

Reizversuche im Tectum opticum des Kaninchens

Ein experimenteller Beitrag
zur sensomotorischen Koordination des Hirnstammes *

K.-P. SCHAEFER und H. SCHNEIDER

Psychiatrische Klinik der Universität Göttingen (Direktor: Prof. Dr. J. E. MEYER)

Eingegangen am 11. April 1968

Stimulation Experiments in the Superior Colliculus of Rabbits An Experimental Contribution to Sensori-motor Coordination in the Brain Stem

Summary. In decorticated, freely moving rabbits the tectum opticum was stimulated with microelectrodes. The following results were obtained:

1. In order to obtain an optimal motor reaction, interrupted currents were needed with a frequency of 50/sec and a plateau of the individual impulse of about 4 msec.

2. Depending on the intensity of the stimulus (0,5—2 V), the first reaction was a *rotating movement* of the contralateral ear. The ear was directed to that field of vision, which projected to the stimulation point. These results present strong evidence for a *multisensory integration* in the tectum opticum.

3. By applying stronger stimuli (2—4 V), *movements of the head* were observed. When the rostralateral part of the superior colliculus was stimulated, the head turned to the homolateral side; and when the caudomedial half was stimulated, the head rotated to the contralateral side. These regions corresponded precisely with the projection areas for the forward and backward fields of vision.

4. The *fear and flight reactions*, which were observed following the strongest stimuli, showed a very similar distribution of the stimulation points. Here also, stimulation of the rostralateral part was followed by movements to homolateral, and stimulation of the caudomedial part by movements to contralateral.

The results of these experiments are in agreement with the reactions of animals in the natural environment. It was shown that stimulation by microelectrodes is followed by useful behavior of the animal in terms of organisation of movements in time and space. The mode of reaction, orientation and flight, is directly dependent upon the intensity of the applied current; the direction of these reactions is a function of the topographical arrangement of the Tectum opticum.

Key-Words: Stimulation Experiments — Colliculus Superior — Decorticated, Freely Moving Rabbits.

Zusammenfassung. An decortizierten, freibeweglichen Kaninchen wurde das Tectum opticum mit Mikroelektroden aus glasisiertem 25 μ starkem Platindraht gereizt. Aufgrund von insgesamt 117 Reizpunkten ergaben sich folgende Ergebnisse:

1. Zur Auslösung einer motorischen Reaktion erwiesen sich Reizketten (unterbrochener Gleichstrom) mit einer Frequenz um 50/sec und einer Dauer des Einzelimpulses um 4 msec als optimal wirksam.

* Die Ergebnisse wurden auszugsweise bereits auf der 13. Jahrestagung der Deutschen EEG-Gesellschaft in München 1967 vorgetragen.

2. In Abhängigkeit von der Reizintensität zeigten sich zunächst Drehbewegungen des kontralateralen Ohres. Die Ohrmuschel wies in jenen Gesichtsfeldbereich, der dem Reizort entsprach. Es ergaben sich wichtige Anhaltspunkte für eine sensomotorische Koordination im Hirnstamm.

3. Kopfbewegungen traten bei steigender Reizintensität auf. Wendungen nach homolateral erfolgten bei Reizung in der rostralateralen Hälfte des Colliculus, Wenden nach kontralateral dagegen in der caudomedialen Hälfte. Diese Regionen entsprachen weitgehend den Projektionsgebieten für die vorderen bzw. hinteren Gesichtsfeldquadranten.

4. Eine ähnliche Verteilung der Reizorte zeigten die *Ausweich- und Fluchtreaktionen*, die bei stärksten Reizen beobachtet wurden. Auch hier erfolgten Bewegungen nach homolateral im rostralateralen, Bewegungen nach kontralateral im caudomedialen Bereich des Colliculus superior.

Die im Reizexperiment erzielten Ergebnisse wurden mit dem natürlichen Verhalten der Tiere in freier Wildbahn verglichen. Hierbei ergab sich, daß mit Punktreizungen im Tectum opticum biologisch sinnvolle motorische Antworten ausgelöst werden können. Während Zuwendung und Flucht als solche direkt abhängig waren von der applizierten Reizintensität, erwies sich die Richtung dieser Reaktionen als eine Funktion der topographischen Gliederung des Tectum opticum.

Schlüsselwörter: Reizversuche — Tectum opticum — decortiziertes Kaninchen.

Das Tectum opticum ist die älteste Endstätte der Retinafasern und bildet bei niederen Wirbeltieren die eigentliche Sehsphäre. In der aufsteigenden Tierreihe vermindert sich jedoch die Zahl der retino-tectalen Faserbündel [8, 9, 10, 11]. Hiermit parallel geht eine bedeutende Vermehrung cortico-tectaler Fasersysteme, deren Entwicklung mit einer im einzelnen noch unklaren Funktionsänderung des Tectum opticum verbunden ist. Mit Mikroelektroden [17, 20, 29, 33, 34, 39] sind lichtaktivierte und bewegungsspezifische Neurone im Colliculus superior nachzuweisen, die die Funktionseigenschaften des Tectum als optische Sinnessphäre zur Wahrnehmung bewegter Reizmuster neurophysiologisch sichern. Welche Leistungen dieser Hirnteil vollbringt, läßt sich aber nur entscheiden, wenn wir auch die *efferenten* Wirkungsqualitäten kennen. Diese lassen sich im *Reizexperiment* [1, 3, 5, 15, 18] veranschaulichen, das auch der vorliegenden Mitteilung zugrunde liegt. Mit Recht ist zwar der Einwand erhoben worden, daß das Reizexperiment die natürlichen Erregungsbedingungen nur unvollkommen wiedergibt. Doch ergeben sich brauchbare Resultate, führt man streng umschriebene *Punktreizungen mit der Mikroelektrode* durch und vergleicht die Reizantworten mit den neuronalen Erregungsmustern einerseits und den natürlichen Verhaltensweisen der Tiere andererseits. Retino-tectale Punkt-zu-Punkt-Projektionen [2, 7, 8, 23] und bestimmte lokalspezifische Eigenschaften der Tectumneurone [33, 34] ließen erwarten, daß den einzelnen Reizpunkten je nach Lage in den Projektionsgebieten der Gesichtsfeldquadranten auch bestimmte funktionelle Ortswerte im Sinne enger sensomotorischer Bezüge zugeordnet sind.

Methodik

Verwendet wurden Kaninchen mit einem Gewicht von 2–3 kg. In Atropin-Äther-Narkose wurde zunächst die Kopfhaut in sagittaler Richtung durchtrennt. Nach stumpfem Freipräparieren der Schädelkalotte erfolgte die Trepanation des Os parietale beiderseits und weitere Eröffnung nach frontal und temporal mit einer in der Zahntechnik gebräuchlichen Fräse. In den meisten Versuchen wurde das Schädeldach auch in der Mediane abpräpariert, so daß das gesamte Großhirn freilag. Die nicht abgefrästen Teile der Lamina interna wurden mit einer Pinzette vorsichtig von der Dura abgehoben und anschließend — nach erneuter Vertiefung der Narkose — die Dura quer gespalten, an den seitlichen Rändern abgetrennt und nach rostral und caudal zurückgeschlagen. Bis zur Eröffnung der Dura trat auf diese Weise praktisch kein Blutverlust auf.

Nacheinander wurden dann die *beiden Hemisphären abgesaugt*, so daß der *Thalamus* nach Möglichkeit erhalten blieb und die Tiere nach dem Erwachen aus der Narkose optokinetischen Nystagmus sowie Labyrinth- und Körperstellreflexe hatten. Nur in *drei* Versuchen handelte es sich um reine *Mittelhirntiere*. Die nach dem Absaugen auftretenden stärkeren Blutungen konnten durch kurzfristige Hochlagerungen des Kopfes, durch Einlegen von Fibrospum-Schaum oder Topostasin-Gelatine zum Stehen gebracht werden. Hierbei wurde besondere Sorgfalt darauf gelegt, daß mindestens die vorderen Vier-Hügel nicht von Blut bedeckt wurden und für die Dauer der Reizversuche in ihrer gesamten Ausdehnung gut sichtbar blieben.

