„Elektrophysiologische Charakterisierung der Neurone im Tectum opticum des Goldfisches hinsichtlich Farbe und Bewegung“

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

vorgelegt von:

Morna Gruber
geb. am 12. Dezember 1976
in Groß-Gerau

Mainz, 2011

Tag der mündlichen Prüfung : 22.02.2011

Die Arbeit wurde gefördert durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Ne 215/13-1)

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung 1

1.1 Das Farbensehen 3

1.2 Das Bewegungssehen 6

1.3 Die Sehleistungen des Goldfisches 7

1.4 Die Retina 11

1.5 Überblick über den Aufbau des Goldfischgehirns mit Schwerpunkt auf dem Mesencephalon 15

1.6 Das Tectum opticum des Goldfisches 19

1.6.1 Die Schichten des Tectum opticum 19

1.6.2 Die tectalen Neurone 23

1.6.3 Retinotopie 24

1.6.4 Projektionsziele nicht-retinaler Afferenzen 26

1.7 Elektrophysiologische Untersuchungen des Tectum opticum 26

1.7.1 Räumliche Struktur von rezeptiven Feldern 26

1.7.2 Zeitliche Übertragungseigenschaften 27

1.7.3 Zuordnung von Physiologie und Morphologie 27

1.7.4 Richtungsselektivität und Bewegung 28

1.7.5 Chromatische Verarbeitung 29

1.8 Fragestellung der vorliegenden Arbeit 30

2. Material und Methode 31

2.1 Versuchstiere 31

2.2 Versuchsaufbau 31

2.3 Stimuli 33

2.3.1 Farbstimuli 33

2.3.2 Bewegungsstimuli 38

2.4 Präparation der Versuchstiere 39

2.5 Elektroden und Ableitorte 40

2.6 Histologie 43

2.7 Datenauswertung 44

2.7.1 Unterscheidung von Einzel- und Mehrzellableitungen 44

2.7.2 Unterscheidung von retinalen Afferenzen und tectalen Units 45

2.7.3 Bestimmung des qualitativen Antwortverhaltens 46

3. Ergebnisse **48**

3.1 Farbspezifische Units 53

3.1.1 Rotempfindliche Units 53

3.1.2 Blau- und Grünempfindliche Units 77

3.1.3 Weitere Gruppen 97

3.2 Bewegungsspezifische Units 108

3.3 Kartierung der Ableitorte 112

4. Diskussion **118**

4.1 Farbspezifische Units 118

4.1.1 Rotempfindliche Units 120

4.1.2 Blau- und Grünempfindliche Units 127

4.1.3 Gruppe im Gelbbereich 133

4.1.4 Breitbandig antwortende Units 133

4.1.5 Zusammenfassung farbempfindliche Units 134

4.1.6 Stimulusinsentive Units 141

4.2 Bewegungsspezifische Units 145

4.3 Gibt es spezifische Areale im Tectum opticum? 150

5. Zusammenfassung **154**

6. Abstract **155**

7. Literaturverzeichnis **156**

1. Einleitung

Bis zu den bahnbrechenden Verhaltensexperimenten, die von Karl von Frisch (1912, 1913) mit der Ellritze (*Phoxinus laevis*) durchgeführt wurden, herrschte die Meinung, dass Fische farbenblind seien. Erst mit den Ergebnissen aus von Frischs Versuchen wurde die Fähigkeit der Fische zum Farbensehen anerkannt. 1925 zeigte Wolff in weiteren Dressurversuchen, dass die Ellritze auch fähig ist, UV-Licht zu sehen. Diese Versuche waren der Beginn der Erforschung des visuellen Systems der Fische. Mittlerweile handelt es sich beim Goldfisch um einen Modellorganismus für das visuelle System, da man bei ihm sowohl die Eingangsseite - die Photorezeptoren der Retina - als auch die Ausgangsseite - die im Verhalten zu beobachtenden Sehleistungen - sehr gut untersuchen kann. In der Einleitung seines Reviews beschreibt Levine (2007), warum sich die Goldfischretina so vorzüglich als Untersuchungsobjekt eignet: Bei der Goldfischretina handelt es sich um eine typische Vertebratenretina, bezüglich der vorkommenden Zelltypen und der Schichtanordnung ist sie sogar der Säugerretina sehr ähnlich. Dies geht soweit, dass die drei Arten von Ganglienzellen der Goldfischretina vergleichbar sind mit den X-, Y- und W-Zellen, die bei der Katze gefunden wurden (Levine & Shefner, 1979). Auch prominente Strukturen der Säugerretina wie z.B. die interplexiformen Zellen (Dowling, 1979) und die Feinstruktur der inneren plexiformen Schicht (Famiglietti & Kolb, 1976) wurden zuerst im Goldfisch beschrieben. Ein wesentlicher Vorteil der Goldfischretina als Modellsystem liegt also zum einen in ihrer Ähnlichkeit zur Säugerretina und zum anderen aber darin, dass Fische Kaltblütler sind. Dies bedeutet, dass die Zellen der Retina größer sind als bei Säugern und deshalb elektrophysiologisch leichter zu untersuchen sind. Auch das Isolieren und Ableiten in vitro ist bei einer Kaltblüterretina leichter zu realisieren. Außerdem liegen die Ganglienzellen nicht so dicht gepackt, so dass es auch bei extrazellulären Ableitungen leichter ist, einzelne Zellen abzuleiten. So waren Fische die ersten Vertebraten, bei denen elektrophysiologisch von Zellen der isolierten Retina abgeleitet wurde (MacNichol & Svaetichin, 1958). Ein weiterer Aspekt, der die Untersuchung der Retina so interessant macht, ist, dass die Retina in der Embryogenese aus einer Ausstülpung des Diencephalons entsteht, dass sie also einen Teil des Zentralnervensystems darstellt. Deshalb können Untersuchungen an der Retina wiederum als Modell für Untersuchungen des Zentralnervensystems generell fungieren.

Aber auch die Ausgangsseite - also die Sehleistungen des Goldfisches - lassen sich aufgrund seiner guten Dressierbarkeit mit Hilfe von verhaltensphysiologischen Methoden sehr gut untersuchen (in Kapitel 1.3 ausführlich beschrieben). Teilweise wurden diese Verhaltensversuche auch mit neuropharmakologischen Methoden kombiniert, um Rückschlüsse auf die Verarbeitungsweise innerhalb der Retina ziehen zu können. Deshalb kann der Goldfisch nicht nur als Retinamodell, sondern als Modell für das visuelle System als Ganzes betrachtet werden.

Die Verarbeitung der visuellen Information auf der Ebene des Gehirns des Goldfisches ist allerdings noch nicht ausgiebig untersucht. Das visuelle Hauptintegrationszentrum des Goldfisches ist eine Struktur, die Tectum opticum genannt wird, und das „Dach“ des Mesencephalons bildet. Morphologisch ist diese Struktur sehr eingehend untersucht und beschrieben worden (Ramón y Cayal, 1899; Ariëns Kappers et al., 1936; Leghissa, 1955; Vanegas & Ebbesson, 1973; Meek & Schellart, 1978; Pinganaud & Claiambault, 1979; Meek, 1989). Die elektrophysiologischen Untersuchungen des Tectum opticums beschränkten sich aber zum einen auf die Beschreibung der Form und Größe von rezeptiven Feldern und zum anderen auf die elektrophysiologische Ableitung von Axonen der retinalen Ganglienzellen, die in den oberen Schichten des Tectums terminieren. In der vorliegenden Arbeit soll nun das Tectum opticum elektrophysiologisch untersucht werden. Es wird der Frage nachgegangen, wie „Farbe“ und „Bewegung“ im Gehirn des Goldfisches auf dem Niveau der Einzelzelle repräsentiert sind.

Im Folgenden werden zunächst in Unterkapitel 1.1 und 1.2 ein paar grundsätzliche Erläuterungen zum Farben- und Bewegungssehen gegeben. In Unterkapitel 1.3 werden die aus verhaltensphysiologischen Experimenten bekannten Sehleistungen des Goldfisches beschrieben und unter 1.4 wird auf den Aufbau der Retina und deren Verarbeitungsleistungen eingegangen. Unterkapitel 1.5 gibt einen Überblick über den Aufbau des Goldfischgehirns mit Schwerpunkt auf dem Mesencephalon, da das Tectum opticum eine Struktur desselben ist. Daran anschließend wird unter 1.6 das Tectum opticum selbst näher beschrieben. Dabei wird auf seinen morphologischen Aufbau, die tectalen Afferenzen und Efferenzen und auf seine retinotope Anordnung eingegangen. Unterkapitel 1.7 beschäftigt sich mit den schon bekannten elektrophysiologischen Erkenntnissen, die im Tectum opticum gewonnen wurden. Abschließend wird in Unterkapitel 1.8 das Vorhaben der vorliegenden Arbeit konkretisiert.

1.1 Das Farbensehen

Wie bereits Newton (1704) postulierte, kann man sagen, dass nichts da draußen in der Welt „farbig“ ist, denn bei „Farbe“ handelt es sich um eine Empfindungsgröße. Physikalisch gibt es auf der einen Seite elektromagnetische Strahlung unterschiedlicher Wellenlänge bzw. Lichtquanten unterschiedlicher Energie und auf der anderen Seite Objekte, die je nach ihrer Oberflächenbeschaffenheit und der spektralen Zusammensetzung des eingestrahlten Lichts wiederum Licht von bestimmter Wellenlängenzusammensetzung reflektieren. „Farbe“ hingegen ist eine Empfindung, die aufgrund von neuronaler Verarbeitung durch unser Gehirn konstruiert wird. Letztendlich kennen wir die Farbempfindungen anderer Lebewesen nicht. Was wir in Verhaltensexperimenten aber feststellen können, ist, ob ein Lebewesen die Fähigkeit hat, unterschiedliche Wellenlängen von Licht zu detektieren und zu diskriminieren.

Eine weitere Begriffsklärung, die gerade schon angeklungen ist, ist die Unterscheidung zwischen Spektralfarbe und Körperfarben. Bei „Spektralfarbe“ handelt es sich um monochromatisches Licht, also das Licht von nur einer Wellenlänge. Bei „Körperfarben“ handelt es sich um Oberflächeneigenschaften von Objekten (Körpern), die unter Beleuchtung in der Regel Licht mehrerer Wellenlängen (breitbandig) reflektierten. Die spektrale Zusammensetzung des remittierten Lichts hängt somit von den physikalischen Eigenschaften der Körperoberfläche (also ihren Absorptions- und Remissionseigenschaften) und von der Wellenlängenzusammensetzung des eingestrahlten Lichts ab.

Um Farben sehen zu können, benötigt man mindestens zwei Arten von Photorezeptortypen mit unterschiedlich lichtabsorbierenden Sehpigmenten in der Retina. Die Sehpigmente dieser Photorezeptoren müssen zwei Bedingungen erfüllen: Zum einen müssen sie in unterschiedlichen Spektralbereichen absorbieren und zum anderen müssen sich ihre Absorptionsspektren überschneiden. Das Absorptionsspektrum eines Photopigments gibt die Wahrscheinlichkeit an, mit der ein Photon von bestimmter Energie, also einer bestimmten Wellenlänge, absorbiert wird. Nur ein Typ von Photorezeptoren reicht nicht aus, um Wellenlängen voneinander unterscheiden zu können, da die Photorezeptoren dem „Prinzip der Univarianz“ (Rushton, 1972) unterliegen. Dieses Prinzip beschreibt die Tatsache, dass die Erregung eines Photorezeptors pro absorbiertem Photon stets gleich groß ist, unabhängig davon, welche

Energie (Wellenlänge) dieses Photon hatte. Die Information über die Wellenlänge geht also verloren. Dies ist auch der Grund, warum mehrere Photorezeptortypen mit unterschiedlichen Absorptionsmaxima, die sich überschneiden, nötig sind, um Wellenlängen diskriminieren zu können: Nachgeschaltete Neurone (bei Menschen geschieht dies erst im visuellen Cortex) verarbeiten das Verhältnis der Erregung der unterschiedlichen Zapfen und gewinnen daraus die Farbinformation. Wenn die verschiedenen Zapfentypen gleich stark erregt sind, wird ein neutrales Grau wahrgenommen.

Die Evolution des Farbensehens lässt sich molekular auf der Basis der Opsingene und durch vergleichende Verhaltensanalysen verfolgen:

1. Fische, Reptilien und Vögel sind in der Regel tetrachromatisch. Bei Vögeln und Reptilien tritt noch die Besonderheit der farbigen Öltröpfchen auf, die diese potentiell zu Multichromaten macht. Die Öltröpfchen, die in den meisten Zapfen eingelagert sind, wirken als eine Art Hochpassfilter und verschmälern die spektrale Empfindlichkeit der Zapfen. Beim Goldfisch handelt es sich um einen Tetrachromaten mit vier verschiedenen Zapfentypen, d.h. vier verschiedenen lichtabsorbierenden Sehpigmenten, die sich vom UV-Bereich bis zum langwelligen Rotbereich erstrecken. (Neumeyer, 1991)

2. Die meisten Säugetiere sind sekundäre Dichromaten, das bedeutet, sie besitzen nur zwei unterschiedliche lichtabsorbierende Sehpigmente in ihren Zapfen und haben deshalb nur ein eingeschränktes Farbensehen im Blau- und Grünbereich. „Sekundär“ bedeutet, dass sie ursprünglich Tri- oder Tetrachromaten waren, die betreffenden Gene aber verloren haben, da sie zwischenzeitlich nachtaktiv geworden waren und auf einem elaborierten Farbensehen deshalb kein Evolutionsdruck mehr lag. Altweltaffen (Arten aus Afrika und Asien – z.B. Paviane, Makaken, Meerkatzen und Menschenaffen) und der Mensch hingegen sind erneut zu Trichromaten geworden. Durch eine Genverdopplung des für langwelligen Lichts sensitiven Sehpigments auf dem X-Chromosom entstanden zwei Gene für ein M/L-Pigment. Durch anschließende Mutationen entstanden zwei leicht unterschiedliche Sehpigmente, eines mehr im mittelwelligen Licht absorbierend und eines mehr im langwelligen Licht absorbierend und es kam zur

Trichromasie. Die beiden Opsine unterscheiden sich nur in 4% bzw. in 15 ihrer 364 Aminosäuren (Nathans, 1986; 1999).

3. Auch unter den Insekten gibt es vielfältige Realisationen von Farbensehen. Unter den Insekten ist das Farbensehen der Honigbiene am besten untersucht, da diese sehr gut dressierbar ist. Karl von Frisch (1913) wies nach, dass Bienen Farben sehen können. Bienen sind Trichromaten, allerdings ist ihr Spektrum im Vergleich zum Menschen um 100 nm ins Kurzwellige hin verschoben, was bedeutet, dass die Bienen zwar nicht im Rotbereich, dafür aber im UV Licht detektieren können. Insekten sind meist Trichromaten. Es gibt aber auch Tetrachromaten, wie z.B. viele Schmetterlinge.

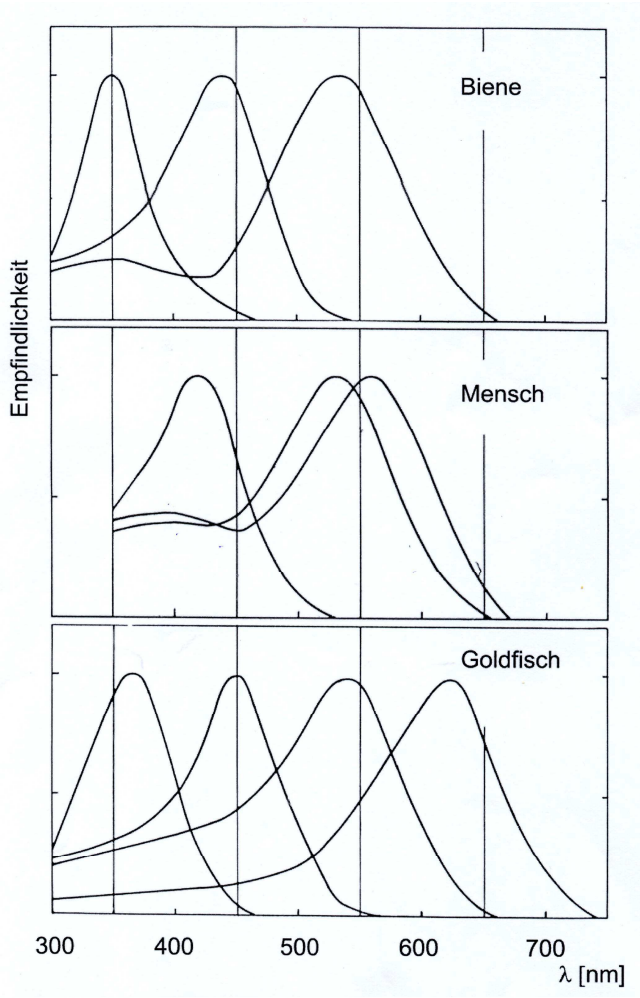


Abb. 1.1 Empfindlichkeitsspektren der Photorezeptoren von Biene, Mensch und Goldfisch. Die Empfindlichkeit ist als Funktion der Wellenlänge aufgetragen, so dass ablesbar ist, bei welchen Wellenlängen ein Sehpigment am ehesten ein Photon absorbiert. In den Bereichen, in denen sich die Absorptionsspektren verschiedener Sehpigmente überschneiden, ist Wellenlängenunterscheidung möglich. (Aus Neumeyer, 1988)

1.2 Das Bewegungssehen

Die visuelle Wahrnehmung von Bewegung wird als Bewegungssehen bezeichnet. Ein sich im Raum bewegendes Objekt löst auf der Retina in einer bestimmten zeitlichen Abfolge in benachbarten Photorezeptoren eine Erregung aus. Es lassen sich unterschiedliche Typen von Bewegungswahrnehmung unterscheiden, so zum Beispiel die Wahrnehmung von bewegten (kleinen) Objekten vor einem ruhenden Hintergrund oder die Wahrnehmung einer Großfeldbewegung. Für die Wahrnehmung dieser unterschiedlichen „Bewegungsarten" sind teils auch weitgehend unabhängige neuronale Strukturen in der Retina und/oder höheren Verarbeitungsregionen gegeben. So erfolgt die initiale retinale Kodierung von Grossfeldbewegung über sogenannte „ON-direction selective ganglion cells" und die von Objektbewegung über „ON-OFF-direction selective ganglion cells" (Demb, 2002). Eine theoretische Grundlage für die Kodierung von Bewegung lieferten Reichardt und Hassenstein (1961) mit ihrem Bewegungsdetektor.

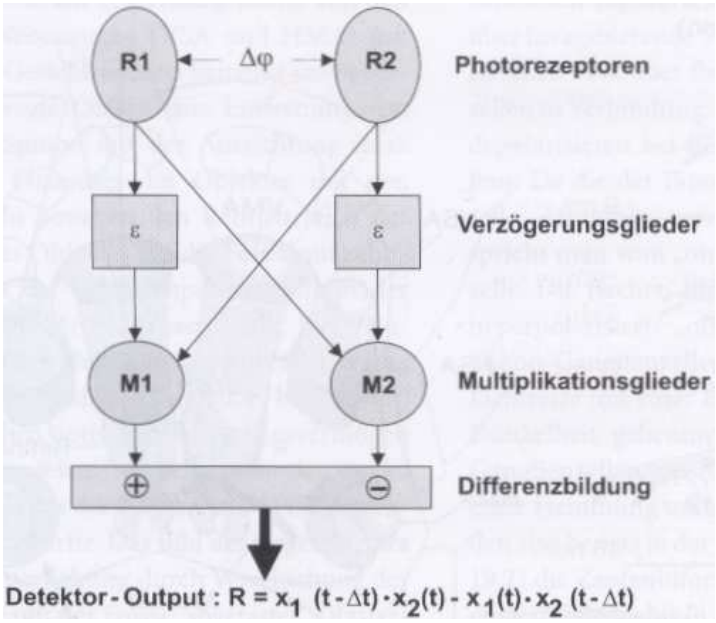


Abb.1.2: Hypothetischer Bewegungsdetektor nach Hassenstein & Reichardt. Bei R1 und R2 handelt es sich um benachbarte Photorezeptoren, die auf nebeneinanderliegende Punkte im Gesichtfeld gerichtet sind. Bei ε handelt es sich um ein Verzögerungselement und bei M1 und M2 um Multiplikationsglieder. Wenn nun eine Bewegung von links nach rechts stattfindet, wird zunächst R1 und mit einer gewissen zeitlichen Verzögerung R2 erregt. R1 gibt sein Signal sowohl an M1 als auch an M2. Das Signal an M1 wird aber zeitlich verzögert. R2 wiederum gibt sein Signal auch an M1 und M2 weiter, allerdings wird nur die Weitergabe an M2 zeitlich verzögert. Daraufhin wird das bei M1 eintreffende verzögerte Signal von R1 mit dem unverzögert eintreffenden Signal von R2 multipliziert. Die Subtraktion der Ausgangsgrößen gibt Aufschluss über die Bewegungsrichtung: Bei einer Bewegung von R1 nach R2 wird die Weitergabe des Signals im ersten Kanal verzögert. Das führt dazu, dass die Signale beider Kanäle gleichzeitig in M1 ankommen, was bei der Multiplikation zu einer starken Antwort am Kanal 1 führt, in M2 ist das gleichzeitige Eintreffen nicht gegeben, wodurch das System weiß, dass die Bewegung bei R1 begann. (Abbildung aus Penzlin (2005), S. 789).

1.3 Die Sehleistungen des Goldfisches

Beim Farbensehen des Goldfisches handelt es sich - wie schon erwähnt - um ein tetrachromatisches System. Die vier verschiedenen Zapfensehfarbstoffe haben unterschiedliche Absorptionsspektren, die durch Mikrospektrophotometrie ermittelt wurden. Das besonders für kurzwelliges Licht empfindliche Sehpigment des S-Zapfens („S“ für short) hat sein Absorptionsmaximum bei 455 ± 15 nm, das für mittelwelliges Licht empfindliche Sehpigment des M-Zapfens („M“ für middle) hat sein Absorptionsmaximum bei 530 ± 5 nm und das für langwelliges Licht empfindliche Sehpigment des L-Zapfens („L“ für long) hat sein Absorptionsmaximum bei 625 ± 5 nm (Marks, 1965; ähnlich Hárosi und MacNichol, 1974). Das für UV-Licht empfindliche Sehpigment des UV-Zapfens („UV“ für ultraviolett) hat sein Absorptionsmaximum bei 355-360 nm (Bowmaker et al., 1991). Der UV-Rezeptor wurde mikrospektrophotometrisch erst 1991 gefunden. Neumeyer hingegen konnte schon vorher (1985; siehe auch 1992) durch additive Farbmischexperimente im Verhalten die Existenz eines UV-Rezeptors und das Vorliegen von tetrachromatischem Farbensehen nachweisen.

Neumeyer (1984; 1988) zeigte, dass die bei weißem Raumlicht in Verhaltensversuchen gemessene spektrale Empfindlichkeitsfunktion des Goldfisches nicht 1:1 der spektralen Empfindlichkeit der einzelnen Zapfentypen entspricht. Die spektrale Empfindlichkeitsfunktion hat ihre Maxima bei 360 (Fratzer et al., 1994), 470, 540 und 660 nm. Die Maxima sind also in Richtung längerer Wellenlängen verschoben und darüber hinaus schmaler. Neumeyer (1984) postulierte, dass sich dies durch inhibitorische Wechselwirkungen zwischen den verschiedenen Zapfentypen erklären lasse. Dies konnte durch Messung der spektralen Empfindlichkeitsfunktion unter chromatischer Adaptation bestätigt werden. Die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit wird durch die $\Delta\lambda$-Funktion dargestellt. Beim Goldfisch konnten drei Wellenlängenbereiche bester Unterscheidungsfähigkeit festgestellt werden. Diese liegen bei 400-410, bei 500 und bei 600-610 nm. Bei 400-410 nm kann der Goldfisch Wellenlängenunterschiede von 11-13 nm unterscheiden und im Bereich von 600-610 nm kann er Unterschiede von 10-15 nm erkennen. Die beste Unterscheidungsfähigkeit liegt bei 500 nm. In diesem Bereich kann der Goldfisch Wellenlängenunterschiede von 4-8 nm differenzieren (Neumeyer 1986; Fratzer et. al., 1994).

Des Weiteren wurde ermittelt, dass der Goldfisch auch zur Farbkonstanz fähig ist. Objekte reflektieren nur einen Teil des eingestrahlten Lichtes. Je nachdem welche spektrale Zusammensetzung dieses reflektierte Licht hat, nehmen wir eine bestimmte Farbe wahr. Das von den Objekten reflektierte Licht hängt aber nicht nur von den Absorptionseigenschaften des Objektes selbst ab, sondern auch von der Wellenlängenzusammensetzung des eingestrahlten Lichts. Diese kann im Tagesverlauf stark variieren. Farbkonstanz beschreibt nun die Fähigkeit, die Farbe eines Objektes als unverändert wahrzunehmen, obwohl die „Farbe“ des eingestrahlten Lichts variiert. Der Leistung zur Farbkonstanz liegt ein neuronaler Korrekturmechanismus zu Grunde. Es zeigte sich, dass die Fähigkeit zur Farbkonstanz beim Goldfisch sowohl von der Hintergrundfarbe als auch von dem Grad der Sättigung der Beleuchtungsfarbe abhängt: Die Leistung zur Farbkonstanz ist ausgezeichnet unter schwach gesättigten Beleuchtungsfarben sowohl bei grauem als auch bei schwarzem Hintergrund. Bei stärker gesättigten Beleuchtungsfarben war die Farbkonstanzleistung bei einem grauen Hintergrund weiterhin ausgezeichnet, aber weniger gut ausgeprägt bei einem schwarzen Hintergrund (Dörr & Neumeyer, 2000; Neumeyer et al., 2002). Darüber hinaus zeigten Dörr und Neumeyer (1997), dass der Goldfisch auch dem Phänomen, dass eine Umfeldfarbe die Wahrnehmung einer darin eingeschlossenen anderen Farbe verändert - simultaner Farbkontrast genannt - unterliegt.

Auch die Leistungen des Goldfisches hinsichtlich des Bewegungssehens wurden in Verhaltensexperimenten untersucht. So stellten Schaerer und Neumeyer (1996) fest, dass das Ganzfeldbewegungssehen nur über den L-Zapfen vermittelt wird und somit „farbenblind“ ist. Dazu wurde die optomotorische Folgereaktion des Goldfisches auf einen sich bewegenden rot-grünen Streifenzylinder, der gleichzeitig mit monochromatischem roten und grünen Licht beleuchtet wurde, getestet. Die Intensitäten der eingestrahlten Lichter wurden variiert. Bei einem bestimmten Intensitätsverhältnis fiel die Verhaltensreaktion des Fisches weg. Berechnungen zeigten, dass die Verhaltensantwort genau bei dem Intensitätsverhältnis ausblieb, bei dem der L-Zapfen nicht mehr moduliert wurde. Darüber hinaus stellten Gehres und Neumeyer (2007) fest, dass auch das Objektbewegungssehen des Goldfisches nur von einem Zapfentyp, allerdings vom M-Zapfen, vermittelt wird, und also ebenso „farbenblind“ ist. Es wurden rot-grüne Zufallspunktmuster präsentiert, innerhalb derer sich ein kreisrunder Punkt mit demselben Muster bewegte. Die Intensität der roten Punkte wurde konstant gehalten

und die Intensität des grünen wurde variiert, bis der Goldfisch keine Verhaltensreaktion mehr zeigte. Berechnungen zeigten, dass die Verhaltensantwort genau bei dem Intensitätsverhältnis ausblieb, bei dem der M-Zapfen nicht mehr moduliert wird.

Die Sonderrolle des L-Zapfens wird untermauert durch den Befund, dass unter geringen Beleuchtungsverhältnissen von 1,5 lx der L-Zapfen nicht mehr zum Farbensehen beiträgt und die Sehleistungen des Goldfisches trichromatisch werden: Die Unterscheidungsfähigkeit im Bereich von 555 bis 663 nm ging verloren und die spektrale Empfindlichkeitsfunktion zeigte kein Maximum mehr im langwelligen Bereich. Schon ab einer Beleuchtungsintensität von 5 lx war ein geringerer Beitrag des L-Zapfens zum Farbensehen zu verzeichnen (Neumeyer und Arnold, 1989). Der L-Zapfen scheint aber nicht nur unterschiedliche Beiträge zum Farb- und Bewegungssehen zu leisten, sondern er scheint auch eine spezielle Rolle in der Verarbeitung von Helligkeit zu haben, denn unter den selben, gerade beschriebenen Beleuchtungsintensitäten trägt er zwar nicht mehr zum Farbensehen bei, aber sehr wohl noch zur Verarbeitung von Helligkeitsunterschieden, wenn der Goldfisch auf das helle Testfeld dressiert wurde. Dies wurde mit unterschiedlichen Verarbeitungskanälen in der Retina erklärt: Die Farbinformation wird vom L-Zapfen auf die Horizontalzellen übertragen und diese wiederum sind entscheidend an der Unterscheidung von mittel- und langwelligem Licht beteiligt. Die Verarbeitung der Helligkeitsinformation geschieht direkt über Bipolarzellen auf die Ganglienzellen. (Neumeyer et al., 1991). Diese Hypothese wurde weiter gestützt durch Ergebnisse aus Versuchen mit Goldfischen, die Ethambutol verabreicht bekommen hatten. Diese Fische zeigten im Verhalten keine Unterscheidungsfähigkeit im rot-grün-Bereich mehr, während das ERG normal und die Helligkeitsfunktion erhalten blieben. Intrazelluläre Ableitungen von den zapfengetriebenen Horizontalzellen zeigten, dass Ethambutol zu einer Depolarisierung dieser Horizontalzellen führt, was darauf hinweist, dass diese für die Unterscheidung im langwelligen Bereich nötig sind (Spekreijse et al., 1991). Des Weiteren wurden Ableitungen von Ganglienzellen getätigt, um herauszufinden, ob sich Farbe und Helligkeit unterschiedlichen Verarbeitungswegen zuordnen lassen. Es wurde zuerst im dunkel- und dann im zunehmend helladaptierten Zustand gearbeitet. Es konnten 30 Zellen abgeleitet werden. 25 konnten dem Helligkeitsverarbeitungsweg zugeordnet werden, da sie eine abnehmende absolute Empfindlichkeit für 620 nm zeigten. Im helladaptierten Zustand konnten fünf Zellen gefunden werden, die dem

Farbverarbeitungsweg zugeordnet werden konnten, da sie eine ansteigende absolute Empfindlichkeit im Langwelligen zeigten (Neumeyer et al., 1991).

Des Weiteren gibt es verhaltensphysiologische Untersuchungen zum räumlichen Auflösungsvermögen des Goldfisches, die nahe legen, dass die Verarbeitung der räumlichen Auflösung denselben Verarbeitungsweg nutzen, der für Farbverarbeitung aktiv ist (Neumeyer, 2003).

Aufgrund der Befunde aus der Vielzahl der Verhaltensexperimente, kombiniert mit neuropharmakologischen und elektrophysiologischen Methoden (Mora-Ferrer & Neumeyer, 2009), lassen sich verschiedene parallele Verarbeitungskanäle - zumindest für den L-Zapfen - postulieren:

- Ein Verarbeitungskanal, der für Farbensehen und Sehschärfe verantwortlich ist.
- Ein Verarbeitungskanal, der für Bewegungssehen und Helligkeitsdetektion verantwortlich ist.

1.4 Die Retina

Das Auge der Wirbeltiere entsteht ontogenetisch aus einer Ausstülpung des Diencephalons. Diese Ausstülpung bildet zunächst ein Augenbläschen mit nach innen gerichteten Zellen. Das Augenbläschen stülpt sich auf der lichtzugewandten Seite ein, wodurch eine halbkugelförmige Doppelschicht entsteht, aus der sich letztendlich die 0,2 bis 0,5 mm dicke Retina entwickelt. Die eingestülpte Schicht entwickelt sich zum Stratum nervosum retinae, das selbst wieder neun Schichten bildet, in denen die Photorezeptoren und die Neurone der Retina liegen. Aufgrund dieser Einstülpung liegen die Photorezeptoren mit ihren lichtempfindlichen Außengliedern vom Licht weg zum Pigmentepithel hin, weshalb man die Retina der Wirbeltiere auch inverse Retina nennt. Die das Stratum nervosum retinae umfangende Schicht wird zum Stratum pigmentosum retinae (Pigmentepithel). Dieses besteht aus einem einschichtigen Epithel, das auch die Innenseite des Ciliarkörpers und der Iris bedeckt. Wie in Abbildung 1.4.1 zu sehen, besteht das Stratum nervosum retinae aus mehreren Schichten (Dowling, 1979):

i. Mit Stratum neuroepitheliale bezeichnet man den Bereich, in dem die Außen- und Innensegmente der Photorezeptoren liegen. Sie schließt an das Pigmentepithel an.

ii. Das Stratum limitans externum (äußere limitierende Membran) wird durch Zonula adhaerentes zwischen den Müllerzellen und dem Innensegment von Stäbchen und Zapfen gebildet.

iii. Das Stratum nucleare externum (äußere Körnerschicht) wird von den Zellkörpern der Stäbchen und Zapfen gebildet.

iv. Das Stratum plexiforme externum (äußere plexiforme Schicht) enthält die synaptischen Verknüpfungen zwischen den Fortsätzen der Stäbchen und Zapfen (nicht im eigentlichen Sinne Axone, da sie keine Aktionspotentiale generieren) und der Bipolar- und Horizontalzellen.

v. Das Stratum nucleare externum (innere Körnerschicht) enthält die Zellkörper der Horizontal-, Bipolar-, Müller-, Amakrin- und Interplexiformzellen.

vi. Das Stratum plexiforme internum (innere plexiforme Schicht) enthält die synaptischen Verknüpfungen der Amakrin-, Bipolar- und Ganglienzellen.

vii. Das Stratum ganglionare (Ganglienzellschicht) enthält die Zellkörper von Ganglienzellen und displazierten Amakrinzellen.

viii. Im Stratum neurofibrarum (Nervenfaserschicht) sammeln sich die Axone der Ganglienzellen, verlaufen in radialer Richtung und bündeln sich zum Nervus opticus, der schließlich durch die Netzhaut das Auge verlässt.

ix. Das Stratum limitans internum besteht aus den Endfüßchen der Müller-Zellen und Astrocyten.

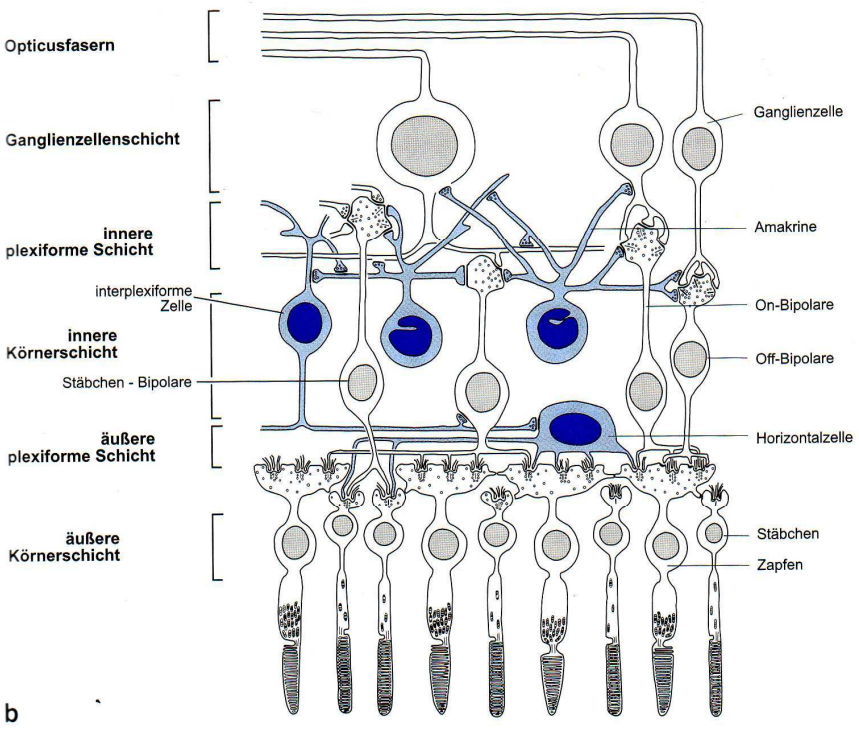


Abb. 1.4.1 Schematischer Aufbau der Retina der Wirbeltiere. Wie man an den in den verschiedenen Schichten vorkommenden Neuronenarten ablesen kann, handelt es sich bei der Retina schon um ein neuronales Netzwerk. Die Photorezeptoren arbeiten als parallele Kanäle und übertragen die Information über die Änderung ihres Membranpotentials über chemische Synapsen auf die Bipolarzellen. Die Bipolarzellen wiederum bilden chemische Synapsen mit den Ganglienzellen, deren Axone den Sehnerv bilden und die Information mithilfe von Aktionspotentialen ins Gehirn weiterleiten. Auf diesem vertikalen Verarbeitungsweg von Photorezeptoren über Bipolarzellen zu den Ganglienzellen wird die dem Reiz entsprechende neuronale Erregung durch verschiedene laterale und vertikale Rückkopplungsmechanismen vorverarbeitet. Dies beginnt schon auf der Ebene der Photorezeptoren, denn jeder Zapfen ist mit benachbarten Zapfen über Gap junctions verbunden. Da darüber hinaus jeder Zapfen mit Stäbchen über Gap junctions verknüpft ist, erhält jeder Zapfen auch Information von Stäbchen. Auf der Ebene der Synapsen von Photorezeptoren und Bipolarzellen sorgen die Horizontalzellen für Rückkopplung benachbarter Verarbeitungskanäle. Amakrinzellen sorgen auf der Ebene der Synapsen von Bipolarzellen und Ganglienzellen für Rückkopplung, die sich eher vertikal auf vor- und nachgeschaltete Neurone innerhalb eines Verarbeitungskanals bezieht. (aus Neuweiler (2003), S. 389)

Wie bereits erwähnt, besitzt die Goldfischretina vier verschiedene Zapfentypen mit vier verschiedenen Absorptionsspektren der Sehpigmente, die durch Mikrospektrophotometrie ermittelt wurden. 1967 gelangen Tomita et al. zum ersten Mal überhaupt intrazelluläre Ableitungen von Zapfen des Karpfens. Die Autoren fanden drei Zapfentypen, die das Maximum ihrer Empfindlichkeit bei 462 +/- 15 nm, 529 +/-14 nm und 611 +/- 23 nm hatten. Schon 1956 hatte Svaetichin (vgl. auch Svaetichin & MacNichol, 1958) von Horizontalzellen von Fischen sogenannte S-Potentiale abgeleitet. S-Potential steht für langsam depolarisierende oder langsam hyperpolarisierende Antworten auf Beleuchtung. Er fand drei Typen von Antwortverhalten: Erstens den „luminosity type“, der auf alle Wellenlängen eine Hyperpolarisation zeigt (wenn auch bei unterschied-

lichen Wellenlängen unterschiedlich stark), zweitens den „biphasisc chromaticity type“, der auf Wellenlängen zwischen 400-600 nm mit Hyperpolarisation und auf Wellenlängen zwischen 600-750 nm mit Depolarisation antwortet, und drittens den „triphasisc chromaticity type“, der auf Wellenlängen zwischen 400-550 eine Hyperpolarisation, auf Wellenlängen zwischen 550-650 eine Depolarisation und auf Wellenlängen zwischen 650-750 nm wiederum eine Hyperpolarisation zeigt. Zwei der drei gefundenen Horizontalzelltypen zeigen also ein antagonistisches Antwortverhalten. Während Svaetichin glaubte von Zapfen abgeleitet zu haben, konnte Tomita (1963) nachweisen, dass es sich um die Antworten von Horizontalzellen gehandelt hatte.

Auch die Bipolarzellen, die Eingang sowohl von Photorezeptoren als auch von Horizontalzellen erhalten, zeigen ein antagonistisches Antwortverhalten, das eng mit den rezeptiven Feldstrukturen der Bipolarzellen zusammenhängt. Kaneko (1973) tätigte intrazelluläre Ableitungen von Bipolar- und Amakrinzellen und stellte fest, dass alle Bipolarzellen eine Zentrum-Umfeld-Organisation ihrer rezeptiven Felder zeigten. Das Zentrum wurde auf 100-200 µm und das Umfeld auf 1-1,5 mm geschätzt. Bezüglich ihrer Reaktion auf monochromatische Lichtstimuli konnten die Bipolarzellen in zwei Typen eingeteilt werden: Erstens Gegenfarbzellen, die Eingang von M- und L-Zapfen erhalten, so dass sich ein Rot-ON-Zentrum und ein Rot-und-Grün-OFF-Umfeld ergeben und umgekehrt. Zweitens Zellen, die nicht für Farbcodierung zuständig sind, erhalten sowohl im Zentrum als auch im Umfeld Eingang von L-Zapfen. Auch die Amakrinzellen konnten in zwei Gruppen unterschieden werden: Erstens tonisch antwortende Zellen, die durch rotes Licht hyperpolarisiert und durch grünes Licht depolarisiert werden. Zweitens phasisch antwortende Zellen, die eine phasische Depolarisation auf Licht-an und Licht-aus zeigten. Letztere erhalten vorwiegend Eingang von den L-Zapfen und sind nicht farbcodierend. Beide Typen von Amakrinzellen zeigten keinen Zentrum-Umfeld-Antagonismus (Kaneko, 1973).

1960 untersuchten Wagner, MacNichol und Wolbarsht als erstes die Struktur der rezeptiven Felder der Ganglienzellen von Goldfischen. Als Stimuli verwendeten sie kleine monochromatische farbige Lichtpunkte. Sie fanden Gegenfarbganglienzellen, die Rot-ON-Grün-OFF-Zellen, bei denen der rotsensitive Bereich eher kleiner und mehr im Zentrum war als der grünsensitive Bereich, der einen größeren nicht so scharf abgrenzbaren Bereich überdeckte. Auch Daw (1968) beschrieb die rezeptiven Felder von farbcodierenden Ganglienzellen der Goldfischretina mithilfe von extrazellulären

Ableitungen. Auch er fand die von Wagner, MacNichol und Wolbarsht beschriebenen Gegenfarbganglienzellen, stellte aber fest, dass diese nur 5 % der 136 von ihm gefundenen Zellen ausmachten. Bei 49 % der Zellen handelte es sich um Doppelgegenfarbzellen mit einem Grün-ON-Rot-OFF-Zentrum und einem Grün-OFF-Rot-ON-Umfeld oder genau umgekehrt. 14 % der Zellen antworteten ähnlich wie die gerade beschriebenen Doppelgegenfarbzellen, aber nur unter bestimmten Stimulusbedingungen. Unter den meisten Stimulusbedingungen war die auf Eingang durch den M-Zapfen kommende Information nicht ableitbar, aber bei hoher Reizintensität oder nach Bleichen des Sehpigments mit intensivem roten Licht zeigte sich, dass ein Eingang von den M-Zapfen vorliegen musste. 8% der Zellen waren nicht-farbcodierende Zellen, die also auf alle Wellenlängen antworteten. Sie kamen sowohl mit ON-Zentrum und OFF-Umfeld als auch mit OFF-Zentrum und ON-Umfeld vor. 26 % der Zellen konnten keiner Gruppe zugeordnet werden. Der Durchmesser der rezeptiven Felder war mit 5 mm oder mehr auf der Retina recht groß.

Spekreijse et al. (1972) fanden zusätzlich noch Ganglienzellen, die Eingang von den S-Zapfen erhalten. Der Eingang der S-Zapfen wurde ausschließlich im Zentrum des rezeptiven Feldes festgestellt. Es gab zwei Arten: Rot-ON-Grün-OFF-Blau-ON und Rot-OFF-Grün-ON-Blau-OFF. Der S-Zapfen-Eingang trägt also dasselbe Zeichen wie der L-Zapfen-Eingang und tritt nur auf, wenn auch ein M-Zapfen-Eingang vorliegt. Auch Beauchamp und Daw (1972), die vom optischen Nerv ableiteten, stellten fest, dass ein S-Zapfen-Eingang nur vorlag, wenn auch gleichzeitig ein M-Zapfen-Eingang vorlag. Etwas abweichend von Spekreijse et al. (1972) fanden sie aber auch heraus, dass der S-Zapfen-Eingang nicht unbedingt dasselbe Vorzeichen hat wie der L-Zapfen-Eingang und dass er auch im Umfeld vorkommen kann. Darüber hinaus bestätigten die Autoren den Befund von Adams & Afandor (1971) und Raynauld (1972), dass alle Doppelgegenfarbzellen auch Eingang von den Stäbchen erhalten. Im dunkeladaptierten Zustand konnte festgestellt werden, dass der Stäbcheneingang sowohl dasselbe Vorzeichen hat als auch im selben Teil des rezeptiven Feldes anzutreffen ist wie der L-Zapfen Eingang im helladaptierten Zustand.

1.5 Überblick über den Aufbau des Goldfischgehirns mit Schwerpunkt auf dem Mesencephalon

Das Gehirn des Goldfisches (*Carassius auratus*) besteht aus Telencephalon, Diencephalon, Mesencephalon, Metencephalon und Myelencephalon, das am caudalen Ende in die Medulla spinalis übergeht und damit einem generellen Bauplan, der für alle Vertebraten gilt, folgt.

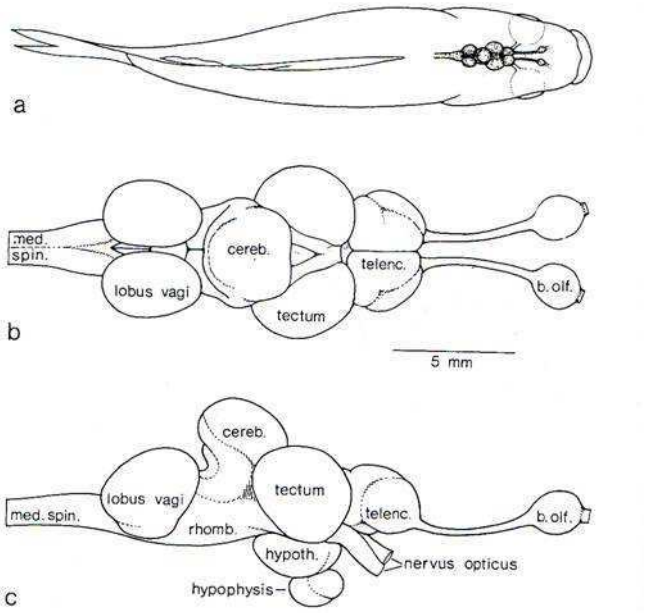


Abb. 1.5.1: Das Gehirn des Goldfisches. A: in situ, b: dorsale Ansicht, c: laterale Ansicht. Abk.: b.olf.: Bulbus olfactorius, cereb.: Cerebellum, hypoth.: Hypothalamus, rhomb.: Rhombencephalon, telenc.: Telencephalon. (Meek 1983)

Bei den meisten Teleostei sitzen die Bulbi olfactorii rostral direkt am Telencephalon an. Wie in Abbildung 1.5.1 zu sehen, sitzen die Bulbi olfactorii beim Goldfisch (und generell bei den Cypriniden, Gadiden und Siluriden) „gestielt“ auf: Die Bulbi olfactorii befinden sich bei den erwähnten Fischarten in einiger Entfernung vom Telencephalon und sind über die Tracti olfactorii mit diesem verknüpft. Dies scheint aber ein rein morphologischer Unterschied zu den anderen Fischarten zu sein, der sich nicht in einem funktionalen Unterschied auswirkt. Telencephalon und Diencephalon sind basal direkt durch den Tractus pedunculi cerebri miteinander verbunden. Das Diencephalon, das aus Epithalamus, Thalamus und Hypothalamus besteht, ist in der Dorsalsicht nicht zu sehen, da es von Telencephalon und Mesencephalon verdeckt wird. In der Lateralsicht sieht man zumindest die Nervi optici, die zum Chiasma opticum an der Basis des Diencephalons ziehen. Die Nervi optici kreuzen vollständig im Chiasma opticum, und

die meisten Fasern ziehen ohne jegliche synaptische Umschaltung direkt ins Tectum opticum. Springer und Gaffney (1981) postulieren jedoch, dass auch wenige ipsilaterale retinotectale Projektionen im Goldfisch zu finden sind. Einige Fasern des optischen Nervs projizieren in andere Hirngebiete wie z.B. ins Prätectum, bei dem es sich um einen dorsal-caudalen Teil des Diencephalons handelt, das unter anderem an visuomotorischen Funktionen beteiligt ist. Des Weiteren erkennt man in der lateralen Ansicht des Gehirns in Abbildung 1.4.1 den Hypothalamus mit anhängender Hypophyse, der unter dem Mesencephalon lokalisiert ist. Bei der Hypophyse handelt es sich um die übergeordnete Drüse des endokrinen Systems.

Das Mesencephalon besteht dorsal aus dem Tectum opticum. Häufig bezieht man sich mit dem Begriff „Tectum“ auf das Tectum opticum. Dies ist allerdings nicht ganz korrekt, da zum Tectum noch weitere Strukturen gehören, die im Folgenden unter Bezug auf Abbildung 1.5.2 beschrieben werden.

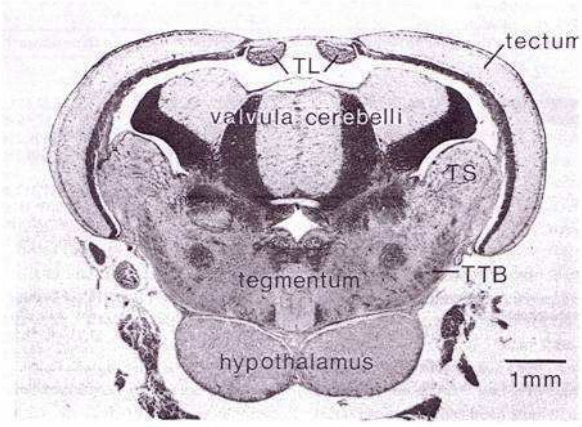


Abb. 1.5.2: Querschnitt des Mesencephalons des Goldfisches. Ein nach Klüver-Barrera (Luxol fast blue - Cresyl violet) gefärbter Querschnitt durch das Mesencephalon des Goldfisches (Meek 1983). Abk.: TL: Torus longitudinalis. TS: Torus semicircularis. TTB: Tractus tectobulbaris. Der Hypothalamus ist kein Teil des Mesencephalons, sondern gehört zum Diencephalon, schiebt sich aber unter das Mesencephalon. Auch die Valvula cerebelli gehört nicht zum Mesencephalon, sondern zum Cerebellum, schiebt sich aber unter den Tectallobi nach rostral.

Dorsal weichen die Tectallobi etwas auseinander, was vor allem daran liegt, dass ein Teil des Kleinhirns, die Valvula cerebelli, sich von caudal her unter die Tectallobi nach rostral schiebt. Die Valvula cerebelli und das Tectum opticum sind über das Velum anticum miteinander verbunden. Bei den Strahlenflossern gibt es eine Besonderheit, und zwar die paarigen Tori longitudinales, die etwas abgesenkt zwischen den Tectallobi verlaufen. Sie stellen einen visuellen Pathway zwischen Tectum opticum und Cerebellum dar, über den z.B. visuelle Reize, die schnelle Reflexe auslösen müssen, weitergeleitet werden. Die auseinandergewichenen Tectallobi werden über die tectale Kommissur miteinander verbunden, bei der es sich nicht um einen massiven

Nervenfaserzug handelt, sondern eher um eine Membran. Bei einigen Fischarten sind jedoch auch wenige darin verlaufende tectotectale Nervenfasern nachgewiesen worden (Grover und Sharma, 1981). Ein weiterer paariger Faserzug, der Torus semicircularis, der ontogenetisch zum Tectum mesencephali (und nicht zum Tegmentum) gehört, liegt ventral des Tectum opticums, und lateral zur Valvula cerebelli. Der Torus semicircularis ist Projektionsziel von auditorischen Fasern und des Seitenlinienorgans. Bei elektrischen Fischen ist er stark vergrößert, da er bei diesen ein wichtiges Verarbeitungszentrum für die elektrosensorische Information ist (Butler & Hodos, 2005).

Exkurs: Das Tectum opticum entspricht dem Colliculus superior der Säugetiere, und der Torus semicircularis entspricht dem Colliculus inferior. Die Colliculi zusammen werden Vierhügelplatte genannt und sind bei Säugern nicht die Hauptverarbeitungszentren für visuelle respektive auditorische Informationen. Der Colliculus superior z.B. spielt jedoch eine wichtige Rolle bei visuomotorischem Verhalten von Säugern, wie z.B. Auslösen von Augensakkaden oder Kopfbewegungen hin zu visuellen Stimuli. Auch für die visuelle Aufmerksamkeit ist er unerlässlich.

Beim ventralen Teil des Mesencephalons handelt es sich um das Tegmentum, das nicht zum sensorischen, sondern zum motorischen System gehört. Unter der Valvula cerebelli zieht ein schmaler Kanal entlang, der Aquaeductus Sylvii, der den II. mit dem III. Ventrikel verbindet. Etwas vereinfacht kann man sagen, dass alle Strukturen, die dorsal des Aquaeductus Sylvii liegen zum Tectum mesencephali und somit zum sensorischen System gehören. Ausnahme ist die Valvula cerebelli, die kein Teil des Mesencephalons ist, sondern zum Kleinhirn gehört. Alle Strukturen ventral des Aquaeductus Sylvii zählen zum Tegmentum und somit zum motorischen System (Butler & Hodos, 2005).

Den paarigen Tectallobi anschließend folgt das unpaare Cerebellum, das sich, wie schon erwähnt, mit seiner Valvula cerebelli bis unter die Tectallobi schiebt. Vom hinteren Teil des Cerebellums und der Medulla oblongata werden die Wände des IV. Ventrikels gebildet. Hier findet sich auch die Rautengrube (Fossa rhomboidea), in der lebenswichtige Kerne der Formatio reticularis, wie z.B. das Atemzentrum, liegen. Teilweise wird statt von der Medulla oblongata vom Rhombencephalon gesprochen, was allerdings eher ein ontogenetischer Begriff ist: Im Embryonalstadium gibt es ein Zweibläschenstadium des Gehirns, wobei das rostral liegende Bläschen Prosencephalon und das caudal liegende Bläschen Rhombencephalon genannt wird. Aus dem

Rhombencephalon entsteht dann das Metencephalon (Hinterhirn) und das Myelencephalon (Nachhirn). Spricht man beim adulten Gehirn von Rhombencephalon, bezieht man sich also auf Met- und Myelencephalon (Butler & Hodos, 2005).

Caudal an das Cerebellum anschließend folgt ein weiteres Merkmal des Goldfischgehirns, das nicht alle Knochenfische haben, sondern das eine Spezialisierung der Cypriniden und Siluriden ist. Dabei handelt es sich um die paarigen Lobi vagi, die für die Verarbeitung gustatorischer Information zuständig sind. Bei Fischen mit Lobi vagi ist der gustatorische Sinn sehr stark ausgeprägt, da diese Fische Geschmacksknospen über den ganzen Körper verteilt haben (Butler & Hodos, 2005).

Die sich anschließende caudale Medulla oblongata geht in die Medulla spinalis über.

1.6 Das Tectum opticum des Goldfisches

Im vorigen Abschnitt wurde das Mesencephalon bereits dargestellt. Im Folgenden wird nun das Tectum opticum in seiner Feinstruktur beschrieben.

1.6.1 Die Schichten des Tectum opticum

Das Tectum opticum oder das Tectum mesencephali der Strahlenflosser bildet das paarige Dach des Mittelhirns. Von dorsal gesehen liegt es zwischen Telencephalon und Cerebellum.

Beim Tectum opticum handelt es sich um eine geschichtete Struktur. Northcutt (1983) hat eine Aufstellung und Diskussion der unterschiedlichen, prominentesten Sichtweisen verschiedener Autoren zur Einteilung dieser Schichten geliefert (Ramón y Cayal, 1899; Ariëns Kappers et al., 1936; Leghissa, 1955; Vanegas & Ebbesson, 1973; Meek & Schellart, 1978; Pinganaud & Claiambault, 1979). Wie in Abbildung 1.6.1 dargestellt, wird in der vorliegenden Arbeit Bezug genommen auf die Einteilung der Schichten nach Meek & Schellart (1978), die sieben Schichten unterschieden haben, und auf die Benennung dieser Schichten nach Vanegas & Ebbesson (1973). Meek & Schellart und Vanegas & Ebbesson haben nahezu die gleiche Schichteinteilung vorgenommen. Der einzige Unterschied besteht darin, dass die Schichten drei und vier von Meek & Schellart von Vanegas & Ebbesson als eine Schicht angesehen werden. Vanegas & Ebbesson haben sich in ihrer Benennung an Ariëns Kappers et al. (1936) orientiert, diese Benennung aber neueren Erkenntnissen angepasst.

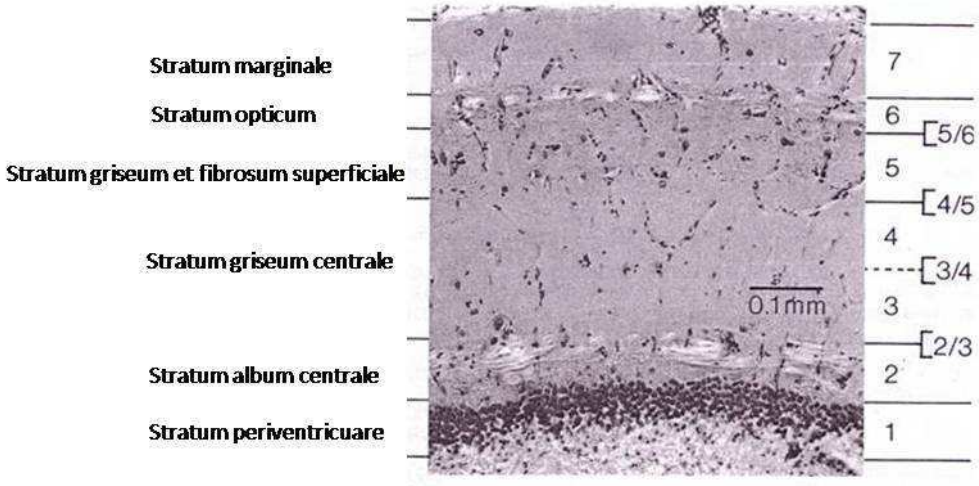


Abb.1.6.1: Querschnitt durch das Tectum opticum des Goldfisches. Der Schnitt ist gefärbt mit Hematoxilin-Eosin. Links Benennung und Einteilung nach Vanegas & Ebbesson (1973), rechts Einteilung und Nummerierung nach Meek & Schellart (1978). (verändert nach Meek 1983)

In einem 10 cm langen Goldfisch, bei dem das Gehirn etwa eine Länge von 1,5-2 cm beträgt, hat das Tectum eine Dicke von ca. 600-700 µm (Meek, 1983; 1990), kann aber auch bis zu 1 mm dick sein. Die Oberfläche beträgt bis zu 20 mm^2. Man kann sagen, dass jede Schicht ungefähr eine Dicke von 100 µm hat, Schicht 6 (Stratum opticum) ist mit durchschnittlich 50 µm aber wesentlich dünner.

Ein großer Teil der tectalen Afferenzen wird von den Axonen der retinalen Ganglienzellen (optischer Nerv) gestellt. In Goldfischen von 10 cm Länge gibt es ungefähr 130.000 Ganglienzellen, von denen ca. 90 % ins Tectum opticum projizieren (Murray, Sharma und Edwards, 1982). Easter, Rusoff und Kish (1980) bestimmten die Anzahl der Fasern im optischen Nerv des Goldfisches unter dem Elektronenmikroskop und stellten je nach Alter der Fische unterschiedliche Anzahlen fest: 120.000 bei einjährigen Fischen, 165.000 bei dreijährigen und 180.000 bei fünfjährigen Fischen. Meek (1981) postulierte als Untergrenze für synaptische Kontakte von retinalen Ganglienzellen im Tectum 30 Millionen Kontakte pro Tectumhemisphäre.

Es gibt darüber hinaus noch eine Anzahl weiterer Afferenzen ins Tectum, deren Ursprung Grover und Sharma (1981) mit Hilfe von retrogradem Meerettich-Peroxidase-Transport gezeigt haben:

1. Telencephalon:
    a. Area dorsalis centralis (ADc)
2. Diencephalon:
    a. Nucleus dorsolateralis thalami (NDL)
    b. Area praetectalis (AP)
    c. Nucleus praetectalis (NP)
3. Mesencephalon:
    a. Torus longitudinalis (TL)
    b. Contralaterale Tectumhemisphäre
    c. Nucleus rostralis mesencephali tegmenti (NRMT)
    d. Torus semicircularis (TS)
    e. Nucleus dorsolateralis tegmenti (DLT)
    f. Nucleus isthmi (NI)
4. Rhombencephalon:
    a. Nucleus reticularis superior (NRS)

Teilweise handelt es sich hierbei vermutlich um sekundären visuellen Input, da ein Teil der retinalen Afferenzen z.B. in den Nucleus praetectalis, in den Nucleus rostralis mesencephali tegmenti oder in den Nucleus dorsolateralis thalami ziehen, die dann wiederum ins Tectum opticum projizieren (Roth, 1969; Sharma, 1972; Springer & Gaffney, 1981; Springer & Landreth, 1977).

Im Folgenden wird dargestellt, in welchen Schichten des Tectums welche Afferenzen und welche Zelltypen zu finden sind. Meek (1983, 1990) und Vanegas (1983) haben sehr ausführliche Übersichtsartikel dazu geschrieben, auf die im folgenden Abschnitt unter anderem Bezug genommen wird. Die Schichten werden nacheinander von dorsal nach ventral beschrieben (siehe auch Abb. 1.6.2):

Stratum marginale (Schicht 7)

In Schicht 7 enden die Afferenzen des Torus longitudinalis (TL), und zwar in einer rostrocaudalen topographischen Anordnung (Ito & Kishida, 1978). Wie oben beschrieben verbindet der Torus longitudinalis die Valvula cerebelli mit dem Tectum opticum. Die unmyelinisierten Axone des TL werden auch marginale Fasern genannt und haben einen Durchmesser von 1 µm. Sie breiten sich seitlich parallel aus.

Stratum opticum (Schicht 6)

Laufer & Vanegas (1974a, b) unterteilen Schicht 6 in drei Unterschichten: „Pars superficialis“, „Pars intermedia“ und „Pars profunda“. In der Pars superficialis wurden viele myelinisierte Axone mit einem Durchmesser von 1,5-5 µm identifiziert. Bei den Axonen mit kleinem und mittlerem Durchmesser handelt es sich um retinotectale Afferenzen. Für die Axone mit großem Durchmesser wurde postuliert, dass es sich um tectofugale und telencephale Axone handelt. Diese Axone machen auch einen Großteil der „Pars profunda“ aus. Die „Pars intermedia“ hingegen ist das Ziel von unmyelinisierten Axonen.

Stratum fibrosum et griseum superficiale (Schicht 5)

Auch in Schicht 5 terminieren retinale Ganglienzellfasern aus dem optischen Nerv. Es gibt verschiedene Schätzungen, welchen Anteil die Afferenzen der retinalen Ganglienzellfasern in dieser Schicht haben. Die Schätzungen schwanken zwischen 23,5 % (Peyrichoux et al., 1986), 27 % (Airhart & Kriebel, 1984) und 37 % (Murray &

Edwards, 1982). Des Weiteren terminieren auch Afferenzen aus anderen „visuellen Nuclei“ (siehe oben) wie z.B. der Area praetectalis, dem Nucleus praetectalis, dem Nucleus rostralis mesencephali tegmenti und dem Nucleus isthmi in diese Schicht (Grover & Sharma, 1981). Bei den retinalen Projektionen in diese Schicht handelt es sich um retinotope Projektionen (Jacobson & Gaze, 1964; Meek, 1983).

Stratum griseum centrale (Schicht 3 und 4)

In Schicht 3 und 4 bildet eine Vielzahl von prä- und postsynaptischen Elementen ein komplexes Neuropil. Darüber hinaus terminieren Fasern aus der ipsilateralen Area dorsalis centralis (Telencephalon) in diese Schicht.

Stratum album centrale (Schicht 2)

Schicht 2 besteht vor allem aus myelinisierten Fasern (0,3-3 µm Durchmesser), bei denen es sich vorwiegend um tectale Efferenzen handelt. Einige afferente Fasern stammen aus dem Torus semicircularis, aus dem Nucleus reticularis superior, aus der contralateralen Retina und aus dem contralateralen Tectum (Vanegas, 1983).

Stratum periventriculare (Schicht 1)

In Schicht 1 liegen eng gepackt neuronale Somata mit einem Durchmesser von 5-8 µm, die zu den Neuronen vom Typ XIV gehören (Meek & Schellart, 1978).

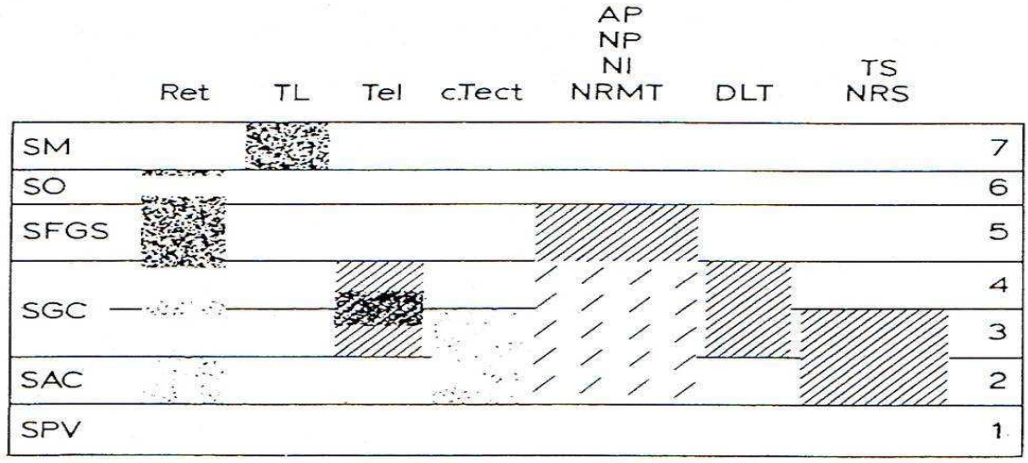


Abb. 1.6.2: Die Herkunft der tectalen Afferenzen und Schicht, in der sie terminieren. Abk.: Ret: Retina, TL: Torus longitudinalis, Tel: Telencephalon, c.Tect: kontralaterale Tectumhälfte, AP: Area praetectalis, NP: Nucleus praetectalis, NI: Nucleus isthmi, NRMT: Nucleus rostralis mesencephali tegmenti, DLT: Nucleus dorsalis lateralis tegmenti, TS: Torus semicircularis, NRS: Nucleus reticularis superior. Bei den schwarzgepunkteten Flächen handelt es sich um Ergebnisse aus anterograden Tracing-Experimenten und bei den gestrichelten Flächen handelt es sich um Ergebnisse aus retrograden Tracing-Experimenten. (Meek, 1983)

1.6.2 Die tectalen Neurone

Im Tectum opticum des Goldfisches wurden von Meek & Schellart (1978) 15 verschiedene Typen von Neuronen (I-XV) mithilfe von Golgifärbung charakterisiert, die wiederum in fünf Gruppen eingeteilt werden konnten. Die Charakterisierung erfolgte nach Lage der Somata, nach Ausdehnung der Dendritenbäume und nach den charakteristischen axonalen Eigenschaften (siehe Abb. 1.6.3).

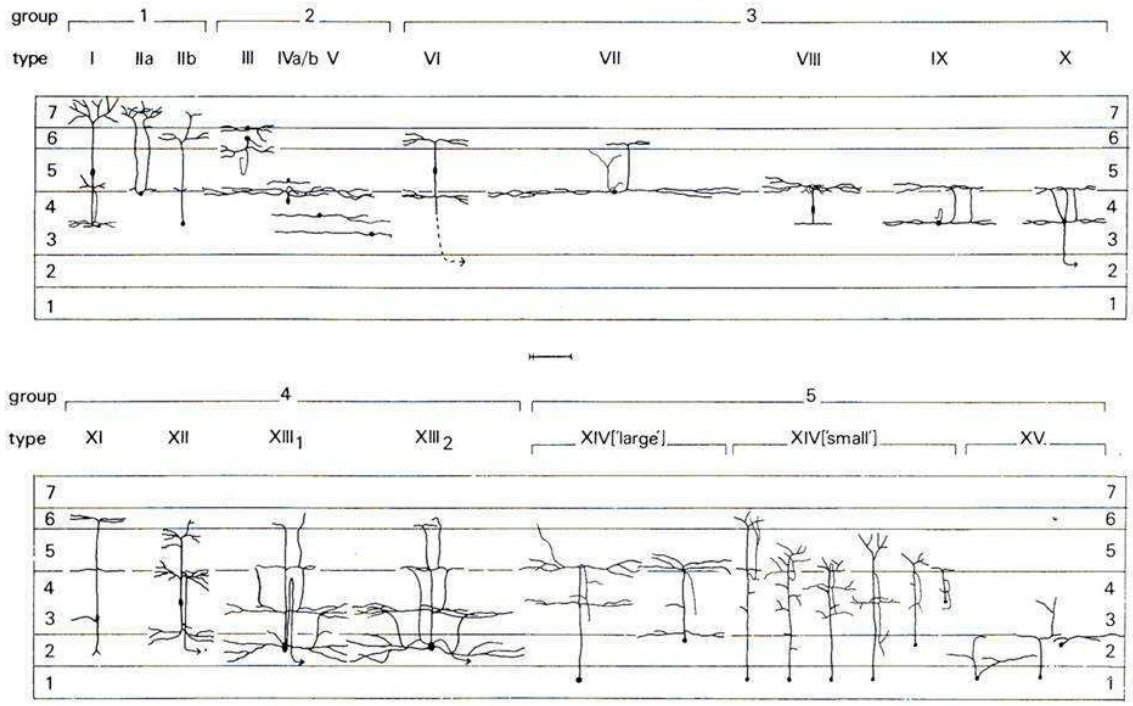


Abb. 1.6.3: Schematische Darstellung der 15 nach Meek & Schellart (1978) beschriebenen Neuronentypen. Meek & Schellart charakterisierten die Neurone mithilfe von Golgifärbung und teilten sie bezüglich Lage der Somata, Ausdehnung der Dendritenbäume und nach axonalen Eigenschaften in fünf Gruppen ein.

- Bei Gruppe 1 (Typ I und II) handelt es sich um Neurone mit Dendriten in Schicht 7.
- Gruppe-2-Neurone (Typ III, IV und V) sind „monostratified neurons“, deren Dendriten sich jeweils in nur einer Schicht befinden.
- Zur Gruppe 3 (Typ VI-X) gehören „bistratified neurons“, deren Dendriten sich jeweils in zwei Schichten befinden.
- Die Neurone der Gruppe 4 (Typ XI-XIII) sind „multistratified neurons“ mit Dendriten in mehreren Schichten, vor allem aber in den tieferen Tectumschichten 2 und 3.
- Gruppe 5 (Typ XIV und XV) beinhaltet „nonstratified neurons“. Innerhalb dieser Gruppe gibt es keine einheitliche Terminierungsschicht der Dendriten.

1.6.3 Retinotopie

Es gibt im Goldfisch mehrere Projektionsziele von Fasern des optischen Nervs. Nach Sharma (1972) handelt es sich dabei um Nuclei im Thalamus und Hypothalamus, um den Nucleus rotundus, um den Nucleus lateralis geniculati und um die Area prätectales. Aber das Hauptprojektionszentrum für die Axone der retinalen Ganglienzellen ist das Tectum opticum. Diese retinotectalen Projektionen weisen eine topographische Anordnung auf, die sowohl anatomisch (u.a. Attardi & Sperry, 1963; Meyer, 1980) als auch elektrophysiologisch (u.a. Jacobson & Gaze, 1963; Schwassmann & Kruger, 1965a) untersucht wurde. Wegen der vollständigen Kreuzung der optischen Nerven wird das komplette linke visuelle Feld im rechten Tectumlobus repräsentiert und das komplette rechte visuelle Feld im linken. Attardi & Sperry (1963) fanden durch Retinaläsionsstudien heraus, dass die Axone der in der Retina ventral gelegenen Ganglienzellen den medialen Teil des optischen Trakts bilden und in den dorsalen Bereich des Tectum opticums projizieren und dass umgekehrt die Axone der in der Retina dorsal gelegenen Ganglienzellen den lateralen Teil des optischen Trakts bilden und in den ventralen Bereich des Tectum opticums ziehen. Axone von Ganglienzellen aus dem posterioren Teil der Retina terminieren im anterioren Bereich des Tectum opticums und Axone von Ganglienzellen aus dem anterioren Teil der Retina terminieren im posterioren Teil des Tectum opticums (vgl. Abb. 1.6.4).

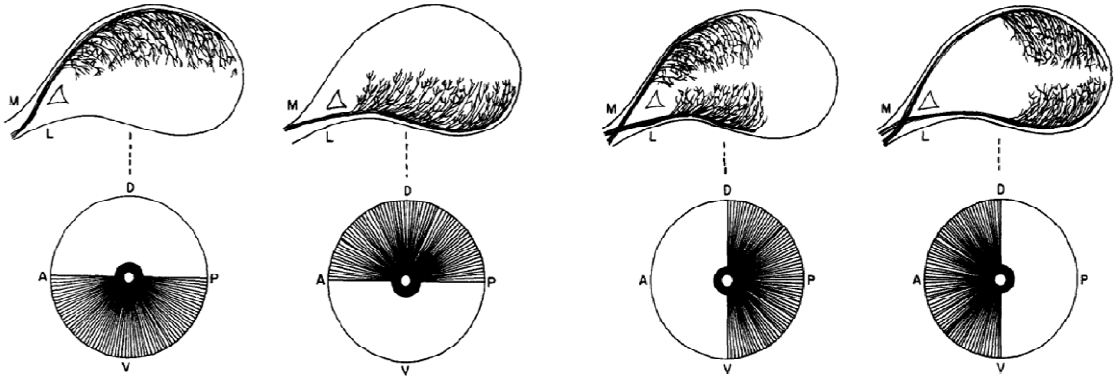


Abb. 1.6.4: Projektionsziele der retinalen Ganglienzellfasern aus Attardi & Sperry, 1963. Das dorsale visuelle Feld wird von der ventralen Retina und dem dorsalen Tectum, und das ventrale visuelle Feld wird von der dorsalen Retina und dem ventralen Tectum repräsentiert. Das rostrale visuelle Feld wird von der caudalen Retina und dem rostralen Tectum, und das caudale visuelle Feld hingegen wird von der rostralen Retina und dem caudalen Tectum repräsentiert. Die nasotemporale Achse der Retina wird in der caudorostralen Achse des Tectum, und die dorsoventrale Achse der Retina wird in der lateromedialen Achse des Tectum repräsentiert.

Darüber hinaus stellten die Autoren fest, dass Fasern, die von in der Retina zentral liegenden Ganglienzellen stammen, den zentralen Bereich des Tectum opticums innervieren und Fasern, die von in der Retina peripher liegenden Ganglienzellen

stammen, die marginalen Bereiche des Tectum opticum innervieren (Abb. 1.6.5). Jacobson & Gaze (1964) postulieren, dass 1º Sehwinkel im visuellen Feld 8-20 µm auf der Tectumoberfläche entsprechen.

