

Visuelle Reaktionspotentiale an Menschen und Katzen in Abhängigkeit von der Intensität

U. KUHN

Abteilung für Neurophysiologie, Max-Planck-Institut für Psychiatrie,
München

Eingegangen am 8. Mai 1967

Summary. 1. The variation of the visual evoked potential (v.e.p.) of cats and humans at different stimulus intensities was investigated. The v.e.p. of cats were recorded from the pial surface under barbiturate anesthesia, those of humans from the skull using averaging techniques (CAT 400 B and 1000). Monopolar recordings were used, the indifferent electrode being placed over the frontal sinus in cats and on the chin in humans. Light stimuli were either 300—500 msec flashes between 0.01 and 5,103 Lux or stroboscopic flashes of 0.07 J per flash the intensity of which could be reduced by neutral density filters. The flash sequence was irregular between 0.05—0.2 per sec. The subjects were dark-adapted.

2. *In cats* the peak latencies and amplitudes of the primary components of the v.e.p. (primary positivity and negativity) were dependent on the light intensity in a predictable manner. This dependency could be expressed equally by a logarithmic as well as by a power function (see fig. 8). The exponents of the power functions were between 0.1 and 0.3. The peak-to-peak distance between the primary positivity and negativity did not change with light intensity indicating that both potentials were closely locked with each other. The secondary negative potential (latency 100—150 msec) was inconsistent and not systematically dependent on the stimulus intensity. The v.e.p. behaved identically over the whole visual cortex, in the somato-motor and -sensory areas no v.e.p.'s could be recorded.

3. *In humans*, v.e.p.'s could be recorded from all points of the skull with some regional differences. The descriptive nomenclature of CIGANEK for the different components of the occipital v.e.p. was adopted in this paper, but a careful study revealed that a separation of components 1, 2, 3 was mostly not justified and therefore artificial. The components 1/3 to 6 were all dependent on the light intensity in the same manner. As in cats, this dependency could be expressed by logarithmic or power functions, the exponents of the latter being between 0.1 and 0.3. Also in humans, the peak-to-peak latencies did not change significantly with light intensity. Only the amplitudes but not the latencies of the v.e.p. were changed, if the stimulus intensity was kept constant and the background illumination was changed.

4. The results were discussed especially in relation to the Weber-Fechner-function and the power law (STEVENS). Since both, the logarithmic as well as the power function fitted the data equally well (see Fig. 8), a distinction between both was considered irrelevant for the visual system.

Zusammenfassung. Es wird über visuelle Reaktionspotentiale (VRP) der Katze und des Menschen in Abhängigkeit von der Intensität der Lichtreize berichtet.

An Katzen wurde in Barbituratnarkose epidural mit Silberballelektroden, am Menschen von der Kopfhaut abgeleitet.

1. Gipfellatenzen und Amplituden des Primärkomplexes (primäre Positivität und Negativität) des VRPs der *Katze* sind gesetzmäßig von der Intensität der Lichtreize abhängig. Die Abhängigkeit läßt sich durch eine einfach- oder doppellogarithmische Funktion beschreiben. Der Primärkomplex verschiebt sich als ganzer, d. h. die Gipfel-Gipfelzeit zwischen positivem und negativem Gipfel ist bei unterschiedlicher Reizstärke konstant. Der Sekundärkomplex (großes negatives Potential mit 100—150 msec Latenz) ist bei der einzelnen *Katze* inkonstant, eine eindeutige Intensitätsabhängigkeit kann nicht gefunden werden. Die Form der VRP sind im visuellen Cortex gleich, im sensomotorischen Cortex lassen sich VRP nicht registrieren.

2. Das *menschliche* VRP ist nahezu über dem gesamten Schädel ableitbar, es lassen sich gewisse regionale Unterschiede erkennen.

Bei langdauernden Lichtreizen und Dunkeladaptation ergibt sich mit steigender Reizintensität eine Zunahme der Amplituden und eine Verringerung der Gipfellatenzen unter Beibehaltung der zeitlichen Sequenz der einzelnen Komponenten. Ähnliche Ergebnisse werden bei Blitzreizen erzielt. Die Abhängigkeit der Amplituden und Gipfellatenzen von der Intensität lassen sich wie bei der *Katze* mit einer einfach- oder doppellogarithmischen Funktion beschreiben. Die Exponenten der Potenzfunktionen liegen für die Amplituden zwischen 0,1 und 0,3, für die Gipfellatenzen zwischen $-0,01$ und $-0,1$, sie liegen damit beim Menschen in dem gleichen Bereich wie bei den *Katzen*. Bei unterschiedlicher Adaptation erfolgt eine Amplitudenänderung, während die Gipfellatenzen im photopischen Bereich konstant bleiben. Die Regressionskoeffizienten der Amplituden in Abhängigkeit von der Adaptationsbeleuchtung sind mit jenen bei Dunkeladaptation und unterschiedlicher Reizstärke erhaltenen vergleichbar.

3. Ein Vergleich der aus den Meßwerten berechneten einfach- und doppellogarithmischen Kurven (Weber-Fechner- und Potenzfunktion) zeigt eine große Ähnlichkeit beider Kurven in dem untersuchten Meßbereich (siehe Abb. 8).

Visuelle Reaktionspotentiale (VRP) wurden sowohl am Menschen [1, 7, 5a und b, 8, 9, 18, 20] als auch am Tier [4a, 2, 3, 11, 28a—c] oft beschrieben. Ein Vergleich der Ergebnisse dieser Untersucher zeigt trotz gewisser prinzipieller Übereinstimmung unterschiedliche VRP beim Menschen. Dies liegt sicher teilweise an den unterschiedlichen Reizparametern, Versuchsbedingungen und Registriertechniken. Amplitude und Form der VRP sind von der Reizform [6b], der Reizstärke [2, 27, 28a—c], der Ableitetechnik [20], der Aufmerksamkeit [15, 16, 17, 23], der Bewußtseinslage [31] und, was bei Tierversuchen eine Rolle spielt, der Narkosetiefe und -form abhängig [3, 4b, 26].

Mit Hilfe der elektronischen Mittelwertbildung („Averaging technique“) [6a] wurde mehrmals versucht, interindividuelle Normwerte an Menschen zu ermitteln [18, 20; 29 an Neugeborenen]. Diese wie auch die eigenen Ergebnisse zeigen relativ große Variationen am VRP des Menschen. Bei Tieren mit implantierten oder epiduralen Elektroden weichen die individuellen VRP allerdings weniger voneinander ab. Das

individuelle VRP ist demgegenüber konstant, vorausgesetzt, die Reizparameter bleiben konstant und der psychische Zustand der Versuchspersonen ist nicht zu stark verändert [12,24]. Unter dieser Voraussetzung eines konstanten individuellen VRP läßt sich die Abhängigkeit von der Reizintensität bestimmen. Einige quantitative Daten liegen bisher vor für Tiere und für die späte positive Welle des menschlichen VRPs [2,19,27,28a—c]. In den gemessenen Bereichen wurden einfach- oder doppellogarithmische Beziehungen zwischen der Reizintensität und einigen Parametern des VRPs gefunden.

In der vorliegenden Arbeit werden die Beziehungen zwischen der Reizintensität und dem VRP unter verschiedenen Versuchsbedingungen an Katzen und Menschen untersucht. Es läßt sich zeigen, daß die systematischen Beziehungen zwischen Reizintensität und Amplitude bzw. Latenz ebenso befriedigend durch eine einfach- wie doppellogarithmische Funktion beschrieben werden können.

Methodik

a) *Katzen*. An sieben ausgewachsenen Katzen wurden visuelle Reaktionspotentiale (VRP) nach langdauernden Lichtreizen (300—500 msec) unterschiedlicher Intensität untersucht. Die Versuchstiere wurden mit Nembutal (30 mg pro kg intraperitoneal) narkotisiert, während des Versuches wurden jeweils nach Bedarf 5—10 mg i.v. nachinjiziert. Die Körpertemperatur der Tiere wurde durch Wärmflaschen konstant gehalten. Neosynephrin kontrahierte die Nickhäute, eine 1⁰/₁₀ige Atropinlösung immobilisierte und stellte die Pupille weit. Das nicht untersuchte Auge war abgedunkelt. Es wurde epidural mit einzementierten Silberelektroden von weniger als 1 mm² Auflagefläche unipolar gegen eine große Silberelektrode im Knochen über dem Cerebellum abgeleitet.