Bevor die Tiere wieder aus der Narkose erwachten, wurden rostral und caudal der Trepanationsstellen lateral je zwei Messingschräubchen in das Schädeldach eingeschraubt. Diese dienten später zur Fixierung je eines Sockels aus Zahnmament, der die Trepanationsöffnung jeweils nach vorne bzw. nach hinten offen hielt und abschloß. In dem hinteren Sockel war außerdem die differente Elektrodenzuleitung eingelassen, an deren freiem Ende im Versuch dann die Reizelektrode angelötet wurde. Diese bestand aus glasisoliertem, 25μ starkem Platindraht und entsprach den in früheren Arbeiten zur Mikroableitung von Einzelzellpotentialen verwendeten Elektroden. Der Einstich dieser Elektroden in den Colliculus superior erfolgte unter optischer Kontrolle mit einer feinen Pinzette. Da der Colliculus superior frei lag, konnte die topographische Lage des Einstichortes planimetrisch erfaßt und festgehalten werden. Die Reizung erfolgte zunächst in den oberflächlichen Schichten, wurde jedoch anschließend unter Vorschieben der Elektrode in verschiedenen Tiefen wiederholt. In einigen Fällen wurde die Lage der Elektrodenspitze durch einen Elektrolysepunkt und nachfolgende histologische Aufarbeitung des Gehirns genau bestimmt [33, 34]. Im Hinblick auf die planimetrische Erfassung des Einstichortes erwies sich dies jedoch als nicht notwendig.

Die elektrische Reizung erfolgte mit einem Dreieck-Rechteck-Reizgerät der Fa. Dr.-Ing. Tönnies, Freiburg. Die indifferente Elektrode bestand aus einer Krokodilklemme, die in die Rückenhaut in Schulterhöhe festgeklemmt war. In mehreren Versuchen wurde auch bipolar mit zwei der beschriebenen Mikroelektroden gereizt, um Stromschleifen in subtectalen Strukturen auszuschließen. Reizstärke und Impulsform wurde in allen Versuchen weitgehend variiert. An jedem Reizort wurden zunächst Einzelimpulse in Rechteckform von 1–10 msec Dauer und Länge mit ansteigender Intensität gegeben. Anschließend kamen Reizketten von 10–100 Impulsen/sec bis zu 10 sec Dauer zur Anwendung. Die Dauer der einzelnen Rechteckimpulse betrug in diesem Falle 1, 2, 4 und mehr msec. Um Adaptationsvorgänge zu verhindern, wurden auch unterbrochene Reizketten appliziert.

Die Reizreaktion wurde mit den entsprechenden Reiz- und Zeit-Daten im Protokoll vermerkt, in geeigneten Fällen auch gefilmt oder in fotografischen Einzel- aufnahmen festgehalten.

Ergebnisse

1. Ohrbewegungen

Bei Reizungen im Colliculus superior ließen sich als erste Reizantworten Bewegungen der Ohren auslösen. Mit Regelmäßigkeit handelte es sich dabei um Bewegungen des kontralateralen Ohres. Das homolaterale Ohr wurde erst bei stärkeren bis stärksten Reizen in geringerem Umfange oder mit größerer Latenz mitinnerviert.

Meist führten schon *Einzelreize* von 1—2 V und 2—4 msec Dauer zu einer kurzen Zuckung in Form eines Aufrichtens des kontralateralen Ohres. Verlängerung der Impulsdauer hatte keine qualitativen oder quantitativen Veränderungen des Reizeffektes zur Folge. Mit zunehmender Reizintensität nahm auch das Bewegungsausmaß zu, während sich die Art der Bewegung meist nur unwesentlich veränderte.

Qualitative Veränderungen der Reizantwort zeigten sich erst bei Reizketten von einigen Sekunden Dauer. Hierbei genügten Reizspannungen, die bei Einzelreizen praktisch keine wahrnehmbaren Ohrbewegungen auslösten. Die Variation von Reizspannung, Impulsbreite und Reifrequenz ergab folgendes: Impulsserien von etwa 1 V, 4 msec Plateaubreite und 40/sec führten nach unterschiedlicher Latenz zum Aufrichten des kontralateralen Ohres und zu einer mehr oder weniger ausgeprägten Drehung der Ohrmuschel nach vorwärts oder rückwärts. Diese Drehung führte zu verschiedenen Endstellungen des Ohres, die für die Dauer der Reizungen beibehalten wurden. Bei Verkürzung der Plateaubreite auf 2 msec oder weniger war eine leichte Erhöhung der Reizintensität erforderlich, um den gleichen Effekt zu erzielen. Verlängerung der Impulsdauer auf 10 msec und darüber zeigte im allgemeinen keine stärkeren Reizeffekte. Eine Impulsfrequenz von 40 bis 50/sec erwies sich hierbei als optimal, um einen Summationseffekt zu erzielen. Bei Impulsfrequenzen unter 20—30/sec war der Effekt deutlich verringert, Frequenzen um 100/sec hatten keine Verstärkung der motorischen Antwort zur Folge.

Die Qualität des Reizerfolges, insbesondere die Richtung der Ohrdrehung zeigte eine deutliche *Abhängigkeit vom Reizort*, bezogen auf die Oberfläche des Colliculus superior. Reizungen in der vorderen Hälfte des Colliculus, dem Projektionsgebiet der beiden vorderen Gesichtsfeldquadranten (Abb. 1 a), führten mit überwiegender Häufigkeit zu einer Drehung der kontralateralen Ohrmuschel nach vorwärts (Abb. 1 b), Reizungen in den hinteren Anteilen des Tectum opticum dagegen zu einer Drehung nach rückwärts (Abb. 1 c). In einigen Versuchen konnte auch die Grenze ermittelt werden, welche die Regionen für Ohrdrehungen

