

Anpassungen des visuellen Systems bei Zebrafinken
(*Taeniopygia guttata castanotis*)
an laterales Sehen

* * *

Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der
Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.) an der Fakultät für Biologie,
Universität Bielefeld,

vorgelegt von

Joachim Voß

geboren in Werther / Westfalen

Bielefeld im Oktober 2005



Die Natur hat uns zu zweierlei erschaffen:
Zum Betrachten von allem, was da ist,
und zum Handeln.

Lucius Annaeus Seneca (4 v. - 65 n. Chr.)

Danksagung

Diese Arbeit wurde am Institut für Verhaltensforschung der Universität Bielefeld unter der Anleitung von Prof. Dr. Hans-Joachim Bischof durchgeführt. Ihm danke ich für die wissenschaftliche Betreuung und für die freundschaftliche Unterstützung während meiner Promotionszeit. Unsere anregenden Diskussionen halfen mir, mein wissenschaftliches Denken und Arbeiten zu entwickeln.

Meinen Eltern und meiner Großmutter gilt mein besonderer Dank für die seelische, moralische und auch finanzielle Unterstützung, die sie mir über diese Zeit haben zukommen lassen.

Kai Essig danke ich für die Hilfe bei der Programmierung von Auswertungsprogrammen.

Viele Freunde haben während der Promotionszeit unendliche Geduld bewiesen und mich in vielerlei Hinsicht unterstützt. Dabei gilt mein besonderer Dank Carsten Lieshoff, der immer ein offenes Ohr für alle Belange des Lebens hatte, und so manches meiner Probleme mit auf seine Schultern nahm. Sabina Intrup danke ich dafür, dass sie jederzeit für mich da war, wenn ich reden oder schweigen wollte.

Darüber hinaus möchte ich mich bei allen Mitgliedern der Arbeitsgruppe bedanken, die dazu beigetragen haben, die freundschaftliche und herzliche Atmosphäre zu schaffen, in der diese Arbeit entstanden ist.

Silke, ich danke Dir, dass Du mich trotz schwieriger Phasen über so lange Zeit begleitet hast und nie müde geworden bist, mich auf den richtigen Weg zu schubsen.

Inhalt

<u>1. Einleitung</u>	1
1.1 Allgemeine Einleitung	1
1.2 Funktionale Spezialisierungen von Sehsystemen	3
1.3 Das Visuelle System der Vögel	5
- Auge	5
- Retina	6
- Zentrale Verarbeitung	7
- Integrative visuelle Informationsverarbeitung	11
- Augenbewegungen	14
1.4 Ziele der Arbeit	18
<u>2. Methoden</u>	21
2.1 Versuchstiere	21
2.2 Eyetracking	21
- Präparation des Halterimplantats	21
- Versuchsablauf	22
- Eyetracker	23
- Eichen des Systems	25
- Reize	27
- Definition von evozierten Zuwendungen	29
- Auswertung	29
- Statistik	30
2.3 Anatomische Untersuchungen der Retina	32
2.3.1 Messung der Ganglienzelldichte	32
- Präparation	32
- Auswertung	33
2.3.2 Ophthalmoskopische Untersuchung zur Bestimmung retinaler Landmarken	33
- Ophthalmoskopie	33
- Auswertung	34

2.4	Elektrophysiologische / pharmakologische Untersuchungen zum Einfluss des SP/IPS-Komplexes auf visuelle Verarbeitung im tectofugalen visuellen System	36
	- Präparation und Stereotaxis	36
	- Pharmakologie und Läsionen	38
	- Ableitung evozierter Potentiale im Entopallium	38
	- Auswertung und Statistik	40
	- Histologie	41
3.	<u>Ergebnisse</u>	42
3.1	Untersuchungen von Augenbewegungen beim Zebrafinken	42
3.1.1	spontane Augenbewegungen	42
	- Zeitliche Verteilung der Augenbewegungen	42
	- Richtungen spontaner Augenbewegungen	43
	- Koordination beider Augen	45
	Richtungscoordination	45
	Amplitudencoordination	48
	- Zusammenfassung	50
3.1.2	Augenbewegungen als Reaktion auf statische visuelle Reize	51
	Latenzen zwischen Stimulation und Zuwendungsbewegungen	52
	- unilaterale Stimulation	52
	- simultane bilaterale Stimulation	53
	- frontale Stimulation	56
	- Zusammenfassung und Vergleich der Zeitparameter	60
	Richtungen der Augenbewegungen	62
	- unilaterale Stimulation	62
	Bewegungsrichtung aller Augenbewegungen	62
	Bewegungsrichtung der Zuwendungen	64
	- simultane bilaterale Stimulation	64
	Bewegungsrichtung aller Augenbewegungen	64
	Bewegungsrichtung der Zuwendungen	66
	- frontale Stimulation	67
	Bewegungsrichtung aller Augenbewegungen	67
	Bewegungsrichtung der Zuwendungen	68
	- Zusammenfassung und Vergleich der Richtungsparameter	68

Koordination beider Augen	69
- Koordination der Bewegungsrichtung	69
- unilaterale Stimulation	69
- simultane bilaterale Stimulation	74
- frontale Stimulation	76
- Koordination der Bewegungsamplituden	80
- unilaterale Stimulation	80
- simultane bilaterale Stimulation	81
- frontale Stimulation	81
- Zusammenfassung und Vergleich der Koordinationsparameter	82
3.1.3 Qualitative Analyse von Augenbewegungen als Reaktion auf bewegte visuelle Reize	84
3.2 Anatomische Untersuchung der Retina von Zebrafinken	86
3.2.1 Dichteanalyse der retinalen Ganglienzellen	86
3.2.2 Ophthalmoskopische Untersuchung der Retina von Zebrafinken	88
3.2.3 Zusammenfassung der Daten aus der Dichteanalyse und der ophthalmoskopischen Untersuchung	90
3.3 Elektrophysiologische Untersuchungen inhibitorischer Mechanismen im tectofugalen visuellen System von Zebrafinken	92
3.3.1 Ausschalten des SP/IPS-Komplexes durch elektrolytische Läsionen	92
- Histologie	92
- Elektrophysiologische Ableitungen	92
3.3.2 Ausschalten inhibitorischer Mechanismen im SP/IPS-Komplex durch Picrotoxin	95
- Histologie	95
- Elektrophysiologische Ableitungen	97
3.3.3 Ausschalten inhibitorischer Mechanismen im Nucleus rotundus durch Picrotoxin	100
- Histologie	100
- Elektrophysiologische Ableitungen	101
3.3.4 Zusammenfassung	102

<u>4.</u>	Diskussion	103
4.1	Augenbewegungen beim Zebrafinken	103
4.2	Die Anatomie der Retina von Zebrafinken	112
4.3	Inhibitorische Mechanismen in tectofugalen visuellen System	114
4.4	Zusammenfassung	120
<u>5.</u>	Zusammenfassung	123
<u>6.</u>	Literatur	126
<u>7.</u>	Anhang	135

1. Einleitung

1.1 Allgemeine Einleitung

Viele Spezies im Tierreich haben ihre sensorischen Systeme an die ökologischen Bedingungen angepasst, unter denen sie leben. Beim visuellen System haben sich dadurch unter anderem verschiedene Augenanatomien und besondere Anordnungen der Augen im Schädel entwickelt. Mit diesen Anpassungen entstehen aber auch unterschiedliche Anforderungen, die vom jeweiligen System bewältigt werden müssen.

Bei Menschen und vielen Raubtieren sind die Augen im vorderen Schädelbereich positioniert und die fovealen Achsen konvergieren annähernd auf den selben Punkt im visuellen Feld. Bei diesen frontal ausgerichteten Sehsystemen werden die Bilder vom linken und rechten Auge zu einem Perzept kombiniert. Im Gegensatz dazu haben viele Fluchttiere, wie die in dieser Studie untersuchten Zebrafinken, seitlich im Schädel positionierte Augen, die daraus resultierenden lateralen visuellen Felder sind zum größten Teil voneinander getrennt. Die Foveae dieser Tiere zeigen divergent auf verschiedene Bereiche der Sehfelder, was dazu führt, dass beide Augen unterschiedliche Bilder perzipieren. Während beim Menschen die Fusion der zwei ähnlichen Bilder zu einem Perzept nachvollziehbar ist, stellt sich bei Vögeln mit lateral stehenden Augen die Frage, wie die Tiere die unvereinbar erscheinenden Bilder aus dem linken und rechten Auge neuronal verarbeiten. Dies ist eine der grundlegenden Fragen, die in dieser Arbeit behandelt werden.

Unabhängig vom Aufbau der Sehfelder eines Tieres besteht das visuelle Umfeld aus einer Unzahl bewegter und unbewegter Objekte, die auf das Rezeptorfeld des Auges projiziert werden. Die Aufmerksamkeit eines Organismus kann aber nur auf eines der im Sehfeld befindlichen Objekte gerichtet werden. Kirmse [1990] nennt dieses gezielte Richten der Aufmerksamkeit "interne selektive Zuwendung". Seiner Hypothese folgend, handelt es sich dabei um einen Selektions- und Entscheidungsprozess, der zwischen der ersten, basalen Perzeption (indirektes Sehen) und der motorischen Ausrichtung des Perzeptionssinns auf eines der Objekte stattfindet.

Bei Menschen und anderen Säugetieren mit frontal ausgerichteten Augen hat die interne selektive Zuwendung eine entscheidende Aufgabe. Eines der Objekte, die sich in der Peripherie des Sehfeldes befinden, muss durch Kopf- oder konjugierte Augenbewegung auf beiden Retinae verschoben werden, sodass es in der jeweiligen Fovea abgebildet wird. Nur wenn das Bild auf diese retinalen Areale höchster visueller Auflösung fällt, kann das Objekt anhand seiner Strukturen weiter analysiert und bewertet werden. Die interne selektive Zuwendung entscheidet also, welches der Objekte durch motorische Ausrichtung in den visuellen Fokus gebracht wird. Die Selektion der Objekte erfolgt dabei anhand ihrer Prägnanz. So ist ein plötzlich im Sehfeld erscheinender Gegenstand natürlich von

besonderem Interesse und die interne Zuwendung wird den visuellen Fokus auf dieses Objekt legen und bei beiden Augen eine fixierende Augenbewegung induzieren.

Bei Vögeln mit divergenten fovealen Achsen hat der Mechanismus der internen selektiven Zuwendung noch eine zusätzliche Funktion, da nicht nur eine Entscheidung über eine Objekt-Position innerhalb des Gesamtfeldes erfolgt, sondern auch ausgewählt werden muss, ob die Aufmerksamkeit auf das linke oder rechte visuelle Halbfeld gelegt wird.

Auch hier erfolgt nach dem Auswählen des Sehfeldes, bzw. des Objektes eine gerichtete Zuwendung des visuellen Apparates. Neben den beschriebenen reflektorischen Augenbewegungen kann das Tier natürlich auch aktive, also willensgesteuerte Blickzuwendungen zu einem Objekt ausführen. Die Übergänge zwischen diesen beiden Modi sind fließend.

Ist das Objekt analysiert, erfolgt abhängig von seinen Eigenschaften eine Reaktion des Tieres [Bischof und Watanabe, 1997]. Handelt es sich z.B. um ein Feindbild, wird mit großer Wahrscheinlichkeit Flucht- oder Aggressionsverhalten ausgelöst. Handelt es sich um Futter, kommt es, je nach Motivation - also Stärke des Hungers - entweder zur Futteraufnahme oder das Objekt wird nicht weiter beachtet.

In der vorliegenden Arbeit soll mit verschiedenen methodischen Ansätzen geklärt werden, in welcher Weise Zebrafinken ihre visuelle Umwelt perzipieren und welche physiologischen Anpassungen und Verhaltensoptimierungen sie für das visuelle System entwickelt haben, um eine effektive Wahrnehmung zu realisieren.

Für ein Verständnis der Mechanismen visueller Verarbeitung ist eine genaue Kenntnis der Spezialisierungen, die Vögel entwickelt haben, unerlässlich. Die Eigenschaften des visuellen Systems sowie die Beschaffenheit des Sehfeldes, Spezialisierungen der Vogeleretina und die zentrale Verarbeitung visueller Reize werden im Folgenden vorgestellt. Neben einer Untersuchung der inneren, neuronalen Systeme kann auch das Blickverhalten der Tiere Aufschluss über die Mechanismen geben, die es ihnen ermöglichen, die visuelle Umwelt adäquat zu perzipieren. Daher werden einige Aspekte von Blickverhalten und Augenmotorik erläutert.

1.2 Funktionale Spezialisierungen von Sehsystemen

Menschen und voraussichtlich alle Tiere mit frontal stehenden Augen haben einen großen binokularen Bereich, in dem die visuellen Felder beider Augen übereinander liegen.

Bei Menschen z.B. umfasst das gesamte visuelle Feld etwa $180^\circ - 200^\circ$. Jedes Auge überblickt einen Bereich von 150° , das bedeutet, die binokulare Zone beträgt etwa 120° [Eysel, 1993]. Bei frontal gerichteten Augen blicken beide Foveae auf den annähernd selben Punkt im Sehfeld. Diese Anpassung ist wahrscheinlich ursprünglich eine evolutive Optimierung des visuellen Systems von Raubtieren, da es für die Jagd erforderliche Eigenschaften wie stereoptisches Sehen und damit verbundene verbesserte Objekt-Hintergrund-Differenzierung gewährleistet [Penzlin, 1996; Casini et al., 1993]. Durch den konvergenten Verlauf der fovealen Achsen sind die Bilder, die auf der Retina des linken und rechten Auges abgebildet werden, fast identisch und werden im visuellen Cortex zu einem Perzept fusioniert. Bei gesunden Primaten / Menschen kommt es daher zu keinem Konflikt bei simultaner Verarbeitung visueller Information der beiden Augen. Bei Patienten, die unter starkem Strabismus (Schielen) leiden, liegen die Bilder der beiden Augen nicht mehr innerhalb des gemeinsamen Fusionsareals, das eine Kombination zu einem Perzept zulässt. In diesem Fall kommt es zum Phänomen des *binokularen Wettstreits*. Es wird zu einem Zeitpunkt immer nur das Bild eines Auges verarbeitet (und somit wahrgenommen), die Verarbeitung der visuellen Information des anderen Auges wird unterdrückt [Sengpiel, 1997]. Bei dieser Suppression werden zwei mögliche Formen diskutiert. Entweder wird die gesamte Informationsverarbeitung eines Auges unselektiv gehemmt [Blake, 1989; Nguyen et al., 2001] oder diskrete Stimuli mit definierten chromatischen oder gestaltlichen Eigenschaften werden selektiv inhibiert [Logothetis et al., 1996]. Untersuchungen des visuellen Cortex von Katzen zeigen Inhibitionsmechanismen, durch die sich beide Augen gegenseitig beeinflussen können. Führt man bei diesen Tieren artifiziell einen lateralen Strabismus herbei und bietet dem rechten und linken Auge des Versuchstiers jeweils unterschiedlich orientierte Streifenmuster, kommt es bei deren Verarbeitung nicht zur Fusion der Reize, sondern zu einer abwechselnden Perzeption des linken oder rechten Bildes.

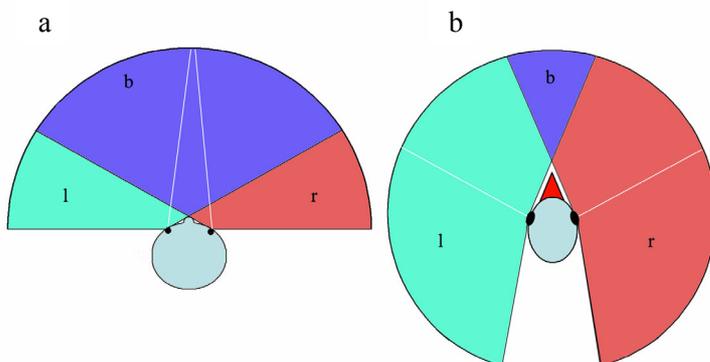


Abb. 1.1

Schematische Darstellung der visuellen Felder beim Menschen (a) und Zebrafink (b).

Beim Menschen umfasst der binokulare Bereich (b) etwa 120° , die fovealen Achsen (weiße Linien) konvergieren auf einen Punkt. Beim Zebrafinken divergieren sie auf verschiedene Positionen im linken und rechten monokularen Sehfeld (l, r)

Dabei konnten reziproke neuronale Verbindungen zwischen den visuellen Bahnen des linken und rechten Auges nachgewiesen werden. V1-Neurone, die Input aus dem gerade aktiven Auge bekommen, verschalten über inhibitorische Interneurone auf visuellen Zellen des anderen Auges und unterdrücken so die Verarbeitung der von dort kommenden visuellen Information [Sengpiel, 1995].

Die Mehrzahl der Vögel haben lateral stehende Augen mit umfassenden monokularen Feldern, die im frontalen Bereich nur gering überlappen. Diese Anordnung bietet dem Fluchttier den Vorteil einer Überwachung des Umfeldes in einem weiten horizontalen Bereich [Meyer, 1977]. Bei Zebrafinken beträgt die Ausdehnung eines monokularen Feldes etwa 170° [Bischof, 1988]. Die rezeptiven Felder des optischen Tectums, der ersten neuronalen Station des visuellen Systems gehen in einem Hemifeld etwa 15° über die Schnabelachse hinaus in den kontralateralen Sehbereich [Schmidt et al, 1999]. Die horizontale Ruhestellung der Foveae liegt bei etwa 62° Azimut [Bischof, 1988]. Demnach sind die fovealen Achsen bei diesen Vögeln divergent auf verschiedene Bereiche des visuellen Gesamtfeldes gerichtet. Sie sind permanent in der Situation, zwei unterschiedliche Bilder verarbeiten zu müssen. Bisher ist nicht geklärt, auf welche Weise die Vögel diese Situation lösen.

Eine Möglichkeit wäre die simultane Verarbeitung der Information aus dem linken und rechten Auge. Dabei könnten beide Bilder entweder zu einem panoramaähnlichem Gesamtbild fusionieren, oder die Informationen werden simultan aber als zwei getrennte Perzepte verarbeitet (z.B. eines in der linken das andere in der rechten Hemisphäre).

Da ein Organismus auf eine bestehende Situation aber immer nur mit einer Verhaltensweise adäquat reagieren kann, wäre eine logischere Lösung des Konfliktes die alternierende Verarbeitung der beiden visuellen Kanäle. Zu einem Zeitpunkt würde dabei, ähnlich dem Mechanismus der binokularen Rivalität, die Informationsverarbeitung eines Auges bevorzugt und die Verarbeitung der Information des anderen Auges wenigstens partiell inhibiert. Verhaltensstudien bei Zebrafinken zeigen, dass spätestens in dem Augenblick, in dem ein Gegenstand die Aufmerksamkeit des Vogels erregt, das Tier seinen Kopf zur Seite dreht und einen der monokularen visuellen Kanäle nutzt, um das Objekt zu fixieren [Bischof, 1988]. Dieses Verhalten lässt vermuten, dass die Vögel bei der Objektfixierung die Information aus dem entsprechenden monokularen Kanal bevorzugt verarbeiten, ihre Aufmerksamkeit also selektiv auf diesen Kanal legen.

Wie in der allgemeinen Einleitung erläutert, hat Kirmse [1990] für diesen Vorgang den Begriff "interne selektive Zuwendung" geprägt. Der Selektionsprozess führt dazu, dass dieses eine Objekt innerhalb des visuellen Gesamtfeldes ausgewählt und daraufhin verstärkt verarbeitet wird. Da der visuelle Fokus in diesem Moment auf einem exklusiven Reiz aus einem monokularen Halbfeld liegt, sollte die Verarbeitung von Informationen aus dem anderen Feld unterdrückt werden. Tatsächlich konnte bei Zebrafinken eine

inhibitorische Interaktion zwischen beiden Augen durch elektrophysiologische Ableitungen von evozierten Potentialen im Entopallium, einem höheren visuellen Areal, nachgewiesen werden [Engelage und Bischof, 1988; Bredenkötter und Bischof, 1990]. Neuronale Antworten auf ipsilaterale visuelle Reize (die Seitendefinition bezieht sich auf die Hemisphäre, in der die Ableitung erfolgte), die in einem unbehandelten Tier im Vergleich zu contralateral evozierten Potentialen sehr klein sind, werden größer, wenn man das contralaterale Auge enukleiert oder mit Tetrodotoxin ausschaltet. Demnach ist offensichtlich schon die Spontanaktivität des contralateralen Auges ausreichend, um die Verarbeitung ipsilateraler Stimuli zu unterdrücken. Vermutlich sind es aber nicht die Ganglienzellen des Auges selber, die eine Hemmung verursachen, sondern spezialisierte Gehirnareale, die Input von beiden Augen bekommen und modulierend auf die Verarbeitung wirken. Betrachtet man den neuronalen Aufbau des visuellen Systems von Vögeln, lassen sich Areale erkennen, die die Voraussetzungen für einen solchen Mechanismus erfüllen.

1.3 Das Visuelle System der Vögel

Auge

Die Augen von Vögeln sind in Relation zum Gehirn sehr groß und nehmen bei einigen Spezies mehr als ein Drittel des Kopfvolumens ein [Martin, 1985]. Wie bei den Augen von Säugetieren fällt das Licht durch die Cornea, die Vorkammer, die Linse und dann durch den Glaskörper, bevor es auf der Retina die Photorezeptoren erreicht. Die Rezeptoren transduzieren die Lichtenergie über Konformationsänderung von Photopigmenten in elektrische Impulse, die im visuellen System neuronal verarbeitet werden.

Die Augenform ist von Spezies zu Spezies unterschiedlich und den ökologischen Bedingungen angepasst. Bei Raubvögeln ist z.B. die Augenkammer stark verlängert, der große Abstand zwischen Linse und Retina führt zu einer vergrößerten Darstellung des Bildes auf der Netzhaut und damit zu einer hohen Auflösung [Martin, 1993]. Bei diesen Vögeln verschalten nur wenige Rezeptoren auf eine Bipolarzelle, was die Sehschärfe zwar weiter erhöht, die Lichtsensibilität aber stark senkt. Daher ist das scharfe Sehen vieler tagaktiver Raubvögel in der Dämmerung sehr eingeschränkt [Reymond, 1985]. Die Sehschärfe, die beim amerikanischen Kestrel (*Falco sparverius*) gemessen wurde, übertrifft mit einer Auflösung von 160 cycle/Grad die des Menschen um weit mehr als das doppelte [Fox et al., 1976]. Vögel mit lateral stehenden Augen haben ebenfalls Anpassungen, die dem Scharfsehen dienen. Zum Beispiel sind bei Tauben (*Columba livia*) Linse und Cornea in derart deformiert, dass ihre Augen im oberen Bereich emmetropisch (weitsichtig) sind und im unteren Bereich immer mehr myopisch (kurzsichtig) werden [Fitzke et al., 1985].

Durch diese statischen Scharfstellungsmechanismen können einerseits entfernte Objekte durch den oberen Teil scharf gesehen werden, andererseits bleiben am Boden liegende Objekte unabhängig von der Entfernung zum Tier immer im Fokus.

Retina

Der Aufbau der Retina von Vögeln gleicht grundsätzlich dem von Säugetieren. Licht fällt auf die äußeren Segmente der Photorezeptoren und nach der Phototransduktion wird das Signal über Bipolarzellen an Ganglionzellen geleitet, deren Axone den optischen Nerv bilden. Horizontal- und Amacrinzellen bilden die Grundlage für intraretinale Interaktion zwischen Rezeptor- bzw. Ganglionzellen. Die Zellschichten sind ohne Gefäßsystem aufgebaut, um Störungen des Lichteinfalls zu vermeiden. Die Nährstoffversorgung erfolgt vermutlich über das Kammerwasser und den Pecten. Dieses, nur bei Vögeln vorkommende Organ ist ein fingerförmig in die Augenkammer eingestülpter Fortsatz, der schwarz pigmentiert ist und fast ausschließlich aus Blutgefäßen und extravasculären Stromazellen besteht [Bellhorn und Bellhorn, 1975].

Eine Analyse von Zelldichten in der Retina verschiedener Vogelspezies zeigt deutliche räumliche Verteilungsunterschiede. Bei allen Vögeln und Säugern ist eine hohe Dichte an Zellen der äußeren und inneren nuklearen Schicht und der Ganglienzellschicht im zentralen Retinabereich zu finden. Dieser Bereich bildet die Fovea centralis, den Bereich schärfsten Sehens. Einige Vogelarten wie z.B. Eulen benötigen - gleich dem menschlichen Auge - nur eine Fovea. Bei diesen Vögeln mit ihren nahezu unbeweglichen, frontal stehenden Augen wäre ein weiteres Areal scharfen Sehens unsinnig [Wathey und Pettigrew, 1989]. Die meisten Raubvögel besitzen aber neben der zentralen Fovea für laterale Sicht, eine zweite, dorsotemporal gelegene Fovea, die für frontale, stereoskopische Sicht genutzt wird. Oft sind die beiden Foveae durch einen Streifen mit erhöhter Zelldichte miteinander verbunden. Dieses retinale Band ermöglicht den aus der Luft jagenden Raubvögeln einen fließenden Übergang zwischen Panoramablick und frontaler Sicht [Inzunza et al., 1991]. Einige carnivore Vögel wie der aasfressende Condor (*Vultur gryphus*) sind auf perfektes stereoptischen Sehens im frontalen Bereich nicht mehr angewiesen. Bei ihnen ist die temporale Fovea verkümmert [Inzunza et al., 1991].

Auch einige granivore Vögel wie Tauben, die zwischen lateraler und frontaler Sicht hin- und herschalten müssen, besitzen neben der zentralen Fovea eine zweite Stelle scharfen Sehens, die Area dorsalis [Galifret, 1968]. Tauben halten bei der Futteraufnahme den Kopf gerade und drehen beide Augen in den frontalen Bereich, sodass die Areae dorsalis binokular auf das Futterkorn gerichtet werden [Martinoya et al., 1984] (siehe Kapitel: Augenbewegungen). Über die Dichteverteilung von retinalen Zellen beim Zebrafinken sind bisher keinen Daten veröffentlicht.

Eine weitere Besonderheit der Vogelretina sind mikroskopische Öltröpfchen, die sich am distalen Ende der inneren Segmente der Zapfen-Rezeptoren befinden. Sie wirken als Filter, die vor zu starkem UV-Licht schützen [Bowmaker, 1977; Emmerton, 1983], und fokussieren vermutlich das einstrahlende Licht auf die Photopigmente [Young und Martin, 1984]. Die Öltröpfchen sind unterschiedlich gefärbt [Varela et al, 1993] und modifizieren das Absorptionsspektrum des Photorezeptors, sodass das Tier vermutlich über eine größere Anzahl chromatischer Kanäle verfügt, wie es von Jane & Bowmaker [1988] bei Enten gefunden wurde. Im Allgemeinen können die Zapfen von Vögeln Absorptionsmaxima in einem Wellenlängenbereich zwischen 370 und 580 nm erreichen [Chen und Goldsmith, 1986].

Ophthalmoskopische Untersuchungen an Taubenaugen haben gezeigt, dass deren Retina in einem Bereich fast ausschließlich Rezeptoren mit roten und orangefarbenen Öltröpfchen besitzt. Dieses rote Feld liegt im dorsotemporalen Retinabereich um die Area dorsalis während die restlichen Areale durch gelbe Öltröpfchen gefärbt sind [Galifret, 1968, Nalbach et al., 1990]. Weitere Spezialisierungen der beiden Bereiche lassen vermuten, dass sie unterschiedliche Funktionen innerhalb des visuellen Systems der Taube haben.

Zunächst zeigt die räumliche Organisation der Retinabereiche, dass das rote Feld visuelle Information vom frontalen, binokularen Bereich des Sehfeldes bekommt und der gelbe Bereich von den lateralen, monokularen Sehfeldern. In Verhaltenstests konnte bewiesen werden, dass die Farbperzeption in den Bereichen unterschiedlich ist [Bowmaker, 1977; Delius et al., 1981]. Besonders die Sensitivität von UV-Licht ist im gelben Feld hoch und im roten Feld niedrig [Remy und Emmerton, 1989] und führt zu der Vermutung, dass die Tiere unter Benutzung lateraler Sicht UV-reflektierende Objekte wie Früchte oder Gefieder von Artgenossen wahrnehmen [Burkhardt, 1989, Finger und Burkhardt, 1994]. Diese Eigenschaft ist bei dem frontal blickenden roten Feld nicht notwendig, da es vermutlich vornehmlich bei der direkten Nahrungsaufnahme genutzt wird. Yazulla [1974] hat gezeigt, dass die synaptische Komplexität in beiden Bereichen unterschiedlich ist. Im Bereich des roten Feldes existieren viele horizontale Verschaltungen, die auf intensive neuronale Interaktion schließen lassen. Im Bereich der Fovea centralis ist diese Interaktion eher gering, da eine intensive konvergente Verschaltung zwischen Rezeptor- oder Ganglienzellen die visuelle Auflösung des Rezeptorfeldes verringern würde.

Zentrale Verarbeitung

Im Gegensatz zum visuellen System von Säugern, bei dem jedes Auge Information in beide Hirnhemisphären schickt, verläuft die visuelle Bahn der Vögel von der Retina in die kontralaterale Hirnhälfte. Das bedeutet, die Information kreuzt komplett über das optische Chiasma, und jede Hemisphäre erhält zunächst die Information eines Auges [Cowan et al, 1961]. Diese Information wird bei Vögeln von vier Untersystemen verarbeitet, dem zentrifugalen, accessorischen, thalamofugalen und tectofugalen System. Die Verarbeit-

ungspfade sind funktionell spezialisiert und ihre Kerngebiete anatomisch voneinander getrennt. Es bestehen jedoch neuronale Verbindungen, über die Informationen ausgetauscht werden, sodass davon ausgegangen werden kann, dass die Subsysteme teilweise zusammenarbeiten.

Das zentrifugale System verarbeitet visuelle Information in zwei Kerngebieten und projiziert dann zurück zur contralateralen Retina [Clarke, 1992]. Einige Autoren [Holden et al., 1990; Uchiyama et al., 1998] vermuten, dass die excitatorische Rückprojektion eine Aktivitätserhöhung distinkter Areale der Retina verursacht und dadurch an der Steuerung von visueller Aufmerksamkeit beteiligt ist. Eine weitere, mittlerweile verifizierte Hypothese ist, dass dieses System dynamische Mechanismen in der Retina steuert, die der Kontrastschärfung unter schwachen Lichtverhältnissen dienen [Rogers und Miles, 1972; Hahmann und Güntürkün, 1992].

Das accessorische System erfasst die visuelle Bildverschiebung bei Eigenbewegung des Vogels. Es erhält visuelle Information von einem besonderen Typ der retinalen Ganglienzellen, den "displaced ganglioncells", die den Namen aufgrund ihrer untypischen Lokalisation in der inneren plexiformen Retinaschicht tragen. Sie senden ihre Axone zum Nucleus of the basal optic root (nBOR), der weiter auf den Nucleus lentiformis mesencephali (LM) projiziert [Karten et al., 1977, Reiner et al. 1979; Fite et al., 1981]. Die meisten Neurone dieses Systems besitzen große rezeptive Felder, die richtungsselektiv auf bewegte Großfeldreize antworten [Morgan und Frost, 1981; Britto et al., 1990]. Der nBOR projiziert unter anderem zum Nucleus okulomotorius, und ist damit an der Steuerung von Augenbewegungen beim optokinetischen Nystagmus beteiligt [Fite et al., 1979; Giovanni et al. 1983a,b]. In den letzten Jahren sind vermehrt Hinweise gefunden worden, dass die displaced Ganglioncells und das accessorische System an der Perzeption des Erdmagnetfeldes beteiligt sind [Semm und Demaine, 1986; Mouritsen et al. 2004; Wiltschko und Wiltschko, 2005]. Dieses Perzeptionssystem wird von Zugvögeln und Tauben bei der Orientierung und Navigation genutzt [Wiltschko und Wiltschko, 1995].

Die Bildverarbeitung wird hauptsächlich von zwei parallelen Systemen geleistet, dem tectofugalen System, das homolog zum extragenikulokortikalen visuellen System der Säuger gesehen wird, und dem thalamofugalen System, homolog zum genikulokortikalen System [Shimizu und Karten, 1990, 1993]. Die beiden Verarbeitungspfade sind bei allen Vögeln vorhanden, je nach Anpassung der Vogelspezies an seine ökologischen Bedingungen wird die Verarbeitung visueller Information aber mehr von dem einen oder dem anderen System übernommen. Raubvögel mit ihren weit nach vorn gerichteten Augen haben einen umfassenden binokularen Sehbereich, der das Auffinden und die Jagd nach Beute durch stereoptisches Sehen und ausgeprägte Tiefenwahrnehmung optimiert. Diese Vögel besitzen ein stark ausgeprägtes thalamofugales System. In diesem System projizieren hauptsächlich Ganglienzellen der nach frontal "schauenden" temporalen Retina

zum Nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis (GLd), der thalamischen Eingangsstation des thalamofugalen Systems [Bravo und Pettigrew, 1981; Bravo und Inzunza, 1983]. Der GLd besteht aus mehreren Subkernen [Karten et al., 1973; Güntürkün und Karten, 1991] und projiziert in einen rostralen Teil des Telencephalon, das Hyperpallium (nach alter Nomenklatur: visueller Wulst) [Meier et al, 1974; Shimizu und Karten, 1993]. Bei den meisten untersuchten Vogelspezies projizieren die GLd-Axone topographisch in das Hyperpallium beider Hemisphären. Das Verhältnis der ipsilateral und contralateral ziehenden Verbindungen ist jedoch abhängig von der Spezialisierung des Sehsystems auf frontale oder laterale Sicht [Miceli et al., 1990; Güntürkün et al, 1993]. Bei Eulen (*Tyto alba*), die frontal stehende Augen und damit ein prominentes thalamofugales System haben, ziehen etwa gleiche Anteile der GLd-Axone in das ipsilaterale und contralaterale Hyperpallium [Bagnoli et al., 1990]. Elektrophysiologische Untersuchungen bei diesen Vögeln haben bestätigt, dass das Hyperpallium Information von beiden Augen erhält und an der Verarbeitung binokularer Information beteiligt ist. Die Zellen haben kleine rezeptive Felder von etwa 1° und antworten bevorzugt auf stereoskopische Tiefeninformation [Pettigrew und Konishi, 1976; Pettigrew, 1979].

Bei Vögeln mit lateral stehenden Augen wie Tauben kreuzen vom GLd lediglich wenige Verbindungen in das contralaterale Telencephalon [Hahmann et al., 1994]. Bei Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*) konnten contralaterale Projektionen zwischen GLd und Hyperpallium anatomisch nicht nachgewiesen werden [Nixdorf und Bischof, 1982].

Elektrophysiologische Untersuchungen zeigen, dass evozierte Antwortpotentiale auf ipsilaterale Stimulation in diesem Areal sehr schwach und unregelmäßig ausgeprägt sind [Bredenkötter und Bischof, 1990].

Das Hyperpallium unterteilt sich von dorsal nach ventral in 4 Laminae: Hyperpallium accessorium (HA), Nucleus intercalatus Hyperpallii accesorii (IHA), Hyperpallium intercalatum (HI), Hyperpallium densocellularum (HD), von denen der IHA und vermutlich das laterale HD die Haupteingangsschicht für die vom GLd kommenden Axone bilden [Watanabe et al., 1983; Güntürkün und Karten, 1991].

Das tectofugale System ist bei Vögeln mit lateral stehenden Augen am stärksten ausgeprägt und spielt hier bei der Bildverarbeitung vermutlich die übergeordnete Rolle. Die primäre Bahn des tectofugalen Systems verläuft von der Retina in das kontralaterale Tectum opticum (T) [Hunt und Webster, 1975]. Von dort aus gelangt die Information in den thalamischen Nucleus rotundus (RT) und projiziert weiter in das Entopallium, der telencephalen Endstation der primären tectofugalen Bahn. Im Folgenden werden die einzelnen Stationen des tectofugalen Systems charakterisiert.

Das optische Tectum, ein mesencephales Gehirnareal, das homolog zum Colliculus superior des Säugerhirns gesehen wird [Luksch, 2003], erhält bei Vögeln mit lateral stehenden Augen Information von der Mehrheit der retinalen Ganglienzellaxone. Bei der

Taube schicken zum Beispiel 75 - 95% der Ganglienzellen ihre Axone zum kontralateralen Tectum [Remy und Güntürkün, 1991]. Dabei ist die gesamte Retina homogen und topographisch repräsentiert. Der inferiore Teil der Retina projiziert zum dorsalen Tectum während der nasale Teil im posterioren Tectum verarbeitet wird [Clarke und Whitteridge, 1976; Frost et al., 1990; Schmidt et al, 1999].

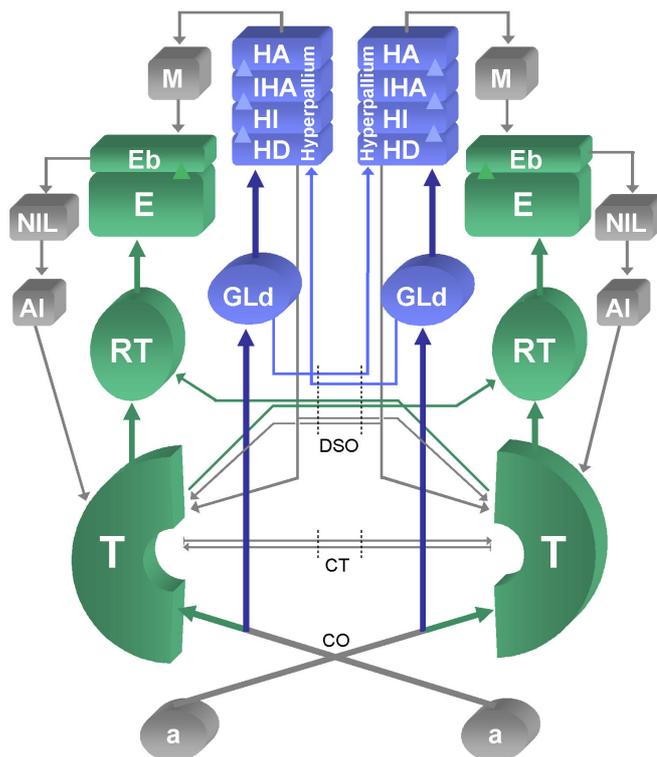


Abb. 1.2:

Schematische Darstellung des tectofugalen (grün) und thalamofugalen visuellen Systems (blau). Gehirnareale, die nicht primär visuell sind, sind grau dargestellt.

Ai	Arcopallium intermedium
CT	Commissura tectalis;
CO	Chiasma opticum
DSO	Decussatio supra optica
Eb	Entopallium, Belt
Ec	Entopallium
GLd	Nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis
HA	Hyperpallium apicale
HD	Hyperpallium densocellulare
HI	Hyperpallium intercalatum
IHA	Nucleus interstitialis hyperpallii apicale
M	Mesopallium
NIL	Nidopallium intermedium laterale

Nach Engelage und Bischof [1993], Güntürkün [1993], Shimizu und Karten [1993]. Nomenklatur nach Avian Brain Organisation

Elektrophysiologische Untersuchungen tectaler Neurone beim Zebrafinken haben gezeigt, dass die Repräsentation des visuellen Horizonts im Tectum um einen Winkel von 22° zur Kopfhorizontalen geneigt ist [Schmidt et al. 1999]. Das Tectum opticum ist in 15 Schichten aufgebaut [Cajal, 1891; Rodman und Karten, 1995]. Die Axone der Ganglienzellen terminieren in den Schichten 2 - 7, wobei die höchste synaptische Dichte in Schicht 5 erreicht wird [Hayes und Webster, 1985]. Die visuelle Information wird entweder direkt in die innere Schicht 13, das Stratum griseum centrale (SGC) geleitet oder vorher in den Schichten 8 - 12 über mehrere Synapsen verschaltet und gelangt danach ins SGC [Karten et al., 1997]. Die Zellen des SGC bilden die tectale Hauptausgangsschicht. Deren Axone

verlaufen über den tecto-thalamischen Trakt und projizieren zum größten Teil direkt in den thalamischen Nucleus rotundus [Benowitz und Karten, 1976]. Ein kleiner Teil des Fasertraktes projiziert zunächst in Kerne, die in den tectothalamischen Trakt eingebettet sind. Die dort verarbeitete visuelle Information wird weiter in den ipsilateralen RT geleitet (siehe unten SP/IPS). Im Nucleus rotundus ist die Retinotopie aufgehoben, histochemische Untersuchungen [Martinez-de-la Torre, 1990] und Tracingstudien [Laverghetta und Shimizu, 2003] sowie elektrophysiologische Untersuchungen [Revzin, 1979] zeigen jedoch eine funktionelle Kompartimentierung des Kerns. Diese Kompartimente sind jeweils für die Verarbeitung von Helligkeit, Farbe, Bewegung und Looming zuständig [Wang et al. 1993].

Die tectofugale Bahn läuft vom Nucleus rotundus weiter ins telencephale Entopallium (E), dem Zielgebiet der primären tectofugalen Projektion [Güntürkün, 1999]. Von dort gelangt die Information zunächst in den entopallialen Belt, ein Areal, das dem Entopallium dorsal anliegt [Benowitz und Karten, 1976], und gelangt in die höheren telencephalen Areale Nidopallium und Mesopallium, die allerdings nicht mehr exklusiv visuelle Information verarbeiten [Pearson, 1972]. Vom Nidopallium projizieren Neurone über das Arcopallium intermedium zurück zum ipsilateralen Tectum und bilden damit eine Feedbackschleife, deren Funktion noch nicht geklärt ist [Bischof und Watanabe, 1997].

Wie oben erwähnt, bestehen neuronale Verbindungen zwischen den einzelnen Subsystemen. So projizieren Neurone des thalamofugalen Hyperpalliums bilateral zum Tectum opticum und haben dort überwiegend inhibitorischen Einfluss [Bagnoli et al., 1977; 1979]. Eine weitere Projektion des Hyperpalliums besteht zum ipsilateralen Entopallium, von der ein exzitatorischer Einfluss nachgewiesen ist [Engelage und Bischof, 1994].

Integrative visuelle Informationsverarbeitung

Im Hinblick auf Mechanismen für integrative Informationsverarbeitung vom linken und rechten Auge ist das tectofugale System für lange Zeit vernachlässigt worden. Eine Hemisphäre erhält jedoch neben dem primären Input vom kontralateralen Auge auch Information vom ipsilateralem Auge über interhemisphärische Rückprojektionen [Donovan, 1978; Henke, 1983, Bischof und Niemann, 1990]. So sind zum Beispiel die Tecta optici beider Hemisphären über die Decussatio posterior und die Decussatio tectalis miteinander verbunden, wobei vermutet wird, dass es sich um Projektionen handelt, die hauptsächlich inhibitorische Einflüsse haben [Robert und Cuenod, 1969a, b].

Die für die Verarbeitung ipsilateraler Reize wichtigste Verbindung ist eine tecto-thalamische Projektion. Etwa 24 % der tectalen Ausgangsprojektionen kreuzen über die Decussatio supraoptica dorsalis (DSO) und terminieren im Nucleus rotundus der anderen

Hemisphäre (Abb. 1.3) [Benowitz und Karten, 1976; Hunt und Künzle, 1976, Bischof und Niemann, 1990].

Diese Station des tectofugalen Systems erhält also Informationen von beiden Augen, was auch durch elektrophysiologische Ableitungen von evozierten Potentialen [Engelage und Bischof, 1988] und Einzelzellen [Schmidt und Bischof 2001] bestätigt wurde. Die Frage, in welcher Weise die Information von beiden Augen integriert wird, ist noch ungeklärt. Einzelzelleitungen im RT des Zebrafinken bewiesen zwar keine Neurone, die

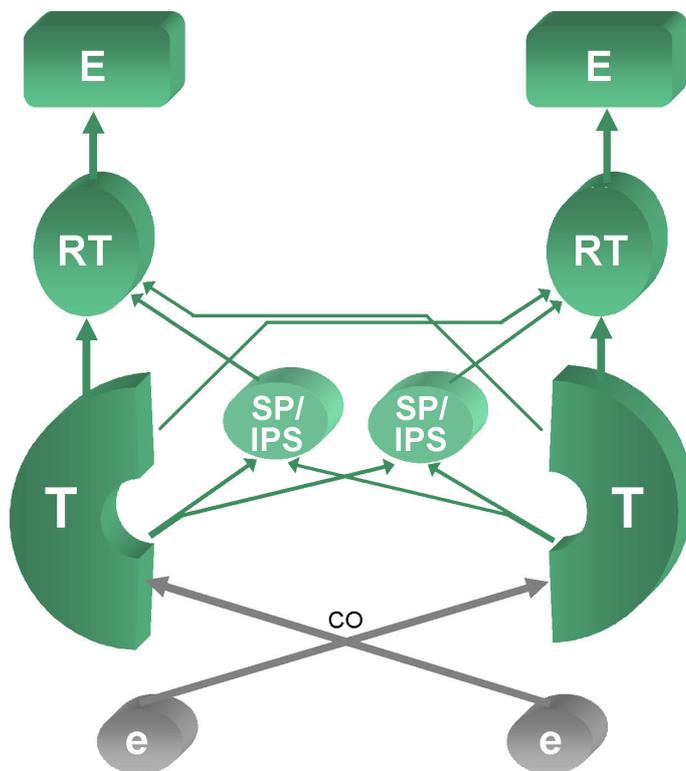


Abb. 1.3:

Schematische Darstellung der Kerngebiete und Projektionswege des tectofugalen Systems.

e	Augen
CO	Chiasma opticum
E	Entopallium
RT	Nucleus rotundus
SP/IPS	Nucleus subpretectalis/ Nucleus interstitio- pretecteco-subpretectalis
T	Tectum opticum

exklusiv auf ipsilaterale Stimulierung antworten, viele durch kontralaterale Stimulation erregbare Zellen zeigten jedoch auch Antworten auf ipsilaterale Reize. Weitere Ableitungen im Entopallium und Nidopallium zeigten, dass diese ipsilaterale Antwort mit aufsteigendem Kerngebiet immer prominenter wird, und es wird vermutet, dass die Informationspfade des ipsilateralen Auges einer Divergenz unterliegen und damit der Einfluss der Information immer mehr zunimmt [Schmidt und Bischof, 2001].

Im Gegensatz dazu zeigten Folta und Güntürkün [2004] im Nucleus rotundus von Tauben eine Population von Zellen, die ausschließlich auf ipsilaterale Stimuli antworten. Fasst man alle Erkenntnisse über die Mechanismen des tectofugalen Systems zusammen, wird deutlich, dass dort die Verarbeitung von Information aus beiden Augen eine bedeutende

Rolle spielt und das System die Grundlage für integrative, binokulare Verrechnungsprozesse bilden kann.

Wenn ein Vogel nach dem Prozess der internen Selektion und Zuwendung seinen visuellen Fokus auf ein Objekt gerichtet hat, sollte die Verarbeitung von visuellen Reizen aus anderen Sehfeldbereichen, besonders aus dem gegenüberliegenden Hemifeld, gehemmt sein. Das bedeutet, es muss eine Instanz vorhanden sein, die modulativ auf die visuellen Verarbeitungsprozesse Einfluss nimmt und die Reizverarbeitung des anderen Auges inhibiert. Die einfachste Möglichkeit ist die oben erwähnte reziproke Hemmung, wie sie im Corpus geniculatum laterale und im primären visuellen Cortex bei Katzen nachgewiesen ist [Sengpiel et al., 1995].

Bei Vögeln sind die intrinsischen Kerne des tectothalamischen Traktes ein möglicher Kandidat für solche inhibitorischen Instanzen. Diese in den Fasertrakt eingebettete Gruppe von Kernen setzt sich aus dem Nucleus postroventralis thalami (PV), dem Nucleus subpretectalis (SP) und dem Nucleus interstitio-pretecto-subpretectalis (IPS) zusammen. Die letzten beiden schließen anatomisch aneinander an und werden in der Literatur häufig als SP/IPS-Komplex zusammengefasst [Mpodozis et al, 1996; Deng und Rogers, 1998].

Der SP/IPS-Komplex erhält Input von beiden Tecta über Kollaterale der exzitatorischen tectothalamischen Projektionen (Abb. 1.3) [Bischof und Niemann, 1990]. Er projiziert seinerseits zum Nucleus rotundus der gleichen Hemisphäre [Benowitz und Karten, 1976; Deng und Rogers, 1998]. Mpodozis et al. [1996] und Karten et al. [1997] schlossen aus Ergebnissen anatomischer Studien, dass es sich bei dieser Verbindung um GABAerge, inhibitorische Projektionsneurone handelt, die die rotundale Verarbeitung oder Weiterleitung ipsilateraler Information unterdrücken.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den ultrastrukturellen Aufbau des SP von Hühnerküken zeigen, dass die Neurone dieses Kerns starke, wenig verzweigte Dendriten besitzen, die vornehmlich dorso-ventral orientiert sind [Tömböl et al., 1999]. Der Verlauf der Axone konnte in dieser Studie nicht exakt erfasst werden, vermutlich befinden sich in dem Kerngebiet aber eine Population von Interneuronen und eine Population von Projektionsneuronen, die im Nucleus rotundus terminieren. In beiden Populationen wurden Zellen gefunden, die GABAerg sind, und damit inhibitorischen Einfluss haben.

Ngo et al. [1992] fanden in Golgi-Studien an Kükengehirnen nur wenige GABAerge Somata im Nucleus rotundus aber eine große Menge an GABAergen Terminalien, was die Vermutung einer inhibitorischen Projektion vom SP/IPS unterstützt. Dieses Ergebnis konnte in Untersuchungen der eigenen Arbeitsgruppe allerdings nicht bestätigt werden. Bei Zebrafinken wurden sowohl im Nucleus rotundus als auch im SP/IPS-Komplex GABA-positive Neurone nachgewiesen [Dreyer, 2001; Wonderschütz, 2005; Diplomarbeiten, unveröffentlicht]. Obwohl die Ergebnisse etwas widersprüchlich sind, festigt sich dennoch die Vermutung, dass die Kerne des tectothalamischen Traktes an inhibitorischen Prozessen im

visuellen System beteiligt sind. Darüber hinaus bildet die Organisation der efferenten und afferenten Verbindungen dieser Kerne eine gute Grundlage für eine Instanz, die modulativ auf eine Integration von Informationen aus dem linken und rechten Auge einwirken kann.

Augenbewegungen

Da das Ausrichten visueller Aufmerksamkeit in den meisten Fällen mit objektfixierenden Augenbewegungen korreliert ist, wird im folgenden Kapitel das Blickverhalten von Primaten und Vögeln vorgestellt.

Beim Menschen sind fünf verschiedene Arten von Augenbewegungen definiert worden, deren gemeinsames Ziel ist, ein zu fixierendes Objekt in der Fovea zu halten [Goldberg et al., 1996]. Der *vestibulo-ocular Reflex* und der *optokinetische Reflex* stabilisieren das retinale Bild während der Bewegung von Kopf und Körper. *Sakkaden* richten die Fovea auf Objekte, die, wie oben erläutert, über interne Selektionsmechanismen ausgewählt wurden. *Folgebewegungen* halten das Bild eines bewegten Objektes in der Fovea, indem dessen Bewegungsgeschwindigkeit- und richtung errechnet wird und die Augen nach einer anfänglichen "Catch"-Sakkade in flüssiger Bewegung mitgeführt werden. Bei diesen ersten vier Bewegungstypen werden beide Augen konjugiert bewegt, d.h. um das Objekt zu fixieren, führen beide Augen Bewegungen mit gleicher Richtung und Amplitude aus. Der fünfte Bewegungstyp sind *Vergenzbewegungen*, bei denen die Augen synchron aber unkonjugiert bewegt werden. Sie dienen dazu, die Augen auf verschiedene Sehdistanzen zu justieren.

Eine fixierende Augensakkade steht in direktem Zusammenhang mit der Ausrichtung des visuellen Fokus und damit auch mit der internen Zuwendung auf ein Objekt. Im Folgenden wird daher näher auf diese Art von Blickbewegung eingegangen. Das menschliche Auge vollzieht etwa 2 bis 3 Sakkaden in der Sekunde. Auch wenn kein visueller Input vorhanden ist, wie in absoluter Dunkelheit, werden diese Bewegungen mit gleicher Frequenz ausgeführt, wenn das Gehirn kognitive Aufgaben wie z.B. das Lösen einer Rechenaufgabe bearbeitet. Die Latenz zwischen dem Erscheinen eines Objektes in der Peripherie des Sehfeldes und dem Beginn der Fixationssakkade beträgt 200 ms. Sakkaden sind ballistische Bewegung, die Geschwindigkeiten bis zu 900°/sec erreichen können. Während einer sakkadischen Bewegung ist die Verarbeitung visueller Information gehemmt und eine Korrektur des Kurses über optischen Einfluss nicht möglich [Goldberg et al., 1996].

Bei fast allen Vertebraten wird jedes Auge von drei antagonistisch arbeitenden Muskel-paaren bewegt. Die Muskeln werden von Motorneuronen innerviert, die über die Cranialnerven III, IV und VI projizieren (Abb. 1.4). Bei Primaten haben diese Neurone ihren Ursprung in drei okulomotorischen Kernen des Hirnstamms: Der Nucleus Okulomotorius liegt im Hirnstamm in Höhe des Superior Colliculus, der Nucleus Trochlearis darunter in Höhe des Inferioren Colliculus und der Nucleus Abducens liegt an der Basis des vierten

Ventrikels. Alle Kerne werden über den Fasciculus medialis longitudinalis miteinander und mit dem Vestibularsystem koordiniert. Die Kerne codieren über die Aktivität ihrer Motorneurone die Augenposition und Geschwindigkeit einer Sakkade. Schnelle AP-Folgen (Bursts) führen zum Auslösen einer Sakkade, während die neue Position des Auges durch eine entsprechende Erhöhung der Spontanaktivität (Steps) aufrechterhalten wird [Fuchs und Luschei, 1970].

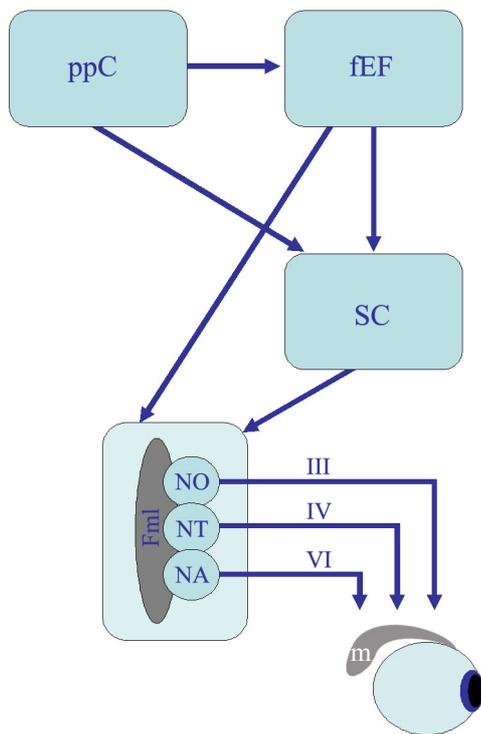


Abb. 1.4:
Schematische Darstellung des okulomotorischen Systems bei Primaten.

fEF frontales Augenfeld,
Fml Fasciculus medialis longitudinalis,
m Augenmuskeln
NA Nucleus Abducens,
NO Nucleus Oculomotorius,
NT Nucleus Trochlearis,
ppC posteriorer parietaler Cortex,
SC Superior Colliculus

III, IV, VI Cranialnerven

Die nächst höhere Instanz bei der Sakkadengenerierung ist die Formatio reticularis des Hirnstamms. Horizontale Bewegungen werden über den pontinen Teil gesteuert, vertikale Bewegungen über den mesencephalen Teil. Die Gesamtheit der okulomotorischen Kerne des Hirnstamms werden unter den Begriff Sakkaden-Generator zusammengefasst.

Der Sakkaden-Generator erhält Steuersignale über Projektionen von mesencephalen Colliculus superior (SC) und aus dem Cortex [Fukushima et al., 1992; Moschovakis et al., 1996]. Neurone im SC codieren offensichtlich für Amplitude und Richtung der auszuführenden Sakkade und terminieren in verschiedenen Bereichen der Formatio Reticularis. Der Colliculus superior ist an allen Formen sakkadischer Augenbewegung beteiligt [Wurtz und Goldberg, 1972a]. Die Projektionen aus dem Cortex kommen vornehmlich aus dem frontalen Augenfeld (Teil der Areae 8, 4, 6, 9) und aus Bereichen des posterioren parietalen Cortex. Neurone des frontalen Augenfeldes projizieren einerseits in die okulomotorischen Kerne, und sind darüber an direkter Sakkadensteuerung beteiligt, andererseits terminieren sie in tieferen Schichten des SC. Das frontale Augenfeld ist an willentlich gesteuerten Sakkaden beteiligt [Bruce und Goldberg, 1985]. Das Cerebellum nimmt ebenfalls Einfluss

auf die Kontrolle von sakkadischen Augenbewegungen. Gruart und Delgado-García [1994] haben gezeigt, dass Läsionen in verschiedenen Bereichen des Kleinhirns zu Ausfällen in der Sakkadengenerierung führen. Darüber hinaus existieren Hinweise, dass noch andere Bereiche im Hirnstamm, im Thalamus, den Basalganglien und des Cortex an der Kontrolle von Augensakkaden beteiligt sind [Moschovakis et al., 1996]

Welche neuronale Strukturen die visuelle Aufmerksamkeit steuern, ist zu einem großen Teil noch ungeklärt. Einige elektrophysiologische Studien an Primaten rücken wieder den Colliculus superior, bestimmte Bereiche des primären visuellen Cortex (V1) [Wurtz und Goldberg, 1972b; Sengpiel und Hübner, 1999] und Teile des parietalen und temporalen Cortex in den Vordergrund [Wurtz und Goldberg, 1989]. Neurone in SC und V1 antworten mit Aktivitätserhöhungen, wenn das Versuchstier (Primat) die Aufmerksamkeit auf einen plötzlich erscheinenden peripheren Reiz richtet. Dabei ist ein starker Einfluss der Motorik nachgewiesen worden. Bleibt der erscheinende Reiz in der Peripherie, weil das Versuchstier darauf trainiert ist, einen frontalen Fixationspunkt nicht zu verlassen, sind die neuronalen Antworten eher moderat. Erlaubt man dem Tier eine Fixationsakkade zum erscheinenden Stimulus, nimmt die Aktivität drastisch zu. Die stärkste neuronale Antwort erreicht man, wenn das Tier eine Armbewegung in Reizrichtung ausführt. Zellen des posterioren Parietalcortex antworten in diesem Versuch hingegen immer synchron zu einem visuellen Aufmerksamkeitsshift, unabhängig von den motorischen Komponenten.

In einer anderen Studie wurden Primaten darauf trainiert, einen Stimulus selektiv zu beachten und einen anderen zu ignorieren [Desimone et al., 1990]. Ableitungen im inferioren temporalen Cortex haben gezeigt, dass hier die Neurone auf eine Beachtung mit Aktivitätserhöhung antworten, während eine Nichtbeachtung die Verringerung der Spontanaktivität verursacht.

Gray, Singer und Kollegen [1989] haben gezeigt, dass die Aktivität innerhalb einer Zellpopulation im visuellen Cortex zu oszillieren beginnt und benachbarte Zellen mit einer synchronisierten Frequenz antworten, wenn diese Stimuli mit gleichen Eigenschaften perzipieren. Sie schlagen vor, dass diese Synchronizität andere Neurone höherer Ordnung verstärkt aktiviert, und interpretieren dies als mögliches Aufmerksamkeitssignal.

