Aus dem Physiologischen Institut des Universitätsklinikums Düsseldorf
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
Direktor: Prof. Dr. Helmut L. Haas

Kontrastempfindlichkeit und Auflösungsvermögen des visuellen Systems der Taube (Columba livia)

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors der Medizin
Der Medizinischen Fakultät der Heinrich-Heine-Universität
Düsseldorf

vorgelegt von

Dr. rer. nat. Mehmet A. Pak

2009

Als Inauguraldissertation gedruckt mit Genehmigung der medizinischen Fakultät der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
gez: Univ.-Prof. Dr. med. Joachim Windolf
Dekan

Referent: Univ.-Prof. Dr. Sinclair Cleveland
Korreferent: Univ.-Prof. Dr. Horst Lemoine

„Wir haben nicht wenig Zeit, sondern viel, die wir vertun“

Seneca (um 4v. Chr.-65 n. Chr.)

Meiner Frau und meinen Kindern in Liebe und Dankbarkeit gewidmet

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung 1
2. Theoretische Grundlagen 4
2.1 Kontrast und Ortsfrequenz 4
2.2 Übertragungsfunktion 7
2.3 Spatio-spektrale Kontrastübertragungsfunktion 12
2.3.1 Spatio-spektrale Kontrast-Antwortfunktion 14
2.3.2 Spatio-spektrale Kontrastempfindlichkeitsfunktion 15
2.4. Die Sehschärfe 16
2.5. Frequenzumklappung (Aliasing) 18
2.6. Zusammenhang zwischen Gewichtsfunktion, Übertragungsfunktion und rezeptiven Feldern 23
3. Struktur des visuellen Systems der Taube 27
3.1 Das Auge 28
3.2 Die Sehbahn 31
3.3 Das Tectum opticum 32
4. Methoden und Versuchsdurchführung 34
4.1 Präparationen der Versuchstiere 34
4.2 Ableittechniken 34
4.2.1 Einzelzellableitung 35
4.2.2 Ableitung evozierter Potentiale 36
4.3 Reizapparaturen 37
4.3.1 Reizapparatur zur Ableitung von Einzelzellaktivitäten 37
4.3.2 Reizapparatur zur Ableitung evozierter Potentiale 38
4.4 Meßtechniken und Auswertungsmethoden 39
4.4.1 Versuchsanordnung zur Registrierung der Einzelzellaktivität und Auswertungsmethode 39
4.4.2 Versuchsanordnung zur Registrierung der evozierten Potentiale und Auswertungsmethode 41
4.5 Berechnung der rezeptiven Felder 42
4.6 Berechnung der Sehschärfe und der Abtastfrequenz (Nyquist-Frequenz) 42
5. Ergebnisse 45
5.1 Einzelzellaktivitäten 45
5.1.1 Spatio-spektrale Kontrastantwortfunktion 45
5.1.2 Rezeptive Felder 51
5.1.3 Die Sehschärfe und das Auflösungsvermögen 54
5.2 Visuell evozierte Potentiale (VEP) 55

5.2.1 Einfluß der Musterwechselfrequenz auf die visuell evozierten Potentiale 55
5.2.2 Die Kontrastübertragunsfunktionen (KÜF) 57
5.2.2.1 Kontrastübertragunsfunktion bei der Musterwechselfrequenz von f=0,5Hz 58
5.2.2.2 Kontrastübertragunsfunktion bei der Musterwechselfrequenz von f=2Hz .. 64
5.2.2.3 Kontrastübertragunsfunktion bei der Musterwechselfrequenz von f=4Hz .. 66
5.2.2.4 Gemeinsame Darstellung der Kontrastübertragungsfunktionen 69
. 5.2.3 Das Auflösungsvermögen und die Sehschärfe 70
6. Diskussion 72
6.1 Kontrastübertragunsfunktion 72
6.2 Rezeptive Felder 78
6.3 Auflösungsvermögen 79
7. Zusammenfassung 83
8. Anhang 86
8.1 0rtsfrequenzeinheiten 86
8.2 Fourier-Transformation. 87
8.3 Diskrete Fourier-Transformation 87
9. Literaturverzeichnis 93
Abstrakt 102
Lebenslauf 103

1 Einleitung

Ein Objekt kann visuell wahrgenommen werden, wenn mindestens zwei Bedingungen erfüllt sind. Erstens muss von dem Objekt ausreichendes Licht ausgehen, um die Photorezeptoren in der Retina zu aktivieren. Zweitens muss zwischen dem Objekt und seiner Umgebung ein relativer Unterschied in der Leuchtdichte -also ein Kontrast- bestehen, um das Objekt von seiner Umgebung unterscheiden zu können.

Viele neurophysiologische Funktionen bei Tieren lassen sich mit Hilfe der evozierten Potentiale und Einzelzellableitung untersuchen. Die Technik der evozierten Potentiale ist bei Untersuchungen des visuellen Systems erfolgreich an verschiedenen Spezies benutzt worden (z.B. Campbell und Maffei 1970, Campbell et al. 1973, Meyer und Salinsky 1977, Pak 1979, Jacobs et. al. 1980, Silveira et al., 1982, Maffei et al. 1990). Klinische Arbeiten beschränken sich auf die Beurteilung von Amplitude und Latenz evozierter Potentiale. Da sich dieses Verfahren allein auf die Registrierung von Antworten beschränkt, lassen sich keine oder sehr eingeschränkte Aussagen über die zugrundeliegenden Mechanismen gewinnen.
Eine gut etablierte Methode, um die Leistungsfähigkeit im Hinblick auf Objekt- bzw. Mustererkennung zu charakterisieren, ist die Bestimmung der Übertragungsfunktion (z. B. die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF)) des visuellen Systems. Kontrastübertragungsfunktionen können entweder anhand evozierter Potentiale oder der Antworten einzelner Zellen auf Reizung des visuellen Systems mit sinusförmig oder rechteckförmig modulierten Streifenmustern bestimmt werden (z.B. Enroth-Cugell und Robson 1966, Campbell et al.1969, Maffei und Fiorentini 1973, Ikeda und Wright 1975, Schiller et al.1976; Määttänen et al. 1988, Heeley und Timney 1989, Sclar et al. 1990, Solomon et al. 1999, Hodos et al. 2002). Solche Studien haben gezeigt, dass das visuelle System der Säugetiere eine Selektivität bezüglich der Ortsfrequenz des Streifenmusters aufweist. Außerdem zeigen die retinalen Neurone, die Neurone im Corpus geniculatum laterale und die einfachen und komplexen Neurone des visuellen Kortex unterschiedliche Reaktionen auf einen solchen Reiz (Maffei und Fiorentini 1973, Schiller et al. 1976, Shapley 1986, Lankheet et al. 1989).

Die elektrophysiologischen Untersuchungen, die auf Reaktionen einzelner Zellen basieren, beschreiben die Eigenschaften der untersuchten Zelle in ihrer natürlichen Umgebung, geben aber keine Aussage über ihre Interaktionen mit den benachbarten Zellen und keine Information über die Art und Weise, wie die Information im System verarbeitet wird.
Im Gegensatz zu den Einzelzellableitungen liefert die Analyse evozierter Potentiale im Hinblick auf die Informationsverarbeitung einen globalen Überblick über das untersuchte System. Nachteilig wirkt hier aber die Methode, weil sie keine Aussage über die einzelnen Elemente (in diesem Fall über die Zellen) des Systems liefern kann. Die kombinierte Anwendung beider

Methoden auf das visuelle System (die Einzelzellableitung und die Ableitung der evozierten Potentiale) läßt eine umfassende Analyse der zugrunde liegenden Mechanismen erwarten.

Sowohl Vögel als auch Säugetiere besitzen zwei getrennte afferente Bahnen im visuellen System (Cowan et al. 1961, Karten und Hodos 1970, Benowitz und Karten 1976). Das Tectum opticum und dorsolateraler anteriorer Nucleus der Vögel sind die Homologen des Colliculus superior und des Corpus geniculatum laterale der Säugetiere (Jassik-Gerschenfeld und Hardy 1979). Bei den Vögeln ist die tectofugale Bahn anatomisch und auch physiologisch wichtiger als die thalamofugale Bahn: sie enthält als die mesencephale Schaltstelle das Tectum opticum. Diese Schaltstelle ist Zielort der Axone der retinalen Ganglienzellen und weist eine hoch organisierte laminare Struktur auf (Karten und Hodos 1970, Sun und Frost 1997, Shimizu and Bowers 1999).

Es gibt wenige elektrophysiologische Arbeiten, die sich mit der Antwortcharakteristik der retinalen Ganglienzellen der Taube auf bewegliche, sinusförmig modulierte Streifenmuster befassen (Maturana und Frenk 1963, Holden 1977, Jassik-Gerschenfeld und Hardy 1979). Die retinalen Ganglienzellen und die Neurone des Tectum opticum der Taube zeigen nach den Eigenschaften ihrer rezeptiven Felder große Gemeinsamkeiten. Unterschiede stellt man nur in den Größen der rezeptiven Felder und in der Selektivität der richtungsorientierten Zellen fest (Jassik-Gerschenfeld et al. 1970, Bilge 1971, Hughes und Pearlman 1974).
Viele Autoren haben einen mathematischen Rahmen gesucht, mit dem man die rezeptiven Felder der Zellen im visuellen System beschreiben und ihre Funktionsweise verstehen kann. Da aber kein einziges Modell die rezeptiven Felder aller Zellen exakt beschreiben kann, muss das beste Modell für die jeweilige Zelle ausgesucht werden (Reed und Wechsler 1990, Stork und Wilson, 1990).

Es gab eine anhaltende Diskussion über die Effektivität der einzelnen mathematischen Modelle, die für die Beschreibung der rezeptiven Felder benutzt werden können. Einerseits werden die Gabor-Funktionen favorisiert (Marcelja 1980, Kulikowski et al. 1982, Daugman, 1985, Jones und Palmer, 1987), andererseits wird die Differenz zweier Gaussfunktionen (DOG) als mathematisches Mittel bevorzugt (Rodieck 1965, Enroth-Cugell und Robson 1966, Wilson et al. 1983, Fleet et al. 1985, Young 1987, Rohaly und Buchsbaum 1989, Hofmann et al. 1990). In ihrer kritischen Arbeit haben Stork und Wilson (1990) beide Methoden unter die Lupe genommen und gezeigt, dass die DOG die einfachen Zellen des visuellen Kortex besser beschreibt als die Gabor-Funktionen. In der vorliegenden Arbeit wurde für die Beschreibung der rezeptiven Felder die DOG gewählt.
In der vorliegenden Arbeit werden Übertragungseigenschaften des visuellen Systems der Taube in Bezug auf Orts- und Zeitfrequenzen untersucht und daraus werden einige Systemeigenschaften, wie Sehschärfe und Größe der rezeptiven Felder bestimmt.

Für die Untersuchungen wurde aus folgenden Gründen die Taube gewählt.

1) Die Anatomie ihres visuellen Systems ist gut bekannt und es besteht eine direkte Verbindung (ohne Umschaltung) zwischen der Retina und dem Tectum opticum. Die Axone der retinalen Ganglienzellen enden im Tectum opticum.
2) Die Zugänglichkeit des Tectum opticum erleichtert die elektrophysiologischen Ableitungen von den retinalen Ganglienzellen, ohne eine schwierige Präparation im Auge durchführen zu müssen.
3) Das visuelle System der Vögel zeigt auffallende Parallelen zu dem der Säugetiere. Diese Parallelen scheinen nicht zufällig zu sein, sondern stellen eher ein Erbgut gemeinsamen Reptilienvorfahren der Vögel und der Säugetiere dar (Hodos 1976).
4) Tauben haben ein mit dem Menschen vergleichbar gutes Sehvermögen (Hodos et al. 1985).

2 Theoretische Grundlagen

2.1 Kontrast und Ortsfrequenz

Man unterscheidet subjektiven und objektiven Kontrast. Subjektiver Kontrast entsteht durch die gegenseitige Beeinflussung zweier unmittelbar aneinandergrenzender oder zeitlich aufeinanderfolgender Gesichtseindrücke. Der objektive Kontrast C ist als auf die mittlere Leuchtdichte l_0 bezogenen Helligkeitsunterschied wie folgt definiert (Michelson 1891):

$$C = \frac{l_{max} - l_{min}}{l_{max} + l_{min}} = \frac{\Delta l}{l_0} \qquad (1)$$

$$\text{mit} \quad \Delta l = \frac{1}{2}(l_{max} - l_{min})$$

$$\text{und} \quad l_0 = \frac{1}{2}(l_{max} + l_{min})$$

wobei l_{max} die maximale, l_{min} die minimale und l_0 die mittlere Leuchtdichte sind.
Diese Definition des Kontrastes erklärt das Beispiel in Abb.1, in der drei sinusförmig modulierte Streifenmuster mit verschiedenen Kontrasten dargestellt sind. Unter jedem Muster sind die Helligkeitsprofile (Leuchtdichteverteilung) abgebildet. Die mittlere Leuchtdichte bleibt (räumlich) konstant. Um diese mittlere Helligkeit herum wird die Leuchtdichte entweder sinusförmig (sinusförmig modulierte Streifenmuster) oder rechteckig (Rechteckstreifenmuster) moduliert.
Ein Streifenmuster wird neben dem Kontrastwert (C) durch seine Ortsfrequenz (R) definiert, also die Anzahl der Perioden pro Längeneinheit.
Da die Untersuchungen im visuellen System durchgeführt werden und mit der Änderung des Abstandes zwischen Auge und Objekt das Bild des Objektes auf der Retina geändert wird, wird die Ortsfrequenz für das visuelle System als die Anzahl der Perioden eines Streifenmusters pro Sehwinkeleinheit (Grad) definiert (DIN 58185, 1974).
Nach dieser Definition ist die Ortsfrequenz keine Konstante des Musters, sondern abhängig von der Entfernung vom Auge.

Ein sinusförmig moduliertes Streifenmuster mit einer räumlichen Periode (T) von 10 cm wird von einem Beobachter aus einer Entfernung von d=3m unter einem Winkel von 1,9 Grad gesehen:

$$\tan\alpha = \frac{T}{d} = \frac{10cm}{300cm} = 0{,}033$$

α = 1,90 Grad/Periode
Das Streifenmuster hat somit eine Ortsfrequenz von R = 1/1,9 = 0,52 Perioden/Grad.

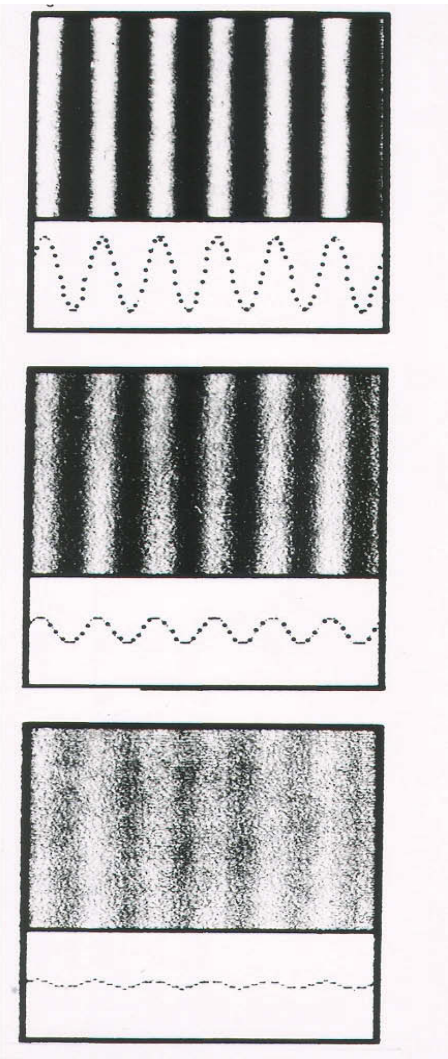

Abb. 1: Streifenmuster mit verschiedenen Kontrasten. Das erste Streifenmuster (oben) hat den größten Kontrast. Unter jedem Streifenmuster ist desselben Leuchtdichteverteilung (=das Helligkeitsprofil) abgebildet. Modifiziert nach Frisby (1979).

Diese Definition der Ortsfrequenz ist auf den Sehwinkel bezogen. Die Definition der Ortsfrequenz, die sich auf die tatsächliche räumliche Ausdehnung einer Periode bezieht, ist aber in der Literatur über das Sehen ungebräuchlich. Die auf den Sehwinkel bezogene Ortsfrequenz besagt lediglich, wie viele Perioden unter einem Sehwinkelgrad präsentiert werden. Den gleichen Ortsfrequenzwert kann man erhalten, wenn man aus der doppelten Entfernung ein doppelt so großes Streifenmuster (doppelte Periode) anbietet (siehe Anhang).

Um auf das oben beschriebene Beispiel zurückzukommen, kann man den Wert R=0,52 Grad^{-1} auch dadurch erreichen, wenn ein Streifenmuster mit einer Periode von 20 cm aus einer Entfernung von 6 m präsentiert wird. Eine Ortsfrequenz mit Entfernungsangabe ist nützlich und auch erforderlich, weil sie einen Vergleich zwischen der Größe des Reizmusters mit der der Rezeptoren ermöglicht.

Beispiel: Die Bulbuslänge der Taube ist 14 mm. Der Abstand zwischen Streifenmuster und Auge ist d =75 cm (s. Abschnitt: Methoden), somit beträgt die Periode des Streifenmusters 11 cm (bei einer Ortsfrequenz von R = 0,12 Grad^{-1}) und 1,6 mm (bei R=8 Grad^{-1}).

Die Periodenlänge der Abbildung auf der Netzhaut der Taube kann durch den Dreisatz abgeschätzt werden:

p/p' = 1,4/75 = 0,0187

wobei p Periode des Musters und p' Periodenlänge der Abbildung des Musters auf der Netzhaut sind. Die Periodenlänge der Abbildung beträgt also bei R=0,12 Grad^{-1} ca. 2 mm (=11cm x p/p´) bzw. ca. 30 µm (bei R=8 Grad^{-1}).

Für die Anschaulichkeit der Kontrastdefinition wird in Abb. 2 Leuchtdichte als Funktion von Ortsparameter (Gesichtswinkel) periodischer Muster dargestellt.

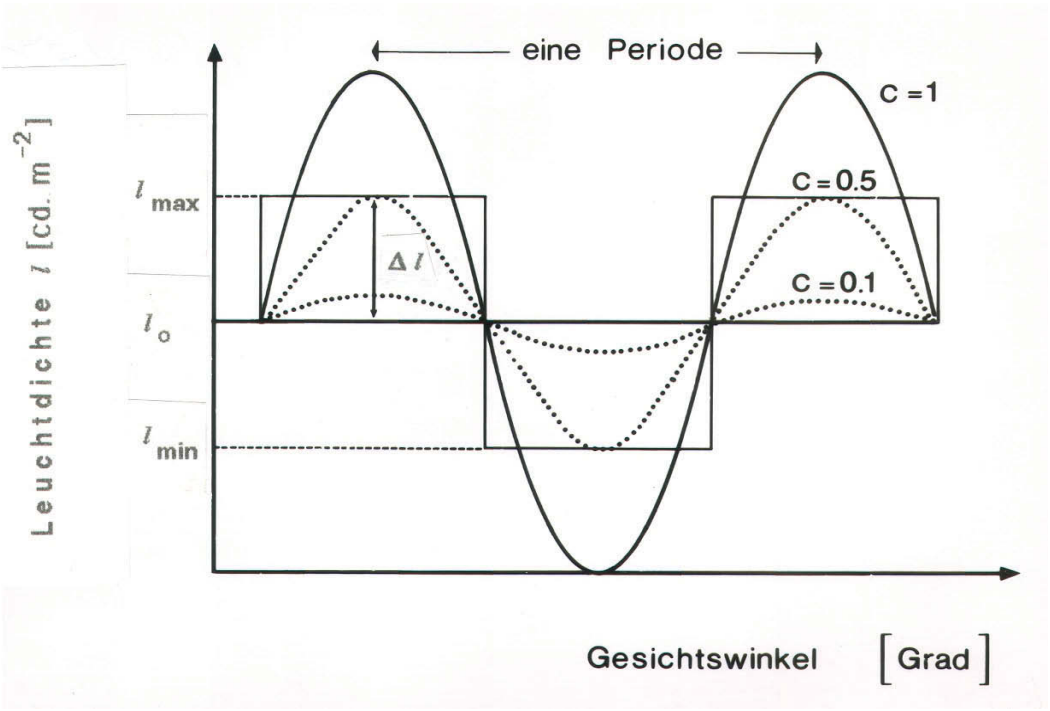

Abb. 2: Zur Kontrastdefinition eines periodischen Musters. Gezeigt sind die Helligkeitsprofile von drei sinusförmig modulierten Streifenmustern mit den Kontrasten C=1,0; 0,5 und 0,1 und das eines Rechteckstreifenmusters mit einem Kontrast von C=0,5.

2.2 Übertragungsfunktion

Für ein lineares, stationäres System wird die Übertragungsfunktion S definiert als der Quotient aus der am Ausgang auftretenden Wirkung A und der auslösenden Ursache E:

$$S = \frac{A}{E} \qquad (2)$$

Die Wirkung A wird nur dann durch die Ursache E bestimmt, wenn jedem Wert des Eingangssignals unmittelbar ein zugehöriger Ausgangswert zugeordnet werden kann.

Angewandt auf das visuelle System ist der visuelle Reiz Ursache, die Antwort ist seine Wirkung auf das visuelle System, so dass die Definitionsgleichung (2) lautet

$$S = \frac{\text{Antwort}}{\text{Reiz}} \qquad (2a)$$

Der Terminus "Übertragungsfunktion" sei zunächst als Oberbegriff ganz allgemein behandelt und durch die Aspekte, nach denen das visuelle System untersucht wird, spezifiziert. Die Abb.3 zeigt in einem Baum-Diagramm, wie der Oberbegriff Übertragungsfunktion mit den konkreten Begriffen, wie der Antwortfunktion und der Empfindlichkeitsfunktion verknüpft ist, und liefert einen Überblick über die Herleitung der einzelnen Funktionen. Die in diesem Diagramm gestrichelt gezeichneten zusätzlichen Verzweigungen der allgemeinen Übertragungsfunktion können je nach der Art des zu übertragenden Merkmals (z.B. Farbe) vervollständigt werden.

Ist das System linear, können seine Eigenschaften mit wenigen Messungen vollständig bestimmt werden. Bei der Untersuchung eines unbekannten Systems wird oft zunächst angenommen, dass es linear sei.

Um das Verhalten des Systems zu bestimmen, wird es mit Rechteckimpulsen (im idealen Fall: Dirac-Impulsen; δ-Funktion), Sprungfunktionen oder Sinusfunktionen verschiedener Frequenzen gereizt. Systemeigenschaften werden durch Zuordnen jeder Eingangsgröße zu einer Wirkung bestimmt.
Das System wird als linear, zeit- und ortsinvariant und kontinuierlich angenommen (ausführliche Beschreibung in Pak, 1979).
Eine Möglichkeit, um zu einer Beschreibung eines linearen Systems zu gelangen, besteht darin, dass man auf den Eingang des Systems eine harmonische (Sinus-) Funktion gibt. Für die Bestimmung der Übertragungsfunktion werden routinemäßig harmonische Funktionen benutzt, weil die Anwendung der Impulsfunktion für ein biologisches System einige Schwierigkeiten bereitet, z.B. Erreichung der Sättigung oder irreversible Schäden (Pak 1979).

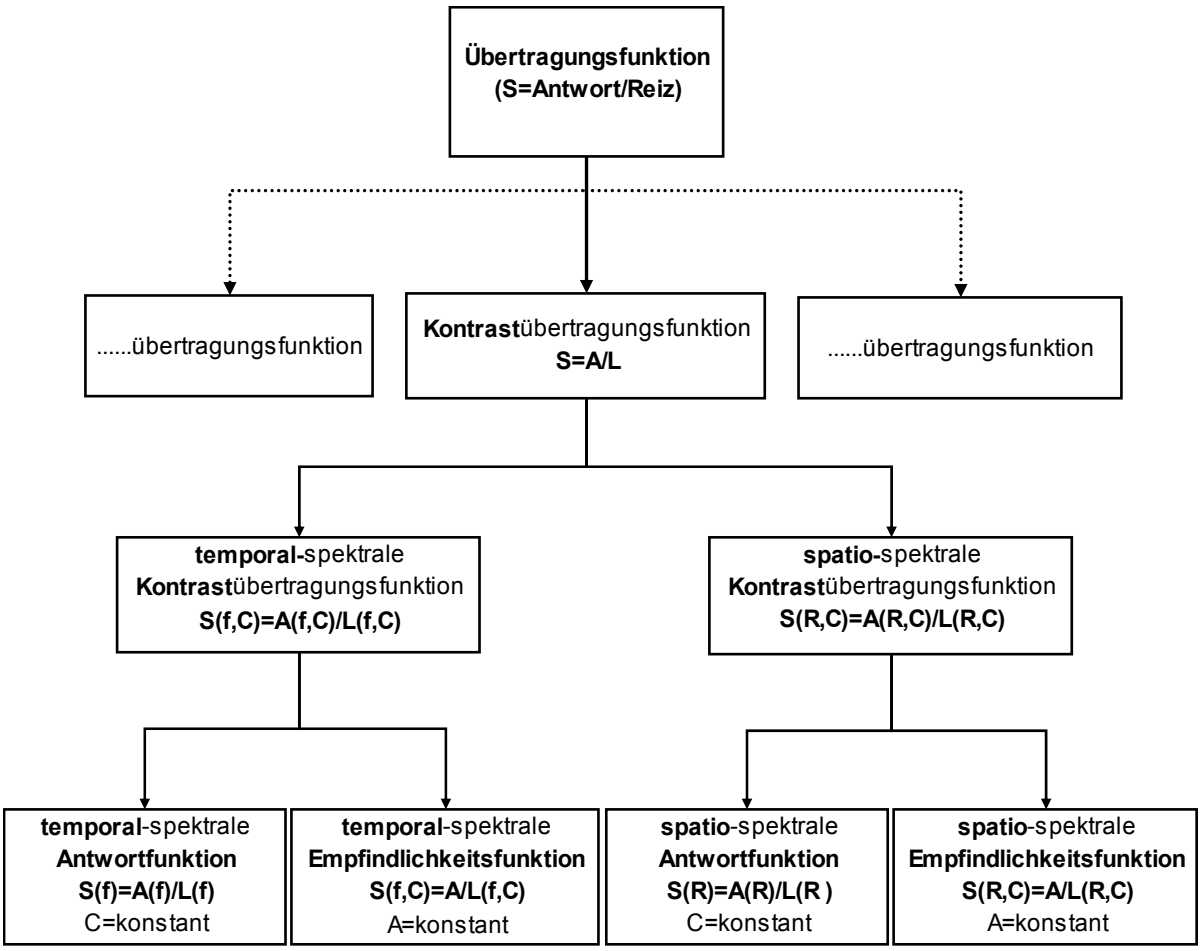

Abb 3: Überblick und Verknüpfung der einzelnen Begriffe. Dieses Baum-Diagramm zeigt, wie die konkreten Begriffe Antwortfunktion und (Kontrast)empfindlichkeitsfunktion aus dem Oberbegriff Übertragungsfunktion hergeleitet werden können. Die in diesem Diagramm gestrichelt gezeichneten zusätzlichen Verzweigungen der allgemeinen Übertragungsfunktion haben keine genaueren Bezeichnungen. Sie können aber je nach der Art des zu übertragenden Merkmals (z.B. Farbe, Farbhelligkeit) vervollständigt werden.

In der hier vorgelegten Arbeit werden als Eingangsfunktion reine Sinusfunktionen, nämlich sinusförmig modulierte Streifenmuster, benutzt. Die mathematische Analyse wird dadurch etwas vereinfacht, dass man die harmonischen Funktionen in der komplexen exponentiellen Form darstellt (Gl. 3), wobei nur dem reellen Teil der Funktion eine physiologische Bedeutung zukommt. Mit dieser physikalischen Vereinbarung lässt sich eine harmonische Eingangsfunktion „e“ folgendermaßen darstellen*, zunächst in der allgemeinen Form, die räumliche und zeitliche

*Funktionen, die mit kleinen Buchstaben bezeichnet sind, sind im Originalbereich definiert, die mit großen Buchstaben im Bildbereich (e ist die Eingangsfunktion im Originalbereich und E ist die Eingangsfunktion im Bildbereich).

Variationen beschreibt:

$$e(x,t)= \Delta l \exp(2\pi j(ft+Rx)) \quad (3)$$

In Gl.3 bedeuten $j=\sqrt{-1}$ die komplexe Einheit, $\Delta l = C\ l_0$ (s.Gl.1), x eine Ortskoordinate, R Ortsfrequenz, t die Zeit und f Temporalfrequenz (=Musterwechselfrequenz).
In der vorliegenden Arbeit werden die Systemeigenschaften bezüglich des Ortes x und der Ortsfrequenz R analysiert, wodurch sich die Eingangsfunktion wie folgt vereinfacht:

$$e(x)= \Delta l \exp(2\pi jRx) \quad (3a)$$

Am Ausgang des Systems zeigt die gemessene Antwort eine Abhängigkeit vom Kontrast C und von der Ortfrequenz R, was eine Betrachtung des Systems im Ortsfrequenzbereich nahelegt. Man unterscheidet zwei verschiedene Bereiche für die Analyse. In dem Bereich, der Originalbereich genannt wird, sind die Funktionsparameter Ortskoordinaten. Der andere Bereich ist der "Bildbereich" (im vorliegenden Fall Ortsfrequenzbereich genannt). Im Bildbereich ist der Funktionsparameter die Ortsfrequenz. Die beiden Bereiche sind durch die Fourier-Transformation verknüpft.
Die Fourier-Transformation einer Funktion e(x) lautet (z.B. Bracewell, 1986, s. Anhang)

$$E(R) = \int e(x) \exp(-j2\pi Rx)\, dx \quad (4)$$

oder abgekürzt

$$E(R) = \mathcal{F}\{e(x)\} \quad (4a)$$

mit $\mathcal{F}$ als Fourier-Operator.

Genauso gilt für die Übertragungsfunktion S(R) (siehe Gl. 2)

$$S(R) = \mathcal{F}\{g(x)\}, \quad (4b)$$

wobei die Funktion g(x) als Gewichtsfunktion oder Verwaschungsfunktion bezeichnet wird und das System im Originalbereich charakterisiert.
Wenn die Gewichtsfunktion eines Systems bekannt ist, kann man die Ausgangsgröße bei gegebener Eingangsgröße bestimmen. Die Ausgangsgröße a(x) eines Systems läßt sich nämlich durch die Faltung der Gewichtsfunktion mit der Eingangsfunktion e(x) ausdrücken (z.B. Bracewell 1986), also durch

$$a(x) = g(x) * e(x) = \int g(x - x')\, e(x')\, dx' \quad (5)$$

Das Symbol " * " steht hier für die Faltungsoperation im rechten Glied der Gleichung.
Die Bequemlichkeit der Betrachtung eines Systems im Bildbereich resultiert vor allen Dingen aus einer wichtigen Eigenschaft der Fourier-Transformation: Aus dem Faltungsintegral wird durch Fourier-Transformation ein Produkt:

$\mathcal{F}\{g(x) * e(x)\} = \mathcal{F}\{g(x)\} \times \mathcal{F}\{e(x)\}$ (6)

Die Gl. 6 besagt, daß man durch einfache Produktbildung die Transformierte

$A(R)=\mathcal{F}\{a(x)\}$ der Ausgangsgröße a(x) erhält:

$A(R) = S(R) \times E(R)$, (6a)

wobei $S(R) = \mathcal{F}\{g(x)\}$ und $E(R) = \mathcal{F}\{e(x)\}$ ist.

Diese Definition der Übertragungsfunktion (Gl.6a bzw. Gl.2) kann je nach dem untersuchten Aspekt des visuellen Systems auf eine spezielle Form umgewandelt werden (zweiter Schritt in Abb.3).

Wird das visuelle System nach den Übertragungseigenschaften für den Kontrast untersucht, heißt die Übertragungsfunktion nach Gl.2a die Kontrastübertragungsfunktion des visuellen Systems:

$$S(f,R,C) = \frac{A(f,R,C)}{E(f,R,C)} \quad (7)$$

Die in Gl.3 eingeführten veränderlichen Variablen von x und t erscheinen in der Gl.7 nicht, weil die Analyse im Bildbereich durchgeführt wird.

Für ein sinusförmig moduliertes Streifenmuster als Reiz wird die Eingangsfunktion im Originalbereich mit einer Leuchtdichteverteilungsfunktion $l(x,C)$ definiert:

$l(x,C) = l_0 + \Delta l \exp(2\pi j R_0 x)$

$l(x,C) = l_0 + C\, l_0 \exp(2\pi j R_0 x)$

$= l_0 (1+C\exp(2\pi j R_0 x))$,

oder nur mit reellem Anteil

$l(x,C)= l_0 (1+C \cos(2\pi R_0 x))$ (7a)

Die Fourier-Transformierte der Leuchtdichteverteilung $l(x,C)$ definiert die Eingangsfunktion im Ortsfrequenzbereich:

$\mathcal{F}\{l(x,C)\} = \int l_0 (1+C \cos(2\pi R_0 x))\, e^{-j 2\pi R x}\, dx$

Nach der Eulerschen Identitätsformel ist:

$\cos(2\pi R_0 x) = \frac{1}{2} (e^{-j 2\pi R_0 x} + e^{j 2\pi R_0 x})$.

Setzen wir diesen Ausdruck für $\cos(2\pi R_0 x)$ in der obigen Gleichung ein.

$\mathcal{F}\{l(x,C)\} = l_0 \int e^{-j\,2\pi R\,x}\,dx + \tfrac{1}{2}\,l_0\,C\left(\int e^{-j\,2\pi(R+R_o)\,x}\,dx + \int e^{-j\,2\pi(R-R_o)\,x}\,dx\right)$ (7b)

$L(R,C) = l_0 + \tfrac{1}{2}\,l_0\,C\,\delta(R-R_o) + \tfrac{1}{2}\,l_0\,C\,\delta(R+R_o)$

Das Fourier-Transformationspaar ist in Abb. 4 dargestellt. Die Fourier-Transformierte von *l*(x,C) ist durch die Deltafunktionen (δ) definiert. Die Deltafunktion wird definiert durch den Ausdruck

$$\int \delta(R-R_0)\,dR \begin{cases} = 1, \text{ wenn } R=R \\ = 0, \text{ wenn } R \neq R_o \end{cases}$$

Das heißt, wir definieren die δ -Funktion als eine Funktion, die an ihrer Auftrittsstelle als Funktion undefiniert ist und sonst den Wert Null hat; mit einer spezifischen Eigenschaft, dass die Fläche unterhalb der Funktion an ihrer Auftrittstelle Eins ist.
Eine nützliche Eigenschaft der δ-Funktion ist:

$\int \delta(R-R_0)\,f(R)\,dR = f(R_o)$

Diese Eigenschaft besagt, dass die Funktion f(R) jeweils den Wert der Funktion $f(R_o)$ an der Stelle annimmt, an der die δ -Funktion auftritt.

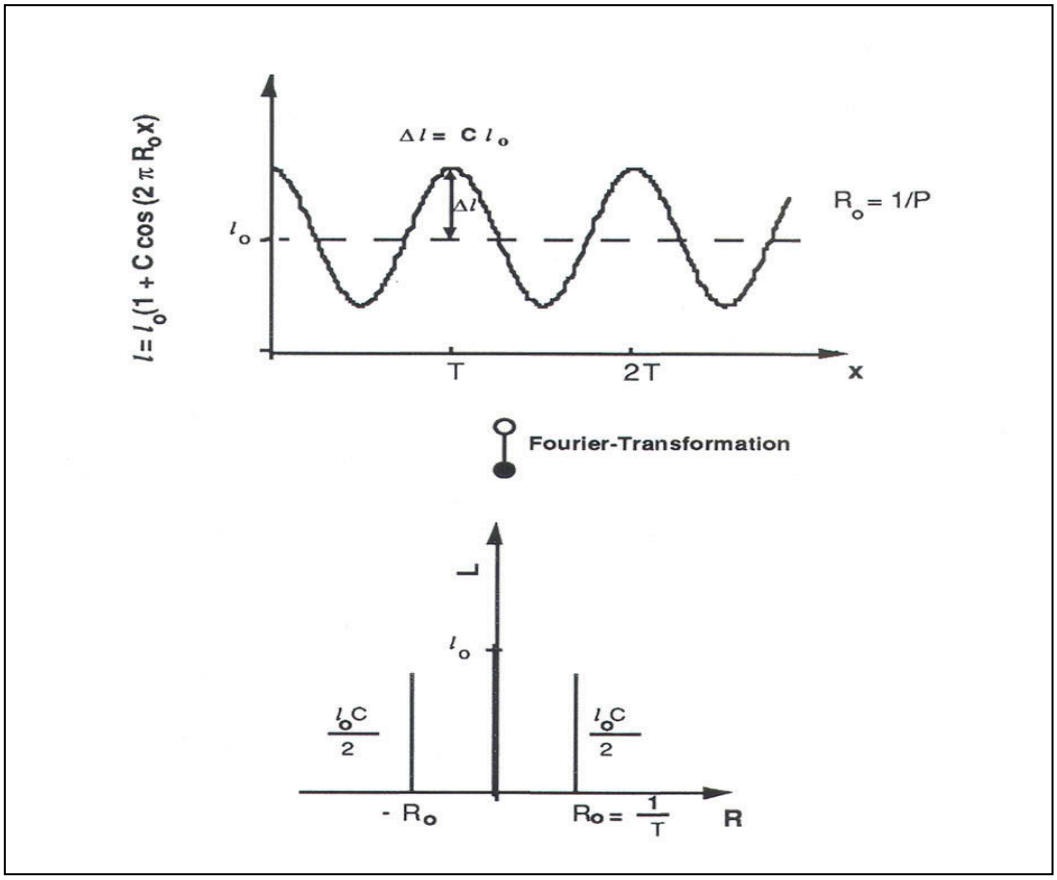

Abb. 4: Funktion $l(x) = l_o\,(1+C\cos(2\pi R_0 x))$ (oben) und ihre Fourier-Transformierte $L(R,C) = l_0 + \tfrac{1}{2}\,l_0\,C\,\delta(R-R_0) + \tfrac{1}{2}\,l_0\,C\,\delta(R+R_0)$ (unten).

2.3 Spatio-spektrale Kontrastübertragungsfunktion

Die Kontrastübertragungsfunktion S(f,R,C) in Gl. 7 enthält die Temporalfrequenz f und die Ortsfrequenz R als Parameter, für die das visuelle System jeweils verschiedene Übertragungseigenschaften zeigt. Hält man die Temporalfrequenz f des Reizes fest und variiert den Kontrast C, so erhält man für jede Ortsfrequenz R eine Beziehung zwischen Reiz und Antwort der Art:

$$S = \frac{A(R,C)}{L(R,C)} \qquad (8a)$$

wobei L(R,C) = $\mathcal{F}\{l(x,C)\}$ ist.

Die Gl (8a) definiert die Reiz-Antwort-Beziehung des visuellen Systems für den Kontrast allgemein. Sie sei spatio-spektrale Kontrastübertragungsfunktion genannt (dritter Schritt in Abb.3). Man erhält für jede Ortsfrequenz eine andere solche Kennlinie, die zusammen als Kennlinienfeld bezeichnet werden (Abb.5).
Am Rande sei erwähnt: Ist die Temporalfrequenz an Stelle der Ortsfrequenz der zu untersuchende Aspekt des visuellen Systems, wird der Kontrast für jede Temporalfrequenz f bei konstant gehaltener Ortsfrequenz variiert.

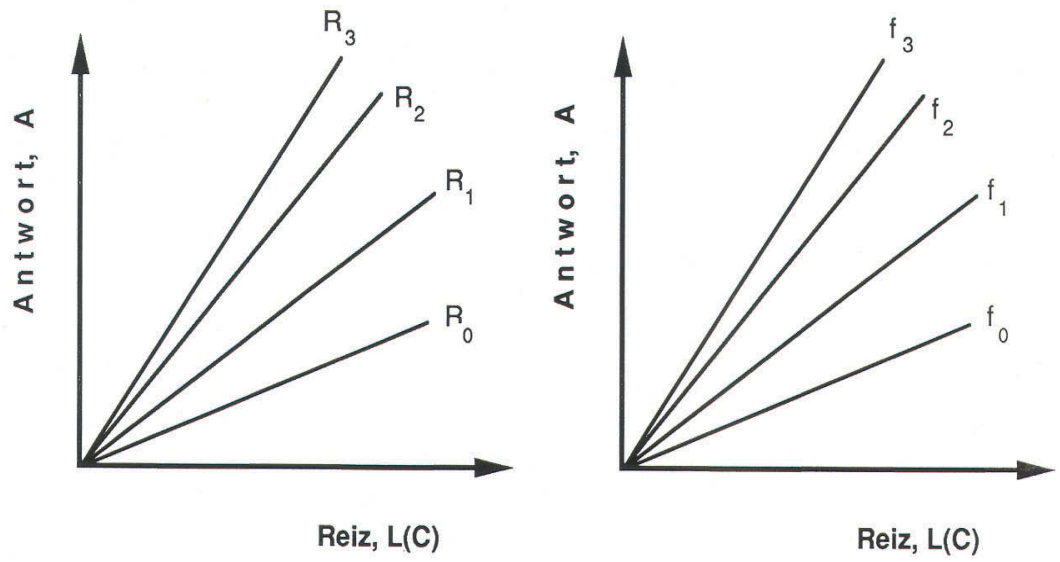

Abb.5. Schematische Darstellung eines Kennlinienfeldes. Ein Kennlinienfeld definiert die Reiz-Antwort-Beziehung eines Systems je nach dem Aspekt, wonach das System untersucht wird. Dieses Kennlinienfeld zeigt die Antwort des Systems in Abhängigkeit vom Kontrast C, wobei Ortsfrequenz R (links) bzw. Temporalfrequenz f (rechts) die jeweiligen Scharenparameter sind.

