

Untersuchungen zum
Sehen von bewegten Objekten
beim
Goldfisch (*Carassius auratus*)

Dissertation

zur Erlangung des Grades
„Doktor der Naturwissenschaften“
am Fachbereich Biologie der
Johannes-Gutenberg-Universität
in Mainz

vorgelegt von

Martin Gehres

geboren in Saarbrücken

Mainz, März 2007

Tag der mündlichen Prüfung: 12. Juni 2007

Meinen Eltern

1	Einleitung.....	3
1.1	Sehen.....	4
1.2	Verhaltensexperimente	5
1.3	Der Goldfisch als Versuchstier	7
1.4	Das visuelle System von Goldfischen	8
1.5	Ein Modell zur neuronalen Verarbeitung von Bewegung	10
1.6	Bewegungssehen beim Goldfisch.....	11
1.7	Fragestellung der Arbeit	11
2	Material und Methode	13
2.1	Versuchstiere und Haltung.....	13
2.2	Versuchsaufbau.....	14
2.3	Bestimmung der spektralen Leuchtdichteverteilung des Flachbildschirms.....	16
2.4	Versuchsdurchführung.....	20
3	Ergebnisse.....	22
3.1	Erste Dressur: schwarzer bewegter Punkt gegen schwarzen unbewegten Punkt	22
3.2	Zweite Dressur: schwarzer bewegter Punkt gegen weißen Hintergrund.....	24
3.3	Transferversuche.....	26
3.4	Generalisierung	33
3.5	Dritte Dressur.....	38
3.6	Transferversuche mit Fisch Nr. 3	40
3.7	Modifizierung der Dritten Dressur	42
3.8	Kontrast-Test	46
3.9	Umdressur auf Rot-Grünes-Muster	49
3.10	Transferversuche: Rot-Grün	52
3.11	Kontrolltest: Rot-Grün.....	55
3.12	Umdressur auf Blau-Grün-Muster	57
3.13	Transferversuch: Blau-Grün	59

4	Diskussion	61
4.1	Ermittlung der geeigneten Dressurmethode	61
	Erste Dressur und zweite Dressur	61
	Dritte Dressur	63
	Transferversuche mit Fisch Nr. 3	64
	Dressur auf das schwarz-weiße Zufallspunktmuster	66
	Zusammenfassung der Vorversuche	66
4.2	Hauptversuche	67
	Kontrasttest	67
	Umdressur auf farbige Muster	68
	Transferversuche: Rot-Grün	69
	Berechnung der Zapfenerregung nach Palacios	69
	Kontrolltest: Rot-Grün	71
	Transferversuche: Blau-Grün	72
4.3	Zusammenfassung der Hauptversuche	73
4.4	Vorteil der „Farbenblindheit“ des Bewegungssehens	73
4.5	Gibt es mehrere Systeme zur Bewegungswahrnehmung?	74
4.6	Vergleich mit dem Menschen	75
4.7	Maschinelles Sehen	77
4.8	Vergleich: „Maschine – Natur“	78
5	Zusammenfassung	79
6	Literaturverzeichnis	80
7	Anhang	87
7.1	Spektrale Leuchtdichtevertelung des Flachbildschirms (Rohdaten)	87
7.2	Computerprogramme der ersten Dressuren	87
7.3	Powerpointpräsentationen der Kontrolltests	87
7.4	Spektrale Empfindlichkeit der L-, M- und S-Zapfen	87
7.5	Berechnungen der Erregungsverhältnisse der Zapfen	87

1 Einleitung

Das Gehirn der Vertebraten ist das höchst entwickelte und komplexeste Organ, das die Natur hervorgebracht hat. Diese Komplexität beruht dabei auf der ungeheuren Verschaltungsvielfalt der einzelnen Bausteine, der Nervenzellen. Obwohl einerseits kaum ein anderer Zelltyp funktionell so bekannt ist wie die Nervenzelle, ist andererseits das Gehirn als Ganzes noch immer das am wenigsten verstandene Organ des Körpers.

Nicht nur Neurobiologen, Mediziner und Psychologen beschäftigen sich intensiv damit, die Arbeitsweise des Gehirns aufzuklären, auch andere Forschungsdisziplinen, wie die Künstliche Intelligenz, die Informatik, die Robotik, die Kybernetik, die Kognitionswissenschaften und auch die Linguistik versuchen durch verstärkte Forschungsarbeit ein tieferes Verständnis über die Hirnfunktionen zu erhalten. Es ist daher auch nicht verwunderlich, dass in den letzten Jahren die Grenzen zwischen diesen unterschiedlichen Bereichen immer mehr verwischen und sich auch vermehrt interdisziplinäre Arbeitsgruppen bilden, um gemeinschaftlich an diese Aufgabe heranzugehen.

Durch Grundlagenforschung sind bereits eine Vielfalt von Methoden, Verfahren und Systemen entstanden, die die Übertragung perzeptiver, kognitiver und aktorischer Leistungen, wie sie bei einfachen Lebewesen beobachtet werden können, auf mechanische oder elektronische Systeme zum Ziel haben. Künstliche Neuronale Netze sind dabei ein probates Werkzeug aus der Neuroinformatik. Im Gegensatz zu den klassischen Algorithmen (Berechnungsvorschriften) der Informatik gibt es in ihnen keine expliziten Repräsentationen, vielmehr ist das Wissen über die Zuordnungen in der Verbindungsstruktur und den Gewichtungen der Verschaltung in indirekter Weise kodiert. Somit bilden die künstlichen neuronalen Netze die Nervenzellverschaltung im Gehirn - die natürlichen neuronalen Netze - nach und haben genau wie diese den Vorteil der Lernfähigkeit (Russel & Norvig, 2003).

Die Aufklärung der Funktions- und Arbeitsweise des visuellen Systems bei Wirbeltieren ist von höchstem Interesse, da man basierend auf diesem Wissen „Computersehen“ mit allen Aspekten der natürlichen Bildverarbeitung emulieren könnte (z.B. zur Gesichtserkennung für Sicherheitssysteme oder auch für

autonome Systeme, die sich in einer unbekanntem Umgebung orientieren und adäquat reagieren müssen, wie beispielsweise der Mars Pathfinder der NASA). Die Ergebnisse können auch für optimale Arbeitsplatzgestaltung verwendet werden (Flugzeugcockpit, Armaturenbrett im Auto, Bedienpulte in sicherheitsrelevanten Anlagen, wie zum Beispiel Kraftwerke).

Dieses verstärkte Interesse an der Informationsverarbeitung im Gehirn zeigt sich auch darin, dass 2000 vom damaligen Ministerpräsident Wolfgang Clement (NRW) die „Dekade der Neurowissenschaften“ ausgerufen wurde, um das vielseitige und auch gesellschaftlich relevante Thema wirksam an die Öffentlichkeit zu vermitteln.

1.1 Sehen

Der optische Sinn spielt für die Orientierung der Tiere in ihrer Umwelt, für die Nahrungssuche, die Partnerwahl und das Erkennen von Feinden eine bedeutende Rolle. Die Leistungen des visuellen Systems von Wirbeltieren gehen über das einfache Erkennen von Lichtintensitäten hinaus und lassen sich in mehrere Aspekte unterteilen: Farbsehen, Formsehen, Bewegungssehen und Wahrnehmung räumlicher Tiefe.

Eine grundsätzliche und herausragende Eigenschaft von visuellen Systemen ist die Fähigkeit der Bewegungswahrnehmung. Zwar gibt es Tiere, die kein Farbsehen oder kein ausgeprägtes binokulares Sehen besitzen, aber es wurden bisher noch keine Tiere mit optischem Sinn gefunden, denen ein Mechanismus zur Wahrnehmung und Verarbeitung von Bewegung fehlt (Nakayama, 1985).

Viele lebensnotwendige Verhaltensweisen von Tieren werden durch die Wahrnehmung von Bewegung gesteuert. Es können sowohl bewegte Objekte erkannt und verfolgt, als auch Eigenbewegungen wahrgenommen werden. Durch relative Verschiebung von zusammengehörigen Strukturen gegen den Hintergrund können Konturen und Formen erkannt und von ihrer Umgebung abgegrenzt werden. Bei Eigenbewegungen kann die Entfernung von Objekten abgeschätzt werden (Bewegungsparallaxe), da sich die Bilder naher Objekte schneller über die Retina bewegen als die entfernter Objekte (von Campenhausen, 1993). Die Bewegungswahrnehmung kann somit auch die dritte Dimension bei

Tieren erschließen, die kein oder nur ein geringes stereoskopisches Sehen besitzen.

Für die Reaktion auf eine Bewegungswahrnehmung ist es wichtig, ob ein einzelnes Objekt seine Position vor einem stabilen Hintergrund verändert (Kleinfeld-Reiz) oder ob sich die gesamte sichtbare Umgebung bewegt (Großfeld-Reiz) (Reichardt, 1986). So wurde bei Fliegen (*Musca domestica*) gezeigt, dass durch Reizung mit einem Großfeld-Stimulus eine Kompensation der Bildverschiebung durch eine Körperbewegung ausgelöst wird (optomotorische Folgeaktion), während ein Kleinfeld-Stimulus die Erkennung, Fixierung und Verfolgung kleiner bewegter Objekte vermittelt (Egelhaaf *et al.*, 1988). Beim Menschen signalisiert die Bewegung des kompletten Gesichtsfeldes die eigene Fortbewegung oder die Bewegung des Kopfes. Dagegen vermitteln lokale Bewegungen die Bewegung von Objekten, wie andere Personen, Tieren oder auch eigene Körpergliedmaßen (Goldstein, 2002).

Der Stimulus muss nicht immer eine „echte“ Bewegung sein (räumliche Verschiebung in Abhängigkeit von der Zeit). Auch nacheinander aufleuchtende Lichtpunkte, die einen bestimmten räumlichen Abstand voneinander haben, können den Eindruck einer Bewegung hervorrufen (z.B. Computer-Monitor).

Diese Scheinbewegungen werden auch als “Phi-Phänomen” bezeichnet. Die Tatsache, dass sich echte Bewegung und entgegengesetzt verlaufende Scheinbewegung gegenseitig aufheben (Gregory & Harris, 1984) spricht dafür, dass beide dem gleichen neuronalen Mechanismus unterliegen.

1.2 Verhaltensexperimente

Zur Untersuchung neuronaler Mechanismen gibt es verschiedene Möglichkeiten, die sowohl gewisse Vorteile als auch Nachteile haben. So erreicht man zwar bei der Durchführung elektrophysiologischer Experimente eine gute zeitliche Auflösung, es wird jedoch nur die Aktivität eines oder einiger weniger Neurone bestimmt. Dagegen haben bildgebende Verfahren wie PET (Positronen-Emissions-Tomografie) oder MRT (Magnet-Resonanz-Tomografie) durch Messung des Energiebedarfs von Hirnregionen eine gute räumliche Auflösung, bis in den Millimeterbereich, zeitlich gesehen hinken sie aber den Vorgängen um Sekunden

hinterher. Die klassische Elektroenzephalografie (EEG) dagegen misst die elektrische Aktivität von Nervenzellverbänden fast in Echtzeit, gibt aber nicht genau Aufschluss über den Ort des Geschehens. Mit diesen genannten Möglichkeiten ist es äußerst schwierig, die Ergebnisse auf ein ganzes System der Wahrnehmung zu übertragen.

Demgegenüber bieten Verhaltensversuche den Vorteil, dass das Versuchstier immer als Ganzes gesehen wird und man Kenntnis über die Leistung des Gesamtsystems erhält. Dadurch sind Verhaltensexperimente sehr spezifisch und sensitiv (Brockerhoff *et al.*, 1995).

„... wenn man einen lebenden Organismus auseinander nimmt, indem man seine verschiedenen Teile isoliert, tut man das nur zu Erleichterung der experimentellen Analyse und keineswegs, um sie getrennt zu verstehen. In der Tat, will man einer physiologischen Eigenschaft ihren Wert und ihre wirkliche Bedeutung zumessen, muss man sie immer auf das Ganze beziehen und darf endgültige Schlussfolgerungen nur im Zusammenhang mit ihren Wirkungen auf das Ganze ziehen.“ - Claude Bernard¹ (Introduction à l'étude de la médecine expérimentale, Paris 1865)²

Um das visuelle System in Verhaltensexperimenten zu untersuchen, gibt es verschiedene Ansätze. Zum einen können Verhaltensreaktionen ausgenutzt werden, die spontan ohne Dressur bei den Versuchstieren ausgelöst werden (Schreckreaktion, Phototaxis, Fluchtreaktion, optokinetische Reaktion, optomotorische Folgereaktion). Zum anderen können Dressurexperimente durchgeführt werden, bei denen das Versuchstier vor dem eigentlichen Versuch trainiert werden muss

¹ (* 12. Juli 1813 in Frankreich; † 10. Februar 1878) war ein französischer Physiologe. Er entdeckte die Funktion von Bauchspeicheldrüse und Leber bei Verdauungsvorgängen. Als erster beschrieb er die Bedeutung des *Milieu intérieur* für die Aufrechterhaltung des Lebens und war damit einer der ersten Protagonisten der Homöostase.

² Aus: Taschenatlas der Physiologie, Stefan Silbernagl und Agamemnon Despopoulos, 5. komplett überarbeitete Ausgabe, Thieme Verlag Stuttgart, 2001

(operante Konditionierung). Welche Methode zum Einsatz kommt, hängt von der Fragestellung der Untersuchung und dem Versuchstier ab.

1.3 Der Goldfisch als Versuchstier

Seit mehr als einhundert Jahren wird das Sehsystem des Goldfisches und anderer Karpfenfische untersucht. Nachdem Cayal³ (Rodieck, 1973) zuerst die Retina von Vögeln studierte (1888) und anschließend diese Ergebnisse mit denen der Retina von Amphibien, Reptilien und Säugetieren (1891) verglich, untersuchte er 1892 den Aufbau der Retina von Knochenfischen. Karl von Frisch analysierte 1912 als erster mittels Dressurexperimenten die Leistungen des visuellen Systems von Fischen.

Beim Goldfisch (*Carassius auratus*) handelt es sich um einen Vertreter aus der Familie der Karpfenfische (Cypriniformes) und stellt eine Zuchtform der ostchinesischen Silberkarausche dar, deren Zucht etwa ab dem Jahr 1000 in China stattfand. Die Wildform *Chi-yü* ist grau gefärbt und wird in China und Japan als Speisefisch genutzt (Hervey & Hems, 1981).

Goldfische zeigen viele angeborene Verhaltensweisen, die zu Untersuchungen von Sehleistungen herangezogen werden können, wie z.B. den Licht-Rückenreflex oder phototaktisches Verhalten, Augenfolgebewegungen (Nystagmen) und optomotorische Reaktionen. Für Untersuchungen des Bewegungssehens sind Goldfische besonders gut geeignet. Im Gegensatz zu am Boden lebenden Fischen, die direkten Kontakt mit dem Boden haben, schwimmen Goldfische frei im Wasser und orientieren sich überwiegend optisch in ihrer Umgebung. Daher kann ihr Verhalten mit optischen Reizen beeinflusst werden.

Die Retina der Goldfische ist der des Menschen in vielerlei Hinsicht ähnlich. Es können zudem an der Netzhaut von Goldfischen Vorgänge beobachtet werden, die bei höheren Wirbeltieren erst in höheren Hirnarealen ablaufen und dadurch für Untersuchungen schwerer zugänglich sind, wie zum Beispiel Doppelgegenfarbzellen, die bei Fischen bereits auf der Ebene der retinalen Bipolarzel-

³ **Santiago Ramón y Cayal** (* 1. Mai 1852 in Petilla de Aragón (Navarra, Spanien); † 18. Oktober 1934 in Madrid) war ein spanischer Mediziner und erhielt den Nobelpreis für Medizin 1906 gemeinsam mit dem Italiener Camillo Golgi.

len zu finden sind, bei den Primaten aber erst in der Großhirnrinde (Douglas & Djamgoz, 1990). Die Retina der Goldfische ist anatomisch, elektrophysiologisch und histochemisch eingehend untersucht worden, weswegen man Ergebnisse aus Verhaltensexperimenten unmittelbar mit diesem Wissen vergleichen kann. Außerdem sind Goldfische einfach in der Haltung, da sie recht anspruchslos und ruhige Tiere sind, die zudem leicht und kostengünstig zu beschaffen sind und sich sehr einfach dressieren lassen. Diese Dinge sprechen dafür, den Goldfisch auch weiterhin als Versuchstier für Verhaltensexperimente zum visuellen System bei Vertebraten zu verwenden.

1.4 Das visuelle System von Goldfischen

Alle bekannten farbentüchtigen Organismen besitzen mindestens zwei verschiedene Photorezeptoren mit unterschiedlicher spektraler Empfindlichkeit, deren Absorptionsspektren sich teilweise überlappen müssen. Das Absorptionsspektrum eines Photorezeptors beschreibt die Wahrscheinlichkeit, mit der ein Lichtquant einer bestimmten Wellenlänge absorbiert wird. Durch die Absorption eines Lichtquants wird der Photorezeptor erregt, wobei die Erregung nur abhängig von der Anzahl der absorbierten Lichtquanten ist und nicht von der Energie des Lichtquants. Die Information über die Wellenlänge geht damit verloren („Univarianzprinzip“). Somit stellt ein Photorezeptor nichts anderes als einen Lichtquantenzähler dar (Rushton, 1972). Durch den Vergleich der Erregungsverhältnisse der Photorezeptortypen kann nun das Gehirn die Codierung von Farbinformation vornehmen.

Es kommen zwei Arten von Photorezeptoren bei Wirbeltieren vor, deren Funktionen sich nach der Duplizitätstheorie unterscheiden (von Campenhausen, 1993): Die „farbentüchtigen“ Zapfen (photopisches Sehen) mit dem höheren räumlichen Auflösungsvermögen und die lichtempfindlicheren, aber „farbenblinden“ Stäbchen (skotopisches Sehen).

Goldfische besitzen ein tetrachromatisches Farbsehen (Neumeier, 1992). Die Maxima der Absorptionsspektren der vier Zapfentypen liegen bei 356 nm, 447 nm, 537 nm und 623 nm (Bowmaker *et al.*, 1991; Palacios *et al.*, 1998).

Der Goldfisch besitzt ein typisches Wirbeltierauge mit invers aufgebauter

Retina. Die Linse ist 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 hin durch das Pigmentepithel begrenzt. Die Pigmentepithelzellen absorbieren Licht und vermindern dadurch eventuell auftretendes Streulicht. Zudem spielen sie bei der Adaptation eine Rolle (Retinomotorik) Daran schließen sich zum Inneren des Auges hin die Photorezeptoren an. Deren Somata liegen in der äußeren nukleären Schicht. Anschließend folgt die äußere plexiforme Schicht. In ihr treten die Photorezeptoren über Synapsen mit den Bipolar- und Horizontalzellen in Kontakt. 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 Ganglienzellen in Kontakt. Abschließend erscheint die Ganglienzellschicht mit den Somata der Ganglienzellen.

Die Erregung der Photorezeptoren wird über die Bipolarzellen zu den Ganglienzellen weitergeleitet. Zusätzlich gibt es Quervernetzungen zwischen den Photorezeptoren und den Bipolarzellen über die Horizontalzellen. Außerdem bestehen Kontakte zwischen den Ganglienzellen über die Amakrinzellen. Die Axone der Ganglienzellen bilden schließlich den optischen Nerv (*Nervus opticus*). Bei den Knochenfischen kreuzen sich die Sehbahnen der beiden Augen im *Chiasma opticum* vollständig.

Der Goldfisch besitzt ein fünfteiliges Wirbeltiergehirn. Dieses besteht aus dem Telencephalon (Vorderhirn) mit dem *Tractus olfactorius* und dem *Bulbus olfactorius*, dem Diencephalon (Zwischenhirn), dem Mesencephalon (Mittelhirn), dem Metencephalon (Hinterhirn) mit dem Cerebellum (Kleinhirn) und dem Myelencephalon (Nachhirn). Das *Tectum opticum* befindet sich im Mesencephalon und dient der Verarbeitung visueller Reize. Dort endet auch der *Nervus opticus*. Das *Tectum opticum* ist retinotop organisiert.

1.5 Ein Modell zur neuronalen Verarbeitung von Bewegung

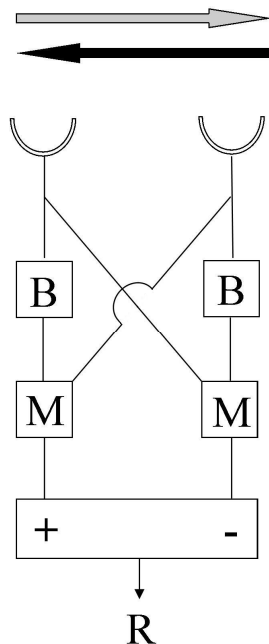


Abbildung 1:

Detektor-Modell für die visuelle Bewegungsregistrierung nach Reichardt. Die Differenz aus beiden Kanälen bildet die Ausgangsgröße R des Bewegungsdetektors. Das Bewegungssignal R hängt von der Geschwindigkeit ab und ändert bei Umkehrung der Bewegungsrichtung das Vorzeichen. Die Kästen (B) sorgen für eine Verzögerung der Erregung um einen festen Betrag und in den Kästen M findet eine multiplikative Verrechnung der beiden Eingänge statt (nach von Campenhausen: „Die Sinne des Menschen“).

Ein einfaches Modell für die Verarbeitung von Bewegungsreizen ist 1956 von Hassenstein und Reichardt aufgestellt worden (Reichardt, 1957, 1986, 1987). Hassenstein verwendete zur Analyse der optischen Bewegungswahrnehmung beim Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis* bewegte Streifenmuster und entwickelte zusammen mit Reichardt das auf Autokorrelation basierende Detektor-Modell. Nach diesem Modell werden die Eingänge zweier benachbarter Kanäle miteinander so verglichen, dass das verzögerte Signal des einen Kanals mit dem unverzögerten Signal des anderen Kanals multipliziert wird (Abbildung 1). Die Differenz aus den beiden Eingängen ist die Ausgangsgröße des Bewegungsdetektors. Mit diesem Detektor kann nun nicht nur die Richtung der Bewegung, sondern auch deren Geschwindigkeit bestimmt werden. Die Ausgangsgröße hängt vom Kontrast und der Beleuchtungsstärke des bewegten Musters ab, je größer der Kontrast, desto deutlicher wird die Bewegung wahrgenommen (von Campenhausen, 1993). Die Standard-Modelle zur Detektion von Bewegung basieren auf Autokorrelation, Fourier-Analyse und Detektion von Gradienten (Taub *et al.*, 1997).

1.6 Bewegungssehen beim Goldfisch

Beim Goldfisch wurde bereits das skotopische und photopische Aktionsspektrum der optomotorischen Folgereaktion sowie die Abhängigkeit der Bewegungsdetektion von der farblichen Zusammensetzung des Reizmusters untersucht, um herauszufinden, welche der vier Zapfentypen an der Bewegungsdetektion beteiligt sind (Schaerer & Neumeier, 1996). Es zeigte sich, dass das Aktionsspektrum nur ein einziges Maximum im langwelligen Bereich (zwischen 620nm und 660nm) besaß. Ein Vergleich mit den spektralen Empfindlichkeitsfunktionen der vier Zapfentypen ließ vermuten, dass die Information für die Bewegungswahrnehmung von den L-Zapfen vermittelt wird. Dies bestätigten die Ergebnisse der Messungen mit rot-grünem Streifenmuster, bei dem bei einer bestimmten Einstellung der beiden monochromatischen Lichter die Folgereaktion ausblieb. Der Goldfisch konnte offenbar die Bewegung des Streifenmusters nicht mehr wahrnehmen. Bei Berechnung der Erregungswerte der M- und L-Zapfen zeigte sich, dass bei dieser Einstellung die L-Zapfen von dem abgestrahlten Licht der roten und grünen Pappstreifen gleich stark erregt werden. Die L-Zapfen waren somit nicht moduliert. Der Goldfisch kann diese Art von Bewegung nur aufgrund von Helligkeitsunterschieden bestimmen und nicht aufgrund unterschiedlicher chromatischer Komponenten. Daher kann man sagen, dass das Bewegungssehen einer Ganzfeldbewegung beim Goldfisch „farbenblind“ ist, weil hierfür nur ein Zapfentyp und zwar die L-Zapfen verantwortlich sind.

Auch Untersuchungen bei Bienen, dem Krallenfrosch und dem Zebra-
bärbling zum Bewegungssehen ergaben, dass der langwelligste Photorezeptortyp bei der Bewegungsdetektion dominiert (Cronly-Dillon & Muntz, 1965; Kaiser & Liske, 1974; Krauss & Neumeier, 2003).

1.7 Fragestellung der Arbeit

Bisher basieren Erkenntnisse des Bewegungssehens beim Goldfisch auf Untersuchungen, die mit Hilfe der optomotorischen Folgereaktion durchgeführt wurden. Dabei wird die ganze sichtbare Umgebung des Goldfischs in Bewegung versetzt und die Reaktion des Tieres untersucht. Dies stellt aber nur einen Teil der Möglichkeiten des Goldfischs dar, Bewegung zu perzipieren. Goldfische

sind auch in der Lage, die Bewegung eines einzelnen Objektes vor einem ruhenden oder auch bewegten Hintergrund wahrzunehmen, denn sie müssen in der Lage sein, Feinde zu erkennen und gezielt auszuweichen und Futter zu entdecken. Jedoch stellt sich für die Untersuchung des Objektbewegungssehens das Problem, wie man die Reaktionen des Goldfischs eindeutig quantifizieren kann. Dressurexperimente, wie sie bereits für die spektrale Empfindlichkeit, die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit des Goldfischs (Neumeyer, 1984; Neumeyer, 1986) oder auch Versuche zu optischen Täuschungen beim Goldfisch (Wyzisk, 2005) gemacht wurden, scheinen daher angebracht.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es nun, zuerst eine geeignete Methode zu entwickeln, mit der man das Sehen der Bewegung von Objekten beim Goldfisch mit Hilfe von Dressurexperimenten untersuchen kann. Hierbei sollte so vorgegangen werden, dass die Tiere zuerst auf ein bewegtes Objekt gegen ein unbewegtes dressiert werden. Dabei sollte das Objekt schwarz sein und der Hintergrund weiß. Erst danach sollten die Tiere auf ein farbiges Objekt vor einem farbigen Hintergrund umdressiert werden. Hierbei standen die Farbkombinationen rot-grün und blau-grün im Mittelpunkt. Dann sollte durch Variationen der Intensitäten von rot und grün bzw. blau und grün untersucht werden, ob die Goldfisch noch in der Lage sind, das bewegte Objekt vom unbewegten zu unterscheiden. Denn, wenn diese Art von Bewegungssehen genauso farbenblind ist, sollte es eine Kombination von Intensitäten geben, bei denen die Unterscheidungsfähigkeit für ein bewegtes gegen ein unbewegtes Objekt schlechter wird oder gar ganz ausfallen sollte. Damit könnte die Frage, ob auch diese Form des Bewegungssehens beim Goldfisch farbenblind ist, beantwortet werden.

2 Material und Methode

2.1 Versuchstiere und Haltung

Als Versuchstiere dienten zuerst vier Goldfische (*Carassius auratus*), die aus einer örtlichen Zoohandlung bezogen wurden, später wurden weitere Tiere hinzugenommen. Die Fische wurden aus einer größeren Menge erworbener Fische ausgesucht. Dabei wurde darauf geachtet, dass sie annähernd gleich groß waren (9 – 12 cm), um ein etwa gleich großes Nahrungsbedürfnis der Tiere zu gewährleisten und dadurch ein gleichmäßiges Arbeiten zu sichern.

Die Belohnung der Goldfische während der Dressur (positive Konditionierung) und der Tests erfolgte durch eine selbst hergestellte Paste, die aus SERASAN Flockenfutter, Wasser, TRAGANTH (Dickungsmittel der Firma MERCK) und einer Multivitamin-Paste (Multi-Mulsin N) bestand. Die Zutaten wurden mit Hilfe eines handelsüblichen Mixers zu einer homogenen Masse verarbeitet und anschließend für etwa drei Stunden in einen Exsikkator gestellt, um ein Nachlaufen der Paste im Schlauch durch Luft im Futter zu unterbinden. Während der Dressur und der Testphasen wurde nicht zusätzlich gefüttert. In testfreien Zeiten erhielten die Goldfische GOLDYROYAL Granulatfutter der Firma SERA. Die Aquarien waren ohne Pflanzenbewuchs und Kiesbett und nur mit einem TETRA BILLI Schaumstofffilter ausgestattet. Die Wassertemperatur betrug 20-25°C. Ein Wasserwechsel wurde alle zwei Wochen vorgenommen und die Filter einmal wöchentlich gereinigt. Außerdem wurde die Wasserqualität regelmäßig mit eSHA Aqua Quick Test (ESHA PRODUCTION) kontrolliert. Als Raumbeleuchtung dienten weiße Leuchtstoffröhren (Osram L 58 W/11-860 Lumilux Plus Edo Daylight; OSRAM GmbH München), die in einem zwölf Stunden Hell-Dunkel-Rhythmus betrieben wurden. Die Beleuchtungsstärke an der Wasseroberfläche betrug etwa 105 Lux (gemessen mit dem Luxmeter Mavolu-Digital, GOSSEN METRAWATT GmbH, Nürnberg) und wurde während der Versuche beibehalten.

