

Nervöse Wechselwirkung in der pupillomotorischen Bahn des Menschen I. Unterschiede in den Pupillenreaktionen auf monoculare und binoculare Lichtreize

DEZSÖ VARJÚ

Max-Planck-Institut für Biologie, Tübingen
Abteilung Reichardt

Eingegangen am 21. Juli 1966

Summary. The human pupillary response in one eye can be controlled by monocular light stimulation to either of the eyes. If both eyes are stimulated simultaneously the pupil reaction depends upon some combination of the signals originating in both eyes. Characteristic differences between the reactions to monocular and simultaneous binocular stimuli can yield information regarding the type of underlying neural interaction processes as well as the succession of neural events along the pupillomotor pathway. Qualitative comparison of the pupil reactions to monocular and binocular stimulation of sinusoidally varying intensity leads to the conclusion 1) that addition of the signals originating in both eyes occurs, and 2) that only linear transformation of the signals may take place after the addition. However, the quantitative relationship between the reactions to monocular and simultaneous binocular stimuli cannot be explained on the basis of this simple model; Data on pupil reactions to both sinusoidally modulated and flash light stimuli suggest that a mutual inhibition of the signals in the two optic nerves occurs before the addition of the signals.

I. Einleitung

Der Lichtreflex der Iris- und Muskulatur im Wirbeltierauge ist ein klassisches Beispiel selbsttätiger biologischer Regelung. Mit zunehmender Umwelthelligkeit kontrahiert sich der *Musculus sphincter pupillae* und verkleinert die Pupille. Dadurch wird die retinale Beleuchtungsstärke reduziert. Bei niederen Vertebraten, wie z. B. bei vielen Amphibien, erfolgt die Kontraktion auch dann, wenn die Iris und nicht die Netzhaut vom Licht bestrahlt wird (Übersicht und ausführliches Literaturverzeichnis finden sich bei v. CAMPENHAUSEN, 1963). Das Irisgewebe höherer Wirbeltiere ist dagegen offenbar nicht lichtempfindlich; für die lichtabhängigen Reaktionen der Pupille dieser Organismen ist allein die retinale Beleuchtungsstärke maßgebend. Der Kontraktionszustand der Iris- und Muskulatur wird durch nervöse Signale gesteuert, die entlang der pupillomotorischen Bahn von der Netzhaut über das Mittelhirn zu der Iris gelangen.

Abb. 1 zeigt die nervösen Verbindungen und Zentren, die nach unserer heutigen Kenntnis am Pupillenreflex des Menschen beteiligt sind. Die von der Retina ausgehenden pupillomotorischen Fasern (stark gezeichnet) kreuzen partiell im optischen Chiasma (15), verlassen den optischen Trakt (3) kurz vor dem *Corpus geniculatum laterale* (12) und enden an Neuronen in der prätektalen Area (4). Die Axone der prätektalen Neurone führen nach einer zweiten partiellen Kreuzung zum pupillomotorischen Zentrum, dem Edinger-Westphal Nucleus (5) im Mittelhirn. Parasympathische Fasern vom Edinger-Westphal Nucleus innervieren über das *Ganglion ciliare* (6) die Schließmuskulatur (*Mus-*

culus sphincter pupillae) der Iris. Der Edinger-Westphal Nucleus steht auch unter dem Einfluß weiterer Gebiete des zentralen und autonomen Nervensystems. Die Iris wird außerdem auch direkt vom Sympathicus

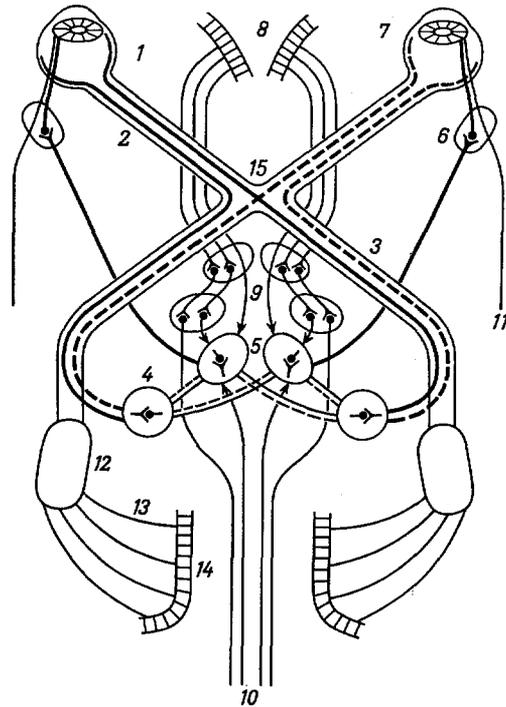


Abb. 1. Schematische Darstellung der an der Pupillenreaktion beteiligten Nervenbahnen und Zentren. 1 Netzhaut; 2 optischer Nerv; 3 optischer Trakt; 4 prätektale Area; 5 pupillomotorisches Zentrum (Edinger-Westphal Nucleus); 6 Ganglion ciliare; 7 Iris; 8 Area 8 der Hirnrinde; 9 Kerne im Thalamus und Hypothalamus; 10 nervöse Verbindung zum Rückenmark (Budes Zentrum); 11 Halssympathicus; 12 *Corpus geniculatum laterale*; 13 Sehstrahlung; 14 primäre Sehrinde; 15 optisches Chiasma (nach LOWENSTEIN, 1955; verändert)

innerviert. Beim Menschen ist die Erregung bzw. Hemmung des Edinger-Westphal Nucleus im wesentlichen für die Pupillenreaktion verantwortlich.

Neben dem Lichteinfall reagiert die Pupille des Menschen auf eine Reihe verschiedenartiger Einflüsse, wie z. B. sensorische und sensible Reize (Schall, Schmerz), auf die Wirkung von Pharmaka, sowie auf psychische Vorgänge (s. BING und FRANCESCHETTI, 1931; HESS, 1965). Im allgemeinen beeinflusst jede Änderung der vegetativen Tonuslage auch die Größe und die Lichtreaktion der Pupille. Deshalb spielt die Pupillometrie eine wichtige Rolle in der klinischen Diagnostik. Die Reaktionen der Pupille auf psychische

Vorgänge werden neuerdings sogar von Werbepsychologen ausgenutzt, um die Wirkung von Reklamebildern auf den Betrachter objektiv zu erfassen.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit Lichtreaktionen der Pupille beim Menschen. Die durch kontrollierte Lichtreize ausgelösten Pupillenreaktionen sind innerhalb bestimmter Fehlergrenzen gut reproduzierbar, wenn andere pupillomotorisch wirksame Einflüsse nach Möglichkeit konstant gehalten werden. Durch Messung der Änderungen des Pupillendurchmessers (bzw. der Pupillenfläche) als Funktion der retinalen Beleuchtungsstärke lassen sich somit Reiz-Reaktions-Beziehungen am pupillomotorischen System quantitativ analysieren. Aus solchen Daten kann man Rückschlüsse auf die Arbeitsweise der beteiligten nervösen Instanzen ziehen.

Die Ergebnisse derartiger Untersuchungen lassen sich vielfach in einem mathematischen Modell zusammenfassen und als Funktionsdiagramm bildlich darstellen. Ein solches Modell muß in der Lage sein, die Reaktionen des untersuchten Systems auf beliebige Reize quantitativ vorauszusagen. In der Regel werden Modelle mathematisch so einfach wie möglich gestaltet. In manchen Fällen bieten sich auch Alternativen zu etwa gleichem Kompliziertheitsgrad, die innerhalb der Meßgenauigkeit die experimentell gefundenen Reiz-Reaktions-Beziehungen gleich gut beschreiben. Ob das Nervensystem tatsächlich dem mathematisch einfachsten und im Falle gleichwertiger Alternativen dem einen oder dem anderen Weg folgt, kann nur im direkten Zugriff — z. B. mit Hilfe elektrophysiologischer Methoden — festgestellt werden. Dasselbe gilt auch für Vorgänge, die sich im Nervensystem auf der zellulären und subzellulären Ebene abspielen.

Die Iris Muskulatur beider Augen kann über zwei voneinander unabhängig erregbaren Bahnen aktiviert werden, die vom sensorischen Beginn der Reiz-Reaktionskette zu höheren Zentren führen (vgl. Abb. 1). Die zweimalige partielle Kreuzung der afferenten Bahnen hat zur Folge, daß beide Pupillen eines gesunden Menschen stets gleich groß sind, selbst wenn eines der Augen wesentlich stärker beleuchtet wird, als das andere. Auch im Extremfall der monocularer Reizung sind die Pupillenreaktionen am gereizten Auge („direkte Reaktion“) und am ungereizten Auge („konsensuelle Reaktion“) identisch (LOWENSTEIN, 1954). Zwischen den Reaktionen auf monocularer und binocularer Reize bestehen jedoch quantitative Unterschiede. Die Reaktion wird bei gleichzeitiger Reizung beider Augen durch eine Kombination der in beiden Retinae ausgelösten Signale bestimmt. An welcher Stelle der pupillomotorischen Bahn die Signale miteinander in Wechselwirkung treten, läßt sich zur Zeit noch nicht angeben. Es wäre denkbar, daß die Kombination der Signale erst in der Iris Muskulatur geschieht. Die anatomische Struktur der pupillomotorischen Bahn (Abb. 1) schließt jedoch die Möglichkeit nicht aus, daß sie schon vorher erfolgt. Ist diese letztgenannte Möglichkeit im Nervensystem verwirklicht, so ist die Kette der Ereignisse bei der Signalübertragung zwischen den Rezeptoren und dem Effektor in natürlicher Weise unterteilt, und zwar in Ereignisse, die vor, und solche die nach der Wechselwirkung stattfinden. Dadurch ist auch die Möglichkeit gegeben, den Signalfluß zwischen der einen Retina und den Effektoren durch einen zusätzlichen Reiz am anderen Auge zu modifizieren. Der Effekt dieser Störung

des Signalfusses auf die Reaktion gibt möglicherweise Auskunft darüber, welche Ereignisse sich während der Signalübertragung vor bzw. nach der Wechselwirkung abspielen und worin die Wechselwirkung selbst besteht.

Infolge der Gleichheit der direkten und der konsensuellen Pupillenreaktion ist die Untersuchung des Lichtreflexes auf monocularer Reize technisch relativ leicht durchzuführen. Während das eine Auge gereizt wird, bleibt das andere für Geräte zur Aufzeichnung des Pupillendurchmessers zugänglich. Will man dagegen beide Augen mit Reizlicht beleuchten, so muß man zumindest vor einem Auge sowohl Reiz- als auch Registriergeräte unterbringen. Dieser Umstand kann zu erheblichen technischen Schwierigkeiten führen und ist sicherlich einer der Gründe, weshalb die Pupillenreaktion auf binocularer Reize kaum, auf monocularer Reize dagegen wiederholt und sehr eingehend untersucht wurde.

In der vorliegenden Arbeit wird über Untersuchungen berichtet, die mit dem Ziel durchgeführt wurden, die quantitativen Beziehungen zwischen den Reaktionen auf monocularer und binocularer Lichtreize zu ermitteln. Aus diesen Beziehungen werden Schlüsse gezogen, die sowohl die Wechselwirkung zwischen den von beiden Retinae ausgehenden Signalen, als auch die Reihenfolge nervöser Vorgänge während der Signalübertragung in der pupillomotorischen Bahn betreffen. Die Beziehungen zwischen (monocularem) Lichtreiz und Reaktion werden — zumeist aufgrund früherer Arbeiten — nur dann erörtert, wenn Kenntnisse darüber zum Verständnis einiger Schlußfolgerungen unerlässlich sind.