Lange Zeit herrschte die Meinung, Vögel würden ihre Augen kaum oder gar nicht bewegen und die zu fixierenden Objekte allein mit Kopfbewegungen in die Fovea bringen. Lediglich großen Vögeln mit massigem Kopf wurde diese Fähigkeit zugesprochen, da sie die große Schädelmasse zu langsam für effektive Kopfsakkaden machen würde.

Untersuchungen über Augenbewegungen bei Tauben und einigen Raubvogelarten zeigten jedoch, dass auch diese Tiere ihre Augen intensiv bewegen. Bei allen Studien wurde bisher nur zwei Arten von Augenbewegungen, der optokinetische Nystagmus und Sakkaden, untersucht.

Wallman und Pettigrew [1985] haben in Searchcoil-Untersuchungen herausgefunden, dass die Augen von Raubvögeln (*Haliaeetus morphnoides* und *Podargus strigoides*) eine "primary position of gaze", eine Art Ruheposition bevorzugen. Je weiter das Auge von dieser "Nullstellung" entfernt ist, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass eine Sakkade in Richtung Ruheposition erfolgt. Vorteile einer solchen Ruheposition wären eine Reduktion der Augenmuskelbeanspruchung und eine einfachere Kalibrierung der okulomotorischen und perzeptiven Systeme.

Auch Tauben zeigen intensive Augenbewegungen. Bei ihnen sind Augensakkaden während des Gehens mit laufkonjugierten Kopfbewegungen, so genanntem Head-bobbing synchronisiert [Pratt, 1982]. In dem Augenblick, in dem der Kopf diese ruckartige Vorwärtsbewegung ausführt, werden auch die Augen sakkadisch bewegt. Dadurch ist gewährleistet, dass möglichst lange ein ruhiges Bild auf die Retina fällt, und die Zeit, in der bildstörende Bewegungen erfolgen, kurz gehalten wird.

Durch die anatomischen Besonderheiten der Taubenretina wurde schon früh vermutet, dass die Tiere unterschiedliche Bewegungskonzepte haben müssen, mit denen sie entweder das rote Feld der Retina auf einen frontalen Reiz oder die Fovea centralis im gelben Bereich auf einen lateralen Stimulus richten. Studien, in denen Augenbewegungen mit Hilfe von Elektrookulogrammen und Videoüberwachung qualitativ erfasst wurden, unterstützen die Hypothese, dass die Tauben offensichtlich zwei unterschiedliche Blickmodi nutzen können [Bloch et al., 1984, 1986]. Unspezifische Reizung im frontalen Sehbereich der Vögel führt zu koordinierten Vergenzbewegungen. Beide Augen werden dabei simultan nach vorne bewegt, sodass das retinale rote Feld beider Augen auf den Stimulus gerichtet ist. Untersuchungen, bei denen Augen- und Kopfbewegungen simultan gemessen wurden, zeigen eine synchrone Vergenzbewegung beim Picken nach einem Futterkorn [Martinoya et al., 1984]. Diese koordinierte Simultanbewegung beider Augen tritt auch dann auf, wenn einem Auge die Sicht auf das Ziel genommen wird. Im Gegensatz zu Zebrafinken halten Tauben den Kopf bei der Futteraufnahme gerade und der frontale Bereich wird vermutlich binokular genutzt, um effizient nach Futter im Nahbereich zu suchen und dieses dann gezielt aufzunehmen [Martinoya et al., 1984]. Die Sensitivität für schnelle Bewegungen ist im frontalen Bereich nicht besonders hoch [Martinoya et al., 1983]. Versuche, in denen Tauben darauf konditioniert wurden, auf bewegte Streifenmuster zu reagieren, zeigten, dass die Tiere dort über eine Detektionsschwelle von 5,8 deg/sec verfügen.

Werden unspezifische Reize im lateralen, monokularen Sehfeld präsentiert, wurden Sakkaden des reizzugewandten Auges bis zu einer Amplitude von 17° gemessen [Bloch et al., 1984]. Bei diesen Augenbewegungen in das laterale Sehfeld wird offensichtlich die Fovea centralis im gelben Retinabereich des reizzugewandten Auges genutzt, um den Stimulus scharf zu fixieren. Die Schwelle für Bewegungsdetektion ist im lateralen Bereich etwa 3 Mal besser als im frontalen Bereich [Martinoya et al., 1983]. Eine Analyse der Bewegungen des rechten und linken Auges ergab hier keine Koordination. Die Schlüsse,

die in diesen Arbeiten gezogen wurden, stützen sich auf qualitative Ergebnisse, die Stimuli waren sehr unspezifisch. Spätere Untersuchungen zeigen, dass spontane Sakkaden bei Tauben wenigstens zeitlich koordiniert sind [Lemeignan et al., 1992]. Die Analyse der Sakkadenrichtung zeigte auch, dass die meisten Augenbewegungen in der Ebene der Schnabelachse erfolgen. Fasst man die Ergebnisse zusammen, erhärtet sich die Vermutung, dass Tauben den lateralen Kanal nutzen, um entfernte, schnell bewegte Objekte zu detektieren, und den frontalen binokularen Kanal für die Fixierung von Futter oder anderen statischen Objekten im Nahbereich.

Die neuronale Steuerung von Sakkaden ist bei Vögeln noch nicht vollständig geklärt. Wie bei Säugetieren bilden bestimmte Bereiche des Hirnstamms motorische Zentren, die die Augenmuskeln steuern. Wie bei Säugetieren sind der Nucleus Okulomotorius und der Nucleus Trochlearis an der Sakkadensteuerung beteiligt [Pearson, 1972]. Studien über den optokinetischen Nystagmus, der auch eine sakkadische Komponente beinhaltet, zeigen, dass die motorische Steuerung zusätzlich von Kernen des accessorischen Systems übernommen wird [Gioanni, 1983a, b; Wylie und Frost, 1996]. In Tracingstudien wurden bei den accessorischen Kernen von Tauben eingehende Projektionen vom Hyperpallium nachgewiesen, was vermuten lässt, dass dieses telecephale Areal ebenfalls an der Augenmotorik beteiligt ist [Wylie et al., 2005].

Elektrophysiologische und anatomische Untersuchungen an Eulen (*Tyto alba*) haben gezeigt, dass das Arcopallium an der Kontrolle von Sakkadenmotorik beteiligt ist [Knudsen et al., 1995]. Mikrostimulation der Neuronen dieses Areals lösen Kopfsakkaden und kleine Augensakkaden aus. Tracingversuche in derselben Studie zeigen parallele Projektionen von Arcopallium zum optischen Tectum, welches homolog zum Colliculus superior von Säugetieren ist [Luksch, 2003] und direkt zu den okulomotorischen Kernen des Hirnstamms. Die physiologischen und anatomischen Eigenschaften, lassen die Autoren vermuten, dass das Arcopallium ein Homologon zum frontalen Augenfeld der Säuger bildet.

Die Kontrolle von visueller Aufmerksamkeit ist bei Vögeln noch weitgehend ungeklärt.

Ein Ansatz ist die Searchlight-Hypothese von Uchiyama [1989, 1998], die das zentrifugale visuelle System in den Vordergrund rückt. Diese Hypothese bietet allerdings nur einen Erklärungsansatz für die Verschiebung der Aufmerksamkeit innerhalb eines monokularen Sehfeldes, da dieses System über keine interhemisphärischen Projektionen verfügt.

1.4 Ziele der Arbeit

In dieser Arbeit soll untersucht werden, wie Zebrafinken mit lateral stehenden Augen die unterschiedlichen Perzepte aus dem linken und rechten Auge verarbeiten. Dazu werden sowohl sensorische und anatomische als auch motorische Aspekte des visuellen Gesamtsystems untersucht.

Da fixierende Blickbewegungen eng mit einer visuellen Aufmerksamkeitssteuerung verknüpft sind, können reizevozierte Sakkaden Aufschluss darüber geben, auf welche Art Zebrafinken die Informationen aus dem linken und rechten Auge verarbeiten. Die Bewegungen beider Augen werden daher simultan mit einer Eyetrack-Apparatur aufgenommen und die zeitlichen und räumlichen Parameter analysiert.

Da noch keine Informationen über Augenbewegungen bei Zebrafinken oder anderen Singvögeln existieren, werden zunächst spontane Augenbewegungen charakterisiert.

In weiteren Versuchen werden über TFT-Bildschirme bewegte, aber ortstreue Reize geboten. Die Reize werden entweder *unilateral* in einem der beiden monokularen Sehfelder, *bilateral* in beiden Feldern simultan oder *frontal*, im Überlappungsbereich beider Sehfelder, präsentiert. Die dadurch evozierten Blicksakkaden werden quantitativ ausgewertet.

Ein weiteres Setup soll die Möglichkeit bieten, bei den Versuchstieren Reizfolgebewegungen zu evozieren. Dazu werden Stimuli präsentiert, die sich mit konstanter Geschwindigkeit durch ein oder beide Sehfelder bewegen.

Da die Nutzung der beiden bei Tauben festgestellten Blickmodi mit dem Aufbau von retinalen Spezialisierungen korreliert, wird eine Zelldichteanalyse der retinalen Ganglionzellen erstellt. Die Ergebnisse werden zusammen mit ophthalmoskopischen Daten der Zebrafinkenretina ausgewertet.

Anhand von elektrophysiologischen Untersuchungen des visuellen Systems soll geklärt werden, in welcher Instanz inhibitorische Prozesse angesiedelt sind, die eine Suppression der Information von einem Auge vermitteln können. Zwei Kerngebiete des tectofugalen visuellen Systems, der SP/IPS-Komplex (Nucleus subpretectalis / Nucleus interstitio-pretecto-subpretectalis) und der Nucleus rotundus stehen dabei im Vordergrund.

Um inhibitorische Prozesse in diesen Kerngebieten auszuschalten, werden sie pharmakologisch mit Picrotoxin, einem potenten GABA-Antagonist behandelt. Vor, während und nach der Behandlung werden ipsi-, kontra- und binokular evozierte Potentiale im telencephalen Entopallium abgeleitet. Die durch das Ausschalten inhibitorischer Mechanismen induzierten Änderungen dieser Potentiale werden analysiert und im Kontext binokularer Informationsverarbeitung diskutiert.

Zusätzlich werden möglichst große Bereiche des SP/IPS mit elektrolytischen Läsionen zerstört, um nicht nur die inhibitorischen Mechanismen sondern die gesamte Aktivität des Kerns auszuschalten. Der Einfluss dieser Behandlung auf evozierte Potentiale im Entopallium wird mit dem gleichen experimentellen Setup gemessen wie in den pharmakologischen Versuchen.

2. Methoden

2.1 Versuchstiere

Alle Untersuchungen dieser Studie wurden an Zebrafinken (*Taeniopygia Guttata*) durchgeführt. Diese, ursprünglich in Australien beheimateten Singvögel werden seit vielen Generationen am Bielefelder Lehrstuhl für Verhaltensforschung gezüchtet und müssen nach Sossinka [1982] als domestiziert angesehen werden. Für die Untersuchung der Augenbewegungen und die ophthalmoskopischen Studien wurden fünf Zebrafinken, drei Männchen und zwei Weibchen, aus der hauseigenen Zucht verwendet. Für die elektrophysiologischen Untersuchungen und die Dichteanalyse retinaler Ganglienzellen wurden 26 Vögel beider Geschlechter verwendet.

2.2 Eyetracking

Präparation des Halterimplantats

Da eine definierte Kopfhaltung der Vögel in den Untersuchungen eine entscheidende Rolle spielt, musste ein Halter-Implantat angefertigt werden, das in den Schädelknochen eingeklebt wurde und ein Fixieren des Vogelkopfes während der Versuche ermöglicht. Das Halter-Implantat bestand aus einem Nylonstift mit einer der Kopfanatomie des Vogels angepassten Basis (Abb. 2.1). Jedes der Implantate war etwa 10 mm lang und hatte zusammen mit der Zementmasse ein Gewicht von etwa 0,2 g. Gewicht und Maße wurden demnach so gering gehalten, dass der Vogel zwischen den Experimenten in seinem natürlichen Verhalten nicht beeinträchtigt war.

Den Tieren wurden 0,03 ml Equithesin [Sigma-Aldrich, Inc.] in den Brustmuskel injiziert. Equithesin ist ein Pentobarbital, das bei den Vögeln eine zuverlässige Narkose für ca. 1 Stunde gewährleistet. Während der gesamten Operation und den darauf folgenden Stunden wurde der Vogel unter einer Wärmelampe gehalten, da die körpereigene Thermoregulation unter Narkose gestört ist und eine Unterkühlung schnell zum Tod des Versuchstieres führen kann. Andere Nebenwirkungen wie z.B. Respirationsdepression sind bei Equithesin-Narkosen so gering, dass keine unterstützenden Maßnahmen ergriffen werden müssen.

Der Kopf der Vögel wurde in einem Kopfhalter [Bischof, 1981] fixiert und die Federn über dem caudo-medialen Schädelbereich entfernt. Die Haut wurde mit einer Microschere in einem Bereich von etwa 7 mm sternförmig eingeschnitten und mit kleinen Metallhaken zurückgezogen. Die nun freiliegende obere Knochenschicht wurde mit einer Micropinzette kreisförmig in der Größe der Implantatbasis freipräpariert und die Knochentrabekel entfernt. Durch die verbleibende untere Knochenschicht und den Rand der oberen war eine stabile Aufnahme des Implantats gewährleistet. Die gesamte Präparationsstelle wurde mit Aqua Dest gereinigt und mit einer Luftdusche getrocknet. Die Aufnahmestelle wurde mit Zahnzement [Harward Dental GmbH] gefüllt und die Basis des sterilen Implantats darin eingesenkt.

Vor dem völligen Aushärten des Zements wurden die Übergänge zwischen Knochen und Implantat ausgeglichen und geglättet, um die Gefahr durch eindringende Erreger und damit verbundene Sepsis zu minimieren. Die Hautlappen wurden wieder über den Präparationsbereich zurückgezogen und mit Gewebekleber [Histoacryl; Braun, Aesculap AG & Co.KG] zusammengefügt.

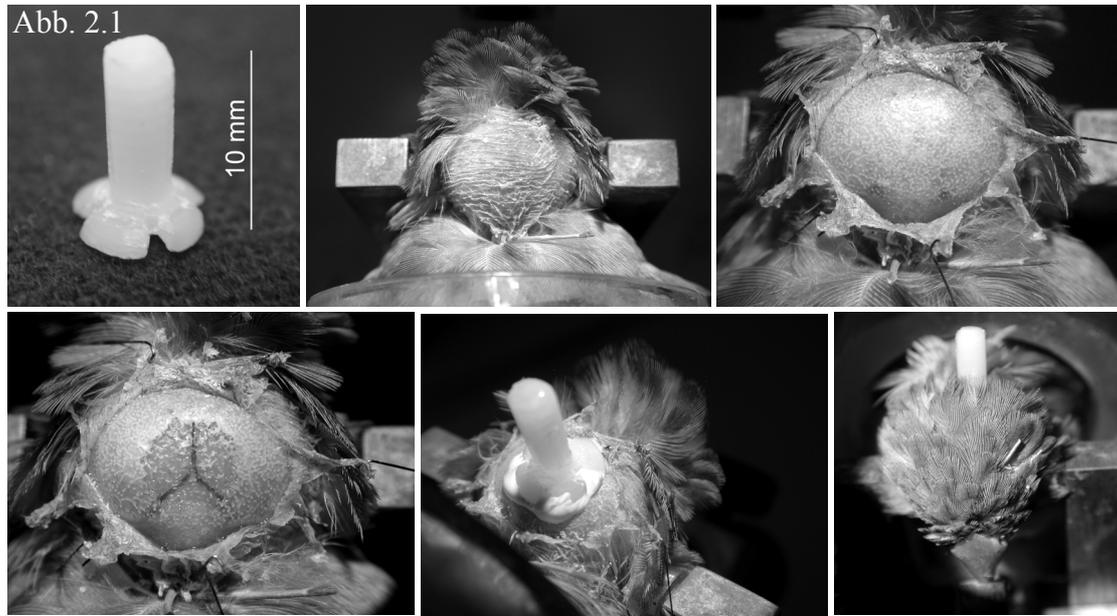


Abb. 2.1: Verschiedene Stationen der Implantation des Kopfhalters.
Details siehe Text.

Versuchsablauf

Die Tiere wurden bei allen Versuchen für höchstens vier Minuten in der Eyetrack-Arena belassen, um sie dem Stress der Prozedur nicht zu lange auszusetzen. Zusätzlich wurden sie eineinhalb Stunden vor Versuchsbeginn nüchtern gehalten und direkt nach dem Versuchsdurchlauf wieder gefüttert. Dadurch wurde den Vögeln die etwas unangenehme Situation mit Hilfe eines positiven Verstärkers im wahrsten Sinn "schmackhafter" gemacht. Alle Vögel wurden in drei Versuchsanordnungen untersucht: In der ersten Versuchsreihe wurden spontane Augenbewegungen der Tiere aufgenommen. In diesem Versuch wurden keine Stimuli präsentiert, sichtbar waren lediglich die strukturlose Wand der Arena und die Kameras. Im zweiten Versuch wurden den Vögeln unilateral, frontal und simultan bilateral verschiedene visuelle Reize präsentiert. Die Reihenfolge der Reize erfolgte zufällig. Im dritten Versuch wurden Reize präsentiert, die sich mit konstanter Geschwindigkeit durch ein Sehfeld oder simultan durch beide Sehfelder bewegen.

Eyetracker

Während der Versuche wurden die Augenbewegungen der Vögel mit zwei baugleichen CCD-Kameras [Conrad Electronics] aufgenommen. Die Kameras waren so angeordnet, dass sie zusammen mit ihren Halterungen möglichst wenig Raum innerhalb der visuellen Felder einnehmen, sodass eine möglichst ungestörte Reizpräsentation ermöglicht wurde. Der Fokus beider Objektive war auf eine fixe Brennweite von 5 cm eingestellt. (siehe: Eichen des Systems). Um die präsentierten Reize zeitgleich aufzunehmen, wurde die Arena zusätzlich von oben mit einer dritten Kamera gefilmt.

Das gesamte System befand sich in einer runden Plastikarena mit einem Durchmesser und einer Höhe von 60 cm. Die Versuchstiere wurden vor dem Versuch in ein Stofftuch gewickelt, um störende Körperbewegungen zu verhindern. Der Stoffbeutel mit dem Vogel wurde in der Arena zwischen den Kameras aufgehängt und der Kopf mit Hilfe des Kopimplantats in Klemme fixiert. Der Kopf des Vogels befand sich in einer Höhe von 25 cm vom Boden im Zentrum der Arena. Durch diese Positionierung war es möglich, Reize bis zu -25° im unteren Sehfeld und bis zu 65° im oberen Sehfeld zu präsentieren.

Es gab zwei Möglichkeiten, die Vögel visuell zu stimulieren. Im frontalen und den seitlichen Bereichen der Arena befanden sich Öffnungen, in die TFT-Bildschirme gestellt werden konnten. Im frontalen Bereich umfasste dieses Fenster 40° in der Horizontalen. Die seitlichen Fenster waren symmetrisch angeordnet und erstreckten sich in der Horizontalen von 50° bis 110° .

Eine zweite Methode, die Versuchstiere zu stimulieren, erfolgte mit einem manuell bedienbaren Reizgeber (siehe: Reize). Die Beleuchtung wurde während der Versuche konstant gehalten, um einen Einfluss eventuell auftretender Lichtwechsel zu vermeiden.

Die Signale der drei Kameras wurden in einem Split-Screen-Monitor [Buyang Industrial Co., LTD] zusammengeführt und mit einem S-VHS Videorecorder [Panasonic, TL AG.6720A] aufgenommen. Durch das direkte Zusammenführen der Signale wurde sichergestellt, dass die zeitliche Korrelation bis zur Auswertung der Daten erhalten bleibt.

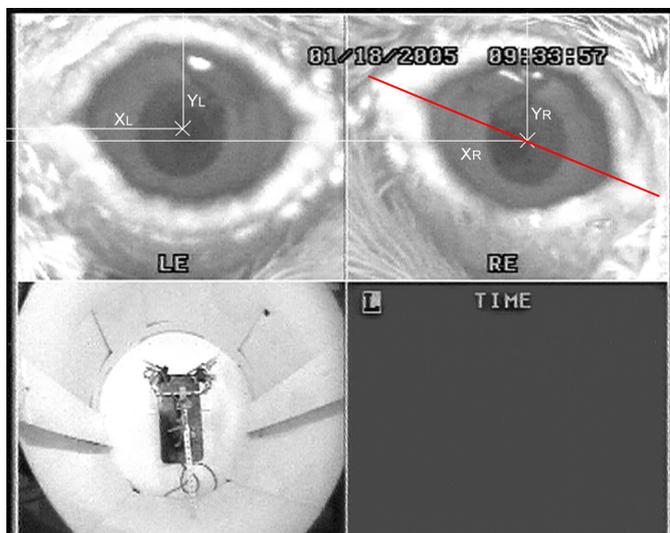


Abb. 2.2: Kombiniertes Bild der drei Kameras. Die Pupillenmitte wird über die x- und y-Position codiert. Die rote Linie zeigt die Auge-Schnabelachse. Das untere Bild zeigt die Arena und die präsentierten Stimuli..

Die S-VHS-Filme wurden mittels einer Capture Card und dem zugehörigen Aufnahmeprogramm FAST.forward (Version 1.6) [© 2001 by Dazzle Europe GmbH] digitalisiert. Dabei wurde das unkomprimierte DIV-Format gewählt, um möglichst viel Information der Videosequenzen zu übernehmen. Die weitere Bearbeitung der Filme erfolgte unter Zuhilfenahme des Videoschnittprogramms Premiere (Version 6.0) [© 2000 Adobe Systems Inc.].

Relevante Szenen der Filme wurden herausgeschnitten und als Tiff-Sequenz mit einer zeitlichen Auflösung von 25 Bildern pro Sekunde exportiert. Bei Versuchen mit unstimulierten Vögeln wurden Sequenzen mit einer Länge von zwei Sekunden gewählt; bei Versuchen mit frontaler, lateraler oder binokularer Stimulation wurden 0,4 Sekunden vor dem Reiz und 1,6 Sekunden nach dem Reiz ausgewertet.

Die Auswertung der Tiff-Sequenzen erfolgte mit einem Tracking-Programm [FlyTrace 0.5, Lindemann, 2004]. Ein Videobild, und damit auch das konvertierte Tiff-Image, besteht aus zwei Halbbildern, die nacheinander aufgenommen werden und *interlaced* - in alternierenden Zeilen - codiert sind. Das Programm zerlegt jedes Bild in seine Halbbilder (Frames). Zum Einen führt das zu einer verbesserter Darstellungsqualität, da die kammartigen Verzerrungen der Bilder vermieden wird, zum Anderen kann die doppelte Bildrate dargestellt und ausgewertet werden. Damit sind Informationen über die Positionen der Augen alle 20 ms verfügbar.

In dem Programm sind Algorithmen implementiert, die es ermöglichen, in jedem Frame anhand von Kontrastunterschieden die schwarz gefärbte Fläche der Pupillen zu ermitteln. Von dieser Fläche sollte der geometrische Schwerpunkt errechnet und als Pupillenmitte definiert werden. Da die Bilder jedoch häufig von Artefakten wie Augenlidschlag, Nickhautbewegung und Spiegelungen auf der Corneaoberfläche gestört wurden, war eine automatisierte Auswertung der Sequenzen nicht möglich. Die Markierung der Pupillenmitte des linken und rechten Auges in den erforderlichen Bildern erfolgte stattdessen manuell mit dem Mauszeiger. Um die Datenmenge übersichtlich zu halten und die Auswertung nicht zu erschweren, wurden die Positionsmarkierungen nur während einer Augenbewegung gesetzt, die unbewegten Phasen blieben unmarkiert. War die Pupille für ein oder zwei Frames während der Augenbewegung durch Vorziehen der Nickhaut oder durch einen Lidschlag verdeckt, wurde in diesen Frames keine Markierung gesetzt. Die fehlende Position konnte in der nachfolgenden Analyse extrapoliert werden. Waren während einer Augenbewegung zu viele Daten, besonders die Anfangs- und Endpunkte herausgefallen, wurde diese nicht in die Auswertung genommen.

Das auszuwertende Bild besteht aus 720 in horizontaler (x) und 576 (y) in vertikaler Richtung angeordneten Pixeln. Die markierten Positionen der Pupillenmitte des linken und rechtem Auges wurden über die Pixelwertigkeit in der x- und y-Achse definiert und als Datenreihe im ASCII-Format ausgegeben. Neben der Definition der Positionsinformation

kann jede Augenbewegung einem Zeitpunkt zugeordnet werden, da die Information über den Zeitverlauf der Sequenz durch die Framerate im 20 ms-Intervall codiert wurde.

Um diese Koordinateninformation in auswertbare Parameter umzuschreiben, wurde ein Java™-Programm erstellt. Diese Programm konvertiert die ASCII-Daten in zwei verschiedene Ausgabeformate: Das erste Format ist wieder eine Textdatei, in der die Strecken zwischen den Pixelpositionen in Sehgrad umgerechnet sind und die Werte in Datenreihen abgelegt werden.

Im zweiten Ausgabeformat sind die Trajektorien der Augen grafisch dargestellt (Abb. 2.3). Die Skalierung ist in Sehgrad angegeben. An jedem Markierungspunkt ist die Zeit in Millisekunden aufgetragen, sodass ein direkter Vergleich von Bewegungsbeginn und -richtung möglich ist.

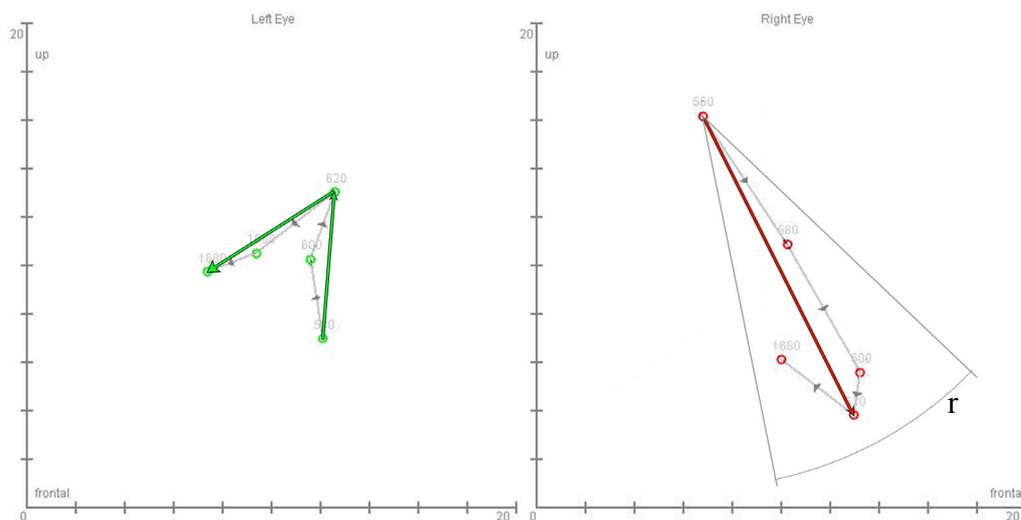


Abb. 2.3: Trajektorien zeigen den Verlauf von Augenbewegungen des linken und rechten Auges. Sakkaden sind durch die zeitliche Auflösung von 20 ms in mehrere Datenpunkte unterteilt. Die farbigen Pfeile verbinden die Anfangs- und Endpunkte der Sakkaden. Das graue Segment (r) im rechten Bild zeigt das 35°-Fenster, das die Definition der Reizzuwendung darstellt.

Eichen des Systems

Um eine Vergleichbarkeit der Daten zu erreichen, müssen wichtige Messparameter geeicht werden. Die Augen müssen immer mit gleicher Distanz zur Kamera aufgenommen werden, damit deren Abbilder in den Videosequenzen in Größe und Pixelauflösung vergleichbar sind. Um das zu gewährleisten, wurden die Objektive so justiert und arretiert, dass sie einen festen Fokus bei 5 cm hatten und eine möglichst geringe Tiefenschärfe aufwiesen. Die Schärfe des Bildes konnte als Distanzreferenz genutzt werden, um bei allen Versuchen den gleichen Auge-Objektiv-Abstand einzustellen und somit vergleichbare Trajektorien zu erhalten.

Es ist natürlich bei jeder Datenauswertung wünschenswert, in den Einheiten zu diskutieren, die auch das System benutzt, das gerade untersucht wird. Die Augenbewegungen, die der Vogel macht, werden von dem hier benutzten System als Unterschiede in den Pixelpositionen ausgegeben. Es musste eine Möglichkeit gefunden werden, diesen abstrakten Wert in visuelle Grad umzurechnen. In Eyetrackern der Human- und Primatenforschung ist das Problem dadurch gelöst, dass die Probanden gebeten (oder dressiert) werden, auf verschiedene Kalibrierungspunkte zu blicken. Die jeweiligen Augenpositionen werden gespeichert und dann zur Berechnung der Trajektorien in Sehgrad herangezogen. Da Vögel nicht so kooperativ sind und sich auch nicht auf Blickrichtungen konditionieren lassen, mussten Alternativen zur Bestimmung des Umrechnungsfaktors gefunden werden (Abb.2.4). Dazu wurde die Anatomie eines Zebrafinkenauges vermessen. Für die Untersuchung der Zelldichte der Zebrafinkenretina wurden Gewebeschnitte der Augen angefertigt. In diesen lassen sich Daten über die Wölbung der Corneaoberfläche und Augengröße ermitteln. Der Drehpunkt, um den Augenbewegungen ausgeführt werden, wurde im Zentrum des Augenbulbus definiert. Die Daten wurden auch für die Kalibrierung des ophthalmoskopischen Systems verwandt (siehe Kapitel 2.4). Unter Berücksichtigung der anatomischen Daten wurde ein Augenmodell erstellt, auf dessen Oberfläche Sehwinkelmarkierungen in 20 Grad-Einheiten aufgetragen wurden. Dieses Modell wurde von den Eyetracker-Kameras gefilmt, wobei auch hier darauf geachtet wurde, dass der gleiche Abstand zwischen Oberfläche und Objektiv besteht wie bei den Versuchstieren. Die auf der resultierenden Filmsequenz zu sehenden Gradangaben wurden - wie bei der Bestimmung der Augenpositionen - mit dem Mauszeiger markiert und der Abstand als Pixelwert ausgegeben. Die Messungen wurden zehn Mal für das linke und rechte Kamerabild wiederholt und ein Mittelwert von $0,233^\circ / \text{Pixel}$ errechnet.

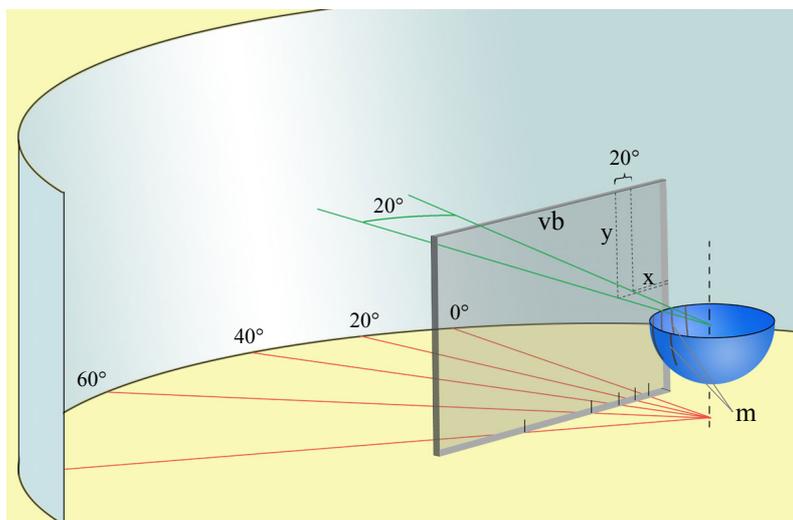


Abb. 2.4: Schematische Darstellung der Kalibrierung des Eyetrack-Systems. Die roten Linien zeigen optischen Achsen in 20° -Schritten.

- m Gradmarkierungen (20°) auf dem Augenmodell
- vb virtuelles Videobild
- x, y Pixelkoordinaten auf dem Videobild

Bei dieser Annäherung an einen realen Sehwinkel muss man bedenken, dass die Ungenauigkeit des Wertes zunimmt, je weiter man sich vom Zentrum des Bildes entfernt. Durch die Tatsache, dass eine gewölbte Oberfläche auf einem ebenen Bild dargestellt wird, lässt sich ein Parallaxen-Effekt nicht verhindern. Trotz der leichten Missweisung wurden nur Bewegungsamplituden gemessen, die der gängigen Literatur entsprechen [Bloch et al., 1984, 1986; Martin, 1985].

Für die Auswertung der Bewegungsrichtung ist es von großer Bedeutung, dass alle errechneten Trajektorienwinkel auf einem gemeinsamen Bezugssystem basieren. Um ein brauchbares, sprich vergleichbares System zu erschaffen, mussten Parameter wie Kopfhaltung und der Winkel des Kamerabildes zu den Augen für jeden Versuch kalibriert werden.

Die Kopfposition des Vogels in der Arena sollte der natürlichen Haltung im Fliegen entsprechen. Um diese 21° Neigung zur Horizontalen [Intrup, 2001; Examensarbeit] zu gewährleisten, wurde eine transparente Schablone entwickelt, die vor Beginn der Stimulationen neben den eingespannten Vogel gestellt wurde. Auf der Schablone befanden sich Strichmarkierungen, die die richtige Position sicherstellten, wenn Schnabelspitze und Augenwinkel des Tieres dazu deckungsgleich waren.

Bei der Ausrichtung der Kameras vor den Augen der Versuchstiere wurde vorrangig darauf geachtet, einen scharfen Fokus für den richtigen Objektivabstand einzustellen und die Pupille in der Mitte des Bildes zu halten. Bedingt durch das Handling standen daher die Kameras bei allen Versuchen in etwas unterschiedlichen Rotationswinkeln vor den Augen. Da bei Seitenansicht die Augenwinkel auf einer Linie mit der Schnabelspitze liegen, konnten diese bei der Auswertung als Winkelreferenz herangezogen werden (Abb. 2.2).

Reize

Die visuelle Stimulation der Versuchstiere erfolgte entweder mit TFT-Bildschirmen oder über manuell bedienbare Reizegeber. Der Aufbau der TFT-Bildschirme im Versuchsssetup ist im allgemeinen Methodenteil beschrieben. Beide Bildschirme wurden gleichzeitig von einem PC mittels einer DualHead-Grafikkarte [Matrox Inc.] angesteuert. Zur Darstellung der Stimuli wurde eine PowerPoint-Datei [Microsoft Inc., Office XP] erstellt, deren Präsentationsfenster über beide Bildschirme reichte. So konnten Reize in beliebigen Positionen auf dem linken oder rechten Bildschirm oder auf beiden gleichzeitig präsentiert werden.

Die Reize bestanden aus animierten und statischen GIF- oder JPG-Bildern. Bei den animierten Reizen wurde die Frequenz der Fluktuationen so gewählt, dass sie etwas langsamer als die Verschmelzungsfrequenz der Vögel (ca. 100 Hz) ist [unveröffentlichte Daten der eigenen Arbeitsgruppe]. Damit wurde sichergestellt, dass der Reiz so interessant ist, um bei den Vögeln eine Zuwendungsbewegung auszulösen, aber schnell genug

fluktuiert, um ein ständiges Hin- und Herschauen auf die wechselnden Bildelemente zu verhindern.

In den Vorversuchen wurden verschiedene Reize ausprobiert. Dabei zeigte sich, dass am häufigsten Reaktionen ausgelöst werden können, wenn man innerhalb eines Versuches möglichst unterschiedliche Reize an verschiedenen Positionen der visuellen Felder präsentiert werden. Für die Versuchsreihen mit unilateraler und simultan bilateraler Stimulation wurden drei Reize ausgesucht:

- Ein statisches, schwarzes Kreuz .



- Ein animierter, von außen nach innen laufender Kreissinus, der zusätzlich mit einem fluktuieren Zufallsmuster unterlegt war.



- Eine Animation eines roten, schnell expandierenden Feuerballs



Die Stimuli hatten eine Größe von 7° , der Hintergrund war bei allen Reizsituationen weiß.

Für die Versuche mit frontaler Stimulation wurde der animierte Kreissinus benutzt. Die horizontale Ausdehnung wurde jedoch auf 15° verbreitert, da auf einen zu kleinen frontalen Reiz, kaum Blickreaktionen erfolgten.

Der manuell bedienbare Reizgeber, die zweite Stimulationsmöglichkeit, bestand aus 4×4 cm große Plastikfähnchen, die hinter einer Sichtblende verborgen waren. Die Blende war 60 cm hoch und verbarg 3 einzeln bedienbare Fähnchen, eins in Augenhöhe des Versuchstieres, die anderen in -30° und $+50^\circ$ vertikaler Ausrichtung. Die Fähnchen konnten mit einer daran befestigten Nylonschnur hervorgezogen werden. Diese Schnüre verliefen hinter der Sichtblende und waren für den Vogel nicht sichtbar. Auf den Fähnchen befanden sich schwarze Kreuze auf weißem Hintergrund, die in einem Abstand von 30 cm einen Durchmesser von 6 Sehgrad hatten. Die gesamte Konstruktion konnte beliebig an der Wand der Arena verschoben werden. Während der manuellen Stimulation wurden die Fenster für die TFT-Bildschirme mit Pappwänden verdeckt.

Da es in den Versuchen mit binokularen lateralen Stimulationen notwendig ist, die Reize exakt simultan zu präsentieren, wurde hier ausschließlich mit den TFT-Bildschirmen gearbeitet. Bei der Präsentation binokularer und unilateraler Stimuli wurde zum großen Teil der hintere Sehfeldbereich genutzt, um eine klare Trennung zur frontalen Reizsituation zu schaffen.

Definition von evozierten Zuwendungen

In der vorliegenden Studie werden neben den spontanen Augenbewegungen vornehmlich solche untersucht, die von plötzlich im Sehfeld erscheinenden Reizen ausgelöst werden. Durch das oben beschriebene Kalibrieren des Eyetrackers können zwar die Richtung und Amplitude der Augenbewegungen errechnet werden, die absolute Position der fovealen Achse innerhalb des visuellen Feldes kann jedoch nicht bestimmt werden.

Da man hat keine direkte Information darüber hat, welche Augenbewegung eine Reaktion auf einen Reiz darstellt, musste für das Erkennen von evozierten Zuwendungen eine klare Definition gefunden werden. Als evozierte Zuwendungsbewegung wurde jede Augenbewegung definiert, die in einem Zeitfenster von 1,6 Sekunden in ihrer Richtung innerhalb eines 35° Fensters zum Reiz liegt (Abb. 2.3).

Auswertung

Während der Augenbewegung wurden die Positionen der Pupillenmitte in einem Zeitintervall von 20 ms aufgenommen und daraus die Trajektorien gebildet. Da das Ausführen einer Augenbewegungen länger als 20 ms dauert, erscheint sie in der Trajektorie auf mehrere Einzelelemente verteilt (Abb. 2.3). Alle Einzelelemente die unmittelbar aufeinander folgen oder von nicht mehr als zwei "unbewegten" Frames getrennt sind, werden zu einer Bewegungseinheit zusammengefasst. Beginn und Ende jeder Einheit wird als Start und Ziel einer Augenbewegung definiert (Abb. 2.3). Folgen mehr als zwei Frames ohne Bewegung nacheinander, wird die die nächste Positionsänderung als Beginn einer neuen Augenbewegung definiert.

Die als Trajektorien dargestellten Augenbewegungen wurden mit einem Winkelmesser ausgemessen. Der Referenzwinkel war die schon beschriebene Achse über Augenwinkel und Schnabelspitze.

Ein Winkel von 0° beschreibt also eine frontale Augenbewegung in Richtung Schnabel, ein Winkel von 90° oder 270° beschreibt eine Augenbewegung nach oben oder unten und bei 180° bewegt sich das Auge in das caudale Sehfeld. Da die Versuchstiere in Flugposition fixiert waren, befindet sich der Horizont 21° über der Schnabelachse.

Statistik

Durch die einheitliche Berechnung und Analyse der Trajektorien war eine vergleichende Auswertung der Bewegungen beider Augen möglich. Die errechneten Winkel und Längenangaben, die die Augenbewegungen in den unterschiedlichen Reizbedingungen repräsentieren, wurden mit einem Programm für Kreisstatistik [Oriana, Kovach Computing Service] grafisch dargestellt und statistisch ausgewertet.

Einer der wichtigsten Parameter bei der kreisstatistischen Auswertung ist der mittlere Vektor. Dieser mittlere Vektor hat zwei Eigenschaften: den mittlern Winkel (μ), der sich aus den Einzeldaten errechnet, und dessen Länge (r), ein Streuungsmaß, das mit Werten zwischen 0 und 1 angegeben wird. Diese Länge ist dabei umgekehrt proportional zur Streuung der Werte um den mittleren Winkel (μ). Sie steht in direktem Zusammenhang mit der zirkularen Standardabweichung - $S = (-2 \ln(r))^{1/2}$.

Bei der Charakterisierung der Winkelverteilung ist es notwendig, ein Maß zu finden, das in der Lage ist, Winkelhäufungen an einer oder mehreren Stellen des Kreissystems zu beschreiben. Bei unimodalen Häufungen kann die Winkelverteilung anhand der Streuung der Werte charakterisiert werden, wobei die Länge [r] des mittleren Vektors das verwendete Maß ist.

Soll eine bimodale Verteilung beschrieben werden, ist die normale Streuung nicht aussagekräftig. Hier wird dann das kreisstatistische Maß "Konzentration" [k] benutzt (Mardia und Jupp, 2000). Die Konzentration richtet sich nach der von Mises-Verteilung und misst die Abweichung der Einzelwinkel von einem perfekten Kreis, also einer Gleichverteilung. Je größer der Konzentrationswert, desto mehr kumulieren die Richtungswinkel an einer oder mehreren Stellen im Winkelsystem. Die Konzentrationswerte der Vögel, die sich aus den Bewegungswinkeln verschiedener Gruppen ergeben (z.B. reizzugewandtes und -abgewandtes Auge), können dann zum Beispiel mit einem t-Test statistisch ausgewertet werden. Diese Methode kann auch bei kleinen Stichprobengrößen der Gruppen angewandt werden und stellt sicher, dass jedes Versuchstier zu gleichen Teilen in die Auswertung eingeht.

Wenn lediglich die Winkelverteilung zweier Stichproben auf Unterschiede getestet werden soll, ohne dass die uni- oder bimodale Verteilung eine Rolle spielt, wird der U^2 -Test nach Watson verwendet. Dieses Verfahren nimmt in der Nullhypothese an, dass in beiden Stichproben die Winkelverteilungen gleich verteilt sind. Bei einem signifikanten p-Wert wird diese Hypothese verworfen und ein Verteilungsunterschied ist bewiesen.

Die Berechnungen aller linearen statistischen Tests erfolgte mit dem Programm Prism4 [Graphpad Software, Inc.]. Wenn Werte aus den Einzeltieren miteinander verglichen werden sollen, wird eine repeated ANOVA verwandt, da innerhalb eines Versuchs mehrere Daten aufgenommen werden. Werden die aus Einzeldaten resultierenden Mittel-

werte verglichen, wird eine 1-way-ANOVA genutzt. Die jeweiligen Tests sind im Ergebnisteil angegeben.

Um aus den Datensets von jedem Versuchstier aussagekräftige Daten zu erhalten, werden bei einigen Auswertungen Scores berechnet. Die benötigten Werte werden in den Samples der Versuchstiere ausgezählt und mit der jeweiligen Formel ausgewertet.

- Für die Auswertung der unabhängigen und simultanen Augenbewegung unter simultan bilateraler und frontaler Stimulation wurde ein Unabhängigkeitsscore errechnet.

Die Berechnung erfolgte nach der Formel:

$$\text{Unabhängigkeitsscore} = \frac{\text{Anzahl der unabhängigen Augenbew.}}{\text{Anzahl der unabhängigen Augenbew.} + \text{Anzahl der simultanen Augenbew.}}$$

- Der Präferenzscore, der eine mögliche Augenpräferenz in der Zuwendungsbewegung des linken und rechten Auges testen soll, wird mit folgender Formel berechnet:

$$\text{Präferenzscore}_{\text{linke Zuwend. zuerst}} = \frac{\text{Anzahl erste Zuwendungen links}}{\text{Anzahl erste Zuwendungen links} + \text{Anzahl erste Zuwendungen rechts}}$$

- Der Häufigkeits-Score, der das Auftreten von Vergleichsamplituden in den Klassen beschreibt, wird nach folgender Formel berechnet:

$$\text{Score}_{\text{Klasse } 0 < 0,25} = \frac{\text{Anzahl der AB in Klasse } (0 < 0,25)}{\text{Anzahl AB in Klasse } (0) + \text{Anz. } (0 < 0,25) + \text{Anz. } (0,25 < 0,5) + \text{Anz. } (0,5 < 0,75) + \text{Anz. } (0,75 - 1)}$$

Bei simultanen Augenbewegungen wird das Längenverhältnis der korrespondierenden Bewegungsamplituden berechnet. Dieser Wert erlaubt eine Aussage darüber, wie ähnlich die Längen der beiden Amplituden sind. Die Berechnung erfolgt mittels der Formel:

$$\text{Ratio}_{L/R} = \left(\frac{s_l}{s_r} \right)^{\text{sig}(s_r - s_l)}$$

2.3 Anatomische Untersuchungen der Retina

2.3.1 Messung der Ganglienzelldichte

Präparation

Die Versuchstiere wurden mit einer Nembutalinjektion in den Brustmuskel anästhesiert und mit 0,9% NaCl-Lösung und anschließender Formollösung (4%) perfundiert, um das Gewebe zu fixieren. Danach wurden die Tiere dekaptiert und in den stereotaktischen Kopfhalter [Bischof, 1981] eingespannt. Es wurde vorausgesetzt, dass die Augenmuskeln durch die Anästhesie relaxiert waren und sich das Auge in Ruhestellung befand. Um die horizontale Ausrichtung des Auges auch in den weiteren Arbeitsschritten zu erhalten, wurde eine Insektennadel senkrecht im Augenbulbus positioniert. Das Auge wurde mitsamt der Nadel aus dem Schädel präpariert und über Nacht in 10% Formollösung nachfixiert. Für den Schneidevorgang wurden die Augen in Parafin eingebettet. Dabei wurde darauf geachtet, dass die durch die Nadel gewährleistete Horizontalausrichtung eingehalten wurde.

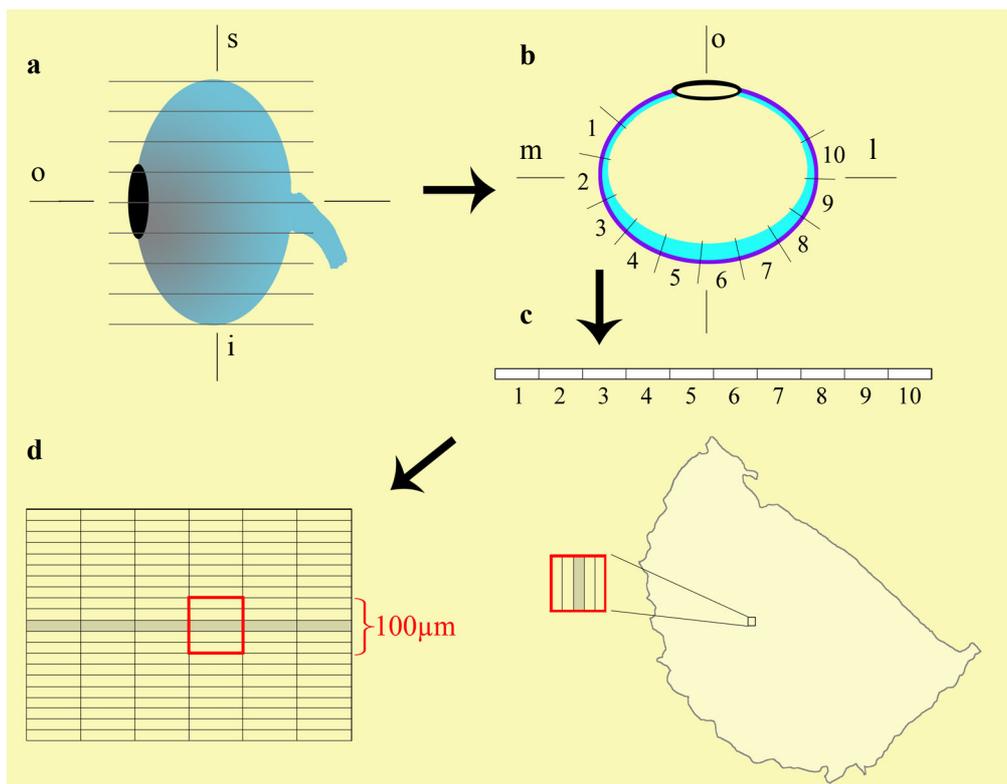


Abb. 2.5 Schematische Darstellung des Versuchsablaufes bei der anatomischen Auswertung der Ganglienzelldichte der Zebrafinkenretina.

i - inferior, l - lateral, m - medial, o - optische Achse, s - superior

Mit einem Mikrotom wurde aus den fixierten Augen 20µm dünne Gewebeschnitte angefertigt. Die Schnittebene verlief horizontal in Richtung der optischen Achse (Abb. 2.7a). Da jeder Folgeschnitt ein weiteres Segment des Augenbulbus bildet, wurden sie in gleicher Reihenfolge auf Superfrost-Objekträger aufgebracht. Das retinale Gewebe wurde mit einer Giemsa-Lösung angefärbt, um die Zellsomata differenzieren zu können. Nach dem Eindecken mit Depex [Serva Electrophoresis GmbH] konnten die Gewebeschnitte unter mikroskopischer Betrachtung ausgewertet werden.

Auswertung

Die Auswertung erfolgte mit einem Lichtmikroskop [Axioskop, Zeiss Germany] mit 400-facher Vergrößerung, unter der die Ganglienzellen gut zu differenzieren sind. Um die Zelldichte ermitteln zu können, wurde in jedem fünften Gewebeschnitt die gesamte Retina in Abschnitte von 100µm unterteilt (Abb.2.7b). Die Anzahl der Zellsomata wurde für jeden dieser 20 x 100µm großen Abschnitte ausgezählt.

Aus den Werten wurden lineare Datenreihen erstellt, die die umlaufenden Abschnitte repräsentieren (Abb 2.7c). Die Reihen wurden nebeneinander gelegt und die einzelnen Werte auf einen Bereich von 100 x 100µm hochgerechnet (x5)(Abb. 2.7d). Die räumliche Ausdehnung eines Datenpunktes beträgt demnach 10.000 µm². Um die Zelldichte als Zellen/mm² angeben zu können, wurden die Werte mit 100 multipliziert.

Die zweidimensionale Darstellung der Dichteverteilung wurde mit dem Programm Sigmaplot [Systat Software Inc.] realisiert. Die Werte der Zelldichten wurden dabei in Einheiten von 2000 Zellen/mm² unterteilt. Um die Daten mit der ophthalmoskopischen Untersuchung der Retina vergleichen zu können, erfolgt die Darstellung der Ganglienzelldichte als Projektion in das rechte Sehfeld.

2.3.2 Ophthalmoskopische Untersuchung zur Bestimmung retinaler Landmarken

Ophthalmoskopie

Für die Untersuchung retinaler Landmarken des Zebrafinkenauges wurde ein Auflichtmikroskop mit einer Zusatzlinse zu einem hochauflösenden Ophthalmoskop umgebaut. Die Apparatur wurde an einem Goniometer befestigt, sodass der Augenfundus aus allen gewünschten Richtungen betrachtet werden konnte. Elevation und Azimut der jeweiligen Position konnten an der Einteilung des Goniometers bis auf 0,1° abgelesen werden. Ein Haarkreuz im Okular ermöglichte eine exakte Zentrierung von retinalen Landmarken. Die

Kalibrierung des Gerätes erfolgte mit Hilfe eines künstlichen Auges (Brennweite 25mm), an dessen Augenhintergrund eine Mikrometerskala aufgezeichnet war. An der optischen Achse des Zebrafinkenauges beträgt der Abstand zwischen Cornea und hinterem Augenfundus 4,1 mm. Der Wert ergibt sich aus Abstandsmessungen zwischen Cornea und Augenfundus bei den Retinaschnitten, die bei der Zelldichtemessung verwendet wurden. Mit dieser Brennweite lässt sich die kalibrierte Winkelskala des Goniometers in eine lineare Skala auf der Retina umrechnen. Als Bezugspunkt diente die optische Achse. Durch unterschiedliche Objektive am Mikroskop konnte das retinale Gewebe bis zu 1185 x vergrößert werden. Bei starker Vergrößerung wurden die Lichtverhältnisse des Bildes jedoch unzureichend, zur Bestimmung der Landmarken war eine 180 - 358-fache Vergrößerung ausreichend.

Für die Studie wurden die Versuchstiere aus den Eyetrack-Studien benutzt, da sie schon über einen aufpräparierten Kopfhalter verfügten (siehe: Eyetrack-Präparation). Die Vögel wurden mit Equithesin für etwa eine Stunde anästhesiert, die Augenlider des zu untersuchenden Auges wurden mit Klebestreifen offengehalten. Die Vögel wurden mit einer Klemme fixiert, sodass sich die Achse durch Schnabelspitze und Auge in einem 21° Winkel zur Horizontalen befand. Die Fixierklemme befand sich an einem 3D-Mikromanipulator, sodass die Mitte des untersuchten Auges etwa ins Rotationszentrum des goniometrischen Apparates gebracht werden konnte. Die Definition der optischen Achse des Auges erfolgte durch die Abbildung der Pupillenform und des Auflichtreflexes auf der Cornea. Der goniometrische Messwinkel, bei dem die Pupille kreisrund erscheint (bei seitlicher Aufsicht wäre sie oval) und der Lichtreflex in der Mitte der Pupille liegt, ergibt die optische Achse. Um Standardfehler des Systems gering zu halten, wurde diese Messung mehrere Male durchgeführt und die Werte gemittelt. Auch der Mittelpunkt der Fovea wurde mehrmals ausgemessen, um daraus einen Mittelwert zu bilden. Zusätzlich wurde die Richtung der Schnabelspitze goniometrisch ermittelt, das sich bei diesem System und dem System des Kopfhalters unterschiedliche Werte ergeben.

Auswertung

Die über den Goniometer ermittelten Winkeldaten über Elevation und Azimut der Landmarken wurden mit einem Programm [Nalbach und Wolf-Oberhollenzer, 1990] als Projektion in ein äquidistantes Koordinatensystem dargestellt (Netzweite = 30°). Um eine unmittelbare Vergleichbarkeit zu erreichen, wurden die Ergebnisse der linken und rechten Augen immer als Projektion ins rechte Sehfeld aufgetragen, die Projektionsdaten der linken Augen wurden also horizontal gespiegelt.

Der Nullpunkt des äquidistanten Koordinatensystems definierte sich durch die optische Achse eines jeden Auges. Die Landmarken der Retinamessungen wurden zusammengefasst. Die Daten wurden mit der optischen Achse als Zentrum übereinandergelegt und die

einzelnen Darstellungen über diesen Angelpunkt rotiert, bis die Winkel der goniometrisch ermittelten Schnabelspitzenrichtungen in der horizontalen Ebene deckungsgleich waren. Die horizontale Ausrichtung wurde gewählt, um eine Vergleichbarkeit mit den Zelldichtemessungen zu erreichen. Die Darstellung der zusammengefassten Daten erfolgte wieder im äquidistanten Koordinatensystem.

2.4 Elektrophysiologische / pharmakologische Untersuchungen zum Einfluss des SP/IPS-Komplexes auf visuelle Verarbeitung im tectofugalen visuellen System

Um den Einfluss inhibitorischer Mechanismen im visuellen System von Zebrafinken zu untersuchen, wurden der SP/IPS und der Nucleus Rotundus pharmakologisch mit einem GABA-Antagonist behandelt. Der SP/IPS wurde zusätzlich mit elektrolytischen Läsionen ausgeschaltet. Vor und nach den Injektionen / Läsionen wurden visuell evozierte Potentiale im Entopallium abgeleitet und die Änderungen der Amplituden ausgewertet.

Präparation und Stereotaxis

Die Versuchstiere wurden über Nacht ohne Wasser gehalten und zwei Stunden vor dem Versuch futterdepriviert, um einem narkosebedingten Erbrechen vorzubeugen. Den Vögeln wurden 0,11 - 0,14 ml Urethan (20% w/v; in physiologischer Kochsalzlösung) in den Brustmuskel injiziert. Urethan [Sigma-Aldrich, Inc.] ist ein Langzeitanästhetikum, das die kardiovaskulären- und respirativen Funktionen kaum beeinträchtigt, aber das Versuchstier zuverlässig für bis zu 14 Stunden in eine irreversible Narkose versetzt. Das Anästhetikum beeinflusst kaum basale neuronale Reflexmechanismen und ist daher besonders geeignet für elektrophysiologische Untersuchungen. Etwa 30 Minuten nach der Injektion wurde die Tiefe der Anästhesie kontrolliert. Blieben Reaktionen auf taktile Testreize aus, wurde mit der Präparation begonnen.

Zuerst wurden die Federn um die Ohrlöcher entfernt, um den Vogel in der korrekten Position in den Kopfhalter [Bischof, 1981] einspannen zu können. Durch die Fixierung des Schnabels erfolgte eine exakte Ausrichtung des Kopfes in horizontaler Ebene. Die Federn des oberen Kopfbereiches wurden ebenfalls entfernt und die Haut mit einer Mikroschere fensterartig eingeschnitten und zur Seite geklappt. Die Hautlappen wurden mit physiologischer Kochsalzlösung feucht gehalten, da sie als Kontaktstelle für die indifferente Ableitelektrode dienten. Mit einer Pinzette wurde die nun sichtbare obere Knochenschicht im Bereich des Übergangs zwischen Cerebellum und Telencephalon entfernt. Der dort befindliche Gefäßsinus (Y-Punkt) dient als Referenzpunkt für die Stereotaxis. An den Bereichen, an denen die Elektroden, bzw. Kapillare eingeführt werden sollen, wurden beide Knochenschichten entfernt und die Dura Mater aufpräpariert. Um ein Austrocknen des freiliegenden Gewebes zu vermeiden, wurden die Präparationsstellen mit Mineralöl bedeckt. Nach der Präparation wurde der Vogel im Kopfhalter in die stereotaktische Apparatur gesetzt, um die Elektroden bzw. Kapillare mit Mikromanipulatoren an den entsprechenden Stellen zu positionieren. Der Tiefenvorschub erfolgte mit Schrittmotoren in 2µm-Schritten. Die Koordinaten wurden anhand eines Stereotaktischen Atlas ermittelt [Nixdorf, 1979 unveröffentlicht]. Eine Stereotaxis wurde für die Positionierung der Ableitelektrode im Entopallium und eine weitere für die Läsionselektrode bzw. Injektionskapillare im SP/IPS bzw. RT benötigt. Der

Mikromanipulator für den SP/IPS-Bereich befand sich in einem dem Atlas entsprechenden 45°-Winkel zur Horizontalen. Da die Eingangsbereiche für Entopallium und SP/IPS bzw. RT nur wenige Millimeter auseinanderliegen, musste die Stereotaxis für die Ableitelektrode des Entopalliums um 45° in der Sagittalebene gekippt werden, sodass sie senkrecht über dem Vogel stand (Abb. 2.5). Die Atlaskoordinaten wurden hier entsprechend umgerechnet.