2.2 Versuchsaufbau

Die Aquarien (40 cm x 25 cm x 25 cm) standen parallel zueinander auf einem Holztisch (Abbildung 2). Während der Versuche wurde innen an der Rückseite der Aquarien eine Futterplatte (Abbildung 3 und 4) angebracht. Diese bestand aus grauem PVC und hatte eine Größe von 23 cm x 24 cm. Am unteren Rand der Platte waren zwei runde Aussparungen (\varnothing 5 cm) im Abstand von 5 cm und in Höhe von 4 cm. Vom oberen Rand der Futterplatte bis zur jeweiligen Aussparung verlief mittig eine Nut, in der der PVC-Schlauch zur Futtergabe befestigt wurde. Damit die Tiere nicht über die linke Aussparung die rechte Präsentation sehen konnten und umgekehrt, wurde zusätzlich eine senkrechte Platte zwischen Monitor und Aquarien angebracht (Abbildung 4).

Die Bewegungsreize wurden mit Hilfe eines 17-Zoll-Flachbildschirms (BenQ FP 767) präsentiert. Der Bildschirm war an einen PC (AMD K7 Athlon XP 2000+ 1,8 GHz, 512 MB RAM, Matrox Millenium G550) angeschlossen und konnte über einen zweiten Monitor (Philips 107G) angesteuert werden. Der Flachbildschirm stand in einem Abstand von 5 cm hinter den Aquarien.

Die Bewegungsreize wurden von einem in BORLAND DELPHI 3.0 PROFESSIONAL (BORLAND INTERNATIONAL) selbst entwickelten Programm generiert (Anhang). Im späteren Verlauf wurden die Bilder der unbewegten Kontrolltests mit ADOBE PHOTOSHOP 7.0 (ADOBE SYSTEMS INCORPORATED) erstellt und mit MICROSOFT POWERPOINT 2003 (MICROSOFT COOPERATION) präsentiert.

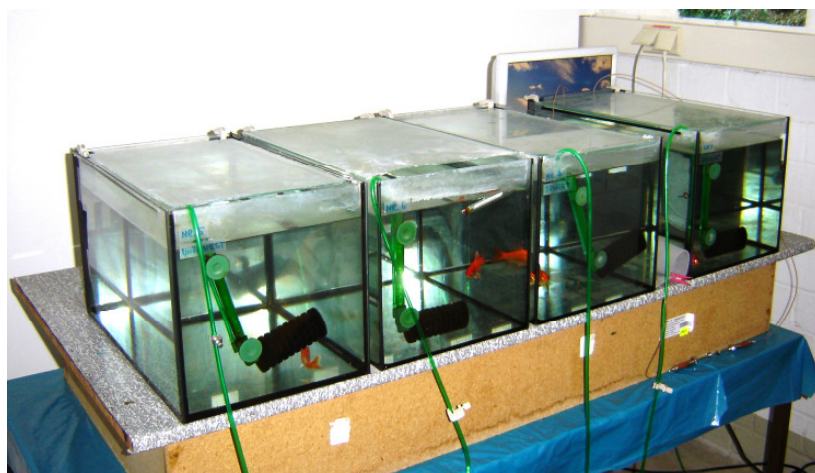


Abbildung 2: Versuchsaufbau

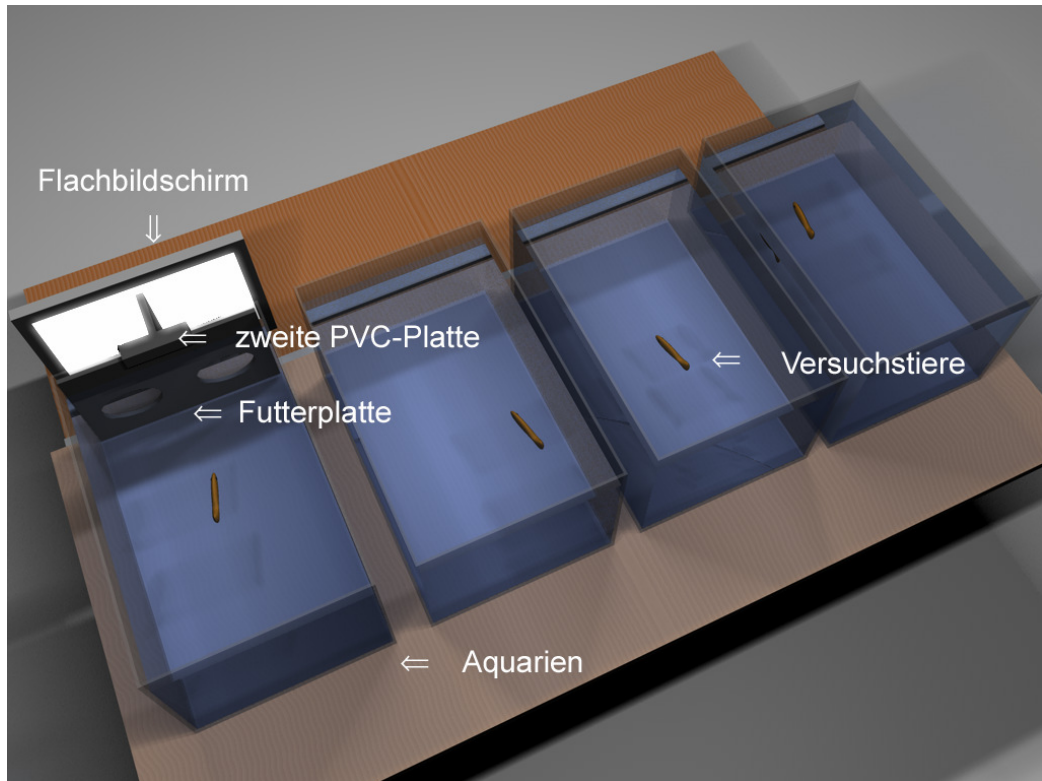


Abbildung 3: Versuchsaufbau Übersicht

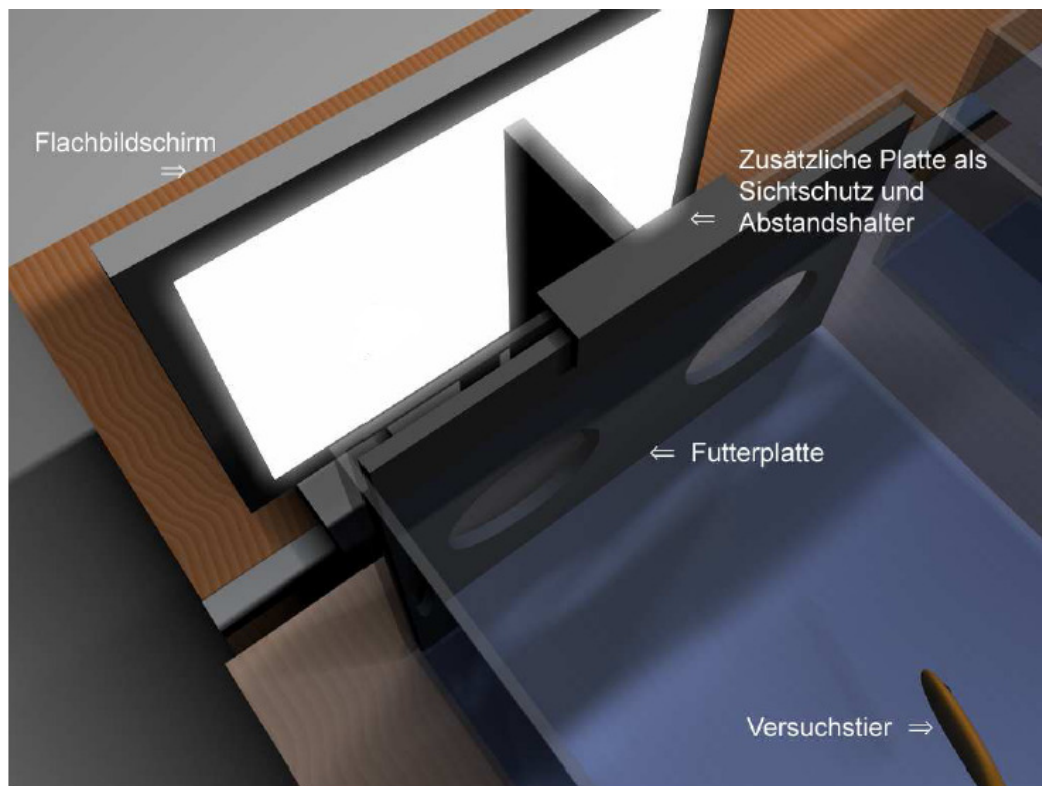


Abbildung 4: Versuchsaufbau Detailansicht

2.3 Bestimmung der spektralen Leuchtdichteverteilung des Flachbildschirms

Ein Flüssigkristallbildschirm (liquid crystal display, LCD) ist ein Bildschirm, bei dem Flüssigkristalle verwendet werden, die die Polarisationsrichtung von Licht beeinflussen.

Ein einfaches Flüssigkristall-Anzeigeelement besteht aus der "Schadt-Helfrich-Zelle"⁴: Die Innenseiten zweier Glasplatten sind mit einer transparenten Elektrodenschicht (Indium-Zinn-Oxidschicht) überzogen, dazwischen befindet sich der Flüssigkristall. Auf der Rückseite befindet sich eine weiße Hintergrundbeleuchtung. Das einfallende Licht wird vor dem Eintritt in die Flüssigkeit durch einen Filter senkrecht polarisiert. Durch die Verdrillung der Molekülflächen folgt eine Drehung der Polarisationsrichtung des Lichts. Dies hat wiederum zur Folge, dass das Licht den gegenübergesetzten Filter passieren kann und die Zelle hell erscheint. Legt man eine elektrische Spannung an die Elektroden an, so tritt unter dem Einfluss des elektrischen Feldes eine Drehung der Moleküle ein. Die Polarisationsrichtung des Lichts bleibt unverändert und damit kann es den zweiten waagrechten Polarisationsfilter nicht mehr passieren.

Die „Schadt-Helfrich-Zelle“ ist ein spannungsgesteuertes Lichtventil. Ein Display kann theoretisch aus beliebig vielen solcher Zellen bestehen. Bei einem TFT-Monitor stellen drei Zellen (Subpixel: rot, grün, blau) zusammen einen Pixel dar.

Zur Darbietung isoluminanter Farben musste zuerst die spektrale Strahlungsdichteverteilung der drei Subpixel des Flachbildschirms mit einem Spektralphotometer (PR 650 Spectrascan Spectra Colorimeter, Photo Research) gemessen werden. Dies geschah mit Referenzbildern erstellt mit MICROSOFT PAINT (MICROSOFT COOPERATION). Insgesamt wurden 93 Bilder in der nativen Auflösung des Flachbildschirms (1024x768 Pixel) generiert, 26 rote, 43 grüne und 24 blaue Bilder in unterschiedlichen Helligkeiten (Abbildung 5). Dabei wurde der Farbton und die Helligkeit mit Hilfe des RGB-Farbsystems festgelegt. Das

⁴ 1971 entdeckten die beiden Physiker M. Schadt und W. Helfrich bei Grundlagenuntersuchungen über Flüssigkristalle in elektrischen Feldern eine Anordnung, die die Funktion eines spannungsgesteuerten Lichtventils hatte. "Voltage-dependent optical activity of a twisted nematic" Applied Physics Letters **18**, 127 (1971)

RGB-Farbsystem ist ein technisches Farbsystem, das bei Fernsehern, Monitoren und Scannern Anwendung findet. Die verschiedenen Farben werden mittels additiver Farbmischung der drei Grundfarben Rot, Grün und Blau gebildet. Die Grundfarben können Werte von 0 bis 255 annehmen. Somit können mit dem RGB-Farbsystem 16.777.216 verschiedene Farben dargestellt werden. Wenn die drei Grundfarben den gleichen Wert haben, wird ein Grauton dargestellt, beginnend bei Schwarz ($R = 0, G = 0, B = 0$) bis zu Weiß ($R = 255, G = 255, B = 255$).

Die Lichtmessung erfolgte unter Versuchsbedingungen, das heißt der Flachbildschirm stand im Abstand von 5 cm vor einem mit Wasser gefüllten Aquarium. Der Lichtleiter des Spektrometers wurde in einer Höhe von 10 cm mit einem Abstand von 5 cm zur monitorseitigen Aquarienwand im Aquarium mit einem Stativ fixiert. Die Lichtmessung fand in einem abgedunkelten Raum statt. Gemessen wurde in 1 nm Schritten im Bereich von 300 bis 780 nm. Die bei der Messung erhaltene Strahlstärke in W/sr musste anschließend noch in Anzahl der Lichtquanten/cm²s (Anhang) umgerechnet werden.

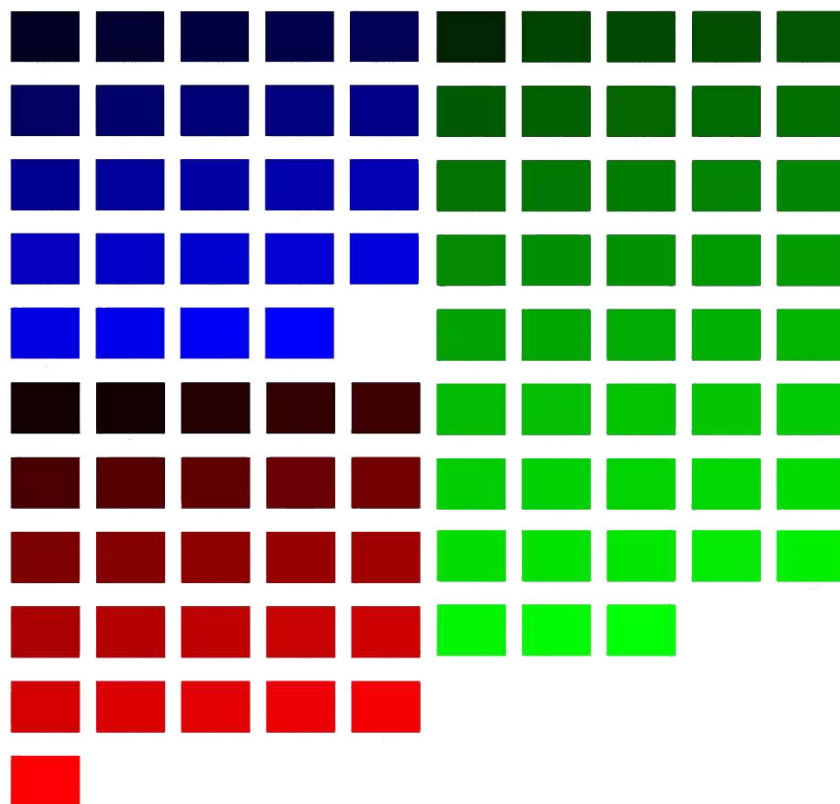


Abbildung 5: Zur Bestimmung der spektralen Leuchtdichteverteilung des Flachbildschirms verwendete Helligkeiten in den Grundfarben rot, grün und blau

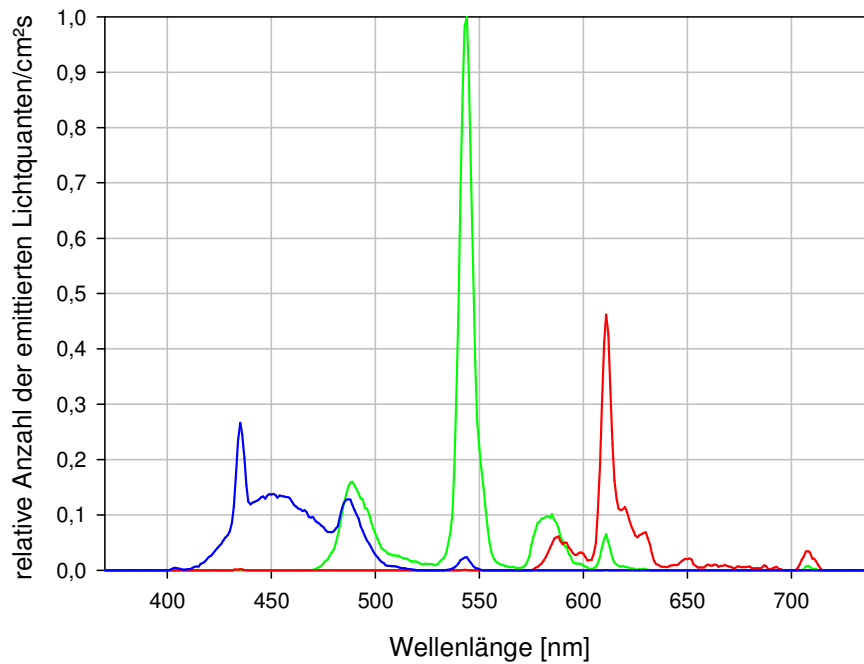


Abbildung 6: Relative Anzahl der emittierten Lichtquanten der drei Subpixel (rot, grün und blau) gemessen im Bereich von 300 nm bis 780 nm

In Abbildung 6 wird exemplarisch nur jeweils ein aufgenommenes Spektrum der höchsten Intensität von rot, grün und blau gezeigt. Zu erkennen ist, dass die blauen Subpixel sehr breitbandig im Bereich von 410 nm bis 510 nm emittieren. Die grünen Subpixel besitzen ein schmalbandiges Maximum bei 545 nm und haben zwei kleine Nebenmaxima bei 490 nm und 580 nm. Auch die roten Subpixel besitzen im Vergleich zu den blauen ein schmalbandiges Maximum bei 610 nm. Die Messung wurde für die in Abbildung 5 gezeigten Einstellungen durchgeführt.

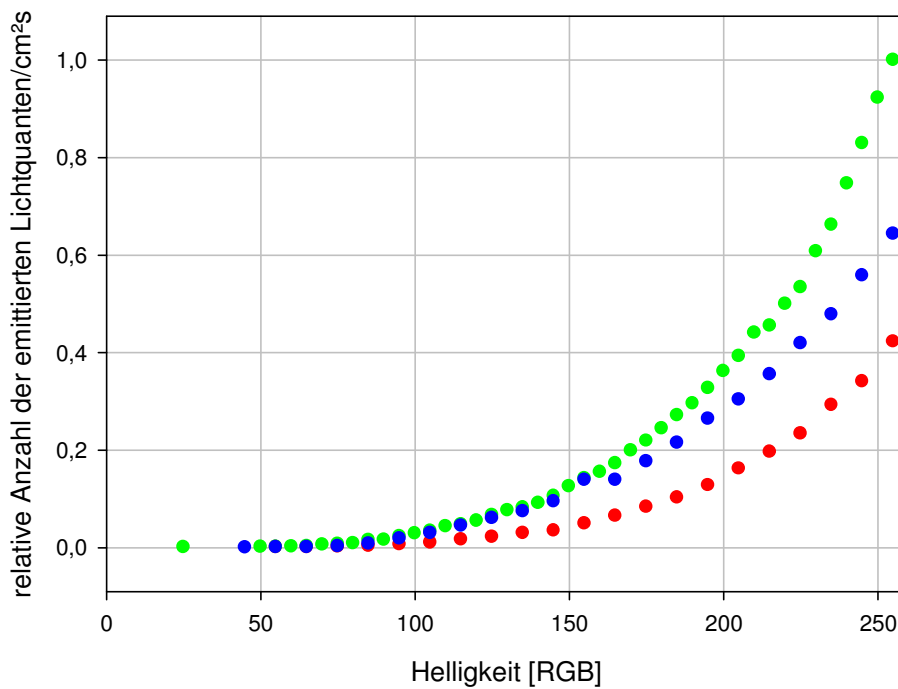


Abbildung 7: Dargestellt ist die relative Anzahl der emittierten Lichtquanten bei der jeweils eingestellten Helligkeit der drei Subpixel aus Abbildung 5.

Die Ergebnisse der Messung der spektralen Strahlungsdichteverteilung wurden weiterhin so bearbeitet, dass bei der jeweils eingestellten Helligkeit die Gesamtzahl der emittierten Lichtquanten über das ganze Spektrum addiert wurde. Dies ist in Abbildung 7 dargestellt. Dabei ist zu erkennen, dass die drei Subpixel bei gleich eingestellter Helligkeit unterschiedlich viele Lichtquanten emittieren bzw. im Wasser ankommen. So emittieren die grünen Subpixel bei der Einstellung 255 dreimal so viele Lichtquanten wie die roten.

2.4 Versuchsdurchführung

Zuerst wurden alle Fische zusammen in einem Aquarium (30 cm x 30 cm x 50 cm) gehalten und an die Fütterung mit einem PVC-Schlauch gewöhnt, der sich an einem Plexiglasstab von 40 cm Länge befand und frei im Aquarium bewegt werden konnte. Das Futter wurde mittels einer Injektionsspritze (5 ml) in den Schlauch gepresst. Der Plexiglasstab wurde zuerst mittig in das Aquarium gehalten und im Laufe der Woche immer näher an den hinteren Rand des Aquariums gebracht. Danach wurde die Futterplatte eingesetzt und über diese gefüttert. Nachdem die Goldfische sich an die Futterplatte gewöhnt hatten, wurden sie einzeln in die Aquarien gesetzt. Nach zwei Wochen wurde mit der eigentlichen Dressur begonnen.

Der Fisch musste bei Präsentation des Dressurstimulus zur Futterplatte schwimmen und in den PVC-Schlauch beißen. Biss er bei dem positiven Dressurreiz, wurde er durch die Gabe einer geringen Menge Futterpaste belohnt. Diese Belohnung wurde immer weiter verzögert, so dass eine Belohnung schließlich erst nach 25maligem Beißen in den Schlauch erfolgte. Nach jeder Belohnung wurden die beiden Testbilder ausgeblendet. Bevor man die Reize erneut zeigte, wurde so lange gewartet, bis der Fisch durch wiederholtes Beißen in den Futter-schlauch eventuelle Futterreste abgenommen hatte. Der positive Stimulus wurde immer abwechselnd rechts und links gezeigt, um eine Ortsdressur zu vermeiden. Um eine Dressur auf diesen Wechsel auszuschließen, wurde in unregelmäßiger Folge der positive Stimulus zweimal hintereinander am gleichen Ort gezeigt. Bei der Dressur wurde weiterhin darauf geachtet, dass erst mit den Tests begonnen wurde, wenn die Versuchstiere die vorgegebene Schwelle von 75% richtiger Wahlen erreicht hatten.

Beim Transfertest wurden den Goldfischen zwei von der Dressur unterschiedliche Testbilder präsentiert und ihr Wahlverhalten ermittelt. Nach 25 Wahlen wurden die Testbilder ausgeblendet, sofort die Dressurstimuli gezeigt und die Fische unmittelbar bei ihrem positiven Dressurstimulus belohnt. Die Fische bekamen also immer zwei Reize gleichzeitig präsentiert und zeigten mit ihrer Wahl, welches der beiden Testfelder dem Dressurstimulus ähnlicher war.

Im Gegensatz dazu wurden im Generalisationstest 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. Gezählt wird die Anzahl der Wahlen auf dieses Testbild. Diese Anzahl wird bezogen auf die beim Dressurreiz erhaltene Anzahl an Wahlen (=1). 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.

Zur besseren Übersicht werden die verschiedenen Dressuren, Tests und Generalisierungstests in den entsprechenden Abschnitten der Ergebnisse erläutert.

3 Ergebnisse

3.1 Erste Dressur: schwarzer bewegter Punkt gegen schwarzen unbewegten Punkt

Zuerst wurde den Goldfischen ein schwarzer horizontal hin- und herbewegter Punkt (\varnothing 0,8 cm) mit einer Geschwindigkeit von 0,07m/s vor weißem Hintergrund gegen einen unbewegten schwarzen Punkt gleicher Größe vor weißem Hintergrund gezeigt. Dabei war der bewegte Punkt der positive Dressurreiz.

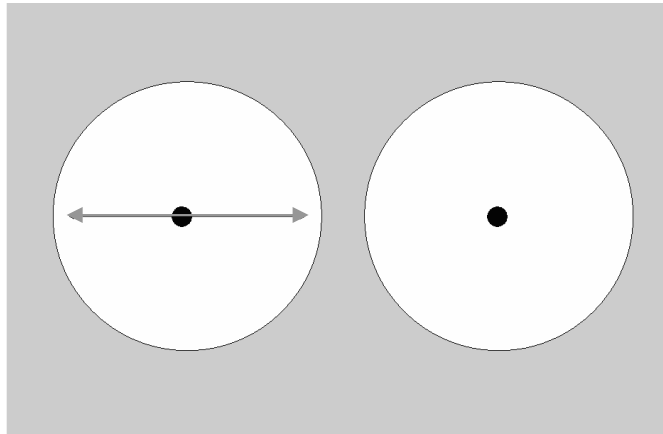


Abbildung 8: 1. Dressur: Schwarzer horizontal bewegter Punkt vor weißem Hintergrund gegen unbewegten Punkt

In Abbildung 9 wurde das arithmetische Mittel der Wahlhäufigkeiten (Ordinate) beim bewegten Punkt als schwarze Balken und beim unbewegten Punkt als graue Balken für die jeweiligen Fische (Abszisse) aufgetragen. Als Fehlerbalken wurde der Standardfehler verwendet. Bei den Fischen Nr. 1 und 2 betrug die Anzahl der Tests (n) jeweils 20 und bei Fisch Nr. 3 waren es 16 Tests. Wobei ein Test aus insgesamt 100 Wahlen besteht.

Die Ergebnisse der Tiere liegen deutlich unterhalb der gesetzten Schwelle von 75% Wahlhäufigkeit. Fisch Nr. 1 wählte im Mittel zu 54,1% den bewegten Punkt, bei Fisch Nr. 2 waren es 60,2% und bei Fisch Nr. 3 62,4%. Noch deutlicher sind die Ergebnisse der Versuchstiere in Abbildung Nr. 10 zu erkennen. Hier wurde das Wahlverhalten im zeitlichen Verlauf dargestellt. Es wurde die Wahlhäufigkeit auf den bewegten Punkt über einen Zeitraum von 8 bzw. 10

Tagen aufgetragen. So sieht man, dass die Goldfische Nr. 1 und 3 ein stark schwankendes Wahlverhalten haben. Nur Fisch Nr. 2 zeigt eine recht konstante Leistung von etwa 60% richtiger Wahlen. Jedoch ist bei keinem der Versuchstiere eine Annäherung des Wahlverhaltens an die Schwelle von 75% zu erkennen.

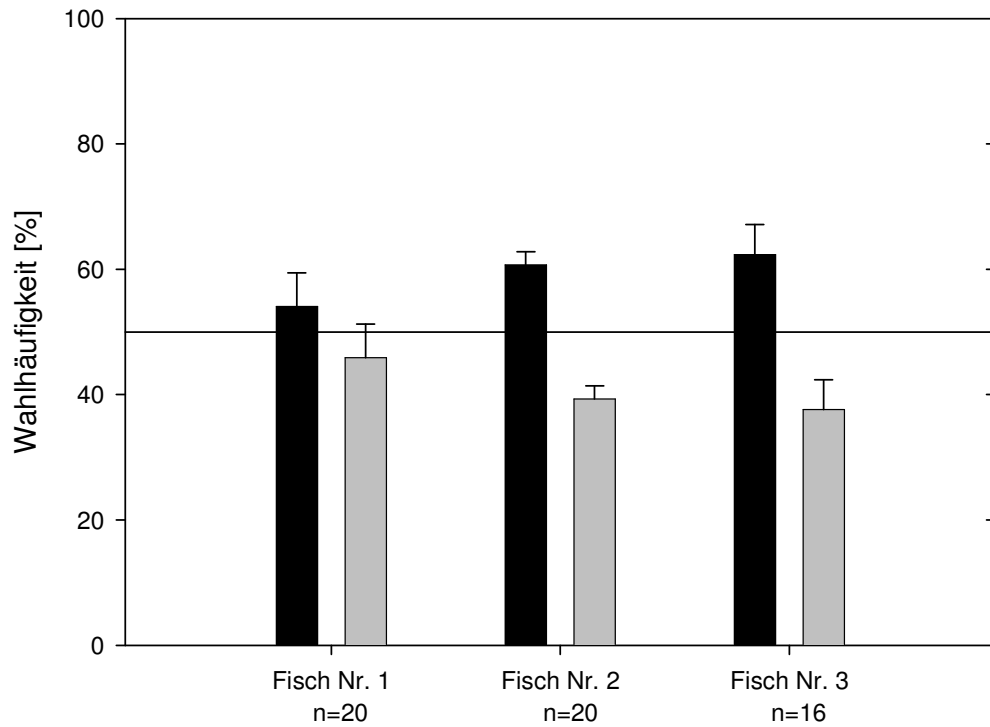


Abbildung 9: *Bewegter Punkt (schwarzer Balken) gegen unbewegten Punkt (grauer Balken). n = Anzahl der Tests à 100 Wahlen*

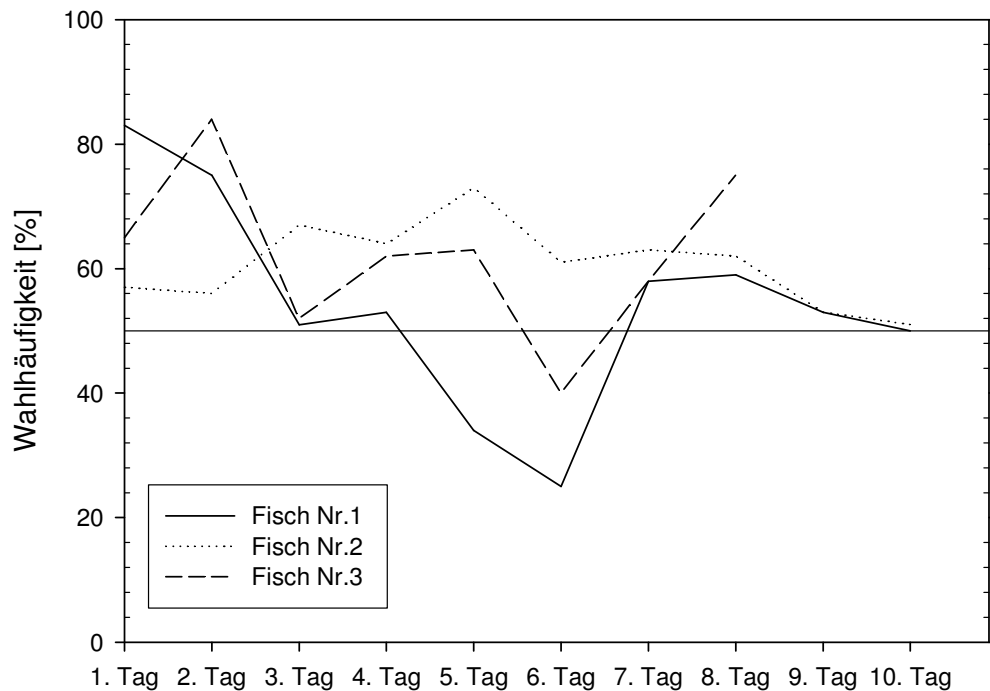


Abbildung 10: Zeitlicher Verlauf der Ergebnisse der ersten Dressur.

