

# „Dressurexperimente zur Unterscheidungsfähigkeit zwischen weißem Licht und Spektralfarben beim Goldfisch“

## Dissertation

Zur Erlangung des Grades  
Doktor der Naturwissenschaften

Am Fachbereich Biologie  
der Johannes Gutenberg-Universität  
in Mainz

vorgelegt von:

Katharina Scheu

geb. am 15.04.1982  
in Zweibrücken

Mainz, April 2011

Tag der mündlichen Prüfung: 1. Juni 2011

Meiner Familie

---

# Inhaltsverzeichnis

## 1. Einleitung

<b>1.1 Allgemein</b>	1
<b>1.2 Das Farbsehen des Menschen</b>	2
<b>1.3 Farbsättigung</b>	5
<b>1.4 Das Farbsehen bei Tieren</b>	7
<b>1.5 Der Goldfisch als Versuchstier</b>	8
<b>1.6 Das Farbsehen beim Goldfisch</b>	9
<b>1.7 Fragestellung der vorliegenden Arbeit</b>	15

## 2. Material und Methode

<b>2.1 Versuchstiere und ihre Haltung</b>	17
<b>2.2 Versuchsaufbau</b>	
2.2.1 Grundaufbau	17
2.2.2 Testfeldbeleuchtung in Versuchsaufbau I	20
2.2.3 Testfeldbeleuchtung in Versuchsaufbau II	23
2.2.4 Versuchsaufbau III: Dressur mit UV-Licht	25
<b>2.3 Beleuchtung und Lichtmessung</b>	
2.3.1 Raumbeleuchtung	27
2.3.2 Testfeldbeleuchtung	27
<b>2.4 Versuchsablauf und –durchführung</b>	
2.4.1 Andressur und Datenerfassung	29
2.4.2 Versuche mit Versuchsaufbau I	31
2.4.2.1 Messung der Empfindlichkeit für Weißlicht (Projector- und Xenonweiß)	31
2.4.2.2 Dressur auf monochromatisches Licht gegen Projektorweiß	32
2.4.2.3 Dressur auf Projektorweiß gegen monochromatisches Licht	34

---

2.4.3 Versuche mit Versuchsaufbau II	35
2.4.3.1 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 1	36
2.4.3.2 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 2	37
2.4.4 Versuche mit Versuchsaufbau III: Dressur mit UV-Licht	38
2.4.4.1 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 3	38
2.4.4.2 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 4	39
2.4.4.3 Dressur auf farbiges Licht: Transfertest 5	40
2.4.4.4 Transfertest 6	41
<b>2.5 Datenauswertung</b>	<b>42</b>

### **3. Ergebnisse**

<b>3.1 Messung der Empfindlichkeit für Weißlicht</b>	<b>43</b>
3.1.1 Adressur	43
3.1.2 Messung der Empfindlichkeit für Projektorweiß	46
3.1.3 Messung der Empfindlichkeit für Xenonweiß	47
<b>3.2 Dressur auf monochromatisches Licht gegen Projektorweiß</b>	<b>49</b>
3.2.1 Dressur auf Spektralfarbe 660 nm	49
3.2.2 Dressur auf Spektralfarbe 599 nm	59
3.2.3 Dressur auf Spektralfarbe 540 nm	60
3.2.4 Dressur auf Spektralfarbe 498 nm	62
3.2.5 Dressur auf Spektralfarbe 450 nm	64
<b>3.3 Dressur auf Projektorweiß gegen monochromatisches Licht</b>	<b>66</b>
3.3.1 Dressur: Projektorweiß, Vergleichsfarbe: 660 nm	66
3.3.2 Dressur: Projektorweiß, Vergleichsfarbe: 599 nm	67
3.3.3 Dressur: Projektorweiß, Vergleichsfarbe: 540 nm	69
3.3.4 Dressur: Projektorweiß, Vergleichsfarbe: 498 nm	70
3.3.5 Dressur: Projektorweiß, Vergleichsfarbe: 450 nm	72
<b>3.4 Transfertests</b>	<b>74</b>
3.4.1 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 1	75
3.4.2 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 2	77
3.4.3 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 3	79
3.4.4 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 4	80

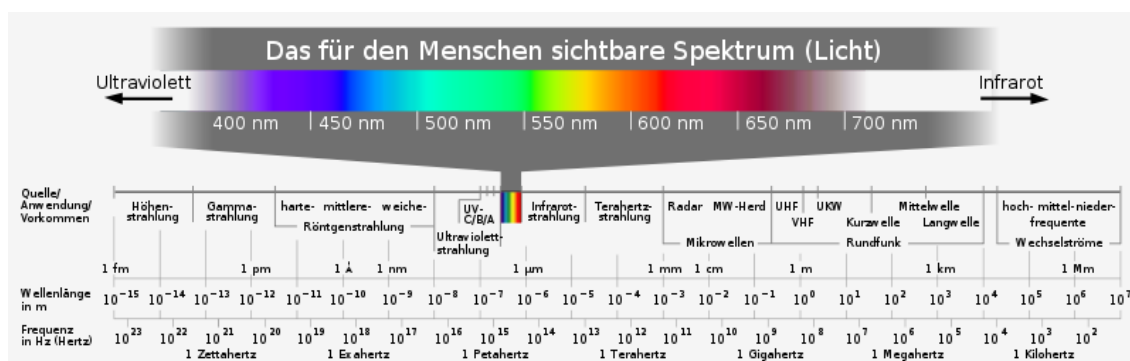
---

3.4.5 Dressur auf farbiges Licht: Transfertest 5	82
3.4.6 Transfertest 6	84
<b>4. Diskussion</b>	
4.1 Allgemein	86
4.2 Darstellung der Ergebnisse in der Grundfläche des Farbendreiecks	
4.2.1 Dressur auf monochromatisches Licht	87
4.2.2 Transfertests zur Charakterisierung des neutralen Bereiches	92
4.2.3 Dressur auf Projektorweiß	93
4.3 Sättigung	96
4.4 Versuche mit Xenonweiß	101
4.5 Versuche mit Weiß und Xenonweiß bei Tieren	103
<b>Zusammenfassung</b>	105
<b>Abstract</b>	106
<b>Literaturverzeichnis</b>	107
<b>Lebenslauf</b>	112

# 1. Einleitung

## 1.1 Allgemein

Damit Tiere sich in ihrer Lebenswelt zurechtfinden können sind sie auf Informationen aus dieser angewiesen. Diese Informationen werden durch verschiedene Sinnesorgane wie z.B. das Auge, das Ohr oder die Nase aufgenommen. Es sind jedoch nicht diese Informationen selbst, die eine Reaktion auslösen, sondern ihre Verarbeitung durch das Nervensystem (ZOLLINGER, 1981). Bei höheren Wirbeltieren stellt das Auge das räumlich am höchsten auflösende Sinnesorgan dar, durch welches detailgetreue Bilder der Umwelt wahrgenommen werden. Das Licht, das in den Photorezeptoren absorbiert wird ist gequantelte, elektromagnetische Strahlung im nm-Bereich (HELDMAIER und NEUWEILER, 2003). Der sichtbare Bereich des Spektrums stellt dabei nur einen kleinen Teil des gesamten Spektrums der elektromagnetischen Strahlung dar (Abb. 1.1). Je nach Tiergruppe ist der sichtbare Wellenlängenbereich unterschiedlich und der Lebensweise sowie den Anforderungen des Lebensraums angepasst. Das Farbsehen erlaubt verschiedene Bereiche des sichtbaren Spektrums zu unterscheiden und hilft den Tieren bei der Futtersuche, sowie Beute, Jäger und Artgenossen zu erkennen.



**Abbildung 1.1:** Elektromagnetisches Spektrum mit dem Bereich, der vom Menschen als Licht wahrgenommen wird.

## 1.2 Das Farbsehen des Menschen

„Farbe erleichtert das Erkennen von Objekten und spielt eine wichtige Rolle bei der Segmentierung und dem Wiedererkennen von Szenen“ (HANSEN und GEGENFURTNER, 2006). Dabei wird eine Farbe durch ihren Farbton, ihre Helligkeit und ihre Sättigung charakterisiert. Schon früh wurden Experimente zum Farbsehen durchgeführt und Theorien aufgestellt. Einer der ersten war Sir Isaac NEWTON, der mit Hilfe eines Prismas das weiße Sonnenlicht in seine spektralen Bestandteile zerlegte. Er postulierte daraufhin, dass für das Verständnis des Farbsehens die physikalischen Eigenschaften des Farbreizes wesentlich sind. Jedoch ist Farbe selbst nicht physikalisch definiert, sie ist eine Eigenschaft unserer Wahrnehmung, die auf Vorgängen in Auge und Gehirn beruht. Der Physiker Thomas YOUNG nahm an, dass das Licht Partikel, die sich im Auge befinden, in Schwingungen versetzt. Er vermutete, dass es drei Partikel gibt, die besonders auf Blau, Grün und Rot reagieren. Die Kombination der Schwingungen dieser Partikel führe zur Farbwahrnehmung. HELMHOLTZ griff diese Hypothese auf und bewies sie experimentell. Er zeigte, dass drei farbige Lichter (rot, grün, blau) ausreichen, um in additiver Mischung alle anderen Farben herzustellen. Die Farbwahrnehmung muss somit auf drei Arten von Nerven-elementen beruhen, welche unterschiedlich auf Licht verschiedener Wellenlängen reagieren. Bei gleichzeitiger und gleichstarker Reizung entsteht der Eindruck „Weiß“. Die Dreifarbentheorie (Young-Helmholtz-Theorie) beschreibt die Vorgänge auf der Ebene der Photorezeptoren, die selbst erst sehr viel später untersucht werden konnten (MARKS, 1965). Der Psychologe Ewald HERING entwickelte eine Gegenfarbentheorie, da er der Ansicht war, dass die Trichromatische-Theorie zur Erklärung der Farbwahrnehmung nicht ausreichte. Er wies darauf hin, dass es vier Farben gibt, die „reine“ Farben sind: Blau, Grün, Rot und Gelb. Diese Farben bezeichnete er als Urfarben. Je zwei Urfarben, Grün und Rot sowie Blau und Gelb bilden ein Paar von Gegenfarben, die sich gegenseitig ausschließen. „In der Tat ist ein rötliches Grün und ein bläuliches Gelb nicht vorstellbar“ (v. CAMPENHAUSEN, 1993:148). Alle Farben ordnen sich zum Farbkreis, der sich über die Purpurfarben, Mischungen aus Blau und Rot schließt. Die Gegenfarben liegen im Farbkreis einander gegenüber. In der Mitte des Farbkreises befindet sich der Neutralpunkt, die Farbe Unbunt (Weiß). Von KRIES entwickelte die Drei-Zonen-Theorie und vereinte dadurch die Young-Helmholtz-Theorie mit der



---

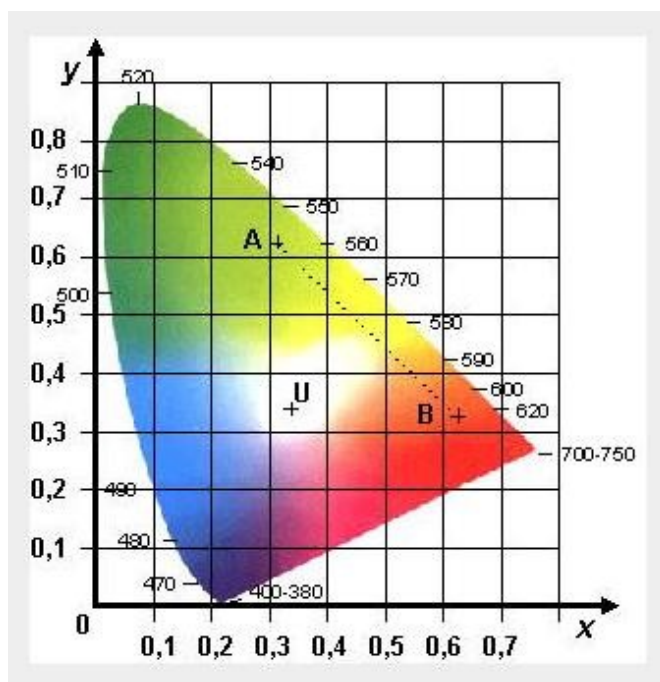
Gegenfarbentheorie von Hering. Er teilte den Vorgang des Farbensehens in eine periphere Zone, welche die Signale der drei Sehzellentypen aufnimmt, und eine zentrale Zone ein, welche diese Signale zu zwei gegensätzlichen Paaren von Grundfarben formt.

Die Voraussetzung für das Farbsehen ist das Vorhandensein von Photorezeptoren mit unterschiedlicher spektraler Empfindlichkeit. Diese spektrale Empfindlichkeit wird durch das Sehpigment in den Zapfen hervorgerufen. Der Mensch hat ein trichromatisches Farbensehensystem, was bedeutet, dass er drei unterschiedliche Zapfentypen besitzt, deren maximale Empfindlichkeit im kurz- (425 nm), mittel- (530 nm) und langwelligen (560 nm) Spektralbereich liegt. Die Farbwahrnehmung beruht auf dem Aktivitätsmuster dieser drei Zapfentypen, von denen jeder eine andere Isoform des Opsins enthält. Die chromophore Gruppe bildet das Retinal und ist bei allen gleich. Unterschiedlich sind jedoch die Opsine, welche sich in ihrer Aminosäuresequenz unterscheiden. Jedes der drei Zapfen-Rhodopsine absorbiert über sein  $\beta$ -Band auch zwischen 300 und 400 nm. Jedoch kann der Mensch kein UV wahrnehmen, weil die menschliche Linse UV-Wellenlängen absorbiert und die Retina schützt (AUGUSTIN, 2007). Dadurch kann der Mensch elektromagnetische Strahlung nur von 400 nm bis 700 nm (Abb. 1.1) wahrnehmen. Des Weiteren ist das Sehsystem des Menschen mit Stäbchen ausgestattet, die ein Dämmerungssehen erlauben, jedoch keine Farben unterscheiden können (v. CAMPENHAUSEN, 1993). Die in den Zapfen oder Stäbchen erzeugten Impulse werden nun von Horizontal-, Bipolar- und Amakrinzellen in der Retina verarbeitet. Die Horizontalzellen verschalten die Photorezeptoren lateral untereinander und sorgen durch ihre hemmende Wirkung für Rückkopplung. Die Bipolarzellen stehen in synaptischem Kontakt mit den Zapfen und den Ganglienzellen, wobei jeder Zapfen mehrere Bipolarzellen kontaktiert. So entstehen parallele Kanäle, die unterschiedliche Aspekte der Zapfenerregung weiterleiten (HELDMAIER und NEUWEILER, 2003:388). Man unterscheidet beim Menschen etwa acht bis elf verschiedene Bipolarzelltypen für Zapfen und einen Bipolarzelltyp für Stäbchen. Die Zapfen-Bipolarzellen lassen sich weiterhin in zwei Klassen einteilen, die OFF- und ON-Bipolarzellen. Die OFF-Bipolarzellen reagieren auf Belichtung mit Hyperpolarisation und die ON-Bipolarzellen mit Depolarisation (HELDMAIER und NEUWEILER, 2003:392). Die Bipolarzellen kontaktieren ihrerseits die Amakrinzellen und verschalten das neuronale Netzwerk sowohl lateral als auch vertikal. Somit tragen die

Amakrinzellen ebenfalls zur Modulation der Signalverarbeitung bei. Die Ganglienzellen sind den Bipolar- und Amakrinzellen nachgeschaltet und sind die Ausgangsneurone der Retina. Sie bilden den Sehnerv, der die Retina an der Stelle des Blinden Flecks verlässt. Es gibt drei Klassen von Ganglienzellen: das Hell-Dunkel-System mit On- und Off-Center Zellen, das Gelb-Blau-System und das Rot-Grün-System. Jede Ganglienzelle besitzt auf Grund der internen Verschaltung der Zellen der Retina ein rezeptives Feld, einen bestimmten Bereich auf der Retina, aus welchem sie Informationen erhält. Diese rezeptiven Felder überlappen sich stark und werden in On- und Off-Center Zellen unterteilt. Fällt zum Beispiel beim Hell-Dunkel-System bei einer On-Center Zelle ein Lichtreiz auf das Zentrum des rezeptiven Feldes, so steigt ihre Aktivitätsrate. Fällt hingegen ein Lichtreiz genau in den peripheren Bereich, sinkt die Aktivitätsrate. Fällt bei einer Off-Center Zelle ein Lichtreiz genau ins Zentrum, sinkt die Aktivität der Zelle, fällt ein Lichtreiz genau auf die Peripherie der Off-Center Zelle, steigt ihre Aktivität. Die Axone der Ganglienzellen enden im Corpus geniculatum laterale, welches aus sechs Schichten aufgebaut ist und, in verschiedenen Schichten, Eingänge aus beiden Augen erhält. Die Schichten 1 bis 2 werden als magnozellige Schichten bezeichnet und sind für die Bewegungs-, Orts- und Geschwindigkeitswahrnehmung verantwortlich, die Schichten 3 bis 6 werden als parvozelluläre Schichten bezeichnet und sind für hohe visuelle Auflösung und für die Farbwahrnehmung verantwortlich. Die visuellen Signale ziehen nun zum sechsschichtigen primären visuellen Cortex (V1), welcher eine besonders dicke Schicht IV besitzt, in der die Fasern des Corpus geniculatum laterale enden. Die Schichten II bis IV zeigen sog. „blobs“ und „interblobs“. Die „blobs“ sind Flecken mit hoher Cytochromoxidaseaktivität. Diese unterschiedliche Cytochromoxidaseaktivität setzt sich im sekundären visuellen Cortex (V2) als dicke, dünne und blasser Streifen fort. Dieser Schichtgliederung des sekundären visuellen Cortex entspricht eine getrennte Verarbeitung nach Farbe, Form und Bewegung. Die dünnen Streifen zeigen eine Farbempfindlichkeit, die blassen Streifen zeigen farbunempfindliche Konturen- und Formensensitivität und die dicken Streifen sind bewegungs- und konturenempfindlich (HELDMAIER und NEUWEILER, 2003). Die Neuronen aus den dünnen und blassen Streifen des V2 ziehen nun in V4. V4 ist das Farbzentrum, da hier die Mehrzahl der Neurone selektiv auf Reize verschiedener Wellenlängen antworten (ZEKI, 1980).

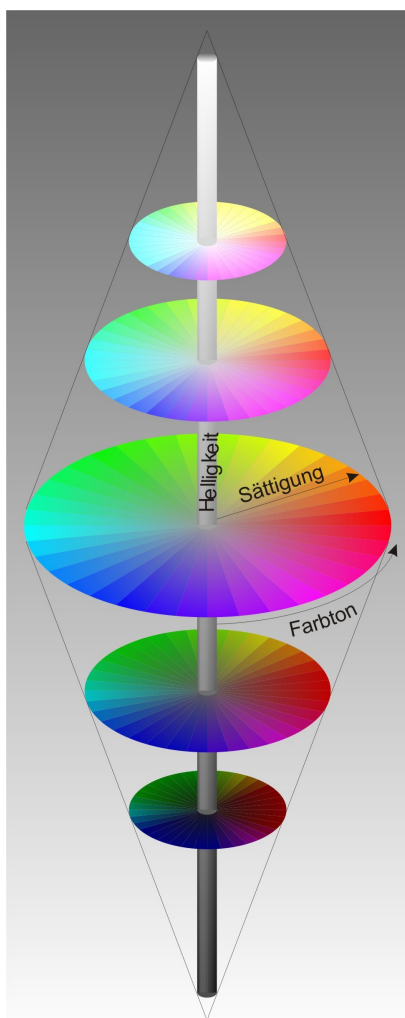
### 1.3 Farbsättigung

Neben dem Farbton, der von der Wellenlängenzusammensetzung des Lichts abhängt und der Helligkeit, die mit der Intensität des Lichts variiert, ist die Farbsättigung eine der drei vom Menschen als grundlegend empfundenen Eigenschaften einer Farbe. Nach WYZECKI und STILES (1982) beschreibt die Sättigung, wie stark sich ein farbiger Reiz von einem achromatischen Reiz unabhängig von dessen Helligkeit unterscheidet. Ob man eine Farbe als matt, blass oder kräftig empfindet, hängt von ihrer Farbsättigung ab. Je höher der Anteil an achromatischer Farbe (weiß, grau oder schwarz), desto geringer ist die Farbsättigung. Verringert man die Sättigung einer Farbe, so nähert sie sich dem Unbunt, ihre Buntheit nimmt dabei ab (RICHTER, 1976). Unterschiedliche Sättigungen liegen in einer zweidimensionalen Normfarbtafel (Abb. 1.2) zwischen Spektralfarbenzug und der Mitte.



**Abbildung 1.2:** Zweidimensionale CIE-Normfarbtafel. 380-750: Spektralfarbenzug, U = Unbuntpunkt

Ein dreidimensionaler Farbraum wird benötigt, wenn man die Helligkeit mit einbezieht (Abb. 1.3).



**Abbildung 1.3:** Darstellung des Farbraums mit Farbton, Sättigung und Helligkeit

Die Sättigung beeinflusst auch die Farbkonstanz, so konnten NEUMEYER et al. (2002) beim Menschen zeigen, dass innerhalb bestimmter Sättigungsgrenzen des farbigen Lichtes perfekte Farbkonstanz auftritt. Bei stärkerer Sättigung hing das Ergebnis von der Helligkeit der unmittelbaren Umgebung der Testfelder ab. Das menschliche Auge kann aus Farbton, Helligkeit und Sättigung alle anderen Farbbeimpfindungen bilden, wobei diese drei Elemente immer als Ganzheit wahrgenommen werden.

---

## 1.4 Das Farbsehen bei Tieren

Die Farbwahrnehmung des Menschen ist nicht unbedingt die gleiche wie die bei den unterschiedlichen Tierarten. Es gibt Unterschiede in der Farbwahrnehmung, deren Ursachen in der Evolutionsgeschichte liegen. So verfügen die meisten Säugetiere über zwei verschiedene Zapfentypen, der Mensch und einige Primaten über drei, Reptilien und Vögel sogar über vier unterschiedliche Rezeptortypen. Viele Insekten, Vögel, Eidechsen, Schildkröten und Fische haben Photorezeptoren, die auch bei Licht kürzer als 400 nm - also durch Ultraviolett - gereizt werden (GOLDSMITH, 2007).

Ein UV-Rezeptor bei Vögeln wurde erstmals 1972 von HUTH und BURKHARD am Kolibri (*Colibri serrirostris*) nachgewiesen. So können Vögel zusätzlich zu dem für Menschen sichtbaren Farbenspektrum auch ultraviolettes Licht wahrnehmen. Untersuchungen zur Wellenlängenunterscheidung bei der Taube (*Columba levia*) wurden von EMMERTON und DELIUS (1980) durchgeführt. HOFFMANN (2004) untersuchte das Farbsehen am Vogel Strauß (*Struthio camelus australis*). Die Fähigkeit UV-Licht wahrzunehmen spielt bei Vögeln bei der Balz eine große Rolle, aber auch beim Nahrungserwerb. So wählen Blaumeisenweibchen bevorzugt die Männchen aus, welche am meisten UV reflektieren. Auch der Turmfalke macht sich das UV-Licht zunutze, er erkennt den Aufenthaltsort von Mäusen an der UV-Reflektion des Mäuseurins (JUNKER, 2004). Auch spielt UV bei der Kommunikation und der Partnerwahl von Riffischen eine Rolle (MARSHALL und VOROBYEV, 2003).

Im Unterschied zum Menschen verfügen Kaninchen, Hunde, Rehe und Rotwild nicht über drei, sondern nur über zwei unterschiedliche Zapfentypen, welche für kurz- und mittelwelliges Licht empfindlich sind. Sie können somit den Farbbereich von Ultraviolett bis Blau und von Gelb bis Grün wahrnehmen. Einen Rezeptortyp für langwelliges Licht gibt es bei diesen Tieren nicht, wodurch sie die Farben Rot und Grün nicht unterscheiden können. Hirsche und Rehe können auch kurzwellige Strahlung bis hin zum UV-Licht wahrnehmen und finden sich somit in der Dämmerung gut zurecht, da der Anteil kurzwelliger Strahlung im Dämmerlicht höher ist als am Tag (JUNKER, 2004). Den größten Teil der Netzhautfläche wird von den Stäbchen eingenommen, wodurch das Sehen bei geringen Lichtmengen optimiert wird. Die Anzahl der kurzwellig empfindlichen Zapfen ist im Vergleich zu den mittelwelligen Zapfen etwas

geringer. Beim Schwarzwild hingegen wird ein Großteil der Netzhautfläche von den mittelwelligen Zapfen besetzt, die kurzwelligen Zapfen sind, wie beim Reh in der Minderheit. Die Stäbchen beim Schwarzwild dienen eher als „Lückenfüller“ und sind mehr in der peripheren Netzhaut vertreten, wobei die Zapfen weiterhin dominieren (JUNKER, 2004). Diese Konstellation ist typisch für tagaktive Tiere. So wie es aussieht kommt Schwarzwild jedoch mit dieser Zapfenpopulation auch ganz gut im Mondlicht zurecht.

Die  $\Delta\lambda$ -Funktion, also die Unterschiedsempfindlichkeit bezüglich verschiedener Spektralfarben, wurde nur bei wenigen Vertebraten gemessen. Dabei zeigte sich, dass Goldfische und Schildkröten drei Bereiche (NEUMEYER, 1986; ARNOLD und NEUMEYER, 1987), Menschen und Altweltaffen zwei, Erdhörnchen und andere Nichtprimate Säugetiere (JACOBS, 1993) nur einen Bereich der besten Unterscheidungsfähigkeit besitzen. Die spektrale Unterscheidungsfähigkeit des Goldfisches wird unter 1.6 näher besprochen.

## 1.5 Der Goldfisch als Versuchstier

Der Goldfisch (*Carassius auratus*) gehört zur Familie der Karpfenfische (*Cyprinidae*) und lebt im Süßwasser. Er ist ein orangeroter bis goldfarbener Zierfisch, der erstmals in China aus der orangefarbenen Variante der Silberkarausche gezüchtet wurde und gegen Ende des 17. Jahrhunderts nach Deutschland gelangte. Die kulturelle Bedeutung des Goldfisches als Glücks- und Fruchtbarkeitssymbol hat sich in seinem Ursprungsland erhalten. Der Goldfisch besitzt ein knöchernes Skelett und eine Schwimmblase, die als Auftriebsorgan dient. Goldfische hören im selben Frequenzbereich wie Menschen, wobei die Schallwellen über die Schwimmblase aufgenommen und über den Weberschen Apparat zum Innenohr geleitet werden. Des Weiteren besitzen die Goldfische einen geschlossenen Blutkreislauf, ein vierkammeriges Herz und ein fünfgeteiltes Gehirn. Die Karauschen, zu deren Gattung der Goldfisch gehört, ernähren sich sowohl von pflanzlicher als auch von tierischer Kost und leben in stehenden bis leicht fließenden Gewässern. Die Wildform des Goldfisches ist grau gefärbt und wird in China als Speisefisch verwendet.

Seit 1956 ist die Retina des Goldfisches außerordentlich gut elektrophysiologisch und neuroanatomisch untersucht. Des Weiteren sind die Eigenschaften der verschiedenen Zapfentypen bekannt. Der Goldfisch ist zudem eines der wenigen Tiere, bei denen Verhaltensversuche gut durchzuführen sind und man dadurch die Leistungen des visuellen Systems in seiner Gesamtheit analysieren kann. Aus diesen Gründen und wegen seiner leichten Dressierbarkeit wurde der Goldfisch in der vorliegenden Arbeit als Versuchstier eingesetzt.

Neben dem Farbsehen (siehe unten) wurden Untersuchungen zum Bewegungssehen (SCHAERER und NEUMEYER, 1996; GEHRES und NEUMEYER, 2007), Formsehen (WYZISK, 2005) und zur Tiefenwahrnehmung (FRECH, 2010) in der Abteilung Neurobiologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz durchgeführt.

## **1.6 Das Farbsehen beim Goldfisch**

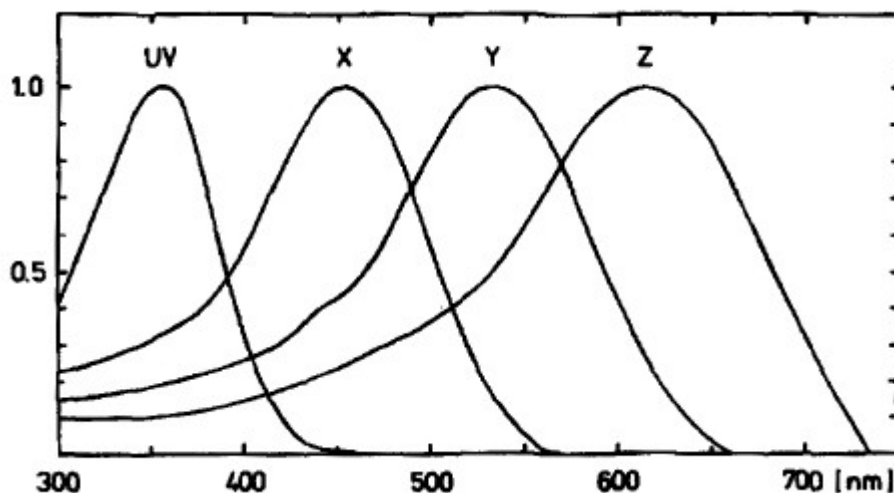
Bereits 1913 wies Karl von Frisch bei der Ellritze (*Phoxinus laevis*) durch Dressurexperimente das Farbsehen nach. Im Test konnte die Ellritze Rot, Grün, Gelb und Blau von allen Grauabstufungen unterscheiden. BURKAMP (1923) zeigte, dass Ellritzen und Schleien ihre Dressurfarbe unter verschiedenen Farben und Graustufen herausfinden können. Des Weiteren zeigte er, dass diese Unterscheidung auch unter farbiger Beleuchtung möglich ist und hat somit bereits die Farbkonstanz nachgewiesen. Es folgten weitere Versuche an der Ellritze von SCHIEMENZ (1924), in denen festgestellt wurde, dass die Ellritze verschiedene Farben wie Weiß, Rot, Gelb, Grün, Blau, Violett und Ultraviolett voneinander unterscheiden konnte. WOLFF (1925) untersuchte das Farbunterscheidungsvermögen mit Spektralfarben genauer, wobei er eine gute Unterscheidungsfähigkeit bei 420-430 nm, bei 485 nm und bei 592 nm fand. Die Befunde über das UV-Sehen von SCHIEMENZ und WOLFF gerieten aber in Vergessenheit. In neueren Untersuchungen konnte HERTER (1950) simultanen Farbkontrast bei verschiedenen Fischen nachweisen.

Die verschiedenen Zapfenphotopigmente lassen sich chemisch nicht isolieren, dadurch war eine direkte Untersuchung nicht möglich. Erst nach Entwicklung der

---

Mikrospektrophotometrie und der intrazellulären elektrophysiologischen Ableitung konnte die spektrale Empfindlichkeit der Zapfentypen gemessen werden. Erste Untersuchungen wurden mit Karpfenfischen durchgeführt, da die Zapfen bei niederen Wirbeltieren besonders groß sind. MARKS wies beim Goldfisch 1965 mikrospektrophotometrisch drei unterschiedliche Zapfentypen mit unterschiedlichen Absorptionsmaxima, welche bei 450 nm, 540 nm und 620 nm (Abb. 1.4) liegen, nach. TOMITA (1965) gelang es erstmals intrazellulär aus einzelnen Zapfen des Karpfens abzuleiten, wobei er ebenfalls drei Zapfentypen mit denselben Empfindlichkeitsmaxima wie in der Untersuchung von MARKS fand. Erste Berichte über einen UV-Zapfen bei Karpfenfischen basieren auf mikrospektrometrischen Daten der Japanischen Hasel (*Tribolodon hakonensis*) von HAROSI und HASHIMOTO (1983) und des Rotauges (*Rutilus rutilus*) von AVERY (1983). Der ultraviolett-empfindliche Zapfentyp wurde lange Zeit in elektrophysiologischen und mikrospektro-photometrischen Untersuchungen aufgrund seiner geringen Größe und geringen Anzahl übersehen. Erst 1985 wurde der vierte, UV-empfindliche Zapfentyp, welcher ein Absorptionsmaximum bei 356 nm aufweist (Abb. 1.4), von NEUMEYER (1985) und von HAWRYSHYN und BEAUCHAMP (1985) beim Goldfisch im Verhaltensexperiment entdeckt, 1991 von BOWMARKER et al. mikrospektrophotometrisch nachgewiesen und 1998 von PALACIOS et al. elektrophysiologisch durch die Patch-Clamp Methode bestätigt. Dieses tetrachromatische Farbsehen wird allerdings unterhalb einer Raumbeleuchtungsstärke von 1,5 lx trichromatisch, da der langwellige Zapfen dann nicht am Farbsehen beteiligt ist (ARNOLD und NEUMEYER, 1987).

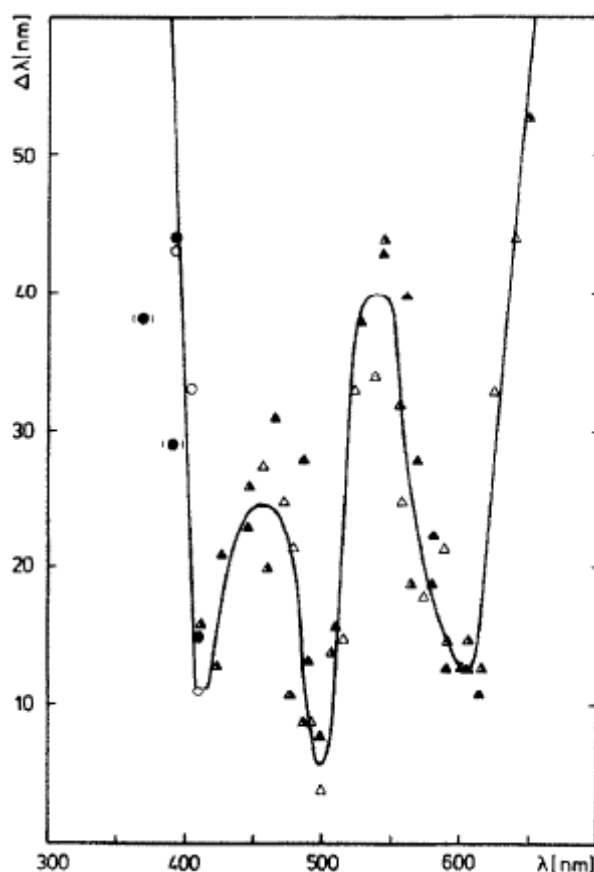




**Abbildung 1.4:** Absorptionsspektren der vier verschiedenen Zapfenphotopigmente beim Goldfisch (nach BOWMAKER et al., 1991).

Messungen der spektralen Empfindlichkeit wurden erstmals von YAGER (1967) mit Hilfe von Dressurexperimenten durchgeführt. Dabei zeigte die spektrale Empfindlichkeitsfunktion drei schwache Gipfel, welche sich in Experimenten mit chromatischer Adaptation den drei Zapfentypen zuordnen ließen (YAGER, 1969). Die spektrale Empfindlichkeit wurde weiterhin von CRONLY-DILLON und MUNTZ (1965) mit Hilfe der optomotorischen Reaktion und von BEAUCHAMP und ROWE (1979) mit Hilfe einer Reflexmessung bestimmt, bei welcher die Fische mit Elektroschocks auf einen Lichtreiz dressiert wurden. Die durch diese Untersuchungen zur spektralen Empfindlichkeit gewonnenen Ergebnisse zeigen eine große Variabilität, was sowohl auf die unterschiedlichen Methoden als auch auf die zu groben Messungen zurückzuführen ist (NEUMEYER, 1988). NEUMEYER (1986) führte genauere Untersuchungen zur Unterschiedsempfindlichkeit für Wellenlängen durch und achtete darauf, dass die Unterscheidung nur aufgrund des Farbtons und nicht aufgrund von Helligkeit erfolgte. Hierzu musste zuerst die spektrale Empfindlichkeit unter genau den gleichen Dressur- und Beleuchtungsbedingungen gemessen werden, bei der auch die Messung der  $\Delta\lambda$ -Funktion erfolgen sollte (NEUMEYER, 1984). Bei Kenntnis der spektralen Empfindlichkeit ist es möglich, die Intensitäten der unterschiedlichen monochromatischen Lichter so einzustellen, dass sie für den Goldfisch in gleicher Helligkeit erscheinen. Die Unterschiedsempfindlichkeit ( $\Delta\lambda$ -Funktion) bezüglich

verschiedener Spektralfarben gibt Aufschluss darüber, in welchen Bereichen der Goldfisch Wellenlängen besonderes gut unterscheiden kann. Sind die  $\Delta\lambda$ -Werte klein, so ist die Unterscheidungsfähigkeit hoch. Abbildung 1.5 zeigt die  $\Delta\lambda$ -Funktion des Goldfisches mit den drei Bereichen für die beste Unterscheidung bei 400 nm, 500 nm und 610 nm.



**Abbildung 1.5:**  $\Delta\lambda$ -Funktion des Goldfisches (FRAZER et al., 1994).

Die Goldfische besitzen als Sehpigmente Porphyropsine, deren chromophore Gruppe aus 3-Dehydroretinal besteht. Dieses besitzt im Vergleich zu der chromophoren Gruppe der Rhodopsinpigmente, dem Retinal, eine zusätzliche Doppelbindung und wird daher durch längerwelliges Licht leichter erregt (WEHNER & GEHRING, 1995). Dadurch ist das Absorptionsspektrum der Porphyropsine, im Vergleich zum Menschen oder Tieren mit Retinal statt Dehydroretinal, zum langwelligen Licht hin verschoben (HELDMAIER

& NEUWEILER, 2003). Während bei den Rhodopsinpigmenten das Absorptionsmaximum des langwelligen Spektralbereiches in den meisten Fällen bei 570 nm zu finden ist, können die Maxima der Porphyropsine im langwelligen Bereich bis zu 625 nm reichen (NEUMEYER, 1986). Die verschiedenen Zapfentypen unterscheiden sich bei Karpfenfischen sehr stark in ihrer Morphologie. STELL und HÁROSI (1976) entdeckten sechs Zapfentypen: lange rotsensitive Doppelzapfen (LD), lange rot oder grünsensitive Einzelzapfen (LS), kurze grünsensitive Doppelzapfen (SD), kurze blausensitive Einzelzapfen (SS) und zwei Typen besonders kurzer Einzelzapfen (MSS und MLS). Beim japanischen Karpfenfisch (*Tribolodon hakonensis*) wurde erstmals von HÁROSI und HASHIMOTO (1983) gezeigt, dass diese kurzen Einzelzapfen UV-empfindlich sind. In der Retina des Goldfisches kommen die Doppelzapfen am häufigsten vor, am seltensten sind die besonders kurzen Einzelzapfen. Die Absorptionsspektren der vier Zapfentypen sind in Abbildung 1.5 dargestellt und haben ihr Absorptionsmaximum bei 360 nm, 450 nm, 530 nm und 625 nm. Im Dressurexperiment allerdings sind die Goldfische um 360 nm, 470 nm, 540 nm und 660 nm besonders empfindlich (NEUMEYER, 1984). Die Lage des langwelligen Maximums bei 660 nm kann durch die inhibitorische Wirkung des M-Zapfens erklärt werden. Durch Erhöhung der Hemmung wird die linke Flanke der langwelligen Zapfenkurve steiler und erreicht somit erst bei 660 nm ihr Maximum. Das Stäbchensystem des Goldfisches ist farbenblind, da nur ein Rezeptortyp mit einem Maximum bei 530 nm vorhanden ist.