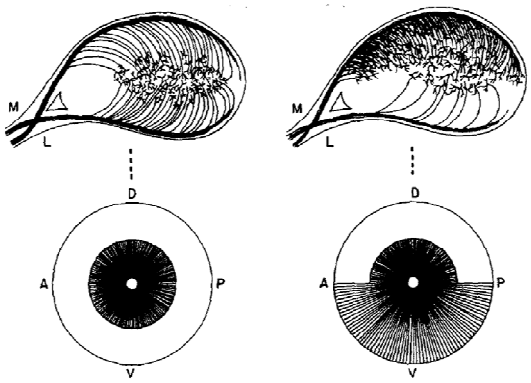


Abb. 1.6.5 Projektionsziele der retinalen Ganglienzellfasern aus Attardi & Sperry, 1963.
Darstellung der Projektionsziele der zentralen und peripheren retinalen Ganglienzellfasern.

Sowohl Jacobson & Gaze (1964) als auch Schwassmann & Kruger (1965) konnten durch elektrophysiologische Studien eine präzise topographische Projektion der visuellen Welt auf das Tectum opticum nachweisen, die in Abb. 1.6.6 dargestellt ist.

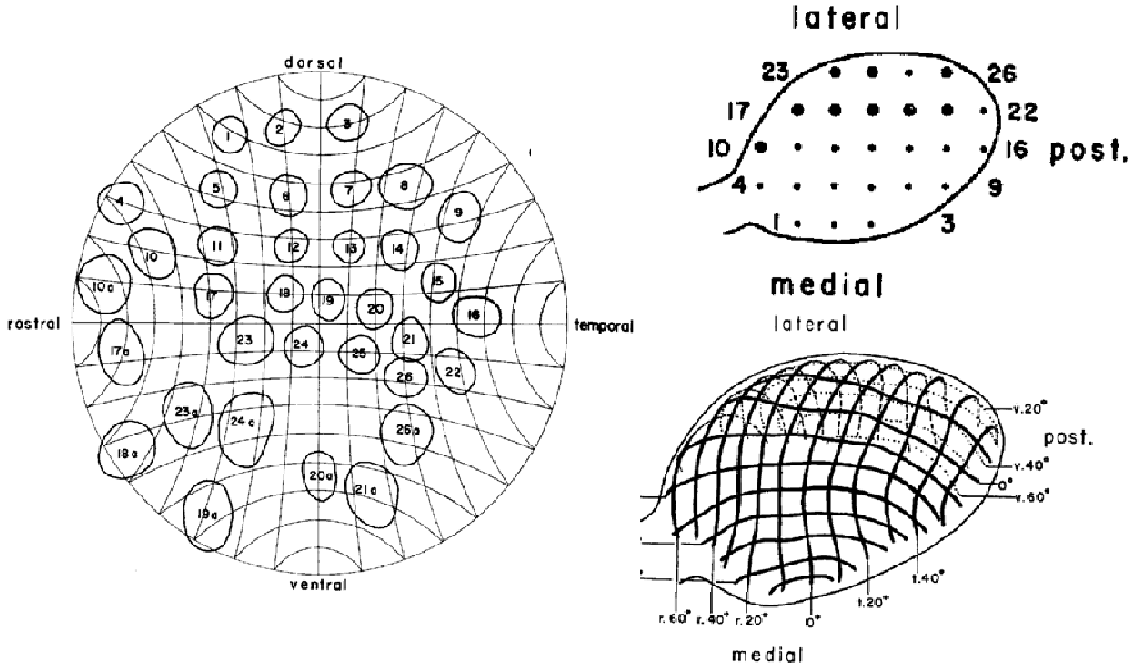


Abb. 1.6.6: Retinotopie im Tectum opticum. Der linke Teil der Abbildung stellt das linke visuelle Feld gesehen vom linken Auge dar. Die Kreise symbolisieren die rezeptiven Felder. Der rechte, obere Teil der Abbildung stellt das rechte Tectum opticum dar. Die kleineren Punkte repräsentieren dorsal liegende Ableitpunkte im Tectum und die größeren Punkte ventral (lateral) gelegene Ableitpunkte. Die Ziffern im visuellen Feld finden sich in der Tectumskizze wieder, so dass eine topographische Karte der Punkte im visuellen Feld und ihrer Projektionen im Tectum deutlich werden. Die rezeptiven Felder ventraler (lateraler) Ableitungsorte sind mit einem „a“ gekennzeichnet. Der rechte, untere Teil der Abbildung zeigt die Oberfläche des Tectum opticum überzogen mit einem Koordinatensystem in Grad Sehwinkel. (nach Schwassmann & Kruger, 1965, verändert)

1.6.4 Projektionsziele nicht-retinaler Afferenzen im Tectum

Wie schon im Kapitel 1.3 dargestellt, erreichen auch Afferenzen das Tectum, die nicht retinalen Ursprungs sind. Auch diese Afferenzen können hinsichtlich ihrer Projektionsorte im Tectum kartiert werden. Grover & Sharma (1981) beschreiben, dass Projektionen aus der Area praetectalis, dem Nucleus praetectalis und dem Nucleus isthmi im Stratum fibrosum et griseum superficiale des Tectum opticums terminieren. Darüber hinaus kann über die beiden erstgenannten gesagt werden, dass sie eher im rostralen Bereich des Tectum opticums terminieren. In den caudalen Tectumbereich projizieren hingegen Fasern aus dem contralateralen Tectum, aus dem Torus semicircularis, aus dem Nucleus dorsolaterlis tegmenti und aus dem Nucleus motorius tegmenti.

1.7 Elektrophysiologische Untersuchungen des Tectum opticum

Die meisten elektrophysiologischen Arbeiten, die sich mit dem Tectum opticum des Goldfisches beschäftigen, untersuchten die räumlichen Strukturen von rezeptiven Feldern und die zeitlichen Übertragungseigenschaften der abgeleiteten Units oder beschäftigten sich mit der Ableitung und Charakterisierung von Feldpotentialen. Darüber hinaus gab es Versuche, die physiologischen Eigenschaften den morphologisch identifizierten Neuronentypen zuzuordnen. Und schließlich gibt es Arbeiten, die die physiologischen Eigenschaften von retinalen Ganglienzellen durch Ableitung von der afferenten Eingangsschicht im Tectum opticum untersuchen. Im Folgenden sollen einige Ergebnisse dieser Arbeiten vorgestellt werden:

1.7.1 Räumliche Struktur von rezeptiven Feldern

Jacobson & Gaze (1964) bestimmten rezeptive Feldgrößen zwischen 15-40° Sehwinkel von retinalen Ganglienzellen abgeleitet im Tectum opticum. Auch O'Benar (1976) beschreibt rezeptive Felder von afferenten Fasern, allerdings aus Schicht 1 (SPV), und stellt fest, dass deren Zentren 30-110° Sehwinkel überdecken können und sich in dem Bereich befinden, in dem sich die Sehfelder der beiden Augen überlappen. O'Benar schließt daraus, dass diese rezeptiven Felder zu räumlichem Auflösungsvermögen und binokularem Sehen beitragen. Schellart & Spekreijse (1976) unterschieden vier verschiedene Formtypen von rezeptiven Feldern im Tectum optcium, die in ihrer Größe von 2° Sehwinkel bis zu 150° Sehwinkel variieren: kreisrunde rezeptive Felder,

längliche rezeptive Felder, rezeptive Felder mit unregelmäßiger Form und rezeptive Felder mit mehreren Zentren. Niida (1980) entdeckte Pyramidenzellen mit unterschiedlichen rezeptiven Feldern. Er fand sowohl Zellen mit kleinen rezeptiven Feldern, die ein ON-Zentrum und eine OFF-Umgebung hatten, als auch Zellen mit kleinen rezeptiven Feldern, die ein OFF-Zentrum und eine ON-Umgebung hatten. Zellen mit großen rezeptiven Feldern hatten entweder einfach nur ein erregendes Zentrum oder einfach nur ein hemmendes Zentrum. (Rezeptive Felder mit chromatischen Aspekten werden auf Seite 29 besprochen.)

1.7.2 Zeitliche Übertragungseigenschaften

Sajovic & Levinthal (1982) untersuchten die zeitlichen Übertragungseigenschaften intrinsischer tectaler Zellen aus dem Stratum periventriculare (Schicht 1, tiefste Schicht) des Zebrafischs (*Brachydanio rerio*). Da - wie die Autoren betonen - die Tecta optica von Goldfisch und Zebrafisch, sowohl was ihre laminare Struktur als auch was die Morphologie der intrinsischen tectalen Zellen betrifft, sehr ähnlich sind, wird die Arbeit hier zitiert. In Schicht 1 wurden vier verschiedene Zelltypen unterschieden, und zwar hinsichtlich ihrer Spontanaktivität im Dunkeln und hinsichtlich ihres Antwortverhaltens auf stationäre Lichtpunkte:

1. Ohne Spontanaktivität im Dunkeln, phasische Antwort auf Licht an und Licht aus.
2. Tonische Spontanaktivität im Dunkeln, phasische Verstärkung der Antwort auf Licht an und Licht aus. Variante: Lichtpunkt ON unterdrückt die spontane Entladung.
3. Ohne Spontanaktivtät im Dunkeln, tonische Antwort während der gesamten Dauer von Lichtpunkt ON.
4. Spontane Entladung von „bursts“, die Rate der „bursts“ wird durch Lichtpunkt ON entweder erhöht oder erniedrigt, es gibt kein phasisches Moment.

1.7.3 Zuordnung von Physiologie und Morphologie

Zwei Arbeiten (Niida, 1980; Guthrie & Sharma, 1991) versuchen, die physiologischen Eigenschaften den morphologisch beschriebenen Neuronentypen von Meek & Schellart (1978) zuzuordnen. Mit Hilfe intrazellulärer Ableitung und gleichzeitiger Injektion von Farbstoff sind in erster Linie zwei Zelltypen zugänglich. Weil die Zellen nur wenige

Minuten ableitbar sind, ist die Charakterisierung beschränkt auf simple Reize: 1. Lichtblitze oder 2. punktförmige Lichtreize, die innerhalb des RF an- und ausgeschaltet werden.

Guthrie & Sharma (1991) postulieren, dass bei Typ-I-Neuronen ein Lichtblitz zu starker initialer Hyperpolarisation führt und dass die rezeptiven Felder gut definiert sind. Des Weiteren stellten sie fest, dass Typ-XIV-Zellen keine gut definierten rezeptiven Felder besitzen, sondern eine große Variabilität in der Struktur aufweisen (von konzentrisch bis unregelmäßig). Ein Lichtblitz wird erst mit starker Verzögerung beantwortet.Niida (1980) fand in *Carassius carassius* pyriforme Zellen, Pyramidenzellen und morphologisch noch nicht kategorisierte Neurone, die er bezüglich ihres visuellen Antwortverhaltens mit „sustained“, „dimming“, „transient“ und „other response types“ einteilte. Er fand Pyramidenzellen mit unterschiedlichen rezeptiven Feldern (besprochen auf der vorigen Seite). Die von Niida gefundenen Pyramidenzellen enthalten vermutlich verschiedene Zelltypen der Meek-Nomenklatur, wohingegen seine pyriformen Zellen vermutlich den Typ-I-Neuronen zuzurechnen sind.

Insgesamt muss man anmerken, dass die Eigenschaften dieser Zellen eine große Variabilität aufweisen, so dass es schwierig ist, die physiologische Eigenschaft einer der von Meek & Schellart (1978) beschriebenen Zelltypen zuzuordnen. Außerdem erlaubt die Färbemethode mit Procian Yellow keine vollständige Rekonstruktion des Neurons, so dass die Zuordnung weiter erschwert ist.

1.7.4 Richtungsselektivität und Bewegung

Cronly-Dillon (1964) untersuchte Bewegungs- und Richtungssensitivität in den retinalen Afferenzen des Tectum opticums des Goldfisches und fand heraus, dass Units, die mit einer ON-OFF-Antwort auf stationäre Lichtblitze reagieren, auf sich bewegende helle oder dunkle Punkte mit einer tonischen Entladung antworten. Darüber hinaus stellte er fest, dass Units, die auf die horizontale Bewegungsrichtung antworteten, doppelt so häufig gefunden wurden wie Units, die auf die vertikale Bewegungsrichtung antworteten. Auch O’Benar (1976) stellte fest, dass die Richtungssensitivität von retinalen Ganglienzellaxonen abgeleitet im Tectum opticum am größten war, wenn die Bewegungsrichtung naso-temporal war und der Stimulus („moving spot“) sich im Zentrum des rezeptiven Feldes befand.

Bezüglich der Verarbeitung von Richtungsselektivität fanden Riemslag & Schellart (1978) heraus, dass es im Tectum opticum eine größere Anzahl an richtungsselektiven Units gibt als im optischen Nerv und schlossen daraus auf eine multiple Projektion (Divergenz) von Ganglienzellen auf tectale Zellen.
Maximova et al. (2005) untersuchten die spektrale Empfindlichkeit von richtungsselektiven Ganglienzellen, indem sie von deren Axonendigungen in der Eingangsschicht des Tectums ableiteten und stellten fest, dass diese farbenblind und vor allem vom L-Zapfen getrieben sind.

1.7.5 Chromatische Verarbeitung

Jacobson (1964) tätigte 42 Ableitungen von Units von optischen Nervenfasern aus dem Stratum opticum im Tectum. Sein Ziel war es, die spektrale Empfindlichkeit dieser Fasern zu messen, und zwar durch Feststellen der Schwellenenergie von farbigen Lichtpunkten (threshold energy of light) 22 verschiedener Wellenlängen im Bereich von 341-779 nm (nicht allen Units konnten alle Wellenlängen präsentiert werden). Diese Schwellenenergie war erreicht, wenn bei einer Unit ein oder mehrere Aktionspotentiale ausgelöst wurden. Er erstellte also von jeder Unit ein Aktionsspektrum, indem er auftrug, ob bzw. wie viele Aktionspotentiale bei welchen Wellenlängen auftraten. Einige Empfindlichkeitsspektren wurden im helladaptierten und einige im dunkeladaptierten Zustand gemessen. Im helladaptierten Zustand fand er vier Bereiche erhöhter Sensitivität: 462 +/- 14 nm (blau), 497-517 nm (grün), 552-584 nm (gelb) und 605-651 nm (rot). Einige Empfindlichkeitsspektren zeigten ein Maximum, einige zwei Maxima und einige zeigten auch drei Maxima. Darüber hinaus konnten die Units in ON-Units, OFF-Units und ON-OFF-Units eingeteilt werden, die verschiedene spektrale Empfindlichkeitskurven aufweisen.
O'Benar (1976) fand bei Ableitung von der Faserschicht Gegenfarbunits, die folgende Zentrum-Umfeld-Organisation zeigten: Grün-Zentrum-ON-und-Rot-Umfeld-OFF und Rot-Zentrum-ON-und-Grün-Umfeld-OFF.

1.8 Fragestellung der vorliegenden Arbeit

Die vorliegende Arbeit verfolgt mehrere Ziele. Die Hauptaufgabe war zunächst einmal, überhaupt farbsensitive und bewegungssensitive Neurone im Tectum opticum des Goldfisches zu finden und diese hinsichtlich ihres Antwortverhaltens zu charakterisieren. Frühere Arbeiten, die meist mit kleinen Punkten monochromatischen Lichtes gearbeitet hatten, waren zwar sehr erfolgreich im Auffinden von rezeptiven Feldern, aber nur mäßig erfolgreich im Auffinden von farbsensitiven Tectumneuronen. Deshalb wurde in dieser Arbeit bewusst mit breitbandigen Körperfarben in Form von farbigen Papieren gearbeitet. Auch die Bewegungsreize wurden nicht per Monitor oder sich bewegenden Lichtpunkten präsentiert, sondern bestanden aus auf Papier ausgedruckten Zufallspunktmustern, die an einer sich bewegenden Scheibe befestigt waren.

Außerdem sollte untersucht werden, ob das Bewegungssehen und das Farbensehen auf der Ebene des Tectum opticum über getrennte Pathways verarbeitet werden. Deshalb wurden jeder identifizierten Unit sowohl die Farbstimuli als auch die Bewegungsstimuli präsentiert, um zu überprüfen, ob die Units exklusiv für einen Reizmodus sensitiv waren.

Da die bisherigen Verhaltensversuche zeigen, dass sowohl das Ganzfeldbewegungssehen als auch das Objektbewegungssehen „farbenblind“ sind, wurden bewegungssensitiven Neuronen stets auch ein Bewegungsstimulus präsentiert, der den L-Zapfen nicht modulierte. Sie sollten auf diesen Stimulus keine Antwort zeigen.

Um schließlich Aufschlüsse über die Verarbeitung von Helligkeitsunterschieden zu erhalten, wurde eine Abfolge von Schwarz-Weiß-Grau-Papieren präsentiert.

Des Weiteren sollten die Ableitorte im Tectum opticum kartiert werden, um festzustellen, ob es möglicherweise spezifische, örtlich abgegrenzte Areale für Farbe auf der einen Seite und für Bewegung auf der anderen Seite gibt. Derartige Areale sind bei Primaten im visuellen Cortex gefunden wurden. So ist bei diesen das Areal V4 für Farbverarbeitung und das Areal V5 für Bewegungsverarbeitung verantwortlich.

2. Material und Methode

2.1 Versuchstiere

Es handelte es sich bei den Versuchstieren um Goldfische (*Carassius auratus*) mit einer Länge von ca. 8-12 Zentimetern, die von lokalen Händlern bezogen wurden. Die Haltung der Tiere erfolgte in Gruppen (4-6 Tiere) in 100-Liter-Aquarien. Die Tiere waren einem zwölfstündigen Hell-Dunkel-Rhythmus und einer Wassertemperatur von 18-20° Celsius ausgesetzt. Die Fütterung erfolgte einmal am Tag mit Goldfischfutter der Firma SERA. Das Versuchsvorhaben wurde vom Land Rheinland-Pfalz genehmigt (23177-07/051-30V2).

2.2 Versuchsaufbau

Das Schema des Versuchsaufbaus und die Art der Platzierung der Versuchstiere sind in den Abbildungen 2.2.1 und 2.2.2 dargestellt. Die neuronale Aktivität wurde extrazellulär vom Tectum opticum abgeleitet. Dabei handelte es sich um eine unipolare Ableitung, d.h. die indifferente Elektrode war geerdet und zwischen dieser und der Ableitelektrode wurden Potentialdifferenzen gemessen. Die beiden Elektroden wurden über eine Steckverbindung mit dem Vorverstärker (Eigenbau) verbunden, der für eine Impedanzwandlung zwischen Präparat und Messapparatur sorgte. Von dort wurde das Signal in den Hauptverstärker (Eigenbau) eingespeist, in den ein 50 Hz-Sperrfilter integriert war. Von dort wurde das Signal an einen nachgeschalteten Verstärker (Tektronix 5A22N) weitergeleitet. Hier fand eine Band-passfilterung im Bereich von 10 Hz für den Hochpassfilter und im Bereich von 10 kHz für den Tiefpassfilter statt. Das Signal wurde auf einem analogen Oszilloskop dargestellt und zum einen zu einem Lautsprecher und zum anderen zu einem Analog/Digital-Wandler (Powerlap/4SP, ADInstruments) geführt. Mit der dazugehörigen Software (Chart 5, ADInstruments) wurde das Signal mit 10 000 bzw. 20 000 Datenpunkten pro Sekunde aufgezeichnet und zur späteren Auswertung gespeichert. Die Farbstimuli wurden mit Hilfe einer Klappziffernanzeige präsentiert, die von einem Schrittmotor bewegt wurde. Jedes Fallen der Klappe wurde von einer Lichtschranke registriert und an Powerlab/4SP weitergleitet. Der Bewegungsstimulus wurde über eine durch einen Motor exzentrisch bewegte Scheibe präsentiert. Der Beginn eines neuen Bewegungszyklus wurde durch zwei Magnete registriert, deren Signal an Powerlab/4SP weitergeleitet wurde.

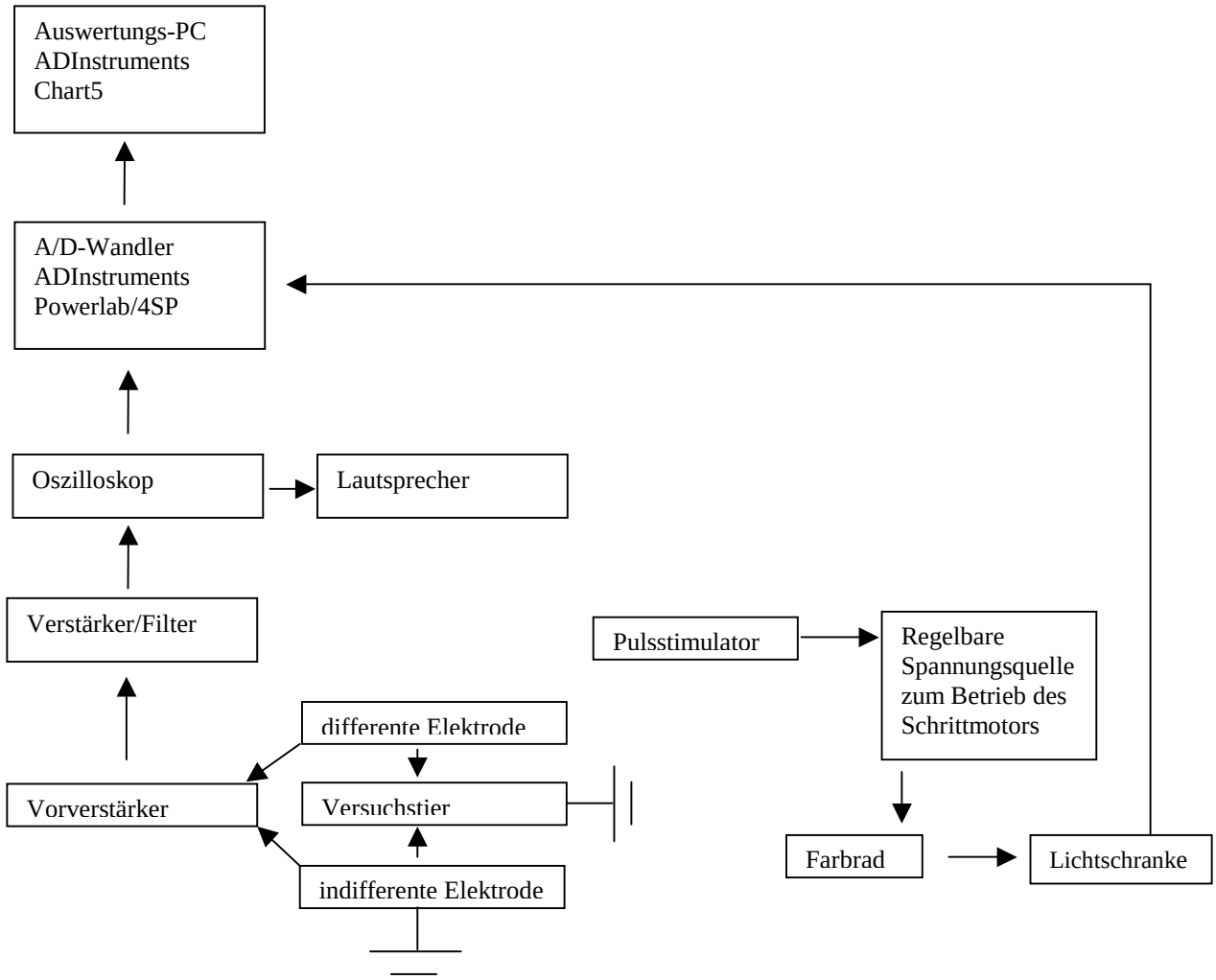


Abb. 2.2.1: Schematisierter Versuchsaufbau.

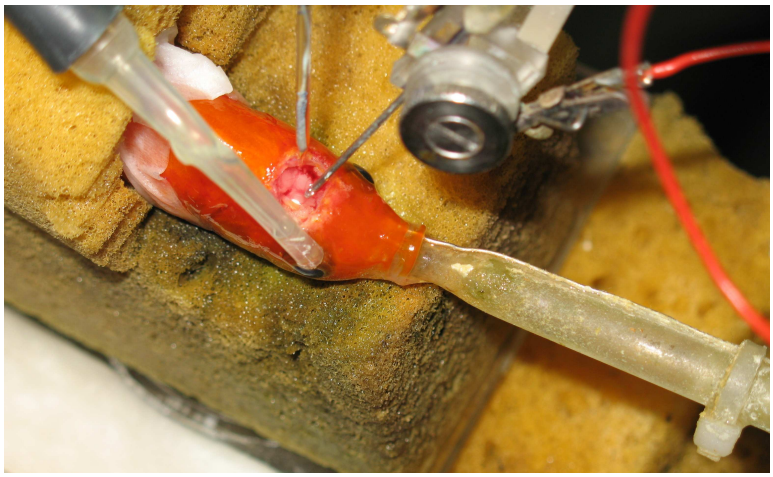


Abb. 2.2.2: Versuchstier. Die Abbildung zeigt einen zur Ableitung vorbereiteten Goldfisch platziert in einem feuchten Schwamm. Zum Zwecke der besseren Sichtbarkeit wurde das Tier nicht so tief wie normalerweise im Schwamm platziert. Darüber hinaus wurden die Tiere unter Versuchsbedingungen noch stärker in feuchte Tücher gewickelt und das linke Auge wurde ebenfalls mit einem feuchten Tuch abgedeckt. Ins Maul führt der Beatmungstubus, durch den dem Tier Wasser zugeführt wird. Über dem Auge befindet sich die Bewässerungskanüle für das Auge. Die Metallkanüle dient einerseits der Zuführung von Ringer-Lösung und andererseits als indifferente Elektrode. Mittig über der Öffnung ist eine Glaskapillarelektrode mit Silber/Silberchloriddraht zu sehen. Die in Abb. 2.3.1 zu sehende Ringleuchte wurde unmittelbar vor dem rechten Auge platziert. Direkt hinter der Ringleuchte wiederum befanden sich die Farb- bzw. Bewegungsstimuli.

2.3 Stimuli

2.3.1 Farbstimuli

Um farbspezifische Neurone zu identifizieren, wurden dem Versuchstier 21 verschiedene Farbpapiere (HKS-Standard) aus dem gesamten Farbenkreis präsentiert. Diese Farbpapiere wurden auf eine Klappziffernanzeige geklebt und von einer Ringleuchte (Schott KL 750) beleuchtet, durch die hindurch das Tier die Farbpapiere nacheinander betrachtete. Der Sehwinkel betrug 86º. Der sonstige Raum war abgedunkelt. Die Klappziffernanzeige wurde von einem Schrittmotor bewegt. Alle fünf Sekunden fiel ein Farbplättchen herunter und gab die nächste Farbe frei. Der Reizwechsel dauerte 10 ms. Nach jedem farbigen Reiz folgte ein Graupapier als neutraler Reiz, um z.B. eventuelle Nachbilder zum Abklingen zu bringen. Bei allen 23 Graupapieren handelte es sich um dasselbe Grau.

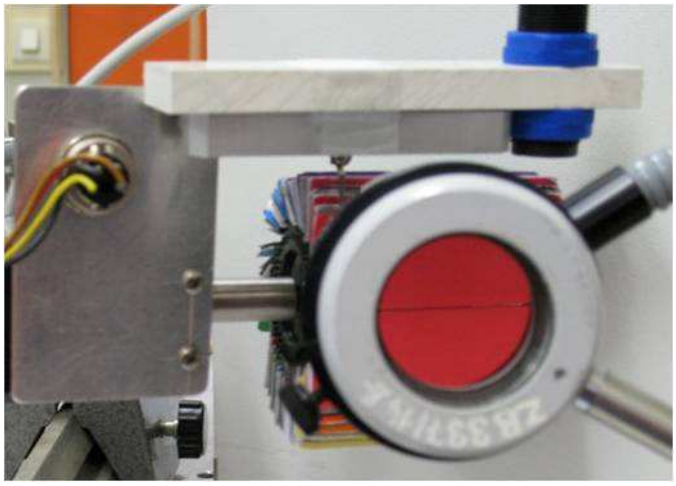


Abb. 2.3.1: Farbstimuli mit Ringleuchte. Zu sehen ist der Ring, durch den das Versuchstier auf die farbigen Papiere schaut. Auf der anderen Seite des Ringes befindet sich eine Ringleuchte, die während des Versuchs die Farbpapiere anstrahlt. Oben rechts im Bild ist die Lichtschranke zu sehen, die das Fallen eines Farbplättchens registriert und links im Bild sind Teile des Schrittmotors zu sehen, der die Welle der Klappziffernanzeige dreht.

Die Farbpräsentation begann mit zwei Gelbtönen gefolgt von zwei Orangetönen, einem Rotton, zwei Pink- und zwei Violetttönen. Darauf wurden drei Blau-, zwei Mint- und drei Grüntöne gezeigt (Abb. 2.3.2) .Den genannten Farbpapieren folgten vier weitere Farbpapiere: rot, grün, blau, gelb, auch jeweils von einem Graupapier getrennt, die durch Berechnung (spektrale Empfindlichkeit nach Neumeyer, 1984) als für den Goldfisch isoluminant angenommen wurden. Die Graupapiere entsprachen in der Helligkeit diesen Farben. Diese Sequenz isoluminanter Farben wurde präsentiert, um zu überprüfen, ob die abgeleiteten Zellen tatsächlich auf Farbunterschiede und nicht etwa auf Helligkeitsunterschiede antworteten. Um auch das Antwortverhalten bezüglich der Helligkeitsunterschiede zu testen,

folgte noch eine Sequenz von grau-schwarz-weiß-grau. Auch die Helligkeitswerte aller anderen Farbpapiere wurden berechnet (Abb. 2.3.6). Diese vollständige Stimulusabfolge wurde mindestens dreimal präsentiert. Es fand keine Stimulation des UV-Rezeptors des Goldfisches statt, da die verwendete Ringleuchte (Schott KL 750) kein Licht im UV-Bereich abstrahlte.

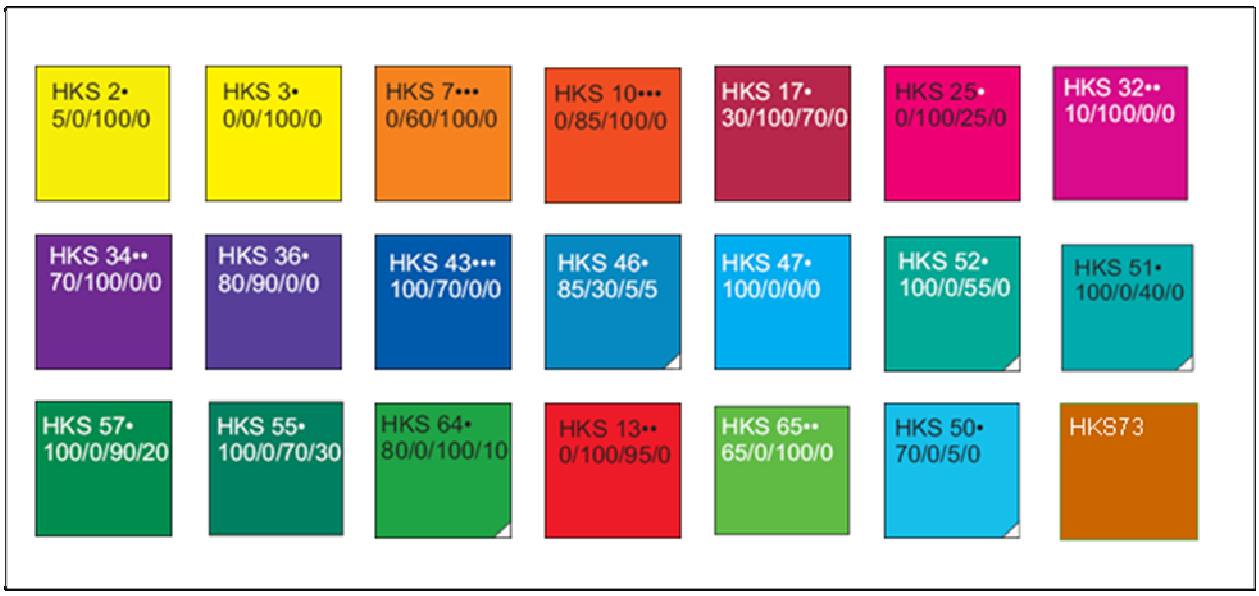


Abb. 2.3.2: Farbstimuli. Farbpapiere in der Reihenfolge, in der sie dem Versuchstier präsentiert wurden. Auf jede Farbe folgte die Präsentation eines Graupapiers (nicht abgebildet). In Anschluss an die letzte Farbe folgte noch eine grau-schwarz-weiß-grau-Sequenz.

Das Emissionspektrum der Ringleuchte (Abb. 2.3.3) und die Remissionspektren der Farbpapiere (Abb. 2.2.4 und 2.3.5) wurden im Spektralphotometer (Spectro 100) in 10-nm-Schritten gemessen. Diese Werte wurden einerseits zur Berechnung der subjektiven Helligkeitswerte der Farbpapiere für den Goldfisch und anderseits zur Bestimmung der Farborte der Farbpapiere im Farbraum des Goldfisches gebraucht.

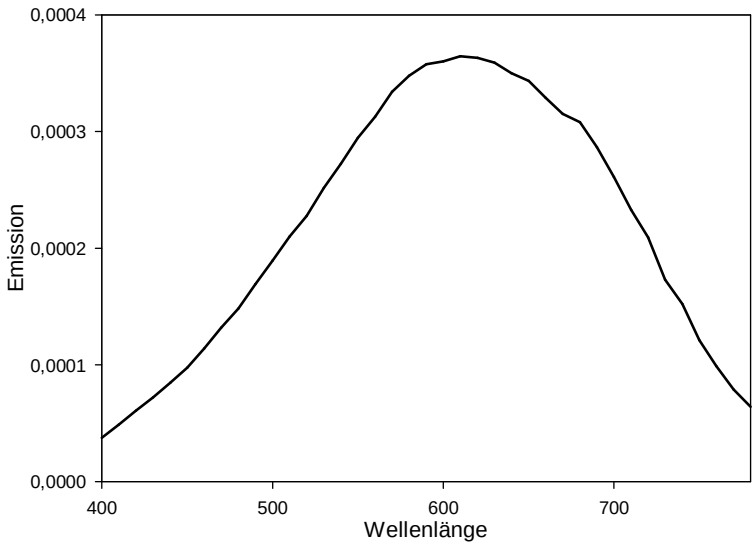


Abb. 2.3.3 Emissionsspektrum der Ringleuchte.

Die Remissionsspektren der Gelbpapiere wurden in beide Abbildungen eingefügt, um die jeweilige Lage in Bezug zu Rottönen einerseits und Blau- und Grüntönen andererseits besser vergleichen zu können.

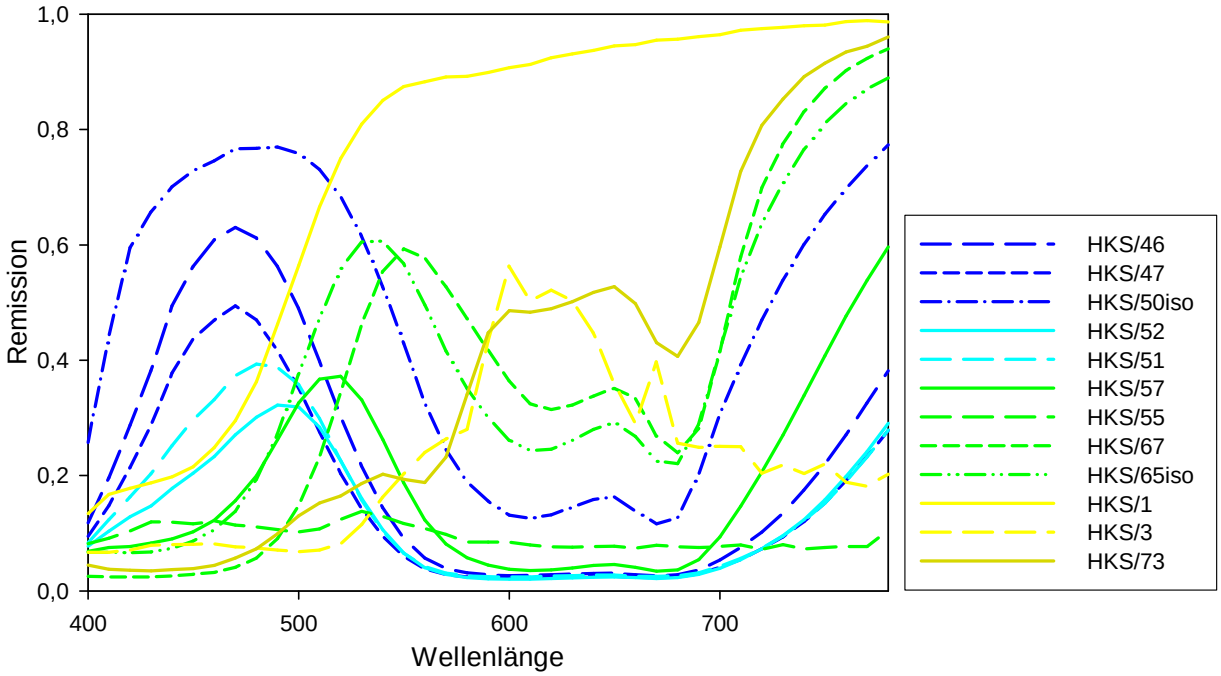


Abb. 2.3.4: Remissionspektren Blau-, Grün- und Gelbpapiere.

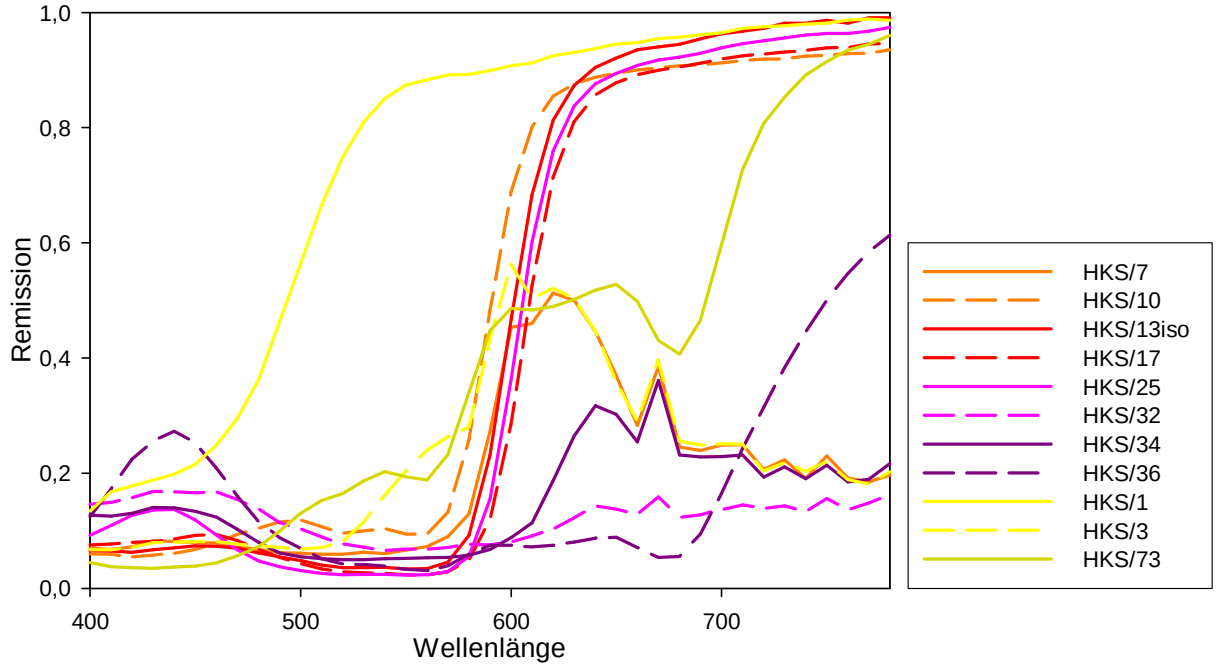


Abb. 2.3.5: Remissionsspektren Gelb-, Orange-, Rot-, Pink- und Purpurpapiere.

Die subjektiven Helligkeitswerte der Farbpapiere wurden bestimmt, indem in 10-nm-Schritten jeweils die Remissionswerte der Farbpapiere mit den Werten der spektralen Empfindlichkeits-funktion (aus Neumeyer, 1984) und den Emissionswerten der Ringleuchte multipliziert wurden. Diese Werte wurden aufsummiert, das Ergebnis repräsentiert den subjektiven Helligkeitswert, den das jeweilige Farbpapier für den Fisch hat (Abb. 2.3.6).

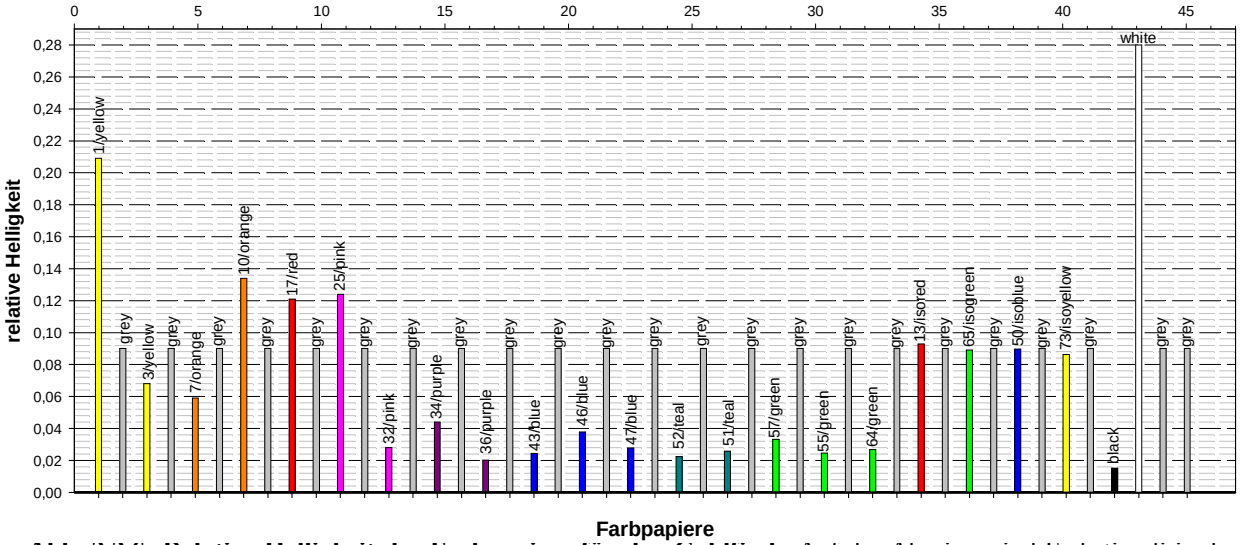


Abb. 2.3.6: Relative Helligkeit der Farbpapiere für den Goldfisch. Auf der Abszisse sind Farbstimuli in der Reihenfolge der Präsentation aufgetragen. Die Farbe der Balken spiegelt nicht den genauen Farbton wieder, sondern dient nur als Anhaltspunkt. Auf der Ordinate sind die subjektiven Helligkeitswerte für die jeweiligen Farbpapiere eingetragen. Je größer der Wert, desto heller Farbe für den Fisch. Bei den Farbpapieren 34 bis 42 handelt es sich um die Sequenz der isoluminanten Farben.

Die Farben wurden im Farbraum des Goldfisches dargestellt (Abb. 2.3.7), so dass für jede Farbe bekannt war, wie stark sie jeweils den kurz-, den mittel- und den langwelligen Zapfentyp erregt. Die Berechnung eines Farbortes für ein Farbpapier erfolgt, indem man zunächst in 10-nm-Schritten in einem Bereich von 400-700 nm für jeden Zapfentyp die Werte für die spektrale Empfindlichkeit des betreffenden Zapfens mit den Werten des spektralen Remissionsgrades des Papiers und den Werten der spektralen Strahlungsleistungsverteilung der Lampe multipliziert und dann aufsummiert.

$$S = \sum_{\lambda=400}^{700} ß_\lambda * R_\lambda * s_\lambda * \Delta 10nm$$

$$M = \sum_{\lambda=400}^{700} ß_\lambda * R_\lambda * m_\lambda * \Delta 10nm$$

$$L = \sum_{\lambda=400}^{700} ß_\lambda * R_\lambda * l_\lambda * \Delta 10nm$$

$ß_\lambda$ = spektraler Remissionsgrad des Papiers

R_λ = spektrale Strahlungsleistungsverteilung der Lampe

s_λ = spektrale Empfindlichkeit S-Zapfen

m_λ = spektrale Empfindlichkeit M-Zapfen

l_λ = spektrale Empfindlichkeit L-Zapfen

Δ10nm: es wird mit 10 multipliziert, da anstelle der Integralbildung die Werte in 10-nm-Schritten ermittelt wurden und dann, wie das Summenzeichen zeigt, aufsummiert wurden.

Bei S, M und L handelt es sich um die Erregungsstärke, der S-, M- und L-Zapfen. Um die Koordinaten (s, m, und l) der Farbpapiere im Farbendreieck (Abb. 2.3.7) eintragen zu können, musste der Anteil des jeweiligen Zapfentypes an der Gesamterregung ermittelt werden:

$$s = \frac{S}{S+M+L} \qquad m = \frac{M}{S+M+L} \qquad l = \frac{L}{S+M+L}$$

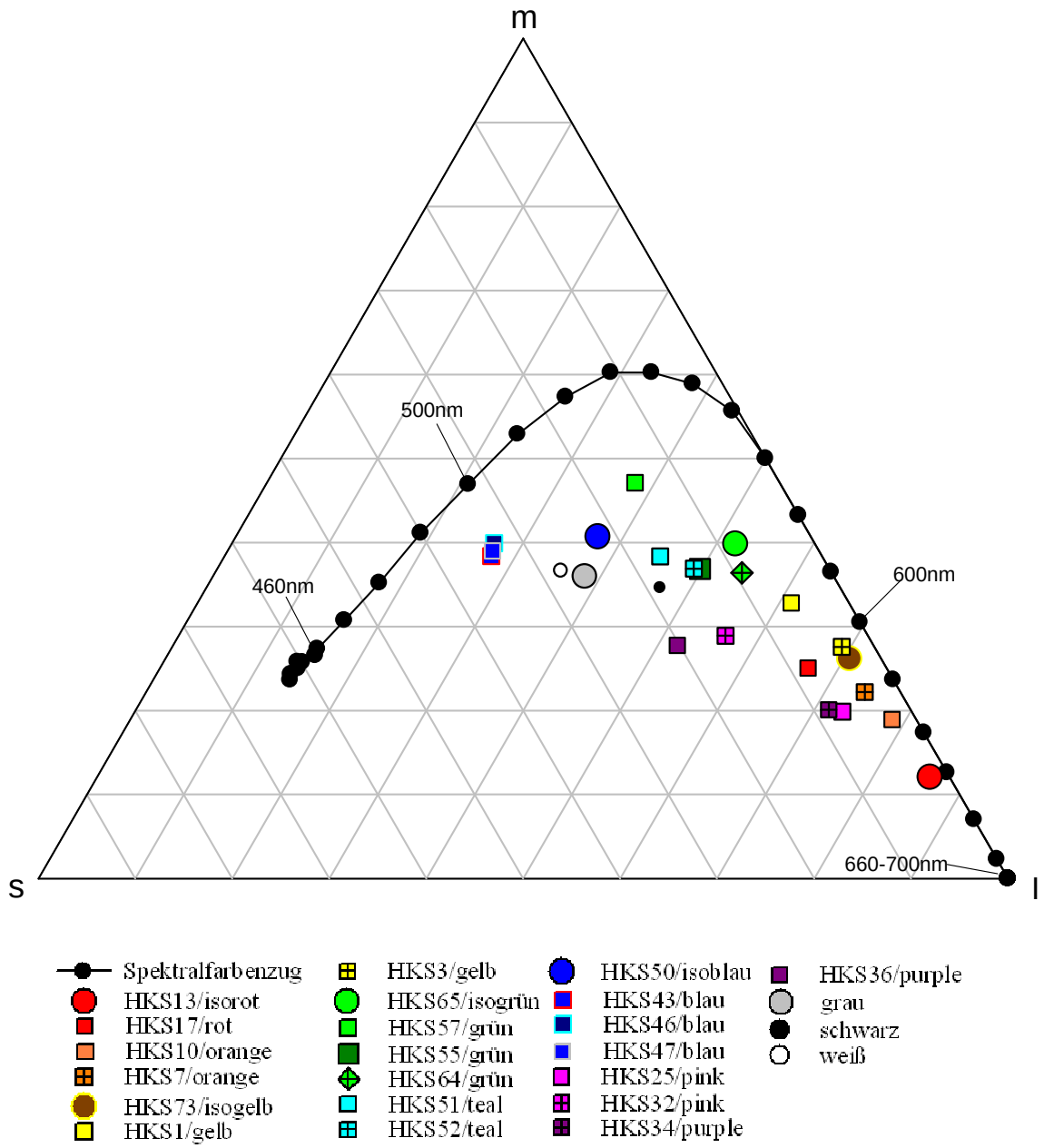


Abb. 2.3.7: Farbendreieck des Goldfisches. Dargestellt ist das Basisdreieck des Farbtetraeders bestimmt durch S-, M-, und L-Zapfen. In den Eckpunkten liegen Farben, die nur jeweils einen Rezeptortyp erregen. Die schwarzen Punkte stellen den Spektralfarbenzug des Goldfisches dar. Die konvexe Hülle der Farborte des Spektralfarbenzuges beschreibt alle möglichen Erregungsverhältnisse, die die Rezeptoren einnehmen können. Die unter dem Spektralfarbenzug eingetragenen Symbole zeigen die Erregungsverhältnisse für die im Versuch präsentierten Farbpapiere. Dicht beieinander liegende Farborte bedeuten ein ähnliches Erregungsverhältnis der Zapfen.

2.3.2 Bewegungsstimuli

Zur Identifizierung bewegungssensitiver Neurone wurde jedem Versuchstier ein sich bewegendes schwarz-weißes Zufallspunktmuster präsentiert, das in Abbildung 2.3.7 zu sehen ist. Die Pixel hatten eine Größe von 2,5 x 2,5 mm. Auch dieses Punktmuster wurde von der Ringleuchte angestrahlt und von dem Versuchstier durch die kreisrunde Öffnung betrachtet. Die zehn cm große Scheibe wurde exzentrisch bewegt, d.h., die Kreisscheibe saß so auf der Welle, dass ihr Mittelpunkt außerhalb der Drehachse der Welle lag. Dies bedeutet, dass jeder Punkt auf der Scheibe einen Kreis beschreibt, und dass alle Bewegungsrichtungen präsentiert wurden. Jeder dieser Kreise hat einen Durchmesser von 5 cm und somit legt jeder Punkt bei einer Umdrehung eine Strecke von 15,7 cm zurück. Da die Scheibe für eine Umdrehung 2,6 sec benötigt, bewegt sich jeder Punkt mit einer Geschwindigkeit von rund 6 cm pro sec oder einer Winkelgeschwindigkeit von 138°/sec.

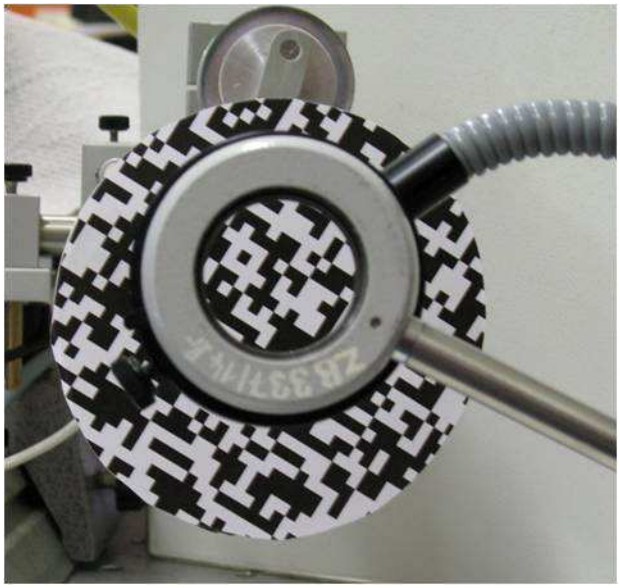


Abb. 2.3.8: Bewegungsstimulus mit Ringleuchte. Zu sehen ist das schwarz-weiße Zufallspunktmuster mit der sich davor befindlichen Ringleuchte. Durch die Öffnung hindurch betrachtet der Fisch den Stimulus.

Um die „Farbenblindheit“ des Bewegungssehens zu testen, wurden zwei weitere Zufallspunktmuster (siehe Abb. 2.3.8) präsentiert: Zum einen ein rot-grünes Zufallspunktmuster, bei dem das Rot und das Grün so gewählt waren, dass sie den L-Zapfen des Goldfisches unterschiedlich stark erregten. Bei dem dritten Muster wurden das Rot und das Grün so gewählt, dass keine Modulation des L-Zapfens zu erwarten war. Die Erregungsstärken des L-Zapfens, die jeweils von den roten und grünen Pixeln hervorgerufen wurden, wurden mithilfe der auf S. 36 beschriebenen Summen berechnet. Anschließend wurde das Verhältnis der Erregungsstärken, die zum einen von den roten und zum anderen von den grünen Pixeln hervorgerufen wurden, berechnet. Das erste rot-grüne Zufallspunktmuster

führte für den L-Zapfen zu einem Erregungsverhältnis von 0,36 : 1, was einer starken Modulation des L-Zapfens entspricht und das zweite rot-grüne Zufallspunktmuster rief ein Erregungsverhältnis von 0,8 : 1 beim L-Zapfen hervor, was nur eine schwache Erregungsänderung des L-Zapfens anzeigt. Ein Verhältnis von 1 : 1 (grün : rot) bedeutet keine Modulation des L-Zapfens.

Diese Stimuli wurden gewählt, um bewegungsempfindliche Zellen von Farbzellen unterscheiden zu können. Beide Zelltypen könnten, da sie vom L-Zapfen getrieben sind, „rotempfindlich“ sein. Falls es sich um eine Bewegungszelle handelt, sollte die Zelle die Bewegung des isoluminanten Musters nicht detektieren können und nicht mehr beantworten. Wurde eine bewegungssensitive Zelle gefunden, die auf das schwarz-weiße Muster reagiert, wurden alle drei Muster präsentiert. Über eine Klettverbindung an der Rückseite waren die Muster leicht auszutauschen.

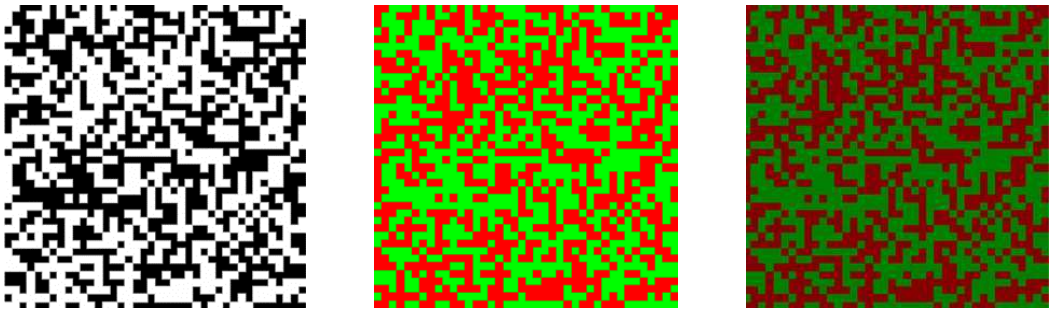


Abb: 2.3.9: Bewegungsstimuli. Zu sehen sind die drei Zufallspunktmuster, die als Bewegungsreiz dienten. Links das schwarz-weiße Zufallspunktmuster, in der Mitte das rot-grüne Muster von unterschiedlicher Helligkeit und rechts das rot-grüne Muster von gleicher Helligkeit berechnet für den Goldfisch.

Jeder aktiven Unit wurden sowohl die Farbstimuli als auch die Bewegungsstimuli präsentiert, sofern sie sich lang genug ableiten ließ.

2.4 Präparation der Versuchstiere

Jedes Tier wurde anästhesiert, indem es in eine wässrige Lösung aus MS 222 (Tricainmethansulfonat, Sigma; 0,015%) gegeben wurde. Anschließend wurde es durch eine intramuskuläre Injektion mit Flaxedil (Gallamintriäthyljodid, 0,03-0,08 ml einer 2% Lösung) relaxiert und in den Versuchsaufbau gelegt. Um den Körper feucht zu halten und das Tier in seiner Lage zu fixieren, wurde es in einen feuchten Schaumstoffhalter gelegt, sodass nur der Kopf und die Kiemen frei blieben. Über einen Tubus, der ins Maul des Fisches eingeführt wurde, konnten die Kiemen ständig mit oxygeniertem Wasser bespült werden. Darüber hinaus enthielt das Wasser MS 222 (Tricainmethansulfonat, Sigma; 0,01%), um das Tier unter

Narkose zu halten. Das für den Versuch nicht relevante (contralaterale) Auge wurde mit einem feuchten Tuch abgedeckt. Das Auge, dem die Stimuli präsentiert wurden, wurde permanent mit Wasser feucht gehalten. Die Schädeldecke über dem Tectum wurde mit einem Dentalbohrer (Typ 951B3, Kaltenbach und Voigt) geöffnet. Anschließend erfolgte die Freilegung des Tectums durch Entfernen von Fett. Das Gehirn wurde mit Hickmann Fisch-Ringerlösung (pH 7,2) feucht gehalten.

2.5 Elektroden und Ableitorte

Die Aktivität einzelner Zellen wurde mit konventionellen Methoden extrazellulär abgeleitet. Erfahrungswerte in der Elektrophysiologie zeigen, dass unterschiedliche Elektrodenarten unterschiedliche Zelltypen bevorzugt ableiten, deswegen kamen sowohl Glaskapillar-elektroden als auch Metallelektroden zum Einsatz.

Alle Glaskapillarelektroden wurden an einem Mikroelektrodenhalter und über eine Steckverbindung mit dem Differenzverstärker verbunden. Der Mikroelektrodenhalter war an einem Kunststoffhalter befestigt, so dass die Elektrode mittels eines durch einen Schrittmotor betriebenen Mikromanipulators (Märzhäuser) platziert werden konnte. Die Schrittmotor-steuerung (MS 21 MicroS, Lang Elektronik) erlaubte 0,1 µm feine Schritte. Meist wurden aber Schrittgrößen von 1-10 µm gewählt.

Als Referenzelektrode diente das Metallröhrchen, das in der Hirnöffnung platziert war, um Ringerlösung zur Feuchthaltung des Gehirns zuzuführen. Die Tiere wurden mittels eines Platindrahts, der gemeinsam mit dem Beatmungstubus ins Maul eingeführt wurde, geerdet.

1. Glaskapillarelektroden

Alle Glaskapillaren wurden mit einem Puller (DMZ-Universalmikroelektrodenpuller, Zeitz-Instrumente, Augsburg) gezogen. An diesem Gerät können verschiedene Parameter wie z.B. Spitzendurchmesser und -länge variiert werden. Teilweise wurden Elektroden mit extrem langer Spitze gezogen und unter Sichtkontrolle am Mikroskop gebrochen. Auch über die Art des verwendeten Elektrolyts bzw. Metallinlays können die Elektroden variiert werden, wodurch ermöglicht wird, unterschiedliche Zelltypen abzuleiten bzw. unterschiedliche Ableitungsqualitäten (z.B. betreffend Signal/Rausch-Verhältnis oder Einzelzellableitung vs. Ableitung von Massenaktivität) zu erreichen. Ein wesentlicher Parameter der Elektroden ist ihr Widerstand. Je größer der Spitzendurchmesser, desto geringer der Widerstand. Ist der

Widerstand groß (kleiner Spitzendurchmesser), dann sind eher Einzelzellableitungen möglich. Ist der Widerstand hingegen klein (größerer Spitzendurchmesser), dann sind eher gleichzeitige Ableitungen von mehreren Zellen zu erwarten. Da das Interesse vorwiegend auf der Ableitung einzelner Zellen lag, wurden Elektroden mit großem Widerstand erzeugt. Aus drei Gründen konnte man den Widerstand aber auch nicht beliebig hoch wählen. Erstens erhöht sich bei höherem Eingangswiderstand auch das Rauschen, so dass es immer schwieriger wird, ein angemessenes Signal-Rausch-Verhältnis zu erhalten. Zweitens je hochohmiger eine Elektrode ist, desto seltener findet man Zellantworten, da man ihr Signal nur erfassen kann, wenn sich die Elektrode sehr nah an der Zelle befindet. Und drittens wird bei Glaskapillarelektroden der Widerstand zu einem kleinen Teil vom Elektrolyt und zu einem größeren Teil durch die Öffnung der Elektrodenspitze bestimmt. Je kleiner die Öffnung der Spitze, desto größer der Widerstand. Da sich herausstellte, dass die Applikation von Chicago Sky Blue per Iontophorese nicht bei beliebig kleiner Elektrodenöffnung funktioniert, musste ein angemessener Widerstand gefunden werden, der zum einen Einzelzellableitungen gewährleistet und zum anderen die Applikation von Chicago Sky Blue zulässt. Wenn Ableitstellen markiert werden sollten, hatten die Elektroden meist einen Widerstand von 1,5 – 2 MΩ. In den übrigen Versuchen lag der Widerstand meist zwischen 1,8 und 8 MΩ, selten wurden Elektroden mit Werten bis zu 18 MΩ verwendet. Es ist davon auszugehen, dass man mit Elektroden dieser Art maximal 20 µm von der abgeleiteten Unit entfernt ist. Zwei Arbeiten (O'Benar 1976; Jacobson 1964) stellen fest, dass man mit elektrolytgefüllten Glaskapillaren eher tectale Zellen ableiten kann und mit Metallelektroden eher retinale Afferenzen. Die Widerstände der Elektroden wurden mit einem Standardmessgerät (Ω-Mega-Tip-Z, World Precision Instruments) gemessen. Als Metallinlay wurde ein Silber/Silber-chlorid-Draht verwendet. Als Elektrolyte wurden 3 M KCl, 2 M NaCl oder 0,5 M LiCl verwendet. Wenn die abgeleiteten Stellen markiert werden sollten, wurde der Farbstoff Chicago Sky Blue (2%) in 0,5 M Na-Azetat (pH 7,2) gelöst und diese Lösung als Elektrolyt verwendet. Die Markierung wurde iontophoretisch appliziert, indem ein Strom von 4-5 µA für 5-10 Minuten an die Elektrode angelegt wurde. Weitere Markierungen wurden mit Fluorogold (2%) gelöst in 0,5 M Lithiumchlorid getätigt. Eine Auflistung der verwendeten Glaskapillarelektroden zeigt Tabelle 2.5.1.

Tab. 2.5.1 Auflistung der verwendeten Glaskapillarelektroden

Nr.	Glassorte	Metallinlay	Elektrolyt	Widerstand
1.	GC 150 TF 10	Ag-Ag^+Cl^-	3M KCl	1.5-18 MΩ
2.	GC 150 TF 10	Ag-Ag^+Cl^-	Chicago sky blue (2%) in 0,5M Na-Azetat (pH 7,2)	1.5-18 MΩ
3.	GC 150 TF 10	Ag-Ag^+Cl^-	2 M NaCl	1.5-10 MΩ
4.	GC 150 TF 10	Ag-Ag^+Cl^-	0,5 M LiCl (teilweise mit 2% Fluorogold)	1.5-12 MΩ

2. Metallelektroden

Es wurden Wolframdrähte eingesetzt, deren Spitze per Elektrolyse bei 6-7 V in einer Lösung aus 71 g $NaNO_2$ und 34 g KOH in 100 ml destilliertem Wasser (Levick, 1972) angespitzt wurden. Dann wurden sie mit Drahtlack (E 6146, Fa. Dupont) isoliert, indem sie in den Lack getaucht und extrem langsam wieder herausgezogen wurden und anschließend zwei Stunden bei 200° C im Wärmeschrank ausgehärtet wurden. Die Widerstände und die Länge der freien Spitze wurden gemessen. Die Widerstände lagen bei 1-12 MΩ und die Länge der freien Spitze zwischen 10 und 15 µm.

3. Stahlelektroden

Als dritte Elektrodenart wurden kommerziell erworbene glasisolierte Stahlelektroden (Science Products GmbH) verwendet. Ihr Widerstand lag bei 8-12 MΩ.

4. Ableitkoordinaten

Die hier untersuchten Tectalhemisphären hatten vorwiegend eine Größe im Bereich von 1800-2100 µm in Länge und Breite. Die Dicke des Tectums von dorsal nach ventral betrug durchschnittlich 700 µm. Es wurden alle drei Koordinaten (Länge, Breite und Tiefe) für jede Elektrodenpenetration protokolliert. Fand sich bis zu einer Tiefe von 700 µm (bei sehr großen Hirnen 1000 µm) keine Unit, wurde die Elektrode herausgezogen und 50 µm weiter wieder eingestochen. Wenn die Elektrode auf das Hirn aufgesetzt wurde, was sehr gut über den

Lautsprecher zu hören war, wurde die Anzeige des Mikromanipulators auf Null gesetzt, so dass die Oberfläche des Tectums als Tiefe gleich 0 µm definiert war. Im Verlauf des Versuchs wurde mit Schrittgrößen von 1 bis 10 µm ins Tectum vorgedrungen. Diese sehr kleine Schrittgröße verhindert ein zu starkes Eindrücken des Gehirns. Die momentane Tiefe der Elektrodenspitze konnte jederzeit von der Mikromanipulatoranzeige abgelesen werden. Bei jeder abgeleiteten Unit wurde die Tiefe notiert. Man muss zusätzlich berücksichtigen, dass man sich bei der verwendeten Elektrodenart maximal 20 µm von einer abgeleiteten Units entfernt befindet.

2.6 Histologie

Um die Ableittiefe zu verifizieren und Anhaltspunkte dafür zu erhalten, ob es sich um Ableitungen von Retinaafferenzen aus der Eingangsschicht des Tectum opticums handelt oder um Ableitungen von intrinsischen tectalen Neuronen, wurden in 24 Fällen die Ableitorte per Iontophorese mit dem Farbstoff Chicago Sky Blue oder Fluorogold markiert. Wenn Markierungen gesetzt wurden, erfolgte die histologische Aufarbeitung des Präparates nach folgendem Protokoll:

- Markierung der Ableitstelle mit Chicago Sky Blue oder Fluorogold
- Herauspräparieren des gesamten Gehirns
- Einbettung in Tissue Freezing Medium (Fa. Jung) und Schockgefrieren in flüssigem Stickstoff
- Schneiden mit dem Kryostaten (Frigocut 2800E, Fa. Jung). Schneidetemperatur -24°, Objekttemperatur -10°, Schnittdicke 40 µm.
- 30 Minuten fixieren über 37% Paraformaldehyddampf
- Trocknen der Objektträger
- Färbung: Nissl
- Auswertung durch Mikroskopieren und Dokumentieren

2.7 Datenauswertung

Die Daten wurden gefiltert und digitalisiert (ADInstruments Powerlab/4SP) und mit der dazugehörigen Software (Chart 5, ADInstruments) auf verschiedenen Weisen dargestellt und ausgewertet.

2.7.1 Unterscheidung von Einzelzellableitungen und Mehrzellableitungen

Da das Interesse auf Einzelzellableitungen lag, war es wichtig zwischen Einzelzellableitungen und Mehrzellableitungen zu unterscheiden. Es ist bekannt, dass die Aktionspotentiale einer Nervenzelle die gleiche Form und die gleiche Amplitude besitzen (wobei diese bei extrazellulären Ableitungen davon abhängt, wo an der Zelle man ableitet, also eher zellkernnah, dendritennah oder axonnah). Das heißt, dass Aktionspotentiale in einer Ableitung zur selben Zelle gehören, wenn Amplitudengröße, Spikeform und Spikedauer identisch sind. Mithilfe des Auswertprogramms konnten die Spikes nach diesen Werten sortiert werden, so dass nur Spikes mit gleichen Werten derselben Unit zugeordnet wurden. In der vorliegenden Arbeit wurden die Ableitungen mit einer Abtastrate (Sampling rate) von 10000 oder 20000 pro Sekunde meist über einen Bereich (Range) von 1 oder 2 V getätigt. Digitalisierung bedeutet immer, dass ein gewisser Teil der Originalinformation verloren geht. Deshalb kann es sein, dass zwei digitalisiert dargestellte Spikes sich z.B. in ihrer Amplitude um einen gewissen Betrag unterscheiden und dennoch zur selben Unit gehören. Deshalb wurden die Spikes zusätzlich an einem analogen Oszilloskop beobachtet und mit den auftretenden digitalen Spikes verglichen, so dass bewertet werden konnte, ob die Abweichungen bei den digitalisierten Spikes aufgrund der A/D-Wandlung auftraten oder ob eine weitere Unit vorlag. Des Weiteren wurden Intervallhistogramme (Chart 5, ADInstruments) erstellt, um die Unterscheidung zwischen Einzelzellableitungen und Mehrzellableitungen zu verifizieren. Beim Intervallhistogramm wird die Abszisse in gleich große Abschnitte unterteilt. Der erste Abschnitt entspricht der Grundintervalllänge (sinnvoll ist 1 ms), der zweite entspricht der doppelten Intervalllänge, der dritte der dreifachen und so weiter. Man misst zwischen zwei aufeinanderfolgenden Ereignissen (Aktionspotentialen) das Intervall und summiert entsprechend der Länge in den zugehörigen Abschnitten der Abszisse das Auftreten des Intervalls auf. Man erhält eine Häufigkeitsverteilung der auftretenden Intervalle. Aufgrund der relativen Refraktärzeit von Nervenzellen, sollte bei Ableitungen von Single-Units das erste Intervall (1 ms) leer bleiben.

2.7.2 Unterscheidung von retinalen Afferenzen und tectalen Units

Da es sich um extrazelluläre Ableitungen handelt, konnte nicht mit absoluter Sicherheit unterschieden werden, ob es sich bei den einzelnen Ableitungen um Antworten von retinalen Afferenzen oder um Antworten von intrinsischen tectalen Zellen handelt. Um dieser Unsicherheit Rechnung zu tragen, wird im Ergebnisteil der Begriff „Unit“ im Sinne eines neutralen Begriffes, der offen lässt, ob es sich um die Antwort einer intrinsischen tectalen Zelle oder einer retinalen Afferenz (Axon einer retinalen Ganglienzelle) handelt, verwendet. Trotz der extrazellulären Ableitmethode kann dennoch eine begründete Zuordnung der Units bezüglich ihrer Herkunft versucht werden. Um zwischen Ableitungen von retinalen Afferenzen und von intrinsischen tectalen Units zu unterscheiden, wurden mehrere Parameter verwendet:

Spikedauer und Spikeform

Da axonale Spikes mit maximal 1 ms meist von kürzerer Dauer sind als somanah abgeleitete Spikes, deren Spikedauer eher größer als 1 ms ist, wurden die Spikedauern ausgewertet und protokolliert. Darüber hinaus sehen axonale Spikes eher simpel (oft monophasisch) aus, somatische Spikes gleichen eher klassischen Aktionspotentiale nur mit umgekehrten Vorzeichen (da extrazellulär) und dendritennah abgeleitete Spikes sind eher triphasisch (Gold et al., 2006). Deshalb wurden ebenfalls die Spikeformen überprüft und protokolliert.

Latenzzeit

Als weiterer Parameter für die Unterscheidung, ob es sich um Ableitungen von Afferenzen oder um Ableitungen von intrinsischen Units handelt, wurde die Latenzzeit verwendet. In der Retina des Goldfisches finden drei synaptische Umschaltungen statt: Erstens von Photorezeptoren auf Bipolarzellen, zweitens von Bipolarzellen auf Amakrinzellen und drittens von Amakrinzellen auf Ganglienzellen. Jede synaptische Umschaltung benötigt circa 1 ms. Hinzu kommt die Zeit, die die Phototransduktion benötigt, um zu einer Rezeptorantwort zu führen und die Zeit, die das Signal benötigt, um den Weg über den optischen Nerv bis zum Eintritt in das Tectum opticum zurückzulegen. Bei intrinsischen Zellen kommt mindestens noch die Umschaltzeit von einer weiteren Synapse hinzu. Generell sollten Antworten, die man den Faserantworten zuordnet kürzere Latenzzeiten (ca. bis 20 ms) aufweisen als Units, die man der Gruppe der intrinsischen Units zuordnet. Deswegen wurden die Latenzzeiten der Units gemessen. Die Latenzzeiten, die eine Unit zeigt, können sich bei den verschiedenen

präsentierten Farbstimuli unterscheiden, je nach dem wie stark diese die Zelle treiben. Um die Latenzzeiten der verschiedenen Units miteinander vergleichen zu können, wurden die Latenzzeiten, die die Units auf den am stärksten treibenden Stimulus zeigten, herausgegriffen. Die Latenzzeiten wurde mithilfe des Auswertprogramms Chart 5 (ADInstruments) bestimmt.
Im Ergebnisteil findet sich für jede Zellgruppe eine Abbildung, die die Information über Spikedauer, Spikeform und Latenzzeit enthält. Die Abbildung wird bei ihrem ersten Auftauchen näher erläutert.

Ableittiefe

Auch mithilfe der Ableittiefe lassen sich Rückschlüsse auf die Herkunft der Antworten ziehen. Die meisten retinalen Afferenzen finden sich in Randbereichen des Statum opticum (Laufer & Vanegas (1974a, b). Aber auch bei ca. 1/4 bis 1/3 der Afferenzen im Stratum griseum et fibrosum superficiale handelt es sich um retinale Afferenzen (Peyrichoux et al.,1986; Airhart & Kriebel, 1984; Murray & Edwards, 1982).

2.7.3 Bestimmung des qualitativen Antwortverhaltens

Um sowohl das zeitliche als auch das qualitative Antwortverhalten der Units zu beurteilen, wurden für jede Unit zunächst Peristimulus-Time-Histogramme (PSTH) (Chart 5, ADInstruments) erstellt. PSTH zeigen die Häufigkeit der beobachteten Ereignisse, hier also die Häufigkeit der Aktionspotentiale, entsprechend des Zeitpunkts ihres Auftretens und dies immer bezogen auf den Start des Reizes. Die Zeitachse wird in gleich große Abschnitte - die sogenannten „Bins“ - unterteilt. Bei einer Bin-Weite von 20 ms zählt man vom Start des Reizes die Anzahl der Ereignisse in den ersten 20 ms in das erste Bin. Nach 20 ms beginnt das nächste Bin und man zählt für die nächsten 20 ms die Anzahl der auftretenden Ereignisse usw. Mit dem Start des neuen Reizes beginnt eine neue Zählung. Man erhält mit dem PSTH die Häufigkeitsverteilung der untersuchten Ereignisse bezogen auf den Reizbeginn.

Um das Antwortverhalten verschiedener Units miteinander vergleichen zu können, wurde die Anzahl der Aktionspotentiale, die die Units während der gesamten Präsentationsdauer von fünf Sekunden pro Farbstimuli erzeugten, ausgezählt. Es wurde also nicht, wie häufig üblich, die Spikerate gebildet, bei der man z.B. die ersten 200 oder die ersten 500 ms nach Reizbeginn auszählt, um diesen Wert dann auf Spikes pro Sekunde hochzurechnen, da mit diesem Verfahren im vorliegenden Fall, wertvolle Informationen verloren gegangen wären.