Die Elektroden waren wie folgt plziert:

Stereotaktische Ordinaten [22]		Bezeichnung nach OTSUKA u. HASSLER (1962) [21]
anterior — 9	lateral 4	Area striata
— 4	4	Grenze Area striata/Area occipitalis
+ 2	3	Area occipitalis
+24	3	Gyrus sigmoideus posterior (motorische Area)

Reizung: Im Strahlengang einer Zeiss-Handleuchte (Glühbirne 30 W, 6 V) war ein magnetisch arbeitender Unterbrecher eingebaut, der Anstiegszeiten des Lichtreizes unter 5 msec erlaubte und von einem Tönnies Reizgerät gesteuert wurde. Die Länge der Lichtreize betrug über 250 msec. Das Geräusch (click) des Unterbrechers konnte nicht immer vollständig unterdrückt werden, so daß jeweils Kontrollen zur Bestimmung eines eventuellen akustischen Reaktionspotentials durchgeführt werden mußten. Mit Hilfe einer wenige Zentimeter vor dem Auge des Versuchstieres angebrachten Mattscheibe war es möglich, praktisch die gesamte Retina diffus mit Auf-

licht zu reizen. Die höchste Intensität betrug 5103 Lux, durch Verschieben von Neutralglasfiltern (Schott, Mainz) konnte die Intensität bis 0,01 Lux vermindert werden. Die Frequenz der periodischen Reizung lag bei 0,2/sec. Die Hirnpotentiale wurden über einen Vorverstärker (Tönnies, Freiburg) einem Oscillographen (Tektronix Typ 565) zugeleitet, von dessen Bildschirm sie zum Teil im Superpositionsverfahren [10] photographiert wurden. Gleichzeitig war ein Computer of average transients (CAT 400 B, TMC) angeschlossen. Bei allen zu besprechenden Versuchen wurden vier Eingänge des CAT 400 B mit einer Analysezeit von 250 msec, entsprechend einem minimalen Analyseintervall von 2,5 msec verwendet. Die ersten drei Kanäle dienten der Speicherung der Reaktionspotentiale, der vierte Kanal der Registrierung der Photozelle. Die Summationskurven aus jeweils 250 Reaktionspotentialen wurden regelmäßig digital ausgedruckt, sowie vom Bildschirm des CAT photographiert oder mit dem X-Y-Drucker ausgedruckt. Die in den Abbildungen gezeigten Kurven entstanden durch Nachzeichnen und Photographieren der ausgedruckten Kurven. Negative Potentialausschläge zeigen nach oben.

b) *Menschen*. Die Versuche wurden an neurologisch unauffälligen Personen, meist Studenten beiderlei Geschlechts, durchgeführt. Die Versuchspersonen (VP) saßen in einem bequemen Stuhl mit Kopfstütze und Armlehnen. Der Raum, in dem die VP saß, war völlig dunkel und geräuschisoliert. Bei monokularer Reizung war das nicht untersuchte Auge abgedunkelt, wenige Zentimeter vor dem untersuchten offenen Auge stand eine Mattscheibe. Die Dunkeladaptationszeit betrug 15–25 min, das durch den Reiz ausgeleuchtete Gesichtsfeld entsprach einem Winkel von über 90°. Um eine möglichst konstante Konzentration auf die Lichtreize zu erhalten, wurden die VPs gebeten, die Reize zu zählen und nach jedem 10. Reiz einen Signalknopf zu betätigen, der beim Versuchsleiter eine Glühbirne aufglimmen ließ. Sitzungen, in denen sich die VP mehrmals verzählt hatte, wurden nicht zur Auswertung verwendet. Als Reizquelle diente ein Blitzgerät (Strobotest, Knott, München) oder eine Zeiss-Handleuchte wie bei den Tierversuchen. Als maximale Reizstärke des Blitzgerätes wurde die schwächste Intensität (0,07 J/Blitz) verwendet. Die maximale Intensität bei Verwendung der Zeiss-Handleuchte betrug 1690 Lux.

Abgeleitet wurde unipolar von verschiedenen Stellen des Kopfes mit stoffbezogenen Silberelektroden, deren Auflagefläche ungefähr 1 cm² betrug. Die indifferente Elektrode lag am Kinn. Über einen 8 Kanal-EEG-Apparat (Schwarzer) mit eingebauten Kathodenfolgem wurden die Potentiale einem CAT (CAT 400 B, TMC und CAT 1000, TMC) zugeleitet. In der Mehrzahl der Versuche wurde mit einem Frequenzfilter von 70 Hz und einer Zeitkonstanten von 0,3 sec abgeleitet. Die Reize wurden unregelmäßig mit einer durchschnittlichen Frequenz von 0,2 bis 0,1/sec bei Blitzreizen (Dauer 10 μ sec) und 0,1–0,05/sec bei Langlichtreizen (Dauer 300 msec) gegeben. Dabei wurde darauf geachtet, daß die Reize nicht in hohe Alphaaktivität fielen. Jeweils 50 oder 100 VRP wurden summiert und von einem X-Y-Drucker ausgedruckt sowie auf Lochstreifen gestanzt. Aus den vom CAT summierten VRP bei Langlichtreizen wurde im Rechenzentrum der TH München von 20 VP eine „Mittelwertkurve mit Standardabweichungen“ angefertigt. Negative Potentialschwankungen zeigen in den Abbildungen nach oben.

Ergebnisse

Teil 1: Katzen

a) *Allgemeine Charakteristik des visuellen Reaktionspotentials (VRP) der Katze*. Das VRP der narkotisierten Katze bei langdauernden Lichtreizen gliedert sich bekanntlich in einen Primär- und einen Sekundär-

komplex. Der Primärkomplex setzt sich zusammen aus einem initialen, steilen positiven Potential, dem ein meist stärker ausgeprägtes, breiteres negatives Potential folgt. An dem absteigenden Schenkel der negativen Welle kann sich ein zweiter negativer Gipfel bilden, dessen Ausprägung und Konstanz selbst beim gleichen Versuchstier inkonstant ist (Abb. 1 B). Die Komponenten des sich anschließenden Sekundärkomplexes, der etwa 100–150 msec nach Reizbeginn einsetzt, sind weniger charakteri-

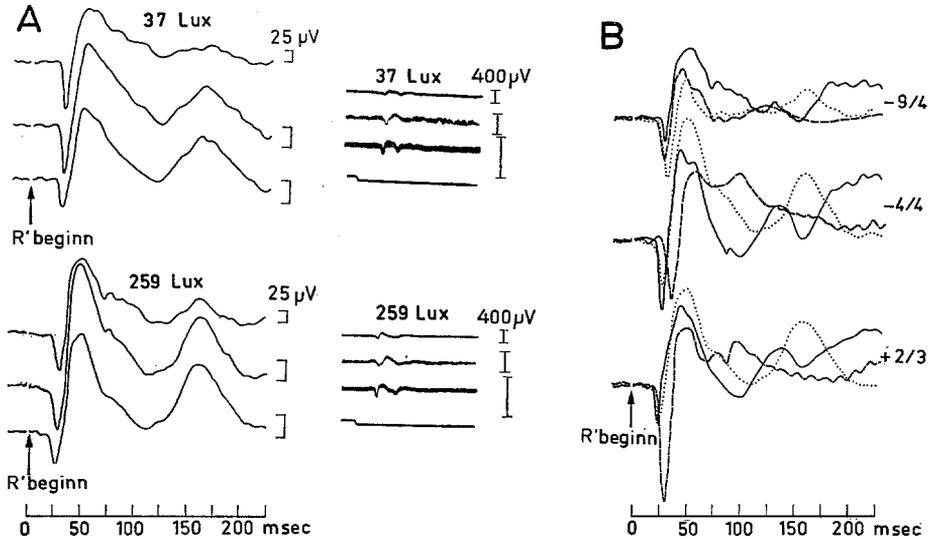


Abb. 1. Das VRP der Katze bei langdauernden Lichtreizen. Ableitungen von je drei verschiedenen Punkten des visuellen Cortex, entsprechend den in B angegebenen Koordinaten, Nembutalanaesthesie. A VRP bei zwei verschiedenen Intensitäten. In der linken Spalte sind die Summationspotentiale von jeweils 250 Reizen dargestellt, in der rechten Spalte die Superpositionsaufnahmen von 40 Reaktionspotentialen aus verschiedenen Perioden der Sitzung. Photozelle in der untersten Linie. B Variabilität der Form des VRP bei drei verschiedenen Versuchstieren. Kurven mit gleicher Symbolik stammen von demselben Versuchstier. Die Eichung ist bei den verschiedenen Experimenten unterschiedlich und wurde deshalb nicht angegeben. Während der positiv-negative Primärkomplex im wesentlichen gleich ist, zeigt der Sekundärkomplex Unterschiede bei den verschiedenen Versuchstieren. Die Ableitungen erfolgten stets monopolar gegen die Protuberantia occipitalis, Positivität der differentiellen Elektrode zeigt nach unten

stisch ausgebildet und weisen deutliche inter- als auch intraindividuelle Unterschiede auf (Abb. 1 A und B, 2).

Die initiale Positivität beginnt (bei höchster Intensität) 10–15 msec nach Reizbeginn. Bei niedrigen Intensitäten kann vor Beginn der positiven Welle ein negatives Potential geringer Amplitude (2–3 μ V) auf-

treten, das jedoch, wie sich aus Kontrollversuchen ergab, auf den akustischen Reiz des Verschlusssystems rückführbar ist (Abb. 2B, siehe Methodik). Bei höheren Lichtintensitäten ist dieses kleine akustische Potential von der früher einsetzenden positiven Welle überlagert und zu vernachlässigen, wurde jedoch bei den Ausmessungen berücksichtigt. Die Amplitude des negativen Gipfels ist höher und deren Standardabweichung geringer als die des positiven Gipfels (Abb. 3). Der Sekundärkomplex ist weniger einheitlich, besteht aber meist aus einer negativen Welle, die von zwei flachen positiven Schwankungen eingerahmt ist. Die negative Welle hat häufig einen abgeflachten Gipfel, der zwischen 130 und 150 msec auftritt, ihre Amplitude ist niedriger als die des Primärkomplexes und der ganze Komplex ist meist durch höher-frequente Potentiale überlagert, wodurch die genaue Bestimmung des Gipfels häufig schwierig ist (Abb. 1 B, 2).

