

# Die unterschiedlichen Funktionen der temporalen Netzhautperipherie und der Netzhautmitte

Objektyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Tätigkeitsbericht der Naturforschenden Gesellschaft Baselland**

Band (Jahr): **36 (1990)**

PDF erstellt am: **07.07.2024**

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

im Chiasma zuerst einmal zum gegenüberliegenden Tectum opticum hinüberkreuzen, entwarfen PETTIGREW et al. die Vorstellung von einem zweiten Chiasma auf höherer Ebene, einem *Chiasma supraopticum*, in welchem dann erst die Fasern aus beiden linken und aus beiden rechten Netzhauthälften auseinander sortiert werden (*Abb. 15*, rechts).

Wie dem auch sei, man wird die beim kleinen, Heuschrecken essenden, dem Aussterben geweihten Buntfalken nachgewiesene echte Stereopsis den andern Falkenartigen sowie wohl generell den Greifvögeln zusprechen dürfen. Verfügt die Amsel, die vom Boden aus in 1 m hohen Flugsprüngen ziel-sicher eine Beere nach der andern aus einer Efeuhecke mit dem Schnabel herausreißt, über echte Stereopsis? Sie hat nicht einmal eine temporale Fovea. Dem Mauersegler, denken wir, stände echte Stereopsis zu, aber wir wissen es nicht.

## 8 Die unterschiedlichen Funktionen der temporalen Netzhautperipherie und der Netzhautmitte

Bei Landvögeln, die sich vorwiegend auf dem Boden bewegen (z. B. Grosstrappe, *Otis tarda*; Braunkehlchen, *Saxicola rubetra*; Schmärtzer, *Oenanthe oenanthe*), bei Uferbewohnern und bei auf oder kontinuierlich über dem Wasserspiegel aktiven Vögeln, z. B. *Limicolae* (ausser den Schnepfenartigen), *Laridae*, *Alcidae*, *Anseres*, *Motacillae*; nicht bei Waldvögeln (STRESEMANN 1927–1934; BRÜCKNER 1961 b) gibt es noch ein *horizontal durch die Netzhaut verlaufendes Band* mit höherem Auflösungsvermögen. (Dieses als «dritte Fovea» zu bezeichnen [STRESEMANN 1927–1934], ist nicht richtig). Es entspricht einem analogen Streifen in der Netzhaut der Huftiere (BRÜCKNER 1961 a), den ich als Alarmstreifen bezeichnet habe. Nahe über dem Boden oder über dem Wasser erscheint nämlich die gesamte biologisch wichtige Umwelt in perspektivischer Verkürzung auf einen schmalen horizontalen Streifen reduziert. Das horizontale höher sensible Band in der Netzhaut, welches bei normaler Kopfhaltung die Reize aus eben diesem biologisch wichtigsten Umweltstreifen auffängt, lenkt, bzw. soll die Aufmerksamkeit auf ungewöhnliche *Bewegungen* in der ebenen Umgebung lenken. Es dient *nicht* der Analyse, steuert *nicht* die Körpermotorik, dient auch (wie PENNYCUICK 1960 erwägt) nicht der Astronavigation und ist hier nicht Gegenstand der Diskussion.

### 8.1 Die temporale Netzhautperipherie

Bei Tieren mit *seitlichem Sitz der Augen am Kopf* sieht *allein* die temporale Netzhautperipherie *gerade nach vorn*, vor die Nase, vor den Schnabel. *Nur* die temporale Netzhautperipherie sieht auch in *Richtung der Vorwärtsbewegung* des Organismus (siehe *Abb. 16*). In der Vorwärtsbewegung arbeiten die temporalen Netzhautperipherien beider Augen, begleitet von entsprechenden Konvergenzbewegungen, miteinander koordiniert. *Sie steuern Marsch- und Flugziele an, sie lenken Pick- und Hüpfbewegungen, den Stoss auf Beute und das Landemanöver aus dem Flug.*

