ungegliederten (weiße Wand) Umwelt gesetzt. Ferner kam ein batteriegespeistes, punktförmiges Glühlicht von 5 cm Ø zur Anwendung. Dauerlichtreize wurden in allen Bereichen des durch Bewegungsreize ausgetesteten rezeptiven Feldes gesetzt. Die Lichtintensität wurde so gewählt, daß es im Einstrahlungsgebiet des Tractus opticus oder in den oberen Schichten des Colliculus superior mit Sicherheit zu Antworten auf diffuse oder punktförmige Lichtreize kam*.

Ergebnisse

a) *Einleitende Bemerkungen.* Das aus einer Vielzahl von Reizkonstellationen gewonnene Material basiert auf extracellulären Mikroableitungen von 65 Neuronen des Tectum opticum. 42 Neurone ließen sich durch einen Elektrolysepunkt in lokalisatorischer Hinsicht sichern und einer der sieben im histologischen Schnittpräparat nachweisbaren Zell- oder Faserschichten des Colliculus rostralis zuordnen. Die übrigen Einheiten konnten nur auf Grund ihres Entladungsmusters als Tectum-Neurone identifiziert werden; sie wurden meist auch in der Nähe eines der lokalisatorisch gesicherten Neurone abgeleitet.

Abb. 1 demonstriert die einzelnen Zell- und Faserschichten des Colliculus superior im histologischen Schnittpräparat, Abb. 2 gibt in halbschematischer Darstellung einen Überblick über die wichtigsten Beziehungen zwischen anatomischem Substrat und Funktion, insbesondere Richtungsspezifität und Lichtaktivierbarkeit, die im folgenden eingehender besprochen werden.

* Was die methodischen Voraussetzungen bei rotatorischen Beschleunigungsreizen, aktiven und passiven Kopfbewegungen, Arousal-Reizen und propriozeptiven Impulsen anbetrifft, sei auf die folgende Arbeit verwiesen.

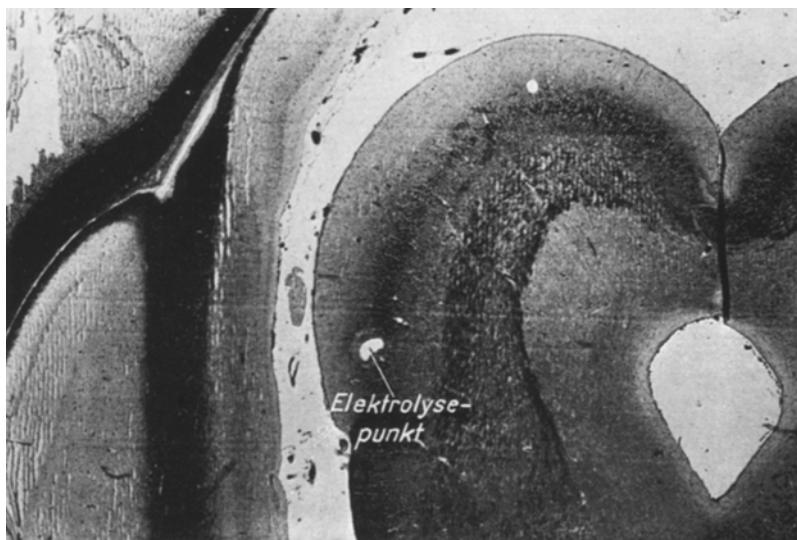


Abb. 1. Colliculus rostralis links. Markscheidenfärbung nach WEIGERT. Die für den Colliculus rostralis charakteristischen Zell- und Faserschichten sind deutlich zu erkennen. Elektrolysepunkt basal im Stratum medullare superior, an der Grenze zum Stratum griseum superficiale

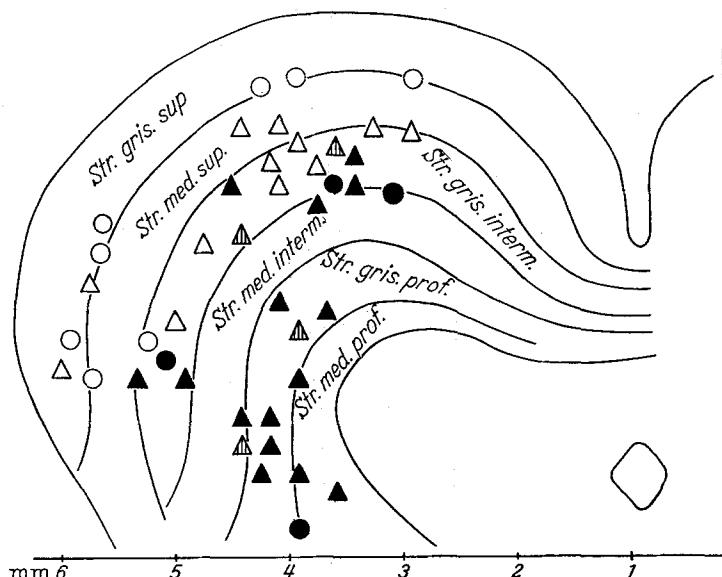


Abb. 2. Halbschematische Darstellung des linken Colliculus rostralis (in Anlehnung nach SPATZ⁵⁷). Lage der Elektrolysepunkte von 42 Neuronen unter Berücksichtigung der Ansprechbarkeit auf Bewegungsreize und der Lichtaktivierung. Die Beziehungen zwischen Substrat und Funktion der einzelnen Neurone sind im Text beschrieben. ○ △ nicht lichtaktiviert; ● ▲ nicht lichtaktiviert; ▲richtungsabhängig; ○ nicht richtungsabhängig; △ geringe Lichtaktivierung

b) Spontanaktivität der Tectum-Neurone. Im Gegensatz zu den bisher bekannten Untersuchungen am Geniculatum und am optischen Cortex der Katze ließen sich im Tectum opticum nur vereinzelt spontanaktive Neurone ableiten. Im allgemeinen waren bei stillsitzenden und lichtadaptierten (Raumbeleuchtung) Tieren in den oberen Schichten des Colliculus rostralis, also im Stratum griseum superficiale und größtenteils auch im Stratum griseum intermedium überhaupt keine Spontanentladungen nachweisbar. In einigen Fällen wurden Entladungen beobachtet, die nicht konstant erhalten blieben. Es lag nahe anzunehmen, daß es sich um mechanische Reizungen handelt, die bei Elektroden mit großem Spitzendurchmesser vorkommen können. Lediglich bei zwei Neuronen des Stratum griseum intermedium und den Zellen des Stratum griseum profundum hatte man den Eindruck einer echten Spontanaktivität mit Entladungen bis zu 10/sec (siehe Abb. 6). Mehrere Neurone dieser Schicht reagierten besonders bei Dunkelanpassung in Form eines off-Effektes mit langer Latenz und tonischer Verlaufsform (siehe auch Abschnitt e).

In einzelnen Fällen wurde auch das EEG mitregistriert, das die für Kaninchen typischen Abläufe um 6-Herz aufwies. Es konnte sich bei der geringen Spontanaktivität der Tectum-Neurone also nicht um einen Schlafzustand oder eine operativ bedingte traumatische Folgeerscheinung handeln.

c) Die rezeptiven Felder. Die Ausmessung der rezeptiven Felder bei Bewegungsreizen erwies sich als sehr wichtig, da sich auf Grund der rezeptiven Feldgröße mit einiger Sicherheit entscheiden ließ, ob die Ableitung von Fasern des Tractus opticus oder postsynaptisch von einzelnen Nervenzellen des Tectum opticum erfolgte. Bei Ableitungen im Tractus opticus waren die rezeptiven Felder wie HARTLINE³¹, BARLOW u. Mitarb.^{8,9}, THOMSON⁶⁰ u.a. zeigen konnten, im Durchmesser nicht größer als 10 bis höchstens 20°. Dagegen betrugen die Felddurchmesser in den eigenen Untersuchungen durchweg mehr als 30°. Leider wurden die eigenen Untersuchungen in dieser Richtung zunächst nicht systematisch durchgeführt, so daß sich nur die Werte von 30 im Tectum opticum lokalisierten Neuronen mit Sicherheit berücksichtigen ließen. Die Ausmessung mit einem kleinen Stab oder durch Handbewegungen, indem die Hand des Untersuchers von peripher her in das zu erwartende rezeptive Feld hineingeführt wurde und zusätzlich tremorartige Bewegungen ausführte, bewährte sich besser als die Anwendung einer sich drehenden Streifentrommel, die nur in wenigen Fällen zu einer sichtbaren Aktivierung der Neurone führte. Auch die Ausmessung mit einem Handperimeter war zunächst ausreichend, da die rezeptiven Felder sehr groß waren und sich eine Gliederung der Feldstruktur, z.B. in ein aktivierendes Zentrum und eine hemmende Randzone, in den vorliegenden Untersuchungen an frei beweglichen Tieren nicht ermitteln ließ. Auffällig war

lediglich, daß die Reizantworten im Zentrum der rezeptiven Felder meist stärker ausfielen als in den Randzonen. Hierbei änderte sich auch nicht die Richtung der jeweils bevorzugten Bewegungsrichtung, wie schon BARLOW u. Mitarb.^{10,11} an retinalen Ganglienzellen feststellen konnten.