Die Gl.8a kann für diesen Parameter f umgeschrieben werden:

$$S = \frac{A(f,C)}{L(f,C)} \qquad (8b)$$

Im Bildbereich, in dem die Analyse durchgeführt wird, wird die Eingangsfunktion durch die Funktion L(f,C) definiert, wobei

$L(f,C) = \mathcal{F}\{l(t,C)\}$

Ist.

Die zu untersuchende Eigenschaft des visuellen Systems ist hier Kontrast in Abhängigkeit von der Temporalfrequenz. Deshalb sei diese Übertragungsfunktion S(f,C) die temporal-spektrale Kontrastübertragungsfunktion genannt. Die temporal-spektrale Kontrastübertragungsfunktion ist in der Literatur auch als Flimmer-Empfindlichkeitsfunktion bekannt.

Die spatio-spektrale und die temporal-spektrale Kontrastübertragungsfunktion definieren in Form der Gl.8a und Gl.8b Kennlinienfelder, aus denen die jeweiligen Übertragungsfunktionen abgeleitet werden. Je nach dem, ob Reiz oder Antwortfestgehalten wird, können zwei verschiedene Kontrastübertragungsfunktionen hergeleitet werden (letzter Schritt in Abb.3):

1) die spatio-spektrale Kontrast-Antwortfunktion
oder
2) die spatio-spektrale Kontrastempfindlichkeitsfunktion.

Die Einteilung der Übertragungsfunktionen zur Charakterisierung des Systems ergibt sich durch Einführung zusätzlicher Bedingungen in Gl.8a (Kennliniengleichung): gleiche Antwort oder gleicher Reiz für alle Ortsfrequenzen (Reizparameter).
Durch diese Bedingungen werden aus dem Kennlinienfeld die eindeutig definierten Übertragungsfunktionen bestimmt

2.3.1 Spatio-spektrale (Kontrast-)Antwortfunktion

Wählt man zur Charakterisierung der Übertragungsfunktion in der Definitionsgleichung der Kennlinien GI.8a speziell die Bedingung, daß für jede Ortsfrequenz R bei festgehaltenem Kontrast C = C_0 die zugehörige Antwort A(R) ermittelt wird, so erhält man eine Kontrastübertragungsfunktion in Form einer sogenannten Antwortfunktion:

$$S(R) = \frac{A(R)}{L(R, C_0)} \qquad (9)$$

wobei R als einziger Reizparameter aufgefaßt wird. Da für jeden beliebigen Reiz konstant bleibt, gilt

$$S(R) = k\, A(R), \qquad (9a)$$

mit $k = 1/ L(R,C_0)$.

Die so ermittelte Übertragungsfunktion wird die spatio-spektrale Antwortfunktion genannt. Sie ist in der deutschsprachigen Literatur auch unter dem Namen Reaktionsfunktion bekannt, in der englischsprachigen Literatur "spatial frequency sensitivity function" (z.B. Shapley und Lennie 1985).
Das Prinzip, wie die spatio-spektralen Kontrastübertragungsfunktion als eine Antwortfunktion aus einem Kennlinienfeld ermittelt wird, zeigt die Abb.6.

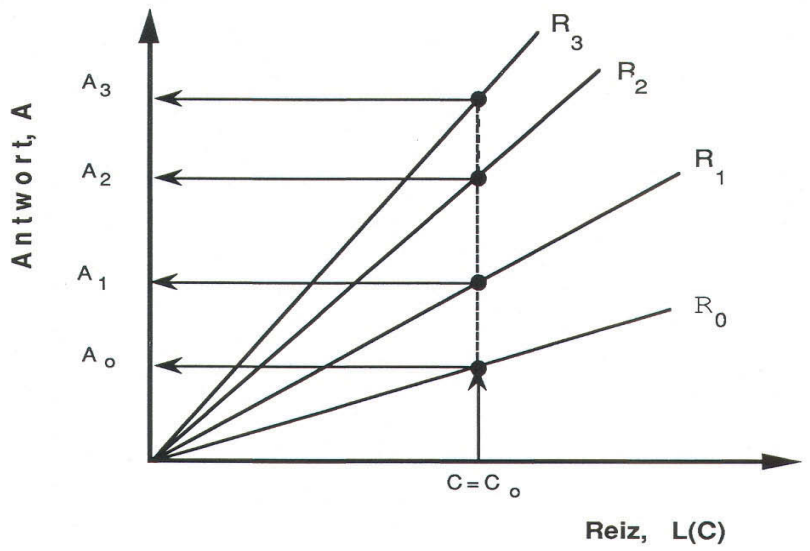

Abb. 6: Bestimmung der spatio-spektralen Antwortfunktion (KÜF) aus dem Kennlinienfeld. Der Kontrast (C) als unabhängige Variable des Reizes auf der Abszisse und die Antwort A auf der Ordinate dargestellt. Die Ortsfrequenz R ist der Scharenparameter.

2.3.2 Spatio-spektrale Kontrastempfindlichkeitsfunktion

Ermittelt man bei festgehaltener Antwort A = A_0 aus dem Kennlinienfeld für jede Ortsfrequenz den dazugehörigen Reiz, so erhält man eine Kontrastübertragungsfunktion in Form einer Empfindlichkeitsfunktion:

$$S = \frac{A_0}{L(R,C)} \qquad (10)$$

Wählt man A_0 = 1, so vereinfacht sich Gl.10 zu

$$S = \frac{1}{L(R,C)} \qquad (10a)$$

wobei

$L(R,C) = \mathcal{F}\{l(x,C)\} = l_0\,\delta(0) + ½\,l_0\,C\,\delta(R-R_0) + ½\,l_0\,C\,\delta(R+R_0)$ ist.

Die so ermittelte Übertragungsfunktion wird als spatio-spektrale Kontrastempfindlichkeitsfunktion oder Aktionsspektrum bezeichnet (Englisch "contrast sensitivity function" z. B. Campbell und Robson 1968). Die mit Gl.10a beschriebene Definition der spatio-spektrale Kontrastempfindlichkeit wird in der Praxis noch in vereinfachter Form angewendet, und zwar so, daß es im Nenner der Gl.10a statt L(R, C) nur Kontrast C als unabhängige Variable benutzt wird. Der Unterschied zwischen der Gleichung 10a und der in der Praxis angewendeten Form besteht darin, dass die Gl.8a (s. auch Gl. 7b) im Nenner neben dem Kontrast C als unabhängige Variable noch einen konstanten Faktor l_0 als Multiplikator hat. Weil die mittlere Leuchtdichte l_0 konstant ist, kann man diesen Faktor bei der Berechnung vernachlässigen. Nach dieser Überlegung kann die Gl.10a in vereinfachter Form geschrieben werden:

$$S_R(C) = 1/C_R \qquad (10b)$$

wobei die Ortsfrequenz R Scharenparameter ist.
Zur Bestimmung der Kontrastempfindlichkeitsfunktion wählt man eine für alle Ortsfrequenzen gleiche Antwort, d.h. es werden die Kontraste gesucht, die bei jeder Ortsfrequenz R (in Gl.10b als Index eingeführt) dieselbe Wirkung (gleiche Entladungsfrequenz oder gleich große Amplitude der evozierten Potentiale) hervorrufen.

In Abb.7 wird die Sachlage für die Bestimmung der Empfindlichkeitsfunktion aus einem Kennlinienfeld nach dem Prinzip der konstanten Antwort veranschaulicht.
Sind das System bzw. die Kennlinien linear, dann sind die spatio-spektrale Antwortfunktion und die spatio-spektralen Empfindlichkeitsfunktion identisch. Im visuellen System ist das nur dann möglich, wenn die Antworten dem Kontrast proportional sind (Shapley und Lennie, 1985).

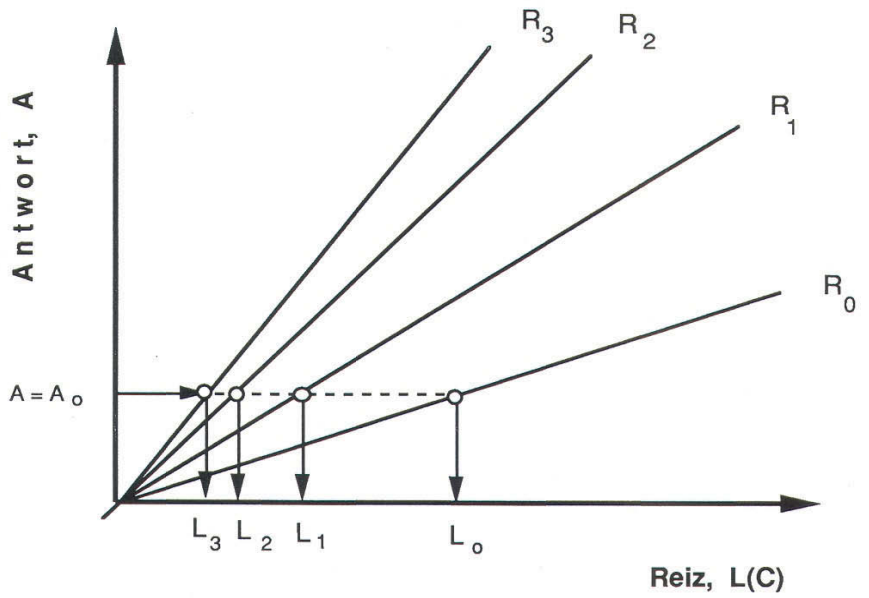

Abb.7:Bestimmung der spatio-spektralen Kontrastempfindlichkeitsfunktion (KEF).
Für eine gewählte konstante Antwort wird für jeden Scharenparameter R einen Kontrastwert bestimmt. Zur Ermittlung der spatio-spektrale Empfindlichkeitsfunktion trägt man den reziproken Wert des so bestimmten Kontrastes auf der Ordinate und die Ortsfrequenzen auf der Abszisse auf.

2.4 Die Sehschärfe

Der Begriff "Sehschärfe" bezeichnet man ganz allgemein die Fähigkeit des Auges scharf zu sehen, d.h., in einem gegebenen Objekt möglichst viele Einzelheiten zu erkennen. Diese Fähigkeit ist von einer ganzen Reihe von Faktoren abhängig, z. B. von der Leuchtdichte und Kontrast des Objektes, oder von der Fähigkeit der Retina, Sehbahnen und Sehzentrum, das von den optischen Elementen des Auges erzeugte Bild zu verwerten. Die Faktoren der zweiten Gruppe bestimmen die natürlichen Grenzen der Sehschärfe. Besonders zu erwähnen sind die Größe der rezeptiven Felder der primären Sinneszellen (die Ganglienzellen), die Anordnung (die Geometrie) und Dichte der Photorezeptoren in der Retina. Der Effekt der Dichte und der Anordnung der Rezeptoren auf Sehschärfe wird im nächsten Abschnitt behandelt.

Diese allgemeine Definition der Sehschärfe reicht nicht aus, um sie zahlenmäßig festzulegen. Für die Messung geht man vom Auflösungsvermögen des Auges aus, einer Größe, die auch in der Instrumentenoptik häufig benutzt wird.

Das Auflösungsvermögen eines Auges ist ein Maß für seine Fähigkeit benachbarte Objekte zu unterscheiden. Der Mindestabstand, bei dem zwei Objekte noch als getrennte Bildpunkte wiedergegeben werden, heißt "Minimum separabile" (z. B. Diepes 1988).

In der Praxis ist der Winkel, unter dem zwei Punkte dem Auge erscheinen, maßgebend. Man mißt nämlich die räumliche Sehschärfe (oder die angulare Sehschärfe). Die räumliche Sehschärfe ist der Winkel, unter dem zwei Punkte dem Auge erscheinen dürfen, damit sie gerade noch getrennt wahrgenommen werden. In der vorliegenden Arbeit benutze ich "die räumliche Sehschärfe" und "das räumliche Auflösungsvermögen" synonym.
Der Visus wird definiert als der Kehrwert der (in Winkelminuten gemessenen) räumlichen Sehschärfe.
Zur Ermittlung der Sehschärfe werden beim Menschen verschiedene Methoden angewandt, wie Snellen-Sehproben oder Landoldt-Ringe. Außer diesen subjektiven Methoden gibt es eine objektive elektrophysiologische Bestimmung der Sehschärfe.
Dazu werden mittels visueller Reize kortikale Potentiale evoziert, deren Amplitude ein Indikator für die Wahrnehmung bzw. Sichtbarkeit des visuellen Reizes ist. Durch Variation der Reizparameter werden die gerade wahrnehmbaren Reize bestimmt.
Die Ortsfrequenz dieses Reizes liefert die Information über das räumliche Auflösungsvermögen.

Man kann das räumliche Auflösungsvermögen auch aus der oberen Grenzortsfrequenz der Kontrastempfindlichkeitsfunktion bzw. der Kontrastantwortfunktion errechnen (z.B. Campbell und Maffei 1970). Diese Frequenz beschreibt das feinste Streifenmuster, das gerade noch vom visuellen System wahrgenommen wird. Eine Extrapolation der Übertragungsfunktion auf die Null-Amplitudenachse ergibt die absolute obere Grenzortsfrequenz (cut-off Frequenz) R_c . Die Hälfte der Periode dieser Grenzortsfrequenz R_c (entsprechend der Breite eines hellen oder dunklen Streifens) ist das Maß für die Sehschärfe.
Die Sehschärfe erhält man durch Berechnung des Winkels, unter dem die Hälfte der Periodenlänge des Streifenmusters mit der Grenzortsfrequenz R_c gesehen wird.
Die Methode der evozierten Potentiale wurde beim Menschen (Campbell und Maffei, 1970) und vielmehr bei Tieren (z.B. Berkley und Watkins 1973; Bisti und Maffei 1974; Pak 1984; Maffei et al. 1990) zur Bestimmung der Sehschärfe benutzt.

2.5 Frequenzumklappung (Aliasing)

Die Anordnung der Rezeptoren setzt natürliche Grenzen für die Sehschärfe (also für die maximale auflösbare Ortsfrequenz). Ein visueller Reiz mit einer Ortsfrequenz, die oberhalb der Auflösungsgrenze des visuellen Systems liegt, wird im visuellen System so bearbeitet, als ob er eine niedrigere Ortsfrequenz hätte. Ortsfrequenzen oberhalb der Auflösungsgrenze werden auf Frequenzen unterhalb der Auflösungsgrenze umgeklappt.

Neuere anatomische Erkenntnisse über die Primatenfovea zeigen, daß die Rezeptoren (die Sehzapfen) lokal eine homogene Verteilung in hexagonaler Anordnung haben (Williams und Collier 1983).
Die homogene Verteilung der Photorezeptoren in der Fovea ist tatsächlich ein anatomisches Korrelat für die Sehschärfe bei optimalen Beobachtungsbedingungen (Williams 1988).
Die Frequenzumklappung (englisch "Aliasing") wird im visuellen System durch die homogene Verteilung der Rezeptoren hervorgerufen. Die Geometrie bestimmt, welche Ortsfrequenzen das Phänomen Frequenzumklappung verursachen. Die Grenzortsfrequenz, die das Auflösungsvermögen bestimmt, zeigt, wo die Frequenzumklappung (im Ortsfrequenzbereich) beginnt.

Zwei bekannte Beispiele aus Physik und Physiologie für Frequenzumklappung sind die Entstehung der Moire-Muster (Oster und Nishijima 1963) und der Stroboskopeffekt. Die Moire-Muster entstehen durch die niedrige Abtastfrequenz, die von der Geometrie bzw. der räumlichen Anordnung der Rezeptoren abhängig ist, und der Stroboskopeffekt durch die niedrige Abtastfrequenz, die von den zeitlichen Summationseigenschaften der Rezeptoren abhängt.

Der dioptrische Apparat des Auges setzt als erstes die Grenzfrequenz für die Übertragung der Signale fest. Der dioptrische Apparat wirkt wie ein Bandpaß-Filter und hat eine bestimmte obere Grenzortsfrequenz, die hauptsächlich durch den Pupillendurchmesser bestimmt wird. Wenn die freie Ausbreitung der Lichtwellen durch irgendwelche Hindernisse (z.B. eine Blende im Strahlengang, die Pupillenöffnung) geändert wird, tritt eine Abweichung der Lichtausbreitung von den Gesetzen der geometrischen Optik auf. Da dies bei allen optischen Versuchen der Fall ist, hat man es grundsätzlich mit Beugungserscheinungen zu tun. Man kann sie in manchen Fällen vernachlässigen, sie können aber unter geeigneten Umständen von entscheidender Bedeutung werden. Die cut-off Frequenz, die durch die Pupillenöffnung (wegen der Beugungserscheinung, da der erste Beugungsring im Winkel $\theta = \lambda / d$ erscheint) verursacht wird, lässt sich berechnen (Goodman, 1968) durch $R_c=(\pi/180)/(d/\lambda)$, wobei d der Durchmesser der Pupille und λ die Wellenlänge des Lichtes ist.

Da die Frequenzumklappung mit der Grenzfrequenz in sehr enger Beziehung steht, kann durch Einsetzen der Größen d und λ in der obigen Gleichung gezeigt werden, dass die durch den

Pupillendurchmesser gesetzte Ortsfrequenzgrenze für die Frequenzumklappung nicht verantwortlich ist. Für eine normale (nicht dilatierte) Pupillenöffnung der Taube d = 3 mm und die Wellenlänge λ = 550 nm liegt die durch die Pupillenöffnung gesetzte Grenzfrequenz bei 95 $Grad^{-1}$. Diese Grenzfrequenz besagt, dass die Streifenmuster mit den Ortsfrequenzen bis 95 $Grad^{-1}$ auf der Retina abgebildet werden. Da das Auflösungsvermögen des visuellen Systems der Taube viel niedriger als diese Grenzortfrequenz ist (ca. 16 $Grad^{-1}$, siehe Ergebnisse), spielt der Öffnungsdurchmesser der Pupille bei der Berechnung des Auflösungsvermögens (zumindest was die Grenzfrequenz anbetrifft) und bei der Entstehung des Phänomens Frequenzumklappung keine Rolle. Die Ursache für Frequenzumklappung ist die Anordnung und der Abstand der Rezeptoren, wobei sie auch die bestimmenden Faktoren der Sehschärfe sind. Um diese Frage beantworten zu können, (Ob die Anordnung und die Abstände zwischen den Rezeptoren tatsächlich die der Rezeptoren die bestimmenden Faktoren der Sehschärfe sind), muss die räumliche Anordnung der Rezeptoren und der Abstand zwischen den Rezeptoren in der Retina analysiert werden.

Beginnen wir mit der Analyse der Diskretisierung (oder Digitalisierung) eines kontinuierlichen Signals im visuellen System durch die Rezeptoren. Der visuelle Reiz wird durch die Rezeptoren "gesehen" und zwar so, dass jeder Rezeptor nur den Teil des visuellen Reizes sieht, der auf dem Rezeptor abgebildet wird. Das durch den dioptrischen Apparat auf die Retina abgebildete kontinuierliche Signal wird von den Rezeptoren stückweise abgetastet und somit diskretisiert. Diese Diskretisierung kann eine Verzerrung der kontinuierlichen Signale verursachen. Die Verzerrung kann sowohl beim Übergang von der kontinuierlichen zur diskreten Darstellung als auch bei der Rekonstruktion des kontinuierlichen Signals aus der diskreten Darstellung auftreten (z.B. während der Informationsverarbeitung im visuellen System). Das Signal (=der visuelle Reiz) sei konkret ein sinusförmig moduliertes Streifenmuster, das mit seiner Leuchtdichteverteilung dargestellt ist. Abb.8 zeigt in eindimensionaler Darstellung, wie
drei Leuchtdichteverteilungen verschiedener Ortsfrequenz von regelmäßig angeordneten Rezeptoren abgetastet und (möglicherweise) rekonstruiert werden. Helmholtz (1856) hatte behauptet, dass bei einer solchen Rezeptorenanordnung (wie in Abb.8) ein nichtgereizter Rezeptor zwischen zwei (mit hellen Streifen gereizten) Rezeptoren platziert werden muß, damit das Streifenmuster wie ein Streifenmuster "gesehen" werden kann.
Wenn das Streifenmuster (auf der Rezeptorenebene) diese Bedingung erfüllt, ist die Ortsfrequenz R_c (Abb.8, links, zweite Reihe) die Grenzortsfrequenz für solche Rezeptorreihen. Diese Grenzfrequenz ist die höchste Ortsfrequenz, die vom System ohne Fehler aufgelöst und weiter übertragen wird.
Ein Streifenmuster von der höheren Ortsfrequenz (Abb.8, links, Ortsfrequenz = $3R_c$) wird von diesem System schwach abgetastet, d.h. die Abtastschritte sind groß im Vergleich zum Streifenabstand. Das Signal kann aus den durch die Abtastung gewonnenen diskreten Werten nicht vollständig rekonstruiert werden (Abb.8, rechts, dritte Reihe). In diesem Fall wird das

rekonstruierte Signal vom Signal mit der Ortsfrequenz von R_c nicht unterschieden. Die Rezeptoren melden, als ob sie mit einem Streifenmuster mit der Ortsfrequenz von R_c gereizt würden. Das Streifenmuster wird "gesehen", aber nicht aufgelöst. Formal gesehen wird die Ortsfrequenz auf eine niedriegere Frequenz verschoben (umgeklappt).
Diese Idee hat in der Informationstheorie bzw. im Abtasttheorem eine theoretische Basis gefunden (Whittaker 1915, Nyquist 1919, Shannon 1949). Nach dem Abtasttheorem wird die kritische Frequenz (auch Nyquist-Frequenz genannt) durch die Hälfte der Anzahl der Rezeptoren pro Gesichtswinkel bestimmt. Diese kritische Frequenz ist die Grenzfrequenz für die Genauigkeit der Signalübertragung (in Abb. 8 ist die kritische Frequenz R_c).

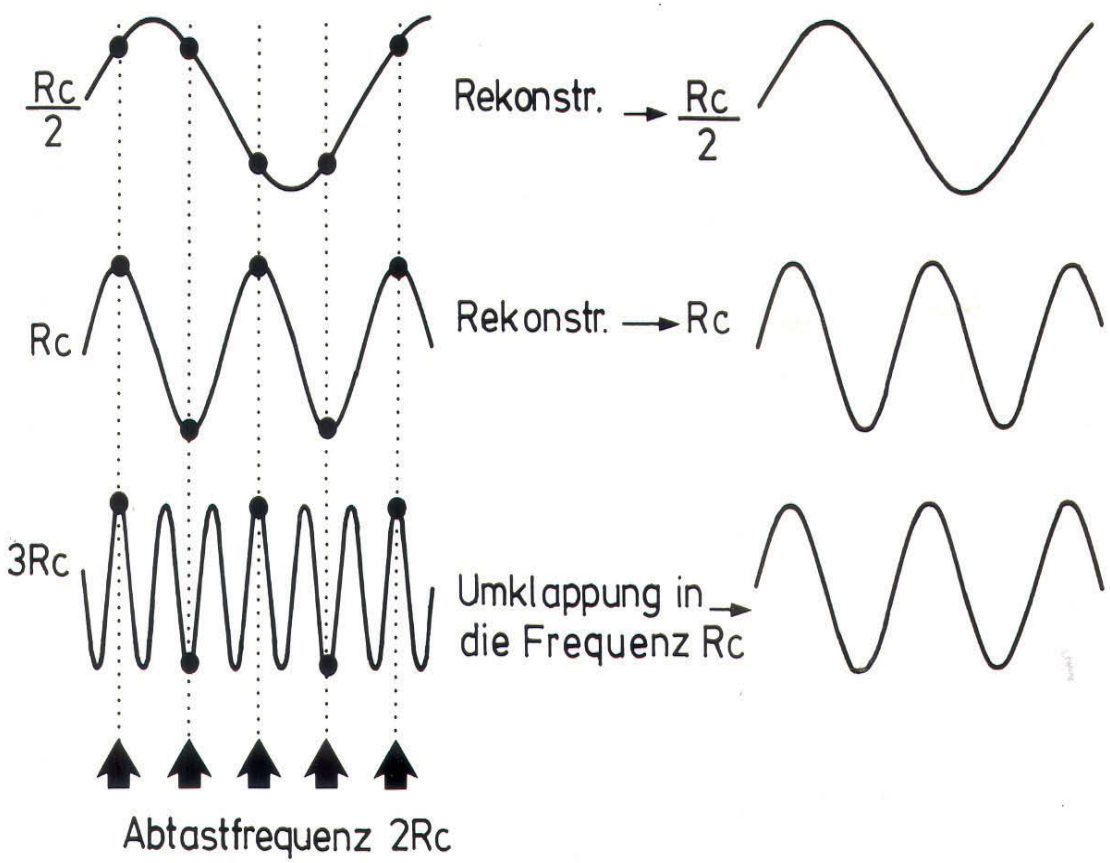

Abb. 8: Schematische Beschreibung des Umklappens der Frequenz. Die Pfeile stellen Rezeptoren dar, die die jeweiligen darüber eingezeichneten Streifenmuster abtasten (links). Die potentiellen rekonstruierten Signale (die Abtastergebnisse) sind rechts dargestellt (nach Hughes, 1986)

Nach diesem Theorem haben Snyder und Miller (1977) die Distanz zwischen zwei Rezeptoren (der Abstand zwischen den Zentren) folgendermaßen berechnet:

$$\Delta\Phi = \frac{1}{2R_c} \qquad (11)$$

wobei $\Delta\Phi$ die Distanz (in Grad) zwischen zwei Rezeptoren ist, und R die Ortsfrequenz eines Streifenmusters, das für die Rezeptoren gerade eben wahrnehmbar bzw. unterscheidbar ist.

Für die zweidimensionale Analyse findet die GI.11 Anwendung, wenn die Rezeptoren in der Retina in quadratischer Gitterform angeordnet sind (Abb.9B). Die realistischere Anordnung der Rezeptoren ist jedoch die hexagonale Gitterform (Abb.9A).

Bei Annahme einer hexagonalen Anordnung muss die GI.11 modifiziert werden (Snyder und Miller, 1977):

$$\Delta\Phi = \frac{1}{R_c\sqrt{3}} \qquad (11a)$$

Die Grenzortsfrequenz R_c beschreibt die theoretisch höchste Ortsfrequenz. Sie wird durch Struktur und Aufbau des Auges determiniert und limitiert.

Um die Grenzortsfrequenz R_c errechnen zu können, wird in GI.11a $\Delta b/F$ für $\Delta\Phi$ eingesetzt*

$$R_c = \frac{F}{\Delta b\sqrt{3}} \qquad (12)$$

wobei F die Brennweite des Auges und Δb die Distanz zwischen zwei Rezeptoren (der Abstand zwischen den Zentren) ist (s. Abb.9). Diese Frequenz wird Nyquist-Frequenz des visuellen Systems genannt.
Die GI.12 liefert für das visuelle System der Taube eine kritische Abtastfrequenz von R=21 $Grad^{-1}$, wenn für F=7,72 mm (Marshall et al.1973) und für Δb =3,6 µm (Nye, 1968) eingesetzt wird.

*Da es sich bei $\Delta\Phi$ um einen kleinen Winkel handelt, kann anstatt tan $\Delta\Phi$ = Δb/F nun $\Delta\Phi$ = Δb/F geschrieben werden.

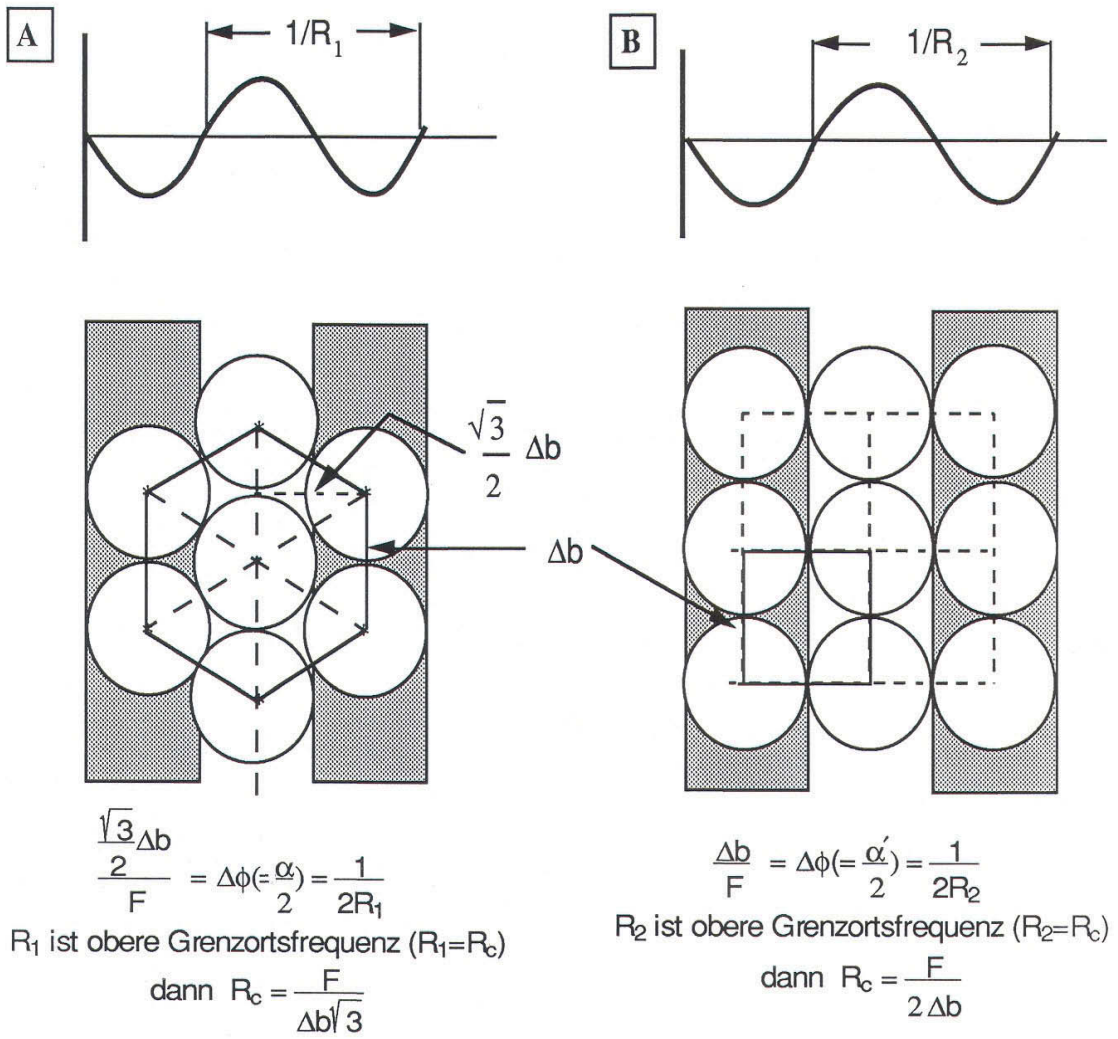

Abb. 9: Schematische Darstellung der Anordnung der Rezeptoren in der Retina. (A) zeigt eine hexagonale Gitteranordnung, (B) eine quadratische Gitteranordnung. Jeweils oben ist das Helligkeitsprofil des Streifenmusters abgebildet. $\Delta\Phi$ ist die Winkeldistanz zwischen benachbarten Rezeptoren (der Abstand zwischen den Zentren, $\alpha=2\,\Delta\Phi$) Modizifiert nach Snyder und Miller (1977)

2.6 Zusammenhang zwischen Gewichts-, Übertragungsfunktion und rezeptivem Feld

Ein rezeptives Feld ist derjenige Gewebebezirk eines Sinnesorganes, in dem adäquate Reizung zur Erregung einer primär afferenten Faser führt. Jede Ganglienzelle der Retina wird von einem Rezeptor (in der Fovea centralis) oder mehreren Rezeptoren (in der Peripherie der Retina) versorgt, welche einen Einzugsbereich mit einer bestimmten Fläche bilden. Ein Lichtreiz innerhalb dieser Fläche führt zu einer Reaktion dieser Ganglienzelle, deren Einzugsbereich rezeptives Feld heißt. Die Größen (Durchmesser) der rezeptiven Felder sind unterschiedlich. Sie variieren von wenigen Minuten im fovealen Bereich bis zu mehr als 10 Grad in der Peripherie. Reizung des Zentrums und des Umfeldes eines rezeptiven Feldes führt zu antagonistischen Effekten in der Ganglienzelle. Ganglienzellen, bei denen die Beleuchtung des Zentrums zu einer Erregung und die Beleuchtung des Umfeldes zu einer Hemmung ihrer Aktivität führen, werden als On-Zentrum-Neurone bezeichnet. Die Off-Zentrum-Neurone reagieren umgekehrt. Die rezeptiven Felder benachbarter Ganglienzellen überlappen sich stark, so daß ein Lichtpunkt auf der Retina gleichzeitig mehrere Ganglienzellen erregen bzw. hemmen kann.
Die Aktivität einer Ganglienzelle ist bei konstant gehaltener Reizstärke vom Ort des Reizes auf seinem rezeptiven Feld abhängig. Sie ist für Reize in der Mitte des rezeptiven Feldes am größten und nimmt zum Rand hin ab. Abb.10 zeigt schematisch den Aktivitätsverlauf einer Ganglienzelle und die antagonistische Organisation über dem Ort im rezeptiven Feld. Die Funktion, die dieses Phänomen beschreibt, wird als Erregungsprofilfunktion bezeichnet.
Die durch experimentelle Daten bestimmte Erregungsprofilfunktion der Ganglienzelle läßt sich durch die Differenz zweier konzentrischer Gaußverteilungen (DOG) approximieren* (Rodieck, 1965; Enroth-Cugell und Robson 1966, Linsenmeier et al. 1982):

$$g(x) = E_0 \exp(-(x/x_1)^2) - I_0 \exp(-(x/x_2)^2) \qquad (13)$$

Hierin ist E_o = Amplitude der Erregung, I_o = Amplitude der Hemmung, x_1 = Radius des rezeptiven Feldzentrums, x_2 = Radius des Umfelds. Die Fourier-Transformierte der Gauß-Funktion ist ebenfalls eine Gauß-Funktion (Bracewell 1986), so dass sich die Transformierte der Gl.13 ergibt:

$$\mathcal{F}\{g(x)\} = \mathcal{F}\{E_o \exp(-(x/x_1)^2) - I_o \exp(-(x/x_2)^2)\}$$

*Eine alternative formale Beschreibung der rezeptiven Felder sind die Gabor-Funktionen (z.B. Marcelja 1980). Die Approximation der rezeptiven Felder mit Gabor-Funktionen ist die Beschreibung durch die Differenz zweier Gaussfunktionen sehr ähnlich (Jaschinski-Kruza und Cavonius 1984, Webster und De Valois1985, Reed und Wechsler 1990).
Die Gabor-Funktion, die ein rezeptives Feld approximiert, wird formal definiert:
$f(x) = \exp(\pi(x-x_o)^2 a^2) \exp(-2\pi j(x-x_o))R_o$ und F(R), die Fourier-Transformierte von f(x) ist: $F(R) = \exp(-\pi(R-R_o)^2/a^2) \exp(-2\pi j(R-R_o))x_o$

$$= E_o\, x_1 \sqrt{\pi}\, \exp\left(-(\pi R\, x_1)^2\right) - I_o\, x_2 \sqrt{\pi}\, \exp\left(-(\pi R\, x_2)^2\right) \qquad (13b)$$

Diese Funktion approximiert ihrerseits die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) gut (Rodieck 1965, Enroth-Cugell und Robson 1966).

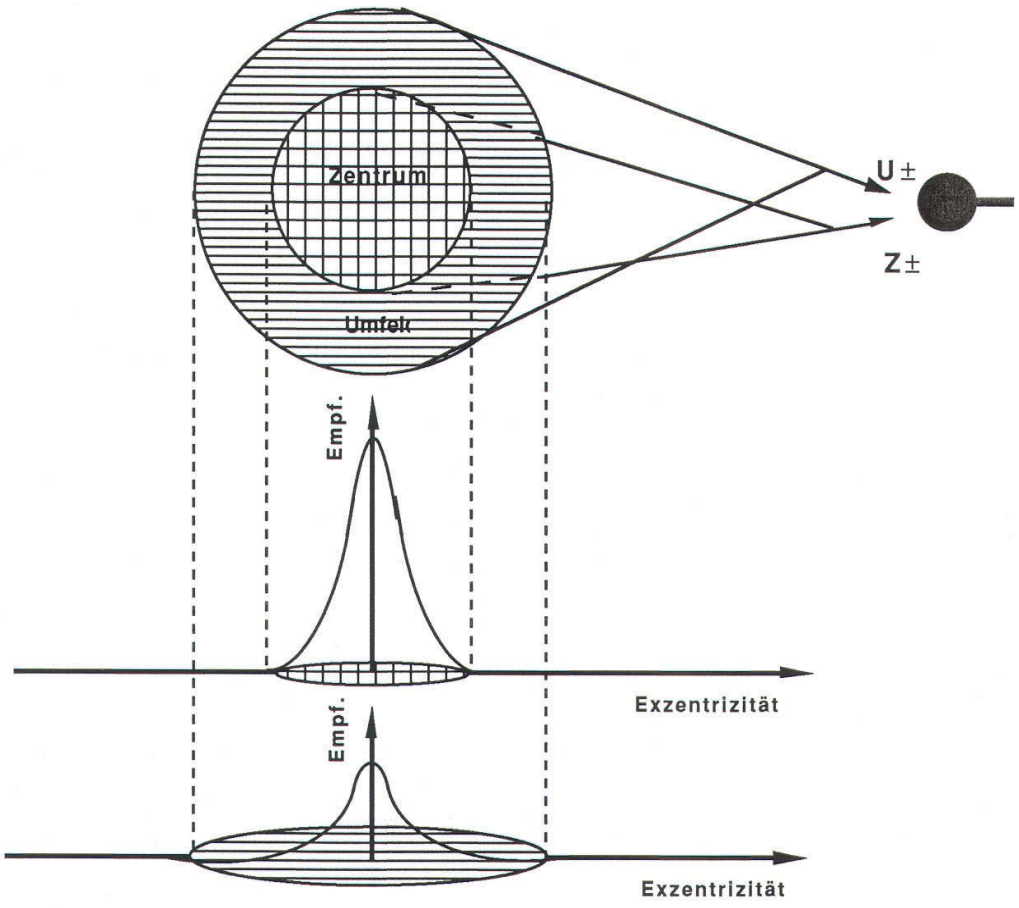

Abb.10: Schematische Darstellung der antagonistischen Organisation eines rezeptiven Feldes und Aktivitätsummation im rezeptiven Feld. Der obere Teil des Bildes zeigt, daß die Signale (Aktivitäten) vom Zentrum Z und vom Umfeld U summiert und die resultierende Aktivität antagonistisch in der Ganglienzelle wirkt. In der unteren Hälfte des Bildes sind die Gewichtsfunktionen des rezeptiven Feldes dargestellt. Zentrum und Umfeld haben getrennte Gewichtsfunktionen, die durch Gaußfunktionen definiert werden können. Zentrum wird mit der Gaussfunktion $E_o \exp\text{-}(x/x_1)^2$ und Umfeld wird mit $I_o \exp\text{-}(x/x_2)^2$ approximiert. (Modifiziert nach Enroth-Cugell und Robson 1966).