Da beim Goldfisch alle vier Zapfentypen am Farbsehen beteiligt sind, entspricht der Farbraum des Goldfisches nicht dem des Menschen. Der Farbraum des Goldfisches ist ein Tetraeder (Abb. 1.6), der des Menschen ein Dreieck. Da der Farbeindruck beim Goldfisch durch die Erregung aller vier Zapfentypen bestimmt ist, ist sein Farbraum vier-dimensional. Ist man jedoch nur an Informationen über den Farbton interessiert, lassen sich die Farben in einem Tetraeder darstellen. Das dreidimensionale Tetraeder ist äquivalent dem zwei-dimensionalen Farbdreieck des Menschen. Jeder Punkt im Tetraeder gibt das Verhältnis an, mit dem die 4 Zapfentypen erregt sind. Den Farbtetraeder kann man sich als dreiseitige Pyramide mit einer Grundfläche „xyz“ und einer Spitze „UV“ vorstellen (NEUMEYER, 1992).



---

Weitere Untersuchungen zum Farbsehen wurden in der Abteilung Neurobiologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz durchgeführt. So wurden die Farbkonstanz (DÖRR und NEUMEYER, 2000; NEUMEYER et. al, 2002), der simultane Farbkontrast (DÖRR und NEUMEYER, 1997), die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit (NEUMEYER, 1986) und die Kategorisierung von Spektralfarben (KITSCHMANN & NEUMEYER, 2005; PORALLA & NEUMEYER, 2006) bei Goldfischen untersucht.

## 1.7 Fragestellung der vorliegenden Arbeit

NEUMEYER (1992) führte Farbmischexperimente durch und stellte fest, dass eine Mischung aus 2 komplementären Farben oder 4 primären Farben für den Goldfisch nicht von Xenonweiß, d.h. von Weißlicht mit UV-Anteil unterscheidbar ist. Dies muss jedoch nicht bedeuten, dass der Goldfisch „Weiß“ im Sinne von „neutral“ oder „unbunt“ wie beim menschlichen Farbsehen wahrnimmt. „Weiß“ entsteht beim Menschen, wenn alle 3 Zapfentypen etwa gleich stark erregt sind, beim Goldfisch hingegen wird angenommen, dass „Weiß“ einer gleichstarken Erregung aller 4 Zapfentypen entspricht. Deshalb sollte im tetrachromatischen Farbsehen der Punkt, welcher „Weiß“ repräsentiert, im Inneren des Tetraeders um den Punkt XW liegen (Abb. 1.6). Wenn der XW Punkt in der Mitte des Grunddreiecks xyz wahr? Es wäre denkbar, dass dieser Bereich für den Goldfisch aus einer Kombination aus den drei Farbtonempfindungen Blau, Grün und Rot besteht, welche THOMPSON et al. (1992) als „ternäre“ Farbe bezeichnet. Solch eine „ternäre“ Farbe würde nicht nur auf der Grundfläche des Tetraeders liegen, sondern auch auf den anderen drei Seiten des Tetraeders.

Ziel dieser Arbeit war es herauszufinden, wie gut der Fisch Farben im Inneren des Farbtetraeders unterscheiden kann. Bisher wurden systematische Untersuchungen nur zur Unterscheidung des Spektralfarbenzuges durchgeführt. Folgende Fragen sollen dabei geklärt werden:

- 1) Wie gut kann der Goldfisch Farben, die zwischen den Spektralfarben und der Mitte (weiß für den Menschen) des Grunddreiecks liegen unterscheiden?

2) Ist die Unterscheidbarkeit und damit die Sättigung für alle Spektralfarben gleich?

3) Sind sowohl „Weiß“ (ohne UV) als auch „Xenonweiß“ (mit UV) neutral für den Fisch?

Um das Weißlicht und das monochromatische Licht für den Fisch gleich hell zeigen zu können, musste zunächst die Empfindlichkeit für Weißlicht bestimmt werden, als Weiß ohne UV wurde das Licht von Diaprojektoren verwendet. Als Weiß mit UV das Licht einer Xenonlampe. Zur Messung der Unterscheidbarkeit verschieden gesättigter Lichter sollen die Fische auf Weißlicht (ohne UV) dressiert werden. Zum Vergleich soll zuerst monochromatisches Licht gezeigt werden, dem danach zunehmend Weißlicht zugemischt werden soll. Oder die Fische sollen auf monochromatisches Licht gegen Weißlicht dressiert werden, wobei dem Weißlicht zunehmend Spektralfarbe zugemischt werden soll. Dies und die Experimente mit Xenonweiß erfordern relativ komplizierte Versuchsaufbauten, die im Folgenden beschrieben werden.

## 2 Material und Methode

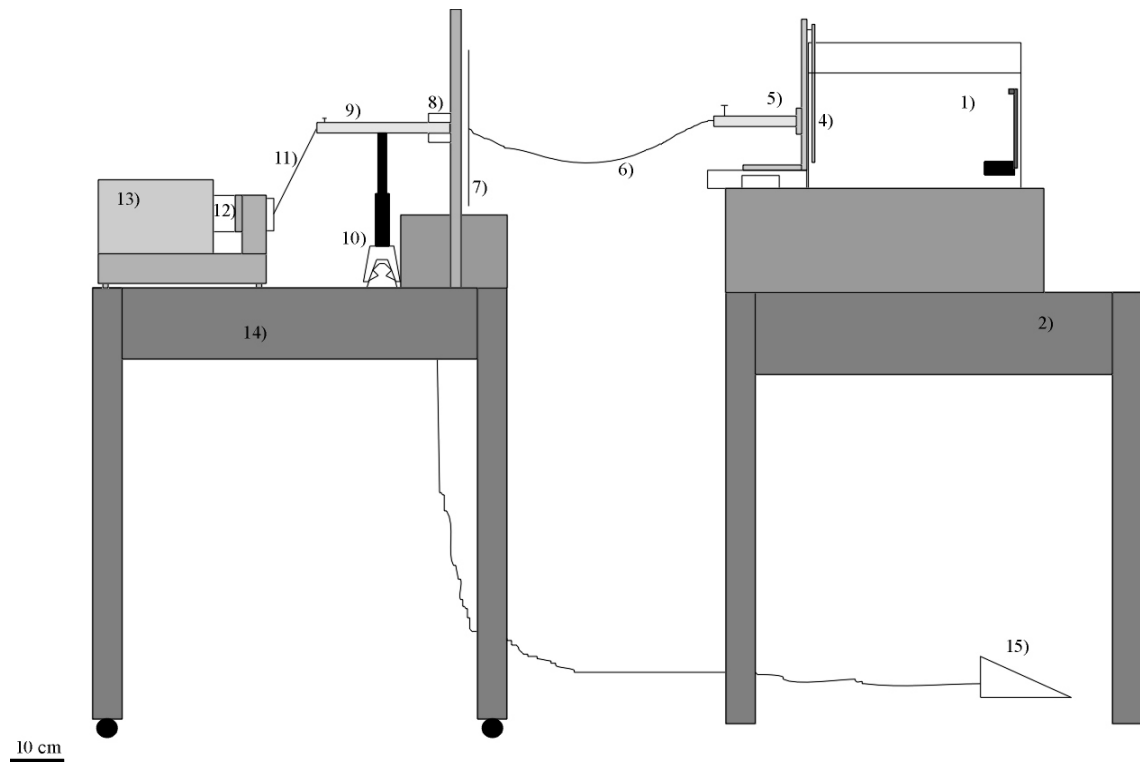
### 2.1 Versuchstiere und ihre Haltung

Als Versuchstiere dienten 8 Goldfische (*Carassius auratus auratus*), die aus verschiedenen Zoohandlungen in der Umgebung von Mainz bezogen wurden. Die Fische waren unbekanntes Alters und Geschlechts und waren 5-8 cm lang. Sie wurden jeweils zu zweit in 4 UV-durchlässigen Plexiglasaquarien mit den Abmessungen 40 cm (Länge) x 25 cm (Breite) x 30 cm (Höhe) gehalten. Die Aquarien waren mit etwa 25 l Wasser gefüllt und enthielten weder Kies noch Pflanzenbewuchs, sondern nur einen Schaumstofffilter (TETRATEC BRILLIANT-Filter). Die Wassertemperatur betrug Zimmertemperatur (18-25° C). Ein teilweiser Wasserwechsel erfolgte jede Woche, die Schaumstofffilter wurden alle zwei Wochen gesäubert. In der dressurfreien Zeit wurden die Fische mit SERA GOLDY COLOR Granulatfutter der Firma SERA gefüttert. Als Beleuchtung des Versuchsraumes dienten Leuchtstoffröhren (OSRAM L36/865 Cool Daylight). Während der gesamten Zeit wurden die Fische in einem zwölf Stunden hell-dunkel Rhythmus gehalten.

### 2.2 Versuchsaufbau

#### 2.2.1 Grundaufbau

Bei allen Dressurversuchen standen vier Plexiglasaquarien parallel nebeneinander auf einem 160 cm x 78 cm großen und 80 cm hohen Holztisch ((2) in Abb. 2.1, 2.4). Zu Beginn wurden die 8 naiven Fische in Zweiergruppen auf vier Versuchsaquarien (1) verteilt. Während der Versuche wurde ein weißer Karton (3) zwischen die Aquarien gestellt, um die Störungen von außen und unter den Fischen zu reduzieren. Zunächst wird der rechte Teil des Versuchsaufbaus in Abbildung 2.1 beschrieben.



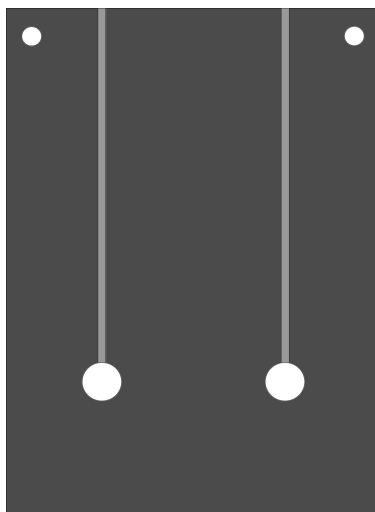
**Abbildung 2.1:** Maßstabgetreue schematische Seitenansicht des Versuchsaufbaus. 1) Aquarien mit Filtereinheit, 2) Aquarientisch, 4) Futterplatte, 5) PVC-Platte mit Aluminiumröhren, 6) vordere Lichtleiter, 7) Drehrad mit Halterungen für die vorderen Lichtleiter, 8) Motor für Drehrad, 9) Aluminiumröhren, 10) optische Bank mit Halterungen für Aluminiumröhren, 11) hintere Lichtleiter, 12) Kammer für Interferenz- und Neutralgraufilter, 13) Diaprojektor, 14) Apparaturtisch mit Rollen, 15) Fußpedal zur Bedienung des Drehmotors. Die Verkabelungen und Stromanschlüsse sind nicht dargestellt.

Die Futterplatte (4) im Aquarium war an einer zweiten PVC-Platte (5), die sich außerhalb des Aquariums befand und auf einem 3,5 cm hohen Holzfuß stand, befestigt. Durch die Erhöhung über den Holzfuß kamen die Aussparungen in die Mitte der Aquarienrückwand. Die zweite PVC-Platte hatte die gleichen runden Aussparungen von 2 cm Durchmesser wie die Futterplatte. Diese Aussparungen wurden auf der Seite, die zum Aquarium zeigt, mit Diffusionsfolie beklebt. Damit sollte ein gleichmäßiges Ausleuchten der Testfelder erreicht werden. An der Rückseite der zweiten PVC-Platte befanden sich zwei Aluminiumrohre (Durchmesser 2 cm, Länge 25 cm) in denen zwei uv-durchlässige Lichtleiter (SCHOTT, Länge: 1 m, Durchmesser: 0,8 cm) endeten.

Bei allen Versuchen saß die Versuchsleiterin an der vorderen Schmalseite der Plexiglasaquarien (Abb. 2.1, 2.4). Im Inneren des jeweiligen Aquariums wurde vor der Durchführung des Versuches eine Futterplatte (4) eingesetzt (Abb. 2.2). Dabei handelt



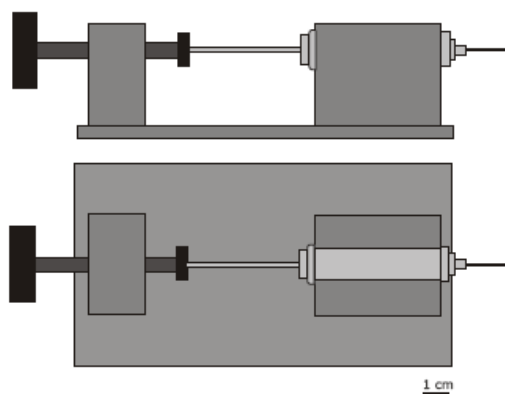
es sich um eine dunkelgraue, blickdichte PVC-Platte mit den Abmessungen 25 cm x 23 cm. Die übrige Fläche der äußeren Aquarienvordwand wurde mit schwarzer Pappe verkleidet, um Streulicht von außen zu verhindern. In der Futterplatte befanden sich zwei runde Aussparungen mit einem Durchmesser von 2 cm in einem Abstand von 6 cm vom unteren Rand der Platte und 8 cm Abstand voneinander. Diese Aussparungen dienten als Testfelder, die von außen beleuchtet wurden. Vom oberen Rand bis zu den Aussparungen der Futterplatte verlief eine Nut mit einem PVC-Schlauch, über den die Futtergabe erfolgte.



**Abbildung 2.2:** Schematische Darstellung der Futterplatte von vorne mit den beiden Testfeldern (Durchmesser 2 cm) und den Nuten für die Futterschläuche.

Die PVC-Schläuche reichten von den kreisrunden Testfeldern durch die jeweilige Nut an den beiden Außenseiten des Aquariums vorbei an die Vorderseite des Tisches bis zur Versuchsleiterin. An diese Enden der PVC-Schläuche wurde nun jeweils mit Hilfe einer Kanüle eine Glasspritze „Fortuna Optima“ (POULTEN&GRAF) befestigt. Die Glasspritzen enthielten die verwendete Futterpaste und wurden immer nebeneinander gelegt, um auszuschließen, dass der Fisch sich daran orientierte, an welche Spritze die Hand der Versuchsleiterin griff, und er somit herleiten konnte, an welches Testfeld er für eine Belohnung schwimmen musste. Die Glasspritzen wurden in eigens von der feinmechanischen Werkstatt des Zoologischen Institutes der Universität Mainz hergestellte Halterungen gelegt, welche die Futtergabe erleichterten (Abb. 2.3). Durch

die Schraube an der Halterung erfolgte ein gleichmäßiges und schnelles Ausdrücken der Futterpaste.



**Abbildung 2.3:** Halterung der Futerspritzen. Oben: Seitenansicht. Unten: Ansicht von oben.

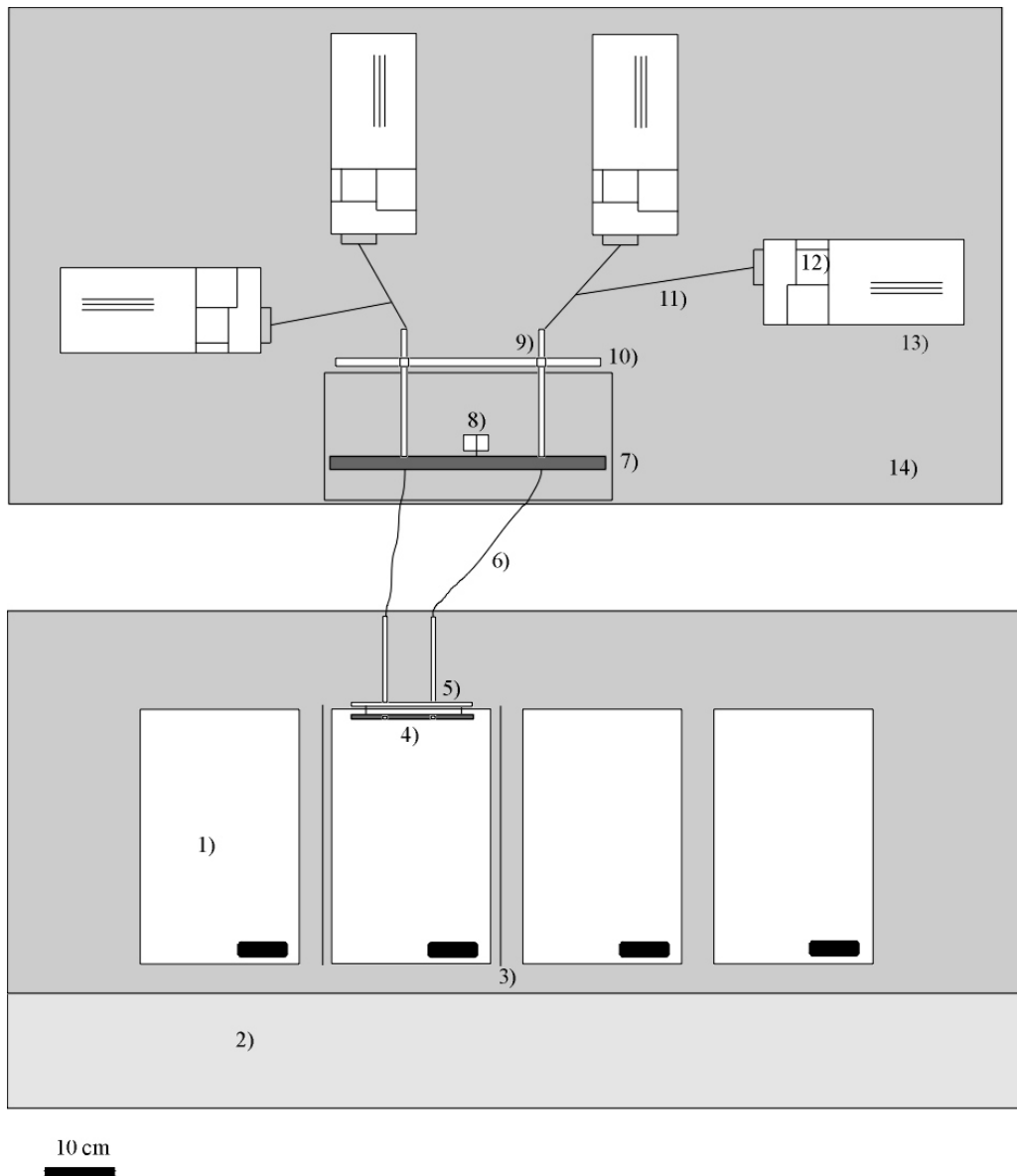
Bei der Futterpaste handelte es sich um eine selbst hergestellte Paste aus SERA VIPAN Hauptfutter, Multivitaminpaste (von MCNEIL GMBH & CO.OHG), TRAGANT (Verdickungsmittel der Firma MERCK) und Wasser. Diese Bestandteile wurden mit einem Mixer zu einer homogenen Masse vermengt, in kleine Becher portioniert und anschließend für etwa vier Stunden in einem Exsikkator entlüftet, um möglichst viel Luft aus der Masse auszutreiben. Dadurch sollte ein Nachlaufen der Futterpaste im Schlauch verhindert werden. Nicht sofort benötigte Futterpaste wurde eingefroren.

### 2.2.2 Testfeldbeleuchtung in Versuchsaufbau I

Die Beleuchtungseinrichtung für die beiden Testfelder befand sich auf einem zweiten fahrbaren Tisch direkt hinter dem Holztisch (Abb. 2.1, 2.4) mit den Aquarien. Auf diesem standen 4 Diaprojektoren (13) (Leitz-Prado Universal, 220 V, 250 W) und eine drehbare Halterung für die Lichtleiter. In den Diaprojektoren, zwischen Kondensator und Lichtleiter, befanden sich Halterungen für die Interferenz- und Neutralgraufilter (12). In diese wurden die Neutralgraufilter eingeschoben, die zur Einstellung des Mischungsverhältnisses notwendig waren. Um Mischlichter aus Weißlicht und

---

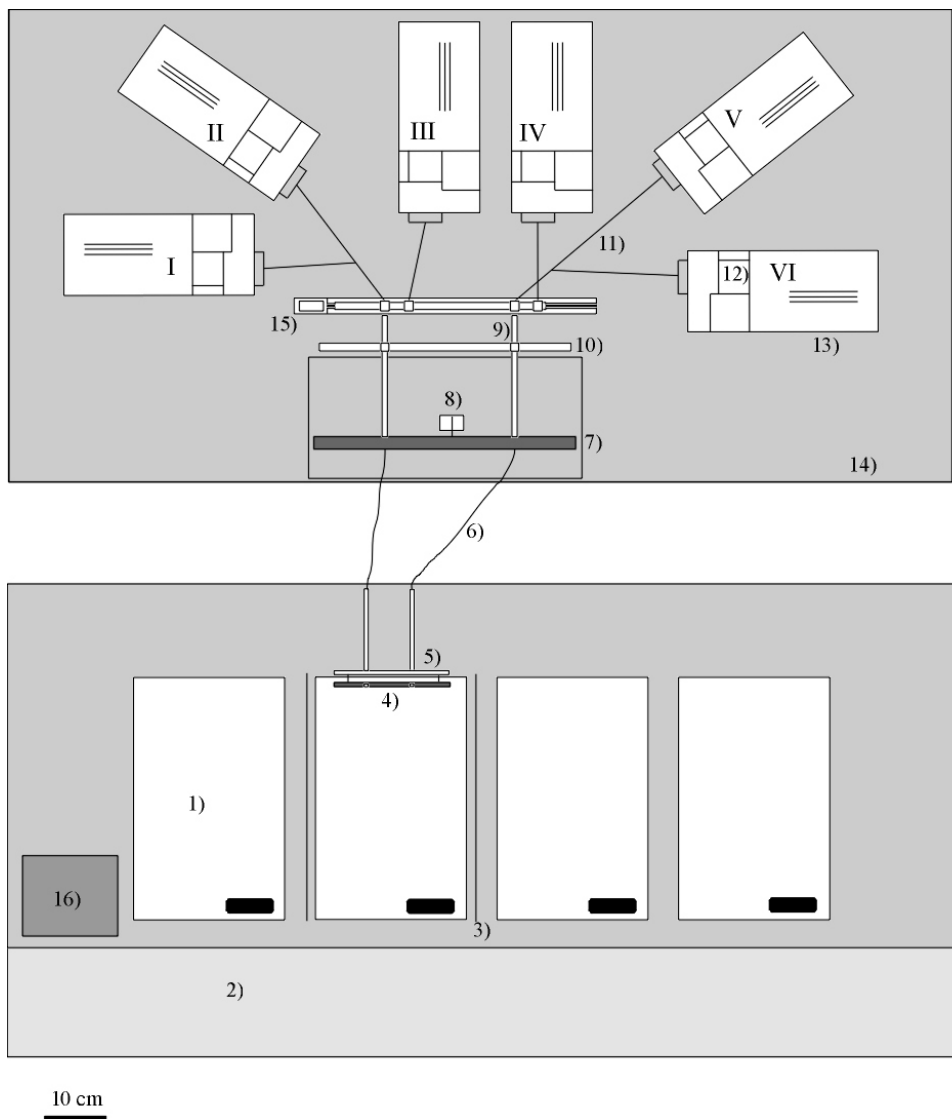
monochromatischem Licht herstellen zu können, wurde das Licht aus zwei Diaprojektoren mit Hilfe von zweiarmigen Lichtleitern (SCHOTT & GEN, Bündeldurchmesser 5 mm, Länge 35 cm) zusammengeführt. Das Mischlicht aus Weißlicht und monochromatischem Licht wurde in Zehnerschritten (100% + 0%, 90% + 10%, 80% + 20% usw.) mit Hilfe der Neutralgraufilter reguliert. Das so erzeugte Licht wurde durch den gemeinsamen Teil der zweiarmigen Lichtleiter (11) durch eines der zwei Aluminiumrohre geleitet. Die Aluminiumrohre (9) (Durchmesser 2 cm, Länge 25 cm), welche innen längs gezogen waren, um das Licht möglichst gleichmäßig zu streuen, waren auf Reitern an einer optischen Bank (10) befestigt. Das Licht fiel von dort auf ein Drehrad (7), an welchem wiederum zwei Lichtleiter (6) (SCHOTT, Quarzglas, UV-durchlässig, Bündeldurchmesser 5 mm, Länge 1 m) befestigt waren. Das Drehrad konnte mit Hilfe eines Elektromotors (8) und eines Fußpedals (15) gedreht werden. Somit konnte die Testfeldbeleuchtung von der Position der Versuchsleiterin aus vertauscht werden. Das andere Ende der Lichtleiter (6) befand sich in den Aluminiumrohren (Durchmesser 2 cm, Länge 25 cm) der zweiten PVC-Platte (5). Sowohl die Futterplatte, als auch der Tisch mit den Diaprojektoren konnte zu jedem der in Abbildung 2.4 gezeigten Versuchsbecken verschoben werden.



**Abbildung 2.4:** Maßstabsgetreue schematische Übersicht des Versuchsaufbaus von oben. 1) Aquarien mit Filtereinheit, 2) Aquarientisch, 3) weißer Karton, 4) Futterplatte, 5) PVC-Platte mit Aluminiumröhren, 6) vordere Lichtleiter, 7) Drehrad mit Halterungen für die vorderen Lichtleiter, 8) Motor für Drehrad, 9) Aluminiumröhren, 10) optische Bank mit Halterungen für Aluminiumröhren, 11) hintere zweiarmige Lichtleiter, 12) Kammer für Interferenz- und Neutralgraufilter, 13) Diaprojektor, 14) Apparatortisch mit Rollen. Die Verkabelungen und Stromanschlüsse sind nicht dargestellt.

### 2.2.3 Testfeldbeleuchtung in Versuchsaufbau II

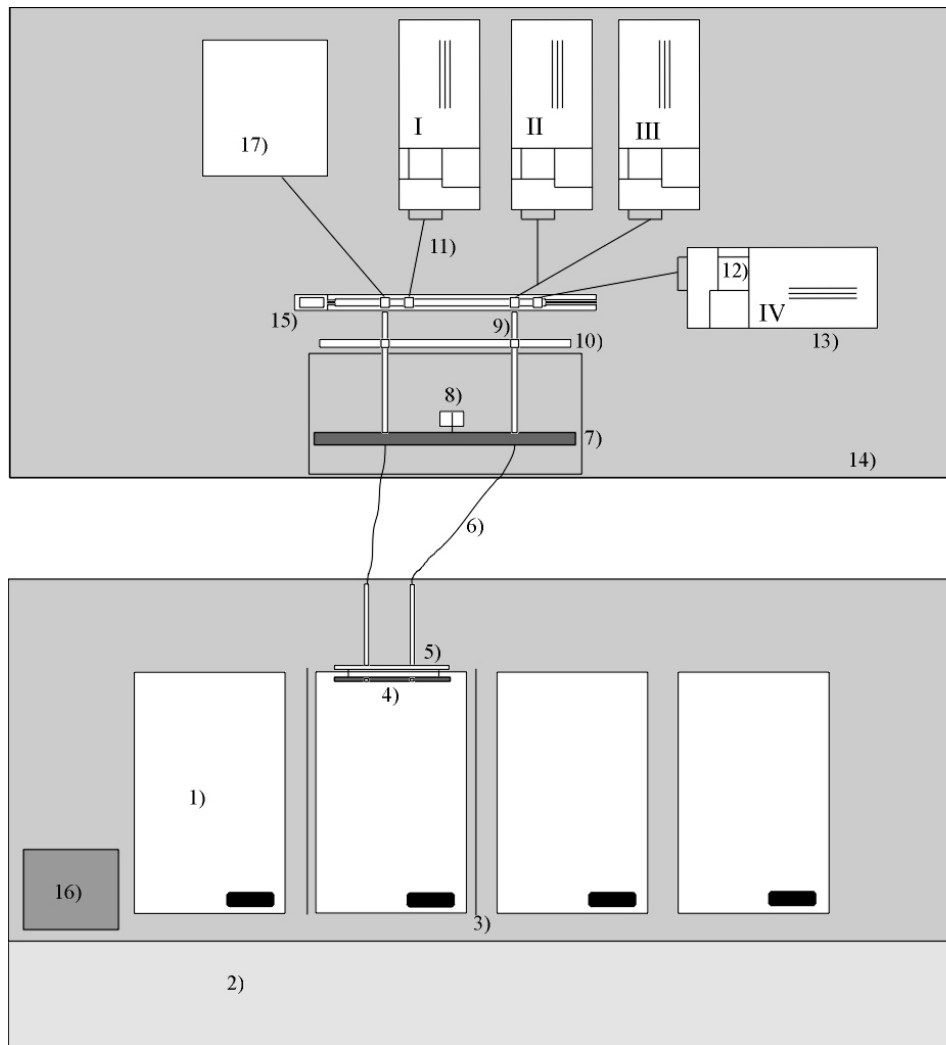
Der Versuchsaufbau (Abb. 2.5) war im Wesentlichen derselbe wie in 2.2.2 beschrieben. Abweichend davon wurden 6 Diaprojektoren und eine mittels Elektromotor betriebene und über ein Steuergerät (16) zu verschiebende optische Bank (15) verwendet. Durch das Steuergerät ließ sich die optische Bank an verschiedene Positionen verschieben. Da in diesem Versuchsaufbau Transfertests durchgeführt wurden, war es notwendig nacheinander die zwei Dressurstimuli und zwei andersartige Teststimuli möglichst für die Fische störungsfrei zu präsentieren. Dies erfolgte mit Hilfe der fahrbaren optischen Bank (15) durch die die Lichtleiter in den Strahlengang gebracht werden konnten. So erzeugten die Projektoren I und II den einen Teststimulus und die Projektoren V und VI den anderen Teststimulus. Beide wurden im Transfertest den Fischen gleichzeitig dargeboten. Die Projektoren III und IV erzeugten die Dressurstimuli, so erzeugte z.B. Projektor III 100% Projektorweiß, Projektor IV hingegen abwechselnd 100% 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm.



**Abbildung 2.5:** Maßstabsgetreue schematische Übersicht des Versuchsaufbaus. 1) Aquarien mit Filtereinheit, 2) Aquarientisch, 3) weißer Karton, 4) Futterplatte, 5) PVC-Platte mit Aluminiumröhren, 6) vordere Lichtleiter, 7) Drehrad mit Halterungen für die vorderen Lichtleiter, 8) Motor für Drehrad, 9) Aluminiumröhren, 10) optische Bank mit Halterungen für Aluminiumröhren, 11) hintere Lichtleiter, 12) Kammer für Interferenz- und Neutralgraufilter, 13) Diaprojektor, 14) Apparatortisch mit Rollen, 15) zu verschiebende optische Bank mit Elektromotor, 16) Steuerungsgerät der optischen Bank. Die Verkabelungen und Stromanschlüsse sind nicht dargestellt. I bis VI = unterschiedliche Projektoren.

### 2.2.4 Versuchsaufbau III: Dressur mit UV-Licht

Der Versuchsaufbau war im Wesentlichen derselbe wie in 2.2.3 beschrieben. Für die Experimente im UV-Bereich wurde an Stelle eines Diaprojektors eine Xenon-Hochdrucklampe (17) (LEITZ, Osram, 150 W) verwendet (Abb. 2.6). Bei der Messung im UV-Bereich wurde zum Schutz der wärmeempfindlichen Interferenzfilter zwischen Xenonlampe und Interferenzfilter ein Wärmeschutzfilter gestellt. Die verwendeten Lichtleiter waren UV-durchlässig. Die Weiterleitung des Lichtes zum Testfeld erfolgte wie unter 2.2.2 für die Diaprojektoren beschrieben. In diesem Versuch dienten Quarz-Neutralfilter (BALZER) zur Abschwächung der Beleuchtungsstärke, da sie im Gegensatz zu den Glas-Neutralgraufiltern zusätzlich UV-Licht durchlassen. Auch in diesem Versuchsaufbau wurden Transfertests durchgeführt. Die Projektoren I und IV erzeugten die Dressurstimuli, die Projektoren II und III, sowie die Xenonlampe erzeugten die Teststimuli.



**Abbildung 2.6:** Maßstabsgetreue schematische Übersicht des Versuchsaufbaus. 1) Aquarien mit Filtereinheit, 2) Aquarientisch, 3) weißer Karton, 4) Futterplatte, 5) PVC-Platte mit Aluminiumröhren, 6) vordere Lichtleiter, 7) Drehrad mit Halterungen für die vorderen Lichtleiter, 8) Motor für Drehrad, 9) Aluminiumröhren, 10) optische Bank mit Halterungen für Aluminiumröhren, 11) hintere Lichtleiter, 12) Kammer für Interferenz- und Neutralgraufilter, 13) Diaprojektor, 14) Apparatortisch mit Rollen, 15) zu verschiebende optische Bank mit Elektromotor, 16) Steuerungsgerät der optischen Bank, 17) Xenon Lampe. Die Verkabelungen und Stromanschlüsse sind nicht dargestellt. I bis IV = unterschiedliche Projektoren.



---

## 2.3 Beleuchtung und Lichtmessung

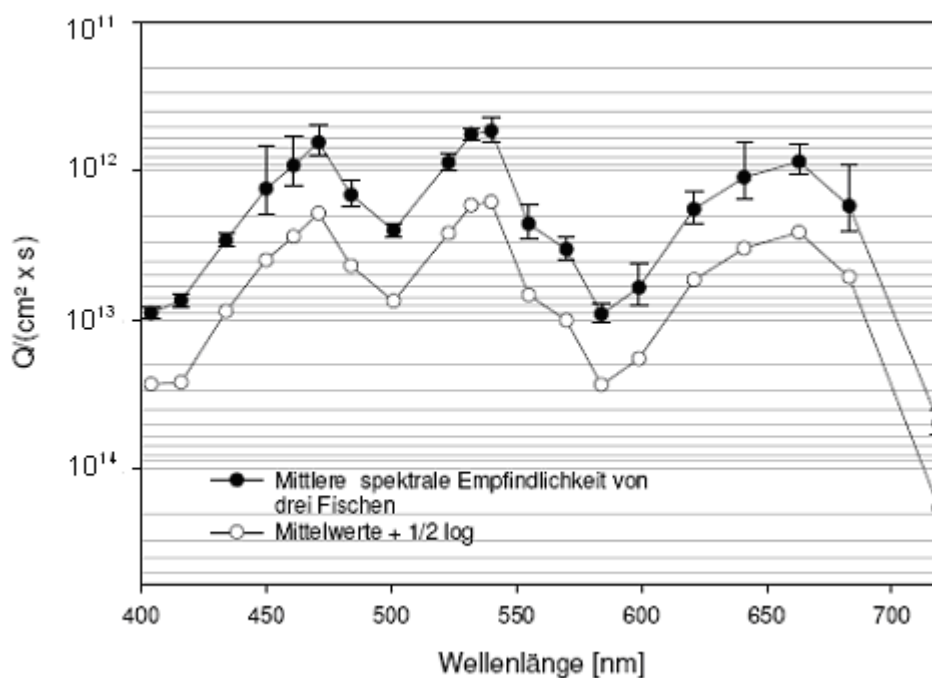
### 2.3.1 Raumbeleuchtung

Die weiße Raumbeleuchtung war bei allen Versuchen gleich und erfolgte durch fünf Leuchtstoffröhren (OSRAM L36/865 Cool Daylight), welche eine indirekte Beleuchtung der Aquarien erzeugten. Die indirekte Raumbeleuchtung betrug während der Versuche 20 – 25 Lux, wodurch eine Helladaptation gewährleistet war. Die Leuchtstoffröhren befanden sich hinter und neben den Aquarien. Außerhalb der Testzeiten wurde der Versuchsraum durch zwei zusätzliche Leuchtstoffröhren beleuchtet, die Raumbeleuchtung betrug hier zwischen 75 und 80 Lux. Wie bereits unter 2.1 beschrieben wurde die Raumbeleuchtung außerhalb der Testzeiten in einem zwölf Stunden hell-dunkel Rhythmus betrieben. Die Messung der Raumbeleuchtung erfolgte photometrisch durch das Mavoloux (GOSSEN) mit über der Wasseroberfläche nach oben gerichtetem Detektorkopf.

### 2.3.2 Testfeldbeleuchtung

Bei allen Versuchen wurde zunächst die Intensität des Weißlichts der beiden Lichtquellen (Diaprojektor/Diaprojektor oder Diaprojektor/Xenonlampe) mit Hilfe eines Lichtmessgerätes (POLYTEC, Radiometer IL 1700) gemessen. Gemessen wurde die Intensität in  $\mu\text{W}$  direkt am Testfeld der 2. PVC-Platte außerhalb der Aquarien. Dies diente dazu, die Weißlicht-Intensität der beiden Projektoren abzugleichen. Der Abgleich erfolgte mit Hilfe von Neutralgraufiltern, welche über den Diaschieber in den Strahlengang gebracht wurden. Die monochromatische Beleuchtung der Testfelder, sowie die Beleuchtung der Testfelder mit Mischlicht aus monochromatischem Licht und Projektorweiß erfolgten durch Interferenzfilter (SCHOTT, Typen DIL, DAD und DMZ mit Halbwertsbreiten von 8-15 nm) der Wellenlängen: 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm. Diese Wellenlängen wurden ausgesucht, da sie die Minima bzw. die Maxima der spektralen Empfindlichkeitsfunktion der Goldfische darstellen (NEUMEYER, 1984) und Interferenzfilter dieser Wellenlängen in ausreichender Menge vorhanden waren. Die monochromatischen Lichter wurden in ihrer Intensität so

eingestellt, dass eine Bevorzugung aufgrund von Helligkeitsunterschieden ausgeschlossen werden konnte. Um dies zu erreichen, wurden die monochromatischen Lichter gemäß der spektralen Empfindlichkeit des Goldfisches auf gleiche Reizwirksamkeit eingestellt (NEUMEYER, 1984). Die Intensität für alle Spektralfarben wurde dabei so gewählt, dass sie  $\frac{1}{2}$  log Einheit über den von Neumeyer gemessenen Schwellenwerten lagen (Abb. 2.7). Die Intensität wurde mit einem Radiometer IL 1700 in  $\mu\text{W}$  gemessen, in Anzahl Lichtquanten/ $(\text{cm}^2 \cdot \text{sec})$  umgerechnet, und dann so eingestellt, dass sie den Werten in Abbildung 2.7 entsprachen und somit für die Fische gleich hell erschienen. Die Regulierung der Lichtintensität erfolgte durch Neutralgraufilter (SCHOTT, Typ NG) bei den Diaprojektoren und durch Quarz-Neutralfilter (BALZER) bei der Xenonlampe. Die Überprüfung der Lichtintensität erfolgte an jedem Versuchstag vor Beginn der Tests.



