

Aus dem Physiologischen Institut der Yale University New Haven, Conn., U.S.A.
(Direktor: Professor Dr. JOHN F. FULTON).

Ipsilaterale und kontralaterale Augenbewegungen nach elektrischer Reizung des frontalen oculomotorischen Gebietes des Affen*.

Von

ROBERT B. LIVINGSTON.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 6. April 1950.)

Einleitung.

Das frontale Augenfeld, das von VOGT als Zone $8\alpha\beta\delta$ bezeichnet wurde, ist eine der zwei wichtigen corticalen Regionen in jeder Hemisphäre, von denen koordinierte Augenbewegungen durch geeignete elektrische Reizung hervorgerufen werden können. Es wird von mir angenommen, daß das frontale Augenfeld, ähnlich wie die benachbarten motorischen und praemotorischen Regionen, der Sitz der willkürlichen Augenbewegungen ist und nach unseren Beobachtungen in der Lage ist, willkürliche Blickrichtungsveränderungen zu geben. Das occipitale Augenfeld, das der Sehrinde und der benachbarten Assoziationsregion eng anliegt, reguliert wahrscheinlich die Reflexbewegungen des Augapfels in Beantwortung von Lichtreizen.

Die beiden wichtigsten oculomotorischen Regionen sind innerhalb einer Hemisphäre weit voneinander getrennt und ihre absteigenden Verbindungen sind unabhängig. C. und O. VOGT und BARÁNY wiesen weiter darauf hin, daß diese Regionen auch physiologisch zu unterscheiden waren, da die gleichzeitige calorische Reizung der halbkreisförmigen Kanäle einen verschiedenen Reizerfolg zeigte (1923). Diese Beobachtung wurde später vom M. VOGT (1933) bestätigt und erweitert. Das zentrale Phänomen, das in dieser Arbeit besprochen wird, benötigt eine weitere Trennung zwischen den frontalen und den occipitalen oculomotorischen Rindenfeldern.

* Im Verlauf der gegenwärtigen Untersuchung über die corticale Repräsentation der Augenbewegungen hatten Professor FULTON und ich immer wieder Gelegenheit, die Beiträge von C. und O. VOGT in diesem Forschungsgebiete zu würdigen. Insbesondere kamen wir dazu, die „ungewöhnlichen“ oculomotorischen Reizerfolge in Zusammenhang mit den Versuchen von den VOGTS (1919), BARÁNY und den VOGTS (1923) und MARTHE VOGT (1933) zu bringen. Es scheint uns daher besonders angebracht, unsere Beobachtungen in diesem Heft zu Ehren C. und O. VOGTS niederzulegen.

Konjugierte Augenabweichung.

Im Jahre 1874 gelang es FERRIER als erstem, Augenabweichung durch corticale Reizung bei Anwendung eines elektrischen Stromes zu erhalten. Er legte dabei die Elektroden auf die hinteren Hälften der oberen und mittleren frontalen Windungen eines niederen Affen und gebrauchte faradischen Strom mittlerer Intensität; er war dadurch in der Lage, eine komplexe Reaktion auszulösen: die weite Öffnung der Augen, Dilatation der Pupillen und Drehung des Kopfes und der Augen nach der gegenüberliegenden Seite (1874). Viele der späteren Beobachter bestätigten und erweiterten diese Resultate in einer Anzahl von Primaten. FOERSTER (1931, 1936) und später PENFIELD und BOLDREY (1937) und RASMUSSEN und PENFIELD (1948) fanden, daß entsprechende Reizerfolge auch von den Frontallappen des Menschen ausgelöst werden konnten.

Inzwischen hatten LUCIANI und TAMBURINI (1878, 1879) und später SCHAEFER (1888) ein anderes corticales Augenfeld in den Occipitallappen lokalisieren können. SCHAEFER fand seine topographische Repräsentation mit den visuellen sensorischen Zentren von MUNK (1881) übereinstimmend.

Es war von vornherein wahrscheinlich, daß diese beiden corticalen Zonen verschiedene funktionelle Bedeutung für die Augenbewegungen hatten. Man nimmt im allgemeinen an, daß der gewöhnliche Reizerfolg nach Erregung des frontalen Augenfeldes eine konjugierte Ablenkung der Augen von der gereizten Hemisphäre hinweg ist. Die anderen Bewegungen, die man manchmal bekam, scheinen mir als Ausdruck eines dominierenden Einflusses der horizontalen Lateralbewegung zu sein. So war RUSSELL z. B. nur dann in der Lage, Abweichungen nach oben oder unten zu bekommen, wenn er die Aktion der horizontalbewegenden Augenmuskeln ausschaltete (1894). Die Abweichung der Augen zur selben Seite hin war außerordentlich selten, und wurde als Ausdruck der spontanen Aktivität angesehen. So konnte z. B. PENFIELD (1948) beim Menschen nur selten ipsilaterale Augenbewegungen beobachten.

