

**Verhaltensphysiologische Analyse
des Farbensehens bei einem männlichen
Vogel Strauß
(*Struthio camelus australis*)**

Dissertation
Zur Erlangung des Grades
Doktor der Naturwissenschaften

am Fachbereich Biologie
der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

Marion Hoffmann
geboren am 16.01.1971 in Bremerhaven

Mainz, Januar 2004

<u>Inhaltsverzeichnis</u>	1
<u>1. Einleitung</u>	2
1.1. Der Vogel Strauß	2
1.2. Farbsehen bei Vögeln	5
1.3. Nachweis des Farbsehens	6
1.4. Vorversuche zum Farbsehen beim Vogel Strauß	7
<u>2. Material und Methode</u>	11
2.1. Versuchstier	11
2.2. Haltung des Versuchstieres	11
2.3. Versuchsbedingungen	11
2.4. Versuchsaufbau	12
2.5. Verwendete Geräte	13
2.6. Lichtmessung	14
2.7. Dressurmethode	14
2.8. Andressur	15
2.9. Versuchsdurchführung	15
2.10. Datendokumentation	16
<u>3. Ergebnisse</u>	18
3.1. Spektrale Empfindlichkeit	18
3.2. Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit	22
<u>4. Diskussion</u>	26
4.1. Öltröpfchen und Photopigmente	26
4.2. Spektrale Empfindlichkeit beim Vogel Strauß	31
4.3. Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit beim Vogel Strauß	32
4.4. Vergleich der Wellenlängenunterscheidung von Strauß und Schildkröte ..	35
4.5. Vergleich mit dem Farbsehen anderer Vögel	38
<u>5. Zusammenfassung</u>	43
<u>6. Literaturverzeichnis</u>	44
<u>7. Anhang</u>	49

1. Einleitung

1.1. Der Vogel Strauß

Der Vogel Strauß gehört zur Ordnung der Straußartigen (*Struthioniformes*), die aus der Familie der Strauße (*Struthionidae*) besteht. Es existiert lediglich eine lebende Art und zwar die der Afrikanischen Strauße (*Struthio camelus*), die wiederum in drei rezente Unterarten unterteilt ist. In dieser Arbeit wurde das Farbsehen bei einem Vertreter des Südafrika-Straußes (*Struthio camelus australis*) untersucht. Eine vermutliche Erklärung des wissenschaftlichen Beinamens *camelus* ist in einer arabischen Legende zu finden, die besagt, dass der Strauß aus der Verbindung eines märchenhaften Wüstenvogels mit einem Kamel hervorgegangen ist (Brehms Tierleben, 1928).

Auch die Flugunfähigkeit findet in einem arabischen Märchen eine Erklärung. Demzufolge verlor der Strauß die Fähigkeit zu fliegen, weil er in törichtem Hochmut zur Sonne empor flog. Die Sonne versengte seine Schwingen und ließ ihn so zur Erde hinab stürzen, dass er sich die Brust flach drückte und seine Brustfedern abschürfte (Brehms Tierleben, 1928). Wissenschaftlich gehört der Strauß tatsächlich zur Gruppe der Flachbrustvögel (Ratitae), bei denen sich der Brustbeinkamm soweit zurückgebildet hat, dass hier ein Ansetzen der Flügelmuskulatur nicht mehr möglich ist. Neben dem Strauß gehören dieser Gruppe auch die Nandus, Emus, Kasuare und Kiwis an. Im Unterschied zu diesen Vertretern besitzt der Strauß normal ausgebildete Flügel und Steuerfedern, die aber aufgrund der Weichheit der Federn nicht zum Fliegen geeignet sind. Darüber hinaus ist auch die Größe (bis ca. 3,0 m) und das Gewicht (bis ca. 120 kg) des Straußes ein ausschlaggebender Faktor für seine Flugunfähigkeit. Da mit linearer Körpergröße die Flugfläche quadratisch zunimmt, während das getragene Gewicht in der 3. Potenz wächst, müssten sich die Tragflächen des Vogel Strauß unverhältnismäßig vergrößern oder aber er müsste eine gewaltige Energie aufwenden, um sich in die Lüfte zu erheben (Brehms Neue Tierenzyklopädie, 1992).

Durch die Flugunfähigkeit gezwungen am Boden zu bleiben, hat er sich die Tendenz zur Riesenentwicklung zu nutze gemacht. Den Bodenfeinden entwachsen, hat er sich im Laufe der Evolution vollkommen an das Leben am Boden angepasst. Seine kräftigen Beine machen ihn zu einem Laufvogel, der sich über einen Zeitraum von ca. 30 min. mit einer Geschwindigkeit von 50 km/h fortbewegen kann. Auch ist er in der Lage, für kurze Zeit Spitzengeschwindigkeiten bis zu 75 km/h zu erreichen, wobei die Schrittlänge 4 m betragen kann. Die Füße des Vogel Strauß besitzen nur zwei Zehen (3. und 4.), welche mit langen, scharfen Krallen versehen sind. Obwohl der Strauß ein Fluchtvogel ist, der jeder Gefahr lieber davon läuft als sich ihr zu stellen, kann er einen Feind mit kräftigen Tritten töten. Der vorne abgerundete Schnabel eignet sich nicht zur Verteidigung, da er weder besonders hart noch spitz ist, weshalb das Picken in der Regel nicht zu großen Verletzungen führt, aber sehr lästig sein kann.

Der vorliegende Geschlechtsdimorphismus zeigt sich zum einen darin, dass das Männchen in der Regel größer ist als das Weibchen und zum anderen im unterschiedlichen Federkleid: Das Gefieder des Männchens ist schwarz mit weißen Schmuckfedern an Schwanz und Flügeln, wohingegen das des Weibchens eher unscheinbar bräunlich mit weißen Federn ist.

Kurz vor Beginn des Frühlings setzt die Balzperiode ein. Die Hornplatten der Beine und der Schnabel des Männchens verfärben sich dunkelrot und ein leuchtend blauer Fleck, der an Lidschatten erinnert, erscheint um die Augen. Die Nistkuhle, für deren Bau beide Geschlechter verantwortlich sind, wird gescharrt, indem ein Strauß in einer sandigen Vertiefung sitzt und den Sand mit kräftigen Tritten nach außen schiebt. Überwiegend besteht eine Straußenherde aus einem Hahn mit einer Haupthenne und ein bis zwei Nebenhennen, weshalb Massengelege bis zu 30 Eiern keine Seltenheit sind. Die Eier haben eine Größe von 12 - 14 cm mit einem Gewicht von ca. 1,5 kg. Die Schale ist sehr hart und robust. Tagsüber wird das Gelege in der Regel von der Haupthenne bebrütet, während dies nachts der Hahn übernimmt. Von Zeit zu Zeit werden die Eier mit dem Schnabel gedreht und auch ihre Position im Nest verändert. Nach ca. 42 Tagen schlüpfen alle Küken innerhalb von 48 Stunden. Die Jungen haben sehr

struppiges Gefieder und erinnern an Igel mit dicken Beinen und langem Hals. Den Nestflüchtern verleiht dies in Kombination mit Streifen und Punkten an Hals und Kopf eine perfekte Tarnung. Wenn sie sich bei Gefahr auf den Boden legen und sich ganz still halten, sehen sie aus wie niederes Buschwerk.

Der Strauß besitzt ein sehr weites Futterspektrum. In der freien Natur frisst er neben grünen Pflanzenteilen, Sukkulente in Wüsten, Samen und Früchten auch Insekten, Larven, Vogeleier und sogar kleine Wirbeltiere und Reptilien. Um diese vielseitige Nahrung gut verdauen zu können, nimmt er auch kleine Steine (Magensteine) zu sich. In Gefangenschaft pickt er nach allem und verschlingt auch alles sofort. Besonders interessant sind glänzende Objekte, wie Schlüssel und Knöpfe. Die hohe Grundaktivität und große Neugier des Straußes waren für diese Arbeit von großem Nutzen.

Die Verbreitung des Straußes beschränkt sich derzeit nur noch auf das südwestliche Afrika. In ganz Nordafrika, Arabien und Persien wurde der Strauß durch die Straußenfedermode der 20er Jahre des letzten Jahrhunderts ausgerottet. In den Gebieten südlich der Sahara ist der Strauß in Halbwüsten, Steppen, Sandwüsten mit spärlicher Vegetation und offenen Savannen zu finden, wo er vergesellschaftet mit Gnus, Antilopen und Zebras erscheint. Aufgrund seiner Größe und des guten Auflösungsvermögens der großen Augen, haben Strauße einen guten Blick über die Umgebung und erkennen so schneller eine Bedrohung durch Feindannäherung, die sie durch Fluchtverhalten den anderen Tieren mitteilen.

Das Straußenauge hat eine achsiale Länge von 38 mm (Martin, Ashash, Katzir, 2001) und, wie bei allen Vögeln, eine kugelige Form, wodurch das Volumen und das Gewicht verringert werden, ohne die optischen Qualitäten zu mindern. Durch den nach hinten in die Lederhaut übergehenden Skleralring wird dem Auge zum einen Festigkeit verliehen, zum anderen aber auch eine Bewegung in den Augenhöhlen unmöglich gemacht (Dorste, 1971). Daher müssen Vögel den ganzen Kopf bewegen, um ein Objekt zu betrachten.

Bei keinem anderen Vogel stehen die Augen so weit auseinander, wodurch das binokulare Sehfeld des Straußes nur einen Sehwinkel von 20° umfasst (Martin und Katzir, 1995). Über und unter dem Kopf befindet sich ein großer toter Winkel.

Nach Untersuchungen von Martin und Katzir (1995) existiert eine Korrelation zwischen Augenstellung und Schnabelhaltung. Bei der normalen Kopfhaltung hält der Vogel Strauß den Schnabel horizontal. Dabei werden die Augen beschattet und eine Schädigung durch intensive Sonnenstrahlung von oben vermieden. Um Objekte genauer zu betrachten, bewegt sich der lange Hals bei waagerechter Kopfhaltung rauf und runter. Erst im letzten Augenblick vor dem Picken wird der Schnabel senkrecht gehalten, um sofort danach wieder die horizontale Position einzunehmen.

1.2. Farbsehen bei Vögeln

Die Sehzellen der Vögel, wie auch die der Reptilien, besitzen farbige Öltröpfchen. Diese sind im inneren Segment der Zapfen unmittelbar unter den lichtabsorbierenden Strukturen des äußeren Segments lokalisiert. Man unterscheidet klare und gefärbte carotinoidhaltige Öltröpfchen (Bowmaker, 1980). Sie fungieren als Kantenfilter für das Licht, das in die äußeren Zapfensegmente eindringt und hier durch Photopigmente absorbiert wird. Kurze Wellenlängen und ultraviolettes Licht (UV) werden durch die meisten Öltröpfchen absorbiert. Durch ihre Filterwirkung verändern sie die spektrale Empfindlichkeit der Zapfen und sind deshalb für das Farbsehen von Bedeutung.

Viele Vögel und Reptilien sind in der Lage, Licht im Wellenlängenbereich zwischen 300 nm und 400 nm wahrzunehmen. Diese UV-Strahlung wird meist mit Hilfe eines vierten Zapfentypes detektiert. Hierbei handelt es sich um einen UV-Zapfen mit einem Empfindlichkeitsmaximum bei 350 nm. Wenn Öltröpfchen in diesen Zapfen vorliegen, so handelt es sich um klare Öltröpfchen mit gleichbleibend hoher Transmission zwischen 300 nm und 800 nm. Die Wahrnehmung von UV ist für Vögel von Bedeutung, da viele Früchte UV-Strahlung reflektieren, wie z. B. die mit Wachsschüppchen bereiften Oberflächen von Weintrauben, Schlehen oder Wacholderbeeren. Auch sind die Gefieder oder Schnäbel mancher Vögel mit UV-Mustern versehen (Burkhardt, 1992).

Zum Farbsehen bei Vögeln wurden bereits verschiedene Dressurexperimente durchgeführt. So untersuchte z. B. E. Maier bei der chinesischen Nachtigall (*Leiothrix lutea*) die spektrale Empfindlichkeit und die Wahrnehmung von UV-Strahlung (Maier, 1992). Jacky Emmerton (1980) maß die Wellenlängenunterscheidung im sichtbaren Spektrum und im UV-Bereich bei der Taube (*Columba livia*). Goldsmith (1980) beschäftigte sich mit dem Sehvermögen im UV-nahen Spektrum bei Kolibris (*Archilochus alexandri*).

1.3. Nachweis des Farbsehens

Das Farbsehen von Tieren wird mit Hilfe von Dressurexperimenten untersucht, die auf dem Belohnungsprinzip beruhen. Karl von Frisch legte durch seine Versuche mit Bienen den Grundstein (von Frisch, 1914). Von Frisch vermutete, dass Bienen über Farbsehen verfügen, weil sie zur Nahrungssuche auf farbenprächtige Blüten fliegen. Mit Hilfe von Zuckerlösungen, die in der Nähe des Stockes aufgestellt wurden, lockte er Bienen an. Die Lösung wurde in eine Futterschale gegeben, welche auf ein Papier bestimmter Farbe (z. B. Blau) gestellt wurde. Obwohl sich die Position des blauen Feldes änderte, flog die Biene das blaue Papier zielstrebig an. Daraufhin wurden zusätzlich bunte Papiere verschiedener Farben sowie Graupapiere verschiedener Helligkeit ausgelegt. Die Biene flog weiter die Futterschale auf dem Papier ihrer Dressurfarbe an. Dieses Verhalten zeigte, dass die Biene in der Lage war, Farbe von Graustufen derselben Helligkeit zu unterscheiden.

In der weiteren Entwicklung dieser Dressurexperimente wurden die farbigen Papiere durch zwei verschiedenfarbige monochromatische Lichter ersetzt. So wurden z. B. Goldfische auf eine Farbe bestimmter Wellenlänge dressiert. Der Fisch wurde mit einer Futterpaste belohnt, wenn er zu dem Lichtpunkt seiner Dressurwellenlänge schwamm und dort Schnappbewegungen machte (Neumeyer, 1986). Auch für Schildkröten wurde diese Art von Experiment angewandt (Arnold und Neumeyer, 1987). Zur Untersuchung des Farbsehens bei Säugetieren benutzte Gerald Jacobs drei beleuchtete Felder (Jacobs, 1994/1995). Bei dieser

komplexeren Versuchsgestaltung wurden zwei gleichfarbige Felder und ein andersfarbiges gezeigt. Die Belohnung erfolgte auf das eine, andersfarbige Feld.

1.4. Vorversuche zum Farbsehen beim Vogel Strauß

Die Frage, ob der Vogel Strauß in der Lage ist, Farben wahrzunehmen, wurde in einer Diplomarbeit („Dressurexperimente zum Nachweis des Farbsehens beim Vogel Strauß (*Struthio camelus australis*)“ (Precking, 1998)) untersucht. Die Versuche wurden mit dem gleichen Versuchstier unter den gleichen äußeren Bedingungen wie in dieser Arbeit im Zoo Neuwied durchgeführt.

Zunächst wurde geprüft, ob sich der Vogel Strauß überhaupt als Versuchstier eignet, d. h., ob er den Ablauf und den Auftrag der Versuche versteht und dies in einer eindeutigen Reaktion äußern kann. Die Straußenherde bestand zu diesem Zeitpunkt aus vier adulten Tieren (einem Hahn und drei Hennen). Für die Versuche als besonders geeignet erschien der Hahn, da er sehr neugierig war und sein ständiges Picken eine hohe Grundaktivität verriet. Die Hennen wurden zwar ebenfalls anfänglich in die Andressur mit einbezogen, verloren aber mit Einsetzen der Brutperiode jegliches Interesse an diesem wissenschaftlichen Experiment.

Die Versuche sollten auf Grundlage von Generalisierungsexperimenten durchgeführt werden. Die Dressur erfolgte nach dem 2:1-Prinzip: drei Farbreize wurden gleichzeitig präsentiert, wovon zwei stets gleichfarbig und einer andersfarbig war (z.B. 2 x Blau : 1 x Grün). Als „richtig“ gewertet und belohnt wurde die Wahl des einen andersfarbigen Feldes. Nach sechs Tagen konnte die Andressur erfolgreich beendet werden; der Versuchsvogel hatte gelernt zu generalisieren, d. h. er wählte das eine richtige Feld unabhängig von der Farbe.

Die Untersuchung des Farbsehens erfolgte mit einer stark vereinfachten Ausführung der Apparatur dieser Arbeit (siehe Abb. 1). Die Farbreize wurden mit Hilfe von Pappkarten (22 x 22 cm) präsentiert. Es wurden vier verschiedene Testreihen durchgeführt:

1. Farbe gegen Farbe:

Es wurden die Farben Blau, Grün, Gelb, Rot, Weiß, Grau und Schwarz gegeneinander getestet. Jede mögliche Farbkombination wurde untersucht (z. B. 2 x Blau : 1 x Gelb; reziprok 2 x Gelb : 1 x Blau). Die Ergebnisse zeigten, dass der Vogel Strauß in der Lage war, alle Farben voneinander zu unterscheiden. Bei keiner Kombination pickte er alle drei Farbfelder gleich oft an (33 % : 33 % : 33 %). Manche Tests zeigten jedoch, dass die reziproken Werte deutlich höher waren (z. B. 1x Blau: 2 x Gelb : 20 % richtige Wahlen; 1 x Gelb : 2 x Blau: 71 % richtige Wahlen). Demnach konnte der Vogel Strauß die gezeigten Farben voneinander unterscheiden, äußerte aber in seinem Wahlverhalten eine Bevorzugung. Besonders deutlich wurde dies bei Versuchen mit der Farbe Rot, die immer bevorzugt angepickt wurde. Eine solche Spontanbevorzugung, die sich stets in einer heftigen Pickreaktion zeigte, lässt auf eine Signalbedeutung schließen.



Abb. 1: Versuchsanordnung der Vorversuche im Stall. Bei dieser Kombination ist das richtige Feld schwarz und erscheint vom Strauß aus gesehen rechts.

2. Graustufen gegen Farbe:

Um auszuschließen, dass sich der Vogel Strauß nur an den Helligkeitsunterschieden zwischen den Farbkarten, nicht aber an der Farbe selbst orientiert, wurden mit einem Computer zehn Graustufen von Schwarz bis Weiß hergestellt. Gemäß des 2:1-Prinzips wurden wiederum alle Graustufen in Kombination mit den stellvertretend ausgesuchten Farben Rot und Grün getestet. In Bezug auf die Helligkeit sollten die Farben Rot und Grün mit je einem Grauton übereinstimmen, wie dies auch für den menschlichen Betrachter der Fall war. Orientierte sich der Vogel Strauß ausschließlich an den Helligkeitsunterschieden, so würde er bei Kombinationen gleicher Helligkeit die eine richtige Karte nicht erkennen können und dies in einer Wahl von 33 % : 33 % : 33 % zum Ausdruck bringen. Die Ergebnisse beider Testreihen zeigten jedoch deutlich, dass bei keiner Kombination eine Verwechslung vorlag. Der Vogel Strauß konnte stets die farbigen Karten Rot und Grün von allen Graustufen unterscheiden.

3. Graustufen gegen Graustufen:

Da bisher noch keine Untersuchungen über die spektrale Empfindlichkeit beim Vogel Strauß vorlagen, bestand die Möglichkeit, dass die Abstufungen der Grautöne für den Strauß nicht so fein waren, wie für uns Menschen. In diesem Fall hätte der Vogel Rot und Grün nicht als Farben wahrgenommen, sondern elf gut voneinander zu unterscheidende Grautöne miteinander verglichen. Aus diesem Grunde wurden alle Grautöne nach dem 2:1-Prinzip miteinander kombiniert. Die Ergebnisse zeigten, dass bei benachbarten Graustufen die Unterscheidung für den Strauß schwieriger war als bei weiter entfernten Grautönen. Bei keiner Kombination aber wurde die Verwechslungsgrenze von 33 % erreicht. Dies zeigte, dass die Grauabstufungen ausreichend fein gewählt waren und der Vogel Strauß bei den vorherigen Versuchen Rot und Grün tatsächlich als Farben wahrgenommen hatte.