**Abbildung 2.7:** Spektrale Empfindlichkeit der Goldfische nach Neumeyer 1984. Die schwarzen Kreise geben die Mittelwerte der Messung von drei Goldfischen wieder. Die Kurve mit den weißen Kreisen ist die um  $\frac{1}{2}$  log Einheit verschobene Kurve.

---

## 2.4 Versuchsablauf und -durchführung

### 2.4.1 Andressur und Datenerfassung

Vor den eigentlichen Versuchen erfolgte die Andressur, welche in allen Versuchen gleich war. Die Tiere wurden zum Teil einzeln und zum Teil zu zweit in die Aquarien gesetzt und dort an die Futterplatte, sowie an die Fütterung mit den Futterschläuchen gewöhnt. Um die Fische an die Futterplatte zu gewöhnen, wurde diese über Nacht in das Aquarium gehängt. Am darauf folgenden Tag wurden die Fische über die PVC-Schläuche an der Futterplatte gefüttert. Hatten die Fische das Futter dort gefunden, wurde ihnen die einfachste Kombination aus Dressur- und Teststimulus gezeigt. Am Anfang erhielten die Fische am Dressurstimulus eine geringe Menge Futterpaste, am Vergleichsstimulus hingegen bekamen sie nichts. Diese Futtergabe wurde immer weiter hinausgezögert, so dass eine Belohnung schließlich erst nach 25maligem Schnappen am Testfeld erfolgte. Dies sollte bewirken, dass die Fische möglichst oft an der Futterplatte schnappten, da diese Schnapper später die Zählleinheit darstellten, mit der die Fische eine Wahl anzeigten. Dieses Verfahren wurde in allen bisherigen Dressurversuchen eingesetzt (erstmalig in NEUMEYER, 1984).

Nach Gabe der Belohnung wurden der Dressur- und der Vergleichsstimulus ausgeblendet. Bevor man die Stimuli erneut zeigte, musste der Fisch eventuelle Futterreste an den Schläuchen abgeknabbert haben und wieder zur Vorderseite des Aquariums geschwommen sein. Der Dressurstimulus wurde immer abwechselnd rechts und links gezeigt, um eine Ortsdressur zu vermeiden. Um eine mögliche Dressur auf diesen regelmäßigen Wechsel auszuschließen, wurde in unregelmäßigen Abständen dieser Rechts-Links-Wechsel unterbrochen. Während der Versuche wurde jeweils einer der doppelt eingesetzten Fische mit einem Messbecher aus dem Versuchsaquarium herausgenommen und in einen mit Wasser gefüllten Eimer gesetzt. Die Fische hatten sich bereits nach kurzer Zeit an diese Methode gewöhnt, so dass dies keinerlei Stress für die Fische bedeutete. Mit dem im Aquarium verbliebenen Fisch wurden die Versuche durchgeführt. Dadurch wurde ein Ablenken der Fische untereinander verhindert.

Bevor ein Test begann, musste sich der Goldfisch im vorderen Teil des Aquariums befinden. Die Testfelder waren zu diesem Zeitpunkt noch unbeleuchtet. Dann wurde das Drehrad, an welchem die vorderen Lichtleiter befestigt waren, mittels des Fußpedals gedreht, um diese in den Strahlengang der Diaprojektoren zu bringen. Nun schwamm der Fisch zu den Testfeldern und begann zu schnappen. Nach 25 Schnappen an beiden Testfeldern erhielt er nach Wahl des Dressurstimulus über die Futterschläuche etwas Futterpaste. Nach der Belohnung wurden die Teststimuli durch Drehen des Drehrades wieder ausgeblendet. Nachdem der Fisch alle Futterreste am Testfeld abgeknabbert hatte, schwamm er wieder in den vorderen Teil des Aquariums und der Ablauf begann von neuem. Wie beschrieben, wurde nach jedem Durchgang die Seite der Dressurfarbe mit Hilfe des Drehrades gewechselt um eine Ortsdressur zu vermeiden.

Jeder Versuchsdurchgang war in 4 x 25 Wahlen unterteilt und das Wahlverhalten der Fische für beide Testfelder wurde notiert, wobei jeder Schnapper des Fisches als Wahl gewertet wurde. Die Wahlen der Goldfische wurden auf Datenblättern festgehalten. Die Datenblätter hatten die Form von Listen mit 4 x 2 Spalten, je eine Spalte für den Dressurstimulus und den Vergleichsstimulus, à 25 Zeilen, aus denen die Abfolge der Wahlen ersichtlich war. Somit konnte man festhalten, wie oft der Fisch an welchem Testfeld schnappte und die prozentuale Verteilung der insgesamt hundert Wahlen eines Durchganges konnte direkt abgelesen werden. Des Weiteren konnte man auf diesen Datenblättern das Datum, die Uhrzeit, die Nummer des Fisches, sowie die Art der Dressur festhalten. Zusätzlich wurde notiert, auf welcher Seite der Fisch seine Belohnung bekam, um zu kontrollieren, ob er eine Präferenz für eine Seite zeigt. Aus der Aufzeichnung der Wahlen war ersichtlich, ob der Fisch die 25 Wahlen durchgängig an einem Feld machte oder öfter zwischen den Feldern wechselte. Dies ließ vor allem eine Aussage darüber zu, wie unterschiedlich oder ähnlich dem Fisch die Testfelder waren. Bei sehr unterschiedlichen Stimuli entschied sich der Fisch meist sehr schnell und wechselte das Testfeld nicht. Bei sehr ähnlichen Stimuli schwamm der Fisch häufiger an und wechselte oft zwischen den Testfeldern. Ein Datenblatt mit 100 Wahlen wurde als 1 Messung ( $n = 1$ ) gewertet. Lag die relative Wahlhäufigkeit der Goldfische nach sieben aufeinander folgenden Messungen über 70% auf dem Dressurstimulus, wurde die Andressur beendet und mit den eigentlichen Experimenten begonnen.

Im Folgenden wird der Ablauf der einzelnen Versuche näher beschrieben.

## 2.4.2 Versuche mit Versuchsaufbau I

In den im Folgenden beschriebenen Versuchen sollte untersucht werden, ab welcher Einstellung die Fische ein Mischlicht nicht mehr von Projektorweiß unterscheiden können und zum anderen, ab welcher Einstellung die Fische ein Mischlicht nicht mehr von farbigem Licht unterscheiden können. Zu Beginn wurde allerdings zuerst die Empfindlichkeit für Projektor- und Xenonweiß gemessen.

### 2.4.2.1 Messung der Empfindlichkeit für Weißlicht (Projektor- und Xenonweiß)

Die Empfindlichkeit der Goldfische für das Projektorweiß wurde durch einen Versuch zu Beginn ermittelt. Dazu wurde den Fischen ein unbeleuchtetes Testfeld gegen ein Testfeld, welches mit Projektorweiß beleuchtet war, gezeigt. Sie wurden am unbeleuchteten Testfeld belohnt. Die Intensität des Projektorweiß wurde mit Hilfe von Glas-Neutralgraufiltern in Schritten von 0,5 log Einheiten solange abgeschwächt, bis den Fischen keine Unterscheidung zwischen den beiden Testfeldern mehr möglich war. In den folgenden Versuchen wurde derjenige Neutralgraufilter für das Projektorweiß verwendet, bei dem die Wahlhäufigkeit der Fische gerade über der Schwelle lag. Somit konnte man sicher gehen, dass sich die Fische in den folgenden Versuchen nach dem Farbton und nicht nach der Helligkeit richten. Ähnlich erfolgte auch die Empfindlichkeitsmessung für Xenonweiß. Den Fischen wurde ein unbeleuchtetes Testfeld gegen ein Testfeld, welches mit Xenonweiß beleuchtet war, gezeigt. Auch hier wurde auf das unbeleuchtete Testfeld belohnt. Die Intensität des Xenonweiß wurde mit Quarz-Neutralgraufiltern abgeschwächt, bis die Fische auch hier keine Unterscheidung mehr zwischen den Testfeldern treffen konnten. In den folgenden Versuchen wurde derjenige Quarz-Neutralgraufilter verwendet, bei dem die Wahlhäufigkeit der Fische gerade über der Schwelle lag. Dieser Versuch diente dazu, herauszufinden, welche Glas-Neutralgraufilter bzw. Quarz-Neutralgraufilter für die Abschwächung von Projektorweiß bzw. Xenonweiß benötigt werden. Für die Abschwächung des Projektorweiß wurde ein Glas-Neutralgraufilter mit einer Transmission von 0,5% und für die Abschwächung von Xenonweiß wurde ein Quarz-Neutralgraufilter mit einer Transmission von 0,8% verwendet.

#### 2.4.2.2 Dressur auf monochromatisches Licht gegen Projektorweiß

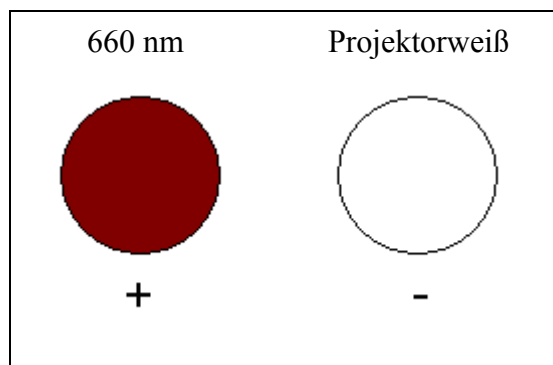
Zu Beginn wurden vier naive Fische (Nr. 2, 3, 4 und 11) nach dem Prinzip der operanten Konditionierung auf Farbreize einer bestimmten Spektralfarbe (660 nm, 600 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm) dressiert. Der Vergleichsstimulus war immer das mit Projektorweiß beleuchtete Testfeld. Nach Erlernen dieser Dressur ( $n = 10$ ) wurde dem Projektorweiß in 10er-Schritten immer mehr Dressurspektralfarbe beigemischt. Die Beimischung erfolgte mit Hilfe von Neutralgraufiltern so, dass das Mischlicht (90% Projektorweiß + 10% Farbe, 80% Projektorweiß + 20% Farbe...) immer die gleiche Reizwirksamkeit hatte. Da 100% immer auf gleiche Helligkeit eingestellt war, hatte dadurch auch das Mischlicht die gleiche Helligkeit. Bei einer bestimmten Einstellung des Mischlichtes konnten die Fische die Dressurspektralfarbe nicht mehr vom Mischlicht des Vergleichsstimulus unterscheiden. Das war dann der Fall, wenn die Wahlhäufigkeit unter 70% lag. Nun wurden die Fische auf das Mischlicht des Vergleichsstimulus, bei dem keine Unterscheidung mehr mit der Dressurspektralfarbe möglich war, dressiert, den neuen Vergleichsstimulus stellte nun wieder das Projektorweiß dar. Daraufhin wurde dem Projektorweiß wieder solange die Dressurspektralfarbe beigemischt, bis keine Unterscheidung mehr möglich war. Dann wurde auf die neue Mischfarbe dressiert. Dieser Vorgang wurde so lange wiederholt, bis die Fische nicht mehr in der Lage waren, eine Mischfarbe vom Projektorweiß zu unterscheiden. Im Folgenden wird am Beispiel der Dressurspektralfarbe von 660 nm dieser Vorgang verdeutlicht. Mit den anderen Spektralfarben wurde in der Abfolge 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm ebenso verfahren.

#### **Dressur auf Spektralfarbe 660 nm**

##### Dressur

In dieser ersten Dressur wurde eines der Testfelder mit monochromatischem Licht von 660 nm, das andere Testfeld mit Projektorweiß beleuchtet; die Intensität beider Testfelder entsprach 100%. Der Dressurstimulus war Licht der Spektralfarbe 660 nm, der Vergleichsstimulus war Projektorweiß (Abb. 2.8). Erst wenn die Fische ihren

Dressurstimulus mit einer relativen Wahlhäufigkeit von mindestens 70% vor dem Vergleichsstimulus bevorzugten, wurde mit den Tests begonnen.



**Abbildung 2.8:** Beispiel für die Dressur auf 660 nm. Der Vergleichsstimulus ist das Projektorweiß.

#### Tests

Im ersten Test wurde dem Projektorweiß in 10er-Schritten immer mehr Licht der Spektralfarbe 660 nm beigemischt, wobei der Anteil des Projektorweiß proportional abnahm. Die Fische bekamen zum Beispiel 100% 660 nm gegen ein Mischlicht bestehend aus 90% Projektorweiß + 10% 660 nm gezeigt. Die Mischungsverhältnisse wurden mit Hilfe von Neutralgraufiltern (90% + 10%, 80% + 20% ...) variiert. Das Mischlicht wurde durch zwei Diaprojektoren, welche durch einen zweiarmigen Lichtleiter verbunden waren, erzeugt. Der im Mischlicht beteiligte Farbanteil wurde solange erhöht, bis die relative Wahlhäufigkeit der Fische am Dressurstimulus unter die Schwelle von 70% fiel.

Im zweiten Test wurde das Mischlichtverhältnis des Vergleichsstimulus aus Test 1, bei dem keine Unterscheidung mehr zum Dressurstimulus möglich war, d.h. bei dem die Wahlhäufigkeit unter 70% lag, als neuer Dressurstimulus verwendet. Der nun neue Dressurstimulus wurde wie in Test 1 zunächst gegen 100% Projektorweiß und anschließend gegen Mischlichter, welche aus Projektorweiß und Licht der Spektralfarbe 660 nm bestanden, gezeigt. Das Mischungsverhältnis, bei dem die Wahlhäufigkeit unter 70% gefallen war, wurde als nächste Dressurfarbe gewählt. Dies wurde so lange

durchgeführt, bis die Fische sich nicht mehr auf ein Mischlicht gegen 100% Projektorweiß dressieren ließen. Jeder Durchgang eines Tests beinhaltete 100 Wahlen (4 x 25 Wahlen).

Bei den nachfolgenden Versuchen war der zuvor beschriebene Ablauf der Dressur und der Tests gleich, es änderte sich lediglich das verwendete monochromatische Licht. In Versuch 1.2 wurde mit 599 nm, in Versuch 1.3 mit 540 nm, in Versuch 1.4 mit 498 nm und in Versuch 1.5 mit 450 nm gearbeitet (Tabelle 2.1). Auch hier wurde so lange getestet, bis den Fischen eine Unterscheidung zwischen einem Mischlicht und dem Projektorweiß unmöglich wurde.

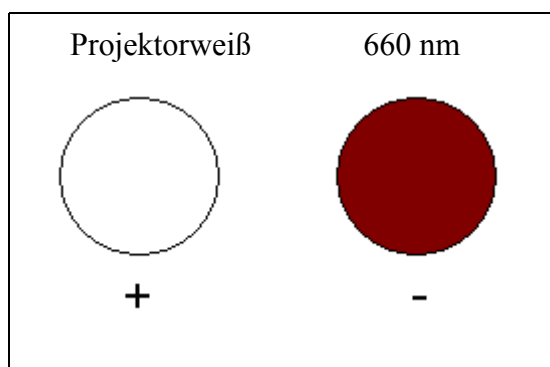
<b>Versuchsnummer:</b>	<b>Dressur:</b>
Versuch 1.1	100% 660 nm (+) gegen 100% Projektorweiß (-)
Versuch 1.2	100% 599 nm (+) gegen 100% Projektorweiß (-)
Versuch 1.3	100% 540 nm (+) gegen 100% Projektorweiß (-)
Versuch 1.4	100% 498 nm (+) gegen 100% Projektorweiß (-)
Versuch 1.5	100% 450 nm (+) gegen 100% Projektorweiß (-)

**Tabelle 2.1:** Verwendete Ausgangsdressuren im ersten Versuch.

#### 2.4.2.3 Dressur auf Projektorweiß gegen monochromatisches Licht

Bei diesen Versuchen wurden vier weitere naive Fische (13, 14, 15 und 16) im gleichen Versuchsaufbau wie unter 2.2.2 beschrieben auf ein weißes Testfeld, mit einer Intensität die 100% entsprach, dressiert (Abb. 2.9). Diese Intensität wurde in der Empfindlichkeitsmessung ermittelt (2.4.2.1). Den Vergleichsstimulus stellten die Spektralfarben 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm, welche auch unter 2.4.2.2 verwendet wurden, dar (Tabelle 2.2). Nach Erlernen dieser Dressuren (n = 10) wurde den jeweiligen Spektralfarben in 10er-Schritten immer mehr Projektorweiß beigemischt.





**Abbildung 2.9:** Beispiel für die Dressur auf Projektorweiß. Der Vergleichsstimulus ist 660 nm.

Die Durchführung der Dressur und der Tests waren die gleichen wie unter 2.4.2.2 n. Allerdings wurde hier vom Projektorweiß als Dressurstimulus ausgegangen und die unterschiedlichen Spektralfarben als Vergleichsstimuli verwendet. Dieser Versuch stellt somit eine Umkehr des vorangegangenen Versuches dar, da sich hier die Spektralfarben dem Projektorweiß annähern.

<b>Versuchsnummer:</b>	<b>Dressur:</b>
Versuch 2.1	100% Projektorweiß (+) gegen 100% 660 nm (-)
Versuch 2.2	100% Projektorweiß (+) gegen 100% 599 nm (-)
Versuch 2.3	100% Projektorweiß (+) gegen 100% 540 nm (-)
Versuch 2.4	100% Projektorweiß (+) gegen 100% 498 nm (-)
Versuch 2.5	100% Projektorweiß (+) gegen 100% 450 nm (-)

**Tabelle 2.2:** Verwendete Ausgangsdressuren im zweiten Versuch.

### 2.4.3 Versuche mit Versuchsaufbau II

Diese Versuche wurden durchgeführt, um den zuvor eingegrenzten Bereich genauer zu untersuchen. In diesen Versuchen wurden die vier Fische (13, 14, 15 und 16) aus 2.4.2.3 verwendet. Diese Fische waren bereits auf Projektorweiß als Dressurstimulus dressiert und konnten direkt verwendet werden. In Transfertests bekamen die Fische die

---

unterschiedlichen Mischlichter aus 2.4.2.2, bei denen keine Unterscheidung mehr zum Projektorweiß möglich war, gegeneinander gezeigt. Dabei wurde gezählt wie oft jeder Teststimulus angeschwommen und wie oft geschnappt wurde. Nach 25 Wahlen wurden die Teststimuli weggeblendet, ohne dass eine Futterbelohnung erfolgt war. Die Goldfische gaben mit ihrer Wahl an, welcher der gezeigten Teststimuli dem Dressurstimulus am ähnlichsten war. Direkt im Anschluss wurden die Stimuli der jeweiligen Versuchsreihe eingeblendet und die Fische wurden beim Dressurstimulus sofort belohnt.

#### 2.4.3.1 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 1

In diesem Transfertest bekamen die Fische 13, 14, 15 und 16 zwei unterschiedliche Mischlichter gezeigt (Tabelle 2.3). Dies sollte dazu dienen, den zuvor in 2.4.2.2 bestimmten Bereich, bei dem die Fische ein Mischlicht nicht mehr von Projektorweiß unterscheiden konnten, näher zu charakterisieren.

Dazu bekamen die Fische als Dressurstimulus 100% Projektorweiß und als Vergleichsstimulus zunächst die unterschiedlichen Spektralfarben 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm (auch jeweils 100%) im Wechsel gezeigt (Tabelle 2.3). Dies sollte bewirken, dass die Fische sich an die wechselnden Farben gewöhnen und sich dadurch nicht verwirren lassen. Waren die Fische in ihrem Wahlverhalten sicher und bevorzugten zu mindestens 70% das Projektorweiß, konnte mit den Transfertests begonnen werden. Pro Einstellung und Fisch wurden 5 Messungen durchgeführt.

Dressur:
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 660 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 599 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 540 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 498 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 450 nm (-)
Transfertest 1:
40% 660 nm + 60% Projektorweiß gegen 20% 599 nm + 80% Projektorweiß
40% 660 nm + 60% Projektorweiß gegen 20% 540 nm + 80% Projektorweiß
40% 660 nm + 60% Projektorweiß gegen 40% 498 nm + 60% Projektorweiß
40% 660 nm + 60% Projektorweiß gegen 30% 450 nm + 70% Projektorweiß
20% 599 nm + 80% Projektorweiß gegen 20% 540 nm + 80% Projektorweiß
20% 599 nm + 80% Projektorweiß gegen 40% 498 nm + 60% Projektorweiß
20% 599 nm + 80% Projektorweiß gegen 30% 450 nm + 70% Projektorweiß
20% 540 nm + 80% Projektorweiß gegen 40% 498 nm + 60% Projektorweiß
20% 540 nm + 80% Projektorweiß gegen 30% 450 nm + 70% Projektorweiß
40% 498 nm + 60% Projektorweiß gegen 30% 450 nm + 70% Projektorweiß

**Tabelle 2.3:** Verwendete Spektralfarben für Dressur- und Vergleichsstimulus, sowie verwendete Mischlichter und Kombinationen dieser in Transfertest 1.

#### 2.4.3.2 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 2

Bei diesem Transfertest bekamen, die Fische 13, 14, 15 und 16, ein Mischlicht gegen 100% Farbe gezeigt (Tabelle 2.4). Auch hier wurde ihnen vor Beginn der Transfertest Projektorweiß (100%) gegen die Spektralfarben 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm (auch jeweils 100%) im Wechsel gezeigt, um den Fischen noch mal ihre Dressur in Erinnerung zu rufen. Dadurch wurden die Fische auch sicherer in ihrem Wahlverhalten. Dieser Transfertest diente zusätzlich als Kontrollversuch, um zu überprüfen, ob die Fische nach dem schweren Transfertest 1 noch in der Lage sind eine leichtere Einstellung zu bewältigen. War dies der Fall, wurde mit den Fischen weitergearbeitet.

Dressur:
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 660 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 599 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 540 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 498 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 450 nm (-)
Transfertest 2:
40% 660 nm + 60% Projektorweiß gegen 100% 660 nm
20% 599 nm + 80% Projektorweiß gegen 100% 599 nm
20% 540 nm + 80% Projektorweiß gegen 100% 540 nm
40% 498 nm + 60% Projektorweiß gegen 100% 498 nm
30% 450 nm + 70% Projektorweiß gegen 100% 450 nm

**Tabelle 2.4:** Verwendete Spektralfarben für Dressur- und Vergleichsstimulus, sowie verwendete Mischlichter und Spektralfarben in Transfertest 2.

#### 2.4.4 Versuche mit Versuchsaufbau III: Dressur mit UV-Licht

In dieser Versuchsreihe wurde eine Xenonlampe verwendet, welche weißes Licht mit UV-Anteil emittiert, um zu untersuchen, ob die Fische weißes Licht der Xenonlampe und Projektorweiß als gleich oder unterschiedlich wahrnehmen.

##### 2.4.4.1 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 3

Bei den Versuchen mit UV-Licht wurde den Fischen 13, 14, 15 und 16, die schon auf Projektorweiß dressiert waren, im Transfertest Xenonweiß gegen eine Spektralfarbe (660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm oder 450 nm) gezeigt (Tabelle 2.5). Hierbei sollte untersucht werden, ob die Wahlhäufigkeit der Fische für Xenonweiß der des Projektorweiß entspricht oder abweicht.

Dressur:
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 660 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 599 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 540 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 498 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 450 nm (-)
Transfertest 3:
100% 660 nm gegen 100% Xenonweiß
100% 599 nm gegen 100% Xenonweiß
100% 540 nm gegen 100% Xenonweiß
100% 498 nm gegen 100% Xenonweiß
100% 450 nm gegen 100% Xenonweiß

**Tabelle 2.5:** Verwendete Spektralfarben für Dressur- und Vergleichsstimulus, sowie verwendete Spektralfarben in Transfertest 3.

#### 2.4.4.2 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 4

In diesem Transferversuch wurden wieder die Fische 13, 14, 15 und 16 verwendet. Den Dressurstimulus stellte, wie auch zuvor, das 100% Projektorweiß dar, die Vergleichsstimuli waren die unterschiedlichen Spektralfarben alle mit 100% Intensität. Den Fischen wurde in Transfertests eine Mischfarbe, die die Fische nicht mehr vom Projektorweiß unterscheiden konnten, gegen Xenonweiß gezeigt (Tabelle 2.6). Die verwendeten Mischfarben wurden aus 2.4.2.3 ermittelt und stellen die Mischungsverhältnisse dar, bei denen die Fische das erste Mal unter die Schwelle von 70% fielen. Dabei sollte untersucht werden, ob die Fische Probleme bei der Unterscheidung zeigten.

Dressur:
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 660 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 599 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 540 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 498 nm (-)
100% Projektorweiß (+) gegen 100% 450 nm (-)
Transfertest 4:
70% Projektorweiß + 30% 660 nm gegen 100% Xenon
70% Projektorweiß + 30% 599 nm gegen 100% Xenon
90% Projektorweiß + 10% 540 nm gegen 100% Xenon
70% Projektorweiß + 30% 498 nm gegen 100% Xenon
70% Projektorweiß + 30% 450 nm gegen 100% Xenon

**Tabelle 2.6:** Verwendete Spektralfarben für Dressur- und Vergleichsstimulus, sowie verwendete Mischlichter und Wellenlängen in Transfertest 4.

#### 2.4.4.3 Dressur auf farbiges Licht: Transfertest 5

In diesem Transfertest wurden wieder die Fische 2, 3, 4 und 11 verwendet, welche auf Farbe dressiert waren. Der Dressurstimulus war, wie auch zuvor, monochromatisches Licht der unterschiedlichen Spektralfarben jeweils in 100% Intensität, der Vergleichsstimulus war 100% Projektorweiß. Die Dressureinstellung wurde zu Beginn der Transfertesten den Fischen als Wiederholung gezeigt, damit sie sich nach der versuchsfreien Zeit wieder an die Versuchsbedingungen gewöhnen konnten. Den Fischen wurde in Transferversuchen eine Mischfarbe, die die Fische nicht mehr vom Projektorweiß unterscheiden konnten, gegen Xenonweiß gezeigt (Tabelle 2.7). Die verwendeten Mischfarben wurden aus 2.4.2.2 ermittelt und stellen die Mischungsverhältnisse dar, bei denen die Fische unter 70% relativer Wahlhäufigkeiten lagen. Bei diesem Transferversuch sollte untersucht werden, ob die Fische einen Unterschied zwischen Projektorweiß und Xenonweiß wahrnehmen.

Dressur:
100% 660 nm (+) gegen 100% Projektorweiß (-)
100% 599 nm (+) gegen 100% Projektorweiß (-)
100% 540 nm (+) gegen 100% Projektorweiß (-)
100% 498 nm (+) gegen 100% Projektorweiß (-)
100% 450 nm (+) gegen 100% Projektorweiß (-)
Transfertest 5:
40% 660 nm + 60% Projektorweiß gegen 100% Xenon
20% 599 nm + 80% Projektorweiß gegen 100% Xenon
20% 540 nm + 80% Projektorweiß gegen 100% Xenon
40% 498 nm + 60% Projektorweiß gegen 100% Xenon
30% 450 nm + 70% Projektorweiß gegen 100% Xenon

**Tabelle 2.7:** Verwendete Spektralfarben für Dressur- und Vergleichsstimulus, sowie verwendete Mischlichter und Wellenlängen in Transfertest 5.

#### 2.4.4.4 Transfertest 6

Im letzten Transfertest kamen sowohl die Fische 2, 3, 4 und 11, als auch die Fische 13, 14, 15 und 16 zum Einsatz. Um die Fische noch einmal zu trainieren, wurde ihnen vor Beginn der Transfertests wiederholt ihre Ausgangsdressur gezeigt. Nach der Trainingsphase folgte der Transfertest, in dem die Fische sich zwischen Projektorweiß und Xenonweiß entscheiden mussten (Tabelle 2.8).

Dressur für Fische 2, 3, 4 und 11	Dressur für Fische 13, 14, 15 und 16
100% 660 nm (+) gegen 100% P.weiß (-)	100% P.weiß (+) gegen 100% 660 nm (-)
100% 599 nm (+) gegen 100% P.weiß (-)	100% P.weiß (+) gegen 100% 599 nm (-)
100% 540 nm (+) gegen 100% P.weiß (-)	100% P.weiß (+) gegen 100% 540 nm (-)
100% 498 nm (+) gegen 100% P.weiß (-)	100% P.weiß (+) gegen 100% 498 nm (-)
100% 450 nm (+) gegen 100% P.weiß (-)	100% P.weiß (+) gegen 100% 450 nm (-)
Transfertest 6:	
100% Projektorweiß gegen 100% Xenon	

**Tabelle 2.8:** Verwendete Spektralfarben für Dressur- und Vergleichsstimulus der einzelnen Fische, sowie verwendete Wellenlängen in Transfertest 6.

## 2.5 Datenauswertung

Die Datenerfassung erfolgte durch einfache Datenblätter in Form von Listen, mit 4 Spalten à 25 Zeilen, aus denen die Abfolge der Wahlen ersichtlich war. Die Daten wurden in das Programm SIGMAPLOT (SIGMAPLOT 9.0) übertragen und ausgewertet. Jede Messung enthielt 100 Wahlen und es wurden die Prozentwerte für jede Stimuluskombination, sowie für jeden Goldfisch einzeln eingetragen. Dabei wurden insgesamt zwischen 20 und 80 Messungen für jeden Vergleichsstimulus durchgeführt. Bei nicht-normalverteilten Daten erfolgt die Darstellung mittels Median in einer Box-Plot-Grafik. Da die Daten in der vorliegenden Arbeit fast ausschließlich normalverteilt sind und auch eher die Lage und Häufung der Daten von Interesse sind, wird hier ausschließlich der Mittelwert mit Standardfehler verwendet. Ist der Standardfehler klein, so bedeutet dies, dass sich der Mittelwert auf eine Datenmenge stützen kann, bei der die Werte nah beieinander liegen. Da die Messpunkte in den einzelnen Versuchen kontinuierlich nah aufeinander folgen, stützen sich die Daten dieser Messpunkte gegenseitig. Aus diesem Grund kann in der Darstellung solcher Versuchsverläufe der Mittelwert mit dem Standardfehler verwendet werden. Des Weiteren liegen der Mittelwert und der Median für alle Versuche sehr nah zusammen, so dass sich keine Veränderung oder Verschiebung in den Ergebnissen zeigt. Die Daten wurden mit Hilfe des Programms SIGMASTAT (SIGMASTAT 3.1) statistisch ausgewertet. Bei normalverteilten Datengruppen wurde der t-Test, bei nicht-normalverteilten Datengruppen der Man-Whitney Rank Sum Test verwendet.

Zur Leistungsbewertung eines Goldfisches wird die Schwelle bei 70% relativer Wahlhäufigkeit gesetzt. Diese Schwelle wurde gewählt, da die maximale relative Wahlhäufigkeit der Goldfische für den Dressurstimulus bei etwa 90% liegt und eine zufällige Wahl einer Wahlhäufigkeit von 50% entspricht. Die Schwelle beschreibt somit die halbmaximale Leistung eines Goldfisches. Liegen die Wahlhäufigkeiten für einen Dressur- oder Teststimulus über der 70% Schwelle so können diese Werte als „sicher gewählt“ angesehen werden, liegen die Werte unter der 70% Schwelle kann nicht sicher gesagt werden ob der Goldfisch noch eine Unterscheidung treffen kann (nach NEUMEYER, 1986).



---

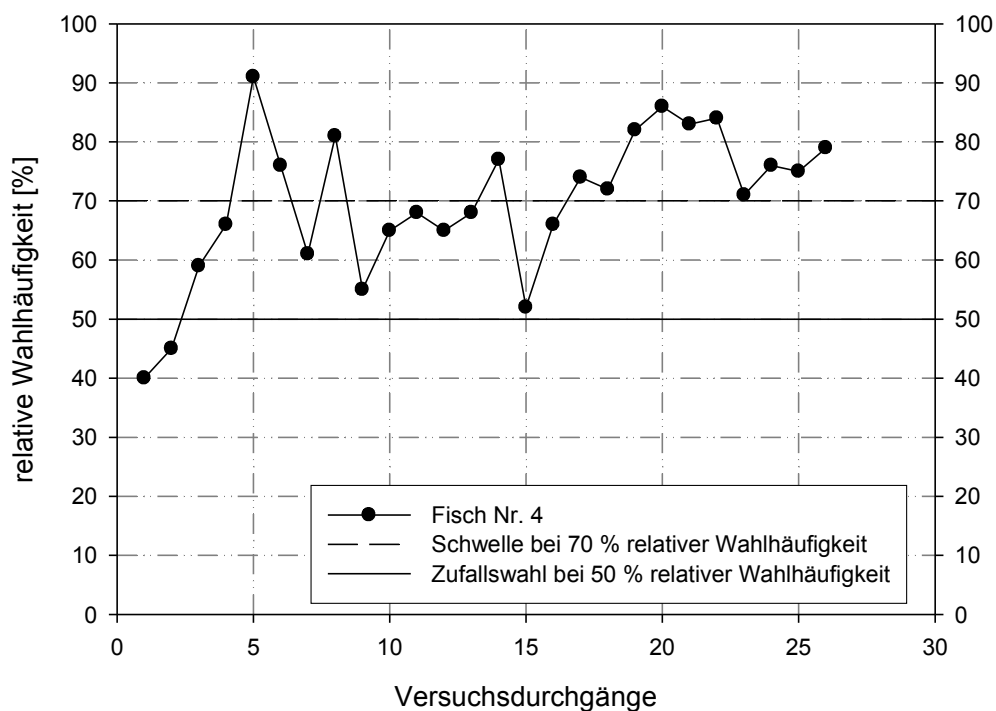
## 3. Ergebnisse

### 3.1 Messung der Empfindlichkeit für Weißlicht

Um das weiße Licht in der gleichen fischsubjektiven Helligkeit wie das monochromatische Licht darbieten zu können musste die Empfindlichkeit für Projektorweiß und für Xenonweiß bestimmt werden. Dies erfolgte mit derselben Methode wie die Messung der spektralen Empfindlichkeit (NEUMEYER, 1984). Hierzu wurden die Fische auf das unbeleuchtete Testfeld dressiert. Das Vergleichstestfeld wurde mit weißem Licht variabler Intensität beleuchtet.

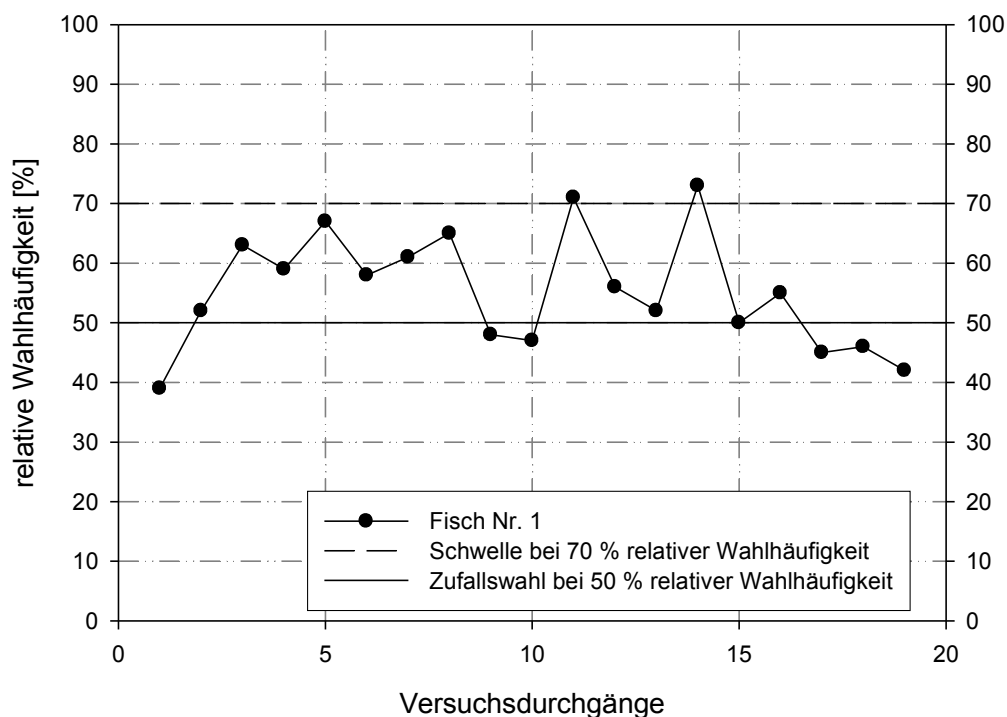
#### 3.1.1 Andressur

Im Laufe der Andressur erreichten die einzelnen Fische unterschiedliche Ergebnisse. In diesem Abschnitt sollen exemplarisch eine erfolgreiche und eine erfolglose Andressur jeweils eines Goldfisches gezeigt werden. Die Abbildungen 3.1 und 3.2 enthalten neben der 70% Schwelle eine Linie bei 50% relativer Wahlhäufigkeit, welche die Zufallswahlen angibt. Die Abbildung 3.1 zeigt eine erfolgreiche Andressur, bei der die prozentualen Anteile richtiger Wahlen pro Messung als relative Wahlhäufigkeit in der zeitlichen Abfolge der Messungen aufgetragen sind. Der Dressurstimulus war das unbeleuchtete Testfeld, der Vergleichsstimulus bestand aus einem mit Projektorweiß beleuchteten Testfeld.



**Abbildung 3.1:** Wahlverhalten von Fisch 4 bei Dressur auf das unbeleuchtete Testfeld über der Abfolge der Versuchsdurchgänge aufgetragen. Das Vergleichstestfeld war mit weißem Licht (Projektorweiß ohne Neutralgraufilter, 1200 cd/m<sup>2</sup>) beleuchtet. Ein Datenpunkt stellt eine Messung mit 100 Wahlen dar.