Nachdem die Fische das festgelegte Schwellenkriterium von 75% richtigen Wahlen nach zwei Wochen noch immer nicht erreicht hatten, wurde eine vereinfachte Dressur durchgeführt.

3.2 Zweite Dressur: schwarzer bewegter Punkt gegen weißen Hintergrund

Die Dressur wurde dahingehend verändert, dass der schwarze, unbewegte Punkt entfernt wurde und somit den Tieren nur noch ein schwarzer bewegter Punkt vor weißem Hintergrund gegen ein weißes Feld präsentiert wurde (Abbildung 11). Wiederum war der bewegte Punkt der positive Dressurstimulus.

In Abbildung 12 sieht man, dass alle Versuchstiere das Schwellenkriterium von 75% erreichten oder sogar übertrafen (Fisch Nr. 2: 87,5%; Fisch Nr. 3: 91,2%). Dabei ist zu beachten, dass in die Mittelwertsberechnung alle erfassten Daten während der Dressur einbezogen wurden, auch die bei Beginn der Dres-

sur. Daher liegen die Mittelwerte von Fisch Nr. 1 und 4 sehr nahe an der 75%-Schwelle (74,6% und 75,1%), da die Tiere am Anfang der Dressur noch sehr selten den positiven Dressurstimulus anschwammen.

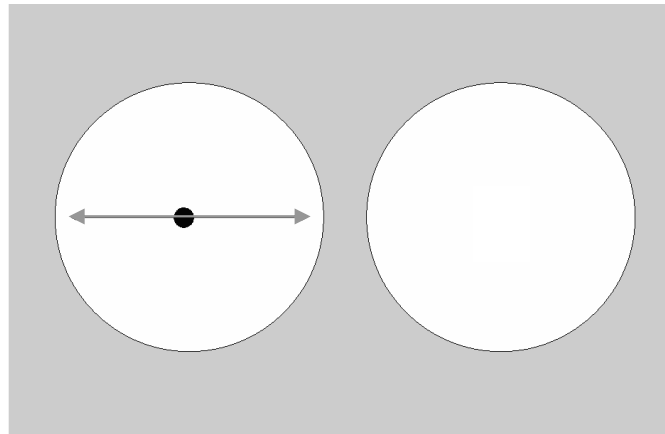


Abbildung 11: 2. Dressur: schwarzer horizontal bewegter Punkt vor weißem Hintergrund gegen weißen Hintergrund

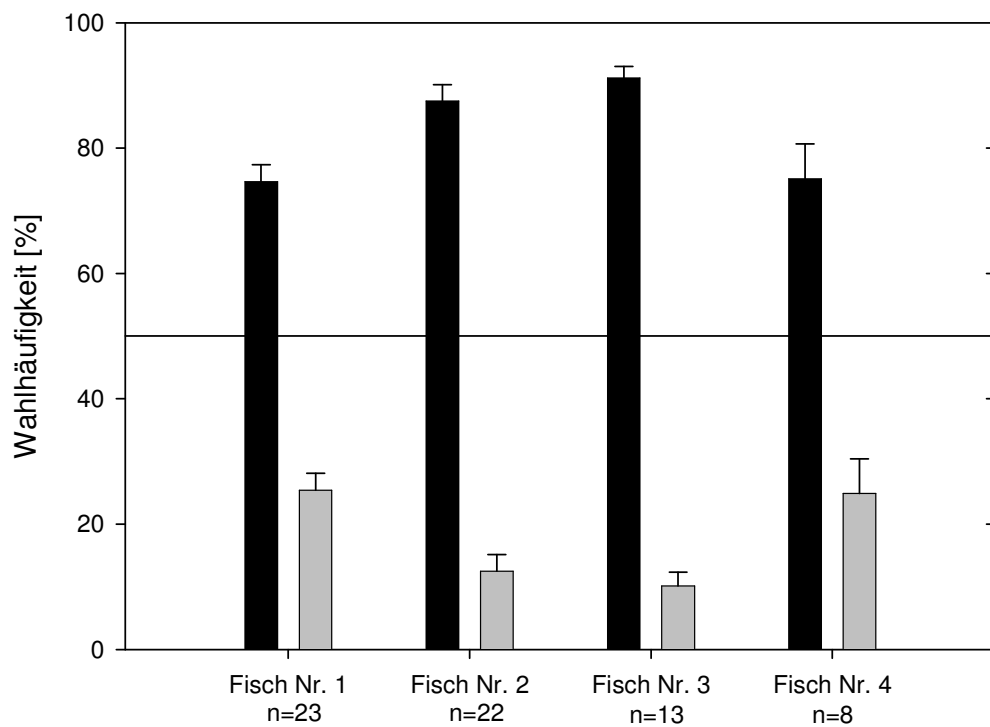


Abbildung 12: Dressur: bewegter schwarzer Punkt vor weißem Hintergrund (schwarze Balken) gegen weißen Hintergrund (grauer Balken). n = Anzahl der Tests à 100 Wahlen

3.3 Transferversuche

Mit Hilfe von Transfertests sollte überprüft werden, ob die Goldfische gelernt hatten, die Bewegung als unterscheidendes Merkmal zu benutzen. In der Transfersituation wurden 25 Wahlen (Bisse in den Futterschlauch) registriert und notiert, wie oft sie welches Fenster wählten. Nach 25 Wahlen wurden die Transferreize ausgeblendet, ohne dass eine Belohnung erfolgte. Sofort danach wurde die Dressursituation angeboten und bei der richtigen Wahl belohnt. Jeder Durchgang erzielte 100 Wahlen (4 x 25 Wahlen). Wie bei der Dressur wurden hierbei auch die Testbilder nach 25 Wahlen vertauscht. Außerdem wurde darauf geachtet, dass pro Tag und Fisch nur zwei Durchgänge je Transfertest gemacht wurden. Insgesamt wurde jeder Transfertest sechsmal durchlaufen. Es wurden insgesamt fünf Transferversuche durchgeführt.

Unbewegter Punkt gegen weißen Hintergrund

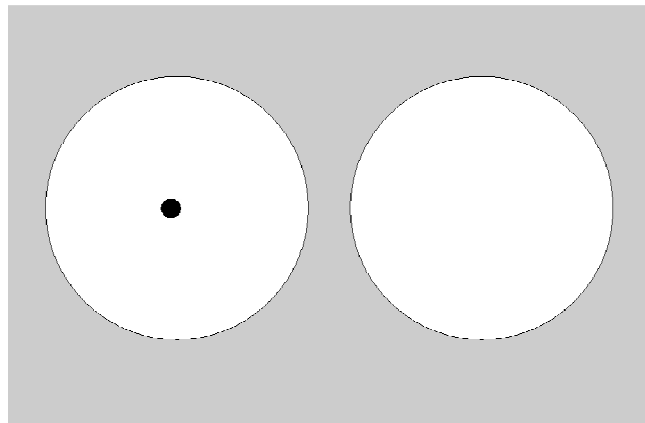


Abbildung 13: Transfertest: schwarzer, unbewegter Punkt vor weißem Hintergrund gegen einen weißen Hintergrund

Bei diesem Transferversuch (Abbildung 13) ist im Vergleich zur Dressur keine Bewegung vorhanden. Hierbei bevorzugten alle drei Goldfische den unbewegten schwarzen Punkt vor weißem Hintergrund (Abbildung. 15). Fisch Nr.1 und 2 mit etwa 62% und Fisch Nr. 3 mit 73,4% Wahlhäufigkeit.

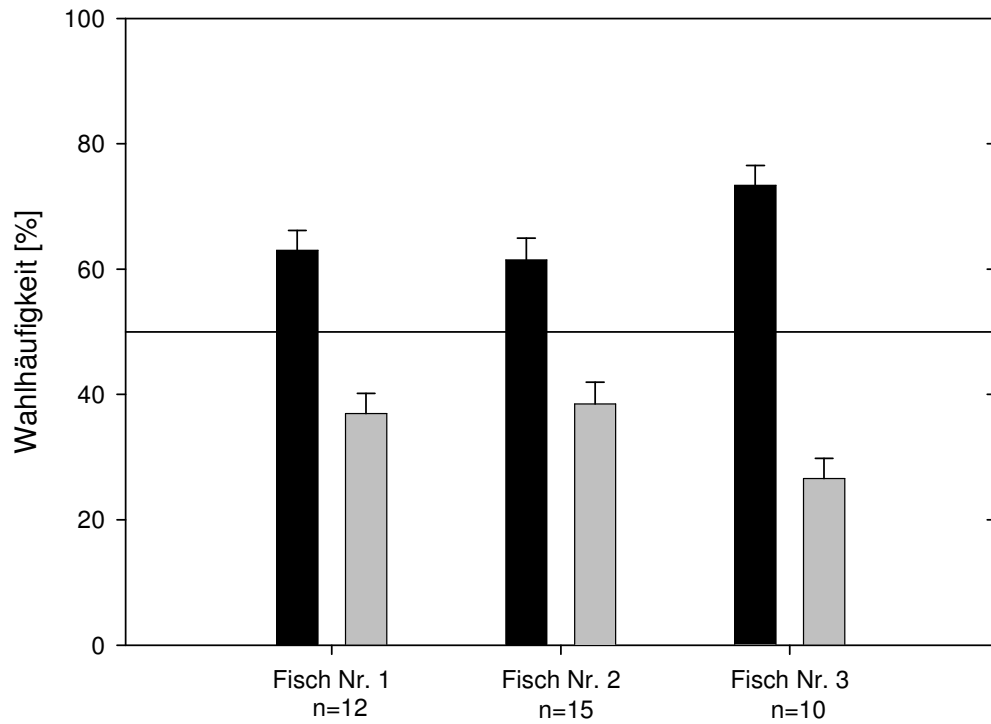


Abbildung 14: Transfertest: unbewegter schwarzer Punkt vor weißem Hintergrund (schwarze Balken) gegen weißen Hintergrund (graue Balken). n = Anzahl der Tests à 100 Wahlen

Bewegtes Quadrat gegen unbewegtes Quadrat

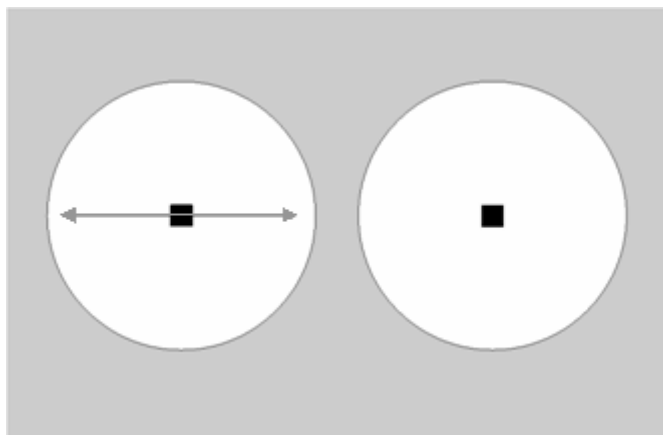


Abbildung 15: Transfertest: schwarzes, horizontal bewegtes Quadrat vor weißem Hintergrund gegen ein schwarzes, unbewegtes Quadrat vor weißem Hintergrund

In einem weiteren Transfertest wurde ein bewegtes schwarzes Quadrat gegen ein unbewegtes schwarzes Quadrat gezeigt (Abbildung 15). In Abbildung 16 sieht man, dass Fisch Nr. 1 bei diesem Transfersversuch sowohl das bewegte (53%) als auch das unbewegte Quadrat (47%) etwa gleich häufig auswählt. Fisch Nr. 3 bevorzugt das bewegte Quadrat mit 83,2% deutlich stärker als Fisch Nr. 2, der dies mit einer Wahlhäufigkeit von 68,9% anschwamm.

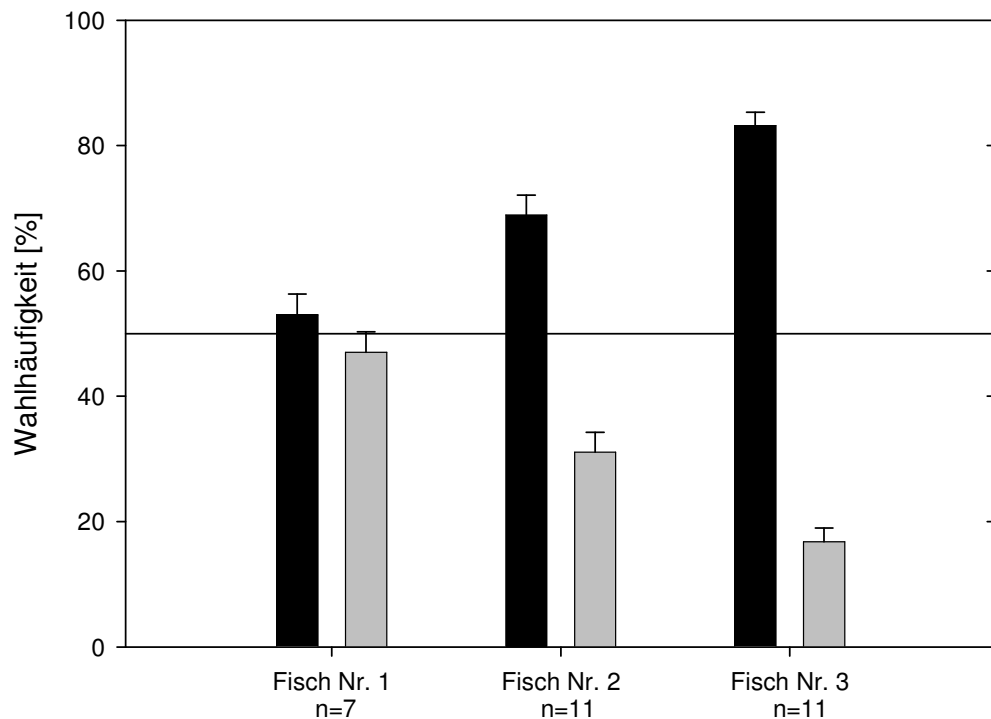


Abbildung 16: Transfertest: bewegtes schwarzes Quadrat vor weißem Hintergrund (schwarze Balken) gegen unbewegtes schwarzes Quadrat vor weißem Hintergrund (graue Blaken) n = Anzahl der Tests à 100 Wahlen.

Unbewegter Punkt gegen unbewegtes Quadrat

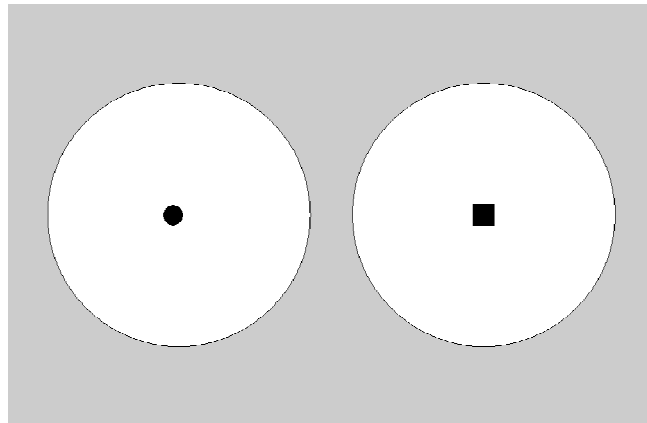


Abbildung 17: Transfertest: schwarzer, unbewegter Punkt vor weißem Hintergrund gegen ein schwarzes, unbewegtes Quadrat vor weißem Hintergrund

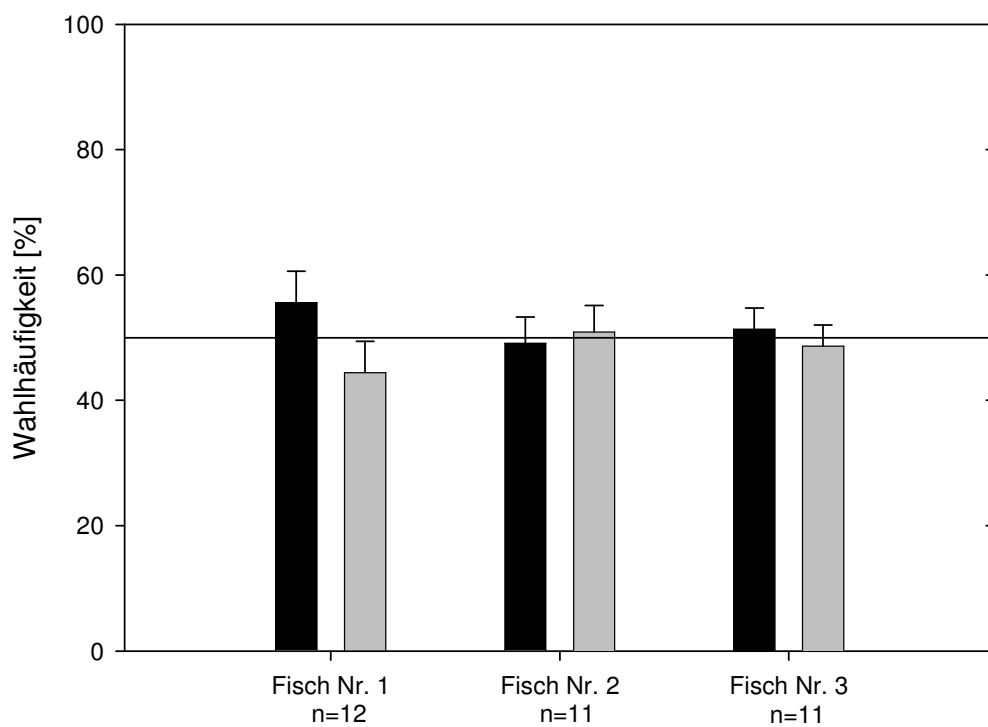


Abbildung 18: Transfertest: unbewegter schwarzer Punkt vor weißem Hintergrund (schwarze Balken) gegen unbewegtes schwarzes Quadrat vor weißem Hintergrund (graue Balken). n = Anzahl der Tests à 100 Wahlen

In dieser Transfersituation (Abbildung 17) gab es keinen bevorzugten Stimulus für die Goldfische (Abbildung 18). Alle Tiere schwimmen sowohl den unbewegten Punkt als auch das unbewegte Quadrat etwa gleich oft an.

Bewegter Punkt gegen unbewegten Punkt

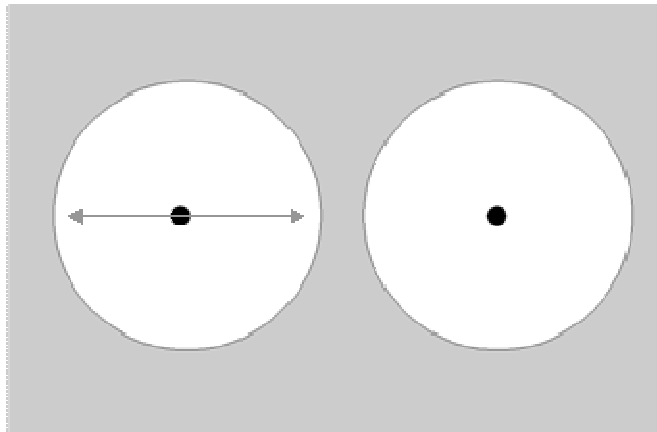


Abbildung 19: Transfertest: schwarzer, horizontal bewegter Punkt vor weißem Hintergrund gegen einen schwarzen unbewegten Punkt vor weißem Hintergrund

Dieser Transfertest (Abbildung 19) entsprach der ursprünglichen ersten Dressur. Es wurde ein schwarzer bewegter Punkt gegen einen schwarzen unbewegten Punkt - beide vor weißem Hintergrund - gezeigt. Fisch Nr. 3 bevorzugte deutlich den schwarzen bewegten Punkt, er schwamm den bewegten Stimulus mit einer Wahlhäufigkeit von 73,2% an. Fisch Nr. 1 und 2 dagegen wählten diesen mit 57,6% und 55,1% (Abbildung 20).

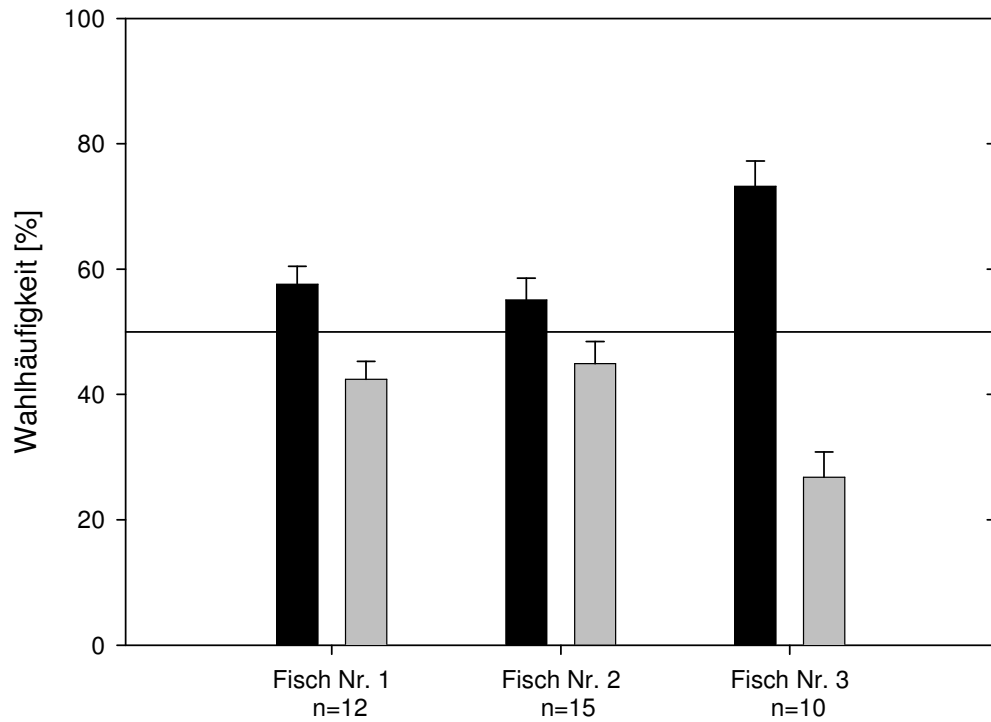


Abbildung 20: Transfertest: Schwarzer bewegter Punkt vor weißem Hintergrund (schwarze Balken) gegen schwarzen unbewegten Punkt vor weißem Hintergrund (graue Balken). n = Anzahl der Tests à 100 Wahlen

Bewegter Punkt gegen unbewegten Punkt vor zufällig verteilten Punkten

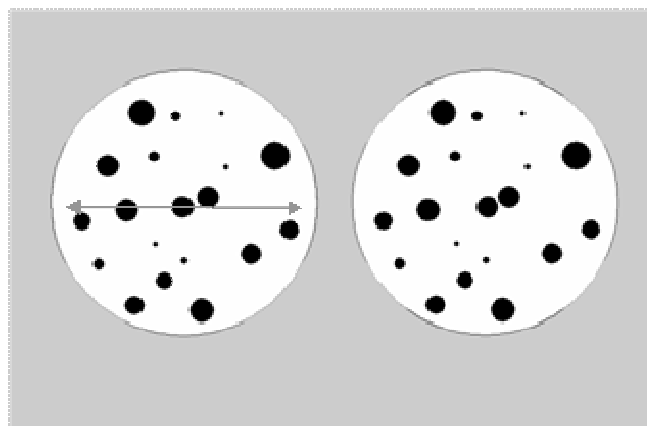


Abbildung 21: Transfertest: bewegter Punkt vor Zufallspunktmuster gegen unbewegten Punkt vor Zufallsmuster

Durch das Hinzufügen von zufällig verteilten, unterschiedlich großen schwarzen Punkten sollte überprüft werden, ob und wie dies die Fische in ihrem Wahlverhalten beeinflusst. Nur Fisch Nr. 3 zeigte eine eindeutige Bevorzugung für den bewegten Stimulus mit 90% Wahlhäufigkeit bei diesem Transfertest (Abbildung 22). Nicht so deutlich war das Wahlverhalten von Fisch Nr. 2. Dennoch schwamm dieser den bewegten Punkt zu 60,1% an. Einzig Fisch Nr. 1 zeigte keine Präferenz (52,2% zu 47,8%).

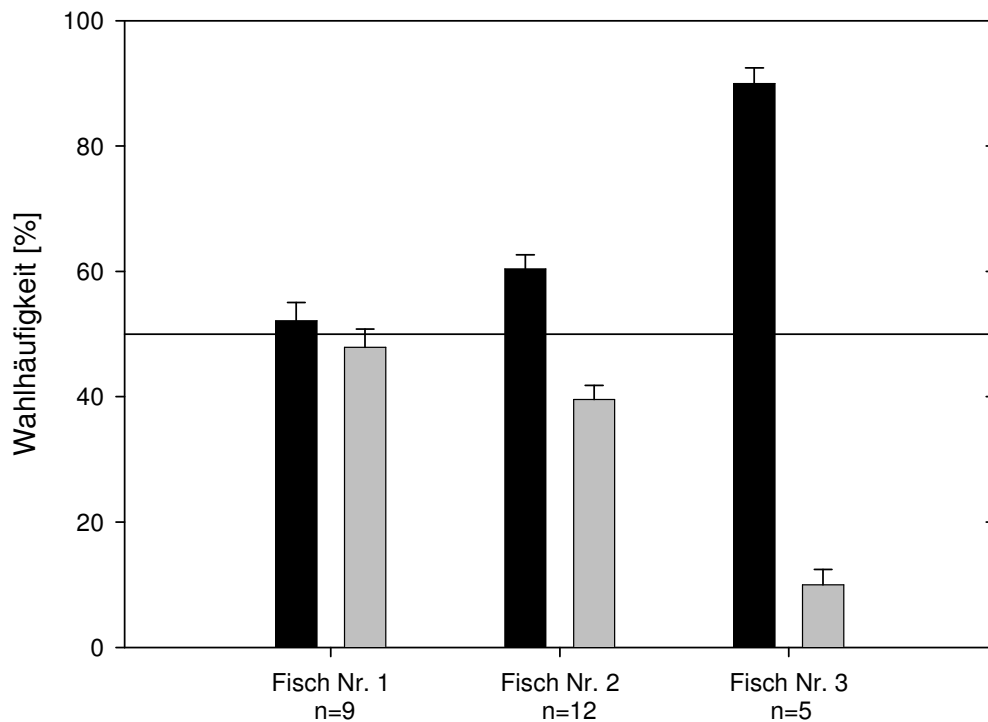


Abbildung 22: Transfertest: bewegter Punkt mit zufällig verteilten schwarzen Punkten vor weißem Hintergrund (schwarze Balken) gegen zufällig verteilte schwarze Punkte vor weißem Hintergrund (graue Balken). n = Anzahl der Tests à 100 Wahlen

Insgesamt verhalten sich die Goldfische sowohl im Vergleich untereinander als auch im Bezug auf die Transferversuche recht unterschiedlich. Eine eindeutige Tendenz ist nicht erkennbar.

3.4 Generalisierung

Es wurde den Fischen nur ein Testbild präsentiert, das zweite Testfeld blieb unbeleuchtet. Während einer Zeitspanne von zwei Minuten wurde nun das Wahlverhalten des Versuchstieres registriert. Es wurden nur zwei Durchläufe pro Fisch und Tag gemacht, sowie das beleuchtete Testfeld abwechselnd rechts und links gezeigt. Insgesamt wurden für jeden Generalisierungstest die Anzahl der Wahlen in sechs mal zwei Minuten gemessen.

Erster Generalisierungstest:

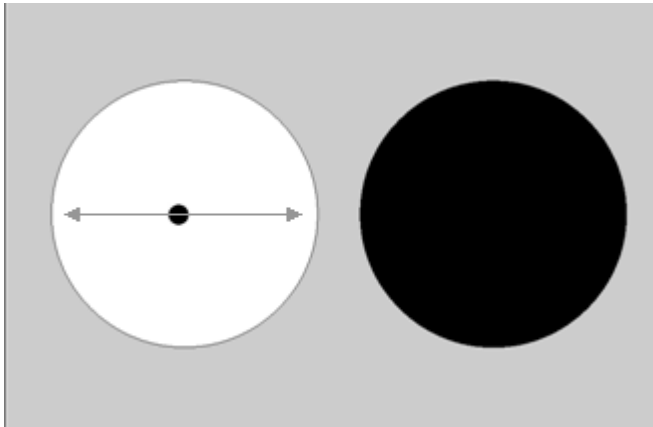


Abbildung 23:

Auf der beleuchteten Seite wurde ein schwarzer horizontal hin und her bewegter Punkt vor weißem Hintergrund gezeigt.