Wo diese motorische Steuerung besondere Akkuratessse erreicht, bei Greifvögeln, vielen Wasservögeln, Eisevögeln, Schwalben, Seglern u. a., findet man in der *temporalen Netzhautperipherie zusätzlich eine Fovea*. Offenbar wird dadurch der Nullpunkt im räumlichen Koordinatensystem, in welchem sich die subjektive Vertikale und die subjektive Horizontale kreuzen, anatomisch noch «spitzer» markiert. Rechts und links, oben und unten, ferner und näher (als der jeweilige Fixierpunkt im Gelände) werden noch genauer voneinander unterschieden. Schliesslich ist mit dem temporalen Nullpunkt die *absolute Lokalisation* des Vogels, seines «Selbst» im Raum festgelegt.

Bei den gemächlich Pflanzen essenden *Papageien* findet man neben der zentralen ebenfalls eine temporale Fovea (STRESEMANN 1927–1934). Mag wohl hier die Verfeinerung der temporalen Netzhautperipherie mit der Benützung eines Fusses als *Hand* (Pfötchen) und in der Vorwärtsbewegung mit der Verwendung des Schnabels als drittes *Bein* einhergegangen sein?

Sofern keine temporale Fovea die Aufmerksamkeit dorthin lenkte, hat man meistens die Untersuchung der temporalen Netzhautperipherie vernachlässigt. Immerhin fand SLONAKER (1918) beim Hausspatz (*Passer domesticus*), der nur eine zentrale, jedoch keine temporale Fovea besitzt, in der temporalen Peripherie der *Aderhaut* im histologischen Präparat eine besonders *reiche Blutversorgung*. Er schliesst hieraus und aus Lebendbeobachtungen am Spatz richtigerweise auf einen *erhöhten Energieverbrauch der temporalen Netzhautperipherie*. Wahrscheinlich wird man bei Vögeln mit seitlichem Sitz der Augen am Kopf auch in Abwesenheit einer temporalen Fovea doch mindestens Andeutungen einer temporalen «Area» entdecken, sofern man danach sucht.

*Bi-(mono-)oculare Konvergenz*: SLONAKER (1918) sah an lebenden Haussperlingen erhebliche Konvergenzbewegungen des Augenpaares, die aber nicht ausreichten, um die zentralen Foveae zur binocularen Fixation zu vereinigen. Konvergenzbewegungen an einer Seriema (*Cariama cristata*) hat HEINROTH (1938) fotografiert. Bekanntlich beobachtete auch LORENZ (1949) an einem handaufgezogenen Star (*Sturnus vulgaris*), wenn dieser in den Spalten seiner zur Faust geschlossenen Finger «zirkelte», Konvergenzbewegungen der Augen. OEHME (1962) schreibt dem Star ein so gewaltiges Konvergenzvermögen zu, dass dieser beim Zirkeln und beim Fliegenfang in der Luft seine beiden zentralen (!) Fovae – gleich wie das Chamäleon beim Beutefang! binocular einsetze. Mag es so sein; es wäre ein Ausnahmefall.

## 8.2 Die Netzhautmitte

Die übrige Netzhaut der Tiere mit seitlichem Sitz der Augen am Kopf – mit Einschluss der temporalen Netzhautperipherie – stellt eine *Alarmfläche* (vielfach auch eine sexuelle Reizfläche) dar. Bei Reptilien und Vögeln werden Sehreize, die irgendwo die Netzhaut treffen und die Aufmerksamkeit erregen, durch eine Bewegung des Auges oder /und des Kopfes in die Netzhaut-