4. UV-reflektierendes Papier gegen nicht UV-reflektierendes Papier:

Die Fähigkeit, Wellenlängen im UV-Bereich wahrzunehmen, ist bei vielen Vögeln bereits bekannt. Ob auch der Vogel Strauß über eine UV-Empfindlichkeit verfügt, wurde mit Hilfe von UV-reflektierenden Papieren untersucht. Diese Spezialpapiere wurden mit nicht UV-reflektierenden Aquarellpapieren nach dem 2:1-Prinzip

miteinander kombiniert. Es wurde darauf geachtet, dass die Oberflächenstruktur beider Papiere gleich war und daher eine Unterscheidung für den Strauß nur anhand der UV-Reflexion möglich war. Die Ergebnisse lagen deutlich über der 33 %-Grenze. Mit dieser einfachen Methode konnte gezeigt werden, dass der Vogel Strauß über eine Empfindlichkeit im sehr kurzwelligen Bereich verfügt.

Aufgrund der über 7.000 Einzelversuche der Diplomarbeit und den Beobachtungen des Wahlverhaltens war zu schließen, dass der Vogel Strauß in der Lage ist, alle Farben, die uns Menschen farbig erscheinen, voneinander zu unterscheiden, und es ihm zusätzlich möglich ist, Wellenlängen im UV-nahen Bereich wahrzunehmen. Diese Beobachtungen wurden gestützt durch zeitgleich durchgeführte mikrospektrophotometrische Messungen der Zapfenphotopigmente beim Vogel Strauß (Wright und Bowmaker, 1998). Anhand der ermittelten Werte konnten drei verschiedene Zapfentypen mit Absorptionsmaxima bei 445 nm, 510 nm und 570 nm identifiziert werden. Der Nachweis eines UV-empfindlichen Rezeptortypes war mikrospektrophotometrisch zu dieser Zeit noch nicht erbracht, galt aber aufgrund der Messungen an transparenten Öltröpfchen nach damaliger mündlicher Mitteilung von Herrn Bowmaker als wahrscheinlich. Inzwischen konnte gezeigt werden, dass der Vogel Strauß einen Violett-Rezeptor mit einem Absorptionsmaximum bei 405 nm besitzt (Zitat Bowmaker).

Im Rahmen der Promotion sollten nun aufgrund der Ergebnisse der Diplomarbeit detailliertere Aussagen über das Farbsehen beim Vogel Strauß getroffen werden. Mit höherem technischem Aufwand wurden die spektrale Empfindlichkeit und das Wellenlängenunterscheidungsvermögen untersucht.

2. Material und Methode

2.1. Versuchstier

Alle Versuche wurden mit einem adulten männlichen Strauß (*Struthio camelus australis*) mit Namen Franz-Josef durchgeführt (siehe hierzu auch Vorversuche, Kap. 1, Einleitung). Dieser wurde in freier Wildbahn geboren und im Oktober 1986 in Namibia gefangen.

2.2. Haltung des Versuchstieres

Im Zoo Neuwied steht den Straußen ein Außengehege und ein Stall zur Verfügung, der von den Tieren jederzeit selbständig aufgesucht werden kann. Das Stallgebäude ist in zwei geschlossene Einzelställe unterteilt. Ein Stallteil wird von den Straußen und der andere von afrikanischen Marabus bewohnt. Zwischen den beiden Stallhälften verläuft ein ca. 1,50 m breiter Gang, der direkt von außen zugänglich ist. Dieser Gang ist durch eine ca. 1,30 m hohe Betonbrüstung mit einem darüber angebrachten Gitter vom Straußenstall getrennt. Von diesem Gang aus wurden die Versuche durchgeführt. Siehe zur genaueren Beschreibung der Örtlichkeiten Abbildung 2.

2.3. Versuchsbedingungen

Der Straußenstall verfügt über zwei Fenster und eine Stalltür. Während der Versuche waren die Fenster mit schwarzer Folie verhangen und die Tür geschlossen. Wegen der baulichen Gegebenheiten (Ritzen in der Stalltür) war ein absoluter Ausschluss des Tageslichts jedoch nicht möglich. Für eine konstante Umgebungsbeleuchtung wurde eine Leuchtstoffröhre (Osram, Lumilux Plus, L36W/11-860, Daylight) verwendet, die auf das Gitter über der Versuchsausrüstung aufgelegt wurde. Um das Tier nicht zu blenden, wurde das Gitter mit einem schwarzen Samttuch bedeckt und die aufgelegte Leuchtstoffröhre nach oben an die Decke gerichtet.

Der Stall ist für Zoobesucher nicht zugänglich, was ein ungestörtes Arbeiten ermöglichte.

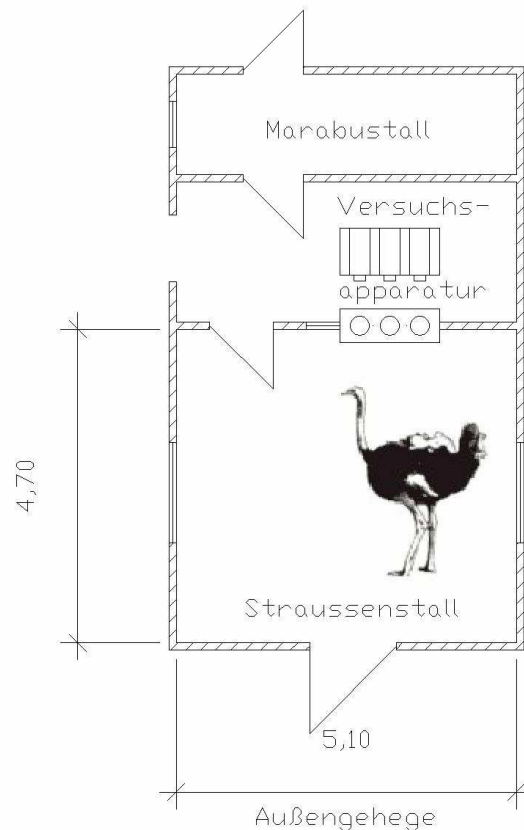


Abb.2: Grundriss Stallgebäude mit Versuchsanordnung

2.4. Versuchsaufbau

Für die Versuche wurde eine Apparatur angefertigt, die aus einem 70 cm hohen Vertikalbrett und einem darunter befindlichen, 40 cm breiten Horizontalbrett bestand. Diese beiden Holzbretter wurden aufeinander montiert und auf die Betonbrüstung aufgesetzt (siehe hierzu auch Abb. 1, Vorversuche, Kap. 1, Einleitung). Die Versuchsanordnung der Vorversuche entspricht im Aussehen der Apparatur der hier vorliegenden Arbeit. Auf das horizontale Brett waren in einem Abstand von 20 cm drei schwarze, flexible Plastiktopfchen (Gipsanrührtopfchen) mit einer Randhöhe von 10 cm festgeschraubt. Der Schraubenkopf und die Unterlegscheibe am Boden des Topfinneren wurden mit schwarzen, 0,4 cm dicken Gummischeiben beklebt, so dass diese nicht mehr sichtbar waren.

Aus dem vertikalen Brett ragten über den Töpfchen in einer Höhe von 15 cm drei Plastikröhren mit einem Durchmesser von je 2,5 cm heraus, aus denen die Belohnung in die Töpfchen gelangte. 5 cm über diesen Futterröhren waren in dem Brett drei Fenster mit den Maßen 15 x 15 cm ausgesägt. An der Rückseite des Brettes befanden sich Holzrahmen, in die zur Präsentation der beleuchteten Testfelder Marata-Platten (Rückprojektionsscheiben) eingeschoben wurden. Der Abstand zwischen den Marata-Platten betrug 10 cm.

Über den Marata-Platten war ein dünnes Brett angebracht, das heruntergelassen werden konnte, um beim Wechsel der Testfeldbeleuchtung den Strauß nicht zu blenden. Während der Versuche war dieses Brett hochgezogen und oben fixiert. Um einen Mindestbetrachtungsabstand zu gewährleisten, wurde ein 30 cm breites Sperrholzbrett als Abstandshalter vor den Belohnungstöpfchen angebracht. Die gesamte Apparatur schloss sich von hinten gesehen, an der linken Seite an die Stallwand an.

Hinter der Apparatur im Stallgang wurde ein rollbarer Projektorentisch (L/B/H= 60/35/150 cm), bestehend aus einem Stahlgerüstwagen mit verschließbarem Holzkasten zur Aufbewahrung der Projektoren, so positioniert, dass je ein Projektor eine Marata-Platte gleichmäßig ausleuchten konnte. Verwendet wurden drei Diaprojektoren der Marke Zeiss Ikon, Unimat 150S (Objektive Zeiss Ikon, Talon 1:2,8/85). Vor den Objektiven war je eine Filterkammerhalterung angebracht, in die die verwendeten Interferenz- und Graufilter eingelegt wurden.

2.5. Verwendete Geräte

- 1) Diaprojektoren:
Projektoren Marke Zeiss Ikon, Unimat 150S
Objektive Zeiss Ikon, Talon 1:2,8/85)
Birnen Philips, Projection Lamp, Type 7158, FCSA1/216, 24V, 150 W,
G6.35.

Vor Beginn der Versuche wurden alle Birnen gewechselt und neu justiert. Damit das Licht der Projektoren gleich stark erschien, erfolgte der Projektorenabgleich mit Graufiltern. Dazu wurde der Messkopf eines Photometers in die Mitte der Marata-Platten gehalten und so die Leuchtdichte der Oberflächen ermittelt.

Um eine gleich starke Beleuchtung zu erzielen, wurden dem linken und rechten Projektor jeweils 1 Graufilter der Stärke 0,9 eingesetzt.

- 2) Photometer: Gossen Mavo-Monitor, Messeinheit: cd/m^2
- 3) Radiometer: Polytec, IL 1700, Messeinheit: W/cm^2
- 4) Marata-Platten: BKE-Media
- 5) Interferenzfilter: DIL oder DEPIL, Halbwertsbreite 8-12 nm, Schott & Gen.
- 6) Graufilter: Neutral NG, Schott & Gen.

2.6. Lichtmessung

Vor jedem Versuch wurden die mit Hilfe der verwendeten Interferenzfilter mit monochromatischem Licht beleuchteten Marata-Platten photo- und radiometrisch gemessen und mit Graufiltern so abgeglichen, dass die drei Testfelder gleich stark beleuchtet wurden. Zur Ermittlung der Bestrahlungsstärke der Marata-Platten-Oberfläche wurde der Messkopf des Radiometers in die Mitte der Marata-Platte gehalten. Die so ermittelten Messwerte sind für jede Wellenlänge aus den Tabellen 1 und 2 (Radiometrische Lichtmessungen, Anhang) zu ersehen. Diese Werte wurden für jede Wellenlänge in Anzahl Lichtquanten/ cm^2sec umgerechnet.

2.7. Dressurmethode

In der hier vorliegenden Arbeit, wie auch bei den Vorversuchen der Diplomarbeit (Precking, 1998), wurde eine Methode angewandt, die u. a. von Gerald H. Jacobs bei verschiedenen Säugetierarten (z. B. Affen, Hunde) (Jacobs, Neitz und Geist, 1989; Jacobs, 1990) eingesetzt worden war.

Es wurden immer drei Testfelder gleichzeitig präsentiert, von denen zwei identisch und eines anders beleuchtet waren (2:1). Als richtig galt stets die Wahl des einen, anders beleuchteten Testfeldes, was durch ein mehrfach wiederholtes Dagegenpicken des Vogels angezeigt wurde.

2.8. Andressur

Die Andressur des Versuchsvogels erfolgte bereits bei den Versuchen zur Diplomarbeit (Precking, 1998). Anstelle von farbigen Lichtreizen, erzeugt durch Interferenzfilter, dienten dort farbige Pappkarten als Testfelder. Auch hier fand die 2:1-Dressurmethode Anwendung.

Der Strauß musste zur Eindeutigkeit seiner Wahl mehrfach wiederholt das eine andersfarbige, richtige Farbfeld anpicken, bevor er belohnt wurde. Zur Belohnung bekam der Vogel Hundetrockenfutter (Marke Boris), welches von hinten durch die Futterröhrchen in die Töpfchen fiel.

Nach jedem Einzelversuch musste sich der Strauß von der Apparatur entfernen, so dass er gezwungen war sich jeder neuen Kombination aufs Neue zu nähern. Zu diesem Zweck hatte der Strauß gelernt, in die vom Gang aus gesehen rechte Ecke des Stalles zu gehen, wo er von Hand durch das Gitter mit Futter belohnt wurde. Damit konnte gewährleistet werden, dass der Strauß alle drei Testfelder gleichzeitig betrachtete, bevor er eine Wahl traf.

Um eine Ortsdressur zu vermeiden, wechselte in den Diplomarbeitsversuchen das eine richtige Farbfeld stets seinen Platz in beliebiger Reihenfolge (Rechts/Mitte/Links). Der Strauß hatte gelernt, seine Wahl unabhängig von der Position des Farbfeldes zu treffen. Um dies zu überprüfen, erfolgte in dieser Arbeit auch die zweimalige Besetzung einer Position hintereinander mit dem richtigen Testfeld. Auch unter diesen Bedingungen bepickte der Strauß das richtige Feld, was darauf hindeutete, dass der Versuchsvogel seine Wahl aufgrund des Farbreizes traf und nicht aufgrund ständig wechselnder Positionen.

2.9. Versuchsdurchführung

1. Spektrale Empfindlichkeit:

Um die spektrale Empfindlichkeit des Vogel Strauß zu ermitteln, wurden im Spektralbereich zwischen 392 nm und 683 nm in Schritten von ca. 20 Nanometern 19 verschiedene Wellenlängen ausgesucht. Hierzu wurde ein Testfeld mit einer bestimmten Wellenlänge beleuchtet, während die beiden anderen Testfelder

unbeleuchtet waren. Die unbeleuchteten Felder erschienen dunkel, aber aufgrund des Streulichts nicht schwarz. Wenn die Wahl des Straußes auf das eine beleuchtete Feld fiel, so galt sie als richtig und wurde nach fünfmaligem Picken belohnt.

Die Untersuchungen begannen bei jeder Wellenlänge stets bei 100 % Lichtintensität, welche in halblogarithmischen Schritten gesenkt wurde (30 %, 10%, 3 %, 1 %, 0,3 %) bis der Vogel Strauß das eine farbig beleuchtete Feld nicht mehr von den beiden unbeleuchteten Feldern unterscheiden konnte. Siehe hierzu auch Tabelle 1 im Anhang. Als Schwellenwert wurde eine Wahlhäufigkeit auf das beleuchtete Feld von 70 % festgesetzt; eine eindeutige Unterscheidbarkeit galt dann als gegeben.

2. Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit:

Um die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit zu testen, wurden alle drei Testfelder beleuchtet. Zwischen 392 nm und 621 nm wurden insgesamt acht Dressurwellenlängen ausgewählt, die gegen benachbarte Wellenlängen getestet wurden. Dazu wurden die anderen beiden Testfelder mit Licht gleicher benachbarter Wellenlänge bestrahlt. Intensitätsdifferenzen im gezeigten Farbpaar wurden mit Hilfe von Graufiltern behoben, so dass eine objektiv gleiche Farbgebung erzielt wurde. Die verschiedenen monochromatischen Lichter wurden gemäß der spektralen Empfindlichkeitsfunktion auf die gleiche subjektive Helligkeit eingestellt. Siehe hierzu auch Tabelle 2 im Anhang.

2.10. Datendokumentation

In den Versuchsreihen wurde jede Dressurwellenlänge pro Versuchskombination zwölfmal getestet, wobei das richtige Feld jeweils viermal rechts, Mitte und links in zufälliger Reihenfolge angeordnet war. In der Datendokumentation (siehe Rohdaten, Tab. 3 u. 4, Anhang) gibt immer das eine, nicht ausgefüllte Kästchen das richtige Feld an.

Bei jeder gezeigten Kombination musste der Vogel Strauß insgesamt fünfmal picken, bevor er belohnt wurde. Die Position und die Anzahl der Picker, d. h. die vom Strauß getroffenen Wahlen, wurden in die entsprechenden Kästchen notiert.

Die Pickeranzahl auf das richtige Feld wurde fett eingetragен. Der Punkt über einem Kästchen markiert das Feld, das vom Strauß zuerst angepickt wurde (siehe hierzu folgendes Beispiel).

Zur Auswertung wurde jeweils der Prozentsatz bezogen auf die Gesamtzahl aller Wahlen ($12 \times 5 = 60$), berechnet. Dabei ergab eine gleich häufige Wahl aller drei Felder einen Prozentsatz von 33,3 %.

584 nm:

100%: **57**:3 = 95%

30%: **49**:11 = 82%

10%: **23**:37 = 38%

1.			1.			1.		
2.			2.			2.		
3.			3.			3.		
4.			4.			4.		
5.			5.			5.		
6.			6.			6.		
7.			7.			7.		
8.			8.			8.		
9.			9.			9.		
10.			10.			10.		
11.			11.			11.		
12.			12.			12.		

Beispiel für die Rohdaten zur Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit (siehe Anhang)

3. Ergebnisse

3.1. Spektrale Empfindlichkeit

Zur Ermittlung der spektralen Empfindlichkeit des Vogel Strauß wurden folgende Wellenlängen verwendet: 392 nm, 404 nm, 420 nm, 442 nm, 464 nm, 471 nm, 478 nm, 495 nm, 517 nm, 530,7 nm, 544 nm, 551 nm, 567,5 nm, 584 nm, 602,7 nm, 621 nm, 647 nm, 663 nm und 683 nm. In dieser Versuchsreihe wurden dem Strauß zeitgleich ein beleuchtetes und zwei unbeleuchtete Testfelder präsentiert. Die Wahl des einen beleuchteten Feldes galt als richtig und wurde mit Futter belohnt (siehe auch Kap. 2, Material und Methode, 2.9. Versuchsdurchführung).

Die graphische Darstellung der Wahlhäufigkeit des Vogel Strauß zur Ermittlung der spektralen Empfindlichkeit ist in Abbildung 3 gezeigt. Auf der Ordinate ist die relative Wahlhäufigkeit des einen beleuchteten Testfeldes, angegeben in Prozent [%], aufgetragen. Der Schwellenwert wurde auf 70 % festgelegt. Auf der Abszisse ist die Anzahl der auf das eine Feld eingestrahlt Lichtquanten pro cm^2sec [Quanten/ cm^2s] aufgetragen. Um die ermittelten Daten übersichtlich zu präsentieren, wurden die Ergebnisse der getesteten Wellenlängen in drei Graphiken dargestellt.

Abbildung 3 (oben) zeigt die Ergebnisse für die Wellenlängen 392 nm bis 478 nm. Bei allen Wellenlängen steigt die Wahlhäufigkeit innerhalb ca. einer halben logarithmischen Einheit steil an und erreicht danach hohe Werte von ca. 90 – 100%. Die Kurven verlaufen ungefähr parallel und sind gegeneinander entlang der Abszisse verschoben. Die Kurven für die Wellenlängen 392 nm und 404 nm liegen am weitesten links, d. h. hier ist die kleinste Anzahl eingestrahlt Lichtquanten ausreichend, um das Schwellenkriterium von 70 % zu erzielen. Dies bedeutet, dass der Strauß für diese Wellenlängen am empfindlichsten ist. Die Kurven für 442 nm und 464 nm liegen hingegen am weitesten rechts, was bedeutet, dass der Vogel Strauß für diese Wellenlängen relativ unempfindlich ist. Hier ist eine höhere Anzahl von Lichtquanten notwendig, um den Schwellenwert zu übersteigen. Alle Schwellenwerte der Wellenlängen 392 nm bis 478 nm liegen innerhalb einer logarithmischen Einheit zwischen 2×10^{13} und 9×10^{13} .