Zweiter Generalisierungstest:

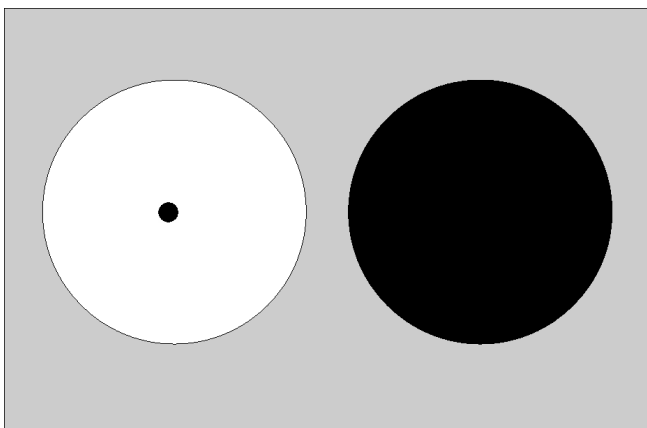
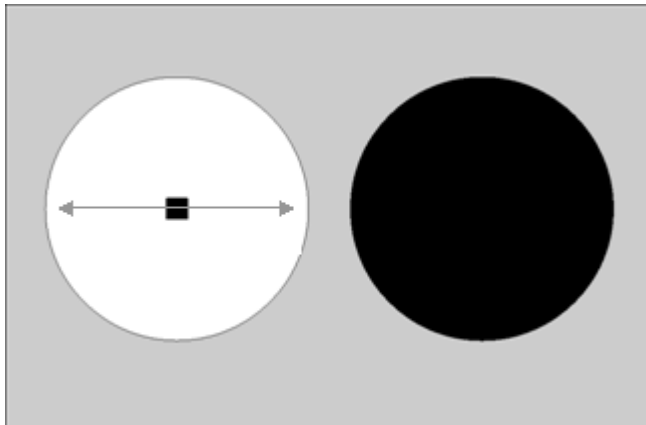
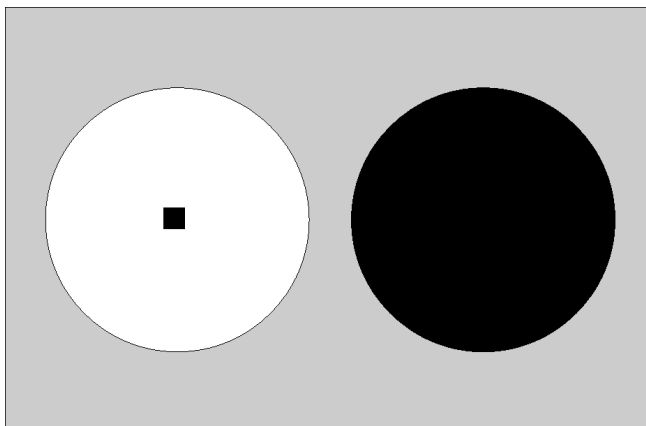


Abbildung 24:

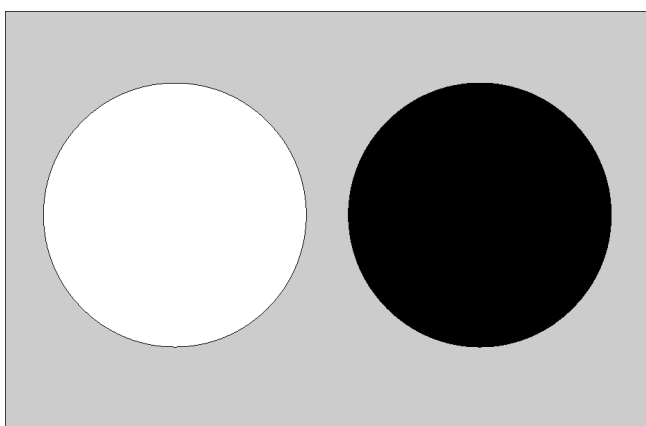
Hier wurde nur ein schwarzer unbewegter Punkt vor weißem Hintergrund präsentiert.

Dritter Generalisierungstest:*Abbildung 25:*

Es sollte die Ähnlichkeit zum Dressurreiz bei einem schwarzen horizontal hin und her bewegten Quadrat getestet werden.

Vierter Generalisierungstest:*Abbildung 26:*

Auf der beleuchteten Seite befand sich ein stationäres schwarzes Quadrat.

Fünfter Generalisierungstest:*Abbildung 27:*

Hier wurde nur der weiße Hintergrund gezeigt.

Generalisierung Fisch Nr. 1

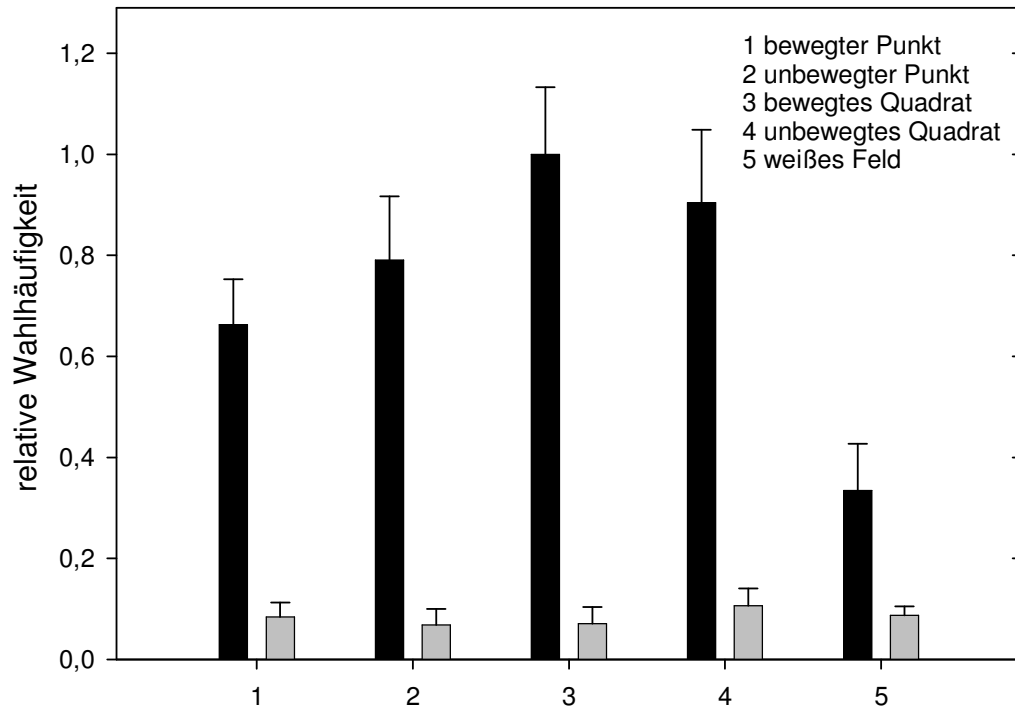


Abbildung 28: Generalisierung Fisch Nr. 1, Test (schwarzer Balken) gegen unbeleuchtetes Testfeld (grauer Balken), normiert auf die Anzahl der Wahlen bei Generalisierungstest 3 (1 = 653 Wahlen).

Dargestellt sind in Abbildung 28 die auf die Anzahl der Wahlen beim Generalisierungstest 3 normierten Ergebnisse der fünf Generalisierungen. Der schwarze Balken repräsentiert dabei immer die Wahlen am gezeigten Stimulus und der graue Balken, die Wahlen am schwarzen Feld. Fisch Nr. 1 schwamm alle gezeigten Objekte ähnlich stark an (0,61 bis 1,0), er machte keinen Unterschied zwischen bewegt oder unbewegt, bzw. Punkt oder Quadrat. Nur das weiße Feld (0,35) wurde deutlich seltener angeschwommen, aber immer noch öfter als das schwarze Feld (0,07 bis 0,11).

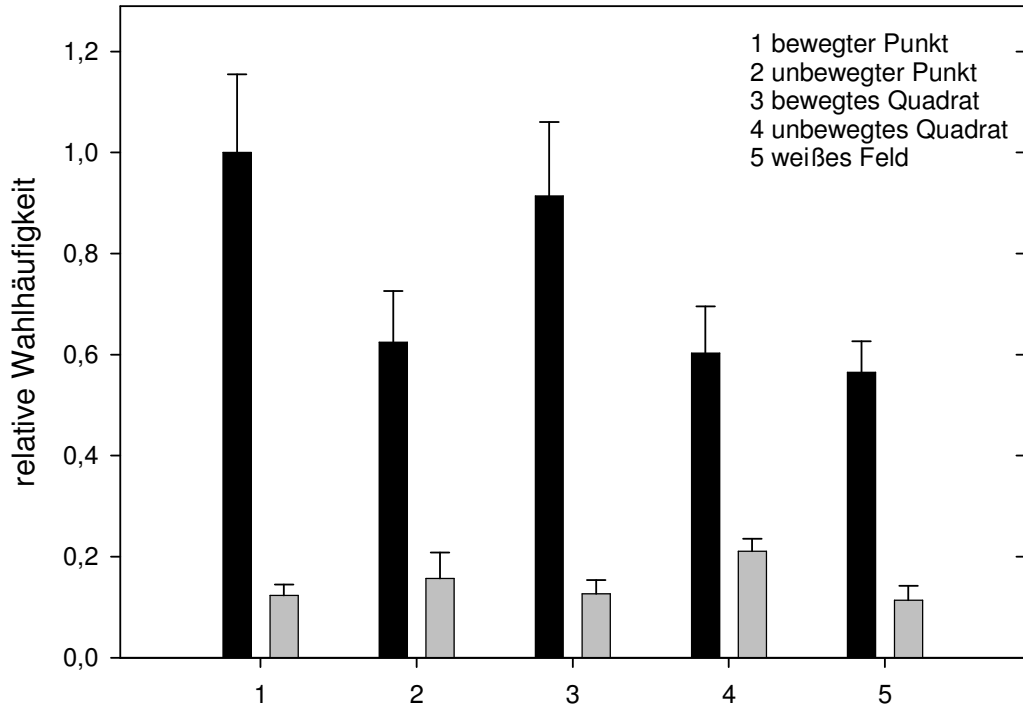
Fisch Nr. 2

Abbildung 29: Generalisierung Fisch Nr. 2, Test (schwarzer Balken) gegen unbeleuchtetes Testfeld (grauer Balken), normiert auf die Anzahl der Wahlen bei Generalisierungstest 1 (1 = 650 Wahlen).

Fisch Nr. 2 wählte am stärksten den bewegten Punkt (1,0) und das bewegte Quadrat (0,92) an. Unbewegter Punkt und unbewegtes Quadrat wurden genauso stark gewählt wie das weiße Fenster (0,55 bis 0,6). Am wenigsten schwamm er das schwarze Feld an (0,15 bis 0,21).

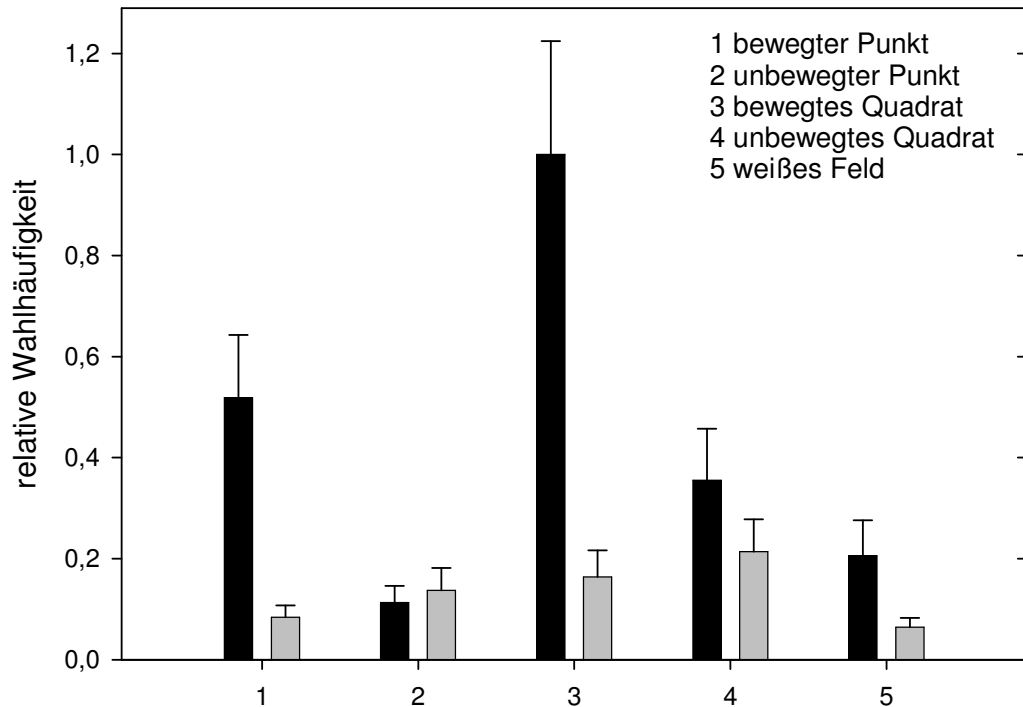
Fisch Nr. 3

Abbildung 30: Generalisierung Fisch Nr. 3, Test (schwarzer Balken) gegen unbeleuchtetes Testfeld (grauer Balken), normiert auf die Anzahl der Wahlen bei Generalisierungstest 3 (1 = 963 Wahlen).

Fisch Nr. 3 wählte am stärksten die bewegten Objekte, wobei er das bewegte Quadrat (1,0) viel häufiger anschwamm als den bewegten Punkt (0,51). Der unbewegte Punkt und das unbewegte Quadrat (0,11 und 0,37) wurden fast genauso selten gewählt, wie das schwarze Feld (0,07 bis 0,19) und das weiße Feld (0,2).

Das Wahlverhalten der drei Goldfische war bei den Generalisierungstests recht unterschiedlich. Eine einheitliche Bevorzugung ist nicht erkennbar, lediglich die Wahlen der Tiere am schwarzen Feld, fielen die alle ähnlich gering aus. Fisch Nr. 3 war der einzige, der offenbar verstanden hatte, dass auf die Bewegung ankam.

3.5 Dritte Dressur

Da die Ergebnisse der Transfer- und der Generalisierungstests nicht gezeigt hatten, dass die vorherigen Dressuren erfolgreich waren und die Versuchstiere die Bewegung als unterscheidendes Merkmal gelernt hatten, wurde eine weitere Dressur durchgeführt. Dabei wurde ein schwarz-weißes Zufallspunktmuster verwendet (Abbildung 31). Die Punkte hatten eine Größe von 1 mm x 1 mm, dies entspricht in einem Abstand von 10 cm einem Sehwinkel von 35 Winkelminuten, und lagen somit deutlich oberhalb des visuellen Auflösungsvermögens des Goldfisches, das bei etwa 15 Winkelminuten liegt (Neumeyer, 2003). Das Verhältnis der schwarzen und weißen Punkte war 1:1. Innerhalb dieses Zufallsmusters wurde ein kreisförmiger Ausschnitt des Zufallsmusters in der Größe des schwarzen Punktes (\varnothing 0,8 cm) aus der ersten und zweiten Dressur horizontal hin und her bewegt. Dies stellte den positiven Dressurstimulus dar. Auf der anderen Seite wurde nur das Zufallspunktmuster präsentiert.

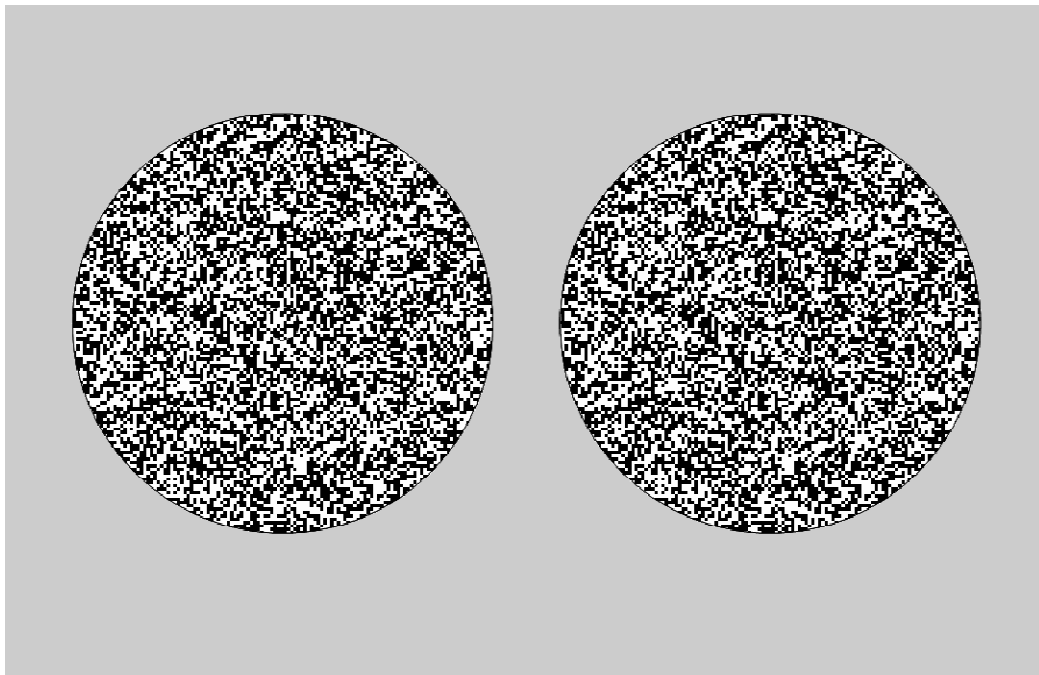


Abbildung 31: 3. Dressur. Zufallspunktmuster

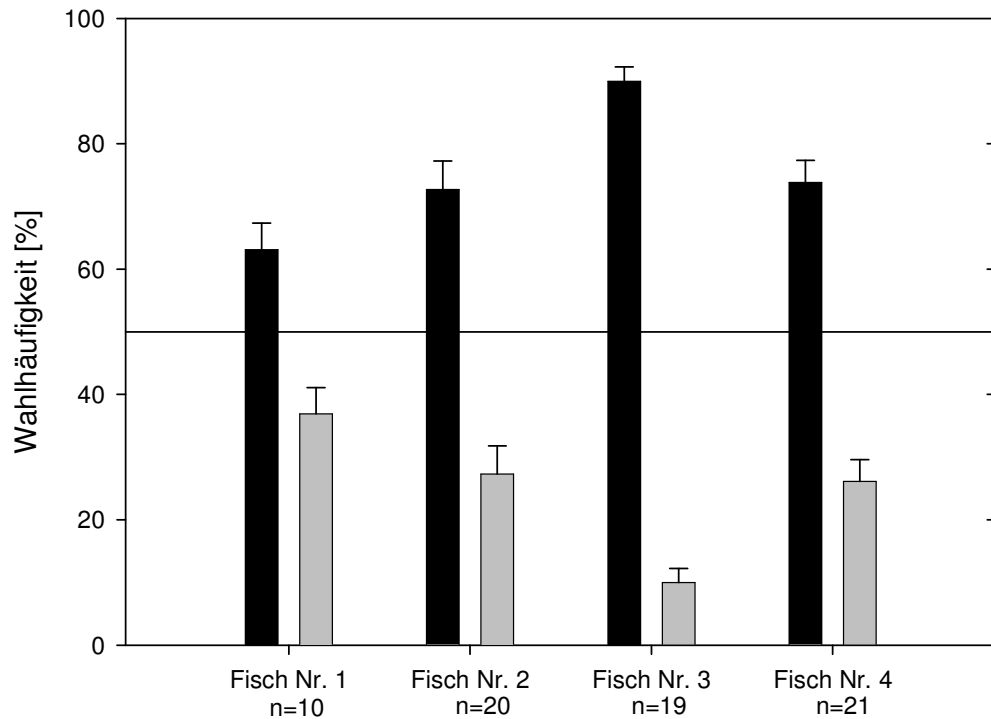


Abbildung 32: Dressur: Zufallsmuster mit bewegtem Objekt (schwarzer Balken) gegen Zufallsmuster ohne Bewegung (grauer Balken). n = Anzahl der Tests à 100 Wahlen

In Abbildung 32 zeigt sich deutlich, dass Fisch Nr. 3 mit 90% Wahlen das bewegte Objekt am häufigsten anschwamm. Fisch Nr. 2 und 4 erreichen fast das Schwellenkriterium von 75% richtigen Wahlen (72,7% und 73,9%). Fisch Nr. 1 war mit 63,1% Wahlen schlechter als die anderen Versuchstiere, aber er bevorzugte noch deutlich das bewegte Objekt. Dabei ist wiederum zu beachten, dass in diese Ergebnisse sämtliche Messungen einbezogen wurden, auch die anfänglichen, bei denen die Tiere noch sehr unsicher waren.

3.6 Transferversuche mit Fisch Nr. 3

Nachdem die Goldfische das Schwellenkriterium von 75% richtiger Wahlen erreicht hatten, sollten noch weitere Transferversuche mit ihnen gemacht werden. Fisch Nr.1 und 2 konnten diese Tests leider nicht absolvieren, da sie vorher verstarben. Daher wurden diese Tests nur mit Fisch Nr. 3 durchgeführt. Es wurde der Stimulus der dritten Dressur (Abbildung 31) zum einen so verändert, dass die Größe des bewegten Punktes in vier Schritten verkleinert wurde und zum anderen wurde die Bewegungsrichtung des Punktes variiert.

Bewegungsrichtung

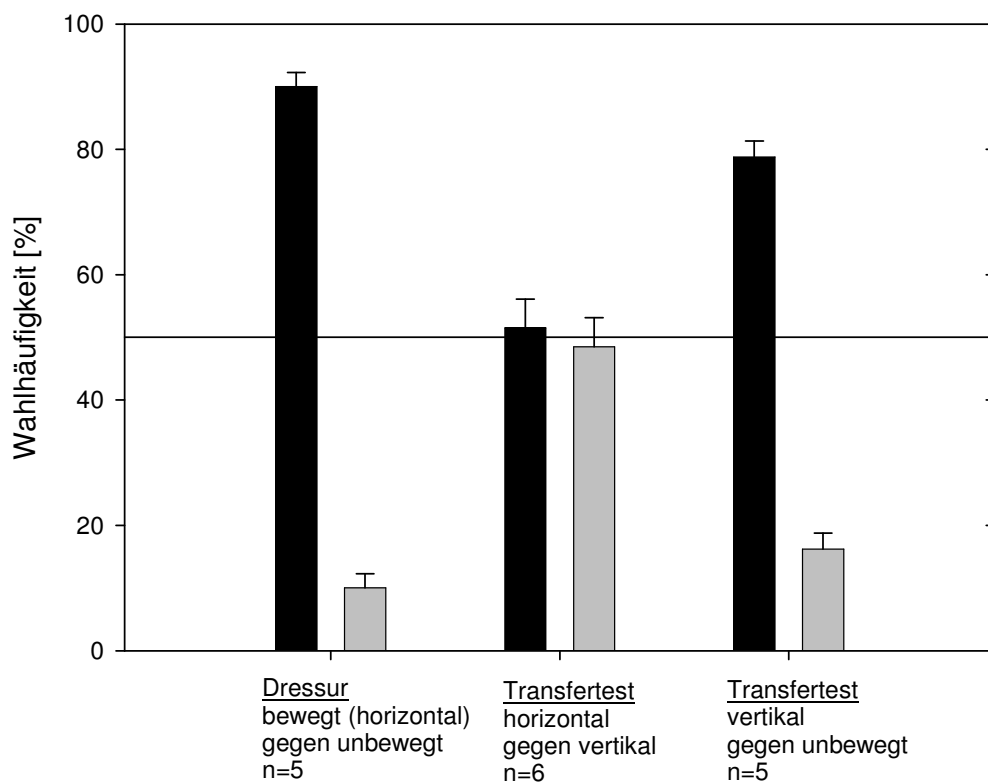


Abbildung 33: Transferversuch mit Fisch Nr. 3: Bewegungsrichtung. n = Anzahl der Tests à 100 Wahlen

Bei diesem Transferversuch sollte überprüft werden, ob die bei der Dressur verwendete Bewegungsrichtung mitgelernt wurde. In Abbildung 33 erkennt man, dass Fisch Nr. 3 die horizontale Bewegung (90,0%) gegen unbewegt fast ebenso oft wie die vertikale Bewegung (78,8%) gegen unbewegt anschwamm. Bei Präsentation beider Bewegungsrichtungen gleichzeitig zeigt sich, dass beides gleich oft ausgewählt wurde (horizontal: 51,5% und vertikal: 48,8%).

Objektgröße

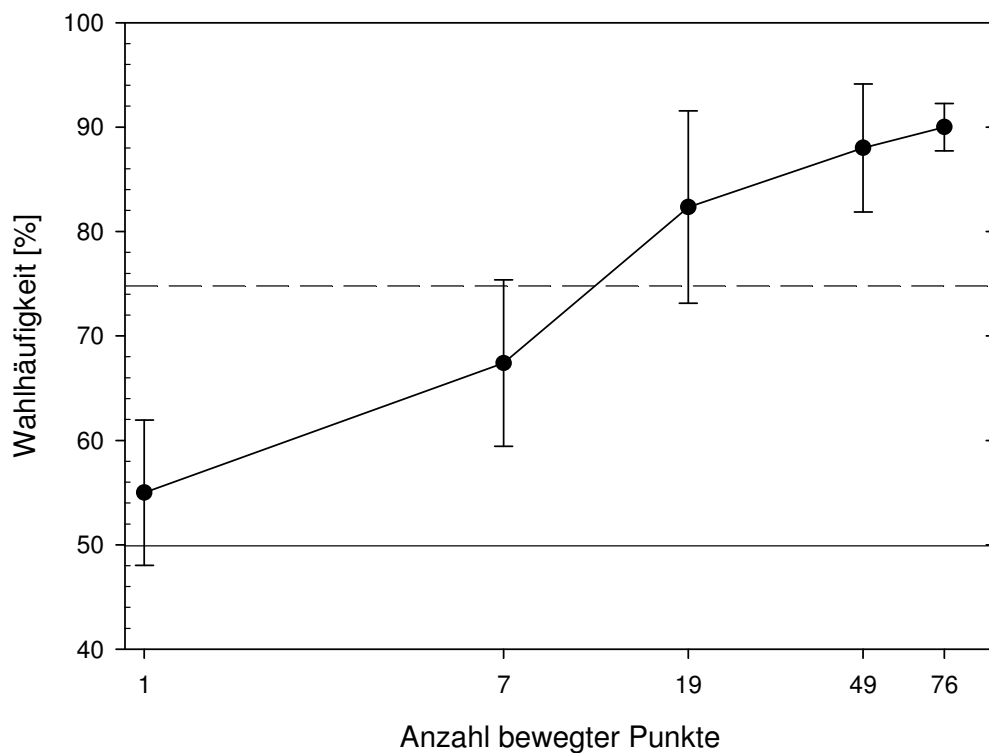


Abbildung 34: Transferversuch mit Fisch Nr. 3 unter Verwendung verschieden großer bewegter Objekte ($n=5$).

In einem weiteren Transfertest wurde die Größe des bewegten Objektes in vier Schritten verringert, um zu überprüfen, wie groß das Objekt sein muss, damit das Tier die Bewegung noch wahrnehmen kann. Als Maß für die Größe des Objektes wurde die Anzahl der kohärent bewegten schwarzen und weißen Punkte des Musters genommen. Dabei entsprachen 76 Punkte einem Durchmesser von 8mm, 49 Punkte 7mm, 19 Punkte 4mm, 7 Punkte 2mm und 1 Punkt hatte einen

Durchmesser von 1mm. In Abbildung 34 wird deutlich, dass bei Objektgrößen von 49 und 19 schwarz-weißen-Punkten, die Wahlhäufigkeit noch deutlich über 75% lag (88,0% und 82,3%) und nahe an der Dressur mit 76 Punkten (90,0%) war. Bei Objektgrößen von 7 und 1 lag die Wahlhäufigkeit unter dem Schwellenkriterium bei 67,4% und 55,0%.

3.7 Modifizierung der Dritten Dressur

Dadurch dass zwei Versuchstiere verstarben und ein weiterer Fisch die Mitarbeit verweigerte, mussten neue, naive Goldfische direkt auf das Zufallspunktmuster dressiert werden. Dies erwies sich aber als äußerst schwierig, sodass geprüft wurde, ob Tiere, die bereits in anderen Versuchen verschiedene Dressuren durchlaufen hatten, diese Andressur leichter erlernen könnten als naive.