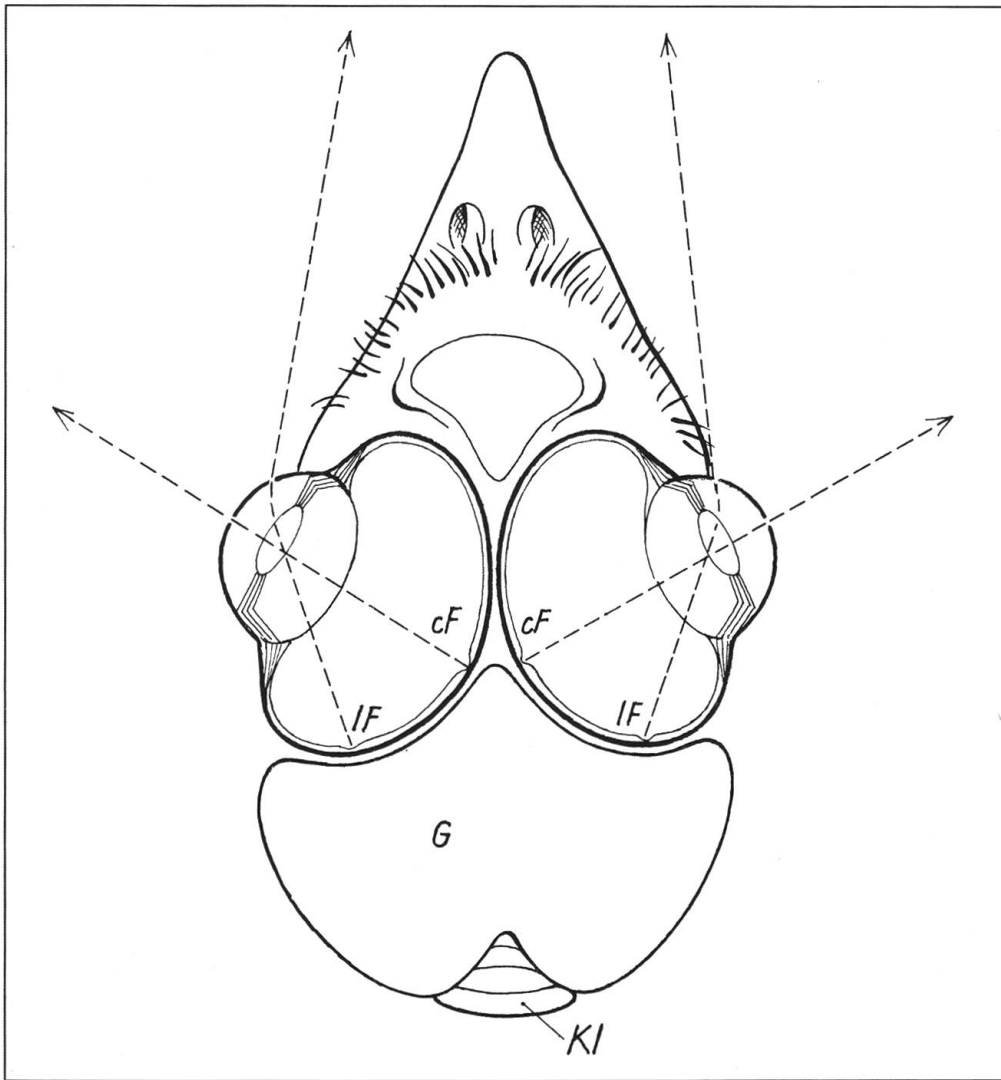


Abb. 16: Horizontalschnitt durch den Kopf einer Rauchschnalbe (*Hirundo rustica*). Die zentralen Foveae (cF) entsenden je eine Sehachse nach der Seite. Die Sehachsen der temporalen Foveae (IF) verlaufen, durch «Brechung» in Linse und Hornhaut geknickt, konvergent nach vorn. Zu Anfang der Phylognese muss man sich die Netzhäute ohne Foveae vorstellen.

