

Experimente zur Form- und Größenwahrnehmung beim
Goldfisch (*Carassius auratus*) unter Verwendung von
Scheinkonturen und Größentäuschungen

Dissertation
Zur Erlangung des Grades
„Doktor der Naturwissenschaften“

Fachbereich Biologie
Institut für Zoologie III
der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz

vorgelegt von
Katja Wyzisk
geboren am 16.06.1974
in Darmstadt

Mainz, 29.06.2005

Tag der mündlichen Prüfung: 22.09.2005

Den Fanten

Gliederung

<u>1</u>	<u>Einleitung</u>	6
1.1	Allgemeines	6
1.2	Der Goldfisch (<i>Carassius auratus</i>)	6
1.3	Bisherige Untersuchungen zum Formensehen von Fischen	9
1.4	Mechanismen des Formensehens	11
1.5	Größenwahrnehmung	12
1.6	Wahrnehmungstäuschungen	13
1.6.1	Scheinkonturen	14
1.6.2	Größentäuschungen	17
1.7	Fragestellung	20
<u>2</u>	<u>Material und Methode</u>	23
2.1	Prinzip der Untersuchungsmethode	23
2.2	Versuchstiere	24
2.3	Versuchsaufbau	25
2.3.1	Ursprünglicher Versuchsaufbau	25
2.3.2	Neuer Versuchsaufbau	29
2.4	Dressur- und Testbilder	31
2.5	Versuchsdurchführung	34

2.6	Datenerfassung	36
2.6.1	Transfertest	36
2.6.2	Generalisation	37
2.6.3	Standardfehler	37
3	<u>Ergebnisse</u>	39
3.1	Kanizsa-Täuschung	39
3.1.1	Transfer- und Generalisationstests	40
3.1.2	Zusammenfassung der Ergebnisse	67
3.2	Scheinkonturen	70
3.2.1	Transfer- und Generalisationstests	72
3.2.2	Zusammenfassung der Ergebnisse	77
3.3	Müller-Lyer-Täuschung	79
3.3.1	Transfertests	81
3.3.2	Zusammenfassung der Ergebnisse	84
3.4	Größenunterscheidungsfähigkeit des Goldfisches bei horizontalen Linien	86
3.4.1	Transfertests	86
3.4.2	Zusammenfassung der Ergebnisse	88
3.5	Ponzo-Täuschung	89
3.5.1	Transfertests	91
3.5.2	Zusammenfassung der Ergebnisse	103

3.6	Ebbinghaus-Täuschung	106
3.6.1	Transfertests	107
3.6.2	Zusammenfassung der Ergebnisse	119
3.7	Größenunterscheidungsfähigkeit bei einer Kreisfigur	122
3.7.1	Transfertests	122
3.7.2	Zusammenfassung der Ergebnisse	132
<u>4</u>	<u>Diskussion</u>	124
4.1	Äußere Einflussfaktoren auf die Ergebnisse	124
4.2	Scheinkonturen	125
4.2.1	KANIZSA-Täuschung	125
4.2.2	Scheinkonturen	133
4.3	Größentäuschungen	134
4.3.1	MÜLLER-LYER-Täuschung	134
4.3.2	PONZO-Täuschung	137
4.3.3	EBBINGHAUS-Täuschung	139
4.4	Größenunterscheidungsfähigkeit	141
4.5	Ausblick	143
<u>5</u>	<u>Zusammenfassung</u>	144
<u>6</u>	<u>Literaturverzeichnis</u>	145
<u>7</u>	<u>Anhang</u>	153

1 Einleitung

1.1 Allgemeines

Die Wahrnehmung von Formen und Formen unterschiedlicher Größe spielt für viele höher entwickelte Tiere eine bedeutende Rolle. Sie dient der Orientierung, dem Ausweichen von Hindernissen, dem Auffinden von Beute und der Freund-Feind-Erkennung. Oftmals spielt sie auch eine wichtige Rolle bei Verhaltensweisen, die der Fortpflanzung dienen.

Teilaspekte des Formensehens bei Fischen wurden in der Vergangenheit bereits untersucht. So ist für einige Karpfenfische (Cypriniformes) bekannt, dass sie in der Lage sind, verschiedene Formen voneinander zu unterscheiden¹. Auch die Größenwahrnehmung war bereits Thema verschiedener Untersuchungen. So konnte für den Goldfisch Größenkonstanz nachgewiesen werden².

Im Zuge der Promotionsarbeit sollten verschiedene Scheinfiguren und optische Täuschungen genutzt werden, um weitere Aussagen über diese beiden Bereiche der Sehleistung beim Goldfisch treffen zu können.

1.2 Der Goldfisch (*Carassius auratus*)

Für diese Untersuchungen wurde der Goldfisch als Versuchstier ausgewählt. Dieser hat sich in der Vergangenheit schon vielfach als Versuchstier bewährt und ist ganz besonders für die Analyse des Sehsystems mit verhaltensphysiologischen und elektrophysiologischen Methoden geeignet. Dies begründet sich auf zwei Gegebenheiten. Zum einen ist durch frühere elektrophysiologische und neuroanatomische Untersuchungen der Aufbau der Retina von Karpfenfischen bereits sehr genau bekannt. Zum anderen ist der Goldfisch einerseits relativ problemlos zu halten und andererseits auf Grund seiner Domestikation wenig scheu und deshalb leicht zu dressieren.

¹ Sutherland, N.S. (1961). The Methods And Findings Of Experiments On The Visual Discrimination Of Shape By Animals. Cambridge.

² Douglas, R.H., Eva, J. & Guttridge, N. (1988). Size constancy in goldfish (*Carassius auratus*). *Behav Brain Res*, 30 (1), 37-42.

Der Goldfisch gehört zur Familie der Karpfenfische (Cyprinidae). Es handelt sich um eine Zuchtform der Silberkarausche (*Carassius auratus gibelio*), deren Zucht etwa ab dem Jahr 1000 in China stattfand. Die Wildform *Chi-yü* ist grau gefärbt und wird in China als Speisefisch genutzt³.

Innerhalb der Karpfenartigen gehört der Goldfisch zur Gattung der Karauschen (*Carassius*). Von den Karpfen unterscheiden sich die Karauschen durch das Fehlen von Barteln. Die Karauschen leben in stehenden und langsam fließenden Gewässern. Sie ernähren sich sowohl von pflanzlicher als auch von tierischer Kost, die sie größtenteils durch Gründeln am Boden aufnehmen. Man kann sie demnach zu den Allesfressern zählen. Zerteilt wird die Nahrung anschließend durch die nur einreihigen Schlundzähne. Goldfische sind anspruchslos und vertragen relativ große Temperaturschwankungen.

Der Goldfisch besitzt ein typisches Vertebratenaug mit inverser Retina. Auf Grund der hohen Brechkraft des Wassers ist die Linse kugelförmig. In Ruhe ist das Auge auf die Nähe fokussiert. Eine Akkomodation auf die Ferne erfolgt durch Verschieben der Linse in Richtung der Retina.

Die Retina wird nach außen durch das Pigmentepithel begrenzt. Die Pigmentepithelzellen absorbieren Licht und vermindern dadurch eventuell auftretendes Streulicht. Die Somata der Photorezeptoren liegen in der äußeren nukleären Schicht. Die Synapsen der Photorezeptoren treten in der äußeren plexiformen Schicht mit den Bipolar- und Horizontalzellen in Verbindung. Es folgt die innere nukleäre Schicht, welche die Zellkörper der Bipolar-, Horizontal- und Amakrinzellen enthält. In der inneren plexiformen Schicht treten die Synapsen der Bipolarzellen mit den Amakrinzellen und den Ganglienzellen in Kontakt. Die Retina wird nach innen durch die Ganglienzellschicht abgeschlossen, deren Axone den *Nervus opticus* bilden. Eine genauere Übersicht gibt WAGNER⁴.

Es kommen zwei Arten von Photorezeptoren vor, deren Funktionen sich nach der Duplizitätstheorie unterscheiden: Die „farbentüchtigen“ Zapfen (photopisches Sehen) mit dem höheren räumlichen Auflösungsvermögen und die lichtempfindlicheren Stäbchen (skotopisches Sehen)⁵. Die Erregung der Photorezeptoren wird über

³ Hervey, G.F. & Hems, J. (1981). *The Goldfish*. London Boston: Faber and Faber.

⁴ Wagner, H.-J. (1990). Retinal structure of fishes. In: R. Douglas, & M. Djamgoz (Eds.), *The visual system of fish*. London: Chapman & Hall.

⁵ von Campenhausen, C. (1993). *Die Sinne des Menschen*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

Bipolarzellen zu den Ganglienzellen weitergeleitet. Zusätzlich gibt es Quervernetzungen zwischen den Photorezeptoren und den Bipolarzellen über die Horizontalzellen; außerdem solche zwischen Ganglienzellen und Bipolarzellen über die Amakrinzellen.

Bei den Knochenfischen kreuzen sich die Sehbahnen der beiden Augen im *Chiasma opticum* vollständig⁶.

Der Goldfisch besitzt ein fünfgeteiltes Wirbeltiergehirn. Es besteht aus dem Telencephalon mit dem *Tractus olfactorius* und dem *Bulbus olfactorius*, dem Diencephalon, dem Mesencephalon, dem Metencephalon mit dem Cerebellum und dem Myelencephalon. Das *Tectum opticum* befindet sich im Mesencephalon und dient der Verarbeitung visueller Reize. Dort endet auch der *Nervus opticus*. Das *Tectum opticum* ist retinotop organisiert⁷.

Der Goldfisch besitzt ein tetrachromatisches Farbsehen, das auf vier Zapfentypen basiert⁸. Die Maxima der Absorptionsspektren der vier Zapfentypen liegen bei 356 nm, bei 447 ± 7.7 nm, 537 ± 4.7 nm und 623 ± 6.9 nm⁹. Die Zapfentypen unterscheiden sich nicht nur in ihren Photopigmenten, sondern auch in ihrer Morphologie. STELL und HAROSI¹⁰ entdeckten sechs unterschiedliche Zapfentypen: lange rot-sensitive Doppelzapfen, kurze grün-sensitive Doppelzapfen, lange rot- oder grün-sensitive Einzelzapfen, kurze blau-sensitive Einzelzapfen und zwei Typen von sehr kurzen Einzelzapfen. Dabei sind die sehr kurzen Einzelzapfen UV-empfindlich, wie erstmals bei einem japanischen Karpfenfisch (*Tribolodon hakonensis*) gezeigt wurde¹¹.

Frühere Untersuchungen zeigten, dass der Goldfisch Farbe und Helligkeit getrennt voneinander verarbeitet¹². So wählen Goldfische abhängig von der Dressursituation Testfelder entweder nach ihrer Farbe, oder nach ihrer Helligkeit aus. Dabei werden

⁶ Yeo, C.H. & Savage, G.E. (1975). The tectal commissure and interocular transfer of a shape discrimination in the goldfish. *Exp Neurol*, 49 (1 Pt 1), 291-298.

⁷ Vanegas, H. & Ito, H. (1983). Morphological aspects of the teleostean visual system: a review. *Brain Res*, 287 (2), 117-137.

⁸ Neumeyer, C. (1992). Tetrachromatic color vision in goldfish: evidence from color mixture experiments. *Journal of comparative Physiology A*, 171, 639-649.

⁹ Palacios, A.G., Varela, F.J., Srivastava, R. & Goldsmith, T.H. (1998). Spectral sensitivity of cones in the goldfish, *Carassius auratus*. *Vision Res*, 38 (14), 2135-2146.

¹⁰ Stell, W.K. & Harosi, F.I. (1976). Cone structure and visual pigment content in the retina of the goldfish. *Ibid.* 16 (6), 647-657.

¹¹ Harosi, F.I. & Hashimoto, Y. (1983). Ultraviolet visual pigment in a vertebrate: a tetrachromatic cone system in the dace. *Science*, 222 (4627), 1021-1023.

¹² Neumeyer, C., Wietsma, J.J. & Spekreijse, H. (1991). Separate processing of "color" and "brightness" in goldfish. *Vision Res*, 31 (3), 537-549.

die Informationen des L-Zapfens in zwei getrennt voneinander arbeitende Kanäle eingespeist.

Das räumliche Auflösungsvermögen des Goldfisches weist Eigenschaften des Farbensehens auf, während das Bewegungssehen „farbenblind“ ist¹³.

1.3 Bisherige Untersuchungen zum Formensehen von Fischen

Zum gegenwärtigen Zeitpunkt ist das Formensehen bei Fischen vor allem hinsichtlich der Unterscheidbarkeit verschiedener Formen erforscht. So wurden einige Messreihen durchgeführt, die zeigten, dass Fische zu der Unterscheidung verschiedener Formen in der Lage sind¹⁴. Dazu wurden Dressurversuche mit unterschiedlichen Fischarten durchgeführt. SCHALLER¹⁵ hat Elritzen (*Phoxinus laevis*) auf die Unterscheidung der Formen Kreis und Dreieck sowie Stern und Rechteck dressiert. MEESTERS¹⁶ trainierte Elritzen, Sonnenfische (*Xenotis megalotis*) und Stichlinge (*Gasterosteus aculeatus*) mit Erfolg darauf, die Formen Dreieck, Quadrat, Raute, Kreis sowie Kreuz zu differenzieren. Eine Zusammenfassung weiterer Dressurversuche gibt SUTHERLAND¹⁷.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass Fische ein optisches Formenunterscheidungsvermögen besitzen. In weiteren Experimenten wurde untersucht, auf welchen Faktoren dieses Unterscheidungsvermögen beruht. HERTER¹⁸ führte Dressurversuche mit Gründlingen (*Gobio gobio*) durch, bei denen sie Dreiecke unterschiedlicher Ausrichtung auseinanderhalten mussten. So erfolgte die Dressur auf ein Dreieck mit nach oben weisender Spitze gegen ein Dreieck, das an der Oberseite eine gerade Linie aufwies. Wurden diese beiden Figuren gedreht, so

¹³ Neumeyer, C. (2003). Wavelength dependence of visual acuity in goldfish. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 189 (11), 811-821; Schaerer, S. & Neumeyer, C. (1996). Motion detection in goldfish investigated with the optomotor response is "color blind". *Vision Res*, 36 (24), 4025-4034.

¹⁴ Fischer, P. (1940). Untersuchungen über das Formensehen der Elritze (*Phoxinus laevis*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 4 (2), 219-233.

¹⁵ Schaller, A. (1926). Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an Wasserkäfern und Fischen. *Zeitschrift für vergleichende Psychologie*, 4, 370-464.

¹⁶ Meesters, A. (1940). Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 4, 84-148.

¹⁷ Sutherland, N.S. (1961). The Methods And Findings Of Experiments On The Visual Discrimination Of Shape By Animals. Cambridge.

¹⁸ Herter, K. (1929). Dressurversuche an Fischen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 10, 688-711.

richteten sich die Versuchstiere immer nach der Lage von Ecken oder Kanten im Raum. Diese Ergebnisse konnten mit verschiedenen Formen wiederholt werden.

Die Fische verloren ihr Unterscheidungsvermögen auch dann nicht, wenn ihnen nur Teile der Figuren, z.B. die Spitze eines Dreieckes, präsentiert wurden. Wurden Fische auf die Unterscheidung zweier Winkel dressiert, konnten sie diese auch dann noch diskriminieren, wenn sie nur jeweils ein Element dieses Winkels (eine Linie) zur Verfügung hatten¹⁹.

Diese Versuche zeigten, dass Fische Figuren nicht wie der Mensch als „Dreieck“ oder „Quadrat“ erlernten, sondern sich vielmehr an Hand spezieller Teile der Figuren orientieren. Wichtig für das Formenunterscheidungsvermögen der Fische scheinen vor allem die begrenzenden Linien an den oberen und unteren Kanten der Figuren zu sein. Diese Annahmen konnten durch Versuche mit Formen gestützt werden, bei denen entweder nur die obere oder die untere Hälfte der Figuren präsentiert wurden, wobei die Fische ihr Unterscheidungsvermögen nicht verloren²⁰. Einen Überblick über weitere Versuche geben NORTHMORE, VOLKMANN und YAGER²¹.

Weitere Versuche haben ergeben, dass Fische in der Lage sind horizontale von vertikalen Mustern zu unterscheiden²² und Konturen von Figuren zu erkennen²³. Diese Verarbeitung könnte in orientierungsspezifischen Zellen stattfinden, ähnlich den einfachen, komplexen und hyperkomplexen Zellen beim Menschen. So wurden beim Zebrafärblich (*Danio rerio*) vier unterschiedliche Typen tectaler Neurone festgestellt, die charakteristische Antworten auf verschiedene visuelle Reize zeigen, z.B. Bewegungsreize, Reize unterschiedlicher Größe und Reize unterschiedlicher Orientierung²⁴.

Da Fische in der Lage sind, die Krümmung von Formen wahrzunehmen, benötigen sie Zellen, welche nicht nur eine Aussage über die Orientierung, sondern auch über Orientierungsänderungen über die Länge der Form machen können.

¹⁹ Glezer, V.D., Leushina, L.I., Nevskaya, A.A. & Prazdnikova, N.V. (1974). Studies on visual pattern recognition in man and animals. *Vision Res*, 14 (7), 555-583.

²⁰ Schulte, A. (1957). Transfer- und Transpositionsversuche mit monokular dressierten Fischen. *Zeitschrift für vergleichende Psychologie*, 39, 432-476.

²¹ Northmore, D., Volkmann, F.C. & Yager, D. (1978). Vision in Fishes: Color and Pattern. In: D.I. Mostofsky (Ed.) *Behaviour of fish and other aquatic animals*. New York: Academic Press.

²² Herter, K. (1953). Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Berlin: Akademie Verlag.

²³ Meesters, A. (1940). Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 4, 84-148.

²⁴ Sajovic, P. & Levinthal, C. (1982a). Visual cells of zebrafish optic tectum: mapping with small spots. *Neuroscience*, 7 (10), 2407-2426.; Sajovic, P. & Levinthal, C. (1982b). Visual response properties of zebrafish tectal cells. *Neuroscience*, 7 (10), 2427-2440.

1.4 Mechanismen des Formensehens

Die Grundlagen für das Formensehen bei Fischen sind nicht genau bekannt. Es wäre jedoch denkbar, dass es im Gehirn der Fische ähnliche Strukturen wie bei höheren Wirbeltieren gibt und dass diese eine entsprechende Funktionsweise haben.

Das Formensehen beim Menschen beruht auf verschiedenen Arten der Verarbeitung. So gibt es für unterschiedliche Teilaspekte des Formensehens wie der Orientierung von Kanten, der Detektion ihrer Länge und Position parallele Verarbeitungswege. Erst nach dieser getrennten Verarbeitung werden die gewonnenen Informationen wieder miteinander verbunden und interpretiert. Als besonders wichtig für die Formwahrnehmung haben sich die Detektion von Kanten, die Enden von Konturen und Verzweigungspunkte erwiesen. Bei Konturen handelt es sich um Stellen im retinalen Bild, an denen sich die Intensität oder die Zusammensetzung der Wellenlängen abrupt ändert. Die besondere Rolle der Kantendetektion bei der Erkennung von Formen beruht darauf, dass sie eine besonders hohe Informationsdichte aufweisen²⁵.

Für die Verarbeitung von Farbe, Form und Bewegung gibt es im visuellen System des Menschen drei getrennte Verarbeitungswege. Die Aufteilung in die drei Verarbeitungswege beginnt bereits in der Retina. Die Bewegungs- und Tiefenwahrnehmung erfolgt über das magnozelluläre System, das die Information von der Retina über das *Corpus geniculatum laterale* (LGN), V1 und V2 in den medialen temporalen Cortex leitet. Die Formwahrnehmung dagegen erfolgt über das parvozelluläre System. Die Axone gelangen vom LGN zu Interblobs (Bereiche, die sich mittels Cytochrom-c-Oxidase nur schwach anfärben lassen) in V1 und von dort über V2 und V4 zum inferior-temporalen Cortex²⁶. Auch die Farbwahrnehmung erfolgt über das parvozelluläre System. Die Axone projizieren jedoch in die Blob-Regionen von V1. Von dort gelangen sie über die dünnen Streifen in V2 nach V4.

Im visuellen Cortex gibt es drei Zelltypen, die spezifisch auf Orientierung reagieren. Das Wissen über diese Zelltypen geht auf die Arbeiten von DAVID HUBEL und TORSTEN WIESEL zurück, die die drei Typen von Zellen und ihre Arbeitsweise erstmals beschrieben. Die erste Zellstruktur, die „einfachen Zellen“, können Hell-Dunkel-Informationen liefern und reagieren jeweils nur auf Linien einer speziellen

²⁵ Mallot, H.A. (2000). Sehen und die Verarbeitung visueller Information. Eine Einführung. *Computational Intelligence*, Braunschweig: Friedr. Vieweg & Sohn Verlag.

²⁶ Dudel, J., Menzel, R. & Schmidt, R.F. (2001). Neurowissenschaft. Vom Molekül zur Kognition. Berlin: Springer.

Orientierung. Um optimal aktiviert zu werden, benötigen sie nicht nur Linien einer bestimmten Orientierung, sondern diese müssen zudem eine bestimmte Breite und eine bestimmte Lage im Gesichtsfeld besitzen. Der zweite Zelltyp, die Komplexzellen, reagiert ebenfalls auf die Hell-Dunkel-Grenze von Linien einer bestimmten Orientierung. Dabei ist die Lage der Linien im Gesichtsfeld jedoch nicht von Bedeutung²⁷. Die dritte Zellstruktur, die Hyperkomplexzellen, sind in der Lage, die Länge der verschiedenen orientierten Linien zu detektieren²⁸.

Der primäre visuelle Cortex ist in Säulen und Schichten organisiert. Eine Hyperkolumne dient der Analyse eines Punktes auf der Retina²⁹. Jede Hyperkolumne setzt sich aus einem Satz Orientierungssäulen, je einer Augendominanzsäule für jedes Auge und mehreren Blobs, die der Farberkennung dienen, zusammen. Orientierungssäulen enthalten einfache, komplexe und endinhibierte Zellen mit derselben Orientierungspräferenz. Benachbarte Säulen haben ähnliche, aber leicht unterschiedliche Orientierungen. Die Zellen einer Orientierungssäule besitzen zudem die gleichen rezeptiven Felder. Die Augendominanzsäulen umfassen alternierend Neurone, die optimal auf die Eingänge je eines Auges reagieren. Sie liegen abwechselnd für beide Augen nebeneinander.

Die Ergebnisse der beschriebenen Verhaltensexperimente mit verschiedenen Fischarten lassen vermuten, dass es beim Fisch ähnliche Zellstrukturen gibt, auch wenn dem Gehirn der Fische ein visueller Cortex fehlt.

1.5 Größenwahrnehmung

Die Größenwahrnehmung von Objekten hängt von dem Sehwinkel ab, unter dem sie gesehen werden. Ist der Sehwinkel groß, so ist auch das retinale Bild groß. Obwohl der Sehwinkel, unter dem ein Objekt erscheint, vom Abstand zum Auge abhängt, nimmt man unter normalen Umständen Objekte immer in ihrer richtigen Größe wahr. Dies beruht auf einer Konstanzleistung, der Größenkonstanz.

Konstanzleistungen sind Erscheinungen, bei denen veränderte Abbildungsverhältnisse nicht zu einer veränderten Wahrnehmung führen. Bei der

²⁷ Nicholls, J.G., Martin, A.R. & Wallace, B.G. (1995). Vom Neuron zum Gehirn. Zum Verständnis der zellulären und molekularen Funktionen des Nervensystems. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.

²⁸ Spillmann, L. & Werner, J.S. (1990). Visuell Perception. The Neurophysiological Foundations. San Diego: Academic Press.

²⁹ Shepherd, G.M. (1993). Neurobiologie. Berlin: Springer Verlag.

Größenkonstanz wird ein Gegenstand unabhängig von seiner Lage im Raum als gleich groß wahrgenommen, obwohl sich die Größe des Netzhautbildes mit der Entfernung des Objektes verändert. Weiter entfernte Objekte werden auf der Netzhaut kleiner abgebildet, als gleich große, nähere Objekte. So führen ein kleines nahes Objekt und ein größeres, weiter entferntes Objekt zu einem gleich großen Netzhautbild. Daher wird zur Größenbestimmung zusätzlich die Information über die wahrgenommene Entfernung des Objektes genutzt. Die Werte Netzhautbild und Entfernung verhalten sich dabei reziprok zueinander. Voraussetzung für das Vorhandensein der Größenkonstanz ist demnach die Fähigkeit zur unabhängigen Entfernungsschätzung. Für den Goldfisch ist diese Konstanzleistung bereits nachgewiesen worden³⁰.

Neben dem Sehwinkel muss zur Größenbestimmung auch der Abstand des Objektes zum Auge bekannt sein. Dabei gilt, dass die wahrgenommene Größe vom Produkt des Sehwinkels und der geschätzten Entfernung abhängt (EMMERTSches Gesetz). So können Fehlinterpretationen über den tatsächlichen Abstand eines Objektes leicht zu Täuschungen über dessen Größe führen³¹.

Im Rahmen dieser Promotionsarbeit sollte unter Verwendung von optischen Täuschungen die Größenwahrnehmung beim Goldfisch untersucht werden. So stellt sich die Frage, ob Fische zur Größenbestimmung von Objekten Gegenstände aus dessen Umgebung mit einbeziehen, oder ob diese Bestimmung unabhängig von der Umgebung erfolgt. Zudem sollte die minimale Größendifferenz ermittelt werden, die benötigt wird, um zwei unterschiedlich große Objekte als verschieden groß wahrzunehmen. Diese Frage wurde mit zwei unterschiedlichen Formen untersucht: zum einen wurden unterschiedlich große Kreise verwendet, zum anderen zwei verschieden lange, horizontale Linien.

1.6 Wahrnehmungstäuschungen

Bei einer optischen Täuschung handelt es sich um eine bildliche Darstellung, die in der Wahrnehmung einen veränderten Eindruck der objektiv messbaren Gegebenheiten erzeugt.

³⁰ Douglas, R.H., Eva, J. & Guttridge, N. (1988). Size constancy in goldfish (*Carassius auratus*). *Behav Brain Res*, 30 (1), 37-42.

³¹ Goldstein, E.B. (2002). *Wahrnehmungspsychologie*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.

Optische Täuschungen können wertvolle Hinweise über die Verarbeitung von Sinnesreizen im Gehirn und die neuronalen Grundlagen des Formensehens liefern. Sie verdeutlichen zudem, wie das Gehirn versucht, die sensorische Information, die es erhält, sinnvoll zu interpretieren. Illusionen stellen oftmals einen Grenzbereich dessen dar, was das Sehsystem zu leisten in der Lage ist und konnten in der Vergangenheit zu ersten theoretischen Ansätzen zum Verständnis neuronaler Verarbeitungsvorgänge führen³².

1.6.1 Scheinkonturen

Bei Scheinkonturen handelt es sich um eine Wahrnehmungstäuschung. Erstmals beschrieben wurden sie von SCHUMANN³³ in seiner Arbeit über die Gesichtswahrnehmung. Bei Scheinkonturen werden visuelle Konturen wahrgenommen, die keine physikalische Ursache haben. Zugrunde liegt eine mehrdeutige Situation, die vom Gehirn falsch interpretiert wird.

Von besonderer Bedeutung sind Scheinkonturen wie die von GAETANO KANIZSA³⁴ beschriebenen Figuren (Abb. 1.1).

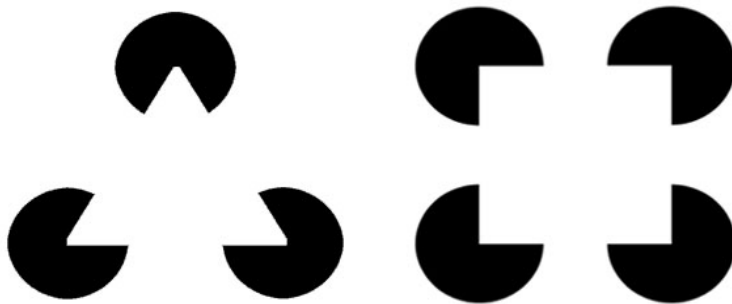


Abb. 1.1: KANIZSA-Dreieck und KANIZSA-Quadrat

Bei der KANIZSA-Täuschung nimmt man ein weißes Dreieck oder Quadrat wahr, das heller erscheint als der weiße Hintergrund. Die Theorie der modalen Vervollständigung erklärt die Wahrnehmung der Scheinkontur damit, dass man ein

³² Eagleman, D.M. (2001). Visual illusions and neurobiology. *Nat Rev Neurosci*, 2 (12), 920-926.

³³ Schumann, F. (1900). Beiträge zur Analyse der Gesichtswahrnehmungen. *Zeitschrift für Psychologie*, 23, 1-32.

³⁴ in Petry, S. & Meyer, G.E. (1987). *The Perception of Illusory Contours*. New York: Springer Verlag.

weißes Dreieck als vor drei schwarzen Kreisen liegend betrachtet. Diese Erklärung schließt ein Entstehen der Täuschung auf Ebene der Retina aus³⁵.

Die Wahrnehmung von Scheinkonturen wurde außer bei Affen auch bei weiteren Tierarten belegt. Bei Katzen ist die Wahrnehmung von einfachen Scheinkonturen wie in Abbildung 1.2 gezeigt³⁶ und von KANIZSA-Figuren nachgewiesen worden³⁷. Auch bei Bienen konnte dokumentiert werden, dass sie diese beiden Typen von Scheinkonturen erkennen können³⁸.

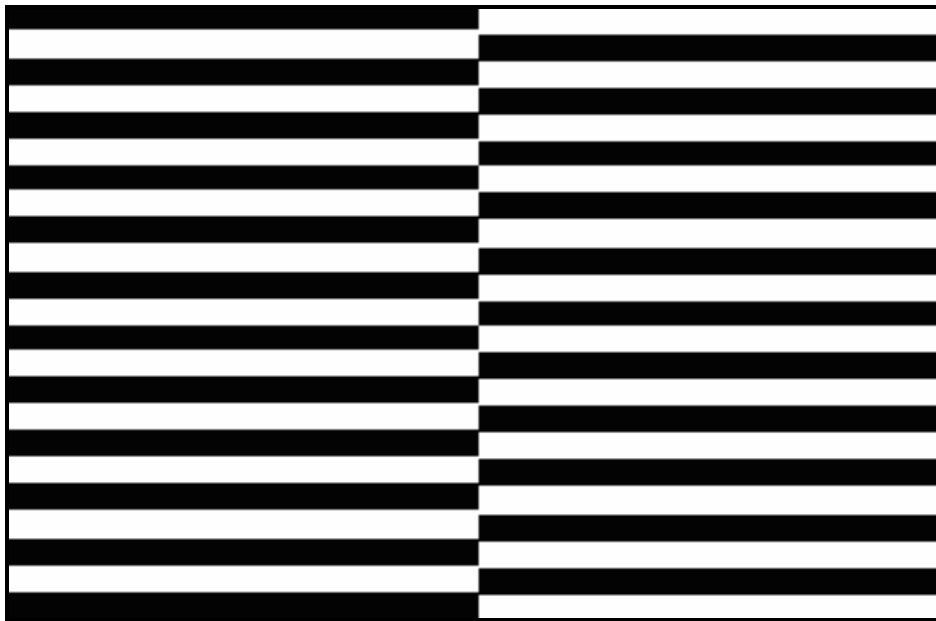


Abb. 1.2: Darstellung einer Scheinkontur. Es konnten Zellen im visuellen Cortex nachgewiesen werden, die auf diese Scheinkontur mit demselben Antwortverhalten reagieren wie auf reelle Balken. Entscheidend für das Antwortverhalten ist vor allem die Anzahl der Linien des Musters.

³⁵ Gregory, R.L. (1972). Cognitive contours. *Nature*, 238 (5358), 51-52.

³⁶ Bravo, M., Blake, R. & Morrison, S. (1988). Cats see subjective contours. *Vision Res*, 28 (8), 861-865; De Weerd, P., Vandenbussche, E., De Bruyn, B. & Orban, G.A. (1990). Illusory contour orientation discrimination in the cat. *Behav Brain Res*, 39 (1), 1-17.

³⁷ Bravo, M., Blake, R. & Morrison, S. (1988). Cats see subjective contours. *Vision Res*, 28 (8), 861-865.

³⁸ Horridge, A., Zhang, S. & O'Carroll, D. (1992). Insect perception of illusory contours. *Phil. Trans. Royal Society London B*, 337, 59-64; Nieder, A. (2002). Seeing more than meets the eye: processing of illusory contours in animals. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 188 (4), 249-260.

Eulen sind in der Lage Scheinkonturen wie sie Abbildung 1.3 zeigt wahrzunehmen³⁹. Wie beim Rhesusaffen wurden auch bei Katzen Nervenzellen in peripheren Arealen des visuellen Sehsystems nachgewiesen, die auf Scheinkonturen reagieren. Bei Eulen detektieren Zellen im visuellen Wulst Scheinkonturen. Bei Insekten ist bisher nur bei einer Zelle in der optischen Lobula einer Libelle der Gattung *Hemicordulia tau* gezeigt worden, dass diese auf Scheinkonturen mit einem Antwortverhalten reagiert.

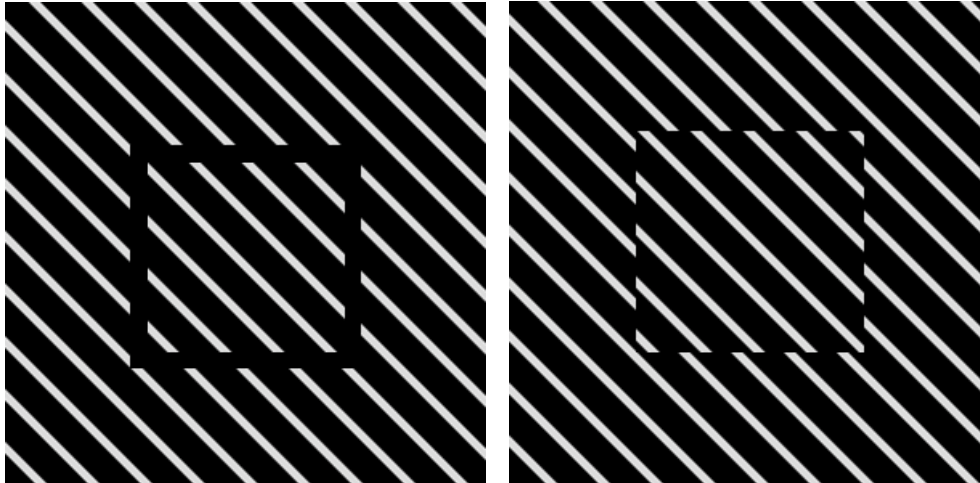


Abb. 1.3: Scheinkonturen nach NIEDER UND WAGNER

Für die Wahrnehmung von Scheinkonturen wie in Abbildung 1.2 dargestellt, gibt es eine Vielzahl an Erklärungen.

VON DER HEYDT, PETERHANS und BAUMGARTNER⁴⁰ konnten bei Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) Zellen in V2 des visuellen Cortex nachweisen, die auf Scheinkonturen mit demselben Antwortverhalten reagieren wie auf reale Konturen. Spätere Untersuchungen haben gezeigt, dass auch Zellen in V1 auf diese Scheinkonturen antworten⁴¹.

Es kann daher darauf geschlossen werden, dass die Wahrnehmung von Scheinkonturen kein Artefakt, sondern vielmehr eine fundamentale Leistung des

³⁹ Nieder, A. & Wagner, H. (1999). Perception and neuronal coding of subjective contours in the owl. *Nat Neurosci*, 2 (7), 660-663; Nieder, A. & Wagner, H. (2001). Hierarchical processing of horizontal disparity information in the visual forebrain of behaving owls. *J Neurosci*, 21 (12), 4514-4522.

⁴⁰ von der Heydt, R., Peterhans, E. & Baumgartner, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses. *Science*, 224 (4654), 1260-1262.

⁴¹ Groszof, D.H., Shapley, R.M. & Hawken, M.J. (1993). Macaque V1 neurons can signal 'illusory' contours. *Nature*, 365 (6446), 550-552; Lee, T.S. & Nguyen, M. (2001). Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 98 (4), 1907-1911.

Sehprozesses darstellt. Ihre Bedeutung könnte in einem enttarnenden Effekt von Beutetieren liegen oder darin, Lücken in unvollständigen Abbildungen „aufzufüllen“⁴². Im Rahmen der Promotionsarbeit sollten Scheinkonturen dazu genutzt werden, um Rückschlüsse auf die Erkennung von Formen beim Goldfisch zu ziehen. Wäre der Goldfisch in der Lage Scheinkonturen wahrzunehmen, müsste er Zellen besitzen, die in ihrer Funktion den Zellen in V1 und V2 des visuellen Cortex' beim Affen und beim Menschen oder denen im visuellen Wulst der Eulen entsprechen. Untersucht wurden dazu die Scheinkonturen nach KANIZSA (Abb. 1.1) und die bei den Eulen getesteten Scheinfiguren (Abb. 1.2)

1.6.2 Größentäuschungen

In der Promotionsarbeit wurden die drei Größentäuschungen nach MÜLLER-LYER, PONZO und EBBINGHAUS auf ihre Wahrnehmbarkeit durch den Goldfisch untersucht.

FRANZ CARL MÜLLER-LYER⁴³ hat eine optische Täuschung beschrieben, bei der zwei gleich lange Linien unterschiedlich lang erscheinen, je nach dem, ob die Flügel an ihren beiden Enden nach innen oder außen weisen (Abb. 1.5).

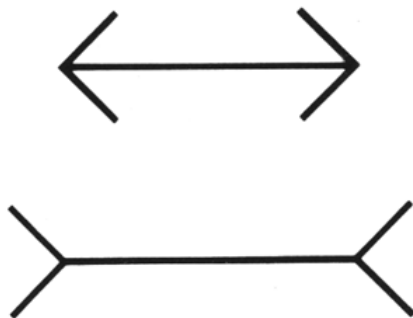


Abb. 1.5: Darstellung der Täuschung nach MÜLLER-LYER. Die untere Linie erscheint dem menschlichen Betrachter länger als die obere Linie mit nach innen weisenden Flügeln. Beide Linien weisen jedoch die gleiche Länge auf.

⁴² Nieder, A. (2002). Seeing more than meets the eye: processing of illusory contours in animals. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 188 (4), 249-260.

⁴³ Müller-Lyer, F.C. (1896). Zur Lehre von den optischen Täuschungen. Über Kontrast und Konfluxion. *Zeitschrift für Psychologie*, 9, 1-16.

Die MÜLLER-LYER-Täuschung wird oft als perspektivische Täuschung beschrieben. Sind die mittleren Linien vertikal ausgerichtet, so kann die Linie mit nach außen weisenden Flügeln als zweidimensionale Abbildung der Ecke eines Innenraums erscheinen. Die oberen Flügel werden der Decke, die unteren Flügel dem Boden zugeordnet. Die Linie mit nach innen weisenden Flügeln wird dagegen als Abbildung einer äußeren Ecke eines Gebäudes betrachtet. Die Perspektiventheorie besagt, dass die Bilder durch diese Seherfahrung eine Tiefenwahrnehmung hervorrufen und es durch die Größenkonstanz zu Fehleinschätzungen der tatsächlichen Größe und damit zur Täuschung kommt⁴⁴. Auch andere Autoren beschreiben die Täuschung durch die natürliche Raumwahrnehmung und führen noch weitere Beispiele, wie ein aufgeschlagenes Buch oder einen Buchrücken, an⁴⁵. WARREN und BASHFORD⁴⁶ zeigten jedoch, dass die Wahrnehmung der Täuschung durch Ausschalten der Perspektive nicht verschwindet.

Eine weitere Erklärung für die MÜLLER-LYER-Täuschung kann auch die Winkeltäuschung liefern. Dabei werden Schenkel an einem spitzen Winkel verkürzt, an einem stumpfen Winkel verlängert wahrgenommen. Bezogen auf die Täuschungsfigur zeigt die Linie mit nach innen weisenden Flügeln einen spitzeren Winkel auf, als der mit nach außen weisenden Flügeln und müsste demnach kürzer wahrgenommen werden.

Bei der PONZO-Täuschung, oder Schienenstrang-Täuschung, werden zwei gleich lange, horizontale Linien durch die sie umgebenden, konvergierenden Linien als unterschiedlich groß wahrgenommen (Abb. 1.6). In Analogie zu der Figur eines Schienenstrangs werden die konvergierenden Linien als parallel verlaufend verstanden, und perspektivisch auf einen Punkt in der Ferne zulaufend interpretiert. Daher wird die obere der beiden horizontalen Linien als weiter entfernt beurteilt und erscheint somit länger als die untere.

⁴⁴ Gregory, R.L. (2001). Auge und Gehirn. Psychologie des Sehens. *Science Sachbuch*. Reinbek: Rowohlt Verlag.

⁴⁵ Tausch, R. (1954). Optical illusions as artificial effects of size and shape figuration in natural spatial perception. *Psychol Forsch*, 24 (4), 299-348.

⁴⁶ Warren, R.M. & Bashford, J.A. (1977). Muller-Lyer illusions: their origin in processes facilitating object recognition. *Perception*, 6 (6), 615-626.

Eine von der Perspektive unabhängige Erklärung liefern PRINZMETAL, SHIMAMURA und MIKOLINSKI⁴⁷. Nach ihrer Theorie ist eine Fehleinschätzung der Ausrichtung der seitlichen Linien Ursache für die Illusion. Diese führt zur Wahrnehmung von Scheintiefe und damit zu einer Missinterpretation der Länge der Linie, die als räumlich entfernter verstanden wird. In den meisten Theorien wird die Größe der Lücke zwischen den horizontalen und den seitlichen Linien als kritischer Faktor betrachtet. Dies konnten sie jedoch durch mehrere Versuche ausschließen. Ebenso konnten sie zeigen, dass die Täuschung auch ohne eine perspektivische Wahrnehmung erfolgen kann.

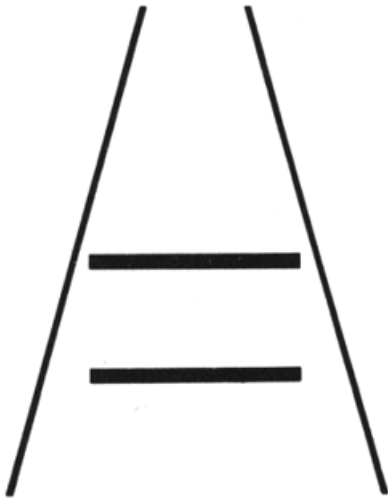


Abb. 1.6: Täuschung nach dem italienischen Psychologen MARIO PONZO

Bei der letzten untersuchten Größentäuschung handelt es sich um die EBBINGHAUS-Täuschung (Abb. 1.7). Bei dieser Täuschung werden zwei gleich große Kreise in Abhängigkeit von der Größe der sie umgebenden Kreise als unterschiedlich groß wahrgenommen. Die Stärke der Ebbinghaus-Täuschung hängt von vier Variablen ab: der Größe der Umgebungskreise, deren Anzahl, ihrem Abstand zum Mittelkreis und

⁴⁷ Prinzmetal, W., Shimamura, A.P. & Mikolinski, M. (2001). The Ponzo illusion and the perception of orientation. *Percept Psychophys*, 63 (1), 99-114.

der Größe des Mittelkreises. MASSARO und ANDERSON⁴⁸ haben ein Modell für die wahrgenommene Größe des Mittelkreises vorgestellt. Demnach wird der Mittelkreis größer wahrgenommen, wenn er von kleineren Kreisen umgeben ist. Die Illusion ist zudem eine Funktion der Anzahl der Umgebungskreise und nimmt mit deren Anzahl zu. Je weiter die Umgebungskreise vom Mittelkreis entfernt sind, desto kleiner erscheint dieser schließlich. GIRGUS, COREN und AGDERN⁴⁹ bestätigten diese Untersuchungen und sehen die EBBINGHAUS-Täuschung durch eine Vielzahl von Faktoren begründet.

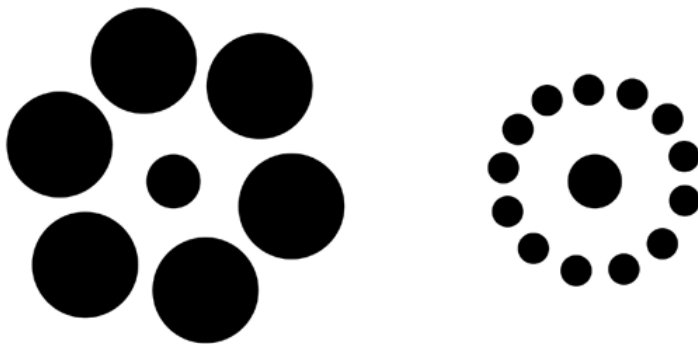


Abb. 1.7: EBBINGHAUS-Täuschung. Die beiden mittleren Kreise sind gleich groß, erscheinen aber in Abhängigkeit der Größe der umgebenden Kreise unterschiedlich in ihren Durchmessern.

1.7 Fragestellung

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der Formen- und Größenwahrnehmung beim Goldfisch. Es ist dabei nicht die Frage von Bedeutung, ob der Goldfisch bestimmte Formen erkennen kann, sondern die Untersuchungen richten sich darauf, Erkenntnisse darüber zu erlangen, wie er diese Formen erkennt.

Zur Klärung dieser Fragestellung wurden die Versuchstiere einer Dressurmethode unterzogen, die auf der Methodik der Psychophysik beruht. Der Begriff Psychophysik

⁴⁸ Massaro, D.W. & Anderson, N.H. (1971). Judgmental model of the Ebbinghaus illusion. *J Exp Psychol*, 89 (1), 147-151.

⁴⁹ Girgus, J.S., Coren, S. & Agdern, M. (1972). The interrelationship between the Ebbinghaus and Delboeuf illusions. *Ibid.* 95 (2), 453-455.

geht auf den Physiker und Philosophen GUSTAV THEODOR FECHNER zurück (1860). Es handelt sich dabei um den Zusammenhang zwischen physikalischen Reizen und deren Wahrnehmung. Allen psychophysikalischen Ansätzen ist dabei gemein, dass sie versuchen, einer physikalischen Eigenschaft eines Reizes eine subjektive Empfindung zuzuordnen.

Die Psychophysik stellt eine klassische Disziplin der Psychologie dar. Sie untersucht die gesetzmäßigen Zusammenhänge zwischen veränderlichen quantitativen Größen, die Voraussetzung oder Bestandteil elementarer Wahrnehmungsleistungen sind. Als Psychophysik bezeichnet man auch Ansätze und Verfahrensweisen, die die Aufgabenstellung dieser Disziplin sinngemäß auf komplexere Vorgänge der Wahrnehmung ausdehnen.

Im Rahmen der Promotionsarbeit sollte folgenden Fragen nachgegangen werden:

- Sind Goldfische in der Lage, Scheinkonturen wahrzunehmen, obwohl ihnen ein visueller Cortex fehlt?

Der Nachweis, dass auch Tiere Scheinfiguren wahrnehmen können, stützt die Theorie, dass es sich bei ihrer Wahrnehmung um einen fundamentalen Aspekt des Sehens handelt und nicht um ein Wahrnehmungsartefakt.

- Lassen sich die Fische in ihrer Größenerkennung durch Täuschungsfiguren irreführen?

Wie beschrieben führen Fehlinterpretationen über den tatsächlichen Abstand eines Gegenstandes leicht zu Größentäuschungen. Mit Hilfe der PONZO-Täuschung soll getestet werden, ob ein zweidimensionales Bild beim Goldfisch zu einer perspektivischen Wahrnehmung und somit zu einer Täuschung über die Größe führt. Bei der MÜLLER-LYER- und der EBBINGHAUS-Täuschung soll untersucht werden, ob umgebende Formen zu einer Fehlinterpretation der wirklichen Größe eines Gegenstandes führen.

- Wie gut ist das Größenunterscheidungsvermögen der Tiere?

HERTER⁵⁰ führte bereits Messungen zu den Größentäuschungen mit verschiedenen Fischarten durch. Die von ihm erbrachten Ergebnisse lassen darauf schließen, dass

⁵⁰ Herter, K. (1953). Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Berlin: Akademie Verlag.

die Tiere diesen Täuschungen unterliegen. Da jedoch in den Messreihen nur sehr geringe Datenmengen erhoben wurden und nur wenige Kontrollversuche durchgeführt wurden, kann nicht mit Sicherheit darauf geschlossen werden, dass die Fische sich nach den von HERTER angenommenen Kriterien richteten und diesen Täuschungen tatsächlich unterliegen. Aus diesem Grund wurden die Größentäuschungen im Rahmen der Arbeit nochmals untersucht.

2 Material und Methode

2.1 PRINZIP DER UNTERSUCHUNGSMETHODE

Zur Erlangung der Messergebnisse wurden Dressurversuche durchgeführt. Dazu bekamen die Versuchstiere zwei unterschiedliche Testbilder präsentiert. Die Fische wurden nun durch die Belohnung mittels einer Futterpaste auf eins der beiden Testbilder dressiert. Im Anschluss daran sind die Tiere zwei unterschiedlichen Untersuchungsmethoden unterzogen worden, um das Wahlverhalten der Versuchstiere bei ihnen unbekanntem Testbildern zu ermitteln. Diese Methoden sind im Folgenden näher erklärt.

- **Transfertest**

Beim Transfertest wurden den Tieren zwei unbekannte Testbilder gleichzeitig präsentiert und ihr Wahlverhalten ermittelt. Nach 25 Wahlen wurden die Testbilder ausgeblendet und die Fische bei ihrem Dressurstimulus belohnt (zur genaueren Erklärung siehe Kapitel 2.5). Die Fische bekamen also immer zwei Reize gleichzeitig präsentiert und zeigten mit ihrer Wahl, welches der beiden Testfelder dem Dressurstimulus im Vergleich zum zweiten Testfeld ähnlicher war. Das gewonnene Ergebnis beruht also auf der relativen Wahlhäufigkeit.

- **Generalisationstest**

Im Generalisationstest wurde den Fischen nur ein Testbild präsentiert; das zweite Testfeld bleibt unbeleuchtet. Über einen Zeitraum von zwei Minuten wurde nun das Wahlverhalten des Versuchstieres ermittelt. Auch hier gab der Fisch durch sein Verhalten an, wie ähnlich ihm das Testbild im Vergleich zum Dressurstimulus war. Das Ergebnis zeigt jedoch keine relative, sondern eine absolute Wahl des Tieres an, da es nicht dasjenige Testbild von zwei zur Auswahl stehenden wählt, das dem Dressurstimulus ähnlicher erscheint, sondern durch die Stärke seines Wahlverhaltens bei einem Testbild anzeigt, wie ähnlich ihm dieses zum Dressurreiz ist. Entscheidend ist also nicht, welches von zwei gleichzeitig gezeigten Testbildern dem Dressurreiz relativ gesehen ähnlicher ist. Je mehr Wahlen über den Zweiminutenzeitraum bei Generalisationstest erfolgen, desto ähnlicher ist das

Testbild dem Dressurstimulus. Bei diesem Verfahren kann das gewonnene Ergebnis zwischen den einzelnen Fischen sehr stark schwanken, je nachdem wie aktiv der Fisch ist.

Aus Zeitgründen wurde diese Untersuchungsmethode jedoch nur bei den ersten beiden Messreihen durchgeführt.

Zur Bestimmung der Größenunterscheidungsfähigkeit des Goldfisches wurde die Unterscheidungsschwelle bestimmt. Diese gibt an, wie stark sich zwei Reize voneinander unterscheiden müssen, um zu einer unterschiedlichen Wahrnehmung zu führen. Zur Ermittlung der Unterscheidungsfähigkeit wurde der Transfertest benutzt.

2.2 VERSUCHSTIERE

Als Versuchstiere dienten adulte Goldfische, die aus einer örtlichen Zoonhandlung bezogen wurden. Die Versuchstiere wurden aus einer größeren Anzahl erworbener Fische ausgewählt, die in kleinen Gruppen in Aquarien (70 cm x 40 cm x 30 cm, mit Kiesbett und Pflanzenbewuchs) gehalten wurden. Alter und Geschlecht der Tiere waren unbekannt. Für die Untersuchungen im Rahmen dieser Arbeit wurden insgesamt 6 Goldfische dressiert. In den einzelnen Messreihen lag die Anzahl der untersuchten Fische zwischen drei und vier Tieren, je nachdem wie viele Tiere das Schwellenkriterium von mindestens 75 % richtiger Wahlen erreichten.

Für die Versuchsreihen wurden die Tiere einzeln in Glasaquarien der Abmessungen 40 cm x 25 cm x 25 cm gesetzt. Die Aquarien waren ohne Pflanzenbewuchs und Kiesbett nur mit einem TETRA BILLI (TETRA GMBH) Schaumstofffilter ausgestattet.

Die Wassertemperatur entsprach Zimmertemperatur (18-25 °C). Ein Wasserwechsel erfolgte alle ein bis zwei Wochen. Die Wasserqualität wurde in regelmäßigen Abständen mit dem eSHa Aqua Quick Test (ESHA PRODUCTION) kontrolliert.

In testfreien Phasen wurden die Fische mit „GOLDYROYAL“ Granulatfutter oder mit „SERA VIPAN/SERA SAN“ Flockenfutter (SERA GMBH) gefüttert.

Als Raumbeleuchtung dienten weiße Leuchtstoffröhren (PHILIPS TLD 58 W / 865 NEW GENERATION), die in einem zwölf Stunden Hell–Dunkel–Rhythmus betrieben wurden.

Die Beleuchtungsstärke an der Wasseroberfläche betrug 105 Lux (gemessen mit dem LUXMETER MAVOLUX-DIGITAL, GOSSEN METRAWATT GMBH) und wurde während der Versuche beibehalten.

2.3 VERSUCHSAUFBAU

2.3.1 Ursprünglicher Versuchsaufbau

In der ersten Versuchsreihe der Dissertation wurde der Versuchsaufbau verwendet, der für die vorangegangene Diplomarbeit⁵¹ erstellt worden war. Dabei befanden sich 4 Testaquarien parallel nebeneinander auf einem Holztisch (Abb. 2.1).

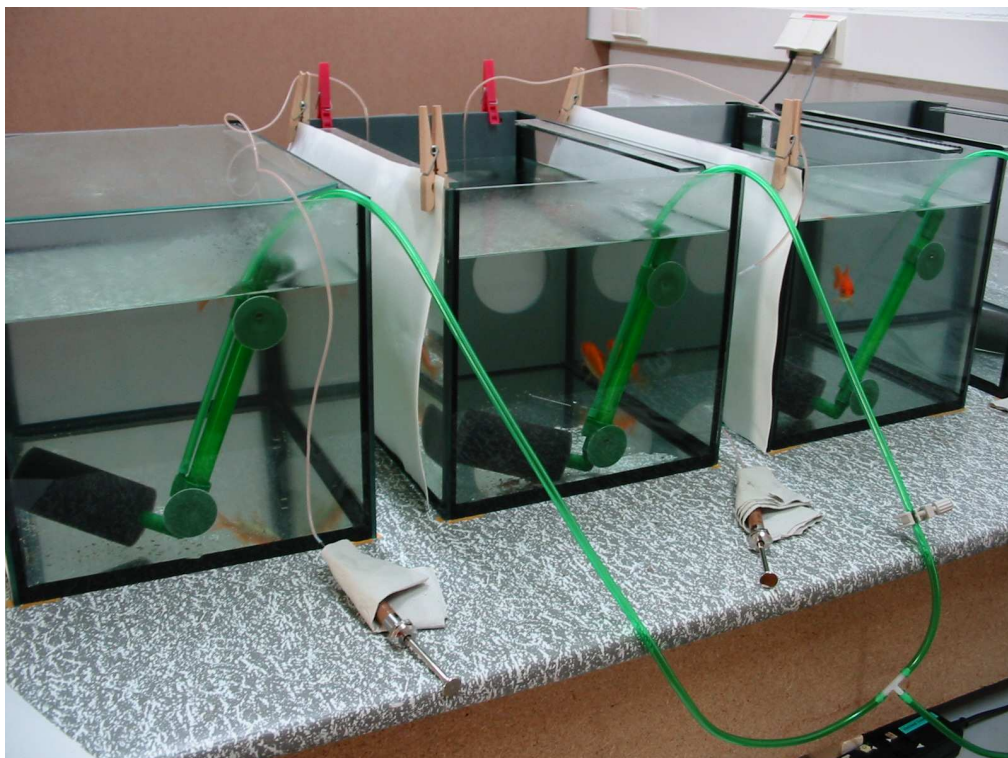


Abb. 2.1: Versuchsaquarien aus Sicht des Beobachters

Unmittelbar hinter dem Holztisch mit den Testaquarien stand ein zweiter Tisch, auf dem sich ein 20 cm hohes Holzpodest befand. Auf diesem standen zwei Diaprojektoren der Firma LEICA (PRADOVIT P 2000 mit PHILIPS PROJEKTIONSLAMPE, 24 V

⁵¹ Wyzisk, K. (2002). Versuche zum Formensehen des Goldfisches. Diplomarbeit / Mainz

und 250 W) in einem festgelegten Abstand voneinander. Um ein zu helles Bild zu vermeiden, liefen beide Projektoren nur mit halber Leistung.

An der Rückwand der Testaquarien war eine MARATA-Scheibe befestigt (BKE MEDIA GMBH & Co.KG). Dabei handelt es sich um eine Rückprojektionsscheibe mit uniformer, beschichteter Oberfläche. Die MARATA-Scheiben wurden verwendet, um die Testbilder auf die Rückwand der Aquarien zu projizieren. Zusätzlich wurde dadurch die Lichtintensität der Diaprojektoren weiter vermindert. Ferner befand sich vor den Objektiven der Diaprojektoren eine Graufolie mit einer Transmission von 12,6 %. Die Transmission der Marata-Scheibe betrug 3,6 %. Die Bestimmung der Transmission erfolgte mit Hilfe eines Photometers (LUMINANCE METER LS-110, MINOLTA).

Um die Bilder beider Diaprojektoren auf die Rückseite des Aquariums zu projizieren, musste der Strahlengang der Diaprojektoren mittels kleiner Spiegel (10 cm x 10 cm) umgelenkt werden. Diese Spiegel befanden sich auf einer optischen Bank, die ebenfalls auf dem Holzpodest befestigt war. Das Licht eines Projektors wurde zunächst von einem Spiegel um 45° abgelenkt und traf so auf einen zweiten Spiegel. Von diesem wurde das Licht ebenfalls um 45° abgelenkt und so auf die Rückseite des Testaquariums projiziert (siehe Abb. 2.2).

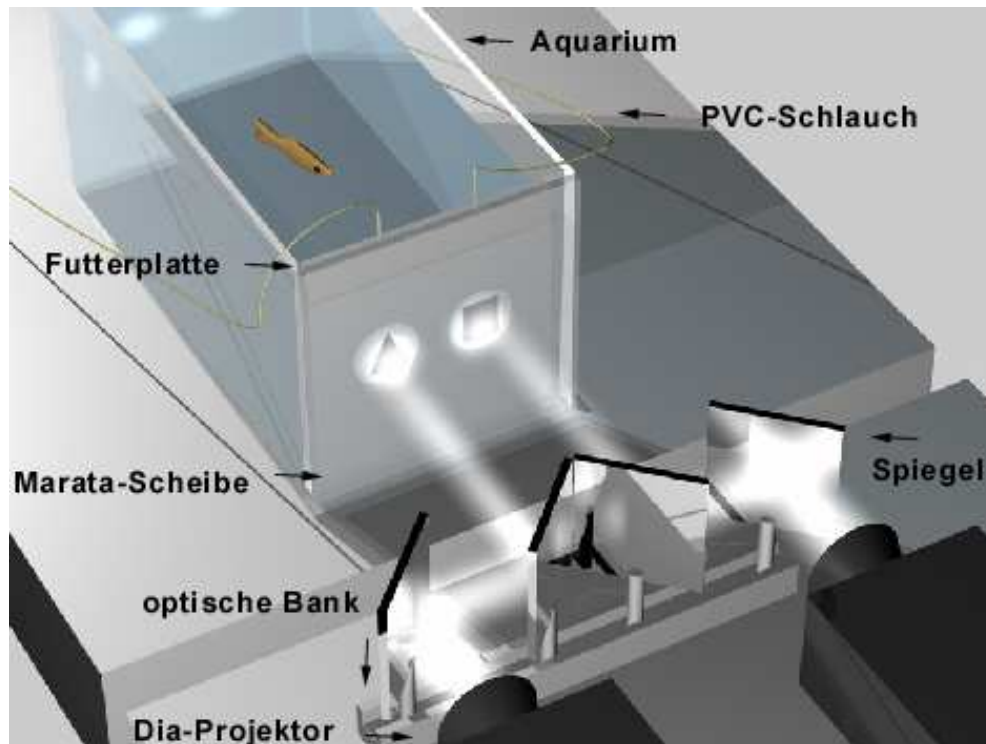


Abb. 2.2: Projektion der Testbilder mittels der Projektor-Spiegel-Konstruktion auf die MARATA-Scheibe an der Aquarienrückwand. Die Testbilder wurden in die Testfelder der Futterplatte projiziert.