Zum Beispiel bei Zellen, die zunächst auf den Reizwechsel antworten, dann eine Pause machen und dann tonisch weiterantworten, geht diese nachfolgende tonische Antwort verloren, wenn man z.B. nur die ersten 200ms oder die ersten 500 ms betrachtet und dann die Rate ermittelt. Auch Zellen, die auf jeden Stimuluswechsel phasisch reagieren, aber auf einige Stimuli auch noch ein tonisches Antwortverhalten zeigen, würde dieses tonische Antwortverhalten in der Darstellung der Spikerate nur ungenügend oder gar nicht mehr erfasst, erst recht nicht bei Units, die je nach Stimulus eine unterschiedliche Frequenz der tonischen Antwort aufweisen, da die Frequenz häufig in den ersten 200 oder 500 ms noch gleich oder sehr ähnlich sein kann und erst danach moduliert wird. (Rieke et al. 1997)

Jeder Unit wurde die Stimulusabfolge mindestens drei Mal präsentiert wurde. Für jeden einzelnen Stimulus wurde die Anzahl aus allen Überläufen ausgezählt und der Mittelwert gebildet. Des Weiteren wurde die Grundaktivität bestimmt, indem jeder Unit für 25 Sekunden das als neutral eingestufte Grau präsentiert wurde. Die Anzahl der in dieser Zeit auftretenden Aktionspotentiale wurde durch fünf geteilt, um die Grundaktivität pro fünf Sekunden zu erhalten. Die zuvor gebildeten Mittelwerte der aufgetretenen Aktionspotentiale je Farbstimulus wurden dann auf die Grundaktivität normiert. Von allen Werten wurde anschließend 100 abgezogen, so dass die Grundaktivität Null betrug. Alle Werte, die größer als Null sind, zeigen eine Aktivierung der Unit an und alle Werte, die kleiner als Null sind, repräsentieren eine Hemmung.

3. Ergebnisse

Es wurden bei 154 Goldfischen 6784 Elektrodenpenetrationen durchgeführt. Meist wurden 1-3 Zellen pro Tier abgeleitet. Die Höchstzahl von abgeleiteten Units bei einem Tier waren neun Units. Bei einigen Tieren konnten gar keine Units registriert werden. Insgesamt wurden 200 Units detektiert. Von dieser Gesamtzahl der abgeleiteten Units konnten 69 Units in ihrem Antwortverhalten von mindestens einem der dargebotenen Stimuli beeinflusst werden. Auf Farbunterschiede antworteten 52 und auf Helligkeitsunterschiede 2 Units. 15 Units antworteten auf den Bewegungsstimulus. Die restlichen 131 Units konnten keinem der hier präsentierten Stimuli zugeordnet werden.

Tabelle 3.1 zählt die Verteilung der abgeleiteten Units bezogen auf die verschiedenen Stimuli auf. Die meisten der 52 auf Farbstimuli antwortenden Units zeigen auch ein differenziertes Antwortverhalten bezüglich schwarz und/oder weiß.

Anzahl der Einstiche	6784	
Abgeleitete Units insgesamt	200	
Stimulus-insensitive Units	131	
Stimulus-sensitive Units	69	(100%)
Antwort auf Farbstimuli	52	(76%)
Antwort auf Helligkeitsstimulus	2	(3%)
Antwort auf Bewegungsstimulus	15	(21%)

Der Anteil der reizunabhängig antwortenden Units bezogen auf die Gesamtmenge der abgeleiteten Units beträgt 65%. Der Anteil der reizabhängig antwortenden Units bezogen auf die Gesamtmenge beträgt dementsprechend 35%. Das bedeutet, dass etwas mehr als ein Drittel der abgeleiteten Units für einen der angebotenen Stimuli sensitiv war. Von der Gesamtmenge der reizabhängig antworteten Units ist die Gruppe „Farbe“ mit 76% am größten. Die Gruppe „Bewegung“ hat einen Anteil von 21%. Die Gruppe „Helligkeit“ beträgt nur 3% (2 Units absolut).

Die abgeleiteten farbsensitiven Units zeigten ein großes Spektrum an zeitlichem Antwortverhalten. Es wurden Units gefunden, die phasisch reagierten, d.h., die nur auf Reizwechsel mit einem oder sehr wenigen Aktionspotentialen antworteten. Ein Beispiel zeigt Abb. 3.1. Eine weitere Gruppe zeigte auf den bevorzugten Stimulus ein tonisches Antwortverhalten, d.h., dass während der gesamten Reizpräsentation eine Antwort erfolgte. Bei vielen dieser zuletzt genannten Units konnte man unmittelbar nach dem Reizwechsel einen hochfrequenten phasischen Antwortanteil von einem darauf folgenden etwas niederfrequenteren tonischen Antwortanteil unterscheiden. Ein Beispiel zeigt Abb. 3.2. Es gab auch Fälle - wie in Abb. 3.3 zu sehen - in denen die Frequenz des tonischen Antwortanteils je nach Stimulus variierte. Des Weiteren wurden Units abgeleitet, die alle bzw. die meisten Reizwechsel mit einer geringen Zahl von Aktionenpotentialen beantworteten und hier also ein phasisches Antwortverhalten zeigten, darüber hinaus aber auf bestimmte Stimuli tonisch antworteten. Bei 2 Units, von denen eine in Abb. 3.4 dargestellt ist, zeigte sich eine weitere Variation im zeitlichen Antwortverhalten: Jeder Reizwechsel wurde phasisch beantwortet, bei einigen bevorzugten Farben zeigte sich nach der phasischen Antwort eine Pause von einigen Millisekunden und im Anschluss daran ein tonisches Antwortverhalten.

Tabelle 3.2 listet die Verteilung der abgeleiteten Units bezogen auf das zeitliche Antwortverhalten auf. Die tonisch antwortenden Units stellen die größte Gruppe, gefolgt von den je nach präsentiertem Stimulus phasisch oder tonisch antwortenden Units. Die drittgrößte Gruppe bilden die rein phasisch antwortenden Units. Die je nach Stimulus phasisch oder tonisch-mit-Pause antwortenden Units sind mit einer absoluten Anzahl von zwei die kleinste Gruppe.

abgeleitete farbsensitive Units insgesamt	52
phasisches Antwortverhalten	12
tonisches Antwortverhalten	21
reizabhängig phasisches oder tonisches Antwortverhalten	17
reizabhängig phasisches oder tonisches Antwortverhalten mit Pause	2

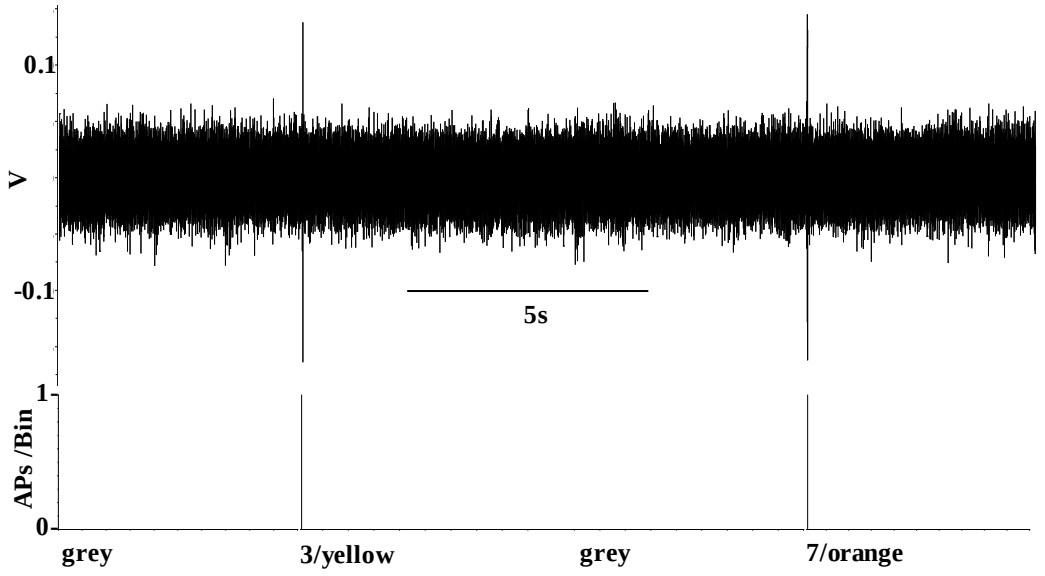


Abb. 3.1: Beispiel für eine phasisch antwortende Unit (141107_3). Beim oberen Teil der Abbildung handelt es sich um die Originalableitspur während der Stimulusfolge grau-gelb-grau-orange. Beim unteren Teil handelt es sich um die zugehörigen PSTH. Es wird nur der Reizwechsel hin zu gelb und orange mit je einem Aktionspotential beantwortet, ansonsten blieb die Unit stumm.

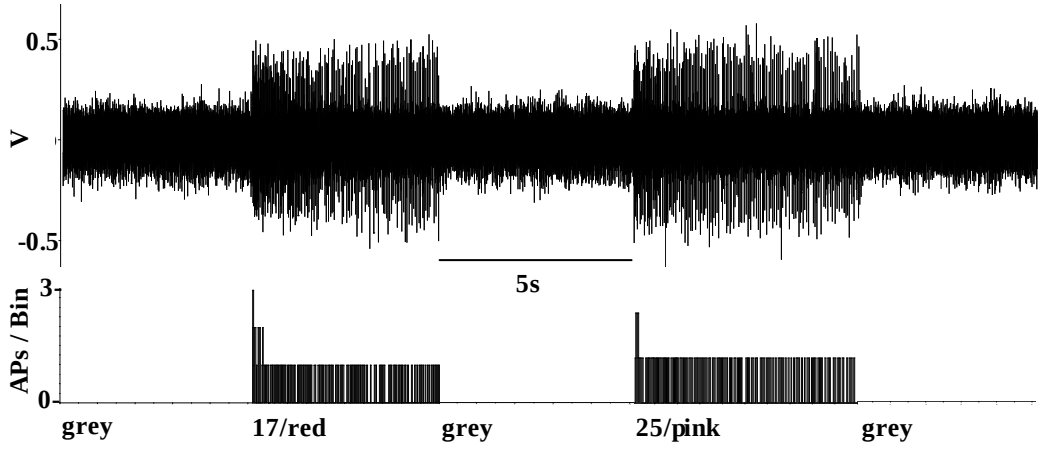


Abb. 3.2: Beispiel für eine tonisch antwortende Unit (260608_1). Beim Reizwechsel hin zum treibenden Stimulus zeigt sich zunächst noch eine höhere phasische Antwortfrequenz und danach ein tonisches Antwortverhalten auf etwas geringerem Niveau. Darüber hinaus zeigt diese Unit keine Grundaktivität. Der bevorzugte Stimulus waren Rottöne. Im oberen Teil der Abbildung ist die Originalableitspur und im unteren Teil sind die dazugehörigen PSTH zu sehen.

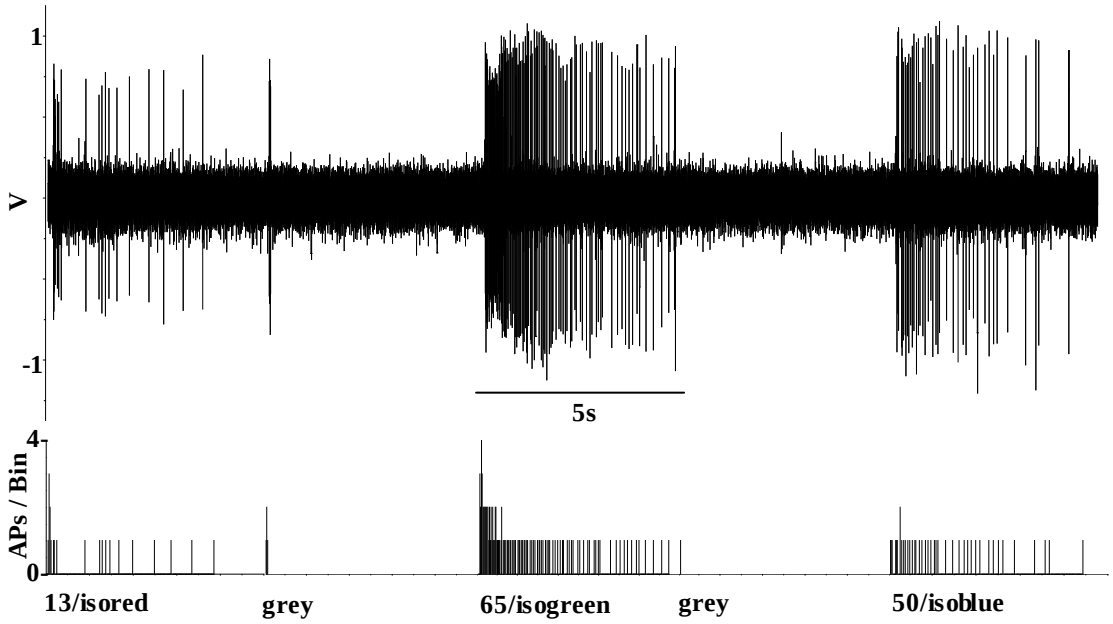


Abb. 3.3: Beispiel für eine je nach Stimulus phasisch oder unterschiedlich stark tonisch antwortende Unit (170608_1). Alle Graupapiere wurden bei Reizwechsel phasisch mit ein bis drei Aktionspotentialen beantwortet. Darüber hinaus wurden die unterschiedlichen Farben unterschiedlich stark tonisch beantwortet. Grün wurde am stärksten beantwortet, gefolgt von blau und dann rot. Das Schlusslicht bildet das hier nicht dargestellte gelb, das ähnlich wie grau - also nur phasisch - beantwortet wurde.

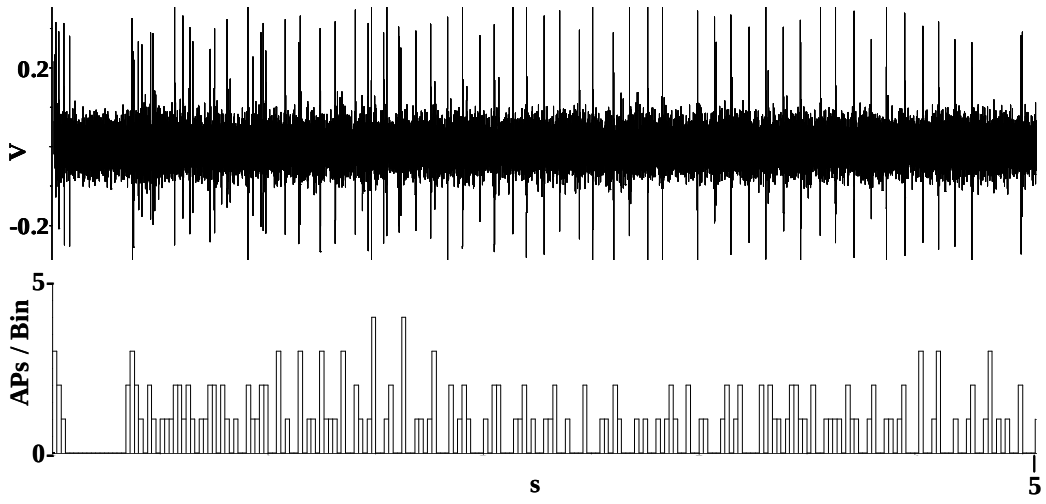


Abb. 3.4: Beispiel für eine Unit (130509_1), die je nach Stimlus phasisch oder tonisch antwortet. Darüber hinaus zeigte sie aber bei den Stimuli, die tonisch beantwortetet wurden, zunächst einen phasischen Antwortanteil, dann eine Pause und dann erst den tonischen Antwortanteil. Der obere Teil der Abbildung zeigt die Originalableitspur während der Präsentation von 43/blau. Der untere Teil zeigt ein PSTH, das vier Überläufe von 43/blau enthält. Dass die Pause auch nach der Aufaddierung von 4 Überläufen im PSTH zu sehen ist, zeigt wie stabil sie zum Antwortverhalten gehört.

Ein weiterer Aspekt zur Charakterisierung des Antwortverhaltens ist die Grundaktivität (S. 46). Es gibt Units, die nur auf einen von ihnen bevorzugten Stimulus antworteten, und ansonsten (nahezu) stumm waren. Weit häufiger fanden sich allerdings Units, die eine Grundaktivität aufwiesen, die je nach Stimulus nach oben bzw. unten moduliert wurde. Tab. 3.3 listet die Verteilung der abgeleiteten Units bezogen auf das Vorhandensein einer Grundaktivität auf. Die größte Gruppe stellen die Units mit einer Grundaktivität von 6-15 Aktionspotentiale pro 5 Sekunden. Eine etwa gleich große Anzahl von Units umfassen die Gruppen 1-5 und 16-30 Aktionspotentiale pro 5 Sekunden. Die Gruppen ohne bzw. mit besonders großer Grundaktivität umfassen jeweils eine deutlich kleinere Anzahl.

abgeleitete farbsensitive Units insgesamt	52
Keine Grundaktivität	5
Grundaktivität 1-5 Aktionspotentiale pro 5 Sekunden	12
Grundaktivität 6-15 Aktionspotentiale pro 5 Sekunden	17
Grundaktivität 16-30 Aktionspotentiale pro 5 Sekunden	10
Grundaktivität > 30 Aktionspotentiale pro 5 Sekunden	6

Auch die Latenzzeit ist eine zu beachtende Größe im Antwortverhalten und darüber hinaus ein hilfreicher Parameter bei der Charakterisierung der Units. Tabelle 3.4 zeigt die Verteilung der abgeleiteten farbsensitiven Units bezogen auf die Latenzzeit.

abgeleitete farbsensitive Units insgesamt	52
bis 20 ms	11
bis 30 ms	11
bis 40 ms	6
bis 50 ms	6
bis 60 ms	6
bis 70 ms	5
größer als 80 ms	7

3.1 Farbspezifische Units

Im folgenden Kapitel werden die Units, die sich für Farbe sensitiv zeigten, vorgestellt. Die Units werden hinsichtlich ihres qualitativen und zeitlichen Antwortverhaltens miteinander verglichen und wo es möglich ist, wird eine Gruppenbildung vorgenommen. Nach der Vorstellung aller Gruppen wird gezeigt, wie sich die Lage der Units über das Tectum verteilt.

3.1.1 Rotempfindliche Units

Es wurden 22 rotsensitive Units abgeleitet, die sich bezüglich ihres qualitativen Antwortverhaltens in sechs Gruppen einteilen lassen. Die ersten beiden Gruppen zeigen ein Gegenfarbverhalten, d.h. sie antworten mit Erregung auf Rottöne und mit Hemmung auf Blau- und Grüntöne. Die dritte Gruppe reagiert mit einem Anstieg der Erregung auf Rottöne und bleibt ansonsten stumm. Die Units der Gruppe vier beantworten jeden Stimuluswechsel phasisch mit einer geringen Anzahl von Aktionspotentialen, Rottöne beantworten sie darüber hinaus tonisch. Rottöne rufen eine Hemmung bei Units der Gruppe fünf hervor. Die sechste Gruppe zeigt eine Hemmung auf alle Farbstimuli aber die stärkste Hemmung wird von Rottönen hervorgerufen.

Im Folgenden werden das Antwortverhalten jeder Gruppe beschrieben und exemplarisch für jede Gruppe ein Ausschnitt der Ableitspur einer Unit und eine Übersicht über alle Peristimulustimehistogramme dieser Unit gezeigt.

Anschließend folgen Abbildungen, die das qualitative Antwortverhalten der fünf Zellgruppen illustrieren und das Vergleichen der Units vereinfachen. Des Weiteren werden Abbildungen gezeigt, die das Vergleichen der Latenzzeiten, der Spikedauern und der Spikeformen der verschiedenen Units ermöglichen.

Gruppe 1 umfasst neun Units. Diese zeigten einen Anstieg der Antwort bei gelb, orange, rot, und pink, manchmal auch auf das purpur, das näher beim Rot liegt. Darüber hinaus reagierten sie mit Hemmung auf purpur (in jedem Fall Hemmung bei dem Purpur das näher beim Blauen liegt), blau, türkis und grün. Der Wegfall der gehemmten Stimuli zeigte sich in einem Überschießen der Antwort (postinhibitory rebound) bei Graupapieren, die auf die gehemmten Farben folgten. Die Grundaktivität der Units lagen im Bereich von 1 – 12 Aktionspotentialen (AP) pro fünf Sekunden. Bei Betrachtung des zeitlichen Antwortverhaltens lassen sich sechs Units einem tonischen und drei Units einem phasischen Antwortverhalten zuschreiben. Alle Units zeigten eine Veränderung der Antwort auf die Schwarz-Weiß-Sequenz.

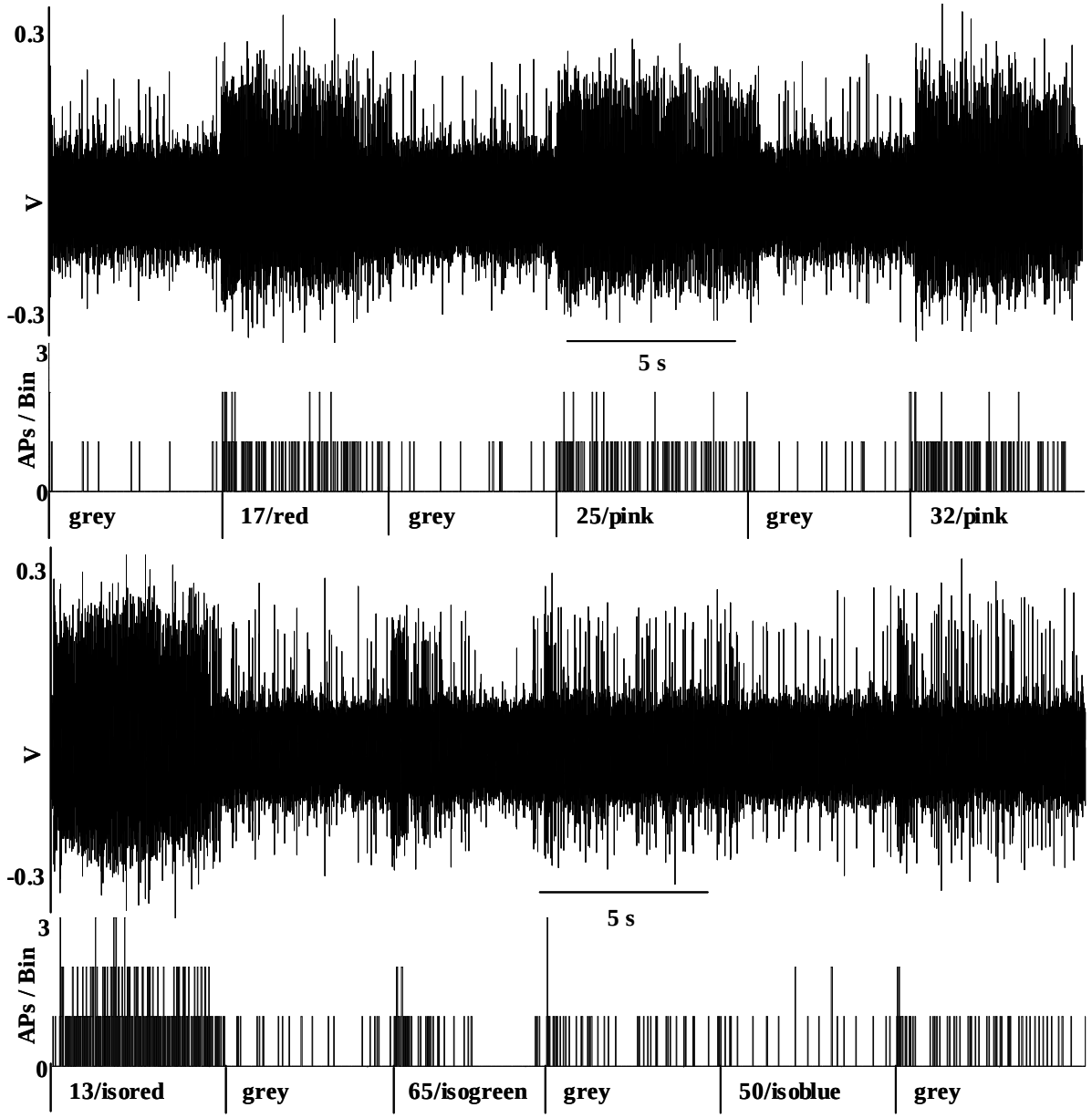


Abb. 3.1.1: Ableitspur und zugehörige PSTH von Unit 140409_1 als Beispiel für Gruppe 1. Im oberen Teil der Abbildung sind der Anstieg der Entladung bei Rottönen und das Zurückgehen der Entladung bei darauffolgenden Graupräsentationen zu erkennen. Im unteren Teil der Abbildung ist der Anstieg der Entladung bei rot und bei den auf grün und blau folgenden Graupapieren zu erkennen.

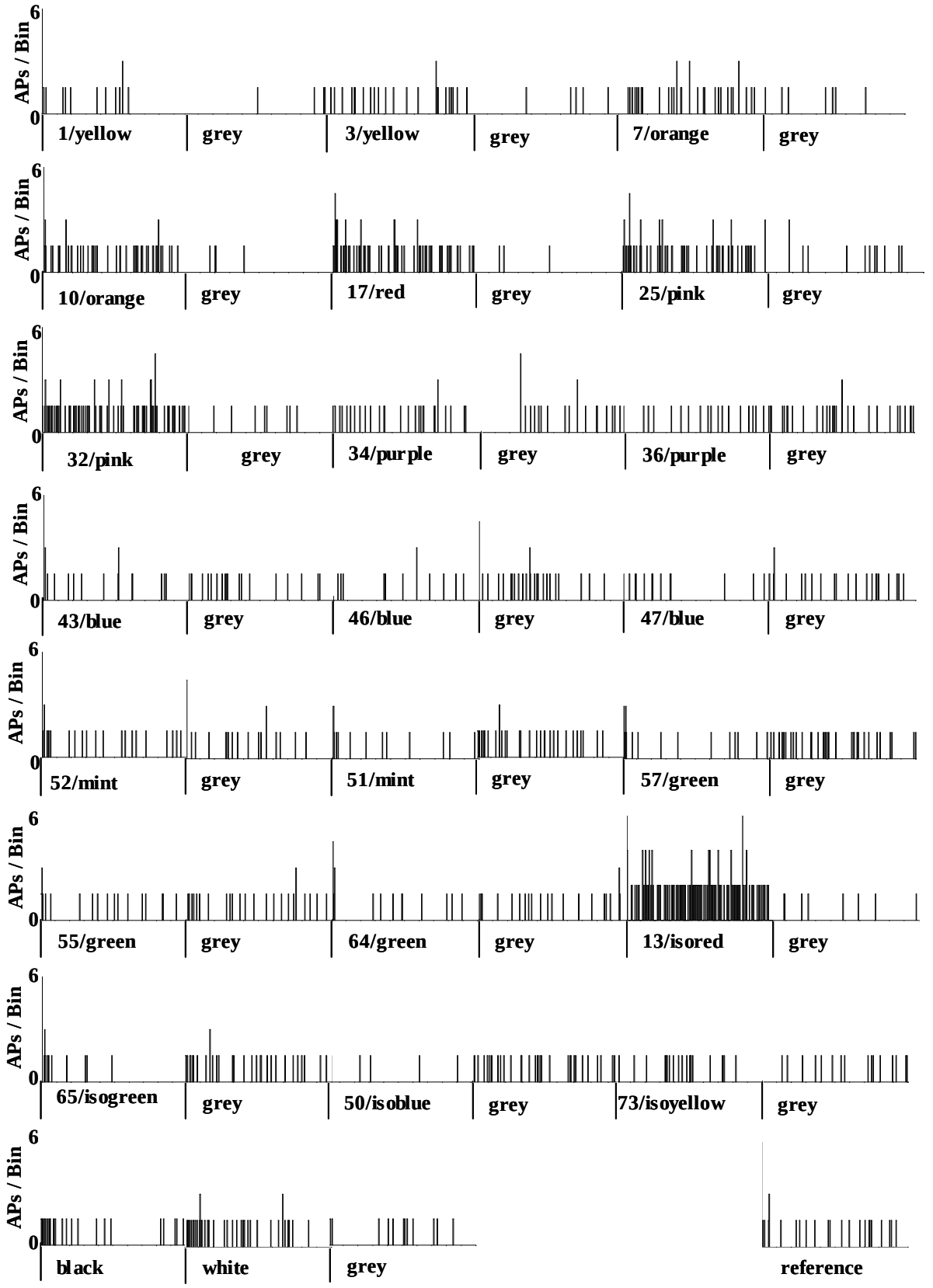


Abb. 3.1.2: Übersicht aller PSTH der Unit 140409_1 als Beispiel für Gruppe 1. Jedes PSTH enthält die Aktionspotentiale (AP) von drei Überläufen. Die stärkste Antwort wird bei Rot/13 hervorgerufen, gefolgt von Pink/32, Rot/17, Pink/25 und Orange/10. Orange/7 weist mit 32 AP nur noch ein leichtes Plus gegenüber der Grundaktivität (GA) von 23 AP auf. Schwarz entspricht mit der Anzahl der AP der GA, zeigt aber einen stärkeren phasischen Antwortanteil zu Reizbeginn. Weiß liegt mit 36 AP 60 % über der GA und zeigt auch eine stärkere Antwort zu Reizbeginn. Blau- und Grüntöne und Graupapiere, die auf Rottöne folgen, liegen unterhalb der GA, Graupapiere, die auf Blau- und Grüntöne folgen, sind größer oder gleich der GA.

Gruppe 2 umfasst drei Units. Die Units der Gruppe 2 zeigten dasselbe Gegenfarbverhalten wie Gruppe-1-Units. Allerdings zeigten sie sich sensitiver im Gelb- und im Purpurbereich als diese. Gruppe-2-Units unterschieden sich darüber hinaus von denen der Gruppe 1 darin, dass sie keine Grundaktivität aufwiesen und ausschließlich phasisch mit nur wenigen Spikes antworteten.

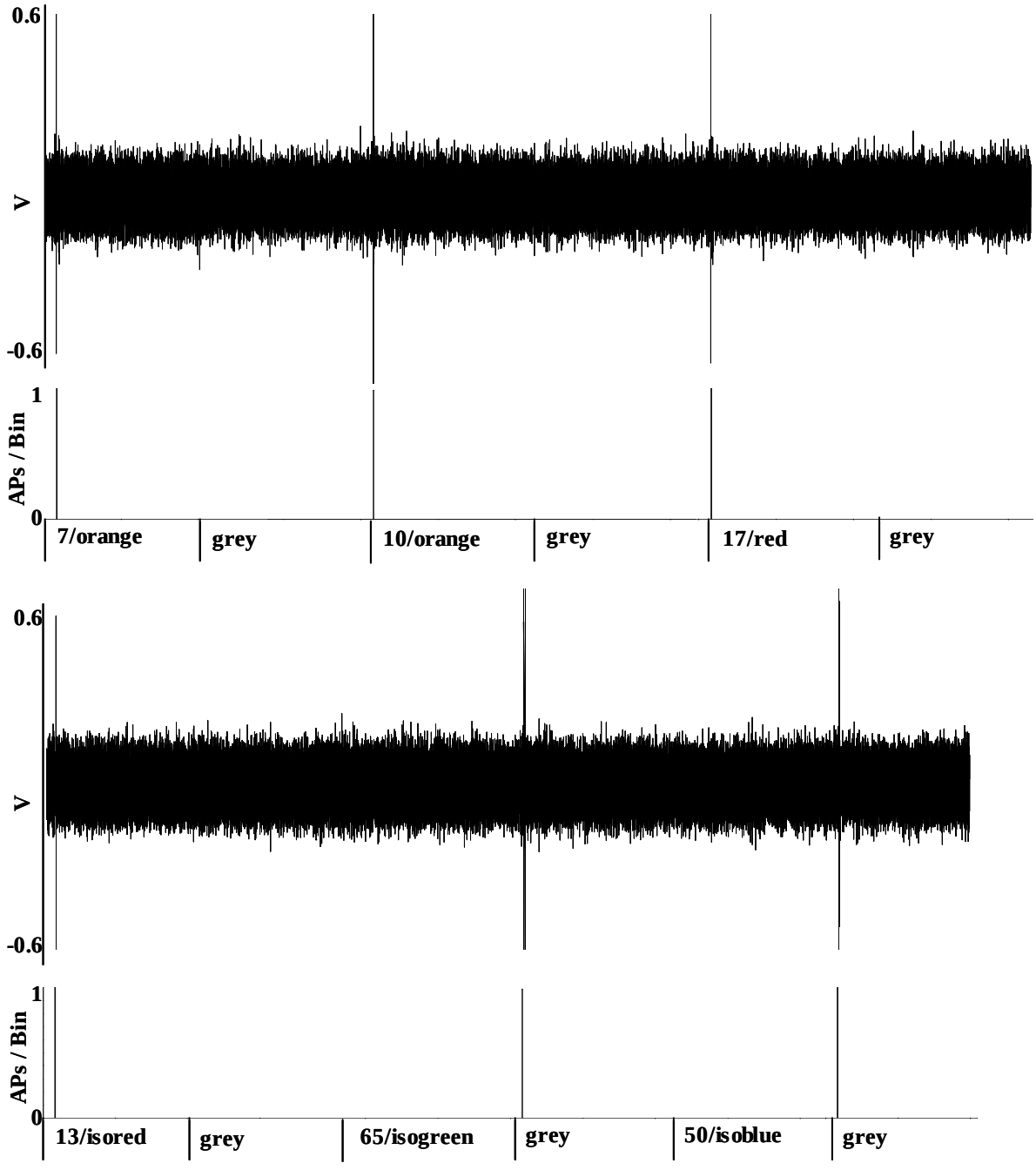
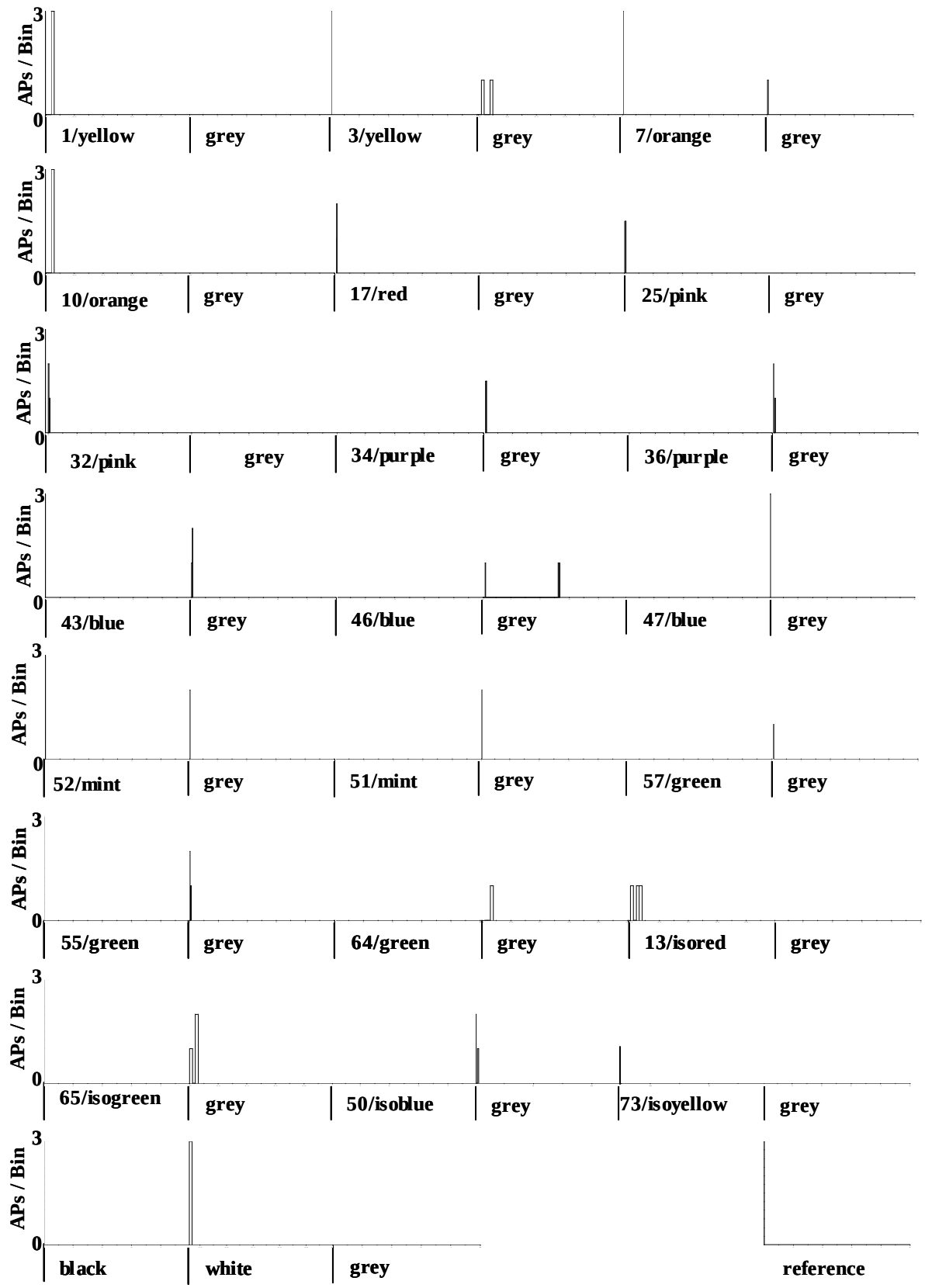


Abb. 3.1.3: Ableitspur und zugehörige PSTH von Unit 141107_3 als Beispiel für Gruppe 2. Diese Unit antwortete phasisch bei Stimulusbeginn von Rottönen und phasisch auf die Graupapiere, die auf Blau- und Grüntöne folgen. Es lag keine Grundaktivität vor und es erfolgte nur ein Aktionspotential pro relevanten Stimulus.



3.1.4: Übersicht aller PSTH der Unit 141107_3 als Beispiel für Gruppe 2. Jedes PSTH enthält die Aktionspotentiale von drei Überläufen. Da bei jedem bevorzugten Stimulus nur ein Aktionspotential pro Präsentation erfolgte, finden sich als Maximalwert drei Aktionspotentiale für drei Überläufe. Es lag keine Grundaktivität vor. Es erfolgten Antworten bei Gelb/1, Gelb/3, Orange/7, Orange/10 Rot/17, Pink/25, Pink/32 und Rot/13. Der Reizwechsel auf weiß wurde beantwortet. Purpur/34 und Purpur/36 wurden wie Blau- und Grüntöne beantwortet, d.h. mit Hemmung. Bei den darauffolgenden Graupapieren zeigte sich ebenfalls zu Reizbeginn eine phasische Antwort (Wegfall der Hemmung) wie bei den Graupapieren, die auf Blau- und Grüntöne folgen.

Gruppe 3 umfasst ebenfalls drei Units. Es handelt sich dabei um Units, die auf orange, rot, pink und lila antworteten und ansonsten stumm blieben bzw. eine leichte Hemmung zeigten. Die Schwarz-Weiß-Sequenz wurde von keiner der drei Units beantwortet. Zwei Units wiesen eine Grundaktivität auf (2 AP bzw. 38,5 AP), eine Unit zeigte keine Grundaktivität. Das zeitliche Antwortverhalten der Unit ohne Grundaktivität und der Zelle mit 38,5 AP Grundaktivität war tonisch, das der Unit mit 2 AP Grundaktivität phasisch.

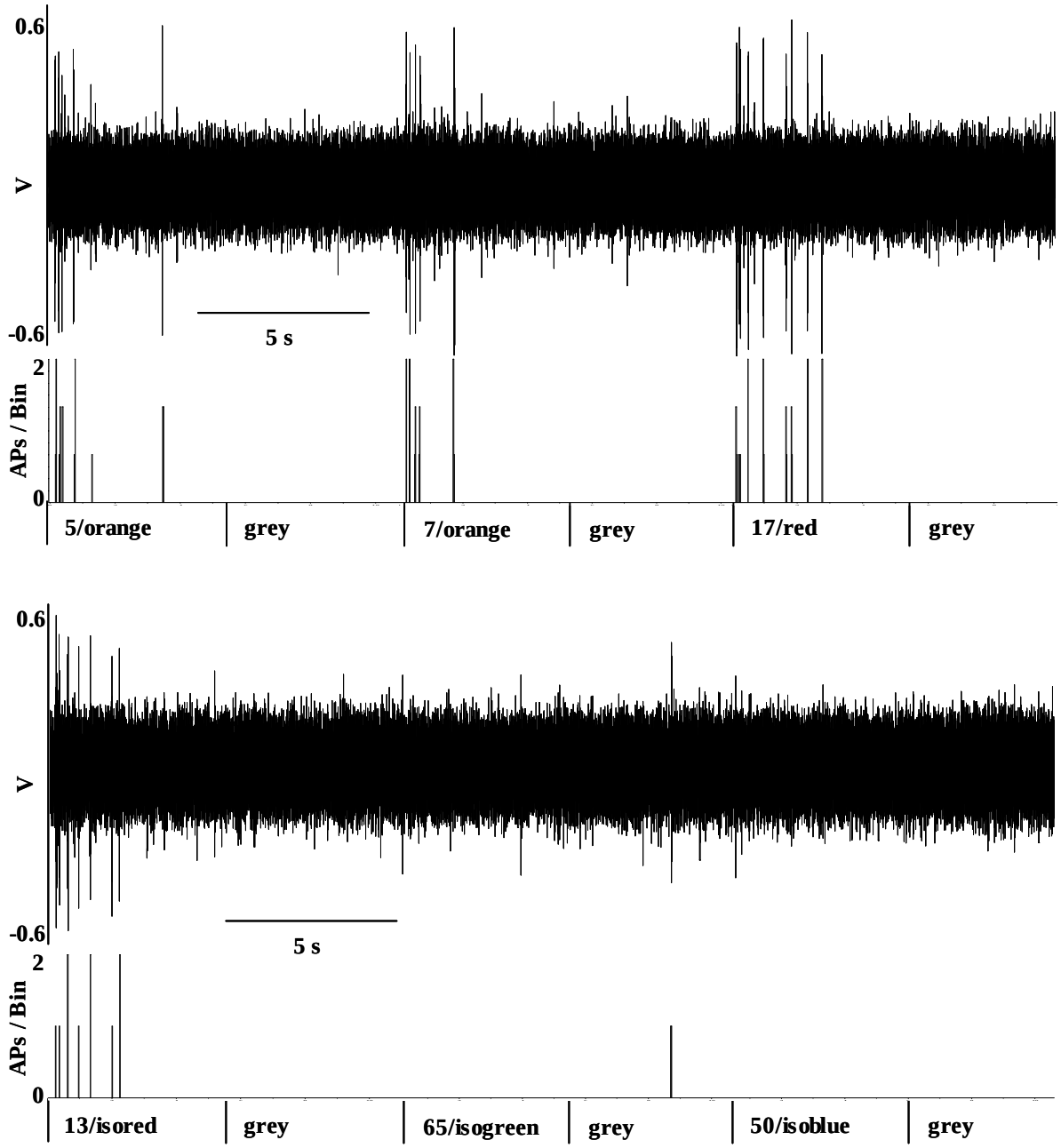
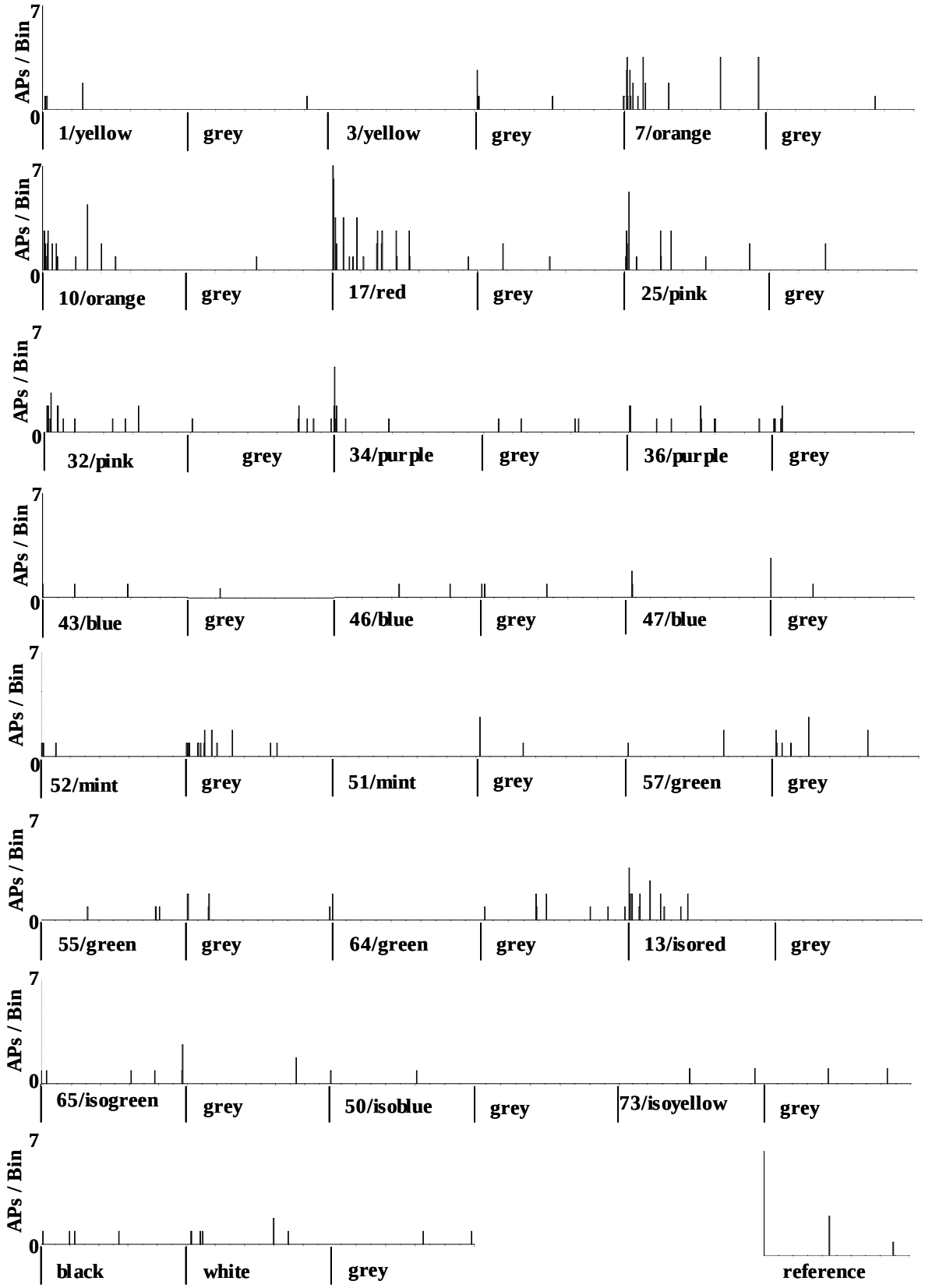


Abb. 3.1.5: Ableitspur und zugehörige PSTH von Unit 090209_1 als Beispiel für Gruppe 3. Die Unit reagierte auf Rottöne mit einer Erhöhung der Feuerrate. Im oberen Teil der Abbildung sind der Anstieg der Entladung bei Rottönen und das Fehlen einer Antwort bei darauffolgenden Graupräsentationen zu erkennen. Im unteren Teil der Abbildung ist die Sequenz der isoluminaten Farben dargestellt, wiederum nur mit einer Antwort bei Rot. Das zeitliche Antwortverhalten lässt sich eher mit phasisch beschreiben, allerdings ist die Entladung nicht nur unmittelbar auf den Reizwechsel beschränkt, sondern hält bis zu 2,5 sec an.



3.1.6: Übersicht aller PSTH der Unit 090209_1 als Beispiel für Gruppe 3. Jedes PSTH enthält die Aktionspotentiale von zwei Überläufen. Die Unit antwortete auf orange, rot, pink und lila und blieb ansonsten stumm bzw. zeigte eine leichte Hemmung. Die Schwarz-Weiß-Sequenz wurde nicht beantwortet.

Gruppe 4 umfasst drei Units, die jeden Reizwechsel phasisch beantworteten, bei den Rottönen darüber hinaus aber auch einen tonischen Antwortverlauf zeigten. Des Weiteren wurde die Schwarz-Weiß-Sequenz beantwortet. Eine Unit zeigte mit 3,33 AP pro 5 Sekunden eine sehr geringe Grundaktivität, die anderen mit 18,66 und 30 AP eine höhere.

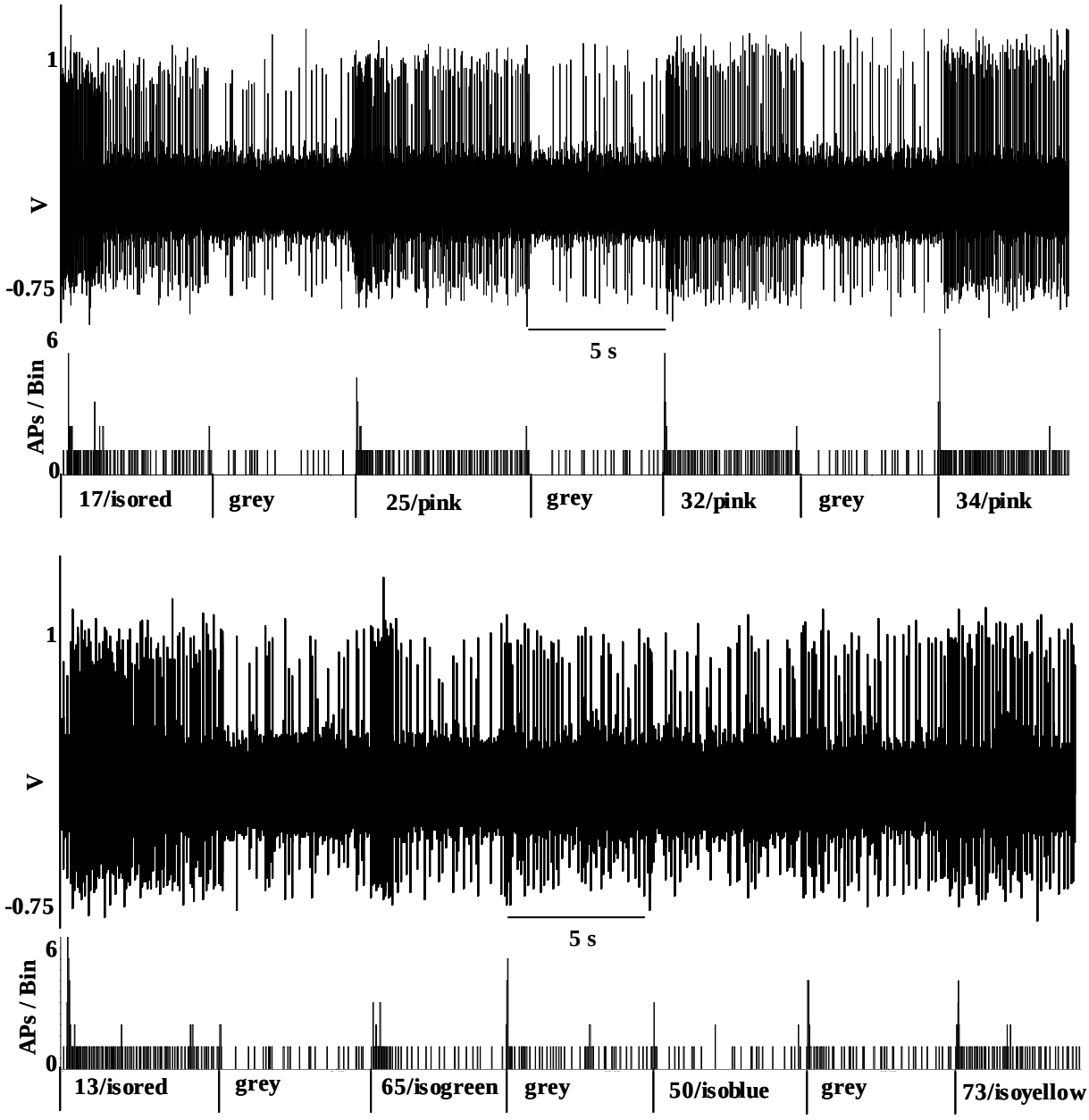


Abb. 3.1.7: Ableitspur und zugehörige PSTH von Unit 220709_1 als Beispiel für Gruppe 4. Die Unit zeigte eine recht hohe Grundaktivität (18,66) und ein phasisches Antwortverhalten bei allen Farbstimuli, bei schwarz und weiß und auch bei manchen Reizwechsel auf grau. Bei Rottönen, isogelb und schwarz erfolgte auch eine tonische Antwort.

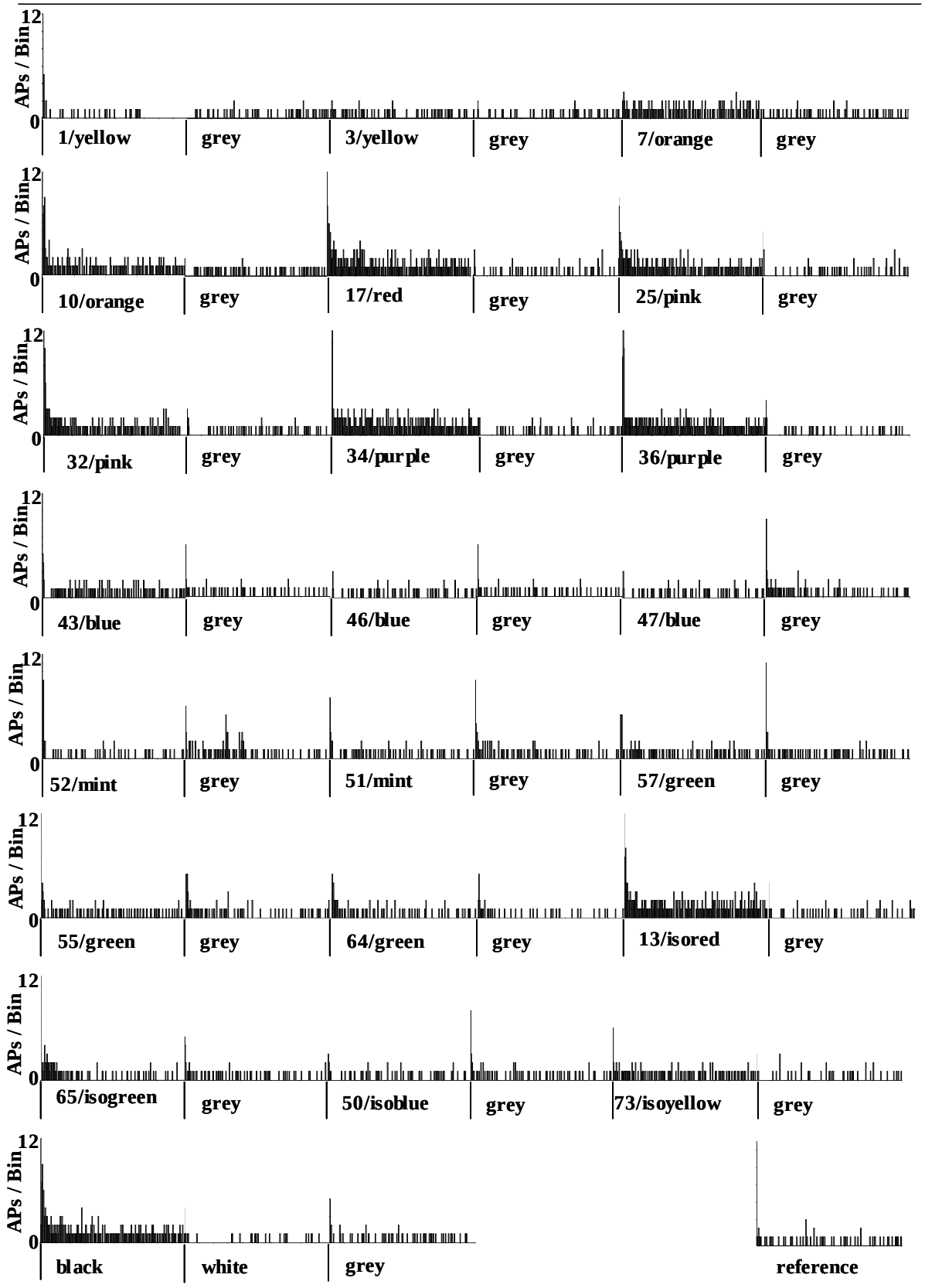


Abb. 3.1.8: Übersicht aller PSTH der Unit 220709_1 als Beispiel für Gruppe 4. Jedes PSTH enthält die Aktionspotentiale von drei Überläufen. Zu erkennen ist die hohe Grundaktivität, die phasische Erhöhung der Entladungsrate bei vielen Reizwechseln und eine sehr starke phasische Entladung bei Rottönen und schwarz gefolgt von einer tonischen Antwort von etwas niedrigerer Frequenz. Bei weiß findet eine Hemmung der Entladung statt.

Gruppe 5 umfasst zwei Units, deren Aktivität von Stimuli im Rotbereich tonisch gehemmt wurde. Die Grundaktivitäten lagen bei 7,33 und bei 15 APs. Bei Präsentation der Schwarz-Weiß-Sequenz zeigte eine Unit eine Hemmung bei schwarz und weiß und eine Unit zeigte keine Veränderung der Grundaktivität.

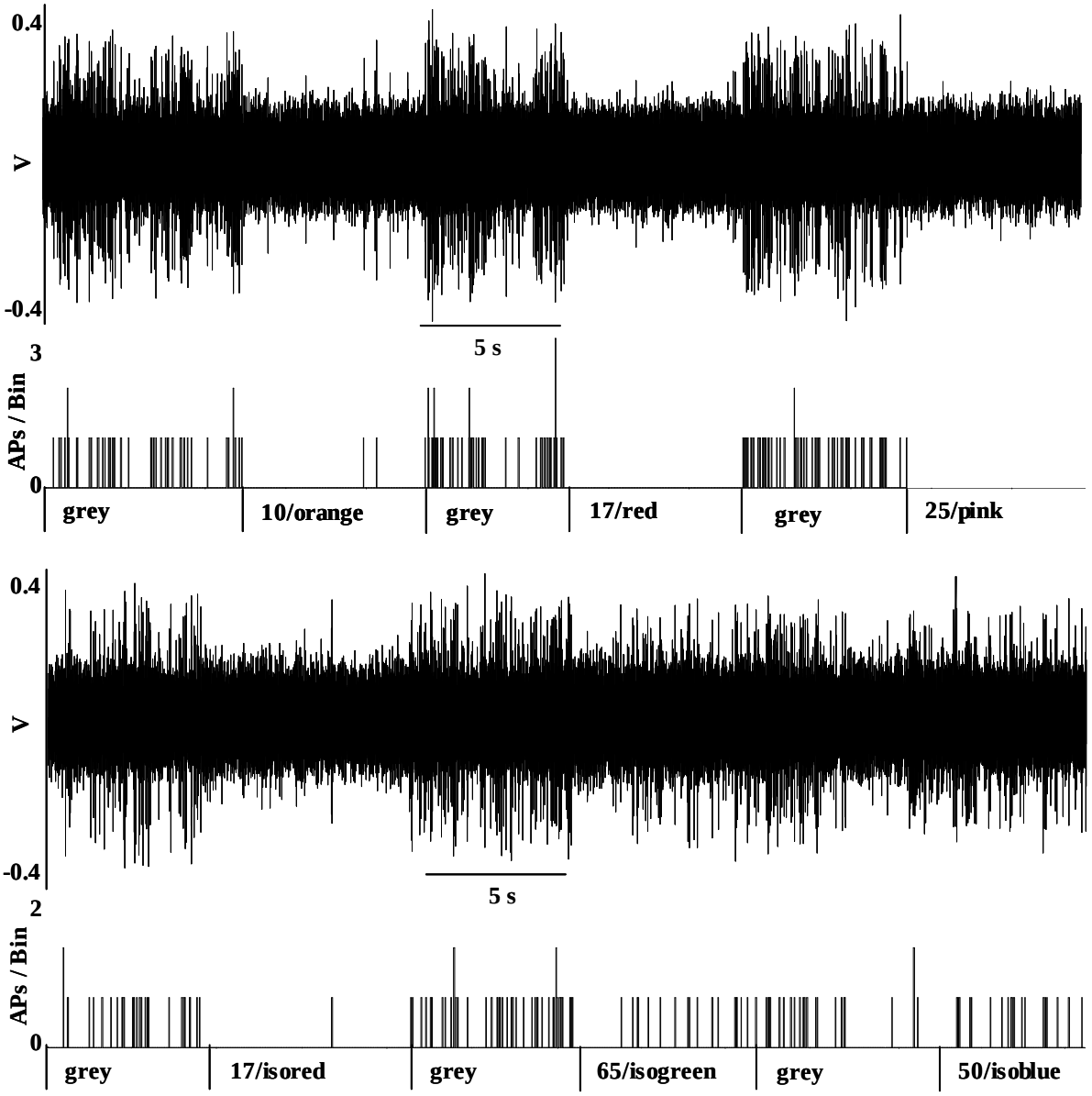


Abb. 3.1.9: Ableitspur und zugehörige PSTHs von Unit 040908_5 als Beispiel für Gruppe 5. Es zeigte sich eine Grundaktivität von 15 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden. Während der gesamten Präsentationsdauer von Rottönen fiel die Antwort weg. Bei der Präsentation der Graupapiere, die auf die Rottöne folgten, zeigte sich eine Erhöhung der Grundaktivität.

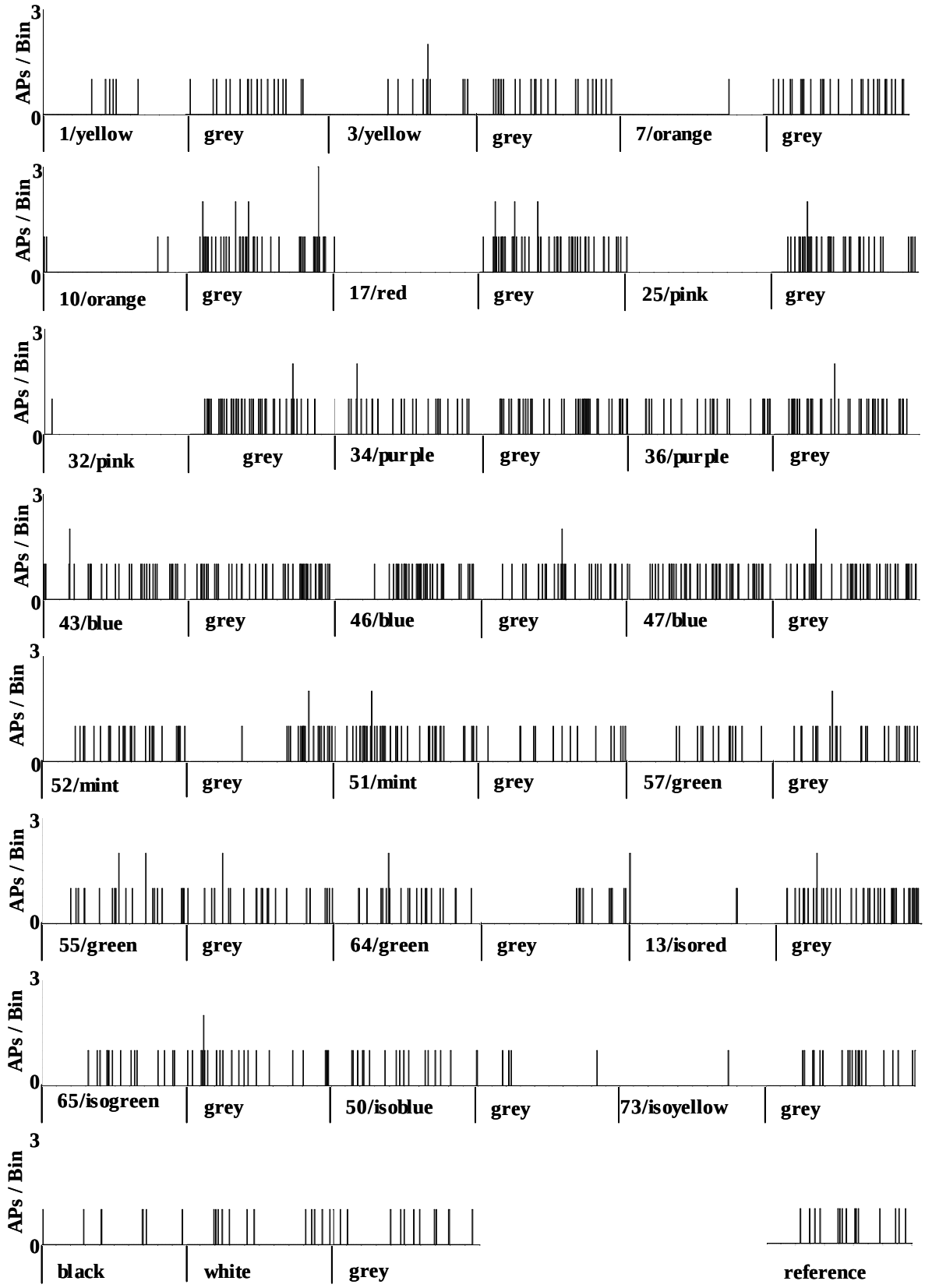


Abb. 3.1.10: Übersicht aller PSTH der Unit 040908_5 als Beispiel für Gruppe 5. Jedes PSTH enthält die Aktionspotentiale von zwei Überläufen. Bei Orange/7, Orange/10, Rot/17, Pink/25, Pink/32 und Rot/13 zeigt sich eine starke Hemmung. Die Antworten der Graupapiere, die auf diese Rottöne folgen, liegen oberhalb des Grundaktivitätsniveaus.

Gruppe 6 umfasst ebenfalls zwei Units. Diese haben Grundaktivitäten von 19 und 26 AP. Die Units zeigten auf alle Stimuli eine Erniedrigung der Grundaktivität, aber die deutlichste Hemmung fand auf Rottöne statt, da hier zum einen die Hemmung vom Wert her am stärksten war und zum anderen die Antwort auf die auf Rottöne folgenden Graupapieren wieder Grundaktivität erreichte, was in anderen Sequenzbereichen nicht der Fall war.

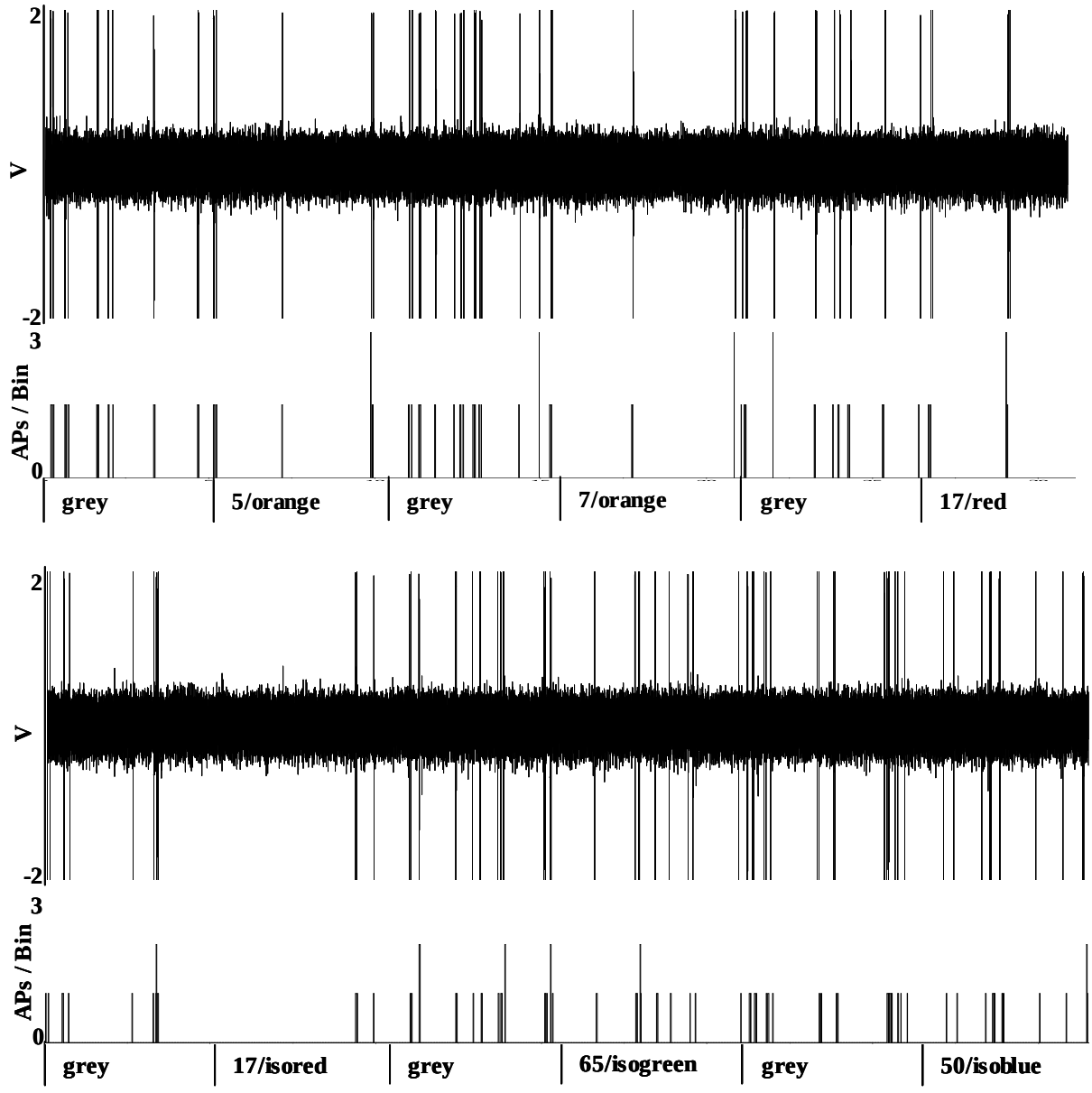


Abb. 3.1.11: Ableitspur und zugehörige PSTH von Unit 310508_1 als Beispiel für Gruppe 6. Diese Units zeigte auf alle Farbtimuli eine Erniedrigung der Grundaktivität, aber die deutlichste Hemmung fand auf Rottöne statt, und innerhalb der Rottöne wiederum wurde Rot/17 am stärksten gehemmt.

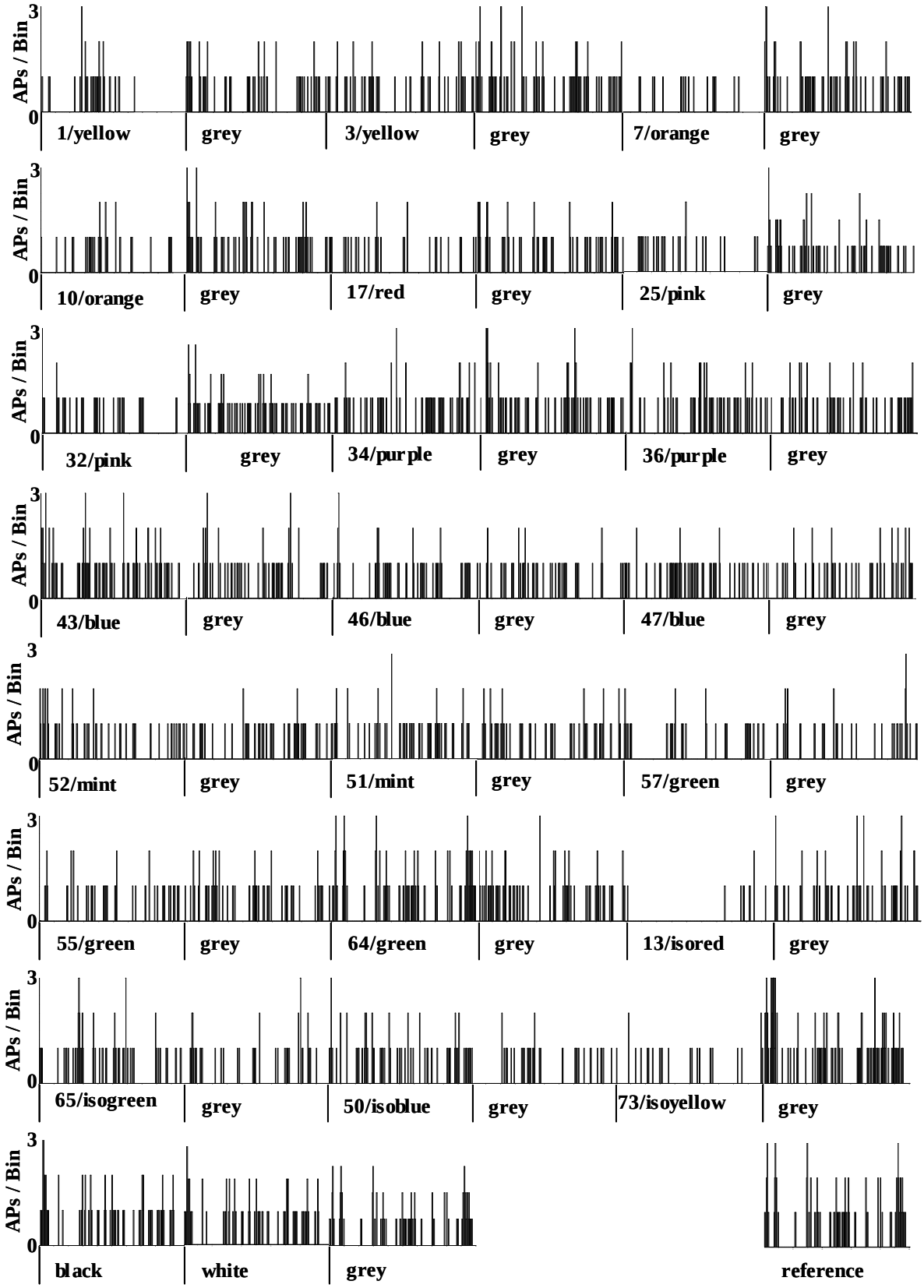


Abb. 3.1.12: Übersicht aller PSTH der Unit 310508_1 als Beispiel für Gruppe 6. Jedes PSTH enthält die Aktionspotentiale von fünf Überläufen. Alle Antworten auf Farbstimuli liegen unterhalb des Grundaktivitätniveaus. Bei Orange/7, Orange/10, Rot/17, Pink/25, Pink/32 zeigt sich eine sehr starke Hemmung, vor allem zu Reizbeginn. Bei Rot/13 geht die Aktivität während der ersten drei Sekunden der Präsentation auf Null zurück.