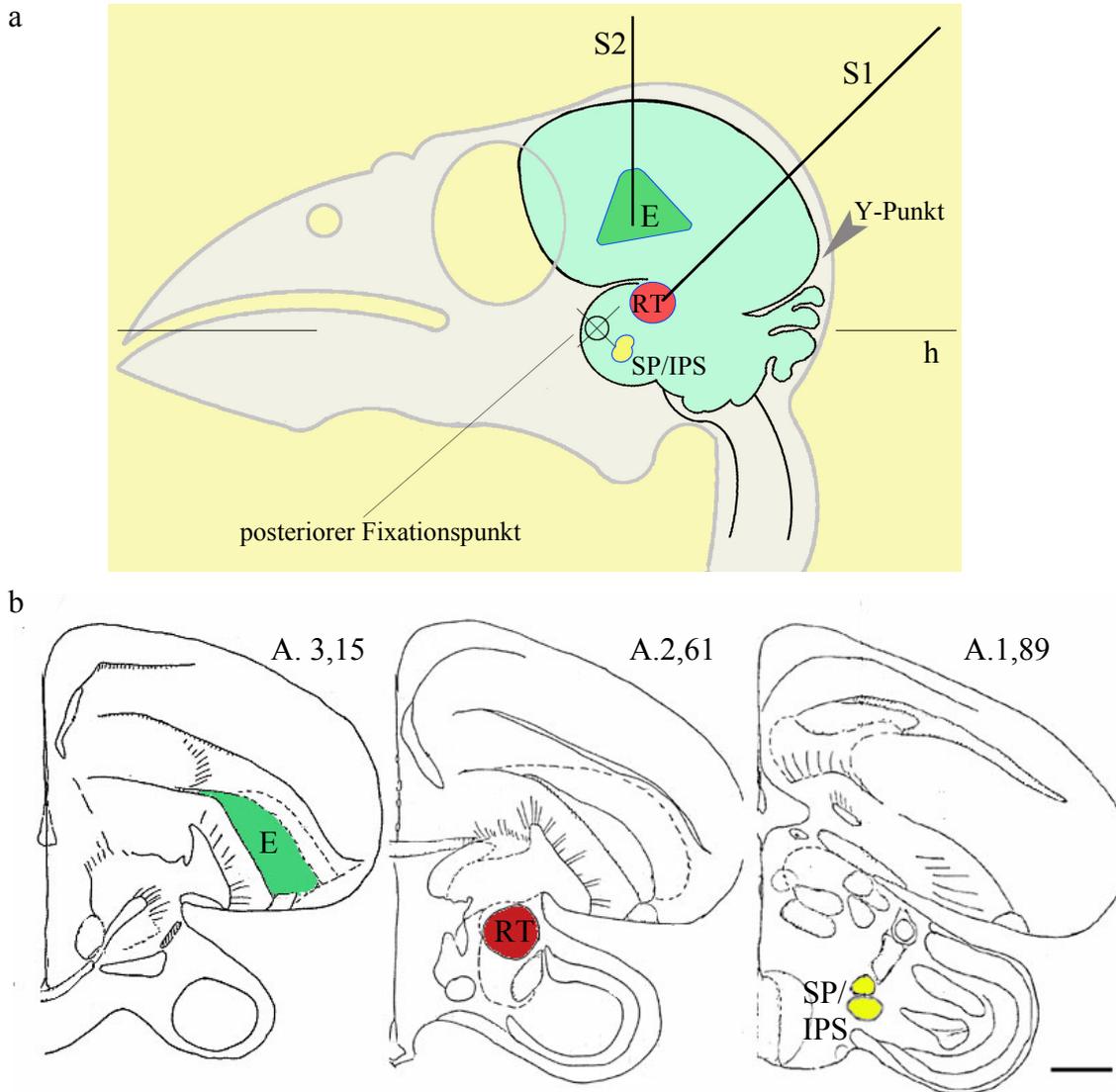


Abb. 2.6:

a Schematische Darstellung der Stereotaxis bei elektrophysiologischen Ableitungen beim Zebrafinken. Elektrode S1 steht - dem stereotaktischen Atlas folgend in einem 45°-Winkel zur Horizontalebene, Elektrode / Kapillare S2 ist in der Sagittalebene um 45° nach vorn geneigt, und steht senkrecht zur Horizontalebene, um mit beiden Mikromanipulatoren über dem Vogelkopf arbeiten zu können.
E - Entopallium, h - Horizontalebene, RT - Nucleus rotundus, S1 / 2 - Achsen der beiden Stereotaxen, SP/IPS - Nucleus subpretectalis / Nucleus interstitio pretectosubpretectalis.

b Stereotaktische Koordinaten vom Entopallium (E), Nucleus rotundus (RT) und SP/IPS-Komplex. A: anteriore stereotaktische Koordinaten Maßstab: 1mm

Pharmakologie und Läsionen

In beiden Hirnarealen, SP/IPS und Nucleus Rotundus wurden unspezifisch inhibitorische Prozesse ausgeschaltet. Dazu wurde eine mit gesättigter Picrotoxinlösung [Sigma_Aldrich, Inc., (Lösung in 0,9% NaCl)] gefüllte Glaskapillare in den Arealen positioniert und 0,3 - 0,5 µl der Lösung mit einem regulierbaren Druckluft-Injektor appliziert. Um möglichst alle Bereiche des Nucleus Rotundus zu erreichen, wurden hier direkt aufeinander folgend Injektionen im ventralen, medialen und dorsalen Teil des Kerns vorgenommen. Picrotoxin (auch Cocculin - $C_{30}H_{34}O_3$) ist ein Neurotoxin, daß sich aus zwei äquimolaren Bestandteilen Picrotin ($C_{15}H_{18}O_7$) und Picrotoxinin ($C_{15}H_{16}O_6$), zusammensetzt. Der physiologisch wirksame Bestandteil ist das Picrotoxinin. Es wirkt als potenter GABA-Antagonist auf GABA_A-Rezeptoren in der postsynaptischen Membran und verhindert dadurch den Cl⁻-Einstrom in die Zelle. Der Einstrom negativer Ladungen in die unbehandelte Zelle führt zu einem inhibitorischen postsynaptischen Potential. Unter der Wirkung von Picrotoxin wird der Cl⁻-Einstrom, und damit auch die Inhibition, verhindert. Die Picrotoxinlösung wurde mit Rhodamin-B-Isothiocyant (RITC) [Sigma-Aldrich, Inc.], einem Fluoreszenzfarbstoff vermischt, um eine Lokalisation der Injektionsstelle in der anatomischen Auswertung zu ermöglichen.

Um nicht nur GABAerge Synapsen, sondern alle Neurone im SP/IPS-Bereich auszuschalten, wurde umfassende Teile des Areals mittels elektrolytischer Läsionen zerstört. Dazu wurde auf die glisolierten Wolfram-Elektrode für 8 - 10 Sekunden eine Spannung von 80 - 120 V gelegt (Elektrode negativ). Der Strom von etwa 30 µA zerstört das Gewebe im Bereich um die Elektrodenspitze, was in der späteren anatomischen Auswertung verifiziert wurde. Vor und nach dem Läsionieren des SP/IPS wurden ipsi-, contra- und binokular evozierte Potentiale im Entopallium abgeleitet.

Ableitung evozierter Potentiale im Entopallium

Das Entopallium im Telencephalon des Zebrafinkengehirns ist das letzte Kerngebiet in der Hierarchie des tectofugalen Systems, das ausschliesslich visuelle Information verarbeitet. Da die Einflüsse thalamischer und prätectaler Instanzen in den Antworten des Entopalliums wiederzufinden sind, eignen sich Ableitungen in diesem Kerngebiet besonders gut für die Untersuchung vorgeschalteter Modulationsmechanismen.

Um Informationen darüber zu erlangen, wie stark ein Reiz in einem Kerngebiet verarbeitet wird, sind evozierte Summenpotentiale besonders aussagekräftig. Die Summenpotentiale reflektieren die Aktivität informationsverarbeitender Prozesse neuronaler Zellpopulationen. Bei einem über die Synapsen ankommenden neuronalen Signal verändern sich die Eigenschaften von transmittergesteuerten Ionenkanälen am Zellsoma und Dendriten. Der daraus resultierende Ionenfluß generiert ein Potential, das sich elektrotonisch über die

Membran in Richtung Soma fortbewegt. Bei einer Erfassung von Summenpotentialen werden die extrazellulären Ausgleichsströme dieser passiven Membranpotentiale von allen Neuronen im Aufnahmebereich gemessen.

Sowohl die Lage und Struktur der abgeleiteten Zellensembles innerhalb des Gehirns, als auch ihre physiologischen Eigenschaften sind von großer Bedeutung. Bei der Auswertung und Interpretation der Summenpotentialmessungen sind einige Besonderheiten zu beachten. Im Gegensatz zu Einzelzelleitungen werden bei dieser Methode auch Potentiale gemessen, die unterhalb der Schwelle für Aktionspotentiale liegen. Andererseits ist die Ableitung eines differenzierbaren Signals aber nur dann möglich, wenn eine große Anzahl von Zellen gleichzeitig erregt wird und diese Zellen eine funktionelle Einheit bilden. Bei der Interpretation der Summenpotentiale muss außerdem darauf geachtet werden, dass das Auftreten von "far-field-potentials", die passive räumliche Ausbreitung von elektrischen Feldern anderer Areale, zu Verzerrungen der eigentlichen Antwortpotentiale führen kann. Die Messung von visuell evozierten Summenpotentialen ist dennoch eine etablierte Methode, basale Verarbeitungs- und Interaktionsmechanismen und deren sensorische Qualitäten in neuronalen Systemen zu erfassen.

Zur Messung der Summenpotentiale im Entopallium und im SP/IPS-Komplex wurden isolierte Wolframelektroden [World Precision Instruments] mit einem Widerstand von 1,0 - 5,0 M Ω verwendet. An einem der Kopfhautlappen wurde eine indifferente Klemmelektrode befestigt. Das Rohsignal wurde über einen Impedanzwandler an einen Messverstärker (A-M Systems, Modell 1800) gegeben und dort 1000-fach verstärkt. Hochfrequente Anteile wurden mit einem HighCut-Filter aus dem Rohsignal entfernt. Das verstärkte Signal wurde auf einem Oszilloskop (Gould) wiedergegeben, um einen ersten Eindruck von der Qualität der Ableitung zu bekommen. Parallel dazu wurde das Signal Mittels einer DA/AD-Wandlerbox [Micro 1401 MKII, Camebridge Electronic Design] digitalisiert und an einen Computer weitergeleitet. Akquisition der neuronalen Antworten und Steuerung der Stimuli, sowie die Speicherung der Daten erfolgte mit dem Programm *Spike 2* (Camebridge Electronic Design; Version 4]. Auch alle On- und Offline-Analysen wurden mit diesem Programm durchgeführt.

Als visuelle Reize wurden alternierend ipsi-, contra- und bilaterale Lichtblitze geboten, als Kontrolle diente ein Aufnahmedurchlauf ohne Stimulus. Die Blitze wurden von zwei baugleichen Stroboskopen [Conrad Electronics] erzeugt und über ca. 1 m lange Lichtleiterkabel direkt auf die Augen des Tieres geleitet. Ein Lichtblitz dauert etwa 90 ms. Die Enden der Lichtleiter bestanden aus angepassten Pappröhrchen, die das Vogelauge dicht umschlossen, um ein Überstrahlen der Lichtreize zum anderen Auge zu vermeiden. Das neuronale Signal wurde 100 ms vor und 500 ms nach dem Stimulus ausgewertet. Die

Zeit zwischen den Stimuli betrug 4 Sekunden. Die Stimulus-Sequenz wurde 64 Mal wiederholt. Das Acquisitionsprogramm war so programmiert, dass die Antworten Stimulusspezifisch sortiert wurden und daraus je ein Average gebildet wurde.

Auswertung und Statistik

Die Aufnahme der evozierten Potentiale erfolgte während des gesamten Versuches. Alle 17 Minuten wurde ein neuer Aufnahmedurchlauf gestartet. Um die Ergebnisse der einzelnen Vögel vergleichen zu können, wurden zwei Datensets in die Auswertung genommen: Ein Datenset mit ipsi-, contra- und bilateral evozierten Antworten vor der Picrotoxinapplikation /Läsion und ein Datenset mit der größten Amplitudenänderung nach der jeweiligen Behandlung. Da die Wirkung des Picrotoxins reversibel ist, konnten bei einigen Versuchstieren zwei bis drei Versuche durchgeführt werden. In diesen Fällen sind die Ergebnisse der einzelnen Durchläufe zusammengefasst worden und gingen als ein Mittelwert in die Auswertung ein.

Als Maß für die visuell evozierte neuronale Aktivität wurde der Unterschied zwischen den Antwortamplituden des negativen und des positiven Peaks gemessen (Abb. 2.6). Die Qualität der Ableitungen, und damit die Größe der Antwortpotentiale, ist jedoch bei jedem Versuch unterschiedlich. Um die Ableitungen der verschiedenen Tiere vergleichen zu können, wurden die Antwortamplituden der unbehandelten Tiere auf den Wert "1" gesetzt und die behandlungsbedingten Änderungen der Potentiale in Relation dazu ausgerechnet. Von diesen normierten Daten wurden Mittelwerte und Standardabweichung berechnet, die die Grundlage für die statistische Auswertung bildeten.

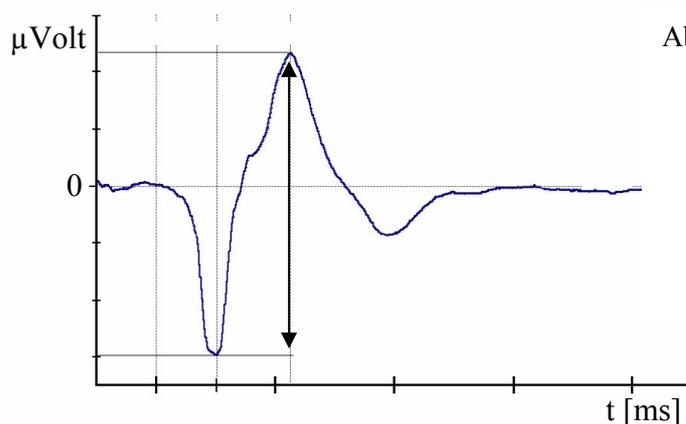


Abb. 2.7: Beispiel eines visuell evozierten Summenpotentials im Entopallium. Als Maß für die Stärke des verarbeiteten visuellen Signals wird die Differenz zwischen der negativen und der positiven Amplitude gemessen.

Für den statistischen Vergleich wurden die Daten mit einer 1 way-ANOVA auf Unterschiede getestet. War die ANOVA positiv, erfolgte ein Newman-Keuls Posthoc-test, der die Signifikanzen zwischen den einzelnen Gruppen zeigt. Die statistische Auswertung erfolgte mit dem Programm GraphPad Prism 4 [GraphPad Software, Inc.]

Histologie

Bei allen pharmakologischen Versuchen wurde die PicROTOXINlösung mit RhodaminB-Iso-Thiocyanat (RITC) vermischt, um die Injektionsstelle zu markieren.

Nach den Versuchen wurden die Tiere mit einer Überdosis Urethan getötet und dekaptiert. Haut und Augen wurden vom Kopf entfernt. Der Schädel wurde über Nacht in 10% Paraformaldehyd gelagert und danach im caudalen Teil aufpräpariert. Vor der Entnahme des Gehirns wurde der Schädel noch einmal im stereotaktischen Apparat fixiert. Am offen liegenden Gehirn wurde mit einer am Mikromanipulator befestigten Skalpellklinge ein Transversalschnitt in der Höhe des Y-Punktes gemacht. Dieser Schnitt diente später dazu, das Gehirn in der richtigen Winkelposition auf dem Schneidetisch zu fixieren.

Das Gehirn wurde danach komplett herauspräpariert und nochmals für einen Tag in eine Lösung aus 10% Paraformaldehyd und 20% Succrose gegeben, um es komplett zu fixieren.

Mit einem Gefriermikrotom [Frigomobil, R. Jung GmbH] wurden zwei Serien von Gewebeschnitten mit einer Dicke von 40 µm angefertigt. Eine Serie wurde auf gelatinebeschichtete Objektträger aufgezogen und mit Giemsa-Lösung [Sigma-Aldrich, Inc] angefärbt. Basophile Bestandteile der Zelle mit negativen elektrischen Ladungen, wie die DNA der Zellkerne und die RNA der Nucleoli und des Cytoplasmas färben sich in dieser Lösung bläulich. Viele basische Membranproteine sind dagegen acidophil und werden von der Giemsa-Lösung rot gefärbt. Diese erste Serie wurde später zur Lokalisation der Kerngebiete und der elektrolytischen Läsionen herangezogen. Die Schnitte wurden unter Deckgläsern mit Depex [Serva Electrophoresis GmbH] konserviert. Die erste Serie wurde mit Fluoromount [Serva Electrophoresis GmbH] unter Deckgläsern konserviert und diente der Auswertung der Fluoreszenzmarkierungen.

Die Auswertung der anatomischen Daten erfolgte mit einem Fluoreszenzmikroskop [Axioskop, Zeiss Germany]. Die Position des Injektionsortes und die Diffusionszone konnte anhand der Fluoreszenzmarkierung verifiziert werden. Dabei wurde der Farbstoff mit UV-Licht angeregt und mit Hilfe eines 546nm-Filters sichtbar gemacht.

Die Schnitte, in denen die Position der Läsionen verifiziert werden sollten, wurden unter normalem Durchlicht mit 25 - 100facher Vergrößerung ausgewertet.

3. Ergebnisse

3.1 Untersuchungen von Augenbewegungen beim Zebrafinken

3.1.1 Spontane Augenbewegungen

Im ersten Versuch werden Augenbewegungen untersucht, die Zebrafinken ausführen, wenn ihnen kein besonderer Stimulus präsentiert wird. Unter dieser Bedingung bewegen die Vögel ihre Augen in abgegrenzten, aktiven Phasen, die von Pausen unterschiedlicher Dauer unterbrochen werden. Regelmäßigkeiten in den Bewegungsintervallen lassen sich zunächst nicht erkennen. Allerdings scheinen die bewegungsstillen Phasen mit zunehmender Versuchsdauer etwas an Länge zuzunehmen. Innerhalb der Aktivitätsphasen folgen mehrere schnelle sakkadenähnliche und langsamere Augenbewegungen aufeinander. Diese unterschiedlichen Bewegungsformen werden später in Kapitel 3.2 genauer beschrieben. Im Folgenden sollen die spontanen Augenbewegungen innerhalb der Aktivitätsphasen näher untersucht werden, indem Bewegungssequenzen von zwei Sekunden isoliert betrachtet werden. In diesen wird zunächst die zeitliche Verteilung der Bewegungen ausgewertet, danach werden die Augenbewegungen unter Berücksichtigung ihrer Richtung und Länge analysiert. Auf der Basis dieser Zeit- und Richtungsbestimmungen für Bewegungen der einzelnen Augen wird versucht, Aussagen über den Grad der Koordination beider Augen zu machen.

Zeitliche Verteilung spontaner Augenbewegungen

Es wurden 63 Sequenzen von 5 Versuchstieren ausgewertet, die insgesamt 208 linke und 197 rechte spontane Augenbewegungen ($n_{\text{ges}} = 405$) in unstimulierter Situation zeigen. Um die Zeitabstände zwischen den Augenbewegungen auszuwerten, werden die ersten drei Bewegungen von jedem Auge erfasst ($n = 326$). Der Beginn der Augenbewegungen ist das relevante zeitliche Maß. Alle Zwei-Sekunden-Sequenzen sind so geordnet, dass sich jeweils die zweite Bewegung des linken Auges am Zeitpunkt Null befindet.

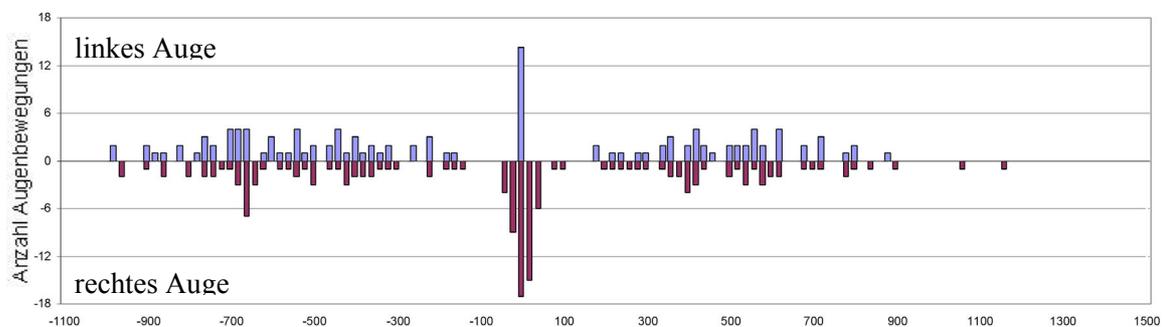


Abb. 3.1: Histogramm der spontanen Augenbewegungen unstimulierter Vögel aus 63 Sequenzen. Gemessen wurde der Beginn der 326 Augenbewegungen. 0 = zweite Augenbewegung des linken Auges.

So entsteht ein Histogramm mit Daten aller Versuchstiere, das die zeitlichen Relationen der Bewegungen in diesem Zeitfenster veranschaulicht (Abb. 3.1). Von den 63 Augenbewegungen des linken Auges zum Referenzzeitpunkt sind 51 von einer simultanen Bewegung des rechten Auges begleitet (80,1 %). Zwischen den linken Augenbewegungen zum Zeitpunkt "0" und den vorherigen und folgenden zeigt sich eine deutliche Lücke von 160 bzw. 180 ms, in denen keine Bewegung erfolgt. Die zeitlichen Abstände zu den Augenbewegungen "1" und "3" sind relativ weit gestreut.

Eine statistische Auswertung der Daten zeigt, dass die Mittelwerte der Zeitabstände zwischen der ersten und zweiten Bewegung des linken und rechten Auges keine signifikanten Unterschiede aufweisen (Abb. 3.2). Das linke Auge hat zwischen erster und zweiter Bewegung (L1) eine mittlere Latenz von $557,4 \text{ ms} \pm 79,63 \text{ ms}$ und zwischen der zweiten und dritten Bewegung (L2) von $512,1 \text{ ms} \pm 89,28 \text{ ms}$. Die Latenz zwischen Bewegung 1 und 2 des rechten Auges (R1) beträgt $530,7 \text{ ms} \pm 125,7 \text{ ms}$, und zwischen Bewegung 2 und 3 (R2) $468,4 \text{ ms} \pm 107,3 \text{ ms}$. Fasst man diese Werte zusammen, erhält man die mittlere Latenz zwischen spontanen Augenbewegungen eines unstimulierten Vogels. Er bewegt seinen Augen im Mittel alle $519 \text{ ms} \pm 98,17 \text{ ms}$, also etwa 2 Mal in der Sekunde.

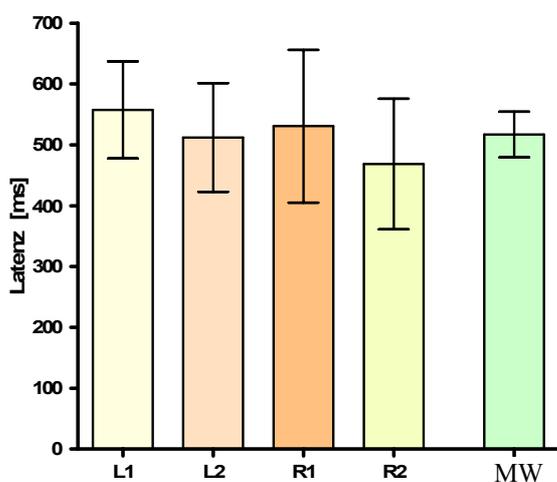


Abb.3.2 Mittelwerte und Standardabweichungen der Zeitabstände zwischen spontanen Augenbewegungen bei unstimulierten Vögeln. L1 und L2, die Latenzen zwischen erster und zweiter bzw. zweiter und dritter Augenbewegung des linken Auges, zeigen keinen signifikanten Unterschied zu denen der rechten Augen (R1 & R2). Der Mittelwert über alle Daten zeigt, dass zwischen zwei spontanen Augenbewegungen ein zeitlicher Abstand von 519 ms liegt.

Richtungen spontaner Augenbewegungen

Augenbewegungen können als Vektoren dargestellt und analysiert werden. Für eine Analyse der Bewegungsrichtungen werden die Winkel der Vektoren für jedes Versuchstier ausgewertet und mit Hilfe des Kreisstatistikprogramms *Oriana* [Kovach Computing Services] als Frequenz-Kreisdiagramm zusammengefasst (Abb. 3.3). Das Diagramm zeigt die Häufigkeiten der Richtungswinkel über den Radius der definierten Segmente (Segmentweite: 20°). Das linke und rechte Auge wird dabei zunächst getrennt untersucht. Betrachtet man die Richtungen, in die die Augen spontan bewegt werden, zeigt sich bei allen Vögeln eine klare Richtungspräferenz.

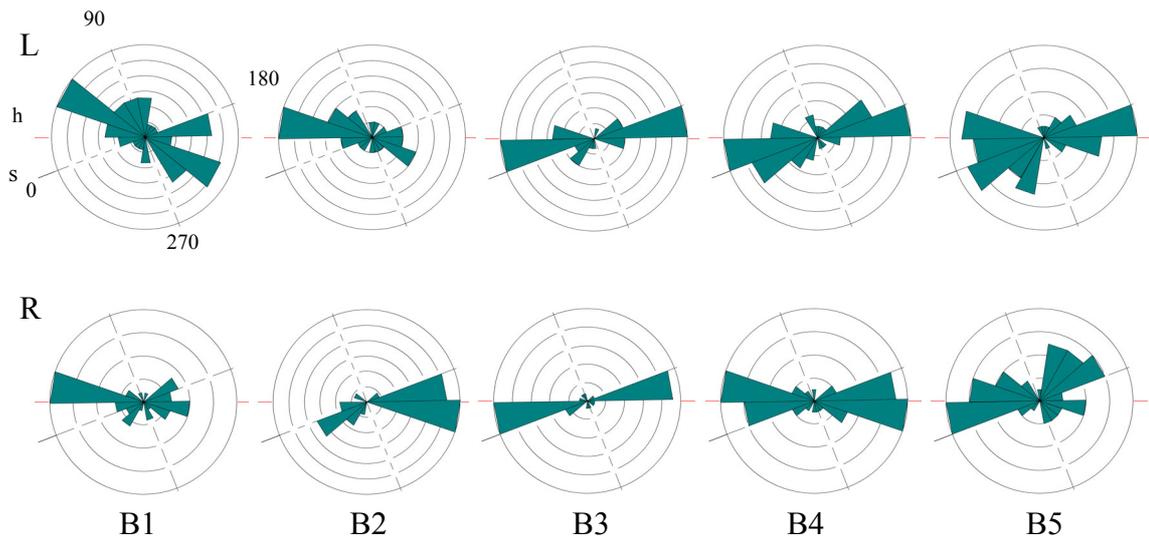


Abb.3.3 Polardiagramme über Richtungen der Augenbewegungen von allen Versuchstieren (B1-B5). Die Häufigkeit der Augenbewegungen in den Richtungsklassen ist als Radius der Segmente dargestellt (Segmentweite 20°). S (Schnabelspitze) = 0° des Referenzsystems, h = Horizontalebene.
oben: linkes Auge, unten: rechtes Auge.

Da keine verlässliche Möglichkeit besteht, eine bimodale Winkelverteilung in deren Maxima aufzuteilen, wird aus den Bewegungswinkeln pro Auge und Vogel der mittlere Axialwert berechnet. Im Gegensatz zum unidirektionalen Vektor transponiert der Axialwert alle Winkel in ein 180°-System und stellt deren Mittelwert als bidirektionalen Ebenenwinkel dar. Diese Vereinfachung ist hier möglich, da sich die beiden Maxima in allen Fällen gegenüberliegen. In Abbildung 3.4a sind die jeweiligen Axialwerte für das linke und rechte Auge zusammengefasst. Im Mittel liegt die Achse der Vorzugsrichtung des linken Auges bei 18,2° ($r = 0,77$). Beim rechten Auge liegt der mittlere Vektor bei 15,1° ($r = 0,98$). Die Streuung der Axialwinkel wird hier als Länge [r] des mittleren Vektors angegeben. Die Vektorlänge bewegt sich zwischen 0 und 1 und ist dabei umgekehrt proportional zur Streuung der Einzelwerte. Auch wenn die Streuung bei den Bewegungen des linken Auges größer ist, gibt es keinen signifikanten Unterschied in den Vorzugsrichtungen vom linken und rechten Auge (t-test: $n = 5$, $p = 0,71$; $t = 0,384$; $df = 8$). Um eine allgemeine Aussage über die Richtungsverteilung von Augenbewegungen bei den fünf Versuchstieren machen zu können, wurden die Bewegungen der linken und rechten Augen zusammengefasst und im Polardiagramm als Häufigkeit /Segment dargestellt (Abb. 3.4b). Der Anteil der einzelnen Vögel am Gesamtergebnis ist durch die Stapelung deutlich gemacht. Es ist klar zu erkennen, dass alle Versuchstiere ihre Augen in der gleichen, annähernd horizontal gerichteten Ebene bewegen.

Fasst man die Axialwerte aller Vögel zusammen, ergibt sich eine mittlere Bewegungsachse, die mit $16,5^\circ$ über 0-Richtung (Schnabelspitze) nur $4,5$ Grad von der horizontalen Ebene entfernt liegt (Abb3.4b, blauer Vektor). Dieses Ergebnis macht es wahrscheinlich, dass die Vögel in Situationen, in denen kein auffälliger visueller Reiz gegeben ist, den Horizont zu beobachten versuchen.

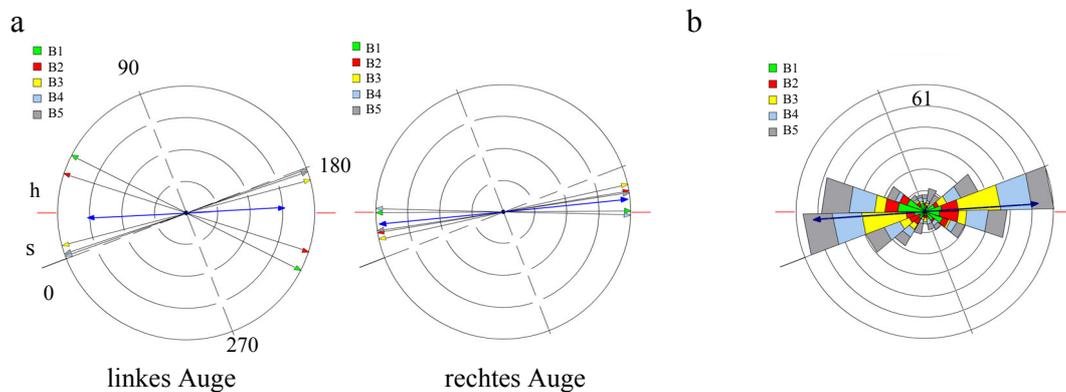


Abb.3.4 Zusammenfassung der spontanen Augenbewegungen in unstimulierter Situation.

- a: Axialwerte der Augenbewegungen vom linken und rechten Auge zeigen die Präferenzrichtung für die einzelnen Versuchstiere. Der Winkel des Vektors $[\mu]$ (blau) zeigt die Horizontalrichtung der mittleren Präferenz, dessen Länge $[r]$ veranschaulicht die Streuung der Werte der Einzeltiere.
- b: Kreisdiagramm über alle spontanen Augenbewegungen (radius = 61 AB). Die Stapel in den Segmenten markieren die Daten der einzelnen Versuchstiere. Die mittlere Richtung und die Winkelstreuung (Vektorlänge r) errechnen sich aus den 10 mittleren Vektoren $[\mu]$ beider Augen der einzelnen Vögel.

Koordination beider Augen

Von 405 Augenbewegungen in den 63 Sequenzen gehören 384 zu Simultanbewegungen, die von beiden Augen gleichzeitig ausgeführt werden (94,8 %). Bei diesen simultanen Augenbewegungen soll untersucht werden, in wie weit sich linkes und rechtes Auge koordiniert bewegen. Relevante Parameter sind dabei die Bewegungsrichtungen und die Bewegungsamplituden, die von beiden Augen gleichzeitig ausgeführt werden.

Richtungskoordination spontaner Augenbewegungen

Um Hinweise darüber zu erhalten, ob die Bewegungsrichtung der beiden Augen unabhängig voneinander erfolgt oder eine Koordination zwischen beiden Augen besteht, wurde die Differenz zwischen dem Richtungswinkel des einen Auges und des Winkels des korrespondierenden, simultan bewegten Auges berechnet. Das Ergebnis dieser Berechnung wird als Korrespondenzwinkel definiert. Die Richtung des einen Auges wird im Kreis-

system immer auf 0° gesetzt und der Korrespondenzwinkel des anderen Auges dazu aufgetragen (Abb. 3.5). Korrespondenzwinkel in der oberen Koordinatenhälfte beschreiben also eher Bewegungen in die gleiche Richtung wie die des "ersten" Auges, liegen die Winkel der Korrespondenzbewegung in der unteren Koordinatenhälfte, zeigen sie tendenziell in die entgegengesetzte Richtung. Häufen sich ein Großteil der Korrespondenzwinkel an einer bestimmten Stelle des Kreissystems, so ist das ein Nachweis dafür, dass die simultanen Bewegungen beider Augen nicht unabhängig voneinander ausgeführt werden sondern untereinander koordiniert sind. Die Länge der Einzelvektoren zeigt das Verhältnis der Bewegungsamplituden als einen Wert zwischen 0 und 1 (Abb3.5 - blaue Vektorpfeile). Das bedeutet, je mehr sich die Bewegungsamplituden vom linken und rechten Auge gleichen, desto größer wird der Vergleichswert. Bei einer Berechnung der mittleren Vektoren ergeben sich für die Versuchstiere folgende Werte:

B1: $171,9^\circ$, $r = 0,67$; B2: $144,2^\circ$, $r = 0,62$; B3: $177,6^\circ$, $r = 0,85$; B4: $170,3^\circ$, $r = 0,8$; B5: $166,7^\circ$, $r = 0,59$.

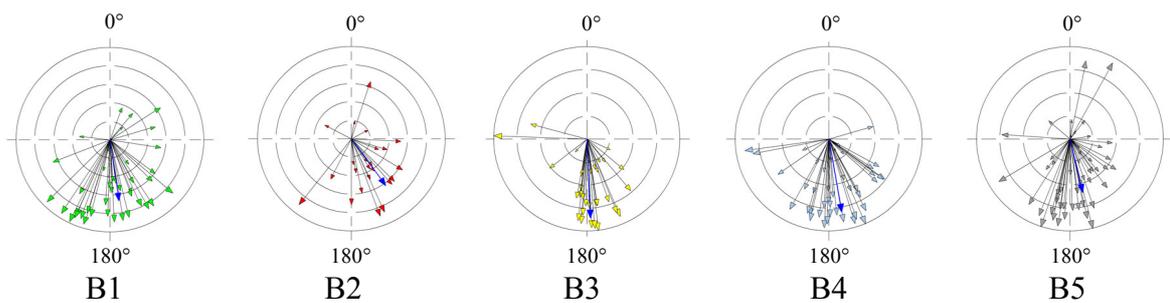


Abb.3.5 Vektoren der Korrespondenzbewegungen bei spontanen Augenbewegungen. Die Richtung ergibt sich durch die Differenz der Bewegungswinkel vom linken und rechten Auge. Die Bewegung des einen Auges liegt immer bei 0° , und die Winkel der Korrespondenzbewegungen bilden die Einzelvektoren, die in der Mehrheit in die entgegengesetzte Richtung weisen. Die Länge der Einzelvektoren zeigt das Verhältnis der linken und rechten Bewegungsamplituden. Die Länge der mittleren Vektoren (blau) zeigt die Streuung der Winkel.

Bei allen Versuchstieren ist zu erkennen, dass sich die Augen in den meisten Fällen in entgegengesetzte Richtungen bewegen (Abb. 3.5; 3.6a). Macht das eine Auge also zum Beispiel einen Bewegung nach vorne in Schnabelrichtung, bewegt sich das andere Auge gleichzeitig nach hinten. Zur Veranschaulichung ist in Abbildung 3.6a die Gesamtheit der Korrespondenzwinkel aller Vögel als Kreisdiagramm dargestellt. Die Stapel des Diagramms zeigen die jeweiligen Anteile der einzelnen Vögel am Gesamtergebnis. Von insgesamt 192 Korrespondenzbewegungen liegen 172 (89,6 %) in der entgegengesetzten Koordinatenhälfte. Abbildung 3.6b zeigt eine Zusammenfassung der Mittelvektoren der Versuchstiere. Der daraus resultierende mittlere Vektor beträgt $166,3^\circ$ ($r = 0,98$) und

beschreibt die allgemeine Richtung, in die eine Korrespondenzbewegung stattfindet, wenn kein besonderer Reiz präsentiert wird. Die Ergebnisse zeigen, dass die spontanen Augenbewegungen von Zebrafinken nicht unabhängig voneinander ausgeführt werden, sondern eine Gegenbewegung erfolgt, die nur 13,7 Grad von einer exakten 180°-Richtung entfernt liegt.

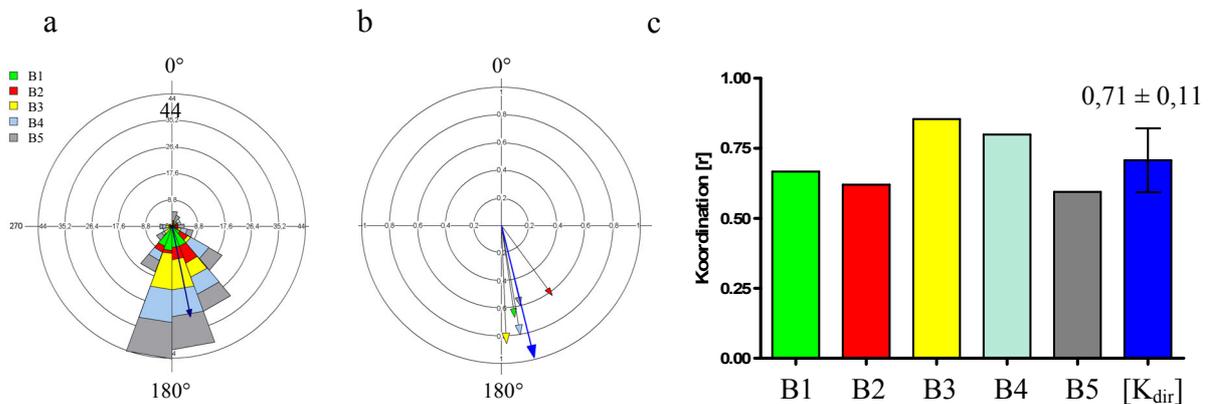


Abb.3.6 Zusammenfassung der Korrespondenzwinkel über alle Versuchstiere.

- a Kreisdiagramm mit gepoolten Daten aller Versuchstiere (Segmentweite=20°). Das Diagramm zeigt die deutliche Präferenz simultaner Bewegungen des kontralateralen Auges, sich in die entgegengesetzte Richtung zu bewegen (radius = 44 AB).
- b Zusammenfassung der mittleren Vektoren der einzelnen Vögel. Die danach berechnete mittlere Korrespondenzrichtung liegt bei 166,3° ($r = 0,98$).
- c Die Streuung $[r]$ der Koordinationswinkel in den einzelnen Versuchstieren dient zur Berechnung des Koordinationsindex $[K_{dir}]$. Der Index beträgt für die Richtungskoordination von spontanen Augenbewegungen $0,71 \pm 0,11$ (SD).

Die Länge der Mittelvektoren, die sich bei den einzelnen Vögeln ergeben, beschreibt die Streuung der Korrespondenzwinkel. Berechnet man aus den Vektorlängen aller Vögel den Mittelwert, erhält man ein aussagekräftiges Streuungsmaß, den Koordinationsindex $[K_{dir}]$. Dieser Koordinationsindex gibt an, wie konsequent die Bewegungsrichtungen zwischen beiden Augen koordiniert werden: Ein hoher Koordinationsindex weist zum Beispiel auf eine kleine Streuung der Winkel hin, zeigt damit eine geringe Unabhängigkeit der beiden Augenbewegungen an und weist auf eine vorhandene Richtungskoordination hin. Aus den Vektorlängen der Versuchstiere (Tab 3.1, Abb. 3.6c) ergibt sich ein Koordinationsindex von $0,71 \pm 0,11$.

Amplitudenkoordination spontaner Augenbewegungen

Ein weiterer Aspekt der Blickkoordination ist das Verhältnis der Längen der Bewegungsstrecken beider Augen zueinander. Die Beziehung der beiden Bewegungsamplituden kann durch folgende Formel ausgedrückt werden.

$$\text{Ratio}_{L/R} = \left(\frac{s_l}{s_r} \right)^{\text{sig}(s_r - s_l)}$$

Sie berechnet das Verhältnis der beiden Strecken unter Berücksichtigung der Größenverteilung und ergibt einen Wert zwischen 0 und 1. Der Wert nähert sich dem Wert 1, je mehr sich die Streckenlängen gleichen; eine Aussage, welche der beiden Strecken die längere ist, lässt sich dabei nicht treffen. Die Werte der Amplitudenverhältnisse werden in 5 Verhältnisklassen eingeteilt. Für jedes Versuchstier wird ausgezählt, wie häufig jede Verhältnisklasse vertreten ist. Aus diesen Daten werden Häufigkeitsscores berechnet, die dann über alle Versuchstiere zu einem Mittelwert zusammengefasst werden (Abb. 3.7a). In der Gesamtheit der unstimulierten Augenbewegungen gibt es eine deutliche Mehrheit simultaner Augenbewegungen mit gleichlangen oder ähnlichen Amplituden. Die Verhältnisklasse $0,5 < 0,75$ ist mit einem mittleren Score von 0,3 am häufigsten vertreten, die Klasse $0,75-1$ folgt mit einem kaum geringeren Wert von 0,29. Die Klasse, die das Verhältnis $0,25 < 0,50$ beinhaltet, ist bei einem mittleren Score von 0,23 weniger prominent. Die Klassen, die die unähnlichsten Bewegungsamplituden mit 0 und $0 < 0,25$ repräsentieren, sind mit Werten um 0,1 gering vertreten und signifikant unterschiedlich von den beiden größten Verhältnisklassen (repeated ANOVA: $n = 5$, $p = 0,0036$, $F = 6,057$). Dieses Ergebnis bedeutet, dass die Vögel in Situationen ohne besonderen visuellen Stimulus ihre beiden Augen mit ähnlichen Amplituden bewegen.

Im nächsten Schritt der Auswertung soll erfasst werden, ob es einen Zusammenhang zwischen der Koordination von Bewegungswinkel und Bewegungsamplitude gibt, da sich darüber eine Aussage über die zu Grunde liegenden neuronalen Mechanismen treffen lassen könnten. Für jeden Vogel wird in den einzelnen Klassen berechnet, wie stark die Korrespondenzwinkel um ihren mittleren Vektor streuen. Aus diesen Werten wird wieder der Koordinationsindex berechnet, der angibt, wie exakt alle Bewegungspaare innerhalb einer Verhältnisklasse ein und derselben Richtungskoordination folgen (Abb. 3.7 b). Die berechneten Indizes sind in der Abbildung angegeben. Sie bewegen sich zwischen 0,62 und 0,85, wobei die Koordination der Augen in der Klasse mit etwa gleichlangen Bewegungen ($0,75-1$) tendenziell größer ist als in der Klasse $0,25-0,5$, die eher ungleiche Bewegungsamplituden beinhaltet. Signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen lassen sich allerdings mit statistischer Auswertung nicht feststellen (ANOVA; $n =$

5; $p = 0,349$; $F = 1,179$). Im unteren Teil der Abbildung 3.7b sind noch einmal alle Korrespondenzrichtungen der jeweiligen Klasse als gestapelte Kreisdiagramme dargestellt. Die Ergebnisse zeigen, dass die Koordination von Richtung und Amplitude offensichtlich nicht direkt zusammenhängen. Obwohl die Längen der Augenbewegungen in Klasse 0<25 sehr unterschiedlich sind, haben sie einen ähnlichen Koordinationsindex wie die Klasse 75-1, die eher ähnlich lange Bewegungsamplituden repräsentiert.

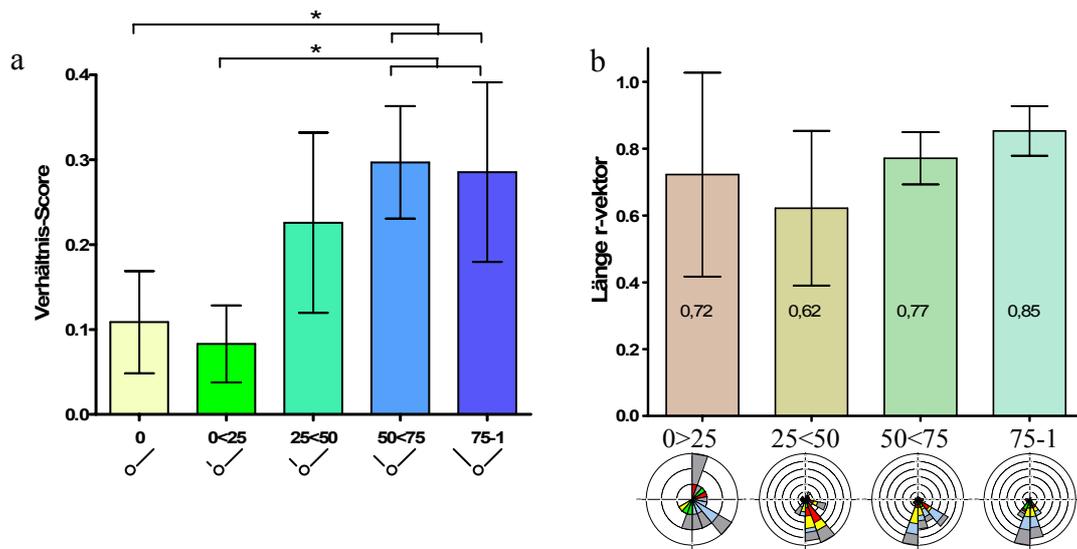


Abb.3.7

- a Die Häufigkeit der Amplitudenverhältnisse in Klassen. Je höher die Klasse, desto mehr gleichen sich die Bewegungstrecken, die von den Augen simultan ausgeführt werden. Mittelwerte über die Scores der Klassen/Versuchstiere zeigen, dass bei simultanen Bewegungen in unstimulierter Situation beiden Augen eher gleichlange Amplituden aufweisen.
- b Vergleich der Koordinationsindizes, die sich aus der Streuung der Korrespondenzbewegungen in den Verhältnisklassen ergeben. Die Indizes sind in den einzelnen Klassen nicht signifikant unterschiedlich. Die Richtungskoordination bleibt demnach bestehen, auch wenn die Bewegungsamplituden unterschiedlich sind. Die Rosediagramme veranschaulichen die Winkelverteilung der Korrespondenzbewegungen aller Versuchstiere in den Klassen.

Zusammenfassung

- Bei unstimulierten Zebrafinken erfolgen spontane Augenbewegungen in distinkten Aktivitätsphasen, die von Pausen unterschiedlicher Länge unterbrochen sind.
- In den aktiven Phasen bewegen die Vögel ihre Augen im Mittel alle 0,5 Sekunden.
- Nicht evozierte, spontane Augenbewegungen haben eine deutliche Vorzugsrichtung, die bei der im Versuch benutzten Kopfhaltung oberhalb der Schnabelebene liegt. Das Ergebnis zeigt, dass unstimulierte Vögel mit ihre Augen entlang des Horizonts blicken.
- 95% aller Augenbewegungen sind Simultanbewegungen beider Augen. Dabei bewegen sich die beiden Augen nicht unabhängig voneinander. Bei einer Bewegung des einen Auges erfolgt eine simultane Bewegung des anderen Auges in die entgegengesetzte Richtung.
- Die Längen der Bewegungsamplituden zweier simultan bewegter Augen sind ebenfalls nicht unabhängig. Wenn kein besonderer Reiz geboten wird, haben die meisten Bewegungsamplituden von zwei simultan bewegten Augen eine ähnliche Länge.
- Die Richtungskoordination ist unabhängig von der Koordination der Bewegungslänge.

3.1.2 Augenbewegungen als Reaktion auf statische visuelle Reize

Nach der Charakterisierung von spontanen Augenbewegungen in unstimulierten Bedingungen wurden die Vögel in drei verschiedenen Reizsituationen getestet: mit unilateraler Stimulation in einem visuellen Halbfeld des Vogels, mit simultaner binokularer Stimulation in beiden visuellen Feldern und mit frontaler Stimulation im vorderen Sehbereich, in dem die beiden visuellen Halbfelder überlappen. Bei der Auswertung werden zunächst alle Augenbewegungen nach Reizpräsentation analysiert, um die Ergebnisse mit den spontanen Augenbewegungen vergleichen zu können. Zusätzlich werden die Zuwendungsreaktionen auf die jeweiligen Reize von den anderen Bewegungen isoliert untersucht.

Diese Zuwendungsreaktionen sind im Allgemeinen schnelle Blicksakkaden, die in Richtung des Reizes ausgeführt werden. In einigen Fällen folgt der schnellen Sakkade eine langsamere Bewegung, die auf einen kleinen Bereich im visuellen Feld begrenzt ist (Abb. 3.8). Die Richtung des langsamen Bewegungsanteils steht dabei nicht in Korrelation zur Sakkadenrichtung. Die Blickreaktionen auf die verschiedenen Stimuli werden miteinander und mit den spontanen Bewegungen verglichen. Dazu wird - der Auswertung in Kapitel 3.2 folgend - die Latenz, Richtung und Amplitude ermittelt. Bei simultan ausgeführten Bewegungen wird die Koordination zwischen beiden Augen anhand dieser Parameter untersucht.

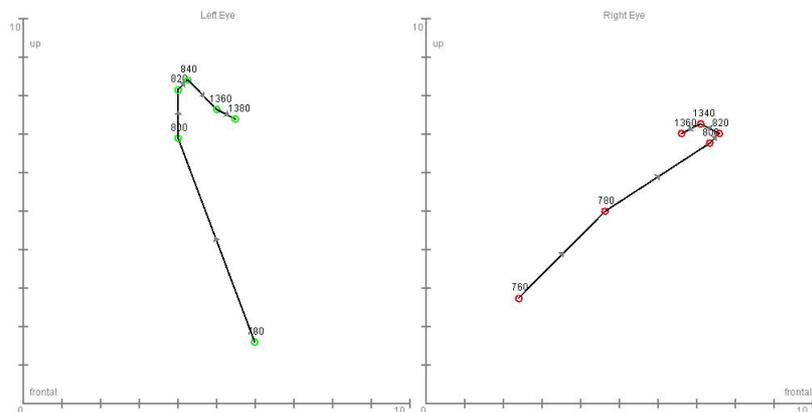


Abb.3.8 Beispiel einer Zuwendungsreaktion. Die Trajektorien zeigen simultan ausgeführte Zuwendungssakkaden beider Augen auf einen frontalen Reiz (760 - 840ms). Bei 1340 ms (1360ms rechtes Auge) führen beide Augen eine langsamere Augenbewegung in einem engen Bereich des Sehfeldes aus.

Latenzen zwischen Stimulation und Zuwendungsbewegungen

Im Folgenden werden die zeitlichen Parameter ausgewertet, die bei den jeweiligen Stimulusbedingungen von Bedeutung sind. Dabei werden zunächst alle Augenbewegungen berücksichtigt, die in den aufgenommenen Sequenzen enthalten sind, danach erfolgt eine getrennte Auswertung der Zuwendungsbewegungen. Zuwendungen sind alle Augenbewegungen, die innerhalb von 1,6 sec nach Reizpräsentation in Richtung des Reizes bewegt werden (genaue Definition: siehe Methoden). Je nach Stimulus ergeben sich über die gemeinsamen Auswertungsmethoden hinaus unterschiedliche Fragestellungen und Analysemöglichkeiten, die in den einzelnen Kapiteln gesondert vorgestellt werden.

Latenzen - Unilaterale Stimulation

Um die Augenbewegung der Vögel unter unilateraler Stimulation zu charakterisieren, werden 75 Sequenzen mit insgesamt 396 Blickbewegungen untersucht. Die Sequenzen beinhalten Augenbewegungen unter Stimulation des linken oder rechten Auges zwischen 50° und 110° des visuellen Feldes, also im temporalen Sehbereich. Die zeitliche Verteilung der Augenbewegungen aller Versuchstiere sind als Peri-Stimulus-Time-Histogram (PSTH) in Abbildung 3.9a dargestellt.

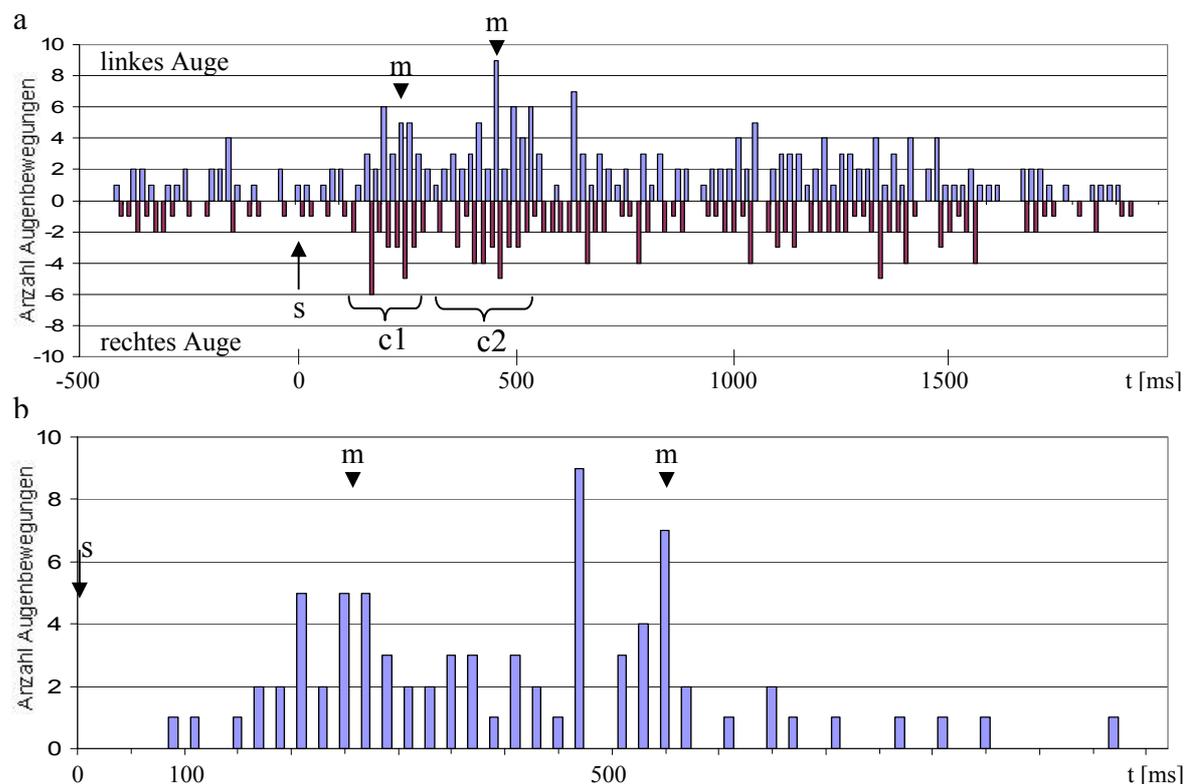


Abb. 3.9: PSTH der Augenbewegungen unilateral stimulierter Vögel. Ausgewertet wurde der Beginn der Augenbewegungen (bin = 20ms).

a Darstellung aller Augenbewegungen 0,5 sec vor und 2,0 sec nach Stimulation (n = 396).

s = Stimulus, c1 & c2 = Bewegungscluster, m = Median des jeweiligen Clusters

b Darstellung der Latenzen zwischen Stimulation (0) und Zuwendungen zum Reiz (n = 75; linkes und echtes Auge zusammengefasst).

Eine detaillierte Beschreibung der PSTHs befindet sich im Text.

Während in den ersten 150 ms keine deutliche Steigerung der Bewegungsaktivität zu sehen ist, zeigt sich zwischen 160 ms und 600 ms nach dem Stimulus erhöhte Aktivität, die in dem Histogramm zu einer Bildung von Bewegungsclustern führt. Der erste Cluster (c1) befindet sich zwischen 160 und 300 ms, hat den Höchsten Wert bei 200 ms und den Median bei 240 ms. Der zweite Cluster (c2) erstreckt sich direkt anschließend von 360 bis 560 ms, hat bei 460 ms mit 9 Augenbewegungen des linken Auges den höchsten Wert des gesamten Datensamples. Der Median vom zweiten Cluster liegt bei 440 ms. Auch im späteren Bereich des PSTHs, zwischen 940 und 1580 ms lassen sich leichte Aktivitätserhöhungen erkennen, sie sind jedoch nicht so prominent wie die Cluster c1 und c2.

Die Zeitzuwendungen werden gesondert untersucht. Zeitintervalle zwischen Stimuluspräsentation und allen Zuwendung beider Augen sind in Abbildung 3.9b als PSTH dargestellt. Auch hier finden sich Kumulationen bei 240 und 540 ms. Um vergleichbare und statistisch auswertbare Daten zu erhalten, werden die mittleren Reiz-Zuwendungs-Latenzen für jeden Vogel berechnet. Die resultierenden Mittelwerte sind:

B1: 301,9ms \pm 200,1ms; B2: 280,0ms \pm 103,6ms; B3: 286,7ms \pm 208,1ms;
B4: 233,3ms \pm 99,57ms; B5: 253,8ms \pm 69,56ms

Eine statistische Analyse der Daten mit einer 1 way ANOVA zeigt, dass die Werte nicht signifikant unterschiedlich sind. Über alle Versuchstiere ergibt sich eine mittlere Latenz zwischen unilateralem Reiz und Zuwendung von 271 ms (SD \pm 27,4 ms). Vergleicht man die Latenzen des linken und rechten Auges, so sind auch hier keine signifikanten Unterschiede festzustellen (n = 5; p = 0,12; t = 1,738; df = 8).

Latenzen - Simultane binokulare Stimulation

In die Auswertung der Latenzen nach binoklarer Stimulation gehen 269 Blickbewegungen aus 50 Sequenzen ein. Die Reize wurden gleichzeitig in den selben Bereichen des linken und rechten temporalen Sehfeldes präsentiert. Um die Gesamtheit der Augenbewegungen in einem zeitlichen Bezug zum Reiz darzustellen, werden die Sequenzen auf den Beginn der Stimulation standardisiert. In dem resultierenden PSTH (Abb. 3.10a) ist in beiden Augen eine Erhöhung der Bewegungsfrequenz nach Stimulation zu erkennen. Die Häufung der linken Augenbewegungen erstreckt sich mit einem relativ homogenen Anstieg und Abfall zwischen 120 ms und 380 ms (c1) und hat an ihrem Median bei 240 ms den höchsten Wert. Im rechten Auge beginnt ein steiler Anstieg der Bewegungsfrequenz nach 200 ms. Nachdem der größte Wert nach 240 ms erreicht wird, fällt die Aktivität nach 340 ms wieder auf das Ausgangsmaß zurück. Eine deutliche Trennung in zwei Cluster, wie sie nach unilateraler Stimulation zu finden ist, tritt hier nicht auf.

Für die Auswertung der Reizzuwendungen werden zwei Gruppen gebildet. Eine Gruppe (blaue Balken) beinhaltet die Gesamtheit aller ersten Zuwendungen (n = 42), unabhängig davon, ob sie dem linken oder rechten Auge entstammen (Abb. 3.10b). Die andere, im

unteren Teil des PSTHs rot dargestellte Gruppe beschreibt die nachfolgende, also zweite Zuwendung des jeweils anderen Auges ($n = 14$). Alle weiteren Zuwendungen, die nach den ersten beiden erfolgen, sind aus dem PSTH herausgenommen. 64,3% der ersten Zuwendungen werden in den ersten 300 ms nach Stimulationsbeginn ausgeführt. Die höchsten Werte liegen bei 220 und 240 ms.