In Abb. 3 sind die horizontalen und vertikalen Felddurchmesser in Abhängigkeit von der Lage der rezeptiven Felder im horizontalen Durchmesser des rechten Gesichtsfeldes aufgetragen, und zwar getrennt nach der Zugehörigkeit der Neurone zu den einzelnen Zellschichten des Tectum

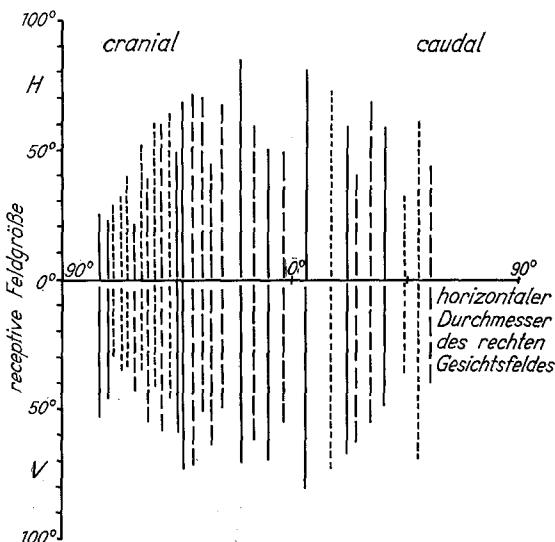


Abb. 3. Durchmesser der rezeptiven Felder in horizontaler und vertikaler Richtung von 30 Neuronen des linken Tectum opticum. Berücksichtigt ist die Lage der rezeptiven Felder in Abhängigkeit vom horizontalen Durchmesser des rechten Gesichtsfeldes. H horizontaler Durchmesser; V vertikaler Durchmesser der rezeptiven Felder; - - - Neurone des Stratum griseum superficiale; - - - Neurone des Stratum griseum intermedium; - - - - Neurone des Stratum griseum profundum

opticum. Im einzelnen kann folgendes ausgesagt werden: In jeder Zellschicht finden sich zunächst Neurone aller Gesichtsfeldbereiche. Schon im Stratum griseum superficiale können rezeptive Feldgrößen bis zu 80° beobachtet werden, während die gefundenen Werte in den unteren Schichten, also im Stratum griseum intermedium und profundum sogar teilweise etwas niedriger liegen. Eindeutige Unterschiede zwischen den einzelnen Zellschichten ergeben sich in dieser Hinsicht also nicht, soweit die geringe Zahl der ausgemessenen Felder überhaupt einen Vergleich zuläßt. Es hat jedoch den Anschein, als ob die Felddurchmesser in den Randzonen des Gesichtsfeldes etwas kleiner sind als in den zentralen Bereichen. Außerdem weisen die horizontalen und vertikalen Durchmesser der einzelnen Felder keine deutlichen Unterschiede auf, so daß von einer Asymmetrie der rezeptiven Felder, wie dies bei den Neuronen

des optischen Cortex nach HUBEL u. WIESEL^{34,35} der Fall sein soll, nicht gesprochen werden kann.

d) Bewegungsreize. Im Colliculus rostralis ließen sich mit glasisolierten Platinelektroden keine Neurone ableiten, die nicht in mehr oder weniger deutlicher Form auf Bewegungsreize im Bereich ihrer rezeptiven Felder ansprachen. Als wirkungsvoll erwies sich die Bewegung eines Objektes vor einem ruhenden Hintergrund, und zwar die Bewegung als solche, weniger dagegen die Gestalt des bewegten Objektes oder die absolute Helligkeit. Biologisch bedeutungsvolle Reizgestalten wie die menschliche Hand oder die Gestalt des Untersuchers hatten einen stärkeren Reizerfolg als das uniforme Muster einer mit konstanter Geschwindigkeit sich drehenden Streifentrommel. Die Antwort der Bewegungsneurone war von der Geschwindigkeit des bewegten Objektes und der Frequenz bei wiederholten Bewegungsreizen abhängig. Einige Neurone entluden bei wiederholten Bewegungsreizen streng synchron, andere adaptierten bereits nach wenigen Reizen. Die meisten Neurone reagierten bei Bewegungsreizen in allen Raumebenen, viele bevorzugten auch eine bestimmte Bewegungsrichtung, wobei die Aktivierung bei Bewegungen in der Horizontalen meist deutlicher hervortrat. Eine überzeugende funktionelle Einteilung hinsichtlich Richtungsspezifität, Reizfrequenz und Adaptation ergab sich nur dann, wenn die Neurone nach anatomischen Gesichtspunkten geordnet wurden (siehe Abb. 2).

Eine besonders enge Korrelation zwischen Bewegungsreiz und neuronaler Aktivität fand sich im *Stratum opticum*. Mit glasisolierten Platinelektroden war es nicht möglich, hier einzelne Faserpotentiale isoliert abzuleiten. Trotzdem ließ das bei fast allen Einstichen in den Colliculus ziemlich oberflächlich gelegene Massenpotential eine synchrone Aktivität bei Bewegungsreizen bis zu 8–10/sec erkennen. Schon ein leichter Tremor der Hand genügte, um hier synchrone und nichtadaptierende Potentialschwankungen auszulösen, die auch im parallel geschalteten Lautsprecher deutlich zu hören waren. Dieses Massenpotential trat bei Bewegungen in allen Richtungen auf. Die sehr kleinen rezeptiven Felder, die bei einer weiträumigen Handbewegung oft nur in einem kleinen Bereich eine kurze, burstartige Aktivierung zur Folge hatten und trotz Massenableitung nicht größer als 10–20° waren, erwiesen sich als das beste Kriterium für eine präsynaptische Ableitung im Einstrahlungsgebiet des *Tractus opticus*.

Auch im *Stratum griseum superficiale* ließen sich zahlreiche Neurone ableiten, die bei Bewegungsreizen in allen Richtungen aktiviert wurden. Nicht nur bei Rechts- und Linksbewegungen, sondern auch bei Reizen in der vertikalen Ebene entluden diese Neurone in gleicher Weise. Sie fungierten also nicht als „Richtungsanzeiger“ und entluden nur in bestimmten Fällen in einer Richtung etwas lebhafter. Einige Neurone, die bei ein-

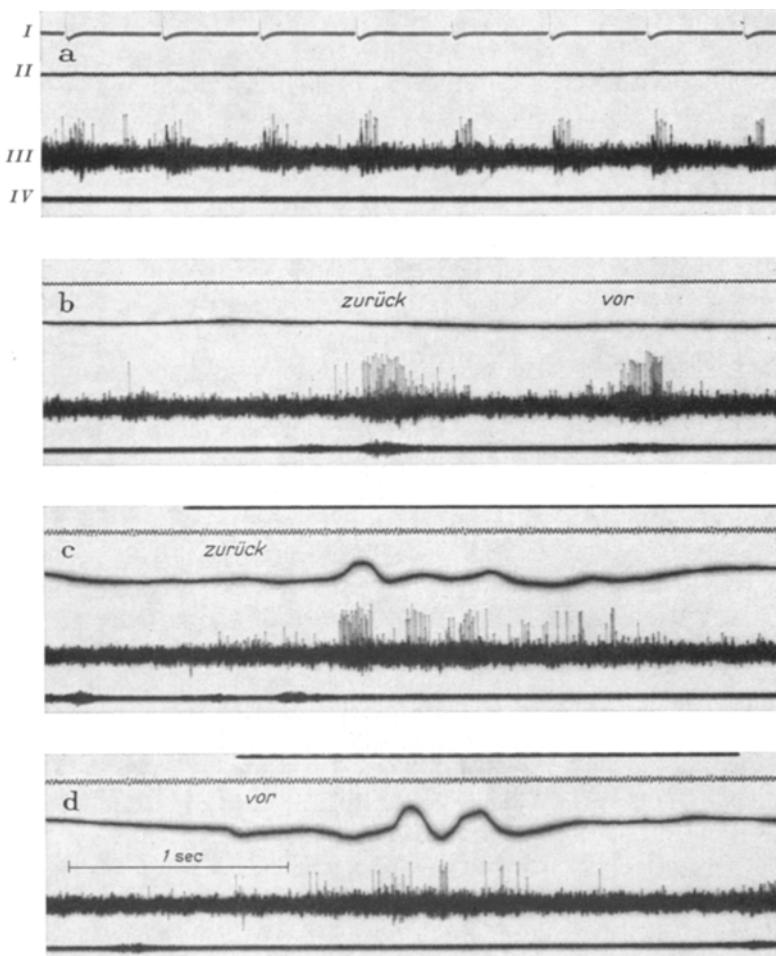


Abb. 4 a—d. Neuron des Stratum griseum superficiale. I Photozelle (Reizmarkierung für Lichtreize); II Nystagmogramm; III Mikroableitung; IV Phonogramm. a Starke Aktivierung auf diffuse Lichtreize von 2/sec, Aktivierung auch bei Flackerlichtfrequenzen über 10/sec (nicht dargestellt). b Deutliche Aktivierung des Neurons bei Bewegungsreizen vor dem rechten Auge von vorn nach hinten (zurück) und von hinten nach vorn (vor). Keine eindeutige Richtungsspezifität. c Der Untersucher geht durch das rechte Gesichtsfeld von vorn nach hinten (Reizmarke). Stärkere Aktivierung. d Der Untersucher geht in umgekehrter Richtung, hierbei nur einzelne Entladungen. Unter diesen Bedingungen also leichte Richtungsspezifität

fachen Bewegungsreizen vor einem ruhenden Hintergrund (z. B. durch Handbewegungen) keine Richtungsspezifität erkennen ließen, wurden auch unter anderen Reizkonstellationen geprüft. So ergab die Untersuchung mit der Streifentrommel, bei welcher auch das rezeptive Umfeld stärker erregt wurde, dann doch eine leichte Richtungsspezifität. Der Lichtaktivierbarkeit entsprechend, die eine Synchronisationsfähigkeit

der Entladungen auf Lichtblitze bis zu 4/sec erkennen ließ (siehe Abschnitt e), wurden auch Bewegungsreize bis zu 4/sec synchron beantwortet. Dies bedeutete natürlich einen erheblichen Abfall der Synchronisationsleistung gegenüber der Ableitung im *Stratum opticum*, doch ergab sich ein weiteres Kriterium dafür, daß es sich um postsynaptische Ableitungen von Zellelementen des *Tectum opticum* handelte. Immerhin waren diese Entladungen bei längeren Reizserien noch relativ beständig und zeigten gegenüber anderen Neuronen des *Tectum opticum* nur eine geringe Adaptationsneigung.

Auch die Neurone des *Stratum griseum intermedium* ließen sich im allgemeinen durch Bewegungsreize in allen Richtungen aktivieren, doch war die Richtungsspezifität hier besser ausgeprägt. Die meisten Neurone reagierten besonders lebhaft auf Bewegungsreize in einer der horizontalen Richtungen, in seltenen Fällen war die Richtungsspezifität nur bei Auf- und Abwärtsbewegungen nachweisbar. Es konnte auch vorkommen, daß Aufwärtsbewegung zur Aktivierung führte, Abwärtsbewegung dagegen jeden Effekt vermissen ließ. Während die Neurone des *Stratum griseum superficiale* durchweg sehr empfindlich auf rasche Bewegungsreize mit kleiner Amplitude ansprachen, verhielten sich die in der mittleren Schicht gelegenen Einheiten sehr verschieden. Einige Neurone fanden sich, die auf rasche Bewegungsreize nicht reagierten und zumindest schnell adaptierten, dagegen bei langsamem und großräumigen Bewegungen stark aktiviert wurden. Eine besonders deutliche Reaktion zeigte sich in solchen Fällen dann, wenn der Untersucher langsam durch das entsprechende Gesichtsfeld schritt. Hierbei kam es z. B. zu einer kontinuierlichen starken Aktivierung beim Gehen in rostro-caudaler Richtung (bezogen auf das Versuchstier), solange der Untersucher durch den rezeptiven Bereich schritt, während die rückläufige Bewegung fast ohne Einfluß auf das Neuron blieb. Es sei jedoch bemerkt, daß konstante Drehung mit der Streifentrommel in solchen Fällen nur einen geringen oder keinen Bewegungseffekt auszulösen vermochte.