II. Material und Methoden

Die fortlaufende Registrierung des Pupillendurchmessers erfolgte mit Hilfe eines elektronischen Pupillographen. Die Methode wurde von LOWENSTEIN und LOEWENFELD (1958) übernommen. Das Auge wird dabei mit einem schmalen Bündel infraroten Lichts zeilenweise abgetastet. Das infrarote Licht ist pupillomotorisch unwirksam und stört den Effekt des Reizlichtes nicht. Das reflektierte Licht — intensiv, wenn der Strahl sich über der Iris, schwach, wenn er sich über der Pupille bewegt — wird mit Hilfe eines Photoelektronenvervielfachers (PEV) gemessen. Im Strom des PEV entstehen somit ständig Impulse von unterschiedlicher Dauer. Einer der Impulse ist innerhalb jeder Abtastperiode am breitesten und entspricht einer diametralen Abtastung; die Breite dieses Stromimpulses ist dem Pupillendurchmesser proportional. Sie wird elektronisch in eine Spannung umgewandelt, die dem Pupillendurchmesser ebenfalls proportional ist. Während des Versuches wird sie auf einem Magnetband-Analogspeicher festgehalten und später je nach Bedarf weiterverarbeitet. Die wesentlichsten Vorteile dieser Registriermethode gegenüber anderen Verfahren bestehen darin, daß die Meßgröße vom Reflexionsvermögen der Cornea und Iris, sowie von kleinen Augenbewegungen stets unabhängig bleibt. Weitere Einzelheiten zur Registriermethode können früheren Veröffentlichungen entnommen werden (s. z. B. VARJÚ, 1964a).

Das Reizlicht kann elektronisch kontrolliert werden. Der Strahl der Lichtquelle (6 V, 15 W NIMI-Leuchte) durchdringt zwei Polarisationsfilter in gekreuzter Position, sowie einen zwischen ihnen liegenden Stab aus bleihaltigem Glas. Der Glasstab liegt in der Achse eines Solenoids, dessen Magnetfeld die Eigenschaften des Glasstabes so beeinflusst, daß die Ebene der Polarisation des planpolarisierten Lichtes gedreht wird (Faraday-Effekt). Das Ausmaß der Verdrehung, und damit auch die Intensität des durchgehenden Lichtes folgt momentan den Änderungen der magnetischen Feldstärke, die wiederum vom Spulenstrom abhängt. In dieser Weise kann die Lichtintensität bis zu 40 Hz ohne eine meßbare Abnahme der Modulationsamplitude sinusförmig moduliert werden. Die Anstiegszeit eines Lichtimpulses oder einer Intensitätsstufe beträgt 8,5 msec. Der Modulationsgrad und die mittlere Helligkeit können unabhängig verändert werden. Neutrale Glas-

filter, sowie Photoverschlüsse lassen sich bei Bedarf in die Strahlengänge des Reizlichtes einführen.

Die Reizlichtfelder sind kreisförmig und erscheinen der Versuchsperson unter einem Schinkel von maximal 10° . Die Fixationspunkte können innerhalb dieses Bereichs voneinander unabhängig eingestellt werden. Der Durchmesser des Reizlichtfeldes betrug in den durchgeführten Experimenten für beide Augen gewöhnlich 8° . Das Reizlichtfeld wurde zentral fixiert. Abweichungen von dieser Versuchsanordnung werden an entsprechender Stelle gesondert angegeben. Der Durchmesser des Strahlenbündels in der Ebene der Pupille betrug stets weniger als 1 mm; der Einfluß der Pupillenbewegung auf die retinale Beleuchtungsstärke wurde dadurch ausgeschaltet.

Angaben über die Intensität des Reizlichtes erfolgen stets in relativen Einheiten. Die Kenntnis der absoluten Werte ist für die aus den Meßergebnissen gezogenen Schlüsse nicht erforderlich. Zur Orientierung sei jedoch bemerkt, daß die maximal erreichbare Leuchtdicke der Reizlichtfelder etwa 250 asb betrug. Weitere Einzelheiten der Reizlichtanordnung können ebenfalls der zitierten Literatur entnommen werden.

Meßverfahren. Die Versuche wurden im abgedunkelten Raum, nach Möglichkeit stets zur selben Tageszeit am frühen Nachmittag durchgeführt. Jeder experimentellen Sitzung ging eine Dunkeladaptationsperiode von mindestens 20 min voraus. Eine Sitzung dauerte nie länger als 2 Std. Alle die hier dargestellten Daten wurden an der gleichen, 27 Jahre alten weiblichen Versuchsperson gewonnen. Andere Versuchspersonen dienten zur Kontrolle.

Die Pupillenreaktionen wurden entweder durch Lichtreize sinusförmig modulierter Intensität oder durch kurze Lichtblitze ausgelöst. Gl. (2.1) stellt die Intensität $B(t)$ des sinusförmig modulierten Reizlichtes als Funktion der Zeit dar:

$$B(t) = B_0(1 + m \sin 2\pi \nu t). \quad (2.1)$$

B_0 ist die mittlere Lichtintensität, ν [Hz] die Modulationsfrequenz, m der Modulationsgrad ($0 \leq m \leq 1$). Die Modulation der Lichtintensität begann nach 30 sec Adaptation auf die mittlere Intensität B_0 . Die Anfangsphase der Modulation wurde kontrolliert. Die Reizdauer betrug je nach Modulationsfrequenz 10–40 sec. Zwischen zwei aufeinanderfolgenden Reizen war eine Dunkelpause von 1,5–2 min. Der Pupillendurchmesser und das Reizlichtprogramm wurden gleichzeitig auf verschiedenen Kanälen des Magnetbandspeichers registriert. Um das Ergebnis mehrerer Einzelmessungen schnell und genau mitteln zu können, wurde ein Spezialrechner (CAT 400 B der Firma Technical Measurements Corporation) eingesetzt. Der Beginn der Modulation wurde auf einem dritten Kanal mit Hilfe eines elektrischen Impulses gesondert markiert. Dieser Impuls diente bei der Mittelwertbildung auch als Triggersignal für den Rechner. Registriert wurde in der Regel der Durchmesser der linken Pupille, wobei die Registrierung mindestens 5 sec vor der Modulation der Lichtintensität begonnen wurde.

Impulsreize wurden, 6 oder mehr in einer Folge, in Serien gegeben, wobei die einzelnen Lichtimpulse in einem Zeitabstand von 5 oder 6 sec aufeinander folgten. Zwischen zwei Serien von Lichtimpulsen wurde auch hier eine Dunkelpause von 1,5–2 min eingehalten. Die Registrierung des Pupillendurchmessers und des Reizlichtprogramms wurde ähnlich wie bei Sinusreizen durchgeführt.

III. Experimente mit Lichtreizen sinusförmig modulierter Intensität

Zur quantitativen Analyse biologischer Reiz-Reaktions-Beziehungen lassen sich die mathematischen Methoden heranziehen, die zur Beschreibung der Signalübertragung in nachrichtentechnischen Einrichtungen ausgearbeitet wurden. Ein bevorzugt angewandtes technisches Verfahren besteht in der Bestimmung der Übertragungsfunktion des Systems, das die Signalquelle mit dem Empfänger verbindet. Zu diesem Zweck wird ermittelt, welche Beziehungen zwischen einem Eingangssignal sinusförmig modulierter Intensität und dem Ausgangssignal bestehen. Von besonderem Interesse sind dabei die Amplitude des Ausgangssignals, sowie die Phasenverschiebung zwischen dem Eingangssignal und dem Ausgangssignal als Funktion der Modulationsfrequenz. Diese beiden Funktionen beschreiben jedes lineare Übertragungssystem vollständig.

Die Reaktionen der Pupille auf monoculare Lichtreize sinusförmig modulierter Intensität [vgl. Gl. (2.1)] wurden von STEGEMANN (1957), BLEICHERT und WAGNER (1957 a, b), STARK (1959) und VARJÚ (1964 a) gemessen. Die wichtigsten Ergebnisse seien hier kurz zusammengefaßt: Die Amplitude A der Reaktion¹ kann bei konstantem Modulationsgrad des Reizlichtes durch die Gleichung

$$A = A_0[1 + (2\pi\nu\tau)^2]^{3/2}, \quad (3.1a)$$

gut approximiert werden.

Die Gleichung

$$\varphi(\nu) = 3 \arctg 2\pi\nu\tau + 360^\circ\nu T_0 \quad (3.1b)$$

beschreibt die relative Phasenverschiebung $\varphi(\nu)$ zwischen der Reaktion und dem Reizlicht. A_0 bezeichnet hierin einen Proportionalitätsfaktor. τ und T_0 sind Zeitkonstanten. In eigenen Versuchen gewonnene Meßpunkte und der theoretisch berechnete Amplituden- und Phasen-Frequenzgang werden in Abb. 2a, b miteinander verglichen.

Die Gln. (3.1a) und (3.1b) besagen, daß die Übertragungseigenschaften der am Pupillenreflex beteiligten Instanzen denen von drei rückwirkungsfrei hintereinander geschalteten Tiefpaßfiltern mit der Zeitkonstanten τ entsprechen. T_0 kommt die Rolle einer Latenzzeit (Latenz) zu. Die theoretischen Kurven in der Abb. 2a, b wurden mit einer Zeitkonstanten $\tau = 0,116$ sec und mit einer Latenzzeit $T_0 = 0,19$ sec errechnet. Vergleichbare Werte ($\tau = 0,1$ sec, $T_0 = 0,18$ sec) wurden von STARK (1959) angegeben.

Die Gln. (3.1a) und (3.1b) lassen sich nach der Theorie der linearen Filter gewöhnlich zu einer einzigen Gleichung zusammenfassen:

$$A(s) = A_0 \frac{e^{-T_0 s}}{(1 + \tau s)^3} \quad (3.2)$$

Man nennt $A(s)$ Übertragungsfunktion des Systems. s bezeichnet hier die Laplace-Variable. (Zur Theorie der linearen Filter s. z. B. KAUFMANN, 1959.)

Trotz der guten Übereinstimmung der gemessenen Daten und der theoretisch berechneten Kurven in Abb. 2 gibt Gl. (3.2) die Übertragungseigenschaften der am Pupillenreflex beteiligten Instanzen nicht genau wieder. Gl. (3.2) beschreibt ein System nur dann vollständig, wenn dessen Übertragungseigenschaften linear sind. Diese Bedingung ist im vorliegenden Fall nicht erfüllt, was folgende Eigenschaften der Reaktionen auf Lichtreize sinusförmig modulierter Intensität sofort erkennen lassen:

1. Ist der Reiz eine Sinusfunktion der Zeit, so ist auch die Reaktion eine solche, wenn das System linear ist. Die Kurvenverläufe in Abb. 3a–c zeigen jedoch, daß die Änderung der Pupillenreaktion nicht genau einer Sinusfunktion entspricht. Die Reaktionskurve ist gegenüber der sinusförmigen Reizkurve verzerrt. Bei der Transformation des Reizes in eine Reaktion werden Oberwellen erzeugt — ein charakteristischer Vorgang bei vielen nichtlinearen Systemen. Die in Abb. 3a–c aufgetragenen Kurven wurden in Experimenten mit stark moduliertem Reizlicht ($m \cong 1$) gewonnen. Die Verzerrung der Reaktionskurven bleibt

¹ Obwohl die Reaktion vielfach keine genaue Sinusfunktion der Zeit ist, wird gewöhnlich die halbe Differenz zwischen dem maximalen (D_{\max}) und minimalen (D_{\min}) Pupillendurchmesser als Amplitude bezeichnet.

aber — besonders für niedrige Modulationsfrequenzen — auch bei geringfügiger Modulation der Reizlichtintensität deutlich (VARJÚ, 1964a). Erst mit wachsender Modulationsfrequenz nimmt die Reaktionskurve im vorliegenden Fall mehr und mehr einen sinusförmigen Verlauf an (vgl. Abb. 3c), sicherlich wegen der zunehmenden Dämpfung der hochfrequenten Komponenten.

