

**“Verhaltensphysiologische Analyse
der visuellen Wahrnehmung
räumlicher Tiefe beim Goldfisch”**

Dissertation

zur Erlangung des Grades

“Doktor der Naturwissenschaften”

am Fachbereich Biologie

der Johannes Gutenberg-Universität

in Mainz

vorgelegt von:

Birte Frech

geb. am 30.06. 1979

in Wittlich

Mainz, Juli 2009

Mündliche Prüfung: 03. November 2009

Diese Arbeit wurde gefördert durch die Deutsche
Forschungsgemeinschaft (Ne 215/12-1)

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung

1. 1 Allgemein	1
1. 2 Visuelle Entfernungsbestimmung	
beim Menschen	1
1. 3 Der Goldfisch als Versuchstier	6
1. 4 Visuelle Entfernungsbestimmung	
beim Goldfisch	8
1. 5 Photoretinoskopie	11
1. 6 Fragestellung und Zielsetzung	13

2 Material und Methode

2.1 Versuchstiere	15
2.2 Versuchsaufbau und Stimuli	
2.2.1 Allgemein	15
2.2.2 Versuche zur Entfernungsunterscheidung	17
2.2.3 Versuche mit unscharfen Stimuluskonturen	20
2.2.4 Versuche zur Größenkonstanz	21
2.3 Versuchsablauf	
2.3.1 Andressur und Datenerfassung	22
2.3.2 Versuche zur Entfernungsunterscheidung	25
2.3.3 Versuche mit unscharfen Stimuluskonturen	26
2.3.4 Versuche zur Größenkonstanz	27
2.4 Datenauswertung und Bearbeitung	29
2.5 Zusatzversuch zur Größenunterscheidung	33
2.5.1 Versuchsaufbau	33
2.5.2 Versuchsablauf	35
2.6 Photoretinoskopie	36

3 Ergebnisse

3. 1 Andressur	38
3. 2 Versuche zur Entfernungsunterscheidung	
3.2.1 Allgemein	40
3.2.2 Dressurabstand 5 cm	40
3.2.3 Dressurabstand 7 cm	44
3.2.4 Dressurabstand 10 cm	46
3.2.5 Dressurabstände 12,5 und 17,5 cm	48
3.2.6 Dressurabstände 40, 30 und 25 cm	50
3.2.7 Zusammenfassung der Ergebnisse zur Entfernungsunterscheidung	53
3. 3 Versuche mit unscharfen Stimuluskonturen	
3.3.1 Allgemein	58
3.3.2 Dressurabstände 5, 7 und 10 cm	58
3.3.3 Dressurabstände 12,5 und 17,5 cm	59
3.3.4 Dressurabstände 40, 30 und 25 cm	60
3.3.5 Zusammenfassung der Ergebnisse mit unscharfen Stimuluskonturen	62
3. 4 Versuche zur Größenkonstanz	
3.4.1 Allgemein	64
3.4.2 Dressurabstände 5, 7 und 10 cm	65
3.4.3 Dressurabstände 12,5 und 17,5 cm	70
3.4.4 Dressurabstände 40, 30 und 25 cm	72
3.4.5 Zusammenfassung der Ergebnisse zur Größenkonstanz	77
3. 5 Zusatzversuch zur Größenunterscheidung	
3.5.1 Allgemein	77
3.5.2 Dressurgrößen 6,65 und 4,82 cm	77
3.5.3 Dressurgrößen 0,82 und 1,12 cm	80
3.5.4 Zusammenfassung der Ergebnisse zur Größenunterscheidung	81
3. 6 Photoretinoskopie	
3.6.1 Allgemein	83
3.6.2 Auswahl der Bilder	84
3.6.3 Auswertung und statistischer Vergleich	85

4 Diskussion

4. 1 Allgemein	90
4. 2 Versuche mit unterschiedlich entfernten Stimuli	
4.2.1 Versuche zur Entfernungsunterscheidung	91
4.2.2 Versuche mit unscharfen Stimuluskonturen	92
4.2.3 Versuche zur Größenkonstanz	97
4. 3 Zusatzversuch zur Größenunterscheidung	99
4. 4 Räumliche Auflösung	102
4. 5 Photoretinoskopie	105
4. 6 Vergleich mit dem Menschen und anderen Tieren	
4.6.1 Entfernungsunterscheidung und Größenkonstanz	108
4.6.2 Größenunterscheidung	112
4.6.3 Akkommodation und Photoretinoskopie	113
4.7 Methodenkritik und Ausblick	115
4.8 Schlussfolgerung	116
 Zusammenfassung	 118
Abstract	119
Literaturverzeichnis	120
Anhang	129
Lebenslauf	130

1 Einleitung

1.1 Allgemein

Für die meisten Tiere ist die visuelle Orientierung in ihrer Umwelt überlebenswichtig. Sie dient der Fortpflanzung, dem Beuteerwerb und dem Fluchtverhalten. Essentiell ist dabei ist die richtige Einschätzung von Größe und Entfernung. Die Übertragung der dreidimensionalen Informationen über die zweidimensionale Retina in eine korrekte innere Repräsentation der Umgebung stellt dabei das entscheidende Problem dar, welches auch die Hirnforschung beschäftigt. Es herrscht ein großer Selektionsdruck darauf, dass Entfernungen und Größen richtig eingeschätzt werden, um Beute von Fressfeinden zu unterscheiden. Zur richtigen Größeneinschätzung müssen vom visuellen System alle verfügbaren Informationen zur Entfernung zusammengetragen und ausgewertet werden (Walk 1965; Collett und Harkness 1982). Heute sind aus vielen Untersuchungen und Beobachtungen die meisten visuellen Entfernungsinformationen bekannt, durch welche ein Betrachter einem bestimmten Objekt in jeder Situation seine tatsächliche Größe zuordnen kann. Diese Leistung bezeichnet man als Größenkonstanz (Meesters 1940; von Holst 1955a; Gogel 1969; Kenyon et al. 2008).

1.2 Visuelle Entfernungsbestimmung beim Menschen

Nach Fisher und Ciufreda (1988) ist die Entfernungsmessung beim Menschen ein zweistufiger Prozess, in dem zuerst eine Größenwahrnehmung erfolgt, die dann zur Initiierung der Entfernungsmessung dient. Der Mensch nutzt zur Entfernungswahrnehmung sowohl innere Signale, die ihm eine Meldung über den Zustand seiner verschiedenen Augenmuskeln und der eigenen Stellung und Bewegung im Raum geben, als auch Informationen aus der Umwelt und dem betrachteten Objekt selbst, sogenannte Bildinformationen. Im Folgenden werden die einzelnen Mechanismen der visuellen Entfernungsbestimmung beschrieben.

Zu den internen Informationen zählt zuerst die Akkommodation. Diese beschreibt den Prozess, durch welchen die Ziliarmuskeln den optischen Fokus kontrollieren (von Holst 1955b; Schwassmann 1979; Palmer 1999). Betrachtet ein Mensch ein Objekt in der Ferne, so entspannt sich der ringförmige Ziliarmuskel, seine Ausdehnung strafft die Ziliarfasern und diese verflachen die Linse, so dass das betrachtete Objekt scharf auf der Retina abgebildet wird (s. Abb. 1-4). Liegt das Objekt jedoch in der Nähe, zieht sich der Ziliarmuskel zusammen, die Fasern lockern sich und die Linse findet in ihre ursprüngliche kugelige Form zurück. Eine Efferenzkopie über die Muskelspannung, die benötigt wird um ein Objekt scharf auf der Retina abzubilden, kann genutzt werden, um die tatsächliche Entfernung zu bestimmen (Helmholtz 1867; von Holst 1955a; Burd et al. 1999).

Die Einstellgenauigkeit der die Akkommodation für ein betrachtetes Objekt hängt von mehreren Faktoren ab. Erstens von der Abbildungsgüte des dioptrischen Apparates, also wie gut die einfallenden Lichtstrahlen durch die Cornea und die Linse auf einen Punkt fokussiert werden. Zweitens von der Güte der räumlichen Auflösung, welche entweder von der Dichte der Photorezeptoren oder der Ganglienzellen in der Retina begrenzt wird (Neumeyer 2003), und zuletzt von dem Input an hohen räumlichen Frequenzen, den das Objekt bietet. Scharfe Kanten und starke Kontraste haben eine große Komponente an hohen räumlichen Frequenzen, während unscharfe und kontrastarme Objekte nur niedrige räumliche Frequenzen besitzen, wie auch Objekte in größerer Entfernung. Die Akkommodation liefert dem Menschen im Nahbereich die besten Entfernungshinweise (Charman and Tucker 1978; Harkness 1977; Fisher und Cuifreda 1988).

Mit Konvergenz bezeichnet man das Maß, in dem die Sehachsen der beiden Augen auf einander zu bewegt werden müssen, um die Abbildungen eines Objektes auf beiden Retinae zur Übereinstimmung zu bringen (Bishop 1994). Wird der Winkel zwischen den Achsen jedoch vergrößert, so wird dies als Divergenz bezeichnet. Die Information über Kon- und Divergenz wird wie bei der Akkommodation über Efferenzkopien verarbeitet. Die Konvergenz ist zusammen mit der Akkommodation verantwortlich für die Grö-

Benkonstanz beim Menschen im Nahbereich (von Holst 1957; Koh und Charman 1999).

Bei binokularer Betrachtung entsteht eine seitliche Verschiebung (= Querdisparität) zwischen den beiden Abbildungen eines Objektes auf den Retinae der Augen, die umso größer ist, je näher sich das Objekt am Auge befindet (Kaye et al. 1999). Die Fähigkeit Entfernungen und Tiefe auf der Basis von Querdisparitäten zu erzeugen und zu bestimmen, wird als Stereopsis bezeichnet. Durch sie nimmt der Mensch die räumliche Tiefe und die Ausdehnung eines Objektes im Raum wahr und kann unterscheiden ob sich Objekte nebeneinander oder hintereinander befinden (Nieder 2003; Uka und DeAngelis 2002). Dabei werden die Bilder im menschlichen Auge so fein abgetastet, dass die Querdisparität sogar bei Zufallspunktmustern ein Objekt in räumlicher Tiefe erscheinen lässt, welches bei monokularer Betrachtung unsichtbar bleibt (Julesz 1971).

Als Bewegungsparallaxe oder parallaktische Verschiebung bezeichnet man die Ortsveränderung von Objekten auf der Retina, wenn sich der Betrachter durch seine Umwelt bewegt. Je näher sich ein Objekt am Betrachter befindet, desto schneller scheint es sich vor den weiter entfernten Objekten zu bewegen (Walk 1965; Collett und Harkness 1982; Campenhausen 1993; Collett 1996; Nieder 2003). Der Unterschied zwischen der parallaktischen Verschiebung und der Stereopsis liegt darin, dass bei der Bewegungsparallaxe die Unterschiede zwischen zeitlich aufeinander folgenden Retinabildern berechnet werden. Die Stereopsis beinhaltet dagegen die Unterschiede zwischen den simultanen Retinabildern beider Augen. Die Bewegungsparallaxe ist der wichtigste monokulare Hinweis, den Menschen und Tiere benutzen um abzuschätzen, wie die Objekte im Raum verteilt sind (Schiller und Carvey 2006). Sie kann relative Informationen über die Objekte im Raum liefern auch wenn diese weit entfernt sind und keine anderen Hinweise zur Verfügung stehen. Im normalen Alltag nimmt der Mensch diese ständige Verschiebung der Objekte zueinander nicht als solche wahr, da ihre Positionen untereinander in der Umwelt gleich bleiben. Zur genaueren Entfer-

nungsmessung spielen beim Menschen Bewegungsparallaxe und die binokulare Stereopsis eng zusammen (Kaye et al. 1999).

Die am einfachsten zugängliche Bildinformation ist die relative Größe der Abbildung von Objekten auf der Retina. Diese Größe wird durch den sogenannten Sehwinkel festgelegt. Er beschreibt den Winkelbereich, den das Retinabild eines Objektes überstreicht. Der Größenunterscheidung über den Vergleich der Sehwinkel mehrerer Objekte liegt die Erfahrung zugrunde, dass Objekte, die einen großen Sehwinkel einnehmen, sich näher am Betrachter befinden, als Objekte mit kleinem Sehwinkel. Zudem beurteilt der Mensch die Größe von unbekannten Objekten auch danach, wie groß bekannte Objekte in der Umgebung abgebildet werden (Walls 1942; Collett und Harkness 1982; Koh und Charman 1999; Palmer 1999). Aus diesen Annahmen entstehen viele bekannte optische Größentäuschungen, wie etwa die Ebbinghaus-Illusion in Abbildung 1-1 (McCready 1985). Die beiden Kreise in der Mitte scheinen unterschiedlich groß zu sein, obwohl sie auf dem Papier genau denselben Durchmesser haben. Ihre wahrgenommene Größe wird durch den Vergleich mit der Größe der sie umgebenden Kreise verändert.

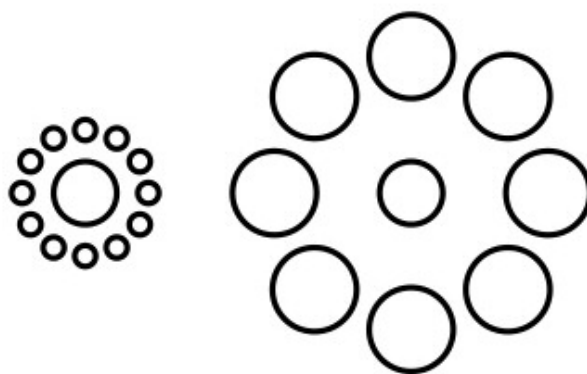


Abbildung 1-1: Ebbinghaus-Illusion als Beispiel für eine Größentäuschung. Nach McCready 1985.

Ein weiteres Phänomen der Bildgröße ist der Looming-Effekt (to loom = engl. bedrohlich näher kommen). Nimmt ein Objekt rapide an Größe zu, so

wird dies vom Gehirn aus der Erfahrung heraus als schnelle Annäherung interpretiert (Collett und Harkness 1982; Gogel und Eby 1997).

Des Weiteren geben eine ganze Reihe von monokularen Bildinformationen Hinweise auf die Lage der Objekte im Raum: Perspektive, Überdeckung und die Position zum Bildhorizont. Kontrast und Feinheit der Textur nehmen mit zunehmender Entfernung durch den Einfluss der atmosphärischen Perspektive ab und die Farben werden matter (O'Shea 1994; Bradshaw und Rogers 1996; Volz und Zanker 1996; Mather 1997; Ichihara et al. 2007). Verschwinden zum Beispiel Texturen hinter einer Kante oder tauchen wieder auf, so liegt die Kante näher am Betrachter, als die Texturen. In zweidimensionalen Bildern lassen konvergierende Linien für den Betrachter den Eindruck von Perspektive entstehen. Obwohl die Linien einen definierten Winkel zueinander haben, erscheinen sie wie Parallelen, die am Bildhorizont im Fluchtpunkt zusammen laufen (s. Abb. 1-2).

In einer natürlichen Umgebung und bei intaktem visuellem System greifen alle diese Mechanismen und Informationen der Tiefenwahrnehmung ineinander. Deuten die Informationen auf eine gleiche Interpretation von Entfernung und Größe hin, so unterstützen sich die einzelnen Teile und machen das System genauer, aber nicht unfehlbar. Unter eingeschränkten Bedingungen kommt es zu Konflikten zwischen den einzelnen Informationen und somit zu Täuschungen in der Wahrnehmung. Wie in der Ebbinghaus-Illusion, in der die Umgebung auf die Größenwahrnehmung der beiden mittleren Kreise einwirkt, zeigt auch Abbildung 1-2 einen solchen Fall. Hier wirkt das Zusammenspiel der perspektivischen Linien, des Texturverlaufes und des Schattenwurfes so stark, dass der Betrachter das zwei-dimensionale Bild als dreidimensionalen Raum empfindet und gleichgroße Objekte als unterschiedlich groß wahrnimmt.

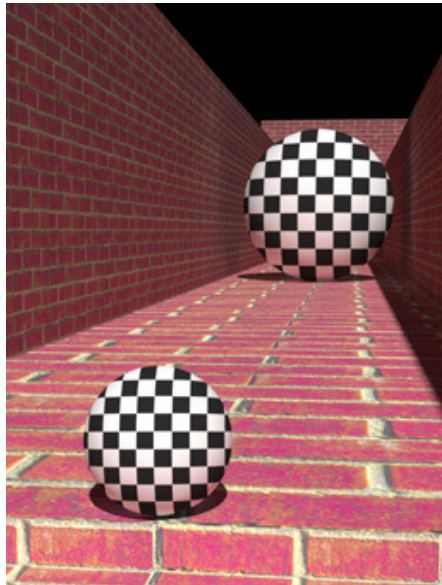


Abbildung 1-2: Beispiel einer Größentäuschung durch den Einfluss von Perspektive, Textur und Schattenwurf. Beide Kugeln haben den gleichen Durchmesser. Nach Murray et al. (2006).

Durch solche Aufdeckungen von Fehlbarkeiten und Täuschungen können Rückschlüsse auf die Identität der Informationen und ihrer Verarbeitung gezogen werden. Die Entfernungsinformationen werden im menschlichen visuellen System auf drei verschiedene Arten miteinander verrechnet: Bei der Dominanz einer Information, beispielsweise der Perspektive, können wie oben beschrieben alle anderen Hinweise unterdrückt werden, wie oben beschrieben. Verschiedene Tiefeninformationen können aber auch in einem Kompromiss gemittelt werden oder die Güte der Wahrnehmung additiv verstärken, wie es bei Akkommodation und Konvergenz der Fall ist. Andere Informationen, wie Bewegungsparallaxe und Stereopsis, werden durch Interaktion bei der Verarbeitung zu einem gewissen Grad integriert und nicht separat behandelt (Palmer 1999).

1.3 Der Goldfisch als Versuchstier

Der Goldfisch (*Carassius auratus*) aus der Familie der Karpfenfische (*Cyprinidae*) ist eine der ältesten domestizierten Fischarten der Welt. Die Wildform des Goldfisches kommt ursprünglich in den Randzonen von Flüssen

und Seen in China vor, sowie im südlichen Amurbecken und Korea. Dieser bei den Chinesen sehr geschätzte Speisefisch hat eine silber-graue oder olivgrüne Färbung. Vereinzelt auftretende gold-orange Farbmorphen sind seit etwa 1000 Jahren bekannt.

Ab dem 12. Jahrhundert wurden diese goldenen Farbmorphen in Chinas Kaiserpalästen und Tempeln in sogenannten Gnadenteichen gehalten, in denen sie gefüttert wurden und von Jagd und Feinden verschont blieben. So konnten die auffälligen Tiere überleben und sich fortpflanzen. In diesen Gnadenteichen entwickelten sich viele der heute als Zierfische erhältlichen Farben und Formen des Goldfisches. Im 17. Jahrhundert wurden Goldfische als Kuriositäten über die arabische Welt nach Europa eingeführt. Durch die große Verbreitung der domestizierten Form konnte der Goldfisch in weiten Teilen der gemäßigten Breiten Asiens und der Subtropen heimisch werden, wobei sich in den meisten Fällen die goldene Färbung wieder verliert. Die große Ausbreitung wurde auch dadurch ermöglicht, dass der Goldfisch gegenüber Veränderungen und Verschmutzungen seiner Umwelt sehr tolerant ist. Seine hohe Resistenz bezüglich Sauerstoffgehalt und Schwermetallbelastung des Wassers macht ihn zu einem einfach zu haltenden Versuchstier. Als solches wird er schon seit über 80 Jahren eingesetzt (Balon 2004).

Da er einfach zu dressieren ist, eignet sich der Goldfisch hervorragend für verhaltensphysiologische Experimente. Auch für elektrophysiologische Experimente werden sie gerne eingesetzt. Die gut zugängliche Goldfischretina ist schon lange Gegenstand der Forschung, um Einsichten in die Funktionsweise der retinalen Verschaltung bei einem niederen Wirbeltier zu erhalten (Douglas und Hawryshyn 1990).

In der Abteilung für Neurobiologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz wurden am Goldfisch schon visuelle Leistungen wie das Farbsehen (Neumeyer 1984, 1985, 1986, 1992; Spekreijse et al. 1991; Fratzter et al. 1994; Dörr und Neumeyer 1997, 2000; Neumeyer et al. 2002; Kitschmann und Neumeyer 2005; Poralla und Neumeyer 2006), Bewegungssehen (Schaerer und Neumeyer 1996; Mora-Ferrer und Neumeyer 1996; Krauss

und Neumeyer 2003; Gehres und Neumeyer 2007), räumliches und zeitliches Auflösungsvermögen (Mora-Ferrer und Gangluff 2002) und das Formensehen (Wyzisk 2005) mit unterschiedlichen Methoden untersucht. Dabei wurden die optomotorische Reaktion, elektrophysiologische Ableitungen und Dressuren verwendet, sowie der Einfluss von Neuropharmaka auf die visuellen Leistungen der Goldfische untersucht. Die vorliegende Arbeit soll nun über einen weiteren Aspekt des Modellorganismus Goldfisch Aufschluss geben: die visuelle Tiefenwahrnehmung.

1.4 Visuelle Entfernungsbestimmung beim Goldfisch

Bei vielen Tieren ist die Nutzung von Akkommodation (Ott 2006), Retina-bildgröße, Stereopsis (Collett 1977), Konvergenz sowie die Bewegungs-parallaxe (Collett und Harkness 1982) zur Entfernungsbestimmung nachgewiesen. Letztere geht bei Tieren meist einher mit aktiver lateraler Kopf- und/oder Körperbewegung (Moran et al. 1983; Nieder 2003). Es ist anzunehmen, dass der Goldfisch hierbei keine Ausnahme ist und bei der visuellen Tiefenwahrnehmung ebenfalls auf eine Vielzahl von Entfernungshinweisen zurückgreifen kann.

Die Akkommodation funktioniert beim Goldfisch auf andere Weise als beim Menschen. Da unter Wasser der Medienübergang an der Grenze von Luft und Cornea fehlt, muss die Brechkraft der Cornea bei den meisten Arten der Knochenfische (*Teleostei*) von der Linse übernommen werden (Fernald 1988). Dies wird dadurch erreicht, dass die Fischlinse starr ist und eine kugelige Gestalt hat. Zudem nimmt ihre Brechkraft vom Zentrum nach außen immer weiter ab, wodurch die sphärische Aberration weitestgehend vermieden wird (Matthiessen 1882; Fernald 1990a). Dies ist gut in Abbildung 1-3 zu erkennen. Durch die sphärische Abberation der Glaskugel werden die parallelen Laserstrahlen je nach Eintrittspunkt an der Kugel verschieden stark abgelenkt und nicht alle auf einen Punkt fokussiert, wie bei der Fischlinse. Die Ablenkung durch die sphärische Aberration ist umso größer, je

weiter der Eintrittspunkt der Strahlen von der Mittelebene der Kugel entfernt ist.

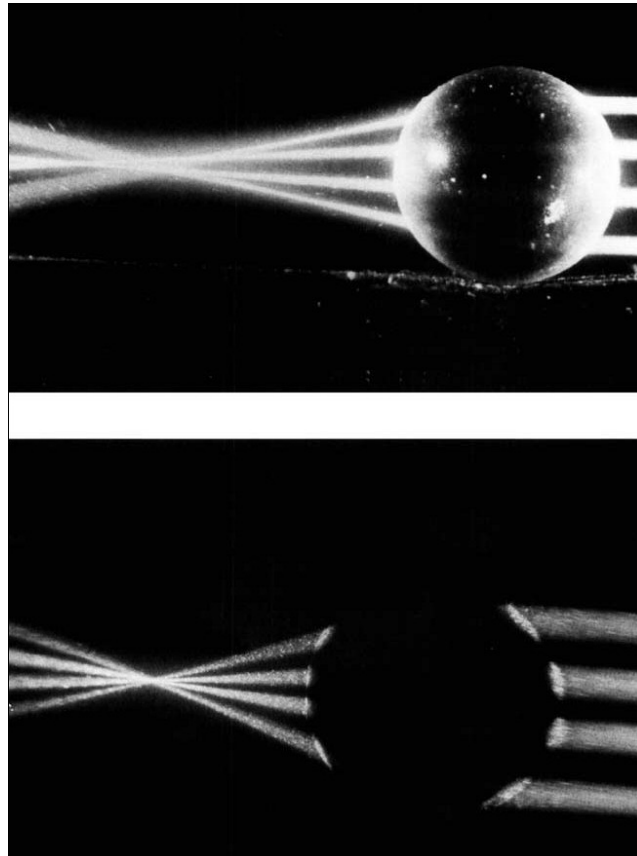


Abbildung 1-3: Vergleich der sphärischen Aberration einer Glaskugel (oben) und einer Fischlinse (unten) von *Haplochromis burtoni*. Parallele Argon-Laserstrahlen treffen von rechts auf Kugel und Linse und werden links durch die Brechkraft der Objekte unterschiedlich abgelenkt. Nach Fernald (1990a).

Um Objekte in unterschiedlichen Entfernungen scharf auf der Retina abzubilden, muss diese starre Linse von einem Muskel bewegt werden (Wallace 1834; Beer 1894; Meader 1936; Munk 1973). Beim Goldfisch konnte diese Linsenbewegung entlang der Pupillenachse nur bei elektrischer Stimulation festgestellt werden (Sivak und Howland 1973). Abbildung 1-4 zeigt den Vergleich des Augenaufbaus von Mensch und Knochenfisch nach Walls (1942). Während sich beim menschlichen Auge der Ziliarmuskel um die gesamte Linse zieht, setzt der glatte Linsenmuskel (*Musculus retractor lentis*) beim Fischauge nur ventral an der Linse an. Die Aufhängung der Linse und

die Gegenkraft für den Muskel bildet dorsal das elastische suspensorische Ligament. Die Impulse zur Kontraktion des Muskels und damit der Bewegung der Linse kommen vom parasymphatischen *Nervus okulomotoris* (Meader 1936; Walls 1942; Sivak 1975; Somiya 1987). Um die Akkommodation zur Entfernungsbestimmung zu verwenden, könnte der Goldfisch eine Efferenzkopie des motorischen Kommandos an den Linsenmuskel verwenden, wie Douglas et al. (1986) an Fröschen gezeigt hat.

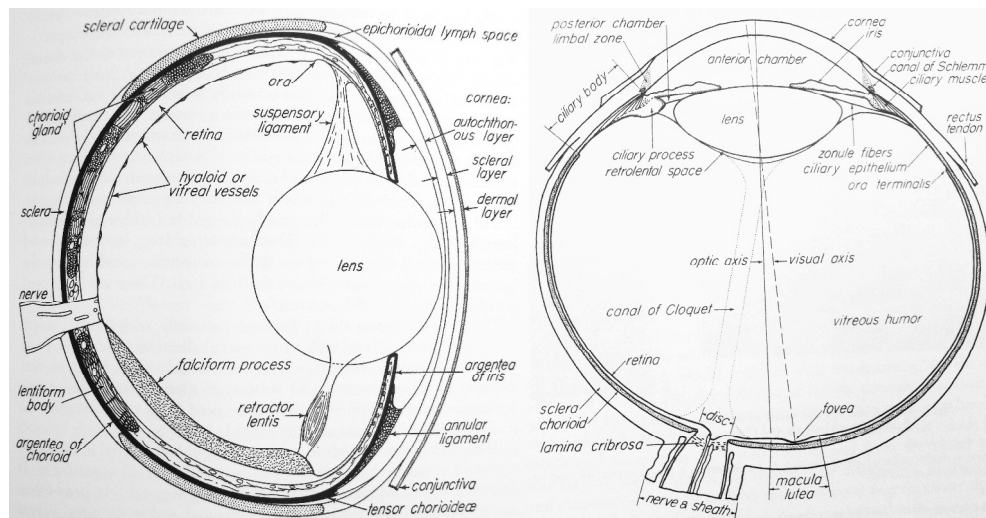


Abbildung 1-4: Vergleich des Augenaufbaus von Knochenfisch (links) und Mensch (rechts). Nach Walls (1942).

Die Linse und die weiteren Augenmedien des Goldfisches haben gute Abbildungseigenschaften. Die maximale räumliche Auflösung wird durch die Dichte der Ganglienzellen auf ca. 2° Sehwinkel limitiert (Neumeyer 2003). Der Goldfisch besitzt lateral angeordnete Augen, die ihm durch zwei große monokulare Sehfelder von jeweils 190° fast eine Rundumsicht liefern (s. Abb 1-4; Walls 1942). Diese großen monokularen Sehfelder sind möglich, weil die Linse des Goldfisches durch die Pupille nach außen ragt (Charman und Tucker 1973). Der binokulare Bereich, der durch die Überlappung der Sehfelder entsteht, beträgt 40°. Im Gehirn der Goldfische konnten bisher jedoch keine Überlappungsfelder gefunden werden (Fernald 1990a). Es ist davon auszugehen, dass die Goldfische keine Stereopsis betreiben können.

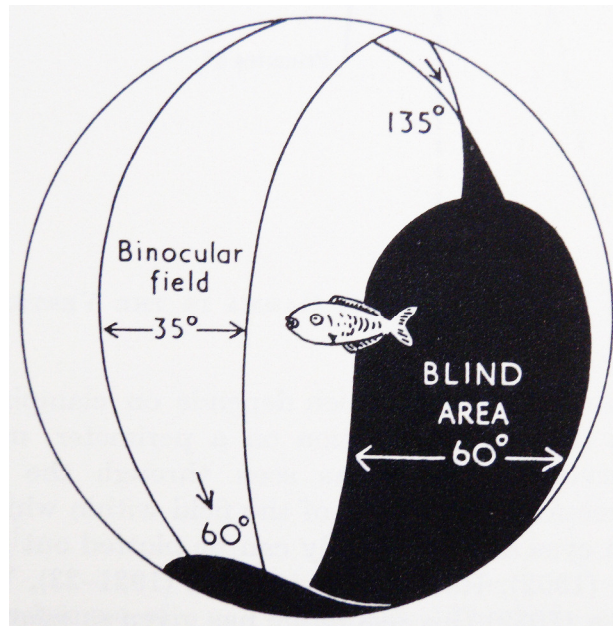


Abbildung 1-4: Graphische Darstellung des Sehfeldes eines Goldfisches. Nach Duke-Elder (1958).

Damit stünden dem Goldfisch zur visuellen Tiefenwahrnehmung neben der Akkommodation noch die monokularen Mechanismen, wie Bewegungsparallaxe, Vergleich der Retinabildgröße und der Looming-Effekt zur Verfügung.

1.5 Photoretinoskopie

Da die Akkommodation zu einer dynamischen Änderung der gesamten Brechkraft (= Refraktion) des Auges führt, kann ihr Auftreten und ihre Stärke über den Refraktionszustand des Auges bestimmt werden. Dies gelingt besonders gut mit der von Schaeffel et al. (1987) weiterentwickelten Methode der Infrarot-Photoretinoskopie. Das dabei eingesetzte Infrarotlicht wird vom Versuchstier nicht wahrgenommen und stört so das natürliche Verhalten nicht.

Bei der Photoretinoskopie werden Aufnahmen der Augen aus einer gewissen Entfernung mit einer Infrarot-Videokamera gemacht, deren Lichtquelle in der Linsenebene leicht außerhalb des Zentrums platziert ist (s. Abb. 1-5 oben). Die Lichtquelle selber besteht aus mehreren starken Infrarot- LEDs.

Fokussiert das gefilmte Auge auf die Ebene der Kameralinse, ist in der Pupille kein Licht zu sehen, weil die reflektierten Strahlen durch den dioptrischen Apparat des Auges wieder auf die Lichtquelle zurück geworfen werden (s. Abb. 1-5 unten). Ist das Auge auf einen Punkt vor der Kamera fokussiert, so erscheint durch die Kreuzung der Lichtstrahlen in den Aufnahmen die untere Pupillenhälfte heller als die obere. Diese Einstellung wird in Bezug auf die Entfernung der Kamera als kurzsichtig bezeichnet. Ein weitsichtig eingestelltes Auge reflektiert die Infrarotstrahlen ohne Kreuzung zurück, so dass die obere Hälfte der Pupille in den Aufnahmen heller ist.

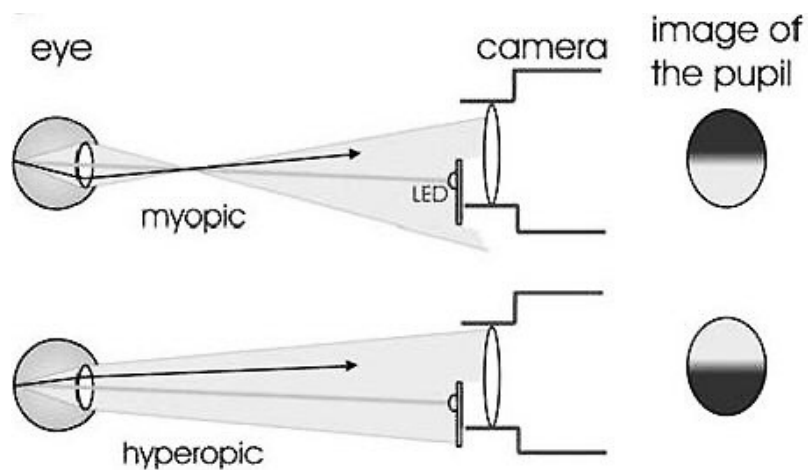


Abbildung 1-5: Schematische Darstellung des Strahlenganges der Infrarot-Photoretinoskopie und Darstellung der aufgenommenen Bilder am Beispiel des menschlichen Auges. Nach Schaeffel et al. (1987) und Ott (2006).

Die Aufnahmen der Kamera können zeitgleich auf einem angeschlossenen Computer betrachtet und aufgezeichnet werden. Die Verarbeitung und Auswertung der Bilder wird in dieser Arbeit noch genau beschrieben.

1.6 Fragestellung und Zielsetzung

Das Hauptziel dieser Arbeit ist es, die Wahrnehmung räumlicher Tiefe in ihrer Genauigkeit und die damit zusammenhängende Größenkonstanzleistung des Sehsystems beim Goldfisch zu untersuchen. Im Einzelnen sollen durch die Ergebnisse der Versuche folgende Fragen über die visuelle Tiefenwahrnehmung des Goldfisches beantwortet werden:

- Wie gut können die Goldfische verschieden weit entfernte Objekte unterscheiden?
- Wird ihre Unterscheidungsfähigkeit durch die Verwendung unscharfer Stimuluskonturen beeinflusst?
- Zeigen sie unter den gebotenen Bedingungen Größenkonstanz?
- Unterscheiden sich die Leistungen in der Entfernungsunterscheidung von denen der Größenunterscheidung?
- Können Goldfische zur Entfernungsbestimmung die theoretisch mögliche Akkommodation nutzen?

Versuche zum Formensehen und der Größenunterscheidung am Goldfisch (Wyzisk 2005; Scheu 2007) haben gezeigt, dass Goldfische in der Lage sind verschiedene Formen genau voneinander zu unterscheiden und sogar, wie der Mensch, Scheinkonturen wahrzunehmen. Im Größenvergleich von ähnlichen Formen untereinander, wie Kreise oder Rechtecke, sind sie fähig kleine Unterschiede zu detektieren. Douglas et al (1988) konnten auch schon Größenkonstanz bei Goldfischen nachweisen.

Die Versuche von Wyzisk und Scheu wurden mit der von Neumeyer (1984) eingesetzten Dressurmethode durchgeführt, die auch in der vorliegenden Arbeit verwendet werden soll. Durch die Möglichkeit der operanten Konditionierung auf bestimmte Reize können von den Goldfischen gezielt einzelne visuelle Verhaltensleistungen abgefragt werden. Dabei ist vor allem auf die Präsentation der Reize oder Stimuli zu achten. In dieser Arbeit soll den Goldfischen nur ein homogener weißer Hintergrund als Umfeld der Stimuli geboten werden. Damit werden die möglichen Entfernungsinformationen,

die der Goldfisch nutzen kann, stark eingeschränkt. Unter optimalen Versuchsbedingungen stehen ihm zur Entfernungsbestimmung dann theoretisch noch die Akkommodation, etwas eingeschränkt die Bewegungsparallaxe und das Looming zur Verfügung. Die Präsentation der Stimuli soll dann darüber Aufschluss geben, inwieweit die Goldfische diese Informationen in einem solch restriktiven visuellen Umfeld überhaupt nutzen können und welche Mechanismen einer Unterscheidungsleistung zugrunde liegen. Weitere Untersuchungen über die räumliche Auflösung, sowie Untersuchungen mit der Infrarot-Photoretinoskopie liefern zusätzliche Informationen über Nutzung der Akkommodation bei der Tiefenwahrnehmung des Goldfisches, welche bis jetzt noch nicht nachgewiesen werden konnte.

2 Material und Methode

2.1 Versuchstiere

Als Versuchstiere dienten Goldfische (*Carassius auratus auratus*), die von verschiedenen Zoohandlungen bezogen wurden. In allen Versuchen zusammen wurden 8 Goldfische eingesetzt. Die Größe der Tiere betrug 6 - 9 cm (gemessen von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzwurzel). Außerhalb der Versuchstage wurden die Goldfische mit Granulatfutter „SERA GOLDY COLOR“ gefüttert, einmal in der Woche wurden Vitamine „FISHTAMIN“ der Marke SERA dem Aquarienwasser zugesetzt. Während der gesamten Zeit wurden die Fische in einem zwölf Stunden Hell/Dunkel-Rhythmus gehalten (Leuchtstoffröhren PHILIPS TLD 55W/86s New Generation). Die naiven Tiere lebten vor den Versuchen in kleinen Gruppen in größeren Aquarien (60l) und wurden erst zur Andressur einzeln in die Versuchsbecken gesetzt. In allen Versuchsbecken erfolgte einmal in der Woche ein teilweiser Wasserwechsel, die Filtereinheiten wurden alle zwei Wochen gesäubert.

2.2 Versuchsaufbau und Stimuli

2.2.1 Allgemein

Bei allen Dressurversuchen wurden die Goldfische einzeln in Versuchsbecken mit den Maßen 50 x 30 x 30 cm gehalten, die mit einer luftbetriebenen Filtereinheit „BRILLANT FILTER“ (Firma TERATEC®) ausgestattet waren. Die Versuchsleiterin saß immer an der Schmalseite der Aquarien, an deren Innenseite sich die Filtereinheit befand (s. Abb. 2-3; 2-4 und 2-7). An der gegenüberliegenden Schmalseite wurde eine graue PVC-Platte mit den Maßen 28,5 x 28,5 cm angebracht, welche im Weiteren als „Futterplatte“ bezeichnet wird (s. Abb. 2-1). In dieser Futterplatte befanden sich in einem Abstand von 9 cm (gemessen Rand zu Rand) zwei Aussparungen oder Sichtfenster mit einem Durchmesser von je 5 cm. Durch diese Sichtfenster konn-

ten die Goldfische nur einen definierten Bereich des dahinter stehenden Versuchsaufbaus sehen. Zu diesen Sichtfenstern führt vom oberen Rand der Platte jeweils eine Nut. In dieser Nut verlaufen Schläuche, durch die die Futterbelohnung erfolgte. Die Futterplatte wurde von außen durch eine weitere PVC-Platte an der Aquarienwand befestigt.

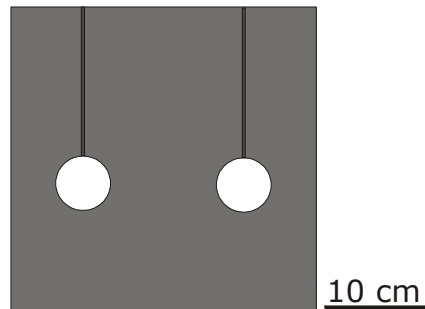


Abbildung 2-1: Schematische Darstellung der Futterplatte mit den zwei Sichtfenstern, Durchmesser 5 cm, und den Nuten für die Schläuche.

Die Futterbelohnung für die Goldfische bestand aus einer selbst hergestellten Paste. Die Paste wurde in Glasspritzen „FORTUNA Optima“ (POULTEN&GRAF) mit 2 ml Fassungsvermögen aufgezogen und über Schläuche direkt an den oberen Rand der Sichtfenster geleitet. Für die Herstellung der Paste wurden sechs Volumenteile Flockenfutter „SERA VIPAN“ mit drei Teilen Wasser, dem Bindemittel „TRAGANT“ (MERCK) und etwas Multivitaminpaste (Junior von McNeil GMBH & CO.OHG) mit einem Rührstab vermischt. Anschließend wurde die Paste in kleine Becher portioniert und im Exsikkator durch Unterdruck entlüftet, um störende Luftblasen in den Schläuchen zu vermeiden. Nicht benötigte Paste wurde in den Bechern eingefroren. Die mit der Paste gefüllten Glasspritzen lagen während der Versuche in speziellen von der feinmechanischen Werkstatt des Zoologischen Institutes der Universität Mainz hergestellten Halterungen (s. Abb. 2-2). Durch diese Halterung konnte über eine Schraube ein gleichmäßiges, schnelles und Kräfte sparendes Ausdrücken der Futterpaste gewährleistet werden. Außerhalb der Versuche wurden die gefüllten Spritzen im Kühlschrank aufbewahrt.

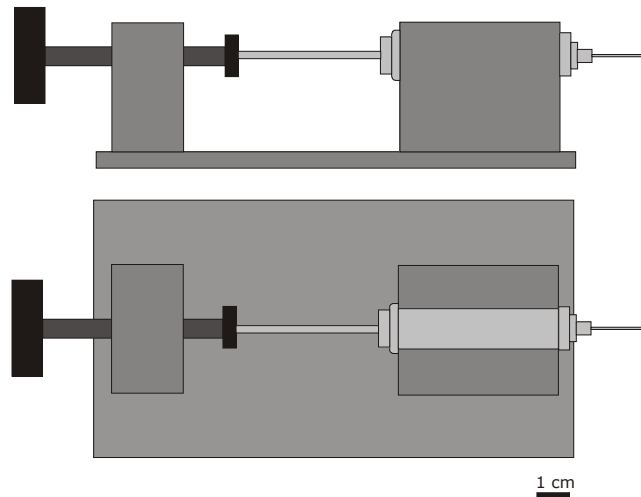


Abbildung 2-2: Halterung für Futerspritzen. Oben: Seitenansicht. Unten: Sicht von oben.

2.2.2 Versuche zur Entfernungsunterscheidung

Zu Beginn dieser Versuchsreihe wurden vier Aquarien gleichzeitig eingesetzt, dann wurde ein weiteres Aquarium in den Aufbau eingefügt, wie in Abbildung 2-3 zu sehen ist. Die einzelnen Teile des Versuchsaufbaus sind im Folgenden beschrieben. Die Futterplatte wurde in diesem Aufbau mit einer weiteren PVC-Platte (4) an der hinteren Aquarienwand durch drei Schrauben fixiert. Diese zweite Platte lag außen an der Aquarienwand an und hatte ebenfalls zwei Aussparungen, die mit denen der Futterplatte übereinstimmten. Diese Aussparungen konnten mit zwei Schiebern von der Position der Versuchsleiterin (1) aus verschlossen werden, so dass die Sicht auf die Versuchsobjekte für die Goldfische nicht mehr möglich war.