Die Gewichtsfunktion, die durch die Anwendung der inversen Fourier-Transformation auf die KÜF des visuellen Systems gewonnen wird, und die Erregungsprofilfunktion sind äquivalent. Die Äquivalenz der Gewichtsfunktion mit der Erregungsprofilfunktion wird nicht a priori angenommen, sondern vielmehr durch die Überreinstimmung der experimentellen Daten mit der mathematischen Modellvorstellung (Übersicht über die Literatur: De Valois und De Valois 1988). Nach dieser Modellvorstellung für die Profilfunktion der rezeptiven Felder wird die Antwortcharakteristik einer Zelle als eine Funktion des Ortes in der Retina dargestellt; die Gewichtsfunktion g(x), multipliziert mit der Leuchtdichteverteilung l(x,C) und integriert über die Linie (in zwei dimensionaler Analyse: über die Fläche), beschreibt die Antwort der Zelle:

$$\text{Antwort} = \int g(x)\, l(x,C)\, dx \qquad (14)$$

Nimmt man an, dass sich erregende und hemmende Einflüsse in einer Ganglienzelle linear summieren, was im schwellennahen Bereich, nicht aber an der Schwelle, der Fall ist (Barlow 1958), dann läßt sich die Reaktion einer retinalen Ganglienzelle auf einen Lichtreiz beliebiger Form berechnen.
Ein in der Mitte des rezeptiven Feldes lokalisierter punktförmiger Lichtreiz sei durch die mittlere Leuchtdichte l_0 definiert. Das rezeptive Feld der Ganglienzelle sei durch die Gewichtsfunktion g(x) beschrieben. Die Erregung (Antwort) der Ganglienzelle läßt sich dann einfach durch

$$\text{Antwort} = k\, l_0\, g(x_o)$$

darstellen (Enroth-Cugell und Robson 1966, Daugman 1980), wobei k ein konstanter Faktor ist und x_o den Mittelpunkt des rezeptiven Feldes beschreibt.
Bei einer flächenförmigen Lichtverteilung dagegen, wie z.B. bei einem sinusförmig modulierten Streifenmuster (in eindimensionaler Analyse; l(x,C) wird die Reaktion der Ganglienzelle durch das Integral (Gl.14) beschrieben.
Setzen wir in Gl.14 für Leuchtdichteverteilung $l(x,C) = l_0\,(1+C\exp(2\pi jRx)$ ein, dann ergibt sich:

$$\text{Antwort} = l_0\,(\int g(x)\,dx + C\int g(x)\exp(2\pi jRx)\,dx) \qquad (14a)$$

Der erste Term in der Gl.14a liefert einen konstanten Wert, der gegeben ist durch das Produkt aus der mittleren Leuchtdichte und der Fläche unter der Gewichtsfunktion; der zweite Term ist definitionsgemäß die Fourier-Transformation von g(x). Aus der Gl.14a folgt also

$$A \approx l_0\, C\, S(R) \qquad (14b)$$

Bei der Bestimmung der spatio-spektralen Antwortfunktion wird der Kontrast C für jede Ortsfrequenz R konstant gehalten und jeweils die dazugehörige Antwort der Ganglienzelle

gemessen (Diese Überlegung vernachlässigt den konstanten Faktor l_0, was in Gl.14b mit Kontrast C zusammen erscheint).
Der Vergleich von Gl.14b mit Gl.6a (Abschn.2.2) zeigt, daß die Fourier-Transformierte der Gewichtsfunktion, die die rezeptiven Felder der Ganglienzellen beschreibt, näherungsweise die spatio-spektrale Antwortfunktion S(R) der Ganglienzelle ist. In Abb.11 ist schematisch dargestellt, wie sich die Reiz-Antwortfunktion und deren Fourier-Transformierte verhalten.
Die Informationen, die die Kontrastübertragunsfunktion liefert, gehen durch die Fourier-Transformation nicht verloren; allerdings erhält man mit der Fourier-Transformation der Kontrastübertragungsfunktion auch nicht mehr Information als die Kontrastübertragungsfunktion selbst liefern könnte. Die Gewichtsfunktion gibt Auskunft darüber, wie der Reiz vom visuellen System gewichtet wird. Mit anderen Worten, sie zeigt, wie groß die rezeptiven Felder sind und wie sie funktionell organisiert sind.

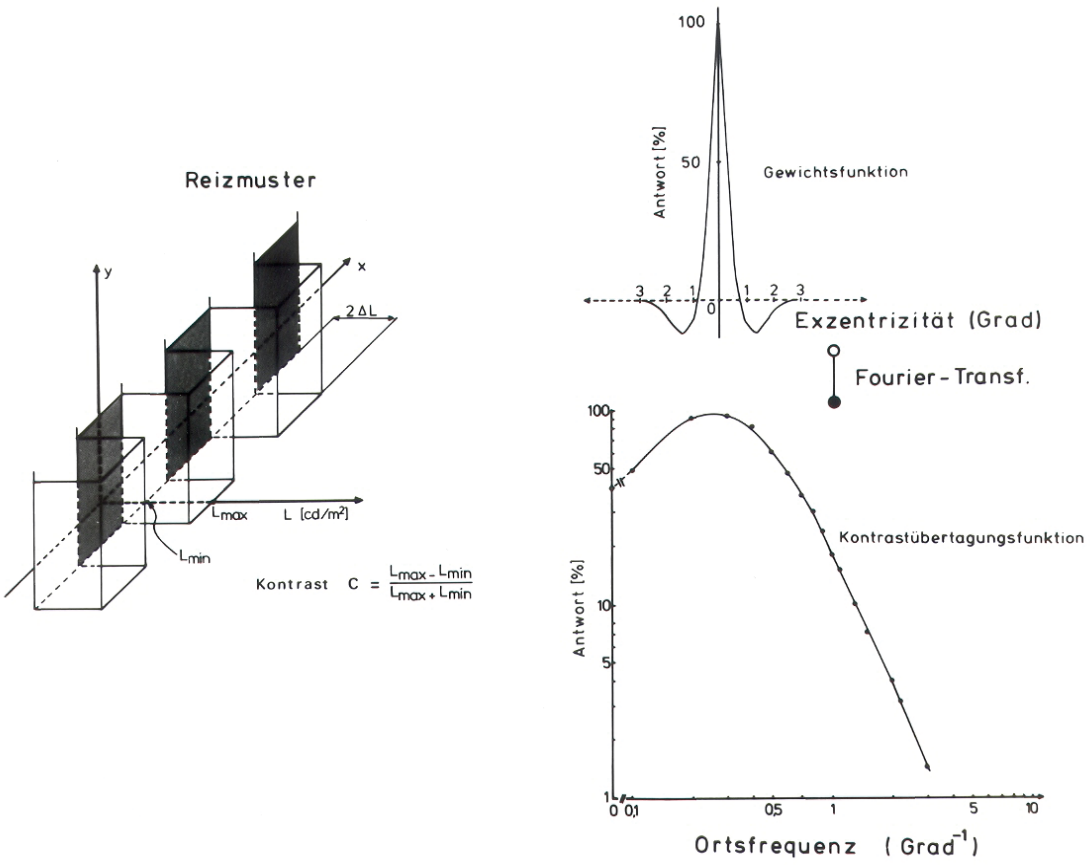

Abb.11: Schematische Darstellung des Zusammenhanges zwischen der Kontrastübertragungsfunktion und der Gewichtsfunktion. Einfachheitshalber ist als Reiz ein Rechteckstreifenmuster abgebildet (Pak 1979).

3 Struktur des visuellen Systems der Taube

3.1 Das Auge

Das Auge der Taube mit einem Äquatorialdurchmesser von 14 mm ist, verglichen mit der Körpergröße, auffallend groß (Chard und Grundlach 1938). Durch die laterale Anordnung der Augen im Kopf besitzt die Taube fast ein Rundumgesichtsfeld; Walls (1942) gibt es mit 340° bis 342° an. Die Breite des binokularen Gesichtsfeldes beträgt ca. 30° (Martin und Young 1983). Der Winkel zwischen den optischen Achsen der Augen ist ca. 120°.

Die Gesamtbrechkraft des Auges von 126 Dioptrien ist etwa doppelt so groß wie die des Menschen (Marshall et al. 1973).
Die Gesamtfläche der Retina beträgt ca. 350 mm^2. Die Dicke ist ca. 0,4 mm und variiert mit der Exzentrizität (Binggeli und Paule 1969).

Als bemerkenswerteste Struktur des Auges ist der Pecten oculi zu werten, der von der Aderhaut stammend die Netzhaut durchbricht und tief in den Glaskörper hineinragt (Abb.12). Diese gefaltete Struktur besteht aus Gefäßkapillaren und Pigmentzellen (Meyer 1977). Als wellblechartig gefaltetes Organ sitzt der Pekten auf der Stelle des blinden Flecks und breitet sich im ventral- temporalen Quadrant der Retina aus. Er dient zur Ernährung der Netzhaut und ersetzt die intraretinale Blutzirkulation. Darüber hinaus wirft er einen Gitterschatten auf die Netzhaut, wodurch die Rezeptoren, die unterhalb des Pektens lokalisiert sind, vor dem helleren Sonnenlicht geschützt werden (Barlow und Oswald 1972).

Die retinalen Photorezeptoren sind über die Gesamtfläche der Retina nicht homogen verteilt. Man unterscheidet zwei markante Regionen in der Retina: das rote und das gelbe Feld, die beide eine eigene Fovea besitzen. Die Färbung dieser Felder wird wahrscheinlich durch die "Farbstoffe" der Zapfen verursacht. Die Abb.13 zeigt schematisch die Projektionen dieser Felder im Gesichtsfeld der Taube.
Das rote Feld liegt in dorsosuperioren Quadranten der Retina (Blough 1979) und wird funktional mit dem binokularen Sehen im Nahbereich in Verbindung gebracht. Das gelbe Feld, das in einer diffusen Form den restlichen Bereich der Retina einnimmt, soll primär der Erkennung weit entfernterer Objekte dienen (Nye 1973, Bloch und Martinoya 1982).
Es gibt mindestens drei morphologisch unterscheidbare Photorezeptoren in der Taubenretina (Cohen 1963): Einfache Zapfen, Doppelzapfen und Stäbchen. Die einfachen Zapfen enthalten im inneren Segment als Sehfarbstoff die sogenannte „Öltröpfchen“. Sie agieren im Photorezeptor wie ein Wellenlängenfilter mit Hochpass-Eigenschaften; nämlich reagieren sie im Wellenlängenbereich auf das Licht, dessen Wellenlänge oberhalb der für jeweiligen Sehfarbstoff

charakteristischen Eckwellenlängen (engl. cut-off wavelength) liegt, empfindlich. Das bedeutet, dass das Licht von dem Öltröpfchen absorbiert.
Die durch Mikrospektrometer bestimmten Maxima von Absorbtionsspektren der Sehfarbstoffe von einfachen Zapfen liegen bei 410, 450, 507 und 565nm.
Die Doppelzapfen werden wegen ihrer morphologischen Struktur-ein Hauptelement ist mit einem Zusatzelement umgegeben- so genannt. Das Absorbstionsmaximum des Sehfarbstoff von Doppelzapfen liegt bei 565 nm (wie bei einem der einfachen Zapfen), und von Rhodopsin (= Sehfarbstoff von Stäbchen) bei 506 nm (Bowmaker et al, 1997, für ausführlicher Review Bowmaker 2008).
Die räumliche Verteilung der Rezeptoren bzw. der Ganglienzelldichte zeigt zwei Maxima: Eines liegt im gelben Feld (in der zentralen ersten Fovea), zwischen 5° und 10° unterhalb des posterioren Pols, das zweite im roten Feld zwischen 60° und 20° Oberhalb des posterioren Pols und wird zweite oder temporale Fovea genannt (Galifret 1968).

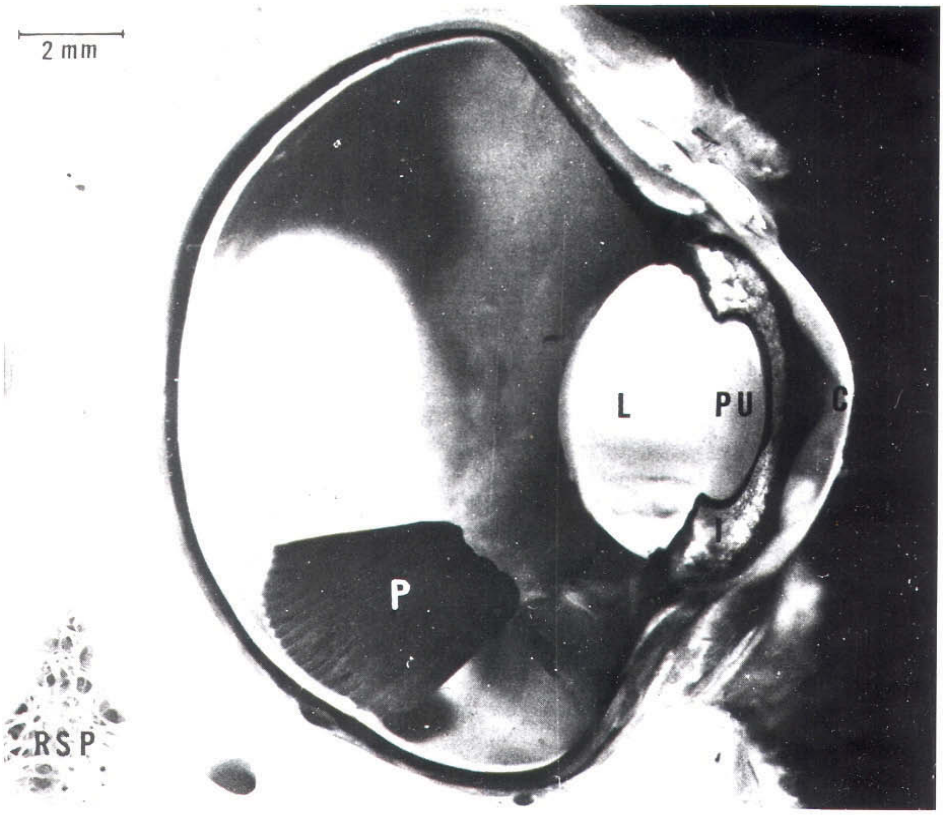

Abb.12: Transversaler Schnitt durch das Auge der Taube. Der Pekten (P) liegt im rostro ventralen Teil des Bulbus und ragt in den Glaskörper hinein. L: Linse, PU: Pupille, C: Cornea, I: Iris und RSP: Rostrum sphenoidale (Wingstrand und Munk 1965).

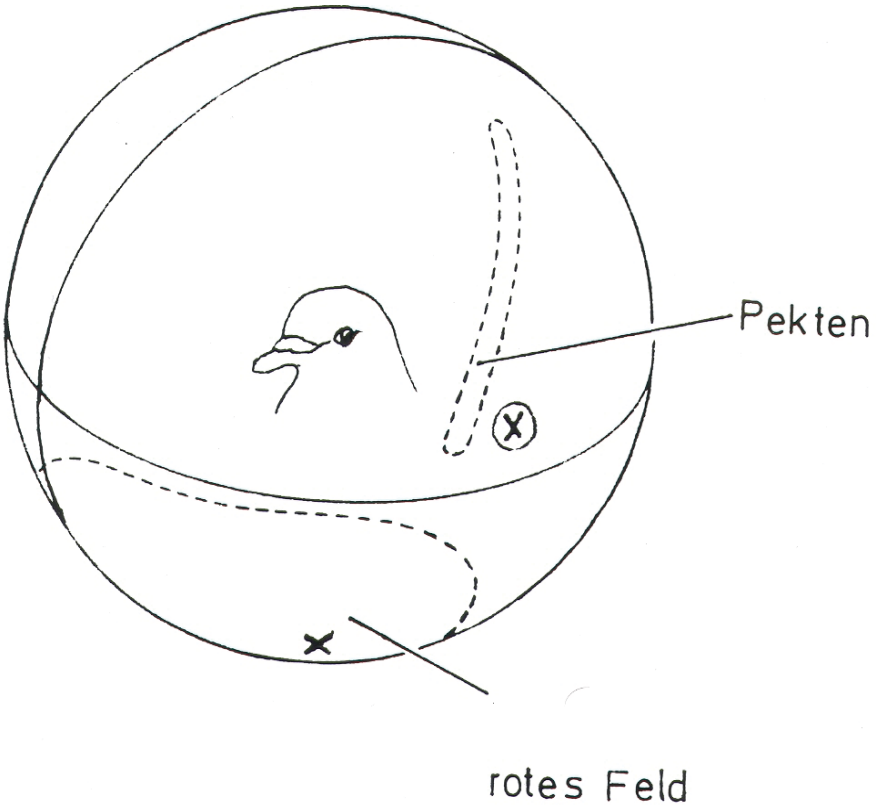

Abb. 13: Die Projektion der retinalen Regionen auf das Gesichtsfeld der Taube.
Die beiden Foveae sind x (mit eingekreistem Kreuz, zentrale erste Fovea) und mit x (zweite Fovea im roten Feld) markiert. Das gelbe Feld ist in diesem Bild nicht gezeigt, weil seine Grenzen nicht genau definiert sind (modifiziert nach Hayes 1982).

Das rote Feld ist dichter mit den Zellen bestückt als das gelbe Feld (Hahmann und Güntürkün, 1993).

Das Vorhandensein von zweiten Fovea ist von H. Müller (1863) beschrieben worden. Er hat die Funktion der beiden Foveae so erklärt (Müller 1863, Seite 439):

Während früher eine fovea centralis retinae als Eigentümlichkeit des Menschen und der Affen, dann von Reptilien (Chamäleon) galt, wurde sie neuerdings bei einer großen Zahl von Vögeln gefunden. Dieselbe liegt hier bald etwa in der Mitte des hinteren Augensegmentes, bald etwas mehr nach der Schläfenseite. Bei vielen Vögeln aber ist eine zweite Fovea, noch mehr nach der Schläfenseite hin vorhanden, und kann bis fast an die ora retinae rücken. Was die Bedeutung dieser foveae betrifft, so zeigt ***erstens*** *die histologische Untersuchung, daß beide einen im wesentlichen ähnlichen Bau haben wie die fovea im gelben Fleck des menschlichen Auges. Es sind nämlich:*

1. Die percipierenden Elemente an dieser Stelle länger und feiner und zwar bei Vögeln ganz besonders fein, in richtiger Richtung mit ihrem außerordentlich feinen Perceptionsvermögen.
2. Die Nervenfasern verlaufen, von der Basis der Pekten ausgehend, bogenförmig um die beiden Stellen.
3. Da selbst finden sich ebenfalls größere Massen von Ganglienzellen.
***Zweitens** zeigt das Experiment, daß die eine Fovea dem monoculären, die andere aber dem binoculären Sehen dient. Es fällt nämlich das Bild eines gerade nach vorn gelegenen Lichtpunktes nachweislich in beide äußere foveae zugleich.*

Die zweite (temporale) Fovea enthält überwiegend Zapfen (Schultze 1866).
Nach Untersuchungen der Nervenfasern des Nervus opticus unter dem Licht- und Elektronenmikroskop besteht der Sehnerv zu 74% aus myelinisierten Axonen. Die gesammte Anzahl der Nervenfaser beträgt $2{,}38.10^6$ (Binggeli und Paule 1969).
Die Abb. 14 zeigt die Dichteverteilung der Ganglienzellen in der Retina. In der ersten Fovea ist die Zelldichte mit $3{,}15.10^4$ Zellen/mm^2 am größten. Auch in der zweiten Fovea sind die Ganglienzellen sehr dicht gepackt.

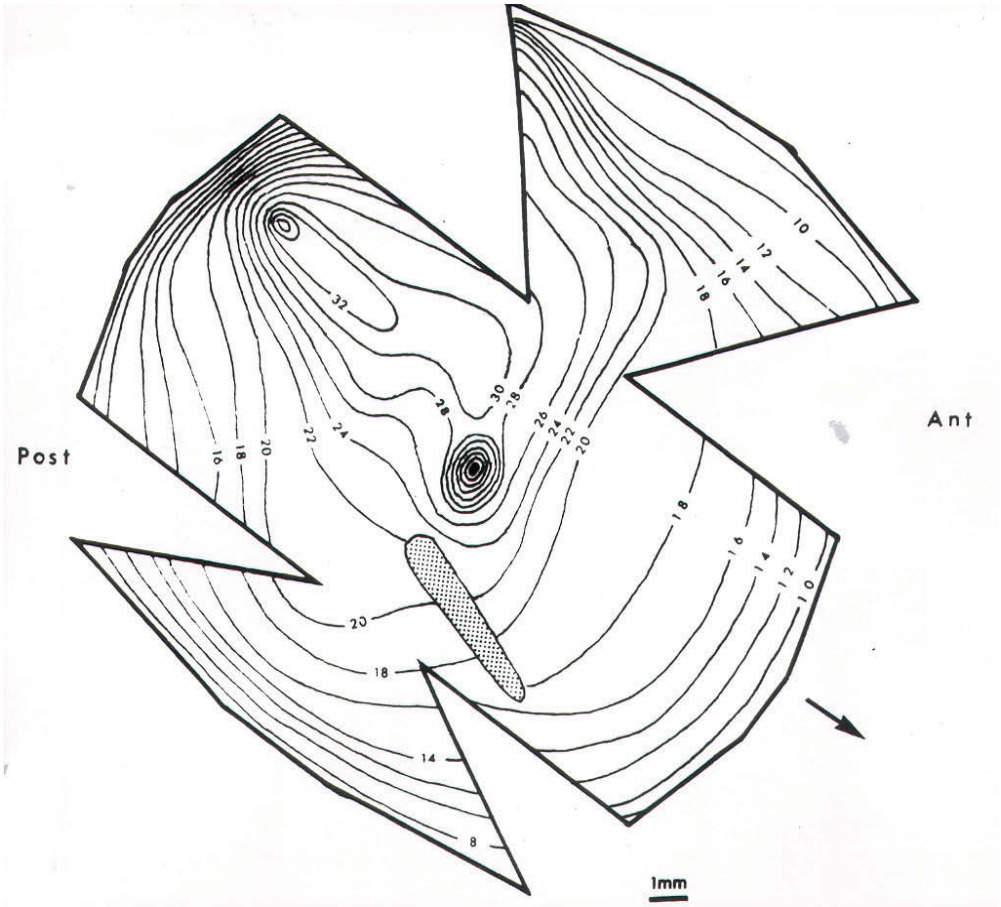

Abb.14: Die Dichteverteilung der Ganglienzellen in der rechten Retina der Taube:
Die Linien verbinden die Orte gleicher Zelldichte. Die Zahlen geben das Tausendfache der Ganglienzelldichte pro mm^2 an. Der Pekten ist als ein schraffiertes Feld dargestellt. Der Pfeil zeigt die Richtung der Schnabelspitze (Binggeli und Paule 1969).

3.2 Die Sehbahn

Das visuelle System der Taube wurde mit verschiedenen neuroanatomischen Methoden weitgehend untersucht. Es enthält zwei afferente Bahnen: die tectofugale und die thalamofugale Bahn (z.B. Hodos 1976, Donovan 1978, Shimizu and Bowers 1999). Die Abb.15 zeigt eine vereinfachte Darstellung dieser Bahnen.
Alle Fasern des Sehnervs ziehen von der Retina nach vollständiger Kreuzung im Chiasma opticum über den optischen Trakt zum Stratum griseum centrale und Stratum griseum et fibrosum superficiale des kontralateralen Tectum opticums.

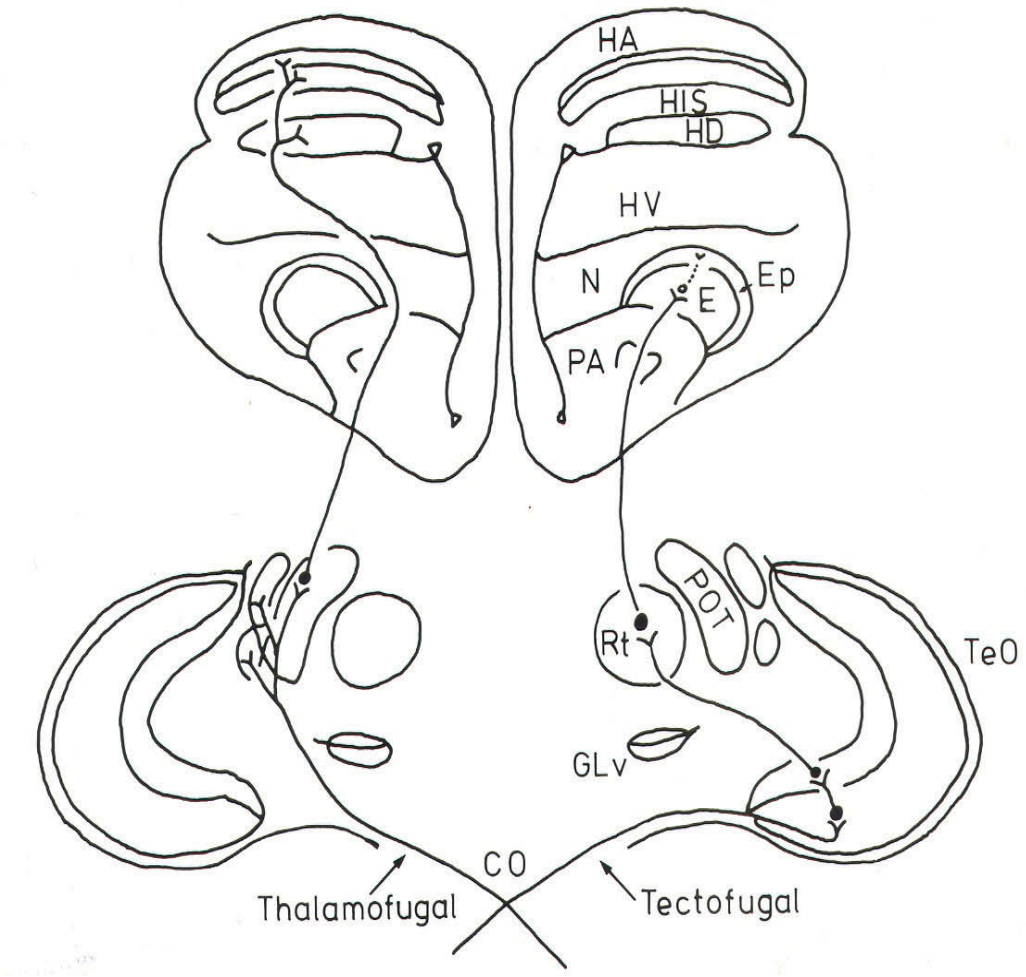

Abb. 15: Schematische Darstellung der tectofugalen (Projektion zum Tectum opticum) und der thalamofugalen (Projektion zum N. opticus principalis thalami) Bahnen des visuellen Systems der Taube. Zellgruppen durch Symbole gekennzeichnet. CO, Chiasma opticum; Teo,Tectum opticum; GLv, Nucleus geniculatus lateralis pars ventralis; Rt, Nucleus rotundus; POT, Nucleus opticus principalis thalami; PA, Paleostriatum augmentatum; E, Ectostriatum; Ep, Periectostriatum; N, Neostriatum; HV,Hyperstriatum ventrale; HD, Hyperstriatum dorsale; HA, Hyperstriatum accessorium; HIS, Hyperstriatum intercalatus superior. (Modifiziert nach Hodos 1976).

Jede Schicht des Stratum griseum centrale (mindestens vier Schichten sind morphologisch unterscheidbar) projiziert auf cytoarchitektonisch differenzierbare Teile des Nucleus rotundus (tectofugale Bahn). Die Nervenfasern des N. rotundus projizieren auf das Ectostriatum und enden im Periectostriatum. Das Vorhandensein dieser Bahn war bei den Säugetieren sehr umstritten. Diamond (1973) hat gezeigt, dass die Säugertiere auch die tectofugale Bahn haben.

Die thalamofugale Bahn ist bei den Säugetieren unter den Namen geniculatostriatale Bahn (oder Geniculostriates System) bekannt. Die Nervenfasern der thalamofugalen Bahn ziehen nach vollständiger Kreuzung im Chiasma opticum zum dorsalen Komplex des Thalamus, das nach einer vergleichenden Untersuchung an Eulen und Tauben Nucleus opticus principalis thalami genannt wurde (in Abb.15; POT). Es ist Vogelhomologe von Corpus geniculatum laterale (CGL) der Säugetiere (Sun und Frost 1977). Der N. opticus principalis thalami läßt sich in mehrere Subnuclei differenzieren, die wiederum über das Ectostriatum auf dem Wulst projizieren. Der dorsoanteriore Teil des Vorderhirns wird Wulst genannt und besteht aus drei Untereinheiten Hyperstriatum dorsale, Hyperstriatum accessorium und Hyperstriatum intercalatus superior (Hodos 1976). Wulst ist auch Vogelhomologe vom visuellen Kortex der Säugetiere (Letelier et al 2000).
Die thalamofugale Bahn der Vögel leitet die von der Retina kommende Information weiter und weist bis hinauf zum Wulst eine topographische Organisation auf, die besonders deutlich bei der Schleiereule hervortritt (Pettigrew 1979).

Trotz zweier anatomisch eindeutig nachweisbarer visueller Projektionsbahnen, denen auf elektrophysiologischem Wege und mit Hilfe von Läsionsstudien die Beteiligung an der Verarbeitung bestimmter Informationsparameter zugeordnet werden konnte, ist es sehr schwierig, eine genauere Funktionsaufteilung dieser beiden Projektionen entsprechend der anatomischen Aufteilung, zu erkennen (Jäger 1977). Jedoch weiß man, dass die tectofugale bahn die Afferenzen der 90% retinaler Ganglienzellen enthält, die die chromatische (Information über Lichtwellenlängen, Farbensehen) und durch Bewegungsreize kodierte Information übermitteln (Sun und Frost, 1997).

3.3 Das Tectum opticum

Der größte Teil retinaler Afferenzen zieht zum Tectum opticum. Es besteht bei der Taube aus 6 Hauptschichten (Cowan et al. 1961) und zwar von außen nach innen:

1. Stratum opticum;
2. Stratum griseum et fibrosum superficiale;
3. Stratum griseum centrale;

4. Stratum album centrale;
5. Stratum griseum periventriculare;
6. Stratum fibrosum periventriculare.

Von diesen 6 Hauptschichten ist das Stratum griseum et fibrosum superficiale das dickste und komplizierteste; es wird seinerseits in 10 Schichten unterteilt. Das Stratum griseum centrale besteht aus vier Schichten.

Der größte Teil der tectalen Neurone reagieren bewegungsempfindlich (Crowder und Wylie 2002), wobei nur in den ersten beiden Schichten auch richtungsempfindliche Neurone gefunden wurden. Die Zellen in den ersten beiden Schichten besitzen kleinere (kreisförmige) rezeptive Felder als die Zellen in den unteren Schichten (Hughes und Pearlman 1974). Die Zellen mit kleineren rezeptiven Feldern reagieren auf bewegliche und wenn auch schwach auf stationäre Reize (Jassik-Gerschenfeld und Guichard 1972, Sun und Frost 1997, Yang et al 2005). Dagegen zeigen die Zellen mit den größeren rezeptiven Feldern keine Reaktion auf stationäre Reize. Ihre rezeptiven Felder haben eine irreguläre Form. Die Größe der rezeptiven Felder in Abhängigkeit von der Tectalschicht wurde von Bilge (1971) und Holden (1971 und 1977) gezeigt.

4 Methoden und Versuchsdurchführung

Hier wird eine Übersicht über die verwendeten Präparations-, Ableitungs-, Reiz- und Auswertungsmethoden gegeben. Bei der Besprechung der Experimente wird jeweils kurz darauf eingegangen, mit welchen Methoden die jeweiligen Ergebnisse gewonnen wurden.

4.1 Präparationen der Versuchstiere

Die Experimente wurden an Tauben (Columba livia) durchgeführt (Körpergewicht 400 bis 600g). Als Anästhesie diente eine initiale, intraperitoneale Dosis Urethan (1,5 g pro kg Körpergewicht).

Bei Einzelzellableitungen mit Mikroelektroden war künstliche Beatmung durch Insufflation notwendig, weil Spontanatmung die Ableitung störte. Die (unidirektionale) Insufflation mit einem Volumen von 0,1 l/min setzte die Eröffnung des Lungensacks voraus, der mit einem kurzen Schlauch offen gehalten wurde.

Eine intravenöse (vena cutanea superficialis) Injektion von 0,1 mg Alloferin® pro kg Körpergewicht verhinderte die Spontanatmung. Ein stereotaktisches Gerät fixierte den Kopf der Versuchstiere. Nach Öffnung der Schädeldecke (Trepanationsloch mit etwa 1,5 cm Durchmesser) wurde die Dura mater medial durchtrennt und unter leichtem seitlichem Zug aufgespannt. Überschichtung des freigelegten kontralateralen Tectum mit Paraffinum liquidum verhinderte die Austrocknung des Gewebes.

Die Positionierung der Elektroden erfolgte nach dem stereotaktischen Atlas von Karten und Hodos (1967).
Nach Abtrennung des rechten Augenlides wurde das Versuchstier in einem Faraday-Käfig so fixiert, dass das rechte Auge auf das Zentrum des Reizfeldes gerichtet war; das linke Auge wurde zugedeckt.
Die Körpertemperatur der Versuchstiere wurde mit 41°C konstant gehalten.

4.2 Ableittechniken

Die in der vorliegenden Arbeit präsentierten Ergebnisse stammen aus Untersuchungen der zweiten tectalen Schicht (Stratum grieseum et fibrosum superficiale). Die maximale Antwort bei Konstanthaltung aller Reizparameter legte die optimale Position der Elektrode fest.

4.2.1 Einzelzellableitung

Zur Ableitung der Einzelzellaktivität wurden Mikroelektroden (Glaskapillaren) mit einem Spitzendurchmesser von ca. 4 µm benutzt. Sie waren mit einer KCI-Lösung (Konzentration 3Mol/I) gefüllt und über einen mit Silberchlorid beschichteten Silberdraht mit dem Eingang eines FET (Field Effect Transistor)-Vorverstärkers verbunden.
Der Vorverstärker diente gleichzeitig als Impedanzwandler, um den Widerstand der Glasmikroelektrode, der 5-10 MΩ betrug, an den Eingangswiderstand des Verstärkers (Tektronix 7A 22, Eingangswiderstand 1 MΩ) anzupassen. Als Referenzelektrode (indifferente Elektrode) wurde eine nicht polarisierbare Silber-Silberchlorid-Elektrode (Ag-AgCI-Elektrode) benutzt, die in die Muskulatur des Nackens eingenäht war. Eine Erläuterung und ein vereinfachtes Schaltbild der verwendeten Anordnung zeigt Abb.16. Die Aktionspotentiale wurden auf einem Speicheroszillographen abgebildet; ein NF-Verstärker mit Lautsprecher diente als akustischer Monitor.

In der vorliegenden Arbeit wurden durch Mikroelektrodenableitung an den Axonen retinaler Ganglienzellen im Tectum opticum der Taube mit Hilfe vertikal orientierter Streifenmuster die Antwortcharakteristiken (Übertragungsfunktionen) dieser Neurone bestimmt.

Das Tectum opticum besteht aus mehreren Schichten (s. Abschn. 3.3). Die retinalen Afferenzen enden in den oberflächlichen Schichten (Stratum opticum und ersten sieben Subschichten der Stratum griseum et fibrosum superficiale. Cowan et al. 1961; Jassik-Gerschenfeld und Guichard 1972). Neben der Eindringtiefe der Elektroden im Tectum opticum bestätigen zusätzliche funktionelle Kriterien, dass die Aktionspotentiale von den Axonen der retinalen Ganglienzellen und nicht von den tectalen Zellen stammen.
Als erstes Kriterium dient das Antwortmuster der Zellen auf stationäre Reize: Der überwiegende Teil der tectalen Zellen zeigen keine Reaktion (Hughes und Pearlman 1974). Die Größe der rezeptiven Felder der untersuchten Zelle wird auch als Kriterium benutzt. Retinale Ganglienzellen haben, verglichen mit den tectalen Zellen, relativ kleinere rezeptive Felder (Hughes und Pearlman 1974).

Letztes Kriterium sind die unterschiedlichen Latenzen der Antworten tectalen und retinalen Zellen auf einen Reiz. Ganglienzellen haben relativ kurzere Latenzen (um 25 ms) als die tectalen Zellen (ca. 50 ms).

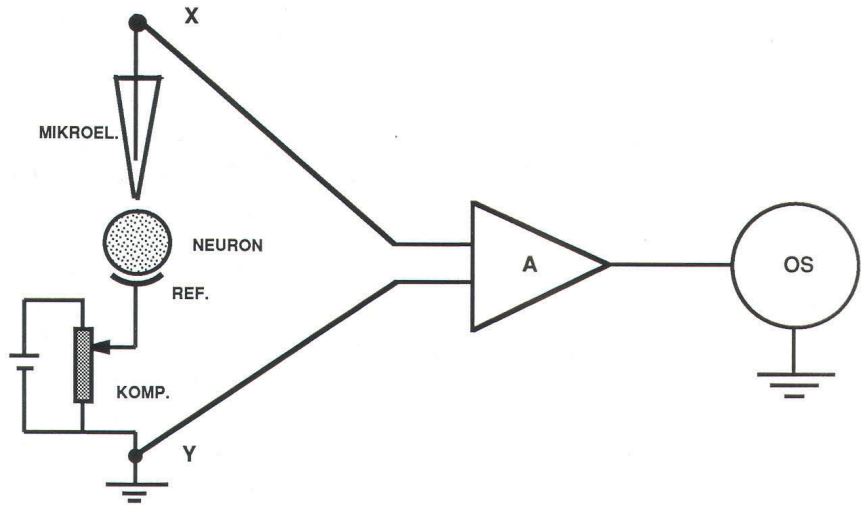

Abb.16: Schaltkreis zur einfachen extrazellulären Registrierung: Treten im Neuron Aktionspotentiale auf, so erzeugen sie zwischen der Mikroelektrode (MIKROEL.) und der Referenzelektrode (REF.) Spannungsdifferenzen, die an den Punkten X und Y abgegriffen und über den Verstärker (A) einem Oszillografen (OS) zugeleitet werden. Die variable Gleichspannungsquelle (KOMP.) dient dazu, störende Dauerspannungen (z.B. das Spitzenpotential der Mikroelektroden) zu kompensieren und den Verstärker in seinem optimalen Arbeitsbereich zu halten (modifiziert nach Ross, 1976).

4.2.2 Ableitung evozierter Potentiale

Als Meßelektroden zur Ableitung von evozierten Potentialen aus dem Tectum opticum dienten Edelstahlelektroden mit einer Schaftlänge von 3-4,5 mm (Hersteller: Fa. Rhoden, Typ IVM, NEX-4,5). Die Länge ihrer nichtisolierten Spitze betrug 0,2 mm. Der Durchmesser der Spitze war 0,15 mm. Rostfreie Schrauben mit 0,8 mm Durchmesser wurden als Referenzelektroden in den Schädelknochen geschraubt.
Die Eindringtiefe der Elektrode im Tectum opticum wurde nach vorheriger Kalibrierung des Mikromanipulators kontrolliert. Die Amplitude der evozierten Potentiale war ein zusätzliches Kriterium. Die Eindringstiefe wurde solange korrigiert, bis die Amplitude der evozierten Potentiale innerhalb der Stratum griseum et fibrosum superficiale des Tectum opticum maximal war.
Die evozierten Potentiale wurden mit einem kompakten elektrodiagnostischen Gerät (Amplaid, MK 15) registriert.

4.3 Reizapparaturen

4.3.1 Reizapparatur zur Ableitung von Einzelzellaktivität (Linsensystem)

Um Aktionspotentiale im Tectum opticum hervorzurufen, wurde mit einem Linsensystem ein vertikalorientiertes, sinusförmig moduliertes Streifenmuster auf einem Schirm im Gesichtsfeld des Versuchstieres projiziert. Abb.17 zeigt die Anordnung der Reizapparatur.
Der Aufbau bestand aus einem Strahlengang, der von einer 150-Watt-Xenonlampe (L) ausging.

Die Streifenmuster entstanden folgendermaßen:

- Das durch die Linsen (C und L1) gebündelte Licht wurde durch ein drehbares Linear-Polarisationsfilter (P) polarisiert.
- 5x5 cm große Diapositive (D) bestanden aus zwei identischen, streifengemusterten linearen Polarisationsscheiben, deren Durchlaßachsen senkrecht zueinander standen.
- Eine Vierteldrehung (90°) des Polarisationsfilters (P) verursachte eine Änderung des projizierten Streifenmusters derart, dass die hellen Streifen im kontinuierlichen Übergang dunkel und die dunklen Streifen hell wurden. Bei einer halben Drehung (180°) des Polarisationsfilters kam eine Musterumkehr (engl. pattern reversal) zustande. Der Verschluss (S) blieb während einer Musterumkehrperiode offen. Das Polarisationsfilter war durch einen steuerbaren Schrittmotor drehbar.
- Ein beweglicher Spiegel (M) projizierte das Muster auf einen Schirm im Gesichtsfeld des Versuchstieres.

Verschiedene vektorgraphische Diapositive erzeugten Streifenmuster von verschiedenen Ortsfrequenzen.

Durch Ausnutzung der Vergrößerungseigenschaften des Linsensystems konnte zwar eine fast stufenlose Änderung der Ortsfrequenzen erreicht werden, aber wegen der Konstanthaltung der Leuchtdichte wurde die Vergrößerungsmöglichkeit des Systems nicht voll ausgenutzt. Der Abstand zwischen dem Auge des Versuchstieres und dem Projektionsschirm betrug während der Versuchsreihe konstant 75 cm.

