

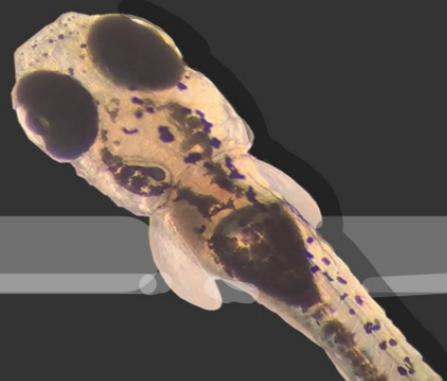
Der Danio Rerio und der Optomotor Response

Wenn die Sicht bewegt

Reva Sukthankar 4cN
Kantonsschule Stadelhofen

Betreut von Dr. Tobias Alther

2022/2023



Inhaltsverzeichnis

Vorwort	4
1 Einleitung	4
1.1 Motivation	4
1.2 Ziele	5
1.2.1 Fragestellung.....	5
1.2.2 Hypothesen	6
1.3 Methode	6
2 Grundlagen	7
2.1 Danio Rerio	7
2.1.1 Klassifikation und Lebensweise.....	7
2.1.2 Bedeutung für die Wissenschaft	10
2.1.3 Entwicklung des <i>Danio Rerios</i>	11
2.1.4 Anatomie des visuellen Wahrnehmungssystems.....	15
2.2 Farb- und Kontrastwahrnehmung von Fischen	19
2.2.1 Stäbchen	20
2.2.2 Zapfen	21
2.3 Der Optomotor Response	24
2.3.1 Verarbeitung von visueller Information	25
3 Methoden	27
3.1 Versuchsaufbau	27
3.1.1 Animation der Lichtstreifen	27
3.1.2 Farbige Lichtstreifen.....	31
3.1.3 Materialien.....	33
3.2 Auswertung	34
4 Resultate	37
4.1 Kontraste und räumliche Bewegung	37
4.2 Verschiedene Breite und Geschwindigkeit	40
4.3 Farben mit gleichem schwarz-weiss Kontrast	44
4.4 Farben ohne gleichen schwarz-weiss Kontrast	47
4.6 Farbkombinationen mit gleichen schwarz-weiss Kontrast	50
5 Diskussion	51
5.1 Kontraste und räumliche Bewegung	51
5.2 Verschiedene Breite und Geschwindigkeit	52
5.3 Farben mit dem gleichen Kontrast	53
5.4 Farben ohne den gleichen schwarz-weiss Kontrast	56
5.5 Farbkombinationen mit gleichen schwarz-weiss Kontrast	58
6 Zusammenfassung	61

7 Schlusswort.....	63
8 Literaturverzeichnis.....	64
8.1 Abbildungsverzeichnis.....	66
8.2 Tabellenverzeichnis.....	67
9 Anhang	68
10 Eigenständigkeitserklärung.....	71

Vorwort

Ich möchte mich ganz herzlich bei Herrn Prof. Neuhauss bedanken, der mir die Zebrafischlarven bereitgestellt hat, mich mit spannendem Wissen bereichert hat und ohne ihn die Experimente gar nicht möglich gewesen wären. Dazu möchte ich mich natürlich auch bei meinem Betreuer Herr Dr. Alther bedanken, der mir immer wieder zur Seite stand und mir bei den Experimenten beratend Unterstützung geboten hat.

1 Einleitung

1.1 Motivation

Was macht das Leben aus?

Schon seit meiner Kindheit interessiere ich mich für Tiere und Menschen, insbesondere ihre Funktionsweise. Ich wollte sie verstehen und hatte schon ziemlich früh angefangen mit kleinen Experimenten im Garten oder im eigenen Zimmer, um die Reaktionen und Wahrnehmung von Tieren zu ermitteln. Dabei war für mich immer ein wichtiger Punkt die visuelle Wahrnehmung, da ich selber schon früh Probleme mit meiner Sicht hatte. Wie nehmen Tiere ihre Umgebung wahr? Wie reagieren sie auf das Wahrgenommene? Können sie die gleichen Farben sehen wie wir? Können wir Tiere in dieser Hinsicht mit uns gleichstellen? Diese Fragen beschäftigten mich in meiner Kindheit.

Einige Jahre später mussten wir ein Thema für unsere Maturitätsarbeit finden und ich sah die perfekte Möglichkeit darin, mich endlich mit der visuellen Wahrnehmung von Tieren zu beschäftigen und Antworten zu finden. Ich entschied mich dabei, die visuelle Wahrnehmung von Fischen, welche leicht zugänglich und haltbar sind, zu untersuchen, welche mich als Kind immer fasziniert hatten. Wie sehen Fische im Wasser überhaupt und was macht ihre Wahrnehmung mit ihnen? Darum hatte ich ursprünglich die Idee, die Farbwahrnehmung von Goldfischen zu untersuchen, da sie so hoch entwickelte Tiere sind. Jedoch kam dann das Problem auf, dass sie unter dem Tierschutz stehen. Weil ich natürlich einen artgerechten und fairen Umgang in meinen Experimenten versichern möchte, habe ich mich weiter auf die Suche gemacht, um auf einer Weise die visuelle Wahrnehmung von einem Tier zu untersuchen. Anschliessend machte mich mein Betreuer Herr Dr. Alther aufmerksam auf den Zebrafisch *Danio Rerio*, der sehr speziell auf bewegende kontrastreiche Lichtstreifen reagiert. Diese

interessante Reaktion ist eine natürliche Orientierungsreaktion, die man *Optomotor Response (OMR)* nennt, welche durch seine visuelle Wahrnehmung ausgelöst wird. Je mehr ich mich in dieses Thema eingelesen habe, desto interessierter wurde ich. Ich wollte dann diesen visuellen Mechanismus von Fischen genauer untersuchen. So würde ich auch mein ursprüngliches Ziel erfüllen; die visuelle Wahrnehmung und die darauffolgende Reaktion von Tieren zu untersuchen.

Zudem merkte ich schnell, dass mit der Forschung des *OMR* wir als Menschen einen Schritt näher zum Verstehen kommen, wie Tiere funktionieren und was die visuelle Wahrnehmung bei ihnen neurologisch und mehr ausmacht. Ich glaube daran, dass wir mit dem *OMR* einen Schritt näher zur Entschlüsselung der Wahrnehmung von gewissen Tieren kommen. Mit dieser Arbeit erhoffe ich, dass sich die Forschung für die Wahrnehmung von Tieren und vor allem für den *Optomotor Response* verbreitet und der *OMR* vielleicht sogar bei mehr Fischarten oder sogar Insekten eines Tages tiefgründiger untersucht wird.

1.2 Ziele

1.2.1 Fragestellung

In dieser Arbeit wird die Fragestellung untersucht, mit dem Ziel, die Sicht der *Danio Rerio* Larven besser zu verstehen, welchen Einfluss verschiedene Varianten von bewegenden schwarz-weiss Lichtstreifen auf den *Optomotor Response (OMR)* fünf Tage alter Larven des Zebrafisches *Danio Rerio* haben. Zusätzlich werden versuchsweise auch farbige Lichtstreifen verwendet. Dabei liegt der Fokus auf den folgenden Fragen.

1. Wie bewegen sich fünf Tage alte Larven des *Danio Rerios* räumlich und zeitlich bei Lichtstreifen verschiedener schwarz-weiss Kontraste? Ab welchem Kontrast ist der *Optomotor Response* deutlich sichtbar?
2. Wie verändert sich das Bewegungsverhalten der Zebrafischlarven, wenn die Lichtstreifen in der Breite oder in der Laufgeschwindigkeit variieren?
3. Wie äussert sich der *OMR*, wenn Farben, die einen gleichen Kontrast in schwarz-weiss hätten, als Lichtstreifen verwendet werden?

4. Mit welcher Farbkombination erzielt man die beste Wirkung im OMR?

1.2.2 Hypothesen

Mit Hilfe von Experimenten werden die folgenden Hypothesen überprüft.

1. Je stärker der schwarz-weiss Kontrast, desto deutlicher bewegen sich die Zebrafischlarven durch den OMR quer durch die Lichtstreifen in einer geradlinigen und eher schnellen Bewegung.
2. Der OMR der Zebrafischlarven verstärkt sich, wenn die Lichtstreifen schmaler werden und wenn die Laufgeschwindigkeit der Streifen höher wird.
3. Der OMR sollte bei allen Farben ungefähr die gleichen Resultate erzeugen, angenommen die Larven sehen schwarz-weiss.
4. Kombinationen von Farben, die auch im ursprünglichen Lebensraum des Zebrafisches anzutreffen sind, erreichen eine grössere Wirkung im OMR der Zebrafischlarven als unnatürliche Farben.

1.3 Methode

Die Experimente bestehen daraus, dass eine Streifenanimation auf einem Bildschirm laufen gelassen wird und so der OMR bei verschiedenen Bedingungen geprüft werden soll. Die Versuche sollten auf drei Tage verteilt werden. Am ersten Tag sollten die Versuche ohne Farbe gemacht werden, also die Kontrastexperimente und die Geschwindigkeitexperimente. Am zweiten Tag, mit erneut abgeholten Larven des *Danio Rerios*, sollten die Farbexperimente mit gleichen schwarz-weiss Kontrast und ohne den gleichen schwarz-weissen Kontrast gemacht werden. Am dritten und letzten Tag sollten anschliessend Farbkombinationen (zwei verschiedene Farben mit gleichen schwarz-weiss Kontrastwert nebeneinander) mit dem gleichen schwarz-weiss Kontrastwert getestet werden.

Dabei sollten die Larven innerhalb eines Behälters, das in Felder eingeteilt ist, während 60 Sekunden während dem Schwimmen aufgenommen werden. Dies dient dazu, dass während den 60 Sekunden im 20 Sekunden Takt ihr Standort verfolgt und notiert werden kann. Jede

Farbe/Kontrast (jeder Versuchsansatz) sollte drei Mal durchgeführt werden. Am Ende wird gezählt, wie viele *Danio Rerio* Larven sich in den jeweiligen Feldgruppen befinden. Für die gleichen Experimente (beispielsweise Kontraste) werden die Werte der drei Versuche gemittelt und anschliessend so angepasst, dass man daraus die Auswirkungen des jeweils Experiments auf den OMR ablesen kann. Diese werden dann jeweils mit dem bestmöglichen Resultat (auch, wenn nur imaginär, wenn der OMR ganz erfolgreich wäre) und mit dem schlechtesten Resultat des OMR verglichen.

2 Grundlagen

2.1 *Danio Rerio*

2.1.1 Klassifikation und Lebensweise

Der Zebrafisch, auch Zebraärbling genannt, *Danio Rerio* (dhani; bengalisch für kleiner Süßwasserfisch, Elritzen, (Hamilton, 1822)) gehört zu den karpfenartigen Fischen (Cypinidae) und ist unter Aquarienbesitzern sowie unter den Wissenschaftler ein sehr beliebter Fisch (siehe 2.1.2) (Hamilton, 1822). Einer der Gründe ist seine Pflegeleichtigkeit in seiner Haltung, die mit seinem Lebensstil erklärt werden kann.

Danio Rerio ist ein Omnivor/ Planktivor. So basiert seine Fleischnahrung auf Zooplankton, Insektenlarven, vor allem Mückenlarven, kleinere nicht-insektenhafte Anthropoiden und Spinnentiere an der Wasseroberfläche. Ihre pflanzenbasierte Nahrung besteht hauptsächlich aus Algen und Phytoplankton.

Die Lebenserwartung variiert je nachdem, ob der *Danio Rerio* in einem Aquarium lebt oder ob er in der Wildnis ist. Während die Aquarienfische durchschnittlich 3.5 Jahre alt werden, werden die ältesten Zebrafische in der Natur bis zu 1 Jahre alt. (Engeszer, et al., 2007; Spence, et al., 2008)



Abbildung 1 Zebra *Danio*/ *Danio Rerio* (Britannica, 2020)

Der Zebrafisch *Danio Rerio* ist heimisch in den Gebieten von Nordost-Indien bis Nordwest-Afghanistan (Spektrum, 1999), jedoch kommt er öfters auch in Gebieten wie Myanmar, Bangladesch und Nepal vor (Leo Nico, 2013). Zu finden ist der *Danio Rerio* vor allem in Gewässern mit langsam fließendem oder stehendem Wasser wie in Tümpel, Bächen und Reisfeldern (Thammer, 2021). Somit spielt die Wasserqualität nicht so eine grosse Rolle für das Überleben dieses Fisches, der allgemein keine hohen Ansprüche an seine Umgebung besitzt. Am wohlsten fühlt sich der *Danio Rerio* in grösseren Schwärmen (mindestens zu fünf in Aquarienhaltung), die auch keine zu beschützenden Territorien bilden (Max-Planck-Gesellschaft, 2022).

Aufgrund der Monsunsaison in ihren Heimatländern haben sich die Zebrafische an eine grosse Breite der Temperatur angepasst, denn dort kann die Temperatur zwischen Winter und Sommer zwischen 6 und 38 Grad Celsius schwanken (Gerhard, et al., 2002; Spence, et al., 2008).

In der Natur gehören zu seinen Feinden hauptsächlich Schlangenkopffische, Gewöhnliche Hornhechte sowie Welsartigen, gewisse Aale und Vögel wie Paddyreiher und Eisvögel. Bemerkt der *Danio Rerio* durch ein bei ihm visuelles oder olfaktorisches (Geruchsorgan bezogen) Signal, das durch eine potenzielle Gefahr, wie solche Prädatoren, ausgelöst wird, so wird eine Alarmreaktion bei ihm ausgelöst. Zudem kann dieser Alarm durch Pheromone ausgelöst werden, die bei Verletzungen freigesetzt werden. Diese Reaktion ist durch Aggressionen, eine verminderte Nahrungseinnahme und einer erhöhten Bewegung durch Erregung. Die Streifen der Zebrafische bestehen aus drei verschiedene Pigmentzelltypen. Eine dieser Pigmentzellen (dunkel blaue Melanin-haltige Melanophoren) können je nach Reiz

angepasst werden. Es wird vermutet, dass der *Danio Rerio* dies kann, (als Hilfe) um Gefahren wie ihre Prädatoren zu entweichen (Engeszer, et al., 2007; Spence, et al., 2008).

Die Laichzeit beginnt in der Natur unmittelbar vor dem Einsetzen des Monsunsaison (ungefähr April bis August) in den jeweiligen asiatischen Ländern (Hamilton, 1822). In der Monsunsaison wird ungefähr alle 1- 6 Tage gelaicht. Die Reproduktion wird stark vom Licht beeinflusst, so laicht der Zebrafisch direkt nach dem ersten Licht für ungefähr eine Stunde während der «Paarungssaison». Dies ist ein Vorteil für die Zucht von Zebrafischen im Labor. Für die Paarung stossen 3 – 7 männliche Fische einen weiblichen Zebrafisch zu einem Laichgebiet oder erreichen dies, indem sie um das Weibchen in einem Kreis oder in einer 8-Figur um sie schwimmen. Während die weiblichen Pheromone diese Paarungsreaktion bei den männlichen Fischen auslösen, werden die männlichen, gonadalen (= von Gonade, wo die Sexualhormone und Gameten gebildet werden) Pheromone von dem weiblichen *Danio Rerio* gebraucht, um die Ovulation überhaupt auszulösen. Oftmals sind die schlammigen Laichgebiete mit genügend Vegetation ausgestattet. Ist einmal das Laichgebiet erreicht, richten sich die Geschlechtsporen (Genitalpapille) der männlichen Fische mit der, der weiblichen Fische. Dies löst ein Zittern bei dem weiblichen *Danio Rerio* aus und ermöglicht ihr das Laichen und beim männlichen *Danio Rerio* die Freisetzung der Spermien. Dieser Prozess wird während rund einer Stunde wiederholt. Es werden ungefähr 5 – 20 Eier gelaicht. Diese Eier werden gelaicht ohne ein Nest vorbereitet zu haben und nicht zwingend an einer Fläche haften müssen, sondern auch an der Oberfläche schweben können.

Die Zeit bis zum Schlüpfen ist von der Wassertemperatur abhängig, dennoch kann man sagen, dass die meisten Eier zwischen 48- 72 Stunden nach der Befruchtung schlüpfen. Diese Reproduktion ist abhängig von der Nahrungsverfügbarkeit (Hamilton, 1822).

Es wurde bewiesen, dass die Verfügbarkeit von Nahrung und die Wachstumsrate des *Danio Rerios* das Geschlecht bestimmt; langsam wachsende Fische männlich und schnell wachsende Fische weiblich. Die Geschlechterentwicklung ist allerdings noch nicht komplett entschlüsselt (Spence, et al., 2008).

2.1.2 Bedeutung für die Wissenschaft

In der Forschung hat der Zebrafisch eine grosse Bedeutung, vor allem in der Entwicklungsbiologie.

Wie schon in 2.1.1 erwähnt, kann der Zebrafisch auch in einfachen Lebensbedingungen und in grosser Zahl im Gegensatz zu den meisten Wirbeltieren überleben. Zudem spielt auch noch die hohe Fertilität der Zebrafisch eine grosse Rolle; ein weiblicher, erwachsener Zebrafisch kann bis zu 300 Eier pro Woche ablegen, was den Fisch für Versuche so wertvoll macht.

Ein weiterer Vorteil, der der Zebrafisch mit sich bringt, ist, dass dessen Embryos extern befruchtet werden und sich auch extern entwickeln (siehe 2.1.3), was die Genmanipulation mit Mikroinjektionen deutlich vereinfacht. Das Genom (Erbgut) des Zebrafisches enthält ungefähr 25 Chromosomen und 1.5 Millionen Base-Paaren, was nahezu der Hälfte der menschlichen Erbgutsgrösse entspricht. Dennoch hat man herausgefunden, dass für annähernd 70% der menschlichen Gene und 80% der krankheitstragende/-auslösende Gene (die bis jetzt bekannt sind) des menschlichen Körpers mindestens einen äquivalenten Teil im Zebrafisch zu finden ist. Damit kann man mit Hilfe von Zebrafischen auch menschliche Krankheiten genauer untersuchen (JoVE Science Education Database, 2022).

Neben der Genmanipulation ist auch noch diese Entwicklung des Embryos durch die fast durchsichtigen Eier (siehe Abbildung 3) gut zu beobachten und somit leichter zu verstehen. Ihre Generationszeit (bis zum Erwachsenenalter, sind schon nach drei Monaten geschlechtsreif) ist auch vergleichsweise kurz und ermöglicht je nach Versuch eine eher kürzere Versuchszeit (Zeit bis der Versuch/ die Beobachtung abgeschlossen ist) (JoVE Science Education Database, 2022).

2.1.3 Entwicklung des *Danio Rerios*

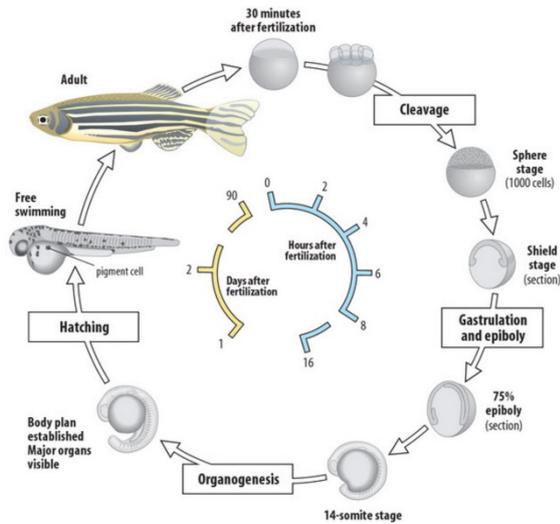


Abbildung 2a) Stadien der Entwicklung des *Danio Rerio*; von Befruchtung bis zum erwachsenen Alter (Wolpert et al., 2020)

Insgesamt kann man den Lebenszyklus des *Danio Rerios* in vier Stadien unterteilen (siehe Abbildung 2a); das Stadium des Embryos, der Larve, der Jugend und des Erwachsenen. Für die Experimente sind jedoch nur der Embryostadium (Reifung des visuellen Systems) und das Larvenstadium (Stadium zum Zeitpunkt der Experimente) von Bedeutung.

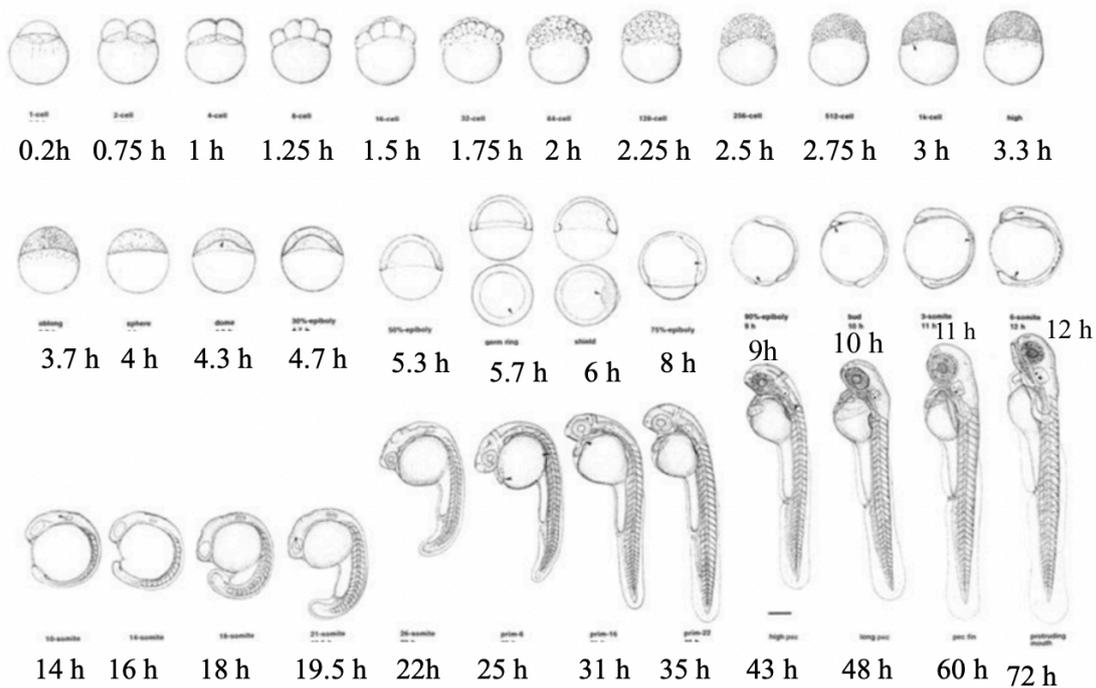


Abbildung 2b) Entwicklung von einem befruchteten Ei von *Danio Rerio*, 0 h - 75 h nach Fertilisation (Kimmel et al., 1995)

Das Embryostadium fängt nach der Fertilisation an. Auf die Fertilisation folgt eine diskoidale (=scheibenförmig, (DocCheck, 2014)) Furchung, bei dem sich also die Blastomere (Teilungszellen beim plasmareichen, dotterlosen, animalen Anteil der Eizelle) als Zellkappe

(Keimscheibe) auf dem Dottersack teilen (Spektrum, 2001); in jeweils 15-minütigen Intervallen. Der Dottersack hat dann die Funktion den Embryo, beziehungsweise Larve mit Nährstoffen zu versorgen, so dass die Eizelle sich selbst ernähren (wie bei anderen eierlegenden Tieren) und die Larve später unabhängig von den Elternfischen leben kann.

Bei dem 128-Zellstadium der Keimscheibe (siehe Abbildung 2b), 128-cell stage) 2.5 h - 5.25 h nach der Befruchtung setzt die Blastula-Periode ein (Blastula genannt, weil die Keimscheibe langsam eine Ball-ähnliche Form hat). Gegen Ende der Periode fängt die Epibolie (Keimscheibe wächst den Dotter um) an und die Keimscheibe breitet sich um den Dotter aus. Mit dem Enden der Blastula-Periode fängt die Gastrula-Periode (5.25 – 10h) an, die durch das Enden der Epibolie und mit der abgeschlossenen Bildung der Schwanzknospen definiert wird. Dabei entsteht 10 h nach der Befruchtung eine Schwellung, aus der sich der Schwanz formt. Entlang dieser verteilten Keimscheibe entsteht ebenfalls eine Verdickung der Zellen, die später zur Wirbelsäule beitragen werden. Auch die Stelle des zukünftigen Kopfes verdickt sich deutlich (Kimmel et al., 1995).

