Spindler, T. (1988): Ökologie der Brutfische in der Donau bei Wien. Dissertation Univ. Wien.
Terofal, F. (1977): Das Artenspektrum der Fische Bayerns in den letzten 50 Jahren. Ber. ANL. 1: 9-22.
Touskova, E. (1978): Contribution to the morphological variability of gudgeon, *Gobio gobio* (Osteichthyes, Cyprinidae). Vest. Cesskoslov. spol. zool. 42: 289-302.

Anschrift der Verfasser:

Josef Wanzenböck, Institut für Zoologie der Universität Wien, Althanstraße 14, A-1090 Wien Helene Kovacek, Abteilung für Hydrobiologie, Fischereiwirtschaft und Aquakultur, Universität für Bodenkultur, Feistmantelstraße 4, A-1180 Wien Dr. Barbara Herzig-Straschil, Naturhistorisches Museum Wien, 1. Zoologische Abteilung, Burgring 7, A-1014 Wien.

		-
Österreichs Fischerei	Jahrgang 42/1989	Seite 128–138

M. Zaunreiter, H. Adam, R. Brandstätter, A. Goldschmid, H. Junger und K. Kotrschal

Der Gesichtssinn der Karpfenfische

I. Bau des Auges, der Netzhaut (Retina), des optischen Nerven (Tractus opticus) und des primären visuellen Hirnzentrums (Tectum opticum)

Gewidmet Prof. Dr. W. Wieser anläßlich seines 60. Geburtstages

1. Einleitung

Die Mehrzahl der modernen Knochenfische ist vorwiegend optisch orientiert, soferne keine besondere Anpassung an lichtlose Lebensräume, wie Höhlen oder Tiefsee, vorliegt (Bone und Marshall, 1985; Schnakenbeck, 1962; Walls, 1967).

Auch beim Großteil der heimischen Karpfenfische dominiert der Gesichtssinn bei der Orientierung, beim Schwarmzusammenhalt, sowie beim Fressen und bei der Feindvermeidung (Wanzenböck und Schiemer, 1989). Von unterschiedlicher Bedeutung sind andere Sinne, wie der externe Geschmackssinn (Gomahr et al., 1988) und die Seitenlinienorgane (Kotrschal et. al., 1987; Kotrschal und Junger, 1988).

In der vorliegenden Arbeit beschreiben wir den Bau des Auges und der Netzhaut (Retina), welche die eigentlichen Lichtsinneszellen trägt. Ferner beschreiben wir die Struktur jenes Kabels, welches als Sehnerv (Tractus opticus) die Retina mit dem zugehörigen Hirnzentrum verbindet sowie dieses Zentrum selbst, das Tectum opticum des Mittelhirns. Wir wählen als Beispiele heimische Karpfenfische, obwohl die grundlegenden Bauelemente des optischen Systems bei allen Knochenfischen, ja innerhalb der meisten Wirbeltiere recht ähnlich sind (Powers and Easter, 1983; Van der Meer, 1986; Walls, 1967; Wunder, 1925).

Ein wesentliches Merkmal der Fische ist ihr lebenslanges Wachstum. Aus einer meist winzigen Larve wachsen Fische zu unterschiedlichen Größen heran, welche auch als »Erwachsene« ihr Wachstum nie ganz einstellen. Ein weiterer Artikel wird daher die teilweise verblüffenden Auswirkungen dieses andauernden Wachstums auf das visuelle System und auf die ökologische Einnischung der Fische zum Inhalt haben.

2. Material und Methoden

Die Zusammenfassung der komplexen Materie in der vorliegenden Arbeit basiert auf der internationalen Literatur und eigenen Ergebnissen.

Die untersuchten Fische wurden großteils in der Donau-Au bei Stopfenreuth mit Kiemennetzen gefangen. Larven und Juvenile wurden im Labor entweder aus künstlich besamten Eiern oder aus im Freiland gesammelten Eiern erbrütet. Alle Fische wurden vor der Fixierung in MS 222 tief betäubt und mit 10% gepufferter Formaldehydlösung perfusionsfixiert. Exemplare unter 3,5 cm Standardlänge wurden durch Immersion in Karnovsky fixiert.

2. 1 Retina

Die Retinae einer Größenserie (1,3-22,5 cm SL; n = 6) von Rotaugen (Rutilus rutilus) wurden dem Auge entnommen, in kleine Quadrate geschnitten und im Polymer Historesin eingebettet. Es wurden 3 μ m Quer- und Tangentialschnitte angefertigt und mit Haematoxylin-Eosin gefärbt. Das vergrößerte Bild der Schnitte wurde von einem Lichtmikroskop m. H. eines Zeichenspiegels auf ein Digitalisiertablett projeziert, dort wurden Kernzahlen erhoben, Schichtdicken gemessen und die Daten in einen Apple IIe PC gespeichert.

2.2 Tractus opticus

Die Schnerven wurden der oben erwähnten Größenserie von Rotaugen entnommen (n = 9), in 1% OsO_4 nachfixiert und in Epon-Kunstharz eingebettet. 1- μ m-Semidünnschnitte wurden mit Methylenblau gefärbt und auf Schwarz-weiß-Film im Lichtmikroskop dokumentiert. Die Negative wurden auf ein Digitalisiertablett projeziert und in der oben beschriebenen Weise vermessen. Pro Tractusquerschnitt wurden auf zwischen 8 und 20 Zählquadraten die Durchmesser der vorhandenen Axone gemessen. Dieses Verfahren erlaubt es, eine repräsentative Zahl von mehreren tausend Axonen pro Tractus zu erfassen.