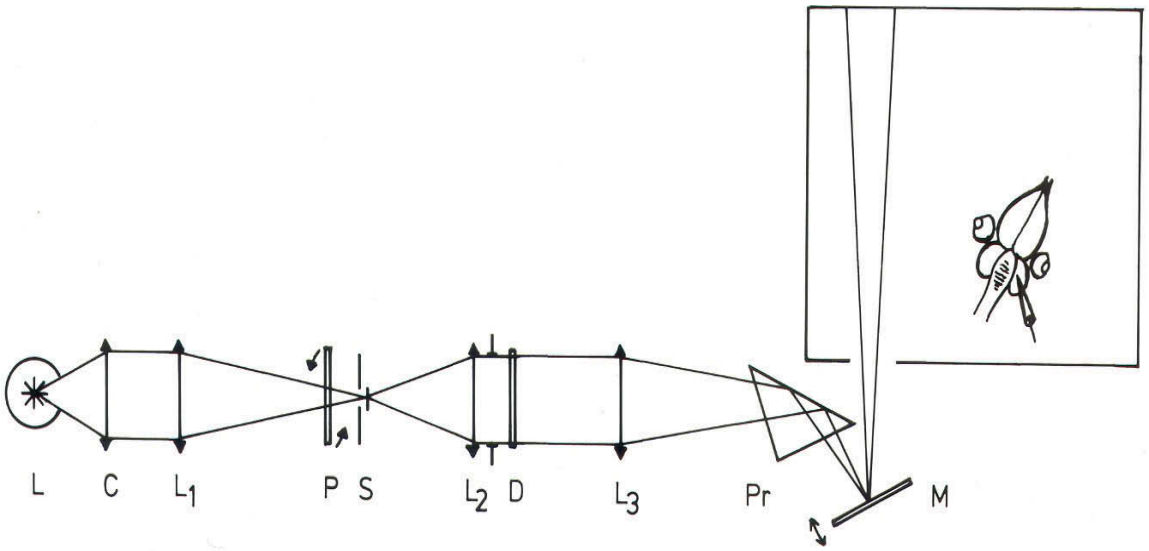

Abb. 17: Die optische Anordnung der Reizapparatur (Linsensystem).
L: Lichtquelle (eine Xenon Lampe), Pr: Prisma, S:Lichthahn (verschluß),
P: Polarisationsfilter (drehbar), M: beweglicher Spiegel, D: polarisiertes Streifenmusterdia,
C, L1, L2 und L3 sind Linsen.

4.3.2 Reizapparatur zur Ableitung evozierter Potentiale

Das schon erwähnte kommerzielle Gerät zur Ableitung evozierter Potentiale (Amplaid, MK15) erlaubte gleichzeitig mit Hilfe eines Mustergenerators die optische Reizung durch ein Muster, das auf einem 15" (38 cm)-Monitor sichtbar gemacht wurde. Dieses Muster bestand aus sinusförmig modulierten Streifenmustern. Der Abstand des Monitors zum Auge des Versuchstieres betrug, wie beim Linsensystem, konstant 75 cm.

Die Ortsfrequenzen konnten stufenweise von 0,125 bis 16 Grad^{-1} eingestellt werden. Dabei war die nächst größerer einstellbarer Ortsfrequenz jeweils das Doppelte der vorhergehenden Ortsfrequenz.
Mit diesem Ortsfrequenzspektrum war das visuelle System der Taube fast lückenlos abtastbar.

Der Kontrast konnte mittels eines Potentiometers stufenweise von 0,01 (1 %) bis 1,0 (100 %) eingestellt werden.

Die mittlere Leuchtdichte des Monitors betrug 40 cd/m^2 und war nur im Kontrastbereich bis 0,5 - unabhängig vom eingestellten Wert- praktisch konstant.

Die Reizdarbietungsfrequenz (Musterwechselfrequenz) konnte stufenweise zwischen 0,25 bis 51 Hz variiert werden.

4.4 Meßtechniken und Auswertungsmethoden

4.4.1 Versuchsanordnung zur Registrierung der Einzelzellaktivität und Auswertungsmethode

Extrazellulär abgeleitete Aktionspotentiale einzelner Neurone (Axone der retinalen Ganglienzellen) wurden mit der optischen Reizapparatur (dem Linsensystem, Abb.17) durch die Reizung mit sinusförmig moduliertem Streifenmuster hervorgerufen. Die Untersuchungen wurden mit der in Abb.18 schematisch dargestellten Versuchsanordnung durchgeführt. Der mittlere Kontrast war in dieser Serie von Experimenten mit einem Wert von 0,55 konstant. Der Grund für die Konstanthaltung des Kontrasts war rein technisch, weil nur ein Satz vektorgraphischer Diapositive mit einem Kontrast von 0,55 zur Verfügung stand.
Die nach jeder Reizung auf dem Bildschirm eines Speicher-Oszillografen erschienenen Aktionspotentiale wurden gezählt. Eine der Schwierigkeiten der Einzelzellableitung lag darin, dass die Messungen an einer Zelle möglichst rasch durchgeführt werden mussten, weil man sie sehr leicht und schnell verlieren konnte. Angestrebt wurde die Erstellung der kompletten spatio-spektralen Kontrastübertragungsfunktion (in Form einer Antwortfunktion) für jede einzelne Zelle, von der Aktionspotentiale abgeleitet wurden. Es wurden nur solche Zellen ausgewertet, für die die Antworten auf alle verfügbaren Ortsfrequenzen registriert werden konnten. Zeigten Zellen hingegen über eine längere Zeit stabile Aktivität, wurden die Messungen wiederholt. Ihre Entladungsfrequenzen wurden in Form von (auf maximale Entladungsfrequenz bezogenen normierten) Mittelwerten dargestellt.

Die Ermittlung einer Kontrastübertragungsfunktion erfolgte mit Hilfe eines Rechners, indem für die verfügbaren Ortsfrequenzen der Kontrast festgehalten und die zugehörigen Antworten bestimmt wurden.
Nachdem die Anzahl der Aktionspotentiale pro Zeiteinheit in Abhängigkeit von der Ortsfrequenz bestimmt wurde, wurden sie durch den Wert des Maximums (die maximale Antwort) dividiert

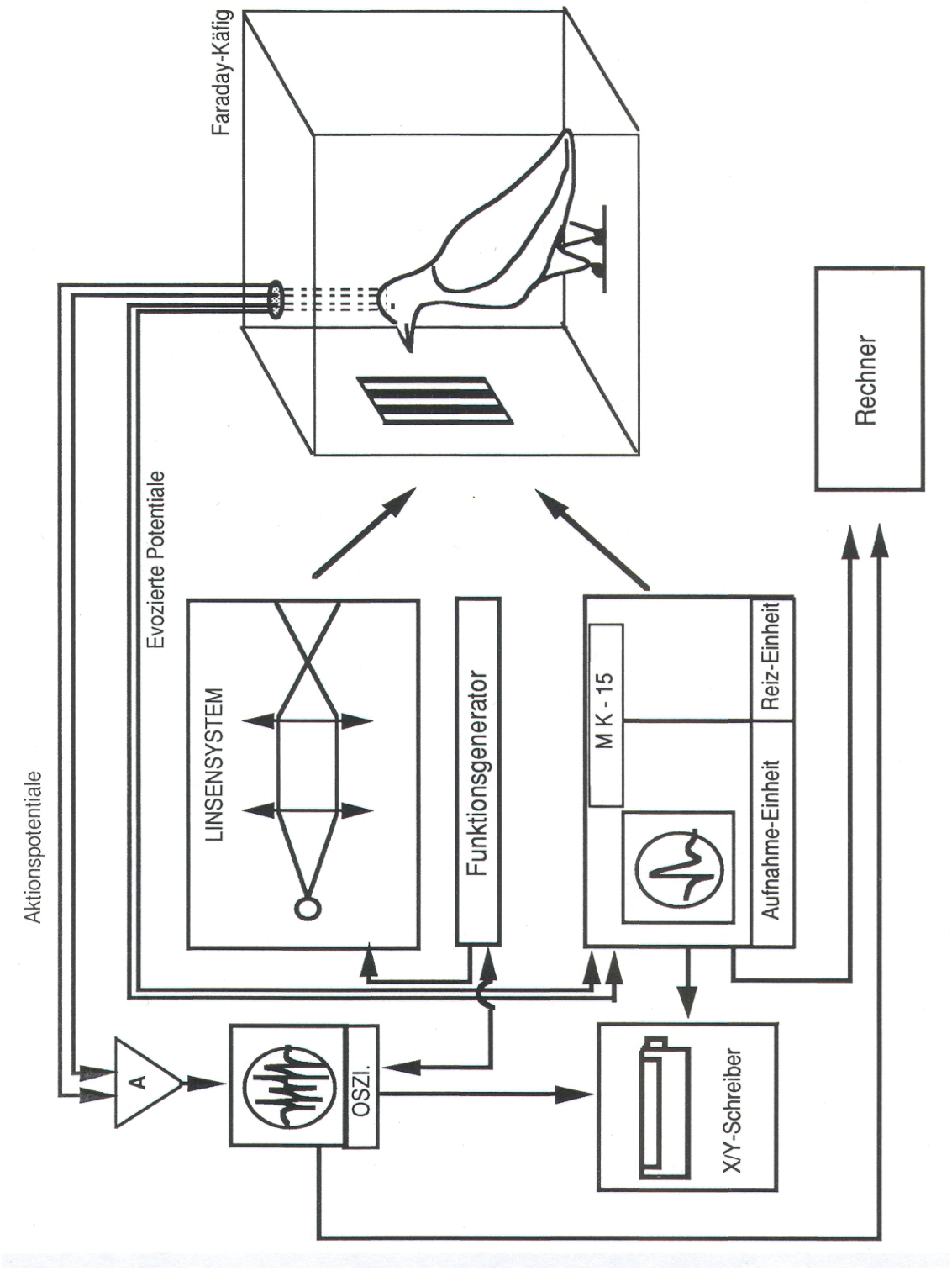

Abb. 18: Schematische Darstellung der Versuchsanordnung. Die Apparaturen für Einzellableitung und die Ableitung von VEP sind zusammen dargestellt. Details im Text.

und mit 100 multipliziert. Dadurch wurde die normierte Entladungsfrequenz in Abhängigkeit von der Ortsfrequenz erhalten. Die normierten Entladungsfrequenzen wurden gegen die Ortsfrequenz aufgetragen.

Je nach funktioneller Zugehörigkeit zeigten die Zellen unterschiedliche Entladungsfrequenzen bzw. Kontrastübertragungsfunktionen.

Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Zellen wurden nach folgenden Kriterien in Gruppen eingeteilt:

- Verlauf der Kurven,
- untere und obere Ortsfrequenzen und
- Maxima (s. Ergebnisse).

4.4.2 Versuchsanordnung zur Registrierung der evozierten Potentiale und Auswertungsmethode

Abb.18 zeigt schematisch die Versuchsanordnung für die Ableitung visuell evozierter Potentiale (VEP) bei Reizung mit sinusförmig modulierten Streifenmustern.

In der Regel wurden die evozierten Antworten 16-mal aufsummiert und gemittelt.
Um ein besseres Signal-Rausch-Verhältnis* zu bekommen, wurden die Antworten bei höheren Ortsfrequenzen und niedrigeren Kontrasten 32 oder 64-mal aufsummiert und gemittelt.
Die Kontrastübertragungsfunktionen des visuellen Systems wurden nach Auswertung der evozierten Potentiale ermittelt. Für jede Ortsfrequenz R wurde die Amplitude des VEP bei konstantgehaltener Musterwechselfrequenz über dem Kontrast C aufgetragen. Dadurch wurden zunächst die Kennlinienfelder bestimmt.

Sollte eine Kontrastübertragungsfunktion in Form einer Antwortfunktion (spatio-spektrale Kontrastantwortfunktion) bestimmt werden, so wurde zunächst ein konstanter Wert für den Reiz festgelegt. Dadurch wurde die Beziehung zwischen dem Scharenparameter (Ortsfrequenz) und den evozierten Antworten ermittelt.

* Der Signal/Rausch-Faktor gibt an, in welchem Verhältnis das evozierte Potential (Signal) zur gemessenen Hintergrundaktivität (Rauschen) steht. Mittelwertbildung verbessert dieses S/R-Verhältnis mit der Anzahl der Mittelungen.

Die Linearität eines visuellen Systems ist in Hinblick auf eine Kennliniendarstellung (Kontrast über Amplitude der evozierten Potentiale) nur für niedrige Kontraste im schwellennahen Bereich gewährleistet (Campbell und Maffei 1970, Pak 1979). Deshalb war es ausreichend, die Messungen in einem Kontrastbereich von 0,02 bis maximal 0,5 durchzuführen, in einem Kontrastbereich, wo die Leuchtdichte des Schirms unabhängig vom eingestellten Wert konstant.

Um die Kontrastübertragungsfunktion des visuellen Systems in Form einer Antwortfunktion bestimmen zu können, wurden für einen gewählten festen Kontrast die Amplituden der evozierten Potentiale für jede Ortsfrequenz im Kennlinienfeld bestimmt. Die so gewonnenen Amplituden der evozierten Potentiale wurden gegen die Ortsfrequenz aufgetragen. Um den Einfluss der Musterwechselfrequenz zu berücksichtigen wurde die Messung für einige Musterwechselfrequenzen (z. B. 0,5 Hz, 2 Hz und 4 Hz) wiederholt.

4.5 Berechnung der rezeptiven Felder

Das rezeptive Feld einer Zelle liefert Informationen über die funktionelle Struktur der Zelle. Die rezeptiven Felder können durch lokale Ausmessung oder durch die Kontrastübertragungsfunktion bestimmt werden. In der vorliegenden Arbeit erfolgte die Bestimmung des rezeptiven Feldes einer Zelle rein rechnerisch nach der Ermittlung ihrer Kontrastübertragungsfunktion durch Anwendung einer inversen Fourier-Transformation (s. Anhang).

In den theoretischen Grundlagen dieser Arbeit wurde gezeigt, dass die Funktion, die die Struktur des rezeptiven Feldes definiert, mit der Kontrastübertragungsfunktion gleichwertig ist (Abschn.2.6). In Abb.11 (S. 26) ist schematisch dargestellt, wie sich die Reiz-Antwortfunktion und deren Fourier-Transformierte verhalten.

4.6 Berechnung der Sehschärfe und der Abtastfrequenz (Nyquist-Frequenz)

Die Kontrastübertragungsfunktion enthält eine obere Ortsfrequenzgrenze Rc, die die des feinsten, durch das visuelle System gerade eben wahrnehmbaren Streifenmusters ist. R_c ist also die maximale Ortsfrequenz, die vom visuellen System aufgelöst werden kann (Abschnitte 2.4 und 2.5). Eine Umrechnung der Ortsfrequenz R_c in die Periode liefert die räumliche Periode T_R des Streifenmusters. Die Hälfte der Periode entspricht der Breite des kleinsten hellen oder dunklen Streifenfeldes (Streifenbalken).

Der Winkel α ist derjenige Winkel, unter dem eine Periode des gerade eben auflösbaren Streifenmusters gesehen wird.

$$\alpha = \frac{1}{R_c} = T_R \qquad (15)$$

Breite eines Streifens= $\alpha/2 = T_R/2 = 1/2R_c$.
Die dadurch ermittelte kleinste wahrnehmbare Streifengröße wird in Sehwinkeleinheiten (Winkelminute) angegeben.

Visus = 1/Breite eines Streifens = 2/α

Nach der Bestimmung der oberen Grenzortsfrequenz R_c wird die Sehschärfe nach Gl. 15 berechnet.
Die obere Grenzfrequenz ist ein Maß für das Auflösungsvermögen, das mit abnehmendem Winkel α wächst.
Wie schon erwähnt, ist das Auflösungsvermögen von verschiedenen Variablen abhängig, z.B. von Leuchtdichte, Pupillengröße, Anordnung und Dichte der Photorezeptoren.
Die Abtastfrequenz, auch Nyquist-Frequenz genannt, beschreibt die theoretisch höchste Ortsfrequenz, die im Auge bzw. in der Retina ohne Fehler aufgelöst wird, d. h. die Abtasttrequenz ist die theoretisch maximale obere Grenzortsfrequenz. Sie wird durch die Anordnung der Rezeptoren in der Retina bestimmt.

Für die Berechnung der Abtastfrequenz des visuellen Systems der Taube wird die Gl.12 (Abschn. 2.5) benutzt.

$$R_C = \frac{F}{\Delta b\sqrt{3}}$$

wobei F die Brennweite des Auges und Δb die Distanz zwischen zwei Rezeptoren (der Abstand zwischen den Zentren) ist (Abb.19).

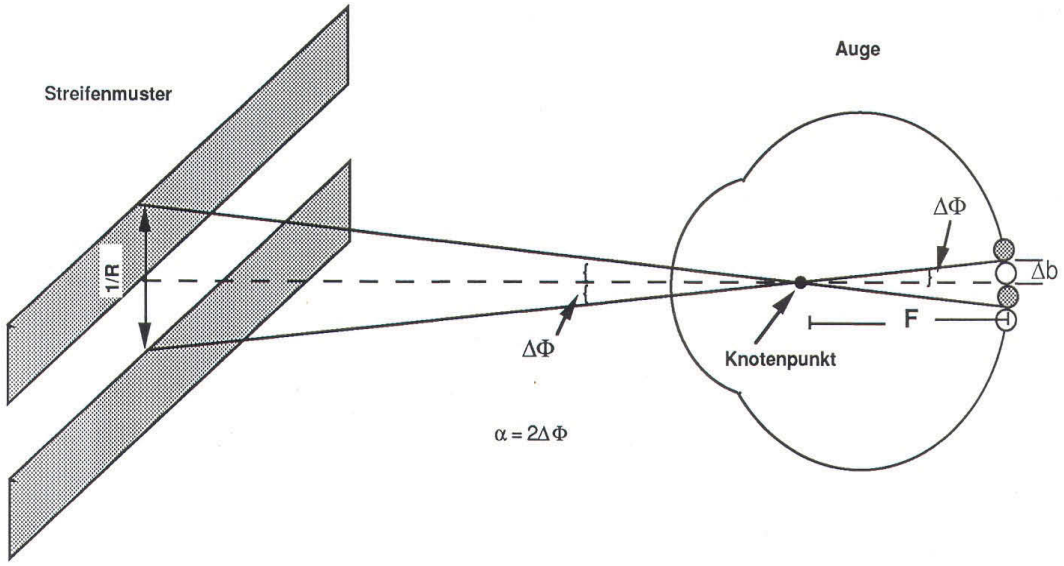

Abb. 19: Schematische Darstellung der Grundlage der Berechnung von Grenzortsfrequenz (die Abtastfrequenz bzw. Nyquist-Frequenz). F: Brennweite, Δb: Abstand zwischen zwei Rezeptoren (der Abstand zwischen den Zentren), ΔΦ=Δb/F: Distanz zwischen zwei Rezeptoren in Bogenmaß (radiant).

5 Ergebnisse

5.1 Einzelzellaktivitäten

5.1.1 Spatio-spektrale Kontrastantwortfunktion

Es wurden nur die Zellen ausgewertet, für die mindestens eine komplette Meßreihe für alle verfügbaren Ortsfrequenzen vorlag und die eine echte Kontrastantwort zeigten. Eine echte Kontrastantwort heißt dabei, daß die Antwort keinen Leuchtdichteanteil enthält, d.h. die Zelle zeigt bei jedem Wechsel des Musters (pattern reversal) dieselbe Anzahl von Aktionspotentialen.

Abb. 20 zeigt ein Beispiel für eine solche Antwort einer retinalen Ganglienzelle auf Reizung mit einem Streifenmuster, abgeleitet im Tectum opticum. Dieses Merkmal, konstante Anzahl der Aktionspotentiale beim Musterwechsel wurde als Maß für die echte Kontrastantwort angenommen. Diese Bedingung war bei insgesamt 45 Zellen erfüllt.
Nachdem für eine Zelle die Entladungsfrequenz, die Anzahl der Aktionspotentiale pro Zeiteinheit (Sekunde) in Abhängigkeit von der Ortsfrequenz bestimmt wurde, wurde ihr maximaler Wert auf 100 normiert. Die normierten Entladungsfrequenzen werden über der Ortsfrequenz aufgetragen. Die in dieser Weise erhaltenen Kurven sind spatio-spektrale Kontrastübertragungsfunktionen (KÜF), die die Form einer Antwortfunktion haben (Abschn. 2.3.1).

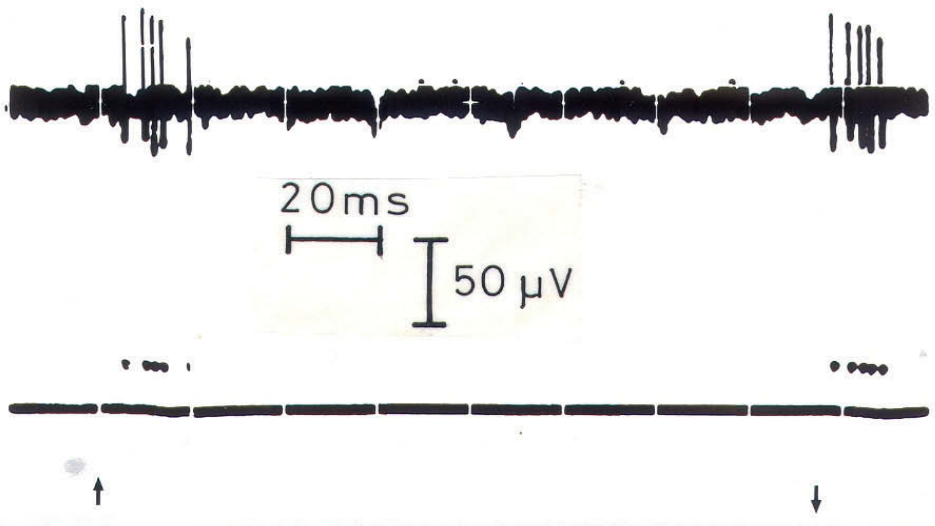

Abb. 20: Die Aktionspotentiale einer retinalen Ganglienzelle, abgeleitet in Tectum opticum. Das visuelle System wurde mit vertikal orientierten Streifenmustern gereizt. Aktionspotentiale werden bei jedem Wechsel (↑und ↓) des Musters (pattern reversal) ausgelöst. Die Impulsrate bleibt bei jedem Wechsel konstant. Obere Spur: Originalregistrierung; untere Spur: Impulszähler.

Die einzelnen KÜF unterscheiden sich in ihrem Verlauf; sie haben unterschiedlich große Bandbreiten (Frequenzumfänge) im Ortsfrequenzbereich und haben ihre Maxima bei verschiedenen Ortsfrequenzen (verschiedene Bestfrequenzen).
Die 45 Übertragungsfunktionen werden nach den oben genannten Kriterien, wie Frequenzumfang, Bestfrequenz und allgemeinem Verlauf der Kurven in 5 verschiedene Kategorien eingeteilt, die in den Abbildungen 21 A bis 21 E an typischen Beispielen dargestellt sind.
Die mittlere Leuchtdichte des Musters am Schirm und der Kontrast betrugen 65 cd/m^2 bzw. 55%. Die Musterwechselfrequenz war 2Hz. Die Impulsrate der Zellen in unserer Population lag zwischen 15-40 Aktionspotentialen pro Sekunde (Imp/s).
Einer Zelle wird eine hohe Selektivität für ihre Bestfrequenz zugesprochen, wenn ihre Übertragungskurve einen schmalen Frequenzumfang im Ortsfrequenzbereich hat und rechts und links der Bestfrequenz auf der Ortsfrequenzachse steil abfällt. Der Effekt wird auch Tuning-Effekt oder Abstimmung genannt. Ein Beispiel für eine solche Übertragungsfunktion zeigt Abb. 21 A.

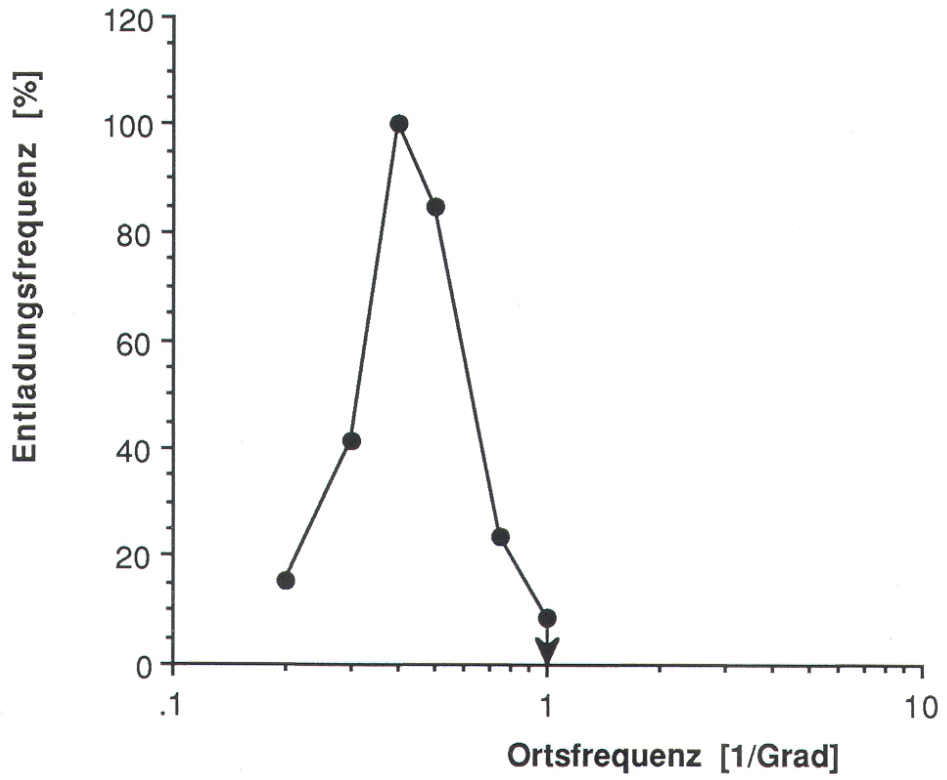

Abb. 21 A: KÜF einer retinalen Ganglienzelle mit einem Maximum bei der Ortsfrequenz 0,4 Grad^{-1}. 100% Entladungsfrequenz = 36 Imp/s. Die Kurve hat einen sehr schmalen Frequenzumfang. Die obere Grenzfrequenz 1,0 Grad^{-1} ist mit einem Pfeil gekennzeichnet.

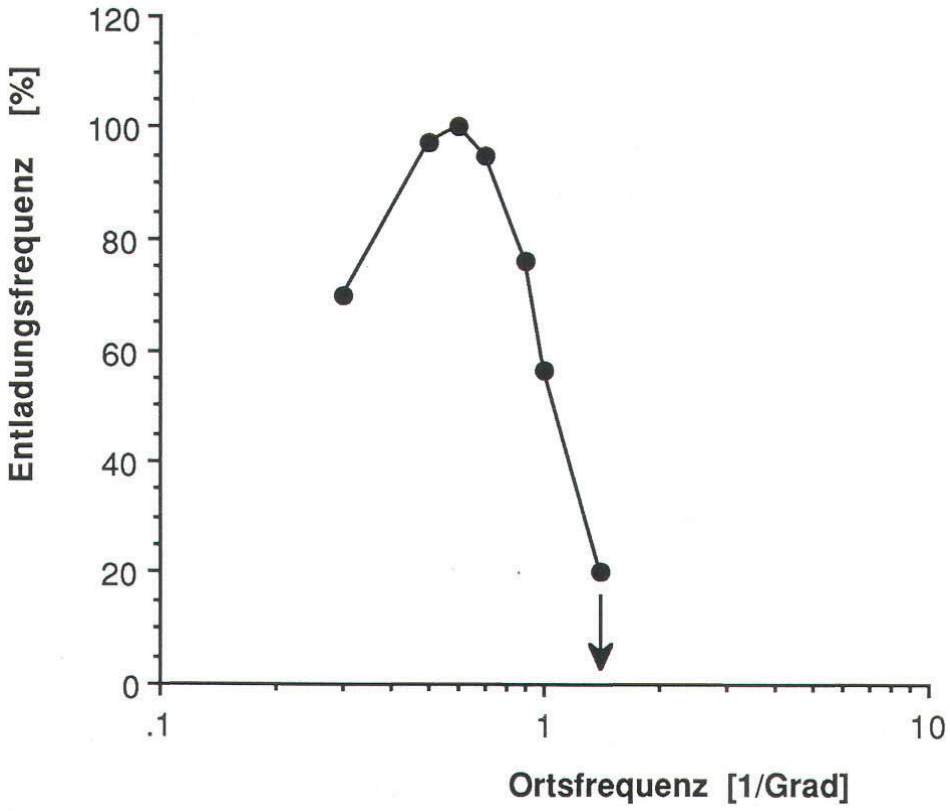

Abb. 21 B: KÜF einer Zelle mit einem Maximum bei der Ortsfrequenz 0,6 Grad^{-1}.
100 % Entladungsfrequenz = 33 Imp/s. Der Frequenzumfang dieser Übertragungskurve ist 1,2 Grad^{-1} und die Grenzfrequenzen im Ortsfrequenzbereich sind 0,3 und 1,5 Grad^{-1} (die obere Grenzfrequenz ist mit einem Pfeil gekennzeichnet).

Die Bestfrequenz dieser Zelle bzw. Zellgruppe (Anzahl der Zellen in der Gruppe, n=4) ist 0,4 Grad^{-1}. Der Aktivitätsbereich dieser Zellgruppe liegt zwischen 0,2 und 1,0 Grad^{-1}. Der Ortsfrequenzumfang ist mit ΔR=0,8 Grad^{-1} sehr schmal.
Die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) einer anderen Zelle ist in Abbildung 21 B dargestellt. Diese Zelle bzw. Zellgruppe (n=15) hat eine Bestfrequenz von 0,6 Grad^{-1}. Die gemessene KÜF erstreckt sich von 0,3 Grad^{-1} bis 1,5 Grad^{-1} und hat eine Bandbreite von ΔR=1,2 Grad^{-1}, die als schmal zu bezeichnen ist.
Die Abbildung 21 C zeigt die KÜF einer dritten Zellgruppe (n=9), deren Bestfrequenz bei einer Ortsfrequenz von 0,8 Grad^{-1} liegt. Der Frequenzumfang der Übertragungskurve ist ΔR=1,45 Grad^{-1}. Die Untere Grenzfrequenz ist 0,15 Grad^{-1} die obere Grenzfrequenz 1,6 Grad^{-1}. Der Tuning-Effekt (die Abstimmung) ist immer noch ausgeprägt. Die Flanken der Übertragungskurve flachen nicht sehr stark ab.

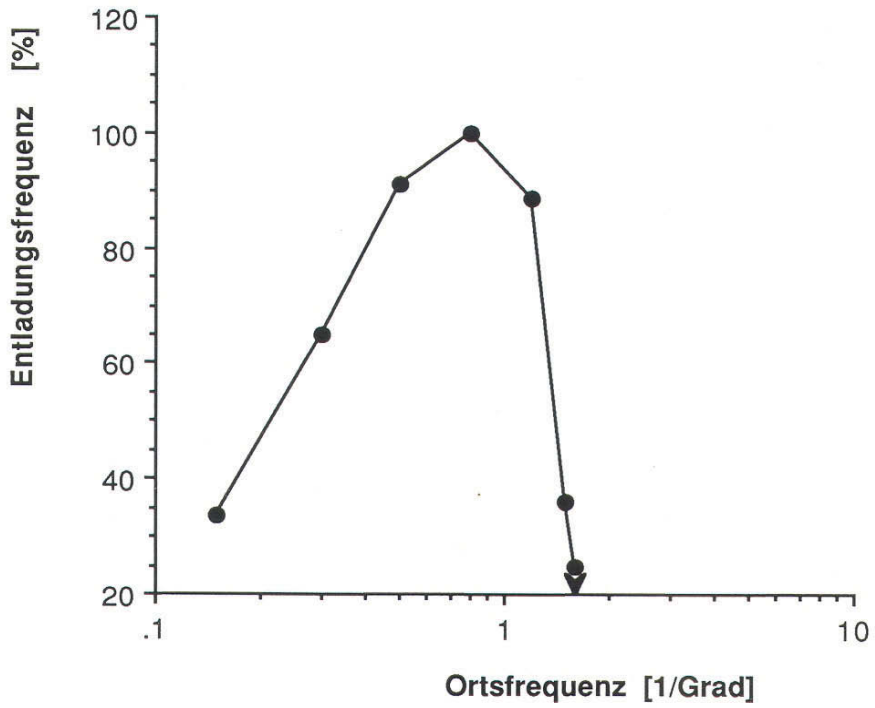

Abb. 21 C: Die KÜF einer retinalen Ganglienzelle mit einem Maximum bei der Ortsfrequenz von 0,8 Grad^{-1}, einem Frequenzumfang von 1,45 Grad^{-1} und Grenzfrequenzen 0,15 Grad^{-1} und 1,6 Grad^{-1} (Pfeil). 100 % Entladungsfrequenz = 26 Imp/s.

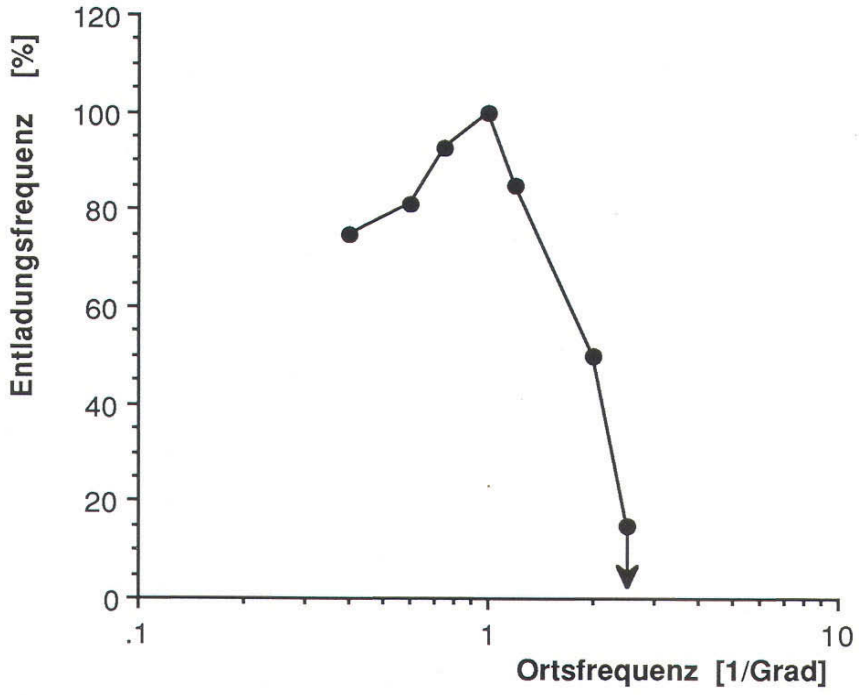

Abb. 21 D: Die KÜF einer Zelle mit einem Maximum bei der Ortsfrequenz 1 Grad^{-1}. Frequenzumfang 2,15 Grad^{-1} und 0,35 Grad^{-1} untere Grenzfrequenz, 2,5 Grad^{-1} die obere Grenzfrequenz (Pfeil). 100 % Entladungsfrequenz = 33 imp/s.

Die relative (normierte) Entladungsfrequenz beträgt bei den Grenzortsfrequenzen ca. 30% des Maximums.

Die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) einer weiteren Gruppe von Zellen (n=11) ist in Abbildung 21 D an einem typischen Beispiel dargestellt. Diese KÜF unterscheidet sich von den bisher geschilderten durch eine geringe Ausprägung der Bestfrequenz. Bei niedrigeren Ortsfrequenzen zeigt die Zelle eine höhere Entladungsrate als bei hohe Ortsfrequenzen, so dass die KÜF nicht symmetrisch ist um das Maximum. Die KÜF hat mit ΔR=2,15 Grad^{-1} einen relativ großen Frequenzumfang, der sich von 0,35 Grad^{-1} bis 2,5 Grad^{-1} erstreckt. Die Bestfrequenz ist 1 Grad^{-1}.

Die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) einer Zelle aus der Gruppe (n=6) mit der größten Bandbreite aller untersuchten Zellen zeigt die Abbildung 21 E. Bei einer unteren Ortsfrequenzgrenze von 0,45 Grad^{-1} und einer oberen Grenzfrequenz von 6,5 Grad^{-1} zeigt die Zelle eine nicht sehr ausgeprägte Bestfrequenz bei 2,5 Grad^{-1}. Der Frequenzumfang beträgt somit ΔR = 6 Grad^{-1}. Die KÜF dieser Zelle zeigt keine Symmetrie um die Bestfrequenz. So beträgt die Entladungsfrequenz an der unteren Ortsfrequenzgrenze bereits 70% des Maximums. Der Verlauf der Kurve bis zum Maximum ist hierbei außergewöhnlich flach.

Die Bestfrequenzen der Ubertragungskurven aller untersuchten 45 Zellen und deren Entladungsfrequenzen (Mittelwert±SD) sind in Abb. 22 nochmal zusammenfassend dargestellt.

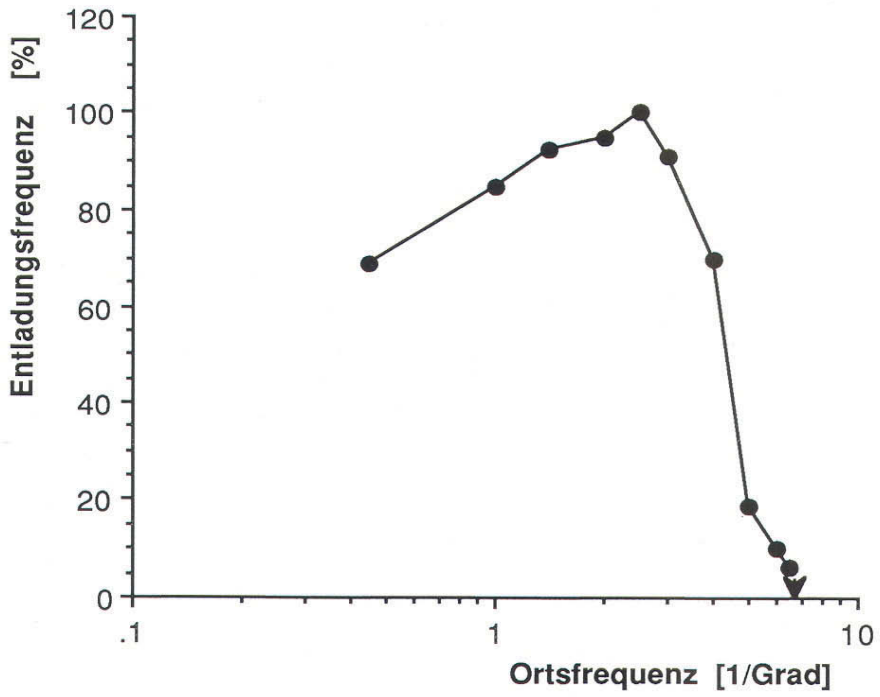

Abb. 21 E: Die KÜF einer Zelle mit einem Maximum bei der Ortsfrequenz von 2,5 Grad^{-1}. Untere Grenzfrequenz ist 0,45 Grad^{-1} und obere Grenzfrequenz 6,5 Grad^{-1} (Pfeil). 100 % Entladungsfrequenz = 24 Imp/s.

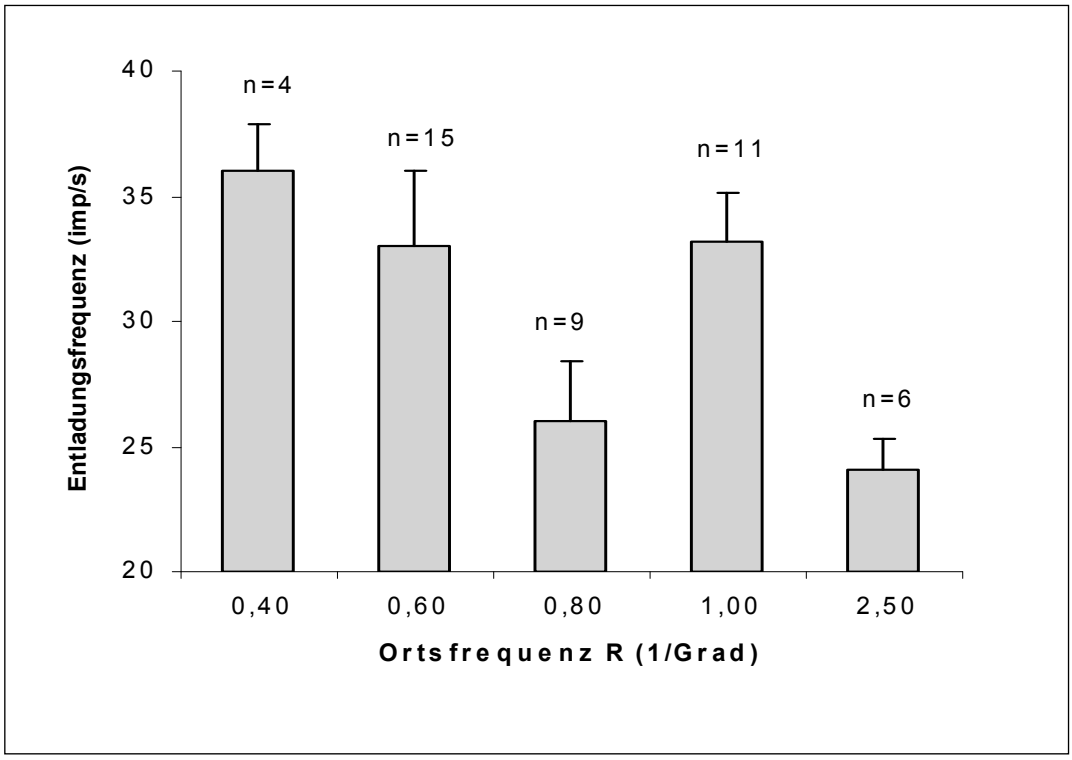

Abb. 22: Die maximale Entladungsfrequenz in Abhängigkeit von der Bestfrequenz (Ortsfrequenz, R) aller Übertragungsfunktionen. Die Zahlen an den jeweiligen Säulen geben die Anzahl der Zelle an, die diese Frequenz als Bestfrequenz in ihrer Übertragungsfunktion hatten. Die vertikalen Geraden zeigen die Standardabweichungen.

