

1 Einleitung

1.1 Ziele und Gliederung

In dieser Doktorarbeit sollte das Farbumscheidungsvermögen und die Chromazität (Anzahl spektraler Photorezeptortypen) des Farbsehens afrikanischer Zwergziegen (*Capra hircus*, L.) durch verhaltensanalytische Untersuchungen bestimmt werden. Die Untersuchungen wurden mit 2 Gruppen á 10 (**Gruppe A**) bzw. 9 (**Gruppe B**) afrikanischen Zwergziegen (*Capra hircus*, L.) am Forschungsinstitut für die Biologie landwirtschaftlicher Nutztiere, Wilhelm-Stahl-Allee 2 in 18196 Dummerstorf mit Hilfe einer weiterentwickelten vollautomatischen Dressur- und Testapparatur, nebst Computermonitor zur Präsentation von Farbreizpaaren, durchgeführt (**Kap. 2-4**). In **Gruppe A** waren weibliche Tiere im Alter von 4-5 Monaten mit den Ohnummern 216, 217, 220, 226, 232, 237, 241, 246, 249 und 254) und in **Gruppe B** männliche Tiere im Alter von 5 Monaten mit den Ohrnummern 319, 320, 321, 330, 334, 340, 341, 342 und 360. Die Tiere wurden vom Forschungsinstitut für die Biologie landwirtschaftlicher Nutztiere zum Zwecke der Durchführung von Lernexperimenten und der Feststellung der Heredität der Erlernbarkeit bestimmter Formen in Diskriminationsexperimenten über mindestens 5 Jahre in Dummerstorf gehalten.

Die Ergebnisse zeigen, dass die Zwergziegen Farbreize als Futtersignal erlernen und von alternativen Farbreizen unterscheiden können (**Kap. 3.2–3.7**). Die Ergebnisse zeigen darüber hinaus, dass die Zwergziegen Trichromaten sind, d. h., dass der von den Photorezeptoren aufgespannte Farbreizdiskriminationsraum (**Kap. 1.3.5**) dreidimensional ist (**Kap. 3.5, 4.4, 5**).

1.2 Definitionen und Vereinbarungen

1) Das „Farbsehen von Tieren“ wird i. A. operational definiert als eine „farbige Lichter unterscheidende Verhaltensreaktion“. Das Vorhandensein von Farbbeimpfindungen wird nicht vorausgesetzt.

2) „Chromazität“ des Farbsehens bezeichnet die Anzahl unterschiedlicher Spektralklassen von Photorezeptoren, die essentiell am Farbreizwahlverhalten beteiligt sind.

3) Farbreize werden **a)** durch Farbbezeichnungen des Menschen in Anführungszeichen, z. B. Farbreiz „Rot“, der „weiße“ Farbreiz, „gleichhelle“ Farbreize benannt oder **b)** durch tierspezifische, subjektive Eigenschaften, die über Verhaltensreaktionen bestimmt wurden, gekennzeichnet, z. B. als (für das jeweilige Tier) **gleichhelle** Farbreize. **c)** Farbbezeichnungen in Abbildungen, werden wie üblich benannt, z. B. als rote Linie, blaue Fläche, usw.

4) Als „Landwirtschaftliche Nutztiere“ werden, in Anlehnung an die Tierschutz-Nutztierhaltungsverordnung (BGL I 2001, S. 2759), im Wesentlichen die in der Landwirtschaft gehaltenen warmblütigen Wirbeltiere (Vieh) verstanden. Der Begriff kennzeichnet im Folgenden den Zwergziegen ähnliche Tiergruppen, deren Farbsehen bislang nicht bzw. nur in Anfängen untersucht ist, wie z. B. Rinder, Schweine, Ziegen, Schafe, Geflügel, Damwild und Pferde.

1.3 Farbsehen bei Mensch und Tier

1.3.1 Geschichtliches

Bereits bei den Griechen wurde die Farbenlehre zusammen mit der Sehtheorie behandelt. Für Platon war das Sehen ein Zusammenwirken von Auge und Außenwelt. Aristoteles erkannte das Sehen als passives Aufnehmen einer vom farbigen Objekt ausgehenden Wirkung auf das Auge. Isaak Newton (1704) zeigte im 17./18. Jahrhundert durch experimentelle Analyse monochromatischen Lichts mit Hilfe dreikantiger Glasprismen, dass die Aufspaltung des Tageslichts (Weißlicht) in verschiedene, nicht mehr zerlegbare Komponenten (Spektrallicht) möglich ist und die Vereinigung aller Spektrallichter wiederum achromatisches Licht ergibt (Newton, 1704; rev. Kölbing, 1988).

Die Farbwahrnehmung entsteht im visuellen System dadurch, dass Licht in drei spektral unterschiedlich empfindlichen Zapfentypen absorbiert und deren elektrische Erregungen in den nachgeschalteten Neuronen analysiert werden. Die Signale der farbkodierenden Neuronen steuern schließlich die Farbempfindungen (Backhaus, 1998). Die neuronale Verrechnung der Farbreize beruht auf einem Vergleich der Erregungszustände der unterschiedlichen Zapfentypen durch farbantagonistische Ganglionzellen und nachgeschaltete Gegenfarben-Neuronen, die durch die Zapfen erregt bzw. gehemmt werden (Backhaus, 1998, 2001).

Die ältesten Theorien des Farbsehens sind die Drei-Komponenten-Theorie nach Young-Helmholtz (Helmholtz, 1861) und die Gegenfarbentheorie nach Hering (1874). Die Young-Helmholtz Theorie besagt, dass in drei hypothetischen Resonatoren (die drei Zapfentypen) mit Absorptionsmaximum im „Rot“ - (560–580nm), „Grün“ - (530–540 nm) und „Blau“ - Bereich (440-450 nm) die Lichtabsorption gemäß der spektralen Sensitivitätsfunktionen erfolgt. Dabei werden die drei Typen in unterschiedlichen Verhältnissen erregt. Durch die Young-Helmholtz Theorie kann das identische Aussehen physikalisch verschiedener (metamerer) Lichtmischungen erklärt und in sog. Farbreizräumen

berechnet werden (**Kap. 1.3.5**). Die Young-Helmholtz-Theorie erklärt ferner die häufigsten Farbfehlsichtigkeiten als das Fehlen des entsprechenden Zapfentyps. Farbfehlsichtige dieses Typs können entsprechende Reihen von Lichtmischungen nicht unterscheiden. Auf diesem Konzept beruht z. B. der Nachweis der Chromazität der Farbreizunterscheidung bei Tieren (s.u.).

Die Gegenfarbentheorie nach Hering beschreibt die Zusammensetzung der Farbempfindungen aus den Elementarfarben Rot, Grün, Blau, Gelb, Schwarz und Weiß. Heute wissen wir: Die auf Lichtmischungen aus „Rot“ - und „Grün“ - Licht, sowie „Blau“ - und „Gelb“ - Licht quantitativ und qualitativ unterschiedlich ansprechenden Ganglionzellen (s. u.) stehen mit den entsprechenden Zapfentypen in Verbindung (Baumann, 1968). Beim Menschen gibt es verschiedene Typen von Horizontalzellen in der Netzhaut und nachgeschaltete Neuronen (farbkodierende Neuronen), die bei Belichtung mit „Rot“ - Licht mit Depolarisierung und mit „Grün“ - Licht mit Hyperpolarisation antworten; andere reagieren bei „Gelb“ - Licht mit Depolarisierung und bei „Blau“ - Licht mit Hyperpolarisation. Außerdem gibt es Ganglionzellen, die nicht farbantagonistisch reagieren, sondern die Helligkeit kodieren.

Die Drei-Zonen-Theorie von von Kries (1882) vereint schließlich die Theorie von Young und Helmholtz mit der Gegenfarbentheorie Herings. Hurvich und Jameson (1957) entwickelten ein erstes Modell, in dem sie das Vorkommen von drei Rezeptortypen nach der Young-Helmholtz-Theorie gemäß von Kries mit Hering's Theorie der sechs Elementarfarben verknüpften. Die Signale der Photorezeptoren werden kombiniert, sodass sie eine gegensätzliche Antwort in einem folgenden Neuron (Gegenfarbennuron) hervorrufen und für die Heringschen Gegenfarbenpaare, Rot-Grün und Blau-Gelb, kodieren. In einem dritten Neuronentyp, der die Erregungen aller drei Zapfentypen und der Stäbchen summiert, wird die Lichtintensität als Helligkeit kodiert und die Information für die Elementarfarben Schwarz und Weiß bereitgestellt (siehe **Kap. 1.3.4**).

Die physiologische Modellierung des Farbsehens von Mensch und Tier schreitet seither mit weiteren psychophysischen und physiologischen Befunden voran (siehe Backhaus, 1998, 2001, Backhaus et al. 2001).

1.3.2 Das Auge: Anatomie und neuronale Verschaltung der Retina

Das Licht, das durch den dioptrischen Apparat des Wirbeltierauges (**Abb. 1**) auf die Photorezeptoren der Netzhaut fällt (Lichtrezeption), wird in elektrische Nervenregungen

umgewandelt (Phototransduktion), die im *Nervus opticus* und *Tractus opticus* zum *Corpus geniculatum laterale* (LGN, **Abb. 2**), zum *Colliculus rostralis* und zur prätektalen Region (*Area optica*, Sehrinde) im Okzipitalpol des zentralen Nervensystems (ZNS) weitergeleitet und bewertet werden (Lichtperzeption), wodurch schließlich eine visuelle Wahrnehmung entsteht. Die Zahl der Nervenfasern im Sehnerv ist umso größer, je besser das Sehvermögen ausgebildet ist. Z. B. hat die Ratte ca. 80.000 Nervenfasern in einem Sehnerv, die Katze 120.000, der Hund 170.000, das Schaf 650.000, das Schwein 680.000 und der Rhesusaffe 1.210.000 (Kolb, 1989).

Die Augenhöhle (*Orbita*) der Ziege, ebenso wie die des Menschen und der Katze, besteht aus sechs Knochen und nimmt 21,26 % der Länge des Schädels ein (Taha et al., 1992).

Die Wand des Hohlkörpers Auge besteht aus drei Schichten (*Tunicae*): **1**) der äußeren Augenhaut (*Tunica externa bulbi*), gebildet von der Lederhaut und der Hornhaut (*Sklera* und *Cornea*), **2**) der mittleren Augenhaut (*Tunica media bulbi* oder *Uvea*), die von der Aderhaut (*Choroidea*) mit Ziliarkörper (*Corpus ciliare*) und Iris gebildet wird und **3**) der inneren Augenhaut (*Tunica interna bulbi*), die aus der Netzhaut (*Retina*) mit ihrem blinden Fleck (*Discus nervi optici*) und dem Sehnerven (*Nervus opticus*) besteht. Den Inhalt des dreischichtigen Augapfels (*Bulbus oculi*) bilden das Kammerwasser (in der vorderen und hinteren Augenkammer), die Linse (*Lens*) mit ihrem Aufhängeapparat (*Corpus ciliare*) und der den größten Teil des okularen Binnenraums einnehmende Glaskörper (*Corpus vitreus*). **Abb. 1** liefert einen Überblick über die innere Anatomie des Auges. Sie zeigt schematisch Zellentypen in der Netzhaut (Siemers, 2002).