Das Podest mit den beiden Diaprojektoren war entlang zweier auf dem Tisch festgeschraubter Holzleisten längs des Tisches in einem festgelegten Abstand zum ersten Tisch beweglich. Dies diente dazu, die genau justierte Projektor-Spiegel-Konstruktion auf dem Tisch so zu verschieben, dass das Bild jeweils auf die Rückseite der einzelnen Testaquarien projiziert wurde. Dadurch konnten die Muster nacheinander allen Versuchstieren in ihrem jeweiligen Testaquarium vorgeführt werden.

An der Rückseite der einzelnen Testaquarien wurde bei den Versuchen eine Futterplatte eingesetzt (siehe Abb. 2.3). Dabei handelt es sich um eine anthrazitfarbene PVC-Platte mit den Abmessungen 25 cm x 23 cm, die die gesamte Rückseite des Aquariums bedeckte.

In der Mitte der Futterplatte befanden sich zwei kreisrunde Aussparungen mit einem Durchmesser von 8 cm in einem Abstand von 6,5 cm vom Boden der Platte. Der Abstand der beiden Öffnungen, die als Testfelder dienten, betrug 10,7 cm von Mitte zu Mitte. Vom oberen Rand bis zu den beiden kreisrunden Aussparungen verlief mittig eine Nut. In diese wurde jeweils ein PVC-Schlauch befestigt, über den die

Futtermenge wurde (siehe Kapitel 2.5: Versuchsdurchführung). Am anderen Ende des PVC-Schlauches steckte eine Edelstahlkanüle mit einem Durchmesser von 1,2 mm, die an einer Glasspritze mit 2 ml Fassungsvermögen befestigt war. Diese enthielt die verwendete Futterpaste.

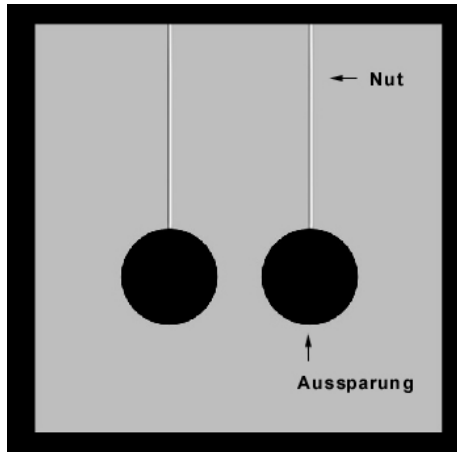


Abb. 2.3: Futterplatte

2.3.2 Neuer Versuchsaufbau

Nach Beendigung der Messreihe zur KANIZSA-Täuschung wurde der Versuchsaufbau verändert (Abb. 2.4 und 2.5).

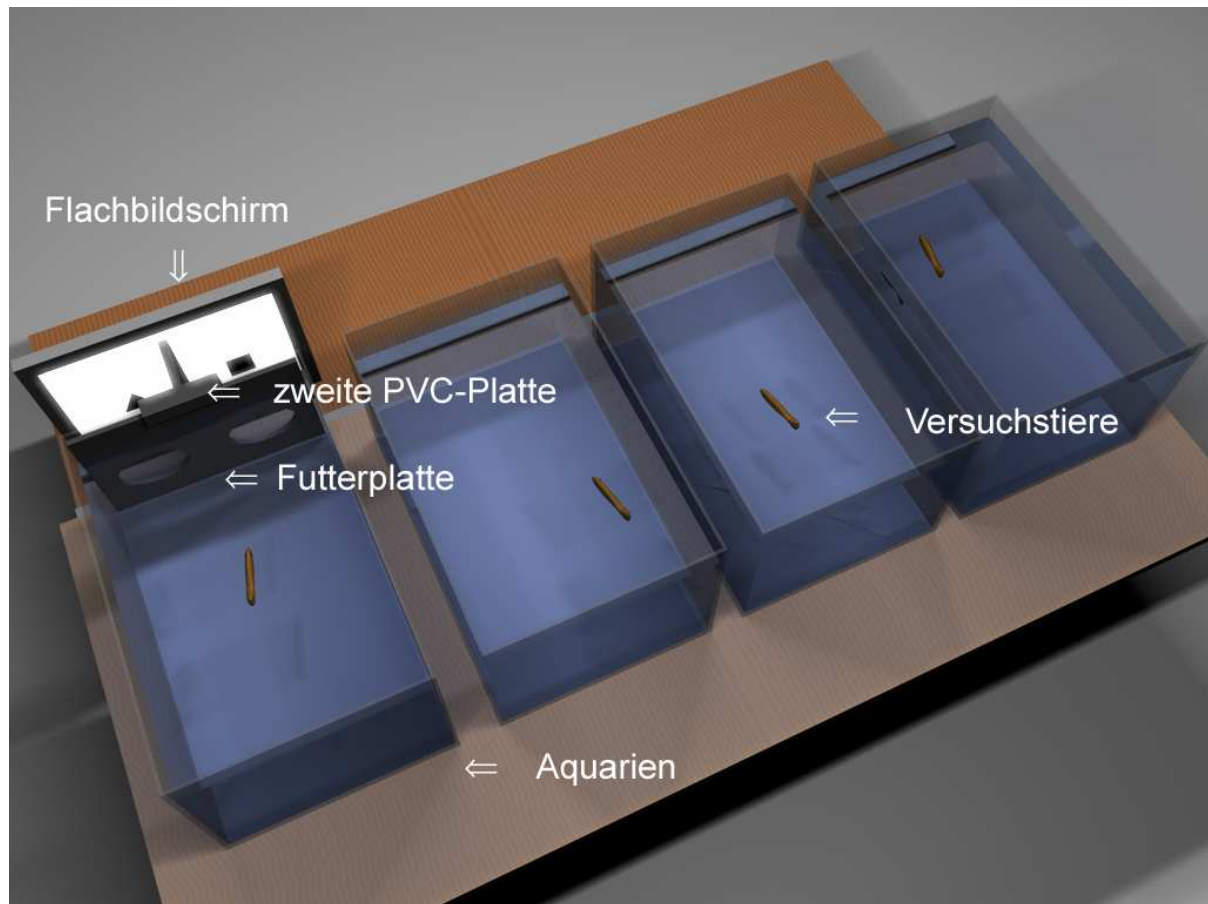


Abb. 2.4: Erneuerter Versuchsaufbau. Die Diaprojektoren wurden durch einen Flachbildschirm ersetzt. Die Spiegelkonstruktion und die MARATA-Scheibe konnten dadurch entfernt werden.

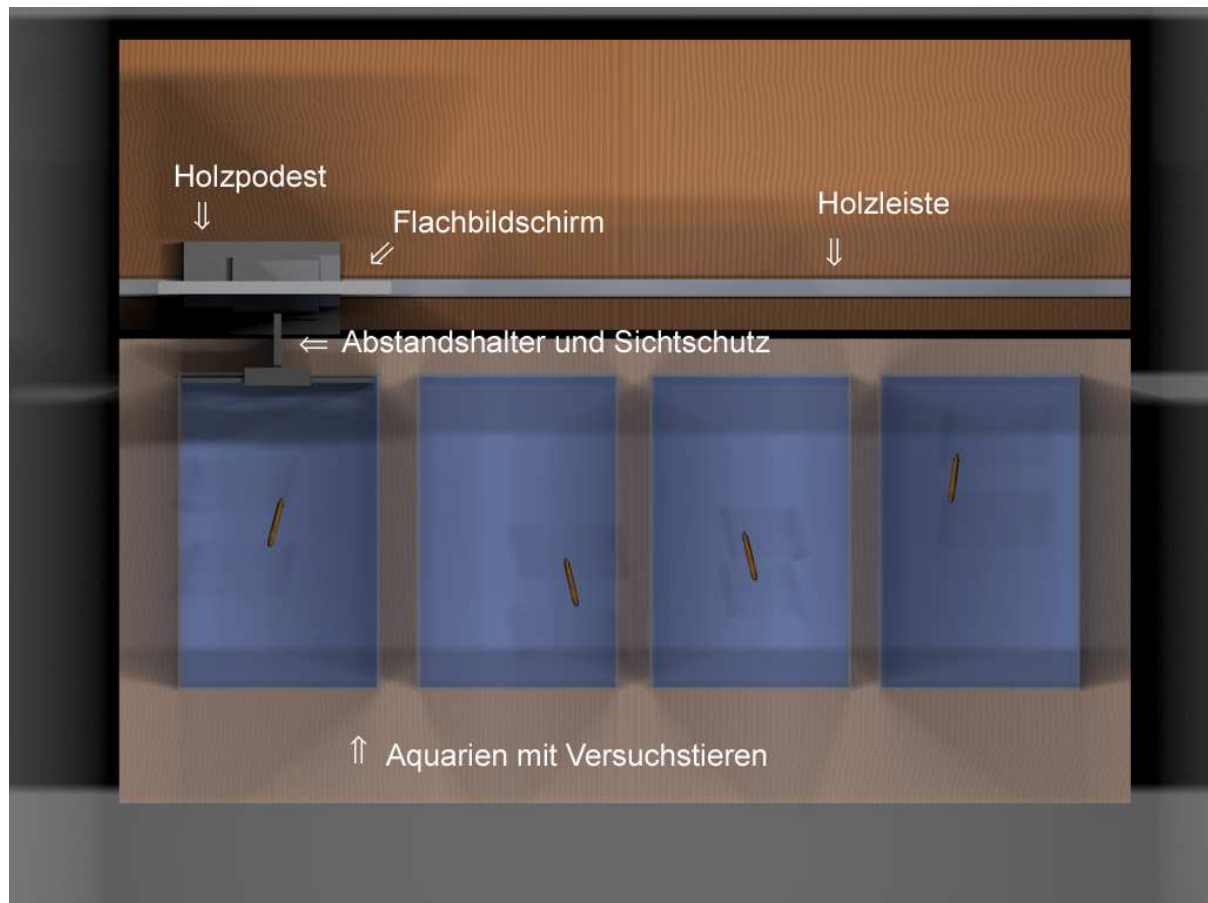


Abb. 2.5: Aufsicht auf den erneuerten Versuchsaufbau.

An Stelle der beiden Diaprojektoren wurde ein Flachbildschirm (BENQ FP767, BENQ CORPORATION) zur Vorführung der Testbilder verwendet. Dazu wurde das Holzpodest mit den beiden Diaprojektoren und der optischen Bank gegen ein kleineres Podest ausgetauscht, auf dem sich der Monitor befand. Über dieses Podest war der Flachbildschirm entlang einer Holzleiste beweglich und konnte so entlang der Aquarien verschoben werden. Der Bildschirm war mit einem Computer verbunden, über den die jeweiligen Testbilder mittels einer POWERPOINT-Präsentation (MICROSOFT POWERPOINT 2002, MICROSOFT CORPORATION) abgebildet werden konnten.

Eine zweite PVC-Platte zwischen Aquariumrückwand und dem Flachbildschirm diente als Sichtschutz (Abb. 2.6). Diese sollte verhindern, dass die Fische durch eine der Aussparungen der Futterplatte beide Testbilder sehen konnten. Zusätzlich sorgte sie für einen konstanten Abstand des Monitors zu der Rückwand der Aquarien. Dieser betrug 5,5 cm.

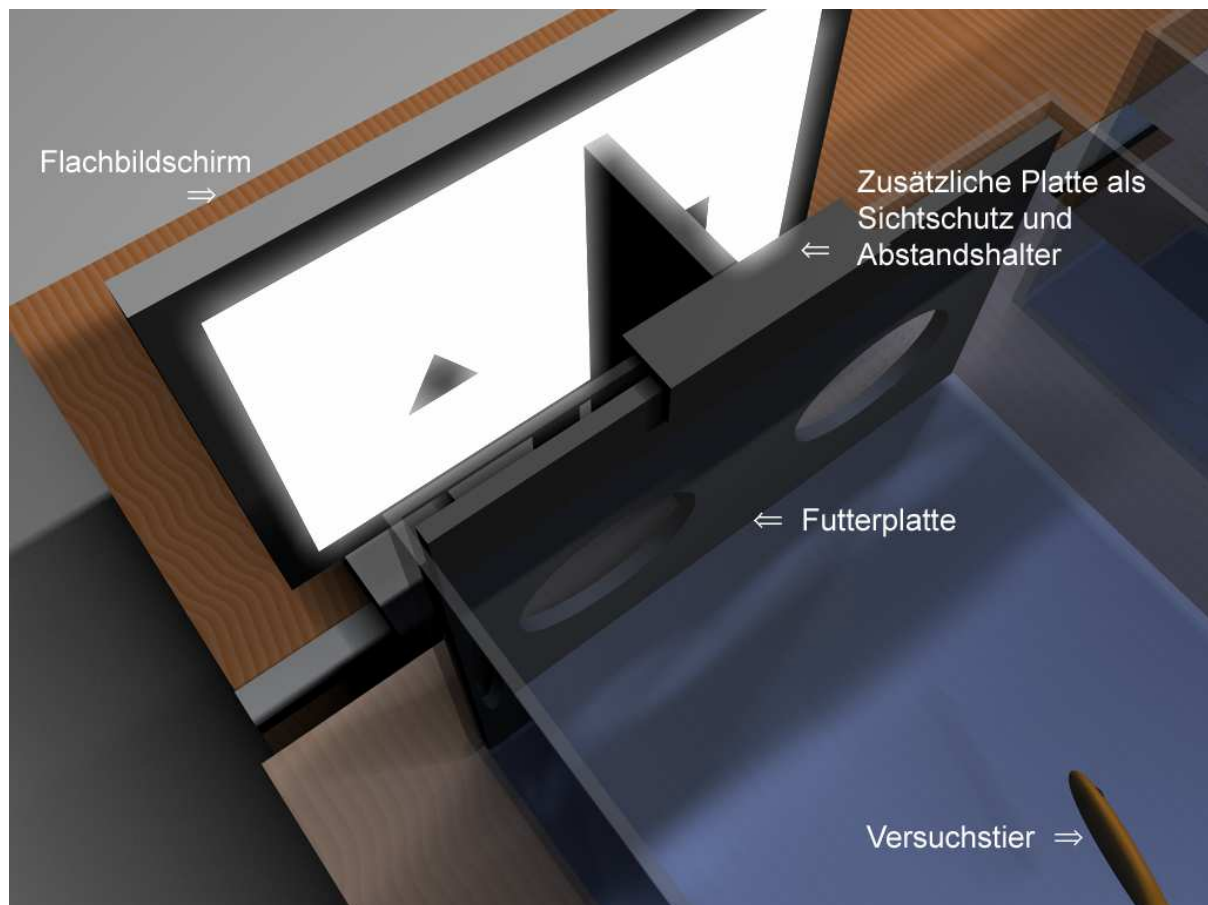


Abb. 2.6: Zweite PVC-Platte, die als Sichtschutz zwischen den beiden Aussparungen der Futterplatte diente.

2.4 DRESSUR- UND TESTBILDER

- Herstellung der Dressur- und Testbilder für die Diaprojektion

Sowohl bei der Dressur wie auch in den Transferversuchen der Versuche zur KANIZSA-Täuschung wurden Dias verwendet. Die Dressur- und Testbilder der ersten Messreihe wurden mit den Computerprogrammen CORELDRAW (CORELDRAW 7.0-GRAFIK, COREL CORPORATION AND COREL CORPORATION LIMITED) und PHOTOSHOP (ADOBE PHOTOSHOP 7.0, ADOBE SYSTEMS INCORPORATED) hergestellt.

Die fertigen Dateien wurden anschließend an das Zentrum für Datenverarbeitung der Universität Mainz weitergegeben. Dort konnten aus der Anwendungssoftware direkt Diafilme belichtet werden. Zunächst wurde mittels des Windows Druckertreibers des WINRASCOL-PROGRAMMS (WINRASCOL VERSION 4.1.) aus der Anwendung eine BLL-Datei (BINARY LASERGRAPHICS LANGUAGE) erzeugt.

Mit einem LASERGRAPHICS Diabelichter wurde nun jedes Bild einzeln belichtet. Als Film diente hierbei jeweils ein KODAK ELITECHROME (100 ISO Tageslichtfilm).

Der fertig belichtete Film wurde anschließend professionell entwickelt (Firma Oehling, Mainz) und die Diabilder glaslos gerahmt.

Die Testbilder wurden nun mittels der beiden Diaprojektoren und der Spiegelkonstruktion auf die Rückseite des jeweiligen Testaquariums projiziert.

- Herstellung der Dressur- und Testbilder für die Darstellung über den Computermonitor

Für alle folgenden Messreihen wurden die verwendeten Abbildungen mit dem Programm PHOTOSHOP erstellt. Die Bilddateien wurden anschließend im Programm POWERPOINT in eine Bildschirmpräsentation geladen und über den Flachbildschirm in den Testfeldern der Futterplatte abgebildet.

- Größe der Testbilder

Die Größe der verwendeten Testbilder ist im Folgenden in Millimetern und Grad Sehwinkel angegeben.

Testbild	Messreihe	Größe [mm] Breite x Höhe / Durchmesser	Fläche [mm²]	Sehwinkel [°]
Dressurdreieck	KANIZSA	40 x 30	693	20 x 15
Dressurquadrat		30 x 30	900	15 x 15
KANIZSA-Dreieck		40 x 36	693	20 x 18
KANIZSA-Quadrat		36 x 36	1296	18 x 18
Dreieck	Scheinkontur	35 x 30	530	18 x 15
Quadrat		30 x 30	900	15 x 15
positiver Dressurreiz	MÜLLER-LYER	50 x 4,5	225	24 x 2
negativer Dressurreiz		40 x 4,5	180	20 x 2
Täuschungsfigur mit nach außen weisenden Flügeln		70 x 4,5		32 x 2
lange Linie	PONZO	30 x 4,5	135	15 x 2

kurze Linie		18 x 4,5	81	9 x 2
positiver Dressurstimulus	EBBINGHAUS	20 Ø	314	10
negativer Dressurstimulus		16 Ø	201	8
kleine Umgebungskreise		12 Ø	113	6
mittlere Umgebungskreise		16 Ø	201	8
große Umgebungskreise		20 Ø	314	10
innerer Kreis Täuschungsfiguren		16 Ø	201	8
kleine Umgebungskreise Täuschungsfigur		12 Ø	113	6
große Umgebungskreise Täuschungsfigur 1		23 Ø	415	12
große Umgebungskreise Täuschungsfigur 2		18 Ø	254	9
Dreieck groß		35 x 28	530	18 x 14
Dreieck klein		27 x 19	316	14 x 10
Quadrat groß		26 x 26	676	13 x 13
Quadrat klein		18 x 18	324	9 x 9
Kreis groß		22 Ø	380	11
Kreis klein		19 Ø	284	10

Tab. 1: Größe, Fläche und Sehwinkel der verwendeten Testbilder

2.5 VERSUCHSDURCHFÜHRUNG

- Futter

Während der Versuchsdurchführung wurden die Fische mit einer speziellen Futterpaste gefüttert. Diese Paste wurde den Versuchstieren über einen PVC-Schlauch, der mit einer Injektionsspritze verbunden war, gegeben. Die Futterpaste bestand aus SERA SAN Flockenfutter, Wasser und Traganth (Dickungsmittel der Firma MERCK), die unter Zugabe von Multivitamin-Paste (Multi-Mulsin N) bereitet wurde. Diese Bestandteile wurden mit einem handelsüblichen Mixer zu einer homogenen Masse vermengt und anschließend für etwa drei Stunden in einen Exsikkator gestellt, um möglichst viel Luft aus der Masse auszutreiben. Dadurch sollte ein Nachlaufen der Futterpaste im PVC-Schlauch verhindert werden.

- Andressur

Zu Beginn der Versuchsreihen erfolgte die Andressur. Zunächst wurden drei oder vier Goldfische gemeinsam in eines der vier Testbecken gesetzt. Dort wurden die Fische über einen PVC-Schlauch mit der Futterpaste gefüttert.

Um die Fische an die Futterplatte zu gewöhnen, wurde diese über Nacht in das Aquarium eingehängt. Erst nachdem alle Versuchstiere ohne Probleme von den Schläuchen in der Nut der Futterplatte die Futterpaste annahmen, wurden sie einzeln in die Testaquarien gesetzt.

- Dressur

Nach der Umsetzung der Versuchstiere wurde mit der eigentlichen Dressur begonnen. Dabei wurden den Versuchstieren die beiden Bilder der Dressursituation über die Diaprojektoren oder den Flachbildschirm gezeigt. Die Fische mussten nun zur Futterplatte schwimmen und in den PVC-Schlauch beißen. Bissen sie bei dem positiven Dressurreiz und zeigten so ihr Wahlverhalten an, wurden sie durch die Gabe einer geringen Menge Futterpaste belohnt. Diese Belohnung wurde immer weiter verzögert, so dass eine Belohnung schließlich erst nach 25 Wahlen, d.h. Bissen am Futterschlauch, erfolgte. Nach jeder Belohnung wurden die beiden Dressurbilder ausgeblendet. Bevor die Testbilder erneut gezeigt wurden, wurde so lange gewartet, bis die Fische durch wiederholtes Beißen in den Futterschlauch eventuelle Futterreste abgenommen hatten.

Der positive Dressurreiz wurde immer abwechselnd rechts und links gezeigt, um eine Ortsdressur zu vermeiden. In unregelmäßigem Abstand wurde jedoch dieser Rechts-Links-Wechsel unterbrochen, um eine mögliche Dressur auf diesen regelmäßigen Wechsel auszuschließen. Nach HERTER⁵² ist eine solche Dressur zwar unwahrscheinlich, konnte durch diese Unterbrechung des Rechts-Links-Wechsels jedoch ausgeschlossen werden.

Nachdem die Fische die Dressursituation erlernt hatten und die richtige Figur in mindestens 75 % der Fälle wählten, wurden einzelne Transferversuche durchgeführt. Die Dauer der Dressur unterschied sich zwischen den einzelnen Versuchsreihen und den Versuchstieren erheblich voneinander. Sie lag in etwa zwischen 20 und 35 Tagen. Eine deutliche Ausnahme stellt die Dressur zu den Scheinkonturen nach NIEDER und WAGNER dar, die, wie später ausführlich beschrieben, drei Monate dauerte.

- Testverfahren

Im Anschluss an die erfolgreiche Dressur wurde mit der Durchführung der einzelnen Messreihen begonnen. In den ersten beiden Messreihen zur KANIZSA-Täuschung und den weiteren Scheinkonturen nach NIEDER und WAGNER wurden sowohl Transferversuche als auch Generalisationstests zu den einzelnen Testbildern durchgeführt. In allen weiteren Messreihen wurde nur noch der Transfertest ausgeführt.

Vor jeder neuen Messreihe wurden die Tiere umdressiert, oder gegen neue Versuchstiere ausgetauscht. Die Anzahl der Versuchstiere lag zwischen drei und vier Tieren, abhängig davon, wie viel Fische das erforderliche Schwellenkriterium erfolgreich überschritten hatten.

- I. Transfertest

Bei diesem Testverfahren wurden den Versuchstieren nach erfolgreicher Dressur jeweils zwei Testbilder gleichzeitig gezeigt, die nicht den Dressurreizen entsprachen.

Nach 25 Wahlen (das entsprach 25 Bissen in den Futterschlauch) wurden die beiden Testbilder ausgeblendet, ohne dass eine Futterbelohnung erfolgte. Sofort im

⁵² Herter, K. (1953). Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Berlin: Akademie Verlag.

Anschluss daran wurden die Dressurreize der jeweiligen Messreihe dargeboten und der Fisch bei der richtigen Wahl direkt belohnt. Pro Versuchstag wurden für einen Transfertest vier Durchgänge durchlaufen, was 100 Wahlen entsprach.

Beim Transfertest hat der Fisch also zwei Testbilder zu Auswahl. Mit seiner Wahl gibt das Versuchstier an, welches der beiden Testbilder dem positiven Dressurreiz ähnlicher erscheint.

II. Generalisation

Beim Generalisationstest wurde den Versuchstieren nur ein Testbild präsentiert. Die zweite Aussparung der Futterplatte blieb unbeleuchtet. Über einen Zeitraum von zwei Minuten vermerkte man nun die Anzahl der Wahlen auf der beleuchteten Seite; eine Belohnung erfolgte anschließend bei dem positiven Dressurreiz.

Das gleiche Verfahren ist zu Beginn der Generalisationstests mit den beiden Dressurbildern durchgeführt worden. Anschließend wurde der Mittelwert der Wahlen pro Versuchsdurchgang ermittelt und für den positiven Dressurreiz auf 1 normiert. Darauf wurde das Wahlverhalten bei allen weiteren Generalisationstests prozentual bezogen. Durch die Häufigkeit der Bisse in den Futterschlauch bei dem Testbild gab das Versuchstier an, wie ähnlich ihm das Testbild zum Dressurreiz ist. Je übereinstimmender der Mittelwert des positiven Dressurreizes dem Mittelwert eines Testbildes ist, desto ähnlicher erscheint dem Fisch das Testbild zum positiven Dressurstimulus.

2.6 DATENERFASSUNG

2.6.1 Transfertest

Die Datenerfassung erfolgte manuell mittels einfacher Datenblätter in Form von Strichlisten, aus denen die Abfolge der Wahlen ersichtlich war. Jeder Versuchsdurchgang ist in 4 x 25 Wahlen unterteilt worden und das Wahlverhalten der Fische für beide Testfelder notiert. Ausgewertet wurde die Anzahl der Wahlen pro Testbild. Die Anzahl der Wahlen für die Dressurbilder lag zwischen 1200 und 5000 Wahlen, je nach dem wie lange die einzelnen Versuchstiere auf die jeweiligen Dressurbilder dressiert werden mussten, damit diese das Schwellenkriterium von 75 % richtiger Wahlen erreichten. Die Anzahl der Wahlen für die Transferversuche lag in allen Fällen bei 500 Wahlen. Eine Ausnahme bildet Fisch 2 in der Messreihe

zur KANIZSA-Täuschung (siehe Kapitel 3.1). Die erhaltenen Daten wurden zunächst in das Statistikprogramm SIGMASTAT (SIGMASTAT 2.03, SPSS) übertragen. Mit Hilfe dieses Programms erfolgte eine Auswertung der Daten. Das Wahlverhalten der Fische ist für jeden Versuchsdurchgang, also 100 Wahlen, prozentual angegeben. Anschließend wurden die Daten für alle fünf Durchgänge in Mittelwerten zusammengefasst. Für alle so erhaltenen Messwerte wurde der Standardfehler des Mittelwertes (Standard Error of the Mean) bestimmt. Anschließend wurden die Daten in das Programm SIGMAPLOT (SIGMAPLOT 2001, SPSS) übertragen und graphisch ausgewertet.

Da das Wahlverhalten der untersuchten Fische bei einigen Messreihen stark variierte, erfolgte die Auswertung der Daten und deren graphische Darstellung für jedes Tier einzeln.

2.6.2 Generalisation

Auch bei diesem Testverfahren ist das Wahlverhalten mittels Strichlisten manuell erfasst worden. Für jedes Testbild, einschließlich der Dressurbilder, wurden 6 Versuchsdurchgänge durchgeführt und der Mittelwert der Wahlen pro Versuchsdurchgang bestimmt. Der Mittelwert des Wahlverhaltens bei dem positiven Dressurreiz wurde anschließend auf 1 normiert, und das Wahlverhalten der Versuchstiere bei allen weiteren Testbildern prozentual darauf bezogen.

Für alle Messwerte erfolgte die Bestimmung des Standardfehlers des Mittelwertes und die graphische Darstellung der Daten.

2.6.3 Standardfehler

Der Standardfehler ist ein Maß für die Streuung einer Stichprobe vom Umfang n aus der Grundgesamtheit. Er ist also ein Maß für die durchschnittliche Größe des Stichprobenfehlers.

Der Umfang n der Stichprobe variierte bei den einzelnen Versuchsarten. Bei den Dressuren gab es keinen festgelegten Umfang n der Datenmenge. Diese richtete sich vielmehr danach, wie schnell ein Versuchstier die entsprechende Dressur erlernte. In den Transferversuchen betrug n für jeden Test und jedes Versuchstier 500 Wahlen. Für diesen Datensatz, 5 Versuchsdurchgänge à 100 Wahlen, wurden der Mittelwert und der Standardfehler bestimmt. Beim Generalisationstest betrug n

sechs, da jedes Testbild den Versuchstieren sechsmal für zwei Minuten gegen ein unbeleuchtetes Feld präsentiert wurde. Für jeden Versuchsdurchgang wurde hier ein Mittelwert berechnet.

Der Standardfehler einer Stichprobe hängt von verschiedenen Faktoren ab, je nachdem, um welche Statistik es sich handelt. Ganz allgemein kann man jedoch sagen, dass ein Standardfehler umso kleiner wird, je größer der Stichprobenumfang ist. Größere Stichproben erlauben präzisere Schätzungen, weil der Stichprobenfehler kleiner wird. Je größer der Standardfehler, desto geringer die Wahrscheinlichkeit, dass der Stichprobenwert den Parameter richtig schätzt. Die Größe des Standardfehlers hängt ab von der Varianz der Messwerte in der Grundgesamtheit und vom Umfang der Stichprobe.

3 Ergebnisse

3.1 Kanizsa-Täuschung

In der ersten Versuchsreihe wurde getestet, ob der Goldfisch der KANIZSA-Täuschung unterliegt.

In der Dressur wurden drei Versuchstiere auf die Unterscheidung zweier Testbilder in Form eines Dreiecks und eines Quadrats dressiert (Abb. 3.1.1). Beide Testbilder wurden nur durch schwarze Umrisslinien vor einem weißen Hintergrund dargestellt. Als positiver Dressurreiz diente das schwarze Umrissdreieck.

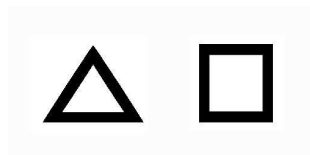


Abb. 3.1.1: Dressurbilder der KANIZSA-Messreihe. Positiver Dressurreiz war das schwarze Umrissdreieck, als negativer Dressurreiz diente das schwarze Umrissquadrat.

Abbildung 3.1.2 zeigt den Verlauf der Dressur auf das schwarze Umrissdreieck exemplarisch für einen der Fische. Das Quadrat diente als Vergleichsreiz. Die Dressuren wurden so lange durchgeführt, bis die Versuchstiere über einige Tage ein stabiles Wahlverhalten für den positiven Dressurreiz von mindestens 75 % Wahlhäufigkeit aufzeigten. Ab dem 18. Versuchstag ist ein stabiles Wahlverhalten zu beobachten. Die Wahlhäufigkeit von 31,6 % am 26. Versuchstag kann als Ausnahme angesehen werden.

Erst nach Erreichen des Schwellenkriteriums wurde die eigentliche Testreihe mit den unterschiedlichen Transfer- und Generalisationstests begonnen.

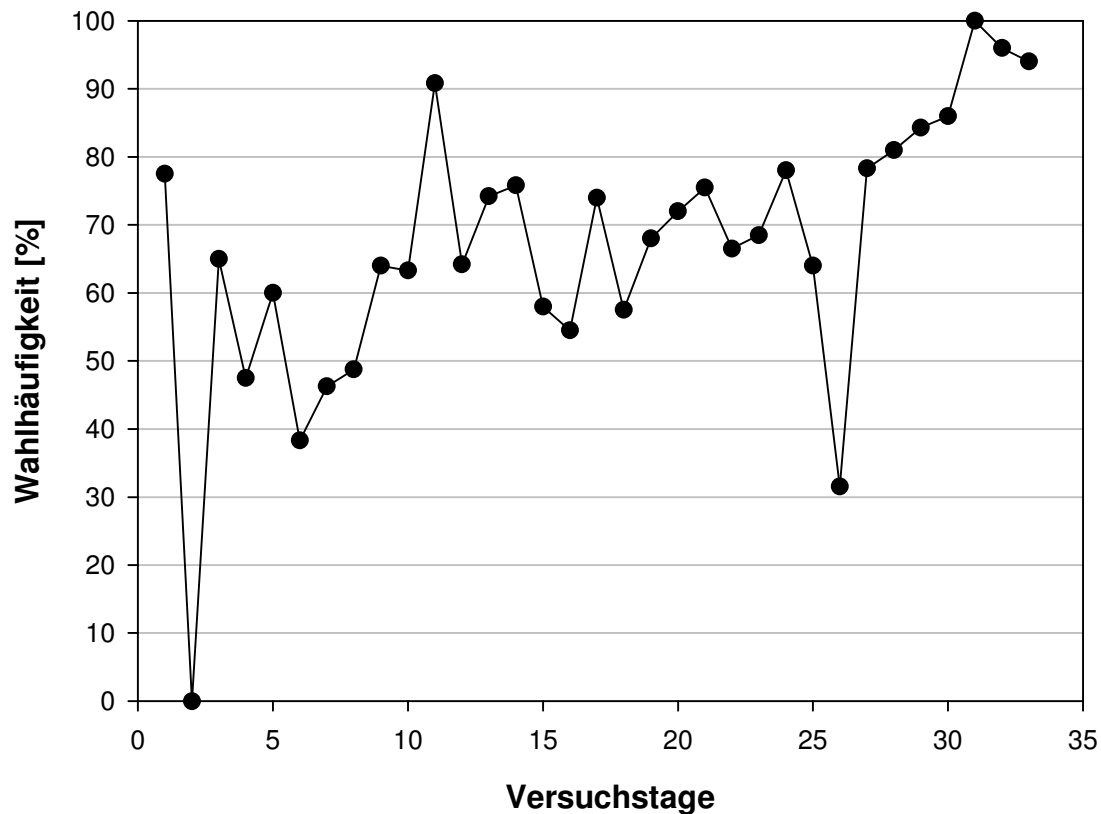


Abb. 3.1.2: Lernkurve von Fisch 3 bei der Dressur auf ein schwarzes Umrissdreieck gegen ein schwarzes Umrissquadrat. Aufgetragen ist die relative Wahlhäufigkeit für das Umrissdreieck an den einzelnen Dressurtagen. Die Anzahl der Wahlen pro Punkt liegt zwischen 100 und 400.

3.1.1 Transfer- und Generalisationstests

Im ersten Transferversuch wurden die Formen KANIZSA-Dreieck gegen KANIZSA-Quadrat getestet. Wie Abbildung 3.1.3 zeigt, bevorzugten die Versuchstiere in allen Fällen das KANIZSA-Dreieck gegenüber der Vergleichsform KANIZSA-Quadrat.

Die relative Wahlhäufigkeit unterschied sich bei allen drei Versuchstieren nur wenig von der in der Dressursituation gemessenen.

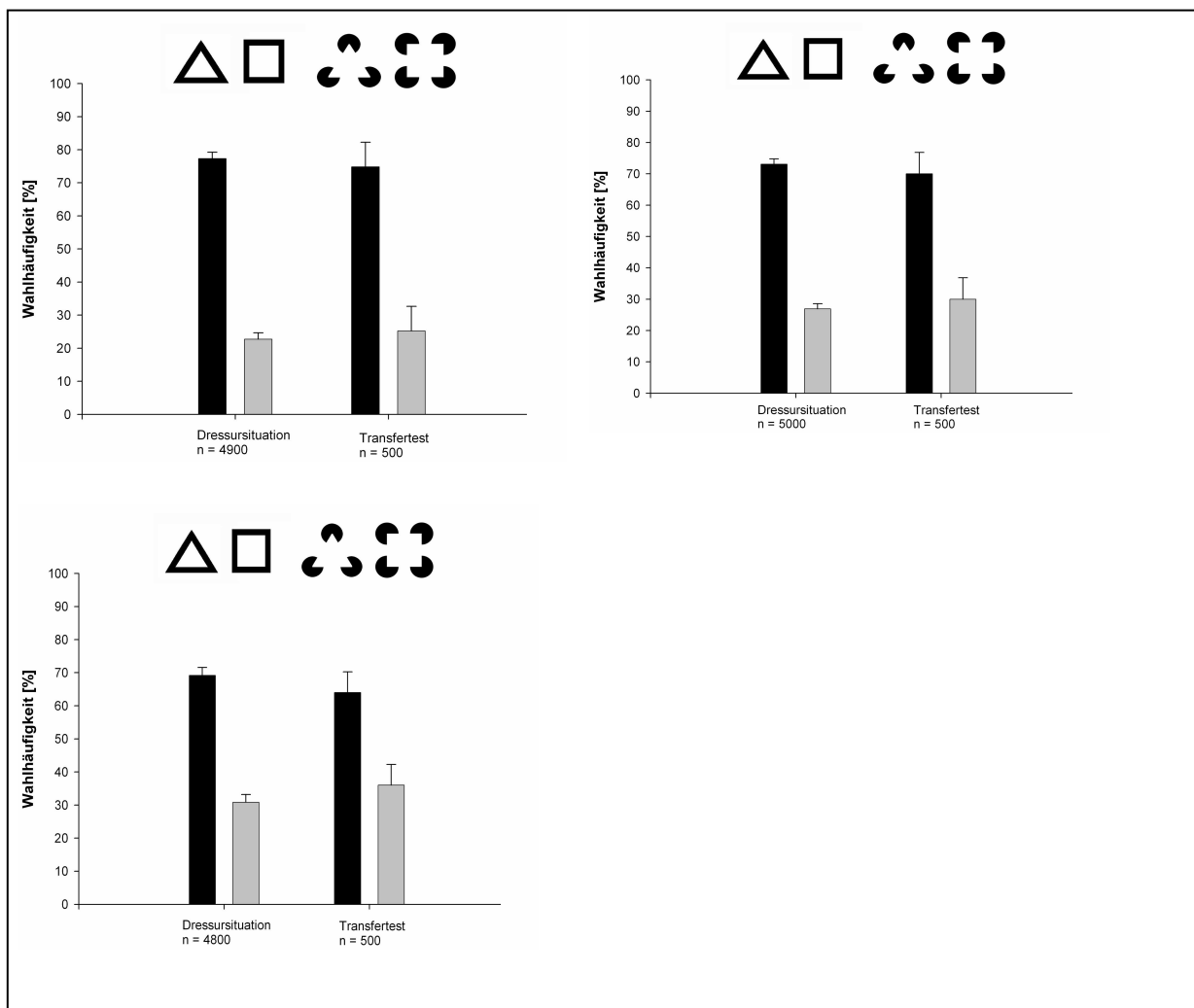


Abb. 3.1.3: **Transferfest** bei der KANIZSA-Täuschung. Oben links: Fisch 1, oben rechts: Fisch 2, unten: Fisch 3. In jeder Abbildung sieht man links das Wahlverhalten in der Dressursituation, rechts das Wahlverhalten im Transferfest. n gibt die Gesamtzahl der Wahlen, also der Bisse in den Futterschlauch an. Pro Versuchstag wurden 100 Wahlen durchgeführt. Die Balken geben den Standardfehler an. Zum besseren Verständnis sind in jeder Graphik die verwendeten Testbilder abgebildet.

Neben dem Transferfest wurde in dieser Messreihe zu jedem Versuch ein Generalisationstest durchgeführt. Dabei wurde für alle Fische die Anzahl der Wahlen auf jedes der beiden Dressurbilder in einem Zeitraum von 2 min ermittelt. Die Anzahl der Wahlen auf den positiven Dressurreiz wurde auf 1 normiert und die Anzahl der Wahlen auf den negativen Dressurstimulus sowie alle anderen Figuren darauf bezogen und so die „Stärke des Wahlverhaltens“ für jedes der Testbilder bestimmt.

Wie Abbildung 3.1.4 zeigt, ergaben sich bei einer Stärke des Wahlverhaltens von 1 auf das Dressurdreieck folgende Werte für das Dressurquadrat: Fisch 1: 0,40; Fisch 2: 0,33 und Fisch 3: 0,39. Dies zeigt, dass die Unterschiede zwischen den beiden Dressurstimuli in diesem Test ähnlich wie im Transfertest mit den Dressurbildern ausfallen.

Dagegen war die Stärke des Wahlverhaltens für die KANIZSA-Figuren nur etwa halb so groß wie für die Dressurbilder. Das Verhältnis zwischen Dreiecks- und Quadratform entsprach etwa dem zwischen den Dressurbildern (Abb. 3.1.4). Bei Fisch 2 war die Stärke des Wahlverhaltens für beide Testfiguren größer als bei den beiden anderen Versuchstieren. Dafür war das Verhältnis zwischen Dreiecks- und Quadratform deutlich geringer.

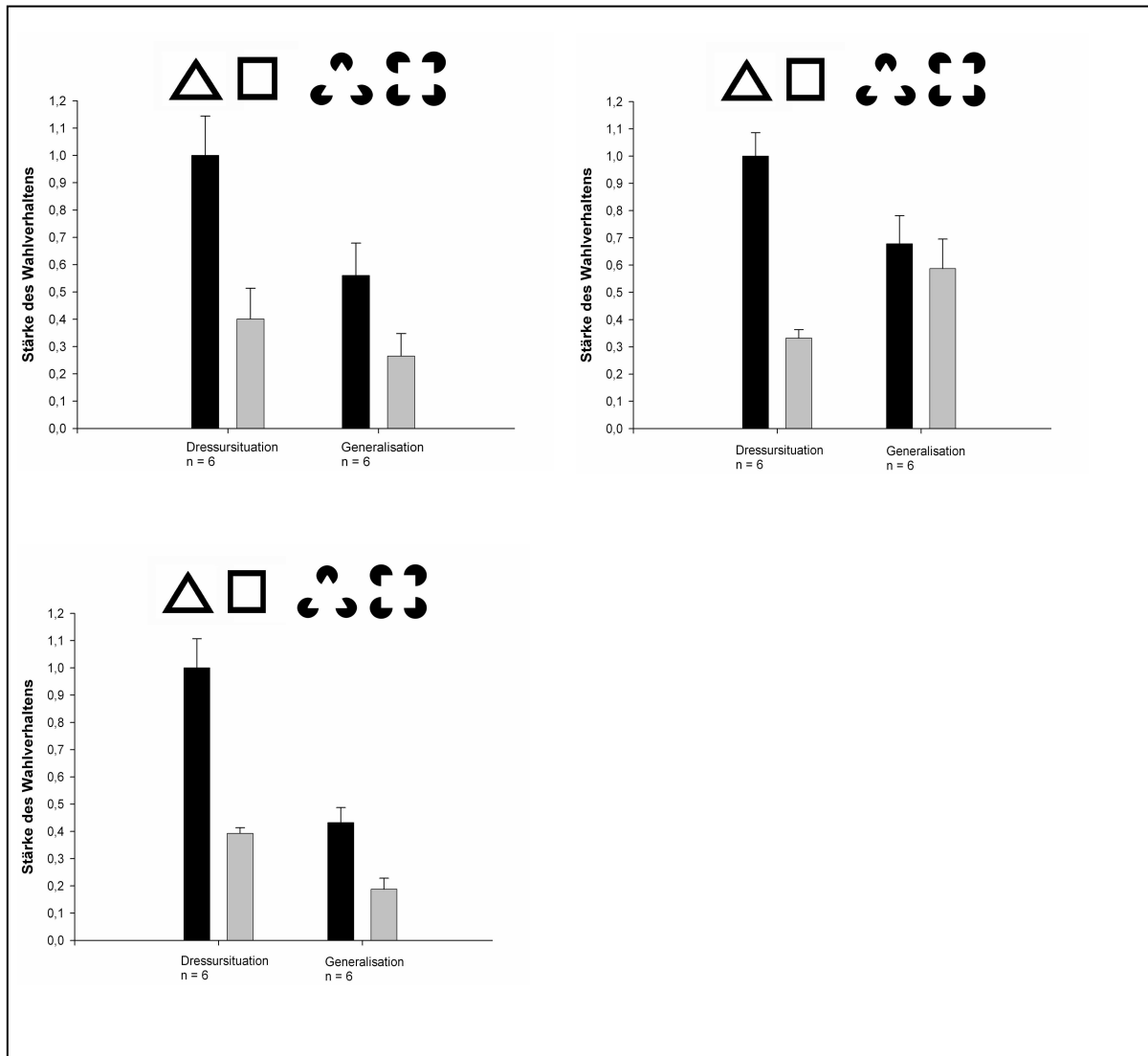


Abb. 3.1.4: **Generalisationstest** bei der KANIZSA-Täuschung. Dargestellt ist hier für die drei Versuchstiere die Stärke des Wahlverhaltens über einen Zeitraum von zwei Minuten, wenn jeweils ein Testbild gegen eine unbeleuchtete Aussparung gezeigt wurde. n gibt die Anzahl der durchgeführten Versuche an; d.h. die drei Versuchstiere bekamen die Testbilder jeweils 6 mal für 2 min präsentiert. Auch hier erfolgte die Auswertung für jeden Fisch einzeln. Oben links: Fisch 1, oben rechts: Fisch 2, unten: Fisch 3.

Im ersten Kontrollversuch wurden die Öffnungen der schwarzen Kreise durch eine dünne schwarze Linie geschlossen (Abb. 3.1.5). Beim Menschen wird durch diese Veränderung die Wahrnehmung der Täuschung stark vermindert, oder sie verschwindet ganz. Dies scheint auch beim Goldfisch der Fall zu sein. Die Wahlhäufigkeit für die dem Dreieck entsprechende Figur sank auf 41 bis 48 % ab,

d.h. die Fische zeigten hier sogar eine leichte Bevorzugung für die quadratische Figur.

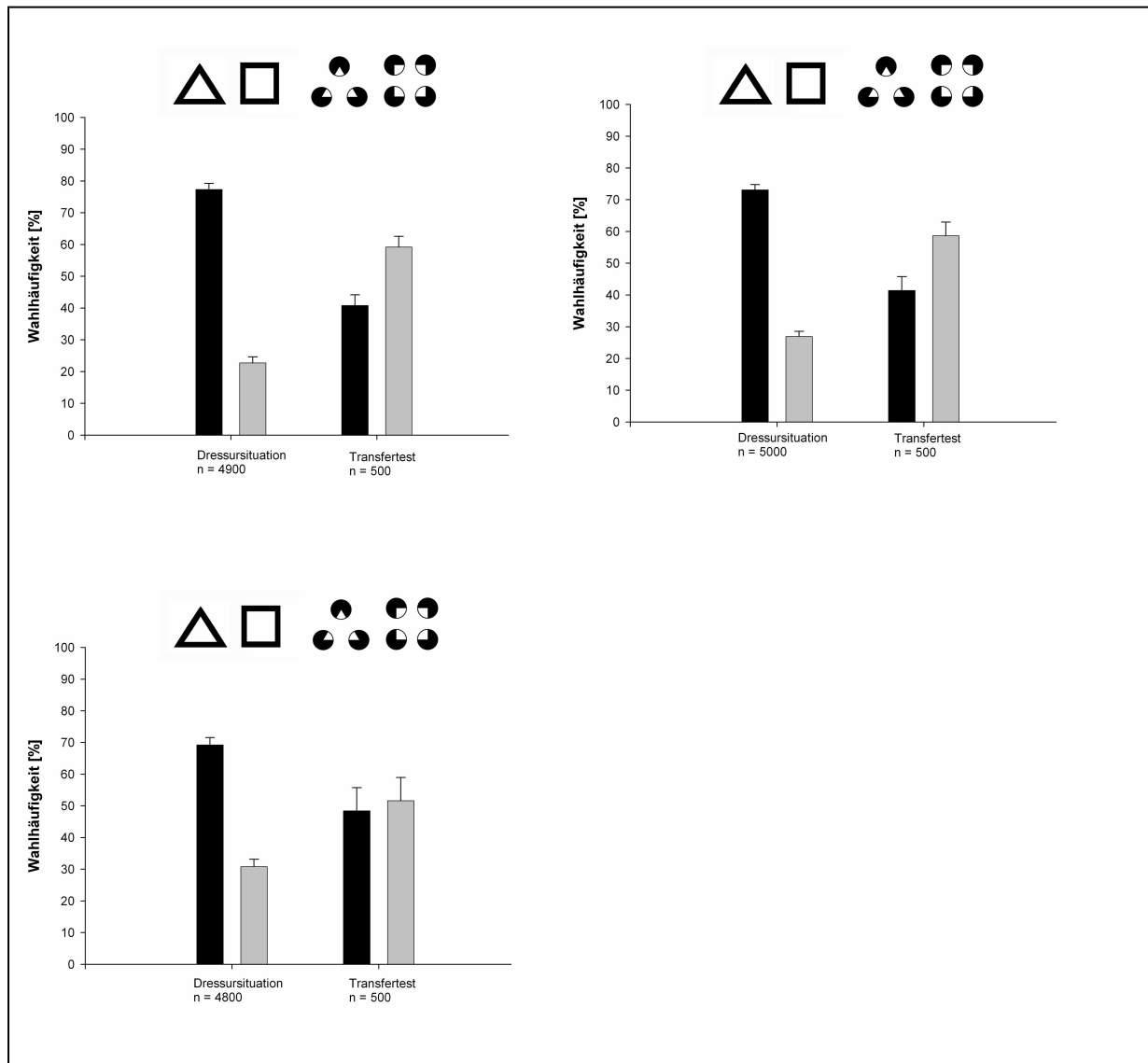


Abb. 3.1.5: **Transfertest** bei KANIZSA-Figuren, bei denen die Öffnung der schwarzen Kreise durch dünne Linien geschlossen wurde. Die Darstellung entspricht der von Abb. 3.1.3.

Der Generalisationstest mit denselben Testbildern lieferte ein sehr unterschiedliches Wahlverhalten (Abb. 3.1.6). Die Stärke des Wahlverhaltens für die Dreiecksfigur lag bei 0,19; 0,63 und 0,77. Für die Quadratform war das Wahlverhalten sehr ähnlich (0,12; 0,65 und 0,67). So streute zwar die Stärke des Wahlverhaltens zwischen den Fischen stark, nicht jedoch diejenige zwischen den beiden Testfeldern. Die

Dreiecksform wurde von den Versuchstieren gleich oft oder nur geringfügig häufiger gewählt.

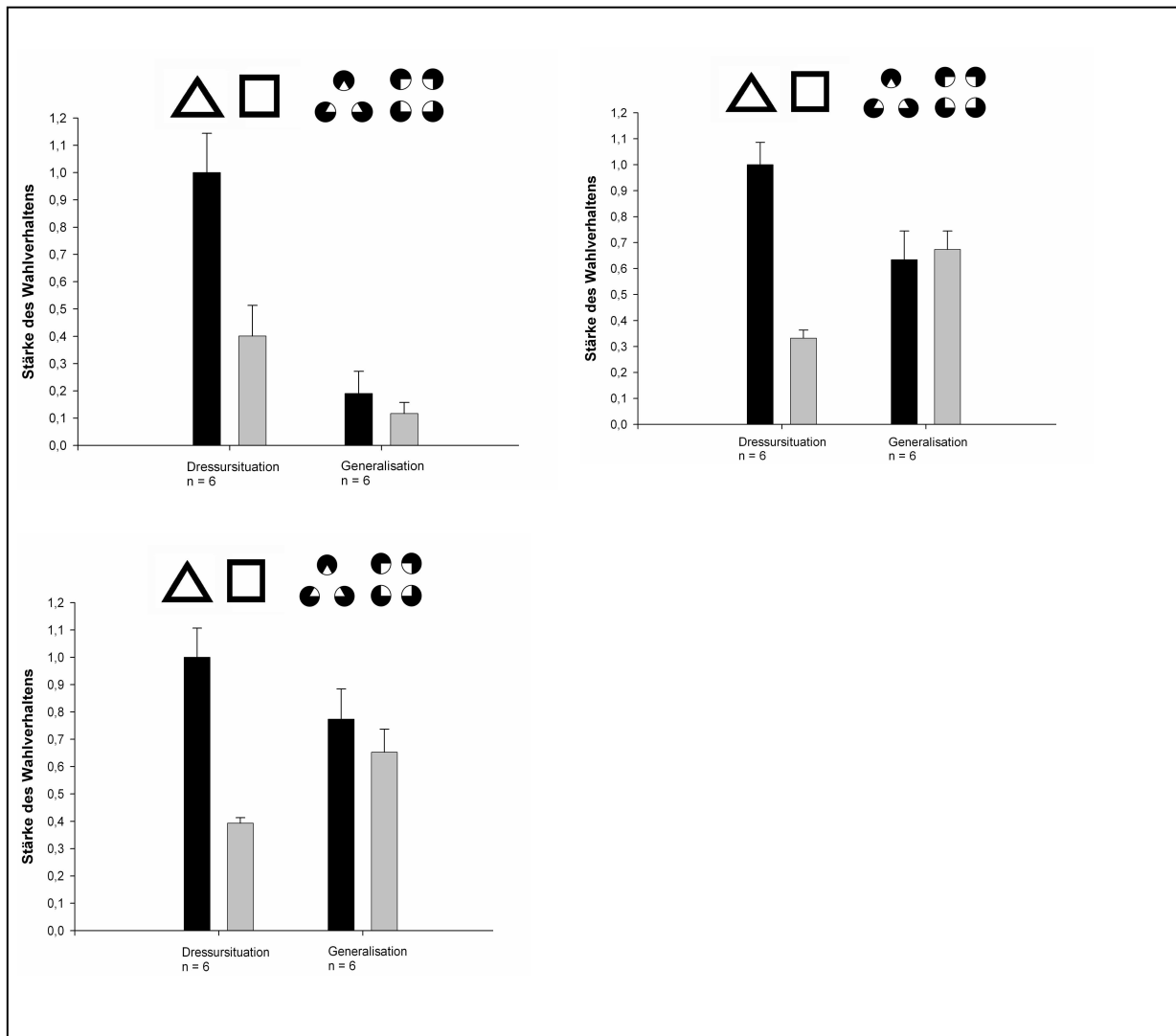


Abb. 3.1.6: Der **Generalisationstest** mit den durch eine Linie geschlossenen Figuren zeigt bei allen Fischen für beide Testbilder ein etwa gleich starkes Antwortverhalten. Dieses unterscheidet sich zwischen den einzelnen Tieren jedoch deutlich.

Im Anschluss daran wurde überprüft, ob die Versuchstiere tatsächlich ein Dreieck wahrnahmen, oder ob sie sich in ihrem Wahlverhalten an der Anordnung der schwarzen Kreise orientierten. Dazu wurden drei, bzw. vier schwarze ausgefüllte Kreise in derselben Anordnung wie bei der KANIZSA-Täuschung verwendet (Abb. 3.1.7). Das Ergebnis zeigt, dass sich die Fische nicht, oder nur wenig nach der Anzahl oder der Anordnung der schwarzen Kreise richteten.

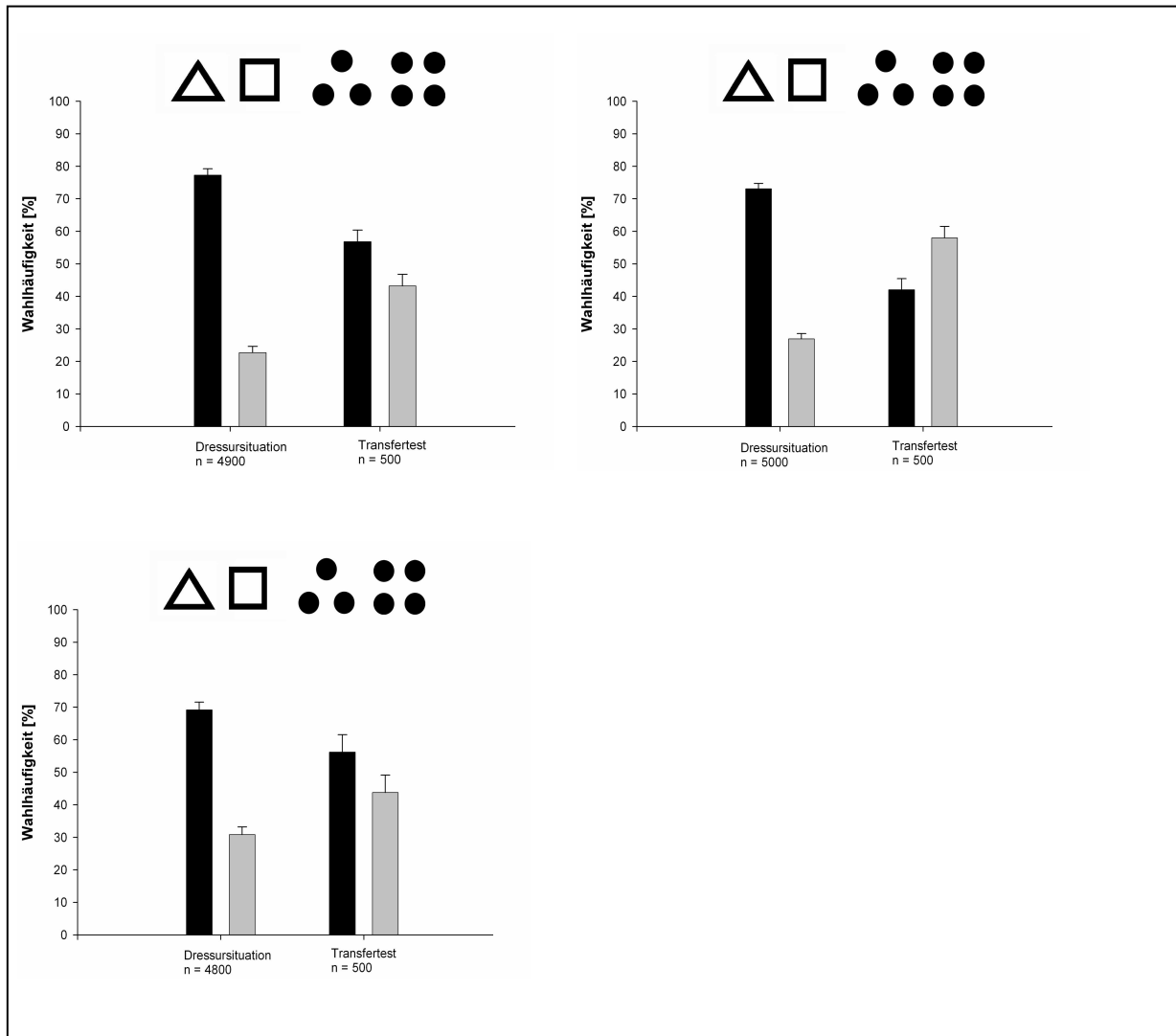


Abb. 3.1.7: **Transfertest** mit schwarzen Kreisen. Die Fische zeigten keine deutliche Präferenz für eines der beiden Testbilder.

Wurden diese Figuren aus drei bzw. vier schwarzen Kreisen im Generalisationstest dargeboten (Abb. 3.1.8), so zeigte nur ein Versuchstier eine leichte Bevorzugung der Dreiecksform. Fisch 1 zeigte eine relativ hohe Wahlhäufigkeit, die sich jedoch zwischen den beiden Figuren kaum unterschied. Fisch 2 zeigte ein schwächeres Wahlverhalten, wählte jedoch die Quadratform deutlich häufiger. Fisch 3 zeigte das schwächste Wahlverhalten mit einer leichten Bevorzugung der Dreiecksform.

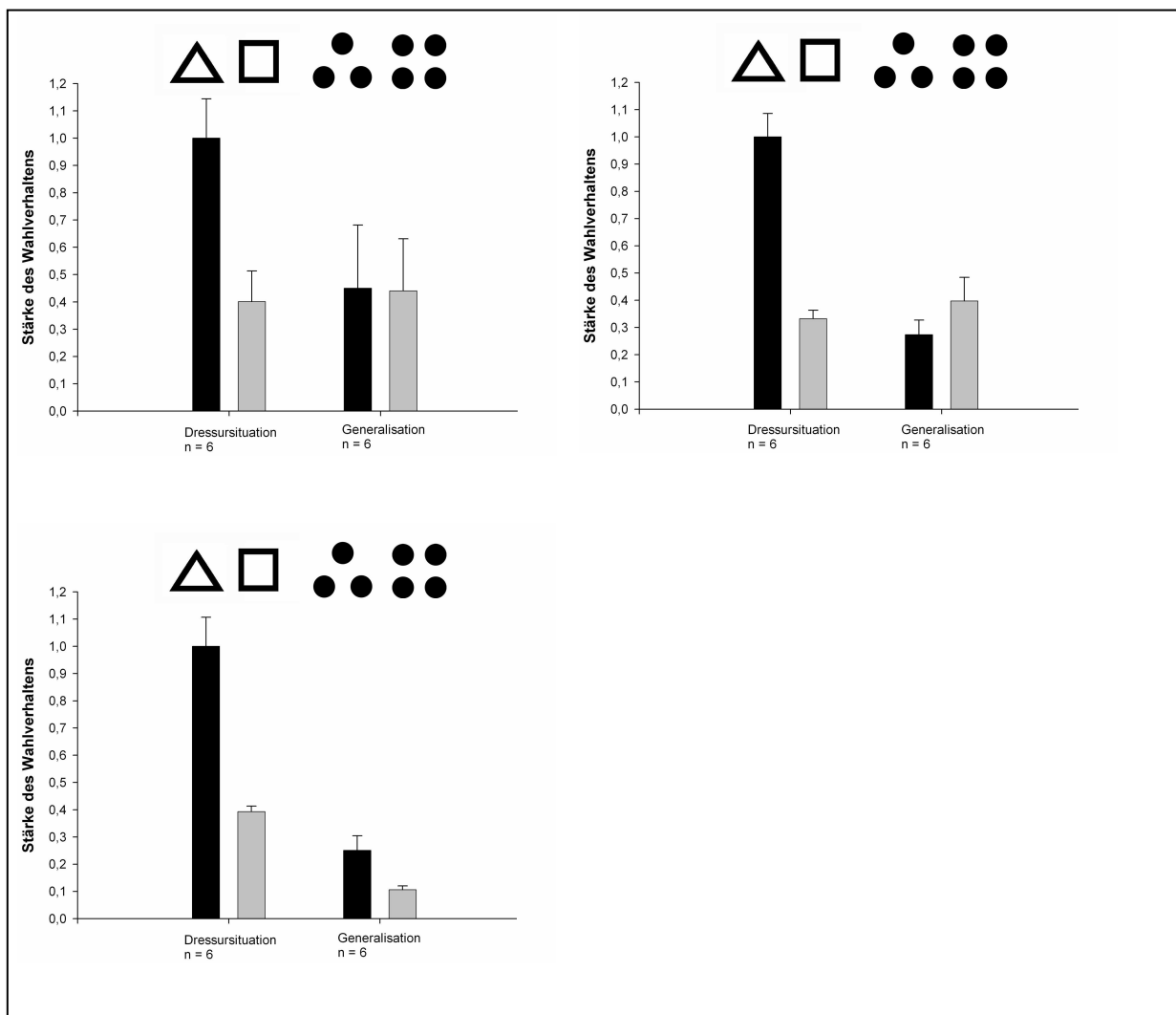


Abb. 3.1.8: **Generalisationstest** mit schwarz ausgefüllten Kreisen. Bei diesem Versuch zeigten alle drei Versuchstiere ein unterschiedliches Verhalten. Fisch 1 wählte beide Figuren gleich häufig, Fisch 2 bevorzugte die Quadratform und Fisch 3 die Dreiecksform.