Einige Neurone reagierten auch auf rasche Bewegungsfolgen bis zu 4/sec ohne Ermüdungstendenzen, andere, insbesondere die zuletzt beschriebenen, adaptierten dagegen schnell. Dieser Effekt entsprach zum Teil auch der Lichtaktivierbarkeit dieser Neurone bei Lichtblitzserien (siehe Abschnitt e).

Noch ausgeprägter zeigte sich die Richtungsspezifität der Tectum-Neurone im *Stratum griseum profundum*. Es gab auch hier Neurone, die bei Bewegungen in allen Raumebenen aktiviert wurden; andererseits fanden sich aber auch solche, bei denen die Ansprechbarkeit auf Bewegungsreize auf wenige oder sogar auf eine Richtung eingeengt war. Ein Neuron reagierte z. B. nur auf Bewegungen nach aufwärts, andere entluden dagegen bei Bewegungsreizen in rostral oder caudaler Richtung.

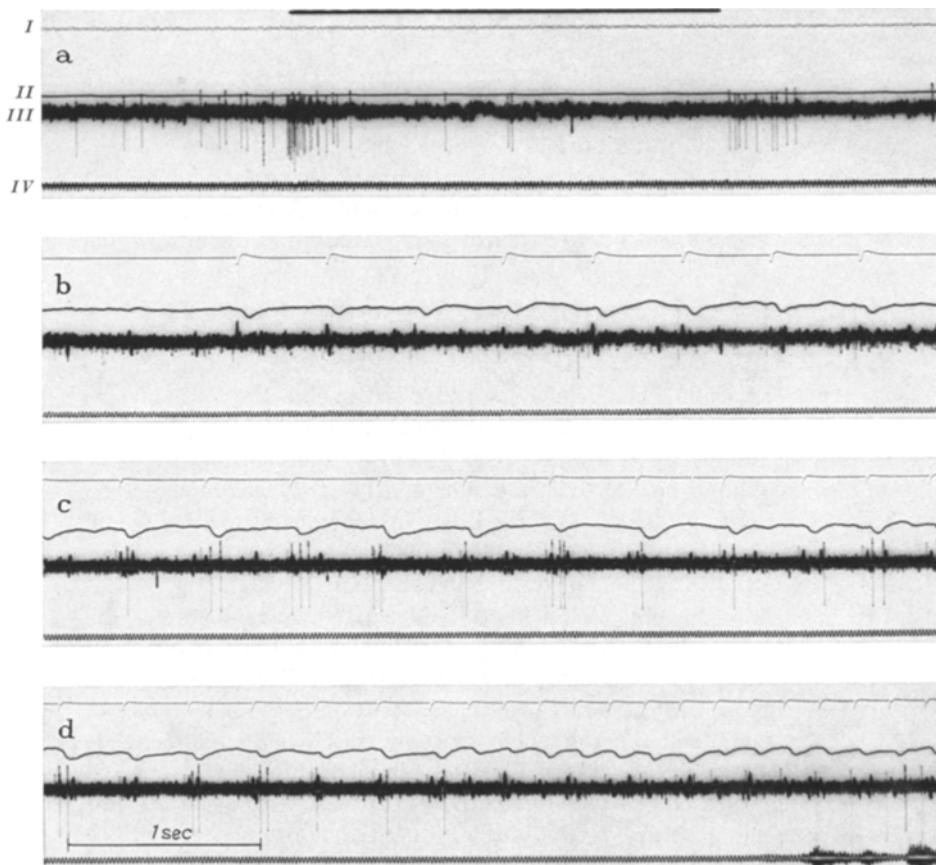


Abb. 5a-d. Neuron des Stratum griseum intermedium. I Reizmarkierung; II Nystagmogramm; III Mikroableitung; IV Phonogramm. a Starke Aktivierung auf Bewegungsreize mit einem Stab von vorn nach hinten (Beginn der Reizmarkierung). Bei Rückbewegung (Ende der Reizmarke) geringe Aktivierung. b Flackerlichtreize (Registrierung durch Photozelle) um 2/sec bleiben unbeantwortet. Im Nystagmogramm Unregelmäßigkeiten als Reizartefakt. c Leichte Veränderung der Kontrastsituation im Gesichtsfeld durch Stellungänderung des Tieres im Raum. Jetzt leichte aber deutliche Aktivierung auf Lichtblitzserien um 2/sec. d Stellung des Tieres unverändert wie in c. Steigerung der Flackerlichtfrequenz auf 5/sec. Jetzt keine synchronen Entladungen auf Lichtblitze mehr zu beobachten

Diese Einheiten repräsentierten die Richtungsspezifität in reinster Form, zumal sie, im Gegensatz zu den Neuronen der oberen Tectum-Schichten, nicht einmal eine deutliche Reaktion auf diffuse oder punktförmige Lichtreize erkennen ließen. Auch in diesen Fällen blieben Bewegungsreize mit der Streifentrommel meist erfolglos, und monotone Reizfolgen um 2-4/sec führten schnell zur Adaptation. *Adäquater Reiz war die einmalige oder auch von kleineren Schwingungen überlagerte Bewegung eines Objektes vor einem ruhenden Hintergrund.*

Eine Beziehung ergab sich nicht nur zwischen der Funktion der Tectum-Neurone und ihrer Zugehörigkeit zu den einzelnen Zellschichten, sondern auch zwischen Richtungsspezifität und der Lage des jeweiligen rezeptiven Feldes im Gesichtsbereich des kontralateralen Auges. Die rezeptiven Felder waren bei den meisten Neuronen so angeordnet, daß die aus der Gesichtsfeldperipherie kommenden Bewegungsreize der Richtungsspezifität der hier gelegenen Neurone entsprachen. Die Neurone der vorderen Quadranten wurden also am stärksten aktiviert bei Bewegungsreizen in rostro-caudaler Richtung, die Neurone der hinteren Netzhautanteile dagegen von Objekten, die sich von caudal in das Gesichtsfeld hinein bewegten. Bei Auf- und Abwärtsbewegungen waren die topischen Beziehungen jedoch nicht so deutlich ausgeprägt. Es ließ sich jedenfalls nicht zeigen, daß die das obere Gesichtsfeld beherrschenden Einheiten auch bei von oben kommenden Bewegungen besonders lebhaft entluden. Die Zahl der abgeleiteten Neurone ist vielleicht zu klein, um entscheiden zu können, ob die für die horizontal orientierten Neurone gefundenen Gesetzmäßigkeiten auch für die vertikale Ebene zutreffen. Doch sei bemerkt, daß Kaninchen zu den vorwiegend horizontal orientierten Tieren gehören.

Abb. 7 gibt das Gesagte in schematischer Darstellung wieder, wobei die eingezeichneten Pfeile vektorartig die bevorzugte Bewegungsrichtung angeben und ihre Fußpunkte der Mitte des jeweiligen rezeptiven Feldes entsprechen. Einige der eingezeichneten Neurone sind nicht durch einen Elektrolysepunkt gesichert; sie gehören aber ihren funktionellen Eigenschaften nach zum Tectum opticum.

e) *Lichtaktivierung*. Von 43 durch einen Elektrolysepunkt gesicherten „Bewegungsneuronen“ reagierten nur 24 auf diffuse oder punktförmige Belichtung des kontralateralen Auges. Das Verhältnis der lichtaktivierten zu den lichtunempfindlichen Neuronen verschob sich nicht, wenn auch die nicht genau lokalisierten Neurone hinzugezählt wurden. Die Gesamtzahl der abgeleiteten Neurone betrug in diesem Falle 65. Nur in zwei Fällen erfolgte die Lichtaktivierung binocular. Die Antwort der lichtaktivierten Neurone war meist relativ schwach und bei gleichbleibender Lichtintensität ausgesprochen inkonstant, ganz im Gegensatz zu den bisher beobachteten Reaktionsmustern im Geniculatum laterale und im optischen Cortex. Beobachtet wurden on- und on-off-Effekte, wobei die on-Aktivierung im allgemeinen etwas stärker hervortrat. Prä- oder post-exzitatorische Hemmungsphasen traten nicht auf oder kamen nicht zur Darstellung, weil die Neurone des Tectum opticum keine oder nur eine geringe Spontanaktivität besaßen.