Auf die Gastrula-Periode folgt die Segmentationsperiode (10 h - 24 h nach der Befruchtung), in der die Morphogenese («Entstehung der Form») stattfindet; der Embryo verlängert sich (nach circa 15 h), die Grundzüge der Organe werden deutlicher, die Schwanzknospe wird grösser und der Somite entwickelt («Urwirbel»), ein Ursegment, das temporär in der embryonalen Entwicklung zu finden ist, aus einigen dessen Zellen auch die Muskelfasern hervorgehen nach ungefähr 18 h. Wichtig ist die Verdickung bei der hinteren Region des Kopfes, wo sich das Gehirn mal bilden wird, zu erkennen. Schon nach 16 h kann man die einzelnen Abschnitte des Gehirns unterscheiden. Um diesen Zeitpunkt sind auch die Anlagen für Ohren zu erkennen, die auch durch eine Verdickung auffällig wird, welche wir *Otica Placoda* nennen. Auch Anlagen für einen Geruchssinn sind zu erkennen. Nur drei Stunden später (19 h nach Befruchtung) entwickelt sich auch schon Linsenplakoden für die Augen, aus denen dann, wie schon im Namen bezeichnet, die Augenlinse hervorgeht (Kimmel et al., 1995).

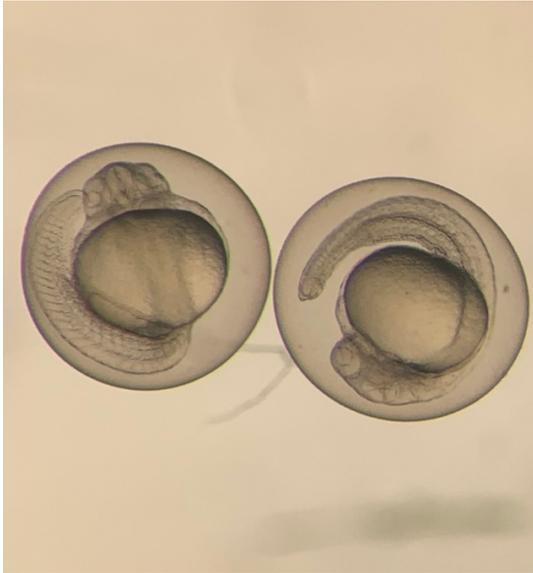


Abbildung 3 Eizelle des Danio Rerio circa 19 Stunden nach der Befruchtung

Auffällig sind die leichten Muskelkontraktionen, die jetzt durch die Umwandlung älterer Somitzellen in Myotome (Muskeln, die von einem Spinalnerv mit Nerven versorgt werden) (Antwerpes et al., 2020) ermöglicht werden.

Die Motoneuronen (für Muskelkontraktionen zuständig) und später auch die Sinnesnervenzellen (Sensoneuronen) spielen beim Zebrafisch eine grosse Rolle für die Verhaltensreflexen und allgemein Bewegungen, die ausgelöst werden als Reaktion auf Licht wie beim OMR, was dann im Larvenstadium (circa 120 h nach Fertilisation) auch gut überprüfbar ist.

Die Eizelle tritt 24 h nach der Befruchtung in die Pharyngula-Periode (Term von Ballard (1981)), um auszudrücken, dass der Embryo das Stadium erreicht hat, in dem er einen klassischen Struktur eines Wirbeltieres besitzt und dessen Morphologie jetzt mit anderen Embryos von Wirbeltieren verglichen werden kann (Baers Gesetz, Gould 1977). In dieser Phase gewinnt der Embryo an Länge und der Kopf streckt sich gerade (und löst sich vom Eidotter) und wird kürzer. Hinzuzufügen ist, dass sich die Flossen (zuerst als Knospen, 28 h -29 h) langsam anfangen zu formen (Kimmel et al., 1995).

28 h nach der Fertilisation beginnt die Pigmentation, beziehungsweise diese Zellen fangen an, sich zu differenzieren, was natürlich auch die Differenzierung der Zellen der pigmentierten Schicht der Retina bedeutet. Diese Schicht geht bis zur Unterseite der Regenbogenhaut (Iris). Jetzt kann man diese pigmentierten Epithelzellen (retinale Pigmentepithelzellen) der Retina

unterscheiden (an dessen Unterseite, bei der «äusseren» Retina, liegen dann später die Fotorezeptoren, also lichtempfindlichen Sinneszellen). Das Melanin der Pigmentepithelzellen erhält vor allem später die Funktion das einfallende Licht bei den Fotorezeptoren zu dämpfen, beziehungsweise eine Lichtreflexion zu vermeiden (Aumedo, 2019). Erste Axone verlassen die Retina um 32-34 Stunden, was ein wichtiger Schritt zur Aufnahme von visuellen Reizen ist (Walz, 2006). Zu den ersten sich differenzierenden Zellen in der Retina gehören auch die Ganglienzellen der ventralen (= bauchseitig, hier: Vorne unten) Retina, die sich schon 36 h nach der Befruchtung differenzieren. In dieser Phase wird ebenfalls der Blutkreislauf geformt und das Herz fängt an zu schlagen. Gegen Ende dieser Phase erscheinen an der Bauchseite des Embryos erste Anlagen für die Schwimmblase und die Leber, die jedoch schlecht visibel auf der Rückseite des Dotters versteckt sind.

Die letzte Phase wird als «Hatching Phase» (48 h - 72 h) bezeichnet (Kimmel et al., 1995). Bis zum Ende des dritten Tages werden die reifende Kreaturen noch Embryo genannt, danach nennt man sie Larven (Kimmel et al., 1995). Die meisten morphogenetischen Prozesse der Organanlagen sind jetzt erledigt und verlangsamen sich. 55 h nach der Befruchtung kann man die äusseren Segmente von den Zapfen und Stäbchen des Auges sowie ihre synaptischen Enden langsam erkennen (Fleisch & Neuhauss, 2006). In dieser Phase fängt sich zuerst der Mund, sowie der Kiefer mit den einzigen Zähnen, die sie jemals besitzen werden, an zu entwickeln (kontinuierlich aber auch im Larvenstadium) und gegen Ende dieser Phase ist auch die Anlage für die Schwimmblase deutlicher erkennbar. Parallel zu diesen Prozessen fängt der Eidotter an zu schrumpfen (siehe Abbildung 2b)) (Kimmel et al., 1995).

Nach dem Schlüpfen (nach ungefähr 72 h) befinden sich die Kreaturen, wie schon erwähnt, im Larvenstadium. Im frühen Larvenstadium, in dem mit Entwicklungen der Larve das Leben mit Fähigkeiten, wie schnelle Reaktionen zur Flucht und die Fähigkeit sich zu ernähren, ermöglicht wird, bläst sich die Schwimmblase auf, die Larve beginnt aktiv zu schwimmen, sie kann die Flossen bewegen und natürlich auch die Augen (Kimmel et al., 1995).

Nach ungefähr 74 h kann man feststellen, dass alle Zellarten der Retina sowie auch synaptische Verbindungen am richtigen Ort vorhanden sind, daher kann die Retina als wichtiger Baustein des Auges und folglich der visuellen Wahrnehmung nach approximativ drei Tagen als funktionell arbeitsfähig betrachtet werden. Dementsprechend kann man schon ab drei Tagen ein visuell beeinflusstes Verhalten feststellen (Walz, 2006). Die Signaltransmission der

Fotorezeptoren ist jedoch erst komplett funktionsfähig fünf Tage nach der Befruchtung. (Fleisch & Neuhauss, 2016).

Obwohl die Stäbchen morphologisch schon 5 Tage nach Befruchtung erkennbar waren, wurde gemessen, dass ihre ersten bedeutsamen Beiträge zu der Wahrnehmung 15 Tage nach Fertilisation stattfinden. So kann man sagen, dass die Zapfen die Wahrnehmung der Larven zum Zeitpunkt der durchgeführten Experimente dominieren (Fleisch & Neuhauss, 2006).

2.1.4 Anatomie des visuellen Wahrnehmungssystems

Die Anatomie der Zebrafischlarvenauges ist demjenigen des Menschen äusserst ähnlich, weshalb Zebrafischlarven als Modellorganismen für das visuelle System verwendet werden (Studyflix GmbH, 2022). Ein funktionierendes visuelles System der Larven zum Zeitpunkt der Versuche ist die Basis für den OMR.

Dennoch war das Einhalten der fünftägigen Alterslimite der Larven für die Experimente aufgrund der Vorschriften des Tierschutzes essentiell. Dies stellt jedoch kein Hindernis dar, denn die OMR-Experimente sind bei diesem jungen Alter der Fische gut durchführbar, da sich die Larven und besonders ihre Augen rapid entwickeln und sie zum Zeitpunkt von fünf Tagen nach der Fertilisation (Strähle U., et al., 2012) ziemlich hoch entwickelte Augen besitzen. Diese wachsen, wie bei den meisten Knochenfischen, über das ganze Leben weiter (Walz, 2006).

Schon beim ersten Blick auf die Larve fallen ihre unproportional grossen Augen auf (Abbildung 4b)). Sie dominieren sozusagen die Larve und spielen auch eine entsprechend grosse Rolle für sie. Wie oben und in 2.1.3 erwähnt, entwickeln sich ihre Augen sehr schnell und haben zum Zeitpunkt der Experimente (5 Tage) schon die Schichtungen eines Auges, die typisch für (höhere) Wirbeltiere sind (Fleisch & Neuhauss, 2006). Auch sind sie mit humanen Augen vergleichbar (siehe Abbildung 4a)).

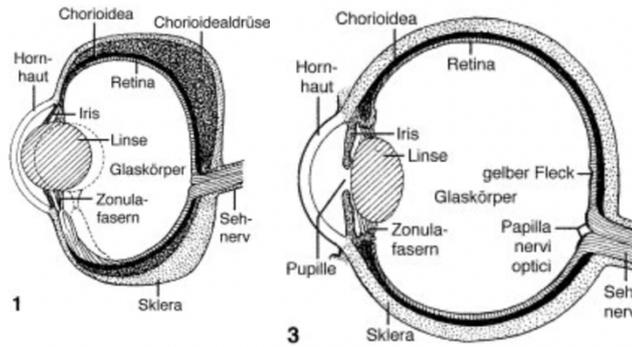


Abbildung 4a) Vergleich eines Fischeauges (1) und eines Menschauges (3) (Spektrum, 1999)

Ganz grob kann man sagen, dass die Augen von erwachsenen (und nach einem gewissen Zeitpunkt auch von Larven) Zebrafischen, ähnlich wie beim Menschen (vgl. Abbildung 4a)), aus einer Hornhaut (Cornea), Linse, einem Glaskörper, einer Netzhaut (Retina), einem Sehnerv, einer Aderhaut (Chorioidea), Lederhaut (Sclera), Pupille und Iris bestehen (Studyflix GmbH, 2022). Um das Auge eines Zebrafisches/einer Zebrafischlarve zu verstehen, sollte für einen Vergleich das Prinzip des visuellen Systems von anderen Wirbeltieren oder Menschen verstanden werden: Die Hornhaut (Cornea) (sie bündelt das Licht und lässt es ins Auge hereinfallen) sowie die Linse sind für die Lichtbrechung zuständig, jedoch kann die Linse im Gegensatz zur Cornea, die zusätzlich auch noch für den Schutz vor äusseren Einflüssen verantwortlich ist, durch ringförmige Augenmuskeln (Ziliarmuskeln) ihre Form und somit ihre Brechkraft ändern, was eine scharfe Nahsicht sowie eine gute Fernsicht ermöglichen. Sie ist auch für die Aufhängung der Linse verantwortlich. Bei der Linse wird das Licht nach der Lichtbrechung der Cornea ein zweites Mal gebrochen. Das Licht, das durch die Pupille (ein Sehloch, das sagen kann, wie viel Licht durchkommt) fällt, zeichnet sich auf der Netzhaut (Retina) ab, aber als umgekehrtes Bild (Walz, 2006). Um die Pupille findet man die Iris, die oftmals auch als Regenbogenhaut bezeichnet wird, die für die Augenfarbe sorgt. Zwischen der Pupille und der Retina sitzt eine gelartige, eher durchsichtige Masse, die man als Glaskörper bezeichnet, die die Verantwortung für die Stabilität des Auges besitzt. An der Rückseite des Glaskörpers findet man die Retina, bei der sich verschiedene Arten von Nervenzellen, die Sinneszellen (Fotorezeptoren, also Stäbchen und Zapfen), Sehpigmente und Pigmentzellen befinden. In diesen Sinneszellen werden die eingetroffenen Lichtreize in elektrische Signale transformiert (siehe 2.2), die so an das Gehirn durch den Sehnerv weitergeleitet und dort verarbeitet werden. Im Gehirn entsteht dann schlussendlich die tatsächliche Wahrnehmung,

also das Bild, das wir sehen, denn es dreht wieder das umgekehrte Bild vom eingetroffenen Licht bei der Retina.

Zusätzlich versorgt noch eine Aderhaut (Choroidea) die Retina (sie umhüllt die Netzhaut) mit Blut. Zu äusserst, die Schicht die auch die Choroidea und den Sehnerv umhüllt, befindet sich die Lederhaut (Sclera). Diese Schicht ist beim Menschen die weisse Schicht, die wir um die Iris wahrnehmen. Ihre Funktion ist es, das Auge stabil zu halten und es zu schützen (Studyflix GmbH, 2022).

Dennoch gibt es deutliche Differenzen zwischen dem Auge von einer Larve (und auch beim erwachsenen Zebrafisch) und dem Auge eines Menschen. Dies hat vor allem mit der Anpassung an den Lebensraum zu tun, wie bei den meisten Tieren. Da das Wasser, Kornea und der Glaskörper bei einem Zebrafisch die gleiche Brechkraft besitzen, geschieht die Fokussierung auf ein Objekt nur durch eine «sphärische» Linse. Im Gegensatz zum Menschen ist diese nicht linsenförmig, sondern hat eine kugelige Form (vgl. Abbildung 4b)). Dennoch kann die Linse geringe Akkommodation (Anpassung der Fokussierung) durch den Retraktionsmuskel der Linse (vergleichbar mit Menschen; Teil der Ziliarmuskeln), beziehungsweise mit dem Nerv *Nervus retractor lentis* erreichen. Mit dem zieht sie die ganze Linse ins Auge zurück (verändert Abstand von der Linse zur Retina), um ferne Objekte zu erkennen (aber ungenau). Für die Nahsicht entspannt sich dieser Muskel wieder (dieses Prinzip gilt hier allerdings für Knochenfische, es kann je nach Fischart variieren). Dazu ist die Iris unbeweglich und somit starr, da sie keine dilatorischen Muskeln (beim Menschen: *Musculus sphincter pupillae*) oder Schliessmuskulatur (beim Menschen: *Musculus dilatator pupillae*) (Gonzalez, 2022) enthält, das heisst, dass die Pupille den Lichteinfall nicht regulieren kann. Dies hat jedoch keine grossen Folgen im natürlichen Lebensraum, denn in einem Reisfeld ist der Lichteinfall, der durch das Wasser (Umfeld) kommt, nicht so hoch, dass sie das Auge, respektiv die Retina beschädigen könnte (Walz, 2006).

Bemerkenswert ist, dass Zebrafisch(-Larven) fähig sind, ihre Retina (im Gegensatz zum Menschen) zu regenerieren (Sehvermögen regeneriert nach ≈ 28 Tage, (Grass, 2017)), was sie in der Wissenschaft auch noch zu bemerkenswerten Tieren macht.

Wie beim Menschen ist die Retina an sich mehrheitlich transparent und dünn (Walz, 2006). Im Vergleich zu Tiefseefischen und Menschen sind Zebrafische tetrachromatisch (tetra gr. = vier, chroma gr. = Farbe), also besitzen vier unterschiedliche Zapfen- Rezeptorzellen (siehe 2.2).

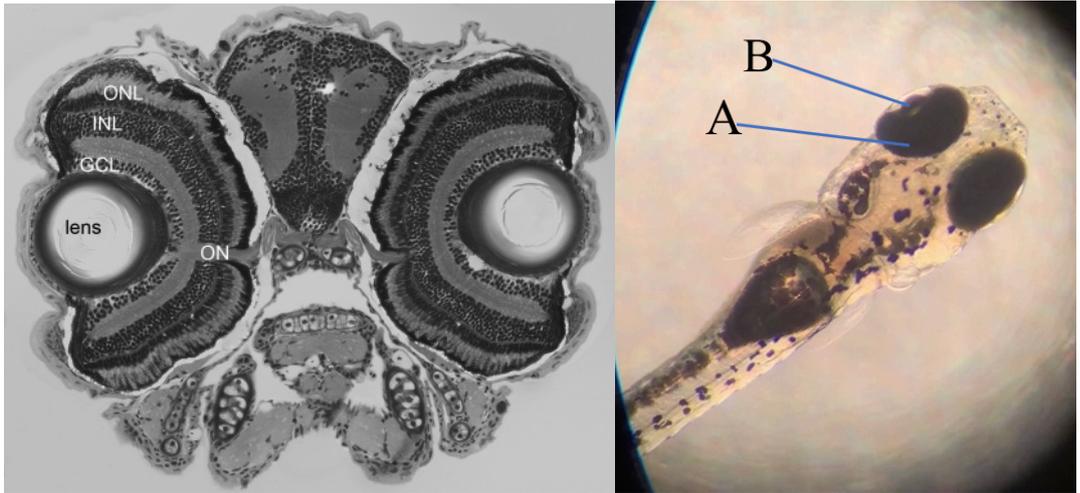
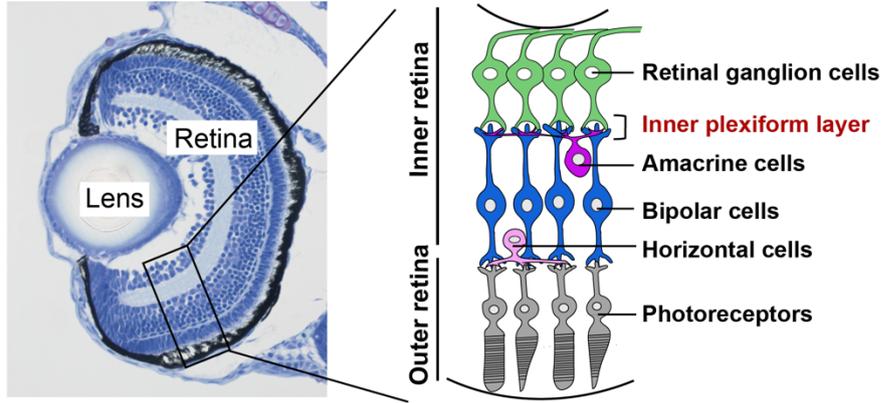


Abbildung 2c) Morphologie von einer 6-tägigen Zebrafishlarve (Fleisch & Neuhaus, 2006)

Abbildung 4b) Nahaufnahme eines Zebrafisches, 17x vergrößert. A) Dunkle Pigmentepithelzellen, B) Sphärische Linse einer Zebrafishlarve (R. Sukthankar, 2022)

Bei der Abbildung 2c) sieht man einen Querschnitt von einer 6 Tage alter Zebrafishlarve. Die Linse ist sehr gut ersichtlich. Man erkennt die schon früh differenzierten Ganglienzellen (GCL) der Retina. Anschliessend kann man die innere (Bipolar-, Amakrin- und Horizontalzellen & Müller-Zellen (siehe Abbildung 4c)), die aus funktionell verschiedenen Zellklassen besteht, und äussere (enthält die Zellkörper der Fotorezeptoren) nukleäre Schicht der Retina erkennen. Die Zellen der inneren nukleären Schicht erfüllen die Funktion der Vorverarbeitung der Signale (siehe 2.2). Rechts von der Linse auf der Abbildung 2c) können wir auch den Sehnerv (ON) identifizieren (Fleisch & Neuhaus, 2006).



Embryonic zebrafish eye

Abbildung 4c) Aufbau der Nervenzellen in der Retina des Zebrafisches (Mai et al., 2022)

2.2 Farb- und Kontrastwahrnehmung von Fischen

Wie bei menschlichen Augen (siehe Vergleich; Abbildung 5) besitzen Fischaugen Fotorezeptoren in ihrer Retina, die unter anderem für deren Lichtwahrnehmung verantwortlich sind. Diese können also das Licht absorbieren und anschliessend Rezeptorpotenziale verursachen. Sie bewirken in den folgenden Nervenzellen der Retina Übertragung elektrischer Erregungen. Die visuelle Information wird anschliessend von den Fotorezeptoren zu den Horizontalzellen und daraufhin zu den Bipolarzellen weitergeleitet. In der nächsten synaptischen Schicht, nach der inneren plexiformen Schicht, in den Ganglienzellen entstehen dann schlussendlich die Aktionspotenziale, welche über Axone im Sehnerv (Nervus Opticus) ins Gehirn gelangen. Die verantwortlichen Fotorezeptoren, beziehungsweise Lichtsinneszellen bestehen aus Stäbchen und Zapfen (Eckelbrecht, 2018).

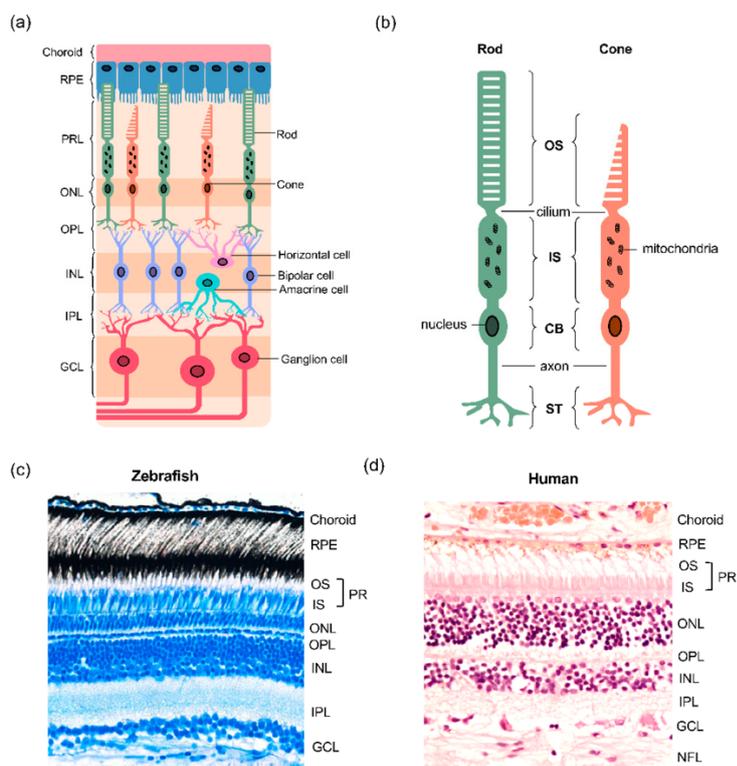


Abbildung 5 a) Aufbau Retina mit verschiedenen Nervenzellen und Fotorezeptoren b) Aufbau von Zapfen (cone) und Stäbchen (rod) c) Aufbau der Retina beim Zebrafisch d) Aufbau der Retina beim Menschen (Jaroszynska, et al., 2021)

2.2.1 Stäbchen

Die längliche Form gibt den Stäbchen ihren Namen. Sie sind lichtempfindlicher als Zapfen und sind für das Sehen bei einer geringen Helligkeit (bei Menschen beispielsweise bei Dämmerung) verantwortlich. Mit den Stäbchen kann man zwar hell-dunkel Töne wahrnehmen, aber keine Farben, denn für diese sind die Zapfen zuständig.

Ihre Funktionsweise wird dadurch ermöglicht, dass sie in ihren Aussensegmenten hunderte flache Vesikel (Disks) enthalten und in deren Membran (von den Disks) liegt ein Sehfärbstoff, namens Rhodopsin, dicht gepackt vor. Ein Rhodopsinmolekül besteht aus einem Opsin-Protein und dem Retinal, ein lichtabsorbierendes Molekül. Das Retinal ist dabei im Protein integriert. Wichtig ist die Unterscheidung von den zwei Retinalformen; bei Dunkelheit findet man fast nur 11-cis-Retinal, während bei Belichtung dies zu einem all-trans-Retinal transformiert wird. Das Licht aktiviert somit das Rhodopsin. Diese Strukturänderung (Konformationsänderung) löst eine Kaskade von Signalen aus, die eine Änderung des Membranpotenzials bewirken (Eckelbrecht, 2018).

Analog zu den Menschen und gewissen Wirbeltieren findet in den Stäbchen, um Signale entstehen zu lassen, eine Transduktion (Vorgang von Absorption des Lichtes bis Membranpotenzialsänderung) statt. Es ist vergleichbar mit dem Prozess, der bei den Menschen stattfindet: Im Aussensegment der Stäbchen strömen ständig während der Dunkelheit Natrium-Ionen durch viele offene Natriumkanäle (Dunkelstrom). Allerdings werden dabei auch Natrium-Ionen durch Ionenpumpen hinausbefördert. Somit stellt sich ein Gleichgewichtspotenzial bei der Membran (bei Menschen bei -40 mV) ein. (Eckelbrecht, 2018) Schon bei dem kleinsten absorbierten Lichtreiz (Lichtquant) ist eine eindeutige Änderung des Membranpotenzials zu erkennen. Das hat damit zu tun, dass ein Rhodopsinmolekül auch weitere Moleküle aktiviert und somit entsteht eine Signalkaskade. Genauer betrachtet aktiviert das angeregte Rhodopsinmolekül G-Proteine (namens Transducin), die, einmal aktiv, jeweils ein Molekül der Phosphodiesterase (abgekürzt PDE) aktiviert. Jeweils ein PDE-Molekül transformiert cyclische Guanosinmonophosphate (zellulärer Botenstoff, um Signale weiterleiten zu können, visuelle Signaltransduktion) zu Guanosinmonophosphate. Als Konsequenz sinkt die Konzentration von cyclischem Guanosinmonophosphat und das bewirkt,

dass weniger Ionenkanäle offen sind. So verändert sich das Membranpotenzial (bei Menschen sinkt es auf -70 mV) (Eckelbrecht, 2018).