Bei den verwendeten Ableitpunkten finden sich gewisse regionale Unterschiede. Die am weitesten rostral über der motorischen Area (24/3) gelegene Ableitestelle zeigt bei keinem der Versuchstiere ein dem optischen Reiz korrelierbares elektro-physiologisches Geschehen. Der akustische Reiz durch den click des Unterbrechers ruft dagegen eine flache negative Welle unter $5 \mu\text{V}$, mit einer Gipfellatenz von 30 bis 50 msec hervor. Von den drei dorsalen, über der Area striata und der Area occipitalis gelegenen Ableitestellen lassen sich vergleichbare VRP mit geringgradigen Abweichungen der Gipfellatenzen und der Amplituden ableiten (Abb. 1A und B). Die Gipfellatenzen der initialen positiven und der nachfolgenden negativen Welle sind in der Area occipitalis (+ 2/3) im Mittel um 1,6 bzw. 2,1 msec kürzer als in der Area striata (- 9/4) (siehe Tab. 1). Wenn ein zweiter negativer Gipfel auftritt, so in der Regel in der Area striata etwas früher. Die Amplituden der Wellen des Primärkomplexes sind in der Area striata höher als weiter rostral. Auch hebt sich, wenn überhaupt vorhanden, die zweite negative Zacke dorsal besser von dem abfallenden Schenkel der ersten Negativität ab als weiter rostral. Beim Sekundärkomplex ergeben sich keine eindeutigen Gipfellatenzverschiebungen. Die Amplituden des Sekundärkomplexes sind in der Regel über der Area occipitalis etwas größer als über den übrigen Ableitpunkten (Abb. 1 A und B), doch ist dieser Unterschied nicht bei allen Tieren klar ausgeprägt.

b) *Änderungen des VRPs bei Änderungen der Reizintensität.* Die benutzten Reizintensitäten erstreckten sich über einen Bereich von 0,3—5103 Lux, es wurde in 14 Abstufungen untersucht. Die einzelnen Komponenten ändern sich gesetzmäßig mit der Reizintensität, sowohl hinsichtlich der Gipfellatenzen als auch der Amplituden. Dabei nehmen die Gipfellatenzen der Komponenten des Primärkomplexes mit abnehmender Intensität zu, die Amplituden ab. Die Gesamtdauer des Primär-

komplexes, ebenso wie die Anstiegszeit, ändern sich nur unwesentlich und unsystematisch (Abb.2, 3C, Tab.1). Die Intensitätsabhängigkeit der Gipfellatenzen und der Amplituden der primären Positivität und Negativität sind in Tab.1 zusammengestellt.

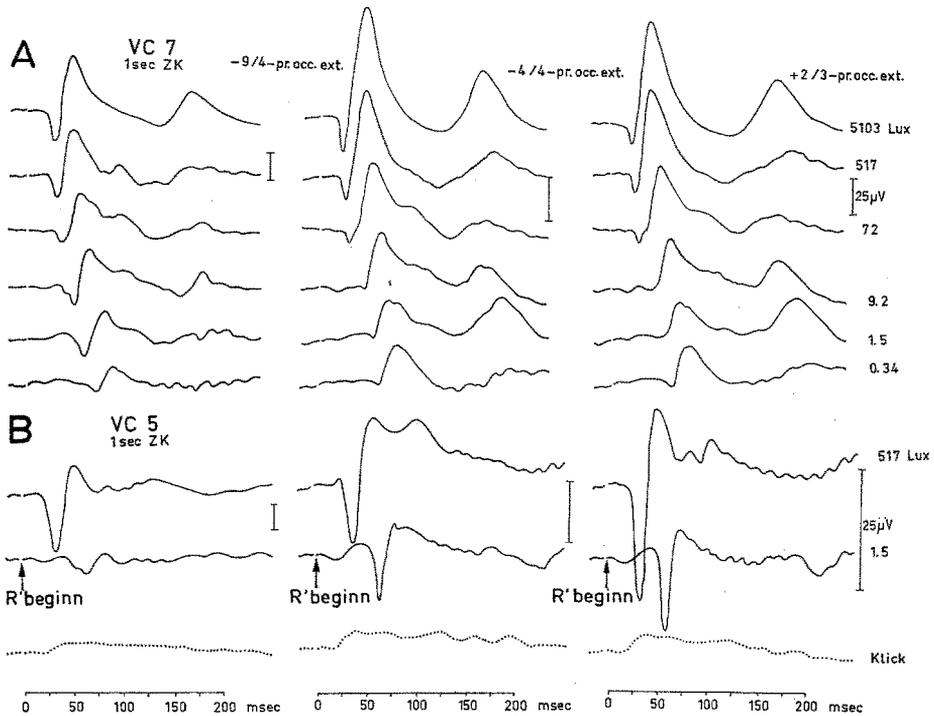


Abb.2. Intensitätsabhängigkeit des VEP der Katze. Ableitungen von drei verschiedenen Punkten des visuellen Cortex, entsprechend der angegebenen Koordinaten, Nembutalanaesthesia. A und B von verschiedenen Versuchstieren. Eichung in A und B 25 μ V. A VEP bei unterschiedlicher Intensität (rechts angegeben). B Klickartefakt. Bei niedriger Intensität findet sich bei diesem Experiment vor der initialen Positivität ein langsames negatives Potential, das durch den Klick des optischen Verschlußsystems verursacht wird. In der untersten Kurve (punktirt) ist das dadurch bedingte akustische Reaktionspotential ohne optischen Reiz dargestellt

Bei einer Auftragung der Gipfellatenzen im doppellogarithmischen System ergeben sich lineare Abhängigkeiten (Abb.3A und B, rechts) wobei die berechneten Regressionskoeffizienten bei 0,1 liegen und in beiden Areae geringfügige Unterschiede aufweisen (Tab.1). Die Intensitätsabhängigkeit der Amplitudenwerte zeigt im doppellogarithmischen Koordinatensystem ebenfalls einen linearen Verlauf (Abb.3A, B, links).

Aus den Diagrammen wird deutlich, daß sich die Meßwerte der Gipfellatenzen den errechneten Regressionsgeraden besser anpassen als jene der Amplituden, was auch aus den Korrelationskoeffizienten eindeutig hervorgeht (Tab.1). Der bei einigen Versuchs-

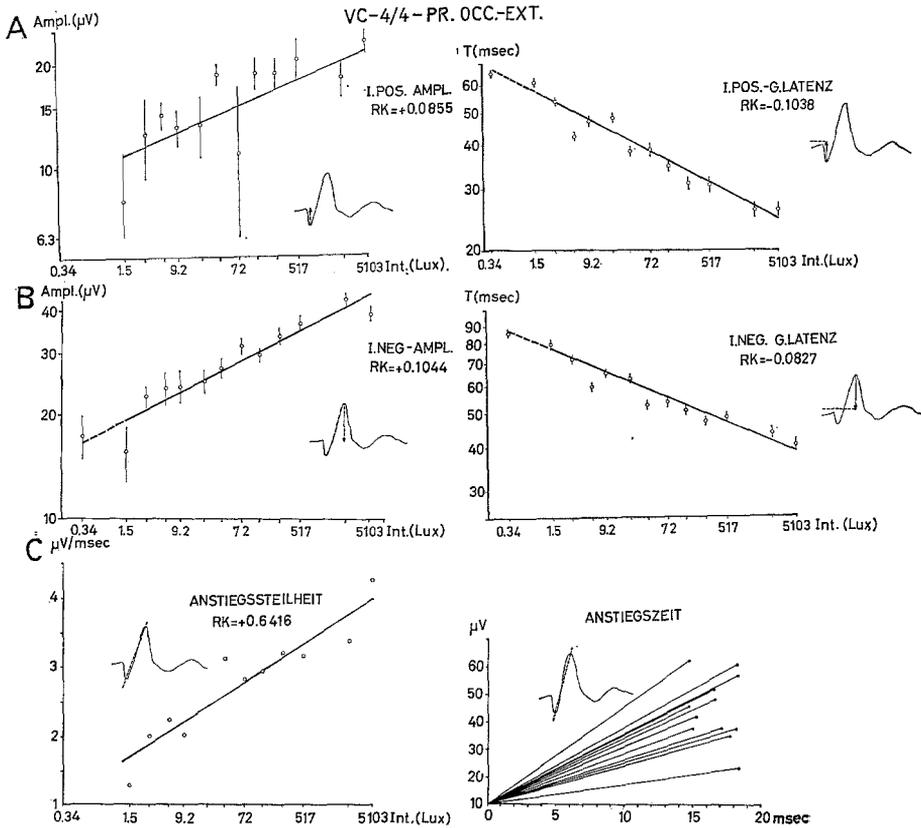


Abb.3. Intensitätsabhängigkeit des von den Koordinaten $-4/4$ abgeleiteten VRP (Mittelwerte und Standardabweichungen von 7 Versuchstieren). A Amplitudenwerte (links) und Gipfellatenzwerte (rechts) der primären Positivität in Abhängigkeit der Intensität, eingetragen in ein doppellogarithmisches Koordinatensystem. Die Punkte stellen die Mittelwerte, die senkrechten Striche die Standardabweichungen dar. Die durchgezogenen Geraden stellen die aus den Meßwerten berechneten Regressionsgeraden dar, im gestrichelten Teil wurde keine Berechnung durchgeführt. RK sind die Exponenten der entsprechenden Potenzfunktionen. Die Amplituden wurden von der isoelektrischen Linie aus gemessen. B Dasselbe wie in A für die primäre Negativität. C Darstellung der Anstiegssteilheit in $\mu V/msec$ des primären positiv-negativen Potentials (links) und der Anstiegszeit in msec (Gipfel-Gipfelzeit) vom positiven zum negativen Gipfel des Primärkomplexes (rechts) bei verschiedenen Intensitäten. Eine signifikante Abhängigkeit der Anstiegszeit von der Intensität besteht nicht