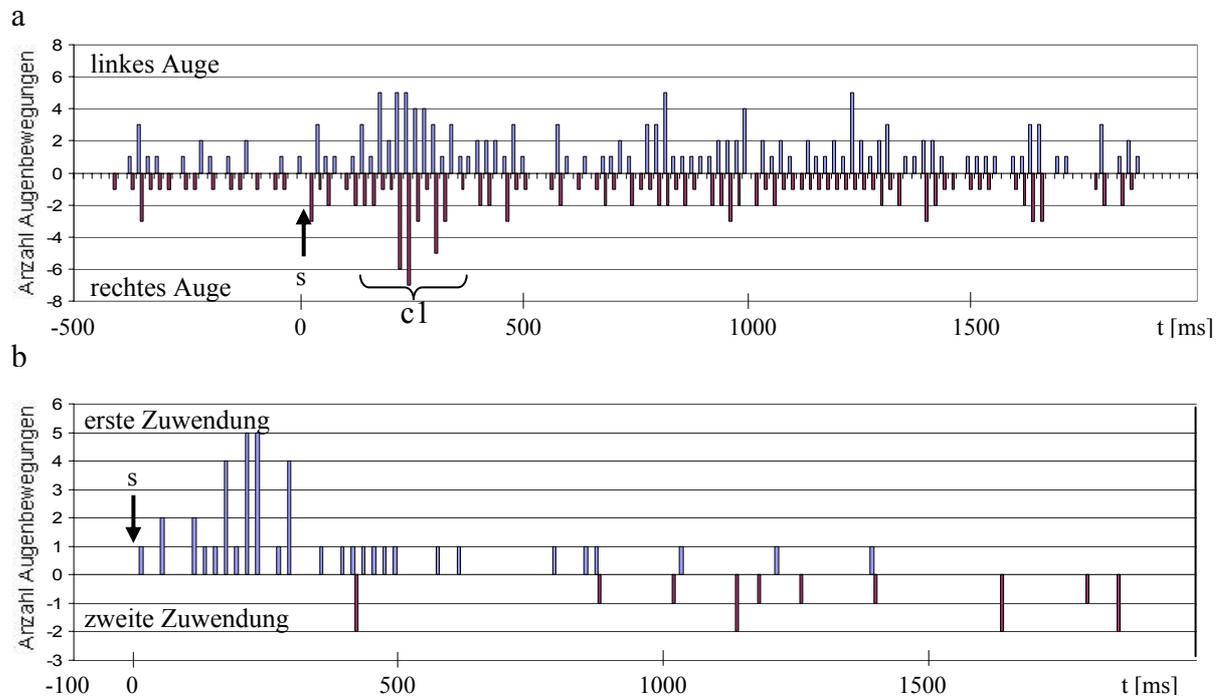


Abb. 3.10: PSTHs von Augenbewegungen simultan bilateral stimulierter Vögel (bin = 20ms)

- a Darstellung alle Augenbewegungen 0,5 sec vor und 2,0 sec nach Stimulation ($n = 269$).
s = Stimulus, c1 = Bewegungscluster.
- b Darstellung der Latenzen zwischen Stimulation (0) und Zuwendungen zum Reiz ($n = 56$).
Eine detaillierte Beschreibung der PSTHs befindet sich im Text.

Die verbleibenden ersten Bewegungen zum Reiz verteilen sich auf eine Zeitspanne bis 1400 ms, wobei sich dort keine Häufungen mehr zeigen.

Das Auftreten einer zweiten Zuwendung ist seltener. In 25% der Sequenzen erfolgt eine zweite Zuwendung des anderen Auges innerhalb der Sequenzdauer. Diese sekundären Zuwendungen erfolgen ohne nennenswerte Kumulationen und verteilen sich auf den Zeitbereich zwischen 420 ms und 1860 ms.

Die Latenzen zwischen Stimulationsbeginn und erster Zuwendungsreaktion werden für jeden Vogel ermittelt. Die resultierenden Mittelwerte sind:

B1: 490ms \pm 324ms; B2: 444ms \pm 391ms; B3: 194ms \pm 100ms

B4: 370ms \pm 307ms; B5: 311ms \pm 100ms

Eine statistische Auswertung ergibt keinen signifikanten Unterschied in den Zuwendungs-latenzen der einzelnen Vögel (1way ANOVA, $p = 0,106$, $F = 2,014$).

Fasst man die Mittelwerte zusammen, ergibt sich für die erste Zuwendung zu einem der beiden binokularen Stimulusanteile eine mittlere Reaktionszeit von 362 ms ± 116 ms (SD).

Für jedes Versuchstier wird ausgezählt, wie viele der Zuwendungsreaktionen unilateral mit einem Auge erfolgen und wie viele eine simultane binokulare Zuwendung darstellen. Aus den Daten werden Unabhängigkeits-Scores nach folgender Formel berechnet.

$$\text{U-Score} = \frac{\text{Anzahl der unabhängigen Zuwendungen}}{\text{Anzahl der unabhängigen Zuwendungen} + \text{Anzahl der simultanen Zuwendungen}}$$

Das Ergebnis der Berechnung für die Versuchstiere ist:

B1: 1,00, B2: 0,83, B3: 1,00, B4: 0,92, B5: 1,00.

Im gesamten Datensample gibt es nur 3 Fälle, in denen die zwei lateralen Reize, aus denen sich die binokulare Reizsituation zusammensetzt, mit beiden Augen simultan fixiert werden. Die Versuchstiere 1, 3 und 5 benutzen beim Zuwenden auf den binokularen Reiz ausschließlich ein Auge, bei Vogel 2 erfolgen 83% der Zuwendungsbewegungen mit einem Auge, bei Vogel 4 über 92%. Eine Zusammenfassung der Unabhängigkeits-Scores ergibt, dass mit einem Gesamtscore von 0,95 fast alle Zuwendungen einseitig erfolgen, simultane Zuwendungen (0,05) sind eine Ausnahme (Abb. 3.11a).

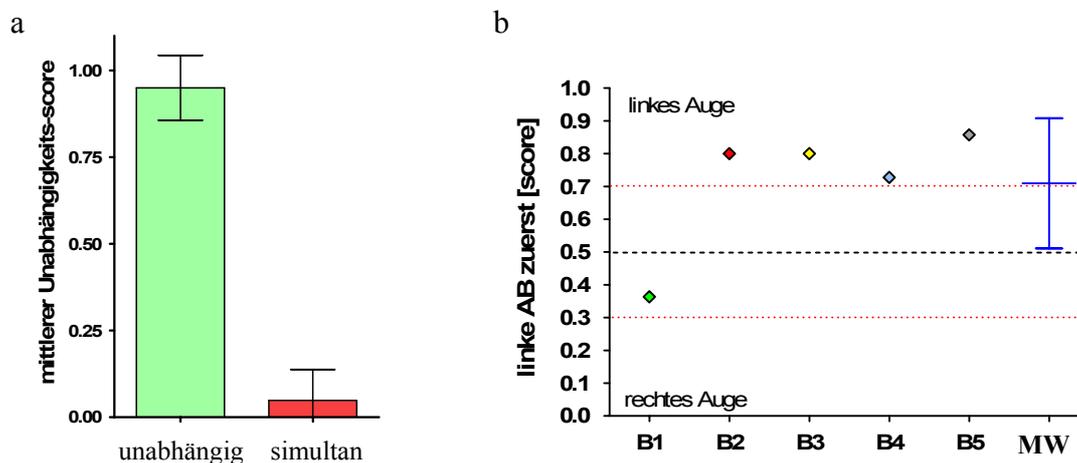


Abb.3.11

- a Zusammenfassung der Unabhängigkeits-Scores aller Vögel. Der Gesamtscore von 0,95 macht deutlich, dass die Vögel in der Regel ausschließlich ein Auge unabhängig zu einem der lateralen Reizanteile wenden.
- b Augenpräferenzscores der einzelnen Versuchstiere (B1-B5) die sich aus der Anzahl links- und rechtsäugiger Zuwendungen ergeben und die daraus resultierende mittlere Präferenz (MW). Vogel 1 wendet sich einem binokularen Reiz vorzugsweise zuerst mit dem rechten Auge zu, die Vögel 2 - 5 sind eindeutig "linksäugig" und vollziehen die erste Zuwendung vorzugsweise mit diesem Auge.

In beiden lateralen Sehfeldern werden zur gleichen Zeit identische Reize präsentiert. Um Aufschluss darüber zu erlangen, ob ein Auge öfter für die erste Zuwendungsbewegung genutzt wird als das andere, werden die Daten dahingehend ausgewertet. Für jeden Vogel wird ein Augenpräferenz-Score nach der Formel:

$$\text{AP-Score} = \frac{\text{Anzahl der linksäugigen Zuwendungen}}{\text{Anzahl der linksäugigen Zuwendungen} + \text{Anzahl der rechtsäugigen Zuwendungen}}$$

errechnet. Werte über 0,7 zeigen dabei eine Präferenz des linken Auges an, ein Wert unter 0,3 eine Präferenz des rechten Auges. Aus der Anzahl der linksäugigen und rechtsäugigen Zuwendungen ergeben sich für die einzelnen Versuchstiere folgende Scores:

B1: 0,36 B2: 0,8 B3: 0,8 B4: 0,73 B5: 0,86.

Es zeigt sich deutlich, dass die Versuchstiere in dieser Reizsituation eine Augenpräferenz besitzen (Abb. 3.11b). Die Scores von Vogel 2-5 liegen alle um 0,8, was eine stabile Präferenz für das linke Auge beweist. Vogel 1 liegt mit seinem Wert 0,36 allerdings tendenziell bei einer Präferenz des rechten Auges. Fasst man die Werte zusammen, ergibt sich eine mittlere Präferenz von 0,709 (SD± 0,199).

Latenzen - Frontale Stimulation

In die Auswertung der Augenbewegungen nach einem frontalen Stimulus gehen 70 Sequenzen mit insgesamt 356 Augenbewegungen ein. Für eine Analyse der Sequenzen wird der Stimulus in den PSTHs wieder auf den Zeitwert Null gesetzt. Betrachtet man die Verteilung aller Bewegungen, ist in beiden Augen ein Anstieg der Aktivität nach etwa 140 ms zu erkennen (Abb. 3.12a). Diese ersten Cluster erstrecken sich bis 260 ms und haben den höchsten Wert bei 200 (links) bzw. 220 ms (rechts). Sie sind direkt gefolgt von einem weiteren beidseitigen Anstieg zwischen 280 und 380 ms, deren Maxima bei 360 ms (links) und 340 ms (rechts) etwas kleiner sind als bei den vorherigen. Im späteren Verlauf des Diagramms sieht man etwa zwischen 700 und 1000 ms noch einen dritten, eher unspezifischen Anstieg der Aktivität beider Augen.

Von den 356 Augenbewegungen sind 102 Zuwendungen zum frontalen Stimulus. Für jedes Versuchstier wird wieder ausgezählt, wie viele der Zuwendungsreaktionen unabhängig mit einem Auge erfolgen und wie viele eine simultane, konvergente Zuwendung beider Augen darstellen. Genau wie in der Auswertung von bilateral evozierten Zuwendungsbewegungen werden auch hier Unabhängigkeits-Scores gebildet. Für die einzelnen Vögel ergeben sich dabei folgende Werte: B1: 0,80, B2: 0,80, B3: 0,77, B4: 0,69, B5: 0,84.

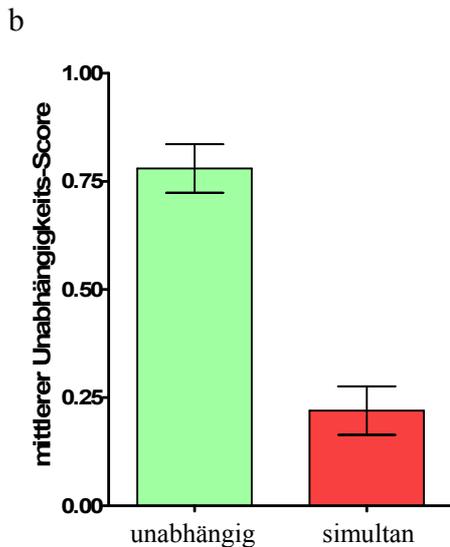
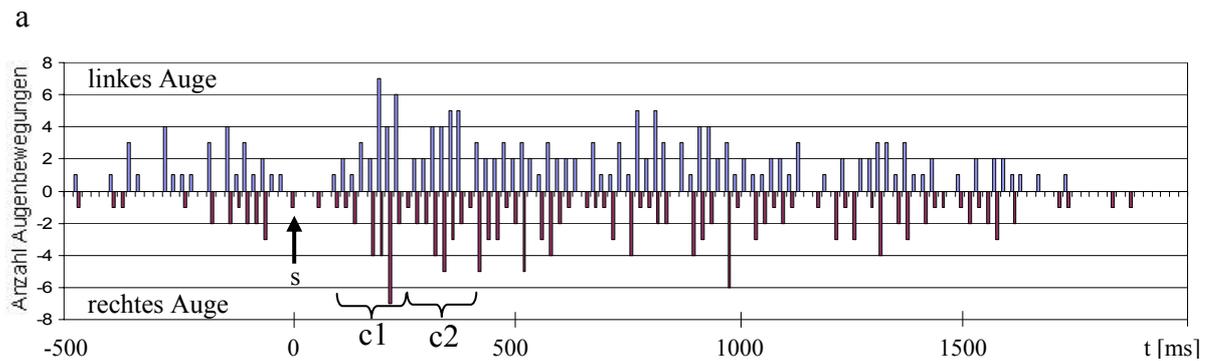


Abb. 3.12:

- a Das PSTH zeigt Augenbewegungen frontal stimulierter Vögel (bin = 20ms). Darstellung aller Augenbewegungen 0,5 sec vor und 2,0 sec nach Stimulation (n = 356). s = Stimulus, c1 & c2 = Bewegungscluster. Eine detaillierte Beschreibung des PSTHs befindet sich im Text.
- b Zusammenfassung der Unabhängigkeits-Scores aller Vögel über Zuwendungen nach frontaler Stimulation. Der mittlere Score von 0,78 zeigt, dass nicht alle Zuwendungen unilateral mit einem Auge erfolgen. Bei 22% der Blickreaktionen handelt es sich um simultane Zuwendungen mit beiden Augen.

Der Mittelwert des daraus resultierenden Unabhängigkeits-Scores (0,78) ist in Abbildung 3.12b dargestellt. Nach diesen Daten erfolgen 78% der Zuwendungen mit einem unabhängigen Auge, 22% der Zuwendungen sind konvergente Simultanzuwendungen beider Augen. Dieses Ergebnis bildet demnach einen klaren Unterschied zu den Zuwendungsbewegungen zu einem simultan bilateralen Reiz.

Die nach diesem Kriterium getrennten Zuwendungsreaktionen werden in Gruppen zusammengefasst und sind in Abbildung 3.13 dargestellt. PSTH a zeigt die ersten unabhängigen Zuwendungen, egal ob sie vom linken oder rechten Auge ausgeführt werden, und die nachfolgende zweite Zuwendung des anderen Auges im unteren Teil des Histogramms. Die meisten Primärzuwendungen erfolgen zwischen 100 und 580ms nach Reizbeginn. Zwischen 600 und 700ms zeigen sich keine Reaktionen, gefolgt von einer moderaten Aktivitätserhöhung zwischen 720 und 840ms. Die Folgezuwendungen des "zweiten" Auges verteilen sich relativ homogen über den Zeitraum zwischen 240 und 1640ms, wobei eine minimale Häufung zwischen 740 und 820 ms auftritt.

Die Simultanzuwendungen (Abb. 3.13b) erfolgen fast ausschließlich zwischen 140 und 360ms nach der Stimulation, lediglich eine Reaktion zeigt sich im späteren Verlauf bei 780ms.

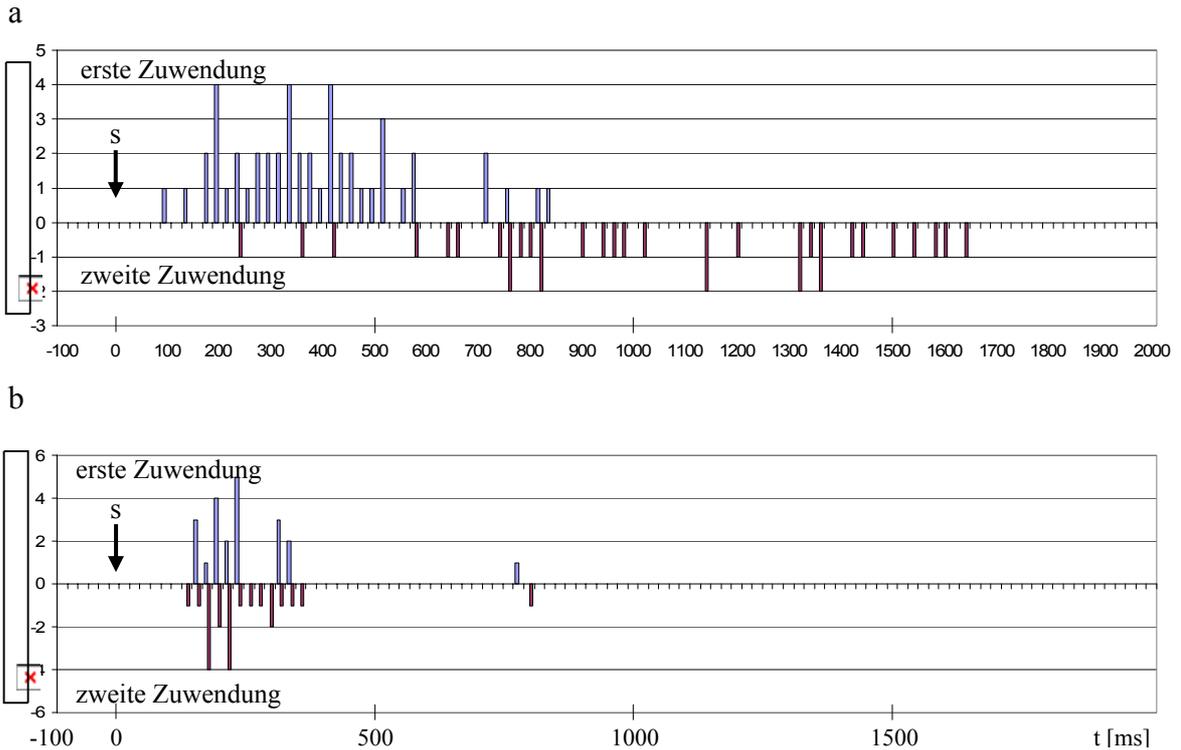


Abb. 3.13: PSTHs unabhängiger und simultaner Zuwendungen zu einem frontalen Reiz (s).
 a Die unabhängigen, unilateralen Zuwendungen des ersten Auges sind im oberen Teil (blau) dargestellt, alle zweiten Zuwendungen des anderen Auges unten (rot), (n = 81).
 b Simultane Zuwendungen beider Augen, (n = 42).
 Eine detaillierte Beschreibung der Zuwendungslatenzen befindet sich im Text.

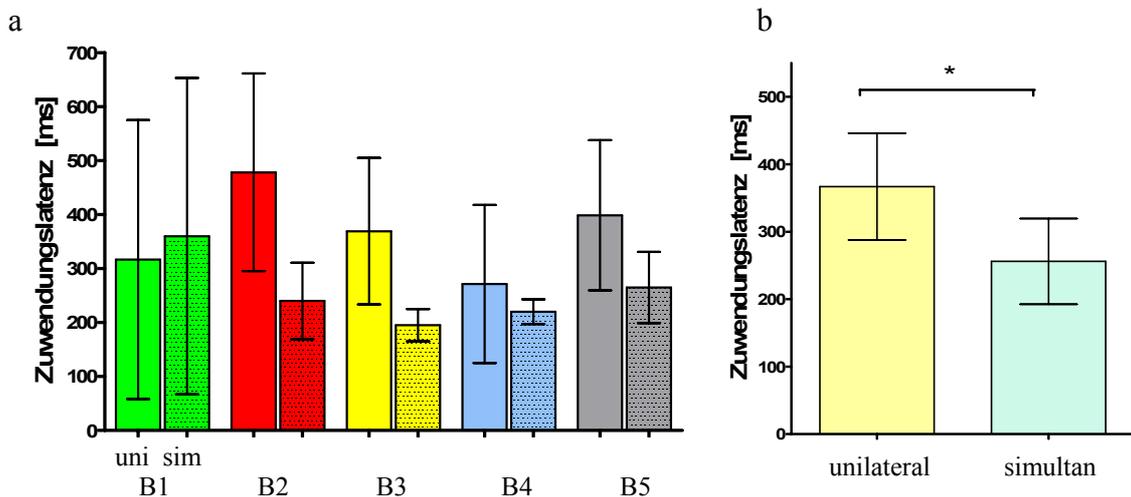


Abb. 3.14: Zusammenfassung der zeitlichen Parameter
 a Reiz-Reaktions-Latenzen von unabhängigen (leere Säulen) und simultanen Zuwendungen (gepunktete Säulen) zu einem frontalen Stimulus. Die Daten veranschaulichen, dass bis auf Vogel 1 alle Versuchstiere eine simultane Zuwendung mit beiden Augen schneller vollziehen als eine unilaterale.
 b Ein Vergleich der Mittelwerte von unabhängigen und simultanen Zuwendungslatenzen zeigt einen Unterschied von 110,8 ms. Dieser Unterschied ist nach statistischer Auswertung signifikant.

Für jeden Vogel wird in einem Datenset die mittlere Zeit zwischen Reiz und allen ersten unilateralen Zuwendungen ermittelt und in einem zweiten Datenset die Latenz zwischen Reiz und allen simultanen Zuwendungen. Die Ergebnisse sind in Abbildung 3.14a dargestellt. Es ist deutlich zu sehen, dass die Reaktionszeit simultaner Zuwendungen geringer ist als die von unabhängigen Zuwendungen mit einem Auge. Vogel 1 bildet hier allerdings eine Ausnahme. Fasst man die Ergebnisse der Einzeltiere zusammen, wird deutlich, dass simultane Zuwendungen zu einem frontalen Stimulus etwa 100ms schneller erfolgen ($256,0 \text{ ms} \pm 63,6 \text{ ms (SD)}$, $n=5$) als Zuwendungen mit nur einem Auge ($366,8 \text{ ms} \pm 79,1 \text{ ms (SD)}$, $n=5$). Vergleicht man die Mittelwerte der Latenzen der beiden Gruppen mit einem ungepaarten t-Test, wird dieser Unterschied statistisch signifikant ($p = 0,0405$; $t = 2,441$; $df = 8$; $n = 5$) (Abb. 3.14b).

Alle unabhängigen Zuwendungen von einem Auge werden, der Auswertung von bilateralen Zuwendungen folgend, auf Augenpräferenz getestet. Dazu werden wieder linksäugige und rechtsäugige Zuwendungen ausgezählt und Präferenzscores gebildet (Abb.3.15). Die resultierenden Scores für die einzelnen Vögel sind:

B1: 0,67; B2: 0,55; B3: 0,18; B4: 0,67; B5: 0,38.

Demnach zeigt nur Vogel 3 eine Präferenz des rechten Auges, alle anderen Versuchstiere liegen mit ihren Werten zwischen 0,3 und 0,7, zeigen also keine Präferenz. Der Mittelwert aus den Präferenzscores liegt bei $0,49 \pm 0,21$.

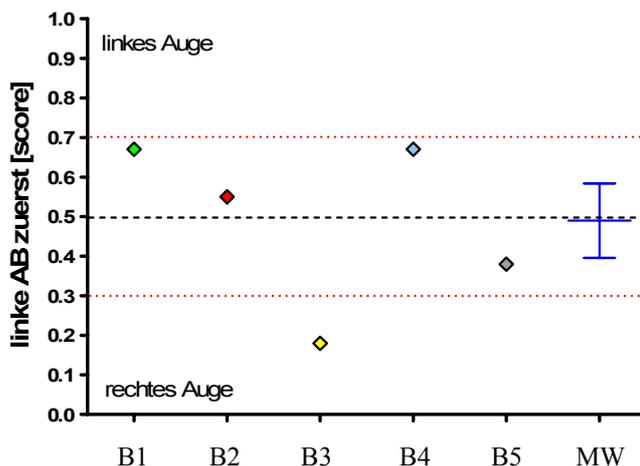


Abb. 3.15: Zusammenfassung der Augenpräferenzscores, die sich aus den links- und rechtsäugigen unabhängigen Zuwendungen zu einem frontalen Reiz ergeben. Bis auf Vogel 3 überschreitet keines der Versuchstiere die Grenzwerte 0,7 und 0,3.

Zusammenfassung und Vergleich der Zeitparameter

- Zuwendungsbewegungen sind schnelle Sakkaden, die in einigen Fällen von einer langsamen Bewegung im Zielbereich gefolgt sind.
- Nach unilateraler und frontaler Stimulation kommt es zur verstärkten Bewegungsfrequenz an zwei verschiedenen Zeitpunkten. Nach simultan bilateraler Stimulation zeigt sich nur ein Bewegungskcluster.
- Die Latenzen zwischen Stimulus und Zuwendungsreaktionen sind bei allen Reizbedingungen schneller als die Zeitspanne zwischen zwei spontanen Augenbewegungen bei unstimulierten Vögeln (Abb. 3.16).
- Bei unilateraler Stimulation gibt es keinen Unterschied in den Zuwendungslatenzen zwischen linkem und rechtem Auge.
- In den Latenzen zwischen Reiz und Zuwendung der jeweiligen Reizsituation findet sich kein signifikanter Unterschied (Abb. 3.16). Es zeigen sich jedoch Trends, nach denen Zuwendungsreaktionen auf einen unilateralen Reiz und unabhängig simultan ausgeführte Zuwendungen auf einen frontalen Reiz schneller erfolgen.

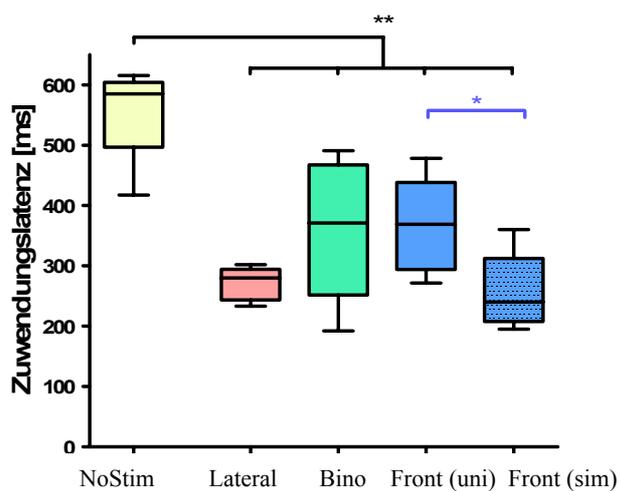


Abb. 3.16: Zusammenfassung der Latenzen zwischen Reiz und Zuwendungsreaktion in den einzelnen Stimulussituationen. Eine statistische Auswertung mit einer 1way ANOVA (schwarze Balken) beweist einen signifikanten Unterschied zwischen der Latenz zwischen spontanen Augenbewegungen und allen Zuwendungsreaktionen ($n = 5$; $p = 0,0001$; $F = 11,59$). Vergleicht man die Zuwendungen separat mit einer ANOVA, zeigen sich keine signifikanten Unterschiede ($n = 5$; $p = 0,076$).

Testet man die Latenzen von unabhängigen und simultanen Zuwendungen auf einen frontalen Reiz mit einem t-Test, wird ein signifikanter Unterschied deutlich ($n = 5$; $p = 0,041$; $t = 2,44$; $df = 8$.)

- Wenn im lateralen Bereich zwei Reize simultan geboten werden (ein Reiz im linken, der andere im rechten Sehfeld), so wird fast ausschließlich einer der beiden Reize mit einem unabhängigen Auge fixiert. (Score = 0,95) (Abb.3.17).

Wird ein Reiz im frontalen Sehfeld gezeigt (in dem die Sehfelder beider Augen überlappen), so beträgt der Anteil der unilateralen Zuwendung noch 78%. Gleichzeitige Zuwendungen mit beiden Augen treten hier in 22% aller Fälle auf.

Vergleicht man die Unabhängigkeitsscores der beiden Gruppen mit einem ungepaarten t-Test, ergibt sich ein signifikanter Unterschied ($n = 5$; $p = 0,0037$; $t = 4,041$; $df = 8$).

Demnach wird einer der beiden lateralen Reizanteile des bilateralen Stimulus fast immer mit einem Auge fixiert und der andere Anteil vernachlässigt. Eine Zuwendungsbewegung auf einen frontalen Reiz kann entweder ebenfalls mit einem Auge oder mit beiden Augen gleichzeitig erfolgen.

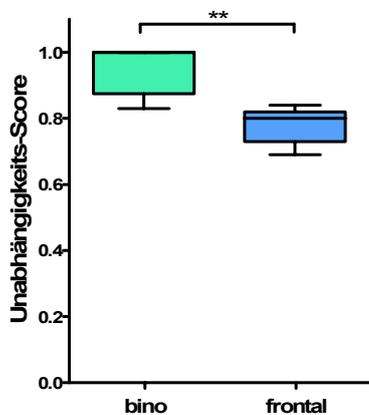


Abb. 3.17:

Vergleich der Unabhängigkeits-Scores der Versuchstiere unter simultan bilateraler und frontaler Stimulation. Die Zuwendungen bei bilateraler Stimulation erfolgen fast ausschließlich mit einem Auge, bei den Zuwendungen auf einen frontalen Reiz beträgt der Score 0,78. 22% der Zuwendungsreaktionen erfolgen hier simultan mit beiden Augen.

- wird ein simultaner bilateraler Stimulus präsentiert, erfolgen die unabhängigen unilateralen Zuwendungen bei 4 von 5 Vögeln signifikant häufiger mit dem linken Auge (Abb. 3.18). Bei einem frontalen Stimulus ist eine deutliche Augenpräferenz (hier rechtes Auge) nur bei einem Vogel zu erkennen.

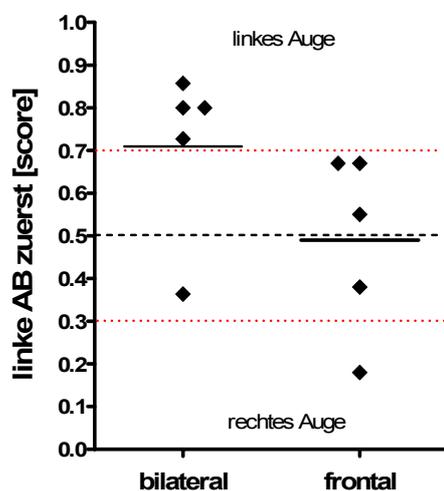


Abb. 3.18:

Vergleich der Augenpräferenzen bei simultan bilateral und frontal stimulierten Vögeln. Daten über 0,7 zeigen eine Präferenz des linken Auges, Daten unter 0,3 des rechten Auges. Bei der Zuwendung zu einem simultan bilateralen Stimulus zeigen 4 der Versuchstiere eine deutliche Präferenz des linken Auges, ein Vogel zeigt eine Tendenz das rechte Auge bevorzugt zu benutzen. Bei den unabhängigen, unilateralen Zuwendungen zeigt lediglich ein Vogel eine Augenpräferenz.

Richtungen der Augenbewegungen

In diesem Teil der Auswertung sollen die Richtungswinkel von Augenbewegungen unter Beeinflussung verschiedener Stimuli erfasst werden. Die Bewegungen werden im Kontext der Reizsituation analysiert; bei unilateraler Stimulation werden die Augenbewegungen von zugewandten und abgewandten Augen verglichen, bei simultaner bilateraler und frontaler Stimulation erfolgt ein Vergleich von links und rechts. Zunächst werden wieder alle Augenbewegungen in der Gesamtheit untersucht, um mit den Ergebnissen der unstimulierten Vögel vergleichbar zu sein. Danach werden die Zuwendungen aus dem Datensample herausgenommen und getrennt ausgewertet.

Für eine Charakterisierung der Bewegungsrichtungen können die im ersten Kapitel verwandten Methoden nicht benutzt werden, da die Winkelverteilungen nicht streng bimodal sind und eine Definition über Axialwerte keinen Sinn machen würde. Daher werden die Verteilungsmuster beschrieben und anhand des Konzentrationswertes miteinander verglichen. Die Konzentration $[k]$ ist ein Wert, der definiert, wie groß die Abweichung der Einzelwinkel von einer perfekten uniformen Kreisverteilung ist. Je größer der Konzentrationswert, desto mehr kumulieren die Richtungswinkel an einer oder mehreren Stellen im Winkelsystem (siehe Methoden). Die Konzentrationswerte, die sich aus den Blickrichtungen der jeweiligen Gruppen ergeben (z.B. linkes vs. rechtes Auge), werden dann mit Hilfe eines t-Tests statistisch ausgewertet.

Unilaterale Stimulation

Bewegungsrichtung aller Augenbewegungen

Die Richtungswinkel der Augenbewegungen unter unilateraler Stimulation wurden aus 75 Bewegungssequenzen ermittelt. Die Rohdaten, Bewegungsvektoren des linken und rechten Auges, sind als Pfeildiagramme im Anhang dargestellt (Anhang I.I). Die Augenbewegungen werden für jeden Vogel so sortiert, dass alle Bewegungen aus dem reizzugewandten Auge und die Bewegungen aus dem reizabgewandten Auge je einen Datenpool bilden. Die Ergebnisse sind in den Diagrammen in Abbildung 3.19 dargestellt. Die Augenbewegungen der reizzugewandten Augen zeigen einen Unterschied zu den spontanen Augenbewegungen der im letzten Kapitel vorgestellten unstimulierten Vögel. Während deren spontane Augenbewegungen eine klare Präferenz in horizontaler Richtung aufwiesen, sind hier die Bewegungen durch die Darbietung eines Reizes aus der Präferenzrichtung gebracht. Dieses Ergebnis zeigt sich am deutlichsten in der Zusammenfassung aller reizzugewandten Bewegungen als gepooltes Frequenz-Kreisdiagramm (Abb. 3.19b). Die Augen, die in das Sehfeld blicken, in dem kein Reiz gezeigt wurde, weisen eine moderate Horizontalpräferenz auf. Für einen statistischen Vergleich der Winkelverteilungen von reizzugewandten und abgewandten Augen werden in jedem Vogel

Konzentrationswerte [k] dieser Gruppen gebildet. Die Werte werden mit einem t-Test miteinander verglichen. Ein signifikanter Unterschied kann jedoch nicht festgestellt werden ($p = 0,699$). Die Daten sind in Tabelle 3.1 zusammengefasst.

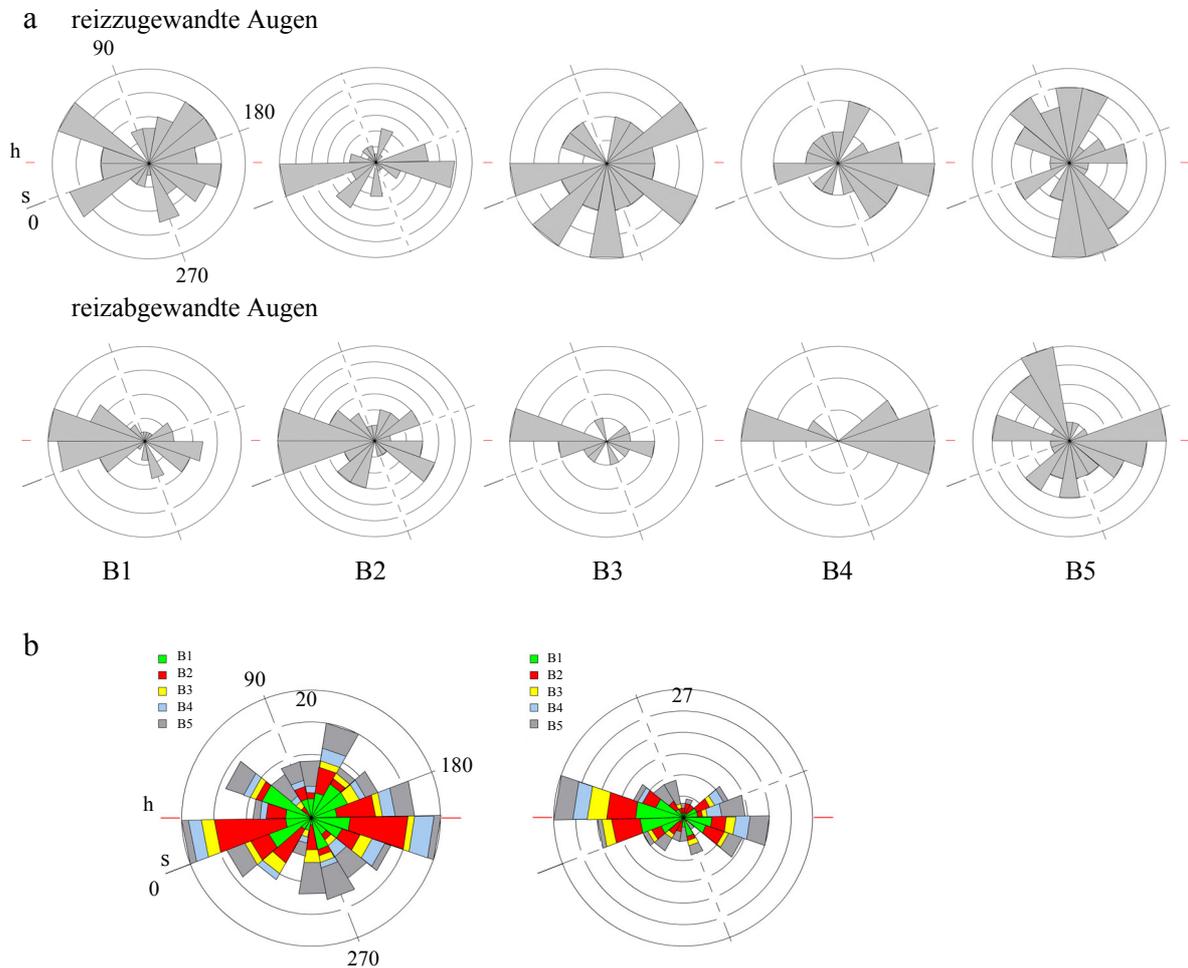


Abb. 3.19: Die Kreisdiagramme zeigen die Häufigkeit, mit der **alle Augenbewegungen** bei unilateraler Stimulation ausgeführt werden (Segmentweite 20°).

- a Bei den in der oberen Reihe dargestellten reizzugewandten Augen ist die horizontale Richtungspräferenz von Zuwendungsbewegungen auf Reize überlagert, die im temporalen Sehfeld verteilt sind. Die untere Reihe zeigt die Bewegungswinkel abgewandter Augen.
- b Zusammengefasste Bewegungswinkel aller Vögel.
links: reizzugewandtes Auge (radius = 20 AB),
rechts: reizabgewandtes Auge (radius = 27 AB)

Tab 3.1 **Konzentration der Bewegungswinkel zugewandter und abgewandter Augen**

	B1	B2	B3	B4	B5	Mittelwert	SD
abgewandt	0,153	0,244	0,474	0,403	0,049	0,2646	0,1749
zugewandt	0,426	0,369	0,175	0,465	0,101	0,3072	0,1603

Vergleich der Daten mit t-Test ($n = 5$) $p = 0,6986$, $t = 0,4015$, $df = 8$

Unilaterale Stimulation - Bewegungsrichtung der Zuwendungen

Die Richtungswinkel der Zuwendungsbewegungen vom linken (n = 40) und rechten Auge (n = 35) sind in Abbildung 3.20 als Frequenz-Kreisdiagramme dargestellt. Die Verteilung der Bewegungen auf die Stimuluspositionen im Sehbereich ist bei beiden Augen nachzuvollziehen. Das linke Auge folgt zum größten Teil den Reizen im hinteren und unteren Quadranten des temporalen Sehfeldes, das rechte reagiert auch auf Reize im oberen Quadranten. Die selten auftretenden Zuwendungen in Schnabelrichtung (0°) wurden von Stimulationen im Bereich von 60° Azimut evoziert. Die Augen waren in diesen Fällen kurz vor Stimulationsbeginn in den hinteren Sehbereich gewandt. Ein zusammenfassendes Frequenz-Kreisdiagramm aller Zuwendungsbewegungen in Reizrichtung ist in Abbildung 3.20b gezeigt.

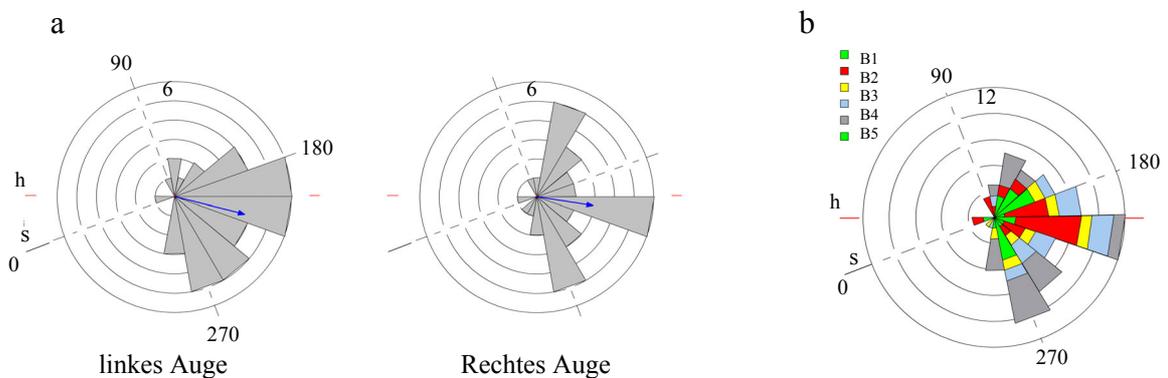


Abb. 3.20: Frequenz-Kreisdiagramme der **Zuwendungsbewegungen** unilateraler stimulierter Vögel (Segmentweite = 20°).

- Zuwendungsbewegungen des linken und rechten Auges aller Versuchstiere als Frequenz-Kreisdiagramm. Beide Augen zeigen deutliche Häufungen in Stimulusrichtung, wobei das linke Auge auf Stimuli im oberen Sehfeldbereich nicht sehr häufig reagiert.
- Zusammenfassung der Zuwendungen zu einem gestapelten Kreisdiagramm (radius = 12). Die Stapel veranschaulichen die Daten der einzelnen Versuchstiere.

Simultane binokulare Stimulation

Bewegungsrichtungen aller Augenbewegungen

Bei diesem Versuch wurden zwei identische Stimuli gleichzeitig in beiden lateralen Sehfeldern präsentiert. Die Richtungen von 269 Augenbewegungen von linken (147 Bewegungen) und rechten Augen (122 Bewegungen) nach Stimulation sind in Frequenz-Kreisdiagrammen zusammengefasst (Abb. 3.21). Rohdaten der einzelnen Vögel finden sich im Anhang (Anhang I.II). In den Bewegungswinkeln beider Augen ist wieder eine Vorzugsrichtung in horizontaler Ebene zu erkennen. Bei jedem Vogel wurden Konzentrationswerte für das linke und rechte Auge berechnet. Vergleicht man die

ermittelten Werte mit einem ungepaarten t-Test, ergeben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen linkem und rechtem Auge ($p = 0,4814$; $t = 0,7384$; $df = 8$). Im Mittel hat das linke Auge einen Konzentrationswert von $0,32 \pm 0,26$ (SD) und das rechte von $0,22 \pm 0,13$. Das Ergebnis zeigt, dass die Winkelstreuung der Bewegungen in den Vorzugsrichtungen ähnlich ist, die beiden Augen sich also annähernd gleich verhalten.

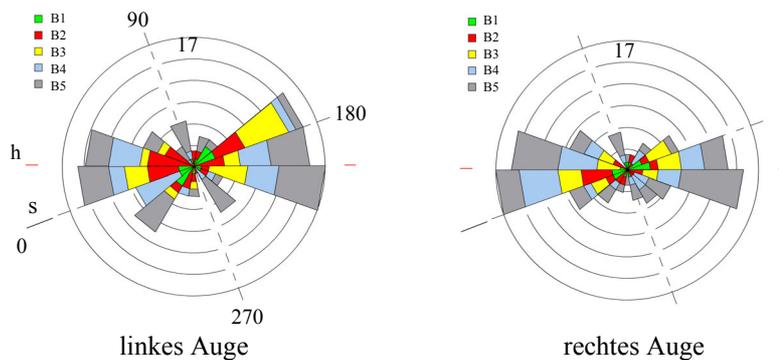


Abb. 3.21: Frequenz-Kreisdiagramme zeigen die Häufigkeit der Richtungen von **allen Augenbewegungen** simultan bilateral stimulierter Vögel (Segmentweite = 20°). Die Blickbewegungen von linkem und rechtem Auge haben eine Vorzugsrichtung in horizontaler Ebene. Die Verteilungen der Richtungswinkel von links und rechts zeigen keinen signifikanten Unterschied.

Tab 3.2

Konzentration [k] der Bewegungswinkel vom linken und rechten Auge

	B1	B2	B3	B4	B5	Mittelwert	SD
K_{links}	0,092	0,322	0,732	0,33	0,11	0,3172	0,2578
K_{rechts}	0	0,342	0,29	0,222	0,254	0,2216	0,1317

Vergleich Augenbewegungen mit t-Test ($n = 5$).

$p = 0,4814$; $t = 0,7484$; $df = 8$

Simultane binokulare Stimulation - Bewegungsrichtungen der Zuwendungen

In 269 Augenbewegungen werden 72 Zuwendungsbewegungen in Richtung des Stimulus ausgeführt. Sie werden wieder aus dem Datenpool getrennt und gesondert ausgewertet. Die Bewegungen der einzelnen Vögel sind in den Pfeildiagrammen für beide Augen dargestellt (Abb. 3.22), die Länge des Pfeiles beschreibt die Amplitude der Augenbewegung. Bei allen Versuchstieren, besonders deutlich bei Vogel 3, fällt auf, dass sich die meisten Bewegungsrichtungen in den hinteren Teil des Sehfelds bewegen. Die Mehrzahl der Stimulationen erfolgte im caudotemporalen Sehfeld, um eine klare Trennung zur frontalen Reizsituation zu schaffen.

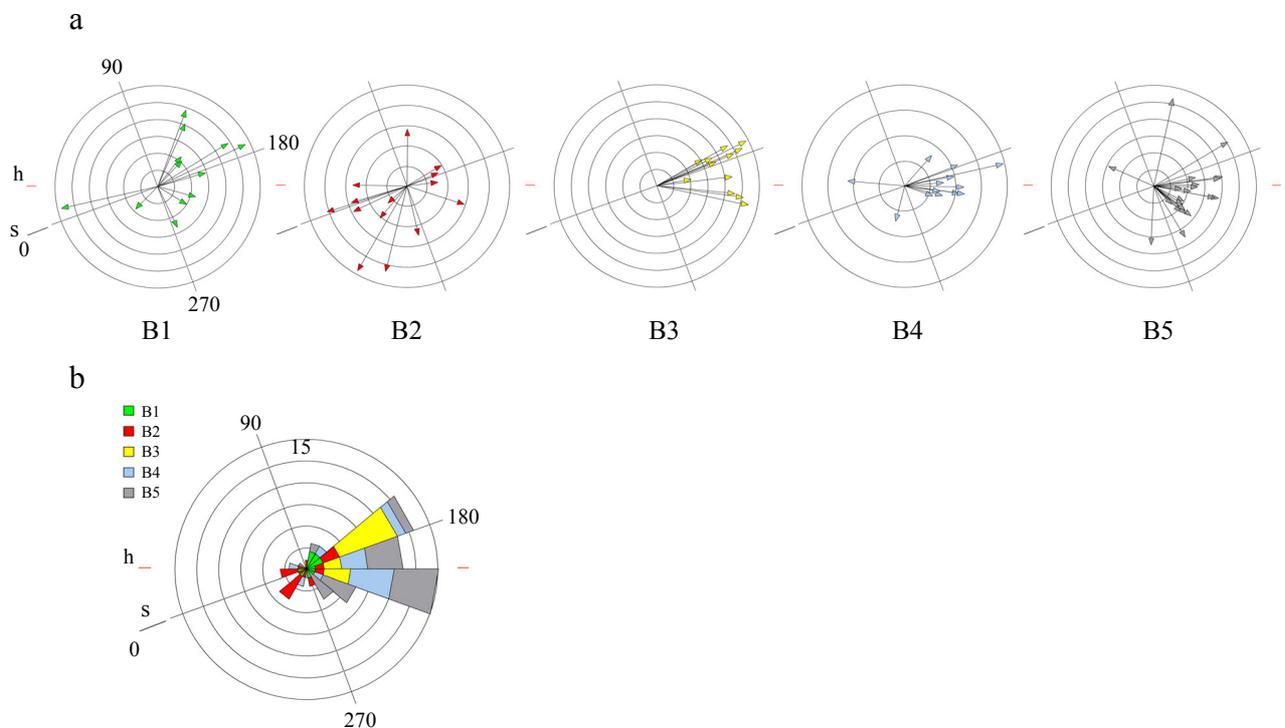


Abb. 3.22:

- Pfeildiagramme zeigen die Richtungen von **Zuwendungen** simultan bilateral stimulierter Vögel. Die Winkel der Zuwendungsrichtungen zeigen zu einem großen Teil in den posterioren Sehbereich, in dem auch die meisten Stimuli präsentiert wurden.
- Zusammenfassung aller Zuwendungen in einem Frequenz-Kreisdiagramm (Segmentweite = 20° , radius = 15).

Frontale Stimulation

Bewegungsrichtungen aller Augenbewegungen

356 Augenbewegungen nach frontaler Stimulation wurden zunächst für jeden Vogel einzeln ausgewertet (Anhang I.III) und dann als Frequenz-Kreisdiagramm zusammengefasst (Abb. 3.23a). Die Kreisdiagramme veranschaulichen, dass auch die Gesamtheit der Augenbewegungen bei frontaler Stimulation nicht von ihrer horizontalen Richtungspräferenz abweichen. Weder ein Vergleich der Konzentrationswerte der Einzeltiere mit einem ungepaarten t-Test, noch ein Gesamtvergleich mit dem Watson-U²-Test ergeben einen signifikanten Unterschied in der Streuung zwischen dem linken und rechten Auge (siehe Tab. 3.4). Betrachtet man die Gesamtheit der Bewegungswinkel, ist tendenziell eine Bevorzugung der vordren Anteile des visuellen Feldes zu erkennen. Dies ist auf die frontalen Zuwendungsbewegungen zurückzuführen, die im Folgenden getrennt ausgewertet werden.

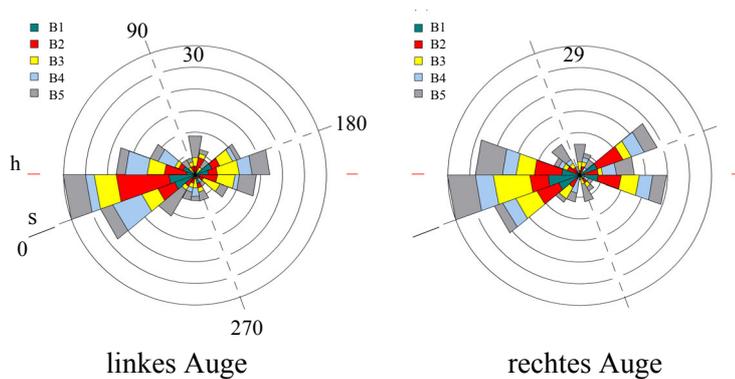


Abb. 3.23: Frequenz-Kreisdiagramme zeigen die Häufigkeit der Richtungen von Augenbewegungen frontal stimulierter Vögel (Segmentweite = 20°, radius links = 30 AB; radius rechts = 29 AB).

Die Blickbewegungen von linkem und rechtem Auge haben eine Vorzugsrichtung in horizontaler Ebene, wobei bedingt durch den Stimulus eine größere Gewichtung auf dem frontalen Teil des Sehfeldes liegt. Es lässt sich kein statistisch signifikanter Unterschied feststellen.

Tab 3.4 Konzentration der Bewegungswinkel linker und rechter Augen

	B1	B2	B3	B4	B5	Mittelwert	SD
links	0,431	0,607	0,054	0,985	0,241	0,4636	0,3574
rechts	0,567	0,261	0,562	0,218	0,285	0,3786	0,1714

Vergleich der Daten mit t-Test (n = 5).

$$p = 0,6444, \quad t = 0,4796, \quad df = 8$$

Frontale Stimulation - Bewegungsrichtungen der Zuwendungen

Die Zuwendungsbewegungen wurden aus dem Datensample getrennt und sind in Abbildung 3.24a als Pfeildiagramm dargestellt. Alle Zuwendungen beider Augen, simultane und unabhängige, werden dabei für jeden Vogel zusammengefasst. Bei einer Darstellung der Daten als Frequenz-Kreisdiagramm (Abb. 3.24b) erkennt man, dass die meisten Zuwendungsbewegungen in einem Bereich zwischen -40° und 20° um die Horizontalebene ausgeführt werden.

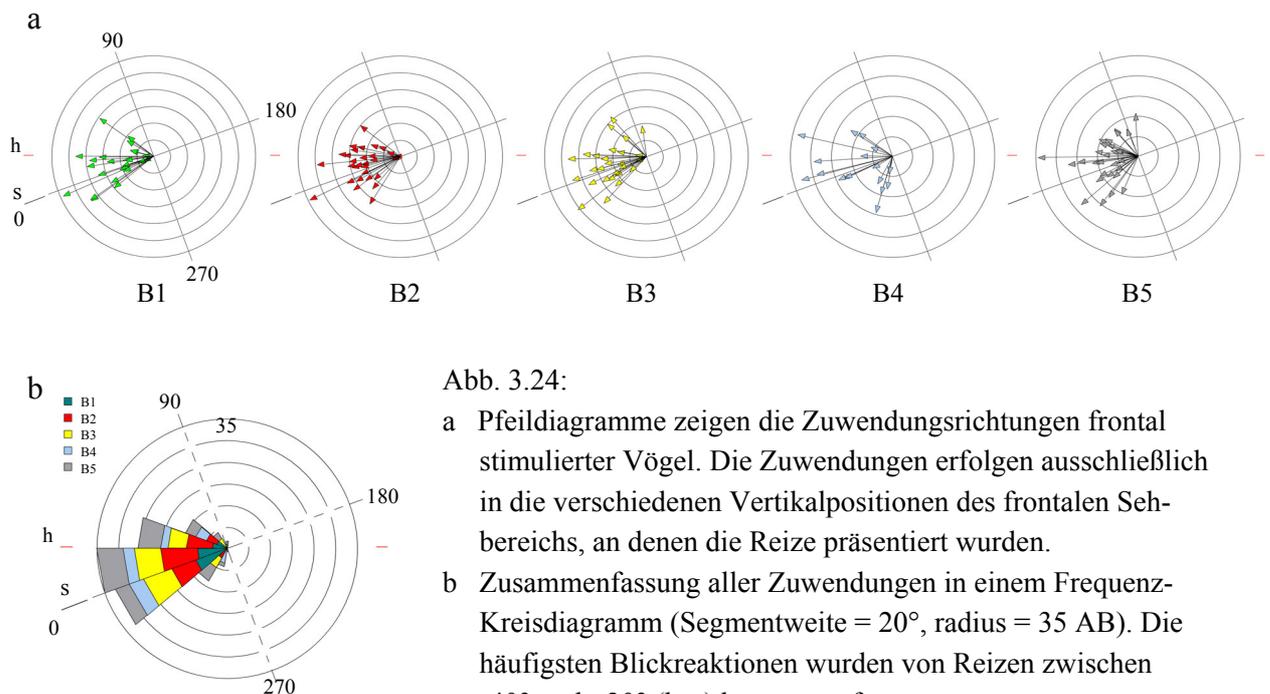


Abb. 3.24:

- Pfeildiagramme zeigen die Zuwendungsrichtungen frontal stimulierter Vögel. Die Zuwendungen erfolgen ausschließlich in die verschiedenen Vertikalpositionen des frontalen Sehbereichs, an denen die Reize präsentiert wurden.
- Zusammenfassung aller Zuwendungen in einem Frequenz-Kreisdiagramm (Segmentweite = 20° , radius = 35 AB). Die häufigsten Blickreaktionen wurden von Reizen zwischen -40° und $+20^\circ$ (hor) hervorgerufen.

Zusammenfassung und Vergleich der Richtungsparameter

- Durch die Präsentation der Stimuli werden Zuwendungsreaktionen in beiden Augen ausgelöst. Bei allen Versuchen zeigt sich kein Unterschied in der Bewegungsperformance des linken oder rechten Auges.
- Bei unilateraler Stimulation zeigt das reizzugewandte Auge eine größere Streuung der Bewegungswinkel als das reizabgewandte. Dieses Ergebnis zeigt sich auch, wenn die Zuwendungsbewegungen aus dem Datensample herausgenommen werden und nur die Augenbewegungen gemessen werden, die keine direkte Reizkopplung haben.

Koordination beider Augen

Richtungskoordination

In Kapitel 3.2 ist gezeigt worden, dass spontane simultane Augenbewegungen nicht unabhängig voneinander ausgeführt werden sondern eine Art Richtungskoordination zwischen den Augen existiert. In diesem Teil der Auswertung soll geklärt werden, ob, und welche Richtungskoordination bei Reizzuwendungsbewegungen eine Rolle spielt. Dazu wird die Winkeldifferenz zwischen der Richtung der Zuwendung des einen Auges und der gleichzeitigen Bewegungsrichtung des anderen Auges (Korrespondenzbewegung) berechnet. Wie im vorigen Kapitel beschrieben, ist der resultierende Winkel der Korrespondenzwinkel. Der Zuwendungswinkel wird im Kreissystem immer auf 0° gesetzt und der Korrespondenzwinkel des anderen Auges dazu aufgetragen. Korrespondenzbewegungen, die sich mit ihrer Bewegungsrichtung in der oberen Koordinatenhälfte zwischen 270° und 90° befinden, sind demnach eher Bewegungen in die gleiche Richtung wie die Zuwendung, hätten also einen konvergenten Charakter. Liegen die Winkel der Korrespondenzbewegung in der unteren Koordinatenhälfte, zeigen sie eine Tendenz in die entgegengesetzte Richtung. Eine Häufung von einem Großteil der Korrespondenzwinkel an einer bestimmten Stelle des Kreissystems zeigen, dass die simultanen Bewegungen beider Augen nicht unabhängig voneinander ausgeführt werden sondern miteinander koordiniert sind. Aus den Winkeln aller Korrespondenzbewegungen wird für jeden Vogel ein mittlerer Vektor berechnet. Der Winkel des Vektors definiert die mittlere Korrespondenzrichtung des einzelnen Vogels, die Länge beschreibt die Streuung um diese mittlere Richtung. Die mittleren Winkel der Einzelvögel werden wiederum zu einem Mittelvektor zusammengefasst, der die allgemeine Richtung der Korrespondenzbewegung beschreibt. Die Länge der Mittelvektoren der einzelnen Vögel gibt die Streuung der Korrespondenzwinkel an. Berechnet man aus diesen Längen den Mittelwert, erhält man ein aussagekräftiges Streuungsmaß, den Koordinationsindex $[K_{dir}]$. Der Koordinationsindex beschreibt, wie konsequent die Richtungen zwischen beiden Augen koordiniert werden: Ein hoher Koordinationsindex weist zum Beispiel auf eine kleine Streuung der Werte hin und zeigt damit eine geringe Unabhängigkeit der beiden Augenbewegungen an, ein Hinweis auf eine vorhandene Richtungskoordination.

