

**Periphere Optik in einem Auge mit guter
peripherer Sehschärfe: das Haushuhn
(*Gallus gallus domesticus*)**

Dissertation

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard Karls Universität Tübingen
zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

vorgelegt von
Dipl. Biol. Felix Maier
aus Nürtingen

Tübingen
2017

Gedruckt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Eberhard Karls Universität Tübingen.

Tag der mündlichen Qualifikation:	24. Mai 2017
Dekan:	Prof. Dr. Wolfgang Rosenstiel
1. Berichterstatter:	Prof. Dr. Hanspeter A. Mallot
2. Berichterstatter:	Prof. Dr. Frank Schaeffel

Ich erkläre hiermit, dass ich die zur Promotion eingereichte Arbeit mit dem Titel: „**Periphere Optik in einem Auge mit guter peripherer Sehschärfe: das Haushuhn (*Gallus gallus domesticus*)**“ selbständig verfasst, nur die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt und wörtlich oder inhaltlich übernommene Stellen (alternativ: Zitate) als solche gekennzeichnet habe. Ich erkläre, dass die Richtlinien zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis der Universität Tübingen (Beschluss des Senats vom 25.5.2000) beachtet wurden. Ich versichere an Eides statt, dass diese Angaben wahr sind und dass ich nichts verschwiegen habe. Mir ist bekannt, dass die falsche Abgabe einer Versicherung an Eides statt mit Freiheitsstrafe bis zu drei Jahren oder mit Geldstrafe bestraft wird.

Tübingen, den _____

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	6
1.1	Embryogenese	7
1.2	Aufbau des Linsen Auges	8
	Box: Der Aufbau der Facettenaugen (nach [3])	12
1.3	Visuelle Leistung des Linsen Auges	14
1.4	Optische Qualität und Sehschärfe	15
	Box: Sehschärfe und damit einhergehende Anpassungen	19
1.5	Fehlsichtigkeiten (Ametropien)	21
1.5.1	Kurzsichtiges Auge (Myopie)	21
1.5.2	Astigmatismus	23
1.5.2.1	Astigmatismus schiefer Bündel	24
1.5.3	Aberrationen höherer Ordnung	24
1.6	Peripheres Sehen	26
1.7	Photorefraktion	26
1.8	Das Tiermodell Huhn	27
1.9	Einordnung der vorliegenden Arbeit in den Stand der Wissenschaft	28
1.10	Ziel der Arbeit	31
2	Projekt 1: Schräger Astigmatismus im Auge des Haushuhns (<i>Gallus gallus domesticus</i>)	32
2.1	Einleitung	32
2.2	Zielsetzung	32
2.3	Ergebnis	34
2.4	Diskussion	44
2.5	Erklärung zum Eigenanteil am vorliegenden Manuskript	45
3	Projekt 2: Schräger Astigmatismus in der isolierten Linse des Huhns	46
3.1	Einleitung	46

3.2	Zielsetzung	46
3.3	Ergebnis	47
3.4	Diskussion	56
3.5	Erklärung zum Eigenanteil am vorliegenden Manuskript	57
4	Zusammenfassung	58
5	Literatur	60
6	Abbildungsverzeichnis	70
7	Tabellenverzeichnis	74
8	Weitere Publikationen	75
8.1	Vorträge	75
8.2	Poster	75
9	Danksagung	76

1 Einleitung

Das Auge ist im Laufe der Evolution in vielen Varianten optimal an den Lebensstil der verschiedenen Lebewesen angepasst worden. So reicht die Vielfalt von einzelnen lichtempfindlichen Zellen, mit denen phototaxische und photokinetische Lebewesen ihre bevorzugten Lebensräume finden, bis hin zu hochspezialisierten optischen Systemen, die hohe Sehschärfe gestatten.

Dabei haben sich zwei fundamental unterschiedliche Bauformen entwickelt, die dennoch auf viele Elemente analoger Funktion (Hornhaut (Cornea), Linse und Netzhaut (Retina)) zurückgreifen. Die Facettenaugen der Arthropoden (u.a.) sind aus einzelnen Elementen, den Ommatidien (spätgriech. *ommatidion* = „Äugelchen“), aufgebaut, deren Zahl pro Auge von wenigen (22 im Auge des Wasserfloh [1] oder 29 im 0,2 mm großen Insekt *Megaphragma mymaripenne* [2]) bis hin zu mehreren Zehntausend (Libellen) reichen kann [3]. Hierbei verkörpert jedes einzelne Ommatidium ein eigenständiges optisches System, das aus einer Cornea, einer fokussierenden Linse und einer Retina, mit den lichtempfindlichen Zellen (Fotorezeptoren), besteht.

Das Linsenauge stellt die zweite Bauform dar. Im Gegensatz zum Facettenauge besteht dieses aus einer einzigen Cornea, Linse und Retina, allerdings in zumeist deutlich größeren Dimensionen. Eine hohe Feinanpassung der brechenden Bestandteile führt deshalb im Linsenauge bei achsnaher Abbildung zu höherer Detailtreue und Sehschärfe. Aufgrund optischer Fehler und geringerer Ganglienzell- und Fotorezeptorzellichte in den peripheren Bereichen des Linsenauges, nimmt die Sehschärfe hier allerdings deutlich ab. Die Sensitivität gegenüber Bewegungen ist in der Peripherie hingegen höher als im Zentrum und gegenüber Farben gleichbleibend über das gesamte Gesichtsfeld.

In dieser Einführung sollen die optischen Eigenschaften der Linsenaugen des Menschen und des Huhns (*Gallus gallus domesticus*) verglichen werden. Weiterhin werden die Sehschärfen der Linsen- und Facettenaugen verglichen.

1.1 Embryogenese

Die embryonale Entwicklung (Ontogenese) des Linsenauges von Mensch und Huhn ist, wie bei allen Wirbeltieren, sehr ähnlich. Aus der befruchteten Eizelle entsteht durch Zellteilung eine flache Scheibe, die in Entoderm, woraus sich in der weiteren Entwicklung viele der inneren Organe bilden, Mesoderm als Ausgangspunkt der Knochen und Ektoderm (Muskeln, Nervensystem und Haut) unterteilt ist. Aus dem Ektoderm entwickelt sich das Neuralrohr als Grundlage des zentralen Nervensystems, bestehend aus dem Gehirn und dem Rückenmark. Durch Differenzierung wird das Neuralrohr in drei primäre Areale, dem Prosencephalon (Vorderhirn), Mesencephalon (Mittelhirn) und Rhombencephalon (Rautenhirn), aufgeteilt. In der weiteren Entwicklung teilt sich das Prosencephalon in ein paariges Segment, das Telencephalon und das unpaarig angelegte Diencephalon.

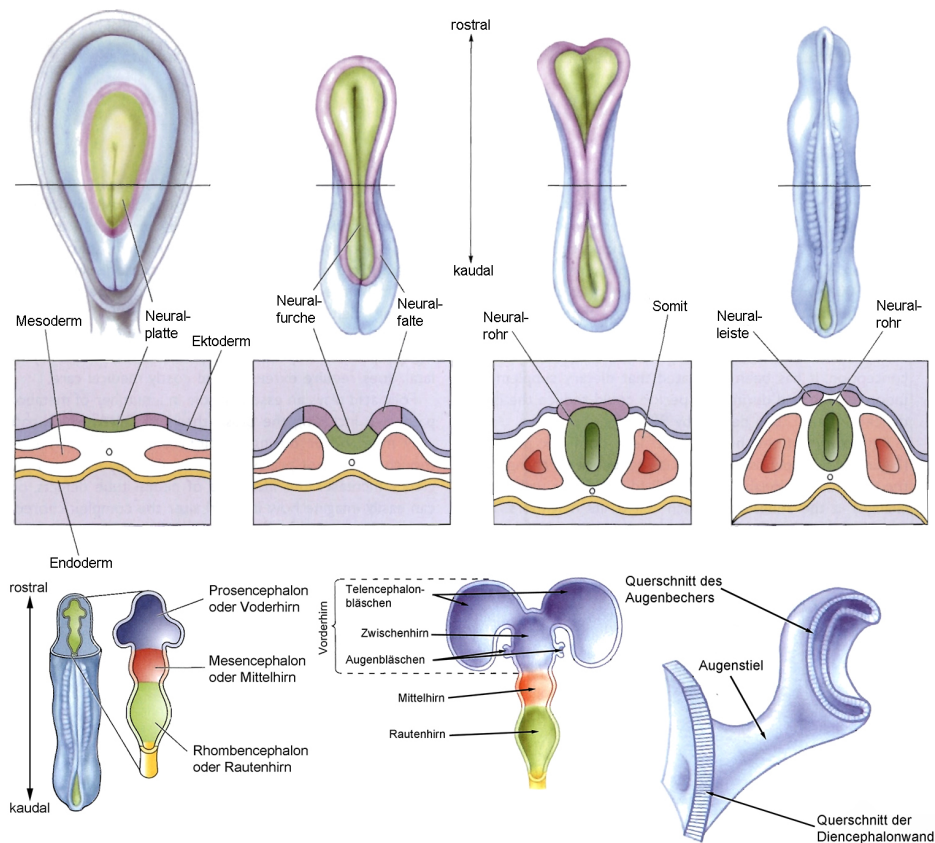


Abbildung 1.1: Die Entwicklung des frühen menschlichen Embryos. Aus dem Ektoderm entwickelt sich über die Neuralplatte das Neuralrohr, die Grundlage des zentralen Nervensystems. An der rostralen Seite entstehen drei Vesikel des Pros-, Mes- und Rhombencephalon, aus welchen sich das Gehirn differenziert. Am Prosencephalon entstehen die paarigen Augenbläschen als erste Anlagen der Augen. Die letzte Abbildung zeigt die Entstehung der Augensiele, aus denen der Sehnerv hervorgeht, und die Einstülpung der Vesikelmembran. Hieraus entwickelt sich die Retina, die an der Innenseite liegt (nach: Bear, Mark F. – Neuroscience, 3rd Edition, 2016, SS. 193, 195-6 [4]).

Bereits in diesem Stadium entwickeln sich die ersten Anlagen der Augen. Aus dem Diencephalon stülpen sich zwei „Bläschen“, die optischen Vesikel, aus. Durch Elongation der Vesikel bilden sich Augentiele, die als Grundlage für die späteren Sehnerven dienen. Die Vesikel drücken gegen das Ektoderm, wodurch sich dessen Zellen strecken. Anschließend stülpen sich die Vesikel nach innen und die Augenbecher entstehen. Die Retinae der Wirbeltiere differenzieren sich aus dem eingefalteten Ektoderm und liegen somit am Augenhintergrund, weshalb in das Auge einfallendes Licht zuerst den Augapfel (Bulbus oculi) und die retinalen Nervenzellen passieren muss, um schließlich auf die Fotorezeptoren zu treffen. Aus diesem Grunde spricht man von einer inversen Retina bzw. von einem inversen Auge; da sich der Sehnerv und die Retina aus dem Ektoderm entwickeln und somit Ausstülpungen des Vorläufers des Gehirns sind, werden sie als Teil des Gehirns angesehen [4].

Diese Entwicklungsschritte sind bei allen Wirbeltieren (mit Linsenaugen) gleich. Einzig die benötigte Dauer ist zwischen Mensch und Huhn verschieden. Während bei Menschen das Neuralrohr nach 22 Tagen entstanden ist [4], dauert die Entwicklung beim Huhn lediglich etwa 30 Stunden [5]. Die Augenbecher sind beim Menschen nach 28 Tagen entwickelt [6], beim Huhn bereits nach etwa 2 Tagen. Zudem ist die Embryonalentwicklung beim Menschen mit zehn Monaten deutlich länger, als 21 Tage bis zum Schlupf bei Hühnern.

1.2 Aufbau des Linsenauges

Die Hülle des Linsenauges besteht aus drei Schichten, beginnend mit einer festen äußeren Lederhaut (Sklera), die dem Schutz und der Formstabilität dient. An der anterioren Ausstülpung des Augapfels (Bulbus oculi) geht die Sklera am Limbus in die lichtdurchlässige Hornhaut (Cornea) über. Das hier in den Bulbus eintretende Licht wird gebrochen und durch die Linse auf die Retina fokussiert.

Die Aderhaut (Chorioidea) folgt auf die Sklera als weitere, den Bulbus fast gänzlich umschließende, Schicht. Diese ist sehr gefäßreich und versorgt umliegende Gewebe mit Sauerstoff und Nährstoffen. Ebenso wie die Chorioidea werden auch die Iris und der Ziliarkörper zur mittleren Augenhaut gezählt. Am Ziliarkörper ist mittels Zonulafasern die Linse des Auges aufgehängt. Durch Kontraktion und Entspannung der Ziliarmuskeln kann die Form der Linse, und somit deren Brechkraft, gesteuert werden. Eine Feinanpassung der Bildschärfe an unterschiedliche Sehentfernungen ist somit möglich.

Die Iris steuert die Öffnungsweite der Pupille, wodurch zu einem kleinen Anteil die An-

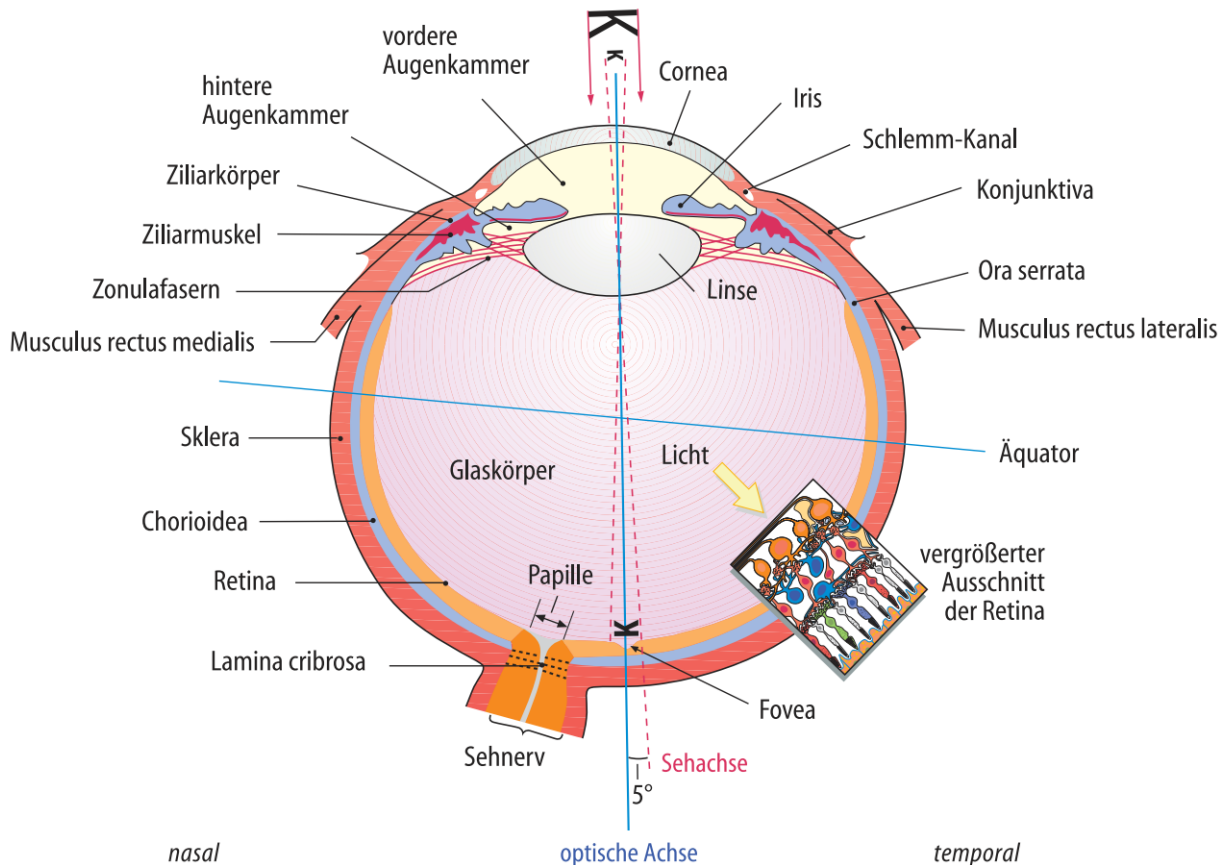


Abbildung 1.2: Querschnitt durch das menschliche Auge. Einfallendes Licht wird zunächst durch die Cornea und die Linse gebrochen und, nachdem der Glaskörper entlang der Sehachse passiert wurde, auf die Netzhaut in der Fovea fokussiert. Dabei ist die Abbildung invers. Die Linse ist an den Zonulafasern aufgehängt. Der vergrößerte Ausschnitt zeigt die Nervenzellen der Retina, sowie die Fotorezeptoren. In rot ist die das Auge umgebende Sklera abgebildet, die den Augapfel mechanisch stabilisiert und schützt. Die mittlere blaue Schicht stellt die Chorioidea dar, die das Auge mit Sauerstoff und Nährstoffen versorgt. In orange ist die Netzhaut dargestellt, die an der Papille in den Sehnerv übergeht (aus: Lang, F., Lang, P. – Basiswissen Physiologie, 2. Auflage, 2007, S. 392 [7]).

passung an unterschiedliche Helligkeiten (Adaptation) gesteuert wird. Der Großteil der Hell- bzw. Dunkeladaptation wird in den Fotorezeptoren selbst geleistet. Die Öffnungsweite der Pupille steuert hauptsächlich, welcher Anteil der Linsenfläche, in Abhängigkeit der Umgebungshelligkeit, zur Abbildung auf der Retina beiträgt. Je größer die Linsenfläche, desto größer der Einfluss von Aberrationen wie Koma, sphärische Aberration, u.a. im Randbereich (s.u.).

An die Cornea schließt, dem Lichteinfall folgend, die vordere Augenkammer an, welche mit Kammerwasser gefüllt ist. Anschließend folgen die an den Zonulafasern aufgehängte Linse und die hintere Augenkammer. Eine gallertige, für sichtbares Licht durchlässige Substanz füllt den Großteil des Glaskörpers und somit des Bulbus oculi aus.

Die innerste Schicht der den Bulbus umgebenden Gewebe ist die Netzhaut (Retina). Sie setzt am Ziliarkörper an und bedeckt den kompletten Augenhintergrund. Neben den Nervenzellen zur Reizverarbeitung und -leitung (Ganglien-, Amakrin-, Bipolar- und Horizontalzellen) liegen auch die Fotorezeptoren in der Retina, allerdings auf der vom Licht abgewandten Seite, direkt am Übergang zu retinalem Pigmentepithel und Chorioidea (inverses Auge). In der Retina findet eine Signalsoptimierung durch Reduktion und Kompression statt: Die Signale der ca. 125 Millionen Fotorezeptoren werden über ca. 1 Million Axone im Sehnerv an den visuellen Cortex im Gehirn weitergeleitet [8–12].

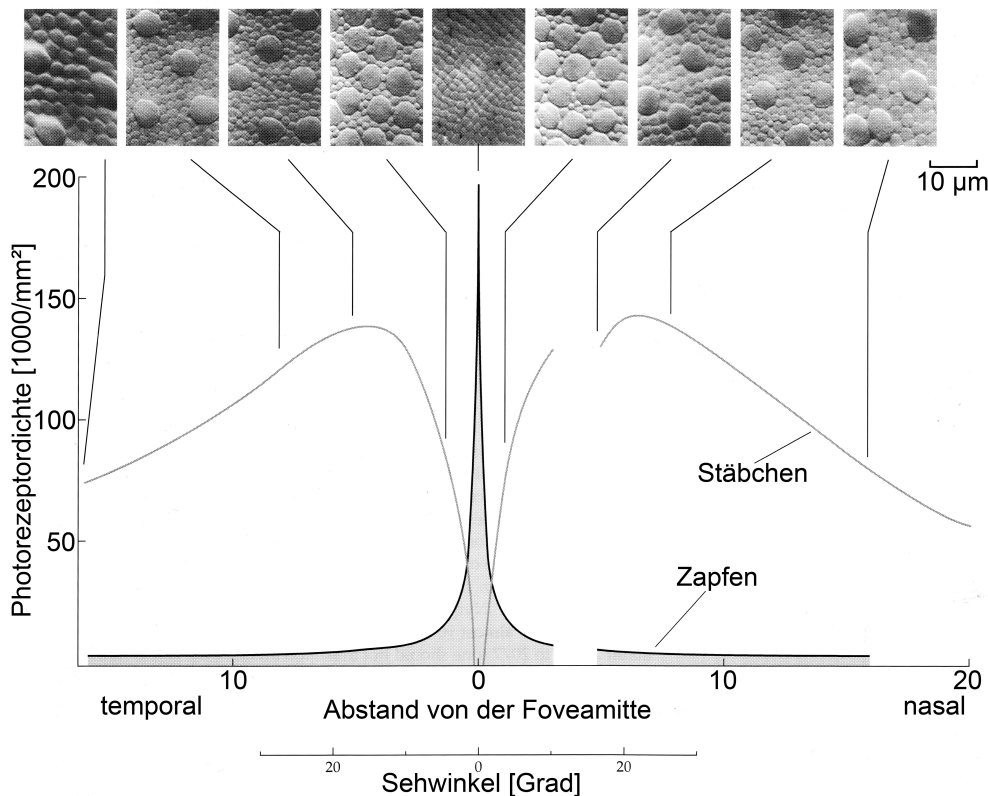


Abbildung 1.3: Verteilung der Fotorezeptoren von der Fovea (0° Sehwinkel) zur Peripherie hin. Im Punkt des schärfsten Sehens herrschen nur Zapfen vor ($200000/\text{mm}^2$); Stäbchen sind hier nicht vertreten. Die Zapfendichte nimmt allerdings nach außen hin sehr stark ab, sodass schon bei wenigen Graden außerhalb der Fovea deren Zahl auf ein Minimum reduziert wird (ca. $4700/\text{mm}^2$). Im Gegensatz dazu nimmt die Dichte an Stäbchen bis zu einem Maximum bei ca. $10 - 20$ Grad zu (ca. $137000/\text{mm}^2$) und fällt danach wieder stetig nach außen hin ab (ca. $70000/\text{mm}^2$). Nichtsdestotrotz übersteigt die Zahl an Stäbchen pro mm^2 , abgesehen von der Fovea, die der Zapfen deutlich (nach: Oyster, C.W. – The Human Eye – Structure and Function, 1999, S. 665 [13]).

Im Gegensatz zum Bereich des schärfsten Sehens, der Fovea, in der nur der Fotorezeptortyp „Zapfen“ mit der Spezialisierung auf photopisches Farbsehen anzutreffen ist, nimmt die Dichte an „Stäbchen“ zur Peripherie hin stetig bis zu einem Maximum bei

ca. 15 Grad Sehwinkel zu. Danach reduziert sich die Rezeptordichte pro mm^2 der Stäbchen, bleibt aber stets bei einem Vielfachen (ca. 10x) der Zapfendichte (Abb. 1.3). Neben der deutlich höheren Lichtempfindlichkeit sind die Stäbchen nicht in der Lage, die Wellenlängen des Lichts zu unterscheiden, sondern registrieren lediglich dessen Helligkeiten über die Bestimmung der Photonenzahl pro Integrationszeit (Zeitspanne von Photonenregistrierung bis Signalausgang). Gemäß dem Univarianzprinzip registrieren auch die Zapfen ausschließlich die Photonenzahl und sind für sich genommen farbenblind. Erst mittels des Vergleichs der Rezeptorpotentiale, welche aufgrund unterschiedlicher Absorptionsmaxima der Zapfentypen zustande kommen, entstehen Farbeindrücke.

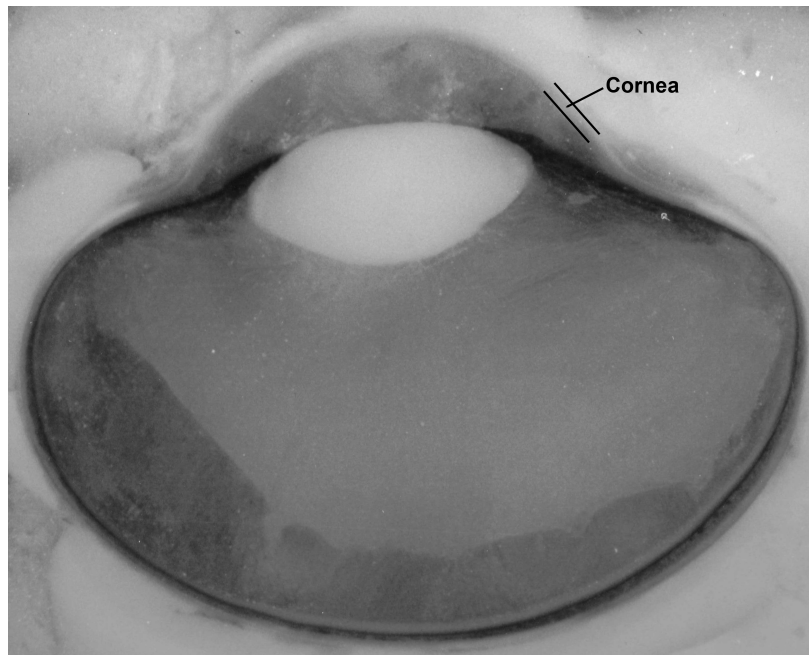


Abbildung 1.4: Gefrierschnitt eines Hühnerauges. Die Linse ist als heller Bereich sehr gut zu erkennen. Nur zu erahnen ist, aufgrund ihrer Transparenz, die Cornea unmittelbar außerhalb der über der Linse liegenden vorderen Augenkammer in dunklerem Grau. Den Großteil des Augapfels nimmt der Glaskörper ein. Direkt an diesen grenzt, hier als hellerer Bereich ersichtlich, die Retina. Die darauffolgende, fast schwarze Schicht, bildet das Pigmentepithel und die Chorioidea und als Abschluss die Sklera (mit freundlicher Genehmigung von Prof. Dr. Frank Schaeffel).

Der prinzipielle Aufbau des Auges des Huhns unterscheidet sich kaum von dem des Menschen. Allerdings sind im Detail einige Unterschiede vorhanden. Die Sklera ist im Vergleich zum Menschen zweischichtig, wovon eine der Schichten noch mechanisch stabiler als im Menschen ist und in direktem Kontakt zu den skleralen Ossikeln, einem Knorpelring am anterioren Ende der Sklera, steht. Dadurch wird die Stabilität des Auges nochmals erhöht und die Corneaakkommodation ermöglicht. Hierbei können spezielle Muskeln, wie Cramptons-, Brücke und Müllermuskel, die Krümmung der Cornea, und

somit deren Brechkraft, verändern [14–16]. Allerdings zeigte eine Studie, dass die Ziliarmuskeln, im Gegensatz zu anderen Vögeln, nicht auf diese drei Muskelgruppen definiert sind, sondern vielmehr zwei Gruppen mit jeweils fünf Faserorientierungen umfassen [17]. Da die Retina bei Vögeln frei von Blutgefäßen ist, liegt ein weiterer Unterschied im Pecten oculi, einem den Vögeln und Reptilien einzigartigen Organ zur Versorgung mit Blut und Nährstoffen. Dieses ragt mit seiner fächerförmigen Struktur in die hintere Augenkammer. Zudem ist das Auge der Hühner bei der Betrachtung in transversaler Ebene deutlich flacher und nicht nahezu sphärisch, wie das Auge des Menschen. Dadurch tritt die anteriore Ausstülpung der Cornea noch deutlicher hervor (Abb. 1.4).

Im Gegensatz zum Menschen besitzen Vögel fünf statt drei Zapfen mit unterschiedlichen Absorptionsmaxima. Hierbei sind vier „Einzelzapfen“ und ein „Doppelzapfen“ in der Vogelretina zu finden. Da aber nur die vier „Einzelzapfen“ für das Farbsehen verantwortlich sind, spricht man bei Vögeln von Tetrachromaten (vgl. Mensch – Trichromat). Allen Zapfen der tagaktiven Vögel gemein ist ein Öltropfen zwischen äußerem und innerem Segment des Fotorezeptors, welchen das Licht beim Übergang von innerem in das äußere Segment passieren muss. Aufgrund der Einlagerung von Carotinoiden in unterschiedlicher Konzentration und Zusammensetzung, dienen die Öltropfen als Kantentfilter, wodurch die Absorptionsmaxima der einzelnen Typen verschoben werden [18], da nur Wellenlängen eines bestimmten spektralen Fensters transmittieren. Darüber hinaus besitzt auch die Retina der Vögel einen Fotorezeptortyp „Stäbchen“, der bei skotopischen Lichtverhältnissen (geringe Helligkeiten, in der Dämmerung) zur Wahrnehmung von Helligkeiten dient.

Aufgrund der fehlenden Fovea in der Retina der Vögel ist die Dichteverteilung der Fotorezeptoren deutlich verschieden zum Menschen. Weder Zapfen noch Stäbchen treten im zentralen Gesichtsfeldbereich vermehrt auf. Vielmehr sind diese über die gesamte Fläche der Retina gleichmäßig verteilt. Dabei nehmen die „Doppelzapfen“ und Stäbchen mit jeweils 40% den größten Anteil daran; Die verbleibenden vier Typen an „Einzelzapfen“ haben einen Anteil von 20% der Fotorezeptoren [19].

Der Aufbau der Facettenaugen (nach [3])

Aufgrund des Aufbaus und der Funktion können die Facettenaugen in zwei Gruppen unterteilt werden: Appositionsaugen und Superpositionsaugen.

Die Appositionsaugen (Abb. 1.5) sind aus vielen einzelnen optischen Systemen, den Ommatidien, zusammengesetzt. Jedes Ommatidium beginnt an der Außenseite mit einer Cornea, gefolgt von einem Kristallkegel und einer Pigmentzelle, die die Iris bildet. In diesen Kompartimenten

erfolgt die Fokussierung des einfallenden Lichts auf das anschließende Rhabdom. Dieses ist ein Lichtleiter, wodurch das Licht durch Transmission und Reflexion die ganze Länge der das Rhabdom umgebenden Rezeptorzelle beleuchtet. Nach der Basalmembran folgen die Axone der Rezeptorzellen, wodurch deren Signale weitergeleitet werden.

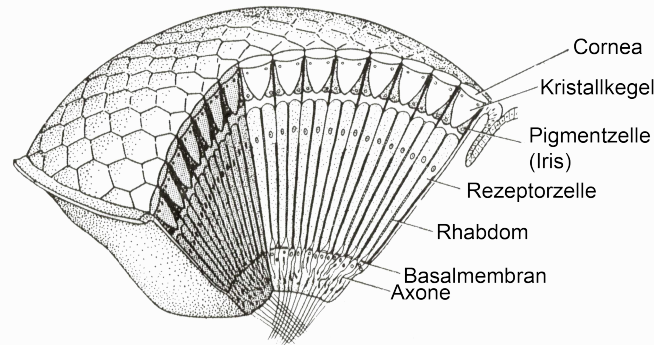


Abbildung 1.5: Aufbau des Appositionsauges vieler Arthropoden. Einfallendes Licht wird durch die Cornea beim Übergang aus der Luft erstmals gebrochen. Die graduelle Verteilung des refraktiven Index im Kristallkegel führt zu einer exakten Fokussierung des einfallenden Lichts auf die Spitze des nach Innen folgenden Rhabdoms. Hier wird das Licht vielfach gespiegelt, wodurch jegliche räumliche Information innerhalb eines Ommatidiums verloren geht, und an die gesamte Rezeptorzelle entlang des Rhabdoms weitergeleitet (nach: Duke-Elder, S. – System of Ophthalmology – The eye in evolution, 1958, Fig. 134 [1])

Aus dem Aufbau der Appositionsaugen könnte geschlossen werden, dass damit viele Einzelbilder wahrgenommen werden. Dies trifft aber nicht zu. Das auf die Spitze des Rhabdoms fokussierte Licht verliert durch die vielfache Spiegelung jegliche räumliche Information weshalb in jedem Ommatidium eine mittlere Helligkeit wahrgenommen wird. Somit setzt sich das Bild eines Appositionsauges aus vielen Bildpunkten gemittelter Helligkeiten zu einem Gesamtmosaik zusammen.