2.3 Tectum opticum

Die Gehirne der fixierten Fische wurden entnommen und in Gelatine eingebettet. 20-40 μ m dicke Kryostatschnitte wurden in Serie aufgezogen und mit Kresylviolett gefärbt. Die quantitative Hirnanalyse wurde wie oben beschrieben m. H. eines an einen PC angeschlossenen Digitalisiertabletts durchgeführt (für eine detailliertere Beschreibung der Methoden siehe Brandstätter und Kotrschal, 1989; Kotrschal und Junger, 1988).

3. Ergebnisse und Diskussion

3. 1 Augengröße

Keinem aufmerksamen Beobachter kann entgehen, daß verschiedene Fischarten unterschiedlich große Augen aufweisen (Abb. 1). Das gilt sowohl relativ zur Körpergröße als auch für die absoluten Augengrößen. Unser gegenwärtiges Wissen über Bau und Funktion der Augen bestätigt die Annahme, daß Fische mit großen Augen gute visuelle Leistungen erbringen. Das ist zum Teil auf eine Verbesserung der Optik während des Wachstums zurückzuführen (Easter et al., 1977; Fernald, 1984; Otten, 1981), aber besonders auf Unterschiede im Sinnes- und Nervenzellapparat bei unterschiedlichen Raumverhältnissen im Auge (Kock, 1982; Kotrschal et al. eingereicht; Müller, 1952; Raymond Johns und Fernald, 1981; Wagner, 1974). Empfindlichkeit und Auflösungsvermögen sind bei großen Augen besser als bei kleinen (Hairston et al., 1982; Li et al., 1985; Macy, 1981; Raymond, 1988). Dabei ist die *absolute* Augengröße entscheidend (Otten, 1981; Van der Meer und Anker, 1984). Das erklärt, warum auch innerhalb derselben Art kleine Fische relativ große, große Fische dagegen relativ kleine Augen besitzen: kleine Augen sind einfach weniger leistungsfähig, daher ist es gerade für kleine, oft planktonfressende Fische wichtig, recht große Augen zu besitzen (Abb. 1).

Während also die absolute Augengröße ein gutes Maß für die absolute Leistungsfähigkeit ist, gibt uns die *relative* (zur Körpergröße) Augengröße Auskunft über evolutionäre Trends und die Lebensweise der Fische. So sind Fische mit relativ großen Augen, wie etwa die Brachsen und der Sichling meist Planktonfresser, erbeuten zumindest ihre Nah-



rung vorwiegend mit Hilfe des Gesichtssinnes (Kotrschal und Junger, 1988; Schiemer, 1985). Vorwiegend chemosensorisch orientierte Fische, oft mit Barteln um die Mundöffnung ausgestattet, wie z. B. die Barbe, Schleie, Karpfen, Karausche, Gründling, etc. haben meist auch kleine Augen (Abb. 1).

Abb. 1: Seitenansichten der Köpfe heimischer Karpfenfische. Relativ große Augen zeigen die planktonund anflugfressenden Arten, a: Abramis ballerus, b: Pelecus cultratus, c: die allesfressende Phoxinus halb relativ große Augen auf. Mittelgroße Augen zeigen die vorwiegend Bodennahrung aufnehmende Vimba vimba (d). Das in der Arbeit häufig erwähnte Rotauge hat ebenfalls mittelgroße Augen. Die mit Barteln versehenen Bodengründler, e: Tinca tinca und f: Cyprinus carpio weisen relativ kleine Augen auf. Alle Maßstriche bezeichnen 10 mm.

3.2. Bau des Auges und des dioptrischen Apparates

Das Auge der Fische besteht aus einem dioptrischen Apparat, und der Sinneszellschicht, der Netzhaut (Retina, der Film in unserer Kameranalogie; Walls, 1967; Abb. 2). Der dioptrische Apparat ist eine hochentwickelte Linsenkamera, welche dazu dient, das Bild der Umwelt auf der Netzhaut scharf abzubilden. Er besteht aus all jenen Elementen, welche Lichtstrahlen brechen bzw. leiten: der Hornhaut, der vorderen Augenkammer, der Linse und ihrer Ringblende, der Iris, dem Glaskörper und, falls als Reflektor ausgelegt, auch dem Augenhintergrund, welchem die Retina aufliegt (Abb. 2).

Wie die meisten wasserlebenden Wirbeltiere haben alle Fische kugelige Linsen, da beim Übergang der Lichtstrahlen in die vordere Augenkammer wegen der ähnlichen Brechungsindices von Wasser, Hornhaut und Augenkammer keine Brechung stattfindet, die gesamte Brechung daher von der Linse geleistet werden muß. Wer die schlechte Abbildungsqualität einer kugeligen Glaslinse kennt, wird sich wundern, daß Fische überhaupt etwas sehen. Der Trick ist, daß die Fischlinse aus konzentrischen Schalen verschieden brechenden Linsenkollagens aufgebaut und damit auf Linsenfehler (Aberration) hoch korrigiert ist (Fernald, 1984; 1988). Der Fokus einer Kugellinse ist durch elastische Veränderung der Linsenkrümmung, wie bei uns Säugetieren, schwierig zu verändern. Daher wurde im Verlauf der Evolution ein anderer Weg gefunden, das Bild scharf auf die Retina abzubilden: die gesamte Linse wird durch einen Muskulus retraktor lenti (Abb. 2) gegen den Augenhintergrund gezogen, sollte Sehen auf Entfernung notwendig sein (Schnakenbeck, 1962; Walls, 1967). Im Ruhezustand ist das Knochenfischauge auf Nähe eingestellt.