Die Resultate der Reizung der occipitalen Augenfelder jedoch stimmen darin überein, daß es bestimmte Erregungspunkte gibt, die Bewegungen nach oben oder unten steuern. Außerdem erhielt man Reizerfolge, die man auch nach frontaler Reizung sehen kann. SCHAEFER äußerte daher die Vermutung, daß entsprechende Punkte der beiden Retinae auf einen gemeinsamen Punkt der Sehregion projizieren und daß eine Erregung dieser corticalen Region die Tendenz hat, das durch Reizung vorgetäuschte Bild in das Zentrum des Gesichtsfeldes zu bringen. Mit anderen Worten: die

optischen Achsen werden derartig verschoben, um die Stellen der Retina, die das schärfste Unterscheidungsvermögen besitzen, auf das elektrisch induzierte „Bild“ zu richten. Aus diesem Grunde führt die Reizung der linken Fissura calcarina zu einer konjugierten Deviation der Augen (in horizontaler Richtung) nach dem gegenüberliegenden, nach rechts gerichteten Gesichtsfeld. In ähnlicher Weise führt eine Reizung ober- oder unterhalb dieses Rindenpunktes zu Abwärts- oder Aufwärtsneigung der Augen mit einer horizontalen Komponente, die von dem Reizpunkte abhängig ist.

Die Bedeutung der Reizfrequenz.

Obleich SCHULGIN (1910) und HESS (1932) auf die Vorteile der Frequenzkontrolle für die elektrische Erregung von Nerven und hypothalamischen Zentren hinwiesen, wurde diese Technik erst 1933 auf die Hirnrinde angewandt. Im selben Jahre berichteten sowohl MARTHE VOGT (1933) und MARION HINES und E. P. BOYNTON (1933), daß genaue Kontrolle der Parameter der Reizung eine erhöhte Kontrolle der cortical induzierten Reizerfolge mit sich brachte. M. VOGT fand, daß eine Reizfrequenz von 200 c/s die niedrigsten Schwellenwerte ergab, und sie gebrauchte daher für alle ihre Experimente im wesentlichen diese Frequenz zur Auslösung von Augenbewegungen. M. HINES und E. P. BOYNTON andererseits beobachteten, daß die Änderung der Frequenz die Änderung des Erfolges in den einzelnen Rindenpunkten erklärte, und sie sprachen die Vermutung aus, daß auch die wechselnden an der somatisch-motorischen Rinde so erzielten Reizerfolge durch die Änderung der Frequenz erklärt werden könnten.

Seit diesen zwei Veröffentlichungen haben die meisten Untersucher die faradische Reizung verlassen, weil sie zu starke Variationen in der Frequenz, Intensität und Wellenform mit sich führt.

Eine weitere Kontrolle der experimentellen Situation liegt in der Richtung einer genau kontrollierbaren Höhe bzw. Tiefe der Narkose. Weiterhin sind Konstanz und Zeitdauer von zwei nacheinander folgenden Reizen von großer Wichtigkeit, um Änderungen des Erfolges durch Förderung oder Auslöschung zu verhüten. Es ist weiterhin von Wichtigkeit, daß derselbe Rindenpunkt wiederholt gereizt wird, und daß man nicht von Punkt zu Punkt wechselt. Wenn man diese Vorsichtsmaßnahmen durchführt, kann man die corticale „Labilität“ bis zu einem gewissen Grade verhindern.

Experimentelles Verfahren.