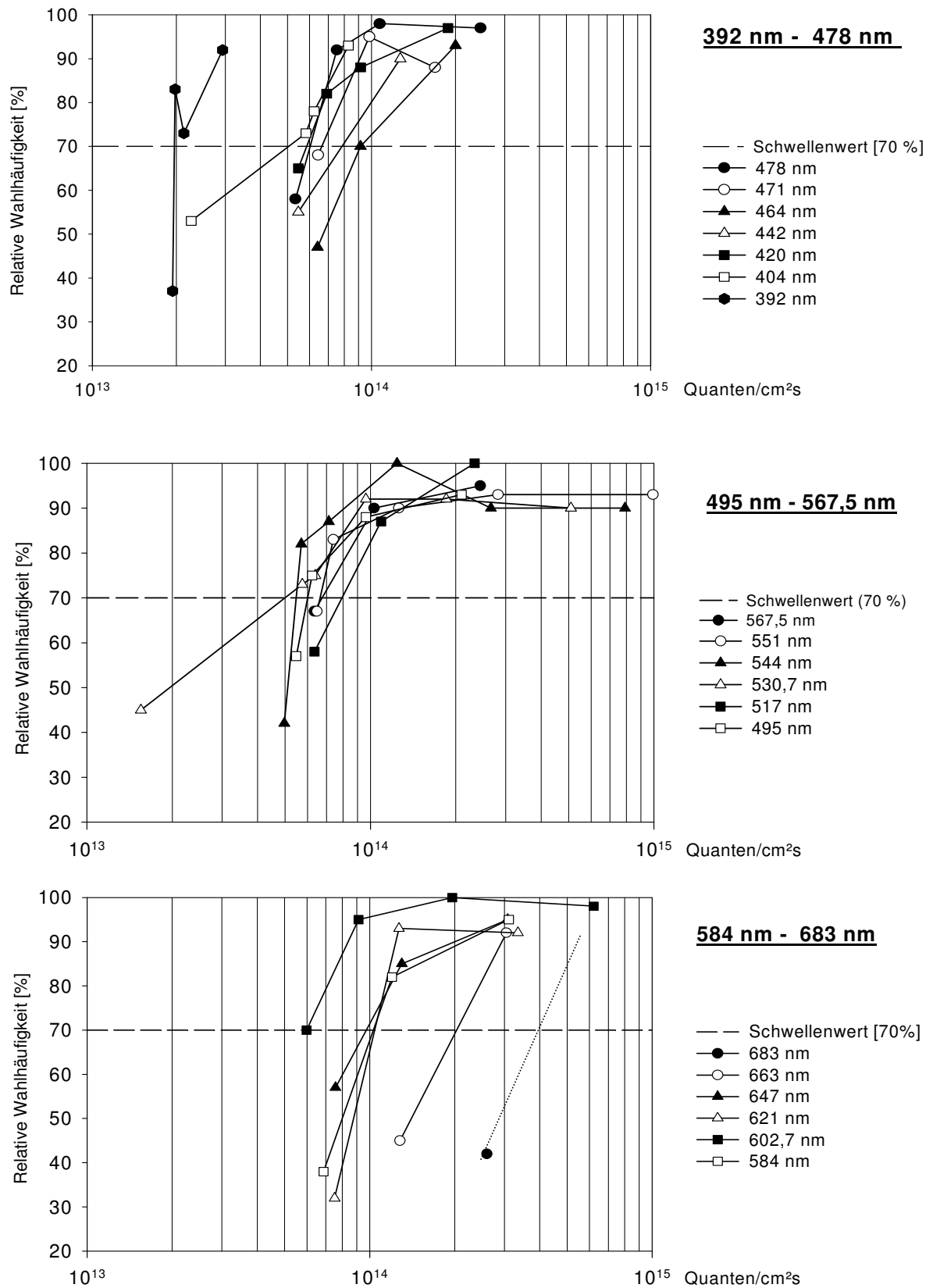


Abb. 3: Wahlverhalten auf das richtige Feld der drei Testfelder als Funktion der Anzahl Lichtquanten/cm²sec. Das „richtige“ Testfeld war beleuchtet, die anderen beiden unbeleuchtet.

Der anschließende Wellenlängenbereich von 495 nm bis 567,5 nm ist in der zweiten Graphik der Abbildung 3 (Mitte) dargestellt. Während die Wahlhäufigkeit bei den Wellenlängen 517 nm, 530,7 nm und 567,5 nm innerhalb ca. einer halben logarithmischen Einheit über den Schwellenwert ansteigt, erfolgt bei den Wellenlängen 495 nm, 551 nm und 544 nm ein steilerer Anstieg in einem deutlich engeren Bereich. Für diesen gesamten Wellenlängenbereich ist der Anstieg über die 70 %-Grenze bei 1×10^{14} abgeschlossen. Ab diesem Wert verlaufen alle Einzelkurven parallel zur Abszisse auf maximalem Niveau mit Werten der relativen Wahlhäufigkeit von 90 – 100 %. Die Wellenlängen 495 nm, 530,7 nm und 544 nm benötigen mit Werten von $5,8 \times 10^{13}$ bis $6,2 \times 10^{13}$ die kleinste Anzahl eingestrahelter Lichtquanten, um einen Wert über der Schwelle zu erzielen. Für die Wellenlängen 517 nm und 567,5 nm hingegen sind Quantenzahlen von 1,1 und $1,2 \times 10^{14}$ für das Überschreiten der Schwelle erforderlich.

Die dritte Graphik (Abb. 3 unten) zeigt das Wahlverhalten im langwelligen Bereich zwischen 584 nm und 683 nm. Die Werte für die Wellenlängen 584 nm, 621 nm und 647 nm steigen innerhalb einer halben logarithmischen Einheit an und liegen bei $1,3$ bis $1,5 \times 10^{14}$ mit Wahlhäufigkeiten von 82 – 93 % über dem Schwellenwert. Am weitesten links liegt der Kurvenverlauf für die Wellenlänge 602,7 nm. Bei dieser Wellenlänge sind bereits $6,0 \times 10^{13}$ eingestrahelte Lichtquanten ausreichend, um den Schwellenwert von 70 % zu erreichen. Nach einem steilen Anstieg auf 95 % Wahlhäufigkeit bei $9,0 \times 10^{13}$ verbleiben die Werte mit bis zu 100 % auf hohem Niveau. Die Wellenlänge 663 nm benötigt hingegen die höchste Anzahl eingestrahelter Lichtquanten ($3,0 \times 10^{14}$) für die Überwindung des Schwellenkriteriums. Der am weitesten rechts gelegene unterschwellige Punkt ist der Wellenlänge 683 nm zuzuordnen. Hier ist der Vogel Strauß somit am unempfindlichsten. Bei 683 nm reichte die Anzahl der eingestrahelten Lichtquanten von $2,7 \times 10^{14}$ nicht aus, um einen Wert über dem Schwellenkriterium zu erzielen. Der Wahlhäufigkeitswert liegt bei nur 42 %. Nimmt man dieselbe Steigung wie bei 663 nm an, kann man einen Schwellenwert bei ca. $4,0 \times 10^{14}$ Lichtquanten extrapolieren (gestrichelte Linie in Abb. 3).

Die Anzahl der eingestrahelten Lichtquanten bei 70 % relativer Wahlhäufigkeit wurde in Abbildung 3 für jede Wellenlänge abgelesen und daraus die spektrale Empfindlichkeitsfunktion erstellt. In Abbildung 4 ist auf der Ordinate die

Empfindlichkeit als Lichtintensität [Quanten/cm²s] an der Schwelle logarithmisch aufgetragen, wobei die Werte von niederen zu hohen Quantenzahlen von oben nach unten verlaufen. Die Abszisse zeigt den getesteten Wellenlängenbereich in nm. Zu erkennen sind hier vier Maxima bei 404 nm, 495 nm, 530,7 nm und 602,7 nm. An diesen Stellen ist die Empfindlichkeit besonders hoch, d. h. um den Schwellenwert von 70 % relativer Wahlhäufigkeit zu erreichen ist bereits eine relativ geringe Anzahl von Lichtquanten ausreichend.

Die Wellenlänge 392 nm wurde hier nicht berücksichtigt, da sich die vier Messwerte im Bereich des Streulichts (bezeichnet mit „dunkel“ in Tabelle 1, Anhang) befinden. Obwohl diese Werte sehr eng beieinander liegen, erzielen sie Wahlhäufigkeiten von 37 % bis 92 %. Dies lässt darauf schließen, dass hier die Unterscheidung nicht auf den einfallenden Licht- bzw. Farbreiz zurückzuführen ist. Welche anderen Kriterien in diesem Falle von Bedeutung sind, wie etwa mögliche Reflexion, war bislang nicht feststellbar. Eine Wertung ist daher nicht möglich.

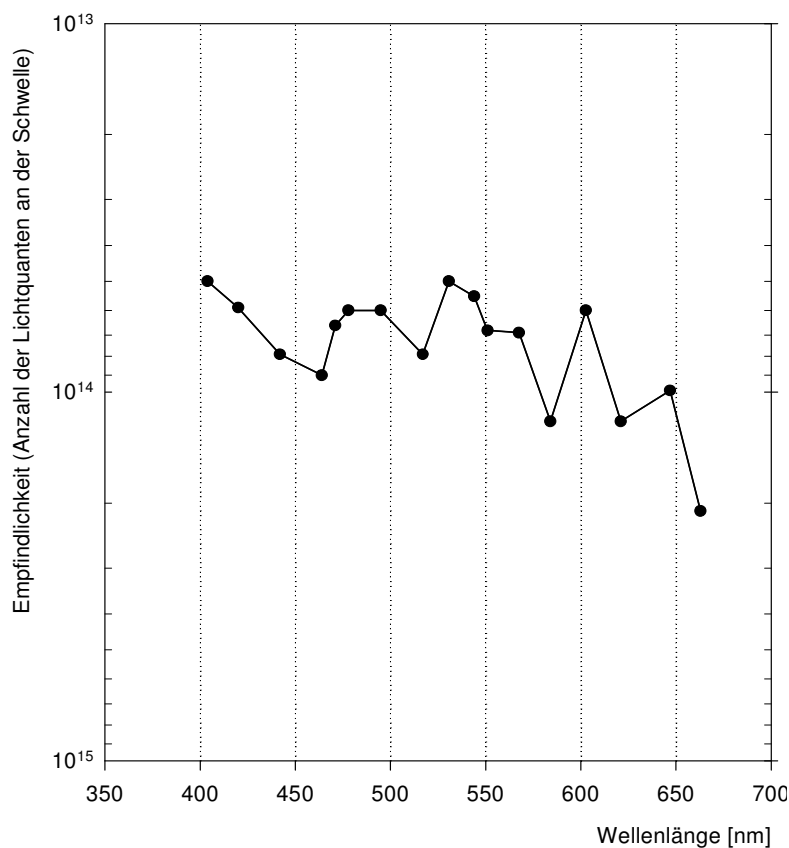


Abb. 4: Spektrale Empfindlichkeit zwischen 404 nm und 663 nm

3.2. Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit

In dieser Versuchsreihe wurden alle drei Testfelder beleuchtet und gleichzeitig präsentiert. Als richtig galt wiederum die Wahl des einen Feldes, das mit einer der Dressurwellenlängen beleuchtet wurde. Die anderen beiden Felder wurden mit Lichtern benachbarter Wellenlängen bestrahlt. Hierzu wurden Interferenzfilterpaare mit gleicher bzw. sehr ähnlicher Wellenlänge zusammengestellt, die mit Graufiltern auf dieselbe Helligkeit abgeglichen wurden. Alle gleichzeitig präsentierten Lichter hatten – gemäß der spektralen Empfindlichkeitsfunktion - dieselbe Reizwirksamkeit und erschienen daher für den Strauß gleich hell. Die Auswahl der Farbpaare erfolgte von außen nach innen, d.h. zuerst wurden die Farbpaare mit der weitesten Entfernung zur Dressurwellenlänge getestet. Lag die entsprechende Wahlhäufigkeit über dem Schwellenwert, so erfolgte die nächste Messung mit einer Wellenlänge, die näher an der Dressurwellenlänge lag.

Folgende Dressurwellenlängen wurden verwendet: 392 nm, 441 nm, 471 nm, 501 nm, 530,7 nm, 569 nm, 600,7 nm und 621 nm. Die ermittelten Rohdaten sind in Tabelle 4 (siehe Anhang, Rohdaten Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit) erfasst. Zur graphischen Darstellung wurde bei Farbpaaren mit nicht identischer Wellenlängenangabe der Mittelwert gebildet und auf eine ganze Wellenlängenzahl gerundet. Der Schwellenwert, bei dem eine eindeutige Unterscheidung der Dressurwellenlänge von dem Farbpaar benachbarter Wellenlängen vorliegt, wurde hier auf 60 % relative Wahlhäufigkeit festgesetzt. Die graphische Darstellung in Abbildung 5 zeigt die Wahlhäufigkeit auf das eine richtige Feld in Prozent (Ordinate), aufgetragen gegen die verschiedenen Wellenlängen (Abszisse), angegeben in nm. Für alle Dressurwellenlängen wurde eine Wahlhäufigkeit von 33 % angenommen, die den Fall repräsentiert, dass alle drei Felder mit dieser Wellenlänge beleuchtet werden.

Die kürzeste Dressurwellenlänge 392 nm wurde nur gegen benachbarte längere Wellenlängen getestet, da aufgrund der verwendeten Projektoren keine Untersuchungen im UV-Bereich möglich waren. Die anderen Dressurwellenlängen wurden dagegen sowohl gegen kürzere als auch gegen längere Wellenlängen getestet. Die Wahlhäufigkeiten bei den Dressurwellenlängen 441 nm, 471 nm und

501 nm zeigen einen parabelförmigen Verlauf mit zwei relativ glatten, symmetrischen Schenkeln. Dagegen zeigt das Ergebnis für die Dressurwellenlänge 530,7 nm zunächst einen Anstieg über den Schwellenwert auf der dem längerwelligen rechten Bereich zugewandten Seite. In einem Abstand von 31 nm zur Dressurwellenlänge ist bereits der Schwellenwert erreicht. Bei noch längeren Wellenlängen, wie 600,7 nm, fällt die Wahlhäufigkeit jedoch wieder darunter, auf 40 %.

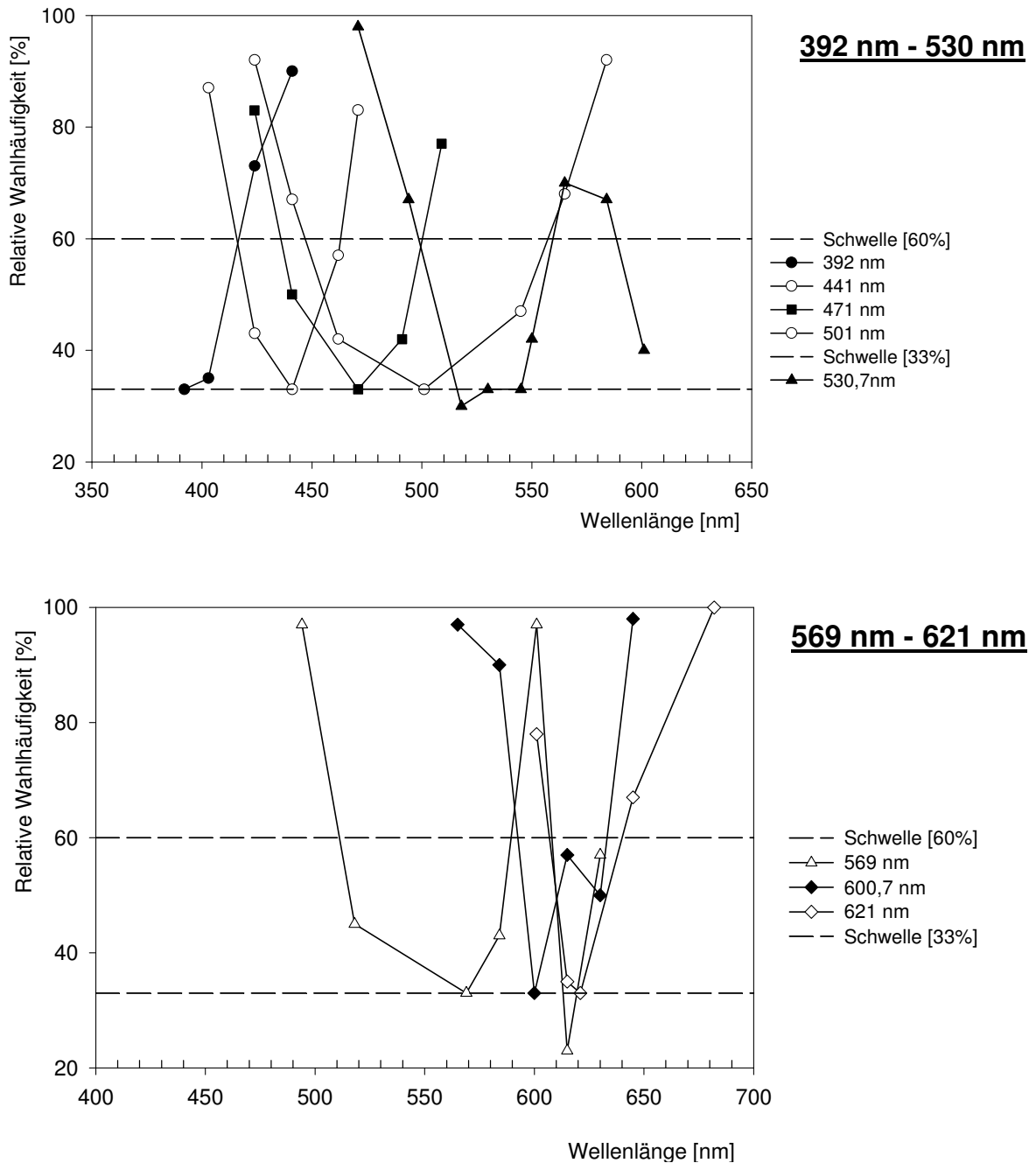


Abb. 5: Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit

Ordinate: Rel. Wahlhäufigkeit, die auf die Dressurwellenlänge entfällt

Abszisse: Wellenlänge von Dressur- und Vergleichsfarbe

Ein ähnliches Verhalten zeigt sich bei der Dressurwellenlänge 569 nm. Während im kurzwelligen Bereich der Kurvenverlauf glatt und parabelförmig ist, liegt im langwelligen Bereich wiederum ein Zickzackverlauf mit noch größeren Sprüngen als bei 530,7 nm vor. Auch hier ist bereits bei einem Wellenlängenabstand von 33 nm mit 97 % die Schwelle deutlich überschritten. Im Anschlussbereich bei 615 nm fällt der Wert drastisch auf unterschwellige 23 % und endet nach weiteren 15 nm bei 57 %. Bei der Dressurwellenlänge 600,7 nm zeigt sich dagegen wieder ein glatter Kurvenverlauf, der lediglich im längerwelligen Bereich durch einen Knick unterbrochen ist: Bei 630 nm sinkt der Wert von 57 % nochmals auf 50 % ab, bevor er bei 645 nm mit 98 % eindeutig überschwellig endet. Hier wurde der bei 57% extrapolierte Wert zur Bestimmung von $\Delta\lambda$ verwendet. Bei der langwelligsten Dressurwellenlänge zeigt sich ein glatter parabelförmiger Verlauf beiderseits von 621 nm. Hier waren insgesamt nur vier Messungen notwendig, um die überschwelligen Werte zu bestimmen.

Aus dem Wahlverhalten bei der Wellenlängenunterscheidung wurde die $\Delta\lambda$ -Funktion gewonnen. Dazu wurde für jede Dressurwellenlänge die Wellenlänge ermittelt, bei der eine Wahlhäufigkeit von 60 % erreicht war. Dieser Schwellenwert liegt etwa in der Mitte zwischen 33,3 % (nicht unterscheidbar) und 90% (gute Unterscheidung). Aus der Differenz zwischen der so ermittelten Wellenlänge ($\lambda_{60\%}$) und der Dressurwellenlänge (λ^+) ergibt sich dann $\Delta\lambda$. Für die meisten Dressurwellenlängen ergeben sich zwei unterschiedliche Werte von $\Delta\lambda$, da sowohl kürzere als auch längere Wellenlängen getestet wurden. Daher können die Werte von $\Delta\lambda$ nicht einfach über der Dressurwellenlänge aufgetragen werden. Stattdessen wurde $\Delta\lambda$ bei Werten von $\lambda_{60\%}$, die größer waren als die Dressurwellenlänge λ^+ , über $\lambda^+ + \Delta\lambda/2$ aufgetragen. Waren die Werte von $\lambda_{60\%}$ kleiner als λ^+ , so wurde $\Delta\lambda$ über $\lambda^+ - \Delta\lambda/2$ aufgetragen. Die so gewonnene $\Delta\lambda$ -Funktion ist in Abbildung 6 dargestellt. Der kleinste ermittelte Wert von $\Delta\lambda$ liegt mit 7 nm bei der Wellenlänge 596,5 nm. Hier ist die Unterscheidung am besten. Ebenfalls relativ kleine $\Delta\lambda$ -Werte von 20 nm bis 25 nm liegen zwischen 402,5 nm und 452 nm. Hohe Werte von 54 bis 58 nm deuten darauf hin, dass bei den Wellenlängen 474 nm und zwischen 530 nm und 540 nm die Unterscheidungsfähigkeit gering ist. Bei 486,5 nm und 514,5 nm wurden gleich

große $\Delta\lambda$ -Werte von 31 nm gefunden. Da zu diesen Werten sowohl von 474 nm als auch von 540 nm her die Werte steil abfallen, ist zu erwarten, dass die $\Delta\lambda$ -Werte bei 500 nm deutlich niedriger liegen und möglicherweise unter 10 nm anzusetzen sind (siehe gepunktete Linie in Abb. 6).