Eine unmittelbare Folge der Verzerrung der Reaktionskurven läßt sich auch in Abb. 2b erkennen. Die offenen Kreise repräsentieren dort die Phasenverschiebung zwischen dem Maximum der Reizlichtintensität

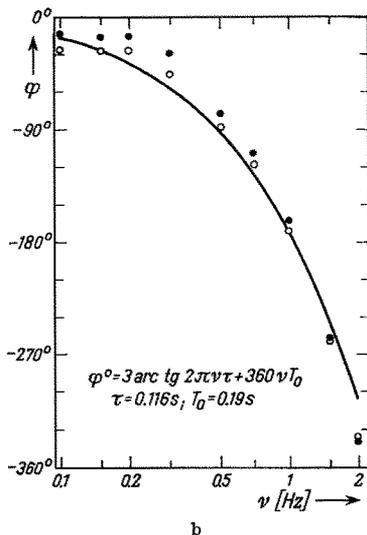
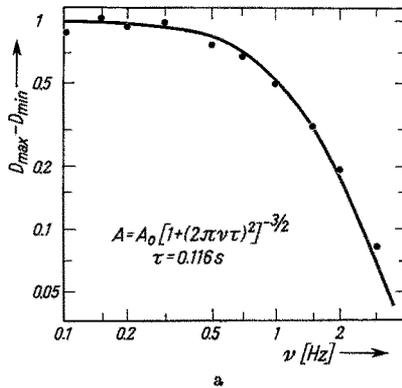


Abb. 2a u. b. a Amplitudenfrequenzgang und b Phasenfrequenzgang der Pupillenreaktion auf monoculare Lichtreize sinusförmig modulierter Intensität. Näheres im Text

und dem Minimum des Pupillendurchmessers, die Punkte die zwischen dem Minimum der Reizlichtintensität und dem Maximum des Pupillendurchmessers. Je nach Auswerteverfahren erhält man im niederen Frequenzbereich unterschiedliche Werte. (Vgl. auch BLEICHERT und WAGNER, 1957b; STEGEMANN, 1957.) In einem linearen System wäre das nicht der Fall.

2. Die Modulation der Reizlichtintensität verursacht nicht nur eine periodische Schwankung der Pupillenweite, sondern auch eine Änderung des mittleren Pupillendurchmessers, und zwar auch dann, wenn die mittlere Lichtintensität konstant gehalten wird (BLEICHERT und WAGNER, 1957b; CAMPBELL and ROBSON, 1964; CLYNES, 1962; VARJÚ, 1964a, b; vgl. auch Abb. 3a—c). Die Änderung der mittleren Pupillen-

weite erfolgt auch bei hohen Modulationsfrequenzen ($\nu > 5$ Hz), die keine periodische Reaktion mit meßbarer Amplitude mehr verursachen. Trägt man die relative Änderung der mittleren Pupillenweite $\Delta \bar{D}$ über den Logarithmus der Modulationsfrequenz $\log \nu$ auf, so ergibt sich eine glockenförmige Kurve mit einem Maxi-

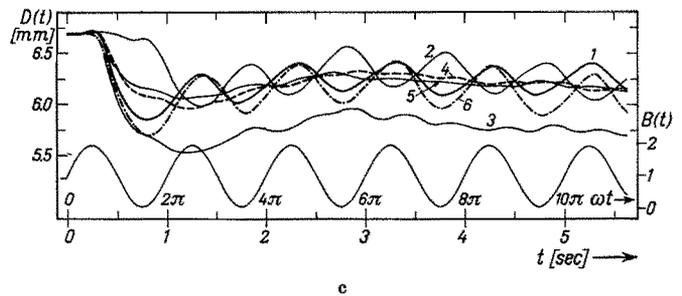
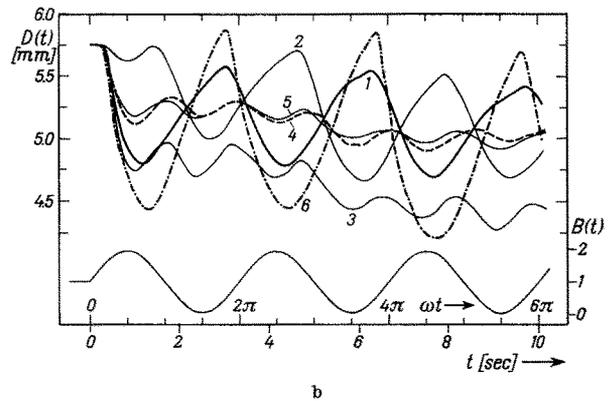
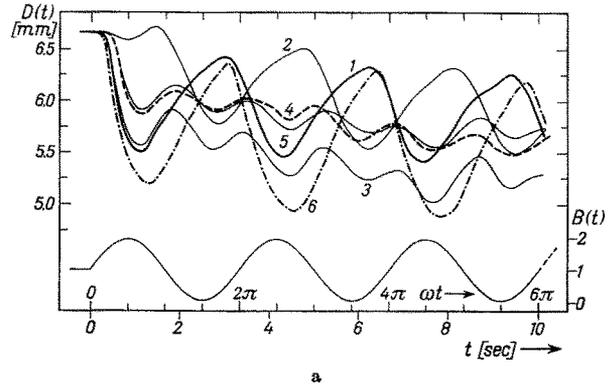


Abb. 3a—c. Pupillenreaktionen auf Lichtreize sinusförmig modulierter Intensität als Funktion der Zeit. Die in Gl. (2.1) angegebenen Parameter besaßen folgende Werte: a $B_0 = 0,3$; $\nu = 0,3$ Hz. b $B_0 = 1$; $\nu = 0,3$ Hz. c $B_0 = 0,3$; $\nu = 1$ Hz. B_0 in relativen Einheiten. Die Reizsituation für die einzelnen Kurven ist im Text beschrieben. Auf der Abszisse ist die Zeit in Sekunden (unten) und Zeit \times Kreisfrequenz (oben) aufgetragen. Die untersten Kurven zeigen die Änderung der Reizlichtintensität

mum um 2 Hz. $\Delta \bar{D}$ hängt außerdem von der mittleren Lichtintensität und vom Modulationsgrad ab.

Binoculare Lichtreize sinusförmig modulierter Intensität verursachen Pupillenreaktionen, die in allen wesentlichen qualitativen Merkmalen mit den Reaktionen auf monoculare Lichtreize übereinstimmen, solange die beidseitige Modulation synchron erfolgt. Erhöht man schrittweise die relative Phase $\Delta \psi$ der beidseitigen Modulation von $\Delta \psi = 0^\circ$ auf $\Delta \psi = 180^\circ$, so nimmt die Amplitude der Reaktion mehr und mehr ab. $\Delta \psi = 180^\circ$ bedeutet Modulation in Gegenphase: Das Licht, das auf das eine Auge fällt ist gerade dann am hellsten, wenn das Licht, das auf das andere Auge fällt,

am dunkelsten ist. Die Wechselkomponenten der durch solche Lichtreize ausgelösten Reaktionen heben sich — bis zu einem gewissen Grad — gegenseitig auf. Dieser Befund läßt den Schluß zu, daß die in beiden Retinae durch Lichtreize sinusförmig modulierter Intensität ausgelösten Signalfüsse an einer Stelle der pupillomotorischen Bahn *addiert* werden. Bedenkt man jedoch, welche Konsequenzen eine Addition der Signalfüsse nach sich zieht, so muß zwischen mehreren Möglichkeiten unterschieden werden, je nachdem, ob die nichtlineare Transformation vor, nach, oder sowohl vor und nach der Addition erfolgt.

Findet nichtlineare Transformation nur nach der Addition statt, so sind die Signalfüsse vor der Addition unverzerrte Sinusfunktionen der Zeit. Erreichen sie in Gegenphase die Additionsstelle, so heben sie sich gegenseitig vollständig auf. Folglich müßte die Amplitude der periodischen Pupillenreaktion bei dem Phasenwinkel $\Delta\psi = 180^\circ$ ganz verschwinden. Aber auch die durch die Modulation der Reizlichtintensität verursachte Abnahme des mittleren Pupillendurchmessers müßte sich mit zunehmendem Phasenwinkel $\Delta\psi$ stets verringern und bei $\Delta\psi = 180^\circ$ ebenfalls verschwinden, da die nachfolgende nichtlineare Transformation keine frequenzabhängige Veränderung des mittleren Signalfusses verursachen kann, wenn der Signalfuß nicht mehr moduliert ist. Die Pupille dürfte also auf die beidseitige Modulation der Reizlichtintensität in Gegenphase überhaupt nicht reagieren.

Findet nichtlineare Transformation der Signalfüsse nur vor der Addition statt, so sind die Verhältnisse komplizierter. In diesem Fall sind bereits die Summanden verzerrte Sinusfunktionen der Zeit. Sie lassen sich nicht mehr als eine einzige harmonische Schwingung mit der Frequenz ν , sondern nach dem Fourier-Theorem, als eine Summe harmonischer Schwingungen mit den Frequenzen $\nu, 2\nu, 3\nu, \dots$ und mit bestimmten Amplitudenfaktoren darstellen. Ist nun die relative Phase der Grundschwingungen $\Delta\psi = 180^\circ$, so ist die relative Phase der Oberwellen der Reihe nach $360^\circ, 540^\circ, 720^\circ, \dots$, im allgemeinen ein ganzzahliges Vielfaches von 180° . Bei der Addition heben sich aber nur diejenigen Komponenten gegenseitig auf, für die die relative Phase $180^\circ, 540^\circ, \dots$, im allgemeinen ein ungeradzahliges Vielfaches von 180° ist. Oberwellen, deren relative Phase $360^\circ, 720^\circ, \dots$ beträgt, also ein geradzahliges Vielfaches von 180° ist, müßten mit bestimmter Amplitude in der Reaktion erscheinen. Die Grundfrequenz dieser „Restoszillation“ müßte demnach 2ν sein. Die Amplitude der Restoszillation könnte dabei sehr klein sein, falls die Amplitudenfaktoren der Oberwellen — vom Grad der Verzerrung abhängig — viel kleiner sind, als der Amplitudenfaktor der Grundwelle.

Zur frequenzabhängigen Veränderung des mittleren Signalfusses läßt sich dagegen folgendes aussagen: Erfolgt sie durch nichtlineare Transformationen vor der Addition, so müßte sie, unabhängig von der relativen Phase der beidseitigen Modulation der Reizlichtintensität, in der Pupillenreaktion voll in Erscheinung treten, da sie durch lineare Vorgänge, wie die Addition, nicht mehr rückgängig gemacht werden kann.

Werden die Signalfüsse sowohl vor wie auch nach der Addition nichtlinear transformiert, so könnte man die Konsequenzen einer Addition nur dann voraus-

sagen, wenn die Eigenschaften aller nichtlinearer Übertragungsinstanzen bekannt wären.

Diese Überlegungen zeigen, daß die nichtlinearen Übertragungseigenschaften der pupillomotorischen Bahn bei der Untersuchung der Beziehungen zwischen den Reaktionen auf monoculare und binoculare Reize von entscheidender Bedeutung sind.

Frühere Untersuchungen (VARJÚ, 1964b) haben gezeigt, daß die mittlere Kontraktion ΔD der Pupille während der beidseitigen Modulation der Reizlichtintensität von der relativen Phase $\Delta\psi$ der Modulation nicht abhängt. Allein aus diesem Befund ergibt sich, daß nichtlineare Transformationen der Signalfüsse nach einer möglichen Addition nicht stattfinden können.

Es konnte dagegen den einzelnen Reaktionskurven nicht mit Sicherheit entnommen werden, ob bei einem relativen Phasenwinkel $\Delta\psi = 180^\circ$ der beidseitigen Modulation der Reizlichtintensität mit der Frequenz ν auch die Restoszillation mit der Frequenz 2ν übrigbleibt. Sie konnten nur in wenigen Experimenten beobachtet werden. Die Amplitude der Restoszillation war auch in den wenigen Fällen sehr klein. Deshalb ließ sich nicht entscheiden, ob sie nur durch spontane Veränderungen des Pupillendurchmessers vorgetäuscht, oder umgekehrt, in vielen Fällen von statistischen Schwankungen des Pupillendurchmessers verdeckt wird. Trifft letzteres zu, so müßte die Restoszillation durch Mittelung vieler Einzelreaktionen von statistischen Schwankungen des Pupillendurchmessers zu trennen sein. Zu diesem Zweck wurde der in Abschnitt II erwähnte Spezialrechner eingesetzt.