Direkte Andressur auf das schwarz-weiße Zufallspunktmuster

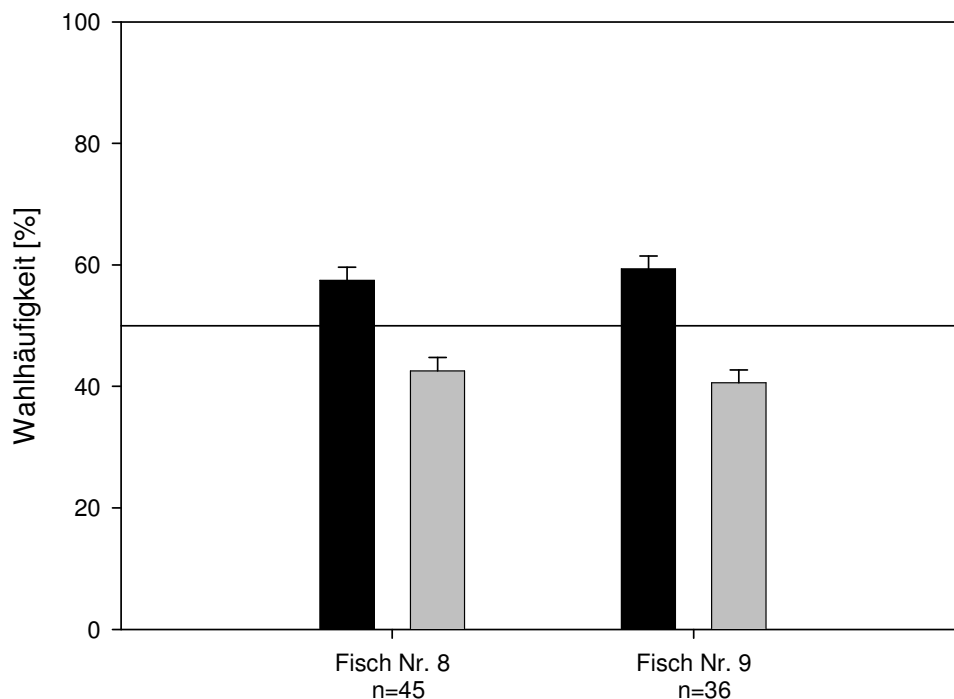


Abbildung 35: Andressur nicht naiver Fische auf das Zufallsmuster. Bewegt (schwarzer Balken) gegen unbewegt (grauer Balken)

In Abbildung 35 und 36 erkennt man, dass sowohl naive Fische als auch Fische, die vorher bereits auf andere Stimuli dressiert waren, das Schwellenkriterium von 75% bei der direkten Dressur auf das Zufallspunktmuster nicht erreichen. Die nicht naiven Fische Nr. 8 und 9 erreichten 57,4% bzw. 59,4% richtige Wahlen. Die naiven Versuchstiere wählen das bewegte Objekt mit 58,8% (Fisch Nr. 6) und mit 58,5% (Fisch Nr. 7).

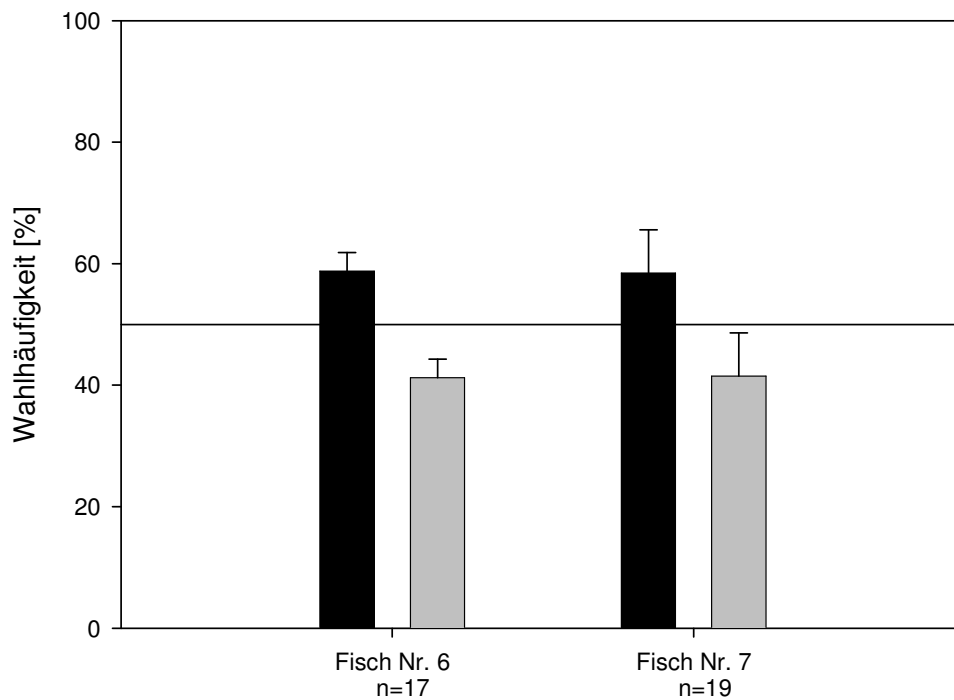


Abbildung 36: Andressur naiver Fische auf das Zufallsmuster. Bewegt (schwarzer Balken) gegen unbewegt (grauer Balken)

Schrittweises Heranführen an das schwarz-weiße Zufallspunktmuster

Aufgrund der in Abbildung 35 und 36 gezeigten Ergebnisse wurde durch schrittweise Hinführung an den Dressurreiz versucht, auch naive Fische möglichst schnell und zuverlässig testen zu können.

Dabei wurden zwei neue Tiere zuerst wie bei der 2. Dressur auf einen schwarzen, bewegten Punkt vor weißem Hintergrund gegen einen weißen Hin-

tergrund dressiert. Nach Erreichen der festgesetzten Schwelle von 75% richtiger Wahlen, wurde dann in 10 Schritten das Versuchstier durch allmähliches Hinzu-
fügen von zufällig verteilten schwarzen Punkten im Hintergrund und anschlie-
ßend durch langsames „durchlöchern“ des schwarzen Punktes auf das Zufalls-
punktumuster umdressiert (Abbildung 37 und 38). Es wurde immer darauf geacht-
tet, dass bei jedem Schritt das Schwellenkriterium sicher erreicht wurde.

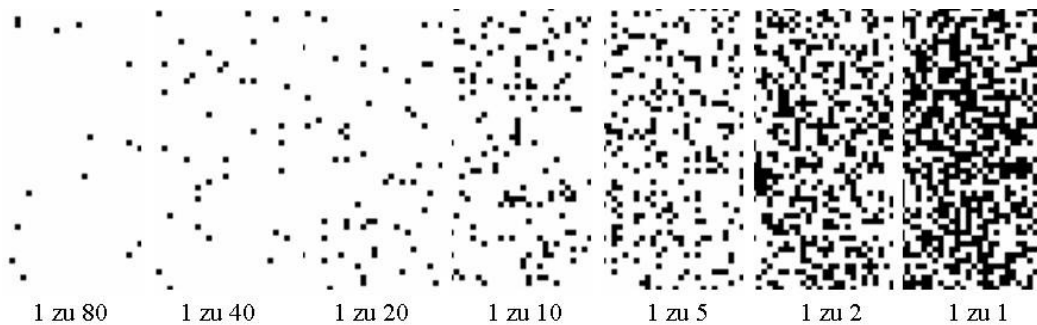


Abbildung 37: Schrittweises Heranführen an das Zufallspunktumuster. Angegeben ist das Ver-
hältnis schwarzer zu weißer Punkte.



Abbildung 38: Schrittweises „Durchlöchern“ des Punktes.

In Abbildung 39 ist der Verlauf dieser Dressur dargestellt. Aufgetragen sind die über drei Fische gemittelten Wahlhäufigkeiten auf das bewegte Objekt. Als Fehler ist der Standardfehler aufgetragen. Man sieht, dass bei jedem Schritt die Mit-
telwerte nahe an der Schwelle bzw. darüber liegen, um schließlich bei Schritt Nr.
10 (Zufallspunktumuster) 84,5% zu erreichen.

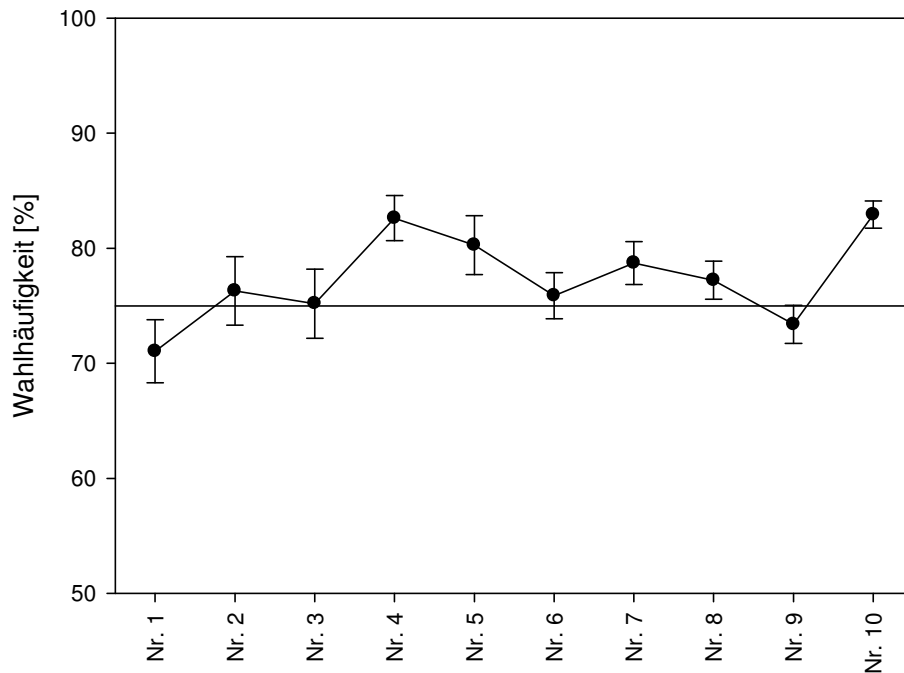


Abbildung 39: Übersicht der schrittweisen Hinführung zum schwarz-weißen Zufallspunktmuster. Angegeben sind die Wahlhäufigkeiten gemittelt über alle Fische (jedes Muster wurde mit jedem Fisch zehnmals getestet). Bei den Dressuren Nr. 1-7 wurde ein schwarzer Punkt vor den 7 Hintergründen (Abbildung 37) benutzt, ab Dressur Nr. 8 bis zu Dressur Nr. 10 wurde dieser Punkt langsam „durchlöchert“ (siehe Abbildung 38).

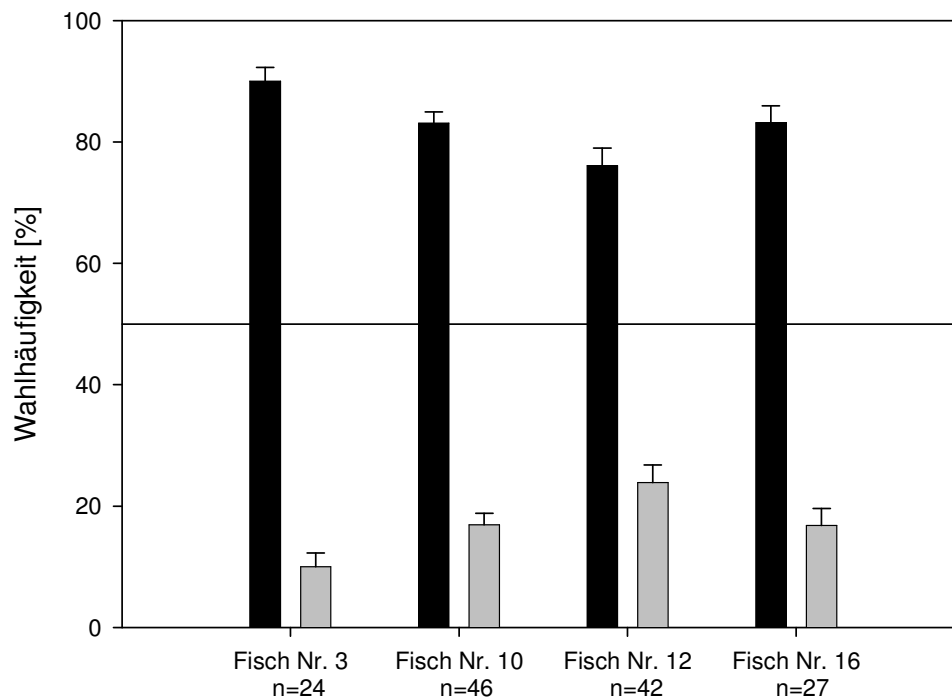


Abbildung 40: Übersicht: Alle auf das Zufallspunktmuster dressierten Goldfische im Vergleich.

Durch die Veränderung der Andressur standen nun vier Tiere zur Verfügung, die auf das Zufallspunktmuster dressiert waren. In Abbildung 40 sind alle diese Versuchstiere aufgeführt. Man sieht, dass alle Goldfische das Schwellenkriterium 75% erreichten bzw. überschritten.

3.8 Kontrast-Test

Hierbei sollte untersucht werden, wie groß der Kontrast für die Goldfische sein muss, damit diese eindeutig den bewegten Punkt erkennen können. Die schwarzen und weißen Punkte sowohl im Hintergrund als auch im Objekt wurden so verändert, dass die folgenden Kontraststufen getestet werden konnten: 0,8; 0,6; 0,4 und 0,2 (Abbildung 42). Dabei wurde die mittlere Quantenflussdichte immer konstant gehalten. Der Kontrast wurde nach folgender Formel berechnet:

$$K = \left(\frac{\text{Quantenfluss}_{\text{weiß}} - \text{Quantenfluss}_{\text{schwarz}}}{\text{Quantenfluss}_{\text{schwarz}} + \text{Quantenfluss}_{\text{weiß}}} \right)$$

Die Quantenflussdichte der weißen Punkte wurde subtrahiert von der Quantenflussdichte der schwarzen Punkte und das Ergebnis dividiert durch die Summe der beiden Quantenflussdichten. Dabei können Werte von 0 bis 1 erreicht werden. Wobei 1 dem größtmöglichen Kontrast entspricht und 0 keinem Kontrast (Tabelle 1). Die Werte für die Quantenflussdichten wurden aus den Ergebnissen der Messung zur spektralen Intensitätsverteilung des Flachbildschirms errechnet. Dabei wurden die Anzahl der Lichtquanten bei den entsprechenden RGB-Einstellungen der Farben rot, grün und blau addiert (siehe Anhang). Dies entsprach der Quantenflussdichte für weiß bzw. für eine Graustufe. Der Testablauf entsprach dem der oben beschriebenen Transferversuche.

schwarz [RGB]	weiß [RGB]	Anzahl der emittierten Lichtquanten schwarze Punkte	Anzahl der emittierten Lichtquanten weiße Punkte	Kontrast
189	216	$2,9131 \cdot 10^{16}$	$4,5157 \cdot 10^{16}$	0,22
173	227	$2,0990 \cdot 10^{16}$	$5,6156 \cdot 10^{16}$	0,46
152	238	$1,3854 \cdot 10^{16}$	$6,8616 \cdot 10^{16}$	0,66
121	246	$0,6065 \cdot 10^{16}$	$7,9108 \cdot 10^{16}$	0,86
0	255	$0,0000 \cdot 10^{16}$	$9,2465 \cdot 10^{16}$	1,00

Tabelle 1: Berechnung des Kontrasts der verwendeten schwarz-weiß Punktmuster

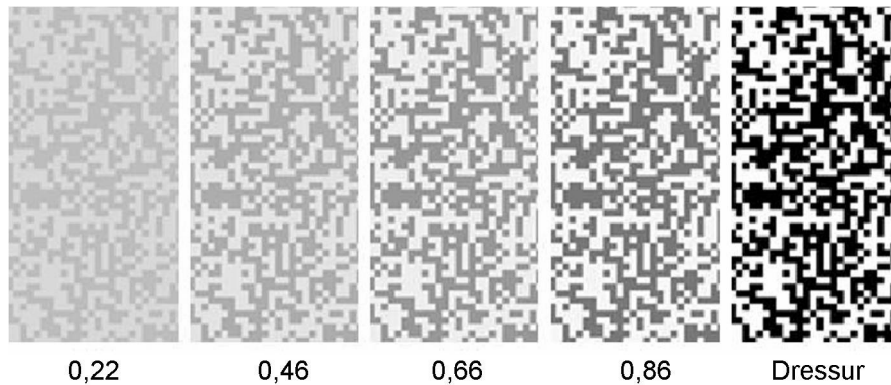


Abbildung 41: Der Kontrast nimmt von rechts nach links hin ab. Die Angabe des Kontrasts ist dimensionslos. Er kann einen Wert von 0 bis 1 annehmen. Dabei entspricht die Dressursituation einem Kontrast von 1.

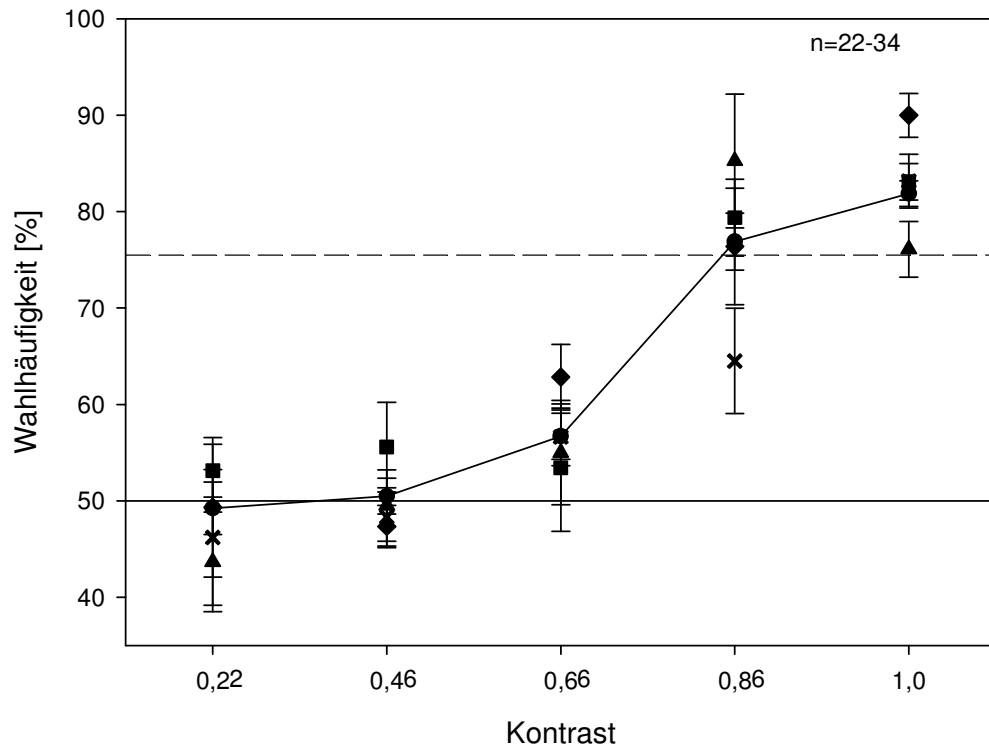


Abbildung 42: Gezeigt sind die einzelnen Mittelwerte der Fische (Fisch Nr. 3: ◆, Fisch Nr. 10: ■, Fisch Nr. 12: ▲, Fisch Nr. 16: x). Zusätzlich ist der Mittelwert aller Fische (● und schwarze Linie) dargestellt.

In Abbildung 42 sind die Wahlhäufigkeiten für den bewegten Stimulus als Funktion des Kontrasts aufgetragen. Man sieht, dass bei einem Kontrast von 1 (Dressur) alle Tiere deutlich über 75% richtiger Wahlen liegen. Bei 0,86 liegen drei von vier Goldfischen noch bei über 75% richtiger Wahlen. Bei einem Kontrast von 0,66 liegt die Wahlhäufigkeit zwischen 65% und 52%. Und bei 0,46 und 0,22 streuen die Werte dicht um 50% richtiger Wahlen. Betrachtet man den Mittelwert über alle Fische, so sieht man, dass bei einem Kontrast von 0,86 der bewegte Stimulus mit 76,9% angeschwommen wird, ab 0,66 liegt der Mittelwert bereits deutlich unter dem Schwellenkriterium.

Der durchgeführte „ANOVA on Ranks“-Test (mit Hilfe des Programms SIGMA STAT 2.03 von SYSTAT SOFTWARE GMBH, ERKRATH), bei dem die Ergebnisse aller Versuchstiere der einzelnen Kontrast-Tests jeweils gegen die Dressur (Kontrolle) getestet wurden, ergab, dass die Wahlhäufigkeiten bei einem Kon-

trast von 0,86 nicht signifikant unterschiedlich zu der Dressur sind. Die Wahlhäufigkeiten bei den übrigen Kontrasten sind aber signifikant von dem in der Dressursituation verschieden ($P < 0,001$).

3.9 Umdressur auf Rot-Grünes-Muster

Um nun die Frage klären zu können, ob diese Form des Bewegungssehen genauso farbenblind ist, wie beim Bewegungssehen bei der optomotorischen Folgeaktion, wurden sie auf ein rot-grünes Zufallspunktmuster umdressiert, nachdem die Fische Nr. 3, Nr. 10; Nr. 12 und Nr. 16 die erforderliche Schwelle erreicht hatten. Aus den Erfahrungen mit der vorherigen Dressur wurde auch dies wieder schrittweise durchgeführt (Abbildung 43). Dabei wurden die schwarzen Punkte direkt mit roten Punkten höchster Intensität ausgetauscht. Die weißen Punkte wurden in sechs gleichmäßigen Stufen (RGB 255, 255, 255) allmählich immer mehr der Farbe grün angenähert, bis ein Grünton der höchsten Intensität erreicht war (RGB 0, 255, 0).

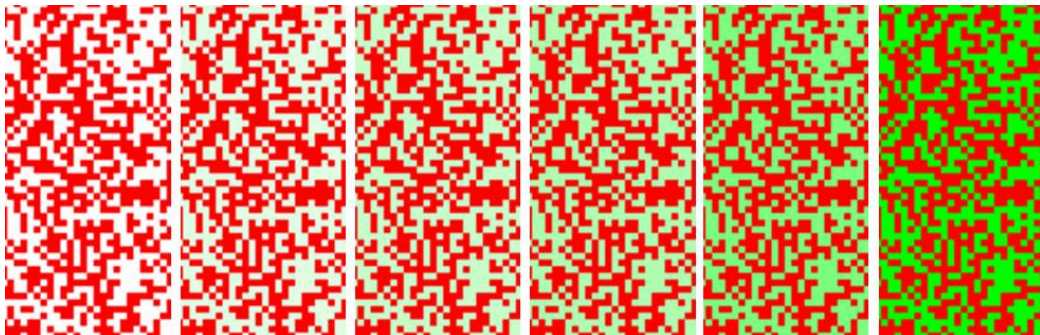


Abbildung 43: Umdressur auf rot-grünes Zufallspunktmuster. Zuerst wurde nur Schwarz durch Rot ausgetauscht und dann schrittweise zum grün hingeführt. Hier sind exemplarisch nur 6 Abstufungen gezeigt, es waren aber insgesamt 10 Schritte bis zur kompletten Umstellung auf das rot-grüne Zufallspunktmuster.

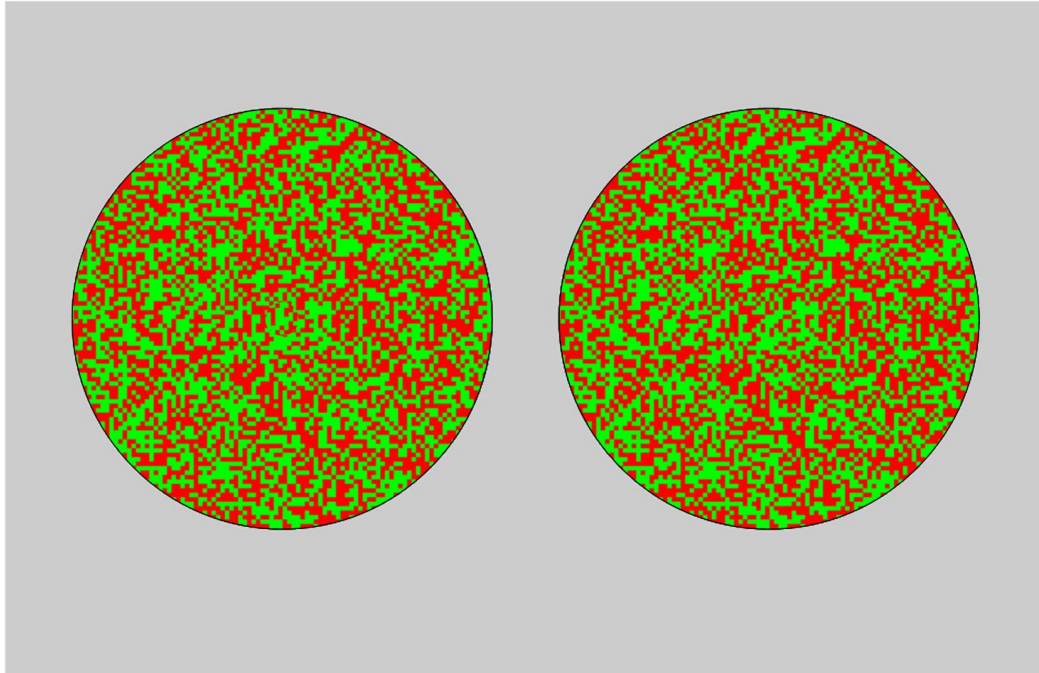


Abbildung 44: Umdressur. Rot-grünes Zufallspunktmuster

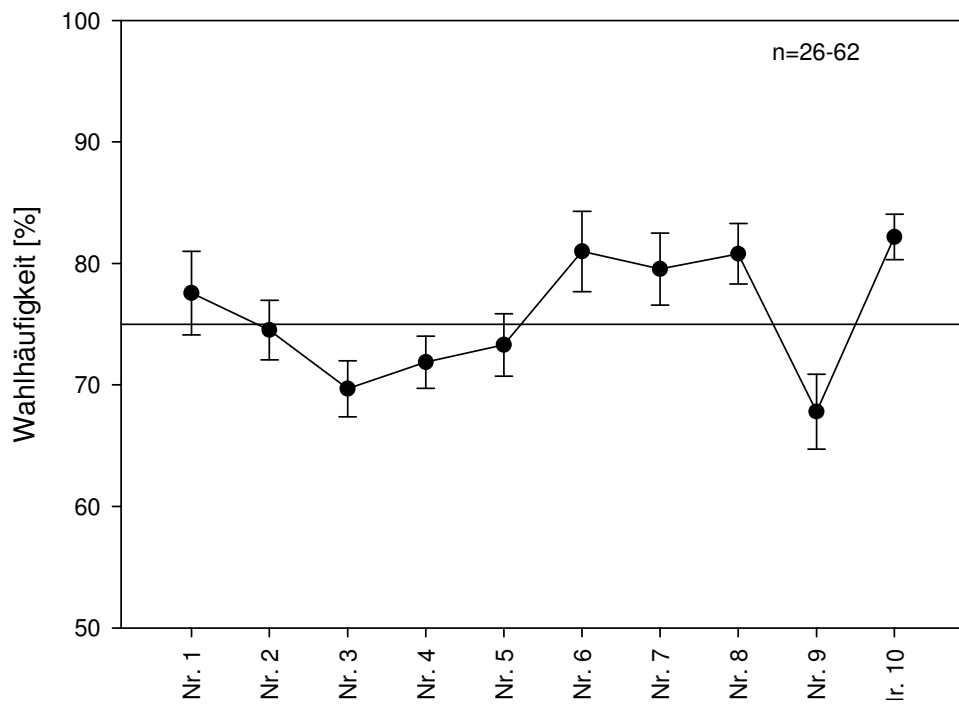


Abbildung 45: Übersicht der schrittweisen Hinführung zum rot-grünen Zufallspunktmuster. Angegeben sind die Wahlhäufigkeiten gemittelt über alle drei Fische (Nr. 3, 10 und 12)

Ebenso wie bei der Andressur auf das schwarz-weiße Zufallspunktmuster wurde die Umstellung auf das rot-grüne Zufallspunktmuster schrittweise durchgeführt. Beginnend bei Schritt Nr. 1 (Abbildung 43) bei dem lediglich schwarz (RGB 0, 0, 0) durch rot (RGB 255,0 ,0) ausgetauscht wurde, wurde dann bei den anderen Schritten weiß (RGB 255, 255, 255) allmählich durch Herabsetzen der Farbwerte für rot und blau zu grün (RGB 0, 255, 0). Bei Schritt Nr. 10 war die komplette Umstellung auf ein rot-grünes Zufallspunktmuster erreicht. Aufgetragen sind die Wahlhäufigkeiten am bewegten Objekt gemittelt über drei Goldfische. Wie Abbildung 46 zeigt, konnte Goldfisch Nr. 16 nicht auf das rot-grüne Zufallmuster umdressiert werden. Die Tiere lagen bei allen Dressurschritten nahe am Schwellenwert bzw. darüber. Bei Schritt Nr. 9 lag der Mittelwert bei 67,8% und damit unter dem Schwellenwert. Bei Schritt Nr. 10 erreichen die Tiere eine Wahlhäufigkeit von 82,2%.

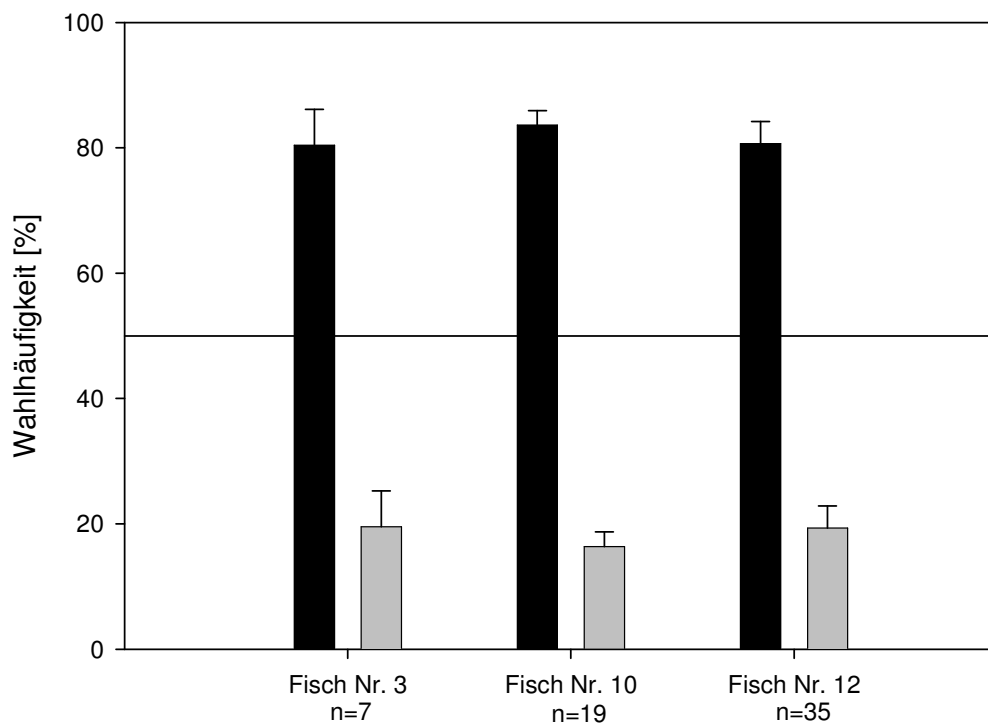


Abbildung 46: Dressur: Wahlhäufigkeit der Goldfische auf das rot-grünes Zufallspunktmuster.