Die Stimuli, auf die die Goldfische dressiert werden sollten, bestanden aus schwarzen Kreisscheiben. Sie wurden in einer eigens von der feinmechanischen Werkstatt angefertigten Apparatur präsentiert (s. Abb. 2-3 und 2-4). Diese Apparatur stand auf einem Tisch mit Rollen (8) und konnte so hinter jedes der Aquarien (3), die auf einem weiteren Tisch (2) standen, geschoben werden. In zwei farblos satinierten Acrylglas XT-Rundröhren (5) wurden die Stimuli mit Magneten an einer Gewindestange (7) befestigt.

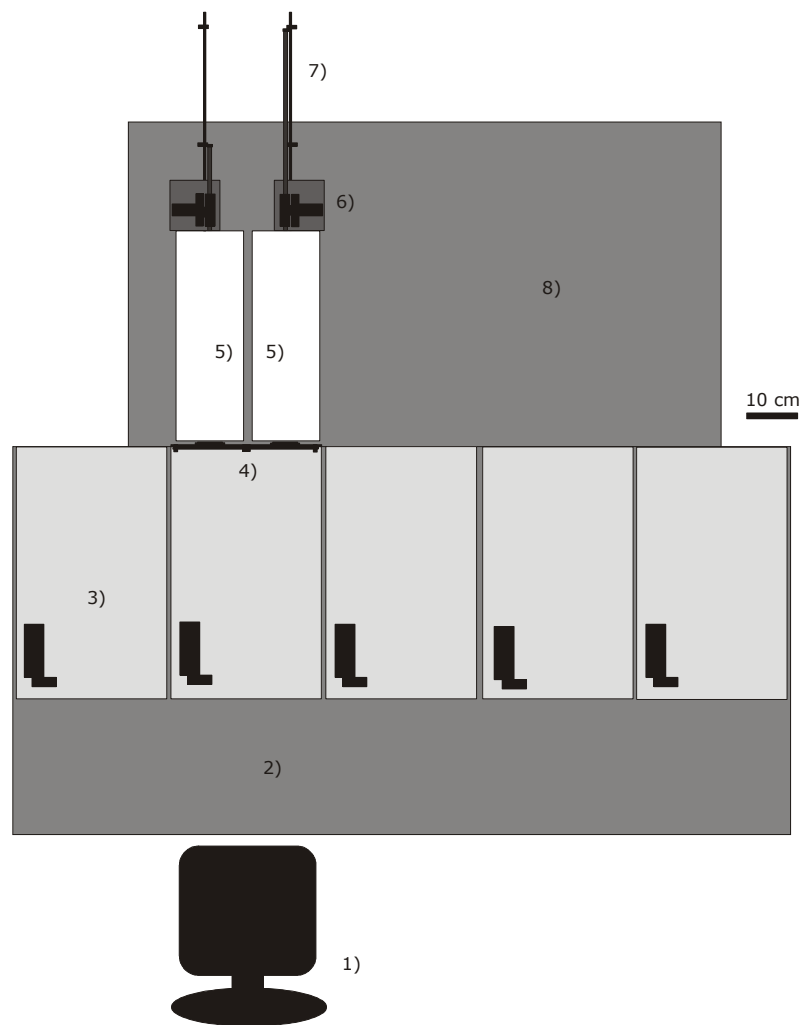


Abbildung 2-3: Maßstabsgetreue schematische Übersicht des Versuchsaufbaus zur Entfernungsunterscheidung von oben. 1) Position der Versuchsleiterin, 2) Aquarientisch, 3) Aquarien mit Filtereinheit, 4) Futterplatte und Schieberplatte, 5) Acrylglas XT-Rundröhren, 6) Elektromotor, 7) Gewindestange mit Magnetreitern 8) Apparaturtisch mit Rollen. Nähere Beschreibung siehe Punkt 2.2.2. Die Verkabelung und der Stromanschluss der Elektromotoren sind nicht dargestellt.

Ein Elektromotor (6) bewegte die Gewindestangen in der Längsrichtung der Röhren vor und zurück, so dass die Stangen hinter den Objekten von den Goldfischen nicht zu sehen waren. Den hinteren Abschluss der Röhre bildete eine weiße PVC-Scheibe, über die die Röhre auch am restlichen Aufbau befestigt war. Die Kante am Übergang zwischen Röhre und der weißen PVC-Scheibe wurde mit weißer Watte abgedeckt, so dass für die Goldfische kein Übergang zu erkennen war. Die Abstände, zwischen denen die Stangen vor und zurück bewegt werden sollten, wurden über Magnetreiter (7) festge-

legt, die den Elektromotor (6) nach Erreichen der gewünschten Position abstellen. Die Steuerung erfolgte über eine Schaltbox von der Position der Versuchsleiterin aus. Dort befand sich auch das Netzteil für die Stromversorgung der Motoren.

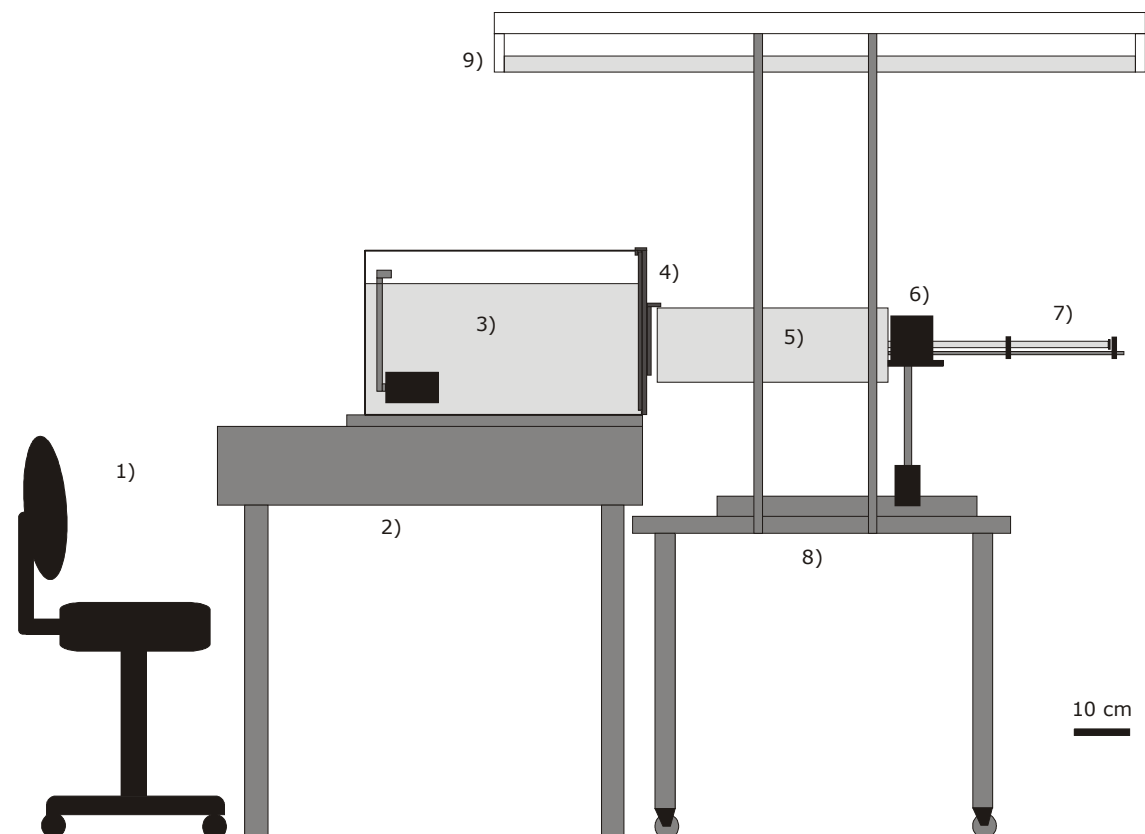


Abbildung 2-4: Maßstabsgetreue schematische Seitenansicht des Versuchsaufbaus zur Entfernungsunterscheidung. 1) Position der Versuchsleiterin, 2) Aquarientisch, 3) Aquarium mit Filtereinheit, 4) Futterplatte mit Schieberplatte, 5) AcrylglasXT-Rundröhren, 6) Elektromotor, 7) Gewindestange mit Magnetreitern, 8) Apparatutisch mit Halterung für die Leuchtstoffröhren 9). Die Verkabelung ist nicht dargestellt.

Die Dressur- und Teststimuli bestanden aus mattschwarzen PVC-Kreisscheiben mit einem Durchmesser von 4,5 cm, die ebenfalls von der feinmechanischen Werkstatt hergestellt wurden. Dressur- und Teststimulus konnten in dieser Anordnung niemals gemeinsam durch das gleiche Sichtfenster gesehen werden, sondern mussten von den Goldfischen nacheinander verglichen werden. Über der Versuchsanordnung und zu einem Teil auch über dem je-

weiligen Aquarium waren in Längsrichtung zwei Leuchtstoffröhren (Osram L 36W/11 Tageslicht LUMILUX) angebracht (s. Abb. 2-4, 9). So konnten die Acrylglasröhren über die gesamte Länge gleichmäßig ausgeleuchtet werden. Eine weiße Styroporplatte unter den Acrylglasröhren reflektierte das Licht von unten, so dass keine Schatten von den Objekten oder Gewindestangen zu sehen waren.

2.2.3 Versuche mit unscharfen Stimuluskonturen

Der oben beschriebene Aufbau wurde auch in diesem Experiment verwendet. Die Dressur- und Teststimuli bestanden hier aus einer auf Inkjet-Folie gedruckten schwarzen Kreisscheibe, deren Rand nach außen hin verwaschen war (s. Abb. 2-5). Der mittlere Bereich der Scheibe war tiefschwarz und undurchsichtig und bot den Goldfischen den gleichen Kontrast wie die PVC-Scheiben.

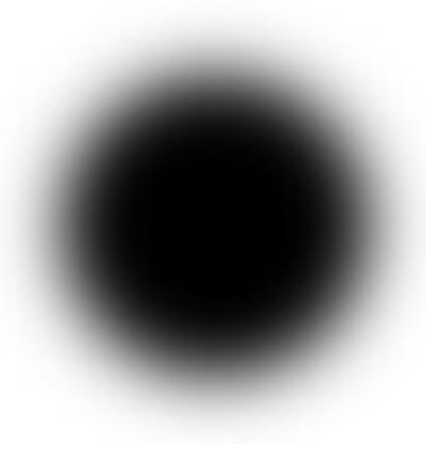


Abbildung 2-5: Beispiel für einen Stimulus mit unscharfen Konturen.

Damit die Größe der Scheiben insgesamt derjenigen aus dem ersten Versuch entsprach, wurde als digitale Ursprungsform eine schwarze Kreisscheibe mit einem Durchmesser von vier Zentimetern verwendet. Der Verlauf des Randes wurde in dem Programm „ADOBE PHOTOSHOP CS2 9.0“ mit

einem Gauß-Weichzeichner und einem 30 Pixel-Radius erzeugt. Die Stimuli wurden kreisrund ausgeschnitten und mit selbstklebender Magnetfolie an den Gewindestangen befestigt.

2.2.4 Versuche zur Größenkonstanz

Die Versuche zur Größenkonstanz wurden wieder im gleichen Aufbau durchgeführt wie die Versuche zur Entfernungsunterscheidung in Punkt 2.2.2. Die Testobjekte wurden so verändert, dass sie für die Goldfische bei unterschiedlichem Testabstand die gleiche Retinabildgröße besaßen wie die Dressurobjekte. Die Retinabildgröße wurde über den Sehwinkel der Objekte bestimmt (s. Abb. 2-6). Dazu wird mit Radius und Abstand des Dressurobjektes über den Tangens der Sehwinkel $\alpha_{D/2}$ berechnet. Mit diesem Winkel und dem vorgegebenen Abstand des Testobjektes wird nun der neue Radius für das Testobjekt berechnet, mit dem es für den Goldfisch die gleiche Retinabildgröße wie das Dressurobjekt einnimmt.

$$\tan \alpha_{D/2} = r_D/d_D$$

r_D : Radius des Dressurstimulus

d_D : Abstand Dressurstimulus zur Position
des Goldfisches an der Futterplatte

$$\alpha_D = 2 * \arctan (r_D/d_D)$$

$$r_{\text{Tneu}} = \tan \alpha_{D/2} * d_T$$

r_{neu} : neuer Radius für Teststimulus

d_T : vorgegebener Abstand des Teststimulus

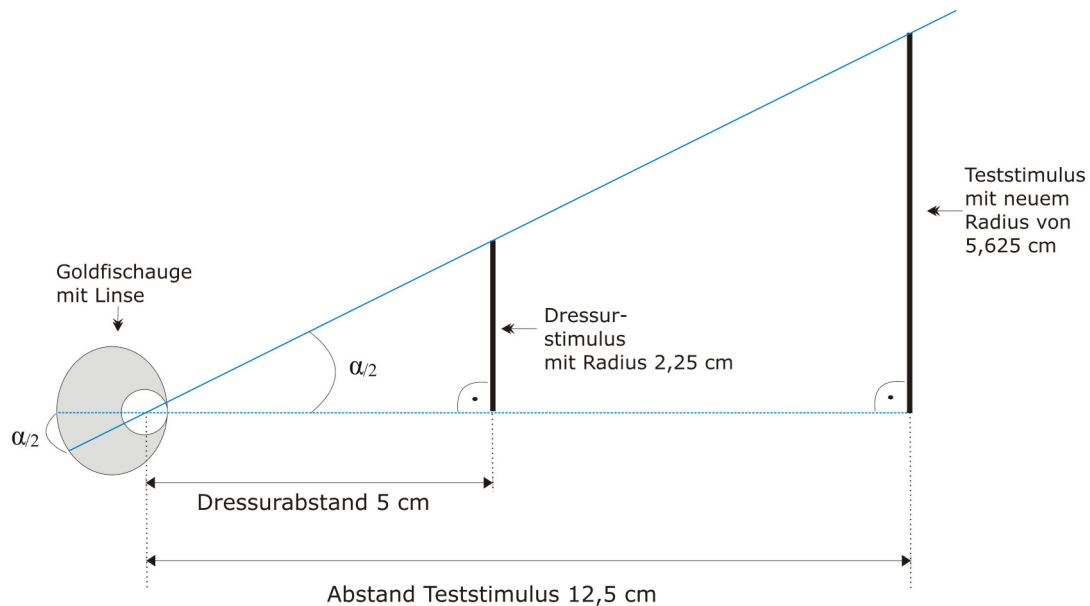


Abbildung 2-6: Beispielhafte schematische Darstellung zur Bestimmung der Retinabildgröße in Seh winkeln. Angegeben sind hier nur die zu Berechnung des Seh winkel $\alpha/2$ verwendeten Größen, am Beispiel Dressurabstand 5 cm und vorgegebenen Teststimulusabstand 12,5 cm (s. Tab. 2-5). Der Gesamtsehwinkel und die Durchmesser der Stimuli ergeben sich durch die Spiegelung der Zeichnung an der horizontalen Mittellinie.

Die neuen Teststimuli wurden ebenfalls in der feinmechanischen Werkstatt hergestellt, um eine möglichst perfekte Form zu gewährleisten. Der Durchmesser der Acrylglasröhren und die Dicke der Gewindestangen beschränkten die Größen der neuen Teststimuli nach oben und unten.

2.3 Versuchsablauf

2.3.1 Andressur und Datenerfassung

Die Vorgehensweise in Andressur, Dressur und Datenerfassung war für alle Versuche gleich. Ziel aller Versuche war es, mittels positiver operanter Konditionierung auf ein Objekt (= Dressurstimulus) die Unterscheidungsfähigkeit der Goldfische in Bezug auf die räumliche Lage eines zweiten Objektes (= Teststimulus) zu untersuchen. In der Andressur wurden die Goldfische einzeln in die Versuchsaquarien gesetzt und an die Futterplatte und den

Menschen vor dem Aquarium gewöhnt. Dann folgte die Fütterung durch die Schläuche mit der Paste am oberen Rand der Sichtfenster. Hatten die Goldfische die Paste erst einmal gefunden und gefressen, konnten meist sehr schnell die nächsten Schritte der Andressur unternommen werden.

Ziel der Andressur war es, die Goldfische dazu zu bringen an den Sichtfenstern der Futterplatte möglichst oft zu schnappen. Diese Schnapper werden später die Zählereinheit werden, mit der der Goldfisch eine Wahl anzeigt. Um dieses Ziel zu erreichen, wurde den Goldfischen eine möglichst einfache Kombination aus Dressur- und Teststimulus hinter den Sichtfenstern gezeigt. Einfach bedeutet hier, dass die Stimuli einen größtmöglichen Abstand zueinander aufwiesen: Im Versuch zur Entfernungsunterscheidung zum Beispiel befand sich der Dressurstimulus in 5 cm und der Teststimulus in 40 cm Entfernung. Jetzt wurde der Goldfisch sofort beim Anschwimmen des Sichtfensters, hinter dem der Dressurstimulus zu sehen war, mit einer Futtergabe belohnt.

Diese Belohnung wurde später immer weiter hinausgezögert, bis der Goldfisch 25-mal nacheinander schnappen musste, bevor er eine kleine Menge der Futterpaste erhielt. Die Schnapper mussten zu Beginn der Andressur nicht alle am richtigen Feld erfolgen, wohl aber die letzten vor der Belohnung. Es wurden alle Schnapper als Wahlen gezählt, die innerhalb der Sichtfenster oder an deren Rand erfolgten. Nach der Belohnung wurden die Sichtfenster durch die Schieber verschlossen, um den Goldfischen die Möglichkeit zu geben, ohne die Kreisscheiben zu sehen, hin und her zu schwimmen und eventuelle Futterreste abzunehmen. Bevor die Stimuli wieder gezeigt wurden, musste darauf geachtet werden, dass sich die Goldfische im vorderen Bereich der Aquarien aufhielten, also nah an der Versuchsleiterin, damit sie nicht durch Zufall einfach an das nächst liegende Sichtfeld schwammen.

Die Position von Dressur- und Teststimulus im rechten oder linken Sichtfeld der Futterplatte wurde nach 25 Wahlen vertauscht. Der Wechsel zwischen rechts und links erfolgte zudem in zufälliger Reihenfolge um eine Dressur

auf die Abfolge rechts/links zu vermeiden. Die Stimuli wurden jedoch nie mehr als zweimal nacheinander auf derselben Seite gezeigt, da es sonst schnell zu einer Ortsdressur kommt, die den weiteren Dressurverlauf behindert. Die Wahlen der Goldfische wurden auf einem Datenblatt festgehalten, auf dem Datum, Uhrzeit, Fischnummer, Art der Dressur und der aktuelle Test vermerkt wurden. In vier Spalten konnte die Zahl der Wahlen am richtigen oder falschen Feld vermerkt werden, und ebenso auf welcher Seite sich der positive Dressurstimulus befand. Jede Spalte auf dem Datenblatt zählte insgesamt 25 Wahlen, so dass auf einem Datenblatt 100 Wahlen vermerkt wurden, und die prozentuale Verteilung von richtigen oder falschen Wahlen sofort abgelesen werden konnte. Ein Datenblatt mit 100 Wahlen wurde als 1 Messung ($n = 1$) gewertet. Wenn die Goldfische an mindestens drei Tagen nacheinander in allen Messungen eine Wahlhäufigkeit von über 75% für den Dressurstimulus zeigten, wurde die Andressur beendet und mit den eigentlichen Messungen begonnen. Die in der Andressur erhobenen Daten gingen nicht in die spätere Auswertung mit ein.

War die Andressur beendet, so fand die eigentliche Dressur mit den unterschiedlichen Tests statt. Die Bezeichnung Dressur wird deswegen weiterverwendet, da die Goldfische durch die Belohnung in jedem Test ständig nachdressiert werden. Ein Versuch galt dann als erfolgreich beendet, wenn die Goldfische auf Grund des geringen Abstandes nicht mehr in der Lage waren Dressur- und Teststimulus voneinander zu unterscheiden. Der Ablauf in den einzelnen Versuchen und die präsentierten Stimuli werden im Folgenden beschrieben. Für jede Kombination von Test- und Dressurstimulus wurden in den Versuchen zur Entfernungsunterscheidung mindestens 15 Messungen ($n = 15$) erhoben, in den anderen Versuchen mindestens 5 Messungen. Alle Stimuluskombinationen wurden in der Reihenfolge den Goldfischen präsentiert, in der sie in den folgenden Tabellen stehen.

2.3.2 Versuche zur Entfernungsunterscheidung

In den Versuchen zur Entfernungsunterscheidung wurden vier Goldfische auf die nähere der beiden Kreisscheiben dressiert. Dabei wurden die Goldfische Fisch 3, 4 und 5 in getrennten Versuchen nacheinander auf den Stimulus im Abstand von 5, 7 und 10 cm dressiert, Fisch 6 auf die Abstände 12,5 und 17,5 cm. Innerhalb eines Versuches blieb der Abstand des Dressurstimulus immer gleich. Der Abstand der anderen Scheibe (= Teststimulus) war zu Beginn der Versuche immer möglichst groß, wurde dann in Schritten von 5 cm verringert. Die Schrittgröße wurde verkleinert, wenn ein Entfernungsbereich genauer bestimmt werden sollte (2 cm) und auf 10 cm vergrößert, wenn es sich um einfache Wiederholungsmessungen handelte. Ein Goldfisch, Fisch 1, wurde auf die entferntere der beiden Kreisscheiben dressiert, die sich in Abständen von 25, 30 und 40 cm von der Aquarienwand befanden. Innerhalb einer Dressur wurde der Teststimulus immer weiter auf den Dressurstimulus zu bewegt. Alle in diesem Versuch verwendeten Abstandskombinationen von Dressur- und Teststimulus sind den Tabellen 2-1 und 2-2 zu entnehmen.

Bevor ein Test begann, waren die Sichtfelder immer durch die Schieber verschlossen und der zu testende Goldfisch musste sich im vorderen Aquarienteil befinden. Dann wurden die Schieber hinter den Sichtfeldern hochgezogen und der Goldfisch schwamm nach hinten zur Futterplatte und begann zu schnappen. Nach 25 Schnappen wurde er am positiven Dressurstimulus belohnt, indem eine kleine Menge Futterpaste aus dem entsprechenden Schlauch gedrückt wurde. Nachdem der Goldfisch die Belohnung abgenommen hatte, wurden die Sichtfelder durch die Schieber wieder verschlossen. Jetzt wurde die Schaltbox (s. Punkt 2.2.2) betätigt und die beiden Kreisscheiben in die jeweils andere Entfernung bewegt. Ehe die Schieber für eine erneute Messung wieder hochgezogen wurden, musste sichergestellt werden, dass sich keine Futterpastenreste mehr an den Sichtfeldern befanden. War dies doch der Fall, so wurde gewartet bis der Goldfisch auch diesen Rest abgenommen hatte. Außerdem führte eine etwas längere Wartezeit zwischen den Messungen zu einer ruhigeren Mitarbeit der Goldfische.

Goldfische	Dressurstimulus	Abstand Teststimulus in cm
Fische 3, 4 & 5	5 cm	40; 35; 30; 25; 20; 17,5; 15; 12,5; 10; 7,5; 7
Fische 3, 4 & 5	7 cm	40; 30; 20; 17; 14,5; 12,5; 10; 9
Fische 3, 4 & 5	10 cm	40; 30; 20; 17,5; 15; 12,5
Fisch 6	12,5 cm	40; 35; 30; 25; 22,5; 20; 17,5
Fisch 6	17,5 cm	40; 35; 30; 25; 22,5

Tabelle 2-1: Verwendete Abstandskombinationen für Dressur- und Teststimulus in den Versuchen zur Entfernungsunterscheidung mit Belohnung auf den nahen Stimulus.

Goldfisch	Dressurstimulus	Abstand Teststimulus in cm
Fisch 1	40 cm	5; 10; 15; 17,5; 20; 22,5; 25
Fisch 1	30 cm	5; 10; 12,5; 15; 17,5; 20
Fisch 1	25 cm	5; 10; 12,5; 15; 17,5

Tabelle 2-2: Verwendete Abstandskombinationen für Dressur- und Teststimulus in den Versuchen zur Entfernungsunterscheidung mit Belohnung auf den fernen Stimulus.

2.3.3 Versuche mit unscharfen Stimuluskonturen

Bei den Versuchen zum Einfluss von Unschärfe auf die Entfernungsunterscheidung wurden die oben aufgelisteten Versuche (s. Tab. 2-1 und 2-2) mit den Goldfischen Fisch 4, 5, 6 und 1 und den in Abbildung 2-5 gezeigten Stimuli mit den unscharfen Konturen wiederholt. In den Tabellen 2-3 und 2-4 sind die verwendeten Kombinationen aufgeführt.

Goldfische	Dressurstimulus	Abstand Teststimulus in cm
Fische 4 & 5	5 cm	40; 30; 20; 17,5; 15; 12,5; 10; 7,5
Fische 4 & 5	7 cm	40; 30; 20; 17; 14,5; 12,5; 10; 9
Fische 4 & 5	10 cm	40; 30; 20; 17,5; 15; 12,5
Fisch 6	12,5 cm	40; 35; 30; 25; 22,5; 20; 17,5
Fisch 6	17,5 cm	40; 35; 30; 25; 22,5

Tabelle 2-3: Verwendete Abstandskombinationen von Dressur- und Teststimulus in den Versuchen mit unscharfen Stimuluskonturen mit Belohnung auf den nahen Stimulus.

Goldfisch	Dressurstimulus	Abstand Teststimulus in cm
Fisch 1	40 cm	5; 10; 15; 17,5; 20; 22,5; 25
Fisch 1	30 cm	5; 10; 12,5; 15; 17,5; 20
Fisch 1	25 cm	5; 10; 12,5; 15; 17,5

Tabelle 2-4: Verwendete Abstandskombinationen von Dressur- und Teststimulus in den Versuchen mit unscharfen Stimuluskonturen mit Belohnung auf den fernen Stimulus.

2.3.4 Versuche zur Größenkonstanz

In diesen Versuchen wurden dieselben Dressurabstände verwendet, wie unter Punkt 2.3.2 (s. Tab 2-1 und 2-2). Die Abstände der Teststimuli bei denen die Retinabildgrößen dem Dressurstimulus angeglichen wurden, wurden nach drei Kriterien ausgewählt: 1) Die Kreisscheiben mussten so in die Röhren passen, dass sie nicht anstießen. 2) Die Kreisscheiben durften nicht wesentlich kleiner sein im Durchmesser als die Gewindestangen. 3) Die Abstandskombination sollte in den Versuchen zur Entfernungsunterscheidung für die Goldfische noch unterscheidbar gewesen sein. Durch die Auswahl nach diesen Kriterien konnten für jeden Dressurabstand nur ein bis zwei

Abstandskombinationen gewählt werden, diese sind in den Tabellen 2-5 und 2-6 aufgeführt. Der Durchmesser des Dressurstimulus blieb in allen Versuchen gleich bei 4,5 cm. Um die Goldfische nochmals zu trainieren und zeitnahe Vergleichsdaten zu erhalten, wurden zuerst die Abstandskombinationen mit dem gleichen Stimulusdurchmesser getestet, danach die Sehwinkel angeglichen und erneut gemessen. Bei den Abstandskombinationen mit der Belohnung auf den fernen Stimulus mussten die neuen Teststimuli mit weißem Papier hinterlegt werden, damit die Gewindestange der Apparatur ausreichend verdeckt wurde.

Goldfische	Abstand Dressurstimulus	Sehwinkel Dressurstimulus	Abstand Teststimulus bei gleichem Sehwinkel	Durchmesser Teststimulus
Fische 4 & 5	5 cm	48,5°	12,5 cm	11,2 cm
Fische 4 & 5	7 cm	35,6°	17 cm 14,5 cm	10,9 cm 8 cm
Fische 4 & 5	10 cm	25,3°	20 cm	9 cm
Fisch 6	12,5 cm	20,4°	30 cm 25 cm	10,9 cm 9 cm
Fisch 6	17,5 cm	14,7°	35 cm	9 cm

Tabelle 2-5: Getestete Abstandskombinationen von Dressur- und Teststimulus und Durchmesser der Teststimuli mit gleichem Sehwinkel mit Belohnung auf den nahen Stimulus mit dem Durchmesser von 4,5 cm.

Goldfisch	Abstand Dressurstimulus	Sehwinkel Dressurstimulus	Abstand Teststimulus bei gleichem Sehwinkel	Durchmesser Teststimulus
Fisch 1	40 cm	6,5°	17,5 cm	1,9 cm
Fisch 1	30 cm	8,6°	12,5 cm 15 cm	1,8 cm 2,2 cm
Fisch 1	25 cm	10,3°	12,5 cm 15 cm	2,2 cm 2,7 cm

Tabelle 2-6: Getestete Abstandskombinationen von Dressur- und Teststimulus und Durchmesser der Teststimuli mit gleichem Sehwinkel mit Belohnung auf den fernen Stimulus mit dem Durchmesser von 4,5 cm.

2.4 Datenauswertung und Bearbeitung

Die auf den Datenblättern erfassten Wahlen der Goldfische wurden für alle Dressurversuche mit dem Programm SIGMAPLOT 9.0 ausgewertet. Dabei wurden für jede Messung, also insgesamt je 100 Wahlen (s. Punkt 2.3.1), nur die Häufigkeit, mit der der Dressurstimulus gewählt wurde, abgelesen und in Prozent eingetragen. Diese Prozentwerte wurden für jeden Goldfisch und für jede Stimuluskombination getrennt erfasst, um die Leistungen der einzelnen Goldfische beurteilen zu können.

In Abbildung 2-7 ist die Verteilung der einzelnen Messwerte für jede Stimuluskombination am Beispiel der Fische 3, 4 und 5 bei einem Dressurabstand von 10 cm beispielhaft in einem Scatter-Plot dargestellt. Jeder Kreis zeigt das Ergebnis einer Messung an ($n = 1$, entspricht 100 Wahlen). Insgesamt wurden 30 - 35 Messung für jeden Teststimulusabstand erhoben.

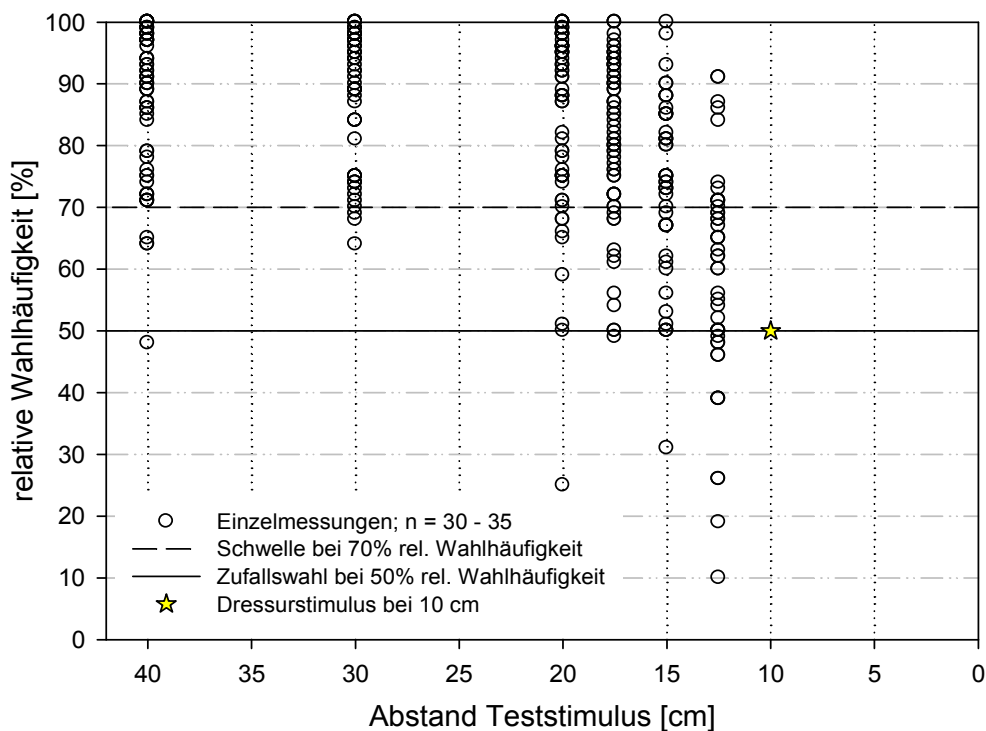


Abbildung 2-7: Ergebnisse der einzelnen Messungen ($n = 30 - 35$) der Fische 3, 4 und 5. Ordinate: relative Wahlhäufigkeit in Prozent auf den Dressurstimulus im Abstand von 10 cm (Stern). Abszisse: Abstand des Teststimulus in Zentimetern.

Bei großen Abständen des Teststimulus liegen fast alle Messwerte zwischen 70 und 100% relativer Wahlhäufigkeit. Da der höchste erreichbare Wert von 100% in der vorliegenden Auswertungsweise nicht überschritten werden kann, kumulieren dort die Messwerte. Die Daten können nur in eine Richtung streuen und sind somit nicht normalverteilt. Werden die Unterschiede zwischen Dressur- und Teststimulus kleiner, so sinkt die Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus, und die Streuung der Messwerte kann wieder in beide Richtungen erfolgen. So sind die Daten beim Teststimulusabstand von 15 und 12,5 cm in Abbildung 2-7 beispielsweise normalverteilt (Kolmogorov-Smirnov Test).

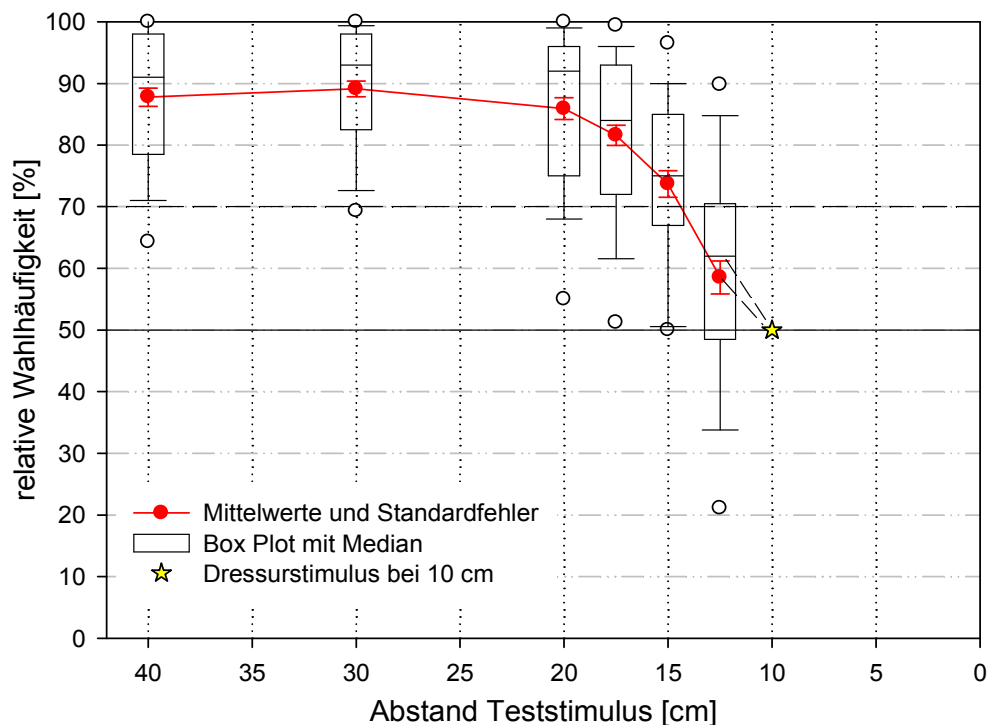


Abbildung 2-8: Relative Wahlhäufigkeit der Fische 3, 4 und 5 in Prozent für den Dressurstimulus im Abstand von 10 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

Nicht-normalverteilte Daten werden meist in einer Box-Plot-Graphik mit Angabe des Medianwertes dargestellt. Dies ist in Abbildung 2-8 mit dem gleichen Datenbeispiel von Abbildung 2-7 erfolgt. Die Boxen zeigen den Bereich an, in dem 50% der Messwerte zwischen dem unteren Viertel der Daten

vom Minimalwert aus gesehen (25% Quartil) und dem oberen Viertel (75% Quartil) enthalten sind. Die Linie in den Boxen gibt die Lage des Medianwertes an. Die dünnen Balken außerhalb der Boxen umfassen einen Bereich, der 90% aller Messwerte enthält (von 5 bis 90%). Dieser Bereich ist das sogenannte Konfidenzintervall oder der Vertrauensbereich. Messwerte, die außerhalb dieses Bereiches liegen, werden als Ausreißerwerte bezeichnet. Sie gehen in die Berechnung des Medianwertes mit ein und werden in der Graphik durch unausgefüllte Kreise dargestellt. Die Box-Plot-Graphik beschreibt also genau, wie die Daten verteilt sind. Das Beispiel in Abbildung 2-8 zeigt eine Datenverteilung, wie sie typisch ist für die Messungen der vorliegenden Arbeit.

Geht es jedoch nicht um die Verteilung der Daten, sondern darum zu zeigen, wie gut ein mittlerer Wert die Lage und Häufung der Daten an einem Ort beschreibt, so ist der Mittelwert mit Angabe des Standardfehlers besser geeignet (s. Abb. 2-8, rote Kreise und Balken). Sind die Fehlerbalken des Standardfehlers klein, so bedeutet dies, dass sich der Mittelwert auf eine Datenmenge stützen kann, in der die Werte sehr nah beieinander liegen. In der Abbildung 2-8 liegt der Mittelwert zunächst etwas unterhalb des Medianwertes. Die kleinen Fehlerbalken zeigen eine gute Repräsentation der Daten an. In dem Bereich, in dem die Messwerte den Schwellenwert von 70% erreichen, liegen Mittel- und Medianwert dann wieder näher zusammen.

In der Darstellung eines gesamten Versuchsverlaufes mit mehreren Messpunkten, wie in Abbildung 2-8, ist es von größerem Interesse die Güte zu kennen, mit der ein Mittelwert die Daten repräsentiert, als für jeden Messpunkt die Gesamtverteilung der Daten zu betrachten. So können die Verläufe der einzelnen Versuche besser mit einander verglichen werden. Da die Messpunkte in diesen Versuchen kontinuierlich nah aufeinander folgen, stützen sich die Daten dieser Messpunkte gegenseitig. Aus diesem Grunde kann in der Darstellung solcher Versuchsverläufe der Mittelwert mit dem Standardfehler verwendet werden. Zudem liegen im entscheidenden Bereich um den Schwellenwert von 70% Wahlhäufigkeit Median und Mittelwert wieder so nah zusammen, dass sich durch die Auswertung mit dem Mittelwert

keine Veränderung oder Verschiebung in den Ergebnissen zeigt. Werden einzelne Datenpunkte miteinander statistisch verglichen, so wird für normalverteilte Datengruppen der t-Test, für nicht-normalverteilte Datengruppen der Mann-Whitney Rank Sum Test verwendet.

Bei den Versuchen zur Größenkonstanz sollen die relativen Wahlhäufigkeiten für zwei verschiedene Versuchsbedingungen miteinander verglichen werden. Hierfür wird wieder die Box Plot Darstellung gewählt, da es sich erstens um distinkte Versuchsbedingungen handelt, und sich zweitens in der Gesamtverteilung der Daten auch statistische Unterschiede besser erkennen lassen.

Zur genaueren Beurteilung, ob ein Goldfisch Dressur- und Teststimulus noch gut voneinander unterscheiden kann, wird als Bewertungsmöglichkeit für die Leistung eine Schwelle gesetzt. Diese wird für die Auswertung der Ergebnisse bei 70% relativer Wahlhäufigkeit angesetzt. Diesem Wert für die Schwelle liegt folgende Überlegung zu Grunde: Da die maximale relative Wahlhäufigkeit der Goldfische für den Dressurstimulus bei etwa 90% liegt und eine Wahlhäufigkeit von 50% einer zufälligen Wahl entspricht, so beschreibt eine Schwelle von 70% die halbmaximale Leistung der Goldfische. Wahlhäufigkeiten, die über diesem Wert liegen, können als „sicher gewählt“ bewertet werden, der Goldfisch konnte Dressur- und Teststimulus sicher voneinander unterscheiden. Bei Wahlhäufigkeiten von unter 70% kann zwar nicht ausgeschlossen werden, dass der Goldfisch noch einen Unterschied erkennt, er kann aber die Unterscheidungsleistung nicht mehr sicher erbringen. Wahlhäufigkeiten um 50% zeigen an, dass sich der Goldfisch nur noch zufällig für einen der beiden Stimuli entscheidet.

Um nun die Abstände oder Größen der Teststimuli bei 70% zu bestimmen, wird zuerst der Punkt ermittelt, an dem die Ergebniskurve des Goldfisches die Schwellenlinie von 70% schneidet. Befindet sich an dieser Stelle ein Datenpunkt einer Messung, so wird der Abstand oder die Größe des Teststimulus dieses Datenpunktes als Schwellenwert genommen. Schneidet die Ergebniskurve jedoch zwischen zwei Datenpunkten die Schwellenlinie, so wird

von diesem Schnittpunkt wird das Lot auf die X-Achse gefällt. Der neue Schnittpunkt des Lotes mit der X-Achse ergibt nun einen theoretischen Schwellenwert für den Teststimulus.

2.5 Zusatzversuch zur Größenunterscheidung

Dieser Versuch wurde von der Promovendin und Frau Prof. Neumeyer konzipiert und stehen in engem Zusammenhang mit den obenstehenden Versuchen. Die Messungen wurden im Rahmen einer Staatsexamensarbeit und zweier Fortgeschrittenenpraktika von Anja Seegmüller und Nina Dohm durchgeführt.

2.5.1 Versuchsaufbau

Wie Abbildung 2-9 zeigt, wurden die Goldfische ebenfalls einzeln in drei Versuchsaquarien 3) mit einer Größe von 25 x 25 x 40 cm gehalten, in denen sich eine Filtereinheit und während der Versuchszeit eine Futterplatte 4) befanden. Die Futterplatte wurde in der Mitte von einer zweiten Platte gehalten, die in Form eines T die Sicht der Goldfische auf eine Hälfte eines Flachbildschirmes beschränkte.

Der Durchmesser der Sichtfelder betrug in diesem Aufbau 8,5 cm. Auf dem Flachbildschirm 5) konnten die Dressur- und Teststimuli in einem Abstand von 7,5 cm vor dem jeweiligen Versuchsaquarium präsentiert werden. Die Stimuli waren schwarze Kreisscheiben von unterschiedlichem Durchmesser vor weißem Hintergrund. Gesteuert wurde der Flachbildschirm von einem PC mit Kontrollbildschirm 7). Die Tastatur 6) konnte je nach Bedarf an die Position der Versuchsleiterin 1) gestellt werden. Neben der normalen Raumbeleuchtung durch Leuchtstoffröhren (OSRAM L36 W/11 Tageslicht) an der Decke des Versuchsraumes wurde keine weitere Lichtquelle eingesetzt.