Nach der Darstellung von einzelnen Beispielen aus jeder Gruppe, soll nun gezeigt werden, dass die Units einer Gruppe tatsächlich ein ähnliches Antwortverhalten zeigen. Um dies zu zeigen, wurden folgende Abbildungsarten entwickelt:

Auf der Abszisse sind die Stimuli in der präsentierten Reihenfolge aufgetragen. Auf der Ordinate werden die Aktionspotentiale in Prozent normiert auf die Grundaktivität der jeweiligen Unit aufgetragen. Diese Daten wurden folgendermaßen erworben: Jeder Zelle wurde die Stimulusabfolge mindestens drei Mal präsentiert. Die aufgetretenen Spikes je Stimulus wurden für alle Überläufe ausgezählt und der jeweilige Mittelwert gebildet. Die Grundaktivität wurde bestimmt, indem der Unit für 25 Sekunden das als neutral eingestufte Grau präsentiert wurde. Die Anzahl der in dieser Zeit auftretenden Aktionspotentiale wurden durch fünf geteilt, um die Grundaktivität pro fünf Sekunden zu erhalten. Die Mittelwerte wurden dann auf die Grundaktivität normiert, so dass die Grundaktivität 100% betrug und alle anderen Werte in Relation zu diesem Wert gesetzt wurden. Schließlich wurde von allen Werten 100 abgezogen, so dass die Grundaktivität auf der Nulllinie eingetragen werden konnte, und man sehr gut erkennen kann, welche Stimuli die Unit aktivierten - denn diese liegen in der Abbildung oberhalb der Nulllinie - und welche Stimuli die Unit hemmten – denn diese liegen dann in der Abbildung unterhalb der Nulllinie. Für jede Gruppe wird mit dieser Art der Datenauftragung in einem Balkendiagramm die weiter oben schon in Ableitspuren und PSTH vorgestellten Units präsentiert. Des Weiteren wurden, zum Vergleich der Units einer Gruppe, in einer weiteren Abbildung maximal drei Units pro Gruppe nach dem selben Prinzip, allerdings mithilfe von Punkt-Linien-Diagrammen, dargestellt. Um die Units hinsichtlich der Parameter Latenzzeit, Spikedauer und Spikeform vergleichen zu können, wurde folgende Abbildungsart verwendet: Auf der Abszisse sind nebeneinander die Units aufgetragen. Für jede Unit ist auf der linken Ordinate die Latenzzeit in ms aufgetragen. Hierzu gehören die dunkelgrauen, dickeren Balken. Es handelt sich um Mittelwertsdarstellungen mit Anzeige der Standardabweichung. Auf der rechten Ordinate ist die Spikedauer in ms aufgetragen, die durch die dünnen hellgrauen Balken repräsentiert wird. Für jede Unit erscheint also ein Balkenpaar. Falls es sich um eine monophasische Spikeform handelt, wird der dickere Balken mit dem Wort „Mono“ versehen. Sollte es sich um eine triphasische Spikeform handeln, wird dies mit „Tri“ gekennzeichnet. Keine Kennzeichnung bedeutet eine diphasische Spikeform. Bei der Spikedauer 1 ms und der Latenzzeit 20 ms ist jeweils eine Markierung gezogen, da dies zwei wichtige Parameter für die Unterscheidung von retinalen Afferenzen und intrinsischen tectalen Zellen sind.

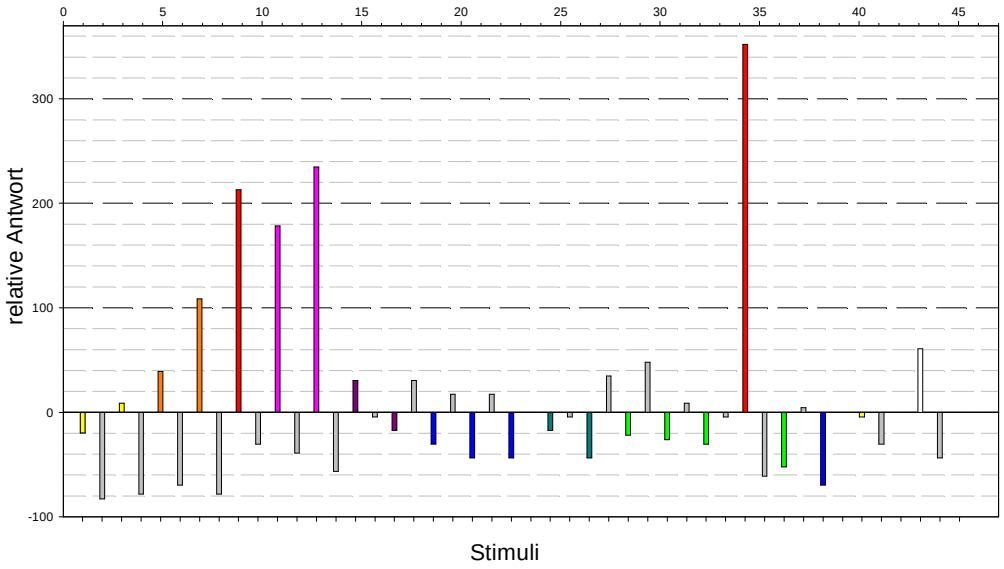


Abb. 3.1.13: Antwortverhalten der Unit 140409_1 aus Gruppe 1. Die Nulllinie entspricht der Grundaktivität (GA). Die Rottöne werden mit einem Anstieg der Entladung beantwortet. Am stärksten beantwortet wird Isorot HKS/13. Bei der Präsentation der auf die Rottöne folgenden Graupapiere fällt die Antwort deutlich unter die GA. Auch Blau- und Grüntöne liegen unterhalb dem Grundaktivitätsniveau, die auf diese folgenden Graupapiere zeigen jedoch eine Antwort im positiven Bereich. Purpur HKS/34 wird wie ein Rotton mit einem Anstieg der Antwort beantwortet, Purpur HKS/36 jedoch ruft wie Blau- und Grüntöne eine Hemmung hervor. Während der Präsentation von schwarz wird die GA exprimiert, während weiß mit einer Zunahme der Antwort beantwortet wird.

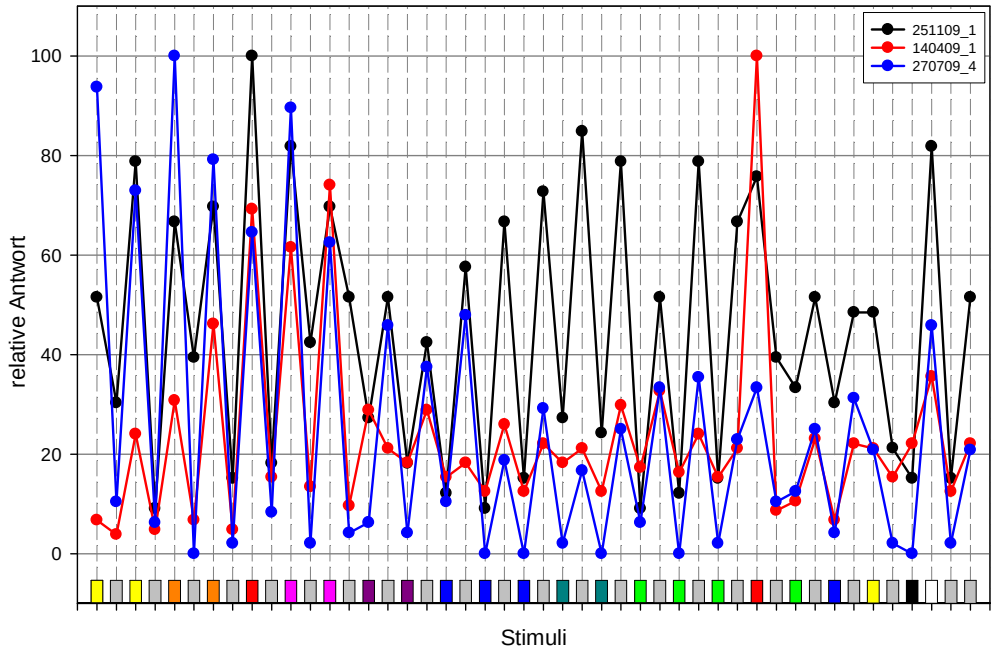


Abb. 3.1.14: Antwortverhalten der Gruppe 1. Bei diesen Units lag eine Grundaktivität vor, die je nach Stimulus nach oben oder unten moduliert wurde. Bei gelb, orange, rot und pink wurde die Antwort verstärkt. Bei den auf die Rottöne folgenden Graupapier, bei purpur, blau, türkis und grün verringerte sich die Spikezahl. Bei den Graupapieren, die auf die zuletzt genannten Farben folgten, gab es wiederum einen Anstieg der Antwort, allerdings nicht so stark wie bei den Rottönen. Das spricht dafür, dass purpur bis grün gehemmt wurden, und das Beantworten der diesen Farben folgenden Graupapiere einen „postinhibitory rebound“ darstellt. Es ist zu erkennen, dass die beiden Purpurtöne einen gewissen Übergangsbereich darstellen, denn zwei Units beantworten das erste Purpur HKS/34 wie einen Rotton und eine Unit beantwortet dieses Purpur schon wie einen Blauton. Das zweite Purpur HKS/36 wird von zwei Units wie ein Blauton und nur noch von einer Unit wie ein Rotton beantwortet. Auch Gelbtöne spielen eine unterschiedliche Rolle: Eine Unit beantwortet die Gelbtöne genau wie Rottöne mit einem Anstieg der Antwort, die beiden anderen Units jedoch nicht. Alle drei Units zeigten eine positive Antwort auf weiß, zwei Units (251109_1 und 270709_4) zeigten zusätzlich eine Hemmung bei schwarz.

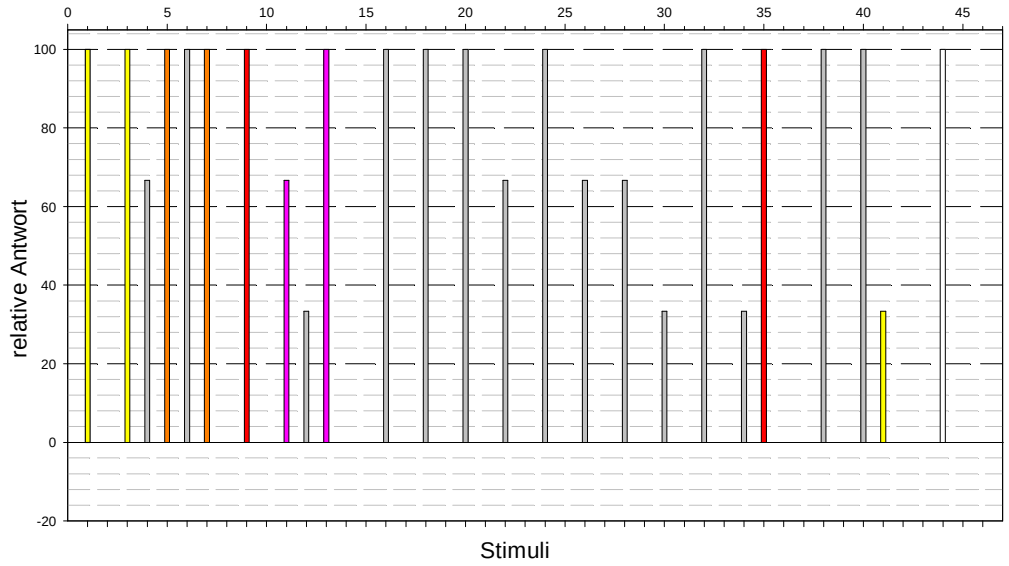


Abb. 3.1.15: Antwortverhalten der Unit 141107_3 aus Gruppe 2. Diese Unit zeigte wie alle Gruppe-2-Units keine Grundaktivität, deshalb wurde auf den höchsten Wert normiert. Die Unit antwortete auf die bevorzugten Stimuli mit einem AP pro Reizwechsel. Da drei Überläufe stattfanden bedeuten 100% drei AP. Sie beantwortete den Reizwechsel zu Rot- und Gelbtönen hin und bei Blau- und Grüntönen blieb sie stumm. Die Graupapiere, die auf Blau- und Grüntöne folgten, riefen aber wieder eine Antwort hervor. Weiß rief bei jeder Präsentation eine Antwort hervor, schwarz nie. Dass auch die Graupapiere nach Gelb/3 und Orange/7 ähnlich stark wie die Rottöne beantwortet werden, stellt, wenn man Abb. 3.1.16 betrachtet, innerhalb der Gruppe eine Ausnahme dar.

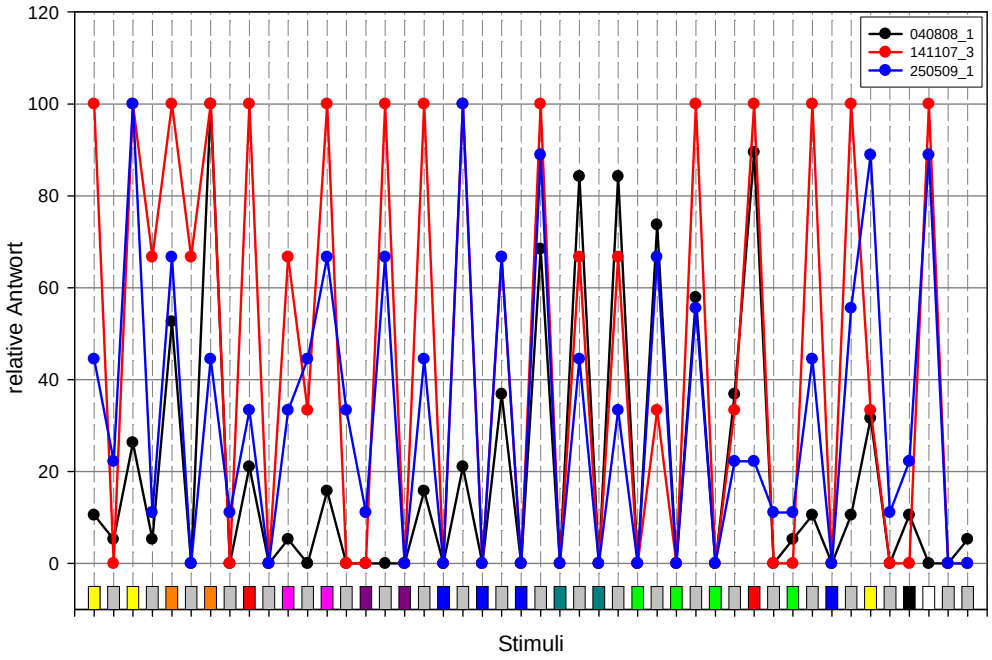


Abb. 3.1.16: Antwortverhalten der Gruppe 2. Diese Units zeigten dasselbe Gegenfarbverhalten wie Gruppe-1-Units, zeigten allerdings keine Grundaktivität und antworteten phasisch. Da die Referenz Null war, wurde jeweils auf den höchsten Wert normiert. Bei 040808_2 war es Orange/10 (5,66 Spikes), bei 250509_1war es Gelb/3 (4,66 Spikes) und bei 141107_3 waren mehrere Gelb- und Rottöne (1 Spike) und einige Graupapiere bei 100%. Eine Unit antwortete zusätzlich auf weiß, blieb aber bei schwarz stumm, eine antwortete auf schwarz und blieb bei weiß stumm und die dritte antwortete leicht bei schwarz und stark bei weiß.

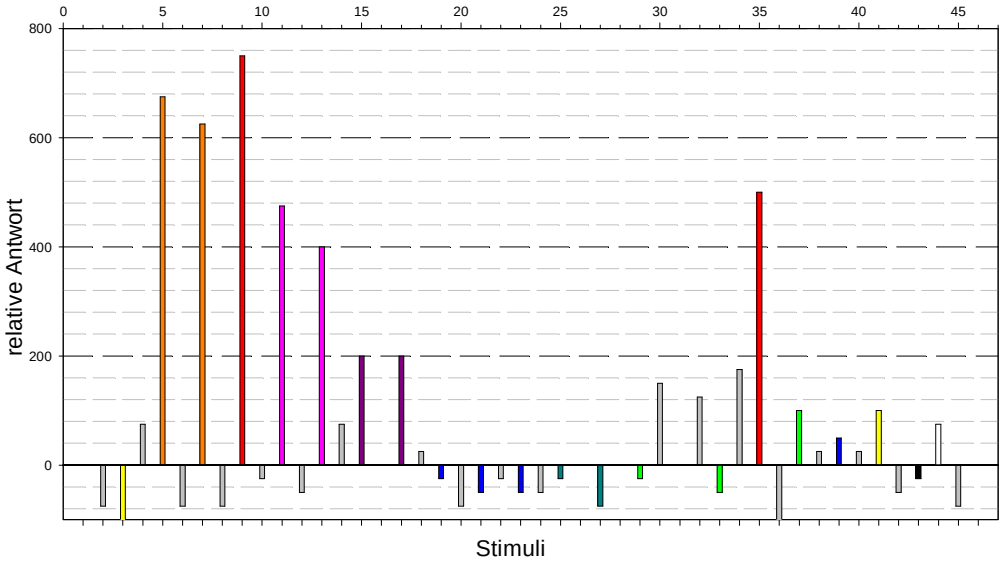


Abb. 3.1.17: Antwortverhalten der Unit 090209_1 aus Gruppe 3. Diese Unit antwortete mit einem Anstieg der Feuerrate auf Rottöne. Von den Gelbtönen wurde nur Gelb/73 mit einer leichten Erhöhung beantwortet. Beide Purpurtöne riefen eine Verstärkung des Antwortverhaltens hervor, allerdings nicht in der selben Stärke wie die anderen Rottöne. Fast alle anderen Stimuli führten zu einer Hemmung der Aktivität. Bei weiß zeigte sich eine leichte Erhöhung der GA um 80%.

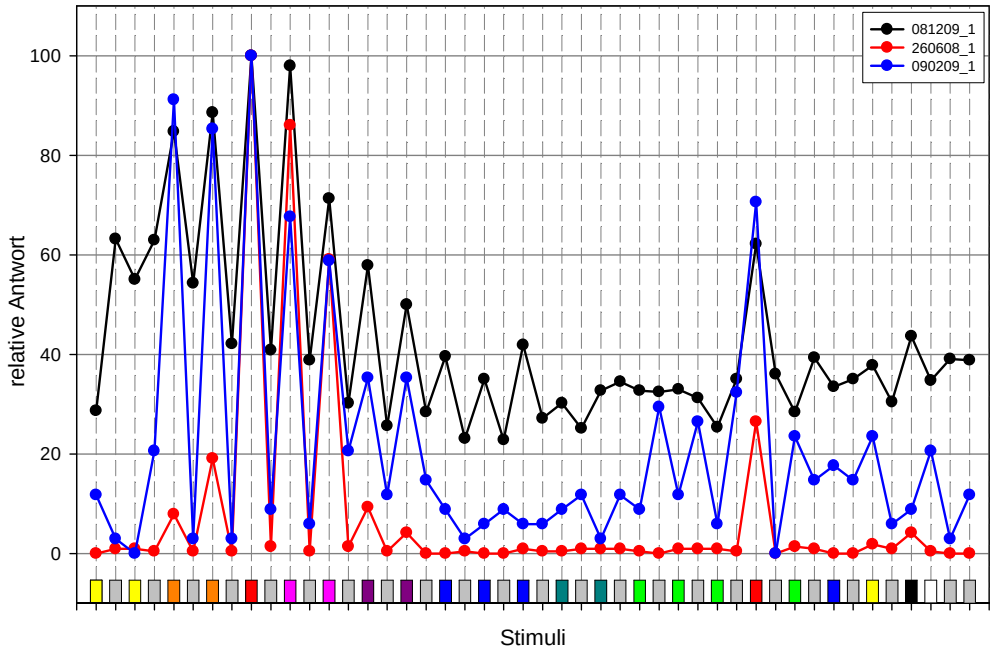


Abb. 3.1.18: Antwortverhalten der Gruppe 3. Diese Units antworteten mit einem Anstieg der Feuerrate auf orange, rot, pink und purpur. Zwei Units zeigten eine Grundaktivität (081209_1: 38,5 Aktionspotentiale und 090209_1: 2 Aktionspotentiale), die bei nicht bevorzugten Stimuli vermindert wurde. Diese Units wurden auf die Grundaktivität normiert. Eine Unit (260608_1) zeigte keine Grundaktivität und war bei den nichtbevorzugten Stimuli einfach stumm. Bei dieser Zelle wurde auf den am stärksten beantworteten Rotton (HKS 17) normiert. Das zeitliche Antwortverhalten war tonisch bzw. wie in den Abbildungen 3.1.5 und 3.1.6 zu sehen, antwortete Unit 090209_1 nicht rein phasisch aber auch nicht komplett tonisch. Unit 090209_1 zeigte eine leichte Hemmung auf schwarz und eine etwas stärkere auf weiß. Die beiden übrigen Units antworteten nicht (260608_1) bzw. nur minimal (081209_1) auf die Schwarz-Weiß-Sequenz. Alle drei Units beantworten beide Purpurtöne wie Rottöne also mit einer Erhöhung der Antwort, allerdings erreicht die Antwort nicht die gleiche Stärke wie auf orange, rot und pink.

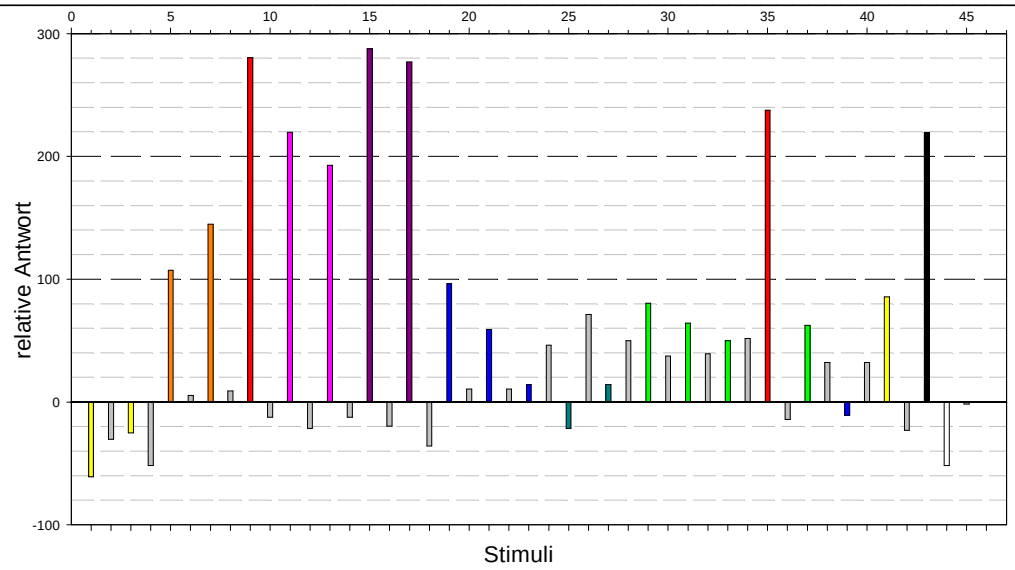


Abb. 3.1.19: Antwortverhalten der Unit 220709_1 aus Gruppe 4. Diese Unit antwortete mit einem phasischen Antwortverhalten auf alle Stimuli und darüber hinaus mit einem tonischen Antwortverhalten auf Rottöne. Dies spiegelt sich auch in diesem Diagramm wider. Blau- und Grüntöne und die dazwischen liegenden Grautöne zeigen eine Erhöhung der Grundaktivität zwischen 10 und 100%. Da sich auf Rottöne aber auch eine tonische Antwort zeigt, beträgt die Erhöhung bei diesen zwischen 100 und 300%. Auf die Graupapiere, die nach den Rottönen gezeigt werden, zeigt sich eine Antwort unterhalb des Niveaus der GA. Gelb/1, Gelb/3 und Weiß rufen eine Hemmung hervor. Gelb/73 ruft ein ähnliches Antwortverhalten hervor wie Blau- und Grüntöne. Schwarz wird wie Rottöne tonisch beantwortet.

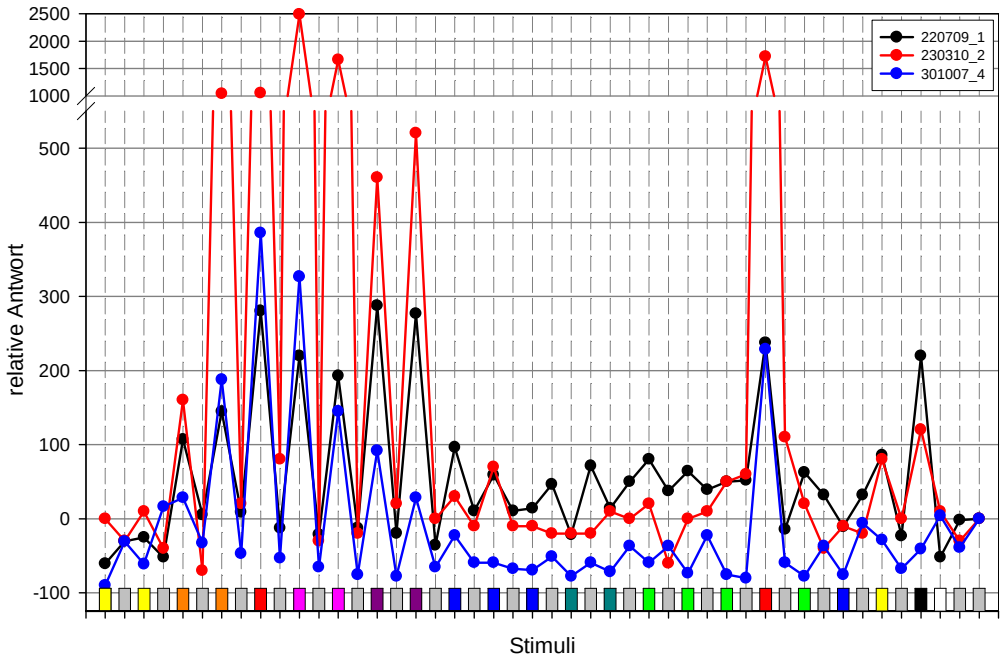


Abb. 3.1.20: Antwortverhalten der Gruppe 4. Gruppe-4-Units antworteten mit einem phasischen Antwortanteil auf jeden Reizwechsel und zusätzlich mit einem tonischen Antwortanteil bei Rottönen und zwei Units antworteten auch tonisch bei schwarz. Alle drei Units zeigten eine Grundaktivität, unterschieden sich aber stark in ihrem Wert: 18,66 Aktionspotentiale (schwarze Kurve), 3,33 Aktionspotentiale (rote Kurve) und 30 Aktionspotentiale (blaue Kurve). Zwei Units zeigten eine positive Antwort auf schwarz, eine Unit eine negative. Auf weiß antwortete nur eine Unit, und zwar mit Hemmung.

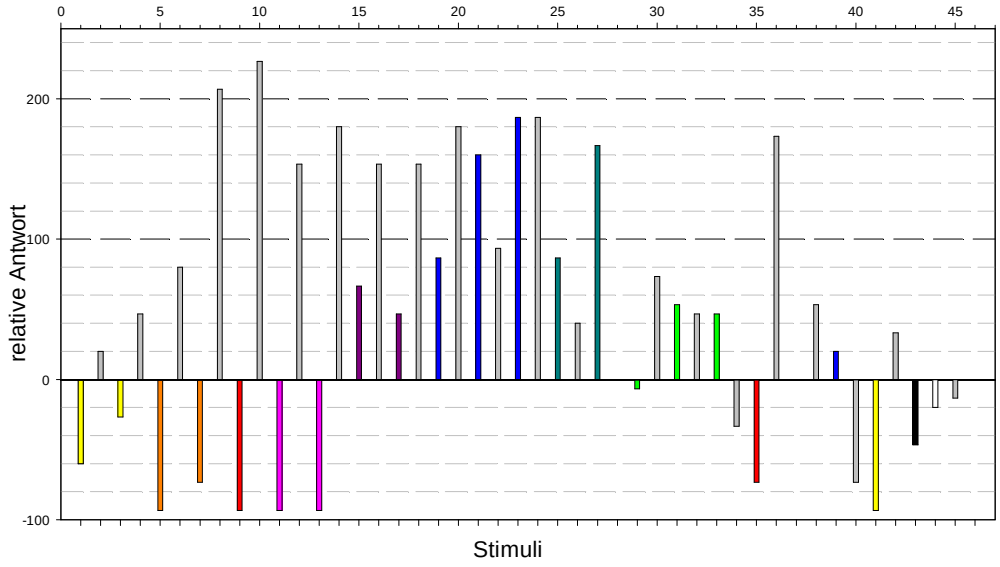


Abb. 3.1.21: Antwortverhalten der Unit 040908_5 aus Gruppe 5. Die Grundaktivität dieser Unit betrug 15 AP, die während der Präsentation von Gelb- und Rottönen tonisch erniedrigt wurde. Auch schwarz und weiß riefen eine Hemmung hervor. Auf alle anderen Stimuli inklusive der Graupapiere zeigte sich eine Erhöhung der GA.

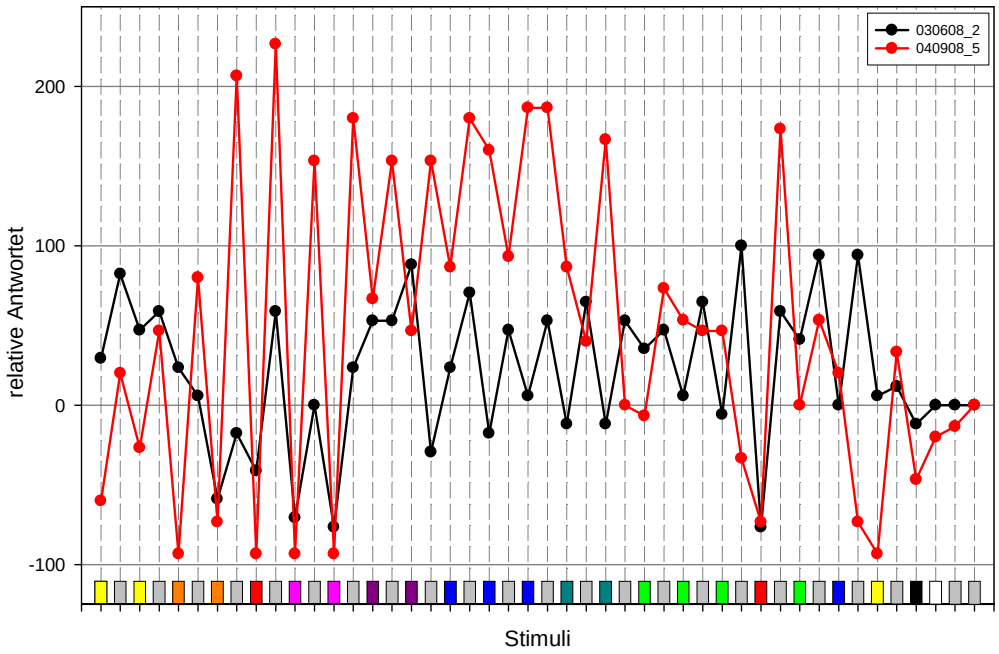


Abb. 3.1.22.: Antwortverhalten der Gruppe 5. Die Grundaktivitäten lagen bei 7,33 AP (030608_2) und bei 15 AP (040908_5), die bei Präsentation von Rottönen tonisch erniedrigt wurde. Unit 040908_5 zeigte darüber hinaus eine Hemmung bei Gelbtönen, bei schwarz und eine sehr leichte Hemmung bei weiß.

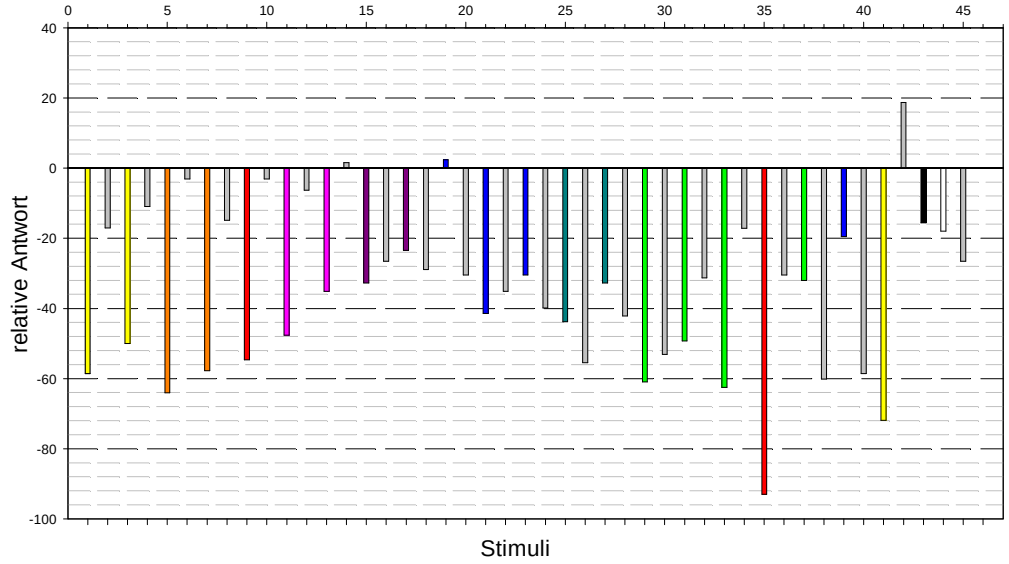


Abb. 3.1.23: Antwortverhalten der Unit 310508_1 aus Gruppe 6. Die Unit hatte eine Grundaktivität von 26 AP. Alle Stimuli riefen eine Hemmung hervor. Rot/13 und Gelb/73 riefen die stärkste Hemmung hervor.

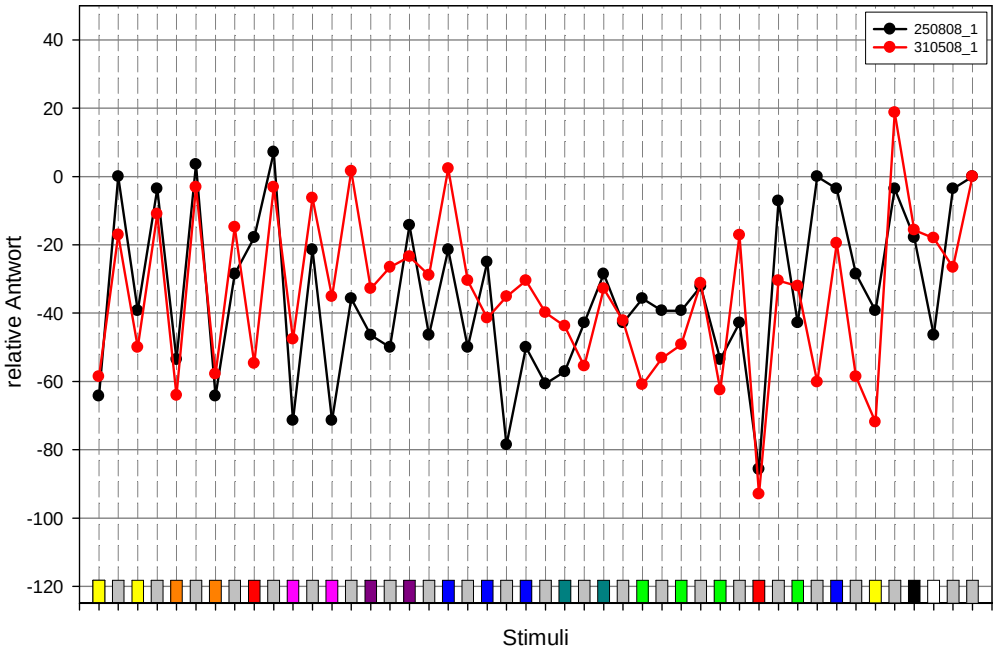


Abb. 3.1.22.: Antwortverhalten der Gruppe 6. Die Units haben Grundaktivitäten von 19 bzw. 26 AP. Sie zeigten auf alle Stimuli eine Erniedrigung der Grundaktivität, aber die deutlichste Hemmung fand auf Rottöne statt, da hier zum einen die Hemmung vom Wert her am stärksten war und zum anderen die Antwort auf die auf Rottöne folgenden Graupapieren wieder Grundaktivität erreichte, was in anderen Sequenzbereichen nicht der Fall war. Bei der Präsentation von schwarz erreichte Unit 250808_1 das Niveau der Grundaktivität und Unit 310508_1 zeigte eine 20-prozentige Steigerung der Grundaktivität.

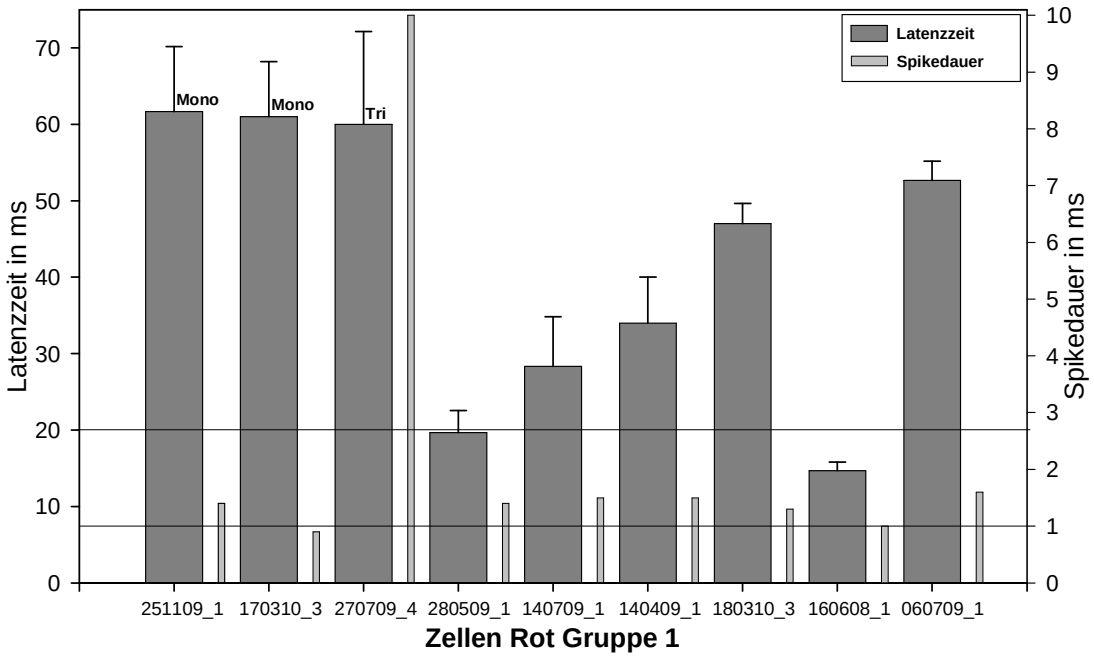


Abb. 3.1.23: Latenzzeiten und Spikedauern der Gruppe-1-Units. Die Units 251109_1 und 060709_1 sind sich hinsichtlich Latenzzeit (Mittelwerte: 61,66 ms und 52,66 ms) und Spikedauer (1,4 und 1,6) recht ähnlich. Die Units 140409_1, 140709_1 und 280509_1 stimmen mit Spikedauern von 1,5; 1,5 und 1,4 ms sehr gut überein. Auch die Latenzzeiten von 140409_1 und 140709_1 sind mit 34 und 28,33 ms (Mittelwerte) recht ähnlich. Unit 280509_1 hat mit 19,66 ms (Mittelwert) eher eine kürzere Latenzzeit. Unit 270709_4 zeigt eine triphasische Spikeform, eine hohe Latenzzeit von 60 ms (Mittelwert) und eine lange Spikedauer von 10 ms. Unit 170310_3 weist eine kurze Spikedauer von 0,9 ms, eine monophasische Spikeform und eine lange Latenzzeit von 57,66 ms auf. Unit 160608_1 hat eine Latenzzeit von 14,66 ms, eine Spikedauer von 1 ms und eine diphasische Spikeform.

Abb. 3.1.24: Latenzzeit und Spikedauer der Gruppe-2-Units. Die beiden Units 040808_1 und 141107_3 sind sich in der Latenzzeit ähnlich (Mittelwerte: 43 und 50 ms) und haben beide eine diphasische Spikeform. In der Spikedauer unterscheiden sie sich aber beträchtlich (040808_1: 1,6 ms und 141107_3: 3 ms). Unit 250509_1 unterscheidet sich deutlich in Latenzzeit (Mittelwert: 127,33 ms), Spikeform (triphasisch) und Spikedauer von den beiden anderen Units.

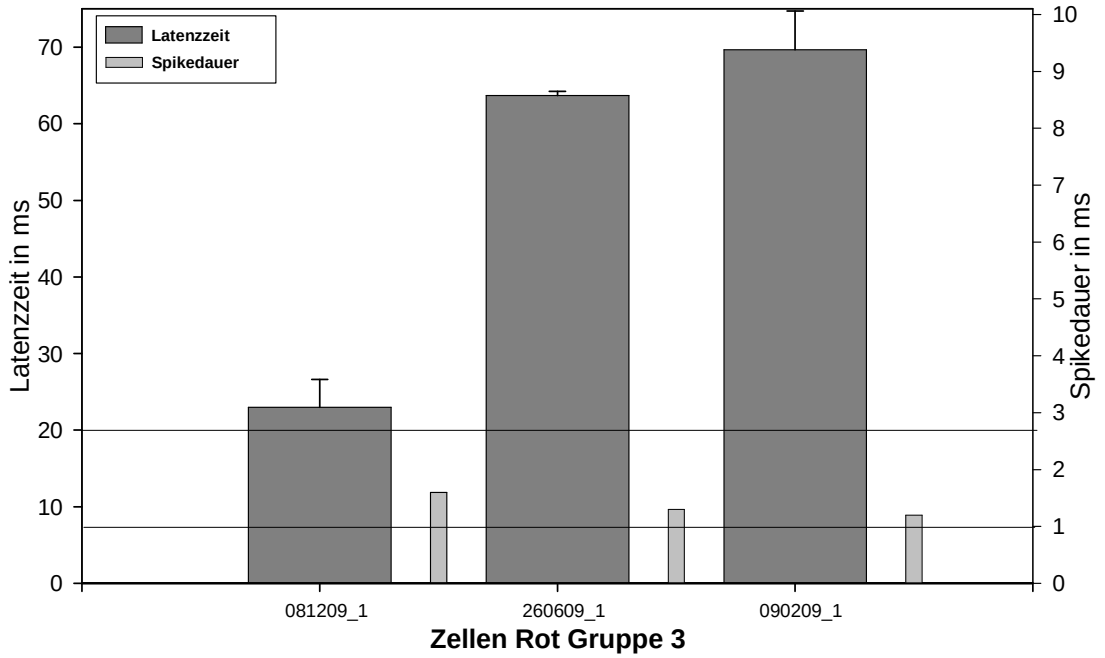


Abb. 3.1.25: Latenzzeiten und Spikedauern der Gruppe-3-Units. Alle drei Units weisen eine diphasische Spikeform auf. Unit 081209_1 hat eine Spikedauer von 1,6 ms und eine Latenzzeit von 23 ms. Unit 090209_1 zeigt eine Latenzzeit von 69,66 ms (Mittelwert) und eine Spikedauer von 1,2 ms. Unit 260608_1 hat eine Latenzzeit von 63,66 ms (Mittelwert) und eine Spikedauer von 1,6 ms.

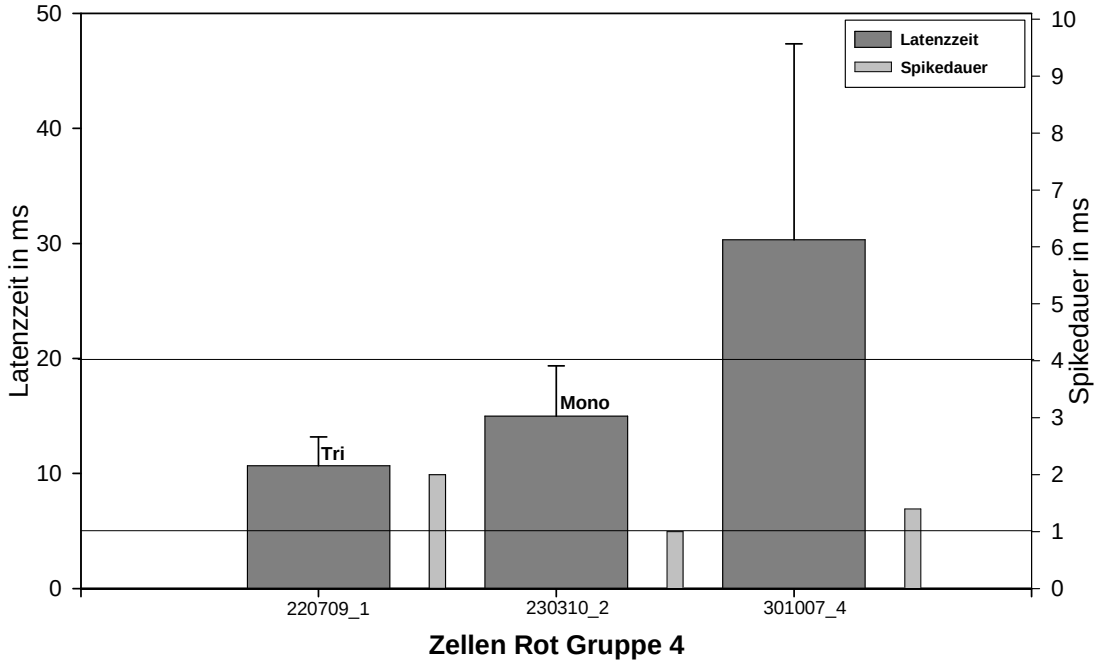
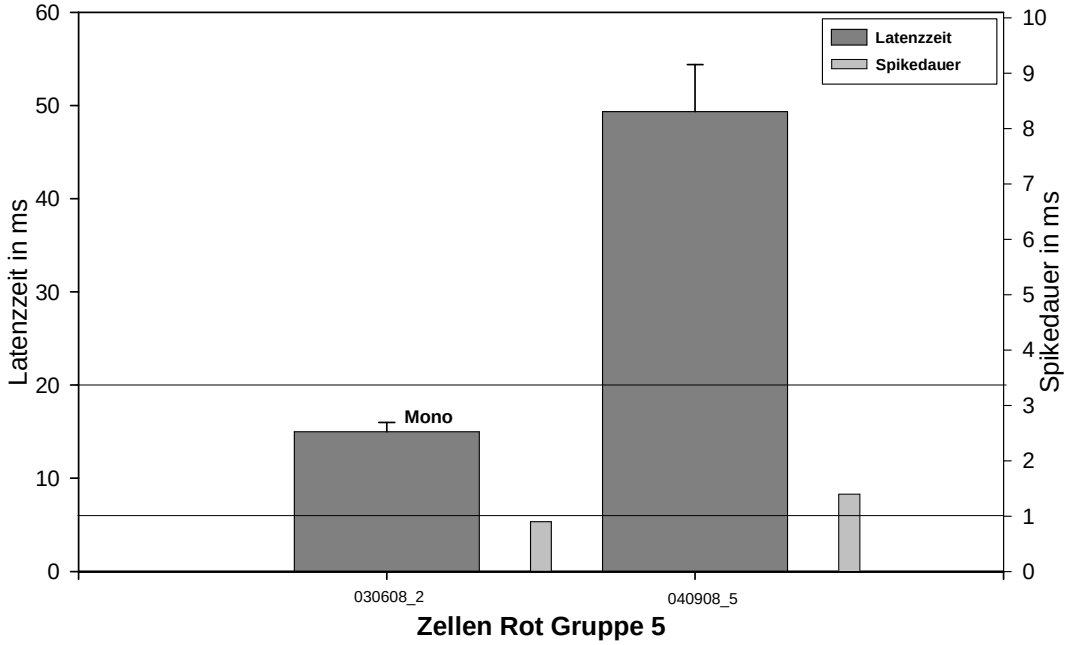


Abb. 3.1.26: Latenzzeiten und Spikedauern der Gruppe-4-Units. Die Units unterscheiden sich stark. Unit 220709_1 hat eine triphasische Spikeform mit einer Spikedauer von 2 ms und einer Latenzzeit von 13 ms (Mittelwert). Unit 230310_2 ist monophasisch mit einer Spikedauer von 1 ms und einer mittleren Latenzzeit von 15 ms. Unit 301007_4 hingegen ist diphasisch mit einer Spikedauer von 1,4ms und einer mittleren Latenzzeit von 30 ms.



3.1.28: Latenzzeit und Spikedauer der Gruppe-5-Units. Die beiden Units unterscheiden sich stark hinsichtlich Spikeform, Spikedauer und Latenzzeit. Unit 030608_2 war monophasisch mit einer Spikedauer von 0,9 ms und einer Latenzzeit von 15 ms (Mittelwert). Unit 040908_5 hingegen war diphasisch mit einer Spikedauer von 1,4 ms und einer Latenzzeit 49 ms (Mittelwert).

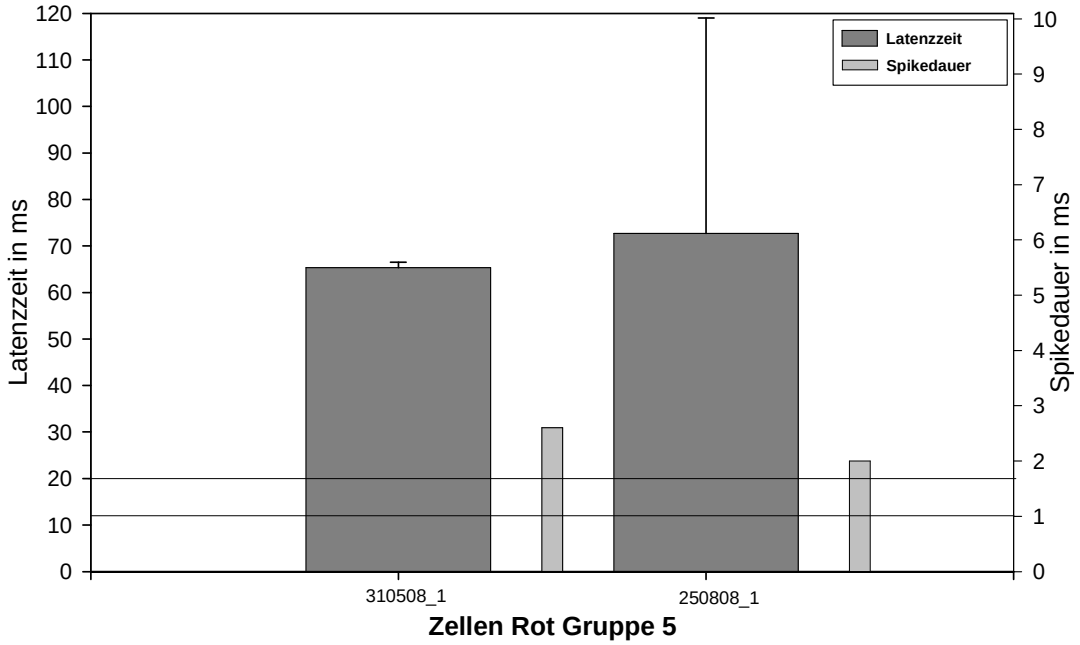


Abb. 3.1.29: Latenzzeit und Spikedauer der Gruppe-6-Units. Beide Units zeigten eine diphasische Spikeform, eine recht lange Spikedauer (2 bzw. 2,6 ms) und eine lange Latenzzeit (65 bzw. 72) ms.

Zusammenfassung rotempfindliche Units

Datum/File	tonisch oder phasisch	Grund-aktivität	Antwort auf schwarz weiß
Rot Gruppe 1: rot+, blau und grün-, mit Grundaktivität			
140709_1	tonisch	11,66	W+
140409_1	tonisch	7,66	W+
270709_4	tonisch	2,5	S-W+
160608_1	tonisch	4,5	W+
251109_1	tonisch	8,5	S-W+
060709_1	tonisch	12	S+
180310_1	phasisch	4,5	S-
170310_3	phasisch	1	S-
280509_1	phasisch	10,33	S+W+
Rot Gruppe 2: rot +, blau und grün -, ohne Grundaktivität			
040808_1	phasisch	keine	---
141107_3	phasisch	keine	W+
250509_1	phasisch	keine	S+W+
Rot Gruppe 3: rot +			
081209_1	tonisch	38,5	(S+W-)
260608_1	tonisch	keine	----
090209_1	phasisch	2	(S-) W+
Rot Gruppe 4: alle phasisch, rot auch tonisch			
220709_1	RW phasisch, rot tonisch	18,66	S+
230310_2	RW phasisch, rot tonisch	3,33	(S+)
301007_4	RW phasisch, rot tonisch	30	(W+) S-
Rot Gruppe 5: rot –			
030608_2	tonisch	7,33	--
040908_5	tonisch	15	--
Rot Gruppe 6: Rot- OFF-cell			
310508_1	tonisch	19	S+
250808_1	tonisch	26	W-

Tab. 3.1.1.: Übersicht aller rotsensitiven Units bezüglich Gruppenzugehörigkeit, zeitlichem Antwortverhalten, Grundaktivität und Antwortverhalten auf die Schwarz-Weiß-Sequenz. „S+“ bzw. „W+“ stehen für Erhöhung der Grundaktivität bei Schwarz bzw. Weiß, dementsprechend bedeuten „S-“ bzw. W-“ eine Erniedrigung der Grundaktivität bei Schwarz bzw. Weiß. Stehen diese Abkürzungen in Klammern bedeutetet dies, dass es sich nur um eine leichte Erhöhung bzw. Erniedrigung (10-15 %) der Grundaktivität handelt. Die Gruppen 1 und 2 unterscheiden sich nicht in der Art der beantworteten Stimuli, sondern nur hinsichtlich des zeitlichen Antwortverhaltens (tonisch/phasisch) und dem Vorhandensein bzw. Nichtvorhandensein von Grundaktivität. Dementsprechend unterscheiden sie sich natürlich auch in der Quantität der Spikes, da eine tonisch antwortende Zelle mehr Spikes produziert als eine phasisch antwortende Zelle. Die Gruppen 2, 4, 5 und 6 zeigen innerhalb ihrer Gruppe ein einheitliches Verhalten bezüglich des zeitlichen Antwortverhaltens, während in den Gruppen 1 und 3 unterschiedliche zeitliche Antwortverhalten festzustellen sind. Gruppe 2 zeigt keine Variabilität bezüglich der Grundaktivität (alle drei Units zeigen keine), die Gruppen 1, 5 und 6 zeigen eine gewisse Variabilität bezüglich der Grundaktivität und die Gruppen 3 und 4 zeigen eine sehr große Variabilität bezüglich der Grundaktivität.

3.1.2 Blau- und grünempfindliche Units

In diesem Abschnitt werden die Zellen besprochen, die sich sensitiv bezüglich grün und blau bzw. grün oder blau zeigten. Es wurden 18 Units, die auf Grün- und oder Blaustimuli antworteten, abgeleitet. Die abgeleiteten Units lassen sich bezüglich ihres qualitativen Antwortverhaltens in fünf Gruppen einteilen:

Die erste Gruppe reagierte mit einer Erhöhung ihrer Entladung sowohl auf Blau- als auch auf Grünstimuli. Gruppe 2 zeigte ein Gegenfarbverhalten, d.h. es gab einen Anstieg der Antwort bei Blau- und Grüntönen und eine aktive Hemmung von Rottönen. Gruppe 3 antwortete während der Präsentation von Grüntönen und Gruppe 4 bei der Darbietung von Blautönen. Gruppe 5 ist nicht so einheitlich wie die anderen Gruppen. Die Units dieser Gruppe haben aber als Gemeinsamkeit, dass sie eine größere Sensitivität im Blau- und Purpur-, teilweise auch im Rotbereich haben.

Im Folgenden wird - wie schon bei den rotempfindlichen Units - das Antwortverhalten jeder Gruppe beschrieben und exemplarisch für jede Gruppe ein Ausschnitt der Ableitspur einer Unit und eine Übersicht über alle Peristimulustimehistogramme dieser Unit gezeigt.

Anschließend folgen - ebenfalls wie bei den rotempfindlichen Units - Abbildungen, die das qualitative Antwortverhalten der fünf Zellgruppen illustrieren und das Vergleichen der Units vereinfachen. Des Weiteren werden Abbildungen gezeigt, die das Vergleichen der Latenzzeiten, der Spikedauern und der Spikeform der verschiedenen Units ermöglichen.

Gruppe 1 umfasst sieben Units. Diese reagierten mit einer Erhöhung ihrer Entladung sowohl auf Blau- als auch auf Grünstimuli. Fünf Units antworteten auf Reizwechsel phasisch und darüber hinaus auf Blau- und Grüntöne tonisch. Zwei weitere Units antworteten auf Blau- und Grüntöne eher phasisch, allerdings war die Entladung nicht nur unmittelbar auf den Reizwechsel beschränkt, sondern erstreckt sich teilweise auf bis zu 2,5 Sekunden. Alle Units zeigten eine Grundaktivität. Die Grundaktivitäten lagen im Bereich von 2,66 – 23,66 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden. Sechs Units zeigten eine Änderung ihrer Entladungsaktivität während der Präsentation der Schwarz-Weiß-Sequenz.

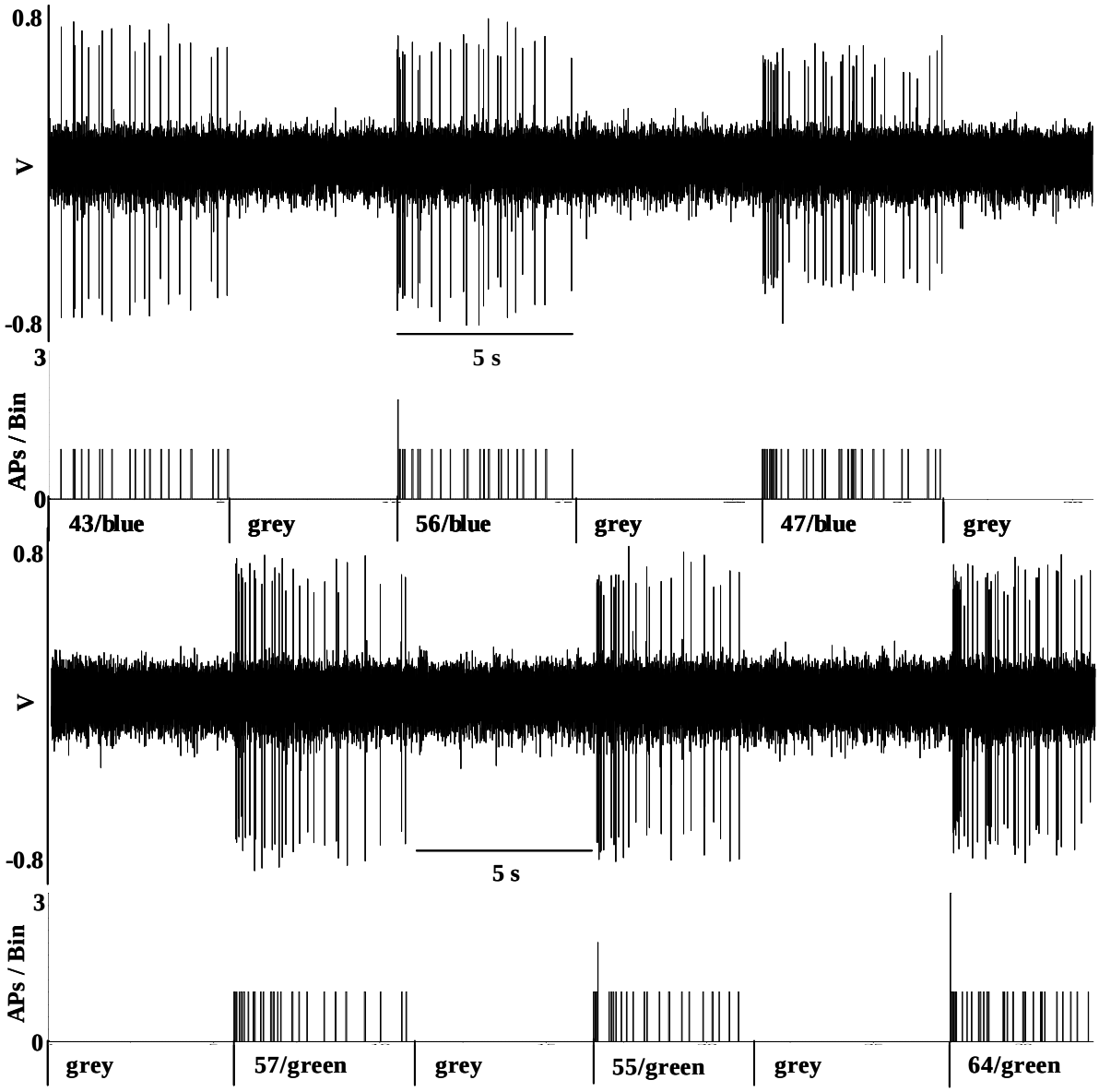


Abb. 3.1.30: Ableitspur und PSTH von Unit 040908_4 als Beispiel für Gruppe 1. Antwort sowohl auf Blau als auch auf Grün. Es lag eine Grundaktivität von 7 Aktionspotentialen pro 5 Sekunden vor, die sowohl bei Blau- als auch bei Grüntönen nach oben moduliert wurde. Es zeigte sich ein tonisches Antwortverhalten mit einem auf Reizwechsel hin höherfrequenten phasischen Anteil.

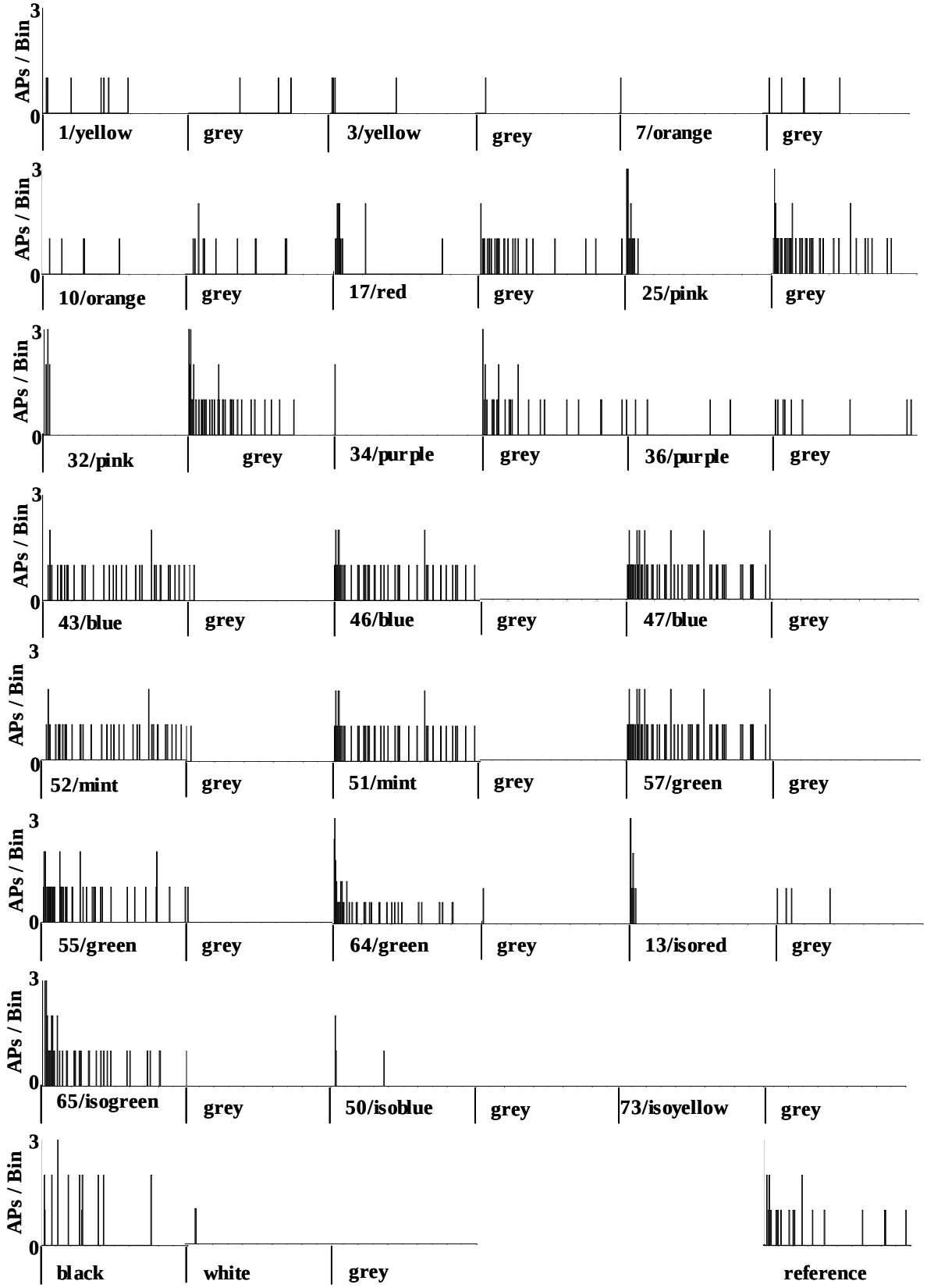


Abb. 3.1.31: Übersicht aller PSTH der Unit 040908_4 als Beispiel für Gruppe 1. Jedes PSTH enthält drei Überläufe. Diese Unit beantwortete Blau- und Grüntöne mit einer Erhöhung der GA. Zunächst trat bei Reizwechsel hin zu grün oder blau ein hochfrequenter phasischer Antwortanteil auf, der gefolgt wurde von einem etwas niederfrequenteren tonischen Antwortanteil. Diese Unit zeigt auch bei Rottönen eine sehr kurze phasische Antwort. Bei den Graupapieren, die auf Rottöne folgten, zeigte sie eine höherfrequente und fast die Hälfte der Reizpräsentation andauernden Antwort. Die Unit wurde aber nicht den Gegenfarbneurone der Gruppe 2 zugeordnet, dafür diese das hier auftretende Antwortverhalten bei Rottönen untypisch ist.

Gruppe 2 umfasst fünf Units. Diese zeigten einen Anstieg der Antwort bei Blau- und Grüntönen und eine aktive Hemmung von Rottönen. Der Wegfall der gehemmten Stimuli zeigt sich in einem Überschießen der Antwort bei den auf Rottönen folgenden Graupapieren (postinhibitory rebound). Die Grundaktivitäten der Units lagen zwischen 4 und 31 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden. Das zeitliche Antwortverhalten dreier Units war phasisch auf jeden Reizwechsel und tonisch auf Blau- und Grüntöne. Das zeitliche Antwortverhalten einer Unit war phasisch. Die Units zeigten eine Veränderung ihrer Entladungsrate auf die Schwarz-Weiß-Sequenz.

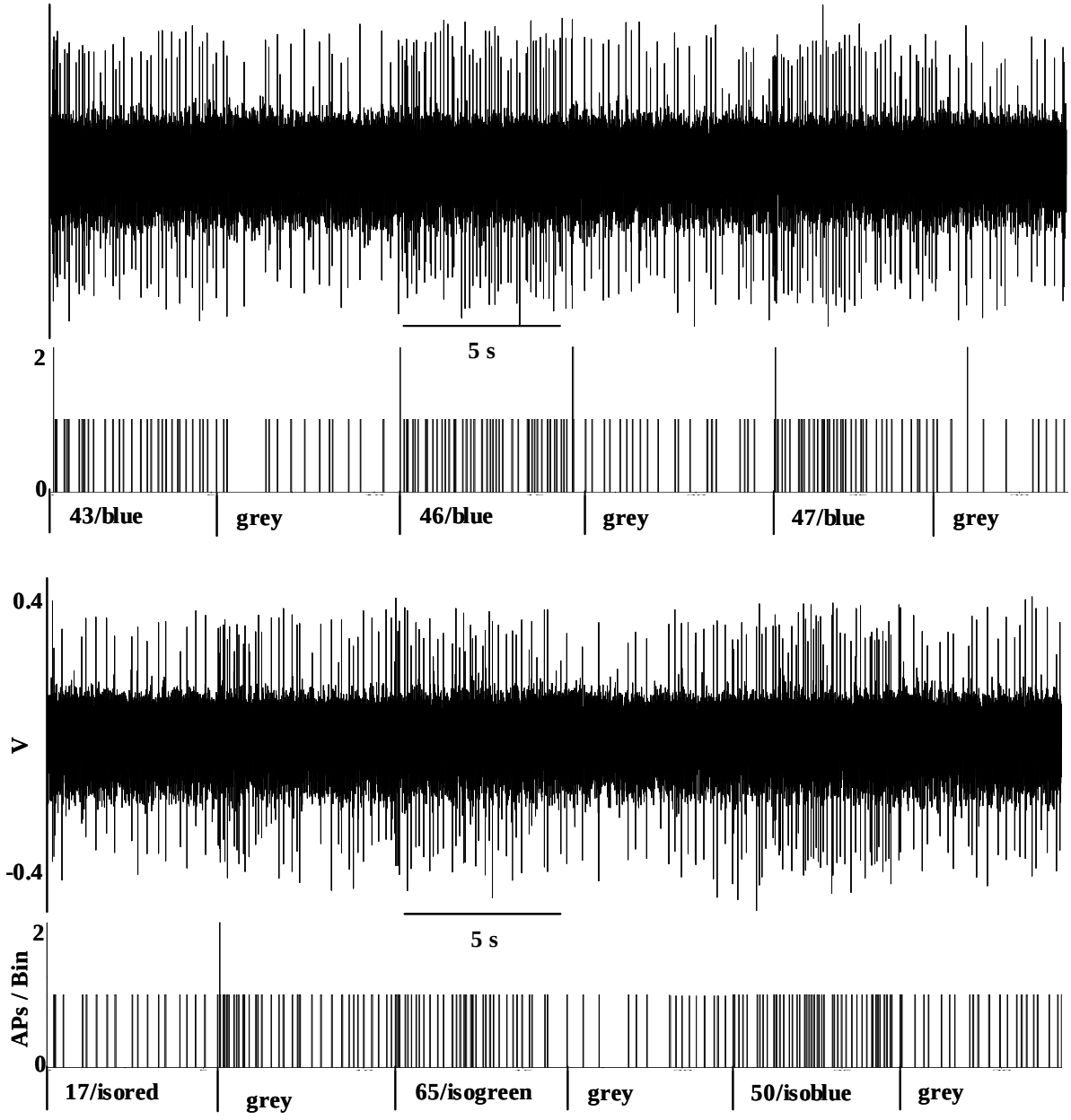


Abb. 3.1.32: Ableitspur und PSTH von Unit 100210_1 als Beispiel für Gruppe 2. Die Unit zeigte eine hohe Grundaktivität von 31 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden, die bei Präsentation von Blau- und Grüntönen nach oben moduliert wurde. Bei den auf Blau und Grün folgenden Graupapieren geht die Aktivität wieder zurück. Bei Rottönen erfolgt eine aktive Hemmung, was man an dem Überschießen der Aktivität bei der Präsentation der Graupapiere, die auf Rottöne folgen, erkennen kann. Das zeitliche Antwortverhalten ist tonisch, häufig mit einem stärkeren phasischen Anteil bei Reizwechseln hin zu Blau, Grün und Grau nach Rot.

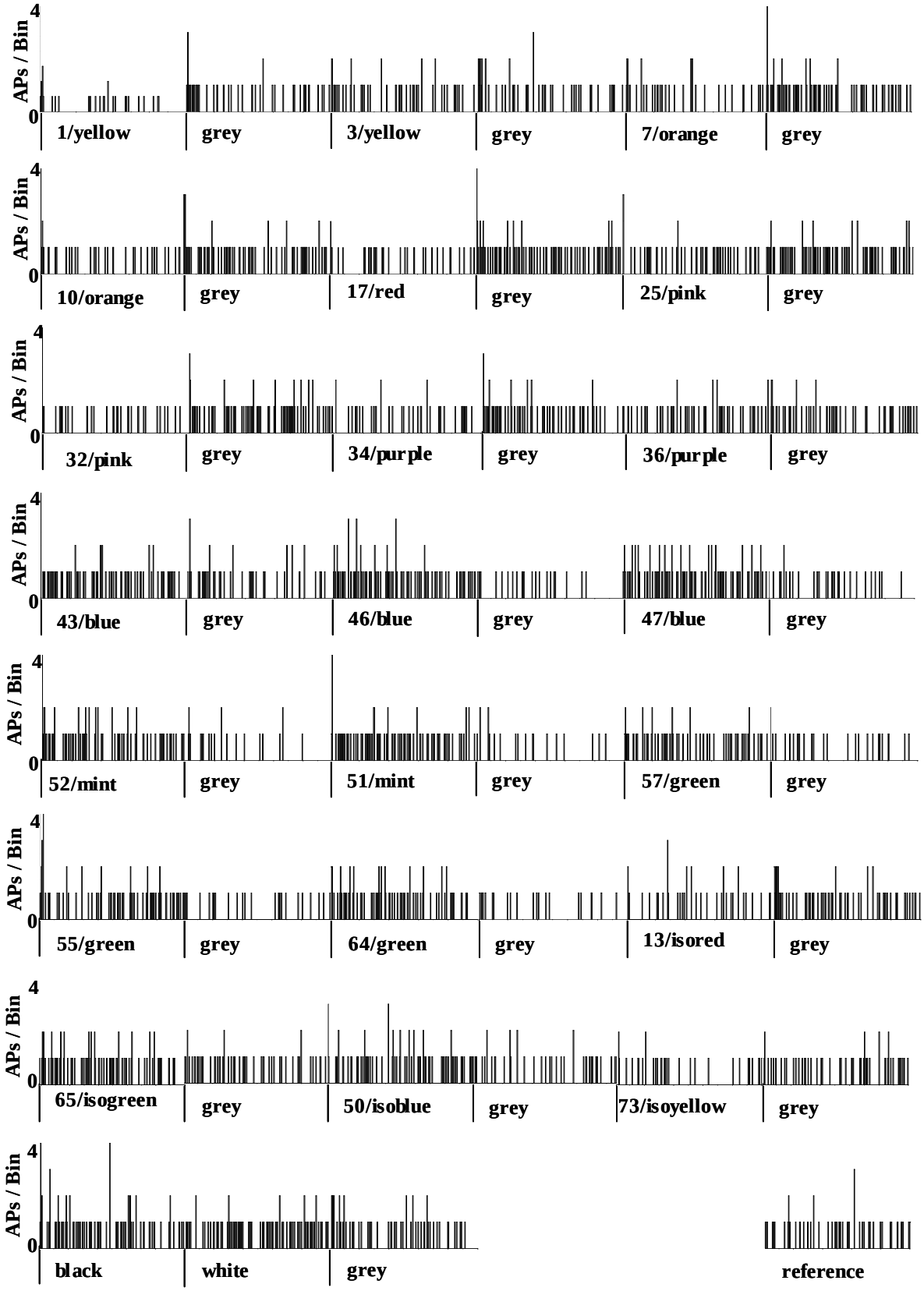


Abb. 3.1.33: Übersicht aller PSTH von Unit 100210_1 als Beispiel für Gruppe 2. Jedes PSTH enthält drei Überläufe. Die Unit zeigte eine hohe GA, die bei Blau- und Grüntönen tonisch wurde. Während der Präsentation von Rottönen zeigte sich ein Antwortverhalten auf oder unterhalb des Grundaktivitätsniveaus. Bei Graupapieren, die auf Rotpapiere folgten, zeigte sich eine Erhöhung der GA.

Gruppe 3 beinhaltet zwei Units, die während der Präsentation von Grüntönen einen Anstieg ihrer Antworten zeigten. Die Grundaktivitäten betrugen 3 und 9,6 Aktionspotentiale pro fünf Sekunden und das zeitliche Antwortverhalten war tonisch, allerdings nicht mit besonders hoher Frequenz. Die Units zeigten eine Veränderung ihrer Entladungsrate auf die Schwarz-Weiß-Sequenz.