In Abbildung 46 sind die Ergebnisse der Wahlhäufigkeit bei Dressurschritt Nr. 10 einzeln für die drei Goldfische aufgetragen. Fisch Nr. 3 erreicht eine Wahlhäufigkeit von 80,4% für das bewegte Objekt, Nr. 10 83,7% und Nr. 12 80,7%. Somit lagen alle drei Versuchstiere deutlich über dem Schwellenkriterium und somit konnten anschließend die Transferversuche durchgeführt werden.

3.10 Transferversuche: Rot-Grün

Bei diesem Transferversuch sollte überprüft werden, ob bei einer Kombination von verschiedenen Intensitäten der rot und grünen Punkten, die Bewegungswahrnehmung zum Erliegen kommt. Auf Grund der technischen Eigenschaften des Flachbildschirms, der im roten Bereich weniger Lichtquanten emittiert als im grünen - trotz gleich eingestellter Intensität (Abbildung 7) - wurde die Intensität der roten Punkte konstant bei der größten Einstellung (RGB 255,0,0) belassen und nur die Intensität der grünen Punkte verändert. Hierbei konnte natürlich die mittlere Quantenflussdichte der Präsentation nicht mehr konstant gehalten werden.

Es wurden insgesamt 17 unterschiedliche Grün-Intensitätsabstufungen getestet (Abbildung 47). Dabei wurden die Tests in zufälliger Reihenfolge durchgeführt, wobei ein Test maximal zweimal direkt hintereinander durchgeführt wurde. Ein Test wurde genauso wie die bereits oben aufgeführten Transfertests durchgeführt; d.h. es wurden die Transferstimuli gezeigt, die Wahlen sowohl an der bewegten als auch an der unbewegten Seite registriert und nach 25 Wahlen sofort der Dressurstimulus gezeigt und unmittelbar auf diesen belohnt. Anschließend wurden die Ergebnisse mit Hilfe des Programms SIGMA STAT 2.03 (SYSTAT SOFTWARE GMBH, ERKRATH) statistisch ausgewertet.

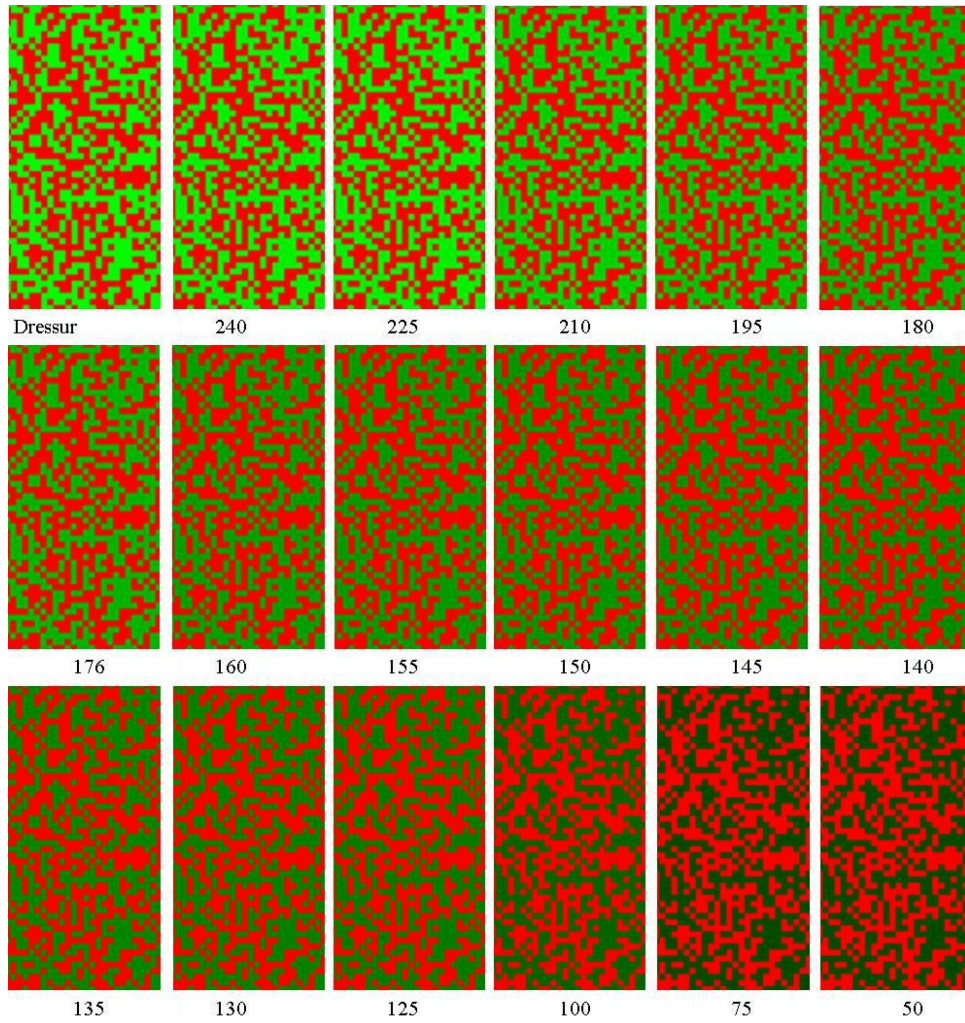


Abbildung 47: Verwendete Rot-Grün-Kombinationen. Angegeben ist nur der Helligkeitswert des Grüntons als RGB-Wert.

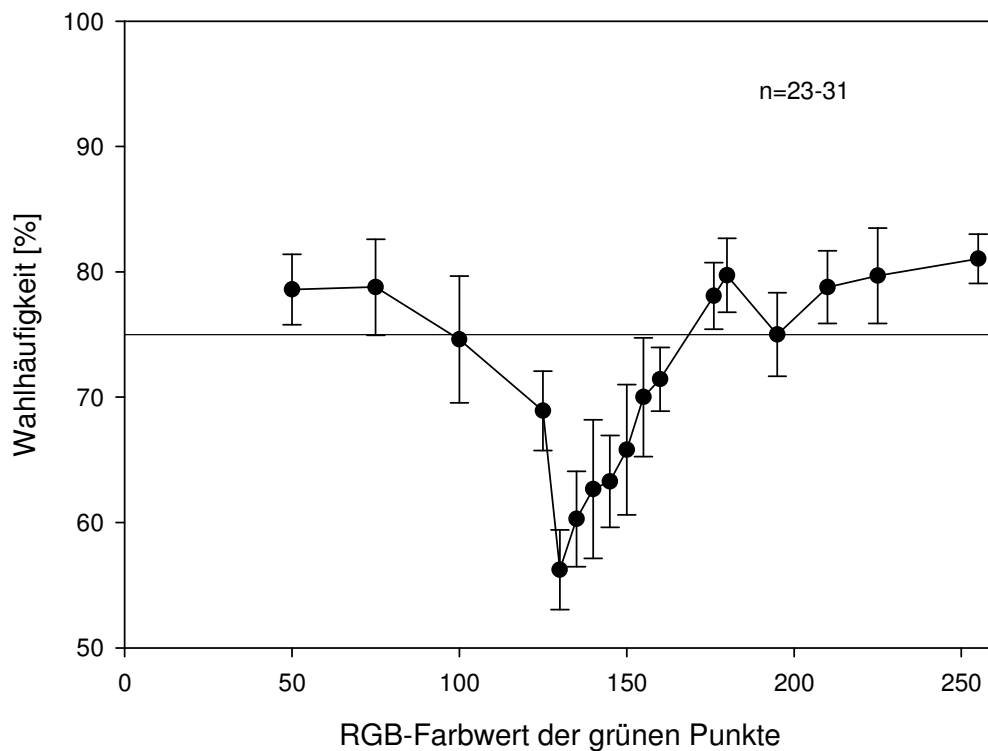


Abbildung 48: rot-grünes Zufallspunktmuster, Rot = 255, 0, 0 RGB (konstant) und Grün = 0, variiert, 0 RGB, Mittelwert über drei Fische.(Nr. 3, Nr. 10, Nr.12)

In Abbildung 48 sind die Wahlhäufigkeiten am bewegten Objekt gemittelt über drei Goldfische (Ordinate) gegen die Intensität der grünen Punkte (Abszisse) aufgetragen. Man sieht, dass bei den Einstellungen 225, 210, 195, 180 und 176 die Wahlhäufigkeiten über 75% liegen. Ab 160 fällt die Wahlhäufigkeit kontinuierlich bis auf 56,2% bei 130 ab, um dann bei 100 wieder den Schwellenwert zu erreichen. Danach bleibt die Wahlhäufigkeit bei den Einstellungen von 75 und 50 über der Schwelle.

Der durchgeführte „ANOVA on Ranks“-Test, bei dem die Ergebnisse aller Versuchstiere der einzelnen Tests jeweils gegen die Dressur (Kontrolle) getestet wurden, ergab, dass die Wahlhäufigkeiten der Tests von 50 bis 125 und 150 bis 225 nicht signifikant unterschiedlich zu der Dressur sind. Die Wahlhäufigkeiten bei den Tests 130 bis 145 sind aber signifikant unterschiedlich zur Dressur ($P < 0,001$).

3.11 Kontrolltest: Rot-Grün

Durch diese Versuchsreihe sollte überprüft werden, ob die Goldfische grundsätzlich in der Lage sind, unter den Bedingungen bei denen sie im vorherigen Transfertest nicht mehr in der Lage waren, die Bewegung wahrzunehmen, einen roten Punkt (unbewegt) vor grünem Hintergrund erkennen zu können. Dazu wurden vier Goldfische darauf dressiert, einen roten Punkt vor grünem Hintergrund von einem grünen Hintergrund zu unterscheiden (Abbildung 49). Sowohl die Intensität von Grün als auch von Rot waren hierbei auf die höchste Intensität eingestellt (R bzw. G 255). Nachdem die Tiere das erforderliche Schwellenkriterium von 75 % richtigen Wahlen erreicht hatten, wurden Transferversuche durchgeführt, bei denen die Intensität des grünen Hintergrunds verringert wurde (Abbildung 50). Anschließend wurden die Ergebnisse noch mit Hilfe des Programms SIGMA STAT 2.03 (SYSTAT SOFTWARE GMBH, ERKRATH) statistisch ausgewertet.

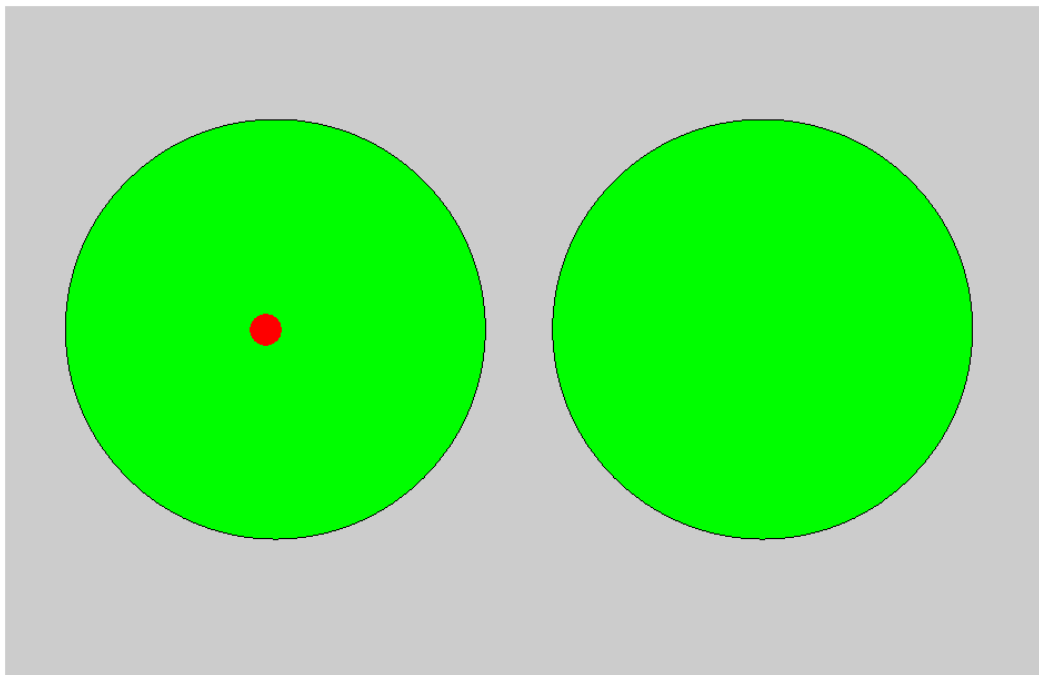


Abbildung 49: Dressursituation für die Kontrollversuche. Es wurde auf einen roten Punkt (RGB 255,0,0) vor grünem Hintergrund (RGB 0,255,0) gegen einen grünen Fläche dressiert.

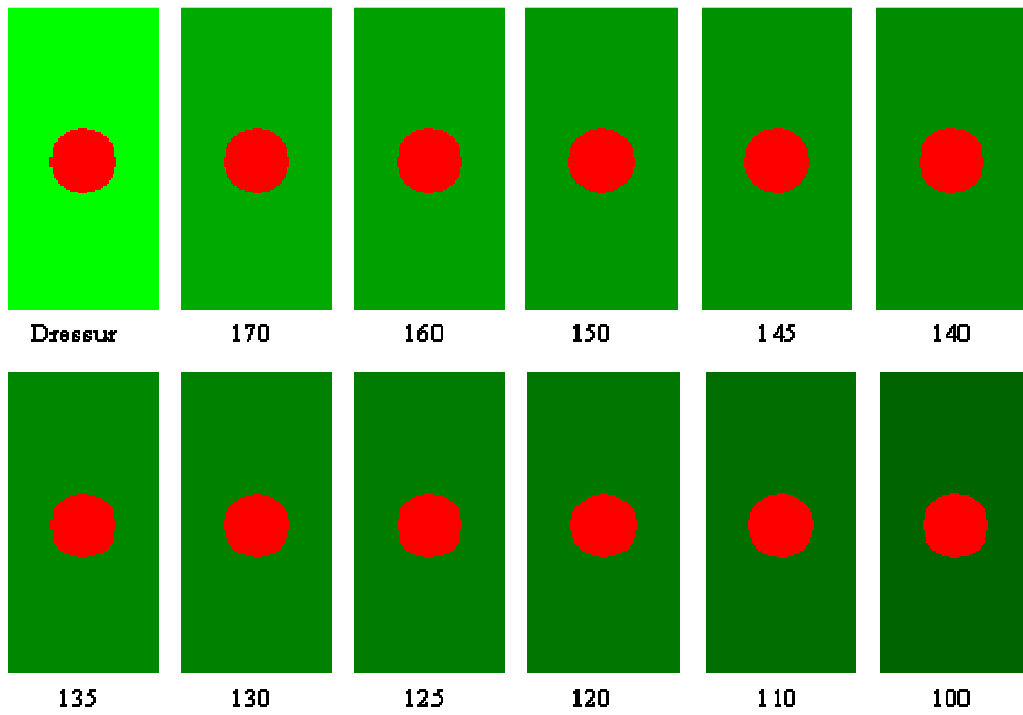


Abbildung 50: Verwendete Rot-Grün-Kombinationen beim Kontrolltest. Angegeben ist immer die Helligkeitseinstellung des grünen Hintergrunds im RGB-Farbsystem.

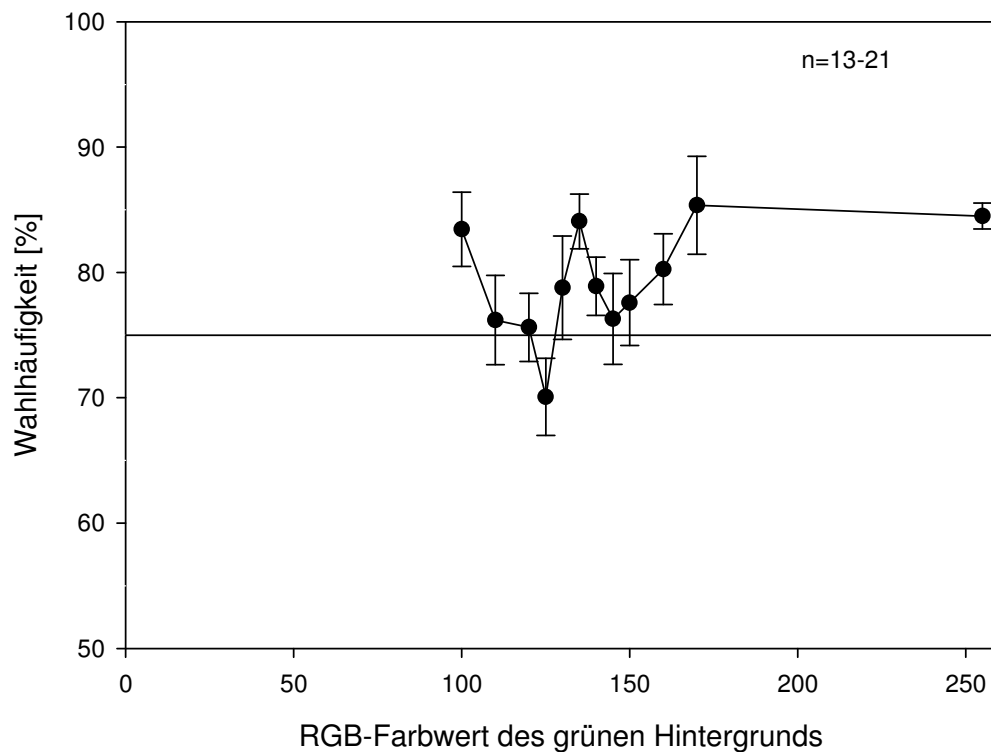


Abbildung 51: Kontrolltests zu den Transferversuchen: Rot-Grün (Mittelwert über drei Fische)

In Abbildung 51 sind die Wahlhäufigkeiten für den roten Punkt vor grünem Hintergrund gemittelt über drei Goldfische (Ordinate) gegen die Helligkeit des grünen Hintergrunds (Abszisse) aufgetragen. Die Wahlhäufigkeiten liegen bei allen Rot-Grün-Kombinationen oberhalb der Schwelle. Nur bei der Kombination 125 liegt die Wahlhäufigkeit bei 70,1%. Der durchgeführte „ANOVA on Ranks“-Test zeigte, dass dieser Wert statistisch nicht signifikant unterschiedlich zur Dressur ist ($P < 0,001$).

3.12 Umdressur auf Blau-Grün-Muster

Bei dieser Umdressur konnte auf ein schrittweises Hinführen an den Dressurreiz verzichtet werden. Es wurde direkt auf ein Blau-Grün-Zufallspunktmuster umdressiert. Dabei hatten die grünen und die blauen Punkte die größte, einstellbare Helligkeit von 255 (G bzw. B).

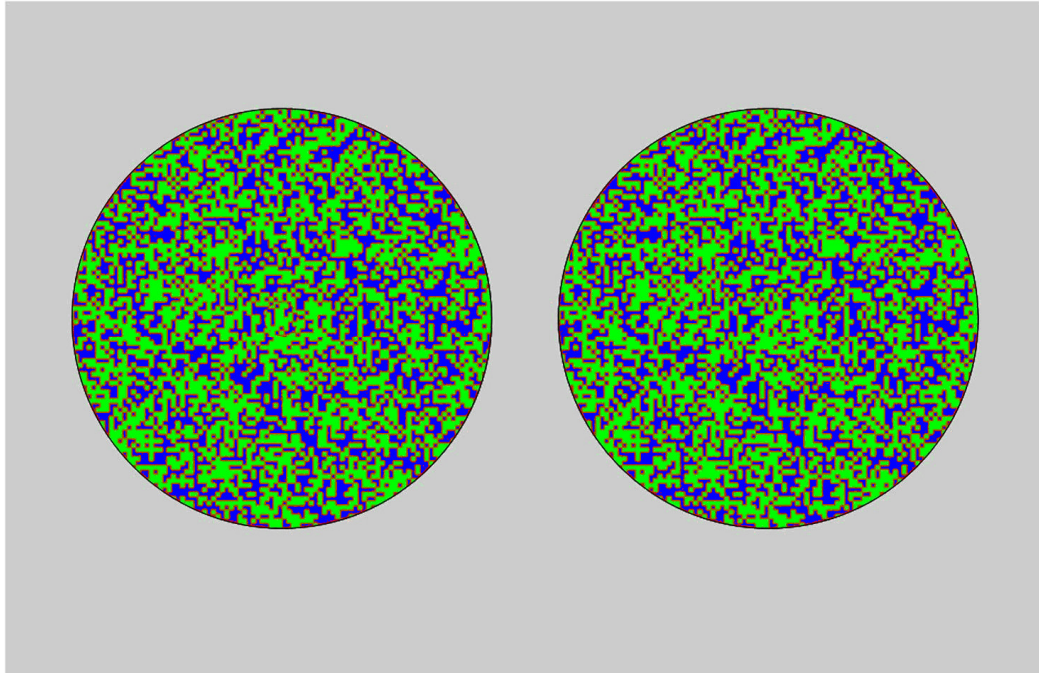


Abbildung 52: Umdressur Blau-Grün-Zufallspunktmuster

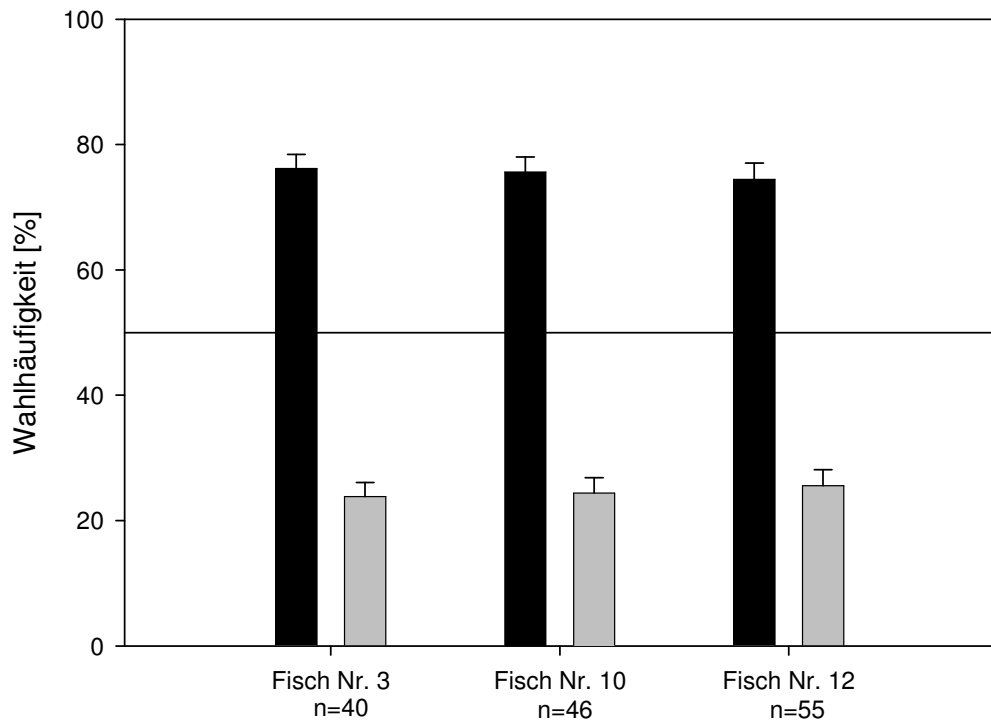


Abbildung 53: Wahlhäufigkeiten der Goldfische Blau-Grün- Zufallspunktmuster.

Bei dieser Umdressur konnte auf ein schrittweises Hinführen an den Dressurreiz verzichtet werden. Es wurde direkt auf ein Blau-Grün-Zufallspunktmuster umdressiert. Man sieht in Abbildung 53, dass alle drei Goldfische das erforderliche Schwellenkriterium erreichten. Fisch Nr. 3 erreichte eine Wahlhäufigkeit von 76,2% richtiger Wahlen, Fisch Nr. 10 75,6% und Fisch Nr. 12 74,5%.

3.13 Transferversuch: Blau-Grün

Auch bei diesem Transferversuch sollte überprüft werden, ob bei einer Kombination von unterschiedlichen Intensitäten der blauen und grünen Punkten, die Bewegungswahrnehmung zum Erliegen kommt. Wiederum musste auf Grund der technischen Eigenschaften des Flachbildschirms, der im blauen Bereich weniger Lichtquanten emittiert als im grünen - trotz gleich eingestellter Grün- und Blauwerte im RGB-Farbsystem (Abbildung 7) - die Intensität der blauen Punkte konstant bei der größten Einstellung (B 255) belassen werden. Nur die Intensität der grünen Punkte wurde verändert. Hierbei konnte natürlich die mittlere Leuchtdichte der Präsentation nicht mehr konstant gehalten werden. Anschließend wurden die Ergebnisse noch mit Hilfe des Programms SIGMA STAT 2.03 (SYSTAT SOFTWARE GMBH, ERKRATH) statistisch ausgewertet.

Wie in Abbildung 55 zu erkennen ist, lagen die Wahlhäufigkeiten gemittelt über alle drei Goldfische bei den Helligkeitseinstellungen der grünen Farbe von 170 bis 250 über 75%. Ab 155 fällt die Wahlhäufigkeit um etwa 10 % ab. Sie liegt bei 155 bei 66,8%, 140 bei 64%, 110 bei 69,5% und bei 75 bei 67,1%.

Der durchgeführte „ANOVA on Ranks“-Test bei dem alle Tests gegen die Dressur (255) geprüft wurden, zeigte, dass die Werte bei 75 und 140 statistisch signifikant unterschiedlich zur Dressur sind ($P < 0,045$ und $0,013$). Die übrigen Werte sind statistisch nicht signifikant unterschiedlich.

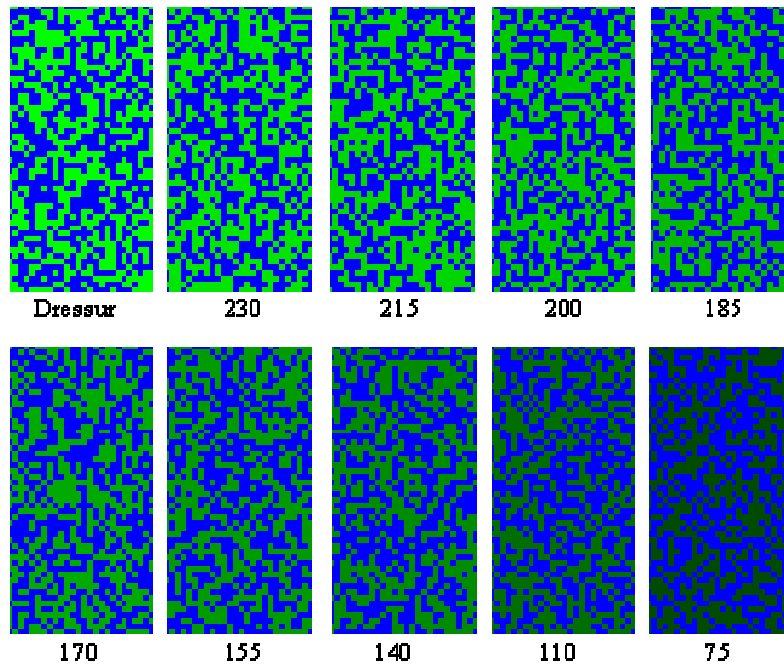


Abbildung 54: Verwendete Blau-Grün-Kombinationen. Angegeben ist nur der Helligkeitswert des Grüntons als RGB-Wert.

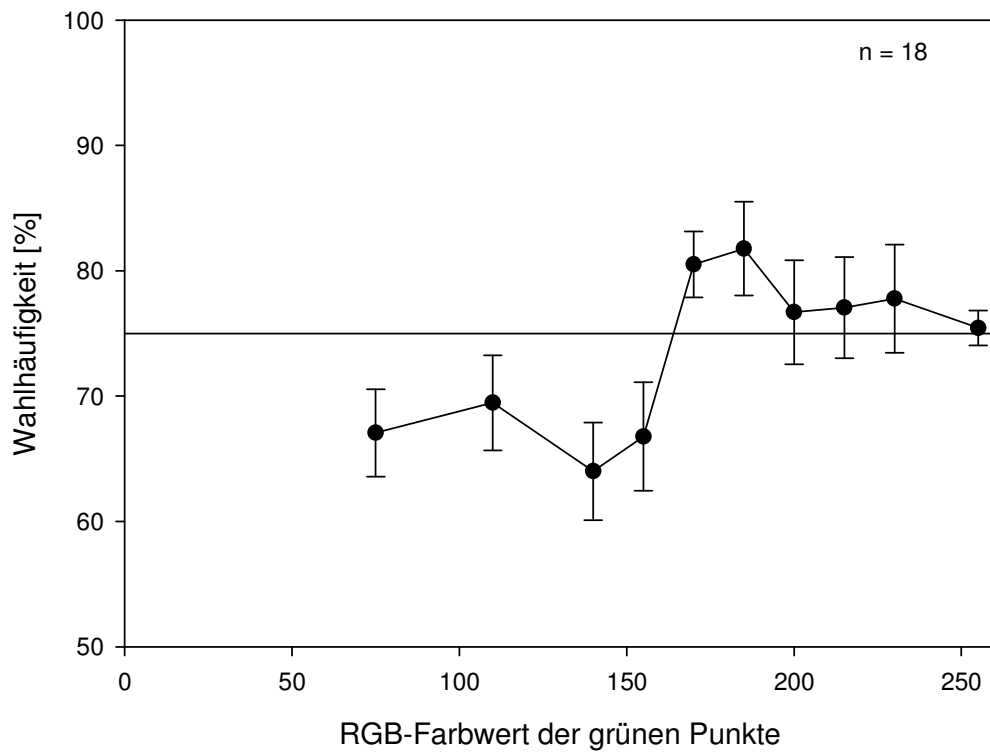


Abbildung 55: Blau-Grün Zufallspunktmuster.