In den nächsten Versuchen wurden die Öffnungsrichtungen der schwarzen Kreise variiert. Im ersten Versuch zeigten die Öffnungen alle nach links (Abb. 3.1.9). In diesem Fall wählten alle Versuchstiere im Transfertest die Dreiecksform etwas verstärkt.

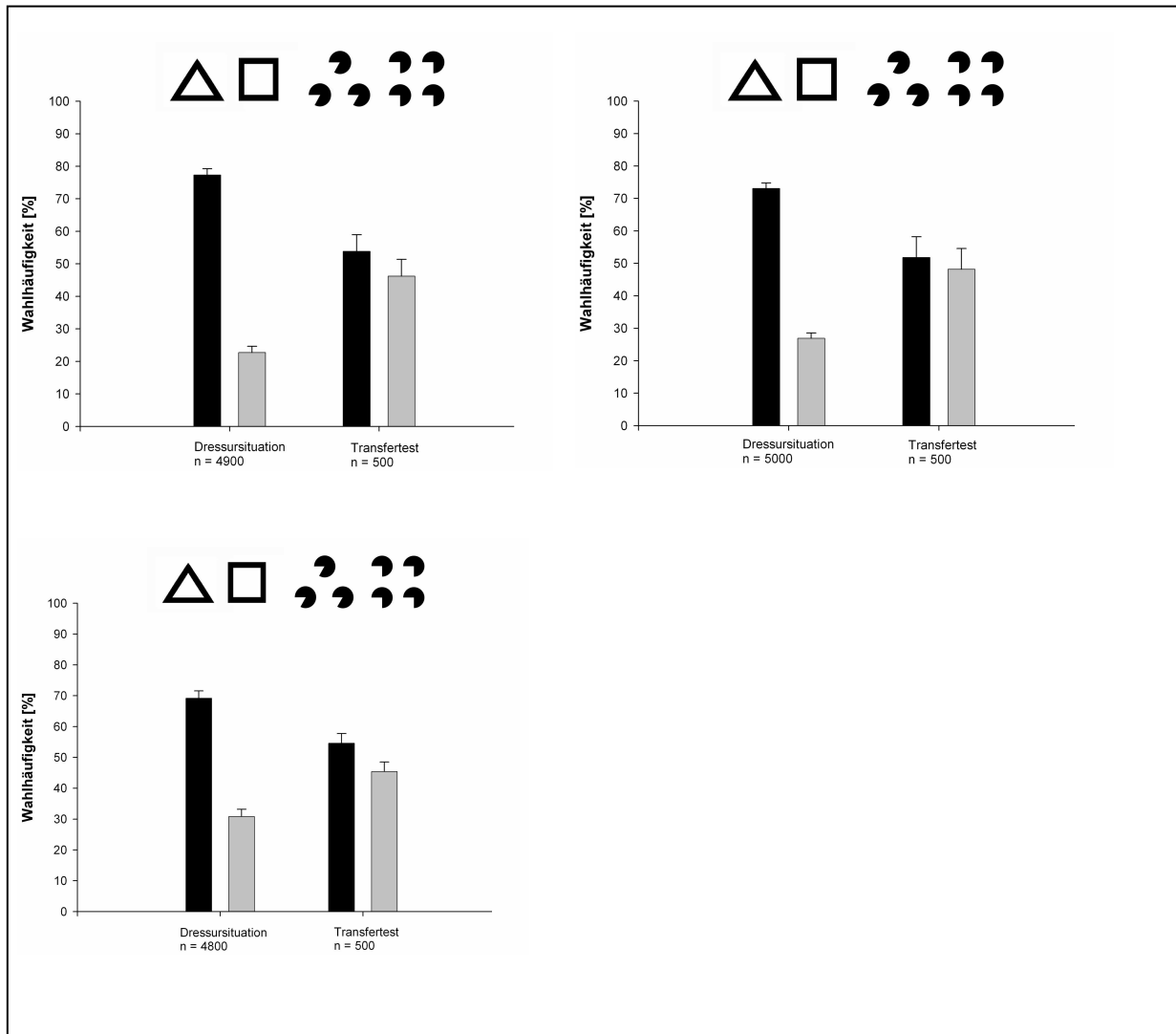


Abb. 3.1.9: **Transfertest** mit Öffnungen, die alle nach links wiesen. Alle Versuchstiere zeigen eine leichte Bevorzugung der Dreiecksform.

Im anschließend durchgeführten Generalisationstest mit nach links weisenden Öffnungen (Abb. 3.1.10) zeigten zwei der Fische ein stärkeres Wahlverhalten für die Dreiecksform.

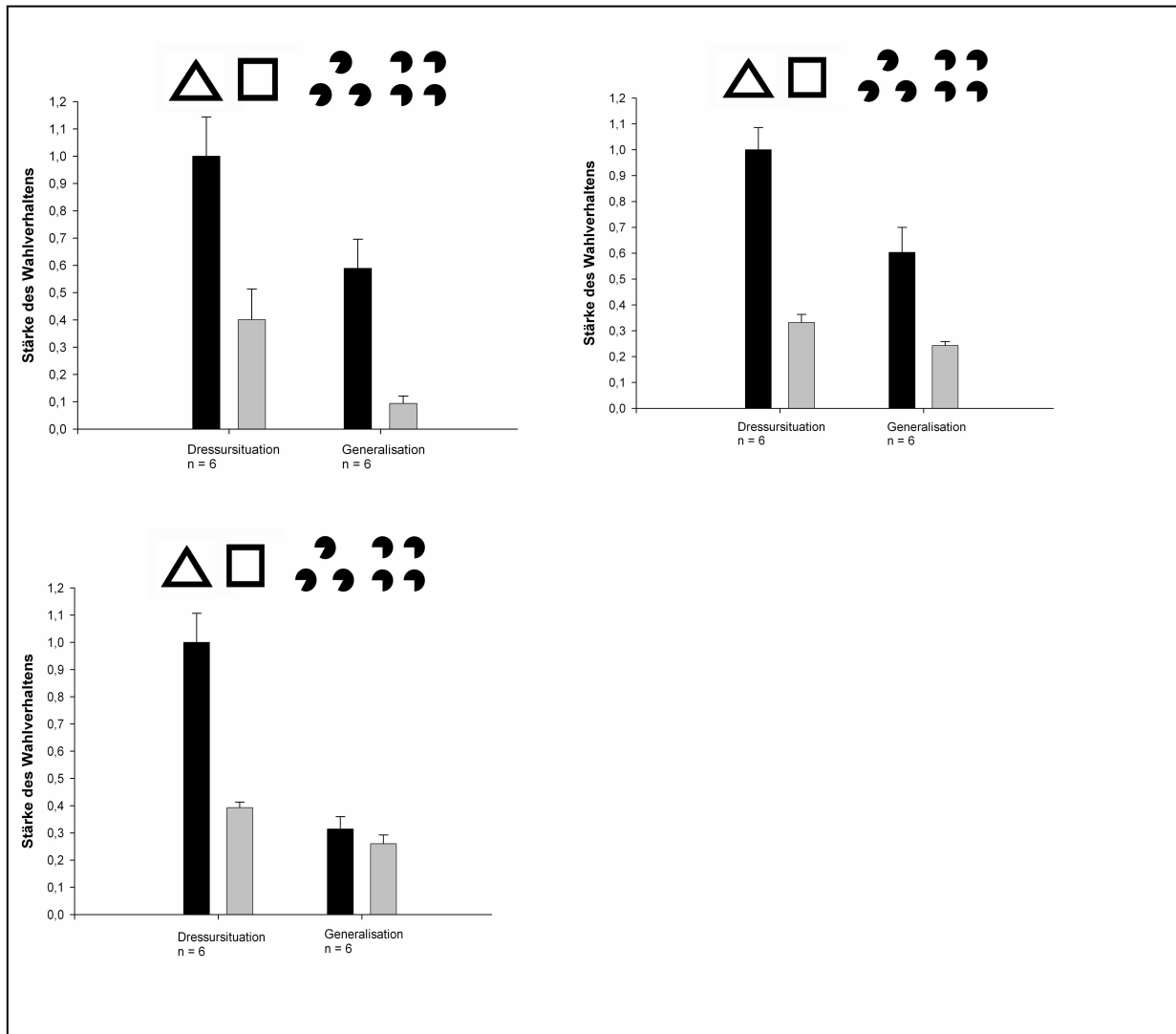


Abb. 3.1.10: **Generalisationstest** mit nach links weisenden Öffnungen.

Im nächsten Transfertest wiesen alle Öffnungen nach außen (Abb. 3.1.11). Das Ergebnis zeigt bei diesen Testbildern bei allen Versuchstieren eine Bevorzugung für die Quadratform.

Dasselbe Verhalten zeigte Fisch 3 auch beim Generalisationstest (Abb. 3.1.12). Fisch 1 und 2 wählten in diesem Fall die Dreiecksform häufiger.

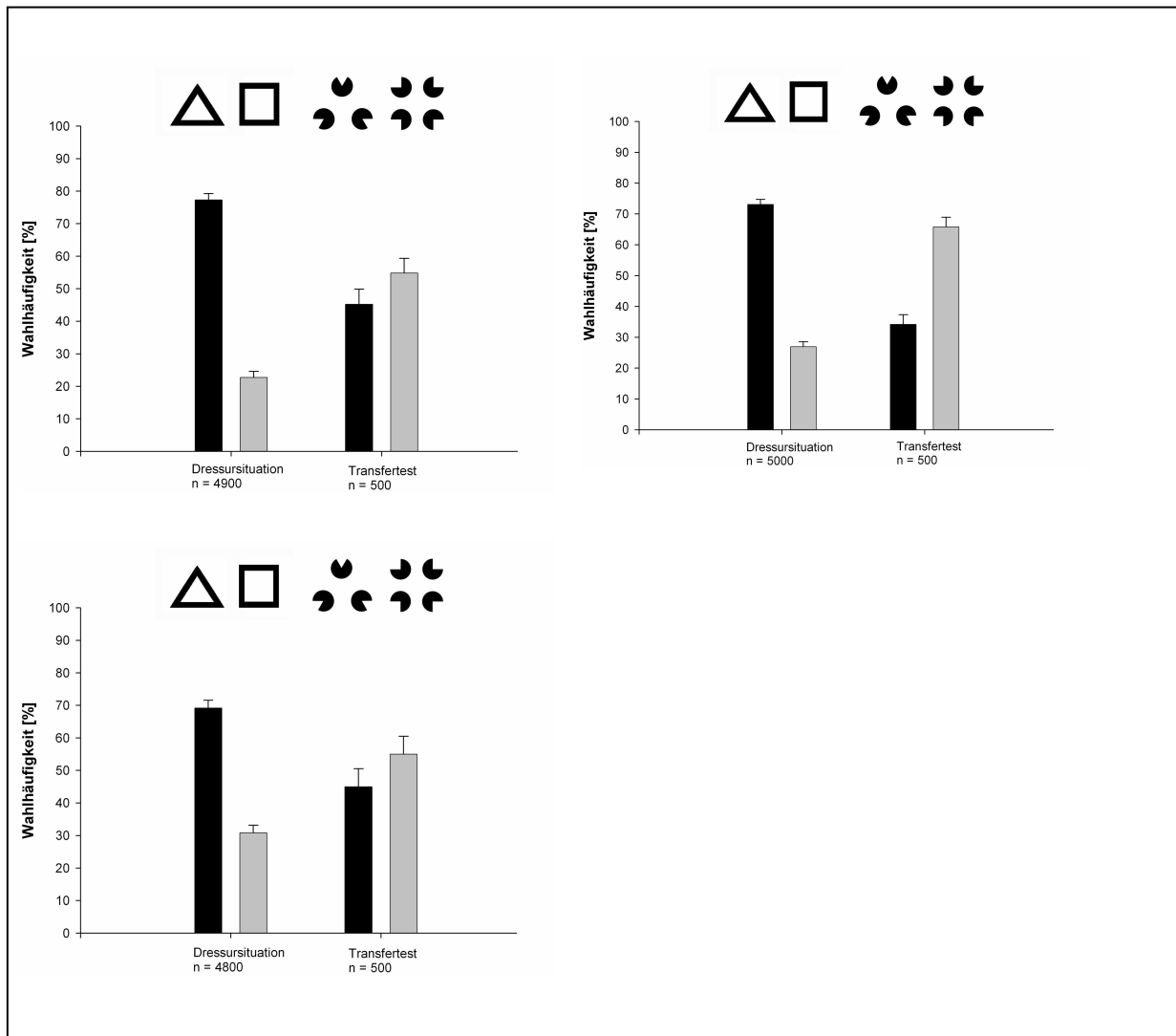
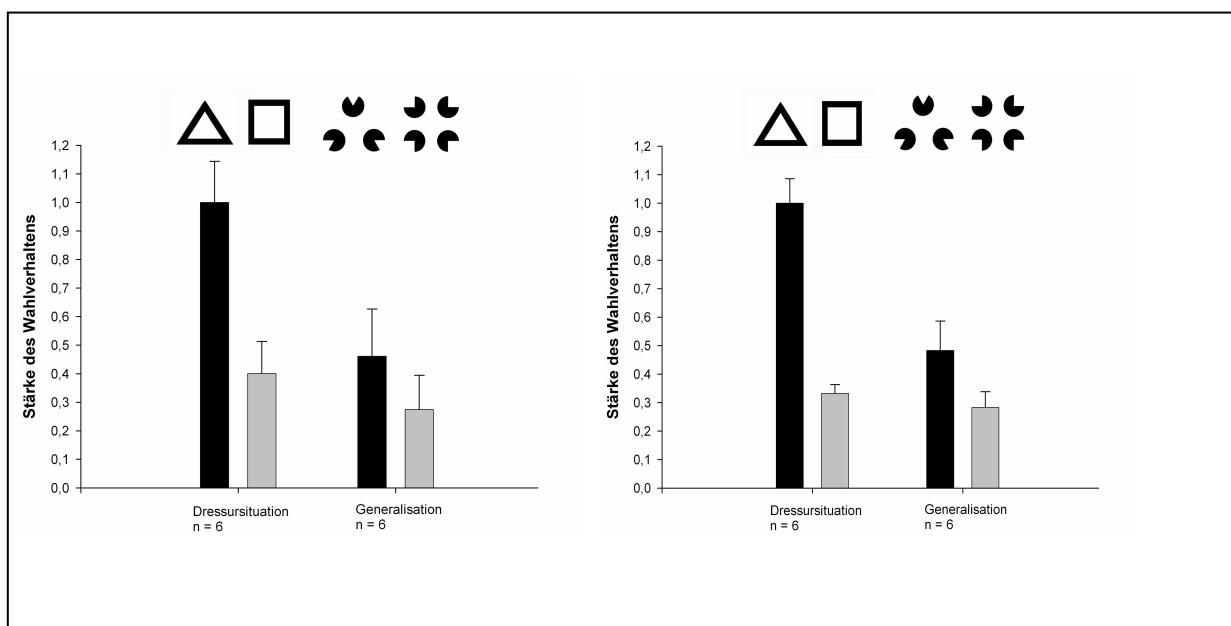


Abb. 3.1.11: Im **Transfertest** mit nach außen weisenden Öffnungen bevorzugten alle Fische die Quadratform.



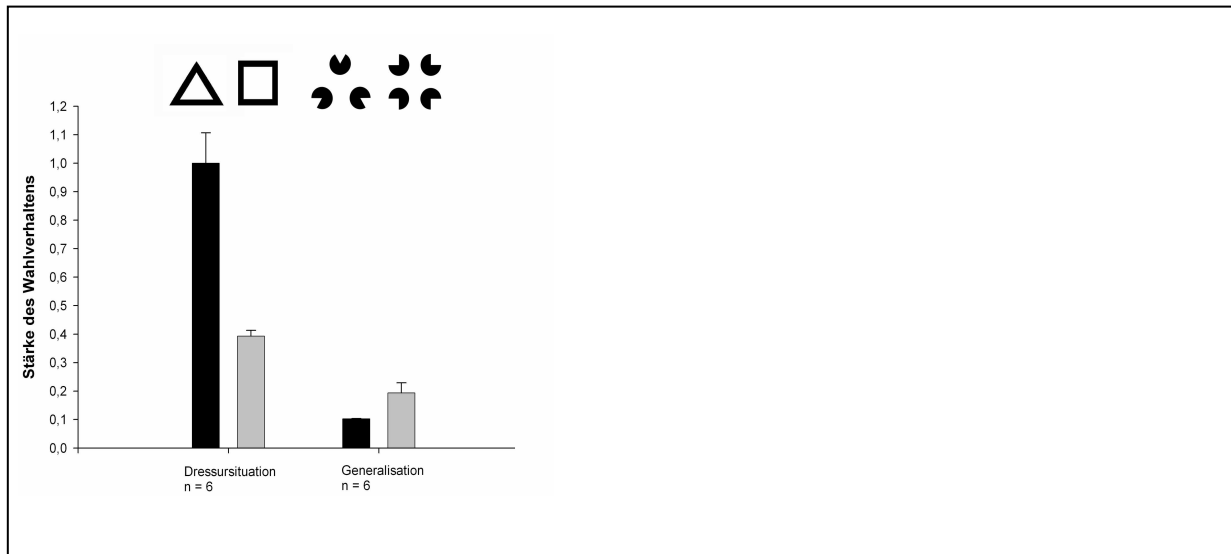
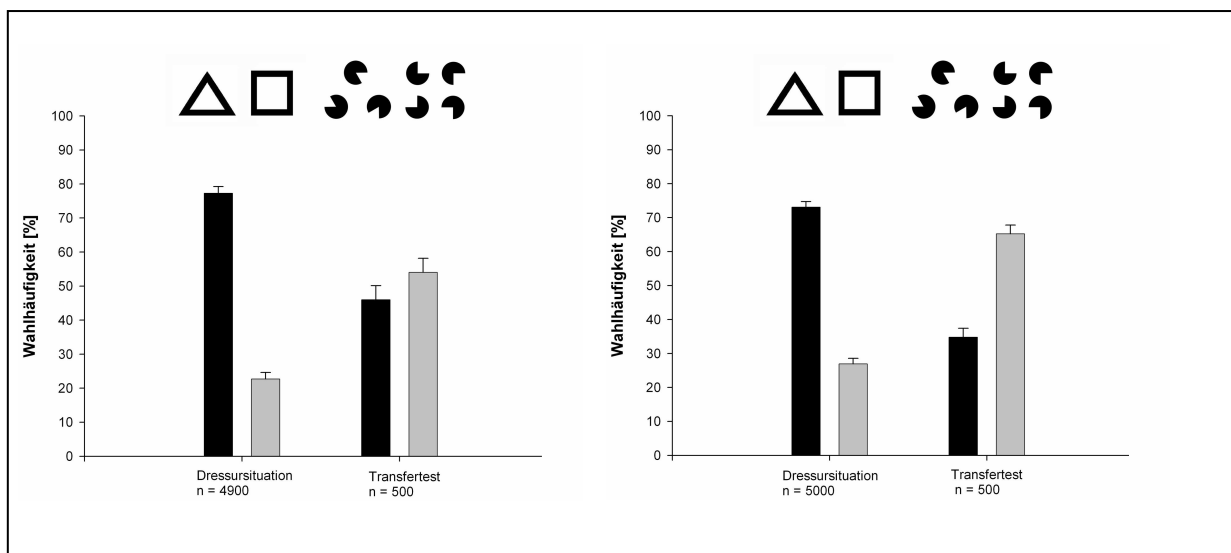


Abb. 3.1.12: Im **Generalisationstest** mit nach außen weisenden Öffnungen zeigten Fisch 1 und 2 eine leichte Bevorzugung für die Dreiecksform.

Waren alle Kreise alle in eine Richtung geöffnet (Abb. 3.1.13) zeigten die Versuchstiere keine klare Präferenz für die Dreiecksfigur. Die Wahlhäufigkeiten für das Testfeld mit drei Kreisen lag für die Fische 1 und 3 um 50 %. Fisch 2 zeigt in diesem Versuch eine Bevorzugung für das Testbild mit der Quadratform.



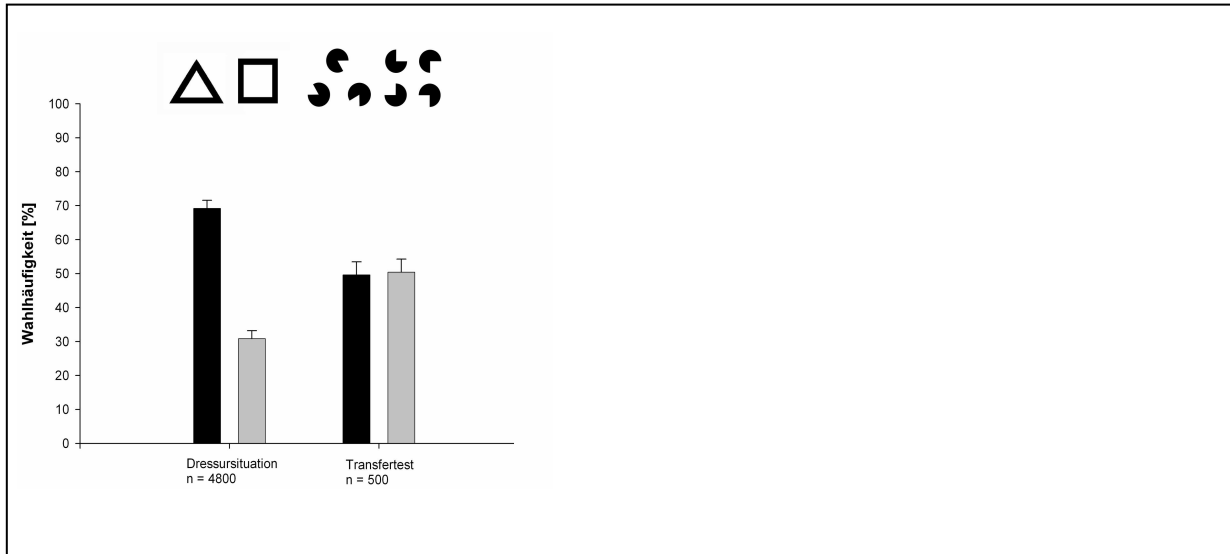
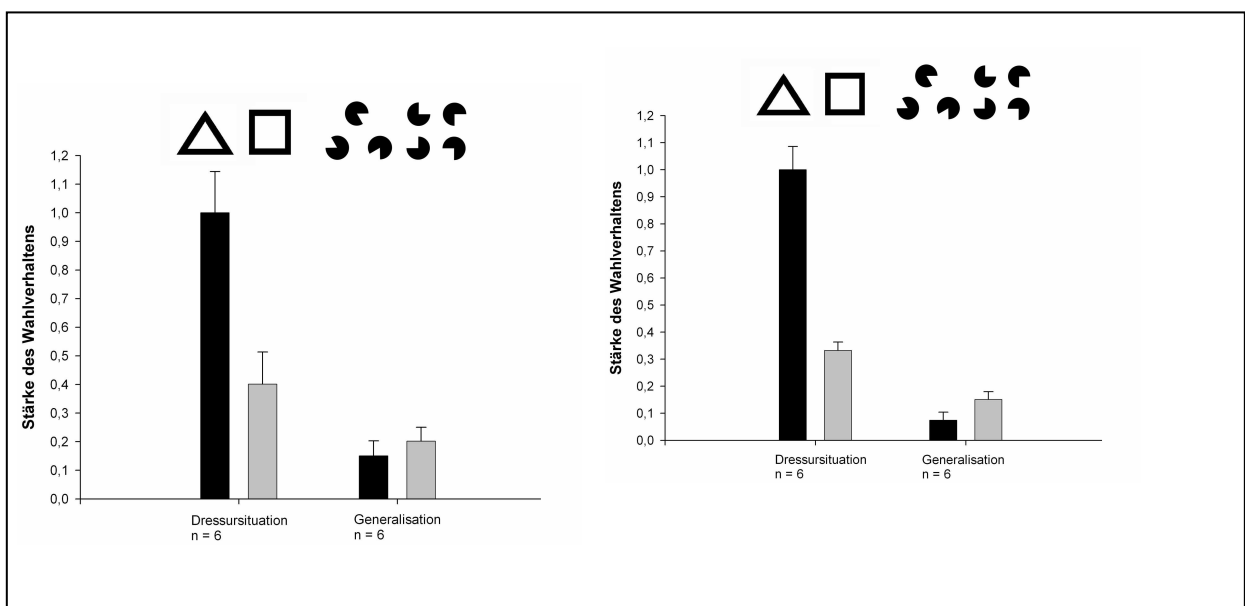


Abb. 3.1.13: **Transfertest** mit in einer Richtung geöffneten Kreisen. Fisch 2 zeigte eine Bevorzugung für die Quadratform, Fisch 1 und Fisch 3 zeigten dagegen ein Wahlverhalten von 50 % für beide Testfelder.

Im Generalisationstest wählten alle Fische die Quadratform etwas stärker als die Dreiecksform (Abb. 3.1.14). Es konnte jedoch insgesamt nur eine sehr geringe Anzahl an Wahlen festgestellt werden, die bei allen Fischen noch unter der für den negativen Dressurreiz liegt.



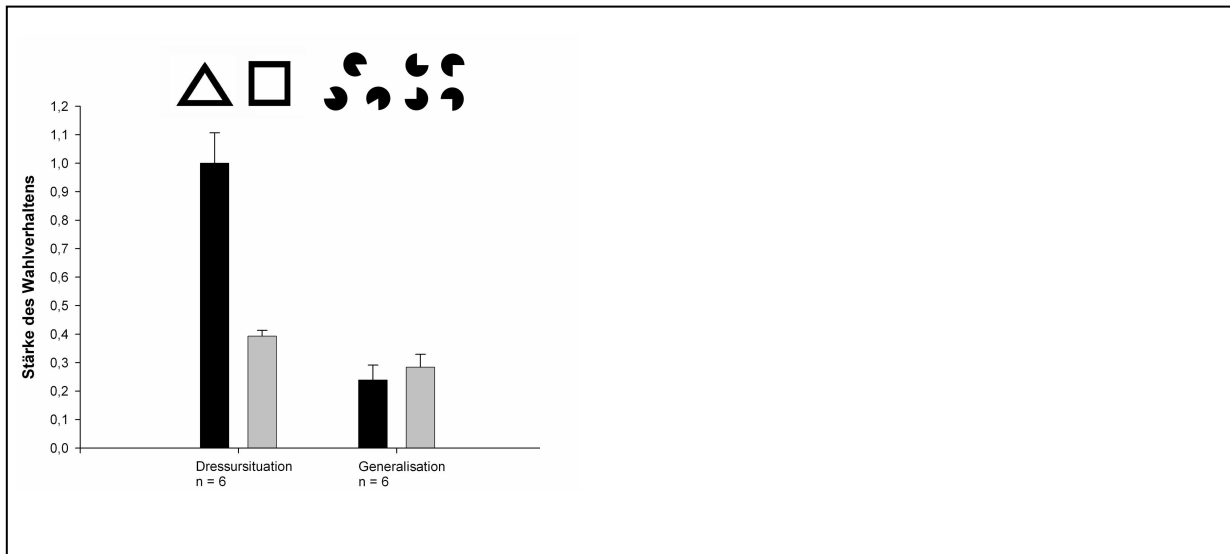


Abb. 3.1.14: Das Ergebnis des **Generalisationstest** zeigt für alle Versuchstiere nur ein sehr geringes Wahlverhalten mit einer leichten Bevorzugung der Quadratform.

In einem nur mit dem Transfertest durchgeführten Kontrollversuch wurden die Testbilder Dressurdreieck und KANIZSA-Dreieck gleichzeitig präsentiert (Abb. 3.1.15). Bei diesem Versuch fiel das Wahlverhalten der drei Versuchstiere sehr unterschiedlich aus. Fisch 1 bevorzugte das Dressurdreieck mit 68 %. Fisch 2 wählte dieses mit 59 %. Fisch 3 dagegen bevorzugte keines der beiden Testbilder (48 % Wahlhäufigkeit für das Dressurdreieck).

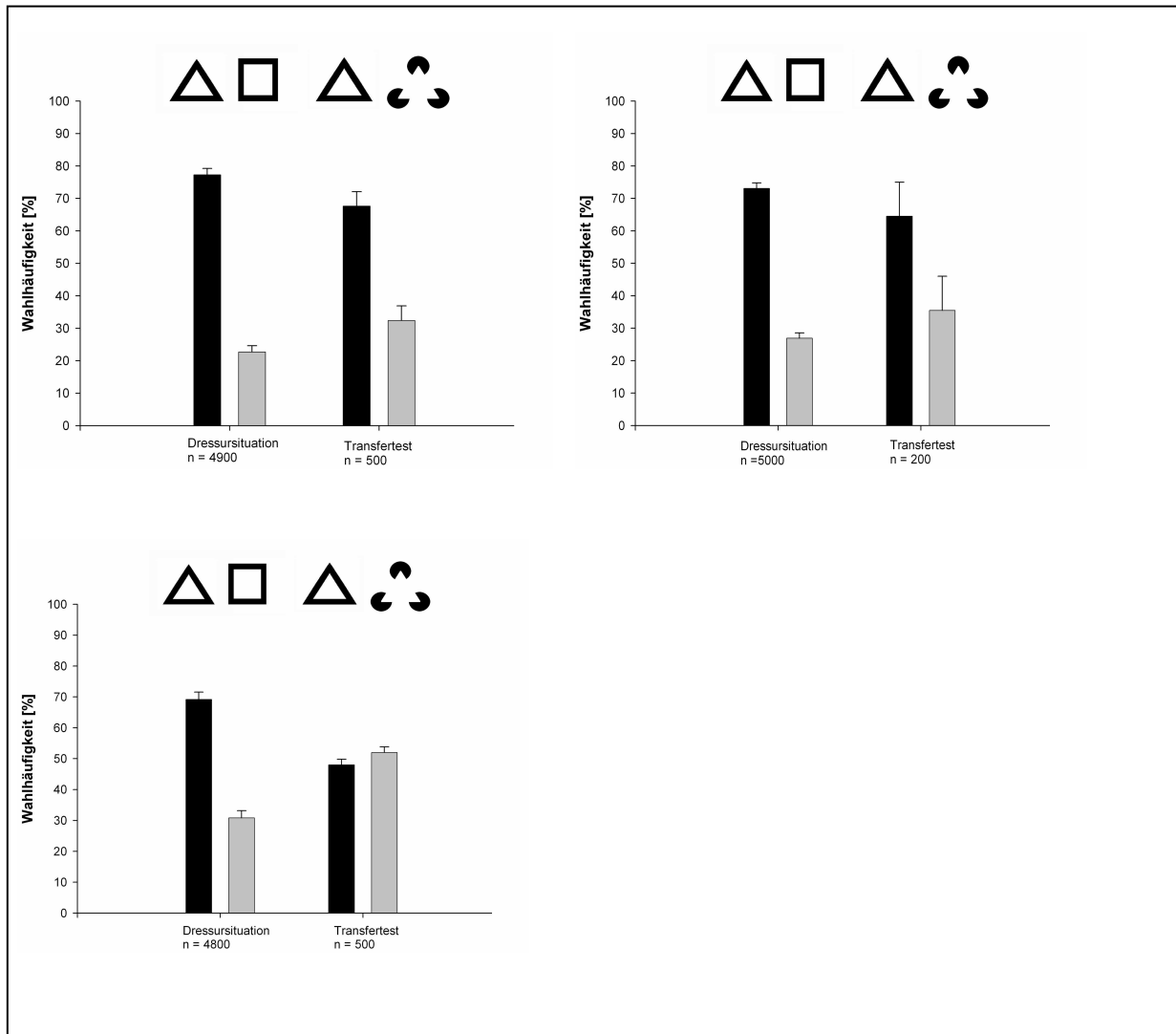


Abb. 3.1.15: **Transfertest** mit dem positiven Dressurreiz und dem KANIZSA-Dreieck. Nur Fisch 1 und Fisch 2 bevorzugten die Dressurform. Fisch 3 zeigte ein Wahlverhalten von 50 % für beide Testbilder.

Nur in einem Generalisationstest wurde das Wahlverhalten der Versuchstiere bei schwarz ausgefüllten Testbildern in Form eines Dreiecks bzw. eines Quadrats ermittelt (Abb. 3.1.16). Alle drei Versuchstiere zeigten ein deutlich stärkeres Wahlverhalten für das schwarz ausgefüllte Dreieck im Vergleich zum schwarz ausgefüllten Quadrat. Vergleicht man die Stärke des Wahlverhaltens jedoch mit dem der Dressurbilder, so ist das für die schwarzen Figuren bei allen Fischen deutlich geringer.

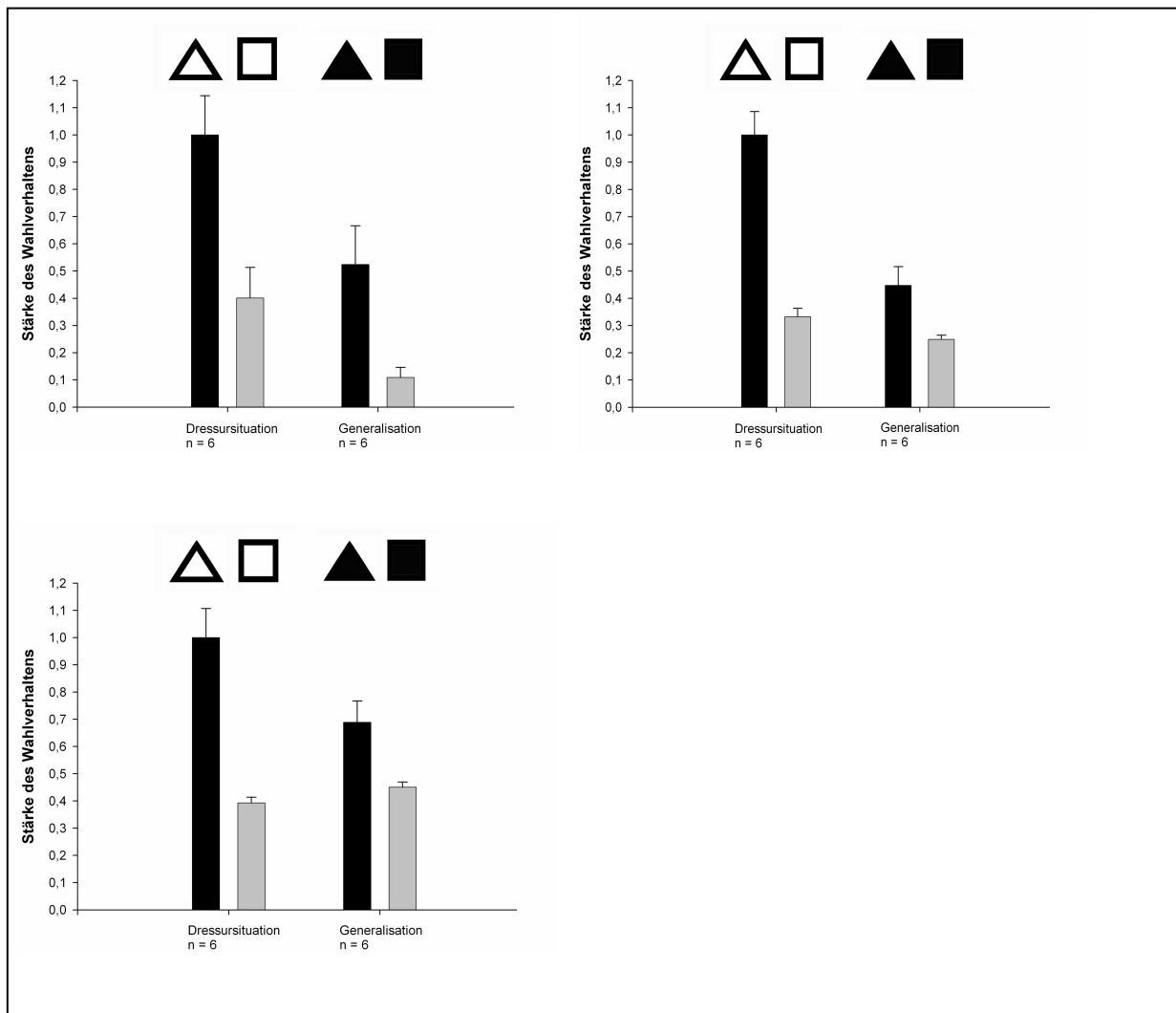


Abb. 3.1.16: **Generalisationstest** mit schwarz ausgefüllten Figuren. Alle Fische zeigen ein stärkeres Wahlverhalten für das Dreieck. Im Verhältnis zu den Dressurbildern ist das Wahlverhalten jedoch deutlich geringer.

Zusätzlich zu den oben beschriebenen Kontrollversuchen wurde getestet, ob die Figuren Dreieck und Quadrat auch in KANIZSA-Teilfiguren gesehen werden konnten. Dazu wurden zunächst nur die beiden linken Kreise (Abb. 3.1.17) dargestellt.

Alle Fische zeigten auch bei diesen Testbildern eine Präferenz für die Dreiecksform. Fisch 2 zeigte bei den Transferversuchen mit den Teilfiguren oftmals nur eine sehr geringe Aktivität und schwamm die Testbilder an einigen Versuchstagen nicht an. Die Anzahl der Wahlen für dieses Versuchstier fallen in den einzelnen Transferversuchen mit unterschiedlichen Teilfiguren daher sehr verschieden aus.

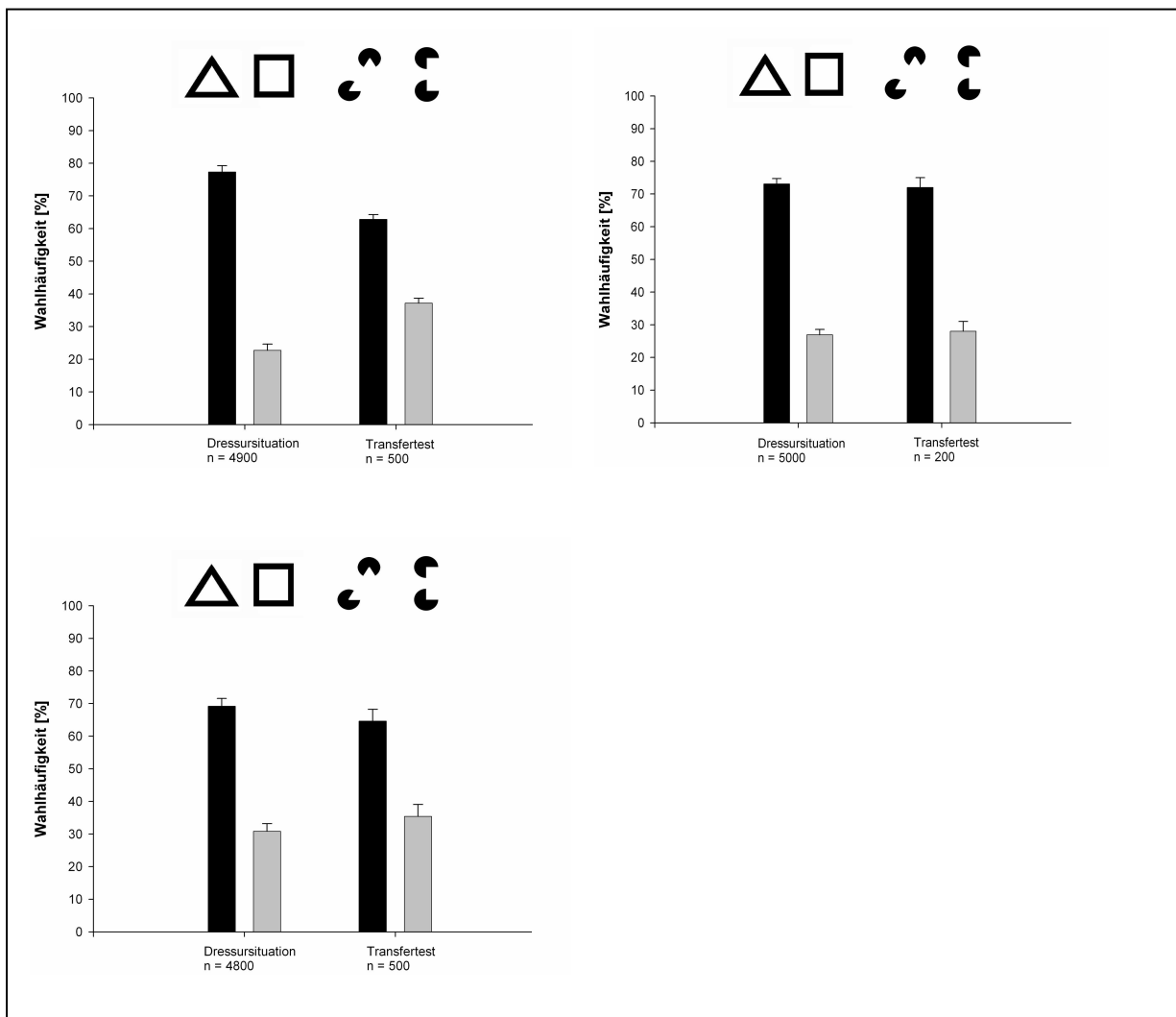


Abb. 3.1.17: **Transfertest** mit KANIZSA-Figuren, die nur durch die beiden linken Kreise dargestellt wurden. Alle Versuchstiere behielten ihre Bevorzugung für die Dreiecksform aufrecht.

Wurden beim Generalisationstest zwei linke Kreise gezeigt (Abb. 3.1.18.), war das Wahlverhalten der Versuchstiere sehr schwach. Zudem zeigten sich kaum Unterschiede für die Dreiecks- und Quadratform.

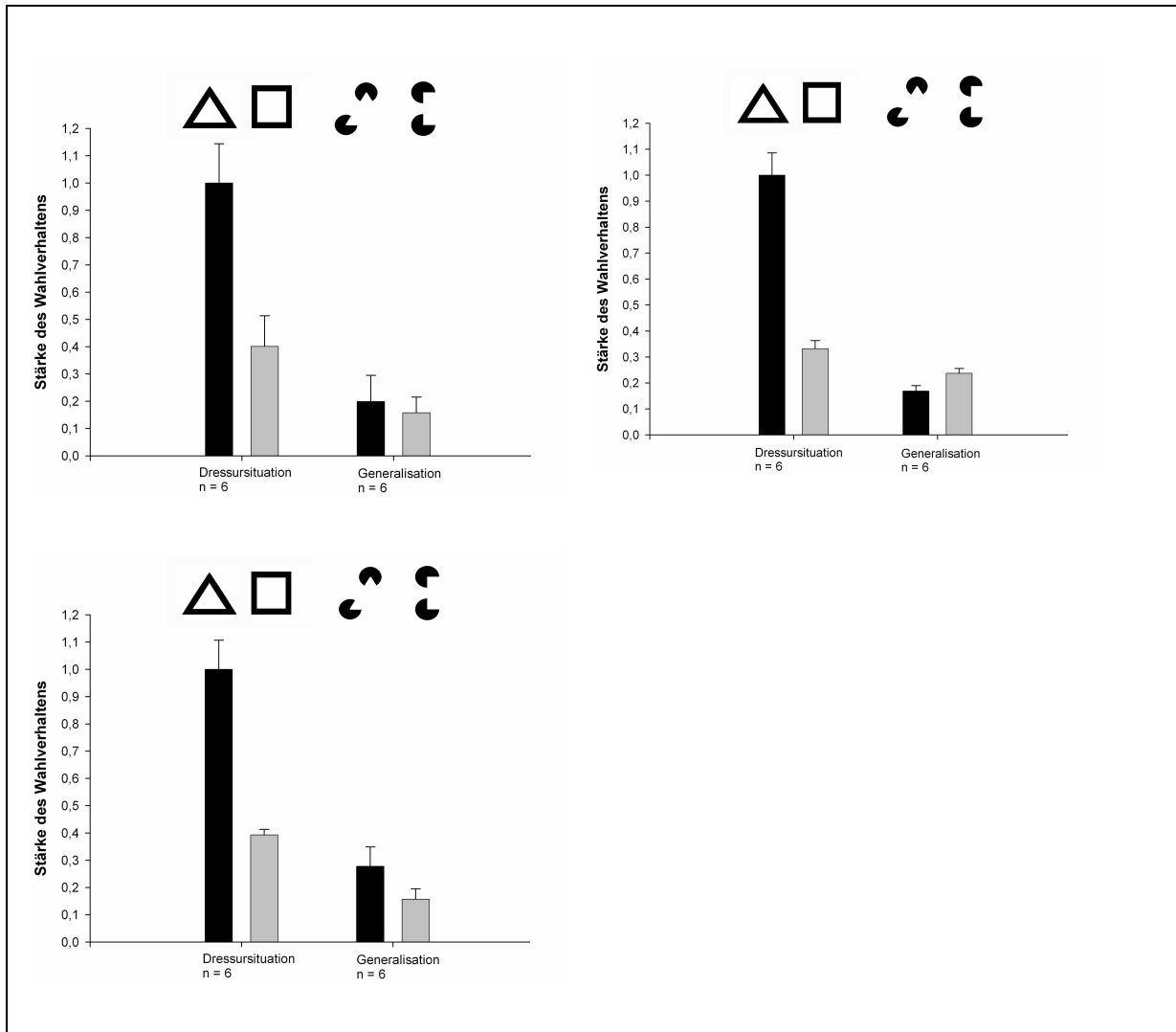


Abb. 3.1.18: **Generalisationstest** mit KANIZSA-Figuren, die durch zwei linke Kreise dargestellt werden. Die Versuchstiere zeigten nur ein sehr geringes Wahlverhalten. Fisch 1 und 3 wählten die Dreiecksform etwas häufiger.

Der gleiche Versuch wurde anschließend mit zwei rechten Kreisen durchgeführt (Abb. 3.1.19). Die Ergebnisse deckten sich für Fisch 1 und Fisch 3 mit denen vom vorangegangenen Versuch. Fisch 2 zeigte in diesem Fall jedoch eine Wahlhäufigkeit von 50 % für beide Testbilder. Die Fische 1 und 3 zeigten im Gegensatz dazu eine deutliche Bevorzugung für die Dreiecksform.

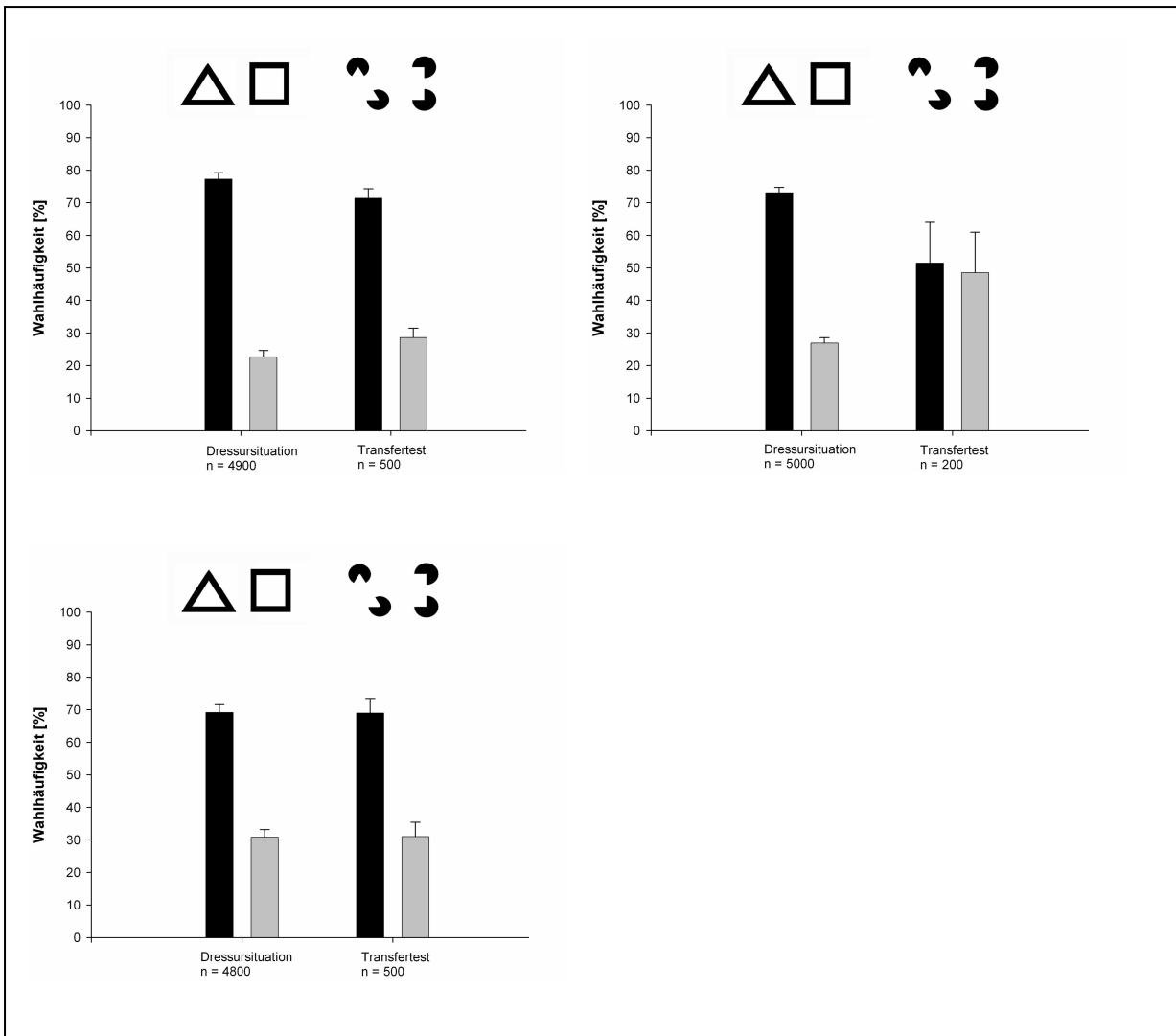


Abb. 3.1.19: **Transfertest** mit zwei rechten Kreisen. Die Ergebnisse decken sich für zwei Versuchstiere mit denen des Versuches mit zwei linken Kreisen. Fisch 2 zeigte nun jedoch eine Wahlhäufigkeit von 50 % für beide Testbilder.

Beim Generalisationstest mit zwei rechten Kreisen (Abb. 3.1.20) entsprachen die Ergebnisse in etwa denen mit zwei linken Kreisen. Die Stärke des Wahlverhaltens der Versuchstiere war relativ schwach, und es zeigten sich kaum Unterschiede in der Stärke zwischen Dreiecks- und Quadratform.

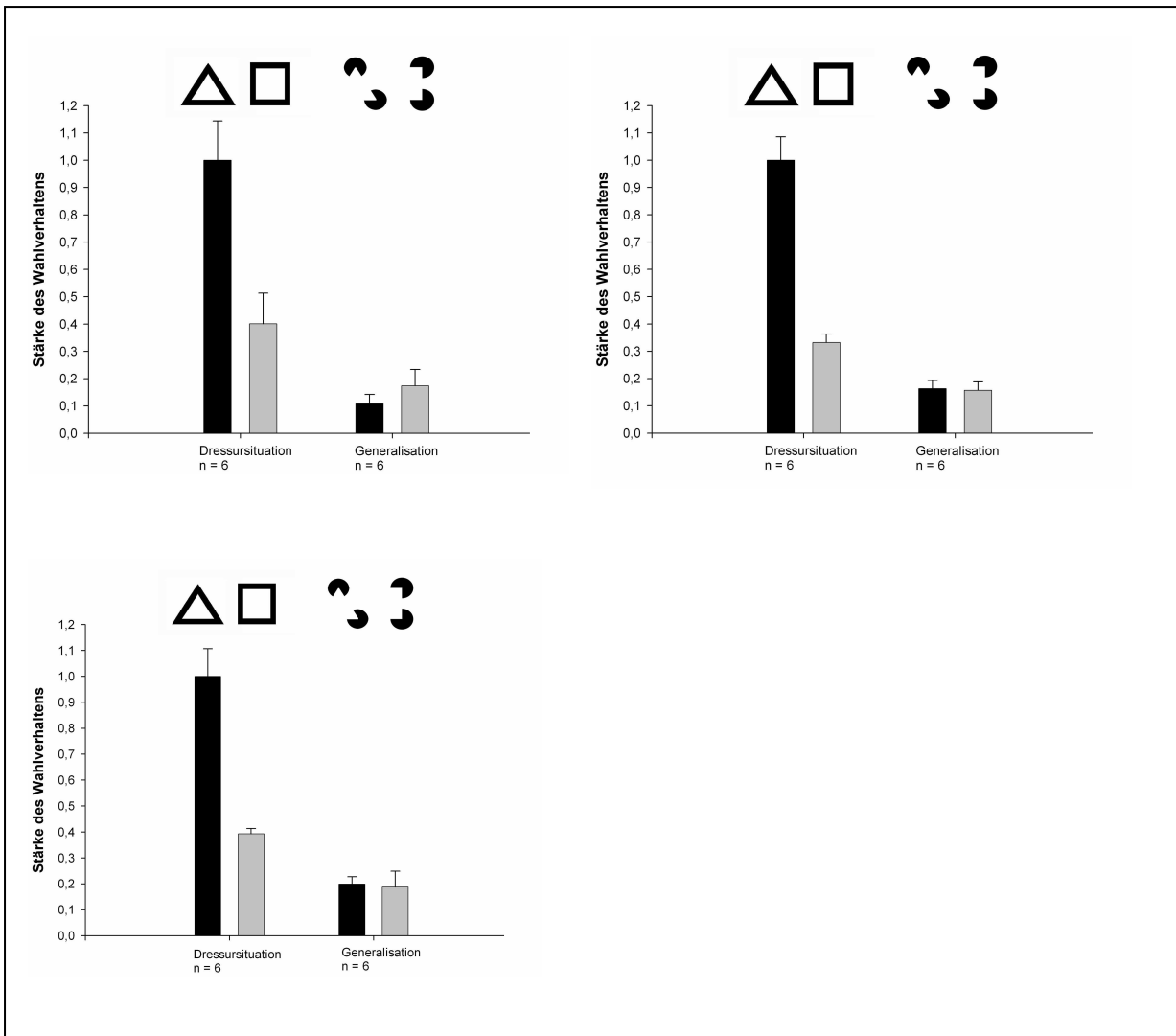


Abb. 3.1.20: **Generalisationstest** mit zwei rechten Kreisen.

Wurden den Versuchstieren nur zwei untere Kreise mit unterschiedlichen Öffnungswinkeln gezeigt, lag die Wahlhäufigkeit für die Dreiecksform bei zwei Fischen über 60 %. Fisch 3 zeigte mit einer Wahlhäufigkeit von 46 % für die Dreiecksform eine leichte Bevorzugung für die Quadratform (Abb. 3.1.21).

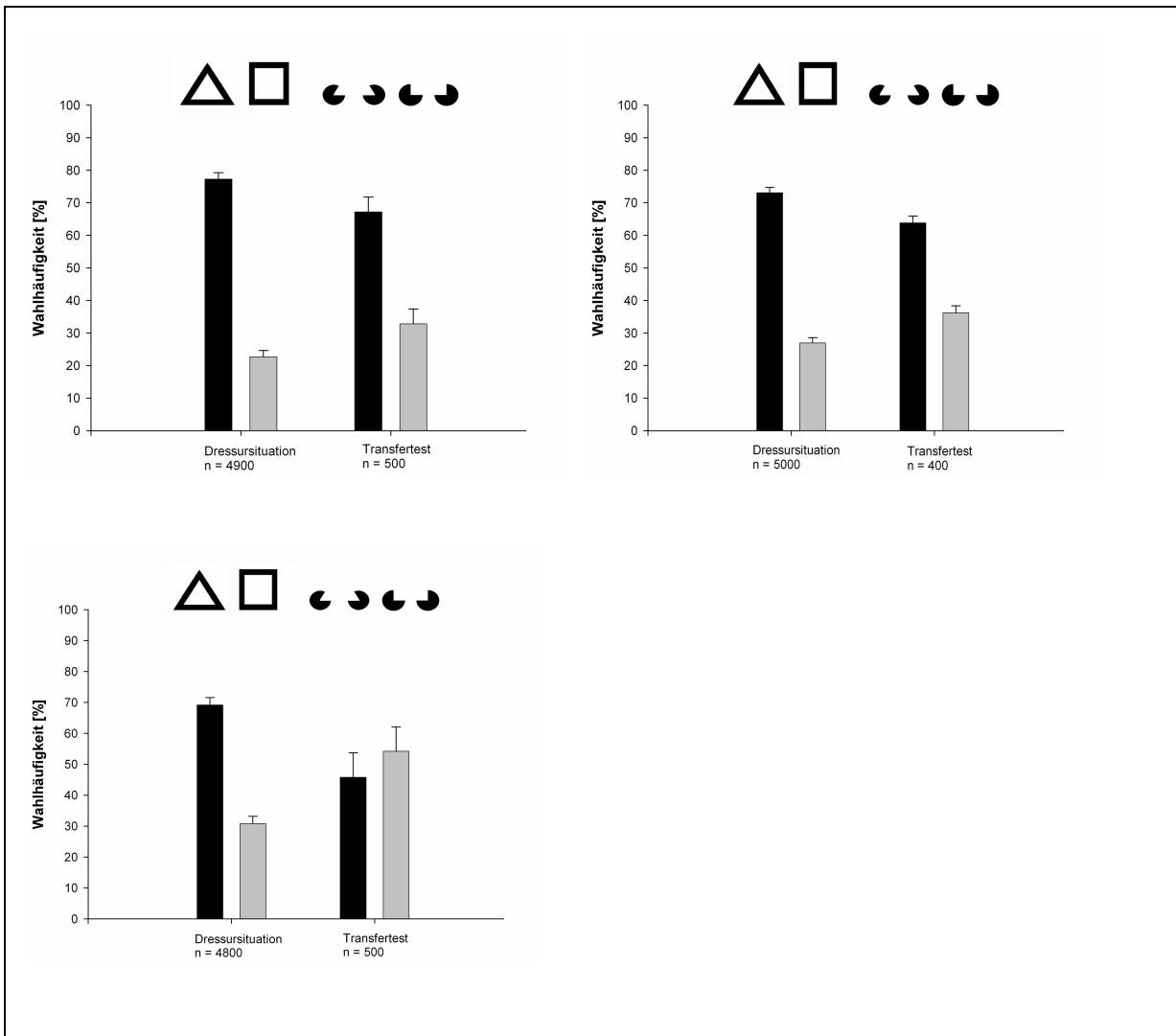


Abb. 3.1.21: **Transfertest**, bei dem die Formen Dreieck und Quadrat nur durch zwei untere Kreise dargestellt wurden. Fisch 1 und Fisch 2 zeigten eine Bevorzugung für die Dreiecksform. Fisch 3 präferierte dagegen leicht die Quadratform.

Im Generalisationstest mit zwei unteren Kreisen stieg die Stärke des Wahlverhaltens bei Fisch 1 und 3 wieder etwas an (Abb. 3.1.22). Fisch 1 zeigte im Gegensatz zu den beiden anderen Versuchstieren eine leichte Bevorzugung für die Quadratform.