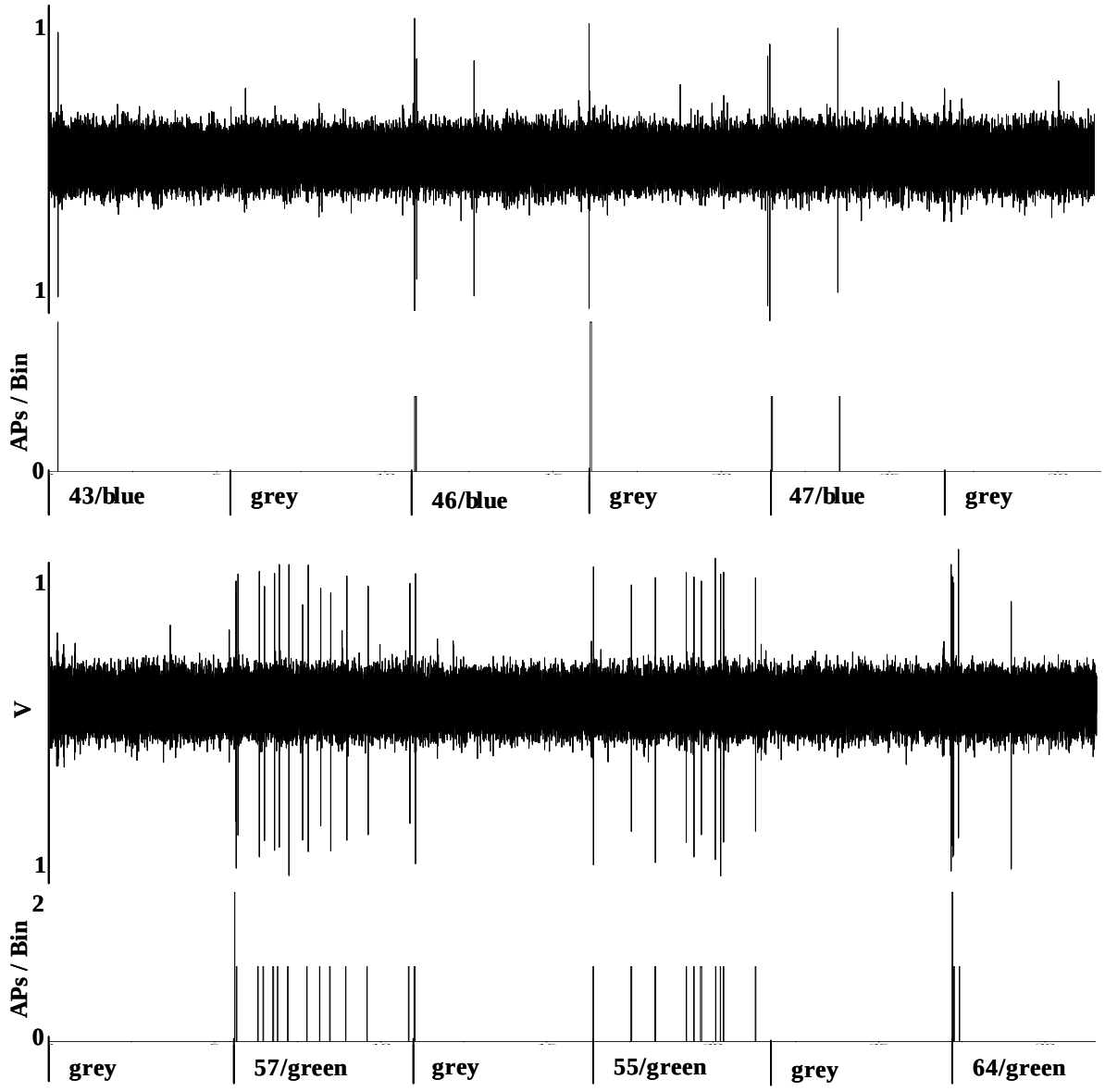


Abb. 3.1.34: Ableitspur und PSTH von Unit 030708_1 als Beispiel für Gruppe 3. Gruppe-3-Units zeigten sich für Grüntöne sensitiv. Diese Unit zeigte eine Grundaktivität von 3 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden und beantwortete Grüntöne mit niedriger Frequenz tonisch.

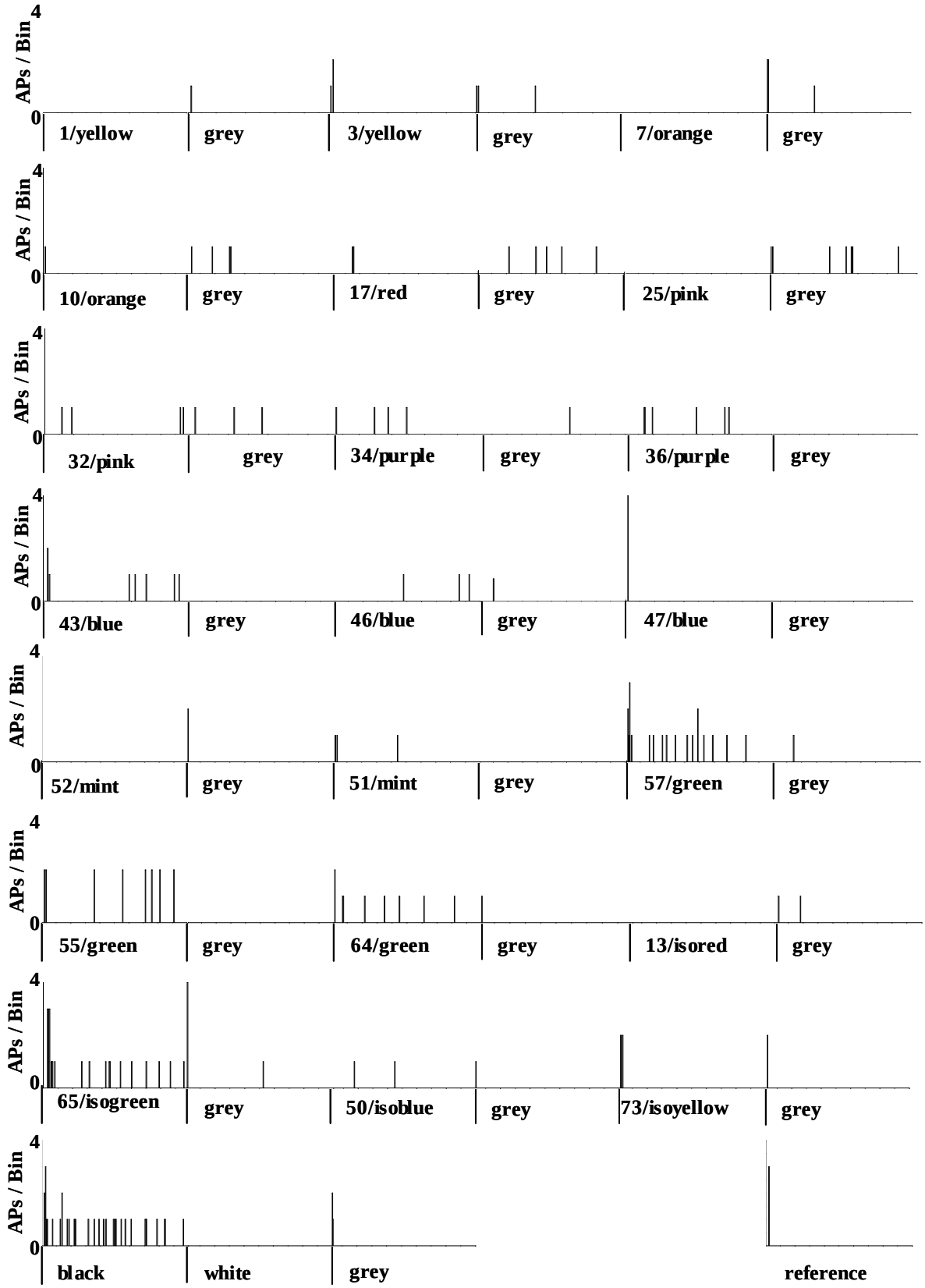


Abb. 3.1.35: Übersicht aller PSTH der Unit 030708_1 als Beispiel für Gruppe 3. Jedes PSTH enthält zwei Überläufe. Diese Unit zeigt auf Grüntöne zunächst eine phasische Antwort dann eine kurze Pause und dann eine niederfrequente tonische Antwort. Auf die Präsentation von schwarz zeigt sich eine Antwort wie auf Grüntöne. Weiß ruft keine Antwort hervor.

Gruppe 4 beinhaltet drei Units, bei denen während der Präsentation von Blautönen eine Erhöhung ihrer Aktivität zu verzeichnen war. Die Grundaktivitäten betrugen 15, 17,5 und 46,3 Aktionspotentiale pro fünf Sekunden. Das zeitliche Antwortverhalten zweier Units war phasisch auf Reizwechsel und tonisch auf Blautöne und das einer Unit war tonisch. Die Units zeigte eine leichte Veränderung ihrer Antwort auf die Schwarz-Weiß-Sequenz.

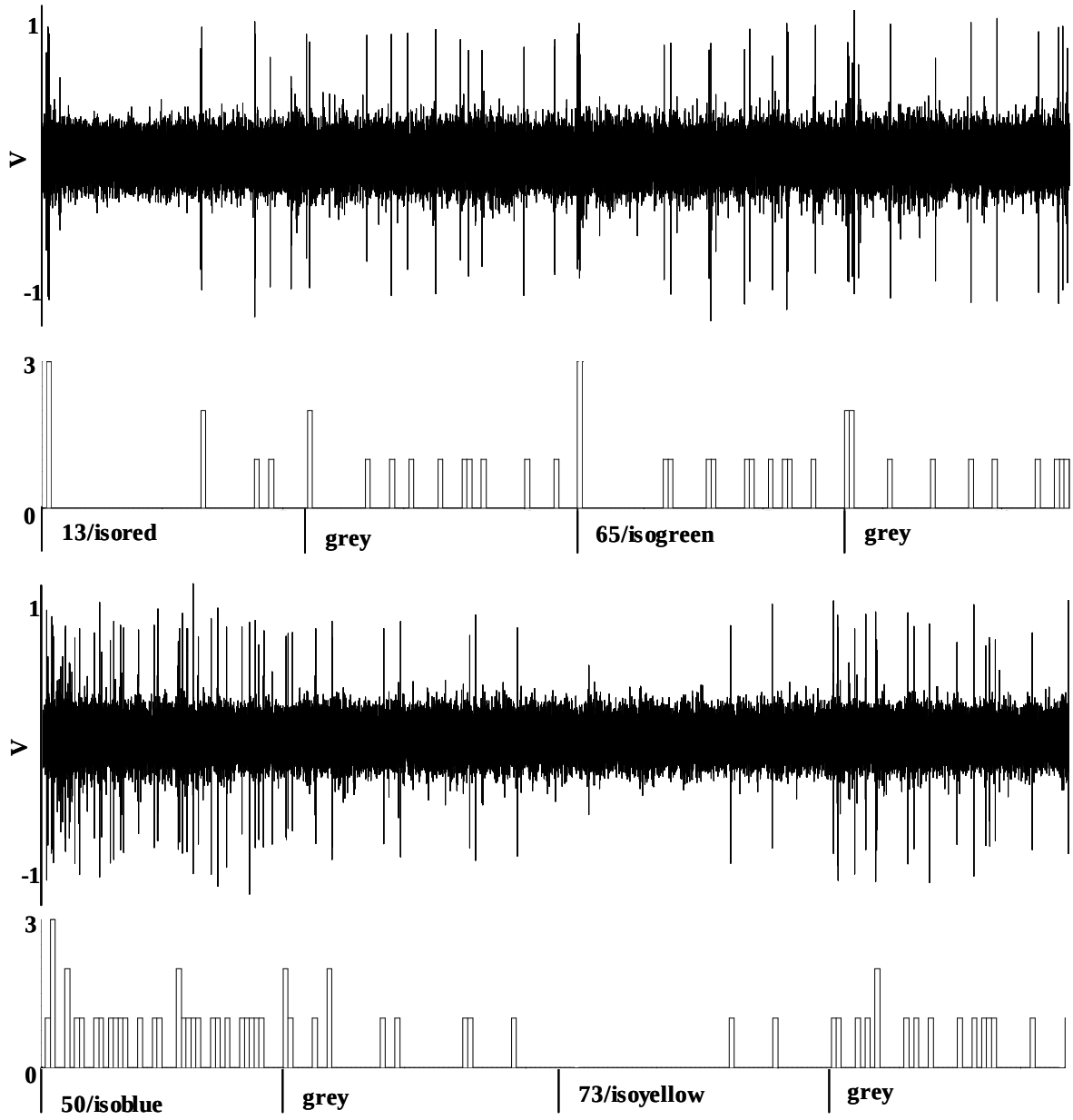


Abb. 3.1.36: Ableitspur und PSTH von Unit 060307_2 als Beispiel für Gruppe 4. Diese Unit zeigt bei vielen Reizwechseln eine phasische Antwort. Die Grundaktivität von 15 AP pro 5 Sekunden wird bei Isoblau/50 aber deutlich in tonischer Weise nach oben moduliert. Da dieser Unit nur die Sequenz der isoluminanten Farben, Schwarz und Weiß präsentiert wurde, wird auf eine weitere Darstellung der PSTH verzichtet.

Gruppe 5 umfasst fünf Units. Diese Units haben als Gemeinsamkeit, dass sie eine größere Sensitivität im Blau- und Purpurbereich haben, zeigen sich allerdings nicht in allen Hinsichten ähnlich in ihrem Antwortverhalten. Auch erstreckt sich die Sensitivität der einzelnen Units nicht über alle Blau- und Purpurtöne, sondern nur auf einzelne und im Vergleich der Units teilweise auch auf unterschiedliche. Eine Unit zeigte außerdem eine Sensitivität nicht nur für Purpur- und Blautöne, sondern auch für Rottöne. Diese Gruppe ist also nicht im ganz strengen Sinne eine Gruppe, sondern eher eine Ansammlung von Sonderfällen mit Gemeinsamkeiten.

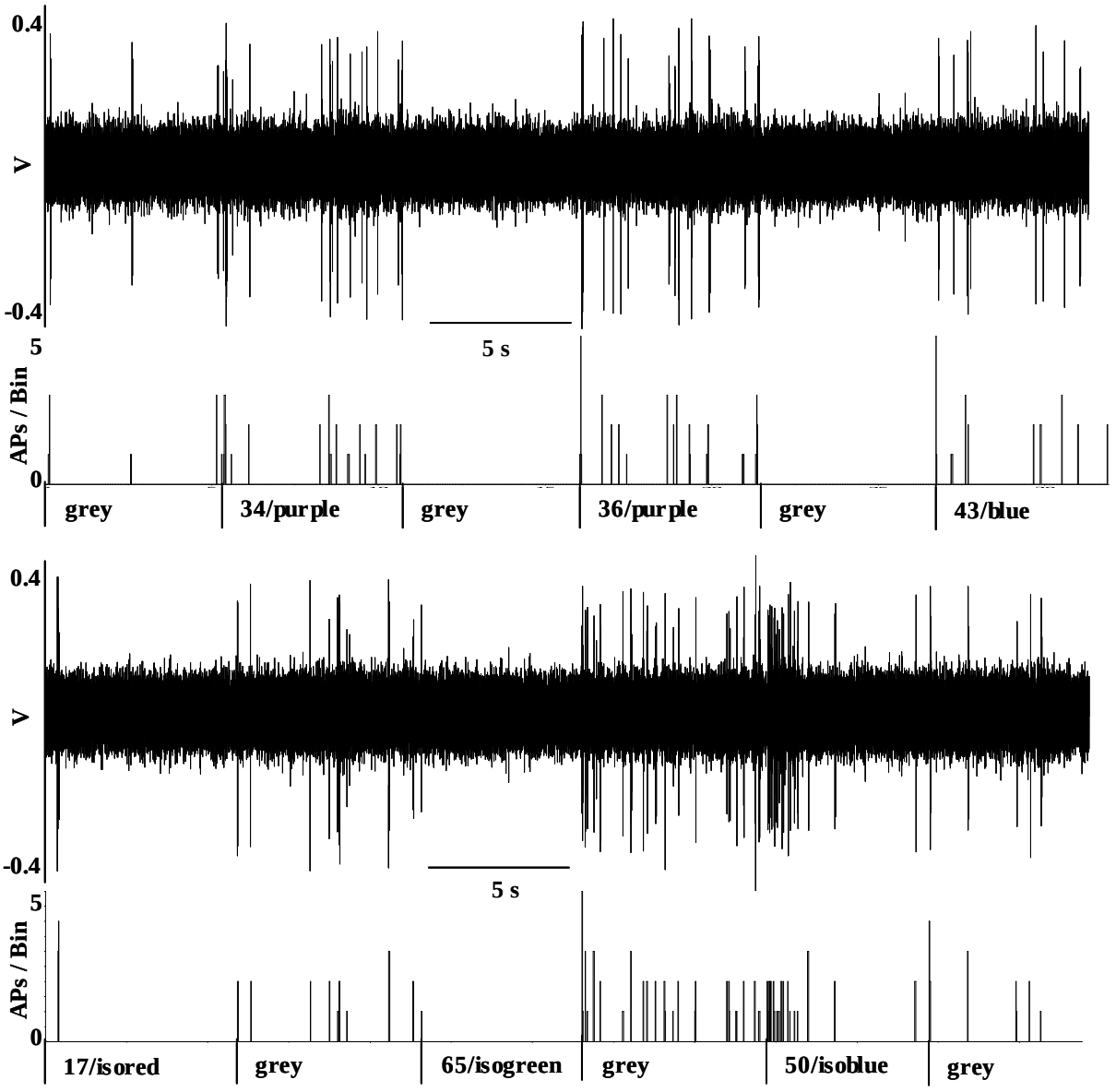


Abb. 3.1.37: Ableitspur und PSTH von Unit 180608_1 als Beispiel für Gruppe 5. Diese Unit antwortete mit einem Anstieg der Entladungsrate bei Purpur/34 und Purpur/36, Blau/43 und Isoblau/50. Die übrigen Blau-, Grün- und Rottöne wurden mit Hemmung beantwortet, und die auf diese folgenden Graupapiere zeigten eine Tendenz zu „postinhibitory rebound“. Diese Unit hatte eine Grundaktivität von 26,4 Aktionspotentiale pro fünf Sekunden. Das zeitliche Antwortverhalten lässt sich nicht einheitlich beschreiben. Es variiert von phasisch – hier im unteren Teil der Abbildung zu sehen bei Isoblau/50 – bis zu unregelmäßig tonisch – hier zu sehen im oberen Teil der Abbildung bei Purpur/34 und Purpur/36.

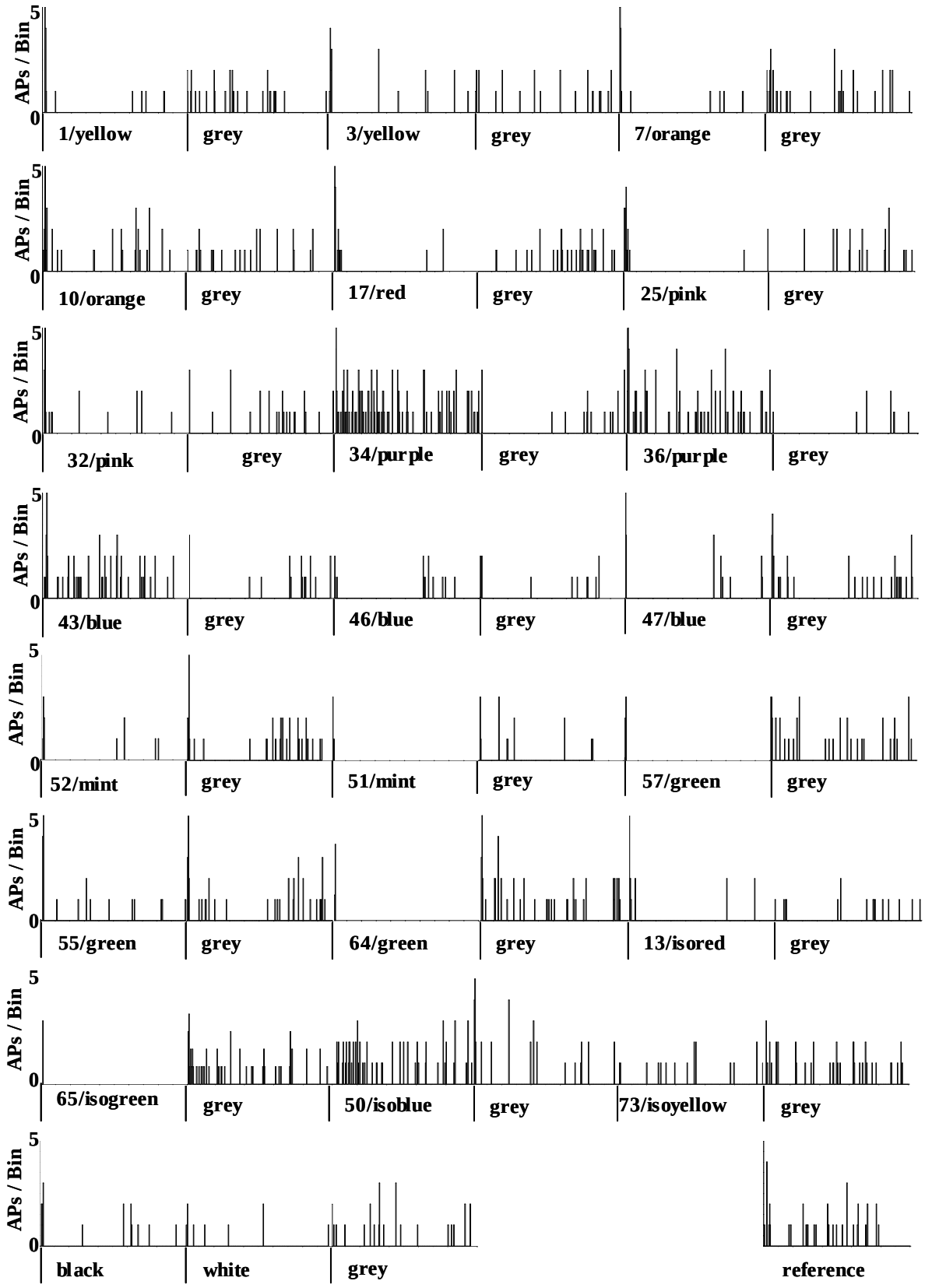


Abb. 3.1.38: Übersicht aller PSTH der Unit 180608_1. Jede Unit enthält die Aktionspotentiale von drei Überläufen. Purpur/34, Purpur/36, Blau/43 und Blau/50 werden mit einem Anstieg an AP beantwortet. Auch Orange/10 und Weiß zeigen noch eine Erhöhung der GA. Alle anderen Farbstimuli und Schwarz zeigen eine Erniedrigung der GA. Graupapiere, die auf die stark beantworteten Farbstimuli folgen, werden mit einer Erniedrigung der GA beantwortet, wohingegen bei Graupapiere die auf die hemmenden Farbstimuli folgen, die Erregung überschießt.

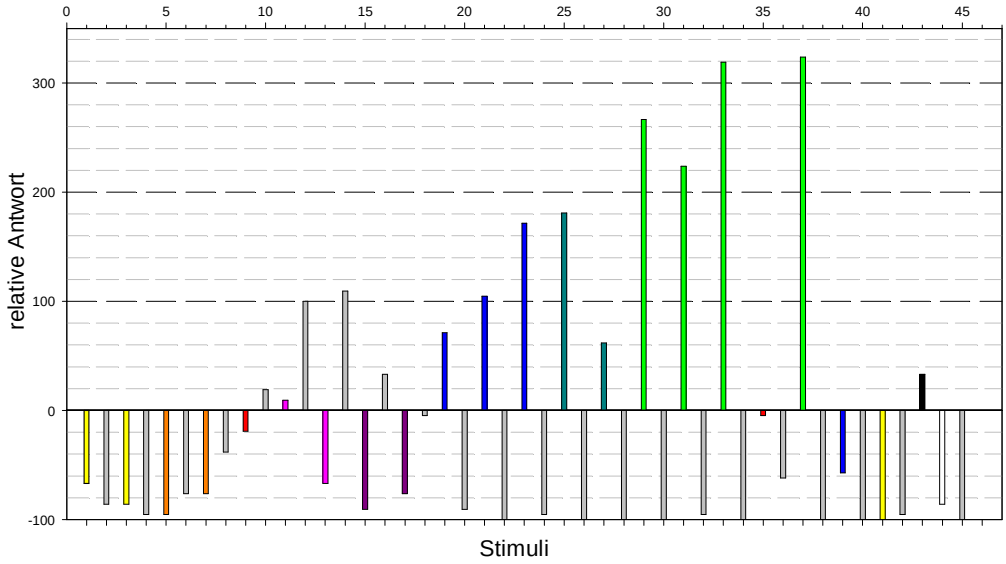


Abb. 3.1.39: Antwortverhalten der Unit 040908_4 aus Gruppe 1. Diese Unit antworte sowohl auf Blau als auch auf Grün. Auch während der Präsentation von Schwarz zeigte sich eine leichte Erhöhung der GA. Es lag eine GA von 7 Aktionspotentialen pro 5 Sekunden vor, die während der Präsentation der Graupapiere, die auf Blau- und Grüntöne folgte, (nahezu) völlig unterdrückt wurde. Bis auf die Graupapiere nach Rot/17, Pink/25, Pink/32 und Purpur/34 und bis auf Pink/25 riefen alle anderen Stimuli eine Hemmung hervor.

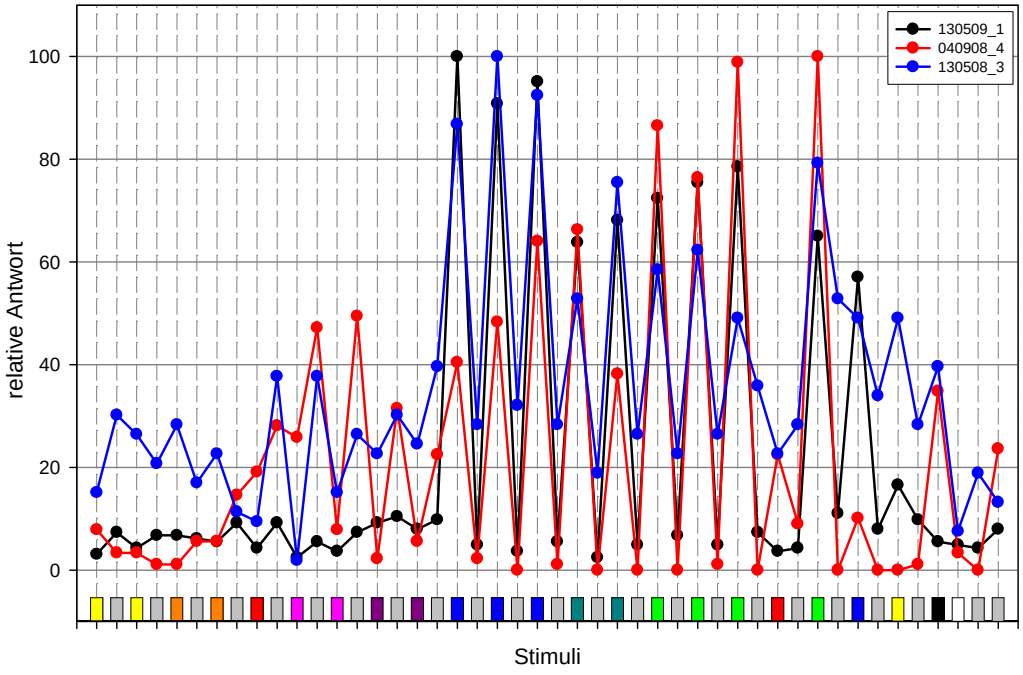


Abb. 3.1.40: Antwortverhalten der Gruppe 1. Diese Units antworteten mit einem Anstieg der Feuerrate auf Blau- und Grüntöne. Sie zeigten eine Grundaktivität von 4,33 (130509_1), 7 (040908_4) und 2,66 (130508_3) Aktionspotentiale pro fünf Sekunden. Bei Unit 130508_3 fielen die Antworten auf Blau und Grün folgenden Graupapiere auf das Niveau der Grundaktivität zurück, bei den anderen beiden Units stellte sich auf diese eine Hemmung ein. Die Units 040908_3 und 130508_3 beantworteten Schwarz positiv und Weiß negativ, Unit 130509_1 zeigte eine leichte Hemmung bei Schwarz und Weiß.

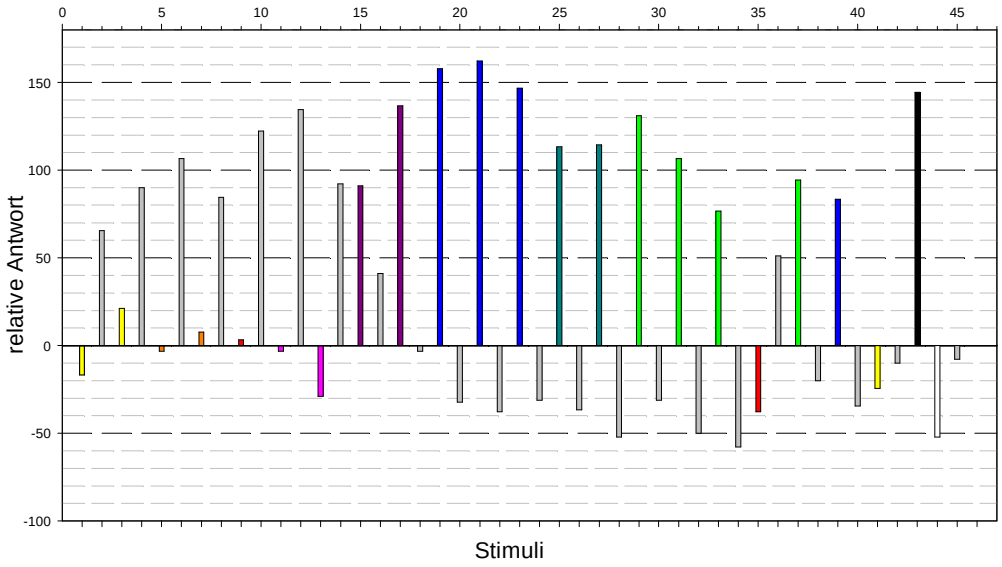


Abb. 3.1.41: Antwortverhalten der Unit 170310_1 aus Gruppe 2. Diese Unit zeigt ein Gegenfarbverhalten. Rottöne liegen auf dem Niveau der GA oder rufen eine Hemmung hervor (Pink/32) und auf Blau- und Grüntöne erfolgt ein Anstieg der Aktivität. Während der Präsentation von Graupapapieren, die auf Rottöne folgen, schießt die Aktivität über, wohingegen Graupapiere, die auf Blau- und Grünpapiere zu einer Hemmung führen. Beide Purpurtöne werden wir Blau- und Grüntöne behandelt. Gelb/1 und Gelb/73 erniedrigen die Aktivität, wohingegen Gelb/3 einen leichten Anstieg der Aktivität hervorruft. Schwarz ruft eine Antwort wie Blau und Grün hervor, durch Weiß erfährt die Unit eine Hemmung.

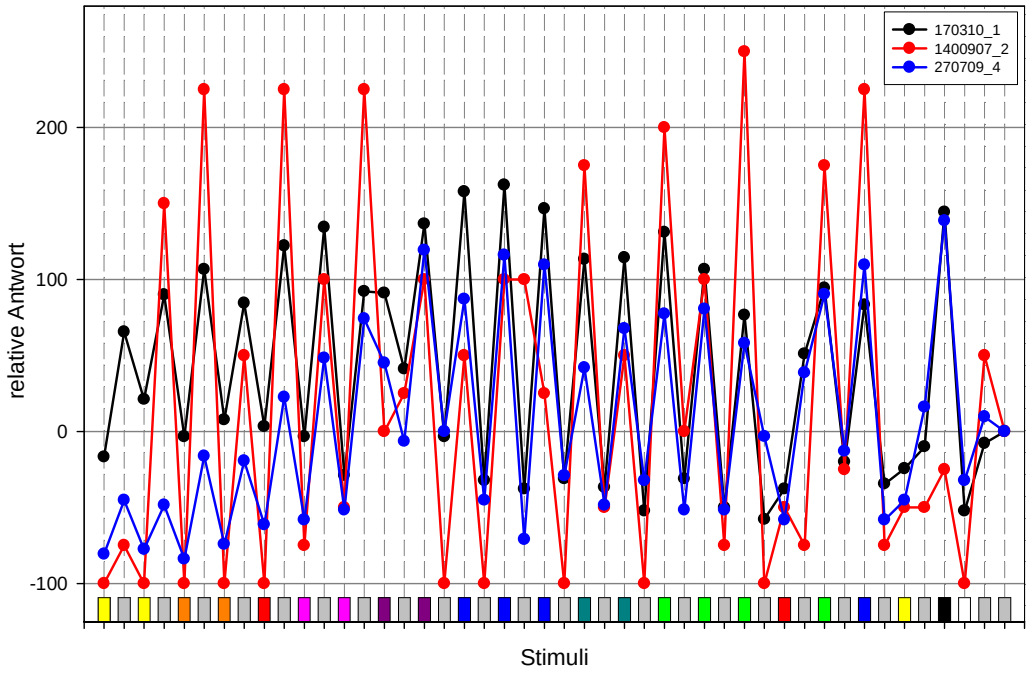


Abb. 3.1.42: Antwortverhalten der Gruppe 2. Bei diesen Units lag eine Grundaktivität vor, die je nach Stimulus nach oben oder unten moduliert wurde. Bei Purpur/36, Blau- und Grüntönen wurde die Antwort verstärkt. Unit 170310_1 beantwortete auch Purpur/34 wie einen Blauton. Bei den auf diese Farben folgenden Graupapieren, bei Gelb- und Rottönen verringerte sich die Spikezahl. Bei den Graupapieren, die auf die zuletzt genannten Farben folgten, gab es wiederum einen Anstieg der Antwort, allerdings nicht ganz so stark wie bei den Blau- und Grüntönen. Das spricht dafür, dass Gelb- und Rottöne aktiv gehemmt wurden, und das Beantworten der diesen Farben folgenden Graupapiere einen „postinhibitory rebound“ darstellt. Zwei Units (170310_1 und 270709_4) zeigten einen Anstieg der Antwort bei Schwarz und eine Hemmung bei Weiß, die dritte Unit (140907_2) reagierte sowohlauf Schwarz als auch auf Weiß mit Hemmung, wobei Weiß eine stärkere Hemmung aufwies als Schwarz.

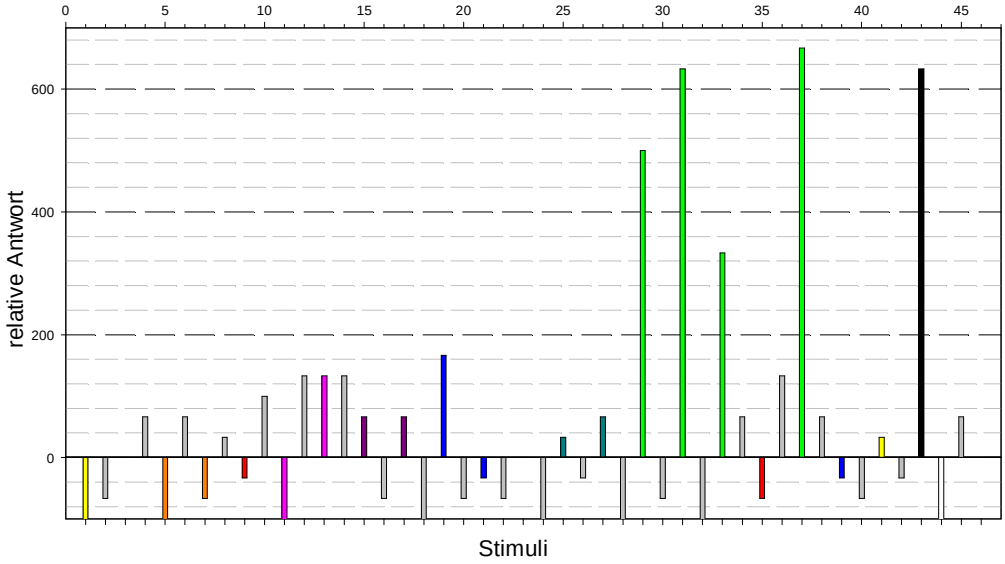


Abb. 3.1.43: Antwortverhalten der Unit 030708_1 aus Gruppe 3. Diese Unit erhöhte ihre Grundaktivität von 3 Aktionspotentialen während der Präsentation von Grüntönen und Schwarz. Die anderen Stimuli riefen eine Hemmung oder nur eine geringere Erhöhung der GA hervor.

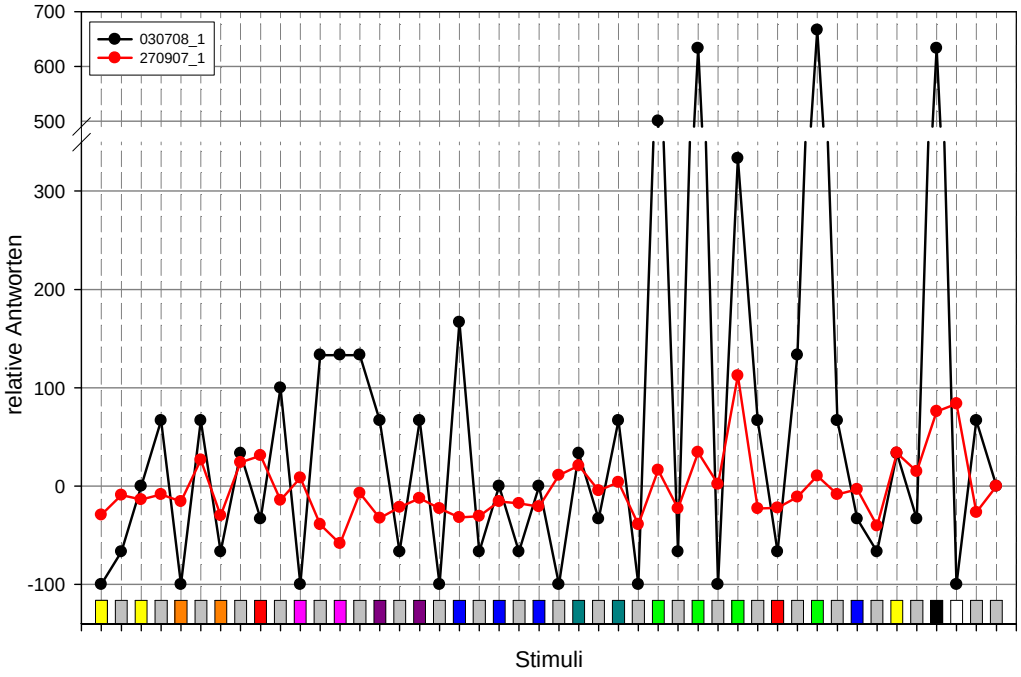


Abb. 3.1.44: Antwortverhalten der Gruppe 3. Diese Units antworteten mit einem Anstieg der Feuerrate auf Grüntöne. Unit 030708_1 zeigte eine Grundaktivität von 3 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden und eine ebenso starke Antwort auf Schwarz wie auf die Grüntöne, aber überhaupt keine Antwort auf Weiß. Unit 270907_1 zeigte eine Grundaktivität von 9,6 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden und eine positive Antwort vor allem auf Grün/55, auf Schwarz und Weiß.

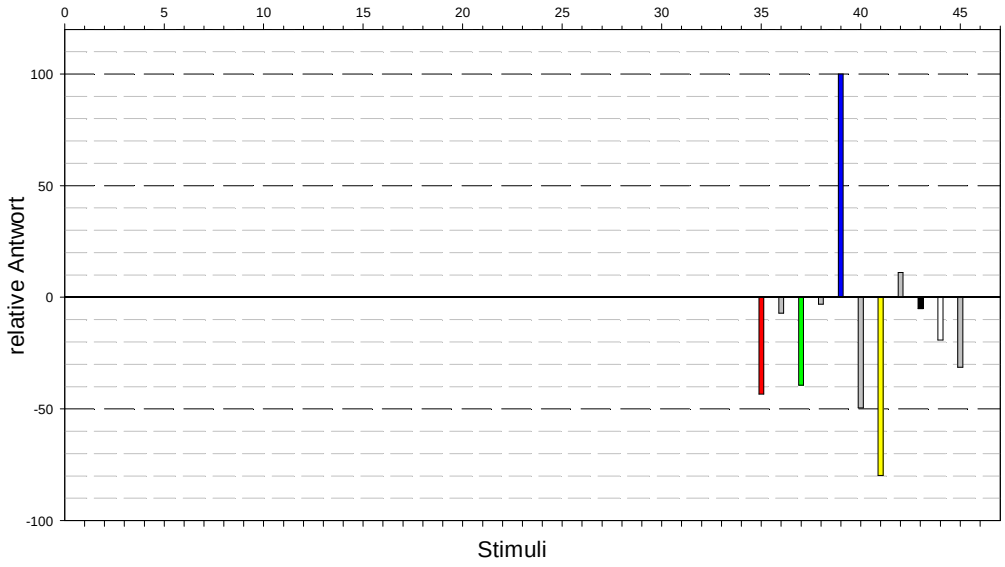


Abb. 3.1.46: Antwortverhalten der Unit 060307_2 der Gruppe 4. Dieser Unit wurde nur die Seuqunez der isoluminanten Farben und die Schwarz-Weiß-Sequenz präsentiert. Es zeigt sich eine deutliche Erhöhung der Grundaktivität bei Blau und eine Erniedrigung der Grundaktivität bei allen anderen Farben, Schwarz und Weiß.

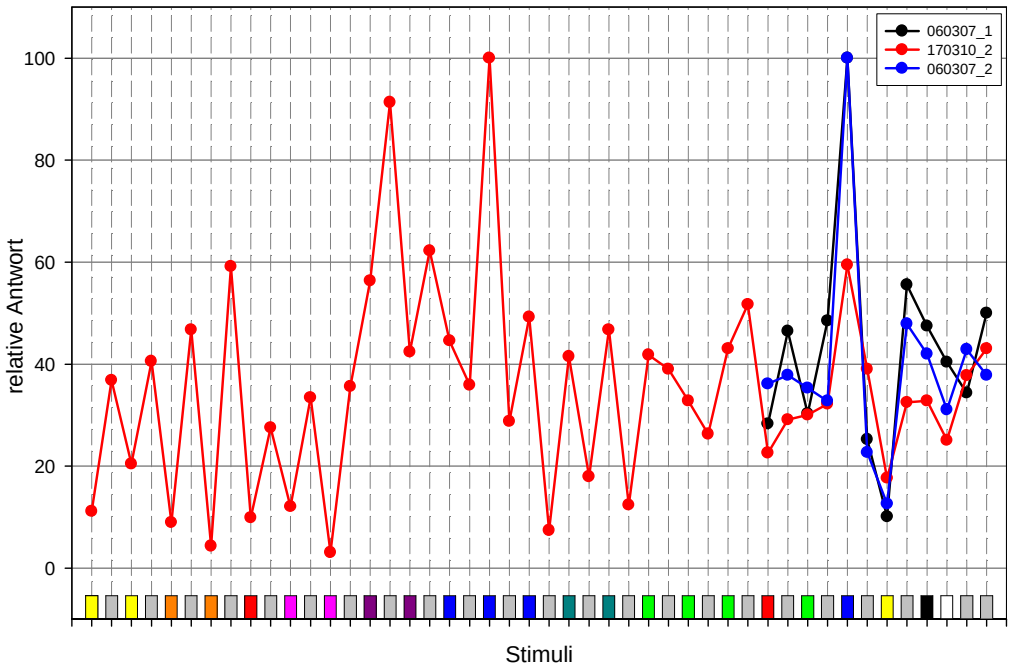


Abb. 3.1.47: Antwortverhalten der Gruppe 4.. Die Units zeigten sich sensitiv für Blau. Den Units 060307_1 und 060307_2 wurde nur die isoluminate Farbsequenz und die Schwarz-Weiß-Sequenz präsentiert, weshalb sich bei den übrigen Stimuli keine Eintragungen finden. Die beiden Units zeigen einen deutlichen Anstieg der Antwort bei Isoblau/50 und einen Abfall der Antwort bei Isogelb/73. Die Grundaktivitäten lagen bei 17,5 und 15 Aktionspotentialen. Alle Reizwechsel wurden phasisch beantwortet und bei der Präsentation von Blau zeigte sich ein tonisches Antwortverhalten. Unit 170310_2 zeigte eine Grundaktivität von 46,33 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden, die von Gelb- und Rottönen stark gehemmt wurden. Die auf Gelb- und Rottöne folgenden Graupapiere wurden mit dem Niveau der Grundaktivität beantwortet ebenso die meisten Blau- und Grüntöne. Die Graupapiere, die auf Blau und Grün folgten hatten einen hemmenden Einfluss. Aber Blau/46 und Isoblau/50 wurden mit einem Anstieg der Aktionspotentiale beantwortet. Das zeitliche Antwortverhalten war tonisch.

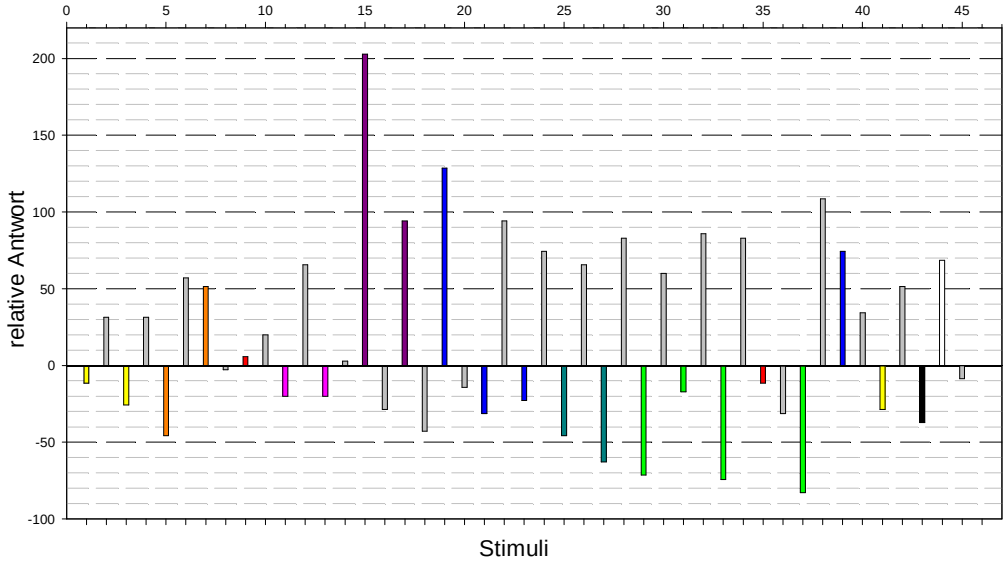


Abb. 3.1.48: Antwortverhalten der Unit 180608_1 aus Gruppe 5. Diese Unit antwortete mit einer Erhöhung der Grundaktivität (26 AP) auf Purpur/34, Purpur/36, Blau/43, Isoblau/50, Orange/10 und Weiß. Alle anderen Farbstimuli riefen eine Hemmung hervor. Die Graupapiere, die auf die hemmenden Farbpapiere folgen, riefen ein Überschießen der Antwort hervor und die Graupapiere, die auf die bevorzugten Farben folgen, wurden mit einer Erniedrigung der Grundaktivität bedacht

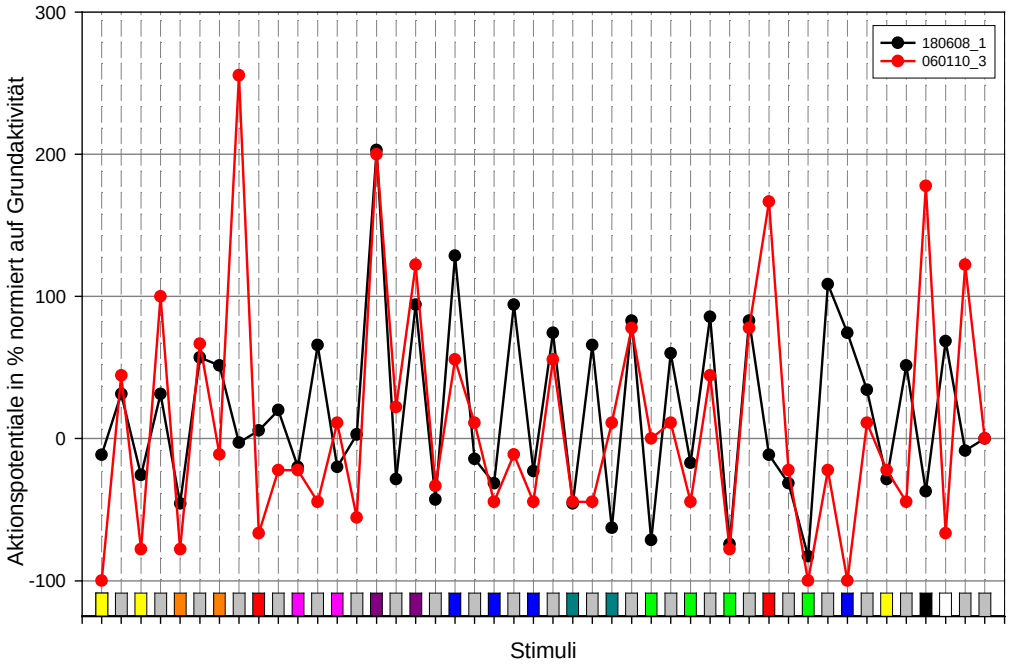


Abb. 3.1.49: Antwortverhalten der Gruppe 5. Diese zwei der vier Units, die in Gruppe fünf eingeteilt sind, weisen ein sehr ähnliches qualitatives Antwortverhalten auf. Beide antworten mit einem Anstieg der Aktionspotentiale auf Purpur/34, Purpur/36 und Blau/43. Die übrigen Blau- und Grüntöne rufen eine Hemmung hervor und die auf diese folgenden Graupapiere erzeugen ein Überschießen der Antwort über das Niveau der Grundaktivität hinaus. Auch bei Rottönen zeigt sich eine Hemmung, die bei den auf diese folgenden Graupapieren wegfällt. Unit 060110_3 allerdings antwortet positiv auf Isorot/13 und auf Schwarz, Weiß hingegen wirkt hemmend. Unit 180608_1 antwortet positiv auf Isoblau/50 und Weiß, wird jedoch von Schwarz gehemmt. Die Grundaktivitäten betragen 26 Aktionspotentiale (180808_1) bei tonischen Antwortverhalten und 9 Aktionspotentiale (060110_3) bei phasischen Antwortverhalten.

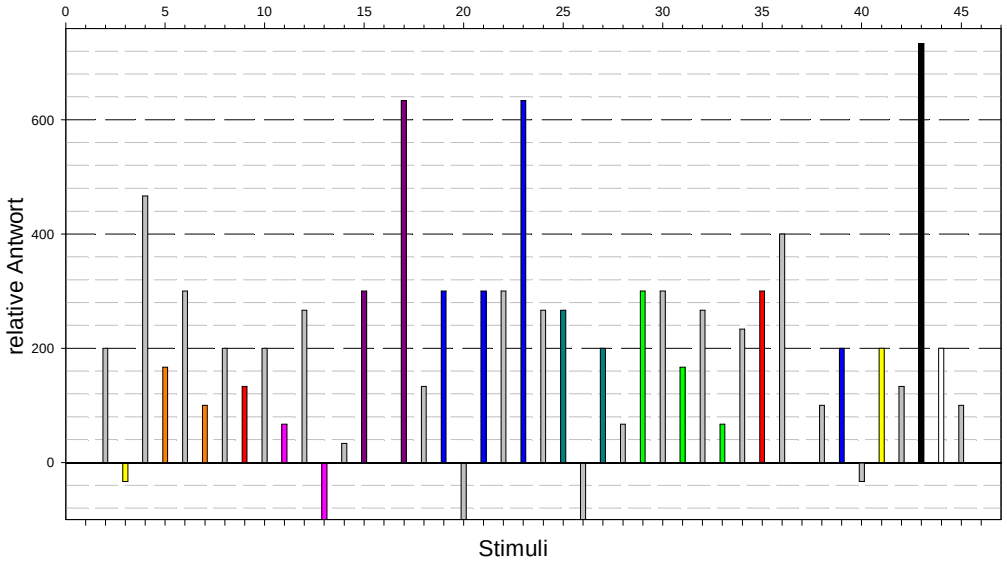


Abb. 3.1.50: Antwortverhalten der Unit 070708_1 aus Gruppe 5. Bei dieser Unit lagen die Antworten bei den meisten der präsentierten Stimuli über der Grundaktivität, aber der größte Anstieg der Aktivität ist bei Purpur/36, Blau/47 und Schwarz zu verzeichnen. Die Unit hat eine sehr gering Grundaktivität von 1,5 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden und antwortet phasisch.

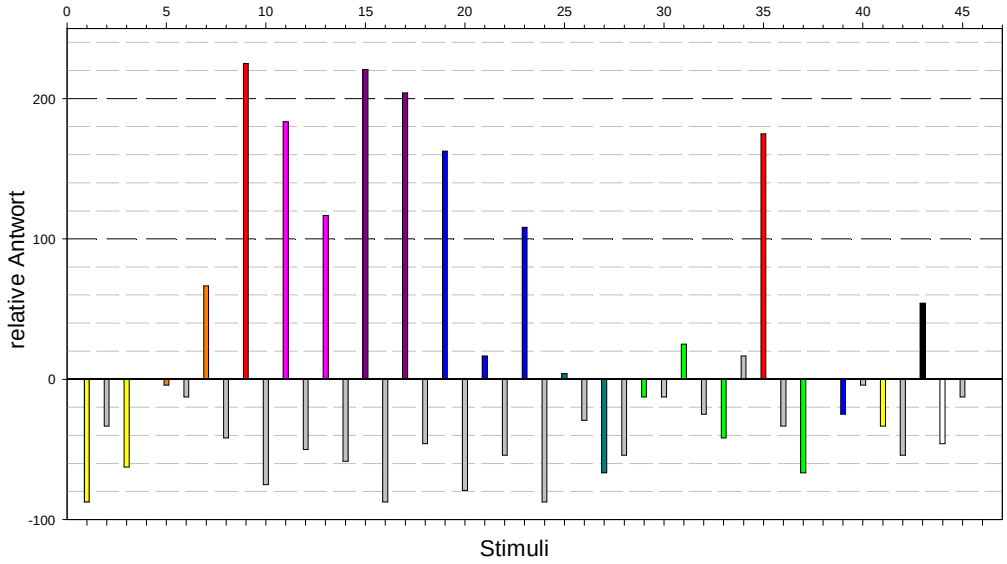


Abb. 3.1.51: Antwortverhalten der Unit 301007_5 aus Gruppe 5. Diese Unit zeigte eine Grundaktivität von 12 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden, die während der Präsentation von Rot-, Purpur- und Blaupapieren und Schwarz tonisch nach oben moduliert wurde. Die übrigen Reizwechsel wurden phasisch beantwortet.

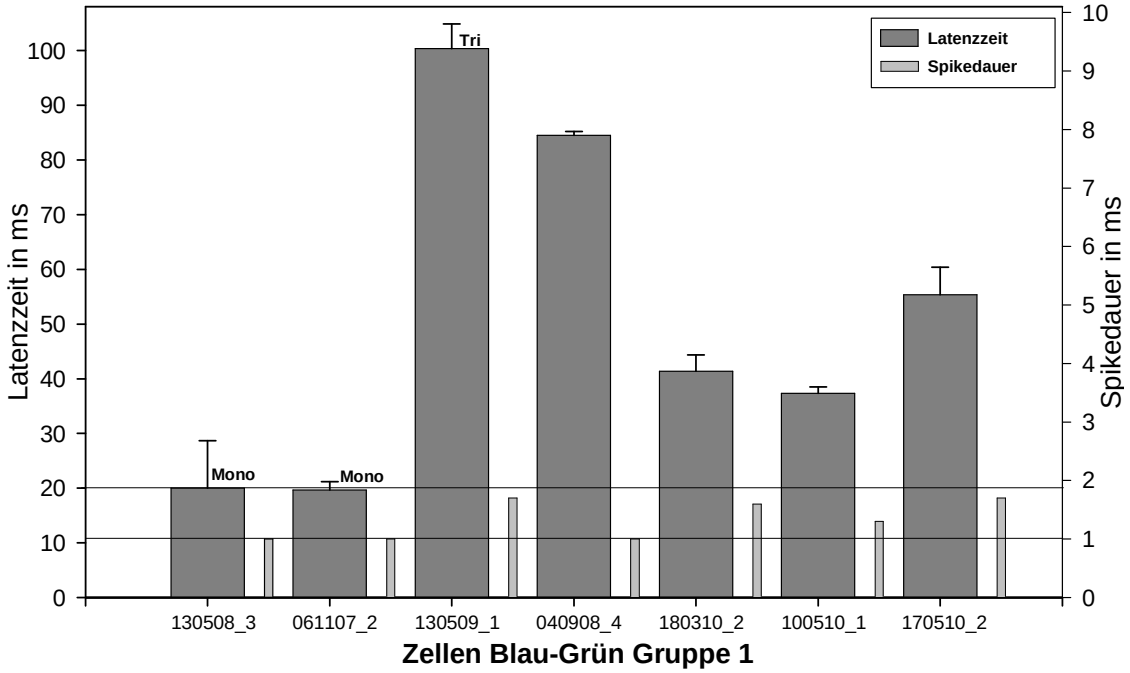


Abb. 3.1.52: Latenzzeiten und Spikedauern der Gruppe-1-Units. Die Units 130508_3 und 061107_2 sind sich sehr ähnlich. Beide haben eine monophasische Spikeform, eine Spikedauer von einer 1 ms und eine kurze Latenzzeit von 19,66 ms (Mittelwert). Zur Gruppe 1 gehören noch fünf weitere Units. Vier davon (040908_4, 180310_2, 100510_1, 170510_2) zeigten eine ausgeprägte diphasische Spikeform und Spikedauern zwischen 1,3 und 1,7 ms und Latenzzeiten von 84,5; 41,33; 37,33; 55,33 ms. Bei der letzten Unit (130509_1) der Gruppe ließ sich eine triphasischer Spikeform, 1,7 ms Spikedauer und eine Latenzzeit von 100 ms (Mittelwert) feststellen.

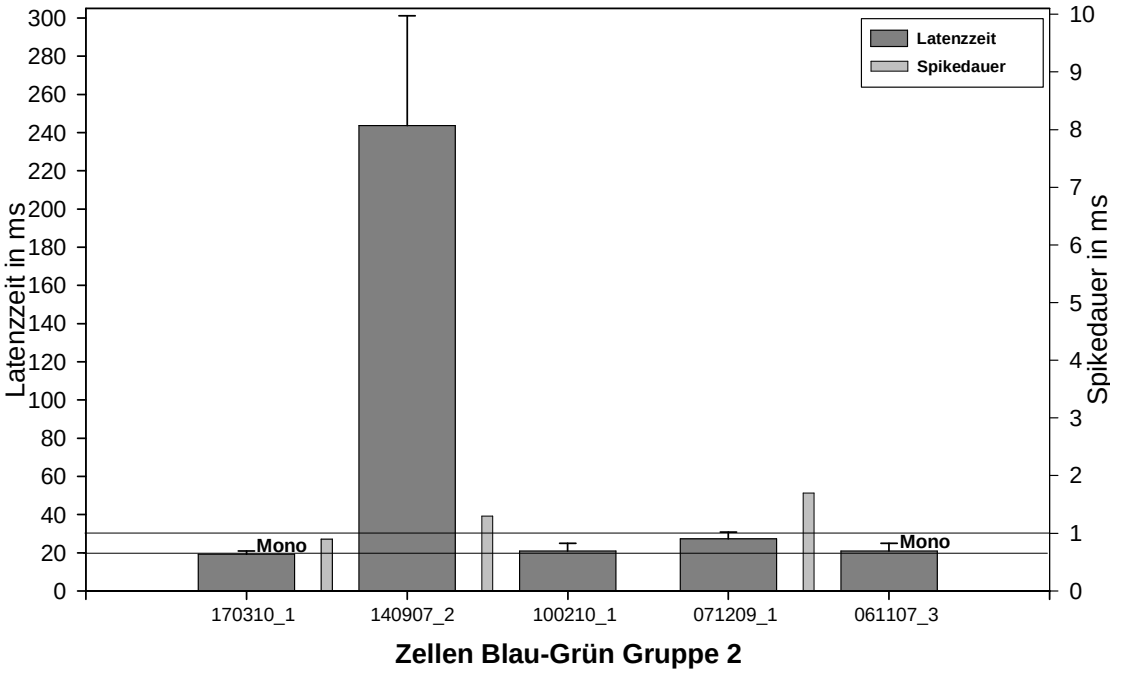


Abb. 3.1.53: Latenzzeiten und Spikedauern der Gruppe-2-Units. Gruppe 2 umfasst fünf Units. Unit 1703010_1 hat eine monophasische Spikeform, eine Spikedauer von 0,9 ms, eine Latenzzeit von 19 ms. Auch Unit 061107_3 zeigte eine monophasische Spikeform und eine kurze Latenzzeit von 19 ms allerdings eine etwas längere Spikedauer von 1,5 ms. Die Units 100210_1 und 071209_1 sind sich sehr ähnlich: diphasische Spikeform, Spikedauern von 1,7 bzw. 1,8 ms und Latenzzeiten von 21 und 27 ms. Unit 140907_2 weist eine diphasische Spikeform, eine Spikedauer von 1,3 ms und eine sehr lange Latenzzeit von 245 ms auf.

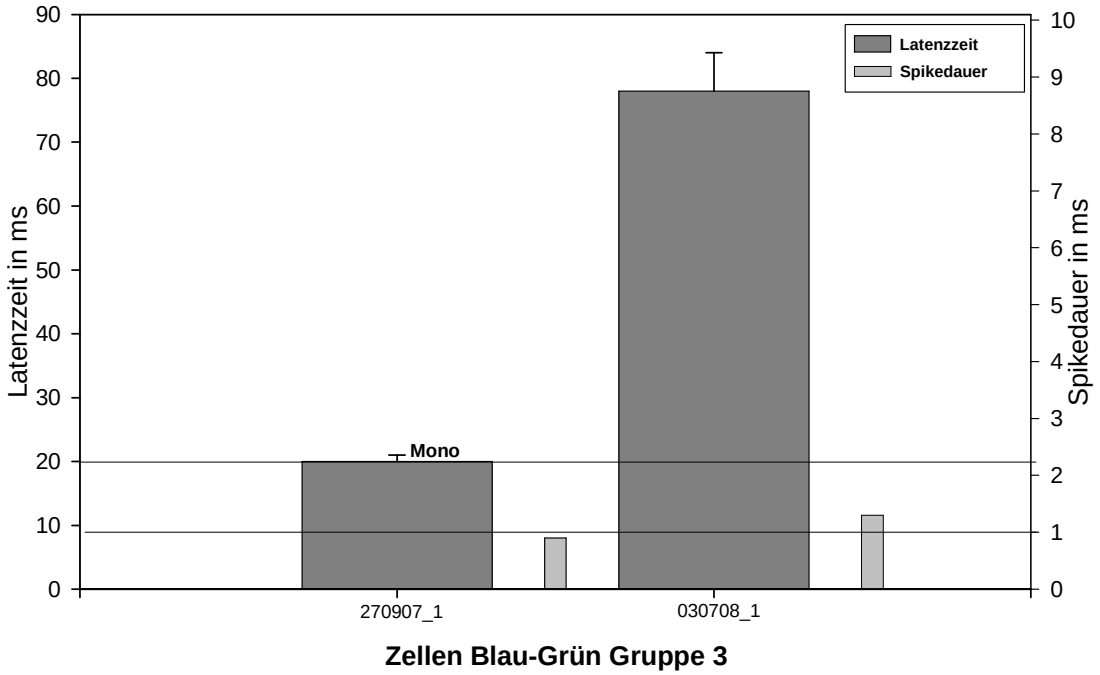


Abb. 3.1.54: Latenzzeiten und Spikedauern der Gruppe-3-Units. Unit 030708_1 hat eine diphasische Spikeform, eine Spikedauer von 1,3 ms, eine Latenzzeit von 78 ms (Mittelwert). Bei Unit 270907_1 hingegen lässt sich eine monophasischen Spikeform mit einer Spikedauer von 0,9 ms und einer Latenzzeit von 20 ms (Mittelwert) feststellen.

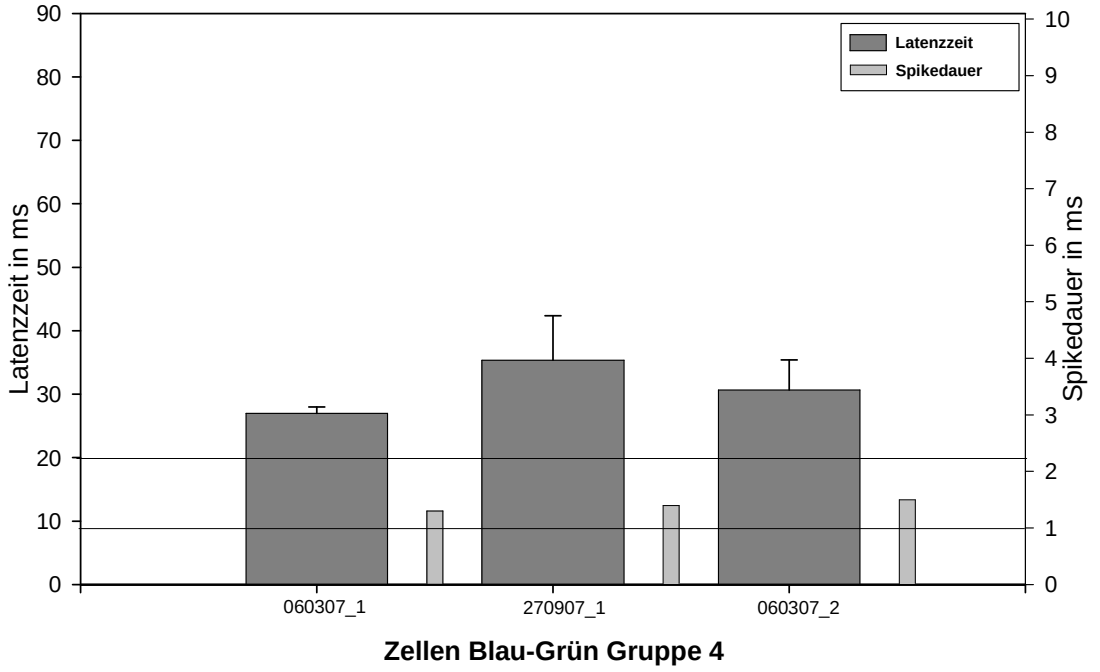


Abb. 3.1.55: Latenzzeiten und Spikedauern der Gruppe-4-Units. Die drei Units - 060307_1, 170310_2 und 060307_2 – sind sich in den verglichenen Parametern sehr ähnlich. Alle drei Spikeformen sind diphasisch, die Spikedauern betragen 1,3; 1,4 und 1,5 ms und die Latenzzeiten sind 27, 35 und 30 ms (Mittelwerte).

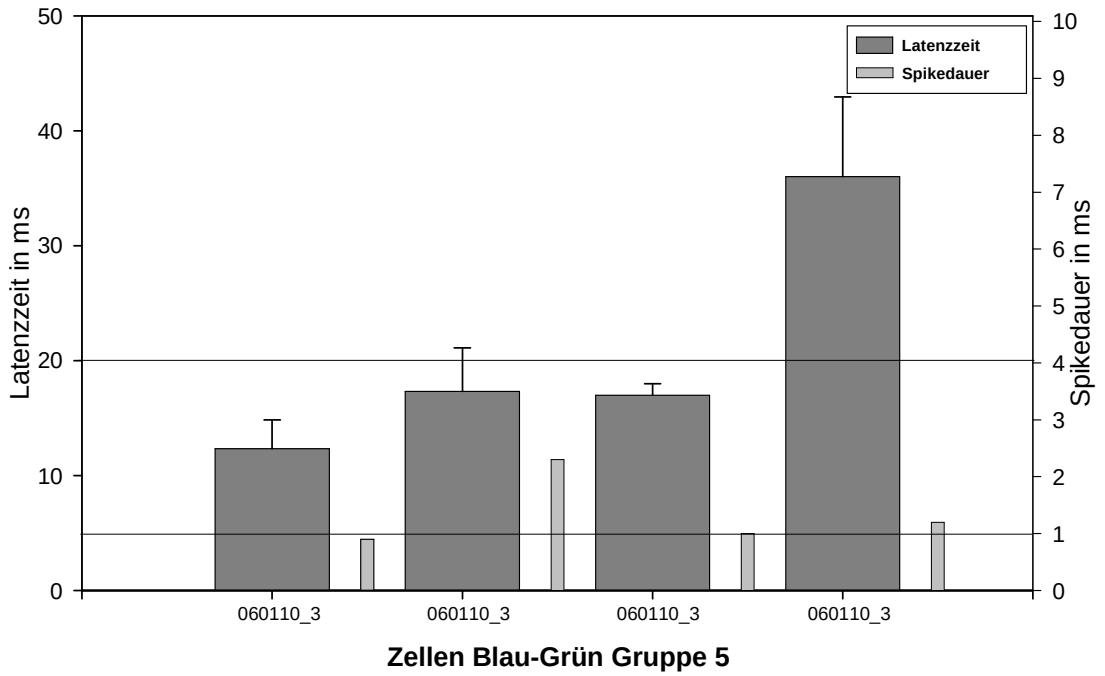


Abb. 3.1.56: Latenzzeiten und Spikedauern der Gruppe-5-Units. Die Units 060110_3 und 301007_5 sind sich sehr ähnlich, da sie beide eine monophasische Spikeform, eine kurze Spikedauer von 0,9 bzw. 1 ms und eine kurze Latenzzeit von 12 bzw. 17 ms haben. Die Units 070708_1 und 180608_1 dagegen haben eine diphasische Spikeform und beide zeigen eine Latenzzeit von 36 ms. Erstere hat allerdings eine Spikedauer von 1,2 ms und letztere eine Spikedauer von 2,3 ms.

Zusammenfassung blau- und grünsensitive Units

Datum/File	tonisch oder phasisch	Grund-aktivität	Antwort auf schwarz weiß
Blau/grün Gruppe 1: Blau und Grün+			
130509_1	RW phasisch / bg tonisch	4,33	-----
040908_4	RW phasisch / bg tonisch	7	S+W-
130508_3	Phasisch, teilw. leicht tonisch	2,33	S+
061107_2	Phasisch, teilw. leicht tonisch	6,66	S+
180310_2	RW phasisch, bg tonisch	23,66	S+W-
100510_1	RW phasisch, bgs tonisch	2,66	S+
170510_2	RW phasisch, bgs tonisch	7	S+W-
Blau/grün Gruppe 2: Blau und grün+, rot -			
061107_3	RW phasisch / bg tonisch	7	S+W-
071209_1	RW phasisch / bg tonisch	31	S+W-
100210_1	RW phasisch / bg tonisch	30	S+W-
140907_2	phasisch	4	
170310_1	tonisch	94	
Blau/grün Gruppe 3: nur grün+			
030708_1	Niederfrequent tonisch	3	S+
270907_1	Niederfrequent tonisch	9,5	SW+
Blau/grün Gruppe 4: nur blau+			
060307_1	RW phasisch, blau tonisch	17,5	S+
170310_2	tonisch	46,33	SW-
060307_2	RW phasisch, blau tonisch	15	
Blau/grün Gruppe 5: Purpur34, Purpur 36 und Blau 43 +			
180608_1	tonisch	26,4	W+
060110_3	phasisch	9	S+W-
Gruppe 5 Sonderfall 1: Purpur 36 und Blau 47 und Schwarz +			
070708_1	phasisch	1,5	S+
Gruppe 5 Sonderfall 2: Rot, Purpur, Blau und Schwarz +			
301007_5	Rw phasisch, rot, purpur, blau, schwarz tonisch	12	S+

Tab. 3.1.2.: Übersicht aller blau- und grünsensitiven Units bezüglich Gruppenzugehörigkeit, zeitlichem Antwortverhalten, Grundaktivität und Antwortverhalten auf die Schwarz-Weiß-Sequenz. „S+“ bzw. „W+“ stehen für Erhöhung der Grundaktivität bei Schwarz bzw. Weiß, dementsprechend bedeuten „S-“ bzw. W-“ eine Erniedrigung der Grundaktivität bei Schwarz bzw. Weiß. Stehen diese Abkürzungen in Klammern bedeutetet dies, dass es sich nur um eine leichte Erhöhung bzw. Erniedrigung (ca. 10-15 %) der Grundaktivität handelt. Bei Gruppe 1 zeigt sich recht einheitlichste: Die Grundaktivitäten liegen im Bereich von 2,33 bis 7 AP mit einer Ausnahme von 23,66 AP. Das zeitliche Antwortverhalten ist in fünf der sieben Fälle gleich, und zwar werden alle Reizwechsel phasisch beantwortet und die Blau- und Grüntöne darüber hinaus tonisch. Die beiden Units die aus diesem Muster des zeitlichen Antwortverhaltens herausfallen, gleichen aber sich untereinander. Beide zeigen ein eher phasisches Antwortverhalten, dass sich teilweise niederfrequent tonisch fortsetzt, aber nicht über die gesamte Dauer der Reizpräsentation anhält. Gruppe 2 zeigt sich hinsichtlich der Grundaktivitäten der Units extrem variabel, diese liegen zwischen 4 und 94 AP. Die beiden Units der Gruppe drei zeigen sich sowohl hinsichtlich des zeitlichen Antwortverhaltens als auch hinsichtlich der GA recht ähnlich. Eine der Units beantwortet Schwarz, die andere Unit Schwarz und Weiß mit Erregung. In Gruppe 4 hingegen zeigen zwei Units eine große Ähnlichkeit hinsichtlich zeitlichem Antwortverhalten (Reizwechsel phasisch, blau auch tonisch) und GA (17,5 und 15 AP). Bei Gruppe 5 handelt es sich eher um eine Zusammenfassung von Sonderfällen, die die Gemeinsamkeit haben, besonders empfindlich im Blau- und Purpur- (teilweise auch im Rot-)bereich zu sein.

3.1.3 Weitere Gruppen

In diesem Abschnitt werden die verbleibenden Gruppen besprochen. Dabei handelt es sich um Units, die sich für alle Farbstimuli sensitiv zeigten, um gelbsensitive Units und um Units, die Helligkeitsunterschiede beantworteten.

Alle Farben

Es wurden acht Units gefunden, die in zwei Gruppen eingeteilt werden können:

1. Gruppe 1 umfasst sieben Units, die sich alle sensitiv für alle Farben zeigten. Dies bedeutet aber nicht, dass jeder Farbstimulus einer einzelnen Unit auf die gleiche Weise beantwortet wurde. Die meisten Units differenzierten zwischen den verschiedenen Farbbereichen. Sowohl was das zeitliche Antwortverhalten als auch was die Höhe der Grundaktivität betrifft, unterscheiden sich die Units stark voneinander. So zeigte eine Unit gar keine Grundaktivität und bei den übrigen Units lag diese im Bereich von 2 – 81,5 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden. Was das zeitliche Antwortverhalten betrifft, zeigten vier Units ein tonisches Antwortverhalten, wobei die Frequenzen der tonischen Antworten sich je nach Farbstimulus unterscheiden konnten, eine Unit zeigte ein phasisches Antwortverhalten, eine weitere Unit reagierte auf jeden Reizwechsel phasisch und auf die verschiedenen Farbstimuli unterschiedlich stark tonisch. Eine Unit mit einer Grundaktivität von 24,5 Aktionspotentialen zeigte je nach Stimulus auf Reizwechsel eine erhöhte oder eine erniedrigte phasische Aktivität und teilweise auch tonische Antworten.