Sechs Hemisphären von drei *Macaca mulatta*-Affen sind während ausgedehnter, akuter Experimente beobachtet worden. Die verschiedenen Punkte jeder Hemisphäre wurden wiederholt gereizt, unter Verhältnissen, die der experimentellen „Norm“

nahekamen. Nach chirurgischer Vorbereitung des Reizpunktes wurde die oberflächliche Narkose (Sodium Amytal mit sehr kleinen Mengen von Dial) so leicht gehalten, daß gewisse spontane Bewegungen der Glieder, des Gesichtes und des Kiefers manchmal stattfanden, und unbestimmte Geräusche eine Bewegung der Ohren oder andere Reaktionen verursachten. Der Kopf wurde in einer starren Stellung gehalten und die Silber-Chlorid-Elektroden wurden in einem verschiebbaren Gestell festgeschraubt, so daß jeder gewünschte corticale Punkt während längerer Zeit wiederholt gereizt werden konnte, oder daß man nach Stimulation anderer

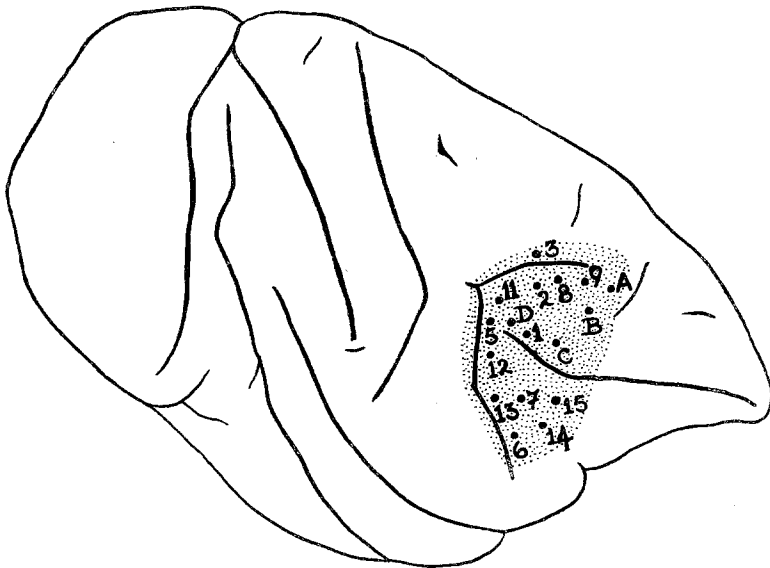


Abb. 1. Diagramm der rechten Hemisphäre des *Macacus mulatta*. Die Stellen der in den Protokollauszügen erwähnten Reizpunkte sind eingezeichnet. Die Punkte in der rechten Hemisphäre sind numeriert, die der linken Hemisphäre sind auf analoge rechte Stellen transprojiziert und durch Buchstaben bezeichnet. Die Lage der bipolaren Elektroden für jede Stelle ist mit einem einzelnen Punkt dargestellt. Die fein punktierte Region stellt den Umfang der frontalen oculomotorischen Rinde dar, innerhalb der ipsilaterale wie auch kontralaterale konjugierte Augenbewegungen ausgelöst worden sind.

Punkte zu dem Punkt zurückkehren konnte, der schon vorher gereizt worden war. Die Reizung wurde in Salven rechteckiger Wellen von verschiedener Intensität, Zeitdauer und Frequenz geliefert; jede Impulsserie war von 30 sec Dauer mit einer 30 sec langen Pause zwischen den Reizsalven. Die Experimente wurden mit kurzen Ruheintervallen über die Periode von 2–3 Tagen fortgesetzt. Die Tiere wurden während dieser Zeit durch äußere Wärme, intravenöse Flüssigkeitszufuhr am Leben gehalten, und von Zeit zu Zeit wurden kleine Mengen von Narkoticis gegeben. Im übrigen wurde alles unternommen, um das Tier in einem stabilen physiologischen Zustand zu behalten (LIVINGSTON und FULTON 1948).

Folgende Auszüge von Protokollen sind typisch für die umfassenden Beobachtungen von Augenbewegungen, die man durch corticale Reizung erhielt. Eine Änderung in den Parametern der Reizung von einem Reiz zum nächsten wurde nur dann vorgenommen, wenn es besonders erwähnt wird. Andere technische Einzelheiten sind ähnlich denen der vorhergehenden Studien.

CEE V, 16/IV/48. Affe 1941, erwachsen, weiblich, 2,6 kg. Experiment begann um 0830.

Um 1200: Rechte Hirnrinde.

Reizung von Punkt 1: 1 c/s, 10 msec, 2,5 V, Abweichung beider Augen nach der Seite der Reizung.

Reizung von Punkt 6: 30 c/s, sofortige konjugierte Augenabweichung nach der gegenüberliegenden Seite.

Reizung von Punkt 7: 60 c/s, konjugierte Augenabweichung zur gegenüberliegenden Seite; die Bewegung fängt sofort an, entwickelt sich auf 10—15 sec und wird für die Dauer der Reizung beibehalten; nach Schluß der Reizung ist die Augenabweichung noch vorhanden, bis die Augen durch eine schnelle Bewegung wieder zentriert werden.