Der Meßvorgang entsprach der im dritten Abschnitt gegebenen Beschreibung. Der Modulationsgrad betrug etwa $m = 0,95$. Dieser Wert repräsentiert den durch das Reizlichtgerät erreichbaren höchstmöglichen Modulationsgrad, da die Polarisationsfilter des Faraday-Modulators auch in gekreuzter Position das Licht nicht vollständig auslöschten. Mit wachsender Zahl der superponierten Reaktionskurven hebt sich die Restoszillation mit der zweifachen Modulationsfrequenz vom Hintergrundgeräusch mehr und mehr ab. Beispiele sind in den Abb. 3a—c gezeigt (Kurven 4, gebrochene Linien mit kleiner Amplitude), für zwei verschiedene Modulationsfrequenzen (0,3 und 1 Hz), sowie mit zwei verschiedenen Werten der mittleren Lichtintensität B_0 bei $\nu = 0,3$ Hz. Die Restoszillation ist bei $\nu = 0,3$ Hz verhältnismäßig ausgeprägt, bei $\nu = 1$ Hz ist sie kaum mehr nachweisbar. Dieses Ergebnis war zu erwarten, da bei $\nu = 1$ Hz die Oberwellen durch die Tiefpaßeigenschaften des Systems (vgl. II. Abschnitt) bereits sehr stark gedämpft werden.

Auch diese Ergebnisse unterstützen qualitativ die Hypothese, daß die in beiden Augen durch das Reizlicht hervorgerufenen Signalfüsse zunächst nichtlinear transformiert und danach addiert werden. Um diese Hypothese auch quantitativ prüfen zu können, möge sie wie folgt mathematisch formuliert werden:

Entsprechend der im zweiten Abschnitt dargestellten Meßverfahren wurden, bevor die Modulation einsetzte, beide Augen mit Dauerlicht von der Stärke B_0 bestrahlt. Die Intensität des Reizlichtes nach Einsetzen der Modulation enthielt gemäß Gl. (2.1) die Gleichkomponente B_0 und die zeitabhängige Komponente $B_0 \cdot m \cdot \sin(2\pi\nu t)$. B_0 löst in beiden Retinae

nervöse Signalflüsse aus, deren Durchschnittswerte unmittelbar vor der Additionsstelle durch $x_{01}(B_0)$ und $x_{02}(B_0)$ bezeichnet werden sollen. Dem Effekt der Wechselkomponenten $B_0 \cdot m \cdot \sin(2\pi \nu t)$ kann man formal durch Hinzufügen der Terme $x_1(B_0, m, \nu, t)$ bzw. $x_2(B_0, m, \nu, t)$ Rechnung tragen. Diese Komponenten des Signalfusses hängen neben B_0 auch von dem Modulationsgrad m , von der Modulationsfrequenz ν und von der Zeit ab. Da B_0 , m und ν in jedem Versuch als Parameter konstant gehalten wurden, sollen im folgenden der Kürze halber $x_1(t)$ und $x_2(t)$ anstelle von $x_1(B_0, m, \nu, t)$ und $x_2(B_0, m, \nu, t)$ benützt werden. Entsprechend kann man x_{01} und x_{02} anstatt $x_{01}(B_0)$ und $x_{02}(B_0)$ schreiben. $x_1(t)$ und $x_2(t)$ lassen sich ohne direkten Zugriff nicht näher bestimmen. Sie sind aber gemäß der Hypothese bereits die Signalflüsse nach sämtlichen nichtlinearen Übertragungsinstanzen und müssen deshalb verzerrte Sinusfunktionen der Zeit sein. Ihre Mittelwerte müssen von Null verschieden sein, damit sie auch der durch die Modulation des Reizlichtes verursachten Änderung des mittleren Pupillendurchmessers ΔD Rechnung tragen können. Nach der Addition ist gemäß der Hypothese nur lineare Übertragung des Signalfusses, z.B. Transformation durch Tiefpaßfilter, möglich. Man kann sämtliche lineare Transformationen — auch einen etwaigen Proportionalitätsfaktor — symbolisch durch einen linearen Operator ausdrücken. Er soll hier mit L bezeichnet werden.

Aufgrund dieser Vereinbarung läßt sich der Pupillendurchmesser D_0 vor dem Einsetzen der Modulation durch folgende Gleichung darstellen:

$$D_0 = D_d - L[x_{01} + x_{02}]. \quad (3.3)$$

D_d bezeichnet hier den Durchmesser der Pupille in der Dunkelheit. $L[]$ bedeutet, daß der Operator L auf die Größe in den eckigen Klammern einwirkt. Der Durchmesser der Pupille nach Einsetzen der Modulation $D(t)$ ist entsprechend

$$D(t) = D_d - L[\{x_{01} + x_1(t)\} + \{x_{02} + x_2(t)\}]. \quad (3.4a)$$

Berücksichtigt man noch, daß lineare Operatoren dem Gesetz der Distributivität folgen, so läßt sich Gl. (3.4a) auch in der Form

$$D(t) = D_d - L[x_{01} + x_{02}] - L[x_1(t) + x_2(t)] \quad (3.4b)$$

schreiben. Substituiert man Gl. (3.3) in Gl. (3.4b), so ergibt sich schließlich

$$D(t) = D_0 - L[x_1(t) + x_2(t)]. \quad (3.5)$$

Gl. (3.5) beschreibt zwar die aufgestellte Hypothese in mathematischer Form, ermöglicht jedoch ihre quantitative Prüfung nicht, da man weder $x(t)_1$ und $x(t)_2$, noch den Operator L kennt. Um dieses Ziel zu erreichen, sei angenommen, daß in einem weiteren Experiment zwei beide Augen mit der mittleren Intensität B_0 beleuchtet, die Intensität jedoch nur auf einer Seite moduliert wird. Es wird also entweder $x(t)_1$ oder $x(t)_2$ zu Null gemacht. In Analogie zu Gl. (3.5) lassen sich die Reaktionskurven wie folgt darstellen:

$$D(t)_1 = D_0 - L[x(t)_1], \quad (3.6a)$$

wenn die Modulation auf der einen, und

$$D(t)_2 = D_0 - L[x(t)_2], \quad (3.6b)$$

wenn die Modulation auf der anderen Seite erfolgt. Durch Addition der Gl. (3.6a) und (3.6b) erhält man

$$D(t)_1 + D(t)_2 = 2D_0 - L[x(t)_1 + x(t)_2]. \quad (3.7)$$

Hier wurde wiederum die Distributivität der linearen Operatoren berücksichtigt. Vergleicht man die Gl. (3.5) und (3.7), so sieht man sofort, daß

$$D(t) = D(t)_1 + D(t)_2 - D_0 \quad (3.8)$$

ist. Gl. (3.8) ermöglicht nun die quantitative Untersuchung der aufgestellten Hypothese, ohne die Signalflüsse $x(t)_1$, $x(t)_2$, sowie den Operator L explizit kennen zu müssen. Gl. (3.8) gilt unabhängig davon, ob die beiderseitige Modulation in Phase oder in Gegenphase erfolgt. Sie besagt, daß die Summe der Reaktionskurven $D(t)_1$ und $D(t)_2$, um D_0 vermindert, der Reaktionskurve $D(t)$ gleich sein sollte. Simultane binoculare Lichtreize müßten demnach pupillomotorisch doppelt so wirksam sein wie gleich starke monoculare Lichtreize.

Zunächst wurden die noch fehlenden Reaktionskurven $D(t)_1$ und $D(t)_2$ bei Modulation in Gegenphase gemessen. Sie sind durch die ausgezogenen Kurven mit großer Amplitude 1 und 2 in Abb. 3a—c dargestellt. Ihre um D_0 verminderten Summen zeigen jeweils die untersten Kurven (3, ausgezogene Linien mit kleiner Amplitude). Die Summenkurven erfüllen Gl. (3.8) nicht, da sie stets unter den Reaktionskurven liegen, die aus Messungen mit gleichzeitiger binocularer Modulation der Reizlichtintensität gewonnen wurden (4, gestrichelte Linien mit kleiner Amplitude). Auch die Amplitude der Restoscillation ist größer als man aufgrund der Gl. (3.8) erwarten würde. Die Kurven 3 und 4 stimmen nur in ihren qualitativen Merkmalen überein. Zur gleichen Feststellung führen Experimente in denen die beidseitige Modulation des Reizlichtes in Phase erfolgt. Entsprechende Reaktionskurven sind ebenfalls in den Abb. 3a—c gezeigt (strichpunktierte Linien). Die Amplitude dieser Kurven ist kleiner, als die zweifachen Amplituden der Kurven 1 und 2 (monoculare Modulation des Reizlichtes). Im Gegensatz zur Hypothese ist die pupillomotorische Wirkung binocularer Reize *kleiner* als die zweifache Wirkung eines entsprechenden monocularen Reizes.

Der Beschreibung der Reaktionskurven in Abb. 3a—c seien noch folgende Bemerkungen hinzugefügt. Sie repräsentieren den mit dem Rechner ermittelten Durchschnitt von 15 bis 52 Einzelmessungen. Die individuellen Kurven weichen nicht nur in der Amplitude, sondern auch in der Phase statistisch etwas voneinander ab. Deshalb erscheinen die hochfrequenten Komponenten der individuellen Kurven nicht mehr in deren Mittelwert. Die gemittelten Kurven sind — verglichen mit dem Ergebnis einer Einzelmessung — etwas geglättet.

Der Wert von D_0 schwankt nicht nur von Einzelmessung zu Einzelmessung; er ist auch für die gemittelten Kurven der Abb. 3a—c von Fall zu Fall etwas verschieden. Abweichungen bis zu 8% (0,45 mm) vom Mittelwert aller gemittelten Kurven resultierten z.B. aus den Messungen mit $B_0 = 0,3$ und $\nu = 0,3$ Hz. Für andere Werte der Parameter B_0 und ν waren sie kleiner. Um die Kurven innerhalb einer Abbildung besser vergleichen zu können, wurden sie auf den jeweiligen Mittelwert \bar{D}_0 aller gemittelten Kurven normiert aufgetragen. Diese geringfügige Modifikation der Meßkurven hat keinen Einfluß auf die gezogenen Folgerungen.

Die Reaktionskurven in Abb. 3a—c zeigen eine gewisse Drift, und zwar abwärts für $\nu = 0,3$ Hz, abwärts und danach wieder aufwärts für $\nu = 1$ Hz. Es ist ungewiß, ob und welche funktionelle Bedeutung dieser Drift zukommt, da sie bei den individuellen Reaktionskurven mit gleichen Parametern mal abwärts, mal aufwärts verläuft. Nur im Durchschnitt überwiegt — je nach Modulationsfrequenz — die eine oder andere

Richtung. Es ist möglich, daß die Drift psychosensorischen Ursprungs ist. Die Versuchsperson empfindet die Modulation vielfach als unangenehm. Eine Modulation mit der relativen Phasenverschiebung $\Delta\psi = 180^\circ$ wird dabei unangenehmer empfunden als eine solche mit $\Delta\psi = 0^\circ$. Die mit $\Delta\psi = 180^\circ$ gewonnenen Reaktionskurven weisen ebenfalls die stärkere Drift auf.

Die Ergebnisse der Untersuchungen mit Lichtreizen sinusförmig modulierter Intensität lassen sich kurz wie folgt zusammenfassen: Sie bestätigen qualitativ die Hypothese, daß die in beiden Augen durch das Reizlicht hervorgerufenen Signalflüsse zunächst nichtlinear transformiert und danach addiert werden. Diese Hypothese kann aber die experimentellen Befunde quantitativ nicht ohne zusätzliche Annahmen beschreiben. Welche Folgerungen sich aus dieser Diskrepanz ergeben, wird erst im V. Abschnitt besprochen.

