



Verhaltensphysiologische Experimente
zum Farbsehen des Zwerghuhns
(*Gallus gallus domesticus*)

Dissertation
zur Erlangung des Grades
Doktor der Naturwissenschaften

am Fachbereich Biologie
der Johannes Gutenberg - Universität Mainz
Institut für Zoologie, Abteilung III: Neurobiologie

Juliana Simon-Siebert, geb. Simon
geboren am 13.06.1980 in Karlsruhe

Mainz, November 2022

Dekan: Prof. Dr. Eckhard Thines

Tag der mündlichen Prüfung: 17.11.2022

“Chickens are the most underestimated animals on the planet. People think they are stupid and automatically respond to things; if there’s food, they eat; if they’re scared, they make a sound. This is not true. Their communications are sophisticated.”

(K-Lynn Smith)

Für meine kleine und große Familie

Inhaltsverzeichnis

<u>Zusammenfassung/ Summary</u>	1
<u>Einleitung</u>	3
1. Einleitung	3
2. Zur Geschichte des Haushuhns	6
2.1 Dschungelhühner und allgemeine Systematik der Haushühner	6
2.1.1 Rotes Kammhuhn <i>Gallus gallus</i>	8
2.1.2 Braunes/Gelbes Kammhuhn <i>Gallus lafayetti</i>	10
2.1.3 Graues Kammhuhn <i>Gallus sonneratii</i>	10
2.1.4 Grünes Kammhuhn <i>Gallus varius</i>	11
2.2 Abstammung des Haushuhns	12
2.2.1 Domestikation und Kulturgeschichte des Haushuhns	14
2.2.2 Geschichte und Rassebeschreibung der Antwerpener Bartzwerge	17
3. Das Vogelauge	22
3.1 Augapfel (Bulbus)	23
3.2 Skleralring (<i>Anulus ossicularis sclerae</i>)	24
3.3 Hornhaut (Cornea)	25
3.4 Regenbogenhaut (Iris) und Pupille	25
3.5 Linse und Ringwulst (<i>Pulvinus anularis lentis</i>)	27
3.6 Glaskörper (<i>Corpus vitreum</i>) und Augenfächer (<i>Pecten oculi</i>)	29
3.7 Netzhaut (Retina) und Photorezeptoren	30
3.8 Photopigmente beim Huhn und anderen Vogelarten	33
4. Das Farbsehen der Vögel im Verhaltensexperiment	36
5. Die $\Delta\lambda$ - Funktion und die Fragestellung der Arbeit	40
<u>Material und Methode</u>	43
1. Versuchstiere	43
1.1 Auswahl der Versuchstiere	43
1.2 Henriette	44
1.3 Mattheo und Till	46

1.4 Diego	47
2. Aufzucht der Versuchstiere	49
3. Haltung der Versuchstiere und Versuchsbedingungen	53
4. Verwendete Geräte	54
5. Versuchsaufbau	55
6. Einstellung und Messung der monochromatischen Lichter	58
7. Andressur und Dressurmethode	59
8. Versuchsdurchführung	62
9. Datendokumentation	64
<u>Ergebnisse</u>	66
1. Überblick	66
2. Huhn Henriette	67
3. Hahn Till	75
4. Hahn Mattheo	83
<u>Diskussion</u>	89
1. $\Delta\lambda$ -Funktion und spektrale Empfindlichkeit der Photorezeptoren	89
2. Die Photopigmente der Hühner	94
3. Die Öltröpfchen	98
3.1 Öltröpfchentypen und deren Kombination mit Photopigmenten beim Huhn	101
4. Wie lässt sich die $\Delta\lambda$ -Funktion der Antwerpener Bartzwerghühner erklären?	111
5. Wellenlängenunterscheidung von Schildkröte und Antwerpener Bartzwerghuhn im Vergleich	115
6. Vergleich mit den $\Delta\lambda$ -Funktionen anderer Vogelarten: Kolibri, Taube & Strauß	118
7. Ökologische Bedeutung der Öltröpfchen und der Stelle bester Wellenlängenunterscheidung bei 540nm	127
8. Die Wirkung der Öltröpfchen auf das Farbsehen	132