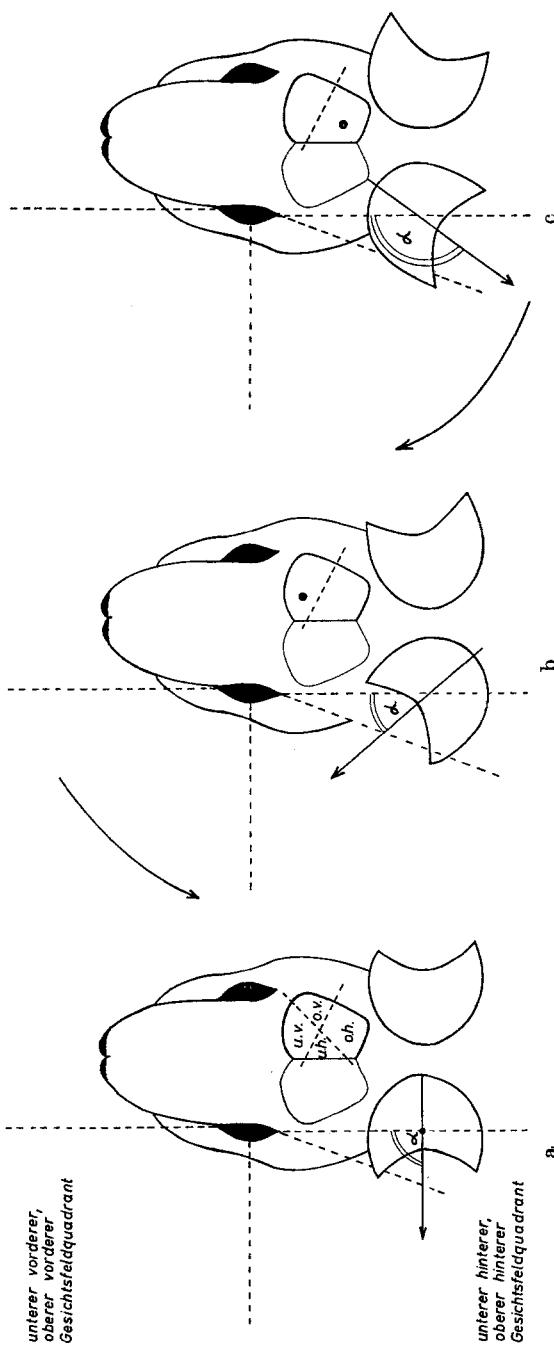


Abb. 1 a—c. *Halbschematische Darstellung des Colliculus superior, dieser überzeichnet dargestellt.* a. Projektion der kontralateralen Gesichtsfeldquadranten auf den rechten Colliculus superior. b Drehung der kontralateralen Ohrmuschel nach vorn bei Reizung im rostralateralen Anteil des Colliculus superior, entsprechend einem Bewegungssreiz in der vorderen Gesichtshälfte. c Drehung der kontralateralen Ohrmuschel nach hinten bei Reizung im caudomedialen Anteil des Colliculus superior, entsprechend einem Bewegungssreiz in der kontralateralen hinteren Gesichtshälfte. Winkel α : Erreichte Endstellung der Ohrmuschel

nach vorwärts bzw. rückwärts trennt. Diese lag bei Reizung im medialen Bereich wiederholt am Übergang des vorderen zum mittleren Drittel des Colliculus superior, also in einem Bereich, der annähernd der von BROUWER u. Mitarb. [7] ermittelten Grenze der Projektionsgebiete zwischen den vorderen und hinteren Gesichtsfeldquadranten entsprach. Bei Reizung im lateralen Bereich konnte die beschriebene Umkehr der Drehrichtung dagegen etwas hinter der Mittellinie beobachtet werden.

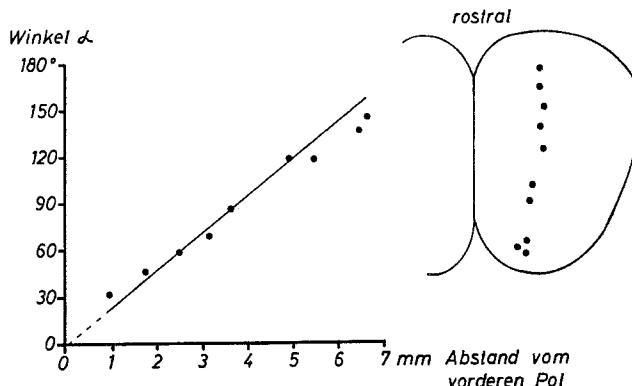


Abb. 2. Beziehung zwischen kontralateraler Ohrmuschelstellung und Reizpunkten der Mediane (rechter Colliculus superior), gemessen vom vorderen Pol des Colliculus. Weitere Erklärungen siehe Abb. 1

In einigen Versuchen ließ sich die Endstellung der Ohrdrehung bei sukzessiver Verlagerung des Reizpunktes von rostral nach caudal bestimmen. Zwischen dem Winkel der Ohrdrehung und dem jeweiligen Reizpunkt ergab sich hierbei eine annähernd lineare Beziehung (Abb. 2). In Abhängigkeit vom Reizort fanden sich überdies auch noch andere Ohrreaktionen. So wurde ein Anlegen der Ohren zweimal bei Reizung im Bereich des vorderen Poles, häufiger jedoch im Bereich der hinteren Anteile des Colliculus gefunden.

2. Kopfbewegungen

Auf Ohrbewegungen folgten bei steigender Reizintensität Reaktionen im Bereich des Kopfes. Einzelreize waren erst bei Reizspannungen über 4 V und Impulsbreiten von etwa 4 msec Dauer erfolgreich. Verlängerung der Impulsdauer bis auf 100 msec bewirkte eine Zunahme des Reizerfolges. Als Reizantwort wurde ein Zucken des Kopfes beobachtet, das sich bei zunehmender Reizintensität in ein Zucken nach vorne unten oder nach rückwärts oben differenzieren ließ.

Bei Anwendung von Reizketten genügten dagegen geringere Reizspannungen zur Auslösung einer Kopfbewegung. Im Gegensatz zu den

relativ undifferenzierten Zuckungen des Kopfes bei Einzelreizen traten nun komplexere Bewegungsabläufe auf. Hierbei handelte es sich im wesentlichen um Kopfwendungen nach homo- und kontralateral zur Reizstelle (bei Reizung im rechten Colliculus nach rechts oder links), die in ihrem schnellen Ablauf durchaus einer Zuwendebewegung entsprachen. Diese erfolgten bei niederen Reizintensitäten mit einer Latenz von einigen Sekunden Dauer, ohne daß sich vorher ein reizsynchrone motorischer Effekt erkennen ließ. Mit zunehmender Reizspannung verringerte sich dann die Latenzzeit bis zum Auftreten der Kopfreaktion, während das Ausmaß der Reizantwort etwas zunahm. Auch bei den Kopfbewegungen lag das Optimum einer Reizantwort bei Frequenzen von 40—50/sec und einer Impulsbreite von etwa 4 msec.

Außerdem waren die Kopfbewegungen auch von ruckartigen Augenbewegungen begleitet, die bei funktionstüchtigen Tieren der Kopfbewegung vorauselten. Dieser Befund ließ sich besonders bei nicht-decortizierten Tieren erheben, wenn Reizungen des Tectum opticum unter sonst gleichen Bedingungen durchgeführt wurden.

Die Richtung dieser mit Latenz einsetzenden *schnellen* Kopfbewegungen war wieder abhängig von der Lage des Reizortes im Colliculus superior. Kopfwenden zur Seite des gereizten Colliculus trat — von einigen Ausnahmen abgesehen — nur bei Lage der Elektrode im Bereich des vorderen Poles auf (Abb. 3a). Die Grenze dieser Region ließ sich wieder sehr genau bestimmen. Sie verlief von mediorstral nach latero-caudal und entsprach damit wieder der Ausdehnung der Projektionsgebiete für die vorderen Gesichtsfeldquadranten. Die Reizorte für Kopfwenden zur Gegenseite lagen fast ausnahmslos in der hinteren Hälfte des Colliculus superior und entsprachen damit dem Projektionsgebiet der hinteren Gesichtsfeldquadranten (Abb. 3b).

Neben Wendungen des Kopfes in der Horizontalen wurde auch *Kopf senken* und *Kopf heben* beobachtet. Reines Senken kam nur in 4 Fällen vor und blieb für die Dauer der Reizung bestehen. Länger-anhaltende Reize führten schließlich zu einem Rückwärtskriechen in geduckter Haltung, das weiter unten noch beschrieben werden soll. Die Reizpunkte für dieses Bewegungsmuster lagen durchweg im vorderen Bereich des Colliculus superior. Doch kam Kopf senken auch in Kombination mit Seitwärtsbewegungen des Kopfes vor, in zwei Fällen nach kontralateral, so daß eine Seitwärts-Abwärtsbewegung resultierte. Die Reizpunkte lagen dementsprechend auch im hinteren lateralen Bereich des Colliculus, der dem Projektionsgebiet des hinteren unteren Gesichtsfeldquadranten entsprach.

Reines *Anheben des Kopfes* wurde nicht beobachtet. Bei längeren Reizketten war Anheben immer mit einem Aufrichten des Vorderkörpers oder des ganzen Tieres kombiniert, möglicherweise als Folge sekundär-wirksamer Hals- und Labyrinth-

reflexe auf Körper und Extremitäten. Diese Reaktion trat zum Teil mehrere Sekunden nach Reizbeginn plötzlich auf, so daß sie den Charakter einer raschen Zuwendebewegung (Verhoffen) hatte. Bei einem teil-decortizierten Tier konnte diese Reaktion unter gleichen Reizbedingungen siebenmal wiederholt werden, jeweils mit einer Latenzzeit von genau 7 sec. Bei zunehmender Reizintensität wurde dieses Bewegungsmuster dann von einem schnellen Davonlaufen überlagert.