IV. Pupillenreaktionen auf kurze Lichtblitze

Neben der Übertragungsfunktion wird oft auch die Impulsantwort bei der Analyse der Übertragungseigenschaften nachrichtentechnischer Einrichtungen herangezogen. Als Impulsantwort wird das Ausgangssignal bezeichnet, das durch ein sehr kurzes Eingangssignal verursacht wird. Theoretisch müßte das Eingangssignal einer „Dirac-Funktion“ von der Dauer $\Delta T = 0$, aber mit endlichem Zeitintegral entsprechen. Dieser rein theoretische Fall läßt sich praktisch genügend gut approximieren, solange ΔT klein neben der Zeitkonstanten τ des betrachteten Systems ist. Lineare Systeme werden auch durch ihre Impulsantwort eindeutig beschrieben. Dementsprechend besteht eine umkehrbar eindeutige Beziehung zwischen der Impulsantwort und der Übertragungsfunktion eines Systems.

Es soll hier zunächst kurz besprochen werden, welche Eigenschaften die Impulsantwort des (nichtlinearen) pupillomotorischen Systems besitzt, und in welcher Beziehung sie zu dessen Übertragungsfunktion steht. Entsprechende Versuche wurden von DRISCHEL (1957), ALPERN et al. (1963), BOUMA (1965) u. a. m. durchgeführt.

Wären die Übertragungseigenschaften der pupillomotorischen Bahn linear, so müßte die Reaktion der Pupille auf kurze Lichtblitze — wegen der eindeutigen Beziehung zwischen der Übertragungsfunktion und der Impulsantwort — durch die Impulsantwort eines Tiefpaßfilters dritter Ordnung gut approximiert werden. Mit den im III. Abschnitt eingeführten Bezeichnungen müßte die Änderung des Pupillendurchmessers $\Delta D_i(t^*)$ auf einen, zur Zeit $t^* = 0$ gegebenen Lichtblitz als Funktion der Zeit der Beziehung

$$\Delta D_i(t^* - T_0) = k \frac{(t^* - T_0)^2}{2\tau^3} e^{-\frac{t^* - T_0}{\tau}}; t^* \geq T_0 \quad (4.1)$$

genügen. k bezeichnet hierin einen Proportionalitätsfaktor. Führt man hier $t = t^* - T_0$ ein, so läßt sich Gl. (4.1 a) zu

$$\Delta D_i(t) = ke \frac{t^2}{2\tau^3} e^{-\frac{t}{\tau}}; t \geq 0, \quad (4.2)$$

vereinfachen. Abb. 4 zeigt, daß die experimentell ermittelten Daten (diskrete Symbole) trotz der nichtlinearen Übertragungseigenschaften des Systems mit der Impulsantwort eines Tiefpaßfilters (ausgezogene Kurve) gut übereinstimmen. Die nichtlineare Übertragung der Signale in der pupillomotorischen Bahn

äußert sich jedoch in folgenden, aus Abb. 4 nicht ersichtlichen Eigenschaften der Reaktionen auf kurze Lichtblitze:

a) Die geeignete Zeitkonstante τ ist für die Impulsantwort größer als die Zeitkonstante für die Übertragungsfunktion. b) Sie hängt von der Stärke des Reizes ab. c) Der Proportionalitätsfaktor k ist eine nichtlineare Funktion der Reizstärke.

Die geeignete Zeitkonstante läßt sich aus der Impulsantwort z. B. folgendermaßen ermitteln: Aus Gl. (4.2) berechnet man den Zeitpunkt der maximalen Kontraktion t_{\max} . Sie ergibt sich — nach den wohlbekannten Regeln der Extremwertrechnung — zu $t_{\max} = 2\tau$, woraus $\tau = t_{\max}/2$ folgt. t_{\max} läßt sich bei einer gemessenen Impulsantwort leicht ablesen. Die Symbole in Abb. 4 repräsentieren Impulsantworten, die mit Lichtblitzen von der relativen Stärke 0,01 (Punkte); 0,1 (Kreuze) und 1 (offene Kreise) gewonnen wurden. Die Werte von t_{\max} waren der Reihe nach 0,41; 0,43 und 0,52. (In der Abbildung sind die Daten über t/τ aufgetragen. Die Normierung der Zeitachse wurde hier vorgenommen, um den Zeitverlauf der einzelnen Reaktionskurven mit der theoretisch errechneten Impulsantwort in einem Diagramm vergleichen zu können. Nichtnormierte Impulsantworten sind in Abb. 5 zu sehen.) Diese

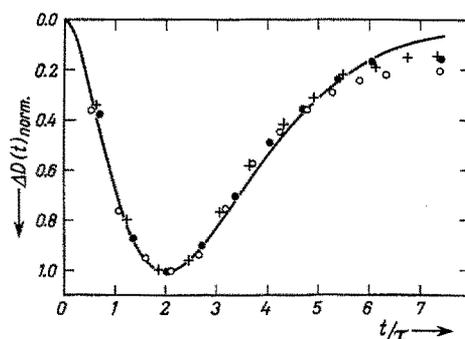


Abb. 4. Ausgezogene Kurve; Impulsantwort eines Tiefpaßfilters dritter Ordnung mit der Zeitkonstanten τ , über t/τ aufgetragen. Die diskreten Symbole repräsentieren die Pupillenreaktion auf monoculare Lichtblitze von der relativen Stärke 0,01 (Punkte), 0,1 (Kreuze) und 1 (Kreise). Die Ordinatenwerte wurden kontinuierlich registrierten Reaktionskurven entnommen und sowohl in der Ordinaten- wie auch in der Abszissenrichtung normiert aufgetragen

Daten zeigen, daß $t = t_{\max}/2$ etwa zweimal so groß ist als der aus dem Amplitudenfrequenzgang errechnete Wert, und daß der Wert von τ mit zunehmender Reizstärke ebenfalls zunimmt. (Vgl. auch Abb. 8, sowie STARK et al., 1962. Die Daten in den Abb. 3 und 4 wurden an der gleichen Versuchsperson gewonnen.) Auch die für die Impulsantwort ermittelten Werte von t_{\max} stimmen mit Daten aus der Literatur gut überein. So hat z. B. DRISCHEL (1957) an 493 Versuchspersonen bei einer bestimmten Reizstärke einen Durchschnittswert von $t_{\max} = 0,4843$ sec gemessen, mit einer mittleren quadratischen Streuung von $\pm 0,0545$ sec.

Die Abhängigkeit des Proportionalitätsfaktors k von der Reizstärke wurde in jüngster Zeit von ALPERN et al. (1963) und BOUMA (1965) untersucht. ALPERN et al. stellten eine Reziprozität zwischen der Intensität B_i und der Dauer ΔT eines Lichtblitzes fest. Bis zu einer Dauer von $\Delta T = 0,59$ sec hängt die maximale Kontraktion ΔD_{\max} auf einen Lichtblitz nur von der Energie des Blitzes $E = B_i \times \Delta T$ ab, nicht aber von B_i oder ΔT allein. Für Blitze, die kürzer als diese kritische Dauer sind, ist ΔD_{\max} in guter Näherung eine lineare Funktion des Logarithmus von E bis zu einem Wert von $E \approx 1$ Troland \times sec und mit einer Steilheit von 0,42 mm für eine zehnfache Erhöhung von E . Über 1 Troland sec nimmt die Steilheit der Funktion heinahe bis zu Null ab, wächst aber über $E = 1000$ Troland sec wieder an. Die maximale Kontraktion im Bereich der kleinsten Steilheit beträgt etwa 1,7 mm.

Experimente mit binocularen Lichtblitzen wurden von BAKER (1963) durchgeführt. In seinen Versuchen wurde zuerst nur das eine Auge gereizt, und zwar mit zwei aufeinanderfolgenden, zeitlich um Δt sec verschobenen Lichtblitzen von $\Delta T = 0,01$ sec Dauer („monoculare Doppelblitze“). Variiert wurde der Zeitabstand Δt zwischen den beiden Lichtblitzen im Bereich $0 \leq \Delta t \leq 1$ sec. Gemessen wurde die maximale

Kontraktion ΔD_{\max} der Pupille auf diese Doppelreize. Die gewonnenen Daten wurden mit theoretischen Werten verglichen, die unter der Voraussetzung der Linearität des Systems und in Kenntnis des Zeitabstandes Δt aus der Impulsantwort auf einen einzelnen Lichtblitz errechnet wurden. Die so berechneten und die gemessenen Werte von ΔD_{\max} weichen sehr stark voneinander ab: Die gemessenen Reaktionen sind wesentlich kleiner als die vorausgerechneten. Dieses Ergebnis besagt zunächst nur, daß die maximale Kontraktion keine lineare Funktion der Reizstärke ist, und es gibt Auskunft darüber, in welcher Weise die Nichtlinearität die Reaktion bei verschiedenen zeitlichen Reizabständen beeinflusst.

Im zweiten Experiment wurde nun mit dem ersten Lichtblitz das eine, mit dem zweiten jedoch das andere Auge gereizt („binoculare Doppelblitze“). Das Ergebnis dieses zweiten Experiments weicht nur unwesentlich von dem des ersten ab. BAKER hat deshalb den Schluß gezogen, daß „der nichtlineare Teil des Systems überwiegend hinter dem Teil liegt, in dem die Kombination der von beiden Augen ausgehenden Signale erfolgt“. Er führt weiterhin aus, daß vor der Kombination der Signale demnach nur nichtlineare Transformationen von untergeordneter Bedeutung stattfinden, die für kleine Abweichungen zwischen den Reaktionen auf monoculare bzw. binoculare Doppelblitze verantwortlich gemacht werden können.

Diese Folgerung widerspricht der Feststellung, zu der die im vorigen Abschnitt besprochenen Experimente geführt haben. Es läßt sich aber zeigen, daß BAKERS Befund nur unter bestimmten Voraussetzungen der im III. Abschnitt aufgestellten Hypothese widerspricht. Es war jedoch experimentell nicht geprüft worden, ob diese Voraussetzungen erfüllt waren. Um das nachzuweisen, sollen auch hier wie im III. Abschnitt die durchschnittlichen Signalflüsse vor der Addition mit $x_1(t)$ und $x_2(t)$ bezeichnet werden. Die Signalflüsse vor der nichtlinearen Transformation seien dagegen mit $v_1(t)$ und $v_2(t)$ bezeichnet. (Ist bereits das erste vom Reizlicht ausgelöste Ereignis in den Rezeptoren ein nichtlinearer Vorgang, so beschreiben $v_1(t)$ und $v_2(t)$ die Lichtblitze). Die nichtlineare Transformation der Signalflüsse wird symbolisch durch den nichtlinearen Operator N berücksichtigt, so daß zwischen den Signalflüssen $x_1(t)$ bzw. $x_2(t)$ und den Signalflüssen $v_1(t)$ bzw. $v_2(t)$ die Beziehungen $x_1(t) = N[v_1(t)]$; $x_2(t) = N[v_2(t)]$ bestehen. Wird mit dem ersten Blitz das eine, mit dem zweiten Blitz Δt sec später das andere Auge gereizt, so ist für die Pupillenreaktion laut Hypothese die Summe

$$x_1(t) + x_2(t - \Delta t) = N[v_1(t)] + N[v_2(t - \Delta t)] \quad (4.3)$$

maßgebend, und zwar mit der Nebenbedingung, daß $v_1(t)$ und $v_2(t - \Delta t)$ für negative Argumente null seien. Wird aber mit beiden Blitzen ein und dasselbe Auge gereizt, so werden zunächst die Signalflüsse $v_1(t)$ und $v_1(t - \Delta t)$ superponiert, da sie entsprechend ihrer Definition nur durch lineare Übertragungsinstanzen weitergeleitet werden. Für die Pupillenreaktion ist deshalb der Signalfluß

$$x_1^*(t) = N[v_1(t) + v_1(t - \Delta t)] \quad (4.4)$$

maßgebend. Auch hier gilt die Nebenbedingung, daß $v_1(t)$ und $v_2(t)$ für negative Argumente verschwinden.