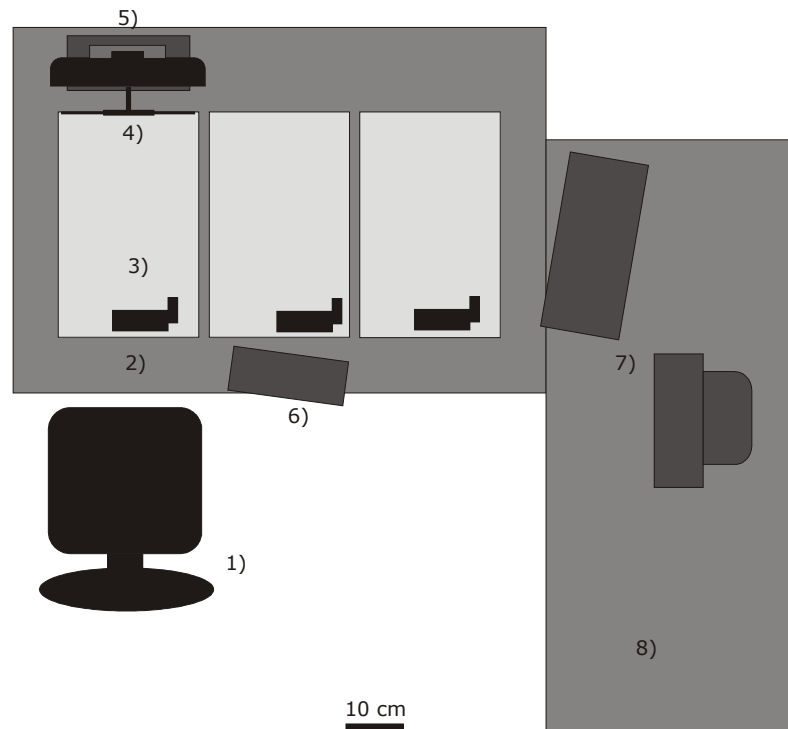


Abbildung 2-9: Maßstabsgetreue schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zur Größenunterscheidung. 1) Versuchsleiterin, 2) Aquarientisch, 3) Aquarium mit Filtereinheit, 4) Futterplatte mit Halterung, 5) Flachbildschirm, 6) Tastatur, 7) PC mit Kontrollbildschirm, 8) Computertisch. Verkabelung ist nicht dargestellt.

Die Größe der Stimulus-Kreisscheiben wurde so gewählt, dass sie, bezogen auf den Abstand des Flachbildschirms, die gleiche Retinabildgröße für die Goldfische besaßen, wie die Dressur- und Testobjekte in den Versuchen zur Entfernungsunterscheidung (s. Punkt 2.2.2). Die Retinabildgröße wurde über den Sehwinkel der Objekte bestimmt. Dazu wurden mit dem Radius der Dressurobjekte und deren Abstand in den Entfernungsversuchen über den Tangens des Sehwinkels $\alpha_{/2}$ berechnet (s. Abb. 2-6). Aus diesem Winkel und dem Abstand des Flachbildschirms zur Position der Goldfische an der Futterplatte ergab sich über eine weitere Verwendung des Tangens der benötigte Radius für die Kreisscheiben.

$$\tan \alpha_{D/2} = r_D/d_D$$

r_D : Radius des Dressurobjektes aus 2.2.2

d_D : Abstand des Dressurobjektes

$$\alpha_D = 2 * \arctan (r_D/d_D)$$

$$r_{\text{Tneu}} = \tan \alpha_{D/2} * d_F$$

r_{neu} : Radius Kreisscheibe auf Flachbildschirm

d_F : Abstand des Flachbildschirms

Beispielrechnung:

$$r_D = 2,25 \text{ cm}; d_D = 5 \text{ cm}$$

$$\Rightarrow \tan \alpha_{D/2} = 2,25 \text{ cm} / 5 \text{ cm}$$

$$\Rightarrow \alpha_D = 2 * \arctan (2,25 \text{ cm} / 5 \text{ cm})$$

$$\Rightarrow \alpha_D = 48,5^\circ$$

$$\alpha_{D/2} = 24,23^\circ; d_F = 7,5 \text{ cm}$$

$$\Rightarrow r_{\text{neu}} = \tan (24,23^\circ) * 7,5 \text{ cm}$$

$$\Rightarrow r_{\text{neu}} = \underline{\underline{3,37 \text{ cm}}}$$

Der Radius für die Kreisscheibe auf dem Flachbildschirm, die dem Dressurstimulus bei 5 cm im Entfernungsaufbau entsprechen soll, beträgt somit 3,37 cm. Mit allen weiteren Größen für Dressur- und Teststimuli wurde auf gleiche Weise verfahren.

2.5.2 Versuchsablauf

Für die Versuche zur Größenunterscheidung wurden zwei Goldfische auf die größere von zwei Kreisscheiben auf einem Flachbildschirm dressiert. Die Retinabildgröße dieser Dressurscheiben, berechnet über den Sehwinkel, entsprach denen der Kreisscheiben bei den Dressurabständen von 5 cm und 7 cm aus den Versuchen zur Entfernungsunterscheidung, siehe Punkt 2.2.4. Ein Goldfisch wurde auf die kleinere der Kreisscheiben dressiert, die in der Retinabildgröße dem Dressurstimulus in den Entfernungen 30 cm und 40 cm entsprach. Die schwarzen Kreisscheiben wurden auf weißem Hintergrund in einer PowerPoint-Präsentation erstellt und präsentiert. Die erste Folie einer jeden Präsentation war immer schwarz, um einen gezielten Beginn zu gewährleisten. Dann folgte eine Folie, in der auf der einen Seite der Dressurstimulus und auf der anderen Seite der Teststimulus zu sehen war. Jetzt wurden 25 Wahlen gezählt und entsprechend belohnt. Es folgte eine weitere schwarze Folie und für die nächsten 25 Schnapper eine Folie mit den Stimuli auf der jeweils anderen Seite. Die Übertragung der Retinabildgröße wurde

durch Ungenauigkeiten in PowerPoint dahin gehend beeinflusst, dass die Durchmesser nicht millimetergenau eingestellt werden konnten. Die verwendeten Durchmesser sind in den Tabellen 2-8 und 2-9 für die Dressurstimuli aufgelistet. Als Teststimuli wurden zunächst Kreisscheiben mit dem größten Durchmesserunterschied zu den Dressurstimuli gewählt. Auch hier wurden die Durchmesser über die Retinabildgrößen aus dem Versuch zur Entfernungsunterscheidung berechnet. Im Verlauf der Versuche wurden die Teststimuli schrittweise im Durchmesser den Dressurstimuli angeglichen. Alle Kombinationen wurden mindestens 10mal getestet.

Goldfische	Durchmesser Dressurstimulus	Sehwinkel	Entsprechende Entfernung
Fische Z1 & Z2	6,65 cm	48,5°	5 cm
Fisch Z1	4,82 cm	35,6°	7 cm

Tabelle 2-8: Verwendete Durchmesserkombinationen für Dressur- und Teststimulus im Versuch zur Größenunterscheidung mit Belohnung auf die größere Kreisscheibe.

Goldfische	Durchmesser Dressurstimulus	Sehwinkel	Entsprechende Entfernung
Fisch Z3	0,82 cm	6,4°	40 cm
Fisch Z3	1,1 cm	8,6°	30 cm

Tabelle 2-9: Verwendete Durchmesserkombinationen für Dressur- und Teststimulus im Versuch zur Größenunterscheidung mit Belohnung auf die kleinere Kreisscheibe.

2.6. Photoretinoskopie

Für die Photoretinoskopie wurde ein Goldfisch im in Abbildung 2-9 gezeigten Aufbau mit einer digitalen Infrarot-Videokamera gefilmt. Die Aufnahmen wurden von Professor Dr. Frank Schaeffel von der Universität Tübingen mit der von ihm entwickelten Methode und seinen eigenen Geräten durchge-

führt (siehe auch Einleitung). Die Videokamera befand sich in einem Abstand von ca. 45 cm hinter dem Aquarium neben dem Flachbildschirm. Das Okular war auf der unteren Hälfte mit einer Abdeckung versehen, auf der sich sechs Infrarot-LEDs befanden. Das Licht dieser LEDs wurde vom Goldfischeauge reflektiert und von der Videokamera erfasst, und direkt auf einem Laptop aufgezeichnet.

Auf dem Flachbildschirm wurden die Stimuli dem Goldfisch als Blickfang in unterschiedlichen Entfernungen von 10 bis 40 cm präsentiert. Der Goldfisch wurde durch die Sichtfenster der Futterplatte aufgenommen, eine gelegentliche Belohnung hielt ihn auch an dieser Stelle. Die insgesamt drei Serien von Videoaufnahmen fanden bei normalen Beleuchtungsbedingungen statt und erstreckten sich jeweils über mehrere Minuten.

Aus den digitalen Videoaufnahmen der Infrarotkamera wurden im Programm NERO SHOWTIME 2 mit dem Frame-capture-Verfahren Einzelbilder erstellt. Die Vorgaben für die Auswahl der Bilder waren zum einen, dass der Goldfisch frontal aufgenommen sein sollte, so dass beide Augen zu sehen waren. Zum anderen wurden seitliche Aufnahmen ausgewählt, in denen ein Auge voll zu sehen war. Diese Einzelbilder wurden getrennt nach seitlich und frontal mit Hilfe des Programms IMAGE J 1.40 in 8-bit Grauwertbilder umgewandelt. Im selben Programm konnte dann auch die Helligkeitsverteilung in den Pupillen bestimmt werden.

3 Ergebnisse

3.1 Andressur

Das Beispiel einer erfolgreichen Andressur eines Goldfisches auf den Dressurstimulus ist in Abbildung 3-1 zu sehen. Es zeigt die Lernkurve, in der die prozentualen Anteile richtiger Wahlen pro Messung von Goldfisch 4 in der zeitlichen Abfolge der Messungen aufgetragen sind. Der Dressurstimulus befand sich im Abstand von 5 cm, der Teststimulus im Abstand von 40 cm zum Goldfisch. Der Gesamtzeitraum der Andressur betrug in diesem Fall 8 Wochen.

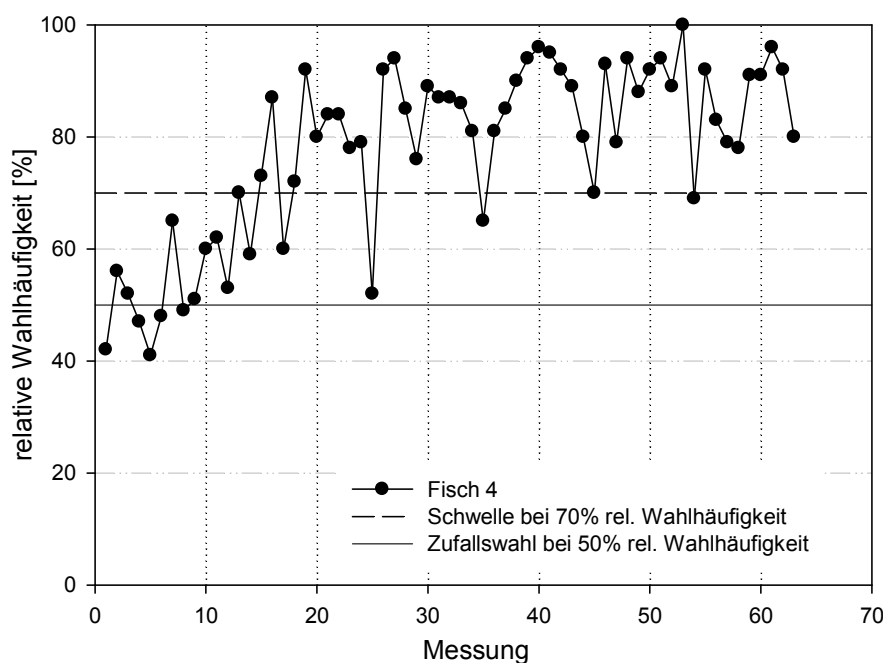


Abbildung 3-1: Andressurdaten von Fisch 4 aufgetragen über der zeitlichen Abfolge der Messungen. Datenpunkte sind prozentualer Anteil der richtigen Wahlen innerhalb einer Messung (= 100 Wahlen).

Zu Beginn der Datenaufnahme war Fisch 4 bereits an den Versuchsaufbau gewöhnt und schnappte mindestens 25mal, bevor er belohnt wurde. Es ist sehr gut zu sehen, wie die Werte der relativen Wahlhäufigkeit bis zur 20.

Messung fast kontinuierlich ansteigen. Erreichte der Goldfisch zu Beginn nur Werte um den Zufallsbereich bei 50%, so hat er sich nach 20 Messungen auf über 70% verbessert. Die folgenden Messungen zeigen die Konsolidierung des Gelernten, in der der Goldfisch immer geringere Schwankungen in der Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus zeigt.

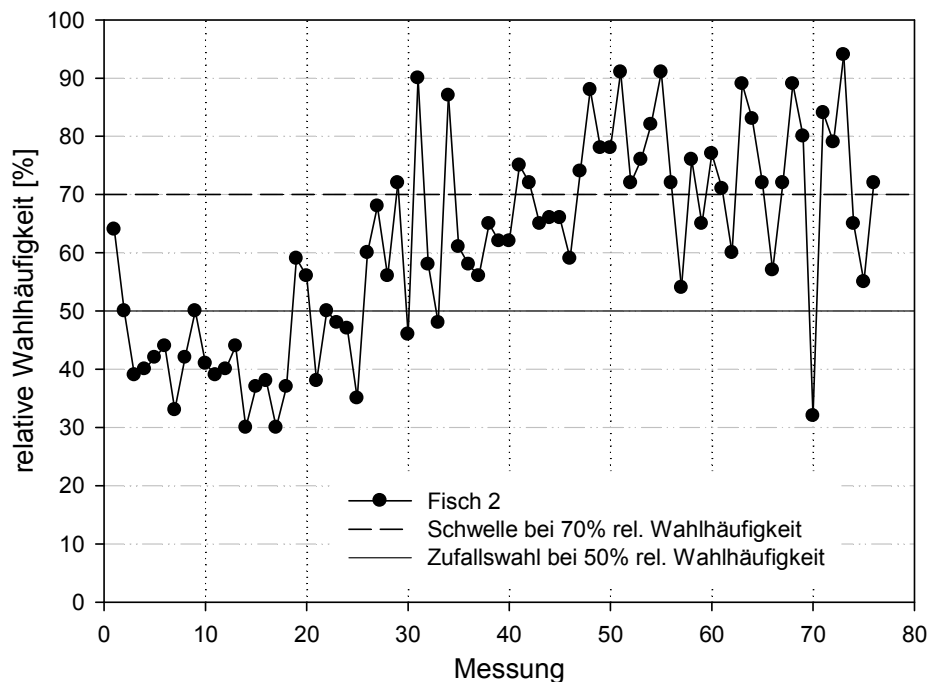


Abbildung 3-2: Andressurdaten von Fisch 2 aufgetragen über der zeitlichen Abfolge der Messungen. Datenpunkte sind prozentualer Anteil der richtigen Wahlen innerhalb einer Messung (= 100 Wahlen).

Als Beispiel für eine erfolglose Andressur ist die Lernkurve von Fisch 2 in Abbildung 3-2 gezeigt. Hier zeigt sich erst nach etwa 30 Messungen ein leichter Anstieg in der relativen Wahlhäufigkeit. Danach kommt es aber nicht zur Konsolidierung, die Leistung des Goldfisches streut in einem weiten Bereich um den Schwellenwert, obwohl mehr Messungen durchgeführt wurden als bei Fisch 4. Aufgrund dieser Ergebnisse wurde Fisch 2 von den weiteren Versuchen ausgeschlossen. Die Lernkurven der anderen erfolgreich andressierten Goldfische 1, 3, 5 und 6 zeigen nahezu identische Verläufe wie Fisch 4. Auch die benötigte Zeit unterschied sich nicht. Nach Abschluss der Andressur wurde mit den ersten Tests begonnen.

3.2 Versuche zur Entfernungsunterscheidung

3.2.1 Allgemein

Dieser Versuch wurde durchgeführt, um zu untersuchen, ob Goldfische auf einen Stimulus, der sich in einer bestimmten Entfernung vom Fisch befindet, dressiert werden können. Sollte dies möglich sein, kann getestet werden, wie gut Goldfische verschiedene Entfernungen unterscheiden können. Die Messungen mit den Dressurabständen 5 und 40 cm wurden als erste durchgeführt. Danach folgten die Dressuren auf 7 und 30 cm, dann auf 10 und 40 cm. Fisch 6 wurde erst nach diesen Messungen in den Versuchsaufbau aufgenommen und mit den Dressurabständen 12,5 und 17,5 cm getestet.

Wie im Kapitel 2.4 Datenauswertung und Bearbeitung dargelegt, werden die Versuchsergebnisse im Folgenden als Graphen mit Mittelwerten und Standardfehler des Mittelwertes dargestellt. Die Anzahl der Messungen (n) ergibt sich aus der ersten Durchführung der Tests mit jeweils $n = 15$ für jede Abstandskombination und zusätzlich den Wiederholungen bestimmter Abstandskombinationen aus den Tests auf Größenkonstanz (s. Punkt 2.3.4, Tab. 2-5 und 2-6). Vor der Zusammenführung der Messdaten wurde mit dem Mann-Whitney Rank Sum Test getestet, ob sich die Daten der ersten Messung statistisch von den Wiederholungsmessungen unterscheiden. Da dies nicht der Fall war, konnten die Daten für alle Dressurabstände mit denen der Wiederholungsmessungen ergänzt werden.

3.2.2 Dressurabstand 5 cm

Die Goldfische 3, 4 und 5 wurden zuerst auf einen Abstand von 5 cm dressiert, der Teststimulus befand sich im Abstand von 40 cm zu den Goldfischen (s. Tab. 2-1). In den folgenden Abbildungen sind die Versuchsergebnisse der Goldfische 3, 4 und 5 zuerst einzeln aufgetragen, um eine erste Übersicht über den generellen Verlauf der Messung zu erhalten. Der Stern

auf der 50%-Linie zeigt hier und in allen folgenden Abbildungen die Position des Dressurstimulus bei einer theoretischen Wahlhäufigkeit von 50% an.

Goldfisch 3 zeigte von Beginn an eine sehr hohe Wahlhäufigkeit von über 90% (s. Abb. 3-3). Die zunächst mit abnehmender Entfernung kleiner werdenden Fehlerbalken des Standardfehlers zeigen einen anhaltenden Lerneffekt. Erst ab einem Teststimulusabstand von 20 cm werden die Fehlerbalken wieder größer. Ab einem Abstand von 12,5 cm fällt die Wahlhäufigkeit rapide bis in den Zufallsbereich ab. Der Datenpunkt für den Teststimulusabstand von 10 cm liegt fast genau auf der 70%-Schwelle. Dieser Abstand von 10 cm kann also von Fisch 3 noch sicher vom Dressurabstand 5 cm unterschieden werden, ein Teststimulus mit einem Abstand von 7,5 und 7 cm jedoch nicht mehr.

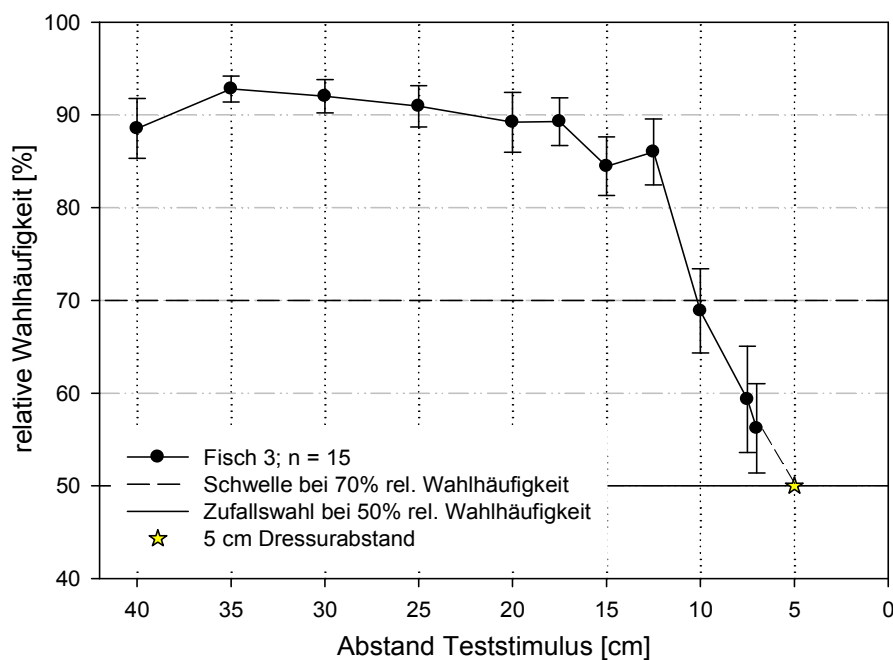


Abbildung 3-3: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 3 für den Dressurstimulus im Abstand von 5 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

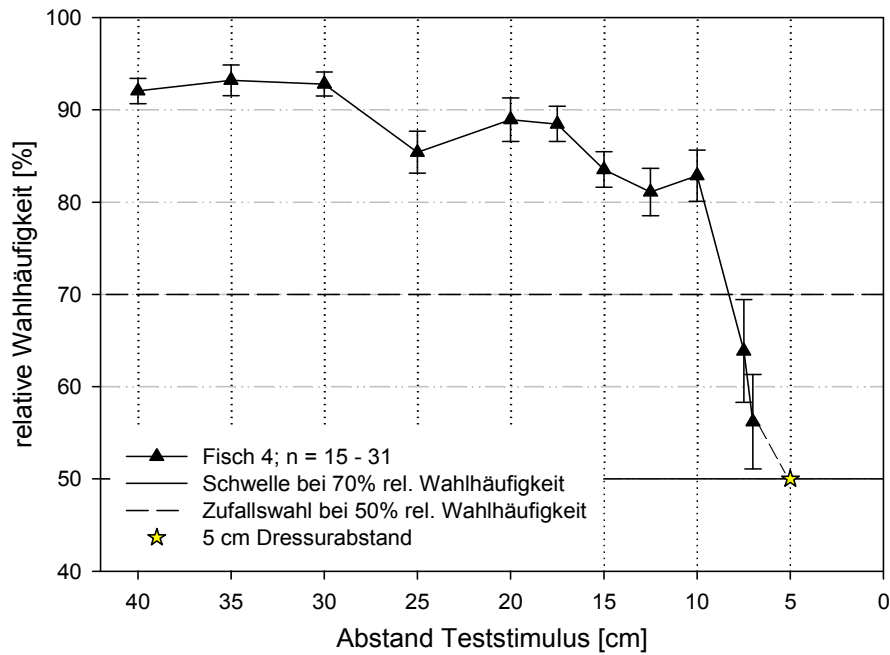


Abbildung 3-4: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 4 für den Dressurstimulus im Abstand von 5 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

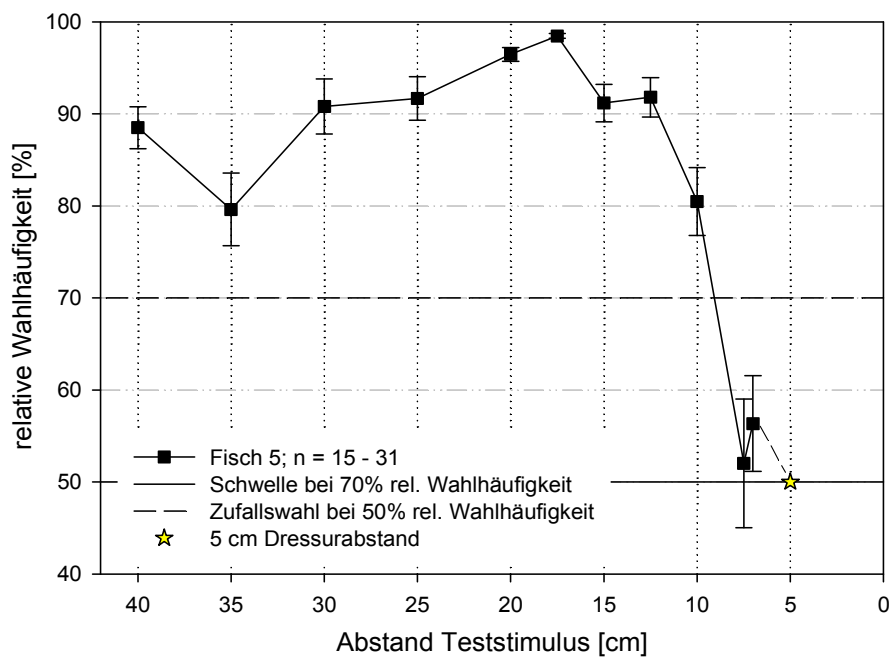


Abbildung 3-5: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 5 für den Dressurstimulus im Abstand von 5 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

Die Kurvenverläufe in den Graphen der Goldfische 4 und 5 sind sich recht ähnlich (s. Abb. 3-4 und 3-5). Wie auch schon für Fisch 3 beschrieben, bleiben die Wahlhäufigkeiten bis zu einem Teststimulusabstand von 12,5 cm relativ hoch, um dann rapide abzufallen. Fisch 4 erreicht die 70% Schwelle bei einem Abstand von 8,5 cm, er kann die Stimuli am genauesten unterscheiden. Der Schwellenwert von Fisch 5 in Abbildung 3-5 liegt bei 9 cm, dann sinken die Werte bis auf die Zufallswahl von 50% relativer Wahlhäufigkeit ab. Insgesamt ist der Kurvenverlauf bei Fisch 5 in Abbildung 3-5 aber ungleichmäßiger, als die der beiden anderen Fische. So zeigt er zu Beginn der Messung einen kleinen Einbruch der Wahlhäufigkeit von 90 auf 80%, danach steigen die Werte sehr hoch auf fast 100% (98,4% mit $n = 24$). Beim letzten Teststimulusabstand steigt die Wahlhäufigkeit im Mittel wieder etwas an. Die großen Fehlerbalken zeigen aber, dass es sich nicht um eine echte Leistungsverbesserung handelt.

Für alle drei Goldfische gilt, dass die Fehlerbalken immer größer werden, je kleiner die Unterschiede zwischen Dressur- und Teststimulus werden. Dies ist auch zu erwarten, da die Goldfische immer unsicherer werden, und die Streuung der Daten zudem sowohl nach oben als auch nach unten erfolgen kann.

Obwohl sich, wie oben beschrieben, Unterschiede in den Kurvenverläufen zeigen, sind diese nur in wenigen Einzelfällen auch statistisch nachweisbar (ANOVA on Ranks, $p = 0,04 - 0,014$). Die Ergebnisse der übrigen Tests mit ANOVA on Ranks liegen zwischen $p = 0,891$ und $p = 0,053$. Da sich die wenigen Unterschiede jedoch in keiner Versuchsbedingung auf alle drei Datenmengen gleichzeitig beziehen, können die Rohdaten der Goldfische bei den einzelnen Abstandsmengen zusammengefasst werden. Aus diesen gepoolten Datensätzen wurden erneut die Mittelwerte und Standardfehler berechnet. Eine zusammenfassende Graphik für den Dressurabstand 5 cm ist in Abbildung 3-6 zu sehen.

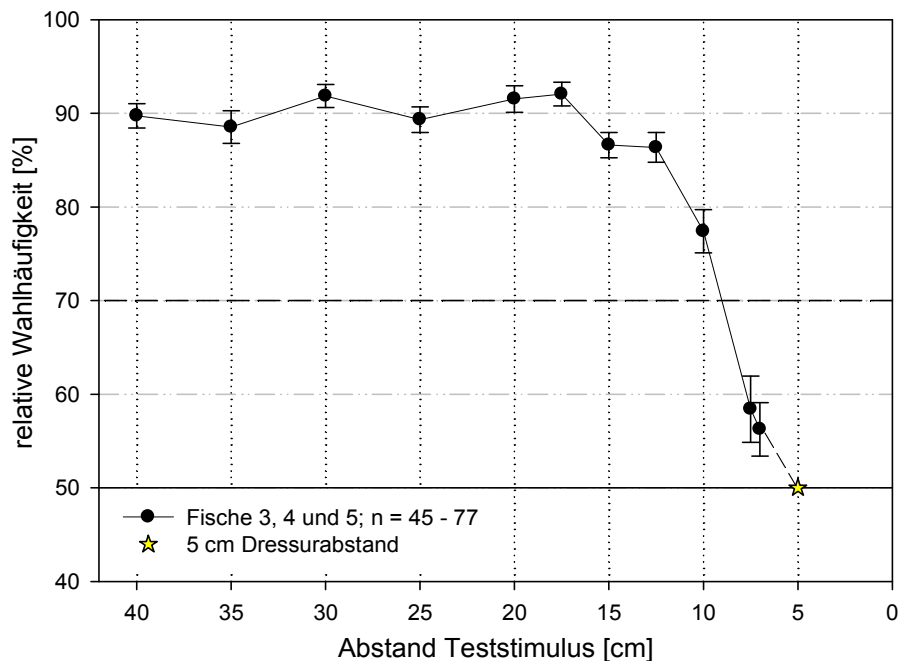


Abbildung 3-6: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den gepoolten Daten der Fische 3, 4 und 5 für den Dressurstimulus im Abstand von 5 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

In Abbildung 3-6 ist zu erkennen, dass die Zusammenführung der Daten in einer Verkleinerung der Fehlerbalken resultiert. Insgesamt lässt sich feststellen, dass die drei Goldfische in der Lage waren, die Unterscheidungsaufgabe zu lernen. Sie konnten die beiden Stimuli bis zu einem Abstand des Teststimulus von 10 cm noch sicher unterscheiden, der 70% Schwellenwert der gepoolten Daten liegt bei 9 cm. Danach fallen die Wahlhäufigkeiten fast bis auf Zufallswahl ab. Dies zeigt auch, dass sich die Goldfische nur nach den präsentierten Stimuli richteten und die Wahl nicht durch äußere Gegebenheiten beeinflusst wurde.

3.2.3 Dressurabstand 7 cm

Im Anschluss an die oben beschriebenen Versuche wurden die Goldfische 3, 4 und 5 auf einen Abstand des Dressurstimulus von 7 cm dressiert. Dazu wurde zuerst eine kurze Andressur durchgeführt, bei der sich der Teststimulus wieder auf der entferntesten Position in 40 cm Abstand befand. Nach

etwa drei Tagen Andressur wurde mit den Tests begonnen (s. Tab. 2-1). Die Ergebnisse der drei Goldfische sind gemeinsam in Abbildung 3-7 dargestellt.

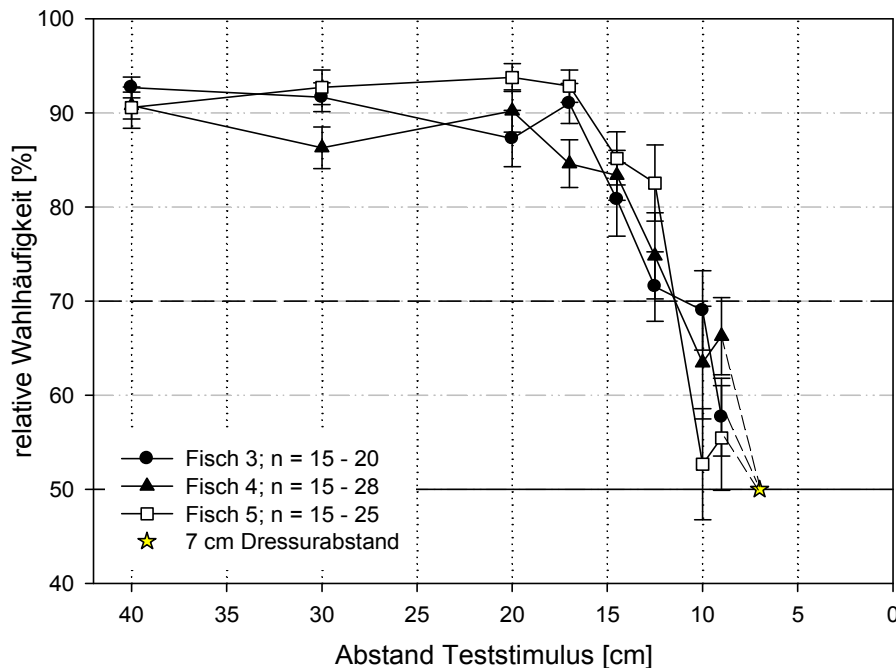


Abbildung 3-7: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent der Fische 3, 4 und 5 für den Dressurstimulus im Abstand von 7 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

Wie schon bei dem Dressurabstand von 5 cm zeigen alle drei Goldfische zuerst hohe Werte der relativen Wahlhäufigkeiten bei einem großen Unterschied zwischen Dressur- und Teststimulus. Danach gibt es allerdings leichte Unterschiede im Verlauf: Während bei Fisch 3 die relative Wahlhäufigkeit beim Teststimulusabstand 12,5 cm noch weit über dem Schwellenwert liegt und bei 10 cm direkt auf Zufallsniveau absinkt, liegt die Wahlhäufigkeit von Fisch 3 bei 10 cm gerade an der Schwelle von 70%. Der Schwellenwert bei Fisch 4 bei 11,5 cm und bei Fisch 5 ebenfalls. Der leichte Anstieg der Wahlhäufigkeit bei 9 cm Abstand des Teststimulus bei Fisch 5 und 4 ist nur auf die große Streuung der Daten durch die Unsicherheit der Goldfische zurückzuführen und nicht auf eine tatsächliche Verbesserung in der Unterscheidungsleistung.

Obwohl die Goldfische in der Einzeldarstellung in Abbildung 3-7 ein etwas unterschiedliches Wahlverhalten zeigen, weist die zusammengefasste Darstellung in Abbildung 3-9 sehr kleine Fehlerbalken auf. Dies war auch bei dem Dressurabstand von 5 cm zu beobachten (s. Abb. 3-6). In Abbildung 3-8 ist zu erkennen, dass die Goldfische den Dressurstimulus bei einem Schwellenwert von 11,5 cm Teststimulusabstand gerade noch sicher vom Teststimulus unterscheiden können.

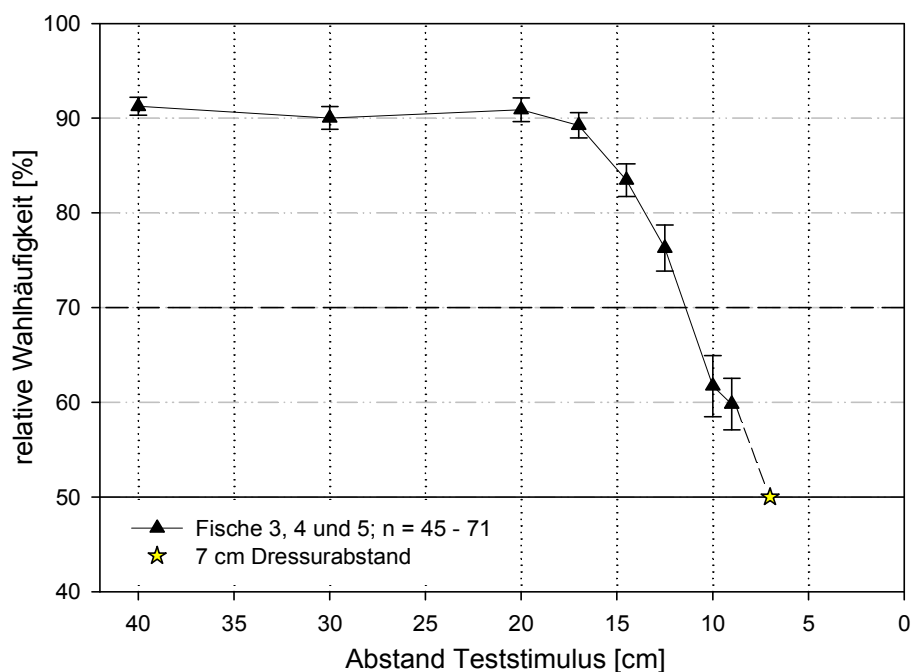


Abbildung 3-8: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den gepoolten Daten der Fische 3, 4 und 5 für den Dressurstimulus im Abstand von 7 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

3.2.4 Dressurabstand 10 cm

Der nächste Abstand des Dressurstimulus, auf den die Goldfische 3, 4 und 5 dressiert wurden, betrug 10 cm (s. Tab 2-1). In diesem Versuchsteil gestaltete sich die Andressur einfacher als beim Dressurabstand von 7 cm. Die Ergebnisse der drei Goldfische in Abbildung 3-9 haben einen einheitlichen Verlauf, die Schwellenwerte sind bei den drei Goldfischen jedoch leicht ver-

schieden. Fisch 3 erreicht einen Schwellenwert von 13,5 cm, Fisch 4 von 14 cm und Fisch 5 von 15,5 cm Abstand des Teststimulus.

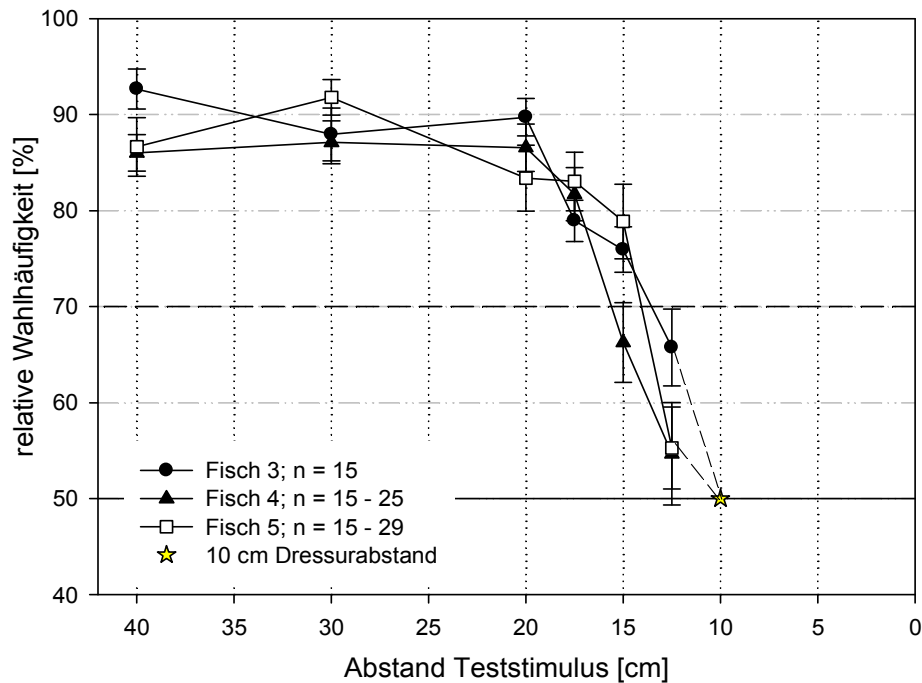


Abbildung 3-9: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent der Fische 3, 4 und 5 für den Dressurstimulus im Abstand von 10 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

In Abbildung 3-10 sind die zusammengefassten Ergebnisse der drei Goldfische für den Dressurabstand von 10 cm aufgetragen. Der Verlauf des Graphen ist denen der zusammengefassten Ergebnisse von den Dressurabständen 5 und 7 cm sehr ähnlich, obwohl sich der Abstand des Dressurstimulus verdoppelt hat. Der gemeinsame Schwellenwert, bei dem die Goldfische Dressur- und Teststimulus noch gerade sicher unterscheiden können, liegt bei 14,5 cm.

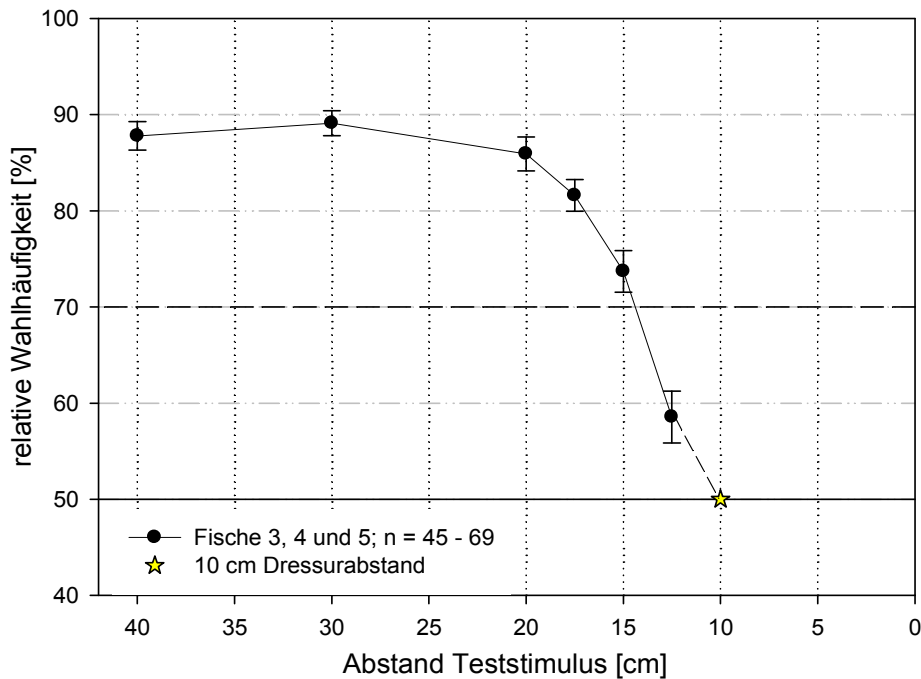


Abbildung 3-10: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den gepoolten Daten der Fische 3, 4 und 5 für den Dressurstimulus im Abstand von 10 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

3.2.5 Dressurabstände 12,5 und 17,5 cm

Für die Dressurabstände 12,5 und 17,5 cm wurden neue, naive Goldfische andressiert, um den Einfluss von vorherigen Dressuren auszuschließen. Allerdings konnte von diesen nur Fisch 6 in die Testphase übernommen werden, da die anderen in der Andressur nicht erfolgreich waren.

In Abbildung 3-11 ist das Ergebnis für die Dressur auf 12,5 cm dargestellt. Die Wahlhäufigkeiten sind schon zu Beginn der Messungen bei Teststimulusabständen von 40 bis 20 cm nicht so hoch, wie bei den Goldfischen in den vorangegangenen Tests (s. Abb. 3-3 bis 3-10). Zudem zeigt der Graph eine Abnahme der Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus bei einem Teststimulusabstand von 35 cm. Da die Werte ab 30 cm wieder ansteigen, ist nicht anzunehmen, dass Fisch 6 die Leistung nicht erbringen konnte, sondern entweder äußere Einflüsse eine Rolle gespielt haben könnten, oder die Konsolidierung im Lernprozess noch nicht ganz abgeschlossen war.