G = Gehirn; KI = Kleinhirn; die «anatomischen» und die «optischen» Achsen sind weggelassen; nach POLYAK (1943).

mitte verlagert – auf der Netzhautmitte «fixiert»; in aller Regel ist diese Mitte durch eine «zentrale» Fovea ausgezeichnet; *Abb. 16*. Die ausnahmslos konvex gewölbte Trichterform der zentralen Fovea bewirkt, dass ein alarmierendes Netzhautbild, z. B. das Flugbild eines Greifvogels, um das Foveazentrum herumtanzend, die *Aufmerksamkeit wachhält*.

Die Netzhautmitte ist ebenfalls Nullpunkt eines Koordinatensystems, mit welchem rechts, links, oben, unten, fern, nah unterschieden werden: *relative*

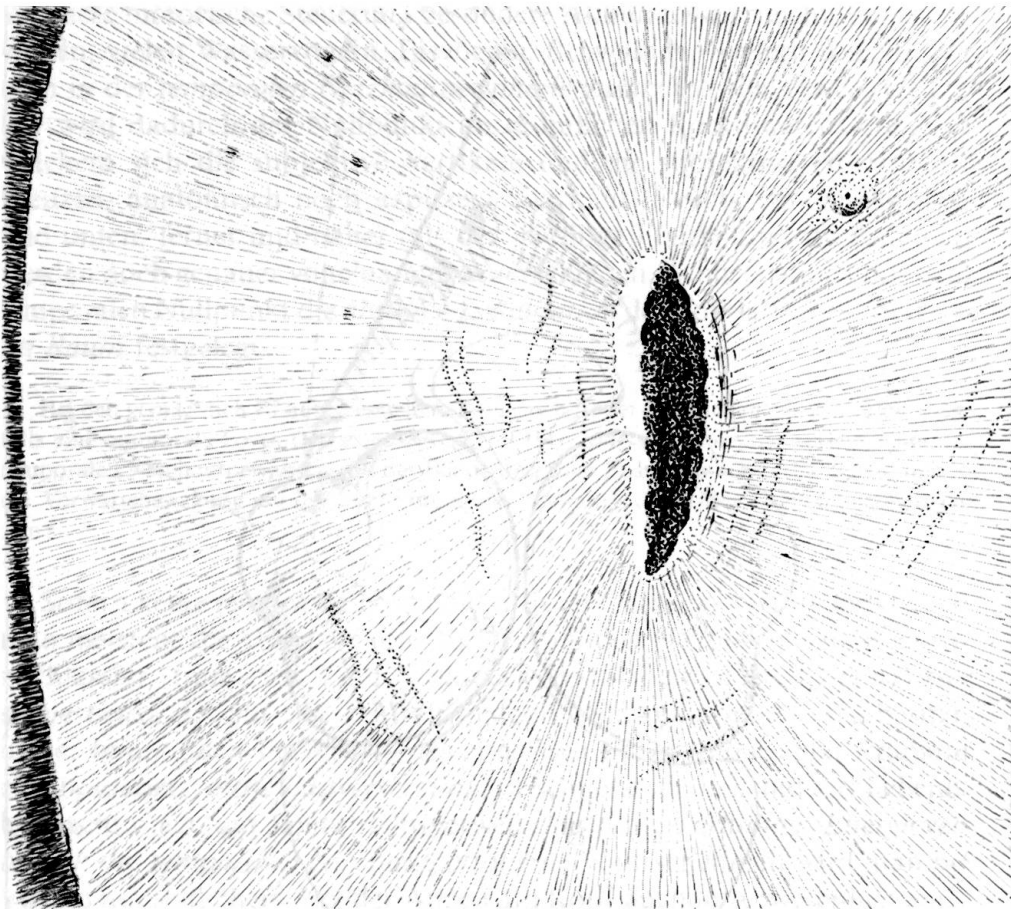


Abb. 17: Zeichnung nach dem Leben des rechten Augenhintergrundes vom Mönchsgeier (*Aegypius monachus*). Nervenfasern bis in die Peripherie deutlich. Temporal einige Drüsen; grössere Aderhautgefässe schimmern durch. Rechts oben die *eine* zentrale (nasale) Fovea; eine temporale Fovea fehlt; persönliche Beobachtung im Basler Zoo 1954.