9. Mehr Photorezeptortypen als Photopigmente - Erhöhung der Photorezeptorzahl mit Hilfe farbiger Filter	135
<u>Ergänzende Kapitel (Z)</u>	140
Z1. Problematik der Forschungsarbeit mit juvenilen Tieren	140
Z.2. Präferenzen und Motivation	142
<u>Literaturverzeichnis</u>	145
<u>Abbildungsverzeichnis</u>	188
<u>Anhang</u>	198
<u>Danksagung</u>	224
<u>Eidesstattliche Versicherung</u>	226
<u>Lebenslauf</u>	227

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde das Farbsehen der Haushühner verhaltensphysiologisch untersucht. Hierzu wurden ein Huhn und zwei Hähne der Zwerghuhnrasse Antwerpener Bartzwerge per Hand großgezogen und in ausgewachsenem Alter dressiert.

Mithilfe von Dressurexperimenten wurde die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit analysiert und mit den von Bowmaker mikrospektrophotometrisch ermittelten Eigenschaften von Zapfen und Öltröpfchen verglichen (Bowmaker 1977, Bowmaker *et al.* 1997). Hühner besitzen vier Zapfentypen die dem Farbsehen dienen. Im Innensegment der einzelnen Zapfentypen liegen durch Carotinoide unterschiedlich gefärbte Öltröpfchen. Die Tröpfchen werden nach ihren Farben T-Typ (transparent), C-Typ (klar), Y-Typ (gelb), O-Typ (orange) und R-Typ (rot) genannt. Diese Öltröpfchen fungieren als Kantenfilter, da sie ab einer bestimmten Wellenlänge für kurzwelligeres Licht undurchlässig sind. Beim Huhn ist der V-Zapfen mit einem T-Typ-, der S-Zapfen mit einem C-Typ-, der M-Zapfen mit einem Y-Typ- und der L-Zapfen mit einem R-Typ-Öltröpfchen kombiniert.

Zur Analyse der Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit wurde eine $\Delta\lambda$ -Funktion erstellt. Es zeigten sich hier bei allen Versuchstieren vier Stellen bester Farbunterscheidung (Minima). Diese lagen im kurzwelligen Spektralbereich bei 453nm - 454nm, im mittelwelligen bei 508nm - 510nm und 545nm - 546,25nm und im langwelligen Bereich zwischen 571,85nm und 607nm. Bis auf das Minimum bei ca. 540nm stimmen alle Minima recht genau mit den Schnittstellen der mittels Photopigmentabsorption und Öltröpfchentransmission errechneten effektiven Zapfenempfindlichkeitskurven überein. Hühner besitzen aufgrund ihrer Photopigmente ein tetrachromatisches Farbsehen. Die $\Delta\lambda$ -Funktion sollte deshalb drei Stellen bester Unterscheidung zeigen. Das Vorhandensein der zusätzlichen vierten Stelle bei ca. 540nm weist darauf hin, dass Hühner außer der Kombination des L-Zapfens mit einem R-Typ-Öltröpfchen möglicherweise auch die Kombination des L-Zapfens mit einem gelben oder orangen Öltröpfchen (O-Typ) besitzen. Sie könnten somit funktionelle Pentachromaten sein!

Summary

Color vision, especially wavelength discrimination, in domestic chickens was investigated by using a behavioral training technique. The experiments were performed with 3 adult, hand-reared individuals who were trained to choose between two differently illuminated test fields and show their choice by pecking on them.

