

Kontrastempfindlichkeit und Sehschärfe bei Tieren

W. M. Harmening

Der Ophthalmologe

ISSN 0941-293X

Ophthalmologe

DOI 10.1007/s00347-017-0561-4



Your article is protected by copyright and all rights are held exclusively by Springer Medizin Verlag GmbH. This e-offprint is for personal use only and shall not be self-archived in electronic repositories. If you wish to self-archive your article, please use the accepted manuscript version for posting on your own website. You may further deposit the accepted manuscript version in any repository, provided it is only made publicly available 12 months after official publication or later and provided acknowledgement is given to the original source of publication and a link is inserted to the published article on Springer's website. The link must be accompanied by the following text: "The final publication is available at link.springer.com".



Kontrastempfindlichkeit und Sehschärfe bei Tieren

Menschen können Gesichter aus großer Distanz und in einem Bruchteil einer Sekunde korrekt identifizieren. Solche beeindruckenden Sinnesleistungen setzen voraus, dass das auf der Netzhaut entstandene Bild den nachgeschalteten zentralen auswertenden Stationen mit ausreichendem Kontrast und räumlicher Auflösung vermittelt wird. Isoliert betrachtet, werden diese Sehleistungen auch als Luminanzkontrastempfindlichkeit und visuelles Auflösungsvermögen (Sehschärfe) beschrieben. Beide stellen messbare psychophysikalische Größen dar und charakterisieren die fundamentalen, räumlichen Grenzen eines Sehsystems: Wenn kein Kontrast wahrgenommen wird, kann kein visuelles Objekt gesehen werden; wenn ein wahrgenommenes Objekt nicht räumlich aufgelöst werden kann, verliert es seine strukturelle Information.

Die Sehschärfe und Kontrastempfindlichkeit des menschlichen visuellen Systems sind in der Literatur ausführlich beschrieben und werden regelmäßig zur klinischen Beurteilung normaler und pathologischer visueller Funktion herangezogen. Doch wie sehen diese Sehleistungen bei Tieren aus? Aus neuroethologischer Sicht sind die Sinnesorgane des Menschen angepasst an das Verhalten eines hauptsächlich tagaktiven, sozial zentrierten Generalisten. Im Tierreich finden wir jedoch auch Anpassungen an völlig andere Lebensweisen mit teilweise extremen Unterschieden bei den Anforderungen an das Sehsystem (begrenzte Körpergröße, Sehen bei Nacht, unter Wasser, im Fliegen, monokular etc.). Rufen Anpassungen an ein viel spezialisierteres Verhalten Änderungen in den Sehleistungen hervor?

Im Folgenden betrachten wir die Kontrastempfindlichkeit und Sehschärfe, um die Sehleistungen einiger ausgewählter Tierarten untereinander und mit denen des Menschen zu vergleichen.

Theorie: visueller Kontrast und räumliche Auflösung

Die visuell erfassbare Welt erhält ihre Struktur durch wahrnehmbare Unterschiede. Neben Farbe (s. Beitrag „Farbsehen“ in dieser Ausgabe), Bewegung und Entfernung (s. Beitrag „Lichtempfindlichkeit, Tiefenwahrnehmung, Bewegungswahrnehmung“ in dieser Ausgabe) ist eine weitere Dimension, in der räumliche Unterschiede bestehen, die Leuchtdichte (Luminanz) von Objekten, die sich subjektiv als Helligkeit manifestiert. Die Leuchtdichte ist die photometrische Entsprechung der radiometrischen Strahldichte, also der Menge an optischer Strahlungsleistung, die von einem Punkt einer Strahlungsquelle in eine gegebene Richtung pro Raumwinkel ausgesendet wird (Einheit: cd/m^2). Photometrische Einheiten berücksichtigen die wellenlängenabhängige Empfindlichkeit der Sehpigmente der menschlichen Photorezeptoren und die daraus resultierende Hellempfindlichkeit im Spektrum des sichtbaren Lichts. Die Luminanzkontrastempfindlichkeit beschreibt nun die Fähigkeit von Organismen, Unterschiede in der Leuchtdichte visueller Objekte wahrzunehmen.

Die Kontrastsensitivitätsfunktion (engl. „contrast sensitivity function“ [CSF]) erweitert diesen Zusammenhang auf die Abhängigkeit von der Größe – genauer: der räumlichen Frequenz – des visuellen Objekts. In Experimenten werden zu ihrer Messung häufig periodische

Muster, z. B. visuelle Gitter oder sog. Gabormuster, mit veränderbarer räumlicher Frequenz und veränderbarem Kontrast als Stimuli benutzt (**Abb. 1a**). Hier wird der gerade noch wahrnehmbare Kontrast, die Kontrastschwelle, bei gegebener räumlicher Frequenz gemessen. Visueller Kontrast wird typischerweise als Michelson-Kontrast quantifiziert, eine einheitslose Größe, die aus dem Verhältnis der Differenz der Leuchtdichteunterschiede zu deren Summe berechnet wird ($(L_{\text{max}} - L_{\text{min}}) / (L_{\text{max}} + L_{\text{min}})$). Der Michelson-Kontrast kann Werte zwischen 0 und 1 annehmen, wobei die obere Grenze 1 nur theoretisch bei einem L_{min} von $0 \text{ cd}/\text{m}^2$ erreicht würde (für alternative Kontrastdefinitionen und Umrechnungsvorschriften s. [1]). Der reziproke Wert des Michelson-Kontrasts an der Wahrnehmungsschwelle ist die Kontrastsensitivität. Menschen erreichen eine maximale Kontrastsensitivität von 230, entsprechend einem Michelson-Kontrast von ca. 0,005 (oder auch 1 % Unterschied zwischen L_{max} und L_{min}) [2]. Dieses Maximum wird bei mittleren räumlichen Frequenzen erreicht (Mensch: 5 Zyklen/Grad); zu höheren und niedrigeren Frequenzen fällt die Empfindlichkeit exponentiell ab. Dies hat verschiedene Ursachen: Räumlich weiter entfernt liegende Helligkeitsunterschiede (niedrige räumliche Frequenzen = große Objekte) können neuronal nicht verglichen werden, da die Ausdehnung der rezeptiven Felder retinaler Ganglienzellen begrenzt ist. Auf der anderen Seite wird der wahrgenommene Kontrast bei hohen räumlichen Frequenzen (kleine Objekte) hauptsächlich von der optischen Qualität des dioptrischen Apparates und von der neuronalen Abtastung des Netzhaut-

