

# **Bibliotheca Ophthalmologica**

**Supplementa ad Ophthalmologica**

---

BASEL (Schweiz)

S. KARGER

NEW YORK

---

Separatum Fasc. 48

Printed in Switzerland

**Elektroretinographie / Electroretinography / Electrorétinographie**

Symposium 26.-27. Mai 1956 in Hamburg

Aus dem Nobelinstitut für Neurophysiologie, Karolinska Institutet, Stockholm 60  
(Direktor: Prof. Dr. R. Granit)

## **Möglichkeiten und Grenzen der Elektroretinographie**

Von RAGNAR GRANIT

Aus dem Nobelinstitut für Neurophysiologie, Karolinska Institutet, Stockholm 60  
(Direktor: Prof. Dr. R. Granit)

## Möglichkeiten und Grenzen der Elektoretinographie

Von RAGNAR GRANIT

Das Wort *Elektoretinographie* kann man natürlich im weitesten Sinn verwenden und darunter jede Analyse der elektrischen Reaktionen der Netzhaut verstehen. Dies ist nicht meine Absicht. Es wird im folgenden als Sammelname für Registrierungsmethoden benutzt, die sich mit dem sogenannten Elektoretinogramm im engeren Sinn befassen. Meine eigenen Beiträge zu diesem Gebiet sind schon zwanzig Jahre alt, und es scheint mir daher ein wenig unnatürlich, mich hier als Einführer unter Leuten zu befinden, von denen die meisten sich viel aktiver mit diesem Arbeitsgebiet beschäftigen, als es mir zurzeit möglich gewesen ist. Es hieße die lebenswürdige und freundliche Einladung der Leitung dieses Symposiums zu mißbrauchen, wenn ich nicht von vornherein es ganz klar machte, daß ich nur als alter Freund dieser Materie hier bin. Meine Netzhautarbeiten aus den letzten Jahren haben einige Spezialfragen der Netzhautneurologie behandelt, besonders die von *von Monakow, Ramón y Cajal* und *Dogiel* zuerst gestellte Frage nach der Bedeutung der rückläufigen oder zentrifugalen Fasern der Netzhaut.

Die meisten Teilnehmer dieses Symposiums sind Humanphysiologen, wenn sie retinographisch arbeiten. Was ist der besondere Vorzug dieses Ausgangspunktes? Selbstverständlich, daß das Untersuchungsergebnis Aufschlüsse gibt, aus denen entnommen werden

kann, daß die Untersuchten total Farbenblinde oder Nachtblinde sind, daß sie Skotome oder herabgesetzte Sehschärfe haben, daß die Flimmerfusionswerte niedrig liegen und daß eine ganze Reihe von Faktoren wie Adaptationszustand, Helligkeit und Umfeldbeleuchtung die Flimmerfusionswerte beeinflussen, um nur einige Beispiele zu nennen. Warum denn Elektroretinographie treiben? Sie haben ja diese sogenannten subjektiven Methoden und die schöne Erfindung von *Helmholtz*, das Ophthalmoskop.

Klinisch muß das Ziel sein, Differentialdiagnose und Prognose zu fördern, und wir wissen, daß das zum Teil auch verwirklicht wurde. Im Hinblick darauf müssen wir die Frage stellen, ob die heutige Elektroretinographie gut genug entwickelt ist, um das zu leisten, was sie leisten könnte. Weiter kann natürlich die Elektroretinographie wertvolle Beiträge zur Kenntnis der Netzhautphysiologie geben, besonders im Hinblick auf die Verwertung der Netzhautempfindungen. Sie haben es ja mit einem intelligenten Versuchsobjekt zu tun. Schließlich ist es ein wahres Bedürfnis des Ophthalmologen, sich auf objektive Methoden verlassen zu können und nicht nur von den Aussagen des Kranken abhängig zu sein. Einige Kommentare zu diesen Gesichtspunkten:

1945 entwickelte *Karpe* eine Standardisierung der Versuchsbedingungen, mit deren Hilfe eine klinische Elektroretinographie des Dunkelsehens begonnen werden konnte. Einige Elektroretinogrammtypen wurden sozusagen als Anhaltspunkte festgelegt und die Brauchbarkeit der Methode prinzipiell erwiesen. Es war notwendig und natürlich, mit der b-Welle zu beginnen. Wenn wir nun weiter gehen wollen, scheint es mir, als ob wir noch nicht genügend gute Kenntnisse hätten. Wir bedürfen systematischer Untersuchungen über Intensität und Expositionszeit, separat für Hell- und Dunkeladaptation, und besonders interessant sind die sehr hohen Intensitäten bei kurzen Expositionszeiten, wie sie *Cobb* und *Morton* (1952) und *Rendahl* (1952) benutzt haben. Und diese Versuche müssen durch Tierversuche ergänzt werden. Um solche Versuche nutzbar machen zu können, müssen auch die Humanphysiologen und Kliniker mit Zeitablenkung oder sogenannten Kippkreisen arbeiten, so daß sie denselben Verlauf schnell und langsam reproduzieren können; schnelle Zeitablenkung für die Analyse der großen a-Wellen und polyphasischen b-Wellen, langsame für das Studium der langsamen Phasen des Elektroretinogrammes. Im längeren Ablauf ist es wohl doch unmöglich, sich auf die schnellen

Einleitungsphasen allein zu beschränken. Im Elektroretinogramm sind mehrere langsame Prozesse vorhanden, und wichtig scheint es, auch die optimalen Bedingungen für das Erscheinen eines Aus-Effektes festlegen zu können.

Die neuen Arbeiten über Augenbewegungen (*Riggs* und seine Mitarbeiter, 1953; *Ditchburn* und *Ginsborg*, 1953; *Ditchburn*, 1955) haben gezeigt, daß bei festgehaltenem Blick die Gesichtseindrücke abgeschwächt werden, und wir nehmen jetzt an, daß die dynamischen Komponenten vom Sensorium integriert werden und wesentlich für das normale Sehen sind. Das Ende einer Lichtreizung ist daher ebenso wichtig wie der Anfang, mit dem die Ophthalmologen sich praktisch allein beschäftigt haben. Es wurde von *Dotd* (1951 a) gezeigt, daß lichtstarkes Flimmern den Aus-Effekt zum Vorschein bringt, und darin steckt wohl ein Weg zur Analyse der Dunkelentladung. Ein anderer Weg wäre, Doppelreize zu verwenden, wie sie von *Granit* und *Riddell* (1934) und von *Müller-Limmroth* und *W. Wirth* (1955) an dem Froschauge benutzt worden sind.

Eine Reihe von interessanten Arbeiten aus der letzten Zeit behandeln die sehr langsamen Komponenten des Elektroretinogrammes. Besonders *Noell* (1953) hat wichtige Beiträge zu diesen Fragestellungen geliefert. Wir wissen jetzt, daß wenigstens zwei langsame Potentiale in das Elektroretinogramm eingehen, eine positive Komponente, die, soviel man weiß, identisch mit der PI ist, und eine negative Komponente, die in direkter Fortsetzung der a-Welle folgt. Mit gewissem Recht kann man von vornherein vermuten, daß besonders metabolische Prozesse für die langsamen Komponenten wichtig sind, vielleicht auch vasomotorische. In den Tieraugen findet man ja, daß die c-Welle oder PI sehr charakteristisch mit Expositionszeit, Lichtstärke und Adaptationszustand variiert. Hohe Lichtstärke, Dunkeladaptation und genügend lange Expositionszeit scheinen für die c-Welle wichtig zu sein. Am Menschenauge wissen wir noch sehr wenig von der c-Welle (*Dotd*, 1951 b; *A. Wirth*, 1951). Wenn die Ophthalmologen das charakteristische Phänomen der vergrößerten oder supernormalen b-Welle beschreiben (*Karpe*, 1945; *Henkes*, 1954), so fragt man sich z. B., ob diese Abweichung vom Normalen vielleicht von einer besonders großen und frühen c-Welle abhängt. Falls dem so ist, so würde man erwarten, daß die pathologische Vergrößerung der b-Welle nicht mit sehr kurzen oder mit schwachen Lichtblitzen hervorträte. Davon weiß ich nichts, spreche auch keine Vermutung aus. Meine