Tabelle 1. Mittelwerte und Standardabweichungen der Amplituden und Gipfellenzen des Primärkomplexes des VEPs von 7 Versuchstieren und drei verschiedenen corticalen Ableitestellen (Spalte J) bei unterschiedlicher Reizintensität. — In der vorletzten Spalte sind die Regressionskoeffizienten der berechneten doppellogarithmischen Funktionen (Potenzfunktionen), in Klammern () die Regressionskoeffizienten der einfachlog. Funktionen (Weber-Fechner-Funktion) angegeben. — In der letzten Spalte sind die Koeffizienten der Korrelation zwischen den Meßwerten und den berechneten einfach- (in Klammern) und doppellogarithmischen Funktionen angegeben. Die Amplituden wurden von der isoelektrischen Linie aus gemessen

Abl.- Fkte.	Intensität (in Lux)	1.5	9.2	72	517	5103	Regressions- koeffizienten	Korrelations- koeffizienten
-9/4	Primäre Positivität	58,3±1,4	46,2±1,4	36,6±1,4	29,4±1,2	25,3±1,2	-0,10	-0,83
	G.-Latenz Amplitude (µV)	9,9±3,7	17,0±2,6	15,3±3,2	23,0±2,8	25,6±1,9	+0,10	+0,47
	Primäre Negativität	77,2±1,1	62,4±1,3	51,6±1,3	46,2±1,3	38,9±1,3	-0,09	-0,86
-4/4	G.-Latenz Amplitude (µV)	14,4±4,3	20,7±4,2	29,2±4,0	39,5±3,1	39,9±2,7	+0,13	+0,59
	Primäre Positivität	61,3±1,6	47,2±1,7	38,8±1,7	30,6±1,6	25,9±1,2	-0,10 (- 9,7)	-0,82 (-0,78)
	G.-Latenz Amplitude (µV)	7,9±2,7	13,2±7,3	10,9±6,6	20,5±2,9	23,3±1,7	+0,09 (+ 2,6)	+0,45 (+0,46)
+2/3	Primäre Negativität	79,7±1,5	65,6±1,5	53,8±2,2	48,8±1,6	40,6±1,5	-0,08 (-10,0)	-0,82 (-0,78)
	G.-Latenz Amplitude (µV)	17,0±3,8	25,7±3,2	32,7±2,0	37,9±2,0	41,1±2,1	+0,10 (+ 6,9)	+0,74 (+0,74)
	Primäre Positivität	56,9±1,3	44,3±1,9	34,4±1,4	28,8±1,4	23,7±1,5	-0,12	-0,95
+2/3	G.-Latenz Amplitude (µV)	3,9±3,8	4,5±3,7	11,5±8,1	15,9±8,2	18,5±2,5	+0,23	+0,50
	Primäre Negativität	72,9±1,0	60,6±1,4	48,8±1,5	42,5±1,3	38,0±1,6	-0,16	-0,95
	G.-Latenz Amplitude (µV)	7,4±4,8	16,4±4,9	26,4±2,8	34,5±2,6	36,8±2,5	+0,08	+0,58

tieren aufgetretene zweite negative Gipfel nimmt ebenfalls bei niederen Intensitäten ab und ist bei den schwächsten Reizen nur noch in Form einer Abflachung des absteigenden Schenkels der primären Negativität zu erkennen. Beim Sekundärkomplex ist keine konstante Intensitätsabhängigkeit nachzuweisen, obwohl im allgemeinen auch der Sekundärkomplex bei starken Reizen besser als bei schwachen Reizen ausgeprägt ist (Abb. 2). Eine Latenzverzögerung läßt sich nicht nachweisen.

Teil 2: Ergebnisse an Menschen

a) *Allgemeine Charakteristik des VRPs des Menschen.* Bekanntlich lassen sich beim Menschen Reaktionspotentiale bei optischer Reizung über der gesamten Konvexität des Schädels ableiten. Sowohl die Amplituden als auch die Gipfellatenzen der einzelnen Komponenten unterscheiden sich jedoch in den verschiedenen Gebieten [5a, 18, 20].

Die initiale Positivität (CD-Welle) ist, wenn überhaupt vorhanden, nur im occipitalen und parietalen Gebiet zu erkennen. Hier sind auch, besonders nahe der Sagittallinie, die Wellen I und III nach CIGÁNEK häufiger durch eine gut ausgeprägte Welle II voneinander getrennt. In den parasagittalen Ableitungen dagegen ist die Welle II meistens gar nicht oder kaum zu erkennen, so daß die Wellen I bis III zu einem Komplex verschmelzen. Die folgende negative Welle V ist bei allen VP nachweisbar, variiert jedoch in ihrer Amplitude erheblich. Die späte, etwa bei 200 msec ihren Gipfel erreichende positive Welle VI hat in der parietalen Region eine höhere Amplitude und eine kürzere Latenzzeit als in der occipitalen. Die Welle VII erreicht bei 210—250 msec ihren Gipfel. Sie streut in ihrer Latenzzeit mehr als die vorhergehenden Komponenten, scheint aber in ihrer Amplitude von der vorhergehenden Welle VI abhängig zu sein. Bei einigen VP geht sie direkt in eine langsame negative Welle über, bei den meisten VP bildet sie die erste Welle der rhythmischen Nachschwankung.

Alle weiter rostral durchgeführten Ableitungen zeigen untereinander ähnliche Abweichungen von dem occipito-parietalen VRP. Die Welle II ist meist nicht erkennbar, so daß wie bei den parasagittalen Ableitungen des occipitalen und parietalen Gebietes die Wellen I und III weitgehend verschmelzen. Welle IV verzögert sich nach rostral hin immer mehr, so daß der Gipfel frontal schließlich bis zu 15 msec später als occipital und parietal auftritt. Ihre Amplitude ist um so kleiner, je stärker die Welle V ausgebildet ist. Bei sehr kleiner Welle V kann die Welle IV mit der späten Positivität weitgehend verschmelzen. Die Gipfellatenzen der Wellen V und VI sind postcentral am kürzesten und nehmen sowohl nach occipital als auch nach frontal bis um 15 msec zu. Ebenso sind die Amplituden dieser beiden Wellen im postcentralen Gebiet am höchsten

(Abb. 4). In den temporalen Ableitungen schließlich ergibt sich ein VRP, das jenem im postcentralen Bereich ähnelt, jedoch öfters eine Trennung

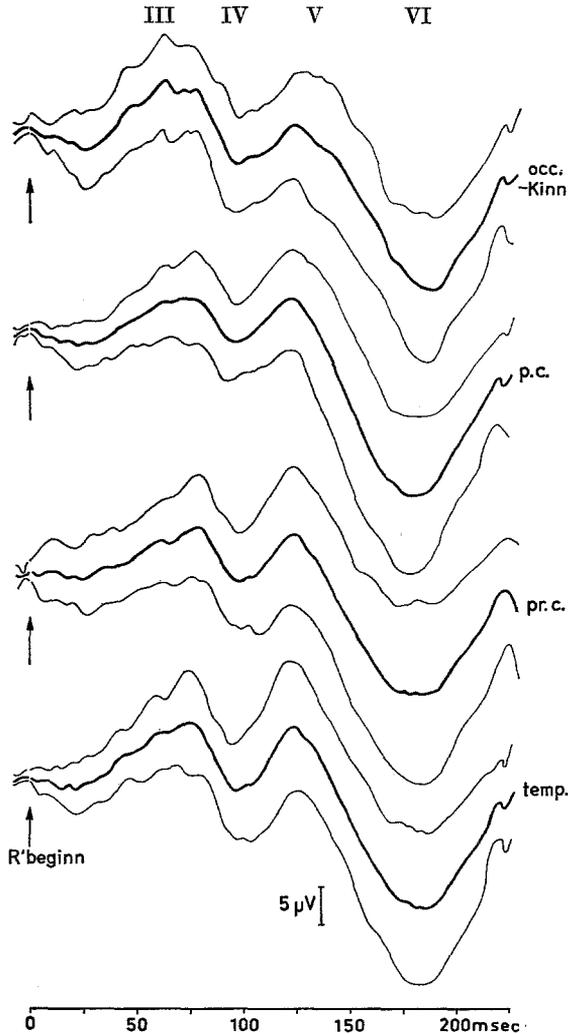


Abb. 4. „Mittelwertskurve mit Standardabweichungen“ des menschlichen VRP von 20 Versuchspersonen. Reizung mit 300 msec langen Lichtreizen, Intensität 1690 Lux. Von 20 VP wurden die aus jeweils 100 Reizen summierten VRP gemittelt und die Standardabweichungen berechnet. Jeweils die mittlere der drei Kurven (dickausgezogen) stellen den Mittelwert, die dünnen Kurven die \pm Standardabweichung dar. Unipolare Ableitungen gegen das Kinn, *occ* = occipital, *p. c.* = postcentral, *pr. c.* = praecentral, *temp.* = temporal. Oberes Frequenzfilter 70 Hz, Zeitkonstante 0,3 sec, minimales Analyseintervall 2,5 msec

der ersten drei Komponenten aufweist. Deutliche Unterschiede zwischen Langlichtreizen und Blitzreizen lassen sich nicht nachweisen.