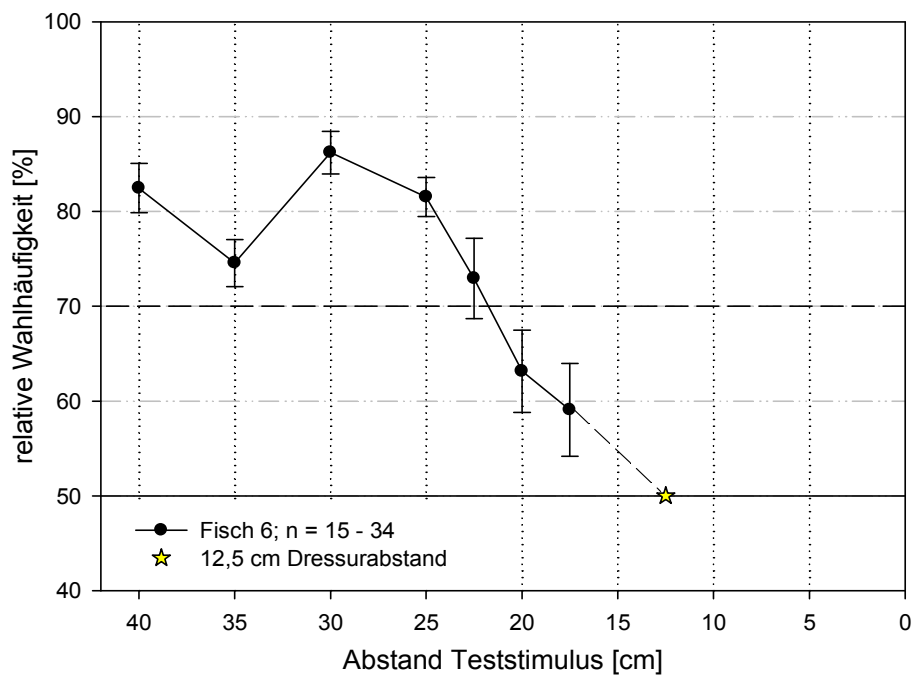


Abbildung 3-11: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 6 für den Dressurstimulus im Abstand von 12,5 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

Fisch 6 wurde im Anschluss auf einen Dressurstimulusabstand von 17,5 cm umdressiert, siehe Abbildung 3-12. Hier liegen die Mittelwerte der relativen Wahlhäufigkeit zu Beginn der Messung höher als in Abbildung 3-11 für den Dressurabstand 12,5 cm, was auf einen Lerneffekt und bessere Gewöhnung an den Versuchsaufbau schließen lässt. Der Verlauf des Graphen sieht den Graphen aus den ersten drei Tests mit den Goldfischen 3, 4 und 5 wieder wesentlich ähnlicher. Da leider keine weiteren Goldfische die Andressur erfolgreich abschließen konnten, konnte die Ursache für die Abweichungen in der Unterscheidungsleistung nicht gefunden werden.

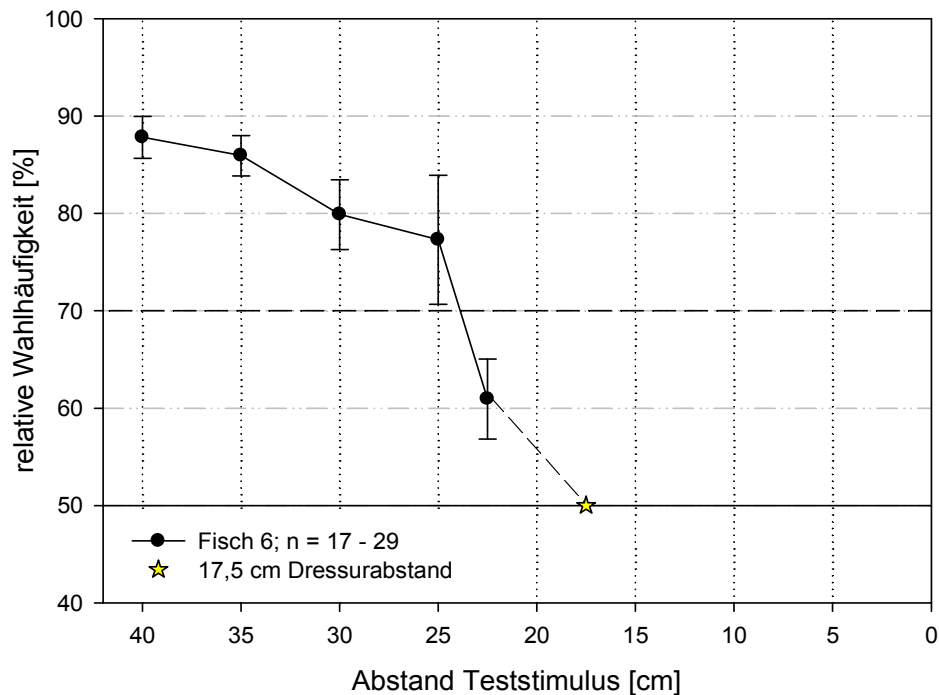


Abbildung 3-12: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 6 für den Dressurstimulus im Abstand von 17,5 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

3.2.6 Dressurabstände 40, 30 und 25 cm

Die Vorgehensweise bei der Dressur auf die großen Abstände 40, 30 und 25 cm unterschied sich von den vorangegangenen insofern, als dass der Teststimulus sich immer näher am Goldfisch befand als der Dressurstimulus (s. Punkt 2.3.2, Tab. 2-2). Aus diesem Grund sind die Abszissen in den folgenden drei Abbildungen 3-13, 3-14 und 3-15 aufsteigend skaliert. Dies gilt auch für alle weiteren Abbildungen, in denen die Ergebnisse von Fisch 1 einzeln dargestellt werden.

Über einen längeren Zeitraum nicht den näheren Stimulus anzuschwimmen und zu wählen, stellte für die meisten Goldfische schon in der Andresurphase eine unlösbare Aufgabe dar, sodass nur Fisch 1 für die Tests zur Verfügung stand. Der erste Test mit der Dressur auf den entfernten Stimulus wurde mit dem Dressurabstand 40 cm durchgeführt (s. Abb. 3-13).

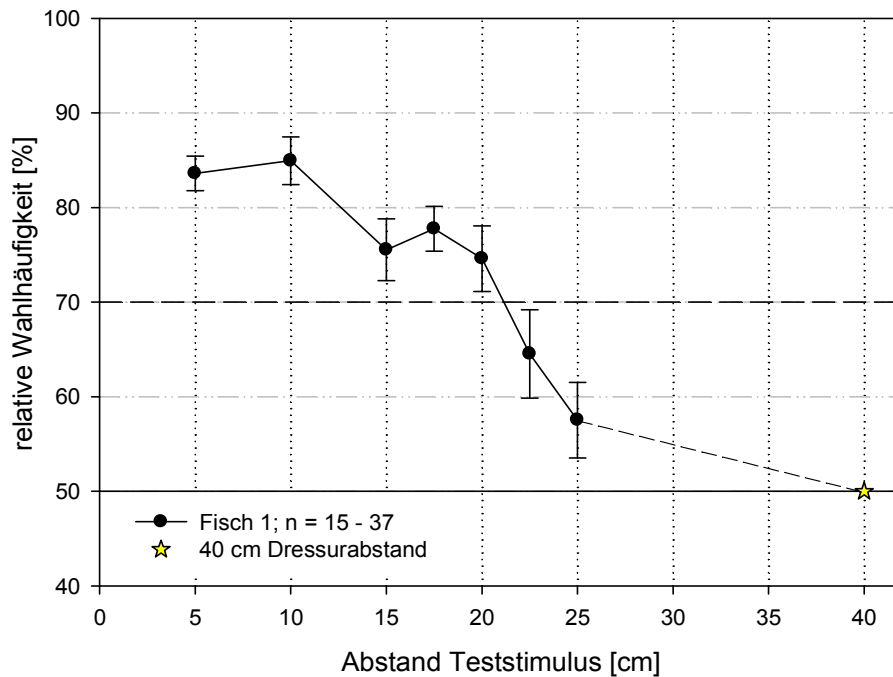


Abbildung 3-13: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 1 für den Dressurstimulus im Abstand von 40 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

Die Werte der relativen Wahlhäufigkeiten sind nicht so hoch wie bei den Dressurabständen 5 bis 10 cm, aber der Verlauf des Graphen ist gleichmäßiger als bei Fisch 6 und dem Dressurabstand 12,5 cm. Dies lässt sich auch in den Graphen für die beiden weiteren Dressurabstände 30 und 25 cm erkennen, auf die Fisch 1 nach einander dressiert wurde (s. Abb. 3-14 und 3-15). Die gleichmäßigen Kurvenverläufe der Ergebnisse von Fisch 1 zeigen, dass er die Aufgabe gut gelernt hat, die Aufgabe an sich aber schwieriger für den Goldfisch zu bewerten sein könnte als die vorangegangenen. Der Schwellenwert beim Dressurabstand von 40 cm beträgt 21 cm, bei einem Dressurabstand von 30 cm 16,5 cm und bei 25 cm Dressurabstand 15 cm.

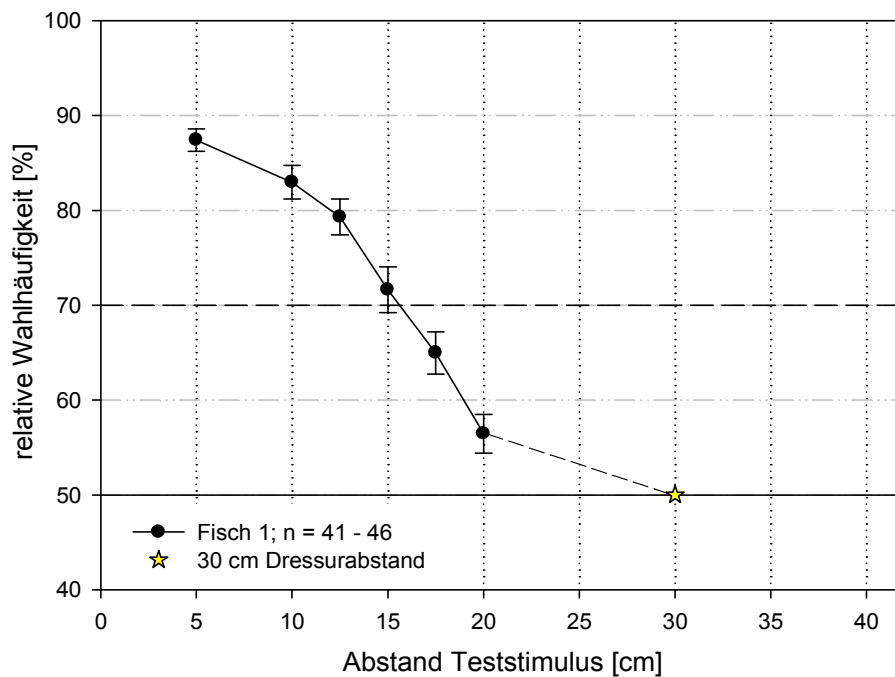


Abbildung 3-14: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 1 für den Dressurstimulus im Abstand von 30 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

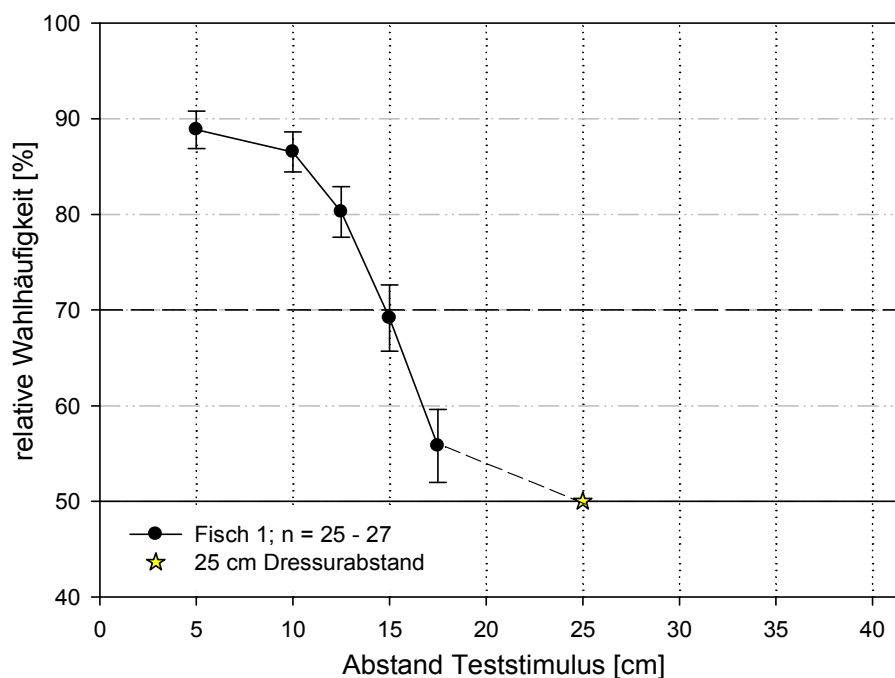


Abbildung 3-15: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 1 für den Dressurstimulus im Abstand von 25 cm (Stern) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

3.2.7 Zusammenfassung der Ergebnisse zur Entfernungsunterscheidung

Um alle Ergebnisse der Versuche zur Entfernungsunterscheidung übersichtlich in einer Graphik darstellen zu können, werden in den Kurven nur noch die Mittelwerte dargestellt. Die Fehlerbalken zu diesen Werten können den vorangegangenen Graphen entnommen werden. Die ermittelten Schwellenwerte für alle Dressurabstände sind am Ende in Tabelle 3-1 zusammengefasst.

In Abbildung 3-16 sind die Ergebnisse für die Dressurabstände der Fische 3, 4 und 5 zusammengefasst dargestellt. Ein Datenpunkt ist der Mittelwert aus den gepoolten Rohdaten der drei Goldfische für die gegebene Abstandskombination von Dressur- und Teststimulus. Die Schwelle bei 70% relativer Wahlhäufigkeit und der Bereich der zufälligen Wahl bei 50% sind wie in den vorherigen Abbildungen als Linien eingetragen, werden aber aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht mehr in der Legende aufgeführt.

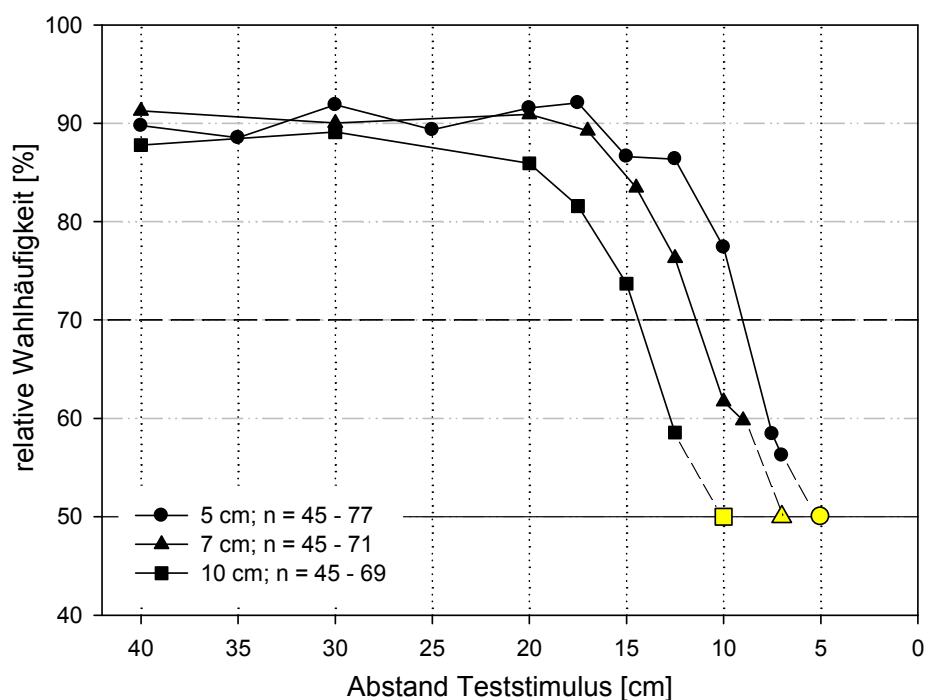


Abbildung 3-16: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den gepoolten Daten der Fische 3, 4 und 5 für die Dressurabstände 5, 7 und 10 cm (gelbe Symbole) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

Die Abbildung 3-16 zeigt sehr deutlich, dass die Goldfische bei den drei unterschiedlichen Dressurabständen zu Beginn der Messungen eine gleich hohe Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus erreichen. Die Dressuren sind also in allen drei Fällen erfolgreich gewesen. Danach geht zuerst die Kurve des Dressurabstandes von 10 cm unter die Schwelle, dann die Kurve von 7 cm und zuletzt sinkt die Kurve des Dressurabstandes von 5 cm ab. Die Kurvenverläufe sind sich sehr ähnlich und weisen keine Sprünge oder Abweichungen auf. Betrachtet man jedoch die Ergebnisse von Fisch 6 bei den Dressurabständen von 12,5 cm und 17,5 cm in Abbildung 3-17, zeigen sich Unterschiede zwischen den beiden Kurven.

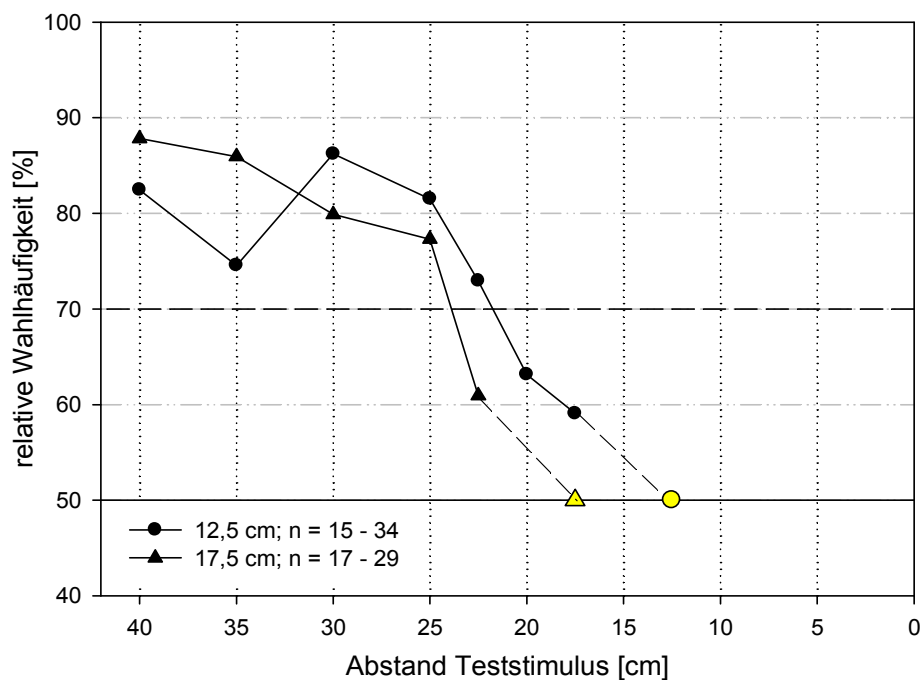


Abbildung 3-17: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 6 für die Dressurabstände 12,5 cm und 17,5 cm (gelbe Symbole) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

Obwohl beide Kurven die Ergebnisse von Messungen mit demselben Goldfisch sind, liegen sie zu Beginn weit auseinander und überschneiden sich dann wieder. Die Kurve für den Dressurabstand 17,5 cm liegt meist über der für 12,5 cm und fällt dann wesentlich steiler ab. Der Schwellenwert liegt beim Dressurabstand 17,5 cm bei 24 cm, bei dem näheren Dressurabstand

von 12,5 cm bei 21,5 cm. Die Kurve für 12,5 cm hat einen unsteten Verlauf und zeigt zu Beginn keine konstant hohe Wahlhäufigkeit. Dies könnte darauf hindeuten, dass die Dressur zu diesem Zeitpunkt noch nicht vollständig gewesen ist, und im Laufe der Messungen weitere Lerneffekte eingetreten sind. Da auch zusätzliche Messungen enthalten sind, die zu einem späteren Zeitpunkt aufgenommen wurden, ist dies weitgehend auszuschließen (s. Punkt 3.2.1). Letztlich ist aber doch festzustellen, dass auch bei Fisch 6 die Dressur auf unterschiedlich entfernte Stimuli erfolgreich war.

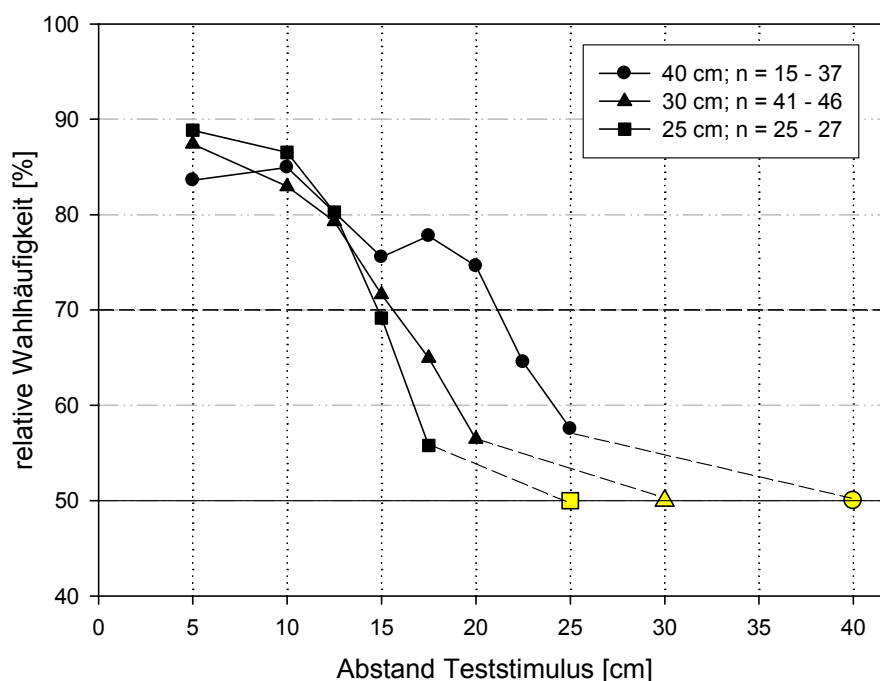


Abbildung 3-18: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 1 für die Dressurabstände 25, 30 und 40 cm (gelbe Symbole) als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

Die Übersicht der Ergebnisse für Fisch 1 in Abbildung 3-18 zeigt ein Bild, das den Ergebnissen der Fische 3, 4 und 5 wieder mehr ähnelt. Im Vergleich fällt auf, dass zu Beginn die Datenpunkte zwar nah beieinander liegen, sie aber nicht bei mehreren Teststimulusabständen auf gleich hohem Niveau bleiben. Dies könnte daran liegen, dass der große Abstand bei einer Dressur auf den entfernten Stimulus einen größeren Einfluss hat, und die Unterscheidung zwischen den Stimuli in dieser Situation für den Goldfisch 1 schwieriger zu leisten ist. Um die Ergebnisse von Fisch 1 mit denen von den

Fischen 3, 4, 5 und 6 in einer Abbildung zu vergleichen, werden die relativen Wahlhäufigkeiten nicht mehr als Funktion des Abstandes des Teststimulus, sondern als Funktion der Abstandsdifferenz zwischen Dressur- und Teststimulus aufgetragen, so in Abbildung 3-19.

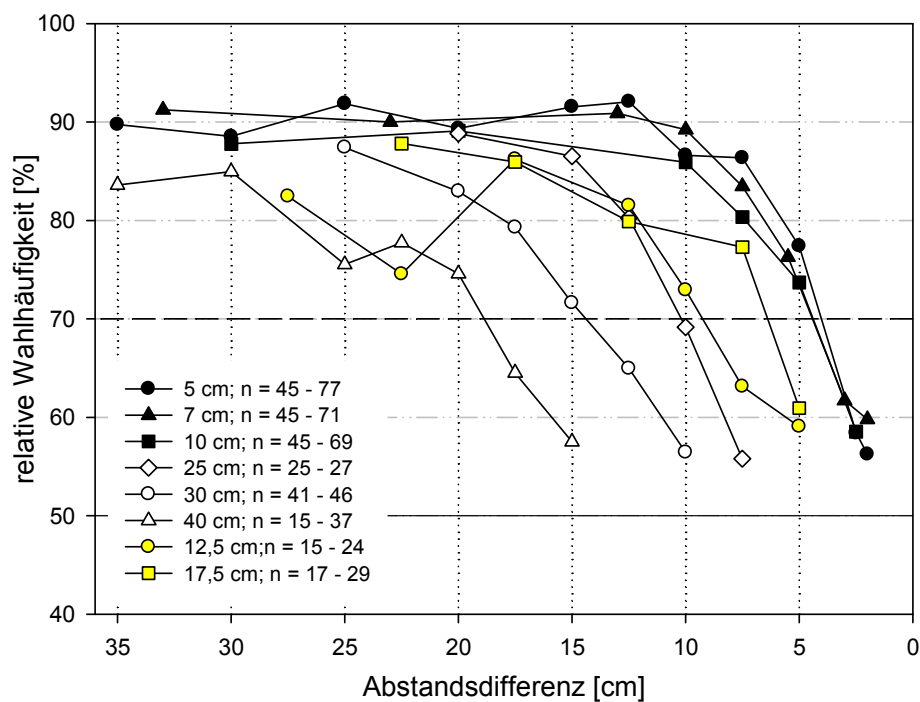


Abbildung 3-19: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent für die Dressurabstände 5; 7; 10; 25; 30; 40; 12,5 und 17,5 cm als Funktion der Abstandsdifferenz zwischen Dressur- und Teststimulus in Zentimetern.

Die von den Fischen zur sicheren Wahl benötigten Abstände zwischen Dressur- und Teststimulus unterscheiden sich für die nahen Dressurabstände 5, 7 und 10 cm nur sehr wenig. Nach Dressur auf den entfernten Stimulus zeigt sich jedoch deutlich, dass Fisch 1 einen größeren Abstand zwischen den Stimuli braucht, um sie sicher zu unterscheiden. Dieser Abstand wird immer größer, je weiter der Dressurstimulus vom Goldfisch entfernt ist, das Auflösungsvermögen zwischen den Stimulusabständen wird somit schlechter. Alle Schwellenwerte und benötigten Abstandsdifferenzen sind in Tabelle 3-1 dargestellt. In Abbildung 3-19 liegen die Ergebnisse von Fisch 6 eher im Bereich der Kurven von Fisch 1 mit der Dressur auf den entfernten Stimulus. Besonders auffällig ist, dass Fisch 6 bei dem größeren Dressurabstand

von 17,5 cm die Stimuli noch bei kleineren Abstandsdifferenzen unterscheiden kann, als beim Dressurabstand von 12,5 cm.

Dressurabstände	Schwellenwert Abstand Teststimulus	Schwellenwert Abstandsdifferenz
5 cm	9 cm	4 cm
7 cm	11,5 cm	4,5 cm
10 cm	14,5 cm	4,5 cm
12,5 cm	21,5 cm	9 cm
17,5 cm	24 cm	6,5 cm
25 cm	15 cm	10 cm
30 cm	16,5 cm	14,5 cm
40 cm	21 cm	19 cm

Tabelle 3-1: Schwellenwerte bei 70% relativer Wahlhäufigkeit des Abstandes des Teststimulus und der Abstandsdifferenz ermittelt aus den gepoolten Daten aller Dressurabstände der Versuche zur Entfernungsunterscheidung.

In Tabelle 3-1 lässt sich in der Spalte für die Schwellenwerte der Abstandsdifferenz erkennen, dass die Goldfische eine immer größere Differenz zwischen den Stimuli brauchen, je weiter der Dressurstimulus entfernt ist. Der Anstieg ist allerdings nicht stetig. Es zeigt sich kein Unterschied zwischen den Dressurabständen 7 cm und 10 cm, und Fisch 6 benötigte beim Dressurabstand 17,5 cm nur 6,5 cm Abstandsdifferenz, bei 12,5 cm Dressurabstand jedoch 9 cm. Bei der Dressur auf die großen Abstände von 25, 30 und 40 cm steigen die Differenzwerte gleichmäßig bis auf 19 cm an. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Unterscheidungsleistung zwischen zwei Stimuli in unterschiedlichen Abständen abnimmt, je weiter der Dressurstimulus von den Goldfischen entfernt ist.

3. 3 Versuche mit unscharfen Stimuluskonturen

3.3.1 Allgemein

Bei den Versuchen mit unscharfen Stimuluskonturen wurden dieselben Dressurabstände verwendet, wie im vorigen Versuch zur Entfernungsunterscheidung, allerdings wurden die Stimuli verändert. Statt schwarzer PVC-Kreisscheiben, wurden Kreisscheiben mit unscharfem Rand auf Folie gedruckt und in der Versuchsanordnung angebracht (s. Abb. 2-5). Diese Veränderung soll näheren Aufschluss darüber geben, welche Stimuluseigenschaften von den Goldfischen zur Unterscheidung der Stimuli genutzt werden. Die Wegnahme der klaren Konturen könnte einen Einfluss auf die Fokussierung der Goldfische haben, was zu einer Veränderung in der Entfernungswahrnehmung und der Unterscheidungsleistung führen könnte.

3.3.2 Dressurabstände 5, 7 und 10 cm

Die Tests zum Einfluss von unscharfen Stimuluskonturen auf die Entfernungsunterscheidung konnten nur noch mit den Goldfischen 4 und 5 durchgeführt werden (s. Tab. 2-3). Die Ergebnisse dieser beiden Fische werden in der folgenden Abbildung 3-20 für die drei Dressurabstände 5, 7 und 10 cm zusammengefasst dargestellt. Bei allen Dressurabständen zeigt sich zu Beginn der Messungen wieder eine hohe relative Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus bis zu einem Teststimulusabstand von 20 cm, wie es auch bei den Versuchen zur Entfernungsunterscheidung der Fall war (s. Abb. 3-17). Allerdings zeigt sich, dass die Goldfische 4 und 5 beim Dressurabstand von 7 cm mit einem Schwellenwert von 9 cm Teststimulusabstand sogar eine bessere Unterscheidungsleistung erbrachten als bei 5 cm Dressurabstand (Schwellenwert = 10 cm). Der Schwellenwert für den Dressurabstand von 10 cm ist mit 14,5 cm genauso groß wie im vorigen Versuch zur Entfernungsunterscheidung. Der Unterschied im Schwellenwert bei 5 cm Dressurabstand im Vergleich zum vorigen Versuch beträgt zwar 1 cm, aber die Datenpunkte beim Teststimulusabstand von 10 cm unterscheiden sich statis-

tisch nicht voneinander ($p = 0,07$; Mann-Whitney Rank Sum Test). Bei 7 cm Dressurabstand zeigt sich in den Verteilungen der Daten beim Teststimulusabstand von 10 cm ein statistischer Unterschied, mit einer hoch-signifikant höheren Wahlhäufigkeit als im ersten Versuch ($p = 0,002$; Mann-Whitney Rank Sum Test).

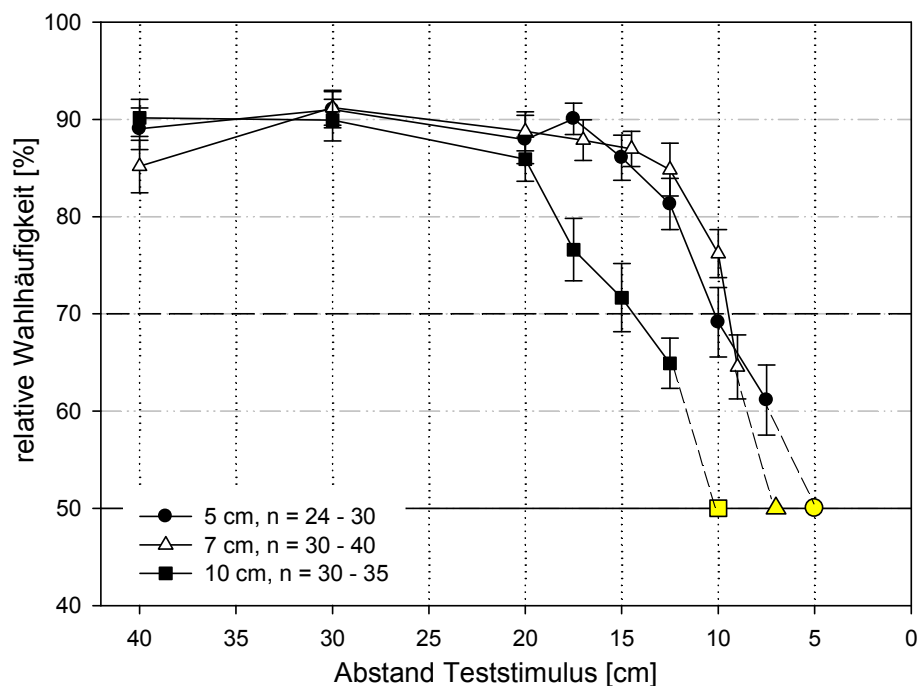


Abbildung 3-20: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den gepoolten Daten der Fische 3, 4 und 5 für die Dressurabstände 5, 7 und 10 cm (gelbe Symbole) mit unscharfen Stimuluskonturen als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

3.3.3 Dressurabstände 12,5 und 17,5 cm

Die Ergebnisse von Fisch 6 mit unscharfen Stimuluskonturen für die Dressurabstände 12,5 und 17,5 cm in Abbildung 3-21 unterscheiden sich deutlich vom Ergebnis der Versuche zur Entfernungsunterscheidung (s. Abb. 3-17). Die relativen Wahlhäufigkeiten für den Dressurstimulus liegen zu Beginn der Messung bei 12,5 cm Dressurabstand unter 80%. Erstaunlicherweise ist die Wahlhäufigkeit beim Teststimulusabstand von 20 cm im Gegensatz zum vorigen Versuch überschwellig. Der Schwellenwert beträgt da-

durch 19,5 cm statt 21,5 cm. Die Datenpunkte bei 20 cm Teststimulusabstand in Abbildungen 3-23 und 3-18 unterscheiden sich signifikant mit $p = 0,034$ (Mann-Whitney Rank Sum Test).

Beim nächsten Dressurabstand von 17,5 cm zeigte Fisch 6 zu Beginn wieder eine wesentlich höhere relative Wahlhäufigkeit. Die Ergebniskurve schneidet dann die vom Dressurabstand von 12,5 cm, wie dies auch im vorigen Versuch der Fall war. Der Schwellenwert für den Teststimulus ist mit 24 cm genauso groß wie im vorigen Versuch. Es zeigt sich auch kein statistischer Unterschied zu den Datenpunkten in Abbildung 3-17 ($p = 0,242$; Mann-Whitney Rank Sum Test).

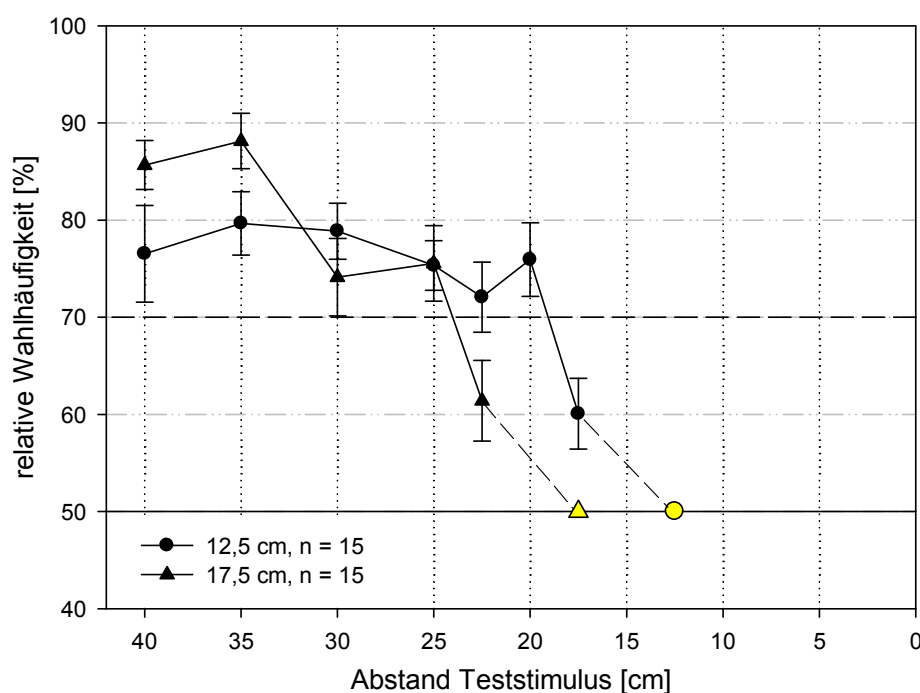


Abbildung 3-21: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 6 für die Dressurabstände 12,5 und 17,5 cm (gelbe Symbole) mit unscharfen Stimuluskonturen als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

3.3.4 Dressurabstände 40, 30 und 25 cm

Mit Fisch 1 wurden im Versuch mit unscharfen Stimuluskonturen wieder als erstes die Tests mit dem Dressurabstand 40 cm durchgeführt, dann die auf

30 cm und 25 cm. Die Ergebnisse dieser Messungen sind gemeinsam in Abbildung 3-22 dargestellt.

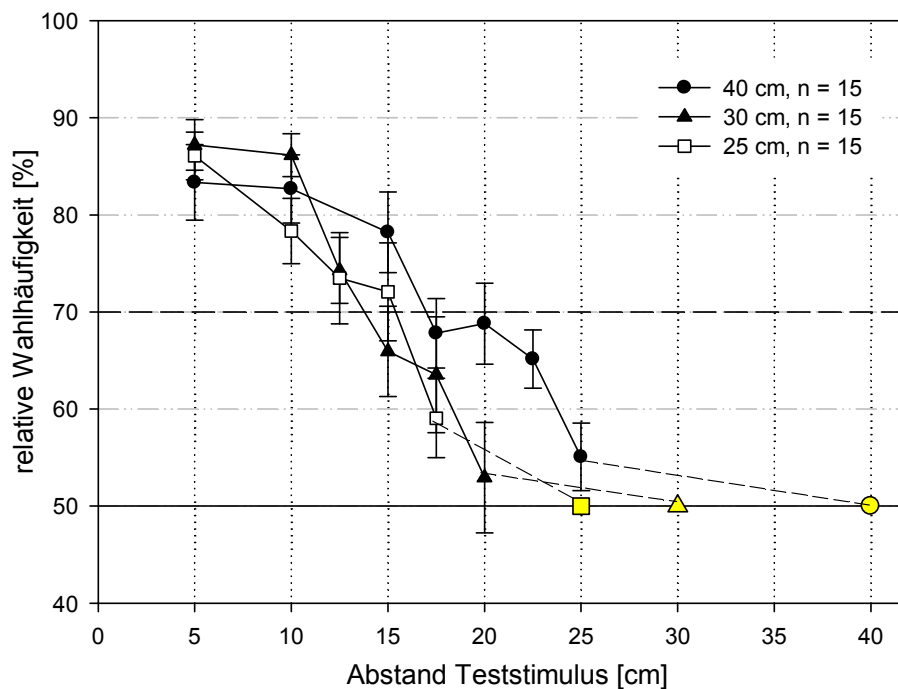


Abbildung 3-22: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 1 für die Dressurabstände 25, 30 und 40 cm (gelbe Symbole) mit unscharfen Stimuluskonturen als Funktion des Abstandes des Teststimulus in Zentimetern.

Die Werte der relativen Wahlhäufigkeiten beim Dressurabstand von 40 cm sinken schon bei einem Teststimulusabstand von 17,5 cm unter die Schwelle von 70% (Schwellenwert = 17 cm). Verglichen mit dem Schwellenwert von 21 cm aus dem ersten Versuch ist dies eine Verschlechterung in der Unterscheidungsleistung (s. Abb. 3-18). Bei einem Teststimulusabstand von 17,5 cm zeigen die Daten aus den beiden Versuchen einen signifikanten Unterschied von $p = 0,038$ (s. Abb. 3-22 und 3-18; Mann-Whitney Rank Sum Test). Die großen Fehlerbalken in Abbildung 3-22 zeigen eine große Streuung der Daten an und deuten auf eine Unsicherheit des Goldfisches in seiner Entscheidung hin.

Bei dem Dressurabstand von 30 cm liegt der Schwellenwert mit 14,5 cm unter demjenigen aus dem Versuch zur Entfernungsunterscheidung. Die

Datenpunkte bei den Teststimulusabständen von 12,5 und 15 cm unterscheiden sich jedoch statistisch nicht signifikant von den Datenpunkten für die gleichen Teststimulusabstände aus dem Versuch zur Entfernungsunterscheidung (s. Abb. 3-18; $p = 0,327$ und $0,166$; Mann-Whitney Rank Sum Test). Für den Dressurabstand von 25 cm zeigen sich keine signifikanten Unterschiede zum ersten Versuch (s. Abb. 3-18; $p = 0,33$; Mann-Whitney Rank Sum Test). Der Schwellenwert des Teststimulusabstandes beträgt 15,5 cm und unterscheidet sich zum Versuch zur Entfernungsunterscheidung nur um 0,5 cm.

3.3.5 Zusammenfassung der Ergebnisse mit unscharfen Stimuluskonturen

Zum Vergleich der Ergebnisse aller Dressurabstände werden die Daten wieder über der Abstandsdifferenz aufgetragen. Zuerst werden die Ergebnisse der Dressurabstände 5, 7, 10, 12,5 und 17,5 cm mit den Dressurabständen 25, 30 und 40 cm in Abbildung 3-23 verglichen. Tabelle 3-2 stellt die Schwellenwerte der Abstandsdifferenz aus diesem Versuch und die Unterschiede zum Versuch zur Entfernungsunterscheidung dar.

Wie im ersten Versuch (s. Abb. 3-19) zeigt sich, dass die Goldfische für große Dressurabstände einen größeren Unterschied zwischen den Stimuli brauchen, als für kleinere Dressurabstände. Eine Ausnahme bilden in diesem Fall aber die Ergebnisse für den Dressurabstand von 7 cm: Hier können die beiden Fische 4 und 5 den Dressurstimulus noch bei kleineren Differenzen unterscheiden als beim Dressurabstand 5 cm. Die Kurven von Fisch 1 fügen sich ähnlich wie im ersten Versuch ein. Die Kurven der Dressurabstände 12,5 und 17,5 cm zeigen, wie in Abbildung 3-23, dass Fisch 6 so große Abstandsdifferenzen braucht, wie Fisch 1 bei einem Dressurabstand von 40 cm. Diesmal benötigt Fisch 6 beim Dressurabstand von 12,5 cm weniger Abstandsdifferenz zwischen den Stimuli als beim Dressurabstand von 17,5 cm um noch Werte der relativen Wahlhäufigkeiten über der Schwelle zu erbringen.