Absicht ist nur, eine kritische Frage zu stellen, um die Grenzen unseres Wissens zu betonen. Es mangelt an systematischen Studien der c-Welle des Menschauges.

An einigen Augen, besonders an dem Auge des Hundes, sieht man sehr große, langsame, negative Ausschläge (*Piper*, 1911; *Parry*, *Tansley* und *Thomson*, 1953), die wahrscheinlich an den meisten Augen von der c-Welle überlagert sind. Solcher Art sind wohl auch die pathologischen negativen Komponenten von *Noell* (1953), die nach seiner Ansicht nur darum hervortreten, weil er die c-Welle mit Jodat entfernt hat. *Noell* scheint zu vermuten, daß diese langsamen negativen Ausschläge auch normalerweise vorhanden sind, für gewöhnlich aber von der c-Welle verdeckt werden. Wie ist denn, fragt man sich, der normale Gleichgewichtszustand zwischen langsamen negativen und positiven Komponenten des Menschauges? Ist die c-Welle möglicherweise klein, weil sie von einer großen negativen Komponente kompensiert wird, oder ist sie einfach schwach entwickelt? Solche Fragen muß man sich stellen, und die Antwort wird immer dieselbe sein, nämlich, daß es noch an systematischen Untersuchungen fehlt. Man stellt sie mit noch größerem Recht, wenn man sieht, daß einige Nyktalopen große negative Komponenten aufweisen, andere nicht (*Armington* und *Schwab*, 1954).

Sporadische Beobachtungen können solche Fragen nicht lösen. Die Apparatur muß plastisch aufgebaut werden, sowohl elektronisch als auch für die Variation des Lichtreizes in bezug auf Stärke und Expositionszeit. Es trifft heute wohl kaum noch zu, daß die Augenbewegungen nicht kontrolliert werden können. Jedenfalls läßt sich durch Automatisierung auf elektronischer Grundlage schnell eine große Menge von Elektroretinogrammen photographisch superponieren und dadurch das Zufällige ausmustern, und, wie betont wurde, man kann auch bei Änderung der Ablenkungszeit den Zeitmaßstab beliebig ausdehnen oder komprimieren. Besonders würde ich eine weitgehende Anwendung von superponierten Bildern empfehlen.

Wir wissen alle, daß das menschliche Elektroretinogramm unvollständig erforscht ist, wenn es sich um die Beschreibung der langsamen Phasen handelt. Anerkannt dürfte auch sein, daß die Bedingungen für das Auftreten guter Aus-Effekte sehr wenig untersucht sind. Aber auch die Initialphasen, die a- und b-Wellen, bedürfen weiterer Aufklärung. Mit den hochfrequenten Verstärkern sieht man doch sehr gut, daß das menschliche ERG b-Wellen ver-

schiedener Geschwindigkeit und Anstiegszeit enthält (siehe z. B. die ERG von *Cobb* und *Morton*, 1952). Wenn dies von *Motokawa* und *Mita* (1942) und von *Adrian* (1945) zuerst beobachtet wurde, kam es wahrscheinlich für viele Forscher als eine Überraschung. Doch war die Tatsache aus Froschexperimenten schon gut bekannt, da alle Prozesse sich im Kaltblüterauge langsamer abspielen und somit schon mit den alten, langsameren Instrumenten beobachtet werden konnten (siehe z. B. meine Zusammenfassung, 1947). Bekanntlich haben die Komponenten der b-Welle viel Interesse gefunden, und wir können eine Reihe von Arbeiten auf diesem Gebiete verzeichnen. Ich verweise auf spätere Untersuchungen von *Schubert* und *Bornschein* (1952), *Armington* (1952), *Armington* und *Thiede* (1954), *Riggs* (1954), *Auerbach* und *Burian* (1955).