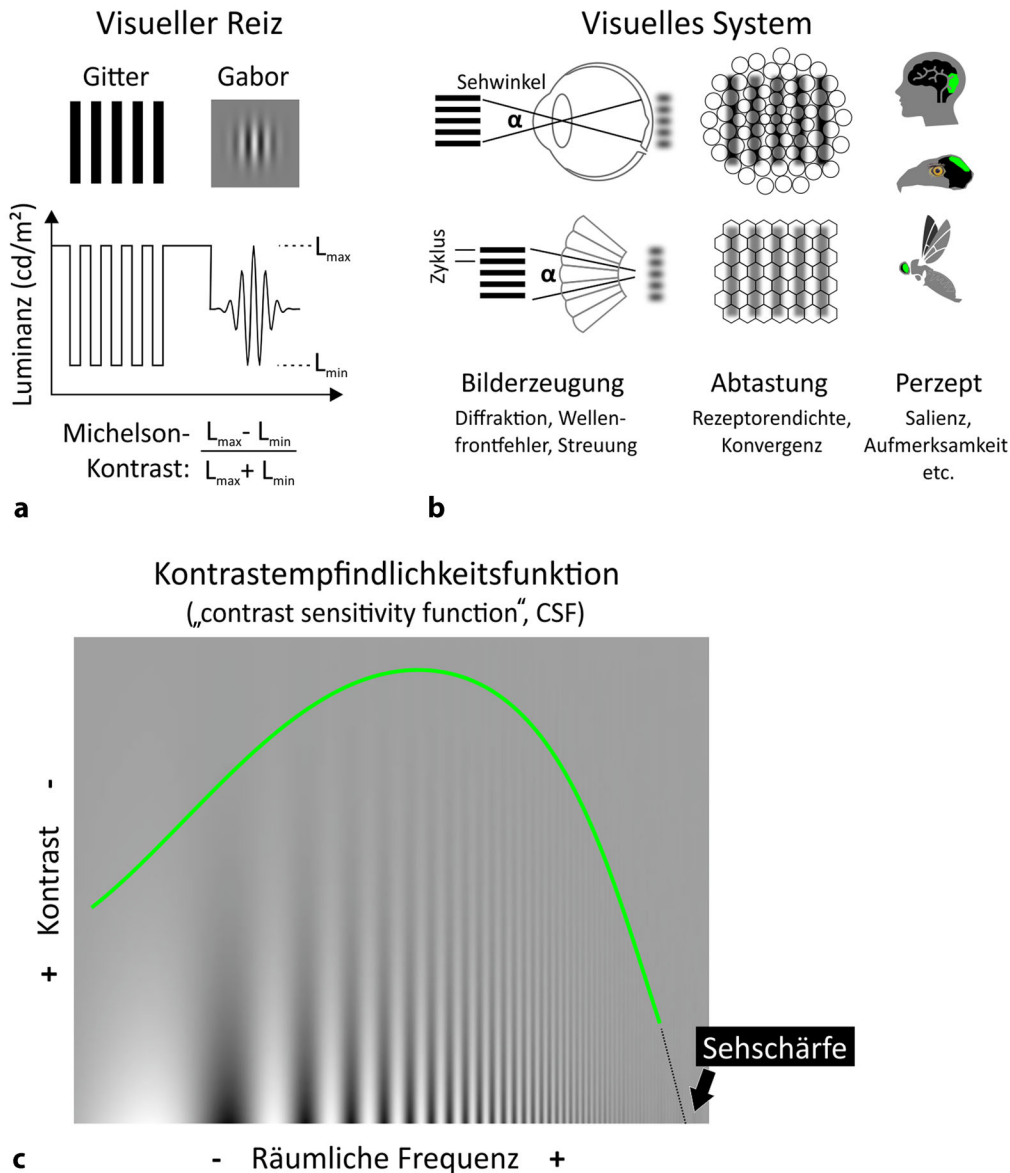


Abb. 1 ◀ Grenzen visueller Wahrnehmung. **a** Typische visuelle Stimuli für Kontrast- und Auflösungs-experimente. Gitter und Gabormuster haben einen periodischen Helligkeitsverlauf, der Gabor zeichnet sich durch nur eine einzige räumliche Frequenz aus. Der Michelson-Kontrast ist in beiden Beispielen gleich. **b** Je nach Augentyp (beispielhaft hier: Linsen- und Komplexauge) wird der Stimulus gebeugt, gestreut und durch optische Ungenauigkeit im abbildenden Apparat verschmiert, bevor er auf die Rezeptorfläche trifft. Dort wird er durch ein Mosaik von Rezeptoren abgetastet und retinal vorverarbeitet, um dann in höheren Zentren ausgewertet zu werden. **c** Die Abhängigkeit des gerade noch wahrnehmbaren Kontrasts von der räumlichen Frequenz eines periodischen Musters ist bei Mensch und Tier eine Bandpassfunktion (durchgezogene Linie), die obere Grenzfrequenz (Pfeil) entspricht der Sehschärfe

bildet durch retinale Photorezeptoren begrenzt: Ist das Netzhautbild durch optische Fehler verschmiert oder wird das Netzhautbild zu grob abgetastet, lassen sich keine Helligkeitsunterschiede erkennen (Abb. 1b). Zu beachten ist, dass die absolute Lage und Höhe der CSF auch mit der Gesamthelligkeit des visuellen Reizes korreliert. Bei verminderter Helligkeit nimmt die maximale Empfindlichkeit ab, und die CSF verschiebt sich insgesamt in Richtung niedriger räumlicher Frequenzen [3, 4].

Die obere Grenzfrequenz der CSF hat eine zentrale Bedeutung: Die bei maximalem Kontrast höchste gerade noch

wahrnehmbare räumliche Frequenz entspricht der Sehschärfe (Abb. 1c). Es existiert eine Vielzahl von Einheiten für Sehschärfe, und die in Verbindung mit der CSF gängige Einheit ist die Anzahl der Zyklen eines periodischen Musters pro Grad Sehwinkel (engl. „cycle per degree“ [cpd]). Optisch unterliegt ein Linsenauge wie das des Menschen als bilderzeugendes System zunächst den Gesetzen der Lichtbeugung und damit der Abbe-Auflösungsgrenze, die durch die Wellenlänge des Lichts und die numerische Apertur (= Pupillendurchmesser/Brennweite) bestimmt ist. Der kleinste gerade noch auflösbare Abstand zweier Objekte auf der

Netzhaut beträgt dann bei einem Pupillendurchmesser von 7 mm, einer Brennweite von 16,5 mm und monochromatischem Licht mit 550 nm Wellenlänge ca. 1,6 µm. Tatsächlich wird diese Grenze aber nicht erreicht, da das menschliche Auge durch optische Ungenauigkeiten (Wellenfrontfehler) der lichtbrechenden Medien, Kornea und Linse, nur bei kleineren Pupillendurchmessern beugungsbegrenzt ist [5]. Wellenfrontfehler reduzieren die optische Transferfunktion des Auges, was insbesondere zu einer Reduzierung des retinalen Bildkontrastes bei hohen räumlichen Frequenzen führt.

Zusammenfassung · Abstract

Ophthalmologe DOI 10.1007/s00347-017-0561-4
© Springer Medizin Verlag GmbH 2017

W. M. Harmening

Kontrastempfindlichkeit und Sehschärfe bei Tieren

Zusammenfassung

Hintergrund. Grundlegende räumliche Sehleistungen visueller Systeme lassen sich insbesondere durch ihre Kontrastempfindlichkeit und Sehschärfe charakterisieren.

Fragestellung. Wie verhalten sich diese Größen bei Menschen und Tieren im Vergleich?

Material und Methoden. Es erfolgt die Auswertung der bisher beschriebenen Kontrastsensitivitätsfunktionen sowie maximaler Sehschärfe ausgewählter Taxa unter Berücksichtigung von Messmethoden, Sehbedingungen und allometrischen Analysen.

Ergebnisse. Die Kontrastempfindlichkeitsfunktion bei Tieren und Menschen entspricht einem umgekehrten „U“. Ihre Lage und Höhe sind teilweise sehr unterschiedlich mit z. B. maximaler Kontrastsensitivität bei 5 Zyklen/Grad beim Menschen und 0,1 Zyklen/Grad bei der Maus. Generell korreliert die Körpergröße in erster Näherung

sehr gut mit der maximalen Sehschärfe. Linsenaugen haben die besten optischen Eigenschaften und sind in ihrer Auflösung bei gleichbleibenden geometrischen Verhältnissen anderen Augentypen überlegen. Die maximale Sensitivität und Sehschärfe ist bei tagaktiven Arten höher als bei nachtaktiven Arten. Menschen befinden sich sowohl bei der Kontrastempfindlichkeit als auch der Sehschärfe am oberen Ende des Spektrums. **Schlussfolgerung.** Trotz der teils sehr unterschiedlichen optischen, anatomischen und neurophysiologischen Strukturen bei Tieren und Menschen werden funktionelle Parallelen deutlich. Unter Berücksichtigung physikalischer und optischer Limitationen sind sie primär Anpassungen an ihnen gemeinsame evolutionäre Notwendigkeiten.

Schlüsselwörter

Räumliches Sehen · Optische Auflösung · Netzhaut · Sensitivität · Visuelles System

Neben dieser optischen Auflösungsgrenze stellt die Abtastung des Netzhautbildes durch die lichtempfindlichen Photorezeptoren eine Limitierung neuronaler Auflösung dar. Der Abstand der kleinsten Zapfen-Photorezeptoren in der Fovea, dem Zentrum visueller Funktion der Netzhaut, beträgt beim Menschen ca. 1,5–1,9 μm und wird mit zunehmender Exzentrizität schnell größer [6]. Weiterhin ist die postrezeptorale Verarbeitung des visuellen Signals entscheidend: Nur in der Fovea findet eine 1:1-Verschaltung zwischen Zapfen-Photorezeptoren und Ganglienzellen statt, sodass auch nur hier höchste neuronale Auflösung zu messen ist [7, 8]. Im psychophysikalischen Experiment gemessen, können Menschen typischerweise 30–60 cpd visuell auflösen. Dies entspricht einem von benachbarten Objekten eingeschlossenen Sehinkel von 30 bis 60 Winkelsekunden (60 Winkelsekunden = 1 Winkelminute = 1/60 Grad). Bei einer durchschnittlichen retinalen Vergrößerung von 290 μm pro Grad Sehinkel im menschlichen Auge [9] entspricht dies einer Distanz von 2,3–4,6 μm auf der Netzhaut.

» Die bei maximalem Kontrast höchste gerade noch wahrnehmbare räumliche Frequenz entspricht der Sehschärfe

Diese hier am menschlichen Auge betrachteten physikalischen, optischen und physiologischen Hintergründe sind auch auf den Sehapparat von Tieren übertragbar. Doch wie kontrastreich und „scharf“ sieht die Welt, betrachtet durch die Augen von Tieren, aus? Für die funktionelle Beschreibung eines visuellen Systems ist insbesondere die psychophysikalische Sehleistung von Interesse, also die tatsächliche, bestmögliche Wahrnehmungsleistung eines Organismus. Diese muss notwendigerweise subjektiv, also als Verhaltensleistung gemessen werden. Dabei treffen wir jedoch im Tierexperiment auf Schwierigkeiten, da subjektive sinnesphysiologische Fähigkeiten nicht immer von kognitiven Fähigkeiten entkoppelt werden können. Bei man-

Contrast sensitivity and visual acuity in animals

Abstract

Background. Fundamental spatial vision capabilities of visual systems can be characterized by their contrast sensitivity and visual acuity.

Objective. Comparison of contrast sensitivity and visual acuity in humans and other animals.

Material and methods. An analysis of known contrast sensitivity functions and maximum visual acuity across selected taxa was carried out, with consideration of measurement principles, viewing conditions and allometry.