Das Rhodopsin ist stets in einem Zyklus (Rhodopsinzyklus). Nach der Aktivierung durch das Licht wird das Retinal vom Opsin getrennt. Das Opsin bleibt im Aussensegment der Stäbchen, das Retinal verlässt jedoch die Zelle und wird wieder (in der Pigmentschicht) zu einer Vorstufe des 11-cis-Retinal umgeformt. Im Aussensegment wird dies wieder aufgenommen und in das tatsächliche 11-cis-Retinal umgewandelt. So kann sich das Opsin wieder mit dem 11-cis-Retinal zusammenschliessen und von vorne Rhodopsin bilden. Die Rhodopsinkonzentration im Stäbchen schwankt durch ein Gleichgewicht zwischen dessen Abbau und Aufbau. Wird das Stäbchen stärker beleuchtet, so zerfällt mehr Rhodopsin (um Signale zu erzeugen) und so ist auch die Rhodopsinkonzentration im Aussensegment kleiner. Von dessen Konzentration ist die Lichtempfindlichkeit der Fotorezeptoren abhängig. Bei geringer Konzentration ist die Wahrscheinlichkeit, dass das Licht auf ein Rhodopsinmolekül trifft auch wesentlich geringer. Generell kann man sagen, dass sobald Licht auf die Retina fällt, sinkt die Rhodopsinkonzentration sowohl auch die Lichtempfindlichkeit. Bei Dunkelheit ist die Lichtempfindlichkeit der Fotorezeptoren daher maximal (Eckelbrecht, 2018).

2.2.2 Zapfen

Licht an sich hat keine Farbe, sondern es werden bestimmte Wellenlängen des Lichtes vom Auge aufgenommen, die dann als Farben durch das Gehirn wahrgenommen werden.

In der Netzhaut befinden sich neben den Stäbchen die Zapfen, die für dieses wahrgenommene Licht verschiedener Wellenlängen verschieden empfindlich sind. Menschen besitzen drei Zapfentypen (S-, M- und L-Zapfen (Eckelbrecht, 2018)), während Zebrafische vier Zapfentypen besitzen (S-, M-, L-Zapfen und UV-Zapfen). Sie werden deswegen als Tetrachromaten (griech. tetra = vier, chroma = Farbe) bezeichnet. Die Bezeichnungen kommen von dem unterschiedlichen Gehalt an dem Sehfärbstoff der Farben (Photopsine) und somit wo sie im Spektrum der Wellenlängen die grösste Empfindlichkeit besitzen (Fleisch & Neuhaus, 2006). Ohne verschiedene Zapfentypen wäre die Unterscheidung zwischen den verschiedenen Wellenlängen gar nicht möglich. So decken diese Zapfen jeweils einen Bereich des Spektrums ab (und haben auch das Absorptionsmaximum dort), aber überschneiden sich auch; S-Zapfen decken den Bereich bei «short wavelength» (kurze Wellenlängen), für M-Zapfen bei «medium wavelength» (mittlere Wellenlängen), L-Zapfen bei «long wavelength» (lange Wellenlängen)

und UV-Zapfen bei « UV wavelength» (Wellenlängen im UV-Bereich) (SimplyScience Stiftung, 2015).

Wichtig zu beachten ist, dass die Farbwahrnehmung bei Tieren nicht unbedingt der Farbwahrnehmung von Menschen entsprechen muss, so muss unser wahrgenommenes Rot nicht unbedingt das gleiche Rot für Zebrafische sein, da es trotz gleicher Wellenlänge von deren Gehirn anders verarbeitet werden könnte. Zapfen sind aber nicht nur für die Farbwahrnehmung zuständig, sondern tragen auch, zusammen mit den Stäbchen, zum hell-dunkel Sehen bei. So muss es auch nicht heissen, dass Zebrafische Farben sehen müssen.

Diese Zapfen senden je nach Wellenlänge ein anderes Erregungsmuster an das Gehirn. Beispielsweise wird bei einer Wellenlänge im Bereich 575 nm vom L-Zapfen ein anderes Rezeptorpotenzial gesendet wie wenn der L- Zapfen eine mittlere Wellenlänge (grüne Kurve ((Abbildung 6); 475 nm, das von allen Zapfen absorbiert wird) absorbiert und ein Rezeptorsignal sendet, was dann vergleichsweise sehr tief ist. Dafür sendet bei 500 nm der M-Zapfen, der relativ zu anderen in diesem Bereich zu einer hohen Absorption dieser Wellenlänge fähig ist, demnach auch höhere Rezeptorpotenziale.

Jedoch sind verschiedene Zapfen essentiell für die Farbunterscheidung, da man nicht anhand eines Zapfens (z.B. M-Zapfen) die Wellenlängen im Licht unterscheiden kann. Da gerade die Absorptionskurven (Optimumskurve) der Zapfen (siehe Abbildung 6 und 7) wie eine nach unten gerichteter Parabel verlaufen, absorbiert beispielsweise der M-Zapfen bei uns Menschen die Wellenlängen 500 nm und 650 nm gleich gut. Bei Zebrafischen sieht aber die Absorptionskurve natürlich anders als beim Menschen aus (siehe Abbildung 6).

Wichtig für die Farbwahrnehmung ist welche Zapfentypen aktiv sind und wie stark deren Rezeptorpotenziale sind.

Die Helligkeit des Lichtes spielt für die Rezeptorpotenziale auch eine bedeutende Rolle. Es kann ein mittleres Rezeptorpotenzial gebildet werden, wenn der L-Zapfen starkes Licht mit 490 nm absorbiert und wenn ein schwaches Licht mit 580 nm absorbiert wird. So kommt der S-Zapfen zur Hilfe, mit dessen Rezeptorpotenzial das Gehirn erst die Wellenlänge und die Helligkeit unterscheiden kann. (Eckelbrecht, 2018)

Die Signalweiterleitung funktioniert analog zu der Transduktion der Stäbchen, jedoch werden statt Rhodopsin andere Sehfärbstoffe verwendet (siehe Abbildung 6).

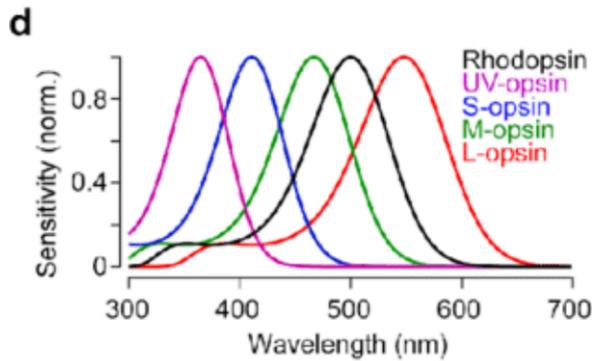


Abbildung 6 Empfindlichkeit der Zapfen von *Danio Rerio* (Franke et al., 2019)

Bei Abbildung 6 sehen wir die Absorptionskurve eines Zebrafisches. Dabei sind die verschiedenen Farbstoffe zu sehen und wo sie ihr Maximum erreichen. Dabei fällt auf, dass sich die Maxima von der menschlichen Absorptionskurve deutlich unterscheiden (Abbildung 7).

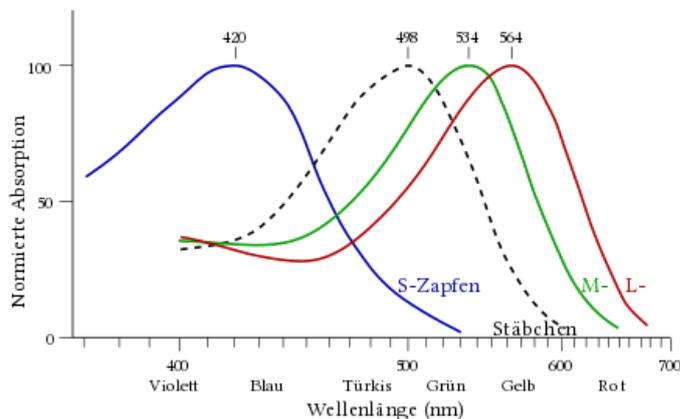


Abbildung 7 Absorptionskurve der menschlichen Fotorezeptoren (J.K Bowmaker, et al., 1980)

Da Menschen nur Trichromaten (griech. tri = dreifach, chroma = Farbe) sind, haben wir dementsprechend auch eine Kurve weniger (also keine UV-Zapfen). Die grüne Kurve der M-Zapfen (Abbildung 7) und die rote Kurve der L-Zapfen liegen beim Menschen viel näher bei einander als beim Zebrafisch (Abbildung 6), bei dem die rote und grüne Kurve deutlich weiter voneinander entfernt sind und somit auch Maxima haben, die weiter voneinander liegen. Dahingegen liegt das Maximum der blauen Kurve beim Zebrafisch viel mehr im kurzwelligeren Bereich wie die der blauen Kurve beim Menschen.

Spannend ist auch, dass die Fotorezeptoren der Zebrafische, die diese Kurven bilden, verschieden viele Photonen (Lichtteilchen, die Energie besitzen) brauchen für die gleiche «Helligkeit» der Farbe, die sie dann sehen. Darum können Fotorezeptoren als «Photonenzähler»

betrachtet werden, darum geht die Information der Wellenlänge (Farbe) verloren und erst durch das Vergleichen der jetzt aktivierten Zapfen ist es möglich, die Farben zu unterscheiden. Bei Rot beispielsweise braucht es viel weniger Photonen für die gleiche Effizienz/ Stärke des Kontrasts bei anderen Farben, weil die L-Kurve viel weiter aussen steht als bei Menschen. Das heisst auch, dass nur weil man die maximale Empfindlichkeit bei den Kurven erreicht hat, heisst es nicht, dass dort auch der stärkste Kontrast sein muss. Die Maximen bei Rot können einen anderen Kontrast am Ende ausgeben (z.B. einen stärkeren) als bei Blau zum Beispiel. (Neuhauss S., 2022)

2.3 Der Optomotor Response

Der Optomotor Response (kurz: OMR) ist eine angeborene Verhaltensreaktion, die während dem Fortbewegen in vielen vor allem Fisch- und Insektenarten (und bei einzelnen Säugetieren) auftritt. Einige Beispiele, bei denen der OMR getestet wurde, sind gewisse Mausarten, *Drosophila Melanogaster*, Fächerflügler, Kakerlaken und natürlich auch der Zebrafisch. Der OMR wird in der Wissenschaft beispielsweise für die Ermittlung der Wirksamkeit therapeutischer Manipulation, Entwicklungsstörungen und entwicklungspathologische Zustände (zum Beispiel bei Mäusen) zu überprüfen (Kretschmer et al., 2015).

Der Zweck des OMR ist beispielsweise, dass der Zebrafisch in Gewässer ungeplante Kursstörungen während des Schwimmens korrigieren kann. Er bewirkt also, dass die Position in diesen Situationen stabilisiert wird. Er wird ausgelöst, wenn sich beispielsweise die Strömungen im Wasser um den Fisch oder beim Beispiel von fliegenden Insekten sich die Luftböen/ Luftströmungen um die Insekten verändern. Darum ist der OMR eine essentielle Orientierungsreaktion, die ziemlich rapid nach solchen Veränderungen in der Umgebung einsetzt (Theobald et al., 2010.).

Seine Funktionsweise beruht darauf, dass die Richtungen der eher kontinuierlichen Bewegungen des wahrgenommenen visuellen Feldes (Sehfeld) durch Selbstbewegung (dessen (der Motion) Detektion: optischer Fluss) auch die Richtung der Bewegungen des Tieres bestimmt. So können beispielsweise visuelle Reize nach links eine Änderung der Bewegungsrichtung des Tieres nach links bewirken (und mit rechts das gleiche Prinzip). Diese Steuerung des Bewegungsverhalten gibt dem OMR algorithmische Eigenschaften (Fleisch & Neuhauss, 2006).

Damit der OMR überhaupt einsetzt, muss das Gehirn von zweiäugigen Tieren die visuelle Bewegungsinformationen von jedem Auge zusammenfügen und verarbeiten (siehe Abbildung 8) (Naumann et al., 2016).

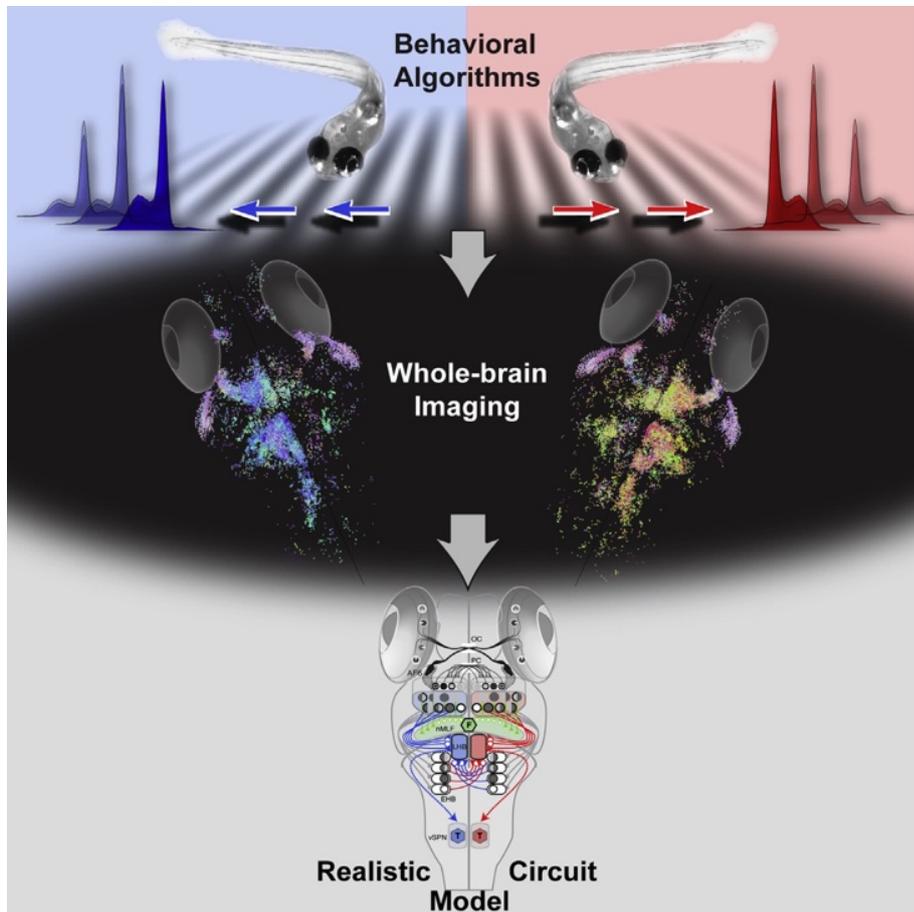


Abbildung 8 Verarbeitung der visuellen Bewegungsinformationen (Naumann et al., 2016)

2.3.1 Verarbeitung von visueller Information

Genauer betrachtet ist es wie ein Kreislauf von Informationen. Grundsätzlich werden die Informationen des optischen Flusses von der Retina mit den retinalen Ganglienzellen des *Danio Rerios* erkannt und zu den Gehirnbereichen, hauptsächlich zum Pretectum (Kerngebiet des Zwischenhirns) weitergeleitet, die die visuellen Informationen verarbeiten. Ein Teil dieser retinalen Ganglienzellen codieren auch die Richtung der wahrgenommenen visuellen Motionen und sind daher selektiv, was die Richtung des optischen Flusses betrifft, also richtungsspezifisch). Die Axone dieser richtungs-spezifischen retinalen Ganglienzellen (DS RGC) bestehen aus drei Subtypen, die je für die Wahrnehmungen einer verschiedenen Richtung, die sich je um 120° unterscheiden, da sind.

Grundsätzlich verzweigen sich die Axone der allgemeinen retinalen Ganglienzellen in 10 anatomisch verschiedene Regionen, die jeweils mit AF1 – AF10 bezeichnet werden. Es wurde durch eine Mikroskopie-Technik herausgefunden, dass die Inputs von den richtungs-spezifischen retinalen Ganglienzellen in den Verzweigungsregionen AF5 und zum Teil in AF6 endeten. Zudem wurde klar, dass diese in AF5-mündenden DS RGC nicht nur auf normale Linienbewegungen reagieren, sondern auch auf komplexere Motionen, die auch den OMR auslösen können (Koji Matsuda, et al., 2021).

Das Pretectum ist die Hauptregion im Gehirn des *Danio Rerios*, um den optischen Fluss zu verarbeiten. Es kann in zwei funktionell unterschiedene Regionen unterteilt werden; die eine Region, die beim Reagieren beim Beutefang eine Rolle spielt und eine, die sensitiv auf den optischen Fluss ist. Das Rezeptorfeld der Neuronen im Pretectum ist ziemlich gross und dessen Rezeptorfeld-Zentren sich in der unteren Hälfte des Sehfeldes des *Danio Rerios* befinden. Deswegen wird der OMR stärker von dem (wahrgenommen) optischen Fluss nach vorne in der unteren Hälfte des Sehfeldes induziert als in der oberen Hälfte des Sehfeldes.

Es gibt zwei häufige Muster des optischen Flusses, die in Frage kommen, um den OMR auszulösen; nämlich die Rotation (Gegen-/Uhrzeigersinn, etc.) und die Translation (vor- und rückwärts). Die Neuronen im Pretectum sind teilweise richtungs-spezifisch. Ein Teil der richtungs-selektiven Neuronen im Pretectum sind binokulare Neuronen, die Translations-selektiv und Rotations-selektiv sind, ein weiterer Teil dieser Zellen verarbeiten monokulare Signale (wie die DS RCG). Die Rotations-Selektivität kann suppressiert werden. Die richtungs-spezifischen Neuronen der monokularen Zellen kodieren für entweder eine nasale oder temporale (schläläenzugewandte) (eine Richtung) wahrgenommene Motionen, die entweder das linke oder das rechte (unabhängig von Wahrnehmung des anderen) Auge wahrnimmt. Diese sind jedoch nur zwei Haupteinteilungen dieser Neuronen. Es wird angenommen, dass die folgende Richtung der Fischbewegung im OMR schon zu diesem Zeitpunkt kodiert wird, nämlich von diesen selektiven Neuronen im Pretectum und weiter in diesem Verarbeitungskreislauf sind keine weiteren Schritte zur Verarbeitung dieser visuellen Information nötig (Koji Matsuda, 2021).

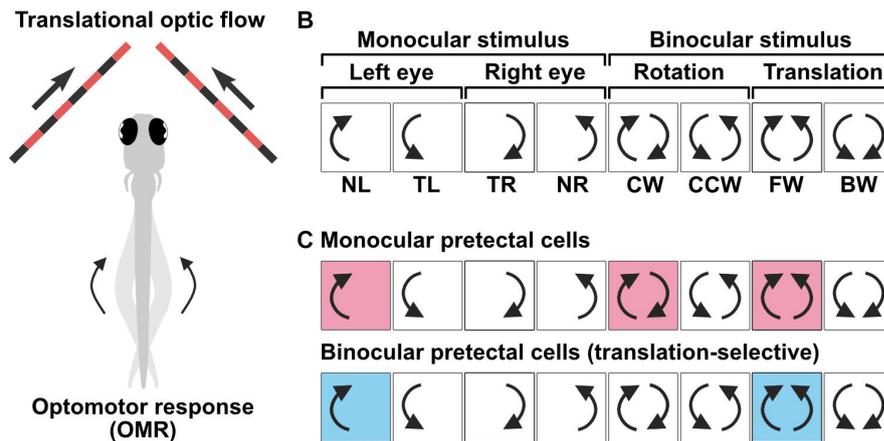


Abbildung 9 Selektivität der Neuronen der Pretectums (Koji Matsuda, 2021)

Nach der Aufnahme und Verarbeitung der Signale, sendet das Pretectum visuelle Signale (Inputs) an den Nukleus (mit Nervenzellen) des Zwischenhirns vom medialen Längsbündel (Fasciculus longitudinalis medialis, nMFL) und an die Neuronen des Hinterhirns mit dem Reticulospinalsystem (Nervensystem, RS), die schlussendlich auch das Schwimmen des Zebrafisches durch den OMR regeln. Diese Neuronen (nMFL und RS) können dieses Schwimmen kontrollieren durch von ihnen ausgehende Axone, welche das Rückenmark erreichen und spielen damit eine zentrale Rolle in diesem Kontrollprozess des OMR (Koji Matsuda, et al., 2021).

3 Methoden

3.1 Versuchsaufbau

3.1.1 Animation der Lichtstreifen

Ziel war es, eine möglichst gleitende und kontinuierliche Bewegung der farbigen und schwarzen Streifen auf dem weissen Hintergrund zu animieren. Um die Lichtstreifen und deren Bewegung möglichst präzise darzustellen, wurde die App *Adobe Animate 2022* verwendet.

Als Format wurde bei allen Versuchen das Standard-Format (640 x 480) auf *Adobe Animate 2022* verwendet.

Für den ersten Versuch wurde zuerst einmal Massen und der schwarz-weiss Kontrast für die Kontrolllichtstreifen bestimmt, die dann als Vergleich für die anderen Versuchen dienen. Alle diese Messungen wurden manuell mit einem Massstab bei einer vollen Hintergrundgrösse (100%) auf *Adobe Animate* auf einem *MacBook Pro 13''* von *Apple* durchgeführt. Diese

Messungen (Tabelle 1) gelten jedoch nur für das Animieren, denn bei der Versuchsdurchführung werden die Streifen vergrößert wegen dem Vollbildschirm.

Folgende Zielgrößen wurden geplant.

Tabelle 1 Größen für die Kontrollstreifen (Vorlage)

Streifenbezeichnung	Breite der Streifen (schwarz)	Abstand zwischen Streifen (weiss)	Anzahl Bilder pro Szene	Bilder pro Sekunde	Geschwindigkeit
Kontrollstreifen	10 mm	16 mm	17	14	20 mm/s

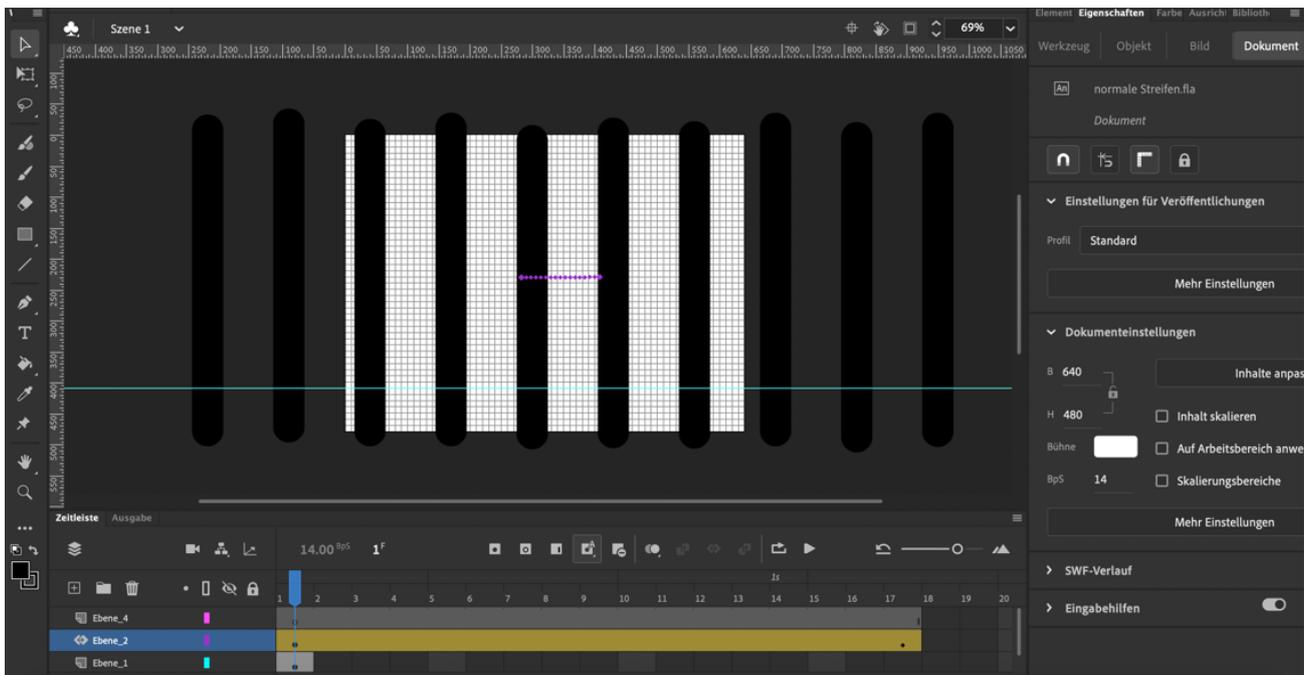


Abbildung 10 Animationsbildschirm

Es wurden zehn Streifen (auf einer zweiten Ebene) mit einer jeweiligen Breite von 10 mm und einem Abstand von jeweils 16 mm (zwischen den Streifen) am Anfang der Szene (Bild 10) so angeordnet, dass je auf der linken Seite des weissen Hintergrundes zwei Streifen im nicht sichtbaren Bereich angeordnet sind und auf der rechten Seite des Hintergrundes drei Streifen herausragen. Jedoch kann die Anzahl der aussenstehenden Streifen auf der rechten und linken Seite des Hintergrundes beliebig variiert werden, da nur wichtig ist, dass mindestens zwei Streifen auf der linken Seite für die Bewegung vorhanden sind. Entscheidend für diese Bewegung bei einer Schleifenabspielung ist jedoch, dass der erste Streifen auf dem weissen

Hintergrund am Anfang 3 mm von der linken Kante des Hintergrundes entfernt ist und dass der fünfte Streifen auf dem weissen Hintergrund (der letzte Streifen auf dem weissen Hintergrund) genau 6 mm von der rechten Kante des weissen Hintergrundes entfernt ist (siehe Abbildung 10). Diese Anordnung verhindert ein Stocken bei der späteren Schleifenabspielung.