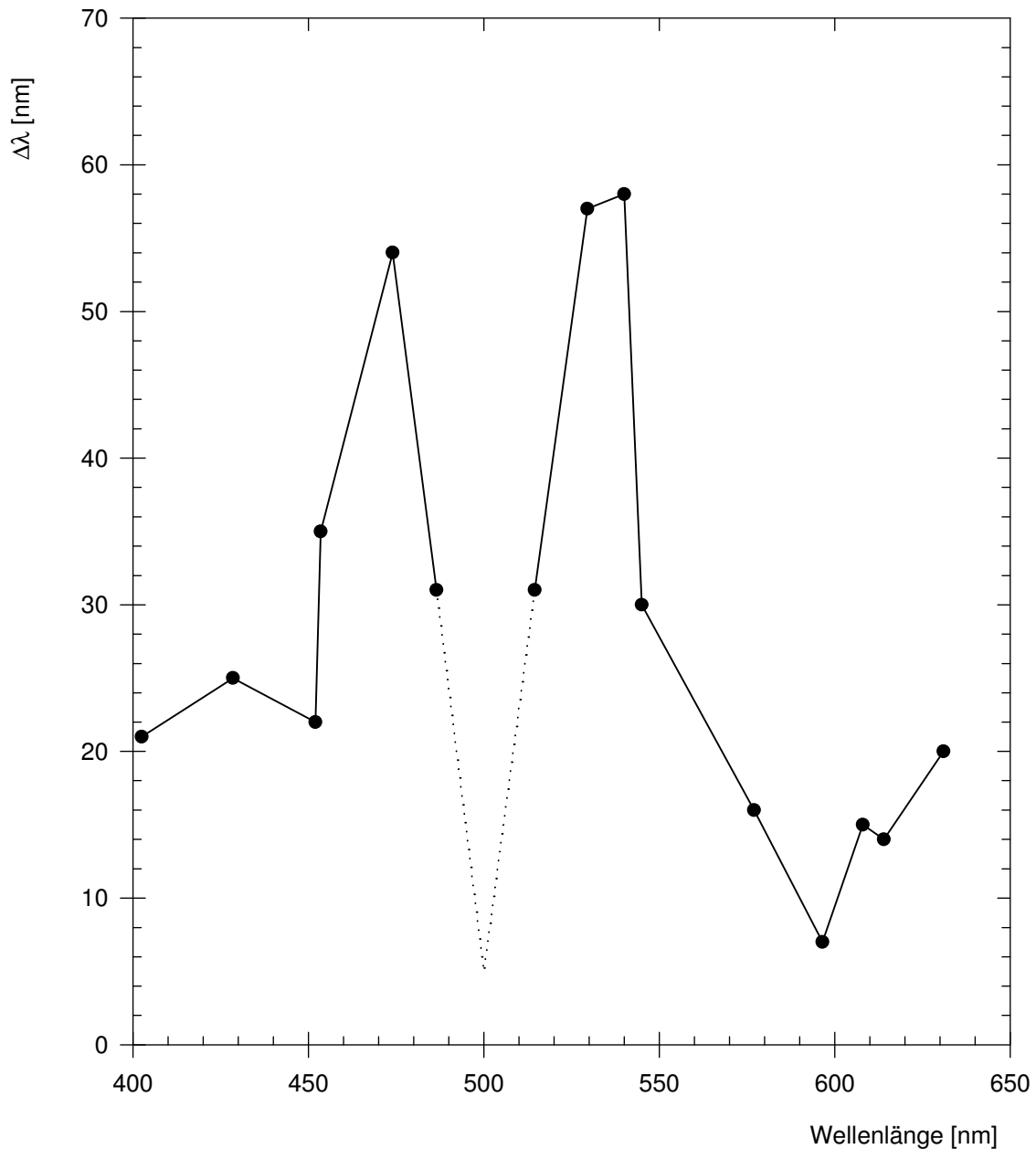


Abb. 6: $\Delta\lambda$ -Funktion

4. Diskussion

Die in Dressurexperimenten erhaltene spektrale Empfindlichkeit und die Unterscheidungsempfindlichkeit für Wellenlängen sind im Wesentlichen durch die spektrale Empfindlichkeit der Photorezeptoren bestimmt. Dies konnte bereits sowohl für niedere Wirbeltiere als auch für Säugetiere gezeigt werden (Neumeyer 1984, 1986). Bereits gut untersucht ist die spektrale Empfindlichkeit und die Unterschiedsempfindlichkeit für Wellenlängen bei der Schildkröte (Arnold und Neumeyer, 1987). Besonders deutlich zeigte sich hier die Wirkung der farbigen Öltröpfchen, über die Reptilien und Vögel verfügen. Deshalb soll im Folgenden zunächst die durch Photopigmente und Öltröpfchen bestimmte spektrale Empfindlichkeit der Zapfentypen beim Vogel Strauß dargestellt werden. Diese von Wright und Bowmaker (2001) mikrospektrophotometrisch ermittelten Daten werden dann mit den verhaltensexperimentell gewonnenen Ergebnissen verglichen. Abschließend werden die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeiten des Vogel Strauß und die $\Delta\lambda$ -Funktionen der Schildkröte und anderer Vögel vergleichend betrachtet.

4.1. Öltröpfchen und Photopigmente

Neben den zur Hell-Dunkel-Wahrnehmung in der Dämmerung dienenden Stäbchen besitzen tagaktive Vögel zwei weitere Typen von Photorezeptoren: Doppelzapfen, bestehend aus einem größeren Hauptzapfen, der trübe Öltröpfchen (P_{pale} -Typ) enthält und einem kleineren, mit einem schwach carotinoidhaltigen Öltröpfchen (A-Typ) ausgestatteten Nebenzapfen, sowie vier Arten Einzelzapfen, auf die hier näher eingegangen werden soll.

Die Einzelzapfen der paläognathen Vogelarten Strauß und Nandu wurden mikrospektrophotometrisch untersucht (Wright und Bowmaker, 2001). Abbildung 7 zeigt die ermittelten Absorptionsspektren der Photopigmente des Vogel Strauß. Die für jeden Zapfentyp auf das Maximum = 1 normierte Absorption ist auf der Ordinate dargestellt. Die Abszisse gibt den Wellenlängenbereich von 350 nm bis

700 nm an. Es zeigten sich vier verschiedene Zapfentypen, die anhand ihrer Öltröpfchen identifiziert wurden:

V-Zapfen: $\lambda_{\max} = 405$ nm, transparente Öltröpfchen ($T_{\text{transparent}}$ -Typ)

S-Zapfen: $\lambda_{\max} = 445$ nm, klare Öltröpfchen (C_{clear} -Typ)

M-Zapfen: $\lambda_{\max} = 505$ nm, gelbe Öltröpfchen (Y_{yellow} -Typ)

L-Zapfen: $\lambda_{\max} = 570$ nm, rote Öltröpfchen (R_{red} -Typ)

Die in Abbildung 7 gezeigten Absorptionsspektren der Zapfenphotopigmente wurden ausgehend von den Werten für λ_{\max} berechnet. Für die Berechnung wurde, dem Rat von J. Bowmaker folgend (persönliche Mitteilung), die Formel (1) aus Govardovskii et. al (2000) für A_1 -Photopigmente verwendet.

Die gefärbten Öltröpfchen vom Typ R und Y erhalten ihre Färbung durch verschieden hohe Konzentrationen an Carotinoiden. Die klaren und transparenten Öltröpfchen sind aufgrund der fehlenden Carotinoidfärbung im ganzen Spektralbereich lichtdurchlässig, wodurch eine Empfindlichkeit für Wellenlängen im sehr kurzwelligen Bereich möglich ist. Die Öltröpfchen vom Typ C und T unterscheiden sich in ihrer UV-Transmission voneinander. Während der Typ C ultraviolette Strahlung zwischen 300 nm und 400 nm absorbiert, ist die Transmission bei Typ T auch in diesem Spektralbereich hoch. Da das Empfindlichkeitsmaximum des kurzwelligsten Zapfens beim Vogel Strauß nicht im direkten UV-Bereich liegt, wie z.B. beim Kolibri oder bei Passeriformes (Goldsmith, 1980) bei 370 nm, sondern bei 405 nm, ist dieser Rezeptor als violett-empfindlicher Zapfen oder V-Zapfen zu bezeichnen.

Angeordnet sind die Öltröpfchen in den Photorezeptoren unmittelbar unterhalb des äußeren Segments. Das einfallende Licht tritt deshalb zuerst durch das Öltröpfchen, bevor es vom Photopigment absorbiert wird. Im UV-Bereich absorbieren die Öltröpfchen das einfallende Licht stark, während längere Wellenlängen ungehindert durchgelassen werden. Die Transmission der Öltröpfchen ist in Abbildung 8 dargestellt. Auf der Ordinate ist die Transmission in [%] aufgetragen, auf der Abszisse der Wellenlängenbereich von 350 nm bis

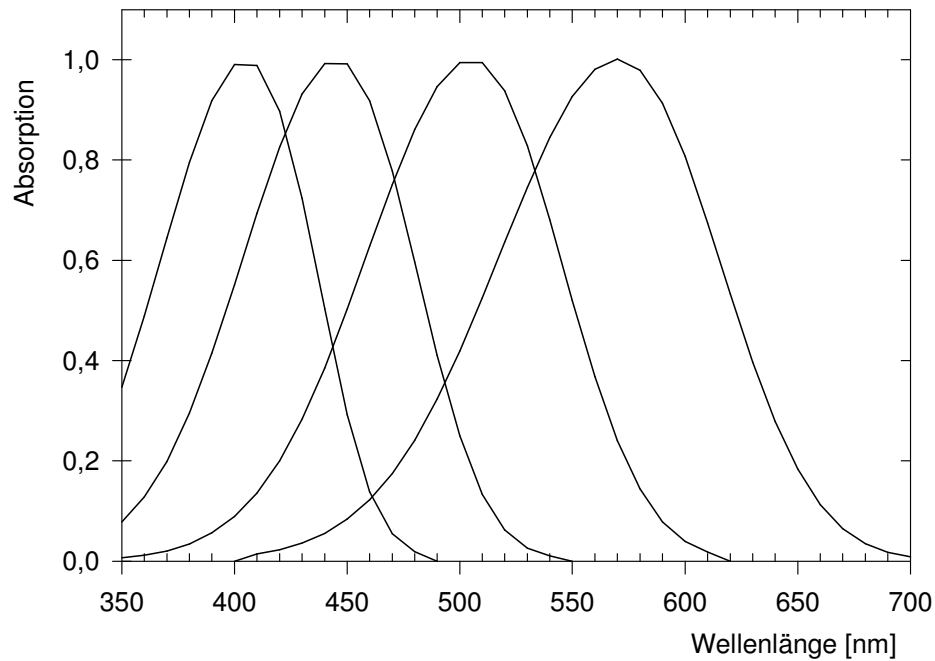


Abb. 7: Zapfenphotopigmente Vogel Strauß (λ_{max} mikrospektrophotometrisch ermittelt, Verlauf nach Govardovskii et al. (2000) berechnet)

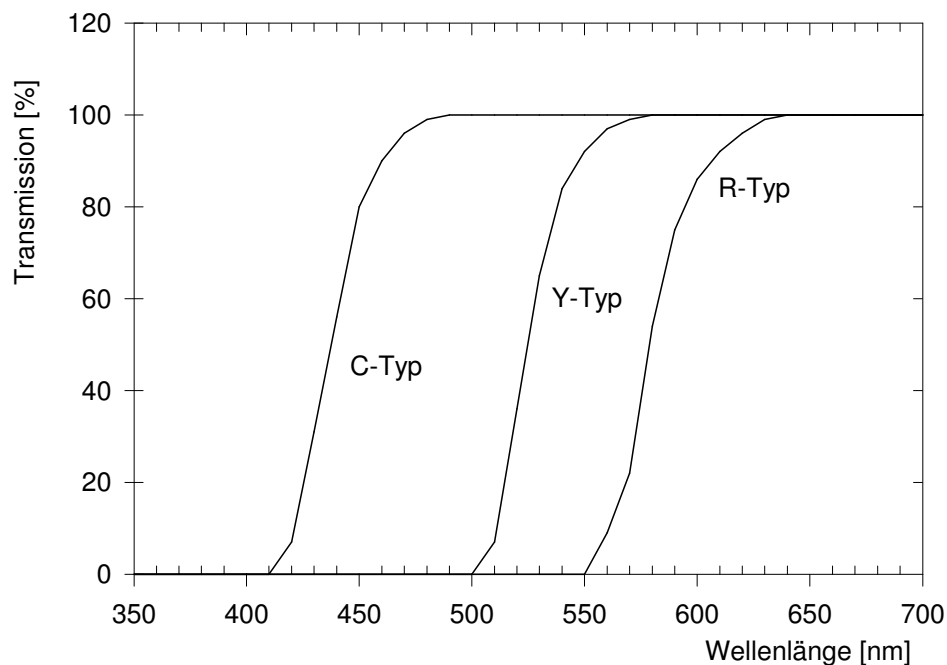


Abb. 8: Transmission der Öltröpfchen (nach Wright und Bowmaker, 2001, Abb. 1)

C-Typ (klares Öltröpfchen des S-Zapfens) / Y-Typ (gelbes Öltröpfchen des M-Zapfens) / R-Typ (rotes Öltröpfchen des L-Zapfens)

700 nm. Die Werte wurden aus Abbildung 1 in Wright und Bowmaker (2001) entnommen und sind als Transmissionswerte aufgetragen.

Die Transmission der klaren (C-Typ), gelben (Y-Typ) und roten (R-Typ) Öltröpfchen zeigt, dass sie wie Kantenfilter wirken, die bei kurzen Wellenlängen kein Licht hindurchlassen. Dadurch kommt es zu einer völligen Blockierung der spektralen Empfindlichkeit in diesem Bereich. Erst ab einer bestimmten Wellenlänge nimmt die Transmission steil zu und steigt innerhalb von 60 bis 75 nm auf 100 % an. Wright und Bowmaker geben als cut-off-Wellenlängen der Öltröpfchen folgende Werte an, ab denen überhaupt erst Licht durchgelassen wird:

S-Zapfen: Öltröpfchen C-Typ: λ_{cut} 420 nm

M-Zapfen: Öltröpfchen Y-Typ: λ_{cut} 500 nm

L-Zapfen: Öltröpfchen R-Typ: λ_{cut} 555 nm

Da die Transmission der transparenten Öltröpfchen (T-Typ) über den gesamten Wellenlängenbereich gleich groß ist, wird sie in Abbildung 8 nicht gezeigt.

Die Kantenfilterwirkung der Öltröpfchen beeinflusst somit die spektrale Empfindlichkeit der S-, M- und L-Zapfen. Die effektive Empfindlichkeit der Zapfen ergibt sich daher aus der spektralen Absorption der Photopigmente $P(\lambda)$ und der Filterwirkung der Öltröpfchen $T_{\text{ÖI}}(\lambda)$. Sie wird gemäß $E(\lambda) = P(\lambda) \times T_{\text{ÖI}}(\lambda)$ berechnet. Die daraus resultierenden effektiven Zapfenempfindlichkeiten sind in Abbildung 9 dargestellt. Hier zeigt sich die Kantenfilterwirkung der Öltröpfchen. Die Flanken der S-, M- und L-Zapfen verlaufen deutlich steiler und die Maxima liegen zum längerwelligen Bereich hin verschoben (die Kurve des V-Zapfens entspricht der in Abb. 7). Somit liegen die Maxima der effektiven Zapfenempfindlichkeitsfunktionen bei:

V-Zapfen: λ_{max} effektiv = 405 nm

S-Zapfen: λ_{max} effektiv = 460 nm

M-Zapfen: λ_{max} effektiv = 540 nm

L-Zapfen: λ_{max} effektiv = 600 nm

Bei Wright und Bowmaker (2001) werden als ungefähre Maxima der effektiven Zapfenempfindlichkeit etwas längere Wellenlängen angegeben: V-Zapfen: 410 nm, S-Zapfen: 470 nm, M-Zapfen: 545 nm und L-Zapfen: 615 nm.

Die spektrale Absorption der Augenmedien, die zwischen 300 nm und 400 nm ins Gewicht fällt (Wright und Bowmaker, 2001, Abb. 5), wurde in Abbildung 9 nicht berücksichtigt.

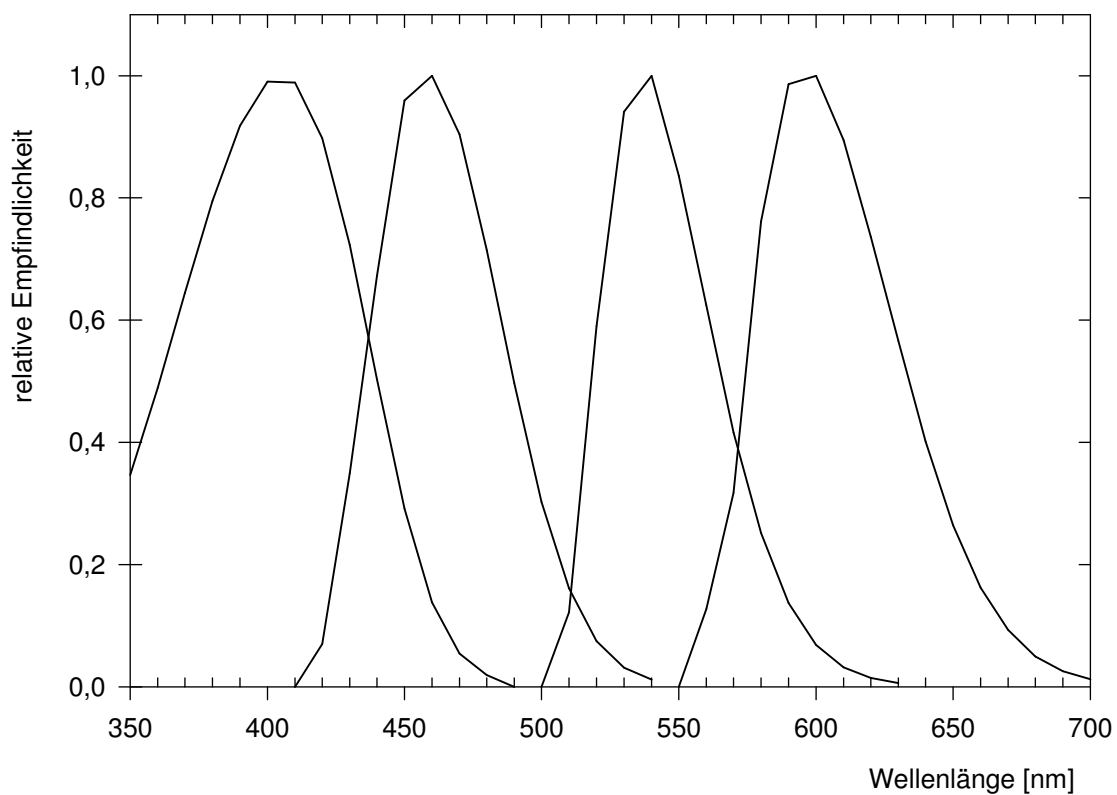


Abb. 9: Effektive Zapfenempfindlichkeit

Berechnet aus den Absorptionsspektren der Zapfenphotopigmente (aus Abb. 7) x spektrale Transmission der Öltröpfchen (aus Abb. 8)

(V-Zapfen: P_{405} x trans; S-Zapfen: P_{445} x klar; M-Zapfen: P_{505} x gelb; L-Zapfen: P_{570} x rot)

Die effektive spektrale Empfindlichkeit der vier Einzelzapfen verteilt sich über das Spektrum zwischen ca. 300 nm und 700 nm und ist Voraussetzung für ein tetrachromatisches Farbsehen.