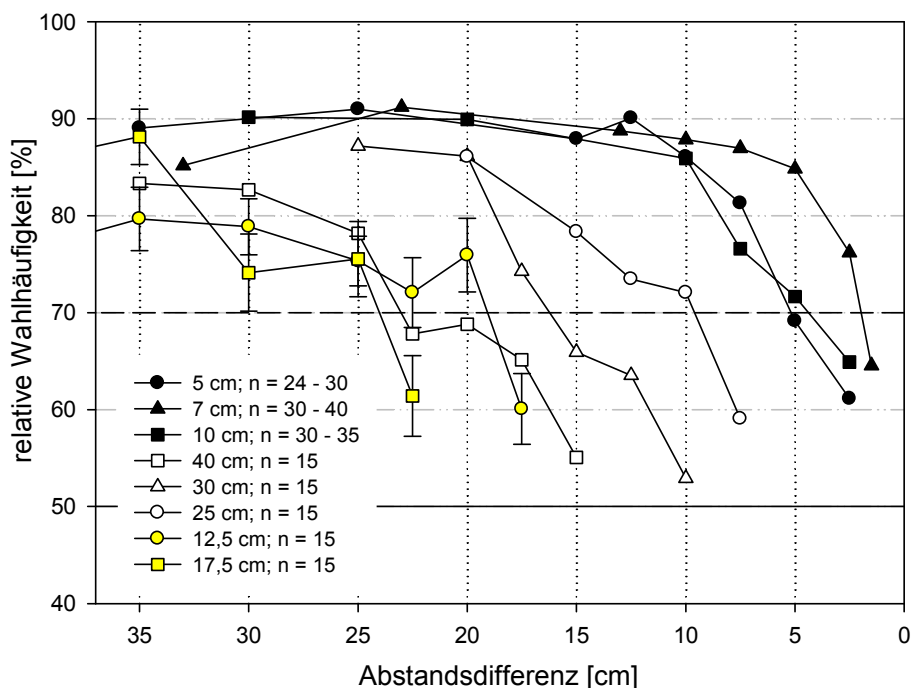


Abbildung 3-23: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent für die Dressurabstände 5; 7; 10; 25; 30; 40; 12,5 und 17,5 cm mit unscharfen Stimuluskonturen als Funktion der Abstandsdiﬀerenz zwischen Dressur- und Teststimulus in Zentimetern.

Dressurabstände	Schwellenwert Abstandsdiﬀerenz	Unterschied zum Versuch Entfernungsebene
5 cm	5 cm	+ 1 cm
7 cm	2 cm	- 2,5 cm
10 cm	4,5 cm	0
12,5 cm	6,5 cm	- 2,5 cm
17,5 cm	6,5 cm	0
25 cm	9,5 cm	- 0,5 cm
30 cm	16 cm	+ 1,5 cm
40 cm	23 cm	+ 4 cm

Tabelle 3-2: Schwellenwerte der Abstandsdiﬀerenz bei 70% relativer Wahlhäufigkeit und Unterschiede zu den Schwellenwerten aus dem Versuch zur Entfernungsebene.

In Tabelle 3-2 sind in der mittleren Spalte die Schwellenwerte der Abstandsdiﬀerenz bei 70% relativer Wahlhäufigkeit für alle Dressuren mit unscharfen Stimuluskonturen eingetragen. Die Schwellenwerte der Dressurab-

stände 5, 7 und 10 cm sind aus den zusammengefassten Daten der Fische 4 und 5 ermittelt worden. In der rechten Spalte stehen die Unterschiede zu den Schwellenwerten aus dem Versuch zur Entfernungsunterscheidung (s. Tab. 3-1). Eine Zunahme (+) in der Abstandsdifferenz bei den Dressurabständen 5, 30 und 40 cm bedeutet eine Verschlechterung in der Unterscheidungsfähigkeit. Die Abstände von Dressur- und Teststimulus können von den Goldfischen nicht mehr so gut aufgelöst werden. Nimmt die Abstandsdifferenz jedoch ab (-), wie bei den Dressurabständen 7, 12,5 und 25 cm, haben sich die Goldfische in ihrer Unterscheidungsleistung trotz unscharfer Stimuluskonturen verbessert. Bei den Dressurabständen von 10 und 17,5 cm gibt es keine Veränderung zum vorigen Versuch (0). Die Veränderung der Stimuluskonturen führte also zu keiner einheitlichen Veränderung in der Unterscheidungsleistung der Goldfische.

3.4 Versuche zur Größenkonstanz

3.4.1 Allgemein

In diesen Versuchen wurden die Goldfische im gewohnten Aufbau mit einem Teststimulus konfrontiert, der die gleiche Retinabildgröße hatte, wie der Dressurstimulus. Diese Anpassung wurde vorgenommen um herauszufinden, ob die Goldfische die Stimuli noch unterscheiden können, wenn sich diese nur noch im Abstand und nicht durch ihre Retinabildgröße unterscheiden.

Zu Beginn wurden die Messungen bei einigen Abstandskombinationen aus dem Versuch zur Entfernungsunterscheidung nochmals mit den gleichen Stimulusdurchmessern wiederholt, um die Goldfische wieder an den geforderten Dressurabstand zu gewöhnen. Die Ergebnisse dieser Wiederholungen sind schon mit den Gesamtergebnissen zur Entfernungsunterscheidung zusammengefasst und unter Punkt 3.2. dargestellt. Im Anschluss an diese Wiederholungen wurden den Goldfischen Dressur- und Teststimulus wieder in den gleichen Abständen aber nun mit gleichen Retinabildgrößen präsen-

tiert. Die Abstände, in denen der Teststimulus mit Retinabildgrößen präsentiert wurde, die dem Dressurstimulus entsprachen, sind sowohl den Abbildungen als auch in Tabelle 2-5 zu entnehmen. Die Retinabildgrößen werden im Folgenden in Seh winkeln angegeben. Die Berechnung der erforderlichen neuen Stimulusdurchmesser ist im Kapitel Material und Methode unter Punkt 2.2.4 beschrieben.

Die Ergebnisse der Wiederholungsmessung, bei denen Dressur- und Teststimulus den gleichen Durchmesser haben, und die Ergebnisse der Messungen mit den gleichen Seh winkeln werden in der Form von Box-Plots verglichen. Diese Darstellungsweise wurde gewählt, um die Gesamtverteilung der Daten bei den einzelnen Messungen vergleichen zu können. Zudem stützen sich die Messwerte in diesem Versuch nicht, da es sich um Einzelmessungen mit veränderten Versuchsbedingungen handelt. Sollten sich die Daten statistisch signifikant unterscheiden, so ist dies im Text und durch Sterne in der Box der Ergebnisse mit gleichen Seh winkeln angegeben (* = signifikant mit $p = 0,05$ - $>0,001$; ** = hoch signifikant mit $p = 0,001$; *** = höchst signifikant mit $p < 0,001$). Die durchgezogene Linie in der Box gibt die Lage des Medianwertes an, die unterbrochene Linie die Lage des Mittelwertes.

3.4.2 Dressurabstände 5, 7 und 10 cm

Abbildung 3-24 zeigt die Ergebnisse aus den gepoolten Daten der Fische 4 und 5. Bei einem Dressurabstand von 5 cm und einem Teststimulusabstand von 12,5 cm zeigten sie in der Wiederholungsmessung eine relative Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus von 94% im Median (Mittelwert = 85%). Hat der Teststimulus bei 12,5 cm jedoch die gleiche Retinabildgröße von $48,5^\circ$ Seh winkel wie der Dressurstimulus, so sinkt die relative Wahlhäufigkeit mit einem Median von 61% (Mittelwert = 57%) schon weit unter die Schwelle von 70%. Die Daten der Messung mit gleichen Seh winkeln unterscheiden sich höchst signifikant von den Messung mit gleichen Durchmessern bei einem Teststimulusabstand von 12,5 cm ($p < 0,001$; Mann-Whitney Rank Sum Test).

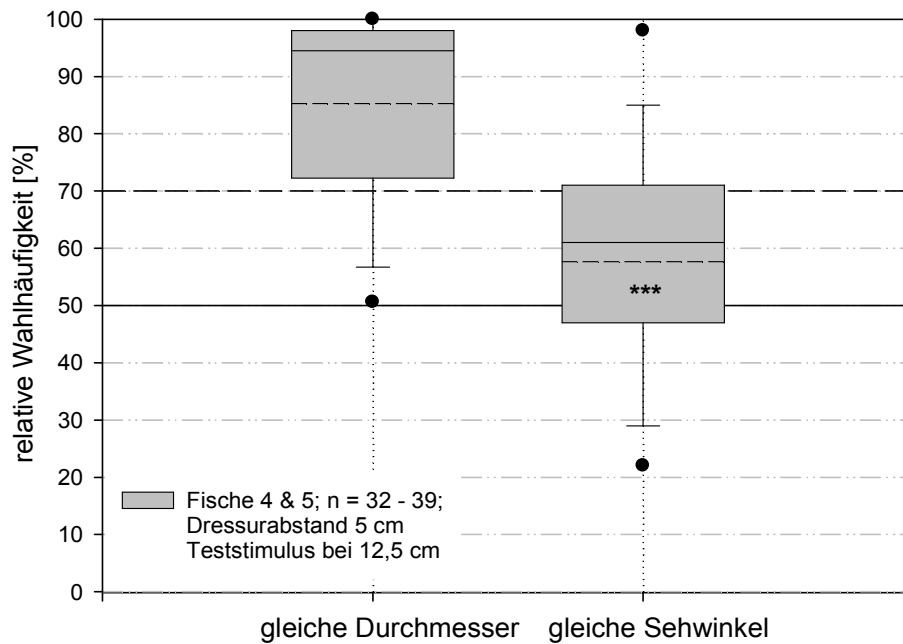


Abbildung 3-24: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent aus den gepoolten Daten der Fische 4 und 5 bei gleichen Durchmessern und gleichen Sehwinkeln bei einem Dressurabstand 5 cm und einem Teststimulusabstand von 12,5 cm. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie.

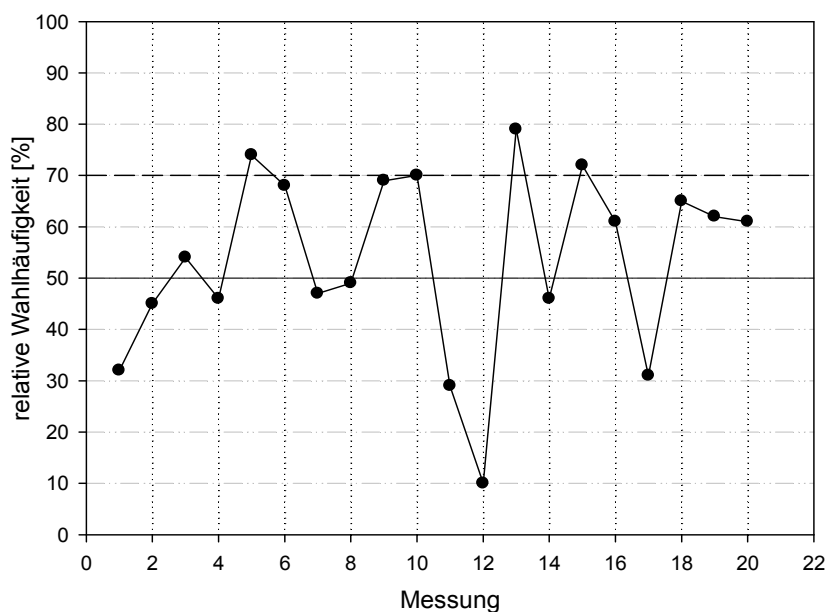


Abbildung 3-25: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent von jeder Messung von Fisch 4 mit Stimuli mit gleichen Sehwinkeln bei einem Teststimulusabstand von 12,5 cm und einem Dressurabstand von 5 cm.

Betrachtet man am Beispiel von Fisch 4 die Wahlhäufigkeiten bei jeder einzelnen Messung in ihrer zeitlichen Abfolge mit gleichen Sehwinkeln in Abbildung 3-25, so zeigt sich auch bei häufiger Wiederholung kein Lerneffekt.

Der Goldfisch ist nicht in der Lage die beiden Stimuli sicher zu unterscheiden, sobald sie den selben Sehwinkel aufweisen, obwohl sie in einem Abstand präsentiert werden, in dem er sie mit gleichen Durchmessern sehr gut unterscheiden konnte.

Für den nächsten Dressurabstand von 7 cm konnten die Messungen mit gleichen Seh winkeln sogar für zwei Teststimulusabstände durchgeführt werden, siehe Abbildungen 3-26 und 3-27. Es zeigt sich wieder das gleiche Bild: die Goldfische sind nicht in der Lage die Stimuli zu unterscheiden, wenn diese dieselbe Retinabildgröße von $35,6^\circ$ Sehwinkel wie der Dressurstimulus besitzen. Bei den Teststimulusabständen von 17 und 14,5 cm unterscheiden sich die Ergebnisse der Messungen mit gleichen Durchmessern jeweils höchst signifikant von den Messungen mit gleichen Seh winkeln ($p < 0,001$; Mann-Whitney Rank Sum Test).

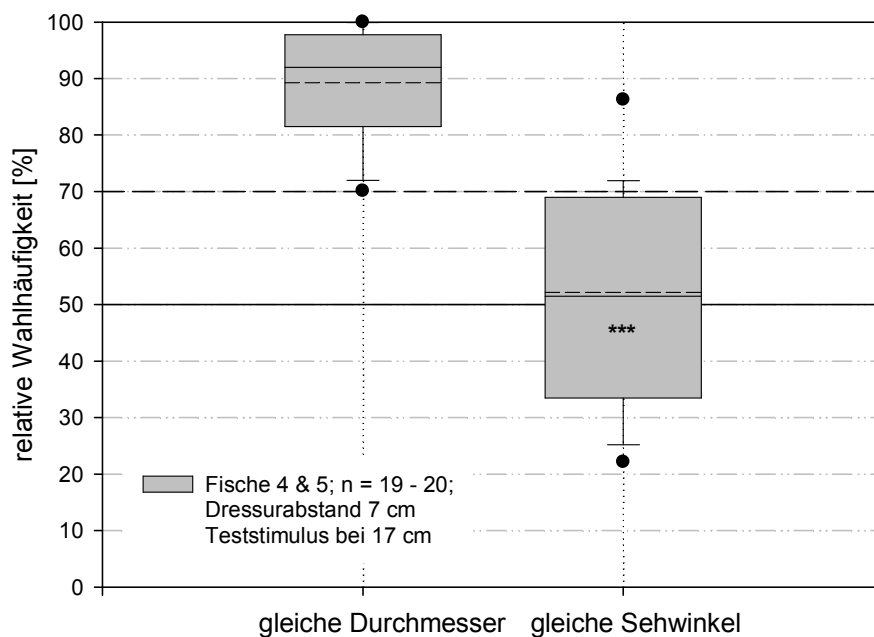


Abbildung 3-26: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent aus den gepoolten Daten der Fische 4 und 5 bei gleichen Durchmessern und gleichen Seh winkeln bei einem Dressurabstand 7 cm und einem Teststimulusabstand von 17 cm. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

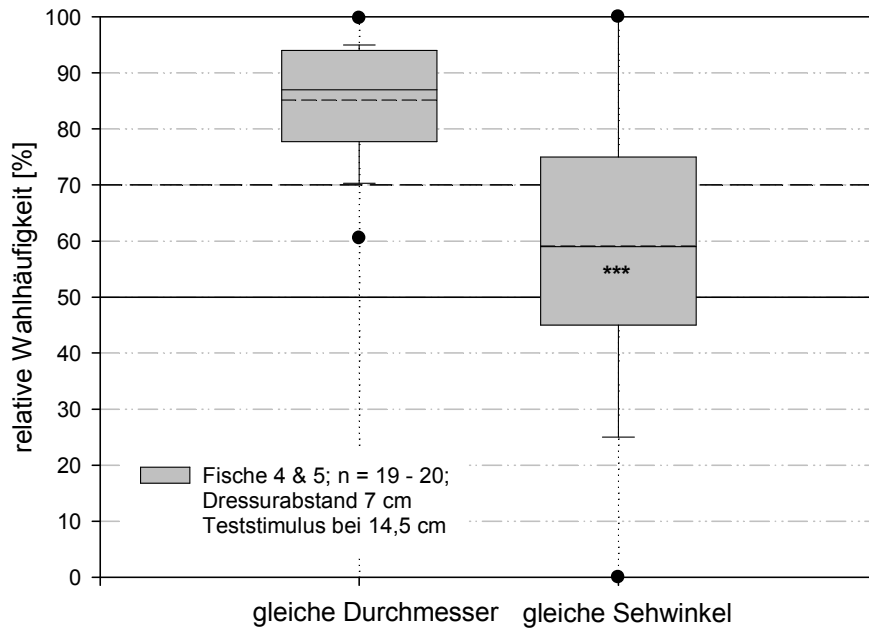


Abbildung 3-27: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent aus den gepoolten Daten der Fische 4 und 5 bei gleichen Durchmessern und gleichen Seh winkeln bei einem Dressurabstand 7 cm und einem Teststimulusabstand von 14,5 cm. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

Um die Goldfische möglicherweise doch zu einer besseren Unterscheidungsleistung bei gleichen Seh winkeln zu bringen, wurden die Messungen für den Teststimulusabstand von 17 cm nochmals durchgeführt. Diesmal wurde der Teststimulus von seinem Ursprungsdurchmesser von 4,5 cm schrittweise vergrößert, bis er am Schluss mit einem Durchmesser von 10,9 cm im Abstand 17 cm den gleichen Sehwinkel wie der Dressurstimulus im Abstand von 7 cm hatte. Um den Verlauf dieser Messreihe übersichtlich darzustellen, sind die Ergebnisse in Abbildung 3-28 als Mittelwerte mit Standardfehlern aufgetragen. Zu Beginn können die Goldfische die Stimuli mit über 80% relativer Wahlhäufigkeit noch sehr gut unterscheiden, danach sinkt die relative Wahlhäufigkeit kontinuierlich bis auf 50% ab. Zwischen den beiden Messergebnissen für den Durchmesser bei dem der Sehwinkel des Teststimulus dem des Dressurstimulus entspricht, gibt es keinen statistischen Unterschied. Die schrittweise Annäherung der Durchmesser hat keinen Lerneffekt gebracht und damit auch keine Größenkonstanzleistung.

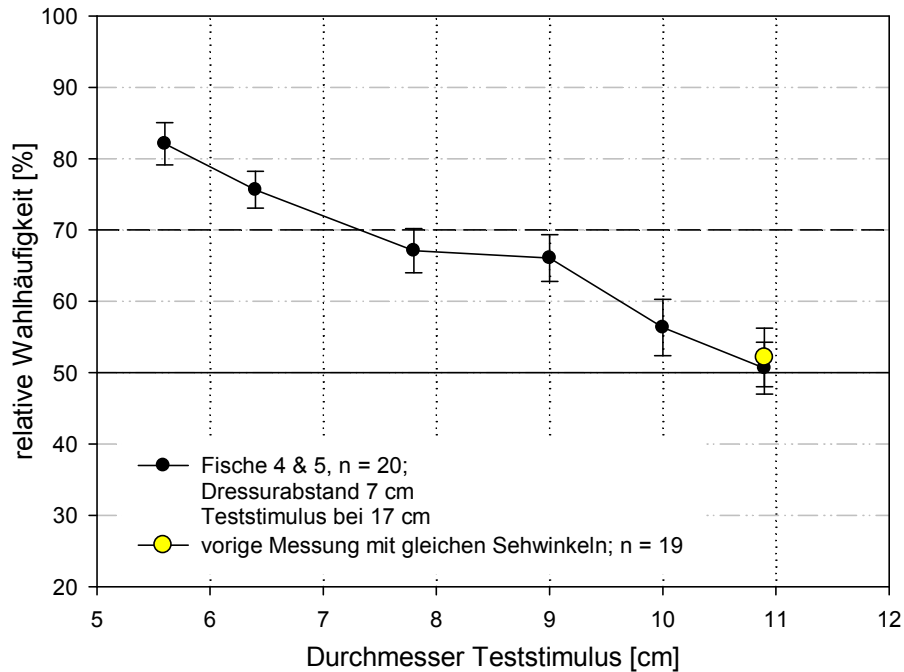


Abbildung 3-28: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent aus den gepoolten Daten der Fische 4 und 5 beim Dressurabstand von 7 cm als Funktion des Durchmessers des Teststimulus. Ergebnisse aus voriger Messung = gelber Kreis.

Abschließend wurden mit den Goldfischen 4 und 5 die Messungen zur Größenkonstanz mit dem Dressurabstand von 10 cm durchgeführt. Der Teststimulus wurde bei 20 cm mit einem Durchmesser von 9 cm präsentiert, damit er dem Sehwinkel des Dressurstimulus von $25,3^\circ$ entsprach (s. Tab. 2-5). Die Ergebnisse in Abbildung 3-29 zeigen, dass die Wahl des Dressurstimulus bei Stimuli mit gleichen Sehwindeln sogar auf Zufallsniveau von 50% Wahlhäufigkeit absinkt. Das Ergebnis der Messung mit gleichem Durchmesser bei einem Teststimulusabstand von 20 cm unterscheidet sich höchst signifikant von dem Ergebnis mit gleichen Sehwindeln ($p < 0,001$; Mann-Whitney Rank Sum Test).

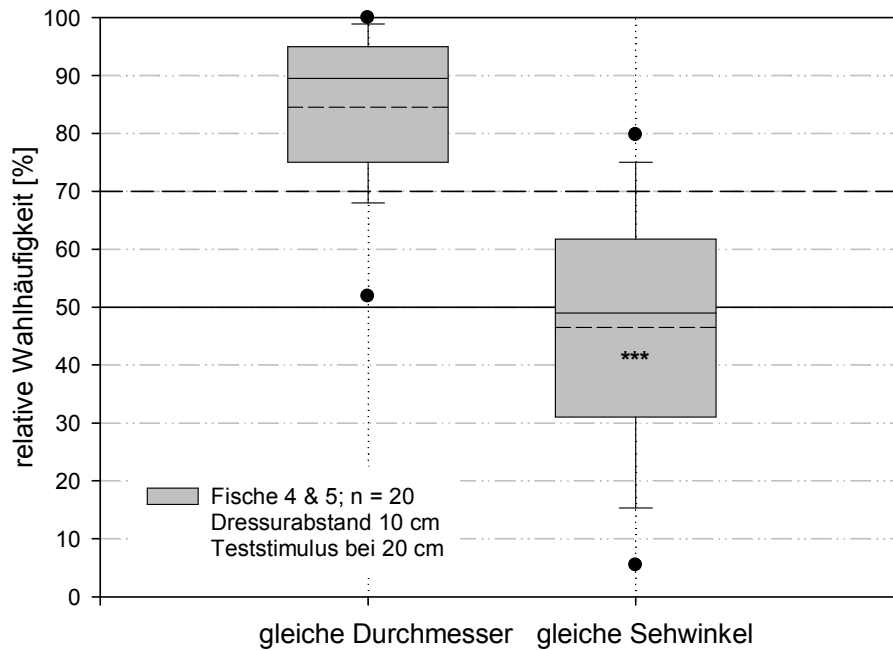


Abbildung 3-29: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent aus den gepoolten Daten der Fische 4 und 5 bei gleichen Durchmessern und gleichen Seh winkeln bei einem Dressurabstand 10 cm und einem Teststimulusabstand von 20 cm. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

3.4.3 Dressurabstände 12,5 und 17,5 cm

Mit Fisch 6 wurden ebenfalls die Messungen mit gleichen Retinabildgrößen für Dressur- und Teststimulus durchgeführt. Abbildung 3-30 zeigt die Ergebnisse für den Dressurabstand von 12,5 cm und einen Abstand des Teststimulus von 30 cm, Abbildung 3-31 für den Teststimulusabstand von 25 cm.

Fisch 6 ist in beiden Fällen nicht in der Lage Dressur- und Teststimulus zu unterscheiden, wenn diese den gleichen Sehwinkel von $20,4^\circ$ aufweisen. Die Wahlhäufigkeiten für den Dressurstimulus liegen auf Zufallsniveau bei 50%. Die Ergebnisse bei den Teststimulusabständen 30 und 25 cm mit gleichen Seh winkeln unterscheiden sich jeweils statistisch höchst signifikant von den Ergebnissen mit gleichen Durchmessern ($p < 0,001$; Mann-Whitney Rank Sum Test).

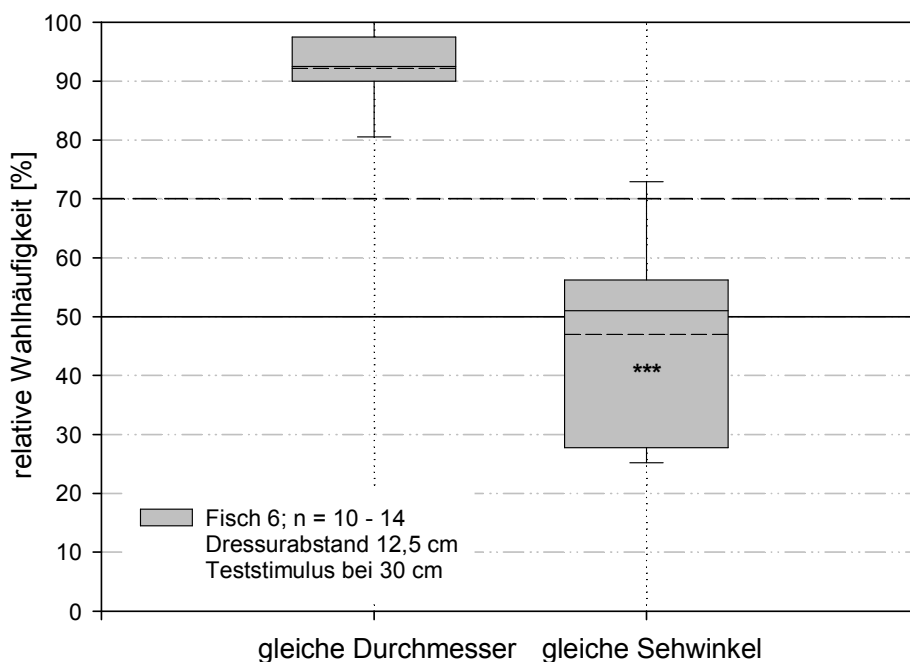


Abbildung 3-30: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent von Fisch 6 bei gleichen Durchmessern und gleichen Seh winkeln bei einem Dressurabstand 12,5 cm und einem Teststimulusabstand von 30 cm. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

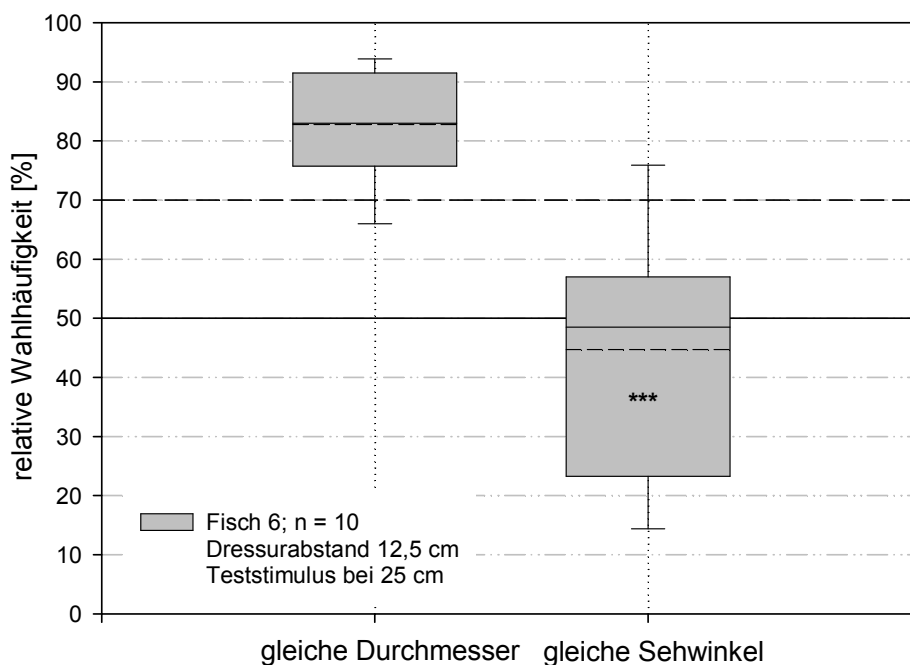


Abbildung 3-31: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent von Fisch 6 bei gleichen Durchmessern und gleichen Seh winkeln bei einem Dressurabstand 12,5 cm und einem Teststimulusabstand von 25 cm. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

Auch für den Dressurabstand 17,5 cm liefern die Messungen ein ähnliches Ergebnis (s. Abb. 3-32). Hat der Teststimulus im Abstand von 35 cm den gleichen Sehwinkel wie der Dressurstimulus von 14,7°, so zeigt der Goldfisch eine Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus, die sogar etwas unterhalb des Wertes für Zufallswahlen liegt (Mittelwert = 49%; Median 45,5%). Die Streuung der Werte ist jedoch so groß, dass nicht davon ausgegangen werden kann, dass der Fisch nun den Teststimulus bevorzugt haben könnte. Die Messung mit gleichen Sehwinkeln unterscheidet sich höchst signifikant von den Wiederholungsmessungen mit gleichen Durchmessern mit $p < 0,001$ (Mann-Whitney Rank Sum Test).

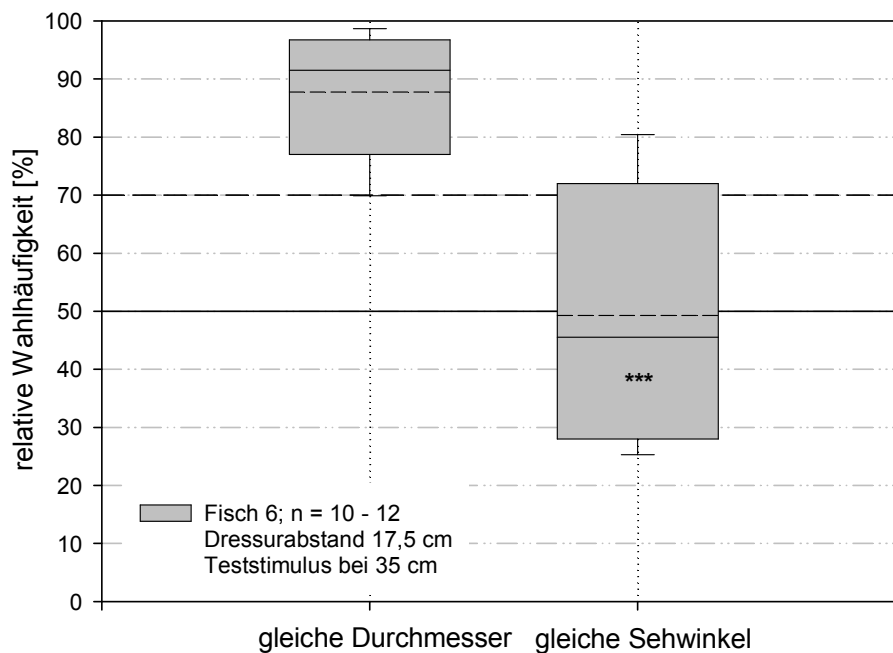


Abbildung 3-32: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent von Fisch 6 bei gleichen Durchmessern und gleichen Sehwinkeln bei einem Dressurabstand 17,5 cm und einem Teststimulusabstand von 35 cm. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

3.4.4 Dressurabstände 40, 30 und 25 cm

Die Versuche zur Größenkonstanz wurden auch mit Fisch 1 für die fernen Dressurabstände durchgeführt. Die Teststimuli wurden hier im Gegensatz zu

den vorigen Versuchen verkleinert, um im Sehwinkel dem entfernten Dressurstimulus zu entsprechen (s. Tab. 2-6). Für den Dressurabstand von 40 cm wurde der Teststimulus in einem Abstand von 17,5 cm auf einen Durchmesser von 1,9 cm verkleinert, um einem Sehwinkel von $6,5^\circ$ zu entsprechen. Die Ergebnisse sind in Abbildung 3-33 dargestellt.

Bei einem Teststimulusabstand von 17,5 cm sinkt die relative Wahlhäufigkeit von 83,5% im Median (Mittelwert = 77,6%) bei gleichen Durchmessern auf einen Wert von 45% im Median (Mittelwert = 46,6%) bei gleichen Seh winkeln der beiden Stimuli ab. Trotz der großen Streuung unterscheiden sich diese beiden Ergebnisse signifikant mit $p = 0,007$ (Mann-Whitney Rank Sum Test).

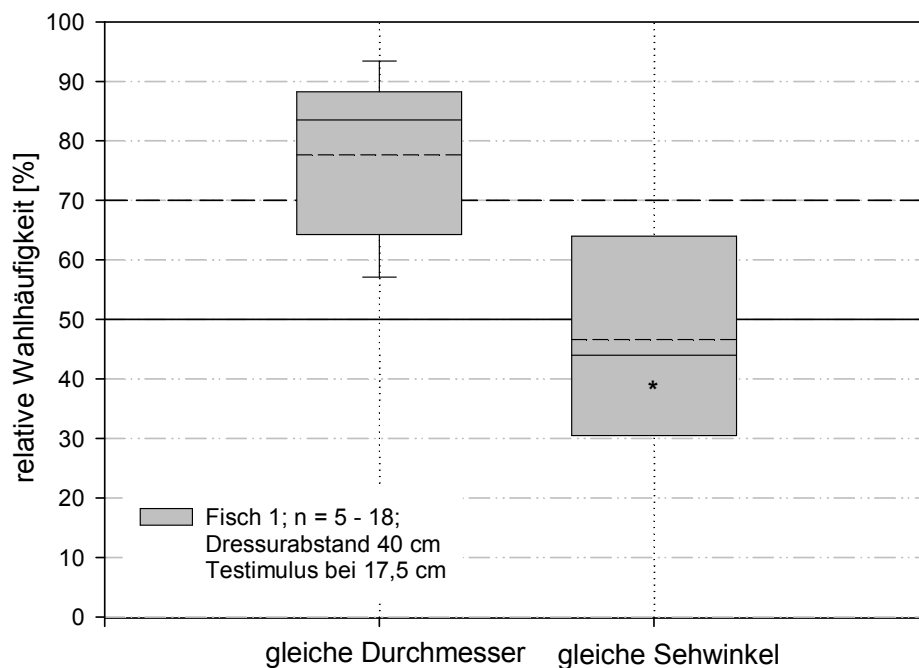


Abbildung 3-33: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent von Fisch 1 bei gleichen Durchmessern und gleichen Seh winkeln bei einem Dressurabstand 40 cm und einem Teststimulusabstand von 17,5 cm. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

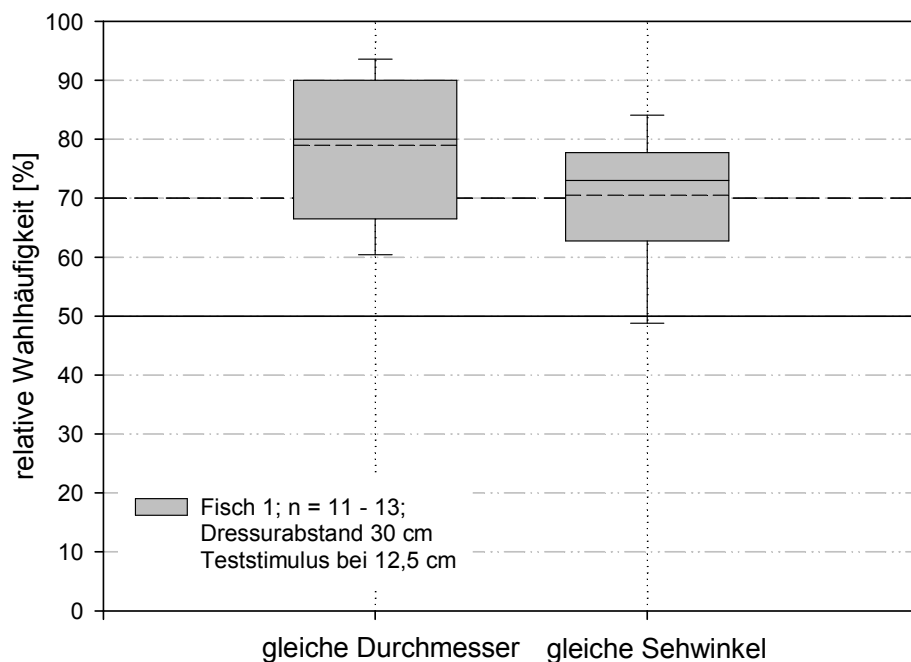


Abbildung 3-34: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent von Fisch 1 bei gleichen Durchmessern und gleichen Sehwinkeln bei einem Dressurabstand 30 cm und einem Teststimulusabstand von 12,5 cm. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

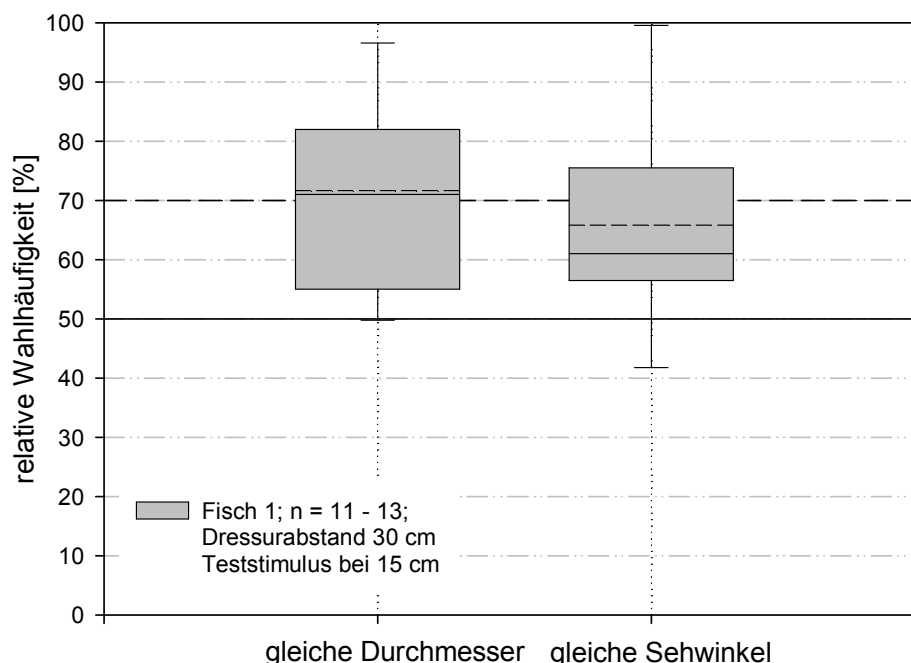


Abbildung 3-35: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent von Fisch 1 bei gleichen Durchmessern und gleichen Sehwinkeln bei einem Dressurabstand 30 cm und einem Teststimulusabstand von 15 cm. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

Für den Dressurabstand von 30 cm zeigt Fisch 1 jedoch eine andere Leistung. Bei diesen Messungen konnte der Teststimulus bei zwei Abständen, 12,5 und 15 cm, dem Sehwinkel von $8,6^\circ$ des Dressurstimulus angeglichen werden. Abbildung 3-34 zeigt die Ergebnisse für den Teststimulusabstand von 12,5 cm mit einem Teststimulusdurchmesser von 1,8 cm. Die Ergebnisse vom Teststimulusabstand 15 cm mit einem Durchmesser von 2,2 cm zeigt Abbildung 3-35.

Überraschenderweise unterscheiden sich die Messergebnisse mit gleichen Sehwinkeln bei beiden Teststimulusabständen nicht signifikant von den Wiederholungsmessungen, obwohl die Medianwerte und Mittelwerte nach unten gegangen sind (Mann-Whitney Rank Sum Test). In Abbildung 3-34 sinkt die relative Wahlhäufigkeit auf einen Medianwert von 73% (Mittelwert = 70,5). Beim Teststimulusabstand von 15 cm in Abbildung 3-35 liegt wegen der massiven Streuung der Daten bei beiden Versuchsbedingungen keine sichere Unterscheidungsleistung mehr vor. Der Medianwert sinkt von 71% auf 61%, der Mittelwert von 71% auf 66%.

Dieses uneinheitliche Bild erscheint auch wieder bei den Ergebnissen für den Dressurabstand 25 cm in Abbildung 3-36 und 3-37. Obwohl die Mediane der Messungen mit gleichen Sehwinkeln niedriger liegen als die der Wiederholungsmessungen, ist der Unterschied jedoch nur beim Teststimulusabstand von 12,5 cm signifikant (s. Abb. 3-36; $p = 0,01$; Mann-Whitney Rank Sum Test). Hier veränderte sich der Medianwert von 81% auf 58% (Mittelwerte von 80% auf 61%). Diese fehlende Signifikanz bei 15 cm Teststimulusabstand könnte an der geringeren Anzahl der Messwerte ($n = 10$) im Vergleich zu bei 12,5 cm Abstand ($n = 20$) liegen. (Wegen Zeitmangels konnten jedoch leider keine weiteren Messungen durchgeführt werden.)