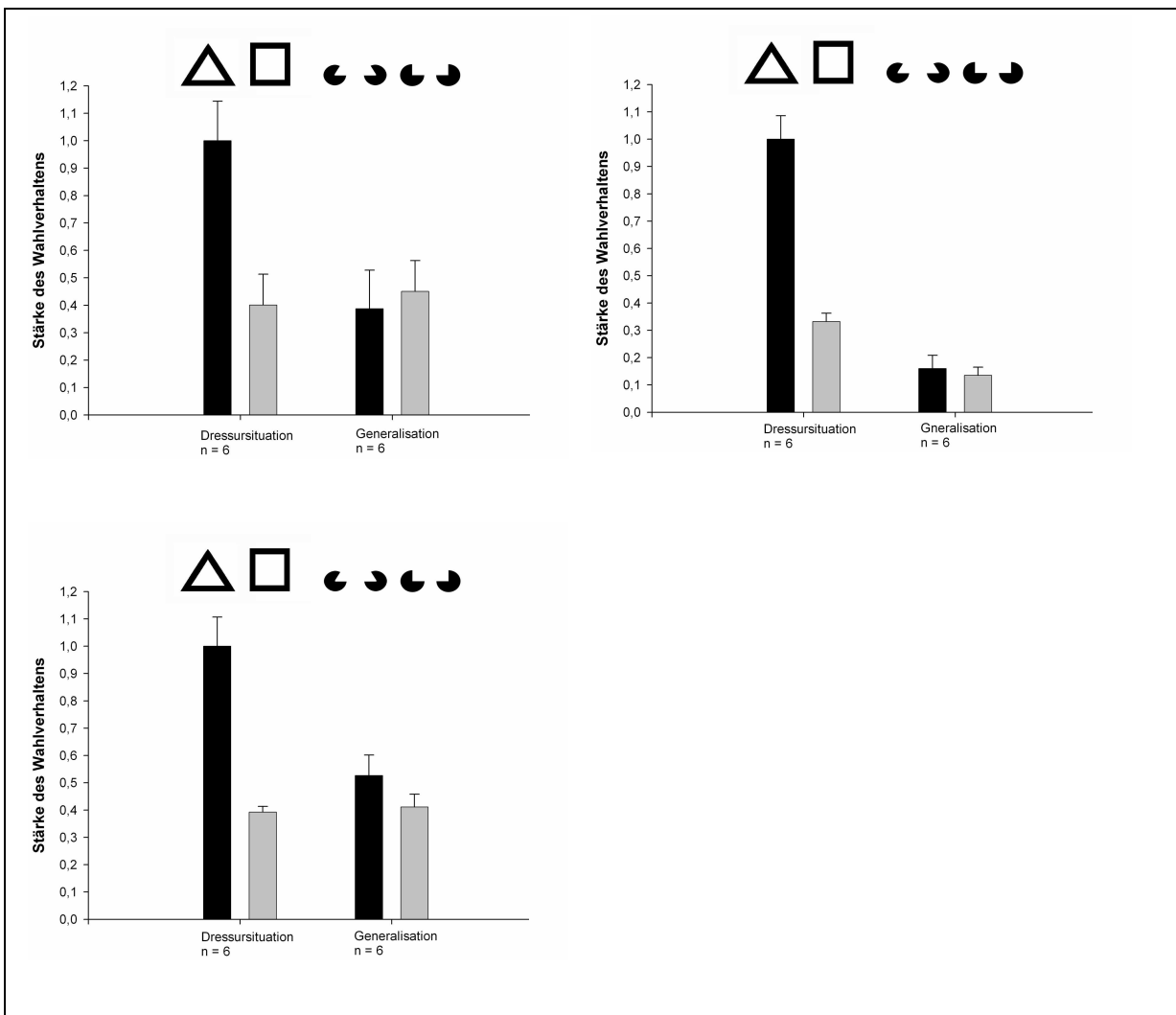


Abb. 3.1.22: **Generalisationstest** mit zwei unteren Kreisen. Die Ergebnisse zeigen für Fisch 2 und 3 ein stärkeres Wahlverhalten für die Dreiecksform. Zwischen den einzelnen Fischen variiert das Wahlverhalten jedoch stark.

Wurden die Öffnungen der zwei unteren Kreise durch eine dünne schwarze Linie geschlossen, zeigte Fisch 3 ein Wahlverhalten von 50 % für beide Testbilder. Fisch 1 und Fisch 3 zeigten dagegen eine Bevorzugung für die Quadratform (Abb. 3.1.23).

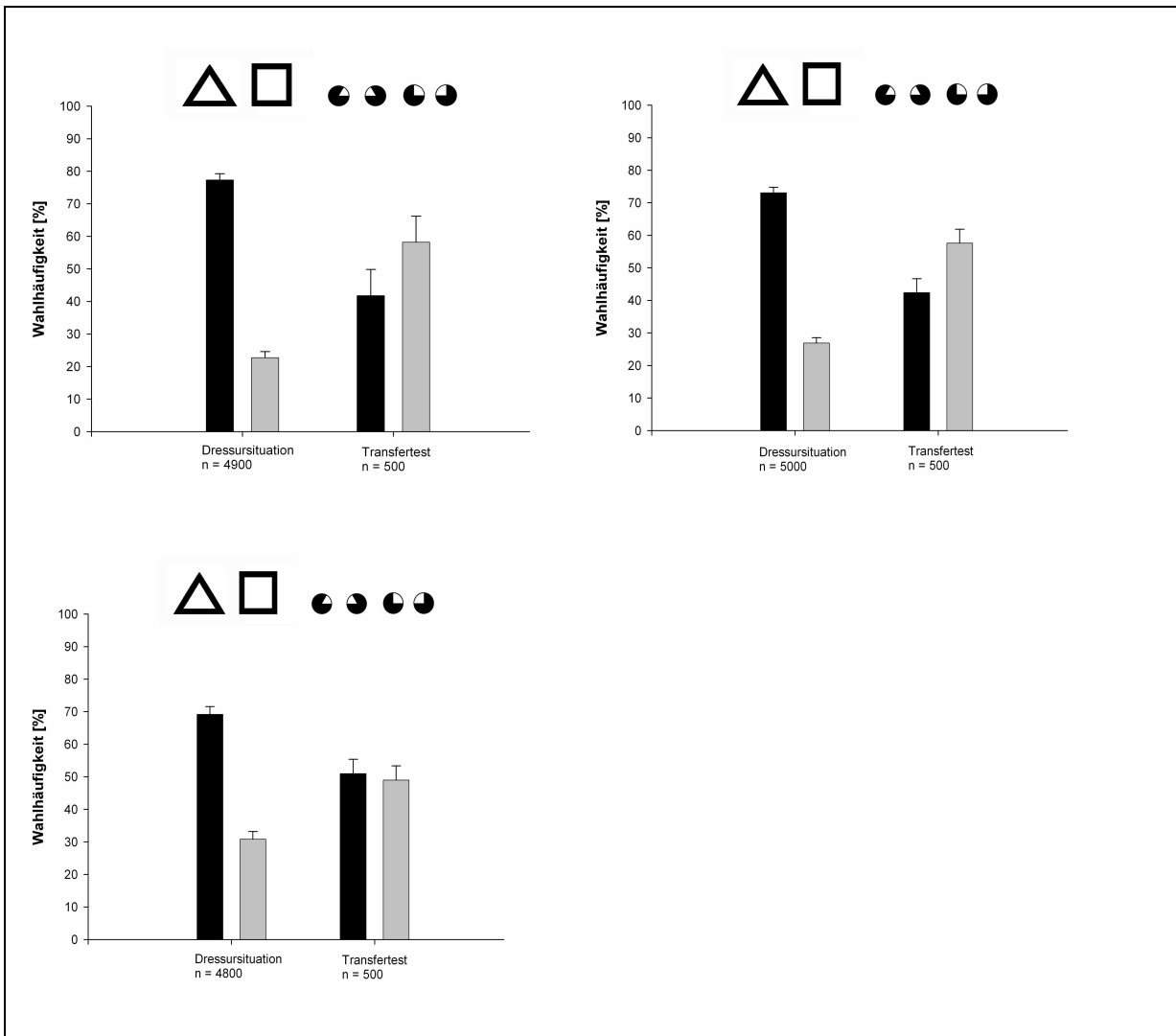


Abb. 3.1.23: **Transfertest** mit zwei unteren Kreisen, deren Öffnungen durch dünne schwarze Linien geschlossen wurden. Kein Versuchstier zeigt mehr eine Präferenz für die Dreiecksform.

Im Generalisationstest mit diesen Testbildern fiel für alle Versuchstiere die Stärke des Wahlverhaltens für die Dreiecksform etwas größer aus als für die Quadratform. Insgesamt war das Wahlverhalten eher gering (Abb. 3.1.24).

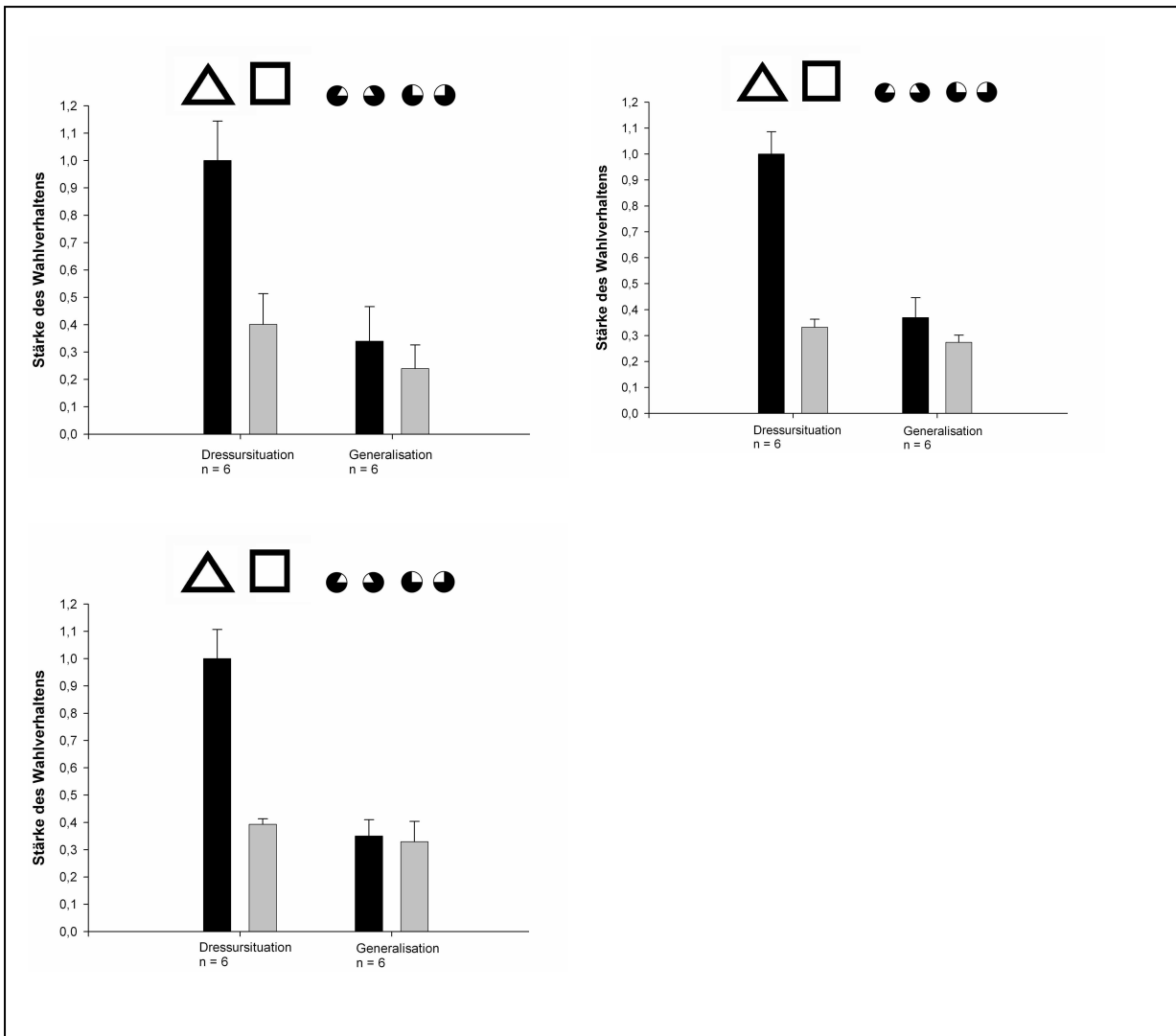


Abb. 3.1.24: Im **Generalisationstest** zeigten alle Fische ein etwas stärkeres Wahlverhalten für die Dreiecksform.

Abschließend wurde das Wahlverhalten bei nur einem oberen Kreis untersucht (Abb. 3.1.25). Fisch 1 und 2 zeigten hierbei wiederum eine Bevorzugung für die Dreiecksform, Fisch 3 wählte beide Figuren fast gleich häufig.

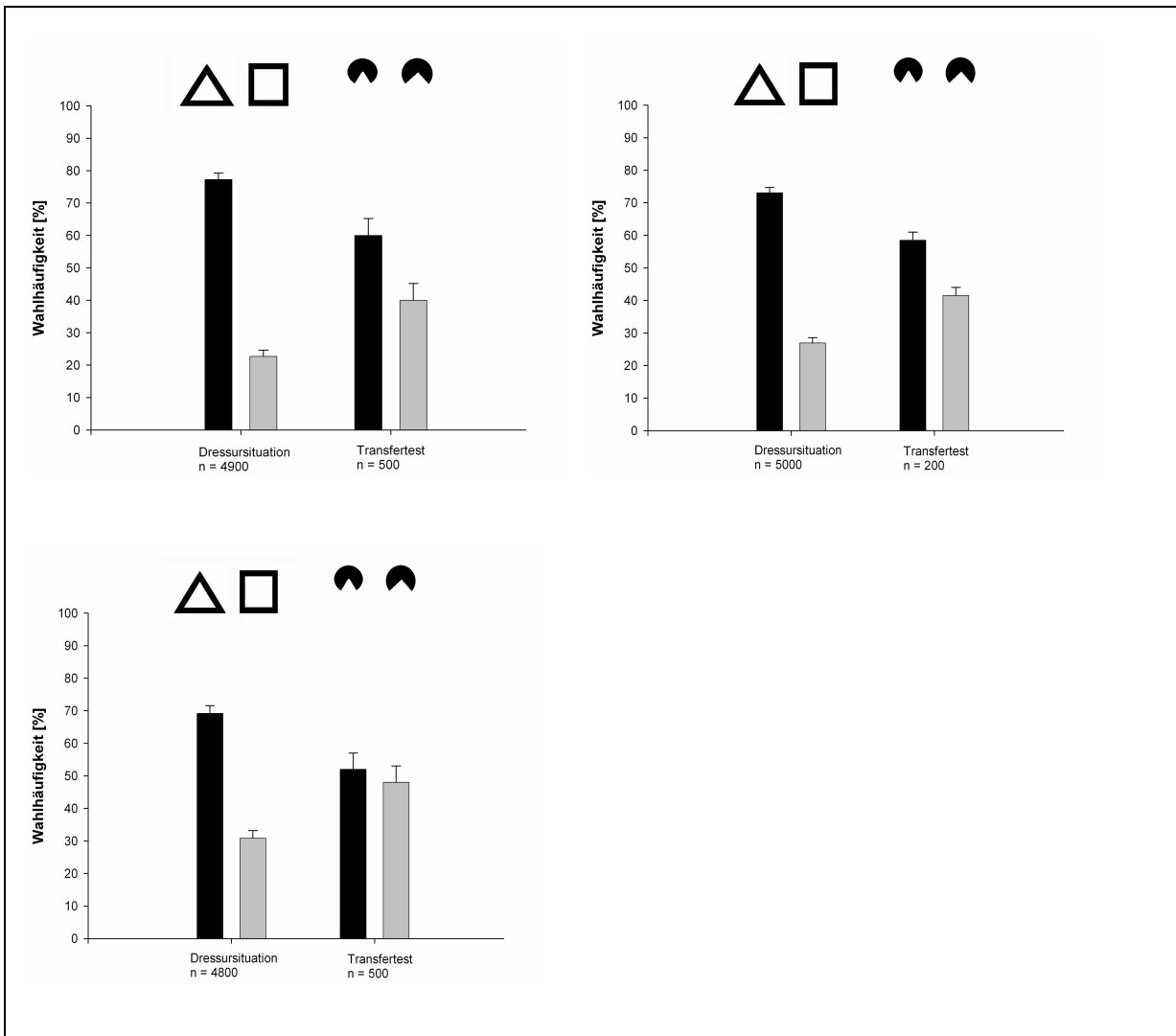


Abb. 3.1.25: **Transfertest** mit zwei oberen Kreisen, die den Öffnungswinkel der Dreieck-, bzw. Quadratform aufwiesen. Alle Fische bevorzugten die Dreiecksform.

Im dazugehörigen Generalisationstest war die Stärke des Wahlverhaltens für die beiden Testbilder bei allen Fischen etwa gleich (Abb. 3.1.26).

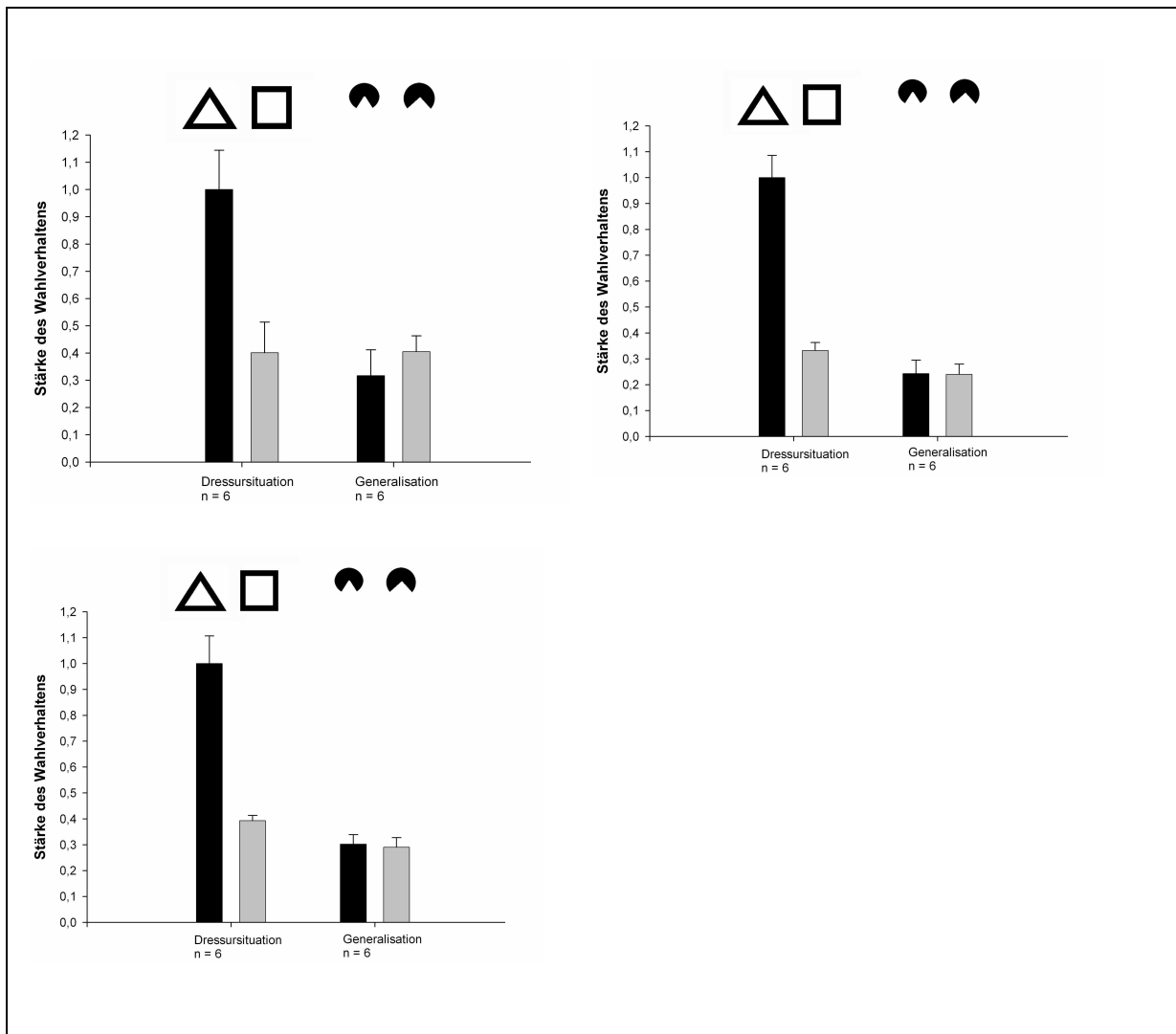


Abb. 3.1.26: Der **Generalisationstest** zeigte bei keinem Fisch eine Bevorzugung für eines der beiden Testbilder.

Wurde die Öffnung der beiden oberen Kreise durch eine dünne schwarze Linie geschlossen, sank die Wahlhäufigkeit für die Dreiecksform deutlich ab (Abb. 3.1.27). Fisch 2 schwamm die Testbilder bei diesem Transfertest jedoch nicht an. Aus diesem Grund konnten nur für zwei Versuchstiere Daten erhoben werden. Beide wählten die Quadratform etwas häufiger aus als die Dreiecksform.

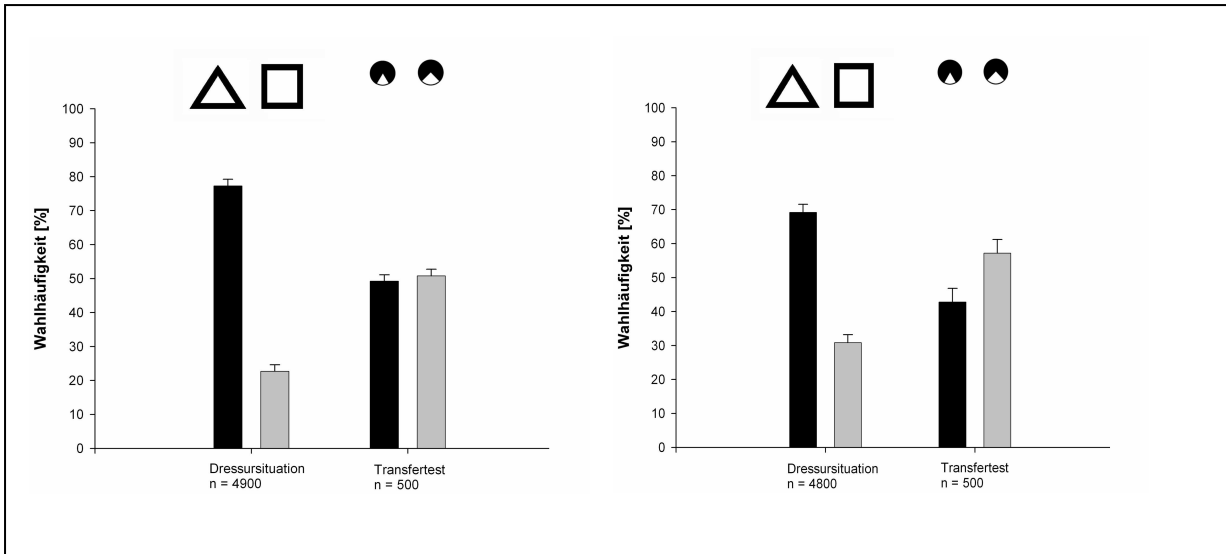
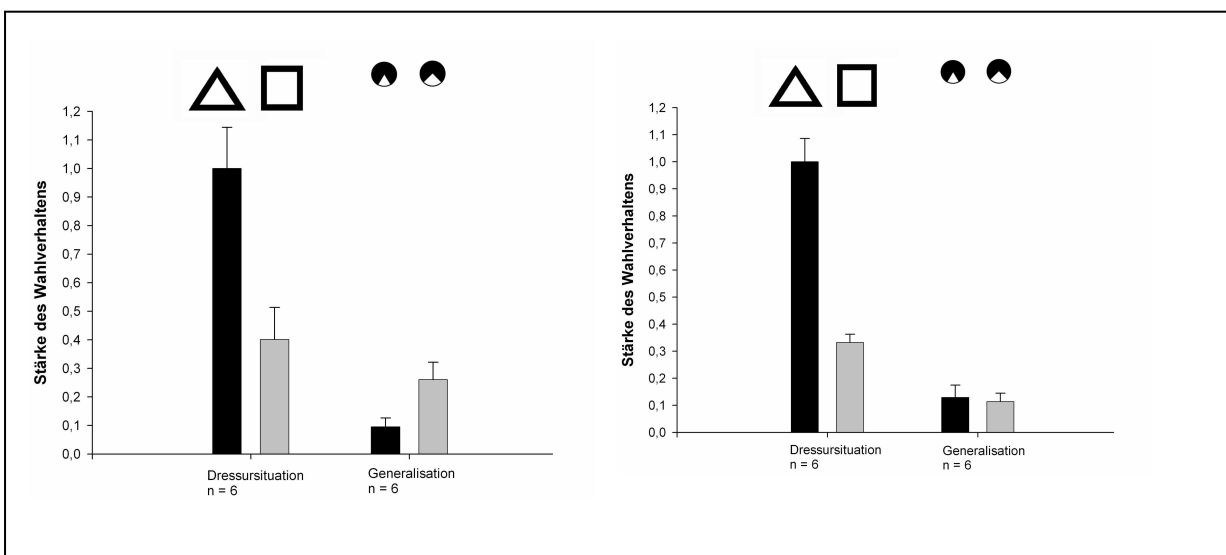


Abb. 3.1.27: **Transfertest** mit einem oberen Kreis, dessen Öffnung durch eine schwarze Linie geschlossen wurde. Bei keinem Versuchstier kommt es so zu einer Bevorzugung der Dreiecksform.

Im dazugehörigen Generalisationstest konnte nur ein sehr schwaches Wahlverhalten ermittelt werden (Abb. 3.1.28). Fisch 1 und Fisch 3 zeigten dabei ein etwas stärkeres Wahlverhalten für die Quadratform. Fisch 2 schwamm die Testbilder zwar an, zeigte jedoch nur ein sehr schwaches Wahlverhalten.



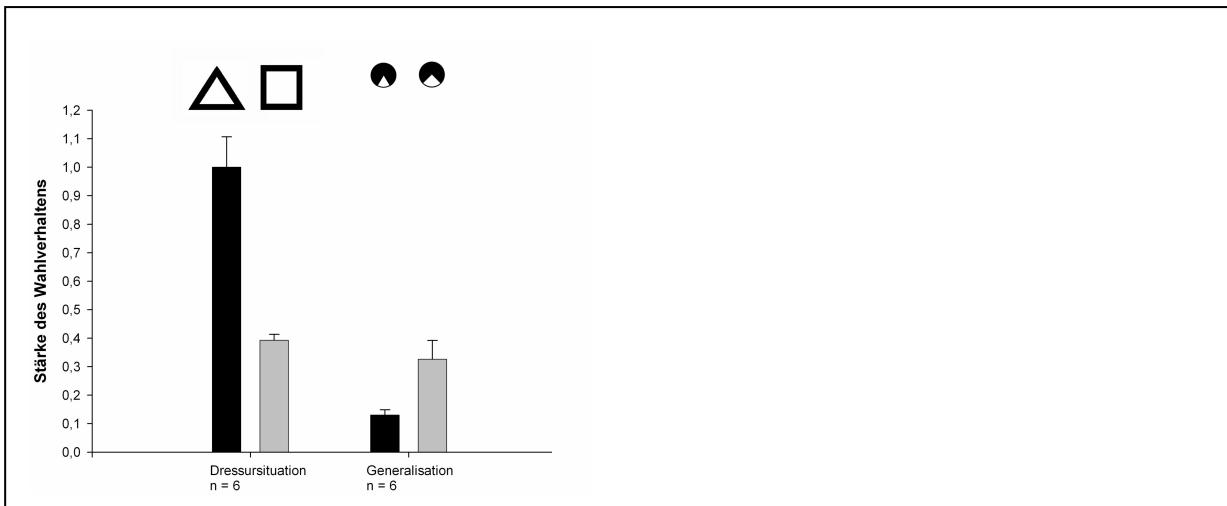


Abb. 3.1.28: **Generalisationstest** mit einem oberen, geschlossenen Kreis. Das Ergebnis zeigt nur ein schwaches Wahlverhalten ohne Bevorzugung der Dreiecksform.

3.1.2 Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Ergebnisse der Versuchsreihe zur KANIZSA-Täuschung lassen vermuten, dass die Goldfische der KANIZSA-Täuschung unterliegen. Die auf ein Dreieck dressierten Tiere wählten in einem Transferversuch mit durchschnittlich 70 % das KANIZSA-Dreieck. Auch beim Generalisationstest zeigten alle drei Versuchstiere ein stärkeres Wahlverhalten für das KANIZSA-Dreieck als für das KANIZSA-Quadrat. Dies lässt darauf schließen, dass ihnen das KANIZSA-Dreieck dem positiven Dressurreiz ähnlicher ist als das Vergleichsbild. Alle drei Tiere wählten das KANIZSA-Dreieck häufiger als den negativen Dressurreiz.

Wie beim Menschen scheint die Wahrnehmbarkeit der Scheinfigur durch Schließen der schwarzen Kreise durch eine dünne Linie verloren zu gehen; die Wahlhäufigkeit sinkt für die Dreiecksform auf durchschnittlich 44 % ab. Es kommt also sogar zu einer leichten Bevorzugung der negativen Quadratform. Dies ist bei Fisch 2 auch beim Generalisationstest der Fall. Die Fische 1 und 3 wählten dagegen die Dreiecksform etwas verstärkt aus. Bei allen drei Versuchstieren ist die Bevorzugung jedoch nur sehr gering ausgeprägt.

Die Kontrollexperimente, die ausschließen sollten, dass sich die Versuchstiere in ihrem Wahlverhalten nach der Anzahl und der Anordnung der schwarzen Kreise richteten, zeigten alle, dass dies nicht der Fall ist. In allen vier Kontrollversuchen zeigten die Goldfische keine Bevorzugung für die in Dreiecksform angeordneten drei

Kreise gegenüber den in Quadratform angeordneten vier Kreisen. Im Durchschnitt lag die Wahlhäufigkeit für die Dreiecksform bei 48 % und schwankte zwischen den einzelnen Versuchen nur leicht. Dies änderte sich bei einigen der Generalisationstests mit diesen Testbildern. Bei schwarz ausgefüllten und im Uhrzeigersinn verschobenen Kreisen kam es auch hier zu keiner Bevorzugung. Waren die Kreise jedoch nach links oder nach außen geöffnet, zeigten die Versuchstiere bei der Dreiecksform ein deutlich stärkeres Wahlverhalten als bei der Quadratform.

Die Ergebnisse mit den KANIZSA-Teilfiguren zeigten, dass die Fische sowohl bei den seitlichen Teilfiguren (rechts und links) als auch bei den oberen und unteren Teilfiguren eine Bevorzugung für die Dreiecksform aufwiesen. Diese verschwand, wie auch die Wahrnehmung für die KANIZSA-Täuschung, wenn die schwarzen Kreise durch dünne schwarze Linien geschlossen wurden.

Im Gegensatz zu den Testbildern mit in unterschiedliche Richtungen weisenden Öffnungen zeigten sich in den Generalisationstests mit KANIZSA-Teilfiguren in keinem der durchgeführten Versuche ein stärkeres Wahlverhalten für die Dreiecksform. Dies war unabhängig von der Lage der schwarzen Kreise und davon, ob deren Öffnungen durch schwarze Linien geschlossen wurden oder nicht.

Diese Resultate weisen darauf hin, dass die Fische zur Unterscheidung der beiden Figuren nicht auf die Wahrnehmung eines Dreieckes als Scheinfigur angewiesen sind. Dafür scheint es zur Unterscheidung der Teilfiguren von großer Bedeutung zu sein, dass den Tieren zwei Testbilder gleichzeitig präsentiert werden.

Die Ergebnisse der beiden zusätzlich durchgeführten Experimente (Dreieck Dressur gegen Dreieck KANIZSA-Täuschung bei den Transferversuchen und schwarz ausgefülltes Dreieck gegen schwarz ausgefülltes Quadrat beim Generalisationsversuch) zeigen, dass die Versuchstiere die Dressurbilder sehr genau erlernt hatten. Die leichte Bevorzugung des positiven Dressurreizes gegenüber dem KANIZSA-Dreieck lässt sich dadurch erklären, dass eine Belohnung ausschließlich beim positiven Dressurreiz erfolgte. Auch wenn die KANIZSA-Figur die Wahrnehmung eines Dreieckes hervorruft, wird der positive Dressurstimulus bevorzugt. Wurden die beiden Dressurreize schwarz ausgefüllt präsentiert und nicht nur als Umrissbild, sank die Wahlhäufigkeit für das Dreieck auf etwa die Hälfte des positiven Dressurreizes ab. Dies zeigt, dass die Tiere nicht einfach erlernt hatten,

dass die Figur Dreieck positiv ist. Wichtig ist auch, dass diese sich nur durch schwarze Kanten vom weißen Hintergrund abhebt.

3.2 Scheinkonturen

In dieser Messreihe wurde getestet, ob für den Goldfisch Scheinkonturen in einem Linienmuster sichtbar sind, bei dem die Formwahrnehmung entweder durch Lücken im Linienmuster, oder durch zwei in ihrer Phase leicht verschobene Linienmuster erfolgt⁵³. Für die Wahrnehmung solcher Muster konnten bei Eulen Zellen im visuellen Wulst nachgewiesen werden⁵⁴.

Für die Untersuchung wurden die Versuchstiere auf die Unterscheidung zweier Testbilder dressiert, die durch ein weißes Umrissdreieck und ein weißes Umrissquadrat vor einem schwarzen Hintergrund mit weißen Linien in einem Winkel von 45° dargestellt wurden (Abb. 3.2.1).



Abb. 3.2.1: Dressurbilder zur Untersuchung von Scheinfiguren. Positiver Dressurreiz war das weiße Umrissdreieck. Als Vergleichsbild diente das weiße Umrissquadrat

Der positive Dressurreiz war in dieser Testreihe das weiße Umrissdreieck. Die Dressur auf diese Testbilder war äußerst schwierig und erfolgte über einen Zeitraum von mehreren Wochen um ein sicheres Wahlverhalten bei den Versuchstieren zu erreichen. Da dieselben Versuchstiere wie in der vorangegangenen Messreihe verwendet wurden, mussten diese umdressiert werden. Ein viertes Versuchstier

⁵³ Soriano, M., Spillmann, L. & Bach, M. (1996). The Abutting Grating Illusion. *Vision Res*, 36 (1), 109-116.

⁵⁴ Nieder, A. & Wagner, H. (1999). Perception and neuronal coding of subjective contours in the owl. *Nat Neurosci*, 2 (7), 660-663.

wurde neu in die Dressur genommen. Die Dressurbilder in der vorangegangenen Dressur waren ein schwarzes Umrissdreieck und ein schwarzes Umrissquadrat vor weißem Hintergrund. Für die neue Messreihe wurden zunächst die Farben von Figur und Hintergrund ausgetauscht, so dass ein weißes Dreieck und ein weißes Quadrat vor schwarzem Hintergrund als Muster dienten. Das Einfügen der weißen Linien in das Hintergrundmuster musste dagegen sehr langsam erfolgen, da die Versuchstiere sehr schreckhaft darauf reagierten und die Testbilder nicht mehr anschwammen. Aus diesem Grund wurden zuerst nur wenige Linien in einem grauen Farbton in das Bild eingefügt. Nach einigen Tagen Dressur wurde die Anzahl der Linien und ihre Helligkeit erhöht, bis die Tiere schließlich die in Abbildung 3.2.1 gezeigten Testbilder problemlos anschwammen und mit der eigentlichen Dressur begonnen werden konnte.

Der Verlauf der Dressur ist in Abbildung 3.2.2 exemplarisch für Fisch 1 gezeigt. Nach der langen Dressur mit den verschiedenen Hintergrundmustern lernten die Versuchstiere die eigentlichen Dressurreize sehr schnell zu unterscheiden.

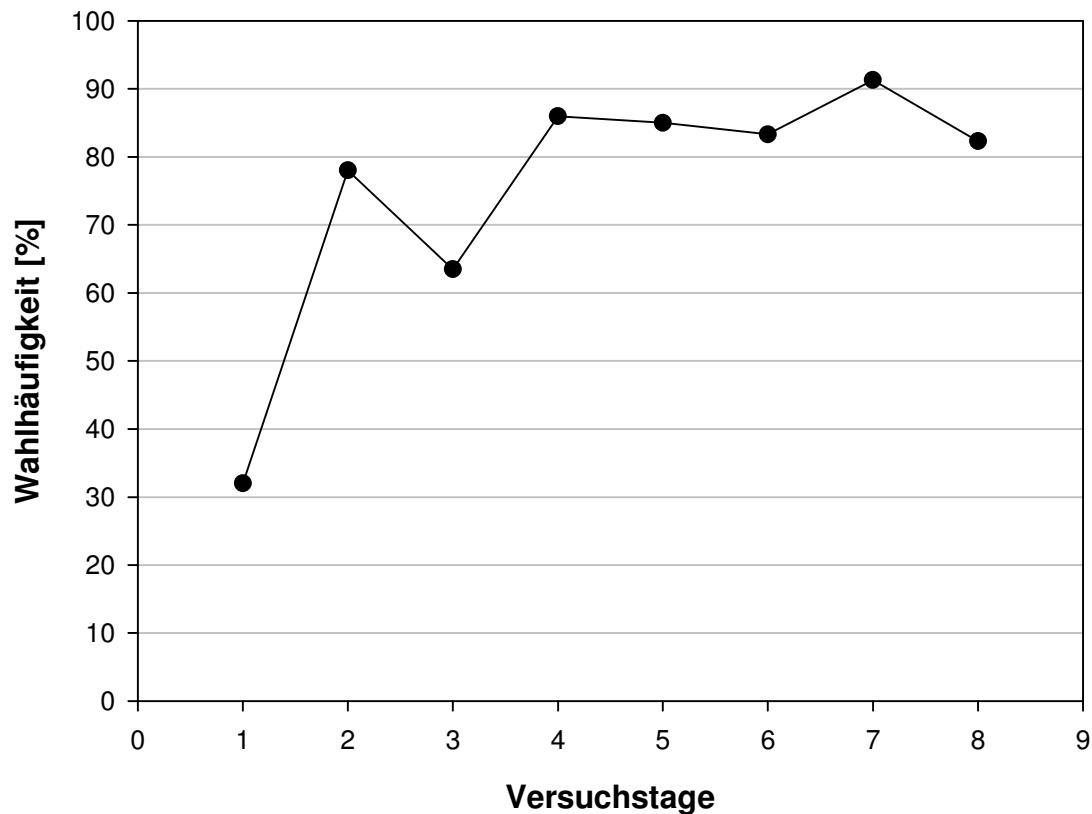


Abb. 3.2.2: Lernkurve von Fisch 1 bei der Dressur zur zweiten Messreihe. Die Dressur erfolgte auf ein weißes Umrissdreieck gegen ein weißes Umrissquadrat vor schwarzen Hintergrund mit weißen Streifen in einem Winkel von 45°.

In der Testreihe wurden die Figuren Dreieck und Quadrat nicht mehr durch eine Umrisslinie dargestellt. Sie erschienen vielmehr als Scheinkonturen. Im ersten Fall erfolgte dies durch schwarze Aussparungen der weißen Hintergrundlinien und im zweiten Fall durch eine räumliche Verschiebung im Muster der Hintergrundlinien.

3.2.1 Transfer- und Generalisationstests

Im ersten Versuch dieser Messreihe wurden die beiden Umrissfiguren durch Unterbrechungen der weißen Hintergrundlinien ersetzt (Abb. 3.2.3). Für den menschlichen Betrachter erscheinen die beiden Formen Dreieck und Quadrat als schwarze Umrissfiguren vor dem gestreiften Hintergrund. Das Wahlverhalten der Versuchstiere bei diesen Scheinfiguren lag zwischen 56 und 71 %. Fisch 3 und 4

zeigten eine klare Bevorzugung der Dreiecksform (63 und 71 %). Bei den Fischen 1 und 2 war diese Bevorzugung mit 59 und 56 % schwächer ausgeprägt.

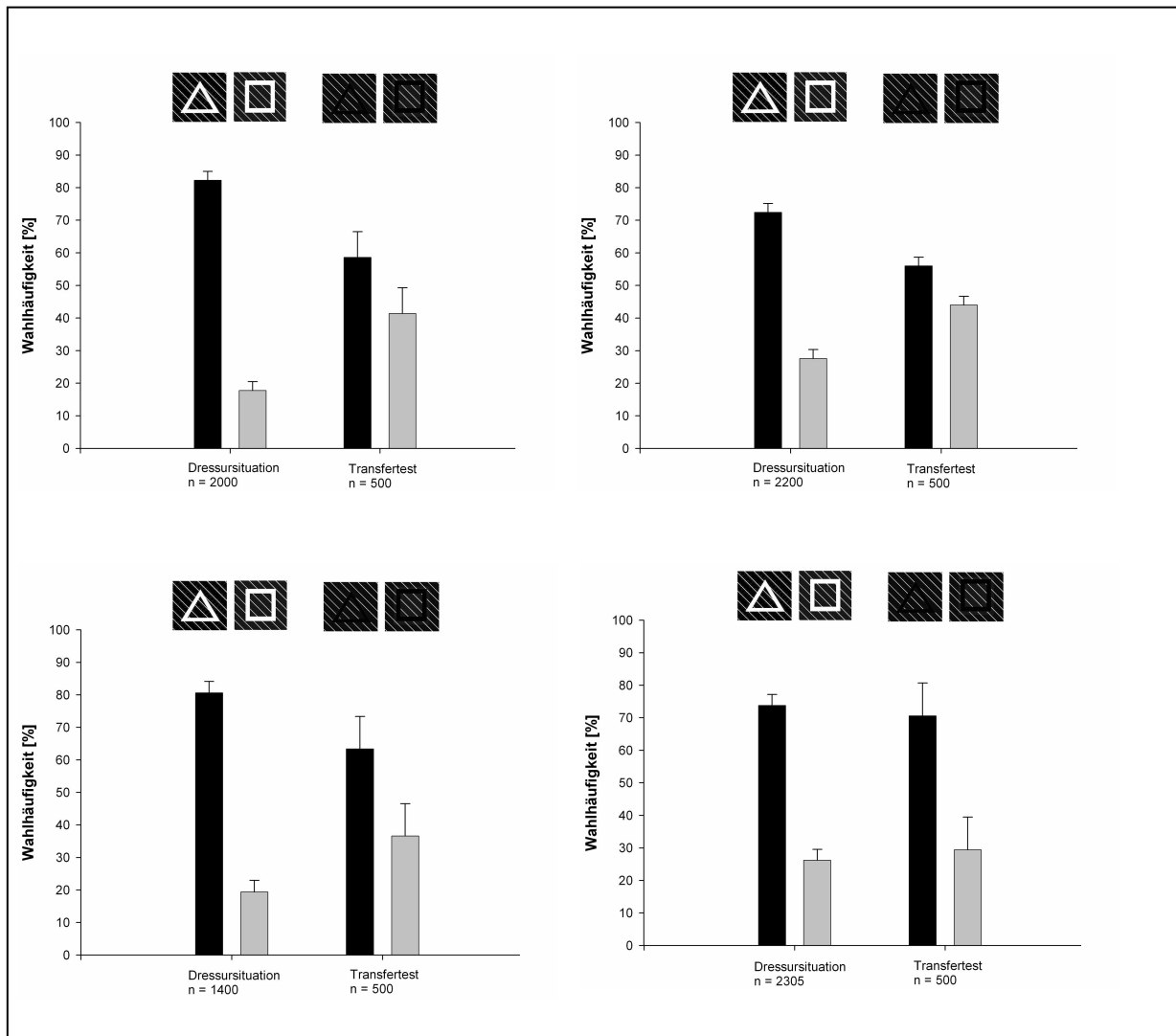


Abb. 3.2.3: **Transfertest** mit Umrissfiguren, die durch schwarze Aussparungen im weißen Hintergrundmuster dargestellt wurden. Alle Fische hielten eine Bevorzugung für die Dreiecksfigur aufrecht.

Die Darstellung entspricht derjenigen der ersten Messreihe. Oben links: Fisch 1, oben rechts: Fisch 2, unten links: Fisch 3 und unten rechts der neu hinzugenommene Fisch 4.

Wie bei der KANIZSA-Täuschung wurde auch bei dieser Messreihe ein Generalisationstest durchgeführt. Dabei wurde wiederum das ermittelte Wahlverhalten für den positiven Dressurreiz auf eins normiert und alle anderen Ergebnisse darauf bezogen.

Für den negativen Dressurreiz ergab sich eine Stärke des Wahlverhaltens von 0,68 bis 0,79. Fisch 2 stellte hier jedoch eine deutliche Ausnahme dar. Er wählte den negativen Dressurreiz häufiger aus als den positiven Reiz. Es ergab sich daher ein Wert von 1,11.

Betrachtet man die Stärke des Wahlverhaltens der Fische bei diesen Testbildern (Abb. 3.2.4), so kann man feststellen, dass nur zwei der Tiere die Dreiecksform häufiger wählten als die Quadratform. Fisch 3 wählte dafür die Quadratform der Scheinfiguren fast so häufig wie den positiven Dressurreiz. Auch Fisch 4 bevorzugte die Quadratform.

Auffällig ist die insgesamt hohe relative Anzahl der Wahlen im Vergleich zum Dressurstimulus. Dies ist bereits beim negativen Dressurreiz, dem weißen Umrissquadrat, zu beobachten.

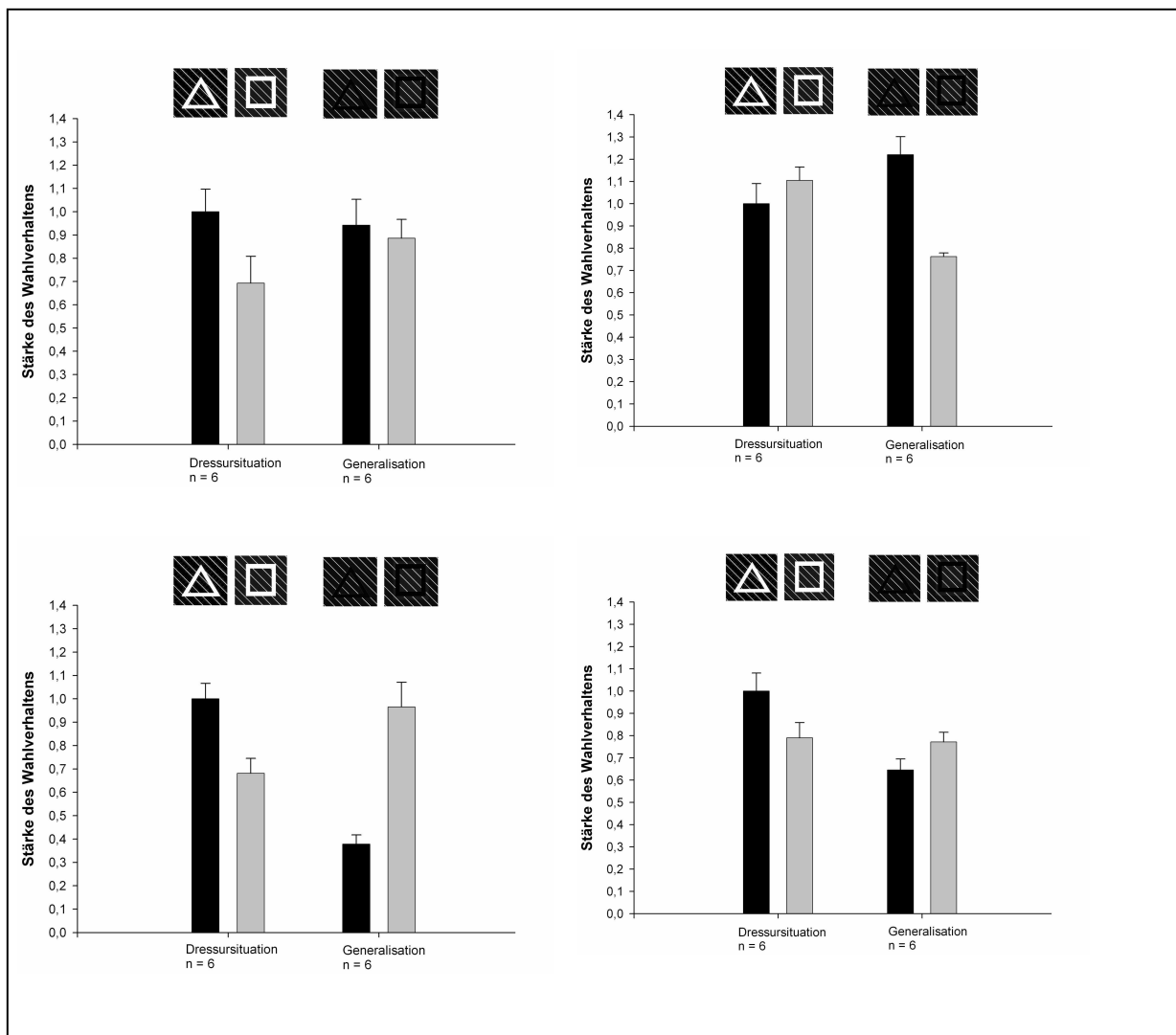


Abb. 3.2.4: **Generalisationstest** bei Testbildern mit schwarzen Aussparungen. Bei dieser Versuchsdurchführung zeigen nur noch Fisch 1 und 2 eine Bevorzugung für die Dreiecksform.

Im zweiten Versuch wurde eine weitere Scheinfigur untersucht. Dazu wurde das regelmäßige Hintergrundmuster in der Form eines Dreieckes und eines Quadrats in der Mitte des Testfeldes leicht in der Phase verschoben (siehe Abb. 3.2.5). Für alle Versuchstiere sank dadurch die Wahlhäufigkeit für die Dreiecksfigur ab. Sie lag nun zwischen 47 und 53%.

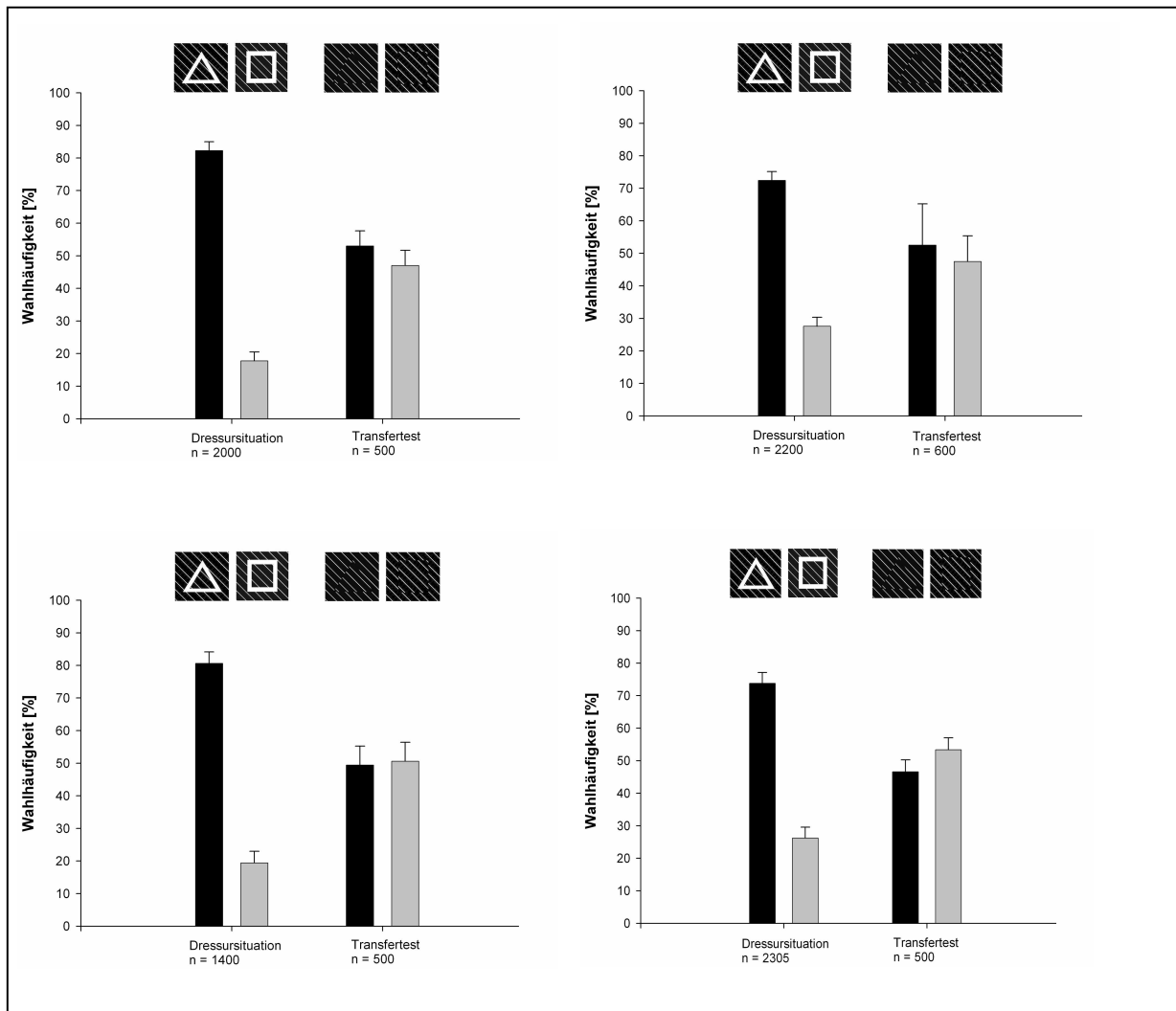


Abb. 3.2.5: **Transfertest** mit in der Phase verschobenem Linienmuster. Alle Fische verloren ihre Bevorzugung für die Dreiecksform und zeigen ein Wahlverhalten von etwa 50 % für beide Testbilder.

Auch beim Generalisationstest mit den verschobenen Scheinfiguren zeigten die Versuchstiere für beide Testbilder ein etwa gleich starkes Wahlverhalten (Abb. 3.2.6). Diese Stärke war zwischen den einzelnen Fischen jedoch sehr unterschiedlich; es ergaben sich Werte von 0,45 bis 1,19 für die Dreiecksform.

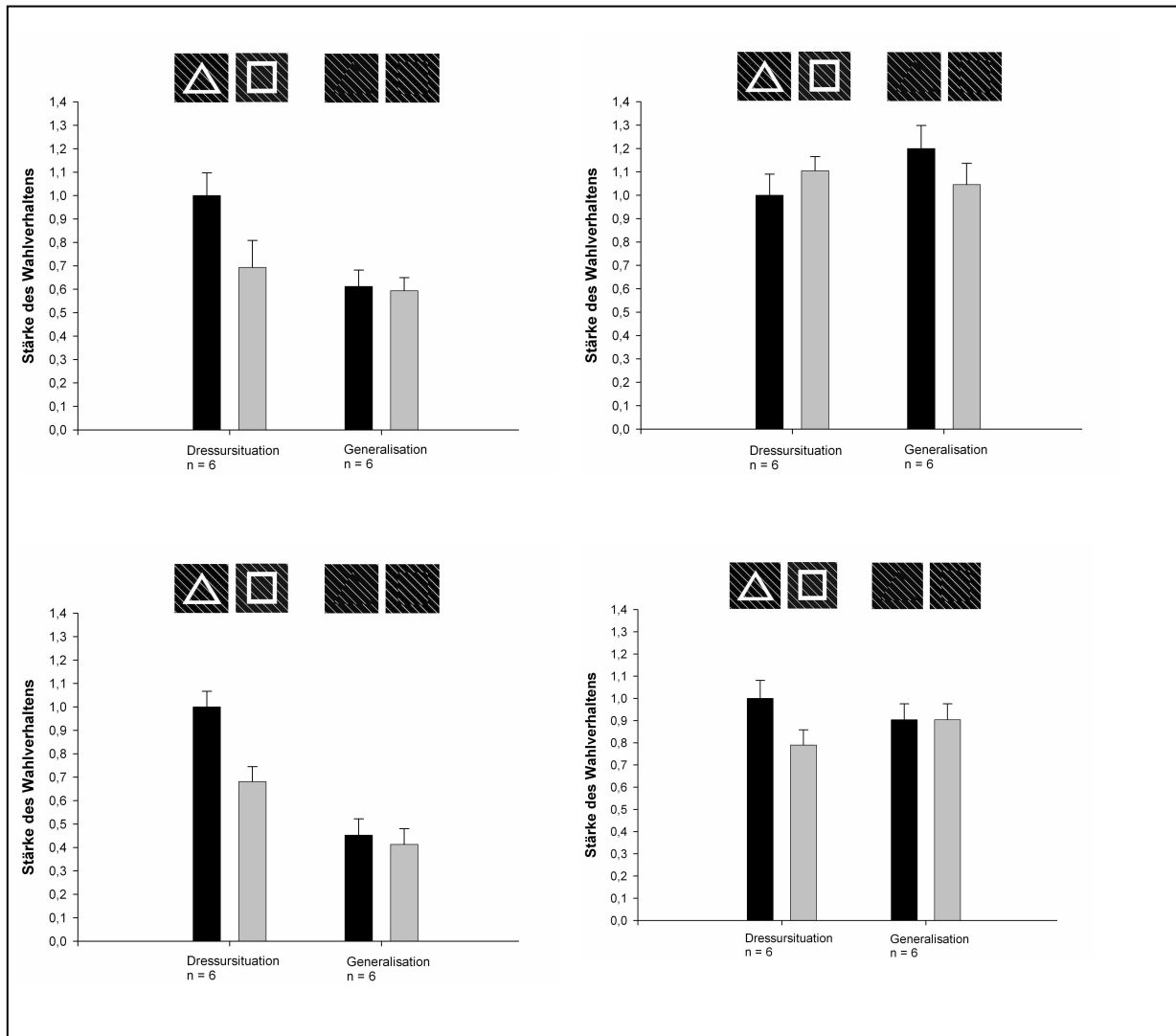


Abb. 3.2.6: **Generalisationstest** mit verschobenen Scheinfiguren. Alle Fische zeigen für die beiden Testbilder ein etwa gleich starkes Wahlverhalten. Diese Stärke schwankt zwischen den einzelnen Versuchstieren stark.

Abschließend wurde ein Generalisierungstest mit einem weißen Umrisskreis vor dem gestreiften Hintergrund durchgeführt (Abb. 3.2.7). Dieser Versuch wurde durchgeführt, um das sehr unterschiedliche Wahlverhalten der Fische besser interpretieren zu können. Diese unbekannte Figur sollte den Fischen sehr verschieden zu ihrem Dressurreiz erscheinen und daher nur ein schwaches Wahlverhalten hervorrufen. Dieses Ergebnis konnte dann zum Vergleich zu den beiden vorhergegangenen Messergebnissen genutzt werden. Für diesen Versuch wurden Werte zwischen 0,32 und 0,87 ermittelt. Fisch 2 zeigte mit einem Wert von 0,61 ein ähnliches Wahlverhalten wie die anderen Versuchstiere. Fisch 3 zeigte in

diesem Versuch kein Interesse an dem verwendeten Testbild und schwamm dieses nicht an. Aus diesem Grund fehlt für dieses Versuchstier ein Ergebnis.

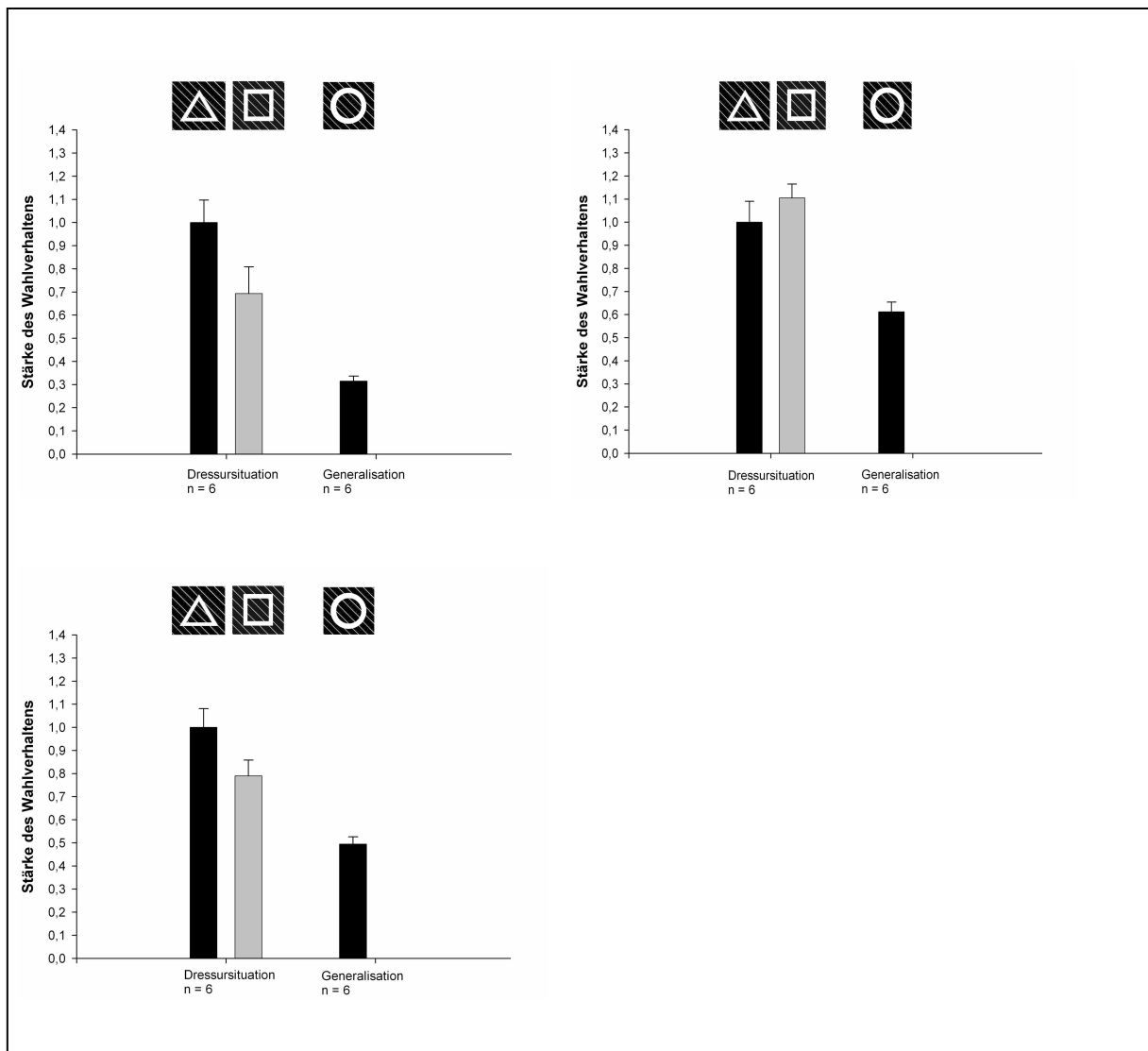


Abb. 3.2.7: **Generalisationstest** mit einem weißen Umrisskreis vor dem gestreiften Hintergrund. Unten links ist das Messergebnis für Fisch 4 dargestellt.