Die relative Wahlhäufigkeit des Fisches 4 lag zu Beginn unter dem Zufallsbereich von 50% relativer Wahlhäufigkeit. Beim 5 Versuchsdurchgängen stieg die relative Wahlhäufigkeit von Fisch 4 auf 91% an, in den folgenden Versuchsdurchgängen schwankte die relative Wahlhäufigkeit zwischen 86% und 52%. Erst ab Versuchsdurchgang 17 lagen die Werte konstant über der 70% Schwelle. Die anderen Fische zeigten ähnliche Lernkurven, einige Fische brauchten länger und andere wiederum lernten etwas schneller. Nach erfolgreicher Andressur, bei welcher die letzten sieben Versuchsdurchgänge alle über der 70% Schwelle liegen mussten, wurde mit den Experimenten begonnen.

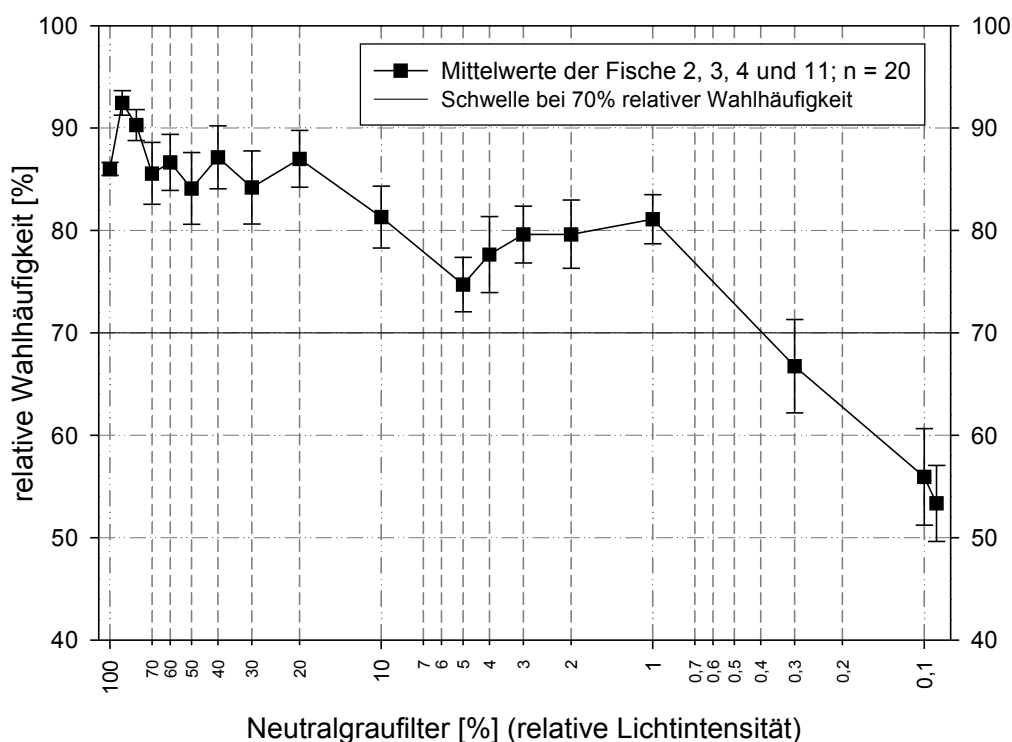


**Abbildung 3.2:** Wahlverhalten von Fisch 1 bei Dressur auf das unbeleuchtete Testfeld über der Abfolge der Versuchsdurchgänge aufgetragen. Das Vergleichstestfeld war mit weißem Licht (Projektorweiß ohne Neutralgraufilter, 1220 cd/m<sup>2</sup>) beleuchtet. Ein Datenpunkt stellt eine Messung mit 100 Wahlen dar.

Abbildung 3.2 zeigt eine erfolglose Andressur am Beispiel von Fisch 1. In 19 Versuchsdurchgängen lagen die relativen Wahlhäufigkeiten lediglich zweimal über der 70% Schwelle, die anderen Werte streuen um den Zufallsbereich. Da sich die Werte nach 19 Versuchsdurchgängen innerhalb von 3 Wochen nicht konstant verbessert haben wurde Fisch 1 von den weiteren Versuchen ausgeschlossen.

### 3.1.2 Messung der Empfindlichkeit für Projektorweiß

Nach erfolgreicher Andressur wurden die Fische 2, 3, 4 und 11 weiter nach Wahlen des unbeleuchteten Testfeldes belohnt, das Vergleichstestfeld wurde mit vollem Licht des Projektorweiß beleuchtet. Die Menge der auf das Vergleichstestfeld eingestrahlenen Lichtquanten wurde mit Hilfe von Neutralgraufiltern so lange vermindert, bis die Wahlhäufigkeit unter die 70% Schwelle fiel.



**Abbildung 3.3:** Ordinate: Wahlverhalten auf das unbeleuchtete Dressurtestfeld. Abszisse: relative Lichtintensität des Projektor-Weißlichts auf dem Vergleichstestfeld angegeben als Transmission der verwendeten Neutralgraufilter (in %).

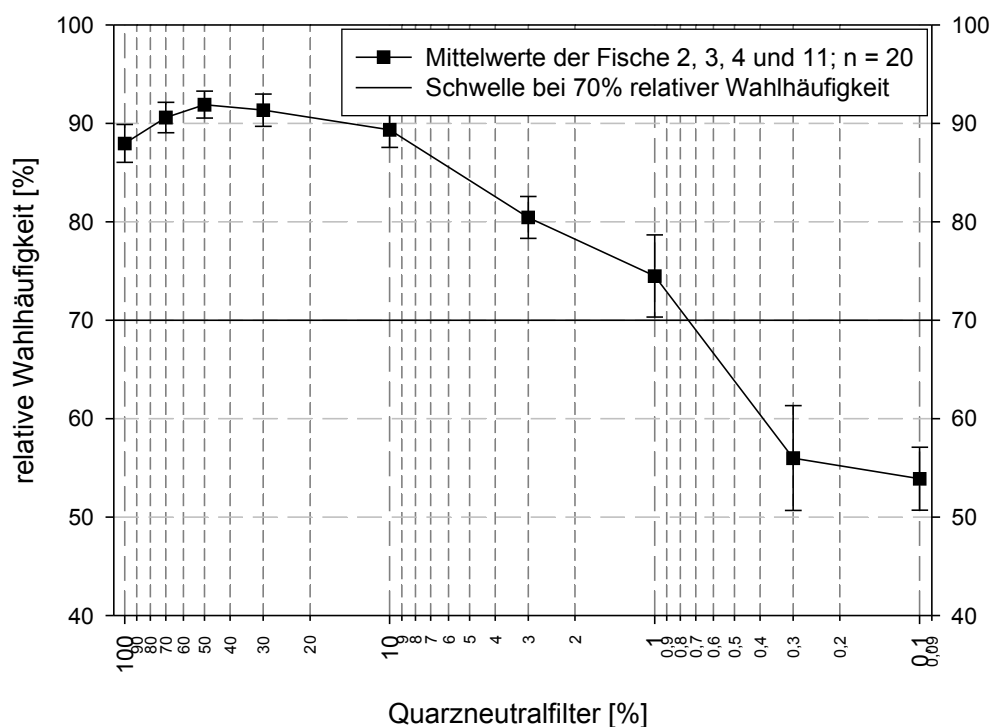
Wie aus Abbildung 3.3 hervorgeht, fällt die relative Wahlhäufigkeit auf das unbeleuchtete Testfeld im Test auf 70%, wenn auf dem Vergleichstestfeld das weiße Licht um 0,4% reduziert wurde. Die Fische konnten somit bei dieser Intensität das unbeleuchtete Testfeld nicht mehr sicher vom Projektorweiß unterscheiden. In den folgenden Versuchen und Tests wurde derjenige Neutralgraufilter für das Projektorweiß

---

verwendet, bei dem die Wahlhäufigkeit der Fische gerade über der Schwelle lag. Dies war bei einem Neutralgraufilter mit einer Transmission von 0,5% der Fall. Dies wird in den folgenden Versuchen und Tests beibehalten und als 100% Projektorweiß bezeichnet.

### 3.1.3 Messung der Empfindlichkeit für Xenonweiß

Um die Empfindlichkeit für das weiße Licht der Xenonlampe zu bestimmen, bekamen die Fische 2, 3, 4 und 11 als Vergleichsstimulus volles Xenonweiß ohne Abschwächungen durch Quarzfilter gezeigt. Der Dressurstimulus war wie zuvor das unbeleuchtete Testfeld. Die Menge der auf das Vergleichstestfeld eingestrahnten Lichtquanten wurde hier mit Hilfe von uv-durchlässigen Quarzneutralfiltern so lange vermindert, bis die Wahlhäufigkeit unter die 70% Schwelle fiel.



**Abbildung 3.4:** Logarithmische Darstellung der Empfindlichkeit für Xenonweißlicht. Ordinate: Wahlverhalten auf das unbeleuchtete Dressurtestfeld. Abszisse: relative Lichtintensität des Xenonweißlichtes auf dem Vergleichstestfeld angegeben als Transmission der verwendeten Neutralgraufilter (in %).

Wie Abbildung 3.4 zeigt, erreicht die relative Häufigkeit mit der das unbeleuchtete Testfeld gewählt wurde, im Test gegen Xenonweißlicht bei einer Reduktion von 0,75% die 70% Schwelle. Auch hier wurde derjenige Quarzneutralfilter für die folgenden Versuche und Tests verwendet, bei dem die Fische gerade noch einen Unterschied zum unbeleuchteten Testfeld erkennen konnten. In diesen Versuchen wurde ein Quarzneutralfilter mit einer Transmission von 0,8% vor die Xenonlampe gebracht und als 100% Xenonweiß bezeichnet.

## 3.2 Dressur auf monochromatisches Licht gegen Projektorweiß

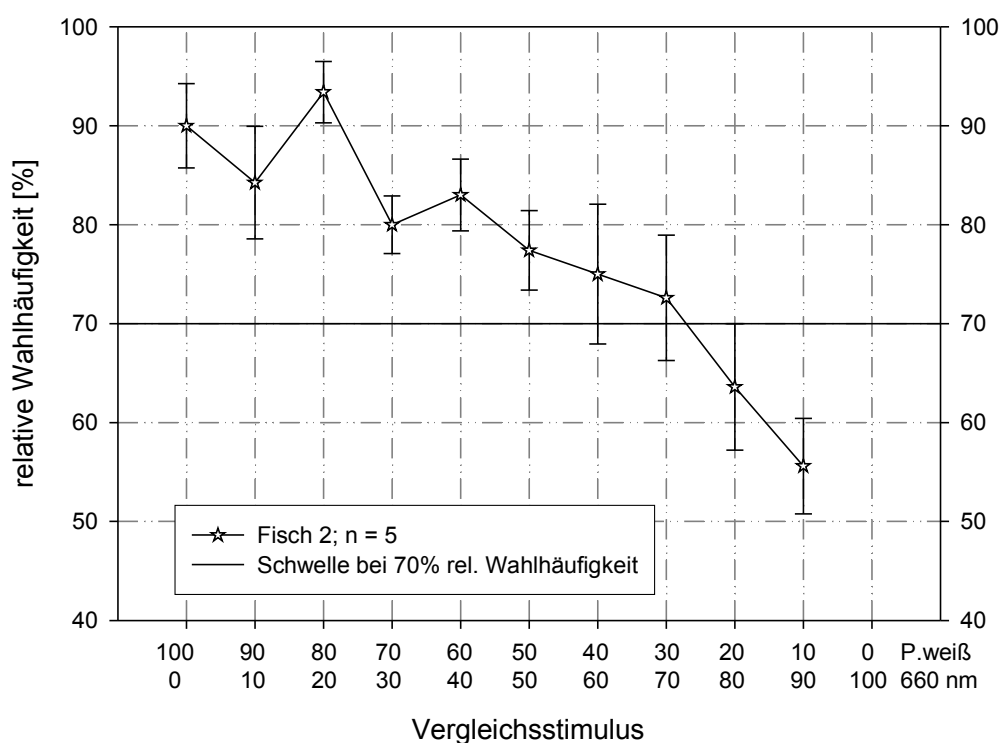
Ziel dieses Experimentes war es herauszufinden, wann ein Dressurstimulus, der zu 100% monochromatisches Licht enthält, nicht mehr von einem Vergleichsstimulus aus Mischlicht von Projektorweiß und dieser Spektralfarbe unterschieden werden kann. Dazu wird als erstes auf dasjenige Testfeld belohnt, das mit einer bestimmten Spektralfarbe X beleuchtet wird, gegen 100% Projektorweiß auf dem Vergleichstestfeld. Im Test wird dem weißen Licht ein immer größerer Anteil der Dressurspektralfarbe beigemischt. Anschließend werden die Goldfische (wie unter 2.4.2.2 beschrieben) auf dasjenige Mischlicht von Spektralfarbe X und Projektorweiß dressiert, das sie im vorherigen Durchgang nicht vom Dressurstimulus, der reinen Spektralfarbe, unterscheiden konnten. Zum Vergleich wird zunächst wieder 100% Projektorweiß geboten, dem dann zunehmend die Spektralfarbe beigemischt wird. Dieser Ablauf wird solange wiederholt, bis die Goldfische sich nicht mehr auf ein Mischlicht aus der anfänglichen Dressurspektralfarbe und Projektorweiß gegen 100% Projektorweiß dressieren lassen. Durch diese Vorgehensweise wird bei den Goldfischen eine immer genauere Unterscheidungsleistung bezüglich des Erkennens eines farbigen Lichtanteils erreicht. Die folgenden Versuchsergebnisse werden mit Mittelwerten und Standardfehlern dargestellt. Pro Fisch wurden für jeden Test  $n = 5$  Messungen durchgeführt. Bevor die Werte der einzelnen Fische zusammen geführt wurden, wurde getestet, ob sich die Werte statistisch unterscheiden. War dies nicht der Fall konnten die Daten der Fische zusammengefügt werden.

### 3.2.1 Dressur auf Spektralfarbe 660 nm

#### **Dressur: 100% 660 nm**

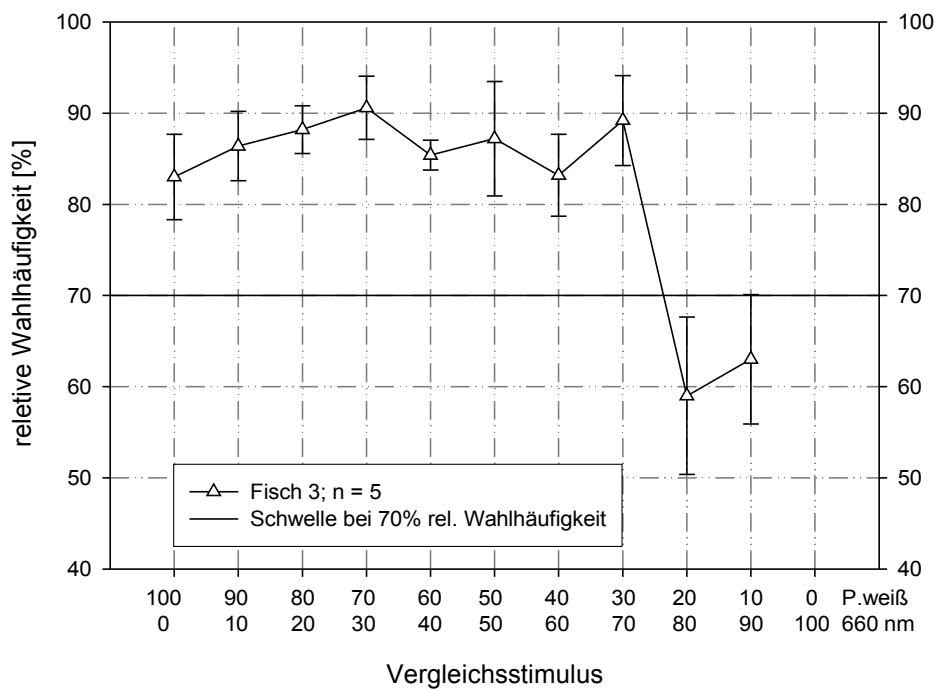
Die Goldfische 2, 3, 4 und 11 wurden auf die Spektralfarbe 660 nm dressiert, der Vergleichsstimulus war ein mit Projektorweiß beleuchtetes Testfeld, welchem im Verlauf in 10er-Schritten immer mehr Licht der Spektralfarbe 660 nm beigemischt wurde. Dabei blieb der Dressurstimulus konstant, lediglich wurde dem weißen Vergleichsstimulus Licht der Spektralfarbe 660 nm beigemischt. Dadurch näherte sich

der Vergleichsstimulus immer mehr dem Dressurstimulus an. Die Intensität der Teststimuli wurde wie unter 2.3.2 beschrieben bestimmt und eingestellt. Im Folgenden sind die Versuchsergebnisse der Fische 2, 3, 4 und 11 einzeln aufgetragen. Wie in Abbildung 3.5 zu sehen ist, zeigt Goldfisch 2 bei einem Vergleichsstimulus von 100% Projektorweiß eine relative Wahlhäufigkeit von 90%. Bei einer Mischung von 28% Projektorweiß und 72% 660 nm erreicht die Wahlhäufigkeit die Schwelle von 70%. Dieses Mischlicht kann er somit nicht mehr sicher von 100% 660 nm unterscheiden. In den folgenden Versuchen wurde dann auf das Mischlicht von 20% Projektorweiß und 80% 660 nm dressiert, welches etwas unter der Schwelle liegt, da die Neutralgraufilter nicht feiner abgestuft werden konnten.

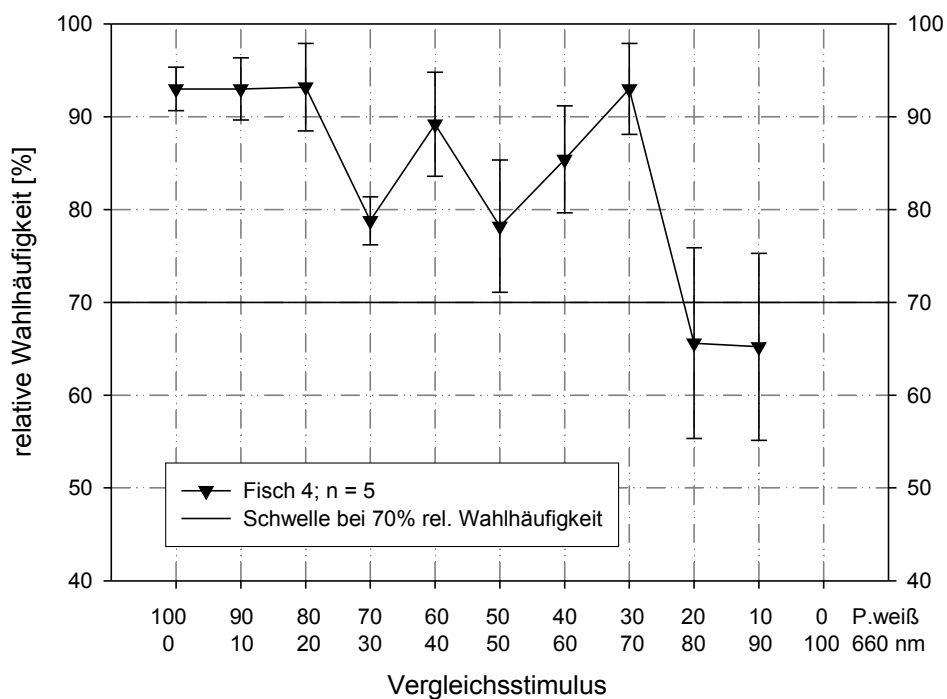


**Abbildung 3.5:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 2 für den Dressurstimulus 100% 660 nm als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 660 nm des Vergleichsstimulus.

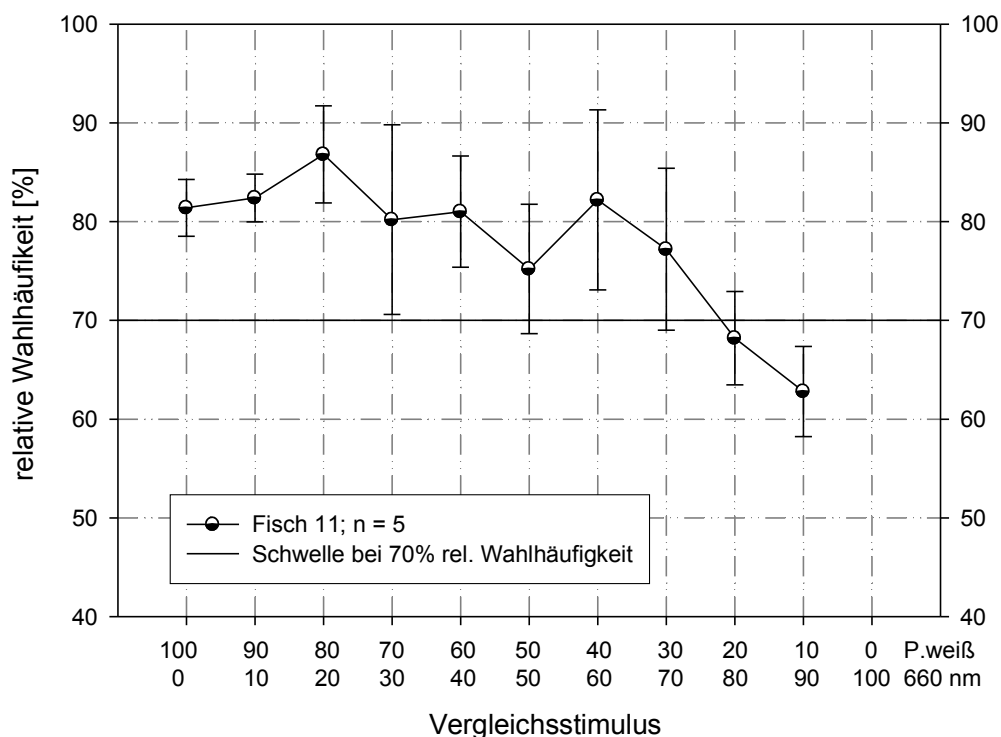




**Abbildung 3.6:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 3 für den Dressurstimulus 100% 660 nm als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 660 nm des Vergleichsstimulus.



**Abbildung 3.7:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 4 für den Dressurstimulus 100% 660 nm als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 660 nm des Vergleichsstimulus.

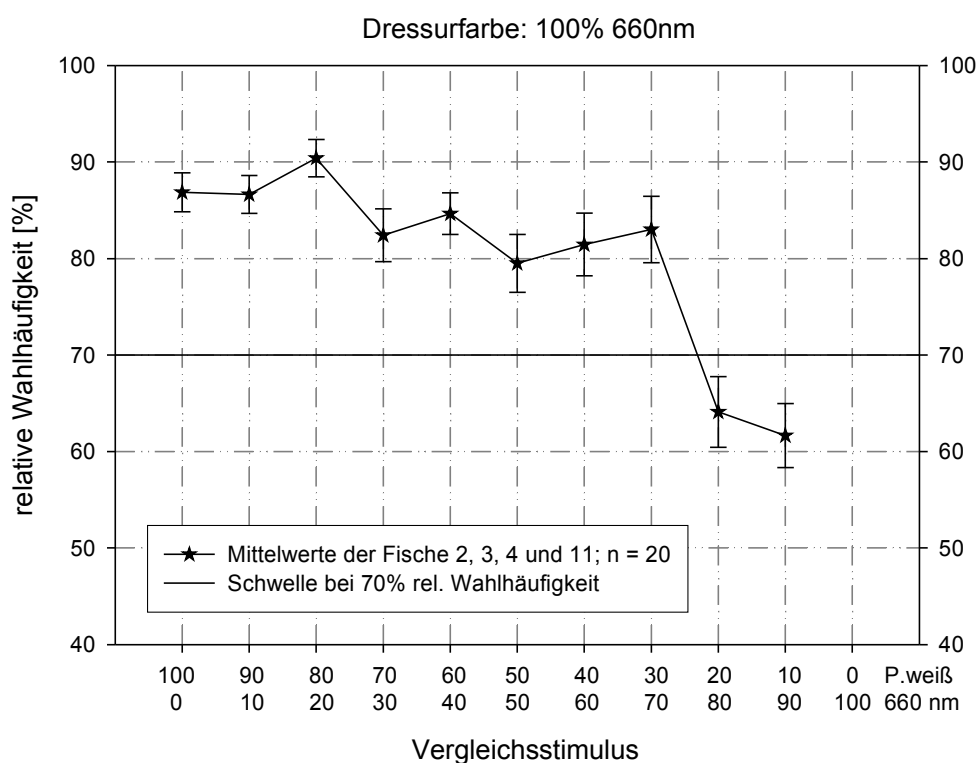


**Abbildung 3.8:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent von Fisch 11 für den Dressurstimulus 100% 660 nm als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 660 nm des Vergleichsstimulus.

Wie die Abbildungen 3.6, 3.7 und 3.8 zeigen, sind die Graphenverläufe der Fische 3, 4 und 11 recht ähnlich. Wie auch schon in der Abbildung 3.5 für Fisch 2 zu sehen, ist auch hier der erste Wert, der unter Schwelle liegt, ein Vergleichsstimulus, welcher aus 20% Projektorweiß und 80% 660 nm besteht. Fisch 4 zeigt einen unregelmäßigeren Graphenverlauf, was daran liegen kann, dass der Fisch am Anfang sehr hektisch war. Die Schwellenwerte bei 70% Wahlhäufigkeit sind sehr ähnlich. So beträgt der Schwellenwert für Fisch 3 24% Projektorweiß + 76% 660 nm, für Fisch 5 22% Projektorweiß + 78% 660 nm und für Fisch 11 ebenfalls 22% Projektorweiß + 78% 660 nm.

Trotz der etwas unterschiedlichen Graphenverläufe bestehen statistisch keine Unterschiede, somit können die Werte der einzelnen Goldfische zusammengefasst werden. Die Ergebnisse der Tests mit ANOVA on Ranks liegen zwischen  $p = 0,861$  und  $p = 0,118$ . Aus den so zusammengefassten Daten wurden die Mittelwerte und die

Standardfehler berechnet, die in Abbildung 3.9 zu sehen sind. Hier sind die Fehlerbalken durch das Zusammenlegen der Daten kleiner geworden, am Graphenverlauf selbst hat sich kaum etwas geändert. Die vier Goldfische waren ab einem Schwellenwert von 77% 660 nm und 23% Projektorweiß, nicht mehr in der Lage diesen sicher vom Dressurstimulus 660 nm zu unterscheiden.

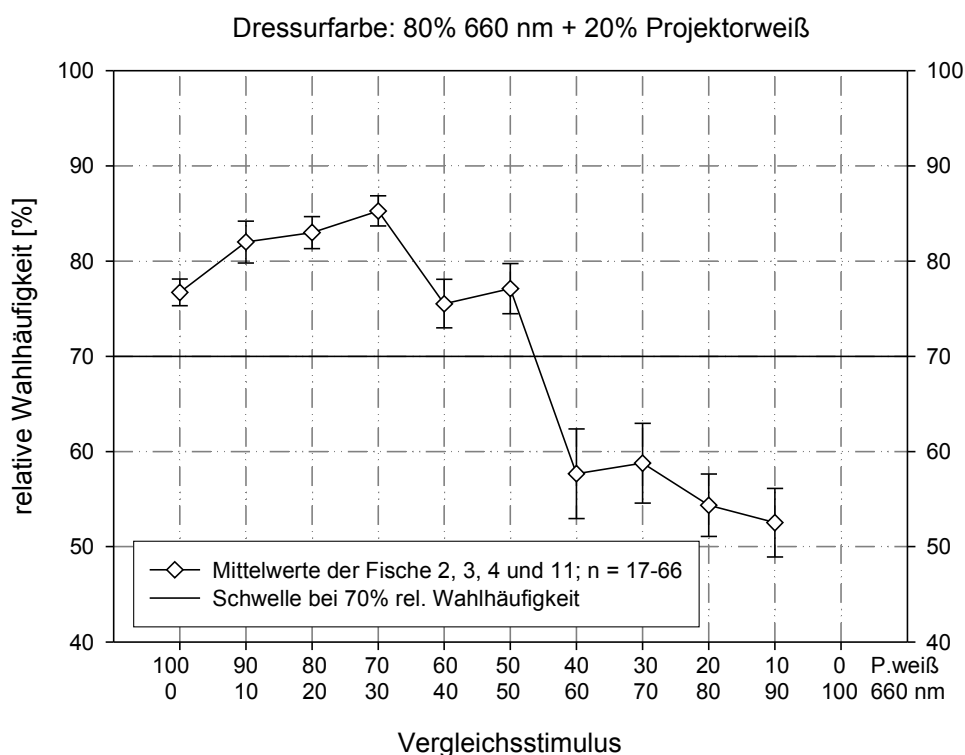


**Abbildung 3.9:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11 für den Dressurstimulus 100% 660 nm als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 660 nm des Vergleichsstimulus.

### Dressur: 80% 660 nm + 20% Projektorweiß

Im zweiten Versuch wurden die Goldfische 2, 3, 4 und 11 auf die Mischfarbe dressiert, welche bei Versuch 1 als erste unter die Schwelle von 70% fiel, als Vergleichsstimulus diente wieder 100% Projektorweiß. Diese Umdressur bereitete den Fischen kaum Schwierigkeiten, so dass die relative Wahlhäufigkeit für den neuen Dressurstimulus bereits nach 10-20 Messungen über 70% lag. Im Verlauf des Versuches wurde wieder

dem Projektorweiß in 10er-Schritten immer mehr von der Spektralfarbe 660 nm beigemischt. Da die Graphenverläufe der einzelnen Fische auch hier sehr ähnlich sind, werden im Folgenden (Abb. 3.10) die Daten der Fische 2, 3, 4 und 11 zusammengefasst dargestellt. Bis zu einem Vergleichsstimulus von 50% 660 nm + 50% Projektorweiß können die Fische diesen noch sicher vom Dressurstimulus unterscheiden. Ab einem Vergleichsstimulus von 54% 660 nm + 46% Projektorweiß fallen die relativen Wahlhäufigkeiten der vier Fische unter 70%.

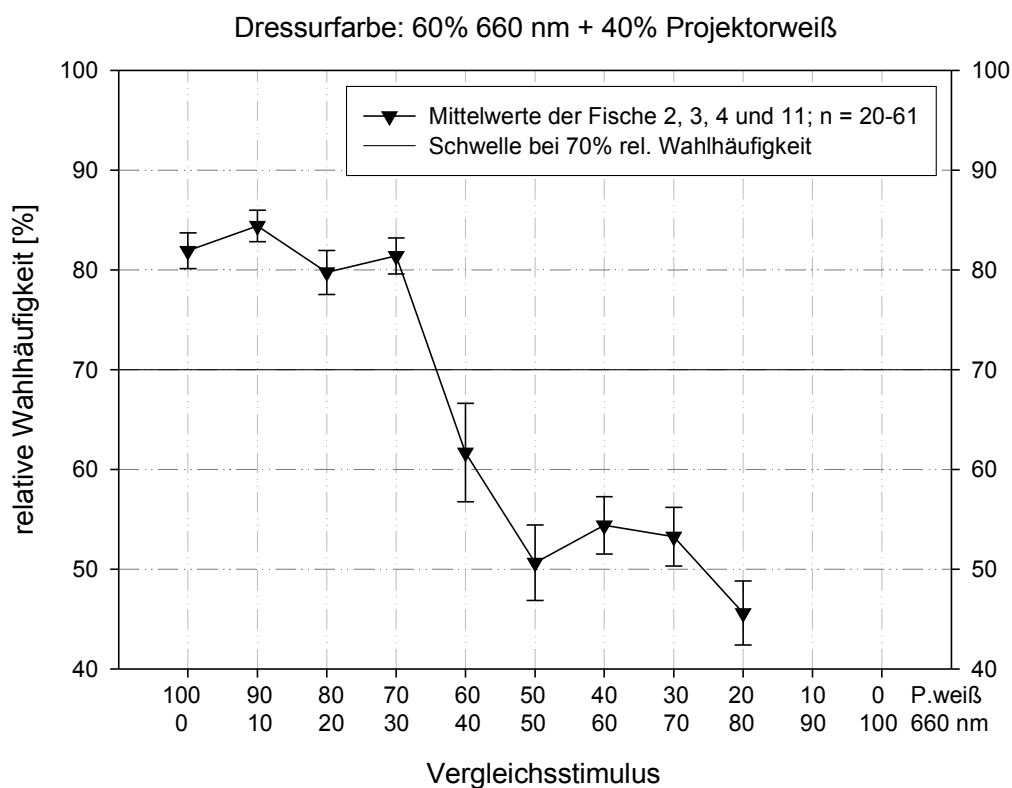


**Abbildung 3.10:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11 für den Dressurstimulus 80% 660 nm + 20% Projektorweiß als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 660 nm des Vergleichsstimulus.

Ab diesem Mischungsverhältnis werden die Fehlerbalken größer und das Wahlverhalten der Fische geht gegen 50%. Dies zeigt an, dass es den Fischen schwerer fällt eine Unterscheidung zwischen Dressurstimulus und Vergleichsstimulus zu treffen.

### Dressur: 60% 660 nm + 40% Projektorweiß

Im dritten Versuch wurden die Goldfische auf die Mischfarbe dressiert, bei welcher die relative Wahlhäufigkeit der vier Fische in Versuch 2 als erste unter der Schwelle von 70% relativer Wahlhäufigkeit lag. Als Vergleichsstimulus diente wie zuvor das Projektorweiß mit 100% Intensität. Als sichergestellt war, dass die Fische die neue Dressurfarbe erlernt hatten, begannen die Tests.

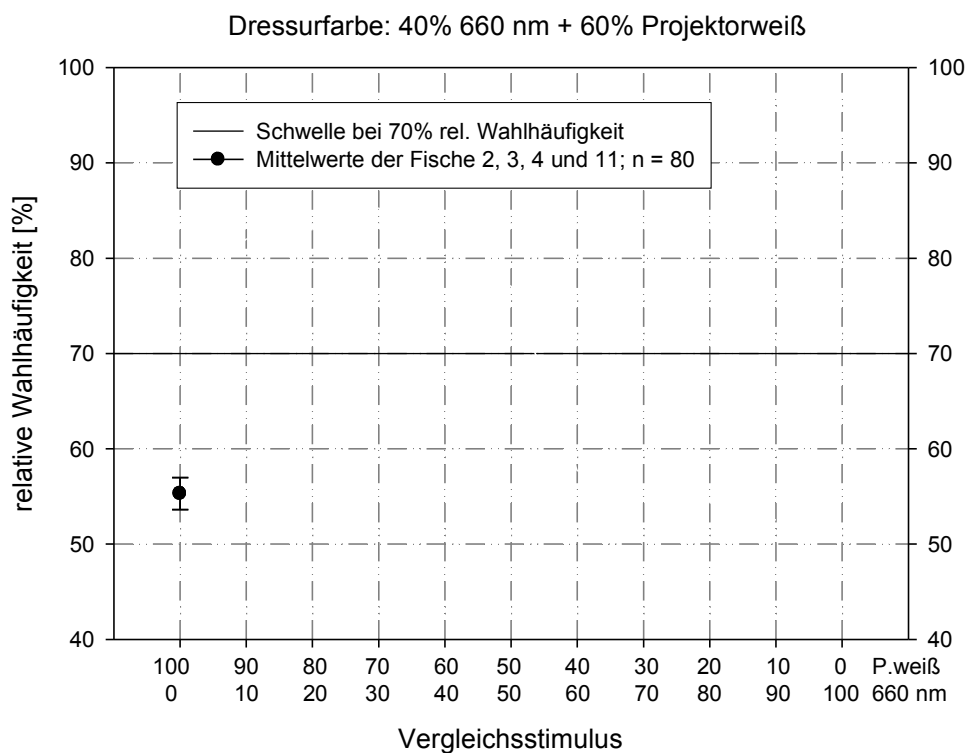


**Abbildung 3.11:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11 für den Dressurstimulus 60% 660 nm + 40% Projektorweiß als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 660 nm des Vergleichsstimulus.

Der Graphenverlauf in Abbildung 3.11 beginnt mit einer relativen Wahlhäufigkeit über 80%. Der Schwellenwert von 70% Wahlhäufigkeit ist bei einer Mischung von 36% 660 nm + 64% Projektorweiß erreicht und fällt danach drastisch auf 61,7% und 51% ab.

### Dressur: 40% 660 nm + 60% Projektorweiß

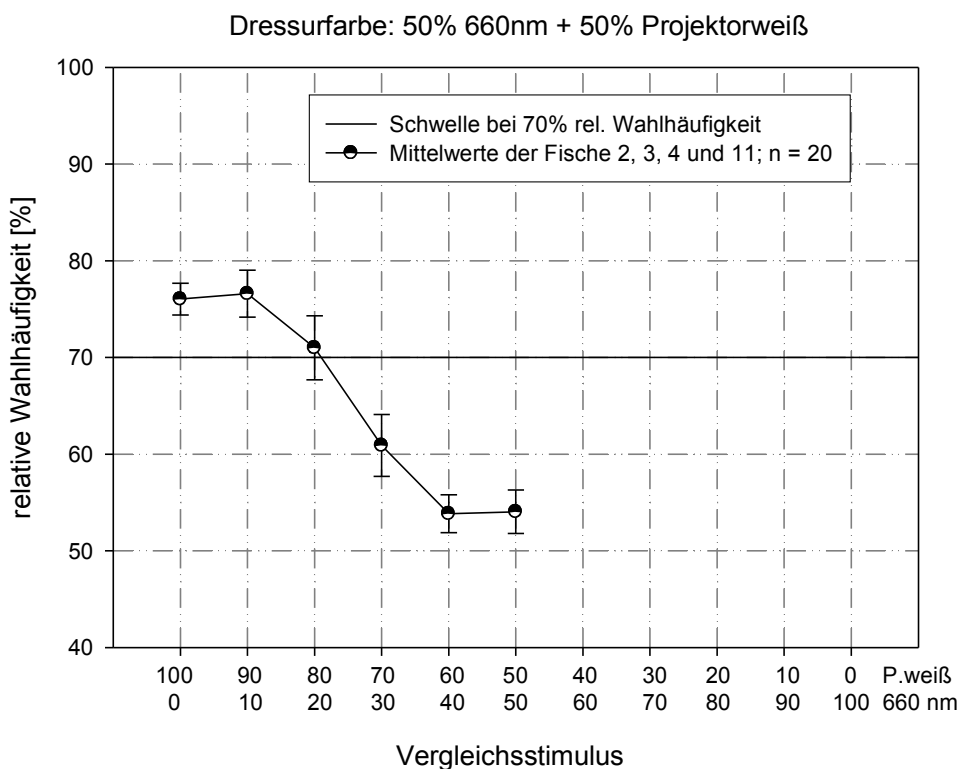
Im vierten Versuch wurden die Goldfische auf die Mischfarbe aus 40% 660 nm + 60% Projektorweiß dressiert, die bei Versuch 3 als erste unter die Schwelle von 70% fiel. Als Vergleichsstimulus diente 100% Projektorweiß. Wie Abbildung 3.12 zeigt, liegt die Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus bei 55%. Die Fische konnten somit dieses Mischlicht nicht vom Projektorweiß unterscheiden und auch nach 80 Messungen nicht mehr erlernen. Die Schwelle, bei der die Fische eine Mischfarbe, bestehend aus 660 nm und Projektorweiß, nicht mehr von Projektorweiß unterscheiden konnten, ist somit bei 40% 660 nm + 60% Projektorweiß erreicht.



