

4 Schlussfolgerungen und Diskussion

Die Untersuchung des Farbsehvermögens landwirtschaftlicher Nutztiere war lange Zeit stark von Vorurteilen geprägt und verfolgte sehr unterschiedliche Methoden (**Kap. 1.4**). Ziel dieser Arbeit war es, eine Versuchsapparatur und Dressurmethode zu entwickeln, die die vorliegenden Untersuchungen des Farbsehvermögens landwirtschaftlicher Nutztiere am Beispiel der afrikanischen Zwergziege ermöglicht.

4.1 Untersuchung des Farbdiskriminationsvermögens der Zwergziegen

Der in dieser Arbeit verwendete Versuchsstand (**Kap. 2.1.2, Abb. 5**), der sich in dem natürlichen Umfeld der Tiere befand und von ihnen akzeptiert wurde, sowie die steuernde und protokollierende Software (siehe **Kap. 2.5**) des Computers, ließen eine Manipulation der Tiere durch den Menschen oder Geräusche während ihrer Wahlen kaum zu. Das Einwirken von Fremdlicht war auf ein Minimum reduziert (**Kap. 2**).

Die in den Experimenten präsentierten Farbreize wurden alle einzeln im dunklen Raum spektral vermessen (**Anhang A**). Spektrale Intensitätsverteilungen waren messbar bis zu relativen Intensitäten $R+B+G = 4-32$. Geringere Intensitäten wurden zwar noch vom menschlichen Auge und von der Zwergziege gut wahrgenommen, konnten aber selbst vom Spektralphotometer Instaspec IV, mit 16mm Linse (Oriel Instruments, Darmstadt) nicht mehr erfasst werden.

Aufgrund der in der Literatur (siehe **Kap. 1.3**) beschriebenen, unterschiedlichen Reaktionen auf einzelne Reize, wurden die Farbreize „Rot“, „Grün“ und „Blau“ zunächst in maximaler Intensität präsentiert, ohne zu belohnen (siehe **Kap. 3.1**). In beiden getesteten **Gruppen** (**A**: Zwergziegen, **B**: Böcke) wurden alle präsentierten Farbreize spontan gleichhäufig gewählt, sodass ein Einfluss von Vorerfahrungen ausgeschlossen werden konnte (siehe **Kap. 3.1.2**). Diese wäre ggf. bei der Dressur berücksichtigt worden.

Paar-Vergleichsexperimente (siehe **Abb. 2**) ermöglichten es, dass die Ziegen ihr Diskriminationsvermögen für verschiedene farbige Lichter von achromatischem Licht im Wahlverhalten zeigen konnten. Dabei wurde jeweils ein farbiger Kreis auf „schwarzem“ Hintergrund auf jeder Monitorseite präsentiert. Die Farbreize unterschieden sich also nur in den RGB - Werten, jedoch nicht in der Form.

4.2 Unterschiede im individuellen Lernniveau

Die Dressur erfolgte einzig durch Belohnung eines Farbreizes gegen einen anderen bis zum Erreichen des tierspezifischen Lernniveaus (siehe **Kap. 3.2**). Die weiblichen Tiere in Gruppe A zeigten ein extrem hohes Akquisitionsniveau von mind. 92,1%, was die Erfahrung von Backhaus, in dessen Experimenten die Zwergziegen im Vergleich zu Nilgau-Antilope, Hirsch und Esel am besten abschnitt (Backhaus, 1959), nochmals bestätigt. In **Gruppe B** wurde ein Akquisitionsniveau von mindestens 75,2 % Richtigwahlen erreicht. Ursache für die Unterschiede zwischen den beiden **Gruppen A** und **B** waren vermutlich zwei Faktoren: Erstens blieben die belohnten Stimuli („schwarze“ Monitorseite, siehe **Kap. 3.2**) für **Gruppe A** gleich, während verschiedene, jeweils andersfarbige Kreise wechselten. In **Gruppe B** hingegen war der belohnte Stimulus, aufgrund eines Schaltfehlers, der jeweils andersfarbige Kreis (siehe **Kap. 3.4.1**). Hier war also nur die Form des belohnten Symbols (Kreis) gleich, während jedoch bei jeder Präsentation seine RGB - Werte wechselten. Die Tiere lernten hierbei wohl eher das gleichbleibende Signal 'wähle nicht die „schwarze“ Monitorseite, sondern die andere Seite' als „Futtersignal“. Aufgrund des höheren Anspruchs an die Tiere benötigte **Gruppe B** einen längeren Zeitraum bzw. mehr Lernakte (siehe **Kap. 5.3, Anhang C**), um auf das geforderte minimale Akquisitionsniveau von mindestens 75% Richtigwahlen zu kommen. Außerdem bestanden beide Gruppen aus zufällig ausgewählten Tieren mit unterschiedlichen Voraussetzungen.