Die Superpositionsaugen unterscheiden sich äußerlich kaum von den Appositionsaugen. Sie sind ebenfalls aus zahlreichen Facetten aufgebaut und bilden eine konvexe äußere Form (Abb. 1.6). Allerdings ist die Retina der Superpositionsaugen nicht in einzelne Glieder innerhalb der Ommatidien geteilt, sondern ist vielmehr eine singuläre Schicht, ähnlich der Retina in Linsenaugen. Eine weitere Analogie zum Linsenauge besteht in der „clear zone“ (Abb. 1.6 „CZ“), die dem Glaskörper der Linsenaugen ähnelt, da hier der nötige Raum für die Fokussierung der Lichtstrahlen durch die Cornea (C) und den Kristallkegel (CC) gegeben ist. Der außergewöhnlichste Unterschied zum Appositionsaug besteht allerdings in der abbildenden Optik. Ähnlich wie die Linsenaugen bilden die Ommatidien der Appositionsaugen ein Objekt invers ab, Superpositionsaugen hingegen bilden die Umwelt als gesamtes Bild aufrecht ab. Um dies zu ermöglichen, dürfen die optischen Elemente parallele Lichtstrahlen nicht nur fokussieren, sondern müssen ein erneut paralleles Bündel erzeugen. Dies ist z.B. in einem Teleskop mit zwei Linsen der Fall (brechendes Superpositionsaug), kann aber auch durch einen Spiegel (reflektierendes S.)

oder eine Kombination aus Linse und gebogenem Spiegel erzeugt werden (Linsen-Spiegel S.). Stimmt nun der Durchmesser des austretenden Lichtbündels mit dem des Rhabdoms überein, so ist dieses perfekt ausgeleuchtet.

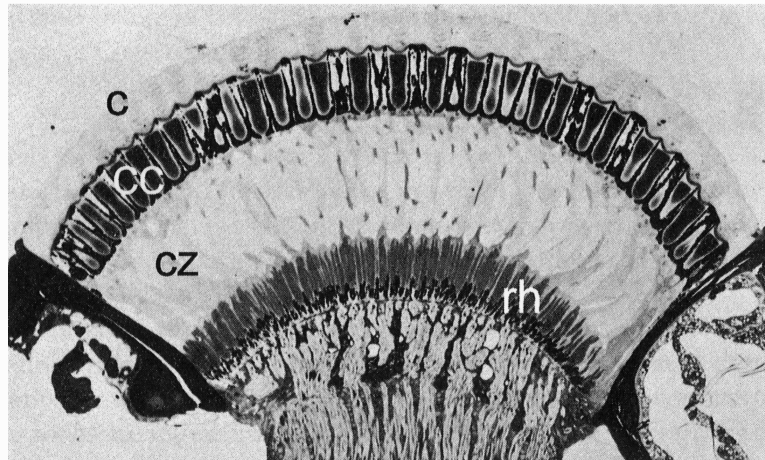


Abbildung 1.6: Querschnitt eines brechenden Superpositionsauges des Mistkäfers *Onitis westermanni*. Den Corneae (C) folgen nach Innen die Kristallkegel (CC) und die „clear zone“ (CZ). Einfallendes Licht wird durch den speziellen graduellen Brechungsindex der Kristallkegel erneut parallel auf die Rhabdomen (rh) projiziert (aus: Land, M.F., Nilsson, D.E. – Animal Eyes, 2nd Edition, 2012, Fig. 8.1 [3]).

1.3 Visuelle Leistung des Linsenauges

Auf das Auge treffendes Licht wird an den Grenzflächen der unterschiedlichen Medien gebrochen. Dabei ändert sich die Ausbreitungsrichtung der Lichtstrahlen entsprechend der Änderung der Brechungsindizes beider Medien während des Übergangs. Beim ersten Übergang der Strahlen von Luft ($n = 1$) in die Cornea ($n = 1,376$) findet die stärkste Brechung statt, da der Unterschied beider Brechungsindizes hier am größten ist. Nach der Cornea folgt die vordere Augenkammer ($n = 1,336$), deren Brechungsindex dem der Cornea sehr ähnlich ist, und die Linse. Der Brechungsindex der Linse ist nicht homogen, vielmehr handelt es sich um eine Vielzahl an Schichten, die einen eigenen Brechungsindex besitzen. Durch den graduellen Aufbau der Linse kann eine kürzere Brennweite erreicht werden und gleichzeitig diversen optischen Fehlern (z.B. sphärische Aberration) entgegengewirkt werden: Im Kern der Linse ist der Brechungsindex deutlich höher als in der Peripherie, wodurch Randstrahlen weniger stark gebrochen werden und das Problem der sphärischen Aberration (s.u.) gelöst werden kann.

Eine weitere Funktion der Linse ist die Anpassung der Brennweite an unterschiedliche

Sehentfernungen. Indem durch Muskelanspannung im Ziliarkörper die Zugkraft der Zonulafasern auf die Linse verringert wird, wölbt sich diese durch ihre Eigenelastizität zu einer eher runden Form (Akkommodation). Dabei vergrößert sich die Krümmung der vorderen und hinteren Linsenoberfläche, wodurch die Brechkraft erhöht wird und Objekte in kurzer Sehentfernung scharf auf die Retina abgebildet werden können (Helmholtz'sche Akkommodationstheorie [20]).

Über die Linsenakkommodation hinaus besitzen Hühner einen zweiten Mechanismus der Brechkraftanpassung. Hierbei wird die Krümmung der Cornea mittels Kontraktion spezieller Muskeln (s. S. 11) und somit die Brechkraft der Cornea erhöht. Auf diese Weise entsteht eine Akkommodationsbreite von etwa 15 – 17 Dioptrien (= Maßeinheit der Brechkraft, D, [1/m]; ähnlich einem siebenjährigen Kind [21]). wovon etwa 50% auf die Corneaakkommodation zurückzuführen sind [22].

Nachdem die Linse passiert ist, gelangt das Licht in die hintere Augenkammer, in der es sich ungebrochen geradlinig ausbreitet und schließlich auf die Netzhaut fokussiert wird. Hier werden zuerst die Ganglien- und weitere Nervenzellen der Retina passiert und schließlich treffen die Photonen auf die inneren Segmente der Fotorezeptoren, die als Lichtleiter fungieren. In den Außensegmenten entstehen mittels Phototransduktion elektrische Signale, die über die Axone des Sehnervs, dem *Chiasma opticum*, entlang des *Tractus opticus*, und dem *Corpus geniculatum laterale* schließlich zum visuellen Cortex geleitet werden. In der Retina selbst finden zuvor allerdings noch Kompressionsschritte statt: Die ON/OFF-Struktur (Zentrum & Peripherie) der rezeptiven Felder der Ganglienzellen ermöglicht es, ähnliche Informationen (z.B. absolute Helligkeiten) benachbarter Zellen zu unterdrücken und nur die räumlichen und/oder zeitlichen Unterschiede zu vergleichen. Zudem kann die Form der rezeptiven Felder an die Umgebung (in hohem Gras sind mehr horizontale als vertikale Strukturen) angepasst werden [23].

1.4 Optische Qualität und Sehschärfe

Ein etabliertes Verfahren zur Bewertung der optischen Abbildungsfehler des Auges ist eine Analyse des Wellenfrontfehlers. Eine punktförmige Lichtquelle erzeugt stets sich sphärisch ausbreitende Kugelwellen. Wird in das Auge mittels dünnen Lasers einfallendes Licht am Augenhintergrund reflektiert, ist dies eine annähernd punktförmige Lichtquelle. Aktuelle Messmethoden beruhen dabei auf dem „Doppelpass“ [24]. Die Reflexion der Laserprojektion an der Retina besteht aus Kugelwellen, die den gesamten optischen Apparat passieren, wobei die Abbildungsfehler der einzelnen Elemente die Gestalt der

sphärischen Wellen modifizieren und die Differenz zur perfekten Sphäre (Wellenfrontfehler) kann in Mikrometern angegeben werden („*root mean square*“, RMS). Die Erfassung der empirischen Daten des Wellenfrontfehlers beruht auf der Punktbildverwaschungsfunktion, die angibt, inwieweit eine punktförmige Quelle verzerrt dargestellt wird, und erfolgt zumeist mit einem Hartmann-Shack-Sensor. In diesem wird das aus dem Auge austretende Licht über ein Array kleiner Linsen zu Lichtpunkten fokussiert, deren Abweichung von der perfekten Abbildung zur Analyse des Wellenfrontfehlers genutzt wird. Eine elementare Größe der Wellenfrontanalyse ist die Öffnungsweite der Pupille. Da die Aberrationen (s.u.) mit zunehmender Linsenfläche größer werden, steigt der Wellenfrontfehler mit dem Pupillendurchmesser.

Im Gegensatz zur objektiven Messung der optischen Qualität des Auges, muss die Sehschärfe psychophysisch ermittelt werden. Dabei werden Sehzeichen, wie der Landolt-Ring [25], präsentiert und der Proband muss die Öffnung des Ringes aus einer Sehentfernung von z.B. 5 m erkennen [26]. Die Öffnungsweite des Ringes von einer Winkelminute entspricht in diesem Fall 30 Zyklen pro Grad und einem Visus von 1,0.

Auch wenn keine Korrelation der Sehschärfe mit der optischen Qualität des Auges in jungen Probanden mit normaler und hervorragender Sehleistung gezeigt werden konnte [27], beeinflussen weitere Faktoren die theoretische Sehschärfe des Linsenauges. In einem Linsenaug kann ein Punkt definiert werden, an dem senkrecht in das Auge einfallende Strahlen nicht gebrochen werden und sich geradlinig ausbreiten. Dieser Knotenpunkt liegt bei einer einfachen, brechenden und sphärischen Oberfläche in deren Krümmungszentrum. In vereinfachter Form wird die Brennweite f des Linsenauges vom Knotenpunkt bis zur Retina gemessen. Mit dem Abstand s zweier Fotorezeptoren kann nun der Sehwinkel $\Delta\phi$, der den Beobachtungsbereich eines Fotorezeptors bestimmt, errechnet werden:

$$\Delta\phi = \frac{s}{f}$$

Die theoretische Sehschärfe kann am genauesten bestimmt werden, indem die maximal zu detektierende räumliche Frequenz (z.B. eine Abfolge von weißen und schwarzen Streifen) eines Auges berechnet wird. Es stellte sich heraus, dass die größte wahrnehmbare Frequenz dann vorliegt, wenn zwei benachbarte Fotorezeptoren mit jeweils einem hellen und einem dunklen Streifen „beleuchtet“ werden. Somit liegt die kleinstmögliche Periode des Streifenmusters bei $2s$ [28]. Um nun die räumliche Abtastrate ν_s (engl. „*spatial sampling frequency*“) der Retina zu berechnen, gilt:

$$\nu_s = \frac{f}{2s} = \frac{1}{2\Delta\phi}$$

Daraus kann geschlossen werden, dass die räumliche Abtastrate der Retina, und somit die theoretische Sehschärfe, erhöht werden kann, indem der Abstand der Fotorezeptoren verkleinert oder die Brennweite des Linsenauges erhöht wird. Mit $2 \mu\text{m}$ (Mensch) ist die Rezeptorgröße an einem Minimum angelangt. Nähert sich der Durchmesser an die Wellenlänge des sichtbaren Lichts ($0,4\text{-}0,8 \mu\text{m}$) an, ist die interne Reflexion in den Fotorezeptoren nicht mehr vollständig und „leckt“ in benachbarte Rezeptoren („optisches Übersprechen“). Dadurch ist die räumliche Abgrenzung kleiner Details auf der Retina nicht mehr gegeben und das Auflösungsvermögen wird reduziert. Im Menschen beträgt die Brennweite vom Knotenpunkt zur Fovea etwa $16,8 \text{ mm}$. Damit ist der Sehwinkel $\Delta\phi$ in der Fovea des Menschen (mit Konversion von Radiant zu Grad)

$$\Delta\phi = \frac{s}{f} = \frac{0,002}{16,8} \cdot \frac{180}{\pi} \approx 0,007^\circ \approx 0,5 \text{ Winkelminuten}$$

Im Huhn liegt die Brennweite (Knotenpunkt – Retina) bei ca. $f = 6,9 \text{ mm}$ [29] und der Rezeptorabstand bei $s = 1,7 \mu\text{m}$ [30]. Entsprechend berechnet sich der Sehwinkel $\Delta\phi$ zu

$$\Delta\phi = \frac{s}{f} = \frac{0,0017}{6,9} \cdot \frac{180}{\pi} \approx 0,014^\circ$$

und ist damit in etwa doppelt so groß, als beim Menschen. Daraus schließt sich, dass die Sehschärfe des Huhns nicht an jene des Menschen heran reicht.

Ein weiterer Faktor, der zur Sehschärfe beiträgt, ist die Verteilung der Ganglienzellen in der Retina und die Verschaltung der Fotorezeptoren darauf. Einerseits übersteigt die Zahl der Fotorezeptoren (ca. 125 Millionen) die der Ganglienzellaxone (ca. 1 Million) im Sehnerv deutlich. Andererseits besitzt das menschliche Auge einen Bereich schärfsten Sehens: In der Fovea ist jeder Fotorezeptor (Zapfen) direkt mit einer Ganglienzelle verbunden. Außerhalb der Fovea kann dieses Verhältnis aber nicht aufrechterhalten werden. In den peripheren Bereichen der Retina werden die Fotorezeptoren gebündelt verschaltet und bilden dadurch rezeptive Felder der Ganglienzellen (Abb. 1.7). Wäre diese 1:1-Verschaltung über die komplette Retina etabliert, so müsste der visuelle Cortex die Größe eines Raumes einnehmen: Bei einem geschätzten Gesichtsfeld von $0,7^\circ \times 0,7^\circ$ der Foveola und $180^\circ \times 170^\circ$ im Gesamten ergibt sich ein Verhältnis von $1,6 \cdot 10^{-5}$. Mit einem geschätzten Gewicht des visuellen Cortex von $0,3 \text{ kg}$ ergibt sich daraus eine Gesamt-

menge von 18735 kg. Entspräche die Dichte des Cortexgewebes der Dichte von Wasser, so ergäbe dies ein Volumen von ca. 18 m^3 . Da die Dichte allerdings höher ist, würde das Volumen des Raumes diesen Wert sogar übertreffen.

Dieser klare Fokus des menschlichen Auges ist nötig, da geschätzt wird, dass die Fovea etwa 50% der Kapazität des visuellen Cortex beansprucht, obwohl sie nur ca. 1% der retinalen Fläche einnimmt [31]. Dies spiegelt auch die Ganglienzellzahl wieder: Etwa 50% der Gesamtzahl sind in den zentralen 16° um die Fovea lokalisiert, obwohl dieser Bereich nur etwa 7,3% der gesamten Ganglienzellzahl einschließt [12].

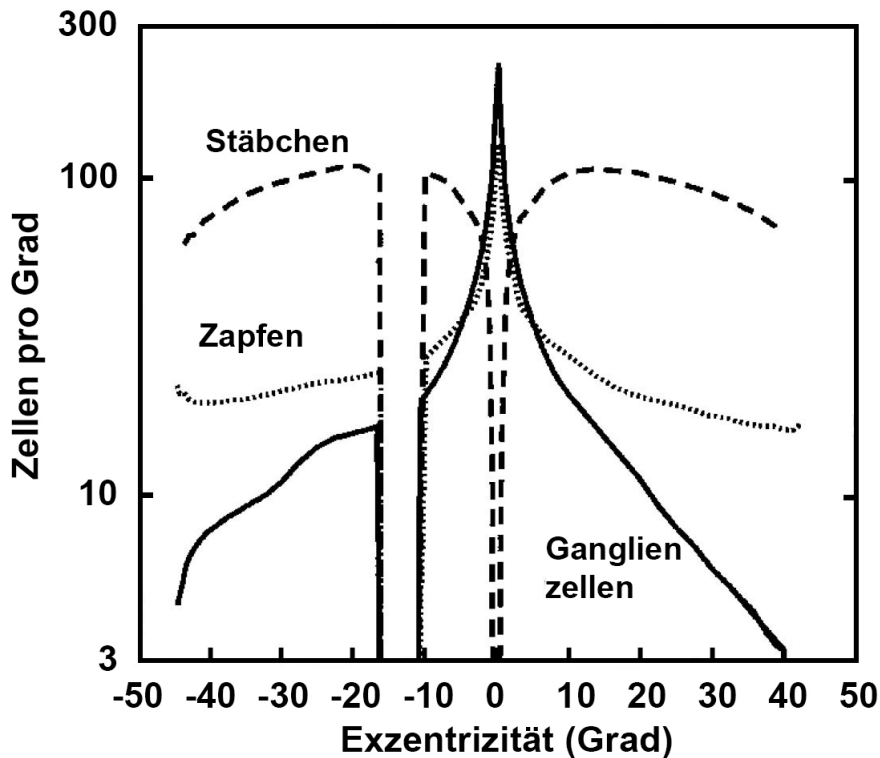


Abbildung 1.7: Vergleich der Zapfen-, Stäbchen- und Ganglienzell-dichte mit zunehmendem Sehwinkel. Im Bereich der Fovea ist die Ganglienzell- und Zapfendichte am größten und vergleichbar hoch. Die Stäbchen sind allerdings in der Fovea überhaupt nicht vertreten. Der Bereich zwischen -10° und ca. -18° ist der rezeptorfreie Bereich der Papille („blinder Fleck“), an der die Axone der Ganglienzellen den Augenhintergrund durchdringen und in den Sehnerv übergehen (nach: Geisler, W., Banks, M. – Visual Performance – Handbook of Optics, Chapter 25, 1995, Fig.2 [32]).

In den Augen des Haushuhns ist ebenfalls ein Bereich der Retina nachgewiesen, in dem die Ganglienzell-dichte, im Vergleich zu Bereichen weiter peripher, erhöht ist („*Area centralis*“) [33]. Darüber hinaus hat eine aktuellere Studie in der Retina des Huhns einen zweiten, dorsal verschobenen, Bereich größerer Ganglienzell-dichte nachgewiesen [34]. Daraus kann geschlossen werden, dass die Sehschärfe in diesen Bereichen der Retina

ebenfalls erhöht ist. Allerdings kommt eine aktuelle Studie (2016) zu dem Ergebnis, dass die Ganglienzellichte in der Hühnerretina über das Gesichtsfeld homogen ist [35]. Dies deutet auf eine gleichbleibende Sehschärfe des Huhns über das gesamte Blickfeld hin, kann aber nur bedeuten, dass eine direkte 1:1-Verschaltung der Fotorezeptoren mit den Ganglienzellen nicht stattfindet und ebenfalls Konvergenz vorherrscht. Mit etwa $2,4 \cdot 10^6$ Axone der Ganglienzellen im Sehnerv des Huhns [36] wird dabei die des Menschen ($0,7-1,7 \cdot 10^6$ [8–12]) deutlich überschritten. Dies könnte dazu beitragen, eine gleichbleibende Sehschärfe über den gesamten Bereich der Retina aufrecht zu erhalten, ohne eine Konvergenz vieler Fotorezeptoren auf einzelne Ganglienzellen.

Sehschärfe und damit einhergehende Anpassungen an den Lebensraum (nach [3])

Der Aufbau der Facettenaugen aus Ommatidien ermöglicht eine gleichbleibende Sehschärfe über das gesamte Gesichtsfeld des Auges. Mit Hilfe des Ommatidienabstandes und der Brennweite (von der Vorderseite der Cornea bis zur Spitze des Rhabdoms) kann der Winkel $\Delta\phi$ berechnet werden [37]. Tabelle 1.1 zeigt einige Beispiele unterschiedlicher Augenformen.

Tabelle 1.1: Auswahl an Rezeptorwinkeln und entsprechenden räumlichen Auflösungsfrequenzen (nach: Land, M.F., Nilsson, D.E. – Animal Eyes, 2nd Edition, 2012, Table 3.1 [3])

Tierart	Rezeptorwinkel $\Delta\phi$ [Grad]	max. räumliche Frequenz [Zyklen pro Grad]	Quelle
Adler (<i>Aquila</i>)	0,0036	140	[38]
Mensch (Fovea)	0,007	73	[39]
Springspinne (<i>Salticidae</i>)	0,04	12	[40]
Goldfisch (<i>Carassius gibelio</i>)	0,07	7	[41]
Biene (<i>Apis mellifera</i>)	0,95	0,52	[39]
<i>Drosophila</i>	5	0,10	[39]
<i>Limulus</i>	6	0,08	[42]
Plattwürmer (<i>Plathelminthes</i>)	35	0,001	[39]

Mit berechneten 140 Zyklen pro Grad steht der Echte Adler (*Aquila*), als Beispiel der Ordnung Greifvögel, bei der Sehschärfe über allen anderen Lebewesen in Tabelle 1.1. Damit übertrifft der Adler den Menschen mit einer fast doppelt so hohen räumlichen Auflösung (73 Zyklen). Plattwürmer hingegen weisen eine sehr geringe Sehschärfe auf (0,001 Zyklen/Grad). In Anbetracht des Lebensraumes, Plattwürmer leben entweder in Bodennähe im Wasser oder parasitisch zu meist in Wirbeltieren, ist eine große Sehschärfe allerdings nicht nötig.

Mit etwa 0,52 Zyklen ist die räumliche Auflösung der Biene (*Apis*) nicht sehr hoch. Allerdings sind die Facettenaugen der Biene ein gutes Beispiel der Anpassung an den Lebensraum. Während des Fluges der Biene tritt „optischer Fluss“ auf. Dabei bewegen sich Objekte in direkter

Flugrichtung kaum, jene in der Peripherie des Gesichtsfeldes allerdings zunehmend schneller. Zudem bewegen sich weiter entfernte Objekte langsamer, als jene, die näher am Auge liegen. Durch die in der Peripherie schnell bewegten Abbildungen auf der Retina entsteht zwangsläufig Unschärfe. Darum ist es auch nicht erforderlich, die Fotorezeptoren in diesem Bereich besonders eng zu staffeln. Zudem fliegen Bienen oft sehr nah an Blattwerk und Blüten, wodurch deren Abbildung in der Peripherie noch schwieriger wird. Deshalb ist die Anpassung der Facettenaugen bei fliegenden Insekten genau auf dieses Verhalten abgestimmt: Mit zunehmender Exzentrizität nimmt auch der Winkel $\Delta\phi$ nach außen hin zu, wodurch der Abbildung in frontaler Richtung mehr Sehschärfe zugesprochen wird, als in der Peripherie.

Eine weitere Anpassung der Facettenaugen der fliegenden Insekten liegt in einem vertikalen Gradienten der Ommatidienwinkel. Entlang des Äquators sind die Winkel klein und nehmen in Richtung der beiden Pole stetig zu. Dadurch entsteht ein Band hohen Auflösungsvermögens entlang des Äquators [43], das den Bereich, in dem höchste Sehschärfe vonnöten ist, widerspiegelt.

Ähnliche Anpassungen an den Lebensraum durch Priorisierung bestimmter Retinaareale finden sich auch in viele Vertebraten (vgl. „*visual streaks*“). Tiere in weiten, offenen Lebensräumen, wie z.B. Geparde (*Acinonyx*) und Hasen (*Leporidae*) [44] oder Pferde (*Equus*), Schafe (*Ovis*) und Schweine (*Suidae*) [45] haben ebenfalls eine erhöhte Sehschärfe entlang des horizontalen Äquators. Aber auch Fische, die am Meeresboden leben (*Lethrinus*), weisen eine solche horizontale Zone erhöhter Sehschärfe auf [46]. Die Grundlage der erhöhten Sehschärfe in den Linsenaugen der Vertebraten ist dabei nicht ein erhöhter Akzeptanzwinkel der Fotorezeptoren, sondern geringere Konvergenz der Fotorezeptoren auf die nachgeschalteten Ganglienzellen. Dies führt bis zur maximalen 1:1-Verschaltung in der Fovea des Menschen und der Raubvögel.

Tauben hingegen besitzen sogar zwei dieser Bereiche sehr guter Sehschärfe („*Area centralis*“). Der erste, um lateral das Umfeld zu beobachten und einen weiteren, temporal gelegenen Bereich, um Futter, welches am Boden liegt, identifizieren zu können [47].

Das Analog der Facettenaugen dazu sind die Akutzonen (vgl. engl. „*acute zones*“) in beutegreifenden Arten bzw. zur Verfolgung bei der Paarung während des Fluges (nur in Männchen). Hierbei handelt es sich um Bereiche des Facettenauges, in denen die Ommatidiendurchmesser, im Vergleich zu anderen Bereichen, vergrößert sind. In der Gottesanbeterin *Tenodera australasiae* sind die Ommatidien in der Akutzone $50\ \mu\text{m}$ breit, in der Peripherie des Auges allerdings nur noch $35\ \mu\text{m}$. Dies führt dazu, dass der Ommatidienwinkel $\Delta\phi$ von $0,6^\circ$ im Bereich der höchsten Sehschärfe bis zu $2,5^\circ$ in den äußeren Bereichen des Auges abfällt [48]. Auch der Fisch *Cephalopholis*, der in Spalten der Korallenriffe lebt, weist einen Bereich der Retina mit erhöhter Sehschärfe auf [49].

Eine weitere Anpassung der Facettenaugen an den Lebensraum stellen vertikale Bereiche er-

höherer Sehschärfe da. Krebse, die an Strände leben, aber auch Insekten, im Nahbereich der Wasseroberfläche, seien als Beispiele für diese Anpassung genannt. Die vertikalen Ommatidienwinkel in den Krebsen der Familie *Ocypodidae* sind nur $0,5^\circ$ groß, decken aber im Gesamten einen vertikalen Bereich von bis zu 30° ab. Hiermit liegt ein ausgesprochener Fokus auf der Beobachtung der gesamten Vertikalen.

Von einzelnen Spezialisierungen abgesehen, dient der generelle Aufbau der Facettenaugen einer gleichbleibenden Abbildungsqualität über das ganze Gesichtsfeld hinweg. Dies ist ein entscheidender Unterschied zum Linsenauge der Wirbeltiere. Die klare Priorität liegt im zentralen Sehbereich, weshalb das periphere Sehen und damit die schräge Optik deutlich limitiert bzw. durch Aberrationen sehr eingeschränkt ist.

1.5 Fehlsichtigkeiten (Ametropien)

Zu Beginn des Lebens sind sowohl Säuglinge, als auch Hühnerküken, weitsichtig (hyperop). Dabei ist der Augapfel in Relation zur Gesamtbrechkraft des Auges zu kurz und einfallendes Licht wird hinter der Retina fokussiert. Mit dem Heranwachsen findet eine Anpassung der Augenlänge an die Brennweite des optischen Apparates statt, wodurch der Lichtfokus genau auf die Retina fällt. Dieser Vorgang der Emmetropisierung (Emmetropie = Normalsichtigkeit) dauert beim Menschen bis etwa zum 6. Lebensjahr [50], Hühner sind bei normaler Entwicklung nach etwa sieben Tagen emmetrop [51]. Die Präzision dieser Anpassungen ist dabei bemerkenswert. Das menschliche Auge ist etwa 24 mm lang; weicht die axiale Länge bereits um 1 mm ab, entspricht dies einer Fehlsichtigkeit von 2,7 Dioptrien.

Ist die Emmetropisierung gestört, so entwickelt sich eine Fehlsichtigkeit. Bei der Hyperopie ist der Augapfel in Relation zur Gesamtbrechkraft nicht weit genug in der Länge gewachsen und der Lichtfokus liegt auch im ausgewachsenen Individuum noch hinter der Retina.

1.5.1 Kurzsichtiges Auge (Myopie)

Im umgekehrten Fall, bei dem das Auge im Vergleich zur gegebenen Brechkraft zu lang gewachsen ist, liegt die Schärfeebene vor der Retina. Hierdurch werden die Bilder der Außenwelt auf der Retina ebenso unscharf abgebildet bzw. defokussiert. Darüber hinaus kann die Myopie ab Fehlsichtigkeiten von -6 D und weniger pathologische Folgen wie z.B. Netzhautablösungen nach sich ziehen [52]. Im Gegensatz zur Hyperopie (25,2% in

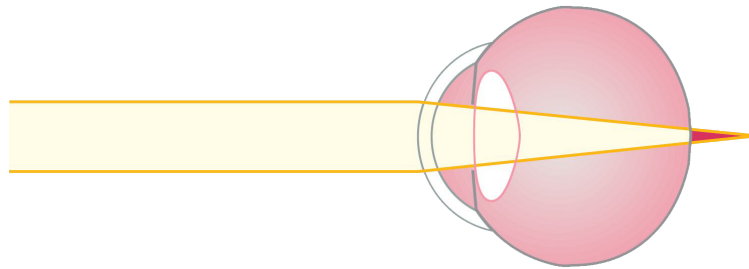


Abbildung 1.8: Sowohl Kleinkinder, als auch Küken nach dem Schlupf, weisen eine Hyperopie auf. Dabei ist das Auge (noch) nicht lang genug und der Fokus des in das Auge fallenden Lichts liegt hinter der Netzhaut. Dadurch ist ohne Akkommodation keine scharfe Abbildung auf der Retina möglich. Auch Erwachsene können unter Hyperopie leiden, falls die Emmetropisierung unzureichend ablief (aus: Lang, F., Lang, P. – Basiswissen Physiologie, 2. Auflage, 2007, S. 393 [7]).

Europa [53]) betrifft die Myopie deutlich mehr Menschen. Mit einer für 2010 geschätzten Prävalenz von bis zu 48,8% [54] der Bevölkerungsschicht mit überdurchschnittlichem Einkommen im asiatisch-pazifischen Raum oder auch 33,3% [53] in Europa (in 2010) ist die Dringlichkeit der Ursachenforschung nachvollziehbar.

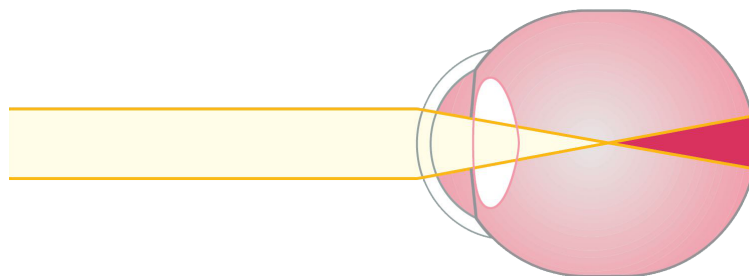


Abbildung 1.9: Aufgrund zu starken Längenwachstums des Auges fällt bei der Myopie der Fokus des einfallenden Lichts vor die Netzhaut und eine scharfe Abbildung ist nicht möglich. Bei Hühnern kann dies, ebenso wie die Hyperopie, durch Vorsetzen von entsprechenden Linsen (positiv bzw. negativ) vor die Augen, induziert werden. (aus: Lang, F., Lang, P. – Basiswissen Physiologie, 2. Auflage, 2007, S. 393 [7]).