Das Licht wird wellenlängenabhängig von den Photorezeptoren der Retina gemäß ihrer spektralen Sensitivitätsfunktionen absorbiert und durch den Transduktionsprozess in elektrische Erregungen umgewandelt. Die Energie der Photonen ist zu deren Wellenlänge umgekehrt proportional. Eine Konfigurationsänderung des lichtempfindlichen Moleküls Rhodopsin erfolgt jedoch, wenn ein Photon absorbiert wird (unabhängig von seiner Energie). Die Absorptionswahrscheinlichkeit hingegen hängt von der Wellenlänge der Photonen ab (spektrale Sensitivitätsfunktion). Die Photorezeptorzelle kodiert so in ihrem Membranpotential die Gesamtanzahl der pro Zeiteinheit absorbierten Photonen.

Das Wirbeltierauge und die Retina

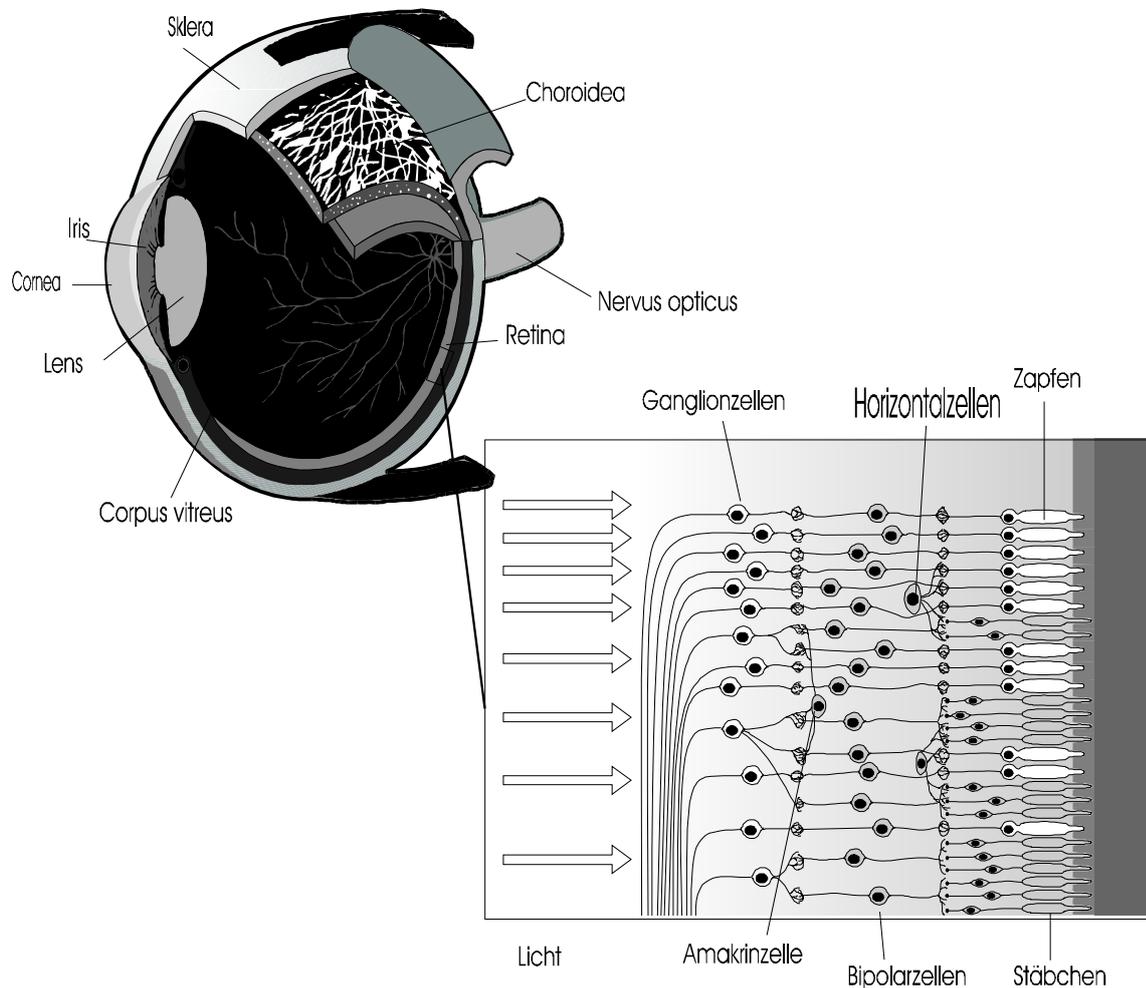


Abb. 1 Schematische Darstellung der Anatomie des menschlichen Auges (oben links) und der Netzhaut (*Retina*, unten rechts) als Beispiel für ein Wirbeltierauge. Die Netzhaut stellt die innerste der drei Schichten des hinteren Auges dar. Das Licht durchläuft zuerst eine Schicht aus Nervenzellen, bestehend aus Ganglionzellen, Amakrinzellen, Bipolarzellen und Horizontalzellen, bevor es auf die Stäbchen und Zapfen (Photorezeptoren) trifft. Unmittelbar hinter diesen schon in der Aderhaut (*Choroidea*) liegt bei einigen Tierarten eine Reflektionszone, das *Tapetum lucidum* (siehe Text). (Nach Siemers, 2002).

Die Netzhaut (*Retina*) des Säugetierauges lässt sich als ein vorgeschobener Gehirnteil mit entsprechenden Nervenzellen und ihren Verbindungen betrachten, der mit Lichtsinneszellen (Photorezeptoren: Stäbchen und Zapfen) und Neuronen ausgestattet ist. Als adäquater Reiz dient i. A. sichtbares Licht, d. h. elektromagnetische Wellen mit einer Wellenlänge (λ) zwischen 400 und 750 nm. Im Gegensatz zu vielen Invertebraten (z. B.

Insekten) verhindern bei Wirbeltieren Pigmentfilter ein Eindringen ultravioletter (UV-) Strahlung ($\lambda < 400 \text{ nm}$) durch Absorption in der Hornhaut, im Kammerwasser und in der Linse (Zrenner & Eysel, 1992), was ein Sehen im UV-Bereich unmöglich macht. Beim Säugetierauge liegt die Schicht der Photorezeptoren von der Glaskörperseite abgewandt, eingebettet in die Schicht der retinalen Pigmentepithelzellen (**Abb. 1**), die ihrerseits über die Bruchsche Membran die Ernährung der Photorezeptoren und äußeren Netzhautschichten durch die Aderhaut (*Chorioidea*) beeinflussen (Zrenner & Eysel, 1992). An der Netzhaut werden histologisch 10 Schichten unterschieden (Schröder, 1989). Für das Sehen relevant sind hauptsächlich die beiden äußersten Schichten des Auges:

2.1. Die Schicht der Stäbchen und Zapfen, die durch Lichteinfall elektrisch erregt werden, bilden zusammen die Neuroepithelschicht (*Stratum neuroepitheliale*). Die Stäbchen sind zylindrische, schlanke Zellen, die Zapfen sind kegelförmig. Die Anzahl der Stäbchen überwiegt bei Weitem die Anzahl der Zapfen, wobei sich das Verhältnis Zapfen zu Stäbchen, sowie ihre Lokalisation in der Retina bei den verschiedenen Säugetierarten unterscheidet. Das Verhältnis von Stäbchen zu Zapfen in der Netzhaut, z. B. von Schafen, beläuft sich auf 8:1. Beim Schwein sind 7% der Photorezeptoren Zapfen (Miller & Snyder, 1977), wobei im Zentrum (*Area centralis*) ein Verhältnis von 14:1 und in der Peripherie von 3:1 vorliegt (Hao et al., 1992). Beim Rind liegt das Verhältnis in der Peripherie zwischen 5:1 und 6:1 (Rochon-Duvigneaud, 1943). Bei Ziegen zeigten Hughes und Whitteridge (1978) die Existenz einer runden zentralen Zone (*Area centralis*) mit einem Durchmesser von ca. 6,3 mm (entspricht 30°-Sehfeld) am temporalen Ende des Sehstreifens (*Area striaeformis*).

2. Die Pigmentepithelschicht (*Stratum pigmentosum*) ist äußerste Schicht des Auges, deren polygonale Epithelzellen das braune, melaninhaltige Fuszin enthalten.

Eine Besonderheit des Säugetierauges, die beispielsweise dem Menschen und dem Schwein fehlt, bildet das *Tapetum lucidum* (zellig beim Fleischfresser, bindegewebig-fibrös bei Pferd und Wiederkäuer, Zietschmann, 1943), eine besondere Schicht der *Chorioidea*, mit der eine Reflexion von nicht absorbierten Lichtstrahlen, zur Erhöhung der Absorptionswahrscheinlichkeit beim Nachtsehen, erfolgt. Über dem *Tapetum lucidum* ist die *Retina* pigmentlos.

Tiere, die verschiedene spektrale Zapfentypen in ihrer *Retina* besitzen, sind generell zur Analyse der spektralen Zusammensetzung von Licht gemäß der spektralen Empfindlichkeiten der Photorezeptoren befähigt, was ein Farbsehen ermöglicht (siehe

operationale Definition, **Kap. 1.2, 1**), während diejenigen mit einer reinen Stäbchenretina höchstens ein achromatisches Farbsehvermögen (Hell-Dunkelsehen) besitzen können. Stäbchen absorbieren beim Menschen Licht bereits bei ca. 10^{-5} cd/m² (Absolutschwelle) und sind bei etwa 1 cd/m² gesättigt. Sie dienen hauptsächlich dem Dämmerungssehen und befinden sich bei Tageslichtintensitäten in der Sättigung. Die Zapfen arbeiten ab ca. 10^{-1} cd/m² (Kirschfeld, 1996).

Die Hellempfindlichkeit wird beim skotopischen (Dämmerungs-) Sehen von den Stäbchen (Empfindlichkeitsmaximum bei $\lambda = 502$ nm) bestimmt und beim photopischen (Tageslicht-) Sehen von den Zapfen. Beim Menschen hängt die Hellempfindlichkeitsfunktion davon ab, ob das Auge dunkel- oder helladaptiert ist (Purkinjé-Verschiebung). Die Hellempfindlichkeitsfunktion beruht sowohl auf den Stäbchen (Dämmerungssehen) als auch auf den drei Zapfentypen (Tageslichtsehen).