2. Bei Gruppe 2 handelt es sich nicht wirklich um eine Gruppe, da sie nur eine Unit umfasst. Diese Unit zeigte eine Grundaktivität von 9,66 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden und ein tonisches Antwortverhalten.

Gelb

Zwei phasisch antwortende Units mit Grundaktivitäten von 2 und 6,5 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden zeigten selektiv einen Anstieg der Antwort auf Gelb HKS/3 und Gelb HKS/73.

Helligkeitsunterschiede

Fast alle bisher vorgestellten farbsensitiven Units zeigten auch ein differenziertes Antwortverhalten bezüglich der Schwarz-Weiß-Sequenz. Es wurden zwei Units gefunden, die alleine den Helligkeitswechsel von dunkel nach hell beantworteten. Eine Unit zeigte keine Grundaktivität und antwortete tonisch, die andere zeigte eine Grundaktivität von 6,5 und zeigte auf den bevorzugten Stimulus zunächst eine phasische Antwort dann eine Pause und dann noch einen tonischen Antwortteil.

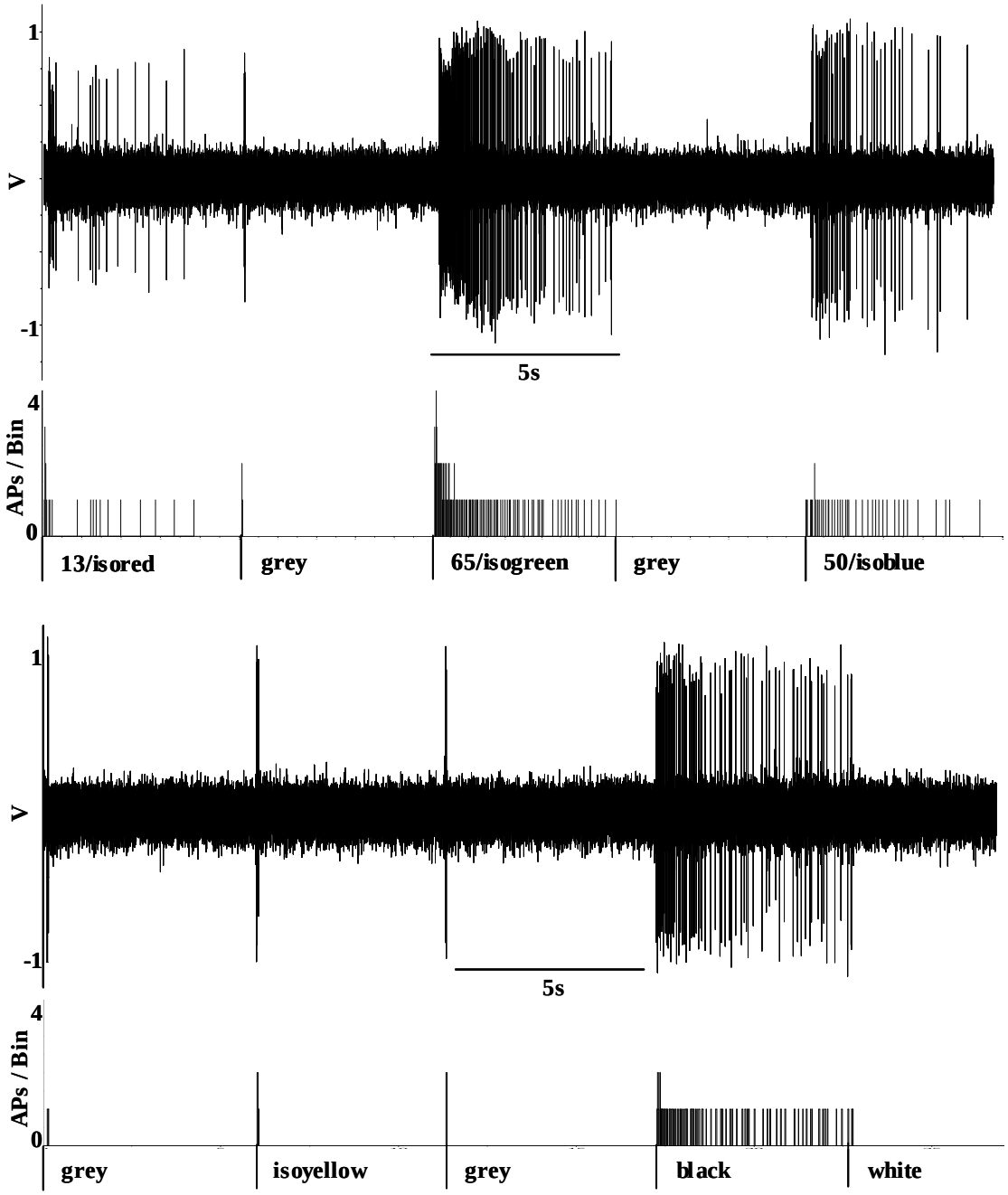


Abb 3.1.57: Ableitspur und zugehörige PSTH von Unit 170608_1 als Beispiel für eine für alle Farbstimuli sensitive Unit. Je nach Stimulus antwortete diese Unit phasisch oder unterschiedlich stark tonisch. Alle Graupapiere wurden bei Reizwechsel phasisch mit ein bis drei Aktionspotentialen beantwortet. Darüber hinaus wurden die unterschiedlichen Farben tonisch beantwortet allerdings mit unterschiedlicher Frequenz. Grün wurde am stärksten beantwortet, gefolgt von Blau und dann Rot. Das Schlusslicht bildet Gelb, das ähnlich wie Grau beantwortet wurde.

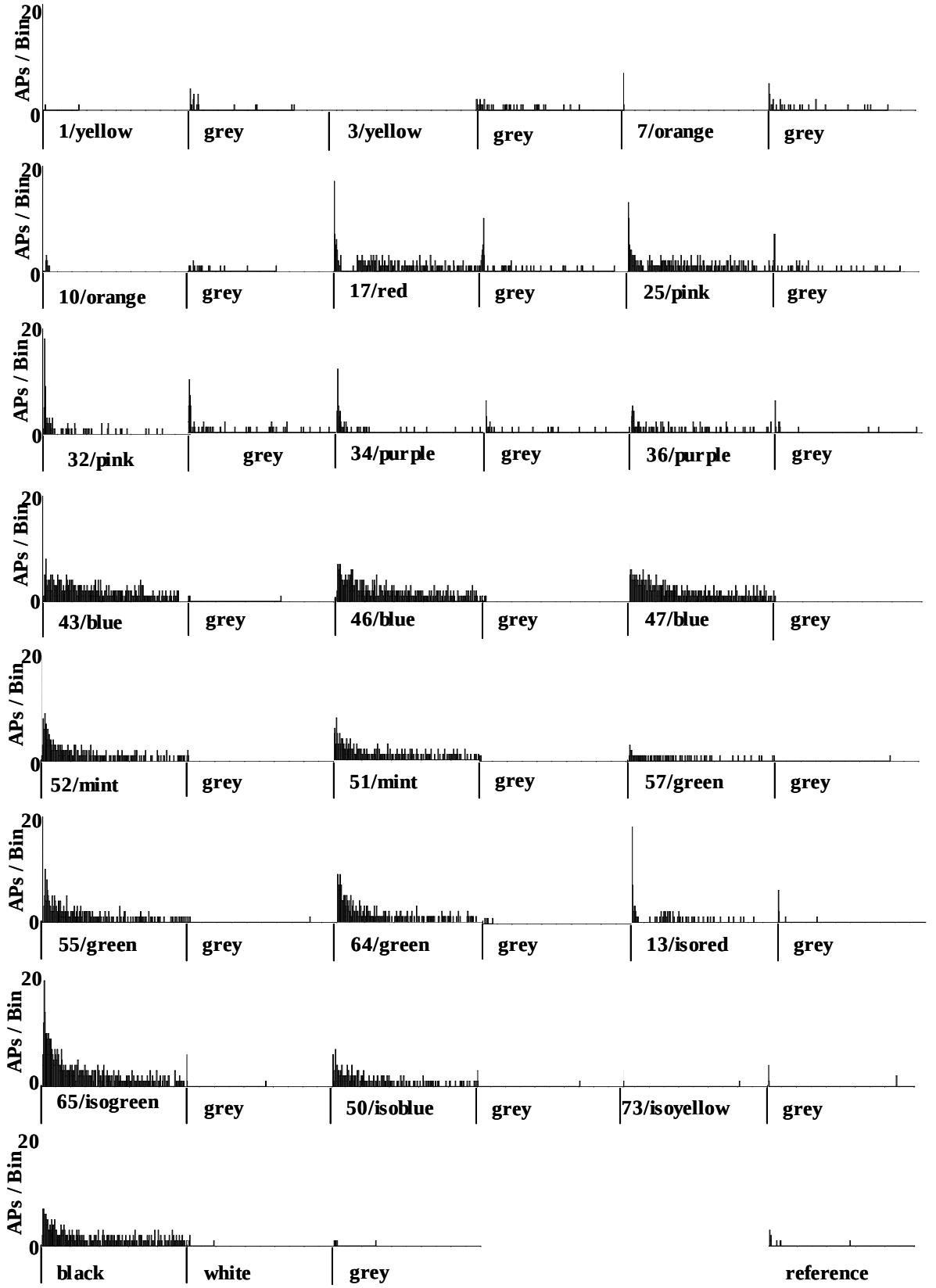


Abb. 3.1.58: Übersicht aller PSTH der Unit 170608_1 als Beispiel der Gruppe, die sich für alle Farbstimuli empfindlich zeigte. Jedes PSTH enthält die Aktionspotentiale von 5 Überläufen. Bei Farbstimuli steigt die Aktivität stark an, um während der gesamten Reizpräsentation anzuhalten. Am stärksten werden Grün-, gefolgt von Blautönen beantwortet. Auch die Präsentation von Rottönen ruft eine deutliche, wenn auch geringere Aktivität hervor. Schwarz wird ähnlich stark beantwortet wie Blau, auf Weiß bleibt die Unit stumm.

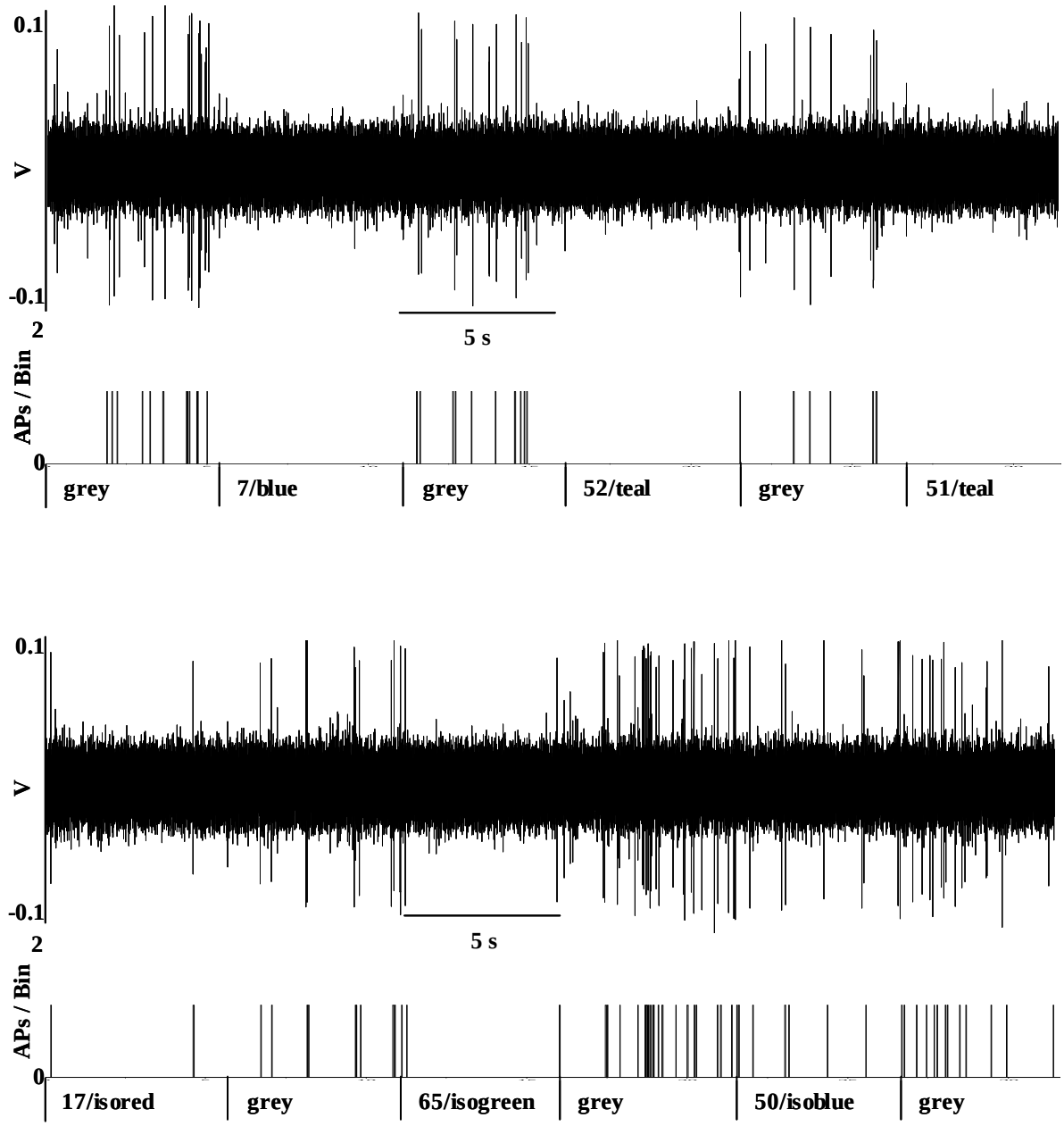


Abb. 3.1.59: Ableitspur und zugehörige PSTH von Unit 220408_2. Diese Unit antwortete mit einer Erniedrigung der Grundaktivität auf fast alle Farben. Bei den Graupapieren stieg die Antwort im Vergleich zu den Farbpapieren wieder an, erreichte aber nur selten das Niveau der Grundaktivität oder ein höheres. Die Noisetreshold lag bei 0,09V. Es gab hin und wieder Spikes, die knapp darunter lagen, die nicht in die Auswertung eingingen, da es sich bei diesen um eine andere Units gehandelt hatte, was am analogen Oszilloskop, an der Amplitude und der Spikeform erkennbar war.

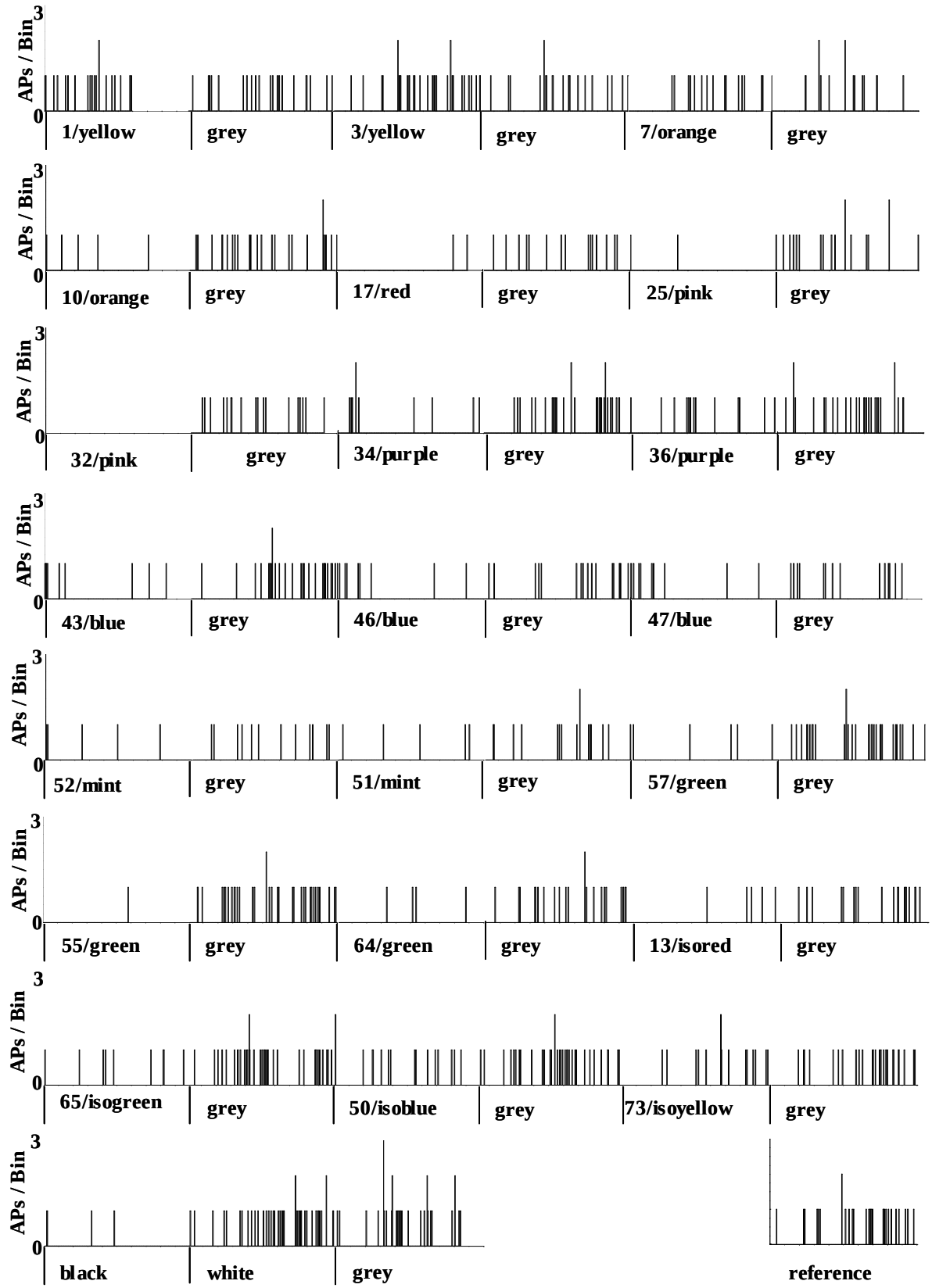
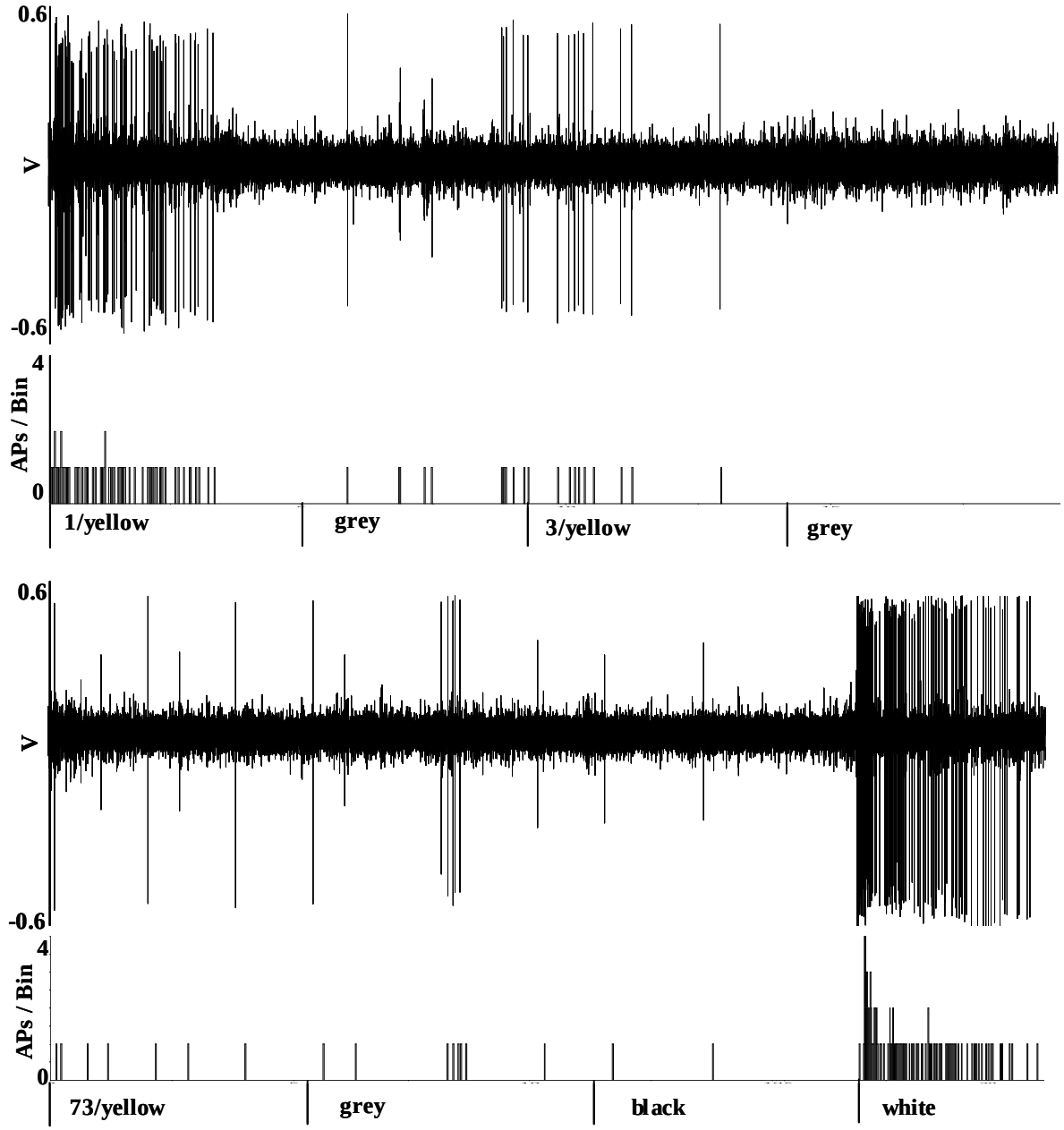
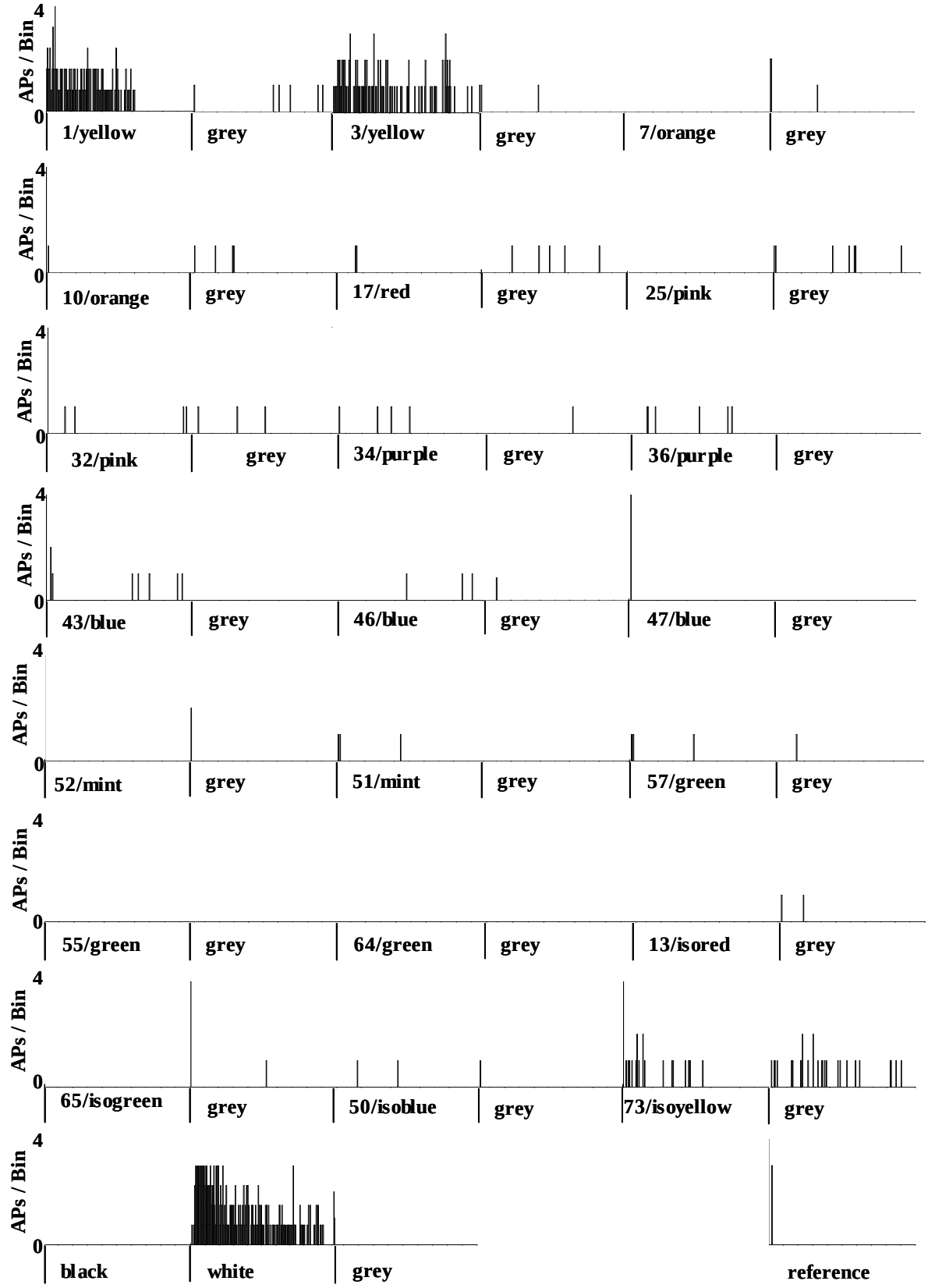


Abb. 3.1.60: Übersicht aller PSTH der Unit 220408_2, die auf alle Farben mit Hemmung reagierte. Jedes PSTH enthält zwei Überläufe. Diese Unit antwortete mit Hemmung auf fast alle Farben. Lediglich bei Isoblau/50, den drei Gelbtönen und Weiß zeigte sie eine Erhöhung der Antwort leicht über dem Grundaktivitätsniveau.



3.1.61: Ableitspur und zugehörige PSTH der Unit 130508_1 als Beispiel für helligkeitsempfindliche Units. Diese Unit beantwortete Gelb/1 und Weiß mit einem tonischen Antwortmuster. Wie in Abb. 2.3.6 (S. 36) zu sehen, handelt es sich bei diesen beiden Stimuli um die mit Abstand hellsten Papiere.



3.1.62: Übersicht aller PSTH der Unit 130508_1 als Beispiel für helligkeitsempfindliche Units. Jedes PSTH enthält die AP von drei Überläufen. An der Gesamtübersicht der PSTH zeigt sich erneut, dass die stärksten Antworten bei den hellsten Farbpapieren Gelb/1 und Weiß) vorlagen. Aber es zeigen sich auch Antworten bei Gelb/3 und Isogelb/73. Es könnte also sein, dass die Zelle nicht nur eine Helligkeitsantwort zeigt, sondern auch eine Antwort auf Gelb. Ein Indiz hierfür ist, dass das isoluminante Gelb beantwortet wird und dass z.B. Orange/10 wesentlich heller als Gelb/3 ist, aber Orange/10 eben nicht beantwortet wird.

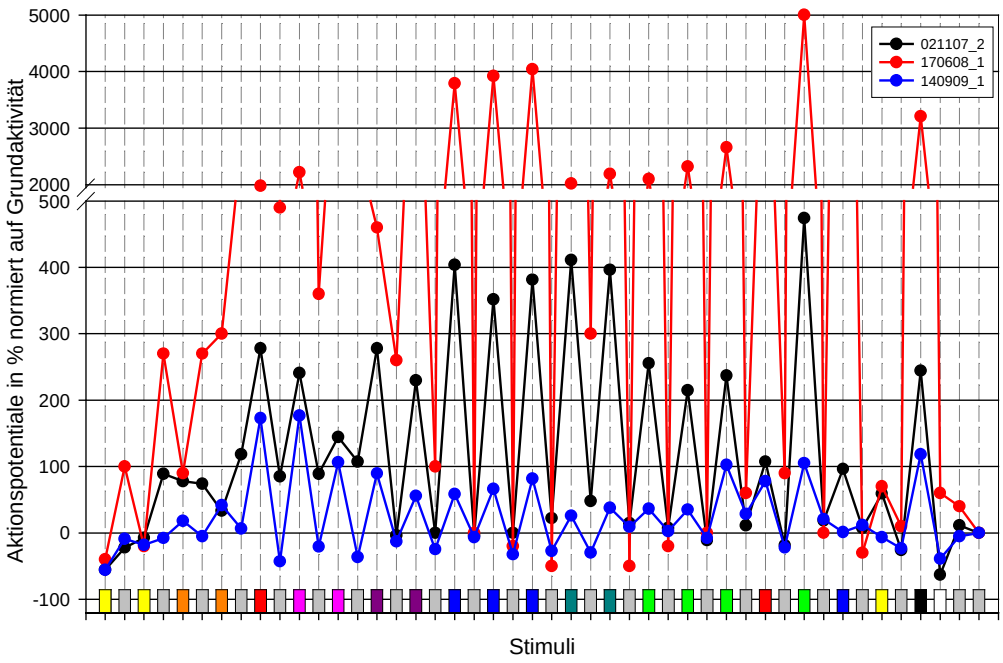


Abb. 3.1.63:Antwortverhalten der für alle Farben empfindlichen Units. Diese Units zeigten einen Anstieg der Antwort auf alle Farbstimuli (2 Units nicht auf Gelb/1 und Gelb/3). Während der Präsentation der Graupapiere fiel die Stärke der Antwort auf Grundaktivitätsniveau zurück oder auch darunter. Unit 021107_2 hatte eine Grundaktivität von 37 Aktionspotentialen pro fünf Sekunden und zeigte ein tonisches Antwortverhalten. Unit 170608_1 hatte eine Grundaktivität von 2 Aktionspotentialen und beantwortete jeden Reizwechsel phasisch und die verschiedenen Farbstimuli mit unterschiedlichen Frequenzen tonisch. Unit 140909_1 hatte eine Grundaktivität von 25,66 AP und beantwortete die verschiedenen Farbstimuli mit unterschiedlichen Frequenzen tonisch.

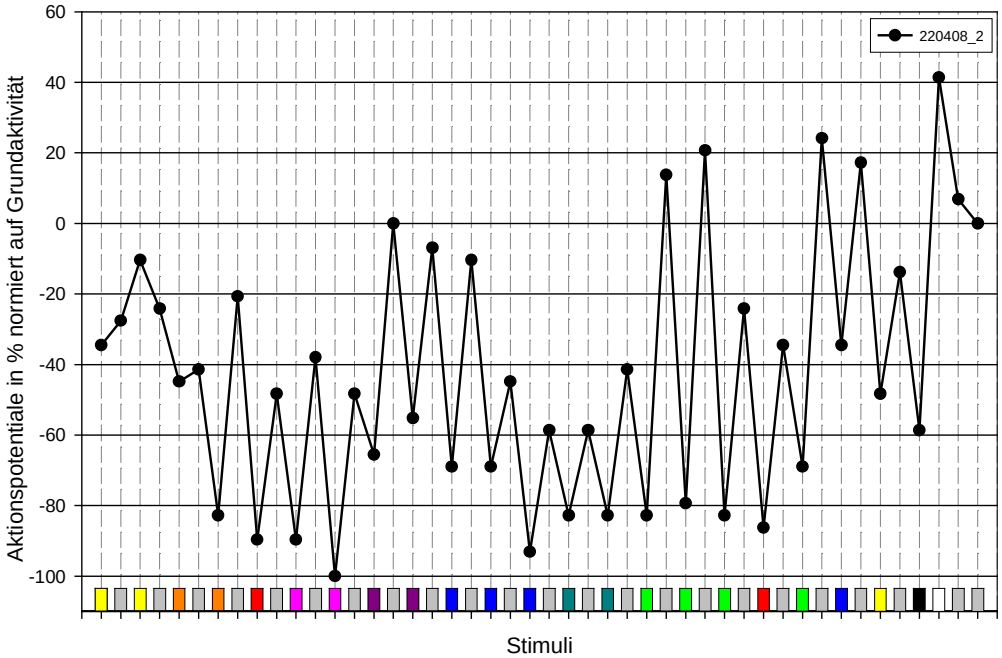


Abb. 3.1.64: Antwortverhalten der auf alle Farben mit Hemmung reagierenden Unit 220408_2. Alle Farbstimuli hatten auf diese Unit einen hemmenden Einfluss. Rot- und Grüntöne führten zu einer 80-100-prozentigen Hemmung. Purpur- und Blautöne hemmten die Aktivität um 55-70% (Isoblau hemmte um 38%). Während der Präsentation von Graupapieren stieg die Aktivität wieder an, allerdings je nach Farbtönen unterschiedlich stark. Schwarz hatte einen hemmenden Einfluss, Weiß wurde positiv beantwortet.

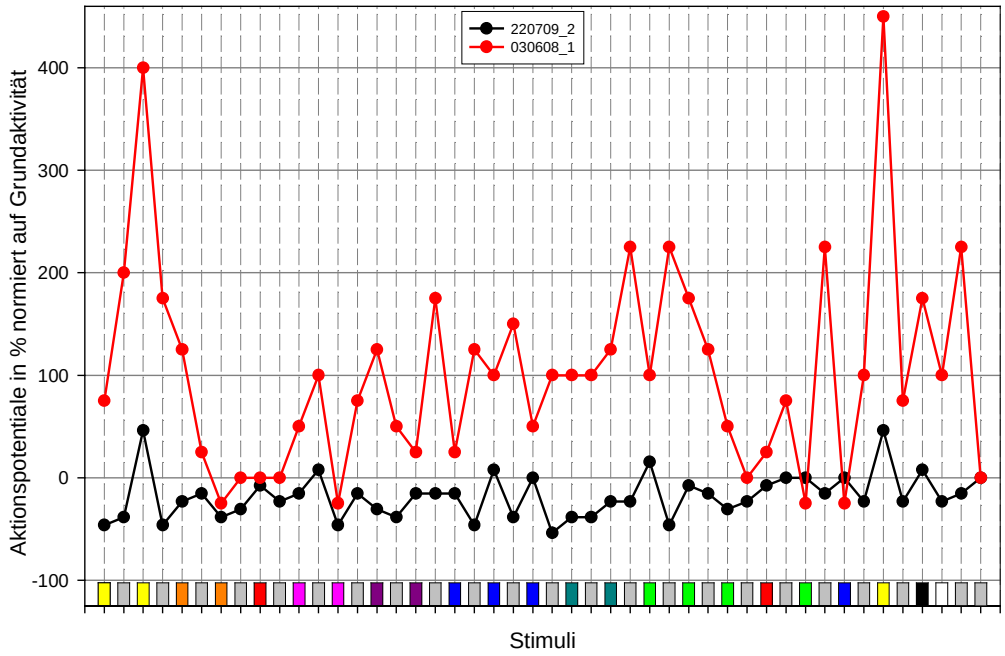


Abb. 3.1.65: Antwortverhalten der gelbsensitiven Units. Beide Units zeigen eine Erhöhung der Aktivität während der Präsentation von Gelb/3 und Isogelb/73. Gelb/1 und Weiß wurden nicht beantwortet. Unit 220709_2 zeigte eine Grundaktivität von 6,5 Aktionspotentialen und ein phasisches Antwortverhalten. Unit 030608_1 hatte eine Grundaktivität von zwei Aktionspotentialen und zeigte ebenfalls ein phasisches Antwortverhalten. Die Units unterscheiden sich darin, dass alle nicht-gelben Farbstimuli von Unit 220709_2 auf dem Niveau der Grundaktivität oder mit Hemmung beantwortet wurden, wohingegen die nicht-gelben Farbstimuli von Unit 030608_1 mit einer bis zu 200 prozentigen Steigerung der Grundaktivität beantwortet wurden, Gelb/3 und Isogelb /73 jedoch mit einer 400 bzw. 450 prozentige Steigerung.

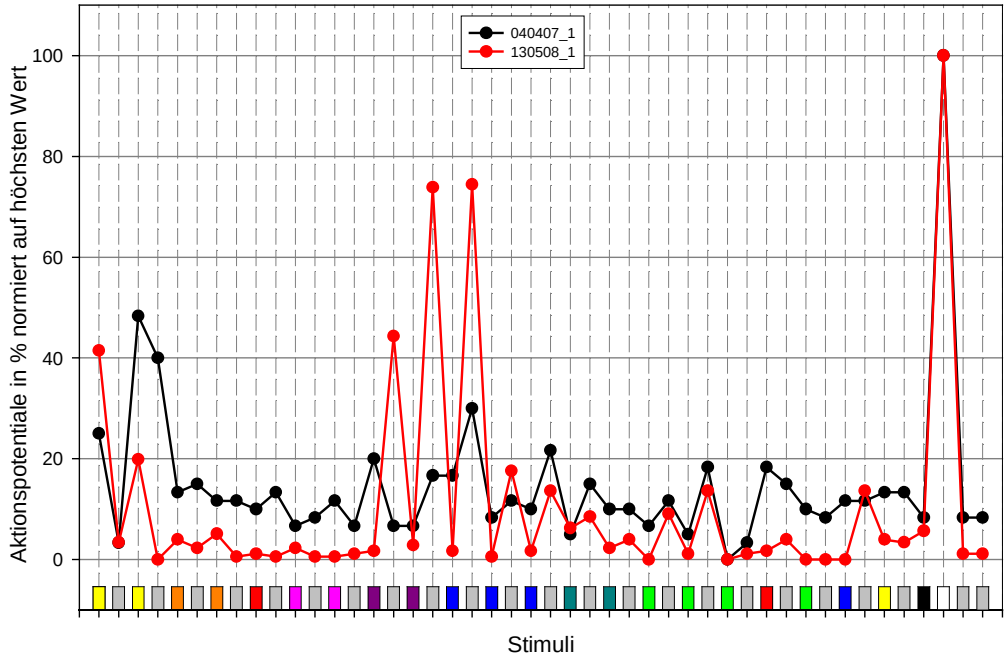


Abb.3.1.66: Antwortverhalten der helligkeitsempfindlichen Units. Beide Units beantworten Helligkeitswechsel von dunkel nach hell. Die hellsten Stimuli sind weiß gefolgt von gelb/1 wiederum gefolgt von gelb/3. Diese Stimuli werden von beiden Units am stärksten beantwortet. Während Präsentation der isolumianten Farbsequenz finden nach Berechnung keine oder nur äußerst minimale Helligkeitswechsel statt, d.h., dass hier keine Antwort stattfinden sollte. Beide Units zeigen jeweils einen Ausreißer: Unit 040407_1 bei Isorot und Unit 130508_1 bei Grau nach Isoblau. Die von Unit 130508_1 beantworteten Graupapiere sind heller als die ihnen voran gehenden Farbpapiere

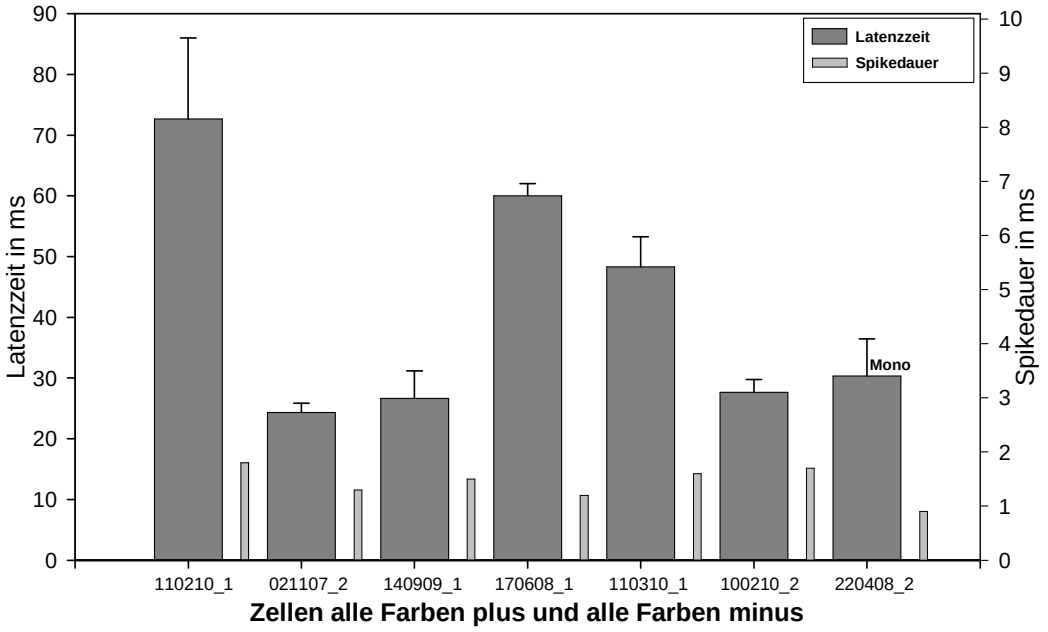


Abb.3.1.67: Latenzzeit und Spikedauern der für alle Farben sensitive Units. Bei Unit 220408_2 handelt es sich um die Unit, bei der alle Farbpapiere eine Hemmung hervorriefen. Alle anderen Units zeigten bei allen Farbpapieren einen Anstieg der Antwort.

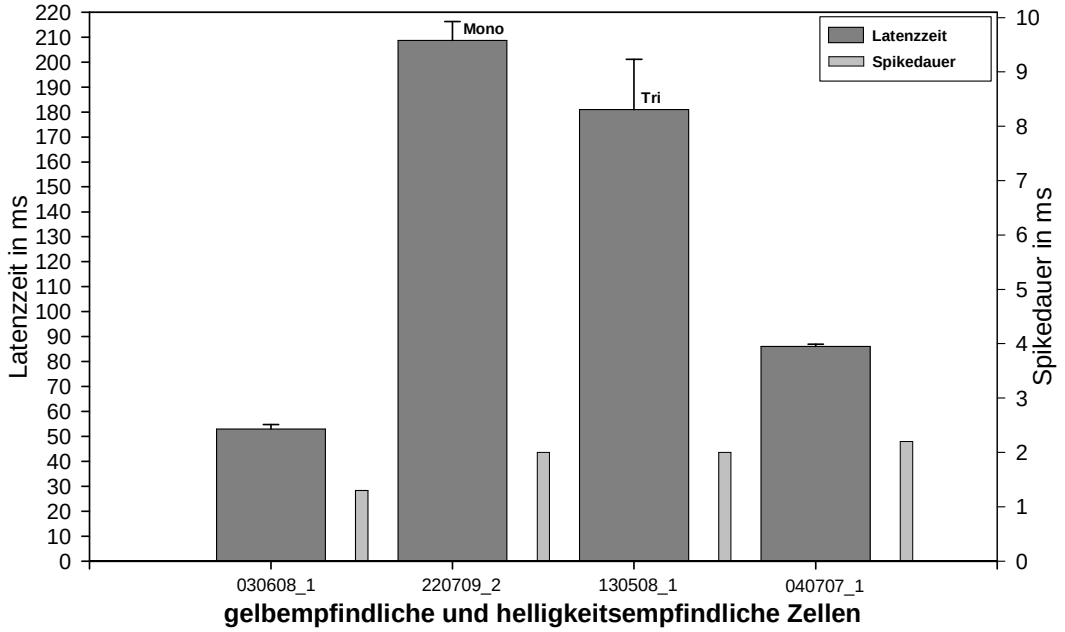


Abb.3.1.68: Abb.3.1.67: Latenzzeit und Spikedauern der gelbsensitiven und helligkeitsempfindlichen Units. Die Units 030608_1 und 220709_2 waren gelbempfindlich. Die Units 130508_1 und 040707_1 zeigten sich für Helligkeit empfindlich.

Zusammenfassung weitere Gruppen

Datum/File	tonisch oder phasisch	Grund-aktivität	Antwort auf Schwarz Weiß
Alle Farben +			
110210_1	phasisch	keine	S+
021107_2	tonisch	37	S+
140909_1	unterschiedlich stark tonisch	25,66	S+
170608_1	RW phasisch, Farben verschieden stark tonisch	2	S+
110310_1	tonisch	10,66	S+W-
100210_2	tonisch	81,5	S+W-
030310_2	teilweise phasisch, teilw. tonisch	24,5	
Alle Farben -			
220408_2	tonisch	9,66	W+S-
Gelb plus:			
030608_1	phasisch	2	
220709_2	phasisch	6,5	
Helligkeit:			
130508_1	tonisch	0	W+
040707_1	phasisch Pause leicht tonisch	2,66	W+

Tab. 3.1.3.: Übersicht aller übrigen Units bezüglich Gruppenzugehörigkeit, zeitlichem Antwortverhalten, Grundaktivität und Antwortverhalten auf die Schwarz-Weiß-Sequenz. „S+“ bzw. „W+“ stehen für Erhöhung der Grundaktivität bei Schwarz bzw. Weiß, dementsprechend bedeuten „S-“ bzw. W-“ eine Erniedrigung der Grundaktivität bei Schwarz bzw. Weiß. Stehen diese Abkürzungen in Klammern bedeutetet dies, dass es sich nur um eine leichte Erhöhung bzw. Erniedrigung (ca. 10-15 %) der Grundaktivität handelt.

3.2 Bewegungsspezifische Units

Im folgenden Kapitel werden die bewegungssensitiven Units vorgestellt. Es wurden 15 Units gefunden, die sich für Bewegung sensitiv zeigten. Jeder Unit wurden nacheinander ein schwarz-weißes Zufallspunktmuster, ein rot-grünes Zufallspunktmuster von verschiedener Helligkeit und ein Zufallspunktmuster, das aus roten und grünen Pixeln bestand, die als gleich hell für den L-Zapfen berechnet waren, präsentiert. Des Weiteren war es möglich, 12 der 15 Units Farbstimuli zu zeigen.

Alle 15 Units antworteten sowohl auf das schwarz-weiße bewegte Zufallspunktmuster als auch auf das rot-grüne Zufallspunktmuster, das als für den L-Zapfen unterschiedlich hell berechnet war. Die Antworten auf das schwarz-weiße und dieses unterschiedliche helle Zufallspunktmuster waren sehr ähnlich, es gab aber die folgenden beiden Arten von kleineren Abweichungen: Zum einen kam es vor, dass sich eine etwas größere Zahl von Aktionspotentialen und eine breitere Verteilung bezogen auf die Dauer der Reizpräsentation zeigte, zum anderen konnten Units registriert werden, die eine etwas geringere Anzahl von Aktionspotentialen zeigten, entweder verbunden mit einer etwas breiteren oder etwas engeren Verteilung bezogen auf die Dauer der Reizpräsentation. Es ist aber bei allen Units deutlich zu erkennen, dass das prinzipielle Antwortverhalten verglichen mit dem schwarz-weiß Muster erhalten bleibt. Bei Präsentation des isoluminanten rot-grün-Stimulus' fiel die Antwort bei allen 15 Units weg.

Zwölf der 15 Units konnten darüber hinaus die Farbstimuli gezeigt werden. Diese wurden von keiner der Units beantwortet.

Im Folgenden ist das Antwortverhalten einer Unit ausführlich dargestellt, indem für jeden Stimulustyp ein Ausschnitt aus der Ableitspur, der der Präsentation von vier Umdrehungen entspricht, und die PSTH, die die Antworten von 10 Umdrehungen enthalten, gezeigt werden. Daran anschließend werden in einer Übersicht vier PSTH pro Unit präsentiert, eines für jede Stimulusart. Bei drei Units handelt es sich nur um drei PSTH, da die Präsentation des Farbstimulus aufgrund des Verlusts der Unit nicht mehr möglich war.

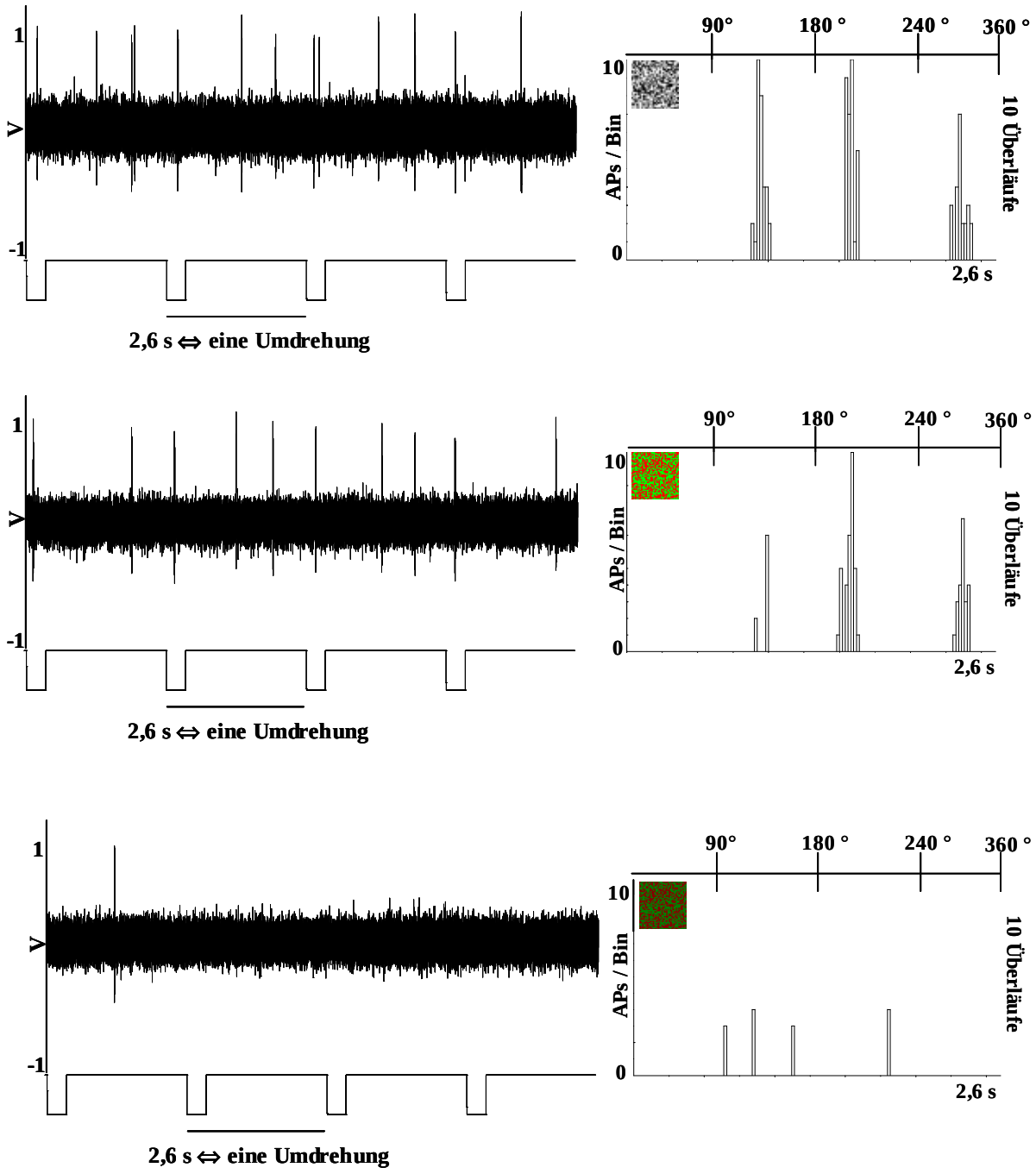


Abb. 3.2.1: Beispiel für eine bewegungssensitive Unit (150409_II). In der obersten Reihe befindet sich links ein Ausschnitt aus der Ableitspur, die bei Präsentation des schwarz-weißen Zufallspunktmusters aufgezeichnet wurde. Die nach unten verlaufenden Rechtecke repräsentieren den Beginn einer neuen Umdrehung. Jede Umdrehung dauerte 2,6 sec. Es sind die Ableitspuren von vier aufeinanderfolgenden Umdrehungen. Rechts oben befindet sich das dazugehörige PSTH, das 10 Überläufe enthält. Auf der Abszisse ist die Zeit für eine Umdrehung (2,6 sec) aufgetragen und auf der Ordinate die Anzahl der Aktionspotentiale pro Bin. Bei den beiden Abbildungen in der mittleren Reihe handelt es sich um Ableitspur und PSTH, die zum verschieden hellen rot-grün Muster gehören. Das Antwortverhalten ist sehr ähnlich, allerdings ist die Anzahl der Aktionspotentiale etwas geringer. Die beiden Abbildungen der unteren Reihe zeigen Ableitspur und PSTH, die für die Präsentation des isoluminaten rot-grün Musters aufgezeichnet wurden. Die Unit beantwortet diesen Stimulus nicht.

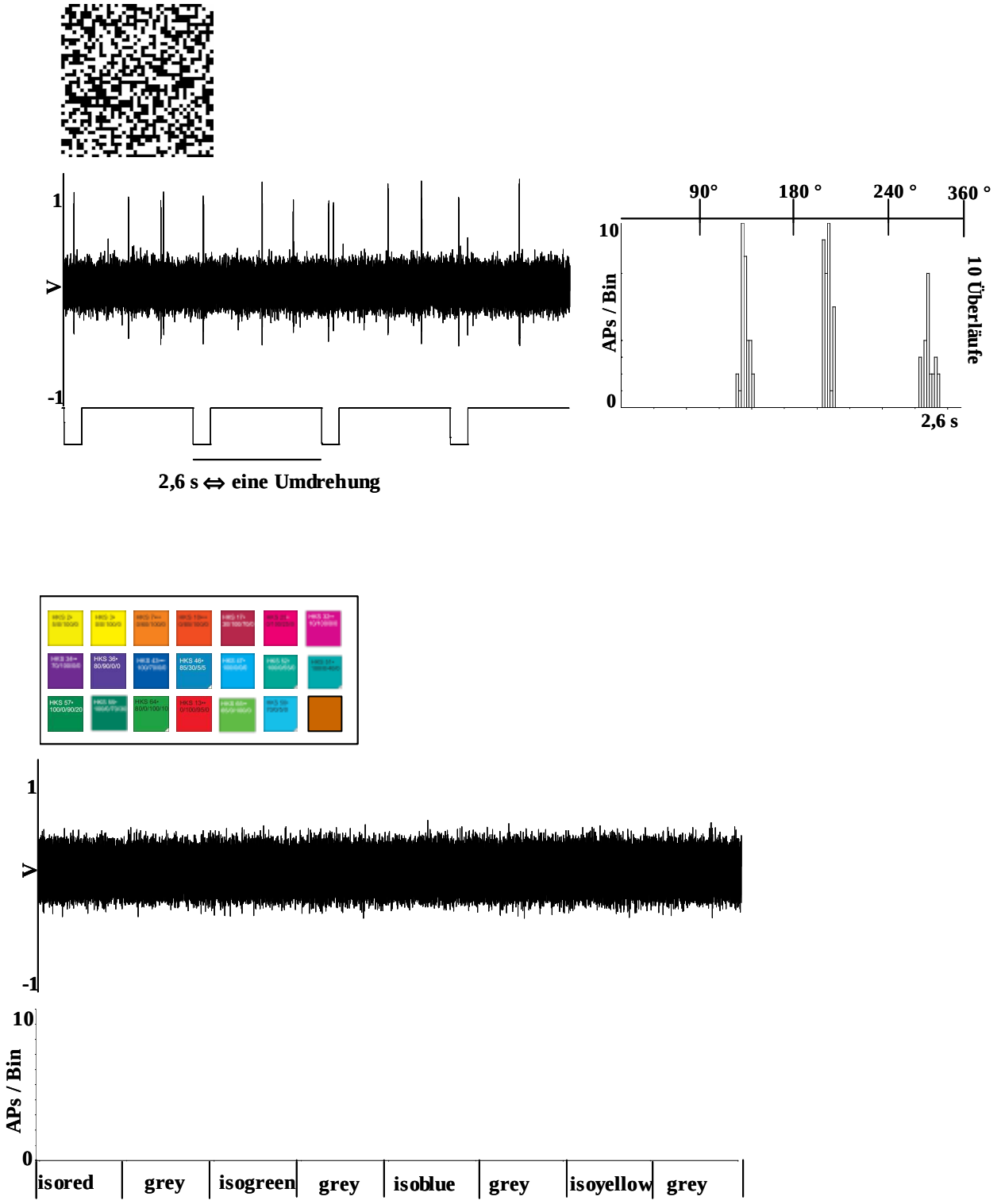


Abb. 3.2.2: Antwortverhalten der bewegungssensitiven Unit (150409_II) auf Farbstimuli. In der oberen Reihe ist - zum besseren, direkten Vergleich – noch einmal die Ableitspur und das PSTH der Unit aus Abbildung 3.2.1 dargestellt. Die Unit zeigte ein bewegungssensitives Antwortverhalten. In der unteren Reihe ist ein Ausschnitt aus der Ableitspur zu sehen, die aufgezeichnet wurde, während dieser bewegungssensitiven Unit Farbstimuli präsentiert wurden. Die Unit beantwortet weder rot, noch grün, noch blau, noch gelb. Unterhalb der Ableitspur, die zu den Farbstimuli gehören, sind die PSTH abgebildet. Es zeigt sich kein Aktionspotential.

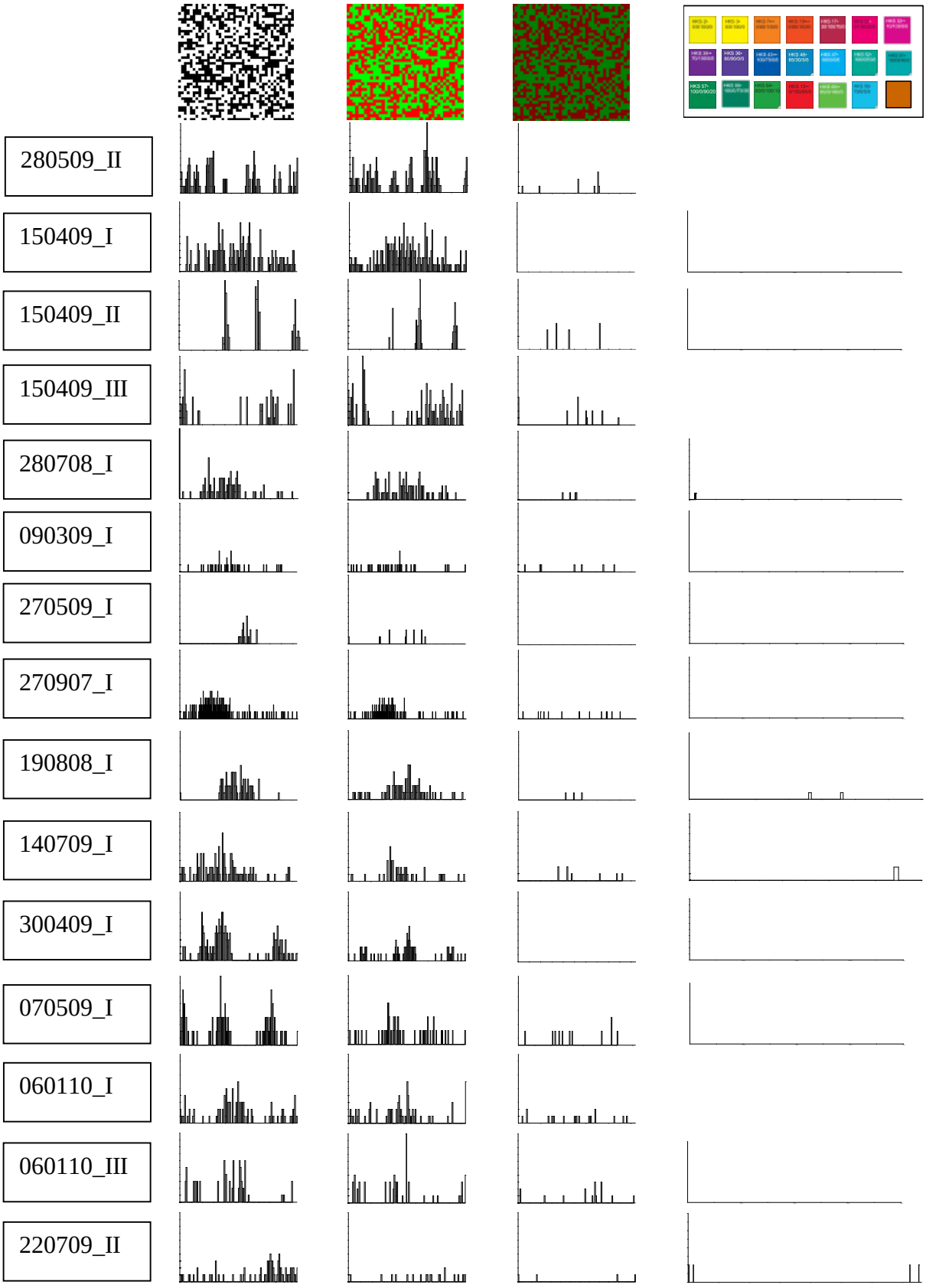


Abb. 3.2.3: Antwortverhalten aller bewegungssensitiven Units in der Übersicht. In der Spalte links sind die Units aufgelistet und in den drei mittleren Spalten die dazugehörigen PSTH, die das Antwortverhalten auf die drei verschiedenen Bewegungsstimuli widerspiegeln. Die PSTH enthalten wieder die AP aus 10 Umdrehungen, die Abszisse entspricht 2,6 sec und die Ordinate 10 AP/Bin. Das Antwortverhalten der Units auf den verschieden hellen rot-grünen Bewegungsstimulus bleibt erhalten, wenn es auch etwas in der zeitlichen Verteilung und der absoluten Anzahl der AP variieren kann. In der rechten Spalte sind die PSTH einer rot-grün-blau-gelb-Sequenz (mit grau dazwischen) abgebildet. Keine der Units beantwortet die Farbstimuli.

3.3 Kartierung der Ableitorte

Wie in „Material und Methode“ beschrieben, wurde die dorsale Fläche jeder Tectumhemisphäre, von der abgeleitet wurde, vermessen und die Elektrodenpenetrationen systematisch durchgeführt, so dass immer die medio-laterale (x-Koordiante) und rostro-caudale (y-Koordinate) Position der Ableitorte bekannt waren (vgl. Abb. 3.3.1).

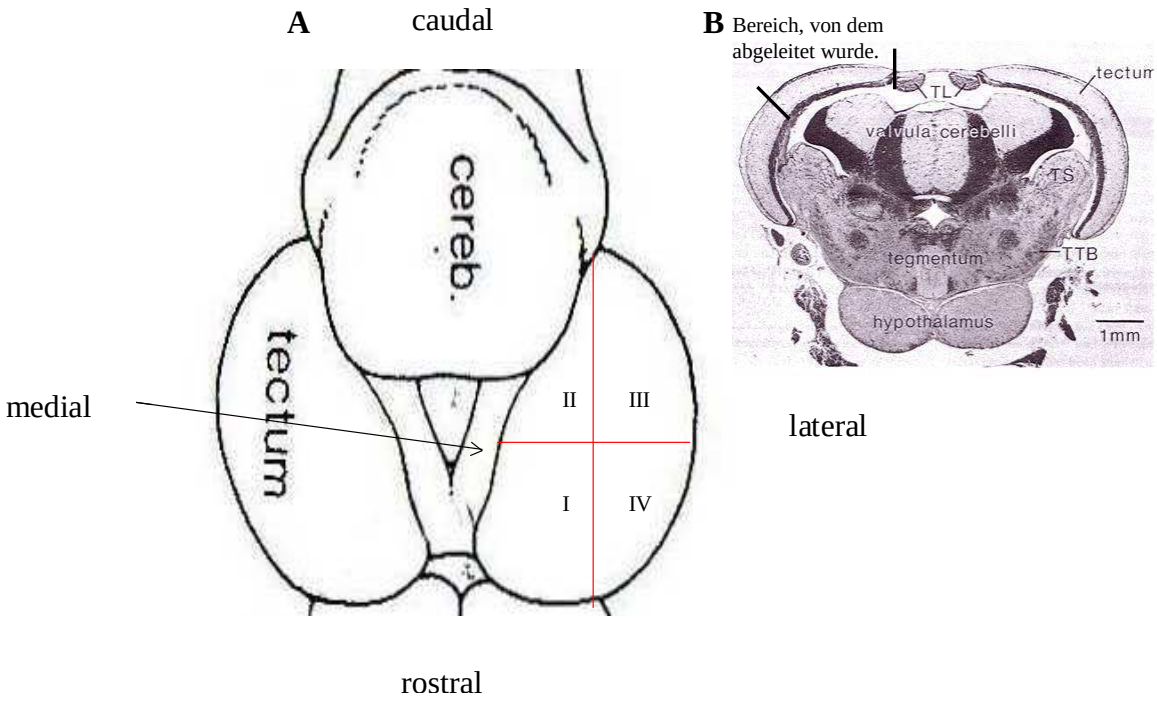


Abb. 3.3.1: Dorsalsicht (A) und Querschnitt (B) des Mesencephalons des Goldfischs. Die Skizze (A) zeigt eine Aufsicht auf Mesencephalon und Cerebellum des Gehirns des Goldfisches. Die relevante Tectumoberfläche wurde in vier Quadranten eingeteilt, um die Einstichhäufigkeit zur Anzahl der abgeleiteten Units in Relation setzen zu können. Denn wenn man eine Häufung von Units in einem bestimmten Bereich des Tectum opticum feststellt, muss sichergestellt sein, dass diese nicht aufgrund vermehrter Elektrodenpenetrationen in diesem Bereich verursacht wurden. Der Querschnitt (B) durch das Mesencephalon rechts oben verdeutlicht noch einmal den Bereich, in dem Ableitungen getätigt wurden. Nur vom dorsalen Bereich des Tectum, in den Fasern projizieren, die Informationen von der oberen Hälfte des (rechten) visuellen Feldes erhalten, wurden Ableitungen getätigt. Der nach ventral ziehende Bereich des Tectum, der Eingang von Fasern erhält, die Informationen von der unteren Hälfte des (rechten) visuellen Feldes verarbeiten, wurde aufgrund der schwereren Zugänglichkeit nicht untersucht.

Die dritte Positionskoordinate, die Tiefe, wurde über den Mikromanipulator ermittelt. Um sicherzustellen, dass die angezeigte Tiefe auch der tatsächlichen Tiefe entspricht, wurden bei 24 Ableitungen an der Ableitstelle per Iontophorese je eine Markierung mit Chikago Blue Sky gesetzt, die Hirne entnommen, geschnitten, gegengefärbt, mirkoskopiert und fotografiert. Die durch den Mikromanipulator ermittelten Ableittiefen konnten so verifiziert werden. Ein Beispiel zeigt Abbildung 3.3.2.

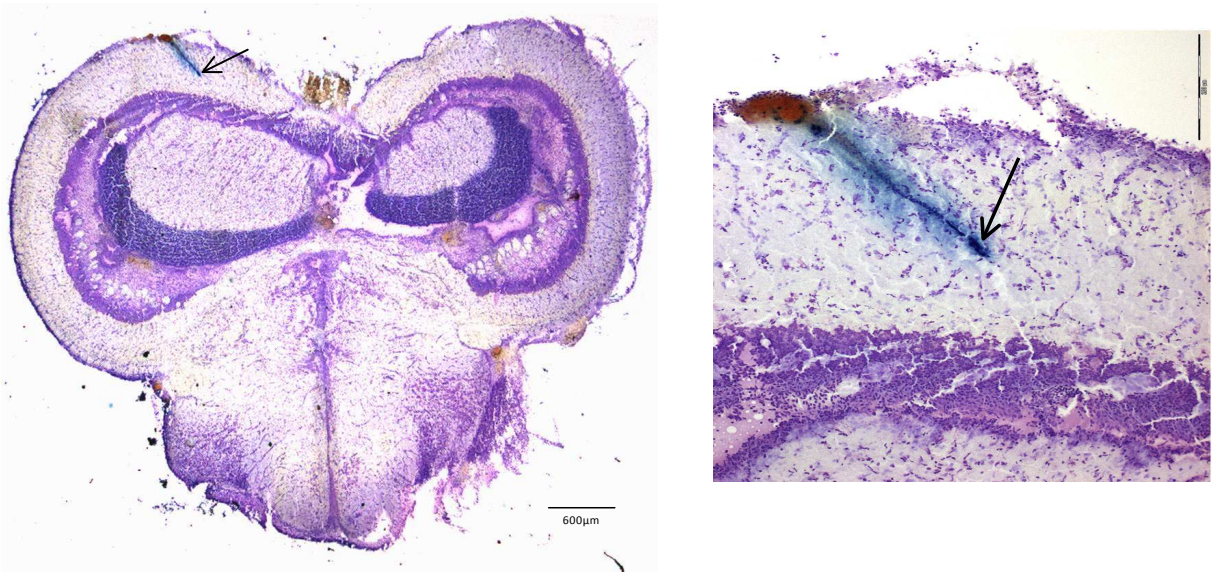


Abb. 3.3.2: Querschnitt des Mesencephalons des Goldfisches. Markierung mit Chikago Blue Sky und Gegenfärbung mit Kresylviolett. Links 4-fache Vergößerung, der Pfeil zeigt auf die Markierung, die durch Iontophorese durch die Ableitelektrode gesetzt wurde. Das rechte Foto zeigt eine 20-fache Vergrößerung. Der ganze Elektrodenkanal wurde markiert, an der eigentlichen Applikationstelle ist eine intensivere Markierung zu erkennen.

Um die Daten, die in verschiedenen Hirnen erworben wurden, miteinander vergleichbar zu machen, wurden sie normiert, indem die mediolaterale Position durch die mediolaterale Gesamtlänge der Tectumhemisphäre des jeweiligen Goldfisches geteilt und mit 100 multipliziert wurde. Auf die gleiche Art wurde mit der rostrocaudalen Position verfahren. Diese normierten Werte wurden in ein Koordinatensystem eingetragen, welches die Oberfläche einer „normierten“ Tectumhemisphäre repräsentiert. In Abbildung 3.3.2 sind die Units eingetragen, die sich für mindestens einen der präsentierten Stimuli sensitiv zeigte. Es zeigt sich, dass 49 der 52 farbempfindlichen Units im mediorostralen Quadranten abgeleitet wurden. Alle 15 bewegungsempfindlichen Units wurden im mediocaudalen Quadranten abgeleitet.

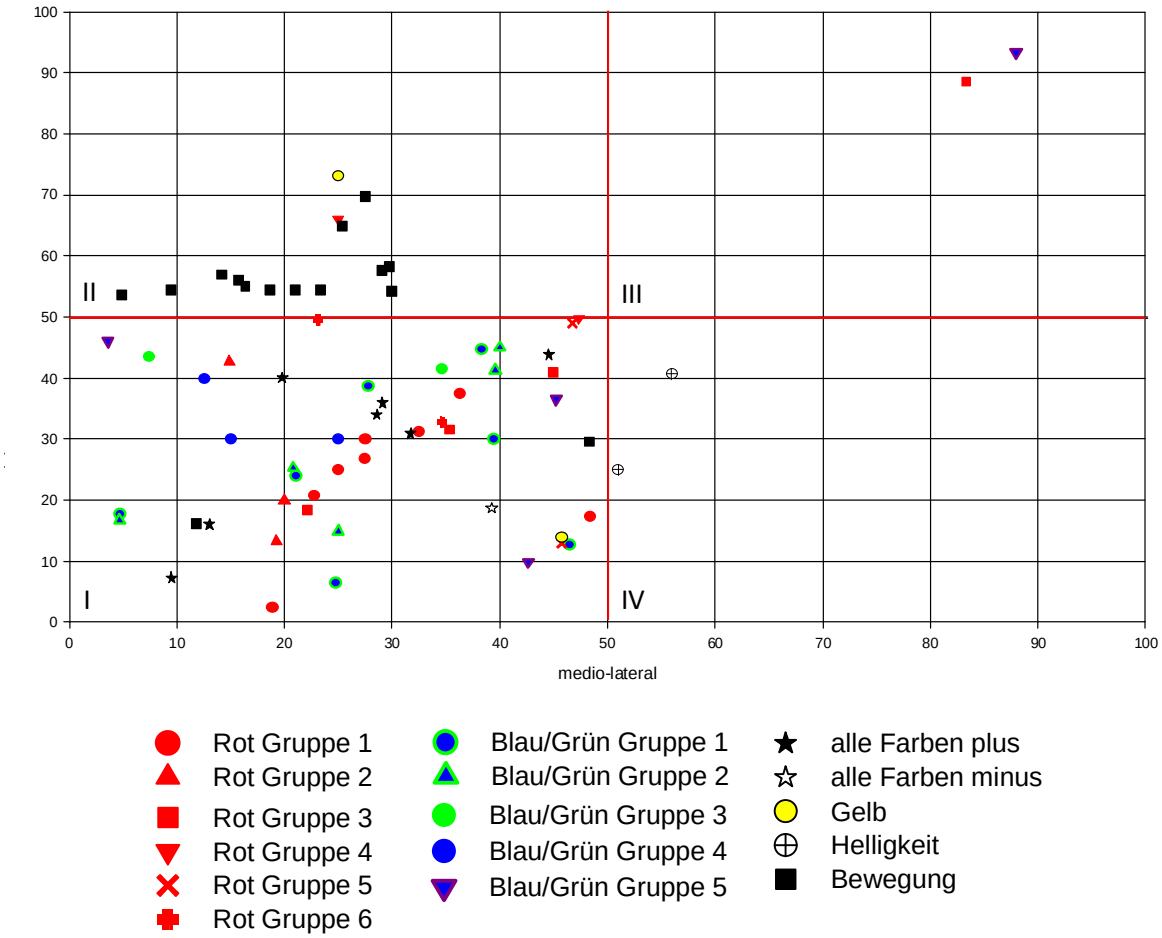


Abb.3.3.2: Ableitorte aller stimulussensitiven Units. Die Abszisse des Graphen repräsentiert die normierte mediolaterale Länge der Tectumhemisphäre in Prozent. Die Ordinate des Graphen repräsentiert die normierte rostrocaudale Länge der Tectumhemisphäre in Prozent. Die roten Linien und die römischen Ziffern sind analog zur Einteilung in Abbildung 3.3.1. Jede Unit ist mit einem eigenen Symbol dargestellt. Die Symbole der einzelenen Gruppen zeigt die Legende. 49 der 52 farbsensitiven Units wurden im mediorostralen Quadranten (I) abgeleitet. Zwei farbsensitive Units fanden sich im laterocaudalen Quadranten (III). Zwei helligkeitssensitive Units wurden im laterorostralen Bereich (IV) abgeleitet. 13 der 15 bewegungssenstitven Units wurden im mediocaudalen (II) Bereich gefunden, und zwar alle im Bereich von 50-70% der rostrocaudalen Gesamtlänge. Darüber hinaus fanden sich zwei farbsensitive Units im medio-caudalen Quadranten (II).

Zum Vergleich wurden auch die Positionen der stimulusinsensitivien Units normiert und in ein Koordinatensystem eingetragen. Abbildung 3.3.3 zeigt die Ableitorte dieser Units, die spontan aktiv waren, ohne sich durch einen der präsentierten Stimuli in ihrer Aktivität beeinflussen zu lassen. Es zeigte sich zwar auch für diese Units eine gewisse Häufung im mediorostralen Quadranten, aber diese Häufung ist bei weitem nicht mit dem fast ausschließlichen Auftreten der farbsensitiven Units im mediorostralen Quadranten vergleichbar.