Hühner sind bei normaler Seherfahrung nie spontan fehlsichtig (Erfahrung der Wissenschaftler, die Küken als Modell verwenden). Die Emmetropisierung ist perfekt. Allerdings können mit vorgesetzten Linsen oder einem Diffusor Ametropien hervorgerufen werden. Setzt man den Hühnern positive oder negative Linsen vor die Augen, so entwickeln sie, entsprechend der Brechkraft der Linsen, in wenigen Tagen eine Hyperopie bzw. Myopie [29]. Mit einem Diffusor [55], eine matte Halbkugel, die direkt vor die Augen gebracht wird und einfallendes Licht in einem Maße streut, dass keine Abbildung möglich ist, können keine scharfen Abbildungen mehr auf die Netzhaut gebracht werden und das Auge wächst stetig weiter in die Länge („Deprivationsmyopie“, $< -20\text{D}$ Fehlsichtigkeit, $> 2\text{ mm}$ Längenzunahme) [56–58].

1.5.2 Astigmatismus

Ein weiterer Fehler in der Abbildung des Wirbeltierauges ist die „Stabsichtigkeit“ (Astigmatismus). Trifft ein Bündel paralleler Strahlen zentral auf eine sphärische Oberfläche, so steigt die Brechkraft dieser Oberfläche mit ihrer Krümmung. Die Strahlen werden nach der Brechung an der Oberfläche in einem Punkt fokussiert. Zur Beschreibung des Astigmatismus muss nun die sphärische Oberfläche in zwei orthogonal zueinander stehenden Meridianen betrachtet werden. Jeder dieser Meridiane fokussiert das Licht in einem eigenen Punkt. Haben beide die gleiche Krümmung, liegen die Brennpunkte in der gleichen Ebene.

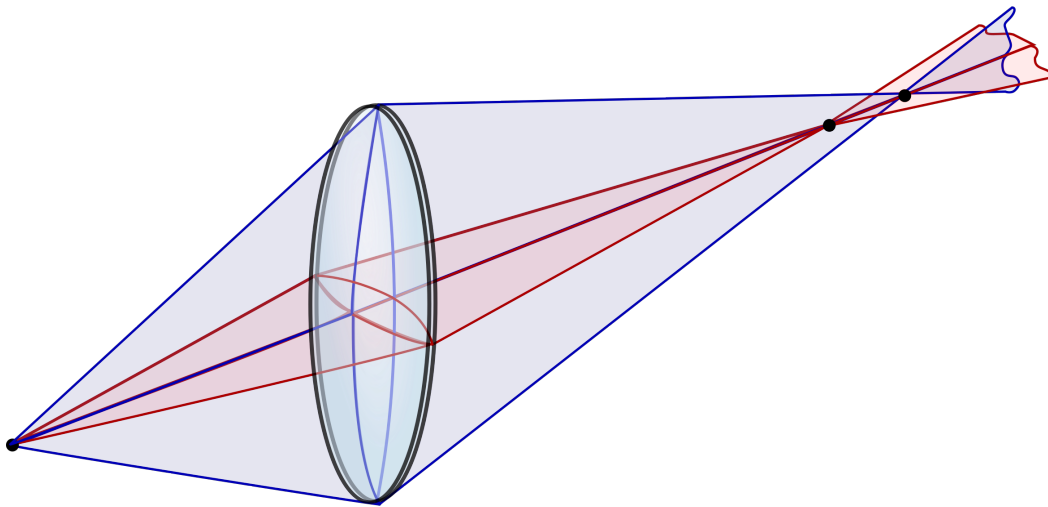


Abbildung 1.10: Schematische Darstellung einer astigmatischen Linse. Entlang des horizontalen Meridians (rot) ist die Krümmung der Oberfläche größer, als in vertikaler Richtung (blau). Dadurch ist ebenfalls die Brechkraft im horizontalen Meridian größer und es entstehen für beide Meridiane getrennte Brennpunkte. An einem beliebigen Punkt zwischen beiden Brennpunkten ist eine scharfe Abbildung beider Ebenen zugleich unmöglich; die Punktbildverwaschungsfunktion ist im „Sturm’schen Intervall“ elliptisch oder im „Punkt kleinster Verwirrung“ eine Scheibe (Stabsichtigkeit). (Nach: I, Sebastian Kroch, CC BY-SA 3.0 <http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/de/legalcode>)

Die Oberfläche der Cornea in verschiedenen Meridianen ist allerdings nicht exakt sphärisch. Dadurch ergeben sich unterschiedliche Krümmungsradien (Kehrwert der Krümmung), wodurch unterschiedliche Brennpunkte entstehen. Bei der Betrachtung einer Schnittebene entstehen somit Brennlinien anstatt Brennpunkten. Meist liegen die Meridiane mit der stärksten und der schwächsten Brechkraft orthogonal zueinander und deren Brennlinien weisen einen Abstand auf, der in Dioptrien angegeben, den Grad an Astigmatismus definiert. Der Bereich zwischen den beiden Brennpunkten wird „Sturm’sches Intervall“ genannt, in dessen Mitte der „Kreis kleinster Verwirrung“ liegt. Hier erzeugt die astigmatische Abbildung eine kreisrunde Punktbildverwaschungsfunktion und die

Abbildungsqualität ist am höchsten. Deshalb wird versucht, bei der Korrektur des Astigmatismus, diesen Kreis auf die Retina abzubilden.

Aufgrund der großen Brechzahlunterschiede zwischen Luft und Cornea ist der Hornhautastigmatismus jener mit dem stärksten Einfluss auf die Abbildungsqualität des optischen Apparates. Allerdings kann auch an weiteren brechenden Oberflächen im Auge ein Astigmatismus vorkommen. Der Linsenastigmatismus tritt weitaus seltener auf. Hier sind die Linsenoberflächen nicht rotations-symmetrisch, der Ziliarmuskel verursacht durch asymmetrische Kontraktion eine ungewünschte Verformung der Linse oder atypische Unterschiede in der Brechzahlverteilung innerhalb der Linse führen zu astigmatischen Abbildungsfehlern. Weiterhin kann durch das Längenwachstum des Augapfels bei starker Myopie der Augenhintergrund in einer unnatürlichen Weise verformt sein, wodurch astigmatische Refraktionsfehler auftreten.

Die Summe aller Astigmatismen der einzelnen Oberflächen ergibt den Gesamtastigmatismus des Auges, wie er durch verschiedene subjektive und objektive Messverfahren ermittelt werden kann.

1.5.2.1 Astigmatismus schiefer Bündel

Eine sphärische Oberfläche weist bei senkrechtem Einfall paralleler Strahlen keinen Astigmatismus auf. Fallen die Strahlen jedoch unter einem Winkel schräg auf die Oberfläche, so entsteht erneut ein Astigmatismus. Dies ist vor allem in der Peripherie der Cornea des Auges der Fall (Abb. 1.11).

Durch den schrägen Einfallswinkel ändern sich entlang der Einfallsebene die Krümmungsradien kontinuierlich, während in der dazu orthogonalen Ebene die Radien konstant bleiben. Mit zunehmendem Krümmungsradius erhöht sich die Brechkraft der Oberfläche und der Unterschied in beiden Einfallsebenen erzeugt einen Astigmatismus schiefer Bündel. Dieser ist ebenfalls durch ein „Sturm’sches Intervall“ charakterisiert, wodurch in den Schnittebenen Brennlinien entstehen und eine Minderung der optischen Abbildung resultiert.

1.5.3 Aberrationen höherer Ordnung

Neben den Abbildungsfehlern niedriger Ordnung (Defokus = Myopie & Hyperopie; Astigmatismus) entstehen im optischen Apparat des Auges zahlreiche weitere, die allerdings nicht einfach wahrzunehmen sind und deren Korrektur nur durch aufwändige Linsenkonstruktionen bzw. adaptive Optik zu realisieren sind.

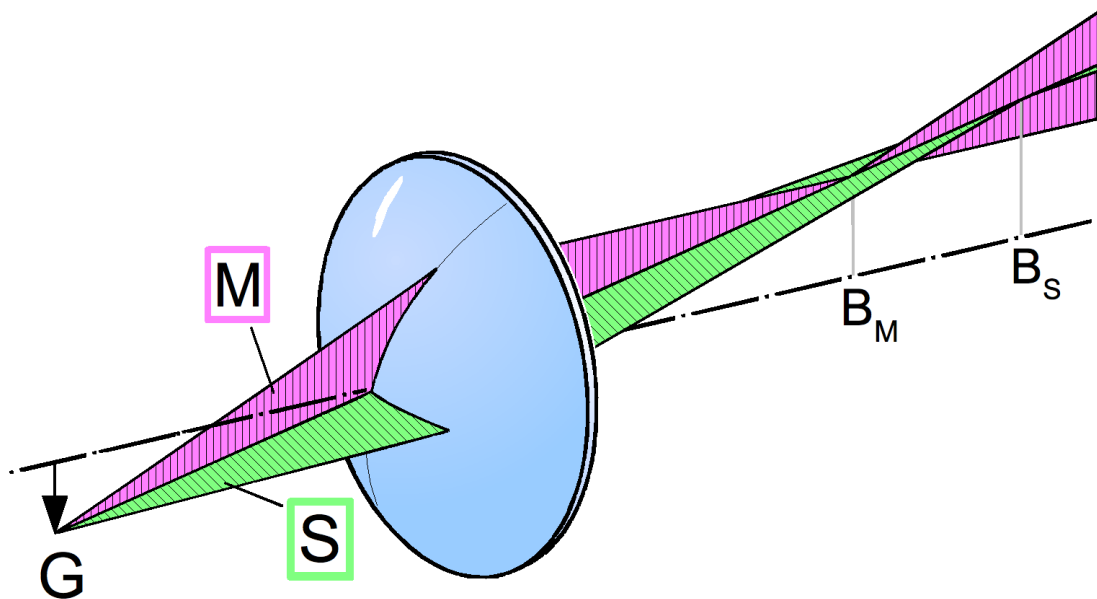


Abbildung 1.11: Eine sphärische Oberfläche hat gleiche Krümmungsradien im horizontalen (S, sagittal) und vertikalen (M, meridional) Meridian. Trifft allerdings ein Lichtstrahl unter einem Winkel zur optischen Achse auf, so entsteht ein schräger Astigmatismus. In der Abbildung hat das Lichtbündel einen Winkel in der vertikalen Achse, wodurch die Krümmung bzw. Brechkraft in der horizontalen Ebene konstant bleibt, in der vertikalen Richtung jedoch mit zunehmendem Winkel proportional zunimmt. Dadurch entstehen wiederum zwei Brennpunkte und im Bereich dazwischen ist keine verzerrungsfreie Abbildung möglich. (Nach: Michael Schmid, CC BY-SA 3.0, <http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/de/legalcode>)

Die sphärische Aberration ist ein Abbildungsfehler der Linse. Je weiter die Strahlen eines parallelen Bündels von der optischen Achse entfernt sind, desto stärker werden diese gebrochen und desto kürzer ist ihre Brennweite im Vergleich zu achsnahen Strahlen.

Die Koma ist eine Kombination des Astigmatismus schiefer Bündel und der sphärischen Aberration. Schräg auf das Auge auftreffende Strahlen werden länglich verzerrt (Astigmatismus) und mit Beugungsringen (sphärische Aberration) abgebildet. Dadurch hat die Punktbildverwaschungsfunktion die Form eines in der Erdatmosphäre verglühenden Kometen.

Darüber hinaus gibt es noch weitere Aberrationen, bei denen es sich um Varianten schon diskutierter Abbildungsfehler unter Einbezug zusätzlicher Meridiane handelt. Als Beispiele seien das Trefoil und Pentafoil als Varianten des Astigmatismus genannt, wodurch die Punktbildverwaschungsfunktionen nicht in zwei sondern in drei bzw. fünf Richtungen verzerrt werden.

1.6 Peripheres Sehen

Die Optik des menschlichen Auges ist für das zentrale Sehen optimiert. Licht, welches durch die äußeren Bereiche der Cornea und der Linse fokussiert wird, unterliegt Aberrationen niederer und höherer Ordnung. Speziell der Astigmatismus, aber auch die Koma, Trefoil und Pentafoil nehmen in den äußeren Abbildungsbereichen stark zu. Auch die sphärische Aberration ist bei einer Abbildung durch den Randbereich der Linse stark ausgebildet.

Weiterhin ist die Ganglienzellichte in der Peripherie deutlich geringer (Abb. 1.7), wodurch deren rezeptive Felder deutlich größer sind, als z.B. in der Retina [12]. Zudem ist der Durchmesser der Zapfen in der peripheren Retina um etwa das 3fache vergrößert (Abb. 1.3) [59]. Dadurch ist der Rezeptorwinkel ebenfalls deutlich erhöht, weshalb die Sehschärfe geringer ausfällt.

Die Abbildungsqualität der peripheren Optik in den Augen der Hühner ist bisher nicht untersucht worden. Die Verteilung der Fotorezeptoren und die fehlende Konzentration auf eine spezifische Stelle auf der Retina könnte allerdings darauf hindeuten, dass die periphere Optik des Huhns der menschlichen deutlich überlegen ist.

1.7 Photorefraktion

Fällt Licht in das Auge, so wird der Großteil am Augenhintergrund von der Retina absorbiert. In Abhängigkeit von der Wellenlänge werden zudem etwa 5% reflektiert und passieren den gesamten optischen Apparat erneut. Dadurch werden Abbildungsfehler „kodiert“ und können mit diversen Methoden analysiert werden. Ein gängiger Ansatz ist die Photorefraktion, bei der mit Hilfe nicht sichtbaren, infraroten Lichts der Gesamtbrechungsfehler des Auges bestimmt werden kann.

Dazu wird, ausgehend von infraroten LEDs, Licht in das Auge gebracht und nach der Reflexion am Augenhintergrund und Verlassen des Auges mit einer Infrarot-sensitiven Kamera erfasst. Hierbei ist von entscheidender Bedeutung, dass ein Teil des Kameraobjektives verdeckt wird und die Lichtquelle nah an dessen Zentrum ist. Durch die Abdeckung des Objektivs wird, je nach Position der Abdeckung, ein Teil des reflektierten Lichts blockiert und kann nicht von der Kamera erfasst werden. Auf diese Weise stellen sich, je nach Fehlsichtigkeit des Auges, unterschiedliche Helligkeitsprofile dar: Ist die Abdeckung in der untere Hälfte des Objektivs und der Proband fixiert die LED, so erscheint die Pupille im Kamerabild bei emmetropen Augen gleichmäßig dunkel, da das

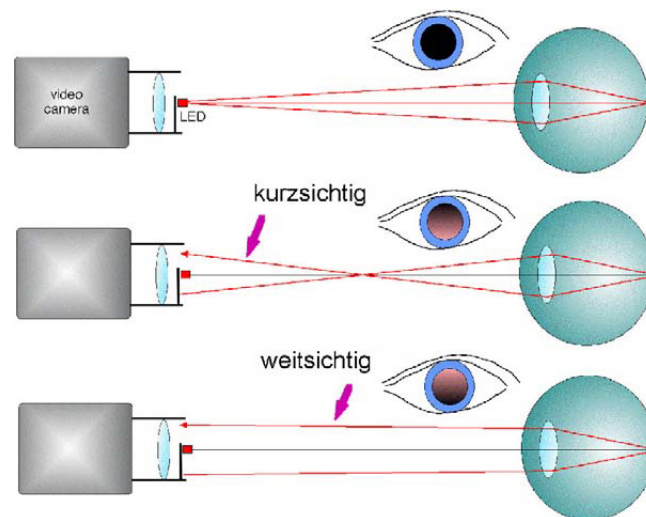


Abbildung 1.12: Prinzip der infraroten Photorefraktion. Ausgehend von einer infraroten LED fällt das Licht in das Auge und wird am Augenhintergrund reflektiert. Fixiert der emmetrope Proband die LED, so wird von der Kamera kein Licht registriert und die Pupille erscheint schwarz. Im Falle eines zu langen Auges, wie der Fall bei der Myopie, so erscheint der untere Teil der Pupille hell; ist das Auge zu kurz (Hyperopie), so ist der obere Teil der Pupille hell erleuchtet. Durch das Maß des Helligkeitsverlaufs kann die Fehlsichtigkeit des Auges bestimmt werden (mit freundlicher Genehmigung von Prof. Dr. Frank Schaeffel).

Licht nicht in das Objektiv der Kamera fällt; bei myopen Augen ist der untere Teil der Pupille heller, bei hyperoper Refraktion der obere Pupillenbereich (Abb. 1.12).

1.8 Das Tiermodell Huhn

In der Myopie-Forschung werden einige, teils sehr unterschiedliche Modelltiere eingesetzt. Neben Mäusen (*Mus*), Spitzhörnchen (*Scandentia*), Primaten (Weißbüschelaffen (*Callithrix jacchus*), Rhesusaffen (*Macaca mulatta*)) und Fischen, sind Meerschweinchen (*Caviidae*) immer häufiger, vor allem in asiatischen Laboren, verwendete Tiermodelle. Seit beinahe 40 Jahren werden in der Ursachenforschung zur Kurzsichtigkeit allerdings Hühner eingesetzt [56]. Zu den Vorzügen zählen relativ große Augen (Achslänge 8 – 14 mm), mit 100 μm pro Tag ein sehr schnelles Augenwachstum, ein hervorragender optischer Apparat, große Akkommodationsweite, hohe Sehschärfe, einfache Injektion von Medikamenten in das Auge und eine sehr günstige, sowie unkomplizierte Haltung der Tiere [60]. Unterschiede zum menschlichen Auge liegen im Fehlen einer Fovea, einem anderen Aufbau der Sklera und einem zusätzlichen Akkomodationsmechanismus.

Einige wegweisende Entdeckungen in der Myopie-Forschung wurden am Huhn gemacht. Dazu zählen, unter Anderen, dass Hühner auf vor das Auge gesetzte Linsen, mit veränderten Wachstumsgeschwindigkeit des Auges reagieren [29]. Außerdem benötigt die

Entstehung von Myopie mittels Diffusor (oder anderen defokussierenden Hilfsmitteln) keinen intakten Sehnerv, die Steuerung des Augenwachstums scheint in der Retina begründet [61]. Weiterhin konnte herausgefunden werden, dass das Wachstum des Augapfels in Hühnern sehr lokal gesteuert werden kann. Ein zur Hälfte verdecktes Auge wuchs nur in jenem Retinabereich in die Länge, dessen Gesichtsfeld von einem Diffusor abgedeckt war [62]. Abschließend sei eine für diese Arbeit relevante Entdeckung erwähnt. Als Anpassung an induzierten Defokus ist das Auge der Hühner fähig, die Chorioidea dicker oder dünner werden zu lassen, um die Retina näher an den Fokus des Lichts zu führen [63]. Dies erfordert die Identifizierung des Vorzeichens des Defokus; wie dieser Prozess aber im Detail aussieht, ist bisher unbekannt.

1.9 Einordnung der vorliegenden Arbeit in den Stand der Wissenschaft

Die 1971 von Hoogerheide et al. veröffentlichte Studie zur peripheren Refraktion an 214 jungen Piloten gilt seit jeher als „Initialzündung“ des wissenschaftlichen Interesses an der peripheren Optik im Auge und deren Rolle bei der Entwicklung von Myopie. Hoogerheide et al. teilten die Probanden in fünf Gruppen entsprechend ihren zu Studienbeginn gemessenen peripheren Refraktionen entlang des horizontalen und vertikalen Meridian ein. Nach einem nicht näher benannten Zeitraum wurden die Probanden erneut untersucht und ein Anteil von 77% jener mit hyperope peripherer Refraktion entwickelte eine Myopie [64].

Allerdings konnte schon 1982 gezeigt werden, dass eine hyperope Refraktion in der Peripherie vielmehr ein Resultat der Myopie, statt Ursache dafür ist. Verlängert man ein emmetropes Auge, wodurch die sphärische Form mehr einem Zylinder gleicht, entsteht in der Peripherie automatisch ein kürzerer Abstand von Linse und Retina, wodurch hyperope Refraktionen gemessen werden [65].

So ist es nicht verwunderlich, dass 2012 ein Artikel erschien, der die Ergebnisse von Hoogerheide in Frage stellt. Einer der Hauptkritikpunkte ist, dass die Studie von 1971 nicht angibt, wann die ersten Messungen an den Piloten durchgeführt wurden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese schon stattfanden, als sich eine Myopie entwickelt hatte [66]. Eine hyperope Refraktion in der Peripherie ist zu diesem Zeitpunkt nicht mehr verwunderlich.

Nachdem 2004 zwei Übersichtsartikel erschienen, in denen die Ergebnisse von Hoogerheide et al. aufgegriffen wurden, entstanden einige Studien zur peripheren Refraktion

und Anwendungen, um die Myopieentwicklung zu verlangsamen oder aufzuhalten. So konnte in einer groß angelegten Studie an Kindern ($n = 2043$) gezeigt werden, dass eine hyperope Peripherie keinen negativen Einfluss auf die Myopieentwicklung hat [67]. Eine weitere Studie kam zu demselben Ergebnis, wobei die Kinder, die nach einem Jahr myop wurden, eine hyperope Peripherie aufwiesen und die Emmetropen weiterhin in der Peripherie kurzsichtig waren [68].

Die Kombination aus peripherer Hyperopie als Indikator für Myopie und ansteigender hyperoper peripherer Refraktion mit zunehmender Myopie führte zu der Entwicklung spezieller Brillengläser und Kontaktlinsen, durch welche der Brennpunkt im peripheren Gesichtsfeld wieder auf die Netzhaut gebracht werden sollte. Es konnte, nachdem Kinder teilweise über Jahre diese Linsen trugen, eine hemmende Wirkung auf die Myopieprogression nachgewiesen werden. Allerdings war dieser sehr gering und die zunehmende Kurzsichtigkeit konnte damit kaum aufgehalten werden [69, 70].

Im Menschen, aber auch in anderen Primaten wie Rhesusaffen, besteht eine große Variabilität in der peripheren Refraktion. Manche Individuen sind stark myop, andere wiederum sehr hyperop [71–73]. Dies hängt in großen Teilen von der zentralen Fehlsichtigkeit ab, wie ein Experiment an Rhesusaffen zeigt. Infantilen Individuen wurden Linsen mit einem Loch in der Mitte vor die Augen gesetzt, wodurch ein normaler zentraler Seheindruck möglich war, die Peripherie allerdings defokussiert wurde. Dadurch entwickelten die Affen im Vergleich zur Kontrollgruppe eine Myopie. Dies bedeutet, dass die äußere Retina einen Einfluss auf die Emmetropisierung genommen hat, aber auch, dass das zentrale Sehen bzw. die Fovea nicht essentiell für eine normale Augenentwicklung sind [74]. Zudem konnte gezeigt werden, dass eine lokale Kontrolle des Augenwachstums besteht: Verdeckt man das Gesichtsfeld eines Auges nur zur Hälfte, so entsteht auf der betroffenen Seite des Auges eine lokale Myopie [75]. Die Form des Augapfels wird an die lokale Brennweite des optischen Apparates angepasst.

Die Augen von Kleinkindern sind zu Beginn hyperop und weisen einen Astigmatismus auf, der aber schon im ersten Lebensjahr stark abnimmt [76, 77]. Andererseits nimmt der schräge Astigmatismus in Augen von Primaten während ihrer Entwicklung nicht ab [78, 79]. Im Gegensatz zu Neugeborenen des Menschen weisen neugeborene Rhesusaffen sehr geringen Astigmatismus auf [80]. Setzt man ihnen während des Heranwachsens allerdings astigmatische Linsen vor, entwickeln ihre Augen ebenfalls einen Astigmatismus. Interessant daran ist, dass der entwickelte Astigmatismus keinesfalls auf eine Weise entsteht, dem Induzierten entgegenzuwirken [81]; Vielmehr wird die Retina während der Emmetropisierung in Richtung einer der beiden Brennebenen, wie beim Astigmatismus

vorhanden, gebracht [82].

Auch in Hühnern konnte eine lokale Wachstumskontrolle nachgewiesen werden. Durch selektive Defokussierung retinaler Areale konnten irreguläre Augenformen hervorgerufen werden [83]. Dies geschieht, indem lokal die Wachstumsgeschwindigkeit des Auges angepasst wird [29]. Auf kurzfristige Änderungen der Sehschärfe kann das Auge des Huhns durch Änderungen der Chorioideadicke reagieren, um die Retina näher an den Fokus des Lichts zu bringen [63]. Aber wie dieser Defokus überhaupt erkannt wird, ist bisher nicht im Detail geklärt. Als sicher gilt, dass die Hühnerretina direkt auf den induzierten Defokus reagiert und nicht mittels „trial and error“-Methode nach der passenden Richtung sucht [84]. So konnte auch starke astigmatische Verzerrung die Linsenkompensation nicht beeinflussen, weshalb die Stärke des Defokus weniger Auswirkung auf die Emmetropisierung hat, als vielmehr die Art des Defokus [85]. Weiterhin stellten Zhu et al. fest, dass, trotz zwölfstündigem hyperopen Defokus, Hühner vor Myopie geschützt wurden, indem sehr kurze Intervalle myopen Defokus stattfanden (vier Mal zwei Minuten) [86]. Dies lässt den Schluss zu, dass die Hühnerretina schon innerhalb von zwei Minuten erkennt, um welche Art des Defokus es sich handelt.

Um weitere Details zur Erkennung der Art des Defokus zu klären, wurde auch die Farbe (Wellenlänge) des Lichts in Erwägung gezogen. Je größer die Wellenlänge des ins Auge fallenden Lichts, desto länger ist auch dessen Brennweite. Dadurch haben die Bildebenen der verschiedenen Farben auf der optischen Achse einen Abstand zueinander (chromatische Aberration). Studien, in denen Hühner unter monochromatischem Licht aufgezogen wurden, führten aber zu keinen entscheidenden Einflüssen auf die Emmetropisierung oder Akkommodation [57, 87, 88]. Deshalb können die chromatischen Aberrationen als alleinige Erklärung ausgeschlossen werden, wobei ihnen aber in geringen Teilen eine Rolle zukommen kann [89–91]. Eine Beteiligung der Akkommodation ist zudem sehr unwahrscheinlich [92], da Hühner vorgesetzte Linsen trotz deaktivierter Akkommodation ausgleichen konnten [87, 93, 94].

Küken weisen nach dem Schlupf, wie auch neugeborene Säuglinge, Astigmatismus auf. Dieser scheint allerdings im Laufe der Emmetropisierung abzunehmen [95]. Dies deutet darauf hin, dass optische Fehler höherer Ordnung eine Orientierungshilfe beim Augenwachstum darstellen können [96]. Auch der Astigmatismus bietet sich hier an. Mit den beiden Schärfeebenen, die zudem in orthogonalen Richtungen zueinander stehen, könnte eine Unterscheidung des Vorzeichens einer Defokussierung möglich werden.

1.10 Ziel der Arbeit

Die Identifizierung der das Augenwachstum treibenden Kraft ist nach wie vor das Kernthema der Myopieforschung. Das periphere Gesichtsfeld scheint hier eine zentrale Rolle einzunehmen, da die Emmetropisierung (1) auch bei zerstörter zentraler Sicht durch Läsion der Fovea [97] erfolgreich verläuft, (2) der Sehnerv durchtrennt werden kann, ohne Einfluss zu nehmen [61, 98] und (3) durch die Peripherie gesteuert zu sein scheint [74]. Ein zentraler Astigmatismus tritt nicht in jedem Wirbeltierauge auf und kann somit für das Augenlängenwachstum keine Steuerungsfunktion übernehmen. Im Gegensatz dazu leidet jedes Auge unter schrägem Astigmatismus. Die Ursache dafür liegt in der Form der Cornea begründet. Strahlen, die unter einem Winkel kleiner 90° auf das Auge treffen, werden in horizontaler und vertikaler Achse unterschiedlich stark gebrochen, wodurch zwei Brennebenen bzw. -linien entstehen. Diese könnten als Steuerungssignal für das Längenwachstum genutzt werden. Hierfür würden Signale von orientierungsselektiven Neuronen verglichen und bei ungleicher Signalstärke das entsprechende Wachstum (gehemmt oder verstärkt) eingeleitet werden.

Die periphere Optik des Huhns ist bisher nicht untersucht (keine Veröffentlichungen, Stand: Januar 2017). Daher hat diese Arbeit das Ziel, die äußeren Bereiche des Gesichtsfeldes von Hühnern mittels infraroter Photorefraktion genauer zu untersuchen. Dabei soll der schräge Astigmatismus als potentiell Steuerungssignal im Mittelpunkt stehen. Weiterhin soll auch die periphere Sehleistung der Hühner durch psychophysische Experimente untersucht werden, um eventuelle Rückschlüsse auf die Ergebnisse der Astigmatismusmessungen zu erhalten.

Würde sich herausstellen, dass Hühner im Gegensatz zu Menschen einen deutlich reduzierten peripheren Astigmatismus aufweisen, so wäre es naheliegend herauszufinden, welche optischen Elemente des Auges den schrägen Astigmatismus aufheben. Auch bei ähnlicher Abbildungsqualität der Augen von Hühnern wäre eine genauere Betrachtung der einzelnen Komponenten aufschlussreich. Erstens soll die Topographie der Cornea mit jener des Menschen verglichen werden. Dabei könnte eine Aspherizität den Astigmatismus verstärken oder abschwächen. Weiterhin soll der Astigmatismus in der isolierten Linse, nach der Cornea das Element mit der zweitstärksten Brechkraft, genauer betrachtet werden. Mittels dünner Laserstrahlen können die Brennweiten in unterschiedlichen Meridianen gemessen und daraus anschließend ein Astigmatismus unter diversen Einfallswinkel berechnet werden. Aber auch die äußere Form der Linse kann, ggf. mit Hilfe asphärischer Oberflächen, den Grad des Astigmatismus beeinflussen.

2 Projekt 1: Schräger Astigmatismus im Auge des Haushuhns (*Gallus gallus domesticus*)

2.1 Einleitung

Die Refraktion im peripheren Gesichtsfeld des Menschen variiert, auch in Abhängigkeit des zentralen Sehfehlers, stark [99, 100]. So konnten Unterschiede der peripheren Refraktionen von bis zu 6 D bei 45° nachgewiesen werden [73]. Auch der schräge Astigmatismus in der Peripherie ist nicht generell zu definieren [79, 101], es kann aber die Tendenz erkannt werden, dass dieser bei myopen Probanden erhöht ist [72, 101]. Zudem konnten in jungen Rhesusaffen variable periphere Refraktionen (z.B. $3,86 \pm 1,45$ D bei 30° temporal, sphärisches Äquivalent) und Astigmatismen (z.B. $-1 \pm 0,5$ D bei 30° temporal, geschätzt) gemessen werden [71].

Die Refraktion während der Entwicklung ist in Hühnern sehr genau untersucht. Ausgehend von einer Hyperopie nach dem Schlupf emmetropisieren die Küken sehr schnell [102, 103], auch ein anfänglicher Astigmatismus nimmt mit der Zeit ab [95]. Bei diesen Studien handelt es sich allerdings zumeist um (par-)axiale Messungen; die Peripherie ist bisher kaum untersucht worden.

2.2 Zielsetzung

Der peripheren Optik könnte eine bedeutende Rolle während der Entwicklung der Augen zukommen. Da über die optische Abbildungsqualität der Peripherie im Auge des Tiermodells Huhn wenig bekannt ist, möchte diese Studie mit Hilfe infraroter Photorefraktion, sowie weiterer Experimente, zur Klärung beitragen.