4.2. Spektrale Empfindlichkeit des Vogel Strauß

Die Untersuchung der relativen spektralen Empfindlichkeit dieser Arbeit zeigt ebenfalls vier über das Spektrum verteilte Maxima. Die Maxima liegen bei den Wellenlängen 404 nm, 495 nm, 544 nm und 602,7 nm. Diese sind gemeinsam mit den mikrospektrophotometrisch erzielten Daten (nach Wright und Bowmaker, 2001) in Abbildung 10 dargestellt. Auf der Ordinate ist die relative Empfindlichkeit aufgetragen. Die Abszisse zeigt den Wellenlängenbereich von 350 nm bis 700 nm. Die Ergebnisse der Verhaltensexperimente sind in der dicken schwarzen Linie wiedergegeben. Jede Dressurwellenlänge ist mit einem Punkt markiert. Die durchlaufenden, dünneren Kurven entsprechen den mikrospektrophotometrisch ermittelten Absorptionsspektren der Zapfenphotopigmente multipliziert mit der spektralen Transmission der farbigen Öltröpfchen (aus Abb. 9).

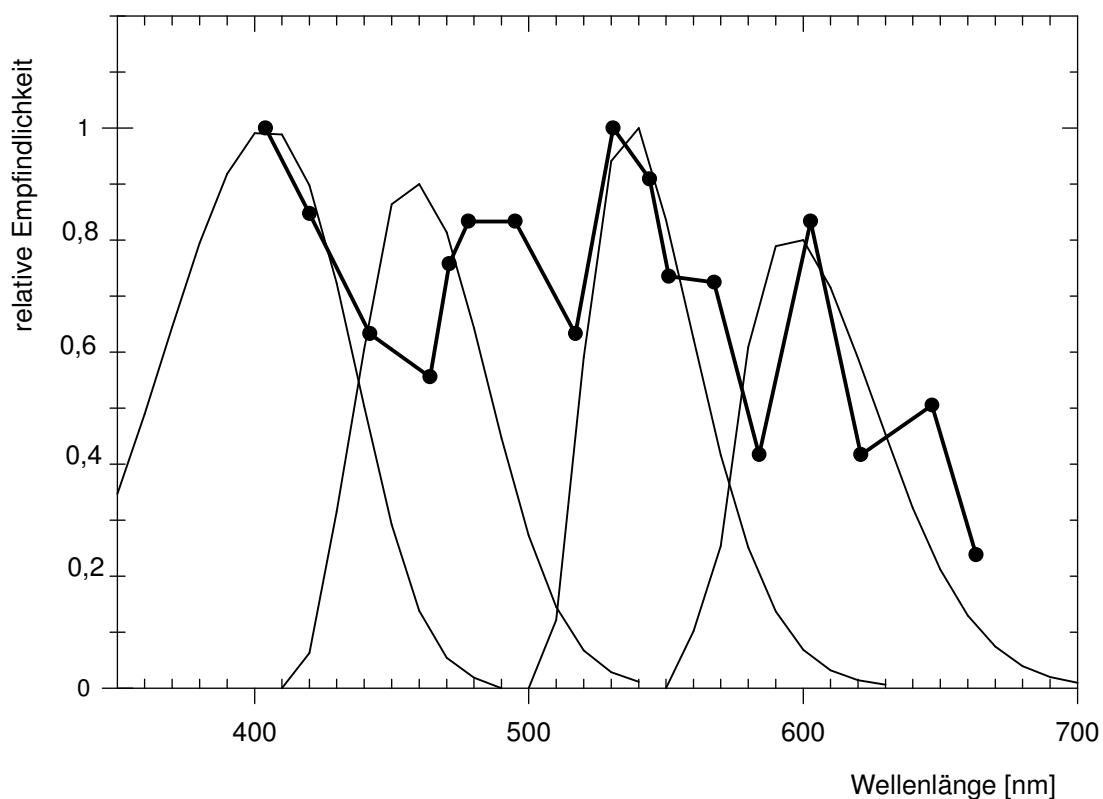


Abb. 10: Relative spektrale Empfindlichkeit des Vogel Strauß (dicke schwarze Linie mit Punkten) im Vergleich mit der effektiven Empfindlichkeit der vier Zapfentypen (aus Abb. 9). Die Höhe der Maxima ist auf die im Verhalten gemessene Empfindlichkeit normiert.

Der Kurvenverlauf der verhaltensexperimentell ermittelten spektralen Empfindlichkeit entspricht recht gut der Umhüllenden der effektiven Zapfenempfindlichkeit. Im kurzwelligen Bereich verläuft die langwellige, absteigende Flanke des V-Zapfens nahezu deckungsgleich. Im Gegensatz dazu erscheint die spektrale Empfindlichkeit des S-Zapfens im Vergleich zu der von Wright und Bowmaker ermittelten effektiven Empfindlichkeit um ca. 35 nm zum längerwelligen Bereich hin verschoben. Die aufsteigende Flanke verläuft dagegen fast wieder deckungsgleich mit der des mittelwelligen Zapfens, wie auch die abfallende Seite bis zur gemessenen Dressurwellenlänge von 551 nm. Im Vergleich zur Flanke der effektiven M-Zapfenempfindlichkeit unterbricht und verschiebt hier ein Knick die abfallende Seite bei 567,5 nm etwas zum längerwelligen Bereich. Ebenfalls leicht parallel um ca. 30 nm nach außen verschoben erscheint die aufsteigende Flanke bis zum Maximum der Dressurwellenlänge von 603 nm, das somit im Bereich des mikrospektrophotometrisch untersuchten L-Zapfens (bei 590 nm bis 610 nm) liegt. Der Flankenabstieg ist beim untersuchten Versuchstier etwas schmaler und dann durch einen Knick bei 647 nm bis zur Dressurwellenlänge von 663 nm parallel zum längerwelligen Bereich hin verschoben.

4.3. Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit beim Vogel Strauß

Die Untersuchungen der Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit beim Vogel Strauß ergaben folgende Stellen bester Unterscheidung: zwischen 402,5 nm (21 nm $\Delta\lambda$) und 452 nm (22 nm $\Delta\lambda$) im kurzwelligen Bereich und bei 596,5 nm (7 nm $\Delta\lambda$) im langwelligen Bereich (siehe Abb. 6). Im mittelwelligen Bereich ergaben sich bei 486,5 nm und 514,5 nm mit 31 nm $\Delta\lambda$ relativ niedrige Werte, die darauf hindeuten, dass bei 500 nm eine weitere Stelle bester Unterscheidung liegen könnte. Eine gesonderte Dressur zwischen 501 nm und 530 nm hätte dies möglicherweise zeigen können. Da die Auswertung der $\Delta\lambda$ -Werte aber erst ganz am Ende der Dressurserie erfolgte, wurde diese Stelle leider nicht genauer untersucht. Eine Extrapolation des sehr steilen Flankenabfalls der kurzwelligen sowie der langwelligen Seite in diesem Bereich in Abbildung 6 würde eine Stelle

bester Unterscheidung mit einem sehr kleinen Wert von ca. 5 nm $\Delta\lambda$ bei 500 nm ergeben. Die Stellen schlechtester Wellenlängenunterscheidung weisen hohe Werte auf ($\Delta\lambda$ 54 bis 58 nm) und liegen bei 474 nm und zwischen 529,5 nm und 540 nm.

Wie aber ist der Verlauf der $\Delta\lambda$ -Funktion zu erklären? Da die Wellenlängenunterscheidung vom Verhältnis der Zapfenerregungswerte abhängt, ist die beste Unterscheidungsfähigkeit an den Stellen des Spektrums zu erwarten, an denen sich die Flanken der Zapfenempfindlichkeitskurven schneiden. Eine vergleichende Betrachtung der verhaltensexperimentell ermittelten $\Delta\lambda$ -Funktion und der mikrospektrophotometrisch gewonnenen effektiven Zapfenempfindlichkeit ist anhand von Abbildung 11 möglich. Die vier Einzelkurven der Zapfenempfindlichkeiten schneiden sich an drei Stellen. An diesen Schnittpunkten herrscht höchste Unterschiedsempfindlichkeit für benachbarte Wellenlängen, da gleichzeitig zwei benachbarte Zapfen erregt sind und sich ihre Erregungswerte sehr schnell gegensinnig ändern. Bei der effektiven Zapfenempfindlichkeit des Vogel Strauß liegen diese Schnittpunkte bei ca. 439 nm im kurzwelligen Bereich, bei ca. 511 nm im mittelwelligen und bei ca. 572 nm im langwelligen Bereich. Der Schnittpunkt im kurzwelligen Bereich entfällt genau auf den Bereich kleiner $\Delta\lambda$ -Werte zwischen 402 nm und 452 nm. Auch das vermutete Minimum bei 500 nm der $\Delta\lambda$ -Funktion liegt sehr dicht bei dem Schnittpunkt zwischen S- und M-Zapfen im mittelwelligen Bereich. Lediglich das verhaltensexperimentell ermittelte Minimum bei 596,5 nm erscheint um 24,5 nm zum langwelligen Bereich hin verschoben. Da die Lage der linken kurzwelligen Flanken der Zapfenempfindlichkeitsfunktionen von der Filterwirkung der Öltröpfchen abhängt und somit von der Konzentration der Carotinoide bestimmt ist, sind individuelle Unterschiede nicht auszuschließen.

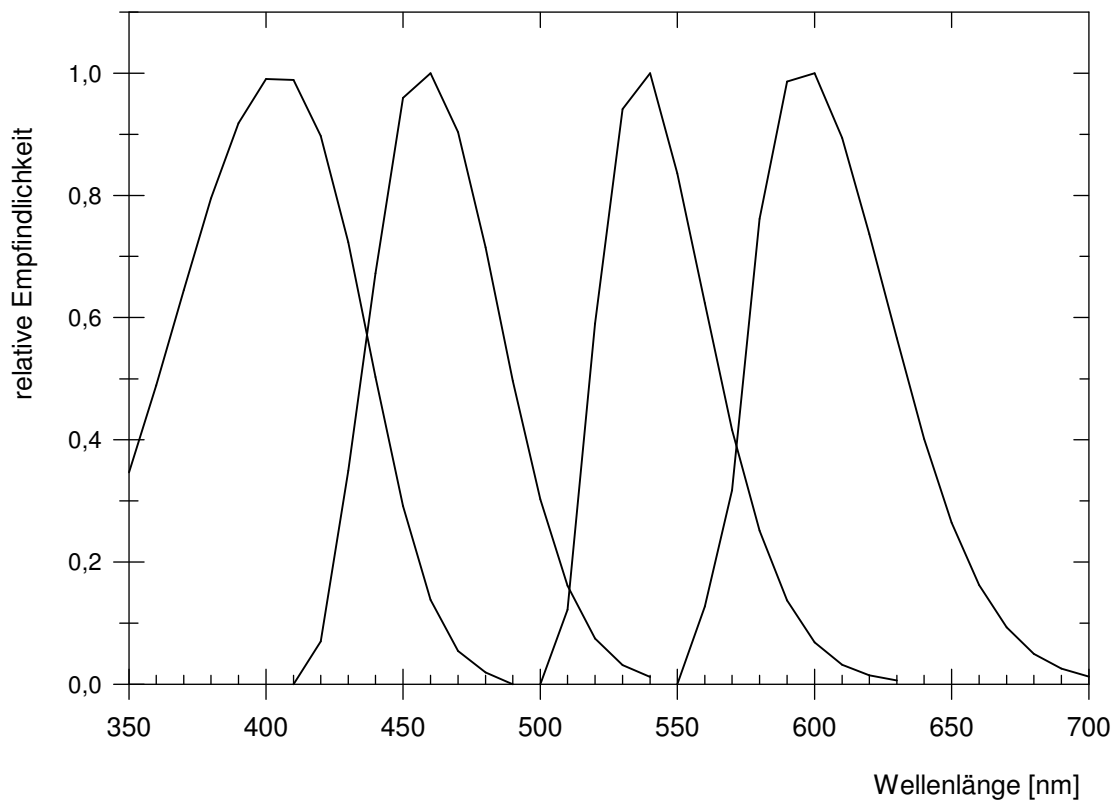
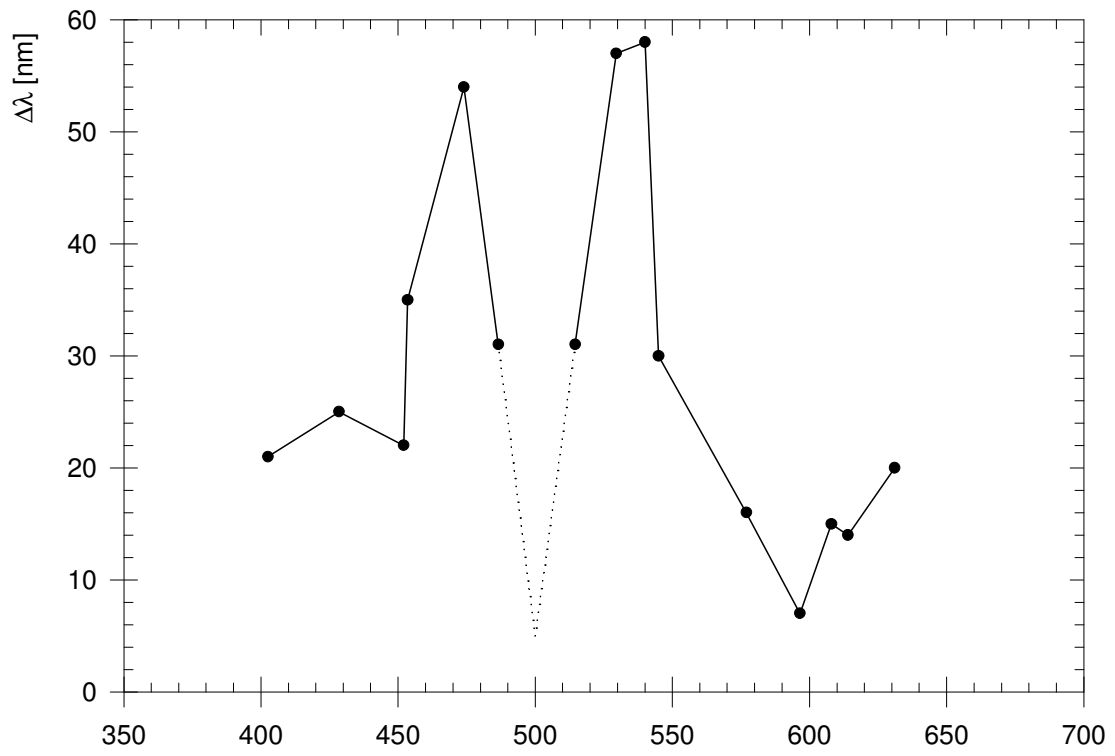


Abb. 11: Vergleich der $\Delta\lambda$ -Funktion (oben) und der effektiven Zapfenempfindlichkeit (unten) beim Vogel Strauß

Die $\Delta\lambda$ -Funktion zeigt zwei Stellen schlechter Unterschiedsempfindlichkeit: bei 474 nm und zwischen 529,5 nm und 540 nm. Im Bereich bei 474 nm liegt das Maximum des S-Zapfens. Der Kurvenverlauf der Empfindlichkeit des V-Zapfens ist hier sehr flach und die Empfindlichkeit fast gleich null. Somit ist nur ein Zapfentyp aktiv und die Unterscheidung muss daher schlecht sein. Besonders hohe $\Delta\lambda$ -Werte von 57 und 58 nm liegen bei 529,5 nm und 540 nm der $\Delta\lambda$ -Funktion vor. In diesem mittleren Wellenlängenbereich verläuft die Empfindlichkeit des S-Zapfens gegen null und der M-Zapfen hat hier sein Maximum. Ab 600 nm weist der Kurvenverlauf des M-Zapfens im langwelligen Bereich sehr geringe Werte auf und verläuft bei 630 nm gegen null. Eine Wellenlängenunterscheidung ab 640 nm ist daher nicht mehr möglich. Dies deuten auch die steigenden $\Delta\lambda$ -Werte bei 608 nm, 614 nm und 631 nm an. Allerdings würde man hier höhere $\Delta\lambda$ -Werte erwarten.

Trotz der leichten Verschiebung der Stelle bester Unterscheidung im langwelligen Bereich stimmen insgesamt die Bereiche schlechter und bester Unterscheidung der Dressurexperimente gut mit den effektiven Zapfenempfindlichkeiten überein. Verschiebungen können durch Veränderungen der Carotinoid-Konzentration in den Öltröpfchen bedingt sein. Die spektrale Empfindlichkeitsfunktion in Abbildung 10 deutet darauf hin, dass die effektive Empfindlichkeit des S-Zapfens und möglicherweise die des L-Zapfens nicht genau den nach Wright und Bowmaker berechneten Werten entsprechen, sondern bei etwas längeren Wellenlängen liegen. Dies könnte auf individuellen Unterschieden beruhen.

4.4. Vergleich der Wellenlängenunterscheidung von Strauß und Schildkröte

Bereits gut untersucht ist die Wellenlängenunterscheidung der Schildkröte *Pseudemys scripta elegans* (Arnold und Neumeyer, 1987). Wie bei Vögeln kommen auch bei Reptilien gefärbte Öltröpfchen in den Zapfen vor, die als Kantenfilter fungieren. Abbildung 12 zeigt die $\Delta\lambda$ -Funktion der Schildkröte (links), aus Dressurexperimenten mit zwei Individuen S_1 und S_2 , im Vergleich zu der des Vogel Strauß (rechts). Die $\Delta\lambda$ -Funktion der Schildkröte zeigt drei Stellen bester

Unterscheidung: bei 400 nm, 500 nm und 580 nm bzw. 600 nm mit geringen $\Delta\lambda$ -Werten (3-11 nm). Etwas unterschiedlich bei den zwei Versuchstieren ist die Stelle schlechter Unterscheidung bei mittleren Wellenlängen. Hier wurden zwei verschieden hohe $\Delta\lambda$ -Werte ermittelt: bei 540 nm mit 24 nm $\Delta\lambda$ und bei 570 nm mit 41 nm $\Delta\lambda$. Das M-Zapfen-Photopigment der Schildkröte kann sowohl mit gelben als auch mit orangen Öltröpfchen kombiniert sein. Die Verteilung ist wahrscheinlich vom jeweiligen Individuum abhängig, womit die unterschiedlichen Werte zu erklären sein könnten.

Keinerlei Wellenlängenunterscheidung ist bei beiden Schildkröten im Bereich zwischen 450 nm und 512 nm gegeben. Hier liegen die $\Delta\lambda$ -Werte mit 60 - 70 nm sehr hoch. Dies ist auf die Filterwirkung der gelben und roten Öltröpfchen zurückzuführen, die einfallendes kurzwelliges Licht vollständig absorbieren. Daher kommt es zu keiner Erregung des mittel- und langwelligen Zapfentyps. Nur der S-Zapfen ist aktiv und somit bleibt eine Wellenlängenunterscheidung im blau-blaugrünen Bereich aus. Ein so entstehendes „Loch“ in der Wellenlängenunterscheidung ist nicht zwangsläufig ein Nachteil, da die Wirkung der Öltröpfchen die Wahrnehmung von Objektfarben nicht beeinträchtigt und ihre Unterscheidung sogar noch verbessert. Dies konnte anhand der Farbortermittlung von 50 verschiedenen Farbpapieren gezeigt werden (Neumeyer, 1998). Hierzu wurden die Farborte im Farbendreieck zum einen unter Berücksichtigung von Zapfen mit Öltröpfchen und zum anderen ohne Öltröpfchen berechnet. Für den letzteren Fall zeigt der Spektralfarbenzug, dass die Farborte der Spektralfarben zwischen 400 nm und 550 nm im Inneren des Farbendreiecks relativ eng beieinander liegen; es kommt bei allen Wellenlängen gleichzeitig zur Erregung der S-, M- und L-Zapfen. Liegen dagegen Öltröpfchen vor, so befindet sich der Spektralfarbenzug am Rand des Farbendreiecks und die Farborte der Spektralfarben sind weit voneinander entfernt. Auch die Farborte der Objektfarben liegen weiter auseinander und können vermutlich besser unterschieden werden als ohne Öltröpfchen. Die Unterscheidung von Objektfarben haben für die Lebensbedingungen von Tieren, wie Futtersuche, Feind- und Umgebungserkennung, eine höhere Bedeutung als eine insgesamt gute Wellenlängenunterscheidung.