1.3.3 Neuronale Verschaltung im Gehirn

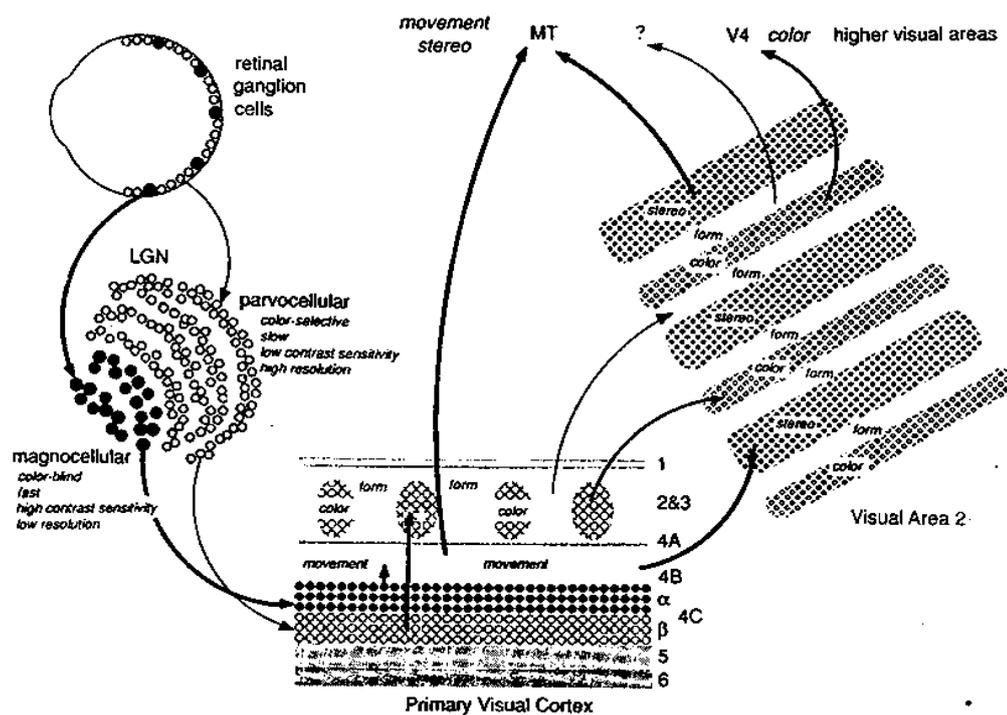


Abb. 2 Anatomisches und physiologisches Verschaltungsschema von Neuronen des Farbkodiersystems von Primaten (siehe Text). Die retinalen Ganglionzellen (retinal ganglion cells) leiten die Nervenimpulse zum Corpus geniculatum laterale (LGN). Von dort gelangen sie über das β -Band der primären Sehrinde (Primary Visual Cortex) über die Sehregion 2 (Visual Area 2) zur Sehregion 4 (V4), wo die Wahrnehmung generiert wird (Aus Backhaus et al., 2001, nach Livingstone & Hubel, 1988).

Jede Ganglienzelle der Netzhaut (**Abb. 1**) des Primatenauges erhält Information aus einem begrenzten Bereich von Photorezeptoren (rezeptives Feld). Die Erregungsmuster

(Spikefrequenzen) der Ganglienzellen (Retinal ganglion cells) werden über das primäre Sehzentrum im Mittelhirn (β -Band der primären Sehrinde, primary visual cortex) an das sekundäre Sehzentrum in der Großhirnrinde (Visual Areas V2 und V4) geleitet, die schließlich für die Farbempfindung kodieren (**Abb. 2**).

Aus anatomischen und physiologischen Befunden allein kann nicht auf das Vorhandensein und die Eigenschaften des Farbsehens geschlossen werden. Hierfür sind verhaltensanalytische Untersuchungen notwendig (s. u.).

1.3.4 Neuronale Kodierung und Farbempfindung

Die auf die *Retina* wirkenden Reize (Licht) rufen beim Menschen, und vermutlich in ähnlicher Weise auch bei Tieren, im Großhirn Farben als subjektive Empfindungen hervor:

- 1) Die Stäbchen erlauben bei geringer Lichtintensität (Dämmerung), z. B. bei Nacht (Sternenlicht, Mondlicht), nur achromatisches (Schwarz-Weiß)-Sehen, einschließlich einer entsprechenden Helligkeitsempfindung. Chromatische Farbempfindungen, einschließlich der Helligkeitsempfindung, werden beim photopischen Sehen wesentlich durch die Zapfen vermittelt und hängen von den spektralen Empfindlichkeiten der verschiedenen Zapfentypen ab, charakterisiert durch ihre Absorptionsmaxima. Die Verrechnung der Erregungen der nachgeschalteten Neuronen ermöglicht die Unterscheidung von Farbreizen, die sich in ihrer spektralen Intensitätsverteilung unterscheiden (Rev. Jacobs, 1990; Backhaus, 2001).
- 2) Farbe lässt sich u. A. beschreiben durch Farbton, Helligkeit und Sättigung (z. B. Wyszecki & Stiles, 1982). Bei Erregung aller drei spektralen Zapfentypen im richtigen Verhältnis, z. B. durch die kalibrierten Farbreize $R=B=G$ eines Monitors, empfindet man die Farbe Weiß. Sind sie nicht erregt, hat man die Farbempfindung Schwarz (bzw. Eigengrau). Die Helligkeit der Farbeindrücke wird durch die Intensität des einfallenden Lichtes bestimmt.

Das Farbsehen des Menschen erlaubt zwei verschiedene Klassen von Untersuchungsmethoden: **1)** die der objektiven, physiologischen Messung und **2)** die der subjektiven psychologischen Messung. Der Gegenstand der ersten Methodenklasse wird durch den Farbreiz mit seinen physikalischen Komponenten (Wellenlänge, Weißlichtanteil, Intensität, siehe **Anhang A**) sowie der physikalisch-chemischen Erregung von

Photopigmenten, Zellmembranen der Photorezeptoren und Neuronennetzwerke gebildet. Gegenstand der zweiten Methodenklasse sind die Farbempfindungen.

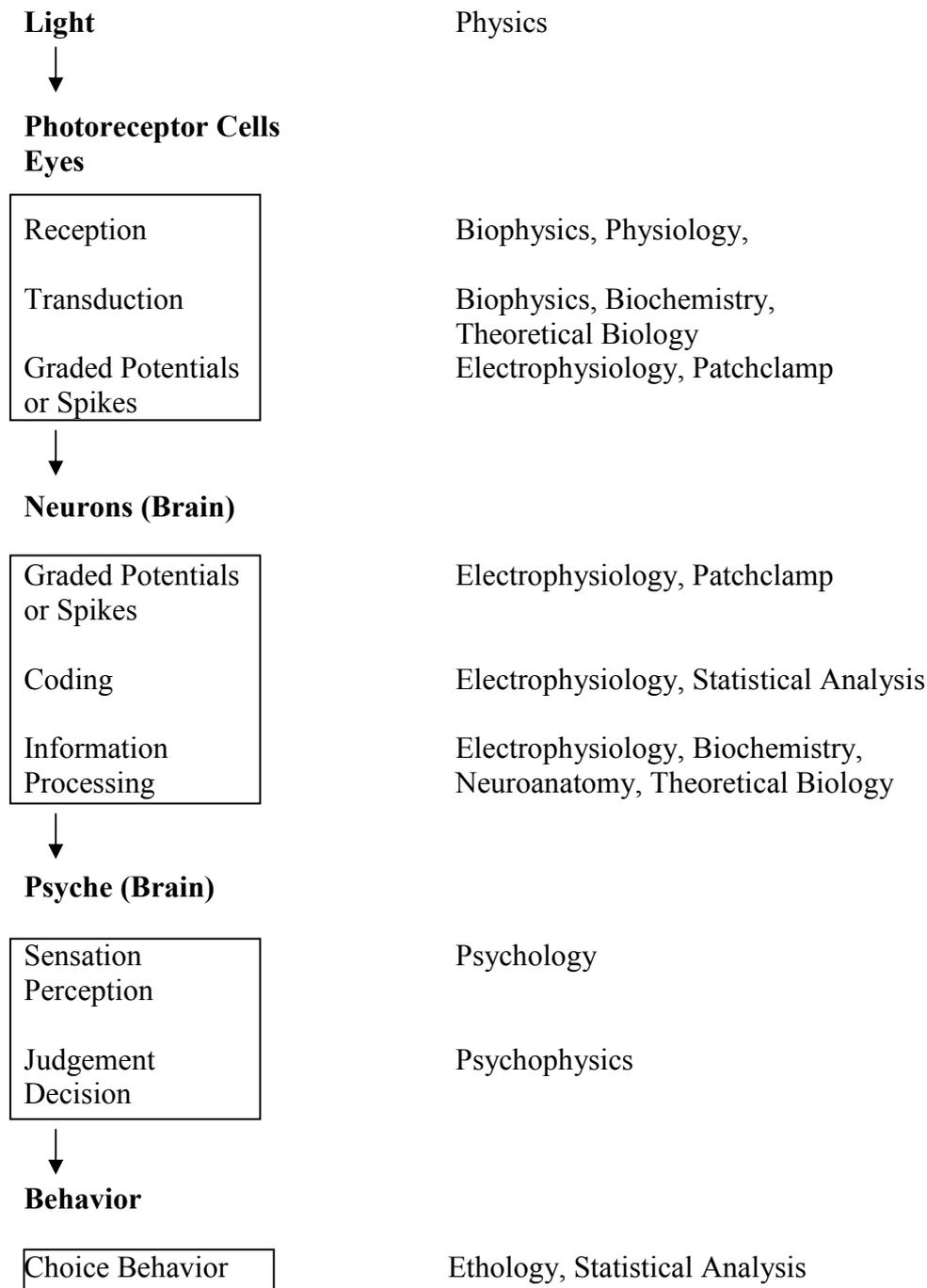


Abb. 3a Struktur des Farbsehprozesses (links) und zugehörige Forschungsgebiete (rechts). Farbsehsysteme besitzen eine Kausalkettenstruktur. (Aus Backhaus, 1999, Fig. 2.1).

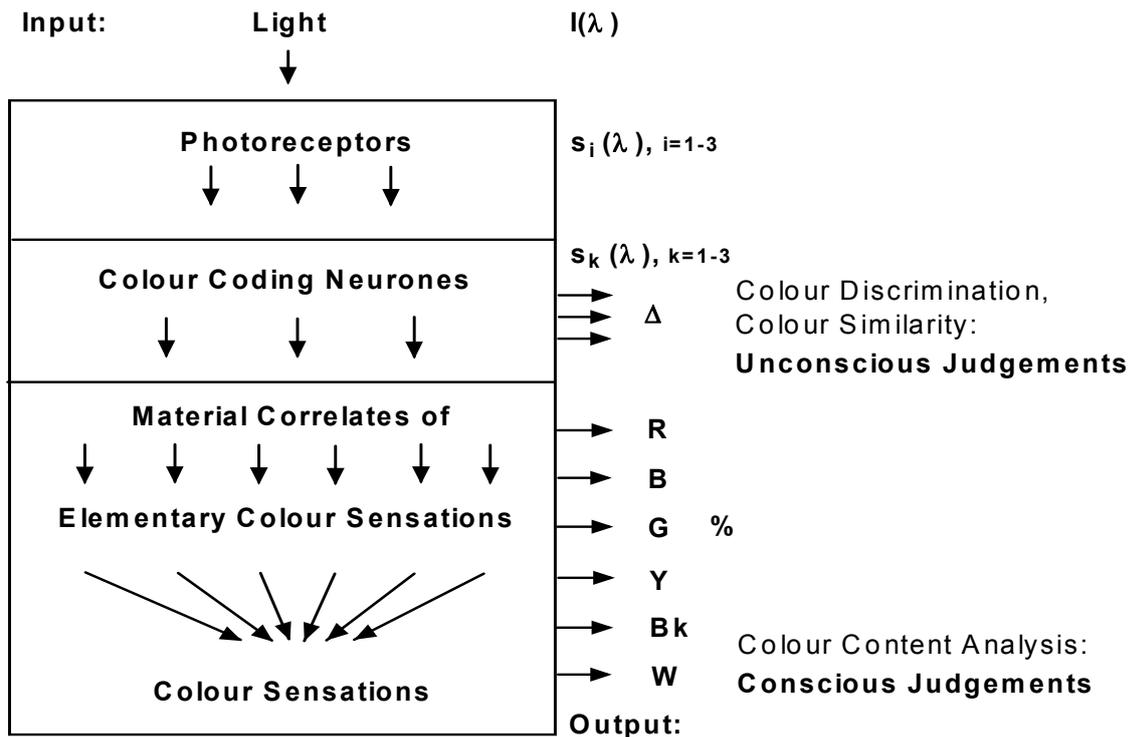


Abb. 3b Struktur des Farbsehens und Urteilstypen im psychophysischen bzw. Wahlverhaltensexperiment. Licht erregt die Photorezeptoren und nachgeschaltete farbkodierende Neuronen. Farbdiskriminations- und Farbhähnlichkeitsurteile beruhen ausschließlich auf den unbewussten elektrischen Erregungen dieser Neuronen. Die von diesen Erregungen gesteuerten bewussten Farbeempfindungen spielen für die Interpretation der Ergebnisse von Farbdiskriminationsexperimenten keine Rolle. (Aus Backhaus, 2001, Fig. 3).