The data was compared to the characteristics of cones and oil droplets established by Bowmaker (Bowmaker 1977, Bowmaker *et al.* 1997). There are four different cone types in the chicken retina: longwave-, middlewave-, shortwave- and violet-cones. Each type possesses a certain colored oil droplet in its inner segment. The droplets, named T-type (transparent), C-type (clear), Y-type (yellow), O-type (orange) and R-type (red), are impermeable for shorter wavelengths and due to this act as cut-off filters.

Based on their photopigments chickens are tetrachromats. Thus the $\Delta\lambda$ -function should show three locations of best discrimination at the interfaces of the photopigment sensitivity curves placed next to each other.

With our experiments we could determine four locations. This was previously unknown in chickens. These new findings could indicate that there is probably another combination of the longwave-cone with an O-type oil droplet. Based on this it is possible, that chickens are functional pentachromats!

Einleitung

1. Einleitung

Über Jahrtausende hinweg waren Hühner aus dem Alltagsleben der Menschen nicht weg zu denken. Sie waren leicht zu halten, suchten sich im Freilauf den Großteil ihrer Nahrung selbst und gewährleisteten in Hungerzeiten das Überleben ihrer Besitzer durch ihre Eier und ihr Fleisch. Nicht nur in ländlichen Gegenden, sondern auch in den Städten, wo Großviehhaltung kompliziert war, nutzten die Menschen diese nützlichen Eigenschaften der Haushühner und ihren geringen Platzbedarf, um ihren Speiseplan zu bereichern. In heutiger Zeit reduzieren sich die Erfahrungen der Menschen mit Hühnern oft nur noch auf den Besuch im Tierpark, dem Bauernhof oder der Fleischtheke im Supermarkt. Trotz allem ist das wissenschaftliche Interesse am Huhn als Modellorganismus seit Jahrhunderten ungebrochen. Mit der Erforschung seiner Anatomie, Ontogenie, Physiologie und auch seinem Verhalten gehen wichtige Erkenntnisse einher, die nicht nur in der Biologie, sondern auch in anderen Bereichen der Wissenschaft genutzt werden können. Die Erforschung der Sinnesleistungen von Vögeln allgemein wurde bereits von vielen Wissenschaftlern in Angriff genommen, wobei auch in heutiger Zeit noch neue und oftmals auch überraschende Erkenntnisse gewonnen werden.

Der Sehsinn und im Speziellen die Fähigkeit, Farben zu unterscheiden spielt im Tierreich und insbesondere bei Vögeln eine sehr große Rolle. So können beispielsweise bei der Nahrungssuche reife Früchte von unreifen unterschieden werden und kleinste auf dem Boden liegende Körner als Farbkontrast zum Untergrund wahrgenommen werden. Auch in anderen Bereichen des sozialen Lebens wie der Partnerwahl hat die Fähigkeit, Objektfarben zu erkennen eine wesentliche Bedeutung. Hühner erkennen an der Intensität der roten Farbe des Kammes und der restlichen Kopfanhänge, sowie der Gefiederfarben den Gesundheitszustand eines anderen Gruppenmitglieds. Eine schwache Färbung ist oft ein äußeres Anzeichen einer Erkrankung oder Mangelernährung. Solche Individuen erlangen von Natur aus meist nur einen niedrigen Rang in der Hackordnung und dürfen sich daher auch weniger oft paaren. Mit der Färbung

korreliert somit der soziale Rang innerhalb der Gruppe und folglich auch der Fortpflanzungserfolg eines einzelnen Individuums.

Hühner werden seit langer Zeit als wichtige Versuchstiere zur Erforschung des optischen Systems herangezogen. So wurden zum Beispiel umfassende Versuche zur Akkommodation, Refraktion und Augenentwicklung durchgeführt (Schaeffel & Diether 1998, Schaeffel *et al.* 1987, Schaeffel & Howland 1987). Auf der Grundlage jener Erkenntnisse bauten weitere Forschungen auf, die sich beispielsweise mit der Entwicklung des Wirbeltierauges befassten. So konnten die Ursachen zur vermehrten Entstehung von Kurzsichtigkeit bei Kleinkindern in der heutigen Zeit, anhand der Einwirkung verschiedener Licht- und Umgebungseinflüsse bei der Entwicklung des Auges beim Huhn nachvollzogen werden (Ashby *et al.* 2009, Ashby & Schaeffel 2010, Wallman & Nickla 2010).