- (1) Hühner tolerieren Berührungen am Schnabel und damit einhergehende Einschränkungen der Beweglichkeit des Kopfes nicht. Deshalb müssen die Versuchstiere über

35 Tage trainiert werden, sich am Schnabel anfassen zu lassen und Rotationen des Kopfes zu zulassen. Anschließend kann mittels infraroter Photorefraktion die Fehlsichtigkeit und, mit zueinander orthogonalen Messungen, der Astigmatismus bestimmt werden. Dazu werden Videos aufgezeichnet und Bild für Bild ausgewertet. So entsteht ein Datensatz des schrägen Astigmatismus über das gesamte horizontale Gesichtsfeld der Hühner.

Darüber hinaus werden, mit einem Prototyp zur Messung peripherer Refraktionen, drei Probanden untersucht und deren Ergebnisse mit denen der Hühner verglichen.

- (2) Die Cornea ist durch den Übergang des Lichts von Luft in ein wässriges Medium jener Teil des Auges, der die höchste Brechkraft beiträgt. Deshalb sollen die Querschnitte der Corneae von Mensch und Huhn untersucht werden und ggf. ein Unterschied (in der Aspherizität) festgestellt werden.
 - (3) Die räumliche Sehleistung ist ein weiterer Indikator der Abbildungsqualität des optischen Apparates. Deshalb sollen in Hühnern die zentrale und periphere räumliche Sehleistung untersucht und verglichen werden. Hierzu werden diese in einer Trommel platziert, auf deren inneren Wand ein Strichmuster rotiert. Können die Küken die einzelnen schwarzen Balken erkennen, so folgen sie deren Rotation mit dem Blick bzw. Kopf, der anschließend wieder in die Ausgangsposition zurück springt. Dieser „optokinetische Nystagmus“ kann zur Identifizierung der Kontrastsensitivität genutzt werden.
 - (4) Eine korrekte Ansteuerung der Akkommodation setzt gute optische Abbildungsqualität voraus. Wird ein Objekt fokussiert, so ändert sich aufgrund der Verformung der Linse deren Brechkraft. Etwa die Hälfte der Akkommodationsleistung im Huhn wird allerdings durch die Verformung der Cornea erreicht. Die Änderung der Gesamtbrechkraft des Auges kann mittels infraroter Photorefraktion bestimmt werden.
 - (5) Wird Licht mit ausreichender Stärke in das Auge gebracht, so kann am Augenhintergrund von außen die Projektion eines Lichtpunktes beobachtet werden. Bei einem aberrationsfreien Auge entsteht eine kreisrunde Projektion, bei vorhandenem oder durch zylindrische Linsen induziertem Astigmatismus wird diese länglich. Mit dem Winkel zweier Lichtquellen und dem Abstand der Projektionen auf dem Augenhintergrund zueinander, kann zudem die retinale Bildvergrößerung berechnet werden.
- Diese fünf Experimente sollen auf verschiedene Weisen die Abbildungsqualität und Sehleistung in Hühnern untersuchen. Dabei wird mit den Experimenten (1), (2) und (5) das komplette horizontale Gesichtsfeld berücksichtigt. Die Untersuchungen (3) und (4) dienen hingegen einem Vergleich der zentralen und peripheren Sehleistung.

2.3 Ergebnis

Veröffentlichtes Manuskript [104]

F. M. Maier, H. C. Howland, A. Ohlendorf, S. Wahl und F. Schaeffel. „Lack of oblique astigmatism in the chicken eye“. In: Vision Res 109.Pt A (2015), S. 68–76.



Lack of oblique astigmatism in the chicken eye



Felix M. Maier^a, Howard C. Howland^b, Arne Ohlendorf^c, Siegfried Wahl^c, Frank Schaeffel^{a,*}

^a Section of Neurobiology of the Eye, Ophthalmic Research Institute, Calwerstraße 7/1, 72076 Tübingen, Germany

^b Dept. of Neuroscience and Behavior, Cornell University, Ithaca, NY 14853, USA

^c ZEISS Vision Science Lab, Ophthalmic Research Institute, Röntgenweg 11, 72076 Tübingen, Germany

ARTICLE INFO

Article history:

Received 19 November 2014

Received in revised form 6 February 2015

Available online 18 February 2015

Keywords:

Emmetropization
Oblique astigmatism
Peripheral optics
Spatial vision
Chicken
Human

ABSTRACT

Primate eyes display considerable oblique off-axis astigmatism which could provide information on the sign of defocus that is needed for emmetropization. The pattern of peripheral astigmatism is not known in the chicken eye, a common model of myopia. Peripheral astigmatism was mapped out over the horizontal visual field in three chickens, 43 days old, and in three near emmetropic human subjects, average age 34.7 years, using infrared photoretinoscopy. There were no differences in astigmatism between humans and chickens in the central visual field (chicks -0.35D , humans -0.65D , n.s.) but large differences in the periphery (i.e. astigmatism at 40° in the temporal visual field: humans -4.21D , chicks -0.63D , $p < 0.001$, unpaired t -test). The lack of peripheral astigmatism in chicks was not due to differences in corneal shape. Perhaps related to their superior peripheral optics, we found that chickens had excellent visual performance also in the far periphery. Using an automated optokinetic nystagmus paradigm, no difference was observed in spatial visual performance with vision restricted to either the central 67° of the visual field or to the periphery beyond 67° . Accommodation was elicited by stimuli presented far out in the visual field. Transscleral images of single infrared LEDs showed no sign of peripheral astigmatism. The chick may be the first terrestrial vertebrate described to lack oblique astigmatism. Since corneal shape cannot account for the difference in astigmatism in humans and chicks, it must trace back to the design of the crystalline lens. The lack of peripheral astigmatism in chicks also excludes a role in emmetropization.

© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Newborns tend to be hyperopic with highly variable refractive errors but the process of emmetropization reduces the variability over time so that most of the children are close to emmetropia at the age of 6 years (Schaeffel, Mathis, & Bruggemann, 2007). Experimental work in animal models has shown that emmetropization is largely controlled by the retina (Wallman & Winawer, 2004). The retina can detect image defocus, including its sign, at each position in the visual field and releases biochemical messengers to adjust the growth rates in the posterior part of the globe such that a close match is achieved between retinal shape and the shape of the image shell (Diether & Schaeffel, 1997; Miles & Wallman, 1990). It was demonstrated also in rhesus monkeys that eye shape is adjusted during development to match the image shell. Local myopia can be induced when only parts of the visual field are defocused by hemifield lenses (Smith et al., 2010). Emmetropization can generate irregular eye shapes if

defocus is imposed selectively in local retinal areas (Schippert & Schaeffel, 2006). Emmetropization may also involve reduction of astigmatism (Kisilak et al., 2008, Chu, Kee and Guggenheim, personal communication 2014) although it is not clear how messengers released from the retina can adjust the sphericity of the cornea and lens. At least, astigmatic accommodation was ruled out as a mechanism for later permanent changes in corneal or lenticular astigmatism (Thomas & Schaeffel, 2000).

The retinal image processing underlying the detection of defocus and its sign is largely unknown (Wallman & Winawer, 2004). There were numerous attempts to identify visual cues that provide the retina with information about the sign of defocus. Longitudinal chromatic aberration was extensively studied (Schaeffel & Howland, 1991; Wildsoet et al., 1993), but it is clear that chromatic cues are at least not obligatory although they may interact with emmetropization (Rucker, 2013; Rucker & Wallman, 2009, 2012). Higher order aberrations could provide a sign of defocus-related cues (Wilson, Decker, & Roorda, 2002) but there is no convincing evidence that they are used during emmetropization (Wallman & Winawer, 2004). Interestingly, imposing high amounts of astigmatism by cross-cylinder spectacle

* Corresponding author. Fax: +49 7071 295196.

E-mail address: frank.schaeffel@uni-tuebingen.de (F. Schaeffel).

lenses had little effect on emmetropization to spherical refractive errors in chickens (McLean & Wallman, 2003). Some amount of on-axis astigmatism is present in almost all vertebrate eyes and high amounts of oblique astigmatism were also found in other terrestrial vertebrate eyes (Schaeffel et al., 1994). Oblique astigmatism could therefore provide a cue about the sign of spherical defocus since either its tangential or radial axis is in better focus, depending on spherical refractive error. The peripheral retina controls the growth of the globe in the periphery of the visual field and plays an important role in emmetropization also in foveate animals, like rhesus monkeys (Smith et al., 2005), because the foveal position along the optical axis cannot be independent from the growth of the globe in the periphery. Therefore, Howland proposed such a role of oblique astigmatism (Howland, Proceedings of the 13th International Myopia Conference 2010; further discussed by Charman, 2011). In human eyes, its magnitude was described by a parabolic function (astigmatism relative to the pupil axis = $0.00328 \cdot \text{angle}^2$; Howland, 2010). However, the pattern of peripheral astigmatism has not yet been studied in the chicken eye. While humans have their best visual acuity in a small region of the retina with a diameter of less than a degree of visual angle, chickens have an area centralis which extends over several degrees, with only a moderate decline in ganglion cell density toward the periphery of the visual field (Ehrlich, 1981; Morris, 1977). Since little is known about spatial visual performance in the periphery, we used an automated optokinetic paradigm to study this question as well. We also tested whether accommodation can be elicited in chicks by presenting a target far out at the margins of the visual field and analyzed peripheral transscleral images in excised eyes to evaluate peripheral image quality.

2. Methods

2.1. Animals

Experiments were conducted in agreement with the ARVO statement for the use of Animals in Ophthalmic and Vision Research and approved by the Commission for Animal Welfare of the Medical Faculty of the University of Tuebingen. White leghorn chicks (*Gallus domesticus*) were obtained from a local hatchery (Weiss, Kirchberg, Germany) 1 day after hatching and were raised in groups in large cages in the animal facilities of the institute at a 12 h light/dark cycle. Room temperature was kept at 30 °C during the first week post-hatching and at 28 °C afterwards. Water and food were supplied *ad libitum*. Table 1 gives numbers and ages of chicks used in the different experiments. The measurements were approved by the University committee for animal welfare.

2.2. Experimental procedures

2.2.1. Measurement of central and peripheral astigmatism in humans

Refractions over the horizontal visual field were measured with a custom-built “scanning photorefractor” as described by Taberner and Schaeffel (2009) in three near emmetropic young subjects (spherical equivalent between -0.5 and $+0.5D$,

astigmatism $<0.5D$ as measured by subjective refraction by a certified optometrist; average age 34.7 years). In short, photorefractor was performed using a hot mirror that was controlled by two stepping motors such that the camera imaged the eye at a stationary position but from different angles, ranging from -50° to $+50^\circ$ over the central horizontal visual field. One scan took about 3 s. With a video camera frame rate of 62 Hz, the angular resolution was about 1° . The refractor first scanned the refractions in the vertical pupil meridian and, on its way back, the refractions in the horizontal meridian, by switching the orientation of the IR-LED array of the photoretinoscope. During this procedure, it has to be taken into account that the number of pixels that determines the slope of the brightness profile in the pupil is compressed when measuring from an off-axis position. A correction was therefore made by multiplying the slope with the cosine of the angle of measurement (also below, in the measurements in chickens). Refractions were previously calibrated with trial lenses as described by (Schaeffel, Wilhelm, & Zrenner, 1993). Accommodation was controlled by asking the subjects to fixate a target in primary gaze position at one meter distance. The difference between the refractions in the horizontal and vertical meridian was taken as a measure of astigmatism although it is clear that full measurements of astigmatism (sphere, cylinder and axis) requires at least 3 LED segments in the photoretinoscope at different angular positions (Choi et al., 2000). Because we were interested mainly in oblique astigmatism which dominates the periphery and adopts a cylinder axis around 0° in negative cylinder convention, exact measurements of the cylinder axis were not important. The negative cylinder convention was used in all cases. The measurements in human subjects were approved by the Ethics Commission of the University of Tuebingen. They were carried out in accordance with The Code of Ethics of the World Medical Association (Declaration of Helsinki) and informed consent was obtained for experimentation with human subjects.

2.2.2. Measurement of astigmatism in chicks

Three chicks were trained to accept that the operator turned their heads by moving their beaks. The advantage of this trained procedure was that chicks did not close their eyes. Their heads could be rotated in all directions and videos were recorded of the pupils, showing the different brightness profiles that occur during eccentric photorefractor. Photorefractor has been previously calibrated in chickens with trial lenses (Seidemann & Schaeffel, 2002). As above, in the case of refractions of human eyes, the photoretinoscope was oriented either horizontally or vertically and the differences in the measured refractions were taken as a measure of off-axis astigmatism. In total, 22,000 video frames were analyzed. Pupil center, first Purkinje image, and brightness slope were determined frame by frame, using a custom developed macro for ImageJ (US National Institute of Health, Bethesda, Maryland, <http://imagej.nih.gov/ij/>). Accommodation can be excluded as a confounding factor during our measurements since it is clearly visible as a rapid change in the light distribution in the pupil (flipping over from a bright light crescent in the top to one in the bottom, see Fig. 7A for an example). Chicks accommodate with a speed of about 80D/s and they never display sustained accommodation. Also, there were just too many data collected ($>22,000$, see above) that a single short accommodation “pulse” could have affected the measurements.

2.2.3. Measurement of the orientation of the eye

The angle of orientation of an eye can be determined from the positions of the first Purkinje image relative to the pupil center, given that the Hirschberg ratio (HQ) is known (= degree of rotation per millimeter displacement of the first Purkinje image). In humans, the HQ is about 12 deg/mm (Barry, 1999; Brodie, 1992;

Table 1

Number of animals used in the different experiments.

Experiment	Ages [days]	# of chicks
Photorefractor	42	3
Measurement of the chicken Hirschberg ratio	7–43	7
Corneal shape measurements	24	6
OKN measurements	25	2
Peripheral accommodation	21/11	1/2
Transscleral images	21	2

Schaeffel, 2002). To determine the HQ for the chicken eye, seven eyes were enucleated at different ages of the chicks between 7 and 43 days and placed on a rotatable table with an angular scale. Two infrared LEDs positioned at a visual angle of 12.6° in the horizontal plane generated two corneal reflections. Their distance was measured in a highly magnified video image using an infrared-sensitive video camera (DMK 22AUC03, The Imaging Source Europe GmbH, Bremen, Germany). The HQ was determined every week until the age of 43 days. It declined linearly with age according to the regression $HQ = -0.34 * \text{days} + 36.35$. Accordingly, the HQ was 33.7 deg/mm at the age of 8 days and declined to 21.6 deg/mm at the age of 43 days, when the measurements of astigmatism over the horizontal visual field were done.

2.2.4. Measurements of horizontal corneal shape in humans and chickens

Since the cornea is the ocular surface with the highest refractive power, small changes in shape have large effects on spherical refractions and astigmatism. In particular, small deviations from perfect sphericity cause large amounts of refractive astigmatism. Shapes of human and chicken corneas were compared in the horizontal meridian. Photographs were taken from the top of the eye of alert chickens (Fig. 1A) and from below in humans (Fig. 1B). The shapes of the surfaces were analyzed in ImageJ, using a function that detects and stores the edge coordinates. Sixteen data sets of edge pixel coordinates, obtained from six animals were imported to Matlab (MATLAB 8.2, The MathWorks Inc., Natick, Massachusetts, United States) and fitted with a second order polynomial. The resulting functions were scaled to the same pixel magnification as the human corneal profile, using the ratio of axial lengths in humans and chickens (here 10/24).

We estimated the potential distortions that could arise when corneal contours were measured from a camera positions that were not exactly perpendicular to the pupil axis. Corneal contours were measured in two freshly enucleated eye balls of a 17 day old chicken while the pupil axis of the eye ball was tilted in steps of 7° from -22° to $+22^\circ$, using a rotatable holder. After scaling the chicken cornea to the human eye size (in a 17 day old chick with an axial length of 9.0 mm a factor of 9.0/24), the corneal contours measured under the different angles remained very similar to those measured in human eyes for all tested orientations of the globe (data not shown).

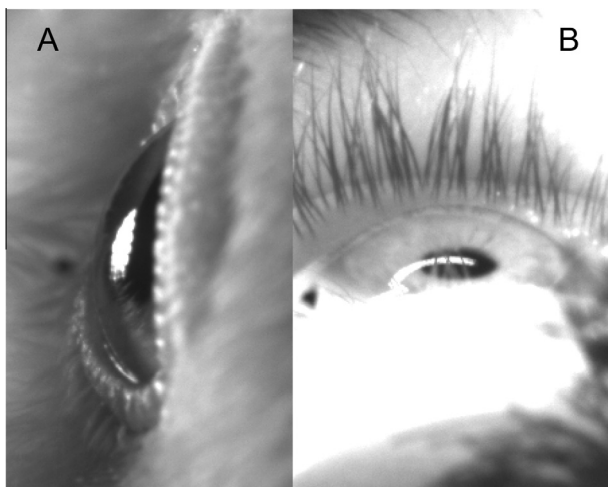


Fig. 1. Samples of photographs taken to determine corneal shape in the horizontal meridian in a chicken (A) and a human eye (B). The corneal contour could be inferred from these photographs and the equation of the parabola providing the best fit through the contour data.

2.2.5. Evaluation of spatial visual performance in chickens in the center and in the periphery

Both eyes were covered with flat clear plastic foils which were glued to Velcro fasteners, similar to spectacle lenses used in previous studies (Schippert & Schaeffel, 2006). Three conditions were tested: (1) eyes uncovered, (2) eyes covered with a clear plastic foil that left the central 67° unobstructed but blocked vision in the periphery by printing the respective areas of the foil black and (3) eyes covered with a plastic foil that was clear in the periphery from 67° to 92° but printed black in the center (Fig. 2). The retinal regions occluded by the black paint were matched in area in conditions (2) and (3). It should be noted that these calculated angles are approximate. Visual field restrictions by partial occluders are dependent on a variety of factors like the vertex distances, the position of the posterior nodal point that was used for calculation but may change with visual angle, eye movements of the chicken, and the fact that the velcro rings can only be attached with some variability. It is also clear that retinal illuminance falls gradually off and not abruptly as the partial occluders will gradually cover the pupil area in the periphery of the visual field.

Condition (1) was used to determine the baseline optokinetic nystagmus (OKN) of the chickens in an optomotor drum with a diameter of 66 cm and 48 cm of height. Chicks were individually placed in the center of the drum and their head nystagmus was automatically tracked by real-time video image processing as described earlier (Diether, Gekeler, & Schaeffel, 2001). Drifting stripes were projected on the interior wall of the drum, using a cylinder with slit-shaped vertical openings that rotated around a 30 cm long, cold cathode fluorescent lamp (12 V, 470 mA, LED-TECH.DE optoelectronics GmbH, Moers, Germany). Spatial frequency was 0.86 cyc/deg , angular speed 39 deg/s , average luminance on the wall about 10 cd/m^2 and Michelson contrast was 0.17 as measured with a calibrated photocell (United Detector Technologies) in a similar set-up used by Diether and Schaeffel (1999). Both directions of stripe movements were tested. The ratio of angular head speed to stripe speed during the smooth pursuit head movements was previously shown to provide a measure of contrast sensitivity and is referred to as "OKN gain" below (Diether & Schaeffel, 1999).

2.2.6. Evaluation of peripheral accommodation in chicks

Accommodation was measured on-axis by infrared photoretinoscopy as previously described (Seidemann & Schaeffel, 2002). To evaluate the possibility of peripherally driven accommodation, the central 67° of the visual field were covered by an infrared light transmitting filter as shown in Fig. 2 and a visual target was presented in the far periphery of the temporal visual field, beyond 67° off-axis, or in the far periphery of the nasal visual field. The target was a small pair of scissors, known to capture the attention of the chicks. It was presented at a distance of about 10 cm.

2.2.7. Measurements in transscleral images to evaluate oblique astigmatism

Eyes of birds and reptiles are mechanically stabilized by a ring of scleral ossicles which makes it possible to generate stable retinal images ex vivo in the excised eyes (Ott & Schaeffel, 1995; Schaeffel, Glasser, & Howland, 1988). Left eyes of two chicks, 21 days old, were enucleated after the chicks were sacrificed by an overdose of ethyl ether. The images of four infrared LEDs positioned at a distance of 506 mm from the eye with a distance of 39 mm from each other were visualized from behind through the sclera. The procedure was described in Schaeffel et al. (1988) and Ott and Schaeffel (1995). To calculate retinal image magnification, only the angle subtended by the light sources must be known ($\text{angle} = \text{atan}(39/506) = 4.4^\circ$) and the linear distance of the images

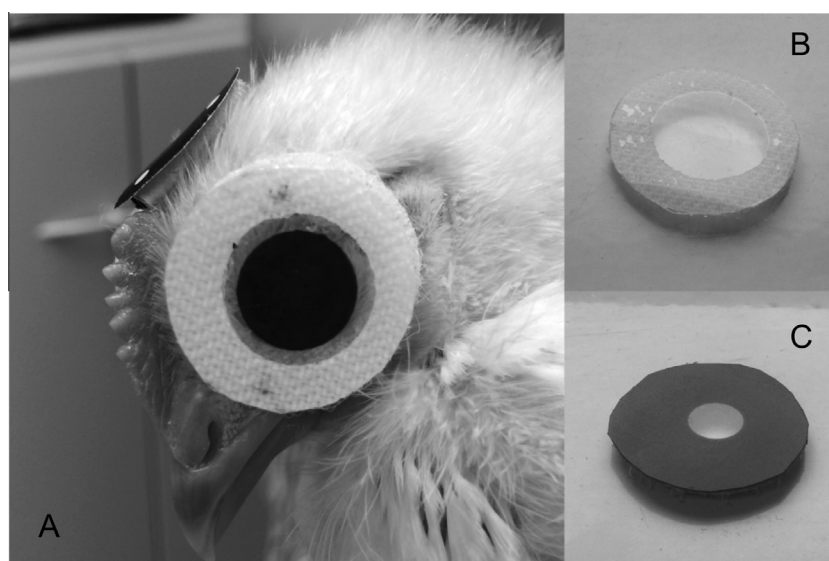


Fig. 2. Clear plastic foils with black areas printed with a laser printer were used to cover either the central (A) or the peripheral (C) visual field in chickens. Example A also shows the black cardboard attached to the top of the chicken head with two white dots which were tracked by the video program to quantify head rotations during the smooth pursuit phases of the OKN. The printed areas were calculated to cover the same retinal areas, but at different eccentricities in A and C. Example B shows a clear plastic foil with a Velcro ring which was used to determine the baseline OKN response.

on the retina that was measured in the transscleral images. Retinal image magnification [$\mu\text{m}/\text{deg}$] is the linear distance [μm] of two light spots divided by their subtended angle. An infrared sensitive video camera (DMK 21AU04, The Imaging Source Europe GmbH, Bremen, Germany) was used and equipped with a $f/1.4$, 75 mm focal length lens (Pentax TV lens) to achieve high pixel magnification. Eyes could be turned around the vertical axis by a rotatable holder with an angular scale (Fig. 3).

2.3. Statistical analyses

If not stated differently, data were tested with unpaired two-sided t -tests using JMP (JMP[®], Version 11.2. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989–2014). Significance levels were $*p < 0.05$, $**p < 0.01$, $***p < 0.001$.

3. Results

3.1. Oblique astigmatism in humans and chickens

Similar to previous descriptions by Howland, who found an increase of astigmatism in the periphery of the human eye that was described by the parabola $0.00328 * \text{visual angle}^2$, we found astigmatism increased to the periphery as $0.0022 * \text{visual angle}^2 - 0.0245 * \text{visual angle} + 1.5886$ in our subjects. Accordingly, subjects reached about 6D of oblique astigmatism at 40° in the temporal visual field and about 4D at 40° in the nasal visual field. The asymmetry originates from the displacement of the fovea into the temporal retina by the angle kappa. In chickens, the pattern was different (Fig. 4). In the center, no difference in the magnitude of astigmatism between humans and chickens was evident.

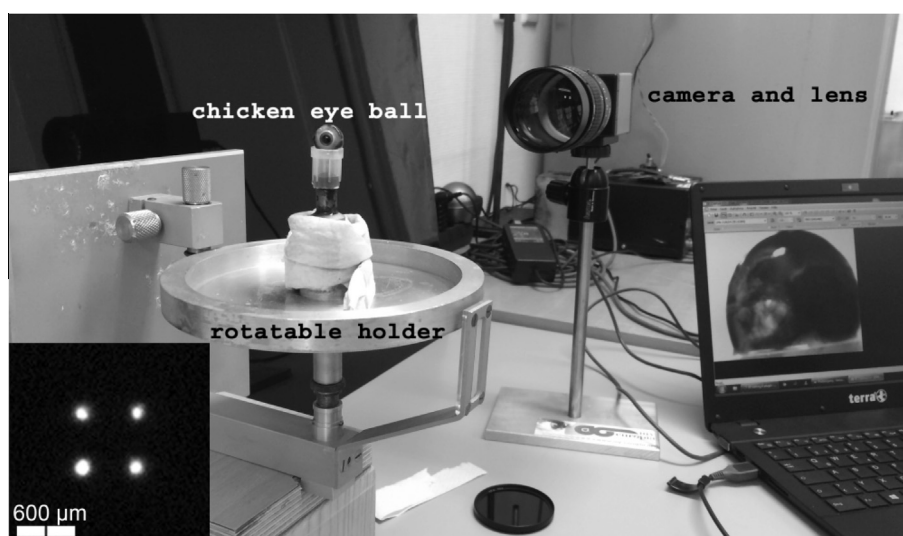


Fig. 3. Measurements of transscleral images in enucleated chicken eyes. Four infrared LEDs, arranged in a square (not visible here) generated four small bright light spots on the retina which could be seen through the fundal layers from behind. An infrared-sensitive USB video camera recorded these images (the eye can be seen from behind on the laptop screen). Using the rotatable holder, transscleral images could be observed over the entire visual field. Pictures were stored on the computer for offline analyses. An example of transscleral images generated by 4 infrared LEDs is shown in the lower left corner. Transscleral images of each of the LEDs were diffused by scatter in the fundal layers and had a diameter of $244.1 \pm 18.6 \mu\text{m}$.

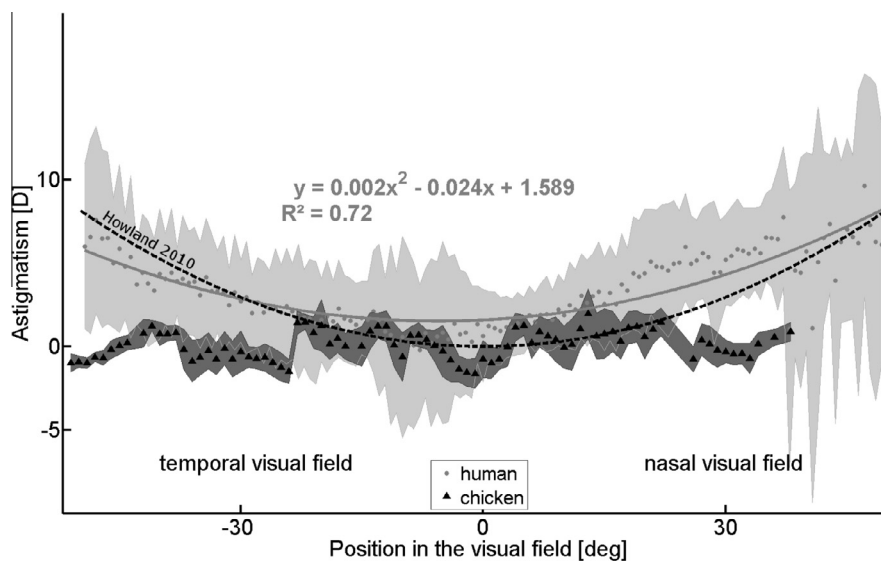


Fig. 4. Astigmatism in humans and chickens, measured as the dioptric difference in refraction between the horizontal and vertical pupil meridian over the horizontal visual field. The grey areas reflect standard deviations from three human subjects (light gray) and three chickens (dark gray), respectively. Note that astigmatism does not increase in the periphery of the visual field in chickens but increases severely in humans and follows a parabolic function. Two fits are shown, one proposed by Howland based on his own data (black dashed line) and the other based on the current data (continuous gray line). Note also that the scanning infrared photorefractor generated large and variable standard deviations far out in the nasal visual field beyond 40°.

However, at 40° in the temporal visual field, humans had on average $-4.21 \pm 2.39D$ of oblique astigmatism and chickens only $-0.63 \pm 0.80D$ ($p < 0.001$, unpaired t -test). At 20° in the nasal visual field, humans had $-3.69 \pm 1.16D$ of oblique astigmatism and chicks only $-0.74 \pm 0.44D$, $p < 0.001$.

3.2. Comparison of corneal contours in humans and chickens

Corneal contours were determined from highly magnified pictures that were taken either from above (chicken) or from below (human). Interestingly, after scaling corneal shapes to similar eye sizes, no differences were evident (the scaling factor was the ratio of axial lengths in chickens and humans, $9.3 \text{ mm}/24 \text{ mm} = 0.39$). A simulation in ZEMAX, performed by Gerhard Kelch from the ZEISS Vision Care Business Group (personal communication, Fig. 5, gray dashed line) suggested that the shape of the human cornea is even closer to the “perfect” surface with minimal oblique astigmatism than the cornea of the chicken.

3.3. Visual performance of chickens in the center and the periphery

As a striking result of the OKN experiment the chickens showed similar responses (expressed as gain = angular head speed/angular stripe speed) when only the center of the visual field or the far periphery was exposed to the drifting stripe patterns (Fig. 6). Furthermore, OKN did not increase any further when the stimulated area covered almost the full visual field, only limited by the Velcro fasteners in the far periphery.

3.4. Accommodation elicited by peripheral stimuli

To further evaluate the visual performance of chickens in the periphery and the center, accommodation was measured when a target was presented in the far periphery. It is known that accommodation in humans is largely elicited by the fovea (Schaeffel, Schippert, & Schmucker, 2006) but whether avovent terrestrial animals can accommodate to peripheral stimuli has not yet been studied. As in the OKN experiment, the central 67° of the visual field of the chicks were covered with an infrared

gelatin filter, attached to a clear foil (Fig. 7B). A fixation target was presented from the front or behind so that it could be seen only with the far peripheral nasal or temporal retina. Accommodation, as measured from behind (Fig. 7C) or more closely to the optical axis (Fig. 7D and E) was elicited even in this case, as can be seen by the increase in brightness in the lower pupil (white or black arrows, Fig. 7C–E). Its amplitude did not vary from the amplitude of accommodation that was elicited when the target was presented at a similar distance (about 10 cm) in the middle of the visual field and unobstructed vision (arrow, Fig. 7A).

3.5. Retinal image magnification and attempts to detect peripheral astigmatism in transscleral images

Transscleral images were analyzed with and without different astigmatic trial lenses placed closely in front of the cornea of excised eyes. A striking finding was that retinal image magnification declined in the periphery beyond 50° off-axis, by more than 30% at 80° (Fig. 8, bottom), but that this change was only in the horizontal direction (Fig. 8, top). No matter how the axes of the astigmatic trial lenses were oriented ($\text{cyc} \pm 6D$, presented at 0° or 90°), there was no effect detected on the appearance of transscleral images or on image magnification. Transscleral images of the LEDs were diffused by scatter in the fundal layers and had a diameter of $244.1 \pm 18.6 \mu\text{m}$.