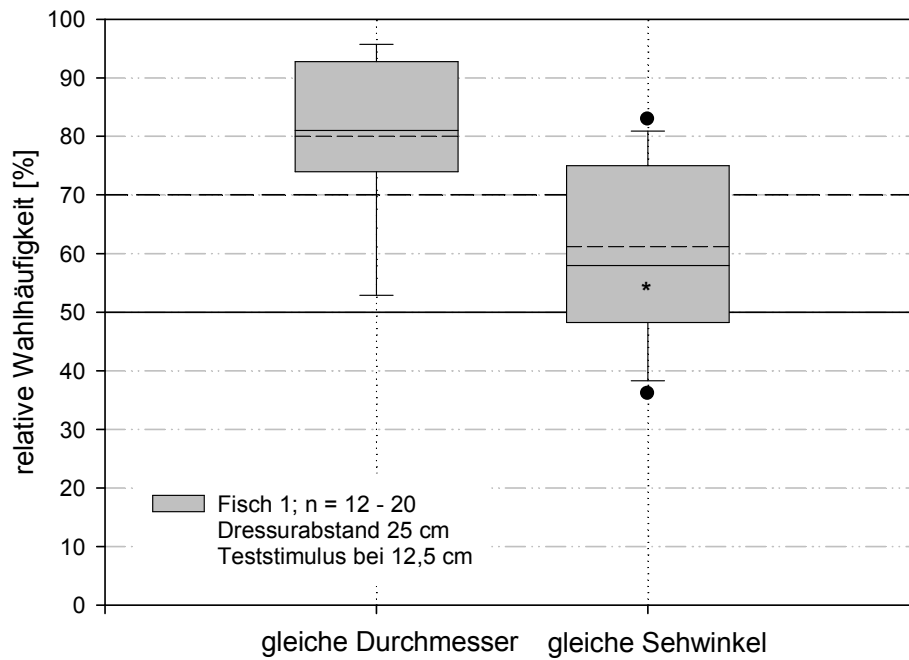


Abbildung 3-36: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent von Fisch 1 bei gleichen Durchmessern und gleichen Sehwinkeln bei einem Dressurabstand 25 cm und einem Teststimulusabstand von 12,5 cm. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

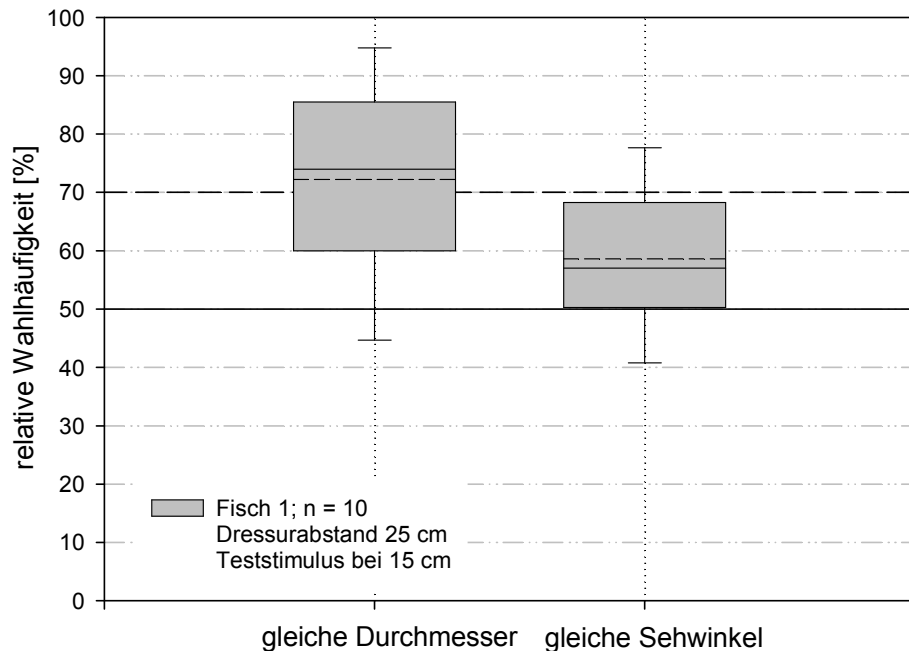


Abbildung 3-37: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent von Fisch 1 bei gleichen Durchmessern und gleichen Sehwinkeln bei einem Dressurabstand 25 cm und einem Teststimulusabstand von 15 cm. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

3.4.5 Zusammenfassung der Ergebnisse zur Größenkonstanz

Die Versuche zur Größenkonstanz, bei denen der Sehwinkel des Teststimulus angeglichen wurde, brachten kein einheitliches Ergebnis. Es kann festgehalten werden, dass die Goldfische mehrheitlich nicht in der Lage waren, in diesem Versuchsaufbau bei gleichem Sehwinkel Dressur- und Teststimulus von einander zu unterscheiden. Sie zeigten also keine Größenkonstanz. Das bedeutet, dass die positiven Ergebnisse in Teilen eines Versuches mit Goldfisch 1 nicht als Anhaltspunkt für eine erfolgreiche Unterscheidungsleistung dienen können, und mit Vorsicht betrachtet werden müssen, da die Datenstreuung sehr hoch ist. Zudem konnte der Fisch 1 diese Leistung nicht in allen präsentierten Einstellungen erbringen.

3.5 Zusatzversuch zur Größenunterscheidung

3.5.1 Allgemein

Die Messungen des Zusatzversuches zur Größenunterscheidung wurden in einem anderen Versuchsaufbau als die oben beschriebenen Versuche durchgeführt. Dieser Aufbau ist im Kapitel Material und Methode unter Punkt 2.5 beschrieben. Es wurden drei naive Goldfische auf schwarze Kreisscheiben dressiert, welche auf einem Flachbildschirm im gleichen Abstand präsentiert wurden. Die Durchmesser dieser Scheiben wurden so gewählt, dass sie den Stimuli vom Entfernungsunterscheidungsversuch entsprachen (s. Tab. 2-8 und 2-9). Die Versuche sollten Aufschluss darüber geben, ob das Fehlen jeglicher Abstandsinformation zu anderen Ergebnissen führt, als im Versuch zur Entfernungsunterscheidung.

3.5.2 Dressurdurchmesser 6,65 und 4,82 cm

Zwei Goldfische, Z1 und Z2, wurden zuerst auf eine schwarze Kreisscheibe mit dem Durchmesser von 6,65 cm in einem Abstand von 7 cm dressiert.

Dieser Dressurstimulus entspricht mit der Retinabildgröße von $48,5^\circ$ Seh-
winkel dem Dressurstimulus im Abstand von 5 cm aus den Versuchen zur
Entfernungsunterscheidung. Als Teststimulus wurde den Goldfischen eine
kleinere Kreisscheibe mit einem Durchmesser von 0,82 cm präsentiert, wel-
cher in der Retinabildgröße dem ersten Teststimulus aus den Versuchen zu
Entfernungsunterscheidung mit einem Abstand von 40 cm entsprach. Der
Durchmesser des Teststimulus wurde nun schrittweise dem Durchmesser
des Dressurstimulus angenähert. Abbildung 3-38 zeigt die Ergebnisse dieser
ersten Messung von den Fischen Z1 und Z2.

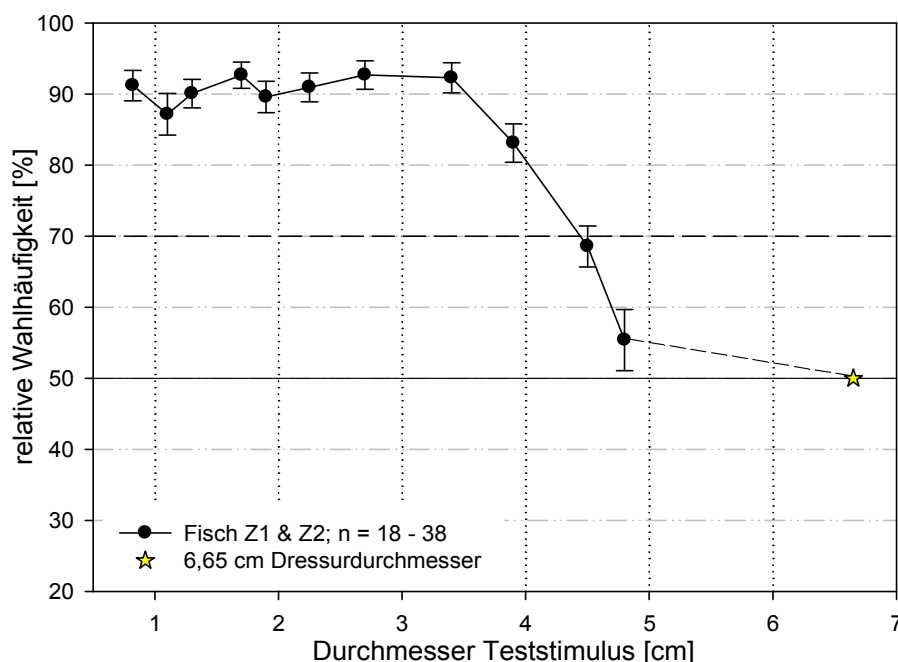


Abbildung 3-38: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den gepoolten Daten der Fische Z1 und Z2 für den Dressurstimulusdurchmesser von 6,65 cm (Stern) als Funktion des Durchmessers des Teststimulus in Zentimetern.

Sie entsprechen im Wesentlichen den Beobachtungen aus den Versuchen zur Entfernungsunterscheidung. Ist der Unterschied der Durchmesser zwischen Dressur- und Teststimulus groß, so liegen die Wahlhäufigkeiten für den Dressurstimulus um einen Wert von 90%. Ab einem Teststimulusdurchmesser von 3,9 cm fällt die relative Wahlhäufigkeit steil auf einen Wert nahe der Zufallswahl ab. Die Schwellenwerte der beiden Goldfische liegen sehr nah zusammen bei 4,4 cm Teststimulusdurchmesser.

Für die nächsten Messungen wurde Fisch Z1 auf einen Stimulusdurchmesser von 4,82 cm dressiert, was mit der Retinabildgröße von 35,6° Sehwinkel dem Dressurstimulusabstand von 7 cm aus den Entfernungsversuchen entspricht (s. Tab. 2-8). Die Ergebnisse sind in Abbildung 3-39 gezeigt. Fisch Z2 konnte nicht erfolgreich umdressiert werden. Dafür zeigt Fisch Z1 zu Beginn der Messungen eine hohe relative Wahlhäufigkeit von über 90% mit sehr geringer Streuung. Erst bei 3,9 cm sinkt die Wahlhäufigkeit ab und erreicht die Schwelle bei 4 cm Durchmesser des Teststimulus.

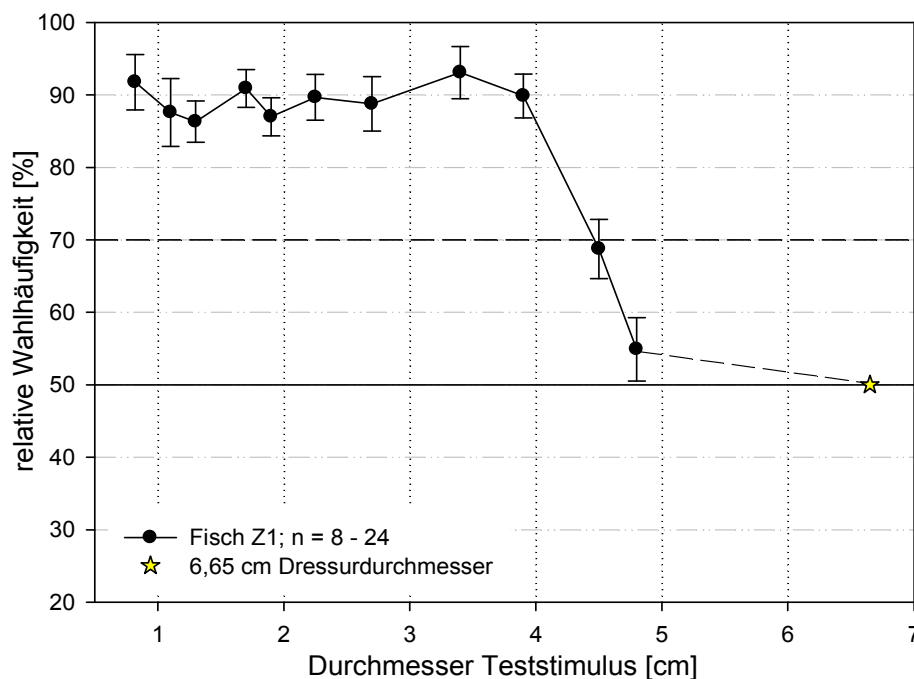


Abbildung 3-39: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch Z1 für den Dressurstimulusdurchmesser von 4,82 cm (Stern) als Funktion des Durchmessers des Teststimulus in Zentimetern.

Die Darstellung der Ergebnisse für die beiden Dressurdurchmesser 6,65 und 4,82 cm in Abbildung 3-40 zeigt ein einheitliches Bild. Der Schwellenwert beim größeren Dressurdurchmesser von 6,65 cm liegt bei 4,5 cm, Der Schwellenwert der zweiten Dressur auf 4,82 cm bei 4 cm.

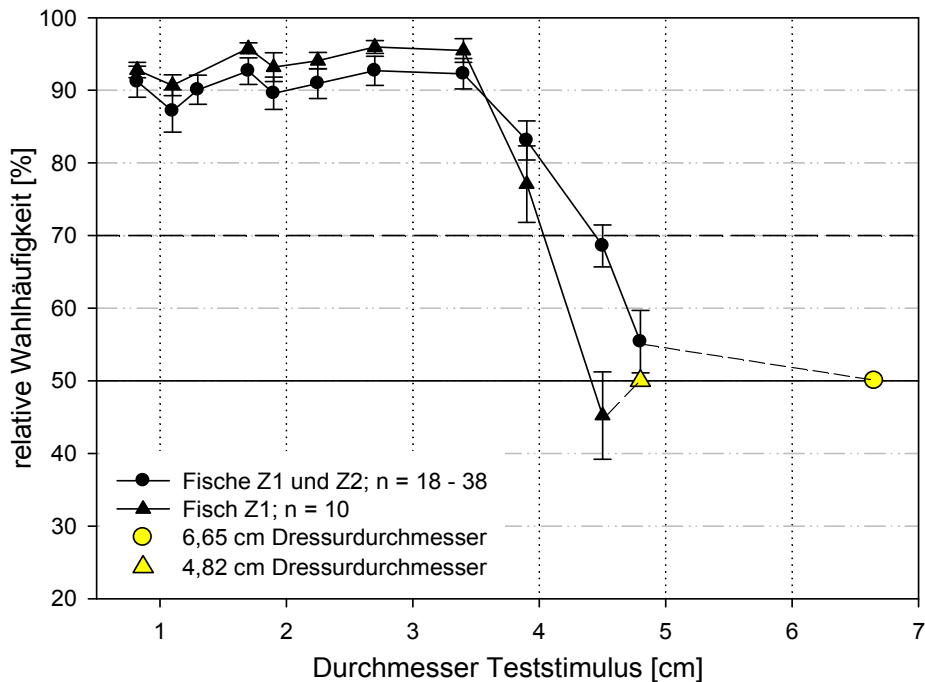


Abbildung 3-40: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den gepoolten Daten der Fische Z1 und Z2, sowie von Fisch Z1 für die Dressurdurchmesser von 6,65 und 4,82 cm (gelbe Symbole) als Funktion des Durchmessers des Teststimulus in Zentimetern.

3.5.3 Dressurdurchmesser 0,82 und 1,12 cm

In den Versuchen zur Größenunterscheidung konnte nur der Goldfisch Z3 auf einen Stimulus dressiert werden, der einen kleineren Durchmesser hatte als der Teststimulus. Der erste Durchmesser des Dressurstimulus betrug 0,82 cm und entspricht damit der Retinabildgröße $6,4^\circ$ Sehwinkel des Dressurabstandes von 40 cm der Versuche zur Entfernungsunterscheidung (s. Tab. 2-9). Der zweite Dressurdurchmesser betrug 1,12 cm, welches mit einem Sehwinkel von $8,6^\circ$ dem Dressurstimulus im Abstand von 30 cm der Versuche zur Entfernungsunterscheidung entspricht. Die ermittelten Ergebnisse sind zusammen in Abbildung 3-41 dargestellt.

Die Werte der ersten Messung mit 0,82 cm Dressurdurchmesser für die relativen Wahlhäufigkeiten bei großen Teststimulusdurchmessern liegen unter 90% und zeigen große Streuungen. Die Werte der zweiten Messung liegen im Gegensatz dazu mit sehr kleinen Fehlerbalken über 90% relativer Wahl-

häufigkeit. Ab dem Durchmesser des Teststimulus von 1,7 cm sinken beide Kurven ab und erreichen die Schwelle bei 1,4 cm Teststimulusdurchmesser. Wahrscheinlich hatten hier Lerneffekte eine Auswirkung auf die Ergebnisse der zweiten Messung.

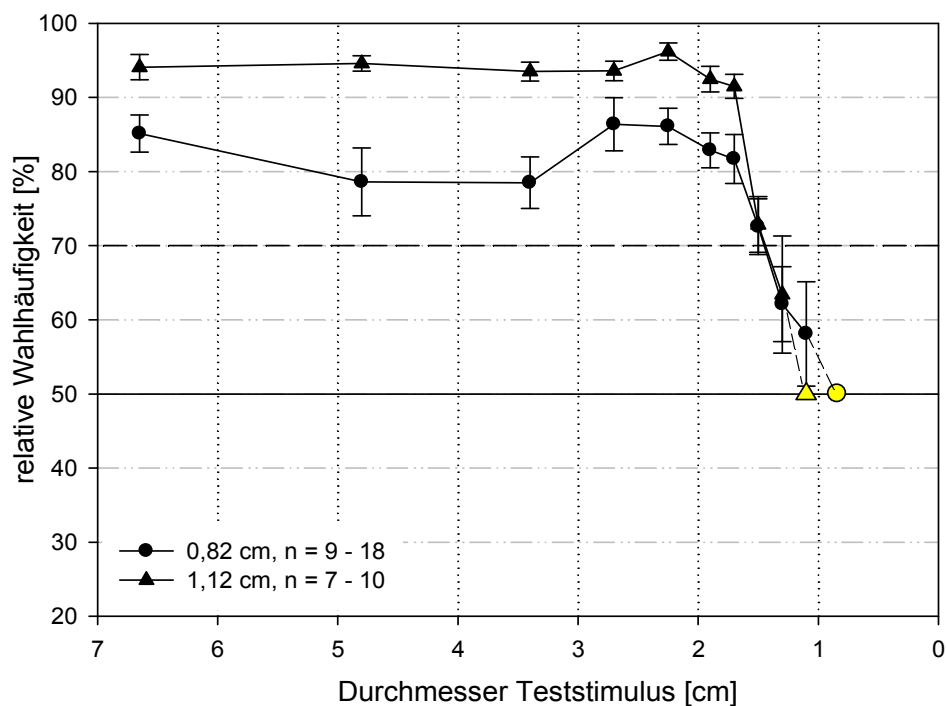


Abbildung 3-41: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch Z3 für die Dressurdurchmesser von 0,82 und 1,12 cm (gelbe Symbole) als Funktion des Durchmessers des Teststimulus in Zentimetern.

3.5.4 Zusammenfassung der Ergebnisse zur Größenunterscheidung

Um die Ergebnisse der Versuche zur Größenunterscheidung mit denen zur Entfernungsunterscheidung vergleichen zu können, werden die Ergebnisse nicht mehr über dem Durchmesser der Teststimuli aufgetragen, sondern über der Differenz der Retinabildgrößen von Dressur- und Teststimulus in Seh winkeln (= Seh winkeldifferenz). Die Versuche zur Größenunterscheidung werden mit ZV1 für den Dressurdurchmesser von 6,65 cm, ZV2 für den Dressurdurchmesser 4,82 cm bezeichnet. In den Abbildungen 3-42 und 3-43 ist der Ergebnisse der Versuche zur Größenunterscheidung und zur Entfernungsunterscheidung dargestellt. Alle Kurven starten von einem ähnlich

hohen Niveau der relativen Wahlhäufigkeiten aus, dann sinken die Werte der relativen Wahlhäufigkeiten der Versuche zur Entfernungsunterscheidung schneller ab als die Werte der Größenunterscheidung. So ergeben die Daten der Dressur auf einen Abstand von 5 cm einen Schwellenwert von 20° Sehwinkel. Der Schwellenwert der Daten des entsprechenden Versuches ZV1 liegt bei nur 15° Sehwinkel. Das gleiche zeigt sich beim Vergleich des Versuches ZV2 mit 7 cm (13° zu 5,5° Sehwinkel).

Die Dressuren auf die kleinere, bzw. entferntere Kreisscheibe zeigen ein ähnliches Ergebnis (s. Abb. 3-43). Der Schwellenwert von Versuch ZV3 mit 4,8° Sehwinkeldifferenz ist etwas geringer als derjenige vom Dressurabstand 40 cm mit 5,9°. Der Unterschied zwischen den Versuchen ZV4 und Dressurabstand 30 cm ist sogar noch größer mit 8° zu 2,5° Sehwinkeldifferenz.

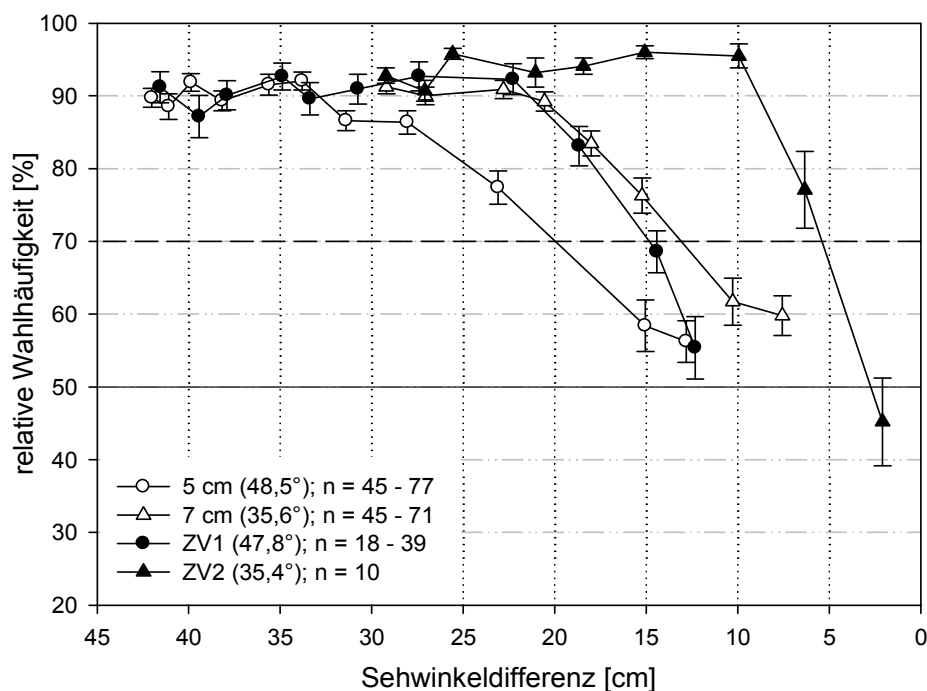


Abbildung 3-42: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent für die Versuche zur Entfernungsunterscheidung 5 und 7 cm, sowie zur Größenunterscheidung ZV1 und ZV2 als Funktion der Sehwinkeldifferenz.

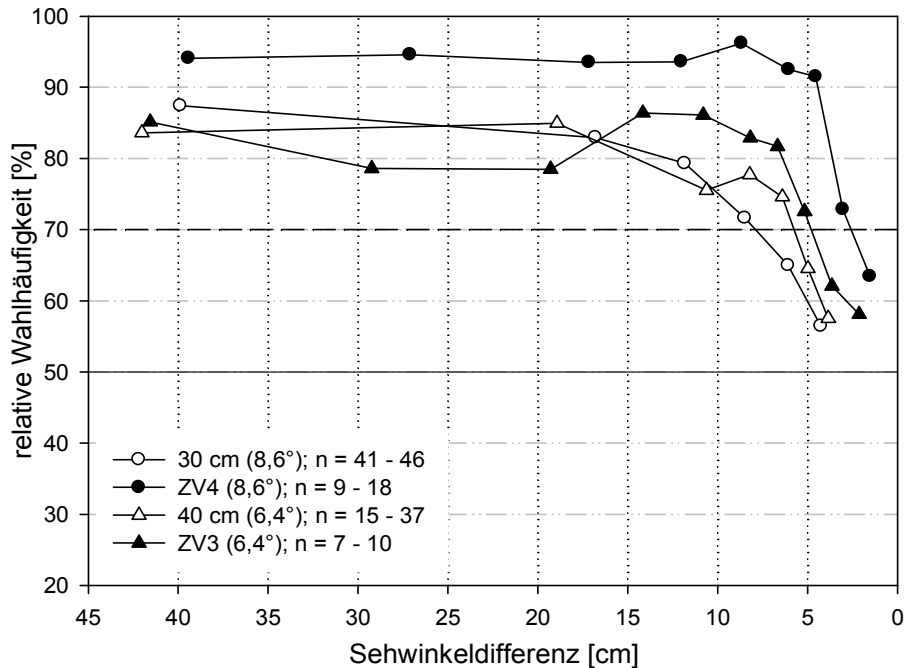


Abbildung 3-43: Relative Wahlhäufigkeiten in Prozent für die Versuche zur Entfernungsunterscheidung 30 und 40 cm, sowie zur Größenunterscheidung ZV3 und ZV4 als Funktion der Sehwinkeldifferenz.

Das bedeutet, dass die Goldfische im Versuch zur Entfernungsunterscheidung einen größeren Unterschied zwischen den Sehwinkeln der Stimuli brauchen als die Goldfische im Versuch zur Größenunterscheidung. Die Güte der Unterscheidungsleistung im Entfernungsversuch ist also wesentlich geringer.

3.6 Photoretinoskopie

3.6.1 Allgemein

Die Photoretinoskopie mit Infrarotlicht wird durchgeführt um Aufschluss über den refraktiven Zustand des Goldfischauges zu erhalten. Sollte der Goldfisch seine Akkommodation, also den Refraktionszustand seiner Linse, aufgrund der Fokussierung eines entfernten Objektes verändern, so würde sich auch der Helligkeitsverlauf des reflektierten Lichtes in der Photoretinoskopie zeigen.

3.6.2 Auswahl der Bilder

Die mit Hilfe von Prof. Dr. Frank Schaeffel gewonnenen Videoaufnahmen der Infrarot-Photoretinoskopie wurden, wie unter Punkt 2.6 beschrieben, bearbeitet, um einzelne Bilder zu erhalten. Die Auswahlkriterien für diese Bilder waren erstens, dass ein Auge des Goldfisches komplett von der Seite im rechten Winkel zur Körperlängsachse zu sehen war. Zweitens, dass beide Augen des Goldfisches direkt von frontal zu sehen waren, so dass sich die Körperlängsachse in der Sichtachse der Kamera befand. Diese Kriterien sind von Bedeutung, da unterschiedliche Aufnahmewinkel zu systematischen Fehlern in der späteren Auswertung der Helligkeiten führen. Ein weiteres Kriterium war, dass zwischen den ausgewählten Bildern mindestens eine Minute Aufnahmezeit liegen sollte, um die Datenmenge einzuschränken. Außerdem wird davon ausgegangen, dass sich Änderungen in der Linseneinstellung der Goldfische nicht in einem Zeitrahmen von Sekunden abspielen, sondern eher von Minuten. In den folgenden Abbildungen sind jeweils zwei Beispiele der zur Auswertung benutzten Bilder in seitlicher (s. Abb. 3-44) und frontaler Aufnahme (s. Abb. 3-45) dargestellt.



Abbildung 3-44: Beispiele der ausgewerteten Videoaufnahmen der Photoretinoskopie in der seitlichen Ansicht.

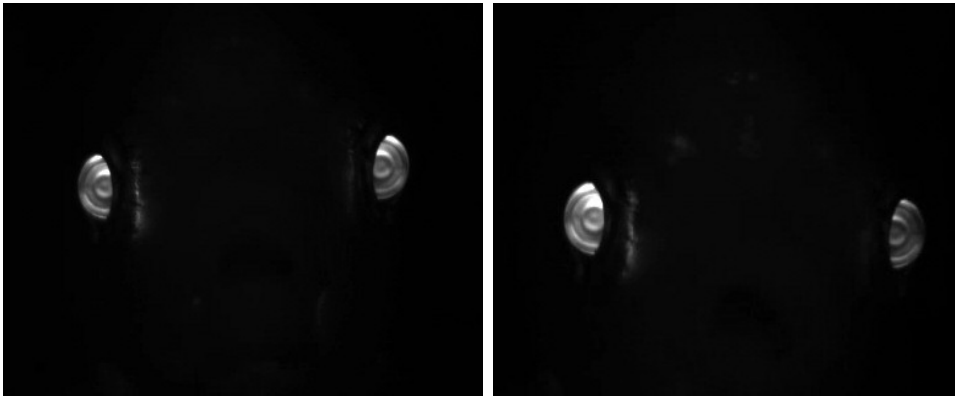


Abbildung 3-45: Beispiele der ausgewerteten Videoaufnahmen der Photoretinose in der frontalen Ansicht.

In den Bildern kann man deutlich erkennen, dass die Augen des Goldfisches das von der Kamera abgestrahlte Infrarotlicht sehr stark reflektieren. In der seitlichen Ansicht reflektieren auch die Kiemendeckel und Schuppen des Fisches. Die hellen Flecken, die in den frontalen Aufnahmen zwischen den Augen zu sehen sind, könnten einerseits Reflexionen der Außenhaut oder aber ein Durchscheinen des vom Auge reflektierten Lichtes durch die Haut sein. Diese Flecken sind aber für die weitere Auswertung nicht von Belang. Die Unschärfe im linken Bild von Abbildung 3-44 und die Unterschiede in den Helligkeit zwischen linkem und rechtem Auge in Abbildung 3-45 ist für die Helligkeitsauswertung ebenfalls kein Problem, da es im Folgenden nur um die generelle Verteilung der Helligkeit und nicht um die einzelnen Helligkeitswerte geht.

3.6.3 Auswertung und statistischer Vergleich

Die ausgewählten Bilder wurden nun im Programm IMAGE J 1.40 in 8-bit Grauwertbilder umgewandelt und weiter ausgewertet. Dazu wurde eine Linie senkrecht durch die hellleuchtende Pupille des Goldfisches gelegt, also im rechten Winkel zur Anordnung der Infrarot-LEDs am Objektiv der Kamera. Diese ist als gelbe Linie im Frame-shot des Programms in Abbildung 3-46 zu sehen, hier wird die Aufnahme NDVD_027 ausgewertet. Das Programm berechnet nun die Helligkeitsverteilung der Grauwerte für die ein-

zernen Bildschirmpixel entlang dieser Linie. Das Ergebnis dieser Berechnung kann als Graphik (Plot of NDVD_27) und als Wertetabelle (Plot Values) angezeigt werden.

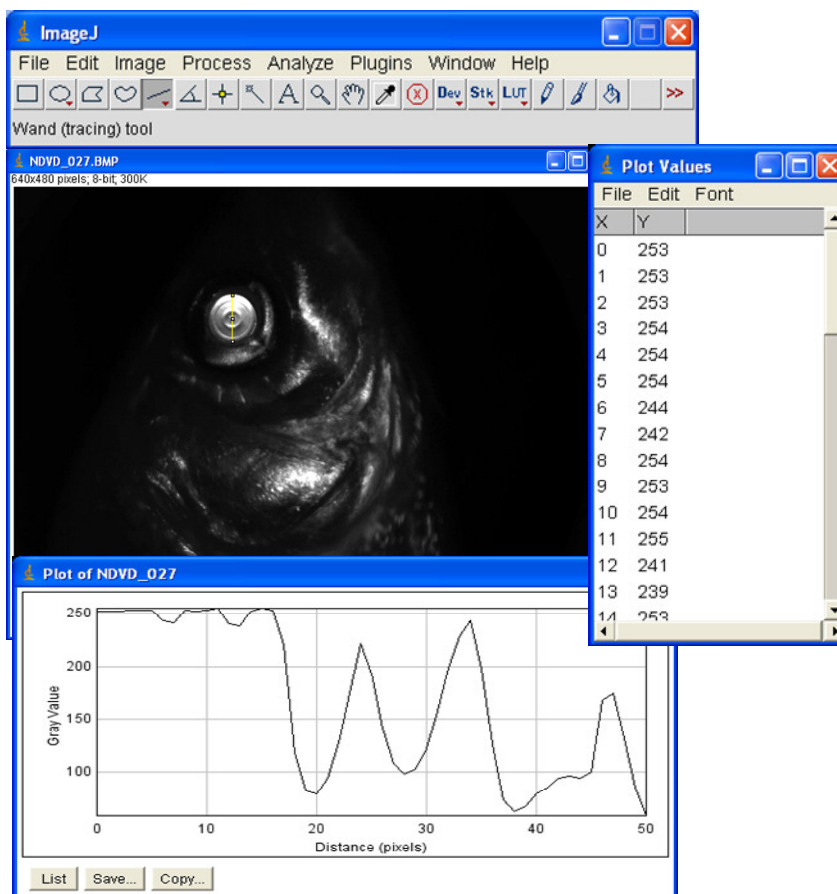


Abbildung 3-46: Frame-shot als Beispiel für die Bildbearbeitung einer Videoaufnahme (NDVD_027) der Photoretinoskopie im Programm Image J.

Die Wertetabelle wird nun in das Programm EXCEL übertragen und dort weiter bearbeitet. Die ersten Werte der Tabelle, die einen RGB-Wert von über 250 haben, werden nicht in die weitere Auswertung mit einbezogen, da sich die Helligkeitsverteilung hier nicht ändert. Aus den verbleibenden Werten wird eine lineare Regression berechnet, siehe Abbildung 3-47. In dieser Weise wurde mit allen ausgewählten Bildern verfahren. Bei den frontal aufgenommen Bildern wurden beide Augen zunächst getrennt voneinander wie oben beschrieben behandelt. Insgesamt wurden zwölf seitlich und sechs

frontal aufgenommene Bilder ausgewertet. Die Ergebnisse der gesamten Auswertung zeigt Tabelle 3-3, für jedes Bild sind die Steigungswerte der linearen Regressionen angegeben.

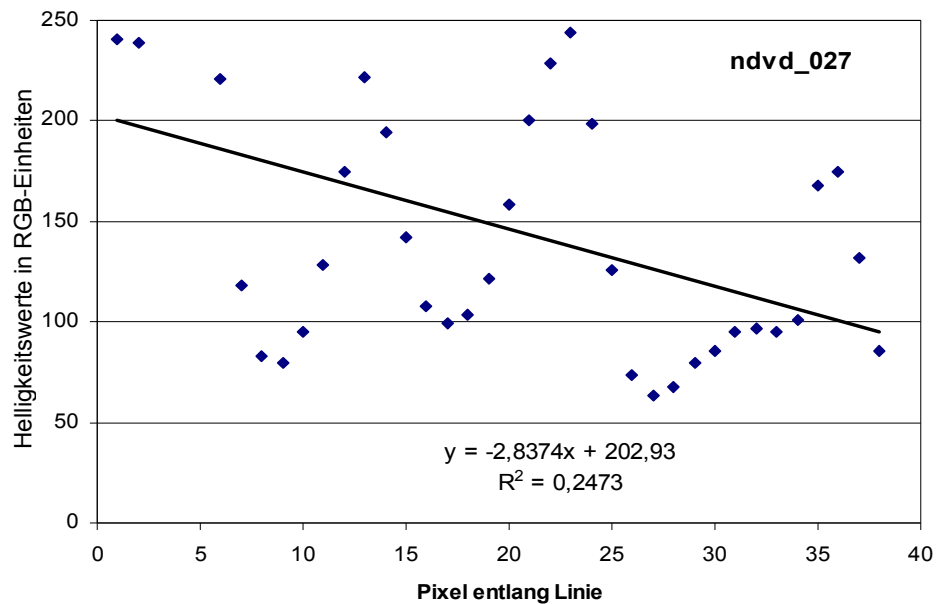


Abbildung 3-47: Auftragung der Helligkeitswerte in RGB-Einheiten über den einzelnen Pixeln entlang der Auswertungslinie (s. Abb. 3-46). Formel und schwarze Linie geben die lineare Regression an.

frontale Aufnahmen		seitliche Aufnahmen
Linkes Auge	Rechtes Auge	
-2,7523	0,2512	-3,0535
-0,7983	-0,3856	-2,9711
-1,9248	-2,5694	-0,6003
-0,6533	-4,6734	-2,3793
-3,1941	-0,4601	-4,6463
-1,7957	-3,4414	-2,2361
		-2,8374
		-3,6855
		-4,6026
		-1,6426
		-4,7955
		-1,9485

Tabelle 3-3: : Ergebnisse der Steigungen der linearen Regressionen für die ausgewerteten Videoaufnahmen der Photoretinoskopie.

In Tabelle 3-3 ist zu erkennen, dass bis auf zwei Ausnahmen alle Steigungswerte negativ sind, das heißt, dass der generelle Helligkeitsverlauf in den Pupillen entlang der Auswertungslinie gleich ist. Dies zeigt sich auch in der Abbildung 3-48. Sie zeigt die Auftragung der Steigungswerte als Box-Plots. Die Box „links + rechts“ zeigt die Verteilung der zusammengefassten Ergebnisse der linken und rechten Augen aus den frontalen Aufnahmen. So haben die Boxen „links + rechts“ und „seitlich“ die gleiche Anzahl an ausgewerteten Aufnahmen ($n = 12$). Zwischen den Ergebnissen der linken und rechten Augen der frontalen Aufnahmen gibt es keinen statistischen Unterschied ($p = 0,818$; Mann-Whitney Rank Sum Test). Ebenso wenig unterscheiden sich die zusammengefassten Ergebnisse der frontalen Aufnahmen „links + rechts“ von den Ergebnissen der seitlichen Aufnahmen ($p = 0,1$; Mann-Whitney Rank Sum Test).

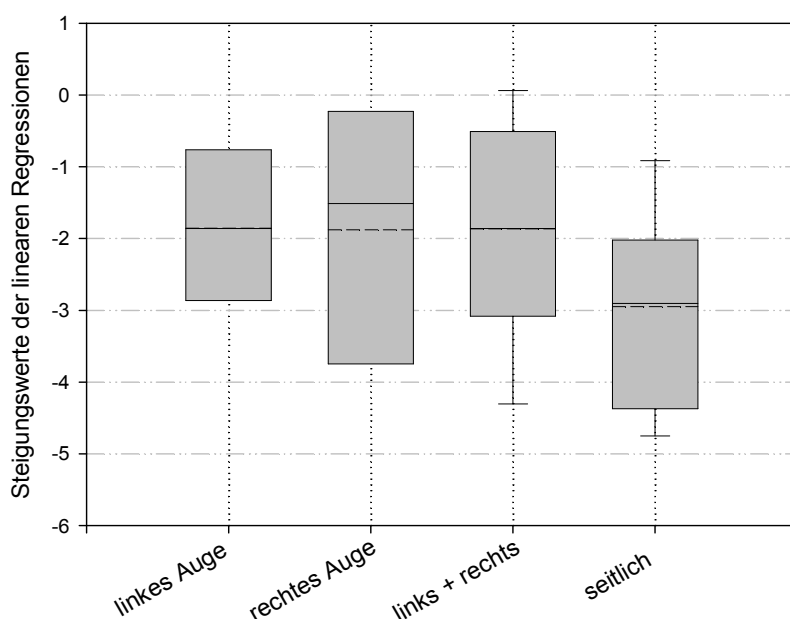


Abbildung 3-48: Auftragung der Steigungswerte für die frontale Auswertung von linkem, rechten und beiden Augen gemeinsam, sowie den Steigungswerten der seitlichen Videoaufnahmen der Photoretinoskopie. Medianwert= durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

Ein Helligkeitsverlauf mit negativer Steigung entspricht einer Einstellung des Auges auf Objekte, die weiter entfernt sind, als die Lichtquelle der Kamera. Über die gesamte Aufnahmedauer von etwa einer halben Stunde hat der Goldfisch also keine Veränderungen in der Position seiner Linse zum Augenhintergrund gezeigt, obwohl die Stimuli auf dem Flachbildschirm auch in entsprechend großen Entfernungen präsentiert wurden.

4 Diskussion

4.1 Allgemein

Ziel dieser Arbeit ist es, die visuelle Wahrnehmung räumlicher Tiefe zu analysieren. Dazu wurde ein Versuchsaufbau entworfen, in dem die zur Verfügung stehenden visuellen Entfernungsinformationen kontrollierbar waren (s. Abb. 2-3 und 2-4). Der Hintergrund war durch die satinierten Röhren homogen weiß und gleichmäßig ausgeleuchtet, und die Stimuli waren zwei schwarze Kreisscheiben ohne weitere Musterung. Damit standen den Goldfischen nur sehr eingeschränkte Tiefeninformationen zur Verfügung. Die Bewegung der Goldfische im Versuchsaquarium, von ihrer Startposition zur Futterplatte, kann Hinweise über die Entfernung der Stimuli durch die Bewegungsparallaxe und den Looming-Effekt liefern. Des Weiteren wäre es für die Fische möglich die Akkommodation zu nutzen. Die einfachste Unterscheidung der Stimuli könnte aber auch durch Größenunterscheidung der Retinabilder erfolgen. Die durchgeführten Versuche sollten klären, welche dieser Informationen die Goldfische zur Lösung der Dressuraufgabe verwenden. Voraussetzung war, dass sich die Goldfische überhaupt auf unterschiedlich entfernte Stimuli dressieren lassen. Diese Dressur benötigte zwar einige Wochen, war dann aber auch langfristig erfolgreich (s. Abb. 3-1). Für einige Goldfische war die Aufgabe jedoch zu schwer, und sie erreichten keine verlässlich hohe relative Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus (s. Abb. 3-2).

Die Auftragung der richtigen Antworten als Funktion der Reizstärke, in diesem Fall dem Abstand des Teststimulus, bezeichnet man auch als psychometrische Funktion (Northmore und Yager 1979). Diese hat typischerweise eine sigmoide Form, bei der die Kurve von einer Antwort nahe 100% bei großen Stimuli auf eine niedrigere Basisantwort bei kleinen Stimuli absinkt. Die Basisantwort liegt bei einer Dressurmethode mit zwei Antwortmöglichkeiten bei 50% richtiger Antworten, in dem vorliegenden Fall 50% richtiger Wahlen. Die Kurven der hier gewonnenen Ergebnisse entsprechen dieser

psychometrischen Funktion, auch wenn der Bereich um die 50% relativer Wahlhäufigkeit nicht weiter untersucht wurde.

Zeigen die Ergebnisse einer Messung eine flache unregelmäßige Kurve, wie sie bei den Ergebnissen von Goldfisch 6 immer wieder auftritt (z. Bsp.: Abb. 3-11 und 3-12), kann dies bedeuten, dass das Tier nicht aufmerksam war, oder andere äußere Einflüsse auf seine Entscheidung eingewirkt haben. Andererseits treten solche Kurven aber auch auf, wenn sich die präsentierten Stimuli nahe an der Leistungsgrenze der Goldfische befinden. Zeigt ein Vergleich der Ergebniskurven untereinander, dass alle Abstiegsbereiche zwischen der maximalen Antwort und der Basisantwort die gleiche Steigung haben, kann angenommen werden, dass ihnen allen der gleiche Verarbeitungsmechanismus zugrunde liegt.

4.2 Versuche mit unterschiedlich entfernten Stimuli

4.2.1 Versuche zur Entfernungsunterscheidung

Der Versuch zur Entfernungsunterscheidung wurde als erstes durchgeführt und dient als Datenbasis für den Vergleich mit den weiteren Versuchen. Die ersten Ergebnisse der Fische 3, 4 und 5 bei einem Dressurabstand von 5 cm zeigen schon die charakteristische Lernkurve, die sich auch in den weiteren Ergebnissen wieder findet (s. Abb. 3-3 bis 3-6). Die drei Goldfische 3, 4 und 5 konnten erfolgreich nacheinander auf die Dressurabstände von 7 und 10 cm dressiert werden (s. Abb. 3-7 bis 3-10), dabei verschlechterten sie sich nur wenig (s. Tab. 3-1). Goldfisch 6 wurde auf 12,5 und 17,5 cm Dressurabstand dressiert. Er zeigte jedoch insgesamt eine schwankende und meist schlechtere Unterscheidungsleistung als die anderen Goldfische (s. Abb. 3-17; Tab. 3-1).

Die Dressur auf die größeren Abstände erforderte aufgrund der Versuchsanordnung, dass jetzt auf den entfernten Stimulus belohnt wurde. Diese Dressur bewältigte nur Goldfisch 1 für die Abstände 25, 30 und 40 cm erfolg-

reich (s. Abb. 3-13 bis 3-15; 3-18). Seine Ergebniskurven zeigen keinen größeren Bereich der Maximalantwort, sondern meist nur den Bereich, der steil zur Basisantwort absinkt.