Results. Comparing across all analyzed species, contrast sensitivity functions have inverted U-shape characteristics, with key differences in both position and absolute sensitivity within the spectrum of spatial frequencies. Humans, for example, have a maximum sensitivity at 5 cycles/degree and mice at approximately 0.1 cycles/degree. Body and eye size generally correlate well

with maximum visual acuity. Across eye types, lens eyes have the highest optical and visual resolution, all other things being equal. Diurnal species typically outperform crepuscular or nocturnal species. Humans generally excel at both maximum contrast sensitivity as well as visual acuity.

Conclusion. Despite great differences in optical, anatomical and neurophysiological structures between humans and animals, spatial vision capabilities are generally comparable across taxa. This favors the hypothesis that spatial vision in animals develops primarily towards meeting similar evolutionary needs within the limits of biophysical and optical laws.

Keywords

Spatial vision · Optical resolution · Retina · Sensitivity · Visual system

chen Tierarten müssen deshalb indirekte Messmethoden oder objektive, surrogate Messgrößen zur Abschätzung der tatsächlichen Sehleistung hinzugezogen werden. Häufig ergänzen sich diese Messmethoden auch sinnvoll, um z. B. einen

möglichen Flaschenhals der Informationsverarbeitung identifizieren zu können.

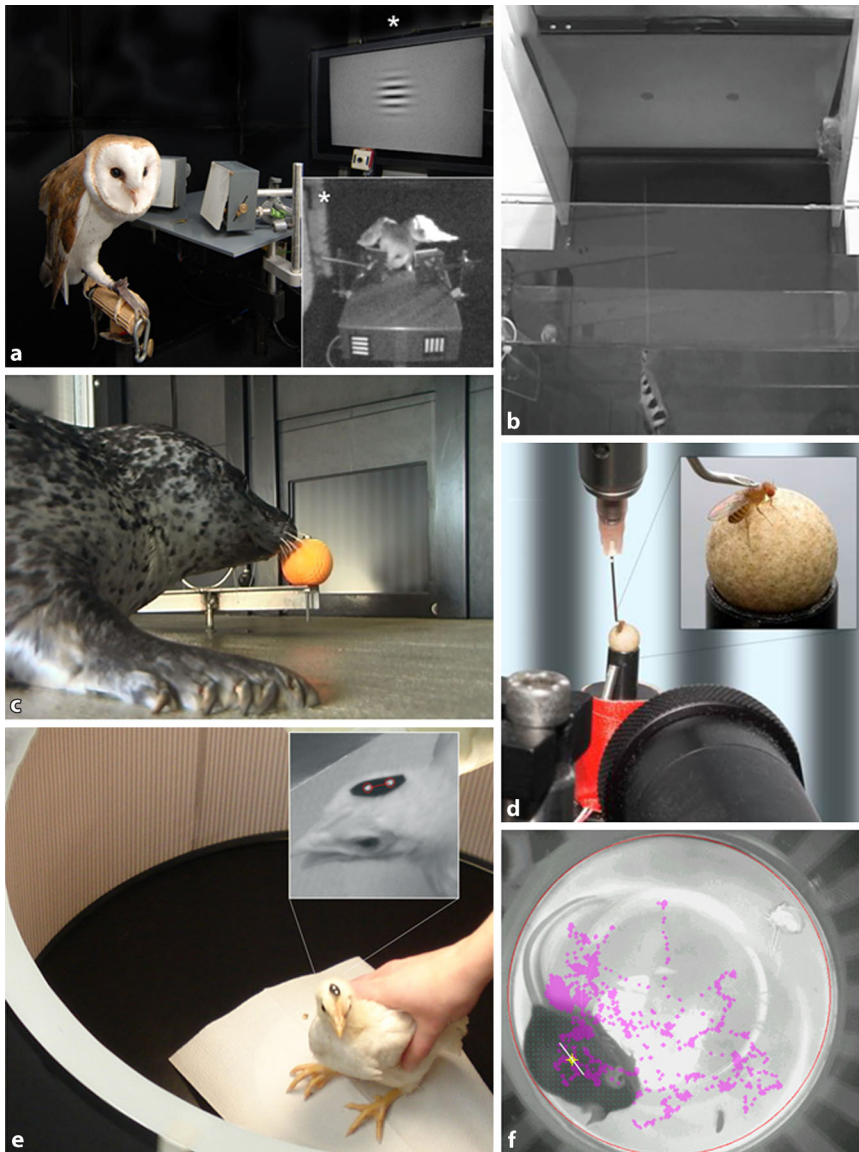


Abb. 2 ▲ Beispiele tierexperimenteller Sehversuche. **a** Schleiereule im Zwei-Wahl Experiment zur Kontrastempfindlichkeit mit Gabormustern. Antworten durch Betätigung von Schaltern mit dem Schnabel. Der Stern markiert die Position der Kamera deren Bild im kleinen Ausschnitt während einer Antwortreaktion gezeigt wird [11]. **b** Schützenfisch (im Bild unten) „schießt“ einen Wasserstrahl auf die zu diskriminierenden Sehzeichen (Bildschirm oben) in einem Auflösungs experiment [12]. **c** Seehund berührt einen Ball bei Erkennen eines vertikalen Streifenmusters (Hintergrund) oder verharret in einer Ausgangsposition bei grauer Anzeige (Go/No-go-Verfahren [13]). **d** Laufverhalten von über einem frei beweglichen Ball fixierten Fruchtfliegen bei Stimulation mit bewegten Mustern (Hintergrund) [14]. **e** Auswertung der Kopfdrehbewegungen von Haushühnern in einer rotierenden Trommel mit vertikalen Streifen. Im Detailbild ist die automatische Videoauswertung der Kopfdrehung durch das „tracking“ eines auf den Kopf geklebten Markers zu erkennen. **f** Beobachtung des Laufverhaltens von Mäusen während der Stimulation mit rotierenden Streifenmustern (außen). (Fotos freundlicherweise zur Verfügung gestellt von: Ohad Ben-Shahar [b], Frederike Hanke [c], Alexander Borst [d], Frank Schaeffel [e, f])

Tierexperimentelle Sehversuche

Wie werden psychophysikalische Größen wie Kontrastempfindlichkeit und Sehschärfe bei Tieren gemessen? In Verhaltensexperimenten bedürfen Menschen

typischerweise einer nur kurzen Einweisung („Buchstaben vorlesen“), bei Tieren ist dies schwieriger. Durch operante Konditionierung, ähnlich der Dressur, können viele Tiere auf das Unterscheiden von visuellen Sehzeichen und das

Anzeigen durch z. B. Schalterbetätigung oder Hinwendungsbewegung (Taxien) direkt trainiert werden. Dies gelingt durch positive Verstärkung (Belohnung, typischerweise durch Futter) in zum Teil monatelangem Training bei nahezu allen Säugetieren, bei Vögeln, Fischen, aber auch z. B. bei Krebsen und Insekten (Ausnahme Insekten: häufig durch negatives Feedback, „Bestrafung“). So können beispielsweise Schleiereulen kleine Schalter mit dem Schnabel betätigen oder See hunde durch Hinwenden der Schnauze zu einem Ball das visuelle Erkennen eines Musters anzeigen (Abb. 2a, c).

Auch das Beobachten von arttypischem komplexem Verhalten lässt Rückschlüsse auf die visuelle Wahrnehmung zu. Eindrucksvolle Beispiele hierfür sind das Beutefangverhalten von Schützenfischen, Chamäleons und Springspinnen, die durch antrainierte visuelle Reize ausgelöst werden können. Chamäleons „schießen“ ihre Zunge auf Beute (s. Abb. 5b im Beitrag „Vergleichende Betrachtung von Lichtempfindlichkeit, Tiefenwahrnehmung und Bewegungswahrnehmung bei Tier und Mensch“ [10]), Springspinnen springen ihre Beute an, und Schützenfische produzieren durch blitzschnelles Herauspressen einen Wasserstrahl, mit dem Beute (oder ein Sehzeichen auf einem Computermonitor) außerhalb des Wasser gejagt wird (Abb. 2b).