Die KÜF beschreiben die Übertragungseigenschaften der Zellen im visuellen System. In Anlehnung an technische Disziplinen kann man sie hier auch als Filter-Charakteristiken behandeln. Ein Filter ist ein Reiz-Antwort-Wandler.
Das Charakteristikum eines solchen Wandlers besteht darin, aus einer Vielzahl dargebotener Reize auf bestimmte Reize besser (anders) zu reagieren. Dies zeigt sich z.B. in den in Abb. 21 dargestellten Kontrastübertragungsfunktionen.Die KÜF lassen erkennen, wie die einzelnen Ortsfrequenzen im visuellen System übertragen werden.

In Tabelle 1 sind die Kenndaten der KÜF zusammengefasst.

Abb.	Anzahl d. Zellen (n)	Entl.freq. (MW ± SD)	Freq.umfang ΔR (1/Grad)	Bestfreq (1/Grad)	(untere) Grenzfreq. (1/Grad)	(obere) Grenzfreq. (1/Grad)
21A	4	36,00 ± 1,91	0,80	0,40	0,20	1,00
21B	15	33,03 ± 2,95	1,20	0,60	0,30	1,50
21C	9	26,00 ± 2,40	1,45	0,80	0,15	1,60
21D	11	33,18 ± 1,99	2,15	1,00	0,35	2,50
21E	6	24,10 ± 1,20	6,05	2,50	0,45	6,50

Tabelle 1 : Zusammenfassung Kenndaten der Kontrastübertragungsfunktionen (KÜF) retinaler Ganglienzellen. Die erste Spalte enthält die Abbildungsbezeichnung, unterder eine KÜF im Text als typisches Beispiel der jeweiligen Gruppe dargestellt ist. Die zweite Spalte zeigt die Anzahl der Zellen und die dritte Spalte den Mittelwert mit Standardabweichungen für die maximale Impulsrate für jede Gruppe in jeweiliger Gruppe.

5.1.2 Rezeptive Felder

Die inverse Fourier-Transformation der KÜF einer Ganglienzelle ergibt die sogenannte Gewichtsfunktion der Zelle (Abschn. 2.6).
Die Gewichtsfunktion liefert Informationen über die Größe (Durchmesser) und die funktionelle Organisation eines rezeptiven Feldes (Rodieck 1965; Enroth-Cugell und Robson, 1966). Die inversen Fourier-Transformierten der in den Abbildungen 21 A bis 21 E präsentierten KÜF sind in den Abbildungen 23 A bis 23 E dargestellt. Hieraus kann die Größe der räumlichen Ausdehnung der rezeptiven Felder abgelesen werden. Andere Autoren bezeichnen die Gewichtsfunktion als das Erregungsprofil einer Ganglienzelle (z.B. Korn, 1982). Die hier angewandte inverse Fourier-Transformation wird im Anhang an einem Beispiel erläutert.
Die Erregungsprofilfunktion (EPF, oder die Gewichtsfunktion: GF) zeigt den Aktivitätsverlauf in Abhängigkeit von dem Ort im rezeptiven Feld. Auf der Abszisse der EPF ist der Retinaort bzw die Exzentrizität aufgetragen. Exzentrizität ist die räumliche Ausdehnung (in Grad) des rezeptiven Feldes und zeigt den Abstand zu seiner Mitte. Positive Funktionswerte beschreiben dabei Erregung und negative Funktionswerte Hemmung. Die berechneten rezeptiven Felder aller hier untersuchten Zellen zeigen eine antagonistische Organisation mit erregendem Zentrum und hemmendem Umfeld.
Wie in Abschnitt 2.6 erläutert, lassen sich rezeptive Felder dieser Form in guter Näherung durch die Überlagerung zweier Gauß-Funktionen (DOG) beschreiben (Rodieck 1965).

Das antagonistisch organisierte rezeptive Feld kann durch zwei charakteristische Größen gekennzeichnet werden: die Durchmesser bzw. Radien des Zentrums und des Umfelds.
Man kann diese Werte unmittelbar aus der Fourier-Transformierten der Kontrastübertragungsfunktion abschätzen. Die Radien werden von der Erregungsprofilfunktion abgelesen: der Radius des Zentrums ist der Abstand (in Grad) zwischen der Mitte (0°-Exzentrizität) und dem Schnittpunkt des positiven Peaks mit der Null-Linie (Nullentladungsfrequenz), der Radius des Umfeldes ist der Abstand zwischen der Mitte und dem Schnittpunkt des negativen Peaks mit der Null-Linie.
Die Abbildung 23 A zeigt das Erregungsprofil im rezeptiven Feld einer Zelle, deren Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) in Abbildung 21A dargestellt ist. Die räumliche

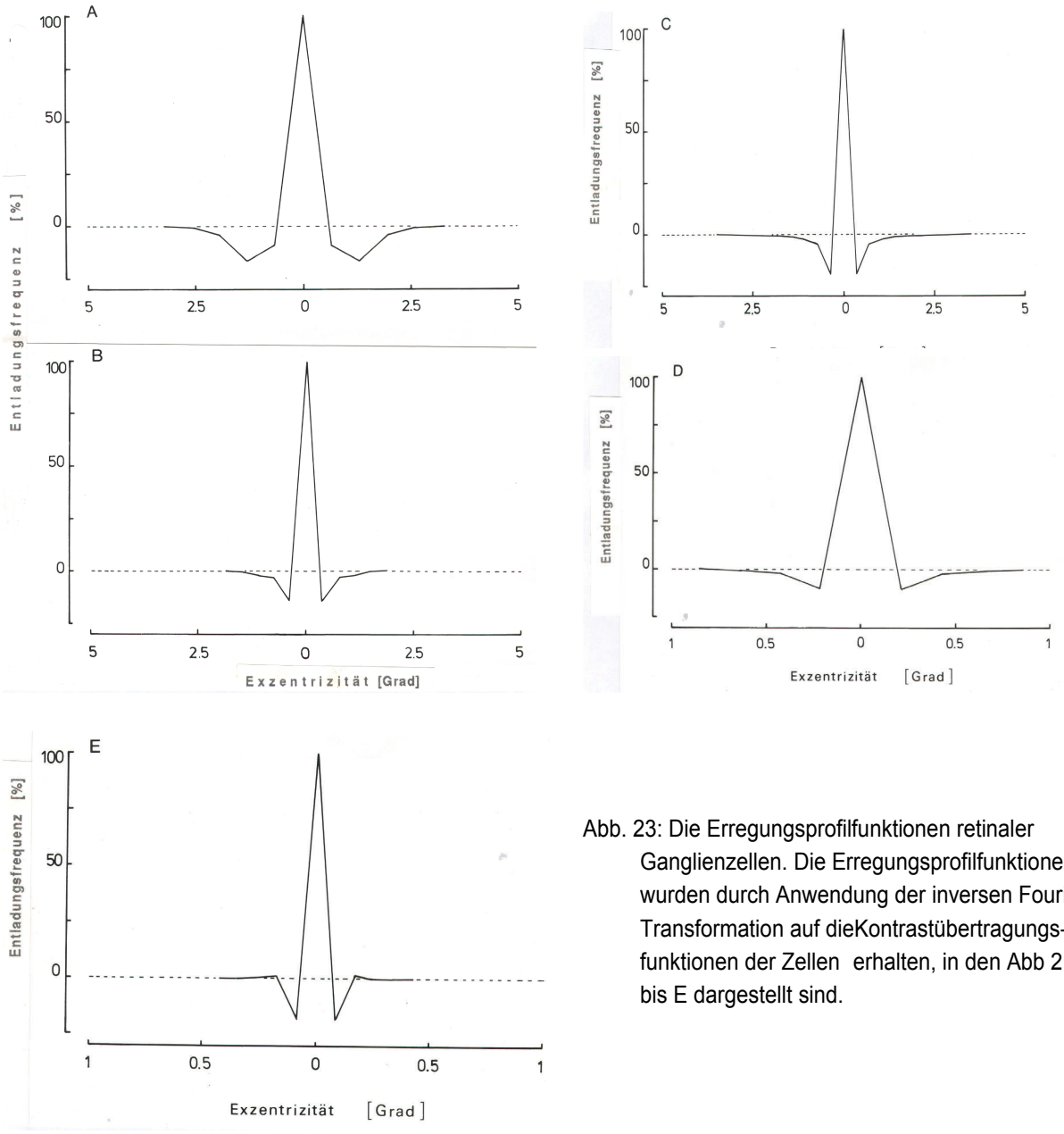

Abb. 23: Die Erregungsprofilfunktionen retinaler Ganglienzellen. Die Erregungsprofilfunktionen wurden durch Anwendung der inversen Fourier-Transformation auf dieKontrastübertragungs-funktionen der Zellen erhalten, in den Abb 21 A bis E dargestellt sind.

Ausdehnung des rezeptiven Feldes beschreiben die Radien r_z (z für Zentrum) und r_u (u für Umfeld). Für die Zelle in Abb. 23 A gilt: r_z = 0,56° und r_u = 2,6°.
Ein Maß für die Größe des Zentrums eines rezeptiven Feldes ist die obere Grenzortsfrequenz der KÜF. Sie ist umgekehrt proportional dem Radius des erregenden Zentrums.

Ein Vergleich der rezeptiven Felder aus Abb.23 mit den dazu gehörigen KÜF (Abb.21 A bis E) macht dies deutlich.

Eine Zelle, deren KÜF in Abb. 21 E dargestellt wurde, zeigt mit 6,1 $Grad^{-1}$ die größte Bandbreite die höchste Grenzortsfrequenz. Dementsprechend zeigt das Erregungsprofil dieser Zelle (Abb.23 E) ein sehr schmales Zentrum von $r_z = 0{,}07^0$ (=4,2 Winkelminuten) und ein Umfeld von $r_u = 0{,}22^0$ (=13,2 Winkelminuten).

Abb. 24 zeigt die Beziehung zwischen dem Radius des Zentrums r_z und der oberen Grenzortsfrequenz R_c.
Rezeptive Felder haben einen Gesamtdurchmesser von 0,5° bis 5°. Die häufigsten Werte rezeptiver Felddurchmesser liegen zwischen 0,5° und 3° (Häufigkeit ist 91%).

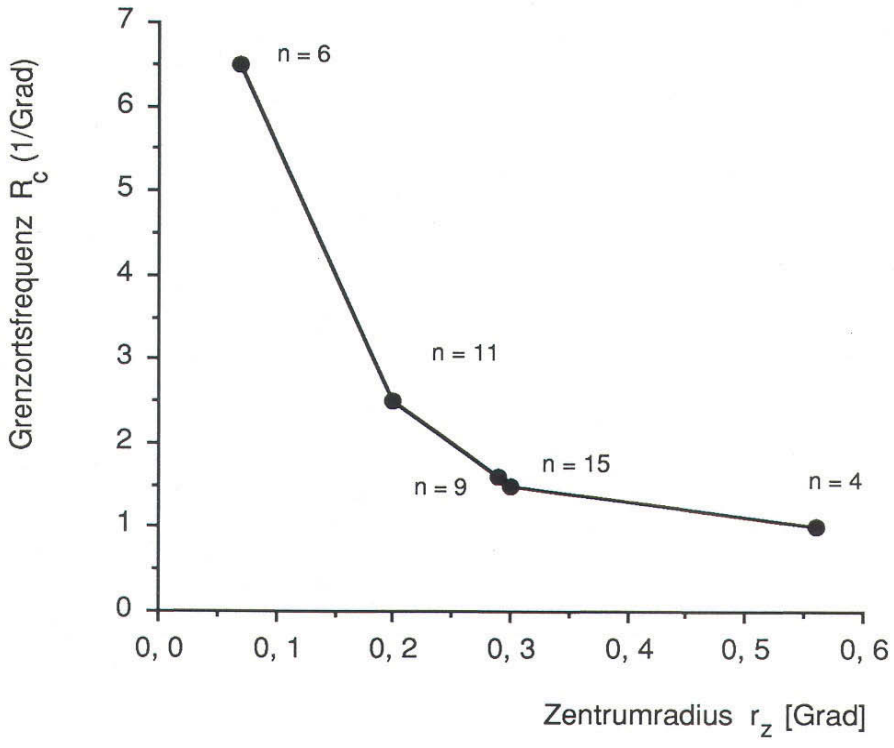

Abb. 24: Die Abhängigkeit der oberen Grenzortsfrequenz R_c von dem Zentrumradius r_z.
n ist die Anzahl der Ganglienzellen (Gesamtzahl= 45).

Alle Daten, die für die Beschreibung der Rezeptivenfelder benötigt werden, werden in der Tabelle 2 zusammengestellt.

Abb.	Anzahl d. Zellen (n)	Freq.umfang (Bandbreite) (1/Grad)	Bestfreq (1/Grad)	(obere) Grenzfreq (1/Grad)	Zentrum-Radius (Grad)	Umfeld -Radius (Grad)	Visus (2/α) (1/min)
21A, 23A	4	0,8	0,4	1	0,56	2,6	0,033
21B, 23B	15	1,2	0,6	1,5	0,3	1,5	0,05
21C, 23C	9	1,45	0,8	1,6	0,3	1,65	0,053
21D, 23D	11	2,15	1,0	2,5	0,2	0,66	0,083
21E, 23E	6	6,05	2,5	6,5	0,07	0,22	0,22

Tabelle 2: Zusammenfassung der Messergebnisse an retinaler Ganglienzellen. Jede Zeile enthält Daten einer Zellgruppe, die auch in den Abbildungen mit den gleichen Buchstaben angegeben sind (z. B. Abb 21 A und 23 A). Die ersten vier Spalten enthalten die Daten der KÜF und die Spalten 5 und 6 die Daten der Erregungsprofilfunktion (Gewichtsfunktion). Die letzte Spalte gibt die räumliche Auflösung als Visus wieder.

5.1.3 Die Sehschärfe und das Auflösungsvermögen

Das Auflösungsvermögen der Retinalen Ganglienzellen wird aus der Kontrastübertragungsfunktion als die letzte messbare Ortsfrequenz R_c (die Frequenz des ebengerade auflösbaren Streifenmusters) abgelesen.

Der Winkel α ist derjenige Winkel, unter dem die Periode T_R des ebengerade auflösbaren Streifenmusters gesehen wird.

$$\alpha = \frac{1}{R_c} = T_R$$

Aus den oberen Grenzfrequenzen R_c der KÜF erhält man die Breite eines hellen oder dunklen Streifens:
Breite eines Streifens = $\alpha/2 = (2R_c)^{-1}$
Der Kehrwert der Hälfte dieses kleinsten Winkels liefert den Visus V:
$V = 2/\alpha$,
wenn α in Winkelminuten gemessen wird.
Bei den untersuchten Ganglienzellen liegt der Visus zwischen 0,03 und 0,2 Minuten^{-1} (Tabelle 2).

5.2 Visuell evozierte Potentiale (VEP)

In diesem Kapitel werden die Daten präsentiert, die durch Messung visuell evozierter Potentiale (VEP) aus dem Stratum griseum et fibrosum superliciale des Tectum opticum der Taube ermittelt wurden.

5.2.1 Einfluß der Musterwechselfrequenz auf die visuell evozierten Potentiale

Der Einfluß der Musterwechselfrequenz auf die Amplitude der evozierten Potentiale wird an fünf Tauben untersucht. Hierzu wird die Musterwechselfrequenz des Reizes vorgewählt und die Amplitude der evozierten Potentiale unter Beibehaltung eines bestimmten Kontrastes und einer bestimmten Ortsfrequenz ermittelt.
Die VEP einer Taube in Abhängigkeit von der Musterwechselfrequenz sind in Abb. 25 dargestellt. Als Reiz dient ein vertikal orientiertes sinusförmig moduliertes Streifenmuster mit einem konstanten Kontrast von C = 0,5 und einer konstanten Ortsfrequenz von R = 0,25 Grad ^{1}.
Die Amplituden der VEP nehmen bei zunehmender Musterwechselfrequenz ab.

Weil die Amplituden der VEP von Tier zu Tier Streuungen zeigen, werden die Amplituden der VEP jedes Versuchstiers im gesamten verfügbaren Temporalfrequenzbereich (0,25 Hz bis 51 Hz) auf ihren jeweiligen maximalen Wert bezogen, der gleich 100 gesetzt wird. Diese gemittelten Amplituden sind in Abhängigkeit von der Musterwechselfrequenz in Abb.26 dargestellt. Unter den genannten Bedingungen (R = 0,25 Grad^{-1}, 50% Kontrast) erwiesen sich niedrige Musterwechselfrequenzen bis 1 Hz als die effektivsten Musterwechselfrequenzen für das visuelle System der Taube.

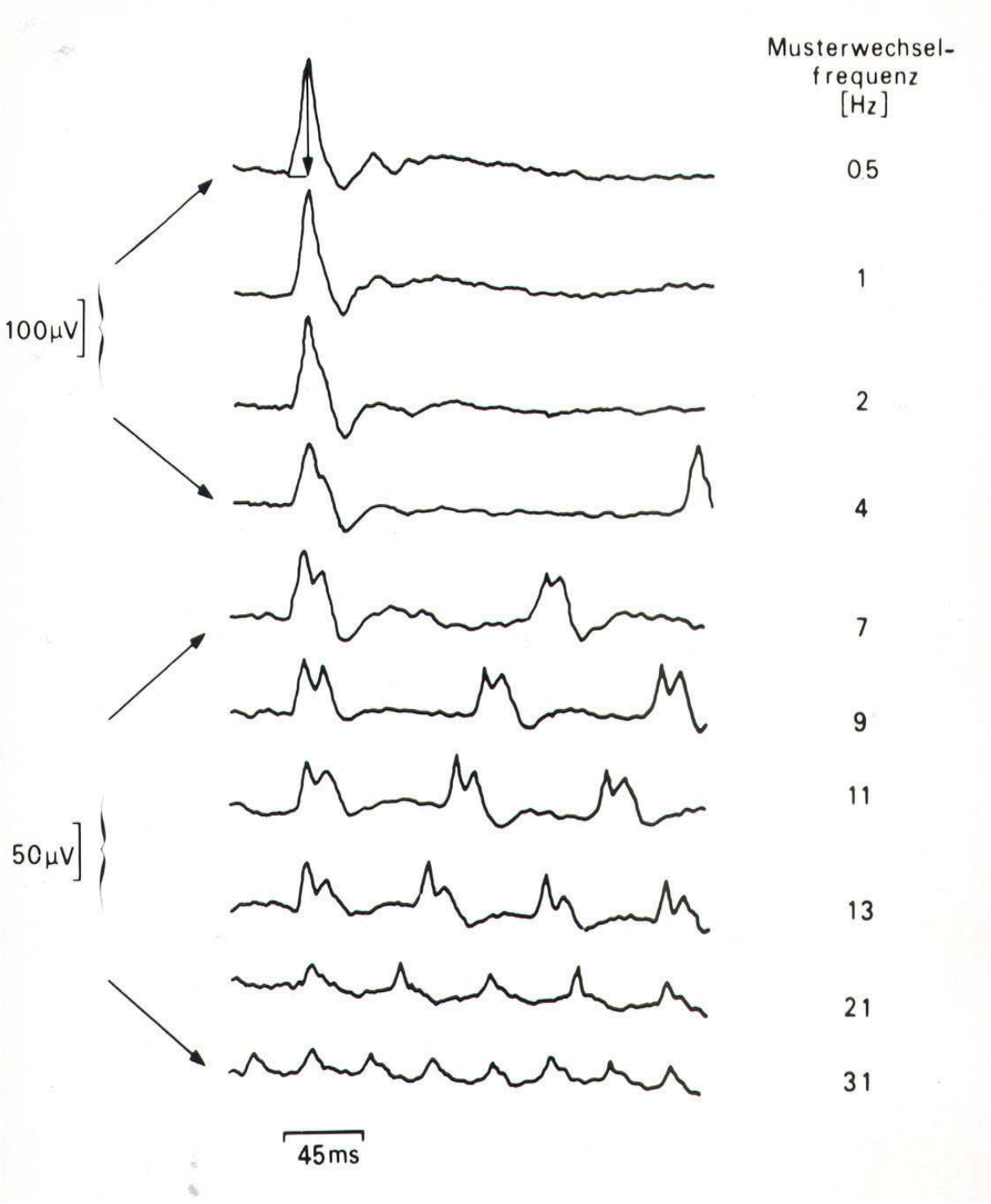

Abb. 25: Visuell evozierte Potentiale in Abhängigkeit von der Musterwechsel- frequenz. Der Reiz ist ein sinusförmig moduliertes Streifen-muster mit einer konstanten Ortsfrequenz von R = 0,25 Grad^{-1} und einem Kontrast von C = 0,5. Rechts sind die jeweiligen Muster-wechselfrequenzen angegeben. Die Mittelungszahl ist 16. Der senkrechte Pfeil zeigt, wo die Amplitude gemessen wird.

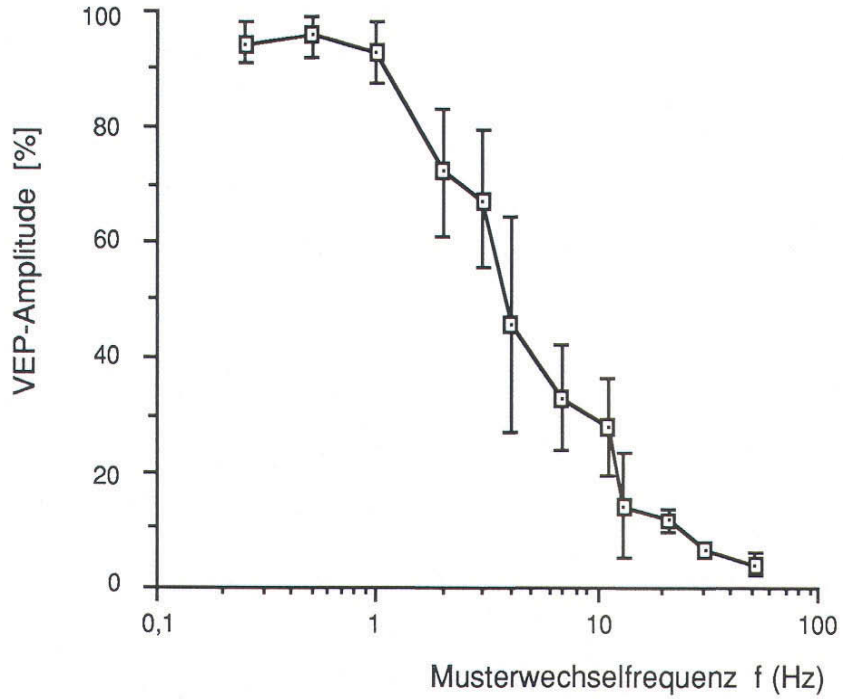

Abb. 26: Die normierte Amplitude des visuell evozierten Potentials (Mittelwert±SD von fünf Tauben) in Abhängigkeit von der Musterwechselfrequenz. Der Reiz ist ein sinusförmig moduliertes Streifenmuster mit einem konstanten Kontrast von C = 0,5 und einer Ortsfrequenz von R = 0,25 $Grad^{-1}$. Die mittlere Leuchtdichte des Fernsehschirms war mit L= 40 cd/m^2 konstant.

5.2.2 Die Kontrastübertragungsfunktionen (KÜF)

Die Kontrastübertragungsfunktionen (KÜF) wurden mittels visuell evozierter Potentiale (VEP) mit dem Fernsehsystem (Abschn.4.3.2) bestimmt. Als Reiz diente ein sinusförmig moduliertes Streifenmuster. Sowohl das Maximum als auch der Verlauf der Kontrastübertragungsfunktionen sind von der Musterwechselfrequenz abhängig. Da die Kontrastübertragungskurven keine invariante Form gegen die Musterwechselfrequenz zeigen, werden sie in Abhängigkeit von der Musterwechselfrequenz bestimmt.

5.2.2.1 Kontrastübertragungsfunktion bei der Musterwechselfrequenz von f = 0.5 Hz

Die KÜF werden mittels VEP bestimmt. Als Reiz wird ein sinusförmig moduliertes Streifenmuster mit einer Musterwechselfrequenz von 0,5Hz benutzt. Der Kontrast und die Ortsfrequenz werden als Reizparameter variiert.

In Abb.27 sind die visuell evozierten Antworten des Tectum opticum auf Reizung bei einem Kontrast von C=0,1 (Abb.27 A) und C=0,2 (Abb.27 B) in Abhängigkeit von der Ortsfrequenz R dargestellt. Die mittlere Leuchtdichte des Monitors bleibt konstant und beträgt L = 40 cd/m^2. Das Gesichtsfeld mißt 15° und bleibt bei allen Versuchen ebenfalls konstant.

Für alle Ortsfrequenzen im untersuchten Bereich von 0,12 $Grad^{-1}$ bis 8 $Grad^{-1}$ werden die evozierten Antworten in Abhängigkeit vom Kontrast bei konstant gehaltener Musterwechselfrequenz (0,5Hz) gemessen und anschließend als Funktion des Kontrastes in Form von Kennlinienfeldern dargestellt.

Abb.28 A bis G zeigen die Amplitude der evozierten Antworten in Abhängigkeit vom Kontrast für jeweils eine bestimmte Ortsfrequenz. Die Meßpunkte stellen die Mittelwerte aus Messungen an sieben Tauben dar.

Die Kontrastübertragungsfunktionen werden hier wie auch bei den Untersuchungen der Einzelzellaktivität als spatio-spektrale Antwortfunktionen bestimmt. Um die Übertragungsfunktion in Form einer Antwortfunktion zu bestimmen, wird ein konstanter Kontrast definiert, der im Bereich der Kennlinien liegt. Dann wird die Antwort gesucht, die durch diesen konstanten Kontrast (C=0,1) evoziert wird (Abschn.2.3.1). Der Ordinatenwert des Schnittpunktes zwischen der Kennlinie und der konstanten Kontrastlinie liefert die gesuchte Antwort.
Die Kennlinien in Abb.28 A und B bestehen aus 4 Meßpunkten, die die Kennlinien definieren. Der niedrigste Kontrast des Streifenmusters, bei dem die Ortsfrequenzen 0,12 (Abb. 28 A) und 0,25 $Grad^{-1}$ (Abb.28B) eine meßbare evozierte Antwort verursacht, ist 0,07.
Die mit Pfeilen markierten Punkte zeigen die Schnittpunkte der Kennlinien mit dem konstanten Kontrast von 0,1. Der Schnittpunkt hat einen mittleren Ordinatenwert von 66,5 µV (Abb. 28 A) bzw. 100 µV (Abb. 28 B).

Die Kennlinie in Abb. 28 C erstreckt sich auf der Kontrastachse von 0,01 bis 0,3. Die Ortsfrequenz des Streifenmusters ist 0,5 $Grad^{-1}$. Schon beim niedrigsten Kontrast, der mit dem Reizgenerator eingestellt werden kann (C=0,01), ist die mittlere Amplitude des evozierten

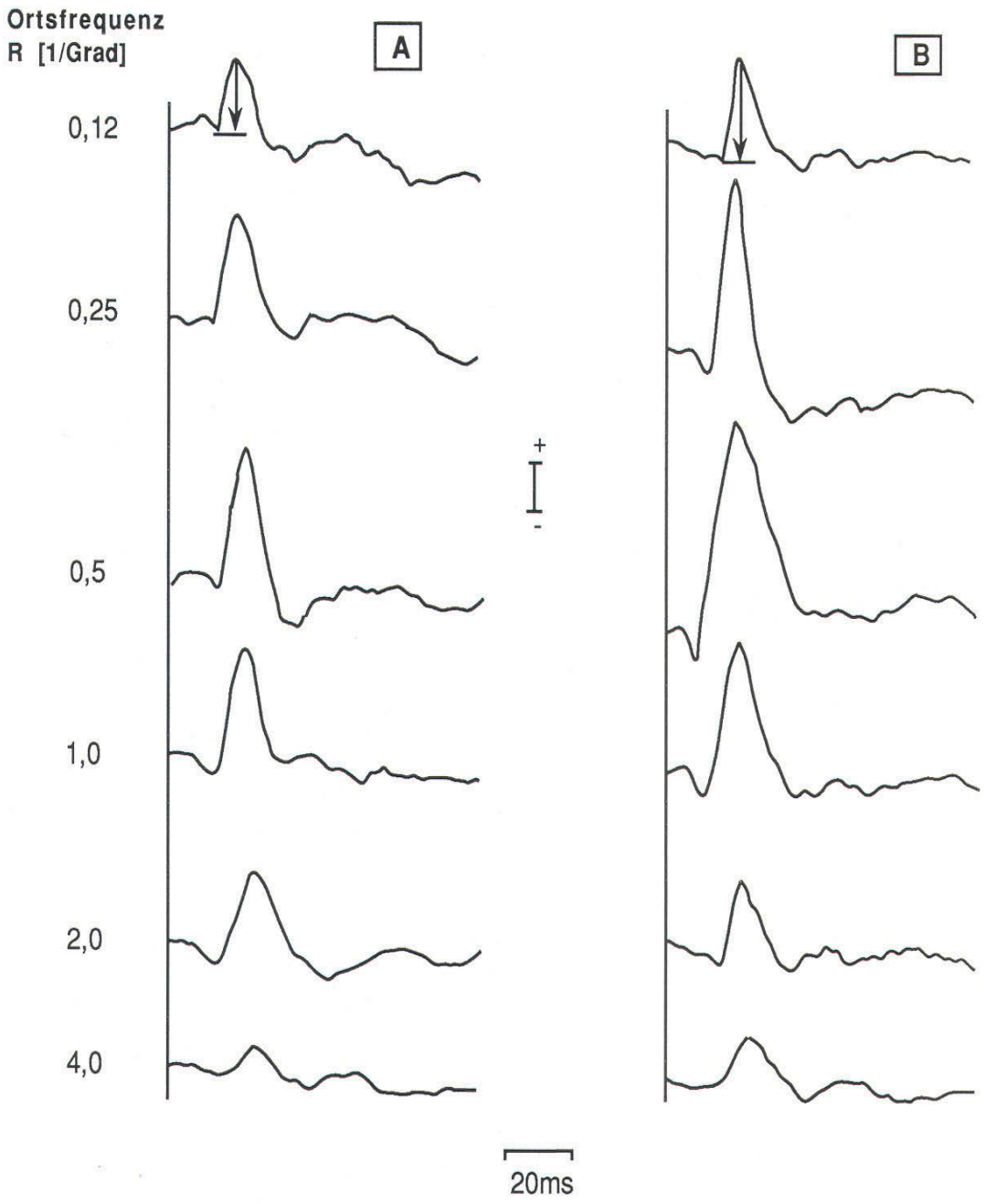

Abb. 27: Die evozierten Antworten des visuellen Systems der Taube (abgeleitet aus dem Tectum opticum) auf Streifenmuster von konstantem Kontrast von C = 0,1 (A) und C = 0,2 (B) in Abhängigkeit von der Ortsfrequenz R (Musterwechselfrequenz f = 0,5 Hz).
Die Amplitudeneichung ist 50µV für die ersten vier evozierten Potentiale in (A) und die ersten fünf in (B); sonst 10µV. Die senkrechten Pfeile zeigen, wo die Amplitude gemessen wird.

Potentials mit 90 µV relativ hoch; sie entspricht sicher nicht dem Schwellenwert des visuellen Systems. Der Kontrast von C=0,1 evoziert eine mittlere Antwort von 140µV. Der entsprechende Punkt ist mit einem Pfeil markiert (Abb. 28 C).

Die Kennlinie der Ortsfrequenz 1,0 $Grad^{-1}$ ist im Kontrastbereich von 0,07 bis 0,3 durch 4 Meßpunkte ausreichend definiert (Abb. 28 D). Die mittlere kleinste meßbare Antwort ist für das Streifenmuster 45µV. Durch die Bestimmung des Schnittpunktes zwischen der Kennlinie (vertreten durch die Regressionsgerade) und der konstanten Kontrastlinie wird eine Antwort von 80 µV erhalten. Dieser Punkt ist mit einem Pfeil gekennzeichnet.

Der Kontrastbereich für die Kennlinie bei R=2 $Grad^{-1}$. (Abb. 28 E) erstreckt sich von 0,07 bis 0,3 Die kleinste meßbare mittlere Antwort liegt nahe bei 10µV.
Bei einem Kontrast von C=0,1 wird eine mittlere Antwort von 20µVgemessen.
In Abb. 28 F und G dargestellte Reiz-Antwortbeziehungen des visuellen Systems werden durch Reizung von Streifenmuster mit Ortsfrequenzen von 4 $Grad^{-1}$ bzw. 8 $Grad^{-1}$ erhalten.

Der Kontrastbereich der Kennlinie (Abb. 28 F) liegt zwischen 0,1 und 0,4. Bei einem Kontrast von C=0,1 wird eine mittlere Antwort von 7,5 µV gemessen. Die Amplituden der evozierten Antworten aus dem Kennlinienfeld bei der Ortsfrequenz von 8,0 $Grad^{-1}$ sind im gesamten Bereich sehr klein. Die mittlere Antwort bei einem Kontrast von C = 0,1 ist 4 µV. Die markierten Punkte in Abb. 28 F und G zeigen die Lage der Amplituden bei konstantem Kontrast von C=0,1.

Um die annähernd lineare Beziehung zwischen Kontrast und Antwort deutlich zu zeigen, sind alle Kennlinien zusammen in Abb. 29 dargestellt. Aus Anschaulichkeitsgründen werden die Kennlinien ohne Meßpunkten nur durch die Regressionsgeraden präsentiert.

Einige Kenndaten der Kennlinien und der Übertragungsfunktion sind in der Tabelle 3 zusammengefaßt. In der Tabelle 3 sind auch die Definitionsgleichungen der Regressionsgeraden angegeben.
Die Korrelation zwischen Amplitude und Kontrast ist im niedrigen Kontrastbereich (im Darstellungsbereich) mit r>0,9 (r ist der empirische Korrelationskoeffizient) hoch.

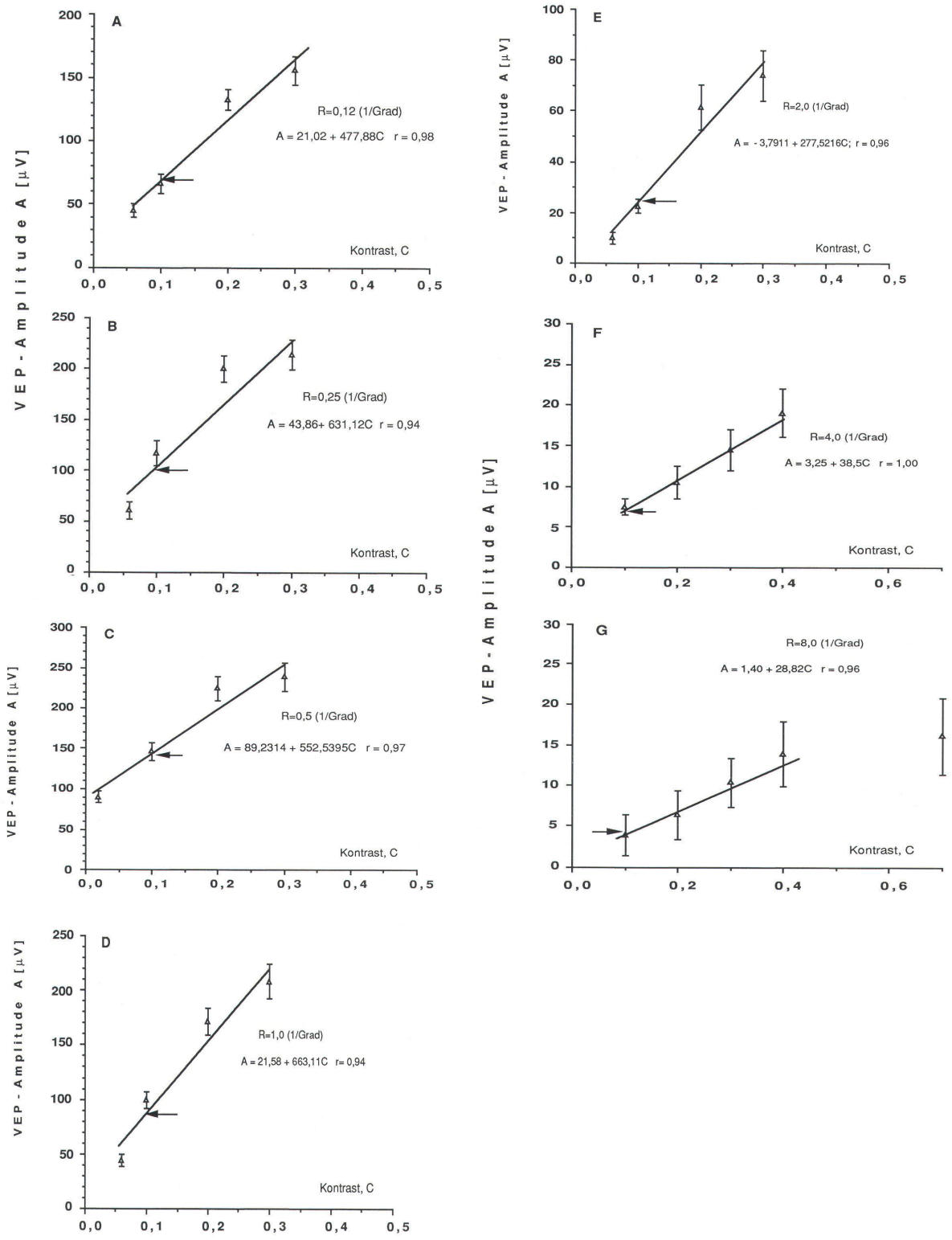

Abb. 28: Die evozierten Antworten in Abhängigkeit vom Kontrast bei konstant gehaltener Musterwechselfrequenz als Kennlinie für die Ortsfrequenzen R=0,12 Grad^{-1} (A), R=0,25 (B), R=0,5 (C), R=1 (D), R=2 (E), R=4 (F) und R=8 (G). Die Dreiecke sind die Mittelwerte der VEP-Amplituden von 7 Tauben; die vertikalen Geraden zeigen die Standardabweichungen. Die mit Pfeilen markierten Punkte zeigen den Schnittpunkt der Kennlinie mit dem konstanten Kontrast von 0,1. Die Linie, die mit der Gleichung im Bild definiert ist, ist die Regressionsgerade und r der Korrelationskoeffizient.

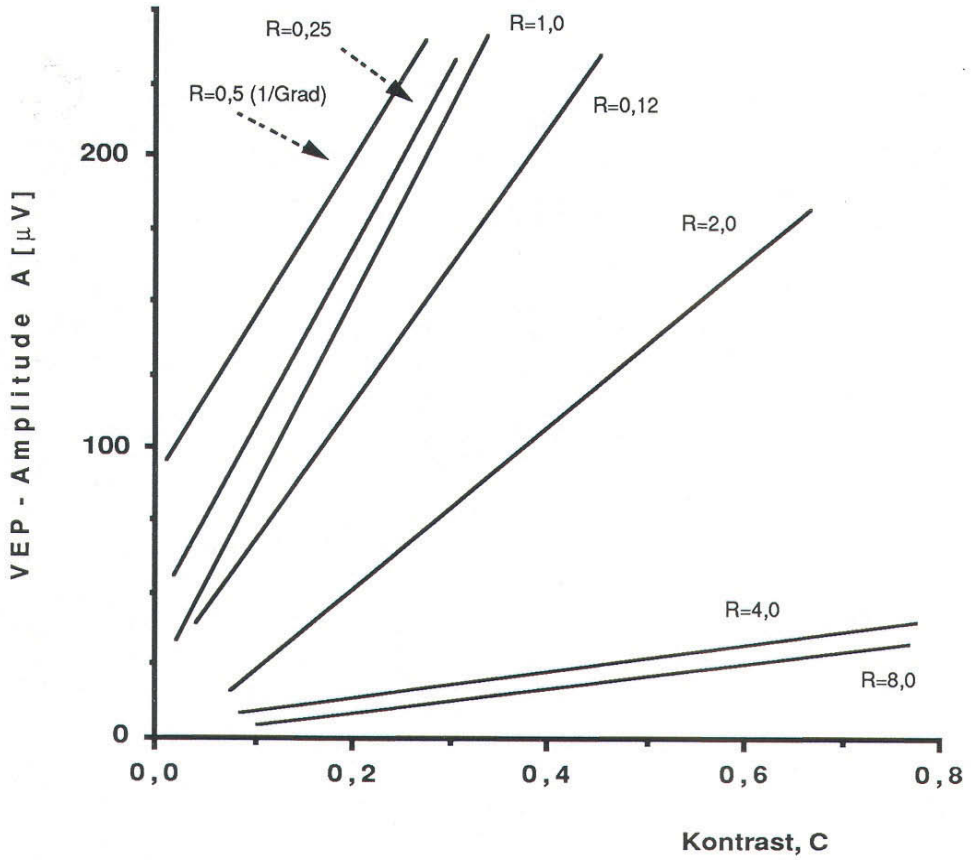

Abb. 29: Gemeinsame Darstellung der Kennlinien des visuellen Systems, die durch Reizung mittels eines sinusförmig modulierten Streifenmusters der Musterwechselfrequenz von 0,5 Hz ermittelt sind. Aus Anschaulichkeitsgründen werden die Kennlinien nur durch die Regressionsgeraden dargestellt.