In drei Fällen war Anheben auch mit einer Wendung des Kopfes nach kontralateral verbunden. Die Reizpunkte waren über dem gesamten Colliculus verstreut, so daß keine engere Verbindung mit den visuellen Projektionsgebieten bestand. Drehung des Kopfes um die Körperlängsachse (Raddrehung) wurde in keinem der Reizversuche beobachtet.

3. Rumpf- und Extremitätenbewegungen

Bei höherer Reizintensität und längerer Reizdauer wurde in fast allen Versuchen als letzte motorische Antwort eine Innervation der Rumpf- und Extremitätenmuskulatur mit entsprechenden lokomotorischen Effekten beobachtet. Einzelreize von 4 msec Dauer und 8—10 V führten mit sehr kurzer Latenz im allgemeinen nur zu undifferenzierten Bewegungen wie Zucken der Extremitäten im Sinne eines Aufrichtens, Ausweichens nach hinten, Ducken usw., wobei je nach Lage des Reizpunktes eine leichte Bevorzugung der kontralateralen Extremitäten zu erkennen war. Bei extrem hohen Reizintensitäten (über 10 V) wurde in einigen Fällen auch ein sofort einsetzender Sprung nach vorwärts beobachtet.

Bei Dauerreizung mit unterbrochenem Gleichstrom ließ sich schon bei geringerer Reizschwelle um 3 V ein differenzierteres Verhalten nachweisen. Schwellenreize hatten eine Latenz der motorischen Antwort von einigen Sekunden zur Folge, höhere Reizintensitäten ließen eine Zunahme des Bewegungsausmaßes und Sofortreaktionen erkennen. Veränderungen der Körperhaltung traten nun deutlicher hervor. So wurde bei Reizung in allen Bereichen des Colliculus ein Anheben des Körpers mit nahezu symmetrischer Innervation aller Extremitäten beobachtet, bei Reizung in der hinteren Hälfte des Colliculus mit vorwiegender Streckinnervation der hinteren Extremitäten. *Rumpf senken* (Ducken des ganzen Tieres, An-den-Boden-Krallen- oder -Pressen) kam dagegen nur dreimal vor. Auch der Kopf wurde hierbei an den Boden gepreßt, und die Ohren wurden angelegt. Die Reizstellen lagen in diesen 3 Fällen im mittleren Bereich der vorderen Hälfte des Colliculus.

Auch *Bewegungsreaktionen* wurden bei wiederholten Reizen mit großer Regelmäßigkeit beobachtet. *Weglaufen geradeaus nach vorwärts* ließ sich bei Reizung in allen Bereichen des Colliculus superior auslösen. Die Reizpunkte für diese Reaktion kamen im hinteren Anteil des Colliculus jedoch gehäuft vor, gegenüber dem vorderen etwa im Verhältnis 2 : 1 (Abb. 3 e). Während die Reizschwellen im vorderen Pol relativ hoch

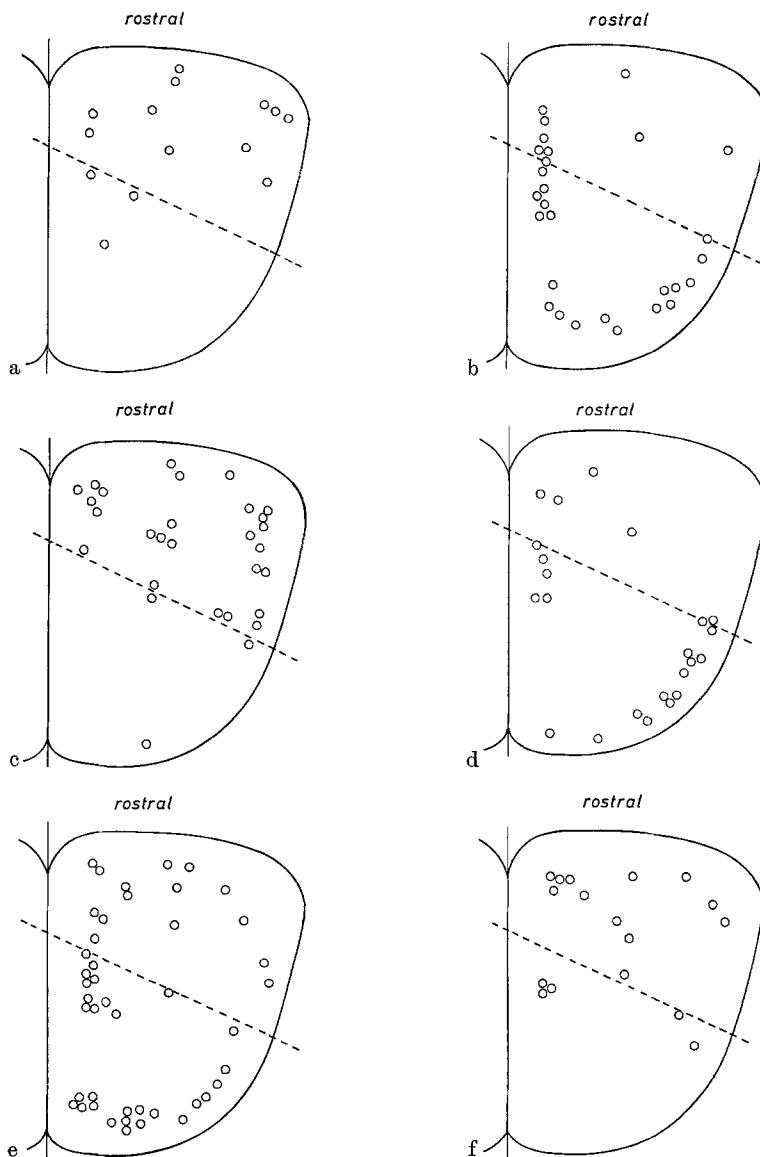


Abb. 3a-f. Lage der Reizpunkte im rechten *Colliculus superior*. Gestrichelte Linie = Grenze zwischen vorderen und hinteren Gesichtsfeldquadranten bzw. ihren Projektionsgebieten. a Reizpunkte für Wendungen des Kopfes nach homolateral. b Reizpunkte für Wendungen des Kopfes nach kontralateral. c Reizpunkte für Rumpf- und Extremitätenbewegungen nach homolateral. d Reizpunkte für Rumpf- und Extremitätenbewegungen nach kontralateral. e Reizpunkte für Rumpf- und Extremitätenbewegungen mit lokomotorischem Effekt nach vorwärts. f Reizpunkte für Rumpf- und Extremitätenbewegungen mit lokomotorischem Effekt nach rückwärts

lagen (4—6 V), wurde Fortlaufen im Bereich des hinteren Poles schon bei auffallend niedrigen Schwellenintensitäten beobachtet.

Auch nach *schrägvorwärts* oder im leichten Bogen nach *schrägrückwärts* liefen die Tiere häufig. Hierbei handelte es sich in 9 Fällen auch um Manegebewegungen, d. h., die Tiere liefen in einem Kreis mit einem Radius von ca. 30—70 cm herum, was sich auch bei wiederholten Reizen mit großer Regelmäßigkeit zeigen ließ. Die Richtung dieser wohlkoordinierten, offensichtlich leistungsbezogenen Reaktionen war wieder von der Lage der Reizpunkte im Colliculus superior abhängig. Bei Reizung in den rostralateralen Bezirken kam es mit überwiegender Häufigkeit zu einem Weglaufen nach homolateral (Abb. 3c) Fluchtbewegungen nach kontralateral fanden sich dagegen bei Reizung im hinteren Pol des Colliculus (Abb. 3d). In Abhängigkeit von der Reizintensität konnte ein Richtungswechsel von homolateral nach kontralateral oder umgekehrt bei ein- und demselben Reizpunkt dagegen nicht nachgewiesen werden.