Abb. 3a gibt eine Übersicht über die allgemeine Kausalstruktur von Farbsehsystemen bei Mensch und Tier mit den dazugehörigen Wissenschaftsdisziplinen (Backhaus, 1999). Licht (Physik) wird in den Photorezeptoren der Augen absorbiert (Biophysik, Physiologie) und in elektrische Erregungen (graduierte Potentiale bzw. Spikes) transduziert (Biophysik, Biochemie, Elektrophysiologie, Einzelkanalableitungen). Die Erregungen werden durch die Neuronennetzwerke des Gehirns (Elektrophysiologie, Einzelkanalableitungen, Neuroanatomie, Biophysik, Biochemie, statistische Analyse) weiterverarbeitet und kodieren schließlich die Information für die Farbreizunterscheidung und für die Farbempfindung (Psychologie, Verhaltensbiologie, statistische Analyse).

Genauere Analysen der Struktur des Farbsehens (Farbreizdiskriminations- vs. Farbeempfindungsräume) des Menschen und von Tieren (insbesondere Honigbiene, s. u.) ergab übereinstimmend, dass Farbreizdiskriminationsexperimente, wie sie in dieser Arbeit mit Zwergziegen durchgeführt wurden, ausschließlich auf den Erregungen farbkodierender Neuronen beruhen (siehe **Abb. 3b**). Farbeempfindungen werden für die Erklärung der Ergebnisse von Farbreizdiskriminationsexperimenten nicht benötigt (Backhaus, 2001).

Daraus ergibt sich für die vorliegenden verhaltensanalytischen Untersuchungen des Farbreizdiskriminationsvermögens und der Chromazität des Farbwahlverhaltens von Zwergziegen das folgende Schema:

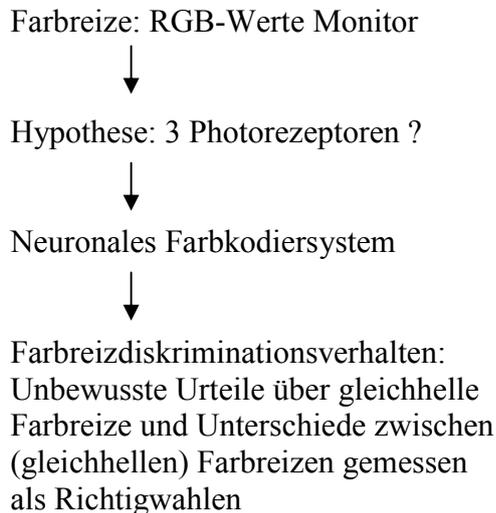


Abb. 3c Schema für die Interpretation der Ergebnisse der verhaltenanalytischen Experimente zum Farbreizdiskriminationsvermögen und der Chromazität des Farbwahlverhaltens von Zwergziegen. Die Hypothese, dass das Farbdiskriminationsvermögen von Zwergziegen trichromatisch ist, wurde versucht durch Wahlverhaltensexperimente zu widerlegen.

1.3.5 Gleichhelle Farbreize und Chromazität

Die Frage, ob ein Tier chromatische Farbreize unterscheiden kann und nicht nur helles von dunklem Licht, muss im Verhaltensexperiment durch einen Nachweis des Unterscheidungsvermögens von subjektiv gleichhellen Farbreizen beantwortet werden. Dazu wird das Tier **1**) auf einen konstanten Lichtreiz durch Belohnung (Futter) konditioniert und **2**) in Tests die Richtigwahlen im Zwei-Alternativen-Experiment gemessen. Der zweite Lichtreiz wird dabei in der Intensität über den gesamten Bereich variiert. Gibt es für alle untersuchten Dressurreize stets eine Lichtintensität, bei der die beiden Farbreize verwechselt werden, so ist das Tier offensichtlich ein Monochromat, d. h. es besitzt kein Diskriminationsvermögen für farbige Lichter. In diesem Fall ist nur ein spektraler Photorezeptortyp essentiell am Farbwahlverhalten beteiligt. Dieser Befund ist unabhängig von dem elektrophysiologischen Nachweis von mehr als einem spektralen Typen von Photorezeptoren. Beispielsweise könnten die Signale mehrerer Photorezeptortypen im neuronalen Kodiersystem funktionell zu einem einzigen spektralen Photorezeptortyp zusammengefasst sein, oder die anderen

Photorezeptortypen könnten für andere Sehsysteme und andere Verhaltensweisen (Kontext) als der Farbdiskrimination bei der Futteraufnahme (z. B. Fluchtverhalten etc., z. B. Insekten: siehe Menzel & Backhaus, 1991) verwendet werden. In der Wirbeltierretina, z. B., könnten entweder nur Stäbchen vorhanden sein (Dämmerungssehen) oder nur ein Zapfentyp (Tageslichtsehen) oder eine Kombination aus Stäbchen und einem spektralen Zapfentyp (Dämmerungs und Tageslichtsehen).

Lässt sich trotz Variation der Lichtintensitäten zweier chromatisch unterschiedlicher Farbreize stets ein Restunterscheidungsvermögen messen, d. h. lassen sich die Lichter nicht durch Helligkeitsabgleich für das Tier identisch einstellen, so gibt es zusätzliche Dimensionen des tierspezifischen (subjektiven) Farbreizdiskriminationsraums. Der Farbreizdiskriminationsraum wird von den essentiell am Farbdiskriminationsverhalten beteiligten spektralen Photorezeptortypen aufgespannt. Die Anzahl der Dimensionen dieses Raumes wird als Chromazität des Farbreizdiskriminationsraums bezeichnet. Die Chromazität wird als die minimale Anzahl von Dimensionen bestimmt, die die Ergebnisse von Farbdiskriminationsexperimenten zu erklären gestattet (s. u.). Sind zwei spektrale Zapfentypen essentiell am Farbreizdiskriminationsverhalten beteiligt, spricht man von Dichromazität. Dabei bleibt **1)** trotz Intensitätsvariation ein (chromatischer) Unterschied zwischen monochromatischen Lichtern im Wahlverhalten nachweisbar. Bei einer bestimmten Intensität wird jedoch **2)** mindestens ein monochromatisches Licht mit achromatischem „Grau“ - Licht verwechselt. Im zweidimensionalen Farbreizraum gibt es nur eine Gerade gleichheller Farbreize.

Sind drei spektrale Zapfentypen essentiell am Farbreizdiskriminationsvermögen beteiligt, so spricht man von Trichromazität. Dabei bleibt, wie bei den Dichromaten, **1)** trotz Intensitätsvariation ein (chromatischer) Unterschied zwischen monochromatischen Lichtern im Wahlverhalten nachweisbar, es gibt jedoch **2)** kein monochromatisches Licht, das mit achromatischem „Grau“ - Licht verwechselt wird. Im dreidimensionalen Farbreizraum (**Abb. 4a**) liegen gleichhelle Farbreize in einer zweidimensionalen Ebene. (Siehe Backhaus, 1998).

Ob anatomisch und physiologisch nachgewiesene Photorezeptoren und Neuronen essentiell am Farbsehen beteiligt sind, muss durch verhaltensanalytische Experimente untersucht werden. Andererseits geben verhaltensanalytische Untersuchungen alleine nur einen Hinweis auf die Chromazität des Farbreizdiskriminationsvermögens. Zusätzlich muss schließlich der anatomische und physiologische Nachweis der entsprechenden spektralen Photorezeptortypen erfolgen. In der vorliegenden Arbeit wird mit Hilfe verhaltensanalytischer

Experimente untersucht, wieviele Zapfentypen bei der Zwergziege essentiell am Farbreizdiskriminationsverhalten beteiligt sind.

Aus den bis 1960 vorliegenden anatomischen und physiologischen Befunden konnte für Säugetiere überhaupt nicht abgeleitet werden, ob und wenn ja welche Farbreize diese wahrnehmen und unterscheiden können (Dücker, 1961), da für viele Säugetierarten weder die Physiologie der verschiedenen Zapfentypen bekannt war (und weiterhin ist), noch die neuronale Verschaltung eindeutig beschrieben werden konnte. Beispielsweise war es erst seit etwa 1964 technisch möglich, intrazelluläre Ableitungen von Photorezeptoren von Insekten (Honigbienen, Autrum & v. Zwehl, 1964) durchzuführen, sowie mikrospektralphotometrische Messungen der spektralen Absorption einzelner Zapfen der Primatenretina (rev. Marks et al., 1986) und von Stäbchen und Zapfen des Menschen (Brown & Wald, 1964; siehe Menzel & Backhaus, 1989) durchzuführen. Beim Menschen konnten drei verschiedene Zapfentypen mikrospektralphotometrisch differenziert werden, die bei 430nm (empfindlich für Licht kurzer (short) Wellenlängen, S-Zapfen), 530nm (empfindlich für Licht mittlerer (middle) Wellenlängen, M-Zapfen) und 560nm (empfindlich für Licht langer (long) Wellenlängen, L-Zapfen) ihr Absorptionsmaximum besitzen (z. B. Jakobs, 1993). Für die Familie der Bovidae (Hausrind, Schaf und Ziege) wurden bisher nur zwei Photopigmente mit Maxima im Bereich der kurzen Wellenlängen (440-455nm) und im Bereich der mittleren und langen Wellenlängen (536-555nm) durch ERG- (Elektroretinogramm-) Messungen (Flicker-Photometrie) gefunden (Jacobs, 1993). ERG-Messungen sind Summenableitungen vieler gewichteter Rezeptorpotentiale, sodass Vorsicht geboten ist beim Schluss auf die Anzahl unterschiedlicher spektraler Zapfentypen. Diese Befunde sagen außerdem nichts über die neuronale Verschaltung aus. Insbesondere kann aus der Anzahl der Spektralklassen von Photorezeptoren nicht erschlossen werden, welche Lichter die Tiere lernen und unterscheiden können (siehe oben). Dies kann nur in verhaltensanalytischen Experimenten geklärt werden.