Nach der Darstellung der Streifen wurde die Bewegung der Streifen animiert. Dazu wurden die Streifen in *Bewegungs-Tweens* umgewandelt, welches mit Markieren der Streifen, Rechtsklick und dann anschliessend mit einem Klick auf « in Bewegungstween umwandeln» erreichbar ist. Danach wurde die Szene auf 17 Bilder (Zahlen unterhalb des Abspielzeichens) verlängert und eine Bildrate von 14 BpS (Bilder pro Sekunde) eingestellt. Zunächst wurden die Streifen durch Ziehen beim 17. Bild auf 25 mm weiter verschoben. So bewegen sich die Streifen mit einer Geschwindigkeit von 200 mm/s (für deren Veränderung siehe Tabelle 4) und in einer Szene (Bild 1 – 17) insgesamt 25 mm. Diese Streifen dienen als Vorlage und sind die Kontrollstreifen (normal). Aufgrund von diesen Streifen als Vorlage, bei denen Änderungen in den verschiedenen Aspekten (Siehe folgende Tabellen; 2-6) vorgenommen wurden, wurden die weiteren Lichtstreifen animiert.

Tabelle 2 Massen für Änderung in der Streifenbreite

Streifenbezeichnung	Breite der Streifen (schwarz)	Abstand zwischen Streifen (weiss)	Anzahl Bilder pro Szene	Bilder pro Sekunde (BpS)	Geschwindigkeit
dünn	2.5 mm	16 mm	11	14	20 mm/s
Kontrollstreifen (normal)	10 mm	16 mm	17	14	20 mm/s
dick	25 mm	16 mm	17	10	20 mm/s

Massen auf dem Bildschirm während des Experiments (Vollbildschirm, Tabelle 2a):

Tabelle 2a) Massen der Streifen bei verschiedenen Breiten während des Experiments

Streifenbezeichnung	Dicke der Streifen (schwarz)	Abstand zwischen Streifen (weiss)
dünn	4 mm	29 mm
Kontrollstreifen (normal)	28 mm	30 mm
dick	47 mm	31 mm

Tabelle 3 Hexadezimale Farbdefinitionen für Änderung im Kontrast

Verschiedene schwarz-weiss Kontraste	Hex-Farbcodes
Sehr Hell (95% Helligkeit)	#F2F2F2
Hell (75 % Helligkeit)	#BEBEBE
Medium (50 % Helligkeit)	#7F7F7F
Dunkel (25 % Helligkeit)	#3F3F3F
Sehr dunkel (0% Helligkeit)	#000000

Tabelle 4 Werte für Änderung in der Geschwindigkeit

Verschiedene Geschwindigkeiten	Geschwindigkeit	Bilder pro Sekunde (BpS)
Langsam	10 mm/s	7
Normal	20 mm/s	14
Schnell	40 mm/s	28

3.1.2 Farbige Lichtstreifen

Der OMR ist prinzipiell «farbenblind» und funktioniert hauptsächlich über den Kontrast (Neuhauss, 2022), so lautet die Annahme für die Experimente. Aus diesem Grund muss, um die Wahrnehmung der farbigen Lichtstreifen von *Danio Rerio* zu ermitteln, ein gleicher bis sehr ähnlicher Farbkontrast zwischen den Farben in schwarz-weiss Töne jeweils gewählt werden. So kann man vergleichen, welche Farben der *Danio Rerio* besser wahrnehmen kann und somit auch den OMR stärker auslösen.

Um jeweils ähnliche Farbkontraste zu finden, werden Farbkreise zu Nutze gemacht. Um die schwarz-weiss Kontraste dieser Farben zu vergleichen wurde anschliessend die App «Adobe Photoshop 2021» verwendet, die es ermöglichte die Farbkreise (Abbildung 11) zu einer schwarz-weiss Palette umzuwandeln (Abbildung 12).

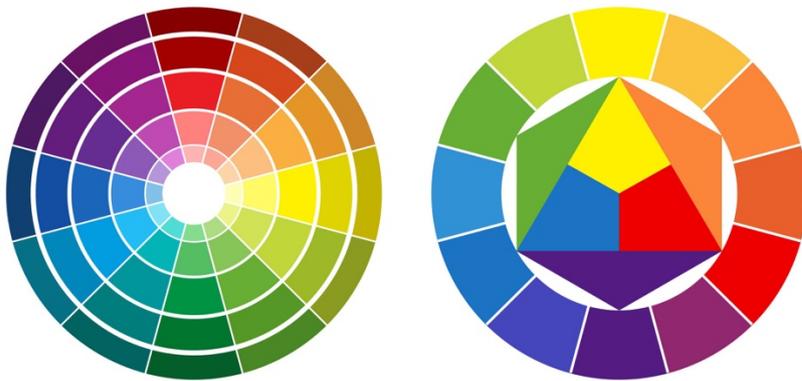


Abbildung 11 Farbkreise (Schreiner, 2020)

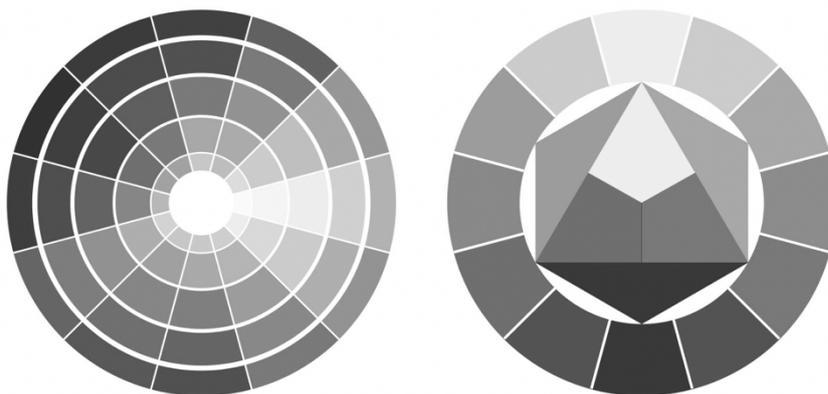


Abbildung 12 Farbkreis in schwarz-weiss (Schreiner, 2020)

Daraus konnten vor allem für die Farbexperimente mit dem gleichen Kontrast eine passende Farbe ausgewählt werden. Diese wurden als ein 6-stelliger Symbol-Code notiert, die als Hexadezimale Farbcodes bezeichnet wird. Sie bestimmen, wie viel Farbe auf dem Bildschirm angezeigt werden soll (siehe Tabelle 3, 5 und 6).

Tabelle 5 Hexadezimale Farbdefinitionen; Farben mit gleichem Kontrast

Farben mit gleichem Kontrast	Hex-Farbcodes
Rot	#FF1D04
Sandbraun	#998127
Grün	#009933
Ozeanblau	#3391A4
Violett	#9975CC
Pink	#FF0365

Tabelle 6 Hexadezimale Farbdefinitionen; Farben ohne gleichen Kontrast

Farben ohne den gleichen Kontrast	Hex-Farbcodes
Rot	#Ee0000
Orange	#FB8639
Gelb	#fff000
Grün	#67ae34
Olivengrün	#667E2F
Blau	#1C73C3
Violett	#541b82

3.1.3 Materialien



Abbildung 13 Glasbehälter

Es wurde ein runder, offener Glasbehälter (Abbildung 13) mit einem Durchmesser von 20 cm benutzt. Für die Prävention von störenden seitlichen Einflüssen, wurde die Seite des Behälters mit zwei schwarzen Papierstreifen (32 x 6) abgeklebt. Anschliessend wurde die Bodenfläche des Behälters mit einem schwarzen Filzstift fein in 10 Streifen mit einer Breite von 2 cm unterteilt. Die Mittellinie wurde zum Erkennen (und um Störungen von ganzen Linien zu vermeiden) gepunktet gezeichnet. Dieser Behälter wurde mit Wasser gefüllt, wessen Höhe konstant während allen Experimenten bei 1 cm gehalten wurde.

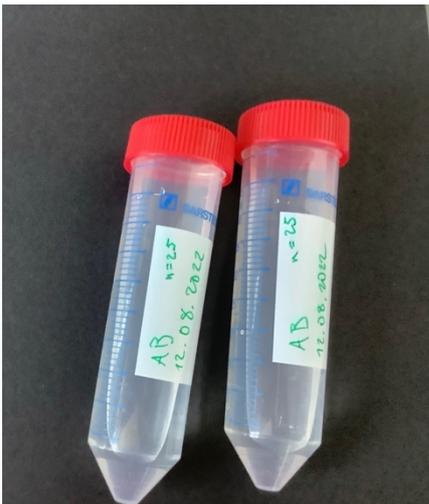


Abbildung 14 Proben mit Larven

Für den ersten und zweiten Versuchstag wurden durchschnittlich 25 Zebrafischlarven pro Behälter (insgesamt zwei Behälter pro Versuchstag, siehe Abbildung 14) von der Universität Zürich zur Verfügung gestellt. Am dritten Versuchstag befanden sich pro Behälter 30 Zebrafischlarven. Für das Protokoll wurden jeweils die Behälter als R1 und R2 bezeichnet.



Abbildung 15 Versuchsaufbau am ersten und zweiten Tag



Abbildung 16 Versuchsaufbau am dritten Tag

Um die OMR-Experimente durchzuführen, musste ein festes Gerüst konstruiert werden. Dabei wurde erstmals der Bildschirm eines Laptops (MacBook Pro 13'') auf die Tischfläche gelegt. Auf dessen Mitte wurde anschliessend der Glasbehälter platziert. Um nach dem Versuch die Fische wieder einzusammeln, wurde eine Pipette benutzt. Zudem musste ein Glastrichter verwendet werden, um die Larven, sobald man sie mit der Pipette aufgenommen hat, wieder in die Mitte des Gefässes platzieren zu können. Anschliessend wurden zwei Stativen für das Handy aufgestellt, die die Aufnahme der Experimente ermöglichten.

Mithilfe des Messgerätes von Lab-Quest konnte die Beleuchtungsstärke und die Temperatur des Wassers gemessen werden. Für das letztere wurde auch gekühltes Wasser zur Seite gestellt, um Überhitzung des Wassers ($> 28^{\circ}\text{C}$) vor allem im Sommer (während der Versuche) zu vermeiden. Die Temperatur bei allen drei Experimenten hat zwischen 21 und 26 Grad Celsius geschwankt, was aber nicht ein Problem sein sollte (siehe 2.1.1).

Zum Überprüfen welche Wellenlängen tatsächlich im Licht des Bildschirmes stecken, wurde zum Schluss ein Lichtspektrometer verwendet.

3.2 Auswertung

Bei der Auswertung wurden anschliessend die Fische pro Feld bei einem Versuch (3 Versuche pro Experiment z.B. Rot) gemessen, einmal am Anfang und einmal nach 60 Sekunden. Die einzelnen 10 Werte (10 Felder; -5 bis 5 bezeichnet) der Anfangszustände (bezogen auf den Fischanteil) und die 10 Werte der Endzustände nach 60 Sekunden wurden jeweils durch die

Gesamtanzahl Fischlarven in diesem Experiment dividiert. Dies gibt den prozentualen Anteil der Fischlarven in diesem Feld einmal am Anfang und einmal nach 60 Sekunden an. Um dann die Veränderung im Zeitintervall von 60 Sekunden zu beschreiben, sollte der prozentuale Anteil am Anfang im Feld vom prozentualen Anteil am Ende subtrahiert werden. Dies zeigt die prozentuale Zunahme oder Abnahme pro Feld.

Dabei wurden die zehn Felder in drei Kategorien (Feldgruppen) eingeteilt; Maximum, Mitte und Minimum. Bei einem 100% erfolgreichen OMR-Versuch würden sich alle Fische in Richtung Maximum (vorne) bewegen. Das Maximum umfasst die vordersten drei Felder (5,4,3). Die Mitte ist meist die Startposition der Fische und beinhaltet 4 Felder (2,1,-1,-2). Die letzten drei Felder des Minimums (-3,-4,-5) sollten bei einem komplett erfolgreichen OMR-Versuch extrem wenige Fische haben oder völlig leer stehen.

Als allererstes wurden die jeweiligen (prozentualen) Werte (Abnahme, Zunahme oder keine Änderung) der einzelnen Felder innerhalb einer Feldgruppe summiert. Dies soll die Zunahme/Abnahme in den einzelnen Feldgruppen insgesamt darstellen.

Pro Feldgruppe pro Versuch (von drei):

$$\sum_{i=1}^k x_i$$

Dabei ist k der letzte Wert und X kann die Werte von a, b oder c annehmen:

a = Maximum

b = Mitte

c = Minimum

So bekommt man pro Experiment (z.B. Rot/ pro Farbe) 3x3 Werte, da es drei Versuche pro Farbe gab. Um schlussendlich auf 3 Werte (für a, b und c) zu kommen pro Experiment, sollte der Mittelwert von den 3 Versuchen (Mittelwert für a, b und c) des gleichen Experiments bestimmt werden. Pro Experiment (Mittelwert der jeweiligen Feldgruppen der drei Versuche):

$$\frac{1}{3} \sum_{i=0}^3 x_i = \bar{x}$$

So bekommt man bei \bar{x} jeweils einen mittleren Wert (insgesamt drei) für a, b und c. Dies gibt die Veränderung bezogen auf das durchschnittliche Wachstum in den einzelnen Feldgruppen (Maximum, Mitte und Minimum) an.

Dies gibt im Diagramm dargestellt, wie viele Fischlarven von allen sich überhaupt bewegen, da hier nur der Anteil aller Fische in den einzelnen Feldgruppen berechnet wird. Dieser bewegliche Anteil aller Fische kann man bei der Abnahme in der Mitte (b) ablesen, weil dies genau dem Anteil entspricht, der sich von dort auf die Felder a und c aufteilt. Dabei wird mit beweglichen/aktiven Fischen die gemeint, die sich aktiv während des Versuches bewegt hatten, da alle Larven fähig wären sich zu bewegen und die toten Fische direkt rausgenommen wurden.

Um den Effekt des Experiments auf den OMR zu bestimmen, sollte der Anteil des Maximums und des Minimums von der Mitte berechnet werden.

$$\frac{\bar{x}_a}{\bar{x}_b} = y \text{ und } \frac{\bar{x}_c}{\bar{x}_b} = z$$

Dabei ist:

y = Prozentualer Anteil des Maximums von der Mitte (wie viel Prozent von der Mitte zum Maximum gegangen sind)

z = Prozentualer Anteil des Minimums von der Mitte (Wie viel Prozent von der Mitte zum Minimum gegangen sind)

Im Idealfall (dass der OMR ganz funktioniert hat) sollte $y - x = 100\%$ sein.

Als erfolgreich gilt das Experiment, wenn $(y - x) \geq 25\%$.

4 Resultate

Insgesamt wurden bisher sechs verschiedene Experimente mit der Methode von 3.2 ausgewertet: OMR-Experimente bei verschiedenen Streifenkontrastwerten, die räumliche Bewegung der Larven während des OMR, OMR-Experimente mit verschiedener Streifenbreite und Geschwindigkeit. Dazu wurden noch der OMR bei farbigen Streifen untersucht, nämlich einmal mit dem gleichen schwarz-weiss Kontrast der Farben und einmal ohne den gleichen schwarz-weiss Kontrast. Zum Schluss wurden auch noch Farbkombinationen (Streifen und Hintergrund) untersucht. In diesem Kapitel werden die Resultate der Auswertung der aufgezählten Experimente präsentiert.

4.1 Kontraste und räumliche Bewegung

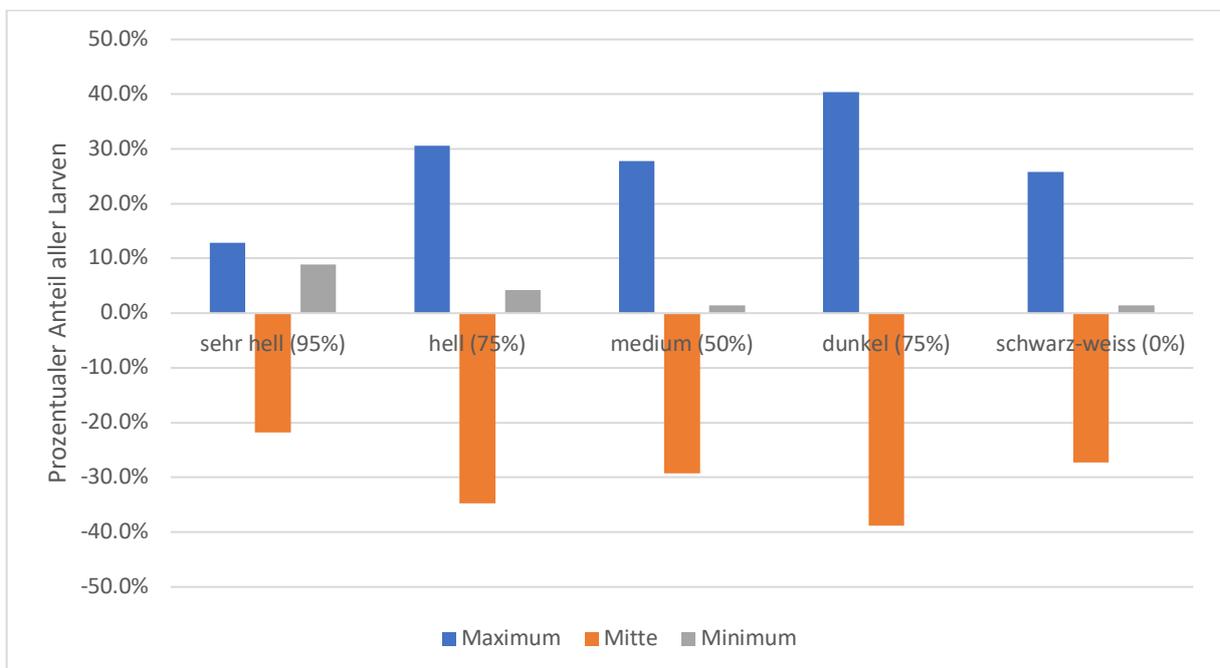


Abbildung 17 Bewegungsanteil aller Fische bei verschiedenen Kontrastwerten (Weissanteil/Helligkeit der Streifen in Prozent angegeben). Die erste Säule (blau) zeigt den Anteil aller Fische, die zum Maximum (Ziel des OMR, in die «richtige» Richtung, je höher (positiv) diese Säule ist, desto besser) geschwommen sind. Die zweite Säule (orange) zeigt prozentual den Anteil aller Larven, die sich überhaupt bewegt haben (darum negativ, sind von den Feldern der Mitte weggeschwommen). Die dritte Säule (grau) stellt dar, wie viele in die Gegenrichtung der laufenden Streifen («falsche» Richtung des OMR, darum je kleiner oder negativer die Säule, umso besser), in die Felder des Minimums, geschwommen sind.

In Abbildung 17 wurden die Bewegungsanteile bei verschiedenen schwarz-weiss Kontrastwerte gemessen. Der Hintergrund bleibt immer weiss und es verändert sich dabei lediglich der Kontrastwert des darauf liegenden, vergleichsweise schmalen Streifens. Dabei ist der Kontrastwert der Streifen, der 95% Helligkeit («sehr hell») besitzt, sehr gering und der Streifen ist praktisch weiss. Bei Streifen mit 0% Helligkeit ist der volle Kontrastwert dargestellt und der Streifen ist als pures schwarz zu sehen.

In Abbildung 17 bewegen sich deutlich mehr Fische bei Dunkel als bei Hell. Jedoch bewegen sich auch viel weniger bei Schwarz-Weiss. Es ist kein direktes Muster zu erkennen.

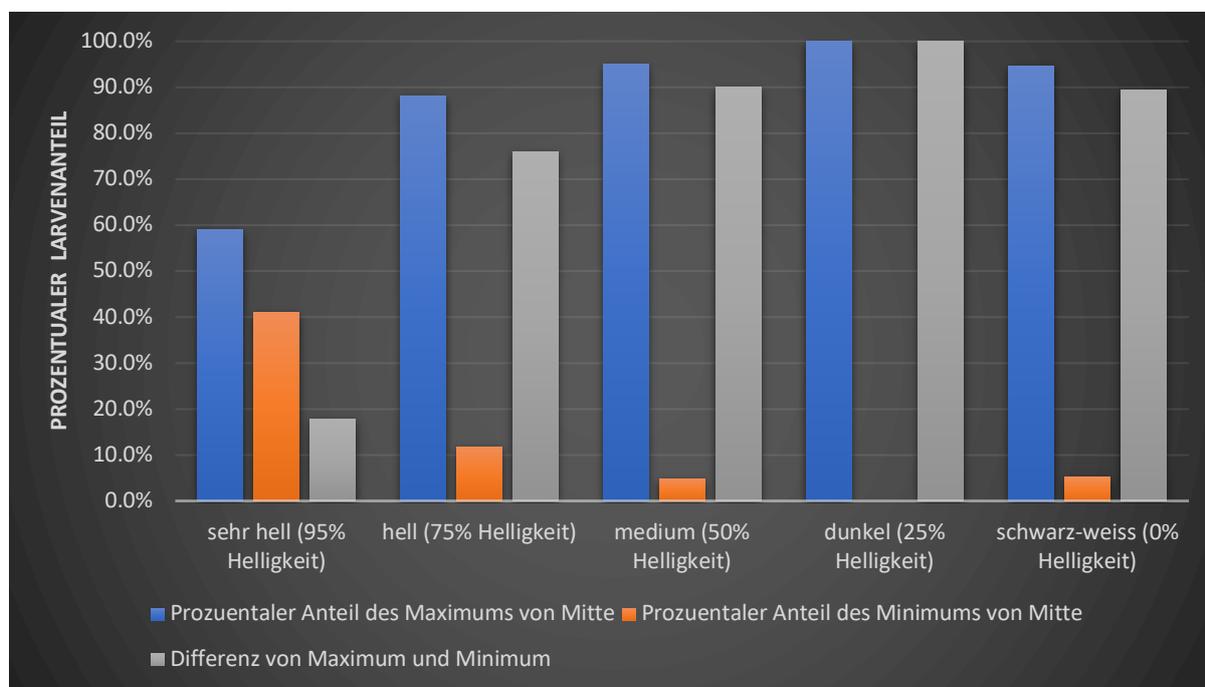


Abbildung 18 Anteil der bewegenden Fische in den Feldern bei verschiedenen Kontrastwerten. Die blaue Säule zeigt den Anteil der Larven, die sich von der Mitte (stellt den Fischanteil, der sich bewegt hat dar) ins Maximum bewegt haben (darum; je grösser diese Säule, desto besser hat der OMR funktioniert) und die orange Säule der Anteil der Larven, die sich von der Mitte in die Felder des Minimums bewegt haben. Die graue Säule zeigt die Differenz zwischen dem Anteil der Larven, die ins Maximum und Minimum geschwommen sind. Je grösser die graue Säule, umso grösser ist der Larvenanteil im Maximum und desto besser schneidet der jeweilige Kontrastwert in diesem OMR-Experiment ab.

Es ist mehr oder weniger eine stetige Zunahme (siehe Abbildung 18) des Anteils der bewegenden Fische im Maximum und somit auch eine Zunahme der Differenz zwischen dem Anteil im Minimum und Maximum mit zunehmender Kontraststärke zu beobachten. Bei «sehr hell» ist auch die Differenz zwischen den beiden relativ gering, was darauf hindeutet, dass anteilsgemäss (bei Maximum und bei Minimum) es ziemlich ausgeglichen ist und der OMR

nicht so wirksam war. Es ist jedoch eine Unregelmässigkeit (Abnahme des Anteils im Maximum im Gegensatz zu «dunkel» (25% Helligkeit)) bei schwarz-weiss (0% Helligkeit) zu beobachten.