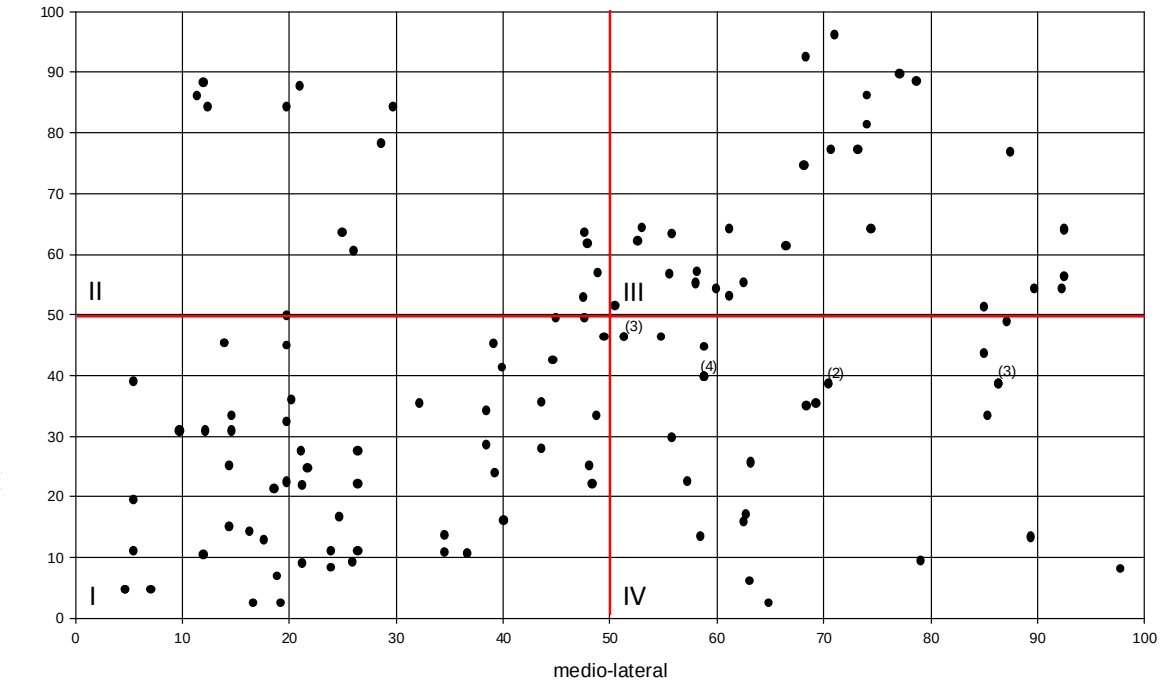


Abb.3.3.3: Ableitorte aller stimulusinsensitive Units. Eingetragen sind hier in derselben normierten Weise wie in Abbildung 3.3.2 die Ableitkoordianten der Units, die sich nicht durch die dargebotenen Stimuli in ihrem Antwortverhalten beeinflussen ließen. Mit 59 Units wurden die meisten Units wiederum im mediorostralen Quadranten (I) gefunden. Im mediocaudalen Quadranten (II) wurden 13, im laterocaudalen Quadrant (III) wurden 30 und im laterorostralen Quadrant (IV) 28 Units gefunden.

Um die Ableittiefen der einzelnen Units mit ihrer Gruppenzugehörigkeit in Korrelation setzen zu können, wurden in Abbildung 3.3.5 die Ableittiefen der Units gruppiert aufgetragen. Um die Ableittiefen der stimulussensitiven Units mit den Ableittiefen der stimulusinsensitiven Units vergleichen zu können, wurden in Abbildung 3.3.6 die Ableittiefen der stimulusinsensitiven Units in der gleiche Weise wie in Abbildung 3.3.5 aufgetragen.

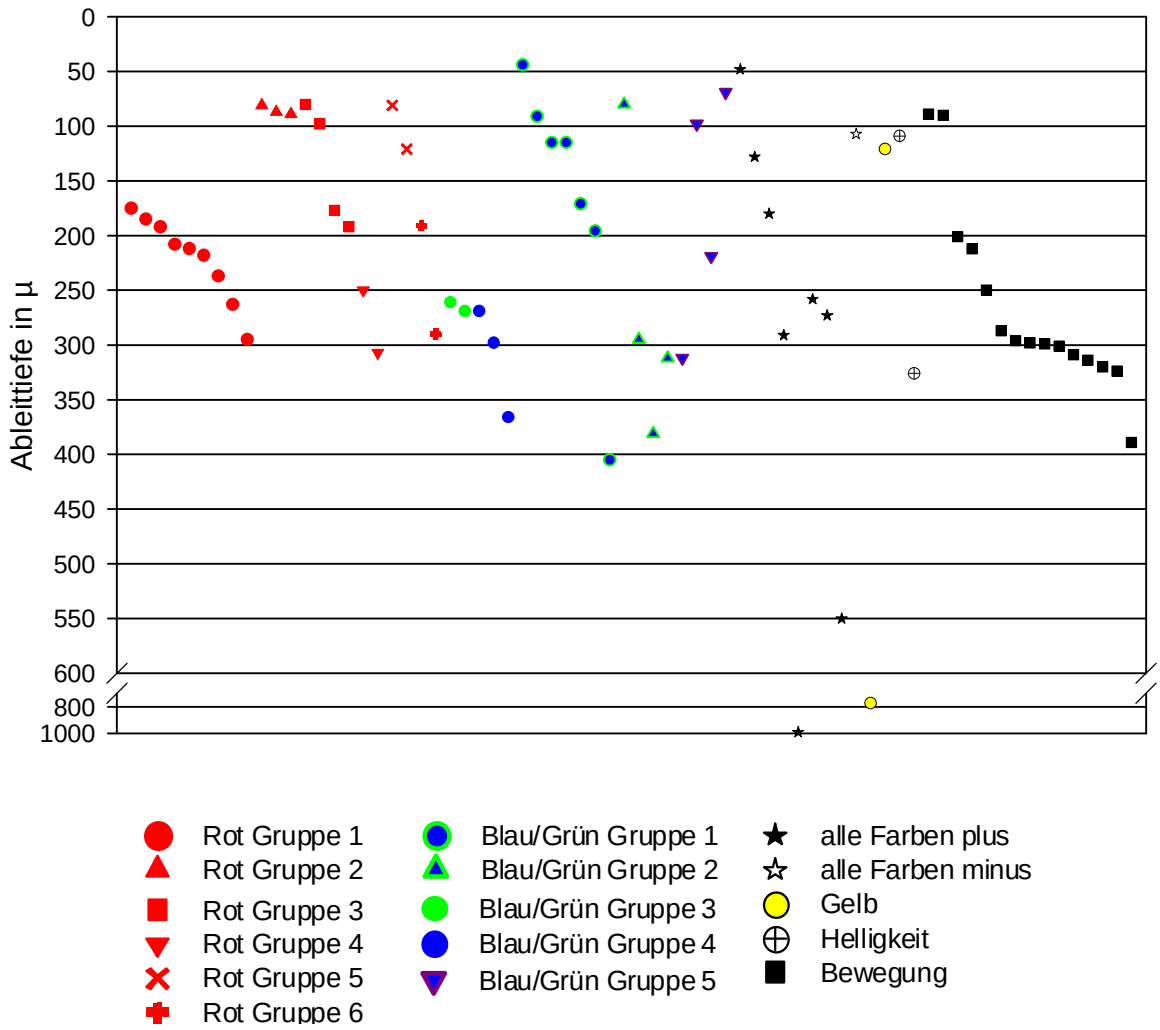


Abb. 3.3.5: Ableittiefen aller stimulussensitiven Units. Auf der Ordinate ist die Ableittiefe in µm aufgetragen. Die Null entspricht der Tectumoberfläche. Sehr einheitlich in der Ableittiefe zeigten sich Rot Gruppe 1, Rot Gruppe 2, Rot Gruppe 5, Blau/Grün Gruppe 3 und Blau/Grün Gruppe 4. Auch die Bewegungszellen zeigen eine Häufung im Tiefenbereich von 200 bis 390 µm und hier noch mal mit einem beesonderen Schwerpunkt im Bereich von 300 µm. Die beiden bewegungssensitiven Units, die im Tiefen von rund 89 µm gefunden wurden, fallen zwar aus diesem Cluster heraus, aber bei diesen beiden Units handelt es sich vermutlich auch um retinale Afferenzen. Außerdem wurden sie nicht im caudomedialen, sondern im rostromedialen Quadranten gefunden.

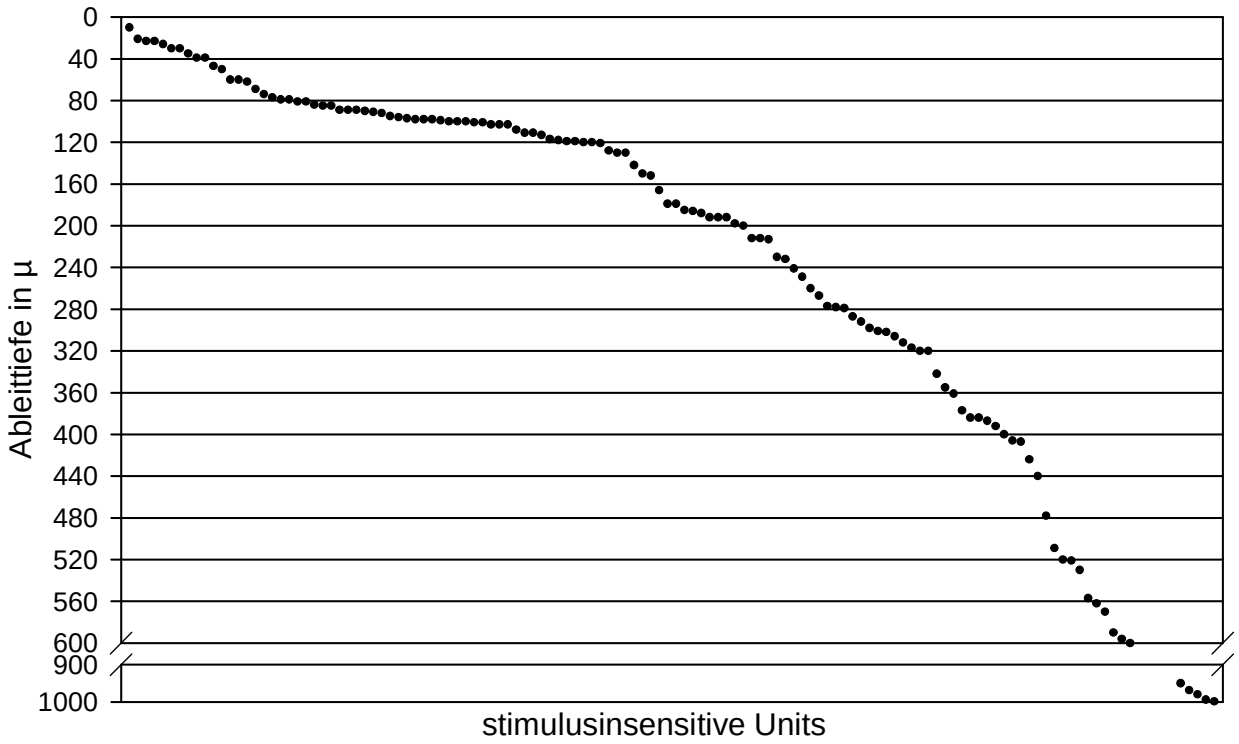


Abb.3.3.6: Ableittiefen der stimulusinsensitiven Units. Auf der Ordinate ist die Ableittiefe in µm aufgetragen. Die Null entspricht der Tectumoberfläche. Die Units wurden nach Ableittiefe sortiert. Es fanden sich in allen Tiefen stimulusinsensitive Units. Wenn man die Gesamttiefe in 40-µm-Abschnitte einteilt, dann stellt man fest, dass sich in einer Ableittiefe zwischen 80 und 120 µm die größte relative Anzahl von stimuluinsensitiven Units fanden. Des Weiteren kann man erkennen, dass ab einer Tiefe von 320 µm die relative Häufigkeit der Units etwas abnimmt.

4. Diskussion

Die vorliegende Arbeit hatte sich die folgenden Ziele gesetzt:

1. Auffindung und Charakterisierung von farbsensitiven Neuronen
2. Auffindung und Charakterisierung von bewegungssensitiven Neuronen
3. Untersuchung der Frage: Gibt es spezifische Areale im Tectum opticum, in denen Farbe einerseits und Bewegung andererseits verarbeitet werden?

Im Folgenden werden nun die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit hinsichtlich ihrer Aussagekraft für die angeführten Punkte diskutiert. Darüber hinaus werden sie in Bezug zu den Ergebnissen anderer Arbeiten gesetzt.

4.1 Farbspezifische Neuronen

In der Literatur über das Tectum opticum finden sich keine ausführlichen Studien zur Charakterisierung farbsensitiver Neurone im Tectum opticum des Goldfisches. Wie in der Einleitung (Seite 29) dargestellt, beziehen sich die Untersuchungen, die farbsensitive Units beschreiben, auf superficial abgeleitete Units, das heißt, auf die Eigenschaften der Axone der retinalen Ganglienzellen (Jacobson, 1964; O'Benar, 1976). Als Stimuli wurden meist monochromatische Lichtpunkte benutzt. Das vorrangige Ziel dieser Arbeiten war es, die rezeptiven Felder dieser Units zu beschreiben, was auch die Auswahl von sehr kleinen Stimulusgrößen – (Licht-)Punkte – erklärt (Schellart & Spekreijse, 1976; Niida, 1980). Die vorliegende Arbeit wollte sich bewusst in der Wahl der Stimuli von diesen früheren Arbeiten abgrenzen. Es wurden Oberflächenfarben in Form von farbigen Papieren als Stimuli gewählt, die eher einen natürlichen Farbreiz repräsentieren, da diese – im Gegensatz zu monochromatischem Licht – breitbandige Spektren besitzen und auch eine größere Ausdehnung (86º Sehwinkel) hatten. Dadurch sollte sich die „Farbpräferenz" der Zellen besser bestimmen lassen als es mit kleinflächigen Punkten monochromatischen Lichts möglich wäre.

Mit der hier angewendeten Ableitmethode konnten insgesamt 69 stimulussensitive Units abgeleitet werden, von denen sich 52 als empfindlich für Farbstimuli erwiesen. Im Ergebnisteil wurden die Units hinsichtlich ihres qualitativen Antwortverhaltens verglichen und in Gruppen eingeteilt. Nun soll diskutiert werden, bei welchen Units es sich um retinale Ganglienzellen und bei welchen es sich um intrinsische Zellen des Tectums handeln könnte. Dabei werden die auf Seite 39 beschriebenen Kriterien herangezogen:

1. Units mit monophasischer Spikeform, kurzer Spikedauer bis zu einer Millisekunde, kurzer Latenzzeit bis zu 20 ms und in einer Ableittiefe, in der retinale Afferenzen zu erwarten sind, werden als retinale Ganglienzellaxone eingeordnet.
2. Units mit monophasischer Spikeform, kurzer Spikedauer bis zu 1 ms, längerer Latenzzeit über 20 ms und in einer Ableittiefe, in der keine retinalen Afferenzen, aber Axone von intrinsichen tectalen Zellen zu erwarten sind, werden als axonale Antworten intrinsischer tectaler Zellen angesehen.
3. Units mit diphasischer Spikeform, einer Spikedauer von über 1 ms, einer Latenzzeit von über 20 ms und Ableittiefen, in denen intrinsische tectale Zellen zu erwarten sind, werden als ebensolche betrachtet.
4. Units mit triphasischer Spikeform, einer Spikedauer von über 1 ms, einer Latenzzeit von über 20 ms und einer Ableittiefe, in der Dendriten von intrinsischen tectalen Zellen zu erwarten sind, werden als dendritische Antworten angesehen.

Darüber hinaus wird verglichen, ob Unterschiede im Antwortverhalten von retinalen Ganglienzellen und von als intrinsisch postulierten Tectumzellen bestehen, ob z.B. intrinsische Tectumzellen ein komplexeres Antwortverhalten zeigen oder ob sie z.B. ähnlich schmalbandig antworten, wie einige farbsensitive Zellen im farbspezifischen Areal V4 der Primaten (Zeki, 1980).

Die 52 farbsensitiven Units ließen sich hinsichtlich ihres qualitativen Antwortverhaltens in 14 Gruppen einteilen: sechs Gruppen im Rotbereich, fünf Gruppen im Blau-Grünbereich, eine Gruppe im Gelbbereich, eine Gruppe, die alle Farbstimuli mit Erhöhung der Aktivität und eine Gruppe, die alle Farbstimuli mit Erniedrigung der Aktivität beantwortete.

4.1.1 Rotempfindliche Units

22 Units zeigten sich sensitiv für Stimuli im Rotbereich, wobei hier auch Orange-, Pink- und teilweise Purpurtöne dazugehören. Es konnten hinsichtlich des qualitativen Antwortverhaltens sechs Gruppen unterschieden werden. Eine Übersicht ist in Tabelle 4.1a (S. 142) gezeigt.

Die **Gruppen 1 und 2** weisen eine starke Ähnlichkeit in ihrem qualitativen Antwortverhalten auf. Die Units beider Gruppen beantworten Rottöne mit Erregung und Blau- und Grüntöne mit Hemmung (vgl. Abb. 3.1.14 und 3.1.16). Dass es sich um eine aktive Hemmung der Grün- und Blautöne – und nicht nur um ein Ausbleiben einer positiven Beantwortung – handelt, kann man an dem „Überschießen“ der Antwort während der Präsentation der Graupapiere, die auf Blau- und Grüntöne folgten, erkennen. Dass die Antworten auf die gerade erwähnten Graupapiere einen „postinhibitory rebound“ darstellen, kann man auch daran erkennen, dass die Graupapiere, die auf die Rottonpapiere folgten, nicht beantwortet wurden. Unter “postinhibitory rebound” versteht man die Tendenz eines Neurons nach Wegfall eines hemmenden Einflusses zu feuern. Diesem Verhalten liegt folgender Mechanismus zu Grunde: Die durch die Hemmung auftretende Hyperpolarisation reduziert die Anzahl der inaktivierten Natriumkanäle in der Membran der Nervenzelle. Dies führt zur Erniedrigung des Schwellenpotentials. Wenn dann die Nervenzelle durch plötzlichen Wegfall des hemmenden Einflusses abrupt repolarisiert, erreicht das Membranpotential schnell dieses erniedrigte Schwellenpotential und die Zelle feuert. Dies würde bei einer langsamen Repolarisierung nicht geschehen, da eine kontinuierliche Repolarisierung den Natriumkanälen Zeit zur Inaktivierung geben und sich dadurch das Schwellenpotential wieder erhöhen würde. Kuffler & Eyzaguirre fanden 1955 heraus, dass es sich beim „postinhibitory rebound“ um eine intrinsische Eigenschaft des postsynaptischen Neurons handelt, die zwar in Zusammenhang mit der Änderung des Membranpotentials durch die Inhibiton steht, aber unabhängig von Neurotransmitterrezeptoren und präsynaptischen Eigenschaften ist.

Die beiden Gruppen unterscheiden sich vor allem hinsichtlich des Vorhandenseins bzw. Nichtvorhandenseins von Grundaktivität. Bei allen **Gruppe-1-Units** liegt eine Grundaktivität vor, und bei allen **Gruppe-2-Units** nicht. Aber darüber hinaus haben die meisten Units der **Gruppe 1** eine stärkere Empfindlichkeit für Purpurtöne und die meisten **Gruppe 2** Units eine stärkere Sensitivität für Töne im Gelb-Orange-Bereich.

In Tabelle 4.1a sind die wesentlichen Parameter - Spikeform, Spikedauer, Latenzzeit, Ableittiefe und Elektrodenart - der Units in einer Übersicht dargestellt. Wenn man für diese Parameter die auf Seite 39ff. beschriebenen und auf S. 112 zusammengefassten Kriterien anlegt, muss man davon ausgehen, dass es sich bei fünf der neun Units der **Gruppe 1** um Ableitungen von Somata intrinsischer Tectumzellen handelt (280509_1, 140709_1, 140409_1, 180310_3, 060709_1), bei einer Unit um eine Ableitung dendritischer Herkunft (270709_4) einer tectalen Zelle und um zwei axonale Antworten (251109_1, 170310_3) vermutlich von tectalen Zellen. Problematisch einzuordnen ist Unit 160608_1. Sie trägt mit einer Latenzzeit von 14,66 ms und einer Spikedauer von 1 ms zwei Merkmale einer Antwort von retinalen Ganglienzellen, hat aber auf der anderen Seite eine ausgeprägte diphasische Spikeform, was eher für eine Somaableitung spricht. Auch die Ableittiefe bringt keine weitere Klärung: Mit einer Ableittiefe von 263 µm befindet sie sich im Randbereich des Stratum griseum et fibrosum superficiale hin zum Stratum griseum centrale. Dort befinden sich sowohl Axone von retinalen Ganglienzellen als auch Somata, Dendriten und Axonursprünge von visuellen Interneuronen des Typs IV, die alle als mögliche Quelle in Frage kommen. Der Status dieser Unit muss also ungeklärt bleiben.

Wenn man nun die Klassifikation der tectalen Neurone nach Meek (1983) (vgl. Einleitung S. 22) betrachtet, dann passen sechs der neun Units der **Gruppe 1** sehr gut zum Meek'schen Neuronentyp VI. Bei Neuronen von Typ VI handelt es sich um visuelle Outputneurone, deren Axone das Tectum als Efferenzen verlassen. Die Somata von Typ VI liegen in Schicht 5, wo auch die Ableitungen der betreffenden Units getätigt wurden (Ableittiefen: 175, 185, 197, 208, 212, 263 µm). Die Dendritenbäume der Typ-VI-Neurone befinden sich in Schicht 6, was sich mit der Ableitung der dendritischen Spikes der Unit 270709_4 in 175 µm Tiefe vereinbaren lässt. Unit 270709_4 könnte aber auch wie die weiter unten besprochenen Units der Gruppe 2 zu den visuellen Typ-III-Neuronen gehören, die sowohl mit ihren Somata als auch mit ihren Dendriten in Schicht 6 und den Randbereichen hin zu Schicht 7 und zu Schicht 5 liegen. Auch die axonalen Spikes der Unit 170310_3 passen zu den Eigenschaften der Typ-III-Neurone, da deren Axone dendritisch entspringen und senkrecht nach Schicht 5 ziehen und dort terminieren. Die Ableittiefe von 192 µm entspricht genau Schicht 5. Die Units 251109_1, 060709_1 und 160608_1 könnten von ihren Ableittiefen (295, 295, 263 µm) her zu den visuellen Typ-VIII-Neuronen gehören, wobei es sich bei Unit 251109_1 aufgrund der monophasischen Spikeform eher um eine axonale Antwort von Typ-VIII-Neuronen handelt. Die Somata von Typ-VIII-Neuronen befinden sich in den Schichten 3 und 4. Ein Dendritenbaum

befindet sich im unteren Bereich von Schicht 5, ein anderer in Schicht 3 oder 4. Die Axone entspringen dendritisch in Schicht 3 oder 4 und terminieren vermutlich in Schicht 5. Sowohl die Typ-III-Neurone als auch die Typ-VIII-Neurone projizieren auf die Outputneurone des Typs VI. Es widerspricht sich also nicht, dass die Units - obwohl sie unterschiedlichen Neuronentypen zugeordnet wurden - ein ähnliches Antwortverhalten zeigen.

Die drei Units der **Gruppe 2** antworten phasisch, zeigen keine Grundaktivität und wurden in Tiefen von 81, 87 und 89 µm abgeleitet. Bei den Units 040808_1 und 141107_3 handelt es sich vermutlich um somatische Ableitungen. Unit 250509_1 ist eher dendritischen Ursprungs, da die Latenzzeit sehr lang (127 ms) und die Spikeform triphasisch mit einer Dauer von 2 ms ist (vgl. Abb. 3.1.16). Wenn man nun wieder die Meeksche Neuronen-klassifikation heranzieht, dann passen sowohl die beiden somatischen als auch die dendritische Antwort der Gruppe 2 sehr gut zum Neuronentyp III, die als visuelle Interneurone gelten und in Schicht 6 und deren Randbereichen liegen. Bei diesen Neuronen handelt es sich um sogenannte „monostratified Neurons“ (Meek und Schellart 1989), die ihre Dendriten nur horizontal in einer Ebene ausbreiten, aber darüber hinaus liegen auch die Somata in der selben Ebene (vgl. Abb. 1.6.3, S. 22).

Zusammenfassend für Gruppe 1 und 2 kann man festhalten, dass es sich von den insgesamt 12 Units bei sieben Units vermutlich um somanahe Ableitungen von intrinsischen tectalen Zellen, bei zwei Units wahrscheinlich um axonale Antworten intrinsischer tectaler Zellen und bei zwei weiteren Units vermutlich um Ableitungen von dendritischer Herkunft tectaler Zellen handelt. Die Units wurden den Meekschen Zellgruppen III, VI und den Outputneuronen VIII zugeordnet. Bei einer Unit kann keine Zuordnung vorgenommen werden. Wenn diese Zuordnungen stimmen, dann würden drei verschiedene Zelltypen dasselbe qualitative Antwortverhalten zeigen. Die Units der **Gruppe 2** wurden alle den Neuronentyp III zugeordnet und zeigen alle keine Grundaktivität und ein phasisches Antwortverhalten. Aus **Gruppe 1** wurde nur eine Unit (170310_3) dem Typ III zugeordnet und auch diese Unit zeigt ein phasisches Antwortverhalten und eine Grundaktivität von nur einem Spike auf 5 sec, so dass diese Unit vielleicht sogar auch Gruppe 2 zugeordnet werden könnte.

Die drei Units der **Gruppe 3** antworten - wie in Abbildung 3.1.17 zu sehen – auf Rottöne mit einem Anstieg ihrer Entladung und auf alle anderen Stimuli mit einer Hemmung oder einer Entladung auf Grundaktivitätsniveau oder blieb, wie Unit wie

260608_1, bei allen anderen Stimuli einfach stumm. Bis auf die Tatsache, dass alle drei Units der **Gruppe 3** eine diphasische Spikeform aufweisen, gibt es keine weiteren Gemeinsamkeiten, die alle drei Units umfassen. Man kann aber aufgrund der Spikeform, der Spikedauer und der Latenzzeit bei allen drei Units davon ausgehen, dass es sich um Ableitungen intrinsischer tectaler Zellen handelt. Es ist wahrscheinlich, dass zwei der drei Units zu den Neuronen vom Typ III zählen. Die Somata der Typ-III-Neurone liegen in Schicht 6 und deren Randbereichen. Die Ableittiefe von 98 µm entspricht dem Randbereich zwischen Schicht 6 und 7 und die Ableittiefe von 172 µm passt zum Randbereich von Schicht 6 zu Schicht 5. Die Ableittiefe von 192 µm stimmt nicht mehr so ganz mit der Tiefe von Typ-III-Neuronen überein, sie entspricht eher Neuronen vom Typ-VI.

Die drei Units der **Gruppe 4** antworten auf jeden Stimuluswechsel phasisch mit einer geringen Anzahl von Aktionspotentialen und auf Rottöne darüber hinaus tonisch während der gesamten Reizpräsentation (Abb. 3.1.19). Interessant ist, dass drei Mal dasselbe Antwort-verhalten vorliegt, dies aber vermutlich einmal somatischen, einmal axonalen, von einer retinalen Ganglienzelle stammend, und einmal dendritischen Ursprungs ist. Unit 220709_1 und Unit 230310_2 befinden sich mit 250 und 307 µm beide im Übergangsbereich von Schicht 5 und Schicht 4. Dort befinden sich zum einen die Dendriten, Somata und Axonursprünge der visuellen Interneurone vom Typ IV und zum anderen finden sich dort auch Projektionen von retinalen Ganglienzellfasern. Bei Unit 220709_1 könnte es sich mit der triphasischen Spikeform und der längeren Spikedauer von 2 ms um die dendritische Antwort eines Typ-IV-Neurons handeln, auch wenn die Latenzzeit mit 13,6 ms für ein postsynaptisches Signal kurz ist. Bei Unit 230310_2 handelt es sich mit der monophasischen Spikeform, der kurzen Spikedauer von 1 ms und der kurzen Latenzzeit von 15 ms vermutlich um die Ableitung eines Ganglienzellaxons. Es ist erwiesen, dass Ganglienzellen Synapsen mit Typ-IV-Neuronen bilden (Meek, 1983). Bei Unit 301007_4 handelt es sich mit der di-phasischen Spikeform, der Spikedauer von 1,4 ms und der längeren Latenzzeit von 30,33 ms (Mittelwert) wahrscheinlich um eine somatische Antwort. Da die Ableittiefe 80 µm betrug, kann es sich nur um die oben schon erwähnten Typ-III-Neurone handeln.

Die beiden Units der **Gruppe 5** beantworten die Präsentation von Rottönen mit einer Erniedrigung der Grundaktivität. Die auf die Rotpapiere folgenden Graupapiere werden mit einem deutlichen Anstieg der Aktivität beantwortet. Vor allem bei Unit

040908_5 sieht dies nach einem „postinhibitory rebound“ aus (vgl. Abb. 3.1.20). Die übrigen Stimuli werden von den Units entweder mit einer Erhöhung der Grundaktivität beantwortet oder die Antwort zeigt Grundaktivitätsniveau. Unit 030608_2 antwortet schmalbandiger als Unit 040908_5, da sie die beiden Gelbtöne und Orange HKS/7 mit positiver Aktivität beantwortet und erst ab Orange HKS/10 bis Purpur HKS/36 mit einer Erniedrigung der Aktivität einsetzt. Unit 030608_2 wurde aufgrund der monophasischen Spikeform, der kurzen Spikedauer von 0,9 sec und der kurzen Latenzzeit von 15 ms als Antwort eines Ganglienzellaxons charakterisiert. Wohingegen Unit 040908_5 mit ihrer diphaischen Spikeform, der längeren Spikedauer von 1,4 sec und der längeren Latenzzeit von 49 ms als intrinsische Somaableitung gewertet wird. Aufgrund der Ableittiefe von 81 µm kann es sich eigentlich nur um die Meek’schen Neurone vom Typ III handeln.

Die beiden Units der **Gruppe 6** antworten auf alle Farbstimuli mit einer Erniedrigung der Grundaktivität, darüber hinaus zeigte sich die stärkste Hemmung bei einigen Rottönen, begleitet von einem Überschießen der Antwort bei den auf Rottöne folgenden Graupapieren. Beide Units zeigten eine sehr starke Hemmung bei Rot HKS/13, Gelb HKS/1 und bei Orange HKS/10. Darüber hinaus zeigte Unit 310508_1 eine starke Hemmung bei Pink HKS/25 und Pink HKS/32, wohin gegen Unit 250808_1 nur bei Orange HKS/7 eine starke Hemmung zeigte. Beide Units wiesen eine diphasische Spikeform und eine recht lange Spikedauer (2 bzw. 2,6 ms) und eine lange Latenzzeit (65 bzw. 72 ms) auf. Aufgrund der Ableittiefe ist es aber unwahrscheinlich, dass sie zum selben Neuronentyp gehören. Unit 310508_1 erfüllt eher das Profil des Neuronen-Typs IV bzw. V. Unit 250808_1 lässt sich besser Neuronentyp VI zuordnen. Da die Antworten auf alle Farbstimuli unterhalb des Grundaktivitätsniveaus liegen, könnte man fragen, warum diese Unit nicht der Gruppe „Hemmung auf alle Farben“ zugeordnet wird. Wenn man allerdings die Abbildungen 3.1.22 und 3.1.51 miteinander vergleicht, sieht man einen deutlichen Unterschied: Bei Unit 220408_2 zeigen die Graupapiere, die auf die Farbpapiere folgen, immer eine Erhöhung der Antwort, was für einen „postinhibitory rebound“ und somit für eine aktive Hemmung durch die vorangegangen Farbpapiere spricht. Bei den beiden Units der Gruppe 6 zeigt sich dieses Verhalten nur im Bereich der rötlichen Farbpapiere. Im Bereich von Blau- und Grünpapieren liegen zwar auch alle Antworten unterhalb der Grundaktivität, es zeigt sich aber kein Verhalten, das einem „postinhibitory rebound“ entspricht.

Im Folgenden soll diskutiert werden, ob Unterschiede im Antwortverhalten von retinalen Ganglienzellen und von als intrinsisch postulierten Tectumzellen festgestellt werden können bzw. von welcher Art von Ganglienzellen die tectalen rotsensitiven Units Eingang erhalten könnten.

Die Units der **Gruppen 1 und 2** zeigen ein Gegenfarbverhalten, das mit Rot – ON/Blau-und-Grün-OFF bezeichnet werden kann. Gegenfarbzellen finden sich schon auf der Ebene der Retina: Kaneko (1973) fand Bipolarzellen, die ein Gegenfarbantwortverhalten zeigten, in der Hinsicht, dass sie sowohl Eingang vom M- als auch vom L-Zapfen erhielten, in der Weise, dass sich ein Rot-ON-Zentrum und ein Rot-und-Grün-OFF-Umfeld bildete. Diese Bipolarzellen gab es auch mit umgekehrten Vorzeichen bezogen auf das spektrale Antwortverhalten. Des Weiteren entdeckte Kaneko Amakrinzellen, die durch rotes Licht hyperpolarisiert und durch grünes Licht depolarisiert wurden. Diese Zellen zeigten keine Zentrum-Umfeld-Struktur. Sowohl Wagner, MacNichol & Wolbarsht (1960) als auch Daw (1968) fanden Rot-ON-Grün-OFF Gegenfarbganglienzellen. Daw (1968) fand darüber hinaus Doppelgegenfarbganglienzellen mit einem Grün-ON-Rot-OFF-Zentrum und einem Grün-OFF-Rot-ON-Umfeld und auch Units, die genau entgegengesetzt strukturiert waren. O'Benar fand außerdem (1976) bei Ableitung von der Faserschicht im Tectum opticum Gegen-farbunits, die folgende Zentrum-Umfeld-Organisation zeigten: Grün-Zentrum-ON-und-Rot-Umfeld-OFF und Rot-Zentrum-ON-und-Grün-Umfeld-OFF.

Spekreijse et al. (1972) fanden auch einen Ganglienzelltyp, der sowohl im Zentrum als auch im Umfeld des rezeptiven Feldes Eingang nur vom L-Zapfen erhielt. Die hier gefundenen Units der **Gruppe 3** könnten Eingang von diesem Ganglienzelltyp erhalten. Wenn es sich bei Unit 230310_2 der **Gruppe 4** tatsächlich um die Axonantwort einer retinalen Ganglienzelle handelt, müsste diese Eingang von allen drei Zapfentypen erhalten, aber auf den Eingang von S- und M-Zapfen nur phasisch, auf den Eingang vom L-Zapfen jedoch tonisch antworten. Spekreijse et al. (1972) fanden bereits Ganglienzellen, die Eingang von den S-Zapfen erhalten. Die Autoren beschrieben folgende Antworteigenschaften dieses Zelltyps: (1.) S-Zapfen-Eingang gab es nur im Zentrum des rezeptiven Feldes. (2.) S-Zapfen-Eingang tauchte nur gemeinsam mit M-Zapfen-Eingang auf. (3.) S-Zapfen-Eingang hat das selbe Vorzeichen (ON oder OFF) wie der L-Zapfen-Eingang. Beauchamp und Daw (1972) erhielten auch als Ergebnis, dass der S-Zapfen-Eingang immer zusammen mit dem M-Zapfen-Eingang vorlag, stellten aber darüber hinaus

fest, dass er nicht immer das selbe Vorzeichen wie der L-Zapfen-Eingang haben muss. Darüber hinaus fand Spekreisje (1978, not published) eine Vielzahl von Ganglienzellen mit den unterschiedlichsten Kombinationen für Wellenlängenempfindlichkeiten im Zentrum und im Umfeld der rezeptiven Felder von Ganglienzellen. Hier finden sich auch Ganglienzellen, die bei Präsentation sowohl eines blauen, als auch eines grünen als auch eines roten Lichtpunktes mit einer ON-Antwort reagieren. Diese Units beantworten darüber hinaus im Zentrum rot und grün auch mit einer OFF-Antwort. Diese Art Ganglienzelle passt wegen ihres OFF-Antwortverhaltens zwar nicht ganz genau zu dem Verhalten der hier abgeleiteten Units, aber es ist dennoch interessant zu wissen, dass es Ganglienzellen gibt, die den Eingang von allen drei Zapfentypen mit dem selben Vorzeichen (ON) beantworten. Die Units der **Gruppe 5** könnten Eingang von den Rot-OFF/Grün-Blau-ON-Ganglienzellen erhalten. Die Units der **Gruppe 6** passen sehr gut zu Ganglienzellen, die Spekreisje et al. (1972) beschrieben haben. Die Autoren fanden Ganglienzellen, die auf alle Wellenlängen der verwendeten monochromatischen Lichter entweder mit einer positiven oder mit einer negativen Antwort reagierten, darüber hinaus zeigten sie aber eine maximale Empfindlichkeit im Rotbereich, genau wie die hier gefundenen tectalen Units.

Bei einer zusammenfassende Charakterisierung der rotsensitiven Units ist auffällig, dass alle Units sehr breitbandig antworten, d.h. es wird nicht nur ein einzelner Rotton beantwortet, sondern mehrere Farben, die in den Rotbereich fallen. Allerdings unterscheiden die Units - und das über wiederholte Präsentationen hinweg - stabil zwischen den verschiedenen Rottönen mit fein abgestimmten Antworten. In der Tabelle 4.1a markiert ein doppeltes Pluszeichen die Farbe, die am stärksten beantwortet wurde. Deutlicher zu erkennen ist die Feinabgestuftheit der Antworten in den Peristimulustimehistogrammen und Line-Scatter-Plots in Kapitel 3.1.

Sonderrollen kommen den Gelbtönen und den Purpurtönen zu: Manche Units beantworten mindestens einen Gelbton und mindestens einen Purpurton, manche beantworten mindestens einen Gelbton aber keinen Purpurton und manche beantworten mindestens einen Purpurton aber keinen Gelbton. Gerade beim zweiten Purpurton (HKS/36) scheint es sich um eine Grenze zu handeln. Manche Units beantworten HKS/36 wie einen Rotton und andere Units beantworten es wie einen Blauton. Wenn man sich die Lage von HKS/36 im Farbraum des Goldfisches anschaut (S. 37), dann sieht man, dass HKS/36 auch schon viel mehr Erregungsanteile des S- und des M-Zapfens enthält als die anderen Rottöne.

Die Units, die auf Rottöne mit Erregung und auf Blau- und Grüntöne mit Hemmung reagieren, dürfte man - streng genommen – gar nicht einfach nur als rotsensitive Zellen kategorisieren, sondern besser als - wie die schon in die in der Retina vorkommenden - Gegenfarbzellen mit Rot-ON/Grün-Blau-OFF-Antwortkomponenten.

Bei den rotsensitiven Units wurden zwei als Ganglienzellantworten charakterisiert. Die eine Unit gehört zur Gruppe vier und die andere Unit zur Gruppe fünf. Innerhalb der Gruppe vier kann man keinen Unterschied zwischen den Antworten erkennen, obwohl es sich vermutlich einmal um eine dendritische, einmal um eine intrinsisch somatische und einmal um eine afferente Antwort aus der Retina handelt. Innerhalb der Gruppe fünf gibt es den Unterschied, dass die Ganglienzellantwort schmalbandiger ist als die Antwort der intrinsischen Unit. Da es sich innerhalb dieser Gruppe aber nur um zwei Units handelt, die miteinander verglichen werden können, kann auf keinen Fall geschlossen werden, dass das schmalbandigere Antwortverhalten typisch für eine Ganglienzellantwort ist, zumal es in Anlehnung an Zeki (1980) erwartbar wäre, dass Ganglienzellantworten breitbandiger und tectale Farbneurone schmalbandiger antworten (weitere Diskussion dazu, siehe S. 134ff).

4.1.2 Blau-grünempfindliche Units

21 Units, die sich in fünf unterschiedliche Gruppen einteilen ließen, zeigten sich sensitiv für Stimuli im Blau-Grünbereich. Eine Übersicht liefert Tabelle 4.1b (S. 143).

Gruppe 1 umfasst sieben Units, die jeden Stimuluswechsel mit wenigen Aktionspotentialen phasisch beantworteten und darüber hinaus mit einer Erhöhung ihrer Entladungsrate sowohl auf Blau- als auch auf Grünstimuli reagierten (vgl. Abb. 3.1.24). Die Units dieser Gruppe antworten also analog zur **Gruppe 4 der rotempfindlichen Units**. Bei zwei dieser Units - 130508_3 und 061107_2 - scheint es sich um retinale Ganglienzellantworten zu handeln. Dafür spricht bei beiden die monophasische Spikeform, die Spikedauer von 1 ms und darüber hinaus wurden beide mit Stahlelektroden abgeleitet. Dazu ist anzumerken, dass zwei Arbeiten (O'Benar 1976; Jacobson 1964) feststellten, dass man mit elektrolytgefüllten Glaskapillaren eher tectale Zellen ableiten kann und mit Metallelektroden eher retinale Afferenzen. Unit 061107_2 weist darüber hinaus die für retinale Afferenzen erwartbare kurze Latenzzeit von 19,66 ms auf. Ein Problem für die Einordnung als Ableitung vom Axon einer retinalen Ganglienzelle stellt allerdings die Ableittiefe von nur 44 µm dar. In diesem Bereich terminieren nach Meek (1983) ausschließlich Afferenzen des Torus longitudinalis. Es ist aber extrem unwahrscheinlich,

ein farbsensitives Antwortverhalten von einer Afferenz des Torus longitudinalis zu erwarten, da Gibbs & Northmore (1998) bei ihren Untersuchungen zur spektralen Empfindlichkeit zeigten, dass der Torus longitudinalis keine besondere spektrale Empfindlichkeit zeigt, sondern eher eine Funktion als „luminosity processor“ erfüllt. Es besteht zwar - wie Gibbs & Northmore selbst einräumen - noch ein Rest an Ungewissheit bezüglich der spektralen Empfindlichkeit von Fasern des Torus longitudinalis, da Farbantworten von einzelnen Fasern durch die Methode der Multiunitableitungen herausgemittelt sein könnten, aber im Kontext der übrigen Ergebnisse ihrer Arbeit ist dies doch eher unwahrscheinlich. Des Weiteren ist es aufgrund der kurzen Latenzzeit von 19,66 ms wenig wahrscheinlich, dass es sich bei Unit 061107_2 um eine Afferenz des Tours longitudinalis handelt, weil der Torus longitudinalis keinen direkten Eingang von der Retina erhält, sondern nur Eingang aus dem Tectum opticum bekommt, müsste es sich um eine Rückprojektion des Torus longitudinalis handeln. Und dafür ist die Latenzzeit zu kurz. Der Status dieser Unit kann also nicht gänzlich geklärt werden. Unter Heranziehung aller Parameter scheint aber die Zuordnung zur Gruppe der retinalen Ganglienzellaxone am wahrscheinlichsten.

Zur **Gruppe 1** gehören noch fünf weitere Units. Vier davon (040908_4, 180310_2, 100510_1, 170510_2) zeigten eine ausgeprägte diphasische Spikeform und Spikedauern über 1 ms und längere Latenzzeiten. Die Units 040908_4, 180310_2, 170510_2 gehören mit ihren Ableittiefen von 91, 115 und 115 µm wahrscheinlich zu den visuellen Interneuronen des Typs III, und Unit 100510_1 gehört mit der Ableittiefe von 405 µm vermutlich zu Typ IX. Sowohl die Zellkörper als auch einer der Dendritenbäume von Typ-IX-Neuronen liegen im Bereich der Schichten 3 und 4, der andere Dendritenbaum liegt im Bereich der Schichten 4 und 5. Das Axon entspringt somatisch und projiziert in die Nachbarschaft der Zelle, bleibt aber oberhalb des Somas. Typ-IX-Neurone bezeichnet Meek (1983) als Interneurone, die visuellen Eingang sowohl von retinalen Afferenzen als auch von extratectalen visuellen Nuclei (z.B. aus dem Diencephalon) integrieren.

Bei der letzten Unit (130509_1) der Gruppe 1 handelt es sich aufgrund der triphasischen Spikeform, der Spikedauer von 1,7 ms und einer Latenzzeit von 100 ms (Mittelwert) wahrscheinlich um eine dendritische Antwort. Die Ableittiefe von 171 µm deutet auf eine Zugehörigkeit entweder zu Typ III oder zu Typ VII hin.

Gruppe 2 umfasst fünf Units, die auf Blau- und Grüntöne mit Erregung und auf Rottöne mit Hemmung reagieren. Auf die Präsentation der Graupapiere, die auf Rottöne

folgen, zeigt sich ein „Überschießen“ der Antwort. Diese Gruppe zeigt sich als Pendant zur Gruppe 1 der rotempfindlichen Units. Es könnte also sein, dass die Units der Gruppen 1 der Blau- und Grünempfindlichen Units Eingang von den Gegenfarbganglienzellen „Grün/Blau-ON-Rot-OFF“ der Retina erhalten.

Unit 1703010_1 kann mit großer Wahrscheinlichkeit als Ganglienzellantwort identifiziert werden, da sie eine monophasische Spikeform, eine Spikedauer von 0,9 ms, eine Latenzzeit von 19 ms und eine Ableittiefe von 80 µm aufwies. Auch Unit 061107_3 zeigte eine monophasische Spikeform und eine kurze Latenzzeit von 19 ms und somit zwei Eigenschaften einer Antwort einer retinalen Afferenz. Die Spikedauer von 1,5 ms wäre nicht unbedingt ein Ausschlusskritrium, aber die Ableittiefe von 381 µm lässt sich mit einer Antwort einer retinalen Afferenz eher nicht vereinbaren. Für eine axonale Antwort einer intrinsischen tectalen Zelle wiederum ist die Latenzzeit etwas zu kurz. Der Status dieser Unit muss also ungeklärt bleiben. Die Units 100210_1 und 071209_1 sind sich sehr ähnlich: diphasische Spikeform, eine Spikedauer von 1,7 bzw. 1,8 ms und Latenzzeiten von 21 und 27 ms. Dennoch scheint es bei einer Ableittiefe von 258 µm wahrscheinlicher, dass Unit 100210_1 zu Typ IV und Unit 071209_1 mit einer Ableittiefe von 298 µm eher zu Typ V oder VIII zugeordnet werden sollte. Unit 140907_2 weist eine diphasische Spikeform, eine Spikedauer von 1,3 ms und eine sehr lange Latenzzeit von 245 ms auf. Die Ableittiefe von 312 µm spricht für Typ VIII.

Bei **Gruppe 3** handelt es sich um Units, die sich ausschließlich für Grüntöne sensitiv zeigten. Beide Units beantworteten den Reizwechsel zu Grün hin mit einem starken phasischen Antwortanteil und den Rest der Reizpräsentation der Grüntöne leicht tonisch. Unit 030708_1 hat eine diphasische Spikeform, eine Spikedauer von 1,3 ms, eine Latenzzeit von 78 ms. Diese Parameter deuten zusammen mit der Ableittiefe von 269 µm darauf hin, dass es sich um ein visuelles Interneuron vom Typ IV handeln könnte. Bei Unit 270907_1 hingegen handelt es sich eher um die Ableitung von einer retinalen Afferenz. Dies lässt sich aus der monophasischen Spikeform mit einer Spikedauer von 0,9 ms und einer Latenzzeit von 20 ms (Mittelwert) schließen. Die Ableittiefe entspricht dem Grenzbereich zwischen Schicht 4 und 5, wo sich retinale Afferenzen befinden. Falls die Zuordnung zutrifft, hat man hier also eine retinale Ganglienzellfaser und eine intrinsische tectale Zelle, die das gleiche Antwortverhalten zeigen. Bei **Gruppe 4** handelt es sich um Units, die sich ausschließlich für Blautöne sensitiv zeigten. Die drei Units - 060307_1, 170310_2 und 060307_2 – sind sich in den verglichenen Parametern sehr ähnlich. Alle drei

Spikeformen sind diphasisch, die Spikedauer beträgt 1,3; 1,4 und 1,5 ms und die Latenzzeiten sind 27, 35 und 30 ms. Bei der Zuordnung zu den Neuronentypen nach Meek scheint es wahrscheinlich zu sein, dass Unit 060307_1 zum Typ IV gehört, also direkten Input von retinalen Afferenzen erhält. Bei Unit 170310_2 ist es aber aufgrund der Ableittiefe von 366 µm wahrscheinlicher, dass es sich um ein Neuron vom Typ VIII, IX oder X handelt, die alle drei Interneurone sind, die visuellen Input von tectalen Units und von visuellen Nuclei integrieren. Typ X besitzt darüber hinaus efferente Fasern, die das Tectum opticum verlassen. Bei Unit 060307_2 ist eine Zuordnung zu Typ IV, V oder VIII am wahrscheinlichsten. (Unit 060307_1 und 060307_2 wurden nur die isoluminanten Farben und die Schwarz-Weiß-Sequenz präsentiert.)

Gruppe 5 umfasst insgesamt vier Units. Diese Units haben als Gemeinsamkeit, dass sie eine größere Sensitivität im Rot-, Purpur- und Blaubereich haben, zeigen sich allerdings nicht in jeder Hinsicht ähnlich in ihrem Antwortverhalten. Auch erstreckt sich die Sensitivität der einzelnen Units nicht über alle Rot-, Purpur- und Blautöne. Bei den Units 060110_3 und 301007_5 handelt es sich vermutlich um Ableitungen von retinalen Ganglienzellen, da sie eine monophasische Spikeform, eine kurze Spikedauer von 0,9 bzw. 1 ms, eine kurze Latenzzeit von 12 bzw. 17 ms und Ableittiefen von 98 und 69 µm aufweisen. Bei Unit 070708_1 könnte es sich um ein Typ-VI-Neuron handeln. Diese Unit hat eine diphasische Spikeform, eine Spikedauer von 2,3 ms, eine Latenzzeit von 36 ms und eine Ableittiefe von 219 µm. Mit einer diphasischen Spikeform, einer Spikedauer von 1,2 ms, einer Latenzzeit von 36 ms und einer Ableittiefe von 298 µm könnte Unit 180608_1 entweder zu Typ V oder zu Typ VIII gehören.

Analog zu den rotsensitiven Units wird auch bei den blau-grünsensitiven Units diskutiert, ob Unterschiede im Antwortverhalten von retinalen Ganglienzellen und von als intrinsisch postulierten Tectumzellen festgestellt werden können bzw. von welcher Art von Ganglienzellen die tectalen blau- und grünsensitiven Units Eingang erhalten könnten.

Gruppe 1 antwortet auf alle Farbstimuli phasisch und darüber hinaus auf Blau- und Grünstimuli tonisch und ist damit ein Pedant zu Gruppe 4 der rotsensitiven Units. Da zwei der sieben Units als retinale Ganglienzellaxone postuliert wurden, muss es schon auf Ganglienzellebene solch ein Antwortverhalten geben. Das heißt, es müsste Ganglienzellen geben, die Eingang von allen drei Zapfentypen erhalten, aber auf den Eingang des L-Zapfens nur phasisch, auf den Eingang von S- und M-Zapfen jedoch tonisch antworten. Wie schon bei der analogen Gruppe 4 der rotsensitiven Units besprochen, fand Spekreijse

(1978, unpublished) Ganglienzellen, die Eingang von allen drei Zapfentypen erhalten. Die Units der **Gruppe 2** zeigen ein Gegenfarbverhalten, das mit Blau-und-Grün-ON/Rot-OFF beschrieben werden kann. Sie zeigen also ein komplementäres Antwortverhalten zu den Units der Gruppen 1 und 2 der rotsensitiven Units. Hier kann wieder auf die von Daw (1968) und Wagner, MacNichol & Wolbarsht (1960) gefundenen Ganglienzellen verwiesen werden, die ein genau diesem Antwortverhalten entsprechendes Gegenfarbverhalten zeigen. Die Units der **Gruppe 3** beantworteten nur grüne Farbstimuli, dazu passen sehr gut die von Spekreijse (unpublished 1978) identifizierten Ganglienzellen, die sich rein für grün sensitiv zeigten. Die Units der **Gruppe 4** erwiesen sich als empfindlich für Blaustimuli. Auch hier kann auf die Befunde von Spekreijse (unpublished 1978) verwiesen werden, der Ganglienzellen fand, die ausschließlich auf blaues Licht reagierten. Die Units der **Gruppe 5** zeigen sich in verschieden starker Ausprägung im Rot-Purpur-Blau-Bereich empfindlich. Darüber hinaus rufen bei drei der vier Units grüne Farbstimuli eine Hemmung hervor. Zwei der vier Units wurden als Antworten von retinalen Ganglienzellaxonen postuliert. Diese Units passen sehr gut zu den Ganglienzelltypen, die Spekreisje et al. (1972) beschrieben haben. Die Autoren fanden Ganglienzellen, die auf Blau- und Rotstimuli eine ON-Antwort und auf Grünstimuli eine OFF-Antwort zeigten. Spekreisje fand auch den umgekehrten Fall, der in dieser Arbeit aber nicht auftrat. Darüber hinaus entdeckte Spekreisje (unpublished 1978) Ganglienzellen, die sowohl eine Blau-ON- als auch eine Rot-ON-Antwort sowohl im Zentrum und als auch im Umfeld zeigten. Dieses Antwortverhalten entspricht ganz gut der Unit, die sich zwar im Rot-Purpur-Blau-Bereich mit Erregung sensitiv zeigt, aber auf Grünstimuli gar nicht – also auch nicht mit Hemmung – reagiert.

Bei einer zusammenfassende Charakterisierung der blau- und grünsensitiven Units macht es Sinn, dies vergleichend zu den rotsensitiven Units zu tun**.** Bei der Diskussion der rotsensitiven Units wurde festgestellt, dass diese ein breitbandiges Antwortverhalten mit einer erhöhten Sensitivität in einem engeren Farbbereich aufweisen. Bei den **blau- und grünsensitiven Units** kann man ähnliches sagen. 12 der 21 abgeleiteten Units antworten sowohl auf Blau-, als auch auf Mint- und Grüntöne, wobei jeweils bei einzelnen Farben noch einmal eine stärkere Antwort erfolgte. Man könnte aber behaupten, dass die Units im Blau- und Grünbereich eine größere Variabilität im qualitativen Antwortverhalten zeigen, als die Units im Rotbereich. Die Units im Rotbereich decken immer einen ähnlichen großen Bereich ab, den sie beantworten, jeweils unter der oben besprochenen Berücksichtigung der Sonderrollen von Gelb- und Purpurtönen. Bei den blau- und

grünsensitiven Zellen findet sich mit Gruppe 1 ein Pedant zur rotsensitiven Gruppe 4 (alle Stimuluswechsel werden phasisch beantwortet, darüber hinaus aber rot bei den einen bzw. blau und grün bei den anderen tonisch). Des Weiteren ist die blau-grünsensitive Gruppe 2 ein Pedant zur rotsensitiven Gruppe 1 (Rot Erregung - Blau und Grün Hemmung bzw. Blau und Grün Erregung - Rot Hemmung). Darüber hinaus gibt es aber zwei Units, die sich nur für Grüntöne sensitiv zeigen und drei Units, die sich nur für Blautöne sensitiv zeigen. Es finden sich hier also auch deutlich schmalbandiger antwortende Zellen.

Über die Einteilung der Gruppe-5-Units zu den blau- und grünsensitiven Units allerdings lässt sich streiten, da sie durch ihre Empfindlichkeit für Purpur - und teilweise auch für Rottöne - genauso gut auch zu den rotsensitiven Units gezählt werden könnten. Dies führt - wie schon bei der Diskussion der Rottöne - wieder zur Diskussion der Rolle der Pupurtöne: Bei den rotsensitiven Units war es so, dass manche Units HKS/36 wie einen Rotton und andere Units HKS/36 wie einen Blauton beantworteten. Bei den blau- und grünsensitiven Units zeigt sich ein teilweise noch breitbandigeres Antwortverhalten, da hier in vier von 17 Fällen (die rot-purpur-blau-Units wurden hier als Sonderfälle nicht miteingerechnet) auch Purpur HKS/34 wie blau und grün beantwortet wurden.

Bei den blau- und grünsensitiven Units wurden sechs Antworten retinalen Ganglienzellfasern zugeschrieben. In jeder Gruppe - außer in Gruppe 4 - findet sich solch eine Antwort. Ähnlich wie schon bei den rotsensitiven Antworten kann man keinen Unterschied im Antwortverhalten feststellen.

Von 22 rotsensitiven Units antworteten 12 auf mindestens einen Purpurton und von den 21 blau- und grünsensitiven Units antworteten 13 auf mindestens einen Purpurton. 25 von 43 Units antworten also auf Purpur. Bei sieben dieser 43 Units findet sich die stärkste Antwort bei einem der beiden Purpurtöne. Bei Purpur handelt es sich um eine Mischfarbe aus kurz- und langwelligen Farben, d.h. Purpur kann nicht von nur einem Rezeptortyp vermittelt werden, sondern benötigt Information sowohl vom S- als auch vom L-Zapfen. Es muss auf jeden Fall eine Weiterverarbeitung der Zapfeninformation stattgefunden haben. Die Frage ist nun auf welcher Ebene dies geschieht. Zwei der vier Units, die sich für rot, purpur und blau empfindlich zeigten, wurden aufgrund der Parameter Spikeform, Spikedauer, Latenzzeit und Ableittiefe den retinalen Ganglienzellantworten zugeschrieben. Wenn diese Zuordnung zutrifft, würde das bedeuten, dass es Ganglienzellen gibt, die in der Form Eingang von S- und L-Zapfen erhalten, und diesen so verrechnen, dass sie für Purpur

sensitiv sind. Spekreijse et al. (1972) fanden Ganglienzellen, die auf Blau- und Rotstimuli eine ON-Antwort und auf Grünstimuli eine OFF-Antwort zeigten.

4.1.3 Gruppe im Gelbbereich

Es wurden zwei Units gefunden, die sich exklusiv sensitiv für gelb zeigten. Beide beantworteten Gelb HKS/3 und Gelb HKS/73 mit einer Erhöhung der Grundaktivität. Bei Unit 030608_1 scheint es sich mit der diphasischen Spikeform, der Spikedauer von 1,3 ms, der Latenzzeit von 53 ms und der Tiefe von 121 µm um eine Zelle vom Meek'schen Typ III zu handeln. Unit 220709_2 hat eine monophasische Spikeform, dafür eine recht lange Spikedauer von 2 ms, eine sehr lange Latenzzeit von 208 ms und eine Ableittiefe von 773 µm. Diese Parameter lassen vermuten, dass es sich um ein efferentes Axon handelt, das visuelle Information aus dem Tectum heraus befördert.

Für unsere Augen scheinen sich Gelb HKS/1 und Gelb HKS/3 viel ähnlicher zu sein als HKS/3 und HKS/73, vor allem da Gelb HKS/73 viel dunkler ist. Aber wenn man die Farborte dieser Gelbtöne im Farbraum des Goldfisches betrachtet, dann liegen HKS/3 und HKS/73 viel näher beieinander als bei HKS/1. Der Mensch erlebt „Gelb" als reine Farbe, die zwischen „Rot" und „Grün" liegt. Das bedeutet, dass es keinen weichen Übergang zwischen Rot und Grün gibt, so wie dies z.B. bei Purpur oder bei Blau-Grün der Fall ist. Bei Purpur erkennt man immer Anteile von Blau und Rot und bei Blau-Grün immer Anteile von Grün und Blau. Gelb erscheint uns aber als reine Farbe. Poralla und Neumeyer konnten 2006 zeigen, dass „Gelb" auch für den Goldfisch eine eigene Farbkategorie darstellt und nicht ein „rötliches Grün".

4.1.4 Breitbandig antwortende Units

Es wurden sieben Units gefunden, die sich sensitiv für alle Farbstimuli zeigten, wobei sechs auf alle Farbstimuli mit Erregung und eine Unit auf alle Farbstimuli mit Hemmung reagierten. Die auf die Farben folgenden Graupapiere wurden ungefähr mit dem Niveau der Grundaktivität beantwortet bzw. näherten sich diesem Niveau stark an. Unit 220408_2 reagiert auf alle Farbstimuli mit einer Erniedrigung der Grundaktivität. Da diese Unit eine monophasische Spikeform, eine Spikedauer von 0,9 ms, eine Latenzzeit von 30 ms und eine Ableittiefe von 107 µm hat, scheint es sinnvoll, diese Unit den retinalen Ganglienzellantworten zuzuschreiben. Bei den sechs anderen Units handelt es sich vermutlich um intrinsische tectale Zellen. Sie zeigen alle eine diphasische Spikeform,

Spikedauern zwischen 1,2 und 1,8 ms, Latenzzeiten zwischen 24 und 72 ms und Ableittiefen zwischen 48 und 999 µm. Der Status von Unit 021107_2 muss ungeklärt bleiben, da die Ableittiefe von 48 µm nur schwer eine Zuordnung zulässt.

Eine zusammenfassende Charakterisierung der für alle Farben sensitiven Units und der gelbsensitiven Units hinsichtlich Spikeform, Spikedauer, Latenzzeit, Ableittiefe, vermuteter Neuronentyp bezogen auf die Nomenklatur nach Meek (1983), qualitatives Antwortverhalten und Vorliegen einer Grundaktivität zeigt Tabelle 4.1c (S. 144).

Dass die Units mit „antworten auf alle Farben mit Erregung“ beschrieben werden, darf nicht so verstanden werden, dass die Units nicht feinstufig antworten, Die Units unterscheiden über mehrere Überläufe hinweg sehr zuverlässig die verschiedenen präsentierten Farben. So zeigt zum Beispiel Unit 170608_1 - obwohl sie alle Farbstimuli mit einer Erhöhung der Grundaktivität beantwortet - für Blaustimuli eine noch größere Sensitivität, was man an einer weiteren Verstärkung der Antwort erkennen kann. Das Phänomen, einzelne Farben oder Farbbereiche verstärkt zu beantworten, zeigt sich bei allen sechs Units.

Des Weiteren muss festgestellt werden, dass Gelbtönen in dieser Gruppe eine Sonderrolle zukommt. Drei Units beantworten keinen der Gelbtöne, zwei Units beantworten einen Gelbton, und eine Unit beantwortet zwei Gelbtöne, wobei es sich dabei wieder um die im Farbraum des Goldfisches nahe zusammenliegenden Gelbtöne HKS/3 und HKS/73 handelt.

Unit 220408_2 antwortet mit Hemmung auf alle Farben. Sie zeigt sich breitbandiger, da sie auch die Gelbtöne einschließt. Allerdings werden die Gelbtöne weniger stark gehemmt als die anderen Farbstimuli.

4.1.5 Zusammenfassung farbempfindliche Units

Es wurden 52 farbsensitive Units abgeleitet. Wenn man die Parameter Spikeform, Spikedauer, Latenzzeit, Ableittiefe und verwendeter Elektrodentyp anwendet, dann kann man davon ausgehen, dass es sich bei 8 Units um die Antworten von retinalen Ganglienzellen und bei 41 Units um Antworten von intrinsischen tectalen Units handelt. Der Status von vier Units lässt sich nicht entscheiden, da die Parameter nicht eindeutig genug auf einen bestimmten Zelltyp hinweisen. Es muss noch einmal klar gesagt werden, dass es sich um eine extrazelluläre Ableitmethode handelte, dass also eine eindeutige

Zuordnung der Antwort zu einer eindeutig identifizierten Zelle nicht möglich war. Die hier verwendeten Parameter in Zusammenhang mit der in der Einleitung dargestellten Literatur über das Tectum opticum (vor allem Meek, 1983; Meek & Schellart, 1989) geben aber zumindest gute Hinweise über die Art der Zellen.

Insgesamt 17 der 52 Units zeigen ein Gegenfarbverhalten (also entweder Rottöne (+) und Blau/Grüntöne (–) oder Blau/Grüntöne (+) und Rottöne (–)). Solche Zellen finden sich - wie weiter oben besprochen (S. 118) - schon auf Ebene der Retina (Kaneko, 1973; Wagner, MacNichol & Wolbarsht, 1960; Daw, 1968). Daw (1968) fand darüber hinaus Doppelgegenfarbganglienzellen mit einem Grün-ON-Rot-OFF-Zentrum und einem Grün-OFF-Rot-ON-Umfeld und auch Units, die genau entgegengesetzt strukturiert waren. Bei Daw machten die Gegenfarbzellen 5% und die Doppelgegenfarbzellen 49 % aller gefundenen Zellen aus. In der vorliegenden Arbeit haben die Gegenfarbzellen einen Anteil von 32 %. Das Antwortverhalten der hier gefundenen tectalen Gegenfarbzellen lässt sich z.B. dadurch erklären, dass man einen aktivierenden Eingang für die ON-Komponente der Antwort und einen hemmenden Eingang für die OFF-Komponente der Antwort annimmt. Das bedeutet, dass diese Zellen Eingang von unterschiedlichen Ganglienzellen erhalten müssen (entweder direkt oder über Interneurone) oder Eingang von den Gegenfarbganglienzellen erhalten. Da die in dieser Arbeit verwendete Farbstimuli eher großflächig sind (86 º Sehwinkel), kann hier keine Aussage über die rezeptiven Feldstrukturen gemacht werden. Doppelgegenfarbzellen reagieren optimal auf z.B. rot in grünem Umfeld oder vice versa. Sie sind Grundlage für die Leistungen zur Farbkonstanz und zum Farbkontrast. Da in dieser Arbeit immer nur eine Farbe zur selben Zeit präsentiert wurde und keine Vermessung der rezeptiven Felder durchgeführt wurde, konnten die Doppelgegenfarbzellen nicht als solche identifiziert werden. Es ist aber durchaus möglich, dass auch Doppelgegenfarbzellen auf die hier präsentierten Farbstimuli reagieren, je nach dem welcher Teil ihres rezeptiven Feldes von diesen überstrichen werden.

Daw (1968) beschrieb darüber hinaus, dass 8 % seiner gefundenen Ganglienzellen Zellen waren, die auf alle Wellenlängen antworteten. Diese Units gab es sowohl mit ON-Zentrum und OFF-Umfeld als auch mit OFF-Zentrum und ON-Umfeld. In der vorliegenden Arbeit wurden sechs Units (11%) gefunden, die alle Farben mit Aktivierung beantworteten und eine Unit, die als Ganglienzellantwort charakterisiert wurde, die auf alle Farbstimuli mit Hemmung reagierten. Das Antwortverhalten dieser Units ist also auch schon auf Ebene der Retina bekannt. 34 der 52 abgeleiteten farbsensitiven Units zeigten

sich auch empfindlich für Helligkeitswechsel der Schwarz-Weiß-Sequenz. Dies könnte zeigen, dass Farbverarbeitung und Helligkeitsverarbeitung auf tectale Units konvergieren, erst recht da sich auch einige farbsensitive Zellen in V4 von Primaten empfindlich für Helligkeitswechsel zeigen (Reynolds et al., 2000). Allerdings muss man bedenken, dass es sich bei Weiß und Schwarz für den Goldfisch auch um Farben handelt.

Zum qualitativen Antwortverhalten der Units ist zu sagen, dass 45 der 52 Units ein breitbandiges, aber dennoch feinstufig codierendes Antwortverhalten zeigen: Zum einen zeigen sie sich sensitiv für eine ganze Farbgruppe, wie zum Beispiel Rottöne, zu denen dann orange, rot, pink, teilweise purpur und teilweise auch gelb gehören, und zum anderen weisen sie innerhalb dieses Bereiches ein feinstufig codierendes Antwortverhalten auf, indem sie die unterschiedlichen Farbtöne sehr stabil über mehrere Wiederholungen hinweg voneinander unterscheiden, und zwar zum einen durch die Anzahl der Spikes und zum anderen durch das zeitliche Antwortverhalten. Acht der 52 Units zeigten ein eher schmalbandiges Antwortverhalten. So zeigten sich drei Units selektiv nur für blau, zwei Units waren nur für grün empfindlich, zwei Units beantworteten nur gelb und eine Unit reagierte mit Hemmung auf rot und pink. Wenn man sich die Studie zur Repräsentation von Farben im cerebralen Cortex von Semir Zeki (1980) anschaut, könnten genau diese schmalbandig antwortenden Zellen die interessantesten sein. Zeki (1980) fand durch elektrophysiologische Ableitungen beim Makkaken im Cortexareal V4 farbsensitive Zellen, deren rezeptiven Felder und spektrale Empfindlichkeit er bestimmte. Er stellte fest, dass die rezeptiven Felder der V4-Zellen verglichen mit den rezeptiven Feldgrößen in V1 größer sind, dass sie im zentralen Bereich der lokalisiert sind. Außerdem lag keine retinotope Organisation vor. Im Jahr 2000 entdeckten Zeki und Bartels darüber hinaus, dass der der anteriore Teil von V4 retinotop angeordnet ist und der posteriore Teil nicht retinotop angelegt ist. Zeki (1980) ermittelte die Aktionsspektren der Zellen, indem er bei jeder Wellenlänge die minimal notwendige Intensität bestimmte, die erforderlich war, um eine Antwort zu erhalten (Bestimmung der Schwellenantwort). Dabei entdeckte er, dass einige Zellen in V4 ein im Gegensatz zu Zellen in V1 und V2 sehr schmalbandiges Aktionsspektrum zwischen 10 und 50 nm besitzen (Leider gibt er nicht an, wieviel Prozent der gefundenen Zellen diese Eigenschaft haben). Alle 62 von ihm gefundenen Zellen zusammen deckten das gesamte sichtbare Spektrum ab, besonders häufig gab es jedoch Zellen, die im Wellenlängenbereich von 480 nm (blau), 500 nm (grün) und 620 nm (orange-rot) empfindlich sind. Darüber hinaus ist aber auch Purpur, bei der es sich um eine extraspektrale Farbe handelt, stark repräsentiert. Zeki fand auch Gegenfarbzellen in den

Kombinationen Blau-ON/Rot-OFF, Grün-ON/Purpur-OFF und Rot-ON/Blau-OFF. Als nächstes stellte Zeki die Frage, wie diese farbsensitiven Zellen in V4 angeordnet sind. Er stellte fest, dass Zellen mit ähnlicher Wellenlängenpräferenz gruppiert in bestimmten Bereichen von V4 auftraten. In einem nächsten Schritt versuchte Zeki zu untersuchen, ob die Aktivität dieser Zellen neuronale Korrelate der Farbwahrnehmung des Individuums sein könnten, indem er die sogenannten „Mondrian-Experimente“ durchführte. Die „Mondrian-Experimente“ waren ursprünglich von Edwin Land entwickelt wurden (Land, 1964), um Klärung in die Frage zu bringen, warum die Wahrnehmung der Farben von Objekten sich so wenig ändert, auch wenn die eingestrahlte Wellenlängenzusammensetzung sich stark ändert (Farbkonstanz). Den Namen erhielten diese Versuche, weil als Stimuli abstrakte Szenen bestehend aus Rechtecken in verschiedenen Größen und Farben in der Art wie Piet Mondrian sie gemalt hatte, benutzt werden. Diese abstrakten Bilder werden mit drei verschiedenen Lichtern aus den Wellenlängenbereichen kurz-, mittel- und langwellig angestrahlt. Die relativen Energieanteile dieser drei „Lichter“ an der eingestrahlten Gesamtenergie sind variabel. Die Pointe an den von Land durchgeführten Versuchen war, dass die „reflectance“ einer Oberfläche konstant bleibt. Das bedeutet, dass eine bestimmte Oberfläche immer denselbe Prozentsatz von Licht einer bestimmten Wellenlänge remittiert, unabhängig davon wie stark die Intensität dieser eingestrahlten Wellenlänge ist. Z.B. hat eine rote Oberfläche eine hohe Remission für langwelliges Licht, sagen wir 90% des eingestrahlten langwelligen Lichtes wird remittiert. Demgegenüber zeigt diese Oberfläche eine geringere Remission für mittel- und kurzwelliges Licht, sagen wir 20 % des mittelwelligen Lichts und 5 % des kurzwelligen Lichtes wird remittiert. Wenn nun je 1000 mW kurz-, mittel- und langwelliges Licht eingestrahlt werden, dann remittiert die Oberfläche 900 mW lang-, 200 mW mittel- und 50 mW kurzwelliges Licht. Werden nun 300 mW langwelliges, 200 mW mittelwelliges und 100 mW kurzwelliges Licht eingestrahlt, remittiert die Oberfläche 270 mW lang-, 40 mW mittel- und 5 mW kurzwelliges Licht. Der absolute Betrag der remittierten Energie pro Wellenlänge variiert, aber der remittierte Prozentsatz für jede der drei Wellenlängen bleibt gleich: Und genau dies ist die Information, die das Gehirn verwendet um die Leistung der Farbkonstanz hervorzubringen.

Zeki nutzte diesen Versuchsaufbau nun in folgender Weise, um zu überprüfen, ob diese schmalbandigen Units „experiential cells“ sein könnten: Wenn ein rotes Rechteck einer Mondrian-Szenerie im rezeptiven Feld einer rotempfindlichen Zelle platziert wurde und mit Licht aller Wellenlängen beleuchtet wurde, antwortete die Zelle. Wenn dieses rote

Rechteck allerdings nur mit langwelligem Licht beleuchtet wurde, stoppte die Zelle ihre Antwort. Auch wenn das rote Rechteck nur mit entweder kurz- oder langwelligem Licht beleuchtet wurde, gab sie keine Antwort. Das Interessante ist nun, dass das rote Rechteck einem menschlichen Betrachter nur rot erscheint, wenn es mit Licht aller Wellenlängen beleuchtet wird. Wenn es nur mit lang- oder mittel- oder kurzwelligem Licht beleuchtet wird, erscheint es einem menschlichen Betrachter als unterschiedliche hell (in langwelligem Licht heller, in mittel- und kurzwelligem Licht dunkler), aber nicht rot. Die Zelle antwortet also nur, wenn auch der menschliche Betrachter einen Rotton wahrnimmt und dies ist bei Beleuchtung mit Licht aller Wellenlängen der Fall. Zeki fand solche Zellen auch für blau bzw. grün. Da die Farbwahrnehmung eines menschlichen Betrachters mit dem Antwortverhalten der Zelle übereinstimmte, schloss Zeki daraus, dass es sich bei diesen Zellen um „experiential cells“ handeln könnte.