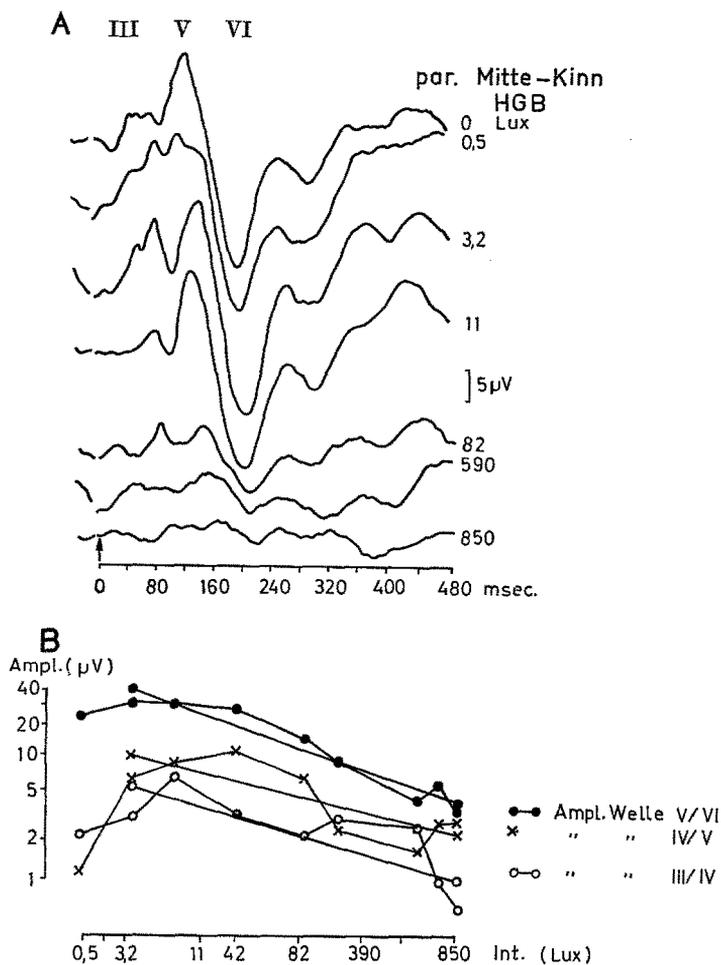


Abb.5. Menschliches VRP nach Blitzreizen bei verschiedener Hintergrundbeleuchtung (HGB). A Summationspotentiale von jeweils 50 Blitzreizen konstanter Intensität bei verschiedener HGB (rechts angeben), Ableitung parietal gegen Kinn. Numerierung der positiven und negativen Potentialgipfel nach ČIGÁNEK [5a]. B Graphische Darstellung der Gipfel-Gipfelamplituden der verschiedenen Komponenten in Abhängigkeit der HGB. Doppellogarithmisches Koordinatensystem, Meßwerte von A. Die ausgezogenen Geraden stellen die berechneten Potenzfunktionen dar

b) Abhängigkeit des VRPs von der Hintergrundbeleuchtung (HGB). Das VRP wurde bei konstanter Reizstärke des Blitzes und unterschiedlicher

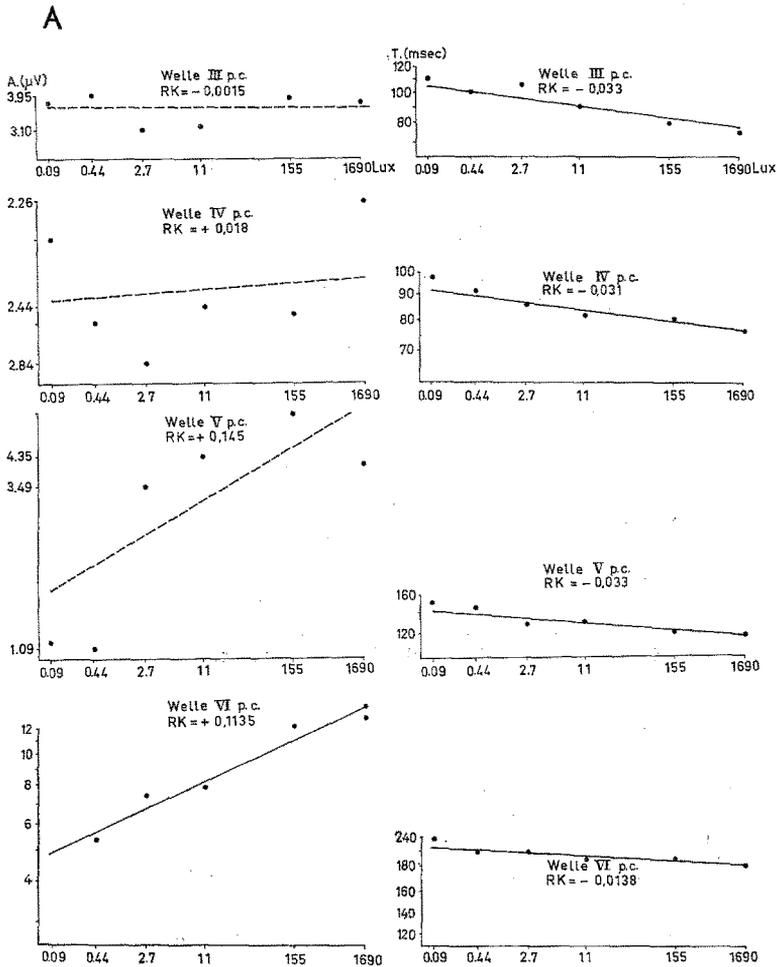


Abb. 6. Abhängigkeit des postcentral gegen Kinn abgeleiteten VRP von langdauernden Lichtreizen verschiedener Intensität. Die Messungen wurden an den in B dargestellten Mittelwertskurven vorgenommen, die das mittlere Potential von 20 VP darstellt und wie die in Abb. 4 dargestellte Mittelwertskurve hergestellt wurde. A Meßwerte und berechnete Regressionsgeraden, doppellogarithmisches Koordinatensystem. Links: Amplituden, rechts: Latenzen. Die Regressionsgeraden für die Amplituden der Wellen III, IV, V wurden gestrichelt gezeichnet, da die einzelnen Meßwerte stark streuen. Die Amplituden wurden von der isoelektrischen Linie bis zu den Gipfeln der Wellen gemessen. RK sind die Exponenten der berechneten Potenzfunktionen. B Mittelwertskurven, an denen die in A dargestellten Messungen durchgeführt wurden. Monopolare Ableitungen postcentral gegen Kinn, Reizintensität rechts von der Kurve, Nomenklatur der Wellen wie in Abb. 5

HGB untersucht. Systematische Veränderungen des VRPs waren nur dann zu erhalten, wenn die Adaptation an die HGB genügend lang war (15–25 min). Die Amplituden der Wellen III und VI nehmen bei steigender HGB gleichmäßig ab (Abb. 5B, Tab. 2). Die Beziehung zwischen HGB und der Amplitude der beiden Wellen läßt sich gut in Form einer doppellogarithmischen Funktion darstellen. Die Regressionskoeffizienten liegen bei verschiedenen Versuchspersonen zwischen 0,14 und 0,3

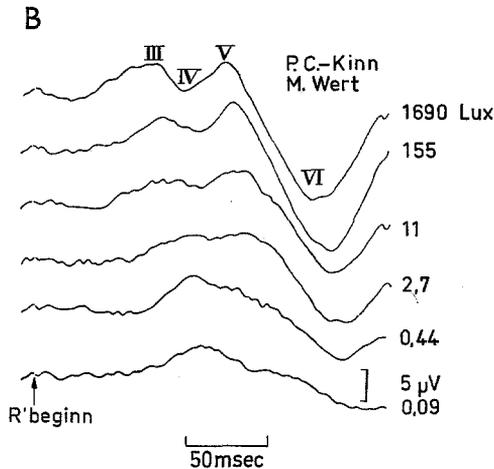


Abb. 6B

für die Welle VI. Auffällige Abweichungen von der errechneten Kurve mit zum Teil flacheren, zum Teil steileren Verlauf ergaben sich nur bei fehlender und sehr niedriger HGB, also im skotopischen Bereich (Abb. 5B). Die aus den Meßwerten der Welle III errechneten Regressionskoeffizienten liegen bei allen VP wenig unter jenen der Welle VI. Die Amplituden der Wellen IV und V zeigen zwar auch eine Amplitudenabnahme bei zunehmender HGB, doch bestehen deutliche Abweichungen von der errechneten Regressionsgeraden. Die Latenzen ändern sich demgegenüber in einem weiten Bereich nicht. Nur bei völliger Dunkeladaptation und bei 0,5, teilweise bei 1,4 Lux HGB sind die Gipfellatenzen um wenige Millisekunden verkürzt.

c) *Intensitätsabhängigkeit.* Bei Dunkeladaptation wurde sowohl die Intensitätsabhängigkeit bei langdauernden Lichtreizen als auch bei Blitzen gemessen. Registriert wurde bei den langdauernden Lichtreizen und bei einer Analysezeit von 250 msec nur der On-Effekt. Es wurden 6–8 Intensitäten zwischen 0,09 und 1690 Lux untersucht. Die schwächste Intensität wurde von den VP als gerade noch wahrnehmbar, die höchste als unangenehm und zum Teil schmerzhaft bezeichnet.