Bereits Newton (1704) fand nach Mischung einzelner Spektrallichter (durch Prismen zerlegtes Weißlicht) metamere (physikalisch verschiedene, jedoch gleich aussehende) Lichter. Die Ergebnisse dieser Lichtmischexperimente deuteten erstmals auf eine Dreidimensionalität des menschlichen Farbsehens hin. Das Farbsehvermögen des Menschen ist heute, zumindest für bestimmte Sehbedingungen, weitgehend vermessen. Das Farbsehen des Menschen ist beim Tageslichtsehen trichromatisch (drei Zapfentypen), im Dämmerungssehen monochromatisch (Stäbchen). Fehlt ein Zapfen- oder Stäbchentyp, so kann dies nicht nur in Lichtmischexperimenten, sondern auch anatomisch festgestellt werden, z. B. durch Färbung der Blau- bzw. Rotzapfen mit Antikörpern gegen das wellenlängenspezifische Iodopsin

(Röhlich, 1993) und mikroskopischem Nachweis. Beim Menschen unterscheidet man die Dichromaten nach dem fehlenden Zapfentypen in Protanope (Rotblinde), Deuteranope (Grünblinde) und Tritanope (Blaublind). Die genetischen Ursachen für diese Farbfehlsichtigkeiten sind beim Menschen weitestgehend aufgeklärt (Neitz & Neitz, 1998).

Spezifische Farbsehtests mit kritischen Mischlichtern für den Menschen (z. B. Rayleigh- match) lassen Schlüsse auf die Chromazität und damit auf die Dimensionalität des Farbreizdiskriminationsraums zu.

Abb. 4a veranschaulicht geometrisch den Zusammenhang zwischen dem (dreidimensionalen) Farbreizraum, der von den Erregungen (absorbierte Photonen/s/cm²) der drei spektralen Photorezeptortypen aufgespannt wird und der Ebene der subjektiv gleichhellen Farbreize. Hellempfindlichkeitsfunktionen, aus denen Farbreize gleicher subjektiver Helligkeit bestimmt werden können, sind nicht nur für den Menschen in Farbreizdiskriminationsexperimenten bestimmt worden. Für verschiedene Tierarten wurden ähnliche Funktionen gemessen (Honigbiene: von Frisch, 1914; Daumer, 1956; von Helversen, 1972; Goldfisch: Neumeier, 1985). Bei Zwergziegen ist dies noch nicht bekannt. Es zeigte sich, wie bei den anderen Tierarten, dass die Frage nach (operational) gleichhellen Farbreizen (siehe oben), individuell für jedes Einzeltier und für die jeweilige Abstrahlcharakteristik der im Experiment verwendeten Lichter bestimmt werden muss. Eine mittlere Hellempfindlichkeitsfunktion für eine Tierart wäre zu ungenau für den individuellen Helligkeitsabgleich von Lichtern. Die Beurteilung gleichheller Farbreize durch ein Tier, die anhand von Wahlprozenten im Farbreizdiskriminationsexperiment gemessen werden kann, beruht auf den Erregungen der individuellen Farbkodierneuronen (**Abb. 2**) und ist deshalb immer nur für das jeweilige Einzeltier zutreffend. (s. u.).

Im Folgenden wird hypothetisch davon ausgegangen, dass die Zwergziege, ebenso wie der Mensch, drei verschiedene spektrale Zapfentypen besitzt. Ist dies tatsächlich der Fall, d. h., sind die Ziegen tatsächlich Trichromaten, so ist **1**) zu erwarten, dass kein Spektrallicht in der Intensität derart eingestellt werden kann, dass es mit „Grau“ - Licht verwechselt wird und dass **2**) zusätzlich zur subjektiven achromatischen Intensitätsdimension (Helligkeitsdimension) eine 2-dimensionale Ebene im Farbreizdiskriminationsraum existiert. Letzteres kann durch Variation des Weißlichtanteils (spektrale Reinheit) gleichheller Lichter gezeigt werden, die in zwei zueinander senkrechten Richtungen in der Ebene gleichheller Farbreize gemischt werden (s. o.). Wenn die Lichter auf gleiche Helligkeit abgeglichen sind, kann die Unterscheidung nicht nach der Intensitätsdimension erfolgen, sondern nur nach zwei dazu orthogonalen, zusätzlichen Dimensionen.

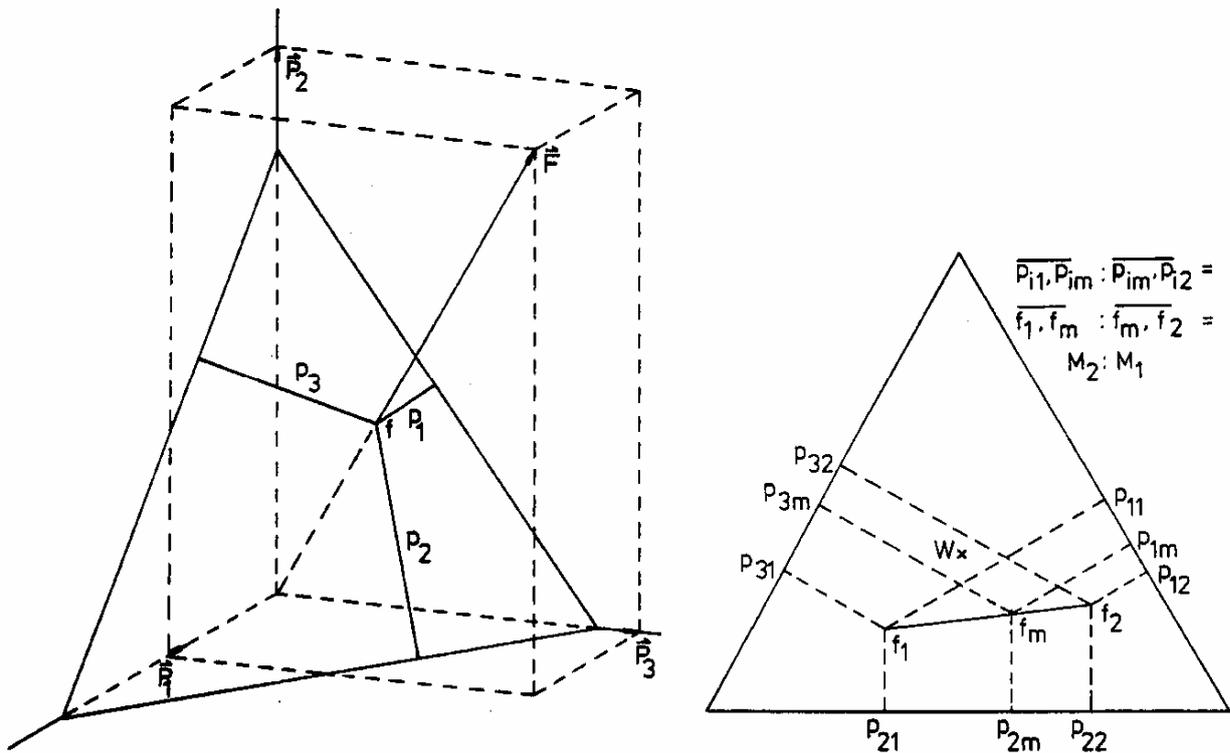


Abb. 4a Farbreizraum und Ebene gleichheller Farbreize. **Links:** Der Farbreizraum wird aufgespannt von den Erregungen (absorbierte Lichtquanten/s/cm²) der drei Photorezeptortypen (Vektor P_{1-3}). Der Farbreizstimulus ist durch den Vektor F dargestellt. Seine Spitze zeigt auf den Farbort im Farbreizraum. Die Ebene gleichheller Farbreize (aufgespanntes Dreieck) liegt im Farbreizraum. Der Schnittpunkt (f) des Vektors $F(f)$ mit der Ebene stellt den Farbort des Farbreizes im Raum mit der Helligkeit der Ebene dar. Durch Variation der Intensitäten (z. B. R, G, B-Werte) der Lichtmischungskomponenten ändern sich die Erregungen P_{1-3} der Photorezeptoren proportional. Gleichhelle Farbreize können im Verhaltensexperiment als minimaler Farbreizunterschied bestimmt werden.

Rechts: Dargestellt sind die Koordinaten einer Lichtmischung f_m aus den beiden Lichtern f_1 und f_2 (siehe Text) und die proportionalen Mischungsverhältnisse. Aus den im Verhaltensexperiment unterschiedenen Mischungsgeraden kann auf die Anzahl Photorezeptoren (Chromazität) eines Farbsehensystems geschlossen werden. (Aus Backhaus, 1998).

Der Farbreizraum (**Abb. 4a**) ermöglicht die Beschreibung des Farbreizdiskriminationsvermögens und die Bestimmung der Chromazität des Farbsehens, wenn das neuronale Farbkodiersystem einer Tierart erst unzureichend bekannt ist. Auch bei Bienen (von Frisch, 1914; Daumer, 1956; von Helversen, 1972) und Hummeln (Mazokhin-Porshnyakov, 1969) war dies zunächst der Fall (rev. Backhaus, 1998). Die Struktur eines physiologischen Farbreizraumes (**Abb. 4a**), aufgespannt von den in den Photorezeptoren

absorbierten Lichtflüssen (P1-3), ist jedoch ähnlich dem Lichtmischraum (**Abb. 4b**), der von den Intensitäten der Mischlichter (R, G, B-Werte) aufgespannt wird. Daumer's Ergebnisse von Lichtmischexperimenten bei der Honigbiene, z. B., lassen sich sowohl im Lichtintensitätsraum (Daumer, 1956) als auch im Rezeptorerregungsraum (Menzel & Backhaus, 1989) darstellen und vergleichen. Die linearen Lichtmischungsgesetze haben sowohl im Lichtintensitätsraum, als auch im Rezeptorerregungsraum Gültigkeit. Beide Räume erlauben zu zeigen, dass das Farbreizdiskriminationsvermögen der Honigbiene trichromatisch ist (Menzel und Backhaus, 1989, 1991). Beide Diagrammtypen erlauben die Bestimmung der Chromazität des Farbreizdiskriminationsvermögens in Wahlverhaltensexperimenten.

1.3.6 Farbreize: Lichtmischung und RGB-Monitor

Farbreize mit den oben beschriebenen Eigenschaften können von einem Computer mit Hilfe eines Monitors erzeugt werden, indem je 3 Phosphore („Rot“, „Grün“ und „Blau“), mit kalibrierten Lichtintensitäten R, G, B, einen farbigen Bildpunkt (Pixel) bilden. Die Farbreize lassen sich als Punkte im RGB-Farbreizraum darstellen, mit den R, G, B-Werten als Koordinaten.

Die Wellenlänge und die Intensität von Licht kann mit physikalischen Geräten gemessen werden (z. B. Simultan-Spektralphotometer, siehe **Anhang A**). Farbreize werden durch ihre spektralen Intensitätsverteilungen eindeutig beschrieben. Als Farbreize dienen sowohl Lichter einzelner Wellenlängen (monochromatisches Licht), als auch breitbandige Lichter, deren spektrale Intensitätsverteilung sich über einen größeren Wellenlängenbereich erstreckt (siehe **Anhang A**). Bei einem Computermonitor wird das Licht mit spannungsabhängiger Intensität von Leuchtdioden (Phosphore) abgestrahlt. Die drei Phosphore emittieren Licht, z. B., der Wellenlängenbereiche $\lambda > 580 - 720$ nm („Rot“ - Licht), $480 - 570$ nm („Grün“ - Licht) und $400 - 570$ nm („Blau“ - Licht).