Reizung von Punkt 9: 60 c/s, 4 V, konjugierte Abweichung nach der gegenüberliegenden Seite; 11 c/s, langsamere ipsilaterale Abweichung.

Um 1525: regelmäßig induzierte konjugierte Abweichung zur gegenüberliegenden Seite.

Reizung von Punkte 1, 2, 3, 5, 7, 8, 9: Im allgemeinen dieselbe Reaktion. Die beste konjugierte Abweichung wurde mit einer Frequenz von 30—60 c/s erhalten. Die Augen zentrieren sich gewöhnlich bei einer Frequenz von 11 oder 12 c/s. Bis zu diesem Zeitpunkt wurde mit niederen Frequenzen kein Effekt beobachtet, abgesehen von wiederholter Abweichung nach derselben Seite nach Reizung niederer Frequenz von Zone I. Es wurde beobachtet, daß die Augen auf Reizung nicht gleichmäßig reagieren, sondern daß das eine mehr als das andere abweicht.

Um 2110:

Reizung von Punkt 11: 11 c/s, 3 V, konjugierte Abweichung zur selben Seite. 2 c/s, dieselbe Reaktion, weniger unverzüglich.

1 c/s, dieselbe Reaktion, weniger unverzüglich, weniger auffällig. Sie wird am Ende der Reizung von einer konjugierten Abweichung nach der gegenüberliegenden Seite gefolgt.

20 c/s, Öffnung der Augen und rhythmische Flattern des Augapfels nach unten.

11 c/s, die Augen wandern langsam nach derselben Seite, drehen sich dann aufwärts um sich endlich während der Reizung zu zentrieren.

20 c/s, Öffnung der Augen und Flattern des gesenkten Blickes.

2 c/s, konjugierte Abweichung nach derselben Seite.

2 c/s, 3,5 V, konjugierte Abweichung nach derselben Seite und leichtes Starren nach oben. Stärkere Abweichung, unverzüglicher als mit einer niederen Intensität, jedoch nach der anderen Seite als bei Reizung mit höherer Frequenz.

Reizung von Punkt 12: 20 c/s, weniger als 3 V, konjugierte Abweichung nach der gegenüberliegenden Seite.

Reizung von Punkt 13: 60 c/s, nach der gegenüberliegenden Seite, auch mit 45 c/s; jedoch mit 2,8 c/s Augenabweichung nach derselben Seite. (Eine gute Reaktion mit dieser niedrigeren Frequenz benötigt 4 V, obgleich die Richtung mit noch weniger als 3 V dieselbe ist.) Der Effekt wird mehrmals wiederholt. Die erhaltene Reaktion war gewöhnlich, aber nicht immer, dieselbe; hohe Frequenz und Intensität ergibt daher Zentrierung der Augen. Niedrigere Intensität mit derselben Frequenz (60 c/s—30 c/s) ergibt konjugierte Abweichung nach der gegenüberliegenden Seite. Starke oder schwache Stromstärke mit niedriger Frequenz hat konjugierte Abweichung nach derselben Seite zur Folge.

Reizung von Punkt 14: Starren nach oben bei einer niedrigen Frequenz (11 c/s), bei höherer Frequenz Abweichung nach der gegenüberliegenden Seite.

Reizung von Punkt 9: 60 c/s, weniger als 3 V, konjugierte Abweichung zur gegenüberliegenden Seite.

11 c/s, dieselbe Spannung, verzögerte konjugierte Abweichung nach derselben Seite. Schwellenwert bei 1 c/s : 2,9 V um 23:30 Uhr.

Reizung von Punkt 15: 11 c/s, 3 V, konjugierte Abweichung zur gegenüberliegenden Seite.

1,25 c/s, konjugiertes Abweichen nach der Seite der Reizung (ipsilateral). 9 c/s, Augen zentrieren sich.

1,25 c/s, konjugiertes Abweichen zur Seite der Reizung.

2 c/s, konjugiertes Abweichen zur Seite der Reizung. Die Skala wurde dann auf 9 c/s gesetzt. Während Reizung zentrierten die Augen sich ziemlich schnell.

9 c/s, die Augen bleiben zentriert. — Reizfrequenz auf 1,25 c/s geändert, die Augen weichen zur ipsilateralen Seite ab. Als die Reizung weitergeht, wird die Frequenz auf 9 c/s geändert, und die Augen gehen zum Zentrum zurück. Nach einer 2 min langen Pause weichen die Augen bei der Frequenz 9 c/s wieder zur selben Seite ab. Wiederholte Reizung nach langer Pause ergibt dasselbe Resultat.