Wenden um die vertikale Körperachse fand sich darüber hinaus in 8 Fällen. Wendern nach homolateral kam zweimal vor, wobei die Reizpunkte wieder im vorderen Anteil nahe dem Mittelpunkt des Colliculus zu finden waren. In 3 Fällen wendete das Tier nach kontralateral. Die Reizstellen lagen diesmal lateral hinten, medial mitte und in der Nähe des vorderen Pols. Sofortiges Wenden und Wegspringen nach hinten trat in 3 Fällen auf.

Auch *Rückwärtsbewegungen* kamen in mehr oder weniger reiner Form vor, in dem die Tiere zunächst alternierende Schiebebewegungen der Vorderextremitäten ausführten. Bei Fortsetzung der Reizung über mehrere Sekunden kam es dann zu einem Rückwärtskriechen, zu einer Rückwärts-seitwärts-Bewegung oder zu einem Wenden auf der Stelle mit Fluchtbewegung nach hinten. Die Rückwärts-seitwärts-Bewegungen hatten bis auf 1 Fall immer eine Seitwärtskomponente nach homolateral. Die Reizpunkte für dieses Bewegungsmuster lagen dementsprechend alle im rostralateralen Bereich des Colliculus (Abb. 3f), so daß eine lokalisatorische Übereinstimmung mit allen nach homolateral gerichteten Reaktionsmustern bestand.

Bemerkt sei noch, daß in zwei Fällen eine symmetrische, synchrone Stemmung der Vorderextremitäten beobachtet wurde, die erst nach einigen Sekunden in alternierende Schiebebewegungen der vorderen und schließlich auch der hinteren Extremitäten überging. In beiden Fällen waren die Tiere durch starke Blutverluste nach der Decortizierung funktionsuntüchtig und hatten dementsprechend auch keine lebhaften Körperstellreflexe. Reizung in den hinteren Anteilen des Colliculus hatte bei diesen Tieren lediglich isolierte Stemmungsbewegungen der Hinterextremitäten zur Folge, ohne daß diese von einem lokomotorischen Effekt begleitet waren.

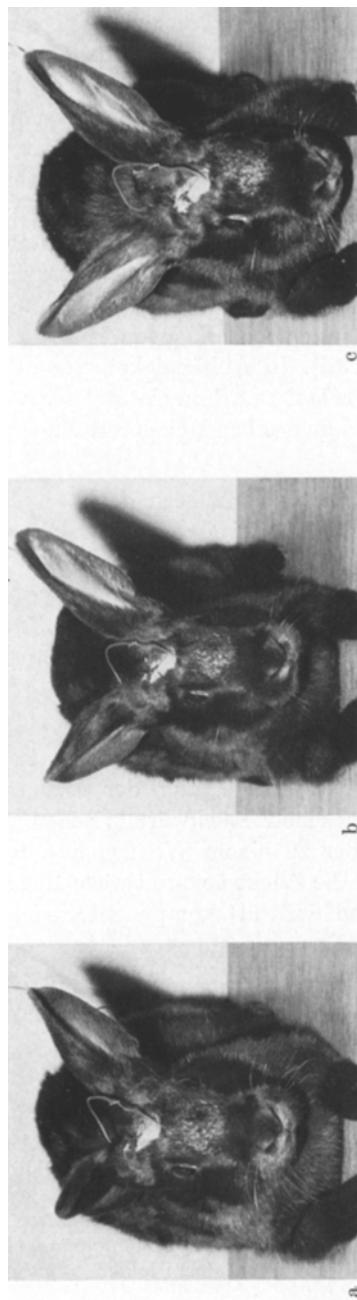


Abb. 4a—c. *Reizung im vorderen Pol des rechten Colliculus superior* (2 V, 4 msec, 40/sec). a. Ausgangslage. b 2 sec nach Reizbeginn: Deutliche Drehung des linken (kontralateralen) Ohres nach vorne. Beginnende Vorwärtsdrehung auch des rechten Ohres, das mit Latenz nachfolgt. c 4 sec nach Reizbeginn: Beide Ohren nach vorne gedreht

Abb. 5a—c. *Reizung im rostralateralen Bereich des rechten Colliculus superior* (3 V, 4 msec, 40/sec). a. Ausgangslage. b 3 sec nach Reizbeginn: Deutliche Drehung des linken (kontralateralen) Ohres nach vorne. Nur angedeutete Mithbewegung des rechten (homolateralen) Ohres. c 6 sec nach Reizbeginn: Ausweichbewegung des ganzen Tieres nach rechts mit Drehung um etwa 90°

Abb. 6a—c. *Reizung im caudomedialen Bereich des rechten Colliculus superior in Höhe des hinteren Poles* (2 V, 4 msec, 40/sec). a. Ausgangslage. b 3 sec nach Reizbeginn: Deutliche Drehung des linken (kontralateralen) Ohres nach hinten. c 6 sec nach Reizbeginn: Plötzliche ruckartige Kopfbewegung nach links (kontralateral) im Sinne einer Zuwendebewegung

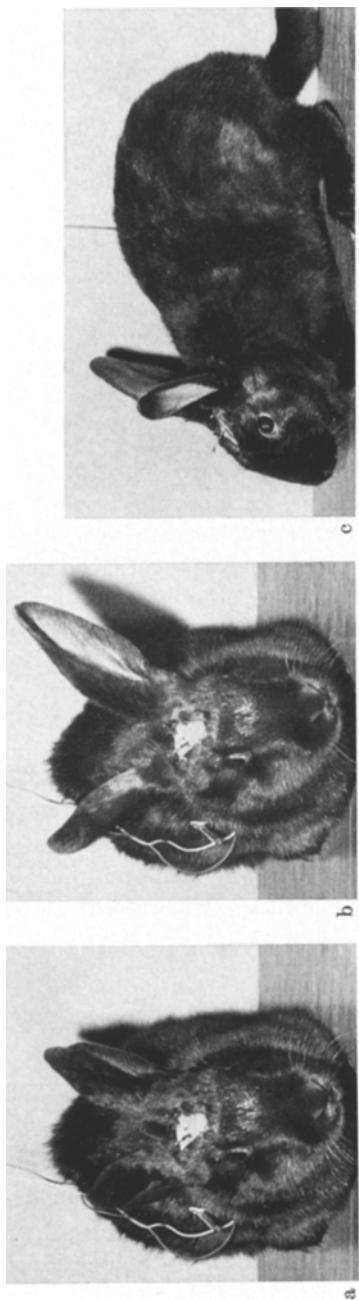


Abb. 5 a—c



Abb. 6 a—c

Diskussion

1. Reizbedingungen

Betrachtet man das Reizexperiment im visuellen System als Äquivalent einer physiologischen Reaktion auf optische Umweltreize, so ist zunächst zu berücksichtigen, daß die neuronalen Elemente des Tectum opticum im wesentlichen auf bewegte Reizmuster ansprechen. Der Organismus kann hierbei zwei grundsätzlich verschiedene Informationsmöglichkeiten verwirklichen: Bewegungen des gesamten Umfeldes erzeugen eine optomotorische Reaktion, Bewegungen kleiner Objekte vor einem „ruhenden“ Hintergrund führen dagegen zu Fanghandlungen oder nach initialen Späh- und Einstellbewegungen auch zu Abwehr oder Flucht. Es erscheint daher berechtigt, punktförmige Reizungen mit der Mikroelektrode als Äquivalent kleiner bewegter Objekte vor „ruhendem“ Hintergrund anzusehen und die hier beschriebenen Reizreaktionen auch als Zuwendung oder Flucht zu deuten.