Kommen subjektive Verfahren nicht infrage oder sollen psychophysikalische Sehleistungen mit dem sie auslösenden neuronalen Substrat verglichen werden, können objektive Messungen gemacht werden, die indirekt auf die sinnesphysiologische Leistung schließen lassen. Analog zu Sehversuchen mit menschlichen Säuglingen gehört dazu z. B. das „preferential looking paradigm“, bei dem 2 alternative Sehzeichen angeboten werden und ein angeborenes Neugierdeverhalten dazu führt, dass das jeweils besser zu erkennende, kontrastreichere Sehzeichen bevorzugt fixiert wird [15]. Dieses Verhalten muss zwar nicht trainiert werden, hat aber den Nachteil, dass die eigentlichen sinnesphysiologischen Möglichkeiten unterschätzt werden, da unabhängige Faktoren wie Aufmerksamkeit und gene-

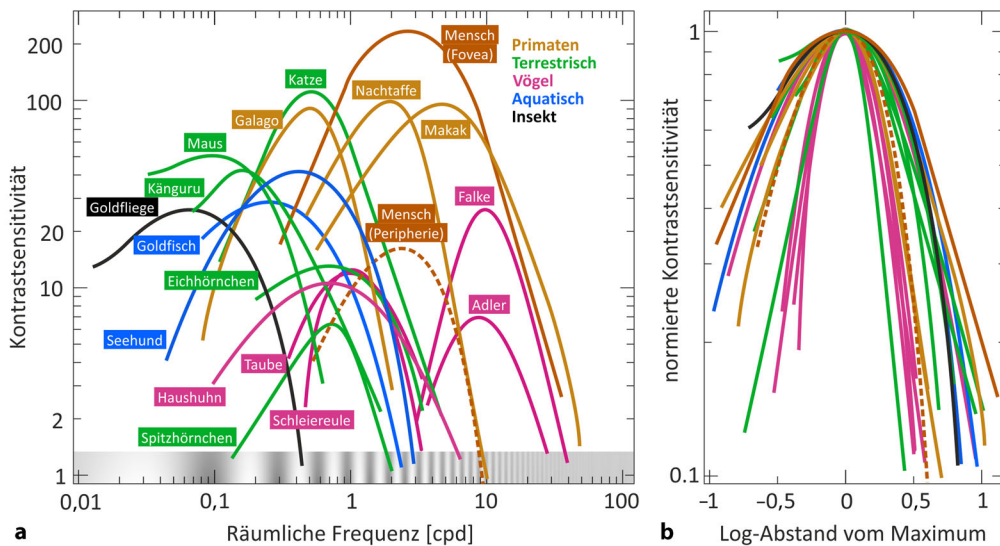


Abb. 3 ▲ Kontrastempfindlichkeit bei Tieren. **a** In Verhaltensversuchen oder elektrophysiologisch (Elektroretinogramm [ERG]) gemessene Kontrastempfindlichkeitsfunktionen (CSF) von einigen Arten (Farben: taxonomische Zugehörigkeit oder hauptsächlich Lebensraum). Hohe räumliche Frequenzen (gemessen in Zyklen pro Grad Sehwinkel, cpd) entsprechen kleinen, niedrige Frequenzen großen visuellen Objekten. Die Kontrastempfindlichkeit ist der Kehrwert des gerade noch wahrnehmbaren Kontrasts einer räumlichen Frequenz (ausgedrückt als Michelson-Kontrast, s. **Abb. 1**). **b** Eine Normierung zeigt, dass trotz deutlicher Unterschiede in der Lage und Höhe der verschiedenen CSFs deren Bandbreite und generelle Form sehr ähnlich sind. Eine Ausnahme stellen hier Vögel dar, deren CSF typischerweise schmäler verläuft. Farbwahl wie in **a**

relle Mitarbeit das Ergebnis stark modifizieren können [16].

Weitere objektive Verfahren nutzen physiologische Reaktionen auf veränderte Seheindrücke aus. Als Beispiel sei hier die Pupillometrie erwähnt, bei der die Änderung des Pupillendurchmessers mit der Veränderung eines visuellen Reizes korreliert wird [17]. Dem Sehprozess physiologisch ebenfalls nah ist die Ausnutzung des optokinetischen Nystagmus (OKN), eines unwillkürlichen Augen- oder Kopfbewegungsreflexes, dessen Ziel die Stabilisierung des Netzhautbildes bei einem bewegten Stimulus ist (**Abb. 2c**). Der OKN kann bei vielen Tieren mithilfe einer automatisierten Videoauswertung von Augen- oder Kopfbewegungen gemessen werden, z. B. bei Vögeln, Säugern und Nagern [18–20] und sogar bei Insekten, bei denen der ganze Körper die typischen Folge- und Sakkadebewegungen ausführt ([21]; **Abb. 2d–f**).

Zu den objektiven Messmethoden gehört weiterhin die Messung elektrischer Potenziale der Netzhaut bei visueller Reizung, das sog. Elektroretinogramm (ERG) oder Pattern-Elektroretinogramm (P-ERG). Durch verglei-

chende Analysen bei Tauben ist bekannt, dass das ERG die eigentliche Sinnesleistung typischerweise unterschätzt [22]. Bei Mutanten von *Drosophila* konnte aber auch gezeigt werden, dass ein visueller Stimulus nicht wahrgenommen wurde, obwohl ein positives ERG vorhanden war [23]. In experimentell zugänglichen Systemen kann auch die Ableitung elektrischer Potenziale direkt vom Sehnerv [24] oder höheren Zentren erfolgen. Hier ist zu beachten, dass die neuronale Signalverarbeitung auf Zellebene häufig die des gesamten Sehsystems übertrifft, da zelluläre Prozesse meist nur biophysikalisch begrenzt sind und im Gegensatz dazu Wahrnehmungsleistungen durch eine Vielzahl zentraler Prozesse moduliert werden.

Die optische Transferfunktion durch Bestimmung von Augenachslänge, Brechkraft und Wellenfrontfehler der optischen Medien kann ebenfalls einen Hinweis auf die zu erwartende Kontrast- und Auflösungsgrenze geben [25]. Dies darf aber nicht als alleinige Größe zur Bestimmung der Sehleistung verwendet werden, da die optische und subjektive Sehleistung bei manchen Tieren um

mehr als eine Größenordnung voneinander abweichen können [26, 27]. Wie am menschlichen Beispiel deutlich wird, kann die neuronale Auflösungsgrenze gut durch die maximale Dichte der Photorezeptoren abgeschätzt werden. Bei vielen Tieren, die keine 1:1-Verschaltung zwischen Photorezeptoren und Ganglienzellen haben, ist die Dichte der Ganglienzellen besser geeignet. Diese theoretische retinale Auflösung VA_{Ret} in cpd berechnet sich durch $VA_{Ret} = r \times \frac{\sqrt{s}}{2}$, wobei r der retinale Vergrößerungsfaktor in mm/Grad Sehwinkel, und s die maximale Ganglienzelldichte in mm^{-2} ist [28]. Solche Analysen implizieren allerdings Annahmen über die am Sehprozess beteiligten Zelltypen und deren Konnektivität, die bei den meisten Arten nicht vollständig bekannt sind.

Kontrastempfindlichkeit

Bei den hier vorgestellten Spezies (und allen bisher untersuchten Arten überhaupt) hat die Kontrastempfindlichkeitsfunktion (CSF) einen charakteristischen bandbreitenlimitierten, umgekehrt U-förmigen Verlauf mit einer

Tab. 1 Maximale Sehschärfe bei einigen Tierarten, angegeben in Zyklen pro Grad Sehwinkel (cpd)

Spezies	Sehschärfe (cpd)	Methode	Referenz
Vögel			
Keilschwanzadler (<i>Aquila audax</i>)	143	V	[48]
Schlangenadler (<i>Dryotriorchus spectabilis</i>)	120	O	[49]
Habichtfalke (<i>Falco berigora</i>)	73	V	[50]
Buntfalke (<i>Falco sparverius</i>)	40–71	E	[51]
Lachender Hans (<i>Dalco gigas</i>)	41	R	[52]
Elster (<i>Pica pica</i>)	33	V	[53]
Eichelhäher (<i>Garrulus glandarius</i>)	30	V	[53]
Eisvogel (<i>Halcyon sancta</i>)	26	R	[52]
Wacholderdrossel (<i>Turdus pilaris</i>)	23	V	[54]
Amsel (<i>Turdus merula</i>)	23	V	[54]
Buchfink (<i>Fringilla coelebs</i>)	23	V	[54]
Pfau (<i>Pavo cristatus</i>)	21	R	[55]
Taube (<i>Columba livia</i>)	18	E	[56]
Blauhäher (<i>Cyanocitta cristata</i>)	15–19	V	[57]
Goldammer (<i>Emberiza citronella</i>)	9,7	V	[54]
Waldkauz (<i>Strix aluco</i>)	8	V	[58]
Haushuhn (<i>Gallus domesticus</i>)	8	V	[18]
Rohrhammer (<i>Emberiza schoeniclus</i>)	7,8	V	[54]
Virginia-Uhu (<i>Bubo virginianus</i>)	7	V	[59]
Wachtel (<i>Coturnix coturnix japonica</i>)	7	V	[60]
Steinkauz (<i>Athene noctua</i>)	6	E	[61]
Pinguin (<i>Spheniscus magellanicus</i>)	6	R	[62, 63]
Schleiereule (<i>Tyto alba pratincola</i>)	4–8	V, R	[11, 64]
Primaten			
Mensch (<i>Homo sapiens</i>)	50–70	V	[34, 65]
Schimpanse (<i>Pan troglodytes</i>)	64	V	[65]
Rhesusaffe (<i>Macaca fascicularis</i>)	46	V	[34]
Kapuzineraffe (<i>Cebinae</i>)	31	V	[66]
Galago (<i>Galago crassicaudatus</i>)	3	V	[41]

exponentiellen Abschwächung bei niedrigen und hohen Frequenzen (■ Abb. 3a; [29]). Basierend auf Untersuchungen am Menschen ist der Abfall zur oberen Grenzfrequenz eine kombinierte Konsequenz aus physikalischen Limitierungen, die zur Degradation des Netzhautbildes führen (durch Diffraktion und Wellenfrontfehler der okulären Optiken), und der Rezeptorzeldichte, ihrer Verteilung und postrezeptoraler Konvergenz [5, 30]. Bei niedrigeren räumlichen Frequenzen spielen retinale und neuronale Faktoren wie Ausprägung der lateralen Inhibition [30], antagonistische Center-Surround-Mechanismen [31] oder die relativ geringe Empfindlichkeit niedriger

Frequenzkanäle eine Rolle [32]. Prinzipiell scheinen diese Limitierungen auch bei den anderen bisher untersuchten Tierarten entscheidend zu sein, jedoch unterscheiden sich die Lage der CSF, die Bandbreite, und die maximale Sensitivität teils erheblich von der des Menschen (■ Abb. 3a).