*Lokalisation des Vogels gegenüber den umgebenden Sehdingen.* Jedes Auge, als ein «Beobachtungsfenster», arbeitet unabhängig vom andern (aus der Nähe z. B. an einem gekäfigten Wellensittich einfach festzustellen). Die Netzhautmitte dient der *Analyse*, bzw. der *Identifikation* der eingefangenen Netzhautbilder: Feind, Freund, Futter, Beute. Mit der Netzhautmitte kann das Auge auch *suchen*, *untersuchen*, Sehdinge *abtasten*, unbewegte Nahrungsangebote *entdecken* (Geier, Dohle, Krähe, Spatz u. a.).

Über dem Ententeich im Basler Zoo ist im Winter ein stetes Gewimmel von Lachmöwen, die ihren Teil vom Entenfutter abholen. Dr. h. c. MARTIN SCHWARZ (persönliche Mitteilung) sah einmal, wie die Enten plötzlich erstarrten, die eine Kopfseite (den Blick) steil gen Himmel gerichtet. Dann entdeckte er selbst hoch über den flatternden Möwen einen Greifvogel dahinziehen.

An der Limmat vor dem Zürcher Hauptbahnhof streuen Passanten oft Futter für Tauben und Möwen aufs Trottoir. Eine heranschreitende Lachmöwe hielt etwa 1 m von einem solchen Futterhäufchen entfernt an, drehte den Kopf zur rechten Seite, das linke Auge aufs Futter gerichtet. Dann trat sie näher und pickte.

Die erwähnten Einzelbeobachtungen mögen unsere Ausführungen über Alarm, Analyse, Steuerung der Körpermotorik untermalen.

Am Beispiel der Geier (*Abb. 17*), die nur eine zentrale (nasale) Fovea besitzen, wird deutlich, *wer eine temporale Fovea «braucht» und wer darauf verzichten kann*. Geier, die sich gemächlich dem erspähten Aas nähern, genügt zur Lokomotion – wie Tausenden anderer Vogelarten – bei gut ausgebildeter zentraler Fovea, die «unauffällige Minimalausrüstung» der temporalen Netzhautperipherie. Geier jagen selten auf lebende Beute. Beim Steinadler (*Aquila chrysaetos*) andererseits, der sich hauptsächlich von lebenden Tieren ernährt, ist zusätzlich zur zentralen Fovea die Optimierung seiner temporalen Netzhautperipherie zu einer Fovea nicht ausgeblieben.

### 8.3 Die Konkurrenz der «Schaltungen»

Wenn wir vorerst von Fliegen, Hüpfen, Rennen absehen, beobachten wir bei den allermeisten Vögeln (und Reptilien) im Wachzustand in stetem Wechsel *Stillstände* (absolute Bewegungslosigkeit – Fixation von Kopf und Körper im Raum) und ruckweise «*sakkadische*» *Bewegungen* über eine mehr oder weniger lange Strecke bis zum folgenden Stillstand. Schreitet ein Vogel auf dem Boden (Beispiele: Strauss, Reiher, Sonnenralle, Taube), so bleibt periodisch der Kopf im Raum stehen (*Stillstand*), und er wird während einer für unser Auge langsamen (Strauss, Reiher, Sonnenralle) oder schnellen *Sakkade* (Taube) in einer *horizontalen* Geraden nachgezogen.

#### 8.3.1 Im Stillstand

Im Stillstand sind die ganzen Flächen beider Netzhäute alarmbereit und die Netzhautmitten «offen» zur Analyse. Zu gleicher Zeit ruht beiderseits die motorische Valenz der temporalen Netzhautperipherie. STRESEMANN (1924–1937) vergleicht die Unabhängigkeit der beiden Augen voneinander mit der Unabhängigkeit von rechtem und linkem Arm des Menschen. Wir folgen dem Vergleich: Tatsächlich kann der Mensch beide Arme und Hände *motorisch zu gleicher Zeit* verschieden gebrauchen (Beispiele: Geiger, Klavierspieler und viele andere). Er kann jedoch *nicht ohne weiteres gleichzeitig* mit beiden Händen *tastend Analyse* betreiben.