4. Discussion

Similar to findings by Howland (2010), we found that oblique astigmatism in humans increases as described by a parabolic function. Peripheral astigmatism was also studied by other authors who found similar amounts (i.e. Mathur & Atchison, 2013; Millodot, 1981; Rempt, Hoogerheide, & Hoogenboom, 1971). Different from humans, we found that oblique astigmatism is lacking in chickens and retinal image quality remains good also far to the periphery of the visual field. The latter conclusion is supported by the observation that spatial vision was comparable in the center and the periphery when measured with our OKN paradigm. Peripheral vision plays a completely different role in chickens

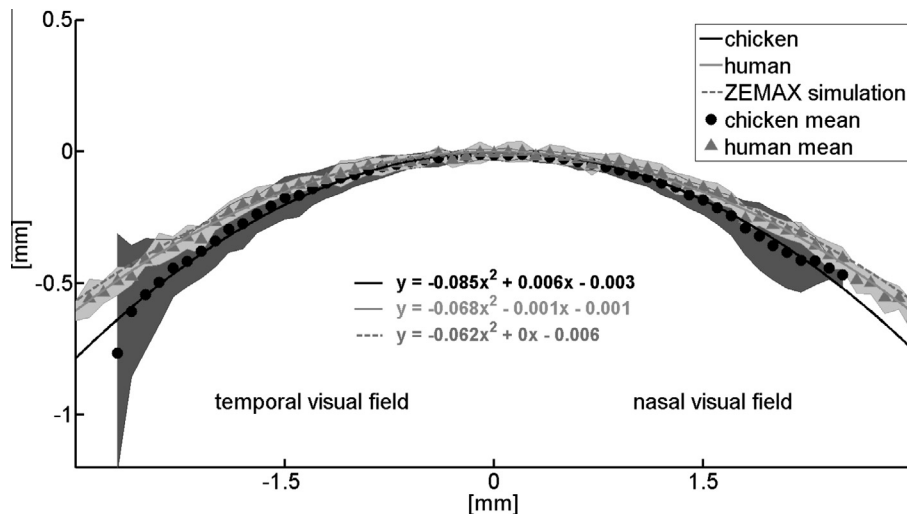


Fig. 5. Corneal contours as measured directly in photographs taken from above in chickens (black line) and from below in humans (gray line). Data from chicks were scaled to human axial length by multiplication with the factor 9.3/24, the ratio of the axial lengths. The original diameter of the chicken cornea was 7.5 mm. Data extracted from the photographs of the corneal contours were fitted with second order polynomials. The dashed gray line shows the result of a simulation in ZEMAX to determine a surface that generates least oblique astigmatism for oblique rays passing through the pupil center. Surprisingly, the human corneal contour is even closer to optimal corneal shape than the chicken cornea. Note that the ordinate is magnified by a factor 4, compared to the abscissa, to make curvature differences more obvious. Shaded areas represent standard deviations as in Fig. 4.

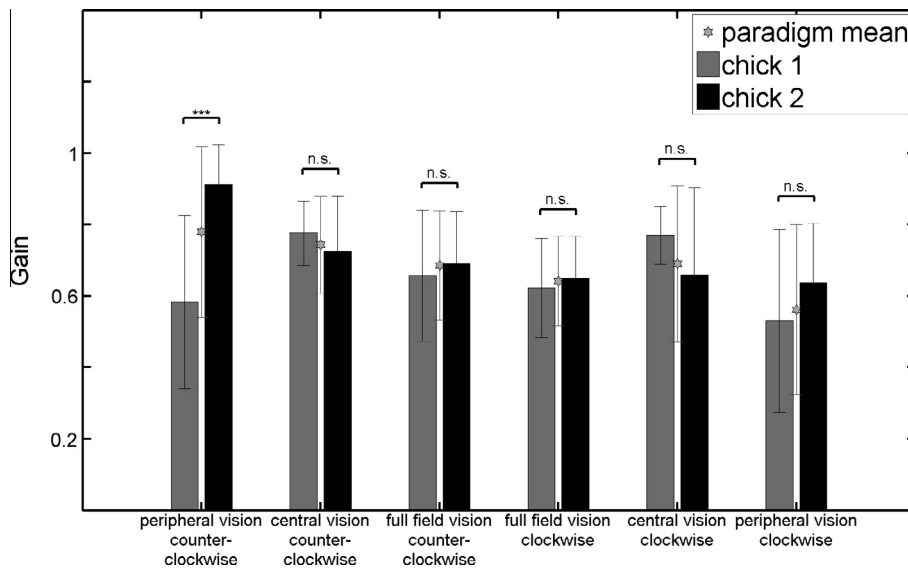


Fig. 6. Optomotor gain (angular head speed divided by angular stripe speed) of two chickens (black and gray columns) under three different testing conditions (1) only peripheral retina stimulated (beyond 67°), (2) only central retina stimulated (the central 67°), (3) full field vision (wearing full field clear plastic foils). Note that the gains were not different. Stimulation was binocular and stimulation areas were matched to exclude that differences may trace back to summation of signals over differently large retinal areas. However, even with full field stimulation, gains did not increase any further. Error bars denote standard deviations from 6 to 53 analyzed smooth pursuit sequences.

compared to humans as accommodation could also be elicited by targets presented far out in the periphery. In humans, accommodation is largely driven by the fovea (Schaeffel et al., 2006). To find out whether the cornea might be responsible for the lack of oblique astigmatism, we compared corneal contours in chicks and humans. However, scaled corneal shapes were very similar, and human cornea was even closer to a calculated refracting surface that generated a minimum of oblique astigmatism. We tried to detect astigmatism in transscleral images but there was no difference with and without astigmatism imposed by astigmatic trial lenses of $\pm 6/OD$ power. Instead, we found that retinal image magnification decreases in horizontal direction but not in vertical direction, a feature that might relate to an optical design of the chicken crystalline

lens to avoid peripheral astigmatism. However, it is also possible that the aspherical cornea contributes to this magnification effect since different corneal areas contribute to image formation for far peripheral angles.

4.1. Developmental decline of astigmatism in chicken eyes and possible relation to emmetropization

With-the-rule-astigmatism of about 2D soon after hatching was described in chicken eyes (Kisilak et al., 2006; Schmid & Wildsoet, 1997a; Thibos, Wheeler, & Horner, 1997). Others describe that chicks hatch with astigmatism either with-the-rule (Schaeffel et al., 1994) or against-the-rule, depending on strain (Schmid &

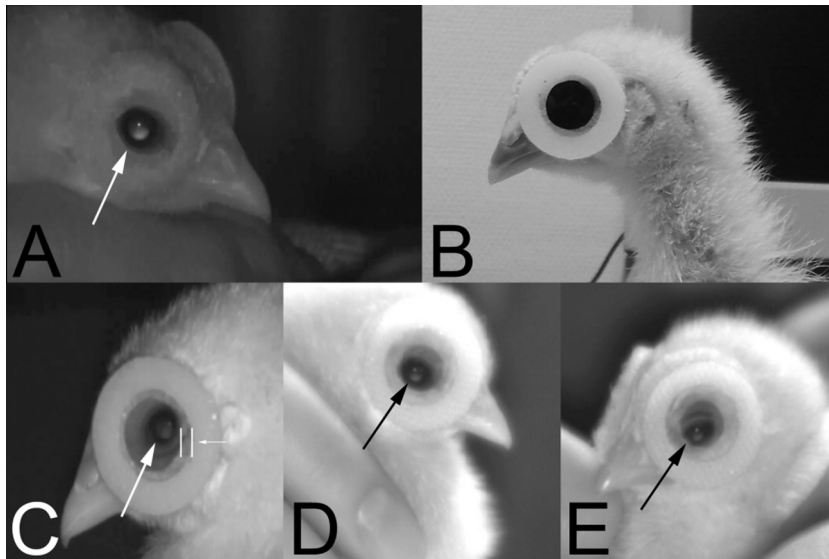


Fig. 7. Accommodation elicited by central and peripheral visual stimuli. (A) About 10D of accommodation elicited by a target presented on-axis at about 10 cm distance (target not visible). Note the increase in brightness in the lower part of the pupil, indicating that the refraction is myopic (white arrow). (B) Chicken with infrared filter in front of the eye (here seen as black) that was attached to a clear foil. In this case, vision was possible only in the far periphery beyond about 60° off-axis. Infrared photorefractive could still be performed on-axis through the IR filter. (C–E) Accommodation elicited by a target presented from far behind, so that the chickens could see it only through the slit between infrared filter and the Velcro fastener (small white arrow). In (C), refractions were also taken from behind but in (D) and (E) they were taken more closely to the optical axis though the infrared filter attached to the clear foil. Even though the light crescent in the lower pupil appears attenuated due to the infrared filter, its height is comparable in all cases, indicating a similar amount of accommodation as in (A).

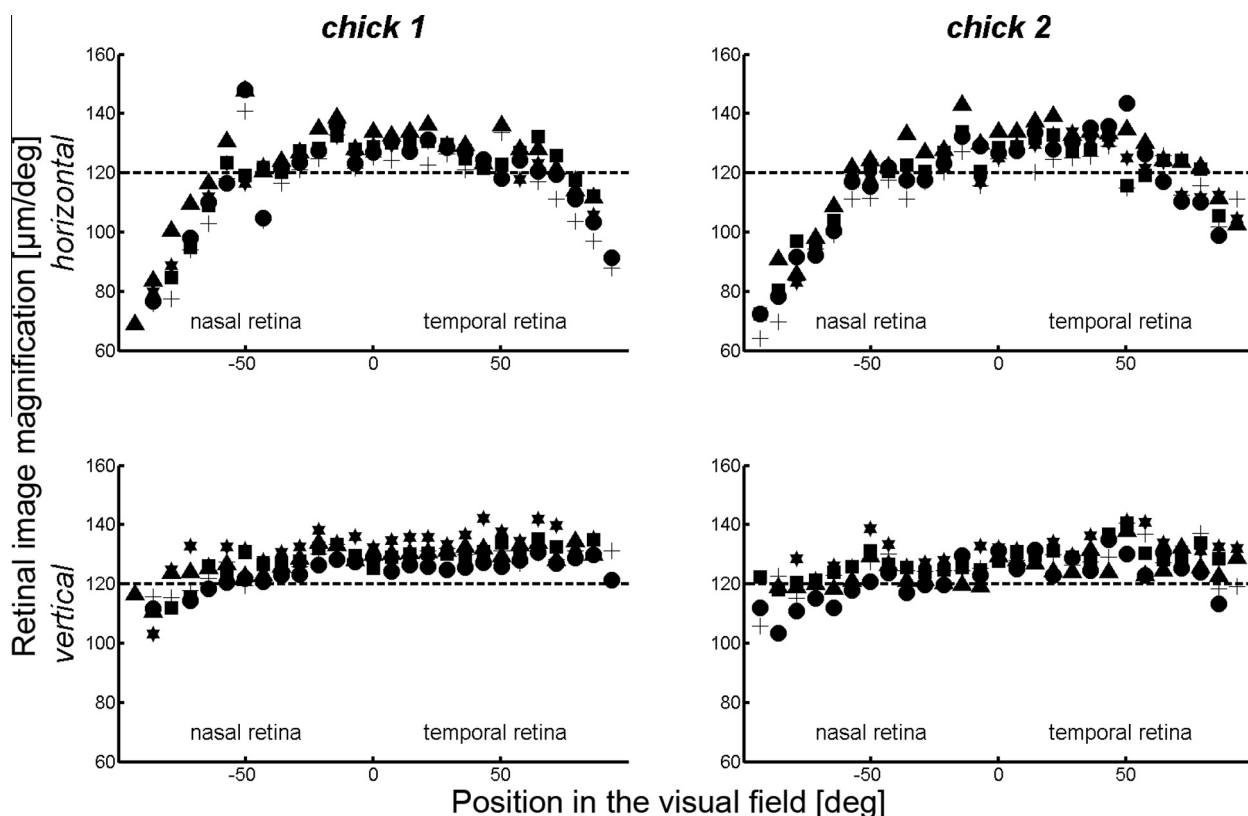


Fig. 8. Retinal image magnification in two eyes of two 21 day old chickens over the horizontal visual field, as measured by transscleral images in the horizontal (top) and vertical direction (bottom). Note that image magnification declined in the periphery only in the horizontal direction. Data were collected without lenses (filled squares) and with astigmatic lenses (0/±6D) in different orientations (other symbols) placed in front of the eyes. Astigmatic lenses had no detectable effect on image magnification.

Wildsoet, 1997b). There is a large variability in astigmatism after hatching in chicks and the astigmatism is reduced with age (Schaeffel et al., 1994; Tian & Wildsoet, 2006) until it is stable at the age of three weeks (Schmid & Wildsoet, 1997b). The current

study shows it to decline to about 0.3D at the age of 43 days. The rapid developmental reduction of astigmatism makes it unlikely that it provides an important cue for emmetropization. At the age of 43 days, chicken eyes are still in their rapid growth phase

(Iribarren et al., 2014; Schaeffel & Howland, 1988) but no significant astigmatism is present on-axis to provide the information on the sign of defocus for emmetropization and oblique astigmatism is also lacking. However, it cannot be concluded from the lack of oblique astigmatism that the eye cannot detect it. It would be important to know whether there is any visually-driven mechanism for its active compensation during development.

4.2. Comparison of corneal shapes in humans and chicks

Since the cornea makes up the major part of the eyes optical power, it was expected that the chickens' corneal shape may also be optimized to compensate for oblique astigmatism. However, we found that human and chicken cornea did not differ in shape which excludes that the lack of astigmatism in the chick eye is due to the cornea. The resolution of the contour tracing procedure of the cornea surface (Fig. 1) was limited by pixel size. In chickens, the standard deviations over all measurements in single eyes were 0.040 ± 0.014 mm and for humans 0.030 ± 0.015 mm. Assuming a spherical corneal surface, the standard deviation can be used for the radius of curvature and converted into a standard deviation for dioptric power. It was ± 0.32 D in the chicken and ± 0.20 D in humans. Therefore, the procedure should have resolved potential differences in corneal shape between chickens and humans that could have accounted for the lack of peripheral astigmatism. Since neither chicken nor human corneas deviate significantly from an optimal refracting surface that generates minimal oblique astigmatism, the crystalline lens must be responsible for the difference in oblique astigmatism between two species.

4.3. Can the optomotor experiment resolve the drop in spatial visual performance that is expected from oblique astigmatism?

Since the effects of oblique astigmatism on the retinal image contrast of vertical stripe patterns may be small, the question arises as to whether the OKN experiment can resolve them. Assuming that eyes suffer from oblique astigmatism, vertical stripes would be imaged in the horizontal peripheral visual field with lower contrast. The expected drop in contrast can be calculated from the modulation transfer function for a defocused optical system (the first Bessel function). A stripe pattern of 0.86 cyc/deg, imaged with 5D of defocus and a pupil size of 3 mm, is reduced in contrast by about 40%. Diether and Schaeffel (1999) found that a decrease in contrast sensitivity by 30% can already be clearly resolved in the automated OKN experiment since it reduces the gain by 0.15. Although the standard deviations in our experiment (Fig. 6) ranged from 0.15 to 0.3, the number of experiments was large enough to resolve visual effects of 4D of astigmatism.

4.4. Accommodation elicited by peripheral visual targets

In humans, accommodation is largely controlled by foveal input and defocus imposed in the periphery has no effect on accommodation as long as the fovea receives input (Schaeffel, Schippert, & Schmucker, 2006). Only when the fovea is occluded, small effects of myopic defocus in the periphery were detected. In humans, visual acuity declines to 10% only 10° away from the fovea (Oyster, 1999). Possibly, the low visual acuity makes accommodation to peripheral targets unnecessary although it has been shown (Rosen, Lundstrom, & Unsbo, 2011) that peripheral visual acuity can be enhanced by optimizing optical correction, even if the defocus is only one diopter. However, the highly variable refraction profile in the periphery of human eyes (Taberner & Schaeffel, 2009) excludes that all retinal areas can be optimally focused by accommodation at the same time. Perhaps for this reason, human accommodation has preferential input from the fovea.

This is different in chicks. It is known that their retinal ganglion cell density declines only little in the periphery (Ehrlich, 1981), suggesting that the spatial resolution remains more similar to the center and the periphery. Uhlrich, Blough, and Blough (1982) measured grating acuity across the visual field in pigeons by electric shocks paired with the appearance of sine wave gratings and recording heart rate, and found that it was 5–7 cyc/deg in on-axis, did not change in the temporal visual field at 35° but declined to about 4 cyc/deg at 55° . At 45° in the nasal visual field, it also declined to about 4 cyc/deg which was partially attributed to myopia in the frontal visual field. Chickens have a good spatial resolution of 7 cyc/deg in the center (Diedrich & Schaeffel, 2009; Schmid & Wildsoet, 1998) and apparently similar performance in the periphery. The current study shows for the first time that accommodation can be elicited in chicks with a target presented outside the central 67° of the visual field, at least when the central 67° were covered. Eye movements cannot explain the observation since their typical amplitude is below 20° (Burns & Wallman, 1981). Related to the high spatial resolution in the periphery, the lack of oblique astigmatism appears to be a useful optical feature.

4.5. Can peripheral transscleral images resolve oblique astigmatism?

Due to scatter in the fundal layers, the transscleral images are considerably broadened when compared to the focused images in the photoreceptor plane. The question is whether effects of, for instance, 6D of astigmatism can be seen at all. Calculated from the angular extent of the infrared LEDs in the visual field and a posterior nodal distance of the eye of 5.8 mm, the images of the LEDs in the photoreceptor layer were about $58 \mu\text{m}$ in diameter. With 6D of defocus and a pupil diameter of 3 mm, the point spread function becomes a disc with a diameter of $103 \mu\text{m}$, about twice the diameter of the image of the focused LED. While astigmatic defocus would have been clearly visible in the plane of the photoreceptors, scatter in the fundal layers broadened transscleral images of the LEDs to a diameter of $244.1 \pm 18.6 \mu\text{m}$. A further increase by $103 \mu\text{m}$ with the astigmatic lenses in front of the eye should have been visible but was not observed (Fig. 8). A possible explanation is that scatter in the retina and the underlying fundal layers was inhomogeneous, emphasizing central rays.

The perhaps most striking finding in this experiment was the different retinal image magnification in the horizontal and the vertical direction that was observed in the far periphery. This effect was very consistent, no matter whether the eye was measured with various astigmatic trial lenses in front of the cornea or without. We are not aware of comparable data in human or any other vertebrate eyes but it is possible that the non-homogeneous magnification is an immediate consequence of the optics that avoids oblique astigmatism. Further simulations in ZEMAX are necessary to clarify this topic.

5. Conclusions

In contrast to humans, chickens display no oblique astigmatism along the horizontal visual field. They also show comparable visual performance in an OKN experiment when only the central 67° of the visual field are stimulated versus when only the periphery is stimulated. Accommodation can be elicited by targets far out in the visual field even if the central visual field is covered. Transscleral images also show no oblique astigmatism. Only image magnification becomes inhomogeneous far out in the periphery which may be a consequence of the special optical design of the crystalline lens to avoid oblique astigmatism. The optical design of the chicken lens may be of interest to technical lens designers but further work is necessary to uncover the underlying optical tactic(s).

Financial support

This study was supported by the Centre for Integrative Neuroscience (CIN), Tübingen, Project Number: Pool-Projekt 2012-12. We thank Mr. Gerhard Kelch from ZEISS Vision Care Business Group for the ZEMAX simulation of a corneal surface with no astigmatism in the pupil center.

References

- Barry, J. C. (1999). Hirschberg erred here: the correct angle factor is 12° pro mm corneal reflex decentration. Geometric optical analysis of various methods in strabismometry. *Klin Monats Augenhilfd*, 215(2), 104–113.
- Brodie, S. E. (1992). Corneal topography and the hirschberg test. *Applied Optics*, 31(19), 3627–3631.
- Burns, S., & Wallman, J. (1981). Relation of single unit properties to the oculomotor function of the nucleus of the basal optic root (accessory optic system) in chickens. *Experimental Brain Research*, 42(2), 171–180.
- Charman, W. N. (2011). Keeping the world in focus: How might this be achieved? *Optometry and Vision Science*, 88(3), 373–376.
- Choi, M., Weiss, S., Schaeffel, F., Seidemann, A., Howland, H. C., Wilhelm, B., et al. (2000). Laboratory, clinical, and kindergarten test of a new eccentric infrared photorefractor (PowerRefractor). *Optometry and Vision Science*, 77(10), 537–548.
- Diedrich, E., & Schaeffel, F. (2009). Spatial resolution, contrast sensitivity, and sensitivity to defocus of chicken retinal ganglion cells in vitro. *Visual Neuroscience*, 26(5–6), 467–476.
- Diether, S., Gekeler, F., & Schaeffel, F. (2001). Changes in contrast sensitivity induced by defocus and their possible relations to emmetropization in the chicken. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 42(12), 3072–3079.
- Diether, S., & Schaeffel, F. (1997). Local changes in eye growth induced by imposed local refractive error despite active accommodation. *Vision Research*, 37(6), 659–668.
- Diether, S., & Schaeffel, F. (1999). Long-term changes in retinal contrast sensitivity in chicks from frosted occluders and drugs: Relations to myopia? *Vision Research*, 39(15), 2499–2510.
- Ehrlrich, D. (1981). Regional specialization of the chick retina as revealed by the size and density of neurons in the ganglion cell layer. *Journal of Comparative Neurology*, 195(4), 643–657.
- Iribarren, R., Rozema, J. J., Schaeffel, F., & Morgan, I. G. (2014). Calculation of crystalline lens power in chickens with a customized version of Bennett's equation. *Vision Research*, 96, 33–38.
- Kisilak, M. L., Campbell, M. C., Hunter, J. J., Irving, E. L., & Huang, L. (2006). Aberrations of chick eyes during normal growth and lens induction of myopia. *The Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology Sensory Neural and Behaviour Physiology*, 192(8), 845–855.
- Kisilak, M. L., Hunter, J. J., Huang, L., Campbell, M. C. W., & Irving, E. L. (2008). In chicks wearing high powered negative lenses, spherical refraction is compensated and oblique astigmatism is induced. *Journal of Modern Optics*, 55(4–5), 611–623.
- Mathur, A., & Atchison, D. A. (2013). Peripheral refraction patterns out to large field angles. *Optometry and Vision Science*, 90(2), 140–147.
- McLean, R. C., & Wallman, J. (2003). Severe astigmatic blur does not interfere with spectacle lens compensation. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 44(2), 449–457.
- Miles, F. A., & Wallman, J. (1990). Local ocular compensation for imposed local refractive error. *Vision Research*, 30(3), 339–349.
- Millodot, M. (1981). Effect of ametropia on peripheral refraction. *American Journal of Optometry and Physiological Optics*, 58(9), 691–695.
- Morris, V. B. (1977). Random segregation of sister chromatids in developing chick retinal cells demonstrated in vivo using the fluorescence plus Giemsa technique. *Chromosoma*, 60(2), 139–145.
- Ott, M., & Schaeffel, F. (1995). A negatively powered lens in the chameleon. *Nature*, 373(6516), 692–694.
- Oyster, C. W. (1999). *The human eye – Structure and function*. Massachusetts: Sinauer.
- Rempt, F., Hoogerheide, J., & Hoogenboom, W. P. (1971). Peripheral retinoscopy and the skiagram. *Ophthalmologica*, 162, 1–10.
- Rosen, R., Lundstrom, L., & Unsbo, P. (2011). Influence of optical defocus on peripheral vision. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 52(1), 318–323.
- Rucker, F. J. (2013). The role of luminance and chromatic cues in emmetropisation. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 33(3), 196–214.
- Rucker, F. J., & Wallman, J. (2009). Chick eyes compensate for chromatic simulations of hyperopic and myopic defocus: Evidence that the eye uses longitudinal chromatic aberration to guide eye-growth. *Vision Research*, 49(14), 1775–1783.
- Rucker, F. J., & Wallman, J. (2012). Chicks use changes in luminance and chromatic contrast as indicators of the sign of defocus. *Journal of Vision*, 12(6).
- Schaeffel, F. (2002). Kappa and Hirschberg ratio measured with an automated video gaze tracker. *Optometry and Vision Science*, 79(5), 329–334.
- Schaeffel, F., Glasser, A., & Howland, H. C. (1988). Accommodation, refractive error and eye growth in chickens. *Vision Research*, 28(5), 639–657.
- Schaeffel, F., Hagel, G., Eikermann, J., & Collett, T. (1994). Lower-field myopia and astigmatism in amphibians and chickens. *Journal of the Optical Society of America A: Optics, Image Science, and Vision*, 11(2), 487–495.
- Schaeffel, F., & Howland, H. C. (1988). Mathematical model of emmetropization in the chicken. *Journal of the Optical Society of America A: Optics, Image Science, and Vision*, 5(12), 2080–2086.
- Schaeffel, F., & Howland, H. C. (1991). Properties of the feedback loops controlling eye growth and refractive state in the chicken. *Vision Research*, 31(4), 717–734.
- Schaeffel, F., Mathis, U., & Bruggemann, G. (2007). Nonycloplegic photorefractive screening in pre-school children with the "PowerRefractor" in a pediatric practice. *Optometry and Vision Science*, 84(7), 630–639.
- Schaeffel, F., Schippert, R., & Schmucker, C. (2006). Spatial integration of peripheral defocus during emmetropization in chicks and during accommodation in humans. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 47, #4777 (ARVO abstract).
- Schaeffel, F., Wilhelm, H., & Zrenner, E. (1993). Inter-individual variability in the dynamics of natural accommodation in humans: Relation to age and refractive errors. *Journal of Physiology*, 461, 301–320.
- Schippert, R., & Schaeffel, F. (2006). Peripheral defocus does not necessarily affect central refractive development. *Vision Research*, 46(22), 3935–3940.
- Schmid, K., & Wildsoet, C. F. (1997a). Natural and imposed astigmatism and their relation to emmetropization in the chick. *Experimental Eye Research*, 64(5), 837–847.
- Schmid, K. L., & Wildsoet, C. F. (1997b). The sensitivity of the chick eye to refractive defocus. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 17(1), 61–67.
- Schmid, K. L., & Wildsoet, C. F. (1998). Assessment of visual acuity and contrast sensitivity in the chick using an optokinetic nystagmus paradigm. *Vision Research*, 38(17), 2629–2634.
- Seidemann, A., & Schaeffel, F. (2002). Effects of longitudinal chromatic aberration on accommodation and emmetropization. *Vision Research*, 42(21), 2409–2417.
- Smith, E. L., 3rd, Hung, L. F., Huang, J., Blasdel, T. L., Humbird, T. L., & Bockhorst, K. H. (2010). Effects of optical defocus on refractive development in monkeys: Evidence for local, regionally selective mechanisms. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 51(8), 3864–3867.
- Smith, E. L., 3rd, Kee, C. S., Ramamirtham, R., Qiao-Grider, Y., & Hung, L. F. (2005). Peripheral vision can influence eye growth and refractive development in infant monkeys. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 46(11), 3965–3972.
- Taberner, J., & Schaeffel, F. (2009). Fast scanning photoretinoscope for measuring peripheral refraction as a function of accommodation. *Journal of the Optical Society of America A: Optics, Image Science, and Vision*, 26(10), 2206–2210.
- Thibos, L. N., Wheeler, W., & Horner, D. (1997). Power vectors: An application of Fourier analysis to the description and statistical analysis of refractive error. *Optometry and Vision Science*, 74(6), 367–375.
- Thomas, S., & Schaeffel, F. (2000). Developmental compensation of imposed astigmatism is not initiated by astigmatic accommodation in chickens. *Vision Research*, 40(26), 3553–3558.
- Tian, Y., & Wildsoet, C. F. (2006). Diurnal fluctuations and developmental changes in ocular dimensions and optical aberrations in young chicks. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 47(9), 4168–4178.
- Uhlrich, D. J., Blough, P. M., & Blough, D. S. (1982). The pigeon's distant visual acuity as a function of viewing angle. *Vision Research*, 22(4), 429–431.
- Wallman, J., & Winawer, J. (2004). Homeostasis of eye growth and the question of myopia. *Neuron*, 43(4), 447–468.
- Wildsoet, C. F., Howland, H. C., Falconer, S., & Dick, K. (1993). Chromatic aberration and accommodation: Their role in emmetropization in the chick. *Vision Research*, 33(12), 1593–1603.
- Wilson, B. J., Decker, K. E., & Roorda, A. (2002). Monochromatic aberrations provide an odd-error cue to focus direction. *Journal of the Optical Society of America A: Optics, Image Science, and Vision*, 19(5), 833–839.

2.4 Diskussion

Der schräge Astigmatismus nahm bei den drei gemessenen Probanden in ähnlichem Maße zu ($4,21 \pm 2,39$ D bei 40° temporal), wie zuvor in anderen Studien erhoben [72, 105–107]. Ganz im Gegensatz dazu zeigte die Photorefraktion entlang des horizontalen Gesichtsfeldes der Hühner einen sehr konstanten Astigmatismus ($0,63 \pm 0,80$ D bei 40° temporal). Dies ist speziell in der Peripherie sehr erstaunlich, sollte hier doch ein signifikanter schräger Astigmatismus auftreten. Dies lässt den Schluss zu, dass, im Vergleich zum menschlichen Auge, die Abbildungsqualität des Huhns in der Peripherie überlegen ist. Auch die weiteren Experimente unterstützen diese These:

- (1) Da die Cornea im Wirbeltierauge den größten Anteil an der Gesamtbrechkraft stellt, lag der Verdacht nahe, dass hier eine erste Optimierung in Bezug auf schrägen Astigmatismus vorliegt. Der Vergleich der Querschnitte der Corneae von Mensch und Huhn zeigte aber nur unwesentliche Unterschiede. Erstaunlicherweise ist der Querschnitt der Cornea des Menschen einer astigmatismusfreien asphärischen Oberfläche sogar ähnlicher, als der des Huhns. Daraus kann kein Einfluss der Cornea auf den geringen schrägen Astigmatismus im Auge des Huhns abgeleitet werden.
- (2) Die Untersuchung des „optokinetischen Nystagmus“ zeigte eindeutig, dass die räumliche Sehleistung im Huhn auch bei Sehwinkeln größer 67° nicht merklich abnimmt. Vielmehr ist es irrelevant, ob dem Huhn volles Gesichtsfeld, nur zentrale Sicht oder ausschließlich periphere Sicht zugestanden wurde. Die Sehleistung war stets vergleichbar.
- (3) Die These der hervorragenden peripheren Abbildungsqualität im Huhn wird weiterhin durch das Experiment zur peripheren Akkommodation gestützt. Mittels infraroter Photorefraktion konnte die Akkommodation nicht nur bei freiem Gesichtsfeld gezeigt werden, sondern auch bei Sehwinkeln ausschließlich größer 67° . Dies ist besonders erstaunlich, da im Menschen zur Akkommodation die Fovea und somit zentrale Sicht notwendig ist [108] und die Sehschärfe bei 10° Abweichung bereits auf 10% abfällt [13].
- (4) Für die transsklerale Projektion des infraroten Lichts spielte es keine Rolle, ob zylindrische Linsen mit einem Astigmatismus von 6 D vor die Augen gebracht wurden oder nicht. Zwar wurden die Abbildungen durch die vielen Gewebeschichten gestreut und der Durchmesser der Lichtpunkte nahm zu, der Effekt des Astigmatismus einer ellipsoiden Form der Projektionen hätte dennoch nachgewiesen werden müssen. Die erstaunlichere Erkenntnis aus den transskleralen Bildern ist allerdings die Abnah-

me der retinalen Bildvergrößerung in der Peripherie des horizontalen Gesichtsfeldes; entlang des vertikalen Meridian bleibt diese stets auf einem ähnlichen Niveau. Dabei spielte es auch keine Rolle, in welcher Orientierung die zylindrischen Linsen vor das Auge gebracht wurden. Dies könnte ein Effekt des an geringen schrägen Astigmatismus angepassten optischen Apparats des Hühnerauges sein.