» Die CSF hat einen charakteristischen bandbreitenlimitierten, umgekehrt U-förmigen Verlauf

Mit einer maximalen fovealen Kontrastsensitivität von 230 kann der Mensch sehr kleine Luminanzunterschiede wahrneh-

men und liegt damit an der Spitze dieser Sehleistung [2, 33]. Mit einer Sensitivität von maximal 100 folgen andere Primaten sowie die Katze [34–36]. Fische und Insekten, am Beispiel des Goldfisches und der Goldfliege, liegen mit einer maximalen Sensitivität von ca. 25 deutlich darunter [37]. Vögel haben eine durchweg niedrige Kontrastsensitivität, die ausnahmslos unterhalb von 30 liegt [11]. Die Ursache für diese auffällig geringe Empfindlichkeit gerade im Hinblick auf die sonst exzellenten visuellen Leistungen der Vögel kann nicht auf einen einzigen Faktor zurückgeführt werden [38]. Außerhalb der Fovea ist die maximale Kontrastempfindlichkeit des Menschen ebenfalls gering und z. B. vergleichbar mit der der Vögel [39]. Da die optische Qualität des Netzhautbildes in der Peripherie relativ weniger abnimmt als die retinale Konvergenz zunimmt [40], ist diese geringe periphere Kontrastsensitivität eher durch einen verminderten neuronalen Kontrast zu erklären. Betrachtet man alle Arten zusammen, so reicht die Lage des CSF-Maximums von <0,1 cpd (Insekten) bis >10 cpd (Vögel), und mit ihr verschiebt sich auch die maximale Auflösungsleistung zwischen den Arten. Nacht- oder dämmerungsaktive Arten zeigen generell eine zu niedrigeren räumlichen Frequenzen verschobene CSF, deutlich zu erkennen bei den hier gezeigten Primaten und deren zunehmender Nachtaktivität von Makak über Nachtaffe zu Galago ([41]; ■ Abb. 3a). Ein ähnlicher Zusammenhang besteht bei phylogenetisch getrennten, aber einen gemeinsamen Lebensraum teilenden Arten, wie z. B. dem Goldfisch und Seehund. Beide sehen ausschließlich oder hauptsächlich unter Wasser, wo durch Absorption und Streuung mit zunehmender Tiefe deutlich weniger Licht zur Verfügung steht. Ihre CSFs ähneln in Lage und Höhe denen nachtaktiver terrestrischer Wirbeltiere [13, 42].

Die CSFs der verschiedenen Arten zeigen aber auch Gemeinsamkeiten: Normiert man die jeweils maximale Sensitivität auf 1 und schiebt die Lage des CSF-Maximums im Spektrum auf einen gemeinsamen Punkt, so zeigt sich, dass die Empfindlichkeitskurven aller Arten eine ähnliche Form und Bandbreite be-

Tab. 1 Maximale Sehschärfe bei einigen Tierarten, angegeben in Zyklen pro Grad Sehwinkel (cpd) (Fortsetzung)

Spezies	Sehschärfe (cpd)	Methode	Referenz
Andere Wirbeltiere			
Giraffe (<i>Giraffa camelopardalis</i>)	25	R	[67]
Hund (<i>Canis lupus</i>)	15	R	[68]
Pferd (<i>Equus ferus caballus</i>)	9,2	V	[69]
Seehund (<i>Phoca vitulina</i>)	5,5	V	[70]
Katze (<i>Felis catus</i>)	5	V	[36]
Esel (<i>Equus asinus asinus</i>)	3,5	V	[71]
Elefant (<i>Elephas maximus indicus</i>)	3	V	[72]
Rothirsch (<i>Cervus elaphus</i>)	2,7	V	[71]
Opossum (<i>Didelphis</i>)	2,7	V	[73]
Alligator (<i>Alligatoridae</i>)	2,7	V	[73]
Zauneidechse (<i>Lacerta agilis</i>)	2,5	V	[74]
Nilgauantilope (<i>Boselaphus tragocamelus</i>)	2,2	V	[71]
Dickschwänzige Schmalfußbeutelmaus (<i>Sminthopsis crassicaudatus</i>)	2,3	V	[75]
Goldfisch (<i>Carassius auratus</i>)	2	V	[37]
Wanderratte (<i>Rattus norvegicus</i>)	1,6	V	[76]
Hausmaus (<i>Mus musculus</i>)	0,5	V	[77]
Arthropoden			
Amerikanische Königlibelle (<i>Anax junius</i>)	2	R	[78]
Gelbe Grabwespe (<i>Bembix palmata</i>)	1,2	R	[79]
Springspinne (<i>Salticidae</i>)	1,2	V	[80]
Wanderheuschrecke (<i>Locusta migratoria</i>)	0,6	R	[79]
Schwalbenschwanz (<i>Papilio macaon</i>)	0,6	R	[81]
Honigbiene (<i>Apis mellifera</i>)	0,5	V	[82]
Stubenfliege (<i>Musca domestica</i>)	0,2	R	[83]
Fruchtfliege (<i>Drosophila melanogaster</i>)	0,1	V	[84]
Borkenkäfer (<i>Ips curvidens</i>)	0,1	V	[85]
Springschwanz (<i>Dicyrtomina ornata</i>)	0,02	R	[86]

V Verhalten, O optische Auflösung, E Elektroretinogramm/Pattern-Elektroretinogramm, R Photorezeptor-/Ganglienzellichte

sitzen (Abb. 3b). Die Kontrastsensitivität S in Abhängigkeit der räumlichen Frequenz v lässt sich dann durch eine 4-Parameter-Funktion der Form $S(v) = 100 * (k_1 e^{-2\pi i \alpha v} - k_2 e^{-2\pi i \beta v})$ gut annähern, wobei die Parameter k_1, k_2, α und β für jede Spezies auf Grundlage empirischer Daten gefunden werden können [29]. Die Abb. 3b zeigt auch eine Besonderheit bei der Bandbreite des Kontrastsehens bei Vögeln, deren CSFs – mit Ausnahme des Haushuhns – alle deutlich schmaler verlaufen. Dies trifft für die CSF von Adler [43], Falke [44], Taube [22], Wachtel [45], Specht und Star [46] sowie Schleiereule zu [11] und ist vermutlich eine Konsequenz der Eigen-

schaften der rezeptiven Felder beteiligter retinaler Ganglienzellen [47].

» Nacht- oder dämmerungsaktive Arten zeigen eine zu niedrigeren räumlichen Frequenzen verschobene CSF

Zusammenfassend erstreckt sich die gesamte Bandbreite sichtbarer räumlicher Frequenzen im Tierreich über 4 Größenordnungen, von ca. 0,01 cpd bis ca. 100 cpd. Die Unterschiede zwischen den Arten sind hauptsächlich auf eine Anpassung an ihren spezifischen Lebens-

raum, insbesondere die zur Verfügung stehende Lichtmenge, zurückzuführen.

Sehschärfe

Die oberen Grenzfrequenzen der CSFs aus Abb. 3 lassen schon vermuten, dass auch das maximale psychophysikalische Auflösungsvermögen bei den untersuchten Spezies sehr unterschiedlich ist (Grenzfrequenzintervall: Fliege 0,4 cpd – Mensch 60 cpd). Es gilt jedoch auch hier zu beachten, dass die so abgeleitete Sehschärfe nur eine Schätzung darstellt und je nach Art des Experimentes, mittels dessen die Kontrastsensitivität gemessen wurde, zum Teil deutliche Abweichungen zur tatsächlichen Sehschärfe entstehen. Dies wird besonders bei den CSFs von den hier gezeigten tagaktiven Raubvögeln deutlich, deren obere Grenzfrequenz kleiner ist als die des Menschen (30–40 cpd) (Abb. 3), obwohl deren psychophysikalische Sehschärfe in separaten Experimenten deutlich höher lag (78–160 cpd) (Tab. 1). Zu beachtende Faktoren, die solche Diskrepanzen erklären können, sind die Luminanz der Sehzeichen, die Sehdistanz (die bei Tieren mit nahezu unbeweglichen Augenstellungen zu unterschiedlichen Netzhautstellen und dadurch unterschiedlicher neuronaler Abtastung führt) und die psychophysikalischen Fähigkeiten des Tieres.