Unter Berücksichtigung lokalisatorischer Gesichtspunkte, die sich wieder aus der Zuordnung der Elektrolysepunkte zu den anatomischen Feinstrukturen des Colliculus ergaben, ließ sich auch die zunächst sehr variabel erscheinende Lichtreaktion der Tectum-Neurone in eine gewisse Ordnung bringen. Bei Ableitung oberflächennaher Potentiale, die gleich nach dem Einstich der Elektrode in den vorderen Vier-Hügeln gefunden wurden, war die Lichtaktivierung besonders deutlich ausgeprägt. Ließen sich im *Stratum opticum*, in dem nur Mehrfachableitungen möglich waren,

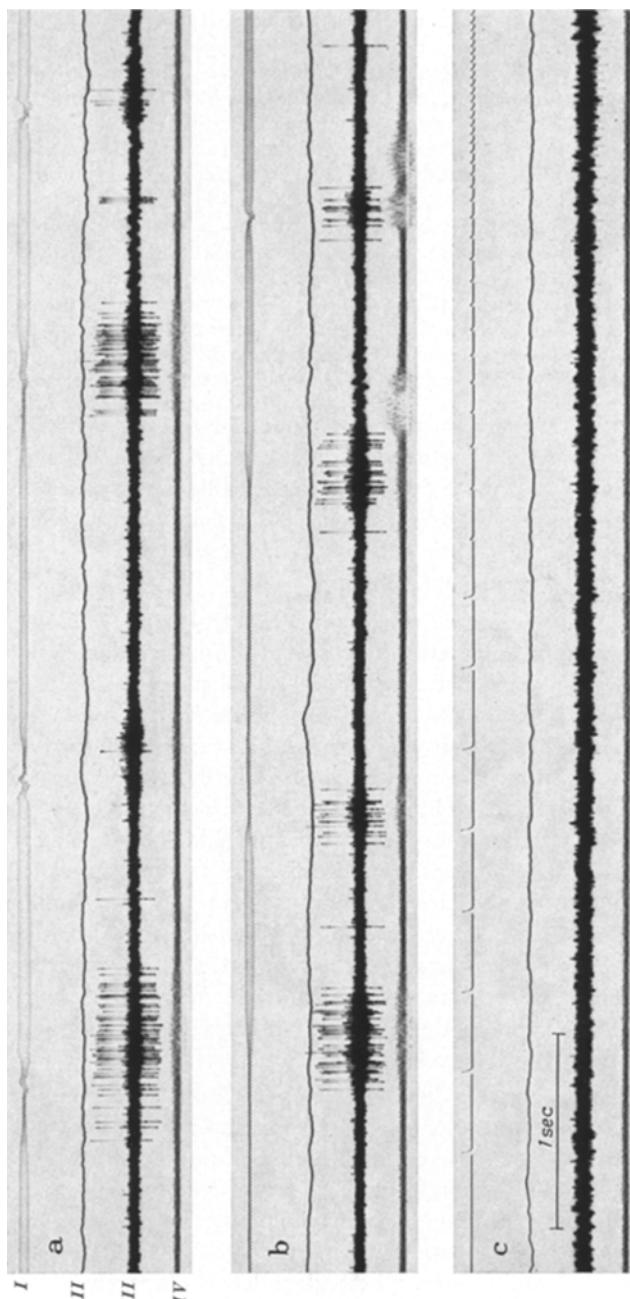


Abb. 6 a—c. Neuron des *Stratum griseum profundum*. I Reizmarkierung durch Photozelle; II Nystagmogramm; III Mikroableitung; IV Phonogramm.
 a. Bewegungsreihe von hinten nach vorn durch Handbewegungen (Freigabe der Photozelle), deutliche Aktivierung. Bei Rückbewegung geringere Richtungsspezifität. b Bei Auf- und Abwärtsbewegungen geringere Richtungsspezifität. c Auf Flackerlichtreize verschiedener Entladungen, also starke Richtungsspezifität. Bei Auf- und Abwärtsbewegungen geringere Richtungsspezifität. c Auf Flackerlichtreize verschiedener Frequenz keine Aktivierung des Neurons

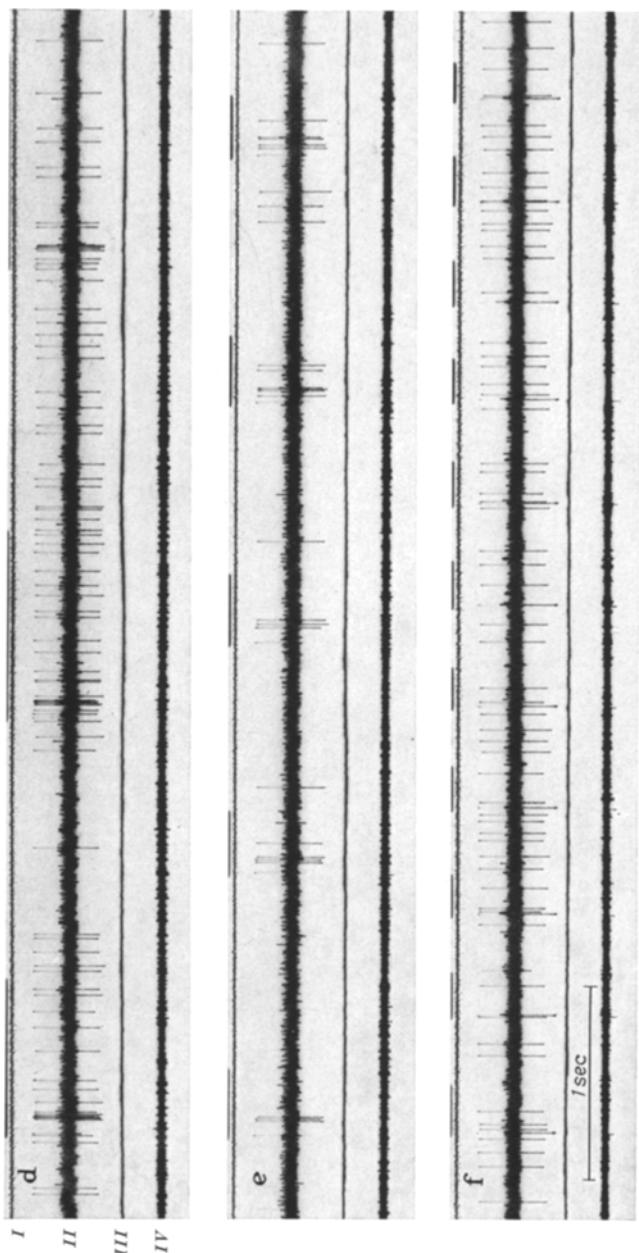


Abb. 6 d—f. *Neuron des Striatum griseum profundum.* I Myogramm der Halsmuskulatur; II Mikroableitung; III Nystagmogramm; IV Phonogramm. d Spontanentladungen des Neurons bei Bewegungsreizen von hinten nach vorn (Beginn der Reizmarke) deutliche Aktivierung. Bei Rückbewegung (Ende der Reizmarke) leichte Hemmung der Spontanaktivität. e Bei Bewegungsfrequenzen zwischen 0,5—1/sec. Bewegungssynchronie periodische Aktivierung des Neurons. f Bei Bewegungsreizen um 2/sec keine bewegungssynchronen Entladungen mehr. Im übrigen keine Antwort des Neurons auf Flacker- oder Lichtpunktreize (nicht dargestellt)

starke on-off-Effekte bei Dauerlichtreiz und kritische Flackerlichtfrequenzen um 14/sec und mehr ableiten, so waren die Verhältnisse im *Stratum griseum superficiale* wieder andere. Die hier abgeleiteten 14 Einheiten, die bereits sehr große rezeptive Felder hatten, waren in der Masse

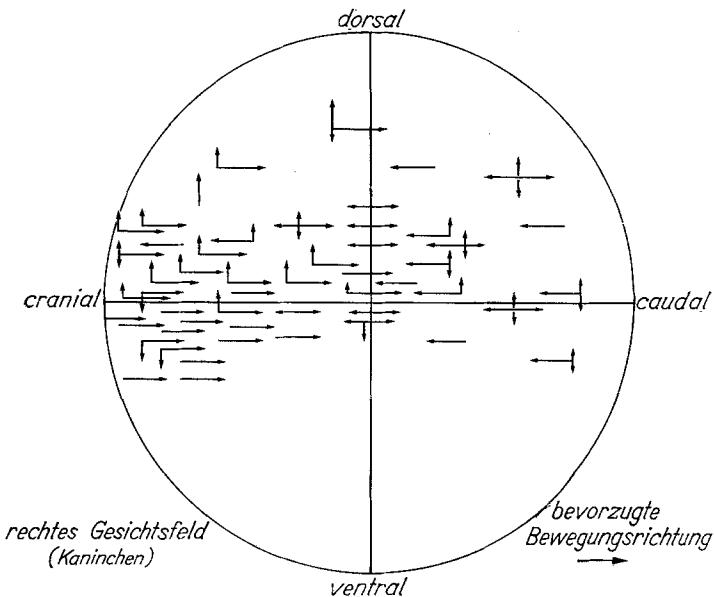


Abb. 7. Schematische Darstellung des rechten Gesichtsfeldes. Die eingezeichneten Pfeile geben vektorartig die von den einzelnen Neuronen bevorzugte Bewegungsrichtung an, ihre Fußpunkte bilden die Mitte des jeweiligen rezeptiven Feldes im rechten Gesichtsbereich. Auffällig ist die Abhängigkeit der Richtungsspezifität der einzelnen Neurone von der Lage ihrer rezeptiven Felder im rechten Gesichtsbereich

zwar on-off-Neurone, entluden bei diffusen Lichtblitzserien aber nur bis zu einer Frequenz von 4—5/sec synchron, d.h. mit einer Latenz von 40—60 msec auf den Lichtblitz. Von 17 in der mittleren grauen Schicht (*Stratum griseum intermedium*) oder in deren Grenzgebiet abgeleiteten Neuronen reagierten dagegen nur 7 auf Lichtblitzserien mit diffusem Licht bis zu einer Folgefrequenz von etwa 4/sec. In 9 Fällen konnte in dieser Schicht bei Lichtpunktstreizen im Zentrum der rezeptiven Felder ein stärkerer on-Effekt sowie eine schwache off-Aktivierung beobachtet werden. Im Gegensatz zu den Neuronen des *Stratum griseum superficiale* traten relativ schnell Adaptationserscheinungen auf, die Aktivierbarkeit auf Lichtreize war hier aber schon schwächer ausgeprägt.