Die erste schnelle b-Welle ist ziemlich sicher eine Zapfenerscheinung, vielleicht sogar nur von rotsensitiven Zapfen, nach den Untersuchungen von *Schubert* und *Bornschein* und *Armington* (1952) zu urteilen. Im Froschauge haben die japanischen Forscher *Goto* und *Toida* (*Goto* und *Toida*, 1954 a, b; *Toida* und *Goto*, 1954) die gut bekannten multiplen Wellen des Aus-Effektes analysiert und Komponenten verschiedener Farbenempfindlichkeit gefunden, deren Anstiegszeiten in der spektralen Ordnung Rot-Grün-Blau-Sehpurpur folgen. In den farbenempfindlichen Augen der Tauben und Hühner sieht man besonders klare Zerteilung der b-Wellen. Wahrscheinlich sind auch im Menschaugen mehrere Komponenten enthalten. Die Untersuchungen an menschlichen Augen mit Farbfiltern lassen sich allerdings schwer analysieren. Die benutzten Filter sind schmalbändig, nur über anderthalb logarithmischen Einheiten, während das Auge über einen Umfang von mehreren logarithmischen Einheiten verfügt. Starkes und reines Spektrallicht ist für eine befriedigende Analyse der Farbensensitivität der verschiedenen b-Wellen erforderlich.

Es fragt sich, mit welchen Methoden man diesen Problemen nachgehen soll. In erster Linie muß man, wie gesagt, starke Lichter verwenden, so daß es möglich wird, bei Helladaptation zu arbeiten. Für eine preliminäre Analyse von b-Wellen verschiedener Zapfen genügt es – wie bisher – Farbfilter zu benutzen, die das Licht in rote, grüne und blaue Strahlen zerlegen. Wenn nun das Auge helladaptiert ist und die Filter noch etwa dreißig bis sechzig Prozent des Reizlichtes entfernen, so versteht es sich von selbst, daß die ursprüngliche Energiequelle des Reizlichtes sehr stark sein muß, um

auch etwas für den Versuch übrigzulassen. Wie gesagt, muß die Präzisionsanalyse mit Spektrallicht ausgeführt werden.

In einer interessanten Untersuchung haben neuerdings *Ronchi* und *Grazi* (1956) im Optischen Institut zu Florenz gezeigt, daß es sich lohnen würde, auch die Anstiegszeit des Reizes zu variieren, d. h. das Licht einschleichen zu lassen, ganz wie seinerzeit *von Kries* als erster die Akkommodation im Nerven mit einschleichenden elektrischen Reizen systematisch bestimmte. Bei diesem Verfahren bleiben hauptsächlich langsam reagierende Komponenten übrig, wenn die Einschleichzeit verlängert wird. Die schnellen Komponenten fordern schnelleres Ansteigen des Reizlichtes. Auch für die Analyse der c-Welle wäre diese Methode besonders brauchbar.