Die über der Linse liegende Iris dient zum Abblenden bei Starklicht und schützt damit die Sinneszellen der Netzhaut.

Eine weitere Spezialität des Fischauges ist der Processus falciformis (Abb. 2), eine gut mit Gefäßen versorgte, radiäre Struktur ventral im Auge. Er kann als Rest des embryonalen Augenspalts betrachtet werden. Seine Gefäße helfen beim adulten Fisch wahrscheinlich, den Glaskörper zu ernähren.

Eine bei nachtaktiven oder tiefenlebenden Fischen häufig auftretende Spezialisierung des Augenhintergrundes ist das Tapetum lucidum (Bone und Marshall, 1985; Walls, 1967), welches aus eingelagertem Guanin oder aus geschichtetem Bindegewebe bestehen kann. Dieses Tapetum spielt dieselbe Rolle wie die Innenverspiegelung eines Schein-



werferreflektors. Bei geringen Lichtintensitäten wird durch diese Einrichtung die Trefferwahrscheinlichkeit der Lichtquanten auf die Membranen der Sinneszellen (Außenglieder, Abb. 3) erhöht.

Die unglaublichsten Umbildungen der Augen treten bei Tiefseefischen auf. Es gibt Teleskopaugen, solche mit mehreren Linsen und Retinae, ja sogar mit eingebauter Referenzbeleuchtung (Bone und Marschall, 1985). An Luft-Wasser-Grenzflächen lebende Fische besitzen geteilte Augen für gleichzeitigen Unter- und Überwassereinsatz. Alle unsere heimischen Fische haben allerdings ganz »normale« Fischaugen (Abb. 1, 2).

3.3 Bau der Retina

Die Sinneszellen der Netzhaut (Retina) sind die sogenannten Zapfen und Stäbchen (Abb. 3). Sie unterscheiden sich in spektraler Empfindlichkeit und in der absoluten Lichtempfindlichkeit. Diese Rezeptoren sind in der Retina nicht zufällig verteilt, sondern bilden meist Muster, oft komplexe Mosaike (Ali und Anctil, 1976; Fernald 1984; Zaunreiter et al., 1989). Auch die Karpfenfische haben ihre eigentümlichen Muster (Engström, 1960). Zapfen sind für die Komplementärfarben des Spektrums, rot, blau und grün empfindlich und daher zuständig für das Farbsehen (Levine und Mac Nichol, 1982). Neuerdings wurden auch ultraviolett- und infrarotempfindliche Zapfen nachgewiesen (Kunz, 1988). Viele Fische sehen daher ein größeres Wellenlängenspektrum, als wir es können. Farbsehen funktioniert nur bei genügend Licht, d. h. bei Tag und im flachen Wasser, wir sprechen daher vom *photopischen System*. Bei Nacht oder im tieferen Wasser stehen weder die Intensitäten, noch das für die Erregung der Zapfen notwendige Lichtspektrum zur Verfügung; es kommt das scotopische System der Stäbchen (Abb. 3) zum Einsatz, welche bereits bei geringsten Lichtmengen arbeiten.

Eine Baueigentümlichkeit der Retina der Wirbeltiere besteht darin, daß die Außenglieder ihrer Rezeptoren, die Orte der primären Sinnesereignisse, vom einfallenden Licht abgewandt sind (Abb. 3). Dadurch wird es möglich, daß die Außenglieder der Rezeptorzellen mit Ausläufern von Pigmentzellen je nach Lichtintensität mehr oder weniger stark verzahnen. Es kann das Pigment zwischen die Rezeptoren geschoben werden. Die Sinneszellen weisen im Innenglied ein Myoid auf, welches ihnen erlaubt, das Außenglied vorzuschieben oder zurückzuziehen. Durch diesen Vorgang der Retinomotorik wird die auf die Außenglieder einfallende Lichtmenge reguliert.

Sinnes- und Nervenzellen sind nicht in gleichmäßiger Dichte über die gesamte Retina verteilt. Ein etwas schläfen- und schwanzwärts in der optischen Achse gelegenes Zentrum weist die höchsten Dichten auf (Tab. 1). Es handelt sich um das Gebiet schärfsten Sehens. Gegen den Rand der Retina nehmen die Zelldichten ab (Tab. 1). Hier ist die Netzhaut vor allem befähigt, geringe Lichtintensität und Bewegungen wahrzunehmen. Die Photorezeptoren der Retina sind durch ihre Art der Antwort auf den Stimulus einzigartig: sie hyperpolarisieren, als Antwort auf Stimulierung, anstatt wie alle anderen Rezeptorzellen zu depolarisieren (Baylor et al., 1979). Bereits der Treffer eines einzigen Lichtquants kann ausreichen, um über molekulare Kaskadenereignisse einen Sinnes-eindruck hervorzurufen.