11 c/s, Abweichen des kontralateralen Auges nach außen oben; das ipsilaterale Auge bewegt sich nicht.

45 c/s, konjugierte Ablenkung zur gegenüberliegenden Seite.

13 c/s, konjugierte Abweichung zur gegenüberliegenden Seite. Leichte Aufwärtsbewegung.

11 c/s, Aufwärtsbewegung, dann Abweichung zur gegenüberliegenden Seite. Das kontralaterale Auge bewegt sich kaum, obgleich es nach oben sieht.

2 c/s, konjugiertes Abweichen zur Seite der Reizung. Die größte Bewegung im ipsilateralen Auge.

11 c/s, konjugiertes Abweichen zur gegenüberliegenden Seite.

17/IV/48. Fortführen der Experimente mit Affe 1941.

Wiederholte Reizung der Felder 7 und 2 ergibt gute laterale Abweichung. — Konjugierte Abweichung zur gegenüberliegenden Seite bei Frequenz 45—60 c/s und zur selben Seite mit 6—12 c/s. Die kritische Frequenz scheint ungefähr 10—15 c/s zu sein. Reizung in diesem letzteren Bereich gibt folgende Augenbewegungen: Divergenter Strabismus des ipsilateralen Auges mit Wendung zur Seite der Reizung. Das kontralaterale Auge bleibt fixiert.

Linke Hirnrinde.

Reizung im Punkte A: 50 c/s, konjugiertes Abweichen zur gegenüberliegenden Seite.

1,25 c/s, konjugiertes Abweichen zur selben Seite.

Reizung im Punkte B: Die Augen weichen nach oben ab und drehen dann zur selben Seite. Mit höherer Frequenz (60 c/s) konjugiertes Abweichen zur gegenüberliegenden Seite. Spannung weniger als 3 V.

Reizung im Punkte C: 60 c/s, leichtes Abweichen zur gegenüberliegenden Seite. Spannung weniger als 1,3 V.

11 c/s, die Augen nach oben und ipsilateral. Vermehrung der Reizstärke auf 2,4 V bei niedriger Frequenz. Stärkere ipsilaterale in aufwärts gerichtete Augenwendung.

12 V mit gleicher Frequenz, Augen nach oben und zur selben Seite. Bei dieser Reizstärke wird die Rinde weiß. Daher ist der Effekt der ipsilateralen und kontralateralen Abweichung als ein Frequenzeffekt zu betrachten und nicht durch die Stromstärke bedingt.

Reizung im Punkte D: 1,25 c/s, leichte Deviation nach oben und ipsilateral. 45 c/s, dieselbe Intensität, weniger als 3 V, konjugierte kontralaterale Abweichung. Wiederholte Reizung mit niedriger und hoher Frequenz ergibt dieselben Resultate.

Wenn die Augen zur selben Seite abweichen und eine höhere Frequenz gebraucht wird, schwenken die Augen sofort von der ipsilateralen zur kontralateralen Seite über.

Mit fortdauernder Reizung 2,8 V, 11 c/s, konjugierte ipsilaterale Abweichung. 60 c/s, sofortiges Abweichen zur kontralateralen Seite.

11 c/s, die Augen oscillieren für einen Augenblick und schwenken zur ipsilateralen Seite. Die volle Bewegung nimmt eine ganze Minute fortdauernder Reizung in Anspruch.

60 c/s, Augenwendung zur Gegenseite.

Niedrige Frequenz ruft ipsilaterale Bewegung hervor.

Alle diese Reizerfolge wurden ohne Verschiebung der Elektroden oder Änderung der Intensität oder Wellenform erreicht.

Reizung der occipitalen oculomotorischen Rinde.

Elektrische Reizung von irgendeinem Punkte der occipitalen oculomotorischen Rinde mit einer Frequenz von 1—60 c/s ergibt Augenbewegungen, deren Richtung von dem gereizten Punkt und nicht von der Frequenz des Reizstromes abhängt. Unsere topographische Auffassung dieser corticalen Region stimmt wesentlich mit den Resultaten von WALKER und WEAVER (1940) und CROSBY und HENDERSON (1948) überein und wird an anderer Stelle noch veröffentlicht. Niemals ergab corticale Reizung der occipitalen Rinde eine Umkehr der Blickrichtung; auch nicht durch eine Änderung der Parameter der Reizung innerhalb der beobachteten Gebiete. Diese Einheitlichkeit der Richtung von Augenbewegungen, die bei jeder Frequenz des Reizstromes unter verschiedenen Bedingungen der Narkosetiefe, des allgemeinen Zustands des Tieres usw. erzielt wurde, wurde immer wieder bestätigt.