In den untersten Schichten des *Colliculus rostralis* konnte im allgemeinen keine Aktivierung auf Lichtreize beobachtet werden. Von 12 Neuronen im *Stratum griseum profundum* reagierten 10 nicht auf punktförmige oder diffuse Lichtreize, in 2 Fällen traten geringe on-Effekte

auf. Bei 2 weiteren Neuronen konnte jedoch eine leichte Synchronisation der Entladungen bei einer Flackerlichtfrequenz von 4/sec beobachtet werden. Unter verschiedenen Kontrastbedingungen, z. B. bei verschiedener Stellung eines Streifenmusters oder bei verschiedenen Kopfstellungen

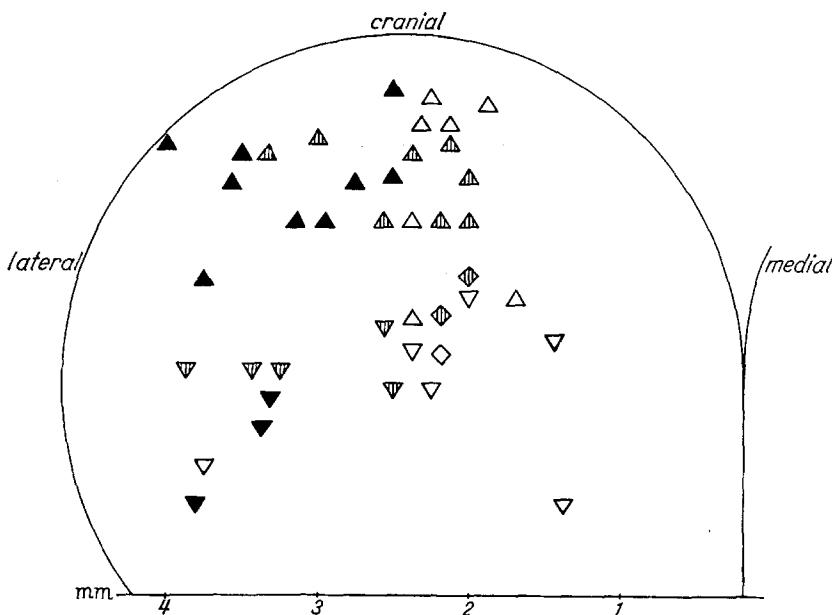


Abb. 8. Schematische Darstellung des linken Colliculus rostralis in Aufsicht. Planimetrische Lagebestimmung der Elektrolysepunkte ohne Berücksichtigung der Zugehörigkeit zu den einzelnen Schichten des Tectum opticum. Colliculus rostralis sinister, Aufsicht. ▲ vord. unt. Quadr.; △ vord. ob. Quadr.; ▲ in der Horizontalen vorne; ▼ hint. unt. Quadr.; ▽ hint. ob. Quadr.; ▽ in der Horizontalen hinten; ◆ in der Vertikalen unten; ◇ in der Vertikalen oben; ◇ im zentr. Sehfeld

gen im Untersuchungsraum, ließ sich bei 2 Neuronen, die sonst durch eine fehlende Lichtaktivierung ausgezeichnet waren, noch eine leichte Aktivierung auf Lichtreize erzielen.

Es sei in diesem Zusammenhang nochmals darauf hingewiesen, daß einige Neurone der unteren Schichten bei „Licht aus“ eine leichte Frequenzzunahme ihrer spontanen Entladungen erkennen ließen. Erwähnt seien auch die Eigenschaften einiger Neurone der angrenzenden Formatio reticularis, die in viel stärkerem Maße auf Lichtreize ansprachen, häufiger auch bei Lichtreizen von beiden Augen. Nicht selten resultierte bei diesen Neuronen eine Hemmung ihrer Entladungen, was auch der Wirkung von Arousalreizen entsprach.

f) Retino-tectale Projektionen für Bewegungsreize. Physiologische Untersuchungen mit der Methode der evoked potentials stellten bereits eine retino-tectale Punkt-für-Punkt-Projektion unter Beweis. Aus der Arbeit von APTER¹ ergab sich sogar eine bevorzugte Lokalisation der Area centralis, aus neueren Untersuchungen von JACOBSON^{36,37} eine binoculare Projektion beim Frosch. Auf Grund dieser Befunde war es natürlich interessant zu erfahren, ob sich die mit kleinen Lichtpunkten ermittelten retino-tectalen Projektionen auch für Bewegungsreize

nachweisen ließen. Der exakte Nachweis einer solchen Projektion konnte jedoch nicht gelingen, da die für Bewegungseffekte ausgemessenen rezeptiven Felder, wie bereits gezeigt, einen Durchmesser von 30 bis nahezu 100° erreichten. Diese waren also wesentlich größer als die rezeptiven Felder bei Ableitungen von Einzelfasern des Nervus opticus.

Die planimetrische Lagebestimmung der einzelnen Elektrolysepunkte — mangels genügender Anzahl lokalisierbarer Neurone allerdings ohne Berücksichtigung der Zugehörigkeit zu den einzelnen Schichten des Tectum opticum — erbrachte immerhin ein bemerkenswertes Ergebnis, das in Abb. 8 veranschaulicht ist. Je nach Lage des rezeptiven Feldes innerhalb der einzelnen Gesichtsfeldquadranten bevorzugen die Tectum-Neurone ein bestimmtes Areal des kontralateralen Colliculus rostralis. Während die Neurone, deren rezeptive Felder in den beiden vorderen Gesichtsfeldquadranten lagen, auch in den rostralen Anteilen des Colliculus zu finden waren, ließen sich die Neurone der beiden hinteren Quadranten im caudalen Bereich desselben nachweisen. Eine weitere Gesetzmäßigkeit ergab sich insofern, als die Neurone der beiden unteren Quadranten in den lateralen Tectum-Bezirken abgeleitet werden konnten und diejenigen der oberen Quadranten das erregbare Substrat der medialen Anteile bildeten. Die Neurone der Grenzbezirke zwischen den einzelnen Quadranten nahmen eher eine Mittelposition ein; doch dürfte die Anzahl der in der vertikalen Grenzzone ausgemessenen rezeptiven Felder zu gering sein, um hier Sichereres aussagen zu können.

Im wesentlichen entsprachen die eigenen Untersuchungen also den von JACOBSEN^{36,37} beschriebenen Verhältnissen im Tectum des Frosches. Dies gilt besonders für die retino-tectalen Projektionen der einzelnen Gesichtsfeldquadranten. Größere Schwierigkeiten bereitete dagegen die genaue Abgrenzung der einzelnen Projektionsgebiete untereinander. Die Ursache hierfür dürfte, wie schon gesagt, in den relativ großen Durchmessern der rezeptiven Felder zu suchen sein, zum anderen aber auch in der Tatsache, daß die Zuordnung der abgeleiteten Neurone zu den einzelnen Schichten des Tectum opticum unberücksichtigt blieb. Wie Abb. 8 zeigt, läßt sich aber zwischen den Neuronen der unteren und oberen Quadranten eine schräge Trennungslinie ziehen, und zwar von latero-caudal nach medio-cranial. Auch dieser Befund entspricht den Ergebnissen nach punktförmiger Lichtreizung am Frosch.

Diskussion

Zunächst seien einige Merkmale besprochen, die allen Tectum-Neuronen gemeinsam sind: Die geringe Spontanaktivität, die großen rezeptiven Felder und die Ansprechbarkeit auf Bewegungsreize.

Die geringe Ruhetätigkeit der Tectum-Neurone ist zunächst überraschend, da retinale Ganglienzellen, jedenfalls soweit sie mit der Mikroelektrode erfaßt sind, eine lebhafte Spontanaktivität entfalten, die nach

BORNSCHEIN¹³ durch retinale Anoxie aufgehoben wird. Auch im Geniculatum laterale und im optischen Cortex finden sich zahlreiche spontantätige Neurone, die kontinuierlich oder in kürzeren oder in längeren Salven entladen. Bei Kaninchen haben ARDEN u. Mitarb.⁵ im Geniculatum eine von der EEG-Arousal abhängige Spontanaktivität feststellen können. Die eigenen Befunde werden vielleicht verständlicher, wenn man sich vergegenwärtigt, welche Bedeutung der Spontanaktivität in Sinnesorganen heute beigemessen wird. Nach GRANT²⁷ soll diese die Ansprechbarkeit der Nervenzellen auf afferente Reizmuster steigern, indem der kontinuierliche Impulsstrom durch den Sinnesreiz nur noch modelliert zu werden braucht, sei es durch aktivierende oder hemmende Impulse. Der Informationsgehalt eines afferenten visuellen Impulsmusters, das meist aus on- und off-Entladungen besteht, dürfte hierdurch beträchtlich vermehrt werden. Auch unter Berücksichtigung der Untersuchungen von RIGGS u. Mitarb.⁵² sowie DITCHBURN u. GINSBORG^{21,22} über den spontanen Augentremor ist es daher nicht einzusehen, daß Kaninchen mit Hilfe des Tectum opticum eine differenzierte Sehleistung im Sinne des Objekterkennens vollziehen können, zumal die Tiere wach waren, ein normales EEG hatten und während der Versuche zumindest zeitweilig einer irgendwie gegliederten Umwelt (Laborsituation) ausgesetzt waren. So gesehen, dürfte die Spontanaktivität der corticalen Neurone des visuellen Systems eine wesentliche Voraussetzung für das Objekterkennen sein, das nach Ausschalsexperimenten von LASHLEY⁴², TEN CATE u. VAN HEER¹⁹, SIEGERT⁵⁶ und KLÜVER³⁹ in stärkerem Maße an die Großhirnrinde gebunden ist als das Erkennen von Hell-Dunkel-Reizen und das optisch-kinetische Reaktionsvermögen.

Eine Ausnahme bilden lediglich die Neurone der tieferen Tectum-Schichten, die eine leichte Dunkelaktivierung erkennen ließen und in dieser Hinsicht den off-Neuronen von HARTLINE^{30,31} bzw. den „dimming detectors“ von LETTVIN u. Mitarb.⁴³⁻⁴⁷ entsprachen. Diese scheinen ein phylogenetisch alter Bestandteil zu sein und bei der Vermittlung von Licht- und Schattenreflexen der niederen Tierwelt eine Rolle zu spielen. Da ihre Fortsätze u.a. die tectospinalen Bahnchen bilden, vermitteln sie auch die Tonuswirkung des Lichtes, die sich bei Amphibien nach einseitiger Blendung in einer asymmetrischen Körperhaltung zeigt und erst bei den bodennahen Tieren dann durch propriozeptive Impulse überspielt wird (siehe v. BUDDENBROCK¹⁷). In diesem Zusammenhang haben DUENSING u. Mitarb.²⁴ auch auf die Bedeutung des Nucleus interstitialis hingewiesen, doch erweist sich ein Bewegungsreiz auch dann als wirksam, wenn die Gesamtintensität für diffuses Licht einigermaßen konstant gehalten wird. Die Neurone des Tectum opticum erhellen auf diese Weise die „eigenartige Mittelstellung“ des Bewegungssehens zwischen den einfachen Licht- und Schattenreflexen und dem Objekterkennen höherer Vertebraten.