Tabelle 1: Vergleich der Anzahl verschiedener Zelltypen pro $1/100 \text{ mm}^2$ an drei Stellen der Netzhaut (Retina) eines Rotauges (*Rutilus rutilus*) von 14,5 cm Standardlänge und 63 g Gewicht. Der Augendurchmesser dieses Tieres beträgt 8,5 mm, die Fläche der Netzhaut 72,6 mm². Bei den drei Probenahmestellen handelt es sich um die Stelle schärfsten Sehens, in der temporalen Retina gelegen (temporal). Legt man von dieser Stelle mit eine Gerade durch den Mittelpunkt der Linse, dann ergibt sich die optische Achse des Fisches, welche schräg nach vorne und leicht nach unten zeigt. Median: eine Stelle auf der Netzhaut zwischen Zentrum und Peripherie. Peripher: eine Stelle vom Rand der Retina. Die rechte äußere Spalte der Tabelle zeigt die hochgerechneten Zahlen für die gesamte Retina. Es ist klar erkennbar, daß Kerndichten im visuellen Zentrum der Retina am größten, in der Peripherie am geringsten sind. Die Werte für Ganglienzellen sind etwa um 50% zu gering, da viele von diesen Zellen in der Schicht der Amakrinen liegen und dann von diesen nicht zu unterscheiden sind.

Retina-Zelltyp	temporal	median	peripher	Gesamtzahl pro Retina
Sinneszellen:				
Zapfen	484	169	144	1,929.000
Stäbchen	14.884	8.464	5.929	70,850.000
Interneurone:				
Horizontale	9	9	9	65.000
Bipolare	625	324	289	2,996.000
Amakrine	36	49	16	244.000
Ganglienzellen:	16	25	9	121.000

Die Sinneszellen geben ihre Meldung über die verschiedenen Interneurone (Schaltneurone) der Retina an die Ganglienzellen weiter. Das geschieht entweder auf einem relativ direkten Weg, über die bipolaren Nervenzellen (Abb. 3), oder indirekt, querverschaltet über horizontale und amakrine Neurone (Abb. 3; Kuffler et al., 1984). Diese Ganglienzellen sind die Projektionsneurone der Retina und daher besonderer Beachtung wert. Sie sind es, welche das vorverarbeitete Signal aus der Retina über ihre zu einem Kabel, dem Tractus opticus, zusammengefaßten Fasern (Axone) an das zuständige Gehirnzentrum weitergeben (Abb. 3). Die einzelnen retinalen Rezeptorzellen messen Lichtintensitäten, arbeiten also analog. An das Gehirn wird als Resultat der Umwandlung graduierter Rezeptorpotentiale in Aktionspotentiale (in den amakrinen Zellen und den Ganglienzellen) digitale Information weitergegeben. Abhängig von der Art der beteiligten Ganglienzellen wird Information über hell-dunkel- oder Farbkontraste, mit oder ohne Zeitkomponente (Bewegungssehen) an das Gehirn weitergegeben (zusammengefaßt in: Hubel, 1988; Kuffler et al., 1984).

Abb. 3: Der Aufbau der Netzhaut im Schema (a: modifiziert nach Dowling und Boycott, 1966) und im histologischen Schnitt (b: Rotauge, Rutilus rutilus). Die Außenglieder der Rezeptoren sind die eigentlichen Orte der Lichtwahrnehmung. Die Pfeile bezeichnen die Richtung des Lichteinfalls. Auf Abb. 3a bezogene Abkürzungen: Am: amakrine Zellen, Bi: bipolare Zellen, Dza: Doppelzapfen, Ho: Horizontal-zellen, St: Stäbchen, Za: Zapfen. Auf den Schichtbau von Abb. a und b bezogene Abkürzungen (in Reihenfolge der Schichten): RC: Rezeptorzellen (mit Außen- und Innengliedern), AK: äußere Körnerschicht (Kerne der Sinneszellen), AF: äußere Faserschicht, IK: innere Körner-(Interneurone schicht der IF: innere Faser-Retina), schicht, GZ: Ganglienzellen der Retina, Tr. F: Tractus-Fasern (Axone der Ganglien-



zellen, welche im Tractus opticus ins Gehirn ziehen). Maßstrich: 1/10 mm.

Der Spezialisierungsgrad der Ganglienzellen der Retina (Abb. 3) ist erstaunlich. Aufgrund ihrer Größe werden 2 bis 4 Hauptklassen unterschieden (Hitchcock und Easter, 1986; Ito und Murakami, 1984; Junger, unpubl.; Kock und Reuter, 1978a). Jede Ganglienzelle greift eine etwa kreisförmige Fläche, ihr rezeptives Feld, auf der Retina ab, die Felder benachbarter Ganglienzellen überlappen stark (Hitchcock, 1987; Kock und Reuter, 1978b). Die Ganglienzellen der Wirbeltiere antworten zumeist auf kleine, kreisförmige Lichtpunkte (ca. 1° auf der Retina) und auf Belichtung eines Ringes um diesen zentralen Punkt (Zentrum plus Umgebung ca. 3° auf der Retina). In Abhängigkeit davon, ob das Resultat der Stimulierung des Zentrums Hemmung oder Erregung (Nervenzelle feuert Aktionspotentiale) ist, spricht man von center-on und center-off Feldern (Hubel, 1988). Kleine Ganglienzellen erhalten ihren Input vor allem von Zapfen verschiedener Spektralempfindlichkeit, weisen daher farbkodierte rezeptive Felder auf. Mittlere und große Ganglienzellen erhalten ihre Information von Zapfen und Stäbchen, sie antworten auf Kontrastkanten bestimmter Orientierung (Richtungsselektivität) oder gar nur auf Objekte, deren Bild mit einer bestimmten Geschwindigkeit über die Retina wandert (Bewegungsselektivität, Beauchamp and Daw, 1972; Wartzok und Marks, 1973).