Einzelreize von wenigen Millisekunden Dauer waren natürlich nicht geeignet, eine biologisch sinnvolle Reaktion auszulösen. Einzelne Zuckungen des kontralateralen Ohres oder reizsynchrone Innervationsstöße von Rumpf oder Extremitäten könnten bei höherer Reizintensität auch durch Stromschleifen im Tegmentum verursacht sein. Da der Tractus tecto-spinalis bei Kaninchen bis in das Lumbalmark verfolgt werden kann, besteht überdies die Möglichkeit einer direkten Beeinflussung spinaler Motoneurone über wenige Synapsen. Auch bei Reizung des motorischen Cortex [4, 6] hat sich eine monosynaptische Aktivierung spinaler Motoneurone nachweisen lassen, die unter bestimmten Bedingungen einen biologisch sinnvollen „Durchgriff“ auf die spinale Motorik gewährleistet; doch sei betont, daß Einzelreize im Tectum opticum, wenn sie überhaupt Erfolg hatten, immer zu Massenbewegungen führten. Diese bevorzugten etwas die kontralaterale Seite und ließen in Abhängigkeit vom Reizort eine leichte Betonung in den vorderen oder hinteren Körperpartien erkennen.

Mit *Reizketten* konnten dagegen schon bei geringer Intensität von 0,5—2 Volt sinnvolle motorische Antworten ausgelöst werden. Regelmäßig trat zuerst eine Bewegung des kontralateralen Ohres und bei stärkerer Reizintensität auch des homolateralen Ohres auf. Mit geringer Latenz folgten Kopfbewegungen nach, die bei stärksten Reizen dann in eine Fluchtreaktion übergingen. Wie zu erwarten, nahm mit zunehmender Reizintensität die Latenzzeit bis zum Auftreten der ersten motorischen Äußerungen von 10 und mehr sec auf Werte von unter 1 sec ab, und die bei schwachen Reizen beobachteten Zuwendebewegungen der Ohren und des Kopfes wurden von einer sofort einsetzenden Fluchtreaktion überlagert. Im Gegensatz zu den Reizversuchen von HESS

u. Mitarb. [18], HUNDSPERGER [22] u. a. im Zwischen- und Mittelhirn mit Frequenzen um 10/sec und relativ langer Impulsdauer ließen sich optimale motorische Antworten in den eigenen Versuchen bei Reizfrequenzen um 40—50/sec und kurzen Impulsbreiten um 4 msec erzielen. Die hier angewandten Reizfrequenzen dürften weitgehend auch den Entladungsfrequenzen der Tectumneurone entsprechen, die bei der Verarbeitung und Beantwortung von visuellen Informationen bevorzugt werden.

2. Ohrbewegungen

Besonderes Interesse beanspruchen nun die durch punktförmige elektrische Reizung erzielten Bewegungsmuster in ihrer Beziehung zur Lage des Reizpunktes im Tectum opticum, d. h. zu den Projektionsgebieten der einzelnen Gesichtsfeldquadranten. Es überrascht zunächst, daß elektrische Reize in einem visuellen Projektionsgebiet als primäre Antwort ein „In-Stellung-Gehen“ des akustischen Sinnesorgans bewirken. Befand sich die Elektrode im rostralateralen Bereich des Colliculus superior, so erfolgte mit großer Regelmäßigkeit eine Ohrdrehung nach vorne; Reizung in seinem caudomedialen Anteil führte dagegen zu einer Drehung der Ohrmuschel nach hinten. Die jeweilige Endstellung entsprach hierbei sehr genau dem Gesichtsfeldbereich, der auf den Reizort im Colliculus projiziert. Das Auge betätigt sich in diesem Falle also als Reizfinder, während das Ohr einer genauen akustischen Fixierung des gesehenen Objektes im Sinne eines „akustischen Greifreflexes“ dient. Erst der akustisch gewonnene Eindruck von der Aktualität des Umweltreizes scheint den für Kaninchen relativ umständlichen „optischen Greifreflex“ zu veranlassen, der das gesehene Objekt durch Kopfwendung oder Wendung des ganzen Körpers dann in das zentrale Sehfeld eines der seitlich stehenden Augen bringt (siehe unten).

Verliert das einohrige Hören im Verlauf der Phylogenetese auch an Bedeutung zugunsten des binauralen Hörens bei Lebewesen mit frontal stehenden Augen (siehe VON HORNOSTEL [21], KEIDEL [24], SCHWARZKOPF [37] u. a.), so veranschaulicht dieser Befund doch den ursprünglichen Charakter des Ohres als Fern-Sinnesorgan zur Ortung von Angriffs- und Beutetieren. Er erweitert unsere Vorstellungen über den sogenannten Hörraum, der in seinen räumlichen Qualitäten im Sinne eines Sehraumes bis heute umstritten ist. Hierfür sprechen auch eigene Untersuchungen an der Katze [19] sowie der Nachweis eines Ohrnystagmus auf vestibuläre Reize [25], der eine Konstanterhaltung der akustischen Umweltwahrnehmung bei Eigenbewegungen gewährleistet. Mit Latenz setzen Kaninchen überdies auch das zweite Ohr ein, besonders bei Reizung im vorderen Bereich des Colliculus, wo die frontalen Gesichtsfelder in geringem Maße auch binocular vertreten sind. Es kann

sekundär also auch ein binauraler Höreffekt zustande kommen. *Monaurale und binaurale Richtwirkung der Ohren lassen sich nicht streng voneinander trennen*, und es erhebt sich die Frage, ob Kaninchen in diesem Falle eine objektbezogene Konvergenz beider Ohren vornehmen oder die Lauf- und Intensitäts- bzw. Qualitätsdifferenz der Geräusche im Sinne der bekannten binauralen Hörtheorien (siehe von HORBOSTEL [21]) verarbeiten können.

Die vorliegenden Befunde weisen überdies auf eine strenge intersensorielle Verknüpfung zwischen den Hauptsinnesorganen hin. Nach CROSBY u. HENDERSON [11] bilden zahlreiche Faserbündel, welche das subtectale Höhlengrau durchziehen und den Colliculus superior und inferior miteinander verbinden, schon rein anatomisch ein optisch-akustisches System, das sich hier als objektbezogene Konvergenz von Auge und Ohr zu erkennen gibt. Eine multisensorielle Konvergenz propriozeptiver, vestibulärer, akustischer und optischer Reize an einzelnen Neuronen des Hirnstamms, des Cortex usw. ist im afferenten sensorischen Schenkel schon vielfach beschrieben worden (siehe KORNHUBER [26], POTTHOFF u. BURANDT [31] u. a.) und dürfte die neurophysiologische Basis dieser Vorgänge bilden.

3. Kopfbewegungen

Orientierungsreaktionen des Kopfes besitzen ebenfalls eine topische Repräsentation im Colliculus rostralis. Kopfwendungen nach homolateral traten praktisch nur bei Reizung im rostral-lateralen Bereich des Colliculus auf, Bewegungen nach kontralateral dagegen bei Reizpunkten im caudomedialen Anteil desselben. Diese waren von Augenbewegungen begleitet, die bei funktionstüchtigen Tieren der Kopfbewegung in Form eines raschen Ruckes vorauselten. Auch EWERT [15] hat neuerdings Zuwendungs- und Fluchtbewegungen bei Reizung bestimmter Areale des Frosch-tectum nachweisen können, doch stehen die eigenen Befunde in gewissem Gegensatz zu den Untersuchungen von HESS u. Mitarb. [18] an der Katze, die mit großflächigen Hess-Elektroden nur Bewegungen nach kontralateral fanden. AKERT [1] berichtet ebenfalls über ipsi- und kontraversives Wenden nach Reizung im Tectum der Forelle, konnte beides jedoch im gleichen Areal in Abhängigkeit von der Reizintensität auslösen. Zuwendebewegungen der Augen haben APTER [3] an der Katze und BENDER u. SCHANZER [5] an Affen beobachtet. Tierspecies und Elektrodenwahl könnten hier die unterschiedlichen Ergebnisse der einzelnen Autoren beeinflußt haben.