**Abbildung 3.12:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11 für den Dressurstimulus 40% 660 nm + 60% Projektorweiß als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 660 nm des Vergleichsstimulus

### Dressur: 50% 660 nm + 50% Projektorweiß

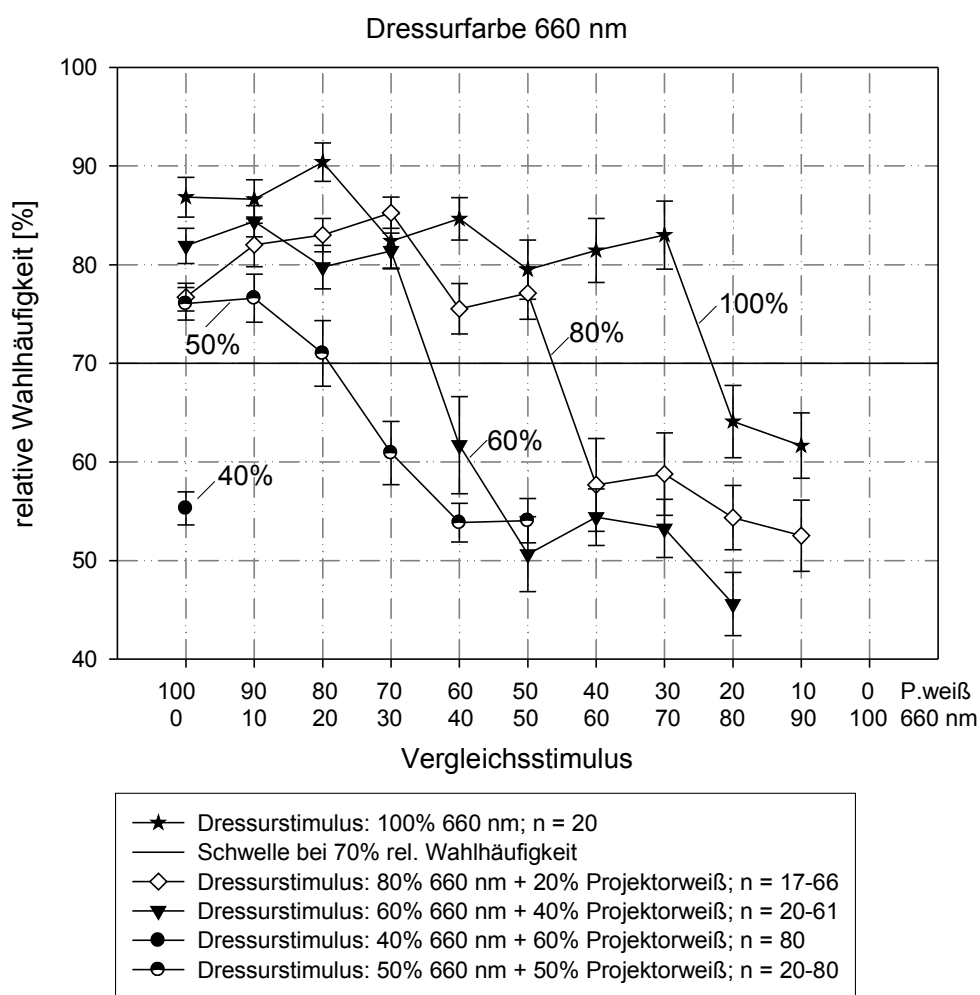
In diesem Versuch sollte untersucht werden, ob die zuvor ermittelte Schwelle von 40% 660 nm + 60% Projektorweiß die tatsächliche Schwelle ist. Dazu wurden die Fische auf 50% 660 nm + 50% Projektorweiß dressiert, da diese Mischfarbe zwischen 40% 660 nm + 60% Projektorweiß und der noch zu erlernenden Mischfarbe von 60% 660 nm + 40% Projektorweiß liegt. Wie Abbildung 3.13 zeigt, können die Fische die Mischfarbe aus 50% 660 nm + 50% Projektorweiß noch gut von 100% Projektorweiß unterscheiden.



**Abbildung 3.13:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11 für den Dressurstimulus 50% 660 nm + 50% Projektorweiß als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 660 nm des Vergleichsstimulus

### Zusammenfassung der Ergebnisse für die Spektralfarbe 660 nm

In Abbildung 3.14 sind die zuvor einzeln dargestellten Ergebnisse der Goldfische 2, 3, 4 und 11 für die Spektralfarbe 660 nm nun zusammengefasst dargestellt. Die Schwelle liegt bei 40% 660 nm + 60% Projektorweiß.

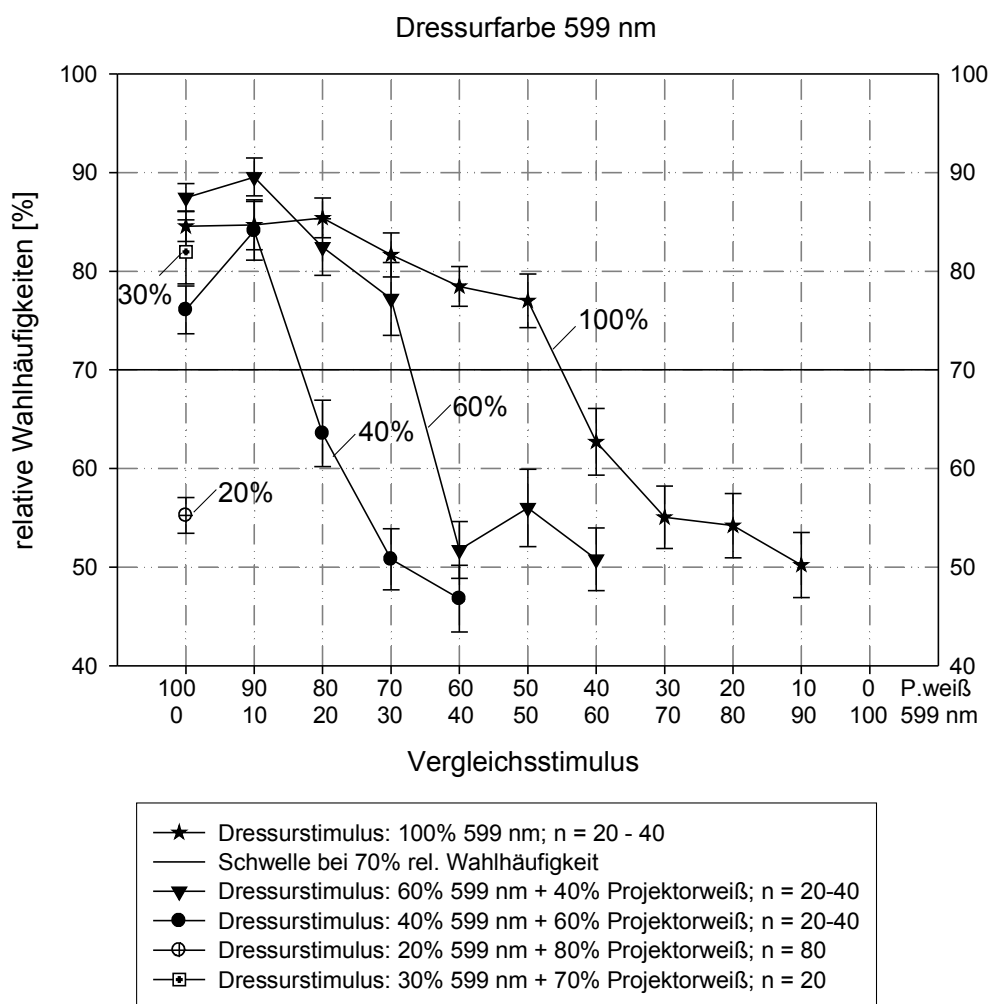


**Abbildung 3.14:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11 für die verschiedenen Dressurstimuli als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 660 nm des Vergleichsstimulus.



### 3.2.2 Dressur auf Spektralfarbe 599 nm

Abbildung 3.15 zeigt die zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11, die zuerst auf 100% Licht der Spektralfarbe 599 nm dressiert waren. Als Vergleichsstimulus diente 100% Projektorweiß, dem in den folgenden Tests in 10er-Schritten immer mehr 599 nm beigemischt wurde. Wie in Abbildung 3.15 zu erkennen, fällt die Wahlhäufigkeit bereits bei einem Mischlicht von 54% 599 nm + 46% Projektorweiß auf die Schwelle von 70% ab. Bei Dressur auf 100% 660 nm war dies erst bei 77% der Fall. Die Fische wurden nun auf 60% 599 nm + 40% Projektorweiß dressiert und im Versuch wurde dem Projektorweiß wieder Licht der Spektralfarbe 599 nm zunehmend zugemischt. Bei einem Vergleichsstimulus von 40% 599 nm + 60% Projektorweiß war den Fischen keine Unterscheidung mehr möglich, die Wahlhäufigkeit lag bei 50%. Die Fische wurden nun auf 40% 599 nm + 60% Projektorweiß dressiert, dabei fielen die Werte der relativen Wahlhäufigkeiten bei einem Mischlicht von 18% 599 nm + 82% Projektorweiß auf die zuvor festgelegte Schwelle von 70%. Im darauf folgenden Test wurden die Fische 2, 3, 4 und 11 auf das Mischlicht von 20% 599 nm + 80% Projektorweiß dressiert, da wie auch zuvor keine genauere Abstufung möglich war. Wie aus Abbildung 3.15 (offener Kreis) zu erkennen ist, liegt die relative Wahlhäufigkeit für diesen Dressurstimulus bei 55,2%, was bedeutet, dass die Fische nicht mehr in der Lage sind den Dressurstimulus 20% 599 nm + 80% Projektorweiß von 100% Projektorweiß zu unterscheiden. Um wiederum sicher zu gehen, dass auch dies die tatsächliche Schwelle von 599 nm ist wurden die Fische auf 30% 599 nm + 70% Projektorweiß, also einen Schritt zwischen dem noch zu unterscheidenden und dem nicht mehr zu unterscheidenden Mischlicht, dressiert. Hier lag die Wahlhäufigkeit noch bei 82% (Abb. 3.15, offenes Quadrat). Somit liegt die Schwelle bei 20% 599 nm + 80% Projektorweiß.



**Abbildung 3.15:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11 für die verschiedenen Dressurstimuli als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 599 nm des Vergleichsstimulus.

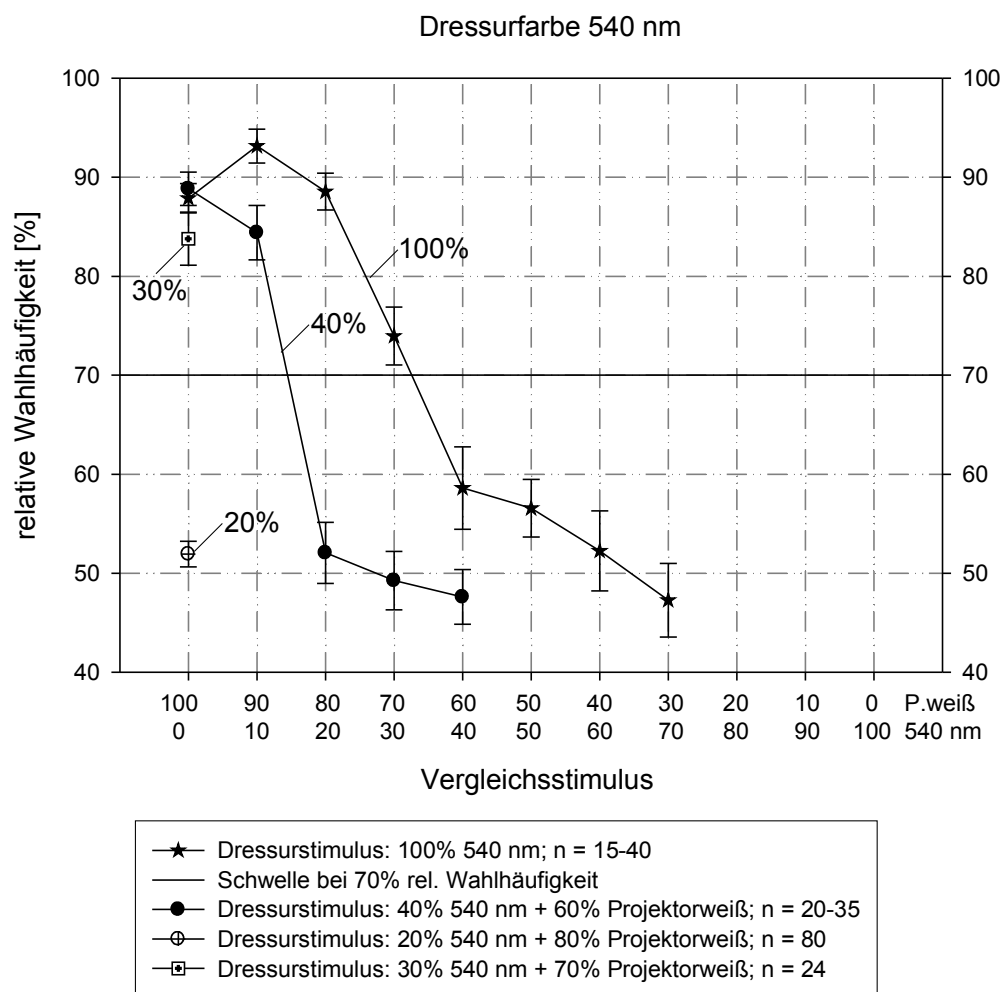
### 3.2.3 Dressur auf Spektralfarbe 540 nm

Die Versuche mit Spektralfarbe 540 nm wurden ebenfalls mit den Fischen 2, 3, 4 und 11 durchgeführt (Abb. 3.16). Auch der Ablauf der Versuche war mit den beiden zuvor beschriebenen Spektralfarben 660 nm und 599 nm identisch. Wie man in Abbildung 3.16 erkennen kann, fällt die relative Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus von 100% 540 nm bei einem Mischlicht von 33% 540 nm + 67% Projektorweiß unter die Schwelle. Dies ist bedeutend früher der Fall als bei 660 nm (3.2.1) und 599 nm (3.2.2). Das heißt, relativ weniger Spektralfarbe in der Mischung wird bereits mit der reinen Farbe verwechselt. Auch ließen sich die Fische nach einem Vergleichsstimulus von

---

70% 540 nm + 30% Projektorweiß nicht mehr testen, sie schwammen einfach nicht mehr zu den Testfeldern, was darauf schließen lässt, dass sie die Stimuli nicht mehr unterscheiden konnten und nicht wussten, was sie machen sollten.

Im darauf folgenden Versuch wurden die Fische auf 40% 540 nm + 60% Projektorweiß dressiert, der Vergleichsstimulus war 100% Projektorweiß. Bei dieser Einstellung lag die relative Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus bei 89%, diese Wahlhäufigkeit fiel bei einem Vergleichsstimulus von 20% 540 nm + 80% Projektorweiß auf 52% steil ab. Der neue Dressurstimulus war nun das Mischlicht mit 20% 540 nm + 80% Projektorweiß, bei dem die Fische eine relative Wahlhäufigkeit von 51,9% zeigten. Wie auch schon in den Versuchen zuvor wurde einen Schritt zurückgegangen, um die genaue Schwelle zu bestätigen, was auch hier wieder der Fall war.

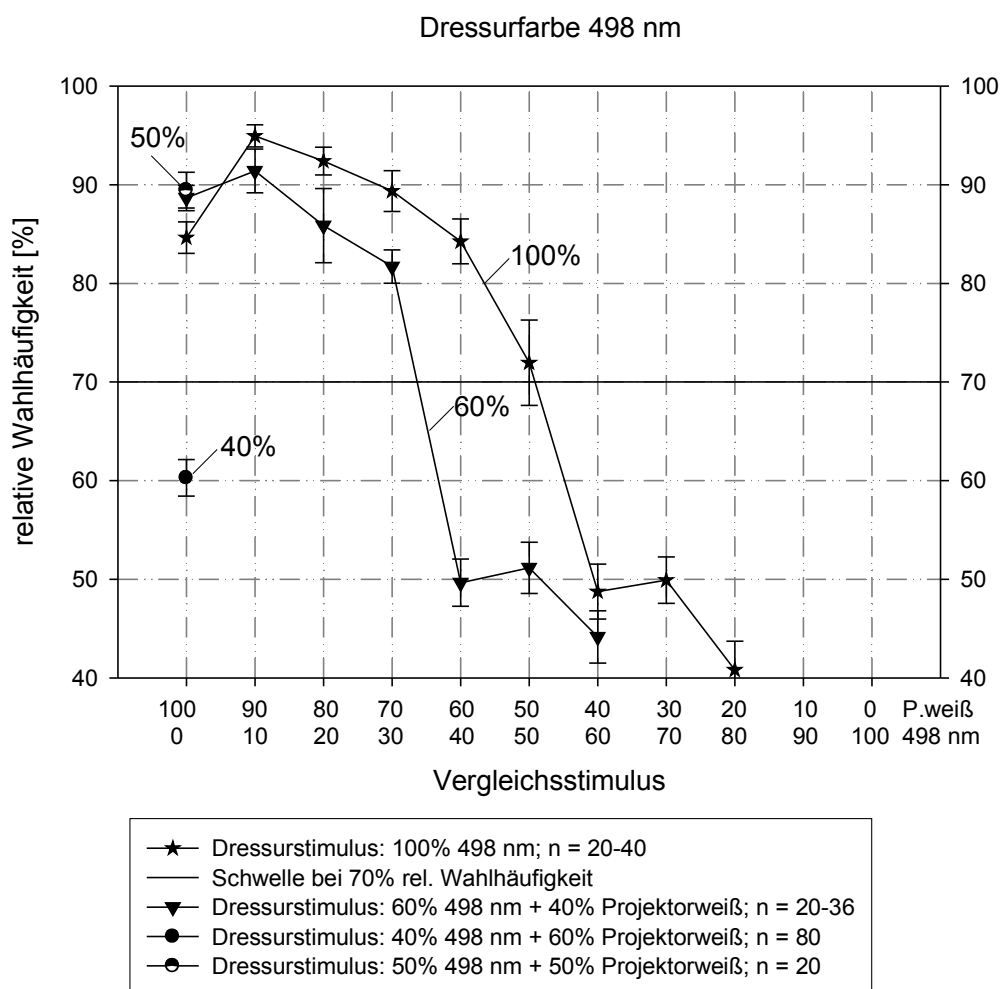


**Abbildung 3.16:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11 für die verschiedenen Dressurstimuli als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 540 nm des Vergleichsstimulus.

### 3.2.4 Dressur auf Spektralfarbe 498 nm

Die Fische wurden in dieser Versuchsreihe zu Beginn auf 100% 498 nm dressiert. Wie auch schon bei der Versuchsreihe mit der Spektralfarbe 599 nm fiel die Wahlhäufigkeit der Fische bei einem Mischlicht von 51% 498 nm + 49% Projektorweiß auf den Schwellenwert von 70% ab. Die Fische wurden nun auf 60% 498 nm + 40% Projektorweiß dressiert und die Wahlhäufigkeiten fielen bei einem Vergleichsstimulus von 40% 498 nm + 60% Projektorweiß unter die 70% Schwelle auf 49,6% relative Wahlhäufigkeit. Im nächsten Versuch stellte das Mischlicht von 40% 498 nm + 60% Projektorweiß den neuen Dressurstimulus dar, der gegen 100% Projektorweiß als

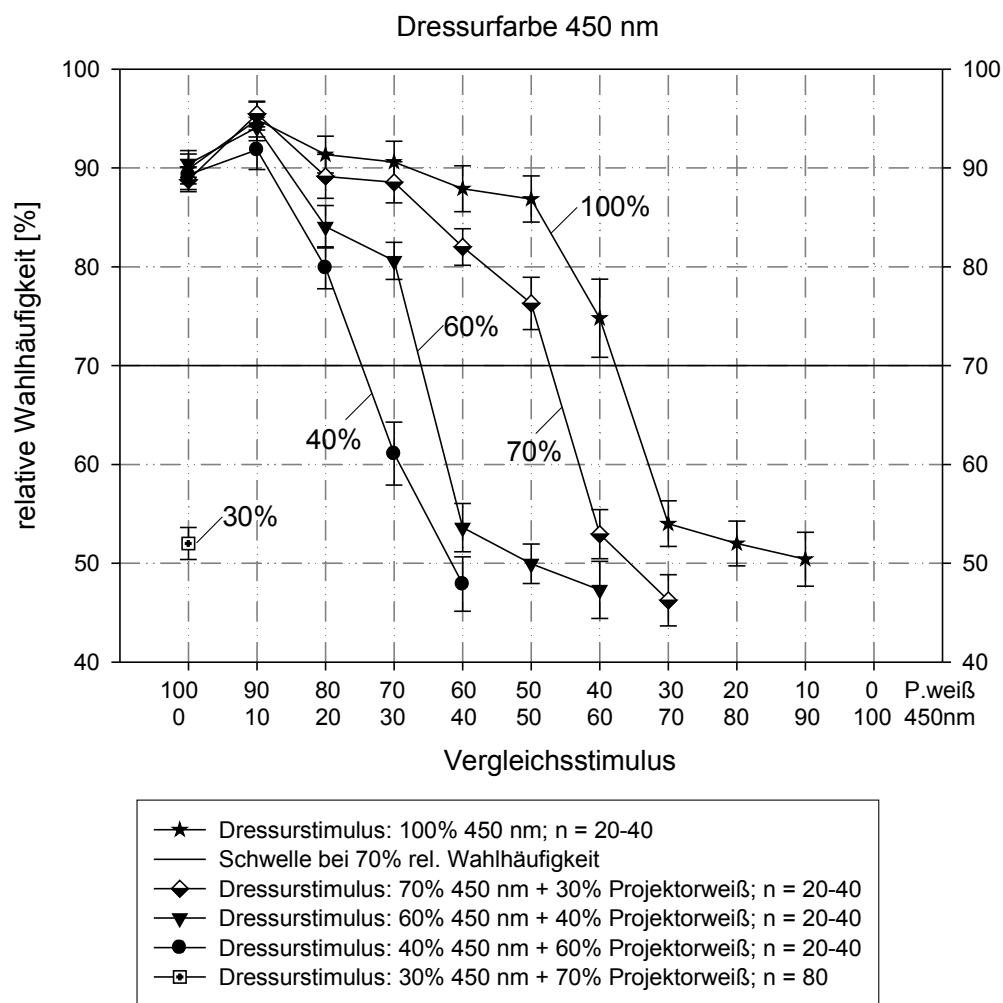
Vergleichsstimulus gezeigt wurde. Wie Abbildung 3.17 zeigt, lag die relative Wahlhäufigkeit trotz Messungen von  $n = 80$  nur bei Werten um 60%. Die Fische konnten diese Unterscheidung somit nicht erlernen. Wieder wurde einen Schritt zurückgegangen um die Schwelle genauer zu bestimmen. Wie in Abbildung 3.17 zu erkennen ist, konnten die Fische bei einer Dressur von 50% 498 nm + 50% Projektorweiß dieses Mischlicht noch vom Vergleichsstimulus, welcher aus 100% Projektorweiß besteht, sicher unterscheiden. Die Schwelle von 40% 498 nm + 60% Projektorweiß wurde dadurch bestätigt.



**Abbildung 3.17:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11 für die verschiedenen Dressurstimuli als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 498 nm des Vergleichsstimulus.

### 3.2.5 Dressur auf Spektralfarbe 450 nm

In dieser Versuchsreihe wurden die gleichen Fische wie zuvor auf 100% 450 nm dressiert, der Vergleichsstimulus war das Testfeld mit 100% Projektorweiß. Auch hier wurde dem weißen Licht des Vergleichsstimulus immer mehr Licht der Spektralfarbe 450 nm beigemischt. Dies geschah so lange, bis die Fische keine Unterscheidung mehr treffen konnten. Bei einem Mischlicht von 62% 450 nm + 38% Projektorweiß, lag die Wahlhäufigkeit bei 70%. Im folgenden Test wurden die vier Fische auf 70% 450 nm + 30% Projektorweiß dressiert und die relative Wahlhäufigkeit fiel bei einem Vergleichsstimulus von 60% 450 nm + 40% Projektorweiß unter die Schwelle von 70%. Die Fische wurden nun auf dieses Mischlicht dressiert. Bei einem Mischlicht von 34% 450 nm + 66% Projektorweiß lag die Wahlhäufigkeit auf der 70% Schwelle. Im folgenden Test wurde auf 40% 450 nm + 60% Projektorweiß dressiert und die Fische konnten diesen Dressurstimulus bei einem Vergleichsstimulus von 30% 450 nm + 70% Projektorweiß nicht mehr sicher erkennen. Das Mischlicht an der 70% Schwelle betrug hier 25% 450 nm + 75% Projektorweiß. Nun wurde auf 30% 450 nm + 70% Projektorweiß dressiert, als Vergleichsstimulus diente wie auch zuvor das 100% Projektorweiß. Wie in Abbildung 3.18 zu erkennen ist lag die relative Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus bei 52%, die Schwelle für die Spektralfarbe 450 nm liegt somit bei 30% 450 nm + 70% Projektorweiß.



**Abbildung 3.18:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11 für die verschiedenen Dressurstimuli als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 450 nm des Vergleichsstimulus.

Auffällig an dieser Versuchsreihe ist, dass die Werte der relativen Wahlhäufigkeiten der Ausgangsdressuren (Vergleichsstimulus: 100% Projektorweiß) alle sehr eng beieinander liegen.

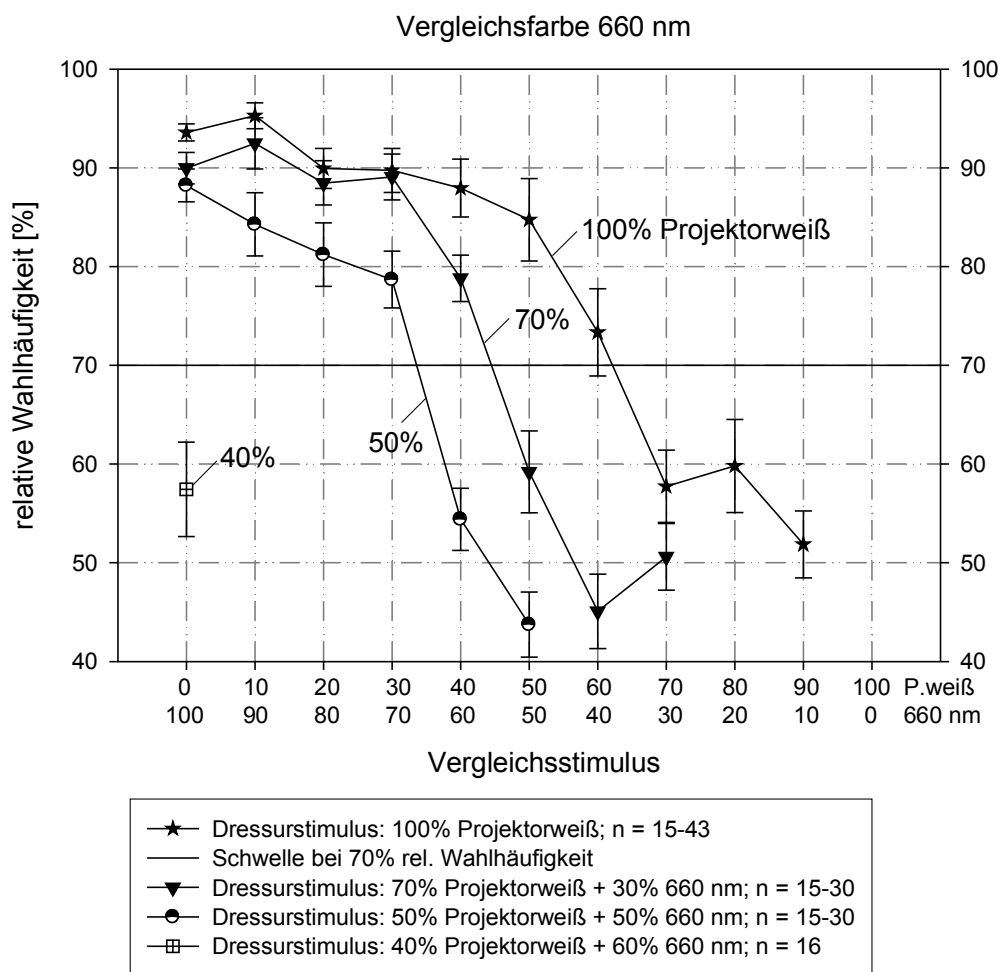
### 3.3 Dressur auf Projektorweiß gegen monochromatisches Licht

Für diese Dressurreihe wurden neue, naive Fische adressiert, damit der Einfluss vorheriger Dressuren ausgeschlossen werden konnte. Die Fische wurden hier auf 100% Projektorweiß dressiert, die Vergleichsstimuli waren Spektralfarben der Wellenlängen 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm oder 450 nm. Diesem Vergleichsstimulus wurde in 10er-Schritten immer mehr Projektorweiß beigemischt, bis die Fische keine Unterscheidung mehr zwischen Dressurstimulus und Vergleichsstimulus treffen konnten.

#### 3.3.1 Dressur: Projektorweiß, Vergleichsfarbe: 660 nm

In diesem Versuch wurden 3 Goldfische (13, 14 und 15) auf 100% Projektorweiß dressiert, als Vergleichsstimulus diente ein Testfeld mit 100% Licht der Spektralfarbe 660 nm. Bei dieser Dressur fielen die relativen Wahlhäufigkeiten bei einem Vergleichsstimulus von 70% Projektorweiß + 30% 660 nm unter die Schwelle von 70%. Das Mischlicht an der 70% Schwelle betrug hier 62% Projektorweiß + 38% 660 nm. Nun wurden die Fische auf 70% Projektorweiß + 30% 660 nm dressiert, da aufgrund der Neutralgraufilter keine genauere Abstufung möglich war. Vergleichsstimulus war zunächst wieder 100% Licht der Spektralfarbe 660 nm, welchem wiederum zunehmend Projektorweiß zugemischt wurde, bis die Fische den Dressurstimulus nicht mehr vom Vergleichsstimulus unterscheiden konnten. Dies war hier bei einem Mischlicht von 45% Projektorweiß + 55% 660 nm an der Schwelle der Fall. Wiederum wurden die Fische auf das Mischlicht dressiert, welches als erstes unter der Schwelle lag, Vergleichsstimulus war 100% Licht der Spektralfarbe 660 nm. Bei einem Mischlicht von 34% Projektorweiß + 66% 660 nm sank die Wahlhäufigkeit unter die Schwelle von 70%. Nun wurden die Fische auf 40% Projektorweiß + 60% 660 nm dressiert. Wie Abbildung 3.19 zeigt, waren sie nicht mehr in der Lage, eine Unterscheidung zwischen dem Mischlicht 40% Projektorweiß + 60% 660 nm und dem Vergleichsstimulus von 100% 660 nm zu treffen, somit war die Schwelle erreicht.



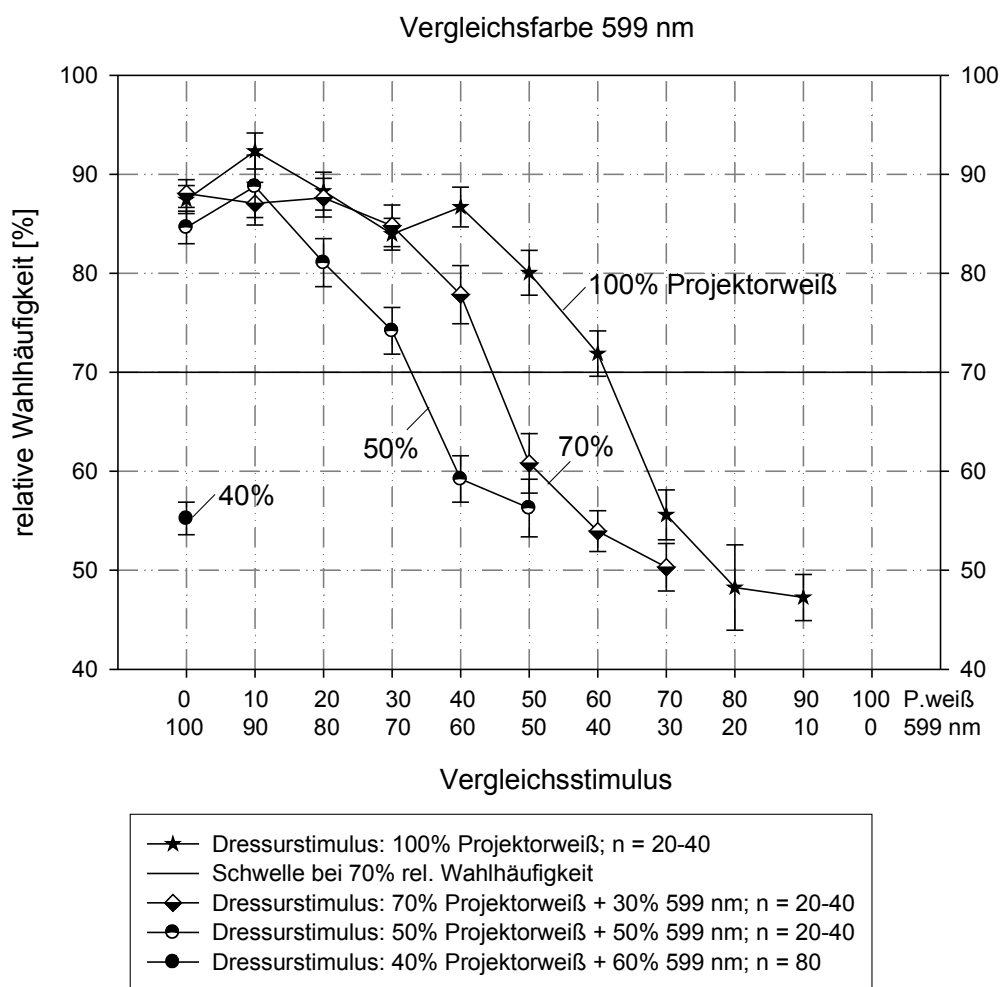


**Abbildung 3.19:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 13, 14 und 15 für die verschiedenen Dressurstimuli als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 660 nm des Vergleichsstimulus.

### 3.3.2 Dressur: Projektorweiß, Vergleichsfarbe: 599 nm

In diesem Versuch wurden 4 Goldfische (13, 14, 15 und 16) auf 100% Projektorweiß dressiert, als Vergleichsstimulus diente 100% Licht der Spektralfarbe 599 nm, welches im Versuchsverlauf variiert wurde (Abb. 3.20). Bei einem Mischlicht von 61% Projektorweiß + 39% 599 nm lag die relative Wahlhäufigkeit auf der Schwelle von 70%. Im nächsten Versuch wurden die Fische auf 70% Projektorweiß + 30% 599 nm dressiert, Vergleichsstimulus war 100% Licht der Spektralfarbe 599 nm. Nun wurde dem Vergleichsstimulus immer mehr Projektorweiß beigemischt, bis die Fische den Vergleichsstimulus nicht mehr sicher von ihrem Dressurstimulus 70% Projektorweiß +

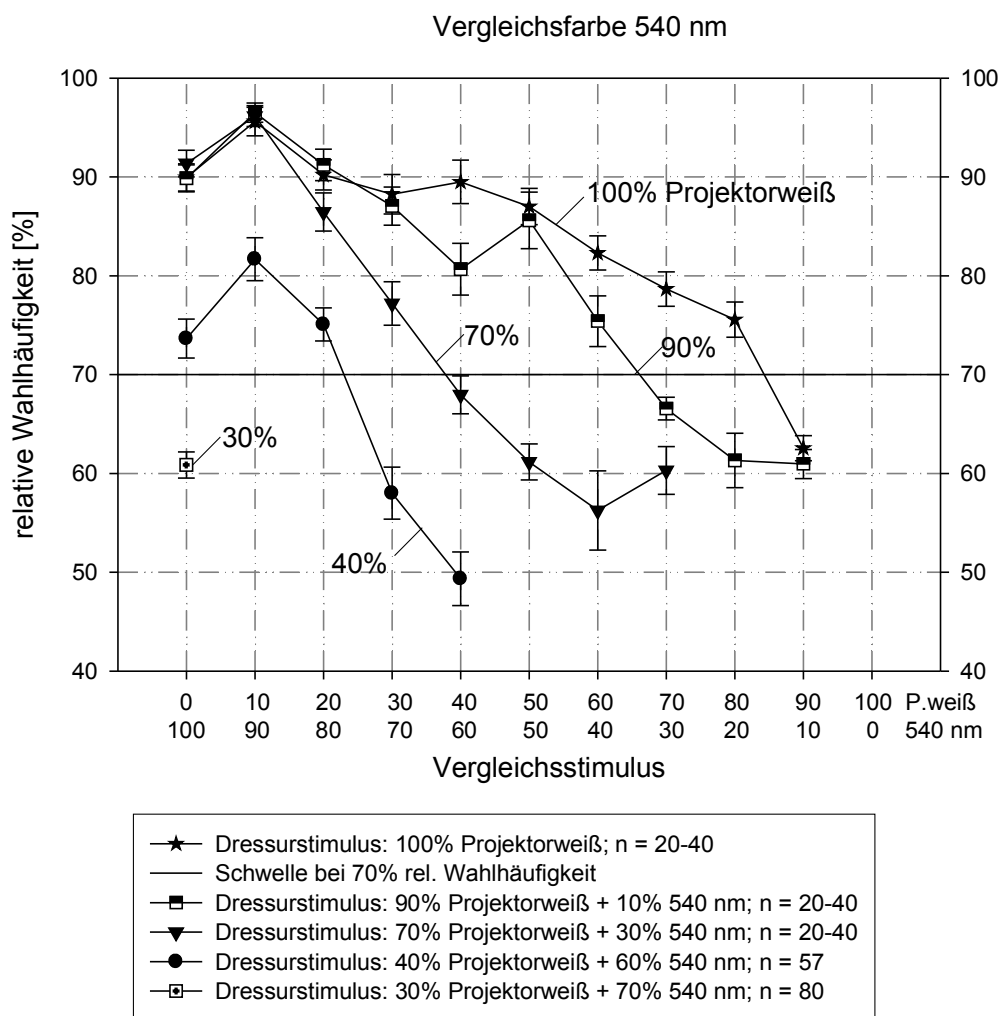
30% 599 nm unterscheiden konnten. Dies war bei einem Mischlicht mit 45% Projektorweiß + 55% 599 nm der Fall. Das Mischlicht 50% Projektorweiß + 50% 599 nm, welches unter der 70% Schwelle lag, diente im folgenden Versuch als Dressurstimulus. Bei einem Mischlicht von 33% Projektorweiß + 67% 599 nm als Vergleichsstimulus fielen die Wahlen der Fische auf die 70% Schwelle. Nun wurden die Fische auf 40% Projektorweiß + 60% 599 nm dressiert, welches sie nicht mehr vom Vergleichsstimulus 100% 599 nm unterscheiden konnten. Die Schwelle ist somit erreicht.