3.4 Tractus opticus

Im Schnerv (der II. Hirnnerv; Abb. 2, 4) leiten die Axone der Ganglienzellen der Retina die kodierte Information aus der Retina in das zugehörige Hirnzentrum, das Tectum opticum (Abb. 2).

Tractus opticus



Abb. 4: a: Schematische Darstellung eines Stücks aus dem Tractus opticus. Die Auffaltung des Bandes der Opticusfasern ergibt den runden Querschnitt. Die parallelen Pfeile symbolisieren zwei Fasern von Ganglienzellen, welche durch den Tractus von der Retina ins Gehirn ziehen. b: Semidünnschnitt durch den Tractus eines Rotauges zeigt das in (a) bezeichnete Detail; beachte die unterschiedlichen Faserdurchmesser. Maßstrich: 1/100 mm.

Die meisten Knochenfische mit gut entwickeltem Gesichtssinn zeigen einen im Querschnitt aufgefalteten Tractus opticus (Abb. 4). Bei optisch weniger stark orientierten Fischen, wie z. B. dem Goldfisch, besteht der Tractus dagegen nur aus Einzelbündeln. Da der Axonquerschnitt der Ganglienzellen mit der Größe ihrer Zellkörper in enger Beziehung steht (Ito und Murakami, 1984), sind die Klassen von Ganglienzellen auch durch Messung der Faserquerschnitte des Tractus opticus zu ermitteln. Im Verlauf des Wachstums verschiebt sich das Verhältnis zwischen kleinen und großen Fasern (Abb. 5). Sind es bei einem kleinen Rotauge von 5 cm Länge nur ca. 0,3 % große Axone (Gesamtzahl der Axone im Tractus: ca. 132.000), so steigt ihr Anteil auf etwa 2,5% bei einem Rotauge über 20 cm Länge (Gesamtzahl der Axone im Tractus: ca. 400.000). Über die funktionellen Unterschiede zwischen den Klassen ist nur wenig bekannt (s. Retina), fest steht allerdings, daß die großen Axone eine vielfach höhere Leitungsgeschwindigkeit (10-20 m/sek) aufweisen, als die kleinen (2-5 m/sek; Schmidt, 1979). D. h. trotz gleichzeitigem Eintreffen von Information auf der Retina gelangt diese verschieden rasch ins Gehirn. Nehmen wir einen Tractus von 1 cm Länge an, dann benötigt die Information in den dicken Axonen nur ca. 1/1000 Sekunde von der Retina ins Gehirn, in den dünnen Axonen immerhin schon 1/100 Sekunde. Es ist daher im Interesse einer kurzen Reaktionszeit sinnvoll, daß bewegungsspezifische Information in den großen Fasern geleitet wird, was tatsächlich der Fall ist (Wartzok und Marks, 1973).

3.5 Tectum opticum

Das Dach des Mittelhirns ist der dominierende Hirnteil der Knochenfische (Kotrschal und Junger, 1988; Northcutt und Wullimann, 1988). Es weist einen komplexen, aber innerhalb der Gruppe gut vergleichbaren Schichtenbau auf (Kishida, 1979; Abb. 6). Als Integrationszentrum erhält das Tectum Input von mehreren Sinnen und Hirnteilen. Verschiedene Autoren interpretieren die tectale Schichtfolge in Details unterschiedlich (Northcutt, 1983; Northcutt und Wullimann, 1988), dennoch herrscht grundlegende Einigkeit, daß optische Fasern in vier Schichten (Northcutt, 1983; Vanegas, 1983; Pfeile: Abb. 6) enden. Weitere deutliche Faserschichten werden von aufsteigenden Nervenfasern aus dem Vorderhirn derselben Hirnhälfte und dem Tectum der gegenüberliegenden Hirnhälfte gebildet. Es enden dort auch Fasern aus dem Vorder- und Zwischenhirn, aus dem Kleinhirn sowie indirekt auch aus dem Bereich Seitenlinie – Gehör (Northcutt, 1983).



Abb. 5: Beispiele von gemessenen Faserdurchmesserverteilungen im Tractus opticus eines juvenilen (A: 1,7 cm Standardlänge), eines subadulten (B: 8 cm SL) und eines adulten Rotauges (C: 18,1 cm SL). Die Messungen sind auf der x-Achse in Klassen im Abstand von 0,3 μ m aufgetragen, die y-Achse zeigt die Anzahl der Messungen (N) in den verschiedenen Größenklassen. Es zeigt sich, daß kleine Fische nur dünne Fasern (0,5 – 1,2 μ m Durchmesser) aufweisen, während im Verlauf des Wachstums der Anteil der dickeren Fasern (Maximum bei 4 μ m Durchmesser, vereinzelt über 10 μ m) beständig ansteigt (vgl. A, B, C).



Abb. 6: Detail eines Querschnittes durch das Tectum opticum eines Rotauges (*Rutilus rutilus*, 17 cm SL), um den kortexartigen Schichtenbau zu zeigen. Pfeilköpfe bezeichnen Schichten, in denen optische Fasern enden (vgl. Northcutt 1983, Vanegas 1983). Schichtfolge von der Hirnoberfläche gegen den Ventrikel: MP: Meninx primitiva, die Hirnhaut, SM: Stratum marginale, SO: Stratum opticum, SFGZ: Stratum fibrosum et griseum zentrale, SAZ: Stratum album zentrale; SPV: Stratum periventriculare, EF: efferente Nervenfasern, BG: Blutgefäße, V: Ventrikelraum. Silberimprägnierter (Bodian) 10 μ m Paraffinschnitt. Maßstrich: 1/10 mm.