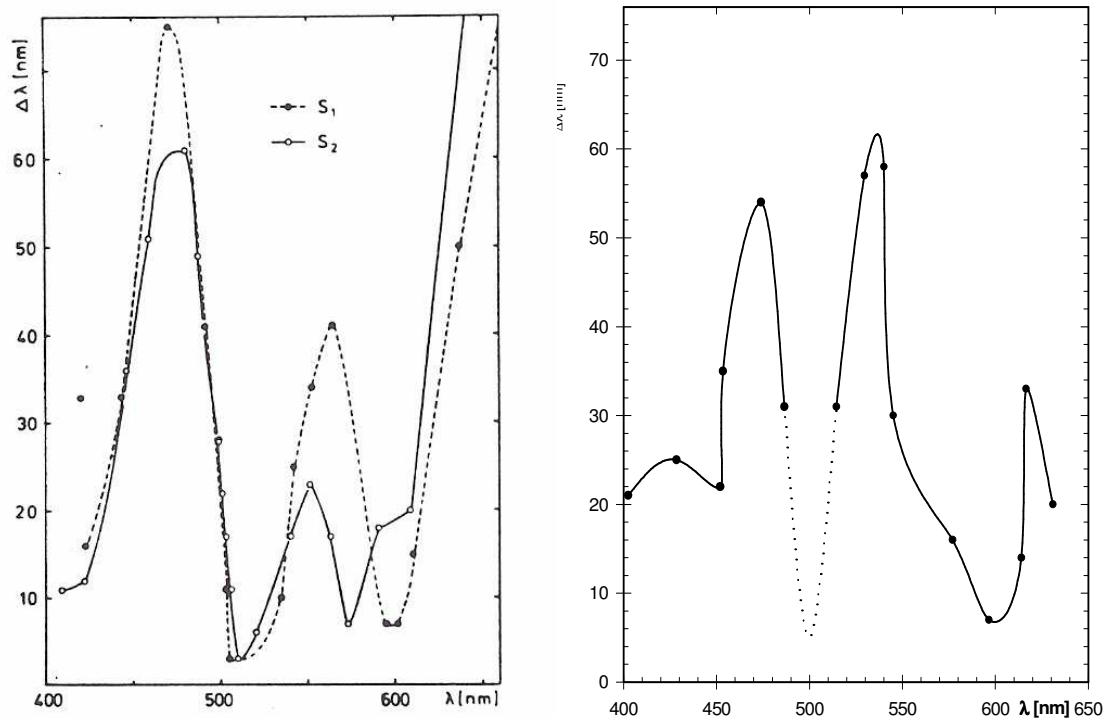


Abb. 12: $\Delta\lambda$ -Funktion der Schildkröte *Pseudemys scripta elegans* (Arnold und Neumeyer, 1987) (links) und des Vogel Strauß (rechts)

Vergleichend betrachtet ähnelt die $\Delta\lambda$ -Funktion der Schildkröte der des Vogel Strauß (Abb. 12, rechts). Hier liegen die Punkte bester Unterscheidung ebenfalls im „violetten“ Bereich bei 400 nm und 450 nm, im „blau-grünen“ Bereich bei 500 nm und im „roten“ Bereich bei 600 nm. Die schlechteste Unterscheidungsfähigkeit zeigt sich zwischen 460 nm und 490 nm und zwischen 520 nm und 560 nm mit hohen $\Delta\lambda$ -Werten von 54 - 62 nm. Da die Werte nicht ganz so hoch liegen, wie die der Schildkröte, kann nur von schlechter Unterscheidung, nicht aber von einem „Wahrnehmungsloch“, einer fehlenden Unterschiedsempfindlichkeit, gesprochen werden.

Die ermittelte $\Delta\lambda$ -Funktion des Vogel Strauß stimmt mit Beobachtungen während der Versuche überein. Die $\Delta\lambda$ -Funktion zeigt im Rot-Bereich von 600 nm eine sehr gute, ja die beste Unterscheidungsfähigkeit. Wie bereits in den Vorversuchen (siehe Kap. 1) zeigte der Vogel Strauß eine Spontanbevorzugung der Farbe Rot, die er durch bevorzugtes Bepicken von präsentierten roten Lichtern äußerte, auch wenn diese falsch waren und somit nicht belohnt wurden. Die spontane Bevorzugung zeigt sich auch in der Wahlhäufigkeit nach Dressur auf die

Wellenlängen 530,7 nm und 569 nm (Abb. 5), wo im Test gegen längere Wellenlängen diese bevorzugt wurden. Auf die Farbe Grün im Wellenlängenbereich von 530 nm reagierte der Strauß mit „Abneigung“, bzw. einem zögerlichen Bepicken der richtigen grünen Lichter. Dies zeigte sich durch die deutlich längere Versuchsdauer bei Dressuren auf 530 nm und mehrmaliges Auf- und Ablaufen vor der Apparatur mit kurzen Betrachtungsstops ohne zu picken. Bei Dressuren auf rote Lichter war die Reaktion gegensätzlich: die Versuchsdauer war sehr kurz, da der Strauß schnell, heftig und gezielt die roten Lichter anpickte. Diese spontane Rot-Bevorzugung scheint auf einer Signalbedeutung zu beruhen. Diese Vermutung wird durch die rote Prachtfärbung an Schnabel und Hornplatten der Beine der Männchen zur Balzzeit gestützt. Für das Weibchen ist daran unter anderem optisch die Bereitschaft zur Fortpflanzung zu erkennen. Diese roten Verfärbungen sind weithin sichtbar, wodurch ein Männchen einen möglichen Rivalen leicht erkennen kann.

4.5. Vergleich mit dem Farbsehen anderer Vögel

Untersuchungen bei verschiedenen Vogelarten haben gezeigt, dass generell ein hoch entwickeltes Farbwahrnehmungsvermögen vorliegt, welches das des Menschen übersteigt. Im Folgenden soll näher auf die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit beim Kolibri und bei der Taube eingegangen werden, den einzigen Vogelarten, bei denen bisher diese Frage untersucht worden ist.

Der Kolibri gehört zur amerikanischen Fauna, wo er von äquatorialen Waldgebieten über heiße (Arizona) und kalte (Feuerland) Wüsten bis hin zu Gebirgsgipfeln in Nähe des ewigen Schnees zu finden ist. Die sehr kleinen Vögel (bis maximal 25 cm Länge bei einem Gewicht von 20 g) tragen schillerndes Gefieder, welches aber nur bei geeignetem Licht zur Geltung kommt, da die Farben nicht auf Pigmenten, sondern auf spezielle Strukturen im Federbau zurückzuführen sind. Kolibris sind Blütenbesucher, die im Rüttelflug Nektar aus den Blüten saugen aber auch Insekten aus den Kelchen fressen.

Beim Kolibri wurde erstmals bei einem Wirbeltier ein UV-empfindlicher Zapfen-Typ nachgewiesen (Huth und Burkhardt, 1972). Goldsmith, Collins und Perlman (1981) führten Dressurexperimente mit Spektralfarben beim Kolibri *Archilochus alexandri* durch. Die Versuche erfolgten ganzjährig im Freiland unter Tageslichtbedingungen. Da kein Helligkeitsabgleich erfolgte, wirkten sich vermutlich die Intensitätsschwankungen der Beleuchtungsverhältnisse auf die Datengewinnung aus. Es ergab sich eine flache Kurve (Abbildung 13, oben). Gemessen wurde die Unterscheidungsfähigkeit von Wellenlängenpaaren, die einen $\Delta\lambda$ -Abstand von 10 nm hatten. Obwohl die Aussagekraft der so gewonnenen Funktion nicht sehr groß ist, lassen sich nach den Autoren vier Minima im untersuchten Wellenlängenbereich von 400 nm bis 650 nm erkennen. Sie liegen bei 425 nm, bei 490 nm, bei 555 nm und bei 585 nm.

Untersuchungen zur Wellenlängenunterscheidung bei der Taube wurden von Emmerton und Delius (1980) sowie Wright (1972) durchgeführt. Die nahezu weltweit vorkommenden Tauben sind in Wäldern und Baumsteppen beheimatet. Sie suchen ihre Nahrung am Boden und sind überwiegend Körnerfresser. Die Färbung des Gefieders ist artabhängig sehr verschieden und reicht von gedeckt bis lebhaft gefärbt.

Gemäß den Autoren wurden unter Laborbedingungen vier Minima der $\Delta\lambda$ -Funktion ermittelt. In Abbildung 13 (aus Goldsmith, Collins und Perlman, 1981) wurde für den Vergleich mit dem Kolibri der Wellenlängenbereich erst ab 400 nm dargestellt, weshalb hier nur die Minima bei 460 nm, bei 530 nm und bei 595 nm zu erkennen sind. Tauben sind aber auch in der Lage im UV-Bereich Strahlung bis 310 nm wahrzunehmen. Obwohl aufgrund des optischen Versuchsmaterials, wie geeignete Filter, Versuche lediglich bis 360 nm durchgeführt wurden, konnte von Emmerton und Delius ein viertes Minimum im UV-Bereich zwischen 365 nm und 385 nm ermittelt werden. Die gestrichelte Linie in Abbildung 13 (unten) gibt ebenfalls eine $\Delta\lambda$ -Funktion der Taube an, die von Wright (1972) in einem anderen Labor ermittelt wurde. Im mittleren Wellenlängenbereich sind starke Diskrepanzen zu erkennen: die $\Delta\lambda$ -Funktion der ersten Untersuchung erscheint nach unten gespiegelt: das Maximum bei 500 nm wird hier zu einem Minimum. Begründet werden kann dieser Unterschied zum einen durch abweichende

Versuchsbedingungen in den beiden Laboratorien und zum anderen durch die Wirkung der gelben und roten Öltröpfchen, bedingt durch die bereits angesprochene individuelle Konzentrationszusammensetzung der Carotinoide.

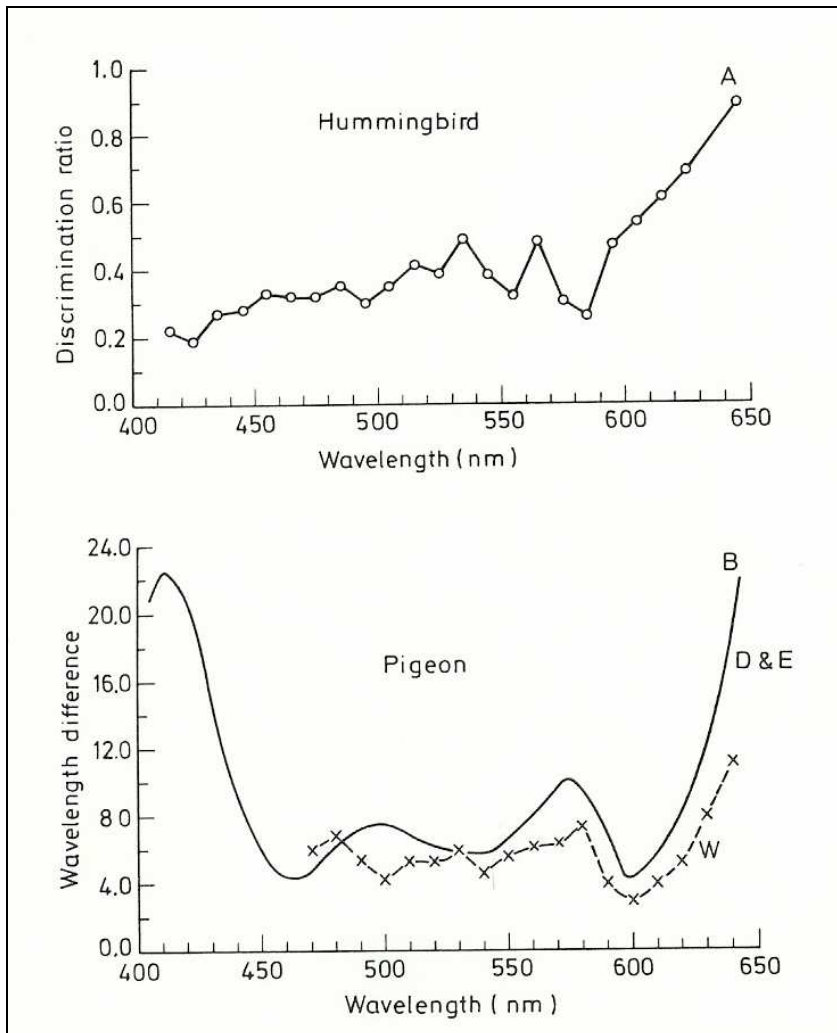


Abb. 13: Vergleich der $\Delta\lambda$ -Funktion beim Kolibri (A oben) und der Taube (B unten). Auf der Abszisse ist in beiden Graphen die Wellenlänge aufgetragen. Beim Kolibri zeigt die Ordinate die Unterscheidungsrate, wohingegen bei der Taube die Wellenlängenunterscheidung ($\Delta\lambda$) zu erkennen ist.

Aus Goldsmith et al. (1981)

D & E: ermittelte Kurve von Delius und Emmerton (1980)

W: ermittelte Kurve von Wright (1972)

Aufgrund der insgesamt flachen Kurven und uneinheitlichen Ordinatenbenennung der Funktionen bei Taube und Kolibri kann keine allgemeingültige Aussage im Vergleich mit dem Vogel Strauß getroffen, sondern es können nur Tendenzen angegeben werden. So liegen die Stellen bester Unterscheidung im kurzwelligen Bereich beim Kolibri bei 425 nm und beim Strauß bei ca. 402,5 nm bis 452 nm. Die Taube hat in diesem Bereich keine Stelle bester Unterscheidung, dafür aber ein Minimum im UV-Bereich zwischen 365 nm und 385 nm. Im mittelwelligen Bereich kann die Stelle bester Unterscheidung für alle drei Vogelarten zwischen 465 nm und 500 nm festgelegt werden. Ebenso beieinander liegen die Minima im langwelligen „roten“ Bereich zwischen 585 nm und 600 nm.

Eine übereinstimmende schlechte Unterscheidungsfähigkeit ist im langwelligen Bereich ab 600 nm zu erkennen. Im mittelwelligen Bereich liegt dagegen eine große Diskrepanz vor. Die Maxima der Taube liegen nach Emmerton und Delius bei 500 nm und bei 580 nm und nach Wright bei 480 nm, 530 nm und 575 nm (insgesamt kleine $\Delta\lambda$ -Werte von 6 - 7,5). Der Vogel Strauß zeigt bei 474 nm und zwischen 529,5 nm und 540 nm sehr hohe $\Delta\lambda$ -Werte von 57 nm und 58 nm. Beim Kolibri liegen die Stellen „schlechter“ Unterscheidung bei 530 nm und 570 nm. Der Verlauf der Kurve ist auch hier sehr flach. Aussagen über die Höhe der $\Delta\lambda$ -Werte sind nicht möglich, da hier keine $\Delta\lambda$ -Funktion aufgetragen ist. Im kurzwelligen Bereich scheint eine gewisse Übereinstimmung bei Kolibri und Taube gegeben zu sein. Die Maximumwerte liegen hier bei 400 nm beim Kolibri und bei 410 nm bei der Taube. Der Vogel Strauß hat hier keine Stelle schlechter Unterscheidung.

Bei abschließender Betrachtung ist die Kantenfilterwirkung der Öltröpfchen nur beim Vogel Strauß sehr gut zu erkennen. Die $\Delta\lambda$ -Funktion ist mit niedrigen Minima- und hohen Maxima-Werten eindeutig und entspricht im Wesentlichen den mikrospektrophotometrisch ermittelten Daten beim Strauß. Auch zeigt sie große Übereinstimmung mit den Schildkröten. Der flache Kurvenverlauf bei Kolibri und Taube ist, abgesehen von den Versuchsbedingungen, wahrscheinlich auf den Besitz zweier Foveae zurückzuführen: Fovea centralis, die in der optischen Achse des Auges liegt und Fovea temporalis, die seitlich im Auge lokalisiert ist (Dorst, 1971). In beiden Foveae ist die Ausstattung mit Öltröpfchen unterschiedlich. So enthält das rote Feld der Fovea centralis rote Öltröpfchen und das gelbe Feld der

Fovea temporalis gelbe Öltröpfchen. Wenn beide Felder bei den Versuchen genutzt wurden, wäre dies eine mögliche Erklärung für die flachen Kurven.

Zusammenfassend ist festzuhalten, dass sich die Kantenfilterwirkung der Öltröpfchen bei Kolibri und Taube in den flachen Kurven kaum erkennen lässt, was möglicherweise auf die Existenz zweier Foveae zurückzuführen ist. Im Gegensatz dazu zeigt die $\Delta\lambda$ -Funktion beim Vogel Strauß einen klaren Verlauf mit hohen Maxima-Werten der Stellen schlechter Unterscheidung und niedrigen Minima-Werten der Stellen bester Unterscheidung. Ähnlich ist der Verlauf der $\Delta\lambda$ -Funktion der Schildkröte. Übereinstimmungen zeigen sich hier bei den Stellen bester Unterscheidung bei ca. 400 nm, 500 nm und 600 nm. Abweichend ist die Unterschiedsempfindlichkeit im kurzwelligen Bereich, wo bei der Schildkröte ein „Wahrnehmungsloch“ vorliegt, während der Strauß hier zu guter Wellenlängenunterscheidung befähigt ist.

5. Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurde das Farbsehen bei einem männlichen Vogel Strauß verhaltensphysiologisch untersucht. Anhand von Dressurexperimenten wurden die spektrale Empfindlichkeit und die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit analysiert und mit den mikrospektrophotometrisch ermittelten Eigenschaften der Zapfen (nach Wright und Bowmaker, 2001) verglichen. Der Vogel Strauß besitzt vier Zapfentypen mit unterschiedlich gefärbten Öltröpfchen (Typ Y (gelb) und R (rot) sind verschieden carotinoidhaltig, Typ C und T haben unterschiedliche UV-Transmission), die direkt unterhalb des äußeren Segments lokalisiert sind. Öltröpfchen wirken als Kantenfilter, indem sie im UV-Bereich und bei kurzen Wellenlängen kein Licht hindurchlassen. Die Maxima der effektiven Zapfenempfindlichkeit verschieben sich dadurch zu längeren Wellenlängen.

Die in den Dressurexperimenten ermittelten Maxima der spektralen Empfindlichkeit liegen bei 404 nm, 495 nm, 544 nm und 602,7 nm und entsprechen gut der Umhüllenden der mikrospektrophotometrisch ermittelten effektiven Zapfenempfindlichkeitsfunktion.

Die Wellenlängenunterscheidung beim Vogel Strauß zeigt sich in einer $\Delta\lambda$ -Funktion mit stark ausgeprägten Maxima und Minima. Es gibt drei Stellen bester Unterscheidung: zwischen 402,5 nm und 452 nm, bei ca. 500 nm und 596,5 nm. Die Stellen schlechter Unterscheidung liegen bei 474 nm und zwischen 529,5 nm und 540 nm. Die $\Delta\lambda$ -Funktion weist darauf hin, dass der Strauß ein tetrachromatisches Farbsehen besitzt.

Die $\Delta\lambda$ -Funktion des Strauß und der Schildkröte, die ebenfalls über Öltröpfchen verfügt, sind ähnlich. So stimmen die Stellen bester Unterscheidung bei ca. 400 nm, 500 nm und 600 nm überein. Abweichungen zeigen sich im kurzwelligen Bereich, wo der Strauß über bessere Unterscheidbarkeit verfügt als die Schildkröte. Im Gegensatz zu anderen untersuchten Vogelarten (Kolibri und Taube) zeigt sich die Wirkung der Öltröpfchen beim Vogel Strauß in der Unterscheidungsfähigkeit für Wellenlängen sehr deutlich.

6. Literaturverzeichnis

ARNOLD, K., NEUMEYER, C. (1987)

Wavelength discrimination in the turtle *Pseudemys scripta elegans*.

Vision. Res. 27: 1501-1511

BOWMAKER, J. K. (1980)

Colour vision in birds and the role of oil droplets.

TINS, August 1980, 196-199

BOWMAKER, J. K., HEATH, L. A., WILKIE, S. E., HUNT, D. M. (1996)

Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptors in the retinas of birds.

Vision. Res. 37: 2183-2194

BREHMS NEUE TIERENZYKLOPÄDIE (1992)

Band 9: 284-288

BREHMS TIERLEBEN (1928)

Jubiläums-Ausgabe in acht Bänden, Band V Die Vögel: 432-441

Verlag von Philipp Reclam jun., Leipzig

BURKHARDT, D. (1982)

Birds, berries and UV - a note on some consequences of UV vision in birds.

Naturwissenschaften 69: 153-157

BURKHARDT, D. (1989)

UV vision: a bird's eye view of feathers.

Journal of Comparative Physiology 164: 787-796

BURKHARDT, D. (1992)

Ultraviolettsehen bei Vögeln.

Naturwissenschaftl. Rundschau, Heft 7 / 1992, 253-258

CAMPENHAUSEN VON, C. (1993)

Die Sinne des Menschen - Einführung in die Psychophysik der Wahrnehmung.