In mehrjährigen Lernexperimenten am Institut für die Biologie landwirtschaftlicher Nutztiere, Dummerstorf wurden immer wieder „gute“ mit „guten“ bzw. „schlechte“ mit „schlechten“ Lernern verpaart (siehe **Kap. 2.1**), um eine eventuell vorhandene Heredität der Lernfähigkeit nachzuweisen. „Gute“ Lerner brauchten 200 – 300 Lernakte, um ihr Richtigwahlniveau zu erreichen, während „schlechte“ Lerner mindestens 500 Wahlen benötigten (siehe Lernkurven, **Anhang C**). Die Zusammensetzung der jeweiligen Gruppe in unseren Farbreizdiskriminationsexperimenten, also wie viele „gute“ bzw. „schlechte“ Lerner vorhanden sind, war nicht bekannt, da diese Lernexperimente bis dato noch nicht abgeschlossen waren. Es bleibt also spekulativ, ob die unterschiedlichen Akquisitionsniveaus in **Gruppe B** aufgrund der ständig wechselnden belohnten DressurfARBreize oder aufgrund von genetisch bedingten Unterschieden innerhalb der Gruppe auftraten.

4.3 Absolute Sichtbarkeitsschwellen und gleichhelle Farbreize

Absolute Sichtbarkeitsschwellen für monochromatisches Licht nachzuweisen, wie dies erstmals bei Versuchen mit der Honigbiene (Daumer, 1956; v. Helversen, 1972) gelang, ist mit dem Computermonitor nicht möglich. Dies ist jedoch für die Fragestellung dieser Arbeit auch nicht notwendig (s. o.). Ähnlich wie bei den Vorexperimenten von v. Helversen (1972) wurde der subjektive Farbreizunterschied von Farbreizen unterschiedlicher Intensität zu „Schwarz“ bestimmt. (Simulation und Erklärung dieser Experimente siehe Backhaus, 1998). Als Maß für den gleichen Abstand zu „Schwarz“ im subjektiven Farbreizraum diente die Wahlhäufigkeit.

Da der Monitor auf den Menschen abgestimmt ist und die Farbreize mit unterschiedlichen „Weiß“ - Lichtanteilen darstellt (siehe **Anhang A**), war es unumgänglich „Intensitätskurven“ für jedes Tier in Abhängigkeit vom jeweiligen Farbreiz zu erstellen. So wurde zunächst die absolute Sichtbarkeitsschwelle (siehe **Kap. 3.3.1**) mittels der Auf- und Ab- Methode (**Methode I**) bestimmt. Anschließend konnten gleichhelle Farbreize aus Intensitätskurven, die mittels **Methode II (Kap. 3.4)** für die Tiere erstellt wurden, abgelesen werden.

Die ermittelten Intensitätskurven sollten erwartungsgemäß alle einen näherungsweise sigmoidalen Verlauf zeigen. Die Wahlen beruhen auf sich überlappenden Gaußverteilten-Reaktionskurven, die den allgemeinen psychophysischen Zusammenhang des Reaktionsverhaltens mit dem Reizkontinuum aufzeigen (Revs. Sixtl, 1982; Backhaus, 1996, 1998). Je weniger sich die Reaktionsverteilungen zweier Reize überlappen (Verwechslung), desto häufiger wird richtig gewählt. Je kleiner die Standardfehler des Mittelwerts, umso steiler verläuft die Kurve. Wegen der unterschiedlichen Adaptation und der Nichtlinearitäten des Transduktionsprozesses in den Photorezeptoren (**Kap. 1.3.3**) ergibt sich jedoch nur ein näherungsweise sigmoidaler Verlauf der Kurve (Wahlhäufigkeit in Abhängigkeit zur Reizintensität).