Das Stratum marginale (Abb. 6) besteht vorwiegend aus Axonen des Torus longitudinalis, eines Kerngebietes, welche hier mit Dendriten verschiedener tectaler Nervenzelltypen Synapsen bilden (Vanegas, 1983). Die Funktion dieser Verschaltung scheint in der allgemeinen Bewegungskoordination und in der Steuerung von Augenstellbewegungen zu liegen. Auffallend ist eine konsistente Korrelation zwischen der Größe der primär-sensorischen Hirngebiete für die Seitenlinie und der Ausdehnung des Stratum marginale bei den heimischen Karpfenfischen (Kotrschal, unpubl.). Optisch aktive Planktonfresser, wie Laube, Sichling und Brachsen, haben immer auch besonders stark ausgebildete Strata marginalia (Kotrschal und Junger, 1988).

Die meisten Nervenzellen des Tectum sind Schaltneurone, dienen also der internen Informationsverarbeitung. Es ist bis heute nicht völlig geklärt, welche Nervenzellen die tectale Efferenz, das Ergebnis dieses Verarbeitungsprozesses, an andere Hirngebiete weiterleiten (Northcut, 1983; Vanegas, 1983). Eine bedeutende Efferenz zieht in das gegenüberliegende Tectum, weitere Faserverbindungen sind mit diencephalen und praetectalen Kerngebieten nachgewiesen. Das stärkste absteigende Faserbündel zieht als Tractus tectobulbaris in den Hirnstamm, ist bis in das Rückenmark verfolgbar und dient der Steuerung von Körperbewegungen.

Die Nervenfasern aus der Retina ziehen vollständig gekreuzt ins gegenüberliegende Tectum, wo eine ortsgetreue Projektion dieser Axone entsprechend der Lage ihrer Ganglienzellen in der Retina erfolgt (Easter, 1985; Marotte, 1980; Schmidt, 1979). Die Umwelt wird dabei in richtiger Orientierung auf der Tectumoberfläche abgebildet (Vanegas, 1983): Fasern aus der hinteren Retina, welche das vor der Nasenspitze gelegene Gesichtsfeld repräsentieren, enden im vorderen Tectum, Fasern aus der oberen Retina, welche dem unter dem Fisch liegenden Gesichtfeld entsprechen, landen am unteren Tectumrand, Fasern aus der vorderen Retina repräsentieren das hintere Gesichtsfeld, ziehen daher in das hintere Tectum usw.

Auch im Tectum opticum gibt es lebenslange, wachstumsbedingte Verschiebungen der Bauweise. Allein die Aufrechterhaltung der eben geschilderten, ortstreuen retinotektalen Faserprojektion unter Wachstumsbedingungen erfordert eine ständige, geordnete Verschiebung der Nervenfaserendigungen des Tractus opticus im Tectum. Wachstumsbedingte Veränderungen im visuellen System der Knochenfische werden wir im nächsten Beitrag behandeln.

Summary

Vision in cyprinids (Teleostei, Cyprinidae). I. Structure and function of the eye, retina, optic tract and optic tectum

The present paper summarizes morphological and functional features of the teleost visual system, with special regard to the cyprinids. We consider the eye, the retina, the optic tract and the optic tectum and draw our examples from the literature and from mid-European cyprinids, mainly roach (*Rutilus rutilus*). In a forthcoming contribution we will describe structural and functional changes of the teleost visual system during growth.

Danksagung

Dieses Projekt ist Teil eines Schwerpunktprojekts des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich (S. 35). Wir danken Herrn Prof. Dr. W. Wieser, dem federführenden Projektleiter für seine Unterstützung. Besonderer Dank gebührt unserem »Oberfischer«, Herrn W. D. Krautgartner und »Gehülfen« Stefan Weigel. Wir danken sehr herzlich der Familie Weber in Loimersdorf, deren schmuckes Gasthaus von uns wiederholt als Feldlabor mißbraucht wurde. Dank auch der Forstverwaltung Eckartsau für die Erteilung der Fahr- und Fischereigenehmigung. K. Bernatzky und R. Hametner leisteten vorzügliche photographische Hilfe. Unser Dank gebührt schließlich allen Kollegen und Freunden, die uns Material zur Verfügung gestellt oder uns anderweitig gefördert haben.

LITERATUR

Ali, A. M. and M. Anctil (1976): Retinas of fishes, an atlas. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, N. Y.