4 Diskussion

Bisher basierten Erkenntnisse des Bewegungssehens beim Goldfisch auf Untersuchungen, die mit Hilfe der optomotorischen Folgereaktion durchgeführt wurden. Diese stellt aber nur einen Teil der Möglichkeiten des Goldfischs dar, Bewegung zu perzipieren. Goldfische sind auch in der Lage, die Bewegung eines einzelnen Objektes vor einem ruhenden oder auch bewegtem Hintergrund wahrzunehmen (Objektbewegungssehen). Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es, zuerst eine geeignete Methode zu entwickeln, mit deren Hilfe man das Bewegungssehen von Objekten beim Goldfisch mittels Dressurexperimenten untersuchen kann, um dann herauszufinden, ob diese Form des Bewegungssehen, genauso wie das Bewegungssehen getestet mit Hilfe der optomotorischen Folgereaktion, farbenblind ist.

4.1 Ermittlung der geeigneten Dressurmethode

Erste Dressur und zweite Dressur

Bei der ersten Dressur wurde den Goldfischen ein schwarzer horizontal hin- und her bewegter Punkt vor weißem Hintergrund gegen einen unbewegten schwarzen Punkt gleicher Größe vor weißem Hintergrund gezeigt. Nur zwei Fische zeigten eine leichte Bevorzugung für den bewegten Punkt (Fisch Nr. 2 und 3). Da aber keines der Tiere das gewählte Schwellenkriterium von 75% richtiger Wahlen erreichte, wurde die zweite Dressur so verändert, dass der unbewegte Punkt entfernt wurde und die Goldfische somit nur noch den bewegten Punkt sahen. Diese Dressur war so erfolgreich, dass die Tiere innerhalb von drei Tagen, deutlich den bewegten Punkt bevorzugten und auch die gesetzte Schwelle erreichten.

Darauf sollte mit Hilfe der fünf Transfertests überprüft werden, ob die Tiere gelernt hatten, die Bewegung als unterscheidendes Merkmal zu benutzen. Weiterhin sollte dies durch fünf Generalisierungstest getestet werden. Die Ergebnisse der Transfer- und Generalisierungstests sind zur besseren Übersicht in Tabelle 1 zusammengefasst.

<u>Transfertest</u>	Goldfisch Nr. 1	Goldfisch Nr. 2	Goldfisch Nr. 3
1. unbewegter Punkt /weiß	62:38	62:38	73:27
2. unbewegter Punkt / unbewegtes Quadrat	55:45	50:50	50:50
3. bewegter Punkt / unbewegter Punkt	58:42	58:42	73:27
4. bewegtes Quadrat / unbewegtes Quadrat	53:47	69:31	83:17
5. Zufallsmuster: bewegter Punkt / unbewegter Punkt	52:48	60:40	90:10
<u>Generalisierungstest</u>			
1. bewegter Punkt	0,65	1	1
2. unbewegter Punkt	0,8	0,6	0,1
3. bewegtes Quadrat	0,1	1	1
4. unbewegtes Quadrat	0,9	0,6	0,3
5. weiß	0,3	0,6	0,2

Tabelle 2: Übersicht der Ergebnisse der Transfer- und Generalisierungstests. Angegeben sind die Wahlhäufigkeiten bzw. die normierten Wahlen (siehe Ergebnisse 3.4)

Es scheint, dass sich von den drei Tieren nur ein Goldfisch (Fisch Nr. 3) eindeutig die Bewegung als unterscheidendes Kriterium gemerkt hatte, wenn jeweils im rechten und im linken Fenster ein Objekt präsentiert wurde. War jedoch nur in einem Fenster ein Objekt vorhanden und das andere hatte nur den weißen Hintergrund, schwamm er auch den unbewegten Punkt an, orientierte sich also am Objekt. Goldfisch Nr. 1 hingegen schien sich so zu orientieren, dass er alle Objekte anschwamm, unabhängig von Kontur und Bewegung, und nur das Fenster mied, das den weißen Hintergrund zeigte. Goldfisch Nr. 2 zeigt ein ähnliches Verhalten wie Fisch Nr. 3, jedoch war seine Bevorzugung für die Bewegung nicht so eindeutig wie bei diesem.

Somit ist es auch erklärbar, warum Goldfisch Nr. 1 und 2 bei der ersten Dressur das Schwellenkriterium nicht erreichten, da hier auf beiden Seiten ein schwarzer Punkt zu sehen war und sich die Tiere ausschließlich bzw. überwiegend das Objekt „schwarzer Punkt“ als Auswahlkriterium gemerkt hatten. Dies spiegelt sich auch in Transfertest Nr. 3 wieder, der der ersten Dressur entspricht.

Goldfisch Nr. 3 hingegen, wählt hierbei ganz im Gegensatz zur ersten Dressur deutlich den bewegten Punkt.

Es ist nicht erstaunlich, dass die Goldfische bei der zweiten Dressur sehr schnell an bzw. sogar deutlich über die gesetzte Schwelle kamen, da immer nur auf einer Seite ein bewegtes Objekt zu sehen war.

Dritte Dressur

Da bei den bisherigen Dressuren die Versuchstiere anscheinend unterschiedliche Kriterien gelernt hatten, war es notwendig, die Dressur soweit zu verändern, dass die Möglichkeiten der Entscheidungsmerkmale für die Versuchstiere noch stärker eingeschränkt wurden. Bei Verhaltensexperimenten zur Formenunterscheidung bei Fischen hat sich gezeigt, dass die Tiere beim Vorhandensein zweier Unterscheidungsmerkmale keine eindeutige Bevorzugung für eines von beiden hatten (Herter, 1953; Wyzisk, 2002). Bei diesen Experimenten sollten Fische Figuren unterscheiden, die sich in zwei Merkmalen (Farbe und Form) unterschieden. Herter konnte dabei keine bestimmte Bevorzugung für eines der beiden Merkmale feststellen. Zudem scheinen sich die Fische beim Erlernen einer Figur nur einen Teilaspekt zu merken und nicht die Figur insgesamt. So führte Meesters (Meesters, 1940) Versuche durch, bei denen die Fische Dreieck und Quadrat voneinander unterscheiden mussten. In der Dressur zeigte eine Ecke des Dreiecks nach oben und das Quadrat hatte eine Kante oben. Wurden die beiden Formen nun so gedreht, dass das Dreieck nun eine Kante oben hatte und das Quadrat oben eine Ecke, so wählten die auf das Dreieck dressierten Fische die ursprünglich negative Figur, das Quadrat.

Damit nun die Versuchstiere nur noch aufgrund der Bewegung die beiden Testfelder voneinander unterscheiden konnten, wurde das Muster wie folgt umgestellt. Es wurde ein schwarz-weißes Zufallspunktmuster gezeigt. Innerhalb des Zufallspunktmusters wurde ein kreisförmiger Ausschnitt des Musters in der Größe des schwarzen Punktes aus den ersten beiden Dressuren horizontal hin und her bewegt. Dies hat den Vorteil, dass es irrelevant ist, ob sich das Versuchstier als Unterscheidungsmerkmal nun die Bewegung oder lediglich die Form des bewegten Objekts gemerkt hat, da das Objekt erst wahrgenommen

werden kann, wenn es sich bewegt. Kommt die Bewegung zum Erliegen, verschwimmt für den Betrachter das Objekt mit dem Hintergrund

Drei von vier Versuchstieren (Fisch Nr. 2, 3 und 4) bevorzugten eindeutig den bewegten Stimulus (Abbildung 33). Bei Fisch Nr. 1 war diese Bevorzugung nicht so stark ausgeprägt, war aber um 10% stärker als bei der ersten Dressur. Sie fiel jedoch etwas schwächer aus als bei der zweiten Dressur. Dies lag wohl daran, dass er sich als Unterscheidungskriterium „nicht weißes Fenster“ gemerkt hatte und sich weniger an der Bewegung orientierte.

Transferversuche mit Fisch Nr. 3

Es sollte überprüft werden, ob die bei der Dressur verwendete Bewegungsrichtung mitgelernt wurde. Die Ergebnisse zeigen ganz eindeutig, dass Goldfisch Nr. 3 nicht zwischen horizontaler und vertikaler Bewegungsrichtung unterscheidet. Bisher wurden noch keine Untersuchungen zur Unterscheidungsfähigkeit der Bewegungsrichtung beim Goldfisch gemacht. Die Dressur von Goldfischen auf vertikale, unbewegte Streifen gegen vertikale, bewegte Streifen war leider nicht möglich, da die Goldfische beide Möglichkeiten auch nach längerer Dressur gleich häufig anschwammen (Persönliche Information Frau Prof. Dr. Christa Neumeyer, Johannes-Gutenberg-Universität Mainz).

Anzahl der bewegten Punkte	Schwinkel (Abstand Versuchstier Objekt 35 cm)	Schwinkel (Abstand Versuchstier Objekt 10 cm)	Durchmesser des bewegten Objekts	Fläche des bewegten Objekts	Wahlhäufigkeit für die bewegte Seite
76	1,3°	4,6°	0,8 cm	50 mm ²	90,0 %
49	1,1°	4,0°	0,7 cm	38 mm ²	88,0 %
19	0,7°	2,3°	0,4 cm	13 mm ²	82,3 %
16	0,5°	1,7°	0,3 cm	7 mm ²	75,0 %
7	0,3°	1,1°	0,2 cm	3 mm ²	67,4 %
1	0,2°	0,6°	0,1 cm	1 mm ²	55,0 %

Tabelle 3: Transferversuche zur Objektgröße mit Goldfisch Nr. 3. Grün: Dressur, Gelb: errechnete Werte bei der Schwelle, Rot: Werte bei der kleinsten Mustergröße

Der Transferversuch zur Objektgröße zeigte bei Fisch Nr. 3, dass mit abnehmender Anzahl der kohärent bewegten schwarz-weißen Punkten die Wahlhäufigkeit für die bewegte Seite immer geringer wurde. In Tabelle 3 wurde dies noch einmal zusammengefasst. Zudem wurde berechnet, wie groß die entsprechenden Flächen der bewegten Objekte sind und wie groß der Sehwinkel unter zwei verschiedenen Abständen ist. Es wurde einmal der Abstand von 35 cm gewählt, dies entsprach der Entfernung von Goldfisch zu Monitor, wenn sich das Tier auf der vom Monitor entfernten Aquariumsseite befindet, und zum anderen einen Abstand von 10 cm, dies entspricht der Entfernung von Goldfisch zu Monitor, wenn das Tier an der dem Monitor nahe liegenden Aquariumsseite ist. Um zu überprüfen, ob Goldfisch Nr. 3 die Größe des Objekts mitgelernt hatte, wurden die Verhältnisse der Sehwinkel, der Flächen und der Durchmesser einmal für die Dressur zum (berechneten) Wert bei 75% richtiger Wahlen und auch die jeweiligen Verhältnisse vom berechneten Wert der Schwelle zur Punktmustergröße des Hintergrunds bestimmt (Tabelle 4). Hierbei fällt auf, dass sowohl beim Vergleich der berechneten Verhältnisse von Dressur zur Schwelle als auch von der Schwelle zur Punktmustergröße bei allen betrachteten Größenverhältnissen ein deutlicher Größenunterschied vorhanden ist. Im Vergleich dazu waren die Unterschiede bei den von Wyzisk durchgeführten Experimenten zur Größenunterscheidungsfähigkeit sowohl beim Vergleich des Sehwinkels (1 : 0,9) als auch beim Vergleich der Flächen (1 : 0,8) sehr gering (Wyzisk, 2005). Daraus ließe sich schließen, dass Goldfisch Nr. 3 bei diesem Transferversuch die Objektgröße nicht mitgelernt hatte.

	Verhältnis Sehwinkel	Verhältnis Flä- chen	Verhältnis Durchmesser
Dressurgröße zur Größe an der Schwelle (76 zu 16)	1 : 0,40	1 : 0,14	1 : 0,33
Größe an der Schwelle zur kleinsten Punktmustergröße (16 zu 1)	1 : 0,38	1 : 0,14	1 : 0,375

Tabelle 4: Transferversuche zur Objektgröße mit Goldfisch Nr. 3. Vergleich der Verhältnisse von Sehwinkel, Flächen und Durchmesser des bewegten Objekts

Dressur auf das schwarz-weiße Zufallspunktmuster

Für die weiteren Versuche wurden zusätzliche Goldfische auf das Zufallspunktmuster dressiert werden. Es zeigte sich aber, dass sowohl naive als auch nicht naive Tiere Schwierigkeiten hatten, die gesetzte Schwelle von 75 % richtiger Wahlen zu erreichen. Auch durch eine Verlängerung der Dressur konnte keine Verbesserung herbeigeführt werden. Ein solches Verhalten der Versuchstiere zeigte sich auch schon bei vorherigen Dressurexperimenten (Wyzisk, 2005). Goldfische, die bereits auf einen Stimulus dressiert wurden, reagierten auf eine starke Veränderung der Dressur mit einem schlechten Wahlverhalten. Für naive Fische scheint jedoch das Zufallsmuster zu komplex zu sein, um sich ein konkretes Unterscheidungsmerkmal einzuprägen. Daher wurde versucht, die Tiere auf eine sehr einfache Dressur einzustellen (Zweite Dressur), um sie dann in kleinen Schritten auf das Zufallspunktmuster hinzuführen. Diese Herangehensweise war sehr erfolgreich, da alle Goldfische auf das Zufallspunktmuster dressiert werden konnten und die Versuchstiere alle deutlich die Schwelle überschritten.

Zusammenfassung der Vorversuche

Es zeigte sich, dass zur Untersuchung des Objektbewegungssehens beim Goldfisch die Verwendung eines Zufallspunktmusters im Dressurexperiment eine geeignete Methode ist. Diese Methode hat den großen Vorteil, dass sie unabhängig davon ist, ob sich das Versuchstier an der Bewegung oder der Form des Objektes orientiert, da das Objekt erst durch die Bewegung erkennbar wird. Des Weiteren stellt das schrittweise Heranführen an das Zufallspunktmuster eine stabile und vergleichsweise schnelle Möglichkeit dar, genügend Versuchstiere innerhalb eines überschaubaren Zeitrahmens zu dressieren. Sowohl die verwendete Bewegungsrichtung als auch die Größe des Objektes scheinen nicht vom Goldfisch als Unterscheidungsmerkmal herangezogen zu werden. Dies müsste aber noch in weiteren Untersuchungen überprüft werden, da dies bisher nur mit einem Versuchstier getestet wurde.

4.2 Hauptversuche

Kontrasttest

Der Kontrasttest zeigte, dass die Goldfische bei einem schwarz-weißen Zufallspunktmuster mit der Punktgröße von 1mm mindestens einen Kontrast von 0,8 brauchen, um bei der Unterscheidung von bewegtem und unbewegtem Objekt eine Wahlhäufigkeit von mindestens 75% zu erhalten (Abbildung 42). Geht man von der halbmaximalen Antwort aus, die bei 65% richtiger Wahlen liegt, dann benötigen die Tiere einen Kontrast von 0,7. Vergleicht man diese Werte mit den Werten, gemessen mit Hilfe der optomotorischen Folgereaktion, so sieht man, dass hier der benötigte Kontrast um einiges geringer sein kann, damit die Versuchstiere eindeutig die Bewegung wahrnehmen können. Hierbei hängt die Stärke der Folgereaktion auch vom gewählten Muster ab. So benötigt der Zebra-bärbling (*Danio rerio*) bei einem schwarz-weißen Streifenmuster (Rechteckfunktion) nur einen Kontrast von 0,19. Hingegen bei einem schwarz-weißen sinusförmigen Streifenmuster einen Kontrast von 0,49 (Gehres, 2002). Wie Abbildung 56 zeigt, benötigen Goldfische bei dem sinusförmigen Streifenmuster etwa einen Kontrast von 0,6, um die Schwelle von 75% zu erreichen bzw. einen Kontrast von 0,2, um den Halbmaximalwert zu erhalten (Schmidt-Hoffmann, 2006). Die geringeren Kontraste bei den Versuchen, gemessen mit Hilfe der optomotorischen Folgereaktion, erklären sich vermutlich dadurch, dass hier durch eine Bewegung im gesamten Gesichtsfeld des Versuchstiers viel mehr rezeptive Felder angesprochen werden als bei der Objektbewegung, bei der sich nur ein kleiner Bereich im Gesichtsfeld bewegt. Außerdem wirkt sich bei den Streifenmustern viel stärker die laterale Inhibition (Kontrastverstärkung) aus, was Einfluss auf die Kantendetektion hat.

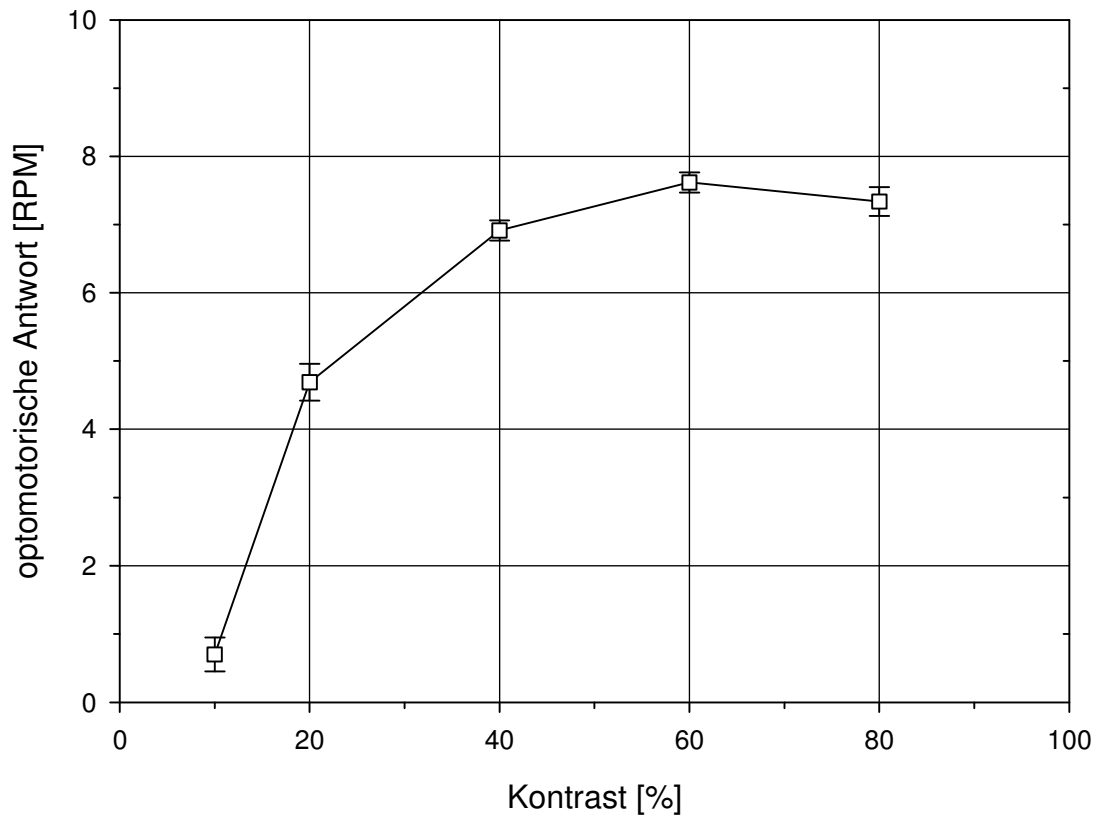


Abbildung 56: Optomotorische Folgereaktion von Goldfischen bei schwarz-weißen Streifenzy-lindern mit unterschiedlichem Kontrast sinusförmig moduliert (Schmidt-Hoffmann, 2006)

Umdressur auf farbige Muster

Die Umdressur auf ein rot-grün Muster musste schrittweise erfolgen, da die Goldfische sehr schreckhaft bzw. mit „Arbeitsverweigerung“ auf die direkte Umstellung des Musters reagierten. Dies ist aber nicht ungewöhnlich, da es sich bereits in früheren Dressurexperimenten zeigte, dass sich die Versuchstiere auf zu starke Veränderungen im Dressurstimulus auf diese Art und Weise verhielten (Wyzisk, 2005). Erwähnenswert ist aber, dass die Umstellung auf ein Blau-Grünes-Muster nicht schrittweise erfolgen musste. Es konnte direkt umdressiert werden, da die Tiere das Muster spontan anschwammen. Dies liegt wohl daran, dass der Unterschied zum vorherigen Dressurmuster für die Goldfisch geringer war und nur in dem Austausch einer Farbe bestand (rot gegen blau), als der Unterschied vom schwarz-weißen Muster zum rot-grünen Muster.

Transferversuche: Rot-Grün

Bei diesen Transferversuchen sollte überprüft werden, ob die Versuchstiere bei einer Kombination von bestimmten Intensitäten der roten und grünen Punkte, nicht mehr das bewegte von dem unbewegten Objekt unterscheiden konnten. Bei der Kombination Rot mit der Einstellung 255 und Grün mit der Einstellung 130 hatte die Wahlhäufigkeit ein Minimum von 56,2%. Dies bedeutet, dass die Tiere nicht mehr in der Lage waren, die Bewegung wahrzunehmen. Nun sollte herausgefunden werden, wie stark die verschiedenen Zapfentypen bei diesem Minimum durch das farbige Muster moduliert werden. Zu diesem Zweck wurden die Erregungswerte der Zapfentypen berechnet und miteinander verglichen.

Berechnung der Zapfenerregung nach Palacios

Palacios bestimmte 1998 die spektrale Empfindlichkeit der Zapfen mit Hilfe der Patchclamp-Methode. Er maß den durch Absorption von Photonen ausgelösten Strom an der Membran. In Abbildung 57 wird dies für die L-, M- und S-Zapfen gezeigt (Palacios *et al.*, 1998).

Die Berechnung der Zapfenerregung geht von der Quantendichte aus, die der Flachbildschirm bei der entsprechenden Helligkeitseinstellung der Farben Rot und Grün abstrahlt, und die im Wasser des Aquariums ankommt. Da der Flachbildschirm kein monochromatisches Licht abstrahlt, sind die Spektren von Grün und Rot breitbandiger und zum Teil auch mehrgipfelig (Abbildung 7). Es wurden zuerst bei jeder Wellenlänge alle emittierten Lichtquanten vom roten und grünen Licht des Monitors sowohl mit dem Erregungskoeffizienten des M- als auch mit dem des L-Zapfens multipliziert, um dann bei einer eingestellten Helligkeit die Erregung des M- bzw. L-Zapfens zu berechnen. Danach wurde das Erregungsverhältnis des Zapfens ausgerechnet, indem die Erregung des Zapfens durch Grün dividiert wurde durch die Erregung des Zapfens durch Rot. Die Berechnung der Zapfenerregung sieht wie folgt aus:

$$\begin{aligned} S &= \int s(\lambda)\Phi(\lambda) d\lambda \\ M &= \int m(\lambda)\Phi(\lambda) d\lambda \\ L &= \int l(\lambda)\Phi(\lambda) d\lambda \end{aligned}$$

Dabei sind $s(\lambda)$, $m(\lambda)$ und $l(\lambda)$ die spektralen Absorptionskoeffizienten linear interpoliert in 1 nm-schritten von 300 bis 740nm, und $\Phi(\lambda)$ ist die spektrale Emission der Lichtquanten des TFT-Monitors. Die Integrale wurden in 1 nm-schritten bestimmt im spektralen Bereich von 300nm bis 740nm.

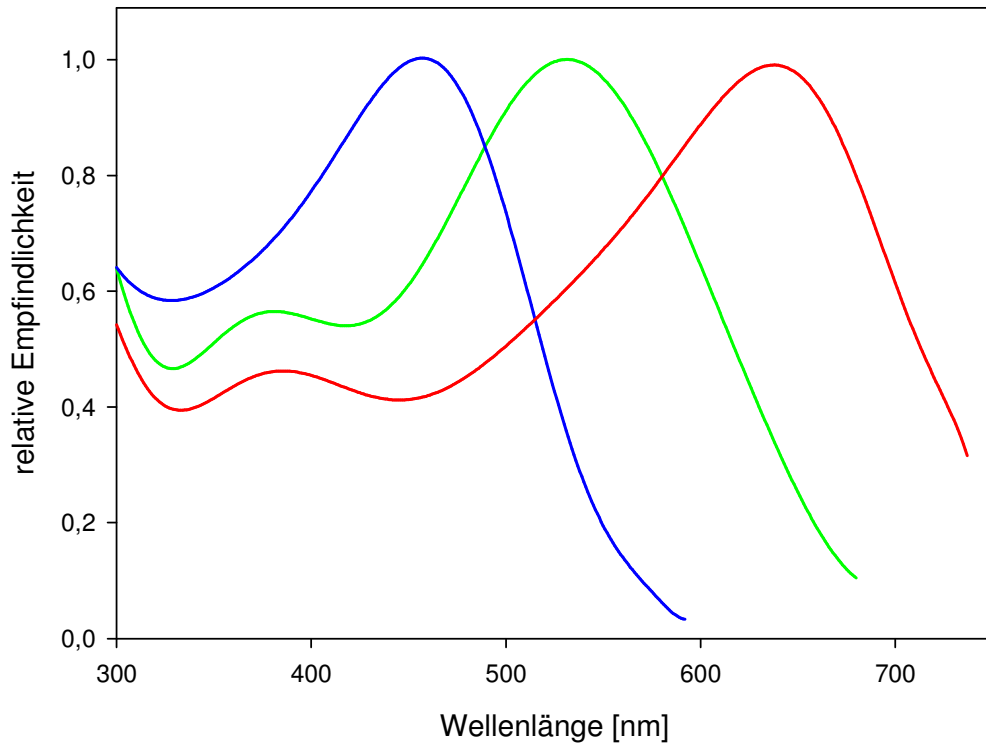


Abbildung 57: L-, M- und S-Zapfenerregung des Goldfischs gemessen mit Hilfe der Patchclamp-Methode durch Palacios et al. 1998

In Abbildung 58 ist gut zu erkennen, dass das errechnete Erregungsverhältnis beim M-Zapfen mit der Helligkeitseinstellung von 150 sehr nahe an dem gemessenen Wert (130), bei dem Goldfische das bewegte nicht mehr vom unbewegten Objekt unterscheiden konnten, liegt. Die Werte des S- und L-Zapfens liegen weiter entfernt (S-Zapfen bei 70 und der L-Zapfen bei 250).

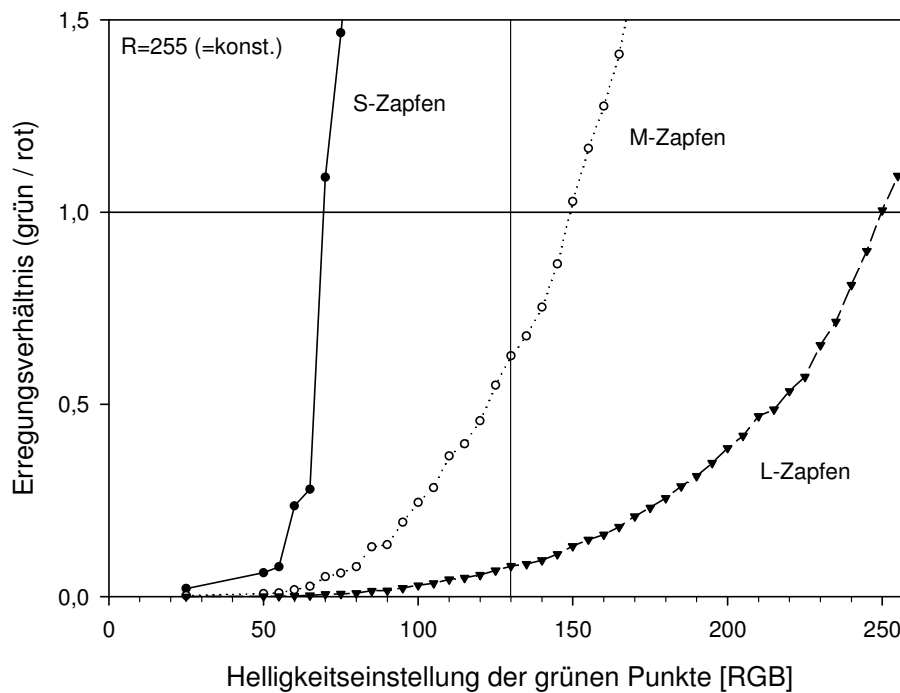


Abbildung 58: Erregungsverhältnisse der drei Zapfentypen, auf der Basis der Spektren nach Palacios. Die Intensität von Rot war konstant bei 255 RGB, die Intensität von Grün wurde variiert. Ein Erregungsverhältnis von 1 bedeutet, dass der entsprechende Zapfentyp gleich stark von Rot und Grün erregt wird. Markiert ist der Wert von Grün 130 RGB bei der die Versuchstiere nicht mehr in der Lage waren, das Objekt zu sehen.