Experimente zur Erforschung der Farbwahrnehmung, Farbpräferenzen und insbesondere der Art und Weise, wie die verschiedenen Photorezeptortypen für die Farbwahrnehmung genutzt werden, wurden von Daniel Osorio und Kollegen durchgeführt (z.B. Osorio *et al.* 1999, 2000, Osorio & Vorobyev 2005, 2008). Auch James K. Bowmakers Untersuchungen zum visuellen Wahrnehmungsvermögen und der Physiologie der Photorezeptoren von Vögeln, unter anderem auch von Hühnern, trugen wesentlich zur Grundlagenforschung auf diesem Gebiet bei (z.B. Bowmaker 1977, 1979, 1980, Bowmaker & Knowles 1977, Bowmaker & Martin 1978, 1985 Bowmaker *et al.* 1993, 1997). Die von ihm durchgeführten mikrospektrophotometrischen Messungen der Öltröpfchen und Zapfenphotopigmente sind heute noch gültig und dienen aktuellen Forschungen als Ausgangspunkt.

Trotz allem steht eine genaue Messung des Farbunterscheidungsvermögens immer noch aus. Anhand der Unterschiedsempfindlichkeit für Wellenlängen können sowohl Rückschlüsse auf die Anzahl der am Farbsehen beteiligten Zapfentypen, als auch der neuronalen Verarbeitung ihrer Signale gezogen werden.

Eine Möglichkeit, die Fähigkeit zur Wellenlängenunterscheidung eines Tieres zu bestimmen und graphisch darzustellen, ist die sogenannte $\Delta\lambda$ - Funktion. Bei dieser Funktion wird die Differenz der vom Versuchstier gerade noch

unterscheidbaren Wellenlängen über die Wellenlängen des Spektrums aufgetragen. Der Kurvenverlauf gibt Auskunft darüber, wo im Spektrum die Stellen guter, bzw. schlechter Farbunterscheidung liegen. Stellen guter Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit zeigen sich dort, wo die Kurve die kleinsten $\Delta\lambda$ -Werte besitzt (= Minimum). An den Stellen, an denen die Kurve die höchsten Werte erreicht (= Maximum) liegen analog dazu die Stellen schlechtester Unterscheidung. Da die Stellen bester Wellenlängenunterscheidung im Überschneidungsbereich der im Spektrum benachbarten Photorezeptorkurven zu finden sind, gibt die $\Delta\lambda$ - Funktion auch Hinweise auf die jeweilige Anzahl der am Farbsehen beteiligten Photorezeptoren. Da Hühner vier verschiedene Zapfenphotopigmente besitzen, sind drei Stellen bester Unterscheidung zu erwarten.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden mittels verhaltensphysiologischer Experimente $\Delta\lambda$ - Funktionen mehrerer Versuchstiere ermittelt. Dabei wurden handaufgezogene Tiere einer besonderen Hühnerrasse, den Antwerpener Bartzwergen, verwendet. Die Eigenschaften und Vorzüge dieser Rasse sollen im Folgenden in einem größeren Zusammenhang (Kapitel 2. „Zur Geschichte des Haushuhns“) dargestellt werden. Dieses Kapitel kann im Kontext des Farbsehens übersprungen werden. Danach werden der Bau des Hühnerauges, die Photorezeptoren, das Farbsehen und die $\Delta\lambda$ - Funktionen anderer Tiere dargestellt.