Es ist wohl heute allgemein anerkannt, daß eine der wichtigsten Aufgaben der klinischen Elektroretinographie die Entwicklung einer Zapfenelektroretinographie ist. Die meisten bisher von mir erwähnten Gesichtspunkte haben auch diese Aufgabe stillschweigend im Gedächtnis gehalten. Vor etwa zwanzig Jahren versuchte ich eine Generalisierung zu machen, nach der die Augen sich in E- und I-Augen einteilen lassen (*Granit*, 1935), und benutzte für diese Verallgemeinerung besonders die Arbeiten von *Piper* (1905, 1911) zusammen mit eigenen Untersuchungen. Die Einteilung deckte sich gut mit Stäbchen- bzw. Zapfenaugen, und es schien mir besonders eindrucksvoll, daß das gemischte Froschauge, mit ungefähr der gleichen Zahl von beiden Sinneselementen, sich durch Helladaptation aus einem E-Auge in ein I-Auge verwandeln ließ (*Granit* und *Riddell*, 1934). Damals waren aber noch keine Zapfenaugen von Säugetieren analysiert, so daß eine Lücke in der Beweisführung vorlag. Diese ist nachher von *Bornschein* (1954) und *Arden* und *Tansley* (1955 a, b) mit den Zapfenaugen von Eichhörnchen ausgefüllt worden. Diese haben I-Augen, und somit können wir die ältere Einteilung fallenlassen und von Stäbchen- und Zapfenelektroretinogrammen sprechen. *Dodt* (1951 a) hatte schon vorher gezeigt, daß sich das Menschaugen wie das Froschaugen benimmt, indem es sich im Flimmerlicht bei starker Beleuchtung aus einem E-Auge in ein I-Auge umwandelt. Für die Ophthalmologen schließen diese Resultate eine direkte Empfehlung in sich, die Flimmermethode in der Analyse zu benutzen.

Die Flimmermethode hat auch eine gute Verankerung in der klassischen Psychophysik. Es wurde von *Porter* (1902) zuerst gezeigt, daß die Zunahme der Fusionsfrequenz mit dem Logarithmus der

Lichtintensität einer Kurve mit zwei Schenkeln folgt. Bei niedrigen Intensitäten steigt sie zuerst langsam. Bei etwa 0,1 Lux tritt eine Änderung ein, und die Kurve steigt steiler als vorher. Diese Beobachtung ist mehrmals bestätigt worden, und schon im Jahre 1903 gab *von Kries* die richtige Erklärung, indem er schloß, daß die beiden Schenkel der Kurve die Reaktionsgeschwindigkeiten der Stäbchen bzw. Zapfen ausdrückten. In einem Zapfenblinden fand er nur den Stäbchenanteil der Kurve, wie auch neuerdings von *Dodt* und *Wadensten* (1954) elektretinographisch bestätigt wurde.

Über die ältere elektretinographische Literatur habe ich in einer Zusammenfassung (*Granit*, 1947) berichtet. An Tieren haben wir eine Reihe von ziemlich vollständigen neuen Beobachtungen von *Enroth* (1952), *Dodt* und *A. Wirth* (1953) und *Dodt* und *Enroth* (1953). Tiere mit sehr wenigen Zapfen, wie das Meerschweinchen, haben kaum einen Zapfenschenkel ihrer elektretinographischen Flimmerfusionskurve, die überhaupt bei niedrigen Werten stecken bleibt. Die Katze, mit einer größeren Menge von Zapfen, hat zwei Schenkel, und die Knickung der Kurve ist bei etwa 500 Lux. Die Fusionsfrequenz bei den größten Intensitäten geht bis auf 70, ganz wie im Menschaugen. In dem von Zapfen dominierten Auge der Taube findet man gar nicht den Stäbchenanteil und auch nicht die Knickung, die den Übergang ins Zapfensehen bezeichnet. Die Kurve stellt eine homogene Funktion dar, und die maximale Fusionsfrequenz ist etwa 150 Lichtblitze pro Sekunde, somit höher als beim Menschen.