Was sind die wichtigsten Faktoren, die die Sehschärfe bei den untersuchten Arten begrenzen? Die Qualität der okulären Optiken und dadurch die des Netzhautbildes stehen am Anfang des Sehprozesses. Wir finden im Tierreich sehr diverse Augentypen, von den einfachsten, nur eine Phototaxie erlaubenden Augenflecken einzelliger oder sehr einfacher Organismen über die Flachaugen der Seesterne, die Blasenaugen oder Lochkameraaugen der Weichtiere und Tintenfische, die Facettenaugen der Arthropoden (Insekten und Krebse) bis hin zu den Linsenaugen der Säugetiere, Vögel, Amphibien, höheren Fische und Würfelqualen. Nur in den Lochkamera-, Komplex- und Linsenaugen entsteht ein retinales Bild der visuellen Umwelt. Dessen Größe ist, wenn alle anderen optischen Komponenten gleich bleiben, abhängig von

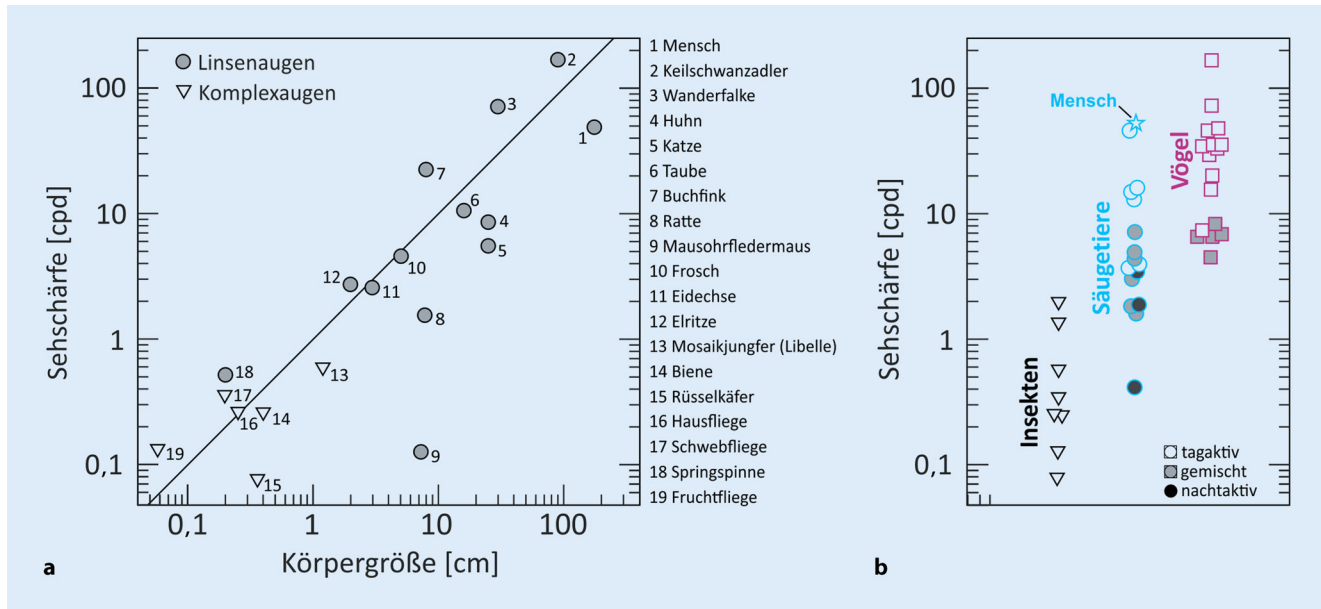


Abb. 4 ▲ Sehschärfe bei Tieren. **a** Anatomische oder physiologische Sehschärfe bei unterschiedlichen Augentypen in Abhängigkeit der Körpergröße ausgewählter Spezies. Da Komplexaugen nur bei sehr kleinen Tieren zu finden sind, ist die Körpergröße der entscheidendere Faktor. Sehschärfe korreliert sehr gut mit der Körpergröße, und als grobe Abschätzung kann verwendet werden: (Sehschärfe in cpd) = (Körpergröße in cm) (Diagonale). Besonders große Abweichungen von dieser Regel finden sich zwischen tag- und nachtaktiven Spezies, z. B. bei der Fledermaus. (Abbildung verändert und ergänzt nach Abb. 1 aus [89]) **b** Sehschärfe verschiedener Taxa unter Berücksichtigung ihrer hauptsächlichen Aktivitätsmuster. Nacht- oder Dämmerungsaktivität fällt mit geringerer Sehschärfe zusammen. Die niedrigste Sehschärfe ist in den kleinsten Insektenaugen zu finden (Spingschwänze, <0,02 cpd, nicht abgebildet), die höchste in tagaktiven Raubvögeln (Keilschwanzadler, 160 cpd). (Daten zu Insekten aus: [89, 90], Säugetiere: [91], Vögel: [26])

der axialen Länge der abbildenden Struktur. Es ergibt sich der einfache lineare Zusammenhang, dass größere (längere) Augen eine höhere räumliche Auflösung zulassen, da die gleiche Objektgröße auf einen größeren Netzhautbereich abgebildet werden kann (Abb. 1b). Da die Augengröße typischerweise auch mit der Körpergröße korreliert [87, 88], finden wir einen einfachen linearen Zusammenhang zwischen der Körpergröße und der Sehschärfe (s. Abb. 4a). Die daraus abgeleitete Faustformel ist, dass die Körpergröße eines Tieres in cm ungefähr seiner Sehschärfe in cpd entspricht.

» **Faustformel: die Körpergröße eines Tieres in cm entspricht ungefähr seiner Sehschärfe in cpd**

Wie bei allen allometrischen Analysen gibt es auch hier zum Teil große Abweichungen, insbesondere bei Tieren mit überproportional großen oder kleinen

Augen relativ zu ihrer Körpergröße. So kann z. B. der Elefant nur ca. 3 cpd visuell auflösen [72]. Vögel andererseits, bei denen das Volumen der Augenhöhlen bei vielen Arten fast den gesamten Schädel ausfüllt, haben relativ gesehen eine sehr gutes Auflösungsvermögen [11]. In Abb. 4a sehen wir, dass die Sehschärfe in Linsenaugen höher ausfällt als in Komplexaugen. Allerdings sind alle Tiere mit Komplexaugen relativ klein, sodass es fraglich bleibt, ob größere Komplexaugen auch zu einer besseren Sehschärfe fähig wären [89]. Eine interessante Besonderheit finden wir bei Springspinnen, deren Linsenaugen entwicklungsgehistorisch sekundär aus Komplexaugen entstanden sind. Das große medial-frontale Linsenaugenpaar dieser Tiere hat von den insgesamt 4 Augenpaaren die beste räumliche Auflösung, aber ihre Sehschärfe ist nur mit denen ähnlich großer Insekten zu vergleichen [80].

Die retinale Bildqualität stellt einen wichtigen Informationsflaschenhals dar, da sie beschreibt, wie viel räumliches Detail dem visuellen System zur Auswertung

zur Verfügung steht. Sie beantwortet aber nicht abschließend, wie viel tatsächlich wahrgenommen werden kann. Retinale und weitere neuronale Verarbeitung spielen eine Rolle. So sind z. B. die Dichte, Verteilung und Anordnung des retinalen Rezeptorenmosaiks ebenso wie die postrezeptorale Konvergenz räumlicher Signale für die maximal zu erreichende Sehschärfe wichtig. Auch muss die retinal kodierte räumliche Information bis zu den Ebenen höherer visueller Verarbeitung für den Wahrnehmungsprozess erhalten bleiben. Die Abb. 4b zeigt, dass die höchste bislang gemessene Sehschärfe (160 cpd) bei einem tagaktiven Raubvogel, dem australischen Keilschwanzadler, beobachtet wurde [48]. Bei diesen Tieren fallen alle oben genannten Bedingungen für höchstes Auflösungsvermögen zusammen: beugungslimitierte und lange okuläre Optiken, fovealisierte Rezeptordichte entlang der optischen Achse und eine genügend genaue zentrale visuelle Verarbeitung. Nachaktive Raubvögel (z. B. Eulen) haben bei ähnlicher optisch einwandfreier Abbil-

dung eine um fast 2 Größenordnungen reduzierte Sehschärfe. Hier widersprechen sich die optische und visuelle Auflösungsleistung erheblich, ähnlich wie bei der Katze [27] oder dem Opossum [92]. Bei diesen nachtaktiven Arten sehen wir neuronale Anpassungen zugunsten verbesserter absoluter Sensitivität und zu lasten maximaler Sehschärfe [93], typischerweise einhergehend mit einer Betonung anderer, teilweise sichtersetzender Sinnesorgane (z. B. dem exzellenten akustischen Ortungsvermögen von Eulen). In der Regel fehlt nachtaktiven Spezies eine Fovea, eine funktionelle Erhöhung der Rezeptordichte und neuronalen Abtastung durch minimale postrezeptorale Konvergenz [94]. Stattdessen haben sie größere Photorezeptoren mit hoher Sensitivität [95–98]. Nachtaktive Säugetieraugen haben meist auch ein Tapetum lucidum (einzige Vögel mit Tapetum: Schwalme, *Caprimulgiformes*), eine lichtreflektierende Schicht hinter der neurosensorischen Retina, die zwar die absolute Lichtempfindlichkeit der Netzhaut erhöht, ihre räumliche Auflösung jedoch durch Streuung reduziert [99].