Ein Monitor, wie die Bildröhre von Fernsehern und jedes andere trivariate (drei Basislichter) Lichtmischgerät, kann einen großen Teil des menschlichen Farbreizraumes durch additive Lichtmischung realisieren (**Abb. 4a**). Additive Lichtmischung bedeutet, dass sich das Licht der drei Basis-Lichter im Auge additiv überlagert, d. h., dass jeder Rezeptor dasselbe Mischlicht erhält und gemäß der jeweiligen spektralen Sensitivitätsfunktion absorbiert. Diese Lichter werden mit einer minimalen Intensität von 0 und einer maximalen relativen Intensität von 255 im entsprechend kalibrierten RGB-Farbreizraum definiert und

über ein Computerprogramm gemäß diesen Intensitätswerten realisiert. Die Wellenlängenbereiche für „Gelb“ -, „Türkis“ - und „Violett“ - Licht werden durch additive Lichtmischung von jeweils zwei der obigen Komponenten dargestellt. Sie werden auch als „Zwischenlichter“ bezeichnet und können mit einer maximalen Intensität von 2×255 , also 510 dargestellt werden. „Weiß“ -Licht entsteht im Computer durch additive Mischung aller drei Komponenten, also „Rot“ + „Grün“ + „Blau“. Es wird mit einer maximalen Intensität von 765 dargestellt (siehe **Abb. 4b**).

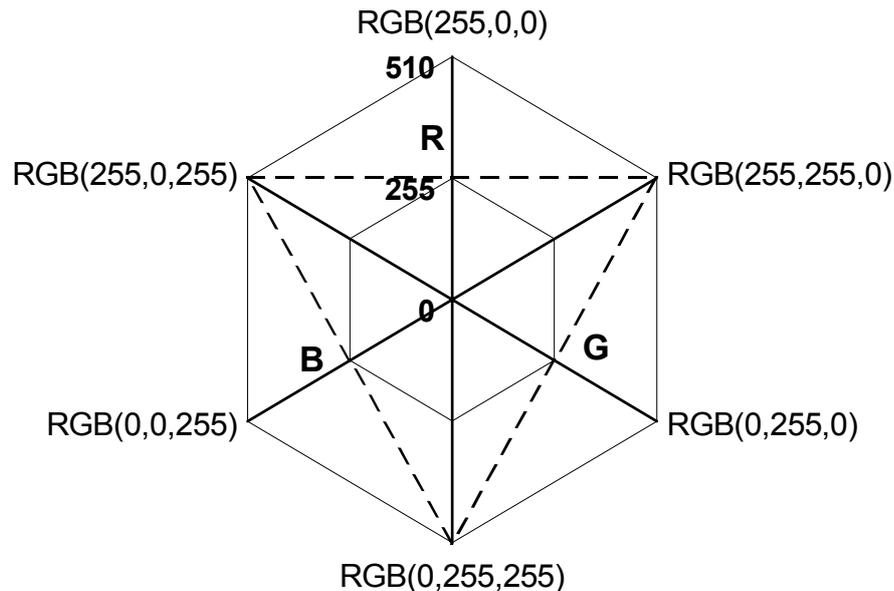


Abb. 4b Der RGB - Farbreizraum. R, G, B sind die drei relativen Intensitätswerte (0-255) der Phosphore (R für den roten, G für den grünen und B für den blauen Phosphor) eines Bildpunktes (Pixels) des Monitors. Durch additive Lichtmischung dieser 3 Komponenten im Auge ergeben sich z. B. die „Zwischenlichter“ „Gelb“ (RGB(255, 255, 0)), „Türkis“ (RGB(0, 255, 255)) und „Violett“ (RGB(255, 0, 255)), deren relative Intensitäten von 0 – 510 reichen. „Weiß“ - Licht wird durch Mischung aller 3 Grundlichter mit einer relativen maximalen Intensität von 765 dargestellt. Die Intensität ergibt sich jeweils aus den Zahlenwerten der RGB - Werte. (siehe Text).

Der RGB - Farbreizraum ermöglicht so durch additive Lichtmischung der drei Komponenten „Rot“, R: RGB(255,0,0), „Grün“, G: RGB(0,255,0) und „Blau“, B: RGB(0,0,255) in den oben angegebenen Wellenlängenbereichen über 16 Millionen Kombinationen. Da das menschliche Auge diese geringen Unterschiede der Farbreize nicht wahrnimmt, reduziert sich die Farbpalette unter optimalen Bedingungen auf ca. drei Millionen gleichzeitig unterscheidbare Farben (Murch, 1987), bzw. auf ca. 4500 verschiedene Farben bei einer Unterscheidbarkeit nahe 100% (Backhaus et al., 2001).

1.4 Verhaltensanalytische Untersuchungen der Farbreizdiskrimination bei Tieren

1.4.1 Lichtreiz und Farbreizdiskriminationsverhalten

Die Untersuchung des Farbsehvermögens von Tieren war lange Zeit stark von Vorurteilen geprägt und wurde schließlich mit sehr unterschiedlichen Methoden untersucht. Es war Karl von Frisch (1914), der Farbreizunterscheidungsverhalten mit biologischer Bedeutung verband: In seinen klassischen Experimenten wurde eine Biene auf einem für uns Blau aussehenden Plättchen, das gegen Graustufen (Grau für den Menschen) angeboten wurde, mit Zuckerwasser belohnt (Konditionierung). Dadurch wurde das Verhalten bei Futtersuche nachempfunden (Kontext), das auch durch für uns nicht sichtbares Licht im UV-Bereich auslösbar war. Dies stand im Gegensatz zur Methodik von Carl von Hess (1912), der zuvor die Bienen in einem anderen Verhaltenskontext (Fluchtverhalten) - Spontanwahl - beobachtete. Aus den Ergebnissen schloss er, dass die Biene generell farbenblind sei (Rev. Menzel & Backhaus, 1991).

Nach den Farbsehexperimenten mit der Honigbiene (von Frisch, 1914), gelang es erstmals Grzimek (1952) Tiere (2 Pferde) auf eine farbige Papptafel zu dressieren, während Tribe und Gordon (1950) Schafe nicht auf ein farbiges Licht über einem Futtertrog dressieren konnten und damit den Tieren die Fähigkeit, farbige Lichter zu unterscheiden, absprachen. Pick et al. (1994) konnten bei einem Pferd in Zweifachwahlexperimenten nachweisen, dass die Stute „Blau“ - Licht (462 nm) und „Rot“ - Licht (700 nm) von „Grau“ - Licht unterscheiden konnte, bei „Grün“ - Licht (596 nm) jedoch versagte. Die folgenden Studien (Backhaus, 1959; Gräf & Sambras, 1978; Buchenauer & Fritsch, 1980) wurden alle auf der Basis der Dressierbarkeit auf einen bestimmten Farbreiz gegen achromatische Reize, meist als farbige Kartontafeln durchgeführt. Die Experimente fanden im Stall bzw. draußen statt. Wie schon bei der Honigbiene wurden durch die verschiedenen Situationen, in denen die Tiere die präsentierten Farbstimuli von „Grau“ - Tafeln unterscheiden mussten, unterschiedliche Verhaltensmuster genutzt, sodass den Tieren ein Farbsehvermögen einmal nachgewiesen und ein anderes Mal abgesprochen wurde.

In Dressurversuchen mit Mischungen von spektralen Lichtern wies Daumer (1956) nach, dass das Farbreizdiskriminationsvermögen der Biene dreidimensional ist. Er zeigte mit Hilfe seines Farbreizraums, der von den Lichtintensitäten dreier Mischlichter aufgespannt war, dass der Bienenpurpurbereich die Enden des für die Biene sichtbaren Lichtspektrums („Gelb“ und das für uns unsichtbare „UV“) zu einem Farbreizkreis schließt. Gleichhelle

Farbreize liegen somit in einer zweidimensionalen Ebene. Als komplementäre Mischlichter, die metamer (s. o.) zu Bienenweißlicht (UV - haltig) sind, fand Daumer für die Biene z. B. Wellenlängen und Intensitäten („Gelb“ - Bienenviolett, „Blau“ – Bienenpurpur und „Blaugrün“ – UV), die in den richtigen Intensitäten gemischt Bienen-Weißlicht ergaben (Daumer, 1956). Die Mischung der drei Komponenten UV- „Blau“ - und „Grün“ - Licht ist metamer zu Bienenweißlicht (Daumer, 1956).

Die Bestimmung spektraler Empfindlichkeiten einzelner Sehzellen des Bienenauges durch elektrophysiologische Messungen gelang zuerst Autrum & von Zwehl (1964). Erst viele Jahre später konnte durch intrazelluläre Ableitungen abschließend gezeigt werden, dass die Biene ausschließlich drei spektrale Zapfentypen besitzt (Menzel, Ventura, Hertel, de Souza & Greggers, 1986). Wären nur zwei Rezeptortypen vorhanden gewesen, wie dies bei Dichromaten der Fall ist, so hätte sich dies im Wahlexperiment gezeigt durch mindestens einen gleichhellen chromatischen Farbreiz, der mit einem achromatischen Farbreiz verwechselt worden wäre.

Auf diesen Befunden aufbauend, erlaubt heutzutage die physiologische Simulation neuronaler Farbkodierungssysteme mit dem Computer (Backhaus, 1998; Backhaus, 2001; Backhaus et al., 2001), das Farbsehen eines Organismus weitestgehend zu verstehen. Das Farbsehvermögen der Biene wurde in den Arbeiten von v. Frisch (1914), Daumer (1956), v. Helversen (1972), Menzel (1978), Backhaus (1990, 1993, rev. 1998; rev. Menzel & Backhaus, 1991) experimentell und theoretisch untersucht. Die physiologischen und verhaltensanalytischen Untersuchungen, sowie die physiologische Modellierung und Simulation, reichen mittlerweile vom zeitlichen Farbwahlverhalten, beruhend auf der zeitlichen neuronalen Farbreizkodierung, über die Simulation der Koevolution optischer Eigenschaften von Blüten und Farbsehsystemen von Insekten bis zu ersten Hinweisen auf das Vorhandensein von Elementarfarben (elementare Farbempfindungen) bei der Biene (Backhaus, 1998; Backhaus et al., 2001). Die Untersuchung des Farbsehvermögens landwirtschaftlicher Nutztiere hat dagegen erst begonnen.

1.4.2 Psychophysik und verhaltensanalytische Untersuchungen

Die Methoden zur Vermessung von Wahrnehmungssystemen, einschließlich Farbsehen, haben sich schrittweise entwickelt (nach Backhaus, 1998). Am Anfang stand die Untersuchung der Intensität eindimensionaler Empfindungen durch Vermessen von

Empfindungsschwellen und Unterschiedsschwellen in Abhängigkeit von der Intensität einzelner physikalischer Reizgrößen (**1. psychophysisches Gesetz** = Weber-Gesetz). Durch das Weber-Gesetz: $\Delta I/I = c$ wird der Zusammenhang zwischen der Reizintensität (I) und der Veränderung der Reizintensität (ΔI), die nötig ist, damit ein mehrfach dargebotener Reiz ($I+\Delta I$) in 50 % der Fälle als verschieden vom ursprünglichen Reiz empfunden wird, beschrieben. Gemessen wird der konstante, gerade noch wahrnehmbare Empfindungsunterschied (ΔE). Diejenigen Werte, die in 50 % der Fälle überhaupt zu einer Wahrnehmung führen, stellen Mindestwerte der physikalischen Reizgrößen dar. Sie sind die absolute Wahrnehmungsschwelle des Reizes.