Die Amplituden der evozierten Potentiale, die als Schnittpunkte der Kennlinien mit dem konstanten Kontrast von C=0,1 bestimmt sind, sind auf der Ordinate aufgetragen. Auf der Abszisse sind die dazugehörigen Ortsfrequenzen aufgetragen. Die Kontrastübertragungsfunktion in Form einer Antwortsfunktion für die Musterwechselfrequenz von 0,5 Hz zeigt die Abb.30. Die Übertragungsfunktion ist stark ortsfrequenzabhängig. Untere und obere Grenzfrequenzen sind 0,12 (die apparativ- und versuchsanordnungsbedingte kleinste Ortsfrequenz) und 8 Grad^{-1}.

Ein derartiger Frequenzgang wird in der Technik als Bandpass-Charakteristik bezeichnet. Das Maximum der KÜF liegt bei der Ortsfrequenz von R=0,5 Grad^{-1}.

Ortsfrequenz R (1/Grad)	VEP-Ampl.[µV]	Gleichung d. Regressionsgerade	Korrelationskoeff.(r)
0,12	65	A=21 +477,9 C	0,98
0,25	100	A=43,8+631,1 C	0,94
0,50	140	A=89,2+552,5 C	0,97
1,00	80	A=21,5+663,1 C	0,94
2,00	22,5	A=-3,7+277,5 C	0,96
4,00	7,5	A=3,2+38,5 C	1,00
8,00	4	A=1,4+28,8 C	0,96

Tabelle 3: Zusammenfassung der Daten der Kontrastübertragungsfunktion bei einer Musterwechselfrequenz von 0.5 Hz. Der Ordinatenwert des Schnittpunkts einer Kennlinie mit der konstanten 0,1 Kontrastlinie liefert die Kriteriumsamplitude, die in der zweiten Spalte dargestellt ist Um die annähernd lineare Beziehung zwischen Reiz (Kontrast, C) und Antwort (VEP-Amplitude, A) hervorzuheben sind die Kennlinien in der Tabelle in Form einer linearen Regressionsgeraden mit ihrer Gleichung dargestellt (dritte Spalte).

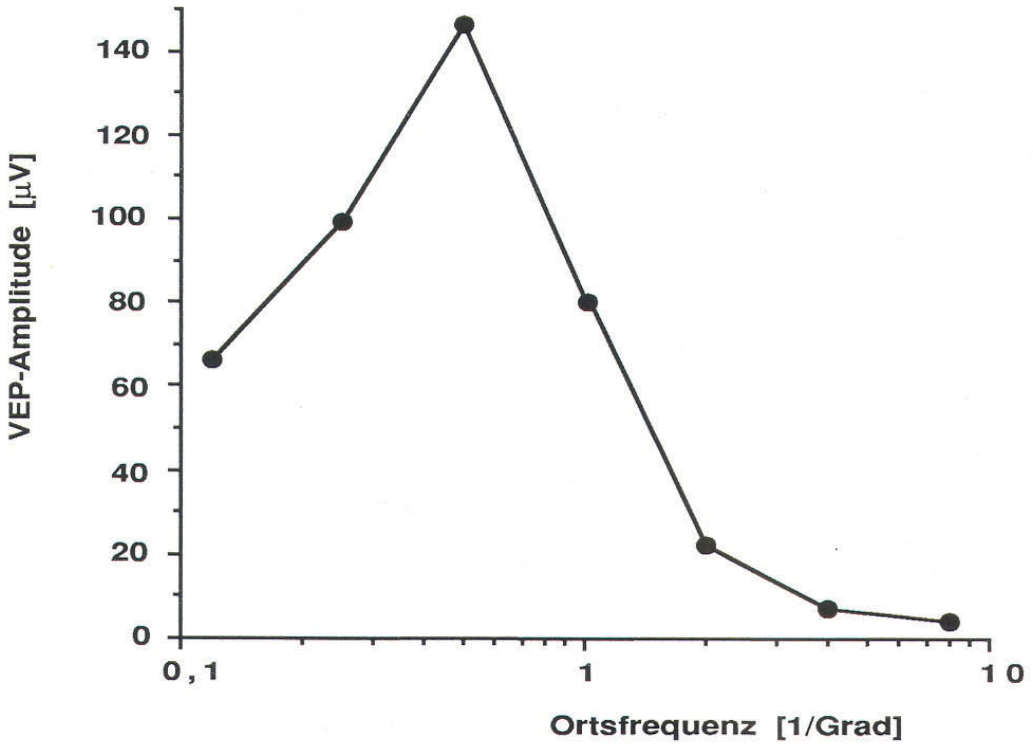

Abb. 30: Die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) des visuellen Systems der Taube, bestimmt durch Reizung mit sinusförmig modulierten Streifenmustern bei einer Musterwechselfrequenz von 0,5 Hz. Das Maximum liegt bei der Ortsfrequenz von 0,5 Grad^{-1}. Die untere Grenzortsfrequenz beträgt 0,12 Grad^{-1} (die apparativ- und versuchsanordnungsbedingte kleinste Ortsfrequenz), die obere 8 Grad^{-1}. Der Frequenzumfang der Übertragungsfunktion beträgt ca. 8 Grad^{-1}.

5.2.2.2 Kontrastübertragungsfunktion bei der Musterwechselfrequenz von f = 2Hz

In dieser Versuchsreihe werden die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) bei einer Musterwechselfrequenz von f=2Hz an 9 Tauben ermittelt. Der Reiz ist wiederum ein sinusförmig moduliertes Streifenmuster. Die Reizparameter waren die gleichen wie im vorigen Abschnitt. Die VEP sind aus 16 bzw.32 Einzelmessungen gemittelt (bei R=2,4 und 8 $Grad^{-1}$; aus 32 Einzelmessungen).
Die Amplitude der evozierten Potentiale in Abhängigkeit vom Kontrast bei einer konstanten Musterwechselfrequenz von 2 Hz jeweils für eine bestimmte Ortsfrequenz (Kennlinienfelder) als Kennlinienfelder bestimmt. Die Kennlinien sind in Abb. 31 gemeinsam dargestellt.

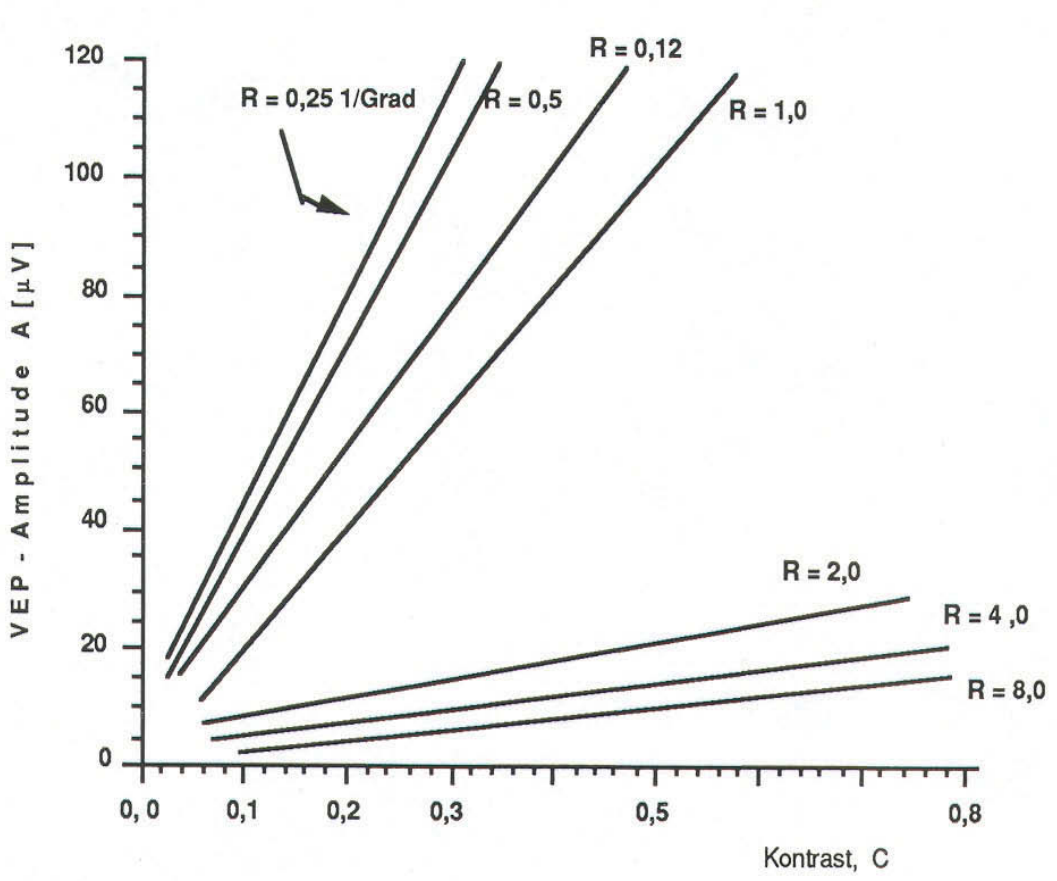

Abb. 31: Gemeinsame Darstellung der Kennlinien des visuellen Systems, die durch Reizung mittels eines Streifenmusters der Musterwechselfrequenz von 2 Hz ermittelt sind. Aus Anschaulichkeitsgründen werden die Kennlinien durch die Regressionsgeraden dargestellt.

In der Tabelle 4 sind die Daten der Kennlinien zusammengefasst.

Ortsfreq.R [1/Grad]	VEP-Ampl.[µV]	Gleichung d. Regressionsgerade	Korrelationskoeff.(r)
0,12	30	A=5,9+ 235,7 C	0,98
0,25	45	A=9,71 +344,8C	0,99
0,50	39	A=5,5+324 C	0,97
1,00	20	A=-0,9+202,2 C	0,99
2,00	8	A=5+32 C	0,98
4,00	5	A=2,6+22,2 C	0,99
8,00	2	A=-0,17+20,1 C	1,00

Tabelle 4: Zusammenfassung der Daten der Kennlinienfelder bei einer Musterwechselfrequenz von 2 Hz. Der Ordinatenwert des Schnittpunkts einer Kennlinie mit der C= 0,1 konstanten Kontrastlinie liefert die Kriteriumsamplitude, die in der zweiten Spalte dargestellt ist Um die annähernd lineare Beziehung zwischen Reiz (Kontrast, C) und Antwort (VEP-Amplitude, A) hervorzuheben sind die Kennlinien in der Tabelle in Form ihrer linearen Regressionsgerade mit ihrer Gleichung dargestellt (dritte Spalte). In der vierten Spalte sind die Korrelationskoeffizienten (r) eingetragen.

Die Kriteriumsamplitude, die als Maß bei der Ermittlung der Kontrastübertragungsfunktion in Form einer Antwortfunktion dient, wird als der Ordinatenwert des Schnittpunktes der Kennlinien mit dem konstanten Kontrast von 0,1 ermittelt. Die so ermittelte Kontrastübertragungsfunktion des visuellen Systems der Taube für die Musterwechselfrequenz von 2 Hz zeigt die Abb. 32.
Die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) umspannt eine Ortsfrequenzbereich von ca. 8 $Grad^{-1}$ und ist damit genauso breit wie die der vorherigen Versuchsreihe (Vgl. Abb. 30). Das Maximum der KÜF ist in Richtung der kleineren Ortsfrequenzen verschoben und liegt bei der Ortsfrequenz von R=0,25 $Grad^{-1}$.
Die KÜF zeigt wiederum eine Bandpass-Charakteristik.
Der Frequenzumfang der Übertragungsfunktion beträgt ca. 8 $Grad^{-1}$; die apparativ- und versuchsanordnungsbedingte kleinste Ortsfrequenz ist 0,12 $Grad^{-1}$ und die obere Grenzfrequenz 8 $Grad^{-1}$.

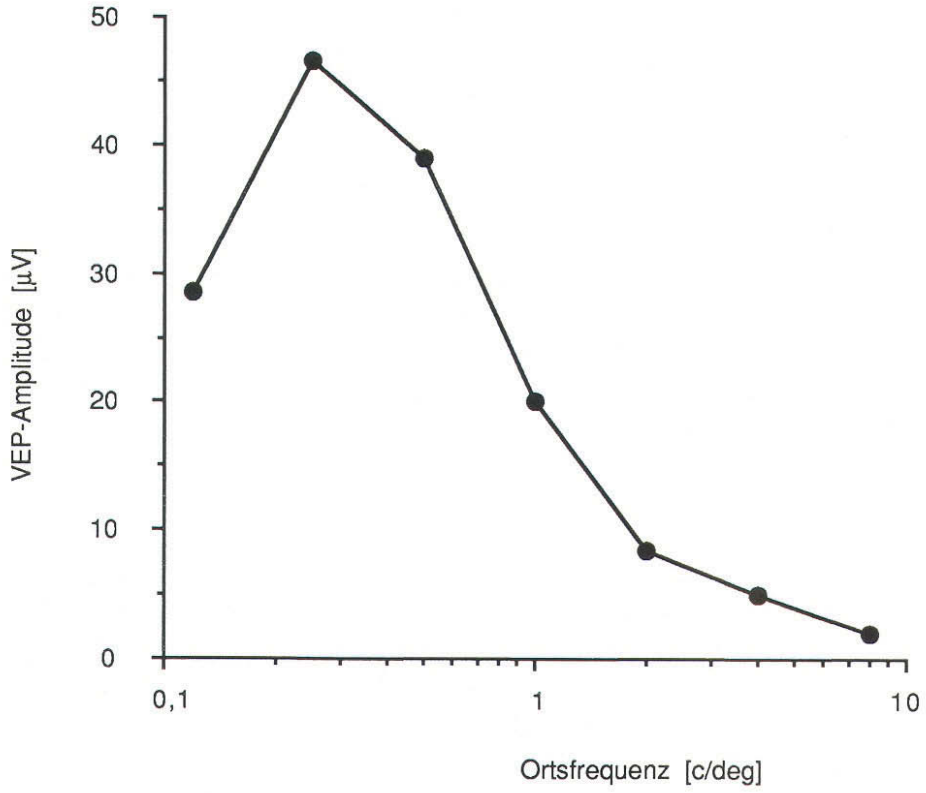

Abb. 32: Die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) des visuellen Systems der Taube, bestimmt durch Reizung mit sinusförmig modulierten Streifenmustern bei einer Musterwechselfrequenz von 2 Hz. Das Maximum liegt bei der Ortsfrequenz von 0,25 Grad^{-1}.

5.2.2.3 Kontrastübertragungsfunktion bei der Musterwechselfrequenz von f = 4Hz

In dieser Versuchsreihe werden die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) bei einer Musterwechselfrequenz von f = 4Hz an 7 Tauben ermittelt.
Der Reiz ist ein sinusförmig moduliertes Streifenmuster. Die VEP sind aus 32 bzw. 64 Einzelmessungen gemittelt (bei R=1 und 2 und 4 Grad^{-1} sind 64 Einzelmessungen).
Die Amplituden der VEP des visuellen Systems, abgeleitet aus dem Tectum opticum, werden für alle Ortsfrequenzen im untersuchten Bereich von 0,12 bis 4 Grad^{-1} in Abhängigkeit vom Kontrast bei einer konstant gehaltenen Musterwechselfrequenz von 4 Hz gemessen, anschließend wird diese Amplitude der VEP als Funktion des Kontrastes für jede Ortsfrequenz in Form von Kennlinien dargestellt (Abb 33).

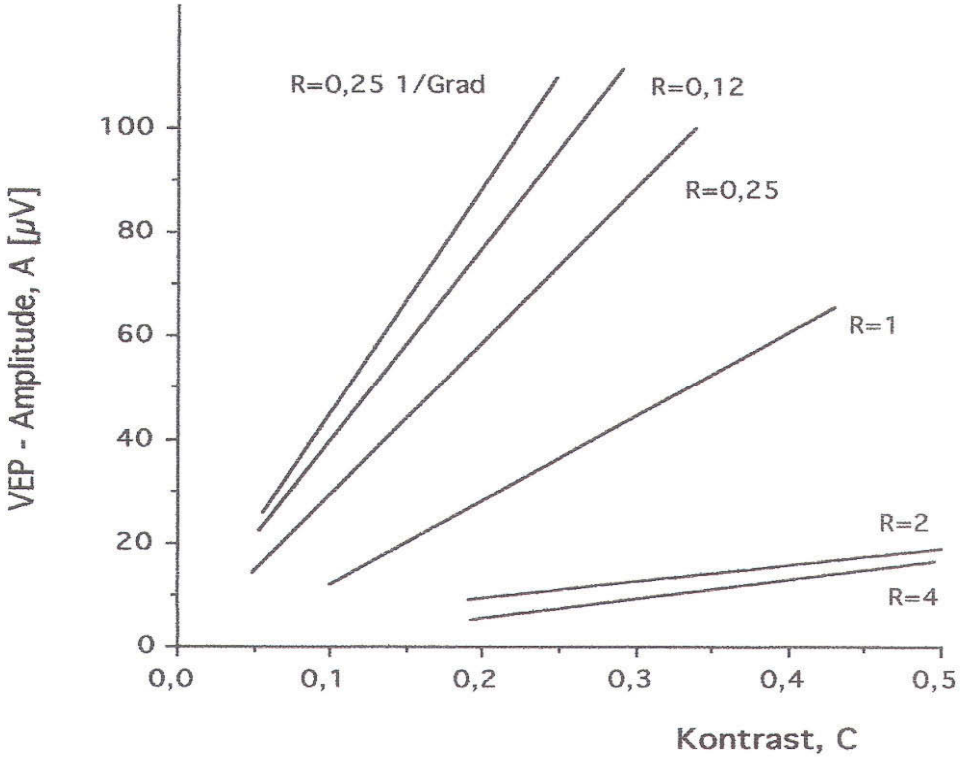

Abb. 33: Gemeinsame Darstellung der Kennlinien des visuellen Systems, die durch Reizung mittels eines Streifenmusters der Musterwechselfrequenz von 4 Hz ermittelt sind. Aus Anschaulichkeitsgründen werden die Kennlinien durch die Regressionsgeraden dargestellt.

In der Tabelle 5 sind die Daten der Kennlinien zusammengefasst.

Ortsfreq.R [1/Grad]	VEP-Ampl.[µV]	Gleichung d. Regressionsgerade	Korrelationskoeff.(r)
0,12	42,5	A=2.73+370.85 C	0,96
0,25	42,5	A=2.55+480 C	0,94
0,50	25	A=0.12+295.5 C	0,97
1,00	11	A=-4.25+168 C	0,94
2,00	7	A=3.87+31.25 C	0,98
4,00	3	A=-0.5+34.5 C	0,89

Tabelle 5: Zusammenfassung der Daten der Kennlinien, die zur Bestimmung der Kontrastübertragungsfunktion bei einer Musterwechselfrequenz von 4Hz dienten. Der Ordinatenwert des Schnittpunkts einer Kennlinie mit der C=0,1 konstanten Kontrastlinie liefert die Kriteriumsamplitude, die in der zweiten Spalte dargestellt ist. Um die annähernd lineare Beziehung zwischen Reiz (Kontrast, C) und Antwort (VEP-Amplitude, A) hervorzuheben sind die Kennlinien in der Tabelle in Form ihrer linearen Regressionsgerade mit ihrer Gleichung dargestellt (dritte Spalte). r ist die Korrelationskoeffizient.

Abb. 34 zeigt die Kontrastübertragungsfunktion des visuellen Systems der Taube für die Musterwechselfrequenz von 4 Hz.
Das Maximum dieser Kurve liegt bei der Ortsfrequenz von R = 0,25 Grad^{-1}.
Die Kontrastübertragungsfunktion zeigt eine Bandpass-Charakteristik. Die obere Grenzfrequenz liegt bei der Ortsfrequenz von R=4 Grad^{-1} und die untere, die apparativ- und versuchsanordnungsbedingte kleinste Ortsfrequenz ist, bei R=0,12 Grad^{-1}. Der Frequenzumfang der Übertragungsfunktion beträgt ca. 4 Grad^{-1}.

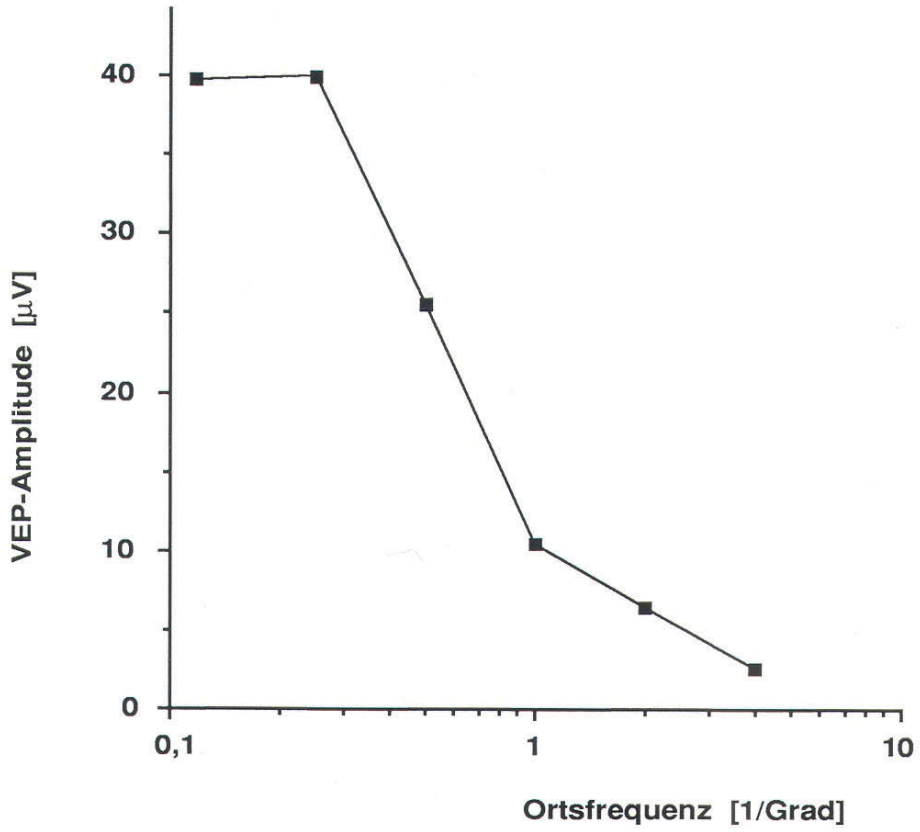

Abb. 34: Die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) des visuellen Systems der Taube, bestimmt durch Reizung mit sinusförmig modulierten Streifenmustern bei einer Musterwechselfrequenz von 4 Hz. Das Maximum liegt bei R=0,25 Grad^{-1}. Die obere Grenzortsfrequenz liegt bei R=4 Grad^{-1}.

5.2.2.4 Gemeinsame Darstellung der Kontrastübertragungsfunktionen

Die Kontrastübertragungsfunktionen (KÜF), die bei den 3 verschiedenen Musterwechselfrequenzen bestimmt wurden, sind in der Abb. 35 zusammengefasst. Um sie untereinander vergleichen zu können, sind sie auf ihr jeweiliges Maximum normiert dargestellt.

Zusammenfassend läßt sich sagen, dass das visuelle System der Taube empfindlicher auf Streifenmuster mit niedrigeren als mit höheren Ortsfrequenzen reagiert. Der Verlauf der KÜF hängt von der Musterwechselfrequenz des Streifenmusters ab.

Nach den oben beschriebenen Ergebnissen stellt sich die Musterwechselfrequenz von f=2 Hz als eine kritische Temporalfrequenz heraus. Bei f < 2 Hz zeigt die KÜF ein Maximum bei der Ortsfrequenz von 0,5 $Grad^{-1}$, während ein rascher Musterwechsel (Temporalfrequenz f ≥ 2Hz) das Maximum der KÜF zu einer niedrigeren Ortsfrequenz, nämlich auf 0,25 $Grad^{-1}$ verschiebt.

Die Anwendung eines t-Testes auf die Amplituden der VEP bei der Ortsfrequenzen von 0,5 und 0,25 $Grad^{-1}$ für die Musterwechselfrequenzen von 0,5 und 2 Hz bestätigt die Verschiebung der Maxima mit zunehmender Temporalfrequenz auf die niedriegere Ortsfrequenzen. Die Daten der t-Teste sind in der Tabelle 6 zusammengefaßt.

Temp.freq. f (Hz)	VEP-Ampl. (bei R=0,25 1/Grad)	SD	VEP-Ampl. (bei R=0,5 1/Grad)	SD	Freiheitsgraden	t	Signifikanz-niveau
0,5	117,5	22,5	146,5	15,5	12	2,92	p<0,02
2,0	45,5	7,48	40	5	16	1,88	p<0,1

Tabelle 6 :Signifikanztest (t-Test) zweier Maxima der Kontrastübertragungsfunktionen bei den Temporalfrequenzen von 0.5 und 2 Hz. Mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit 0,02 kann also gesagt werden, dass die VEP-Amplitude (Kriteriumsamplitude) 146,5 µV größer ist als die Kriteriumsamplitude von 117,5 µV. Ein Vergleich der Amplituden von 45,5 µV und 40 µV zeigt, dass die beiden Amplituden auf 0,1 Niveau signifikant verschieden sind.

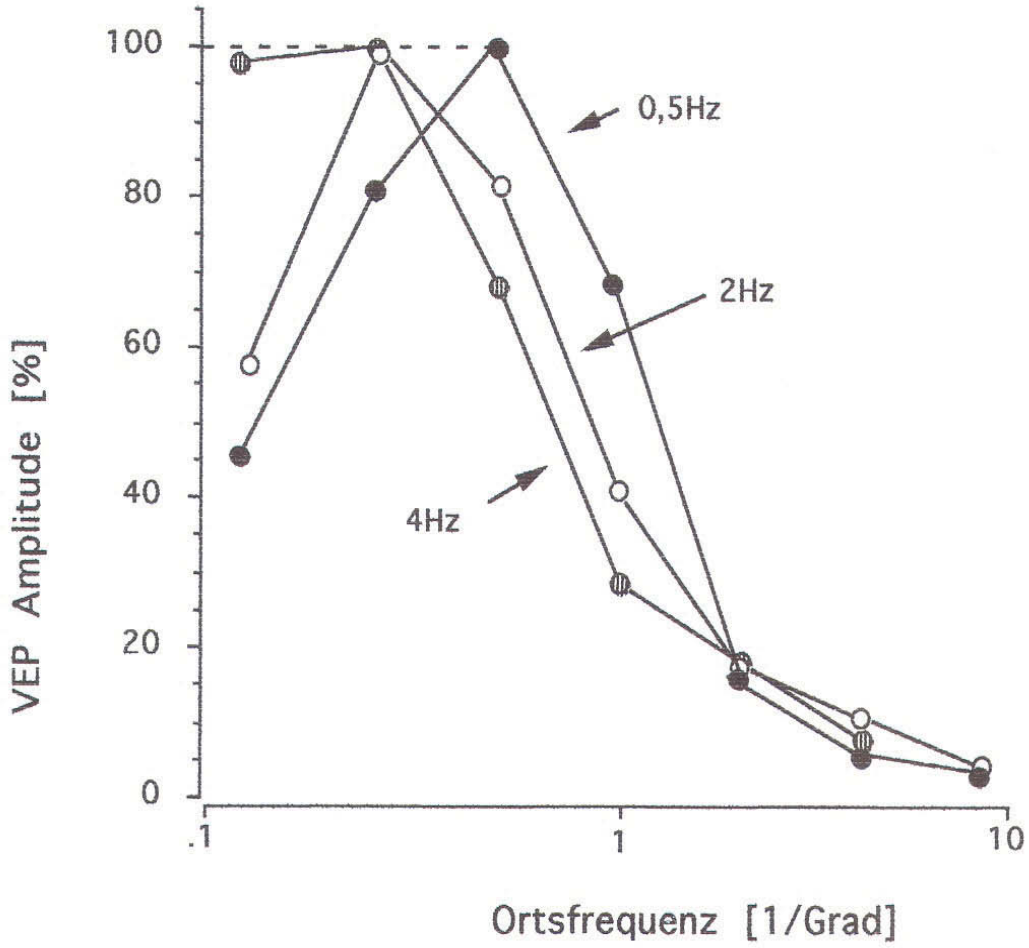

Abb. 35: Kontrastübertragungsfunktionen (KÜF) des visuellen Systems der Taube gemessen durch Reizung mit Streifenmustern bei Musterwechselfrequenz 0,5 Hz, 2 Hz und 4Hz. Um die Kurven untereinander vergleichen zu können, sind die KÜF jeweils auf ihre maximale Amplitude normiert.

5.2.3 Das Auflösungsvermögen und die Sehschärfe

Wie es in den Abschnitten 2.4 und 4.6 bereits erklärt wurde, enthält die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) die Information über das Auflösungsvermögen des visuellen Systems. Die obere Grenzortsfrequenz ist ein Maß für das Auflösungsvermögen. In der Praxis wird die Grenzortsfrequenz durch die Extrapolation der KÜF im hohen Ortsfrequenzbereich auf die Ortsfrequenzachse gewonnen (z.B. Campbell und Maffei 1970; Maffei et al. 1990). Die dadurch bestimmte Grenzortsfrequenz R_c ist das Auflösungsvermögen des visuellen Systems.

Die Extrapolationen der KÜF aus Abb. 30 ergibt für die Grenzortsfrequenz R_c des visuellen Systems 15,5 Grad^{-1}. Abb. 36 zeigt die Extrapolierten KÜF. Die exponentielle Extrapolation wurde an die abfallende Flanke der Funktion angewandt.

Setzt man diese R_c in der Gleichung $\alpha = R_c^{-1}$ (Gl.15, S.46) ein, ergibt sich ein minimaler Sehwinkel von 0,064 Grad bzw. 3,87 min. Nach der Formel

$$\text{Visus} = \frac{1}{\text{Breite eines Streifens}} = \frac{2}{\alpha} = \frac{2}{3{,}87\ \text{min}}$$

beträgt der Visus der Taube beträgt somit 0,52 min^{-1}.
Demnach hat die Taube eine geringere Sehschärfe als der Mensch, dessen mittlerer Visus 1,0 min^{-1} beträgt.

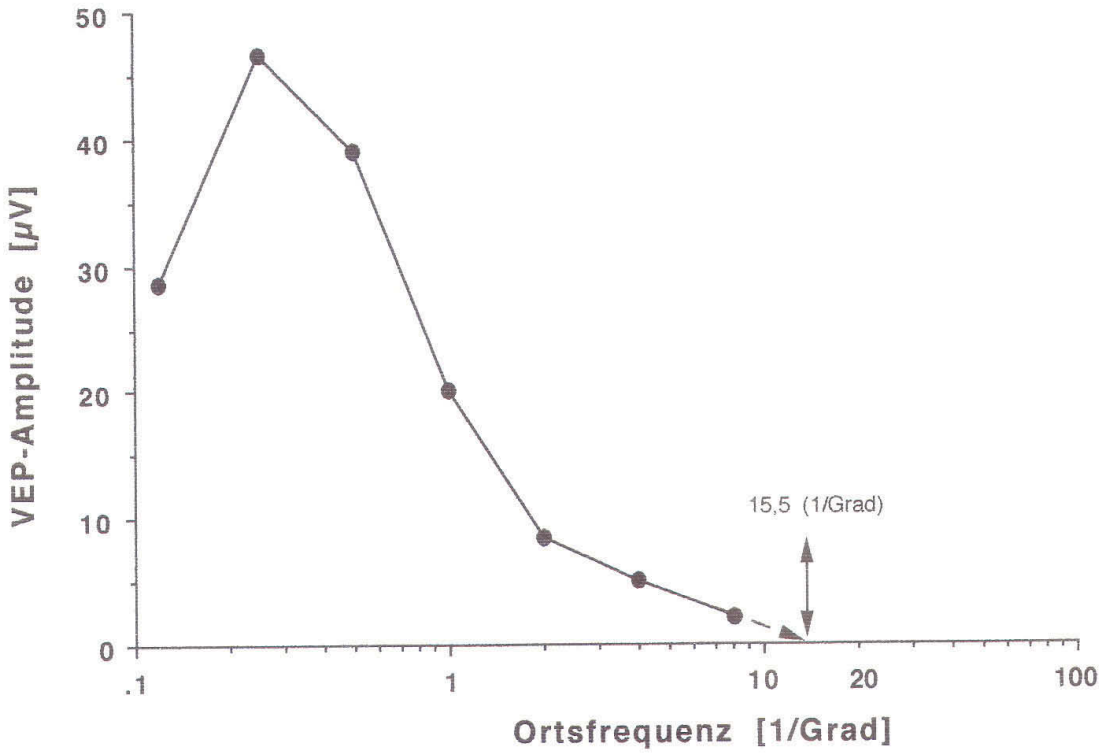

Abb. 36: Extrapolation der Kontrastübertragungsfunktion. Die Abfallende Flanke der KÜF wurde auf die Ortsfrequenzachse extrapoliert. (aus Abb. 30).

6 Diskussion

Die in der vorliegenden Arbeit präsentierten Ergebnisse werden, unabhängig davon ob sie mittels Einzelzellableitung oder visuell evozierter Potentiale ermittelt wurden, zusammen diskutiert.

6.1 Die Kontrastübertragungsfunktion

Analog zur Nachrichtentechnik ist die Kontrastübertragungsfunktion (KÜF) ein Maß dafür, wie stark einzelne Ortsfrequenzen durch das visuelle Übertragungssystem gedämpft werden (Marko 1969). Die Leistungsfähigkeit eines visuellen Systems im Hinblick auf Ortsfrequenzen kann mit Hilfe einer KÜF beschrieben werden. Diese Beschreibungsmöglichkeit ist hierbei unabhängig davon, ob es sich um eine KÜF der retinalen Ganglienzelle handelt, die mittels Einzelzellableitung im Tectum opticum ermittelt wird, oder um eine KÜF des visuellen Systems, die mittels evozierter Potentiale gewonnen wird.

Die KÜF der untersuchten Ganglienzellen zeigen einen relativ schmalen Ortsfrequenzumfang verglichen mit der des gesamten visuellen Systems. Dies war keine Überraschung; denn allein aufgrund der angewandten unterschiedlichen Ableitmethoden, bei denen die Dicke und Beschaffenheit der Elektroden eine wichtige Rolle spielten, war zu erwarten, dass unterschiedlich breite Übertragungsfunktionen ermittelt werden. Denn bei der Ableitung der evozierten Potentiale einem Areal des Tectum opticum wird die Aktivität mehrerer Zellen bzw. Axone der Ganglienzellen, die im Einzugsbereich der relativ dicken Elektroden liegen, erfaßt.

Jede Zelle, die im Einzugsbereich der Ableitelektrode liegt, nimmt bei der Entstehung des evozierten Potentials (mehr oder weniger) teil. Der Einfluß der Aktivität einzelner Ganglienzellen auf das evozierte Potential hängt u.a. davon ab, welche Antwortcharakteristik sie haben. Ein Vergleich der Übertragungsfunktionen, die unter gleichen Reizbedingungen mittels Einzelzellableitung und evozierter Potentiale bestimmt sind, bestätigt, dass die KÜF des visuellen Systems aus der KÜF einzelner Ganglienzellen zusammengesetzt ist. Abb.37 veranschaulicht diese Sachlage. Die KÜF des visuellen Systems erweist sich als Umhüllende der KÜF einzelner Ganglienzelle. Die KÜF einzelner Ganglienzellen kann man sich als Ortsfrequenzfilter vorstellen. Sie sind zumeist schmalbandig und zeigen somit eine hohe Ortsfrequenzselektivität. Diese Befunde unterstützen die Hypothese, dass das visuelle System aus mehreren untereinander unabhängigen Ortfrequenzkanälen besteht (de Valois 1980).

In Analogie zum Farbensehen, dessen anatomisches Korrelat Zapfen verschiedener Absorbtionsmaxima sind, können bei der Mehrkanal-Hypothese die Ganglienzellen als anatomisches Korrelat des räumlichen Sehens betrachtet werden. Die obere Grenzortsfrequenz der KÜF ist umgekehrt proportional dem Radius des erregenden Zentrums.

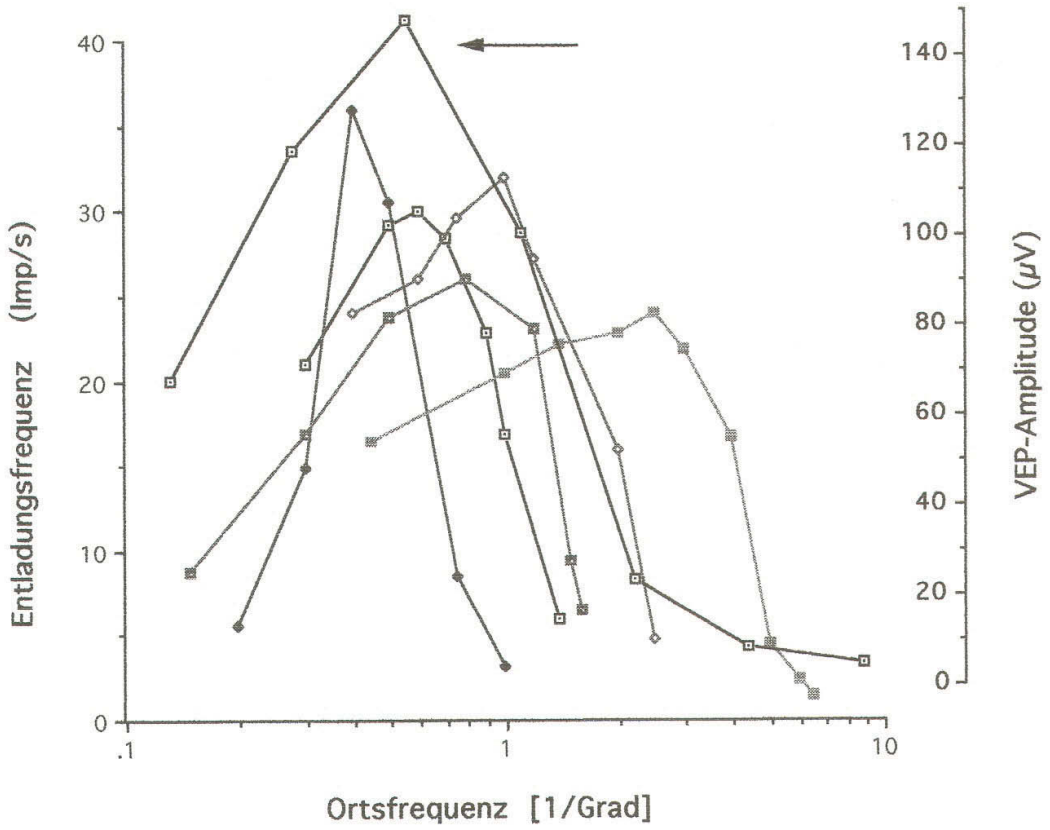

Abb. 37: Gemeinsame Darstellung aller Kontrastübertragungsfunktionen (durch Einzelzellableitung und VEP). Die KÜF des visuellen Systems, die in dieser Abbildung als umhüllende Kurve dargestellt ist (mit einem Pfeil markiert), wurde mittels VEP bestimmt (restliche Kurven sind Ergebnisse von Einzelzellableitungen). Musterwechselfrequenzen f bei allen KÜF 2 Hz. Linke Ordinate gilt für die Messungen der Einzelzellaktivität (Entladungsfrequenz, Imp/s), rechte Ordinate für die Amplitude der visuell evozierten Potentiale (VEP-Amplitude, µV).

Die mittels visuell evozierter Potentiale gewonnenen KÜF wurden aus Kennlinienfeldern bestimmt. Der Verlauf der Kennlinien zeigt eine annähernd lineare Beziehung zwischen der Amplitude der evozierten Potentiale und dem Kontrast. Diese Aussage hat nur für einen bestimmten Kontrastbereich Gültigkeit. Die Kennlinien zeigen eine gewisse Abflachung (Sättigung) im höheren Kontrastbereich (C> 0,5) und eine Abweichung von der einfachen linearen Beziehung zwischen Amplitude und Kontrast (Harnois et.al. 1984 und Pak 1984a).

Im Kontrastbereich bis ca. 0,6 (abhängig von der Ortstrequenz) sind die Kennlinien linear, oberhalb dieser Kontrastwerte geht die lineare Beziehung verloren. Dies war der Grund für die Variation des Kontrastes in den Experimenten bis zu einem Kontrast von 0,5.
Kennlinien biologischer Systeme sind im allgemeinen nicht linear: Sie zeichnen sich durch Unstetigkeit im Bereich der Schwelle und durch Sättigung bei größerer Reizstärke aus. Derartige nichtlineare Kennlinien können logarithmische Kennlinien, Potenz- oder Gleichrichterkennlinien sein. Ein bekanntes Beispiel für eine logarithmische Kennlinie ist die Helligkeitsempfindung des Auges in Abhängigkeit von der Reizstärke (Fechner-Gesetz).
Die Bestimmung der Kennlinien für ein untersuchtes System ist von großer Bedeutung. Die Kennlinien zeigen, ob und in welchem Bereich das System linear ist. Die Kennlinien liefern auch den Hinweis, in welcher· Form die Übertragungsfunktion zweckmäßigerweise bestimmt werden sollte: Ob in Form einer Antwortfunktion (z.B. spatio-spektrale Kontrastantwortfunktion) oder in Form eines Aktionsspektrums (z.B. spatio-spektrale Kontrastempfindlichkeitsfunktion). Um das dynamische Verhalten des visuellen Systems, das nicht-linear ist, zu beschreiben, bestimmt man die Übertragungsfunktion in Form eines Aktionsspektrums (Bauer, 1967), denn selbst wenn alle Parameter, die die Kennlinie eines nicht-linearen Systems beeinflussen können, konstant bleiben, kommt man nur so zu einem eindeutigen Verlauf einer Übertragungsfunktion (Bauer, 1968). Nur bei linearer Kennlinie kann die Übertragungsfunktion in beliebiger Art - entweder bei konstanter Antwort oder bei konstanter Reizstärke- bestimmt werden. Dabei sind beide gleichwertig.