Unilaterale Stimulation - Richtungskoordination

60 von 75 Zuwendungsbewegungen sind von einer simultanen Bewegung des anderen Auges begleitet. Für die Auswertung werden die Differenzwinkel zwischen Zuwendung und Korrespondenzbewegung zunächst für das linke und rechte getrennt Auge berechnet, um mögliche Unterschiede zwischen den Augen zu überprüfen. Es zeigen sich für beide Augen annähernd gleiche Ergebnisse (Abb.3.25). In dem Augenblick, in dem sich das linke Auge dem linksseitigen Stimulus zuwendet ($n = 29$), macht das rechte, ungereizte Auge im

Mittel eine Bewegung nach $143,8^\circ$ ($r = 0,372$). Wendet sich das rechte Auge seinem Reiz zu ($n = 31$), kommt es zu einer Korrespondenzbewegung des linken Auges in eine mittlere Richtung von $148,9^\circ$ ($r = 0,499$), der Richtungsunterschied beträgt also nur 5° .

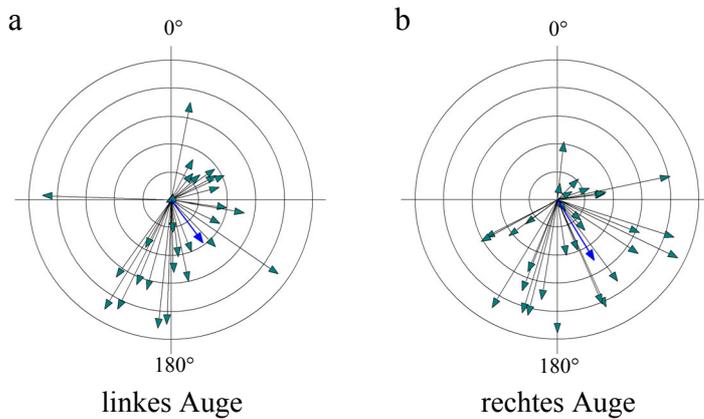


Abb. 3.25:

Pfeildiagramme über die Richtungen von Korrespondenzbewegungen unilateral stimulierter Vögel zeigen, dass keine großen Unterschiede zwischen linkem (a) und rechtem Auge (b) bestehen. Die blauen Pfeile zeigen die mittleren Vektoren, die sich aus den Winkeln ergeben.

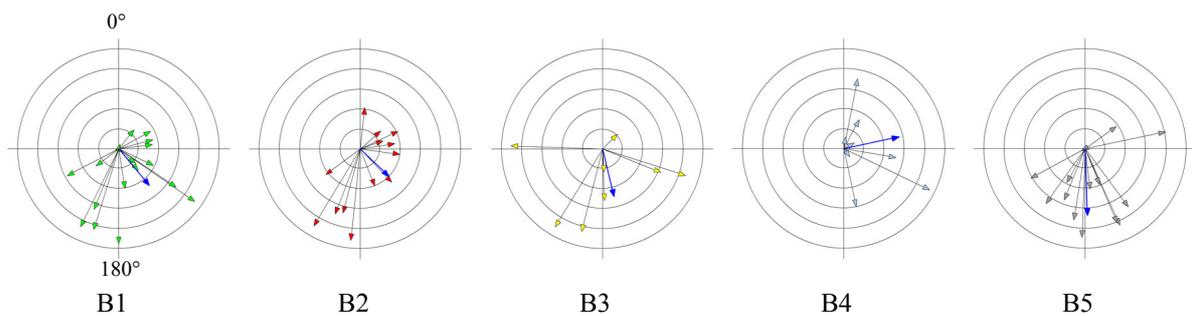


Abb. 3.26: Pfeildiagramme aller Korrespondenzbewegungen von **Zuwendungen** auf einen unilateralen Stimulus (linke und rechte Stimulation zusammengefasst). Die Länge der Einzelvektoren beschreibt das Verhältnis der Amplituden von Zuwendungs- und Korrespondenzbewegung. Die Länge des mittleren Vektors (blau) beschreibt die Streuung der Einzelwinkel um die mittlere Richtung. Bis auf Vogel 4 liegen alle mittleren Richtungen in der unteren Koordinatenhälfte, was zeigt, dass die Tiere die Tendenz haben, eine Gegenbewegung auszuführen.

Da es in den Ergebnissen vom linken oder rechten Auge keine signifikanten Unterschiede gibt (Watson's U^2 -Test: $U^2 = 0,064$; $p > 0,5$) und in diesem Teil der Auswertung eine generelle Aussage über Koordination nach einem beliebigen unilateralen Reiz getroffen werden soll, werden die Daten beider Augen (mit jeweils linker und rechter Stimulation) für jedes Versuchstier zusammengefasst (Abb. 3.26).

Alle Versuchstiere zeigen eine weiter gestreute Richtungsverteilung als die Korrespondenzwinkel von spontanen Augenbewegungen. Besonders Vogel 4 zeigt Korrespondenzbewegungen, die mit Bewegungsrichtungen zwischen 10° und 170° einen Unterschied

zu den anderen Versuchstieren bildet. Aus den Winkeldaten werden mittlere Vektoren berechnet. Wenn die Vögel (B1-B5) eine Zuwendungsbewegung auf einen beliebigen unilateralen Reiz ausführen (0°), bewegt sich demnach das gegenüberliegende in folgende mittlere Richtung:

B1: $140,6^\circ$ ($r = 0,473$); B2: $134,2^\circ$ ($r = 0,394$); B3: $166,3^\circ$ ($r = 0,485$);
 B4: $77,9^\circ$ ($r = 0,559$); B5: $178,2^\circ$ ($r = 0,666$).

Diese mittleren Vektoren sind noch einmal in Abbildung 3.27a dargestellt. Durch das Ergebnis von Vogel 4 liegt der daraus resultierende mittlere Winkel nicht in der Gegenrichtung, sondern bei $141,2^\circ$ ($r = 0,83$).

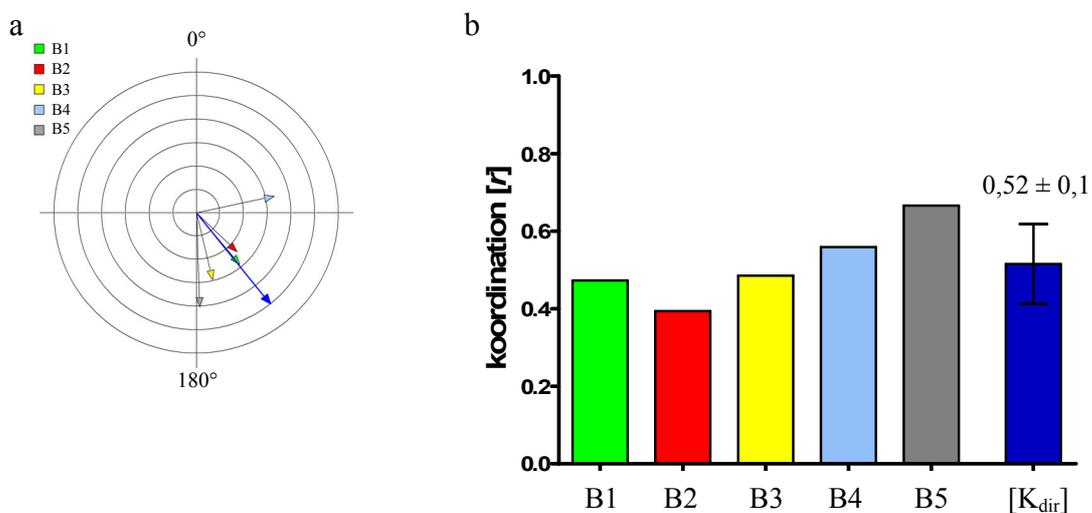


Abb. 3.27:

- a Aus den Richtungen der Korrespondenzbewegungen von **Zuwendungen** unilateral stimulierter Vögel ergibt sich eine mittlere Richtung von $141,2^\circ$ ($r = 0,83$) (blauer Pfeil).
- b Die Streuung $[r]$ der Koordinationswinkel in den einzelnen Versuchstieren dient zur Berechnung des Koordinationsindex $[K_{dir}]$. Bei Korrespondenzbewegungen unilateral stimulierter Vögel beträgt der Index $0,52 \pm 0,1$.

Die Streuung der Winkel der Korrespondenzbewegungen ist für jedes Versuchstier als Länge des mittleren Vektors angegeben. Der daraus resultierende Mittelwert (Abb.3.27b), ergibt den Koordinationsindex $[K_{dir}]$, der die "Stärke" oder Qualität der Richtungs-koordination beschreibt. Dieser ist mit einem Wert von $0,52 \pm 0,1$, verglichen mit der Richtungs-koordination von spontanen Augenbewegungen, relativ schwach.

Insgesamt liegen 43 von insgesamt 60 korrespondierenden Augenbewegungen des reizabgewandten Auges immer noch in der unteren, entgegengesetzten Hälfte des Winkelsystems (71,6%). Aufgrund der Daten von Vogel 4 ergibt sich aber eine weniger stringente 180° -Bewegung in die entgegengesetzte Richtung, wie es bei den spontanen Augenbewegungen der Fall gewesen ist.

In den 75 Sequenzen befinden sich 98 Simultanbewegungen, bei denen sich das dem Reiz zugewandte Auge nicht in die Richtung des Stimulus bewegt. Um zu klären, ob die Augenbewegungen von Zebrafinken über die direkten Reizzuwendungen hinaus vom Stimulus beeinflusst werden, erfolgt eine Auswertung dieser Daten. Von den mit dem Reiz nicht direkt zusammenhängenden Bewegungen entfallen 45 auf eine Stimulation des linken Auges und 53 auf Stimulation des rechten. In der Winkelverteilung des linken und rechten Auges (Abb. 3.28) finden sich keine signifikanten Unterschiede (Watson's U^2 -Test: $U^2 = 0,062$; $p > 0,5$). Der mittlere Vektor des linken Auges liegt bei $161,5^\circ$, das Streuungsmaß $[r]$, seine Länge beträgt $0,43$; der Vektor des rechten liegt bei $145,6^\circ$ ($r = 0,34$).

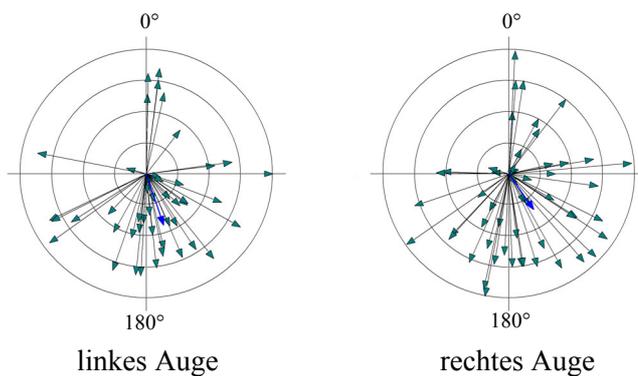


Abb. 3.28: Pfeildiagramme von Korrespondenzbewegungen, die **keine direkte Zuwendung** auf die unilaterale Stimulation enthalten. Die Länge der Einzelvektoren beschreibt das Verhältnis der Amplituden von linker und rechter Bewegung. Die Länge des mittleren Vektors (blau) beschreibt die Streuung der Einzelwinkel um die mittlere Richtung. Die Winkelverteilung von linkem und rechtem Auge ist nicht signifikant unterschiedlich.

Da es keinen signifikanten Unterschied in den Winkelverteilungen vom linken und rechten Auge gibt, werden sie in den einzelnen Versuchstieren zusammengefasst (Abb. 3.29a). Damit kann eine allgemein gültige Aussage über den Einfluss eines unilateralen Stimulus auf diese Augenbewegungen getroffen werden. Für jeden Vogel werden wieder die mittleren Vektoren aus den Korrespondenzwinkeln berechnet. Setzt man die Bewegungsrichtung des einen Auges auf Null, bewegt sich das kontralaterale gleichzeitig in folgende mittlere Richtung:

B1: $150,2^\circ$ ($r = 0,48$); B2: $178,0^\circ$ ($r = 0,26$); B3: $191,8^\circ$ ($r = 0,77$);
 B4: $143,5^\circ$ ($r = 0,45$); B5: $128,0^\circ$ ($r = 0,35$).

Diese Mittelvektoren sind noch einmal in Abbildung 3.29b zusammengefasst. Der aus diesen Werten resultierende mittlere Richtungswinkel liegt bei $158,2^\circ$ ($r = 0,92$) und weicht damit um $21,8$ Grad von einer exakten 180° -Bewegung ab.

Zur Berechnung des Koordinationsindex werden die Längen der mittleren Vektoren genutzt, die sich aus den Richtungswinkeln der Einzelvögel berechnen (Abb. 3.29c). Der Index beträgt in diesem Fall $0,46 \pm 0,19$, und ist damit geringer als bei Korrespondenzbewegungen von unilateralen Reizzuwendungen und spontanen Augenbewegungen.

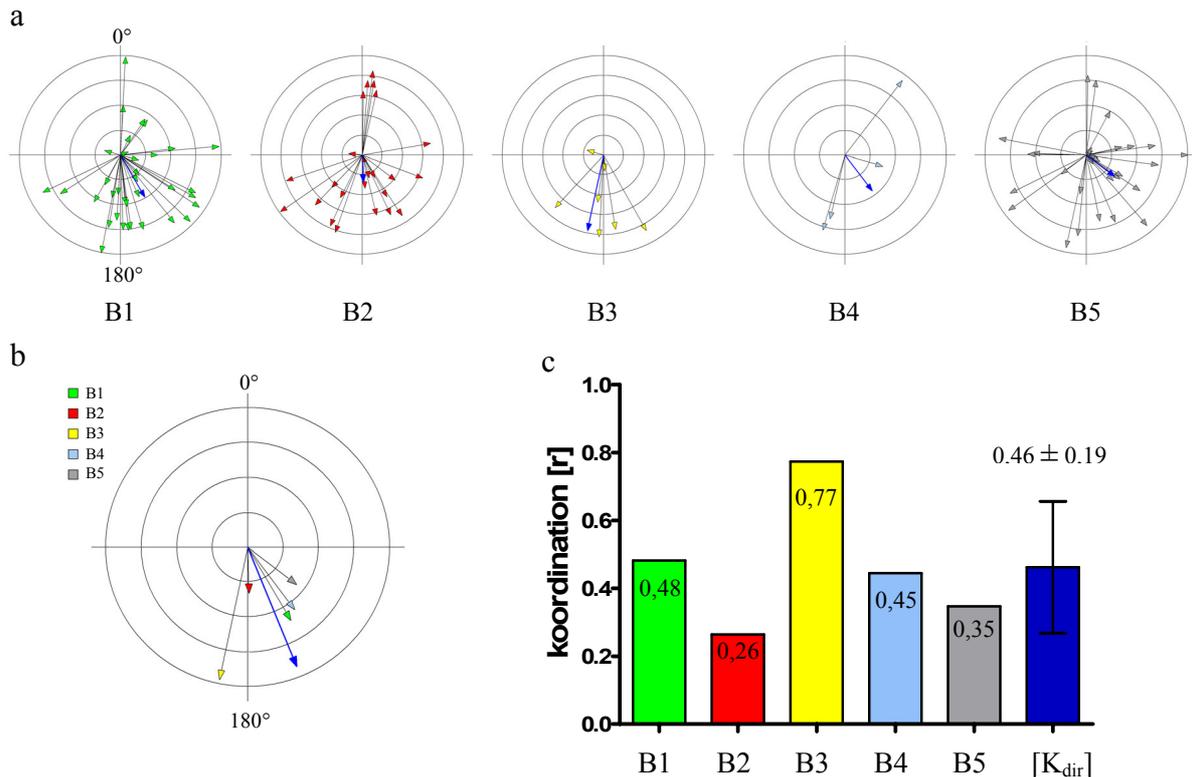


Abb. 3.29:

- Pfeildiagramme der Korrespondenzwinkel unilateral stimulierter Vögel von Simultanbewegungen, die **keine direkte Zuwendungsbewegungen** darstellen (linke und rechte Stimulation zusammengefasst). Die Länge der Einzelvektoren beschreibt das Verhältnis der Amplituden von linker und rechter Bewegung. Der mittlere Vektor (blau) beschreibt die mittlere Richtung der Werte, seine Länge beschreibt die Streuung der Einzelwinkel um diese mittlere Richtung.
- Aus den Richtungen der Korrespondenzbewegungen unilateral stimulierter Vögel ergibt sich eine mittlere Richtung von $158,2^\circ$ ($r = 0,92$) (blauer Pfeil).
- Die Streuung $[r]$ der Koordinationswinkel in den einzelnen Versuchstieren dient als Maß für die Qualität der Koordination. Im Mittel errechnet sich für die Koordination bei Zuwendungsbewegungen ein Koordinationsindex $[K_{dir}]$ von $0,46 \pm 0,19$.

Simultane bilaterale Stimulation - Richtungskoordination

Die Auswertung der Richtungskoordination von Zuwendungsbewegungen zu einem bilateralen Reiz erfolgte mit 60 Simultanbewegungen. Die Korrespondenzwinkel der Zuwendungsbewegungen sind für jeden Vogel zusammengefasst (Abb. 3.30a), unabhängig davon, ob sie vom links- oder rechtsseitigen Reiz evoziert wurden. Bei allen Versuchstieren liegen der Großteil der Simultanbewegung des anderen Auges in der entgegengesetzten Koordinatenhälfte. Dies wird besonders deutlich, wenn man die Korrespondenzwinkel aller Vögel als Frequenz-Kreisdiagramm zusammenfasst (Abb. 3.30b). Für jeden Vogel wird zunächst wieder der mittlere Vektor aus den Einzelwinkeln berechnet. Daraus ergibt sich für die Versuchstiere folgende mittlere Korrespondenzrichtung:

B1: $185,4^\circ$ ($r = 0,79$); B2: $225,7^\circ$ ($r = 0,51$); B3: $150,0^\circ$ ($r = 0,75$);
 B4: $159,8^\circ$ ($r = 0,65$); B5: $163,4^\circ$ ($r = 0,75$).

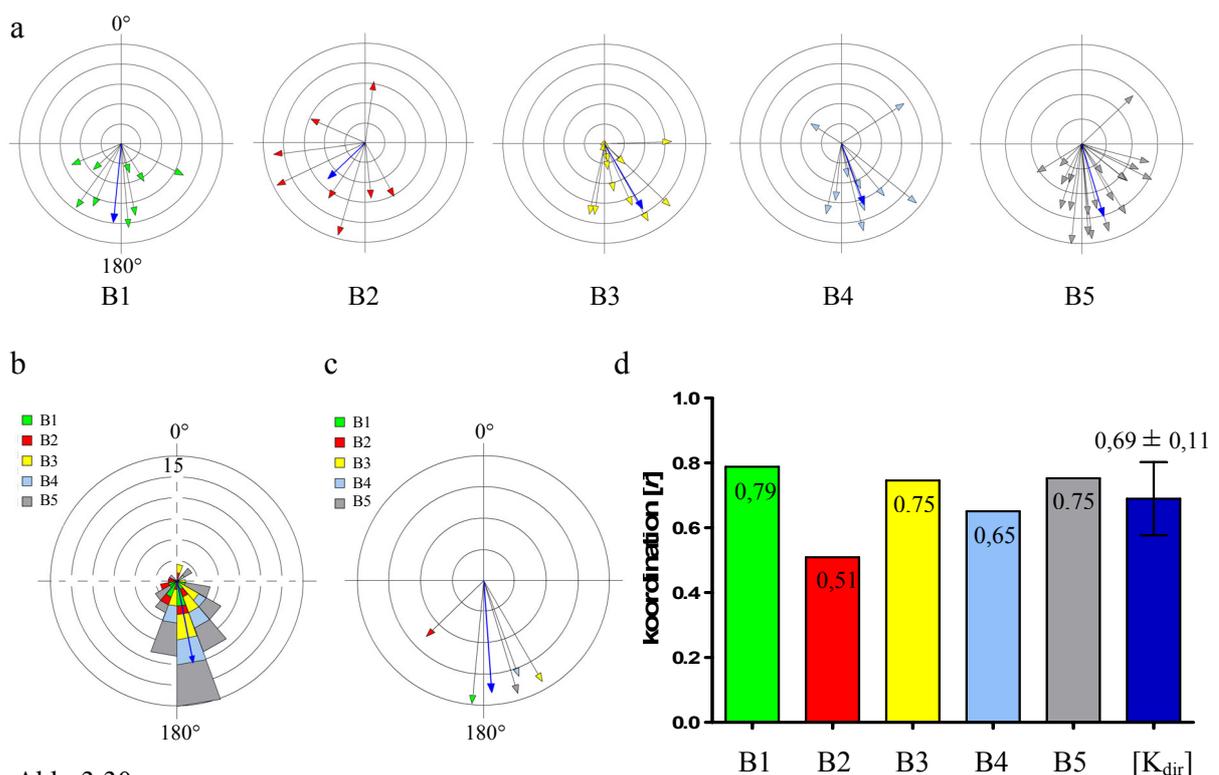


Abb. 3.30:

- Pfeildiagramme der Richtungen von Korrespondenzbewegungen der **Zuwendungen** simultan bilateral stimulierter Vögel. Bei allen Versuchstieren bildet der mittlere Vektor einen Winkel in die entgegengesetzte Koordinatenhälfte.
- Zusammenfassung der Korrespondenzbewegungen aller Vögel zu einem Frequenz-Kreisdiagramm (radius = 15 AB). Der blaue Pfeil zeigt die mittlere Richtung der gepoolten Daten.
- Bildet man einen Mittelwert über die mittleren Vektoren der Versuchstiere, ergibt sich eine mittlere Korrespondenzrichtung von $175,9^\circ$ ($r = 0,89$) (blauer Pfeil).
- Die Streuung [r] der Koordinationswinkel in den einzelnen Versuchstieren dient zur Berechnung des Koordinationsindex [K_{dir}]. Der Index beträgt für die Koordination bei Zuwendungsbewegungen unter binokularer Stimulation $0,69 \pm 0,11$.

Die Werte sind noch einmal in Abbildung 3.30c dargestellt. Der daraus resultierende Mittelwert von $175,9^\circ$ ($r = 0,89$) (blauer Vektor) beschreibt die mittlere Korrespondenzrichtung, die ein Auge ausführt, wenn das andere sich einem der beiden Reize zuwendet, aus denen sich die bilaterale Stimulation zusammensetzt. Sie liegt lediglich 4 Grad von einer exakten 180° -Korrespondenzbewegung entfernt.

Zur Berechnung des Koordinationsindex $[K_{dir}]$ werden wieder die Längen der Mittelvektoren herangezogen, die sich aus den Korrespondenzwinkeln der Versuchstiere ergeben (Abb. 3.30d). Der Mittelwert von $0,69 \pm 0,11$ bestätigt, dass die Zuwendungsbewegung des einen und die gleichzeitige Bewegung des anderen Auges ebenfalls nicht unabhängig voneinander ausgeführt werden. Die Koordination ist größer als bei Simultanbewegungen in unilateraler Stimulationssituation.

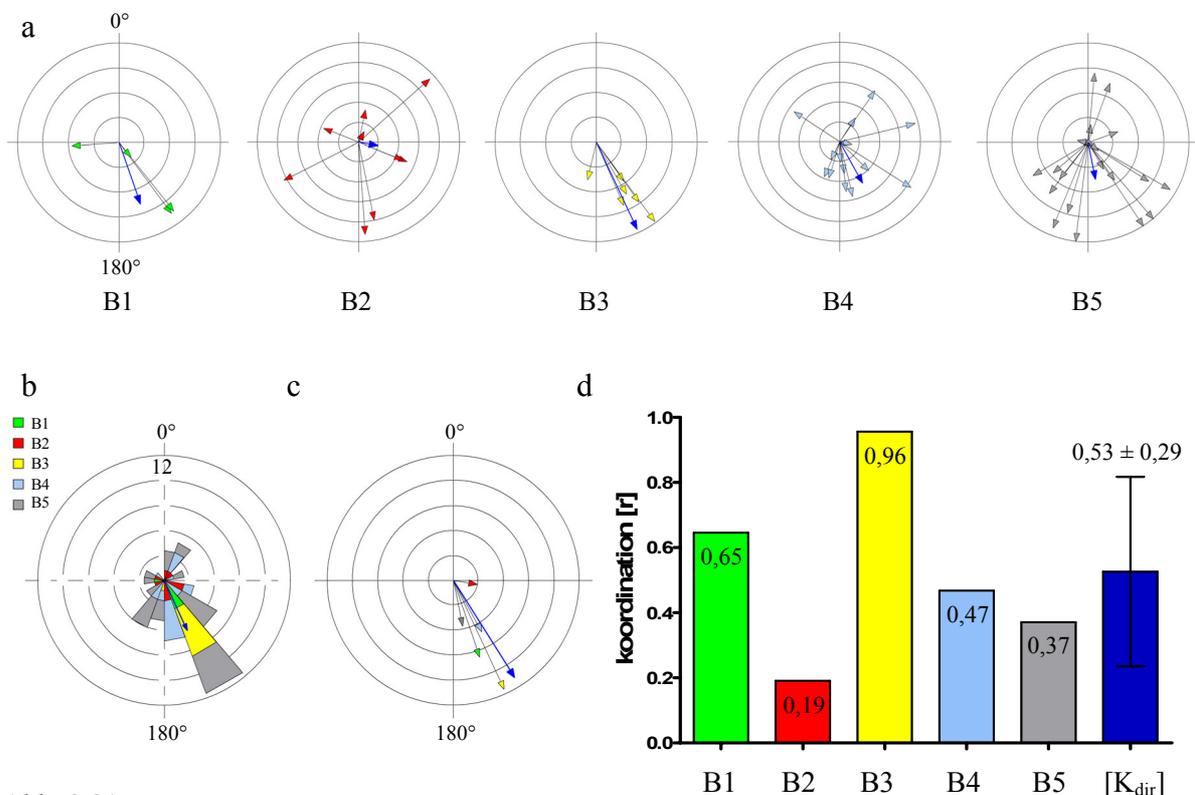


Abb. 3.31:

- Pfeildiagramme der Richtungen von Korrespondenzbewegungen, die **keine direkte Zuwendung** enthalten, bei simultan bilateral stimulierten Vögeln. Bei allen Versuchstieren zeigt der mittlere Vektor in die entgegengesetzte Koordinatenhälfte.
- Zusammenfassung der Korrespondenzbewegungen aller Vögel zu einem Frequenz-Kreisdiagramm (radius = 12 AB).
- Bildet man einen Mittelwert über die mittleren Vektoren der Versuchstiere, ergibt sich eine mittlere Korrespondenzrichtung von $148,1^\circ \pm 24,7^\circ$ (blauer Pfeil).
- Die Streuung $[r]$ der Koordinationswinkel in den einzelnen Versuchstieren dient als Maß für die Qualität der Koordination. Im Mittel errechnet sich für die Koordination bei Zuwendungsbewegungen unter binokularer Stimulation ein Index $[K_{dir}]$ von $0,53 \pm 0,29$.

Auch die Beziehung über die im Datensample vorhandenen Simultanbewegungen ohne Zuwendung des reizzugewandten Auges wird berechnet ($n = 54$). Die Mittelvektoren aus den Korrespondenzwinkeln der einzelnen Versuchstiere (Abb.3.31a) sind:

B1: $161,1^\circ$ ($r = 0,65$); B2: $99,0^\circ$ ($r = 0,19$); B3: $155,3^\circ$ ($r = 0,96$);
 B4: $151,1^\circ$ ($r = 0,47$); B5: $168,6^\circ$ ($r = 0,37$).

Vogel 2 zeigt eine äußerst große Streuung und damit eine geringe Länge des Mittelvektors im Gegensatz dazu zeigt Vogel 3 eine große Konsistenz in seinen Korrespondenzrichtungen. Die Mittelvektoren sind in Abbildung 3.30c zusammengefasst und ergeben eine mittlere Richtung von $148,1^\circ$ ($r = 0,91$) (blauer Vektor). Diese liegt $31,9^\circ$ neben einer kompletten 180° -Gegenbewegung.

Die Längenwerte der Vektoren werden zum Koordinationsindex zusammengefasst (Abb. 3.31d). Die Abweichung zwischen den Versuchstieren ist relativ hoch, der resultierende Index beträgt $0,53 \pm 0,29$ und ist damit ähnlich zu bewerten wie die Richtungskoordination bei unilateraler Stimulation.

Frontale Stimulation - Richtungskoordination

Bei den Versuchen mit frontaler Stimulation werden 96 reizevozierte Augenbewegungen ausgewertet. Schon in den Winkelverteilungen der einzelnen Versuchstiere ist deutlich zu erkennen, dass die Winkel der Korrespondenzbewegungen stark streuen (Abb. 3.32a). Fasst man die Richtungswinkel aller Tiere in einem gepoolten Frequenz-Kreisdiagramm zusammen, wird eine bimodale Verteilung deutlich (Abb. 3.32b). Bei frontaler Stimulation gibt es, wie schon bei der Auswertung zeitlicher Parameter gezeigt, zwei Typen von Zuwendungsreaktionen: In einem Fall wendet sich ein Auge unabhängig dem Reiz zu, während das andere Auge offensichtlich eine Bewegung in die Gegenrichtung macht (Abb. 3.32c); im zweiten Fall werden beide Augen simultan in Richtung des Reizes gewandt. Aufgrund dieses Ergebnisses werden die Korrespondenzwinkel, die diese beiden Gruppen bilden, getrennt voneinander ausgewertet. Für jeden Vogel werden Mittelvektoren der Korrespondenzwinkel von simultanen und unabhängigen Zuwendungen berechnet. Die daraus entstehenden mittleren Richtungen sind:

	B1	B2	B3	B4	B5
Sim	$3,8^\circ$ ($r = 0,78$)	$359,2^\circ$ ($r = 0,84$)	$20,6^\circ$ ($r = 0,98$)	$3,92^\circ$ ($r = 0,72$)	$22,7^\circ$ ($r = 0,96$)
Un	$172,1^\circ$ ($r = 0,57$)	$167,0^\circ$ ($r = 0,65$)	$189,5^\circ$ ($r = 0,77$)	$151,1^\circ$ ($r = 0,53$)	$164,4^\circ$ ($r = 0,67$)

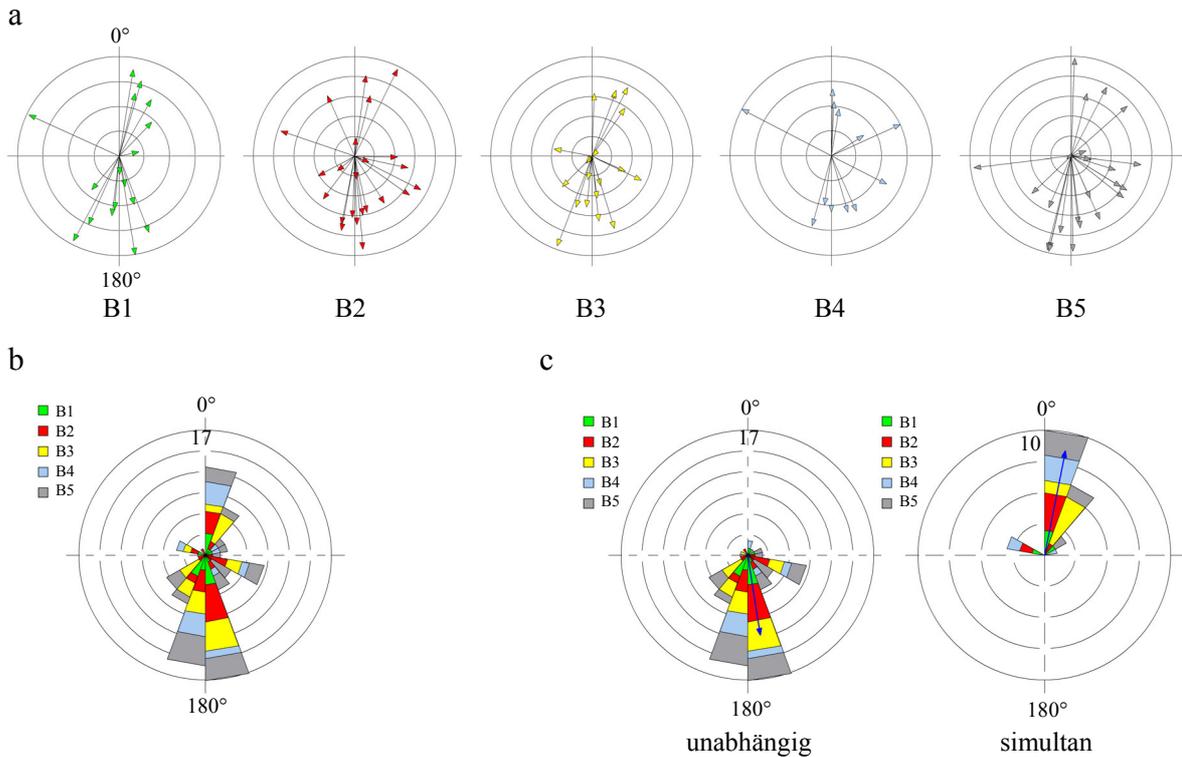


Abb. 3.32:

- a Pfeildiagramme beschreiben die Richtung der Korrespondenzbewegungen von **Zuwendungen** auf frontale Stimuli. Aufgrund der bimodalen Verteilung der Richtungswinkel werden simultane und unabhängige Zuwendungen getrennt ausgewertet.
- b Frequenz-Kreisdiagramm von allen Korrespondenzbewegungen frontal evozierter Zuwendungen (Segmentweite = 20°). Die Richtungswinkel bilden eine bimodale Verteilung mit Maxima bei etwa 0° und 180°.
- c Trennung des Datenpools in unabhängige und simultane Bewegungen. Bei unabhängigen Zuwendungen liegen die Winkel des korrespondierenden Auges in der entgegengesetzten Richtung. Während einer simultanen Zuwendung beider Augen zum Reiz bewegen sie sich im Mittel naturgemäß in die gleiche Richtung. Die blauen Pfeile zeigen die mittlere Richtung der gepoolten Korrespondenzwinkel.

Fasst man diese Daten zusammen, ergibt sich für eine unabhängige Zuwendung ein mittlerer Korrespondenzwinkel von 168,8° ($r = 0,98$). Für die simultane Zuwendung beträgt der Winkel 10,0° ($r = 0,99$)° (Abb.3.33a).

Auch für die Berechnung der Koordinationsindizes [K_{dir}] werden die Korrespondenzwinkel von simultanen und unabhängigen Zuwendungen für jeden Vogel getrennt ausgewertet. Für alle Versuchstiere ergeben sich für die Koordination simultaner Augenbewegungen höhere Werte als für unabhängige (Abb. 3.33b). Bildet man Mittelwerte über die Gruppen, erhält man für die simultane Konvergenzbewegung einen Koordinationsindex von $0,86 \pm 0,093$ und für unabhängige $0,64 \pm 0,113$. Ein statistischer Vergleich der beiden Gruppen mit einem ungepaarten t-Test beweist einen signifikanten Unterschied ($n = 5$; $p = 0,011$; $t = 3,28$; $df = 8$). Die Koordination zwischen den Augen ist demnach bei einer konvergenten Simultanbewegung zum Reiz besser als bei einer Zuwendung mit einem Auge.

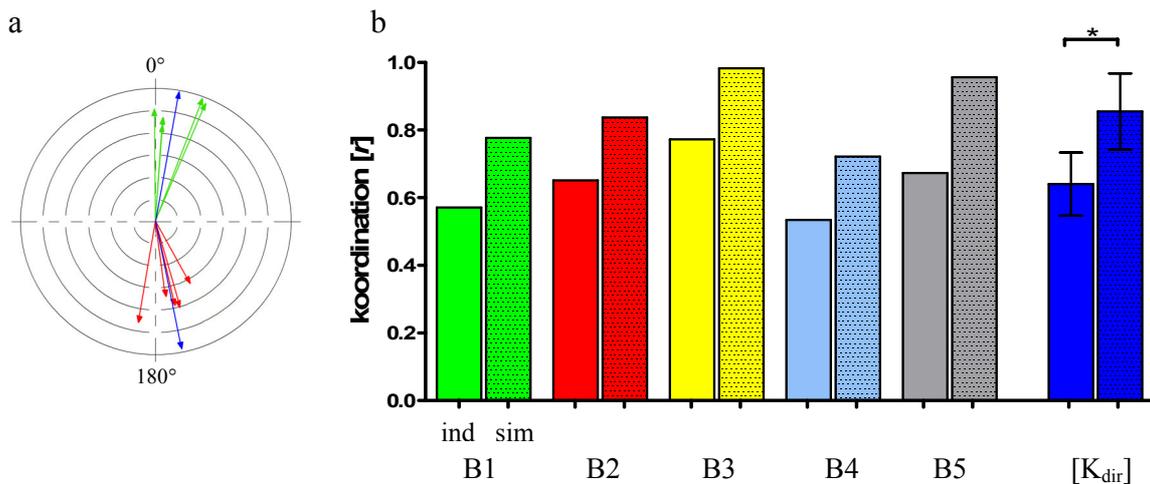


Abb. 3.33:

- a Darstellung der Winkel von Korrespondenzbewegungen simultaner (grün) und unabhängiger Zuwendungen (rot) auf einen frontalen Stimulus. Die daraus resultierenden mittleren Vektorenwinkel (blau) definieren die jeweilige mittlere Koordinationsrichtungen, die bei simultanen Zuwendungsbewegungen beider Augen natürlich in Richtung Reiz (0) liegt und bei unabhängigen Zuwendungen eines Auges in die entgegengesetzte Richtung zeigt.
- b Die Streuung der Korrespondenzwinkel als Maß für die Qualität der Koordination. Bei allen Versuchstieren ist die Koordination simultaner Konvergenzbewegungen (gemusterte Säulen) zum Stimulus besser als die Koordination bei unabhängigen Zuwendungsbewegungen (leere Säulen). Ein Vergleich der Gruppen mit einem t-Test bestätigt einen signifikanten Unterschied ($n = 5$; $p = 0,011$; $t = 3,28$; $df = 8$) der resultierenden Koordinationsindizes $[K_{dir}]$.

In den 70 Sequenzen, die die Augenbewegungen bei frontaler Stimulation beschreiben, befinden sich 74 Simultanbewegungen, die keine Zuwendung zum Reiz darstellen. Bei einer Betrachtung deren Korrespondenzwinkel fällt auf, dass die Versuchstiere bis auf Vogel 5 eine klare Richtungspräferenz haben (Abb. 3.34a). Fasst man alle Korrespondenzbewegungen im Frequenz-Kreisdiagramm zusammen, zeigt sich eine klare Vorzugsrichtung in die entgegengesetzte Koordinatenhälfte (Abb. 3.34b). Die mittleren Vektoren, die sich in den Versuchstieren ergeben sind:

B1: $195,744^\circ$ ($r = 0,65$); B2: $191,166^\circ$ ($r = 0,54$); B3: $174,607^\circ$ ($r = 0,89$);
 B4: $157,072^\circ$ ($r = 0,65$); B5: $72,596^\circ$ ($r = 0,18$)

Der Mittelwert aus diesen Richtungsvektoren liegt bei $164,7^\circ$ ($r = 0,74$) (Abb. 3.34c). Für die Berechnung des Koordinationsindex $[K_{dir}]$ werden die Längen der Mittelvektoren herangezogen, die sich aus den Korrespondenzwinkeln der Versuchstiere berechnen (Abb. 3.34d). Der Index von $0,58 \pm 0,26$ zeigt, dass die Koordination in diesem Fall ebenfalls nicht so stark ist wie bei spontanen Augenbewegungen.

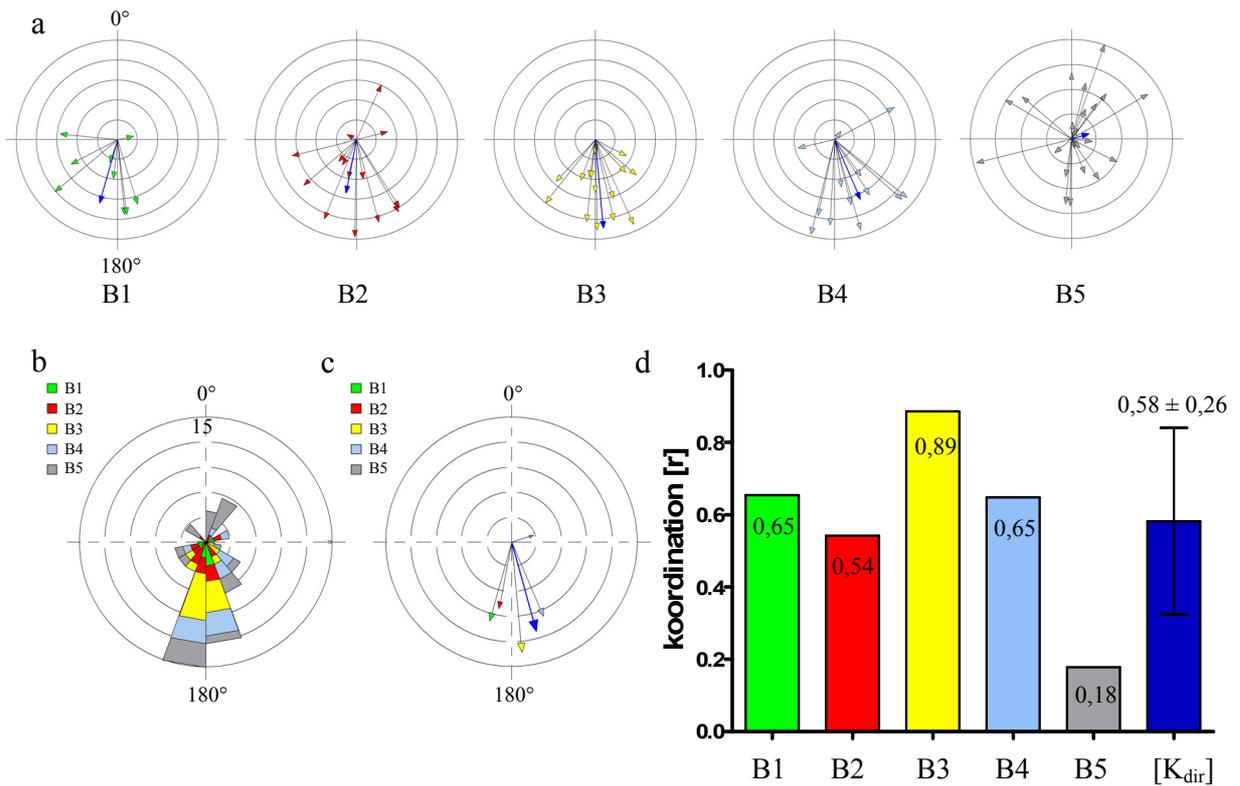


Abb. 3.34:

- Pfeildiagramme zeigen die Richtung der Korrespondenzbewegungen, die **keine direkte Zuwendung** enthalten bei frontal stimulierter Vögel. Bei allen Versuchstieren bildet der mittlere Vektor einen Winkel in die entgegengesetzte Koordinatenhälfte.
- Zusammenfassung der Korrespondenzbewegungen aller Vögel zu einem gepoolten Frequenz-Kreisdiagramm (Segmentweite = 20°).
- Bildet man einen Mittelwert über die mittleren Vektoren der Versuchstiere, ergibt sich eine mittlere Korrespondenzrichtung von $164,7^\circ \pm 44,6^\circ$ (blauer Pfeil).
- Die Streuung $[r]$ der Koordinationswinkel in den einzelnen Versuchstieren dient als Maß für die Qualität der Koordination. Im Mittel errechnet sich für die Koordination bei Zuwendungsbewegungen unter binokularer Stimulation ein Koordinationsindex $[K_{dir}]$ von $0,58 \pm 0,26$.

3.2.4 Koordination der Bewegungsamplituden

Unilaterale Stimulation - Amplitudenkoordination

Ein weiterer Koordinationsparameter ist das Verhältnis der Amplituden - die Bewegungslängen - von simultan ausgeführten Augenbewegungen während einer Zuwendung zum Reiz. Dieses Amplitudenverhältnis wird für jeden Vogel berechnet (siehe: Methoden, S.30) und dann in 5 Klassen eingeteilt. Die Klasse "0" bedeutet eine Zuwendungsbewegung des einen Auges und keine Bewegung des anderen. Je größer der Verhältniswert, desto mehr gleichen sich die Amplituden der beiden Augen, bis sie mit dem Wert "1" die gleiche Länge haben. Die Unterteilung erfolgt in 0,25-Einheiten. Die Häufigkeit, mit der die jeweiligen Amplitudenverhältnisse pro Klasse vertreten sind, wird für jeden Vogel als Score berechnet (siehe Kapitel 3.2). Mittelwerte dieser Daten über alle Versuchstiere zeigen, zu welchem Anteil jede Klasse in den Gesamtdaten vorhanden ist (Abb. 3.35a.). Es zeigt sich, dass bei unilateraler Stimulation insgesamt alle Amplitudenverhältnisse relativ gleich vertreten sind. Die Mittelwerte verteilen sich zwischen 0,15 und 0,23, wobei der kleinste Wert bei der Verhältnisklasse $0 < 0,25$ und der größte Wert bei $0,75-1$ zu finden ist. In den Daten finden sich keine signifikanten Unterschiede (repeated ANOVA: $n = 5$, $p = 0,934$, $F = 0,201$). Das bedeutet, dass während einer Zuwendungsbewegung des einen Auges das kontralaterale Auge Reaktionen zeigt, die vom Bewegungsstillstand bis hin zur Bewegungen mit einer Amplitude gleicher Länge reicht.

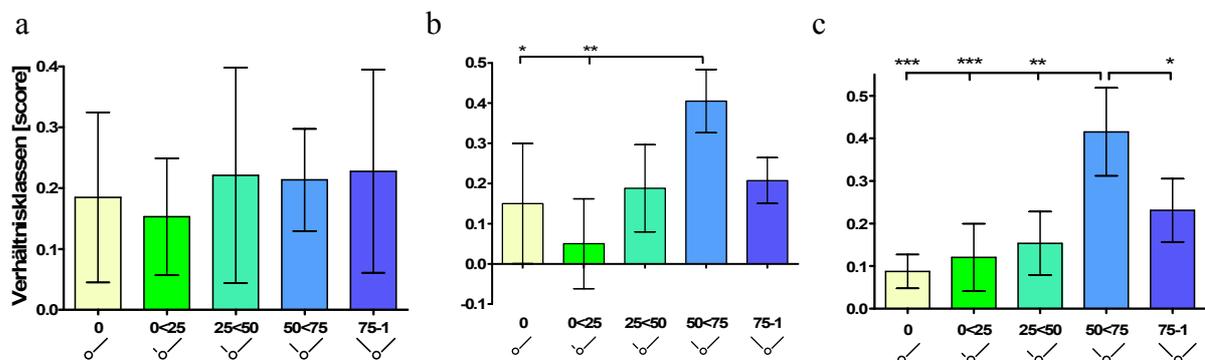


Abb. 3.35: Zeigt die Häufigkeit, mit der unterschiedliche Amplitudenverhältnisse von Augenbewegungen in den verschiedenen Stimulusituationen vorkommen.

- Mittelwerte der Verhältnisklassen-Scores bei unilateraler Stimulation.
- Mittelwerte der Verhältnisklassen-Scores bei simultan binokularer Stimulation.
- Mittelwerte der Verhältnisklassen-Scores bei frontaler Stimulation.

Simultane bilaterale Stimulation - Amplitudenkoordination

Berechnet man die Amplitudenverhältnisse binokular evozierten Augenbewegungen und unterteilt sie in die Verhältnisklassen, ist zu erkennen, dass der Anteil der Bewegungspaare mit einem Amplitudenverhältnis von $0,50 < 0,75$ am häufigsten vertreten ist (Abb. 3.35b). Eine statistische Auswertung der Daten bestätigt einen signifikanten Unterschied im Datensample (repeated ANOVA: $p = 0,0038$; $F = 6,01$; $R^2 = 0,6004$). Ein Posthoc-Test nach Tukey zeigt, dass die Klasse " $0,5 < 0,75$ " signifikant unterschiedlich von der Klasse "0" ($p < 0,05$) und der Klasse " $0 < 0,25$ " ist ($p < 0,01$). Wenn ein Auge eine Zuwendung zu einem binokularen Reiz vollzieht, dann sind die Korrespondenzbewegungen also tendenziell von ähnlicher Bewegungslänge.

Frontale Stimulation - Amplitudenkoordination

Bei der Berechnung der Amplitudenverhältnisse von Zuwendungsreaktionen zu einem frontalen Reiz, ist die Verteilung der Verhältnisklassen ähnlich der Verteilung bei binokularer Stimulation. Korrespondenzbewegungen, die eine Vergleichsamplitude zwischen $0,50 < 0,75$ haben, sind hier besonders prominent und statistisch unterschiedlich zu allen anderen Gruppen (Abb.3.37c). Eine Auswertung mit einer ANOVA (repeated) berechnet einen hochsignifikanten Unterschied im Datensample ($p = 0,0001$, $F = 11,6$; $R^2 = 0,7436$). Der Unterschied von den ersten beiden Klassen zur Verhältnisklasse " $0,50 < 0,75$ " hat einen p-Wert von $< 0,001$, der Unterschied zur Klasse " $0,25 < 0,5$ " präsentiert sich dazu mit einem p-Wert von $0,01$. Der Unterschied zur letzten Klasse ist mit einem p-Wert von $< 0,05$ immer noch signifikant. Dieses Ergebnis bedeutet, dass auch bei einer frontalen Stimulation der Anteil an ungefähr gleichlangen Korrespondenzbewegungen sehr hoch ist.

Zusammenfassung und Vergleich der Koordinationsparameter

- Bei allen Stimulationsbedingungen ergeben sich eindeutige Richtungskorrelationen. Bei einem unilateralen Reiz ist die mittlere Richtung, in die sich die korrespondierenden Augen bewegen $141,2^\circ$ ($r = 0,83$), bei einer simultan bilateralen Stimulation liegt der mittlere Winkel bei $175,9^\circ$ ($r = 0,89$) (Abb. 3.35a).

- Die Zuwendungsbewegungen bei frontaler Stimulation teilen sich in zwei Gruppen: Die simultanen, konvergenten Zuwendungsbewegungen beider Augen haben, da beide auf den Reiz gerichtet sind, Korrespondenzwinkel in der richtungsgleichen Koordinatenhälfte ($10,0^\circ$, $r = 0,99$). Die Zuwendungen mit einem unabhängigen Auge sind mit einer mittleren Winkel von $168,8^\circ$ ($r = 0,98$) von simultanen Bewegungen des anderen Auges in die Gegenrichtung begleitet.

Bei allen Versuchen zeigt sich, dass die mittlere Korrespondenzrichtung (außer bei den frontalen Simultanzuwendungen) nicht exakt bei 180° liegt, aber dennoch deutlich in die Gegenrichtung zeigt.

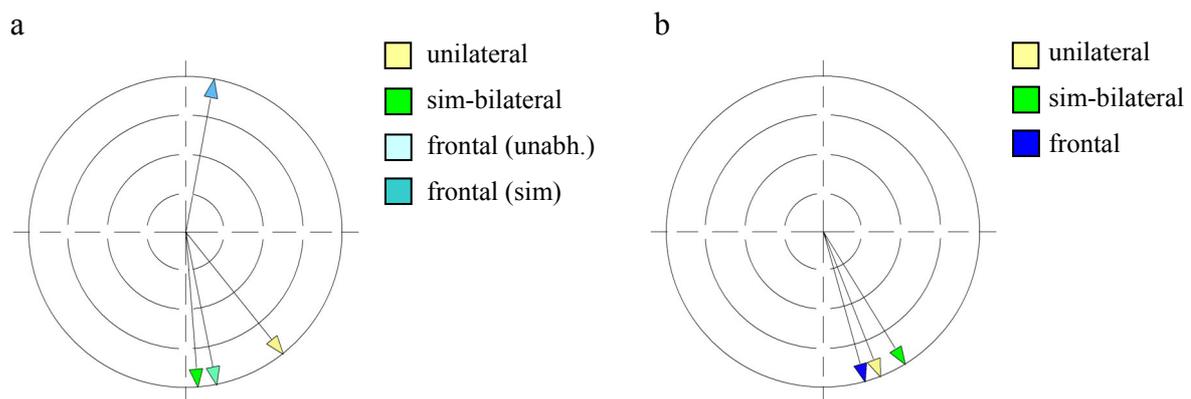


Abb. 3.36: Mittlere Korrespondenzrichtungen, die sich bei simultanen Augenbewegungen in unterschiedlichen Stimulusituationen ergeben (Farbmarkierungen).

a mittlere Korrespondenzrichtungen bei Zuwendungsbewegungen.

b mittlere Korrespondenzrichtungen, die sich aus Simultanbewegungen errechnen, die keine direkte Zuwendung beinhalten.

- Die Simultanbewegungen, die keine direkte Reizzuwendung darstellen, folgen ebenfalls dem gegengerichteten Koordinationsprinzip. Mit mittleren Winkeln von $158,2^\circ$ ($r = 0,92$) bei unilateraler, $148,1^\circ$ ($r = 0,91$) bei simultan bilateraler und $164,7^\circ$ ($r = 0,74$) bei frontaler Stimulation liegen alle mittleren Korrespondenzrichtungen zwar ebenfalls nicht genau bei 180° , zeigen aber auch etwa in die entgegengesetzte Richtung (Abb. 3.35b).

- Die Genauigkeit, mit der die hier angenommenen Koordinationsmechanismen arbeiten, definiert durch die Streuung der Korrespondenzwinkel (Koordinationsindex [K_{dir}]), zeigt in den verschiedenen Stimulussituationen keinen Unterschied (Abb.3.37a). Die Koordination der simultanen, konvergenten Zuwendungsbewegung ist jedoch signifikant besser als die Koordination der entgegengesetzten Bewegung bei frontaler und unilateraler Stimulation (1way ANOVA: $n = 5$; $p = 0,0011$; $F = 8,85$).

Bei den übrigen Augenbewegungen, die nicht zu einer direkten Zuwendung gehören, findet sich bei unilateraler, bilateraler und frontaler Stimulation kein Unterschied in der Koordinationsleistung (Abb. 3.37b).

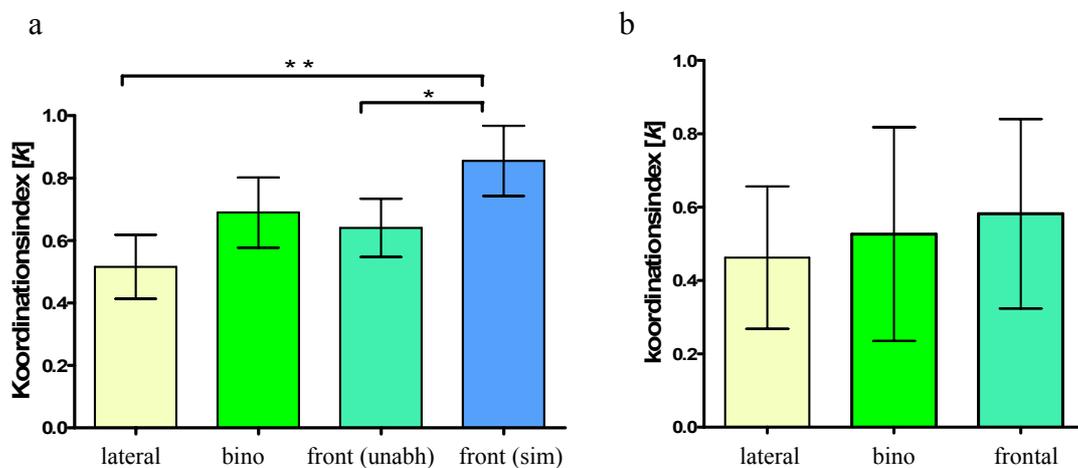


Abb. 3.37:

- Die Qualität der Koordinationsleistung in den verschiedenen Stimulussituationen. Bei der Koordination der entgegengesetzten Bewegung lässt sich über alle Reizsituationen kein signifikanter Unterschied beweisen. Die Koordination der simultanen Zuwendung zu einem frontalen Reiz ist jedoch signifikant besser.
- Die Koordinationsleistung ist bei simultanen Augenbewegungen, die keine Zuwendung beinhalten, gleich.

- Die Anteile der verschiedenen Amplitudenverhältnisse sind in den Stimulussituationen unterschiedlich. Bei einer unilateralen Stimulation sind die Verhältnisklassen relativ gleich stark vertreten, was bedeutet, dass hier von rein unilateralen Bewegungen bis hin zu gleichgroßen Amplituden des linken und rechten Auges alle Längenverhältnisse vorkommen. Bei simultan bilateraler und frontaler Stimulation erfolgen signifikant häufiger Simultanbewegungen mit eher gleichlangen Amplituden.

3.1.3 Qualitative Analyse von Augenbewegungen als Reaktion auf bewegte visuelle Reize

Um Blickbewegungen auf bewegte Stimuli zu untersuchen, wurden den Versuchstieren Reize präsentiert, die sich mit konstanter Geschwindigkeit durch das linke oder rechte Sehfeld oder beide Felder gleichzeitig bewegen. Bei bilateraler Stimulation waren die Reize in beiden Sehfeldern in gleicher Richtung orientiert, da eine gegenläufige Bewegungsrichtung der natürlichen Bewegungskopplung beider Augen entspricht. Simultane Folgebewegungen beider Augen hätten in der Auswertung nicht von gekoppelten Gegenbewegungen unterschieden werden können.

In keinem der Versuche konnte eine gleichmäßige Folgebewegung der Augen beobachtet werden. Zebrafinken verfolgen einen bewegten Reiz offensichtlich mit einer Sequenz von sakkadischen Augenbewegungen. Drei charakteristische Bewegungssequenzen sind exemplarisch als Trajektorie dargestellt (Abb. 3.38). Zum Vergleich zeigt Abbildung 3.38d die Blickfolgebewegung eines Menschen, die mit dem gleichen Setup aufgenommen wurde. In der Darstellung der Trajektorien sind die Fixationspunkte graphisch hervorgehoben. Im ersten Beispiel folgt das rechte Auge des Zebrafinken einem Reiz, der sich mit 25°/Sekunde von frontal/oben nach temporal/unten durch das Sehfeld bewegt. Das Versuchstier führt in dieser Stimulussituation 4 Sakkaden aus. Zunächst erfolgt eine "Catch-Sakkade" des linken Auges, die das erscheinende Objekt in dessen Fovea bringt. Das Auge verbleibt auf dem anfixierten Punkt im Sehfeld, bis es in diesem Fall nach 1 Sekunde eine weitere Sakkade ausführt, die die Fovea wieder auf den inzwischen weiterbewegten Stimulus bringt. Nach 660 ms erfolgt die dritte objektfixierende Sakkade. Die vierte Sakkade wird nach weiteren 400 ms ausgeführt. Obwohl der Reiz zu diesem Zeitpunkt seit 280 ms aus dem Sehfeld verschwunden ist, liegt der Fixationspunkt deutlich auf der Bahn des Stimulus. Das kontralaterale Auge führt bei allen Sakkaden die charakteristische Simultanbewegung in die Gegenrichtung aus, es bewegt sich also entgegen der Richtung des Reizes. Im zweiten und dritten Beispiel (Abb 3.38 b,c) bewegt sich der Stimulus mit 25°/Sekunde auf einer vertikalen Bahn von oben nach unten bzw. unten nach oben durch beide Sehfelder. In beiden Fällen beginnt das linke Auge mit einer "Catch-Sakkade" und führt anschließend sakkadische Objektfolgebewegung aus. Auch hier wird der Reiz im anderen Sehfeld ignoriert, das kontralaterale Auge führt eine Mitbewegung in die Gegenrichtung aus.