Diskussion.

Diese Experimente zeigen, daß eine Umkehr der Reaktion der äußeren Augenmuskeln auf corticale Reizung des frontalen oculomotorischen Feldes oft und wiederholt, wenn auch nicht immer, vorkommt, und daß man diese Umkehr durch Änderung der Frequenz der Reizimpulse, die auf einen bestimmten corticalen Punkt geliefert werden, erhalten kann. Sind die Elektroden an einer Stelle fixiert, dann ist es möglich, von diesem Punkt entweder kontralaterale oder ipsilaterale konjugierte Augenabweichungen durch Reizung bei „hohen“ Frequenzen von ungefähr 30—60 c/s oder bei „niedrigen“ Frequenzen von ungefähr 1—9—12 c/s zu erhalten. Der Effekt hängt bis zu einem gewissen Grade von der Tiefe der Betäubung ab. Das Tier muß sehr

leicht anästhesiert sein, denn eine tiefe Narkose gibt bei niedrigen Frequenzen ein negatives Resultat, während man bei hohen Frequenzen wie gewöhnlich Reaktionen erhält. Nur selten zeigt sich unserer Erfahrung nach eine kontralaterale Augenabweichung bei Reizung mit niedrigeren Frequenzen. Letzteres scheint nur dann vorzukommen, wenn derselbe Rindenpunkt vorher durch eine hohe Frequenz gereizt worden war, in einem solchen Falle kann eine stark verlängerte Latenzzeit für die ipsilaterale Bewegung beobachtet werden. Es darf bis zu 40 c/s oder sogar in einigen Fällen eine volle Minute dauern, bis sich die Augen zur entsprechenden Seite drehen, falls die Änderung in den Parametern ohne ein Ruheintervall vorgenommen wird. Es läßt sich dann vermuten, daß die elektrischen Reize Erregungen auslösen, die genügend lange nachdauern, um den normalen Effekt der niedrigen Frequenz zu maskieren. Umgekehrt ist es viel einfacher von niedrigen Frequenzen zur höheren überzugehen. Hier kommt es praktisch sofort zu einer Umkehr des Reizerfolges und die Latenzzeit ist wesentlich kürzer, als wenn der Rindenpunkt vorher noch nicht gereizt worden wäre.

Ähnliche Frequenzerfolge sind auch für spinale (BERNHARD und SKOGLUND, 1942), medulläre (SCHULGIN, 1910; WYSS, 1939, 1947), Kleinhirnrinde (NULSEN usw., 1948), hypothalamische (BERRY usw., 1942; BRONK usw., 1940; HARE usw., 1941) und corticale Höhen (BOYNTON und HINES, 1933; BAILEY und BONIN, 1946; LIVINGSTON usw., 1947, 1949, 1950) beobachtet worden. Die Frage ist daher, in welcher Höhe des Zentral-Nervensystems diese Effekte auftreten. ADRIAN fand für die Pyramidenbahn der Katze, daß diese Reizfrequenzen bis zu 30 pro sec naturgetreu wiedergibt (1939). Falls dies auch für die oculomotorische Rinde des Affen zutreffen sollte, dann ist dieser von uns gefundene Frequenzeffekt wahrscheinlich subcorticaler Natur. Da dieser Effekt für die Frontalrinde typisch ist, muß man annehmen, daß für das frontale und occipitale Augenfeld gesonderte Bahnen absteigen, die auch ihre eigenen synaptischen Beziehungen mit den Neuronen des Oculomotorius bilden.

Der hier gefundene Frequenzeffekt dient vielmehr, um die physiologischen Unterschiede zwischen dem frontalen und dem occipitalen Augenfeld zu unterstreichen. BÁRÁNY, C. und O. VOGT (1919) wiesen schon auf Unterschiede hin, die sich durch calorische Reizung nachweisen lassen. M. VOGT (1933) machte weitere Beobachtungen und GRAHAM BROWN berichtete, daß rotatorische Erregung des vestibulären Apparates auch ähnliche Verschiedenheiten ergab (1922).