2. Zur Geschichte des Haushuhns

2.1 Dschungelhühner und allgemeine Systematik der Haushühner

Die Ordnung der Hühnervögel umfasst fünf Familien: Großfußhühner, Hokkohühner, Fasanenartige, Zahnwachteln und Perlhühner. Eine zusätzliche Familie Sylviornithidae mit der einzigen Art *Sylviornis neocaledoniae* ist bereits vor ungefähr 3000 Jahren ausgestorben (Mourer-Chauviré & Balouet 2005). Es gibt heute insgesamt etwa 70 Gattungen und mehr als 250 Arten. Zu ihnen zählen beispielsweise Fasane, Pfauen und Truthühner.

Die Abstammung der heutigen Haushühner wurde über Jahrhunderte hinweg heftig diskutiert. Es waren sowohl die genaue geographische Lokalisation des oder der Domestikationsereignisse/s umstritten (Hutt 1949, West & Zhou 1988, Liu *et al.* 2006), als auch die genaue Ursprungsart aus der die heutigen domestizierten Haushühner hervorgingen.

In der zoologischen Systematik wird das Haushuhn, *Gallus gallus domesticus*, als Unterart des Roten Dschungelhuhns (*Gallus gallus*) aufgeführt (Grzimek 1979/1980), welches oft auch als Rotes Kammhuhn oder Bankivahuhn bezeichnet wird:

Klasse: Vögel (Aves)

Ordnung: Hühnervögel (Galliformes)

Familie: Fasanenartige (Phasianidae)

Gattung: Kammhühner (Gallus)

Art: Rotes Kammhuhn (*Gallus gallus*)

Unterart: Haushuhn (*Gallus gallus domesticus*)

Die meisten männlichen Vertreter der Hühnervögel sind außerordentlich farbig, während die Weibchen oft Tarntracht tragen. Die Farbenpracht der Männchen trifft oftmals nicht nur auf das Gefieder, sondern auch auf Hautanhänge an Kopf und Kehle zu. Manche Gattungen, wie beispielsweise die Tragopane oder auch die Truthühner können sogar ganze Hautfortsätze mit Lymphe aufpumpen und wieder einschrumpfen lassen.

Auch die Vertreter der Kammhühner sind auffallend bunt gefärbt. Sie besitzen sowohl lichtbrechende Federstrukturen, die ganze Körperbereiche in glänzenden Farben erscheinen lassen (bei den Hähnen beispielsweise oft die Schwanzfedern, die oberen Flügeldecken und Schultern), als auch echte Pigmentfarben. Auch Kämme, Kehllappen und Gesichter besitzen oftmals grelle Farben.

Der Stammvater des Haushuhns, das Rote Kammhuhn (*Gallus gallus*), ist nur eine von vier wilden Kammhuhnarten, welche in Südostasien recht weit verbreitet sind. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich „von Indien und Ceylon an ostwärts bis Indochina und Java“ (Austin & Singer 1963). Solange undurchdringliches Gestrüpp, hohes Gras oder Schilf als Versteckmöglichkeit und Deckung vorhanden sind, werden auch offenere Bereiche innerhalb der gegebenen Habitate, wie z. B. Trockenbuschflächen, als Futter-, Ruhe oder Balzplatz genutzt (Schmidt 1999). Hauptsächlich kommen Kammhühner jedoch in Regenwaldhabitaten vor. Hohe Bäume sind als Schlafplatz für die flugfähigen Hühner unabdinglich, da die Tiere in luftiger Höhe vor den bodenlebenden Fressfeinden besser geschützt sind.

Als Nahrung dienen vor allem Kleintiere wie Insekten und Schnecken, aber auch kleine Wirbeltiere, Beeren, Knospen, Sämereien, junge Blätter und Triebe. Eine Ausnahme bezüglich der Ernährung stellt *Gallus varius* dar. Sie haben als zusätzliches Habitat die Mangrovenregionen besiedelt wo sie bei Flut auf den Bäumen rasten und bei Ebbe am Strand nach Nahrung suchen. Dort ernähren sie sich zusätzlich von marinen Kleintieren, wie Seesternen, kleinen Crustaceen, Kopffüßern und Detritus, die am Strand angespült wurden, oder in Gezeitentümpeln vorkommen (Beebe 1918).