Die Auf- und Ab- Methode (**Methode I**) hat den Vorteil, dass eine Häufung von Wahlen an der absoluten Sichtbarkeitsschwelle auftrat und so der statistische Fehler bei der zugehörigen relativen Intensität sehr klein war. Ein anfängliches Problem bestand darin, den Versuchsablauf so zu konstruieren (**Kap. 2.1.3**), dass die Tiere während der Tests nicht wegen zu geringer Farbreizdifferenzen adressiert wurden. Da nicht bekannt war, bis zu welcher Intensitätsstufe die Stimuli überhaupt sichtbar waren, sah das Programm bei geringsten Intensitätsstufen (rel. Intensität ca. R+B+G = 3 – 4) auch bei Falschwahl die

Auslösung des nächsten Schrittes vor. Ausgewählt wurden diese geringen Intensitäten zunächst nach den menschlichen Sichtbarkeitskriterien. Dies führte dazu, dass für „Weiß“ - Licht der Test mit geringeren Intensitäten wiederholt werden musste (**Kap. 3.3.1**), da hier das Wahlhäufigkeitsniveau noch nicht auf 50 % Richtigwahlen abgesunken war. Die erhaltenen unterschiedlichen Intensitäten, an der absoluten Sichtbarkeitsschwelle in den Nachtests, waren hier nicht signifikant vom ersten Test verschieden. Nachteil der Auf- und Ab- Methode war die geringe Wahlanzahl für diejenigen Intensitäten, die gut von „Schwarz“ unterschieden werden konnten.

Dass sich die Maximalwerte für die Wahlen (**Methode I**) nicht in jedem Fall mit der 75 % Schwelle decken, ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass die Reihenfolge der Wechsel der belohnten Seite nicht zufällig, sondern pseudorandomisiert erfolgte und eine endliche Stichprobe verwendet wurde. Es war den Tieren anscheinend möglich, die Reihenfolge der belohnten Stimuli bei nicht eindeutig zu identifizierendem Farbreiz bzw. dessen Position zu „erraten“.

Die aus **Methode I** (Auf - und Ab - Methode) ermittelte absolute Sichtbarkeitsschwelle lässt sich auch mit Mess-**Methode II** bestimmen. Dies ist jedoch nicht so schnell und eindeutig möglich wie mit der Auf- und Ab - Methode (Mess-**Methode I**). Andererseits bietet **Methode II** die Möglichkeit der Erstellung einer Intensitätskurve, anhand der gleichhelle Farbstimuli bestimmt werden können.

Um eine Kurve mit vergleichbaren Fehlern zu erhalten, wurden alle Alternativfarbreize gleichhäufig angeboten (siehe **Kap. 3.4**). Der unterschiedliche Verlauf dieser Richtigwahl-Kurven für die verschiedenen Intensitäten von „Rot“ -, „Grün“ - und „Blau“ - Licht wies erstmals auf eine zusätzliche Unterschiedsdimension im Farbreizdiskriminationsraum für diese drei Farbreize hin (siehe **Kap. 3.4.1 bis 3.4.3, Anhang E: Abb. E45-242**). Der Kurvenverlauf der Richtigwahlen für „Schwarz“ gegen die getesteten „Blau“ - Lichtintensitäten war in **Gruppe A (Abb. 50)** dem Kurvenverlauf für „Schwarz“ gegen die getesteten Intensitäten des achromatischen Farbreizes am ähnlichsten. Für **Gruppe B (Abb. 52-53)** stellte die Kurve der Wahlhäufigkeiten für die „Grün“ - Lichtintensitäten die größte Ähnlichkeit mit der für die Intensitäten des achromatischen Farbreizes dar. Eine direkte Vergleichbarkeit war hier nicht möglich, da **Gruppe B** auf den ständig wechselnden Farbreiz (farbiger Kreis) dressiert war (Akquisitionsniveau nicht eindeutig, s. o.).