Im Folgenden sei kurz diskutiert, weshalb in der vorliegenden Arbeit die Übertragungsfunktion nicht als eine spatio-spektrale Kontrastempfindlichkeitsfunktion, sondern als eine spatio-spektrale Antwortfunktion bestimmt wurde. Die Hauptschwierigkeit lag bei der Festlegung des Antwortkriteriums. Man findet keine Linie parallel zur Abszisse (das Antwortkriterium), die mit allen Kennlinien einen Schnittpunkt hat (vgl. z.B. Abb. 29).
Wählt man z.B. ein elektrophysiologisches Antwortkriterium (konstante Antwort) im Bereich von 20 µV bis 30 µV, so braucht man zwar die Kennlinien für die niedrigen Ortsfrequenzen nicht zu extrapolieren, da diese Amplituden in ihrem Kennlinienbereich liegen, aber es ergibt sich jedoch der Nachteil, dass das Antwortkriterium für die hohen Ortsfrequenzen (feingestreifte Muster) zu hoch ist, um einen Schnittpunkt der Kennlinie mit der konstanten Antwortlinie zu erhalten. Die Extrapolation dieser Kennlinien bis zum Antwortkriterium ergibt keinen Schnittpunkt im Definitionsbereich des Kontrastes (C=0 bis C=1,0), sondern bei den Kontrasten von 1,2 bzw. 1,5, die ja physikalisch nicht realisierbar sind.
Wird aber das Antwortkriterium in einem Bereich von 5 µV bis 10 µV gewählt, dann müssten die meisten Kennlinien auf die Kriteriumslinie (auf die Abszisse) extrapoliert werden. Dies bedeutet Extrapolation auf einen niedrigeren Amplitudenwert, was nicht wünschenswert ist, weil die Nichtlinearität biologischer Systeme an der Schwelle Schwierigkeiten bereitet.

Um diese Sachlage veranschaulichen zu können, werden die Kennlinien der Abb. 31, die die Reiz-Antwort-Beziehung des visuellen Systems bei einer Temporalfrequenz von 2 Hz definieren, noch einmal in Abb. 38 A dargestellt (Vergl. Abb. 31, S.64), diesmal mit logarithmischer Abzsisse. Wie in der Abb. 38 A ersichtlich ist, findet man keine Linie parallel zur Abszisse (das Antwortkriterium), die mit allen Kennlinien einen Schnittpunkt ergibt.
Als Antwortkriterium ist die 10 µV-Amplitude gewählt; diese konstante Antwort ist in Abb. 38 A mit einer horizontalen durchgezogenen Linie dargestellt.
Die Hälfte der Kennlinien wird extrapoliert, die anderen enthalten diese Antwort auf ihrem Kennlinienfeld (Die Extrapolation erfolgte bei einer linearen Darstellung mittels Regressionsgeraden). Die Abszisse des Schnittpunktes zwischen den Kennlinien und der 10 µV-Linie liefert den Kontrast des Streifenmusters, der ein Potential mit einer Amplitude von 10 µV evoziert.
Um die Übertragungsfunktion des visuellen Systems in Form eines Aktionsspektrums bzw. einer Kontrastempfindlichkeitsfunktion zu bestimmen, wird der reziproke Wert des Kontrastes gegen die Ortsfrequenz aufgetragen. Die so erhaltene Kontrastempfindlichkeitfunktion (KEF) ist in Abb.38 B dargestellt. Sie unterscheidet sich von der Kontrastübertragungsfunktion in Form einer Antwortfunktion (Abb. 33) in der Ordinate des Maximums; dies macht sich am Verlauf der KEF deutlich bemerkbar.
Die KEF hat sehr viel steilere Flanken als die KÜF. Die Maxima der beiden Funktionen liegen bei 0,25 $Grad^{-1}$. Der Unterschied hinsichtlich der Empfindlichkeit kommt durch die Extrapolation zustande, weil diese Kennlinie für die Ortsfrequenz 0,25 $Grad^{-1}$ auf eine VEP-Amplitude (10 µV) extrapoliert werden muss, die durch die Messung nicht gewonnen werden kann. Dadurch wird ein Unsicherheitsfaktor in die Empfindlichkeitsfunktion eingebaut, der als ein Hindernis für die Interpretation der Ergebnisse wirkt. In der vorliegenden Arbeit wurde die Übertragungsfunktion in Form einer Antwortfunktion bestimmt, um diese Unsicherheit zu umgehen.
Die Kennlinien des visuellen Systems der Taube zeigen in einer gemeinsamen Darstellung zwei deutlich verschiedene Gruppen (z.B. Abb. 29, Abb.31 und 33). Eine Gruppe besteht aus den Kennlinien der niedrigen Ortsfrequenzen (0,12; 0,25; 0,5 und 1,0 $Grad^{-1}$), die andere aus den Kennlinien der höheren Ortsfrequenzen (2,0; 4,0 und 8,0 $Grad^{-1}$). Die Kennlinien der jeweiligen Gruppe sind näherungsweise parallel. Da die Linie konstanter Reizstärke die Kennlinien immer in gleicher Reihenfolge, bezogen auf die Ortsfrequenz, schneidet, hat die Wahl des konstanten Kontrastes keinen großen Einfluss auf Form und Verlauf der KÜF, solange der konstante Kontrast (die Reizstärke) im Bereich des Kennlinienfeldes definiert ist.

Eine der Hauptaussagen der vorliegenden Arbeit ist die folgende: Die Musterwechselfrequenzen beeinflussen die KÜF. Der Einfluß der Musterwechselfrequenz ist an den Verläufen der Kurven und an deren Maxima zu erkennen. Der Einfluß der Musterwechselfrequenz auf das Auflösungsvermögen ist als ein weiterer wichtiger Gesichtspunkt der Ergebnisse zu werten.

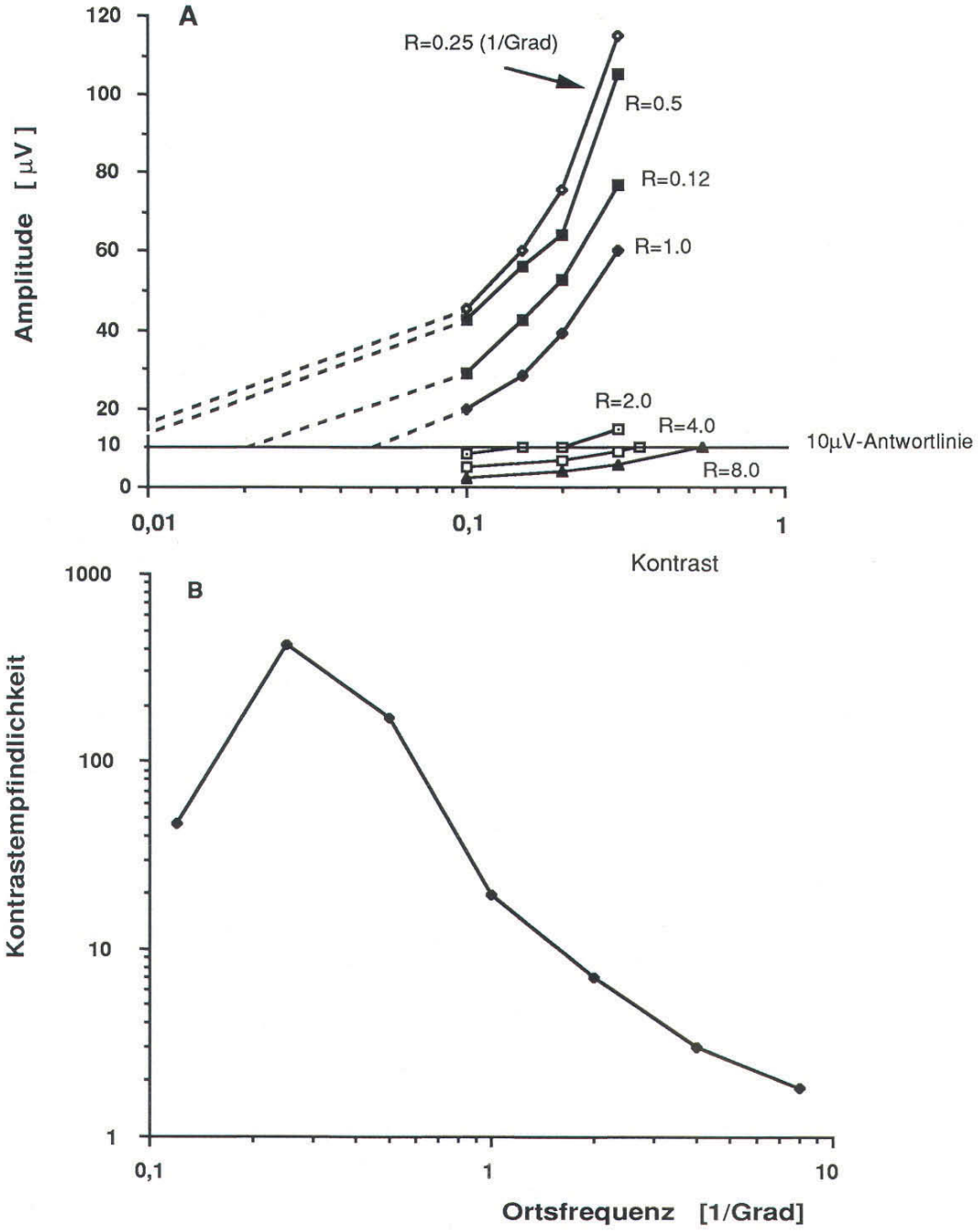

Abb. 38. **A**: Gemeinsamer Darstellung aller Kennlinien des visuellen Systems, die durch die Reizung mittels eines Streifenmusters der Musterwechselfrequenz 2 Hz ermittelt worden sind. Um die Anschaulichkeit nicht zu beeinträchtigen sind die Standardabweichungen nicht gezeigt. Gestrichelte Linien deuten lineare Extrapolation auf die 10 µV-Antwortlinie an. **B**; Die Kontrastempfindlichkeitsfunktion (KEF) des visuellen Systems, die nach dem Prinzip der konstanten Antwort aus dem oben dargestellten Kennlinienfeld erhalten wird.

Das Auflösungsvermögen des visuellen Systems der Taube, das aus der spatio-spektralen Kontrastantwortfunktion bei einer Musterwechselfrequenz von 4Hz errechnet wird (Abb. 34), liefert eine gerade eben auflösbare Ortsfrequenz von 8 $Grad^{-1}$ (in Breite des gerade eben auflösbaren Streifenmusters ausgedrückt, entsprechend 3,75 Winkelminuten).
Das ist ein schlechteres Auflösungsvermögen als das von 15,5 $Grad^{-1}$ (entsprechend der Breite eines gerade auflösbaren Streifenmusters von 1,93 Winkelminuten), was aus den KÜF bei den Musterwechselfrequenzen von 0,5 und 2 Hz errechnet wird.
Dies bedeutet, dass sich bei wachsender Musterwechselfrequenz für das System ein Auflösungsverlust ergibt. Korn und v. Seelen (1972) haben den Einfluß der Musterwechselfrequenz bei der Katze untersucht und kamen ebenfalls zu dem Ergebnis, dass das visuelle System mit zunehmender Musterwechselfrequenz zum Tiefpaß wird: Das Maximum der KÜF wird verschoben und die Grenzfrequenz gesenkt. Das bedeutet eine Änderung der Übertragungsfunktion für das System und eine Verminderung des Auflösungsvermögens. Beim Menschen hat Regan (1978) mittels visuell evozierter Potentiale gezeigt, dass die KÜF zwei verschiedene Maxima zeigen, wenn das visuelle System mit unterschiedlichen Musterwechselfrequenzen gereizt wird. Bei einer Stimulation mit einer Wechselfrequenz von 7 Hz erhält man ein Maximum zwischen 4 und 8 $Grad^{-1}$; bei einer Wechselfrequenz von 17 Hz verschiebt sich das Maximum der KÜF zu niedrigeren Ortsfrequenzen (<4 $Grad^{-1}$) hin.

Ein Vergleich der KÜF verschiedener Spezies zeigt eine Übereinstimmung der Befunde. In Abb. 39 (S.81) sind die KÜF verschiedener Spezies dargestellt. Die hier abgebildeten Kontrastübertragungsfunktionen zeigen, dass die KÜF im Wesentlichen gleiche Ortsfrequenzgänge haben: Alle zeigen eine Bandpaß-Charakteristik.
Im visuellen System des Menschen, verglichen mit dem der Taube, könnte im Hinblick auf die unterschiedliche Position der KÜF im Ortsfrequenzbereich eine Analogie gebildet werden, die den Unterschied zwischen einer Violine und einem Cello heranzieht. Die beiden Musikinstrumente haben eine vergleichbare Struktur, aber unterschiedliche Bandbreiten bzw. Frequenzumfänge und zeigen Maxima (tuning) bei verschiedenen Frequenzen. Durch die Untersuchung der strukturellen und akustischen Eigenschaften der Violine kann man wichtige Prinzipien über die Strukturen und akustischen Eigenschaften des Cellos lernen. Ähnlich wie bei Cello und Violine setzt die Vergleichbarkeit des visuellen Systems der Taube bzw. des Menschen eine gleiche neuronale Ausstattung und Mechanismen voraus, die sich aber funktionell in dem Ortsfrequenzbereich, wo sie aktiv sind, durchaus unterscheiden können.
Mit der Bestimmung einer KÜF hat man Informationen über die Bandbreite, Bestfrequenz, obere und untere Grenzfrequenz, das Auflösungsvermögen, die Sehschärfe, die räumliche Anordnung und die Größe (Durchmesser) der rezeptiven Felder. Diese aus der KÜF abgeleiteten Schätzungen unterscheiden sich unwesentlich von denen, die direkt gemessen wurden.

6.2 Rezeptive Felder

Die Struktur eines rezeptiven Feldes gibt Auskunft darüber, wie der Reiz im visuellen System verarbeitet wird. In der vorliegenden Arbeit wurden die rezeptiven Felder aus der Kontrastübertragungsfunktion der Ganglienzellen rechnerisch gewonnen. Der Durchmesser der so ermittelten rezeptiven Felder einer Ganglienzelle variiert von 0,4 Grad bis zu etwa 4,0 Grad. Die Größe der rezeptiven Felder, die mittels Einzelzellableitung aus den oberflächlichen Schichten des Tectum opticum durch Reizung des visuellen Systems mit einem kreisförmigen Lichtreiz (einem Lichtpunkt) bestimmt wurden, sind nach den Angaben von Revzin (1970) kleiner als 4 Grad, nach Bilge (1971) zwischen 2 und 3 Grad, nach Jassik-Gerschenfeld et al. (1970) im Mittel 4 Grad und nach Hamdi und Whitteridge (1954) im Mittel 5 Grad. Die rezeptiven Felder, die durch die Mikroelektrodenableitungen aus den verschiedenen Schichten des Tectum Opticum bestimmt wurden, zeigen eine große Variation in ihrer Größe von 0,5 bis 25 Grad (Frost und di Franco, 1976), von 1 bis 55 Grad (Jassik-Gerschenfeld et. al. 1970) und von 2 bis 150 Grad (Hughes und Perlman 1974). Die übereinstimmende Aussage dieser Autoren ist, dass die rezeptiven Felder der retinalen Ganglienzellen kleiner als die der tectalen Zellen sind. Mit zunehmender Tiefe des Tectum opticum nimmt die Größe der rezeptiven Felder zu. Allerdings sind in den tieferen Schichten des Tectum opticum (ab ca. 800 µm) keine Axone der Ganglienzellen zu finden (Cowan et al. 1961, Hughes und Pearlman 1974).

Die Ergebnisse, die aus der KÜF gewonnen werden, stimmen mit den Ergebnissen überein, die durch Anwendung anderer Methoden gewonnen wurden. Ein Vergleich der Daten über die rezeptiven Felder, die mittels kreis- oder punktförmigem Lichtreiz im visuellen System der Katze gewonnen wurden, zeigt eine gute Übereinstimmung mit den Angaben über die räumliche Ausdehnung der rezeptiven Felder, die durch Anwendung des analytischen Verfahrens (Fourier-Transformation) an die Kontrastübertragungsfunktion bestimmt wird (Linsenmeier et al. 1982, de Valois und de Valois 1988).

In der vorliegenden Arbeit werden jedoch nicht nur Ergebnisse anderer Autoren bestätigt, sondern zusätzlich quantitative Aussagen gemacht über die räumliche Organisation und Ausdehnung der rezeptiven Felder.

Die Problematik der Isolation von Zentrum- und Umfeldantworten mit den klassischen Methoden liegt daran, dass sich Zentrum und Umfeld partiell in unterschiedlichem Ausmaß überlappen, was seit der Arbeit von Kuffler (1953) wohl bekannt ist. Dies äußert sich als gegensinnige Beeinflußung der Antworten. Z.B. die Form sowie der Durchmesser eines rezeptiven Feldes wird üblicherweise mittels eines kreisförmigen Lichtflecks (oder eines Lichtpunktes) für das Zentrum und eines Lichtringes für das Umfeld bestimmt. Der Anteil des Umfelds, der mit dem Lichtpunkt mitbeleuchtet wird, beeinflußt die Zentrumantwort; umgekehrt; beeinflußt der Anteil des

Zentrums, der von dem Lichtring mitbeleuchtet wird, die Umfeldantwort. Wegen der antagonistischen Organisation der rezeptiven Felder vermindern sich die Zentrum- und Umfeldantworten, wenn sie gleichsinnig bzw. auf gleicher Weise gereizt werden. Deshalb ist Vorsicht geboten bei der Untersuchung der Eigenschaften rezeptiver Felder unter Benutzung punkt- und kreisförmiger Lichtreize.

Eine zusätzliche Schwierigkeit bereitet die Streuung des Lichtes, wenn punktförmige Lichter benutzt werden (Übersteuerung der Rezeptoren von ihrem Arbeitsbereich). Werden durch einen diffusen Lichtreiz sowohl das Zentrum als auch das Umfeld gleichzeitig erregt, so ist die Reaktion der Ganglienzelle schwächer als wenn nur das Zentrum erregt wird.
Derartige Schwierigkeiten können vermieden werden, wenn das visuelle System mit Streifenmustern gereizt wird und die Ergebnisse (die KÜF) einer Fourier-Analyse zugeführt werden. Die Analyse der rezeptiven Felder mit Hilfe der Übertragungsfunktionen erlaubt eine saubere Trennung der rezeptiven Felder bzw. der zugrunde liegenden Mechanismen: Die antagonistisch organisierten rezeptiven Felder, die in guter Näherung durch die Überlagerung zweier Gauß Funktionen (DOG) beschrieben werden können (Abschn. 2.6).

6.3 Auflösungsvermögen

In der vorliegenden Arbeit wurde das Auflösungsvermögen des Taubenauges errechnet. Die KÜF, die mittels VEP bestimmt sind, waren dafür die Berechnungsgrundlage.

Aus den KÜF bei Temporalfrequenzen von 0,5 Hz und 2 Hz wurde eine Grenzortsfrequenz von 15,5 $Grad^{-1}$ erhalten, entsprechend einer Sehschärfe von 0,52 min^{-1}. Dagegen liefert die KÜF bei 4 Hz Musterwechselfrequenz eine niedrigere Grenzortsfrequenz von 8 $Grad^{-1}$.

Legt man einerseits die Einzelzellableitungen zugrunde, so findet man eine maximale Grenzortsfrequenz von 6,5 $Grad^{-1}$ oder eine maximale Sehschärfe von 4,6 min^{-1} (Abschn. 5.1.1, Tabelle1). Nimmt man andererseits die Kontrastübertragungsfunktionen nach der Methode der evozierten Potentiale als Maßstab für das Auflösungsvermögen, so ermittelt man eine Sehschärfe von 0,52 min^{-1}. Hier stellt sich die Frage, ob das Auflösungsvermögen von 15,5 $Grad^{-1}$ die höchste auflösbare Ortsfrequenz des visuellen Systems der Taube ist. Um diese Frage beantworten zu können, müssen die räumliche Anordnung der Rezeptoren und die Abstände zwischen den Rezeptoren der Retina analysiert werden. Die anatomischen Kenntnisse über die Retina der Taube und die Informationstheorie liefern eine theoretische Grenzortsfrequenz von 20,8 $Grad^{-1}$ (s. Abschnitte 2.5 und 4.6). Wenn diese höchstmögliche Grenzortsfrequenz auf die "Streifenbreite" umgerechnet wird, ergibt sich eine Streifenbreite von 1,44 Minuten (entsprechend einem Visus von 0,69 min^{-1}). Die in der vorliegenden Arbeit

errechnete minimale auflösbare Streifenbreite von 1,93 Minuten als niedrigste auflösbare Breite eines Streifenmusters liegt nicht weit unter diesem theoretischen Bestwert.

Psychophysische Messungen zeigen, dass das Auflösungsvermögen der Taube von den verschiedenen Faktoren abhängt. Blough (1971) und Hodos (1976) haben eine maximale Auflösung von 1,9 Winkelminuten (entsprechend R=15,75 $Grad^{-1}$) bei einer relativ hohen Helligkeit von 220 cd/m^2 ermittelt. Anhand von Verhaltensversuchen hat McFadden (1987) gefunden, dass die Taube ein binokulares Auflösungsvermögen von R=37,5 bis 16,5 $Grad^{-1}$ (entsprechend der Breite des Streifens von 0,8 bis 1,8 Minuten) hat.
Die Ergebnisse neuerer Studien stimmen sehr gut mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit überein.
Ghim und Hodos (2006) haben bei den Tauben durch Ableitung des Elektroretinogramms (ERG) eine maximale obere Grenzfrequenz von 17 $Grad^{-1}$ ermittelt. Rounsley und McFadden (2005) haben gezeigt, dass die durch die Verhaltensversuche ermittelten maximalen oberen Grenzfrequenzen der Taubennetzhaut zwischen 11 und 15,5 $Grad^{-1}$ liegen. Die Ergebnisse beider Studien stimmen trotz unterschiedlicher Methode mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit sehr gut überein.
Tabelle 7 faßt die Daten über maximale obere Grenzfrequenz, minimale auflösbare Streifenbreite und die Sehschärfe (das Visus) von Taube, die durch verschiedene Methoden gewonnen wurde, zusammen.

	max. obere Grenzfreq. ($Grad^{-1}$)	Streifenbreite (min)	Visus (min^{-1})
Einzelzellen (Einzelableitung)	6,5	4,54	0,22
Gesamtsystem (VEP-Ableitung)	15,5	1,93	0,52
Anatomie u. Informationstheorie	20,8	1,44	0,69
Auge (ERG)	17		
Verhaltensversuche[1]	15,75	1,9	0,52
Verhaltensversuche[2]	11-15,5		
Verhaltensversuche[3]	18		
Verhaltensversuche[4]	16,5-37,5	1,8-0,8	0,55-1,25

Tabelle 7: Zusammenfassung der Daten über maximale obere Grenzfrequenz, minimale Auflösung und die Sehschärfe von der Taube, die mittels verschiedenen Methoden bestimmt wurden. Die Daten, die für Verhaltensversuche angegeben sind, sind der Literatur entnommen ([1]Blough 1971, Hodos 1976, [2] Rounsley und McFadden 2005, [3]Porciatti et al. 1991, [4]McFadden 1987, binokular).

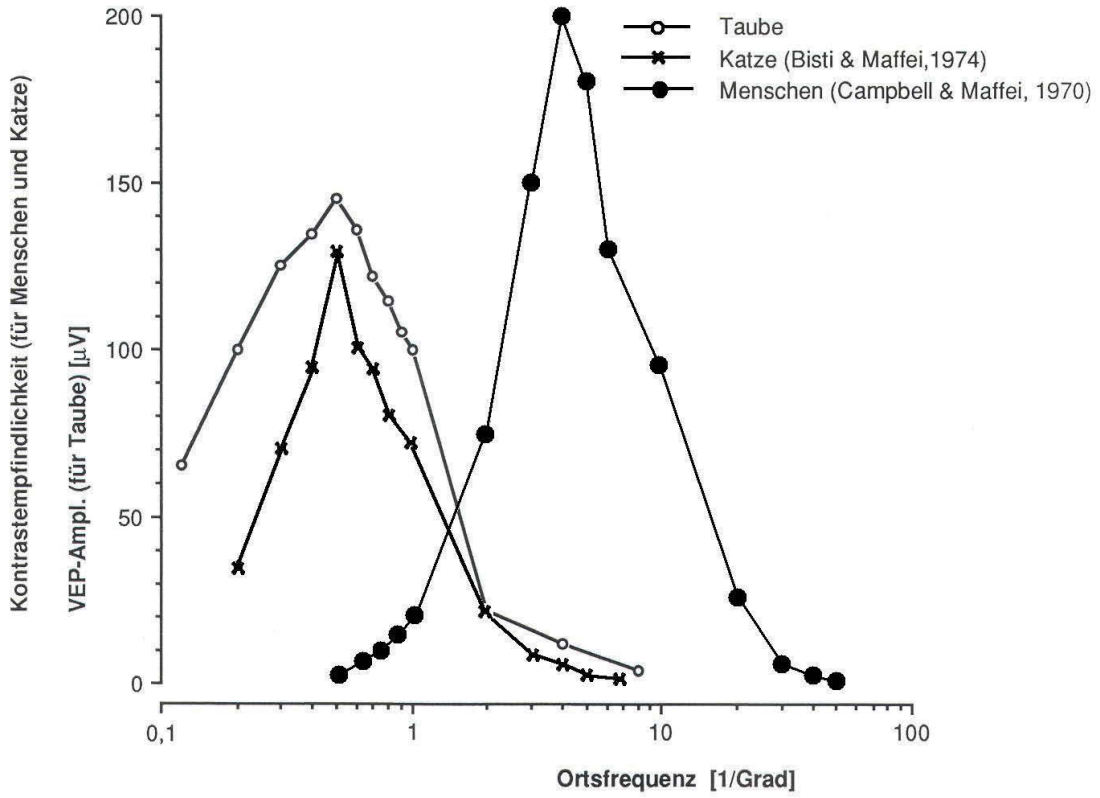

Abb. 39: Kontrastempfindlichkeitsfunktionen von Katze und Menschen in Vergleich mit KÜF der Taube (nach Abb. 30). Die Musterwechselfrequenz des sinusförmig modulierten Streifenmusters betrug bei allen Übertragungsfunktionen konstant 0,5 Hz.

Nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit weist das Gesamtsystem ein höheres Auflösungsvermögen auf als die einzelnen Ganglienzellen. Es ist nicht einfach, mit Sicherheit zu behaupten, dass irgendeine Ganglienzelle, von der die KÜF gemessen wurde, optimal dafür geeignet ist, das fein gestreifte Muster ohne Frequenzumklappung zu rekonstruieren. Auch ist es nicht klar, wie die Abbildung eines Streifenmusters an der ersten Stelle (den Photorezeptoren) abgetastet wird. Bei der theoretischen Behandlung dieses Problems (Abschn. 2.5) wurde angenommen, dass die Rezeptoren in ihrer geometrischen Anordnung (Gitter- oder hexagonaler Anordnung) das Muster „punktweise“ abtasten. Unter natürlichen Bedingungen dehnt der dioptrische Apparat das Licht über die Retina, die im Ortsfrequenzbereich einen Tiefpaß-Charakter zeigt.

Die genaue Natur der Rezeptorenöffnung (die Abtastfläche) und die mögliche Rolle der lateralen Interaktionen zwischen benachbarten Rezeptoren sind bei den Säugetieren noch nicht zufriedenstellend geklärt worden. Wegen dieser fehlenden Information kann man nicht ohne weiteres die Kenntnisse, die aus den Einzelzellen gewonnen wurden, auf das gesamte System interpolieren.

Ein Vergleich der Sehschärfen von verschiedener Spezies, die aus den in Abb.39 abgebildeten Kontrastübertragungsfunktionen errechnet wurden, zeigt, dass die Taube mit einem Visus von 0,5 eine höhere Sehschärfe hat als die Katze (Visus=0,2; Bisti und Maffei 1974), jedoch ein geringeres Auflösungsvermögen als der Mensch (Visus=1,0; Campbell und Maffei 1970). Wie aus den Kontrastübertragungsfunktionen (Abb. 39) zu ersehen ist, sind die visuellen Systeme von Taube und Katze im Bereich niedriger Ortsfrequenzen empfindlicher als das visuelle System des Menschen. Dies bedeutet, dass gröber strukturierte Objekte auch bei relativ geringen Kontrasten von der Taube leichter gesehen werden können als von Menschen.

7 Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden die Kontrastübertragungseigenschatten im visuellen System der Taube untersucht. Kontrastübertragungsfunktionen des visuellen Systems werden mittels visuell evozierter Potentiale und der Aktivität einzelner Neurone bestimmt. Als visuelle Reize dienen sinusförmig modulierte Streifenmuster.

Im theoretischen Teil wird zunächst eine allgemeine Formulierung und ein Überblick verschiedener Kontrastübertragungsfunktionen gegeben. Daraufhin wird auf die Kennlinienbedingungen für spatio-spektrale Antwortfunktion und spatio-spektrale Empfindlichkeitsfunktion eingegangen.

Es wird gezeigt, dass die Übertragungsfunktion einer Zelle auch Information über die räumliche Ausdehnung ihres rezeptiven Feldes liefert. Um diese Information hervorheben zu können, wird eine Transformation der Übertragungsfunktion vorgenommen. Durch die inverse Fourier-Transformation geht eine Übertragungsfunktion (im Ortsfrequenzbereich) in eine Gewichtsfunktion (im Ortsbereich) über. Daraufhin wird anschaulich gemacht, dass die Gewichtsfunktion die Größe (Durchmesser) und die funktionelle Organisation des rezeptiven Feldes einer Ganglienzelle liefert.

Der oberen Grenzortsfrequenz der Übertragungsfunktion gebührt besondere Aufmerksamkeit, weil diese Grenzfrequenz ein Maß für das Auflösungsvermögen des visuellen Systems ist. Die Anordnung der Rezeptoren in der Retina bzw. deren Dichte setzt eine natürliche Grenze für die Auflösung des visuellen Systems und spielt als Ursache des Phänomens Frequenzumklappung eine große Rolle. Die Ursachen und Wirkungen der Frequenzumklappung im visuellen System werden theoretisch erläutert.

Die Ergebnisse der Einzelzellaktivität und der evozierten Potentiale werden getrennt dargestellt. Die Einzelzellaktivitäten werden durch Reizung des visuellen Systems mit einem Linsensystem als Reizapparatur ausgelöst. Die Aufgabe der Reizapparatur besteht darin, ein Streifenmuster auf dem Gesichtsfeld der Taube zu projizieren und eine Musterumkehr (pattern reversal) herzustellen. Die Musterumkehr wird durch ein auf einer Polarisationsscheibe hergestelltes gemustertes (Streifenmuster) Diapositiv und ein drehbares Polarisationsfilter erreicht. Die Aktionspotentiale, die an den axonalen Endverzweigungen retinaler Ganglienzellen im Tectum opticum mit einer Glasmikroelektrode abgeleitet werden, werden verstärkt auf einem Oszillograph abgebildet und mit einem Schreiber registriert.
Nach der Durchführung der weiteren Analyse wird die Kontrastübertragungsfunktion retinaler Ganglienzellen in Form einer Antwortfunktion bestimmt. Die Aktionspotentiale einer Ganglienzelle werden in Abhängigkeit von der Ortsfrequenz bei einem festen Kontrast von 55 % registriert. Nachdem für die Zelle die Anzahl der Aktionspotentiale pro Zeiteinheit (die Entladungsfrequenz)

in Abhängigkeit von der Ortsfrequenz bestimmt wird, wird ihr maximaler Wert auf 100 normiert. Die normierten Entladungsfrequenzen werden über der Ortsfrequenz aufgetragen.
Auf diese Weise wurden Übertragungsfunktionen (spatio-spektrale Kontrastantwortfunktion) bei 45 retinalen Ganglienzellen bestimmt. Die einzelnen Übertragungsfunktionen unterscheiden sich in ihrer Form, haben verschiedene Frequenzumfänge im Ortsfrequenzbereich, und verschiedene Bestfrequenzen.
Diese Übertragungsfunktionen wurden nach diesen Kriterien in 5 Kategorien eingeteilt. Die Bestfrequenz einzelner Kategorien liegen zwischen 0,4 $Grad^{-1}$ (bei vier Ganglienzellen, n=4) und 2,5 $Grad^{-1}$ (n=6). Häufigste Werte von Bestfrequenzen liegen zwischen 0,6 und 1 $Grad^{-1}$ (n=35, Häufigkeit=77%). Untere Grenzortsfrequenzen liegen in einem Bereich 0,15 bis 0,45 $Grad^{-1}$, wohingegen die oberen Grenzfrequenzen von 1 bis 6,5 $Grad^{-1}$.

Die rezeptiven Felder einzelner Ganglienzellen, für die die Kontrastübertragungsfunktionen bestimmt werden, werden rechnerisch aus den Kontrastübertragungsfunktionen durch Anwendung einer inversen Fourier-Transformation erhalten. Die berechneten rezeptiven Felder aller hier untersuchten Zellen zeigen eine antagonistische Organisation mit erregendem Zentrum und hemmendem Umfeld. Die obere Grenzfrequenz der Kontrastübertragungsfunktion ist umgekehrt proportional dem Radius bzw. dem Durchmesser des erregenden Zentrums. Die rezeptiven Felder haben einen Gesamtdurchmesser von 0,5 bis 5 Grad. Die häufigste Werte rezeptiver Felddurchmesser liegen zwischen 0,5 bis 3 Grad (Häufigkeit=91%).

Es schließt sich die Untersuchung der Übertragungseigenschaften des visuellen Systems mittels Ableitung visuell evozierter Potentiale aus dem Tectum opticum an. Als Reiz- und Aufnahmegerät dient ein kommerzielles Elektrodiagnose-Gerät.
Um die Kontrastübertragungsfunktionen in Form einer Antwortfunktion bestimmen zu können, werden zunächst die Kennlinienfelder (Reiz-Antwort-Beziehung) bestimmt. Nach der Festlegung eines konstanten Reizkriteriums, wird aus dem Kennlinienfeld die Amplitude der evozierten Potentiale in Abhängigkeit von der Ortsfrequenz ermittelt und daraufhin als Funktion der Ortsfrequenz dargestellt. Bei einer Serie von Versuchen wird gezeigt, dass die Amplitude der evozierten Potentiale auch von der Musterwechselfrequenz abhängt. Daraufhin werden die Übertragungsfunktionen bei 3 verschiedenen Musterwechselfrequenzen bestimmt (0,5, 2 und 4 Hz). Die Kontrastübertragungsfunktion zeigt ein Maximum bei 0,5 $Grad^{-1}$ bei der Musterwechselfrequenz von 0,5 Hz. Das Maximum verschiebt sich auf 0,25 $Grad^{-1}$ mit zunehmender Musterwechselfrequenz. Die untere und obere Grenzortsfrequenz der Kontrastübertragungsfunktionen betragen 0,12 $Grad^{-1}$, welche die apparativ- und versuchsanordnungsbedingte kleinste Ortsfrequenz bezeichnet, bzw. 8 $Grad^{-1}$ bei den Musterwechselfrequenzen von 0,5 und 2 Hz, bei einer Musterwechselfrequenz von 4 Hz verschiebt sich die obere Grenzfrequenz auf 4 $Grad^{-1}$. Die obere Grenzortsfrequenz ist ein Maß

für das Auflösungsvermögen und wird auch bei der Berechnung der Sehschärfe benutzt. Die berechnete Sehschärfe ist 0,51 min^{-1}.
In der Diskussion werden die Ergebnisse der Einzelzellableitung und der evozierten Potentiale verglichen und zusammen gedeutet. Zunächst wird auf die Linearität der Kennlinien eingegangen und gezeigt, dass sich das visuelle System in einem Kontrastbereich von 0,1 bis 0,5 linear verhält.
Die Frage, wie man am besten die Kontrastübertragungsfunktionen darstellen kann und nach welchem Kriterium für die Bestimmung der Kontrastübertragungsfunktion das Verhalten des visuellen Systems besser definiert werden kann, wird diskutiert.
Die Diskussion zeigt, dass die Kontrastübertragungsfunktion in Form einer Antwortfunktion das dynamische Verhalten des visuellen Systems darstellt.

Ein Vergleich der Übertragungsfunktionen, die unter gleichen Reizbedingungen mittels Einzelzellableitung und evozierter Potentiale bestimmt sind, bestätigt, dass die Kontrastübertragungsfunktion des visuellen Systems aus der Kontrastübertragungsfunktion einzelner Ganglienzellen zusammengesetzt ist. Die Übertragungsfunktion des visuellen Systems erweist sich als Umhüllende der Kontrastübertragungsfunktion einzelner Ganglienzelle.

Weiterhin zeigt sich eine Übereinstimmung der Ergebnisse in Bezug auf das räumliche Auflösungsvermögen und die funktionelle Organisation der rezeptiven Felder, wie sie bereits von verschiedenen Autoren mit anderen Methoden ermittelt wurden.

8 Anhang

8.1 Ortsfrequenzeinheiten

Ein Streifenmuster, das in der vorliegenden Arbeit als visueller Reiz dient, wird neben dem Kontrast durch seine Ortsfrequenz (R) definiert, also die Anzahl der Perioden pro Längeneinheit. Nach dieser Definition ist die Ortsfrequenz eine Konstante des Musters. Beim Erkennen des Objekts spielt die Größe der Abbildung auf der Retina eine wichtige Rolle. Mit zunehmendem Abstand zwischen Auge und Objekt wird das Abbild des Objektes auf der Retina kleiner, d. h. die Ortsfrequenz des Musters nimmt zu. Die Definition der Ortsfrequenz, die sich auf die tatsächliche räumliche Ausdehnung einer Periode bezieht, ist aber in der Literatur über das Sehen ungebräuchlich. Bei den Untersuchungen am visuellen System definiert man viel mehr die Ortsfrequenz auf der Ebene der Retina, also auf Sehwinkel bezogen, als die Anzahl der Perioden eines Streifenmusters pro Sehwinkeleinheit (Grad). Die auf den Sehwinkel bezogene Ortsfrequenz besagt lediglich, wie viele Perioden unter einem Sehwinkelgrad präsentiert werden. Mit Beobachtungsentfernung d(m), R'(Perioden/cm) und R(Perioden/Grad) gilt:

$$\tan^{-1}\left[\frac{1}{d \times R'}\right] = \frac{1}{R} \qquad \text{(A1)}$$

An einem Beispiel möchte ich es veranschaulichen.
Periode eines Musters und die Beobachtungsentfernung sind R´= 4 Perioden/cm und d=200 cm. R in Perioden/Grad kann aus der Gleichung A1 bestimmt werden, in dem wir die angegebenen Werte einsetzen. Daraus ergibt sich

$$R = \frac{1}{\tan^{-1}\left[\frac{1}{d \times R'}\right]} = \frac{1}{\tan^{-1}\left[\frac{1}{200x4}\right]} = \frac{1}{\tan^{-1}\left[\frac{1}{800}\right]} = \frac{1}{0{,}072} = 13{,}96 \text{ Perioden/Grad}$$

8.2 Fourier-Transformation

Der Zeitverlauf eines physikalischen oder biologischen Prozesses sei durch die Funktion g(t) beschrieben. Durch Anwendung einer Fourier-Tranformation läßt sich g(t) im Frequenzbereich durch die Funktion S(f) darstellen (Bracewell, 1986), wobei

$$S(f) = \int g(t)\, e^{-j2\pi ft}\, dt \quad \leftrightarrow \quad g(t) = \int S(f)\, e^{j2\pi ft}\, df$$ Fourier-Transformationspaar

Je nach den untersuchten Eigenschaften des Systems wird eine dieser beiden Darstellungen benutzt. Wird t in Sekunden gemessen, so hat f die Einheit Perioden pro Sekunde, also Hz. Das Gleichungspaar gilt auch für andere Variablen: Ist g z.B. eine Funktion des Ortes x, so ist S eine Funktion der Ortsfrequenz R. Das Fourier-Transformationspaar für Ortsfrequenz R und Ort x lautet dann

$$S(R) = \int g(x)\, e^{-j2\pi Rx}\, dx \quad \leftrightarrow \quad g(x) = \int S(R)\, e^{j2\pi Rx}\, dR$$ Fourier-Transformationspaar

8.3 Diskrete Fourier-Transformation

Experimentell gewonnene Ergebnisse stellen eine Reihe von diskreten Werten dar. Diese gesammten Meßwerte können als eine diskrete Funktion betrachtet werden, die durch eine Menge gleichabständiger diskreter Werte der Funktion S definiert ist. Betrachten wir zunächst eine Meßreihe, die durch solche Abtastung (bzw. Messung) eines Systems ermittelt ist.