Wie auch bei der Kontrastsensitivität finden wir bei der Sehschärfe ein breites Spektrum der visuell auflösbaren räumlichen Frequenzen: von den winzigen Komplexaugen der Insekten bis zu den optisch, anatomisch und neuronal höchst optimierten Linsenaugen der Vögel. Anpassungen an ein Leben mit unterschiedlichen Lichtbedingungen haben den wichtigsten Einfluss auf die erreichbare Sehschärfe. Erstaunlicherweise stellt auch hier der Mensch eine Besonderheit unter den Säugetieren dar und ist – bis auf wenige Ausnahmen – allen anderen Spezies überlegen.

Fazit für die Praxis

- Die Kontrastsensitivitätsfunktion (CSF) beschreibt den minimal detektierbaren visuellen Luminanzunterschied in einem visuellen Reiz in Abhängigkeit seiner räumlichen Frequenz.
- CSFs haben bei allen bisher gemessenen Tierarten einen umgekehrt U-förmigen Verlauf mit einem Maximum bei mittleren Frequenzen mit

unterschiedlicher Lage und Höhe im Spektrum räumlicher Frequenzen.

- Abhängig von der Beleuchtungssituation ist der minimal sichtbare Helligkeitsunterschied beim Menschen mit ca. 1,0 %, entsprechend einer Sensitivität von 200, am besten.
- Die Sehschärfe eines visuellen Systems ist ein Sonderfall des Kontrastsehens und entspricht der oberen Grenzfrequenz der CSF, gemessen als auflösbare Zyklen pro Grad Sehwinkel (cpd).
- Die maximal erreichbare Sehschärfe weniger Raubvogelarten beträgt 120–160 cpd. Menschen erreichen eine Sehschärfe von 30–60 cpd. Vögel haben generell eine sehr gute Sehschärfe, Säugetiere liegen im Mittelfeld und Insekten am unteren Ende des Spektrums.
- Maximale Sehschärfe korreliert positiv mit Körper- und Augengröße, tagaktive Arten sind nachtaktiven Arten überlegen

Korrespondenzadresse



Dr. W. M. Harmening
Universitäts-Augenklinik
Bonn
Ernst-Abbe-Str. 2,
53127 Bonn, Deutschland
wolf.harmening@ukbonn.de

Danksagung. Für die Bereitstellung von Bildmaterial danke ich Alexander Borst (München), Frederike Hanke (Rostock), Ohad Ben-Shahar (Be'er Scheva, Israel) und Frank Schaeffel (Tübingen). Frank Schaeffel danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Förderung. W.M. Harmening wird durch das Emmy Noether-Programm der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert (DFG Ha5323/5-1).

Einhaltung ethischer Richtlinien

Interessenkonflikt. W.M. Harmening gibt an, dass kein Interessenkonflikt besteht.

Dieser Beitrag beinhaltet keine vom Autor durchgeführten Studien an Menschen oder Tieren.

Literatur

- Bach M, Hoffmann MB, Jägle H, Heinrich SP, Schiefer U, Wesemann W (2017) Kontrastsehen – Definitionen, Umrechnungen und Äquivalenztabelle [Contrast vision-definitions, conversions, and equivalence tables. *Ophthalmologe* 114(4):341–347
- Robson JG (1966) Spatial and temporal contrast-sensitivity functions of the visual system. *J Opt Soc Am* 56:1141–1142
- Roelofs OC, Bierens de Haan L (1922) Über den Einfluß von Beleuchtung und Kontrast auf die Sehschärfe. *Graefes Arch Für Ophthalmol* 107:151
- De Valois RL, Morgan H, Snodderly DM (1974) Psychophysical studies of monkey vision-III. Spatial luminance contrast sensitivity tests of macaque and human observers. *Vision Res* 14:75–81
- Campbell FW, Green DG (1965) Optical and retinal factors affecting visual resolution. *J Physiol* 181(3):576 (Dec)
- Curcio CA, Sloan KR, Kalina RE, Hendrickson AE (1990) Human photoreceptor topography. *J Comp Neurol* 292(4):497–523
- Hirsch J, Curcio CA (1989) The spatial resolution capacity of human foveal retina. *Vision Res* 29(9):1095–1101
- Rossi EAE, Roorda A (2010) The relationship between visual resolution and cone spacing in the human fovea. *Nat Neurosci* 13(2):156–157
- Emsley H (1955) Visual optics. Hattori Press, London
- Schaeffel F (2017) Vergleichende Betrachtung von Lichtempfindlichkeit, Tiefenwahrnehmung und Bewegungswahrnehmung bei Tier und Mensch. *Ophthalmologe*. <https://doi.org/10.1007/s00347-017-0568-x>
- Harmening WM, Nikolay P, Orlowski J, Wagner H (2009) Spatial contrast sensitivity and grating acuity of barn owls. *J Vis* 9(7):13
- Vasserman G, Shamir M, Simon AB, Segev R (2010) Coding “What” and “When” in the Archer Fish Retina. *Plos Comput Biol* 6(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000977>
- Hanke FD, Scholtyssek C, Hanke W, Dehnhardt G (2011) Contrast sensitivity in a harbor seal (*Phoca vitulina*). *J Comp Physiol A* 197(2):203–210
- Bahl A, Ammer G, Schilling T, Borst A (2013) Object tracking in motion-blind flies. *Nat Publ Gr* 16(6):730–738
- Banks MS, Salapatek P (1976) Contrast sensitivity function of the infant visual system. *Vision Res* 16(8):867–869
- Sugita Y (2008) Face perception in monkeys reared with no exposure to faces. *Proc Natl Acad Sci* 105(1):394–398
- Barbur JL, Thomson WD (1987) Pupil response as an objective measure of visual acuity. *Ophthalmic Physiol Opt* 7(4):425–429
- Schmid KL, Wildsoet CF (1998) Assessment of visual acuity and contrast sensitivity in the chick using an optokinetic nystagmus paradigm. *Vision Res* 38:2629–2634
- Honrubia V, Scott BJ, Ward PJ (1967) Experimental studies on optokinetic nystagmus. I. Normal cats. *Acta Otolaryngol* 64(5):388–402
- Mitchiner JC, Pinto LH, Venable JW (1976) Visually evoked eye movements in the mouse (*Mus musculus*). *Vision Res* 16(10):1169–1171
- Kien J, Land MF (1978) The fast phase of optokinetic nystagmus in the locust. *Physiol Entomol* 3(1):53–57
- Hodos W, Ghim MM, Potocki A, Fields JN, Storm T (2002) Contrast sensitivity in pigeons:

- A comparison of behavioral and pattern ERG methods. *Doc Ophthalmol* 104(1):107–118
23. Hotta Y, Benzer S (1969) Abnormal electroretinograms in visual mutants of *Drosophila*. *Nature* 222:354–356
24. Enroth-Cugell C, Robson JG (1966) The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *J Physiol* 187:517–552
25. Campbell FW, Gubisch RW (1966) Optical quality of the human eye. *J Physiol* 186(3):558–578
26. Harmening WM, Wagner H (2011) From optics to attention: visual perception in barn owls. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol* 197(11):1031–1042
27. Huxlin KR, Yoon G, Nagy L, Porter J, Williams DR (2004) Monochromatic ocular wavefront aberrations in the awake-behaving cat. *Vision Res* 44(18):2159–2169
28. Hughes A (1977) The topography of vision in mammals of contrasting life style: Comparative optics and retinal organisation. In: *The visual system in vertebrates*. Springer, Berlin Heidelberg, 5613–756
29. Uhlrich DJ, Essock EA, Lehmkuhle S (1981) Cross-species correspondence of spatial contrast sensitivity functions. *Behav Brain Res* 2(3):291–299
30. Cornsweet TN (1970) *Visual Perception*. Academic Press, New York
31. Westheimer G (1972) Visual acuity and spatial modulation thresholds. *S* 170–187
32. Graham N (1972) Spatial frequency channels in the human visual system: Effects of luminance and pattern drift rate. *Vision Res* 12(1):53–68
33. Georgeson MA, Sullivan GD (1975) Contrast constancy: deblurring in human vision by spatial frequency channels. *J Physiol* 252(3):627–656
34. De Valois R, Morgan HC (1974) Psychophysical studies of monkey vision-III. Spatial luminance contrast sensitivity tests of macaque and human observers. *Vision Res* 14(1):75–81
35. Merigan WH, Katz LM (1990) Spatial resolution across the macaque retina. *Vision Res* 30(7):985–991
36. Bisti S, Maffei L (1974) Behavioural contrast sensitivity of the cat in various visual meridians. *J Physiol* 241(1):201–210
37. Northmore DP, Dvorak CA (1979) Contrast sensitivity and acuity of the goldfish. *Vision Res* 19(3):255–261
38. Hodos W, Ghim MM, Miller RF, Sternheim CE, Currie DG (1997) Comparative analysis of contrast sensitivity. In: *Investigative ophthalmology and visual science*, 5634
39. Daitch JM, Green DG (1969) Contrast sensitivity of the human peripheral retina. *Vision Res* 9(8):947–952
40. Williams DR, Artal P, Navarro R, McMahon MJ, Brainard DH (1995) Off-axis optical quality and retinal sampling in the human eye. *Vision Res* 36(8):1103–1114
41. Langston A, Casagrande VA, Fox R (1986) Spatial resolution of the Galago. *Vision Res* 26(5):791–796
42. Northmore DPM, Dvorak CA (1979) Contrast sensitivity and acuity of the goldfish. *Vision Res* 19(3):255–261. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(79\)90171-8](https://doi.org/10.1016/0042-6989(79)90171-8)
43. Reymond L, Wolfe J (1981) Behavioural determination of the contrast sensitivity function of the eagle *Aquila audax*. *Vision Res* 21(2):263–271
44. Hirsch J (1982) Falcon visual sensitivity to grating contrast. *Nature* 300(5887):57–58
45. Lee JY, Holden LA, Djamgoz MBA (1997) Effects of ageing on spatial aspects of the pattern electroretinogram in male and female quail. *Vision Res* 37(5):505–514
46. Ghim MM, Hodos W (2006) Spatial contrast sensitivity of birds. *J Comp Physiol A* 192(5):523–534
47. Irvin GE, Casagrande VA, Norton TT (1993) Center/surround relationships of magnocellular, parvocellular, and koniocellular relay cells in primate lateral geniculate nucleus. *Vis Neurosci* 10(2):363–373
48. Reymond L (1985) Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: A behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision Res* 25(10):1477–1491
49. Schlaer R (1972) An eagle's eye: Quality of the retinal image. *Science* 176(80):920–922
50. Reymond L (1987) Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: A behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision Res* 27(10):1895–1874
51. Gaffney MF, Hodos W (2003) The visual acuity and refractive state of the American kestrel (*Falco sparverius*). *Vision Res* 43(19):2053–2059
52. Moroney MK, Pettigrew JD (1987) Some observations on the visual optics of kingfishers (Aves, Coraciiformes, Alcedinidae). *J Comp Physiol A* 160:137–149
53. Dabrowska B (1975) Investigations on visual acuity of some corvine species. *Folia Biol* 23:311–332
54. Donner KO (1951) The visual acuity of some passerine birds. *Acta Zool Fenn* 66:3–40
55. Hart NS (2002) Vision in the peafowl (Aves: *Pavo cristatus*). *J Exp Biol* 205(Pt 24):3925–3935
56. Porciatti V, Hodos W, Signorini G, Bramanti F (1991) Electoretinographic changes in aged pigeons. *Vision Res* 31(4):661–668
57. Fite KV, Rosenfield-Wessels S (1975) Comparative study of deep avian foveas. *Brain Behav Evol* 12(1–2):97–115
58. Martin GR, Gordon IE (1974) Visual acuity in the tawny owl (*Strix aluco*). *Vision Res* 14(12):1393–1397
59. Fite KV (1973) Anatomical and behavioral correlates of visual acuity in the Great Horned Owl. *Vision Res* 13(2):219–230
60. Hodos W, Miller RF, Fite KV, Porciatti V, Holden LA, Lee JY et al (1991) Life-span changes in the visual acuity and retina in birds. In: Bagnoli P, Hodos W (Hrsg) *The changing visual system*. Plenum, New York, 5137–148
61. Porciatti V, Fontanesi G, Bagnoli P (1989) The electroretinogram of the little owl (*Athene noctua*). *Vision Res* 29(12):1693–1698
62. Suburo AM, Herrero MV, Sclaro JA (1991) Regionalization of the Ganglion Cell Layer in the Retina of the Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*). *Colon Waterbirds* 14(1):17–24
63. Martin GR, Young SR (1984) The eye of the Humboldt Penguin, *Spheniscus humboldti*: visual fields and schematic optics. *Proc R Soc L B Biol Sci* 223:197–222
64. Wathey JC, Pettigrew JD (1989) Quantitative analysis of the retinal ganglion cell layer and optic nerve of the barn owl *Tyto alba*. *Brain Behav Evol* 33(5):279–292
65. Spence KW (1934) Visual acuity and its relation to brightness in chimpanzee and man. *J Comp Physiol* 18:333–361
66. Prosser CL (1950) *Comparative animal physiology*. W.B. Saunders Co., London, Philadelphia, 5381–446
67. Coimbra J, Hart N, Collin S, Manger P (2013) Scene from above: Retinal ganglion cell topography and spatial resolving power in the giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *J Comp Neurol* 521(9):2042–2057
68. Peichl L (1992) Topography of ganglion cells in the dog and wolf retina. *J Comp Neurol* 324(4):603–620
69. Grzimek B (1952) Versuche über das Farbsehen von Pflanzenessern. I. Das farbige Sehen (und die Sehschärfe) von Pferden. *Z Tierpsychol* 9(1):23–39
70. Hanke FD, Dehnhardt G (2009) Aerial visual acuity in harbor seals (*Phoca vitulina*) as a function of luminance. *J Comp Physiol A* 195:643–650
71. Backhaus D (1959) Experimentelle Untersuchungen über die Sehschärfe und das Farbsehen einiger Huftiere. *Z Tierpsychol* 16(4):445–467
72. Altevogt R (1955) Das visuelle minimum separabile eines indischen Elefanten. *Z Vgl Physiol* 37:325–337
73. Warkentin J (1937) The visual acuity of some vertebrates. *Psychol Bull* 34:793
74. Ehrenhardt H (1937) Formensehen und Sehschärfestimmungen bei Eidechsen. *Z Vgl Physiol* 24:248–304
75. Arrese C, Dunlop SA, Harman AM, Braekevelt CR, Ross WM, Shand J et al (1999) Retinal structure and visual acuity in a Polyprotodont marsupial, the fat-tailed Dunnart (*Sminthopsis crassicaudata*). *Brain Behav Evol* 53:111–126
76. Seymoure P, Juraska JM (1997) Vernier and grating acuity in adult hooded rats: The influence of sex. *Behav Neurosci* 111(4):792–800
77. Prusky GT, West PWR, Douglas RM (2000) Behavioral assessment of visual acuity in mice and rats. *Vision Res* 40(16):2201–2209
78. Sherk TE (1978) Development of the compound eyes of dragonflies. III. Adult compound eyes. *J Exp Zool* 203:61–80
79. Horridge GA (1978) The separation of visual axes in apposition compound eyes. *Philos Trans R Soc London* 285:1
80. Kästner A (1950) Reaktion der Hüpfspinnen (Salticidae) auf unbewegte und farbige Gesichtszüge. *Zool Beiträge* 1:12–50
81. Mazokhin-Porschnyakov G (1969) Insect vision. Plenum, New York
82. Hecht S, Wolf E (1929) The visual acuity of the honeybee. *J Gen Physiol* 12:727–760
83. Wehner R (1981) Spatial vision in arthropods. In: Autrum H (Hrsg) *Handbook of sensory physiology*. Springer, Berlin, 5287–616
84. v. Gavel L (1939) Die „kritische Streifenbreite“ als Maß der Sehschärfe bei *Drosophila melanogaster*. *Z Vgl Physiol* 27:80–135
85. Hierholzer O (1950) Ein Beitrag zur Frage der Orientierung von *Ips curvidens* Germ. *Int J Behav Biol* 7(4):588–620
86. Paulus H (1975) The compound eye of apterygote insects. In: Horridge GA (Hrsg) *The compound eye and vision of insects*. Clarendon, Oxford, 51–20
87. Brooke MDL, Hanley S, Laughlin SB (1999) The scaling of eye size with body mass in birds. *Proc R Soc Lond, B, Biol Sci* 266:405–412
88. Howland HC, Merola S, Basarab JR (2004) The allometry and scaling of the size of vertebrate eyes. *Vision Res* 44:2043–2065
89. Kirschfeld K (1976) The resolution of lens and compound eyes. *S* 354–370
90. Land MF (1997) Visual acuity in insects. *Annu Rev Entomol* 42(46):147–177
91. Veilleux CC, Kirk EC (2014) Visual acuity in mammals: Effects of eye size and ecology. *Brain Behav Evol* 83(1):43–53
92. Oswaldo-Cruz E, Picanço-Diniz C, Silveira LC (2011) Single-pass measurement of the optical quality of the opossum eye. *Psychol Neurosci* 4(1):7–9
93. Warrant EJ (2004) Vision in the dimmest habitats on earth. *J Comp Physiol A* 190(10):765–789

94. Martin RD, Ross CF, Kay RF (2004) Anthropoid Origins: New Visions. *Int J Primatol* 26:1189–1193
95. Laughlin SB (1990) Invertebrate vision at low luminances. In: Hess RF, Sharpe LT, Nordby K (Hrsg) *Night vision*. Cambridge University Press, Cambridge, S223–250
96. Srinivasan MV, Laughlin SB, Dubs A (1982) Predictive coding: A fresh view of inhibition in the retina. *Proc R Soc Lond B* 216(1205):427–459
97. van Hateren JH (1993) Spatiotemporal contrast sensitivity of early vision. *Vision Res* 33(2):257–267
98. Warrant EJ (1999) Seeing better at night: Life style, eye design and the optimum strategy of spatial and temporal summation. *Vision Res* 39(9):1611–1630
99. Ollivier FJ, Samuelson DA, Brooks DE, Lewis PA, Kallberg ME, Komaromy AM (2005) Comparative morphology of the tapetum lucidum (among selected species). *Vet Ophthalmol* 7(1):11–22