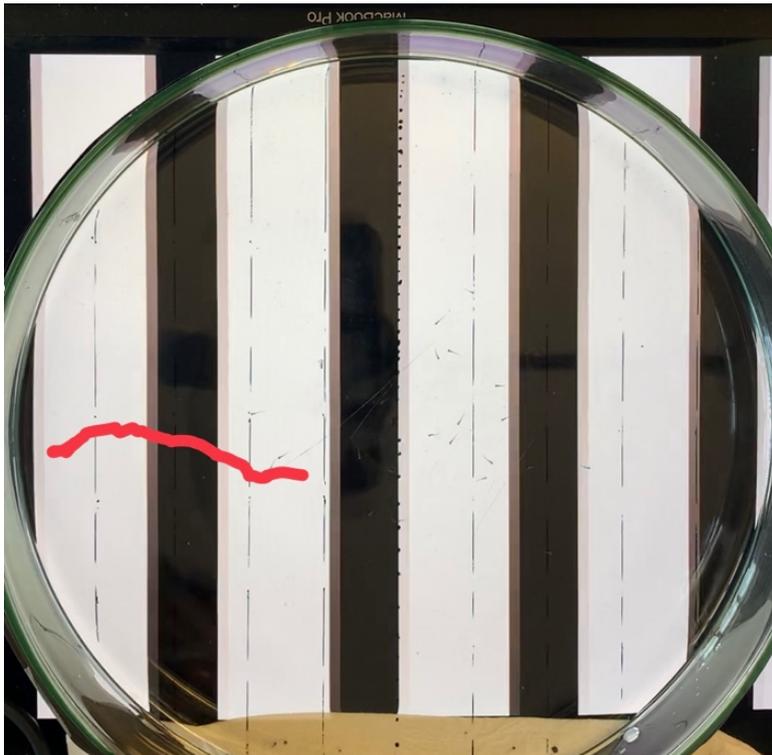


Abbildung 19 Räumliche Bewegung einer Danio Rerio Larve während 60 Sekunden

Auf Abbildung 19 ist zu erkennen, dass die Larve sich nicht liniengerade vorwärtsbewegt, aber dass sie manchmal leichte Bögen macht. Im Grossen und Ganzen kann man jedoch diese Bewegung als gerade ansehen (siehe 5.1). Wie viele Bögen die Larve macht, hängt von jeder Larve selber und von ihrer Startposition ab.

Die Geschwindigkeiten der Larven während des Zeitintervalls haben sich variiert. Es ist zu beobachten, dass in gewissen Momenten während den 60 Sekunden die Larven sich schneller bewegen. Ihre Vorwärtsbewegung ist auch nicht fließend, so wie wir es von gewissen Fischarten kennen, sondern sie schwimmen vorwärts in Schüben.

4.2 Verschiedene Breite und Geschwindigkeit

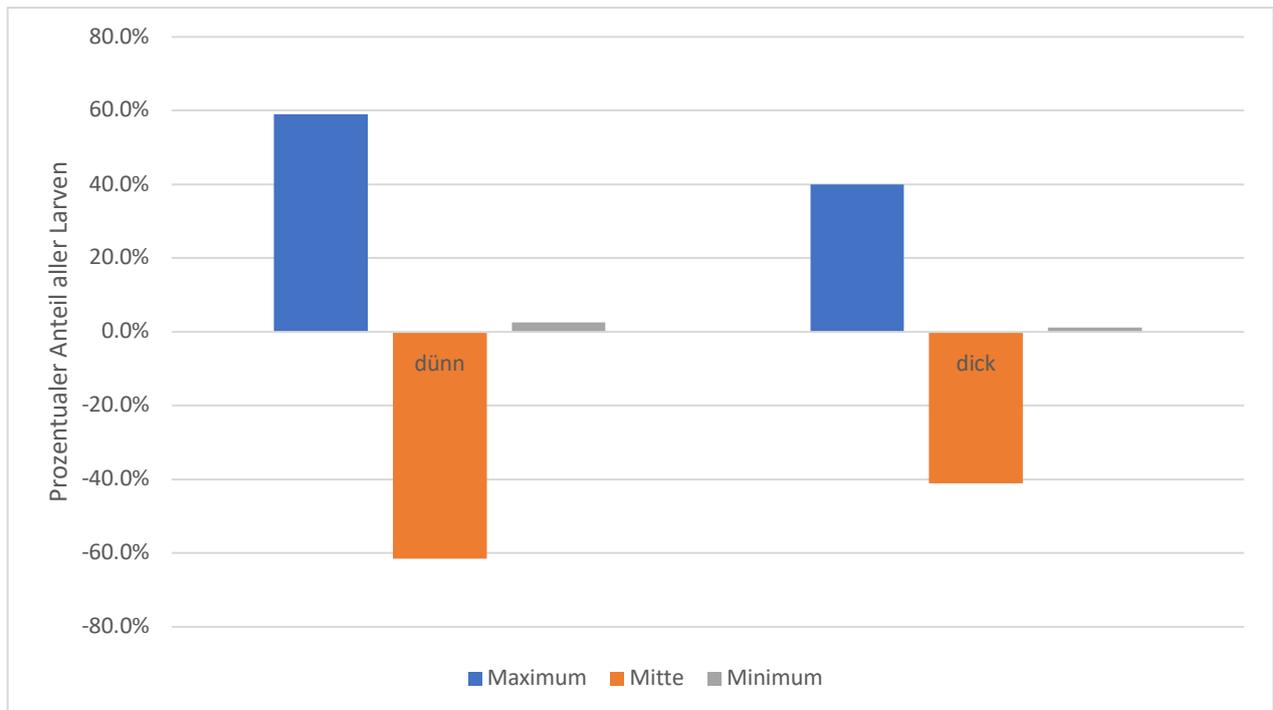


Abbildung 20 Bewegungsanteil aller Fische bei Änderung in der Streifenbreite. Die erste Säule (blau) zeigt den Anteil aller Fische, die in die Felder des Maximums (Ziel des OMR, in die «richtige» Richtung, je höher (positiv) diese Säule ist, desto besser) geschwommen sind. Die zweite Säule (orange) zeigt prozentual den Anteil aller Larven, die sich überhaupt bewegt haben (darum negativ, denn sie sind von den Feldern der Mitte weggeschwommen). Die dritte Säule (grau) stellt dar, wie viele in die Gegenrichtung der laufenden Streifen («falsche» Richtung des OMR, darum je kleiner oder negativer die Säule, umso besser), in die Felder des Minimums, geschwommen sind.

Was die Breite betrifft, wird klar (Abbildung 20), dass sich mehr Fischlarven bei den dünnen (schwarzen) Streifen bewegt haben als bei den dicken (schwarzen) Streifen.

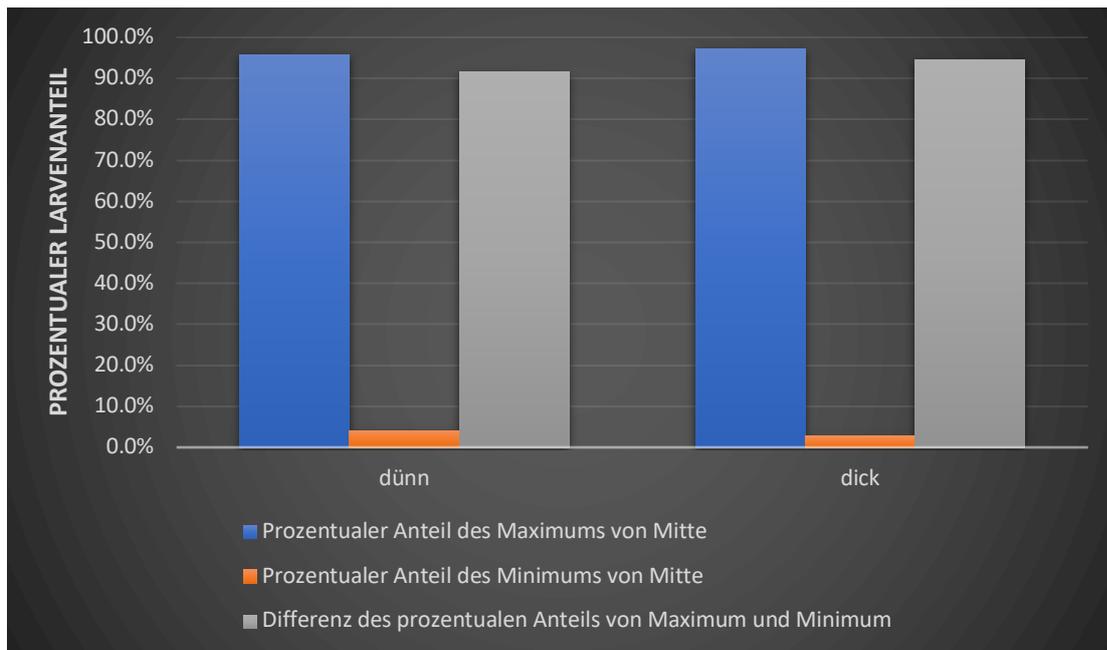


Abbildung 21 Anteil der bewegendenden Fische in den Feldern bei Änderung in der Streifenbreite. Die blaue Säule zeigt den Anteil der Larven, die sich von der Mitte (stellt den Fischanteil, der sich bewegt hat dar) ins Maximum bewegt haben (darum; je grösser diese Säule, desto besser hat der OMR funktioniert) und die orange Säule der Anteil der Larven, die sich von der Mitte in die Felder des Minimums bewegt haben. Die graue Säule zeigt die Differenz zwischen dem Anteil der Larven, die ins Maximum und Minimum geschwommen sind. Je grösser die graue Säule, umso grösser ist der Larvenanteil im Maximum und desto besser schneidet die jeweilige Breite im OMR-Experiment ab.

Es ist kaum ein Unterschied zwischen den Anteilen der bewegendenden Fische bei dünnen und dicken Streifen zu bemerken (Abbildung 21). Streng genommen könnte man sagen, dass es bei den Versuchen mit den dicken Streifen im Gegensatz zu den dünnen Streifen minimal besser gelaufen ist, denn der Anteil der bewegendenden Fische im Minimum ist bei den dünnen Streifen 4.2% und bei den dicken Streifen 2.7%. Übertragen auf 10 Fische ist es < 1 Fisch im Minimum und macht somit einen geringfügigen Unterschied.

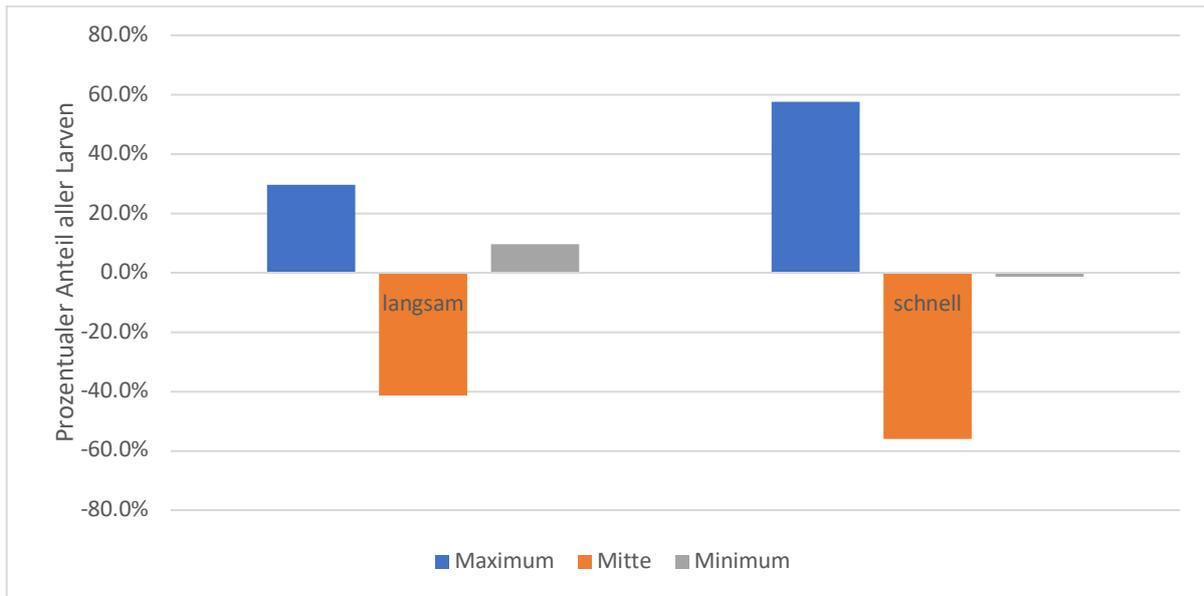


Abbildung 22 Bewegungsanteil aller Fische bei verschiedenen Geschwindigkeiten. Die erste Säule (blau) zeigt den Anteil aller Fische, die in die Felder des Maximums (Ziel des OMR, in die «richtige» Richtung, je höher (positiv) diese Säule ist, desto besser) geschwommen sind. Die zweite Säule (orange) zeigt prozentual den Anteil aller Larven, die sich überhaupt bewegt haben (darum negativ, denn sie sind von den Feldern der Mitte weggeschwommen). Die dritte Säule (grau) stellt dar, wie viele in die Gegenrichtung der laufenden Streifen («falsche» Richtung des OMR, darum je kleiner oder negativer die Säule, umso besser), in die Felder des Minimums, geschwommen sind.

Anteilmässig (von allen Larven) haben sich in Abbildung 22 mehr Larven bei der doppelten Abspielgeschwindigkeit der Streifen («schnell») als bei der halben Geschwindigkeit («langsam») bewegt.

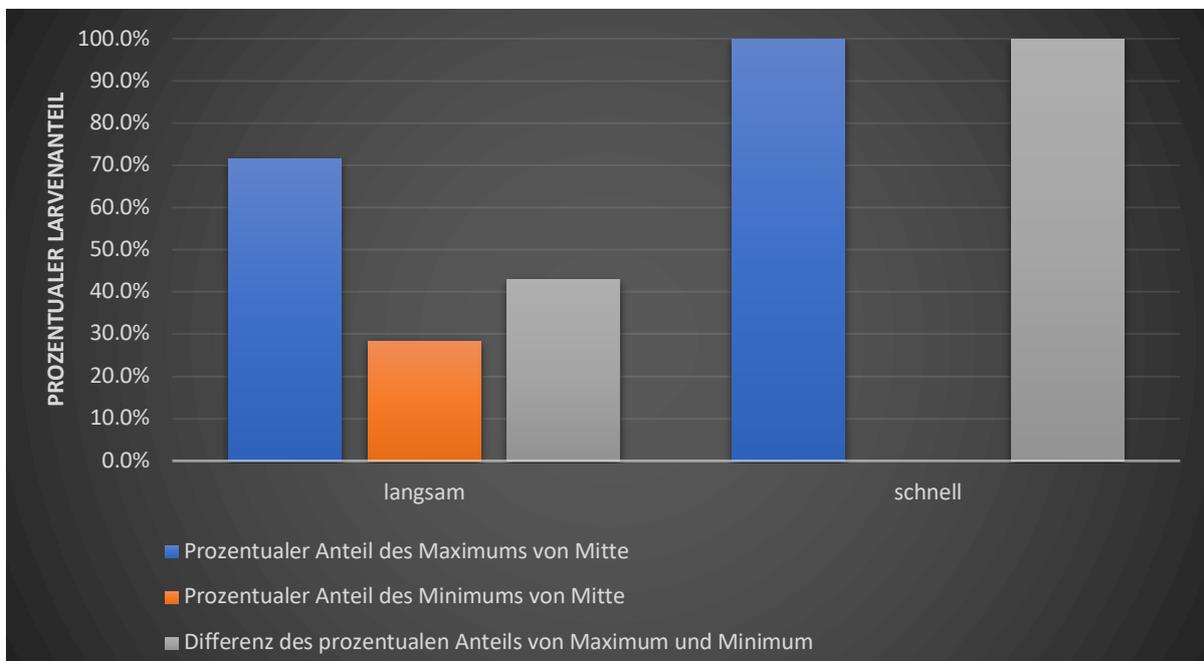


Abbildung 23 Anteil der bewegenden Fische in den Feldern bei verschiedenen Geschwindigkeiten. Die blaue Säule zeigt den Anteil der Larven, die sich von der Mitte (stellt den Fischanteil, der sich bewegt hat dar) ins Maximum bewegt haben (darum; je grösser diese Säule, desto besser hat der OMR funktioniert) und die orange Säule der Anteil der Larven, die sich von der Mitte in die Felder des Minimums bewegt haben. Die graue Säule zeigt die Differenz zwischen dem Anteil der Larven, die ins Maximum und Minimum geschwommen sind. Je grösser die graue Säule, umso grösser ist der Larvenanteil im Maximum und desto besser schneidet die jeweilige Geschwindigkeit im Experiment ab.

Es ist evident (Abbildung 23), dass der OMR bei der doppelten Laufgeschwindigkeit viel besser funktioniert hat. Alle bewegenden Fische sind hier in den Felder des Maximums geschwommen. Im Gegensatz dazu stehen die Streifen mit der halben Laufgeschwindigkeit, bei dem auch ein Teil in die Felder des Minimums gegangen sind. Trotzdem kann man sagen, dass der OMR auch bei der halben Geschwindigkeit funktioniert hat, da 28.5% (Minimum) der bewegenden Fische nicht in der Nähe von 50% (Hälfte) ist, beziehungsweise die Differenz zwischen Maximum und Minimum $\geq 25\%$.

Gerundet könnte man sagen, dass pro 10 bewegende Fische 2.5 in die «falsche» Richtung geschwommen sind. Allerdings ist dies auch nicht vernachlässigbar.

4.3 Farben mit gleichem schwarz-weiss Kontrast

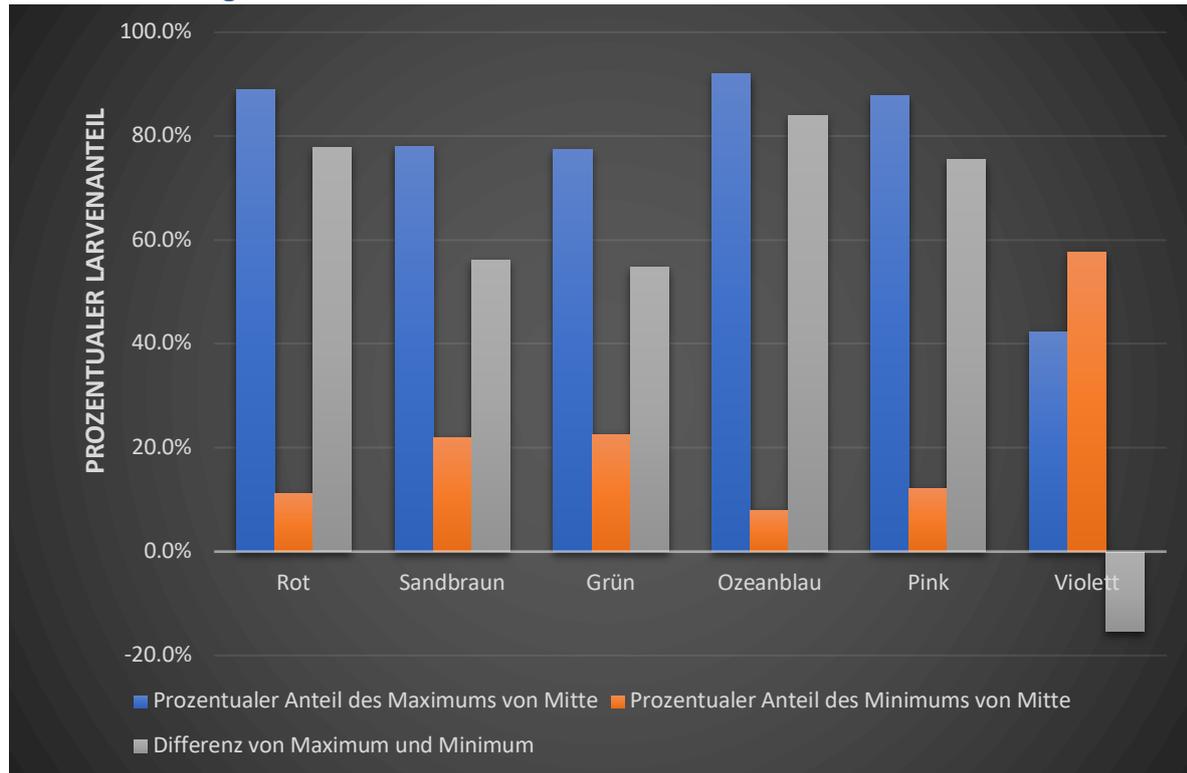


Abbildung 24 Anteil der bewegenden Fische in den Feldern bei Farben mit dem gleichen Kontrastwert. Die blaue Säule zeigt den Anteil der Larven, die sich von der Mitte (stellt den Fischanteil, der sich bewegt hat dar) ins Maximum bewegt haben (darum; je grösser diese Säule, desto besser hat der OMR funktioniert) und die orange Säule der Anteil der Larven, die sich von der Mitte in die Felder des Minimums bewegt haben. Die graue Säule zeigt die Differenz zwischen dem Anteil der Larven, die ins Maximum und Minimum geschwommen sind. Je grösser die graue Säule, umso grösser ist der Larvenanteil im Maximum und desto besser schneiden die Farben mit gleichem schwarz-weiss Kontrast ab.

Betrachtet man allerdings den Anteil der bewegenden Fischlarven (Abbildung 24), die zum Maximum geschwommen sind, so kommen folgende Ergebnisse raus: Deutlich am besten abgeschnitten haben rot und blau, bei denen schon ein hoher Anteil der sich aktiv bewegenden Fische vorlag. Obwohl sich bei violett anteilmässig viele Fischlarven aktiv waren, sind diese zu etwas mehr als die Hälfte im Gegensatz zu all den anderen gemessenen Farben ins Minimum geschwommen, was die negative graue Säule darstellt, was zeigt, dass der OMR mit einer violetten Farbe nicht wirklich funktioniert.

Der OMR scheint bei beiden Farben (Sandbraun und Grün) ungefähr gleich gut zu funktionieren, was zu fast identischen Säulen führt. Auf der anderen Seite hat Pink aber trotz ihrer relativ geringen Menge an sich bewegenden Fischen während des Versuchs ein relativ hoher Anteil, der sich ins Maximum bewegt hat. Pink und Rot sind in ihrem OMR-Verhalten (graue Säule) fast gleich.

Wenn die Larven nur schwarz-weiss (wie Menschen) sehen würden, so würden sie, wenn alle Streifenfarben nebeneinandergestellt würden, ungefähr die Streifenfarbe so, wie auf Abbildung 25 sehen.



Abbildung 25 Wenn alle Farben mit gleichem Kontrast nebeneinander wären in Schwarz-Weiss

Da oftmals Farben, die auf dem Bildschirm wahrgenommen werden, nicht unbedingt den reinen Wellenlängen entsprechen, muss man diese Farben mit einem Lichtspektrometer genauer betrachten. In Abbildung 26 ist links die Farbe unter dem Lichtspektrometer dargestellt und rechts die Farbe, so wie wir sie wahrnehmen

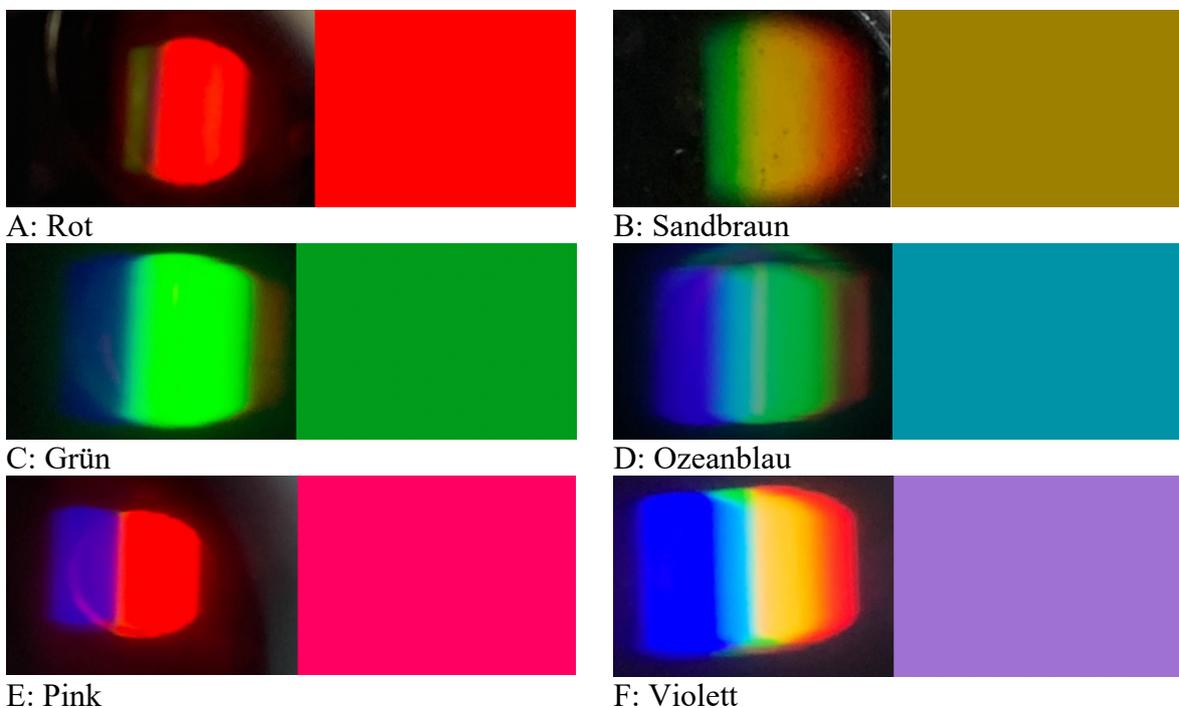


Abbildung 26 Bildschirmfarben (A-F), lichtspektrometrisch aufgetrennt; Farben mit dem gleichen schwarz-weiss Kontrast

In der Abbildung 26 wird bei Rot (A) die Farbe durch das Lichtspektrometer in Rot und Grün aufgeteilt, wobei Rot deutlich den grösseren Anteil ausmacht. Grün ist zwar ein kleiner Teil, jedoch gibt es ganz genau gesehen einen noch kleineren blauen Anteil. Bei Sandbraun (B) unter dem Lichtspektrometer sieht es schon anders aus, denn es wird in die Wellenlängen gelb (grösster Teil) zerlegt, worauf Rot und Grün und zum Schluss noch Blau folgt, das mit seinem Anteil circa dem roten Anteil entspricht. Grün (C) wird dahingegen grösstenteils in die Wellenlänge Grün zerlegt. Danach folgt anteilmässig Blau und zum Schluss besteht es aus einem eher ziemlich kleinen roten Anteil. Auch Ozeanblau (D) wird vor allem in die Wellenlängen Grün (der grösste Teil), dann Blau und ein wenig Rot zerlegt. Bei D ist jedoch der Grünanteil etwas grösser als der Blauanteil.