3.2.2 Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Ergebnisse der Untersuchungen zu den Scheinkonturen zeigen, dass der Goldfisch in der Lage ist, die Formen Dreieck und Quadrat, dargestellt durch schwarze Auslassungen in einem weiß gestreiften Hintergrund, zu erkennen. Diese Unterscheidungsfähigkeit verliert er jedoch, wenn diese Formen durch eine Phasenverschiebung des Hintergrundmusters in Form dieser beiden Figuren erfolgt.

Beim Transfertest fiel die Bevorzugung für die Dreiecksform bei einer Scheinkontur, hervorgerufen durch schwarze Unterbrechungen im weiß-gestreiften Hintergrund Muster sehr deutlich aus. Wurde das gleiche Muster jedoch im Generalisationstest dargeboten, so änderte sich das Wahlverhalten der Tiere. Nur noch Fisch 1 und 2 zeigten eine Bevorzugung für die Dreiecksform. Fisch 4 und vor allem Fisch 3 wählten dagegen die Quadratform häufiger.

Für die Testbilder mit dem phasenverschobenen Hintergrundmuster lieferten beide Arten der Versuche die gleichen Ergebnisse. Sowohl im Transfertest als auch im Generalisationstest wählten die Versuchstiere die beiden Testbilder gleich häufig. Es ist daher nicht von Bedeutung, ob die Tiere zwei Testbilder gleichzeitig präsentiert bekamen, um so zwischen den beiden zu wählen, oder nur ein Testbild gegen ein unbeleuchtetes Feld. Die Stärke des Wahlverhaltens war dagegen bei den einzelnen Versuchstieren sehr unterschiedlich. Fisch 3 zeigte das schwächste Wahlverhalten, Fisch 2 zeigte dagegen ein Wahlverhalten, das noch stärker war als das bei dem positiven Dressurreiz. Aus diesem Grund wurde ein zusätzlicher Generalisationstest mit einem weißen Umrisskreis vor dem gestreiften Hintergrundmuster durchgeführt. Dieser Versuch sollte ein Maß liefern, wie stark das Wahlverhalten der einzelnen Fische bei einer unbekanntem Form ausfällt. Dieser Versuch bestätigte das Wahlverhalten der Tiere bei dem Test mit dem phasenverschobenen Hintergrund. Fisch 2, der das stärkste Wahlverhalten zeigt, wählt auch den Umrisskreis am häufigsten aus. Die Fische 1 und 4, deren Wahlverhalten in der Mitte lag, zeigten auch bei diesem Versuch ein geringeres Wahlverhalten als Fisch 2. Fisch 3, der mit dem verschobenen Hintergrund das niedrigste Wahlverhalten vorwies, zeigte in diesem Versuch kein Interesse und schwamm das Testbild nicht an. Es war ihm also so unähnlich zur Dressur, dass er kein Wahlverhalten vorzeigte.

3.3 Müller-Lyer-Täuschung

Bei der MÜLLER-LYER-Täuschung handelt es sich um eine Größentäuschung. Zwei gleich lange Linien erscheinen unterschiedlich lang, je nach dem, ob die Flügel an ihren Enden nach innen oder nach außen weisen (siehe Abb. 3.3.1).

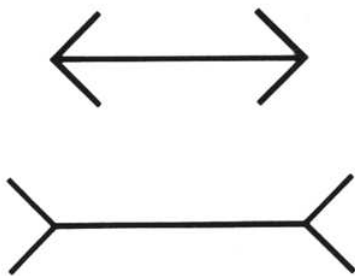


Abb. 3.3.1: MÜLLER-LYER-Täuschung

Um herauszufinden, ob der Goldfisch dieser Täuschung unterliegt, wurden die Fische auf die längere zweier horizontaler Linien dressiert (Abb. 3.3.2). Vor dieser Messreihe wurden die Fische 2 und 3 gegen die hierfür neu dressierten Fische 5 und 6 ausgetauscht.



Abb. 3.3.2: Zwei unterschiedlich lange Linien dienten als Dressurbilder bei der Testreihe zur MÜLLER-LYER-Täuschung. Als positiver Dressurstimulus diente die längere der beiden Linien.

In der Dressur wurden die Versuchstiere zunächst auf eine 6 cm lange Linie gegen eine 3 cm lange Linie dressiert. Nachdem die Fische diese beiden Linien klar voneinander unterscheiden konnten, sollte die Längendifferenz zwischen den beiden Linien schrittweise verkleinert werden, da die MÜLLER-LYER-Täuschung keine so

deutliche Größentäuschung hervorruft. Es zeigte sich jedoch, dass sowohl bei zwei Linien der Längen 5 cm gegen 3 cm, 6 cm gegen 4 cm wie auch 5 cm gegen 2 cm die Tiere nur noch eine Wahlhäufigkeit von 50 % für die längere der beiden Linien aufwiesen (siehe Abb. 3.3.3), obwohl in einem Fall der positive Dressurreiz (sechs cm) und im zweiten Fall der negative Dressurreiz (drei cm) der Dressursituation entsprach. Im dritten Transferversuch, in dem der Größenunterschied zwischen den beiden Linien wieder drei cm betrug, wählten die Fische das längere Testbild etwas häufiger als das Vergleichsbild. Eine eindeutige Verbesserung des Wahlverhaltens trat erst bei zwei Testbildern der Größe 5 cm gegen 4 cm auf.

Die Fische hatten also nicht erlernt, dass die längere Linie den positiven Dressurreiz darstellte, sondern sie hatten sich an dem Längenverhältnis zwischen den beiden Linien orientiert. Eine Veränderung dieses Verhalten lässt sich ab der Dressur auf zwei Linien der Längen 5 cm gegen 4 cm ersehen. Durch eine anschließend durchgeführte Dressur auf wechselnd lange Linien, bei der alle oben genannten Längenverhältnisse in einem unregelmäßigen Wechsel präsentiert wurden, konnte erreicht werden, dass sich die Fische nicht mehr nach dem Längenverhältnis der Linien orientieren, sondern nun die jeweils längere Linie als positiven Dressurstimulus erkannten. Eine Belohnung erfolgte immer bei der längeren der beiden Linien. Diese Dressur wurde bis zum Erreichen des Schwellenkriteriums von 75 % Wahlhäufigkeit für den positiven Dressurreiz durchgeführt. Dieser positive Dressurreiz wies dabei, wie oben beschrieben wechselnde Längen auf. Während der Transferversuche erfolgte die Belohnung der Versuchstiere immer auf eine 5 cm lange Linie, die gegen eine 4 cm lange Linie präsentiert wurde. Im ersten Transferversuche betrug die Länge der Mittellinien der beiden Testbilder ebenfalls 5, bzw. 4 cm. Bei der MÜLLER-LYER-Täuschung wiesen beide Mittellinien eine Länge von 5 cm auf. Im abschließenden Transferversuch wiesen die beiden Mittellinien eine Länge von 7 cm und 5 cm auf.

In der anschließenden Messreihe wurde überprüft, ob die Fische in ihrem Wahlverhalten die durch die nach außen weisenden Flügel dem menschlichen Betrachter länger erscheinende Figur häufiger aufsuchen, als die Figur mit nach innen weisenden Flügeln, die dem Menschen kürzer erscheint. Oder würden sie in ihrem Wahlverhalten keinen Unterschied zwischen den beiden MÜLLER-LYER-Figuren machen und unabhängig von den Flügeln nur die beiden gleich langen Mittellinien

zur Unterscheidung der beiden Testbilder nutzen. In diesem Fall müssten die Versuchstiere beide Testbilder gleich häufig wählen.

Dressurergebnisse bei verschiedenen Größendifferenzen

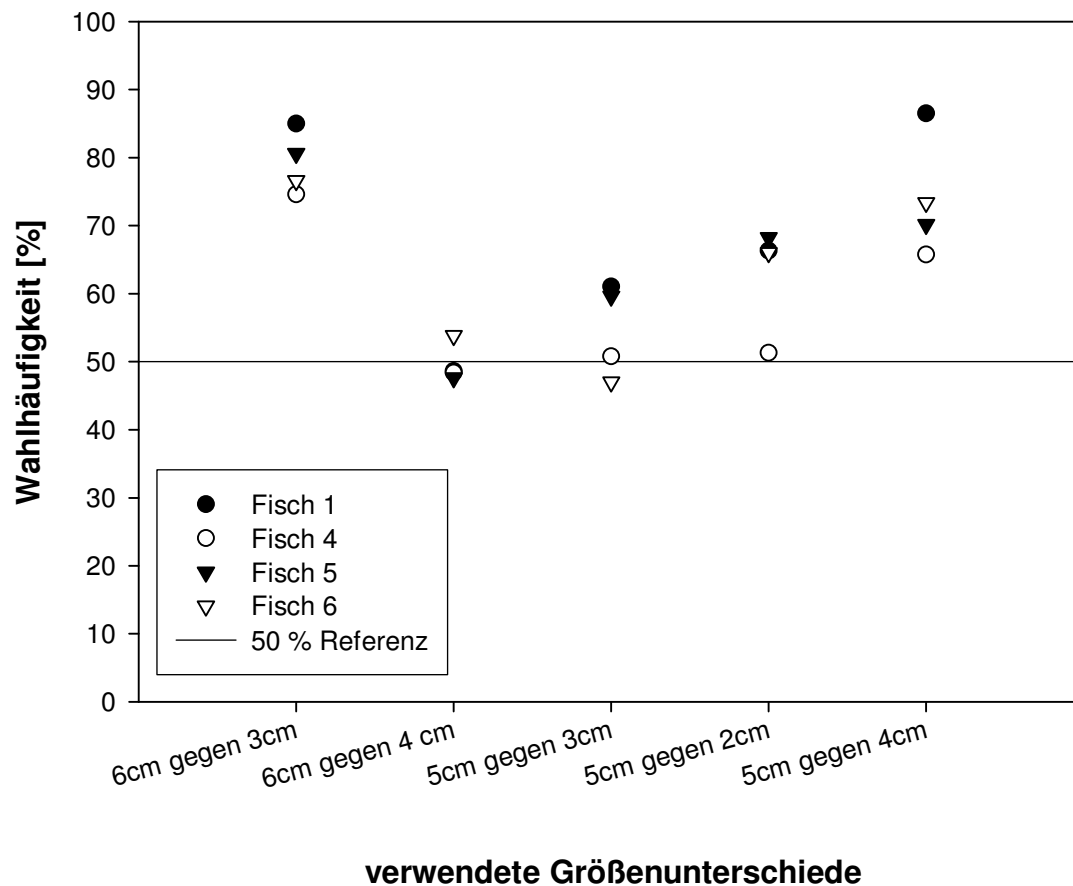


Abb. 3.3.3: Die Abbildung zeigt die Wahlhäufigkeit der vier Versuchstiere bei der Dressur auf unterschiedlich lange Linienpaare. Aufgetragen ist die Wahlhäufigkeit für die jeweils längere Linie. Die Ergebnisse zeigen die Ergebnisse der Fische vor der Dressur auf wechselnd lange Linien.

3.3.1 Transfertests

Um zu überprüfen, ob sich die Tiere in ihrem Wahlverhalten durch Veränderungen an den Enden der Figuren beeinflussen ließen, wurden zwei unterschiedlich lange Linien (5 und 4 cm) mit kurzen geraden Linien an ihren Enden versehen (Abb. 3.3.4). Drei der Versuchstiere zeigten unter diesen Bedingungen eine deutliche

Bevorzugung der längeren Linie. Eine Ausnahme bildete Fisch 5, der beide Figuren etwa gleich häufig wählte.

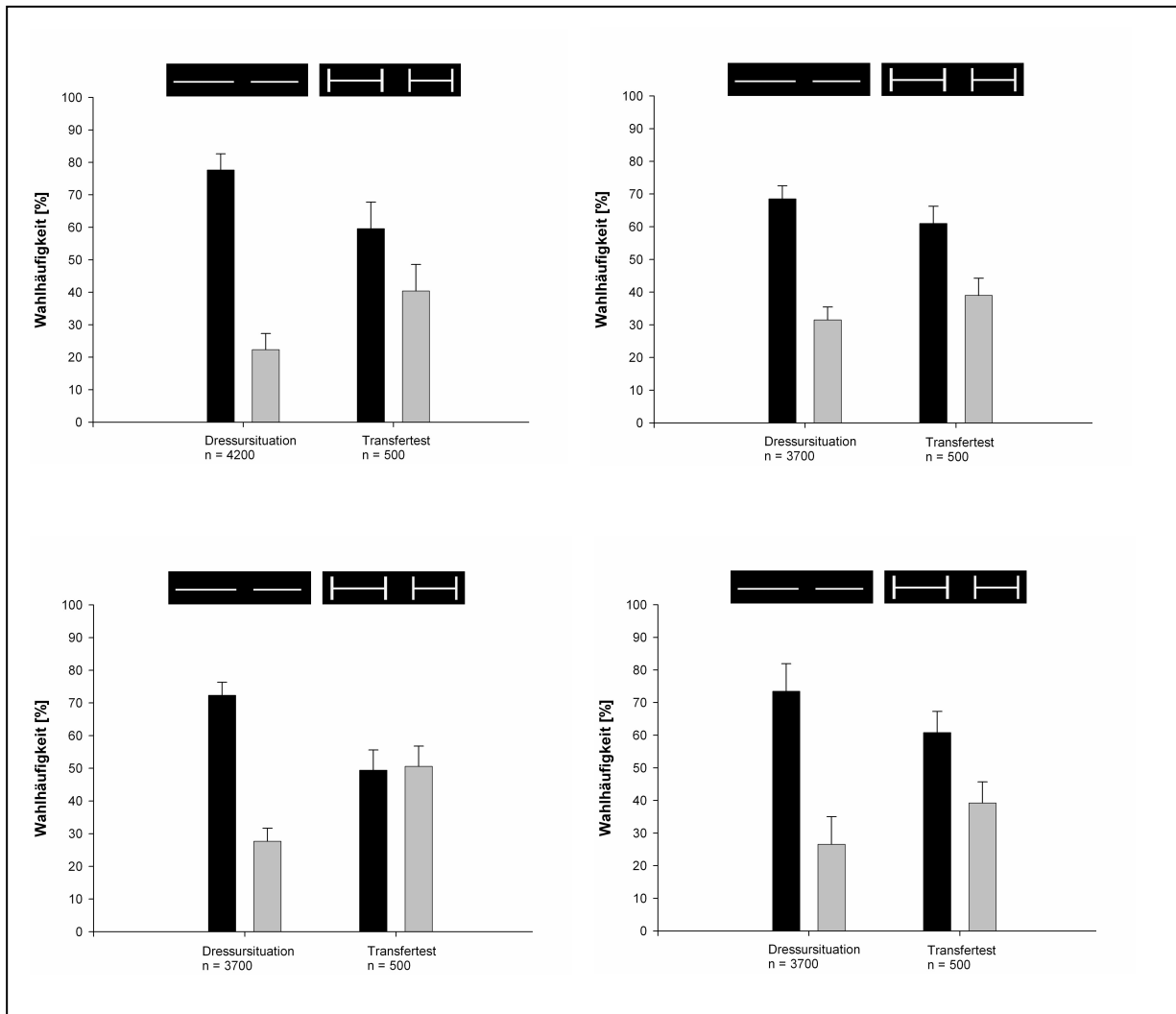


Abb. 3.3.4: Wahlverhalten der vier Versuchstiere bei einer 5 und einer 4 cm langen Linie mit senkrechten Linien an den Enden. Oben links ist das Wahlverhalten von Fisch 1 dargestellt, oben rechts: Fisch 4. Unten links: Fisch 5, unten rechts: Fisch 6.

Fisch 5 zeigt ein Wahlverhalten von 50 % für beide Testbilder; die Fische 1, 4 und 6 bevorzugen das Testbild mit der längeren Mittellinie.

Im Test auf die Täuschungsfigur wurden zwei 5 cm lange schwarze Linien getestet, die auf beiden Seiten von Flügeln begrenzt wurden. Bei einer Figur wiesen die Flügel nach außen, beim Vergleichsbild nach innen (Abb. 3.3.5).

Die Versuchstiere wählten die MÜLLER-LYER-Figur mit den nach außen weisenden Flügeln mit einer Wahlhäufigkeit von 38 bis 48 %. Die Tiere zeigen also keine Bevorzugung des Testbildes mit nach außen weisenden Flügeln, wie es zu erwarten wäre, wenn sie der Täuschung unterliegen würden.

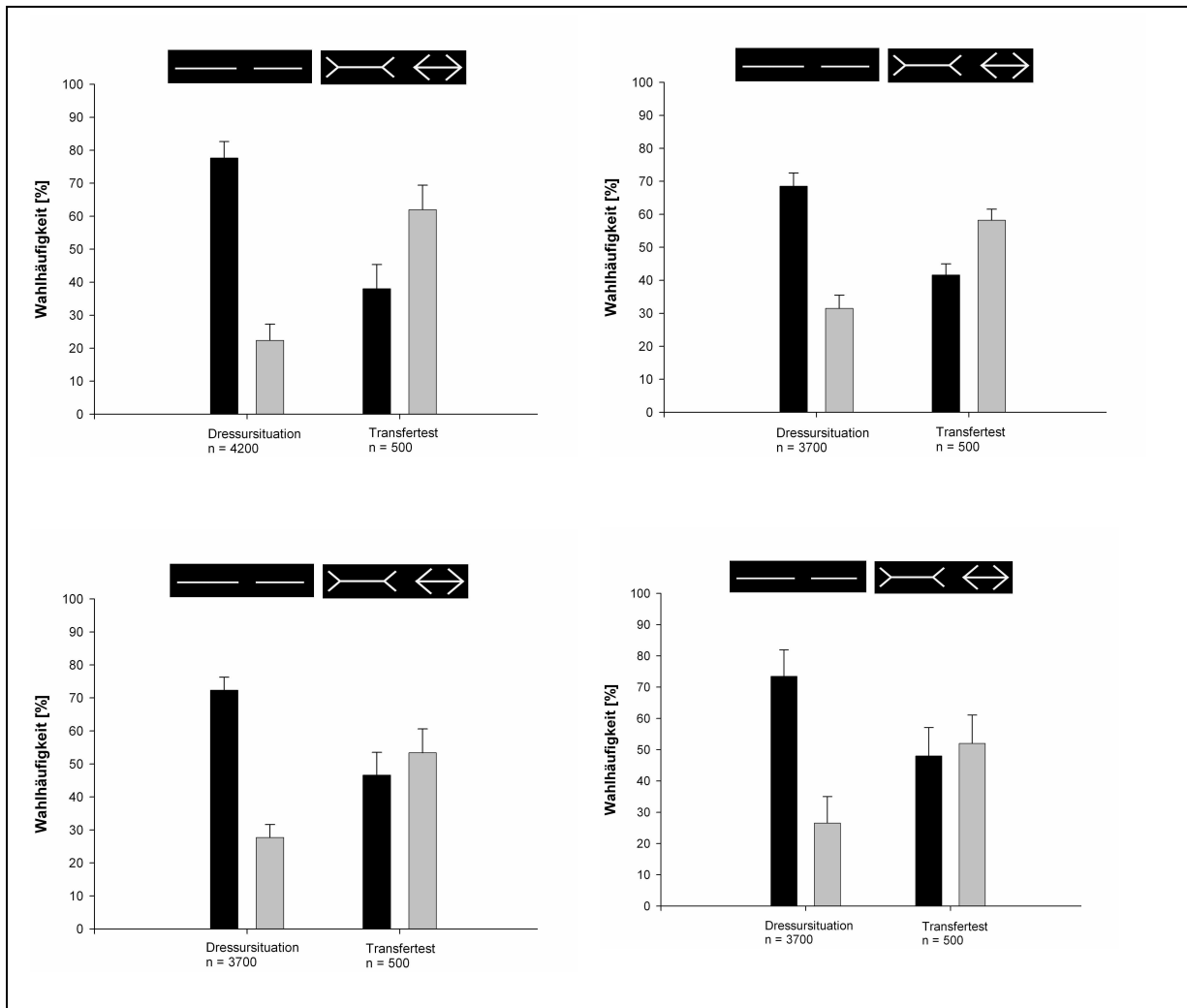


Abb. 3.3.5: Die Ergebnisse zur MÜLLER-LYER-Täuschung zeigen bei keinem Versuchstier eine Bevorzugung für das dem menschlichen Betrachter länger erscheinende Testbild. Es kommt im Gegenteil zu einer Bevorzugung des Testbildes mit nach innen weisenden Flügeln.

Zum Abschluss dieser Testreihe wurden den Versuchstieren zwei Figuren mit unterschiedlich langen mittleren Linien gezeigt. Die längere der beiden Figuren hatte nach innen weisende Flügel. Sie war damit insgesamt genauso lang, wie die Figur mit der kürzeren Mittellinie inklusive der nach außen weisenden Flügel (Abb. 3.3.6). Alle Versuchstiere bevorzugten klar die Figur mit der längeren Mittellinie.

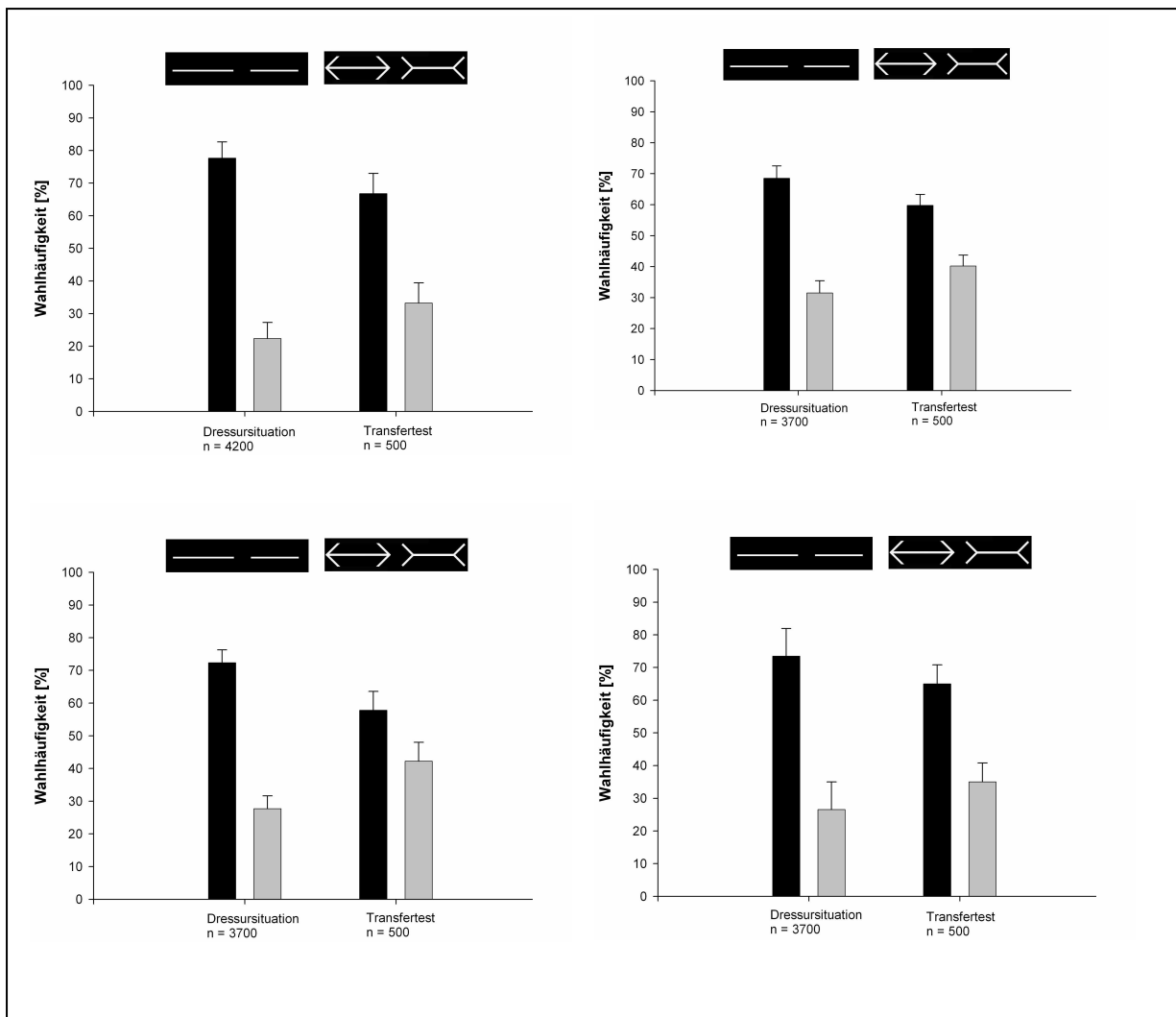


Abb. 3.3.6: Dargestellt sind die Ergebnisse mit zwei insgesamt gleich langen Testbildern. Die Mittellinie des Testbildes mit nach innen weisenden Flügeln ist länger als die mit nach außen weisenden. Alle Versuchstiere bevorzugten dieses Testbild eindeutig vor dem Vergleichsbild mit kürzerer Mittellinie.

3.3.2 Zusammenfassung der Ergebnisse

Zur Untersuchung der MÜLLER-LYER-Täuschung wurden die Versuchstiere auf die Unterscheidung verschieden langer Linien dressiert. Diese Dressur erwies sich als etwas komplizierter als die vorangegangenen, da die Fische zuerst nicht das Kriterium der Länge zur Unterscheidung verwendeten, sondern sich nach dem Längenverhältnis der Linien richteten. Erst durch einen unregelmäßigen Wechsel der Längen erlernten die Fische, immer die größere der beiden Figuren als richtig zu erkennen.

Bevor mit der eigentlichen Messung zur MÜLLER-LYER-Täuschung begonnen wurde, mussten die Fische zwischen zwei unterschiedlich langen Linien wählen, die am Ende von kurzen vertikalen Linien begrenzt wurden. Dies sollte sicherstellen, dass sich die Tiere in ihrem Wahlverhalten nach der Länge der inneren, waagerechten Linien richten. Drei der Versuchstiere zeigten in diesem Fall eine deutliche Bevorzugung für die längere der beiden Figuren. Ein Tier verlor bei diesen Transferfiguren jedoch seine Bevorzugung für das längere Testbild und wählte beide Testbilder zu 50 %.

Wurde den Versuchstieren nun die MÜLLER-LYER-Täuschung präsentiert, kam es zu einer etwas verstärkten Auswahl der Figur mit nach innen weisenden Flügeln, also der für den menschlichen Betrachter kürzer erscheinenden Figur. Im Kontrollexperiment mit Testbildern, bei denen die Länge der mittleren Linien verschieden, die Gesamtlänge der Testbilder jedoch gleich war, zeigten alle Versuchstiere eine klare Präferenz für das Testbild mit längerer Mittellinie.

Diese Ergebnisse zeigen, dass der Goldfisch nicht der Längentäuschung nach MÜLLER-LYER unterliegt. Vielmehr scheinen die Versuchstiere in ihrer Größenunterscheidung für die mittleren Linien unabhängig von den die Figur ergänzenden Elementen zu sein. Würden die Versuchstiere die nach außen weisenden Flügel als zur Mittellinie gehörig empfinden, müssten sie das Testbild mit nach außen weisenden Flügeln gegenüber dem mit nach innen weisenden Flügeln bei gleich langen Mittellinien bevorzugen. Dies ist auch für Fisch 5 anzunehmen, auch wenn dieses Versuchstier bei dem Transferversuch mit seitlichen vertikalen Linien keines der Testbilder bevorzugte. Mit fortwährender Dauer der Messreihe zeigt er jedoch, dass er die Länge der Mittellinien unabhängig von den umgebenden Elementen richtig erkennen kann. Es ist daher anzunehmen, dass Fisch 5 im ersten Transferfertest mit vertikalen seitlichen Linien nicht wusste, nach welchen Kriterien er sein Wahlverhalten richten sollte, in den weiteren Versuchen sich jedoch an der Länge der Mittellinie orientierte.

3.4 Größenunterscheidungsfähigkeit des Goldfisches bei horizontalen Linien

Im Anschluss an die MÜLLER-LYER-Täuschung wurde die Größenunterscheidungsfähigkeit der Versuchstiere bei waagerechten Linien untersucht. Dazu bekamen die Tiere zwei Linien präsentiert, die unterschiedlich lang waren. Im Folgenden wurde die minimale Größendifferenz ermittelt, die notwendig war, damit die Tiere beide Linien noch als unterschiedlich groß wahrnehmen konnten.

Für diese Messreihe konnte eine Dressur der Versuchstiere entfallen, da die Tiere bereits auf die Unterscheidung zweier unterschiedlich langer Linien dressiert waren. Eine Belohnung der Versuchstiere erfolgte in der Dressursituation 5 cm gegen 3 cm.

3.4.1 Transfertests

Zuerst wurde eine Größendifferenz von einem Zentimeter getestet (5 cm gegen 4 cm). Fisch 6 zeigte mit 76 % Wahlhäufigkeit für die längere Linie eine sichere Unterscheidungsfähigkeit. Fisch 1 und 4 wählten die längere Linie noch mit 63 bzw. 66 %. Fisch 5 zeigte mit 56 % dagegen keine Unterscheidungsfähigkeit mehr (Abb. 3.4.1).

Wurde die Größendifferenz weiter verringert (5 cm gegen 4,2 cm) sank die Wahlhäufigkeit für die längere Linie auf 44 bis 56 % ab.

Bei einer Größendifferenz von 5 mm (4,5 cm gegen 4 cm) trat keine weitere Verschlechterung auf. Die Wahlhäufigkeit für die längere Linie lag zwischen 51 und 58 %.

Ergebnisse Größenunterscheidung horizontale Linien

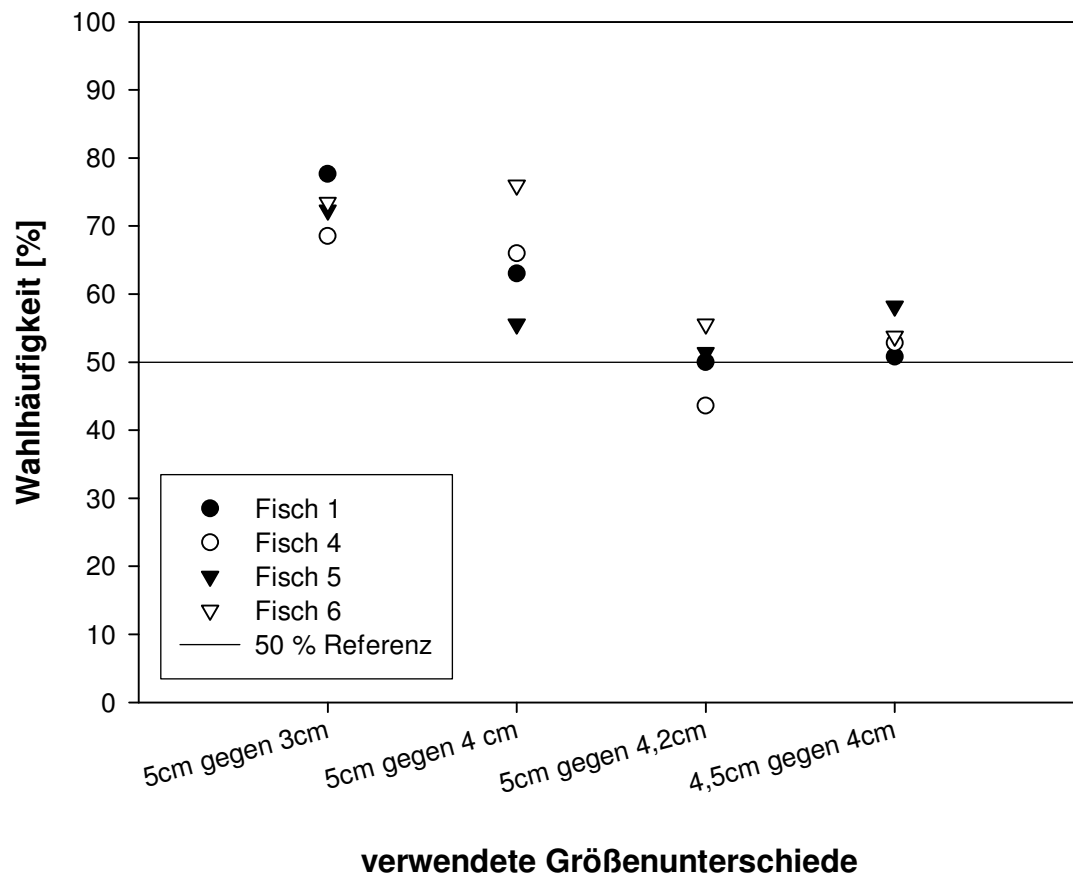


Abb. 3.4.1: Ergebnisse der Messungen zur Größenunterscheidungsfähigkeit bei horizontalen Linien.

Abschließend wurden die Fische erneut dressiert. Positiver Dressurreiz war eine 5 cm lange Linie, als negativer Reiz diente eine 4 cm lange Linie. Durch diese erneute Dressur auf einen kleineren Größenunterschied sollte getestet werden, ob sich die Unterscheidungsfähigkeit der Versuchstiere durch eine Nachdressur auf geringere Größenunterschiede verbessern ließ. Durch die erneut durchgeführte Dressur konnte jedoch keine Verbesserung herbeigeführt werden. Die Wahlhäufigkeit für die längere Linie lag bei keinem Versuchstier über 63 % (Abb. 3.4.2). Aus diesem Grund wurden die Transferversuche für kleinere Größenunterschiede nicht wiederholt.

Ergebnisse der Nachdressur

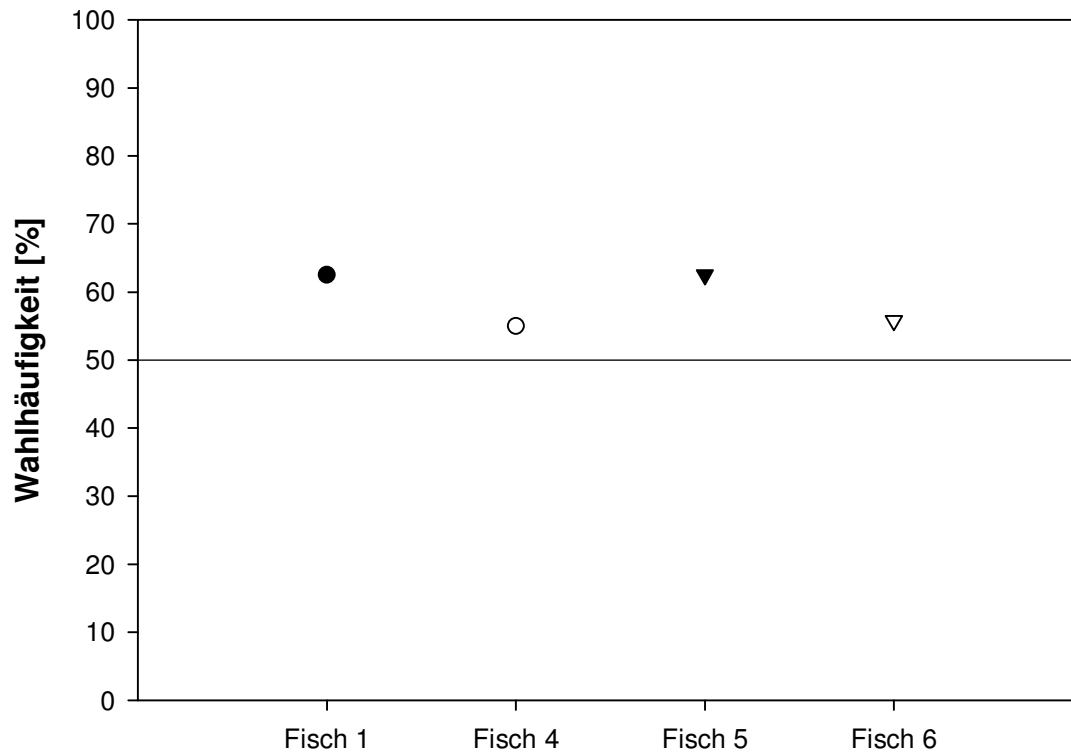


Abb. 3.4.2: Ergebnisse der Nachdressur der Versuchstiere auf einen Größenunterschied von einem Zentimeter (5 cm gegen 4 cm).

3.4.2 Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Ergebnisse zeigen, dass Fische nicht in der Lage sind, einen Größenunterschied von weniger als einem Zentimeter bei horizontalen Linien zu differenzieren. Die Größenunterscheidungsfähigkeit der Versuchstiere bei horizontalen Linien war demzufolge verhältnismäßig schlecht. Auch durch eine erneute Dressur der Goldfische auf eine Größendifferenz von einem Zentimeter konnte die Unterscheidungsfähigkeit der Versuchstiere nicht verbessern. Erstaunlicherweise wird die Unterscheidungsfähigkeit der Versuchstiere bei dieser Nachdressur sogar schlechter als in den vorangegangenen Transferversuchs mit dieser Größendifferenz.

3.5 Ponzo-Täuschung

Als zweite Größentäuschung wurde die PONZO-Täuschung auf ihre Wahrnehmbarkeit hin überprüft.

Bei der PONZO-Täuschung erscheinen zwei gleich lange, übereinander liegende, waagerechte Linien unterschiedlich lang, wenn sie von zwei Linien umschlossen sind, die nach oben aufeinander zulaufen. Die Täuschung erinnert an zwei Schwellen eines Schienenstrangs. Der Mensch nimmt dabei ob die obere der beiden Linien länger wahr als die untere.

Die Dressur erfolgte auf zwei übereinander liegende Linien, die beim positiven Dressurreiz beide eine Länge von fünf cm aufwiesen. Beim negativen Dressurreiz war die obere Linie länger (fünf cm) als die untere, die nur eine Länge von drei cm aufwies. Die Dressurreize wurden so gewählt, da so das negative Dressurbild der Wahrnehmung des Menschen entspricht, die hervorgerufen wird, wenn er der Täuschung unterliegt (Abb. 3.5.1). Sollte der Goldfisch die PONZO-Täuschung nun wahrnehmen, so erschienen ihm in beiden Testbildern die obere der beiden Linien länger. Da sich diese Täuschung auf beide Linienpaare auswirken würde, erschienen den Versuchstieren das gleich lange Linienpaar in ihrer Länge weniger unterschiedlich und sollte somit weiterhin bevorzugt werden.

Im Verlauf der Messreihe wurden ebenfalls Testbilder verwendet, bei denen ein gleich langes Linienpaar gegen ein Linienpaar gezeigt wurde, bei dem die obere Linie länger war als die untere. Dies würde dazu führen, dass die Goldfische, unterlägen sie der PONZO-Täuschung, das Linienpaar mit der kürzeren oberen Linie als etwa gleich lang wahrnehmen würden. Beim gleich langen Linienpaar erschien dagegen die obere Linie länger.



Abb. 3.5.1: Dressurreize der Messreihe zur PONZO-Täuschung. Links der positive Dressurreiz aus zwei gleich langen, übereinander liegenden Linien. Im rechten negativen Vergleichsbild war deren Länge unterschiedlich.

In Abbildung 3.5.2. ist der Dressurverlauf für Fisch 5 graphisch dargestellt.

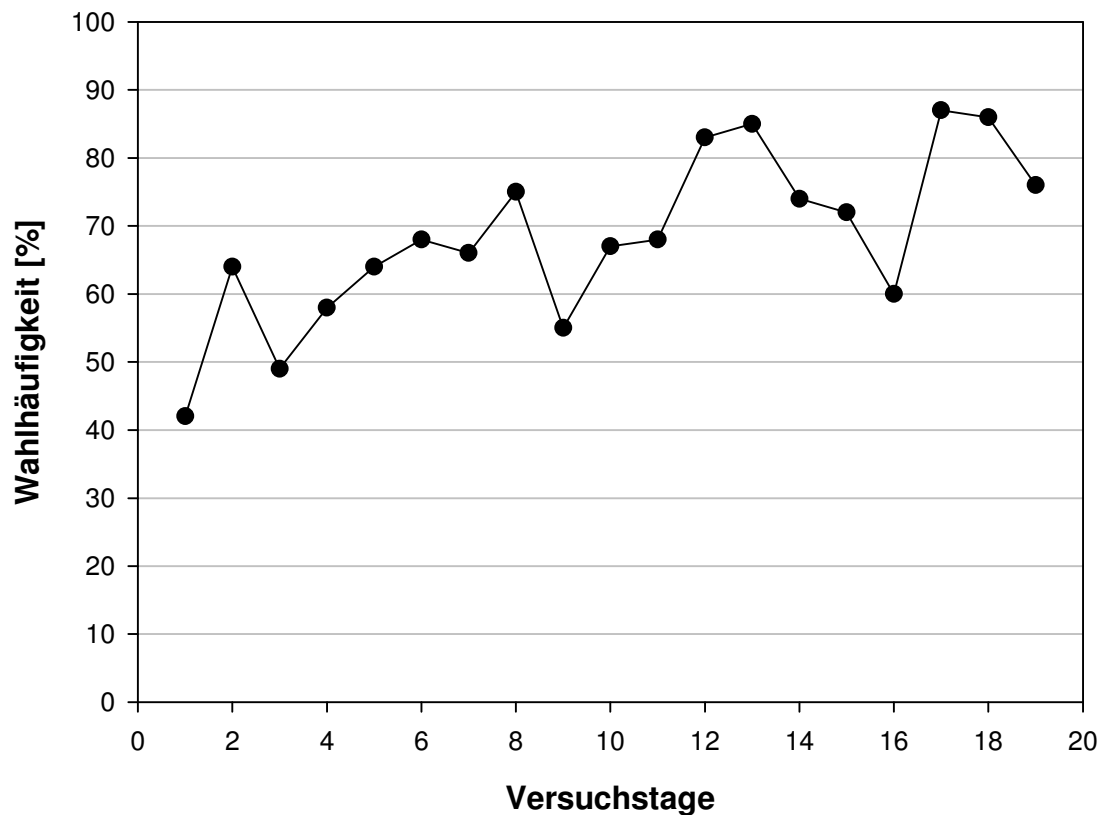


Abb. 3.5.2: Lernkurve von Fisch 5 bei der Dressur zur PONZO-Täuschung. Dargestellt ist die Wahlhäufigkeit für den positiven Dressurstimulus, ein gleich langes, übereinander liegendes Linienpaar.

In den anschließenden Versuchen wurden Testbilder mit senkrechten seitlichen Linien verwendet, sowie mit seitlichen Linien, die nach unten zusammen laufen und mit Kombinationen aus diesen beiden Möglichkeiten. Alle Versuche wurden zudem mit Testbildern durchgeführt, bei denen im Vergleichsbild die untere Linie länger war als der obere.

Fisch 6 erlernte zwar die Unterscheidung der beiden Linienpaare, schwamm jedoch die Testbilder mit den seitlichen Linien nicht an. Aus diesem Grund wurde die Messreihe nur mit 3 Versuchstieren durchgeführt.

3.5.1 Transfertests

Um den Einfluss von seitlichen Linien auf das Wahlverhalten zu überprüfen, wurden die Dressurbilder zunächst von senkrechten Linien umgeben (Abb. 3.5.3). Dies führte bei zwei der Versuchstiere zu keiner Verschlechterung des Wahlverhaltens. Fisch 5 zeigt jedoch keine Bevorzugung mehr und wählte beide Testbilder gleich häufig.

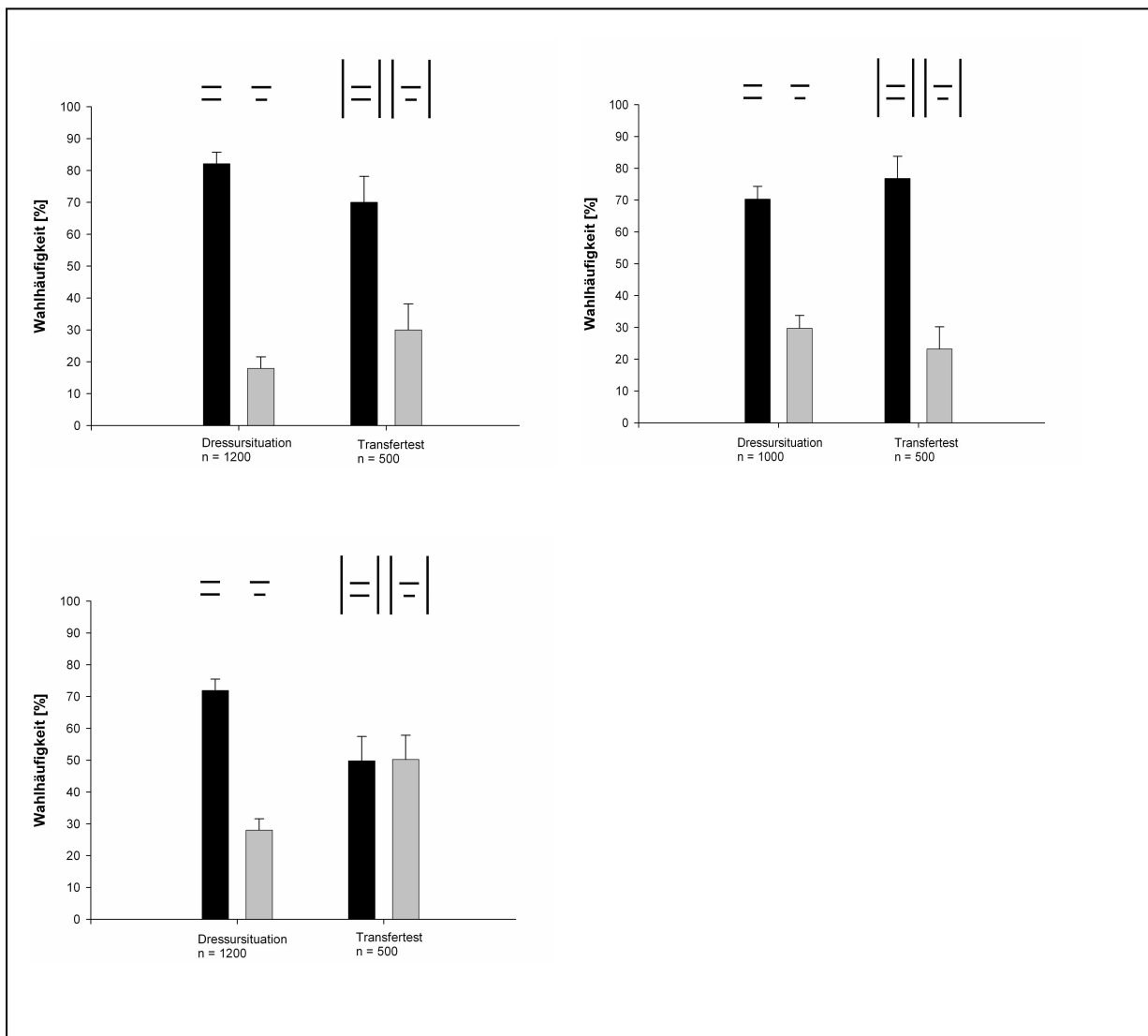


Abb. 3.5.3: Wahlverhalten der Versuchstiere mit vertikalen seitlichen Linien. Fisch 1 und 4 behalten ihre Präferenz für das gleich lange Linienpaar aufrecht, Fisch 5 zeigt dagegen ein Wahlverhalten von 50 % für beide Testbilder.

Anschließend wurden die beiden Dressurreize von seitlichen Linien umgeben, die nach oben hin zusammen liefen (Abb. 3.5.4). Alle Versuchstiere bevorzugten das

Testbild mit dem gleich langen Linienpaar. Dies änderte sich, wenn das ungleichlange Linienpaar horizontal gespiegelt wurde und so die kürzere der beiden Linien oben war (Abb. 3.5.5). Alle Fische zeigten nun eine leichte Bevorzugung für das ungleichlange Linienpaar.

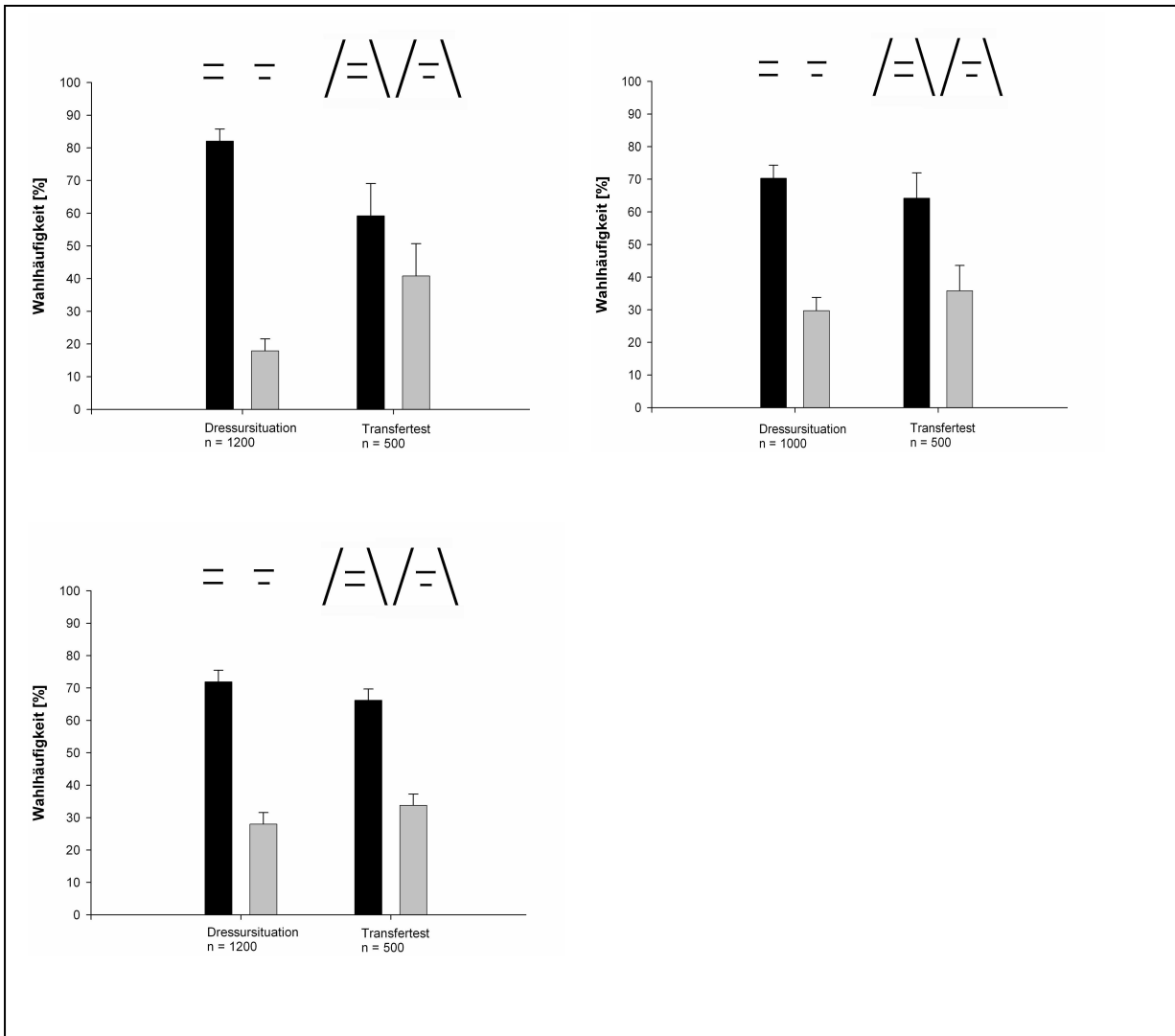


Abb. 3.5.4: Wahlverhalten der Fische bei nach oben zusammenlaufenden seitlich Linien. Alle drei Fische zeigen eine Bevorzugung für das gleich lange Linienpaar.

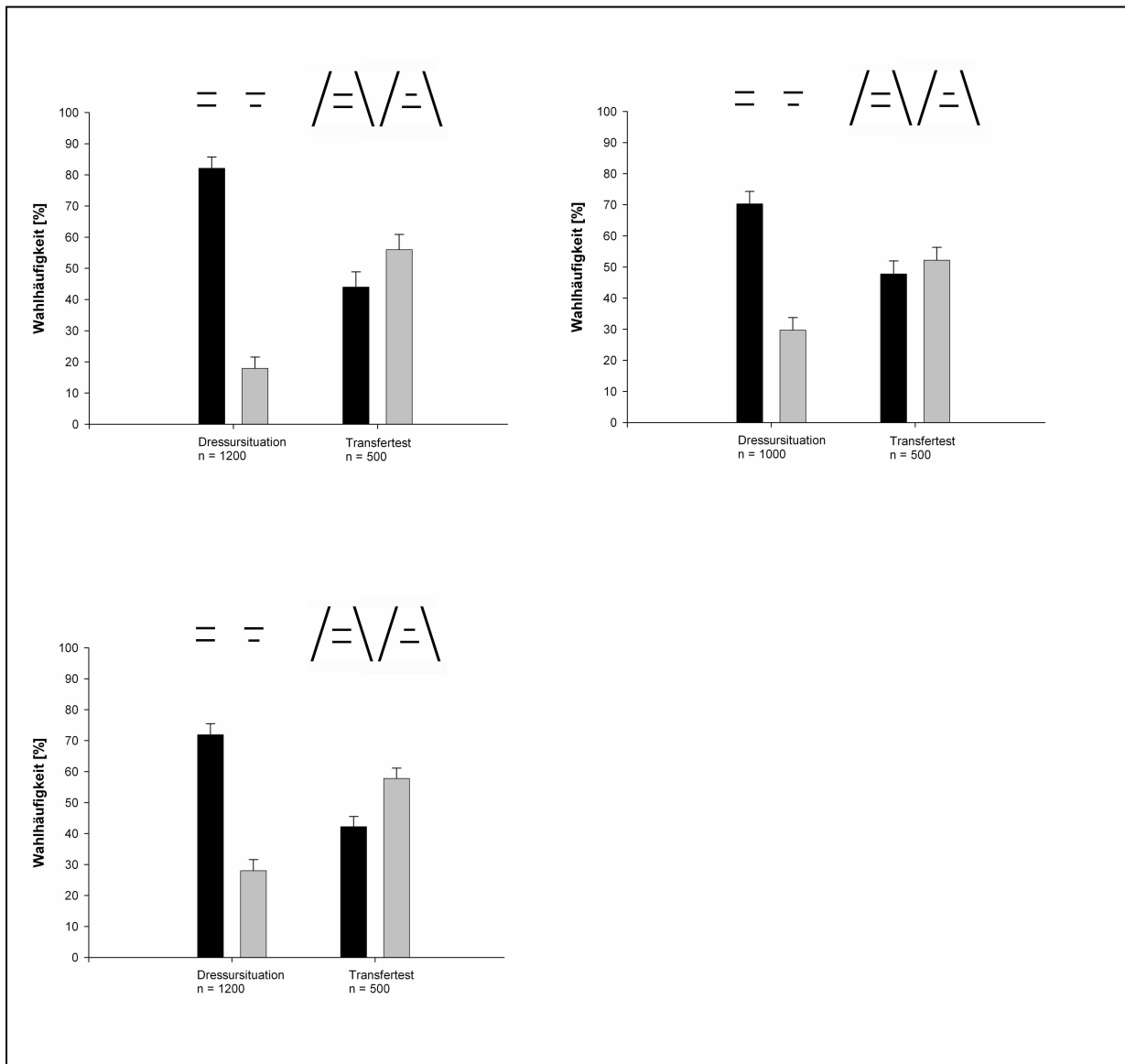


Abb. 3.5.5: Wurde das ungleich lange Linienpaar horizontal gespiegelt, änderte sich das Wahlverhalten der Versuchstiere. Alle Fische zeigten nun eine leichte Präferenz für das ungleich lange Linienpaar.

In weiteren Kontrollexperimenten sollte überprüft werden, ob die Fische gelernt hatten, dass zwei gleich lange, übereinander liegende Linien den positiven Dressurreiz darstellen, oder ob sie zwei Linien mit einer kürzeren unteren Linie als negativ erlernt hatten. Dazu wurde in einem Kontrollexperiment das Wahlverhalten der Versuchstiere untersucht, wenn ein Linienpaar gleich lang war, beim Vergleichsbild jedoch die obere Linie kürzer war als die untere (Abb. 3.5.6). Dies entspricht einem horizontal gespiegelten negativen Dressurreiz. Fisch 4 und 5

bevorzugten in diesem Versuch weiterhin das gleich lange Paar. Fisch 1 veränderte jedoch sein Wahlverhalten im Vergleich zur Dressur und wählte beide Figuren zu etwa 50 % aus.

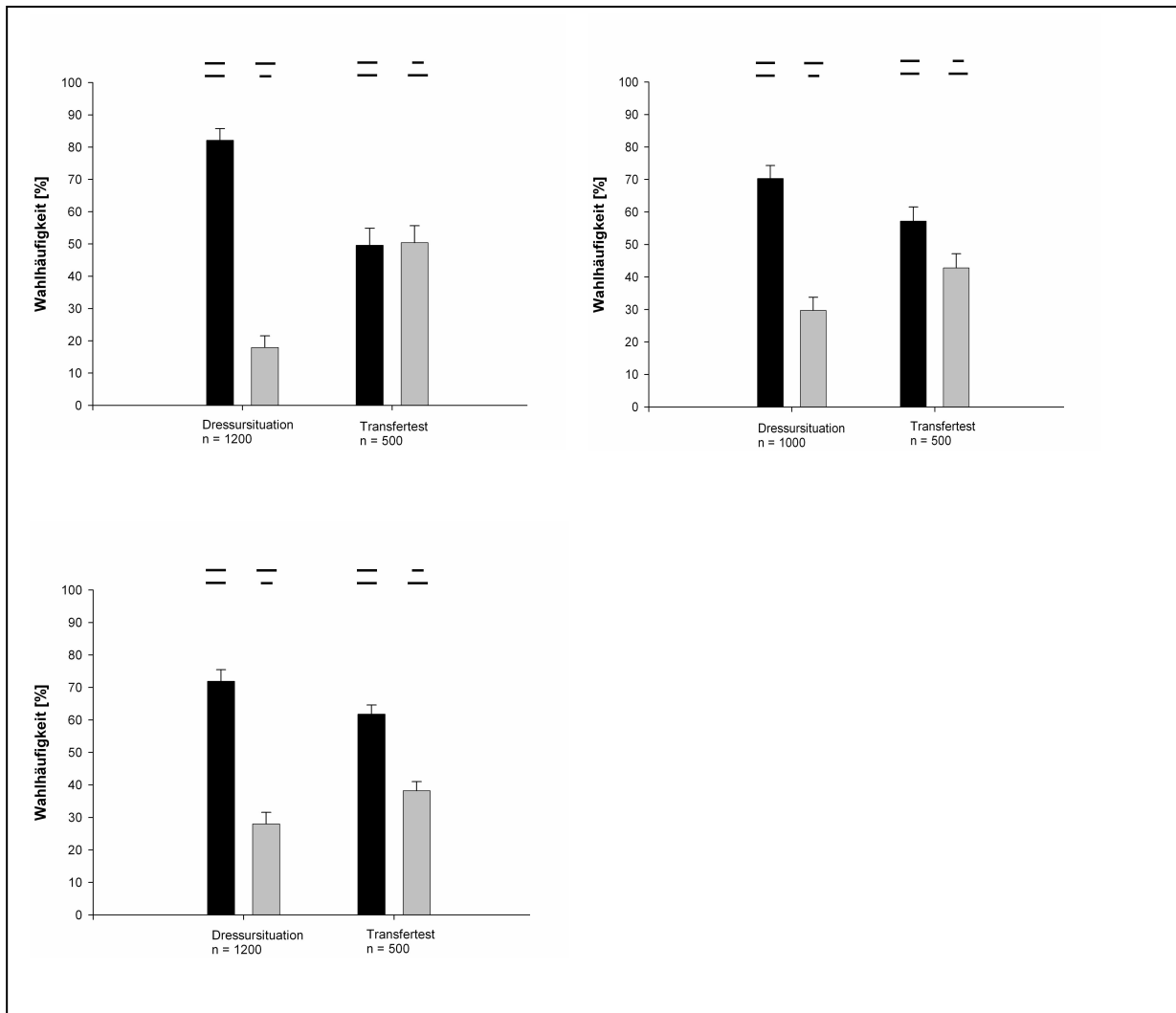


Abb.3.5.6: Wahlverhalten der Fische bei einem gleich langen Linienpaar und einem Linienpaar mit einer kürzeren oberen Linie. Fisch 1 zeigt ein Wahlverhalten von 50 % für beide Testbilder, die Fische 4 und 5 wählten das gleich lange Linienpaar etwas häufiger.