Jeweils morgens und abends vor der Dämmerung führt der Hahn seine Familie zur Nahrungssuche zu bestimmten Futterplätzen. Kammhühner leben im Allgemeinen polygam (außer *G. varius*) in einer Gruppe von vier bis sechs Hennen, die von einem Hahn geführt wird (Schmidt 1999). Die Hähne besetzen in der Brutzeit Reviere, die sie gegen andere Männchen verteidigen. Die Hennen leben mit ihrem Leithahn in einer Art Lebens- und Fortpflanzungsgemeinschaft und legen pro Brutsaison fünf bis sieben cremeweiße Eier, die im Schnitt ca. 30g wiegen. Die Küken schlüpfen, wie bei den meisten Rassen domestizierter Hühner

nach einer Brutdauer von 21 Tagen. Nach rund 10 Tagen können die Küken bereits fast so zielgerichtet und sicher fliegen wie die Alttiere. Der Familienverband bildet bis zu Beginn der nächsten Brutsaison eine Schlafgemeinschaft. Außerhalb der Brutzeit schließen sich Kammhühner in Gruppen von bis zu 50 Tieren zusammen, da in dieser großen Gemeinschaft der Schutz vor Feinden höher ist, als in den Kleingruppen (Schmidt 1999).

2.1.1. Rotes Kammhuhn *Gallus gallus*

Das Rote Kamm- oder Dschungelhuhn ist allgemein auch als Bankivahuhn bekannt. Es kommt in Hinterindien, im östlichen Vorderindien, im Himalayagebiet, auf den großen und kleinen Sundainseln, auf Sumatra, Java, Borneo, Celebes und Timor vor. Es existieren insgesamt fünf Unterarten die man aufgrund von phänotypischen Merkmalen und geographischen Verbreitungsgebieten unterscheidet (Schmidt 1999).

Alle Unterarten haben einen karminroten, gezackten Einfachkamm (d.h. der Kamm besteht aus einem einzelnen „Kammlatt“) und karminrote Kehllappen. Die Ohrscheiben variieren je nach Unterart und regionaler Herkunft zwischen rot und weiß und können klein oder groß ausfallen. Die Iris ist in der Regel orangerot, der Schnabel bräunlich und die Farbe der Läufe vorwiegend schieferblau, seltener grünlich bis gelblich (Schmidt 1999). Das Gefieder kann man grob in Kopf- und Halsbehang, Schulter-, Rücken- und Sattelbehang (Körpergefieder), Schwanzfedern und Flügelfedern unterteilen. Kammhühner besitzen im Allgemeinen einen stark ausgeprägten Sexualdimorphismus. Die Hähne fallen durch ein außerordentlich farbenfrohes Gefieder auf. Die Federn von Kopf, Hals und Sattel (hinterer Teil der Rückenfedern die seitlich herabhängen) sind bei ihnen goldrötlich bis goldgelb, wobei die Halsfedern einen dunklen Schaftstrich zeigen. Die Grundfarbe der Rücken- und Schulterfedern ist purpurrot bis purpurbraun. Sie haben eine orangerote Mitte und eine gelbbraune Säumung. Die Flügel haben ein breites, schwarzes Band, welches durch schwarze, stark blaugrün glänzende Deckfedern zustande kommt. Die Außenfahnen der Flügelfedern sind kastanienbraun und die Innenseiten schwarz. Die Körperunterseite und der Schwanz sind schwarz gefärbt und besitzen ebenfalls einen starken Grünglanz, wobei auch stellenweise braune Säume oder Flecken

vorkommen können (Schmidt 1999). Der Schwanz besitzt zwei auffallende Sichelfedern, die länger sind, als die restlichen Schwanzfedern.