Beim pinken Licht (E) zerlegt das Lichtspektrometer das Licht in die Wellenlängen Blau und Rot, wobei der rote Anteil etwas grösser ist als der blaue, obwohl der Unterschied nicht so viel mehr ist.

Violett (F) wird allerdings durch das Lichtspektrometer in praktisch alle Hauptfarben zerlegt. Allerdings ist zu bemerken, dass der blaue und gelbe Anteil am grössten ist. Rot ist auch noch sichtbar, allerdings ist dessen Anteil gering. Am wenigsten kommt die grüne Wellenlänge zum Vorschein.

4.4 Farben ohne gleichen schwarz-weiss Kontrast

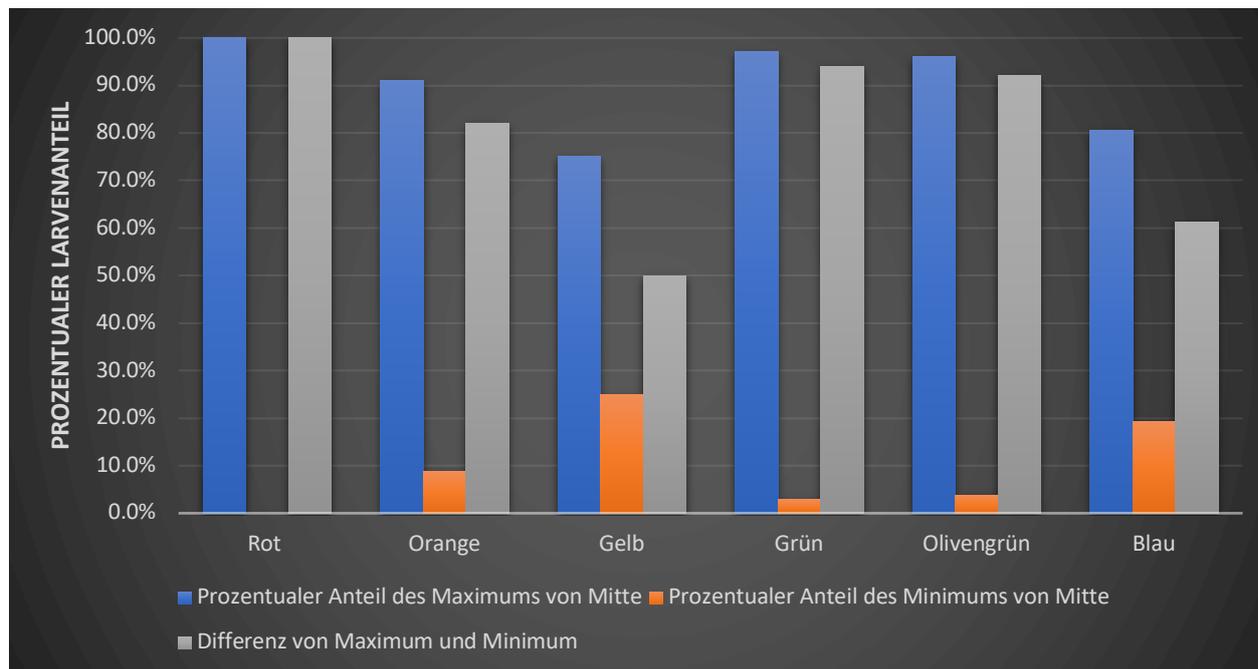


Abbildung 27 Anteil der bewegenden Fische in den Feldern bei Farben ohne gleichen Kontrastwert. Die blaue Säule zeigt den Anteil der Larven, die sich von der Mitte (stellt den Fischanteil, der sich bewegt hat dar) ins Maximum bewegt haben (darum; je grösser diese Säule, desto besser hat der OMR funktioniert) und die orange Säule der Anteil der Larven, die sich von der Mitte in die Felder des Minimums bewegt haben. Die graue Säule zeigt die Differenz zwischen dem Anteil der Larven, die ins Maximum und Minimum geschwommen sind. Je grösser die graue Säule, umso grösser ist der Larvenanteil im Maximum und desto besser schneiden die Farben ohne gleichen Kontrastwert ab.

In Abbildung 27 sieht man, dass bei Grün ein relativ grosser Teil der aktiven Fische zum Maximum (94.0%) gegangen ist und sie bei Orange (91.0%) und zum Maximum geschwommen sind.

Olivengrün schneidet mit 96.0% etwas besser als die beiden Farben ab, obwohl Grün vergleichsweise einen höheren schwarz-weiss Kontrast hat (siehe Abbildung 28). Obwohl sich bei Rot anteilmässig weniger bewegt hatten als bei Grün und Orange, sind hier alle aktiven Fische in die Felder des Maximums gegangen. Ebenfalls spannend ist, dass bei blau sich um die 20% zum Minimum bewegt hatten und somit schlechter abgeschnitten hat als Orange oder Grün, obwohl es deutlich einen grösseren schwarz-weiss Kontrastwert (dunkler, siehe Abbildung 28) hat als diese beiden Farben. Auch Rot hat fast den gleichen schwarz-weiss Kontrast (siehe Abbildung 28) wie Blau (mit einem minimalen Unterschied, dass Blau etwas dunkler ist), dennoch hat Blau etwas schlechter (20% weniger beim Maximum) abgeschnitten. Am schlechtesten hat Gelb, wie erwartet, abgeschnitten. Es korrespondiert jedoch damit, dass Gelb den schwächsten schwarz-weiss Kontrast (siehe Abbildung 28) für Menschen besitzt. Trotzdem kann man sagen, dass der OMR (bei allen) funktioniert hat (nur unterschiedlich

stark), da es wie beim Geschwindigkeitsversuch (langsam) nur 25% zum Minimum gegangen sind, also pro 10 Larven sind gerundet 3 Fische zum Minimum geschwommen.

Angenommen die Fische würden in Schwarz-Weiss sehen, wäre in etwa ihre Sicht wie in Abbildung 28. Dabei wird hier vorausgesetzt, dass sie diese Kontraste wie Menschen sehen (wie mit einem Graufilter über die Farben).

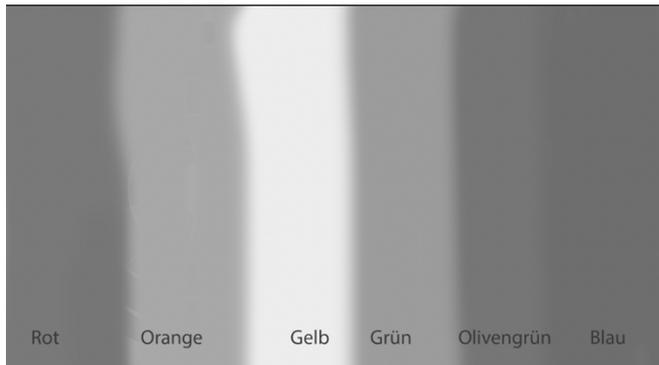


Abbildung 28 Farben ohne gleichen Kontrastwert in Schwarz-Weiss

Die dazugehörigen Wellenlängen wurden auch mit einem Lichtspektrometer auseinandergenommen (wieder: Links unter dem Lichtspektrometer und rechts, so wie wir es sehen) und dabei kamen die folgenden Resultate raus:

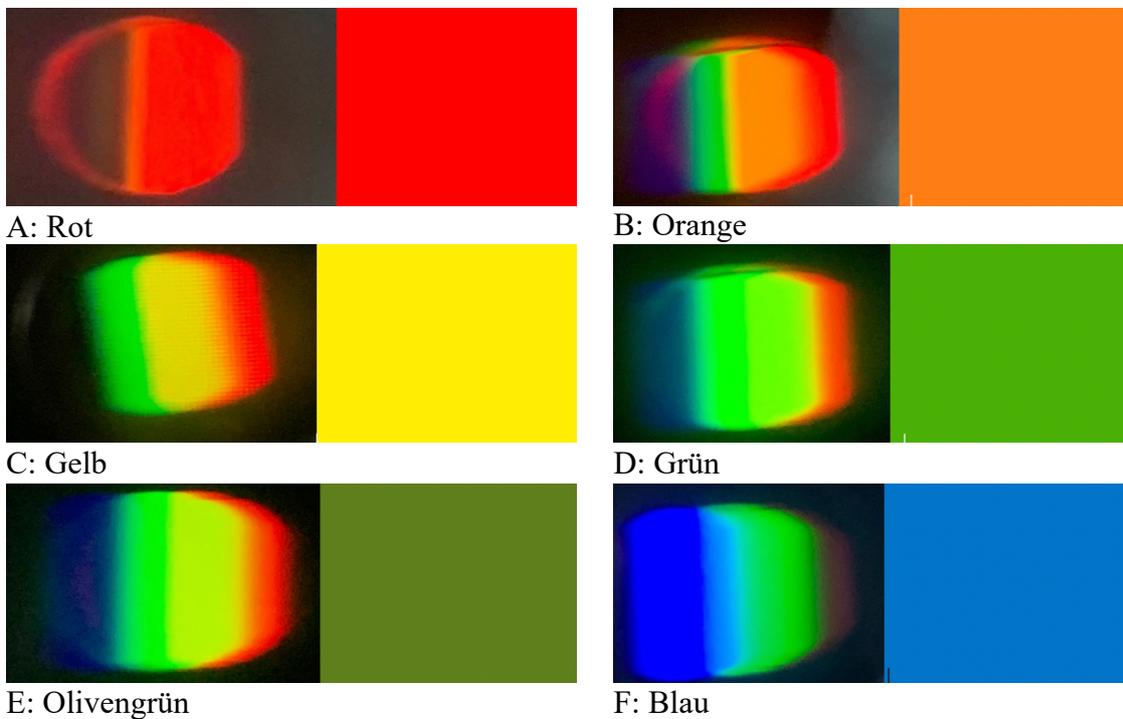


Abbildung 29 Bildschirmfarben (A-F) lichtspektrometrisch aufgeteilt; Farben ohne den gleichen schwarz-weiss Kontrast

In Abbildung 29 wird klar ersichtlich, dass Rot (A) von den Versuchen ohne den gleichen Kontrast grösstenteils aus roter Wellenlänge, dann aus einem Teil aus grüner Wellenlänge und ganz am Schluss ganz wenig blau und gelb. Orange (B) wird dagegen bei Abbildung 29 grösstenteils in alle Spektralfarben zerlegt. Der blaue und orange Wellenlängenanteil ist hier am grössten. Darauf folgt ein etwas kleiner roter und grüner Anteil. Der kleinste Anteil macht Gelb aus. Der grösste Anteil macht bei Gelb (C), wie erwartet, Gelb aus, welches von Grün und anschliessend von Grün gefolgt wird.

Grün (D) wird hauptsächlich in die Wellenlänge Grün zerlegt, obwohl ein etwas grün-gelblicher Teil erkennbar ist. Darauf folgt ein etwas kleinerer blauer Anteil und anschliessend zudem gibt es einen kleinen roten Anteil und einen minimalen gelben Anteil. Obwohl sie sich optisch nicht viel unterscheiden, wird bei Olivengrün (E) erkennbar, dass es einen eher grösseren gelben Anteil hat, der jedoch fast so gross wie der blaue Anteil ist. Grün als Wellenlänge kommt als nächstes seiner Fläche bezüglich und als allerletztes wird Olivengrün in einen ganz kleinen Anteil der roten Wellenlänge zerlegt.

Die wahrgenommene Farbe Blau (F) besteht grösstenteils aus der grünen Wellenlänge. Es besitzt auch noch einen eher grossen Anteil an blauer Wellenlänge und anschliessend ist in der Farbe ein ganz kleiner Anteil rot zu finden.

4.6 Farbkombinationen mit gleichen schwarz-weiss Kontrast

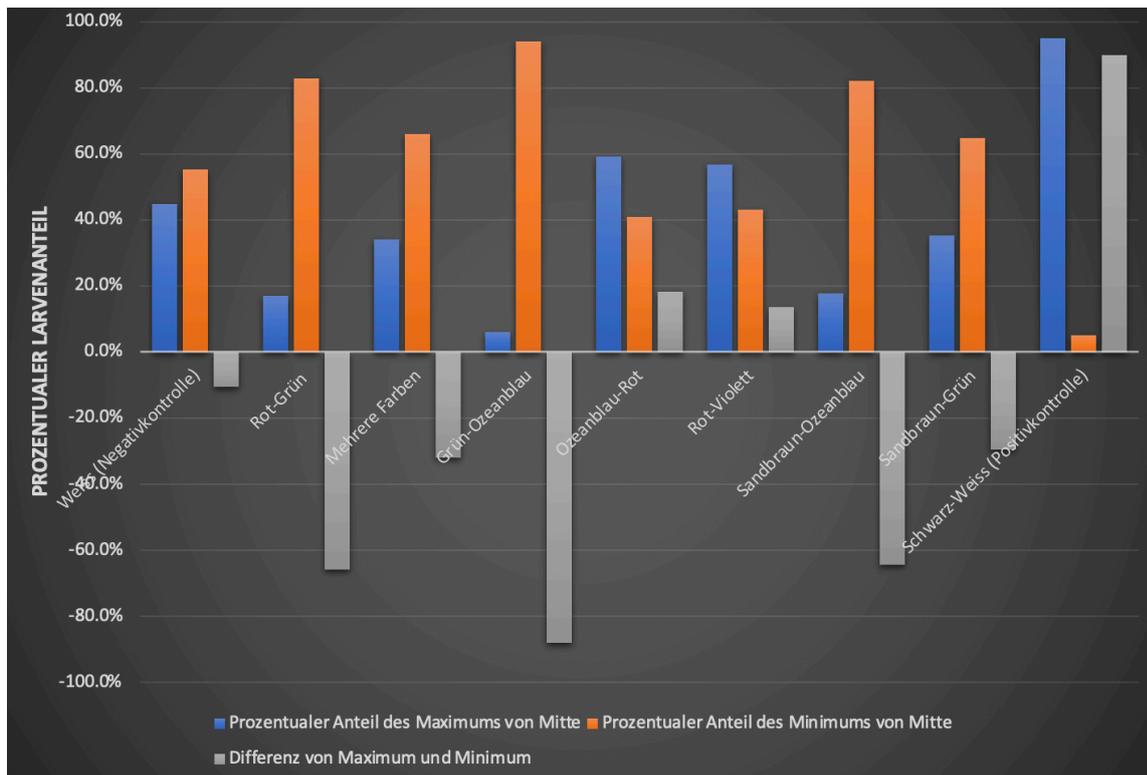


Abbildung 30 Anteil der bewegenden Fische in den Feldern bei verschiedenen Farbkombinationen mit je den gleichen Kontrastwerten. Die blaue Säule stellt den Anteil der Larven dar, die sich von der Mitte (stellt den Fischanteil, der sich bewegt hat dar) ins Maximum bewegt haben (darum; je grösser diese Säule, desto besser hat der OMR funktioniert) und die orange Säule der Anteil der Larven, die sich von der Mitte in die Felder des Minimums bewegt haben. Die graue Säule zeigt die Differenz zwischen dem Anteil der Larven, die ins Maximum und Minimum geschwommen sind. Je grösser die graue Säule, umso grösser ist der Larvenanteil im Maximum und desto besser schneiden die Farbkombinationen ab.

Wie erwartet hat der OMR am besten bei der Positivkontrolle (Schwarz-Weiss) (Abbildung 30) funktioniert, bei dem der Fischanteil im Maximum im Vergleich sehr hoch ist. Obwohl bei Blau-Rot und Rot-Violett die Differenz zwischen dem Maximum und Minimum im positiven Bereich ist, ist diese Differenz sehr gering und deutet darauf hin, dass der OMR nicht so gut funktioniert hat. Allerdings gibt es Farbkombinationen, die eine viel negativere graue Säule (Differenz; $y-z$) besitzen, Sandbraun-Grün, wie Rot-Grün, Mehrere Farben, und Grün-Blau.

5 Diskussion

Bis jetzt wurden die sechs Experimente (Änderung im Kontrastwert, Erfassung der räumlichen Bewegung der Larven, Änderung der Geschwindigkeit, Streifenfarben, und Farbkombinationen) durchgeführt und ausgewertet. Bei den Experimenten mit verschiedenen Kontrastwerten wurde dabei festgestellt, dass bei stärkeren Kontrasten der OMR besser funktioniert hatte. Die Larven bewegen sich beim OMR grob gesehen in einer linearen Motion, welche jedoch von Larve zu Larve variieren kann.

Bei den Experimenten mit dem gleichen schwarz-weiss Kontrast haben sich die Larven nicht gleich gut bei allen Farben bewegt und bei den Farbexperimenten ohne gleichen schwarz-weiss Kontrast stimmten die OMR-Resultate nicht mit dem jeweiligen schwarz-weiss Kontrast der Farben überein. Bei den Farbkombinationen scheinen auf dem ersten Blick alle Farbkombination sehr schlecht den OMR ausgelöst zu haben, jedoch ist auffällig, dass sich bei einigen Farbkombinationen ein sehr grosser Anteil der Larven im Minimum befindet (am Ende der 60 Sekunden).

In diesem Kapitel werden diese Resultate diskutiert und es wird nach möglichen Ursachen für diese Resultate gesucht. Es ist dabei wichtig, im Kopf zu behalten, dass wir die Sicht der *Danio Rerio* Larven nur mit der menschlichen Sicht vergleichen können. Es ist auch von Bedeutung zu sagen, dass nur durch die OMR-Experimente nicht die genaue Vision der Larven (ob sie farbig ist oder nicht) bestätigt werden kann, jedoch kann man bestätigen, wie sie diese Farben als Kontrast wahrnehmen.

5.1 Kontraste und räumliche Bewegung

Wie erwartet, funktioniert der OMR mit zunehmendem Kontrast zwischen dem Hintergrund und den Streifen besser. Die volle OMR-Wirkung wird aber schon bei «sehr dunkel» 25% Helligkeit erzielt (im Gegensatz zur Annahme, dass der OMR erst bei 0% Helligkeit am besten funktioniert). Somit ist es auch nicht eine lineare Zunahme bis zu 0% Helligkeit, sondern das Maximum ist schon an dieser Stelle erreicht. Dies zeigt auch, dass nicht der komplette schwarz-weiss Kontrast mit 0% Helligkeit in den Streifen nötig ist, um eine volle Wirkung im OMR zu erzielen, sondern ein ziemlich dunkler Kontrast schon ausreichend ist.

Die Unregelmässigkeit (geringer Teil zum Maximum geschwommen) bei schwarz-weiss könnte damit zu erklären sein, dass die Larven schlussendlich einfach Tiere sind und nicht immer komplett dem OMR folgen werden. Mit dem Resultat, dass es bei 25% Helligkeit am besten funktioniert hat, zeigt, dass es im Idealfall auch bei 0% Helligkeit am besten, beziehungsweise in dem Fall gleich gut wie 25% Helligkeit funktionieren müsste.

In Abbildung 19 wurde gezeigt, dass eine zufällig ausgewählte Larve innerhalb von diesen 60 Sekunden vier Felder (ca. 8 cm) durchquert hat. Aber die zufällig gewählte Larve in Abbildung 19 ist mehr oder weniger in einer Linie nach vorne geschwommen, aber natürlich, weil die Larve weder ein Roboter noch hypnotisiert ist, macht sie Bögen oder andere von einer Linie abweichende Bewegung. Diese Linienbewegung ist auch eine individuelle Sache der Larven, je nachdem wo sie starten.

Auch die Geschwindigkeit und Streckenlänge ist bei jeder Larve anders, die Streckenlänge ist verschieden während den 60 Sekunden wegen den verschiedenen Anfangspositionen und bei der Geschwindigkeit wurde beobachtet, dass sie schneller werden in gewissen Momenten während des Versuchs. Die Geschwindigkeit bleibt also nicht konstant. Wenn sie aber eine tiefe Geschwindigkeit annehmen, so schwimmen sie meist schubartig vorwärts, das hat vermutlich wegen ihres Körperaufbau der Larve zu tun (stossen sich mit Schwanzschlägen (und kontrollieren mit den Flossen) nach vorne).

5.2 Verschiedene Breite und Geschwindigkeit

Der OMR funktioniert besser, wenn die Laufgeschwindigkeit der Streifen verdoppelt wird. Obwohl der Lebensraum des Zebrafisches aus langsam fliessenden oder gar stehenden Gewässern besteht, scheinen die langsamen Streifen kaum den OMR beim *Danio Rerio* ausgelöst zu haben. Dies kann allerdings mit dem optischen Fluss begründet werden. Da bei allen Experimenten die Streifen in eine Richtung laufen und die Zebrafische in diese Richtung schwimmen, kann so der optische Fluss verkleinert werden, was das Ziel des OMR ist. Durch die schnellen und vielen Geschwindigkeit der Streifen (Viele Streifen pro Zeiteinheit = hohe Ortsfrequenz, (Neuhauss S., 2022)) nach vorne wird eine langsamere Geschwindigkeit der Selbstbewegung der Fische simuliert und darum muss sich auch die Geschwindigkeit der Zebrafischlarve (Selbstmotion) erhöhen, um den optischen Fluss zu minimieren und ihre Position zu stabilisieren. Daher findet eine Beschleunigung statt. Das umgekehrte Phänomen

findet statt, wenn eine tiefere Geschwindigkeit der Streifen herrscht, denn so gibt es nur wenig Grund, den optischen Fluss zu minimieren.

Bei dem Variieren der Breite induzieren die dünnen und dicke Streifen den OMR fast gleich stark. Erklärbar ist es hier insofern, dass bei den dünnen Streifen mehr Streifen hinzugefügt wurde, um die Geschwindigkeit beizubehalten. Bei der Ortsfrequenz haben dicke, wenige Streifen die gleiche Ortsfrequenz, wie dünne, viele Streifen. So kann man aufgrund der Resultate annehmen, dass nur der OMR nicht davon abhängt, ob die (vervielfachten, dünnen) Streifen weiss und der Hintergrund schwarz ist, oder ob die Streifen schwarz sind und der Hintergrund weiss ist, sondern von der Ortsfrequenz. Die Ortsfrequenz und somit auch der optische Fluss bleiben bei beiden Kombinationen durch die Bewegung gleich, da das Bewegungsmuster und die Geschwindigkeit die Gleiche bleiben. Dieses Wissen, dass es auf die Ortsfrequenz drauf ankommt, ist besonders nützlich bei den Farbkombinationen, bei denen es aufgrund dieser Annahme nicht mehr eine Rolle spielt, solange die Grössen bei allen Versuchen gleich sind, welche dieser zwei Farben die Streifen haben müssen und welche der Hintergrund und somit ist es möglich, diese zwei Farben beliebig, auf die Streifen und den Hintergrund zu verteilen.