Thieme, 2nd Ed., Stuttgart, New York

Dorste, J. (1971)

Die Enzyklopädie der Natur, Das Leben der Vögel Band I und II

Editions Rencontre Lausanne

EDRICH, W., NEUMEYER, C., VON HELVERSEN, O. (1979)

„Anti-Sun Orientation“ of bees with regard to a field of ultraviolet lighth.

Journal of Comparative Physiology 134: 151-157

EMMERTON, J., DELIUS, J. D. (1980)

Wavelength Discrimination in the „Visible“ and Ultraviolet Spectrum by Pigeons

J. Comp. Physiol. 141, 47-52

FISCHER LEXIKON DER TIERE (1970)

Band II, 375-376

FRISCH VON, K. (1914)

Der Farbensinn und Formsinn der Biene, Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool.

Physiolog. 35, 1-82

GOLDSMITH, T.H. (1980)

Hummingbirds see near ultraviolet light.

Science 207: 786-788

GOLDSMITH; T.H., COLLINS, J., Perlman, D. L. (1981)

A wavelength discrimination function for the hummingbird *Archilochus alexandri*.

Journal of Comparative Physiology 143: 103-110

GOVARDOVSKII, V. I., FYHRIQUIST, N., REUTER, T., KUZMIN, D. G., DONNER, K. (2000)

In search of the visual pigment template.

Visual Neuroscience 17: 509-528

HUTH, H.-H., BURKHARDT, D. (1972)

Der spektrale Sehbereich eines Violetter-Kolibris.

Naturwissenschaften 59: 650

JACOBS, G. H. (1990)

Discrimination of luminance and chromaticity differences by dichromatic and trichromatic monkeys.

Vision Research 30: 387-397

JACOBS, G. H. (1994/95)

Variations in primate color vision: mechanisms and utility.

Evolutionary Anthropology 3: 196-205

KÖNIG, C., ERTEL, R. (1979)

Vögel Afrikas, Ost- und Südafrika, Band 1, 113-114

Belser Verlag, Stuttgart und Zürich

MAIER, E. J. (1992)

Spectral sensitivities including the ultraviolet of the passeriform bird *Leiothrix lutea*.

Journal of Comparative Physiology 170: 709-714

MAIER, E. J., BOWMAKER, J. K. (1993)

Colour vision in the passeriform bird, *Leiothrix lutea*: correlation of visual pigment absorbance and oil droplets transmission with spectral sensitivity.

Journal of Comparative Physiology 172: 295-301

MARTIN, G. R., KATZIR, G. (1995)

Visual fields in ostriches.

Nature 374: 19-20

MARTIN, G. R., ASHASH, U., KATZIR, G. (2001)

Ostrich ocular optics.

Brain Behaviour and Evolution 2001; 58: 115-120

NEITZ, J., GEIST, T., JACOBS, G. H. (1989)

Color vision in the dog.

Visual Neuroscience 3: 119-125

MEYERS NEUES LEXIKON (1993)

Band 9: 293

Mannheim, Leipzig; Wien; Zürich: Meyers Lexikonverlag

NEUMEYER, C. (1980)

Simultaneous color contrast in the honeybee.

Journal of Comparative Physiology 139: 165-176

NEUMEYER, C. (1984)

On spectral sensitivity in the goldfish. Evidence for neural interactions between different „cone mechanisms“.

Vision Research 24 (10): 1223-1231.

NEUMEYER, C., JÄGER, J. (1984)

Spectral sensitivity of the freshwater turtle *Pseudemys scripta elegans*: evidence for the filter-effect of colored oil droplets.

Vision Research 25: 833-838

NEUMEYER, C. (1986)

Wavelength discrimination in the goldfish.

Journal of Comparative Physiology A 158: 203-213

NEUMEYER, C. (1991)

Evolution of Colour Vision.

Vision and Visual Dysfunction 2: 284-305

NEUMEYER, C. (1998)

Color Vision in Lower Vertebrates.

In: Color Vision - Perspectives from Different Disciplines

pp. 149-162; Pergamon Press, Oxford, New York, Beijing, Frankfurt, Sao Paulo, Sydney, Tokyo, Toronto

PRECKING, M. (1998)

Dressurexperimente zum Nachweis des Farbensehens beim Vogel Strauß (*Struthio camelus australis*)

Diplomarbeit an der Johannes Gutenberg-Universität, Mainz

URANIA TIERREICH (1995)

Vögel, 33-35

WEHNER, R., GEHRING, W. (1992)

Zoologie, Thieme Verlag

WAGNER, H. (1932)

Über den Farbensinn der Eidechsen.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen, Bd. 18: 379- 392

WRIGHT, M. W., BOWMAKER, J. K., (1998)

Visual Pigments and Oil Droplets in the Retinae of Paleognathus Birds.

Investig. Ophthal. & Visual Science 39: 1059

WRIGHT, M. W., BOWMAKER, J. K., (2001)

Retinal photoreceptors of palaeognathus birds: the ostrich (*Struthio camelus*) and rhea (*Rhea americana*).

Vision Research 41: 1-12

WOJTUSIAK, R. J. (1932)

Über den Farbensinn der Schildkröten.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen, Bd. 18: 393-436

Tab. 1: Radiometrische Lichtmessung spektrale Empfindlichkeit

<u>Wellenlänge</u> [nm]	<u>Transmission</u>	<u>Φ^*</u> [W/cm ²]	<u>Wahlhäufigkeit</u> [%]	<u>Wellenlänge</u> [nm]	<u>Transmission</u>	<u>Φ</u> [W/cm ²]	<u>Wahlhäufigkeit</u> [%]	
392 nm	100%	2,98 E-06	92%	544 nm	100%	8,86 E-05	90%	
	30%	2,17 E-06	73%		30%	2,97 E-05	90%	
	10%	2,01 E-06	83%		10%	1,38 E-05	100%	
	3%	1,98 E-06	37%		3%	8,00 E-06	87%	
	dunkel	1,98 E-06			1%	6,40 E-06	82%	
404 nm	100%	8,45 E-06	87%		0,3 %	5,57 E-06	42%	
	30%	6,37 E-06	78%		dunkel	5,63 E-06		
	10%	5,95 E-06	73%		551 nm	100%	1,13 E-04	93%
	3%	2,31 E-06	53%			30%	3,21 E-05	93%
dunkel	5,98 E-06		10%			1,44 E-05	90%	
420 nm	100%	1,95 E-05	97%	3%		8,45 E-06	83%	
	30%	9,48 E-06	88%	1%	7,39 E-06	67%		
	10%	7,16 E-06	82%	dunkel	6,83 E-06			
	3%	5,67 E-06	65%	567,5 nm	100%	2,83 E-05	95%	
dunkel	6,09 E-06		30%		1,20 E-05	90%		
442 nm	100%	1,39 E-05	90%		10%	7,33 E-06	67%	
	30%	9,02 E-06	55%	dunkel	5,63 E-06			
	dunkel	6,11 E-06		584 nm	100%	3,61 E-05	95%	
464 nm	100%	2,23 E-05	93%		30%	1,39 E-05	82%	
	30%	1,02 E-05	70%		10%	8,00 E-06	38%	
	10%	7,13 E-06	47%	dunkel	6,16 E-06			
	dunkel	5,70 E-06		602,7 nm	100%	7,25 E-05	98%	
471 nm	100%	1,87 E-05	88%		30%	2,29 E-05	100%	
	30%	1,09 E-05	95%		10%	1,07 E-05	95%	
	10%	7,14 E-06	68%		3%	6,99 E-06	70%	
dunkel	6,02 E-06		dunkel	5,77 E-06				
478 nm	100%	2,73 E-05	97%	621 nm	100%	3,80 E-05	92%	
	30%	1,20 E-05	98%		30%	1,55 E-05	93%	
	10%	8,34 E-06	92%		10%	8,53 E-06	32%	
	3%	5,93 E-06	58%	dunkel	6,55 E-06			
dunkel	6,10 E-06		647 nm	100%	3,53 E-05	95%		
495 nm	100%	2,37 E-05		93%	30%	1,50 E-05	85%	
	30%	1,09 E-05		88%	10%	8,70 E-06	57%	
	10%	7,02 E-06	75%	dunkel	6,09 E-06			
	3%	6,17 E-06	57%	663 nm	100%	3,50 E-05	92%	
dunkel	6,54 E-06		30%		1,48 E-05	45%		
517 nm	100%	2,95 E-05	100%	dunkel	6,44 E-06			
	30%	1,22 E-05	87%	683 nm	100%	3,01 E-05	42%	
	10%	7,12 E-06	58%		dunkel	6,53 E-06		
	dunkel	6,42 E-06			530,7 nm	100%	5,87 E-05	90%
530,7 nm	100%	5,87 E-05	90%			30%	2,13 E-05	92%
	30%	2,13 E-05	92%			10%	1,11 E-05	92%
	10%	1,11 E-05	92%	3%		7,35 E-06	75%	
3%	7,35 E-06	75%	1%	6,62 E-06	73%			
1%	6,62 E-06	73%	0,3 %	1,79 E-06	45%			
0,3 %	1,79 E-06	45%	dunkel	6,77 E-06				
dunkel	6,77 E-06							

* Strahlungsfluss Φ

Tab. 2: Radiometrische Lichtmessung Wellenlängenunterscheidung**Dressurwellenlängen D⁺:**

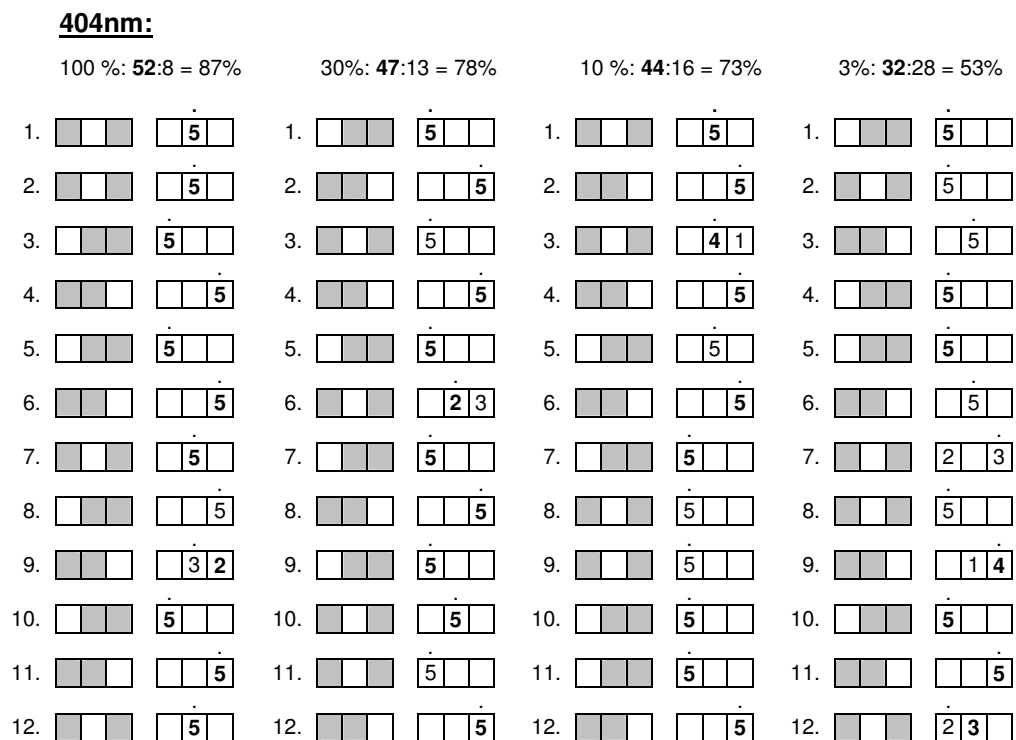
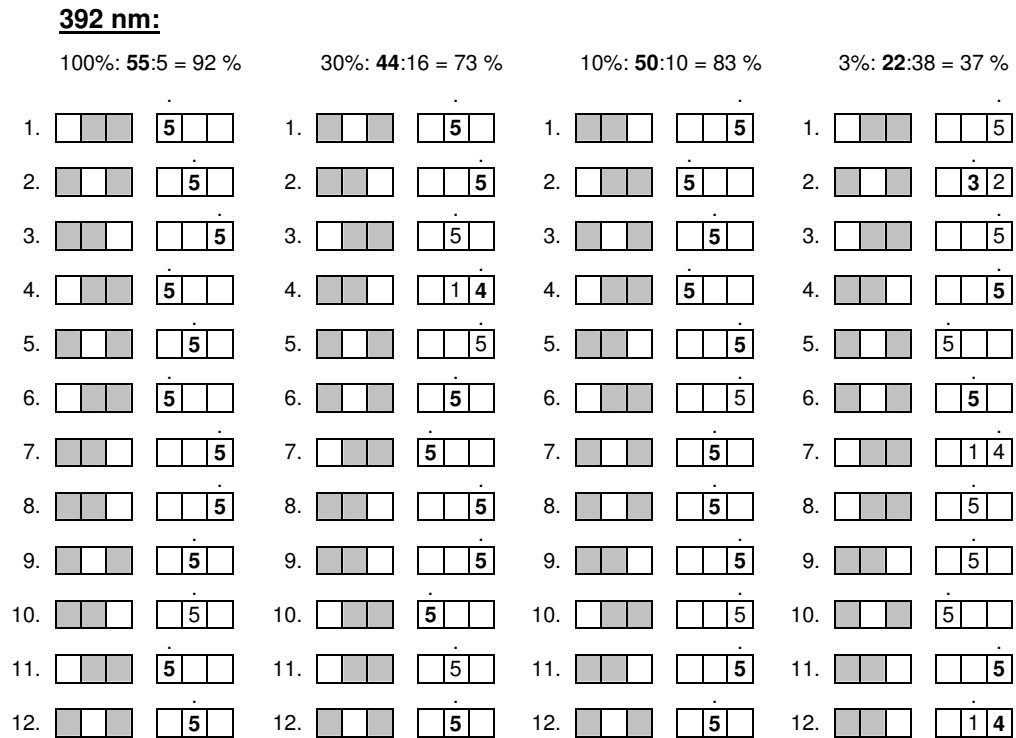
D⁺ [nm]	Transmission	Φ[*] [W/cm²]
392 nm	100%	2,64 E-06
441 nm	100%	4,08 E-06
471 nm	30%	2,00 E-06
530,7 nm	30%	7,66 E-06
569 nm	100%	1,03 E-05
600,7 nm	100%	2,66 E-06
621 nm	100%	3,80 E-05

Wellenlängenpaare:

Wellenlängenpaare [nm]	Transmission	Φ[*] [W/cm²]
403 nm	100%	2,68 E-06
404 nm	100%	2,59 E-06
420 nm	100%	4,97 E-06
428 nm	100%	4,00 E-06
441 nm	100%	4,08 E-06
442 nm	100%	3,86 E-06
461 nm	100%	4,85 E-06
464 nm	100%	5,93 E-06
471 nm	30%	6,06 E-06
472 nm	30%	5,42 E-06
493 nm	100%	6,60 E-06
495 nm	100%	7,62 E-06
508,9 nm	100%	8,31 E-06
509 nm	100%	8,71 E-06
517 nm	100%	9,51 E-06
520 nm	100%	1,23 E-05
544 nm	100%	9,38 E-06
546,6 nm	100%	8,58 E-06
563 nm	100%	1,02 E-05
567,5 nm	100%	1,01 E-05
584 nm	100%	1,23 E-05
584 nm	100%	1,56 E-05
600,7 nm	100%	2,66 E-05
602,7 nm	100%	2,04 E-05
614,5 nm	100%	1,10 E-05
615 nm	100%	1,19 E-05
630 nm	100%	3,73 E-06
630,8 nm	100%	3,51 E-06
644 nm	100%	1,05 E-05
647 nm	100%	1,09 E-05
682 nm	100%	7,35 E-06
683 nm	100%	7,04 E-06

* Strahlungsfluss Φ

Tab. 3: Rohdaten spektrale Empfindlichkeit



Tab. 3: Rohdaten spektrale Empfindlichkeit

420nm:

100%: 58:2 = 97%		30%: 53:7 = 88%		10%: 49:11 = 82%		3%: 39:21 = 65%	
1.		1.		1.		1.	
2.		2.		2.		2.	
3.		3.		3.		3.	
4.		4.		4.		4.	
5.		5.		5.		5.	
6.		6.		6.		6.	
7.		7.		7.		7.	
8.		8.		8.		8.	
9.		9.		9.		9.	
10.		10.		10.		10.	
11.		11.		11.		11.	
12.		12.		12.		12.	

442nm:

100%: 54:6 = 90%		30%: 33:27 = 55%	
1.		1.	
2.		2.	
3.		3.	
4.		4.	
5.		5.	
6.		6.	
7.		7.	
8.		8.	
9.		9.	
10.		10.	
11.		11.	
12.		12.	

Tab. 3: Rohdaten spektrale Empfindlichkeit

464nm:

100%: 56:4 = 93%		30%: 42:18 = 70%		10%: 28:32 = 47%	
1.		1.		1.	
2.		2.		2.	
3.		3.		3.	
4.		4.		4.	
5.		5.		5.	
6.		6.		6.	
7.		7.		7.	
8.		8.		8.	
9.		9.		9.	
10.		10.		10.	
11.		11.		11.	
12.		12.		12.	

471nm:

100%: 53:7 = 88%		30%: 57:3 = 95%		10%: 41:19 = 68%	
1.		1.		1.	
2.		2.		2.	
3.		3.		3.	
4.		4.		4.	
5.		5.		5.	
6.		6.		6.	
7.		7.		7.	
8.		8.		8.	
9.		9.		9.	
10.		10.		10.	
11.		11.		11.	
12.		12.		12.	

Tab. 3: Rohdaten spektrale Empfindlichkeit

478nm:

100%: 58:2 = 97%		30%: 59:1 = 98%		10%: 55:5 = 92%		3%: 35:25 = 58%	
1.		1.		1.		1.	
2.		2.		2.		2.	
3.		3.		3.		3.	
4.		4.		4.		4.	
5.		5.		5.		5.	
6.		6.		6.		6.	
7.		7.		7.		7.	
8.		8.		8.		8.	
9.		9.		9.		9.	
10.		10.		10.		10.	
11.		11.		11.		11.	
12.		12.		12.		12.	

495nm:

100%: 56:4 = 93%		30%: 53:7 = 88%		10%: 45:15 = 75%		3%: 34:26 = 57%	
1.		1.		1.		1.	
2.		2.		2.		2.	
3.		3.		3.		3.	
4.		4.		4.		4.	
5.		5.		5.		5.	
6.		6.		6.		6.	
7.		7.		7.		7.	
8.		8.		8.		8.	
9.		9.		9.		9.	
10.		10.		10.		10.	
11.		11.		11.		11.	
12.		12.		12.		12.	