Es scheint daher, als ob Flimmerlicht bei hohen Lichtstärken einen natürlichen Weg zur Analyse des Zapfensehens darstellt, wenigstens als Übersichtsmethode. Dazu eignet sich gut die elektrische Resonanz, wie sie von *Granit* und *A. Wirth* (1953) und später unabhängig von *Henkes* (persönliche Mitteilung) entwickelt worden ist. Die Flimmerschwankungen des ERG kann man für jede beliebige Intermittenzfrequenz durch einen Verstärker messen, der für diese besondere Frequenz eingestellt ist. Der Verstärker hat somit eine wählbare Resonanz und reagiert nur auf die gewählte Flimmerfrequenz des Elektretinogrammes. Wenn man eine hohe Flimmerfrequenz benutzt, so gelangt man ins Gebiet des Zapfensehens, vorausgesetzt, daß die Lichtstärke hoch genug ist. Diese Methode hat den Vorteil, daß die Beschränkung der Verstärkung auf ein kleines Resonanzgebiet störende Frequenzen ausschließt, so daß man eine sehr hohe Sensitivität seines Verstärkers benutzen kann. In der Tat re-

agiert das Instrument auf elektroretinographische Ausschläge, die so schnell und klein sind, daß der Versuchsleiter sie nicht auf dem Kathodenstrahlschirm verfolgen kann.

Das Flimmern als psychophysische Methode ist ein gutes Beispiel für eine Methode, die öfters gewisse Schwierigkeiten verursacht. Manche Versuchspersonen können nicht angeben, wann das Flimmern aufhört. Eine Objektivierung durch das ERG ist daher besonders wertvoll. Dies ist natürlich nicht die einzige Situation, in der dem Augenarzt die Objektivierung durch das ERG nützt. Einige andere Beispiele verdienen erwähnt zu werden: (i) die Differenzierung zwischen Netzhautkrankheit und Sehbahn- oder Gehirnstörung ist an erster Stelle zu nennen; (ii) die supernormale b-Welle ist ein anderes Beispiel; (iii) der prognostische Wert des ERG bei *Ablatio retinae* und *Siderosis*, von *Karpe* (1945, 1948) mehrmals hervorgehoben; (iv) jede Analyse der Komponenten des ERG und ihrer Bedeutung; (v) die Elektroretinographie des Kinderauges (*Zetterström*, 1951, 1952, 1956).

Ich glaube ganz bestimmt, daß sich solche Beispiele vermehren lassen, sobald über das ERG des Menschen mehr bekannt wird. Wie wenig ist doch das ERG bisher ausgenutzt worden! Praktisch eigentlich nur die skotopische b-Welle! Und schon diese zeigt Veränderungen auf, die weder ophthalmoskopisch noch psychophysisch vorausgesagt werden konnten. Ist es nicht billig, zu vermuten, daß auch die Zapfenelektroretinographie und das Studium des Aus-Effektes, des Flimmerns und der langsamen Komponenten des Elektroretinogrammes etwas aufdecken wird? Und bei dieser Tagung werden wir von interessanten Versuchen mit dem Ruhepotential des Auges (*Heck* und *Papst*) hören.

Ich glaube auch, daß uns die elektroretinographische Analyse der Dunkeladaptation, besonders in Kombination mit Flimmern, wertvolle Resultate vermitteln kann. Nach den Versuchen von *Armington*, *Johnson* und *Riggs* (1952), *Bornschein* (1953) und *Best* (1953) wissen wir jetzt, daß sich Zapfen- und Stäbchen-a-Wellen voneinander unterscheiden lassen. Die verschiedenen, noch nicht besonders gut bekannten Zapfenkomponenten habe ich schon erwähnt. Man fragt sich, wie sich diese beim Flimmern im Hell- und Dunkelsehen verhalten. Wenn man z.B. mit einem dunkeladaptierten Auge bei einer Intermittenzfrequenz von etwa 25–30 Blitzen pro Sekunde beginnt, d.h. im kritischen Bezirk, wo die Stäbchen- und Zapfenfunktionen einander schneiden, was trifft dann ein, wenn man