Die Amplituden der VRP sind bei den langdauernden Lichtreizen recht niedrig (Abb.4, 6B und 7A), nur bei wenigen VP überstieg der höchste Wert 20 μ V. Mit abnehmender Intensität kommt es zu einer immer stärker werdenden Abflachung der Gipfel, so daß die Wellen I/III

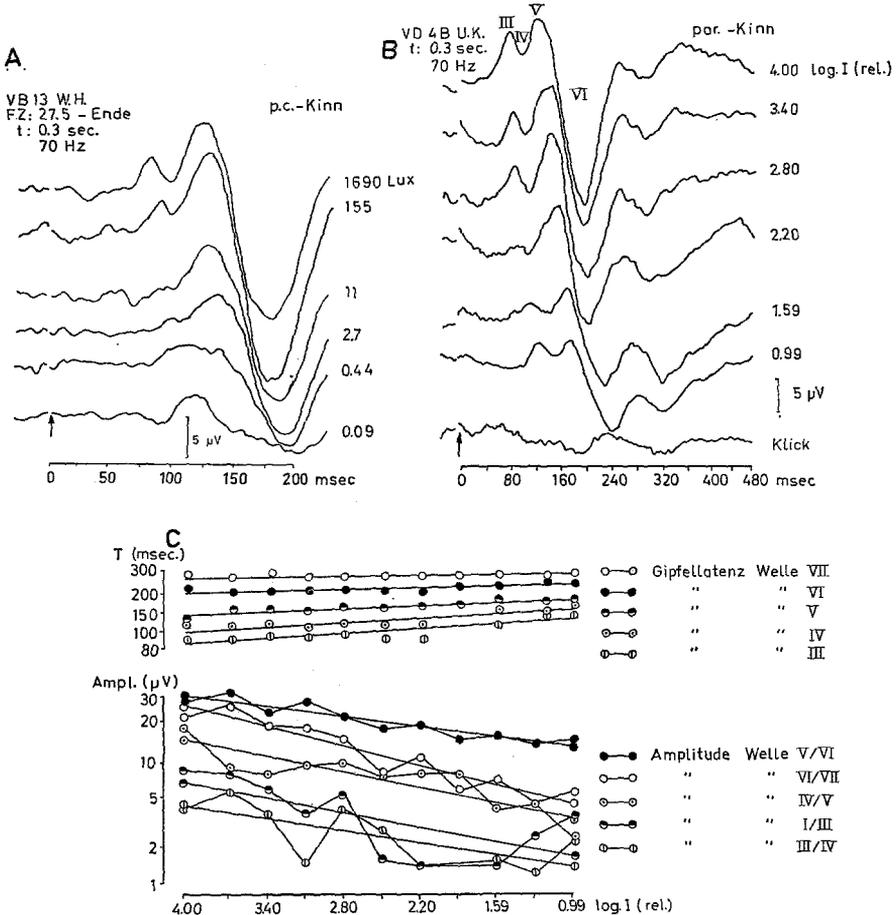


Abb.7. Menschliche VRP bei Dauer- und Blitzreizen. A VRP bei Dauerreiz (300 msec) unterschiedlicher Intensität, rechts von den entsprechenden Kurven angegeben. Monopolare Ableitung postcentral gegen Kinn. B VRP nach Blitzreizen unterschiedlicher Intensität. Rechts ist die relative Intensitätsabnahme in log. Einheiten angegeben, 4,00 entspricht einer Entladungsstärke von 0,07 J/Blitz, Dauer 10 μ sec. Die unterste Kurve gibt das akustische VRP wieder, das durch das Geräusch der Entladungsröhre verursacht wurde. Monopolare Ableitung parietal rechts gegen Kinn. C Abhängigkeit verschiedener Parameter der in B dargestellten VRP nach Blitzreizen von der Reizintensität. Doppellog. Koordinatensystem. Die Amplituden wurden von Gipfel zu Gipfel gemessen, die durchgezogenen Geraden stellen die berechneten Potenzfunktionen dar

bald überhaupt nicht mehr zu erkennen sind und sich schließlich auch die Welle V kaum noch über das Rauschniveau erhebt (Abb. 6A, 7A). Die Amplitudenabnahme ist bei allen VP für alle Komponenten nachweisbar, ebenso die Zunahme der Gipfellatenzen. Wie schon bei den verschiedenen Adaptationszuständen, streuen die Meßwerte der Welle VI am wenigsten um die Regressionsgerade (Abb. 6A), die sich bei doppellogarithmischer Berechnung ergibt. Die Meßwerte der Wellen III, IV und V der „Mittelwertskurve“ streuen dagegen trotz einer prinzipiell systematischen Zunahme so stark, daß die Regressionsgeraden an Aussagekraft verlieren (Abb. 6A, Tab. 2). Die Intensitätsabhängigkeit des VRPs ist in allen hier durchgeführten Ableitungen prinzipiell gleich. Die Gipfellatenzen der Wellen III—VI sind eindeutig intensitätsabhängig. Die Berechnung der Regressionsgeraden ergibt eine gute Anpassung, was sich in den Korrelationskoeffizienten widerspiegelt, die alle zwischen 0,75 und 0,95 liegen (Tab. 2, Abb. 6A).

Bei Blitzreizen wurde als stärkster Reiz die schwächste Intensität des Strobotest verwendet (0,07 J/Blitz, Dauer 10 μ sec). Dieser wurde durch Vorlegen von Filtern bis 1:10000 abgeschwächt. Im Vergleich zu den langdauernden Lichtreizen sind die Latenzen gering verzögert und die Amplituden erhöht (vgl. Abb. 7A und B). Auch bei Blitzreizen findet sich eine klare Abhängigkeit der Amplituden von der Reizintensität, wobei wegen der insgesamt höheren Amplituden nach Blitzreizen auch die Intensitätsabhängigkeit der Wellen III—V deutlicher zum Ausdruck kommt (Abb. 7B). Diese Komponenten zeigen bei einer Auftragung im doppellogarithmischen Koordinatensystem ebenfalls eine annähernd lineare Abhängigkeit, wie sie bei langdauernden Lichtreizen nur für die späte positive Welle VI nachgewiesen werden konnte (Abb. 7C). Für die Regressionskoeffizienten ergeben sich erneut Werte, die zwischen 0,1 und 0,3 liegen, also mit denen bei Änderung der HGB und bei langdauernden Lichtreizen vergleichbar erscheinen (Tab. 2). Bei zunehmender Reizstärke erfolgt ebenfalls eine Latenzabnahme, die annähernd mit einer doppellogarithmischen Funktion ausgedrückt werden kann (Abb. 7C). Die Steilheit der Kurven unterscheidet sich dabei nicht von jenen bei langdauernden Lichtreizen (Tab. 2).

Diskussion

Es konnte gezeigt werden, daß die Amplituden von visuellen Reaktionspotentialen in dem untersuchten Bereich bei Dunkeladaptation mit steigender Intensität des Lichtreizes systematisch zu- und ihre Gipfellatenzen abnehmen. Bei der Latenzabnahme verschiebt sich bei Katzen der gesamte Primärkomplex und bei Menschen das gesamte VRP, so daß die Abstände der Gipfel voneinander sich nicht ändern. Die

Tabelle 2. Meßwerte von VRP des Menschen bei unterschiedlichen Reizparametern: A) Meßwerte aus den „Mittelwertskurven“ von 20 VP (siehe Abb. 6), Gipfellatenzen und Amplituden der Wellen VI, V und III. Die Standardabweichungen der Gipfellatenzen können aus methodischen Gründen nicht angegeben werden. Unipolare Ableitungen postcentral gegen Kinn. Die Amplituden wurden von der isoelektrischen Linie aus gemessen. — B) Amplituden und Gipfellatenzen der Welle VI bei Blitzreizen verschiedener Intensität einer einzelnen VP. Höchste Intensität (4,00) entspricht einer Entladungsstärke der Röhre von 0,07 J/Blitz. Unipolare Ableitung parietal gegen Kinn. Die Amplituden wurden von dem Gipfel der Welle V zum Gipfel der Welle VI gemessen. — C) Abhängigkeit des VRP bei gleichbleibenden Blitzreizen und unterschiedlicher Adaptation bei einer VP. Unipolare Ableitung parietal-Kinn. Die Amplituden wurden wie in B) ausgemessen. — In der vorletzten Spalte sind die Regressionskoeffizienten der berechneten doppellogarithmischen Funktionen (Potenzfunktionen), in Klammern () die Regressionskoeffizienten der einfachlog. Funktionen (Weber-Fechner-Funktion) angegeben. — In der letzten Spalte sind die Koeffizienten der Korrelation zwischen den Meßwerten und den berechneten einfach- (in Klammern) und doppellog. Funktionen angegeben