Abbildung 3.38d zeigt die flüssige Folgebewegung eines Menschen. Die Trajektorie startet an einem Fixationspunkt im linken Bereich des frontalen Sehfeldes, der als Warteposition präsentiert wurde. Sobald der Reiz im oberen Rand des Bildschirms erscheint, machen beide Augen eine Sakkade in Reizrichtung und verfolgen den Stimulus anschließend mit einer flüssigen Bewegung. Nachdem der Reiz vom Bildschirm verschwunden ist, führt die Versuchsperson eine weitere Sakkade zum Wartepunkt aus.

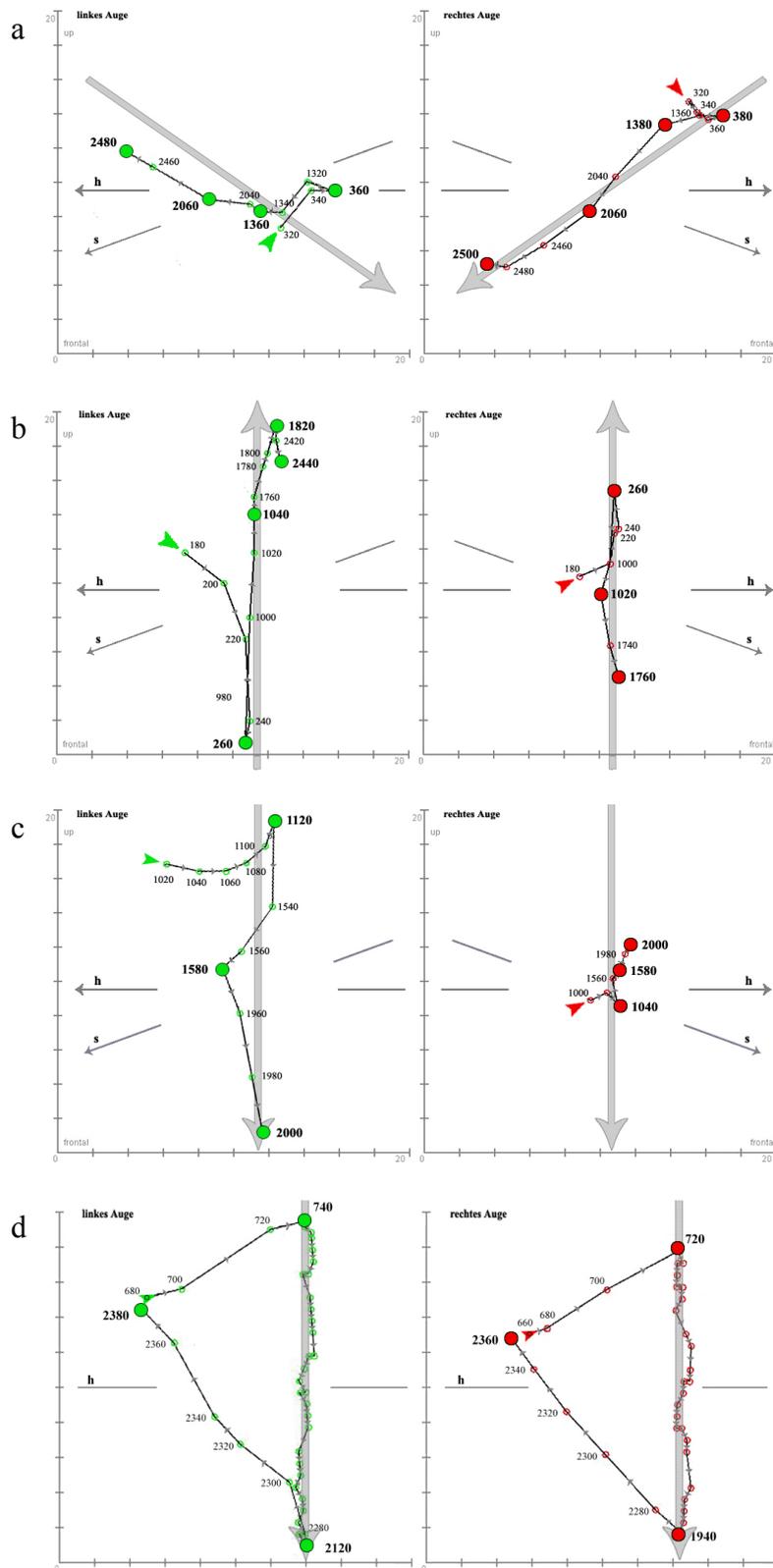


Abb. 3.38: Augenbewegungen als Reaktion auf bewegte Stimuli beim Zebrafinken (a - c) und Menschen (d). Die Fixationspunkte sind graphisch hervorgehoben (große Punkte), die hinterlegten Pfeile veranschaulichen den Bewegungsverlauf des Stimulus.

- a Diagonaler Stimulus, Zebrafink
 - b Vertikaler Stimulus von unten, Zebrafink
 - c Vertikaler Stimulus von oben, Zebrafink
 - d Vertikaler Stimulus von oben, Mensch
- Detaillierte Beschreibung siehe Text

3.2 Anatomische Untersuchung der Retina von Zebrafinken

3.2.1 Dichteanalyse der retinalen Ganglienzellen

Bei der mikroskopischen Betrachtung der Retinaschnitte lassen sich zunächst prominente Strukturen wie Linse, Pecten und Pigmentepithel gut differenzieren (Abb. 3.39.a). Der Pecten reicht an seiner längsten Ausdehnung etwa 1,4 mm in die Augenkammer hinein. Bei höherer Vergrößerung lassen sich die Zellschichten der Retina gut erkennen. Die Fovea bildet die klassische Sehgrube. Im fovealen Zentrum finden sich kaum retinale Ganglienzellen, um das Licht ungehindert zu den Photorezeptoren gelangen zu lassen, am Grubenrand sind sie in vielen Lagen dicht gepackt (Abb. 3.39b). Die äußere plexiforme Schicht, die die innere und äußere Körnerschicht trennt, ist hier auffallend dünn. Mit zunehmendem Abstand von der Fovea in die Peripherie nimmt die Dicke der

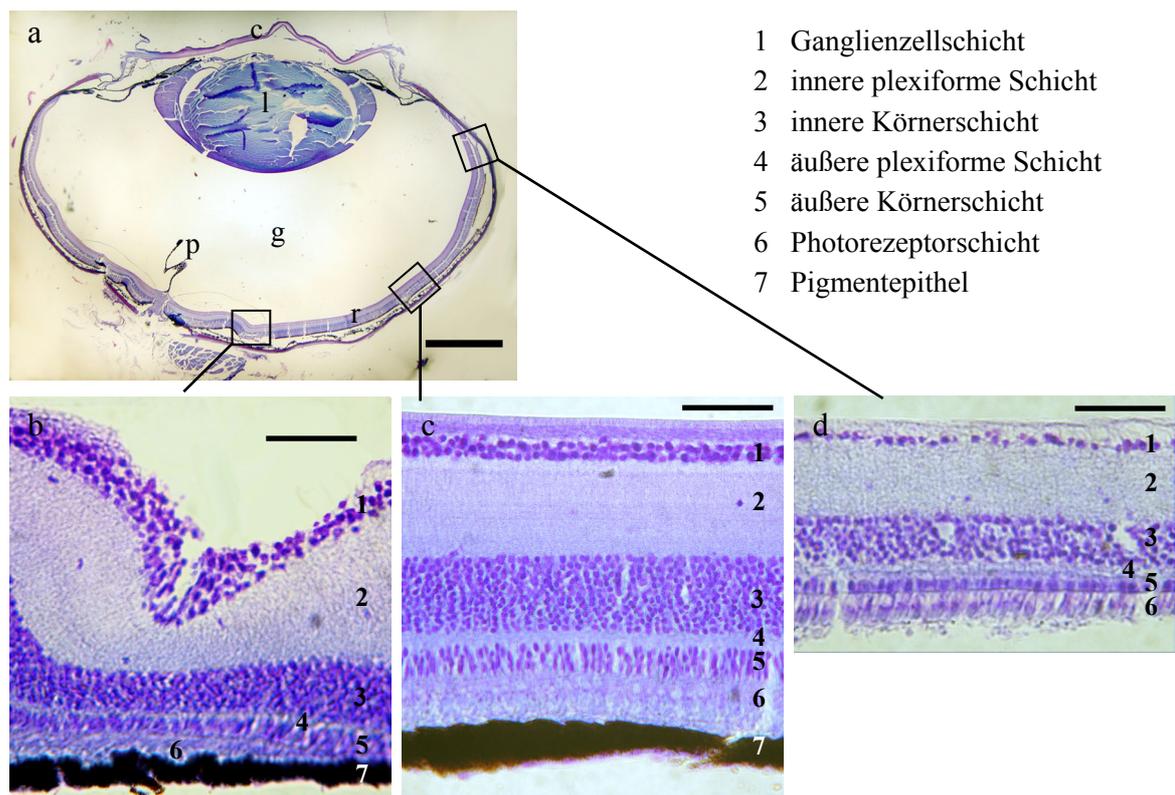


Abb. 3.39.: Mikroskopische Untersuchung der Zebrafinkenretina.

a Horizontalschnitt durch das Auge. c - Cornea, g - Glaskörper, l - Linse,
p - Pecten, r - Retina. Maßstab: 1000µm.

Detailaufnahmen verschiedener Bereiche der Retina:

b Randbereich des fovealen Bechers, in dem die Ganglienzellen dicht gepackt sind.

c medialer Retinabereich

d lateraler Retinabereich. Maßstab: 50µm

Detaillierte Beschreibung im Text.

Ganglienzellschicht ab. Im medialen Bereich des Auges ist sie zwei- bis dreischichtig (Abb. 3.39c), die innere plexiforme Schicht hat hier einen Durchmesser von etwa 12 μm . In der Peripherie sind die Ganglienzellen in einer Schicht verteilt und nehmen an Dichte immer mehr ab (Abb. 3.39d).

Die Analyse der Verteilung der Ganglienzellen ist in Abbildung 3.40 als Projektion in das Sehfeld des rechten Auges dargestellt. Die größte Dichte von 16000 bis 18000 Zellen/ mm^2 zeigt sich im Bereich der Fovea centralis. Im caudotemporalen Teil der Retina, der in das frontale Sehfeld projiziert, findet sich eine weitere Area mit einer Dichte von 16000 Zellen/ mm^2 . Beide Areas sind durch einen Bereich mit hoher Zelldichte von 12000 bis 14000 Zellen/ mm^2 miteinander verbunden. In der Peripherie nimmt die Zelldichte deutlich ab, in den Randbereichen beträgt sie etwa 2000 Zellen/ mm^2 . Im inferioren Retinabereich (superior im Sehfeld) zieht sich ein Band mit einer höheren Dichte von 4000 Zellen/ mm^2 bis zum Rand der Peripherie. Die Mitte dieses Bandes ist durchbrochen von einem schmalen distinkten Bereich mit geringerer Dichte von 2000 Zellen/ mm^2 , in diesem Bereich ist der Pecten lokalisiert. Der äußere Randbereich der Peripherie wurde nicht ausgezählt.

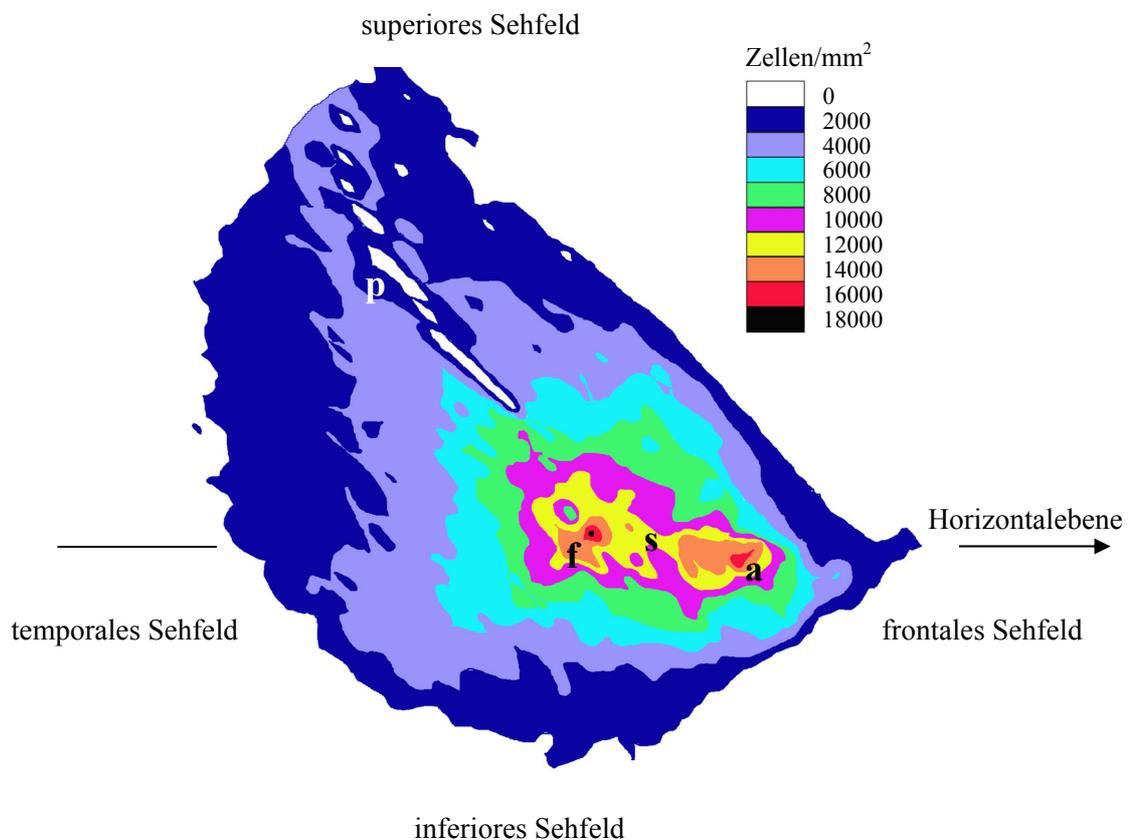


Abb. 3.40

Darstellung der Ganglienzelldichte der Zebrafinkenretina als Projektion ins Sehfeld des rechten Auges. a - temporale Area; f - Fovea centralis; p - Pectenbasis; s - retinaler Streak; Detaillierte Beschreibung im Text.

3.2.2 Ophthalmoskopische Untersuchung der Retina von Zebrafinken

Mit der hier verwandten ophthalmoskopischen Methode lässt sich das Rezeptormosaik der Retina und die Färbung der auf den Photorezeptoren aufliegenden Öltröpfchen erkennen. Trotz der Anästhesie trat bei den Tieren ein Augenzittern auf, was die grundsätzliche Position des Auges nicht verändert, die photographische Dokumentation der Retina jedoch massiv stört. Lokale Applikation von Curare in das Auge führte zwar zu einer leichten Verminderung des Tremors, rief auf der Linse jedoch Trübungen hervor, sodass auch mit dieser Methode keine gute Bildqualität erreicht wurde.

Eine Differenzierung der retinalen Öltröpfchen, die bei der Taubenretina zu einer Unterteilung in rotes und gelbes Feld führt, lässt sich bei Zebrafinken nicht feststellen. Die Tröpfchen auf den Photorezeptoren sind in fast allen Bereichen gelblich gefärbt, lediglich am oberen und unteren Pectenrand erscheinen sie rötlich-braun (siehe Schema, Abb. 3.41). Im inferioren Retinabereich werden die Tröpfchen heller und kontrastreicher. Zusätzlich zeigt sich an der Grenze zur frontalen Ora serrata, der Sehfeldgrenze, ein rötlicher Schimmer.

Von den 3 untersuchten Zebrafinken konnten die Daten von 4 Augenuntersuchungen in die Auswertung der retinalen Landmarken genommen werden. Bei jeder Untersuchung waren unterschiedliche Marken zu erkennen, die zusammengefasst ein Bild der Organisation der Retina ergeben (Daten der Einzelauswertung, siehe Anhang II.). Die Positionen der Landmarken wurden zusammengefasst und sind in Abbildung 3.41 als Punkte im äquidistanten Koordinatensystem dargestellt. Dabei dient die optische Achse als zentraler Punkt, um die die einzelnen Datensets gedreht werden, bis die Pecten deckungsgleich sind. Da der Kopf der Vögel in diesem Versuch horizontal ausgerichtet war, definiert die Richtung der Schnabelspitze die Horizontalebene. Die Darstellung zeigt alle Datenpunkte als Projektion in das linke Sehfeld.

Deutlich differenzierbare Landmarken sind die Fovea centralis, der Pecten und Teile der Ora serrata. Die Fovea centralis, die in drei von vier der ausgewerteten Retinae als dunkler Fleck zu erkennen ist, befindet sich im Bereich der optischen Achse. Durch die Anästhesie sind die äußeren Augenmuskeln der Tiere entspannt und abgesehen vom Tremor befindet sich das Auge in einer konstanten Position. In dieser Stellung projiziert die Fovea / optische Achse auf einen Punkt auf der Horizontaleachse zwischen Auge und Schnabelspitze, mit einem Winkel von 60° Azimut vom frontalen 0-Meridian.

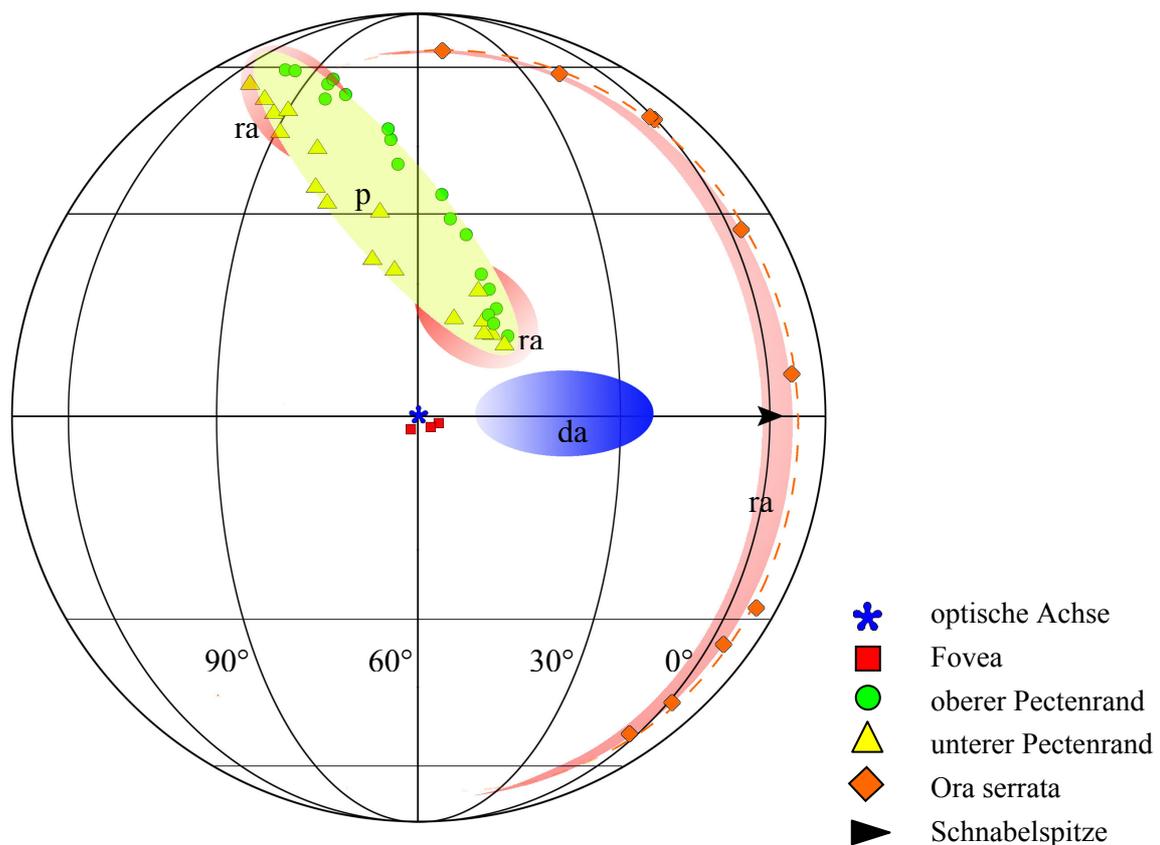


Abb. 3.41

Schematische Darstellung der Ergebnisse der ophthalmoskopischen Untersuchung der Zebrafinkenaugen. Die Positionsdaten der Landmarken sind als Sehfeldprojektion des rechten Auges im äquidistanten Koordinatensystem dargestellt.

da - areale mit hoher Öltröpfchendichte; p - Pecten; ra - Bereiche mit rötlich gefärbten Öltröpfchen; s - Schnabelspitzenrichtung.

Detaillierte Beschreibung im Text.

Der Pecten erstreckt sich in den inferio-frontalen Bereich der Augenkammer (als Sehfeldprojektion superio-temporal). Der mediale Pectenrand endet etwa 12° über der Fovea centralis. Die Ora serrata konnte nur im temporalen Retinabereich gemessen werden (frontal als Projektion ins Sehfeld). Sie geht etwa 15° über den frontalen 0-Meridian hinaus ins kontralaterale Sehfeld.

Mit der ophthalmoskopischen Untersuchung der Retina lässt sich eine zweite Fovea nicht erkennen. In einem Bandbereich von der Fovea centralis bis in die temporale Retina nimmt die Dichte der Öltröpfchen jedoch kontinuierlich zu.

3.2.3 Zusammenfassung der Daten aus der Dichteanalyse und der ophthalmoskopischen Untersuchung.

Um zu überprüfen, ob, und in welcher Weise die Ergebnisse aus der Zelldichteanalyse und der ophthalmoskopischen Untersuchung der Zebrafinkenretina übereinstimmen, werden beide Datensätze in einem äquidistanten Projektionsmodell miteinander kombiniert (Abb. 3.42). Die optische Achse, die bei der ophthalmoskopischen Untersuchung ermittelt wurde, befindet sich bei 60° Azimut auf der Horizontalebene. Die Darstellung der Dichteanalyse wird so in das Koordinatensystem gelegt, dass die Foveae centralis beider Datensätze übereinanderliegen.

Es zeigt sich, dass in beiden Untersuchungen ein Bereich höherer Zell- bzw. Öltröpfchendichte gefunden wurde, der sich von der Fovea centralis in den hinteren Retinabereich zieht (Als Sehfeldprojektion frontal). Dieser retinale Streak verläuft relativ genau auf der Horizontalen Achse und verbindet die Fovea centralis mit der zweiten Area, die am frontalen Rand des Streaks liegt. Die zweite, foveaähnliche Area projiziert in den frontalen Sehfeldbereich.

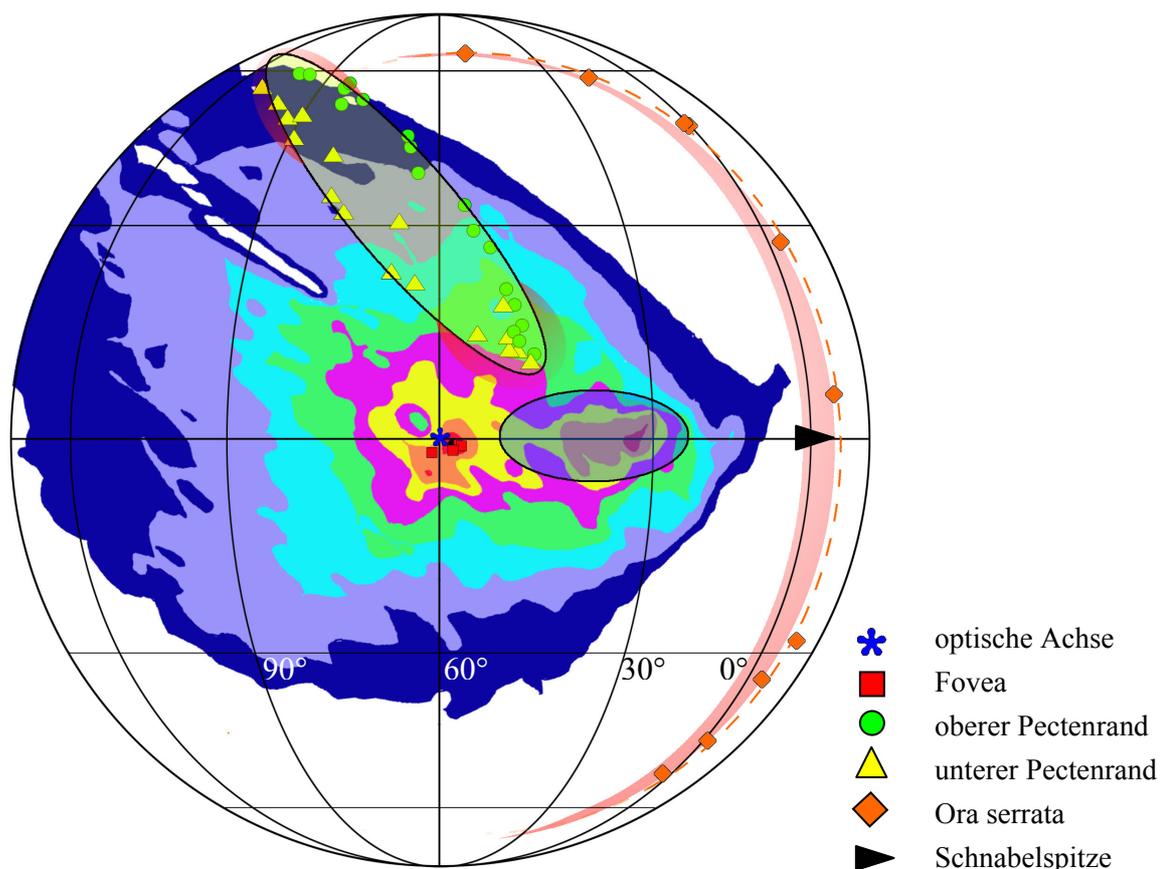


Abb. 3.42
Kombination der Ergebnisse aus der Zelldichteanalyse und der ophthalmoskopischen Untersuchung der Zebrafinkenretina im äquidistanten Koordinatensystem.
Detaillierte Beschreibung im Text.

Die ophthalmoskopisch ermittelte Position des Pecten stimmt nicht genau mit den freien Feldern des Dichtediagramms überein. Diese Felder zeigen die Basis des Organs in der Retina, wohingegen die ophthalmoskopischen Daten dessen gesamte Ausdehnung in die Augenkammer beschreiben. Die temporale Ora serrata, die 15° in den frontalen Bereich projiziert, ist nur in der ophthalmoskopischen Untersuchung zu erkennen.

In den Ergebnissen beider Untersuchungen finden sich viele Übereinstimmungen und die Datensätze ergänzen sich zu einem Gesamtbild, das einen Überblick über den Aufbau der Zebrafinkenretina gibt.

3.3 Elektrophysiologische Untersuchungen inhibitorischer Mechanismen im tectofugalen visuellen System von Zebrafinken

3.3.1 Ausschalten des SP/IPS-Komplexes durch elektrolytische Läsionen

Histologie

In 4 Versuchstieren wurde der SP/IPS-Komplex mit einer Wolframelektrode stereotaktisch angefahren, um die Neurone in den Kerngebieten mit einer elektrolytischen Läsion auszuschalten. Nach dem Versuch wurde das Gehirn herauspräpariert, in Paraformaldehyd fixiert und in der Transversalebene geschnitten. Die mikroskopische Auswertung der angefärbten Schnittpräparate konnte den Ort der Läsion gut verifizieren.

Bei zwei Vögeln lag die Elektrodenspitze im Zentrum des Komplexes, dort wurden große Bereiche des Gewebes zerstört (Abb. 3.43). Bei den anderen Versuchstieren gelang eine partielle Zerstörung des SP/IPS-Neurone.

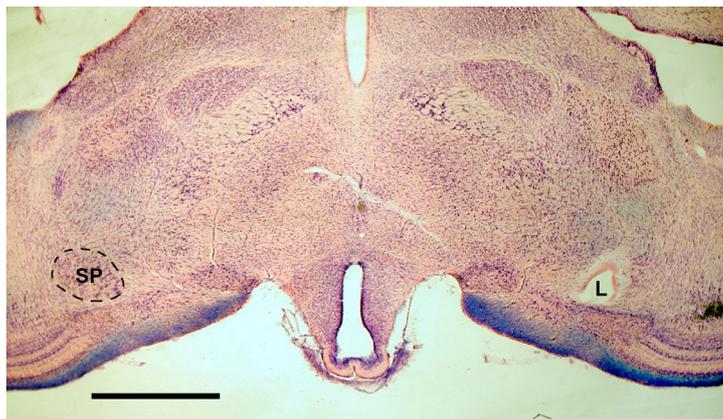


Abb. 3.43: Giemsa gefärbter Transversalschnitt des Diencephalons des Zebrafinken.

Die linke Hemisphäre zeigt den Nucleus subpretectalis (SP) an der Grenze zum Tectum opticum. Der IPS liegt weiter caudal und ist in dieser Schnittebene nicht erkennbar. In der rechten Hemisphäre ist die Läsion (L) zu erkennen, die umfangreiche Bereiche des Komplexes zerstört hat.

Maßstab: 1000 µm

Elektrophysiologische Ableitungen

Es wurden evozierte Potentiale im zentralen Bereich des Entopalliums abgeleitet, um den Einfluss der Zerstörung von SP/IPS-Neuronen auf visuelle Verarbeitungsmechanismen zu messen. Abbildung 3.44 zeigt typische Summenpotentiale, die vor und nach dem Setzen der Läsion aufgenommen wurden. Ein Summenpotential besteht im Wesentlichen aus der Zusammensetzung einzelner positiver (source) und negativer (sink) Potentialanteile. Die Begriffe *ipsilateral* und *kontralateral* sind immer in Relation zur Position der Ableitelektrode zu verstehen. Ein ipsilateraler Reiz liegt demnach auf dem Auge, auf dessen Seite auch die Ableitung erfolgt, ein kontralateraler Reiz stimuliert das Auge der gegenüberliegenden Seite. Bei *bilateralen* Reizen werden beide Augen simultan stimuliert. Im Allgemeinen wird die Morphologie einer entopallialen Reizantwort auf Blitzreize von einer Negativ-Positiv-Welle bestimmt. Wie in der Abbildung zu erkennen ist, erfolgt bei

einer kontralateralen und bilateralen Antwort die erste negative Auslenkung des Potentials nach einer Latenzzeit von etwa 50 Millisekunden (Zeitmarker 1). In Abhängigkeit der Ableitungstiefe teilt sich der folgende positive Anteil des Potentials bei einigen Ableitungen in zwei Peaks [Engelage und Bischof, 1990].

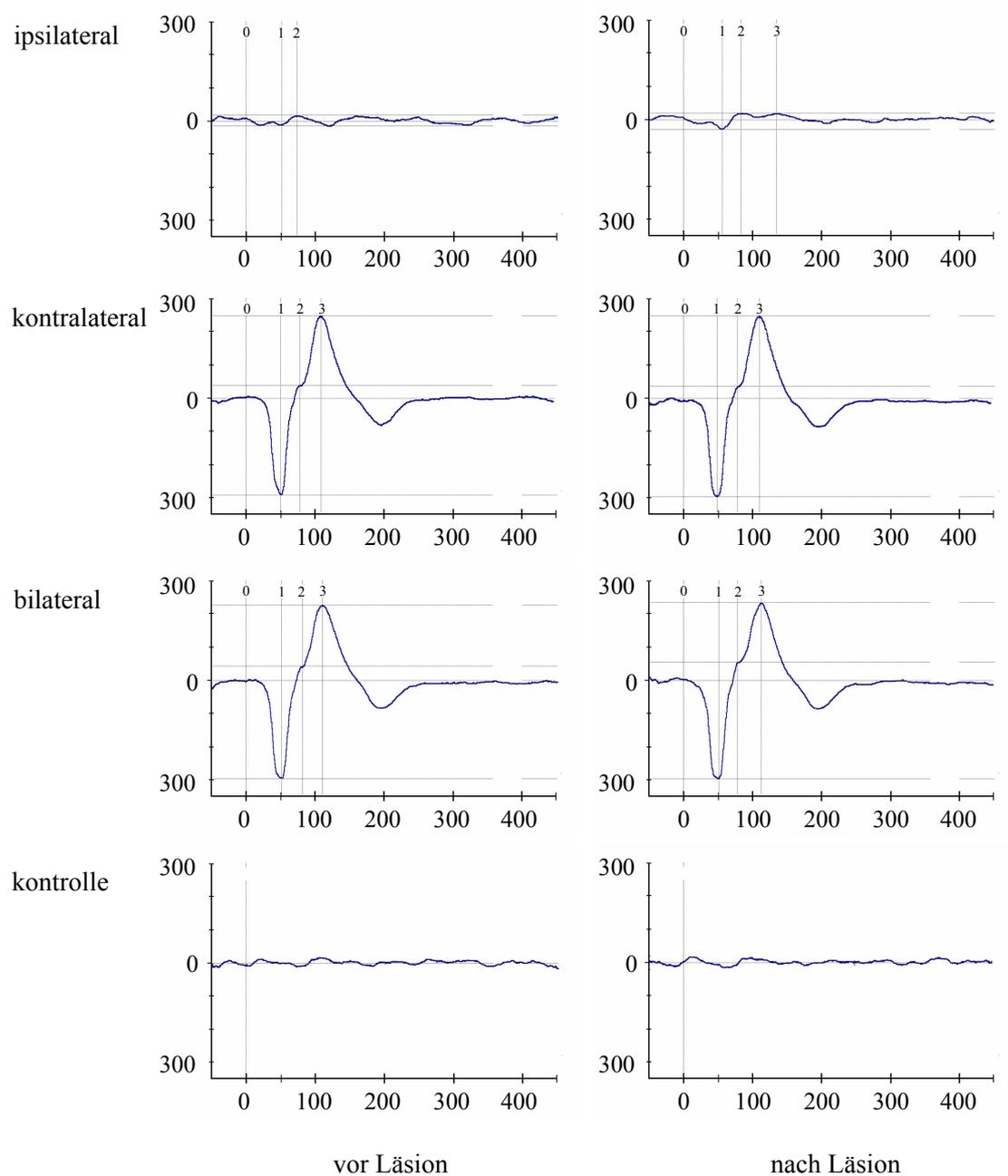


Abb. 3.44: Ableitung ipsi-, contra- und bilateraler visuell evozierter Summenantworten im Entopallium vor und nach Ausschalten des SP/IPS-Komplexes mit elektrolytischen Läsionen. Die untere Reihe zeigt Kontrollableitungen ohne Stimulus.

Average: 64x, Stimulus bei 0 ms.

Der frühe positive Peak (2), in diesem Beispiel nur schwach ausgeprägt, erreicht sein Maximum 75 Millisekunden nach der Reizdarbietung, der spätere (3) nach etwa 110 Millisekunden. In einigen Ableitungen zeigt sich 200 Millisekunden nach dem Reiz ein langsames Negativpotential, bevor das Ruhepotential erreicht wird.

Die Antworten auf Blitzlichtreize aus dem ipsilateralen Auge sind in ihren Amplituden sehr klein und in diesem Beispiel nur gerade aus dem Grundrauschen zu differenzieren. Sie bestehen ebenfalls aus einer Welle mit einem frühen negativen und einem späteren positiven Anteil. In diesem Fall liegt die Latenz des negativen Peaks bei etwa 60 ms. Der frühe positive Peak hat seine Amplitude bei 80 ms, der Spätere erscheint etwa 130 ms nach dem Stimulus (zu erkennen in Ableitung 2).

Bei keinem der Versuchstiere ist in den Ableitungen ein Unterschied vor und nach Zerstörung des SP/IPS-Komplexes zu erkennen. Das dargestellte Beispiel zeigt Ableitungen bei einem Vogel mit extensiver Läsion (Abb. 3.43). Vor der Behandlung des SP/IPS-Komplexes liegt die Amplitudendifferenz der Antwort auf ipsilaterale Reize bei 31 μV , (-14 μV - +17 μV), die der contralateralen Reize bei 540 μV , (-292 μV - +248 μV), bilaterale Reize evozieren Potentiale mit einer Amplitudendifferenz von 520 μV , (-296 μV - +224 μV).

Bei allen 4 Versuchstieren ist nach dem Ausschalten der Neurone im SP/IPS keine auffallende Änderung der Potentiale zu erkennen.

3.3.2 Ausschalten inhibitorischer Mechanismen im SP/IPS-Komplex durch Picrotoxin

Histologie

In dieser Untersuchung wurde der SP/IPS-Komplex mit Picrotoxin behandelt, um inhibitorische Prozesse in diesem Kerngebiet auszuschalten. Der Einfluss der Behandlung wurde durch Ableitung von visuell evozierten Potentialen im Entopallium vor und nach der Injektion erfasst. Die korrekte Lokalisation des Ableitungsortes wurde anhand von elektrolytischen Läsionen verifiziert, die nach Ende des Versuches gesetzt wurden. Abbildung 3.45 zeigt einen Transversalschnitt durch das Telencephalon des Zebrafinkengehirns. Die mikroskopische Betrachtung des frisch in AquaDest aufgezogenen Gewebes unter Durchlicht mit starkem Phasenkontrast macht eine Unterscheidung verschiedener Gehirnareale möglich.

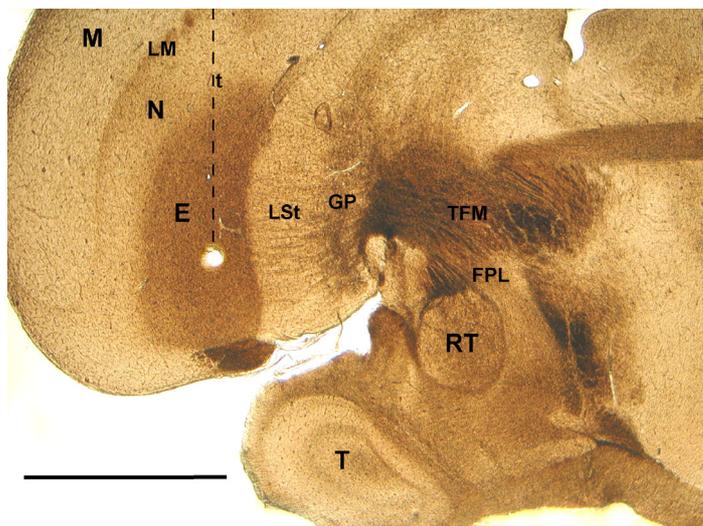


Abb. 3.45: Ungefärbter, in AquaDest aufgezogener Transversalschnitt des Zebrafinkengehirns in der Ebene des Entopalliums. Die gebrochene Linie veranschaulicht den Elektrodentrack, der in der elektrolytischen Läsion in der Mitte des Entopalliums endet.

E Entopallium, *FPL* Fasciculus prosencephali lateralis, *GP* Globus pallidus, *LM* Lamina mesopallii, *LSt* Striatum laterale, *M* Mesopallium, *N* Nidopallium, *RT* Nucleus rotundus, *t* Elektrodentrack, *T* Tectum opticum, *TFM* Tractus thalamo-frontalis et frontalis-thalamicus medialis

Maßstab: 1000 µm

Die Elektrode durchfährt das dorsal gelegen Hyperpallium, die Lamina mesopallii und den lateralen Teil des Nidopalliums. Das darunter liegende Entopallium erscheint durch die hohe Zelldichte dunkler. In dem dargestellten Beispiel liegt die Läsion, die die Position der Elektrodenspitze verifiziert, im zentralen Bereich des Entopalliums.

Das in den SP/IPS-Komplex injizierte Picrotoxin ist mit dem Fluoreszenzfarbstoff Rhodamin-B-Isothiocyanat (RITC) vermischt. Werden die Transversalschnitte unter einem Fluoreszenzmikroskop mit UV-Licht angeregt und das reflektierte Licht gefiltert, kann der Ort der Injektion und die Diffusionszone anhand der Fluoreszenz bestimmt werden.

Abbildung 3.46 veranschaulicht eine typische Injektionsstelle im SP/IPS-Komplex. Abbildung 3.46a zeigt einen Transversalschnitt, in dem der SP und der dorsal anliegende IPS durch die Zellkörperfärbung (Giemsa) gut zu erkennen sind. Die horizontal verlaufende Läsion unterhalb des SP ist vermutlich ein Injektionsartefakt. Abbildung 3.46b zeigt die Fluoreszenz des Folgeschnittes aus der zweiten Serie, bei der keine Zellkörperfärbung vorgenommen wurde. Bei der Aufnahme des Schnittes wurde die Belichtungszeit so gewählt, dass die leicht fluoreszierenden Gewebegrenzen des Tectum Opticums noch erkennbar sind, um als Orientierungshilfe dienen können. Die Abbildung zeigt deutlich, dass sich die Injektionsstelle im Bereich des SP/IPS-Komplexes befindet und die Diffusionszone nicht maßgeblich über die Grenzen des Komplexes hinausgeht.

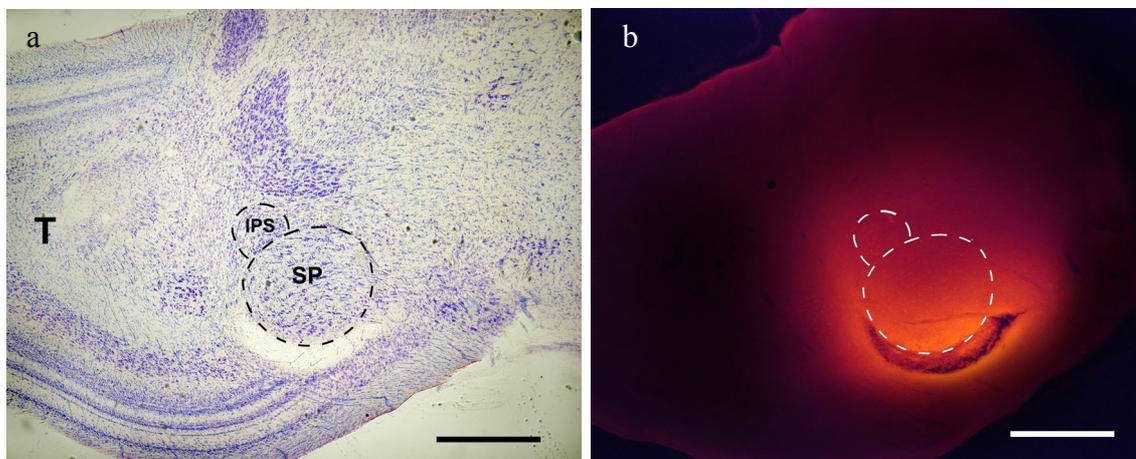


Abb. 3.46: Transversalschnitte des Zebrafinkengehirns im Bereich des SP/IPS-Komplexes.

a: Zellkörperfärbung mit Giemsa. SP - Nucleus subpretectalis, IPS - Nucleus interstitio-pretectosubpretectalis, T - Tectum opticum

b: Folgeschnitt unter Fluoreszenzlicht (546 nm).

Detaillierte Beschreibung siehe Text.

Maßstab: 500 μm

Elektrophysiologische Ableitungen

Vor und nach der Injektion von Picrotoxin in den SP/IPS-Komplex wurden visuell evozierte Potentiale im zentralen Bereich des Entopalliums abgeleitet.

Abbildung 3.47 zeigt typische Potentialverläufe vor und nach einer Injektion von Picrotoxin in den SP/IPS-Komplex.

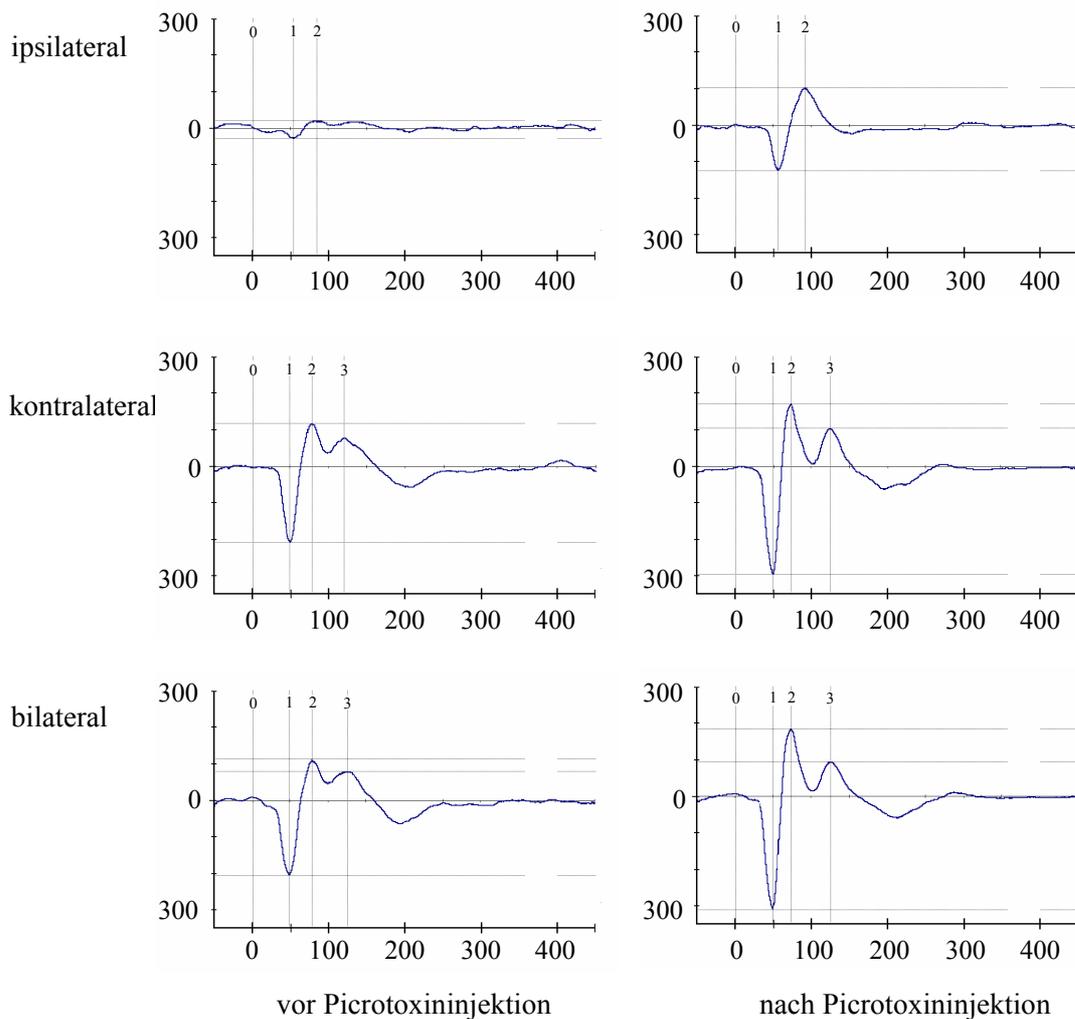


Abb. 3.47: Der Einfluß von Picrotoxin im SP/IPS-Komplex auf visuell evozierte Potentiale des Entopalliums. Ableitung ipsi-, contra- und bilateral evozierter Summenantworten vor und nach der Injektion.

Average: 64x, Stimulus bei 0 ms. Detaillierte Beschreibung siehe Text

Vor der Injektion des Picrotoxins in den SP/IPS beträgt die Potentialdifferenz bei der Antwort auf ipsilaterale Reize $46,2 \mu\text{V}$, ($-27 \mu\text{V} - +18 \mu\text{V}$). Nach dem Ausschalten inhibitorischer Prozesse in dem Komplex steigt die Amplitude des Potentialverlaufs massiv auf einen Differenzwert von $223 \mu\text{V}$ ($-123 \mu\text{V} - +100 \mu\text{V}$). Auch die kontra- und bilateral evozierten Potentiale zeigen nach der Injektion eine Erhöhung der Amplituden. Die Potentialdifferenz der kontralateralen Antwort liegt im unbehandelten Tier bei $323 \mu\text{V}$ ($-207 \mu\text{V} - +116 \mu\text{V}$) und steigt nach der Behandlung des SP/IPS auf $464 \mu\text{V}$ ($-294 - +170 \mu\text{V}$). Die Antworten auf bilaterale Reize sind sehr von der kontralateralen Komponente geprägt und verhalten sich dem entsprechend ähnlich. Vor der Injektion liegt hier die Potentialdifferenz bei $313 \mu\text{V}$ ($-203 \mu\text{V} - +110 \mu\text{V}$) und steigt danach auf einen Wert von $488 \mu\text{V}$ ($-305 \mu\text{V} - +183 \mu\text{V}$). Die Erhöhung des ipsilateralen Potentials entspricht in diesem Beispiel einer Steigerung der neuronalen Aktivität um den Faktor 4,8. Die Antwortpotentiale auf kontralaterale Stimuli steigen um den Faktor 1,4 und die auf bilaterale Stimuli um den Faktor 1,6. Demnach haben die inhibitorischer Prozesse im SP/IPS den größten Einfluss auf die Verarbeitung ipsilateraler Reize.

Eine statistische Auswertung der evozierten Potentiale von 6 Versuchstieren bestätigt das Ergebnis des einzelnen Vogels. Für die Auswertung der Daten wurden zunächst die absoluten Werte der Potentialdifferenzen aller Versuchstiere mit einer one way-ANOVA miteinander verglichen. Mit $p < 0,0001$ bestätigt die ANOVA einen signifikante Unterschied in den Gruppen ($F = 13,56$; $R^2 = 0,6923$). Als Posthoc-Test wurde ein Newman-Keuls Test durchgeführt, um die Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen zu ermitteln. Die mittlere Potentialdifferenzen der ipsilateralen Antworten im Entopallium liegt bei unbehandelten Tieren bei $51,16 \mu\text{V}$ ($\text{SD} \pm 30,8 \mu\text{V}$) und steigt nach der Picrotoxininjektion in den SP/IPS auf einen Wert von $180,8 \mu\text{V}$ ($\text{SD} \pm 51,8 \mu\text{V}$) (Abb. 3.48a). Diese Steigerung ist mit einem p-Wert $< 0,05$ signifikant. Die Mittelwerte der Antworten auf kontralaterale Stimulation steigen von $319,6 \mu\text{V}$ ($\text{SD} \pm 53,32 \mu\text{V}$) vor der Injektion auf $405,9 \mu\text{V}$ ($\text{SD} \pm 142,6 \mu\text{V}$) nach der Picrotoxinbehandlung. Die bilateralen Antworten steigen von $311 \mu\text{V}$ ($\text{SD} \pm 46,7 \mu\text{V}$) auf $411,5 \mu\text{V}$ ($\text{SD} \pm 151,7 \mu\text{V}$). Der Effekt des Picrotoxins im SP/IPS auf die Antworten kontra- und bilateraler Reizung ist nicht signifikant.

Der unterschiedliche Einfluss auf die Reizverarbeitung des ipsilateralen und kontralateralen Auges wird besonders deutlich, wenn die relative Änderung der Potentialdifferenzen ermittelt werden. Dazu werden die Ausgangswerte der Potentiale unbehandelter Vögel auf den Wert 1 gesetzt und ihre relative Änderung nach Picrotoxininjektion als Score angegeben. Diese Auswertung ist sinnvoll, da die Ableitungen in den einzelnen Versuchen qualitativ unterschiedlich sind und die Potentiale vor und nach der Behandlung in Relation zueinander aussagekräftiger werden.

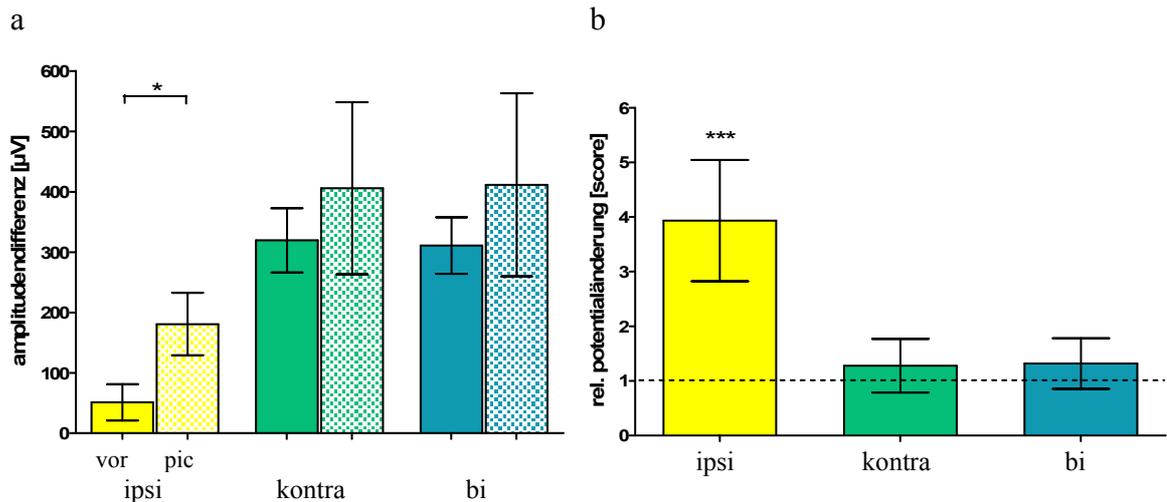


Abb. 3.48: Statistische Auswertung des Einflusses von Picrotoxin im SP/IPS-Komplex auf die Höhe der Amplitudendifferenzen entopallialer Summenantworten (n = 6).

- a: absolute Werte. Vollfarbige Säulen: mittlere Amplitudendifferenz von der Behandlung (vor), gepunktete Säulen: mittlere Amplitudendifferenz nach Injektion (pic)
 b: Normierte Mittelwerte und Standardabweichungen der Mittelwerte der Amplituden ipsi-, contra- und bilateral evozierter Potentiale. Die Ausgangswerte vor der Behandlung sind auf den Wert 1 gesetzt (gestrichelte Linie).

Auch diese Daten wurden mit einer one way-ANOVA auf Unterschiede getestet und mit dem Newman-Keuls Posthoc Test analysiert. Die mittleren Amplitudendifferenzen der ipsilateralen Antworten steigen hochsignifikant auf einen Score von 3,9 (SD \pm 1,1) (Abb. 3.48b). Der relative Anstieg contra- und bilateraler Antworten ist nicht signifikant. Die Potentialdifferenzen bei contralateraler Stimulation erhöhen sich auf einen Wert von 1,28 (SD \pm 0,49), bei bilateraler Stimulation auf 1,32 (SD \pm 0,46).

3.3.3 Ausschalten inhibitorischer Mechanismen im Nucleus Rotundus durch PicROTOXIN.

Histologie

In diesem Versuch wurde der Einfluss inhibitorischer Prozesse im Nucleus Rotundus auf die Verarbeitung visueller Information untersucht. Dazu wurde wieder RITC-markiertes PicROTOXIN in den Kern injiziert. Vor und nach der Injektion wurden visuell evozierte Potentiale im Entopallium abgeleitet und die auf die pharmakologische Behandlung zurückzuführenden Änderungen ausgewertet. Zur Kontrolle des Injektionsortes wurden die Gehirne wieder transversal in zwei Serien geschnitten und das Gewebe unter Durchlicht (Serie1) und unter fluoreszenzanregendem UV-Licht (Serie 2) mikroskopisch ausgewertet. Abbildung 3.49 zeigt Gewebeschnitte eines picROTOXIN-behandelten Zebrafinkengehirns in der Ebene des Nucleus Rotundus. In Abbildung 3.49a sind die Zellkörper mit Giemsa-Lösung angefärbt. Der Nucleus Rotundus ist anhand seiner höheren Zelldichte und den relativ großen Zellsomata gut zu erkennen. Im Zentrum des Kerns befindet sich eine kleine Läsion, die auf die Injektion zurückzuführen ist. Von dort bis in den dorsalen Bereich des Diencephalons ist der Kapillarentrack zu sehen. Abbildung 3.49b zeigt den Folgeschnitt der zweiten Serie unter Fluoreszenzlicht. Es ist deutlich zu erkennen, dass die Injektionsstelle des PicROTOXIN/RITC-Gemisches im Zentrum des Nucleus Rotundus lokalisiert ist.

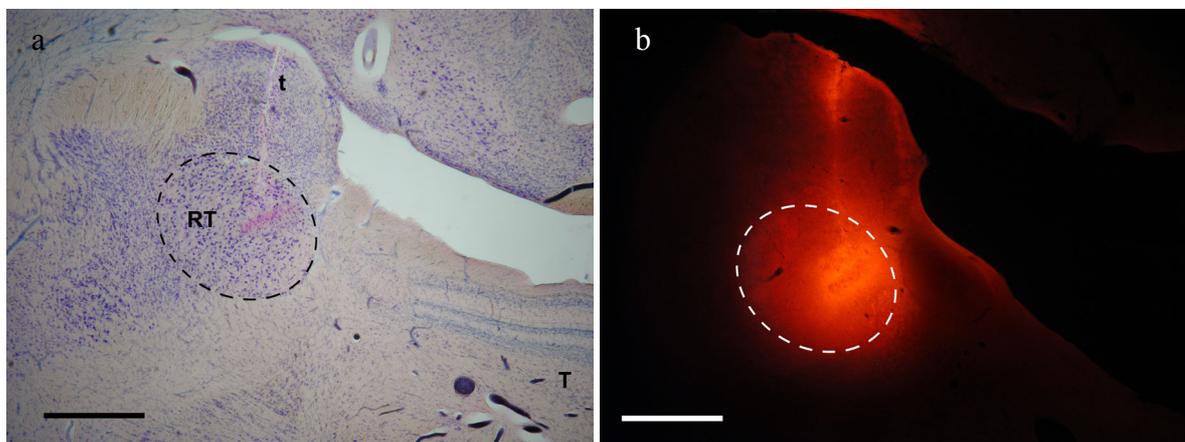


Abb. 3.49: Transversalschnitte des Zebrafinkengehirns im Bereich des Nucleus rotundus.

a: Zellkörperfärbung mit Giemsa. RT Nucleus rotundus

b: Folgeschnitt unter Fluoreszenzlicht (546 nm).

Detaillierte Beschreibung siehe Text.

Maßstab: 500 µm

Elektrophysiologische Ableitungen

Die Auswertung der entopallialen evozierten Potentiale vor und nach der Picrotoxininjektion in den Nuclius Rotundus erfolgte nach derselben Methode wie in der pharmakologischen Untersuchung des SP/IPS-Komplexes. Die absoluten Amplitudendifferenzen der Potentiale von allen Versuchstieren ($n = 5$) wurden zu Mittelwerten zusammengefasst (Abb 3.50a). Die ipsilateralen Antworten zeigen vor der Picrotoxinbehandlung eine mittlere Amplitudendifferenz von $24,18 \mu\text{V}$ ($\text{SD} \pm 20,76 \mu\text{V}$). Nach der Injektion in den Rotundus erhöht sich das Potential auf einen Differenzwert von $40,96 \mu\text{V}$ ($\text{SD} \pm 34,96 \mu\text{V}$). Die Antworten auf kontralaterale Reize bilden einen Mittelwert von $110,9 \mu\text{V}$ ($\text{SD} \pm 31,3 \mu\text{V}$) vor und $224,4 \mu\text{V}$ ($\text{SD} \pm 63,28 \mu\text{V}$) nach der Injektion. Aus den Antwortpotentialen bei bilateraler Stimulation ergibt sich eine mittlere Amplitudendifferenz von $119,6 \mu\text{V}$ ($\text{SD} \pm 16,0 \mu\text{V}$) vor der pharmakologischen Behandlung, beziehungsweise $205,3 \mu\text{V}$ ($\text{SD} \pm 73,23 \mu\text{V}$) nach der Behandlung.