Was die rezeptiven Felder anbetrifft, so ergibt sich ein grundsätzlicher Unterschied zu den retinalen Ganglienzellen. Diese besitzen, wie schon HARTLINE³¹, THOMSON⁶⁰, BARLOW⁶, HUBEL u. WIESEL³⁴ sowie ARDEN^{2,3} zeigen konnten, einen Felddurchmesser, der im allgemeinen 10—20° nicht

überschreitet. Die bei den Tectum-Neuronen ausgemessenen Werte liegen dagegen zwischen 30 und 80° und lassen im Bereich des Tectum opticum an eine starke Konvergenz der retinalen Elemente denken. Die vereinzelten Beobachtungen über sehr große rezeptive Felder von LETT-VIN u. Mitarb.^{43,44}, MATORANA u. Mitarb.^{46,47}, KOZAK u. Mitarb.⁴¹ sowie WESTERMANN⁶¹ erscheinen nun in einem neuen Licht. Wenn andere Autoren im optischen Cortex nur sehr kleine rezeptive Felder nachweisen konnten, so fragt es sich natürlich, ob die weiter zentralwärts gelegenen Neurone im optischen Cortex, die denen des Stratum griseum profundum funktionell entsprechen könnten, auch mit adäquaten Reizmustern untersucht wurden. Wir selbst haben die großen rezeptiven Felder nur mit diskontinuierlichen Bewegungsreizen, wie z.B. Handbewegungen, nachweisen können, die einer raschen Adaptation entgegenwirken. Kontinuierlich bewegte Streifenmuster waren dagegen sehr häufig unwirksam und, wie schon gesagt, zur Bestimmung der Feldgrenzen meist ungeeignet. Wenn die rezeptiven Felder im Tectum opticum durchweg sehr groß waren, so wird sich dies auch auf die freie Beweglichkeit und den Wachzustand der Versuchstiere zurückführen lassen. Die funktionelle Variabilität der Feldgrenzen unter dem Einfluß der Hell-Dunkel-Adaptation oder der Einwirkung pharmakologisch wirksamer Substanzen ist ja bekannt. Neben direkten Wirkungen auf die retinalen Elemente könnte sich hier ein zentraler Einfluß über zentrifugale Bahnen bemerkbar machen. Erst kürzlich hat McILWAIN⁴⁹ die Wirkung der Barbiturate auf Bewegungsreize in der Feldperipherie beschrieben.

Zu den wichtigsten Kriterien der Tectum-Neurone gehört zweifellos die Erregbarkeit auf optische Bewegungsreize. Bei aller Variabilität der Entladungsmuster lassen sich zwangslässig zwei verschiedene Typen herausstellen: richtungsunabhängige und richtungsabhängige Neurone. Natürlich kommen Übergangsformen vor, wie z.B. Neurone, die bei Bewegungsreizen in verschiedenen Richtungen aktiviert werden, in einer bestimmten Richtung aber ein Erregungsmaximum aufweisen. Obwohl mehrere Autoren an der retinalen Ganglienzelle ähnliche Eigenschaften beobachteten konnten (zuletzt BARLOW u. Mitarb.⁹), sind die Ergebnisse doch bemerkenswert, da es sich hier um postsynaptische Entladungen von Nervenzellen des Tectum opticum handelt und die ausgedehnten rezeptiven Felder eine Konvergenz verschiedener retinaler Elemente erwarten lassen. In beiden Fällen sind die beobachteten elektrischen Phänomene sonst prinzipiell die gleichen, der Vorgang spielt sich in unserem Falle nur auf einer „höheren“ Ebene ab, auf der sich bereits mehrere Ganglienzellen zu einer „übergeordneten“ Einheit zusammenschließen.

Auch in diesem Zusammenhang wird die Bedeutung der geringen Spontanaktivität im Tectum opticum offensichtlich. Die Neurone müssen, wenn sie nicht spontan entladen, auf Bewegungsreize wesentlich spezifischer reagieren. Eine

gewisse Spontanaktivität, wie sie den Einheiten des *Stratum griseum profundum* eigen ist, könnte sich auf die Motorik zwar tonisierend auswirken, doch wäre jeder ungefilterte Reizeinbruch in Anbetracht der engen Verbindungen mit den motorischen Nervenkernen nicht sehr sinnvoll. Eine weitere sehr wichtige Eigenschaft der Tectum-Neurone dürfte aus diesem Grunde auch die Abhängigkeit der Neurone von der Geschwindigkeit und der Frequenz des Bewegungsreizes sein. Mehrere Einheiten reagieren auf Bewegungsreize bis zu 4/sec ohne „Ermüdung“, während andere dagegen bei großräumigen Bewegungen schnell adaptieren. GRÜSSER-CORNEHLS u. Mitarb.²⁹ weisen ebenfalls auf eine Frequenzspezifität der „Bewegungsneurone“ hin. Erinnert sei in diesem Zusammenhang an die Abhängigkeit des Schnappreflexes von der Bewegung des Beuteobjektes, die sich schon bei niederen Tieren beobachten lässt, oder an die Fluchtreaktion, die durch den Bewegungsrhythmus eines Raubtieres, z.B. den Flügelschlag eines Raubvogels, ausgelöst werden kann. Dieser Rhythmus ist bei einer Frequenz von 1–4/sec durchaus geeignet, bestimmte „Bewegungsneurone“ des Kaninchens optimal zu aktivieren und hierdurch eine motorische Reaktion in Gang zu bringen. Reflektorisches Geschehen und Instinktverhalten liegen hier dicht beieinander, und es bestätigt sich wieder, daß das Rezeptororgan — hier im weitesten Sinne zu verstehen — das „Wahrgenommene“ nicht rastergetreu wiedergibt, sondern eine Auswahlleistung vollzieht und das für den jeweiligen Organismus Wichtige zur Verarbeitung an das Zentralnervensystem weiterleitet. *Der verhaltensphysiologische Begriff des Schlüsselreizes erfährt hier eine neurophysiologische Ausdeutung.*

Unter Berücksichtigung der Lichtaktivierung, die seit HARTLINE^{30,31} mit den klassischen on-, off- und on-off-Typen das dominierende Merkmal der Retina-Neurone darstellt, teilt sich das Gesamtkollektiv in zwei Gruppen, die lichtaktivierte und die lichtunempfindlichen Neurone. Dieser Befund ist nicht überraschend, wenn man die Untersuchungen im *Geniculatum* und im optischen Cortex betrachtet. HUBEL³³ und DE VALOIS u. Mitarb.²⁰ haben lichtunempfindliche Neurone im *Geniculatum*, HUBEL u. WIESEL³⁴ sowie JUNG u. Mitarb. (siehe JUNG³⁸) im optischen Cortex nachgewiesen. HUBEL u. WIESEL³⁴ halten die fehlende Lichtreaktion sogar für ein wichtiges Kriterium der corticalen Neurone des visuellen Systems. Nach ARDEN u. Mitarb.⁴ finden sich auch im *Geniculatum* des Kaninchens zahlreiche Neurone, die bei diffusen Flackerlichtreizen nur in geringem Maße synchron entladen, den eigenen Ableitungen in den unteren Tectum-Schichten entsprechend. Wenn die Folgefrequenzen hier nur 4/sec und weniger betragen, so wird man dies als ein weiteres Kriterium für den Nachweis postsynaptischer Entladungen werten dürfen, im Gegensatz zu den Ableitungen im Tractusgebiet, wo synchrone Entladungen bis zu 10/sec und mehr beobachtet werden konnten. Eine genaue Differenzierung in on-, off- und on-off-Typen soll hier jedoch unberücksichtigt bleiben, da diese nach WOLBARSHT u. Mitarb.⁶⁴ bis zu einem gewissen Grade von der Wellenlänge des einfallenden Lichtes und, wie BARLOW u. Mitarb.⁷ berichten, auch vom jeweiligen Adaptationszustand abhängig ist. Die eigenen Versuchsbedingungen sind in dieser Hinsicht zu wenig definiert, um hier Näheres aussagen zu können.

Eine weitere Frage ist nun die, ob die lichtaktivierten Neurone für die Wahrnehmung von Bewegungen eine Rolle spielen. Wichtig scheint in diesem Zusammenhang die von HUBEL u. WIESEL³⁴ beschriebene Feld-asymmetrie der corticalen Neurone und die hiermit verbundene asymmetrische Umfeldwirkung zu sein, die sich nach BAUMGARTNER¹¹ besonders bei den präexzitatorisch gehemmten on-off-Neuronen nachweisen läßt. BAUMGARTNER¹¹ weist darauf hin, daß die Eigenschaften dieser Neurone eine Wahrnehmung von Bewegungen grundsätzlich ermöglichen. Die genannten Autoren haben aber auch im optischen Cortex der Katze Neurone ableiten können, die durch diffuse Belichtung nicht mehr aktiviert werden können, dagegen sicher auf bewegte Kontrastreize ansprechen. Wie weit die Einwände von BARLOW u. HILL⁸ geltend gemacht werden können, die „Wahrnehmung“ von Bewegungsreizen lasse sich durch die asymmetrischen Feldbedingungen zumindest nicht in einfacher Weise erklären, bleibt für die Cortex-Neurone eine offene Frage, zumal die Bestimmung der Feldgrenzen mit bewegten Reizmustern noch aussteht (siehe BAUMGARTNER¹¹). Die eigenen Befunde im Tectum opticum des Kaninchens lassen eine asymmetrische Feldstruktur vermissen. Die Frage, wie und in welchem Maße das Bewegungssehen eine integrative Leistung des zentralen Nervensystems darstellt, läßt sich letzten Endes erst in Verbindung mit den histologischen Befunden entscheiden.

Als Substrat für das räumliche und zeitliche Nacheinander eines Bewegungsreizes bieten sich zunächst die retinotopen Beziehungen an. Eine Punkt-für-Punkt-Projektion findet sich auch im optischen Cortex, doch sind erhebliche Zweifel laut geworden, ob die räumliche Ordnung einer „Projektion auf die sensorische Oberfläche“ auch eine funktionelle Bedeutung besitzt. Zahlreiche klinische Phänomene sprechen dagegen, und schon das Erkennen einfacher geometrischer Figuren läßt sich nicht auf der Basis einer Punkt-für-Punkt-Projektion erklären. Die Untersuchungen im Tectum opticum (siehe WHITTERIDGE⁶³) sind jedoch so überzeugend, daß eine Punkt-für-Punkt-Projektion als Grundlage optischer Wahrnehmungsvorgänge, insbesondere der phylogenetisch sehr früh verankerten Vorgänge des Bewegungssehens, nicht übersehen werden darf. In Anbetracht der großen und sich weitgehend überlappenden rezeptiven Felder der Tectum-Neurone wird man aber eine zusätzliche Leistung des Substrates fordern müssen, um eine Diskrimination von Bewegungsreizen erklären zu können.