Die vorliegenden Befunde erscheinen biologisch sinnvoll und entsprechen weitgehend auch den natürlichen Verhaltensweisen in freier Wildbahn. Nähert sich ein Objekt von vorne, so werden die auf Bewegungsreize ansprechenden Neurone im rostral-lateralen Bereich des

kontralateralen Colliculus aktiviert. Elektrische Reizung dieser Region führt dementsprechend zu einer Wendung von Kopf und Körper zur Seite des Reizortes, so daß herannahende Objekte durch das kontralaterale Auge zentriert werden können. Ein Ausweichen in der gleichen Richtung ermöglicht es dem Kaninchen, das herannahende Objekt in bedrohlichen Situationen auch weiterhin im Blickfeld zu behalten. Aus gleichen Gründen werden Kopf und Körper bei Bewegungsreizen im hinteren Blickfeld auch zur Gegenseite gewendet, bei elektrischer Reizung im caudalen Colliculus also nach kontralateral. Offensichtlich besitzt die optische Umweltkontrolle auch bei Kaninchen eine vitale Bedeutung, denn sie läßt sich auch beim un behandelten Versuchstier als Orientierungs- oder Ausweichreaktion beobachten.

Als Kriterium einer Zuwendereaktion diente die mit Latenz einsetzende ruckartige Bewegung des Kopfes, da nur diese den natürlichen Orientierungs- und Zuwendebewegungen entspricht. Hierbei scheint es sich um ein reflektorisches Geschehen zu handeln, das über wenige Neuronenverbände zustande kommt und dem Schnappmechanismus von KESTENBAUM bzw. dem visuellen Greifreflex von HESS u. Mitarb. [18] (siehe BÜRGI [10]) an die Seite gestellt werden kann. Unter normalen Erregungsbedingungen ist die Zuwendebewegung natürlich nicht so zuverlässig auszulösen wie der hier untersuchte Grundmechanismus am decortizierten Tier. Corticale Hemmungs- und Auswahlvorgänge fallen fort, zumal visuelle Umweltreize zu einem großen Teil über den Cortex zum Tectum opticum gelangen [9, 10, 11]. So können visuell ausgelöste Aktionspotentiale im optischen Cortex, im Tectum opticum und im Kleinhirn z. B. durch Reizung des Nc. amygdalae beeinflußt werden [16, 32]. Auch Orientierungsreaktionen mit Ohrbewegungen, Kopfwenden und „Verhoffen“ lassen sich durch Reizung bestimmter Strukturen des limbischen Systems, insbesondere des Tr. mammillo-tegmentalis, auslösen [27]. Doch soll das limbische System in diesem Zusammenhang lediglich eine „Trigger-Funktion“ besitzen, indem es u. a. die Vorgänge der Wahrnehmung steuert und die Latenz der motorischen Antwort mitbestimmt [12, 13, 16]. Nach Untersuchungen von HUNSPERGER [22] ist das eigentliche Substrat dieser Reaktionen schon im Mittelhirn zu suchen und sehr wahrscheinlich dasselbe, das auch vom Tectum opticum „getriggert“ werden kann.

Der Einwand mag berechtigt sein, daß Tiere mit seitlich stehenden Augen keine funktionstüchtige Macula besitzen und eine Zentrierung des gesehenen Objektes daher nur bedingt möglich ist. Doch hat sich eine Maculaprojektion schon beim Frosch nachweisen lassen [23]. Bei Kaninchen könnte sie durch jene seltenen Tectum-Neurone repräsentiert sein, die relativ kleine receptive Felder unter 30 Grad besitzen und durch „stehende“ Kontrastgrenzen aktiviert werden. Immerhin ist es uns in seltenen Fällen auch bei Kaninchen gelungen, durch bewegte Licht-

punkte einen „Greifreflex“ von Auge und Ohr sowie entsprechende Folgebewegungen beider Organe auszulösen.

4. Abwehr und Flucht

Die von der Lage des Reizpunktes abhängigen Fluchtbewegungen entwickeln sich bei stärkerer Reizintensität unmittelbar aus den Orientierungs- oder Zuwendereaktionen. Sie behalten nicht selten auch ihre Richtung bei. Zuwendung und Flucht stellen sich hierbei nicht als ein Problem der Lokalisation, sondern als echte Funktion der Reizintensität dar. Bemerkenswert ist der Befund, daß Bewegungen des Tieres nach rückwärts nur bei Reizung im vorderen Pol des Tectum opticum beobachtet werden konnten. Bei stärksten elektrischen Reizen kam es dagegen in jedem Fall zu einer sprungartigen Fluchtbewegung nach vorwärts, die im Bereich des hinteren Poles jedoch mit sehr geringen Stromstärken um 1 Volt ausgelöst werden konnten. Das an sich paradoxe Verhalten „Flucht nach vorn bei Feind von vorn“ läßt sich ebenfalls in freier Wildbahn beobachten, wenn ein Feldhase oder dergleichen erst kurz vor einem feindlichen Objekt, z. B. einem Menschen oder einem Hund, aufspringt und an diesem nach vorwärts vorbeiläuft.

Insgesamt ergibt sich eine überraschende Vielfalt gesetzmäßig ablaufender Abwehr- und Fluchtbewegungen. Auch hierbei scheint das Tectum opticum im wesentlichen eine Information zu liefern, die eine im Nucleus motorius tegmenti und anderen Mittelhirnstrukturen bereitliegende komplexe motorische Antwort veranlaßt. Anders läßt sich das durch den einförmigen elektrischen Reiz ausgelöste, sehr differenzierte Verhalten der Tiere jedenfalls nicht deuten. Die einzelnen Reizpunkte im Tectum opticum repräsentieren letzten Endes also nicht nur partielle Bewegungsmuster wie Kopfwenden, Ducken oder ungerichtetes Laufen im Sinne einer Theory of fragmental representation of behavior (DELGADO [12, 13]), sondern bei geeigneter Summation der Reizimpulse auch *Verhaltensweisen, die eine raum-zeitliche, auf die Umwelt bezogene Organisation der Bewegung gewährleisten*. Das decortizierte Tier kriecht bei Reizung im vorderen Pol des Tectum opticum nicht nur rückwärts, es dreht sich nach einigen Schritten auch um die eigene Achse, um die Flucht in der einmal eingeschlagenen Richtung mit normalen Vorwärtssprüngen schneller fortsetzen zu können. Lediglich bei funktionsuntüchtigen Tieren engt sich die Reizreaktion ein, so daß unter gleichen Reizbedingungen nur noch Schiebebewegungen der vorderen Extremitäten ausgeführt werden.

Daß das Tectum opticum neben blickmotorischen Aufgaben auch noch andere Funktionen zu vermitteln hat wie kurzgeschaltete intersensorielle Verknüpfungen oder Abwehr- und Fluchtreaktionen, ist bisher wenig beachtet worden. Neuerdings weisen jedoch SPRAGUE u.

MEIKLE [38] auf differenzierte Störungen im akustischen, taktilen und propriozeptiven Bereich nach Abtragung des Colliculus superior hin. Es erscheint daher berechtigt, die stammesgeschichtliche Entwicklung des Tectum opticum und seine Bedeutung beim Menschen neu zu überdenken. Äußern sich die genannten Reaktionen beim Kaninchen vielfach noch als gesamtmotorisches Verhalten, so erfahren sie bei der Katze schon eine gewisse Einengung auf den Gesichtsbereich und rücken damit in die Nähe nociceptiver Gesichtsreflexe des Menschen [35]. Es liegt daher nahe, diese und andere „motorische Schablonen des Oralsinnes“ (KRETSCHMER [28]) oder Schreckreaktionen auf optische Umweltreize [14, 41] als *tectal gesteuerte Einstell- und Abwehrmechanismen* zu deuten. PILLERI [30] weist in diesem Zusammenhang besonders auf hirnatriosphische Prozesse im Temporallappen hin. Diese könnten über Projektionen auf Area 19 auch cortico-tectale Erregungsvorgänge beeinflussen.