Die Daten wurden mit einer one way-ANOVA getestet. Das Ergebnis zeigt, dass signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen bestehen ($p < 0,0001$; $F 16,49$; $R^2 = 0,7746$). Der Newman-Keuls Posthoc Test bestätigt, dass das Ausschalten inhibitorischer Prozesse im Nucleus Rotundus zu signifikanten Änderungen bei kontralateraler ($p < 0,01$) und bilateraler ($p < 0,01$) Reizverarbeitung im Entopallium führt. Die neuronale Aktivität bei ipsilateraler Stimulation ist zwar nach der Behandlung ebenfalls erhöht, diese Änderung ist jedoch nicht signifikant.

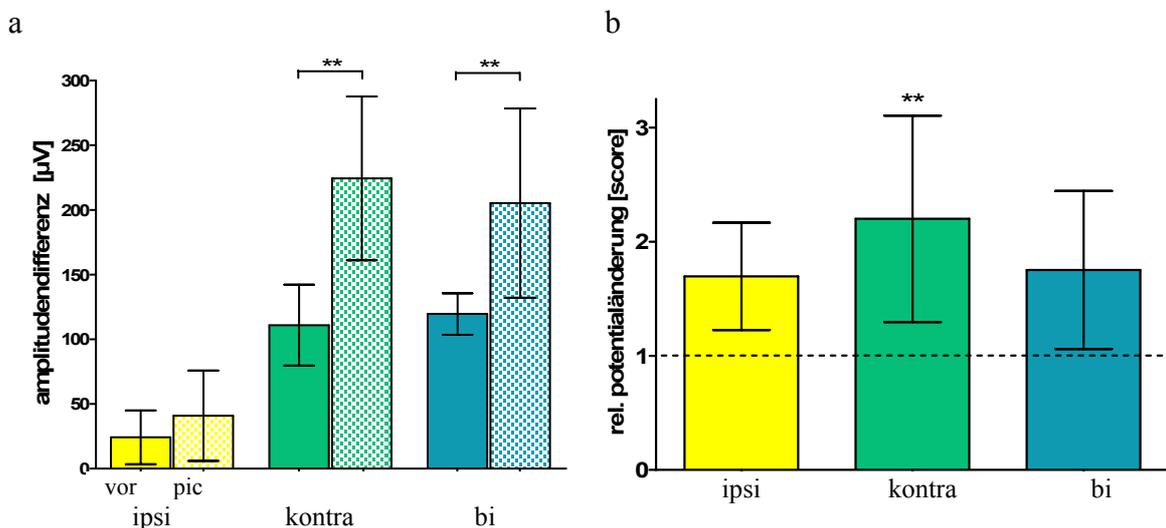


Abb.3.50: Statistische Auswertung des Einflusses von Picrotoxin im Nucleus rotundus auf die Höhe der Amplituden entopallialer Summenantworten ($n = 5$).

- a: absolute Werte. Vollfarbige Säulen: mittlere Amplitudendifferenz von der Behandlung (vor), gepunktete Säulen: mittlere Amplitudendifferenz nach Injektion (pic)
- b: Normierte Mittelwerte und Standardabweichungen der Mittelwerte der Amplituden ipsi-, kontra- und bilateral evozierter Potentiale. Die Ausgangswerte vor der Behandlung sind auf den Wert 1 gesetzt (gestrichelte Linie).

Nimmt man die relativen Änderungen der Amplitudendifferenzen als Grundlage für die Auswertung, zeigt sich, dass die Antwort auf ipsilaterale Reize nach der Injektion um den Faktor 1,7 (SD \pm 0,47) steigt (Abb.3.50b). Die Potentiale der kontralateralen Stimulation steigen im Mittel um den Faktor 2,2 (SD \pm 0,9), die bilateralen Antworten erhöhen sich auf den Wert 1,75 (SD \pm 0,69).

Die Behandlung des Nucleus Rotundus führt demnach tendenziell zu einer Erhöhung der neuronalen Aktivität bei allen Stimulussituationen, wobei der Einfluss auf die Verarbeitung kontralateraler Information am größten und signifikant ist.

3.3.4 Zusammenfassung

- Zerstörung des SP/IPS-Komplexes führt zu keiner Änderung der entopallialen Summenantworten auf ipsi-, kontra- und bilaterale visuelle Stimulation.

- Werden im SP/IPS-Komplex inhibitorische Verrechnungsprozesse mit Picrotoxin ausgeschaltet, erhöhen sich die Antworten auf ipsilaterale Reize im Entopallium deutlich, während die Antworten auf kontra- und bilaterale Stimulation nicht signifikant beeinflusst sind.

- Nach Ausschalten inhibitorischer Mechanismen im Nucleus rotundus erhöhen sich die Antworten auf kontra- und bilaterale Stimulation, die Antworten auf ipsilaterale Stimuli ändern sich nicht signifikant. Nimmt man die relative Änderung der Potentiale als Grundlage für die statistische Auswertung, ist lediglich die Erhöhung kontralateral evozierter Potentiale signifikant.

4. Diskussion

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Frage, wie Zebrafinken ihre visuelle Umwelt wahrnehmen. Die Vögel haben lateral stehende Augen und durch die größtenteils voneinander getrennten Sehfelder und divergierenden Sehachsen perzipieren beide Augen unterschiedliche Bilder. Die spezielle Fragestellung, wie die Vögel diese Situation lösen, ist mit Verhaltensstudien und anatomischen und elektrophysiologischen Methoden untersucht worden. Alle für eine visuelle Aufmerksamkeitssteuerung relevanten Ergebnisse der Untersuchungen werden zunächst einzeln diskutiert. In einer abschließenden Zusammenfassung werden die Ergebnisse und deren Interpretation miteinander kombiniert und es wird versucht, ein Szenario zu konstruieren, das möglicherweise die visuelle Perzeption in einer derartigen Sehsituation erklärt.

4.1 Augenbewegungen beim Zebrafinken

Befindet sich ein interessantes Objekt im visuellen Feld der Vögel, wird es mit einer fixierenden Augenbewegung in die Fovea gebracht und anhand seiner optischen Eigenschaften analysiert. Die Bewegungen der Augen von Zebrafinken sind demnach stark mit visueller Aufmerksamkeit korreliert. Alle Ergebnisse, die für diese Thematik von Bedeutung sind, werden im Folgenden diskutiert.

Befindet sich die Zebrafinken in einer reizarmen Umgebung ohne auffallenden Stimulus, erfolgen spontane Augenbewegungen in distinkten Aktivitätsphasen, die von Pausen unterschiedlicher Länge unterbrochen sind. Diese Bewegungspausen ergeben sich entweder dadurch, dass der Vogel auf einem Fixationspunkt verweilt und die Aufmerksamkeit auf dem fixierten Objekt aufrechterhält, oder das Tier befindet sich zwischendurch in einer Art Grund- oder Wartezustand, in dem das von Kirmse [1990] vorgeschlagenen "indirekte" Sehen erfolgen könnte. In diesem Zustand würden beide Sehfelder gleichwertig auf einem basalen Verrechnungsniveau perzipiert, ohne dass wirkliche Objektverarbeitung stattfindet, bis ein interessanter Stimulus eine neue Fixationsbewegung induziert. Da eine Ruheposition der Augen, wie sie Wallman und Pettigrew [1985] bei Raubvögeln nachgewiesen haben, in dieser Studie bei Zebrafinken nicht gefunden wurde, ist die erste Möglichkeit die wahrscheinlichere. Zu diesem Punkt muss allerdings ergänzt werden, dass die Vögel in dem hier verwendeten Setup kopffixiert waren. Bei dem von Pettigrew und Kollegen durchgeführten Versuch waren die Tiere frei beweglich und möglicherweise ermöglicht die Kombination von Kopf- und Augenmotorik die Ruheposition der Augen. Wird das Objekt dabei durch eine Kopfsakkade in die foveale Retinaregion gebracht, wäre denkbar, dass das Auge nicht bewegt werden muss und eine Ruheposition beibehält.

Die Ergebnisse zeigen, dass die Vögel ihre Augen in den aktiven Phasen im Mittel etwa alle 0,5 Sekunden bewegen. Dieses Intervall ist nicht sehr unterschiedlich von der Sakkadenfrequenz, die bei höheren Säugetieren festgestellt wurde. Menschen und Primaten bewegen ihre Augen etwa zwei bis drei Mal in der Sekunde [Goldberg et al., 1996]. Die Zebrafinken richten demnach ihre Aufmerksamkeit mit einer ähnlichen Frequenz auf einen neuen Punkt im visuellen Gesamtfeld. Welches Auge bzw. welches Sehfeld sie dabei nutzen, kann auf dieser Stufe der Untersuchung nicht beantwortet werden.

Da Zebrafinken Fluchttiere sind, ist es für sie von großer Bedeutung, dass sie ständig den Bereich des visuellen Feldes beobachten, aus dem sich potentielle Räuber nähern können. Nach den Ergebnissen dieser Arbeit gibt es zwei Mechanismen, die diese Leistung sicherstellen.

Erstens werden Augenbewegungen bevorzugt auf der horizontalen Ebene ausgeführt. Dadurch sind die Sehachsen des Vogels immer so positioniert, dass potentielle Raubfeinde, die am visuellen Horizont erscheinen, frühzeitig detektiert werden. Darüber hinaus bleiben die Achsen durch die Horizontalbewegungen in einer vertikalen Mittelposition, was dazu führt, dass die obere und untere Retinaperipherie gleichmäßig im oberen und unteren visuellen Feld repräsentiert ist. Dadurch ergibt sich eine gleichgroße Wahrscheinlichkeit, Räuber, die sich aus dem dreidimensionalen Luftraum von oben oder unten nähern, zu erfassen. Die Daten unterstützen teilweise die Ergebnisse von Studien, die bei Tauben durchgeführt wurden [Lemeignan et al., 1992]. Hier wurde bei spontanen Augenbewegungen ebenfalls eine Vorzugsrichtung gefunden, die allerdings im frontalen Bereich in Schnabelrichtung ausgerichtet war. Die anatomischen Untersuchungen der Retina ergänzen die in dieser Arbeit erhobenen Daten. Sie zeigen, dass die Vögel über einen retinalen Horizontalstreifen mit hoher Zelldichte verfügen, was eine optimale Perzeption des Horizonts unterstützt (siehe: Kapitel 3.2.1).

Der zweite Mechanismus, der eine umfassende Umgebungsdetektion ermöglicht, ist die Bewegungskoordination, die bei simultanen Augenbewegungen festgestellt wurde. Wenn sich ein Auge z.B. in den frontalen Bereich bewegt, führt das andere Auge mit annähernd gleicher Amplitude eine Bewegung in den hinteren Sehbereich aus. Durch diese Gegenbewegung bleiben immer große Teile des visuellen Feldes im perzeptiven Bereich. Würden sich z.B. beide Augen simultan nach hinten bewegen, wäre der Frontalbereich vernachlässigt. Die statistische Auswertung der Daten hat gezeigt, dass Richtungs- und Amplitudenkoordination unabhängig voneinander erfolgen können. Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass beide Systeme von unterschiedlichen neuronalen Instanzen gesteuert werden. Diese Instanzen sollten im Normalfall zusammenarbeiten, die zusammenfassende Auswertung beider Koordinationen zeigt allerdings, dass die Mechanismen auch entkoppelt werden können.

Interessanterweise gleicht die Bewegungskoordination der Zebrafinken dem Bewegungsablauf der Augenmotorik von Primaten. Würde man die Zebrafinkenaugen in den frontalen

Schädelbereich verschieben, könnten sie vermutlich mit demselben Koordinationssystem konjugierte Augenbewegungen ausführen. Eine Verschiebung der linken Sehachse nach links würde dann durch den oben beschriebenen Mechanismus auch beim rechten Auge eine Linksverschiebung hervorrufen und beide Augen hätten eine konjugierte Bewegung ausgeführt. Ob die Ähnlichkeit der Kontrollmechanismen bei Vogel und Primat zufällig sind oder ein Ergebnis evolutiver Prozesse darstellt, bleibt ungeklärt.

Wie für alle vorwiegend visuell orientierten Tiere, hat auch für den Zebrafinken ein plötzlich im Sehfeld erscheinender Stimulus eine besondere Bedeutung. In der Regel wird die Aufmerksamkeit unverzüglich auf solch einen Reiz gerichtet, da er mit einer potentiellen Gefahr gekoppelt sein kann. Im Gegensatz zu einigen Studien an Menschen und Primaten, bei denen eine Aufmerksamkeitsverlagerung auch ohne fixierende Augenbewegung erfolgen kann [Wurtz et al., 1972], wird in dieser Untersuchung davon ausgegangen, dass das sofortige Ausrichten visueller Aufmerksamkeit untrennbar mit einer fixierenden Augenbewegung verbunden ist. Das Blickverhalten nach der Präsentation unilateraler, simultan bilateraler und frontaler Stimuli wird analysiert, um Hinweise darauf zu erhalten, in welcher Weise Vögel mit lateral stehenden Augen das Phänomen des visuellen Konflikts lösen.

Im Allgemeinen reagieren Zebrafinken auf die Präsentation eines Reizes mit Sakkaden, denen in einigen Fällen eine langsame Bewegung im Zielbereich folgt. Der Sinn der langsamen Bewegung kann nicht zweifelsfrei erklärt werden. Eine Möglichkeit ist, dass die Sakkaden zwar mit großer Geschwindigkeit, aber nicht sehr exakt ausgeführt werden. So endet die anfängliche sakkadische Bewegung evtl. nicht genau auf dem optischen Schwerpunkt des Stimulus und muss durch die anschließende langsame Bewegung nachkorrigiert werden. Die Tatsache, dass der langsame Bewegungsanteil immer in unterschiedlichen Winkeln zur Sakkadenrichtung ausgeführt wird, unterstützt diese Hypothese. Zwischen Reizpräsentation und Beginn einer Zuwendungsbewegung vergehen im Mittel 313 ms. Mit diesem Wert reagieren die Vögel etwas langsamer als Primaten, bei denen Reaktionszeiten von etwa 200 ms normal sind [Goldberg et al., 1996]. Die Zuwendungs-latenzen sind in allen Stimulussituationen kürzer als das Intervall zwischen spontanen Augenbewegungen. Die Unterschiede sind signifikant und lassen sich logisch erklären. Bei den Zuwendungs-latenzen wird die Zeit zwischen Objektpräsentation und Bewegungsbeginn gemessen. Die neuronalen Prozesse, die dabei ablaufen müssen und diese Reaktionszeit definieren, sind die Selektion und interne Auswahl des Objektes und die Ausführung der motorischen Komponenten. Das Intervall zwischen zwei Augenbewegungen beinhaltet neben der Reaktionslatenz noch die Verarbeitungszeit, die für die dann folgenden neuronalen Prozesse benötigt werden. Dazu gehören z.B. die Analyse der optischen Eigenschaften eines Objektes und seine kontextbezogene Bewertung.

Bezüglich der Reiz-Reaktions-Latenz und der Ausführung von Augenbewegungen zeigt sich bei keiner der Reizsituationen ein signifikanter Unterschied zwischen dem linken und rechten Auge. Eine Augenpräferenz oder Lateralisierungseffekte scheinen hier demnach nicht zu existieren.

Obwohl die statistische Auswertung der Reaktionszeiten bei verschiedenen Reizsituationen keinen signifikanten Unterschied aufweist, zeigt sich bei zwei Konditionen die Tendenz, Blickzuwendungen schneller auszuführen. So werden Zuwendungen bei unilateraler Stimulation tendenziell schneller ausgeführt als die bei einer gleichzeitigen Reizpräsentation in beiden Sehfeldern. Dies kann darin begründet sein, dass bei binokularer Stimulation mehr neuronale Verarbeitungsprozesse ablaufen müssen. Wo die interne selektive Zuwendung bei unilateraler Stimulation lediglich die Position des Reizes innerhalb eines Sehfeldes festlegen muss, erfolgt bei bilateraler Stimulation zusätzlich eine Entscheidung über die Zuwendung zum linken oder rechten Sehfeld. Die tendenziell längere Reaktionszeit kann demnach auf diese zusätzliche Entscheidungsleistung zurückgeführt werden.

Eine ähnliche Erklärung bietet sich für die unterschiedlichen Reaktionszeiten, die sich bei den beiden Zuwendungsmodi bei frontaler Stimulation abzeichnen. Wie später noch näher erläutert wird, blickt bei der Präsentation eines frontalen Stimulus entweder ein Auge unabhängig in Reizrichtung, oder die Zuwendung erfolgt mit beiden Augen in einer simultanen Konvergenzbewegung. Schon die statistische Auswertung der Reaktionslatenzen in allen Reizsituationen zeigt die Tendenz, simultane Frontalzuwendungen früher auszuführen. Nimmt man diese frontalen Simultanzuwendungen aus dem Gesamtsample heraus und testet deren Latenzen gegen die der monokularen Zuwendungen auf einen frontalen Reiz mit einem t-Test, zeigt sich ein signifikanter Unterschied. Dieser Unterschied kann wieder auf zusätzlich ablaufende neuronale Prozesse zurückgeführt werden. Wenn auf einen frontalen Stimulus eine unilaterale Zuwendung erfolgt, muss der Vogel vor Beginn der Bewegung entscheiden, welches Auge genutzt werden soll. Da dieser Entscheidungsprozess bei einer Simultanzuwendung nicht notwendig ist, wird diese auch eher ausgeführt.

Einer der interessantesten Aspekte dieser Arbeit ist die Frage, wie Vögel mit lateral stehenden Augen die unterschiedlichen Bilder aus zwei Sehfeldern verarbeiten. Entweder werden beide simultan verarbeitet, wobei jede Hemisphäre z.B. ein Objekt des jeweils kontralateralen Auges perzipiert, oder das Tier entscheidet sich immer für die Verarbeitung eines Objektes aus einem Sehfeld und vermindert die Verarbeitungsleistung des anderen Feldes.

Die Frage kann bei unilateraler Stimulation natürlich nicht beantwortet werden. Wird ein Objekt in einem der beiden lateralen Sehfelder präsentiert, kommt es zu einer Zuwendung

des entsprechenden Auges, wobei das andere Auge eine Gegenbewegung in die gegenüberliegende Koordinatenhälfte des Sehfeldes ausführt. Eine Entscheidung über die Verarbeitung des linken oder rechten Sehfeldes ist nicht notwendig.

Die Untersuchungen der Blickzuwendungen bei simultan binokularer und frontaler Stimulation beantwortet diese Frage jedoch eindeutig. In beiden Fällen können die Reize vom linken und rechten Auge wahrgenommen werden und der Vogel befindet sich in einer Situation, in der er diesen Konflikt lösen muss.

Bei gleichzeitiger Objektpräsentation in beiden lateralen Sehfeldern kommt es nahezu ausschließlich zu einer Zuwendung von einem Auge. Das andere Auge wird, wie bei spontanen Augenbewegungen, in die Gegenrichtung, und damit vom Objekt weg bewegt. Dieses Ergebnis zeigt eindeutig, dass der Vogel seine Aufmerksamkeit immer auf einen der beiden Reize legt und die Verarbeitung des anderen vernachlässigt. Es kommt in dieser Situation der Objektperzeption offensichtlich nicht zu einer Simultanverarbeitung und auch nicht zu einer Fusion des linken und rechten Bildes. Dieses Ergebnis wird von den Erkenntnissen über die Kopfhaltung von Zebrafinken bei der Objektfixierung unterstützt [Bischof 1988]. Die Untersuchungen zeigen, dass die Vögel bei der Fixierung eines Futterkorns den Kopf zur Seite drehen und offensichtlich einen der lateralen visuellen Kanäle nutzen.

Betrachtet man die Häufigkeit, mit der entweder das linke oder das rechte Auge in den binokularen Stimulussituationen genutzt wird, zeigt sich bei allen Vögeln eine deutliche Präferenz für ein Auge. Vier von den fünf Versuchstieren benutzen signifikant häufiger das linke Auge, um einen von den beiden lateralen Reizen zu fixieren; ein Versuchstier zeigt die Tendenz, das rechte Auge bevorzugt zu nutzen. In der Natur kommt diese artifizielle Reizsituation nicht vor. Selbst wenn simultan in beiden Sehfeldern Objekte erscheinen, werden sie unterschiedliche optische Eigenschaften haben, sodass der interne selektive Zuwendungsmechanismus hier die Aufmerksamkeit immer zuerst auf das Auge legen wird, auf dessen Seite sich der interessantere bzw. bedrohlichere Reiz befindet. Da in dem experimentellen Setup jedoch beide Stimuli exakt gleiche Eigenschaften haben, wird die Augenpräferenz deutlich. Verhaltensversuche bei Hühnchen haben gezeigt, dass die Detektion von Fressfeinden mit dem linken Auge schneller erfolgt als mit dem Rechten [Rogers, 2000; Dharmaretnam und Rogers, 2005]. In diesen Arbeiten werden die Ergebnisse als Hinweis auf funktionelle Spezialisierungen der Augen interpretiert. Die Autoren schlagen vor, dass eine Lateralisierung des Sehsystems dazu führt, dass das linke Auge bzw. die rechte Hirnhemisphäre für die Objekt- und Feinddetektion optimiert ist, und das rechte Auge / linke Hemisphäre für die Feinanalyse und Kategorisierung von Objekten. Bei einer Stichprobe von fünf Versuchstieren ist nicht zu entscheiden, ob ein weiterer Hinweis auf Lateralisierungsmechanismen vorliegt, die Analyse der Augenbewegungen lässt aber die Vermutung zu, dass die Tiere über eine "Links"-oder "Rechtsäugigkeit" verfügen, und dass die Linksäugigkeit dominiert.

Bei frontaler Stimulation konnte eine derartige Augenpräferenz nur bei einem Vogel gezeigt werden. Das ist möglicherweise ein Hinweis darauf, dass Reize in dieser Position des Sehfeldes anders verarbeitet werden als laterale.

Bei frontaler Stimuluspräsentation kann das Objekt von beiden Augen wahrgenommen werden. Eine große Anzahl der Zuwendungen werden dennoch, genau wie bei simultan lateraler Stimulation, mit einem Auge ausgeführt, das andere Auge bewegt sich auch hier mit einer Gegenbewegung in das temporale Sehfeld. In 22% der Reaktionen kommt es jedoch zu einer simultanen Zuwendung mit beiden Augen. Offensichtlich können frontale Reize in zwei verschiedenen Modi perzipiert werden. Martinoya et al. [1984, 1986] haben bei Tauben mit Elektrookulogrammen (EOG) und unspezifischen Reizen Hinweise auf simultane Konvergenz-bewegungen gefunden. Sie beobachteten diese Art von korrelierter Bewegung, wenn z.B. ein Handtuch in das frontale visuelle Feld geworfen wurde. Die Untersuchungen dieser Studie zeigen, dass auch bei Zebrafinken zwei Bewegungsmodi existieren. Unter welchen Voraussetzungen der eine oder der andere Modus verwendet wird, kann jedoch nicht geklärt werden. Bei beiden Zuwendungsmodi wurden dieselben Reize präsentiert. Vermutlich werden die beiden Bewegungsabläufe in unterschiedlichen Verhaltenskontexten genutzt. So haben Martinoya et al. [1984] in weiteren EOG-Studien gezeigt, dass Tauben beim Futterpicken beide Augen simultan in den frontalen Bereich drehen und damit den roten, auf Futterdetektion spezialisierten Bereich der Retina auf das Futterobjekt richten. Diese Erklärung kann bei Zebrafinken nicht zutreffen, da diese Vögel ihr Futter mit einem Auge fixieren [Bischof, 1988] und auch nicht - wie die ophthalmoskopischen Untersuchungen gezeigt haben - über den auf Futtersuche spezialisierten roten Bereich verfügen. Die Zebrafinkenretina zeigt jedoch Anpassungen, die offensichtlich bei frontalem Sehen genutzt werden können (siehe: Kapitel 3.2 und 4.2). Möglicherweise sind die sensorischen und motorischen Komponenten der Konvergenzbewegung bei beiden Spezies gleich, Zebrafinken nutzen die Bewegung jedoch in einem anderen Kontext. Eine Möglichkeit wäre eine Nutzung beim Flugverhalten. So wäre es denkbar, dass die Vögel in der letzten Phase des Landeanflugs beide Augen nach vorne drehen, um eine umfassende Detektion des Landeareals zu gewährleisten. Videoanalysen des Flugverhaltens von Zebrafinken zeigen, dass die Vögel bei Landeanflügen den Kopf nicht zur Seite drehen sondern die gerade Flug-Kopfhaltung beibehalten [Intrup, 1999; Examensarbeit]. In dieser Situation wäre eine Konvergenzbewegung beider Augen sinnvoll. Die Vertikalposition des Kopfes wird dabei so gewählt, dass sich die Achse zum Landepunkt ca. 21° über der Schnabelachse befindet. Die Achse des Landepunktes befindet sich also auf einer Ebene mit der Horizontalebene in den Versuchen dieser Arbeit. Die Richtungsanalyse der frontalen Zuwendungsbewegungen zeigt, dass Reize in eben diesem Sehbereich die meisten Zuwendungen evoziert haben. Diese Übereinstimmung unterstützt die Hypothese einer binokularen Detektion des Landepunktes.

Eine derartige Detektion während des Fluges kann möglicherweise auch über die Berechnung von Objektgeschwindigkeiten im optischen Fluss erfolgen. Nahe Objekte bewegen sich bei Eigenbewegung des Betrachters mit einer größeren Geschwindigkeit über dessen retinales Rezeptorfeld als solche, die weiter entfernt sind. Obwohl dieser Unterschied bei einer Vorwärtsbewegung im frontalen Bereich sehr klein ist, wäre es möglich, dass die unterschiedlichen Objektgeschwindigkeiten in der Translationsbewegung des visuellen Feldes zur Perzeption von Objekten, wie z.B. Landeplätze, genutzt wird. Untersuchungen des Landeverhaltens vom Wüstenbussard (*Parabuteo unicinctus*) zeigen Hinweise auf solch eine Perzeption der Landestelle über die Berechnung von Objekten im optischen Fluss [Davies und Green, 1990]. Bei Tauben, die ebenfalls untersucht wurden, fanden sich diesbezüglich allerdings keine Hinweise. Ob die Auswertung des visuellen Flusses in diesem Kontext genutzt wird, kann durch die in dieser Arbeit erhobenen Ergebnisse nicht beantwortet werden. In unserer Arbeitsgruppe sind Untersuchungen über die neuronale Verrechnung des visuellen Flusses bei Zebrafinken geplant, die darüber Aufschluss geben könnten.

Die Untersuchungen von spontanen Augenbewegungen haben gezeigt, dass sich beide Augen simultan bevorzugt in horizontaler Ebene bewegen und dabei in Bezug auf Bewegungsrichtung- und Amplitude miteinander koordiniert sind. Diese Koordinationsleistung findet sich auch bei Zuwendungsbewegungen auf Stimuli wieder. Das reizzugewandte Auge macht eine Bewegung in die Richtung des Stimulus und das andere Auge bewegt sich simultan in die gegenüberliegende Koordinatenseite des Sehfeldes, löst sich also von der horizontalen Vorzugsrichtung. Das Ergebnis zeigt, dass bei der Koordination von Reizzuwendungsbewegungen derselbe Mechanismus genutzt wird wie bei der Koordination von Augenbewegungen bei unstimulierten Vögeln. Das abgewandte Auge verlässt die horizontale Vorzugsrichtung und bewegt sich in die gegenüberliegende Koordinatenseite des Sehfeldes. Damit hat der Mechanismus, der die Gegenbewegung steuert, offensichtlich einen größeren Einfluss als die neuronale Instanz, die die horizontale Vorzugsrichtung vermittelt. Hätte letztere die Priorität, würde das reizabgewandte Auge keine Gegenbewegung ausführen, sondern mit der Bewegung auf der Horizontalebene verbleiben. Die Nutzung desselben Koordinationsmechanismus bei Objektzuwendung und bei spontanen Horizontalbewegungen hätte folgende Vorteile: Einerseits könnte die neuronale Kapazität optimal ausgenutzt werden, weil kein zweiter Mechanismus benötigt wird, andererseits stehen die optischen Achsen beider Augen durch die Koordination wieder optimal in den gegenüberliegenden Teilen der visuellen Halbfelder, sodass auch bei Objektzuwendungen möglichst umfassende Bereiche des Gesamtfeldes detektierbar blieben.

Neben der grundsätzlichen Vergleichbarkeit der Augenkoordination bei Stimuluszuwendungen zeigen sich in den einzelnen Reizsituationen doch leichte Unterschiede in der

mittleren Korrespondenzrichtung. Bei Zuwendungsbewegungen auf simultan bilaterale Reizung und bei den unilateralen Frontalzuwendungen mit einem Auge liegt die mittlere Richtung der Korrespondenzbewegung nahe bei 180° . Es wird demnach eine relativ exakte Gegenbewegung ausgeführt. Bei der Zuwendung auf einen unilateralen Reiz zeigt sich bei vier von fünf Vögeln ebenfalls eine Richtungskoordination in den gegenüberliegenden Sehfeldbereich. Bei einem Versuchstier liegt der Koordinationswinkel bei 73° und weicht damit von den Ergebnissen der anderen Vögel ab. Die Ursache für die Abweichung dieses vermutlich artifiziellen Ergebnisses konnte nicht geklärt werden. Da für eine Vergleichbarkeit der Ergebnisse in allen Auswertungsschritten alle fünf Vögel berücksichtigt wurden, gingen auch in dieser Berechnung die abweichenden Daten des Vogels mit ein, was den allgemeinen Koordinationswinkel bei unilateraler Stimulussituation auf einen unplausiblen Wert von 141° zieht. Da aber alle anderen Versuchstiere konstante Ergebnisse zeigen, kann man vermutlich davon ausgehen, dass auch bei Zuwendung auf einem unilateralen Reiz das reizabgewandte Auge über denselben Koordinationsmechanismus gesteuert wird und eine Mitbewegungen in entgegengesetzte Richtung induziert.

Die "Stärke" der Koordination, ausgedrückt durch die Streuung der Winkel der Korrespondenzbewegungen als Koordinationsindex $[K_{dir}]$, zeigt in den einzelnen Stimulussituationen keinen Unterschied. Das bedeutet, dass der zugrunde liegende Mechanismus in allen Fällen eine gleichgute Koordinationsleistung vermittelt. Dabei ist es unerheblich, ob die mittlere Richtung der Korrespondenzbewegung bei 180° liegt, oder, wie bei unilateraler Stimulation, davon abweicht. Eine Ausnahme zeigt sich jedoch bei der Koordination von simultanen, konvergenten Zuwendungen auf frontale Reize. In diesem Fall streuen die Werte signifikant weniger. Diese gute Richtungskoordination ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass die Bewegungsrichtung der beiden Augen nicht durch den internen Koordinationsmechanismus gesteuert wird, sondern beide Augen das Objekt sehen und als Zielpunkt nutzen. Die Koordination der Bewegungsrichtung würde hier also extern durch die Position des Stimulus erfolgen.

Objekte, die sich innerhalb der Sehfelder bewegen, werden mit periodischen Sakkaden verfolgt. Die Auswertung der Augenbewegungen bei ortstreuer Stimulation hat gezeigt, dass Zebrafinken bei der Objektperzeption ihre visuelle Aufmerksamkeit auf einen der monokularen Kanäle legen. Vermutlich wird dabei die Verarbeitungsleistung des anderen Auges bis zu einem gewissen Grad heruntergefahren. Dieser Zustand wird aufrechterhalten, bis entweder ein sehr intensiver Reiz im gehemmten Sehfeld erscheint, der durch seine Stärke die Hemmung überwindet und den internen selektiven Zuwendungsmechanismus veranlasst, die Aufmerksamkeit auf diesen neuen Stimulus zu richten, oder bis der Perzeptionsvorgang abgeschlossen ist und beide Augen möglicherweise auf das indirekte Sehen "zurückschalten", bei dem beide Augen wieder in gleichem Maße

aufnahmefähig sind. Beide Mechanismen würden dazu führen, dass prospektive Feinde früh im visuellen Gesamtfeld perzipiert werden können.

Der zweite Mechanismus erfüllt diesen Zweck, solange der primäre Perzeptionsvorgang schnell erfolgt. Vergleicht man die Zeitverläufe bei spontanen und reizinduzierten Augenbewegungen, zeigt sich, dass die Zebrafinken in den "aktiven" Bewegungsphasen nur sehr kurz auf den fixierten, ortstreuen Objekten verweilen. Dadurch sind beide Augen nach relativ kurzer Zeit wieder in gleichem Maß aufnahmefähig. Wenn die visuelle Aufmerksamkeit aber sehr lange auf einem Sehfeld liegen würde und ein Objekt im anderen Feld nicht "stark" genug ist, die Hemmung zu überwinden, könnte das dazu führen, dass der Vogel evtl. wichtige Stimuli übersieht. Es stellt sich die Frage, was den Vogel veranlassen kann, die Aufmerksamkeit permanent auf einem Sehfeld zu belassen. Auch schwer zu analysierende Objekte könnten in einem für den Vogel sicheren Modus verarbeitet werden, indem z.B. die Analyse in mehreren Schritten erfolgt und zwischendurch das andere Sehfeld beachtet würde.

Solange das Objekt einen festen Platz im Sehfeld hat, ermöglichen die oben genannten Mechanismen einen sicheren Perzeptionsvorgang. Wenn ein Vogel aber ein bewegtes Objekt mit einer flüssigen Augenbewegung innerhalb eines Sehfeldes verfolgen will, kann die Aufmerksamkeit dabei nicht unterbrochen werden. Ein lang anhaltendes Aufmerksamkeitsdefizit des anderen Auges wäre die Folge. Wie die Ergebnisse der Bewegungsstudien zeigen, umgehen die Vögel dieses Problem, indem sie keine flüssigen Folgebewegungen ausführen. Auf keine der bewegten Stimuli reagierten die Zebrafinken mit einer flüssigen Folgebewegung. Entweder wurde der Stimulus kurz fixiert und danach ignoriert, oder die Vögel brachten das Objekt beim Erscheinen zunächst durch eine "Catch-Sakkade" in den fovealen Bereich des Auges und folgten ihm dann mit sakkadischen Blicksprüngen. Dieses sakkadische Folgen würde dem Vogel ermöglichen, zwischen den Blicksprüngen z. B. beide Augen kurz auf indirektes Sehen zu schalten, um das Gesamtfeld auf interessante Reize zu überprüfen. Die Nutzung der Retinaperipherie wäre dabei ausreichend.

Sollte diese Interpretation der Ergebnisse richtig sein, erhärtet sich dadurch die Hypothese, dass während der Objektperzeption in einem Sehfeld die Verarbeitung des anderen Feldes gehemmt wird. Wäre diese Hemmung nicht vorhanden, könnten beide Felder permanent detektiert werden und eine Objektverfolgung in Blicksprüngen hätte sich in der Evolution des Tieres nicht entwickelt.

Eine Einschränkung dieser Interpretation ergibt sich durch die Tatsache, dass die objektfolgenden Blicksprünge immer auf dem Reiz eines Sehfeldes bleiben, auch wenn die Stimulation simultan in beiden Feldern erfolgte. Es wurden keine Trajektorien gefunden, die einen Wechsel der Aufmerksamkeit, also ein alternierendes Verfolgen beider Stimuli zeigen. Ein Grund dafür kann in der Tatsache liegen, dass beide Stimuli simultan in den Sehfeldern erscheinen und die gleichen optischen Eigenschaften aufweisen. Eines der beiden Stimuli wird direkt beim Erscheinen ausgewählt und mit den beschriebenen

Sakkaden verfolgt. Ein Wechsel auf die andere Seite wird unterlassen, weil sich im anderen Feld lediglich die Position des Stimulus ändert. Solch ein Aufmerksamkeitswechsel könnte mit einem veränderten Versuchssetup untersucht werden, bei dem die Stimuli nicht simultan erscheinen, sondern nacheinander in den Sehfeldern präsentiert werden. Dadurch wäre der Stimulationsdruck des zweiten Reizes durch die Kombination von Erscheinen und Bewegung erhöht.

Bei höheren Säugetieren wie Menschen und Primaten werden bewegte Objekte mit flüssigen Augenbewegungen verfolgt [Goldberg et al., 1996]. Da bei ihnen die Bildverarbeitung beider Augen simultan erfolgt, kommt es nicht zu einer Verlagerung der Verrechnungsleistung auf das eine oder andere Auge. Unter dieser Voraussetzung bietet eine Objektverfolgung mit flüssigen Augenbewegungen die effektivste Perzeption.

4.2 Die Anatomie der Retina von Zebrafinken

Viele Ergebnisse der Retinauntersuchungen lassen sich im Zusammenhang mit den Erkenntnissen der Eyetrack-Studien diskutieren. Ein wichtiger Punkt ist die Existenz einer zweiten Area, die neben der Fovea centralis eine sehr hohe Zelldichte aufweist. Die Area befindet sich in im hinteren Bereich der Retina und kann vermutlich mit einer Konvergenzbewegung der Augen weit in den frontalen Bereich gebracht werden. Wie schon in der Diskussion über Augenbewegungen ausgeführt, könnten frontale Vergenzbewegungen - und damit die temporale Area - genutzt werden, um z.B. beim Fliegen eine optimale Perzeption der Landestelle zu ermöglichen. Untersuchungen der Kopfhaltung bei Landeanflügen haben gezeigt, dass der Kopf, der beim Fliegen um 21° geneigt ist, noch bis weniger als 20 cm vor der Landestelle in dieser Position gehalten wird [unveröffentlichte Ergebnisse unserer Arbeitsgruppe]. Bis zu diesem Augenblick hat der Vogel die Möglichkeit, beide Augen in den frontalen Bereich zu drehen und die Eigenschaften der Landestelle mit Hilfe der temporalen Area zu analysieren. Erst in einem Abstand von etwa 12 cm vor dem Ziel hebt der Vogel den Kopf und bringt die Schnabelachse bis über die Horizontalebene. Da sich bei dieser Kopfhaltung die hochauflösenden Retinaareale nicht mehr im Landebereich befinden, erfolgt diese letzte Phase des Anflugs offensichtlich "blind". Bedenkt man die Geschwindigkeit, mit der sich der fliegende Vogel bewegt, ist die Dauer dieser Blindphase jedoch so kurz, dass dort auf visuelle Verarbeitung verzichtet werden kann. Ob die temporalen Areae beider Augen bei dieser Perzeption so positioniert werden, dass sie binokulare Verarbeitung ermöglichen, bleibt ungeklärt. Eine daraus resultierende Tiefenwahrnehmung würde dem Vogel bei Landeanflügen allerdings einen großen Vorteil bieten.

Bei Tauben liegt die zweite Area im dorstemporalen Retinabereich und wird vermutlich für binokulare Perzeption von Futter genutzt [Martinoya et al., 1984]. Die neuronale Verschaltung ist hier vergleichsweise hoch [Yazulla, 1974], und die Photorezeptoren sind mit roten Öltröpfchen besetzt, die die chromatischen Eigenschaften der Rezeptoren beeinflussen [Bowmaker, 1977; Delius et al., 1981; Burkhardt, 1989]. Bei den Zebrafinken ist ein ausgedehntes rotes Feld nicht zu finden. Stattdessen sind Photorezeptoren an der inferioren und superioren Grenze des Pecten und an der temporalen Ora serrata mit rötlichen Öltröpfchen besetzt. Die Funktion der Tröpfchen ist vermutlich ebenfalls eine Veränderung der chromatischen Rezeptoreigenschaften; in welchem perzeptiven Kontext diese Anpassung steht, kann jedoch nicht erklärt werden.

Die temporale Area und die Fovea centralis sind durch einen Bandbereich mit erhöhter Zelldichte miteinander verbunden. Dieser retinale Streak ist ebenfalls an der Horizontalebene ausgerichtet. Auch in den ophthalmoskopischen Untersuchungen ist eine hohe Dichte von Öltröpfchen in dieser Ausrichtung zu finden. Die Untersuchungen spontaner Augenbewegungen haben gezeigt, dass die Vögel eine starke Präferenz haben, ihre Augen entlang des Horizonts zu bewegen. Es ist schon diskutiert worden, dass diese Bewegungsrichtung den Vorteil bietet, Raubfeinde, die sich am Horizont nähern, schnell zu detektieren. Diese Detektion ist offensichtlich noch dadurch optimiert, dass das Gebiet der Retina, auf dem der Horizont abgebildet ist, in einem weiten Azimut-Bereich eine gute Auflösung bietet. So können schon viele optische Eigenschaften von Objekten perzipiert werden, obwohl sie noch außerhalb der Fovea liegen. Je mehr Information von Objekten in der Sehfeldperipherie vorhanden ist, desto einfacher ist es für einen Mechanismus wie der internen selektiven Zuwendung, eine Entscheidung zu treffen, welches dieser Objekte anschließend in die Fovea gebracht werden soll.

Ein Punkt, der in diesem Zusammenhang diskutiert werden muss, ist die unterschiedliche Kopfhaltung bei der Zelldichtemessung (Schnabelspitze horizontal) und den ophthalmoskopischen Untersuchungen (21° Neigung). Die Ergebnisse aus beiden Untersuchungen zeigen eine Ausrichtung der temporalen Area und des retinalen Streaks in Schnabelrichtung. Dieser Umstand ließe die Vermutung zu, dass die Ausrichtung der Augen physiologisch bedingt ist, also unabhängig von der Kopfhaltung immer in Schnabelrichtung verläuft. Mit einer derartig festgelegten Augenhaltung läge der retinale Streak in den Eye-trackversuchen allerdings nicht mehr auf der Horizontalebene und die oben genannte Hypothese einer Perzeptionsoptimierung wäre nicht länger haltbar. Es ist jedoch zu bedenken, dass die Vögel bei den anatomischen Untersuchungen durch die Anästhesie weitgehend relaxiert waren, die Augen befanden sich in einer fixen Position. Bei der Aufnahme der Augenbewegungen waren die Vögel hingegen bei vollem Bewusstsein. Möglicherweise drehen die wachen Tiere ihre Augen so, dass der retinale Streak immer in der richtigen Ausrichtung auf dem Horizont liegt und führen dann die

Bewegungen in dieser Ebene aus. Ob die Augenposition durch Rotation der jeweiligen Kopfhaltung angepasst wird, kann mit den hier erhobenen Daten allerdings nicht geklärt werden, da Rotationsbewegungen der Augen mit dem verwendeten Versuchssetup nicht gemessen werden konnten. Eine Untersuchung von spontanen Augenbewegungen mit unterschiedlichen Kopfhaltungen könnte Aufschluss darüber geben. Sollte die Vorzugsrichtung der Bewegungen dabei konstant auf der horizontalen Ebene bleiben, ist die oben genannte Hypothese der Perzeptionsoptimierung weiterhin plausibel. Zeigt sich eine Änderung der Vorzugsrichtung bei unterschiedlichen Kopfhaltungen, z.B. durch Beibehaltung der Schnabelrichtung, wäre das ein Hinweis auf eine physiologisch festgelegte Vorzugerichtung. Eine solche Festlegung würde ein Tier in seinen Perzeptionsleistungen allerdings derart einschränken, dass diese Möglichkeit eher unwahrscheinlich ist.

Auch andere Vögel verfügen über einen retinalen Streak. Dessen Funktion wird unterschiedlich diskutiert. Bei Raubvögeln bildet der Streak ebenfalls eine Verbindung zwischen der Fovea centralis und der temporalen Fovea /Area. Inzunza et al. [1991] vermuten, dass dadurch ein Übergang zwischen lateralem und binokular-frontalem Sehen verbessert wird.

Die Ora serrata, der Rand der Retina, verläuft etwa bei 15° im kontralateralen Sehfeldbereich. Dieses Ergebnis wird von elektrophysiologischen Untersuchungen von Neuronen des Tectum opticums unterstützt [Schmidt et al., 1999]. Diese erste visuelle Station des tectofugalen Systems erhält direkten Input von den Retinaganglienzellen und einige Zellen besitzen rezeptive Felder, die bei einer relaxierten Augenstellung ebenfalls bis 15° in das kontralaterale Sehfeld hineinreichen. Da die Zelldichte am Retinarand äußerst niedrig ist, kann davon ausgegangen werden, dass der Überlappungsbereich nicht für binokulares Sehen verwandt wird. Vermutlich stellen die 15° eine Art Pufferzone dar, die für periphere Objektdetektion genutzt wird, wenn die Augen in verschiedene Sehfeldbereiche bewegt werden.

4.3 Inhibitorische Prozesse im tectofugalen visuellen System von Zebrafinken

Wie in der Einleitung ausführlich erläutert, bekommen Vögel mit lateral stehenden Augen unterschiedliche Information von beiden Augen aus verschiedenen Bereichen des Sehfeldes. Spätestens beim Vorgang der Objektfixierung ist eine Fusion des linken und rechten Bildes nicht sinnvoll. Eine alternierende Verarbeitung der beiden Bilder bietet eine mögliche Lösung des visuellen Konfliktes. Frühere Verhaltensversuche [Bischof, 1988] und die Ergebnisse der Eyetrack-Studien dieser Arbeit unterstützen die Hypothese, dass die Vögel ihre visuelle Aufmerksamkeit entweder auf den linken oder rechten visuellen Kanal

fokussieren und den anderen im gleichen Augenblick vernachlässigen. In diesem Fall sollte einerseits die Information des dominierenden Auges verstärkt verarbeitet werden, andererseits führt die erhöhte neuronale Aktivität zu einer Hemmung der Informationsverarbeitung des anderen Auges.

Im tectofugalen visuellen System von Zebrafinken kreuzt die visuelle Information von der Retina komplett auf die kontralaterale Hirnhälfte und wird dort vermutlich hierarchisch im optischen Tectum, dem Nucleus rotundus und den telencephalen Entopallium verarbeitet. Da das Gehirn aber über intensive interhemisphärische Projektionen verfügt, ist visuelle Information vom linken und rechten Auge in beiden Hemisphären vorhanden. Die prominenteste Rückprojektion läuft vom optischen Tectum zum kontralateralen Nucleus rotundus, sodass davon ausgegangen werden kann, dass beginnend mit diesem thalamischen Kern beide Sehfelder im tectofugalen Pfad repräsentiert sind. Leitet man visuelle Antworten im Entopallium ab, zeigt sich jedoch, dass die neuronale Aktivität der rückkreuzenden, ipsilateralen Information stark gehemmt ist. Diese Hemmung kann durch Ausschalten des kontralateralen Auges vermindert werden, was beweist, dass die Informationsverarbeitung von beiden Augen Einfluss aufeinander nehmen [Engelage und Bischof, 1988; Bredenkötter und Bischof, 1990]. Diese Hemmung kann jedoch nicht von den Retinaganglienzellen vermittelt werden, sondern muss in zentralen Kernen des Gehirns angesiedelt sein. Mpodozis et al. [1996] und Karten et al. [1997] schlagen den SP/IPS-Komplex als möglichen Kandidat für derartige inhibitorische Prozesse vor. SP und IPS erhalten Input vom ipsilateralen [Mpodozis et al., 1996; Tömböl et al., 1999] und kontralateralen Tectum opticum [Bischof und Niemann, 1990, Mpodozis et al., 1996]. Nach der Hypothese von Mpodozis et al. [1996] schickt der Komplex GABAerge Projektionsneurone zum ipsilateralen Nucleus rotundus, die dort an visuellen Neuronen terminieren und die Inhibition der rückkreuzenden ipsilateralen Antwort vermitteln sollen.

Im ersten Experiment wurde der SP/IPS-Komplex mittels elektrolytischer Läsionen zerstört. Da ein Ausschalten der Zellen im SP/IPS nicht zu einer Änderung der Potentiale führt, kann die Hypothese von Mpodozis et al. nicht bedingungslos bestätigt werden. Würde die Projektion zwischen SP/IPS und Nucleus rotundus ausschließlich aus GABAergen Projektionsneuronen bestehen, die hemmendem Einfluss auf ipsilaterale Informationsverarbeitung haben, sollte eine Zerstörung der Zellen eine deutliche Erhöhung dieser Antwort bewirken.

Neben dem Vorschlag von Mpodozis ist eine weitere Möglichkeit denkbar, bei der die SP/IPS-Rotundus-Verbindung neben den inhibitorischen auch exzitatorische Projektionsneurone beinhaltet. Mit dieser zusätzlichen Projektion wären zwei verschiedene Inhibitionsmodelle möglich.

Beim ersten Modell kreuzt die ipsilaterale Information vom optischen Tectum in den SP/IPS und wird dort von intrinsischen GABAergen Neuronen reguliert. Die modulierte

Information wird anschließend über die exzitatorische Bahn weiter in den Nucleus rotundus geleitet.

Beim zweiten Modell gelangt der ipsilaterale Input über die direkte Rückprojektion vom Tectum in den Nucleus rotundus. In diesem Fall erfolgt die Inhibition dort über GABAerge Interneurone, die von den exzitatorischen Projektionsneuronen aus dem SP/IPS aktiviert werden.

Um die Hypothese des ersten Modells zu testen, wurde der GABA-Antagonist Picrotoxin in den SP/IPS-Komplex injiziert. Die Behandlung führt zu einem Ausschalten aller inhibitorischen Prozesse, die über diesen Neurotransmitter vermittelt werden.

Die Ableitung visuell evozierter Potentiale im Entopallium zeigt, dass die pharmakologische Behandlung des SP/IPS nur einen schwachen und nicht signifikanten Einfluss auf die Antworten auf kontra- und bilateral präsentierte Reize hat. Das Ausschalten der hemmenden Mechanismen führt aber zu einer signifikanten Erhöhung der Antworten auf ipsilaterale Stimulation. Dieses Ergebnis beweist, dass GABAerge Synapsen im SP/IPS-Komplex vorhanden sind und diese eine bedeutende Rolle in der Modulation ipsilateraler visueller Information spielen. Die von Tömböl et al. [1999] und Dreyer [2001, unveröffentlicht] gezeigten anatomischen Hinweise auf GABAerge Strukturen im SP/IPS können - da sie offensichtlich nicht zu Projektionsneuronen gehören - inhibitorischen Interneuronen zugeordnet werden.

Um die zweite Hypothese zu überprüfen, wurde der Nucleus rotundus ebenfalls mit Picrotoxin behandelt. Die Ableitungen im Entopallium zeigen, dass ein Ausschalten der rotundalen Inhibitionsmechanismen keinen signifikanten Einfluss auf ipsilaterale Informationsverarbeitung hat. Die Ableitungen beweisen dennoch GABAerge Mechanismen in diesem Kern, da sich die Antwortpotentiale auf kontra- und bilaterale Stimuli durch die Behandlung selektiv erhöhen.

Fasst man die Ergebnisse aus beiden Studien zusammen, ist die Idee einer rotundalen Hemmung der ipsilateralen Information nicht länger haltbar. Die weitaus logischere Hypothese eines Inhibitionsmechanismus im SP/IPS wird jedoch durch die Ergebnisse unterstützt.

Es wurde ein neuronales Verschaltungsmodell entwickelt, das die mögliche Organisation eines regulativen Mechanismus darstellt (Abb. 4.1). Das Modell ist in der Lage sowohl die in dieser Arbeit erlangten Ergebnisse als auch Ergebnisse aus früheren Studien zu erklären. Darüber hinaus schließt es die anatomischen Erkenntnisse über den ultrastrukturellen Aufbau des SP/IPS-Komplexes ein [Tömböl et al., 1999]. Die Begriffe ipsilateral und kontralateral beziehen sich hier wieder auf die Hemisphäre, in der die Reizantworten beider Augen im Entopallium beobachtet werden. Das Entopallium, der Kern, in dem die Antworten auf visuelle Reize gemessen wurden, erhält Input aus dem ipsilateralen Auge über folgende Projektionen. Von der Retina projiziert der optische Nerv zum Tectum

opticum der gegenüberliegenden Hemisphäre. Von dort kreuzt die Information über zwei Pfade zurück in den ipsilateralen Nucleus rotundus. Der erste ist die direkte Verbindung zwischen Tectum und Rotundus (1), der zweite Pfad verschaltet zunächst auf den SP/IPS-Komplex der ipsilateralen Hemisphäre (2), bevor die Information weiter an den Nucleus rotundus geleitet wird. Im SP/IPS wird der Informationstransfer vom ipsilateralen Auge zu den höheren Kernen über den Einfluss des kontralateralen Auges reguliert. Die Regulation erfolgt über eine exzitatorische Projektion vom ipsilateralen Tectum in den Komplex (3), deren Axone dort auf GABAergen Interneuronen terminieren [Tömböl et al., 1999]. Diese Interneurone verschalten auf die SP/IPS-Neurone, die die exzitatorische Bahn in den Nucleus rotundus bilden. Werden die inhibitorischen Interneurone ausgeschaltet, wie es bei

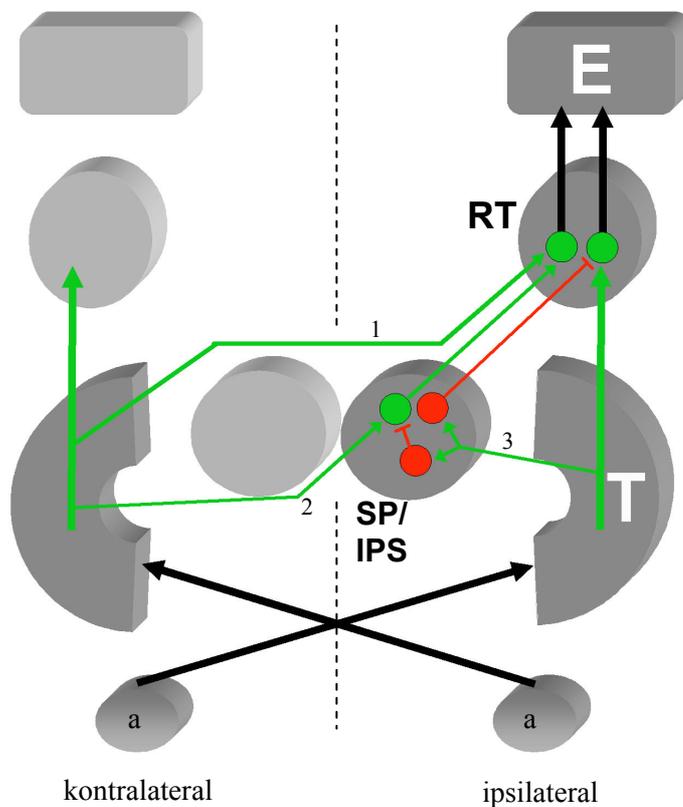


Abb. 4.1: Schematische Darstellung einer möglichen Verschaltung ipsilateraler und kontralateraler Information im SP/IPS-Komplex.

- | | |
|--------|--|
| a | Augen |
| E | Entopallium |
| RT | Nucleus rotundus |
| SP/IPS | Nucleus subpretectalis/
Nucleus interstitio-pretecto-
subpretectalis |
| grün | exzitatorische Projektion |
| rot | inhibitorische Projektion |

der Picrotoxininjektion der Fall ist, wird die gesamte Information aus dem ipsilateralen Auge ungehemmt in den Nucleus rotundus geleitet, was zu einer Erhöhung der Reizantworten im Entopallium führt. Wird das kontralaterale Auge ausgeschaltet [Engelage und Bischof, 1988], erhalten die inhibitorischen Interneurone im SP/IPS keinen aktivierenden Input und der gleiche Effekt wie bei der Picrotoxininjektion wird erreicht. Mit einer elektrolytischen Läsion im SP/IPS werden sowohl die exzitatorischen Projektionsneurone als auch die inhibitorischen Interneurone zerstört und ein

Informationstransfer vom ipsilateralen Auge in die höheren Kerne ist über diesen Pfad nicht mehr möglich. Die Antwort auf ipsilaterale Reize, die in unbehandelten Vögeln aktiv gehemmt wird, kann also durch die Läsion nicht signifikant verändert werden. In diesem Punkt wird allerdings vorausgesetzt, dass durch die Läsion die gleichen Anteile exzitatorischer und inhibitorischer Komponenten aus-geschaltet werden.

Die Frage, in welcher Weise die direkte Projektion in den Nucleus rotundus und die indirekte Projektion über den SP/IPS miteinander interagieren, bleibt ungeklärt. Es ist einerseits vorstellbar, dass beide Pfade Teile der selben Information vermitteln (siehe unten: Alarmsignal-Hypothese), andererseits wäre es möglich, dass die direkte Verbindung zu bestimmten Anteilen aus inhibitorischen Projektionsneuronen besteht, die im Nucleus rotundus auf Neurone des ungekreuzten Hauptpfades des kontralateralen Auges projizieren. Die Verschaltung der im Nucleus rotundus eingehenden Axone des ipsilateralen Auges bedarf weiterhin einer näheren Betrachtung. Es stellt sich die Frage, ob die Axone hier auf binokularen Neuronen terminieren oder ob sie auf eine separate Population von Zellen verschalten, die die Information in einem distinkten Pfad getrennt ins Entopallium sendet. Eine Injektion von Picrotoxin in den Nucleus rotundus führt zu einer Erhöhung kontra- und bilateral evozierter Potentiale, ipsilaterale Antworten werden nicht signifikant verändert. Dieses Ergebnis lässt vermuten, dass die ipsilaterale Information im Rotundus noch weitgehend getrennt verarbeitet wird und dabei GABAerge Mechanismen in diesem Kern keine entscheidende Rolle spielen. Die elektrophysiologischen Untersuchungen von Folta et al. [2004], die Neurone mit ipsilateralen Antworten im Nucleus rotundus gezeigt haben, unterstützt diese Hypothese. Im Gegensatz dazu stehen die Ergebnisse von Schmidt und Bischof [2001]. In dieser Studie wurden keine rein ipsilateral getriebenen Neurone im Nucleus rotundus gefunden; alle Neurone, die auf ipsilaterale Stimulation antworten, waren auch durch kontralaterale Reize erregbar. Da in dieser Studie allerdings nur 15 rotundale Neurone abgeleitet wurden, ist es nicht unwahrscheinlich, dass Zellen mit exklusiv ipsilateralem Input übersehen wurden.

Betrachtet man das Verschaltungsmodell unter funktionellen Gesichtspunkten, ergeben sich mehrere Interpretationsmöglichkeiten über die Natur der ipsilateralen Antwort.

In den elektrophysiologischen Experimenten befinden sich die Vögel in einer sehr artifiziellen Versuchssituation, in der die visuellen Reize aus in der Natur nicht vorkommenden Lichtblitzen bestehen. In dieser Situation verarbeitet jede Hemisphäre hauptsächlich Information des kontralateralen Auges und diese neuronalen Antworten ändern sich bei binokularer Stimulation nicht signifikant. Das bedeutet, dass die rückkreuzende ipsilaterale Information in dieser künstlichen Situation keine entscheidende Rolle spielt.

Bei wachen, frei agierenden Vögeln würde das bedeuten, dass beide Hemisphären simultan die Information des kontralateralen Auges verarbeiten, beide Sehfelder wären in gleichem

Maße beachtet. Für ein Tier, das sich auf eine Reaktion beschränken muss (Reaktion auf das Objekt im linken oder im rechten Sehfeld), wäre eine solcher Verarbeitungsmechanismus nicht effizient. In dem Augenblick, in dem das Tier die Aufmerksamkeit auf ein Objekt im z.B. rechten Sehfeld richtet, sollte dem rechten Auge auch mehr neuronale Kapazität zugewiesen werden. Das könnte theoretisch dadurch erfolgen, dass das aufmerksame Auge neben der kontralateralen Hemisphäre Teile der ipsilateralen Hemisphäre nutzt. Die in den Untersuchungen von Schmidt und Bischof [2001] und Folta et al. [2004] gefundenen binokularen Neurone im Nucleus rotundus zeigen, dass Informationen aus beiden Augen in diesem Kern repräsentiert sind und unterstützen diese Hypothese. Es stellt sich die Frage, in welcher Art der in dieser Arbeit gezeigte Inhibitionsmechanismus in das Szenario integriert werden kann. Die einfachste Möglichkeit ist die Annahme einer bisher unbekannteren höheren neuronalen Instanz, die entscheidet, auf welches Sehfeld die Aufmerksamkeit gelegt wird. Diese Instanz moduliert den SP/IPS-Komplex und erhöht den Informationsfluss aus dem ipsilateralen Auge im Nucleus rotundus und Entopallium, sodass die Objektverarbeitung zusätzlich zur kontralateralen Hirnhälfte in der ipsilateralen stattfindet. Ein kritischer Punkt an dieser Hypothese ist die Tatsache, dass Information über Form und Farbe etc. über die Rückkreuzung vom Tectum zum SP/IPS geschickt werden muss. Es ist fraglich, ob diese große Menge an detaillierter Information über die nicht sehr prominente interhemisphärische Bahn vermittelt werden kann.