Die Weibchen (und auch die Jungtiere) besitzen hingegen eine schlichere Färbung, die sie während der Brut und der Jungenaufzucht gut vor Fressfeinden tarnt. Die Hauptfarben sind Brauntöne verschiedener Nuancen, wobei im Körpergefieder eine feine schwarze Rieselung und helle Schaftstriche (Nervzeichnung) vorkommen (Schmidt 1999).

Gallus gallus bankiva wird auch als Javanisches Bankivahuhn bezeichnet und kommt auf den Inseln Java, Bali und Südsumatra in Südostasien vor. Die Unterart unterscheidet sich in der Form ihrer Halsfedern von allen anderen Unterarten: die Federn sind lanzettförmig und an ihrem Ende nicht spitz zulaufend, sondern abgerundet (del Hoyo *et al.* 1994; West & Zhou, 1988).

Das Birmesische Bankivahuhn (*Gallus gallus gallus*) ist die größte Unterart des Roten Kammhuhns und zeichnet sich durch große, weiße Ohrscheiben aus. Es kommt in Südostasien, insbesondere in Thailand und in einigen Gebieten Vietnams vor.

Wie die Bezeichnung „Tonkin Bankivahuhn“ bereits verrät, ist eines der Hauptverbreitungsgebiete von *Gallus gallus jabouillei* in der Tonking Region in Vietnam. In Süd-West-China (Yunnan Region) und in Laos gibt es ebenfalls Vorkommen dieser Unterart. Ihre Vertreter haben einen auffallend kleinen Kamm, kleine rote Ohrscheiben und tiefrote Rückenfedern.

Gallus gallus murghi, das Vorderindische Bankivahuhn, bewohnt Gebiete im nördlichen und zentralen Indien und hat rote Ohrscheiben mit kleinen weißen Innenflächen.

Gallus gallus spadiceus ist hauptsächlich in Burma (Myanmar), auf Laos und Malaysia zu Hause und wird deswegen auch Burma Bankivahuhn genannt. Es ähnelt im Phänotyp stark der Unterart *Gallus gallus jabouillei* und bewohnt in der chinesische Provinz Yunnan zusammen mit diesem auch dasselbe Gebiet (del Hoyo *et al.* 1994; West & Zhou, 1988).

2.1.2 Braunes/Gelbes Kammhuhn *Gallus lafayetti*

Wie der Trivialname „Ceylonhuhn“ bereits andeutet, kommt das Braune, bzw. Gelbe Kammhuhn auf der Insel Sri Lanka, dem früheren Ceylon, vor und ist dort endemisch. Am auffälligsten an der Erscheinung des Hahnes ist wohl der hohe, nur leicht gezackte, rote Einfachkamm, der in der Mitte einen gelben Bereich aufweist. Die Iris ist perlfarbig und steht farblich in Kontrast mit der roten Farbe des Gesichtes und dessen ebenfalls roten Ohrscheiben und Kehllappen. Die Läufe sind rot bis braun. Das Gefieder von Kopf und Hals ist goldfarbig mit gelbbrauner Säumung und dunklem Schaftstrich (Schmidt 1999), wobei jede Feder spitz ausläuft (Zierfedern). Die Rücken- und Brustfedern unterscheiden sich nur im etwas dunkleren Farbton vom Kopf- und Halsgefieder. Die Schwanzdeckfedern sind glänzend schwarzblau mit roter Säumung, die Schwanzfedern und die zwei Sichelfedern schwarz mit kräftigem Blauglanz.

Die Weibchen gleichen den Hähnen in der Farbe der Körperbefiederung, wobei bei ihnen die einzelne Feder breiter und im Bauchgefieder gesäumt ist. Sie haben bräunliche Läufe (Schmidt 1999).