Die hier vorliegende Untersuchung zeigt nicht nur, daß Reizung des frontalen Augenfeldes Wirkungen auf die Reflexerregung der Augenbewegungen ausübt, sondern auch die Unterschiede in der Verbindung von frontaler und occipitaler Rinde.

In der Literatur bestehen nur wenige Angaben über ipsilaterale Augenablenkungen und wenn sie beobachtet wurden, wurden sie als Zufallsbefund angesehen. DUSSEY DE BARENNE und seine Mitarbeiter beobachteten nur wenige Male diesen Befund, als sie die Rindenzone 8 des Schimpansen mit einer Frequenz von 40 c/s reizten (1941). RASMUSSEN und PENFIELD (1948) fanden beim Erreizen der oculomotorischen Regionen der Frontallappen des Menschen dieses Phänomen aus 20 Fällen nur einmal. Das erklärt sich dadurch, daß alle diese Untersucher hohe Reizfrequenzen verwandten.

Die neurologischen Schlußfolgerungen scheinen nicht ohne Bedeutung, denn es ist möglich, daß normalerweise ipsilaterale und kontralaterale Augenbewegungen nur durch eine Hemisphäre ausgelöst werden können. Reflektorische Augeneinstellungen hängen wahrscheinlich von derjenigen Hemisphäre ab, in deren Gesichtsfeld Bewegungen erscheinen. Es scheint daher möglich, daß eine schwere Schädigung eines frontalen Augenfeldes ohne Verlust von Willkürbewegungen in allen Richtungen auftreten könne, und dabei nur die Fixationsreflexe unilateral oder nur in einem Quadrant stören werde. Tatsächlich haben dann auch FOX und HOLMES (1926) oculokinetische Reaktionen nach Läsionen im Gyrus angularis und supramarginalis beobachtet. Bei einer halbseitigen Enthirnung, die kürzlich H. CAIRNS (1950) vornahm — der Autor erlaubt uns, diesen Befund hier mitzuteilen —, blieben die willkürlichen Augenbewegungen völlig beibehalten, obgleich Reizung des nicht geschädigten occipitalen Augenfeldes nur Bewegungen in der Richtung des erhaltenen Gesichtsfeldes auslösen darf.

Zusammenfassung.

1. Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Analyse von Augenbewegungen nach elektrischer Reizung der frontalen und occipitalen oculomotorischen Rindenregionen.

2. Die Tatsache, daß diese Regionen weit voneinander liegen, und daß innerhalb dieser Zonen eine genaue topographische Repräsentation der Augenbewegungen vorliegt, spricht für eine funktionelle Verschiedenheit, die auch durch elektrisch genau kontrollierte Reizerfolge zutage tritt.

3. Diese Unterschiede werden mit dem Parameter der Reizung, insbesondere mit der hier gebrauchten Reizfrequenz deutlich.

4. Es konnte gezeigt werden, daß Reizung einzelner Punkte des frontalen Augenfeldes mit niedrigen Frequenzen von 1 c/s bis 9—12 c/s zur konjugierten *ipsilateralen* Deviation der Augen führt.

5. Reizung derselben Punkte mit hohen Frequenzen (30—60 c/s) gibt ohne weiteres und immer konjugierte *kontralaterale* Deviation.

6. Es muß betont werden, daß die Narkose außerordentlich leicht sein muß, um diesen Reizerfolg mit niedriger Frequenz zu erhalten.

7. Unter günstigen Bedingungen ist es möglich, durch eine Veränderung der Reizfrequenz ein Verschieben der Augen von einer Seite zur anderen vom gleichen Rindenpunkt aus zu erhalten.

8. Die Latenzzeit, die für den Übergang von der kontralateralen zur ipsilateralen Richtung notwendig ist, ist wesentlich länger als beim Wechsel in der umgekehrten Richtung. Unter diesen Umständen erfolgt ipsilaterale Wendung langsamer, wenn keine Pause zwischen den Reizungen gemacht worden ist. Dies läßt die Vermutung aufkommen, daß derselbe nervöse Prozeß, der die hohe Frequenz bewirkt, auch nach Frequenzänderung noch während einiger Zeit wirksam bleibt.

9. Frequenzeffekte dieser Art werden nicht nach Erregung der occipitalen oculomotorischen Rinde gesehen. Die Blickrichtung nach Reizung hängt hier von dem Rindenpunkt und nicht von der Reizfrequenz ab.

10. Es wird vermutet, daß der Frequenzeffekt sich auf einen subcorticalen Abschnitt auswirkt, und daß die Endigungen der efferenten Bahnen, die von beiden corticalen oculomotorischen Hauptfeldern herführen, mit den Augenmuskelnkernen verschiedenerweise verbunden sind.