Mit dieser Studie konnte gezeigt werden, dass in noch jungen Hühnern im Alter von 43 Tagen kein Astigmatismus die Abbildungsqualität der Augen beeinträchtigt. Da der Astigmatismus nach dem Schlupf sehr variabel [109] und nach etwa drei Wochen sehr stabil ist [110], erscheint es als unwahrscheinlich, dass der Astigmatismus als Steuerungselement das Augenwachstum beeinflusst. Neben den qualitativen Messungen des Astigmatismus zeigen auch die weiteren Experimente eine sehr gute Sehleistung der Hühner in der Peripherie, die jene des Menschen in deutlichem Maße übersteigt.

Da die Cornea allerdings als Kompensationselement des schrägen Astigmatismus weitgehend ausgeschlossen werden konnte, liegt die Frage nahe, welcher andere Teil des Auges dafür verantwortlich ist. Als einzig wahrscheinlich ist die Linse zu sehen, da kein anderer Teil der Augen einen nennenswerten Anteil an der Brechkraft des Auges hat. Eine Untersuchung der isolierten Linse gilt als schwierig, da diese *ex situ* ihre ursprüngliche Form verliert und dadurch ihre optischen Eigenschaften in nicht vorhersehbarer Weise ändert. Dennoch muss der Gradientenindex der Hühnerlinse eine außergewöhnliche Struktur aufweisen, um einen konstanten Astigmatismus über das gesamte (horizontale) Gesichtsfeld zu gewährleisten.

2.5 Erklärung zum Eigenanteil am vorliegenden Manuskript

Prof. Dr. Frank Schaeffel hatte die Idee zu den einzelnen Experimenten und der Studie, deren zu Grunde liegende Theorie von Prof. Dr. Howard Howland stammt; zudem hatte er großen Anteil an der endgültigen Fassung des Manuskripts. Dr. Arne Ohlendorf und Dr. Siegfried Wahl beteiligten sich mit hilfreichen Kommentaren an der Endfassung des Manuskripts und ermöglichten mir die Nutzung ihres „*scanning infrared photorefractors*“-Prototypen [107].

Mein Anteil am vorliegenden Manuskript bestand aus der Mitentwicklung der Versuchsdesigns, der Durchführung der Versuche, der Auswertung aller Daten, sowie des Entwerfens der ersten und der finalen Version des Manuskripts. Daher schätze ich meinen Eigenanteil auf 95%.

3 Projekt 2: Schräger Astigmatismus in der isolierten Linse des Huhns

3.1 Einleitung

Die Ergebnisse des ersten Projekts zeigten, dass das Auge des Huhns keinen schrägen Astigmatismus entlang des horizontalen Meridians aufweist und die Sehleistung auch in der Peripherie sehr groß ist [104]. Eine mögliche Erklärung, die Cornea sei als Element des Auges mit der größten Brechkraft dafür verantwortlich, konnte ebenfalls durch einen Vergleich mit der menschlichen Cornea und einer asphärischen Oberfläche ohne schrägen Astigmatismus ausgeschlossen werden. Dennoch stellt sich die Frage, wie das Auge des Huhns eine solch außergewöhnliche optische Qualität gewährleistet. Eine mögliche Erklärung dafür ist die Linse, als Element des Auges mit der zweitgrößten Brechkraft. Dazu muss der graduelle Verlauf der Brechungsindizes der Linse eine besondere Struktur aufweisen, die nicht den typischen Annahmen eines Zwiebschalenmodells mit von außen nach innen zunehmendem Brechungsindex entspricht. Andererseits könnte auch durch die Form der Linse bzw. den Krümmungsradius und die Aspherizität der anterioren und posterioren Linsenoberflächen eine bessere optische Abbildung gewährleistet werden. Speziell der Astigmatismus könnte durch angepasste Oberflächen deutlich reduziert werden [111].

3.2 Zielsetzung

Die Frage, die mit dieser Studie geklärt werden soll, ist, ob und in welcher Art die Hühnerlinse einen Astigmatismus aufweist. Dazu sollen mit dünnen Laserstrahlen die Fokuspunkte unter verschiedenen Einfallswinkeln und in zwei zueinander orthogonalen Meridianen bestimmt werden. Hieraus kann eine Brechkraft und damit der Astigmatismus berechnet werden.

Aufgrund der skleralen Ossikel, als einen Knorpelring auf Höhe des Ziliarmuskels anzuse-

hen, ist das Auge des Huhns sehr stabil. Dies ist ebenso der Fall, wenn der anteriore Teil des Augapfels durch einen Frontalschnitt hinter dem Knorpelring vom posterioren Teil getrennt wird. So entsteht ein anteriorer Augenbecher in dem die Cornea, vordere Augenkammer und Linse, sowie deren Aufhängung am Ziliarkörper, unbeschadet und am ursprünglichen Ort verbleiben. Indem nun der Augenbecher in Wasser gebracht wird, ist zudem der Brechungseffekt der Cornea nahezu unterbunden. Dadurch können die Brechungseigenschaften der Linse *in situ* analysiert werden.

Zudem soll die Form der Linse untersucht werden. Dazu werden Gefrierschnitte der Augen von Hühnern fotografiert und anschließend deren Umrisse in Koordinaten erfasst. So können der Krümmungsradius und das Maß der Aspherizität mittels „*curve fitting*“ für die anteriore und posteriore Linsenoberfläche bestimmt und verglichen werden. Mit Hilfe des optischen Simulationsprogrammes Zemax OpticStudio (Radiant Zemax LLC, Redmond, WA) können nun Aberrationen der Linse, basierend auf den zuvor ermittelten Daten, untersucht werden.

3.3 Ergebnis

Veröffentlichtes Manuskript [112]

F. Maier, S. Wahl und F. Schaeffel. „Off-axis astigmatism in the isolated chicken crystalline lens“. In: Vision Res 129 (2016), S. 61–68.



Off-axis astigmatism in the isolated chicken crystalline lens



Felix Maier^a, Siegfried Wahl^b, Frank Schaeffel^{a,*}

^aSection of Neurobiology of the Eye, Ophthalmic Research Institute, Elfriede-Aulhorn-Straße 5-7, 72076 Tübingen, Germany

^bZEISS Vision Science Lab, Ophthalmic Research Institute, Elfriede-Aulhorn-Straße 5-7, 72076 Tübingen, Germany

ARTICLE INFO

Article history:

Received 6 June 2016

Received in revised form 26 October 2016

Accepted 26 October 2016

Available online 3 November 2016

Keywords:

Astigmatism
Crystalline lens
Chicken
Refractive index
Ray tracing
Peripheral visual field

ABSTRACT

The chicken eye was previously found to have little off-axis astigmatism which is not explained by its special corneal shape but rather by the optical properties of the crystalline lens. To learn more about lens design, we studied off-axis astigmatism in the chicken lens *in situ* and compared it to a glass lens of similar power but with homogenous refractive index. After euthanasia, enucleated eye balls were cut in the equatorial plane right behind the scleral ossicles. The anterior segment was placed in a water-filled chamber. Several thin laser beams were projected in two perpendicular meridians through the lens under various eccentricities and the focal lengths were determined. Off-axis astigmatism across the horizontal visual field was determined as the differences in power in the two meridians. The same procedure was used for the glass lens. On-axis, the chicken crystalline lens had slightly more power in the vertical than in the horizontal meridian (-2.8 ± 0.7 D (SEM)). Astigmatism flipped sign and increased with eccentricity to reach $+6.1 \pm 2.1$ D (SEM) at 33.5 deg off-axis, as expected from off-axis astigmatism. Even though this value appears high, it was still 2.5 times lower than in the glass lens. A ZEMAX model of a lens with a homogeneous index and with surface profiles taken of the natural chicken lens revealed even higher levels of off-axis astigmatism. Obviously, the natural chicken lens displays much less off-axis astigmatism than a glass lens with similar power. Since its shape does not explain the low off-axis astigmatism, it must be due to a refined internal refractive index structure.

© 2016 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

In an emmetropic vertebrate eye, peripheral refractive errors are low, indicating that the image shell is matched to the shape of the retina (human: Jaeken & Artal, 2012; Millodot, 1981; Seidemann, Schaeffel, Guirao, Lopez-Gil, & Artal, 2002, monkey: Hung, Ramamirtham, Huang, Qiao-Grider, & Smith, 2008). Still, inter-individual variability of refractive errors is higher in the periphery than in the fovea (human: Jaeken & Artal, 2012; Taberner et al., 2012, monkey: Franz-Odenaal, 2008). While on-axis astigmatism declines sharply during early childhood (Howland, Atkinson, Braddick, & French, 1978; Mohindra, Held, Gwiazda, & Brill, 1978), considerable amounts of off-axis astigmatism are not corrected during emmetropization, at least in primate eyes (Gustafsson, Terenius, Buchheister, & Unsbo, 2001; Williams, Artal, Navarro, McMahon, & Brainard, 1996). Since peripheral astigmatism persists during development, questions arise as to whether (1) its correction is not possible with the designs that are available in natural visual systems (2) it is not worthwhile to correct it

because neural visual acuity is too poor in the periphery to gain anything, or whether (3) it may, in fact, have a physiological function, like a role in emmetropization. Howland, at the 13th International Myopia Conference 2010, wrote “it is possible that the magnitude and sign of the off-axis astigmatism is estimated by the peripheral primate retina and is used to control emmetropizing growth of the eye”. Charman (2011) suggested that “... emmetropization may be guided by imagery in the peripheral retina, perhaps making use of oblique astigmatism.” However, eyes of chickens display little off-axis astigmatism (Maier, Howland, Ohlendorf, Wahl, & Schaeffel, 2015). Their emmetropization is nevertheless fast and accurate (Wallman, Adams, & Trachtman, 1981; Wallman & Winawer, 2004). Apparently, off-axis astigmatism is at least not necessary for emmetropization in chickens.

The lack of peripheral astigmatism in the chicken eye was not explained by a special corneal shape since it was found that the chicken cornea represents a scaled version of the human cornea (Maier et al., 2015). Therefore, it must be due to the design of the crystalline lens. As in humans, the lens of the chicken is flat in shape and is assumed to exhibit a gradient refractive index (GRIN) (Schaeffel & Howland, 1988). However, it has also been proposed that birds and reptiles have no GRIN at all because fiber cell compaction is lacking during development (Augusteyn, 2014a,

* Corresponding author.

E-mail address: frank.schaeffel@uni-tuebingen.de (F. Schaeffel).

2014b). The exact profile of the GRIN is not known for chickens. In the present study, we investigated the off-axis optics in isolated chicken lenses to learn more about their optical design.

2. Methods

2.1. Animals

Thirteen one-day old male chickens were obtained from a local hatchery (chicken farm Weiss, Kirchberg, Germany). They were kept in groups of five in large cages under a 12 h light/dark cycle, at a constant room temperature of 30° Celsius during the first 7 days and 28° Celsius thereafter. Food and water were available *ad libitum*. The treatment of the chickens was approved by the Commission for Animal Welfare of the Medical Faculty of the University of Tuebingen and in agreement with the ARVO statement for the use of Animals in Ophthalmic and Vision Research. Measurements were done on 24 chicken lenses (Table 1).

2.2. Preparation

Chickens were sacrificed by an overdose of diethyl ether inhalation and decapitated. A short line was drawn with a tissue marker on the sclera from the inner canthus towards the estimated pupil center. A second line was drawn in the superior quadrant of the sclera, perpendicular to the first mark. Subsequently, the eye lids were removed, the eye ball gently pulled out of the orbit, the optic nerve cut and the eye ball completely removed from the orbit. While the fellow eye was removed, the initially dissected eye was stored in ice-chilled ringer solution. One eye was randomly selected for the first measurements. The eye ball was aligned with its optical axis in the horizontal plane, kept in place with a pair of tweezers and then cut in half with a razor plate just behind the scleral ossicles. Due to the rigidity of the scleral ossicles, no visible mechanical distortion occurred in the anterior eye segment. The posterior half of the eye cup was discarded. The anterior segment was placed on a circular conical hole (see Fig. 1C), the cornea facing down. Special care was taken to align the pupil center with the center of the hole and to achieve a symmetrical protrusion of the cornea on the bottom side of the holder. Furthermore, the eye segment was aligned so that the horizontal line drawn with the tissue marker matched the plane in which the laser beams were projected from different angles of eccentricity. All these adjustments were done by the operator as judged by eye but the estimated angular alignment errors were less than 3 deg.

2.3. Experimental setup

The conical circular hole of the holder had a diameter of 15 mm diameter on the upper and 10 mm on the lower side. It was drilled in a polyacrylic plate of 3 mm thickness (Fig. 1C). The angle of the slope of the wall of the hole was 50.2 deg, relative to the plane of the plate, and matched about the slope of the limbus of the eye. No rotationally asymmetric forces could act on the tissue to induce

astigmatism. The anterior eye cup rested on the limbus, not the cornea, so there was no contact of the cornea with the holder, no matter the age. The holder carrying the anterior eye segment was then transferred in a polyacrylic box filled with *Aqua bidest*. Several drops of Eosin Y, fluorescing at 530 nm, were added to the water to make the laser beams visible. The box was attached to a horizontal metal rod and height and lateral position could be controlled by an adjustable stage. The laser diode (15.0 mW, “Fixed Focus Green Laser Diode Module”, 532 nm, Edmund Optics, Karlsruhe, Germany) could be rotated around the box by a metal lever to vary the angle of incidence of the laser beams (Fig. 1A and B). Nine thin parallel beams with a diameter of 0.2 mm and an inter-beam distance of 0.3 mm were generated using a beam widener (5X Beam Expander 532 nm, Edmund Optics, Karlsruhe, Germany) and multiple apertures (custom made).

Crystalline lenses were measured under thirteen different angles, ranging from +40.2 deg to –40.2 deg in steps of 6.7 deg. The optical axis of the eye (zero angle of eccentricity) was estimated by the operator by centering the pupil in the hole of the holder. Up to eight laser beams entered the pupil but, in smaller eyes, their number could decline down to 4 or 5. For more oblique angles of incidence, the number of rays passing through the pupil declined symmetrically on both sides of the visual field until only 2–3 rays contributed in the far periphery due to the narrowing cross-sectional area of the pupil. In these cases, the point of best focus was localized by determining the thinnest common beam diameter generated by all three rays. Laser beams were clearly visible and the focal points could be determined for various angles of incidence (Fig. 1A). A RGB CCD-Camera (DFK 23UP031, USB3.0 Color Camera, The Imaging Source, Bremen, Germany) imaged the path of the laser beams. Images were superimposed in one single image (Fig. 1B) using Adobe Photoshop CS6 (Adobe Systems Incorporated, San Jose, CA, USA) to visualize the focal points. The focal lengths were determined under the assumption that the position of the principle plane (denoted in Fig. 1B as a black asterisk) did not vary with angle of incidence. But even if the position of the principle plane would have varied with angle of incidence, its position should have remained the same for rays entering in two perpendicular planes, as long as rotational symmetry of the lens can be assumed. Therefore, the dioptric values of the astigmatism were assumed to be correct.

2.4. Data analysis

Astigmatism was determined at 13 different angular positions over the horizontal visual field by comparing the positions of the focal points of sets of laser beams entering either in the horizontal or the vertical meridian. The differences in focal lengths were converted into diopters, where f_1 was the focal length in the horizontal meridian and f_2 in the vertical meridian:

$$\text{astigmatism [D]} = \frac{1000}{f_1[\text{mm}]} - \frac{1000}{f_2[\text{mm}]}$$

Since off-axis astigmatism causes an increase in dioptric power for rays entering in the horizontal meridian, it was assumed that relative shorter focal lengths in the horizontal meridian would be due to off-axis astigmatism. Astigmatism measured at the corresponding angular positions in both eyes of an animal was averaged. To verify the validity of the measurements, an artificial 100 D glass lens with similar power and a homogenous refractive index (EdmundOptics #63535, double-convex, uncoated, N-SF5, $n = 1.6727$) was also measured. The artificial lens was double-convex with symmetrical spherical surfaces on both sides with a radius of curvature of 12.71 mm, a center thickness of 3.5 mm, an edge thickness of 1.45 mm and a diameter of 10 mm. The shape of the glass lens was

Table 1
Number of chicken lenses measured at different ages.

Age [days]	Chickens	Eyes
10	2	3
16	2	3
21	2	4
27	1	2
28	2	4
29	2	4
43	2	4

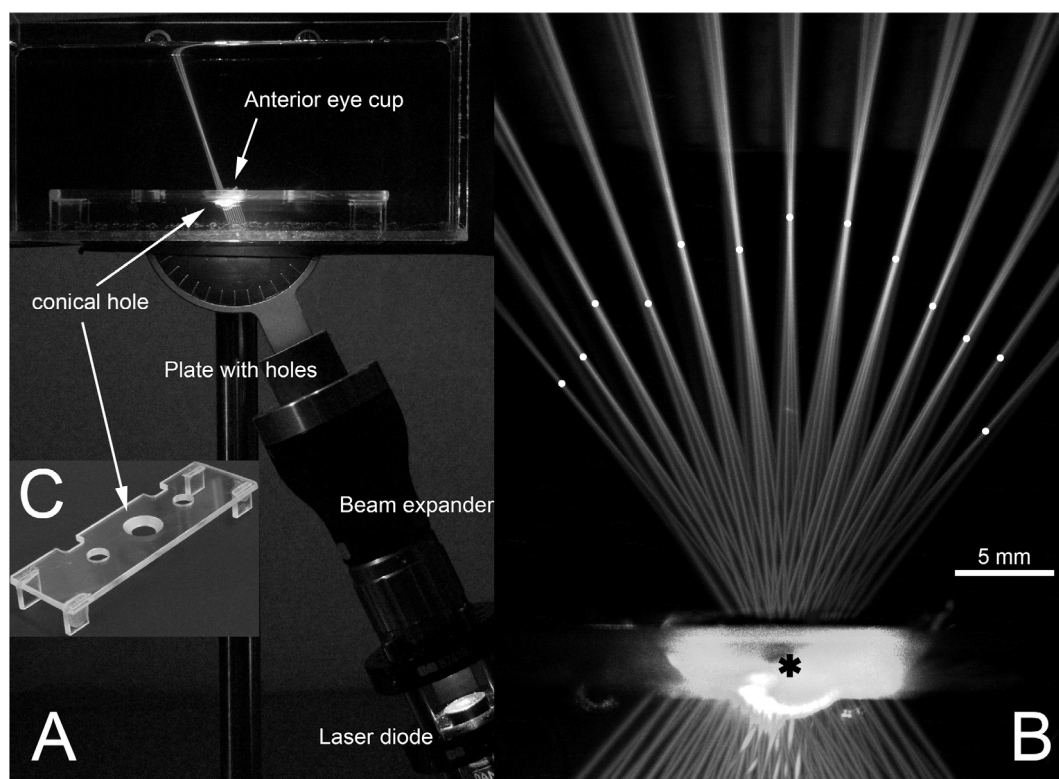


Fig. 1. (A) Measurement set-up. The beam of the laser diode was widened using a commercial beam widener and divided into several parallel laser beams with 0.2 mm diameter which intersected the cornea under adjustable angles. (B) Example of an array of parallel laser beams focused by the chicken lens (the cornea immersed in water). The cornea is visible as a bright curved surface. The positions of the located focal points are denoted by white dots. Data show that the position of the focal points could be located with a standard deviation of 5 pixels, equivalent to 0.11 mm or 0.3 D. The black asterisk shows the presumed position of the principle plane, necessary to determine the focal lengths of the lens. (C) Holder for the anterior eye segment in more detail. The conical hole which accommodated the anterior eye segment, the cornea facing down, had a lower diameter of 10 mm which was wide enough to exclude mechanical distortions of the cornea.

clearly different from the chicken lens as it was thicker in the center and at the edges, had much larger radii of curvature and no asphericity. The paraxial equation for thick lenses was used.

$$D = \frac{n_M}{f} = (n_L - n_M) \left(\frac{1}{R_1} - \frac{1}{R_2} + \frac{(n_L - n_M)d}{n_L R_1 R_2} \right)$$

where D is the refractive power in diopters, n_L the refractive index of the lens, n_M the refractive index of the medium around the lens, R_1 the radius of curvature of the anterior lens surface, R_2 the radius of curvature of the posterior lens surface, and d the distance between both lens surfaces on the optical axis. The calculated power of the lens was 99.99 D, matching the manufacturer's specification. Under water, the measured focal length was 24.8 mm, equivalent to a power of 53.8 D, which was in good match with the calculated power of 52 D.

The optics of the glass lens in the set-up were also simulated using ZEMAX Optic Studio (Radiant Zemax LLC, Redmond, WA), for the same angles of incidence of the laser beams. Finally, the optics of a chicken lens under water was simulated with ZEMAX under the assumption of a homogenous refractive index. With a homogenous index of 1.422 and the radii of curvature and coefficients of asphericity that were determined in frozen sections of the chicken lenses (see below), its focal length matched the focal length of the artificial lens under water.

2.5. Biometry of the chicken lens as determined from frozen sections: radii of curvature and asphericities

To optimize the ray tracing simulations, an "average chicken crystalline lens" was determined from frozen sections (Schaeffel & Howland, 1988), including standard deviations. Four eyes of four

40 day old chicks were cut in the freezing microtome down to their maximal equatorial diameter and highly magnified photographs were taken from the exposed surfaces to determine curvatures, distances and coefficients of asphericity of the ocular surfaces. The chicks had slightly different axial lengths of their globes, as measured from the corneal apex to the vitreo-retinal interface. First, a line was drawn connecting the poles of the lens equator. A perpendicular line passing through the center of the lens was assumed to represent the optical axis. Lens thickness and axial length were measured several times along the presumed optical axis and the results averaged. Sizes of the lenses were then all scaled to an axial eye length of 10 mm. To determine the profiles of the refracting surfaces, pixels at the edges of anterior and posterior lens were located by a simple edge detector algorithm provided by the publicly available software ImageJ (US National Institute of Health, Bethesda, Maryland, <http://imagej.nih.gov/ij/>). Further analysis was done in Matlab (MATLAB 8.2, The MathWorks Inc., Natick, Massachusetts, United States) using custom written algorithms. First, the pixel coordinates were converted into millimeters by applying individual scaling factors. Second, eyes were aligned to superimpose their optical axes. Third, surfaces were fit by 8th order polynomials and linearly shifted to place minima or maxima (depending on the sign of curvature) into the origin of the coordinate system. Fourth, averages of lenticular surfaces were calculated, including their standard deviations. Finally, radii of curvature and asphericity indices were calculated for the refracting surfaces (Manns et al., 2004, modified) in the eyes for open up surfaces

$$f(x) = \frac{x^2}{R + \sqrt{R^2 - Q \cdot x^2}}$$

and its negative form for open down surfaces using the curve fitting toolbox of Matlab.

R represents the radius of curvature and Q the coefficient of asphericity, where $Q < -1$ stands for a hyperbola, $Q = -1$ parabola, $-1 < Q < 0$ a prolate ellipse, $Q = 0$ a circle, and $Q > 0$ an oblate ellipse (Calossi, 2007).

3. Results

3.1. Off-axis astigmatism in the isolated chicken lens

Averaged over the 24 measured chicken lenses which were collected at ages ranging from 10 to 43 days, astigmatism was with-the-rule when measured on-axis (more powerful in the vertical meridian, difference -2.8 ± 0.7 D (SEM)) but changed to more powerful in the horizontal meridian (against-the-rule) when measured in the periphery of the visual field (Fig. 2). Accordingly, astigmatism flipped sign and increased with eccentricity in the horizontal visual field to reach a maximum of $+6.1 \pm 2.1$ D (SEM) at 33.5 deg in the nasal retina. Peripheral astigmatism was as expected from lenses with spherical surfaces, with more power in the horizontal meridian than in the vertical. Standard deviations (shaded areas in Fig. 2) increased beyond 25 deg off-axis and reached 9 D at 40 deg in the nasal retina. This was in part due to a limitation in technique, namely the number of laser beams reaching the pupil declined for more oblique angles of incidence, reducing the number of rays that could be used to localize the position of the focal points.

In the 100 D glass lens with 53.8 ± 0.2 D refractive power measured under water, off-axis astigmatism was higher than in the chicken lens, both during laser ray tracing and the ZEMAX simulations which used the geometry and refractive index of this particular glass lens in water. The similarity between the output of the ZEMAX simulation and direct measurements (Fig. 2, compare dashed and dotted lines, respectively) as well as the agreement for the measurements with the calculations with the thick lens equation, show that the set-up produced meaningful data. There was clearly more off-axis astigmatism in the artificial glass lens

(Fig. 2, dotted line) than in the chicken lens (Fig. 2, thick black line). Multiple t-tests on the differences between measured astigmatism in the natural chicken lens and the calculated astigmatism in the artificial lens shows that, even with Bonferroni correction for multiple testing, the significance levels for the differences in the individual t-tests were high (Table 2).

The size of the standard deviations excludes conclusions about possible naso-temporal asymmetries of the chicken lens. Based on our data, we would rather assume rotational symmetry. This does not exclude that the chicken lens axis may be slightly nasally tilted in the horizontal plane with respect to the axis of symmetry of the globe (as suggested by the frozen eye section shown in Fig. 8 in Schaeffel & Howland, 1988).

Off-axis astigmatism of the chicken lens was also analyzed at different ages (Fig. 3). As shown in Table 1, two to four eyes were available at each age. No consistent pattern of changes was observed in the amount of on-axis and off-axis astigmatism with age.

As expected, the measured on-axis focal lengths of the chicken lenses increased with age (Fig. 4). The bump in the curve between ages 27 and 29 days is due to denser sampling in this particular age range.

3.2. Shape of the chicken lens as determined in frozen sections

To find out whether the low off-axis astigmatism of the chicken lens may be due to its special external shape, we evaluated frozen sections of four chicken eyes at the age of 40 days. Average lens thickness was 2.753 ± 0.075 mm. Using least square fits of the lens surfaces with functions as described above, the average radius of curvature of the anterior lens surface was $R_a = 5.129$ mm, and for the posterior surface $R_p = -2.796$ mm. Asphericity coefficients were $Q_a = 4.61$ and $Q_p = 0.3426$, respectively. The average shapes of the surfaces are shown in Fig. 5A, together with their standard deviations. Distances and curvatures are to scale.

Since the natural chicken lenses differed considerably in external shape from a glass lens with similar power on-axis, the refractive properties of both lenses were compared in a homogenous refrac-

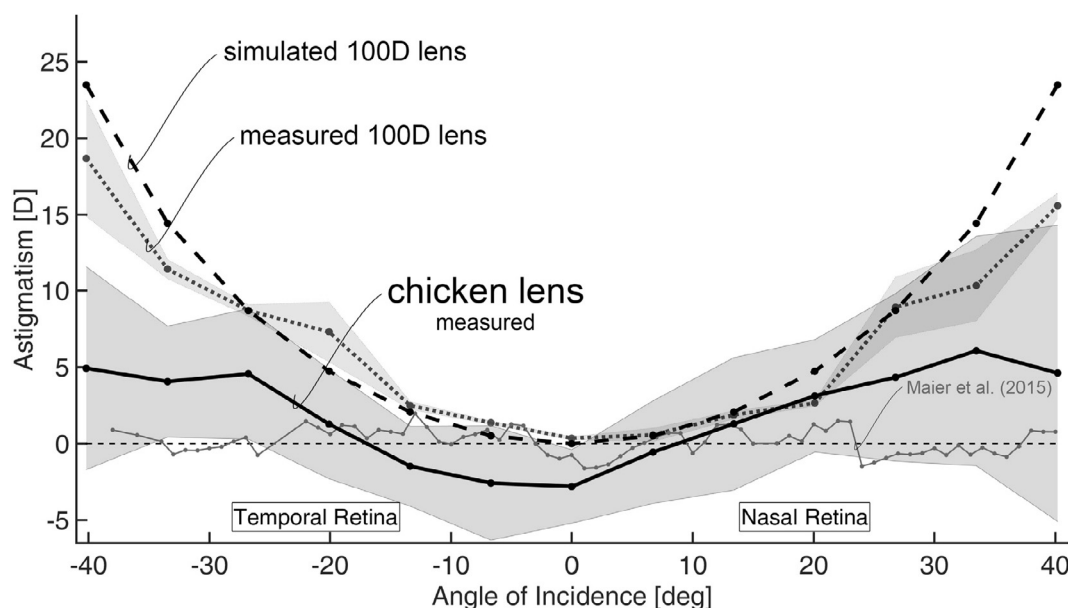


Fig. 2. Comparison of on- (at 0 deg) and off-axis astigmatism generated by natural chicken lenses under water (thick black line) and a homogenous index 100 D glass lens (gray dotted line). The dashed black line denotes the results of a simulation in ZEMAX. Astigmatism as directly measured by infrared photorefractometry in eyes of alert chickens is also shown (from: Maier et al., 2015, thin gray line). The shaded area indicates standard deviations (not standard errors) in the measurements of astigmatism in the isolated chicken lens. An angle of incidence of zero deg indicates that the laser beams reached the lens parallel to its optical axis.

Table 2

Comparison of on- and off-axis astigmatism in the chicken lens to a condition with no astigmatism at all (“vs. 0 D, one-sample t-tests”) and to the measured artificial lens with 52 D optical power on-axis under water (“vs. AL”, unpaired t-tests). Significance levels of t-tests with Bonferroni-corrections are represented by *** $p < 0.0001$, ** $p < 0.001$, * $p \leq 0.0038$ (the latter representing the cut-off p-value for a Bonferroni-corrected probability level of $p < 0.05$).

Eccentricity	-40.2	-33.5	-26.8	-20.1	-13.4	-6.7	0	6.7	13.4	20.1	26.8	33.5	40.2
vs. 0 D	*	***	***	n.s.	n.s.	*	***	n.s.	n.s.	**	**	**	n.s.
p-Value	0.0021	1.8×10^{-5}	3.3×10^{-5}	0.0998	0.0125	0.0031	1.1×10^{-5}	0.4324	0.1680	6.1×10^{-4}	9.4×10^{-4}	7.6×10^{-4}	0.0363
vs. AL	***	***	**	***	***	***	***	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.	***
p-Value	2.0×10^{-9}	1.3×10^{-9}	1.1×10^{-4}	3.6×10^{-8}	2.1×10^{-7}	4.2×10^{-5}	2.0×10^{-6}	0.1196	0.5195	0.5489	5.5×10^{-4}	0.0120	2.6×10^{-5}

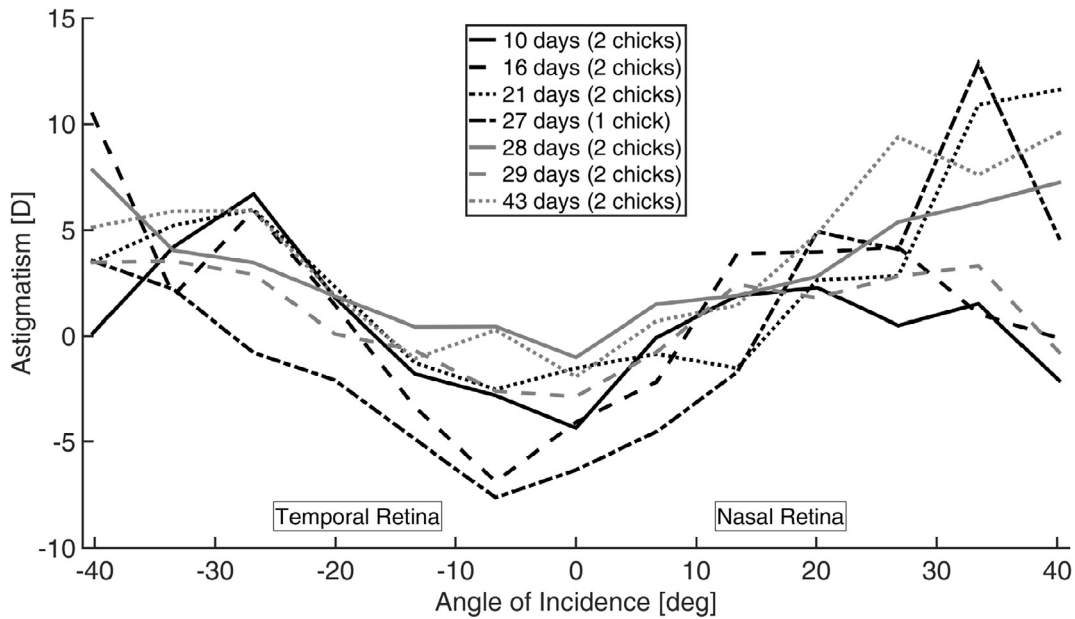


Fig. 3. Astigmatism over the central 80 deg of the visual field in chicken lenses at different ages. No clear change was observed with age. Standard deviations were omitted for clarity but were comparable to those shown in Fig. 2.