In zwei weiteren Versuchen wurden die seitlichen Linien gedreht, so dass diese nun nach unten zusammenliefen. Im ersten dieser Versuche mit den beiden Dressurbildern (Abb. 3.5.7), wählte nur Fisch 1 das gleich lange Linienpaar deutlich häufiger. Die beiden anderen Versuchstiere zeigten ein Wahlverhalten von 50 % für beide Testfelder.

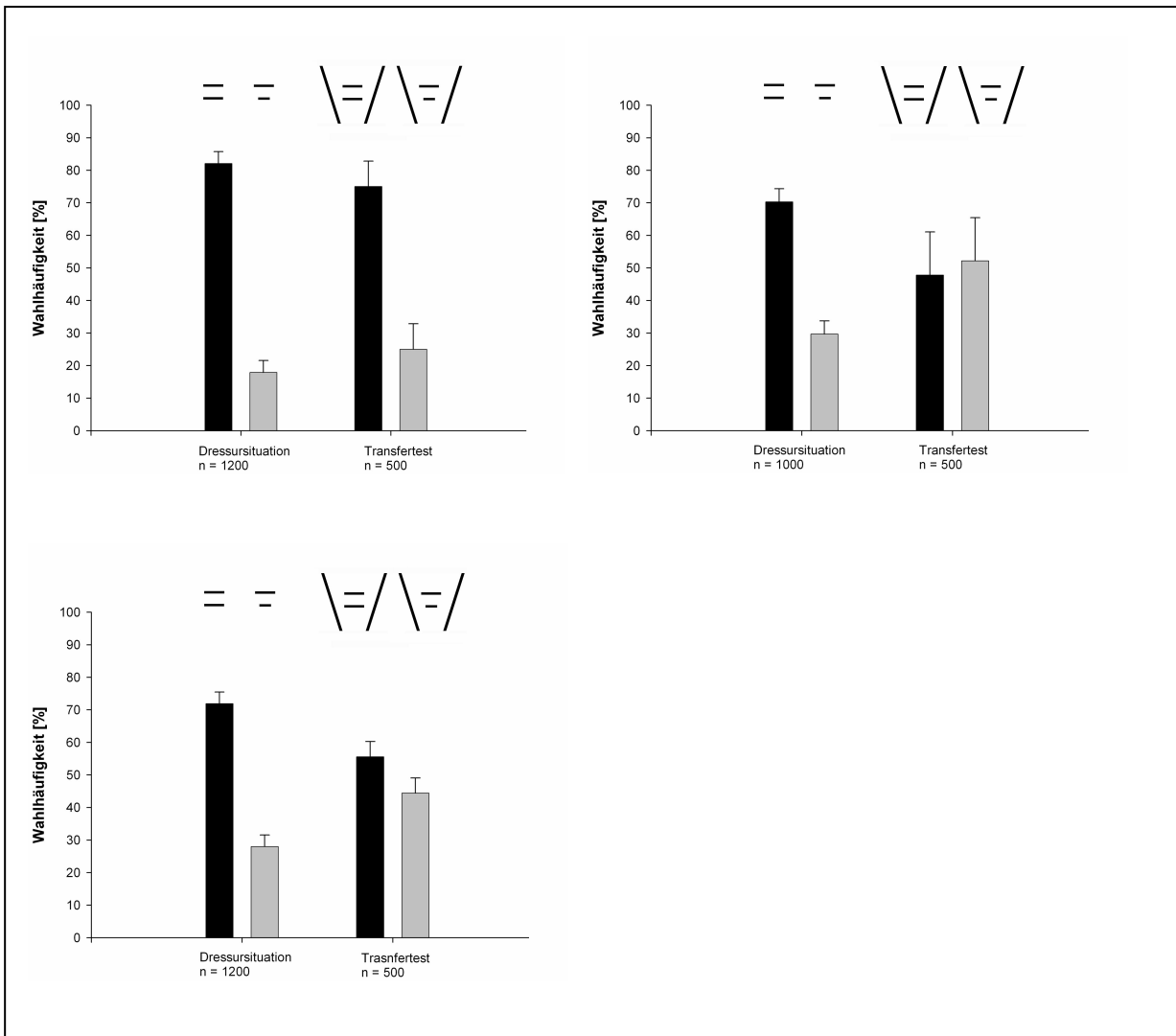


Abb. 3.5.7: Liefen die seitlichen Linien nach unten zusammen zeigte nur Fisch 1 eine klare Bevorzugung für das gleich lange Linienpaar.

Wurde das ungleiche Linienpaar erneut gespiegelt, so dass beim ungleich langen Linienpaar die kürzere Linie oben lag (Abb. 3.5.8), zeigten alle Versuchstiere ein Wahlverhalten von 50 % für beide Testfelder.

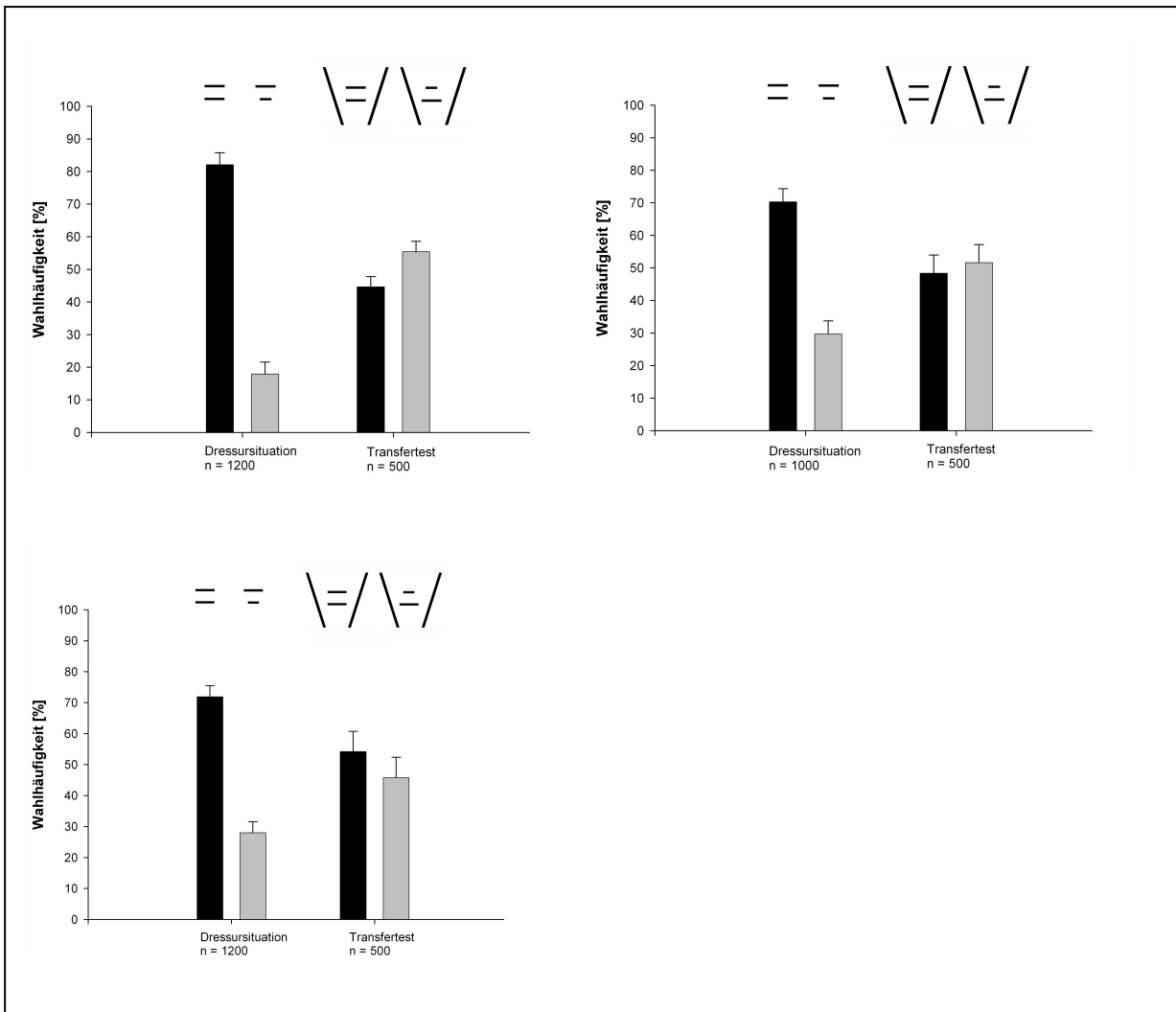


Abb. 3.5.8: Bei einem gespiegelten Linienpaar zeigten alle drei Versuchstiere ein Wahlverhalten von etwa 50 % für beide Testbilder.

Um das Wahlverhalten der Versuchstiere besser verstehen zu können, wurden zwei weitere Transferversuche durchgeführt. In beiden Fällen unterschieden sich nur die seitlichen Linien der Figur. In einem Testfeld waren die seitlichen Linien vertikal ausgerichtet, im Vergleichsbild liefen sie nach oben hin zusammen. Der erste der beiden Transferversuche zeigte in beiden Testfeldern gleich lange Linienpaare (Abb. 3.5.9). Im zweiten Transferversuch waren diese bei beiden Testfeldern unterschiedlich lang, wobei die kürzere Linie unten lag (Abb. 3.5.10). In beiden Transferversuchen zeigten die Fische in etwa eine Wahlhäufigkeit von 50 % für die beiden Testfelder.

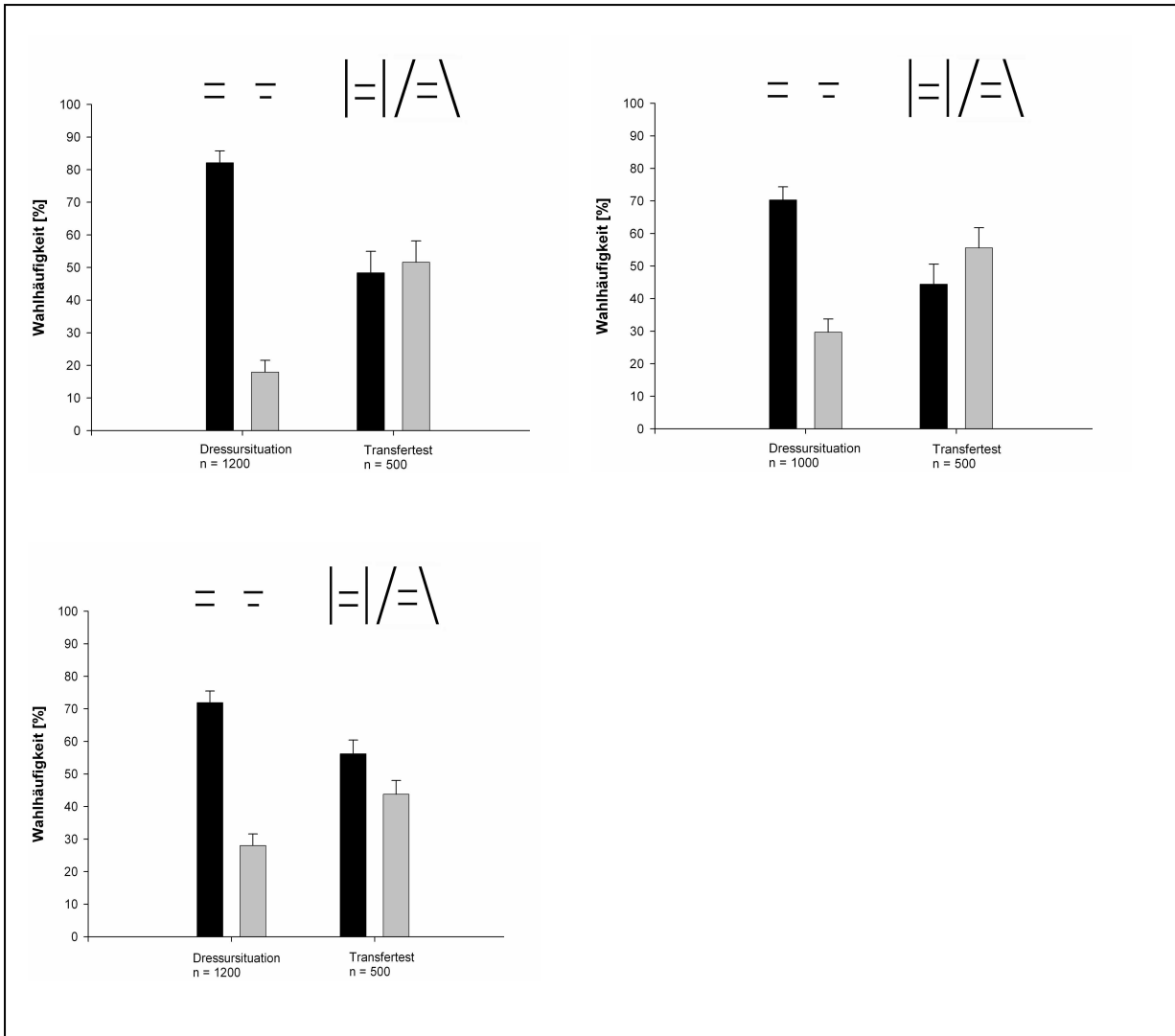
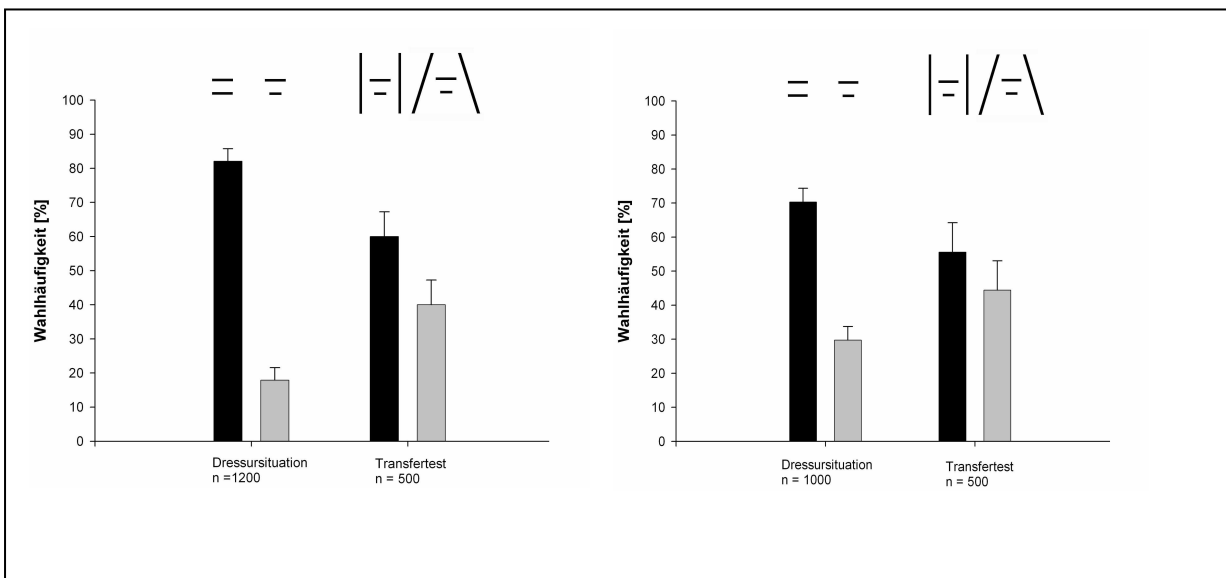


Abb. 3.5.9: In diesem Transferversuch waren bei beiden Testbildern die mittleren Linienpaare gleich lang. Die Fische wählten unabhängig von den seitlichen Linien beide Testbilder gleich häufig.



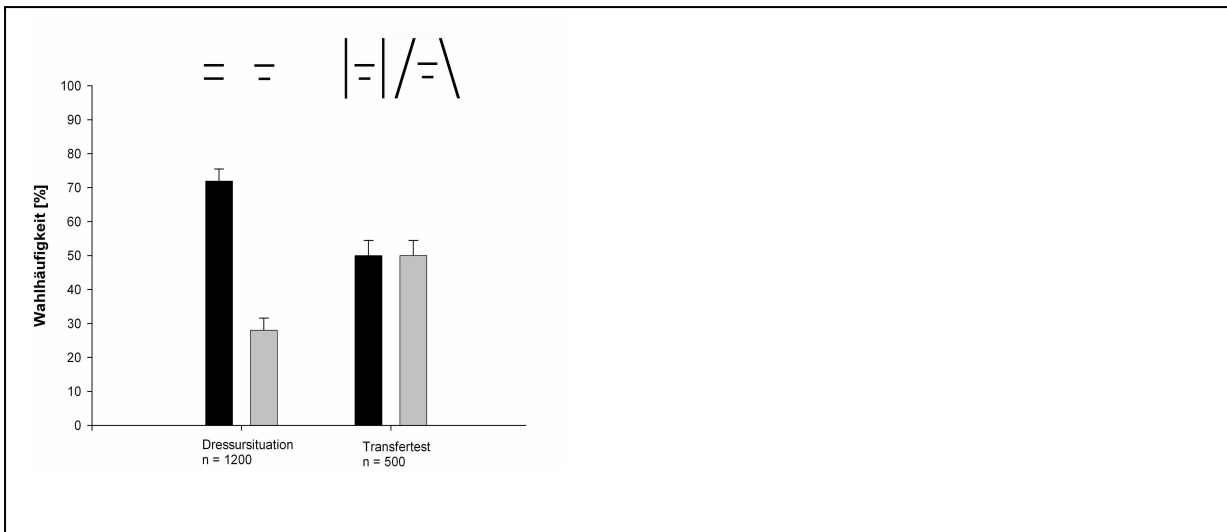


Abb. 3.5.10: In diesem Transferversuch zeigten beide Testbilder den negativen Dressurreiz umgeben von seitlich Linien. Fisch 5 zeigt ein Wahlverhalten von 50 % für beide Testbilder, die Fische 1 und 4 zeigen eine leichte Bevorzugung für das Testbild mit senkrechten seitlichen Linien.

Da die gewonnenen Ergebnisse dieser Versuchsreihe sehr unterschiedlich waren, wurden weitere Transferversuche mit nur einer Linie pro Testbild durchgeführt. Zunächst wurden, wie in der Dressur zur MÜLLER-LYER-Täuschung, zwei unterschiedlich lange Linien getestet (Abb. 3.5.11). Alle drei Fische zeigten in dieser Versuchsanordnung keine Bevorzugung für die längere Linie.

Auch in den beiden anschließend durchgeführten Transferversuchen mit senkrechten (Abb. 3.5.12), bzw. nach oben zulaufenden seitlichen Linien (Abb. 3.5.13) konnte keine Bevorzugung für die längere Figur ermittelt werden.

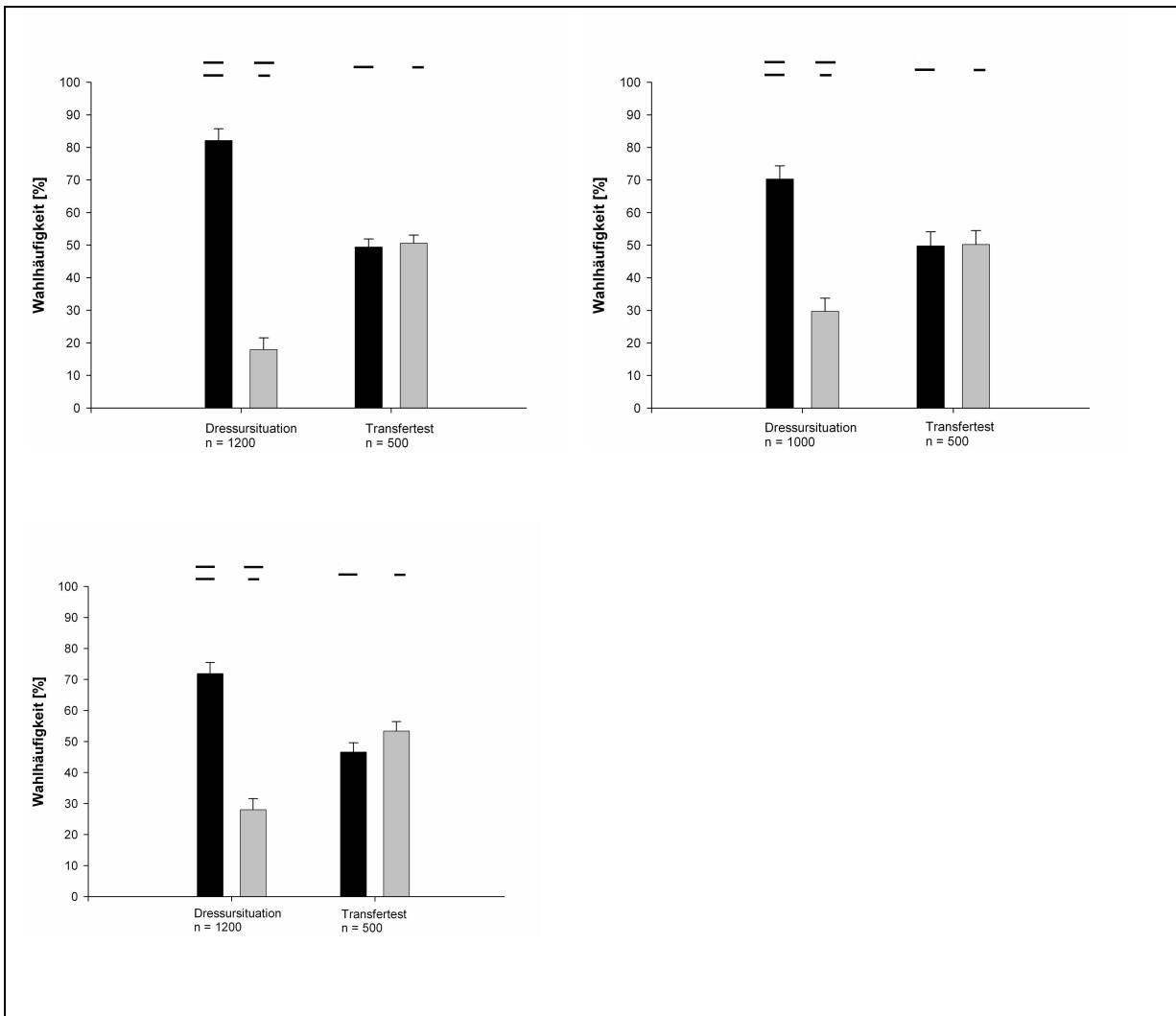


Abb. 3.5.11: Um genauere Aussagen über das Wahlverhalten der Versuchstiere machen zu können wurde getestet wie sich die Tiere bei nur einer Linie verhalten. Keines der Versuchstiere zeigt eine Bevorzugung für die längere Linie.

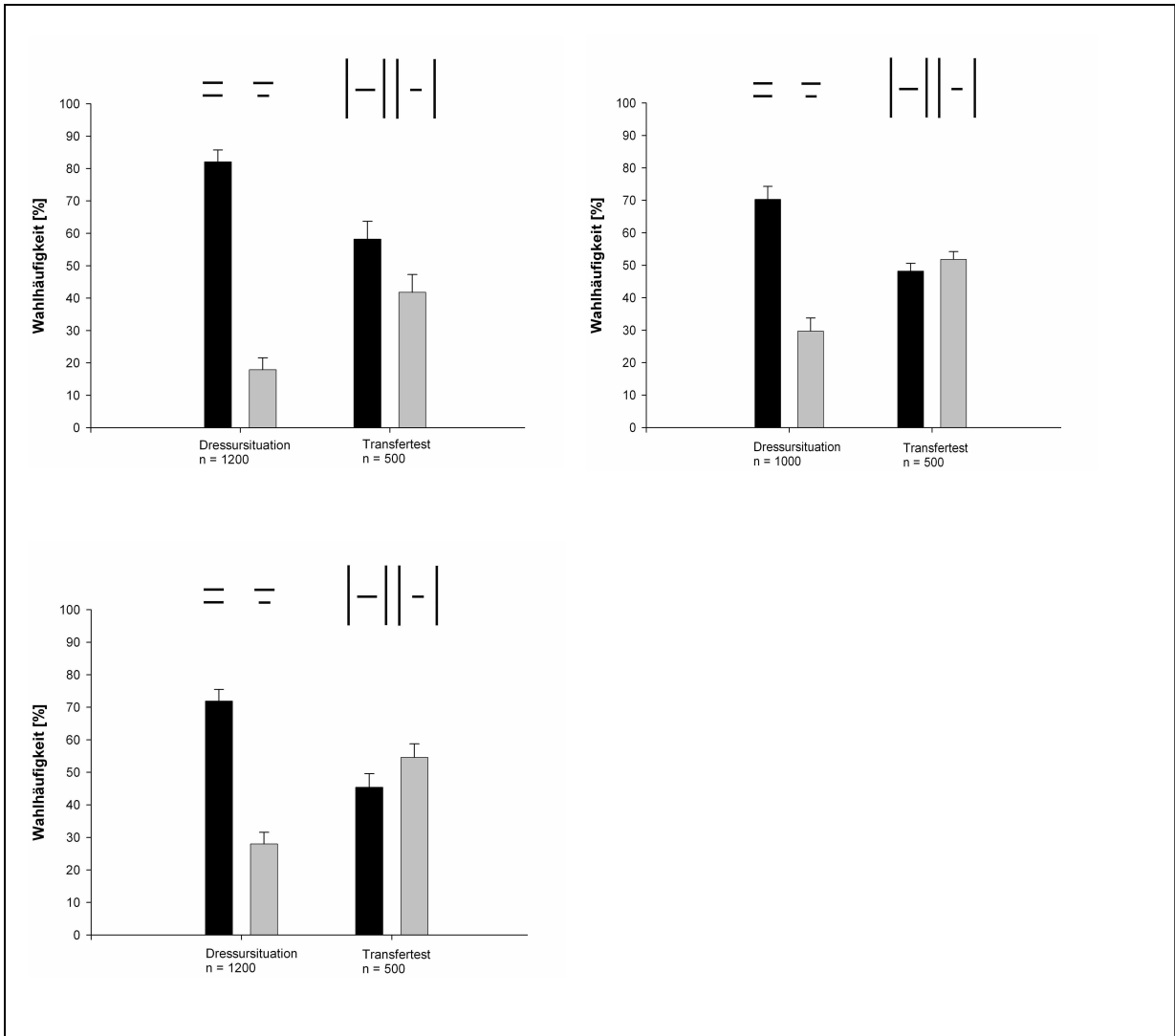


Abb. 3.5.12: Wurden die unterschiedlich langen Linien von senkrechten Linien eingefasst, kam es ebenfalls zu keiner deutlichen Bevorzugung der längeren Linie.

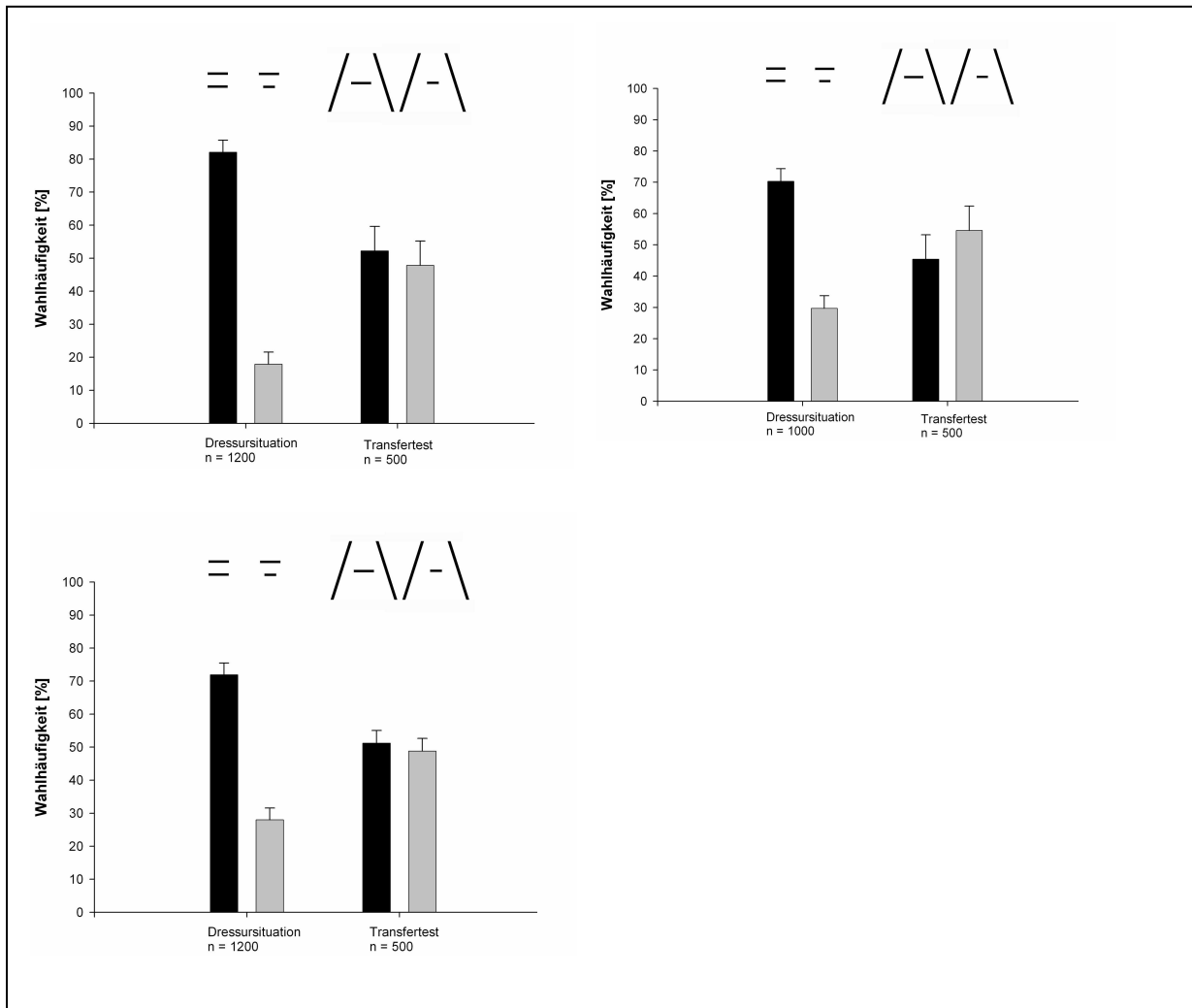


Abb. 3.5.13: Auch mit nach oben zusammen laufenden Linien zeigten die Versuchstiere eine Wahlhäufigkeit von 50 % für beide Testbilder.

Abschließend sollte untersucht werden, woran die Versuchstiere das unterschiedlich lange Linienpaar von dem gleich langen Linienpaar zu unterscheiden gelernt hatten. Dazu wurden in zwei abschließenden Versuchen die untere, kürzere Linie einmal rechtsbündig (Abb. 3.5.14) und einmal linksbündig (Abb. 3.5.15) an der oberen, längeren ausgerichtet. In diesem Fall lagen die Enden der Linien auf einer Seite des Testbildes immer direkt übereinander. So wurde zudem der Abstand der unteren Linie zum Rand der Futterplatte deutlich variiert. Die Versuchstiere zeigten in beiden Versuchen in etwa eine Wahlhäufigkeit von 50 % für beide Testfelder.

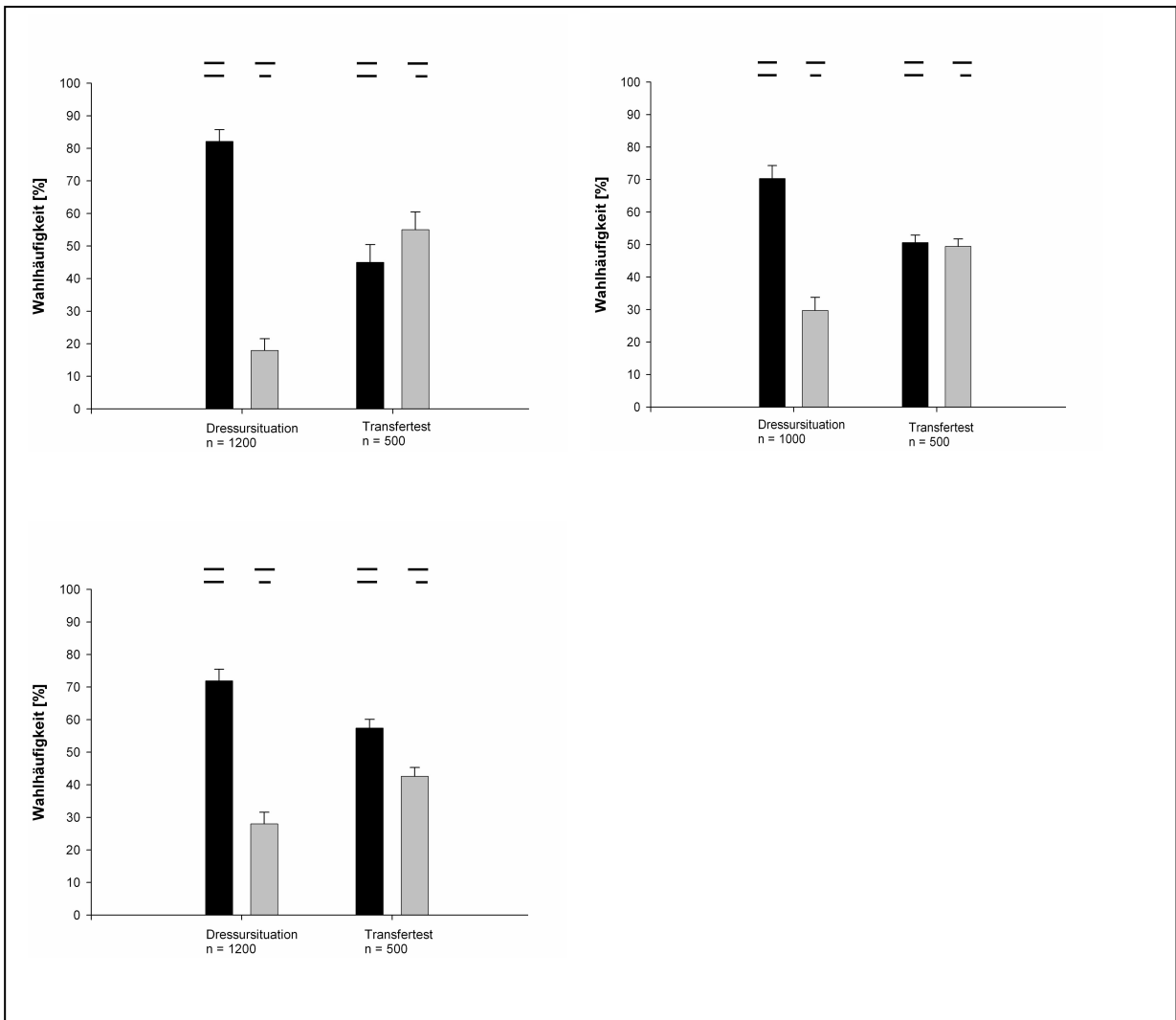


Abb. 3.5.14: Wurde die kürzere der beiden Linien rechtsbündig an die obere angelegt, so wählten die Fische beide Testbilder zu etwa 50 %.

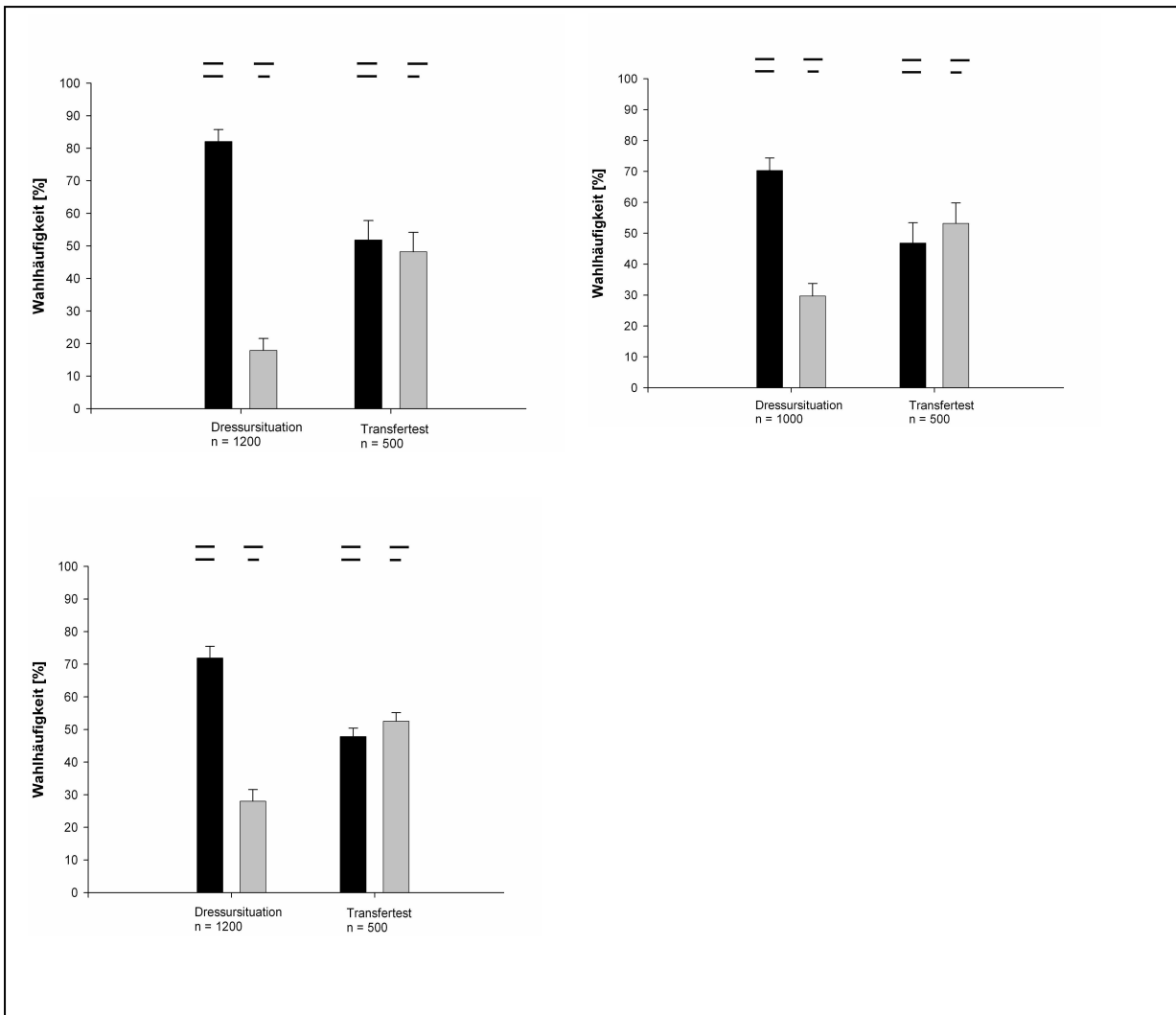


Abb. 3.5.15: Auch bei einer linksbündigen kürzeren Linie zeigten die Versuchstiere ein Wahlverhalten von 50 % für beide Testbilder.

3.5.1 Zusammenfassung der Ergebnisse

Das erste der durchgeführten Kontrollexperimente mit geraden seitlichen Linien zeigt bei zwei der Versuchstiere weiterhin eine deutliche Bevorzugung für das gleich lange Linienpaar. Fisch 5 verliert jedoch seine Präferenz für dieses Testbild. Dieses Ergebnis wird in dem Versuch mit den beiden Testbildern zur PONZO-Täuschung nicht bestätigt. Alle drei Versuchstiere zeigen hier einen klaren Vorzug für das gleich lange Linienpaar. Aus diesem Versuch lässt sich jedoch noch kein Rückschluss auf die Wahrnehmbarkeit der PONZO-Täuschung ziehen. Würden die Versuchstiere der Täuschung unterliegen, würde nicht nur das gleich lange Linienpaar so

wahrgenommen werden, dass die obere Linie länger erscheint, sondern auch im Vergleichsbild würde die obere Linie verlängert wahrgenommen. Aus diesem Grund wäre das eigentlich gleich lange Linienpaar dem positiven Dressurreiz ähnlicher als das Vergleichsbild und es könnte so zu einer Bevorzugung dieses Testbildes kommen.

In einem Kontrollexperiment mit nach oben zusammenlaufenden seitlich Linien wurde das ungleich lange Paar gespiegelt, d.h. die obere Linie war kürzer als die untere. Alle vier Fische zeigten in diesem Fall eine Wahlhäufigkeit von 50 % für beide Testbilder. Würde es hier zu einer verlängerten Wahrnehmung der oberen Linie durch die nach oben zulaufenden seitlichen Linien kommen, so müssten die Versuchstiere das Testbild mit dem ungleichen Paar bevorzugen. Diese Täuschung würde sich auf beide Figuren beziehen, so dass das gleich lange Linienpaar so wahrgenommen würde, als wäre die obere Linie länger. Im Vergleichsbild müsste das unterschiedlich lange Figurenpaar als etwa gleich lang wahrgenommen werden und so vermehrt angeschwommen werden.

Diese Annahme wird durch die Versuche mit senkrechten und nach oben zulaufenden seitlichen Linien unterstützt. Wurden ein jeweils gleich langes Figurenpaar von geraden und im Vergleichsbild von zusammenlaufenden Linien umgeben, kam es bei keinem Fisch zu einer Bevorzugung des Testbildes mit geraden Linien. Würden die Tiere der PONZO-Täuschung unterliegen, so müssten sie dieses Testbild jedoch bevorzugen, da im Vergleichsbild die obere Linie länger erscheinen würde.

Sind zwei Testbildpaare, in denen jeweils die obere Linie länger ist, von senkrechten und nach oben zulaufenden seitlichen Linien umgeben, so kommt es bei zwei der Versuchstieren zu einer leichten Bevorzugung des Testbildes mit den senkrechten seitlichen Linien. Diese Bevorzugung war jedoch nicht sehr ausgeprägt und lag nicht über 60 % Wahlhäufigkeit.

Waren die beiden Figurenpaare der Dressur von nach unten zusammenlaufenden, seitlichen Linien umgeben, so hielt nur Fisch 1 sein sicheres Unterscheidungsvermögen aufrecht. Die beiden anderen Versuchstiere zeigten ein Wahlverhalten von circa 50 % für beide Testbilder. Wurde das unterschiedlich lange Linienpaar gespiegelt, so dass die kürzere Linie oben lag, sank auch die Wahlhäufigkeit von Fisch 1 für das gleich lange Figurenpaar auf etwa 50 % ab. Es scheint, dass den Fischen bei Testbildpaaren mit einer kürzeren oberen Linie keine

sichere Unterscheidung der beiden Figurenpaare gelingt. Dies zeigt auch ein Versuch, in dem nur diese beiden Linienpaare gezeigt wurden. In diesem Fall zeigen die Tiere ein Wahlverhalten von 50 % für beide Paare, obwohl der positive Dressurreiz gegen ein ungleich langes Linienpaar gezeigt wird. Für eine sichere Unterscheidung der zwei Paare, bzw. eine Präferenz für ein Paar muss demnach auch ein entsprechendes Vergleichsbild vorhanden sein. Daher zeigen die Ergebnisse mit einem gedrehten Linienpaar in allen Fällen, unabhängig von den seitlichen Linien, ein Wahlverhalten von 50 % der Fische.

Die Ergebnisse mit nur einer Linie zeigten in keinem Fall eine Bevorzugung der längeren Linie. Auch in Versuchen mit einer rechts-, bzw. linksbündigen kürzeren Linie ergaben die Messungen ein Wahlverhalten von etwa 50 % für die Testbilder. Alle diese Ergebnisse weisen darauf hin, dass die Fische ihre Dressurbilder sehr exakt erlernen. Werden ihnen in einem Transfertest Bilder gezeigt, in dem der negative Dressurreiz ausgetauscht ist, so verlieren sie die Bevorzugung für den positiven Stimulus. Auch scheint eine Generalisation des gelernten Unterscheidungskriteriums auf andere Testbilder meist zu entfallen. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, dass die Tiere nach einer Nachdressur auf zwei Testbilder in dem beim ungleichen Linienpaar die kürzere Linie oben lag, sehr schnell zu einem sicheren Unterscheidungsvermögen kommen würden und sich damit auch das Wahlverhalten der Tiere in Transfertests mit diesem Linienpaar deutlich verändern würde.

3.6 Ebbinghaus-Täuschung

Bei der EBBINGHAUS-Täuschung erscheinen zwei gleich große Kreise in ihrer Größe unterschiedlich, je nach der Größe der sie umgebenden Kreise.

Um zu untersuchen, ob der Goldfisch dieser Größentäuschung unterliegt, wurden die Versuchstiere auf die Unterscheidung zweier unterschiedlich großer Kreise umdressiert. Auch Versuchstier 6 konnte wieder in die Versuchsreihe aufgenommen werden.

Ein Kreis mit dem Durchmesser von 2 cm und ein zweiter mit dem Durchmesser von 1,6 cm dienten dabei als Dressurreize (Abb. 3.6.1). Den positiven Dressurreiz stellte der größere der beiden Kreise dar.

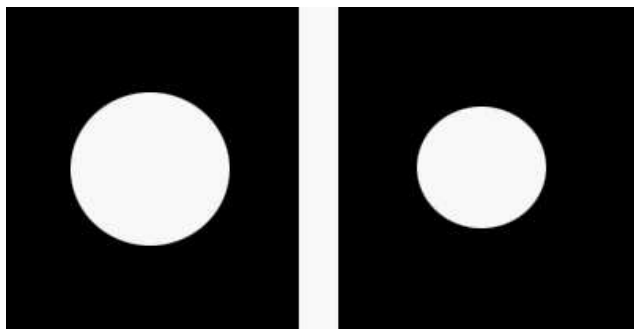


Abb. 3.6.1: Die Abbildung zeigt die beiden verwendeten Testbilder der Dressur bei der Messreihe zur EBBINGHAUS-Täuschung. Links der positive, rechts der negative Dressurstimulus.

Nach erfolgreicher Dressur (siehe Abb. 3.6.2) wurden Messungen mit EBBINGHAUS-Figuren mit unterschiedlich großen Umgebungskreisen durchgeführt. Wichtig war auch hier, die Ergebnisse durch entsprechende Kontrollversuche abzusichern.

Dazu wurden die unterschiedlich großen Dressurbilder mit verschiedenen großen Kreisen umgeben, um sicher zu gehen, dass sich die Versuchstiere in ihrem Wahlverhalten nur nach der Größe der inneren Kreise richten.

Im Anschluss daran wurde getestet, ob die Fische die erlernte Größenunterscheidung generalisieren können. Dazu wurden ihnen ein großes und ein kleines Dreieck sowie ein großes und ein kleines Quadrat präsentiert. Im Weiteren mussten sie zwischen einem großen Quadrat und einem kleinen Kreis sowie einem großen Kreis und einem kleinen Quadrat unterscheiden.

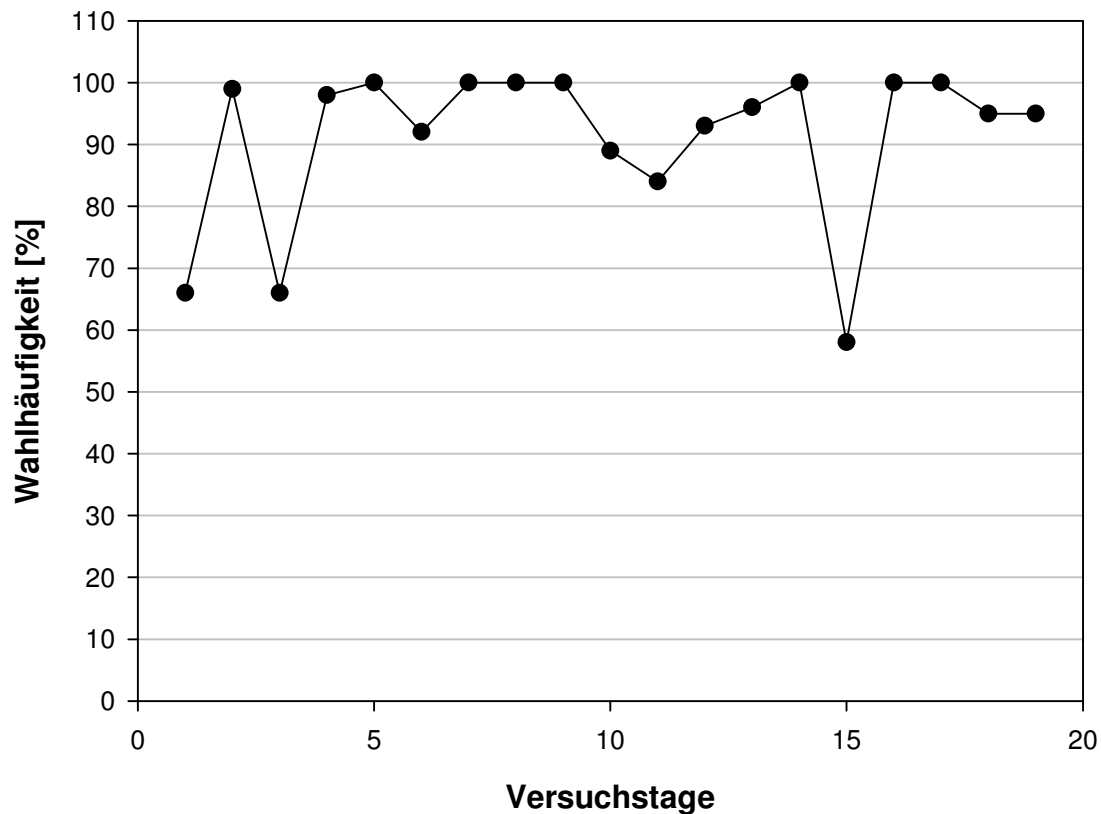


Abb. 3.6.2: Lernkurve von Fisch 1 bei der Dressur auf zwei unterschiedlich große Kreise. Dargestellt ist die Wahlhäufigkeit für den positiven Dressurreiz mit einem Durchmesser von 2 cm. Der negative Dressurstimulus hatte einen Durchmesser von 1,6 cm.

Das Ergebnis von unter 60 % Wahlhäufigkeit für den positiven Dressurreiz am Versuchstag 15 kann als Ausreißer angesehen werden.

3.6.1 Transfertests

Zunächst wurde getestet, ob sich die Fische in ihrem Wahlverhalten beeinflussen lassen, wenn die in der Dressur gezeigten Kreise von weiteren Kreisen umgeben wurden. Die Fische sollten dabei lernen, in ihrem Wahlverhalten nur auf die Größe der inneren Kreise zu achten. Dazu wurden drei Transfertests durchgeführt. In allen drei Fällen entsprachen die mittleren Kreise den beiden Dressurbildern. Diese wurden von Kreisen in drei unterschiedlichen Größen umgeben.

Im ersten Transferversuch (Abb. 3.6.3) wurden beide Dressurreize von kleinen Kreisen mit einem Durchmesser von 1,2 cm umgeben. Dies führte zu sehr

unterschiedlichen Ergebnissen. Fisch 1 wählte das Testbild mit dem größeren Mittelkreis zu 80 %, Fisch 5 zu 63 %, Fisch 4 zu 51 % und Fisch 6 zu 47 %.

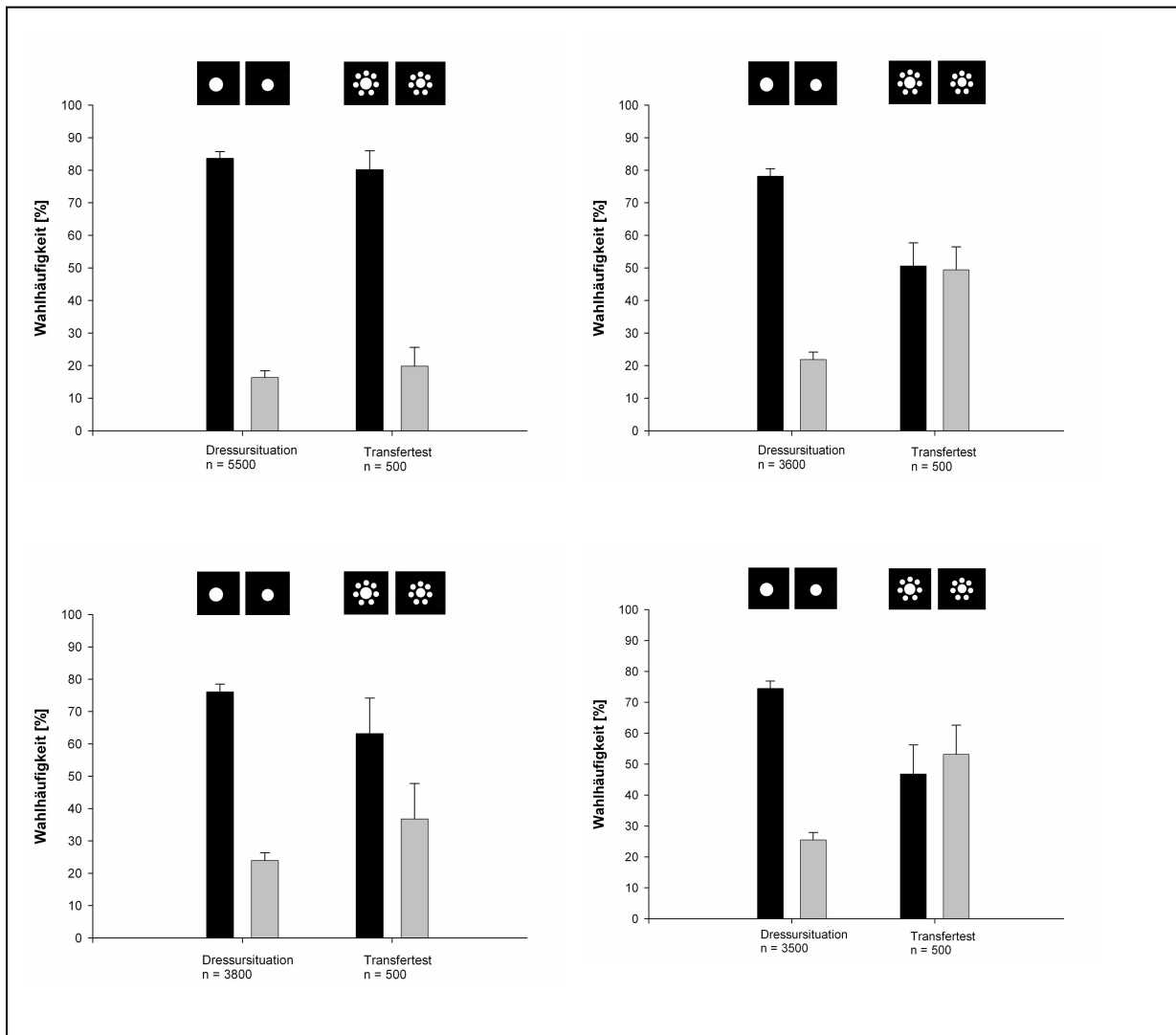


Abb. 3.6.3: Ergebnisse der vier Versuchstiere bei kleinen Umgebungskreisen (\varnothing 1,2 cm). Fisch 1 und 5 bevorzugen weiterhin den größeren Mittelkreis, Fisch 4 und 6 zeigen eine Wahlhäufigkeit von etwa 50 % für beide Testbilder.

Ähnliche Ergebnisse lieferte der zweite Transferversuch, in dem die umgebenden Kreise den Durchmesser des negativen Dressurstimulus besaßen (Abb. 3.6.4). Dieser Versuch lieferte Wahlhäufigkeiten von 92 bis 47 %.

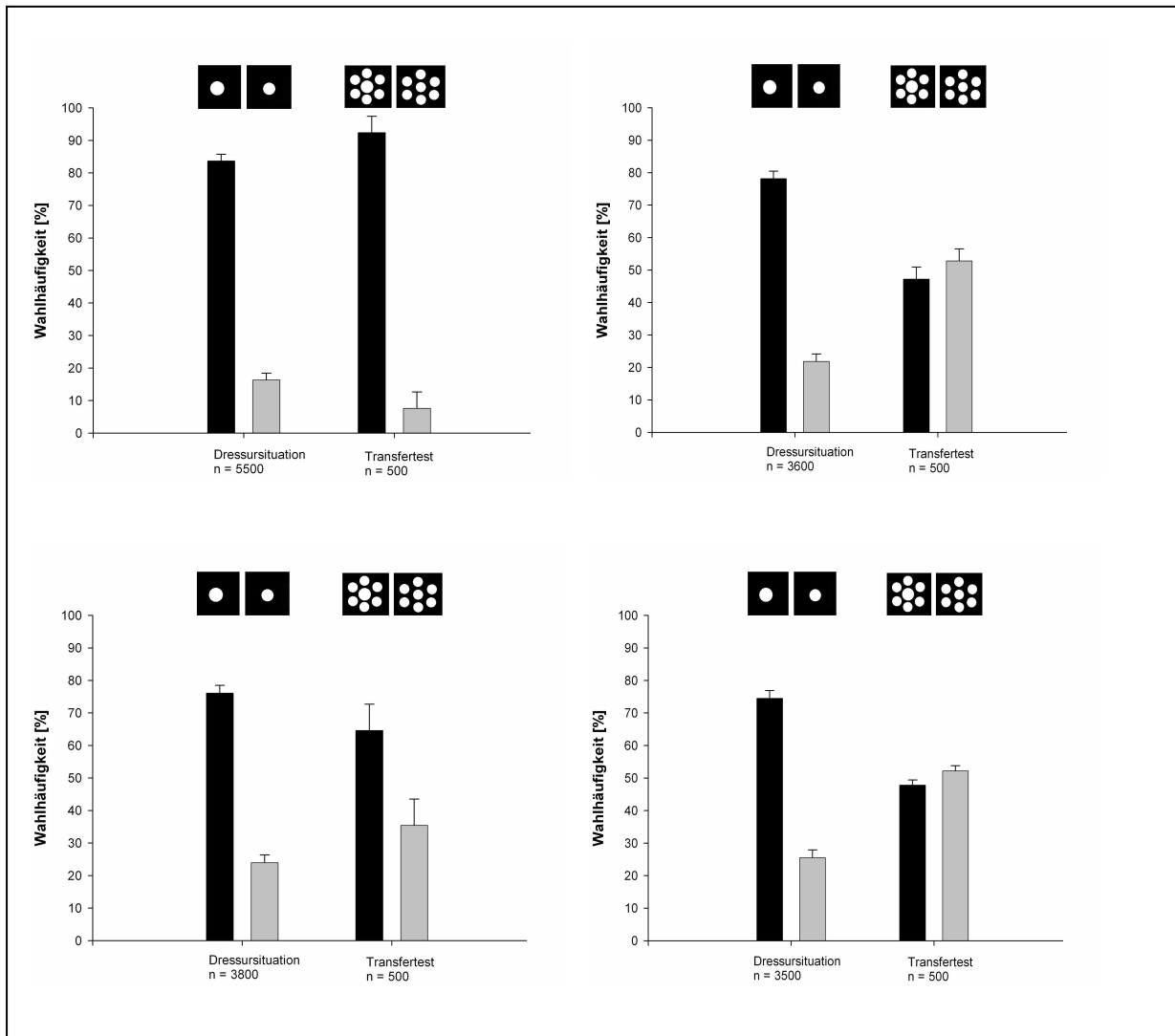


Abb. 3.6.4: Ergebnisse mit Umgebungskreisen in der Größe des negativen Dressurreizes (\varnothing 1,6 cm). Die Ergebnisse decken sich mit denen des vorangegangenen Versuches.

Im letzten Transferversuch dieser Art wurden die inneren Kreise von Kreisen umgeben, deren Durchmesser dem positiven Dressurstimulus entsprach. Die Ergebnisse glichen sich bei diesen Versuchsbedingungen etwas mehr an. Sie lagen zwischen 77 und 61 % (Abb. 3.6.5).