Außerdem ist $v_2(t - \Delta t) = v_1(t - \Delta t)$, wenn die Lichtblitze gleich stark sind. Um BAKERS Befund, daß nämlich monoculare und binoculare Doppelblitze bei der Auslösung der Pupillenreaktion gleichwertig sind, durch die hier aufgestellte Hypothese beschreiben zu können, müßte $x_1^*(t) = x_1(t) + x_2(t - \Delta t)$, d. h.

$$N[v_1(t) + v_1(t - \Delta t)] = N[v_1(t)] + N[v_1(t - \Delta t)] \quad (4.5)$$

sein. Obwohl nichtlineare Operatoren dem Gesetz der Distributivität nicht folgen², ist diese Bedingung erfüllt, wenn die Zeitspanne Δt zwischen den Lichtblitzen größer ist als die Dauer des Signalflusses $v_1(t)$: Ist der Signalfluß $v_1(t)$ bereits abgeklungen, wenn $v_1(t - \Delta t)$ durch den zweiten Lichtblitz ausgelöst wird, so werden $v_1(t)$ und $v_1(t - \Delta t)$ in der nichtlinearen Übertragungsinstanz als zwei unabhängige Signale transformiert. Wie lange $v_1(t)$ andauert hängt davon ab, ob die Trägheitseigenschaften der Pupillenreaktion durch träge Instanzen vor oder nach der nichtlinearen Transformation bestimmt werden. Diese Überlegung zeigt, daß nicht nur die Frage, ob die nichtlineare Transformation vor oder nach der Wechselwirkung stattfindet, sondern auch die Frage, ob sie vor oder nach der trägen Übertragung erfolgt, eine wichtige Rolle für die Schlußfolgerungen aus experimentell gewonnenen Daten spielt. Die Tatsache, daß die Reaktionen auf Lichtblitze unabhängig von der Reizstärke durch die Impulsantwort eines Tiefpaßfilters dritter Ordnung gut approximiert werden (vgl. Abb. 4), spricht dafür, daß die trägen Instanzen nach der nichtlinearen Transformation auf den Signalfluß einwirken. Wie schnell die von einem kurzen Lichtblitz ausgelöste Erregung vor der nichtlinearen Transformation abklingt, läßt sich anhand psychophysikalischer Experimente abschätzen. Es ist bekannt, daß Flimmerlicht bis zu Frequenzen über 50 Blitze/sec wahrgenommen werden kann. Bei Lichtreizen sinusförmig modulierter Intensität wird die Amplitude der periodischen Pupillenreaktion dagegen bereits bei 5 Hz unmeßbar klein (vgl. III. Abschnitt). Folglich muß die Retina etwa zehnmal schneller reagieren, als die Pupille. KELLY (1961) hat für die an der visuellen Wahrnehmung beteiligten trägen Übertragungsinstanzen eine Zeitkonstante von 12,3 msec ermittelt. Demnach dürfte die durch Lichtblitze ausgelöste retinale Erregung nach einigen zehn msec abgeklungen sein. Besitzen die Elemente der Retina differenzierende Eigenschaften, wie es vielfach der Fall zu sein scheint, so dürfte dieses sogar auch für relativ lange Lichtblitze zutreffen.

Infolge dieser Möglichkeiten sind für BAKERS² Schlußfolgerung nur diejenigen Experimente von Bedeutung, in denen Δt Null war oder in der Größenordnung von einigen zehn msec lag. Er hatte in seinen Experimenten nur bei relativ starken Reizen festgestellt, daß monoculare und binoculare Lichtblitze auch mit $\Delta t = 0$ gleiche Reaktionen verursachen. Folglich war nicht auszuschließen, daß seine Ergebnisse nur einen Grenzfall repräsentieren und sich in größeren Bereichen der Reizstärke nicht bestätigen lassen. Deshalb wurden Experimente durchgeführt, um die pupillomotorische Wirksamkeit monocularer und simultaner binocularer Lichtblitze miteinander zu vergleichen.

² Dies läßt sich z. B. mit Hilfe der Logarithmierung leicht demonstrieren: Es ist $\log(v_1 + v_2) \neq \log v_1 + \log v_2$, da die Beziehung $\log v_1 + \log v_2 = \log(v_1 v_2)$ besteht.

Die Dauer der Lichtblitze ΔT diente als Parameter (3 Werte), während die Intensität B_i über größere Bereiche in feineren Stufen variiert wurde.

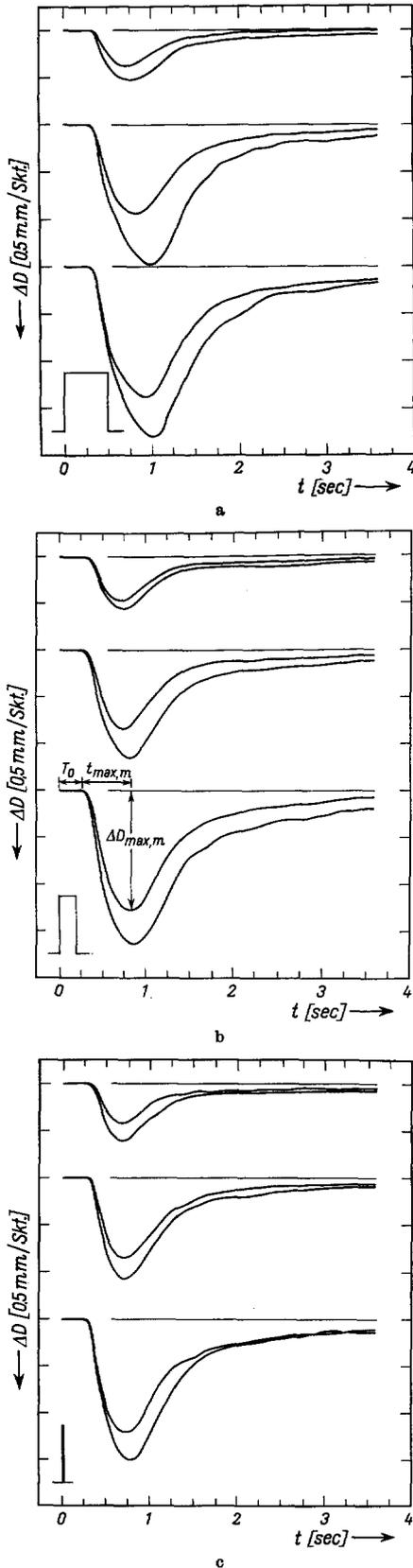


Abb. 5 a—c. Impulsantwort der Pupille auf monoculare (obere Kurven der Kurvenpaare) bzw. auf binoculare Lichtblitze (untere Kurven der Kurvenpaare). Die Dauer der Lichtblitze betrug von a nach c $\Delta T=0,5; 0,2$ und $0,02$ sec. Die relative Intensität des Reizlichtes war in allen drei Fällen von oben nach unten $0,01; 0,1$ und 1

Abb. 5a—c zeigt den Verlauf der Impulsantwort auf monoculare (obere Kurven der Kurvenpaare) und auf simultane binoculare Lichtblitze (untere Kurven der Kurvenpaare). Die Dauer der Blitze ΔT betrug von a nach b der Reihe nach $0,5; 0,2$ und $0,02$ sec. Die Intensität B_i wurde von oben nach unten jeweils um einen Faktor 10 erhöht.

Auf folgende Eigenschaften der Reaktionskurven sei besonders hingewiesen: Die „monocularen“ bzw. „binocularen“ Reaktionskurven unterscheiden sich in ihren Zeitverläufen. Am deutlichsten zeigt die Lage der maximalen Kontraktion entlang der Zeitachse diesen Unterschied; bei binocularer Reizung erfolgt die maximale Kontraktion (im Zeitpunkt $t_{max,b}$) deutlich später als bei monoculärer Reizung (im Zeitpunkt $t_{max,m}$). Aber auch für monoculare Blitze verschiebt sich $t_{max,m}$ mit zunehmender Reaktionsstärke zu größeren Werten

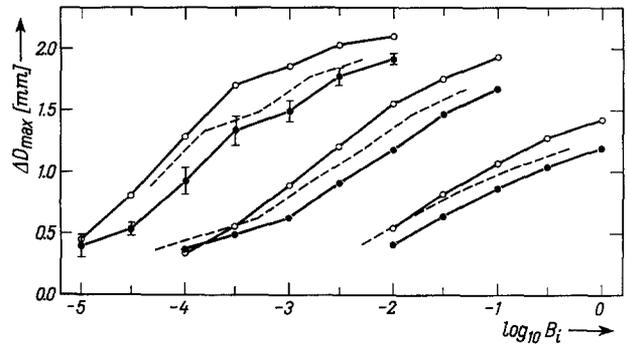


Abb. 6. Die maximale Kontraktion der Pupille ΔD_{max} während der Impulsantwort auf monoculare (Punkte) bzw. auf simultane binoculare Lichtblitze (Kreise) von der Dauer ΔT sec als Funktion des Logarithmus der Lichtintensität $\log_{10} B_i$ (in relativen Einheiten). ΔT betrug von links nach rechts der Reihe nach $0,5; 0,2$ und $0,02$ sec. Die Kurvenpaare mit $\Delta T=0,2$ und $0,5$ sec wurden wegen der besseren Übersichtlichkeit um eine bzw. um zwei logarithmische Einheiten nach links entlang der $\log_{10} B_i$ -Achse verschoben. Die gestrichelten Kurven repräsentieren ebenfalls die Reaktionskurven auf monoculare Lichtblitze, jedoch um $0,3$ logarithmische Einheiten zu kleineren B_i -Werten verschoben

auf der Zeitachse. Der Unterschied in der maximalen Kontraktion ist relativ — in einigen Fällen sogar absolut — um so kleiner, je stärker die Reaktion ist.

In Abb. 6 ist die maximale Kontraktion ΔD_{max} der Pupille während der Impulsantwort auf monoculare (Punkte) bzw. binoculare Lichtblitze (Kreise) als Funktion des dekadischen Logarithmus der Intensität $\log_{10} B_i$ in relativen Einheiten aufgetragen. Parameter der Kurvenpaare ist auch hier die Dauer ΔT der Lichtblitze. ΔT beträgt, wie bei Abb. 5, von links nach rechts $0,5; 0,2$ und $0,02$ sec. Die Kurven mit $\Delta T=0,5$ sec wurden entlang der $\log_{10} B_i$ -Achse um zwei, die mit $\Delta T=0,2$ sec um eine logarithmische Einheit der besseren Übersichtlichkeit halber nach links verschoben. Die größten Werte von ΔD_{max} wurden in allen drei Fällen bei der gleichen größtmöglichen Intensität gewonnen. $D_{max,m}$ hängt im untersuchten Intensitätsbereich etwa linear vom Logarithmus der relativen Reizstärke $\log B_i$ ab. Bei Verdoppelung der Reizlichtintensität („monoculare Doppelblitze“ mit $\Delta t=0$) würden sich diese Reaktionskurven um $\log_{10} 2=0,3$ logarithmische Einheiten nach links entlang der $\log B_i$ -Achse verschieben (gestrichelt gezeichnete Linien). Diese gestrichelt gezeichneten Linien müßten mit den $\Delta D_{max,b}$ -Kurven übereinstimmen, wenn BAKERS Befund sich im gesamten untersuchten Intensitätsbereich bestätigen ließe. Die $\Delta D_{max,b}$ -Kurven liegen aber (vom

Bereich sehr schwacher Reaktionen abgesehen) eindeutig über den gestrichelten Linien. Dieses Ergebnis zeigt, daß BAKERS Schlußfolgerung nicht zwingend ist. Dadurch ist aber auch der Widerspruch zwischen der Bakerschen Schlußfolgerung und der im III. Abschnitt aufgestellten Hypothese aufgelöst. Die in Abb. 6 dargestellten Resultate zeigen ebenfalls die im II. Abschnitt festgestellte Abweichung zwischen der quantitativen Aussage der aufgestellten Hypothese und der Meßergebnisse: Auch die pupillomotorische Wirkung simultaner binocularer Lichtblitze ist geringer als die zweifache Wirkung entsprechender monocularer Blitze.