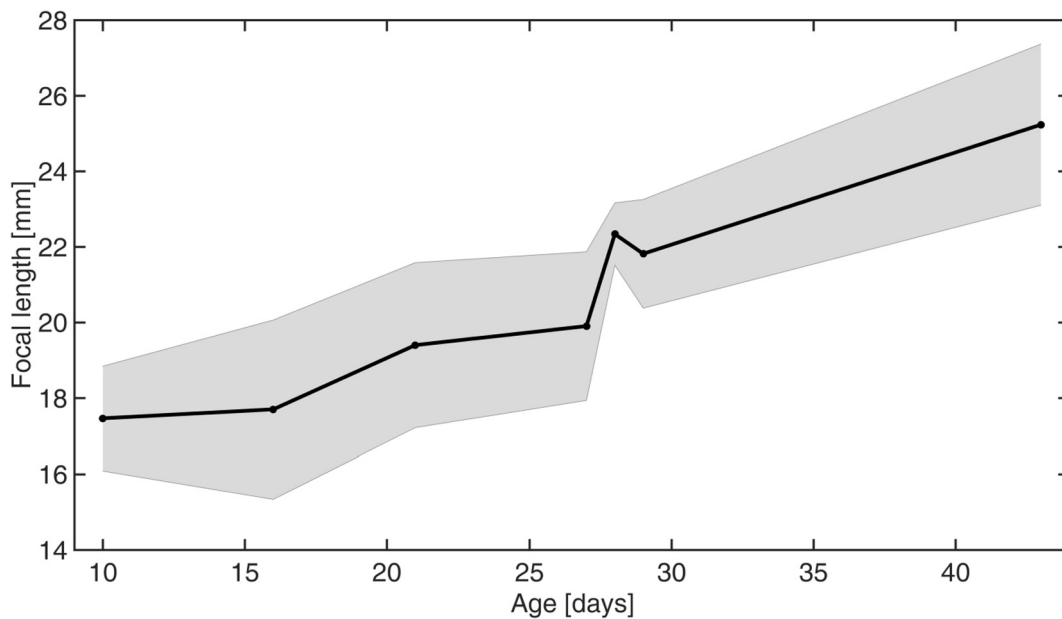


Fig. 4. Increase in focal length with age of isolated chicken lenses immersed in water. During the observation period between 10 and 43 days, focal lengths increased from 17.5 mm to 25.2 mm. The gray area denotes standard deviations.

tive index model (Fig. 5B) with a pupil diameter of 4 mm. It was clear that the imaging properties of the glass lens were superior and the external shape of the chicken lens resulted in very poor

optics without internal gradient index. This becomes evident when one compares the appearance of the focal points for the glass lens (Fig. 5B, upper segment) and the chicken lens with an assumed

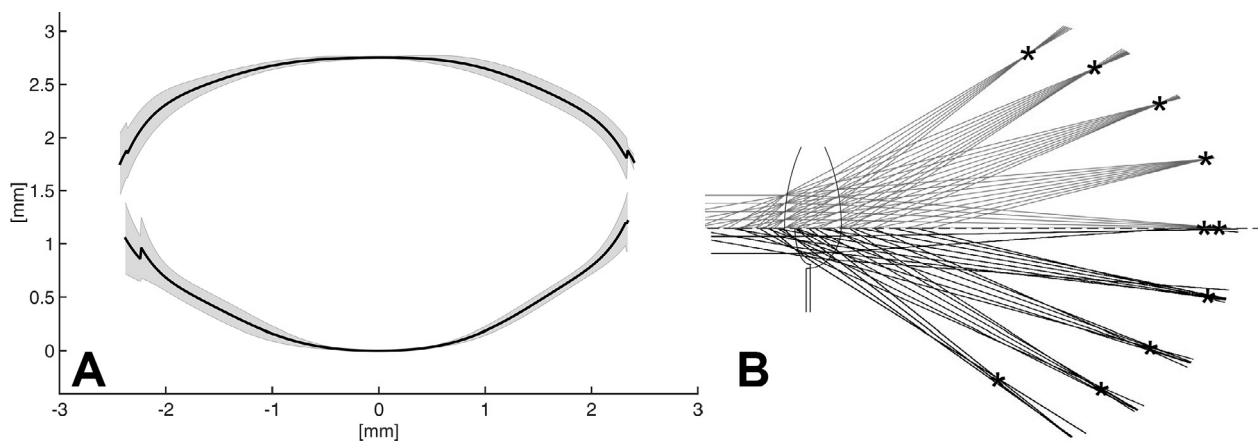


Fig. 5. (A) Average shape of four chicken lenses at the age of 40 days, after scaling the four eyes to exactly 10 mm axial length. Gray areas denote standard deviations. (B) Comparison of the refractive properties of the 52 D glass lens (upper segment, above the optical axis which is denoted as a dashed line) and the average chicken lens shown in (A) (lower segment, below the optical axis) under water ($n = 1.333$). Both ZEMAX simulations assumed a homogenous refractive index. The refractive index was adjusted to achieve similar power of the two lenses on-axis (glass lens: 1.6727, chicken lens: 1.422). As the data in Table 3 suggest, it is clear that the external shape of the natural lens did not improve the imaging properties and generated even more myopia in the periphery, if a homogenous refractive index was assumed.

Table 3

Beam widths at the focal points, defined as the positions of the narrowest beam width in Fig. 5B with a pupil diameter of 4 mm in both models. Beam widths in the focal points were 2–3 times narrower in the artificial lens than in the chicken lens, supporting the conclusion that the glass lens had much better performance than the chicken lens model with a homogenous index.

Angle [deg]	100D [μm]	Chicken Lens [μm]
0	59.4	267.1
10	122.3	273.6
20	127.0	317.6
30	107.1	346.0
40	113.7	357.3

homogenous refractive index (Fig. 5B, lower segment). However, a quantitative analysis was also done. The beam widths in Fig. 5B were determined along the direction of propagation and the minimum width was considered the focal point (marked with asterisks). Minimal diameters were 113.7 μm in the artificial lens at 40 deg off-axis and 302.4 μm in the chicken lens model with homogenous index (Table 3).

The chicken lens was much thinner than the artificial lens (2.75 mm vs. 3.50 mm). In a ZEMAX simulation with the homogenous index model, off-axis astigmatism increased much steeper in the peripheral visual field when the external shape of the natural chicken lens was used rather than the external shape of the artificial lens. Obviously, the high optical performance of the natural chicken lens in the periphery of the visual field is only due to the refined structure of its gradient index and not due to its external shape.

4. Discussion

We measured the focal length of the anterior eye cup of chickens under water at different angles of incidence, and at different ages. Under water, the cornea was optically largely neutralized and the refractive power of the system was determined primarily by the lens. We found up to 2.5 times less off-axis astigmatism in the natural chicken lens at 33.5 deg eccentricity than in a glass lens with similar power on-axis. The off-axis astigmatism of the chicken lens *in situ* was also lower than in human eyes where up to 8 D are measured at 35 deg in the temporal visual field (Jaeken & Artal, 2012; Atchison, Pritchard, & Schmid, 2006; Mathur, Atchison, & Charman, 2009). While the isolated chicken

lens had still more off-axis astigmatism than the intact chicken eye *in vivo* (Maier et al., 2015), the natural chicken lens was superior to a glass lens, and also to the intact human eye. Interestingly, the chicken lens *in situ* had a significant amount of astigmatism with-the-rule on-axis (-2.8 ± 0.7 D, Table 2). It is possible that this astigmatism, which was opposite in sign to the off-axis astigmatism, provides some “buffer” to keep off-axis astigmatism low and to maintain a similarly low amount of astigmatism over the central visual field. Maier et al. (2015) have found good peripheral visual performance in the chicken over a wide range of the visual field, and it is conceivable that this trick helps to keep astigmatism similarly low over the horizontal visual field.

4.1. Limitations of the set-up and the measurements

The mechanical forces that are imposed when the eye ball was opened might have affected the optical properties of cornea and lens. However, the holder of the anterior segment in the set-up was a circular aperture and did not touch the cornea so that rotationally asymmetrical forces are very unlikely. Furthermore, our conclusions are based on averages from several eyes and it is unlikely that the same distortions would occur in repeated preparations. Since the cornea was immersed in water, its optical power was almost zero and we measured only astigmatism of the lens (refractive index of the corneal tissue: $n = 1.373$, (Choh & Sivak, 2005), vs. water, $n = 1.333$).

Measurements beyond ± 30 deg off-axis became variable because, with increasing eccentricity, the cross-sectional area of the pupil decreased and the number of laser rays available for analysis of the focal points declined and reached 2–3 at -40.2 and $+40.2$ deg off-axis. Therefore, the higher noise level for oblique rays most likely reflects a limitation of the measurement technique, not of the optics of the chicken eye. On-axis, the position of the focal point could be located with a resolution of about 5 pixels, or 0.3 D. At 30 deg, the position was detected with a resolution of about 48 pixels or 2.9 D. Another factor that compromised the precision of our measurements of the focal lengths was the position of the principle plane. It was assumed that the principle plane was at about 85 percent of the axial length in the chicken eye, as measured from the retinal-vitreous interface (Wallman & Adams, 1987). It is not known whether the principle plane varies with the angle of the incident rays, but it was assumed that it was stationary. Even if its position would shift with the angle of incidence,

measurements of astigmatism based on the focal lengths of rays entering in two perpendicular planes should still remain valid. Finally, data shown in Fig. 2 are averages from chicken lenses at ages ranging from 10 to 43 days. Pooling would justify if astigmatism would be similar for all ages. In fact, data in Fig. 3 show that there was no consistent change in central and peripheral astigmatism with age so that this procedure may be acceptable.

4.2. Evidence for a GRIN structure in the chicken lens

It is well known that a lens with a GRIN structure has a shorter focal length than a lens with the same shape but a homogenous index that represents the average of the GRIN indices (e.g. Schaeffel & Howland, 1988). Therefore, calculating the homogenous index that is necessary to match the focal lengths could support the idea that a GRIN is present. The average focal length of four natural chicken lenses at the age of 43 days was 25.2 mm. Using the thick lens equation described above, and the paraxial radii of curvatures shown in Fig. 5, the homogenous index would have to be only 1.433 to match the focal length of the GRIN version. Therefore, this approach did not provide strong support for a GRIN structure in the chicken lens, but our current analysis of the off-axis astigmatism clearly does.

Another question is whether the chicken visual acuity is good enough to make use of the optical design that generated the low levels of off-axis astigmatism. It could be that the Petzval curvature of the image surface might introduce even worse image defects, if the form of the chicken retina would not be adapted to the image shell. However, Maier et al. (2015) have confirmed that there are only low spherical refractive errors in the periphery of the visual field of the chicken eye, indicating a good match of image surface and retina all over the visual field. The chicken visual acuity is about 7 cyc/deg (Schmid & Wildsoet, 1998). A 30 day old chicken has a retinal image magnification of about 110 $\mu\text{m}/\text{deg}$ (Schaeffel & Howland, 1988) which converts into a photoreceptor diameter of about 8 μm or less, similar to human cones in the periphery. Therefore the system does not appear sensor-limited and the good peripheral optics appear worth the effort.

4.3. Measurements of the biometry of chicken lenses in frozen sections

Four chicken eyes, enucleated at 40 days of age, with an average axial length of 10 mm, were sectioned in the freezing microtome down to the equator. Highly magnified images were taken to determine the size and external shapes of the lenses. Axial length was also measured in pixels and real distance determined from image magnification. The obtained lens thickness was scaled to an axial length of exactly 10 mm and was on average 2.75 mm. Lens thickness data were compared to published data. Avila et al., also studying white leghorn chicks, had no data at the age 43 days but a linear extrapolation from lenses of younger birds suggests that their lenses were about 2.90 mm thick (Avila & McFadden, 2010). Schaeffel and Howland found with 3.02 mm slightly thicker lenses in the Cornell K-strain at the age of 43 days (Schaeffel & Howland, 1988). It is likely that strain differences contributed to the variability.

5. Conclusions

The chicken lens *in situ* shows up to 2.5 times less off-axis astigmatism than a glass lens with similar power in its optical axis. The external shape of the chicken lens differs from the shape of the glass lens, but the shape differences do not account for the reduced off-axis astigmatism in the chicken lens. Therefore, the chicken

lens must have a refined refractive index gradient that reduces its off-axis astigmatism in the periphery of the visual field.

Proprietary interests

None of the authors.

Financial support

Carl Zeiss Vision lab and Werner-Reichard Centre of Integrative Neuroscience (Project Number: Pool-Projekt 2012-12), Eberhard Karls Universität Tübingen, Germany.

Acknowledgment

We are grateful to Dr. Juan Tabernero, Cambridge, UK, for advice during the calculations of the focal lengths of lenses in air and water.

References

- Atchison, D. A., Pritchard, N., & Schmid, K. L. (2006). Peripheral refraction along the horizontal and vertical visual fields in myopia. *Vision Research*, 46(8–9), 1450–1458.
- Augusteyn, R. C. (2014a). Growth of the eye lens: I. Weight accumulation in multiple species. *Molecular Vision*, 20, 410–426.
- Augusteyn, R. C. (2014b). Growth of the eye lens: II. Allometric studies. *Molecular Vision*, 20, 427–440.
- Avila, N. V., & McFadden, S. A. (2010). A detailed paraxial schematic eye for the White Leghorn chick. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 196(11), 825–840.
- Calossi, A. (2007). Corneal asphericity and spherical aberration. *Journal of Refractive Surgery*, 23(5), 505–514.
- Charman, W. N. (2011). Keeping the world in focus: How might this be achieved? *Optometry and Vision Science*, 88(3), 373–376.
- Choh, V., & Sivak, J. G. (2005). Lenticular accommodation in relation to ametropia: The chick model. *Journal of Vision*, 5(3), 165–176.
- Franz-Odenaal, T. A. (2008). Toward understanding the development of scleral ossicles in the chicken, *Gallus gallus*. *Developmental Dynamics*, 237(11), 3240–3251.
- Gustafsson, J., Terenius, E., Buchheister, J., & Unsbo, P. (2001). Peripheral astigmatism in emmetropic eyes. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 21(5), 393–400.
- Howland, H. C., Atkinson, J., Braddick, O., & French, J. (1978). Infant Astigmatism Measured by Photorefractometry. *Science*, 202(4365), 331–333.
- Hung, L. F., Ramamirtham, R., Huang, J., Qiao-Grider, Y., & Smith, E. L. 3rd, (2008). Peripheral refraction in normal infant rhesus monkeys. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 49(9), 3747–3757.
- Jaeken, B., & Artal, P. (2012). Optical quality of emmetropic and myopic eyes in the periphery measured with high-angular resolution. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 53(7), 3405–3413.
- Maier, F. M., Howland, H. C., Ohlendorf, A., Wahl, S., & Schaeffel, F. (2015). Lack of oblique astigmatism in the chicken eye. *Vision Research*, 109, 68–76.
- Manns, F., Fernandez, V., Zipper, S., Sandadi, S., Hamaoui, M., Ho, A., et al. (2004). Radius of curvature and asphericity of the anterior and posterior surface of human cadaver crystalline lenses. *Experimental Eye Research*, 78(1), 39–51.
- Mathur, A., Atchison, D. A., & Charman, W. N. (2009). Myopia and peripheral ocular aberrations. *Journal of Vision*, 9(10).
- Millodot, M. (1981). Effect of ametropia on peripheral refraction. *American Journal of Optometry and Physiological Optics*, 58(9), 691–695.
- Mohindra, I., Held, R., Gwiazda, J., & Brill, J. (1978). Astigmatism in infants. *Science*, 202(4365), 329–331.
- Schaeffel, F., & Howland, H. C. (1988). Visual optics in normal and ametropic chickens. *Clinical Vision Sciences*, 3(2), 83.
- Schmid, K. L., & Wildsoet, C. F. (1998). Assessment of visual acuity and contrast sensitivity in the chick using an optokinetic nystagmus paradigm. *Vision Research*, 38(17), 2629–2634.
- Seidemann, A., Schaeffel, F., Guirao, A., Lopez-Gil, N., & Artal, P. (2002). Peripheral refractive errors in myopic, emmetropic, and hyperopic young subjects. *Journal of the Optical Society of America A: Optics, Image Science & Vision*, 19(12), 2363–2373.
- Tabernero, J., Ohlendorf, A., Fischer, M. D., Bruckmann, A. R., Schiefer, U., & Schaeffel, F. (2012). Peripheral refraction in pseudophakic eyes measured by infrared scanning photoretinoscopy. *Journal of Cataract and Refractive Surgery*, 38(5), 807–815.
- Wallman, J., & Adams, J. I. (1987). Developmental aspects of experimental myopia in chicks – Susceptibility, recovery and relation to emmetropization. *Vision Research*, 27(7), 1139–1163.

Wallman, J., Adams, J. I., & Trachtman, J. N. (1981). The eyes of young chickens grow toward emmetropia. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 20(4), 557–561.

Wallman, J., & Winawer, J. (2004). Homeostasis of eye growth and the question of myopia. *Neuron*, 43(4), 447–468.

Williams, D. R., Artal, P., Navarro, R., McMahon, M. J., & Brainard, D. H. (1996). Off-axis optical quality and retinal sampling in the human eye. *Vision Research*, 36(8), 1103–1114.

3.4 Diskussion

Mit Hilfe dünner Laserstrahlen unter verschiedenen Einfallswinkeln wurden die Fokallängen der Hühnerlinse in zwei Meridianen untersucht. Die Kompartimente des vorderen Augenbeckens, Cornea, vordere Augenkammer und Linse, verblieben dabei an ihrem ursprünglichen Ort und waren nicht durch unvorhersehbare Verformungen beeinträchtigt. Zudem wurde der Augenbecher in eine wässrige Umgebung gebracht, um einerseits die Laserstrahlen sichtbar zu machen und andererseits den refraktiven Effekt der Cornea weitestgehend zu neutralisieren. Dadurch konnte ausschließlich die Linse analysiert werden.

Der Astigmatismus ist in den zentralen Bereichen der Linse gegenteilig zur Peripherie. Die zentralen 20° des horizontalen Gesichtsfeldes weisen einen Astigmatismus „mit der Regel“ auf. Das bedeutet, die Brechkraft ist im vertikalen Meridian stärker, als im horizontalen. Nach außen hin kehrt sich das Vorzeichen des errechneten Astigmatismus um und die Brechkraft wird im horizontalen Meridian stärker. Dies ist auch die Ausrichtung, die bei einem schrägen Astigmatismus erwartet wird. Eine mögliche Erklärung für dieses ungewöhnliche Profil könnte in einer Kompensation eines nach außen hin ansonsten zu hohen schrägen Astigmatismus liegen. Indem der zentrale Astigmatismus mit negativem Vorzeichen zwar eine geringere Abbildungsqualität bedeutet, könnte jener in der Peripherie dadurch im Gesamten abgesenkt werden und ähnliche Abbildungsqualitäten, wie im Zentrum, gewährleisten.

Die in dieser Studie untersuchten Hühnerlinsen waren zwischen 10 und 43 Tage alt. Innerhalb dieser Zeitspanne konnten keine Entwicklungstendenzen bezüglich des Astigmatismus, ob zentral oder peripher, festgestellt werden. Der Astigmatismus der Linse änderte sich innerhalb der ersten 6 Wochen nach dem Schlupf nicht entscheidend. Ob dies, im Zusammenspiel mit anderen brechenden Oberflächen des Auges, der Fall ist, vermag diese Studie nicht zu beurteilen.

Der Vergleich der natürlichen Linse mit einer einfachen Kunstlinse zeigte einen deutlich, bis zu 2,5-fach verringerten Astigmatismus. Speziell in der Peripherie ist die Hühnerlinse der Kunstlinse deutlich überlegen. Dies konnte aber nicht auf die Form der natürlichen Linse zurückgeführt werden. Nachdem Gefrierschnitte der Hühnerlinse via „*curve fitting*“ auf Krümmungsradius und Aspherizität untersucht wurden, zeigte ein Vergleich beider Linsen mittels Zemax Simulation eine deutlich bessere Abbildungsqualität der Kunstlinse über alle getesteten Einfallswinkel hinweg. Damit der Vergleich qualitativ nutzbar war, wurde für die Hühnerlinse ein homogener Brechungsindex gewählt, sodass die zentralen

Brennweiten beider Linsen identisch waren.

Dieser große Unterschied im peripheren Astigmatismus zwischen *in situ* Messung und Simulation auf Basis der äußeren Form ist verblüffend. Die einzig sinnvolle Erklärung ist ein spezielles Design des Gradientenindex der Linse. Diesen zu messen, ist allerdings bis heute nicht gelungen. Eine vielversprechendere Methode ist deshalb die „Rücksimulation“ mittels Zemax, bei der Parameter wie Krümmungsradien, Schichtdicken, Aspherezitäten, aber auch Refraktionsfehler und Astigmatismen, berücksichtigt werden.

Weiterhin könnte der Versuchsaufbau noch verbessert werden. Aufgrund einzelner dünner Laserstrahlen blieben in der Peripherie nur wenige Bündel zur Bestimmung des Fokuspunktes, da die Pupillenfläche mit zunehmendem Betrachtungswinkel kleiner wird. Dadurch war der Fokuspunkt nicht immer eindeutig zu lokalisieren und der Messfehler stieg in der Peripherie an. Durch die Verwendung einer Powell-Linse in Kombination mit einer zylindrischen Linse, könnte dem entgegen gewirkt werden, da statt einzelner Strahlen ein eindimensionales „Band“ an Licht entsteht [113]. Die Powell-Linse wird auch „Liniengeneratorlinse“ genannt, da durch diese spezielle Linsenform aus einem Laserstrahl mit ursprünglich gaußverteilter Intensität, ein „Flat-Top-Profil“ mit nahezu gleicher Intensität über den gesamten Strahlquerschnitt erreicht wird. Eine im Strahlengang folgende Zylinderlinse wandelt die aus der Powell-Linse divergent austretenden Strahlen zu einem parallelen Bündel.

Auf diese Weise wäre die Abhängigkeit der Messgenauigkeit von der Anzahl an Strahlen überwunden und eine genauere Bestimmung der Lage der Brennebene möglich.

3.5 Erklärung zum Eigenanteil am vorliegenden Manuskript

Die Idee zur Studie wurde von Prof. Dr. Frank Schaeffel und mir gemeinsam entwickelt und ausgearbeitet. Zudem hatte Frank Schaeffel großen Anteil an der endgültigen Fassung des Manuskripts. Dr. Siegfried Wahl half mit wertvollen Kommentaren zur Endfassung des Manuskripts.

Mein Anteil am vorliegenden Manuskript umfasst die Gestaltung des Versuchsdesigns und des Versuchsaufbaus, die Erfassung und Auswertung aller Daten, sowie das Entwerfen der ersten und der finalen Version des Manuskripts. Ich schätze meinen Eigenanteil auf 95%.

4 Zusammenfassung

Bei der Erforschung der Myopie ist eine der ungeklärten Fragen, wie das Auge bei der Emmetropisierung den Grad und das Vorzeichen einer Defokussierung erkennt. Hierbei scheint die Abbildungsqualität im peripheren Gesichtsfeld eine wichtige Rolle zu spielen. Im Modell des Haushuhns war die periphere Abbildungsqualität der Augen bisher nicht untersucht worden. Deshalb hatte sich die vorgestellte Arbeit zum Ziel gesetzt, die periphere Optik der Augen des Huhns, mit speziellem Augenmerk auf den Astigmatismus, zu untersuchen.

Im ersten Projekt konnte mittels infraroter Photorefraktion ermittelt werden, dass die zentralen 80° des Gesichtsfeldes der Hühner einen konstanten und sehr geringen (schrägen) Astigmatismus aufweisen. Dies ist erstaunlich, da in der Regel (Mensch: 4 D bei 40°) der schräge Astigmatismus im Linsenauge zur Peripherie hin zunimmt. Dieses Ergebnis konnte mit weiteren Untersuchungen zur Sehleistung der Hühner in der Peripherie bestätigt werden: Selbst bei Sehwinkeln größer 67° konnten Hühner Strichmuster (0.86 Zyklen pro Grad) ausreichend genug auflösen, um optokinetischen Nystagmus auszulösen. Weiterhin konnte auch eine Akkommodation auf dargebotene Reize ausgelöst werden, obwohl die zentrale Fixation (im Mensch für eine Akkommodationsantwort nötig) nicht möglich war. Eine Projektion starker Punktlichtquellen durch den Augapfel auf dessen Rückseite zeigte, dass selbst durch astigmatische Linsen im Strahlengang induzierte Verzerrungen kompensiert wurden und die Bildvergrößerung entlang des horizontalen Meridians deutlich von jenem entlang des vertikalen Meridians abweicht.

Wie ein Vergleich der Corneatopographie zwischen Mensch und Huhn zeigte, liegt die Ursache für den niedrigen Astigmatismus beim Huhn nicht in einer speziellen Anpassung der Cornea, z.B. durch Aspherizität. Vielmehr ist die Cornea des Menschen einer asphärischen Oberfläche ohne schrägen Astigmatismus ähnlicher, als jene des Huhns. Dies legt den Schluss eines speziellen graduellen Brechungsindex der Linse nahe.

Um den Astigmatismus der Hühnerlinsen genauer zu untersuchen, wurde der vordere Teil des optischen Apparates des Auges (Cornea, vordere Augenkammer und Linse) in Wasser überführt, wodurch der brechende Effekt der Cornea weitestgehend unterbun-

den wurde. Mit Hilfe dünner Laserstrahlen aus unterschiedlichen Winkeln konnten nun die Brennpunkte der Linse ermittelt werden. Aus der Brennweite in zwei orthogonalen Meridianen konnte so der Astigmatismus berechnet werden.

Es zeigte sich, dass die zentralen 20° des horizontalen Gesichtsfeldes einen, im Vergleich zur Peripherie, umgekehrten Astigmatismus aufweisen. Diese ungewöhnliche Eigenschaft könnte dazu dienen, die Verzerrung entlang des gesamten horizontalen Gesichtsfeldes auf einem ähnlichen Niveau zu halten. Inwiefern ein Zusammenspiel der Linse mit den anderen Komponenten des optischen Apparates (Cornea, vordere Augenkammer, Glaskörper und Retina(form)) zu einem konstant niedrigen Astigmatismus über das horizontale Gesichtsfeld führt, kann auf Basis der Ergebnisse dieser Arbeit nicht abschließend geklärt werden.

Sicher ist, dass die Form der Linse nicht zur Kompensation des Astigmatismus beiträgt. Anhand von Gefrierschnitten wurde eine mittlere Linsenform ermittelt und anschließend mittels optischer Simulationssoftware ein Modell der Linse auf deren Abbildungseigenschaften hin untersucht. Zudem wurde dieses Modell auch mit einer gewöhnlichen sphärischen Linse ähnlicher Brechkraft verglichen. Es zeigte sich, dass allein die äußere Form der Hühnerlinse nicht zur Kompensation des schrägen Astigmatismus beiträgt. Vielmehr sind deren Abbildungsqualitäten in Bezug auf den Astigmatismus deutlich schlechter, als die der künstlichen Linse. Damit bleibt nur die Form des Gradientenindex als Ursache für den geringen schrägen Astigmatismus des Auges des Huhns.

5 Literatur

- [1] S. Duke-Elder. *System of Ophthalmology: The eye in evolution*. St. Louis, Mosby, 1958.
- [2] Anastasia Makarova, Alexey Polilov und Stefan Fischer. „Comparative morphological analysis of compound eye miniaturization in minute hymenoptera“. In: *Arthropod Structure & Development* 44.1 (2015), S. 21–32.
- [3] M.F. Land und D.E. Nilsson. *Animal Eyes*. 2nd. Oxford Animal Biology Series. OUP Oxford, 2012.
- [4] Mark F. Bear, Barry W. Connors und Michael A. Paradiso. *Neuroscience: Exploring the Brain*. 4th. Philadelphia: Wolters Kluwer, 2016.
- [5] Ruth Bellairs und Mark Osmond. *Atlas of Chick Development (Third Edition)*. Academic Press, 2014.
- [6] L.B. Paquette, H.A. Jackson, C.J. Tavaré, D.A. Miller und A. Panigrahy. „In Utero Eye Development Documented by Fetal MR Imaging“. In: *American Journal of Neuroradiology* 30.9 (2009), S. 1787–1791.
- [7] F. Lang und P. Lang. *Basiswissen Physiologie*. 2nd. Springer-Lehrbuch. Springer Berlin Heidelberg, 2007.
- [8] A. M. Potts, D. Hodges et al. „Morphology of the primate optic nerve. I. Method and total fiber count“. In: *Invest Ophthalmol* 11.12 (1972), S. 980–8.
- [9] A. G. Balazsi, J. Rootman, S. M. Drance, M. Schulzer und G. R. Douglas. „The Effect of Age on the Nerve-Fiber Population of the Human Optic-Nerve“. In: *American Journal of Ophthalmology* 97.6 (1984), S. 760–766.
- [10] B. M. Johnson, M. Miao und A. A. Sadun. „Age-Related Decline of Human Optic-Nerve Axon Populations“. In: *Age* 10.1 (1987), S. 5–9.
- [11] M. X. Repka, H. A. Quigley und A. A. Sadun. „The Effect of Age on Normal Human Optic-Nerve Fiber Number and Diameter“. In: *Ophthalmology* 96.1 (1989), S. 26–32.