**Abbildung 3.20:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 13, 14, 15 und 16 für die verschiedenen Dressurstimuli als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 599 nm des Vergleichsstimulus.

### 3.3.3 Dressur: Projektorweiß, Vergleichsfarbe: 540 nm

In diesem Versuch wurden die gleichen vier Fische wie zuvor auf 100% Projektorweiß dressiert, Vergleichsstimulus war das Testfeld mit 100% Licht der Spektralfarbe 540 nm. Hier fällt die relative Wahlhäufigkeit erst bei einem Mischlicht von 85% Projektorweiß + 15% 540 nm auf die 70% Schwelle (Abb. 3.21). Nun wurden die Fische auf 90% Projektorweiß + 10% 540 nm dressiert und als Vergleichsstimulus bekamen sie 100% Licht der Spektralfarbe 540 nm gezeigt. Bei einem Mischlicht mit 68% Projektorweiß + 32% 540 nm fielen die relativen Wahlhäufigkeiten auf die 70% Schwelle. Der neue Dressurstimulus bestand nun aus 70% Projektorweiß + 30% 540 nm, welchen die Fische bei einem Vergleichsstimulus von 40% Projektorweiß + 60% 540 nm nicht mehr sicher wählen konnten. Dieses Mischlicht diente im folgenden Versuch als Dressurstimulus. Wie in Abbildung 3.21 zu erkennen ist, liegt die relative Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus 40% Projektorweiß + 60% 540 nm gegen 100% 540 nm bei 73%, die Fische können den Dressurstimulus noch vom Vergleichsstimulus unterscheiden. Die relative Wahlhäufigkeit der Fische fiel bei 23% Projektorweiß + 77% 540 nm auf die Schwelle von 70%. Nun wurden die Fische auf 30% Projektorweiß + 70% 540 nm gegen 100% 540 nm dressiert. Dieses Mischlicht konnte nicht mehr von einem Vergleichsstimulus unterschieden werden. Die Schwelle für die Spektralfarbe 540 nm liegt somit bei 30% Projektorweiß + 70% 540 nm.



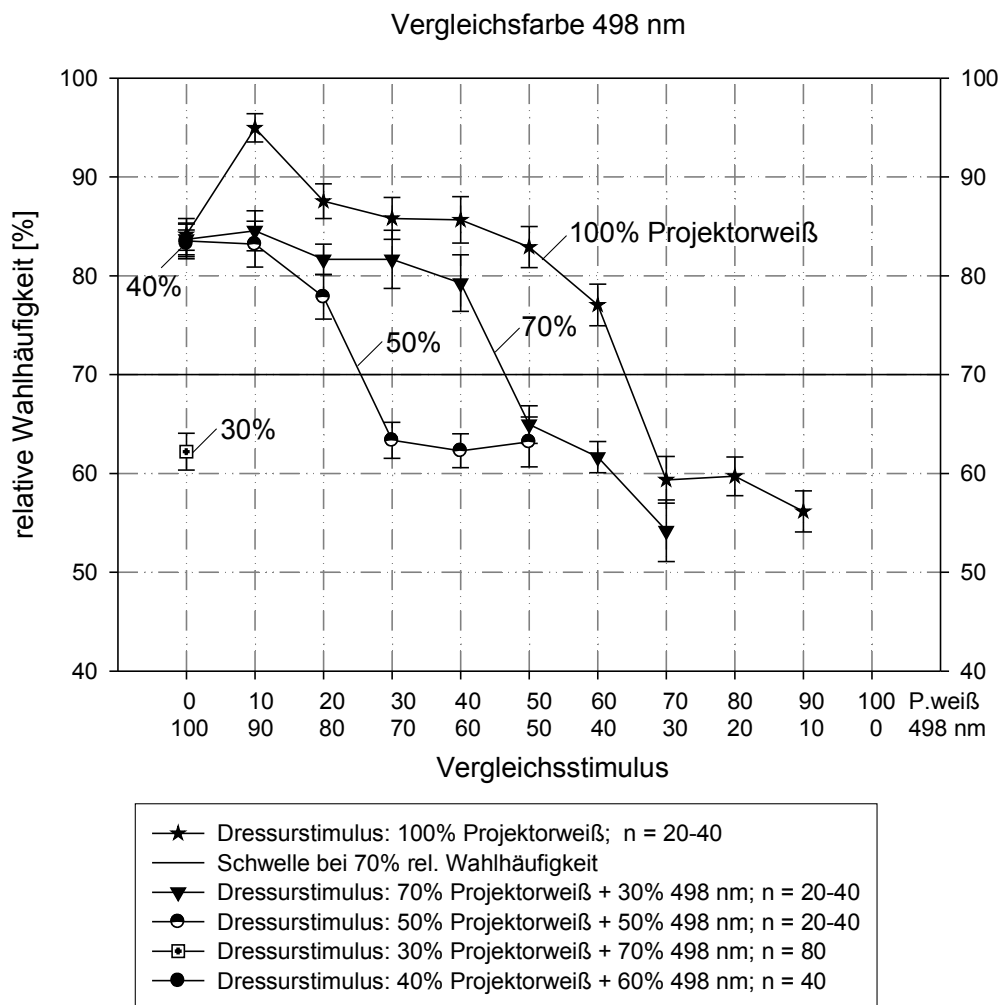
**Abbildung 3.21:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 13, 14, 15 und 16 für die verschiedenen Dressurstimuli als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 540 nm des Vergleichsstimulus.

### 3.3.4 Dressur: Projektorweiß, Vergleichsfarbe: 498 nm

Die Fische 13, 14, 15 und 16 wurden auf Projektorweiß dressiert, Vergleichsstimulus war in diesem Versuch Licht der Spektralfarbe 498 nm. Auch in diesem Versuch wurde dem Vergleichsstimulus in 10er-Schritten immer mehr Projektorweiß beigemischt, bis die Fische das Mischlicht nicht mehr vom Dressurstimulus unterscheiden konnten. Im ersten Versuch fiel die Wahlhäufigkeit bei einem Mischlicht von 64% Projektorweiß + 36% 498 nm auf die 70% Schwelle. Die Fische wurden im folgenden Versuch auf 70% Projektorweiß + 30% 498 nm dressiert und der Vergleichsstimulus war wieder 100% 498 nm. Die Wahlhäufigkeit der Fische fiel bei einem Mischlicht von 48%

---

Projektorweiß + 52% 498 nm auf die Schwelle von 70%. Im dritten Versuch wurden die Fische auf 50% Projektorweiß + 50% 498 nm dressiert. Die Tiere zeigten bereits bei einem Mischlicht von 26% Projektorweiß + 74% 498 nm, dass sie diesen Stimulus nicht mehr sicher von ihrem Dressurstimulus unterscheiden konnten. Im vierten Versuch wurden die Fische auf 30% Projektorweiß + 70% 498nm dressiert. Wie in Abbildung 3.22 zu erkennen ist, lag hier die relative Wahlhäufigkeit nach 80 Messungen bei 62%. Die Fische waren somit nicht mehr in der Lage diese Unterscheidung zu erlernen. Um sicher zu gehen, dass dies auch die tatsächliche Schwelle der Spektralfarbe 498 nm ist, wurden die Fische nun noch auf 40% Projektorweiß + 60% 498 nm dressiert. Die relative Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus betrug hier 83%, die Fische konnten somit die Dressur erlernen und die zuvor bestimmte Schwelle konnte bestätigt werden.



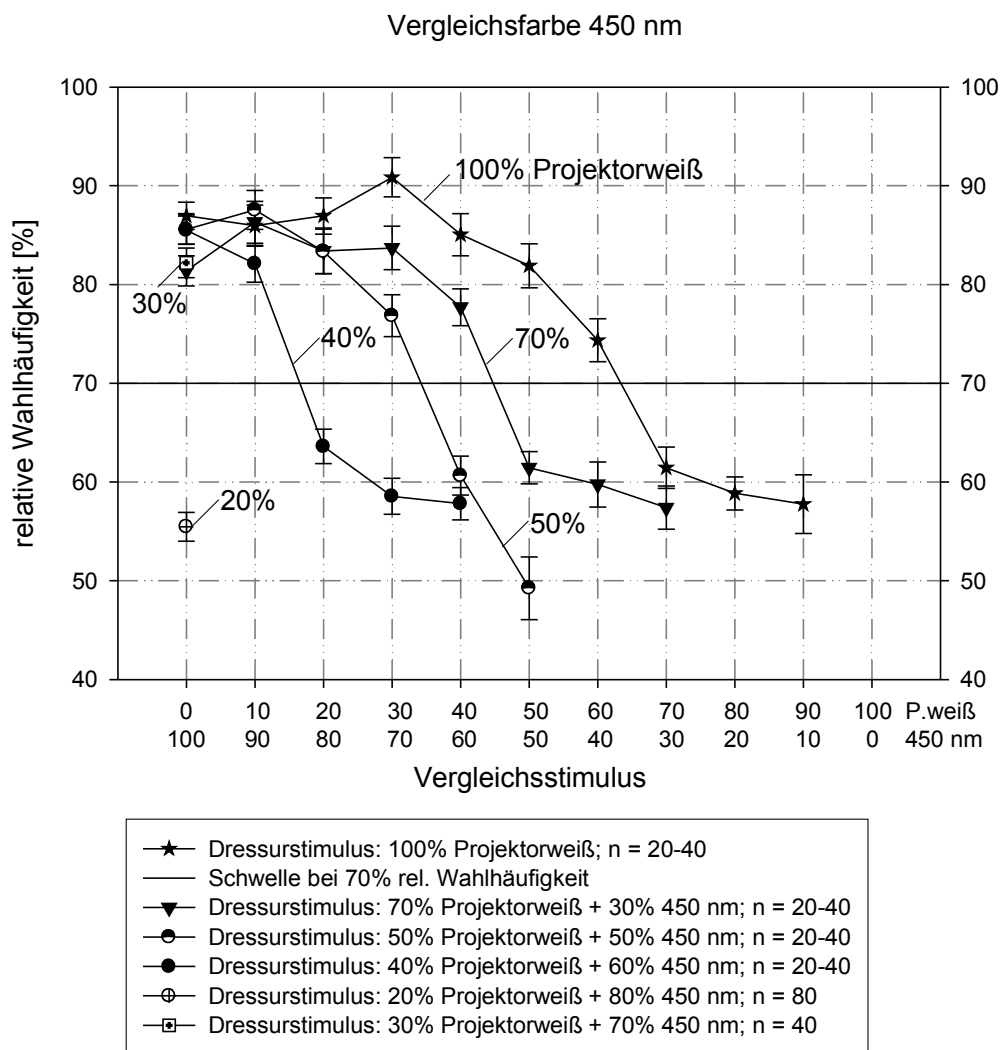
**Abbildung 3.22:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 13, 14, 15 und 16 für die verschiedenen Dressurstimuli als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 498 nm des Vergleichsstimulus.

### 3.3.5 Dressur: Projektorweiß, Vergleichsfarbe: 450 nm

Im letzten Versuch dieser Versuchsreihe wurden die Fische auf Projektorweiß dressiert, Vergleichsstimulus war hier 100% Licht der Spektralfarbe 450 nm. Bei einem Mischungsverhältnis von 63% Projektorweiß + 37% 450 nm fiel die relative Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus auf die Schwelle. Die Fische konnten den Dressurstimulus somit nicht mehr sicher erkennen. Die Tiere wurden nun auf 70%

---

Projektorweiß + 30% 450 nm dressiert, der Vergleichsstimulus war auch hier wieder 100% Licht der Spektralfarbe 450 nm, welchem in 10er-Schritten immer mehr Projektorweiß beigemischt wurde. Die Fische konnten den Dressurstimulus nicht mehr sicher von einem Mischlicht bestehend aus 45% Projektorweiß + 55% 450 nm unterscheiden. Das Mischlicht unter der 70% Schwelle, 50% Projektorweiß + 50% 450 nm, wurde nun zum neuen Dressurstimulus. Bei einem Mischlicht von 34% Projektorweiß + 66% 450 nm fiel die relative Wahlhäufigkeit auf die Schwelle. Im nächsten Versuch wurden die Fische auf 40% Projektorweiß + 60% 450 nm dressiert, hier konnte bei einem Vergleichsstimulus von 20% Projektorweiß + 80% 450 nm keine Unterscheidung zum Dressurstimulus mehr getroffen werden. Nun wurde auf dieses Mischlicht dressiert. Wie Abbildung 3.23 zeigt konnten die Fische diese Dressur nicht mehr erlernen. Um die Schwelle einzugrenzen wurden die Tiere noch auf 30% Projektorweiß + 70% 450 nm dressiert, als Vergleichsstimulus diente 100% Licht der Spektralfarbe 450 nm. Die relative Wahlhäufigkeit für den Dressurstimulus lag hier bei 82%. Die zuvor gefundene Schwelle konnte somit bestätigt werden.



**Abbildung 3.23:** Relative Wahlfähigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 13, 14, 15 und 16 für die verschiedenen Dressurstimuli als Funktion des Mischungsverhältnisses aus Projektorweiß und 450 nm des Vergleichsstimulus.

### 3.4 Transfertests

In den folgenden Transfertests soll der unter 3.2 und 3.3 bestimmte Bereich, indem Projektorweiß und Mischlicht nicht mehr unterschieden werden konnten, näher charakterisiert werden. Des Weiteren soll untersucht werden, ob sich die Unterscheidung der Fische bei Gabe von Xenonweiß anstelle von Projektorweiß verändert und ob die Fische einen Unterschied zwischen Xenonweiß und Projektorweiß erkennen.

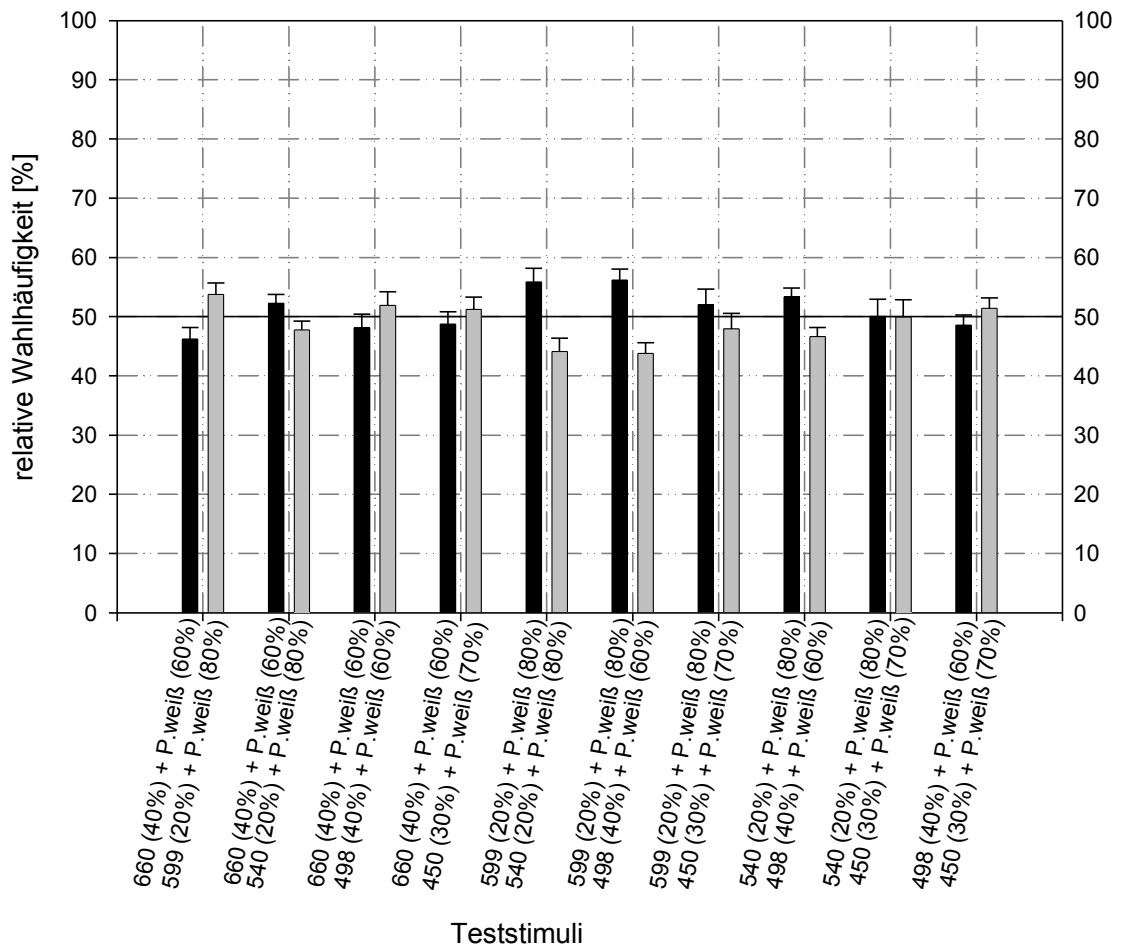


### 3.4.1 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 1

In diesem Transfertest wurden die zuvor unter 3.2 bestimmten Mischlichter, bei denen keine Unterscheidung mehr zum Projektorweiß möglich war, gegeneinander getestet. Die Fische 13, 14, 15 und 16 bekamen zu Beginn abwechselnd 100% der Spektralfarben 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm gegen 100% Projektorweiß gezeigt; belohnt wurden die Fische beim Testfeld mit Projektorweiß. Nach 25 Schnappern wurde die Interferenzfarbe gewechselt, so dass den Fischen vier Farben innerhalb einer Messung gezeigt wurden. Dies sollte zum einen bewirken, dass sich die Fische an den schnellen Wechsel der Farben gewöhnten und zum anderen sollten die Fische lernen, dass nur Projektorweiß richtig ist. Hatten die Fische dies gelernt, wurde mit dem Transfertest begonnen. Dabei wurde den Fischen zwei Mischlichter, welche zuvor in 3.2 die Schwellen darstellten, gezeigt. In der folgenden Tabelle 3.1 sind die Kombinationen der Mischlichter aufgeführt.

Dressur: 100% Projektorweiß (+) gegen jeweils 100% 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm (-)
Transfertest:
660 nm (40%) + Projektorweiß (60%) gegen 599 nm (20%) + Projektorweiß (80%)
660 nm (40%) + Projektorweiß (60%) gegen 540 nm (20%) + Projektorweiß (80%)
660 nm (40%) + Projektorweiß (60%) gegen 498 nm (40%) + Projektorweiß (60%)
660 nm (40%) + Projektorweiß (60%) gegen 450 nm (30%) + Projektorweiß (70%)
599 nm (20%) + Projektorweiß (80%) gegen 540 nm (20%) + Projektorweiß (80%)
599 nm (20%) + Projektorweiß (80%) gegen 498 nm (40%) + Projektorweiß (60%)
599 nm (20%) + Projektorweiß (80%) gegen 450 nm (30%) + Projektorweiß (70%)
540 nm (20%) + Projektorweiß (80%) gegen 498 nm (40%) + Projektorweiß (60%)
540 nm (20%) + Projektorweiß (80%) gegen 450 nm (30%) + Projektorweiß (70%)
498 nm (40%) + Projektorweiß (60%) gegen 450 nm (30%) + Projektorweiß (70%)

**Tabelle 3.1:** Kombinationen der Mischlichter in Transfertest 1.



**Abbildung 3.24:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 13, 14, 15 und 16 im Transfertest zwischen verschiedenen Mischlichtern. Pro Teststimulus wurden 20 Messungen durchgeführt.

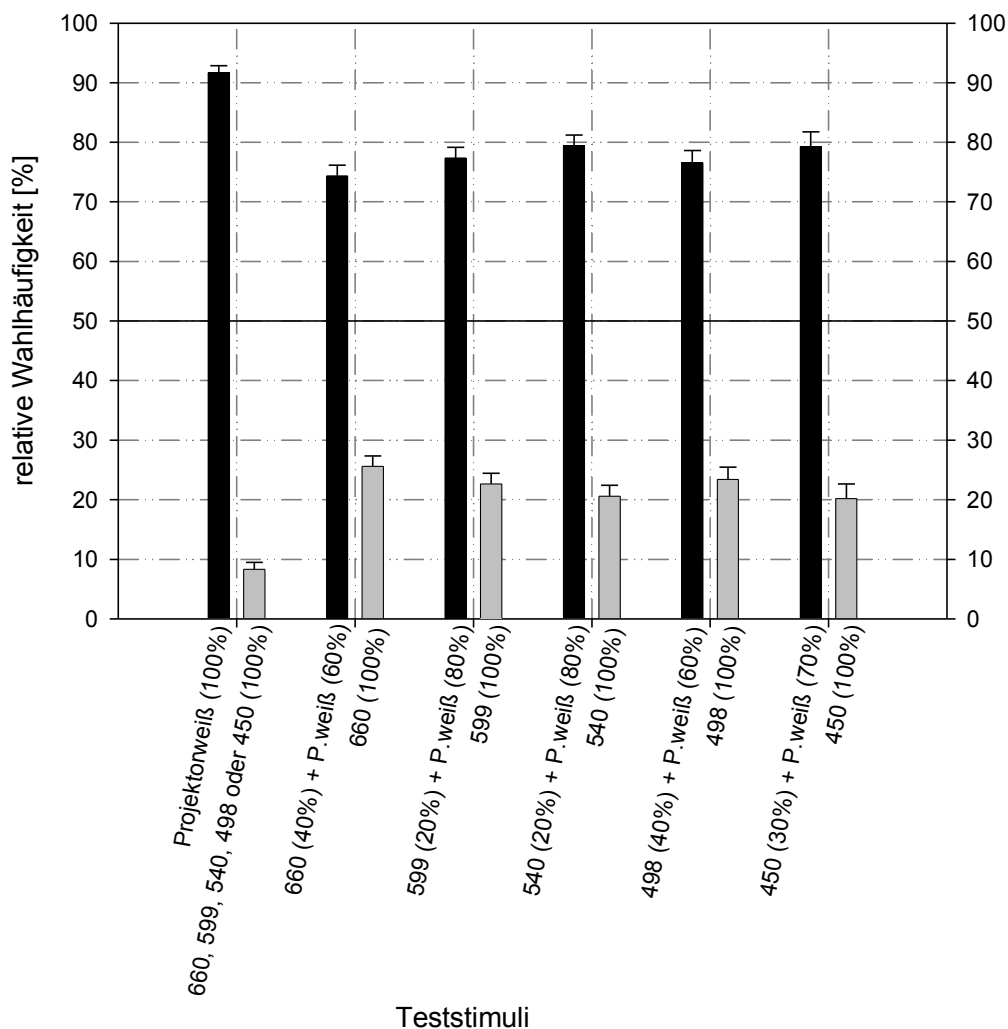
In Abbildung 3.24 ist zu erkennen, dass die relative Wahlhäufigkeit der Fische für die einzelnen Mischlichter nicht über 56,2% steigen, des Weiteren sind die Fehlerbalken sehr klein. Dies deutet darauf hin, dass die Fische die gezeigten Mischlichter nicht voneinander unterscheiden können.

### 3.4.2 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 2

In Transfertest 2 wurden die Fische 13, 14, 15 und 16 auf Projektorweiß dressiert, als Vergleichsstimulus diente 100% der Spektralfarben 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm. In den Transfertests bekamen die Fische Mischlichter gegen die entsprechende Spektralfarbe, welche im Mischlicht vorhanden ist, gezeigt (Tabelle 3.2). Die Mischlichter stammen aus 3.2 und stellen die Schwellen dar, bei denen die Fische 2, 3, 4 und 11 nicht mehr in der Lage waren diese von Projektorweiß zu unterscheiden. Nun soll untersucht werden, ob die Fische 13, 14, 15 und 16, welche auf Projektorweiß dressiert sind, dies können. Des Weiteren soll dieser Transferversuch auch als Kontrollversuch zu 3.3 dienen. Würden die Fische keinen Unterschied mehr zwischen Mischlicht und Spektralfarbe erkennen können, wäre ein Fehler bei diesem Versuch (Dressur auf Projektorweiß gegen monochromatisches Licht) nicht auszuschließen, da die Fische diese Mischlichter zuvor in Versuch 2 noch von 100% Farbe unterscheiden konnten. Entspricht dagegen das Mischlicht dem Projektorweiß, sollten die Fische dies sehr gut von der Spektralfarbe unterscheiden können.

Dressur: 100% Projektorweiß (+) gegen jeweils 100% 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm (-)
Transfertest:
660 nm (40%) + Projektorweiß (60%) gegen 660 nm (100%)
599 nm (20%) + Projektorweiß (80%) gegen 599 nm (100%)
540 nm (20%) + Projektorweiß (80%) gegen 540 nm (100%)
498 nm (40%) + Projektorweiß (60%) gegen 498 nm (100%)
450 nm (30%) + Projektorweiß (70%) gegen 450 nm (100%)

**Tabelle 3.2:** Verwendete Teststimuli in Transfertest 2



**Abbildung 3.25:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 13, 14, 15 und 16 im Transfertest zwischen Mischlichter und Spektralfarbe nach Dressur auf Projektorweiß.

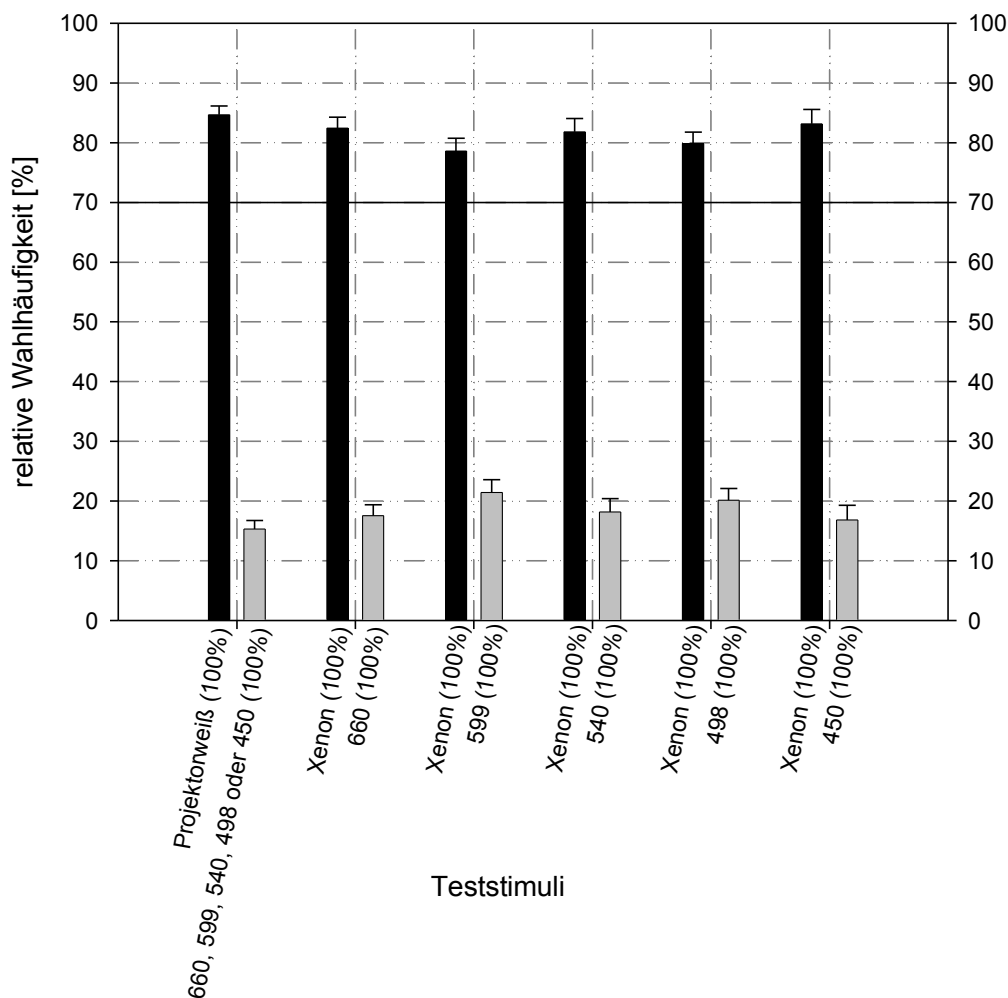
Wie Abbildung 3.25 zeigt, haben die Fische 13, 14, 15 und 16 keine Probleme die Mischlichter von der jeweiligen Interferenzfarbe zu unterscheiden. Die relativen Wahlhäufigkeiten liegen alle über 70%.

### 3.4.3 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 3

In diesem Transfertest sollte untersucht werden, ob die Goldfische Xenonweiß von Lichtern der Spektralfarbe 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm unterscheiden können. Aus 3.3 war bekannt, dass die Fische keinerlei Schwierigkeiten bei der Unterscheidung von 100% Projektorweiß und 100% Farbe hatten. Deshalb wurden die Fische 13, 14, 15 und 16, welche schon auf Projektorweiß dressiert waren, verwendet. Zur Auffrischung wurde den Fischen zu Beginn des Transfertests abwechselnd 100% der Spektralfarben 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm gegen 100% Projektorweiß gezeigt, wobei sie weiterhin bei Projektorweiß belohnt wurden. Zeigten sie ein sicheres Wahlverhalten, wurde mit den Transfertests (Tabelle 3.3) begonnen. In Abbildung 3.26 sind die Mittelwerte der relativen Wahlhäufigkeiten über den Teststimuli aufgetragen. Zu erkennen ist, dass die Fische keine Probleme bei der Unterscheidung der gezeigten Teststimuli hatten. Die Fische bevorzugten eindeutig das Xenonweiß gegenüber der Spektralfarbe. Dies lässt darauf schließen, dass das Xenonweiß ähnlich dem zuvor erlernten Dressurstimulus Projektorweiß ist. Wie ähnlich, soll in den kommenden Versuchen untersucht werden.

Dressur: 100% Projektorweiß (+) gegen jeweils 100% 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm (-)
Transfertest:
Xenon (100%) gegen 660 nm (100%)
Xenon (100%) gegen 599 nm (100%)
Xenon (100%) gegen 540 nm (100%)
Xenon (100%) gegen 498 nm (100%)
Xenon (100%) gegen 450 nm (100%)

**Tabelle 3.3:** Verwendete Teststimuli in Transfertest 3



**Abbildung 3.26:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 13, 14, 15 und 16 im Transfertest zwischen Xenonweiß und Spektralfarbe nach Dressur auf Projektorweiß.

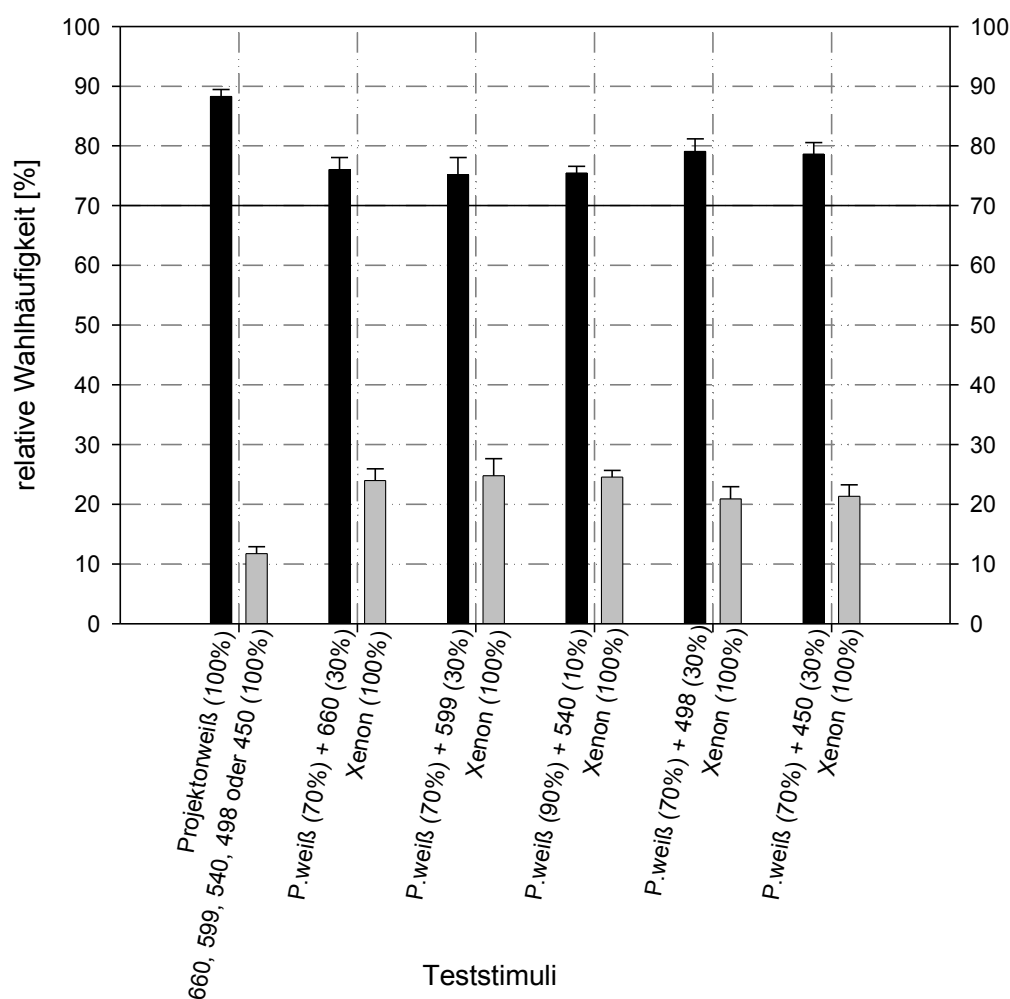
#### 3.4.4 Dressur auf Projektorweiß: Transfertest 4

Um genauer zu untersuchen, wie ähnlich oder unterschiedlich Xenonweiß und Projektorweiß für die Fische ist, werden im folgenden Transfertest die Mischlichter aus 3.3, bei dem die Fische 13, 14, 15 und 16 zum ersten mal keine Unterscheidung mehr treffen konnten, verwendet und den Fischen gegen Xenonweiß dargeboten (Tabelle 3.4). Wie aus Abbildung 3.27 zu erkennen ist, liegen die relativen Wahlhäufigkeiten für die Mischlichter alle über der Schwelle von 70%. Die Fische konnten somit zwischen dem Mischlicht, welches Projektorweiß und Farbe enthält und dem Xenonweiß

unterscheiden. Im Versuch „Dressur auf Projektorweiß gegen farbiges Licht“ hingegen konnten die Fische diese Mischlichter nicht mehr von Projektorweiß unterscheiden. Das heißt, dass Xenonweiß und Projektorweiß unterschiedlich sind.

Dressur: 100% Projektorweiß (+) gegen 100% Spektralfarbe (660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm oder 450 nm) (-)
Transfertest:
Projektorweiß (70%) + 660 nm (30%) gegen Xenon (100%)
Projektorweiß (70%) + 599 nm (30%) gegen Xenon (100%)
Projektorweiß (90%) + 540 nm (10%) gegen Xenon (100%)
Projektorweiß (70%) + 498 nm (30%) gegen Xenon (100%)
Projektorweiß (70%) + 450 nm (30%) gegen Xenon (100%)

**Tabelle 3.4:** Verwendete Teststimuli in Transfertest 4



**Abbildung 3.27:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 13, 14, 15 und 16 im Transfertest zwischen Mischlichter und Xenonweiß nach Dressur auf Projektorweiß.

### 3.4.5 Dressur auf farbiges Licht: Transfertest 5

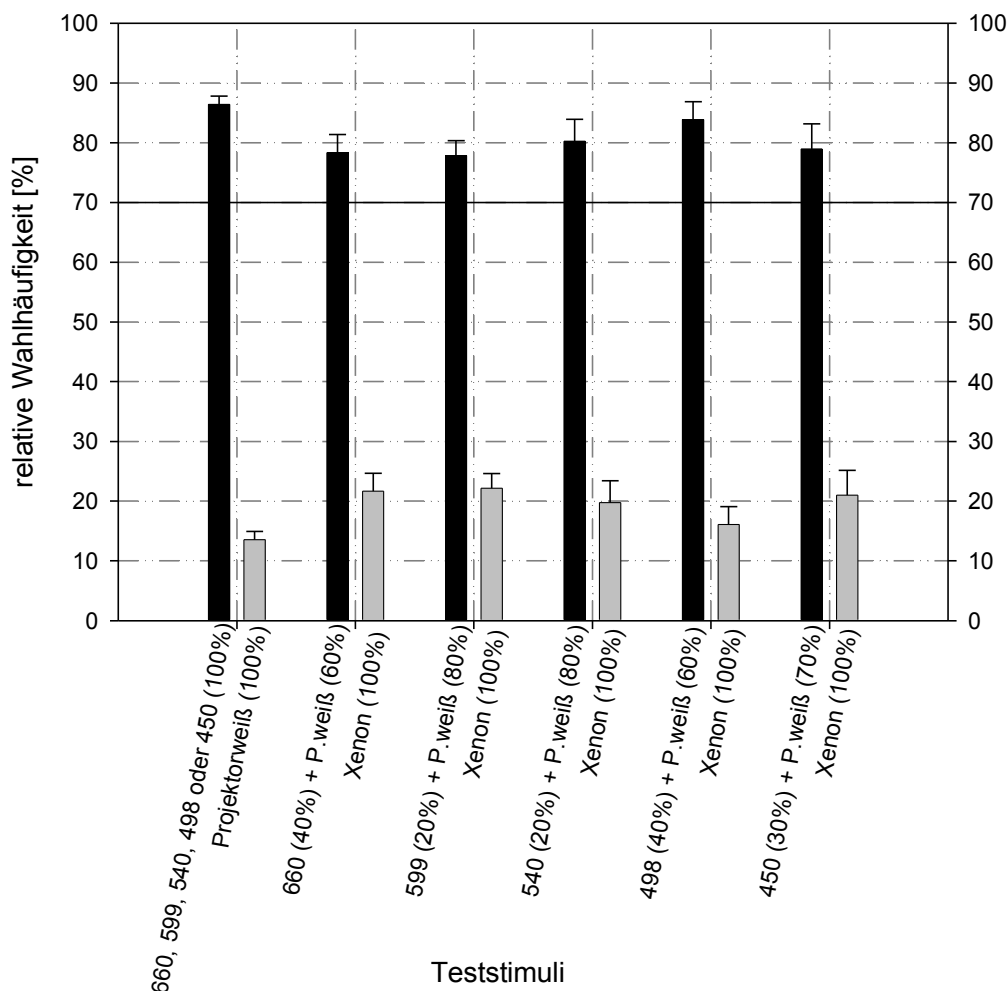
Bei diesem Transfertest kamen wieder die Fische 2, 3, 4 und 11, welche auf Farbe dressiert sind, zum Einsatz. Die Goldfische erhielten als Teststimuli die Schwellenmischlichter aus 3.2 gegen Xenonweiß (Tabelle 3.5). Nach 25mal Schnappen wurden die Teststimuli ausgeblendet und ihre Ausgangsdressur (Spektralfarbe (+) gegen Projektorweiß (-)) gezeigt, wobei bei der im Schwellenmischlicht enthaltenen Spektralfarbe belohnt wurde. Wie aus Abbildung 3.28 zu erkennen ist, liegen die relativen Wahlhäufigkeiten für die Mischlichter über der 70% Schwelle. Die Fische



konnten somit eine Unterscheidung zwischen den Teststimuli treffen und entschieden sich für das Mischlicht, indem ihre Dressurspektralfarbe enthalten war. Unter 3.2 konnten die gleichen Fische eben diese Mischlichter nicht mehr von Projektorweiß unterscheiden. Auch diese Ergebnisse zeigen, dass Xenonweiß und Projektorweiß unterschiedlich für die Fische sein muss.