Eine weitere Idee über die funktionellen Eigenschaften besteht in der Möglichkeit, dass der ipsilaterale Pfad, der über den SP/IPS-Komplex verschaltet ist, keine detaillierte Objektinformation verarbeitet, sondern einen Art Alarmsignal an die entsprechende Hemisphäre vermittelt.

In einem Augenblick liegt die visuelle Aufmerksamkeit z.B. auf einem Objekt im rechten Sehfeld. Im linken Sehfeld befinden sich keine bemerkenswerten Reize und die über den SP/IPS rückkreuzende ipsilaterale Bahn ist wenig aktiv. Diese geringe Aktivität wird noch zusätzlich durch das kontralaterale Auge inhibiert. Dieser Moment könnte als eine Art Grundzustand interpretiert werden, in dem die Exzitation aus dem ipsilateralen Auge und die Inhibition aus dem kontralateralen Auge im Subsystem des SP/IPS ein Gleichgewicht erreicht. Erscheint aber ein auffälliger Reiz im momentan unbeachteten linken Sehfeld, erhöht sich der Informationsfluss der rückkreuzenden Bahn und das SP/IPS-System wird aus seinem Gleichgewicht gebracht. Die ipsilaterale Information überwindet die Hemmung des kontralateralen Auges und wird in die höheren Zentren des Gehirns gesandt, sodass hier entweder - die erste Hypothese aufgreifend - neuronale Kapazität für das ipsilaterale Auge freigemacht werden kann, (die weitere Informationsverarbeitung könnte dann über die direkte, rückkreuzende Bahn vom Tectum zum Nucleus rotundus erfolgen) oder das Alarmsignal schaltet die eben noch vorhandene Verarbeitung des rechten Objektes aus,

sodass das Objekt im linken Sehfeld die volle Aufmerksamkeit bekommt.

Nach der vorliegenden Datenlage ist die Alarmsignal-Hypothese weitaus wahrscheinlicher. In diesem Szenario hat der SP/IPS-Komplex die Funktion einer Relay-Station, die direkt in die erste Reaktion auf einen neuen visuellen Stimulus eingebunden ist, die Annahme einer höheren Entscheidungsinstanz ist hierbei nicht länger nötig.

Die Untersuchungen in dieser Arbeit beschäftigen sich intensiv mit einem Teil der in den tectothalamischen Trakt eingebetteten Kerne, dem SP und dem IPS. Andere Kerngebiete dieser Gruppe könnten allerdings ebenfalls eine Rolle in der Verarbeitung visueller Information spielen. Ein möglicher Kandidat ist der Nucleus posteroventralis thalami (PV), der Input vom kontralateralen optischen Tectum bekommt und seinerseits in den ipsilateralen Nucleus rotundus projiziert [Tömböl et al., 1999]. Ein Regulationssystem, das unter Einbeziehung des SP/IPS und PV den visuellen Informationsfluss moduliert, ist ebenfalls denkbar.

Ein weiterer kritischer Punkt ist die funktionelle Differenzierung von SP und IPS. Beide Kerne werden in der Literatur oft als gemeinsamer Komplex zusammengefasst [Mpodozis et al., 1996, Karten et al., 1997] und wurden in dieser Arbeit als solches behandelt. Die anatomischen Eigenschaften der Kerne machen eine getrennte pharmakologische Behandlung unmöglich. Tracing-Studien von Deng und Rogers [1998] zeigen jedoch, dass die Kerne in verschiedene Zielgebiete projizieren. Der IPS sendet Informationen ausschließlich an den Nucleus triangularis, einem dem Nucleus rotundus anliegenden und zugehörigen Kern. Der SP projiziert in alle Untereinheiten des Nucleus rotundus und rückt ihn dadurch in den Mittelpunkt bei der ipsilateralen Informationsmodulation. Auch wenn der IPS in dieser Arbeit pharmakologisch behandelt wurde, ist es nicht unwahrscheinlich, dass der Kern andere Funktionen erfüllt.

4.4 Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Wahrnehmung der visuellen Umwelt bei Vögeln mit lateral stehenden Augen. Diese Augenstellung bedingt eine Divergenz der Sehachsen und mindestens zwei gleichzeitig mögliche Fixierpunkte. Dadurch stellt sich die Frage, wie die Tiere die Informationen aus den beiden unterschiedlichen Blickrichtungen verarbeiten. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen bieten die Möglichkeit, ein Szenario der Perzeption der visuellen Umwelt mit divergenten Sehachsen zu entwickeln.

Befindet sich kein besonderer Stimulus im visuellen Gesamtfeld, scannen die Vögel das Umfeld mit horizontal ausgerichteten Bewegungen. Beide Augen sind in den meisten Fällen über eine Gegenbewegung miteinander koordiniert: bewegt sich z.B. ein Auge in

den frontalen Bereich, führt das andere eine Bewegung in das hintere Sehfeld aus. Damit bleibt der größte Anteil des Sehfeldes im perzeptiven Bereich, und auftauchende Objekte können frühzeitig erkannt werden. Diese Verhaltensreaktion wird durch anatomische Anpassungen des Vogelauges optimiert. Die Retinae verfügen über ein horizontal ausgerichtetes, streifenförmiges Areal mit relativ hoher Zelldichte, durch den eine verbesserte Objektdetektion auch in nichtfovealen Bereichen ermöglicht wird. Es wäre möglich, dass die Aufmerksamkeit der Vögel in einer reizarmen Situation ist nicht auf ein spezielles Objekt gerichtet ist, und möglicherweise verläuft die visuelle Verarbeitung auf einer reduzierten Stufe der Bildverarbeitung, dem "indirekten" Sehen [Kirmse, 1990], das nicht an Aufmerksamkeitsmechanismen gekoppelt ist. Auf dieser Stufe der visuellen Informationsverarbeitung wäre es durchaus denkbar, dass die Tiere die Bilder beider Augen simultan verarbeiten und eine Art Dualperzept oder auch panoramisches Bild wahrnehmen. Möglicherweise werden dabei keine einzelnen Objekte wahrgenommen sondern lediglich Bewegungen detektiert, die bei ihrem Auftreten dann die Aufmerksamkeitsmechanismen aktivieren. Sollten die beiden Bilder auf dieser Stufe der Verarbeitung zu einem Perzept verbunden werden, könnte diese Bildfusion durch die gezeigte Bewegungskoordination unterstützt werden. Durch die Koordination von Richtung und Amplitude verschieben sich die Bilder in beiden Augen um gegensätzliche Winkel und ähnliche Amplitudenbeträge. Dadurch blicken beide Foveae immer auf die entgegengesetzten Pole einer gemeinsamen Achse im visuellen Gesamtfeld und es ergeben sich konstante Parameter, die sich in fast jeder Simultanbewegung wiederfinden. So blickt das linke Auge z.B. meist in den oberen frontalen Bereich wenn das rechte nach unten, caudal gerichtet ist. Diese Konstanz in der Bildverschiebung könnte die Kombination beider Bilder zu einem Perzept erleichtern.

Erscheint ein Objekt in einem der Sehfelder, wird es von dem internen selektiven Zuwendungsmechanismus ausgewählt und die visuelle Aufmerksamkeit auf das Objekt gerichtet. Die Informationsverarbeitung verlässt dabei die Stufe des indirekten Sehens und führt mit dem reizzugewandten Auge eine Fixationssakkade aus. Das reizabgewandte Auge bewegt sich - den gleichen Koordinationsmechanismus wie bei spontanen Augenbewegungen nutzend - simultan in die Gegenrichtung. Im Fall der Objektzuwendung wird die mit der Gegenbewegung verknüpfte Information des anderen Auges wahrscheinlich nicht genutzt, was die Ergebnisse der neurophysiologischen Experimente gezeigt haben. Die Objektinformation aus dem perzipierenden Auge wird zum großen Teil im tectofugalen visuellen System der kontralateralen Hemisphäre verarbeitet. Die Aktivität dieses Auges hemmt über inhibitorische Prozesse die Verarbeitung der Information aus dem reizabgewandten Auge, wobei die Inhibition eventuell über den SP/IPS-Komplex vermittelt wird.

Erscheint ein weiterer Stimulus in dem momentan schwach verarbeiteten Sehfeld, wird in Abhängigkeit von seiner Reizstärke die noch aktive Hemmung überwunden und die Auf-

merksamkeit des Vogels auf das andere Sehfeld und den neuen Reiz gerichtet. Diesem Ausrichten folgt wieder eine Fixationssakkade.

Wenn gleichzeitig zwei Stimuli in den temporalen Sehfeldern erscheinen, kommt es grundsätzlich zur Zuwendung eines Auges zu einem der beiden Objekte. Wie schon Kirmse [1990] in seiner Hypothese einer "internen selektiven Zuwendung" vermutet hat, erfolgt eine Auswahl und Fixation eines der Objekte, während das andere vernachlässigt wird. Demnach trifft offensichtlich die von aufgestellte Hypothese, dass beim Fixieren immer nur ein Objekt innerhalb des visuellen Gesamtfeldes verarbeitet werden kann, in diesem Beispiel multifovealen Sehens zu.

Erscheint ein Stimulus im frontalen Sehfeld zeigen sich zwei verschiedene Zuwendungsmodi. Entweder wird - wie bei der Zuwendung auf einen unilateralen Reiz - ein Auge dem Stimulus zugewandt und das andere führt eine Gegenbewegung aus, oder beide Augen werden in einer Konvergenzbewegung simultan auf den Reiz gerichtet. Bei der Konvergenzbewegung könnte ein zweites retinales Areal scharfen Sehens in den frontalen Bereich gerichtet werden, um z.B. die Landestelle bei Landeanflügen zu detektieren.

Reize, die sich im Sehfeld bewegen, verfolgt ein Zebrafink nicht mit flüssigen Augenbewegungen, sondern er zeigt periodische Folgesakkaden. Möglicherweise gelingt es ihm dadurch, zwischen den Sakkaden wenigstens auf der Stufe des "indirekten" Sehens beide Sehfelder zu überwachen.

Dieses Szenario fügt alle Aspekte, die in der Arbeit erarbeitet wurden, zu einem plausiblen Bild zusammen und bietet eine mögliche Lösung für den visuellen Konflikt, der sich vermutlich in einem Sehsystem mit seitlich positionierten Augen ergibt.

5. Zusammenfassung

Die sensorische Systeme von Organismen sind in der Regel an die ökologischen Bedingungen ihrer Umwelt angepasst. Nicht räuberisch lebende Tiere haben zum Beispiel oft seitlich stehende Augen, die vermutlich den Vorteil bieten, dass sie einen großen Bereich des visuellen Umfeldes überblicken und damit eine Früherkennung von Feinden ermöglicht. Durch die laterale Anordnung der Augen ergeben sich zum größten Teil voneinander getrennt Sehfelder und der Vogel blickt mit divergenten Sehachsen in verschiedene Positionen des visuellen Gesamtfeldes. Im Gegensatz zum Menschen, der mit beiden Augen auf ein Objekt blickt, und dessen Gehirn die annähernd gleichen Bilder aus beiden Augen zu einem Perzept zusammengefügt, muss der Vogel zwei unterschiedliche Bilder neuronal verarbeiten. Bisher war ungeklärt, ob dabei die Informationen aus beiden Augen zu einem Perzept fusioniert werden, woraus ein panoramisches Bild oder eine Art Dualperzept resultieren würde, oder ob der Vogel die Informationen alternierend verarbeitet, indem er seine visuelle Aufmerksamkeit abwechselnd auf das linke oder rechte Sehfeld legt. In dieser Arbeit wird untersucht, wie Zebrafinken diese Situation lösen und welche Mechanismen genutzt werden, um eine effektive visuelle Wahrnehmung mit divergenten Sehachsen zu gewährleisten. Darüber hinaus wird untersucht, welche Anpassungen des visuellen Systems existieren, um diese Perzeption zu optimieren.

Da ein Verschieben der visuellen Aufmerksamkeit bei den Tieren offensichtlich mit einer fixierenden Augenbewegung gekoppelt ist, wird zunächst das Blickverhalten von Zebrafinken in unterschiedlichen Reizsituationen untersucht. Diese Studie zeigt quantitative Ergebnisse über die Bewegungen beider Augen bei seitlich blickenden Vögeln. Diesen Ergebnissen zufolge werden die Augen in den meisten Fällen gleichzeitig bewegt. Das heißt, dass die Vögel nicht, wie früher vermutet, ihre Augen unabhängig voneinander bewegen, sondern dass ein bisher unbekannter neuronaler Mechanismus existiert, der die Bewegungen beider Augen miteinander koordiniert. Dieser Koordinationsmechanismus führt bei Simultanbewegungen dazu, dass die Augen im jeweiligen Sehfeld mit ähnlicher Amplitude in die Gegenrichtung bewegt werden, sodass beide Foveae immer eine gemeinsame Achse im Gesamtfeld bilden. Die Koordination wird zum Beispiel bei spontanen Augenbewegungen in reizarmer Umgebung genutzt. Es wird auch gezeigt, dass die Augen in dieser Situation bevorzugt in der horizontalen Ebene bewegt werden. Die Vorteile einer solchen Anpassung des Sehsystems, zum Beispiel für eine effektive Detektion von Feinden, werden in der Arbeit eingehend diskutiert.

Die Augenkoordination zeigt sich auch bei den meisten Zuwendungsbewegungen auf statische Reize, die an unterschiedlichen Stellen im Sehfeld erscheinen. Eine Ausnahme bilden Zuwendungsreaktionen auf Reize im frontalen Sehfeld. Hier zeigen sich bei den Zuwendungen zwei verschiedene Bewegungsmodi. Neben unilateralen Blickzuwendungen

mit einem Auge erfolgen 22% der Reaktionen als konvergente Simultanwendungen mit beiden Augen.

Durch die Auswertung der reizevozierten Zuwendungsreaktionen kann auch die Frage beantwortet werden, wie Zebrafinken den Perzeptionskonflikt lösen, der sich möglicherweise durch divergente Sehachsen und die damit verbundenen zwei Bilder ergibt. Werden Zebrafinken simultan in beiden lateralen Sehfeldern stimuliert, erfolgt eine Blickreaktion immer nur auf einen der Reize, indem sich ein Auge diesem Stimulus zuwendet, das andere Auge führt eine Bewegung in die Gegenrichtung aus, entfernt sich also vom Reiz. Damit ist gezeigt, dass wenigstens bei lateraler Fixation die Aufmerksamkeit der Vögel auf einem Sehfeld liegt und das andere vernachlässigt wird.

Im zweiten Projekt wird die Retina von Zebrafinken mit anatomischen Methoden untersucht, um mögliche Anpassungen an die visuelle Situation des Vogels nachzuweisen. Die Ergebnisse aus einer Dichteanalyse von Retinaganglienzellen und ophthalmoskopischen Untersuchungen von retinalen Landmarken ergänzen sich zu einem Bild, das den grundsätzlichen Aufbau der Zebrafinkenretina darstellt. Die Daten zeigen unter anderem, dass die Vögel neben der Fovea centralis über einen zweiten Bereich scharfen Sehens verfügen. Möglicherweise wird diese temporale Area mit den frontalen Konvergenzbewegungen in das vordere Sehfeld gerichtet und dort für Objektdetektion genutzt. Die Möglichkeiten, die sich durch eine solche Spezialisierung ergeben, werden ebenfalls diskutiert. Fovea und temporale Area sind durch einen retinalen Streifen mit erhöhter Zelldichte miteinander verbunden. Sowohl dieses Streifenareal, als auch die Vorzugsrichtung der spontanen Augenbewegungen liegen in der Horizontalebene. Mögliche Zusammenhänge und Optimierungsmöglichkeiten für visuelle Perzeption werden im Diskussionsteil der Arbeit ausgeführt.

Frühere Verhaltensstudien und die in dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen der Augenbewegungen zeigen, dass Zebrafinken bei Objektperzeption ihre Aufmerksamkeit auf ein laterales Sehfeld legen und das andere vernachlässigen. Daher müssen neuronale Mechanismen existieren, die einen hemmenden Einfluss auf die Verarbeitung von visueller Information aus dem vernachlässigten Auge haben. Tatsächlich haben frühere elektrophysiologische Versuche gezeigt, dass die Aktivität des einen Auges den Informationsfluss des anderen inhibieren kann. In dieser Arbeit werden zwei Kerngebiete des visuellen Systems, der Nucleus rotundus und der SP/IPS-Komplex, der sich aus dem Nucleus subpretectalis und dem Nucleus interstitio-pretecto-subpretectalis zusammensetzt, auf hemmende Eigenschaften untersucht. Dazu wurden die Gebiete mit Läsionen zerstört oder mit einem GABA-Antagonisten behandelt, um inhibitorische Mechanismen auszuschalten. Vor und nach der jeweiligen Behandlung wurden visuelle, ipsi-, kontra- und bilateral evozierter Potentiale im Entopallium, einem höheren visuellen Gebiet elektrophysiologisch abgeleitet, um die von beiden Augen kommende Information zu

erfassen. Die Ergebnisse zeigen, dass der SP/IPS-Komplex einen deutlichen hemmenden Einfluss auf die Verarbeitung visueller Information hat, die vom ipsilateral zur Ableitung liegenden Auge kommt. Die Antwortpotentiale auf kontra- oder bilaterale Stimulation ändern sich nicht signifikant. Das Ausschalten inhibitorischer Mechanismen im Nucleus rotundus ändert ipsilaterale Antworten nicht signifikant, es zeigt sich jedoch eine Erhöhung der Antwortpotentiale auf kontra- und bilaterale Reize. Die Ergebnisse der neurophysiologischen Studien werden zusammengefasst diskutiert und es wird ein neuronales Verschaltungsmodell erstellt, das Erkenntnisse aus früheren Studien und die Ergebnisse dieser Arbeit erklären kann.

6. Literatur

- Bagnoli B, Francesconi W, Magni F (1977) Visual wulst influences on the optic tectum of the pigeon. *Brain Behav Evol* 14:217-237.
- Bagnoli P, Francesconi W, Magni F (1979) Interaction of optic tract and visual wulst impulses on single units of the pigeon's optic tectum. *Brain Behav Evol* 16:19-37.
- Bagnoli P, Fontanesi G, Casini G, Porciatti V (1990) Binocularity in the little owl, *Athene noctua*. I. Anatomical investigation of the thalamo-Wulst pathway. *Brain Behav Evol* 35:31-39.
- Bellhorn RW, Bellhorn MS (1975) The avian pecten. *Ophthalmic Res* 7:1-7.
- Benowitz LI, Karten HJ (1976) Organization of the tectofugal visual pathway in the pigeon: a retrograde transport study. *J Comp Neurol* 167:503-520.
- Bischof HJ (1981) A stereotaxic headholder for small birds. *Brain Res Bull* 7:435-436.
- Bischof HJ (1988) The visual field and visually guided behavior in the zebra finch (*taeniopygia guttata*). *J Comp Physiol [A]* 163:329-337.
- Bischof HJ, Niemann J (1990) Contralateral projection of the optic tectum in the zebra finch (*Taeniopygia guttata castanotis*). *Cell Tissue Res* 262:307-313.
- Bischof HJ, Watanabe S (1997) On the structure and function of the tectofugal visual pathway in laterally eyed birds. *Eur J Morphol* 35:246-254.
- Blake R (1989) A neural theory of binocular rivalry. *Psychol Rev* 96:145-167.
- Bloch S, Martinoya C (1982) Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon. I. Tachistoscopic visual acuity as a function of distance. *Behav Brain Res* 5:231-244.
- Bloch S, Rivaud S, Martinoya C (1984) Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon. III. Different patterns of eye movements for binocular and monocular fixation. *Behav Brain Res* 13:173-182.
- Bloch S, Lemeignan M, Martinoya C (1986) Coordinated vergence for frontal fixation, but independent eye movements for lateral viewing, in the pigeon. In: Edited Proceedings of the Third European Conference on Eye Movements (O'Regan JK, Lévy-Schoen A, eds). Dourdan, France: Elsevier Holland.
- Bowmaker JK (1977) The visual pigments, oil droplets and spectral sensitivity of the pigeon. *Vision Res* 17:1129-1138.
- Bravo H, Pettigrew JD (1981) The distribution of neurons projecting from the retina and visual cortex to the thalamus and tectum opticum of the barn owl, *Tyto alba*, and the burrowing owl, *Speotyto cunicularia*. *J Comp Neurol* 199:419-441.

- Bravo H, Inzunza O (1983) Estudio anatomico en las vias visuales paralelas en falconiformes. *Arch Biol Med Exp* 16:283-289.
- Bredenkötter M, Bischof HJ (1990) Differences between ipsilaterally and contralaterally evoked potentials in the visual wulst of the zebra finch. *Vis Neurosci* 5:155-163.
- Britto LR, Gasparotto OC, Hamassaki DE (1990) Visual telencephalon modulates directional selectivity of accessory optic neurons in pigeons. *Vis Neurosci* 4:3-10.
- Bruce CJ, Goldberg ME (1985) Primate frontal eye fields. I. Single neurons discharging before saccades. *J Neurophysiol* 53:603-635.
- Burkhardt D (1989) UV vision: A bird's eye view of feathers. *J Comp Physiol [A]* 164:787-796.
- Cajal SR (1891) Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine reele des nerves optique. *Int Mschr Anat Physiol B* 8:336-337.
- Casini G, Fontanesi G, Bagnoli P (1993) Binocular Processing in Frontal-Eyed Birds. In: *Vision, Brain and Behavior in Birds* (Zeigler HP, Bischof HJ, eds): MIT Press Cambridge.
- Chen DM, Goldsmith TH (1986) Four spectral classes of cone in the retinas of birds. *J Comp Physiol [A]* 159:473-479.
- Clarke PG (1992) Neuron death in the developing avian isthmo-optic nucleus, and its relation to the establishment of functional circuitry. *J Neurobiol* 23:1140-1158.
- Clarke PG, Whitteridge D (1976) The projection of the retina, including the 'red area' on to the optic tectum of the pigeon. *Q J Exp Physiol Cogn Med Sci* 61:351-358.
- Cowan WM, L. A, S. PTP (1961) An experimental study of the avian visual system. *J Anat Lond* 95:545-563.
- Davies MN, Green PR (1990) Optic flow-field variables trigger landing in hawk but not in pigeons. *Naturwissenschaften* 77:142-144.
- Delius JD, Jahnke-Funk E, Hawker A (1981) Stimulus display geometry and colour discrimination learning by pigeons. *Curr Psych Res* 1:203-214.
- Deng C, Rogers LJ (1998) Organisation of the tectorotundal and SP/IPS-rotundal projections in the chick. *J Comp Neurol* 394:171-185.
- Desimone R, Wessinger M, Thomas L, Schneider W (1990) Attentional control of visual perception: cortical and subcortical mechanisms. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 55:963-971.

- Donovan WJ (1978) Structure and function of the pigeon visual system. *Physiol Psychol* 6:403-437.
- Dreyer M (2001) Diplomarbeit: Die Verteilung von γ -Aminobuttersäure von weißen und wildfarbenen Zebrafinken unter besonderer Berücksichtigung der visuellen Kerngebiete Nucleus rotundus, Nucleus subpretectalis und Nucleus interstitio-pretecto-subpretectalis.
- Emmerton J (1983) Vision. In: *Physiology and behaviour of the pigeon*, pp 245-266: M. Abs, ed. Academic Press, London.
- Engelage J, Bischof HJ (1988) Enucleation enhances ipsilateral flash evoked responses in the ectostriatum of the zebra finch (*Taeniopygia guttata castanotis* Gould). *Exp Brain Res* 70:79-89.
- Engelage J, Bischof HJ (1994) Visual wulst influences on flash evoked responses in the ectostriatum of the zebra finch. *Brain Res* 652:17-27.
- Finger E, Burkhardt D (1994) Biological aspects of bird colouration and avian colour vision including ultraviolet range. *Vision Res* 34:1509-1514.
- Fite KV, Reiner A, Hunt SP (1979) Optokinetic nystagmus and the accessory optic system of pigeon and turtle. *Brain Behav Evol* 16:192-202.
- Fite KV, Brecha N, Karten HJ, Hunt SP (1981) Displaced ganglion cells and the accessory optic system of pigeon. *J Comp Neurol* 195:279-288.
- Fitzke FW, Hayes BP, Hodos W, Holden AL, Low JC (1985) Refractive sectors in the visual field of the pigeon eye. *J Physiol* 369:33-44.
- Folta K, Diekamp B, Gunturkun O (2004) Asymmetrical modes of visual bottom-up and top-down integration in the thalamic nucleus rotundus of pigeons. *J Neurosci* 24:9475-9485.
- Fox R, Lehmkuhle SW, Westendorf DH (1976) Falcon visual acuity. *Science* 192:263-265.
- Frost BJ, Wise LZ, Morgan B, Bird D (1990) Retinotopic representation of the bifoveate eye of the kestrel (*Falco spraverius*) on the optic tectum. *Vis Neurosci* 5:231-239.
- Fuchs AF, Luschei ES (1970) Firing patterns of abducens neurons of alert monkeys in relationship to horizontal eye movement. *J Neurophysiol* 33:382-392.
- Fukushima K, Kaneko CR, Fuchs AF (1992) The neuronal substrate of integration in the oculomotor system. *Prog Neurobiol* 39:609-639.
- Galifret Y (1968) [The various functional areas of the retina of pigeons]. *Z Zellforsch Mikrosk Anat* 86:535-545.
- Gioanni H, Villalobos J, Rey J, Dalbera A (1983) Optokinetic nystagmus in the pigeon (*Columba livia*). III. Role of the nucleus ectomamillaris (nEM): interactions in the accessory optic system (AOS). *Exp Brain Res* 50:248-258.

- Gioanni H, Rey J, Villalobos J, Richard D, Dalbera A (1983) Optokinetic nystagmus in the pigeon (*Columba livia*). II. Role of the pretectal nucleus of the accessory optic system (AOS). *Exp Brain Res* 50:237-247.
- Goldberg ME, Eggers HM, Gouras P (1996) The Ocular Motor System. In: *Principals of Neural Science* (Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, eds):660-678.
- Gray CM, Singer W (1989) Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 86:1698-1702.
- Gruart A, Delgado-Garcia JM (1994) Signalling properties of identified deep cerebellar nuclear neurons related to eye and head movements in the alert cat. *J Physiol* 478 (Pt 1):37-54.
- Güntürkün O, Karten HJ (1991) An immunocytochemical analysis of the lateral geniculate complex in the pigeon (*Columba livia*). *J Comp Neurol* 314:721-749.
- Güntürkün O, Miceli D, Watanabe M (1993) Anatomy of the Avian Thalamofugal Pathway. In: *Vision, Brain and Behavior in Birds* (Zeigler HP, Bischof HJ, eds): MIT Press Cambridge.
- Güntürkün O (1999) Sensory Physiology: Vision. In: *Sturkie's Avian Physiology* (Whitford W, ed), pp 1-18: Academic Press.
- Hahmann U, Güntürkün O (1992) Visual-discrimination deficits after lesions of the centrifugal visual system in pigeons (*Columba livia*). *Vis Neurosci* 9:225-233.
- Hahmann U, Güntürkün O, Shimizu T (1994) Immunohistochemical analysis of the thalamofugal-Wulst projection of the pigeon (*Columba livia*). In: *Göttingen Neurobiology Report* (Elsner N, Breer H, eds).
- Hayes BP, Webster KE (1985) Cytoarchitectural fields and retinal termination: an axonal transport study of laminar organization in the avian optic tectum. *Neuroscience* 16:641-657.
- Henke H (1983) The central part of the avian visual system. In: *Progress in nonmammalian brain research* (Nistica G, Bolis L, eds), pp 113-158. Florida: CRC Press.
- Holden AL (1990) Centrifugal pathways to the retina: which way does the "searchlight" point? *Vis Neurosci* 4:493-495.
- Hunt SP, Webster KE (1975) The projection of the retina upon the optic tectum of the pigeon. *J Comp Neurol* 162:433-445.
- Hunt SP, Kunzle H (1976) Observations on the projections and intrinsic organization of the pigeon optic tectum: an autoradiographic study based on anterograde and retrograde, axonal and dendritic flow. *J Comp Neurol* 170:153-172.
- Intrup S (2001) Examensarbeit: Die Kopfhaltung von Zebrafinken (*Taeniopygia guttata castanotis*).

- Inzunza O, Bravo H, Smith RL, Angel M (1991) Topography and morphology of retinal ganglion cells in Falconiforms: a study on predatory and carrion-eating birds. *Anat Rec* 229:271-277.
- Jane SD, Bowmaker JK (1988) Tetrachromic colour vision in the duck (*Anas platyrhynchos* L.): Microspectrophotometry of visual pigments and oil droplets. *J Comp Physiol [A]* 62:225-235.
- Karten HJ, Cox K, Mpodozis J (1997) Two distinct populations of tectal neurons have unique connections within the retinotectoretinal pathway of the pigeon (*Columba livia*). *J Comp Neurol* 387:449-465.
- Karten HJ, Hodos W, Nauta WJ, Revzin AM (1973) Neural connections of the "visual wulst" of the avian telencephalon. Experimental studies in the pigeon (*Columba livia*) and owl (*Speotyto cunicularia*). *J Comp Neurol* 150:253-278.
- Karten JH, Fite KV, Brecha N (1977) Specific projection of displaced retinal ganglion cells upon the accessory optic system in the pigeon (*Columbia livia*). *Proc Natl Acad Sci U S A* 74:1753-1756.
- Kirmse W (1990) Kritische Übersicht zur selektiven Sensomotorik des Blickens und multifovealen Spähens bei Vögeln. *Zool Jb Physiol* 94:217-228.
- Laverghetta AV, Shimizu T (2003) Organization of the ectostriatum based on afferent connections in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Brain Res* 963:101-112.
- Lemeignan M, Sansonetti A, Gioanni H (1992) Spontaneous saccades under different visual conditions in the pigeon. *Neuroreport* 3:17-20.
- Logothetis NK, Leopold DA, Sheinberg DL (1996) What is rivaling during binocular rivalry? *Nature* 380:621-624.
- Luksch H (2003) Cytoarchitecture of the avian optic tectum: neuronal substrate for cellular computation. *Rev Neurosci* 14:85-106.
- Mardia KV, Jupp PE (2000) Directional statistics. New York: Wiley.
- Martin GR (1985) Eye. In: Form and function in Birds (King AS, McLelland J, eds): Acad Press, London.
- Martin GR (1993) Producing the Image. In: Vision, Brain and Behavior in Birds (Zeigler HP, Bischof HJ, eds): MIT Press Cambridge.
- Martinez-de-la-Torre M, Martinez S, Puelles L (1990) Acetylcholinesterase-histochemical differential staining of subdivisions within the nucleus rotundus in the chick. *Anat Embryol (Berl)* 181:129-135.
- Martinoya (1984) Pigeons eyes converge during feeding: evidence for frontal binocular fixation in a lateral-eyed bird. *neuroscience letters*.

- Martinoya C, Rivaud S, Bloch S (1983) Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon. II. Velocity thresholds for movement discrimination. *Behav Brain Res* 8:375-385.
- Meier RE, Mihailovic J, Cuenod M (1974) Thalamic organization of the retino-thalamo-hyperstriatal pathway in the pigeon (*Columba livia*). *Exp Brain Res* 19:351-364.
- Meyer DB (1977) The avian eye and its adaptations. In: *Handbook of sensory physiology, The visual system in vertebrates* ((ed.) FC, ed), pp (Chapter 10) p. 549-611.
- Miceli D, Marchand L, Reperant J, Rio JP (1990) Projections of the dorsolateral anterior complex and adjacent thalamic nuclei upon the visual Wulst in the pigeon. *Brain Res* 518:317-323.
- Morgan B, Frost BJ (1981) Visual response characteristics of neurons in nucleus of basal optic root of pigeons. *Exp Brain Res* 42:181-188.
- Moschovakis AK (1996) Neural network simulations of the primate oculomotor system. II. Frames of reference. *Brain Res Bull* 40:337-343; discussion 344-335.
- Mouritsen H, Janssen-Bienhold U, Liedvogel M, Feenders G, Stalleicken J, Dirks P, Weiler R (2004) Cryptochromes and neuronal-activity markers colocalize in the retina of migratory birds during magnetic orientation. *Proc Natl Acad Sci U S A* 101:14294-14299.
- Mpodozis J, Cox K, Shimizu T, Bischof HJ, Woodson W, Karten HJ (1996) GABAergic inputs to the nucleus rotundus (pulvinar inferior) of the pigeon (*columba livia*). *J Comp Neurol* 374:204-222.
- Nalbach HO, Wolf-Oberhollenzer F, Kirschfeld K (1990) The pigeon's eye viewed through an ophthalmoscopic microscope: orientation of retinal landmarks and significance of eye movements. *Vision Res* 30:529-540.
- Ngo TD, Nemeth A, Tombol T (1992) Some data on GABA-ergic innervation of nucleus rotundus in chicks. *J Hirnforsch* 33:335-355.
- Nguyen VA, Freeman AW, Wenderoth P (2001) The depth and selectivity of suppression in binocular rivalry. *Percept Psychophys* 63:348-360.
- Nixdorf BE, Bischof HJ (1982) Afferent connections of the ectostriatum and visual wulst in the zebra finch (*Taeniopygia guttata castanotis* Gould). An HRP study. *Brain Res* 248:9-17.
- Oehme H (1962) Das Auge von Mauersegler, Star und Amsel. *J Ornithol* 103:187-212.
- Pearson RG (1972) *The avian brain*. London: Academic Press.
- Pettigrew JD (1979) Binocular visual processing in the owl's telencephalon. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 204:435-454.

- Pettigrew JD, Konishi M (1976) Neurons selective for orientation and binocular disparity in the visual Wulst of the barn owl (*Tyto alba*). *Science* 193:675-678.
- Pratt DW (1982) Saccadic eye movements are coordinated with head movements in walking chickens. *J Exp Biol* 97:217-223.
- Reiner A, Brecha N, Karten HJ (1979) A specific projection of retinal displaced ganglion cells to the nucleus of the basal optic root in the chicken. *Neuroscience* 4:1679-1688.
- Remy M, Emmerton J (1989) Behavioral spectral sensitivities of different retinal areas in pigeons. *Behav Neurosci* 103:170-177.
- Remy M, Gunturkun O (1991) Retinal afferents to the tectum opticum and the nucleus opticus principalis thalami in the pigeon. *J Comp Neurol* 305:57-70.
- Revzin AM (1979) Functional localization in the nucleus rotundus. In: *Neural Mechanisms of Behavior in Birds* (Granda AM, Maxwell JH, eds), pp 165-175. New York: Plenum Press.
- Reymond L (1985) Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision Res* 25:1477-1491.
- Robert F, Cuenod M (1969) Electrophysiology of the intertectal commissures in the pigeon. I. Analysis of the pathways. *Exp Brain Res* 9:116-122.
- Robert F, Cuenod M (1969) Electrophysiology of the intertectal commissures in the pigeon. II. Inhibitory interaction. *Exp Brain Res* 9:123-136.
- Rodman HR, Karten HJ (1995) Laminar distribution and sources of catecholaminergic input to the optic tectum of the pigeon (*Columba livia*). *J Comp Neurol* 359:424-442.
- Rogers LJ, Miles FA (1972) Centrifugal control of the avian retina. V. Effects of lesions of the isthmo-optic nucleus on visual behaviour. *Brain Res* 48:147-156.
- Schmidt A, Bischof HJ (2001) Integration of information from both eyes by single neurons of nucleus rotundus, ectostriatum and lateral neostriatum in the zebra finch (*Taeniopygia guttata castanotis* Gould). *Brain Res* 923:20-31.
- Schmidt A, Bischof HJ (2001) Neurons with complex receptive fields in the stratum griseum centrale of the zebra finch (*Taeniopygia guttata castanotis* Gould) optic tectum. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol* 187:913-924.
- Schmidt A, Engelage J, Bischof HJ (1999) Single cell responses from the optic tectum of the zebra finch (*Taeniopygia guttata castanotis* GOULD). *J Comp Physiol [A]* 185:69-79.
- Semm P, Demaine C (1986) Neurophysiological properties of magnetic cells in the pigeon's visual system. *J Comp Physiol [A]* 159:619-625.
- Sengpiel F (1997) Binocular rivalry: ambiguities resolved. *Curr Biol* 7:R447-450.

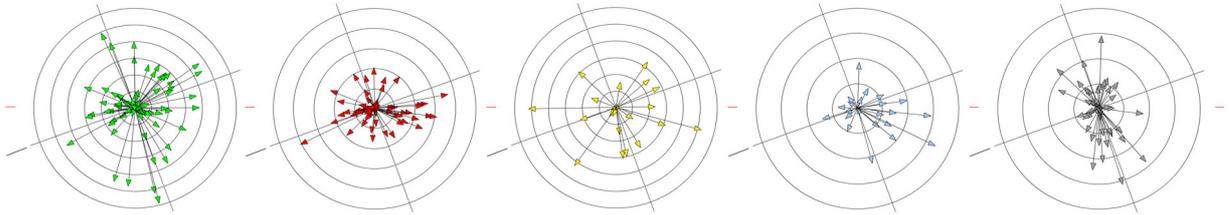
- Sengpiel F, Hubener M (1999) Visual attention: spotlight on the primary visual cortex. *Curr Biol* 9:R318-321.
- Sengpiel F, Blakemore C, Harrad R (1995) Interocular suppression in the primary visual cortex: a possible neural basis of binocular rivalry. *Vision Res* 35:179-195.
- Shimizu T, Karten HJ (1990) Immunohistochemical analysis of the visual wulst of the pigeon (*Columba livia*). *J Comp Neurol* 300:346-369.
- Shimizu T, Karten HJ (1993) The avian visual system and the evolution of the neocortex. In: *Vision, Brain and Behavior in Birds* (Zeigler HP, Bischof HJ, eds): MIT Press, Cambridge.
- Sossinka R (1982) Domestication in birds. In: *Avian Biology* (Farner S, King JR, Parkes KC, eds), pp 373-403. New York: Academic Press.
- Tombol T, Nemeth A, Sebesteny T, Alpar A (1999) Electron microscopic data on the neurons of nuclei subpretectalis and posterior-ventralis thalami. A combined immunohistochemical study. *Anat Embryol (Berl)* 199:169-183.
- Uchiyama H (1989) Centrifugal pathways to the retina: influence of the optic tectum. *Vis Neurosci* 3:183-206.
- Uchiyama H, Nakamura S, Imazono T (1998) Long-range competition among the neurons projecting centrifugally to the quail retina. *Vis Neurosci* 15:417-423.
- Varela FJ, Palacios AG, Goldsmith TH (1993) Color vision of Birds. In: *Vision, Brain and Behavior in Birds* (Zeigler HP, Bischof HJ, eds), pp 77-98: MIT Press, Cambridge.
- Wallman J, Pettigrew JD (1985) Conjugate and disjunctive saccades in two avian species with contrasting oculomotor strategies. *J Neurosci* 5:1418-1428.
- Wang YC, Jiang S, Frost BJ (1993) Visual processing in pigeon nucleus rotundus: luminance, color, motion, and looming subdivisions. *Vis Neurosci* 10:21-30.
- Watanabe M, Ito H, Masai H (1983) Cytoarchitecture and visual receptive neurons in the Wulst of the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *J Comp Neurol* 213:188-198.
- Wathey JC, Pettigrew JD (1989) Quantitative analysis of the retinal ganglion cell layer and optic nerve of the barn owl *Tyto alba*. *Brain Behav Evol* 33:279-292.
- Wiltschko R, Wiltschko W (1995) *Magnetic orientation in Animals*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Wiltschko W, Wiltschko R (2005) Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol* 191:675-693.
- Wonderschütz P (2005) Untersuchungen zu Unterschieden in der Dichte GABAerger Neurone im tectofugalen System von wildfarbenen und weißen Zebrafinken (*Taeniopygia guffata castanotis*).

- Wurtz RH, Goldberg ME (1972) Activity of superior colliculus in behaving monkey. 3. Cells discharging before eye movements. *J Neurophysiol* 35:575-586.
- Wurtz RH, Goldberg ME (1972) The primate superior colliculus and the shift of visual attention. *Invest Ophthalmol* 11:441-450.
- Wylie DR, Frost BJ (1996) The pigeon optokinetic system: visual input in extraocular muscle coordinates. *Vis Neurosci* 13:945-953.
- Wylie DR, Ogilvie CJ, Crowder NA, Barkley RR, Winship IR (2005) Telencephalic projections to the nucleus of the basal optic root and pretectal nucleus lentiformis mesencephali in pigeons. *Vis Neurosci* 22:237-247.
- Yazulla S (1974) Intraretinal differentiation in the synaptic organization of the inner plexiform layer of the pigeon retina. *J Comp Neurol* 153:309-324.

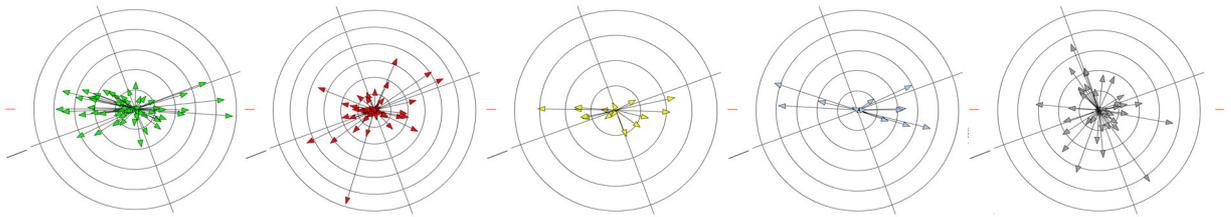
7. Anhang

Anhang I.I

reizzugewandte Augen



reizabgewandte Augen



B1

B2

B3

B4

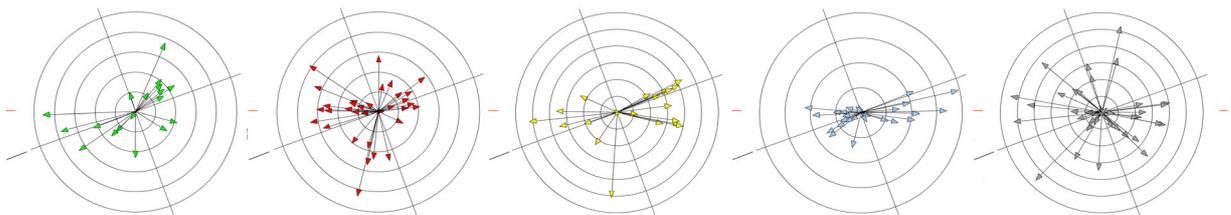
B5

I.I: Die Pfeildiagramme beschreiben die Richtung und Amplitude von Augenbewegungen bei unilateraler Stimulation.

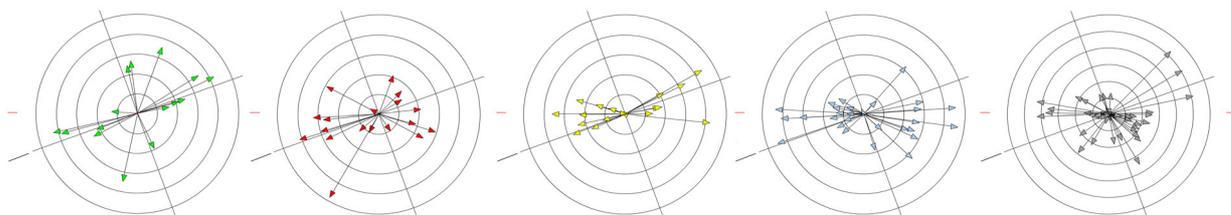
oben: reizzugewandte Augen, unten: reizabgewandte Augen

Anhang I.II

linkes Auge



rechtes Auge



B1

B2

B3

B4

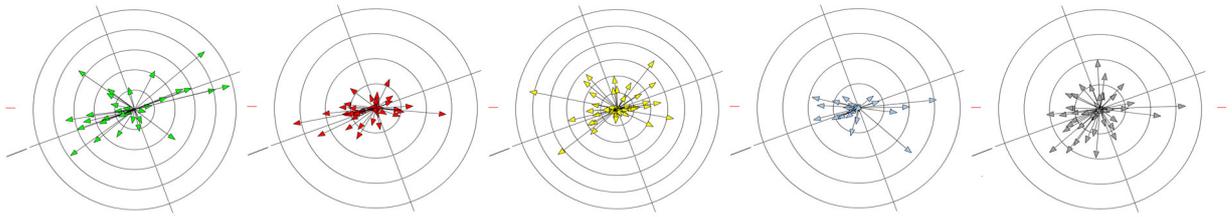
B5

I.II: Die Pfeildiagramme beschreiben die Richtung und Amplitude von Augenbewegungen bei simultan-bilateraler Stimulation.

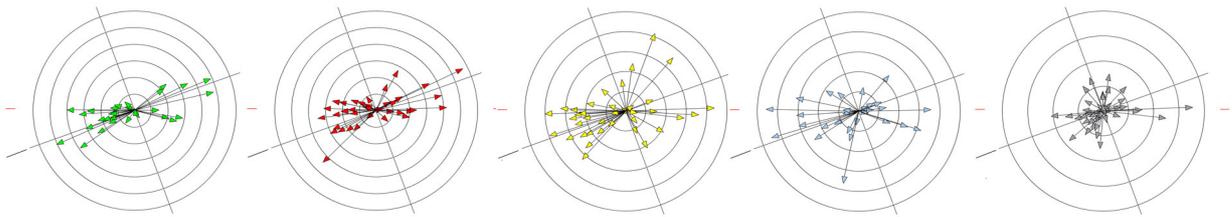
oben: linke Augen, unten: rechte Augen

Anhang I.IV

linkes Auge



rechtes Auge



B1

B2

B3

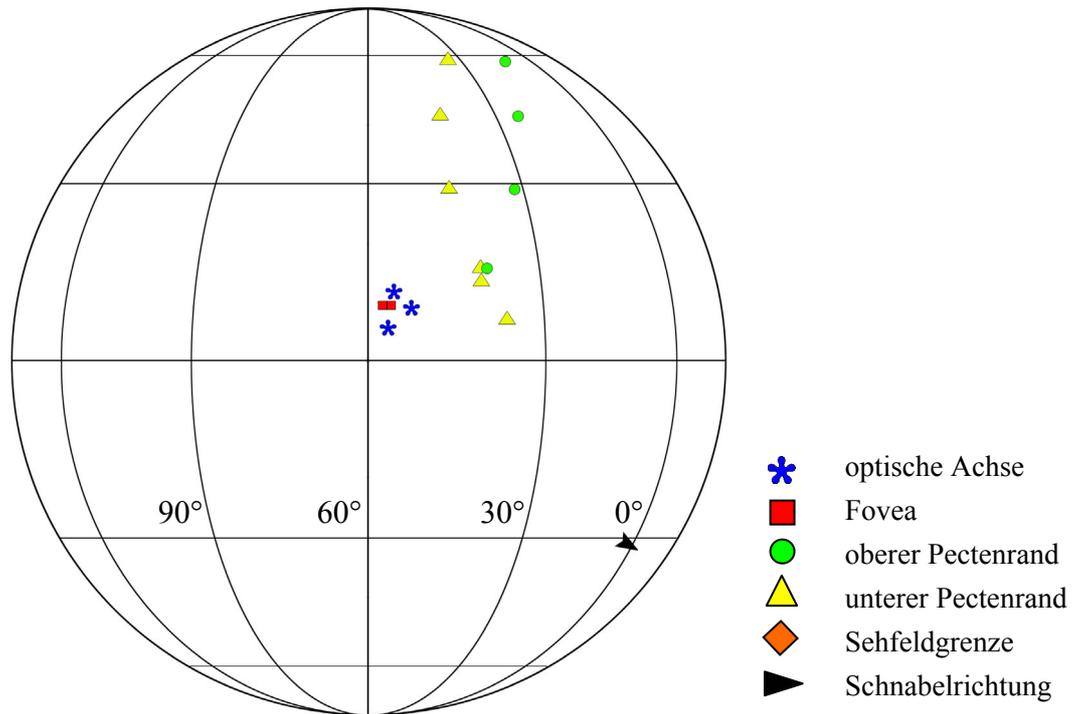
B4

B5

I.II: Die Pfeildiagramme beschreiben die Richtung und Amplitude von Augenbewegungen bei frontaler Stimulation.

oben: linke Augen, unten: rechte Augen

Anhang II.I



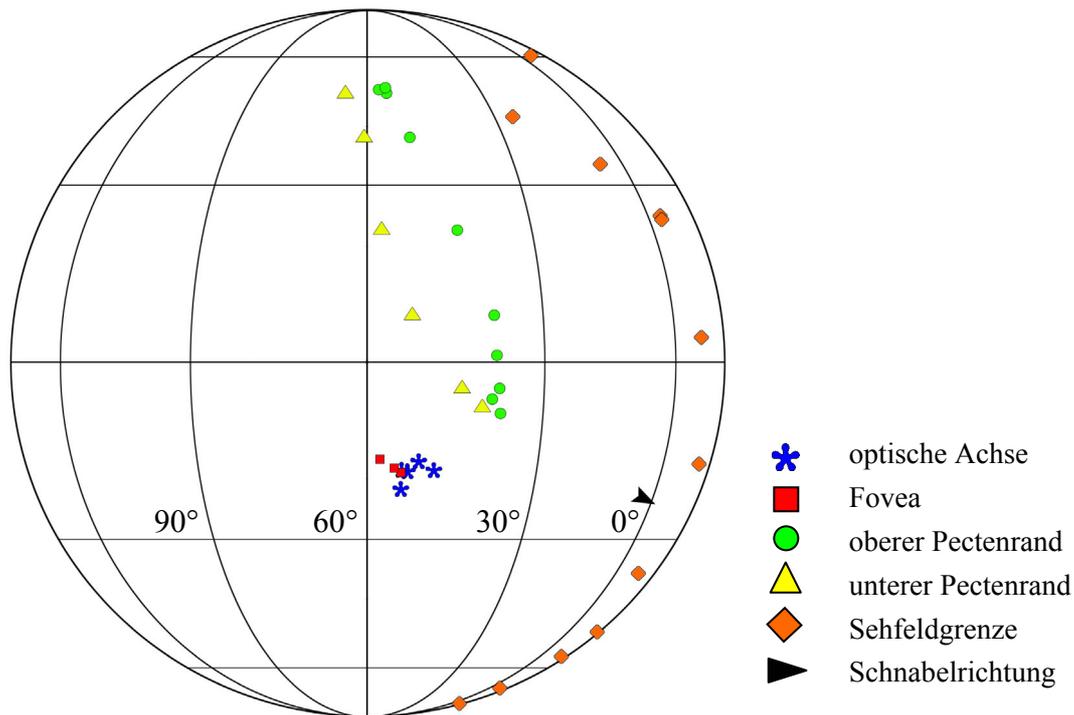
	pos hor [°]	pos vert [°]
Schnabelspitze	180	120,2
optische Achse		
o1	307	279,5
o2	303	276
o3	304	282
Fovea		
f1	303,5	279,5
f2	302,5	279,5
nasaler Pectenrand		
np1	320	286
np2	328	300
np3	336	315
np4	349	330
temporaler Pectenrand		
tp1	319	284
tp2	319	286
tp3	315	300
tp4	316,5	315
tp5	326	330

II.I: Ergebnisse der Ophthalmoskopischen Untersuchung bei Zebrafink I / linkes Auge.

Für den Vergleich sind die retinalen Landmarken als Sehfeldprojektion des rechten Auges im äquidistanten Koordinatensystem dargestellt.

Die goniometrisch erfassten Daten sind tabellarisch aufgeführt

Anhang II.II



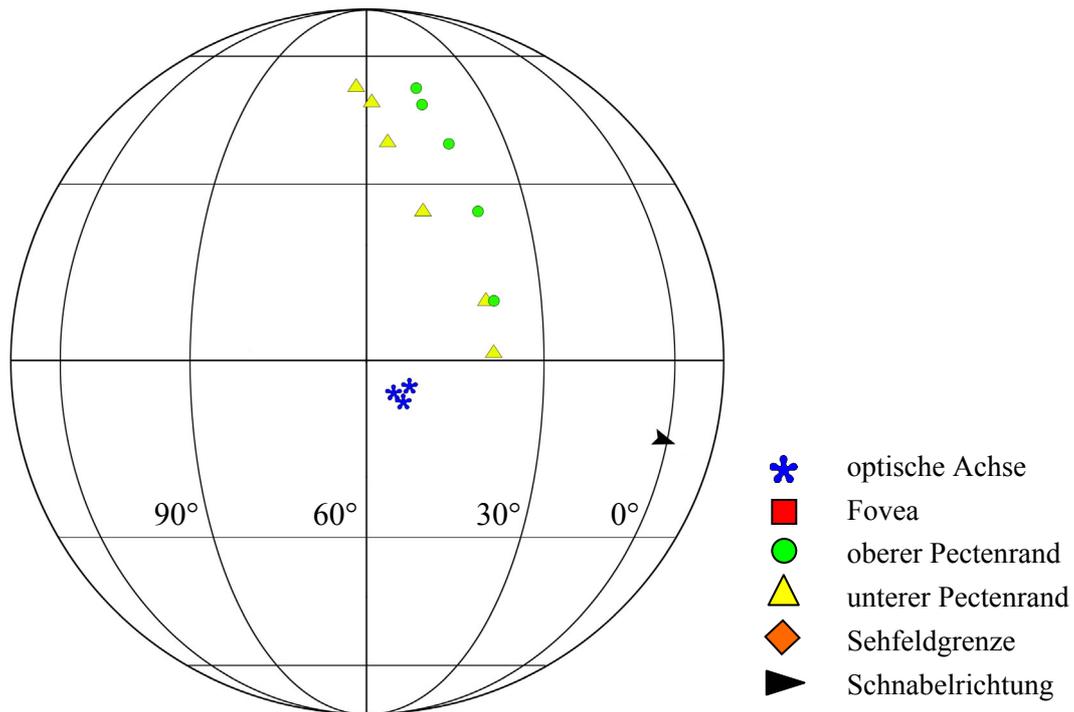
	pos hor [°]	pos vert [°]		pos hor [°]	Pos vert [°]
schnabelspitze	180	112,1			
optische Achse			nasaler Pectenrand		
o1	234	110	np1	217,5	97,5
o2	231	105,5	np2	219	95,2
o3	228,5	107	np3	218	93,5
o4	234	107	np4	218,5	88
o5	233	107	np5	218,5	81,5
			np6	224	67
Fovea			np7	231	49,5
f1	235	106,8	np8	235	39
f2	237,5	105,3	np9	235	38
f3	234	107,5	np10	237	38
ora seratis			temporaler Pectenrand		
os1	162	106	tp1	224	93,5
os2	168	126	tp2	220,5	96,5
os3	153	139	tp3	232,3	81,5
os4	158	146	tp4	237	67
os5	160	157	tp5	240,5	49,5
os6	167	164	tp6	245	39
os7	160	28			
os8	204	45			
os9	173	65,5			
os10	174	65			
os11	168	85			
os12	186	55			

II.II: Ergebnisse der Ophthalmoskopischen Untersuchung bei Zebrafink I / rechtes Auge.

Die retinalen Landmarken sind als Sehfeldprojektion im äquidistanten Koordinatensystem dargestellt.

Die goniometrisch erfassten Daten sind tabellarisch aufgeführt

Anhang II.III

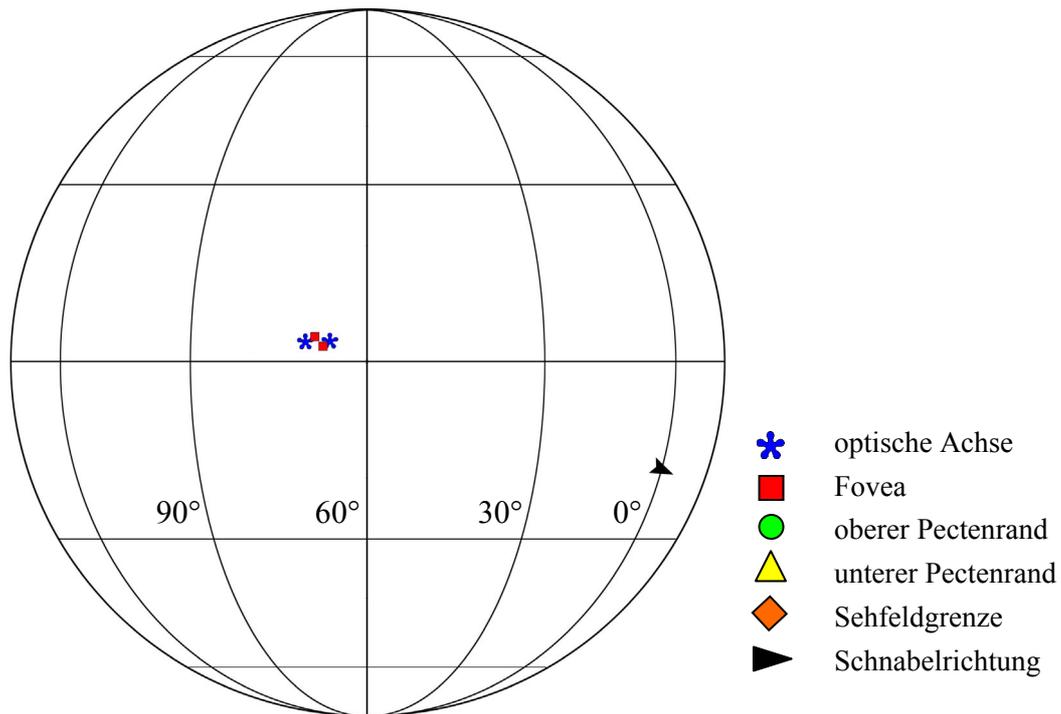


	pos hor [°]	pos vert [°]
Schnabelspitze	180	104,7
optische Achse		
o1	235,5	94,5
o2	233	93,5
o3	234	96
nasaler Pectenrand		
np1	219	79,5
np2	220	64
np3	223	51
np4	227,5	38,1
np5	227	42
temporaler Pectenrand		
tp1	219	88
tp2	220	79,5
tp3	229,8	64
tp4	235,6	51
tp5	243,2	38,1
tp6	239	42

II.III: Ergebnisse der Ophthalmoskopischen Untersuchung bei Zebrafink II / rechtes Auge.
Die retinalen Landmarken sind als Sehfeldprojektion im äquidistanten Koordinatensystem dargestellt.

Die goniometrisch erfassten Daten sind tabellarisch aufgeführt

Anhang II.IV



	pos hor [°]	pos vert [°]
Schnabelspitze	180	102,7
optische Achse		
o1	294	273,4
o2	290	273,3
Fovea		
f1	293,5	271,5
f2	292	274

II.IV: Ergebnisse der Ophthalmoskopischen Untersuchung bei Zebrafink III / linkes Auge. Für den Vergleich sind die retinalen Landmarken als Sehfeldprojektion des rechten Auges im äquidistanten Koordinatensystem dargestellt.

Die goniometrisch erfassten Daten sind tabellarisch aufgeführt

Ich erkläre, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel und Quellen benutzt habe.

Bielefeld, 20. Oktober 2005

(J. Voß)