Sieht man sich jedoch den Anteil der bewegenden Fische an, so merkt man, dass sich deutlich mehr Fische bei den dünnen Streifen bewegt haben und weniger (um ungefähr 20%) sich bei den dicken Streifen bewegt haben. Die Larven scheinen aktiver zu sein, wenn der weisse Anteil, also als Hintergrund, grösser ist. Dies könnte bestätigen, dass sich der *Danio Rerio* vom Licht angezogen, beziehungsweise sich dann wohl fühlt und sich das Licht positiv auf seine Bewegungen äussert. Jedoch ist die Wissenschaft sich noch nicht ganz einig, wieso sich das Licht auf gewisse Fischarten eine anziehende, beziehungsweise positive Wirkung haben. Eine mögliche Erklärung ist, dass Lichtquellen gewisse Insektenarten anzieht und somit der Fisch beim Licht potenziell Nahrung finden könnte und daher aktiver werden könnte (Simfisch, 2022). Diese These müsste aber weiter untersucht werden.

5.3 Farben mit dem gleichen Kontrast

Bisher wurde angenommen, dass der *Danio Rerio* nur schwarz-weiss sehen kann. Mit diesem Experiment wurde ein Versuch gestartet, die menschliche Vision (wenn wir in schwarz-weiss sehen würden) mit der der *Danio Rerio* Larve zu vergleichen. Mit der Annahme, dass sie schwarz-weiss sehen müssten, müssten alle Anteile der Fische im Maximum und im Minimum

ungefähr gleichen Anteils sein (Unterschied zwischen prozentualem Anteil von jeweils Minimum und Maximum $\geq 25\%$).

Die Resultate weichen jedoch von den Erwartungen ab. Der OMR funktioniert (= wird ausgelöst) am besten bei Ozeanblau, Rot und Pink und funktioniert bei violett ganz deutlich nicht.

Dafür gibt es zwei verschiedene Möglichkeiten, die der Wahrnehmung von Zebrafischen entsprechen könnten. Es könnte sein, dass Zebrafische tatsächlich schwarz-weiss sehen, allerdings besteht noch die Möglichkeit, die aufgrund dieser Ergebnisse angenommen werden kann, dass Zebrafische die verschiedenen Wellenlängen der Farben anders verarbeiten und somit verglichen mit Menschen andere schwarz-weiss Kontraste sehen können. Andererseits könnte das Gehirn der Zebrafische die einzelnen Wellenlängen zu «farbigen» Wahrnehmungen verarbeiten, die dann durch ihre verschiedenen Kontraste sich voneinander unterscheiden (so wie sich für uns Grün von Rot unterscheiden und einen Kontrast bilden, also als hätte man verschiedene Farbstreifen nebeneinander platziert).

Bei der Analyse dieser Farben bemerken wir, dass bei den Farben Rot und Pink, die relativ gut funktioniert hatten, die Wellenlängen für Rot in grösserer Quantität vorhanden ist. Die Wellenlänge Rot ist zwar in dem sehr gut abgeschnittenen Ozeanblau erkennbar, aber sie ist in Ozeanblau nur wenig vorhanden. Dies könnte erklärt werden mit der Absorptionskurve (Abbildung 6) von 2.2.2: Es wird klar, dass die Fotorezeptoren, die für Rot zuständig sind, wenige Photonen brauchen, (weil hier das Maximum/allgemein die Kurve von L-Opsin viel weiter aussen liegt und der L-Zapfen somit sensitiver für Photonen ist) damit sie die gleiche Helligkeit wie die anderen Farben produzieren. Sind gleich viele Photonen für jede Farbe vorhanden, so bildet Rot logischerweise auch einen viel stärkeren Kontrast im Gegensatz zu den anderen Farben und löst den OMR stärker aus.

Die rote Wellenlänge ist in grosser Masse ebenfalls in Pink vorhanden, was ihr gutes Resultat in den Versuchen des OMR begründet. Obwohl Pink auch noch einen grossen Anteil Blau enthält, wird aus den anderen Farbversuchen die Differenz in den Resultaten (z.B. zwischen Blau (nicht der gleiche Kontrast) und Ozeanblau (der gleiche Kontrast, siehe 5.4)) klar, dass Blau nichts zum OMR beiträgt, was auch so bestätigt wurde (Neuhauss S., 2022). Daher funktioniert der OMR bei Pink so gut aufgrund des Rotanteils.

Bei Sandbraun und Grün, die beides ungefähr gleich gut den OMR induziert hatten, fallen auch gewisse Farbkompositionen auf. Beide besitzen in ihren Wellenlängen (Abbildung 26; B, C) Grün, wobei die grüne Wellenlänge logischerweise bei Grün einen grösseren Anteil ist. Dafür könnte Sandbraun den Grünanteil durch die anderen Wellenlängen kompensieren, wie, dass beispielsweise Sandbraun einen etwas grösseren Anteil an roter Wellenlänge als bei der Farbe Grün hat. Aus dem könnte man folgern, dass die roten und grünen Wellenlängen gleich gut den OMR induzieren durch Kontrastbildung. Dafür müssten aber die roten und grünen Wellenlängen vorher etwas «gebündelt» werden und für den OMR bei den Fotorezeptoren vorher noch ununterscheidbar gemacht werden. Was der genaue Grund ist, wieso Rot und Grün gleich gut funktionieren, müsste genauer untersucht werden. Zudem könnte es bei Orange sein, dass Sandbraun als Orange wahrgenommen wird von den Fischen und somit die Larven es als grüne Farbe (siehe 5.4) wahrnehmen. Dies ist viel wahrscheinlicher, da Sandbraun dem Orange (für uns) etwas ähnelt und Orange für sie als Grün verarbeitet wird.

Neben dem Grünanteil bzw. Gelbanteil unterscheiden sie sich kaum, denn der Blauanteil scheint gleich zu sein, was dafür sorgen könnte (weil es nichts zum OMR beiträgt), dass sie im Gegensatz zu Rot nicht so gut abgeschnitten haben.

Bei der Farbe Violett, bei der der OMR praktisch gar nicht ausgelöst wurden, dominieren die gelben und die blauen Wellenlängen. Der Grünanteil ist verschwindend klein und das Rot ist relativ klein zum gelben Anteil. Da Grün und Rot kaum vorhanden sind, scheint es kaum die Voraussetzungen zu haben, den OMR auszulösen, weil zusätzlich Blau nichts zum OMR beiträgt und Gelb sehr schwach ist. Hier könnte von Isoluminanz (griech. isos = gleich, lumen = Licht, (Neuhauss S., 2022)) gesprochen werden. Es besteht die Möglichkeit, dass all diese Wellenlängen von Violett zu einer kontrastarmen Farbe wird und mit dem Hintergrund eher «verschmilzt», so ist natürlich auch kein Kontrast für die Fische und daher für den OMR da. Violett könnte isoluminant sein.

Mit diesem Wissen, kann man die Hypothese in der Fragestellung verwerfen, da aus diesen Resultaten ganz klar wird, dass trotz des gleichen schwarz-weiss Kontrastwertes bei allen Farben, funktioniert der OMR nicht bei allen Farben gleich. Dies müsste heissen, dass sie den Kontrast der Farben anders wahrnehmen wie Menschen, falls sie schwarz-weiss sehen oder sie sehen tatsächlich Farben, die potenziell auch von unserer Farbwahrnehmung abweichen könnte.

5.4 Farben ohne den gleichen schwarz-weiss Kontrast

Obwohl der OMR bei allen Farben ohne den gleichen Kontrastwert mehr oder weniger funktioniert hat, ist zu erkennen, dass die Reihenfolge von der Farbe, die am besten den OMR induziert hat (Rot) bis hin zu der Farbe, die am wenigsten den OMR ausgelöst hat (Gelb; relativ zu den anderen Farben betrachtet) nicht ganz mit der (menschlichen) schwarz-weiss Palette (siehe Abbildung 28) übereinstimmt (stärkster s-/w Kontrast für Menschen \neq bestes Resultat). So können wir mit dem Wissen aus 5.3 behaupten, dass diese Farbregeleln auch für die Farben ohne den gleichen schwarz-weiss Kontrastwert gelten.

Obwohl Blau und Rot nahezu (mit einem geringen Unterschied) gleich kontrastreich in schwarz-weiss sind (Blau ist sogar minimal dunkler), löst Rot eine deutlich bessere optomotorische Reaktion aus als Blau. Dass Rot eine so gute optomotorische Reaktion auslöst, ist mit der gleichen Begründung wie bei 5.3 zu erklären. Es ist viel kontrastreicher, bei dem das Maximum der L-Zapfen im Gegensatz zu Menschen viel weiter rechts in der Absorptionskurve liegt und sensitiver auf Photonen ist (Neuhauss S. , 2022).

Diese gleiche Reaktion sehen wir auch bei Olivengrün und Grün, die beide viel heller als Blau sind und trotzdem ein viel besseres OMR als Blau bewirken. Dies hat wieder damit zu tun, dass die Wellenlängen Rot und Grün als Bestandteil für den OMR wichtig sind und die blaue Wellenlänge kaum einen Einfluss auf den OMR hat, welches natürlich ein grosser Bestandteil von der Farbe Blau ist. Olivengrün und Grün haben zwar auch wenig Rot, allerdings ist dieser Anteil immer noch etwas grösser als der von Blau und haben auch einen kleineren Anteil an blauer Wellenlänge als die zwei Grüntöne. Somit funktioniert Blau schlechter als Grün für den OMR; aber es funktioniert bezüglich dem OMR, da es trotzdem einen mittelgrossen grünen Anteil hat.

Was jedoch für die Annahme, dass der *Danio Rerio* schwarz-weiss wie wir Menschen sieht, spricht, ist, dass Rot, Orange und Gelb in der OMR abnehmen und dies korrespondiert zu den (menschlichen) schwarz-weiss Kontrasten (Abbildung 28) der jeweiligen Farben. Allerdings gilt diese Annahme nicht für die Mehrheit der Farben beim Vergleich untereinander.

Demgegenüber steht Blau, welches im Gegensatz zu Ozeanblau viel schlechter funktioniert hat, obwohl Blau relativ dunkler als Ozeanblau ist in schwarz-weiss ist (siehe Abbildung 28). Schon

beim Anblick und auch unter dem Lichtspektrometer stellt man fest, dass verglichen mit Ozeanblau der Grünanteil zurückgegangen ist und der Blauanteil zugenommen hat. Aus diesem Resultat könnte man folgern, dass die Wellenlänge Grün (wie 5.3) für den OMR eine bedeutende Rolle spielt und sie eventuell diese Farben besser als Kontrast wahrnehmen. Dazu könnte man daraus ableiten, dass Blau keinen OMR induziert und somit als «leer» betrachtet werden kann, was so auch bestätigt wurde (Neuhauss S., 2022).

Wieso es allerdings bei Blau auch nicht so gut funktioniert hat, könnte sein, dass der Bildschirm, der blaue LED-Lichter besitzt, eventuell auch UV-Wellenlängen zusätzlich zum Blau ausstrahlen könnte (Neuhauss S., 2022) und somit auch das Blau im kurwelligeren Bereich ziehen könnte, was nicht sensitiv für Photonen ist wie beispielsweise Rot. Diese These müsste aber genauer untersucht werden. UV-Wellenlängen würden also als nicht OMR induzierend bewertet werden.

Im Gegensatz dazu ist, schneidet Orange sehr gut in den Versuchen ab und bei ihm ist ein mässig grüner Anteil (Wellenlängen) sichtbar und es besitzt auch einen extrem geringen gelben Teil. Grösstenteils besteht Orange, wie auch sichtbar ist, aus den Wellenlängen Orange und Rot. Im Blauanteil (Wellenlänge) ähnelt er den Grüntönen. Hier schienen Rot und Orange zu dominieren, wobei Grün, das auch erkennbar ist, auch noch relativ wichtig für die Farbkomposition von Orange ist. In diesem Falle, wenn man auf die verschobene (im Gegensatz zum Menschen) Absorptionskurve (Abbildung 6) schaut, merkt man, dass die Wellenlängen für diese Farbe nicht die gleichen Potenziale auslösen wie bei den Menschen. Während beim Menschen zwei Zapfen dafür zuständig sind, ist nur ein Zapfen für die Wellenlänge von Orange zuständig und zusammen mit seinem Rezeptorpotenzial resultiert dies darin, dass das Gehirn von den Zebrafischen vermutlich das, was für uns Orange erscheint, es als Grün verarbeitet (Neuhauss S., 2022).

Dagegen steht Gelb, das offensichtlich am schlechtesten für den OMR funktioniert hat. Obwohl es rote und grüne Wellenlängen besitzt, dominiert der gelbe Anteil, so dass es nur einen geringen Anteil an Rot und Grün hat. Diese sorgen aber trotzdem für ein Resultat, das als Indiz für einen eher erfolgreichen OMR (dass es funktioniert hat) durchkommt ($y-z > 25\%$). Hier (bei beiden Farbexperimenten) wäre es gut, wenn man die genauen Wellenlängen auf dem Lichtspektrum ermitteln könnte. Dies braucht allerdings ein professionelles Gerät. So könnte man ganz genau auf der Absorptionskurve nachschauen, wo die einzelnen Wellenlängen liegen

und damit genauere Aussagen treffen. Trotzdem kann auch ohne professionelle Geräte die Hypothese, dass sie die gleichen Kontrastwerte sehen wie Menschen (wie in 5.3), widerlegt werden.

5.5 Farbkombinationen mit gleichen schwarz-weiss Kontrast

Bei den Farbkombinationen mit gleichen schwarz-weiss Kontrast sollte die Positivkontrolle und Negativkontrolle für ein besseres Verständnis der Resultate dienen. Wenn die Differenz zwischen dem Maximum und dem Minimum gleich null oder leicht ins Negative zeigt, wie dies bei der Negativkontrolle der Fall war, so kann man aufgrund von logischen Überlegungen davon ausgehen, dass dieses Experiment für den OMR nicht funktioniert hat.

Im erwarteten Fall sollte die Farbkombinationen hier entweder bei Naturfarben am besten klappen (OMR erfolgreich) oder da Hintergrund und Streifen den gleichen s/w (=schwarz-weiss) Kontrast haben, sollte bei allen Farbkombinationen gar kein OMR sichtbar sein und die vorher erwähnten Resultate eintreffen.

Doch was passiert, wenn die Differenz zwischen dem Maximumsanteil und Minimumsanteil stark negativ ist?

Dies ist beispielsweise der Fall bei Rot-Grün. Obwohl Rot bei den separaten Experimenten mit jeweils Rot als Streifenfarbe und mit einem weissen Hintergrund (siehe 4.4) besser funktioniert hat wie der Versuch mit Grün, sind gerundet 83% ins Minimum gegangen. Es gäbe die Wahrscheinlichkeit, dass es nicht funktioniert hat, allerdings besteht bei so einem starken negativen Wert (graue Säule, y-z) die Möglichkeit, dass in solchen Fällen ein «Aliasing» auftreten kann (Neuhauss S. , 2022). Bei diesem Effekt nehmen die Larven an, dass die Streifen in die andere Richtung laufen (obwohl es in der Realität anders aussieht) und gehen somit in diese Richtung. Für die Interpretation müsste also bei den stark negativen Differenzen zwischen Maximum und Minimum die Felderbezeichnung umgedreht werden. Dieser «Alias Effekt» sieht man am besten bei Grün-Ozeanblau, bei dem die stärkste negative graue Säule zu sehen ist. Das passt auch in Anbetracht, dass Ozeanblau viel besser als grün funktioniert hatte und somit eine grössere Kontrastdifferenz vermutlich vorhanden ist. Also kann man davon ausgehen, dass der OMR dort am besten funktioniert hat. Dieses Aliasing, was ein aussergewöhnliches Phänomen hier ist, könnte weiter genauer untersucht werden, wieso genau

bei diesen gewissen Farbkombinationen dieser Effekt aufgetreten ist, denn eigentlich hängt er von der Geschwindigkeit ab.

Wie Rot-Grün hat es auch bei Sandbraun-Ozeanblau eine eher grössere negative graue Säule. Dagegen hat es bei Sandbraun-Grün kaum den OMR ausgelöst, denn die graue Säule (Differenz) ist weder sehr positiv noch stark negativ. Daraus könnte man eventuell folgern, dass Sandbraun ziemlich Orange ähnelt (auch von der Komposition ein wenig) und dies von den Larven als Grün wahrgenommen wird (wie bei 5.3) und darum die Kontrastdifferenz minimal bis null ist.

Bei mehreren Farben (alle Farben von 4.4 zusammen) scheint der OMR auch nicht funktioniert zu haben. Allerdings kann man da argumentieren, dass da die Abstände zwischen den Streifen als unregelmässig wahrgenommen werden könnten, angenommen die Larven nehmen nur gewisse Farben als Kontraste wahr. Ist dies der Fall kann es sein, dass die Laufmotion der Streifen gestört wird.

Interessanterweise funktionieren Ozeanblau-Rot und Rot-Violett gleich gut. Dabei wäre erwartet, dass der Rot-Violett besser funktionieren würde, da bei Violett in 4.4 die Larven mehrheitlich ins Minimum gegangen sind. Jedoch könnte es sein, dass der Blauanteil auch hier im Lauf der Streifen stört und es darum nicht so gut funktioniert.

Dass es bei Rot-Ozeanblau nicht so gut funktioniert hat, kann man damit argumentieren, dass beide auch bei den Versuchen in 4.4 ziemlich gut abgeschnitten hatten und somit die Differenz zwischen den Farben eher minimal sein könnte.

Im Gegensatz zu den anderen Farbkombinationen scheinen diese Farben auf den ersten Blick besser abgeschnitten zu haben wegen den Säulen, allerdings ist die Differenz des Maximums und des Minimums im Gegensatz zu der der Positivkontrolle deutlich geringer und löst somit kaum einen OMR aus.

Es wird klar, dass der OMR nicht unbedingt bei natürlichen Farben besser funktioniert, denn Rot-Grün hat beispielsweise viel besser funktioniert als Sandbraun-Grün. Die Auslösung des OMR hängt davon ab, wie grosse grüne und rote Wellenlängenanteile in den Farben vorhanden sind, denn diese sind die Farben, die den OMR stärker bewirken und die blaue Wellenlänge

tragen praktisch gar nichts zum OMR bei und somit angenommen werden kann, dass Zebrafische die Farbe Blau nicht sehen können.

6 Zusammenfassung

Zusammengefasst kann man sagen, dass der OMR beim *Danio Rerio* besser bei zunehmendem schwarz-weiss Kontrast funktioniert. Es ist nicht eine ganz lineare Zunahme, da das Maximum der OMR schon bei 25% Helligkeit (Weissanteil) erreicht ist und bei 95% Helligkeit dieser Wert etwas tiefer ist, als dass es für eine lineare Zunahme nötig wäre. Dazwischen (zwischen 25% und 95% Helligkeit) könnte man es allerdings als eine lineare Zunahme der OMR-Wirksamkeit ansehen.

Die Fische schwimmen dann beim OMR nicht, wie hypnotisiert, in einer Linie nach vorne, sondern machen während des Schwimmens auch noch Abbiegungen. Allerdings kann man es grob gesehen als eine (mehr oder weniger) gerade Linienmotion bezeichnen (gehen schlussendlich nach vorne). Wie viele Abbiegungen sie machen, hängt sehr stark von der Larve als Individuum ab. Somit kann man auch nicht für jede Larve sprechen, wenn gesagt wird, dass sie Linienbewegungen machen.

Die Geschwindigkeit dieser Selbstmotion der Larven ist auch unterschiedlich, welche jedoch in den meisten Fällen, als schubartige Schwimmbewegungen zu sehen sind (ausser sie schwimmen mit einer hohen Geschwindigkeit, dann sind die Schwimmbewegungen glatter).

Der OMR scheint keine bevorzugte Streifen- und Hintergrundfarbe zu besitzen. Das heisst, dass man die schwarze und die weisse Farbe beliebig, solange beide vorhanden sind, auf diese zwei Elemente verteilen kann, weil es schlussendlich auf die Ortsfrequenz (= Streifen pro Zeiteinheit) und auf den optischen Fluss (Unterschied der Selbstbewegung und dem wahrgenommenen Bild) ankommt. Allerdings sind bei weissem Hintergrund und schwarzen Streifen mehr Fische aktiv als bei der umgekehrten Kombination. Dies könnte aufgrund der Präferenz der Fische sein, dass ein grösserer Anteil des weissen Lichtes sie wohl fühlen lässt, beziehungsweise sie aktiver werden lässt. Diese These ist aber noch zu bestätigen.

Bezüglich der Geschwindigkeitsänderung dieser Streifen scheinen die Larven eine höhere Geschwindigkeit bei einer schnelleren Geschwindigkeit der Streifen während des OMR anzunehmen. Diese Beschleunigung ist eine Konsequenz, aber auch eine Massnahme, um den

optischen Fluss zu minimieren, beziehungsweise den Kurs zu stabilisieren, wofür auch der OMR unter anderem zuständig ist.

Lässt man in Kombination mit Weiss jeweils Farben mit dem gleichen Kontrast laufen, so bemerkt man, dass gewisse Farben besser in Bezug auf den OMR funktionieren als andere. Dies lässt vermuten, dass, wenn die Larven schwarz-weiss sehen würden, sie anders als Menschen sehen würden oder dass sie Farben tatsächlich sehen können, aber anders. Das Erste wurde durch die Resultate dieser Arbeit und zusätzlich das Zweite durch Herr Prof. Neuhauss bestätigt. Am besten funktionieren Farben, die einen hohen Anteil an grünen (z.B. Ozeanblau) und roten (z.B. Pink und Rot) Wellenlängen enthalten. Diese Farben (als Bestandteil oder auch nicht) erzeugen also einen ziemlich starken Kontrast für den OMR, weshalb er auch besser funktioniert.

Die blauen Wellenlängen in den jeweiligen Farben tragen nichts zum OMR bei und somit schneiden diese Farben mit grösstenteils Blau, wie Violett, was potenziell sogar als isoluminant (gleich wie der Hintergrund) angesehen werden kann, oder Blau (bei Versuchen mit Farbe ohne den gleichen schwarz-weiss Kontrast) auch schlechter in den Versuchen ab, ausser es kann kompensiert werden, was aber genauer untersucht werden muss. Dazu wird angenommen, dass das Gehirn des Zebrafisches die orange Wellenlänge als Grün (Neuhauss S., 2022) verarbeitet und dementsprechend wird der OMR erfolgreich durch Orange ausgelöst.

Die restlichen Versuche ohne den gleichen schwarz-weiss Kontrastwert haben diese These unterstützt, denn auch da haben Rot, Grün und Olivengrün viel besser funktioniert. Am schlechtesten hat eindeutig Gelb den OMR ausgelöst, obwohl dieses Resultat relativ zu den anderen kein erfolgloses Resultat war ($y-z > 25\%$), was durch seine Bestandteile (Wellenlängen) erklärt werden kann.

Die Wirksamkeit des OMR bei den Farbkombinationen mit gleichem schwarz-weiss Kontrastwert hängt nicht unbedingt vom natürlichen Lebensraum des *Danio Rerios* ab (obwohl die beste Kombination Blau-Grün war), sondern von der These, die schon vorher erwähnt wurde. Werden zwei Farben kombiniert, die unterschiedlich gut abgeschnitten haben, so könnte davon ausgegangen werden, dass dort eine Kontrastdifferenz herrscht und diese bei den Farbkombinations-Versuchen auch eher gut abschneiden werden. Bei den Farbkombinations-Versuchen muss noch darauf geachtet werden, dass bei gewissen Farben ein «Aliasing» (Larven

des *Danio Rerio* denken, dass die Streifen in die andere Richtung laufen und schwimmen somit in die «falsche» Richtung für den Versuch, obwohl der OMR funktioniert hat) auftreten kann, was korrigiert werden muss oder in Erwägung gezogen werden muss.

Was aber bestätigt wurde durch die Versuche, ist, dass Zebrafische Farben anders wahrnehmen als wir.

7 Schlusswort

Diese Bestätigung, dass der *Danio Rerio* anders sieht als wir Menschen, und diese Arbeit haben meine Faszination für die Funktionsweise der Tiere und von Lebewesen im Allgemeinen nur bestätigt. Obwohl Menschen keinen OMR besitzen und auch wenn dieser Mechanismus nur ein kleiner Teil aller Mechanismen der Natur ist, bringt der OMR uns weiter, indem er uns einen kleinen Teil der Tierwelt entschlüsseln lässt. Es sind diese kleinen Schritte in der Wissenschaft, die uns die Welt und uns selbst schlussendlich besser verstehen lassen.

Ich habe viel aus dieser Arbeit gelernt, vor allem wie wir so viele Konzepte, wie der Aufbau der Augen, die Entwicklung des Embryos und Weiteres von so einem kleinen Fisch auch auf uns übertragen können und welche uns auch mit dieser winzigen Larve des *Danio Rerios* verbinden. «Klein» heisst nicht unbedingt unwichtig oder unterentwickelt. Schon, dass eine Larve im Alter von fünf Tagen solche Augen und diesen Mechanismus entwickelt hat und so die Überlebenschancen dieser Larve erhöht werden, ist eine sehr fortgeschrittene biologische Entwicklung. So klein der *Danio Rerio* auch sein mag, stellt er eine wichtige Funktion in der Wissenschaft dar, weshalb wir ihn nicht aufgrund seiner Grösse unterschätzen sollten.

Ist es nicht erstaunlich, wie viel in so einem kleinen Fisch stecken kann?