Das kreisförmige Reizlichtfeld erschien der Versuchsperson in BAKERS Experimenten unter einem Sehwinkel von 30° , in den hier besprochenen Versuchen dagegen unter einem Sehwinkel von nur 8° . Man kann daher einwenden, daß den unterschiedlichen Ergebnissen die ungleiche Ausdehnung der Reizlichtfelder zugrunde liegt. Es wurde deshalb untersucht ob die

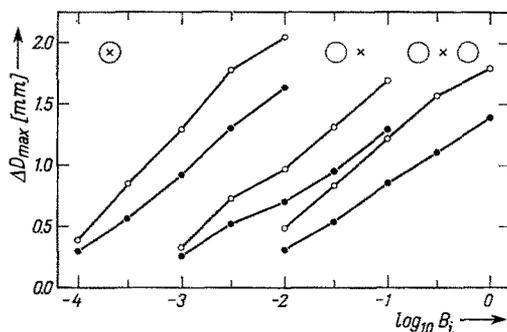


Abb. 7. Die maximale Kontraktion der Pupille ΔD_{\max} während der Impulsantwort auf monocular (Punkte) bzw. auf binocular Lichtblitze (Kreise) von der Dauer $\Delta T = 0,5$ sec als Funktion des Logarithmus der relativen Lichtintensität $\log_{10} B_i$ bei unterschiedlichen räumlichen Anordnungen der Reizlichtfelder. Das mittlere und das linke Kurvenpaar wurden der besseren Übersichtlichkeit wegen um eine bzw. um zwei logarithmische Einheiten nach links entlang der $\log_{10} B_i$ -Achse verschoben. Die Kreuze bzw. die Kreise zeigen den Fixationspunkt bzw. die Reizlichtfelder und zwar so wie sie im Experiment von der Versuchsperson gesehen wurden

Ausdehnung und die Lage der direkt beleuchteten retinalen Gebiete die Versuchsergebnisse beeinflusst. Die Resultate dieser Versuche sind in Abb. 7 gezeigt.

Die zu Abb. 6 gegebene Beschreibung ist auch für Abb. 7 zutreffend. Die Abweichung besteht darin, daß in Abb. 7 nicht die Dauer ΔT der Lichtblitze sondern die Konfiguration der Reizlichtfelder für die einzelnen Kurvenpaare verschieden ist. Die Einschaltbilder zeigen die Reizlichtfelder (große Kreise) und die Fixationspunkte (\times) so, wie sie von der VP binocular gesehen wurden. (Die Winkelausdehnung der kreisförmigen Reizlichtfelder betrug in diesen Versuchen $2,5^\circ$.) Die Reizsituation war von links nach rechts:

1. Reizung homologer zentraler Gebiete beider Retinae.
2. Reizung parafovealer homologer Gebiete beider Retinae.
3. Reizung parafovealer nichthomologer Gebiete beider Retinae.

In den Fällen 2. und 3. betrug der Winkelabstand zwischen dem Fixationspunkt und den Zentren der Reizlichtfelder $3,25^\circ$. Die Dauer der Lichtblitze ΔT betrug stets $0,5$ sec.

Der Unterschied zwischen den drei Kurvenpaaren in Abb. 7, aber auch zwischen denen in den Abb. 6 und 7 ist nicht signifikant. Es wäre jedoch voreilig, aus diesem Befund den endgültigen Schluß zu ziehen, daß die Ausdehnung und Lage der gereizten retinalen Gebiete ohne jeglichen Einfluß auf die Beziehungen zwischen den Reaktionen auf monocular und binocular Lichtreize seien. Mehrere Autoren (s. z. B. ALPERN und CAMPBELL, 1962; BOUMA, 1965) haben gezeigt, daß durch die Augenmedien gestreutes Licht zu indirekter Bestrahlung der Retina führt. Diese indirekte Bestrahlung trägt zur Pupillenreaktion wesentlich bei. Ihr Effekt kann unter Umständen den der direkten Beleuchtung überwiegen. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß auch in den Versuchen zu Abb. 7 das Streulicht die größere Rolle gespielt hat, so daß stets die gleichen, homologen Gebiete beider Retinae im wesentlichen zur Reaktion beitragen. Um den Effekt des Streulichtes zu

unterdrücken, sind aufwendige reiztechnische Vorkehrungen notwendig. Die endgültige Antwort auf diese Frage muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

V. Zusammenfassung und Diskussion

Als Ziel der vorliegenden Untersuchungen wurde zu Anfang die Beantwortung der Frage bezeichnet, wie die durch simultane binocular Lichtreize in beiden Retinae ausgelösten nervösen Signale miteinander in Wechselwirkung treten. Verschiedene hier angestellte Überlegungen lassen erkennen, daß diese Frage durch Vergleich der Reaktionen auf monocular und binocular Reize nur dann zu beantworten ist, wenn man gleichzeitig auch Kenntnisse über die Reihenfolge der nervösen Vorgänge während der Signalübertragung in der pupillomotorischen Bahn besitzt.

Jeder, aus experimentell gewonnenen Ergebnissen gezogene Schluß hängt entscheidend davon ab, ob die nichtlineare Transformation vor oder nach der Wechselwirkung stattfindet, und ob die trägen Übertragungsinstanzen vor oder nach der nichtlinearen Transformation auf die Signalflüsse einwirken. Hier standen sich zwei einander widersprechende Ansichten gegenüber. BAKER (1963) zog aufgrund von Doppelimpuls-Experimenten den Schluß, daß die maßgebenden nichtlinearen Transformationen erst nach der Kombination der von beiden Augen ausgehenden Signale stattfinden können. Aus Experimenten mit binocular Lichtreizen sinusförmig modulierter Intensität wurde dagegen gefolgert, daß die Signalflüsse erst nichtlinear transformiert, und danach addiert werden (VARJÚ, 1964b). Diese Hypothese ermöglichte eine testbare Voraussage, die durch Experimente qualitativ bestätigt werden konnte (III. Abschnitt). Es wurde außerdem gezeigt, daß die von BAKER aufgestellte Forderung nicht zwingend ist (IV. Abschnitt). Da sie außerdem den im III. Abschnitt dargestellten Resultaten widerspricht, muß sie als unzutreffend angesehen werden.

Die im III. und IV. Abschnitt besprochenen Experimente hatten übereinstimmend gezeigt, daß die qualitativ bestätigte Hypothese nicht ausreicht, um die gewonnenen Ergebnisse auch quantitativ zu beschreiben. Ohne weitere Annahmen kann sie dem Befund nicht Rechnung tragen, daß die pupillomotorische Wirksamkeit simultaner binocularer Reize geringer ist als die zweifache Wirkung entsprechender monocularer Reize.

Dieser Mangel der Hypothese könnte formal durch das Postulat einer gewogenen Addition behoben werden. Entsprechend dieser Annahme würden die Signalflüsse $x_1(t)$ und $x_2(t)$ mit den Gewichtsfaktoren w_1 und w_2 multipliziert zur Summe beitragen, so daß die Gleichung

$$D(t) = D_0 - L[w_1 x_1(t) + w_2 x_2(t)] \quad (5.1)$$

anstelle der Gl. (3.5) treten würde. Entsprechend wäre die neue Form der Gl. (3.8):

$$D(t) = w_1 D(t)_1 + w_2 D(t)_2 - D_0. \quad (5.2)$$

Die Kurven 5 in den Abb. 3a—c wurden mit Hilfe der Gl. (5.2) anstelle der Gl. (3.8) errechnet. Sie stimmen mit den Kurven 4 (gestrichelt gezeichnet) innerhalb der Meßgenauigkeit recht gut überein. Gl. (3.8) ergab die Kurven 3, die von den Kurven 4 erheblich abweichen. Es hat sich jedoch gezeigt, daß den Gewichtsfaktoren w_1 und w_2 je nach mittlerer Beleuch-

tungsstärke B_0 und Modulationsfrequenz ν verschiedene Werte zugeschrieben werden müssen: $w_1 = w_2 = 0,6$ für $B_0 = 0,3$ (in relativen Einheiten), $\nu = 0,3$ Hz, aber $w_1 = w_2 = 0,56$ für $B_0 = 1$, $\nu = 0,3$ Hz, und $w_1 = w_2 = 0,55$ für $B_0 = 0,3$, $\nu = 1$ Hz.

Zu ähnlichen Ergebnissen gelangt man auch aufgrund der in Abb. 6 und 7 aufgeführten Daten. Die Gewichtsfaktoren w_1 und w_2 müßten auch für Impulsreize je nach Reizstärke unterschiedlich gewählt werden. Konstante Gewichtsfaktoren würden für binoculare Reize Reaktionskurven voraussagen, die den mit monocularen Reizen gewonnenen Reaktionskurven proportional wären. Die Kurven in Abb. 6 und 7 widersprechen dieser Voraussage.

Eine weitere Unzulänglichkeit der durch die Einführung von Gewichtsfaktoren erweiterten Hypothese zeigt sich, wenn man den zeitlichen Verlauf der Reaktionskurven untersucht. Wäre es möglich, die Reaktionen auf binoculare Reize durch gewogene Addition der Reaktionen auf entsprechende monoculare Reize abzuleiten, so müßten auch die Kurven der einzelnen Kurvenpaare in Abb. 5 einander proportional und die Zeitspanne t_{\max} zwischen Reaktionsbeginn und maximaler Kontraktion bei monocularen Reizen ($t_{\max,m}$) der entsprechenden Zeitspanne bei binocularen Reizen ($t_{\max,b}$) einander gleich sein. Abb. 5 zeigt aber, daß $t_{\max,b}$ in der Regel größer als $t_{\max,m}$ ist. Die Differenz zwischen $t_{\max,m}$ und $t_{\max,b}$ ist nicht zu groß, aber stets zu beobachten. Das zeigen die Kurven in Abb. 8. Die experimentell ermittelten Werte von $t_{\max,m}$ und $t_{\max,b}$ sind dort für die drei Werte der Impulsdauer ΔT als getrennte Kurvenpaare über $\Delta D_{\max,m}$ aufgetragen.

ΔT beträgt auch dort von links nach rechts 0,5; 0,2 und 0,02 sec. Das linke und das mittlere Kurvenpaar wurden auch hier wegen der besseren Übersichtlichkeit entlang der $\Delta D_{\max,m}$ -Achse nach links verschoben. (Der Nullpunkt für das mittlere und für das rechte Kurvenpaar liegt bei den verlängerten Teilstriichen.) Die Punkte repräsentieren den Durchschnittswert von $t_{\max,m}$ in den Bereichen $0,2 \text{ mm} \leq \Delta D_{\max,m} \leq 0,4 \text{ mm}$; $0,4 \text{ mm} \leq \Delta D_{\max,m} \leq 0,6 \text{ mm}$; usw. Sie sind jeweils über dem Mittelwert der Bereichsgrenzen 0,3 mm, 0,5 mm usw. eingezeichnet. Die Kreise repräsentieren die in gleicher Weise gewonnenen Werte von $t_{\max,b}$. Sowohl $t_{\max,m}$ wie auch $t_{\max,b}$ sind für $\Delta T = 0,2$ und 0,02 sec in guter Näherung lineare Funktionen von $\Delta D_{\max,m}$. (Die eingezeichneten Geraden wurden nach Augenmaß an die Meßpunkte angepaßt. Die in Klammern gesetzten Punkte und Kreise stellen den Mittelwert von jeweils nur drei oder weniger Einzelwerten dar. Sie sind deshalb nicht signifikant.) Für $\Delta T = 0,5$ sec kann eine lineare Abhängigkeit nur bereichsweise festgestellt werden. Zu diesen Kurven sei jedoch folgendes bemerkt: In diesem Fall streuen die Einzelwerte um den Mittelwerten viel stärker als bei den anderen Kurvenpaaren. Die eingezeichneten Meßpunkte sind deshalb weniger gesichert, als für $\Delta T = 0,2$ und 0,02 sec. Für $\Delta T = 0,5$ sec kann aber auch in der Tat eine andere Gesetzmäßigkeit zwischen $t_{\max,b}$, $t_{\max,m}$ und $\Delta D_{\max,m}$ bestehen als für kürzere Lichtblitze. Die langen Blitze stellen wahrscheinlich keine annehmbar gute Approximation eines echten Eingangsimpulses für das vorliegende System dar, sondern eher einen Übergang zwischen einem Impuls- und Stufeneingang. Die Stärke der Reaktion kann dabei, wie ALPERN (1963) festgestellt hat, trotzdem nur vom Produkt

$B_0 \times \Delta T$ abhängen (vgl. Abschnitt III). Gemeinsam ist allen drei Kurvenpaaren, daß $t_{\max,b}$ stets größer als $t_{\max,m}$ ist.