- [12] C. A. Curcio und K. A. Allen. „Topography of ganglion cells in human retina“. In: *J Comp Neurol* 300.1 (1990), S. 5–25.
- [13] C.W. Oyster. *The Human Eye: Structure and Function*. 1st. Massachusetts: Sinauer Associates, 1999.
- [14] P Crampton. „The description of an organ by which the eyes of birds are accommodated to the different distances of objects“. In: *Thompson’s Annals of Philosophy* 1 (1813), S. 170–174.
- [15] E Brücke. „Ueber den Musculus Cramptonianus und den Spannmuskel der Cho-roidea“. In: *Archiv für Anatomie, Physiologie und Wissenschaftliche Medicine* 1 (1846), S. 370–378.
- [16] Heinrich Müller. „Anatomische Beiträge zur Ophthalmologie“. In: *Archiv für Oph-thalmologie* 3.1 (1857), S. 1–98.
- [17] C. J. Murphy, A. Glasser und H. C. Howland. „The anatomy of the ciliary region of the chicken eye“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 36.5 (1995), S. 889–96.
- [18] N. S. Hart. „The visual ecology of avian photoreceptors“. In: *Prog Retin Eye Res* 20.5 (2001), S. 675–703.
- [19] D. B. Meyer und Jr. May H. C. „The topographical distribution of rods and cones in the adult chicken retina“. In: *Exp Eye Res* 17.4 (1973), S. 347–55.
- [20] H. Helmholtz. „Über die Accommodation des Auges“. In: *Archiv für Ophthalmologie* 1.2 (1855), S. 1–74.
- [21] F. Schaeffel, H. Wilhelm und E. Zrenner. „Inter-individual variability in the dynamics of natural accommodation in humans: relation to age and refractive errors“. In: *J Physiol* 461 (1993), S. 301–20.
- [22] F. Schaeffel und H. C. Howland. „Corneal accommodation in chick and pigeon“. In: *J Comp Physiol A* 160.3 (1987), S. 375–84.
- [23] Toshihiko Hosoya, Stephen A. Baccus und Markus Meister. „Dynamic predictive coding by the retina“. In: *Nature* 436.7047 (2005), S. 71–77.
- [24] P. Artal. „Understanding aberrations by using double-pass techniques“. In: *J Refract Surg* 16.5 (2000), S560–2.
- [25] E. Landolt. „Die Reform der Bestimmung der Sehschärfe“. In: *Albrecht von Grae-fes Archiv für Ophthalmologie* 64.3 (1906), S. 598–611.

- [26] Michael Bach und Guntram Kommerell. „Sehschärfebestimmung nach Europäischer Norm: wissenschaftliche Grundlagen und Möglichkeiten der automatischen Messung“. In: *Klin Monatsbl Augenheilkd* 212.04 (1998), S. 190–195.
- [27] Eloy A. Villegas, Encarna Alcón und Pablo Artal. „Optical Quality of the Eye in Subjects with Normal and Excellent Visual Acuity“. In: *Investigative Ophthalmology & Visual Science* 49.10 (2008), S. 4688–4696.
- [28] Peter K. Kaiser. *The senses*. Hrsg. von H. B. Barlow und J. D. Mollon. Bd. 9. 2. Cambridge University Press, 1984.
- [29] F. Schaeffel, A. Glasser und H. C. Howland. „Accommodation, refractive error and eye growth in chickens“. In: *Vision Res* 28.5 (1988), S. 639–57.
- [30] D. Wilby, M. B. Toomey et al. „Optics of cone photoreceptors in the chicken (*Gallus gallus domesticus*)“. In: *J R Soc Interface* 12.111 (2015), S. 20150591.
- [31] J. Krantz. „The Stimulus and Anatomy of the Visual System“. In: *Experiencing Sensation and Perception*. Pearson Education, Limited, 2012. Kap. 3.
- [32] W. Geisler und M. Banks. „Visual Performance“. In: *Handbook of Optics*. Hrsg. von M. Bass. 2nd. Bd. I. McGraw-Hill, 1995. Kap. 25.
- [33] D. Ehrlich. „Regional specialization of the chick retina as revealed by the size and density of neurons in the ganglion cell layer“. In: *J Comp Neurol* 195.4 (1981), S. 643–57.
- [34] Y. Chen, Z. Wang, H. Shibata und J. Naito. „Quantitative analysis of cells in the ganglion cell layer of the chick retina: developmental changes in cell density and cell size“. In: *Anat Histol Embryol* 33.3 (2004), S. 161–7.
- [35] Caridad Galindo-Romero, Mohammad Harun-Or-Rashid et al. „Neuroprotection by α 2-Adrenergic Receptor Stimulation after Excitotoxic Retinal Injury: A Study of the Total Population of Retinal Ganglion Cells and Their Distribution in the Chicken Retina“. In: *PLoS ONE* 11.9 (2016), e0161862.
- [36] G. Rager und U. Rager. „Systems-matching by degeneration. I. A quantitative electron microscopic study of the generation and degeneration of retinal ganglion cells in the chicken“. In: *Exp Brain Res* 33.1 (1978), S. 65–78.
- [37] M. F. Land. „Visual acuity in insects“. In: *Annual Review of Entomology* 42 (1997), S. 147–177.

- [38] L. Reymond. „Spatial visual acuity of the eagle *Aquila audax*: a behavioural, optical and anatomical investigation“. In: *Vision Res* 25.10 (1985), S. 1477–91.
- [39] M. F. Land. „Optics and vision in invertebrates“. In: *Handbook of sensory physiology*. Hrsg. von H. Autrum. Bd. VII/6B. Berlin: Springer, 1981. Kap. 4, S. 471–592.
- [40] M. F. Land. „The Morphology and Optics of Spider Eyes“. In: *Neurobiology of Arachnids*. Hrsg. von Friedrich G. Barth. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1985. Kap. 4, S. 53–78.
- [41] J. A. Colin Nicol und Hiroaki Somiya. *The eyes of fishes*. Oxford; Oxford; New York: Clarendon Press ; Oxford University Press, 1989.
- [42] M. F. Land. „Optics of the eyes of marine animals“. In: *Light and life in the sea*. Hrsg. von Peter J Herring. Cambridge University Press, 1990. Kap. 9, S. 149–166.
- [43] G. A. Horridge. „The separation of visual axes in apposition compound eyes“. In: *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 285.1003 (1978), S. 1–59.
- [44] Austin Hughes. „The Topography of Vision in Mammals of Contrasting Life Style: Comparative Optics and Retinal Organisation“. In: *The Visual System in Vertebrates*. Hrsg. von Frederick Crescitelli. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1977. Kap. 11, S. 613–756.
- [45] Rudolf Hebel. „Distribution of retinal ganglion cells in five mammalian species (pig, sheep, ox, horse, dog)“. In: *Anatomy and Embryology* 150.1 (1976), S. 45–51.
- [46] S. P. Collin und J. D. Pettigrew. „Retinal topography in reef teleosts. II. Some species with prominent horizontal streaks and high-density areas“. In: *Brain Behav Evol* 31.5 (1988), S. 283–95.
- [47] Richard L. Binggeli und W. J. Paule. „The pigeon retina: Quantitative aspects of the optic nerve and ganglion cell layer“. In: *The Journal of Comparative Neurology* 137.1 (1969), S. 1–18.
- [48] Samuel Rossel. „Regional differences in photoreceptor performance in the eye of the praying mantis“. In: *Journal of comparative physiology* 131.2 (1979), S. 95–112.
- [49] S. P. Collin und J. D. Pettigrew. „Retinal topography in reef teleosts. I. Some species with well-developed areas but poorly-developed streaks“. In: *Brain Behav Evol* 31.5 (1988), S. 269–82.

- [50] F. Schaeffel, U. Mathis und G. Bruggemann. „Noncycloplegic photorefractive screening in pre-school children with the „PowerRefractor“ in a pediatric practice“. In: *Optom Vis Sci* 84.7 (2007), S. 630–9.
- [51] N. V. Avila und S. A. McFadden. „A detailed paraxial schematic eye for the White Leghorn chick“. In: *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol* 196.11 (2010), S. 825–40.
- [52] Sam CK Cheng, Carly SY Lam und Maurice KH Yap. „Prevalence of myopia-related retinal changes among 12–18 year old Hong Kong Chinese high myopes“. In: *Ophthalmic and Physiological Optics* 33.6 (2013), S. 652–660.
- [53] K. M. Williams, V. J. Verhoeven et al. „Prevalence of refractive error in Europe: the European Eye Epidemiology (E(3)) Consortium“. In: *Eur J Epidemiol* 30.4 (2015), S. 305–15.
- [54] B. A. Holden, T. R. Fricke et al. „Global Prevalence of Myopia and High Myopia and Temporal Trends from 2000 through 2050“. In: *Ophthalmology* 123.5 (2016), S. 1036–42.
- [55] W. Hodos und W. J. Kuenzel. „Retinal-image degradation produces ocular enlargement in chicks“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 25.6 (1984), S. 652–9.
- [56] J. Wallman, J. Turkel und J. Trachtman. „Extreme myopia produced by modest change in early visual experience“. In: *Science* 201.4362 (1978), S. 1249–51.
- [57] F. Schaeffel und H. C. Howland. „Properties of the feedback loops controlling eye growth and refractive state in the chicken“. In: *Vision Res* 31.4 (1991), S. 717–34.
- [58] E. M. Teakle, C. F. Wildsoet und D. I. Vaney. „The spatial organization of tyrosine hydroxylase-immunoreactive amacrine cells in the chicken retina and the consequences of myopia“. In: *Vision Res* 33.17 (1993), S. 2383–96.
- [59] C. A. Curcio, K. R. Sloan, R. E. Kalina und A. E. Hendrickson. „Human photoreceptor topography“. In: *J Comp Neurol* 292.4 (1990), S. 497–523.
- [60] F. Schaeffel und M. Feldkaemper. „Animal models in myopia research“. In: *Clin Exp Optom* 98.6 (2015), S. 507–17.
- [61] D. Troilo, M. D. Gottlieb und J. Wallman. „Visual Deprivation Causes Myopia in Chicks with Optic-Nerve Section“. In: *Current Eye Research* 6.8 (1987), S. 993–999.

- [62] J. Wallman, M. D. Gottlieb, V. Rajaram und L. A. Fugate-Wentzek. „Local retinal regions control local eye growth and myopia“. In: *Science* 237.4810 (1987), S. 73–7.
- [63] J. Wallman, C. Wildsoet et al. „Moving the retina: choroidal modulation of refractive state“. In: *Vision Res* 35.1 (1995), S. 37–50.
- [64] J. Hoogerheide, F. Rempt und W. P. Hoogenboom. „Acquired myopia in young pilots“. In: *Ophthalmologica* 163.4 (1971), S. 209–15.
- [65] W. N. Charman und J. A. Jennings. „Ametropia and peripheral refraction“. In: *Am J Optom Physiol Opt* 59.11 (1982), S. 922–3.
- [66] R. Rosen, L. Lundstrom, P. Unsbo und D. A. Atchison. „Have we misinterpreted the study of Hoogerheide et al. (1971)?“ In: *Optom Vis Sci* 89.8 (2012), S. 1235–7.
- [67] D. O. Mutti, L. T. Sinnott et al. „Relative peripheral refractive error and the risk of onset and progression of myopia in children“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 52.1 (2011), S. 199–205.
- [68] C. C. Sng, X. Y. Lin et al. „Change in peripheral refraction over time in Singapore Chinese children“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 52.11 (2011), S. 7880–7.
- [69] P. Sankaridurg, L. Donovan et al. „Spectacle lenses designed to reduce progression of myopia: 12-month results“. In: *Optom Vis Sci* 87.9 (2010), S. 631–41.
- [70] P. Sankaridurg, B. Holden et al. „Decrease in rate of myopia progression with a contact lens designed to reduce relative peripheral hyperopia: one-year results“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 52.13 (2011), S. 9362–7.
- [71] L. F. Hung, R. Ramamirtham, J. Huang, Y. Qiao-Grider und 3rd Smith E. L. „Peripheral refraction in normal infant rhesus monkeys“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 49.9 (2008), S. 3747–57.
- [72] B. Jaeken und P. Artal. „Optical quality of emmetropic and myopic eyes in the periphery measured with high-angular resolution“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 53.7 (2012), S. 3405–13.
- [73] J. Tabernero, A. Ohlendorf et al. „Peripheral refraction in pseudophakic eyes measured by infrared scanning photoretinoscopy“. In: *J Cataract Refract Surg* 38.5 (2012), S. 807–15.

- [74] 3rd Smith E. L., C. S. Kee, R. Ramamirtham, Y. Qiao-Grider und L. F. Hung. „Peripheral vision can influence eye growth and refractive development in infant monkeys“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 46.11 (2005), S. 3965–72.
- [75] E. L. Smith, L. F. Hung et al. „Effects of Optical Defocus on Refractive Development in Monkeys: Evidence for Local, Regionally Selective Mechanisms“. In: *Investigative Ophthalmology & Visual Science* 51.8 (2010), S. 3864–3873.
- [76] H. C. Howland, J. Atkinson, O. Braddick und J. French. „Infant astigmatism measured by photorefraction“. In: *Science* 202.4365 (1978), S. 331–3.
- [77] I. Mohindra, R. Held, J. Gwiazda und J. Brill. „Astigmatism in infants“. In: *Science* 202.4365 (1978), S. 329–31.
- [78] D. R. Williams, P. Artal, R. Navarro, M. J. McMahon und D. H. Brainard. „Off-axis optical quality and retinal sampling in the human eye“. In: *Vision Res* 36.8 (1996), S. 1103–14.
- [79] J. Gustafsson, E. Terenius, J. Buchheister und P. Unsbo. „Peripheral astigmatism in emmetropic eyes“. In: *Ophthalmic Physiol Opt* 21.5 (2001), S. 393–400.
- [80] C. S. Kee, L. F. Hung, Y. Qiao, A. Habib und 3rd Smith E. L. „Prevalence of astigmatism in infant monkeys“. In: *Vision Res* 42.11 (2002), S. 1349–59.
- [81] C. S. Kee, L. F. Hung, Y. Qiao und 3rd Smith E. L. „Astigmatism in infant monkeys reared with cylindrical lenses“. In: *Vision Res* 43.26 (2003), S. 2721–39.
- [82] C. S. Kee, L. F. Hung, Y. Qiao-Grider, A. Roorda und 3rd Smith E. L. „Effects of optically imposed astigmatism on emmetropization in infant monkeys“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 45.6 (2004), S. 1647–59.
- [83] R. Schippert und F. Schaeffel. „Peripheral defocus does not necessarily affect central refractive development“. In: *Vision Res* 46.22 (2006), S. 3935–40.
- [84] X. Y. Zhu, T. W. Park, J. Winawer und J. Wallman. „In a matter of minutes, the eye can know which way to grow“. In: *Investigative Ophthalmology & Visual Science* 46.7 (2005), S. 2238–2241.
- [85] R. C. McLean und J. Wallman. „Severe astigmatic blur does not interfere with spectacle lens compensation“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 44.2 (2003), S. 449–57.
- [86] X. Zhu, J. A. Winawer und J. Wallman. „Potency of myopic defocus in spectacle lens compensation“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 44.7 (2003), S. 2818–27.

- [87] C. F. Wildsoet, H. C. Howland, S. Falconer und K. Dick. „Chromatic aberration and accommodation: their role in emmetropization in the chick“. In: *Vision Res* 33.12 (1993), S. 1593–603.
- [88] A. Seidemann und F. Schaeffel. „Effects of longitudinal chromatic aberration on accommodation and emmetropization“. In: *Vision Res* 42.21 (2002), S. 2409–17.
- [89] F. J. Rucker und J. Wallman. „Chick eyes compensate for chromatic simulations of hyperopic and myopic defocus: evidence that the eye uses longitudinal chromatic aberration to guide eye-growth“. In: *Vision Res* 49.14 (2009), S. 1775–83.
- [90] F. J. Rucker und J. Wallman. „Chicks use changes in luminance and chromatic contrast as indicators of the sign of defocus“. In: *Journal of Vision* 12.6 (2012), S. 1–13.
- [91] F. J. Rucker. „The role of luminance and chromatic cues in emmetropisation“. In: *Ophthalmic Physiol Opt* 33.3 (2013), S. 196–214.
- [92] J. Wallman und J. Winawer. „Homeostasis of eye growth and the question of myopia“. In: *Neuron* 43.4 (2004), S. 447–68.
- [93] H. N. Schwahn und F. Schaeffel. „Chick eyes under cycloplegia compensate for spectacle lenses despite six-hydroxy dopamine treatment“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 35.9 (1994), S. 3516–24.
- [94] F. Schaeffel, D. Troilo, J. Wallman und H. C. Howland. „Developing eyes that lack accommodation grow to compensate for imposed defocus“. In: *Vis Neurosci* 4.2 (1990), S. 177–83.
- [95] Marsha L. Kisilak, Jennifer J. Hunter, Lan Huang, Melanie C. W. Campbell und Elizabeth L. Irving. „In chicks wearing high powered negative lenses, spherical refraction is compensated and oblique astigmatism is induced“. In: *Journal of Modern Optics* 55.4-5 (2008), S. 611–623.
- [96] B. J. Wilson, K. E. Decker und A. Roorda. „Monochromatic aberrations provide an odd-error cue to focus direction“. In: *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 19.5 (2002), S. 833–9.
- [97] I. I. I. Earl L. Smith, Ramkumar Ramamirtham et al. „Effects of Foveal Ablation on Emmetropization and Form-Deprivation Myopia“. In: *Investigative Ophthalmology & Visual Science* 48.9 (2007), S. 3914–3922.

- [98] Christine F. Wildsoet. „Neural pathways subserving negative lens-induced emmetropization in chicks – Insights from selective lesions of the optic nerve and ciliary nerve“. In: *Current Eye Research* 27.6 (2003), S. 371–385.
- [99] M. Faria-Ribeiro, A. Queiros, D. Lopes-Ferreira, J. Jorge und J. M. Gonzalez-Meijome. „Peripheral refraction and retinal contour in stable and progressive myopia“. In: *Optom Vis Sci* 90.1 (2013), S. 9–15.
- [100] D. A. Atchison, N. Pritchard und K. L. Schmid. „Peripheral refraction along the horizontal and vertical visual fields in myopia“. In: *Vision Research* 46.8-9 (2006), S. 1450–1458.
- [101] A. Seidemann, F. Schaeffel, A. Guirao, N. Lopez-Gil und P. Artal. „Peripheral refractive errors in myopic, emmetropic, and hyperopic young subjects“. In: *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 19.12 (2002), S. 2363–73.
- [102] M. L. Kisilak, M. C. Campbell, J. J. Hunter, E. L. Irving und L. Huang. „Aberrations of chick eyes during normal growth and lens induction of myopia“. In: *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol* 192.8 (2006), S. 845–55.
- [103] J. Wallman, J. I. Adams und J. N. Trachtman. „The eyes of young chickens grow toward emmetropia“. In: *Invest Ophthalmol Vis Sci* 20.4 (1981), S. 557–61.
- [104] F. M. Maier, H. C. Howland, A. Ohlendorf, S. Wahl und F. Schaeffel. „Lack of oblique astigmatism in the chicken eye“. In: *Vision Res* 109.Pt A (2015), S. 68–76.
- [105] M. Millodot. „Effect of ametropia on peripheral refraction“. In: *Am J Optom Physiol Opt* 58.9 (1981), S. 691–5.
- [106] F. Rempt, J. Hoogerheide und W. P. Hoogenboom. „Peripheral retinoscopy and the skiagram“. In: *Ophthalmologica* 162.1 (1971), S. 1–10.
- [107] J. Tabernero und F. Schaeffel. „Fast scanning photoretinoscope for measuring peripheral refraction as a function of accommodation“. In: *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 26.10 (2009), S. 2206–10.
- [108] F. Schaeffel, R. Schippert und C. Schmucker. *Spatial integration of peripheral defocus during emmetropization in chicks and during accommodation in humans*. Conference Paper. 2006.
- [109] F. Schaeffel, G. Hagel, J. Eikermann und T. Collett. „Lower-field myopia and astigmatism in amphibians and chickens“. In: *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 11.2 (1994), S. 487–95.

- [110] K. Schmid und C. F. Wildsoet. „Natural and imposed astigmatism and their relation to emmetropization in the chick“. In: *Exp Eye Res* 64.5 (1997), S. 837–47.
- [111] D. Siedlecki, H. Kasprzak und B. K. Pierscionek. „Schematic eye with a gradient-index lens and aspheric surfaces“. In: *Optics Letters* 29.11 (2004), S. 1197–1199.
- [112] F. Maier, S. Wahl und F. Schaeffel. „Off-axis astigmatism in the isolated chicken crystalline lens“. In: *Vision Res* 129 (2016), S. 61–68.
- [113] S. Reiss, J. Forbrig et al. „[Optimisation of the visualisation technique for optical paths through intraocular lenses for characterisation of multifocal imaging properties of Fresnel-zone plates]“. In: *Klin Monbl Augenheilkd* 231.12 (2014), S. 1183–6.

6 Abbildungsverzeichnis

1.1	Die Entwicklung des frühen menschlichen Embryos. Aus dem Ektoderm entwickelt sich über die Neuralplatte das Neuralrohr, die Grundlage des zentralen Nervensystems. An der rostralen Seite entstehen drei Vesikel des Pros-, Mes- und Rhombencephalon, aus welchen sich das Gehirn differenziert. Am Prosencephalon entstehen die paarigen Augenbläschen als erste Anlagen der Augen. Die letzte Abbildung zeigt die Entstehung der Augienstiele, aus denen der Sehnerv hervorgeht, und die Einstülpung der Vesikelmembran. Hieraus entwickelt sich die Retina, die an der Innenseite liegt (nach: Bear, Mark F. – Neuroscience, 3rd Edition, 2016, SS. 193, 195-6 [4]).	7
1.2	Querschnitt durch das menschliche Auge. Einfallendes Licht wird zunächst durch die Cornea und die Linse gebrochen und, nachdem der Glaskörper entlang der Sehachse passiert wurde, auf die Netzhaut in der Fovea fokussiert. Dabei ist die Abbildung invers. Die Linse ist an den Zonulafasern aufgehängt. Der vergrößerte Ausschnitt zeigt die Nervenzellen der Retina, sowie die Fotorezeptoren. In rot ist die das Auge umgebende Sklera abgebildet, die den Augapfel mechanisch stabilisiert und schützt. Die mittlere blaue Schicht stellt die Chorioidea dar, die das Auge mit Sauerstoff und Nährstoffen versorgt. In orange ist die Netzhaut dargestellt, die an der Papille in den Sehnerv übergeht (aus: Lang, F., Lang, P. – Basiswissen Physiologie, 2. Auflage, 2007, S. 392 [7]).	9

1.3	Verteilung der Fotorezeptoren von der Fovea (0° Sehwinkel) zur Peripherie hin. Im Punkt des schärfsten Sehens herrschen nur Zapfen vor (200000/mm ²); Stäbchen sind hier nicht vertreten. Die Zapfendichte nimmt allerdings nach außen hin sehr stark ab, sodass schon bei wenigen Graden außerhalb der Fovea deren Zahl auf ein Minimum reduziert wird (ca. 4700/mm ²). Im Gegensatz dazu nimmt die Dichte an Stäbchen bis zu einem Maximum bei ca. 10 - 20 Grad zu (ca. 137000/mm ²) und fällt danach wieder stetig nach außen hin ab (ca. 70000/mm ²). Nichtsdestotrotz übersteigt die Zahl an Stäbchen pro mm ² , abgesehen von der Fovea, die der Zapfen deutlich (nach: Oyster, C.W. – The Human Eye – Structure and Function, 1999, S. 665 [13]).	10
1.4	Gefrierschnitt eines Hühnerauges. Die Linse ist als heller Bereich sehr gut zu erkennen. Nur zu erahnen ist, aufgrund ihrer Transparenz, die Cornea unmittelbar außerhalb der über der Linse liegenden vorderen Augenkammer in dunklerem Grau. Den Großteil des Augapfels nimmt der Glaskörper ein. Direkt an diesen grenzt, hier als hellerer Bereich ersichtlich, die Retina. Die darauffolgende, fast schwarze Schicht, bildet das Pigmentepithel und die Chorioidea und als Abschluss die Sklera (mit freundlicher Genehmigung von Prof. Dr. Frank Schaeffel).	11
1.5	Aufbau des Appositionsauges vieler Arthropoden. Einfallendes Licht wird durch die Cornea beim Übergang aus der Luft erstmals gebrochen. Die graduelle Verteilung des refraktiven Index im Kristallkegel führt zu einer exakten Fokussierung des einfallenden Lichts auf die Spitze des nach Innen folgenden Rhabdoms. Hier wird das Licht vielfach gespiegelt, wodurch jegliche räumliche Information innerhalb eines Ommatidiums verloren geht, und an die gesamte Rezeptorzelle entlang des Rhabdoms weitergeleitet (nach: Duke-Elder, S. – System of Ophthalmology – The eye in evolution, 1958, Fig. 134 [1])	13
1.6	Querschnitt eines brechenden Superpositionsauges des Mistkäfers <i>Onitis westermanni</i> . Den Corneae (C) folgen nach Innen die Kristallkegel (CC) und die „clear zone“ (CZ). Einfallendes Licht wird durch den speziellen graduellen Brechungsindex der Kristallkegel erneut parallel auf die Rhabdomen (rh) projiziert (aus: Land, M.F., Nilsson, D.E. – Animal Eyes, 2nd Edition, 2012, Fig. 8.1 [3]).	14

1.7	Vergleich der Zapfen-, Stäbchen- und Ganglienzelldichte mit zunehmendem Sehwinkel. Im Bereich der Fovea ist die Ganglienzell- und Zapfendichte am größten und vergleichbar hoch. Die Stäbchen sind allerdings in der Fovea überhaupt nicht vertreten. Der Bereich zwischen -10° und ca. -18° ist der rezeptorfreie Bereich der Papille („blinder Fleck“), an der die Axone der Ganglienzellen den Augenhintergrund durchdringen und in den Sehnerv übergehen (nach: Geisler, W., Banks, M. – Visual Performance – Handbook of Optics, Chapter 25, 1995, Fig.2 [32]).	18
1.8	Sowohl Kleinkinder, als auch Küken nach dem Schlupf, weisen eine Hyperopie auf. Dabei ist das Auge (noch) nicht lang genug und der Fokus des in das Auge fallenden Lichts liegt hinter der Netzhaut. Dadurch ist ohne Akkommodation keine scharfe Abbildung auf der Retina möglich. Auch Erwachsene können unter Hyperopie leiden, falls die Emmetropisierung unzureichend ablief (aus: Lang, F., Lang, P. – Basiswissen Physiologie, 2. Auflage, 2007, S. 393 [7]).	22
1.9	Aufgrund zu starken Längenwachstums des Auges fällt bei der Myopie der Fokus des einfallenden Lichts vor die Netzhaut und eine scharfe Abbildung ist nicht möglich. Bei Hühnern kann dies, ebenso wie die Hyperopie, durch Vorsetzen von entsprechenden Linsen (positiv bzw. negativ) vor die Augen, induziert werden. (aus: Lang, F., Lang, P. – Basiswissen Physiologie, 2. Auflage, 2007, S. 393 [7]).	22
1.10	Schematische Darstellung einer astigmatischen Linse. Entlang des horizontalen Meridians (rot) ist die Krümmung der Oberfläche größer, als in vertikaler Richtung (blau). Dadurch ist ebenfalls die Brechkraft im horizontalen Meridian größer und es entstehen für beide Meridiane getrennte Brennpunkte. An einem beliebigen Punkt zwischen beiden Brennpunkten ist eine scharfe Abbildung beider Ebenen zugleich unmöglich; die Punkt-bildverwaschungsfunktion ist im „Sturm’schen Intervall“ elliptisch oder im „Punkt kleinster Verwirrung“ eine Scheibe (Stabsichtigkeit). (Nach: I, Sebastian Kroch, CC BY-SA 3.0 http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/de/legalcode)	23

- 1.11 Eine sphärische Oberfläche hat gleiche Krümmungsradien im horizontalen (S, sagittal) und vertikalen (M, meridional) Meridian. Trifft allerdings ein Lichtstrahl unter einem Winkel zur optischen Achse auf, so entsteht ein schräger Astigmatismus. In der Abbildung hat das Lichtbündel einen Winkel in der vertikalen Achse, wodurch die Krümmung bzw. Brechkraft in der horizontalen Ebene konstant bleibt, in der vertikalen Richtung jedoch mit zunehmendem Winkel proportional zunimmt. Dadurch entstehen wiederum zwei Brennpunkte und im Bereich dazwischen ist keine verzerrungsfreie Abbildung möglich. (Nach: Michael Schmid, CC BY-SA 3.0, <http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/de/legalcode>) 25
- 1.12 Prinzip der infraroten Photorefraktion. Ausgehend von einer infraroten LED fällt das Licht in das Auge und wird am Augenhintergrund reflektiert. Fixiert der emmetrope Proband die LED, so wird von der Kamera kein Licht registriert und die Pupille erscheint schwarz. Im Falle eines zu langen Auges, wie der Fall bei der Myopie, so erscheint der untere Teil der Pupille hell; ist das Auge zu kurz (Hyperopie), so ist der obere Teil der Pupille hell erleuchtet. Durch das Maß des Helligkeitsverlaufs kann die Fehlsichtigkeit des Auges bestimmt werden (mit freundlicher Genehmigung von Prof. Dr. Frank Schaeffel). 27

7 Tabellenverzeichnis

1.1 Auswahl an Rezeptorwinkeln und entsprechenden räumlichen Auflösungs-
frequenzen (nach: Land, M.F., Nilsson, D.E. – Animal Eyes, 2nd Edition,
2012, Table 3.1 [3]) 19

8 Weitere Publikationen

8.1 Vorträge

- 15.12.2016 „Optics in the peripheral visual field in chickens“, Final Report, Forschungsinstitut Augenheilkunde, Universität Tübingen
- 14.06.2015 „Lack of oblique peripheral astigmatism in chickens“, Young Researcher Vision Camp, Schloss Wildenstein, Leibertingen-Wildenstein
- 20.11.2014 „Lack of oblique peripheral astigmatism in chickens“, Progress Report, Forschungsinstitut Augenheilkunde, Universität Tübingen
- 25.10.2014 „Hühner haben keinen schrägen, peripheren Astigmatismus (im Vergleich zum Menschen)“, Arbeitskreis Ophthalmologische Optik, Ilmenau
- 16.11.2013 „Is adaptation to perceived interocular differences in height explained by vertical fusional eye movements“, Arbeitskreis Ophthalmologische Optik, Darmstadt

8.2 Poster

- 24.09.2015 „Lack of oblique astigmatism in the chicken lens in situ“, International Myopia Conference, Wenzhou, China
- 14.06.2015 „Lack of oblique peripheral astigmatism in chickens“, Young Researcher Vision Camp, Schloss Wildenstein, Leibertingen-Wildenstein
- 06.05.2014 „Lack of oblique peripheral astigmatism in the chicken eye, comparison to the human eye and possible consequences for emmetropization“, Association for Research in Vision and Ophthalmology (ARVO), Annual meeting, Orlando, Florida, USA

9 Danksagung

Mein Dank gilt Prof. Dr. Frank Schaeffel, der mir die Möglichkeit gab, diese Doktorarbeit in seiner Arbeitsgruppe anzufertigen und mich dabei stets mit vollem Tatendrang unterstützte. Seine Motivation und Begeisterung waren immer ein Vorbild für mich.

Weiterhin möchte ich mich bei Prof. Dr. Hanspeter A. Mallot für seine Einwilligung, mein Betreuer und Gutachter meiner Arbeit zu sein, bedanken.

Ohne die (ehemaligen) Mitglieder der AG Schaeffel wäre diese Arbeit niemals zu Stande gekommen. Ich möchte mich bei Gabi, Marita, Sandra, Ute, Klaus, Weizhong, Yun, Uli, Lena, Lissu, Eva, Tudor und Alexandra für die vielen guten Ratschläge, Gespräche und hervorragende Zusammenarbeit sehr bedanken.

Den Mitarbeitern der Werkstatt gilt mein Dank für die Konstruktion meines Versuchsaufbaus.

Meiner Familie danke ich für die Liebe, Unterstützung und das stete Vertrauen in mich. Ohne Euch wäre diese Arbeit niemals zustande gekommen.

Das Beste zum Schluss. Liebe Lara, ohne deine Unterstützung, dein Engagement, deine Liebe und unendliches Vertrauen in mich hätte ich diese Arbeit niemals zu Ende gebracht. Du bist mir stets eine treue Komplizin und bist diesen Weg gemeinsam mit mir gegangen. Ich hoffe, unser Abenteuer wird niemals enden.