- Baylor, D. A., T. D. Lamb and K.-W. Yau (1979): The membrane current of single rods outer segments. J. Physiol. 288: 589-611
- Beauchamp, R. D. and N. W. Daw (1972): Rod and cone input to single goldfish optic nerve fibers. Vision Res. 12: 1201-1212
- Bone, Q. and N. B. Marshall (1985): Biologie der Fische. Fischer, Stuttgart, N. Y.
- Brandstätter, R. and K. Kotrschal (1989): A qualitative and quantitative study on the development of sensory brain areas in roach, *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Teleostei). Brain, Behav. Evolut., in Druck
- Dowling, J. E. and B. B. Boycott (1966): Organization of the primate retina: Electron microscopy. Proc. Roy. Soc. B. 166: 80-111
- Easter, S. S. Jr. (1985): The continous formation of the retinotectal map in goldfish, with special attention to the role of the axonal pathway. Ed. by: G. M. Edelmann, W. E. Gall, W. M. Cowan: The molecular bases of neural development. Neurosciences Research Foundation Inc. 429-452
- Easter, S. S. Jr., P. Raymond Johns and L. R. Baumann (1977): Growth of the adult goldfish eye I: optics. Vision Res. 17: 469-477
- Engström, K. (1960): Cone types and cone arrangements in the retina of some cyprinids. Acta Zool. 41: 277-295
- Fernald, R. D. (1984): Vision and behavior in an African cichlid fish. Am. Sci. 72: 58-65
- Fernald, R. D. (1988): Aquatic adaptations in fish eyes. Ed. by J. Atema, R. R. Fay, A. N. Popper and W. N. Tavolga: Sensory biology of aquatic animals. Springer, N. Y., Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo, 435-466
- Gomahr, A., K. Kotrschal und A. Goldschmid (1988): Die chemosensorischen Zellen der Haut bei den heimischen Karpfenfischen (Teleostei, Cyprinidae): Geschmacksknospen und freie Sinneszellen. Österreichs Fischerei 41: 241-253

- Hairston, N. G. Jr., T. L. Kao and S. S. Easter Jr. (1982): Fish vision and the detection of planktonic prey. Science 218: 1240-1242
- Hitchcock, P. F. (1987): Constant dendritic coverage by ganglion cells with growth of the goldfish retina. Vision Res. 27: 17-22
- Hitchcock, P. F. and S. S. Easter Jr. (1986): Retinal ganglion cells in goldfish: a qualitative classification into four morphological types, and a quantitative study of the development of one of themm. J. Neurosci. 6: 1037-1050
- Hubel, D. H. (1988): Eye, brain and vision. Scientific American Library. HPHLP, N. Y.
- Ito, H. and T. Murakami (1984): Retinal ganglion cells in two teleost species, Sebasticus marmoratus and Navodon modestus. J. Comp. Neurol. 229: 80-96
- Kishida, R. (1979): Comparative study on the teleostean optic tectum. J. Hirnforsch. 20: 57-67
- Kock, J. H. (1982): Neuronal addition and retinal expansion during growth of the crucian carp eye. J. Comp. Neurol. 209: 264-274
- Kock J.-H. and T. Reuter (1978a): Retinal ganglion cells in the crucian carp (Carassius carassius). I. Size and number of somata in eyes of different size. J. Comp. Neurol. 179: 535-548
- Kock J.-H. and T. Reuter (1978b): Retinal ganglion cells in crucian carp (Carassius carassius). II. Overlap, shape and tangential orientation of dendritic trees. J. Comp. Neurol. 179: 549-568
- Kotrschal, K. and H. Junger (1988): Patterns of brain morphology in mid-European Cyprinidae (Pisces, Teleostei): a quantitative histological study. J. Hirnforsch. 29: 341-352
- Kotrschal, K., H. Junger, M. Palzenberger, R. Brandstätter, A. Gomahr und A. Goldschmid (1987): Die Gehirne heimischer Karpfenfische. Österreichs Fischerei 40: 163-171
- Kotrschal, K., H. Adam, R. Brandstätter, H. Junger, M. Zaunreiter and A. Goldschmid: Larval size constraints determine directional ontogenetic shifts in the visual system of teleosts. A mini-review. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., eingereicht
- Kuffler, S. W., J. G. Nicholls and A. R. Martin (1984): From neuron to brain. Sinauer Assoc. Inc. Publishers, Sunderland, Mass.
- Kunz, Y. W. (1988): UV-sensitive cones in the retina of salmonids. Abstract, ASHI meeting 1988, Ann Arbor, Michigan, 106
- Levine, J. S. and E. F. Mac Nichol (1982): Color vision in fishes. Sci. Am. 246: 108-117
- Li, K. T., J. K. Wetterer and N. G. Hairston (1985): Fish size, visual resolution and prey selectivity. Ecology 66: 1729-1735
- Macy, A. (1981): Growth-related changes in the receptive field properties of retinal ganglion cells in goldfish. Vision Res. 21: 1491-1496
- Marotte, L. R. (1980): Goldfish retinotectal system: continuing development and synaptogenesis. J. Comp. Neurol. 193: 319-334
- Müller, H. (1952): Bau und Wachstum der Netzhaut des Guppy (Lebistes reticulatus). Zool. Jahrb. 63: 275-324
- Northcutt, R. G. (1983): Evolution of the optic tectum in ray-finned fishes. Ed. by Davis, R. E. and Northcutt, R. G.: Fish neurobiology, Vol. 2: Higher brain areas and functions. The University of Michigan Press, Ann Arbor, 1-42
- Northcutt, R. G. and M. F. Wullimann (1988): The visual system in teleost fishes: Morphological patterns and trends. Ed. by J. Atema, R. R. Fay, A. N. Popper and W. N. Tavolga: Sensory biology of aquatic animals. Springer, N. Y., Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo, 515-552
- Otten, E. (1981): Vision during growth of a generalized Haplochromis species: H. elegans Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae). Neth. J. Zool. 31: 650-700
- Powers, M. K. and S. S. Easter (1983): Behavioral significance of retinal structure and function in fishes. Ed. by Davis, R. E. and Northcutt, R. G.: Fish neurobiology, Vol. 1: Brain stem and sense organs. The University of Michigan Press, Ann Arbor, 377-404
- Raymond, P. A. (1988): Visual consequences of continued addition of rod photoreceptors during growth of teleost fish. Abstract, ASHI meeting 1988, Ann Arbor, Michigan, 106
- Raymond Johns, P. and R. D. Fernald (1981): Genesis of rods in teleost fish retina. Nature 293: 141-142
- Schiemer, F. (1985): Die Bedeutung der Augewässer als Schutzzonen für die Fischfauna. Österr. Wasserwirtsch. 37: 239-245
- Schmidt, J. T. (1979): The laminar organization of optic nerve fibres in the tectum of goldfish. Proc. Roy. Soc. Lond. B 205: 287-306
- Schnakenbeck, W. (1962): Acrania (Cephalochordata) Cyclostomata Pisces. Ed. by: J.-G. Helmcke, H. v. Lengerken and D. Starck: Handbuch der Zoologie, Vol. 6, Half 1, Part 1. Walter de Gruyter & Co., Berlin, 905-1115
- Van der Meer, H. J. (1986): Functional morphology of the cichlid retina. Acta Morphol. Neerl.-Scand. 24: 294
 Van der Meer, H. J. and G. Ch. Anker (1984): Retinal resolving power and sensitivity of the photopic system in seven haplochromine species (Teleostei, Cichlidae). Neth. J. Zool. 34: 197-209
- Vanegas, H. (1983): Organization and physiology of the teleostean optic tectum. Ed. by Davis, R. E. and Northcutt, R. G.: Fish neurobiology, Vol. 2: Higher brain areas and functions. The University of Michigan Press, Ann Arbor, 43-90
- Wagner, H.-J. (1974): Die Entwicklung der Netzhaut von Nannacara anomala (Regan) (Cichlidae, Teleostei) mit besonderer Berücksichtigung regionaler Differenzierungsunterschiede. Z. Morph. Tiere 79: 113-131