Das **2. psychophysische Gesetz**, das Fechner-Gesetz, besagt, dass der eben noch wahrnehmbare Empfindungsunterschied (ΔE) (gemessen in jnd = just notable difference) bei Variation einer spezifischen Reizgröße stets gleich groß ist. So lässt sich die Weber-Konstante als Produkt aus dem Empfindungsunterschied (ΔE) und einer Konstanten c' ($=k$) schreiben. Nach Betrachtung von infinitesimalen Unterschieden (dE) und anschließender Integration, ergibt das Fechner-Gesetz den Zusammenhang zwischen der Reizintensität I/I_s und der Empfindungsintensität E : $E = 1/c' \ln(I/I_s) = k * \log(I/I_s)$. Es impliziert, dass gleiche Unterschiede von Empfindungsintensitäten zu gleichen Verwechslungswahrscheinlichkeiten zweier Reize führen. Während das Weber-Gesetz die subjektiven Wahrnehmungsschwellen durch Reizintensitäten an der Schwelle (I_s) beschreibt, sagt das Fechner-Gesetz zusätzlich etwas über die Empfindungsintensitäten in Abhängigkeit von den Reizintensitäten aus.

Das Thurstone-Gesetz (**3. psychophysisches Gesetz**) beschreibt dieselben Ergebnisse ausschließlich durch Empfindungsgrößen und deren statistische Schwankungen. Auf die Beschreibung physikalischer Reizgrößen wird dabei völlig verzichtet (Anwendung auch in Experimentalpsychologie). Wichtig sind die Empfindungsunterschiede (Verwechslungswahrscheinlichkeit p kann in Prozent Richtigwahlen gemessen werden). Diese subjektiven Unterschiede zwischen zwei Reizen in Einheiten der gemessenen $z(P)$ -Werte (P = Prozent Richtigwahlen im Paarvergleichsexperiment; z -Wert entsteht durch Wahrscheinlichkeitstransformation) stellen eine lineare Skala dar, die zu den Empfindungsgrößen in Beziehung gesetzt werden kann. Gemäß in **Abb. 3b** gezeigten Befunden, beruhen die subjektiven Größen im Falle von Diskriminationsexperimenten nicht auf Farbempfindungen, sondern auf den Erregungen der zugehörigen farbkodierenden Neuronen. Die Beschreibung dieser subjektiven Erregungsunterschiede (durch Richtigwahlen im Paarvergleichsexperiment) ist der Hauptbestandteil dieser Arbeit (siehe **Kap. 1.3.4**). Aus

den Wahlprozenten sind Rückschlüsse auf die vorhandene Farbreizdiskriminationsfähigkeit der Tiere möglich (siehe **Abb. 3c**).

1.4.3 Wahlverhalten und Lernfähigkeit

Bereits 1956 zeigte Collias (Collias, 1956), dass aggressives Verhalten, das unter Ziegenlämmern als Spielkampf beginnt, sich zur Dominanzordnung entwickelt, in der Ziegen mit Hörnern höher stehen als die ohne Hörner, was Kendrick (1990) auch für Schafe dokumentiert (Kendrick, 1990). Dass Schaflämmer schon drei bis vier Stunden nach der Geburt (post partum) ihre Augen benutzen, um ihr Verhalten zu kontrollieren sowie die vollständige Entwicklung des visuellen Cortex innerhalb der ersten drei Monate, zeigt, dass Verhalten und visuelle Erfahrung eng miteinander verknüpft sind (Whitteridge, 1978). Bei der Auslösung von Angriffs- und Verteidigungshandlungen, des Spieltriebs, der Paarung, der Futtersuche und –auswahl spielt das limbische System eine wichtige Rolle und ist somit für das Verhalten von Tieren in einem Verband von maßgeblicher Bedeutung.

Die charakteristischen Verhaltensweisen eines Tieres kann man jeweils in drei Komponenten unterteilen: **1)** den konditionierbaren Auslösemechanismus (Schlüsselreize), **2)** das Verhaltens-Programm (angeborene, instinktive Verhaltensweisen; grundsätzliche Programme für Futteraufnahme, Paarung, Verteidigung bzw. Flucht und Sozialverhalten) und **3)** den Antrieb (abhängig von Gesamtsituation der Lebens- und Umweltbedingungen). Für die verschiedenen Tierarten sind zur Befriedigung ihrer Bedürfnisse jeweils charakteristische (arttypische) Verhaltensweisen ausgebildet (Kolb, 1989).

Diese genetisch festgelegten und konditionierbaren (Lernen) Verhaltensprogramme, beispielsweise von Tieren mit stark entwickeltem Neugierverhalten (z. B. Zwergziegen), bringen ihnen insofern einen Selektionsvorteil, dass sie dadurch jeden unbekanntem Gegenstand ihrer Umgebung als möglicherweise biologisch relevant behandeln (Lorenz, 1978a). Die an sie gestellten Aufgaben (Wahlen durch Knopfdruck in einer Apparatur) können sie deshalb schnell und leicht erfüllen.

Die Auslösung bzw. Bildung bedingter Reflexe (Pawlow, 1926) stellt die Grundlage zahlreicher Lernvorgänge dar. Sie werden in der klassischen Konditionierung genutzt und lösen vorhandene (ererbte) Reaktionen aus. Die operante Konditionierung (Lernen durch Belohnung) erfährt das Verhaltensmuster eine zusätzliche Modifikation durch assoziatives Lernen (Motivation, Kontext).

Ein Problem der klassischen Konditionierung ist, dass es, auch wenn beispielsweise Licht angeboten wird, farbreiz-unabhängige Reaktionen geben kann. So reagieren Bienen in der Drehtrommel auf alternierende Streifen weißen und farbigen Lichtes nicht mehr mit einer kompensatorischen Drehbewegung, sobald die Intensitäten für den Grünrezeptor abgeglichen sind (Kaiser & Liske, 1974). Die Biene zeigt in unterschiedlichen Situationen achromatisches, wellenlängenselektives Verhalten ohne Nutzung ihres Farbreizdiskriminationsvermögens. So beruhen z. B. die Antwort auf Licht des offenen natürlichen Raums oder einer Drehtrommel oder eines bewegten Umfelds, sowie das Abtast- (Scan-)Verhalten vor senkrechten Gittern, die Licht-Rücken-Reaktion und die Orientierung nach polarisiertem Licht, kontextabhängig auf ganz anderen, farbenblinden Sehsystemen, als auf dem vorhandenen Farbsehsystem (rev. Menzel & Backhaus, 1991).

Die einfachste Form des Lernens ist die Gewöhnung (Adaptation). Sie kommt einer Desensitivierung gegen die betreffende Reizeinwirkung gleich und vermindert die vorherige Wirkung (Lorenz, 1978, b). Adaptationsvorgänge erfolgen bereits in den Photorezeptoren, die bei längerer Reizeinwirkung ihre Empfindlichkeit auf einen konstanten Wert senken. Prägung hingegen tritt durch Reizeinflüsse in einer sensiblen Phase des erwachsen werdenden Jungtieres auf (Rensch & Altevogt, 1953; Rensch, 1973). Lernvorgänge sind deshalb oftmals schwierig davon zu unterscheiden. Eine Sensitivierung erfolgt bei Vorgängen im sensorischen Bereich. Z. B. senkt sich bei Auslösung einer Verhaltensweise zunächst der Schwellenwert der Schlüsselreize und die Tiere reagieren mit erhöhter Aufmerksamkeit. Werden die Tiere mit Futter oder auch Wasser bei der Auswahl eines Reizes belohnt, bildet sich eine Verbindung zwischen Reiz und Belohnung aus (Konditionierung auf einen Reiz).

Beim Erlernen eines Reizes bzw. einer Aufgabe werden im Zweifachwahlexperiment die Richtigwahlprozente für den belohnten Stimulus in Abhängigkeit von der Anzahl der getätigten Wahlen über der Zeit aufgetragen (Lernkurve), um so einerseits die Lerngeschwindigkeit und andererseits das sich einstellende Maximum (Akquisitionsniveau), bei dem keine Steigerung der Richtigwahlprozente für den belohnten Stimulus mehr erfolgt, feststellen zu können. Dies kann z. B. durch Zweifachwahlexperimente gemessen werden, in denen die Tiere einen belohnten Reiz gegenüber einem ständig wechselnden Alternativreiz auswählen. Bei der Dressur ist darauf zu achten, dass die Tiere ausschließlich und vollständig auf den Lichtreiz dressiert werden und keine anderen Verhaltensweisen, wie Neutralwahlen oder Seitenstetigkeit entwickeln. Manchmal ist auch die Befriedigung des Bewegungsdrangs (z. B. im Labyrinth) schon eine Belohnung. Der Experimentator dressiert ggf. konsequent gegen diese zusätzlichen Verhaltensweisen an, bis schnellst möglich das maximale

Akquisitionsniveau für den zu erlernenden Farbreiz erreicht ist. Wie lange die erlernten Aufgaben im Gedächtnis verbleiben, ist ebenso von der Art der Aufgabe als auch vom Lebensalter (Rensch, 1973), in dem die Aufgabe erlernt wurde, abhängig (Vergessens-Kurven).

Unterschiedliche Lerngeschwindigkeiten bei Rind und Pferd, wobei Rinder langsamer lernten als Pferde, wurden bereits 1937 festgestellt (Gardener, 1937). Dennoch konnte Kilgour (1981) eine gute Vergleichbarkeit des Lernvermögens von Kühen, ihren Weg in einem Labyrinth zu finden, mit dem von kleinen Säugern (Ratten, Mäuse) feststellen. Gute Gedächtnisleistungen zeigten Schweine, die nach vier bis acht Wochen Dressurpause die Unterscheidungsaufgaben noch sicher beherrschten (Reiher, 1969) und die auch nach 30 Monaten dressurfreier Zeit noch 73 % Richtigwahlen zeigten (Rudolph & Rudolph, 1971). Formsehversuche mit Ziegen (Baldwin, 1979) und Wiederkäuern (Schafe) sowie Schweinen zeigen, dass diese Tiere lernen können, in einem Holzstand verschiedene Tafeln zu drücken und so eine Belohnung zu erhalten (Baldwin, 1980). Das Neugier- und Gruppenverhalten der Zwergziegen legt nahe, dass auch bei dieser Tierart ein gutes Lernvermögen vorhanden ist. Im Vergleich von Nilgau-Antilope, Hirsch und Esel schnitten die Zwergziegen in Diskriminationsexperimenten am besten ab (Backhaus, 1959).

Die Vielfalt der bis dato durchgeführten Experimente zeigt, wie wichtig es ist, ein geeignetes Durchführungsverfahren für Dressur-Experimente der jeweiligen Tierart zu finden. Zuerst müssen die Tiere lernen, einen Apparat zu bedienen (Gewöhnung), der es ermöglicht, die Wahlen eines einzelnen Tieres zu ermitteln, ohne das andere Tiere in der Lage sind, etwas vom Verhalten abzuschauen. Nachdem ein bestimmtes Lernniveau (Akquisitionsniveau) erreicht ist, die Tiere also mit der Apparatur und dem Ablauf vollständig vertraut sind, können die unbelohnten Tests beginnen. Nur durch Dressur auf einen Stimulus (Konditionierung) kann das Tier durch richtige Wahl zeigen, dass es den Dressurreiz von einem Alternativreiz unterscheiden kann. Die aus den Wahlhäufigkeiten berechneten Verwechslungswahrscheinlichkeiten sind ein Maß für das Unterscheidungsvermögen in Bezug auf die Reize.