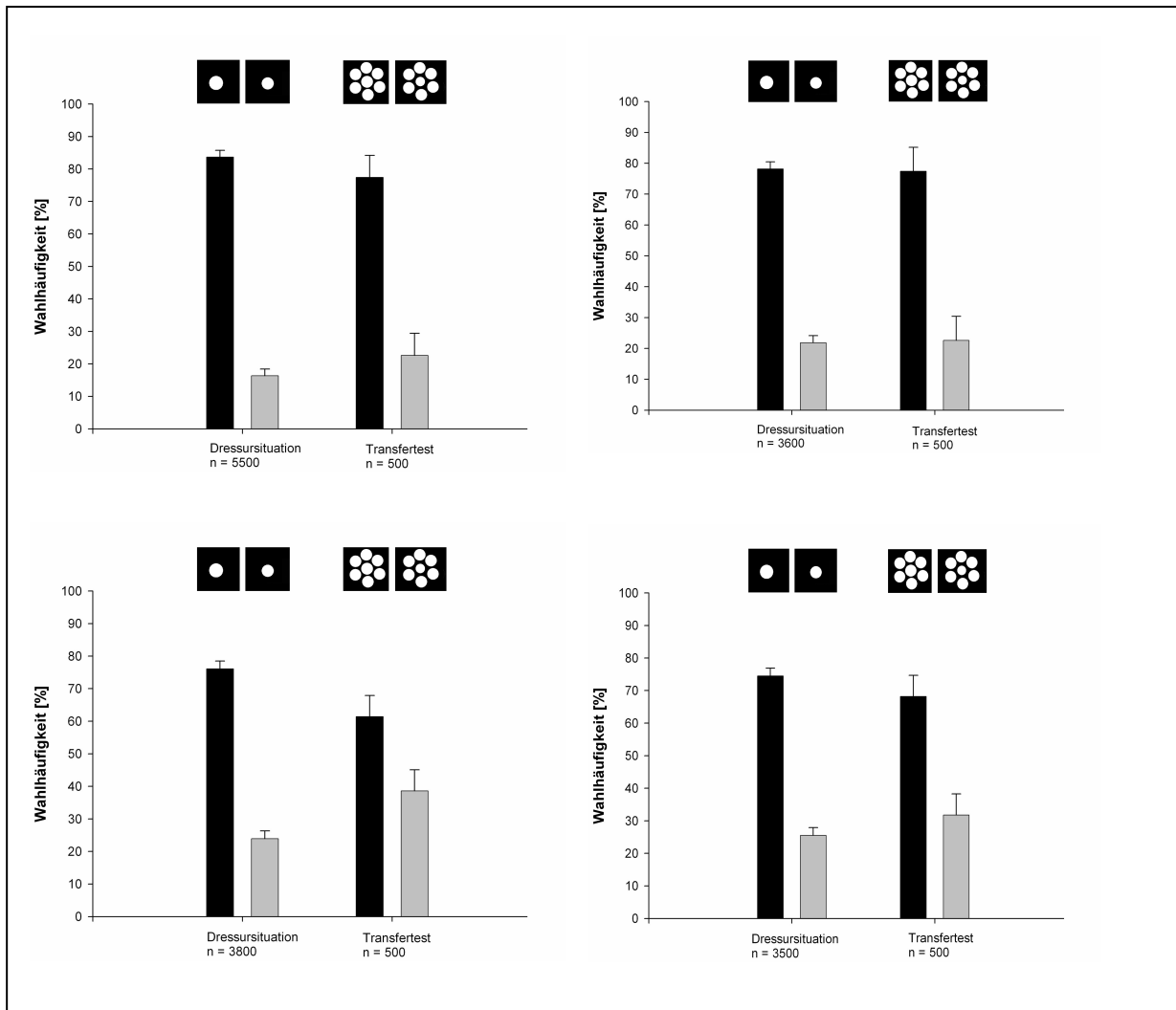


Abb. 3.6.5: Bei diesem Versuch zeigten alle vier Versuchstiere eine Bevorzugung für das Testbild mit dem größeren Mittelkreis (\varnothing 2 cm).

Anschließend wurde ein Transferversuch mit der EBBINGHAUS-Täuschung durchgeführt (Abb. 3.6.6). In diesem Fall waren die mittleren Kreise gleich groß (\varnothing 1,6 cm). Die Versuchstiere zeigten eine leichte Bevorzugung für die dem menschlichen Betrachter größer erscheinenden Figur. Eine deutliche Ausnahme stellt Fisch 1 dar. Er wählte diese Figur in 97 % seiner Wahlen aus.

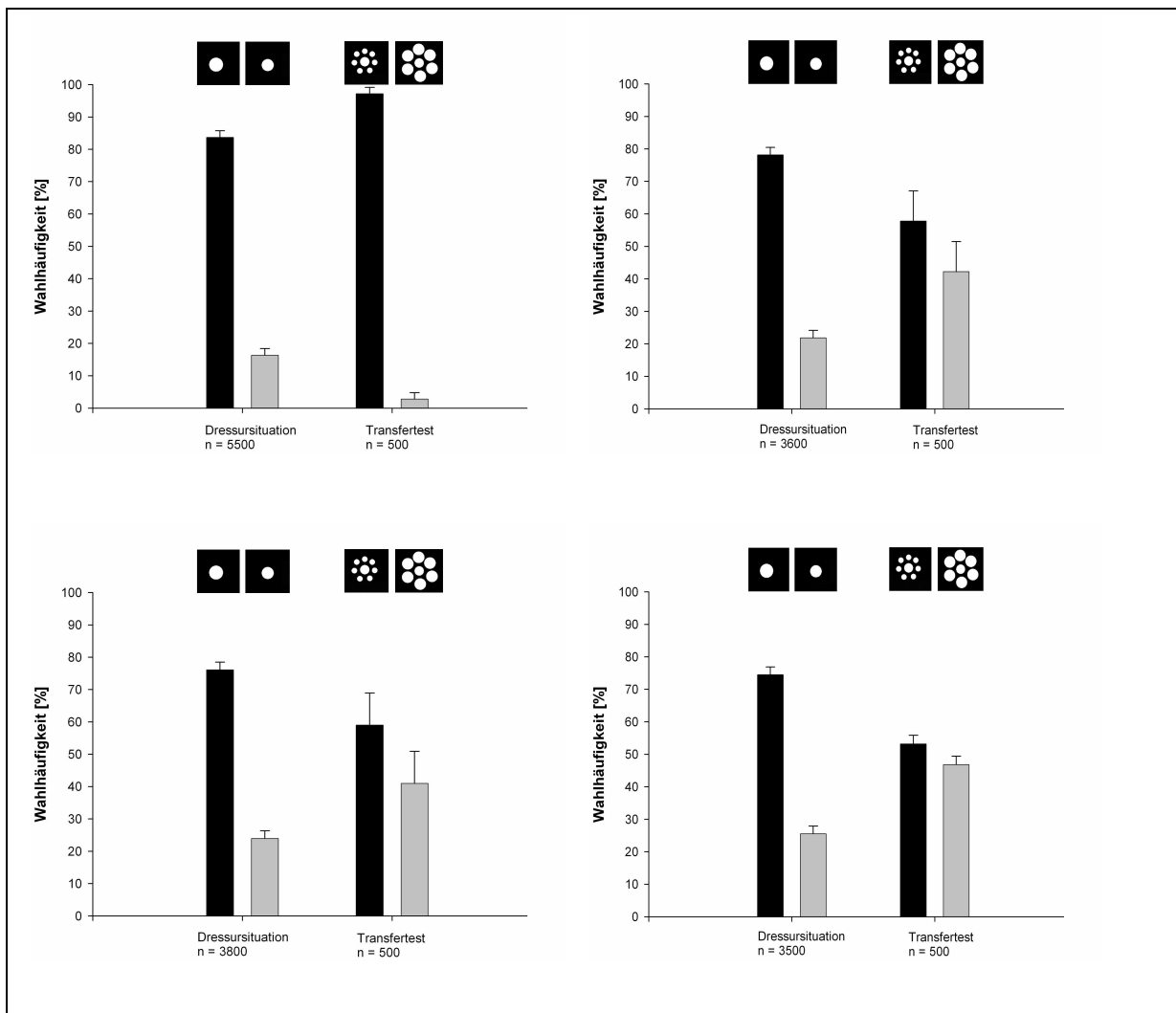


Abb. 3.6.6: Die Abbildung zeigt das Wahlverhalten der Versuchstiere bei der EBBINGHAUS-Täuschung. Alle zeigen eine Bevorzugung für das Testbild, das dem menschlichen Betrachter die Wahrnehmung eines größeren Mittelkreises hervorruft. Besonders ausgeprägt ist dies bei Fisch1.

In einem zweiten Transferversuch wurde eine Variation der EBBINGHAUS-Täuschung gezeigt, bei der die Größe der umgebenden Kreise einander angenähert wurden (Abb. 3.6.7). Für den menschlichen Betrachter ist die Täuschung in diesem Fall kaum mehr wahrnehmbar. Das Wahlverhalten der Fische sinkt in allen Fällen für das Testbild mit den kleineren Umgebungskreisen ab. Am deutlichsten ist dies bei Fisch 1 der Fall, der bei diesem Transferversuch nur noch eine Wahlhäufigkeit von 40% zeigt.

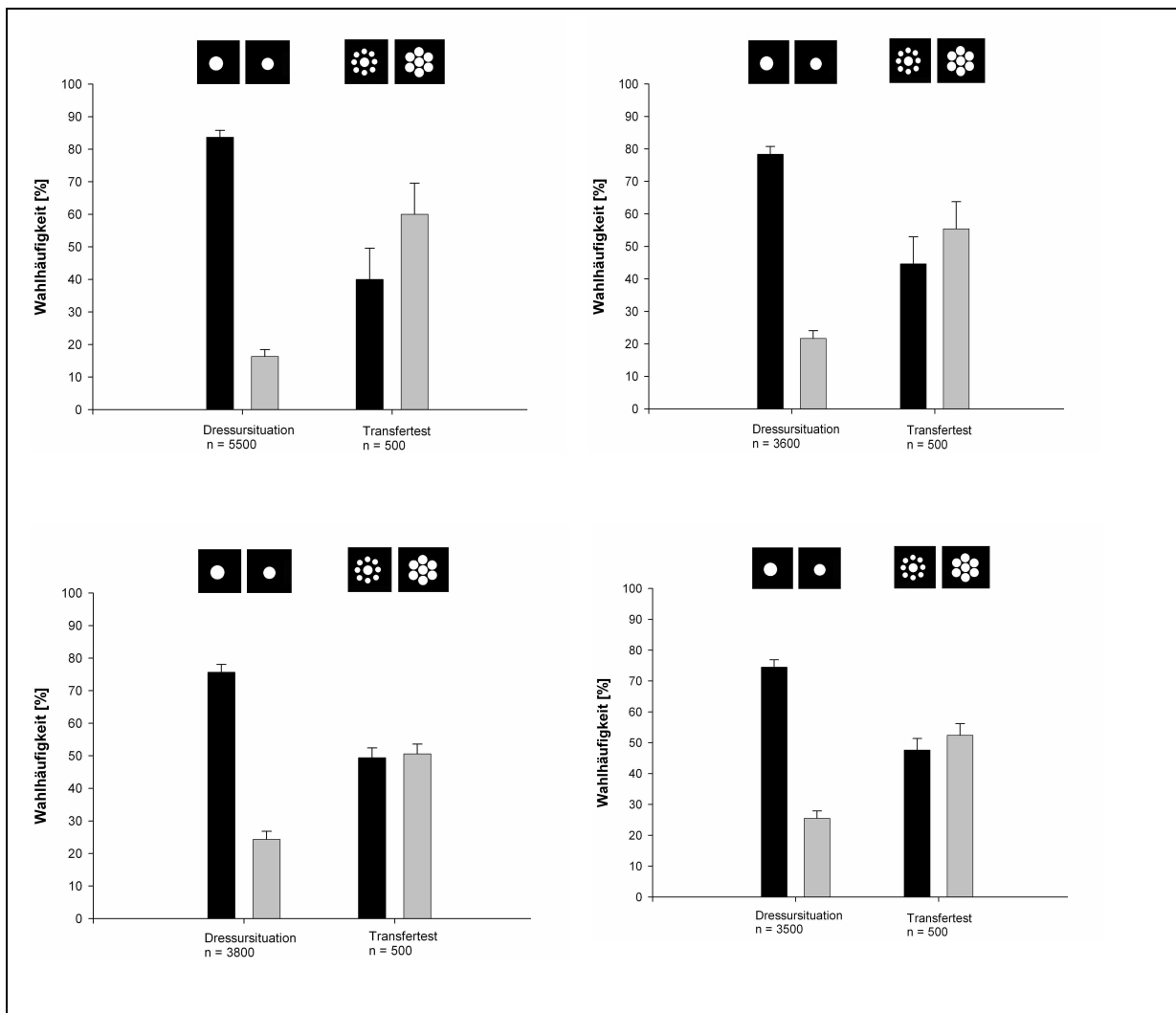


Abb. 3.6.7: Ergebnisse mit der zweiten Variante der EBBINGHAUS-Täuschung. Wie in Abb. 3.6.6 sind die mittleren Kreise gleich groß. Kein Versuchstier bevorzugt das Testbild mit den kleineren Umgebungskreisen.

Nach der Durchführung der Messungen zur EBBINGHAUS-Täuschung sollte überprüft werden, ob die Fische in der Lage waren, die erlernte Größenunterscheidung auch auf andere Situationen zu übertragen. Daher wurden den Versuchstieren Testbilder in unbekanntem Größen und mit unbekanntem Formen präsentiert und das Wahlverhalten bestimmt.

Zunächst wurde die Größe der Testkreise variiert. Dabei wurden in zwei Fällen eine bekannte und eine neue Größe untersucht. So wurden zunächst zwei Kreise getestet, bei denen der größere Kreis der Größe des negativen Dressurreizes entsprach, der Vergleichskreis aber kleiner war (Abb. 3.6.8). Anschließend entsprach

der kleinere Testkreis dem positiven Dressurkreis, der Vergleichskreis hatte einen größeren Durchmesser (Abb. 3.6.9). In einem dritten Versuch wurden zwei neue Größen verwendet; beide Testkreise waren größer als der positive Dressurreiz (Abb. 3.6.10). In allen drei Fällen kam es zu keiner deutlichen Bevorzugung des größeren Testkreises; die Wahlhäufigkeit schwankte um 50 %.

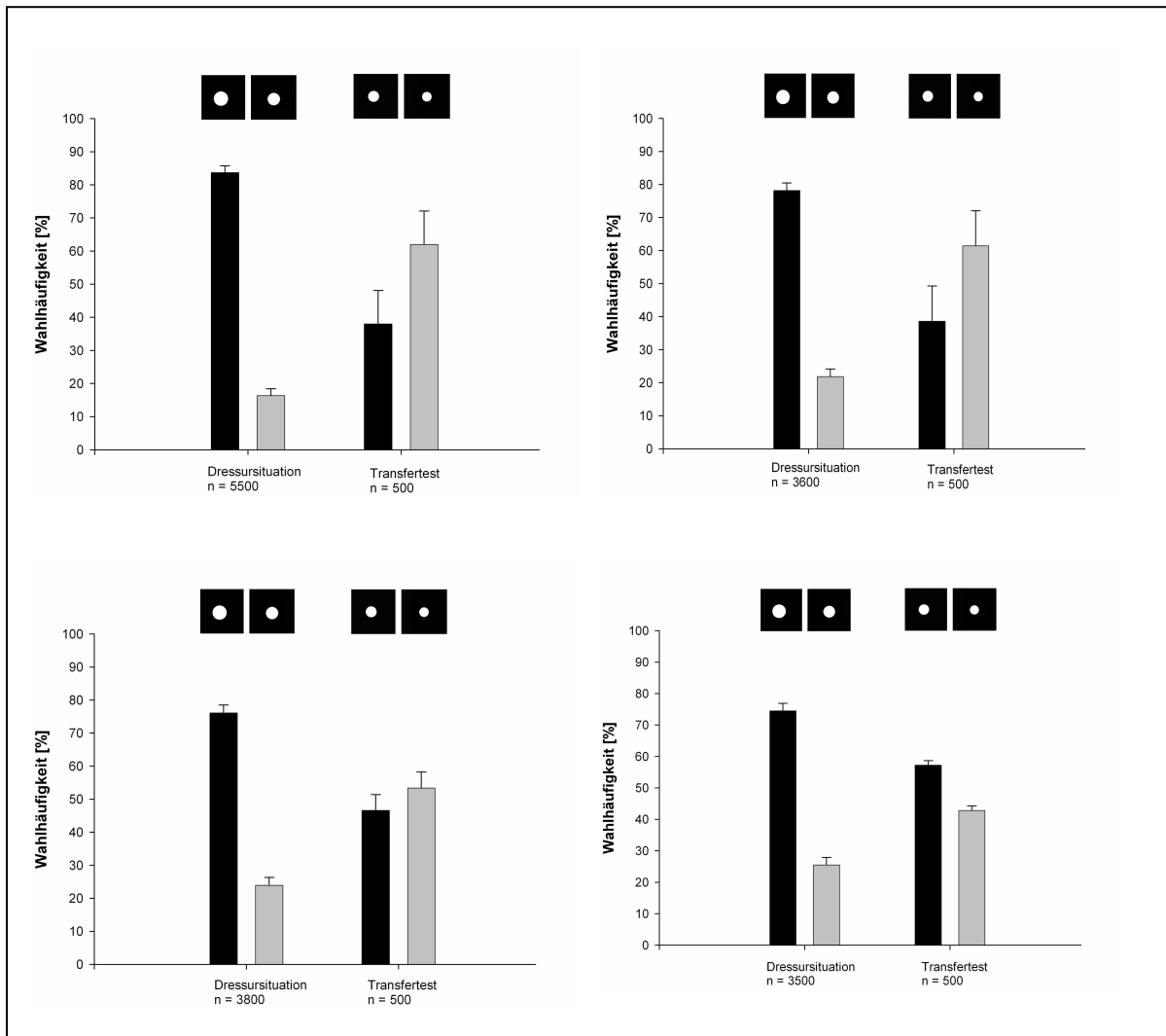


Abb. 3.6.8: Entsprechend der größeren der beiden Testkreise der Größe des negativen, und damit kleineren Dressurreizes, so kommt es bei drei der Versuchstiere zu einer leichten Bevorzugung des kleineren Kreises.

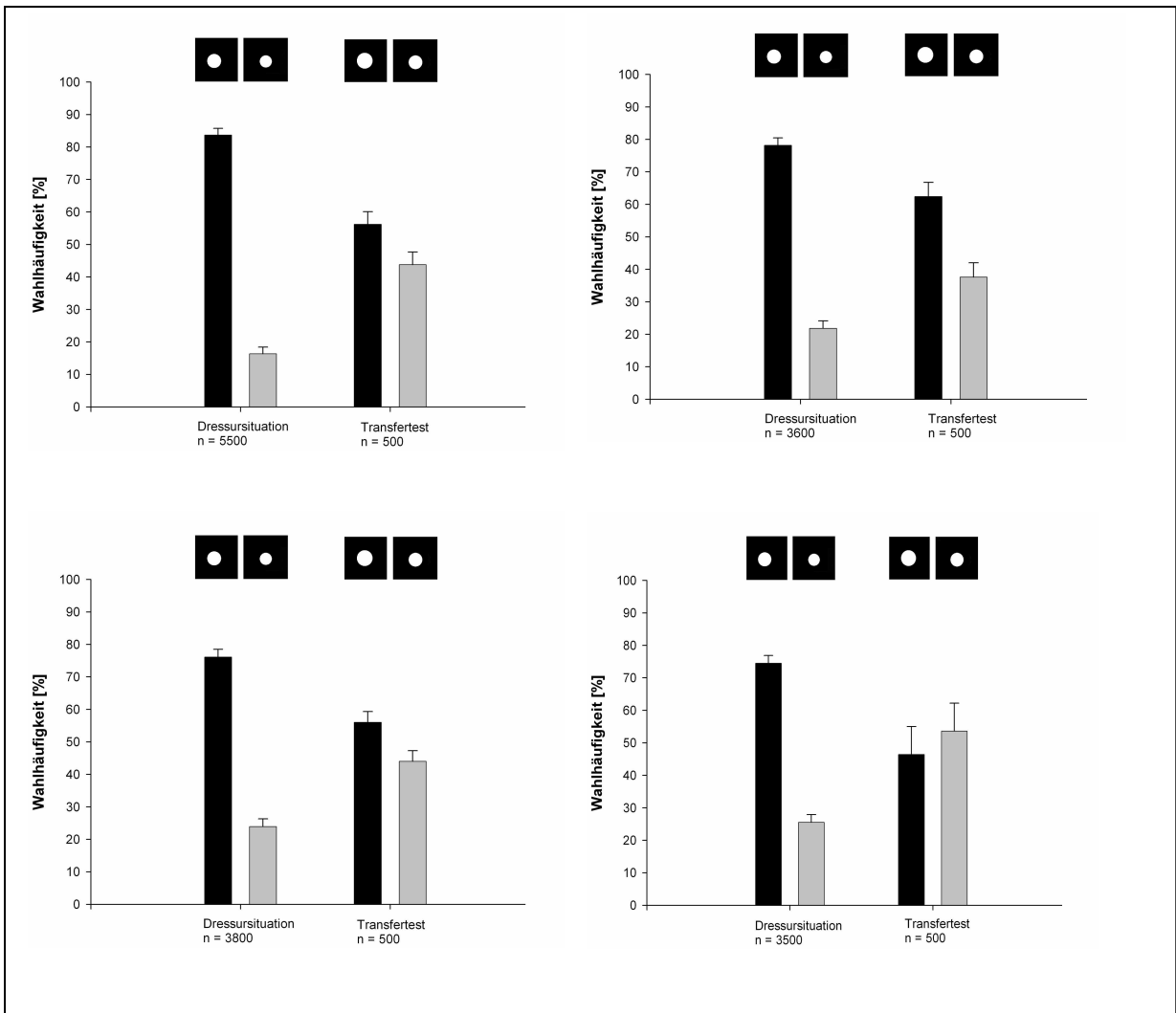


Abb. 3.6.9: Bei diesem Versuch entsprach die Größe des kleineren Kreises der Größe des positiven Dressurreizes. Bis auf Fisch 6 wählten alle Fische den größeren Testkreis leicht verstärkt aus.

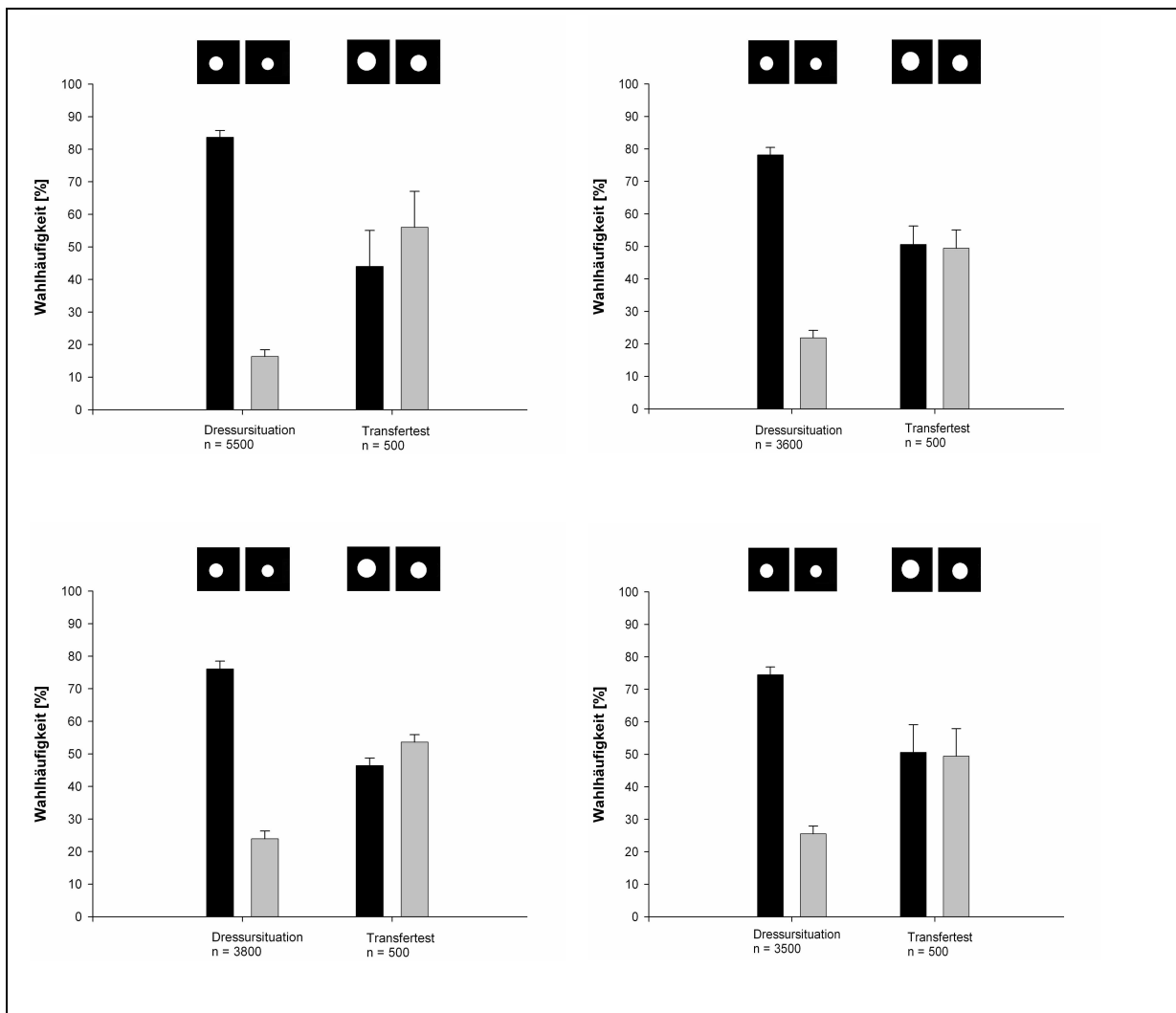


Abb. 3.6.10: In dieser Messreihe entsprach keine der verwendeten Größen der Größe eines Dressurreizes. Beide verwendete Testbilder waren größer als der positive Dressurreiz. Es kommt bei keinem der Versuchstiere zu einer Bevorzugung eines der beiden Testbilder.

Anschließend wurde untersucht, ob sich die Größenunterscheidungsfähigkeit auf andere Formen übertragen ließ. So wurden ein Transferversuch mit zwei unterschiedlich großen Dreiecken (Abb. 3.6.11) und ein Transferversuch mit zwei unterschiedlich großen Quadraten durchgeführt (Abb. 3.6.12) Auch in diesen Experimenten zeigten die Fische keine Bevorzugung für das größere Testbild.

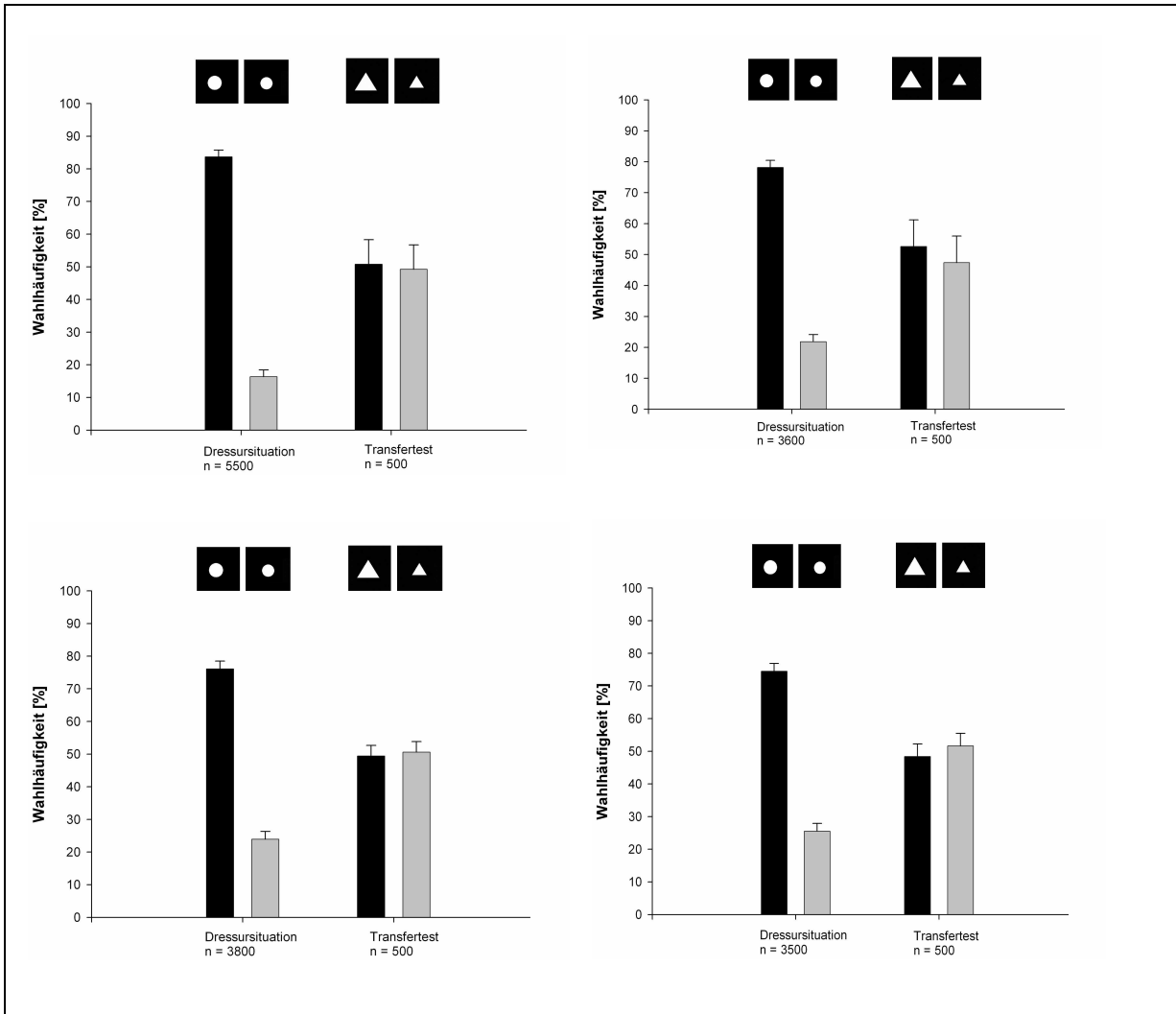


Abb. 3.6.11: Transferversuch mit einem großen und einem kleinen Dreieck. Alle Fische zeigen ein Wahlverhalten von 50 % für beide Testbilder.

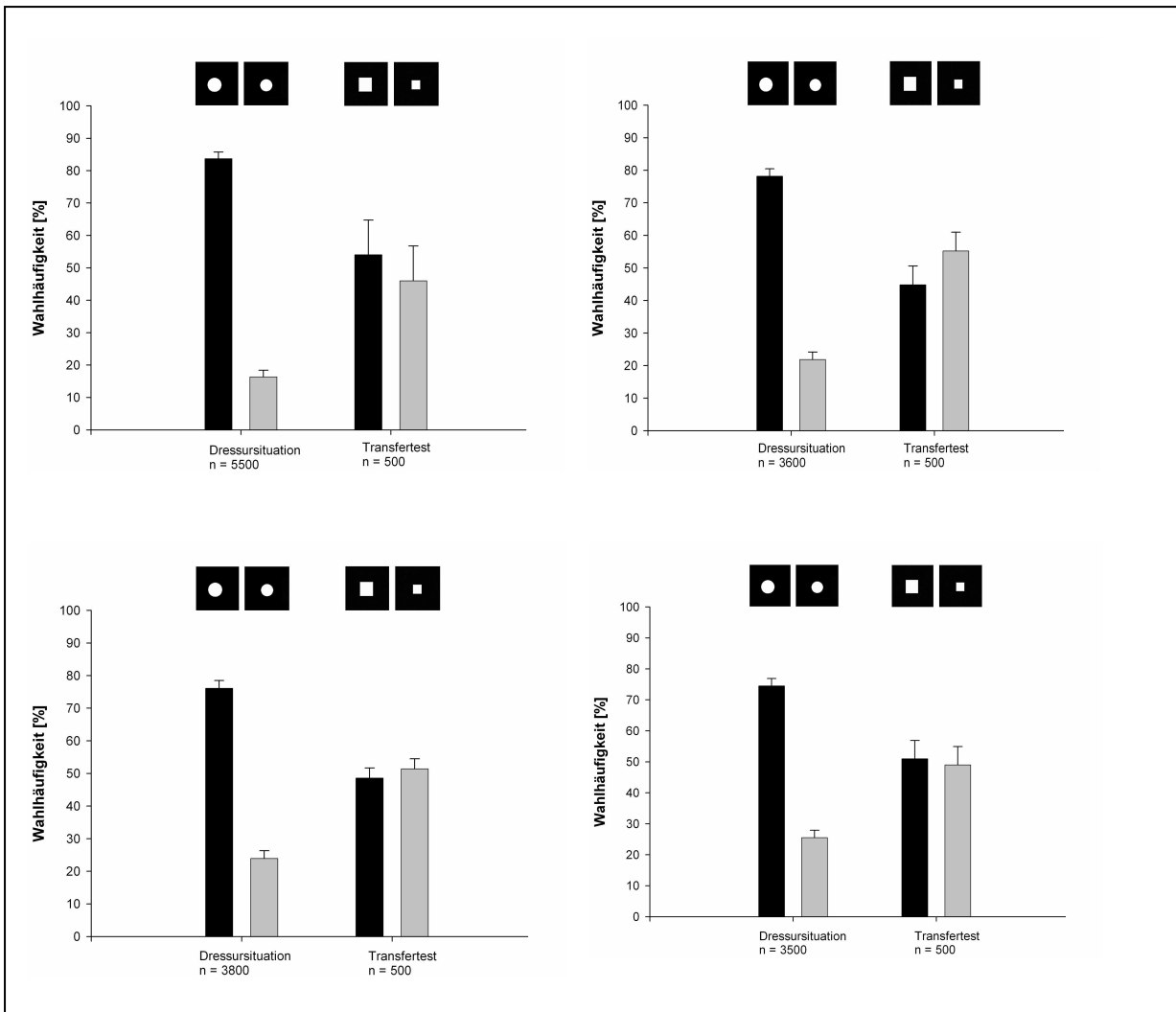


Abb. 3.6.12: Transferversuch mit zwei unterschiedlich großen Quadraten. Auch in diesem Transfertest wählten die Fische die beiden Testbilder in etwa 50 % ihrer Wahlen.

Um einen abschließenden Eindruck von der Generalisierbarkeit der erlernten Größenunterscheidungsfähigkeit zu bekommen, wurden zwei Versuche mit einem Kreis und einem Quadrat durchgeführt. Im ersten Fall war das Quadrat größer als der Kreis (Abb. 3.6.13). Die Versuchstiere wählten das größere Testfeld, das Quadrat, mit einer Wahlhäufigkeit zwischen 30 und 54 %.

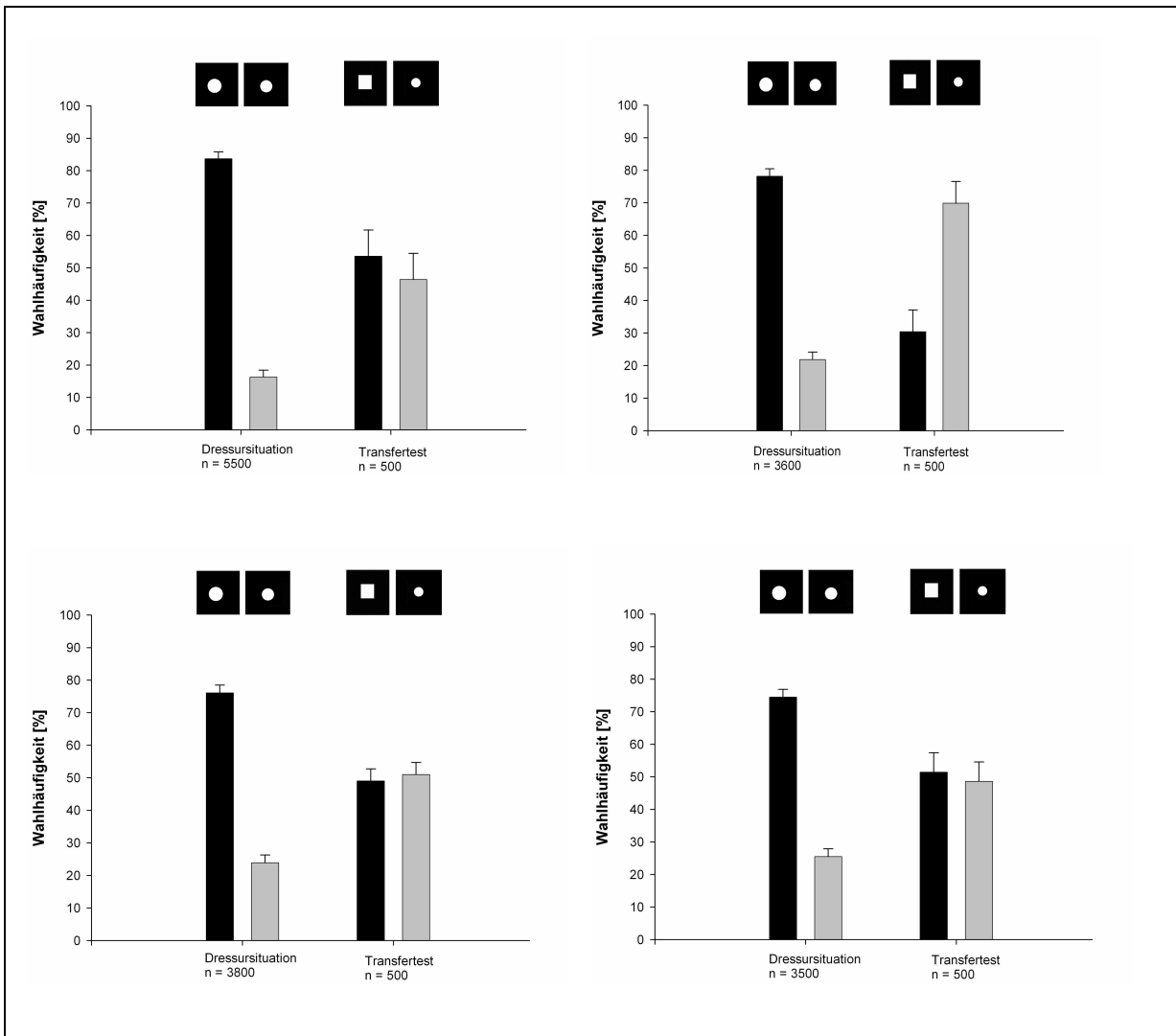


Abb. 3.6.13: In einem Transferfest mit einem großen Quadrat gegen einen kleinen Kreis zeigen drei Versuchstiere weiterhin ein Wahlverhalten von 50 % für beide Testbilder. Fisch 4 bevorzugt in seinem Wahlverhalten jedoch deutlich den kleineren Kreis.

Wurde in einem umgekehrten Test ein großer Kreis gegen ein kleines Quadrat gezeigt (Abb. 3.6.14), änderte sich an diesem Wahlverhalten kaum etwas. Die Wahlhäufigkeit lag zwischen 45 und 57 %.

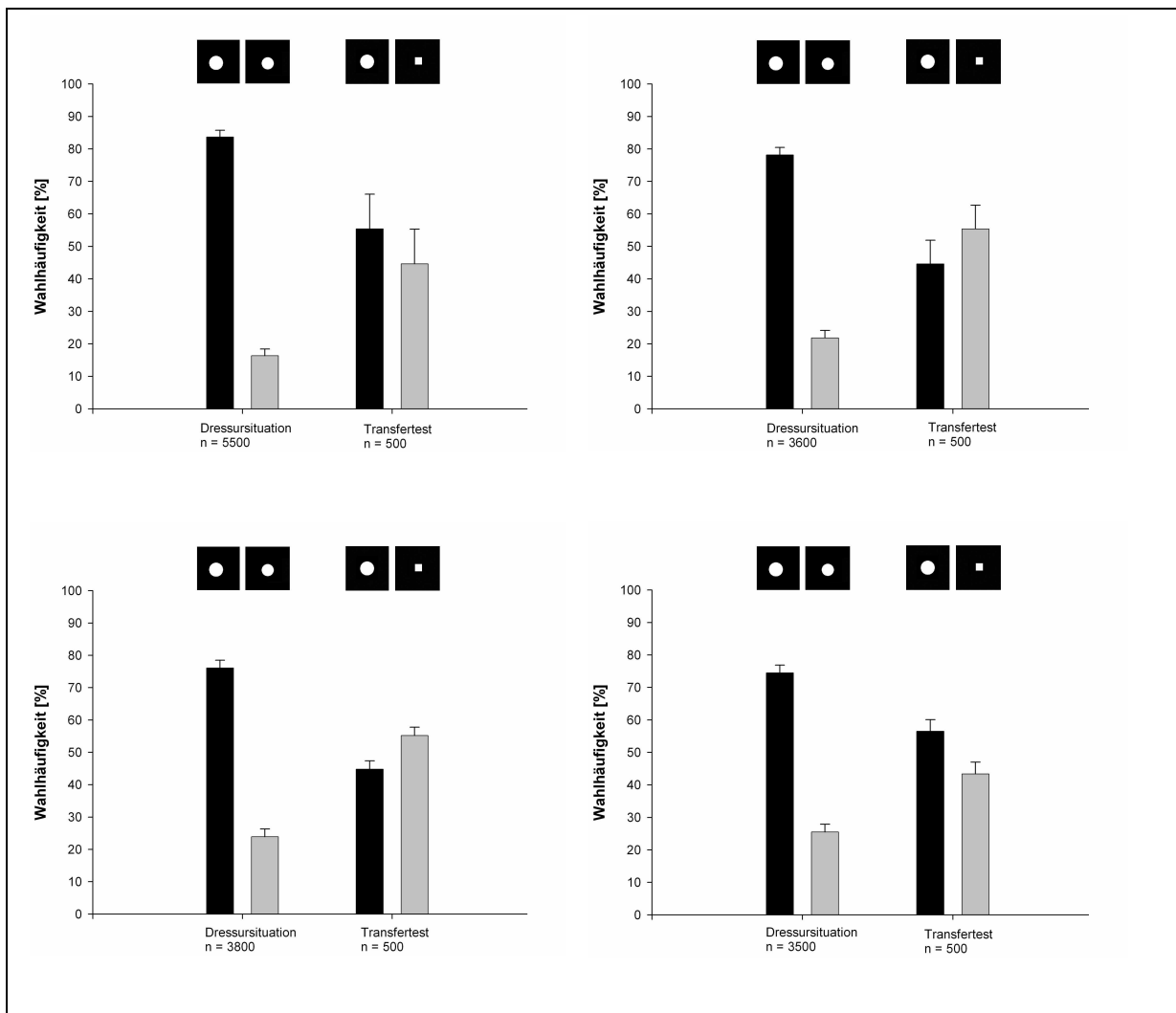


Abb. 3.6.14: Wurden in einem Transferfest ein großer Kreis und ein kleines Quadrat präsentiert wählten alle Fische beide Testbilder zu etwa 50 %.

3.6.2 Zusammenfassung der Ergebnisse

In dieser Versuchsreihe wurden die Versuchstiere zunächst auf die Unterscheidung verschieden großer Kreise dressiert. Diese Dressur verlief sehr viel einfacher, als die Dressur der Tiere auf unterschiedlich lange Balken.

Wie in den vorangegangenen Messreihen wurden zunächst Versuche durchgeführt, um zu überprüfen, ob sich die Tiere in ihrem Wahlverhalten durch hinzugefügte Komponenten beeinflussen ließen. Dazu wurden um die verschiedenen großen Kreise weitere Kreise angeordnet, wobei die Größe der umgebenden Kreise in den drei Versuchen zunahm. Fisch 1 und Fisch 5 zeigten in allen drei Versuchen eine

deutliche Bevorzugung für den größeren Mittelkreis. Sie ließen sich in ihrem Wahlverhalten also nicht von den umgebenden Kreisen beeinflussen. Fisch 4 und Fisch 6 zeigten jedoch nur in dem Transfertest mit den größten Umgebungskreisen eine Bevorzugung für das Testbild mit dem größeren Mittelkreis. In den beiden anderen Transferversuchen zeigten sie eine Wahlhäufigkeit von 50 % für die beiden Testbilder. Da die drei Versuche in der oben genannten Reihenfolge durchgeführt wurden, wäre es möglich, dass die beiden Versuchstiere mit fortlaufender Dauer der Versuche sicherer in ihrem Wahlverhalten wurden und sich nicht mehr durch die Umgebungskreise in ihrem Wahlverhalten beeinflussen ließen.

Die EBBINGHAUS-Täuschung wurde mit zwei unterschiedlichen Paaren von Testbildern durchgeführt. Im ersten Versuch waren die Größenunterschiede der umgebenden Kreise zwischen den beiden Testbildern sehr klar. Beim menschlichen Betrachter wurde eine deutliche Größentäuschung hervorgerufen. Alle vier Versuchstiere bevorzugten in ihrem Wahlverhalten das Testbild mit den kleineren Umgebungskreisen, also die Figur, bei der der Mensch einen größeren Mittelkreis wahrnimmt.

Im zweiten Versuch wurde die Größendifferenz zwischen den umgebenden Kreisen verringert. Keines der Versuchstiere zeigte unter diesen Versuchsbedingungen eine Präferenz für eines der Testbilder. Auch für den menschlichen Betrachter wurde bei diesen Testbildern nur eine schwache Täuschung hervorgerufen.

Im Rahmen der Messreihe zur EBBINGHAUS-Täuschung wurde der Frage nachgegangen, ob die Fische in der Lage sind, die erlernte Größenunterscheidung zu generalisieren. Dazu wurden ihnen Testbilder dargeboten, die sich entweder in ihrer Größe oder in ihrer Form von den Dressurreizen unterschieden. Zunächst wurden Versuche mit veränderten Größen durchgeführt. Im ersten Transfertest wurden den Tieren zwei unterschiedlich große Kreise präsentiert, bei denen der größere Kreis die Größe des negativen Dressurreizes, und damit der kleineren Größe der Dressurbilder, aufwies. In einem zweiten Versuch entsprach die Größe des kleineren Kreises des Testbilderpaares der Größe des positiven Dressurreizes, also dem größeren der beiden Dressurreize. In beiden Fällen zeigten die Versuchstiere keine Bevorzugung für eines der beiden Testbilder. Sie lehnten also weder den negativen Dressurreiz ab, noch bevorzugten sie den positiven Dressurreiz, wenn dieser den kleineren Kreis eines Testbildpaares darstellt. In einem dritten Versuch wurde den Tieren ein Kreispaar geboten, bei dem beide Kreise

größer waren, als die in der Dressur verwendeten. Auch hier kam es zu keiner Bevorzugung des größeren Kreises. Diese Ergebnisse lassen darauf schließen, dass die Tiere den Größenunterschied der Dressurbilder sehr genau erlernt hatten. Es kommt zu keiner Verallgemeinerung im Sinne „große Kreise sind richtig“. Die Tiere hatten jedoch auch nicht erlernt, dass ein Kreis einer bestimmten Größe immer richtig ist, sonst hätten sie im zweiten Versuch den positiven Dressurreiz gegenüber dem größeren Kreis bevorzugen müssen. Es kam auch nicht zum gegenteiligen Verhalten, im dem Sinne, dass die Fische erlernt hätten, dass ein Kreis einer bestimmten Größe einen negativen Reiz darstellt. Im diesem Falle hätten die Versuchstiere im ersten Versuch den kleineren Kreis gegenüber dem negativen Dressurreiz bevorzugen müssen. Zur sicheren Unterscheidung der verschieden großen Kreise scheint also nicht nur die Größe der Kreise, sondern auch das Größenverhältnis der beiden Kreise zueinander zu sein.

Versuche mit weiteren Formen (Dreieck und Quadrat) in unterschiedlicher Größe ergaben ebenfalls keine Präferenz der Fische für das größere der beiden Testbilder. Eine Übertragung der erlernten Größenunterscheidung auf andere Formen findet demnach nicht statt.

In den beiden abschließenden Versuchen der Messreihe, in der die Tiere zwischen einem Kreis und einem Quadrat wählen mussten, wiesen sie weder eine Vorliebe für die Form noch für die Größe der Testbilder auf.

3.7 Größenunterscheidungsfähigkeit bei einer Kreisfigur

In der abschließenden Versuchsreihe wurde erneut die Größenunterscheidungsfähigkeit der Tiere getestet. Es wurde die Größendifferenz ermittelt, die notwendig ist, damit die Versuchstiere zwei unterschiedlich große Kreise noch als verschieden groß wahrnehmen können.

Eine Dressur der Versuchstiere konnte entfallen, da die Dressur der Tiere auf zwei unterschiedlich große Kreise für die EBBINGHAUS-Täuschung genutzt werden konnte.

3.7.1 Transfertests

In dieser Messreihe wurde die Größe eines Testbildes der Größe des anderen immer mehr angenähert. In diesem Fall nahm jeweils die Größe des kleineren Kreises zu.

Die Dressurreize stellten ein Kreis mit einem Radius von 2 cm und ein Kreis mit einem Radius von 1,6 cm dar. Eine Belohnung erfolgte immer bei dem positiven Dressurreiz mit einem Durchmesser von 2 cm. Im ersten Transferversuch betrug der Durchmesser des kleineren Kreises 1,7 cm. Die Größe des größeren Kreises blieb bei einem Durchmesser von zwei cm konstant. Die Fische zeigten weiterhin eine klare Bevorzugung des größeren Kreises. Die Wahlhäufigkeiten lagen zwischen 71 und 85 %.

Im zweiten Transferversuch wurde die Größe des kleineren Kreises auf einen Durchmesser von 1,8 cm erhöht. Damit sank die Wahlhäufigkeit für den größeren Kreis auf 70 bis 65 % ab.

In einem letzten Transferversuch wurde der Durchmesser des kleineren Kreises auf 1,85 cm erhöht. Dies führte zu einer Wahlhäufigkeit von 42 bis 53 % für den größeren Kreis (siehe Abb. 3.7.1).

Größenunterscheidungsfähigkeit Kreis

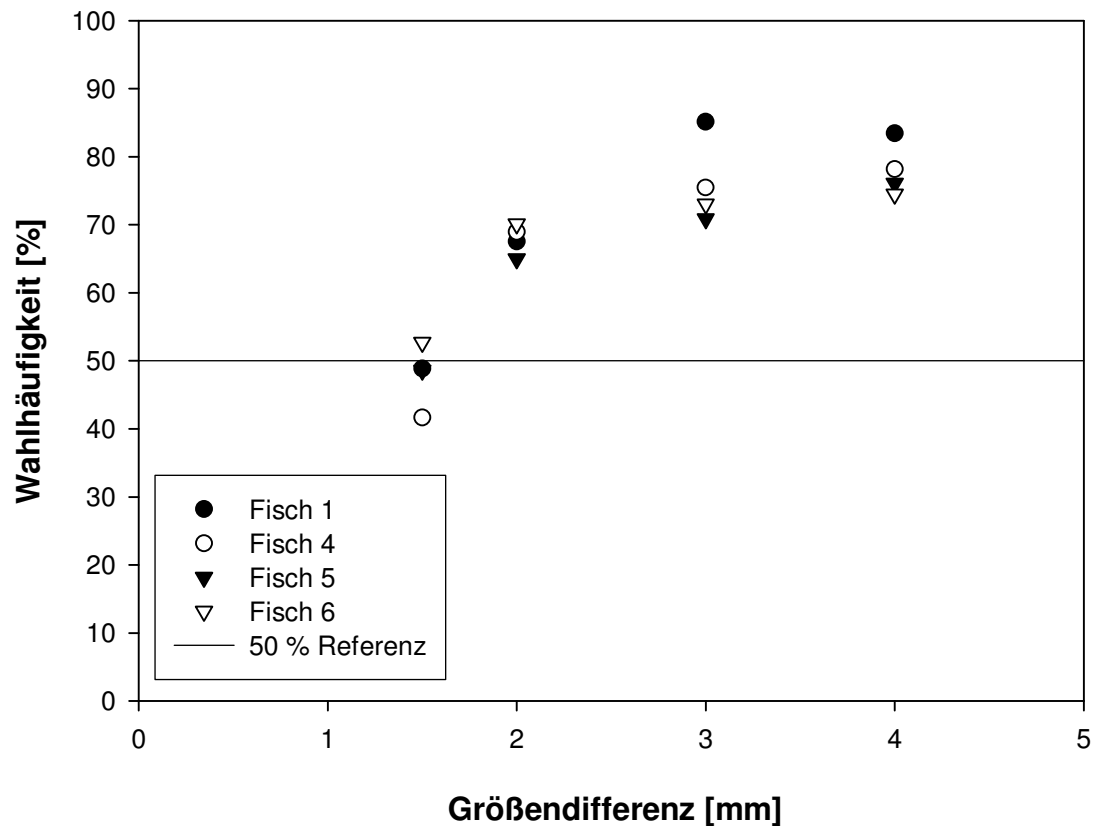


Abb. 3.7.1: Dargestellt sind die Ergebnisse der abschließenden Messreihe. Mit abnehmender Größendifferenz wird das Unterscheidungsvermögen der Fische schlechter und liegt bei einer Differenz von 1,5 mm um 50 %. Die Größendifferenz von 4 mm entspricht der Dressursituation. Der positive Dressurreiz hatte einen Durchmesser von 2 cm.

3.7.2 Zusammenfassung der Ergebnisse

Im Gegensatz zur Größenunterscheidung bei horizontalen Linien waren die Versuchstiere bei verschiedenen großen Kreisen zu einer sehr feinen Unterscheidung fähig. Erst bei einem Durchmesserunterschied von 1,5 mm konnten sie die Kreise nicht mehr als verschieden groß wahrnehmen. Dies liegt in einem Bereich, in dem es auch dem Menschen nicht mehr leicht fällt, die beiden Kreise als verschieden groß zu erkennen.

10 Diskussion

10.1 Äußere Einflussfaktoren auf die Ergebnisse

Um die gewonnenen Ergebnisse richtig beurteilen zu können, ist es wichtig, sich zu vergewissern, dass sich die Versuchstiere in ihrem Wahlverhalten an die Kriterien gehalten haben, die Ziel der Untersuchungen waren und nicht an Hand anderer Faktoren ihre Wahl trafen. Diese Faktoren könnten dabei sowohl im Umfeld des Versuches liegen, als auch innerhalb der verwendeten Testbilder.

Um äußere Einflussfaktoren so weit wie möglich auszuschließen, wurden während der gesamten Dauer der Versuchsdurchführung die Bedingungen so konstant wie möglich gehalten. Dies beinhaltete die Raumbeleuchtung, das Futter, die Dauer und die Tageszeit, an der die einzelnen Versuchsdurchgänge durchgeführt wurden. Zudem wurde versucht, jegliche Beeinflussung durch den Versuchsleiter zu unterbinden. Dies war besonders wichtig, da festgestellt wurde, dass sich die Versuchstiere durch bestimmte Bewegungen des Versuchsleiters in ihrem Wahlverhalten beeinflussen ließen.

Es wären jedoch auch Faktoren innerhalb der Testbilder denkbar, nach denen sich die Versuchstiere hätten richten können, die jedoch nicht Ziel der Untersuchungen waren. Um dies auszuschließen, wurden bei allen Messreihen möglichst viele Kontrollexperimente durchgeführt. Als Beispiel sei hier die erste Versuchsreihe der KANIZSA-Täuschung angeführt. Die Versuchstiere bevorzugten im ersten Transferversuch klar das KANIZSA-Dreieck vor dem KANIZSA-Quadrat. Dies spricht dafür, dass der Goldfisch wie der Mensch dieser Täuschung unterliegt. Es wäre jedoch auch denkbar, dass er nicht der Täuschung unterliegt, sondern sich stattdessen in seinem Wahlverhalten an der Anzahl und der Anordnung der schwarzen Kreise orientiert hätte. Aus diesem Grund wurden in allen Testreihen die gewonnenen Ergebnisse durch entsprechende Kontrollexperimente abgesichert.

Um einen Einfluss der Größe der Testbilder auf das Wahlverhalten der Fische auszuschließen, wurden die Testbilder so hergestellt, dass die Figuren gleichschenkliges Dreieck und Quadrat eine unterschiedlich lange Grundlinie besaßen. Beim gleichschenkligen Dreieck waren dies 40 mm, beim Quadrat nur 30 mm. Die Höhe betrug in beiden Fällen 30 mm. Daher betrug die Fläche des

Quadrates 900 mm^2 und die Fläche des gleichschenkligen Dreieckes 693 mm^2 . Durch diese Darstellung erschienen beide Formen dem menschlichen Betrachter gleich groß. Für den Goldfisch könnte sich die wahrgenommene Größe der beiden Testbilder jedoch unterscheiden.

10.2 Scheinkonturen

10.2.1 KANIZSA-Täuschung

Die Ergebnisse der Messreihe zur KANIZSA-Täuschung lassen darauf schließen, dass der Goldfisch in der Lage ist, die Formen Dreieck und Quadrat auch in Form dieser Scheinfiguren wahrzunehmen und voneinander zu differenzieren. Diese Identifizierung und Unterscheidung scheint aber auf ganz speziellen Merkmalen der Formen zu beruhen, da die Fische zur Differenzierung der Testbilder nicht die gesamte Figur benötigt. Vielmehr gelang diese Unterscheidung auch bei allen getesteten Teilfiguren. Fraglich dabei ist nun, auf welchen Merkmalen die Unterscheidbarkeit der Formen beruht.

Zunächst wurde durch vier Kontrollversuche ausgeschlossen, dass sich die Tiere in ihrem Wahlverhalten an der Anordnung der schwarzen Kreise orientieren. In allen Versuchen, in denen keine tortenstückartigen Öffnungen vorhanden waren, oder diese nicht so angeordnet waren, dass es beim Menschen zu einer Wahrnehmung der Scheinfiguren kommt, zeigten die Fische keine Bevorzugung für eines der Testbilder. Es ist daher auszuschließen, dass sie die Anordnung der drei Kreise an den Eckpunkten einer Dreiecksfigur, bzw. die vier Kreise an den Eckpunkten einer Quadratfigur zur Formerkennung nutzen.

In allen durchgeführten Versuchen, in denen den Fischen eine klare Differenzierung der beiden Testbilder gelang, waren die Öffnungen der Kreise wie in der KANIZSA-Figur ausgerichtet. Die beiden gleichzeitig verwendeten Testbilder unterschieden sich dabei in den Öffnungswinkeln der Kreise. Bei den Dreiecksfiguren betrug der Öffnungswinkel 60° , bei den Quadratfiguren 90° . Waren diese Winkel wie bei der KANIZSA-Täuschung ausgerichtet und nicht durch eine dünne schwarze Linie geschlossen, so gelang den Tieren eine Unterscheidung der beiden Figuren. Dabei spielte es keine Rolle, ob den Tieren drei, zwei oder nur eine Kreisform präsentiert wurde und an welcher Stelle sich diese befanden. Diese Ergebnisse bestätigen die Wichtigkeit von Kanten in der Formerkennung. Die Öffnungen der Kreisfiguren

lieferten klare Kanten zwischen einer weißen und einer schwarzen Fläche, die sich nur in der Orientierung der Kanten zueinander unterschieden.

Die Differenzierung der Testbilder gelang jedoch nicht, wenn die Öffnungen der Kreise durch eine dünne Linie geschlossen waren. Auch beim menschlichen Betrachter verschwindet unter solchen Versuchsbedingungen die Wahrnehmung der Scheinfigur.

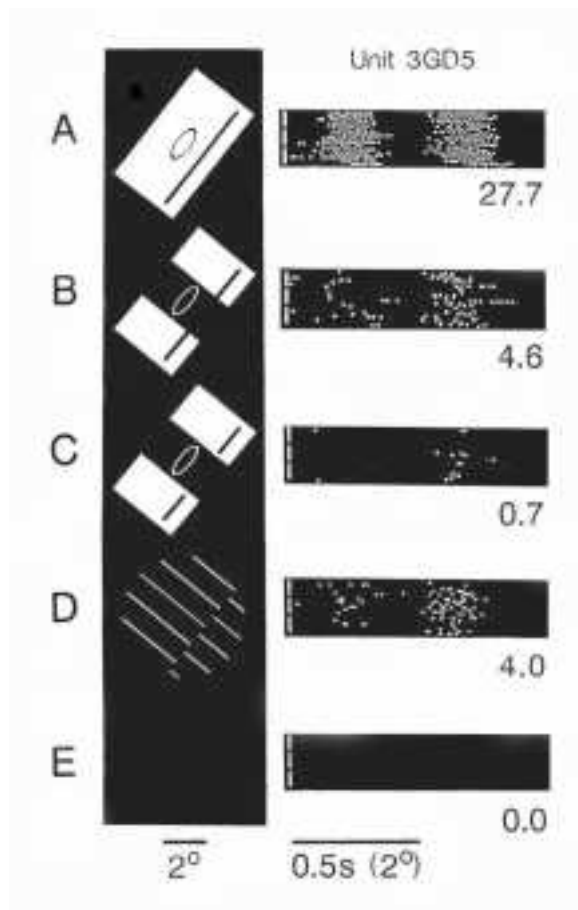


Abb. 10.1: Die Abbildung zeigt das Antwortverhalten einer Zelle in V2 eines wachen Rhesusaffen. Jeder weiße Punkt steht dabei für ein aktionspotential. Die Zelle zeigt sowohl auf eine reelle Kontur (A) wie auf eine Scheinkontur (B und D) eine Antwort. Wurde die schwarze Linie durch dünne weiße Linien vom schwarzen Hintergrund getrennt (C), zeigt die Zelle keine Aktivität mehr. Zum Vergleich ist die Aktivität der Zelle ohne Stimulus dargestellt (E).

Die Ellipse gibt das rezeptive Feld der untersuchten Zelle an.