Walls, G. L. (1967): The vertebrate eye and its adaptive radiation. Hafner Publ. Comp., N. Y., London

Wanzenböck, J. and F. Schiemer (1989): Prey detection in cyprinids during early development. Can. J. Fish. Aquat. Sci., in Druck

Wartzok, D. and W. B. Marks (1973): Directionally selective visual units recorded in optic tectum of the goldfish. J. Neurophysiol. 36: 588-604

Wunder, W. (1925): Physiologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen an der Knochenfischnetzhaut. Z. Vergl. Physiol. 3: 1-61

Zaunreiter, M., A. Goldschmid and K. Kotrschal (1989): Comparative retinal morphology of 14 species of Mediterranean blennies (Teleostei, Perciformes, Blenniidae). Fortschr. Zool. in Druck.

Anschrift der Verfasser:

Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Hellbrunner Straße 34, A-5020 Salzburg. Vorstand: o. Univ.-Prof. Dr. H. Adam.

Österreichs Fischerei

Jahrgang 42/1989

Seite 138

Albert Jagsch

Grundsätzliche Änderung in der Taxonomie der Regenbogenforelle

Nach einer umfangreichen Studie der Zoologen Gerald Smith und Ralph Stearley (1989) von der Universität Michigan (USA), über Klassifikation und wissenschaftliche Bezeichnung nordamerikanischer Forellen, ergeben sich grundlegende und weitreichende Änderungen bisheriger Lehrmeinungen.

Zwei eindeutige Entdeckungen machen eine Änderung der wissenschaftlichen Bezeichnung, die in der zuletzt gültigen Form Salmo gairdneri RICHARDSON war, notwendig. Erstens stellte sich heraus, daß die Regenbogenforelle (rainbow trout) mit der Kamtschatka Forelle (kamtchatka trout, Salmo mykiss WALBAUM, 1792) identisch ist. Zweitens ergaben osteologische Untersuchungen im Bereich des Schädels und biochemische Befunde von Lachsen und Forellen, daß »rainbow« und »cutthroat« sowie deren nahe Verwandte (z. B. Mexican golden trout, Gila trout) den Pazifischen Lachsen (Gattung Oncorhynchus) näher stehen, als der Bachforelle und dem Atlantischen Lachs (Gattung Salmo). Für die Regenbogenforelle hat nunmehr der wissenschaftliche Name Oncorhynchus mykiss WALBAUM Gültigkeit.

Das Komitee für Fischnamen der Amerikanischen Fischereigesellschaft (AFS Committee on Names of Fishes) hat diese Nomenklaturänderung nicht leichtfertig vorgenommen, da es auch für eine Stabilität der Bezeichnung der Fische eintritt. Die jüngste Klarstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Regenbogenforelle war jedoch so eindeutig, daß man schließlich die Namensänderung vollzog. Dies wird auch in der 1990 erscheinenden 5. Auflage des Buches »List of Common and Scientific Names of Fishes from the United States and Canada« seinen Niederschlag finden.

LITERATUR:

Smith, G. R. & R. F. Stearley, 1989: The Classification and Scientific Names of Rainbow and Cutthroat Trouts. Fisheries, Vol. 14, No. 1, 4-10.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichs Fischerei

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: 42

Autor(en)/Author(s): Zaunreiter M., Adam Hans, Brandstätter R., Goldschmid Alfred, Junger Heidi, Kotrschal Kurt

Artikel/Article: <u>Der Gesichtssinn der Karpfenfische I. Bau des Auges, der</u> <u>Netzhaut (Retina), des optischen Nerven (Tractus opticus) und des</u> <u>primären visuellen Hirnzentrums (Tectum opticum) 128-138</u>