Die Annahme der gewogenen Addition führt also in dieser Beziehung zu unzutreffenden Resultaten, es sei denn, man nimmt an, die Gewichtsfaktoren seien nicht nur Funktionen der Reizstärke, sondern auch der Zeit.

Solange man keine annehmbaren Gründe für das Auftreten von Gewichtsfaktoren bei binocularer Reizung findet, sagt diese Hypothese über den Wechselwirkungsmechanismus zwischen den von beiden Retinae ausgehenden Signalfüssen nichts aus. Da die zur formellen Beschreibung der Ergebnisse benötigten Gewichtsfaktoren stets kleiner als eins anzunehmen sind,

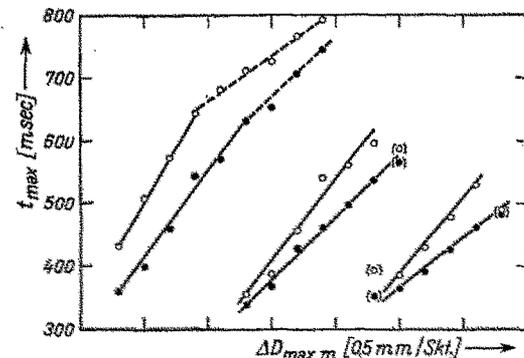


Abb. 8. Die Zeitspanne t_{\max} zwischen dem Beginn der Pupillenreaktion und der maximalen Kontraktion auf monoculare ($t_{\max,m}$, Punkte) bzw. auf binoculare ($t_{\max,b}$, Kreise) Lichtblitze als Funktion der maximalen Kontraktion ΔD_{\max} auf monoculare Lichtblitze. Parameter der Kurvenpaare ist die Dauer ΔT der Lichtblitze. Die Symbole in Klammern repräsentieren Mittelwerte weniger (1–3) Einzelmessungen. Sie können nicht als signifikant angesehen werden.

und zwar um so kleiner, je stärker der Reiz ist, schien es eine vielversprechende Annahme zu sein, daß die Signalfüsse sich vor der Addition gegenseitig inhibieren. Es wurde eine Reihe möglicher Inhibitionsmechanismen daraufhin untersucht ob und unter welchen zusätzlichen Annahmen sie die Beziehungen zwischen den Reaktionen auf monoculare und binoculare Reize auch quantitativ beschreiben könnten. In einer zweiten Mitteilung wird gezeigt, daß dies möglich ist. Es läßt sich eine Funktionsstruktur aufstellen, die mit Hilfe von charakteristischen Konstanten anstelle von reizabhängigen Parametern den gestellten Forderungen genügt.

Literatur. ALPERN, M., and D. W. CAMPBELL: The spectral sensitivity of the consensual light reflex. *J. Physiol. (Lond.)* 164, 478–507 (1962). — ALPERN, M., D. W. MCCREADY JR., and L. BARR: The dependence of the photopupil response on flash duration and intensity. *J. gen. Physiol.* 47, 265–278 (1963). — BAKER, F. H.: Pupillary response to double-pulse stimulation; a study of nonlinearity in the human pupil system. *J. opt. Soc. Amer.* 53, 1430–1436 (1963). — BING, R., u. A. FRANCESCHETTI: Die Pupille. In: *Kurzes Handbuch der Ophthalmologie*, Bd. VI, Auge und Nervensystem. Berlin: Springer 1931. — BLEICHERT, A., u. R. WAGNER: Versuche zur Erfassung des Pupillenspiels als Regelungsvorgang. *Z. Biol.* 109, 70–80 (1957a); — Über den Frequenzgang der Pupillenreaktion auf Licht. *Z. Biol.* 109, 281–296 (1957b). — BOUMA, H.: Receptive systems. Mediating certain light reactions of the pupil of the human eye. Thesis Technische Hogeschool Eindhoven 1965. — CAMPBELL, F. W., and J. G. ROBSON: The attenuation characteristics of the visual system determined by the measurements of flicker threshold, brightness and pupillomotor effect of modulated light. *Docum. ophthalm. (Den Haag)* 18, 83–84 (1964). — CAMPENHAUSEN, CH. V.:

Quantitative Beziehungen zwischen Lichtreiz und Kontraktion des Muskulus sphincter pupillae vom Scheibenzünger (DiscoGLOSSUS pictus). *Kybernetik* 1, 249—267 (1963). — CLYNES, M.: The nonlinear biological dynamics of unidirectional rate sensitivity illustrated by analog computer analysis, pupillary reflex to light and sound, and heart rate behavior. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 98, 806—845 (1962). — DRISCHEL, H.: Untersuchungen über die Dynamik des Lichtreflexes der menschlichen Pupille. I. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 264, 145—168 (1957). — HESS, E. H.: Attitude and pupil size. *Sci. Amer.* April 1965, p. 46—54. — KAUFMANN, H.: Dynamische Vorgänge in linearen Systemen der Nachrichten- und Regelungstechnik. München: R. Oldenbourg 1959. — KELLY, D. H.: Visual responses to time-dependent stimuli. II. Single-channel model of the photic visual system. *J. opt. Soc. Amer.* 51, 747—754 (1961). — LOWENSTEIN, O.: Alternating contraction anisocoria. *Arch. Neurol. Psychiat.* (Chic.) 72, 742—757 (1954); — Pupillary reflex shapes and topical clinical diagnosis. *Neurology* (Minneapolis) 5, 631—644 (1955). — LOWENSTEIN, O., and I. LOE-

WENFELD: Electronic pupillography. *Arch. Ophthal.* 59, 352—363 (1958). — STARK, L.: Stability, oscillations, and noise in the human pupil servomechanism. *Proc. IRE* 47, 1925—1939 (1959). — STARK, L., H. VAN DER TWEELE, and J. REDHEAD: Pulse response of the pupil. *Acta physiol. pharmacol. neerl.* 11, 235—239 (1962). — STEGEMANN, J.: Über den Einfluß sinusförmiger Leuchtdichteänderungen auf die Pupillenweite. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 264, 113—122 (1957). — VARJÚ, D.: Der Einfluß sinusförmiger Leuchtdichteänderungen auf die mittlere Pupillenweite und auf die subjektive Helligkeit. *Kybernetik* 2, 33—43 (1964a); — Pupillenreaktionen auf sinusförmige Leuchtdichteänderungen (Der Einfluß der relativen Phasenlage auf die mittlere Pupillenweite bei binocularer Modulation der retinalen Beleuchtungsstärke). *Kybernetik* 2, 124—127 (1964b).

Dr. DEZSÖ VARJÚ
Max-Planck-Institut für Biologie
Abt. Reichardt
7400 Tübingen, Spemannstr. 38

Nervöse Wechselwirkung in der pupillomotorischen Bahn des Menschen

II. Ein mathematisches Modell zur quantitativen Beschreibung der Beziehungen zwischen den Reaktionen auf monoculare und binoculare Lichtreize

DEZSÖ VARJÚ

Max-Planck-Institut für Biologie, Tübingen, Abteilung Reichardt

Eingegangen am 21. Juli 1966

Summary. Comparison of the human pupillary responses to monocular and simultaneous binocular stimuli indicates that the signals evoked in both eyes by binocular stimulation first inhibit each other and then combine by addition. In this paper several possible inhibitory mechanisms are considered and a functional model is proposed which involves a shunting type non-recurrent lateral inhibition. Although the site of inhibitory interaction is not specified by the model, certain assumptions are made regarding the succession of neural events along the pupillomotor pathway. The postulated succession of transmitting stages is: nonlinear transformation, first order low-pass filter with time constant characteristic for the pupillary response, lateral inhibition, addition and second order low-pass filter with the same time constant as before. Besides predicting the experimental data this functional model resolves certain contradictions in the conclusions of different authors regarding the succession of nonlinear transformation and signal combination in the human pupillary system.

I. Einleitung

In einer ersten Mitteilung wurde die pupillomotorische Wirksamkeit simultaner binocularer Lichtreize besprochen. Experimente mit Lichtreizen sinusförmig modulierter Intensität ließen darauf schließen, daß die in beiden Retinae hervorgerufenen Signale während der Übertragung entlang der pupillomotorischen Bahn zuerst nichtlinear transformiert und danach zueinander addiert werden. Aufgrund dieser Vorstellung müßten simultane binoculare Lichtreize zweimal so starke Reaktionen verursachen, wie gleich starke monoculare Lichtreize. Diese Voraussage ließ sich experimentell jedoch nicht bestätigen. Sowohl die Reaktionen auf Lichtreize sinusförmig modulierter Intensität wie auch die Reaktionen auf kurze Lichtblitze haben übereinstimmend gezeigt, daß die pupillomotorische Wirksamkeit binocularer Lichtreize geringer ist als die zweifache Wirkung entsprechender monocularer Reize. Im Prinzip ließe sich dieser Befund durch die Annahme erklären, daß die von beiden Retinae ausgehenden Signalflüsse sich vor der Addition gegenseitig inhibieren. Deshalb soll untersucht werden, ob Inhibitionsmechanismen, die bereits im Nervensystem nachgewiesen bzw. als mögliche Vorgänge vorgeschlagen wurden, sich

auch auf das vorliegende Problem erfolgreich anwenden lassen.

Am bekanntesten ist die von HARTLINE und RATLIFF im optischen Nerv des Pfeilschwanzkrebse *Limulus* entdeckte lineare laterale nervöse Inhibition (s. z. B. HARTLINE et al., 1961; RATLIFF, 1966), deren theoretische Aspekte unter anderen von REICHARDT (1962), VARJÚ (1965) und FURMAN (1965) untersucht wurden. Vor kurzem ist von FURMAN (1965) auch ein multiplikativer Inhibitionsmechanismus mathematisch behandelt worden. Diese Art der Inhibition, die auch „shunting inhibition“ genannt wird, käme zustande, wenn ein Teil des durch erregende Synapsen an einem Neuron hervorgerufenen Depolarisationsstromes durch Erniedrigung des Membranwiderstandes in nicht erregbaren Gebieten der Zelle abgeleitet würde (vgl. auch IV. Abschnitt). Ein solcher Vorgang erscheint physiologisch nicht unplausibel, obwohl er direkt noch nicht nachgewiesen wurde.

Der Ursprung des inhibierenden Signals ist ein weiterer Aspekt inhibitorischer Wechselwirkungen. Werden die inhibierenden Signale in einer Nervenbahn von Zentren ausgesandt, die dem Ort, an dem Inhibition stattfindet, vorgeschaltet sind, so wird der Vorgang „non-recurrent“ oder Vorwärtsinhibition genannt. Werden sie jedoch vom Ausgang der Neuronen, an denen die Inhibition stattfindet, oder von nachgeschalteten Zentren zurückgeführt, so spricht man von „recurrent“ oder Rückwärtsinhibition. Auf wesentliche Unterschiede zwischen diesen beiden Arten von Inhibitionsmechanismen wurde mehrfach hingewiesen (VARJÚ, 1965; FURMAN, 1965 u. a. m.). Beide Möglichkeiten sollen im vorliegenden Fall in Betracht gezogen werden.

In den bisher durchgeführten Experimenten konnte nur die integrierte Aktivität einer größeren Anzahl paralleler Nervenfasern erfaßt werden, nicht aber die Erregung einzelner Nervenfasern. Alle pupillomotorischen Fasern, die z. B. aus dem linken Auge zur homolateralen prätectalen Area führen, müssen deshalb als ein einziger Informationskanal aufgefaßt werden, in