Ein Richtigwahlniveau von 90% war das subjektive Kriterium für gleichhelle Farbreize, d. h. für jeden gegen „Schwarz“ getesteten Farbreiz. Diejenigen RGB - Werte bzw.

relativen Intensitäten des getesteten Farbreizes, den die Tiere zu 90% richtig wählten, besitzen alle den gleichen subjektiven Abstand zu „Schwarz“.

4.4 Chromazität: Der Farbreizdiskriminationsraum ist dreidimensional

Wären die Zwergziegen Monochromaten, könnten sie die als gleichhell bestimmten Farbreizintensitäten nicht von einem gleichhellen achromatischen Farbreiz unterscheiden (siehe **Kap. 1.2**). Hierzu waren jedoch alle Tiere für alle präsentierten Farbreize (siehe **Kap. 3.5**) in der Lage. Also muss die Zwergziege aufgrund dieser Befunde bereits mindestens ein Dichromat (2 verschiedene Zapfentypen), wenn nicht ein Trichromat (3 Zapfentypen, siehe **Kap. 1.3.5**) sein.

Der Nachweis von mindestens zwei Photopigmenten (zwei verschiedene spektrale Zapfentypen) mit Absorptionsmaxima im kurzen Wellenlängenbereich (440 nm – 455 nm) und im mittleren bis langen Wellenlängenbereich (536 nm – 555 nm) wurde mit Flickerphotometrie im ERG (Elektroretinogramm) für die Familie der Ziegen erbracht (Jacobs, 1993). Da diese Methode extrazelluläre Summenpotentiale vieler Photorezeptoren misst, ist das Auflösungsvermögen für Photorezeptoren mit benachbarten spektralen Sensitivitätsmaxima gering. Bei Vorhandensein von nur zwei Zapfentypen (Dichromat) müsste es mindestens einen „farbigen“ Stimulus geben, der mit dem achromatischen verwechselt würde. Dies konnte jedoch nicht festgestellt werden.

Die drei Dimensionen des subjektiven Farbreizdiskriminationsraums entsprechen den drei Helmholtz-Koordinaten der Farbreize Intensität, Wellenlänge, chromatische Reinheit („Weiß“ - Lichtanteil). Für die Dimension chromatische Reinheit trägt man die Richtigwahlhäufigkeit in Abhängigkeit vom reziproken, prozentual zugemischten „Weiß“ - Lichtanteil des jeweiligen Farbreizes auf.

Zwergziegen **beider Gruppen** wurden zunächst jeweils ein Farbreiz in unterschiedlicher Intensität präsentiert. Der unterschiedliche Verlauf der Kurven (siehe **Kap. 3.2.1–3.4.3**) für die verschiedenen Farbstimuli zeigte eindeutig ein Lichtintensitätsunterscheidungsvermögen. Die Richtigwahlhäufigkeitskurven zeigten alle einen näherungsweise sigmoidalen Verlauf. Die verschiedenen Steigungen wiesen auf eine mögliche essentielle Beteiligung von mehr als einem spektralen Typ von Photorezeptoren am Farbreizdiskriminationsverhalten hin, d. h. dass Zwergziegen keine Monochromaten sind (Chromazität, siehe oben).

Nachdem darüber hinaus für alle Tiere minimale Farbreizabstände zu „Grau“ - Licht für alle getesteten Farbreize festgestellt worden waren, wurde immer deutlicher, dass eine Unterscheidung der Farbreize mit mehr als einem Photorezeptor (Chromazität) stattfindet (siehe **Kap. 3.6.1 und 3.6.2**). Diese Ergebnisse zeigten bereits, dass der Farbreizdiskriminationsraum der Zwergziegen mindestens zweidimensional sein muss.