Dressur: 100% Spektralfarbe (660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm oder 450 nm) gegen 100% Projektorweiß (-)
Transfertest:
660 nm (40%) + Projektorweiß (60%) gegen Xenon (100%)
599 nm (20%) + Projektorweiß (80%) gegen Xenon (100%)
540 nm (20%) + Projektorweiß (80%) gegen Xenon (100%)
498 nm (40%) + Projektorweiß (60%) gegen Xenon (100%)
450 nm (30%) + Projektorweiß (70%) gegen Xenon (100%)

**Tabelle 3.5:** Verwendete Teststimuli in Transfertest 5



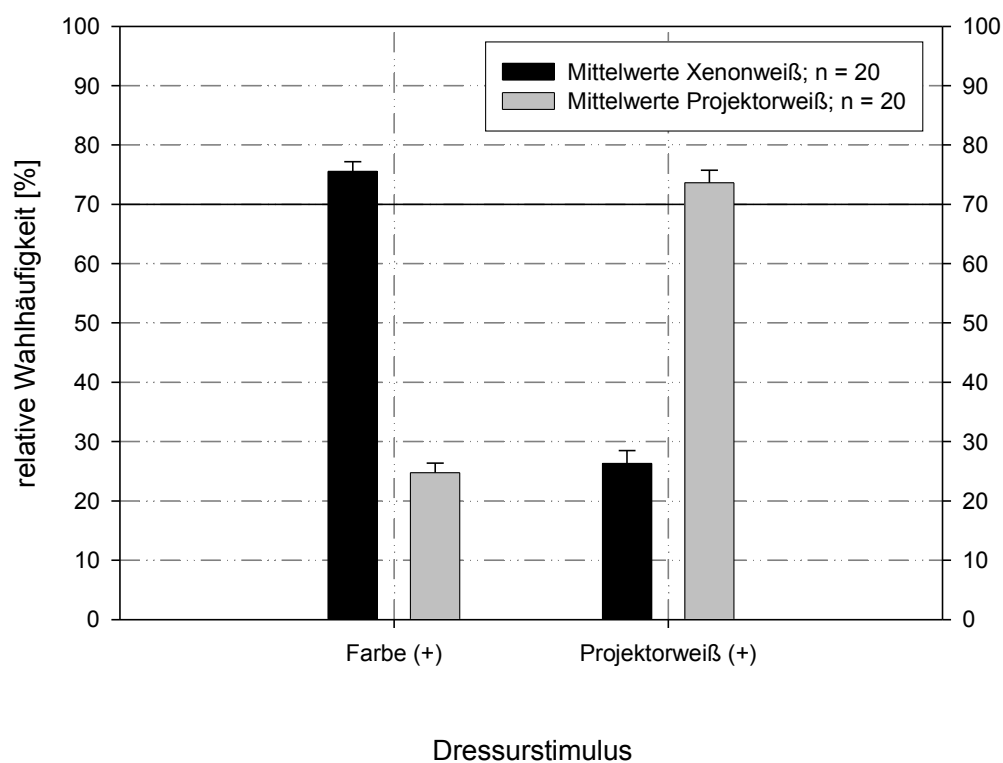
**Abbildung 3.28:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11 im Transfertest zwischen Mischlicht und Xenonweiß nach Dressur auf Spektralfarbe.

### 3.4.6 Transfertest 6

In diesem Transfertest kamen sowohl die Fische 2, 3, 4 und 11, als auch die Fische 13, 14, 15 und 16 zum Einsatz. Als letztes sollte noch untersucht werden, wie die unterschiedlichen Fische wählen, wenn sie in einem Transferversuch 100% Xenonweiß gegen 100% Projektorweiß (Tabelle 3.6) gezeigt bekommen. Abbildung 3.29 zeigt, dass die Fische, die auf Spektralfarbe dressiert sind, das Xenonweiß bevorzugen, und die Fische, die auf Projektorweiß dressiert sind, das Projektorweiß.

Fische 2, 3, 4 und 11	Fische 13, 14, 15 und 16
Spektralfarbe (+) / Projektorweiß (-)	Projektorweiß (+) / Spektralfarbe (-)
Projektorweiß (100%) gegen Xenon (100%)	Projektorweiß (100%) gegen Xenon (100%)

**Tabelle 3.6:** Verwendete Teststimuli in Transfertest 6



**Abbildung 3.29:** Relative Wahlhäufigkeit in Prozent aus den zusammengefassten Daten der Fische 2, 3, 4 und 11, sowie 13, 14, 15 und 16 für die Teststimuli Xenonweiß und Projektorweiß.

---

## 4 Diskussion

### 4.1 Allgemein

Ziel dieser Arbeit war es Farbunterschiede im Inneren des Farbtetraeders des Goldfisches zu untersuchen. Dabei sollte geklärt werden, 1) wie gut der Goldfisch Farben, die in der Grundfläche des Tetraeders liegen, unterscheiden kann, 2) wann die maximale Sättigung einer Farbe für den Goldfisch erreicht ist, und 3) ob „Weiß“ und „Xenonweiß“ Unterschiede in der Wahrnehmung hervorrufen und als „neutrale“ oder „unbunte“ Farben anzusehen sind.

Licht unterschiedlicher Wellenlänge ist für den Menschen unterschiedlich farbig. Da der Mensch ein Trichromat ist, beruht die Farbwahrnehmung auf dem Aktivitätsmuster der drei Zapfentypen. So erscheinen ihm Wellenlängen um 620 nm als „rötlich“ und Wellenlängen um 450 nm als „bläulich“. Werden alle drei Zapfentypen gleich stark erregt entsteht die Farbwahrnehmung „weiß“ oder „grau“, die keinen Farbcharakter besitzt. Da der Goldfisch ein Tetrachromat ist, stellt sich die Frage, ob und wie er die Farbe „weiß“ wahrnimmt. Für ihn sollte eine Farbe dann „weiß“ oder neutral erscheinen, wenn alle 4 Zapfen gleich stark erregt sind. NEUMEYER (1992) konnte in Farbmischexperimenten zeigen, dass eine additive Mischung aus weißlichem Licht eines Projektors und UV (360 nm) vom Goldfisch mit Xenonweiß, das UV enthält, verwechselt wird. Wenn nun Weiß mit UV oder Xenonweiß dem Fisch als „neutral“ erscheinen, wie sieht dann für ihn Weiß ohne UV aus? Man vermutet, dass solch eine Farbe aus 3 wahrgenommenen Farbkomponenten bestehen könnte. Solch eine Farbe wurde als „ternäre“ Farbe bezeichnet (THOMPSON et al, 1992).

In den hier beschriebenen Versuchen wurden die Goldfische vor verschiedene Aufgaben gestellt: Die erste Versuchsreihe beinhaltete die Dressur auf monochromatisches Licht. In der zweiten Versuchsreihe wurden 4 weitere Fische auf Projektorweiß dressiert. In beiden Versuchsreihen bestanden die Vergleichsstimuli aus einem Mischlicht aus Spektralfarbe und Projektorweiß. In den Transfertests wurden den Fischen zwei Teststimuli gleichzeitig präsentiert. Nach 25maligem Schnappen bekamen sie wieder ihre Dressurstimuli gezeigt und wurden belohnt. Die Fische mussten in den Transfertests also ihren zuvor erlernten Dressurstimulus im Gedächtnis mit den

---

Teststimuli vergleichen und entscheiden, welcher Teststimulus dem Dressurstimulus ähnlicher sieht. Die Versuche sollten das Sättigungssehen beim Goldfisch näher charakterisieren und die Frage klären wie der Goldfisch „Weiß“ wahrnimmt. In der dritten Versuchsreihe mussten die Goldfische in Transfertests Mischlichter bzw. Projektorweiß von Xenonweiß unterscheiden.

## **4.2 Darstellung der Ergebnisse in der Grundfläche des Farbendreiecks**

### **4.2.1 Dressur auf monochromatisches Licht**

In diesem Versuchsabschnitt wurden die Goldfische 2, 3, 4 und 11 nacheinander erfolgreich (Abb. 3.14 bis 3.18) auf 100% monochromatisches Licht der jeweiligen Wellenlängen (660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm oder 450 nm) dressiert. Alle 4 Fische erlernten die Dressurfarbe schnell und zuverlässig. Als Vergleichstimulus diente zunächst 100% Projektorweiß. Wurde dem Weißlicht zunehmend Spektralfarbe beigemischt, zeigten die Fische eine Abnahme in der Unterscheidungsfähigkeit. Auch das Verhalten der Fische wurde hektischer, und sie mussten oft mehrmals anschwimmen um eine Entscheidung zu treffen, wenn sich der Vergleichsstimulus dem Dressurstimulus in der Farbe annäherte. Im nächsten Schritt war der Dressurstimulus eine Mischung aus Spektralfarbe und Weiß (der Schwellenwert des ersten Versuches). Die einzelnen Kurven in dieser Versuchsreihe zeigen eine sigmoide Form, bei der die Kurve von einer Antwort nahe 90% relativer Wahlhäufigkeit bei leichten Unterscheidungsaufgaben auf eine niedrige Antwort von 50-60% absinkt. Je mehr Projektorweiß im Dressurstimulus enthalten war, desto früher fallen die Kurven, die ihre sigmoide Form beibehalten, ab. Die Ergebnisse in den Abbildungen 3.14 bis 3.18 zeigen, dass die Fische für die verschiedenen Dressurwellenlängen unterschiedlich viele Tests benötigten bis sie ein Mischlicht nicht mehr von Projektorweiß unterscheiden konnten. So benötigen die Fische bei 540 nm und 498 nm nur 4 Tests um die Schwelle zu erreichen. Bei den Dressurwellenlängen 660 nm, 599 nm und 450 nm dagegen benötigten sie einen Test mehr. Auch fällt auf, dass die Schwelle bei einem Dressurstimulus von 100% 540 nm „sehr früh“ abfällt. Dies zeigt, dass nur wenig 540 nm zum Projektorweiß beigemischt werden muss, damit die Fische dieses Mischlicht

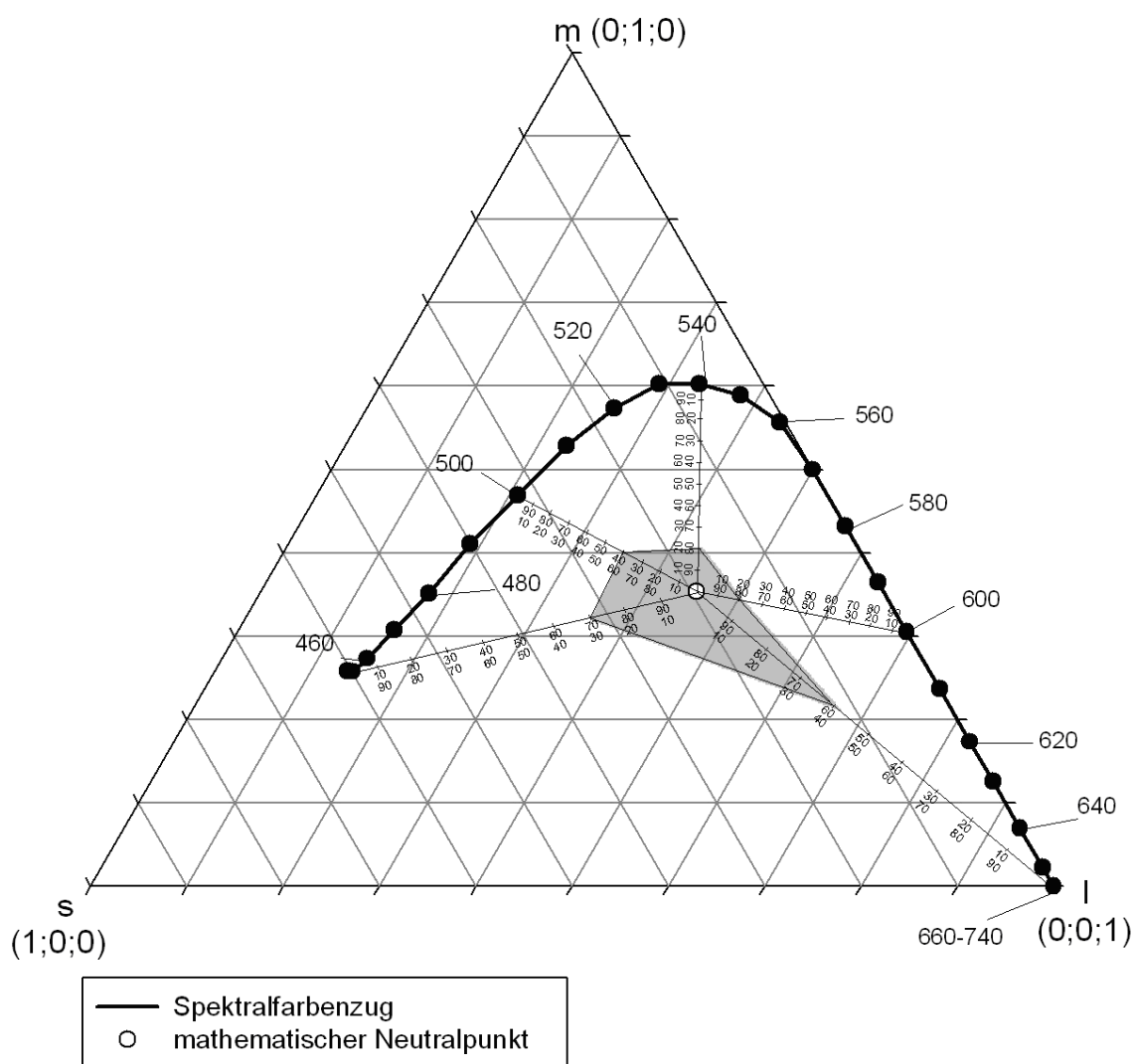
nicht mehr von 100% 540 nm unterscheiden können. Hier sollen nun nicht mehr die einzelnen Schritte bei einer Dressurwellenlänge betrachtet werden, sondern lediglich die Schwellen, bei denen die Fische eine Mischung aus Spektralfarbe und Projektorweiß nicht mehr von Projektorweiß unterscheiden können. Diese Unterscheidung konnte auch nach mehrmaligem Üben an unterschiedlichen Tagen nicht mehr erlernt werden.

Zum Vergleich der Schwellen der unterschiedlichen Spektralfarben werden die Mischlichter (Tabelle 4.1), bei denen die Fische keinen Unterschied mehr zum Projektorweiß feststellen konnten und dies auch nicht mehr erlernten, in die Grundfläche des Farbtetraeders des Goldfisches eingetragen und miteinander verbunden (Abb. 4.1). Die Eckpunkte des Dreiecks sind mit s, m und l benannt und repräsentieren die alleinige Erregung der S-, M- und L-Zapfen. Die Linien vom mathematischen Neutralpunkt zu den jeweiligen Interferenzfarben sind in 10er-Schritte unterteilt. Diese Schritte stellen die unterschiedlichen Mischlichter bei den verschiedenen Tests dar. Der mathematische Neutralpunkt errechnet sich aus den Flächenanteilen der auf eins normierten Zapfenkurven. Dadurch liegt er nicht in der Mitte des Grunddreiecks sondern verschiebt sich leicht in Richtung l-Ecke. Er wird im Folgenden als Punkt für das Projektorweiß angenommen. Der eigentliche gemessene Punkt für das Projektorlicht liegt etwas weiter im langwelligen Bereich. Da sich die Fische allerdings an das Projektorweiß adaptieren, verschiebt sich der gemessene Projektorweißpunkt in Richtung des errechneten Neutralpunktes. Damit das Projektorweiß sich nicht im Laufe des Experiments verändert, wurden die Projektoren immer 30 Minuten vor Beginn der Versuche angeschaltet.

Dressur:	Schwelle:
100% 660 nm (+) / 100% Projektorweiß (-)	40% 660 nm + 60% Projektorweiß
100% 599 nm (+) / 100% Projektorweiß (-)	20% 599 nm + 80% Projektorweiß
100% 540 nm (+) / 100% Projektorweiß (-)	20% 540 nm + 80% Projektorweiß
100% 498 nm (+) / 100% Projektorweiß (-)	40% 498 nm + 60% Projektorweiß
100% 450 nm (+) / 100% Projektorweiß (-)	30% 450 nm + 70% Projektorweiß

**Tabelle 4.1:** Schwellenwerte für die verschiedenen Dressurspektralfarben, bei denen das Mischlicht nicht mehr von 100% Projektorweiß unterschieden werden konnte.

Wie die Ergebnisse (Abb. 3.14 bis 3.18) und Tabelle 4.1 zeigen, können die Goldfische bei 599 nm und 540 nm mit einem geringen Farbanteil von 20% in der Mischfarbe, diese noch von Projektorweiß unterscheiden. Bei 660 nm und 498 nm benötigen die Fische hingegen einen höheren Farbanteil von 40% in der Mischfarbe, um diese von Projektorweiß unterscheiden zu können. Um dies graphisch darzustellen, wurden die endgültigen Schwellenmischlichter (Tabelle 4.1) in die Grundfläche des Tetraeders eingetragen.



**Abbildung 4.1:** Grundfläche des Farbtetraeders des Goldfisches mit Spektralfarbenzug zwischen 450 und 740 nm. Die Verbindungslinien zwischen den Spektralfarben und dem „Weißpunkt“ sind in 10er-Schritten unterteilt, die den Anteilen im Mischlicht entsprechen. Graue Fläche: keine Unterscheidung zum Projektorweiß möglich.

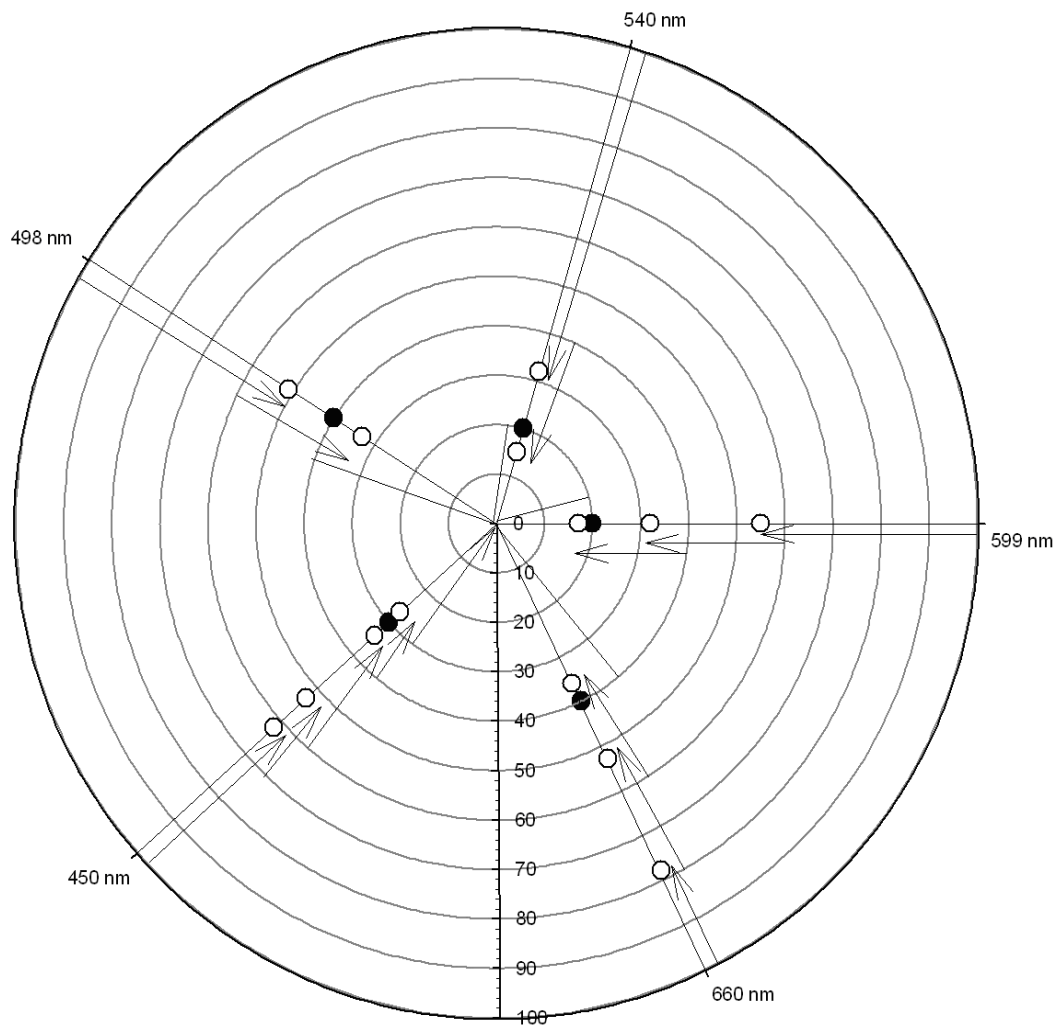
---

Die graue Fläche in Abbildung 4.1 zeigt den Bereich an, in dem die Fische nicht mehr in der Lage sind ein Mischlicht aus Projektorweiß und Spektralfarbe von Projektorweiß zu unterscheiden. Die Eckpunkte der fünfeckigen Fläche sind die endgültigen Schwellen der einzelnen Wellenlängen, die zuvor (3.2.1 – 3.2.5) ermittelt wurden. Diese Mischlichter können die Fische weder von Projektorweiß unterscheiden, noch kann diese Einstellung von den Fischen erlernt werden. Stimuli, die die Zapfen in einem Verhältnis erregen, der in diesen Bereich fällt, erscheinen dem Fisch wahrscheinlich neutral.

Dies zeigt auch Abbildung 4.2, welche ein Polarkoordinatensystem darstellt. In diesem zweidimensionalen Koordinatensystem ist jeder Punkt durch einen Winkel und einen Abstand definiert, wodurch diese Punkte leichter zu beschreiben sind, als dies in einem X- und Y-Koordinatensystem der Fall wäre. Auch sind in einem Polarkoordinatensystem die Abstände, im Gegensatz zur Grundfläche des Tetraeders, gleich. Hier sind in einem Polarkoordinatensystem durch Pfeile die Abstände zwischen dem jeweiligen Dressurstimulus und der Mischfarbe an der 70% Schwelle aufgetragen. Anders als in Abbildung 4.1 sind hier alle ermittelten Schwellen der Spektralfarben aufgetragen. Die Pfeile beginnen beim Dressurstimulus und enden bei der Mischfarbe an der 70% Schwelle, die nicht mehr vom Dressurstimulus zu unterscheiden ist. Die schwarzen Kreise stellen das Mischungsverhältnis dar, bei denen die Fische keine Unterscheidung mehr zum Projektorweiß treffen können und sind mit den Eckpunkten aus Abbildung 4.1 identisch. Diese Einstellung konnten die Goldfische auch nach langem Training nicht mehr erlernen. Die weißen Punkte sind die Mischlichter an der 70% Schwelle, die die Fische in den einzelnen Tests nicht mehr vom Dressurstimulus unterscheiden konnten. In den darauf folgenden Tests wurde auf das Mischlicht, welches unter der 70% Schwelle lag dressiert. So wurde z.B. auf die Spektralfarbe 450 nm (100%) dressiert (Beginn des Pfeils), Vergleichsstimulus war 100% Projektorweiß, welchem im Test immer mehr 450 nm beigemischt wurde. Bei einem Mischlicht an der 70% Schwelle von 64% 450 nm und 36% Projektorweiß (erster weißer Punkt, Ende des Pfeils) fand keine sichere Unterscheidung zum Projektorweiß mehr statt. Nun wurde auf das Mischlicht dressiert welches unter der 70% Schwelle lag (70% 450 nm und 30% Projektorweiß, Beginn des zweiten Pfeils), Vergleichsstimulus war wieder 100% Projektorweiß.



Auffällig an Abbildung 4.2 ist der lange Pfeil bei der Spektralfarbe 540 nm. Offenbar empfindet der Fisch den Bereich von 100% 540 nm bis zum ersten weißen Punkt bereits als farbig. Dies könnte darauf hindeuten, dass 540 nm eine stärker gesättigte Farbe ist als die anderen Spektralfarben.



**Abbildung 4.2:** Zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse nach Dressur auf Spektralfarbe (aus 3.2). Polarkoordinatensystem: aufgetragen sind die Mischlichter, bei denen die Fische keine Unterscheidung mehr zum Vergleichsstimulus treffen konnten. Die weißen Kreise stellen das Mischungsverhältnis an der 70% Schwelle dar, die schwarzen Kreise sind die Mischungsverhältnisse, bei denen keine Unterscheidung mehr zum Projektorweiß getroffen werden konnte. Die Pfeile stellen die Abstände zwischen dem jeweiligen Dressurstimulus und der 70% Schwelle dar.

In Tabelle 4.2 ist die Differenz der Farbanteile ( $\Delta$ -Farbe) berechnet, bei der die Goldfische das erste Mal unter die 70% Schwelle fallen.  $\Delta$ -Farbe errechnet sich, indem man die Prozentwerte der Farbe an der Schwelle von der Dressurfarbe (100%) subtrahiert. Es fällt auf, dass dem Vergleichsstimulus von 100% Projektorweiß nur 32% 540 nm beigemischt werden muss, um einen ebenmerklichen Unterschied (70% Wahlhäufigkeit) zur Spektralfarbe zu erzielen.

Dressur	Schwelle bei 70%	$\Delta$ -Farbe (%)
660 nm 100% (+) / Projektorweiß 100% (-)	78% 660 nm	22
599 nm 100% (+) / Projektorweiß 100% (-)	55% 599 nm	45
540 nm 100% (+) / Projektorweiß 100% (-)	32% 540 nm	68
498 nm 100% (+) / Projektorweiß 100% (-)	51% 498 nm	49
450 nm 100% (+) / Projektorweiß 100% (-)	62% 450 nm	38

**Tabelle 4.2:** Differenz der Farbanteile ( $\Delta$ -Farbe) zwischen 100% Spektralfarbe im Dressurstimulus und dem Prozentsatz der Spektralfarbe im Mischlicht.

Die Spektralfarbe 540 nm könnte somit eine stark gesättigte Farbe sein, da eine geringe Beimischung zum Projektorweiß ausreicht, um einen Farbeindruck für die Fische zu erzeugen.

#### 4.2.2 Transfertests zur Charakterisierung des neutralen Bereiches

Der unter 4.2.1 ermittelte graue Bereich in der Grundfläche des Farbtetraeders des Goldfisches stellt den Ausgang für diesen Versuch dar. Es sollte untersucht werden, ob der graue Bereich in Abbildung 4.1 für die Fische neutral erscheint oder aus ternären Farben besteht. Dazu wurden die Mischlichter (Tabelle 3.1), bei denen keine Unterscheidung mehr zum Projektorweiß möglich war, gegeneinander getestet. Leider konnten hier nicht die Mischlichter, welche an der 70% Schwelle liegen, verwendet werden, da eine so genaue Abstufung mit den vorhandenen Neutralgraufiltern nicht möglich war. Sollten die Fische in diesem Transfertest das Mischlicht mit der Dressurspektralfarbe bevorzugen, wäre dieser Bereich für die Fische farbig und würde

somit aus ternären Farben bestehen, d.h. Farben, die aus drei Farben kombiniert erscheinen. Wie die Ergebnisse (Abb. 3.24) zeigen, gibt es keine eindeutige Bevorzugung eines Mischlichtes. Die Unterscheidungsleistungen für alle Teststimuli liegen unter 60% relativer Wahlhäufigkeit. Die Goldfische zeigten keine deutliche Bevorzugung eines Mischlichtes in den Transfertest, sie konnten die dargebotenen Teststimuli somit nicht voneinander unterscheiden. Das Fehlen dieser Unterscheidungsleistung führt nun zu dem Schluss, dass der graue Bereich in Abbildung 4.1 nicht wie vorher vermutet aus ternären Farben besteht, sondern für den Goldfisch einheitlich neutral erscheint.

### 4.2.3 Dressur auf Projektorweiß

In diesem Versuchsabschnitt wurden die Goldfische 13, 14, 15 und 16 auf 100% Projektorweiß dressiert, Vergleichsstimuli waren die unterschiedlichen Spektralfarben (660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm). Dieser Versuch sollte zeigen, ob es einen Unterschied in den Ergebnissen gibt, wenn anstatt auf 100% Spektralfarbe, wie in den Versuchen zuvor, auf 100% Projektorweiß dressiert wird. Wie die Abbildungen 3.19 bis 3.23 zeigen, war bei einem zunehmenden Anteil von Projektorweiß im jeweiligen Vergleichsstimulus eine Abnahme in der Unterscheidungsfähigkeit der Fische zu erkennen. Des Weiteren ließen sich die Goldfische schwerer auf Projektorweiß dressieren, die Andressur dauerte länger als bei der Dressur auf monochromatisches Licht. Umso erstaunlicher ist, dass die Werte für den jeweiligen Dressurstimulus gegen 100% Vergleichsstimulus (660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm) enger beieinander liegen als dies bei der Dressur auf monochromatisches Licht der Fall ist. Die Goldfische, welche auf Projektorweiß dressiert waren, brauchten zwar etwas länger für die Andressur, waren aber in ihrem Wahlverhalten noch sicherer als die, die zuvor auf monochromatisches Licht dressiert wurden. Wie Abbildung 3.21 für die Vergleichsfarbe 540 nm zeigt, fällt die Kurve für den Dressurstimulus von 100% Projektorweiß erst bei hohem Weißanteil unter die 70% Schwelle. Betrachtet man sich nun die  $\Delta$ -Werte für Weiß an der 70% Schwelle (Tabelle 4.3) so erkennt man, dass die Spektralfarbe 540 nm auch hier eine Sonderstellung einnimmt. Dem Vergleichsstimulus 100% 540 nm muss 84% Weiß beigemischt werden, um die Farbigkeit so zu verringern,

dass der Goldfisch sie nicht mehr sicher von Projektorweiß unterscheiden kann. Dies bestätigt die Vermutung unter 4.2.1, dass 540 nm eine stark gesättigte Spektralfarbe ist.

Dressur	Schwelle	$\Delta$ -Weiß (%)
Projektorweiß 100% (+) / 660 nm 100% (-)	61 % weiß	39
Projektorweiß 100% (+) / 599 nm 100% (-)	61 % weiß	39
Projektorweiß 100% (+) / 540 nm 100% (-)	84 % weiß	16
Projektorweiß 100% (+) / 498 nm 100% (-)	64 % weiß	36
Projektorweiß 100% (+) / 450 nm 100% (-)	63 % weiß	37

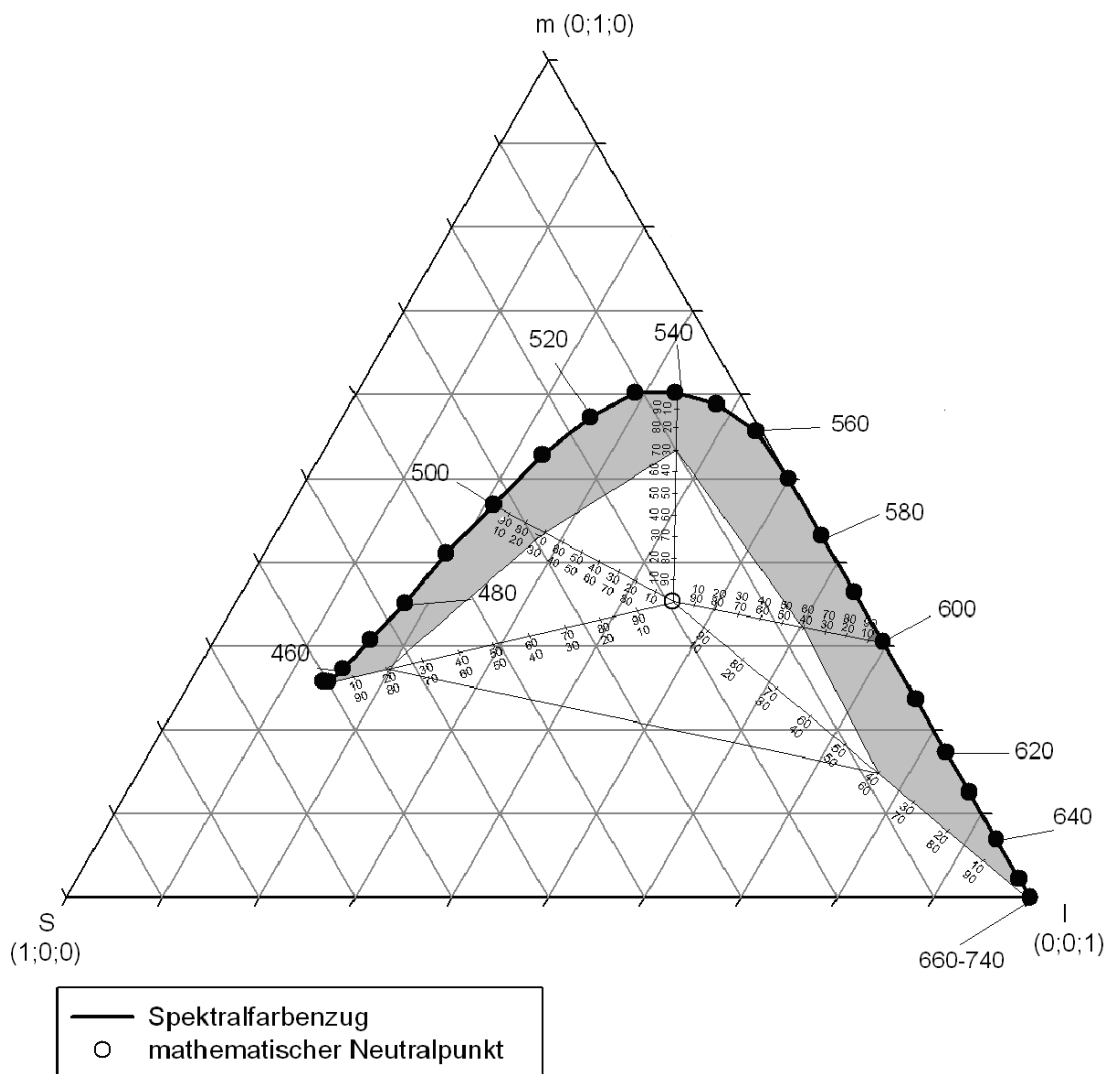
**Tabelle 4.3:**  $\Delta$ -Werte für die unterschiedlichen Ausgangsdressuren.

Wie unter 4.2.1 werden auch hier die einzelnen Schritte innerhalb einer Vergleichswellenlänge nicht mehr betrachtet. Zum Vergleich der Schwellen der unterschiedlichen Spektralfarben werden die Mischlichter an der endgültigen Schwelle (Tabelle 4.4), welche die Fische nicht mehr von 100% der jeweiligen Spektralfarbe unterscheiden konnten, in die Grundfläche des Farbtetraeders eingetragen und miteinander verbunden (Abb. 4.3). Diese Unterscheidung kann auch nicht mehr von den Fischen erlernt werden. Die Eckpunkte der so entstandenen fünfeckigen Fläche stellen die Farborte dar, bei denen keine Unterscheidung mit der Spektralfarbe mehr möglich ist.

Dressur:	Schwelle:
100% Projektorweiß (+) / 100% 660 nm (-)	40% Projektorweiß + 60% 660 nm
100% Projektorweiß (+) / 100% 599 nm (-)	40% Projektorweiß + 60% 599 nm
100% Projektorweiß (+) / 100% 540 nm (-)	30% Projektorweiß + 70% 540 nm
100% Projektorweiß (+) / 100% 498 nm (-)	30% Projektorweiß + 70% 498 nm
100% Projektorweiß (+) / 100% 450 nm (-)	20% Projektorweiß + 80% 450 nm

**Tabelle 4.4:** Schwellenwerte der verschiedenen Vergleichsspektralfarben, bei denen das Mischlicht nicht mehr von 100% monochromatischem Licht unterschieden werden konnte.

Der Bereich, der zwischen Spektralfarbenzug und der Linie, welche die Farborte der Schwellenwerte verbindet liegt (graue Fläche), ist für die Fische der Bereich der maximal gesättigten Farben, der nicht vom monochromatischen Licht unterschieden werden kann (Abb. 4.3).