Reizintensität (in Lux)	0,09	0,40	2,70	11,00	155	1690	Regressions- koeffizient	Korrelations- koeffizient
A: Dauerlichtreize, 300 msec Dauer								
Welle VI G.-Latenz (msec)	217,5	197,5	197,5	187,5	187,5	180,0	-0,02 (-7,36)	-0,90 (-0,89)
p.c.-Kinn Amplitude (μ V)	3,4 \pm 2,6	5,4 \pm 2,4	7,4 \pm 3,9	7,8 \pm 3,6	12,2 \pm 4,8	12,8 \pm 5,9	+0,13 (+2,23)	+0,95 (+0,97)
Welle V G.-Latenz (msec)	150,0	145,0	127,5	130,0	120,0	117,5	-0,03	-0,93
p.c.-Kinn Amplitude (μ V)	1,1 \pm 2,3	1,1 \pm 2,2	3,5 \pm 2,5	4,4 \pm 4,2	5,9 \pm 3,4	4,2 \pm 3,6	+0,14	+0,65
Welle III G.-Latenz (msec)	110,0	100,0	105,0	90,0	80,0	75,0	-0,03	-0,93
p.c.-Kinn Amplitude (μ V)	3,8 \pm 2,7	3,9 \pm 2,4	3,1 \pm 3,9	3,1 \pm 3,3	3,9 \pm 3,6	3,8 \pm 3,4	—	—
Reizintensität (log. rel.)	0,99	1,59	2,19	2,80	3,40	4,00	—	—
B: Blitzreize, 10 μ sec Dauer								
Welle VI G.-Latenz (msec)	256	244	218	214	212	210	-0,03 (-17,5)	-0,97 (-0,93)
par.-Kinn Amplitude (μ V)	15,5	16,5	19,7	22,2	23,4	28,3	+0,12 (+5,76)	+0,84 (+0,80)
Intensität der HGB								
(in Lux)	0,05	1,4	11	82	390	590	—	—
C: Blitzreize bei unterschiedlicher Hintergrundbeleuchtung (HGB)								
Welle VI G.-Latenz (msec)	200	202	204	204	204	202	—	—
par.-Kinn Amplitude (μ V)	22,7	29,3	25,99	9,3	4,3	5,7	+0,35	+0,85

absolute Latenzverschiebung ist bei Katzen und Menschen annäherungsweise gleich (Tab. 1 und 2), während die Amplituden sich unterschiedlich verhalten. Wird dagegen ein konstanter Lichtreiz bei unterschiedlicher Hintergrundbeleuchtung gegeben, ändern sich nur im Bereich der Dunkeladaptation die Gipfellatenzen in Abhängigkeit der Hintergrundbeleuchtung, dagegen nicht im Bereich der Helladaptation. Die Amplituden ändern sich dagegen im ganzen Bereich entsprechend der Hintergrundbeleuchtung. Inwieweit die Intensitätsabhängigkeit der Gipfellatenzen allein retinal, also receptorbedingt ist oder inwieweit hier auch intraretinale und intracerebrale neuronale Verschaltungen mitbeteiligt sind, läßt sich aufgrund der hier vorgelegten Versuche nicht sicher entscheiden. Befunde von AUERBACH u. a. (1961) lassen eine reine retinale Abhängigkeit vermuten. Um die Frage zu entscheiden, müssen die intensitätsabhängigen Latenzverschiebungen von retinalen, genikulären und corticalen Neuronen miteinander verglichen werden. Eine eindeutige Erklärung für die fehlende Latenzverschiebung bei erhaltener Amplitudenänderung als Folge der Adaptation im photopischen Bereich ist ebenfalls vorläufig nicht möglich.

Während beim Tier die beiden primären Komponenten, also die initiale Positivität und Negativität eine deutliche Intensitätsabhängigkeit aufweisen, zeigen beim Menschen umgekehrt gerade die späten Komponenten (Welle V, VI, VII) deutlichere und konstantere Intensitätsabhängigkeit als die frühen Komponenten (Welle I—III). Die Tatsache, daß beim Menschen stets von nicht primär visuellen Cortexgebieten abgeleitet wird, reicht nicht als Erklärung aus, da bei Katzen auch außerhalb der Area 17 nahezu dieselben Beziehungen gefunden werden. Als mögliche Ursachen sind vielmehr zunächst die verschiedenen Ableitebedingungen bei Tier (epidural) und Mensch (Kopfhaut) zu erwähnen, da bei dem starken Filtereffekt des Schädels und der Kopfhaut die primären Potentiale so klein sind (3—5 μV), daß die relativ geringen Änderungen außerhalb des Meßbereiches liegen können. Außerdem nehmen bei starker Spontanaktivität die Streuungen der Mittelwerte zu, was sich besonders bei den kleinen ersten Wellen bemerkbar macht. Demgegenüber wurde bei Katzen in Barbituratnarkose mit insgesamt verminderter Spontanaktivität untersucht.

Die mathematische Beziehung zwischen Reizintensität und Amplitude bzw. Latenz bedarf einer besonderen Besprechung: Aus psychophysischen Versuchen und theoretischen Überlegungen wurden zwei Funktionen abgeleitet, mit denen die Beziehung zwischen Reizstärke und Empfindung ausgedrückt werden kann. Einerseits das von FECHNER modifizierte Webersche Gesetz, wonach die Empfindung dem Logarithmus der Intensität proportional ist ($E = K \cdot \log I$), und das von STEVENS aufgestellte sogenannte „Power law“ (Potenzfunktion), wonach

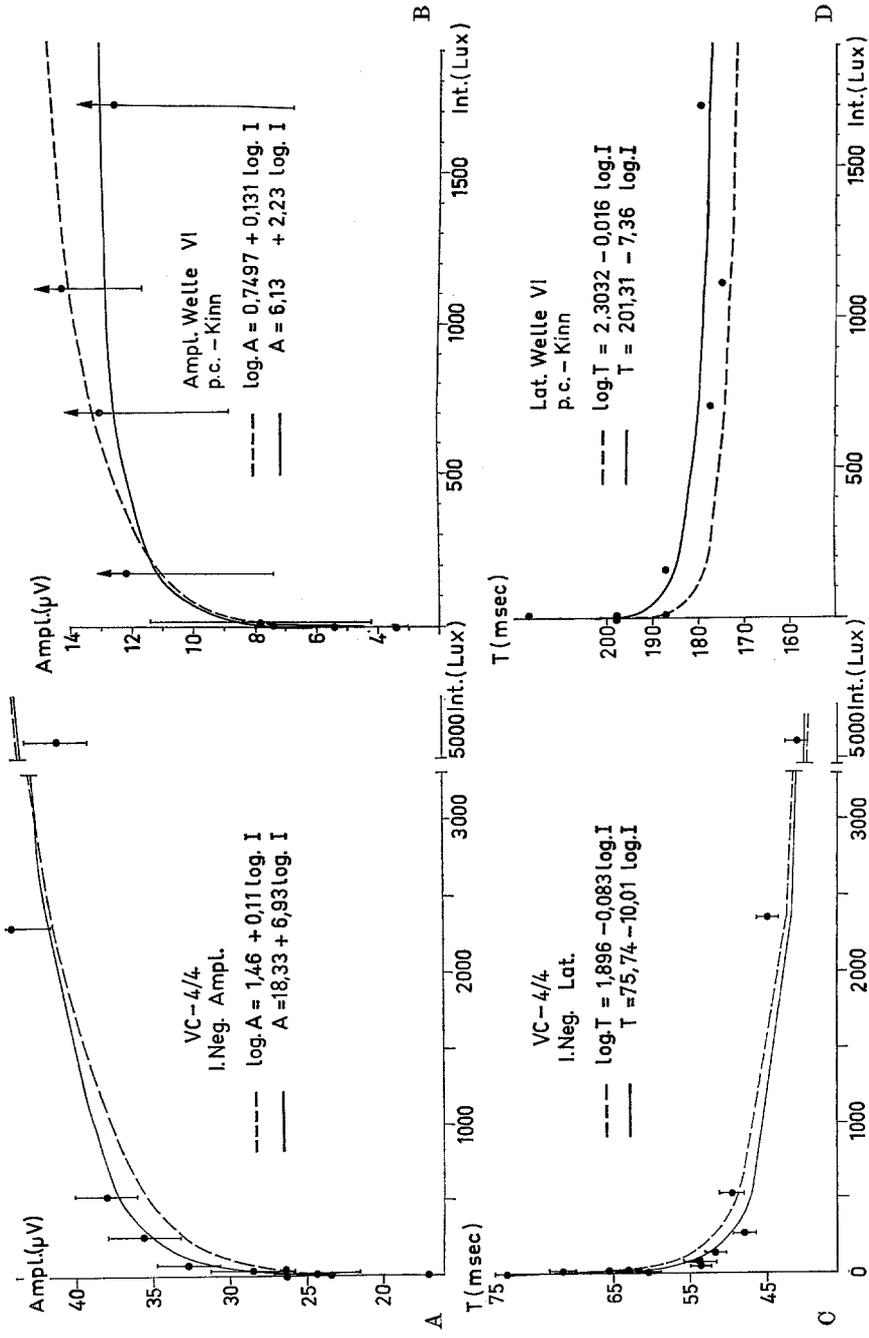


Abb. 8 (Legende siehe S. 101)

der Logarithmus der Empfindung dem Logarithmus der Intensität proportional ist ($E = K \cdot I^N$ oder $\log E = K + N \cdot \log I$), wobei E die Empfindung, K Konstanten, I die Intensität des einwirkenden Reizes und N eine modalitätsabhängige Konstante (unterschiedlich für sensorische und somatosensorische Systeme) darstellen. Es ist nun die Frage, ob die elektrophysiologischen Korrelate, hier also die Amplituden bzw. Latenzen der VRP einer dieser Funktionen genügen.

Die Meßwerte bei Katze und Mensch wurden zur besseren Vergleichbarkeit in der vorliegenden Arbeit im doppellogarithmischen Maßstab angegeben. Hierbei ergaben sich Regressionskoeffizienten, respektive Exponenten zwischen 0,1 und 0,3 für die Amplitudenmeßwerte. Sie liegen damit etwas unterhalb der von STEVENS (1961) für die visuelle Empfindung angegebenen Exponenten (0,33 bzw. 0,21), jedoch noch im gleichen Bereich. Hervorzuheben ist, daß sich für die Latenzen Koeffizienten ergeben, die zwischen $-0,01$ und $-0,1$ liegen. Die Beziehungen können aber ebensogut durch eine einfach logarithmische Funktion ausgedrückt werden (Abb. 8). Die statistische Prüfung ergibt für beide Funktionen eine Signifikanz von $P = 2\alpha = 0,01$. Zumindest in dem hier gemessenen Bereich lassen sich also die Potenzfunktion als auch die sogenannte Weber-Fechnersche Funktion gleichwertig verwenden. Dies hängt damit zusammen, daß logarithmische und Potenzfunktionen mit niedrigen Exponenten über mehrere Zehnerpotenzen nahezu gleichartig verlaufen. Wie aus der Abb. 8 hervorgeht, sind tatsächlich auch die Unterschiede zwischen den beiden errechneten Kurven geringer als die Abweichung der Meßwerte von beiden Kurven.