Kontrolltest: Rot-Grün

Diese Versuchsreihe zeigte, dass die Goldfische grundsätzlich in der Lage sind, bei allen Intensitäten des grünen Hintergrundes einen roten Punkt (unbewegt) vor diesem grünem Hintergrund erkennen zu können. Die Wahlhäufigkeiten liegen bei allen Rot-Grün-Kombinationen oberhalb der Schwelle. Nur bei der Kombination 125 liegt die Wahlhäufigkeit bei 70,1%. Der durchgeführte „ANOVA on Ranks“-Test zeigte, dass dieser Wert statistisch nicht signifikant unterschiedlich zur Dressur ist ($P < 0,001$).

Transferversuche: Blau-Grün

Bei diesen Transferversuchen gab es keine Kombination von Blau und Grün, bei der das Wahlverhalten auf 50% abfiel. Jedoch waren bei den Kombinationen Blau mit der Intensität 255 und Grün mit den Intensitäten von 75 bis 155 die Wahlhäufigkeiten unter der Schwelle von 75% richtiger Wahlen. Nun sollte wiederum berechnet werden, wie stark die verschiedenen Zapfentypen bei den entsprechenden Farben und Helligkeiten erregt wurden.

Berechnung der Zapfenerregung nach Palacios

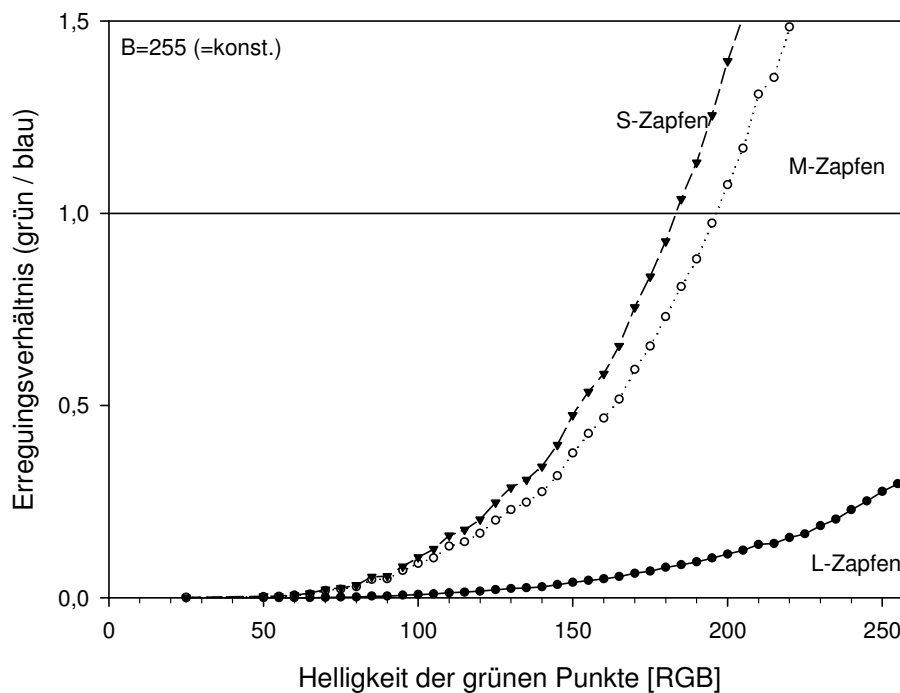


Abbildung 59: Erregungsverhältnisse der drei Zapfentypen, berechnet nach Palacios. Die Intensität von Blau war konstant bei 255 RGB, die Intensität von Grün wurde variiert.

Die Berechnung erfolgte hier genauso wie bereits vorne beim Transferversuch Rot-Grün beschrieben. In Abbildung 59 ist deutlich zu erkennen, dass der L-Zapfen hierbei keine Rolle spielt, da dieser bei allen Einstellung immer modu-

liert wird. Das Erregungsverhältnis 1, bei dem das grün-blaue Muster zu einer gleich starken Erregung führt, liegen für den S- und M-Zapfen bei etwa 190 eng zusammen.

4.3 Zusammenfassung der Hauptversuche

Die Transferversuche zu den verschiedenen Intensitäten zeigten deutlich, dass es bei dem rot-grünen Punktmuster mit den Helligkeitseinstellung Rot 255 und Grün 130 zu einer Verschlechterung bzw. zum kompletten Ausfall des Unterscheidungsvermögens zwischen bewegtem und unbewegtem Stimulus bei den Versuchstieren kommt. Der Kontrolltest belegt aber, dass die Goldfische bei dieser Helligkeitseinstellung durchaus in der Lage sind einen roten Punkt vor grünem Hintergrund zu unterscheiden. Bei der Grün-Blau-Farbkombination zeigt sich nur eine leichte Verschlechterung des Wahlverhaltens, es kommt aber zu keinem kompletten Ausfall des Unterscheidungsvermögens. Durch den Vergleich der Erregungsverhältnisse der verschiedenen Zapfentypen bei den unterschiedlichen Einstellungen zeigte sich bei der Berechnung nach Palacios, dass der M-Zapfen bei diesen Versuchsbedingungen sehr wenig moduliert wird bzw. der errechnete Modulationswert von 1:1 recht nahe an dem Wert liegen, bei dem die Tiere ein Wahlverhalten von 50:50 haben.

Auf jeden Fall kann man sagen, dass auch diese Form von Bewegungssehen „farbenblind“ ist. Es ist aber sehr erstaunlich, dass im Gegensatz zur optomotorischen Folgereaktion, bei der nur der L-Zapfen zur Bewegungsdetektion herangezogen wird, bei dieser Art von Bewegung nur die Information des M-Zapfens benutzt wird.

4.4 Vorteil der „Farbenblindheit“ des Bewegungssehens

Es zeigte sich bereits sowohl bei elektrophysiologischen Versuchen (McCann & Arnett, 1972) als auch bei Verhaltensexperimenten, dass das bewegungsdetektierende System bei verschiedenen Tieren wie Biene, Springspinne, Schmetterling, Affe und Ziesel, die über ein gutes Farbsehen verfügen, „farbenblind“ ist (Srinivasan, 1985). Dies wird damit erklärt, dass ein Bewegungsdetektor nur

maximal empfindlich sein kann, wenn die beiden Rezeptoren (Eingänge), deren Erregungen miteinander verglichen werden, die gleiche spektrale Empfindlichkeit besitzen. Wenn nämlich Rezeptoren mit unterschiedlicher spektraler Empfindlichkeit zur Bewegungsdetektion herangezogen werden, kommt es bei einem Stimulus mit unterschiedlicher spektraler Zusammensetzung schon aufgrund der unterschiedlichen Erregungsverhältnisse der Rezeptoren zu verschiedenen Eingangswerten des Bewegungsdetektors. Dadurch würde bereits die Bewegungswahrnehmung erschwert. Srinivasan zieht zwei Schlussfolgerungen: (1) Je größer der Unterschied in der spektralen Empfindlichkeitsfunktion der beider Eingänge ist, desto geringer ist die Empfindlichkeit für Bewegung. (2) Für einen gegebenen Grad an spektralem Unterschied der beiden Eingänge ist die Empfindlichkeit für Bewegung geringer unter Bedingungen, die einen größeren Farbkontrast haben. Dies kann zu einer Verschlechterung der Bewegungswahrnehmung von bis zu 40 % führen.

4.5 Gibt es mehrere Systeme zur Bewegungswahrnehmung?

Das Prinzip der parallelen Informationsverarbeitung zeigt sich sowohl im Sehsystem von Invertebraten als auch von Vertebraten. Damit einher geht auch ein modularer Aufbau des Sehens, das bedeutet eine Zerlegung der eingehenden Information in verschiedene Teilaspekte wie Kontrast, Farbe, Bewegung, Orientierung, Objekterkennung etc. (Gregory, 2001). In den Linsenaugen der Vertebraten wird schon auf der Ebene der Retina eine Spezialisierung der Ganglienzellen für verschiedene Reizparameter beobachtet. Diese Axone verschiedener Ganglienzelltypen erreichen bei den Primaten die verschiedenen Projektionsgebiete im Sehsystem (Livingstone & Hubel, 1987; Albright, 1999). Den visuellen Kortex kann man beim Menschen neben den Arealen V1 (primärer visueller Kortex) und V2 (sekundärer visueller Kortex) noch in V4, der vor allem für Farbsehen und Formwahrnehmung zuständig ist (Zeki, 1971; Sacks & Wassermann, 1987; Ghose & Ts'o, 1997), und V5 (MT) für die Wahrnehmung von Bewegung (Zihl *et al.*, 1983; Sacks & Wassermann, 1987; Seidemann *et al.*, 1998) unterteilen. Der primäre visuelle Kortex selbst ist in funktionelle Schichten und Säulen organisiert. Eine parallele Verarbeitung von Bewegung und Farbe zeigte sich auch

bei Goldfischen. Bei Messungen der spektralen Empfindlichkeitsfunktion zeigte es sich, dass bei reduzierter Raumbelichtung (1,5 Lux) der langwellige Zapfentyp nicht mehr zum Farbsehen beitrug. Dieser ist jedoch nicht komplett ausgeschaltet, sondern fällt nur für das Farbsehen aus, trägt aber zu anderen visuellen Funktionen weiterhin bei (Neumeyer, 1984; Neumeyer & Arnold, 1989; Neumeyer *et al.*, 1991).

Die neuronale Basis der Bewegungsdetektion bei Goldfischen ist bisher noch nicht geklärt. Der erste Beleg für richtungsselektive Ganglienzellen stammte von Joe Bilotta, der die spektralen und räumlichen Eigenschaften von Goldfisch Ganglienzellen untersuchte (Bilotta & Abramov, 1989). Bei Ableitungen am Tectum des Goldfischs zeigte sich die Dominanz der L-Zapfen bei den richtungsselektiven Ganglienzellen (Maximov *et al.*, 2005; Maximova *et al.*, 2005).

Die Ergebnisse dieser Arbeit deuten daraufhin, dass beim modularen Aufbau des visuellen Systems, auch die verschiedenen Erscheinungsformen der Bewegung (Kleinfeld- und Großfeldbewegung) separat verarbeitet werden, ähnlich wie bei der Stubenfliege (Egelhaaf *et al.*, 1988), die für zwei unterschiedliche Bewegungsformen unterschiedliche Gehirnbereiche benutzt.

4.6 Vergleich mit dem Menschen

Die Frage, ob das Bewegungssehen beim Menschen „farbenblind“ ist oder nicht, ist im Moment noch nicht geklärt und wird weiterhin diskutiert. Es gibt zum einen Experimente, die zeigen, dass es farbenblind ist (Anstis, 1970; Ramachandran & Gregory, 1978; Livingstone & Hubel, 1987; Livingstone & Hubel, 1988), zum anderen gibt es aber auch Hinweise, dass es nicht farbenblind ist (Cavanagh *et al.*, 1984; Logothetis, 1991). Es gibt also keine Eindeutigkeit der Farbenblindheit der Bewegungswahrnehmung. So scheint das System zur Bewegungsdetektion beim Menschen sowohl Eingänge von den L- als auch von den M-Zapfen zu erhalten. Bei Versuchen mit einer sich drehenden archimedischen Spirale⁵ zeigte sich, dass M- und L-Zapfen im Verhältnis 1:2,7 zur Bewegungserkennung beitragen (Vitten, 2004). Auch kann man Systeme zum Erkennen von

⁵ Diese Spiralen zeichnen sich durch einen konstanten Windungsabstand über den gesamten Definitionsbereich aus. Sie werden nach ihrem Entdecker Archimedes benannt.

Objekt- bzw. Ganzfeldbewegung beim Menschen nur schwer voneinander abgrenzen (Dobkins *et al.*, 1998). Daher ist es interessant, sich die evolutive Entwicklung des visuellen Systems des Menschen zu betrachten. Auf Grund von Vergleichen der DNA-Sequenzen verschiedener Opsine bei verschiedenen rezenten Tieren nimmt man an, dass auch die gemeinsamen Vorfahren der Vögel und Säuger vier Zapfentypen besaßen. Rezente Vögel besitzen vier Zapfentypen, deren Absorptionsmaxima bei 370 nm (UV-Zapfen), 445 nm (S-Zapfen), 508 nm (M-Zapfen) und 565 nm (L-Zapfen) liegen. In einer frühen Phase der Säugerevolution gingen die Gene für zwei Zapfenopsine verloren. Es wird angenommen, dass diese Tiere nachtaktiv waren und deswegen diese Veränderung im Sehsystem tolerieren konnten. Vor ungefähr 40 Millionen Jahren entstand mit dem Übergang zur Tagaktivität bei den Vorfahren der Primaten der Alten Welt durch Genduplikation ein dritter Zapfentyp, so dass wieder ein M-Zapfen (530 nm) zur Verfügung stand, dessen Absorptionsmaximum sich aber nur wenig vom L-Zapfen (560 nm) unterscheidet. Der selektive Vorteil bestand möglicherweise darin, dass sich mit drei Zapfentypen Früchte als Nahrungsquelle besser unterscheiden lassen als mit zwei (Goldsmith, 2006). Wenn man nun davon ausgeht, dass bei der „Neuentwicklung“ des M-Zapfens bei den Primaten, die „Verdrahtung“ im visuellen System zumindest zum größeren Teil übernommen wurde, dann scheint es nicht mehr so verwunderlich, dass beim Menschen keine klare Trennung zwischen Objekt- und Ganzfeldbewegungssehen erkennbar ist, und dass keine eindeutige Farbenblindheit der Bewegungsdetektion vorhanden ist. Dagegen zeigten aber Untersuchungen, bei denen die Wahrnehmung von Eigenbewegung eintritt, dass für die Wahrnehmung von bewegten Objekten und die Wahrnehmung von Eigenbewegung getrennte visuelle Systeme bestehen müssen. Denn es wäre funktionell sinnvoll durch die visuelle Wahrnehmung die eigene Fortbewegung zu steuern und gleichzeitig bewegte Objekte zu erkennen (Goldstein, 2002).

4.7 Maschinelles Sehen

Wie bereits in der Einleitung erwähnt, könnten Ergebnisse aus der neurobiologischen Forschung in anderen Bereichen genutzt werden. Die computergestützten Lösungen von Aufgabenstellungen, die sich an den Fähigkeiten des menschlichen visuellen Systems orientieren, werden im Anwendungsgebiet des Maschinellen Sehens (engl. *Computer Vision*) behandelt. Typische Aufgaben im Bereich Computer Vision sind die Objekterkennung und die Bewegungskennung. Hierbei wird auf Algorithmen aus der Bildverarbeitung (engl. *Image Processing*) und Verfahren der Mustererkennung zurückgegriffen. Bilder werden in technischen Anwendungen als Raster von diskreten Bildpunkten dargestellt (Pixel: von *Picture Element*). Da die Bildverarbeitungsoperationen immer auf Vergleiche zwischen benachbarten Pixel beruhen, sind die Pixelraster und die daraus resultierenden Nachbarschaften von großer Bedeutung für die weitere Verarbeitung. Das kartesische Raster (quadratische Pixel) ist das technisch einfachste zu realisierende und daher fast ausschließlich verwendete Raster. Um Objekte oder Bewegung in einem Bild bzw. einer Abfolge von Bildern zu detektieren, wird das Bild in eine Grauwertmatrix umgewandelt. Durch diskrete oder kontinuierliche Faltung wird das Bild anschließend geglättet, um störendes Rauschen aus dem Bild zu entfernen (Tiefpassfilter). Das durch nachfolgende Kontrastverstärkung neu entstandene Bild (Maske) wird nun auf Kanten untersucht. Kanten sind Orte im Bild, an denen sich die Intensitäten abrupt oder wenigstens „schnell“ ändern. Diese Kantendetektion (engl.: *edge detection*) spielt in der frühen Bildverarbeitung eine äußerst wichtige Rolle (Mallot, 2000). Dann wird das Bild durch eine Liste von Bildmerkmalen (engl.: *features*) beschrieben. Dabei wird auf Kanten, Kreuzungs- und Verzweigungspunkt sowie auf Enden von Konturen geachtet. Dieser *primal sketch* wird definiert als eine Liste von Deklarationen. Ein Eintrag dieser Liste besteht aus: Merkmalstyp, Position, Kontrast, Schärfe und Orientierung. Durch anschließende Bildsegmentierung werden Objekte separiert. Wichtig bei dieser Verarbeitung ist, dass für eine spezielle Aufgabe nicht alle Informationen, die im Bild enthalten sind (z.B. Farbinformation), beibehalten werden müssen, sondern weggelassen werden können. Dies hat den Vorteil, dass die Datenmenge geringer werden kann. Mit Hilfe des Optischen Flusses (engl. *Optical Flow*), die

Bezeichnung für ein Vektorfeld, wird die 2D-Bewegungsrichtung und -geschwindigkeit für jeden Bildpunkt einer Bildsequenz angegeben. Diese Vektordaten werden zur Segmentierung und zur Rekonstruktion von Bewegung im Raum genutzt. Zur Berechnung des Optischen Flusses benötigt man korrespondierende Bildpunkte, dabei wird die Tatsache ausgenutzt, dass korrespondierende Bildpunkte gleiche Helligkeitsmuster aufweisen. Die Berechnung kann differentiell erfolgen, d.h. auf der Grundlage von Ableitungen und Gradienten des Grauwertsignals, durch zum Beispiel die Summe der quadrierten Differenzen der Grauwerte. Mit Hilfe des Optischen Flusses können nicht nur Bewegungen detektiert werden, sondern es können auch Entfernungsabschätzungen stattfinden.

4.8 Vergleich: „Maschine – Natur“

Sehr schön sieht man die Parallelen zwischen Maschinellern Sehen und dem natürlichen Sehen: Die Zerlegung der optischen Information in verschiedene Teilaspekte, der modulare Aufbau der jeweiligen Systeme, Kompromisse die eingegangen werden müssen, um entweder Energie, Platz oder Datenmenge einzusparen, der Verlust von Farbinformation bei der Bewegungsdetektion, das teilweise parallel und simultan ablaufende Berechnen von Informationen. Zum einen hat sich das Maschinelle Sehen deswegen so entwickelt, weil anfänglich die Rechenkapazität und die Speichermenge begrenzt waren, zum anderen aber auch, weil die Entwickler Fähigkeiten und Verarbeitungsprozesse bei der Natur abgeschaut hatten.

Aber trotzdem hinkt das Maschinelle Sehen dem natürlichen Sehen noch sehr hinterher. So ist zum Beispiel die Gesichtererkennung noch fehlerhaft und das Erkennen von Bewegung in Echtzeit zur eigenständigen Kontrolle von Robotern noch zu langsam (Russel & Norvig, 2003).

5 Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde das Objektbewegungssehen des Goldfischs betrachtet. Zuerst musste eine geeignete Methode gefunden werden, diese Form der Bewegungswahrnehmung untersuchen zu können, da bisherige Experimente zum Bewegungssehen beim Goldfisch ausschließlich mit Hilfe der optomotorischen Folgereaktion gemacht wurden. Anschließend sollte die Frage geklärt werden, ob das Objektbewegungssehen genau wie das Bewegungssehen einer Großfeldbewegung farbenblind ist und welcher Zapfentyp daran beteiligt ist.

Die Verwendung eines Zufallpunktmusters zur Dressur auf ein bewegtes Objekt hat sich als äußerst erfolgreich herausgestellt. Diese Methode hat den Vorteil, dass sich die Versuchstiere ausschließlich aufgrund der Bewegungsinformation orientieren können. In den Rot-Grün- und Blau-Grün-Transferversuchen zeigte sich, dass das Objektbewegungssehen beim Goldfisch farbenblind ist, aber erstaunlicherweise nicht vom L-Zapfen vermittelt wird, sondern wahrscheinlich vom M-Zapfen. Welchen Vorteil es haben könnte, dass für die verschiedenen Formen der Bewegungswahrnehmung verschiedene Eingänge benutzt werden, kann mit diesen Versuchen nicht geklärt werden. Farbenblindheit des Bewegungssehens scheint eine Eigenschaft visueller Systeme allgemein zu sein. Beim Menschen ist diese Frage im Moment noch nicht geklärt und wird weiterhin diskutiert, da es sowohl Experimente gibt, die zeigen, dass es farbenblind ist, als auch andere, die Hinweise darauf geben, dass es nicht farbenblind ist. Der Vorteil der Farbenblindheit eines bewegungsdetektierenden visuellen Systems zeigt sich auch in der Technik beim Maschinen Sehen. Hier wird ebenfalls auf Farbinformation verzichtet, was zum einen eine Datenreduktion mit sich bringt und zum anderen dazu führt, dass korrespondierende Bildpunkte leichter gefunden werden können. Diese werden benötigt, um Bewegungsvektoren zu bestimmen und letztlich Bewegung zu detektieren.

6 Literaturverzeichnis

- ALBRIGHT, T. D. (1999). More than one way to see it move? *Proc Natl Acad Sci U S A* **96**, 7611-7613.
- ANSTIS, S. M. (1970). Phi movement as a subtraction process. *Vision Res* **10**, 1411-1430.
- BILOTTA, J. & ABRAMOV, I. (1989). Orientation and direction tuning of goldfish ganglion cells. *Vis Neurosci* **2**, 3-13.
- BOWMAKER, J. K., THORPE, A. & DOUGLAS, R. H. (1991). Ultraviolet-sensitive cones in the goldfish. *Vision Research* **31**, 349-352.
- BROCKERHOFF, S. E., HURLEY, J. B., JANSSEN-BIENHOLD, U., NEUHAUSS, S. C., DRIEVER, W. & DOWLING, J. E. (1995). A behavioral screen for isolating zebrafish mutants with visual system defects. *Proc Natl Acad Sci U S A* **92**, 10545-10549.
- CAVANAGH, P., TYLER, C. W. & FAVREAU, O. E. (1984). Perceived velocity of moving chromatic gratings. *J Opt Soc Am A* **1**, 893-899.
- CRONLY-DILLON, J. R. & MUNTZ, W. R. (1965). The spectral sensitivity of the goldfish and the clawed toad tadpole under photopic conditions. *J Exp Biol* **42**, 481-493.
- DOBKINS, K. R., STONER, G. R. & ALBRIGHT, T. D. (1998). Perceptual, oculomotor, and neural responses to moving color plaids. *Perception* **27**, 681-709.
- DOUGLAS, R. & DJAMGOZ, M., ed. (1990). *The Visual System of Fish*. Chapman & Hall, London.

- EGELHAAF, M., HAUSEN, K., REICHARDT, W. & WEHRHAHN, C. (1988). Visual course control in flies relies on neuronal computation of object and background motion. *Trends Neurosci* **11**, 351-358.
- GEHRES, M. (2002). Bewegungssehen beim Zebraärbling (*Danio rerio*) gemessen mit Hilfe der Optomotorik: Ein Vergleich des Wildtyps mit der Mutante Fading Vision. *Diplomarbeit, Johannes-Gutenberg-Universität Mainz*.
- GHOSE, G. M. & TS'O, D. Y. (1997). Form processing modules in primate area V4. *J Neurophysiol* **77**, 2191-2196.
- GOLDSMITH, T. H. (2006). What birds see. *Sci Am* **295**, 68-75.
- GOLDSTEIN, E. B. (2002). *Wahrnehmungspsychologie*, vol. 2. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- GREGORY, R. L. (2001). *Auge und Gehirn. Psychologie des Sehens*. Rowohlt Verlag, Reinbek.
- GREGORY, R. L. & HARRIS, J. P. (1984). Real and apparent movement nulled. *Nature* **307**, 729-730.
- HERTER, K. (1953). *Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen*, vol. 1. Akademie Verlag, Berlin.
- HERVEY, G. F. & HEMS, J. (1981). *The Goldfish*. Faber and Faber, London, Boston.
- KAISER, W. & LISKE, E. (1974). Die optomotorische Reaktion von fixiert fliegenden Bienen bei Reizung mit Spektrallichtern. *J Comp Physiol* **89**, 391-408.

- KRAUSS, A. & NEUMEYER, C. (2003). Wavelength dependence of the optomotor response in zebrafish (*Danio rerio*). *Vision Res* **43**, 1275-1284.
- LIVINGSTONE, M. & HUBEL, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science* **240**, 740-749.
- LIVINGSTONE, M. S. & HUBEL, D. H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *J Neurosci* **7**, 3416-3468.
- LOGOTHETIS, N. K. (1991). Is movement perception color blind? *Curr Biol* **1**, 298-300.
- MALLOT, H. A. (2000). *Sehen und die Verarbeitung visueller Information. Eine Einführung*, vol. 2. Friedr. Vieweg & Sohn Verlag, Braunschweig.
- MAXIMOV, V., MAXIMOVA, E. & MAXIMOV, P. (2005). Direction Selectivity in the Goldfish Tectum Revisited, vol. 1048, pp. 198-205.
- MAXIMOVA, E., GOVARDOVSKI, V., MAXIMOV, P. & MAXIMOV, V. (2005). Spectral Sensitivity of Direction-Selective Ganglion Cells in the Fish Retina, vol. 1048, pp. 433-434.
- MCCANN, G. D. & ARNETT, D. W. (1972). Spectral and polarization sensitivity of the dipteran visual system. *J Gen Physiol* **59**, 534-558.
- MEESTERS, A. (1940). Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **4**, 84-148.
- NAKAYAMA, K. (1985). Biological image motion processing: a review. *Vision Res* **25**, 625-660.

- NEUMEYER, C. (1984). On spectral sensitivity in the goldfish. Evidence for neural interactions between different "cone mechanisms". *Vision Res* **24**, 1223-1231.
- NEUMEYER, C. (1986). Wavelength discrimination in the goldfish. *J Comp Physiol A* **158**, 203-2013.
- 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**, 811-821.
- NEUMEYER, C. & ARNOLD, K. (1989). Tetrachromatic color vision in the goldfish becomes trichromatic under white adaptation light of moderate intensity. *Vision Res* **29**, 1719-1727.
- NEUMEYER, C., WIETSMA, J. J. & SPEKREIJSE, H. (1991). Separate processing of "color" and "brightness" in goldfish. *Vision Res* **31**, 537-549.
- PALACIOS, A. G., VARELA, F. J., SRIVASTAVA, R. & GOLDSMITH, T. H. (1998). Spectral sensitivity of cones in the goldfish, *Carassius auratus*. *Vision Res* **38**, 2135-2146.
- RAMACHANDRAN, V. S. & GREGORY, R. L. (1978). Does colour provide an input to human motion perception? *Nature* **275**, 55-56.
- REICHARDT, W. (1957). Autokorrelations-Auswertung als Funktionsprinzip des Zentralnervensystems. *Z Naturforsch* **12B**, 448-457.
- REICHARDT, W. (1986). Processing of optical information by the visual system of the fly. *Vision Res* **26**, 113-126.

- REICHARDT, W. (1987). Evaluation of optical motion information by movement detectors. *J Comp Physiol [A]* **161**, 533-547.
- RODIECK, R. (1973). *The vertebrate retina*. Freeman and Company, San Francisco.
- RUSHTON, W. A. (1972). Pigments and signals in colour vision. *J Physiol* **220**, 1P-P.
- RUSSEL, S. & NORVIG, P., ed. (2003). *Artificial Intelligence: A modern approach*. Prentice Hall International, Indianapolis.
- SACKS, O. & WASSERMANN, R. (1987). The case of the colorblind patient. *The New York Review of Books* **34**, 25-34.
- SCHAERER, S. & NEUMEYER, C. (1996). Motion detection in goldfish investigated with the optomotor response is "color blind". *Vision Res* **36**, 4025-4034.
- SCHMIDT-HOFFMANN, R. B. (2006). Die Rolle von Glycin in der Goldfischretina: Untersuchung der Ganzfeld-Bewegungswahrnehmung mit Hilfe der optomotorischen Folgereaktion. *Diplomarbeit, Johannes-Gutenberg-Universität Mainz*.
- SEIDEMANN, E., ZOHARY, E. & NEWSOME, W. T. (1998). Temporal gating of neural signals during performance of a visual discrimination task. *Nature* **394**, 72-75.
- SRINIVASAN, M. V. (1985). Shouldn't directional movement detection necessarily be "colour-blind"? *Vision Res* **25**, 997-1000.
- TAUB, E., VICTOR, J. D. & CONTE, M. M. (1997). Nonlinear preprocessing in short-range motion. *Vision Res* **37**, 1459-1477.

- VITTEN, C. (2004). Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit eines Bewegungsdetektors auf der Basis von Zapfenerregungen beim Menschen, Doktorarbeit, Johannes-Gutenberg-Universität Mainz.
- VON CAMPENHAUSEN, C., ed. (1993). *Die Sinne des Menschen*. Thieme Verlag, Stuttgart.
- WYZISK, K. (2002). Versuche zum Formensehen des Goldfisches. In *Diplom-Arbeit*.
- WYZISK, K. (2005). Experimente zur Form- und Größenwahrnehmung beim Goldfisch (*Carassius auratus*) unter Verwendung von Scheinkonturen und Größentäuschungen. *Doktor-Arbeit*.
- ZEKI, S. M. (1971). Cortical projections from two prestriate areas in the monkey. *Brain Res* **34**, 19-35.
- ZIHL, J., VON CRAMON, D. & MAI, N. (1983). Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain* **106 (Pt 2)**, 313-340.

7 Anhang

7.1 Spektrale Leuchtdichteverteilung des Flachbildschirms (Rohdaten)

Siehe beiliegende CD

7.2 Computerprogramme der ersten Dressuren

Siehe beiliegende CD

7.3 Powerpointpräsentationen der Kontrolltests

Siehe beiliegende CD

7.4 Spektrale Empfindlichkeit der L-, M- und S-Zapfen

Siehe beiliegende CD

7.5 Berechnungen der Erregungsverhältnisse der Zapfen

Siehe beiliegende CD