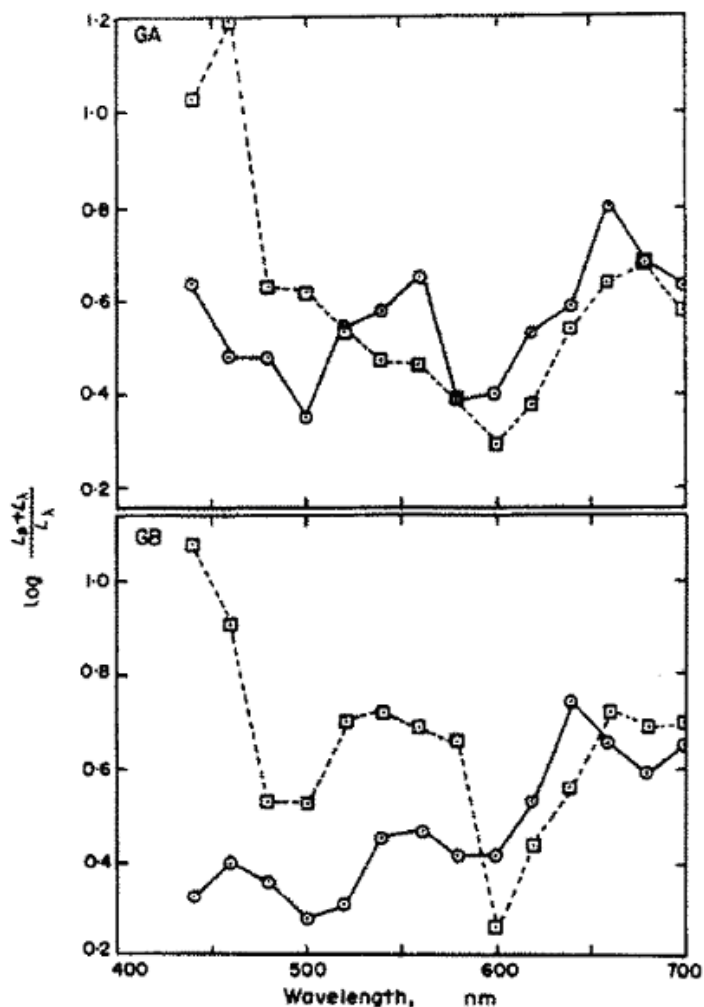


**Abbildung 4.3:** Grundfläche des Farbtetraeders des Goldfisches mit Spektralfarbenzug. Die Verbindungslinien zwischen den Spektralfarben und dem „Weißpunkt“ sind in 10er-Schritten unterteilt, die den Anteilen im Mischlicht entsprechen. Graue Fläche: keine Unterscheidung zur Spektralfarbe möglich.

### 4.3 Sättigung

Nach WYZECKI und STILES (1982) beschreibt die Sättigung wie stark sich ein farbiger Reiz von einem achromatischen Reiz unabhängig von dessen Helligkeit unterscheidet. Über das Sättigungssehen des Goldfisches ist noch wenig bekannt. Nur die Experimente von YAGER aus den Jahren 1967 und 1974 liefern erste Anhaltspunkte. Versuche zur Farbsättigung wurden auch beim Menschen, einigen Affenarten und bei der Biene durchgeführt, die im Folgenden mit den in der vorliegenden Arbeit erhaltenen Ergebnissen verglichen und diskutiert werden. YAGER (1974) führte Experimente zum Sättigungssehen beim Goldfisch durch, allerdings mit unterschiedlichen Adaptationslichtern und einem etwas anderen Aufbau. Im Aquarium bei YAGER befanden sich an einer Seite zwei Targets, welche die eigentlichen Stimuli darstellen. Auf der gegenüberliegenden Seite dieser Targets befand sich ein weiteres Target, welches vom Fisch zuerst berührt werden musste, um den eigentlichen Versuchsdurchgang zu beginnen. War dies der Fall, wurden die beiden Targets, welche aus transparentem Papier bestehen, von außen durch eine Wolframlampe beleuchtet. In den Versuchsdurchgängen wurde einem Testfeld immer mehr monochromatisches Licht beigemischt, das andere Testfeld blieb unverändert, wobei die beiden Testfelder immer die gleiche Helligkeit hatten. Die Belohnung erfolgte nicht direkt am Stimulus sondern durch einen Futterautomaten, der mittig über dem Aquarium hing. An den Längsseiten ausserhalb des Aquariums befanden sich Holzkisten, welche zum Aquarium hin offen waren. In diesen Holzkisten befanden sich weißleuchtende Glühbirnen. Um die chromatische Adaptation zu erreichen wurden zwischen die Glühbirnen und dem Aquarium Wratten Farbfilter (langwellige Adaptation Wratten Nr. 26, kurzwellige Adaptation Wratten Nr. 75) platziert. Die Leuchtkraft der Glühbirne wurde für jeden Filter angepasst.

Es kristallisierten sich drei Regionen maximaler Sättigung heraus, welche bei 450 nm, 540 nm und 650 nm liegen (Abb. 4.4).



**Abbildung 4.4:** Spektrale Sättigungsunterscheidung für die Goldfische GA und GB;  $\odot$  Adaptation an langewelliges Licht,  $\square$  Adaptation an kurzwelliges Licht aus YAGER 1974.

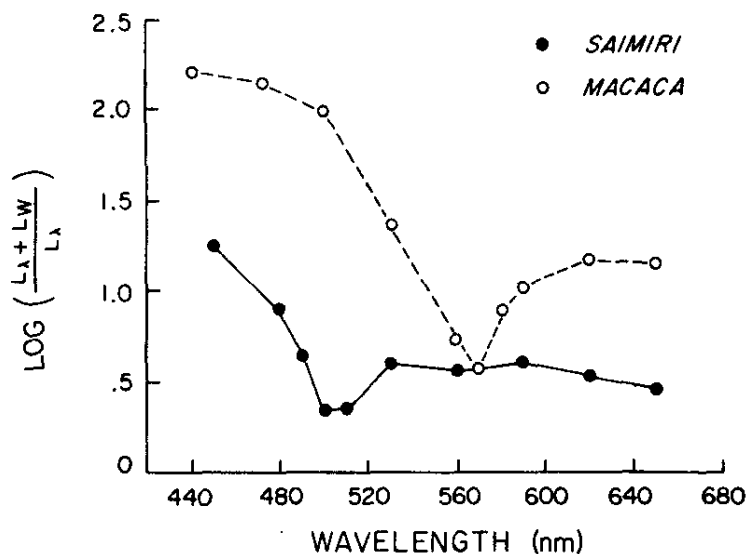
Versuche zum Sättigungssehen wurden von PURDY 1931 als erstes beim Menschen durchgeführt. Dabei wurde dem Weißlicht solange eine Spektralfarbe beigemischt, bis die Versuchsperson gerade einen Farbton erkennen konnte. Die Helligkeit der Dressur- und Vergleichslichter wurde, wie auch in der vorliegenden Arbeit, konstant gehalten. So konnte eine Bevorzugung eines Testfeldes aufgrund von Helligkeitsunterschieden ausgeschlossen werden. Von den Lichtern, die der Beobachter gerade vom Weißlicht unterscheiden konnte, berechnete PURDY die hellkeitsnormierten Farbanteile. Trägt man die Kehrwerte dieser Farbanteile gegen die Wellenlänge auf, erhält man die spektrale Sättigungsfunktion. Ähnliche Untersuchungen über das Sättigungssehen beim Menschen wurden auch von PRIEST und BRICKWEDDE (1938) durchgeführt. Die

---

Ergebnisse stimmen mit denen von PURDY überein. Demnach ist die Sättigungsfunktion des Menschen eine Kurve, welche ein Minimum bei 560 nm besitzt. Dies bedeutet, dass die Spektralfarben beim Menschen unterschiedlich gesättigt sind, wobei der Bereich bei 560 nm am ungesättigten ist.

Ähnliche Untersuchungen wurden mit Totenkopffaffen (deVALOIS und MORGAN, 1974) und Javaneraffen (deVALOIS et al., 1974) durchgeführt, allerdings mit einer 4-fachen forced-choice-Methode. Die Tiere wurden zuerst darauf trainiert ein monochromatisches Licht von drei weißen Lichtern zu unterscheiden. In Tests wurde dem monochromatischen Licht Weißlicht beigemischt, bis die Affen keine Unterscheidung mehr treffen konnten. Die Ergebnisse entsprechen denen des Menschen, allerdings liegt das Minimum bei den Totenkopffaffen bei 500 nm und bei den Javaneraffen bei 570 nm (Abb. 4.5). Für die Totenkopffaffen ist die Spektralfarbe 500 nm somit am ungesättigten und für die Javaneraffen ist die Spektralfarbe 570 nm am ungesättigten. Weiterhin ist das gesamte Spektrum bei den Totenkopffaffen weniger gesättigt als bei den Javaneraffen. Die Totenkopffaffen sind, sowohl was die Sättigung des gesamten Spektrums als auch die weniger gesättigte Region bei 500 nm angeht den protanomalen und deuteronomalen Menschen sehr ähnlich. MILES (1958), JACOBS (1963) und deVALOIS et al. (1974) stimmen darin überein, dass das Farbsehen von Totenkopffaffen von dem Farbsehen von Makaken und normalen menschlichen Trichromaten abweicht.





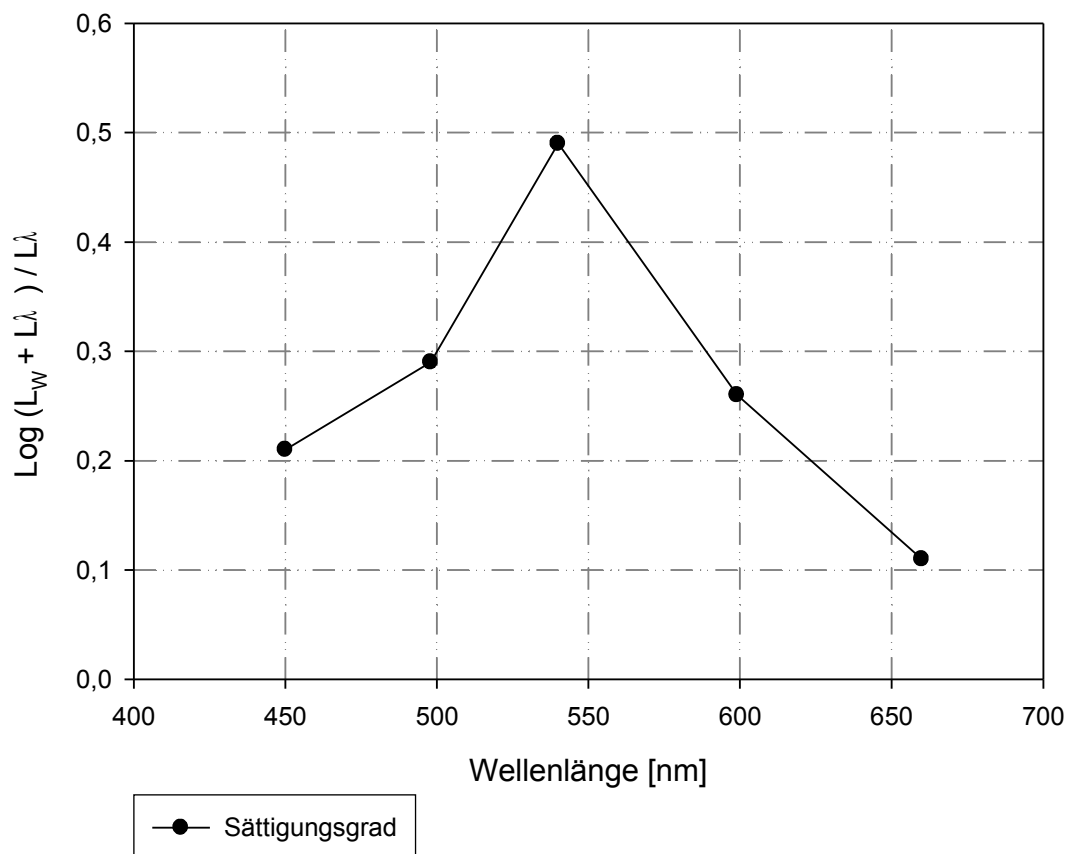
**Abbildung 4.5:** Sättigungsunterscheidungsfunction für Totenkopffaffen und Javaneraffen (Makaken) aus deVALOIS und MORGAN, 1974

BOBETH (1979) untersuchte die spektrale Sättigungsfunktion bei der Biene und kam zu dem Ergebnis, dass diese wellenlängenunabhängig ist. Somit erscheinen der Biene die Spektralfarben als gleich gesättigt.

Um die Ergebnisse mit denen von PURDY (1931), YAGER (1974), deVALOIS und MORGAN (1974) vergleichen zu können, werden die Ergebnisse betrachtet, bei denen die Fische auf 100% Spektralfarbe dressiert waren und dem Vergleichsstimulus Spektralfarbe hinzugemischt wurde (Abb. 3.14 bis 3.18, Graph mit Sternen). Um den Sättigungsgrad  $p$  für eine Wellenlänge berechnen zu können, wird die Formel  $\log((L_W + L_\lambda) / L_\lambda)$  verwendet. Dabei wird  $L_\lambda$  als Leuchtdichte eines monochromatischen Reizes bezeichnet, der, additiv gemischt mit einem neutralen Reiz der Leuchtdichte  $L_W$ , farbgleich ist zu der hinsichtlich des Sättigungsgrades zu beurteilenden Farbe (WRIGHT und PITT 1937). Da in der vorliegenden Arbeit die Dressur-, und die Vergleichslichter gleich hell eingestellt waren, wird im Folgenden nicht mit der Leuchtdichte sondern mit den Farbanteilen gerechnet. Die Farbanteile werden in den Abbildungen 3.14 bis 3.18 an der 70% Schwelle abgelesen. In Tabelle 4.5 sind die Sättigungsgrade der einzelnen Wellenlängen aufgelistet und in Abbildung 4.6 graphisch dargestellt.

Wellenlänge	Mischlichter an der 70% Schwelle	Sättigungsgrad Formel: $\log (L_w + L_\lambda / L_\lambda)$
660 nm	78% 660 nm + 22% Projektorweiß	$\log (22 + 78 / 78) = \mathbf{0,11}$
599 nm	55% 599 nm + 45% Projektorweiß	$\log (45 + 55 / 55) = \mathbf{0,26}$
540 nm	32% 540 nm + 68% Projektorweiß	$\log (68 + 32 / 32) = \mathbf{0,49}$
498 nm	51% 498 nm + 49% Projektorweiß	$\log (49 + 51 / 51) = \mathbf{0,29}$
450 nm	62% 450 nm + 38% Projektorweiß	$\log (38 + 62 / 62) = \mathbf{0,21}$

**Tabelle 4.5:** Sättigungsgrad an der 70% Schwelle bei verschiedenen Dressurwellenlängen.



**Abbildung 4.6:** Spektraler Sättigungsgrad für den Goldfisch.

Wie aus Abbildung 4.6 hervorgeht, ist der Sättigungsgrad bei 540 nm am höchsten und fällt dann auf beiden Seiten ab. Somit erscheint die Spektralfarbe 540 nm dem Goldfisch als am meisten gesättigt. Je weiter man sich von diesem Maximum entfernt,

---

desto schlechter wird die Sättigung. Auch zeigt der Goldfisch GB von YAGER (Abb. 4.4) bei beiden Adaptationslichtern ein Maximum in diesem Spektralbereich. Danach fällt die Kurve zu beiden Seiten bis 500 nm bzw. bis 600 nm ab und steigt dann allerdings wieder an. Dies steht im Gegensatz zu den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit, bei der es nach 500 nm bzw. 600 nm zu keinem Anstieg der Kurve mehr kommt. Bei Goldfisch GA findet sich allerdings nur ein Maximum bei 560 nm bei einer Adaptation auf langwelliges Licht. Danach kommt es wie bei Goldfisch GB zu einem Anstieg der Kurve. Wie Abbildung 4.4 zeigt, ist 660 nm die ungesättigste Spektralfarbe, bei YAGER allerdings gehört diese Wellenlänge zu den gesättigteren Spektralfarben. Die Ergebnisse sind allerdings auch nicht direkt vergleichbar, da YAGER (1974) nur zwei Goldfische, unterschiedliche Adaptationslichter, sowie andere Testmethoden verwendet hat.

Auch besteht zwischen dem Sättigungssehen des Menschen und dem des Goldfisches ein entscheidender Unterschied. So ist beim Goldfisch die Farbe 540 nm am gesättigten, beim Menschen hingegen ist dieser Bereich ungesättigt. Dies lässt vermuten, dass das Sättigungssehen des Goldfisches anders als beim Menschen organisiert ist. Gründe für die Unterschiede der vorliegenden Ergebnisse zu denen von PURDY, YAGER, deVALOIS und MORGAN könnten zum einen sein, wie die Sättigung im Einzelnen definiert ist und welche Frageprozedur durchgeführt wird. Des Weiteren könnte auch die Helligkeit des Umfeldes, sowie die Größe der Testfelder die Sättigungsempfindung beeinflussen. Aber auch an welcher Schwelle die Werte abgelesen werden ist ausschlaggebend. So wurde bei deVALOIS und MORGAN (1974) an der 60% Linie abgelesen, in der vorliegenden Arbeit hingegen an der 70% Linie.

#### **4.4 Versuche mit Xenonweiß**

In den Versuchen mit Xenonweiß wurden, im Gegensatz zu den vorherigen Versuchen, alle vier Zapfentypen gereizt. Diese Experimente wurden als letztes durchgeführt und sollten Aufschluss darüber geben, ob Xenonweiß und Projektorweiß ähnlich oder unterschiedlich für die Fische erscheinen. Da der Goldfisch ein Tetrachromat ist und

---

Projektorweiß nur drei der vier Zapfentypen anregt, sollten Xenonweiß und Projektorweiß unterschiedlich für den Goldfisch sein.

Zuerst wurde in einem Transfertest untersucht, ob die Fische 13, 14, 15 und 16, nach der Dressur auf 100% Projektorweiß, Xenonweiß von 100% der jeweiligen Spektralfarbe (660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm oder 450 nm) unterscheiden können. Wie die Ergebnisse in Abbildung 3.26 zeigen, fällt es den Fischen nicht schwer zwischen den dargebotenen Stimuli zu wählen. Des Weiteren fällt auf, dass bei allen Teststimuli eindeutig das Xenonweiß bevorzugt wird. Ein Grund dafür könnte sein, dass die Fische, welche auf Projektorweiß dressiert sind, das Xenonweiß und das Projektorweiß als ähnlich erkennen. Zum anderen haben die Fische 13, 14, 15 und 16 aber auch gelernt, die Spektralfarben zu meiden, da es bei ihnen keine Belohnung gab und sie deshalb das Xenonweiß bevorzugten.

Um zwischen diesen beiden Möglichkeiten zu entscheiden, wurde den Fischen ebenfalls in Transferversuchen, die Mischlichter aus 3.3, bei denen die Fische 13, 14, 15 und 16 das erste Mal keine Unterscheidung mehr treffen konnten, gezeigt und gegen Xenonweiß dargeboten (Tabelle 3.4). Sollten die Goldfische Projektorweiß und Xenonweiß als ähnlich wahrnehmen wie oben vermutet, dürften die Fische auch hier keine Unterscheidung mehr treffen können. Wie Abbildung 3.27 zeigt können die Fische jedoch anders als zuvor erwartet, zwischen dem Mischlicht und dem Xenonweiß unterscheiden. Dies deutet darauf hin, dass Xenonweiß und Projektorweiß doch unterschiedlich für die Fische sein müssen. Allerdings fällt auf, dass die relativen Wahlhäufigkeiten für die Mischlichter geringer sind als für den Dressurstimulus. Den Goldfischen fällt die Unterscheidung somit schwerer.

Aufgrund dieser Erkenntnis wurde den Fischen 2, 3, 4 und 11 nun die Mischlichter aus 3.2 (Tabelle 3.5), bei denen keine Unterscheidung zum Projektorweiß mehr möglich war, und diese Unterscheidung auch nach längerem Training nicht erlernt werden konnte, gegen Xenonweiß gezeigt. Auch hier zeigen die Ergebnisse (Abb. 3.28) eindeutig, dass Projektorweiß und Xenonweiß für die Fische unterschiedlich sein muss, denn sie können die dargebotenen Teststimuli ohne Probleme unterscheiden. Alle Fische wählten mit über 75% relativer Wahlhäufigkeit das Mischlicht, welches sie

---

zuvor nicht von Projektorweiß unterscheiden konnten. NEUMEYER (1992) vermutete, dass vielleicht Weiß mit UV, welches mit dem hier verwendeten Xenonweiß zu vergleichen ist, den Fischen als neutral erscheint. Da der Goldfisch ein Tetrachromat ist, müssen für den Farbeindruck Xenonweiß alle 4 Zapfentypen erregt werden. Wie unter 4.2.1 beschrieben, ist für die Fische der Farbeindruck bei Projektorweiß ebenfalls neutral. Mit den in dieser Arbeit gewonnenen Ergebnissen lässt sich annehmen, dass der Goldfisch einen Bereich im Farbtetraeder besitzt, der neutral ist. Dieser Bereich beinhaltet vermutlich die unter 4.2.1 beschriebene Fläche auf der Grundseite des Tetraeders.

Im letzten Versuch mit Xenonweiß sollte untersucht werden, wie die Fische sich verhalten, wenn sie sowohl 100% Projektorweiß als auch 100% Xenonweiß gleichzeitig gezeigt bekommen. In den vorherigen Versuchen bekamen sie immer ein Mischlicht gegen Projektorweiß oder Xenonweiß gezeigt. Auch sollte untersucht werden, wie sich die einzelnen Fische, die an unterschiedliche Dressurstimuli gewöhnt waren, verhalten. Wie die Abbildung 3.29 zeigt, wählen die Fische 2, 3, 4 und 11, welche auf die Spektralfarben 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm und 450 nm dressiert sind, bevorzugt das Xenonweiß. Dies zeigt, dass die Fische Projektorweiß und Xenonweiß unterscheiden können. Sie wählen im Transfertest eher das Xenonweiß, vermutlich da sie gelernt haben, dass es bei Projektorweiß keine Belohnung gibt. Zum anderen könnten sie aber auch das Xenonweiß wählen, weil es ihnen farbig erscheint. Die Fische 13, 14, 15 und 16 sind auf Projektorweiß dressiert, sie wählen im Transfertest wie Abbildung 3.29 zeigt eher das Projektorweiß. Dies kann daran liegen, dass die Fische auf Projektorweiß dressiert sind, oder aber wie schon oben erwähnt den Fischen das Xenonweiß als farbig erscheint. Dieser Transfertest hat eindeutig gezeigt, dass die Goldfische Projektorweiß und Xenonweiß unterscheiden können.

#### **4.5 Versuche mit Weiß und Xenonweiß bei Tieren**

Nicht nur viele Invertebraten, wie z.B. die Biene, sondern auch viele Vertebraten, Säugetiere eingeschlossen, können UV sehen (JACOBS, 1992). So wurden Versuche zum UV-Sehen z.B. von GRIEBEL und SCHMID (1996) auch bei der Seekuh (*Trichechus*

---

*manatus*) durchgeführt. Die Tiere mussten zwischen zwei weißen Papieren (30 x 30 cm) unterscheiden, welche sich in zwei äußerlich identischen Plexiglasboxen befanden. Der Unterschied zwischen den Plexiglasboxen bestand darin, dass eine Plexiglasbox UV-durchlässig war, die Andere hingegen nicht. Bei den Papieren handelt es sich um WHATMAN Chromatographiepapiere welche eine 90%ige spektrale Reflexion des Spektrums von 300 bis 700 nm besitzen. Bei den durchgeführten Tests gelang es den Seekühen nicht zwischen den beiden Stimuli zu unterscheiden. Dies zeigt, dass die Seekühe keine UV-Empfindlichkeit besitzen.

UV-Empfindlichkeit ist auch bei vielen unterschiedlichen Arten von tagaktiven Vögeln bekannt (CHEN und GOLDSMITH, 1986). So wurde in Verhaltensexperimenten die spektrale Empfindlichkeit beim Sperlingsvogel untersucht (BURKHARDT und MAIER, 1989) und festgestellt, dass sie vier Maxima aufweist, welche bei 370 nm, 460 nm, 530 nm und 620 nm liegen. Versuche von DERIM-UGLU und MAXIMOV (1994) am Sperling erbrachten, dass dieser Weiß und Xenonweiß unterscheiden kann. Die Stimuli bestanden aus Papieren, welche mit weißer Farbe angemalt wurden, einmal auf der Basis von Zinkweiß (UV-absorbierend) und einmal auf der Basis von Kalk (UV-reflektierend). Für weitere Testreize wurde in die weißen Farben etwas schwarze Farbe eingemischt, um einen Grauton zu erhalten. Somit ergaben sich vier verschiedene Farbreize: UV-absorbierend/weiß, UV-absorbierend/grau, UV-reflektierend/weiß und UV-reflektierend/grau. In den Tests zeigte sich, dass die Vögel den UV-absorbierenden Stimulus von dem UV-reflektierenden Stimulus unterscheiden können. Gleiches gilt auch für Spatzen, die ebenfalls untersucht wurden.

PRECKING (1998) untersuchte das UV-Sehen beim Vogel Strauß mit Hilfe von UV-reflektierenden Papieren. Diese Papiere wurden mit nicht UV-reflektierenden Papieren nach dem 2:1 Prinzip miteinander kombiniert. Bei der Dressur sah der Strauß immer drei Testfelder: zwei waren gleich, eines verschieden. Er musste das einzelne Feld wählen und wurde dafür mit Hundefutter Pellets belohnt. Der Vogel Strauß konnte die Papiere unterscheiden, und somit konnte nachgewiesen werden, dass der Strauß über eine Empfindlichkeit im sehr kurzwelligen Bereich verfügt.

---

## Zusammenfassung

Der Goldfisch besitzt, im Gegensatz zum Menschen, ein tetrachromatisches Farbensehsystem, das außerordentlich gut untersucht ist. Die Farben gleicher Helligkeit lassen sich hier in einem dreidimensionalen Tetraeder darstellen. Ziel der vorliegenden Arbeit war es herauszufinden, wie gut der Goldfisch Farben, die dem Menschen ungesättigt erscheinen und im Inneren des Farbtetraeders liegen, unterscheiden kann. Des Weiteren stellte sich die Frage, ob sowohl „Weiß“ (ohne UV) als auch Xenonweiß (mit UV) vom Fisch als „unbunt“ oder „neutral“ wahrgenommen werden. Um all dies untersuchen zu können, musste ein komplexer Versuchsaufbau entwickelt werden, mit dem den Fischen monochromatische und mit Weiß gemischte Lichter gleicher Helligkeit, sowie Xenonweiß gezeigt werden konnte. Die Fische erlernten durch operante Konditionierung einen Dressurstimulus (monochromatisches Licht der Wellenlängen 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm oder 450 nm) von einem Vergleichsstimulus (Projektorweiß) zu unterscheiden. Im Folgenden wurde dem Vergleichsstimulus in 10er-Schritten immer mehr der jeweiligen Dressurspektralfarbe beigemischt, bis die Goldfische keine sichere Wahl für den Dressurstimulus mehr treffen konnten. Die Unterscheidungsleistung der Goldfische wurde mit zunehmender Beimischung von Dressurspektralfarbe zum Projektorweiß immer geringer und es kristallisierte sich ein Bereich in der Grundfläche des Tetraeders heraus, in dem die Goldfische keine Unterscheidung mehr treffen konnten. Um diesen Bereich näher zu charakterisieren, bekamen die Goldfische Mischlichter, bei denen gerade keine Unterscheidung mehr zum Projektorweiß möglich war, in Transfertests gezeigt. Da die Goldfische diese Mischlichter nicht voneinander unterscheiden konnten, läßt sich schließen, dass es einen größeren Bereich gibt, der, ebenso wie Weiß (ohne UV) für den Goldfisch „neutral“ erscheint. Wenn nun Weiß (ohne UV) für den Goldfisch „neutral“ erscheint, sollte es dem Xenonweiß ähnlich sein. Die Versuche zeigten allerdings, dass die Goldfische die Farben Weiß (ohne UV) und Xenonweiß als verschieden wahrnehmen. Betrachtet man die Sättigung für die Spektralfarben, so zeigte sich, dass die Spektralfarbe 540 nm für den Goldfisch am gesättigsten, die Spektralfarbe 660 nm am ungesättigsten erscheint.

---

## Abstract

In contrast to human beings, goldfish possess a tetrachromatic color vision system. In analogy to the human 2D-color triangle, all hues (colors of equal brightness) are represented in a 3D-tetrahedron. It was the intention of the present study was to determine the discrimination ability between the colors inside the color tetrahedron, i.e. colors appearing unsaturated to human beings. Furthermore, the question was whether “white” (without UV) is perceived as neutral for the fish in the same way as it is for “xenonwhite” (with UV). To test these possibilities, a complex experimental set-up has been developed. With this apparatus monochromatic light and monochromatic light mixed with white light of the same brightness, as well as xenonwhite could be presented. The fish learned by operant conditioning with food reward to distinguish between a training stimulus (monochromatic light: wavelength 660 nm, 599 nm, 540 nm, 498 nm or 450 nm) and a comparison stimulus (projector white). In the course of the experiment more and more (in steps of 10) of the particular training spectral color was added to the white light of the comparison stimulus until the fish could not make a definite choice any longer. Discrimination ability declined with increasing proportion of the spectral color in the white light, and it became clear that there is a region in the base-triangle of the tetrahedron in which goldfish can not see the differences. To further characterize this region, mixed light which goldfish could not well differentiate from white were shown in transfer tests. The goldfish were unable to see the difference. This lead to the assumption that there is an entire region, which is perceived in the same way as white light (without UV). This region corresponds probably to the “neutral” region in the human three-dimensional color vision. If “white” without uv is neutral for the goldfish, it should be treated in the same way as “xenonwhite” in transfer tests. However, the tests show that goldfish perceive “white” and “xenonwhite” as different colors. Regarding the saturation of the spectral colors, 540 nm is the most saturated and the 660 nm the most unsaturated spectral color.



---

## Literaturverzeichnis

- Arnold K, Neumeier C (1987) Wavelength discrimination in the turtle *Pseudemys scripta elegans*. *Vision Res* 27:1501-1511
- Augustin A (2007) *Augenheilkunde*. Springer-Verlag, Berlin
- Avery JA, Bowmaker JK, Djamgoz MBA, Downing JEG (1983) Ultraviolet sensitive receptors in a freshwater fish. *J of Physiol* 334:23
- Beauchamp R, Rowe J (1979) Goldfish spectral sensitivity: identification of the three cone mechanism in heart rate conditioned fish using colored adapting backgrounds. *Vision Res* 19:1295-1302
- Bobeth H (1979) *Dressurversuche zum Farbsehen der Biene. Die Sättigung von Spektralfarben*. Dissertation. Albert-Ludwigs-Universität Freiburg
- Bowmaker JK, Thorpe A, Douglas RH (1991) Ultraviolet-sensitive cones in the goldfish. *Vision Res* 31:349-352
- Burkamp W (1923) *Versuche über das Farbwiedererkennen der Fische*. *Zeitschrift Sinnesphysiol* 55:133-170
- Burkhardt, D. & E. Maier (1989): The spectral sensitivity of a passerine bird is highest in the UV. – *Naturwissenschaften* 76:82–83
- Campanhausen C von (1993) *Die Sinne des Menschen. Einführung in die Psychophysik der Wahrnehmung*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart
- Chen, D-M, Goldsmith TH (1986) Four spectral classes of cone in the retinas of birds. *J Comp Physiol [A]* 159:473-479
- Cronly-Dillon JR, Muntz W (1965) The spectral sensitivity of the goldfish and the clawed toad tadpole under photopic conditions. *J Exp Biol* 2:481-493
- Derim-Oglu EN, Maximov VV (1994) Small passerines can discriminate ultraviolet surface colours. *Vision Res* 34:1535-1539
- DeValois RL, Morgan HC (1974) Psychophysical studies of monkey vision – II. Squirrel monkey wavelength and saturation discrimination. *Vision Res* 14:69-73

- 
- DeValois RL, Morgan HC, Polson MC, Mead WR, Hull EM (1974) Psychophysical studies of monkey vision – I. Macaque Luminosity and color vision tests. *Vision Res* 14:53-67
- Dörr S, Neumeyer C (1997) Simultaneous color contrast in goldfish - a quantitative study. *Vision Res* 37:1581-1593
- Dörr S, Neumeyer C (2000) Color constancy in goldfish: the limits. *J Comp Physiol [A]* 186:885-896
- Emmerton J, Delius JD (1980) Wavelength discrimination in the „visible“and ultraviolet spectrum by pigeons. *J Comp Physiol* 141:47-52
- Fratzer C, Dörr S, Neumeyer C (1994) Wavelength discrimination of the goldfish in the ultraviolet spectral range. *Vision Res* 34:1515-1520
- Frech B (2010) Verhaltensphysiologische Analyse der visuellen Wahrnehmung räumlicher Tiefe beim Goldfisch. Dissertation. Johannes Gutenberg-Universität Mainz
- Frisch K von (1913) Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der Fische. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere* 34:43 - 68
- Gehres M, Neumeyer C (2007) Small field motion detection in goldfish is red-green color blind and mediated by the M-cone type. *Visual Neuroscience* 24:399-407
- Goldsmith T (2007) Vögel sehen die Welt bunter. *Spektrum der Wissenschaft*, 1:96-103
- Griebel U, Schmid A (1996) Color Vision in the Manatee (*Trichechus manatus*). *Vision Res* 36:2747-2757
- Hansen T, Gegenfurtner K (2006) Kortikale Mechanismen des Farbensehens. *Neuroforum* 2:197-203
- Harosi FI, Hashimoto Y (1983) Ultraviolet Visual Pigment in a Vertebrate: A Tetrachromatic Cone System in the Dace. *Science* 222:1021-1023
- Hawryshyn C, Beauchamp R (1985) Ultraviolet photosensitivity in goldfish: an independent u.v. retinal mechanism. *Vision Res* 25:11-20

- 
- Heldmaier G, Neuweiler G (2003) Vergleichende Tierphysiologie Band 1 – Neuro- und Sinnesphysiologie. Springer-Verlag, Berlin
- Helverson O von (1972) Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. J Comp Physiol 80:439-472
- Herter K (1950) Über simultanen Farbkontrast bei Fischen. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 60:283-300
- Hoffmann M (2004) Verhaltensphysiologische Analyse des Farbsehens bei einem männlichen Vogel Strauß (*Struthio camelus australis*). Dissertation, Johannes Gutenberg-Universität Mainz.
- Huth H-H, Burkhard D (1972) Der spektrale Sehbereich eines Violettohr-Kolibris. Naturwissenschaften 59:650
- Jacobs GH (1963) Spectral sensitivity and color vision of the squirrel monkey. J Comp Psychol 56:616-621
- Jacobs GH (1992) Ultraviolet vision in vertebrates. American Zoologist 32:544-554
- Jacobs GH (1993) The distribution and nature of colour vision among the mammals. Biol Rev 68:413-471
- Junker E (2004) Sehvermögen von Wildtieren. Wildtier Schweiz, Physiologie 9
- Kitschmann M, Neumeyer C (2005) Generalization and categorization of spectral colors in goldfish I. Experiments with one training wavelength. J Comp Physiol [A] 191:1025-1036
- Marshall NJ, Vorobyev M (2003) The Design of Color Signals and Color Vision in Fishes. In: Sensory Processing in Aquatic Environments. (COLLIN, S.P. & MARSHALL, N.J., eds.) Springer-Verlag:194-222
- Marks WB (1965) Visual pigments of single goldfish cones. Journal of Physiology 178:14-32
- Miles RC (1958) Color vision in the squirrel monkey. J. Comp Psychol 51:328-331
- Neumeyer C (1984) On spectral sensitivity in the goldfish: Evidence for neural interactions between different "cone mechanisms". Vision Res 24:1223-1231

- 
- Neumeyer C (1985) An ultraviolet receptor as a fourth receptor type in goldfish color vision. *Naturwissenschaften* 72:162-163
- Neumeyer C (1986) Wavelength discrimination in the goldfish. *J Comp Physiol [A]* 158:203-213
- Neumeyer C (1988) *Das Farbsehen des Goldfisches. Eine verhaltensphysiologische Analyse.* Georg Thieme Verlag, Stuttgart
- Neumeyer C (1992) Tetrachromatic color vision in goldfish: evidence from color mixture experiments. *J Comp Physiol [A]* 171:639-649
- Neumeyer C, Dörr S, Fritsch J, Kardelky C (2002) Colour constancy in goldfish and man: influence of surround size and lightness. *Perception* 31:171-187
- Palacios A, Varela FJ, Srivastava R, Goldsmith TH (1998) Spectral sensitivity of cones in the Goldfish (*Carassius auratus*). *Vision Res* 18:171-187
- Poralla J, Neumeyer C (2006) Generalization and categorization of spectral colors in goldfish. II Experiments with two and six training wavelengths. *J Comp Physiol [A]* 192:469-479
- Precking M (1998) *Dressurexperimente zum Nachweis des Farbsehens beim Vogel Strauß (Struthio camelus australis).* Diplomarbeit. Johannes Gutenberg-Universität Mainz
- Priest DG, Brickwedde FW (1938) The minimum perceptible colorimetric purity as a function of dominant wavelength. *J Opt Soc Am* 28:133-139
- Purdy DM (1931) On the saturation and chromatic thresholds of the spectral colours. *Brit J Psychol* 21:283-313
- Richter M (1976) *Einführung in die Farbmeterik. Sammlung Götschen, Band 2608.* Walter de Gruyter, Berlin
- Schaerer S, Neumeyer C (1996) Motion detection in goldfish investigated with the optomotor response is "color blind". *Vision Res* 36:4025-4034
- Stell WK, Harosi FI (1976) Cone structure and visual pigment content in The retina of the goldfish. *Vision Res* 16:647-657
- Schiemanz F (1924) Über den Farbensinn der Fische. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 1:175-220

- 
- Thompson E, Palacios A, Valera FJ (1992) Ways of coloring. *Behav Brain Sci* 15: 1-74
- Tomita T (1965) Elektrophysiological study of the mechanisms subserving color coding in fish retina. *Cold Spring Harbor Symp Quant. Biol* 30:559-566
- Wehner R, Gehring W (1995) *Zoologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York
- Wolff H (1925) Das Farbenunterscheidungsvermögen der Ellritze. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 3:279-329
- Wright WD, Pitt FHG (1937) The Saturation-Discrimination of two Trichromats. *Proceeding of the Physical Society of London* 49:329-331
- Wyszecki G, Stiles WS (1982) *Color science: concepts and methods, quantitative data and formulae*, 2nd ed. New York: Wiley.
- Wyzisk K (2005) Experimente zur Form- und Größenwahrnehmung beim Goldfisch (*Carassius auratus*) unter Verwendung von Scheinkonturen und Größentäuschungen. Dissertation. Johannes Gutenberg-Universität, Mainz
- Yager D (1967) Behavioral measures and theoretical analysis of spectral sensitivity and spectral saturation in the goldfish. *Carassius auratus*. *Vision Res* 7:707-727
- Yager D (1969) Behavioural measures of spectral sensitivity in the goldfish following chromatic adaptation. *Vision Res* 9:179-186
- Yager D (1974) Effects of chromatic adaptation on saturation discrimination in goldfish. *Vision Res* 14:1089-1094
- Zeki S (1980) The representation of colours in the cerebral cortex. *Nature* 284:412-418
- Zollinger H (1981) Von Farbstoff und Farbmeterik zur Farbwahrnehmung und Farbempfindung. *Textilveredelung* 26:214-219