Die Übersicht der Ergebnisse in Abbildung 3-19 und Tabelle 3-1 zeigt, dass die Goldfische eine immer größere Abstandsdifferenz benötigen, um den Dressur- vom Teststimulus unterscheiden zu können, je weiter der Dressurstimulus vom Goldfisch entfernt ist. Dieser Effekt tritt besonders deutlich zutage, wenn die Dressurabstände größer als 10 cm werden. Die Goldfische zeigten mit zunehmendem Dressurabstand eine Abnahme in der Unterscheidungsfähigkeit. Die Vergleiche mit den Ergebnissen der folgenden Versuche sollten Aufschluss darüber geben, ob diese Abnahme eventuell auf einen Einfluss der Entfernungsbestimmung zurückzuführen ist, oder aber auf die Abbildungsgüte des Goldfischauges.

4.2.2 Versuche mit unscharfen Stimuluskonturen

Der Einsatz der Stimuli mit unscharfen Konturen sollte zeigen, ob die Wegnahme des scharfen Objektrandes und damit der höheren räumlichen Frequenzen einen Einfluss auf die Tiefenwahrnehmung der Goldfische hat. Sollte die Akkommodation für die Goldfische in diesem Versuchsaufbau eine Informationsquelle für den Abstand der Objekte sein, könnte das Fehlen der höheren räumlichen Frequenzen der Stimuli zu größeren Fehlern in der Fokuseinstellung der Goldfische führen, da die Akkommodation entweder keine positive Rückmeldung über den Fokus des Objektes liefern kann, oder wegen fehlender Reize in der Ruheposition bleibt (Charman und Tucker 1978; Schwassmann 1979; Fisher und Ciufreda 1988).

Die Ergebnisse der Goldfische zeigen jedoch keine einheitliche Verschlechterung in der Unterscheidungsleistung (s. Abb. 3-20 bis 3-26). Im Gegensatz zu den Erwartungen sind manche Unterscheidungsleistungen sogar besser als im ersten Versuch zur Entfernungsunterscheidung mit scharfen Konturen (s. Tab. 3-2). Die unscharfen Stimuluskonturen hatten also keinen Einfluss

auf die Unterscheidungsleistung der Goldfische. Nur eine deutliche Verschlechterung hätte einen Einfluss der Akkommodation gezeigt. Die erstaunliche Verbesserung bei manchen Goldfischen ist auf einen Lerneffekt durch die Wiederholung der Dressuren zurückzuführen. Ein Einfluss der Unschärfe kann auch ausgeschlossen werden, wenn der Nachweis gelingt, dass sich die Ergebnisse des ersten Versuches mit scharfen Stimuluskonturen nicht von denen mit unscharfen Stimuluskonturen unterscheiden. Da sich, wie weiter oben schon erwähnt, die Kurven im Verlauf sehr ähneln, müssen die Unterschiede oder Ähnlichkeiten im Abstiegsbereich gesucht werden. Dafür bietet sich ein statistischer Vergleich der Steigungen dieser Bereiche an.

Für die statistische Analyse wird jede Ergebniskurve zuerst einzeln behandelt. Im ersten Schritt werden alle Datenpunkte einer Kurve statistisch gegeneinander auf signifikante Unterschiede getestet, um den Bereich der Maximalantwort (= Sättigungsbereich) vom Abstiegsbereich der Ergebniskurve zu trennen. Dies geschieht mit einer paarweisen Auswertung über den Mann-Whitney Rank Sum Test. Tabelle 4-1 zeigt diese Auswertung am Beispiel der Ergebnisse für den Dressurabstand 5 cm. Die Datenpunkte im Sättigungsbereich sollten sich statistisch nur von denjenigen im Abstiegsbereich unterscheiden. Der Datenpunkt, welcher als letzter zum Sättigungsbereich gehört, bevor statistische Unterschiede auftreten (s. Tab. 4-1 gelb hinterlegte Spalte), wird in den Abstiegsbereich einbezogen und dient somit als Startpunkt für die Berechnung einer linearen Regression.

Über die Steigungen der linearen Regressionen, die in dieser Weise für alle Kurven berechnet werden, können die Abstiegsbereiche der verschiedenen psychometrischen Ergebniskurven miteinander verglichen werden. Da die Steigung einer Funktion auch von den verwendeten Einheiten und Größen, wie Abstand, Sehwinkel oder Differenzen der beiden abhängt, müssen vor der Berechnung der linearen Regression alle Antwortdaten in gleicher Weise aufgetragen werden. Als gemeinsame Einheit für alle Versuche wurde der Unterschied der Retinabildgrößen von Dressur- und Teststimulus gewählt und als Sehwindeldifferenz in Grad aufgetragen.

	5-40 cm	5-35 cm	5-30 cm	5-25 cm	5-20 cm	5-17,5 cm	5-15 cm	5-12,5 cm	5-10 cm
5-40 cm		--	--	--	--	--	--	--	p = 0,001
5-35 cm			--	--	--	--	--	--	p = 0,001
5-30 cm				--	--	--	p = 0,022	--	p = 0,001
5-25 cm					--	--	--	--	p = 0,001
5-20 cm						--	p = 0,02	--	p = 0,001
5-17,5 cm							p = 0,014	p = 0,039	p = 0,001
5-15 cm								--	p = 0,002
5-12,5 cm									p = 0,001
5-10 cm									

Tabelle 4-1: Ergebnisse der paarweisen Auswertung mit dem Mann-Whitney Rank Sum Test für die zusammengefassten Ergebnisse der Fische 3, 4 und 5 und den Dressurabstand von 5 cm. Doppelte Minuszeichen = nicht signifikant. Gelb hinterlegte Spalte zeigt letzten Datenpunkt des Sättigungsbereiches an.

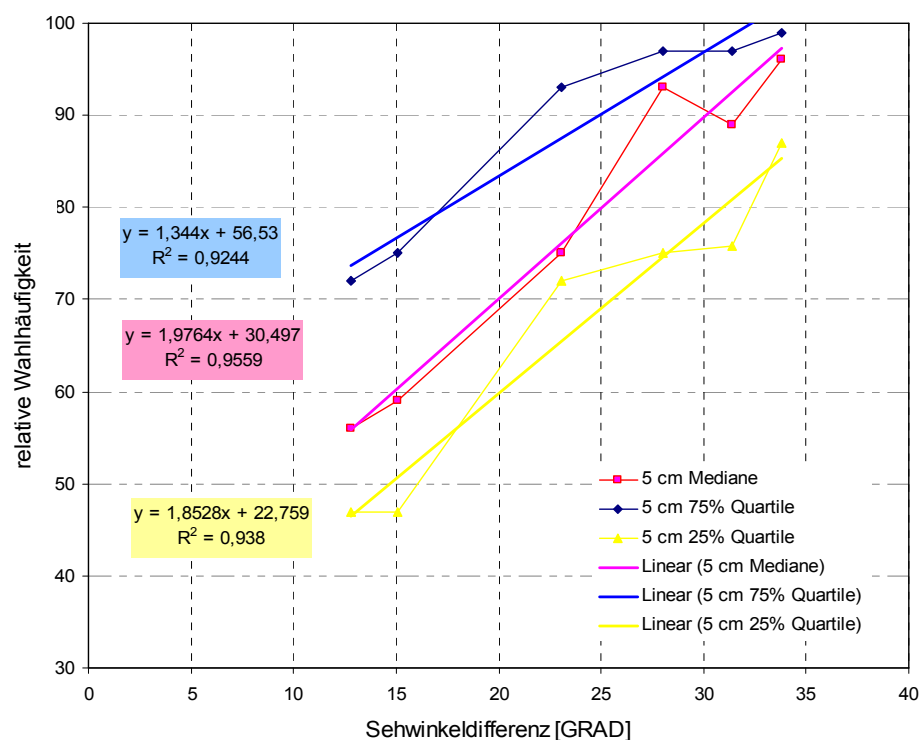


Abbildung 4-1: Auftragung der Wahlhäufigkeiten des variablen Bereiches des Dressurabstandes 5 cm über der Sehwinkeldifferenz. Datenpunkte sind Mediane, 25% - 75% Quartile der gepoolten Daten der Fische 3, 4 und 5. Formeln in der Graphik geben lineare Regressionen und Bestimmtheitsmaß für 75% Quartil, Median und 25% Quartil an.

Zur Repräsentation der Datenstreuung werden die linearen Regressionen im Programm Excel sowohl für die Medianwerte der gepoolten Daten als auch für die 25% und 75% Quartilwerte berechnet. Ein Beispiel für diese Auswertung ist in Abbildung 4-1 zu sehen. Die Mediane und Quartile des variablen Bereiches der Ergebnisse für den Dressurabstand von 5 cm bilden jeweils einen eigenen Graphen, für den dann jeweils die lineare Regression berechnet wurde. Die Formeln für die Regressionen sind ebenfalls angegeben. Aus ihnen werden die Steigungswerte der linearen Regressionen für diesen Dressurabstand entnommen. Die Bestimmtheitsmaße R^2 geben an, wie gut die Regressionen den Datenverlauf der variablen Bereiche beschreiben, mit $R^2 = 1$ als Maß der perfekten Übereinstimmung. Alle Werte sind in Tabelle 4-2 angegeben.

Diese gesamte Prozedur mit paarweisen Vergleichen und den linearen Regressionen wird für alle Dressurabstände der Versuche für die Entfernungsunterscheidung und denen mit unscharfen Stimuluskonturen wiederholt. Die Werte, welche für die Versuche mit den unscharfen Stimuluskonturen gewonnen wurden, sind im Anhang A1 (S. 127) dargestellt.

Steigungswerte				Bestimmtheitsmaße		
Dressur	Median	75%	25%	Median	75%	25%
5 cm	1,976	1,344	1,852	0,955	0,924	0,938
7 cm	2,092	2,743	2,644	0,950	0,979	0,964
10cm	3,929	3,504	3,427	0,999	0,972	0,928
12,5 cm	4,688	4,215	7,503	0,767	0,894	0,969
17,5 cm	6,197	5,272	9,856	0,424	0,428	0,916
25 cm	2,713	2,263	3,638	0,933	0,882	0,965
30 cm	2,129	1,974	2,236	0,882	0,869	0,942
40 cm	3,360	2,582	3,210	0,842	0,740	0,932

Tabelle 4-2: Ergebnisse der Steigungen der linearen Regressionen und die dazugehörigen Bestimmtheitsmaße für die Versuche zur Entfernungsunterscheidung.

Im nächsten Schritt werden die Daten der einzelnen Dressurabstände zu drei Gruppen zusammengefasst, aufgeteilt nach den beteiligten Goldfischen: Die erste ist die Gruppe der Dressurabstände 5 - 10 cm (Fische 3, 4 und 5), die zweite Gruppe 12,5 - 17,5 cm (Fisch 6) und die dritte Gruppe 25 - 40 cm (Fisch 1). Ein Test der Steigungswerte dieser Gruppen gegeneinander (Mann-Whitney Rank Sum Test) für den Versuch zur Entfernungsunterscheidung macht deutlich, dass sich die ganz nahen Dressurabstände 5 - 10 cm in ihren Kurvensteigungen statistisch nicht von den fernen Dressurabständen 25 - 40 cm unterscheiden. Wie schon aus den Kurvenverläufen ersichtlich war, unterscheiden sich die Steigungen der mittleren Entfernungen 12,5 und 17,5 cm von den beiden anderen Gruppen signifikant mit jeweils $p = 0,002$.

Für die Versuche mit unscharfen Stimuluskonturen ergibt ein Test der Steigungswerte der drei Gruppen 5 - 7 cm, 12,5 - 17,5 cm und 25 - 40 cm gegeneinander mit dem Mann-Whitney Rank Sum Test auch hier, dass sich die Gruppe der nahen Dressurabstände in ihren Steigungswerten statistisch nicht von der Gruppe der entfernten Dressurabstände unterscheiden. Nur die mittleren Dressurabstände 12,5 - 17,5 cm von Fisch 6 sind wieder zu den beiden anderen Gruppen statistisch unterschiedlich (jeweils $p = 0,002$). Testet man nun die Steigungswerte der drei Gruppen als Datenmengen aus dem ersten Versuch zur Entfernungsunterscheidung gegen die Ergebnisse aus dem Versuch mit den unscharfen Stimuluskonturen, zeigt sich, dass die Ergebnisse der einzelnen Gruppen untereinander statistisch nicht unterschiedlich sind (s. Tab. 4-3). Die Ergebnisse von Fisch 6 für die mittleren Dressurabstände sind untereinander nicht signifikant verschieden.

Insgesamt betrachtet, scheint die Unschärfe der Stimuluskonturen keinen Einfluss auf die Unterscheidungsleistung der Goldfische gehabt zu haben. Daraus lässt sich im Weiteren folgern, dass die Akkommodation in diesem Versuchsaufbau für die Goldfische keine Entfernungshinweise für die Tiefenwahrnehmung liefert.

	5-10 cm unscharf	12,5-17,5 cm unscharf	25-40 cm unscharf
5-10 cm	--	p = 0,003	--
12,5-17,5 cm	p = 0,002	--	p = 0,002
25-40 cm	--	p = 0,003	--

Tabelle 4-3: Statistischer Vergleich der Steigungswerte der drei Gruppen vom Versuch zur Entfernungsunterscheidung und vom Versuch mit unscharfen Stimuluskonturen mit dem Mann-Whitney Rank Sum Test. Doppeltes Minuszeichen = nicht signifikant.

4.2.3 Versuche zur Größenkonstanz

Größenkonstanz bedeutet, dass die Goldfische die tatsächliche Größe von Objekten bestimmen können, obwohl diese bei unterschiedlicher Entfernung die gleiche Retinabildgröße besitzen. Um dies zu leisten, müssen die Goldfische die Entfernungen der Objekte erkennen können. Zur Entfernungsbestimmung standen den Goldfischen während der Versuche durch den homogen weißen Hintergrund nur wenige Informationen zur Verfügung: die Bewegungsparallaxe in eingeschränktem Maße, das Looming und die Akkommodation. Die Durchmesser der jetzt unterschiedlichen Teststimuli wurden so eingestellt, dass sie bei solchen Abstandskombinationen die gleiche Retinabildgröße wie der Dressurstimulus hatten, bei denen die Goldfische die gleich großen Stimuli in den vorhergehenden Versuchen noch zu über 70% relativer Wahlhäufigkeit unterscheiden konnten.

Beim Dressurabstand von 5 cm zeigt sich deutlich, dass die Goldfische 4 und 5 die Stimuluseinstellungen, die zu gleicher Retinabildgröße führten, nicht mehr unterscheiden können (s. Abb. 3-24). Auch bei einer längeren Dressur zeigte sich keine Verbesserung in der Wahlhäufigkeit, die auf einen möglichen Lerneffekt hindeuten würde (s. Abb. 3-25). Dieses Ergebnis wiederholt sich beim Dressurabstand von 7 cm (s. Abb. 3-26; 3-27), 10 cm, sowie den Versuchen mit Goldfisch 6 (s. Abb. 3-29 – 3-32.) Die relativen Wahlhäufigkeiten für die Stimuli mit gleichen Retinabildgrößen unterscheiden sich in jedem Fall hoch signifikant ($p < 0,05$) von den Wahlhäufigkeiten

für die gleich großen Stimuli. Auch der Versuch die Goldfische schrittweise an die veränderte Retinabildgröße des Teststimulus zu gewöhnen, brachte auch keine Verbesserung der Leistung (s. Abb. 3-28). Dass heißt, dass die auf den nahen Stimulus dressierten Goldfische in diesem Versuchsaufbau keine Größenkonstanz zeigen konnten. Sie konnten keine der verfügbaren Entfernungsinformationen, wie etwa die Akkommodation, für die Unterscheidung der Stimuli nutzen.

Nur Goldfisch 1 scheint beim Dressurabstand von 30 cm in der Lage zu sein die Stimuli mit gleichen Retinabildgrößen gerade noch zu unterscheiden. Dabei liegt die relative Wahlhäufigkeit im Median nur wenig über dem Schwellenwert, wenn der Teststimulus sich in einem Abstand von 12,5 cm befindet (s. Abb. 3-34). Liegt der Teststimulus jedoch bei 15 cm, so zeigt sich ebenfalls kein signifikanter Unterschied, der Medianwerte der relativen Wahlhäufigkeit liegt bei etwa 60% (s. Abb. 3-35). Hatten die Stimuli den gleichen Durchmesser, so konnte der Goldfisch sie noch gerade mit 70% relativer Wahlhäufigkeit unterscheiden. Dass sich die Daten der beiden Messungen nicht statistisch unterscheiden, liegt an der extrem großen Streuung der Daten. Von einer sicheren Unterscheidung der Stimuli kann also in keinem der beiden Fälle gesprochen werden. Die Leistungen von Goldfisch 1 bilden somit keine Ausnahme von den anderen Ergebnissen. Zudem konnte der Goldfisch seine Leistung bei den zwei weiteren Dressurabständen vom 40 und 25 cm nicht wiederholen (s. Abb. 3-33; 3-36; 3-37).

Das Fehlen der Größenkonstanzleistung führt nun zu dem Schluss, dass die Goldfische die in unterschiedlichem Abstand dargebotenen Stimuli in allen bisherigen Versuchen nur anhand der Retinabildgröße unterschieden haben können. Dieses Ergebnis ist umso erstaunlicher, da schon 1953 Herter bei Karauschen (*Carassius vulgaris*) binokulare Größenkonstanz nachweisen konnte. Douglas et al. (1988) gelang dies mit Goldfischen sogar bei monokularem Sehen. Die Versuchsanordnungen und Abläufe unterscheiden sich jedoch wesentlich von denen der vorliegenden Arbeit. Sowohl bei Herter als auch bei Douglas et al. wurden die Goldfische von Beginn an auf unterschiedlich große Objekte dressiert, die sich innerhalb des Versuchs-

aquariums befanden. Im Versuch zum monokularem Sehen wurden diese Stimuli durch zwei unterschiedlich große Löcher in verschiedenen Abständen ersetzt. Durch eines von ihnen konnte der Goldfisch sein „Heimaquarium“ mit anderen Goldfischen erreichen. Die Platzierung der Stimuli im Versuchsaquarium führt zu der Überlegung, ob es hier nicht noch andere Hinweise für die Fische gegeben haben könnte, wie etwa unterschiedliche Druckempfindungen im Seitenlinienorgan. Im Versuch von Douglas et al. könnte sogar noch die Geruchsempfindung der Goldfische vom Wasser der unterschiedlichen Aquarien Einfluss gehabt haben.

4.3 Zusatzversuch zur Größenunterscheidung

Nach der Schlussfolgerung aus dem vorherigen Kapitel, dass die Goldfische die Stimuli nur nach ihrer Retinabildgröße unterscheiden, sollte sich in der Unterscheidungsleistung keine Veränderung ergeben, wenn die Stimuli sich wirklich nur durch ihre Größe unterscheiden. Dies wird dadurch erreicht, dass die Stimuli als schwarze Kreisscheiben auf einem Flachbildschirm präsentiert werden (s. Material und Methode: Abb. 2-8). Die Dressurstimuli auf dem Flachbildschirm entsprachen in ihrer Retinabildgröße den Dressurstimuli in den Abständen 5, 7, 30 und 40 cm aus den Versuchen zur Entfernungsklassifizierung, ebenso wurden die Teststimuli denen aus dem Entfernungsklassifizierungsversuch angeglichen (s. Tab. 2-8; 2-9).

Im Vergleich zu den Ergebnissen der Entfernungsklassifizierungsversuche zeigt sich, dass sich die Kurvenverläufe zwar ähneln, die Goldfische im Größenunterscheidungsversuch aber noch bei kleineren Sehwinkeldifferenz eine sichere Wahl des Dressurstimulus zeigten, als die Goldfische bei den vergleichbaren Versuchen zur Entfernungsklassifizierung (s. Abb. 3-38 bis 3-43). Ob sich die Leistungen jedoch prinzipiell unterscheiden, kann wieder ein statistischer Vergleich der Steigungen der linearen Regressionen zeigen. Die Ergebnisse der Berechnung sind im Anhang A2 (S. 127) dargestellt. Mit den Daten wurde auf die gleiche Weise verfahren, wie in Kapitel 4-2 beschrieben (s. Tab. 4-1 und Abb. 4-1). Die zusammengefassten Steigungen für die

Dressuren auf den größeren Stimulus (6,65 und 4,82 cm) zeigen im Vergleich zu den Ergebnissen der Dressuren auf den kleineren Stimulus (1,12 und 0,82 cm), keinen statistisch signifikanten Unterschied (Mann-Whitney Rank Sum Test). Die Steigungsdaten aus den Versuchen zur Entfernungsunterscheidung mit 30 und 40 cm Dressurabstand unterscheiden sich statistisch hoch signifikant von den Ergebnissen der Größenunterscheidung ($p = 0,002$; s Tab. 4-4).

Dressurabstand	Größe Dressurstimulus	
	6,65 & 4,82 cm	1,12 & 0,82 cm
5 & 7 cm	--	--
30 & 40 cm	$p = 0,002$	$p = 0,002$

Tabelle 4-4: Statistischer Vergleich der Steigungswerte der Gruppen vom Versuch zur Entfernungsunterscheidung und vom Versuch zur Größenunterscheidung mit dem Mann-Whitney Rank Sum Test. Doppeltes Minuszeichen = nicht signifikant.

Die Werte der Dressuren auf den nahen Stimulus (5 und 7 cm) und auf den großen Stimulusdurchmesser zeigen keinen Unterschied. Dies bedeutet, dass diese Ergebnisse auf die gleiche Wahrnehmungsleistung zurückführen sind. Der Unterschied zu den Ergebnissen der Dressur auf den entfernten Stimulus (30 und 40 cm) lässt auf einen Einfluss der Entfernung auf die Unterscheidungsleistung schließen. Dieser Einfluss könnte durch die Veränderung der Retinabildgröße der Stimuli über die Entfernung zustande kommen. Der Sehwinkel unter dem der Stimulus vom Goldfisch wahrgenommen wird, verkleinert sich über die ersten 20 cm extrem schnell, wie die roten Linien in Abbildung 4-2 zeigen, danach sind die Veränderungen bis zu 40 cm nur noch minimal (cyanfarbene Linien).

Daher ist die Unterscheidung für den Goldfisch, der auf entfernte Stimuli dressiert ist, sehr schwer, da die Unterschiede zwischen den Retinabildgrößen nur sehr klein sind. Diese kleinen Unterschiede sind natürlich im Versuch zur Größenunterscheidung die gleichen, doch werden die Stimuli hier immer noch in der gleichen Entfernung von 7 cm präsentiert. Im Ver-

sich zur Entfernungsunterscheidung sind die Stimuli jedoch bis zu 40 cm weit entfernt. Sollten die Goldfische wirklich keine Akkommodation nutzen, so könnte die Abbildung der Objekte auf der Retina schon so unscharf sein, dass die Goldfische diese Größenunterschiede eben nicht mehr wahrnehmen können.

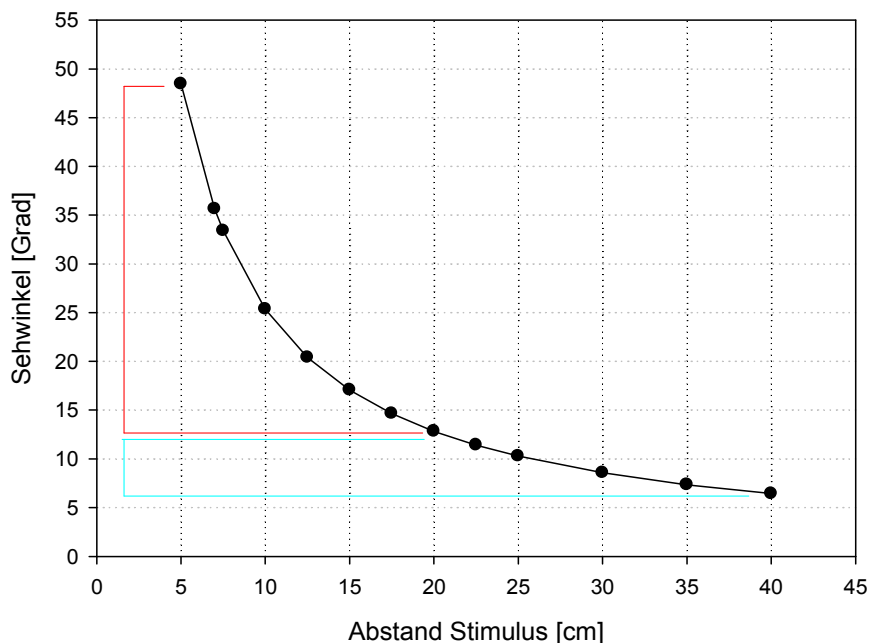


Abbildung 4-2: Retinabildgröße des Stimulus in Sehwinkel als Funktion des Abstandes in Zentimetern für einen Stimulus mit 4,5 cm Durchmesser. Bereich zwischen roten Linien = Veränderung des Sehwinkels im Abstand von 5 bis 20 cm; Bereich zwischen cyanfarbenen Linien = Veränderung des Sehwinkels zwischen 20 und 40 cm.

Dass Goldfische in der Lage sind unterschiedlich große Kreisscheiben zu unterscheiden, konnte schon Wyzisk (2005) zeigen. Dabei fiel auf, dass die Unterscheidung immer nur bis zu einem gewissen Flächenverhältnis zwischen Dressur- und Teststimulus möglich war. Diese Tatsache konnte allerdings in der folgenden Arbeit von Scheu (2007) und in dieser Arbeit nicht bestätigt werden.

Die Größenunterscheidung im vorliegenden Versuch sollte von den Goldfischen durch den Vergleich der retinalen Bildgrößen der beiden Stimuli geleistet werden. Der Vergleich zu den Entfernungsunterscheidungsversuchen

zeigt nun, dass beiden Leistungen beim Goldfisch dieselben Wahrnehmungs- und Verarbeitungsprozesse zugrunde liegen. Die Frage ob und wie sich die räumliche Auflösung der Goldfische mit der Entfernung verändert, und ob sie ihren Refraktionszustand der Entfernung anpassen können, wird in den nächsten zwei Kapiteln untersucht.

4.4 Räumliche Auflösung

Die Versuche zur räumlichen Auflösung wurden im Rahmen einer Diplomarbeit von Meike Weißmüller in der gleichen Abteilung für Neurobiologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz durchgeführt. Der Versuchsaufbau glich dem der Größenunterscheidung aus der vorliegenden Arbeit (s. Abb. 2-9). Die Goldfische wurden auf ein gleichmäßig graues Feld dressiert, zum Vergleich diente ein Muster aus schwarzweißen Streifen, beide Testfelder hatten die gleiche mittlere Helligkeit. Beide Felder wurden nebeneinander auf einem Flachbildschirm präsentiert, welcher schrittweise immer weiter vom Aquarium entfernt wurde. In jeder Entfernung (7, 10, 15 und 20 cm) wurde getestet, bei welcher Streifenbreite die Goldfische das graue homogene Feld gerade noch vom Streifenmuster unterscheiden konnten.

Als Einheit wurde nicht die Streifenbreite, sondern die Anzahl Zyklen pro Grad Sehwinkel (cyc/deg) verwendet. Ein Zyklus entspricht einem schwarzen und einem weißen Streifen des Musters. Für eine Stimulusgröße von 2 cyc/deg beispielsweise müssen die Streifenbreiten mit zunehmendem Abstand verbreitert werden, entsprechend der Berechnung der Sehwinkel (s. Kapitel 2.2.4; Abb. 2-6). Je größer die Anzahl der Zyklen pro Sehwinkel wird, desto schmaler sind die einzelnen Streifen, und desto höher ist demnach die räumliche Auflösung, wenn der Goldfisch die Testfelder dann noch unterscheiden kann.

Abbildung 4-3 zeigt die relativen Wahlhäufigkeiten für zwei ausgewählte Anzahl von Zyklen als Funktion des Abstandes des Flachbildschirmes zur Futterplatte. Aufgrund der hohen Datenstreuung wurde die Box-Plot-

Darstellung gewählt. Jede Box enthält die Daten von drei Fischen, deren Ergebnisse sich nicht statistisch unterschieden und somit zusammengefasst werden konnten.

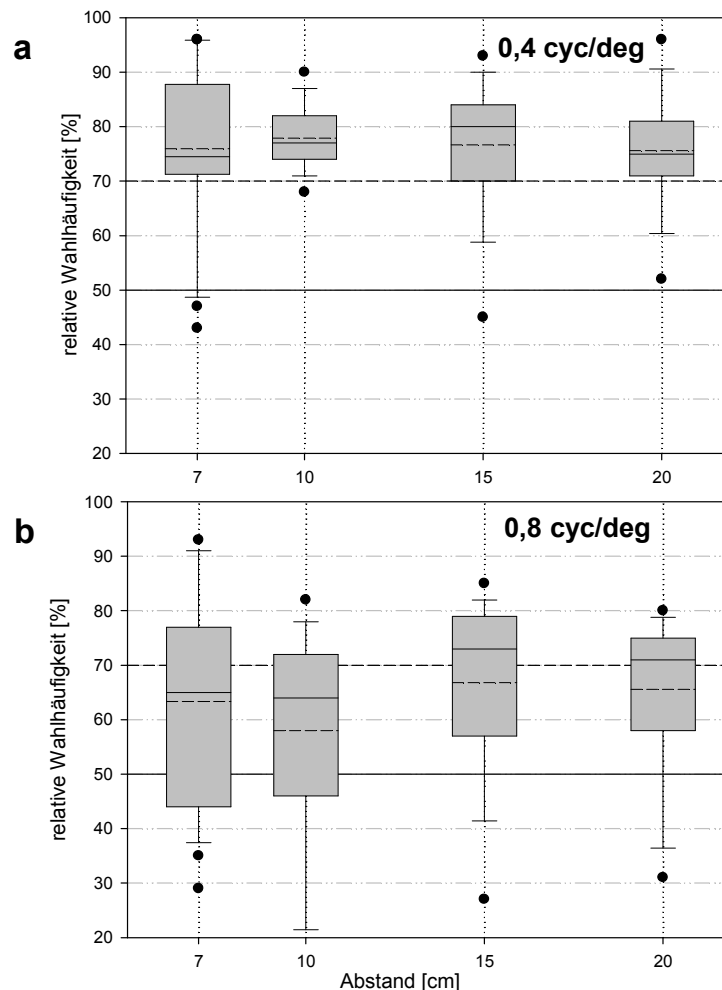


Abbildung 4-3: Relative Wahlhäufigkeit in Prozent der Fische M1, M2 und M4 für den homogenen Dressurstimulus gegen ein Testfeld mit den Streifenbreiten von **a**: 0,4 cyc/deg und **b**: 0,8 cyc/deg als Funktion des Stimulusabstandes in Zentimetern. Medianwert = durchgezogene Linie in Box; Mittelwert = unterbrochene Linie in Box.

Die relativen Wahlhäufigkeiten für das homogene Dressurfeld bei einem gestreiften Testfeldes von 0,4 cyc/deg bleiben über den gesamten Abstandsbereich bis 20 cm über der Schwelle von 70% relativer Wahlhäufigkeit. Dabei ist die Datenstreuung zu Beginn der Messungen bei 7 cm sehr hoch, verringert sich aber über die folgenden Messungen. Der gleiche Lerneffekt

ist auch bei der zweiten Zyklenanzahl von 0,8 cyc/deg zu sehen, die Median- und Mittelwerte steigen von 65% relativer Wahlhäufigkeit auf über 70%, trotz des zunehmenden Abstandes. Bei beiden Messungen zeigen die Daten der einzelnen Boxen untereinander keine signifikanten statistischen Unterschiede ($p = 0,2 - 1,0$; Mann Whitney Rank Sum Test).

Die in dieser Arbeit ermittelte maximale Auflösung der Goldfische von 0,8 cyc/deg ordnet sich gut in die bereits ermittelten Werte von Neumeyer (2003) mit 1,2 cyc/deg bei weißem Licht ein. Die Unterschiede in den Absolutwerten können sowohl von den Unterschieden in den Versuchsaufbauten herrühren, als auch darin begründet sein, dass sowohl in dieser Arbeit, als auch bei Neumeyer (2003) nur die minimal Abstände der Goldfische zu den Stimuli angegeben sind. Sollten sich die Goldfische schon vor der Futterplatte entschieden haben, so ist ihr räumliches Auflösungsvermögen als noch höher einzuschätzen. Zudem finden sich auch in der Arbeit von Neumeyer Hinweise darauf, dass die Goldfische mit länger andauernden Dressuren immer besser in ihrer Leistung werden. So erreichten die Goldfische bei monochromatischem Licht im Wellenlängenbereich von 446 bis 683 nm eine Auflösung von 2 cyc/deg. Diese Messungen wurden erst nach den Messungen mit weißem Licht durchgeführt, so dass der Anstieg in der maximalen Auflösung zum Teil der vielen Übung zuzuschreiben ist. Douglas und Hawryshyn (1990) fassen die Ergebnisse von verschiedenen Untersuchungen zur räumlichen Auflösung beim Goldfisch zusammen. Dabei stellten sie fest, dass die Ergebnisse sehr unterschiedlich sind und von der Versuchsmethodik abhängen. Die Werte der maximalen Auflösung beim Goldfisch reichen von 6,8 cyc/deg (Penzlin und Stubbe 1977) über 3,33 cyc/deg (Bilotta und Powers 1991), bis ca. 1,5 cyc/deg bei Northmore und Dvorak (1979a) und Hester (1968), die beide mit klassischer Konditionierung gearbeitet haben.

Wie Abbildung 4-3 zeigt, hat der Abstand bis 20 cm keinen Einfluss auf das räumliche Auflösungsvermögen. Das könnte zum einen bedeuten, dass die Goldfische in dieser Entfernung den refraktiven Zustand ihrer Augen entsprechend durch Akkommodation verändern können, um ein scharfes Abbild auf der Retina zu erhalten. Zum anderen könnte es auch daran liegen, dass

die Schärfentiefe der Goldfischlinse so groß ist, dass sie über diesen Bereich ein ausreichend scharfes Bild liefert.

4.5 Photoretinoskopie

Um zu beantworten ob der Goldfisch in diesem Versuchsaufbau überhaupt akkommodiert, ist im nächsten Schritt zu untersuchen, ob und wie sich der refraktive Zustand der Goldfischaugen über die Zeit verändert. Solch eine Veränderung, falls vorhanden, sollte die Infrarot-Photoretinoskopie zeigen können. Doch wie in Abbildung 3-48 dargestellt, zeigte sich während der gesamten Messdauer keine Veränderung in der Refraktion des Auges, welche auf eine Akkommodationsleistung schließen lassen könnte. Aus dem Versuchsaufbau und der Platzierung der Lichtquelle vor der Kamera ergibt sich, wie schon in der Einleitung angesprochen, dass eine Abnahme der Helligkeit in der Pupille von oben nach unten auf eine weitsichtige Einstellung des Auges hindeutet (Schaeffel et al. 1987; Schaeffel pers. Kommunikation).

Die Helligkeitsringe, die in der Fischlinse zu sehen sind, interpretieren Kröger et al. (1999) als Beweis für multifokale Linsen, die die chromatische Abberation verringern sollen. Diese Ringe sind bei Tieren mit hochentwickeltem optischem Apparat, wie Chamäleon oder Schildkröte, jedoch nicht zu sehen, die Linse stellt sich homogen dar (Ott et al. 1998; Henze et al. 2004).

Dass keine Veränderung in der Refraktion stattgefunden hat und der Fokus der Goldfischaugen wahrscheinlich hinter der Kamera lag, lässt zwei gegensätzliche Schlüsse zu: Zum einen könnte der Goldfisch über die gesamte Dauer der Messung auf eine Entfernung hinter der Kamera akkommodiert haben. Andererseits könnte die gefundene Einstellung auch dem Ruhezustand entsprechen, wobei damit nicht geklärt ist, ob der Goldfisch überhaupt in der Lage ist zu akkommodieren.

Geht man von der ersten Annahme aus, würde die gemessene Weitsichtigkeit auf einen Fehler in der Akkommodationsstärke hindeuten, d.h. der Goldfisch konnte nicht genau auf die Entfernung der Kamera fokussieren. Eine andauernde Akkommodation durch Anspannung des Linsenmuskels erscheint jedoch unwahrscheinlich, da aufgrund des Energieverbrauches die Einstellung des Fokuspunktes genauer sein sollte. Das Problem des erhöhten Energieverbrauches kann die zweite Annahme lösen. Doch wenn die Aufnahmen die Refraktion des Auges im Ruhezustand darstellen und die Reflektion des Lichtes auch in der Rezeptorebene der Augen passiert, dann wäre zumindest dieser Goldfisch als weitsichtig einzuschätzen. Dies ist umso erstaunlicher, da in der Literatur davon ausgegangen wurde, dass die meisten Knochenfischeaugen im entspannten Zustand auf Nähe eingestellt sind (s. Abb. 4-4).

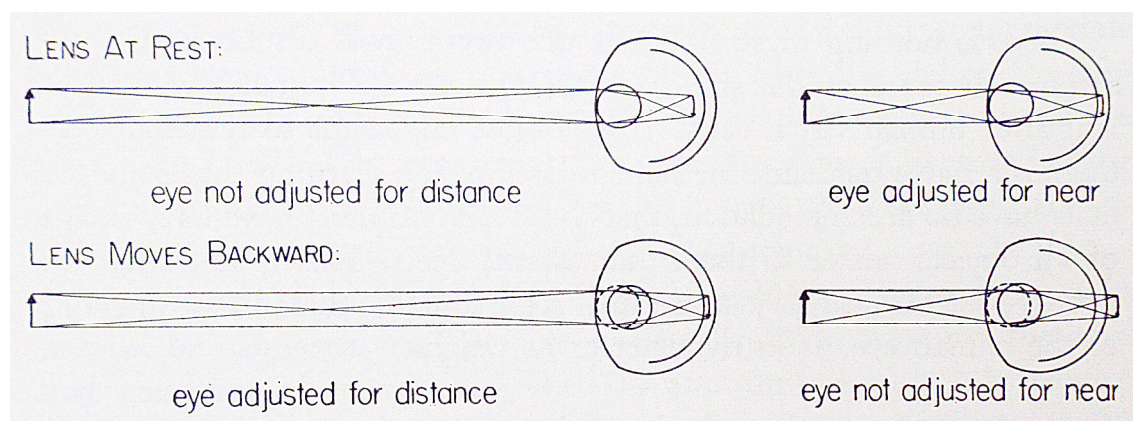


Abbildung 4-4: Schematische Darstellung der Objektabbildung mit und ohne Akkommodation für Augen, die in Ruhe auf Nähe eingestellt sind. Der gestrichelte Kreis in der unteren Reihe gibt die Position der Linse in Ruhe an. Beispiel für Knochenfische nach Duke-Elder (1958).

Schon Beer (1894), der als erster eine mit Strom induzierte Linsenbewegung nachweisen konnte, ging davon aus, dass Knochenfische myopisch, also auf Nähe eingestellt seien. Nach Fernald (1990b) ist die Sicht unter Wasser durch die Streuung des Lichtes und die Trübung so eingeschränkt, dass eine Ruheeinstellung auf Nähe für die meisten Fische von Vorteil wäre. Dass die Fische für den Nahbereich ständig akkommodieren müssten, ist

unwahrscheinlich. Es ist für den Goldfisch wohl eher anzunehmen, dass er wegen der hohen Schärfentiefe der Linse gar nicht akkommodieren muss, um ein ausreichend scharfes Bild zu bekommen.

Eine abschließende Aussage über den refraktiven Ruhezustand des Goldfisches kann nach diesen Messungen nicht gemacht werden, denn eine Ungenauigkeit der Messmethode ist, dass nicht genau festgestellt werden kann, von welcher Schicht der Goldfischretina das Infrarotlicht reflektiert wird. Stimmen die Reflektionsschicht und die Fokusebene des Goldfischauges nicht überein, zum Beispiel durch chromatische Abberation, führt dies zu einem systematischen Fehler in der Bewertung des refraktiven Zustandes. So könnte der Goldfisch auch genau auf die Kameraebene fokussiert haben, oder sogar noch davor.

Der Einwand, dass die auf dem Flachbildschirm präsentierten Objekte für den Goldfisch nicht interessant genug waren, um eine Akkommodation auszulösen, ist dadurch auszuschließen, dass der Goldfisch auf diese Objekte dressiert war und diese also mit Futter verband. Das Interesse des Goldfisches zeigte sich auch darin, dass er immer wieder an der Futterplatte schnappte und eine Belohnung erwartete.

Es ist, wie schon erwähnt, möglich, dass Goldfische ihre Akkommodation für die meisten Abstände, in denen sie Objekte überhaupt noch erkennen können, nicht einsetzen. Nach der Einschätzung von Somiya und Tamura (1973) und Somiya (1987) kann die Linsenbewegung entlang der Pupillenachse beim Goldfisch nicht besonders groß sein, da das Verhältnis der Größe des *Musculus retractor lentis* zur Größe der Linse nur zwei Prozent beträgt. Bei einem Barsch beträgt dieses Verhältnis hingegen 18-19%. Diese geringe Bewegung führte wohl auch dazu, dass in vielen früheren Arbeiten keinerlei Linsenbewegung beim Goldfisch gefunden wurde (Tamura 1957; Kimura und Tamura 1966).

Die durchgeführten Messungen mit der Infrarot-Photoretinoskopie haben neben allen Unsicherheiten eindeutig gezeigt, dass während der gesamten

Aufnahmedauer keine Veränderung der Refraktion im Goldfischauge stattfand, und es keinen Unterschied in der Refraktion zwischen den frontalen und den seitlichen Aufnahmen gibt. Betrachtet man dieses Ergebnis im Zusammenhang mit dem Befund zur visuellen räumlichen Auflösung kann davon ausgegangen werden, dass die Goldfische in den Versuchen in der Lage waren, Objekte im geforderten Abstandsbereich genügend scharf auf der Retina abzubilden, ohne akkommodieren zu müssen. Das ist nach Charman und Tucker (1973) aufgrund der Schärfentiefe der starken Linse in Kombination mit einer kleinen Pupille möglich.

4.6 Vergleich mit dem Menschen und anderen Tieren

4.6.1 Entfernungsunterscheidung und Größenkonstanz

Der Mensch nutzt zur Tiefenwahrnehmung alle ihm sich bietenden Hinweise. Monokulare Hinweise vereinfachen die Entfernungseinschätzung und sind ein integraler Bestandteil der binokularen Wahrnehmung. So spielen zum Beispiel Stereopsis und Bewegungsparallaxe eng zusammen (Kaye et al. 1999). Zudem sind auch noch Akkommodation und Vergenz der Augen eng miteinander gekoppelt (Nguyen et al. 2008). Verringert sich der Informationsgehalt der Umgebung, so verschiebt sich die Einschätzung der Stimuli von einer Tiefenwahrnehmung zu einer reinen Sehwinkelbestimmung (Epstein et al. 1961; Gogel 1969, 1998; Koh und Charman 1999), genau wie es die Ergebnisse dieser Arbeit für den Goldfisch belegen.