mit Hilfe des Adaptationszustandes den Anteil von Stäbchen und Zapfen in der registrierten Aktivität verändert? Aus der Psychophysik wissen wir, daß sich die Fusionsfrequenz in diesem Fall nach Helladaptation steigern würde, und wahrscheinlich würde sich diese Veränderung auch im elektroretinographisch bestimmten Fusionswert spiegeln. Aber welche Veränderungen durchlaufen die verschiedenen schnellen Komponenten der a-, b- und d-Wellen, wenn sich der Adaptationszustand verändert? Wahrscheinlich hemmen die Stäbchen die Zapfen, so daß die Fusionsfrequenz bei Dunkeladaptation niedriger wird, wie man es im Froschauge so klar sieht (*Granit und Riddell, 1934; Dodt, 1952*). Mit den hochfrequenten Verstärkern und Kathodenstrahlen des heutigen Instrumentariums konnte man doch diese Veränderungen im Menschenauge genau studieren. Schnelle Zeitablenkung und Superposition würde zeigen, wie sich die Flimmerwellen verändern. Diese Funktionen, die mit der Reaktionsgeschwindigkeit zu tun haben, mißt man überhaupt nicht, wenn die Dunkeladaptation mit den üblichen Schwellenmethoden studiert wird.

Vor fünfundzwanzig Jahren versuchte ich einige Kliniker für die Flimmermethode zu interessieren; *Phillips (1933), Teräskeli (1934), Enroth und Werner (1936)*. Die Ergebnisse schienen mir interessant, aber die meisten Ophthalmologen meinten, daß die Methode zu große Anforderungen an die Patienten stelle und daher nicht praktisch verwertbar wäre. Jetzt ist dieser Einwurf nicht mehr stichhaltig. Es kann alles elektroretinographisch untersucht werden. Die erwähnten Veränderungen in der Reaktionsgeschwindigkeit der Netzhaut (*Granit, 1947*) sind typische Beispiele einer Art von Analyse, die eigentlich nur mit objektiven Methoden gut durchgeführt werden kann. Hoffentlich kommt diese Analyse bald zustande.

Hiermit habe ich eigentlich alle diejenigen Kommentare gegeben, die ich auf dem Herzen hatte. Es bleibt nur übrig, zu betonen, daß die Tierversuche nicht versäumt werden dürfen. Die meisten klar formulierten prinzipiellen Fragen lassen sich an Tierversuchen analysieren und die wirklich fundamentalen Fragen nur in dieser Weise. Einige andere Grundfragen habe ich neulich in einer Zusammenfassung (*Granit, 1955*) erörtert.