8 Literaturverzeichnis

- Antwerpes Frank, I. G. (November 2020). *Myotom*. (DocCheck Medical Services GmbH)
Abgerufen am 12. Oktober 2022 von DocCheck Flexikon:
<https://flexikon.doccheck.com/de/Myotom>
- Antwerpes Frank, I. G. (Juli 2014). *Diskoid*. (DocCheck Medical Services GmbH)
Abgerufen am 14. Oktober 2022 von DocCheck Flexikon:
<https://flexikon.doccheck.com/de/Diskoid>
- Aumedo. (11. Juni 2019). *Pigmentepithel: Aufbau und Funktion*. Von Aumedo:
<https://www.aumedo.de/pigmentepithel/> abgerufen
- Britannica, E. (23. September 2020). *zebra fish*. Abgerufen am Dezember 2022 von
Encyclopædia Britannica: <https://www.britannica.com/animal/zebra-fish#/media/1/656176/249266>
- Eckelbrecht, D. (2018). In *Natura 9 - 12, Grundlagen der Biologie für Schweizer Maturitätsschulen* (S. 266-273). Baar: Klett und Balmer Verlag.
- Engeszer R., P. L. (2007). Zebrafish in the Wild: A Review of Natural History and New Notes from the Field. *Zebrafish*, 4, S. 21-40.
- Eva A. Naumann, J. E. (3. November 2016). From Whole-Brain Data to Functional Circuit Models: The Zebrafish Optomotor Response. *Cell* 167, S. 947–960.
- Franke, Katrin & Chagas, André & Zhao, Zhijian & Zimmermann, Maxime & Qiu, Yongrong & Szatko, Klaudia & Baden, Tom & Euler, Thomas. (2019). An arbitrary-spectrum spatial visual stimulator for vision research. 10.1101/649566.
- Fleisch, Valerie & Neuhaus, Stephan. (2006). Visual Behavior in Zebrafish. *Zebrafish*. 3. 191-201. 10.1089/zeb.2006.3.191.
- Gerhard, G. E. (2002). Experimental Gerontology. *Life spans and senescent phenotypes of zebrafish (Danio rerio)*, 37, S. 1055-1068.
- Gonzalez, N. (20. Oktober 2022). *Iris*. (kenHub GmbH) Abgerufen am Oktober 2022 von KenHub: <https://www.kenhub.com/de/library/anatomie/iris-regenbogenhaut>
- Grass, A. (9. März 2017). *Gesundheit - Rettung für die Netzhaut*. Abgerufen am November 2022 von Wiener Zeitung Online:
<https://www.wienerzeitung.at/nachrichten/wissen/forschung/878535-Rettung-fuer-die-Netzhaut.html>
- Hamilton. (1822). *fishbase*. Von Danio Rerio, Zebra danio:
<https://www.fishbase.se/summary/Danio-rerio.html>. Abgerufen am 27. Juli 2022

Jaroszynska N, Harding P, Moosajee M. Metabolism in the Zebrafish Retina. *Journal of Developmental Biology*. 2021; 9(1):10. <https://doi.org/10.3390/jdb9010010>

J.K Bowmaker, H.J.A Dartnall: *Visual pigments of rods and cones in a human retina*. In: *The Journal of Physiology*. Bd 298, Januar 1980, ISSN 0022-3751, S. 501-511, PMID 7359434

JoVE Science Education Database. Biology II: Mouse, Zebrafish, and Chick. An Introduction to the Zebrafish: *Danio rerio*. JoVE, Cambridge, MA, (2022).

Koji Matsuda, F. K. (21. Juli 2021). *Circuit Organization Underlying Optic Flow Processing in Zebrafish*. Von *Frontiers in Neural Circuits*:
<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fncir.2021.709048/full#B46> abgerufen

Kretschmer, F., Sajgo, S., Kretschmer, V., & Badea, T. C. (2015). A system to measure the Optokinetic and Optomotor response in mice. *Journal of neuroscience methods*, 256, 91–105. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2015.08.007>

Leo Nico, P. F. (2. Dezember 2013). *Danio Rerio (Hamilton, 1822)*. Abgerufen am 22. Juli 2022 von U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database: <https://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?speciesID=505>

Mai Ahmed, Y. K. (22. März 2022). Strip1 regulates retinal ganglion cell survival by suppressing Jun-mediated apoptosis to promote retinal neural circuit formation. *elife*.

Max-Planck-Gesellschaft. (2022). *Fakten - Zebrafische*. Abgerufen am 27 Juli 2022 von Max-Planck-Gesellschaft: <https://www.mpg.de/10886458/warum-erforschen-wissenschaftler-zebrafische>

Neuhauss, S. (5. 12 2022). Resultatsbesprechung. (R. Sukthankar, Interviewer)

Neuhauss, S. (13. April 2022). Zoom-Meeting mit Herrn Prof. Neuhauss.

Schreiner, J. (7. Dezember 2020). *Die Grundlagen der Farblehre*. Abgerufen am 10. August 2022 von Creative Directors: <https://www.creative-directors.com/blog/the-ultimate-guide-to-elastic-themes>

Simfisch. (2022). *Angeln mit Licht*. Abgerufen am November 2022 von Simfisch: <https://www.simfisch.de/angeln-mit-licht/>

SimplyScience Stiftung. (28. Februar 2015). *SimplyScience*. Von Von Zapfen und Stäbchen: <https://www.simplyscience.ch/teens/wissen/von-zapfen-und-staebchen> abgerufen

Spektrum. (1999). *Lexikon der Biologie - der Zebrafisch*. (Akademischer Verlag, Heidelberg) Abgerufen am Juli 2022 von Spektrum: <https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/zebrafisch/71501>

Spektrum. (1999). *Lexikon der Biologie - Linsenauge*. Abgerufen am Dezember 2022 von Spektrum: <https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/linsenauge/39491>

Spektrum. (2001). *Kompaktlexikon der Biologie - Furchung*. Abgerufen am Oktober 2022 von Spektrum.de: <https://www.spektrum.de/lexikon/biologie-kompakt/furchung/4480>

Spence, R. G. (2008). The behaviour and ecology of the zebrafish, *Danio rerio*. *Biological Reviews*, 83, S. 13-34.

Strähle, U., Scholz, S., Geisler, R., Greiner, P., Hollert, H., Rastegar, S., Schumacher, A., Selderslaghs, I., Weiss, C., Witters, H., & Braunbeck, T. (2012). Zebrafish embryos as an alternative to animal experiments--a commentary on the definition of the onset of protected life stages in animal welfare regulations. *Reproductive toxicology (Elmsford, N.Y.)*, 33(2), 128–132. <https://doi.org/10.1016/j.reprotox.2011.06.121>

Studyflix GmbH. (2022). *Das Auge*. Abgerufen am Oktober 2022 von studyflix.de: <https://studyflix.de/biologie/das-auge-3589>

Thammer, T. (14. September 2021). *Einrichtungsbeispiele mit Zebraabärblingen - Danio Rerio*. Abgerufen am Juli 2022 von Einrichtungsbeispiele : <https://www.einrichtungsbeispiele.de/zierfische/asien-australien/zebrabaerbling-slnk.html>

Theobald, J. C., Ringach, D. L., & Frye, M. A. (2010). Dynamics of optomotor responses in *Drosophila* to perturbations in optic flow. *The Journal of experimental biology*, 213(Pt 8), 1366–1375. <https://doi.org/10.1242/jeb.037945>

Wolpert, L, Tickle C., Alfonso Martinez Arias (2020). *Principles of Development*. 5th Edition. Oxford University Press.

Walz, B. C. (2006). *Morphologische Charakterisierung tectopetaler retinaler Ganglienzellen beim Zebrafisch, Danio rerio*. Anatomisches Institut der Universität Tübingen.

8.1 Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1 Zebra <i>Danio/ Danio Rerio</i> (Britannica, 2020)	8
Abbildung 2a) Stadien der Entwicklung des <i>Danio Rerio</i> ; von Befruchtung bis zum erwachsenen Alter (Wolpert et al., 2020)	11
Abbildung 2b) Entwicklung von einem befruchteten Ei von <i>Danio Rerio</i> , 0h - 75 h nach Fertilisation (Kimmel et al., 1995)	11
Abbildung 2c) Morphologie von einer 6-tägigen Zebrafischlarve (Fleisch & Neuhaus, 2006)	18
Abbildung 3 Eizelle des <i>Danio Rerio</i> circa 19 Stunden nach der Befruchtung	13
Abbildung 4a) Vergleich eines Fischeauges (1) und eines Menschenauges (3) (Spektrum, 1999)	16
Abbildung 4b) Nahaufnahme eines Zebrafisches, 17x vergrößert. A) Dunkle Pigmentepithelzellen, B) Sphärische Linse einer Zebrafischlarve (R. Sukthankar, 2022)	18
Abbildung 4c) Aufbau der Nervenzellen in der Retina des Zebrafisches (Mai et al., 2022)	18
Abbildung 5 a) Aufbau Retina mit verschiedenen Nervenzellen und Fotorezeptoren b) Aufbau von Zapfen (cone) und Stäbchen (rod) c) Aufbau der Retina beim Zebrafisch d) Aufbau der Retina beim Menschen (Jaroszynska, et al., 2021)	19
Abbildung 6 Empfindlichkeit der Zapfen von <i>Danio Rerio</i> (Franke et al., 2019)	23
Abbildung 7 Absorptionskurve der menschlichen Fotorezeptoren (J.K Bowmaker, et al., 1980)	23
Abbildung 8 Verarbeitung der visuellen Bewegungsinformationen (Naumann et al., 2016)	25

Abbildung 9 Selektivität der Neuronen der Pretectums (Koji Matsuda, 2021)	27
Abbildung 10 Animationsbildschirm	28
Abbildung 11 Farbkreise (Schreiner, 2020)	31
Abbildung 12 Farbkreis in schwarz-weiss (Schreiner, 2020)	31
Abbildung 13 Glasbehälter	33
Abbildung 14 Proben mit Larven	33
Abbildung 15 Versuchsaufbau am ersten und zweiten Tag	34
Abbildung 16 Versuchsaufbau am dritten Tag	34
Abbildung 17 Bewegungsanteil aller Fische bei verschiedenen Kontrastwerten (Weissanteil/Helligkeit der Streifen in Prozent angegeben).	37
Abbildung 18 Anteil der bewegenden Fische in den Feldern bei verschiedenen Kontrastwerten.	38
Abbildung 19 Räumliche Bewegung einer Danio Rerio Larve während 60 Sekunden	39
Abbildung 20 Bewegungsanteil aller Fische bei Änderung in der Streifenbreite.	40
Abbildung 21 Anteil der bewegenden Fische in den Feldern bei Änderung in der Streifenbreite.	41
Abbildung 22 Bewegungsanteil aller Fische bei verschiedenen Geschwindigkeiten.	42
Abbildung 23 Anteil der bewegenden Fische in den Feldern bei verschiedenen Geschwindigkeiten.	42
Abbildung 24 Anteil der bewegenden Fische in den Feldern bei Farben mit dem gleichen Kontrastwert.	44
Abbildung 25 Wenn alle Farben mit gleichem Kontrast nebeneinander wären in Schwarz-Weiss.	45
Abbildung 26 Bildschirmfarben (A-F), lichtspektrometrisch aufgetrennt; Farben mit dem gleichen schwarz-weiss Kontrast	45
Abbildung 27 Anteil der bewegenden Fische in den Feldern bei Farben ohne gleichen Kontrastwert.	47
Abbildung 28 Farben ohne gleichen Kontrastwert in Schwarz-Weiss.	48
Abbildung 29 Bildschirmfarben (A-F) lichtspektrometrisch aufgeteilt; Farben ohne den gleichen schwarz-weiss Kontrast.	48
Abbildung 30 Anteil der bewegenden Fische in den Feldern bei verschiedenen Farbkombinationen mit je den gleichen Kontrastwerten.	50
Abbildung 31 Bewegungsanteil aller Fische bei Farben mit gleichen schwarz-weiss Kontrast.	68
Abbildung 32 Bewegungsanteil aller Fische bei Farben ohne gleichen Kontrastwert.	69
Abbildung 33 Bewegungsanteil aller Fische bei Farbkombinationen mit je den gleichen Kontrastwert	70

8.2 Tabellenverzeichnis

Tabelle 1 Größen für die Kontrollstreifen (Vorlage)	28
Tabelle 2 Massen der Streifen bei verschiedenen Breiten während des Experiments	30
Tabelle 2a) Massen der Streifen bei verschiedenen Breiten während des Experiments	30
Tabelle 3 Hexadezimale Farbdefinitionen für Änderung im Kontrast	30
Tabelle 4 Werte für Änderung in der Geschwindigkeit	30
Tabelle 5 Hexadezimale Farbdefinitionen; Farben mit gleichem Kontrast	32
Tabelle 6 Hexadezimale Farbdefinitionen; Farben ohne gleichen Kontrast	32

9 Anhang

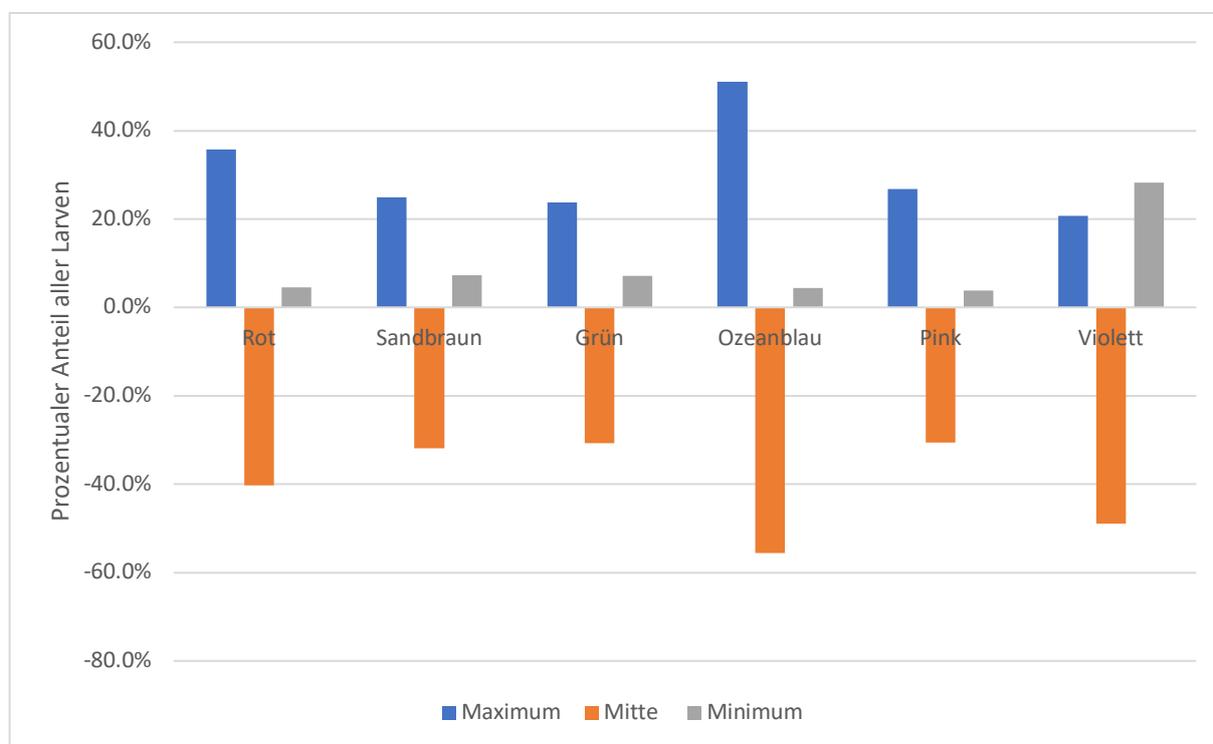


Abbildung 31 Bewegungsanteil aller Fische bei Farben mit gleichen schwarz-weiß Kontrast. Die erste Säule (blau) zeigt den Anteil aller Fische, die in die Felder des Maximums (Ziel des OMR, in die «richtige» Richtung, je höher (positiv) diese Säule ist, desto besser) geschwommen sind. Die zweite Säule (orange) zeigt prozentual den Anteil aller Larven, die sich überhaupt bewegt haben (darum negativ, denn sie sind von den Feldern der Mitte weggeschwommen). Die dritte Säule (grau) stellt dar, wie viele in die Gegenrichtung der laufenden Streifen («falsche» Richtung des OMR, darum je kleiner oder negativer die Säule, umso besser), in die Felder des Minimums, geschwommen sind.

Bei den Farbstreifen, die in schwarz-weiß den gleichen Kontrast hätten, können auch klare Unterscheidungen zwischen dem Anteil der bewegenden Fische vom Ganzen (Abbildung 31) gemacht werden. Es ist deutlich, dass bei Ozeanblau sich die meisten Fische im Vergleich zu den anderen Farben bewegt haben. Als nächstes sieht man, dass sich bei Violett und auch bei Rot ein ziemlich hoher Anteil sich bewegender Fischlarven vorliegt. Bei den anderen drei Farben (Sandbraun, Grün und interessanterweise auch bei Pink) ein ähnlicher Anteil der aktiven Fischlarven herrscht, der jedoch deutlich geringer ist als bei den anderen Farben.

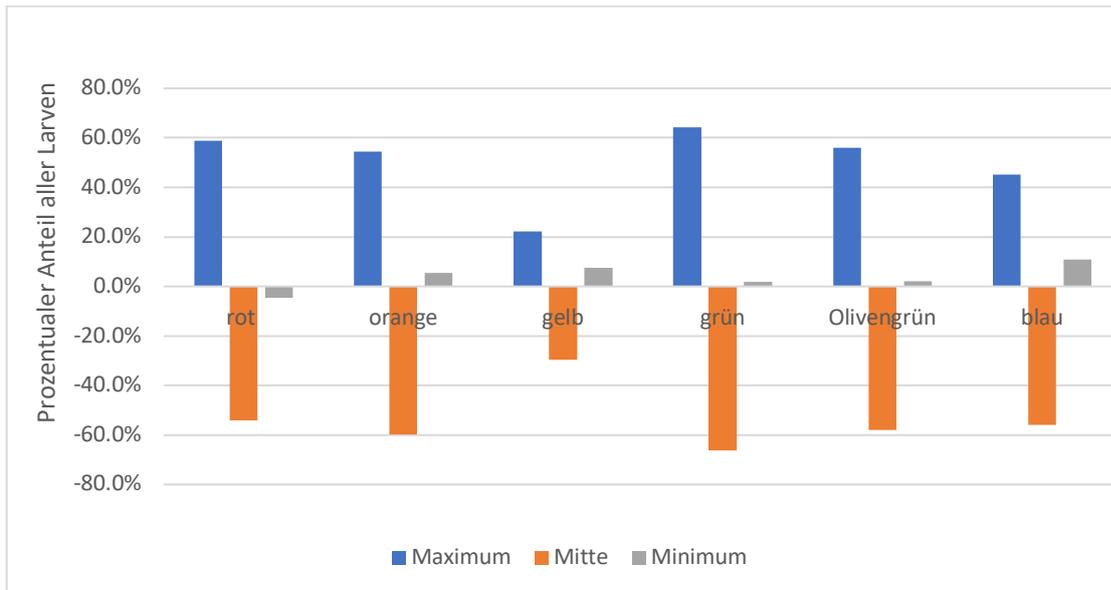


Abbildung 32 Bewegungsanteil aller Fische bei Farben ohne gleichen Kontrastwert. Die erste Säule (blau) zeigt den Anteil aller Fische, die in die Felder des Maximums (Ziel des OMR, in die «richtige» Richtung, je höher (positiv) diese Säule ist, desto besser) geschwommen sind. Die zweite Säule (orange) zeigt prozentual den Anteil aller Larven, die sich überhaupt bewegt haben (darum negativ, denn sie sind von den Feldern der Mitte weggeschwommen). Die dritte Säule (grau) stellt dar, wie viele in die Gegenrichtung der laufenden Streifen («falsche» Richtung des OMR, darum je kleiner oder negativer die Säule, umso besser), in die Felder des Minimums, geschwommen sind.

Die Fischlarven haben sich bei den Farben ohne einen einheitlichen schwarz-weißen Kontrast (Abbildung 32) mehrheitlich gleich viel bewegt. Dennoch kann man feine Unterscheidungen machen und den Effekt der Farben so sortieren. Am meisten waren die Fische bei Grün und Orange aktiv. Danach kommt Olivengrün, bei dem sich auch ein grosser Teil der Fische bewegt haben. Bei Blau und Rot waren ungefähr gleich viele Fische aktiv und gegensätzlich zu dem; bei Gelb am wenigsten.

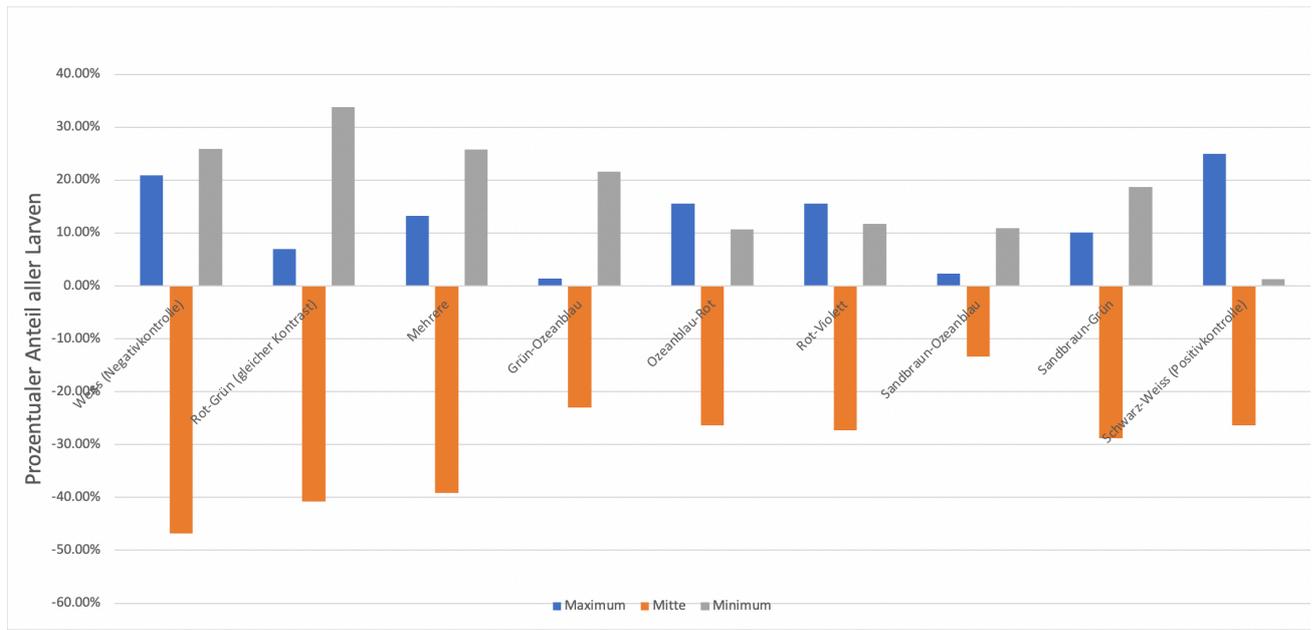


Abbildung 33 Bewegungsanteil aller Fische bei Farbkombinationen mit je den gleichen Kontrastwert. Die erste Säule (blau) zeigt den Anteil aller Fische, die in die Felder des Maximums (Ziel des OMR, in die «richtige» Richtung, je höher (positiv) diese Säule ist, desto besser) geschwommen sind. Die zweite Säule (orange) zeigt prozentual den Anteil aller Larven, die sich überhaupt bewegt haben (darum negativ, denn sie sind von den Feldern der Mitte weggeschwommen). Die dritte Säule (grau) stellt dar, wie viele in die Gegenrichtung der laufenden Streifen («falsche» Richtung des OMR, darum je kleiner oder negativer die Säule, umso besser), in die Felder des Minimums, geschwommen sind.

Bei dem Versuch (Abbildung 33), bei dem zwei oder mehrere Farben mit dem gleichen schwarz-weiß Kontrast (4.4) sind die Resultate überraschend ausgefallen. Ganz deutlich wird, dass sich bei weiss (die Negativkontrolle) der grösste Anteil der Fische sich bewegt haben während dem Experiment. Zudem haben sich auch bei Rot-Grün und bei Mehreren Farben haben sich relativ viele Fischlarven bewegt. Danach folgt Sandbraun-Grün, Rot-Violett und blau-rot sowie interessanterweise auch die Positivkontrolle schwarz-weiß. Der kleinste bewegendende Fischanteil findet man bei Grün-Blau, der von Sandbraun-Blau gefolgt wird.

10 Eigenständigkeitserklärung

Ich erkläre hiermit, dass ich diese Maturitätsarbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe. Alle sinngemäß und wörtlich übernommenen Textstellen aus fremden Quellen wurden kenntlich gemacht.

Zürich, 02.01.2023



Reva Sukthankar