1.4.4 Vergleich einiger landwirtschaftlicher Nutztierarten

Wie unterschiedlich die Methoden und Ergebnisse der bis dato durchgeführten Untersuchungen des Farbsehvermögens landwirtschaftlicher Nutztiere (Definition **Kap. 1.2**) sein können, soll der folgende Überblick zeigen:

Schwein: Für das Schwein fanden Klopfer & Butler (1964) durch Dressur auf bestimmte Wellenlängen des Lichtes, dass der Wechsel von λ_{\max} vom skotopischen (Dämmerungs-) Sehen zu photopischen Konditionen und die Punkte der maximalen Sensitivität sich nicht wesentlich von der des Menschen unterscheiden. In einer japanischen Studie (Tanida et al., 1991) konnten die untersuchten Tiere zwar „blaue“ (farbige) Karten von „grauen“ unterscheiden, versagten jedoch bei „roten“ und „grünen“ Farbreizen gegen „graue“. Außerdem wurden die „blauen“ von den „roten“ und „grünen“ Farbreizen unterschieden, nicht jedoch die „roten“ von „grünen“. In unterschiedlichen Lerngruppen wurden Schweine darauf dressiert „rot“, „blau“ und „gelb“ angestrichene Tröge im Testraum zu finden, wobei die Schweine die Tröge wohl sehen konnten, aber bei Positionsunterscheidungen besser reagierten als auf Farbreizunterschiede (Nicol & Pope, 1994).

Rind: Im ersten Versuch, das Farbsehvermögen von Hauswiederkäuern zu testen, ging Gordon (1970) davon aus, dass wenn die Wiederkäuer Farbreize sehen, sie diese schnell und leicht in Kombination mit einer Futtergabe lernen könnten. Der Futtertrog wurde während des Fressens mit verschiedenfarbigen Lampen bestrahlt, aber die Tiere waren nicht in der Lage, diese Kombination von Futter und farbig beleuchtetem Trog zu erlernen, weshalb sie wohl nicht farbsehtüchtig seien (Gordon, 1970).

In anderen Studien wurden den Tieren farbige Tafeln präsentiert, die von verschiedenen Graustufen im (für den Menschen) vergleichbaren Helligkeitsbereich unterschieden werden sollten (Thines & Soffie, 1977; Gräf & Sambraus, 1978; Darbrowka et al., 1981; Riol et al., 1989). In einigen Experimenten wurden auch die Farbreize gegeneinander getestet (Thines & Soffie, 1977; Gräf & Sambraus, 1978). Die Ergebnisse waren folgende: Die Tiere konnten die Farbreize „Grün“, „Gelb“, „Orange“ und „Rot“ von „Grau“ unterscheiden, „Blau“ und „Purpur“ jedoch nicht. Außerdem wurden „orange“ mit „gelben“ Farbreizen verwechselt (Thines & Soffie, 1977). Für die Tafeln mit „roten“, „gelben“, „mittelblauen“, „grünen“ und „hellblauen“ Farbreizen konnte ein Farbsehvermögen eindeutig nachgewiesen werden. Bei den Farbpräferenztests wurde auf „gelbe“ Farbreize besonders positiv, auf „blaue“ besonders negativ reagiert (Gräf und Sambraus, 1978). Die von Darbrowka et al. (1981) untersuchten Kühe konnten die Farbreize „Gelb“, „Pink“, „Rot“, „Violett“, „Blau“, „Grün“ und „Gelbgrün“ von „Grau“ unterscheiden, dabei erhielt „Blau“ die geringsten und „Rot“ die meisten Richtigwahlen. Die Experimente fanden draußen im Winter/ Fröhjahr 1977 / 78 statt. In keiner Studie wurden die Farbreize jedoch auf gleiche subjektive Helligkeit für die jeweiligen Tiere untersucht oder in Bezug auf die abgestrahlte bzw. reflektierte Intensität spektral vermessen.

In einer spanischen Studie (Riol et al., 1989) wurden acht adulte Kühe der „kämpfenden“ Rasse auf die Unterscheidungsfähigkeit von „violetten“, „blauen“, „grünen“, „gelbgrünen“, „gelben“, „orangen“ und „roten“ Farbreizen gegen den achromatischen Reiz „Grau“ gleicher Helligkeit (Mensch) getestet. Die Farbreize zwischen 500 nm und 700 nm konnten mit einem Akquisitionsniveau von $\geq 75\%$ gut von „Grau“ unterschieden werden, während die Tiere bei Wellenlängen zwischen 400 nm und 500 nm („Blau“ - Bereich) Schwierigkeiten zeigten (Akquisitionsniveau $< 60\%$).

Schaf: Beim Schaf als nächstem Verwandten der Ziege wurden nicht nur farbige Tafeln präsentiert (Riese, 1975; Bazeley & Ensor, 1989; Tanaka et al., 1989a, 1989b) und farbige Beleuchtung von Futtertrögen mit „roten“ und „blauen“ Glühbirnen (Tribe & Gordon, 1950) verwendet, sondern auch Lämmer mit Malerfarbe bemalt (Alexander & Stevens, 1979). Mit Hilfe von Farbfiltern wurden farbige Lichter erzeugt (Munkenbeck, 1982), die in 30 nm Stufen von 490 nm bis 640 nm gegen Grau getestet wurden. So kamen Tribe & Gordon (1950) zu dem Ergebnis, dass die Schafe, da sie die Lichter der „roten“ und der „blauen“ Glühbirne nicht voneinander unterscheiden konnten, nicht in der Lage seien, farbige Lichter zu unterscheiden.

Anders verhielt es sich bei Alexander & Stevens (1979), in deren Experimenten die Lämmer kurz nach der Geburt mit verschiedenen Malerfarben bemalt wurden und die nach vier Tagen, nach kurzer Trennung von ihren Müttern, von diesen aus einer Gruppe „grauer“ Tiere hinter einem Maschendrahtzaun herausgefunden werden sollten. Die Mütter zeigten signifikante Vorlieben für die eigene Lammfarbe bei „Rot“, „Orange“, „Gelb“ und „Weiß“, während bei „Blau“, „Grün“, „Hellgrau“, „Dunkelgrau“ und „Schwarz“ keine eindeutige Reaktion festgestellt werden konnte. Bei Munkenbeck (1982) konnten alle untersuchten Tiere die Wellenlängen von 520 nm bis 640 nm unterscheiden. In den Untersuchungen von Riese (1975) und Tanaka et al. (1989a & 1989b) waren die Tiere in der Lage, „kaminrote“, „blaue“, „mittelgrüne“, „zitronengelbe“, „orange“ und „violette“ Farbreize (Riese, 1975) bzw. „rote“, „grüne“ und „blaue“ Farbreize von achromatischen „grauen“ (Tanaka et al., 1989a & 1989b) zu unterscheiden. Bazeley (1989) hingegen kam zu dem Ergebnis, dass die getesteten Tiere „grüne“ und „gelbe“ Tafeln nicht voneinander unterscheiden können, wenn sie nicht auch in der Helligkeit verschieden sind.

Ziege: Die einzigen beiden Studien über das Farbsehvermögen von Zwergziegen (Backhaus, 1959) bzw. von Ziegen (Buchenauer & Fritsch, 1980) liefern ähnliche Ergebnisse. Beide Experimentatoren benutzten farbige Tafeln, die gegen verschiedene, für den Menschen gleichhelle „graue“ Tafeln dargeboten wurden. Die beiden getesteten Zwergziegen konnten

die „gelben“, „blauen“, „roten“ und „grünen“ Tafeln gut von „grauen“ unterscheiden (Backhaus, 1959), während von der Bunten und Weißen Deutschen Edelziege zusätzlich „orange“ und „violette“ Farbreize von „grauen“ unterschieden wurden. Beim „blauen“ Farbreiz reichte die Reaktion von einfacher Ablehnung bis zu Anzeichen von Angst (Buchenauer & Fritsch, 1980).

1.4.5 Modellvorstellungen des Farbreizdiskriminationsverhaltens (Honigbiene)

Farbsehen lässt sich mit dem Farbstimulus, der auf geeignete Rezeptoren wirkt und durch die Weiterleitung und Verarbeitung im Zentralen Nervensystem (ZNS) erklären (s. o.). Die Gesamtheit der Wahrnehmungen bilden die Grundlage für Denken und artspezifisches Verhalten. Die unterschiedlichen Wahrnehmungen ermöglichen es den Tieren, ihre Umwelt artspezifisch zu beurteilen, d.h. die darin vorkommenden Parameter (Nahrung, Behausung, Partner, Feinde) zu erkennen und gemäß ihrer Motivation (innere Einstellung) und dem jeweiligen Verhaltenskontext (Futtersuche, Revierverteidigung bzw. Flucht, Paarung) artspezifische Handlungen auszuführen. Aufgrund ihrer artspezifischen Unterschiede sowohl in der Anatomie als auch in ihrer Erlebniswelt darf der Mensch nicht einfach die eigenen Wahrnehmungen auf die der Tiere übertragen. (Rev. Backhaus, 1992).

Am besten untersucht und durch Modelle beschrieben ist das Farbsehvermögen der Honigbiene. Sie ist relativ leicht zu dressieren und ihr Farbsehvermögen ist dem des Menschen, trotz biologischer Entfernung, sehr ähnlich. Hier ist es gelungen das für die Bienen sichtbare Spektrum in Farbreizdiskriminationsexperimenten zu messen (Daumer, 1956; v. Helverson 1972). Das Wahlverhalten der Biene wird präzise vorhergesagt und von einem psychophysiologisch adäquaten Modell zur Simulation der Vorgänge des Farbsehens und Farbwahlverhaltens der Honigbiene (Backhaus, 1993; rev. Backhaus et al., 2001) neuronal und psychophysisch erklärt (siehe **Kap.1.3**).

Die Methoden zur Bestimmung des Farbsehvermögens sind bei der Honigbiene besonders weit entwickelt. Sie haben gezeigt, dass aus dem Verhalten in Farbreizdiskriminationsexperimenten (Richtigwahlprozente), in Abhängigkeit von den Eigenschaften der eingesetzten Lichtreize (z. B. RGB-Werte) auf die Chromazität des Farbsehvermögens (Anzahl der Photorezeptoren), unabhängig von der Tierart, geschlossen werden kann (siehe Mazokhin-Porshnyakov, 1969; Daumer, 1956; Menzel & Backhaus, 1991).

Wegen der mit guten Gründen (Evolutionbiologie) zu vermutenden strukturellen Ähnlichkeit des neuronalen Farbkodiersystems der Zwergziegen und anderer landwirtschaftlicher Nutztiere zu denen der oben genannten Tierarten und des Menschen, sollten auf das artspezifische Verhalten abgestimmte Farbreizdiskriminationsexperimente auch bei diesen das Farbsehvermögen zu bestimmen gestatten. Die Anwendbarkeit der Konzepte und Modelle bei anderen Tierarten wird dabei kritisch qualitativ und quantitativ geprüft (Backhaus, 2001).