Aus PETERHANS, ESTER und VON DER HEYDT, RÜDIGER: „Subjective contours – bridging the gap between psychophysics and physiology“, Trends in Neurosciences 1991 (14): 112 - 119

Dies kann durch die Ergebnisse von VON DER HEYDT und PETERHANS⁵⁵ erklärt werden, die zeigen, dass endstopped Hyperkomplexzellen entscheidend für die Wahrnehmung von Scheinkonturen sind. Wird eine Scheinkontur durch Linien unterbrochen, so verschwindet deren Wahrnehmbarkeit, wenn diese Linien auf die inhibitorischen Endzonen der Zellen fallen.

PETERHANS und VON DER HEYDT haben ein Modell entwickelt, um diese Vorgänge zu beschreiben. Demnach sind endstopped Zellen mit verschiedenen rezeptiven Feldern über nicht-lineare Elemente miteinander verbunden. Diese produzieren nur dann ein Signal, wenn beide Zellen gleichzeitig aktiviert werden. Beide Signale werden anschließend addiert und an ein gemeinsames Neuron weitergeleitet. Werden nun die Öffnungen einer KANIZSA-Figur durch dünne Linien geschlossen, so fallen diese Linien auf die inhibitorischen Endzonen einiger Hyperkomplexzellen. Da nun einige Zellen nicht mehr aktiviert werden, wird auch die Erregung der anderen Zellen nicht weitergeleitet und die Täuschungsfigur wird nicht, oder nur sehr schwach, wahrgenommen (Abb. 10.2).

Da auch die hier untersuchten Versuchstiere nicht in der Lage waren, die beiden Scheinfiguren voneinander zu unterscheiden, wenn deren Öffnungen durch schwarze Linien geschlossen waren, lässt sich schließen, dass es im Gehirn des Goldfisches ebenfalls Zellen mit solchen inhibitorischen Endzonen gibt.

⁵⁵ von der Heydt, R., Peterhans, E. & Baumgartner, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses. *Science*, 224 (4654), 1260-1262.

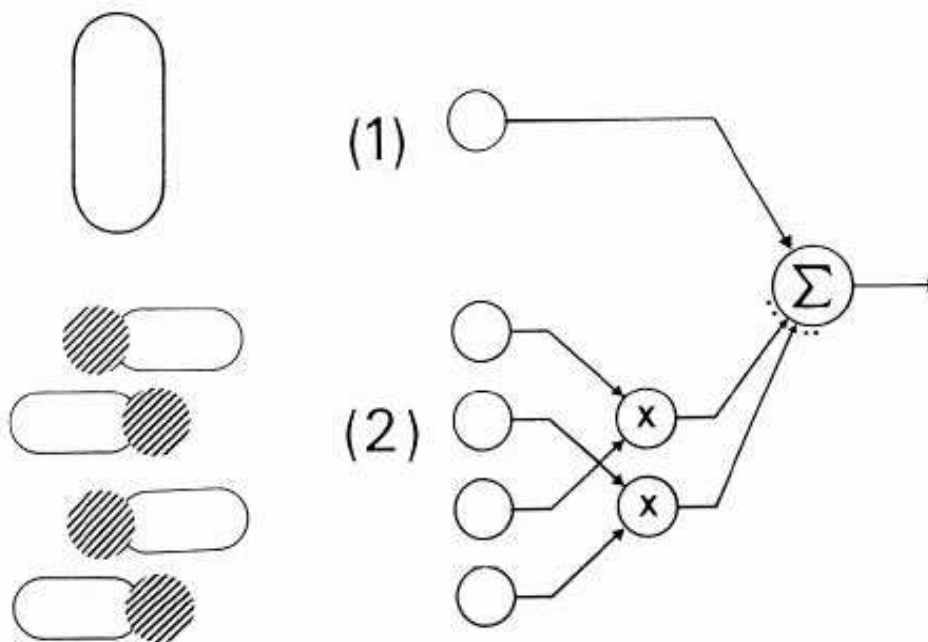


Abb. 10.2: Modell zur Wahrnehmung von Scheinkonturen. Ein Neuron erhält zwei unterschiedliche Arten von Eingängen. Der eine stammt von einem Kantendetektor (oben links), der andere von Zellen, die empfindlich sind für Ecken und die Enden von Linien (unten links). Das Neuron erhält nur dann einen verstärkten Eingang, wenn beide Zellen aktiviert wurden.

Aus PETERHANS, ESTER und VON DER HEYDT, RÜDIGER: „Mechanisms of Contour Perception in Monkey Visual Cortex II. Contour Bridging Gaps“, *The Journal of Neuroscience* 1989, 9(5): 1749 - 1763

Waren die Öffnungsrichtungen der schwarzen Kreise nicht so angeordnet, dass sie die Wahrnehmung einer KANIZSA-Form ermöglichten, kam es trotz der gleichen Winkelgrößen zu keiner Unterscheidung der Formen. Wie aus den späteren Messreihen ersichtlich wurde, erlernen Goldfische die Testbilder sehr genau. Schon geringe Veränderung in nur einem der beiden Testbilder kann zum Verlust der Unterscheidungsfähigkeit führen. So ist es denkbar, dass die Fische zwar bei den Teilfiguren noch zu einer Unterscheidung fähig waren, da sich diese nur in ihrer Komplexität von den Dressurbildern unterschieden. Bei ihnen fehlten im Vergleich zur KANIZSA-Figur nur ein oder zwei Kreisfiguren; d.h. die Testbilder wurden vereinfacht. Bei den Testbildern, bei denen die Öffnungsrichtungen der Kreisfiguren gedreht waren, wurde demnach die gesamte Figur durch Drehung einzelner Komponenten verändert.

In den beiden Generalisationsversuchen mit nach links und nach außen weisenden Öffnungen kam es bei den Versuchstieren zu einer Bevorzugung der Dreiecksform. Dies zeigt, dass diese Figur den Fischen dem positiven Dressurreiz ähnlicher erscheint als das Vergleichsbild. Waren die Kreise jedoch im Uhrzeigersinn geöffnet verschwand diese Bevorzugung.

RAMSDEN, HUNG und ROE⁵⁶ konnten an Javaneraffen (*Macaca fascicularis*) und Rhesusaffen Zellen in V1 und V2 nachweisen, die sowohl auf reelle wie auch auf Scheinkonturen antworten. Dabei haben Zellen in V2 eine modellierende Feedback-Wirkung auf die Zellen in V1. Auch GROSOFF, SHAPLEY & HAWKEN⁵⁷ und LEE & NGUYEN⁵⁸ konnten in ihren Arbeiten Zellen in V1 nachweisen, die auf Scheinkonturen reagierten. Im Gegensatz dazu postulieren PARADISO, SHIMOJO und NAKAYAMA⁵⁹ und VOGELS & ORBAN⁶⁰, dass bei der Wahrnehmung von Scheinkonturen nur Zellen in V2 ein Antwortverhalten zeigen. Dabei handelt es sich vor allem um orientierungssensitive Zellen.

Vor allem VON DER HEYDT und PETERHANS⁶¹ untersuchten in ihren Arbeiten an wachen Rhesusaffen das Antwortverhalten von Zellen im visuellen Cortex auf Scheinkonturen. Sie konnten in V1 nur Zellen finden, die auf reelle Konturen antworten. In V2 jedoch reagierten 37 bis 44 % der Zellen auch auf Scheinkonturen. Besonders wichtig waren dabei hyperkomplexe Zellen mit "endstopped"-rezeptiven Feldern. Wurden die Scheinkonturen durch Linien unterbrochen, wurde die Aktivität dieser Zellen verringert, da die Linien auf die inhibitorischen Endzonen fielen. Dadurch wurde die Wahrnehmung der Scheinkonturen unterbunden.

KANIZSA erklärt die Täuschung mit Hilfe der Gestaltgesetze, die Anfang des 20. Jahrhunderts von einer Gruppe von Gestaltpsychologen aufgestellt wurden. Als Begründer der Gestaltpsychologie gelten MAX WERTHEIMER, WOLFGANG KÖHLER und KURT KOFFKA. Ein Gestaltgesetz bezeichnet die Art des Zusammenschlusses von

⁵⁶ Ramsden, B.M., Hung, C.P. & Roe, A.W. (2001). Real and illusory contour processing in area V1 of the primate: a cortical balancing act. *Cereb Cortex*, 11 (7), 648-665.

⁵⁷ Grosoff, D.H., Shapley, R.M. & Hawken, M.J. (1993). Macaque V1 neurons can signal 'illusory' contours. *Nature*, 365 (6446), 550-552.

⁵⁸ Lee, T.S. & Nguyen, M. (2001). Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 98 (4), 1907-1911.

⁵⁹ Paradiso, M.A., Shimojo, S. & Nakayama, K. (1989). Subjective contours, tilt aftereffects, and visual cortical organization. *Vision Res*, 29 (9), 1205-1213.

⁶⁰ Vogels, R. & Orban, G.A. (1987). Illusory contour orientation discrimination. *Ibid.* 27 (3), 453-467.

⁶¹ Peterhans, E., & von der Heydt, R. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. II. Contours bridging gaps. *J Neurosci*, 9 (5), 1749-1763; von der Heydt, R. & Peterhans, E. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. I. Lines of pattern discontinuity. *J Neurosci*, 9 (5), 1731-1748.

Teilen zu einer erlebten Ganzheit. Dieser Zusammenschluss erfolgt derart, dass möglichst einfache, einheitliche, geschlossene und gleichartige Gebilde entstehen. Nach Auffassung der Gestaltpsychologie ist eine Gestalt mehr als die Summe ihrer Teile. Zur Verdeutlichung sollen hier einige Gestaltgesetze beschrieben werden.

Das Figur-Grund-Gesetz besagt, dass die Wahrnehmung so organisiert ist, dass bestimmte Aspekte sich als Figuren vom Hintergrund abheben. Das bekannteste Beispiel für dieses Gesetz ist das Gesicht-Vasen-Kippbild nach EDGAR RUBIN (Abb. 10.3). Man kann bei diesem Kippbild entweder zwei Gesichter sehen, oder eine Vase, nicht jedoch beide Formen gleichzeitig wahrnehmen.



Abb. 10.3: Kippbild nach EDGAR RUBIN. Man nimmt entweder zwei schwarze Gesichter vor einem weißen Hintergrund, oder eine weiße Vase vor schwarzem Hintergrund wahr.

Das Prägnanz-Gesetz oder Gesetz der guten Gestalt sagt aus, dass Gegenstände, die einen Reiz bilden, nach ihrer bestmöglichen oder einfachsten Gestalt wahrgenommen werden. Nach dem Einfachheitsgesetz werden Dinge, die eine Doppeldeutigkeit aufweisen, so gesehen, dass die resultierende Struktur so einfach wie möglich ist. Dinge, die einander ähnlich sind, werden nach dem Ähnlichkeitsgesetz als Muster wahrgenommen. Nach dem Nähegesetz werden Dinge, die nahe beieinander sind, zu einem Muster oder zu einer Figur gruppiert. Das Gesetz der Geschlossenheit besagt, dass Dinge, die vollständig oder teilweise geschlossen sind, leichter als Einheit wahrgenommen werden. Und das Symmetriegesetz sagt aus, dass Dinge, die spiegelbildlich um ein Zentrum oder eine

Achse angeordnet sind, als Einheit oder als zusammen gehörend wahrgenommen werden⁶².

KANIZSA erklärt die Wahrnehmung der nach ihm benannten Täuschung durch das Gesetz der Geschlossenheit. Wie bereits beschrieben, wird das Dreieck durch modale Mechanismen als vor schwarzen Kreisen liegend betrachtet und wird so als „geschlossene Figur“ gesehen.

Nach COREN⁶³ führen die Figuren nach KANIZSA zu einer Tiefenwahrnehmung. Ohne diese Wahrnehmung kommt es nach seiner Darlegung nicht zu einer Scheinfigur. Auch COREN argumentiert mit den Gestaltgesetzen und nennt gleich drei beteiligte Gesetze: das Figur-Grund-Gesetz, das Gesetz der Geschlossenheit und das Gesetz der Einfachheit.

Nach der Theorie von FRISBY und CLATWORTHY⁶⁴ ist die Täuschung durch Kontrastunterschiede der einzelnen Fragmente der Figur begründet. Diese Helligkeitskontraste, verstärkt durch laterale Inhibition, führen zu einem Unterschied in der wahrgenommenen Helligkeit. Dieser Helligkeitsunterschied ruft schließlich die Illusion hervor.

Die Arbeit von ROCK & ANSON⁶⁵ vergleicht die oben beschriebenen Modelle miteinander. Entscheidend für die Wahrnehmung der Täuschung sind ihrer Ansicht nach die reellen Kanten der schwarzen induzierenden Elemente. Dies führt zu einer Figur-Hintergrund-Organisation, bei der man ein weißes Dreieck vor schwarzen Kreisen wahrnimmt.

Auch HALPERN⁶⁶ vergleicht verschiedene Erklärungsmodelle miteinander. Da keiner der Forscher ein einzelnes Merkmal entdecken konnte, das notwendig und ausreichend ist, die Täuschung hervorzurufen, wird keine einzelne Hypothese als hinreichend betrachtet. Vielmehr liefern unterschiedliche Modelle zusammen eine Erklärung. Wichtigste Faktoren sind dabei Scheintiefe und Helligkeitskontrast.

Positronenemissionstomographische Untersuchungen am Menschen konnte zeigen, dass bei der Präsentation von KANIZSA-Täuschungen nur Zellen in V2 und Randbereichen von V3 aktiv sind. Höhere Hirnareale waren bei der Wahrnehmung

⁶² Goldstein, E.B. (2002). Wahrnehmungspsychologie. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.

⁶³ Coren, S. (1972). Subjective contours and apparent depth. *Psychol Rev*, 79 (4), 359-367.

⁶⁴ Frisby, J.P. & Clatworthy, J.L. (1975). Illusory contours: curious cases of simultaneous brightness contrast? *Perception*, 4, 349-357.

⁶⁵ Rock, I. & Anson, R. (1979). Illusory contours as the solution to a problem. *Ibid.* 8 (6), 665-681.

⁶⁶ Halpern, D.F. (1981). The determinants of illusory-contour perception. *Ibid.* 10 (2), 199-213.

der Scheinfiguren nicht beteiligt⁶⁷. Auch magnetencephalographische Untersuchungen am Menschen zeigten, dass an der Verarbeitung von Scheinfiguren der primäre visuelle Cortex beteiligt ist⁶⁸. Kernspintomographische Untersuchungen zeigten dagegen auch Aktivität in V3, V4, V7 und V8 bei der Darbietung von KANIZSA-Figuren⁶⁹. Für die Wahrnehmung der Figuren ist eine Fokussierung auf die Täuschung nicht notwendig⁷⁰. Die Wahrnehmung der Täuschung konnte bereits bei nur 5-7 Monate alten Säuglingen nachgewiesen werden⁷¹. Experimente mit bewegten KANIZSA-Figuren zeigten Aktivität in V1, V2 und V5⁷². Die Autoren vermuten, dass die Aktivität in V1 durch einen Feedback-Mechanismus durch höhere Hirnareale ausgelöst wird. Alle diese Ergebnisse lassen darauf schließen, dass die Wahrnehmung solcher Scheinfiguren eine fundamentale Leistung des Sehprozesses darstellt. Sie wird oft auch als Preis für die Einfachheit des visuellen Systems betrachtet⁷³.

An Haien konnte nachgewiesen werden, dass sie auch nach einer kompletten Entfernung des *Tectum opticum* in der Lage sind, verschiedene Muster voneinander zu unterscheiden⁷⁴. Dies führt zu der Vermutung, dass in niederen Wirbeltieren auch das Telencephalon am Sehprozess beteiligt ist. Demnach müssen die Zellen mit dem inhibitorischen Endzonen nicht unbedingt im *Tectum opticum* des Goldfisches liegen. Die Resultate der KANIZSA-Messreihe weisen darauf hin, dass die Fische zur Unterscheidung der beiden Figuren nicht auf die Wahrnehmung eines Dreieckes als Scheinfigur angewiesen sind. Dafür scheint es zur Unterscheidung der Teilfiguren von großer Bedeutung zu sein, dass den Tieren zwei Testbilder gleichzeitig präsentiert werden.

⁶⁷ Ffytche, D.H. & Zeki, S. (1996). Brain activity related to the perception of illusory contours. *Neuroimage*, 3 (2), 104-108.

⁶⁸ Ohtani, Y., Okamura, S., Shibasaki, T., Arakawa, A., Yoshida, Y., Toyama, K. & Ejima, Y. (2002). Magnetic responses of human visual cortex to illusory contours. *Neurosci Lett*, 321 (3), 173-176.

⁶⁹ Mendola, J.D., Dale, A.M., Fischl, B., Liu, A.K. & Tootell, R.B. (1999). The representation of illusory and real contours in human cortical visual areas revealed by functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci*, 19 (19), 8560-8572.

⁷⁰ Davis, G. & Driver, J. (1994). Parallel detection of Kanizsa subjective figures in the human visual system. *Nature*, 371 (6500), 791-793.

⁷¹ Bertenthal, B.I., Campos, J.J. & Haith, M.M. (1980). Development of visual organization: the perception of subjective contours. *Child Dev*, 51 (4), 1072-1080.

⁷² Seghier, M., Dojat, M., Delon-Martin, C., Rubin, C., Warnking, J., Segebarth, C. & Bullier, J. (2000). Moving illusory contours activate primary visual cortex: an fMRI study. *Cereb Cortex*, 10 (7), 663-670.

⁷³ Peterhans, E. & von der Heydt, R. (1991). Subjective contours--bridging the gap between psychophysics and physiology. *Trends Neurosci*, 14 (3), 112-119.

⁷⁴ Graeber, R.C., Ebbesson, S.O. & Jane, J.A. (1973). Visual discrimination in sharks without optic tectum. *Science*, 180 (84), 413-415.

Abschließend lässt sich sagen, dass der Goldfisch in der Lage zu sein scheint, Scheinkonturen, die durch KANIZSA-Figuren hervorgerufen werden, zu erkennen. Dies wird vor allem durch deutlich, dass der Goldfisch, wie der Mensch, nicht in der Lage ist, zwei Testbilder voneinander zu unterscheiden, wenn die Öffnungen der schwarzen Kreise durch dünne Linien geschlossen waren. Die Wahrnehmung der Scheinkonturen scheint demnach beim Goldfisch nach einem ähnlichen Prinzip zu erfolgen, wie das beim Menschen der Fall ist.

10.2.2 Scheinkonturen

Die Experimente zu den Scheinfiguren nach NIEDER und WAGNER zeigten, dass Scheinkonturen, die durch eine Unterbrechung des Linienmusters erzeugt werden, für den Goldfisch erkennbar sind. Die Unterbrechungen in den weißen Hintergrundlinien rufen beim Menschen die Wahrnehmung einer schwarzen Umrissfigur vor dem gestreiften Hintergrund hervor.

Die Scheinkonturen in Form eines phasenverschobenen Hintergrundes in der Gestalt der beiden Figuren Dreieck und Quadrat waren für den Goldfisch dagegen nicht sichtbar. Hier lieferten auch die Ergebnisse des Generalisationstests eine Bestätigung des Transferversuches, da alle Versuchstiere die beiden Testbilder in dem Zeitraum von zwei Minuten gleich häufig wählten.

Diese Ergebnisse decken sich nur teilweise mit denen, die NIEDER und WAGNER an Schleiereulen gewonnen hatten⁷⁵. Den auf die Unterscheidung realer Formen dressierten Schleiereulen wurden Scheinkonturen, die durch Lücken im Hintergrundmuster und durch Phasenverschiebung der Hintergrundlinien entstanden sind, präsentiert. Die Versuchstiere konnten in den Transferversuchen beide Arten von Scheinkonturen wahrnehmen und zeigten eine klare Bevorzugung für ihre Dressurform. NIEDER und WAGNER schlossen daraus, dass die Tiere Scheinkonturen als reale Grenzen erkennen. Elektrophysiologische Untersuchungen konnten weiterhin nachweisen, dass 91 % der Zellen im visuellen Wulst der Schleiereulen auf Scheinkonturen antworteten. Diese Zellen befanden sich im *Hyperstriatum accessorium*, einem dem extrastriatem corticalen Areal beim Menschen analogen Bereich im visuellen Wulst der Vögel.

⁷⁵ Nieder, A. & Wagner, H. (1999). Perception and neuronal coding of subjective contours in the owl. *Nat Neurosci*, 2 (7), 660-663.

Als Begründung für dieses unterschiedliche Verhalten der Fische lässt sich anführen, dass die Scheinkonturen mit den schwarzen Aussparungen die Form deutlicher vom Hintergrund abheben, als es die phasenverschobenen tun. Zudem erscheint die Scheinkontur, die durch die schwarzen Aussparungen hervorgerufen wird, von einer schwarzen Linie umschlossen zu sein. Daher wirkt diese Scheinkontur so, als wäre im Vergleich zu den Dressurreizen nur die Farbe der beiden Formen von weiß zu schwarz gewechselt.

Zudem besitzen Vögel im Vergleich zu Fischen ein höheres räumliches Auflösungsvermögen. Dadurch sind sie in der Lage feinere Unterschiede in den Linienmustern zu unterscheiden, als das bei Fischen der Fall ist. Dies könnte letztendlich dazu führen, dass die untersuchten Schleiereulen in den Testbildern mit dem phasenverschobenen Hintergrund in der Lage waren, Scheinkonturen zu erkennen und zwei unterschiedliche Formen zu unterscheiden.

10.3 Größentäuschungen

10.3.1 MÜLLER-LYER-Täuschung

Die gewonnenen Messergebnisse weisen darauf hin, dass der Goldfisch nicht der Größentäuschung nach MÜLLER-LYER unterliegt. Vielmehr ist er in der Lage, die Länge der Mittellinie unabhängig von umgebenden Elementen zu erkennen. Wurden unterschiedlich lange Mittellinien in den Testbildern verwendet, so wählten die Versuchstiere auch in den beiden Kontrollexperimenten das Testbild mit der längeren Mittellinie. Dies entsprach ihrer Dressur auf eine längere Linie. Waren dagegen wie in der Täuschungsfigur die Mittellinien gleich lang, so wählten die Fische beide Testbilder gleich häufig.

Diese Resultate decken sich nicht mit den von HERTER⁷⁶ gewonnenen Ergebnissen. HERTER hatte Elritzen auf zwei unterschiedlich lange, vertikale Linien dressiert. Die Dressur erfolgte auf zwei Pappscheiben, auf die die unterschiedlichen Muster aufgezeichnet worden waren. Jeweils zwei solcher Pappscheiben wurden an Drahtgabeln befestigt, die außen an das Aquarium gehängt wurden. Beide Pappscheiben wurden im Aquarium durch eine Zinkplatte getrennt, so dass die Fische ihre Wahl schon aus einem gewissen Beobachtungsabstand treffen mussten.

⁷⁶ Herter, K. (1953). Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Berlin: Akademie Verlag.

Bei positiver Wahl erhielten die Tiere eine Belohnung durch ein Stück Regenwurm, wählten sie das falsche Testfeld, bissen sie in eine Wachskugel. Für ein Versuchstier war die längere, für ein zweites Versuchstier die kürzere Linie der positive Dressurreiz. Beide Versuchstiere wählten in Transferversuchen mit MÜLLER-LYER-Figuren so, als ob sie der Täuschung unterliegen würden, d.h. das auf die längere Linie dressierte Versuchstier wählte das Testbild mit nach außen weisenden Flügeln zu 80 %, das auf die kürzere Linie dressierte Tier das Testbild mit nach innen weisenden Flügeln zu 90 %. HERTER sicherte seine Ergebnisse durch zwei Kontrollexperimente. Das erste entsprach dem hier durchgeführten mit Testbildern mit verschiedenen langen Mittellinien. Beide Versuchstiere wählten auch hier ihrer Dressur entsprechend das Testbild mit der längeren, bzw. kürzeren Mittelinie. Im zweiten Kontrollexperiment wiesen sowohl die Mittellinien, als auch die gesamten Figuren verschiedene Längen auf. Beide Testbilder erscheinen dem menschlichen Betrachter etwa gleich lang. Auch die untersuchten Fische zeigten keine Bevorzugung für eines der beiden Testbilder. HERTER konnte seine Ergebnisse durch eine Dressur von Sonnenbarschen (*Eupomotis gibbosus* L.) bestätigen. Die Tiere wurden auf zwei übereinander liegende schwarze Linien dressiert. Beide Fische wählten zu je 85 % die für den Menschen länger, bzw. kürzer erscheinende Figur. Es gelang HERTER sogar die Dressur umzukehren. Er dressierte die Fische auf die länger, bzw. kürzer erscheinende Täuschungsfigur. Fisch 1 wählte nun in einem Transfertest die längere Linie, Fisch 2 die kürzere. In allen Versuchen betrug die Anzahl der Wahlen pro Versuchstier jedoch nur etwa 20.

Das Wahlverhalten der Goldfische kann durch zwei Umstände erklärt werden. Zum einen wurden die Fische auf zwei horizontale Linien dressiert. Diese Dressur scheint bei den Goldfischen immer sehr genau zu erfolgen. Wie sich auch in späteren Versuchsreihen zeigte, führen schon leichte Veränderungen der Testbilder zu einem Verlust der Unterscheidungsfähigkeit. Es ist demnach möglich, dass die Fische die mittleren Linien unabhängig von den umgebenden Elementen betrachten und die Flügel nicht in die Größenschätzung einbeziehen. Diese Einbeziehung ist nach MÜLLER-LYER⁷⁷ die Ursache für die Täuschung. Zudem fehlen den Tieren in ihrer Umgebung Figuren, die den Tieren die nach der Perspektiventheorie notwendigen Seherfahrungen liefern, die eine Tiefenwahrnehmung in den Figuren auslösen. Ohne

⁷⁷ Müller-Lyer, F.C. (1896). Zur Lehre von den optischen Täuschungen. Über Kontrast und Konfluxion. *Zeitschrift für Psychologie*, 9, 1-16.

diese perspektivische Wahrnehmung scheint bei den Versuchstieren keine Täuschung hervorgerufen zu werden.

Nach GREGORY⁷⁸ besagt die Perspektiventheorie, dass Bilder durch diese Seherfahrung eine Tiefenwahrnehmung hervorrufen und es zu Fehleinschätzungen der tatsächlichen Größe und damit zur Täuschung kommt. Durch die Betrachtung der Figur als Ecke eines Innenraums wird das Bild automatisch als weiter entfernt wahrgenommen, als die Form einer äußeren Häuserecke. Durch diese perspektivische Täuschung wird die Linie mit nach außen weisenden Flügeln automatisch als größer wahrgenommen.

COREN⁷⁹ konnte zeigen, dass die MÜLLER-LYER-Täuschung auch dann noch wahrgenommen werden kann, wenn nur die Ecken der Flügel durch einzelne Punkte dargestellt werden. Damit schließt er laterale Inhibition wie von BÉKÉSY und GANZ argumentiert, als alleinige Ursache für die Täuschungswahrnehmung aus. Er schlägt vielmehr eine Vielzahl von Faktoren vor, die ursächlich für die Wahrnehmung sind.

EIJKMAN, JONGSMA und VINCENT⁸⁰ haben drei unterschiedliche Erklärungsmodelle untersucht und mit experimentellen Daten verglichen. Im ersten Modell werden Filtermechanismen angenommen, die hochfrequente Bestandteile der Figur herausfiltern und sie auf ein unscharfes zweidimensionales Bild reduzieren. Im zweiten Modell werden orientierungssensitive corticale Zellen als ursächlich betrachtet. Das dritte Modell beruht auf Größenkonstanzleistungen. Die untersuchten Daten ließen EIJKMAN, JONGSMA und VINCENT darauf schließen, dass zwei Mechanismen für den Täuschungseffekt verantwortlich sind: ein Filter im peripheren visuellen System und Größenkonstanzleistungen.

MÜLLER-LYER selbst begründet die Wahrnehmung der Täuschung dadurch, dass man in die Größenschätzung nicht nur die Mittellinien, sondern auch einen Teil der Flügel mit einbezieht⁸¹. Aus diesem Grund erscheint die Linie mit den nach außen weisenden Flügeln länger, als die mit nach innen weisenden Flügeln.

⁷⁸ Gregory, R.L. (2001). Auge und Gehirn. Psychologie des Sehens. *Science Sachbuch*. Reinbek: Rowohlt Verlag.

⁷⁹ Coren, S. (1970). Lateral inhibition and geometric illusions. *Q J Exp Psychol*, 22 (2), 274-278.

⁸⁰ Eijkman, E.G., Jongsma, H.J. & Vincent, J. (1981). Two-dimensional filtering, oriented line detectors, and figural aspects as determinants of visual illusions. *Percept Psychophys*, 29 (4), 352-358.

⁸¹ Müller-Lyer, F.C. (1896). Zur Lehre von den optischen Täuschungen. Über Kontrast und Konfluxion. *Zeitschrift für Psychologie*, 9, 1-16.

10.3.2 PONZO-Täuschung

Die Ergebnisse der PONZO-Täuschung waren nicht leicht zu interpretieren. Auch hier schienen sich die Versuchstiere durch die umgebenden seitlichen Linien nicht in ihrem Wahlverhalten beeinflussen zu lassen. Wurde jedoch die Länge des negativen Dressurbildes verändert, so verloren die Fische ihr Unterscheidungsvermögen.

Der negative Dressurstimulus wurde so gewählt, dass er der Wahrnehmung des menschlichen Betrachters bei einer Wahrnehmung der Täuschung entspricht. Das bedeutet, dass die obere der beiden Linien länger war als die untere. In einigen Kontrollversuchen wurde diese Figur gespiegelt, so dass nun die obere der beiden Linien kürzer war als die untere. Dies geschah, um im Vergleich zum positiven Dressurreiz (zwei gleich langen, übereinander liegenden Linien) weitere Rückschlüsse auf die Wahrnehmbarkeit der PONZO-Täuschung gewinnen zu können. Würden auch beim Goldfisch seitliche, nach oben zusammenlaufende Linien zu der Größentäuschung führen, so würde dies beide Testbilder betreffen. Es würde also im Fall der gleich langen Linien, die obere Linie länger wahrgenommen werden als die untere. Dies würde aber auch das Vergleichsbild betreffen. In diesem Fall würde die obere, bereits längere Linie als noch länger wahrgenommen werden. Die Fische wählten nun in diesem Versuch das Testbild mit dem gleich langen Linienpaar häufiger. Dies könnte daran liegen, dass die Fische der Täuschung nicht unterliegen. Es wäre jedoch auch denkbar, dass sie ihr unterliegen, das Vergleichsbild aber einen noch deutlicheren Größenunterschied aufwies und die Fische daher das Testbild mit dem für sie geringeren Größenunterschied bevorzugen.

Wurden nun in einem weiteren Transfertest mit seitlichen, nach oben zulaufenden Linien die Linien des negativen Dressurstimulus gespiegelt, so dass nun die kürzere Linie oben lag, dann wählten die Versuchstiere dieses häufiger als das mit dem gleich langen Linienpaar. Unterläge der Goldfisch der Größentäuschung, so erschiene ihm nun das gleich lange Linienpaar so, als ob die obere Linie länger wäre. Im Vergleichsbild wäre die obere, kürzere Linie durch die Täuschung nun etwa so lang wie die untere und das Testbild erschiene den Tieren daher dem Dressurstimulus ähnlicher. Dies scheint zu bestätigen, dass die Fische der Täuschung unterliegen.

In zwei Kontrollversuchen, in denen jeweils die gleichen Dressurstimuli von unterschiedlichen seitlichen Linien umgeben waren, bestätigte sich dies jedoch nicht. Unabhängig von den seitlichen Linien wählten die Tiere beide Testbilder gleich

häufig aus. Würden sie der PONZO-Täuschung unterliegen, müssten sie jedoch ein anderes Wahlverhalten zeigen und das Testbild mit den senkrechten seitlichen Linien bevorzugen.

Wurden dagegen die seitlichen Linien gespiegelt, so dass diese nun nach unten hin konvergierten, kam es bei den Versuchstieren nicht mehr zu einem einheitlichen Wahlverhalten. Es wäre zu erwarten gewesen, dass die Tiere in diesen Experimenten die Testbilder mit dem gleich langen Linienpaar klar bevorzugen. Die nach unten verlaufenden Linien lösen beim menschlichen Betrachter keine Täuschung aus. Er ist demnach in der Lage, die Länge der Linien klar zu erkennen und voneinander zu unterscheiden. Mit den beiden Dressurstimuli wählten immerhin zwei Versuchstiere das gleich lange Linienpaar verstärkt. Wurde jedoch das negative Dressurbild gespiegelt, so dass die kürzere Linie oben lag, wählten die Versuchstiere die beiden Testbilder etwa gleich häufig aus.

Diese Ergebnisse lassen darauf schließen, dass der Goldfisch der Täuschung nicht unterliegt. Das Ergebnis des zweiten Kontrollexperiments mit nach oben konvergierenden Linien und dem gespiegelten negativen Dressurreiz lässt sich dadurch erklären, dass den Tieren durch diese Spiegelung die Testbilder den Dressurstimuli zu unähnlich sind. Dies führt im Allgemeinen zu einer Wahlhäufigkeit von 50 % für beide Testbilder, wenn eines davon eine solche Spiegelung aufweist.

Alle Versuche mit nur einer Linie erbrachten ebenfalls Wahlhäufigkeiten von 50 % für beide Teststimuli. Auch hier scheinen die Testbilder den Dressurreizen zu unähnlich zu sein. Die Unterscheidung der beiden Dressurbilder scheint demnach auf der Länge der verwendeten Linien zu beruhen. Da die Fische auch hier zur Differenzierung der beiden Testbilder den Abstand der Figur zum Rand der Futterplatte nutzen könnten (siehe 10.4), wurden zwei Kontrollversuche durchgeführt, in denen die untere Linien einmal rechts- und einmal linksbündig mit der oberen abschloss. Wie vermutet kam es so zu einer Wahlhäufigkeit von 50 % für beide Testbilder. In diesem Fall war der Abstand der beiden Linien zum Rand der Futterplatte zumindest auf einer Seite des Testbildes bei beiden Figuren gleich groß. Eine Unterscheidung war demnach nicht mehr möglich.

Untersuchungen an Pferden zeigten, dass diese der PONZO-Täuschung unterliegen⁸². Die Autoren argumentieren die Wahrnehmbarkeit der Täuschung durch

⁸² Timney, B. & Keil, K. (1996). Horses are sensitive to pictorial depth cues. *Perception*, 25 (9), 1121-1128.

die Fähigkeit der Tiere räumliche Tiefe wahrzunehmen. FISHER⁸³ konnte jedoch durch Untersuchungen am Menschen zeigen, dass sowohl die PONZO- als auch die MÜLLER-LYER-Täuschung bei Eliminierung der Perspektive weiterhin wahrnehmbar sind.

Untersuchungen von LI⁸⁴ weisen darauf hin, dass geometrisch optische Täuschungen wie die von PONZO und MÜLLER-LYER beschriebenen, durch das parvozelluläre System verarbeitet werden. Scheinkonturen sollen jedoch durch das magnozellanuläre System verarbeitet werden. Diese Aussagen werden durch Untersuchungen u.a. von GREGORY⁸⁵ gestützt, die zeigen, dass optische Täuschungen auch bei Isoluminanz wahrgenommen werden können, Scheinkonturen dagegen nicht oder nur sehr schlecht⁸⁶. Dies deckt sich mit den Ergebnissen von PETERHANS und VON DER HEYDT⁸⁷, die zeigen konnten, dass sich Zellen, die empfindlich für Scheinkonturen sind, nur in den dicken Cytochrom-Oxidase-Streifen in V2 befinden, nicht jedoch in den dünnen, die mit der Farbverarbeitung zu tun haben. So fehlt den Zellen bei isoluminanten Bedingungen eine Unterscheidungsmöglichkeit.

10.3.3 EBBINGHAUS-Täuschung

Waren die Größenunterschiede der Umgebungskreise deutlich genug, so unterlag der Goldfisch der Größentäuschung nach EBBINGHAUS. Erst wenn der Größenunterschied der Umgebungskreise einander angenähert wurde, wählten die Versuchstiere wieder unabhängig von den umgebenden Elementen.

Diese Ergebnisse decken sich mit dem Modell von MASSARO und ANDERSON⁸⁸, das bei einer Zunahme der Größe der Umgebungskreise eine Abnahme der wahrgenommenen Größe des Mittelkreises voraussagt. Durch diese Abnahme der Größe des Mittelkreises müssen sich diese wieder ähnlicher sehen und es den

⁸³ Fisher, G.H. (1970). An experimental and theoretical appraisal of the perspective and size-constancy theories of illusions. *Q J Exp Psychol*, 22 (4), 631-652.

⁸⁴ Li, C.Y. & Guo, K. (1995). Measurements of geometric illusions, illusory contours and stereo-depth at luminance and colour contrast. *Vision Res*, 35 (12), 1713-1720.

⁸⁵ Gregory, R.L. (1977). Vision with isoluminant colour contrast: 1.A projection technique and observations. *Perception*, 6 (1), 113-119.

⁸⁶ Rogers-Ramachandran, D.C. & Ramachandran, V.S. (1998). Psychophysical evidence for boundary and surface systems in human vision. *Vision Res*, 38 (1), 71-77.

⁸⁷ Peterhans, E. & von der Heydt, R. (1991). Subjective contours--bridging the gap between psychophysics and physiology. *Trends Neurosci*, 14 (3), 112-119; Peterhans, E. & von der Heydt, R. (1993). Functional organization of area V2 in the alert macaque. *Eur J Neurosci*, 5 (5), 509-524.

⁸⁸ Massaro, D.W. & Anderson, N.H. (1971). Judgmental model of the Ebbinghaus illusion. *J Exp Psychol*, 89 (1), 147-151.

Versuchstieren daher erschweren sie voneinander zu unterscheiden. NACH MASSARO und ANDERSON ist die Illusion zudem eine Funktion der Anzahl der Umgebungskreise und nimmt mit deren Anzahl zu. Je weiter die Umgebungskreise vom Mittelkreis entfernt sind, desto kleiner erscheint dieser schließlich. GIRGUS, COREN und AGDERN⁸⁹ bestätigten diese Untersuchungen und sehen die EBBINGHAUS-Täuschung durch eine Vielzahl von Faktoren begründet.

Das Ergebnis der Versuche zur EBBINGHAUS-Täuschung ist im Vergleich zu den vorangegangenen Messreihen sehr überraschend, da die Fische in diesen Messreihen unabhängig von den umgebenden Elementen wählten. Auch zeigten die Tiere zu Beginn der Transferversuche mit unterschiedlich großen Mittelkreisen, dass sie in ihrem Wahlverhalten unabhängig von der Größe der Umgebungskreise die Größe der inneren Kreise erkennen können.

Die gewonnenen Ergebnisse decken sich dagegen mit denen von HERTER⁹⁰. Er dressierte zwei Elritzen auf verschieden große Kreisscheiben, die den Versuchstieren gleichzeitig präsentiert wurden. Fisch a wurde auf die größere Kreisscheibe, Fisch b auf die kleinere Scheibe dressiert. Beide Versuchstiere wählten in einem Transfertest mit EBBINGHAUS-Figuren ihrer Dressur entsprechend so, als würden sie der Täuschung unterliegen (Fisch a zu 85 % die von kleineren Kreisen umgebenden Kreisfigur, Fisch b zu 85 % die von größeren Kreisen umgebende). Auch DÜCKER⁹¹ konnte durch Dressurversuche an Karauschen (*Carssius auratus gibelio*) zeigen, dass Fische der EBBINGHAUS-Täuschung unterliegen. Sie konnte die Wahrnehmbarkeit der Täuschung auch bei Glanzstaren (*Lamprotornis splendidus*) und Meerschweinchen (*Cavia cobaya*) nachweisen. Sie beschreibt die Täuschung als Assoziationsprozess, der durch den Vergleich der beiden Bilder zustande kommt. Ein Bild alleine betrachtet ruft keine Täuschung hervor, dies geschieht erst im Vergleich der beiden Figuren durch Integration der Sinneseindrücke im *Tectum opticum*.

Eine perspektivische Erklärung für die EBBINGHAUS-Täuschung liefert TAUSCH⁹². Liegen Formen vor einem Hintergrundmuster, so ist die weiter entfernte Form von

⁸⁹ Girgus, J.S., Coren, S. & Agdern, M. (1972). The interrelationship between the Ebbinghaus and Delboeuf illusions. *Ibid.* 95 (2), 453-455.

⁹⁰ Herter, K. (1953). Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Berlin: Akademie Verlag.

⁹¹ Dücker, G. (1966). Untersuchungen über geometrisch-optische Täuschungen bei Wirbeltieren. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 23 (4), 452-496.

⁹² Tausch, R. (1954). Optical illusions as artificial effects of size and shape figuration in natural spatial perception. *Psychol Forsch*, 24 (4), 299-348.

einem dichteren Muster umgeben als die nähere. Daher wird von zwei gleich großen Formen diejenige als größer wahrgenommen, die von einem dichteren Muster umgeben ist. Im Falle der EBBINGHAUS-Täuschung ist dies der Mittelkreis, der von kleineren, also dichteren Kreisen umgeben ist.

Die weiteren Versuche dieser Messreihen zeigten, dass die Fische nicht in der Lage waren, die erlernte Dressur auf andere Testbilder zu übertragen. Die Dressur erfolgte auf einen großen Kreis (positiver Dressurreiz) gegen einen kleineren Kreis. Die Dressur „groß gegen klein“ konnte aber weder auf andere Formen (Dreiecke oder Quadrate) übertragen werden, noch auf verschieden große Kreise, deren Größe sich von den Dressurbildern unterschied. Dies deckt sich mit den Erfahrungen aus der Dressur zur MÜLLER-LYER-Täuschung, bei der die Versuchstiere zunächst auch nicht erlernt hatten, dass eine lange Linie den positiven Dressurreiz gegen eine kürzere Linie darstellt. Auch hier hatten die Fische zunächst nur erlernt, dass eine 6 cm lange Linie gegen eine 3 cm lange Linie den positiven Dressurreiz darstellt. Die Dressur erfolgte demnach immer sehr genau. In beiden Fällen genügte es ohne eine weitere Dressur auch nicht, den positiven Dressurreiz gegen ein neues Testbild zu zeigen, oder im umgekehrten Fall den negativen Dressurstimulus gegen ein unbekanntes Testbild zu zeigen. In beiden Fällen zeigten die Versuchstiere eine Wahlhäufigkeit von 50 % für beide Testbilder.

Dies führt zu der Frage wieso die Versuchstiere bei dieser exakten Dressur in Transferversuchen, die beispielsweise die EBBINGHAUS-Täuschung zeigen, eine deutliche Bevorzugung für eins der Testbilder aufweisen, wenn ihnen das bei einer Veränderung der Dressurbilder nicht gelingt.

10.4 Größenunterscheidungsfähigkeit

Die Ergebnisse der beiden Größenunterscheidungsversuche lieferten sehr unterschiedliche Ergebnisse. Bei horizontalen Linien benötigten die Goldfische einen sehr deutlichen Größenunterschied, um die beiden Testfelder voneinander differenzieren zu können. Wurden dagegen zwei Kreisfiguren verwendet, waren die Tiere zu einer sehr guten Unterscheidung fähig, die in etwa der des Menschen entspricht.

Vergleicht man die unterschiedlichen Flächen der Testbilder aus den beiden Versuchsreihen miteinander, so stellt man fest, dass sich diese bei den beiden

untersuchten Formen nicht unterscheiden. Bei den horizontalen Linien betrug die Fläche der längeren Linie 225 mm^2 , die der kürzeren, gerade noch unterscheidbaren Linie, 180 mm^2 . Dies entspricht einem Größenverhältnis von 1:0,80. Die Fläche des größeren Kreises betrug 314 mm^2 , die des kleineren 254 mm^2 . Das Größenverhältnis ist mit 1:0,81 praktisch identisch.

MEESTERS⁹³ untersuchte bei Elritzen das Größenunterscheidungsvermögen an Vierecken. Den Tieren gelang bei dieser Form eine Unterscheidung bis zu einer Größendifferenz von 0,5 mm (Seitenlänge 20 mm gegen 19,5 mm). Dies entspricht einer Fläche von 400 mm^2 für das große Viereck und 380 mm^2 für das kleine Viereck, also einem Größenverhältnis von 1:0,97. Damit lag das Unterscheidungsvermögen noch deutlich über dem hier gemessenen. Dieses Ergebnis lässt sich auf Grund der unterschiedlichen Versuchsdurchführung jedoch nicht vollständig miteinander vergleichen.

Vergleicht man auch das Verhältnis der Sehwinkel der Testbilder aus den beiden Versuchsreihen, so kann man auch hier eine Ähnlichkeit feststellen. Bei den Teststimuli der horizontalen Balken beträgt das Verhältnis zwischen langer und kurzer Linie 1:0,83. Bei den Kreisbildern lag dieses Verhältnis bei 1:0,9. Daraus lässt sich schließen, dass bei kompakten Formen ein kleiner Sehwinkel benötigt wird, um zwei Größen voneinander differenzieren zu können.

Betrachtet man also das zunächst sehr unterschiedlich erscheinende Größenunterscheidungsvermögen der Versuchstiere bei verschiedenen Testbildern unter den Aspekten des Verhältnisses der Fläche, so stellt man fest, dass dieses an der Grenze der Unterscheidbarkeit praktisch identisch ist. Die Goldfische nutzen zur Differenzierung verschiedener Größen demnach nicht die absolute Größe der Testbilder, sondern sie richten sich nach deren Flächenverhältnis zueinander.

Zu beachten ist auch das unterschiedliche Verhalten der Versuchstiere bei den beiden Versuchsreihen. Wurden Kreisfiguren verwendet, so trafen die Fische schon in einem großen Abstand zur Futterplatte ihre Wahl. Wurden dagegen horizontalen Linien verwendet, so schwammen die Tiere die Futterplatte direkt an und schienen durch rasche und häufige Kopfbewegungen zwischen der Futterplatte und dem

⁹³ Meesters, A. (1940). Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 4, 84-148.

Testbild die Größe der Linie zu ermitteln. Dieses Verhalten der Fische konnte nur bei Testbildern mit horizontalen Linien beobachtet werden.

10.5 Ausblick

Die Ergebnisse der vorliegenden Promotionsarbeit liefern sehr aufschlussreiche Ergebnisse über das Formen- und Größensehen beim Goldfisch. Für die Zukunft könnten neurophysiologische Methoden diese Ergebnisse sinnvoll ergänzen. So könnte versucht werden im *Tectum opticum* der Fische Zellen zu finden, die auf reelle und/oder Scheinkanten ein Antwortverhalten zeigen.

In Bezug auf die Größenunterscheidungsfähigkeit wäre es sehr interessant zu untersuchen, wie sich diese Leistung mit einer Verbreiterung der Linien verändern würde. So wäre es aufschlussreich zu beobachten, ab welcher Breite der Linien die Versuchstiere das Testbild als Rechteck und nicht mehr als Linie erkennen. Dies sollte zu einem verkleinerten Sehwinkel führen, der benötigt wird, um zu einer Größenunterscheidung fähig zu sein. Ebenso wissenswert wäre es, das Verhalten der Versuchstiere bei vertikalen Linien zu betrachten, um festzustellen, ob sich die Tiere in ihrem Wahlverhalten ebenfalls an dem Abstand zum Rand der Futterplatte orientieren würden, wie sie das bei den horizontalen Linien taten.

5 Zusammenfassung

Das Ziel der vorliegenden Arbeit bestand darin, mit Hilfe von Scheinkonturen und Größentäuschungen durch psychophysische Methoden die Formen- und Größenwahrnehmung beim Goldfisch zu untersuchen.

Zur Klärung dieser Frage wurden Dressurexperimente durchgeführt und unter Verwendung zweier verschiedener Untersuchungsmethoden das Verhalten der Versuchstiere bestimmt.

Die Ergebnisse zeigen, dass der Goldfisch verschiedene Scheinkonturen wahrnehmen kann. Voraussetzung hierfür ist, dass sich diese Scheinkonturen durch klare Kanten vom Hintergrund abgrenzen.

Die Untersuchung der verschiedenen Größentäuschungen zeigte kein einheitliches Ergebnis. Sowohl bei der MÜLLER-LYER- als auch bei der PONZO-Täuschung zeigten sich die Versuchstiere in ihrem Verhalten unabhängig von den Bestandteilen der Täuschungsfiguren, die die Dressurreize umgaben. Sie ließen sich also durch die Figuren nicht „täuschen“, sondern richteten sich nur nach ihren Dressurformen. Nur bei der EBBINGHAUS-Täuschung ließen sich die Versuchstiere von den umgebenden Elementen beeinflussen und bevorzugten die Täuschungsfigur.

Allgemein zeigte sich, dass die Fische ihre jeweilige Dressurstimuli sehr genau erlernt hatten und eine erlernte Unterscheidungsfähigkeit nicht auf anderen Formen oder Größen übertrugen.

Zusätzlich wurde bei zwei unterschiedlichen Formen der minimale Größenunterschied ermittelt, der notwendig ist, um die beiden Formen als unterschiedlich groß wahrzunehmen. Die Messungen ergaben sehr deutliche Unterschiede in den absoluten Größenunterschieden bei den zwei getesteten Arten von Formen. Vergleicht man jedoch das Flächenverhältnis der beiden Größen der jeweiligen Figur, bei der eine Größenunterscheidung gerade noch möglich war, so stellt man fest, dass dieses Verhältnis bei beiden Formen identisch ist. Lediglich der Sehwinkel kann bei kompakteren Figuren kleiner sein, um zwei verschiedene Größen noch voneinander unterscheiden zu können.

6 Literaturverzeichnis

Bertenthal, B.I., Campos, J.J. & Haith, M.M. (1980). Development of visual organization: the perception of subjective contours. *Child Dev*, 51 (4), 1072-1080.

Bravo, M., Blake, R. & Morrison, S. (1988). Cats see subjective contours. *Vision Res*, 28 (8), 861-865.

Coren, S. (1970). Lateral inhibition and geometric illusions. *Q J Exp Psychol*, 22 (2), 274-278.

Coren, S. (1972). Subjective contours and apparent depth. *Psychol Rev*, 79 (4), 359-367.

Davis, G. & Driver, J. (1994). Parallel detection of Kanizsa subjective figures in the human visual system. *Nature*, 371 (6500), 791-793.

De Weerd, P., Vandenbussche, E., De Bruyn, B. & Orban, G.A. (1990). Illusory contour orientation discrimination in the cat. *Behav Brain Res*, 39 (1), 1-17.

Douglas, R.H., Eva, J. & Guttridge, N. (1988). Size constancy in goldfish (*Carassius auratus*). *Behav Brain Res*, 30 (1), 37-42.

Dücker, G. (1966). Untersuchungen über geometrisch-optische Täuschungen bei Wirbeltieren. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 23 (4), 452-496.

Dudel, J., Menzel, R. & Schmidt, R.F. (2001). Neurowissenschaft. Vom Molekül zur Kognition. Berlin: Springer.

Eagleman, D.M. (2001). Visual illusions and neurobiology. *Nat Rev Neurosci*, 2 (12), 920-926.

Eijkman, E.G., Jongsma, H.J. & Vincent, J. (1981). Two-dimensional filtering, oriented line detectors, and figural aspects as determinants of visual illusions. *Percept Psychophys*, 29 (4), 352-358.

Ffytche, D.H. & Zeki, S. (1996). Brain activity related to the perception of illusory contours. *Neuroimage*, 3 (2), 104-108.

Fischer, P. (1940). Untersuchungen über das Formensehen der Elritze (*Phoxinus laevis*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 4 (2), 219-233.

Fisher, G.H. (1970). An experimental and theoretical appraisal of the perspective and size-constancy theories of illusions. *Q J Exp Psychol*, 22 (4), 631-652.

Frisby, J.P. & Clatworthy, J.L. (1975). Illusory contours: curious cases of simultaneous brightness contrast? *Perception*, 4, 349-357.

Girgus, J.S., Coren, S. & Agdern, M. (1972). The interrelationship between the Ebbinghaus and Delboeuf illusions. *J Exp Psychol*, 95 (2), 453-455.

Glezer, V.D., Leushina, L.I., Nevskaya, A.A. & Prazdnikova, N.V. (1974). Studies on visual pattern recognition in man and animals. *Vision Res*, 14 (7), 555-583.

Goldstein, E.B. (2002). *Wahrnehmungspsychologie*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.

Graeber, R.C., Ebbesson, S.O. & Jane, J.A. (1973). Visual discrimination in sharks without optic tectum. *Science*, 180 (84), 413-415.

Gregory, R.L. (1972). Cognitive contours. *Nature*, 238 (5358), 51-52.

Gregory, R.L. (1977). Vision with isoluminant colour contrast: 1.A projection technique and observations. *Perception*, 6 (1), 113-119.

Gregory, R.L. (2001). Auge und Gehirn. Psychologie des Sehens. *Science Sachbuch*. Reinbek: Rowohlt Verlag.

Grosov, D.H., Shapley, R.M. & Hawken, M.J. (1993). Macaque V1 neurons can signal 'illusory' contours. *Nature*, 365 (6446), 550-552.

Halpern, D.F. (1981). The determinants of illusory-contour perception. *Perception*, 10 (2), 199-213.

Harosi, F.I. & Hashimoto, Y. (1983). Ultraviolet visual pigment in a vertebrate: a tetrachromatic cone system in the dace. *Science*, 222 (4627), 1021-1023.

Herter, K. (1929). Dressurversuche an Fischen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 10, 688-711.

Herter, K. (1953). Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Berlin: Akademie Verlag.

Hervey, G.F., & Hems, J. (1981). The Goldfish. London / Boston: Faber and Faber.

Horridge, A., Zhang, S. & O'Carroll, D. (1992). Insect perception of illusory contours. *Phil. Trans. Royal Society London B*, 337, 59-64.

Lee, T.S. & Nguyen, M. (2001). Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 98 (4), 1907-1911.

Li, C.Y., & Guo, K. (1995). Measurements of geometric illusions, illusory contours and stereo-depth at luminance and colour contrast. *Vision Res*, 35 (12), 1713-1720.

Mallot, H.A. (2000). Sehen und die Verarbeitung visueller Information. Eine Einführung. *Computational Intelligence*. Braunschweig: Friedr. Vieweg & Sohn Verlag.

Massaro, D.W., & Anderson, N.H. (1971). Judgmental model of the Ebbinghaus illusion. *J Exp Psychol*, 89 (1), 147-151.

Meesters, A. (1940). Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 4, 84-148.

Mendola, J.D., Dale, A.M., Fischl, B., Liu, A.K. & Tootell, R.B. (1999). The representation of illusory and real contours in human cortical visual areas revealed by functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci*, 19 (19), 8560-8572.

Müller-Lyer, F.C. (1896). Zur Lehre von den optischen Täuschungen. Über Kontrast und Konfluxion. *Zeitschrift für Psychologie*, 9, 1-16.

Neumeyer, C. (1992). Tetrachromatic color vision in goldfish: evidence from color mixture experiments. *Journal of comparative Physiology A*, 171, 639-649.

Neumeyer, C. (2003). Wavelength dependence of visual acuity in goldfish. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 189 (11), 811-821.

Neumeyer, C., Wietsma, J.J. & Spekreijse, H. (1991). Separate processing of "color" and "brightness" in goldfish. *Vision Res*, 31 (3), 537-549.

Nicholls, J.G., Martin, A.R., & Wallace, B.G. (1995). Vom Neuron zum Gehirn. Zum Verständnis der zellulären und molekularen Funktionen des Nervensystems. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.

Nieder, A. (2002). Seeing more than meets the eye: processing of illusory contours in animals. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 188 (4), 249-260.

Nieder, A. & Wagner, H. (1999). Perception and neuronal coding of subjective contours in the owl. *Nat Neurosci*, 2 (7), 660-663.

Nieder, A. & Wagner, H. (2001). Hierarchical processing of horizontal disparity information in the visual forebrain of behaving owls. *J Neurosci*, 21 (12), 4514-4522.

Northmore, D., Volkmann, F.C. & Yager, D. (1978). Vision in Fishes: Color and Pattern. In: D.I. Mostofsky (Ed.) *Behaviour of fish and other aquatic animals*. New York: Academic Press.

Ohtani, Y., Okamura, S., Shibasaki, T., Arakawa, A., Yoshida, Y., Toyama, K. & Ejima, Y. (2002). Magnetic responses of human visual cortex to illusory contours. *Neurosci Lett*, 321 (3), 173-176.

Palacios, A.G., Varela, F.J., Srivastava, R. & Goldsmith, T.H. (1998). Spectral sensitivity of cones in the goldfish, *Carassius auratus*. *Vision Res*, 38 (14), 2135-2146.

Paradiso, M.A., Shimojo, S. & Nakayama, K. (1989). Subjective contours, tilt aftereffects, and visual cortical organization. *Vision Res*, 29 (9), 1205-1213.

Peterhans, E. & von der Heydt, R. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. II. Contours bridging gaps. *J Neurosci*, 9 (5), 1749-1763.

Peterhans, E. & von der Heydt, R. (1991). Subjective contours--bridging the gap between psychophysics and physiology. *Trends Neurosci*, 14 (3), 112-119.

Peterhans, E. & von der Heydt, R. (1993). Functional organization of area V2 in the alert macaque. *Eur J Neurosci*, 5 (5), 509-524.

Petry, S. & Meyer, G.E. (1987). *The Perception of Illusory Contours*. New York: Springer Verlag.

Prinzmetal, W., Shimamura, A.P. & Mikolinski, M. (2001). The Ponzo illusion and the perception of orientation. *Percept Psychophys*, 63 (1), 99-114.

Ramsden, B.M., Hung, C.P. & Roe, A.W. (2001). Real and illusory contour processing in area V1 of the primate: a cortical balancing act. *Cereb Cortex*, 11 (7), 648-665.

Rock, I. & Anson, R. (1979). Illusory contours as the solution to a problem. *Perception*, 8 (6), 665-681.

Rogers-Ramachandran, D.C. & Ramachandran, V.S. (1998). Psychophysical evidence for boundary and surface systems in human vision. *Vision Res*, 38 (1), 71-77.

Sajovic, P. & Levinthal, C. (1982a). Visual cells of zebrafish optic tectum: mapping with small spots. *Neuroscience*, 7 (10), 2407-2426.

Sajovic, P. & Levinthal, C. (1982b). Visual response properties of zebrafish tectal cells. *Neuroscience*, 7 (10), 2427-2440.

Schaerer, S. & Neumeier, C. (1996). Motion detection in goldfish investigated with the optomotor response is "color blind". *Vision Res*, 36 (24), 4025-4034.

Schaller, A. (1926). Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an Wasserkäfern und Fischen. *Zeitschrift für vergleichende Psychologie*, 4, 370-464.

Schulte, A. (1957). Transfer- und Transpositionsversuche mit monokular dressierten Fischen. *Zeitschrift für vergleichende Psychologie*, 39, 432-476.

Schumann, F. (1900). Beiträge zur Analyse der Gesichtswahrnehmungen. *Zeitschrift für Psychologie*, 23, 1-32.

Seghier, M., Dojat, M., Delon-Martin, C., Rubin, C., Warnking, J., Segebarth, C. & Bullier, J. (2000). Moving illusory contours activate primary visual cortex: an fMRI study. *Cereb Cortex*, 10 (7), 663-670.

Shepherd, G.M. (1993). *Neurobiologie*. Berlin: Springer Verlag.

Soriano, M., Spillmann, L. & Bach, M. (1996). The Abutting Grating Illusion. *Vision Res*, 36 (1), 109-116.

Spillmann, L. & Werner, J.S. (1990). *Visuell Perception. The Neurophysiological Foundations*. San Diego: Academic Press.

Stell, W.K. & Harosi, F.I. (1976). Cone structure and visual pigment content in the retina of the goldfish. *Vision Res*, 16 (6), 647-657.

Sutherland, N.S. (1961). *The Methods And Findings Of Experiments On The Visual Discrimination Of Shape By Animals*. Cambridge.

Tausch, R. (1954). Optical illusions as artificial effects of size and shape figuration in natural spatial perception. *Psychol Forsch*, 24 (4), 299-348.

Timney, B. & Keil, K. (1996). Horses are sensitive to pictorial depth cues. *Perception*, 25 (9), 1121-1128.

Vanegas, H. & Ito, H. (1983). Morphological aspects of the teleostean visual system: a review. *Brain Res*, 287 (2), 117-137.

Vogels, R. & Orban, G.A. (1987). Illusory contour orientation discrimination. *Vision Res*, 27 (3), 453-467.

von Campenhausen, C. (1993). *Die Sinne des Menschen*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

von der Heydt, R. & Peterhans, E. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. I. Lines of pattern discontinuity. *J Neurosci*, 9 (5), 1731-1748.

von der Heydt, R., Peterhans, E. & Baumgartner, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses. *Science*, 224 (4654), 1260-1262.

Wagner, H.-J. (1990). Retinal structure of fishes. In: R. Douglas, & M. Djamgoz (Eds.), *The visual system of fish*. London: Chapman & Hall.

Warren, R.M. & Bashford, J.A. (1977). Muller-Lyer illusions: their origin in processes facilitating object recognition. *Perception*, 6 (6), 615-626.

Wyzisk, K. (2002). Versuche zum Formensehen des Goldfisches. Diplomarbeit / Mainz

Yeo, C.H. & Savage, G.E. (1975). The tectal commissure and interocular transfer of a shape discrimination in the goldfish. *Exp Neurol*, 49 (1 Pt 1), 291-298.