Eine weitere Möglichkeit, aus der strukturellen Gliederung eine integrative Leistung des Tectum opticum abzuleiten, ergibt sich aus dem schichtweisen Aufbau des Colliculus rostralis. Die physiologischen Untersuchungen von TEUBER u. Mitarb.⁵⁹ und die eigenen, durch Elektrolysepunkte gesicherten Ableitungen veranschaulichen die Unterschiede in der Funktion der einzelnen Tectum-Neurone. Leider liegen über den optischen

Cortex — so zahlreich die hier durchgeführten Untersuchungen auch sind — in dieser Hinsicht nur wenige Angaben vor; lediglich die Arbeiten von MOUNTCASTLE⁵¹ im somato-sensorischen Cortex weisen auf eine vertikale räumliche Orientierung der hier verankerten Hirnfunktionen hin. Erst in jüngster Zeit sind entsprechende Befunde über das Gestalt- und Bewegungssehen von HUBEL u. WIESEL³⁵ mitgeteilt worden.

Um die Verhältnisse im Tectum opticum zu verstehen, sei ein kurzer anatomischer Rückblick erlaubt. Hiernach dürfte es gesichert sein, daß die Opticusfasern im Stratum griseum superficiale enden. Zahlreiche Autoren sind sich auch darin einig, daß die Opticusfasern die wichtigste tectopetale Projektion darstellen (siehe SPATZ⁵⁷; BÜRGI¹⁸). Den anatomischen Verhältnissen entsprechend müssen die afferenten Impulse dann von den kleinen Schaltzellen der oberflächlichsten Schicht zur mittleren und tiefen grauen Schicht weitergeleitet werden. Hier befinden sich die mittelgroßen und großen Pyramidenzellen, welche mit ihren Fortsätzen in erster Linie den Tractus Meynert bilden. Es wäre denkbar, daß mehrere Schaltzellen eine Pyramidenzelle innervieren, so daß das visuelle System hier über eine weitere Konvergenzmöglichkeit verfügt. Doch hat sich bei der Gegenüberstellung der abgeleiteten Neurone der oberen und unteren Schichten kein sicherer Unterschied in der Größe der rezeptiven Felder ergeben. Dieser Befund spricht jedoch nicht gegen eine Konvergenz; denn es wäre denkbar, daß die potentielle Vergrößerung der rezeptiven Felder durch die Zwischenschaltung weiterer Synapsen überdeckt wird. Außerdem wird man auch auf tectaler Ebene, wie die eigenen Untersuchungen zeigen, mit Adaptationserscheinungen und lateralen Hemmungsvorgängen rechnen müssen, die der räumlichen und zeitlichen Summation afferenter Impulse entgegenwirken. Die Wahrscheinlichkeit, daß markarme Fasern direkt die tiefen Schichten des Colliculus erreichen, ist jedenfalls gering, zumal sich im Degenerationsversuch bei einer derartigen Endigungsweise der markarmen Fasern zumindest degenerative Endknöpfe in den unteren Schichten des Tectum nachweisen lassen müßten, was nach GLEES²⁷ nicht der Fall zu sein scheint. Auch nach elektronenmikroskopischen Befunden von GRAY u. HAMLYN²⁸ endigen die Opticusfasern bei Hühnern in den oberflächlichen kleinzelligen Schichten und dringen nicht in die tiefergelegenen Gebiete vor. Doch ist zu bedenken, daß diese kleinzelligen Schichten nach BÜRGI¹⁸ u.a. in der Phylogenetese eine Neuerwerbung darstellen, welche auch mit dem Auftreten corticotectaler Verbindungen in Zusammenhang steht.

Unter der Vorstellung einer bisynaptischen Verarbeitung des afferenten Impulsstromes lassen sich die hier beschriebenen Entladungsmuster in einem übergeordneten funktionellen Zusammenhang betrachten. Es zeigt sich nämlich, daß die lichtaktivierten Neurone das Stratum griseum superficiale bevorzugen und allenfalls im Stratum griseum intermedium anzutreffen sind. Nur die Neurone der obersten Schicht reagieren auf Flackerlichtprovokation mit raschen Folgefrequenzen und bei retinaler Bildverschiebung in jeder Richtung mit einer lebhaften Aktivierung. Die Neurone des Stratum griseum intermedium bilden dagegen Übergangsformen, indem sie auf schnelle Bewegungsreize nicht mehr so lebhaft ansprechen, dafür aber richtungsspezifischer reagieren. Sie gleichen sich bereits den Einheiten der untersten Schicht an, in der sich nur noch vereinzelt lichtaktivierte Neurone auffinden lassen. Die Fähigkeit, bewegte Objekte „wahrzunehmen“, läßt sich auch in der Retina nachweisen. Es

ist aber anzunehmen, daß die Tätigkeit weniger retinaler Neurone nicht genügt, um einen Reizerfolg zu gewährleisten, zumindest nicht als motorische Leistung. Demnach besitzt die Aktivierung einzelner retinaler Ganglienzellen noch nicht den Charakter einer Bewegungsinformation. Eine Aktivierung erfolgt ja auch durch den Lichtreiz, und beide, Bewegungs- und Lichtaktivierung, sind auf Grund der Zellaktivierung allein nicht zu unterscheiden, was in gleichem Maße für die Neurone des Stratum griseum superficiale zutrifft. Die eigentliche Transformation in eine sinnesspezifische Meldung mit biologischer Wertigkeit scheint erst im Stratum griseum intermedium und profundum stattzufinden. Werden die hier gelegenen Pyramidenzellen aktiviert, so bedeutet dies „Bewegung“, und zwar Bewegung als solche, abgehoben von den übrigen Modalitäten der optischen Wahrnehmung. Mit BAUMGARTNER u. Mitarb.¹² könnte man sagen, daß hier „ein zweidimensionaler Code in einen eindimensionalen Richtungsanzeiger umgewandelt wird“. Treffen die zunächst wenig beinhaltenden „Alles-oder-nichts-Entladungen“ der Tectum-Neurone über den Tractus Meynert dann auf eine motorische Instanz, so ist der einfachste Fall einer optomotorischen Reaktion gegeben.

Zusammenfassung

An nicht narkotisierten, frei beweglichen Kaninchen wurden 50 Neurone des Tectum opticum mit glassolierten Platindrähten extracellulär abgeleitet. Die Lage der Elektrodenspitze konnte durch Elektrolysepunkte und histologische Aufarbeitung der Gehirne gesichert werden. Die Untersuchungen führten zu folgenden Ergebnissen:

1. Im Gegensatz zum Geniculatum laterale und zum optischen Cortex ist die Spontanaktivität der Tectum-Neurone gering. Diese Tatsache läßt es u.a. verständlich erscheinen, daß das Objekterkennen im wesentlichen der Großhirnrinde vorbehalten bleibt.

2. Die rezeptiven Felder der Tectum-Neurone betragen im Durchmesser 30—80°, sind also wesentlich größer als die meisten bei Ableitungen in der Retina, im Geniculatum und im optischen Cortex gemessenen Felder. Die Struktur der rezeptiven Felder ist homogen, d. h. die Neurone des Tectum opticum reagieren in allen Bereichen ihrer rezeptiven Felder auf Bewegungsreize einer bestimmten Vorzugsrichtung.

3. Alle Neurone des Tectum opticum reagieren auf optische Bewegungsreize, wobei sich richtungspezifische und richtungsspezifische Neurone unterscheiden lassen. Die jeweils bevorzugte Bewegungsrichtung zeigt hierbei eine gewisse Abhängigkeit von der Lage des rezeptiven Feldes im Gesichtsbereich. Ferner läßt sich eine Abhängigkeit von der Frequenz der Bewegungsreize nachweisen.

4. Auf diffuse oder punktförmige Lichtreize reagieren nur etwa 50% aller abgeleiteten Neurone im Tectum opticum. Die lichtaktivierten

Neurone finden sich vorwiegend im Stratum griseum superficiale. Im Gegensatz zu den Ableitungen im Einstrahlungsgebiet des Tractus opticus beträgt die Folgefrequenz bei Lichtblitzserien höchstens 5/sec. Die Neurone der tieferen Tectum-Schichten zeigen hierbei eine Adaptationsneigung.

Die Korrelation anatomischer und physiologischer Befunde ermöglicht es, eine Modellvorstellung über die zentralnervöse Verarbeitung von optischen Bewegungsreizen zu vermitteln.

Literatur

- ¹ APTER, J. T.: Projection of the retina on superior colliculus of cats. *J. Neurophysiol.* **8**, 123—134 (1945).
- ² ARDEN, G. B.: Types of response and organisation of simple receptive fields in cells of the rabbit's lateral geniculate body. *J. Physiol. (Lond.)* **166**, 449—467 (1963).
- ³ — Complex receptive fields and responses to moving objects in cells of the rabbit's lateral geniculate body. *J. Physiol. (Lond.)* **166**, 468—488 (1963).
- ⁴ —, and Y.-M. LIU: Some responses of the lateral geniculate body of the rabbit to flickering light stimuli. *Acta physiol. scand.* **48**, 49—62 (1960).
- ⁵ —, and U. SÖDERBERG: The relationship of lateral geniculate activity to the electrocorticogram in the presence or absence of optic tract input. *Experientia (Basel)* **15**, 163—164 (1959).
- ⁶ BARLOW, H. B.: Action potentials from the frog's retina. *J. Physiol. (Lond.)* **119**, 58—68 (1953 a).
- ^{6a} — Summation and inhibition in the frog's retina. *J. Physiol. (Lond.)* **119**, 69—88 (1953 b).
- ⁷ — R. FITZHUGH, and S. W. KUFFLER: Change of organization in receptive fields of cat's retina during dark adaption. *J. Physiol. (Lond.)* **137**, 338—354 (1957).
- ⁸ —, and R. M. HILL: Selective sensitivity to direction of movement in ganglion cells of the rabbit retina. *Science* **139**, 419—421 (1963).
- ⁹ — — and W. R. LEVICK: Retinal ganglion cells responding selectively to direction and speed of image motion in the rabbit. *J. Neurophysiol.* **173**, 377—407 (1964).
- ¹⁰ BAUMGARTEN, R. v., E. KANZOW, H. P. KOEPCHEN und F. TIMM: Beitrag zur Technik der extra- und intracellulären sowie der stereotaktischen Mikroableitung im Gehirn. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **271**, 245—256 (1960).
- ¹¹ BAUMGARTNER, G.: Neuronale Mechanismen des Kontrast- und Bewegungssehens. Ber. 66. Zusammenk. Deutsch. Ophthalmol. Ges. Heidelberg 1964, S. 111—125. München: J. F. Bergmann 1964.
- ¹² — A. SCHULZ u. J. L. BROWN: Unterschiedliche Reaktionen auf bewegte Reizmuster bei corticalen und Geniculatum-Neuronen. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **278**, 69—70 (1963).
- ¹³ BORNSCHEIN, H.: Spontan- und Belichtungsaktivität in Einzelfasern des N. opticus der Katze. *Z. Biol.* **110**, 210—222 (1958).
- ¹⁴ BRAUN, R.: Zum Lichtsinn augenloser Muscheln. *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol.* **65**, 194—208 (1954/1955).
- ¹⁵ — Zum Lichtsinn facettenaugenträgender Muscheln (Arcacea). *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol.* **65**, 91 (1954/1955).
- ¹⁶ BUDDENBROCK, W. v.: Untersuchungen über den Schattenreflex. *Z. vergl. Physiol.* **13**, 1, 164 (1930).
- ¹⁷ — Vergl. Physiologie, Bd. I: Sinnesphysiologie. Basel: Birkhäuser 1952.