Für das visuelle System ist es daher eine weitgehend akademische Streitfrage, welche Funktion zur Beschreibung der Beziehung angewandt wird. Entscheidend ist vielmehr, daß im visuellen Bereich durch die geringere Intensitätsabhängigkeit ein breiterer Intensitätsbereich erfaßt werden kann als z. B. im somatosensorischen System, wo zum Teil annähernd lineare Beziehungen, d. h. Potenzfunktionen mit einem

Abb. 8. Vergleich der einfach-log. (Weber-Fechner-Funktion) und der doppellog. (Potenzfunktion) Regressionsfunktionen, berechnet aus denselben Meßwerten (Punkte). Lineares Koordinatensystem. A und B Amplitude (A) und Gipfellatenz (B) des primären negativen Potentials des VRPs von Katzen bei verschiedenen Reizintensitäten. Die Meßwerte sind die in Tab. 1 und Abb. 3 dargestellten Mittelwerte von 7 Versuchstieren. C und D Amplitude (C) und Gipfellatenz (D) der Welle VI des menschlichen VRPs. Meßwerte von den in Abb. 6 B und in Tab. 2 dargestellten Mittelwertkurven. Die berechneten Funktionen sind bei den jeweiligen Kurven eingetragen. Beachte den ähnlichen Verlauf der einfach- und doppellog. Regressionskurven. Korrelationskoeffizienten siehe Tab. 1 und 2. Aus methodischen Gründen konnten die Standardabweichungen in (D) nicht eingetragen werden

Exponenten nahe 1 gefunden wurden ([30] für Mechanoreceptoren, [13] für Vibrationsempfindung, [25] für Temperatur).

Ich danke Herrn Priv.-Doz. Dr. O. CREUTZFELDT für die kritische Unterstützung bei der Durchführung der Untersuchungen, Herrn Dipl.-Ing. FÄRBER für seine Hilfe bei der Durchführung der Berechnungen an dem Rechenautomaten Telefunken TR 4 des Rechenzentrums der TH München, und den Damen Fräulein v. POKORNY, Frau STÖCKLING und WENDEBORN für ihre Mühe bei der Fertigstellung des Manuskriptes und der Abbildungen.

Literatur

1. ARMINGTON, J. C.: Relations between electroretinograms and occipital potentials elicited by flickering stimuli. *Docum. ophthal. (Den Haag) XVIII*, 194—206 (1964).
2. AUERBACH, E., A. J. BELLER, H. E. HENKES, and G. GOLDBABER: Electric potentials of retina and cortex of cats evoked by monocular and binocular photic stimulation. *Vision Res.* **1**, 166—183 (1961).
3. BIGNALL, K. E., and L. T. RUTLEDGE: Origin of a photically evoked after-discharge in cat visual cortex. *J. Neurophysiol.* **127**, 1048—1062 (1964).
- 4a. BUSER, P., et P. BORENSTEIN: Réponses somesthésiques, visuelles et auditives, recueillies au niveau du cortex „associatif“ suprasylvien chez le chat curarisé non anesthésié. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **11**, 285—304 (1959).
- 4b. — — et J. BRUNER: Etudes des systemes „associatifs“ visuels et auditifs chez le chat anesthésié au chloralose. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **11**, 305—324 (1959).
- 5a. CIGÁNEK, L.: Die elektroencephalographische Lichtreizantwort der menschlichen Hirnrinde. Bratislava: Verlag der slowakischen Akademie der Wissenschaften 1961.
- 5b. — A comparative study of visually and auditory EEG responses in man. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **18**, 625—629 (1965).
- 6a. CLYNES, M., and M. KOHN: Portable 4-channel on-line digital average response computer, CAT II. Intern. Conf. Med. Electr., 1961.
- 6b. — — and K. LIPSHITZ: Dynamics and spatial behaviour of light evoked potentials, their modification under hypnosis, and on-line correlation in relation to rhythmic components. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **112**, 468—509 (1964).
7. COBB, W. A., and G. D. DAWSON: The latency and form in man of the occipital potentials evoked by bright flashes. *J. Physiol. (Lond.)* **152**, 108—121 (1960).
8. CONTAMIN, F., et H. P. CATHALA: Réponses electrocorticales de l'homme normal éveille à des éclairs lumineux. Résultats obtenues à partir d'enregistrements sur le cuir chevelu, à l'aide d'un dispositif d'intégration. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **13**, 674—694 (1961).
9. COPENHAVER, R. M., G. D. BEINHOCKER, and N. W. PERRY: Visual evoked retinal and occipital potentials. *Docum. ophthal. (Den Haag) XVIII*, 473—482 (1964).
10. DAWSON, G. D.: A summation technique for the detection of small evoked potentials. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **6**, 65—84 (1954).

11. DOTY, R. W.: Potentials evoked in cat cerebral cortex by diffuse and by punctiform stimuli. *J. Neurophysiol.* **21**, 437—464 (1958).
12. DUSTMAN, R. E., and E. C. BECK: Long term stability of visually evoked potentials in man. *Science* **142**, 1480—1481 (1963).
13. EHRENBERGER, K., P. FINKENZELLER, W. D. KEIDEL u. K. H. PLATTIG: Elektrophysiologische Korrelation der Stevensschen Potenzfunktion und objektive Schwellenmessung am Vibrationssinn des Menschen. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **290**, 114—123 (1966).
14. FINKENZELLER, P.: Gemittelte EEG-Potentiale bei olfaktorischer Reizung. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **292**, 76—80 (1966).
15. HAIDER, M., P. SPONG, and D. B. LINDSLEY: Attention, vigilance and cortical evoked potentials in humans. *Science* **145**, 180—182 (1964).
16. HOF, M. VAN: The influence of attention on the occipitocortical responses to lightflashes in man. *Docum. ophthalm. (Den Haag)* **XVIII**, 238—244 (1964).
17. HORN, G.: Electrical activity of the cerebral cortex of the unaesthetized cat during attentive behaviour. *Brain* **83**, 57—72 (1960).
18. KOOL, K. A., and B. K. BAGCHI: Visual evoked responses in man: normative data. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **112**, 254—280 (1964).
19. LOEWENICH, V. V.: Leuchtdichtenabhängigkeit der menschlichen corticalen Reizantworten ohne und mit Einfluß der Adaptation. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **289**, R 29 (1966).
20. MOROCUTTI, C., J. A. SOMMER-SMITH u. O. CREUTZFELDT: Das visuelle Reaktionspotential bei normalen Versuchspersonen und charakteristische Veränderungen bei Epileptikern. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **208**, 234—254 (1966).
21. OTSUKA, R., u. R. HASSLER: Über Aufbau und Gliederung der corticalen Sehsphäre bei der Katze. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **203**, 212—234 (1962).
22. REINOSO-SUÁREZ, F.: Topographischer Hirnatlas der Katze für experimentalphysiologische Untersuchungen. Darmstadt: E. Merck A. G. 1961.
23. SPONG, P., M. HAIDER, and D. B. LINDSLEY: Selective attentiveness and cortical evoked responses to visual and auditory stimuli. *Science* **148**, 395—397 (1965).
24. STEINBERG, R. H.: Alterations of averaged photic evoked potentials in cat visual cortex during repetitive stimulation. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **18**, 378—391 (1965).
25. STEVENS, S. S.: The psychophysics of sensory function. In: *Sensory communication*. Edit. ROSENBLITH, W. A.: The M.I.T. Press, pp. 1—35. New York, London: John Wiley & Sons, Inc. 1961.
26. SZERB, J. C.: Averaged evoked potentials and cholinergic synapsis in the somatosensory cortex of the cat. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **18**, 140—146 (1965).
27. TEPAS, D. I., and J. C. ARMINGTON: Properties of evoked visual potentials. *Vision Res.* **2**, 449—461 (1962).
- 28a. VATTER, O.: Die Antwort des Kaninchencortex auf photische Reizung des ipsilateralen Auges. *Elektromedizin* **9**, 219—221 (1964).
- 28b.— Das photisch evozierte Rindenpotential und die optische Sensitivität des Platanenhörnchens. *Vision Res.* **6**, 61—81 (1966).
- 28c.— Das photisch evozierte Potential und die optische Sensitivität der Katze. *Vision Res.* **6**, 385—399 (1966).

104 U. KUHNT: Visuelle Reaktionspotentiale in Abhängigkeit von der Intensität

29. WEINMANN, H., O. CREUTZFELDT u. G. HEYDE: Die Entwicklung der visuellen Reizantwort bei Kindern. *Arch. Psychiat. Nervenkr.* **207**, 323—341 (1965).
30. WERNER, G., and V. B. MOUNTCASTLE: Neural activity in mechanoreceptive cutaneous afferents. *J. Neurophysiol.* **28**, 359—397 (1965).
31. WINTERS, W. D.: Comparison of the average cortical and subcortical evoked response to clicks during various stages of wakefulness, slow wave sleep and rhombencephalic sleep. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **17**, 239—245 (1964).

Dr. U. KUHNT
Abt. f. Neurophysiologie
Max-Planck-Institut f. Psychiatrie
8000 München, Kraepelinstr. 2