Literatur.

- ADRIAN, E. D., u. G. MORUZZI: *J. Physiol.* **97**, 153 (1939). — BAILEY, P., u. C. V. BONIN: *Trans. Amer. Neurol. Assoc.* **71**, 89 (1946). — BÁRÁNY, R., C. VOGT, u. O. VOGT.: *J. Psychol. Neurol.* **80**, 87 (1932). — BERNHARD, C. G., u. C. R. SKOGLUND: *Acta Physiol. Scand.* **4**, 125 (1942). — BERRY, C., W. MCKINLEY, u. R. HODES: *Amer. J. Physiol.* **135**, 338 (1942). — BOYNTON, E. P., u. M. HINJES: *Amer. J. Physiol.* **106**, 175 (1933). — BRONK, D. W., R. F. PITTS, u. M. G. LARRABEE: *Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis.* **20**, 323 (1940). — CAIRNS, H.: Personal communication, 1950. — CROSBY, E. C., u. J. W. HENDERSON: *J. comp. Neurol.* **88**, 53 (1948). — DUSSER DE BARENNE, J. G., H. W. GAROL, u. W. S. MCCULLOCH: *J. Neurophysiol.* **4**, 287 (1941). — FERRIER, D.: *Proc. Roy. Soc.* 1874. — FOERSTER, O.: *Lancet* **2**, 309 (1931). — *Brain* **59**, 135 (1936). — FOX, J. C., u. G. HOLMES: *Brain* **49**, 333 (1926). — FULTON, J. F.: *Physiology of the Nervous System*, 3rd edition, 1949. — GRAHAM BROWN, T.: *Archiv. neerl. Physiol.* **7**, 571 (1922). — HARE, K., u. W. A. GEOHEGAN: *Amer. J. Physiol.* **126**, 524 (1939). — *J. Neurophysiol.* **4**, 266 (1941). — LIVINGSTON, R. B.: *Helv. Physiol. Acta* **7**, C 15 (1949). — *J. Physiol.* **41**, 207 A (1949). — LIVINGSTON, R. B., W. P. CHAPMAN, K. E. LIVINGSTON u. L. KRAINTZ: *Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis.* **27**, 421 (1948). — LIVINGSTON, R. B., J. F. FULTON, J. M. R. DELGADO, E. SACHS, jr., S. J. BRENDLER u. G. D. DAVIS: *Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis.* **27**, 405 (1948). — LIVINGSTON, R. B., u. J. F. FULTON: *Fed. Proc.* **7**, 74 (1948). — LUCIANI, T., u. A. TAMBURINI: *Riv. sper. Freniat.* **5**, 1 (1879). — MUNK, H.: *Über die Funktionen der Großhirnrinde*, Berlin 1881. — NULSEN, F. E., S. P. W. BLACK, u. C. G. DRAKE: *Fed. Proc.* **7**, 86 (1948). — PENFIELD, W., u. E. BOLDREY: *Brain* **60**, 389 (1937). — RASMUSSEN, A. T., u. W. PENFIELD: *Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis.* **27**, 346—361 (1948). — *Fed. Proc.* **6**, 452 (1947). — RUSSELL,

J. S. R.: J. Physiol. **17**, 1 (1894). — SACHS, E, jr., S. BRENDLER, u. J. F. FULTON: Brain **72**, 227 (1949). — SCHULGIN, S.: Z. allg. Physiol. **10**, 365 (1910). — VOGT, C., u. O. VOGT: J. Psychol. Neurol. Lpz. **25**, 277 (1919). — Naturwissensch. **14**, 1190 (1926). — WALKER, A. E., u. T. A. WEAVER, jr.: J. Neurophysiol. **3**, 353 (1940). — WYSS, O. A. M.: Pflügers Arch. **242**, 215 (1939); **243**, 457 (1940). — J. Neurophysiol. **10**, 315 (1947).

Acknowledgements: It is very pleasant to be able to call attention here to the extraordinary kindness of Professor FULTON, who made possible this investigation and who also made an active personal contribution to each experiment. I wish also to thank my friend, Dr. med. PAUL GLEES, for his translation of this manuscript, and Mr. Per Hals for correcting the proofs. The research was aided by a grant from the Fluid Research Funds of the Yale University School of Medicine.

Dr. R. B. LIVINGSTON, Laboratory of Physiology
Yale University School of Medicine, New Haven, Conn., U.S.A.