In der vorliegenden Arbeit wurden keine Farbstimuli präsentiert, die den „Land-Mondrian-Experimenten entsprechen. Dennoch lohnt es sich, zumindest einmal darüber nachzudenken, ob es sich zumindest bei einigen der in dieser Arbeit abgeleiteten Units um sogenannte „experiental cells“ handeln könnte, also um Zellen, deren Aktivität zur Farbwahrnehmung führt. Wie schon in der Einleitung angesprochen, können wir nicht sicher wissen, ob Fische Farb**wahrnehmungen** in der Art wie wir haben, aber da sie Farben erkennen und diskriminieren können, wie durch eine Vielzahl von Verhaltensversuchen nachgewiesen ist, muss es zu diesen Fähigkeiten neuronale Korrelate geben. Unter anderem wurde die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit ermittelt. Beim Goldfisch konnten drei Wellenlängenbereiche bester Unterscheidungsfähigkeit festgestellt werden. Bei 400-410 nm kann der Goldfisch Wellenlängenunterschiede von 11-13 nm unterscheiden und im Bereich von 600-610 nm kann er Unterschiede von 10-15 nm erkennen. Die beste Unterscheidungsfähigkeit liegt bei 500 nm. In diesem Bereich kann der Goldfisch Wellenlängenunterschiede von 4-8 nm differenzieren (Neumeyer 1986; Fratzer et. al., 1994). Auch wenn in den Untersuchungen zur Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit monochromatische Lichter als Stimuli dienten und in der vorliegenden Arbeit breitbandige Oberflächenfarben, kann man dennoch versuchen die Ergebnisse zu vergleichen. Weiter oben wurde beschrieben, dass die Units zum einen die Farben einer Farbgruppe beantworten, innerhalb dieser Gruppe aber noch einmal durch ihr Antwortverhalten zwischen den einzelnen Farbtönen unterscheiden. 30 der 53 farbsensitiven Units beantworteten in dem Bereich, für den sie empfindlich waren, einen einzelnen bestimmten Farbton noch einmal ganz besonders. 21 der 53 Units beantworteten

2 oder mehr Farbtöne noch einmal stärker. Letzteres bedeutet, dass z.B. Rot/17 und Pink/25 gleich stark, aber stärker als die anderen Rottöne beantwortet wurden. (2 Units wurden nicht in diese Zählung aufgenommen, da diesen nur die isoluminante Sequenz gezeigt wurde). Es wäre jetzt interessant zu betrachten, ob diese präferierten Farben mit den Wellenlängenbereichen, in denen der Goldfisch seine beste Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit hat, zusammenfallen. Wenn ja, dann wären diese Zellen gute Kandidaten für die „experiential cells“. (De facto kann es sich auch bei den anderen Zellen um „experiential cells“ handeln, denn der Goldfisch sieht ja auch in anderen Wellenlängenbereichen etwas, aber mit diesen Zellen wäre wahrscheinlich am besten ein Anfang für eine Untersuchung zu machen, da der Wellenlängenbereich, den sie codieren so schmal ist).

Um zu überprüfen, ob sich Präferenzen für bestimmte HKS-Farben häufen, wurde folgende Abbildungen erstellt. In Abbildungen 4.2 wurden die Präferenzen der 30 Units, die nur ein Farbpapier noch einmal besonders beantworteten, aufgetragen, indem auf der X-Achse die Farbstimuli aufgetragen wurden und auf der Y-Achse, die Anzahl, der Zellen, die den jeweiligen Stimulus als besonders bevorzugten Stimulus beantwortet haben. Zunächst einmal muss erwähnt werden, dass die 30 Units sich aus 15 rotempfindlichen, 14 blau-grünempfindlichen und einer gelbempfindlichen Unit zusammensetzten. Rot- und blau-grünempfindliche Zellen haben also ungefähr den gleichen Anteil. Es gibt 21 Farbstimuli und 30 Zellen. Würde jeder Stimulus gleich oft am stärksten beantwortet, würden auf jeden Stimulus durchschnittlich 1,4 Zellen oder 4,66 % der Zellen fallen. Es wird sofort deutlich, dass sechs der 21 Stimuli niemals die stärkste Antwort hervorrufen. Dazu gehören Gelb/1, Pink/32, Mint/52, Mint/51, Grün/55, Isogrün/65 und Isoblau/50. Als nächstes fällt auf, dass grüne Stimuli (13,33 % bzw. 4 von 30) deutlich weniger als stärkst auslösende Stimuli berücksichtigt werden als blaue Stimuli (26,66 % bzw. 8 von 30). Am häufigsten werden Stimuli aus dem Rotbereich (32,44 % bzw. 10 von 30) besonders stark beantwortet. Immerhin werden Purpurtöne noch in ca. 10 % (3 von 30 Zellen) und Gelb in knapp 3 % (1 von 30 Zellen) der Fälle am stärksten beantwortet. Innerhalb der Rottöne und Blautöne gibt es auch jeweils noch einmal deutliche Präferenzen: Die Grafik zeigt, dass knapp 17 % der Zellen (5 von 30 Zellen) Rot/17 und etwas über 13 % der Zellen (4 von 30) Blau/46 als Stimulus am meisten präferieren. Rot/17 wird also rund viermal häufiger als durchschnittlich zu erwarten als stärkster Stimulus beantwortet und Blau/46 dreimal häufiger. Wenn man nun betrachtet, wo diese Farben im Farbraum des Goldfisches liegen, dann stellt man fest, dass Blau/46 nahe am

Spektralfarbenzug im Bereich 490-500 nm liegt. Dieser Spektralbereich ist von den Fischen optimal unterscheidbar. (Neumeyer, 1986). Entsprechendes gilt für Rot/17, dessen Farbort nahe 600 nm liegt, wo ebenfalls ein Bereich bester Unterscheidbarkeit vorliegt.

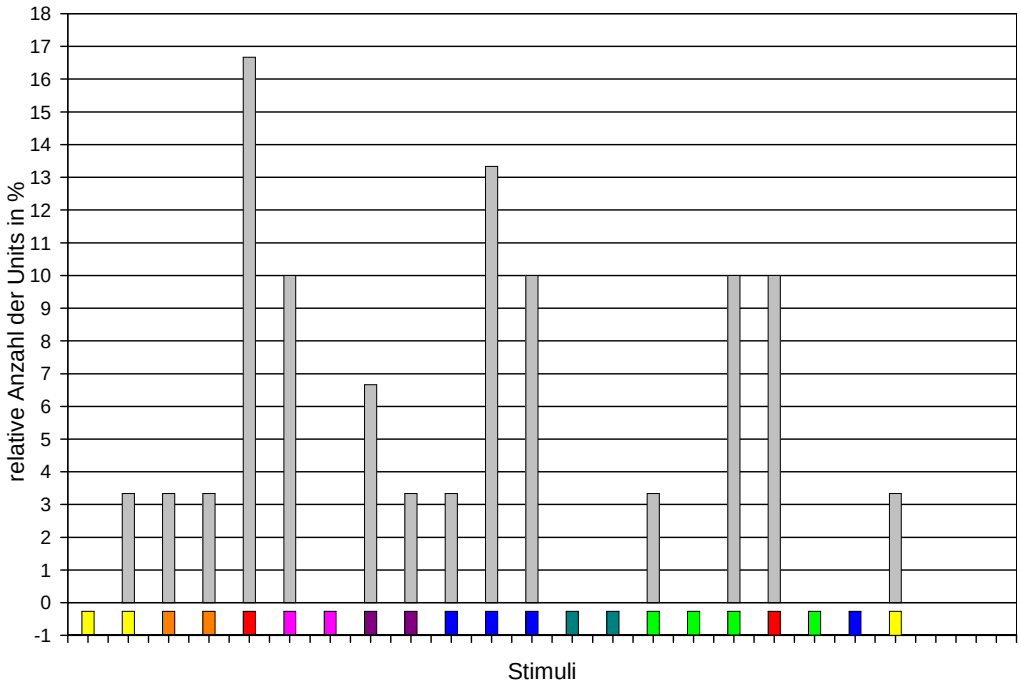


Abb. 4.2 Relative Anzahl der Units, die den jeweiligen Stimulus am stärksten beantworteten. Auf der X-Achse sind die Farbstimuli aufgetragen und auf der Y-Achse, die relative Anzahl der Units, die den jeweiligen Stimulus bevorzugt beantworteten. In der Zählung sind die 30 Units enthalten, die einen Farbstimulus bevorzugt beantworteten.

21 Units zeigten nicht nur auf ein Farbpapiere die höchste Empfindlichkeit, sondern auf zwei, drei oder auch mehr. Das passt zu den Ergebnissen, die Jacobson (1964) erhielt, auch wenn man natürlich bedenken muss, dass die Stimuli sich stark unterscheiden. Jacobson erhielt 42 Ableitungen von optischen Nervenfasern aus dem Stratum opticum im Tectum opticum des Goldfisches. Sein Ziel war es, die spektrale Empfindlichkeit dieser Fasern durch Feststellen der Schwellenenergie von farbigen Lichtpunkten (threshold energy of light) zu messen. Er präsentierte 22 verschiedene Wellenlängen im Bereich von 341-779 nm, wobei nicht allen Units alle Wellenlängen präsentiert werden konnten. Für jede Unit wurde ein Aktionsspektrum erstellt, indem aufgetragen wurde, ob bzw. wie viele Aktionspotentiale bei welchen Wellenlängen auftraten. Im helladaptierten Zustand fand Jacobson vier Bereiche erhöhter Sensitivität: 462 +/- 14 nm (blau), 497-517 nm (blau-grün), 552-584 nm (gelb) und 605-651 nm (rot). Einige Empfindlichkeitsspektren zeigten ein Maximum, einige zwei Maxima und einige zeigten auch drei Maxima.

Vielleicht ist die Suche nach „experiential cells“ aber auch der falsche Ansatz, da die neuronale Aktivität, die letztendlich zur Farbwahrnehmung bzw. zur

Verhaltensleistung führt, aufgrund eines neuronalen Ensembles, also aufgrund des gleichzeitigen Zusammenspiels eines Neuronenverbandes, entstehen könnte. Um dies zu untersuchen wäre es sinnvoll, Multielektrodenableitungen mit den oben beschriebenen Mondrian-Experimenten zu kombinieren.

4.1.6 Stimulusinsensitive Units

An dieser Stelle soll kurz auf die Units eingegangen werden, die sich nicht sensitiv für einen der präsentierten Stimuli zeigten. Insgesamt konnten 200 Units abgeleitet werden. 131 dieser Units (65%) zeigten eine Grundaktivität, ließen sich aber nicht von den präsentierten Stimuli in ihrem Antwortverhalten beeinflussen. Es könnte sich bei diesen Units um andere visuelle Neurone handeln, die für andere als die hier präsentierten Stimuli empfindlich sind. Zum Beispiel könnten sie für die Verarbeitung von Veränderungen der Gesamtbeleuchtungssituation zuständig sein. Dies kann vermutet werden, da es sich einmal während einer solchen Ableitung ergab, dass das Raumlicht angeschaltet wurde und die Unit ihre Aktivität verstärkte. Bei weiteren 7 dieser 19 Units konnte mit Hilfe einer Taschenlampe, die im Gesichtsfeld des Versuchstieres bewegt wurde, eine Veränderung des Antwortverhaltens hervorgerufen werden. Dabei handelte es sich aber nur um qualitative Versuche, die zwar protokolliert wurden, aber nur als Hinweis und nicht als systematisch erworbene Ergebnisse gewertet werden sollten. Da das Tectum opticum multisensorischen und sekundären visuellen Eingang erhält, könnte die Aktivität der übrigen Units aber auch mit solchen multisensorischen Informationen zu tun haben.

Unit	SF	SD	LZ	AT	N-Typ																							G
Rot Gruppe 1: Rottöne Erregung, Blau- und Grüntöne Hemmung mit Grundaktivität																												
251109_1	mo	1,4	61	295	VIII	0	+	+	+	++	+	+	-	-	-	--	--	-	--	-	-	-	+	-	-	0	-	+	J
170310_3	mo	0,9	57	192	III	+	+	+	+	+	+	+	++	+	-	--	--	-	--	0	-	0	+	+	+	+	--	0	J
270709_4	tri	10	60	175	VI/III	+	+	++	+	+	+	+	-	-	-	--	--	-	--	-	--	-	+	-	-	0	-	+	J
280509_1	di	1,4	19	197	VI	+	+	+	+	+	++	+	0	-	+	-	-	-	-	-	-	--	+	--	-	-	+	+	J
140709_1	di	1,5	28	212	VI	-	-	+	+	+	+	+	+	+	0	0	-	-	--	0	-	-	++	-	-	0	0	+	J
140409_1	di	1,5	32	208	VI	-	0	+	+	+	+	+	+	0	-	-	-	0	-	-	-	-	++	-	--	0	0	+	J
180310_3	di	1,3	47	185	VI	-	+	++	+	-	+	+	+	-	--	-	-	--	-	-	--	0	++	-	-	+	-	0	J
160608_1	di	1	14	263	VI/VIII	+	-	+	+	+	++	+	+	+	0	-	-	0	-	-	-	-	++	-	+	+	0	+	J
060709_1	di	1,6	52	295	VIII	0	+	+	+	++	+	+	+	-	-	--	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	0	J
Rot Gruppe 2: Rottöne Erregung, Blau- und Grüntöne Hemmung ohne Grundaktivität																												
040808_1	di	1,6	43	89	III	+	+	+	++	+	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	+	+	0	N
141107_3	di	3	50	81	III	++	++	++	++	+	++	++	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	++	0	0	+	0	+	N
250509_1	tri	2	127	87	III	+	++	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	+	+	+	N
Rot Gruppe 3: Rottöne Erregung																												
081209_1	di	1,6	23	192	VI	-	+	+	+	++	+	+	+	+	0	0	0	-	-	-	-	-	+	0	0	0	0	0	J
260609_1	di	1,3	63	98	III	0	0	+	+	++	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	N
090209-1	di	1,2	69	177	III	0	--	+	+	++	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	0	-	+	+	+	+	-	+	J
Rot Gruppe 4: alle Stimuliwechsel phasische Erregung, Rottöne tonische Erregung																												
220709_1	tri	2	13	250	IV	-	-	+	+	++	+	+	++	++	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	+	0	J
230310_2	mo	1	15	307	GZ	0	0	+	+	+	++	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	+	+	0	0	+	+	0	J
301007_4	di	1,4	30	80	III	0	0	+	+	++	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	J
Rot Gruppe 5: Rottöne tonische Hemmung																												
030608_2	mo	0,9	15	121	GZ	+	+	+	-	-	-	-	+	+	0	0	0	0	0	+	0	0	--	+	0	0	0	0	J
040908_5	di	1,4	49	81	III	-	-	--	-	--	--	--	+	+	+	+	+	+	0	0	+	+	-	0	+	--	-	-	J
Rot Gruppe 6: alle Farbstimuli leichte Hemmung, Rottöne starke Hemmung																												
310508_1	di	2,6	65	290	IV/V	--	-	-	--	-	--	--	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	--	-	-	0	-	0	J
250808_1	di	2	72	191	VI	--	-	--	--	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	--	-	-	--	--	-	--	-	-	J

Tab. 4.1a: Übersicht aller rotsensitiven Units. Diese Tabelle ermöglicht einen direkten Vergleich der rotsensitiven Units. Die Units sind in die sechs ermittelten Gruppen eingeteilt. In der zweiten Spalte sind die Spikeformen (SF) der Units erfasst (mo: monophasisch, di: diphasisch, tri: triphasisch). In der 3. und 4. Spalte sind die Spikedauern (SD) und die Latenzzeiten (LZ) in ms eingetragen und in Spalte fünf ist die Ableittiefe (AT) in µm ablesbar. In der 6. Spalte ist eingetragen, zu welchem Neuronen-Typ (N-Typ) nach Meek (1983) die Units gehören könnten. Die Spalten sieben bis 29 repräsentieren die gezeigen Farbstimuli und die Schwarz-Weiß-Sequenz - wobei die oben eingetragene Farbquadrate nur zu Orientierung dienen und nicht im Farbton den HKS-Papieren entsprechen . Antworten, die größer waren, als die Grundaktivität wurden durch ein "+" beschrieben, Antworten, die geringer als die Grundaktivität ausfielen, wurden mit einem "-" eingetragen und Antworten, die auf dem Niveau der Grundaktivität lagen, wurden mit einer "0" gekennzeichnet. "++" entspricht dem Stimulus, der am stärksten beantwortet wurde und "--" entspricht dem Stimulus, der am wenigsten beantwortet wurde bzw. durch den die Unita m meisten gehemmt wurde. In der letzten Spalte ist abzulesen, ob eine Grundaktivität (G) vorlag (J: Ja) oder nicht (N:Nein). Mit einem Rahmen versehen sind die Bereiche, in denen sich die Unit besonders sensitiv zeigten.

Unit	SF	SD	LZ	AT	N-Typ																								G
Blau-Grün Gruppe 1: alle Stimuliwechsel phasische Erregung, Blau- und Grüntöne tonische Erregung																													
130508_3	mo	1	20	196	GZ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	++	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+	+	0	J
061107_2	mo	1	33	44	GZ	-	-	-	-	+	0	--	0	+	+	++	+	+	+	+	-	+	0	+	+	0	+	0	J
130509_1	tri	1,7	100	171	III/VII	-	-	0	0	-	-	-	0	0	++	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	0	0	J
040908_4	di	1	84	91	III	-	-	-	-	0	0	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	++	0	+	-	-	+	-	J
180310_2	di	1,6	41	115	III	--	0	-	--	-	-	-	0	0	+	+	++	+	+	+	+	+	--	+	+	0	+	--	J
100510_1	di	1,3	37	405	IX	0	0	0	0	0	0	0	+	+	++	++	++	+	+	+	+	+	0	+	+	0	+	0	J
170510_2	di	1,7	55	115	III	-	--	-	-	0	+	-	+	+	+	+	++	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	-	J
Blau-Grün Gruppe 2: Blau- und Grüntöne Erregung, Rottöne Hemmung																													
170310_1	mo	0,9	19	80	GZ	0	0	0	0	0	0	-	+	+	+	++	+	+	+	+	+	+	-	+	+	0	+	-	J
140907_2	di	1,3	245	312	VIII	--	--	--	--	--	-	-	0	+	+	+	+	+	+	+	+	++	-	+	+	-	-	--	J
100210_1	di	1,7	21	258	IV	--	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	++	+	+	-	+	+	--	+	--	J
071209_1	di	1,8	27	295	V	--	--	--	--	-	-	-	+	++	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	-	J
061107_3	mo	1,5	19	381	unklar	--	--	-	-	-	-	-	-	+	+	+	++	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	--	J
Blau-Grün Gruppe 3: Grüntöne Erregung																													
270907_1	mo	0,9	20	161	IV	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	+	+	++	-	0	0	0	+	+	J
030708_1	di	1,3	78	269	GZ	--	0	--	-	-	--	+	0	0	+	0	0	0	0	+	++	+	-	++		0	++	--	J
Blau-Grün Gruppe 4: Blautöne Erregung																													
060307_1	di	1,3	27	269	IV																		0	0	+	-	0	0	J
170310_2	di	1,4	35	366	VIII/IX	-	-	-	--	-	-	--	+	0	0	++	+	0	0	0	-	0	-	-	+	-	-	-	J
060307_2	di	1,5	30	312	IV/V																		-	-	+	-	0	-	J
Blau-Grün Gruppe 5: Purpur-Blautöne Erregung																													
060110_3	mo	0,9	12	98	GZ	--	-	-	0	-	0	0	++	+	+	-	-	-	0	0	-	-	+	--	--	0	++	-	J
070708_1	di	2,3	36	219	VI	0	0	0	0	0	-	+	++	+	+	++	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	++	0	J
Blau-Grün Gruppe 5 Sonderfälle: Rot-, Purpur- und Blautöne Erregung																													
301007_5	mo	1	17	69	GZ	--	-	0	+	++	+	+	++	+	+	0	+	0	-	0	0	-	+	-	0	-	+	-	J
180608_1	di	1,2	36	298	V/VIII	-	0	0	+	+	+	0	++	0	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	--	-	0	J

Tab. 4.1b: Übersicht aller blau- und grünsensitiven Units. Diese Tabelle ermöglicht einen direkten Vergleich der blau- und grünsensitiven Units. Die Units sind in die sechs ermittelten Gruppen eingeteilt. In der zweiten Spalte sind die Spikeformen (SF) der Units erfasst (mo: monophasisch, di: diphasisch, tri: triphasisch). In der 3. und 4. Spalte sind die Spikedauern (SD) und die Latenzzeiten (LZ) in ms eingetragen und in Spalte fünf ist die Ableittiefe (AT) in µm ablesbar. In der 6. Spalte ist eingetragen, zu welchem Neuronen-Typ (N-Typ) nach Meek (1983) die Units gehören könnten. Die Spalten sieben bis 29 repräsentieren die gezeigen Farbstimuli und die Schwarz-Weiß-Sequenz - wobei die oben eingetragene Farbquadrate nur zu Orientierung dienen und nicht im Farbton den HKS-Papieren entsprechen . Antworten, die größer waren, als die Grundaktivität wurden durch ein "+" beschrieben, Antworten, die geringer als die Grundaktivität ausfielen, wurden mit einem "-" eingetragen und Antworten, die auf dem Niveau der Grundaktivität lagen, wurden mit einer "0" gekennzeichnet. "++" entspricht dem Stimulus, der am stärksten beantwortet wurde und "--" entspricht dem Stimulus, der am wenigsten beantwortet wurde bzw. durch den die Unita m meisten gehemmt wurde. In der letzten Spalte ist abzulesen, ob eine Grundaktivität (G) vorlag (J: Ja) oder nicht (N:Nein). Mit einem Rahmen versehen sind die Bereiche, in denen sich die Unit besonders sensitiv zeigten.

Unit	SF	SD	LZ	AT	N-Typ																								G
Alle Farben (außer Gelbtöne) Erregung																														
110210_1	di	1,8	72	999	IVX	0	0	+	+	+	+	+	++	+	+	+	++	+	+	+	+	+	+	+	+	0	++	0	N
021107_2	di	1,3	24	48	unklar	-	0	+	+	+	+	+	+	+	++	+	++	+	+	+	+	+	+	++	+	+	++	-	J
140909_1	di	1,5	26	291	VIII	0	0	0	+	++	++	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	+	0	
170608_1	di	1,2	60	128	III	0	0	0	+	+	+	+	+	+	++	++	++	+	+	+	+	+	+	++	+	0	+	0	J
110310_1	di	1,6	48	180	VI	-	+	+	+	0	++	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	+	0	0	-	+	-	J
100210_2	di	1,7	27	273	V/VIII	0	+	+	+	+	++	+	+	+	+	+	+	+	+	++	+	+	+	+	+	+	+	-	J
Alle Farben Hemmung																													
220408_2	mo	0,9	30	107	GZ	-	-	-	-	-	-	--	-	-	-	-	--	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	J
Gelbtöne Erregung																													
030608_1	di	1,3	53	121	III	0	+	0	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	+	0	0	J
220709_2	mo	2	208	773	X/XIII	-	+	-	-	0	-	-	-	-	-	0	0	-	-	0	0	-	0	0	0	+	0	-	J
Helligkeitswechsel																													
130508_1	tri	2	181	109	III	++	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	(+)	0	++	N
040707_1	di	2,2	86	329	IV/V	+	++	+	+	0	-	+	+	-	+	0	-	0	-	-	--	+	0	0	0	0	0	++	J

Tab. 4.1c: Übersicht der für alle Farben sensitiven Units, der gelbsensitiven Units und der helligkeitssensitiven Units. Diese Tabelle ermöglicht einen direkten Vergleich der Units, die sich sensitiv für alle Farben, für Gelbtöne und für Helligkeitswechsel zeigten. In der zweiten Spalte sind die Spikeformen (SF) der Units erfasst (mo: monophasisch, di: diphasisch, tri: triphasisch). In der 3. und 4. Spalte sind die Spikedauern (SD) und die Latenzzeiten (LZ) in ms eingetragen und in Spalte fünf ist die Ableittiefe (AT) in µm ablesbar. In der 6. Spalte ist eingetragen, zu welchem Neuronen-Typ (N-Typ) nach Meek (1983) die Units gehören könnten. Die Spalten sieben bis 29 repräsentieren die gezeigen Farbstimuli und die Schwarz-Weiß-Sequenz - wobei die oben eingetragene Farbquadrate nur zu Orientierung dienen und nicht im Farbton den HKS-Papieren entsprechen . Antworten, die größer waren, als die Grundaktivität wurden durch ein "+" beschrieben, Antworten, die geringer als die Grundaktivität ausfielen, wurden mit einem "-" eingetragen und Antworten, die auf dem Niveau der Grundaktivität lagen, wurden mit einer "0" gekennzeichnet. "++" entspricht dem Stimulus, der am stärksten beantwortet wurde und "--" entspricht dem Stimulus, der am wenigsten beantwortet wurde bzw. durch den die Unita m meisten gehemmt wurde. In der letzten Spalte ist abzulesen, ob eine Grundaktivität (G) vorlag (J: Ja) oder nicht (N:Nein). Mit einem Rahmen versehen sind die Bereiche, in denen sich die Unit besonders sensitiv zeigten.

4.2 Bewegungsspezifische Units

15 der 69 stimulussensitiven Units wurden als bewegungsempfindlich identifiziert. Wie in Material und Methode beschrieben, handelte es sich beim Bewegungsstimulus um ein schwarz-weißes Zufallspunktmuster, dass exzentrisch bewegt wurde. Dies bedeutet, dass jeder Punkt auf der Scheibe einen Kreis beschreibt, und dass alle Bewegungsrichtungen präsentiert werden. Die exzentrische Bewegung hat den Vorteil, dass jeder dieser durch die Punkte beschriebenen Kreise denselben Durchmesser von 5 cm haben und somit jeder Punkt bei einer Umdrehung eine Strecke von 15,7 cm zurücklegt, und zwar zeitgleich. Da die Scheibe für eine Umdrehung 2,6 sec benötigt, bewegt sich jeder Punkt mit einer Geschwindigkeit von rund 6 cm pro sec oder einer Winkelgeschwindigkeit von 138°/sec.

In den ersten Experimenten dieser Arbeit war der Bewegungsstimulus mit einer langsameren Geschwindigkeit von 12 Sekunden pro Umdrehung (1,3 cm pro sec) präsentiert worden. In dieser Zeit wurden keine Bewegungszellen gefunden. Erst als in einem nächsten Schritt die Geschwindigkeit des Bewegungsstimulus auf 2,6 Sekunden pro Umdrehung erhöht wurde, konnten Bewegungszellen gefunden werden. Bei zwei Zellen wurde beobachtet, dass bei stetiger Verlangsamung des Stimulus die Antwort der Zelle zurückgeht und schließlich ganz ausbleibt.

Es lag kein besonderer Fokus auf der Untersuchung der Richtungsselektivität der bewegungssensitiven Neurone. Es ging viel stärker darum, bewegungssensitive und farbsensitive Neurone voneinander zu unterscheiden und zu untersuchen, ob ein exklusives Antwortverhalten bezogen auf Bewegung auf der einen Seite und Farbe auf der andere Seite vorliegt. Wenn man sich die PSTH in Abb. 3.2.3 auf Seite 43 anschaut, kann man jedoch erkennen, dass die Units durchaus eine gewisse Richtungsselektivität zeigen. Bei einigen Units tritt dies deutlicher zu Tage, d.h. sie antworten eng umgrenzt und wiederholt auf denselben Winkelbereich des Stimulus'. Bei anderen Units ist die Antwort etwas breiter und es kann auch vorkommen, dass die zeitliche Verteilung nicht bei allen Wiederholungen identisch ist. Dies könnte eine Eigenschaft der Units sein, aber es könnte auch aufgrund der Art des Stimulus zu dieser Verbreiterung bzw. Uneinheitlichkeit der Antwort kommen. Der Stimulus bietet zwar alle Bewegungsrichtungen an, da diese aber einem Kreisbogen entsprechen, könnte der Stimulus jedoch für manche dieser Zellen nur für die Detektion von Bewegung treibend genug sein, nicht aber für die Feststellung einer Richtung.

Es stellt sich also die Frage, ob Bewegungssehen und Farbensehen auch auf der Ebene des Tectum optcum über verschiedene Pathways verarbeitet werden.,

Wie in der Einleitung beschrieben (S. 8f.) stellten Schaerer und Neumeyer (1996) bei der Untersuchung der optomotorischen Folgereaktion fest, dass nur der L-Zapfen zum Ganzfeldbewegungssehen beiträgt und dieses „farbenblind“ ist. Des Weiteren fanden Gehres und Neumeyer (2007) heraus, dass das Objektbewegungssehen vom M-Zapfen vermittelt wird und ebenfalls „farbenblind“ ist. Die Hypothese war also, dass auch bewegungssensitive Neurone im Tectum opticum auf den Eingang des L-Zapfens bei Großfeldreizen und auf den Eingang des M-Zapfens bei Objektbewegungen angewiesen sind, somit sollten auch diese Neurone sich „farbenblind“ verhalten.

Um dies zu untersuchen, wurden, nachdem eine Bewegungszelle mithilfe des schwarz-weiß-Musters identifiziert wurde, zwei weitere Zufallspunktmuster präsentiert. Da zu Beginn der Experimente der Befund von Gehres noch nicht vorlag, wurden die rot-grünen Zufallspunktmuster so gewählt, dass sie den L-Zapfen entweder stark oder so gut wie gar nicht modulierten. Beim ersten Muster ergab sich berechnet für den L-Zapfen ein Erregungsverhältnis von 0,36 zu 1 hervorgerufen durch die roten und grünen Pixel. Da ein Erregungsverhältnis von 1 zu 1 keiner Modulation des Zapfentypes entspricht, bedeutet dieser Wert eine starke Modulation des L-Zapfens. Beim zweiten rot-grün-Muster waren die Pixel so gewählt, dass die Farben den L-Zapfen im Verhältnis grün zu rot 0,8 zu 1 erregten. Da die Farben unter diesen Erregungsbedingungen den L-Zapfen wenig modulieren, dürfte die Bewegungszelle nur dann in der Lage sein, den Bewegungsstimulus weiterhin zu detektieren, wenn sie „Farbe“ als Informationsträger für die Bewegungsverarbeitung nutzen kann. Dies bedeutet: Zellen, die auf das sich bewegende schwarz-weiße Zufallspunktmuster antworten, sollten weiterhin eine Antwort zeigen, wenn ihnen das rot-grüne Zufallspunktmuster, das zu stark unterschiedlich Erregungsverhältnissen der M- und L-Zapfen führt, präsentiert werden. Wenn die Zellen Farbinformationen auch für die Verarbeitung von Bewegung nutzen können, dann würde die Antwort bei der Präsentation des rot-grün Musters, das die beiden Zapfentypen gleich stark erregt, erhalten bleiben, wenn das Verarbeitungssystem für Bewegung jedoch „farbenblind“ ist, dann müsste die Antwort der Zelle wegfallen.

Bei allen 15 gefundenen Bewegungszellen blieb die Antwort während der Präsentation des unterschiedlich hellen rot-grünen Zufallspunktmuster erhalten. Dagegen fiel bei allen Units die Antwort weg, wenn das als „isoluminant“ berechnete rot-grüne Zufallspunktmuster präsentiert wurde. Dieses Ergebnis bedeutet also, dass diese Zellen keine Farbinformationen für die Verarbeitung von Bewegung nutzen konnten.

Leider kann mit diesem Stimulus nicht eindeutig geklärt werden, welcher Zapfentyp für die Verarbeitung dieses Stimulus verantwortlich ist, denn auch für den M-Zapfen ergibt sich bei diesem isoluminanten Stimulus ein Erregungsverhältnis von 0,81 zu 1. Der Goldfisch hat für jedes Auge ein Sehfeld von 190º. Der Stimulus überstreicht 86º. Da nicht ganz die Hälfte des Sehfeldes gereizt wird, könnte es sich auch um einen Kleinfeldreiz handeln, aber sicher kann man das nicht behaupten. Man kann aber die Erregung der Zapfentypen durch das rot-grüne Zufallspunktmuster auch noch auf eine andere Weise berechnen. Da der Goldfisch über die visuelle Leistung der Farbkonstanz verfügt (Dörr & Neumeyer, 2000; Neumeyer et al., 2002), könnten sich die Zapfen auch an das etwas gelbliche Licht der Ringleuchte (S. 34) adaptiert haben. Wenn man davon ausgeht, dass die spektrale Verteilung der Beleuchtung keine Rolle spielt, sondern im ganzen Spektralbereich gleich war, dann erhält man für das zweite rot-grüne Zufallspunktmuster für den M-Zapfen ein Erregungsverhätnis von 1,07 zu 1 und für den L-Zapfen ein Erregungsverhältnis von 0,75 zu 1. Diese Werte würden bedeuten, dass der M-Zapfen von diesem Muster nicht moduliert wird, und dass es sich eher um einen Detektor für Objektbewegung handelt.

Was man auf jeden Fall aus diesem Ergebnis ableiten kann, ist, dass auch die Bewegungszellen des Tectum opticum „farbenblind“ sind, d.h. dass sie nur Eingang von einem Zapfentyp erhalten.

Um darüber hinaus zu untersuchen, ob im Tectum opticum nicht doch irgendeine Art von Konvergenz von Farbinformation und Bewegungsinformation auf tectale Units vorliegt, war ursprünglich intendiert, allen Units sowohl die Farbstimuli als auch die Bewegungsstimuli zu präsentieren. In der Praxis stellte sich aber heraus, dass nicht alle Units lange genug ableitbar waren, um immer beide Stimulusarten präsentieren zu können. Dennoch ist die Anzahl der Units, denen beide Stimulusmodalitäten präsentiert werden konnten, groß genug, um eine Aussage treffen zu können, zumal keine Ausnahmen vorgekommen sind. Es war möglich 12 der 15 registrierten Units, die sich für Bewegung sensitiv zeigten, die Farbstimuli zu präsentieren. Keine der Units reagierten auf die Präsentation der Farben. Weiterhin war es möglich 34 der 52 farbsensitiven Units auch den Bewegungsstimulus zu präsentieren und keine dieser Units zeigten eine bewegungsstimulusspezifische Änderung ihres Antwortverhaltens. Die Ergebnisse dieser Arbeit legen nahe, für die Ebene des Tectum opticums getrennte Verarbeitungswege der Modalitäten Farbe und Bewegung zu postulieren.

Sowohl die Verhaltensexperimente als auch die hier präsentierten Ableitungen vom Tectum opticum des Goldfisches zeigen, dass es eine parallele Verarbeitung des Beitrages des L- oder M-Zapfens zum Farbensehen einerseits und zum Bewegungssehen andererseits gibt. Das Konzept der getrennten Verarbeitung geht auf Zeki (1978) zurück, der bei Primaten die neuronantomischen Grundlagen hierfür entdeckte und auf Livingstone & Hubel (1988), die mithilfe elektrophysiologischer Untersuchungen verschiedene parallele Verarbeitungs-formen für Form, Farbe, Bewegung und Tiefe beim Menschen aufdeckten.

1985 veröffentliche Srinivasan einen theoretischen Aufsatz, in dem er der Frage nachgeht, ob Bewegungsdetektion nicht sogar notwendigerweise „farbenblind“ sein müsse. Er kommt zu dem Schluss, dass ein effektives Bewegungssehen nur möglich sei, wenn es über nur einen Rezeptortyp vermittelt wird und somit also „farbenblind“ sein müsse. Srinivasan erläutert auch, warum das Bewegungssehen nur von einem Rezeptortyp, also von Rezeptoren, die dasselbe Absorptionsspektrum haben, vermittelt sein kann. Um die Beschreibung nachzuvollziehen, ist es sinnvoll sich noch einmal das Schema des Bewegungsdetektors nach Reichardt und Hassenstein auf Seite 6 dieser Arbeit anzuschauen. Zunächst wird angenommen, dass R1 und R2 vom selben Rezeptortyp sind und somit dasselbe Absorptionsspektrum besitzen: Wenn ein visuelles Muster sich in der bevorzugten Richtung bewegt, würde die Antwort R des Netzwerkes proportional sein zur statistischen Kreuzkorrelation zwischen den Signalen $x_1(t-\Delta t)$ und $x_2(t)$. Da R1 und R2 dieselbe spektrale Empfindlichkeit besitzen, werden die Signale x_1 und x_2 identisch sein, nur dass x_1 zeitlich schneller verarbeitet wird, und zwar abhängig von der Geschwindigkeit $\Delta\Phi$ des Musters und dem Winkel zwischen den visuellen Achsen von R1 und R2. Wenn sich das Muster mit einer Geschwindigkeit von $(\Delta\Phi)/(\Delta t)$ bewegt, dann überlagern sich die Signale $x_1(t-\Delta t)$ und $x_2(t)$, weil die Latenz zwischen den beiden Signalen durch das Verzögerungsglied kompensiert wird und die Antwort ihren maximalen Wert erreicht. Wenn man aber nun annimmt, dass die beiden Rezeptoren unterschiedliche Absorptionsspektren aufweisen, dann werden sich die Signale $x_1(t-\Delta t)$ und $x_2(t)$ niemals zeitlich exakt überlagern, da die Kanäle die an Farbkontrasten reiche visuelle Szene durch verschiedene spektrale Fenster betrachten. Die Korrelation wird demnach schwächer ausfallen. Srinivasan schließt daraus, dass „Farbenblindheit“ die Empfindlichkeit des bewegungsdetektierenden Verarbeitungssystems erhöht. Er stellt darüber hinaus fest, dass „farbenblind“ nicht zwangsläufig bedeutet, dass die Eingangskanäle ausschließlich von einem Rezeptortyp gebildet werden müssen, sondern der relevante Punkt ist, dass die Kanäle dieselbe spektrale Empfindlichkeitsfunktion haben müssen, was auch über die

antagonistische oder additive Kombination von Signalen verschiedener Rezeptortypen sicher gestellt werden kann. Bei Primaten und Menschen scheint es so zu sein, dass die Signale von M- und L-Zapfen zusammengefasst und gewichtet werden, dadurch ein Helligkeitssignal bilden, das anschließend zur Bewegungsdetektion genutzt wird (z.B. Albright, 1991).

Ein Nachteil eines „farbenblinden“ Bewegungsdetektors ist allerdings, dass er Bewegung nicht mehr detektieren kann, wenn es sich um Muster aus zwei für das Bewegungssystem isoluminanten Farben handelt. Dies haben sich die meisten Arbeiten, die die Farbenblindheit des Bewegungssehen nachgewiesen haben, zu Nutze gemacht (z.B: bei der Biene: Kaiser und Liske, 1974; bei Drosophila: Yamaguchi, Desplan, Wolf & Heisenberg 2008; bei dem Goldfisch: Schaerer & Neumeyer, 1996; Gehres & Neumeyer, 2007).

Man sollte darüber aber nicht vergessen, dass in den letzten 15 Jahren verstärkt Arbeiten veröffentlicht wurden, die darauf schließen lassen, dass die Frage, ob Bewegungsdetektion „farbenblind“ ist, komplexer ist als vielleicht zunächst angenommen. (z.B. Gegenfurtner & Hawken; 1994, 1996; Cropper & Derrington, 1996)

So werden von Gegenfurtner & Hawken (1994) zwei unterschiedliche Mechanismen für die Verarbeitung von Bewegung in Primaten postuliert: (1) Ein schneller Verarbeitungsweg für Bewegung, der sehr gut die Geschwindigkeit eines sich bewegenden Musters codiert und der eine hohe Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede hat. Farbunterschiede werden von diesem vermutlich als Variationen in der Helligkeit codiert und nicht als eigentliche Farbinformation. (2) Ein langsamer Verarbeitungsweg für Bewegung, der eine hohe Empfindlichkeit für Farbkontraste aufweist und für die Richtung von sich langsam bewegenden Mustern codiert, der aber keine gute Verarbeitung für die Geschwindigkeit des Stimulus liefert.

Nun muss man bedenken, dass es sich bei den Untersuchungen von Gegnerfurtner & Hawken und Cropper & Derrington um Forschung an Primaten handelt, und sich diese Unterschiede aufgrund der größeren Komplexität des Gehirns bei Primaten ergeben können. Es könnte sich aber dennoch auch um ein Prinzip handeln, dass sich in unterschiedlichen Gehirntypen unterschiedlich realisiert hat. Eine Antwort hierauf liefert Stojcev et al. (submitted). Die Autoren fanden heraus, dass sowohl in der Biene als auch im Goldfisch zwei Subsysteme für Bewegungssehen vorliegen, eines für hohe Bewegungsgeschwindigkeiten, das nur von einem Zapfentyp Eingang erhält und

„farbenblind“ ist und eines für langsame Bewegungen, das Farbinformationen verwendet und somit Eingang von mehreren Zapfentypen erhalten muss.

4.3 Gibt es spezifische Areale im Tectum opticum für „Farbe“ und „Bewegung“?

Die Annahme von verschiedenen parallelen Pathways zur Verarbeitung von Farbe und Bewegung führt zur Frage, ob die Informationen in voneinander distinkten Arealen verarbeitet oder abgelegt werden. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit legen nahe, dass es spezifische Areale im Tectum opticum für Farbverarbeitung auf der einen Seite und Bewegungsverarbeitung auf der anderen Seite gibt.

13 der 15 Bewegungszellen wurden in einem recht abgegrenzten Bereich im medio-caudalen Quadranten des Tectum opticum in einer Tiefe von 200-400 µm abgeleitet. Die beiden Units, die im medio-rostralen Bereich gefunden wurde, wurden in Tiefen von 89 und 90 µm abgeleitet (vgl. Abb. 3.3.5, S. 116). Dabei handelt es sich vermutlich um Ableitungen von retinalen Ganglienzellaxonen. 48 der 52 farbsensitiven Units wurden im rostro-medialen Viertel des Tectum opticum abgeleitet. Zwei Units wurden mittig im caudo-medialen Viertel und zwei Units im hinteren Randbereich des caudo-lateralen Viertels gefunden. Bei den vier farbsensitiven Units, die außerhalb des rostro-medialen Viertels abgeleitet wurden, handelt es sich um drei Antworten von Axonen retinaler Ganglienzellen aus dem Stratum opticum und vermutlich um eine tectale Efferenz abgeleitet in einer Tiefe von 773µm. Das bedeutet, dass deren Auffindung außerhalb des rostro-medialen Viertels nicht gegen die Hypothese spricht, dass es sich beim rostro-medialen Quadranten um ein Farbareal handeln könnte, da Antworten von farbsensitiven Units in der Eingangsschicht (Axone von retinalen Ganglienzellen) über das ganze Tectum verteilt zu erwarten sind, da wie in der Einleitung auf Seite 24f. dargestellt Attardi und Sperry (1963) die Retinotopie im Tectum opticum für die eingehenden Fasern des Sehnervs nachgewiesen haben. Die präsentierten Reize entsprachen einem Sehwinkel von 86º. Jaobson und Gaze (1963) stellten fest, dass 1 Grad Sehwinkel 8 – 20µm Repräsentationstrecke auf der Tectumoberfläche entspricht. Nimmt man als mittlere Repräsentationstrecke 14 µm an, werden von den in dieser Arbeit dargebotenen gebotenen Reizen rund 1200 µm Repräsentationstrecke auf dem Tectum abgedeckt. Die hier untersuchten Gehirne hatten eine Länge (rostro-caudal) von 1800 - 2000 µm. Die präsentierten Reize überstrichen also rund 60-70 % des Tectum opticum. Die Stimuli in der vorliegenden Arbeit wurden zentral vor dem Auge platziert. Wie in der Einleitung (S. 24f)

dargestellt, fanden Attardi und Sperry (1963) heraus, dass die Ganglienzellen der zentralen Retina den zentralen Bereich des Tectum opticum innervieren und dass Ganglienzellen aus dem periphären Bereich der Retina die marginalen Bereiche des Tectum opticum innervieren. Man kann also annehmen, dass in der vorliegenden Arbeit - ausgehend vom Zentrum des Tectum opticum – 60-70% des Tectum opticum von den Stimuli erreicht wurden. Da auch im äußeren lateralen Randbereich des latero-caudalen Quadranten farbsensitive Antworten gefunden wurden (Abb. 3.3.2), bedeutet dies, dass der Stimulus auch von diesem Bereich des Tectum „gesehen“ wurde.

Die beiden Units, die rein auf Helligkeit antworteten, wurden beide in der Nähe der (gedachten) Mittellinie zwischen den beiden rostralen Quadranten – gefunden. Es lässt sich aber bei einer Anzahl von nur zwei Units keine Aussage darüber treffen, ob im Tectum opticum ein helligkeitsverarbeitendes Areal vorliegt.

Um nicht in Gefahr zu laufen, dass eine Häufung von gefundenen Units in einem Areal nur wegen dort häufiger getätigter Einstiche auftrat, muss man die Anzahl der Penetrationen in einem bestimmten Gebiet mit der Anzahl der gefundenen Units in Korrelation setzen. Dies ist in Abbildung 4.3 geschehen: Die erste Gruppe zeigt, dass in den Quadranten II, III und IV mit jeweils etwa 20 % der Einstiche etwa gleich viele erfolgt waren. In Quadrant I wurde mit etwa 40 % der Penetrationen doppelt so oft wie in jedem anderen Quadranten eingestochen. Wenn man diese Daten nun mit der zweiten und dritten Gruppe in Bezug setzt, kann man erkennen, dass die relative Anzahl der stimulusinsensitiven Units in etwa der Verteilung der Häufigkeit der Einstiche entspricht. Quadrant II fällt vielleicht etwas heraus, denn in diesem wurden 20 % der Einstiche durchgeführt aber nur 10% der stimulusinsensitiven Antworten gefunden, aber für die anderen drei Quadranten entspricht die relative Anzahl der Einstiche sehr gut der relativen Anzahl der gefundenen stimulusinsensitiven Units. Für die farb- und bewegungsempfindlichen Units sieht das aber ganz anders aus: Obwohl in Quadrant I nur 40 % der Einstiche durchgeführt wurden, wurden dort über 92,45 % der farbempfindlichen Units gefunden wurden. Und Obwohl in Quadrant II nur 20 % der Einstiche getätigt wurden, fanden sich hier 86,66 % der bewegungsempfindlichen Units. Diese Ergebnisse stützen die hier postulierte Arealhypothese.

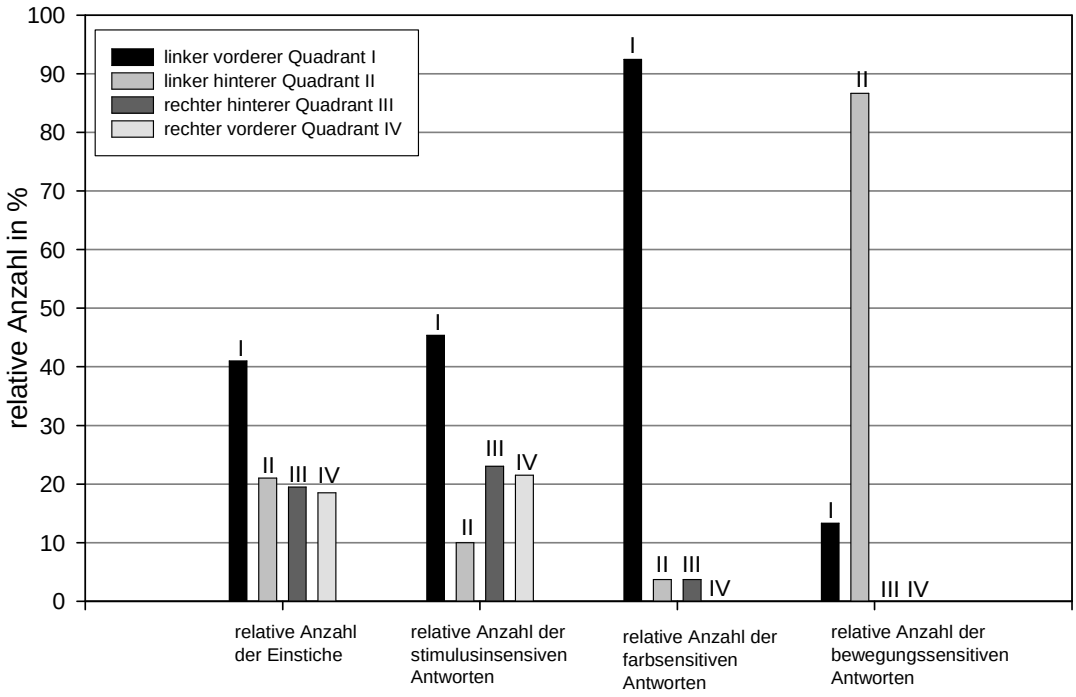


Abb. 4.3: Verteilung der Anzahl der Einstiche in Korrelation zur Anzahl der gefundenen Units. Die ersten vier Balken stellen die relative Anzahl der Einstiche in den vier definierten Quadranten des Tectum dar. Die nächsten vier Balken bilden die relative Anzahl der stimulusinsensitiven Units in den vier definierten Tectumbereichen ab. Die dritte Balkengruppe repräsentiert die relative Anzahl der farbsensitiven Units in den vier Tectumvierteln. Die letzte Balkengruppe zeigt die relative Anzahl der bewegungssensitiven Units in den vier definierten Bereichen des Tectum. Es wird deutlich, dass farbsensitive Units überproportional häufig in Quadrant I und bewegungssensitive Units überproportional oft in Quadrant II vorkommen.

Spezifische Areale für Farbverarbeitung auf der einen und Bewegungsverarbeitung auf der anderen Seite sind auch bei Primaten bekannt. Bei diesen ist das Areal V4 für Farbverarbeitung und das Areal V5 für Bewegungsverarbeitung identifiziert worden. Es ist also möglich, dass auch beim Goldfisch solche Areale vorliegen. Die Ergebnisse dieser Arbeit deuten darauf hin, dass der Goldfisch im medio-caudalen Bereich in einer Tiefe von 200-400 µm ein Areal, das für Bewegungsverarbeitung zuständig ist, besitzen könnte. Was die Frage nach einem Areal für Farbverarbeitung betrifft, deuten die Ergebnisse dieser Arbeit darauf hin, dass eine bevorzugte Verarbeitung von Farbe im medio-rostralen Bereich des Tectum opticum des Goldfisches stattfinden könnte. Da leider nicht letzte Sicherheit darüber besteht, wie groß die Randbereiche des Tectum sind, die nicht von den Stimuli erreicht wurden, müssten die Stimuli noch einmal so platziert angeboten werden, dass sie einen größeren Sehwinkel überstreichen und die Randbereiche der beiden lateralen Quadranten des Tectum müssten zur Sicherheit noch einmal gescreent werden. Dennoch soll noch einmal darauf hingewiesen werden, dass im Randbereich des latero-caudalen Viertels zwei farbsensitive Faserantworten abgeleitet werden konnten, was bedeutet, dass

zumindest das Sehfeld des latero-caudalen Viertels vom Stimulus überstrichen wurde. Zu bedenken ist auch, dass der Bereich des Tectum, der nach ventral zieht, überhaupt nicht untersucht wurde. Wenn man aber bedenkt, dass dorthin die untere Hälfte des (rechten) visuellen Feldes zieht (Attardi und Sperry, 1963), dann könnte man vermuten, dass in diesem Bereich des Tectum opticum wiederum ein Farb- und ein Bewegungsareal in ähnlicher Anordnung vorliegen müsste. Dieser laterale Teil, der nach ventral zieht, ist ja noch einmal genauso groß, wie der dorsal aufliegende. Von diesem Bereich ist aufgrund seiner Lage leider nicht so leicht ableitbar.

Bei der Untersuchung des visuellen Systems des Goldfisches und der Suche nach spezifischen Arealen für die Verarbeitung bestimmter Modalitäten oder bei der Suche nach Zellen oder Zellverbänden, deren Aktivität hinreichend für eine „Wahrnehmung- bzw. visuelle Verhaltensleistung“ sind (neuronale Korrelate), darf man nicht vergessen, dass es auch visuelle Informationsverarbeitung außerhalb des Tectum gibt. Hier können zwei Arten von visuellen Nuclei unterschieden werden.

1. Nuclei, die direkt vom optischen Trakt innerviert werden. Zu diesen gehören vor allem diencephalische Nuclei.
2. Nuclei, die durch andere visuelle Strukturen – vor allem das Tectum opticum – Eingang erhalten. Diese Nuclei befinden sich im Telencephalon, im Diencephalon und im Tegmentum. Die visuellen tegmentalen Nuclei werden alle durch das Tectum opticum innerviert.

So gibt es z.B. einige neuere Arbeiten, die solche visuellen Nuclei untersuchen. Klar & Hoffman (2002) fanden bei ihrer Suche nach Neuronen, die für die kompensatorische Blickstabilisierung notwendig sind im Prätectum von Forelle und Hecht Nuclei mit richtungsselektiven Neuronen und Masseck, Förster & Hoffmann (2008) entdeckten richtungsselektive Neurone im Prätectum des Goldfisches. Darüber hinaus fanden Kirsch et al. (2002) in diencephalischen Nuclei des Goldfisches verschiedene Zelltypen: unimodale, die rein auf visuelle Stimuli antworteten; bimodale, die sowohl auf visuelle als auch auf akustische Stimuli antworteten als auch trimodale Stimuli, die darüber hinaus noch auf hydrodynamische Stimuli reagierten.

5. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit verfolgte mehrere Ziele. Die Hauptaufgabe war es, farbsensitive und bewegungssensitive Neurone im Tectum opticum des Goldfisches zu finden und diese hinsichtlich ihres Antwortverhaltens zu charakterisieren. Aus Verhaltensversuchen ist bekannt, dass sowohl das Ganzfeldbewegungssehen als auch das Objektbewegungssehen „farbenblind“ ist, da die Verarbeitung dieser Sehleistungen jeweils nur von einem Zapfentyp getrieben wird. Es sollte untersucht werden, ob sich diese Farbenblindheit auch auf Ebene der tectalen bewegungsempfindlichen Neurone finden lässt. Schließlich sollten die Ableitorte im Tectum opticum kartiert werden, um festzustellen, ob es jeweils bestimmte örtlich abgegrenzte Areale für Farbe einerseits und für Bewegung andererseits gibt.
Die Aktivität von tectalen Units wurde durch extrazelluläre Ableitungen registriert. Um farbspezifische Neurone zu identifizieren und zu charakterisieren, wurden 21 verschiedene Farbpapiere (HKS-Standard) aus dem gesamten Farbenkreis (ausgenommen UV) präsentiert. Auf jedes Farbpapier folgte ein neutrales Graupapier. Des Weiteren wurde eine Schwarz-Weiß-Grau-Sequenz gezeigt, um das Antwortverhalten der Units auf Helligkeitswechsel zu prüfen. Jeder Stimulus wurde für fünf Sekunden präsentiert und die gesamte Stimulussequenz wurde mindestens dreimal wiederholt. Zur Identifizierung bewegungssensitiver Neurone wurde ein sich exzentrisch bewegendes schwarz-weißes Zufallspunktmuster präsentiert. Um die „Farbenblindheit“ des Bewegungssehens zu testen, wurden zwei rot-grüne Zufallspunktmuster präsentiert, die den L-Zapfen des Goldfisches unterschiedlich stark modulierten. Den meisten Units wurden sowohl die Farb- als auch die Bewegungsstimuli gezeigt.
Es konnten 69 Units abgeleitet werden. Von diesen antworteten 34 sowohl auf Farbstimuli als auch auf Helligkeitsreize, 19 Units reagierten ausschließlich auf Farbstimuli, 15 Units zeigten sich nur für den Bewegungsstimulus sensitiv und zwei Units beantworteten ausschließlich Helligkeitswechsel. Die farbempfindlichen Units konnten in 14 Gruppen eingeteilt werden: sechs Gruppen im Rotbereich (22 Units), fünf Gruppen im Blau-Grünbereich (21 Units), eine Gruppe im Gelbbereich (zwei Units), eine Gruppe, die alle Farbstimuli mit Erhöhung der Aktivität (sechs Units) und eine Gruppe, die alle Farbstimuli mit Erniedrigung der Aktivität (eine Unit) beantwortete. Es wurden zwei Arten von Gegenfarbzellen gefunden: Rot-ON/Blau-und-Grün-OFF (12 Units) und Rot-OFF/Blau-und-Grün-ON (sieben Units). Es wurden verschiedene zeitliche Antwortmuster gefunden. Während einige Units nur Reizwechsel beantworteten, zeigten die meisten Units ein tonisches Antwortverhalten. Manche Units beantworteten jeden Stimuluswechsel phasisch und darüber hinaus bestimmte Stimuli tonisch. Die meisten tectalen Neurone zeigten eine Grundaktivität. Alle Units, denen sowohl der Farb- als auch der Bewegungsstimulus gezeigt wurden, antworteten nur auf eine Stimulusart.
Diese Ergebnisse lassen folgende Schlüsse zu: Die Verarbeitung von Farbe und Bewegung im Tectum opticum des Goldfischs wird über zwei unterschiedlichen Verarbeitungswegen geleistet, da alle Units entweder auf Farb- oder auf Bewegungsstimuli antworten. Das Bewegungssehen wird im Goldfisch durch nur einen Zapfentyp (M- oder L-Zapfen) vermittelt und ist somit “farbenblind”, da alle bewegungssensitiven Units die Aktivität einstellten, wenn der Stimulus nur noch einen Zapfentyp modulierte. Es scheint spezifische Areale für „Farbe“ und „Bewegung“ im Tectum opticum des Goldfisches zu geben, da bewegungssensitive Units bevorzugt im posterio-medialen Bereich in einer Tiefe zwischen 200-400 µm gefunden und farbspezifische Units vor allem im anterio-medialen Bereich entdeckt wurden.

6. Abstract

The main goal of this thesis was to identify color-sensitive and motion-senstive units in the tectum opticum of goldfish and to characterize their response patterns. In order to evaluate whether a unit was involved in “color” or in “motion”, color stimuli as well as motion stimuli were presented to each unit. As it is known from behavioral experiments that full field motion as well as motion vision are color blind, it was investigated, whether this color blindness is found also on the level of Tectum opticum. The recording sites were mapped to elucidate, whether there are specific areas for the processing of color and motion.

The activity of individual cells was recorded extracellularly with conventional methods. To identify color specific neurons 21 different HKS color sheets from the entire color circle (excluding UV) were presented for five seconds each. Each color stimulus was followed by a neutral grey paper sheet. Furthermore, a sequence of black, white and grey was presented to examine the response pattern of the cell due to brightness. This sequence was repeated at least three times. The position of the color in the color triangle as well as the fish-subjective brightness of the paper sheets were determined. In order to identify motion sensitive neurons black and white random dot motion stimuli were used. Moreover two different red-green random dot patterns were presented.

70 units were recorded. 34 units responded to color as well as to changes in brightness, 19 units responded exclusively to color, 15 units responded exclusively to motion stimuli and two units responded exclusively to changes in brightness. Different types of color-specific neurons were found, which can be subsumed in 14 groups: Six groups with units, that are specific for reddish colors (22 units), five groups, that units responded to bluish and/or greenish colors (21 units), one group, which was sensitive to yellow (2 units) and two groups, which were sensitive to all colors, either with increasing (six units) or decreasing (one unit) to all colored paper sheets. Among these units were two types of color-opponent cells: One type was inhibited by red and activated by blue and green and a second type responded with activation to red and inhibition to blue and green stimuli. In addition, different temporal response patterns were found. While some units responded only to stimulus onset, most showed a tonic response pattern. Some units responded to every stimulus change phasically but to some specific stimuli in a tonic way. Most tectal neurons had a relatively high basic activity that increased or decreased upon different stimuli.

The results suggest: Color and motion in goldfish is processed in two different pathways, since all cells responded either to color or to motion stimuli. Motion vision in goldfish is determined by one cone type only (M- or L-cone) and is color blind. Because the motion-sensitive units became silent whenever the L-cone type was not modulated by the stimulus. There are probably specific areas for the processing of color an motion, because nearly all motion-coding cells were located in the posterio-medial area of the tectum opticum within a depth of 200-400 µm, and most of color specific neurons were found in the anterio-medial area.

7. Literaturverzeichnis

Adams, A.J. und Afanador, A.J. (1971) Ganglion cell receptive field organization at different levels of light adaptation. Amer. J. Opt. Arch. Am. A. 48 (11*)*: 889–896.

Airhart, M.J.und Kriebel, R.M. (1984) Retinal terminals in the goldfish optic tectum: Identification and characterization. J. Comp. Neurol. 226: 377-390.

Ariëns Kappers, C.U. et al. (1936) The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. Reprinted 1960. Hafner, New York.

Attardi, D. G. und Sperry, R. W. (1962) Preferential selection of central pathways by regeneration optic fibers. Exp. Neurol. 7: 46-64.

Beauchamp, R.D. und Daw, N.W. (1972) Rod and cone input to single goldfish optic nerve fibers. Vis. Res. 12: 1201-12.

Bowmaker, J.K., Thorpe, A. und Douglas, R.H. (1990) Ultraviolet-sensitive cones in the goldfish**.** Vis. Res. 31 (3): 349-352.

Cronly-Dillon, J.R. (1964) Units sensitive to direction of motion in goldfish optic tectum. Nature 203: 214–215.

Daw, N.W. (1968) Colour-coded ganglion cells in the goldfish retina: extension of their fields by means of new stimuli. J. Physiol. 197: 567-592.

Dörr, S. und Neumeyer, C. (1997) Simultaneous color contrast in goldfish - a quantitative study. Vis. Res. 37: 1581-1593.

Dörr, S. und Neumeyer, C. (2000) Color constancy in goldfish: the limits. J. Comp. Physiol. A 186: 885-896.

Dowling, J.E. (1979) Information processing by local circuits: the vertebrate retina as a model system, in The Neurosciences. Fourth Study Program eds F.O. Schmitt and F.G. Warden. MIT Press: 163-81.

Easter, S. S., Rusoff, A.C. und Kish, P.E. (1980) The growth and organization of the optic nerve and tract in juvenile and adult goldfish. J. Neurosci. 1: 793-811.

Famigletti, E.V., Kaneko, A. und Tachibana, M. (1977) Neuronal architecture of on and off pathways to ganglion cells in carp retina. Science 198: 1267-1269.

Fratzer, C., Dörr, S. und Neumeyer, C. (1994) Wavelength discrimination of goldfish in the ultraviolett spectral range 34 (11): 1115-1120.

Frisch, K. von (1912) Sind Fische farbenblind? Zool. Jahrbuch, Abt. F. Zool und Physiol. 33: 107-126.

Frisch, K. von (1913) Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der Fische. Zool. Jahrbuch, Abt. F. Zool und Physiol. 34: 43-68.

Gehres, M. und Neumeyer, C. (2007) Small field motion detection in goldfish is red-green color blind and mediated by the M-cone type. Vis. Neurosci. 24: 399-407.

Gibbs, M.A. und Northmore, D.P.M. (1998) Spectral sensitivity of the Goldfish Torus Longitudinalis. Vis. Neurosci., 15: 859-865.

Gold, C.; Henze, D.A. und Koch, C. (2006) On the origin of extracellular spikeform: A modeling tudy.J. of Neurophys.95 (5): 3113-3128

Grover, B.G. und Sharma, S.C. (1981) Organisation of extrinsic tectal connections in goldfish (Carassius auratus). J. comp. Neurol. 196: 471-488.

Guthrie, D.M. und Sharma, S.C. (1991) Visual responses of morphologically identified tectal cells in the goldfish. Vis. Res. 31: 507–524.

Hárosi, F.I. und MacNichol, E.F. (1974) Visual Pigments of Goldfish Cones – Spectral Properties and Dichroism. J. Gen. Physiol 63: 279-304.

Hassenstein, B. (1961) Wie sehen Insekten Bewegung. Die Naturwissenschaften. 48 (7): 207-214

Hassenstein, B. und Reichardt, W. (1956) Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen und Vorzeichenauswertung bei der Bewegungsperzeption des Rüsselskäfers Chlorophanus. Z. Naturf. 11b: 513-524

Ito, H. und Kishida, R. (1978) Afferent and efferent fiber connections of the carp torus longitudinalis. J. Comp. Neurol. 181 : 465-76.

Ito, H. (1970) Fine structure of the carp tectum opticum. J. Hirnforsch. 12: 325–354.

Jacobson, M. (1964) Spectral sensitivity of single units in the optic tectum of the goldfish. Q.J. Exp. Physiol. 49: 384-394.

Jacobson, M. und Gaze, R.M. (1964) Types of visual response from single units in the optic tectum and optic nerve of the goldfish. Quart. J. Exptl. Physiol. 49: 199–209.

Kaiser, W. und Liske, E. (1974) Die optomotorischen Reaktionen von fixiert fliegenden Bienen bei Reizung mit Spektrallichtern. J. Comp. Physiol. 89: 391-408.

Kaneko, A. (1973) Receptive field organization of bipolar and amacrine cells in the goldfish retina. J. Physiol. 235: 133-153.

Kirsch, J.A., Hofmann, M.H., Mogdans, J. und Bleckmann, H. (2002) Response properties of diencephalic neurons to visual, acoustic and hydrodynamic stimulation in the goldfish, *Carassius auratus*. Zool. 105: 61-70.

Klar, M und Hoffman, K.P. (2002) Visual direction-selective neurons in the pretectum of the rainbow trout. Brain Res. Bull. 57: 431-433.

Kuffler, S.W. und Eyzaguirre, C. (1955) Synaptic inhibition in an isolated nerve cell. J. Gen. Physiol. 39: 155-184

Land, E.H. (1964) Retinex. Amer. Scient. 52 (2): 247.

Laufer, M. und Vanegas, H. (1974a) The optic tectum of a perciform teleost. II. Fine structure. J. comp. Neurol. 154: 61-96.

Laufer, M. und Vanegas, H. (1974b) The optic rectum of a perciform teleost. III. Electron microscopy of degenerating retino-tectal afferents. J. comp. Neurol. 154: 97-116.

Leghissa, S. (1955) La struttura microscopia e la citoarchitettonica del tetto ottico dei pesei teleostei. Z. Anat. Entwicklungswsch. 118: 427-63.

Levick, W.R. (1972) Another Tungsten microelectrode. Med. Biol. Eng. 10: 510-515.

Levine, M.W. (2007) Variability in the firing of retinal ganglion cells of goldfish: A review. Vis. Neurosci. 24: 239-246.

Levine, M.W. und Shefner, J.M. (1979) X-like and not X-like cells in goldfish retina. Vis. Res. 19: 95–97.

Livingston, M. und Hubel, D.H. (1987) Segregation of form, color, movement and depth: anatomy, physiology and perception. Science 240: 740-749

MacNichol, E.J. und Svaetichin, G. (1958) Electrical responses from the isolated retinas of fishes. Am. J. o. Opth.46(3): 26-46.

Marks, W.B. (1965) Visual Pigments of single goldfish cones. J. Physiol. 178: 14-32.

Masseck, Förster & Hoffmann (2010) Sensitivity of the goldfish motion detection system revealed by incoherent random spot stimuli: comparison of behaviroual and neuronal data. Plos One 5 (3): e9461.

Maximov, V., Maximova, E., Maximov P. (2005) Direction selectivity in the goldfish tectum revisited. Biophysics from Molecules to Brain: In Memory of Radoslav K. Andjus. Book Series: Annals of the New York Academy of Science. 1048: 198-205.

Meek, J. und Schellart, N.A.M. (1978) A Golgi Study of the goldfish optic tectum. J. comp. Neurol. 182: 89-122.

Meek, J. (1981) A Golgi-electron microscopic study of goldfish optic tectum, II. Quantitative aspects of synaptic organization. J. comp. Neurol. 199: 175-190.

Meek, J. (1983) Functional Anatomy of the Tectum Mesencephali of the Goldfish. An Explorative Analysis of the Functional Implications of the Laminar Structural Organization of the Tectum. Brain Res. 6: 247-297.

Meek, H.J. (1990) Tectal morphology: connections, neurones and synapses. In: Douglas, R.H. and Djamgoz, M.B.A. (Eds.): The visual system of fish. Chapman and Hall. 239-277.

Meyer, R.L. (1980) Mapping the normal and regenerating retinotectal projection of goldfish with autoradiographic methods. J. comp. Neurol. 189 (2): 273-289.

Mora-Ferrer, C. und Gangluff, V. (2000) D2-Dopamine Receptor Blockade Impairs Motion Detection in Goldfish. Vis. Neuros., 17 (3): 177-86.

Murray, M., Sharma, S. und Edwards, M.A. (1982) Target regulation of synaptic number in the compressed retinotectal projection of goldfish. J. comp. Neurol. 209: 374-385.

Nathans, J. (1986) Molecular-genetics of human color-vision – the genes encoding blue, green, and red pigments. Science 232 (4747): 193-202.

Nathans, J. (1999) The evolution und physiologiy of human color vision: Insights of molecular genetic studies of visual pigments. Neuron 24 (2): 299-312.

Neumeyer, C. (1984) On spectral sensitivity in the goldfish: evidence for neural interactions between different “cone mechanisms”. Vis. Res. 24: 1123-1131.

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 goldfish. J. Comp. Physiol. A 158: 203-213.

Neumeyer, C. (1988) Das Farbensehen des Goldfisches. Eine verhaltensphysiologische Analyse. Georg Thieme Verlag: Stuttgart, New York..

Neumeyer, C., Arnold, K. (1989) Tetrachromatic colour vision in goldfish and turtle. In.: Kulikowski, J.J. Dickinson, C.M. Murray, I.J. (Eds.): Seeing contour and colour. Pergamon Press: Oxford.

Neumeyer, C. (1991) Evolution of colour vision. In: Cronly-Dillon, J.R. und Gregory, R.L. (Eds): Evolution of the eye and visual system. Vision and visual dysfunction, Vol 2. The Macmillan Press: Houndsmills. 284-305.

Neumeyer, C. (1991) On perceived colors. Behavioural and Brain Sciences 18: 49.

Neumeyer, C., Wietsma, J.J. und Spekreijse, H (1991) Separate processing of color and brightness. Vis. Res. 31 (3): 537-549

Neumeyer, C. (1992) Tetrachromatic color vision in goldfish. Evidence from color mixture experiments. J. Comp. Physiol. A 171: 639-649.

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.

Neuweiler, G. (2003) Vergleichende Tierphysiologie Bd. 1 Neuro- und Sinnesphysiologie.

Newton, I. (1704) Opticks: or, a treatise of the reflections, refractions, inflections and colours of light. London: William Innys

Niida, A., Oka, H., Iwata, K.S. (1980) Visual responses morphologically identified tectal neurons in the crucian carp. Brain Res. 201 (2): 361-371

Northcutt, R.G. (1983) Evolution of the optic tectum in Ray finned fishes. In: Davis, R.E. and Northcutt, R.G. (Eds.) Fish Neurobiology. Volume 2. Higher Brain Areas and Functions. The University of Michigan Press.

O'Benar, J.D. (1976) Electrophysiology of neural units in goldfish optic tectum, Brain Res. Bulletin **1**: 529–541.

Penzlin, H. (2005) Lehrbuch der Tierphysiologie. Spektrum

Peyrichoux, J. Pierre, J. Reperant, J., Rio, J.P. (1986) Fine structure of the optic fiber termination layer in the tectum of the teleost *Rutilus*: a stereological and morphometric study. J. Comp. Neurol. 246: 364-381.

Pinganaud, G. und Clairambault, P. (1979) The visual system of the trout Salmo irideus Gibb: A degeneration and radioautographic study. J. Hirnforsch. 20: 413-431.

Ramón, P. (1899) El lóbulo óptico de los peces (teleosts). Rev. Trimest. Microgr. 4: 87-107.

Raynauld, J.P. (1972) Goldfish retina – sign of rod input in opponent color ganglion-cells. Science. 177 (4043): 84

Reynolds, J.H., Pasternal, T., Desimone, R. (2000) Attention increases sensitivy of V4 neurons. Neuron 26: 703-714

Rieke, F, Warland, D., Steveninck, R. und Bialek, W. (1999) Spikes – Exploring the neural code. MIT Press.

Riemslag, und Schellart (1978) Evoked potentials and spike responses to moving stimuli in the optic tectum of goldfish. J. Comp. Physiol. A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 128, Number 1: 13-20.

Roth, R.L. (1969) Optic tract projections in representatives of two freshwater teleost families. Anat. Rec. 163: 253.

Rushton, W.A.H. (1972) Pigments and signals in colour vision. J. Physiol. 220: 1-31.

Sajovic, P. und Levinthal, C. (1982) Visual cells of Zebrafish optic tectum: Mapping with small spots, Neuroscience 7: 2407–2426.

Schaerer, S. und Neumeyer, C. (1996) Motion detection in goldfish investigated with the optomotor response is “color blind”. Vis. Res. 36: 4025-4034.

Schellart, N.A.M. und Spekreijse, H. (1976) Shapes of receptive field centers in optic tectum of goldfish, Vis. Res. 16: 1018–1020.

Schwassmann, H.O. und Kruger, L. (1965) Organization of the visual field projection upon the optic tectum of some freshwater fish. J. Comp. Neurol. 124: 113-126.

Sharma, S.C. (1972) The retinal projections in the goldfish: An experimental study. Brain Res. 39: 213-223.

Spekreijse, H., Wagner, H.G. und Wohlbarsht, M.L. (1972) Spectral and spatial coding of ganglion cell responses in goldfish retina. J. Neurophys. 35: 73-86

Spekreijse, H., Wietsma, J.J. und Neumeyer, C. (1991) Induced color-blindness in goldfish – a behavioral and experimental study. Vis. Res. 31 (3): 551-562

Springer, A. und Gaffney, J.S. (1981) Retinal projections in the Goldfish. A study using cobaltus-lysine. J. comp. Neurol. 203: 401-424.

Springer, A. und Landreth, G.E. (1977) Direct ipsilateral retinal projections in goldfish (*Carassius auratus*). Brain Res. 124: 533-537.

Srinivasan, M.V. (1985) Shouldn’t directional movement detection necessarily be “color-blind”? Vis. Res. 25: 997-1000

Svaetichin, G. (1953) The cone action potential. Acta Physiol. Scand. 29: 565-600

Svaetichin, G. und MacNichol, E.F. Jr. (1958) Retinal mechanisms for chromatic and achromatic vision. Annals of the New York Academy of Science 74: 388–404.

Tomita, T. (1963) Electrical activity of vertebrate retina. J. o. optic. Soc. o. Am. 53 (1): 49

Tomita, T. (1965) Electrophysiological study of the mechanisms subserving color codina in fish retina. Cold Spring Harbor Symposiums on Quantitative Biolog 30, S. 559–566.

Tomita, T., Kaneko, A., Murakami, M. und Pautler, E.L. (1967) Spectral responses curves of single cones in the carp. Vis. Res. 7: 519-531

Tomita, T., Kaneko, A., Murakami, M. und Pautler, E.L. (1967) Spectral response curves of single cones in the carp. Vis. Res. 7: 519–531.

Vanegas, H. und Ebbesson, S.O.E. (1973) Retinal projections in the perch-like teleost Eugerres plumieri. J. Comp. Neurol. 151 (4): 331–357.

Vanegas, H. (1983) Organization and physiology of the teleostean optic tectum. In: Fish Neurobiology, Vol. 2: Higher Brain Areas and Functions. Eds.: R.E. Davis and R.G. Northcutt, Univ. of Michigan Pr.: 43-90

Wagner, H.G., MacNichol, E.F., Wolbarsht, M.L. (1960) Opponent color responses in retinal ganglion cells. Science 131 (3409): 1314.

Wolff, H. (1925) Das Farbunterscheidungsvermögen der Ellritze. Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Vol. 3 (3): 279-329

Yamaguchi, S., Desplan, C. Wolf, R. und Heisenberg, M. (2008) Motion vision is independent of color in Drosophila Proc. Nat. Acad. Science USA 105 (12): 4910-4915

Zeki, S. (1978) Functional specialization in the visual cortex of the monkey. Nature. 274: 423-428

Zeki, S. (1980) The representation of colors in the cerebral-cortex. Nature 284 (5755): 412-418

Hiermit versichere ich, dass die vorliegende Arbeit selbstständig von mir verfasst wurde und ich keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel verwendet habe.

Ich erkläre, dass ich die wörtlich oder dem Sinn nach anderen Veröffentlichungen entnommenen Stellen stets mit dem Verweis auf ihre Quelle kenntlich gemacht habe.

Mainz, den 01.01.2011 Morna Gruber