In der Abteilung der Neurobiologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz, in der auch diese Arbeit erstellt wurde, wurden Versuche zur Entfernungsunterscheidung am Menschen durchgeführt. Diese Versuche konnten ebenfalls zeigen, dass der Betrachter schwarze Kreisscheiben in verschiedenen Entfernungen, bei fehlenden Tiefeninformationen nur noch anhand ihrer Größe abschätzte. Die Versuche zeigten auch, dass es große individuelle Unterschiede zwischen den teilnehmenden Individuen gibt, und es durch längeres Üben zu großen Verbesserungen in der Unterscheidungsleistung

kommt. Dies fand auch Epstein et al. (1961), als er feststellte, dass die Unterschiede zwischen den Individuen zu groß seien, um eine allgemein gültige Theorie der Entfernungs- und Größenwahrnehmung zu formulieren. Auch in neueren Arbeiten wird diese Aussage wiederholt (Gogel 1998; Brenner und van Damme 1999; Koh und Charman 1999). Diese Unterschiede und Fehler in der Entfernungswahrnehmung treten immer unter restriktiven Laborbedingungen auf, bei denen dem Betrachter entweder keine, sehr wenige oder nur widersprüchliche visuelle Informationen zur Verfügung stehen. Wenn sich die Informationen dieser einzelnen Module widersprechen, so hat das System anscheinend keine feststehende Lösung anzubieten. Dies ist im Alltag allerdings auch nicht nötig, da sich in der normalen hinweisreichen Umwelt die Informationen nur selten widersprechen. Wird der Mensch im virtuellen Raum mit nicht zusammenpassenden oder in der natürlichen Umwelt unwahrscheinlichen Tiefeninformationen konfrontiert, so verändert er sogar interne Informationen (z. Bsp. die Länge der zurückgelegten Strecke) dahingehend, dass er seine Umwelt als stabil interpretieren kann („fictional stable world“; Glennester et al. 2006). Brenner und van Damme (1999) kommen daher zu dem Schluss, dass das menschliche visuelle System die Information zur Entfernungswahrnehmung zuerst modular aufnimmt und verarbeitet, um diese getrennten Informationen dann in höheren Hirnzentren wieder zusammen zu führen. Für eine solche modulare Verarbeitungsweise sprechen auch Versuche an Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) von Schiller et al. (2007) und Ponce et al. (2008). Die unterschiedlichen Informationen, wie Größe, Form, Position, Bewegung und Farbe werden auf unterschiedlichen Kanälen, sogenannten Pathways, von der Retina in den Cortex geleitet. Bei der Integration dieser Informationen zu einer Repräsentation der visuellen Umwelt spielen dann im Cortex noch weitere, indirekte Wege und Rückkopplungen eine wichtige Rolle.

Es finden sich auch im visuellen System des Goldfisches parallele Verarbeitungswege. Doch finden diese Verarbeitungsprozesse in Bezug auf Farbe, Bewegung und zeitliche Auflösung beim Goldfisch zum Teil schon in der Retina statt (Neumeyer et al. 1991, Mora-Ferrer und Neumeyer 2009). Portavella et al. (2002) hat ein Erinnerungssystem für räumlich zeitliche Informa-

tionen im dorsolateralen Telencephalon gefunden, welches Hinweise auf Homologien zum Hippocampus des Menschen liefert.

Betrachtet man die Leistung der Goldfische bei der Entfernungsunterscheidung im Vergleich zu anderen Tieren, so finden sich Gemeinsamkeiten mit unterschiedlichsten anderen Wirbeltiergruppen. Die Entfernungsunterscheidung von Tauben (*Columba livia*) verschlechtert sich ebenfalls, je größer die absolute Entfernung der Stimuli ist (Martinoya et al. 1988). Bestanden die Stimuli aus Zufallspunktmustern, so konnten die Tauben die Aufgabe aber nur mit binokularer Sicht lernen (McFadden 1987), obwohl sie nur ein ähnlich großes binokulares Sichtfeld haben wie der Goldfisch.

Wie beim Menschen (Schiller und Carvey 2006) scheint auch bei anderen Säugern und manchen Insekten die Bewegungsparallaxe eine wichtige Rolle zu spielen. So benutzen die mongolische Wüstenrennmaus (*Meriones unguiculatus*; Ellard et al. 1984), die Heuschrecke (*Schistocera americana*; Sobel 1990) und die Taufliege (*Drosophila melanogaster*; Pick und Strauss 2005) die Bewegungsparallaxe zur Entfernungseinschätzung. Dabei bewegen sie entweder aktiv ihren Kopf oder Körper (Wüstenrennmaus, Heuschrecke) oder sie nutzen die laterale Bewegung, die beim Laufen entsteht (Taufliege).

Die Größenkonstanz ist biologisch zur guten optischen Orientierung notwendig. Die Größe des Retinabildes muss mit Entfernungsinformationen verrechnet werden, um eine Vorstellung davon zu erzeugen, wie groß das betrachtete Objekt wirklich ist, ob es sich um eine potentielle Beute oder eine Feind handelt. Diese Fähigkeit die Größe eines Objektes als gleich zu bewerten, unabhängig davon, wie groß das Retinabild des Objektes in Abhängigkeit von der Entfernung ist, bezeichnet man als Größenkonstanz (von Holst 1955a; Bishop 1994; Palmer 1999; Kenyon et al. 2008). Beim Menschen spielen bei dieser Leistung Akkommodation, Stereopsis und Vergenz die wichtigste Rolle, dabei sind Akkommodation und Vergenz eng gekoppelt und werden additiv verrechnet (von Holst 1955a & b; Nguyen et al. 2008).

In der vorliegenden Arbeit konnte die Größenkonstanzleistung bei Goldfischen aber nicht gezeigt werden. Dass Goldfische per se keine Größenkonstanz leisten können, kann aber aufgrund der Ergebnisse von Herter (1953) und Douglas et al. (1988) ausgeschlossen werden. Zudem konnte sie schon bei vielen weiteren Tierarten aus den unterschiedlichsten Klassen nachgewiesen werden. So gelang Meesters (1940) der Nachweis bei Stichlingen (*Gasterosteus aculeatus*). Schützenfische (*Toxotes jaculatrix*) zeigen sogar Größenkonstanz durch den Medienübergang von Wasser zur Luft, der mit großen optischen Verzerrungen durch die Lichtbrechung verbunden ist (Schuster et al. 2004). Kröten können Größenkonstanz erst ab einer gewissen Zeit nach der Metamorphose leisten, vor diesem Zeitpunkt werden Objekte nur nach ihrer Retinabildgröße eingeschätzt (*Alytes obstetricans*; Ewert und Burghagen 1979). Welche Entfernungsinformationen diese Tiere nutzen, ist aber noch nicht bekannt.

Die Ergebnisse der oben genannten Untersuchungen bei den verschiedensten Tiergruppen lassen vermuten, dass Goldfische die Bewegungsparallaxe zur visuellen Tiefenwahrnehmung unter natürlichen Bedingungen ebenfalls nutzen können. Dass dies im Versuch zur Größenkonstanz nicht der Fall war, ist auf den homogen weißen Hintergrund zurück zu führen, vor dem die Kreisscheiben präsentiert wurden. Erkennbare Strukturen im Hintergrund wurden bei der Konzeption des Aufbaus bewusst vermieden, um die nutzbaren Entfernungsinformationen für die Goldfische stark einzuschränken. Die reine Parallaxenbewegung der Kreisscheiben, die während des Anschwimmens der Goldfische an die Futterplatte entsteht, konnte natürlich nicht ausgeschlossen werden. Sie ist aber, ebenso wie das Looming, für die Goldfische nicht nutzbar gewesen. Als weitere Information für die visuelle Tiefenwahrnehmung kommt unter den gewählten Bedingungen im Versuch nur noch die Akkommodation in Frage.

4.6.2 Größenunterscheidung

Der Mensch hat meist keinen Zugang zu der reinen Information der retinalen Bildgröße, die noch unabhängig von Tiefeninformationen ist (Epstein et al. 1961; McKee und Welch 1992; Champion und Warren 2008). Lange Zeit

wurde angenommen, dass die Größeninformationen aus der Retina streng retinotop bis in den visuellen Cortex V1 übertragen werden. Es konnte aber gezeigt werden, dass sich das erregte Areal in V1 ändert, wenn eines von zwei gleichgroßen Objekten als größer wahrgenommen wird. Durch eine sehr frühe Verschaltung von Retinabild und Entfernungsinformation wird also im V1 schon die empfundene Größe abgebildet und nicht der retinale Winkel, den das Abbild überstreicht (Murray et al. 2006). Bei weiteren Versuchen in der Abteilung für Neurobiologie zeigte sich, dass die Probanden, wenn sie mit einem ähnlichen Aufbau wie die Goldfische zur Entfernungstrennung konfrontiert waren, die Stimuli erst dann nach ihrer Größe unterschieden, wenn die Akkommodation durch eine vorgesetzte Linse ausgeschaltet war. Die Unterscheidungsleistungen in diesen Messungen und einer weiteren Messung unter monokularen Bedingungen waren sogar besser als die bei normaler binokularer Sicht. Die Leistungen der einzelnen Versuchspersonen variierten jedoch sehr stark. Längere Übung konnte das Ergebnis verbessern. Kognitive Prozesse scheinen also die Größen- und Entfernungswahrnehmung des Menschen stark zu beeinflussen (Gogel 1998). Wie schon in der Einleitung erwähnt, ist die visuelle Größeneinschätzung sehr relativ und anfällig für Täuschungen. Diese visuellen Täuschungen beruhen auf einem gradlinigen Vergleichsmechanismus, der die gesamten Umweltinformationen mit einbezieht. Im menschlichen Gehirn müssen für eine zielgerichtete Handlung die Wahrnehmung der richtigen Retinabildgröße mit der richtigen Entfernung zusammengeführt werden. Diese Zusammenführung geschieht im primären visuellen Cortex auf zwei unterschiedlichen Wegen, je nachdem, ob die Informationen für die visuelle Wahrnehmung oder die Steuerung von Handlung benötigt werden. Diese Komplexität in der Verarbeitung führt dazu, dass visuelle Wahrnehmungstäuschungen nicht immer direkten Einfluss auf die Korrektheit von Bewegungsabläufen haben müssen (Aglioti et al. 1995).

Im Vergleich zum Menschen kann der Goldfisch Objekte einfach aufgrund ihrer Retinabildgröße unterscheiden, was zu der Frage führt, in welchem Verarbeitungsbereich des visuellen Systems die Informationen der Retinabildgröße mit denen des Umfeldes und der internen Entfernungsbestimmung zusammen geführt werden. Manches scheint auf einen größeren Einfluss der

Retina in der visuellen Verarbeitung hinzudeuten, wie sie schon bei der Entfernungsunterscheidung angesprochen wurde (Mora-Ferrer und Neumeyer 2009).

4.6.3 Akkommodation und Photoretinoskopie

Die akkommodative Antwort auf ein Objekt ist abhängig von den räumlichen Frequenzen des Objektes (Charman und Tucker 1978). Werden Objekte unscharf, fallen damit einige höhere räumliche Frequenzen unter die Wahrnehmungsschwelle und es resultieren größere Veränderungen in der Akkommodation. Je stärker die höheren räumlichen Frequenzen vorhanden sind, desto genauer reagiert die Akkommodation. Nach Mather (1997) kann auch das Phänomen der Unschärfe an sich Entfernungshinweise liefern. Bilddetails von Objekten, die sich außerhalb des Fokusbereiches befinden, werden in Abhängigkeit von ihrer Entfernung zum Fokuspunkt unscharf auf der Retina abgebildet. Ein Vergleich der Verschwommenheit gibt Hinweise zur Einordnung der Objekte in Bezug auf die Fokusedfernung. Für den Menschen ist diese Information der Unschärfe erst für Objekte in größeren Entfernungen und großer Entfernung zum Fokuspunkt wirksam. Zusätzlich spielt die Unschärfe der Abbildung auf der Retina eng zusammen mit der Steuerung, der Akkommodation und der Stereopsis (Wilcox et al. 2000; Watt et al. 2005).

Für den Goldfisch scheint die Information der Unschärfe in diesem Ausmaß nicht verfügbar zu sein, da sich die Schärfentiefe, wie schon erwähnt, anscheinend über einen größeren Entfernungsbereich erstreckt. Zudem besitzt der Goldfisch im Gegensatz zum Menschen eine hohe Unschärfetoleranz, was sich in den Versuchen mit den unscharfen Stimuluskonturen zeigte.

Die Photoretinoskopie bietet die Möglichkeit den refraktiven Zustand der Augen eines nichtkooperierenden Subjektes zu messen (Schaeffel et al. 1987). Die Augen der freien, nicht fixierten Tiere zu beobachten, ist von besonderer Wichtigkeit. Eine zu starke Einschränkung von Versuchstieren kann die Messergebnisse stark verfälschen, da die Tiere dabei in Schreck-

starre verfallen können (Hueter et al. 2001). Akkommodation bei lebenden Fischen wurde erstmals von Sivak und Howland (1973) am räuberischen Felsenbarsch (*Ambloplites rupestris*) festgestellt. Wurden dem Felsenbarsch Beutefische präsentiert, so bewegte sich die Linse schnell von caudal nach rostral. Andison und Sivak zeigten ähnliches bei einer Buntbarschart (*Astronotus ocellatus*; 1996). Auch marine Fischarten zeigen solche Linsenbewegungen (Sivak 1975). Der Sandgräber (*Limnichthytes fasciatus*) hat als schneller Jäger seine Akkommodationsfähigkeit so gesteigert, dass er mit einem Chamäleon verglichen werden kann (Land 1999, Pettigrew et al. 2000). Beim Chamäleon konnten Harkness (1977) und Ott et al. (1998) zeigen, dass es die Akkommodation als Entfernungsinformation für seine präzisen Beuteschläge heran zieht. Mit der Infrarot-Photoretinoskopie konnten Akkommodationsbewegungen bei weiteren Reptilienarten, wie der texanischen Krötenechse (*Phrynosoma cornutum*, Ott et al. 2004) und der Zacken-Erdschildkröte (*Geoemyda spengleri*, Henze et al. 2004) dokumentiert werden. Auch bei Amphibien (*Bufo americanus*, Mathis et al. 1988; *Rana pipiens*, Douglas et al. 1986) konnte Akkommodation und ihre Nutzung zum Beutefang nachgewiesen werden.

Es wurde lange Zeit angenommen, dass die Akkommodationsbewegung der Linse bei Fischen immer von caudal nach rostral erfolgt (Tamura 1957). Ebenso bestand die Meinung, dass der Goldfisch nicht akkommodieren könne und müsse, da die Fokustiefe seiner Linse dies unnötig mache (Kimura und Tamura 1966; Hester 1968; Charman und Tucker 1973). Aber durch elektrische Stimulation am herauspräparierten Goldfischauge konnte eine Linsenbewegung hervorgerufen werden. Diese Bewegung erfolgte jedoch, anders als bei den meisten Knochenfischen, entlang der Pupillenachse von außen nach innen (Somiya und Tamura 1973; Sivak 1979). So ist das Goldfischauge physiologisch wohl in der Lage die Linse zu bewegen, doch gibt dies keinen Aufschluss darüber, ob der Goldfisch diese Fähigkeit auch tatsächlich anwendet. Der Nachweis der Akkommodation am lebenden Goldfisch ist bis heute, wie auch in dieser Arbeit schon beschrieben, noch nicht gelungen. Weitere Untersuchungen an freischwimmenden Goldfischen sind also nötig, um eine definitive Aussage darüber zu machen, ob der Goldfisch

akkommodiert oder nicht, und auf welche Entfernung der Fokus in Ruhe eingestellt ist.

4.7 Methodenkritik und Ausblick

Die in dieser Arbeit gewählte Herangehensweise an die Entfernungswahrnehmung der Goldfische hat sich als richtig und effektiv erwiesen. Die Dressurmethode nach Neumeyer (1984) lieferte auch hier genaue und einfach reproduzierbare Ergebnisse in Bezug auf das Antwortverhalten der Fische. Der Vergleich mit den Versuchsmethoden von Herter (1953) und Douglas et al. (1988) im Versuch zur Größenkonstanz zeigte, dass der eingesetzte Aufbau die visuellen Entfernungsinformationen für den Goldfisch erfolgreich einschränken konnte. Dies sogar in dem Maße, dass die Fische nicht mehr in der Lage waren, Größenkonstanz zu leisten. Eine Präsentation der Stimuli außerhalb des Aquariums oder Versuchsbeckens bietet also die Möglichkeit der exakten Stimuluskontrolle und genauen Einschränkung der für den Fisch verfügbaren Informationsquellen. Äußere Einflüsse, wie der Luftdruck, sind allerdings nicht auszuschließen. Wichtig ist vor allem den Motivations- und Sättigungsgrad der Tiere genau zu beobachten, um die Messungen nicht zu verfälschen. In neuen Versuchen am selben Aufbau sollte weiterhin erforscht werden, wie die Stimuli verändert werden müssen, um den Goldfischen ausreichende Entfernungsinformationen zu bieten, und ob eine Veränderung der Dressuraufgabe - gleiche Entfernung aber unterschiedliche Größe - eine Veränderung in der relativen Wahlhäufigkeit bringt.

Zur Bewegungsparallaxe wird schon ein Versuch mit einem Zufallspunktmuster als Hintergrund für die Stimuli durchgeführt. Die zusätzliche Information über die Bewegung der Stimuli aus der Verdeckung des Hintergrundes sollte den Goldfischen die Nutzung der Bewegungsparallaxe und damit die Größenkonstanz ermöglichen. Außerdem könnten Videoaufnahmen während der Versuche eventuell vorhandene laterale Schwimmbewegungen der Goldfische während der Annäherung an die Futterplatte zeigen, und Auskunft darüber geben, ob sie einen Stimulus mit einem oder

beiden Auge betrachten. Des Weiteren sollte der Einfluss der chromatischen Aberration auf das Entfernungsunterscheidungsvermögen untersucht werden, in dem der gesamte Versuchsaufbau mit Licht unterschiedlicher Wellenlängen beleuchtet wird. Vielleicht finden sich auch hier, wie beim Ganzfeld- und Objektbewegungssehen Hinweise auf die Steuerung durch einzelne Zapfentypen (Schaerer und Neumeyer 1996; Gehres und Neumeyer 2007).

Die Verarbeitungswege und ihre eventuellen Homologien zum Menschen können entweder in Versuchen mit pharmakologisch behandelten Fischen oder dem Einsatz von genetischen Mutanten untersucht werden.

4.8 Schlussfolgerung

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit fügen sich zu einem ersten Einblick in die Wahrnehmung räumlicher Tiefe beim Goldfisch zusammen: Die Goldfische können zwei unterschiedlich weit entfernte Objekte unterscheiden. Besitzen die Stimuli jedoch die gleiche Retinabildgröße, so können die Goldfische dies nicht mehr. Dies führte zu der Annahme, dass die Goldfische ihre Unterscheidungsleistung nur aufgrund von Größenunterscheidung erzielten, was auch durch den Vergleich mit Ergebnissen aus dem Zusatzversuch zur Größenunterscheidung gezeigt werden konnte. Beide Ergebnisse beruhen wohl auf der gleichen visuellen Verarbeitungsleistung. Die räumliche Auflösung bleibt bis zu einem Abstand von 20 cm auf gleichem Niveau. Dass die gleichbleibende Auflösung wahrscheinlich nicht durch Akkommodation erreicht wird, konnten die Aufnahmen der Photoretinoskopie zeigen. Die Leistungen der Goldfische sind somit auf die immense Tiefenschärfe der Linse zurückzuführen. Zudem haben die Goldfische im Vergleich zum Menschen ein räumliches Auflösungsvermögen, welches wohl zu einer höheren Fehler-toleranz in Bezug auf die Abbildungsschärfe eines Objektes führt. Eine aufgezwungene Unschärfe führt zu keiner allgemeinen Verschlechterung in der Unterscheidungsleistung. Die Schwierigkeiten, Goldfische auf entfernte Stimuli zu dressieren, liegen also darin begründet, dass durch die tolerierte

Unschärfe in der Abbildung die geringen Unterschiede in der Retinabildgröße nicht mehr wahrgenommen werden können. Der Goldfisch hat in den durchgeführten Versuchen eine einfache Lösung für das Transformationsproblem der zweidimensionalen Retinabilder in eine dreidimensionale Umweltrepräsentation gefunden. Fehlen ihm die meisten Entfernungsinformationen, so bewertet er Objekte nur noch aufgrund ihrer abgebildeten Größe auf der Retina und scheint keine Akkommodation zur Entfernungsbestimmung einzusetzen. Welche Informationen nötig sind, um den Goldfisch wieder eine Tiefenwahrnehmung durch die Bewegungsparallaxe zu ermöglichen, muss nun in weiteren Experimenten untersucht werden.

Zusammenfassung

Die Frage, wie es zur visuellen Wahrnehmung räumlicher Tiefe kommt, wenn das Retinabild nur zweidimensional ist, gehört zu den grundlegenden Problemen der Hirnforschung. Für Tiere, die sich aktiv in ihrer Umgebung bewegen, herrscht ein großer Selektionsdruck Entfernungen und Größen richtig einzuschätzen. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, herauszufinden, ob und wie gut Goldfische Objekte allein aufgrund des Abstandes unterscheiden können und woraus sie Information über den Abstand gewinnen. Hierzu wurde ein Versuchsaufbau mit homogen weißem Hintergrund entworfen, in dem die Akkommodation als Entfernungsinformationen verwendet werden kann, weniger jedoch die Bewegungsparallaxe. Die Goldfische lernten durch operante Konditionierung einen Stimulus (schwarze Kreisscheibe) in einem bestimmten Abstand zu wählen, während ein anderer, gleichgroßer Stimulus so entfernt wie möglich präsentiert wurde. Der Abstand zwischen den Stimuli wurde dann verringert, bis die Goldfische keine sichere Wahl für den Dressurstimulus mehr treffen konnten. Die Unterscheidungsleistung der Goldfische wurde mit zunehmendem Abstand des Dressurstimulus immer geringer. Eine Wiederholung der Versuche mit unscharfen Stimuluskonturen brachte keine Verschlechterung in der Unterscheidung, was Akkommodation wenig wahrscheinlich macht. Um die Größenkonstanz beim Goldfisch zu testen, wurden die Durchmesser der unterschiedlich entfernten Stimuli so angepasst, dass sie für den Goldfisch die gleiche Retinabildgröße hatten. Unter diesen Bedingungen waren die Goldfische nicht in der Lage verschieden entfernte Stimuli zu unterscheiden und somit Größenkonstanz zu leisten. Es fand demnach keine echte Entfernungsbestimmung oder Tiefenwahrnehmung statt. Die Unterscheidung der verschieden entfernten Stimuli erfolgte allein durch deren Abbildungsgröße auf der Retina. Dass die Goldfische bei diesem Experiment nicht akkommodieren, wurde durch Infrarot-Photoretinoskopie gezeigt. Somit lässt sich Akkommodation für die Entfernungsbestimmung in diesen Versuchen ausschließen. Für diese Leistung und die Größenkonstanz ist vermutlich die Bewegungsparallaxe entscheidend.

Abstract

The question, how the visual perception of spatial depth is possible with a two dimensional retinal image, is one of the fundamental problems in brain research. There is a high selection pressure for active moving animals to judge distances and sizes correctly. The purpose of this thesis was to find out how good goldfish are in discriminating objects only by distance and which information they may use. A setup with a homogenous white surrounding was designed to limit visual depth cues mainly to accommodation and less to motion parallax. Goldfish were trained by operant conditioning to choose one stimulus in a defined distance, while another equally sized stimulus was presented as far as possible from the first one. The distance between the stimuli was decreased until the goldfish could no longer tell them apart. The discrimination ability of the goldfish of two similar sized stimuli in different distances decreases with increasing distance of the stimuli. Blurred stimuli outlines did not impair the general discrimination ability. To test size constancy in goldfish, the diameters of the stimuli in different distances were changed, so that they both obtain the same retinal image size for the goldfish. Under the given circumstances the goldfish were not able to choose the training stimulus and thereby show size constancy. So there was no real distance measurement or depth perception. The only source of the discrimination of the different distances was the comparison of the retinal image sizes. This shows that the goldfish do not use accommodation as a distance cue. The lack of accommodation was verified by infra-red photoretinography. Therefore accommodation can be excluded as a distance cue for the goldfish in these experiments. Motion parallax is probably the essential cue for distance measurement and size constancy in goldfish.

Literaturverzeichnis

- Aglioti S, DeSouza JFX, Goodale MA (1995) Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand. *Current Biology* 5:679-685
- Andison ME, Sivak JG (1996) The naturally occurring accommodative response of the oscar, *Astronotus ocellatus*, to visual stimuli. *Vision Res* 36:3021-3027
- Balon EK (2004) About the oldest domesticates among fishes. *J Fish Biol* 65:1-27
- Beer T (1894) Die Accommodation des Fischeauges. *Pflügers Archiv f Physiologie* 58:523-650
- Bilotta J, Powers MK (1991) Spatial contrast sensitivity of goldfish: Mean luminance, temporal frequency and a new psychophysical technique. *Vision Res* 31:577-585
- Bishop PO (1994) Size constancy, depth constancy and vertical disparities: a further quantitative interpretation. *Biol Cybern* 71:37-47
- Bradshaw MF, Rogers BJ (1996) The interaction of binocular disparity and motion parallax in the computation of depth. *Vision Res* 36:3457-3468
- Brenner E, van Damme WJM (1999) Perceived distance, shape and size. *Vision Res* 39:975-986
- Burd HJ, Judge SJ, Flavell MJ (1999) Mechanics of accommodation of the human eye. *Vision Res* 39:1591-1595
- Campenhause C von (1993) Die Sinne des Menschen. Einführung in die Psychophysik der Wahrnehmung. Georg Thieme Verlag, Stuttgart
- Champion RA, Warren PA (2008) Rapid size scaling in visual search. *Vision Res* 48:1820-1830
- Charman WN, Tucker J (1973) The optical system of the goldfish eye. *Vision Res* 13:1-8

- Charman WN, Tucker J (1978) Accommodation as a function of object form. *Am J Optom Physiol Opt* 55:84-92
- Collett (1996) Vision: simple stereopsis. *Curr Biol* 6:1392-1395
- Collett TS (1977) Stereopsis in toads. *Nature* 267:349-351
- Collett TS, Harkness LIK (1982) Depth vision in animals. In: Ingle DJ, et al (eds) *Advances in the analysis of visual behaviour*. The MIT Press, Cambridge, England, pp 111–176
- Dörr S, Neumeyer C (1997) Simultaneous color contrast in goldfish - a quantitative study. *Vision Res* 37:1581-1593
- Dörr S, Neumeyer C (2000) Color constancy in goldfish: the limits. *J Comp Physiol [A]* 186:885-896
- Douglas RH, Collett TS, Wagner H-J (1986) Accommodation in anuran Amphibia and its role in depth vision. *J Comp Physiol [A]* 158: 133-143
- Douglas RH, Eva J, Guttridge N (1988) Size constancy in goldfish (*Carassius auratus*). *Behav Brain Res* 30:37-42
- Douglas RH, Hawryshyn CW (1990) Behavioural studies of fish vision: an analysis of visual capabilities. In: Douglas RH, Djamgoz MBA (eds) *The visual system of fish*. Chapman and Hall, London, pp 373-418
- Duke-Elder S (1958) *The eye in evolution. System of ophthalmology*. Henry Kimpton, London
- Ellard CG, Goodale MA, Timney B (1984) Distance estimation in the mongolian gerbil: The role of dynamic depth cues. *Behav Brain Res* 14:29-39
- Epstein W, Park J, Casey A (1961) The current status of the size-distance hypothesis. *Psych Bull* 58:491-514
- Ewert J, Burghagen H (1979) Ontogenetic aspects on visual "size-constancy" phenomena in the midwife toad (*Alytes obstetricans*). *Brain Behav Evol* 16:99-112
- Fernald RD (1988) Aquatic adaptations in fish eyes. In: Atema J et al (eds) *Sensory biology of aquatic animals*. Springer Verlag, New York, pp 435-466

- Fernald RD (1990a) The optical system of fishes. In: Douglas RH, Djamgoz MBA (eds) The visual system of fish. Chapman and Hall, London, pp 45-61
- Fernald RD (1990b) Teleost vision: seeing while growing. J Exp Zool A 256:167-180
- Fisher SK, Ciufreda KJ (1988) Accommodation and apparent distance. Perception 17:609-621
- Fratzer C, Dörr S, Neumeyer C (1994) Wavelength discrimination of the goldfish in the ultraviolet spectral range. Vision Res 34: 1515-1520
- Gehres M, Neumeyer C (2007) Small field motion detection in goldfish is red-green color blind and mediated by the M-cone type. Visual Neuroscience 24:399-407
- Glennester A, Tcheang L, Gilson S et al (2006) Humans ignore motion and stereo cues in favor of a fictional stable world. Current Biology 16:428-432
- Gogel WC (1969) The sensing of retinal size. Vision Res 9:1079-1094
- Gogel WC (1998) An analysis of perception from changes in optical size. Perception & Psychophysics 60:805-820
- Gogel WC, Eby DW (1997) Measures of perceived linear size, sagittal motion, and visual angle from optical expansions and contractions. Perception & Psychophysics 59:783-806
- Harkness L (1977) Chameleons use accommodation cues to judge distance. Nature 267:346-349
- Helmholtz H (1867) Handbuch der Physiologischen Optik. Leopold Voss, Leipzig
- Henze MJ, Schaeffel F, Wagner HJ, Ott M (2004) Accommodation behaviour during prey capture in the Vietnamese leaf turtle (*Geoemyda spengleri*). J Comp Physiol [A] 190:139-146
- Herter K (1953) Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Akademie-Verlag, Berlin
- Hester FJ (1968) Visual contrast thresholds of the goldfish (*Carassius auratus*). Vision Res 8:1315-1335

- Hueter RE, Murphy CJ, Howland M et al (2001) Refractive state and accommodation in the eyes of free-swimming versus restrained juvenile lemon sharks (*Negaprion brevirostris*). *Vision Res* 41: 1885-1889
- Ichihara S, Kitagawa N, Akutsu H (2007) Contrast and depth perception: Effects of texture contrast and area contrast. *Perception* 36:686-695
- Julesz B (1971) Foundations of cyclopean perception. University of Chicago Press
- Kaye SB, Siddiqui A, Ward A et al (1999) Monocular and binocular depth discrimination thresholds. *Optom Vis Sci* 76:770-782
- Kenyon RV, Phenany M, Sandin D, Defanti T (2008) Accommodation and Size-Constancy of Virtual Objects. *Ann Biomed Eng* 36:342-348
- Kimura K, Tamura T (1966) On the direction of the lens movement in the visual accommodation of teleostean eyes. *Bull Jap Soc Sci Fish* 32:112-116
- Kitschmann M, Neumeyer C (2005) Generalization and categorization of spectral colors in goldfish I. Experiments with one training wavelength. *J Comp Physiol [A]* 191:1025-1036
- Koh LH, Charman WN (1999) Size constancy and angular size matching in size perception of near objects. *Optom Vis Sci* 76:241-246
- Krauss A, Neumeyer C (2003) Wavelength dependence of the optomotor response in zebrafish (*Danio rerio*). *Vision Res* 43:1273-1282
- Kröger RHH, Campbell MCW, Fernald RD, Wagner HJ (1999) Multifocal lenses compensate for chromatic defocus in vertebrate eyes. *J Comp Physiol [A]* 184:361-369
- Land MF (1999) Visual optics: the sandlance eye breaks all the rules. *Curr Biol* 9:R286-R288
- Martinoya C, LeHouezec J, Bloch S (1988) Depth resolution in the pigeon. *J Comp Physiol [A]* 163:33-42

- Mather G (1997) The use of image blur as a depth cue. *Perception* 26:1147-1158
- Mathis U, Schaeffel F, Howland HC (1988) Visual optics in toads (*Bufo americanus*). *J Comp Physiol [A]* 163:201-213
- Matthiessen L (1882) Über die Beziehungen, welche zwischen dem Brechungsindex des Kerncentrums der Krystalllinse und den Dimensionen des Auges bestehen. *Pflügers Arch ges Physiol* 27:510-523
- McCready D (1985) On size, distance, and visual angle perception. *Percept Psychophys* 37:323-334
- McFadden SA (1987) The binocular depth stereoacuity of the pigeon and its relation to the anatomical resolving power of the eye. *Vision Res* 27:1967-1980
- McKee SP, Welch L (1992) The precision of size constancy. *Vision Res* 32:1447-1460
- Meador RG (1936) Accommodation and its reflex pathways in the teleosts. *Yale J Biol Med* 8:511-522
- Meesters A (1940) Über die Organisation des Gesichtsfeldes der Fische. *Z Tierpsychol* 4:84-149
- Mora-Ferrer C, Gangluff V (2002) D2-dopamine receptor blockade modulates temporal resolution in goldfish. *Visual Neuroscience* 19:807-815
- Mora-Ferrer C, Neumeyer C (1996) Reduction of red-green discrimination by dopamine D1 receptor antagonists and retinal dopamine depletion. *Vision Res* 36:4035-4044
- Mora-Ferrer C, Neumeyer C (2009) Neuropharmacology of vision in goldfish: A review. *Vision Res* 49:960-969
- Moran G, Timney B, Sorensen L, Desrochers B (1983) Binocular depth perception in the meerkat (*Suricata suricatta*). *Vision Res* 23:965-969
- Munk O (1973) Early notions of dynamic accommodatory devices in teleosts. *Vidensk Meddr dansk naturh Foren* 136

- Murray SO, Boyaci H, Kersten D (2006) The representation of perceived angular size in human primary visual cortex. *Nature Neuroscience* 9:429-434
- Neumeyer C (1984) On spectral sensitivity in the goldfish: Evidence for neural interactions between different "cone mechanisms". *Vision Res* 24:1223-1231
- Neumeyer C (1985) An ultraviolet receptor as a fourth receptor type in goldfish color vision. *Naturwissenschaften* 72:162-163
- Neumeyer C (1986) Wavelength discrimination in the goldfish. *J Comp Physiol [A]* 158:203-213
- Neumeyer C (1992) Tetrachromatic color vision in goldfish: evidence from color mixture experiments. *J Comp Physiol [A]* 171:639-649
- Neumeyer C (2003) Wavelength dependence of visual acuity in goldfish. *J Comp Physiol [A]* 189:811-821
- Neumeyer C, Dörr S, Fritsch J, Kardelky C (2002) Colour constancy in goldfish and man: influence of surround size and lightness. *Perception* 31:171-187
- Neumeyer C, Wietsma JJ, Spekrijse H (1991) Separate processing of "color" and "brightness" in goldfish. *Vision Res* 31:537-549
- Nguyen D, Vedamurthy I, Schor C (2008) Cross-coupling between accommodation and convergence is optimized for a broad range of directions and distances of gaze. *Vision Res* 48:893-903
- Nieder A (2003) Interrelation of kinetic and stereoscopic depth: behavior and physiology in vertebrates. *Behav Process* 64:13-16
- Northmore DP, Dvorak CA (1979) Contrast sensitivity and acuity of the goldfish. *Vision Res* 19:255-261
- Northmore DP, Yager D (1979) Psychophysical methods for investigation of vision in fishes. In: Ali M (ed) *Vision in fishes*. Plenum Press, New York and London, pp 689-704
- O'Shea (1994) Contrast as a depth cue. *Vision Res* 34:1595-1604

- Ott M (2006) Visual accommodation in vertebrates: mechanisms, physiological response and stimuli. J Comp Physiol [A] 192:97-111
- Ott M, Ostheim J, Sherbrooke WC (2004) Prey snapping and visual distance estimation in Texas horned lizards, *Phrynosoma cornutum*. J Exp Biol 207:3067-3072
- Ott M, Schaeffel F, Krimse W (1998) Binocular vision and accommodation in prey catching chameleons. J Comp Physiol [A] 182
- Palmer SE (1999) Vision science - photons to phenomenology. The MIT Press, Cambridge, England
- Penzlin H, Stubbe M (1977) Untersuchung zur Sehschärfe des Goldfisches (*Carassius auratus*). Zool Jahrb Allg Zool 81:310- 326
- Pettigrew JD, Collin SP, Fritsches K (2000) Prey capture and accommodation in the sandlance, *Limnichthyes fasciatus* (Creediidae; Teleostei). J Comp Physiol [A] 186:247-260
- Pick S, Strauss R (2005) Goal-driven behavioral adaptations in gap-climbing *Drosophila*. Current Biology 15:1473-1478
- Ponce CR, Lomber SG, Born RT (2008) Integrating motion and depth via parallel pathways. Nature Neurosci 11:216-223
- Poralla J, Neumeyer C (2006) Generalization and categorization of spectral colors in goldfish. II Experiments with two and six training wavelengths. J Comp Physiol [A] 192:469-479
- Portavella M, Vargas JP, Torres B, Salas C (2002) The effects of telencephalic pallial lesions on spatial, temporal, and emotional in goldfish. Brain Res Bull 57:397-399
- Schaeffel F, Farkas L, Howland HC (1987) Infrared photoretinoscope. Appl Opt 26:1505-1509
- Schaerer S, Neumeyer C (1996) Motion detection in goldfish investigated with the optomotor response is "color blind". Vision Res 36:4025-4034
- Scheu K (2007) Versuche zum Form- und Größenunterscheidungsvermögen beim Goldfisch (*Carassius auratus*). Diplomarbeit. Johannes-Gutenberg Universität, Mainz

- Schiller PH, Carvey CE (2006) Demonstrations of spatiotemporal integration and what they tell us about the visual system. *Perception* 35:1521-1555
- Schiller PH, Slocum WM, Weiner VS (2007) How the parallel channels of the retina contribute to depth processing. *Eur J Neurosci* 26:1307-1321
- Schuster S, Rossel S, Schmidtman A et al (2004) Archer fish learn to compensate for complex optical distortions to determine the absolute size of their aerial prey. *Curr Biol* 14:1565-1568
- Schwassmann H (1979) Refractive state, accommodation, and resolving power of the fish eye. In: Ali M (ed) *Vision in fishes*. Plenum Press, New York and London, pp 279-288
- Sivak J (1979) Accommodation in aquatic vertebrates. In: Ali M (ed) *Vision in Fishes; New approaches in research*. Plenum Press, New York and London, pp 289-297
- Sivak J, Howland HC (1973) Accommodation in the northern rock bass (*Ambloplites rupestris rupestris*) in response to natural stimuli. *Vision Res* 13:2059-2064
- Sivak JG (1975) Accommodative lens movements in fishes: movement along the pupil axis vs. movement along the pupil plane. *Vision Res* 15:825-828
- Sobel EC (1990) Depth perception by motion parallax and paradoxical parallax in the locust. *Naturwissenschaften* 77:241-243
- Somiya H (1987) Dynamic mechanism of visual accommodation in teleosts: structure of the lens muscle and its nerve control. *Proc R Soc Lond B Bio* 230:77-91
- Somiya H, Tamura T (1973) Studies on the visual accommodation in fishes. *Japan J Ichthyol* 20:193-206
- Spekreijse H, Wietsma JJ, Neumeyer C (1991) Induced color blindness in goldfish: A behavioral and elektrophysical study. *Vision Res* 31:551-562
- Tamura T (1957) A study of visual perception in fish, especially on resolving power and accommodation. *Bull Jap Soc Sci Fish* 22:536-557

- Uka T, DeAngelis GC (2002) Binocular vision: An orientation to disparity coding. *Curr Biol* 12:R764-R766
- Volz H, Zanker JM (1996) Hyperacuity for spatial localization of contrast-modulated patterns. *Vision Res* 36:1329-1339
- von Holst E (1957) Aktive Leistungen der menschlichen Gesichtswahrnehmung. *Verhaltensphysiologie bei Tieren und Menschen* Gesammelte Abhandlungen. Piper, München (1970), p 177
- von Holst E (1955a) Die Beteiligung von Konvergenz und Akkommodation an der wahrgenommenen Größenkonstanz. *Naturwissenschaften* 42:444-445
- von Holst E (1955b) Ist der Einfluß der Akkommodation auf die gesehene Dinggröße ein "reflektorischer" Vorgang? *Naturwissenschaften* 42:445-446
- Walk R (1965) The study of visual depth and distance perception in animals. In: Lehrman DS, et al (eds) *Advances in the study of behavior*. Academic Press, New York, pp 99-150
- Wallace WC (1834) Discovery of a muscle in the eye of fishes. *Am J Sci* 26:394
- Walls GL (1942) *The vertebrate eye and its adaptive radiation*. Hafner Publishing Company, New York & London
- Watt SJ, Akeley K, Ernst MO, Banks MS (2005) Focus cues affect perceived depth. *J Vision* 5:834-862
- Wilcox LM, Elder JH, Hess RF (2000) The effects of blur and size on monocular and stereoscopic localization. *Vision Res* 40:3575-3584
- Wyzisk K (2005) Experimente zur Form- und Größenwahrnehmung beim Goldfisch (*Carassius auratus*) unter Verwendung von Scheinkonturen und Größentäuschungen. Dissertation. Johannes-Gutenberg Universität, Mainz

Anhang

A1

Steigungswerte				Bestimmtheitsmaße		
Dressur	Median	75%	25%	Median	75%	25%
5 cm	2,3044	1,3668	1,8842	0,8529	0,9178	0,922
7 cm	3,3523	2,0892	2,8552	0,998	0,9924	0,7967
10 cm	3,2	2,57	2,25	0,9581	0,863	0,8402
12,5 cm	4,3951	6,0187	3,5177	0,4144	0,6802	0,4655
17,5 cm	6,2717	5,4751	6,5834	0,7018	0,885	0,7067
25 cm	3,3192	2,7915	2,534	0,9968	0,379	0,6914
30 cm	2,7447	1,8999	3,2788	0,8633	0,9104	0,9964
40 cm	3,0085	3,137	2,8408	0,9376	0,6834	0,7838

Tabelle A-1: Ergebnisse der linearen Regressionen in Steigungen und den dazugehörigen Bestimmtheitsmaßen für die Versuche mit unscharfen Stimuluskonturen.

A2

Steigungswerte				Bestimmtheitsmaße		
Dressur	Median	75%	25%	Median	75%	25%
Größe 6,65 cm	3,8217	3,3732	4,9098	0,9534	0,9646	0,9937
Größe 4,82 cm	5,8319	5,8555	6,7588	0,9928	0,8937	0,9963
Größe 1,12 cm	5,5474	3,2174	5,9908	0,9257	0,8561	0,7281
Größe 0,82 cm	5,1642	4,3364	8,94	0,9109	0,7876	0,9302

Tabelle A-2: Ergebnisse der linearen Regressionen in Steigungen und den dazugehörigen Bestimmtheitsmaßen für die Versuche zur Größenunterscheidung.