Beispiel: Wir sitzen *mit verbundenen Augen* zwischen zwei Tischen; linkerhand steht eine Schachtel, enthaltend eine Mischung gleich grosser Glas-

und Holzkugeln, rechterhand eine Schachtel gefüllt mit Sonnenblumen- und Hanfsamen. Wir sollen *gleichzeitig* links die Holzkugeln, rechts die Hanfsamen heraussortieren. Obwohl unsere Finger in beide Schachteln eintauchen, geht unsere Aufmerksamkeit dennoch abwechselnd nach rechts oder links hin und her. Während wir Hanfsamen (rechts) herausfischen, sind die Tastempfindungen unserer Finger in der Kugelschale (links) partiell unterdrückt (supprimiert). Sticht uns aber die spitze Scherbe einer zerbrochenen Glaskugel links in den Finger, so wechselt blitzartig die Aufmerksamkeit nach links hinüber, d. h. trotz Suppression war links die Alarmbereitschaft für einen «andersartigen» Reiz erhalten geblieben. Im gleichen Moment aber ist die Analysefähigkeit der rechten Hand für Hanf- und Sonnenblumensamen gelöscht. Dieses Beispiel lässt sich gut auf die *gleichzeitige und doch ungleichmässig alternierende Bereitschaft zur Reizaufnahme der beiden Netzhäute des Vogels* übertragen.

*Alternieren* kann überdies auch das gesunde *menschliche Augenpaar*: Manche unter uns können bei offenem linken Auge mit dem rechten Auge schießen; und dann, ohne die Stellung zu ändern, mit dem linken Auge die auf der Scheibe gezeigte Lage des Schusses registrieren. Oder: Als man noch mit monokularen Mikroskopen arbeitete, konnte man bei beidseits offenen Augen, ohne Verschiebung des Gesichtes, mit dem einen Auge beobachten, mit dem anderen das Beobachtete zeichnen. Schliesslich: Wir setzen eine Anaglyphenbrille auf, die rechts ein rotes, links ein grünes Glas enthält. Die Umgebung erscheint dann im Wechsel mehr rötlich oder mehr grünlich – oder immer rötlich, wenn wir ein betonter Rechtsäuger sind.

### 8.3.2 Während der Sakkade und in der Fortbewegung

Die einzelnen Sakkaden dauern kleine oder grössere Bruchteile von Sekunden. Die gemessenen Geschwindigkeiten bei einer Schamadrossel während der Futteraufnahme (BRÜCKNER; in Vorbereitung) betragen 20–60 cm/sec. Man schreibt Vögeln zu, ihr Auge könne mehr als doppelt so viele wie der Mensch, nämlich bis 150 Einzelbilder pro Sekunde, registrieren (MEISE 1968). Das ist ihnen beim Hüpfen und Fliegen in Sträuchern und im Geäst der Bäume dienlich. Alarmbereitschaft und die Fähigkeit zur Analyse sind dennoch beim Vogel (ebenso wie beim Menschen) während einer Sakkade herabgesetzt.

Wenn andererseits während einer Sakkade und in der Vorwärtsbewegung beim Schreiten, Hüpfen, Rennen, Fliegen die *temporalen* Netzhautzentren *führen*, sieht der Vogel geradeaus nach vorne binocular oder bi-monokular scharf. Bei Annäherung an den Landeplatz oder an die flüchtende Krähe, die der Habicht im Sturzflug «aufs Korn» genommen hat, werden deren Bilder in der Netzhaut lediglich grösser. Und die «relativen» Lokalisationen seitens beider Netzhautmitten dürfen wir in diesen Zeitabschnitten als gelöscht annehmen.