$S_n = S(n\Delta)$ n= ... -3, -2, -1, 0, 1, 2, 3, ..

wobei Δ das Intervall bzw. zwischen zwei aufeinander folgenden Meßwerten ist, also die Abtastperiode. Das Reziproke des Abtastintervalls wird als Abtastfrequenz bezeichnet.

Eine Abtastung kann entweder bei festgehaltenem Ort in einer zeitlichen Abfolge oder aber gleichzeitig an räumlich getrennten Stellen erfolgen. D. h. das Abtastintervall Δ kann entweder eine Einheit der Zeit oder des Ortes haben. Die Analyse wird im Folgenden für den Ortsbereich durchgeführt.
Die Abtastfrequenz muß für verzerrungsfreie Signalbearbeitung eine Bedingung erfüllen: sie muß mehr als die zweifache Bandbreite des Signals betragen (Brigham 1982).
Wenn die Abtasttrequenz genau die zweifache Bandbreite ist, wird sie als kritische Abtasttrequenz (R_c) oder Nyquist-Frequenz bezeichnet:

$R_c = 1/2\Delta$

Diese kritische Abtastfrequenz kann anhand eines Beispiels veranschaulicht werden. Wenn eine Sinusfunktion mit einer kritischen Abtastfrequenz bei ihren extremen Werten abgetastet wird, kann ein Abtastpunkt z.B. das erste Maximum und der nächste Abtastpunkt das folgende Minimum sein. Kritische Abtastung einer Sinusfunktion heißt also zwei Abtastpunkte pro Periode.

Die Fourier-Transformation soll am Beispiel der diskreten Fourier-Transformation der durch Einzelzellableitung ermittelten Kontrastübertragungsfunktion veranschaulicht werden.

Anwendung der inversen, diskreten Fourier-Transformation auf die Kontrastübertragungsfunktion z. B. aus der ersten Kategorie, eine schmalbandige Übertragungsfunktion, liefert die Gewichtsfunktion (Erregungsprofilfunktion). Die Übertragungfunktion ist durch 7 Meßpunkte ermittelt, die in der vorliegenden Arbeit nicht präsentiert wird. Für die Transformation wird die Kurve zunächst linear interpoliert, um Funktionswerte bei äquidistanten Abtastpunkten zu bekommen (d.h. die Kurve wird so behandelt, als ob sie kontinuierlich sei). Diese Übertragungsfunktion ist mit den Abtastwerten in Abb. A1 dargestellt.

Die Anzahl der Abtastpunkte N, das Abtastintervall Δ und die Bandbreite bzw. der Frequenzumfang ($R_N - R_1$) der zu transformierenden Kurve müssen übereinstimmen. Die Vorbedingungen, die erfüllt werden müssen, sind:

$N=2^n$ n= 1,2,3,.....

und

$\Delta \leq 1/2(R_N - R_1)$

Ich habe $N = 2^4 = 16$ gewählt. Daraus ergibt sich für das Abtastintervall

$\Delta=(R_N - R_1)/(N-1) = 0{,}04\ Grad^{-1}$

Die diskrete inverse Fourier-Transformation der Übertragungsfunktion S wird nach der Gleichung

$g(n/N\Delta) = \sum S(k\Delta) \exp[(-j2\pi nk)/N] \qquad n = 0, 1, 2, \ldots, N-1$

berechnet (Brigham 1982).
Die Summation wird von k=0 bis k=N-1 durchgeführt. kΔ ist die Ortsfrequenz und n/NΔ die zugehörige Transformierte der Ortsfrequenz, d.h. der Ort.
Diese Formel umfaßt N Gleichungen. Wir erhalten für N=16 die Gleichungen:

$$g(0) = S(0) \exp[(-j2\pi.0.0)/16] + S(1\Delta) \exp[(-j2\pi.0.1)/16] + \ldots + S(15\Delta) \exp[(-j2\pi.0.15)/16]$$

.....

.....

$$g(1/16\Delta) = S(0) \exp[(-j2\pi.1.0)/16] + S(1\Delta) \exp[(-j2\pi.1.1)/16] + \ldots + S(15\Delta) \exp[(-j2\pi.1.15)/16]$$

$$g(15/16\Delta) = S(0) \exp[(-j2\pi.15.0)/16] + S(1\Delta) \exp[(-j2\pi.15.1)/16] + \ldots + S(15\Delta) \exp[(-j2\pi.15.15)/16]$$

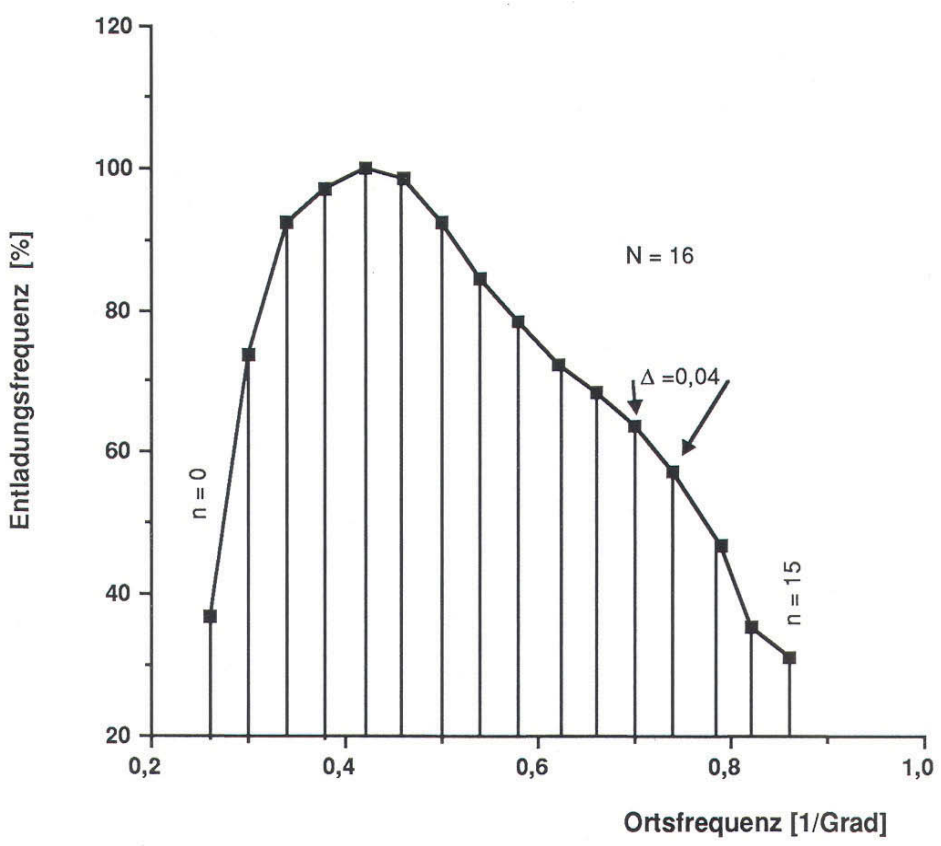

Abb. A 1. Eine Kontrastübertragungsfunktion der Taube (aus der Gruppe 1 , s. Abschn. 5.1.1)

Zweckmässigerweise berechnet man den reellen und imaginären Teil getrennt, und zwar

$g_r(n/N\Delta) = \sum S(k\Delta) \cos[(2\pi nk)/N]$

und

$g_i(n/N\Delta) = \sum S(k\Delta) \sin[(2\pi nk)/N]$

Wir konzentrieren uns nur auf den reelen Teil der Transformation.
Die Durchführung der Transformation zeigt, dass der reelle Teil bezüglich n=N/2 symmetrisch ist.
Dies folgt aus der Tatsache*, dass g_r symmetrisch ist, wenn S symmetrisch ist.
Die Symmetrie von S wird aber zwangsläufig angenommen, da man negative Ortsfrequenzen (R<0) nicht messen kann.

* dies folgt mathematisch aus der Tatsache, dass der Realteil der Transformierten gerade ist und dass die Werte der Transformierten für n>N/2 den Werten für negative Orte identisch sind.

Nach der Durchführung der inversen diskreten Fourier-Transformation erhält man die Gewichtsfunktion. Die Gewichtsfunktion und ihre numerischen Daten sind in Abb. A2 dargestellt, die Gewichtsfunktion in normierter Form dargestellt.

An zwei Beispielen möchte ich zeigen, welche Rechenschritte nötig sind, um einen Funktionswert zu ermitteln. Für diesen Zweck benutzen wir den reelen Teil der Transformation.

$g_r(n/N\Delta) = \sum S(k\Delta) \cos[(2\pi nk)/N]$

Der erste Punkt entspricht dem Zentrum des rezeptiven Feldes und wird durch

$x = n/N\Delta = 0/(16 \times 0{,}04) = 0$

und somit

$g(x) = g(n/N\Delta) = g(0)$ berechnet.

Wenn wir die Werte für die $S(k\Delta)$ aus der Abb. A1 in der obigen Gleichung einsetzen:

$g(0) = S(0) \cos[(2\pi x0)/16] + S(1x0{,}04).\cos[(2\pi x0.1)/16] + ..+ S(15x0{,}04) \cos[(2\pi x0{,}15)/16]$

$= 36{,}75 + 73{,}85 + 92{,}3 + 96{,}9 + 100{,}0 + 98{,}5 + 92{,}25 + 84{,}5 + 78{,}5 + 72{,}25 + 68{,}5 +$

$63{,}75 + 57{,}25 + 47{,}0 + 35{,}5 + 30{,}0$

$= 1127{,}5$

Somit sind die Koordinaten des Zentrums 0 und 1127,5.

Die Berechnung des nächsten Punktes lautet:

$x = n/N\Delta = 1/(16x0{,}04) = 1{,}56$

$g(x) = g(n/N\Delta) = g(1{,}56)$

$g(1{,}56) = S(0) \cos[(2\pi x1{,}0)/16] + S(1x0{,}04) \cos[(2\pi x1{,}1)/16] + \ldots\ldots$
$+ S(15x0{,}04)\cos[(2\pi x1{,}15)/16]$

$= 36{,}75x1 + 73{,}85x0{,}92 + 92{,}3x0{,}707 + 96{,}9x0{,}38 + 100.0 + 98{,}5x(-0{,}38)$

$+ 92{,}25x(-0{,}707) + 84{,}5x(-0{,}92) + 78{,}5x(-1) + 72{,}25x(-0{,}92) + 68{,}5x(-0{,}707)$

$+ 63{,}75x(-0{,}38) + 57{,}25x0 + 47x0{,}38 + 35{,}5x0{,}707 + 30x0{,}92$

$= -121{,}09$

Somit sind die Koordinaten des zweiten Punktes 1,56 und -121,09, was dem normierten Wert von -121,09/1127,5 = -10,72 entspricht (Abb.A2).

Die Transformation beginnt mit dem Summationsindex k=0. Dies bedeutet, dass die zu transformierende Kurve eine Verschiebung um R_1 auf der Ortsfrequenzachse erfährt. Der Verschiebungssatz der Fourier-Transformation besagt: Wird der Ursprung der zu transformierenden Funktion verschoben, so wird nicht die Amplitude der Fourierkomponente geändert, sondern nur die Phase (Bracewell 1986).
Die Abb.A2 ist das Ergebnis einer eindimensionalen (Fourier-) Analyse. Für die radial symmetrischen rezeptiven Felder sieht die Gewichtsfunktion in drei dimensionaler Darstellung wie in Abb.A3 aus.

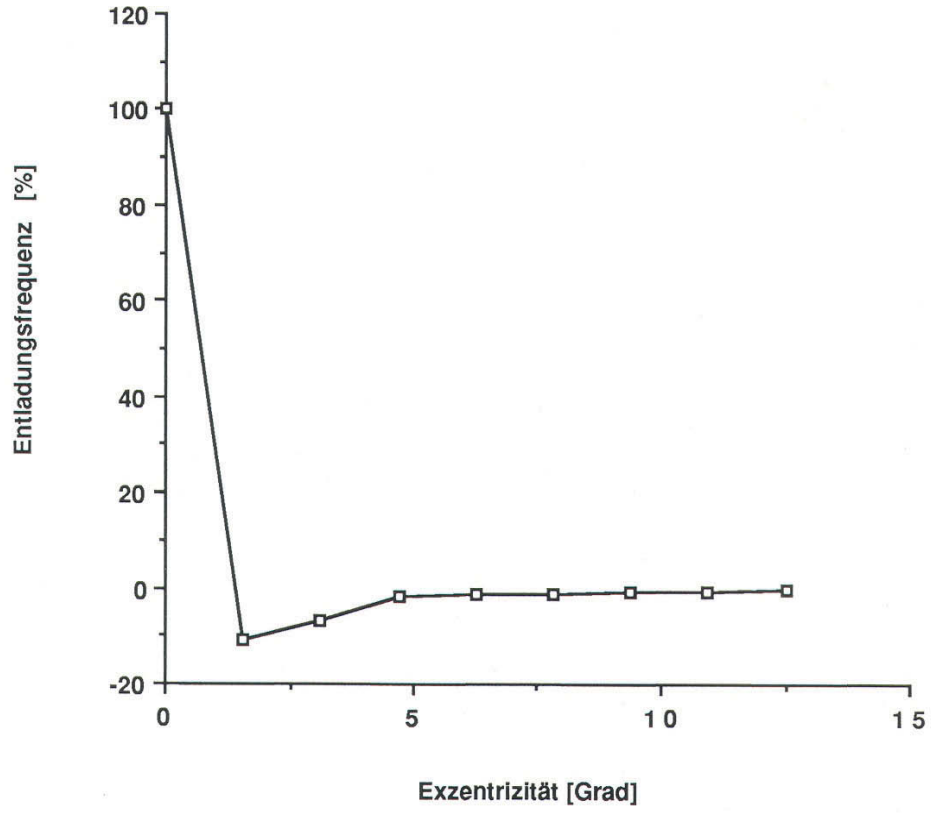

Abb. A2. Die inverse Fourier-Transformierte der Kontrastübertragungsfunktion, die in Abb A1 dargestellt ist.

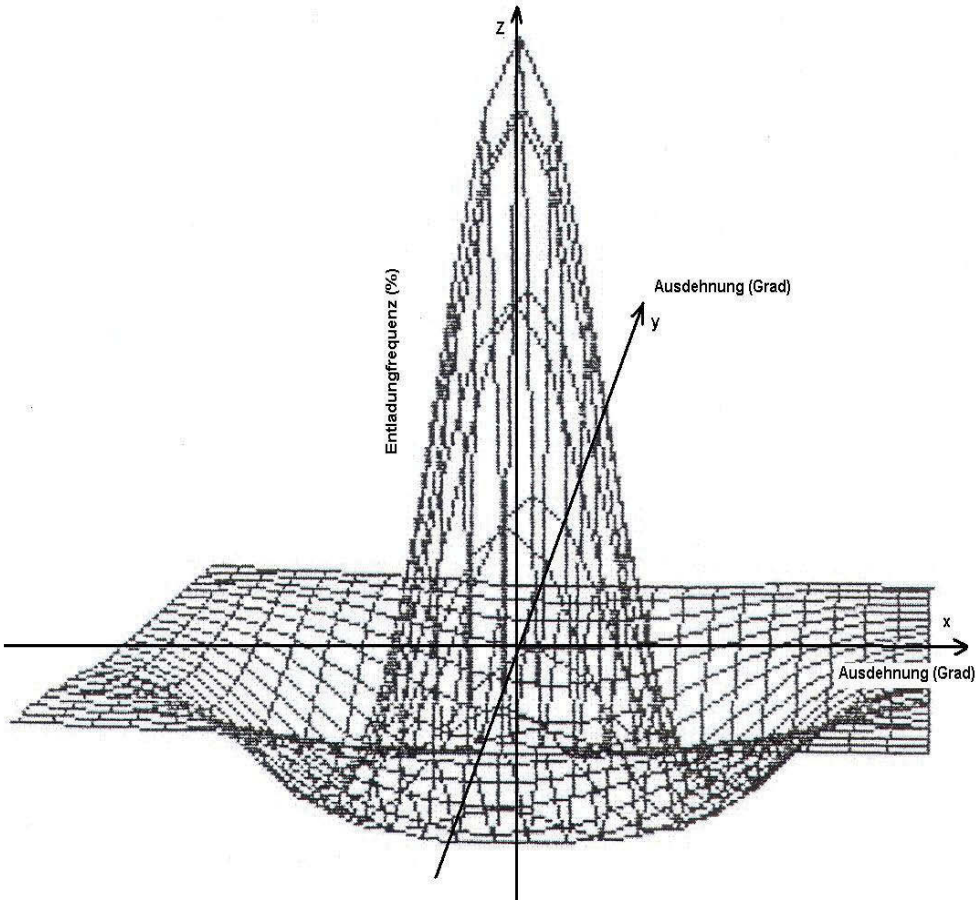

Abb. A3: Die Erregungsprofilfunktion (die Gewichtsfunktion) einer Ganglienzelle in drei dimensionaler und radialsymmetrischer Darstellung. (Räumliche Ausdehnung = Exzentrizität)

9 Literaturverzeichnis

Barlow H. B. Temporal and spatial summation in human vision at different background intensities.
J. Physiol. 141, 337-350 (1958)

Barlow H. B. & Oswald T. J. Pecten of the pigeon's eye as an interocular eye shade.
Nature (Lond) 236, 88-90 (1972)

Bauer G. Der Begriff der "Empfindlichkeit" bei Strahlungsempfängern für den optischen Spektralbereich.
PTB Mitteilungen 2, 116-123 (1967)

Bauer G. The sensitivity of nonlinear detectors.
Appl. Optics 7, 1017-1021 (1968)

Benowitz L. I. & Karten H. J. Organization of the tectofugal visual pathway in the pigeon: A retrograde transport study.
J. Comp. Neurol. 167, 503-520 (1976)

Berkley M. & Watkins D .W. Grating resolution and refraction in the cat estimated from evoked cerebral potentials.
Vision Res. 13, 403-415 (1973)

Bilge M. Electrophysiological investigations on the pigeon's optic tectum
Quart. J. exp. Physiol. 56, 242-249 (1971)

Binggeli I. & Paule W. J. The Pigeon Retina: Quantitative aspects of the optic nerve and ganglion cell layer.
J. Comp. Neur. 137, 1-18 (1969)

Bisti S. & Maffei L. Behavioural contrast sensitivity of cat in various meridians.
J. Physiol. 241, 201-210 (1974)

Blough P. M. The visual acuity of the pigeon for distant targets.
J. exp. Anal. Behav. 15, 57-67 (1971)

Blough P. M. The functional implications of the pigeon's pecular retinal structure.
In: Granda & Maxwell (eds.): Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon.
New York, Plenum press, 71-78 (1979)

Bloch S. & Martinoya C. Comparing frontal and lateral viewing in the pigeon.
I. Tachistoscopic visual acuity as a function of distance.
Behavioural Brain Res. 5, 231-244 (1982)

Bowmaker J. K., Heath L. A., Wilkie S. E. & Hunt D. M. Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds
Vision Res. 37(16):2183-94, (1997)

Bowmaker J. K. Evolution of vertebrate visual pigments
Vision Res. 48 (20), 2022-2241 (2008)

Bracewell R. The Fourier transform and its applications.
McGraw Hill Inc. 2nd Edition (1986)

Brigham O. E. FFT: Schnelle Fourier-Transformation.
R. Oldenbourg Verlag, München, Wien. 1982

Campbell F. W., Cooper G. F. & Enroth-Cugell C. The spatial selectivity of the visualcells of the cat.
J. Physiol. 203, 223-235 (1969)

Campbell F. W., Maffei L. & Piccolino M. The contrast sensitivity of the cat.
J. Physiol. 229, 719-731 (1973)

Campbell F. W. & Maffei L. Electrophysiological evidence for the existence of orientation and size detectors in human visual systems.
J. Physiol. 207, 635-652 (1970)

Campbell F. W. & Robson J. G. Application of Fourier analysis to the visibility of gratings.
J. Physiol. 229, 551-566 (1968)

Chard R. D. & Gundlach R. H. The structure of the eye of the homing pigeon.
J. Comp. Psychology 25, 249-272 (1938)

Cohen A. I. The fine structure of the visual receptors of the pigeon.
Exp. Eye Research 2, 88-97 (1963)

Cowan W. M., Adamson L. & Powell T.P.S. An experimental study of the avian visual system.
J. Anat. 95, 545-563 (1961)

Crowder N. A. & Wylie D.R. Responses of optokinetic neurons in the pretectum and accessory optic system of the pigeon to the large-field plaids.
J. Comp Physiol A 188, 109-119 (2002)

Daugman J. D. Two-Dimensional spectral analysis of cortical receptive field profiles.
Vision Res. 20, 847-856 (1980)

Daugman J. D. Uncertainty relation for resolution in space, spatial frequency, and orientation optimized by two-dimensional visual cortical filters.
J. Opt. Soc. Am. A 2,1160-1169 (1985)

Deutsche Normen: DIN 58185, Blatt 1 Optische Übertragungsfunktion.
Beuth Vertrieb, Berlin Köln (1974)

De Valois R. L. & De Valois K. K. Spatial Vision.
Ann. Rev. Psych. 31, 309-341 (1980)

De Valois R. L. & De Valois K. K. Spatial Vision.
Oxford University Press, Oxford (1988)

Diamond I. T. The evolution of the tectal pulvinar system in mammals: Structural and behavioral studies of the visual system.
Symp. zool. Soc., Lond. 33, 205-233 (1973)

Diepes H. Refraktionsbestimmung.
Verlag Bode GmbH & Co Kg, Pforzheim, 5. Auflage (1988)

Donovan W. J. Structure and function of the pigeon visual system.
Physiological Psychology 6, 403-437 (1978)

Enroth-Cugell C. & Robson J. G. The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat.
J. Physiol. 187, 517-552 (1966)

Fleet D. J., Hallett P. E. & Jepson A. D. Spatiotemporal inseparability in early visual processing.
Biological Cybernetics 52, 153-164 (1985)

Frisby J.P. Seeing.
Oxford University Press (1979)

Frost B. J. & di Franeo D. E. Motion characteristics of single units in the pigeon optic tectum.
Vision Res. 16, 1229-1234 (1976)

Galifret Y. Les diverses aires fonctionelles de la retine du pigeon.
Z. Zellforsch. 86, 535-545 (1968)

Ghim M. M. & Hodos W. Spatial contrast sensitivity of birds.
J. Comp Physiol A 192, 523-534 (2006)

Hahmann U. & Güntürkün O. The visual acuity for lateral visual field of pigeon (Columba livia).
Vision Res 33, 1659-1664 (1993)

Goodman J. G. Introduction to Fourier Optics.
McGraw-Hill, New York (1968)

Hamdi F.A. & Whitteridge D. The representation of the retina on the optic tectum of the pigeon.
Q. J. Exp. Psychol. 39, 111-119 (1954)

Harnois C., Bodis-Wollner I. & Onofrj M. The effect of contrast and spatial frequency on the visual evoked potential of the hooded rat.
Brain Res. 57, 1-8 (1984)

Hayes B. P. The structural organization of the pigeon retina.
In "Progress in Retinal Research, Vol.I" Ed. N. N. Osborne and G. J. Chader
Pergamon Press, Oxford New York Sydney Frankfurt (1982)

Heimholtz H. v. Handbuch der physiologischen Optik (1856).
3. Aufl. Ed. A. Gullstrand, J. Kries und W. Nagel (1909).
Nachdruck: Ed. J. P. Southall. Dover (1962)

Heeley D. H. & Timney B. Spatial frequency discrimination at different orientations.
Vision Res. 29, 1221-1228 (1989)

Hodos W. Vision and the Visual System: A Bird's-Eye View
Progress in psychobiology and physiological psychology 6, 29-62 (1976)

Hodos W., Bessette B. B., Macko K. A. & Weiss S. R. Normative data for pigeon vision.
Vision Research 25, 1525-1527 (1985)

Hodos W., Miller R .F. & Fite K.. V. Age-Dependent changes in visual acuity and retinal morphology in pigeons.
Vision Research 31, 669-677 (1991)

Hodos W., Ghim M. M., Potocki A., Fields J. N & Storm T. Contrast sensitivity in pigeons: A comparison of behavioural and pattern ERG methods.
Documenta Ophtalmologica 104, 107-118 (2002)

Hofmann M., Barnes C. S. & Hallett P.E. Detection of briefly flashed sine-gratings in dark-adapted vision.
Vision Res. 30, 1453-1466 (1990)

Holden A. L. The laminar organization of the pigeon optic tectum.
J. Physiol. (Lond.) 214, 44P-45P (1971)

Holden A. L. Concentric receptive fields of pigeon ganglion cells.
Vision Res. 17, 545-554 (1977)

Hughes A. & Whitteridge D. The receptive fields and topographical organization of goat retinal ganglion cells.
Vision Res. 13, 1101-1114 (1973)

Hughes P. C. & Pearlman A. L. Single unit receptive fields and the cellular layers of the pigeon optic tectum.
Brain Research 80, 365-377 (1974)

Hughes A. The schematic eye comes of age. In "Visual Neuroscience", Ed. J. D. Pettigrew K. J. Sanderson and W. R. Levick
Cambridge University Press, Cambridge New York Sydney (1986)

Ikeda H. & Wright M. J. Spatial and temporal properties of sustained and transient neurons in area 17 of the cat´s visual cortex.
Expl. Brain Res. 22, 363-383 (1975)

Jacobs G. H., Blakeslee B., McCourt M. E. & Tootell R. B. Visual sensitivity of ground squirrels (Spermophilus beecheyi) to spatial and temporal luminance variations.
J. comp. Physiol. 136, 291-300 (1980)

Jaschiski-Kruza W. & Cavonius C. R. A Multiple-channel model for grating detection.
Vision Res. 24, 933-941 (1984)

Jassik-Gerschenfeld D. & Hardy O. Single neuron responses to moving sine wave gratings in the pigeon optic tectum.
Vision Res. 19, 993-999 (1979)

Jassik-Gerschenfeld D., Minois. F. & Conde-Courtine F. Receptive fields properties of directionally selective units in the pigeon's optic tectum
Brain Res. 24, 407-421 (1970)

Jassik-Gerschenfeld D. & Guichard J. Visual receptive fields of single cells in the pigeon's optic tectum.
Brain Research 40, 303-317 (1972)

Jones J. P. & Palmer L. A. An evaluation of the two-dimensional Gabor filter model of simple Receptive fields in cat striate cortex.
J. Neurophys. 58, 1233-1258 (1987)

Jäger R. Separate channels for visomotor transformations in the pigeon.
Eur J. Morphol. 35 (4), 277-289 (1997)

Karten H. J. & Hodos W. A stereotaxic atlas of the brain of the pigeon (Columba livia).
Johns Hopkins Press, Baltimore (1967)

Karten H. J. & Hodos W. Telencephalic projections of the nucleus rotundus in the pigeon (Columba livia).
J. comp. Neurol 140, 35-52 (1970)

Korn A. & von Seelen W. Dynamische Eigenschaften von Nervennetzen im visuellen System.
Kybernetik 10, 64-77 (1972)

Korn A. Bildverarbeitung durch das visuelle System.
Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York (1982)

Kuffler S. W. Discharge patterns and functional organization of mammalian retina.
J. Neurophysiol. 16, 37-68 (1953)

Kulikowski J. J., Marcelja S. & Bishop P.O. Theory of spatial position and spatial frequency relations in the receptive fields of simple cells in the visual cortex.
Biol. Cybern. 43, 187-198 (1982)

Lankheet M. J. M., Molenaar J. & van de Grind W. A. The spike generating mechanism of cat retinal ganglion cells.
Vision Res. 29, 505-517 (1989)

Letelier J. C., Mpodozis J., Marin G., Morales D., Rozas C., Madrid C. & Velasco M. Spatiotemporal profile of synaptic activation produced by the electrical and visual stimulation of retinal inputs to the optic tectum.
European Journal of Neuroscience 12, 47-57 (2000)

Linsenmeier R. A., Frishman L. J., Jakiela H. G. & Enroth-Cugell C. Receptive fields properties of X and Y cells in the cat retina derived from contrast sensitivity measurements.
Vision Res. 22, 1173- 1184 (1982)

Määttänen L. M., Koenderink J. J. & Nienhuis B. Contrast discrimination: invariant to spatial parameters.
Vision Res. 28, 811-818 (1988)

Maffei L. & Fiorentini A. The visual cortex as a spatial frequency analyser.
Vision Res. 13, 1255-1267 (1973)

Maffei L., Fiorentini A. & Bisti A. The visual acuity of the Lynx.
Vision Res. 30, 527-528 (1990)

Marko H. Die Systemtheorie der homogenen Schichten. I. Mathematische Grundlagen.
Kybernetik 5, 221-240 (1969)

Marcelja S. Mathematical description of the responses of simple cortical cells.
J. Opt. Soc. Am. 70, 1297-1300 (1980)

Marshall J., Mellerio J. & Palmer, D. A. A damage to pigeon retinae by moderate illumination from fluorescent lamps.
Experimental Eye Res. 14, 164-169 (1972)

Marshall J., Mellerio J. & Palmer D. A. A schematic eye for the pigeon.
Vision Res. 13, 2449-2453 (1973)

Martin G. R. & Young S. R. The retinal binocular field of the pigeon (Columba livia: English racing homer).
Vision Res. 23, 911-915 (1983)

Maturana H. R. & Frenk S. Directional movement and horizontal edge detectors in the pigeon retina.
Science 150, 977-979 (1963)

McFadden S. A. The binocular depth stereoacuity of the pigeon and its relation to the anatomical resolving power of the eye.
Vision Res. 27, 1967-1980 (1987)

Meyer D. B. The avian eye and its adaptations
In: Handbook of Sensory Physiology Vol. VII/5. Ed. F. Crescitelli, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York (1977)

Meyer G. E. & Salinsky M. C. Refraction of the rat: Estimation by pattern evoked cortical potentials
Vision Res. 17, 883-885 (1977)

Michelson A. A. On the application of interference methods to spectroscopic measurements. I. Phi I. Mag. Sero V 31, 338-348 (1891)

Müller H. Über das Vorhandensein zweier Foveae in der Netzhaut vieler Vogelaugen.
Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde, Band I, 438-440 (1863)

Nye P. W. The binocular acuity of the pigeon measured in the terms of the modulation transfer function.
Vision Res. 8, 1041-1053 (1968)

Nye P. W. On the functional differences between frontal and lateral visual fields of the pigeon.
Vision Res. 13, 559-574 (1973)

Nyquist H. Certain topics in telegraph transmission theory.
Trans. AIEE, 47, 617-644 (1919)

Oster G. & Nishijima Y. Moire Patterns
Sci. Am. May 54-63 (1963)

Pak M.A. Übertragungseigenschaften im visuellen System des Kaninchens.
Dissertation, Justus-Liebig Universität Giessen, (1979)

Pak M. A. Ocular refraction and visual contrast sensitivity of the rabbit, determined by the VECP.
Vision Res. 24, 341-345 (1984)

Pak M. A. Contrast sensitivity functions of the pigeon visual system as determined by visual evoked potentials.
Pflügers Arch. Suppl. 411, R 169 (1988)

Pak M. A. & Cleveland S. J. Die Ortsfrequenzgrenze und das Auflösungsvermögen des visuellen systems der Taube.
Zeitschrift für Elektroenzephalographie Elektromyographie und verwandte Gebiete 22, 194-199 (1991)

Pettigrew J. D. Binocular visual processing in the owl's telencephalon.
Proc. Roy. Soc. B 204, 435-454 (1979)

Porciatti V., Pizzorusso T. & Maffei L. Electrophysiology of the postreceptoral visual pathway in mice.
Documenta Opthalmologica. 104, 69-82 (2002)

Porciatti V., Hodos W., Signorini G. & Bramanti F. Electroretinographic changes in aged pigeons.
Vision Res. 31, 661-668 (1991).

Regan D. Assessment of visual acuity by evoked potential recording: ambiguity caused by temporal dependence of spatial frequency selectivity.
Vision Res. 18, 439-443 (1978)

Reed T. R. & Wechsler H. Segmentation of Textured images and Gestalt organization using spatial/spatial-frequency representations.
IEEE Transaction on pattern analysis and machine intelligence 12, 1-12 (1990)

Reiner A., Perkel D. J., Bruce L. L., et. al. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei.
J. Comp Neurol 473, 377-414 (2004).

Revzin A. M. Some characteristics of wide-field units in the brain of the pigeon.
Brain Behavior & Evolution 3, 195-204 (1970)

Rodieck R. W. Quantitative analysis of cat retinal ganglion cell response to visual stimuli.
Vision Res. 5, 583-601 (1965)

Rohaly A. M. & Buchsbaum G. Global spatiochromatic mechanism accounting for luminance variations in contrast sensitivity functions.
J. Opt. Soc. Am. A 6 312-317 (1989)

Ross H.-G. Experimentelle Untersuchungen und Modellvorstellungen zur quantitativen Charakterisierung der rekurrenten Inhibition spinaler Alpha-Motoneurone.
Habilitationsschrift, Universität Düsseldorf (1976)

Rounsley K.J. & McFadden S.A. limits of visual acuity in the frontal field of the rock pigeon (Columba livia).
Perception 34, 983-993 (2005).

Schiller P. H., Finlay B. & Volman S. F. Quantitative studies of single cells properties in monkey striate cortex: III. Spatial frequency.
J. Neurophysiol. 39,1334-1351 (1976)

Schultze M. Zur Anatomie und Physiologie der Retina.
Archiv für Mikroskopische Anatomie 2, 175-286 (1866)

Sclar G., Maunsell J.H.R. & Lennie P. Coding of image contrast in central visual pathways of the macaque monkey.
Vision Res. 30, 1-10 (1990)

Shannon C.E. Communication in the presence of noise.
Proc. IRE. 37, 10-21 (1949)

Shapley R. & Lennie P. Spatial frequency analysis in the visual system.
Ann. Rev. Neurosci. 8, 547-583 (1985)

Shapley R. The importance of contrast for the activity of single neurons, the VEP and perception.
Vision Res. 26, 45-61 (1986)

Shimizu T. & Bowers A.N. Visual circuits of the avian telencephalon: evolutionary implications.
Behav Brain Res. 98, 183-191 (1999)

Silveira R. C. L., Picanco-Diniz C. W. & Oswaldo-Cruz E. Contrast sensitivity function and visual acuity of the opossum.
Vision Res. 22, 1371-1377 (1982)

Snyder A. W. & Miller W. H. Photoreceptor diameter and spacing for highest resolving power.
J. Opt. Soc. Am. 67, 696-698 (1977)

Solomon S. G., White A. J. R. & Martin P. R. Temporal contrast sensitivity in the lateral nucleus of a new world monkey, the marmoset Callithrix jacchus.
J. Physiol (Lond) 517 (3), 907-917 (1999)

Stork D. G. & Wilson H. G. Do Gabor functions provide appropriate descriptions of visual cortical receptive fields?
J. Opt. Soc. Am. A. 7, 1362-1373 (1990)

Sun H. J. & Frost B. J. Motion processing in pigeon tectum: equiluminant chromatic mechanisms.
Exp Brain Res. 116, 434-444 (1997)

Walls G.L. The vertebrate eye and its adaptive radiation.
Cranbrook institute of science, Bloomfield Hills. (1942)

Webster M. A. & De Valois R. L. Relationship between spatial-frequency and orientation tuning of striate-cortex cells.
J. Opt. Soc. Am. A. 2, 1124-1132 (1985)

Whittaker E.T. On the functions which are represented by the expansions of the interpolation theory.
Proc. R. Soc. Edinburgh Sec. A 35,181-194 (1915)

Williams D. R. & Collier R. Consequences of spatial sampling by a human photoreceptor mosaic.
Science 221, 385-387 (1983)

Williams D. R. Topography of the foveal cone mosaic in the living human eye.
Vision Res. 28, 433-454 (1988).

Wilson H. R., Mc Farlane D. K. & Phillips G. C. Spatial frequency tuning of orientation selective units estimated by oblique masking.
Vision Res. 23, 873-882 (1983)

Wingstrand K. G. & Munk O. The pecten oculi of the pigeon with particular regard to its function.
Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk. 14, 1-64 (1965)

Yang J., Zang C. & Wang S. R. A comparison of visual properties between tectal and thalamic neurons with overlapping receptive fields in the pigeon.
Brain Behav. Evol. 65, 33-39 (2005)

Young R. A. The Gaussian derivative model for spatial vision: I. Retinal mechanisms.
Spatial Vision 2, 273-293 (1987)

Abstrakt

In der vorliegenden Arbeit wurden die Kontrastübertragungseigenschaften und das Auflösungsvermögen des visuellen Systems der Taube untersucht.
Kontrastübertragungsfunktionen des visuellen Systems wurden sowohl mittels visuell evozierter Potentiale als auch der Aktivität einzelner Neurone bestimmt. Als visuelle Reize dienten sinusförmig modulierte Streifenmuster.
Im theoretischen Teil wurde eine allgemeine Formulierung und ein Überblick verschiedener Kontrastübertragungsfunktionen gegeben.
Die Ergebnisse der Einzelzellaktivität und der evozierten Potentiale wurden getrennt dargestellt.
Die Einzelzellaktivitäten wurden durch Reizung des visuellen Systems mit einem Linsensystem als Reizapparatur ausgelöst.
Die Kontrastübertragungsfunktion von insgesamt 45 retinaler Ganglienzellen wurde in Form einer Antwortfunktion bestimmt und nach Frequenzumfang und Bestfrequenz im Ortsfrequenzbereich in 5 Kategorien eingeteilt.
Die rezeptiven Felder einzelner Ganglienzellen, für die die Kontrastübertragungsfunktionen bestimmt wurden, wurden rechnerisch aus den Kontrastübertragungsfunktionen durch Anwendung einer inversen Fourier-Transformation erhalten. Die so ermittelten rezeptiven Felder aller hier untersuchten Zellen zeigten eine antagonistische.
Es schloss sich die Bestimmung der Übertragungseigenschaften des visuellen Systems mittels Ableitung visuell evozierter Potentiale aus dem Tectum opticum an.
Die Kontrastübertragungsfunktionen wurden auch hier in Form einer Antwortfunktion bestimmt.
Bei einer Serie von Versuchen wurde die Abhängigkeit der Amplitude von evozierten Potentialen von der Musterwechselfrequenz gezeigt. Daraufhin wurden die Übertragungsfunktionen bei 3 verschiedenen Musterwechselfrequenzen bestimmt (f= 0,5, 2 und 4 Hz). Form und Bandbereite der Kontrastübertragungsfunktionen zeigten eine Abhängigkeit von der Musterwechselfrequenz, wobei das Maximum der Kurven sich von 0,5 $Grad^{-1}$ (f= 0,5 Hz) auf 0,25 $Grad^{-1}$ mit zunehmender Musterwechselfrequenz (f=4Hz) verschob.
Die obere Grenzortsfrequenz ist ein Maß für das Auflösungsvermögen und wurde auch bei der Berechnung der Sehschärfe benutzt.
Ein Vergleich der Übertragungsfunktionen, die unter gleichen Reizbedingungen mittels Einzelzellableitung und evozierter Potentiale bestimmt wurden, bestätigt, dass die Kontrastübertragungsfunktion des visuellen Systems aus der Kontrastübertragungsfunktionen einzelner Ganglienzellen zusammengesetzt ist. Die Übertragungsfunktion des visuellen Systems erweist sich als Umhüllende der Kontrastübertragungsfunktionen einzelner Ganglienzelle.

gez. Prof. Dr. Sinclair Cleveland

Lebenslauf

Persönliche Daten

Name	Mehmet A. Pak
Familienstand	verheiratet, 3 Kinder

Schulausbildung/Studium und Berufstätigkeit

1960-1966	Besuch des 19-Mayis-Gymnasiums in Samsun
1966 - 1970	Studium der Physik an der Universität zu Ankara/Türkei
1970– 1971	Diplomarbeit am Hirnforschungsinstitut der Hacettepe Universität in Ankara.
1971-1974	Wissenschaftlicher Assistent im Hirnforschungsinstitut der Hacettepe Universität in Ankara.
1974-1979	Stipendiat am Max-Planck-Institut für Physiologische und Klinische Forschung (William-Kerchoff-Institut) in Bad Nauheim. Promotion zum Dr. rer nat. am 09. 07. 1979 in Justus-Liebig-Universität Giessen.
1988 - 1997	Medizinstudium in Heinrich-Heine-Universtität Düsseldorf. (Teilapprobation am 24. 11. 1997, Approbation am 09. 07. 1999)
Seit Okt. 1979	Wissenschaftlicher Mitarbeiter im physiologischen Institut. Nach der Approbation, Weiterbildung zum Facharzt in der Abteilung Neuro- u. Sinnesphysiologie. Die Anerkennung als Facharzt für Physiologie am 08. 06. 2006).
Apr. 2004- Apr. 2007	Teilnahme an den Fortbildungskursen über Akupunktur und TCM an der Privatuniversität Witten-Herdecke (die Anerkennung zum Führen der Zusatzbezeichnung Akupunktur am 25. 04. 2007).
Seit Sept. 2007	Referent im Schmerzinstitut Düsseldorf.