Tab. 3: Rohdaten spektrale Empfindlichkeit

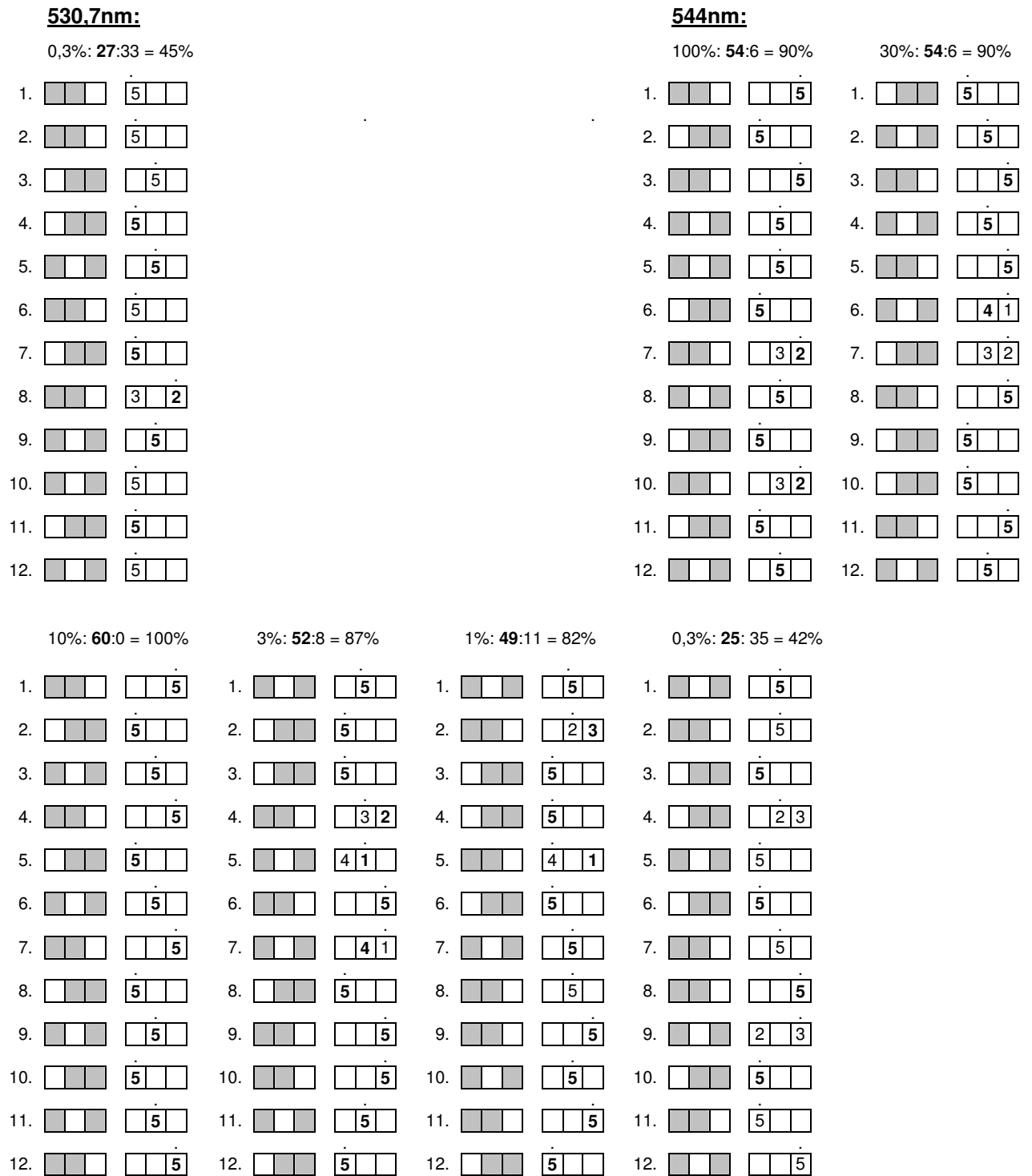
517nm:

100%: 60:0 = 100%		30%: 52:8 = 87%		10%: 35:25 = 58%	
1.		1.		1.	
2.		2.		2.	
3.		3.		3.	
4.		4.		4.	
5.		5.		5.	
6.		6.		6.	
7.		7.		7.	
8.		8.		8.	
9.		9.		9.	
10.		10.		10.	
11.		11.		11.	
12.		12.		12.	

530,7nm:

100%: 54:6 = 90%		30%: 55:5 = 92%		10%: 55:5 = 92%		3%: 45:15 = 75%		1%: 44:16 = 73%	
1.		1.		1.		1.		1.	
2.		2.		2.		2.		2.	
3.		3.		3.		3.		3.	
4.		4.		4.		4.		4.	
5.		5.		5.		5.		5.	
6.		6.		6.		6.		6.	
7.		7.		7.		7.		7.	
8.		8.		8.		8.		8.	
9.		9.		9.		9.		9.	
10.		10.		10.		10.		10.	
11.		11.		11.		11.		11.	
12.		12.		12.		12.		12.	

Tab. 3: Rohdaten spektrale Empfindlichkeit



Tab. 3: Rohdaten spektrale Empfindlichkeit

551nm:

100%: 56:4 = 93%		30%: 56:4 = 93%		10%: 54:6 = 90%		3%: 50:10 = 83%		1%: 40:20 = 67%	
1.		1.		1.		1.		1.	
2.		2.		2.		2.		2.	
3.		3.		3.		3.		3.	
4.		4.		4.		4.		4.	
5.		5.		5.		5.		5.	
6.		6.		6.		6.		6.	
7.		7.		7.		7.		7.	
8.		8.		8.		8.		8.	
9.		9.		9.		9.		9.	
10.		10.		10.		10.		10.	
11.		11.		11.		11.		11.	
12.		12.		12.		12.		12.	

567,5nm:

100%: 57:3 = 95%		30%: 54:6 = 90%		10%: 40:20 = 67%	
1.		1.		1.	
2.		2.		2.	
3.		3.		3.	
4.		4.		4.	
5.		5.		5.	
6.		6.		6.	
7.		7.		7.	
8.		8.		8.	
9.		9.		9.	
10.		10.		10.	
11.		11.		11.	
12.		12.		12.	

Tab. 3: Rohdaten spektrale Empfindlichkeit

584nm:

100%: 57:3 = 95%		30%: 49:11 = 82%		10%: 23:37 = 38%	
1.		1.		1.	
2.		2.		2.	
3.		3.		3.	
4.		4.		4.	
5.		5.		5.	
6.		6.		6.	
7.		7.		7.	
8.		8.		8.	
9.		9.		9.	
10.		10.		10.	
11.		11.		11.	
12.		12.		12.	

602,7nm:

100%: 59:1 = 98%		30%: 60:0 = 100%		10%: 57:3 = 95%		3%: 42:18 = 70%	
1.		1.		1.		1.	
2.		2.		2.		2.	
3.		3.		3.		3.	
4.		4.		4.		4.	
5.		5.		5.		5.	
6.		6.		6.		6.	
7.		7.		7.		7.	
8.		8.		8.		8.	
9.		9.		9.		9.	
10.		10.		10.		10.	
11.		11.		11.		11.	
12.		12.		12.		12.	

Tab. 3: Rohdaten spektrale Empfindlichkeit

621nm:

100%: 55:5 = 92%		30%: 56:4 = 93%		10%: 19:41 = 32%	
1.		1.		1.	
2.		2.		2.	
3.		3.		3.	
4.		4.		4.	
5.		5.		5.	
6.		6.		6.	
7.		7.		7.	
8.		8.		8.	
9.		9.		9.	
10.		10.		10.	
11.		11.		11.	
12.		12.		12.	

647nm:

100%: 57:3 = 95%		30%: 51:9 = 85%		10%: 34:26 = 57%	
1.		1.		1.	
2.		2.		2.	
3.		3.		3.	
4.		4.		4.	
5.		5.		5.	
6.		6.		6.	
7.		7.		7.	
8.		8.		8.	
9.		9.		9.	
10.		10.		10.	
11.		11.		11.	
12.		12.		12.	

Tab. 3: Rohdaten spektrale Empfindlichkeit

663nm:

100 %: 55:5 = 91,6%

30%: 27:33 = 45%

1.			1.		
2.			2.		
3.			3.		
4.			4.		
5.			5.		
6.			6.		
7.			7.		
8.			8.		
9.			9.		
10.			10.		
11.			11.		
12.			12.		

683 nm:

100%: 25:35 = 42 %

1.		
2.		
3.		
4.		
5.		
6.		
7.		
8.		
9.		
10.		
11.		
12.		

Tab. 4: Rohdaten Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit

<u>392 nm (100%):</u>	<u>403 nm</u> (100%)	<u>420 nm</u> (100%)	<u>441 nm</u> (100%)
	<u>404 nm</u>	<u>428 nm</u>	<u>442 nm</u>
	21:39 = 35%	44:16 = 73%	54:6 = 90%

1.			1.			1.		
2.			2.			2.		
3.			3.			3.		
4.			4.			4.		
5.			5.			5.		
6.			6.			6.		
7.			7.			7.		
8.			8.			8.		
9.			9.			9.		
10.			10.			10.		
11.			11.			11.		
12.			12.			12.		

<u>441 nm (100%):</u>	<u>403 nm</u> (100%)	<u>420 nm</u> (100%)	<u>461 nm</u> (100%)	<u>471 nm (30%)</u>
	<u>404 nm</u>	<u>428 nm</u>	<u>464 nm</u>	<u>472 nm</u>
	52:8 = 87%	26:34 = 43%	34:26 = 57%	50:10 = 83%

1.			1.			1.		
2.			2.			2.		
3.			3.			3.		
4.			4.			4.		
5.			5.			5.		
6.			6.			6.		
7.			7.			7.		
8.			8.			8.		
9.			9.			9.		
10.			10.			10.		
11.			11.			11.		
12.			12.			12.		

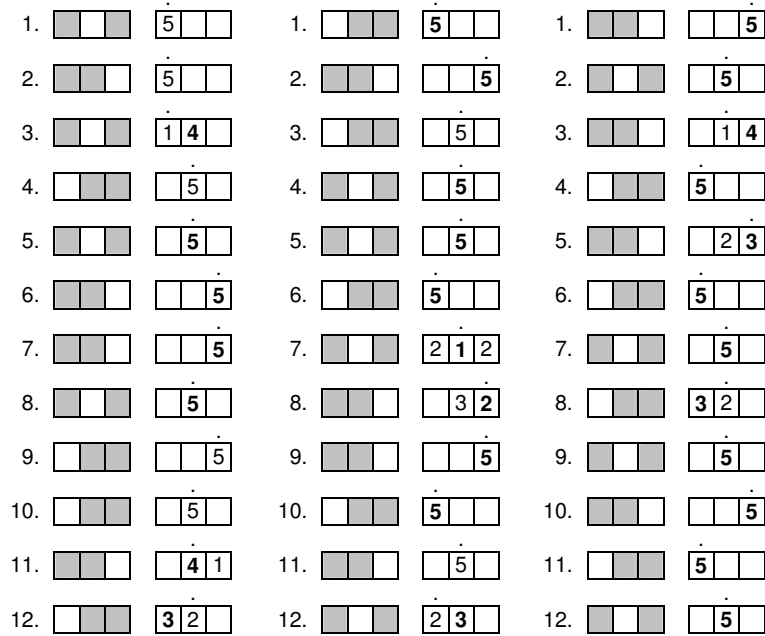
Tab. 4: Rohdaten Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit

471 nm (100%):	420 nm (100%) 428 nm	441 nm (100%) 442 nm	493 nm (100%) 495 nm	508,9 nm (100%) 509 nm
	53:7 = 83%	30:30 = 50%	25:35 = 42%	46:14 = 77%
1.		1.	1.	1.
2.		2.	2.	2.
3.		3.	3.	3.
4.		4.	4.	4.
5.		5.	5.	5.
6.		6.	6.	6.
7.		7.	7.	7.
8.		8.	8.	8.
9.		9.	9.	9.
10.		10.	10.	10.
11.		11.	11.	11.
12.		12.	12.	12.

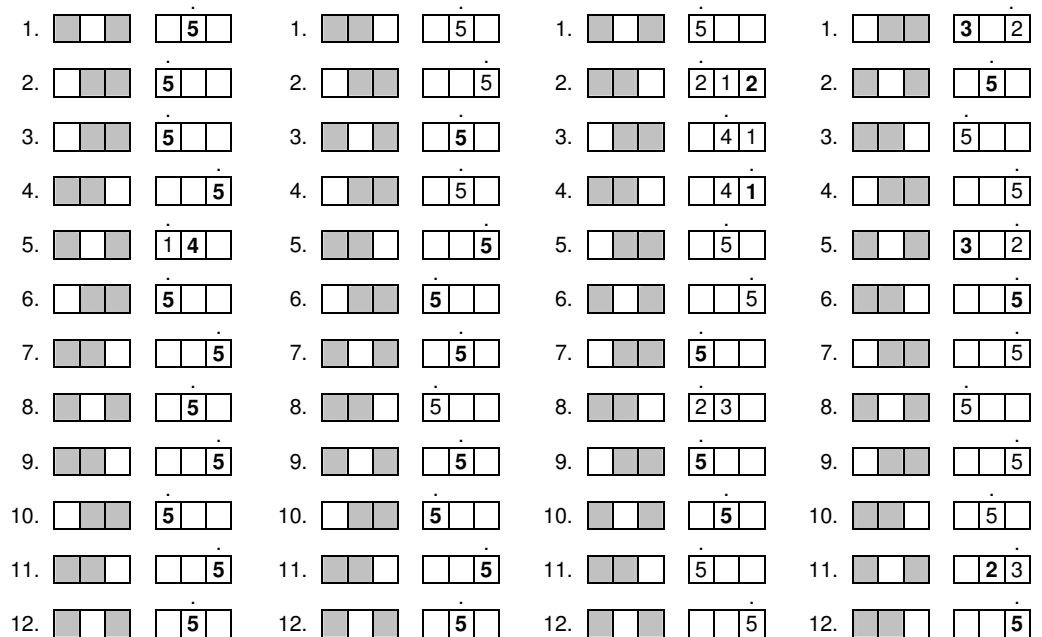
501 nm (100%):	420 nm (100%) 428 nm	441 nm (100%) 442 nm	461 nm (100%) 464 nm
	55:5 = 92%	40:20 = 67%	25:35 = 42%
1.		1.	1.
2.		2.	2.
3.		3.	3.
4.		4.	4.
5.		5.	5.
6.		6.	6.
7.		7.	7.
8.		8.	8.
9.		9.	9.
10.		10.	10.
11.		11.	11.
12.		12.	12.

Tab. 4: Rohdaten Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit

501nm (100%): **544 nm (100%)** **563 nm (100%)** **584 nm (100%)**
 546,6 nm **567,5 nm** **584 nm**
 28:32 = 47% 41:19 = 68% 55:5 = 92%



530.7 nm (30%): **471 nm (100%)** **493 nm (100%)** **517 nm (100%)** **544 nm (100%)**
 472 nm **495 nm** **520 nm** **546,6 nm**
 59:1 = 98% 40:20 = 67% 18:42 = 30% 20:40 = 33%



Tab. 4: Rohdaten Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit

530,7 nm (30%):	550 nm (100%)	563 nm (100%)	584 nm (100%)	600,7 nm (100%)
	551 nm	567,5 nm	584 nm	602,7 nm
	25:35 = 42%	42:18 = 70%	40:20 = 67%	24:36 = 40%
1.				
2.				
3.				
4.				
5.				
6.				
7.				
8.				
9.				
10.				
11.				
12.				

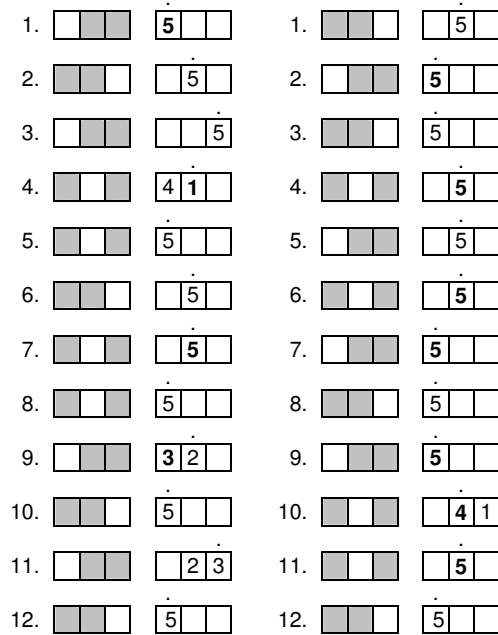
569 nm (100%):	493 nm (100%)	517 nm (100%)	584 nm (100%)	600,2 nm (100%)
	495 nm	520 nm	584 nm	602,7 nm
	58:2 = 97%	27:33 = 45%	26:34 = 43%	58:2 = 97%
1.				
2.				
3.				
4.				
5.				
6.				
7.				
8.				
9.				
10.				
11.				
12.				

Tab. 4: Rohdaten Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit

569 nm (100%): **614,5 nm (100%)** **630 nm (100%)**
 615 nm **630,8 nm**

14:46 = 23%

34:26 = 57%



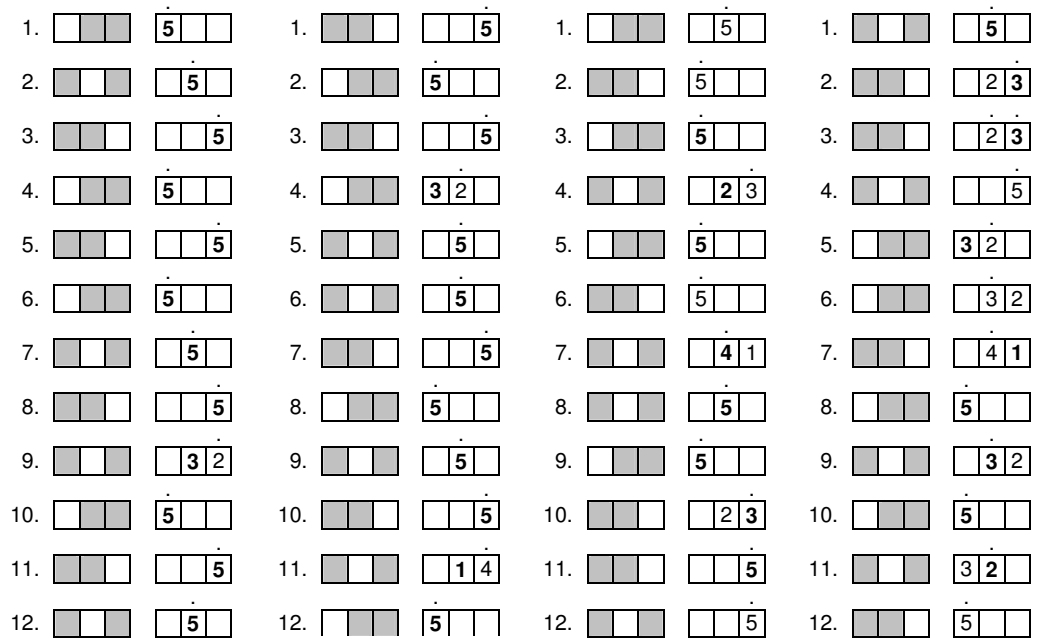
600,7nm (100%): **563 nm (100%)** **584 nm (100%)** **614,5 nm (100%)** **630 nm (100%)**
 567,5 nm **584 nm** **615 nm** **630,8 nm**

58:2 = 97%

54:6 = 90%

34:26 = 57%

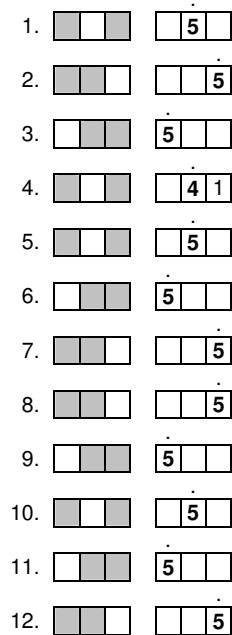
30:30 = 50%



Tab. 4: Rohdaten Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit

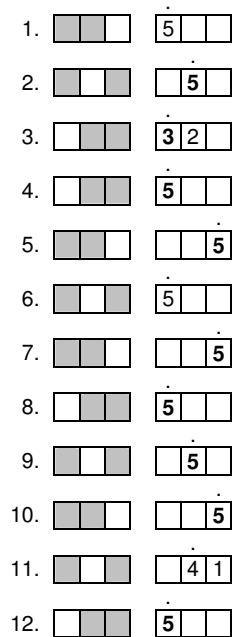
600,7nm (100%): 644 nm (100%)
647 nm

59:1 = 98%



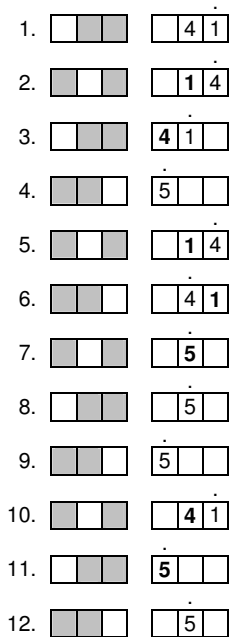
621 nm (100%): 600,7 nm (100%)
602,7 nm

47:13 = 78%



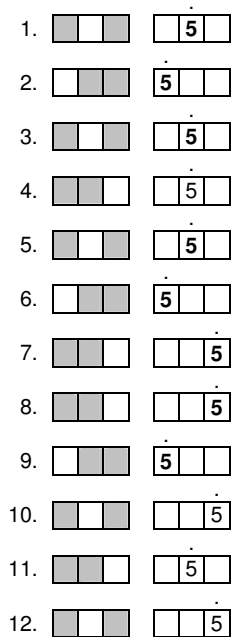
614,5 nm (100%): 615 nm (100%)
615 nm

21:39 = 35%



644 nm (100%): 647 nm (100%)
647 nm

40:20 = 67%



682 nm (100%): 683 nm (100%)
683 nm

60:0 = 100%