- ¹⁸ BÜRGI, S.: Das Tectum Opticum. Seine Verbindungen bei der Katze und seine Bedeutung beim Menschen. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* **176**, 701—729 (1957).
- ¹⁹ CATE, J. TEN, u. A. W. H. VAN HEEK: On vision of rabbits after removal of the visual cortex. *Acta neer. physiol.* **3**, 96—98 (1933).
- ²⁰ DE VALOIS, R. L., C. J. SMITH, S. T. KITAI, and A. J. KAROLY: Response of single cells in monkey lateral geniculate nucleus to monochromatic light. *Science* **127**, 238—239 (1958 b).
- ²¹ DITCHBURN, R. W., and B. L. GINSBORG: Vision with stabilized retinal image. *Nature (Lond.)* **170**, 36—37 (1952).
- ²² — — Involuntary eye movements during fixation. *J. Physiol. (Lond.)* **119**, 1—17 (1953).
- ²³ DUENSING, F., u. K.-P. SCHAEFER: Die Aktivität einzelner Neurone der Formatio reticularis des nicht gefesselten Kaninchens bei Kopfwendungen und vestibulären Reizen. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **201**, 97—122 (1960).
- ²⁴ — — u. C. TREVISAN: Die Raddrehung vermittelnden Neurone in der zentralen Funktionsstruktur der Labyrinthstellreflexe auf Kopf und Augen. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **204**, 113—132 (1963).
- ²⁵ EXNER, S.: Über das Sehen von Bewegungen. *Wien. Sitz. Ber.* **72**, Abt. 3 (1875); zit. nach WERTHEIMER.
- ²⁶ GLEES, P.: persönliche Mitteilung.
- ²⁷ GRANIT, R.: Receptors and Sensory Perception. New Haven: Yale University Press 1955.
- ²⁸ GRAY, E. C., and L. H. HAMLYN: Electron microscopy of experimental degeneration in the avian optic tectum. *J. Anat. (Lond.)* **96**, 309—316 (1962).
- ²⁹ GRÜSSER-CORNEHLS, U., O.-J. GRÜSSER, and T. H. BULLOCK: Unit responses in the frog's tectum to moving and nonmoving visual Stimuli. *Science* **141**, 820—822 (1963).
- ³⁰ HARTLINE, H. K.: The discharge of impulses in the optic nerve of Pecten in response to illumination of the eye. *J. cell. comp. Physiol.* **11**, 465—478 (1938).
- ³¹ — The receptive field of the optic nerve fibres. *Amer. J. Physiol.* **130**, 690—699 (1940 a).
- ³² HERTZ, M.: Zur Physiologie des Formen- und Bewegungsschens. *Z. vergl. Physiol.* **20**, 430—449 (1934).
- ³³ HUBEL, D. H.: Single unit activity in lateral geniculate body and optic tract of unrestrained cats. *J. Physiol. (Lond.)* **150**, 91—104 (1960).
- ³⁴ —, and T. N. WIESEL: Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex. *J. Physiol. (Lond.)* **148**, 574—591 (1959).
- ³⁵ — — Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. *J. Neurophysiol.* **28**, 229—289 (1965).
- ³⁶ JACOBSON, M.: The representation of the visual field on the tectum of the frog: evidence for the presence of an area centralis retinae. *J. Physiol. (Lond.)* **154**, 31—32 (1960).
- ³⁷ — The representation of the retina on the optic tectum of the frog. Correlation between retinotectal magnification factor and retinal ganglion cell count. *Quart. J. exp. Physiol.* **47**, 170—178 (1962).
- ³⁸ JUNG, R.: Korrelationen von Neuronentätigkeit und Sehen. In: JUNG, R., u. H. KORNHUBER: *Neurophysiologie und Psychophysik des visuellen Systems*, S. 410 bis 434. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1961.
- ³⁹ KLÜVER, H.: Visual functions after removal of the occipital lobes. *J. Psychol.* **2**, 23—45 (1941).
- ⁴⁰ KOEFFKA, K.: Ein neuer Versuch eines objektiven Systems der Psychologie. *Z. Psychol.* **61**, 266—278 (1912).

- ⁴¹ KOZAK, W., R. W. RODIACK, and P. O. BISHOP: Firing patterns of single units in the lateral geniculate nucleus (LGN) in response to moving objects. Presented before Australian Physiological Society in Canberra — FEB — 1963 (abstract in Austr. S. Sci.).
- ⁴² LASHELEY, K. S.: The mechanism of vision. II. The influence of cerebral lesions upon the threshold of discrimination for brightness. *J. genet. Psychol.* **37**, 461—480 (1930).
- ⁴³ LETTVIN, J. Y., and H. R. MATORANA: Frog vision. *Mit. Quart. Progr. Report No. 53*, pp. 191—196 (1959).
- ⁴⁴ — — W. S. McCULLOCH, and W. H. PITTS: What the frog's eye tells the frog's brain. *Proc. Inst. Radio Engrs.* **47**, 1940—1951 (1959).
- ⁴⁵ MATORANA, H. R.: The fine structure of the optic nerve and tectum of Anurans. An electron microscope study. Ph.D., Thesis, Harvard University 1958.
- ⁴⁶ — J. Y. LETTVIN, W. S. McCULLOCH, and W. PITTS: Physiological evidence that cut optic nerve fibres in the frog regenerate to their proper places in the tectum. *Science* **130**, 1709—1710 (1959).
- ⁴⁷ — — W. H. PITTS, and W. S. McCULLOCH: Physiology and anatomy of vision in the frog. *J. gen. Physiol.* **43**, 129—176 (1960).
- ⁴⁸ MAYER-GROSS, W.: Pathologie der Wahrnehmung. II. Psychopathologie und Klinik der Trugwahrnehmungen. In: BUMKE, O.: *Hdb. der Geisteskrankheiten*, Bd. I, Allg. Teil, S. 427—498. Berlin: Springer 1928.
- ⁴⁹ McILWAIN, J. T.: Receptive fields of optic tract axons and lateral geniculate cells: Peripheral retents and barbiturate sensitivity. *J. Neurophysiol.* **27**, 1155—1177 (1964).
- ⁵⁰ METZGER, W.: Gesetze des Sehens. Frankfurt/Main: W. Kramer & Co. 1936.
- ⁵¹ MOUNTCASTLE, V. B.: Modality and topographic properties of single neuron of cat's somatic sensory cortex. *J. Neurophysiol.* **20**, 408—434 (1957).
- ⁵² RIGGS, L. A., F. RATCLIFF, J. C. CORNSWEET, and T. N. CORNSWEET: The disappearance of steadily fixated visual objects. *J. opt. Soc. Amer.* **43**, 495—501 (1953).
- ⁵³ SCHAEFER, K.-P.: Einzelneuronregistrierung vom Tectum opticum. Jahrestagung dtsch. EEG. Ges. Bad Nauheim, April 1962.
- ⁵⁴ — Mikroableitungen vom Tectum opticum. Proceedings of the internat. Union Physiolog. Sciences, Vol. I, Part. II, p. 496. Leiden 1962.
- ⁵⁵ — Experimenteller Beitrag zum Problem des Bewegungssehens. *Habilitationsschrift*, Göttingen 1964.
- ⁵⁶ SIEGERT, P.: Raumorientierung „rindenblinder“ Katzen. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **242**, 515—556 (1939).
- ⁵⁷ SPATZ, H.: Anatomie des Mittelhirns. In BUMKE, O., u. O. FOERSTER: *Hdb. d. Neurol.* Bd. I, S. 474—640. Berlin: Springer 1937.
- ⁵⁸ STEIN, J.: Pathologie der Wahrnehmung. I. Über die Entstehung der Sinnesleistungen und die Entstehung von Trugwahrnehmungen. In BUMKE, O.: *Hdb. der Geisteskrankheiten*, Bd. I, Allg. Teil, S. 352—426. Berlin: Springer 1928.
- ⁵⁹ TEUBER, H.-L.: Some observations on the superior colliculi of the cat by J. ALTMAN. In JUNG, R., u. H. KORNHUBER: *Neurophysiol. und Psychophysik des visuellen Systems*, S. 217—221. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1961.
- ⁶⁰ THOMSON, L. C.: The localization of function in the rabbit retina. *J. Physiol. (Lond.)* **119**, 191—209 (1953).
- ⁶¹ WESTERMANN, R. A.: The representation of the retina on the optic tectum of goldfish. Im Manuskript. Persönliche Mitteilung.

- ⁶² WERTHEIMER, M.: Experimentelle Studien über das Sehen von Bewegungen. *Z. Psychol.* **61**, 161--265 (1912).
- ⁶³ WHITTERIDGE, D.: Central control of eye movement. In: *Handbook of Physiology*, Sect. 1, Vol. II, pp. 1089--1109. Baltimore: Williams and Wilkins 1959.
- ⁶⁴ WOLBARSHT, M. L., H. G. WAGNER, and E. F. McNICHOL jr.: Receptive Fields of retinal ganglion cells: Extent and spectral sensitivity. In JUNG, R., u. H. KORNHUBER: *Neurophysiologie und Psychophysik des visuellen Systems*, S. 170 bis 175. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1961.

Priv.-Doz. Dr. K.-P. SCHAEFER
Psychiatrische Universitätsklinik
34 Göttingen