Literatur

1. AKERT, K.: Der visuelle Greifreflex. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **7**, 112–134 (1949).
2. APTER, J. T.: Projection of the retina on superior colliculus of cats. *J. Neurophysiol.* **8**, 123–134 (1949).
3. — Eye movements following strychninization of the superior colliculus of cats. *J. Neurophysiol.* **9**, 73–86 (1950).
4. ASANUMA, H., and H. SAKATA: Functional organisation of a cortical efferent system examined with focal depth stimulation in cats. *J. Neurophysiol.* **30**, 35–54 (1967).
5. BENDER, M. B., and S. SHANZER: Oculomotor pathways defined by electric stimulation and lesions in the brainstem of monkey. In: BENDER, M. B. (Ed.): *The oculomotor system*, pp. 81–140. New York: Hoeber 1964.
6. BERNHARD, C. G., E. BOHM, and I. PETERSEN: Investigations on the organisation of the corticospinal system in monkeys (*Macaca mulatta*). *Acta physiol. scand.* **29**, 79–105 (1953).
7. BROUWER, B., W. P. C. ZEEMAN u. A. W. MULOCK HOUWER: Experimentell-anatomische Untersuchungen über die Projektion der Retina auf die primären Opticuszentren. *Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat.* **13**, 118–137 (1923).
8. — — The projection of the retina in the primary optic neuron in monkeys. *Brain* **49**, 1–35 (1926).
9. BUCHER, V. M., and S. BÜRGI: Some observations on the fibre connections of the di- and mesencephalon in the cat. I. Fibre connection of the tectum opticum. *J. comp. Neurol.* **93**, 139–172 (1950).
10. BÜRGI, S.: Das Tectum opticum. Seine Verbindung bei der Katze und seine Bedeutung beim Menschen. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* **176**, 701–729 (1957).
11. CROSBY, E. C., and J. W. HENDERSON: The mammalian midbrain and isthmus regions. II. Fibre connections of the superior colliculus. (B). *J. comp. Neurol.* **88**, 53–92 (1948).
12. DELGADO, J. M. R.: Free behavior and brain stimulation. In: *International review of neurobiology*, Vol. VI, pp. 349–449. New York: Academic Press 1964.

13. DELGADO, J. M. R.: Limbic system and free behavior. In: *Progress in Brain Research*, Vol. 27: Structure and function of the limbic system, pp. 48 to 68. Amsterdam: Elsevier 1967.
14. DUENSING, F.: Schreckreflex und Schreckreaktion als hirnorganisches Zeichen. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **188**, 162 (1952).
15. EWERT, J.-P.: Elektrische Reizung des retinalen Projektionsfeldes im Mittelhirn der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **295**, 90—98 (1967).
16. FOX, S. S., J. C. LIEBESKIND, J. H. O'BRIEN, and R. D. H. DINGLE: Mechanism for limbic modification of cerebellar and cortical afferent information. In: *Progress in Brain Research*, Vol. 27: Structure and function of the limbic system, pp. 254—280. Amsterdam: Elsevier 1967.
17. 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**, 280—822 (1963).
18. HESS, W. R., S. BÜRGI u. V. M. BUCHER: Motorische Funktion des Tektal- und Tegmentalgebietes. *Psychiat. et. Neurol. (Basel)* **112**, 1—52 (1946).
19. HOPF, G., H. HELLER u. K.-P. SCHAEFER: Reizversuche im Tectum opticum frei beweglicher, decortizierter Katzen. (In Vorbereitung.)
20. HORN, G., and R. M. HILL: Responsiveness to sensory stimulation of units in the superior colliculus and subjacent tectotegmental regions of the rabbit. *Exp. Neurol.* **14**, 199—223 (1966).
21. HORNBOSTEL, G. M. von: Das räumliche Hören. In: *Hdb. norm. u. path. Physiol.*, Bd. 11, S. 602—618. Berlin: Springer 1926.
22. HUNSPERGER, R. W.: Affektreaktionen auf elektrische Reizung im Hirnstamm der Katze. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **14**, 70—92 (1956).
23. JACOBSON, M.: The representation of the visual field on the optic tectum of the frog: evidence for the presence of an area centralis retinae. *J. Physiol. (Lond.)* **154**, 31—32 (1960).
24. KEIDEL, W. D.: Die Physiologie des Hörens. *Klin. Wschr.* **37**, 1205—1217 (1959).
25. KOEPPEN, G., K.-P. SCHAEFER u. D. SCHOTT: Optokinetischer und vestibulärer Ohrnystagmus beim Kaninchen. (In Vorbereitung.)
26. KORNHUBER, H. H.: Zur Bedeutung multisensorischer Integration im Nervensystem. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* **187**, 478—484 (1965).
27. KOSLOWSKAYA, M. M., and A. V. VALDMAN: A study of the effect of neurotropic drugs on the behavioral reactions at the diencephalic level. In: *Progress in Brain Research*, Vol. 20: Pharmacology and physiology of the reticular formation, pp. 93—127. Amsterdam: Elsevier 1967.
28. KRETSCHMER, E.: Der Begriff der motorischen Schablonen und ihre Rolle in normalen und pathologischen Lebensvorgängen. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **190**, 1—3 (1953).
29. MATORANA, H. R., J. Y. LETTVIN, W. H. PITTS, and W. S. McCULLOCH: Physiology and anatomy of vision in the frog. *J. gen. Physiol.* **43**, 129—176 (1960).
30. PILLERI, G.: Über das chronologische Auftreten von motorischen Schablonen des Oralsinnes, deren ontogenetische Bedeutung und klinisch-anatomische Zusammenhänge bei atrophisierenden Hirnerkrankungen. *Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat.* **88**, 273—298 (1961).
31. POTTHOFF, P. C., H. P. RICHTER u. H.-R. BURANDT: Multisensorische Konvergenzen an Hirnstammneuronen der Katze. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **210**, 36—60 (1967).

32. PRIBAM, K. H.: The limbic systems, efferent control of neural inhibition and behavior. In: *Progress in Brain Research*, Vol. 27: Structure and function of the limbic system, pp. 318—326. Amsterdam: Elsevier 1967.
33. SCHAEFER, K.-P.: Mikroableitungen im Tectum opticum des frei beweglichen, wachen Kaninchens. Ein experimenteller Beitrag zum Problem des Bewegungssehens. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **208**, 120—146 (1966).
34. — Neuronale Entladungsmuster im Tectum opticum des Kaninchens bei passiven und aktiven Eigenbewegungen. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **209**, 101—125 (1967).
35. —, u. ST. WIESER: Über nocizeptive Reflexe des Gesichts. II. Neurophysiologische Untersuchungen. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* **183**, 544—563 (1962).
36. SCHNEIDER, H.: Reizversuche im Tectum opticum des frei beweglichen, dekortizierten Kaninchens. Dissertation, Göttingen 1967.
37. SCHWARZKOPF, J.: Die akustische Lokalisation bei Tieren. *Ergebn. Biol.* **25**, 136—176 (1962).
38. SPRAGUE, J. M., and T. H. MEIKLE: The role of the superior colliculus in visually guided behavior. *Exp. Neurol.* **11**, 115—146 (1965).
39. STRASCHILLI, M., u. A. TAGHAVY: Neuronale Reaktionen im Tectum opticum der Katze auf bewegte und stationäre Lichtreize. *Exp. Brain Res.* **3**, 353—367 (1967).
40. STRAUSS, E.: Die Ästhesiologie und ihre Bedeutung für das Verständnis der Halluzinationen. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **182**, 301—332 (1949).
41. WIESER, ST.: Das Schreckverhalten des Menschen. Bern-Stuttgart: Huber 1961.

Doz. Dr. K.-P. SCHAEFER
Dr. H. SCHNEIDER
Psychiatrische Klinik der Universität
34 Göttingen, v. Siebold-Str. 5