Alle getesteten Zwergziegen konnten die Intensitätsstufen von „Rot“ -, „Grün“ -, „Blau“ -, „Gelb“ - und „Violett“ - Licht signifikant von „Grau“ - Licht unterscheiden. Das Tier mit der Nr. 7 bzw. 241 aus **Gruppe A** könnte evtl eine Schwäche für „Blau“ - Licht haben, da hier das Richtigwahnniveau bis auf 0,65 abfiel. Alle anderen Tiere blieben bei einem hohen Richtigwahnniveau von $> 0,85$. Lediglich beim „türkisen“ Stimulus zeigten die Tiere kein signifikantes Unterscheidungsvermögen. Dieser Farbreiz besitzt jedoch einen sehr hohen „Weiß“ - Lichtanteil, der nur einen geringen Unterschied zu „Grau“ - Licht aufweist (siehe **Anhang A**). Das Vorhandensein von minimalen Farbreizabständen, gemessen an der Wahlhäufigkeit, zu „Grau“ - Licht für alle getesteten Farbreize (siehe **Kap. 3.6.1** bzw. **Kap. 3.6.2**) lieferte schließlich den Beweis, dass die Zwergziegen Trichromaten sein müssen.

Als kritischer Test für eine dreidimensionale Farbreizunterscheidung (dreidimensionaler Farbreizdiskriminationsraum) dient die Unterscheidung gleichheller Farbreize in zwei zueinander möglichst senkrechten „Weiß“ - Lichtmischungsgeraden, für gleichhelle Farbreize, im Farbreizraum (RGB - Raum). Mit Hilfe der in **Kap. 3.6.1** und **Kap. 3.6.2** ermittelten Kurven konnten für beide Gruppen unterschiedliche Übergänge der untersuchten Farbreizbereiche zu „Grau“ - Licht nachgewiesen werden. Dabei zeigte sich für **Gruppe A**, dass der „blaue“ Stimulus eine größere Nähe zu „Grau“ - Licht besitzt als der „rote“ und der „grüne“ Stimulus. Den größten Abstand zu „Weiß“ - Licht, d. h. hier wurde der höchste „Weiß“ - Lichtanteil bei 75% Richtigwahlen ermittelt, wies für beide Gruppen jeweils der „rote“ Stimulus auf.

Aus den unterschiedlichen Steigungen der Kurven geht hervor, dass „Grau“ - bzw. „Weiß“ - Lichtbeimischungen zum Farbreiz „Rot“ bereits in geringeren Anteilen unterschieden werden (steil abfallende Kurve) als bei den Farbreizen „Grün“ oder „Blau“. Der für **Gruppe B** ausgewählte „grüne“ Stimulus liegt weiter entfernt im Farbreizraum, als der für **Gruppe A** gewählte. Dieser ist mit einer „Weiß“ - Lichtzumischung von 74% noch signifikant vom „grauen“ Stimulus unterscheidbar. Durch diese Mischungen mit „Weiß“ - Licht, konnte auch die dritte Dimension des Farbreizdiskriminationsraums, die Unterscheidbarkeit gleichheller farbiger Stimuli aufgrund von „Weiß“ -

Lichtmischungsgeraden in verschiedenen Richtungen des Farbreizraums, nachgewiesen werden.

Die durchgeführten Experimente zeigen, dass die Zwergziegen in der Lage sind, Farbreize (farbiges bzw. achromatisches Licht), sowohl aufgrund von Intensitätsunterschieden, chromatischen Unterschieden, als auch aufgrund ihres „Weiß“ - Lichtanteils von einem (ggf. gleichhellen) achromatischen Reiz zu unterscheiden.

Da alle untersuchten Farbreize signifikant von einem achromatischen Stimulus unterschieden wurden, muss geschlossen werden, dass Zwergziegen Trichromaten sind (siehe oben), d. h. ihr Farbreizdiskriminationsverhalten durch einen dreidimensionalen Farbreizdiskriminationsraum beschrieben wird, der von den Erregungen dreier spektraler Photorezeptortypen aufgespannt wird.