*Literaturverzeichnis*

- Adrian, E. D.*: J. Physiol. 104, 84, 1945.  
*Arden, G. B.*, et *K. Tansley*: J. Physiol. 127, 592, 1955a.  
*Arden, G. B.*, et *K. Tansley*: J. Physiol. 130, 225, 1955b.  
*Armington, J. C.*: J. opt. Soc. Amer. 42, 393, 1952.  
*Armington, J. C.*, *E. P. Johnson* und *L. A. Riggs*: J. Physiol. 118, 289, 1952.  
*Armington, J. C.*, und *G. J. Schwab*: Arch. Ophthal. 52, 725, 1954.  
*Armington, J. C.*, und *F. C. Thiede*: J. opt. Soc. Amer. 44, 779, 1954.  
*Auerbach, E.*, und *H. M. Burian*: Amer. J. Ophthal. 40, 42, 1955.  
*Best, W.*: Acta Ophthal. 31, 95, 1953.  
*Bornschein, H.*: Z. Biol. 105, 454, 1953.  
*Bornschein, H.*: Naturwissenschaften 41, 435, 1954.  
*Cobb, W.*, und *H. B. Morton*: EEG Clin. Neurophysiol. 4, 547, 1952.  
*Ditchburn, R. W.*: Opt. Acta 1, 171, 1955.  
*Ditchburn, R. W.*, und *B. L. Ginsborg*: J. Physiol. 119, 1, 1953.  
*Doty, E.*: Nature 168, 738, 1951a.  
*Doty, E.*: Graefes Arch. Ophthal. 151, 672, 1951b.  
*Doty, E.*: Graefes Arch. Ophthal. 153, 152, 1952.  
*Doty, E.*, und *Ch. Enroth*: Acta physiol. scand. 30, 375, 1953.  
*Doty, E.*, und *L. Wadensten*: Acta Ophthal. 32, 165, 1954.  
*Doty, E.*, und *A. Wirth*: Acta physiol. scand. 30, 80, 1953.  
*Enroth, Ch.*: Acta physiol. scand. 27, suppl. 100, 1952.  
*Enroth, E.*, und *S. Werner*: Acta Ophthal. 14, 320, 1936.  
*Goto, M.*, und *N. Toida*: Jap. J. Physiol. 4, 123, 1954a.  
*Goto, M.*, und *N. Toida*: Jap. J. Physiol. 4, 221, 1954b.  
*Granit, R.*: J. Physiol. 85, 421, 1935.  
*Granit, R.*: Sensory mechanisms of the retina. Oxford Univ. Press, London 23, 412, 1947.  
*Granit, R.*: Receptors and sensory perception. A discussion of aims, means, and results of electrophysiological research into the process of reception. Yale Univ. Press, New Haven 7, 369, 1955.  
*Granit, R.*, und *H. A. Riddell*: J. Physiol. 81, 1, 1934.  
*Granit, R.*, und *A. Wirth*: J. Physiol. 122, 386, 1953.  
*Henkes, H. E.*: Arch. Ophthal. 52, 30, 1954.  
*Karpe, G.*: Acta Ophthal. suppl. 24, 1945.  
*Karpe, G.*: Docum. ophthal. 2, 277, 1948.  
*Kries, J. v.*: Z. Psychol. Physiol. Sinnesorg. 32, 113, 1903.  
*Motokawa, K.*, und *T. Mita*: Tohoku J. exp. Med. 42, 114, 1942.  
*Müller-Limmroth, H. W.*, und *W. Wirth*: Z. Biol. 107, 444, 1955.  
*Noell, W. K.*: Studies on the electrophysiology and the metabolism of the retina. School of Aviation Medicine Report No. 1. Randolph Field, Texas, 1953.  
*Parry, H. B.*, *K. Tansley* und *L. C. Thomson*: J. Physiol. 120, 28, 1953.  
*Phillips, G.*: Brain 57, 646, 1933.  
*Piper, H.*: Arch. Anat. Physiol. Suppl. 133, 1905.  
*Piper, H.*: Arch. Anat. Physiol. 85, 1911.  
*Porter, T. C.*: Proc. roy. Soc. A 70, 313, 1902.  
*Rendahl, I.*: Nord. Med. 48, 1594, 1952.  
*Riggs, L. A.*: Amer. J. Ophthal. 38, 70, 1954.  
*Riggs, L. A.*, *F. Ratliff*, *J. C. Cornsweet* und *T. N. Cornsweet*: J. opt. Soc. Amer. 43, 495, 1953.  
*Ronchi, L.*, und *S. Grazi*: Technical Note N. 5 EOARDCTN. Istit. Nazion. Ott. Firenze, 1956.

- Schubert, G., und H. Bornschein:* Ophthalmologica, Basel 123, 396, 1952.  
*Teräskeli, H.:* Acta Soc. Med. «Duodecim» 19, 1, 1934.  
*Toida, N., und M. Goto:* Jap. J. Physiol 4, 260, 1954.  
*Wirth, A.:* Graefes Arch. Ophthal. 151, 662, 1951.  
*Zetterström, B.:* Acta Ophthal. 29, 295, 1951.  
*Zetterström, B.:* Acta Ophthal. 30, 405, 1952.  
*Zetterström, B.:* Studies on the postnatal development of the electroretinogram in newborn infants. Stockholm 1956.