2.1.3 Graues Kammhuhn *Gallus sonneratii*

Graue Dschungelhühner kommen in Südindien, insbesondere im vorderindischen Hochland vor (Schmidt 1999).

Als einzige der vier wilden Kammhuhnarten besitzt das Graue Kammhuhn eine namensgebende silberfarbige Grundfarbe. Die Weibchen sind jedoch auf der Oberseite bräunlich und haben eine schwarze Säumung um die silbergrauen Brustfedern. Die Hähne besitzen besondere Halsfedern: Die spitzen, schwarzen Federn sind verlängert und in haben weiße Punkte, die in kurzem Abstand zueinander folgen und einen verdickten Schaft aufweisen. Durch die Verdickungen und zusätzlichen Einschnürungen des Schaftes verleihen sie der Feder ein perlenschnurartiges Erscheinungsbild. Jede der Federn besitzt zusätzlich an ihrem Ende ein hartes, rundes, gelbliches Hornplättchen. Diese Schmuckfedern sind bei Fliegenfischern sehr beliebt, die damit künstliche Fliegen zum Fang von Forellen herstellen (siehe z.B. www.flyangleronline.com). Diese Federn werden zusammen mit den verlängerten Schwanzfedern nach der

Brut- und Balzzeit gemausert und durch schlichtere Federn ersetzt („eclipse moult“). Die Brust- und Rückenfedern sind ebenfalls spitz, was sehr außergewöhnlich ist. Sie sind dunkelgrau mit weißer Säumung und weißem Schaftstrich. An den Vorderflügeln und an den Seiten sind die glänzenden Federn purpurrot bis gelb. Die Schwingen und Schwanzfedern sind schwarz mit starkem Grün- und Blauglanz (Schmidt 1999). Die Läufe sind bei den Weibchen gelb und bei den Männchen rot gefärbt. Die Ohrscheiben und das unbefiederte Gesicht sind ebenfalls von intensiver roter Farbe.

Eine Besonderheit der Grauen und auch der Roten Kammhühner ist ihr zweimaliger Federwechsel innerhalb eines Jahres. Während sich die Weibchen kaum in Brut- und Ruhekleid unterscheiden, durchlaufen die Männchen eine auffällige Wandlung. Nach der ersten Mauser vor Beginn der Balz- und Brutperiode, in der die Männchen miteinander um die Weibchen konkurrieren, wächst den Hähnen ein farbenfrohes, sehr auffallendes Balzkleid. Zum Ende der Paarungszeit hingegen wechseln sie in der sogenannten „eclipse moult“ in ein unscheinbares, dunkles Ruhegefieder, das sie für ihre Fressfeinde weit weniger auffallend macht, als das bunte Balzkleid (Crawford 1990a, Zanon 2003).

2.1.4 Grünes Kammhuhn *Gallus varius*

Bereits frühe Naturforscher berichteten vom Krähen des Grünen Kammhuhns. Wenn man sich vom Seeweg her einer der von *Gallus varius* besiedelten Inseln nähert, kann man oft das Krähen der Hähne durch das Dröhnen der Wellenbrecher hören. Der Ruf ist tiefer, als bei den domestizierten Hühnern oder dem Roten Kammhuhn und recht weit hörbar (Beebe 1918).

Die wissenschaftliche Benennung *Gallus varius* bekam das Grüne Kamm- oder Gabelschwanzhuhn aufgrund seiner Kopf- und Gefiedermerkmale, die sich von den anderen Arten stark unterscheiden. Der deutsche Name „Gabelschwanzhuhn“ bezieht sich hingegen auf die Sichelfedern die dem Schwanz ein gegabeltes Aussehen verleihen (Schmidt 1999). Wie bei *Gallus lafayetti* ist es allerdings der farbenfrohe Kamm des Hahnes, der als erstes ins Auge sticht: er ist glatt, halbmondförmig und ungezackt. An seiner Basis ist er kräftig blau, zum Rand hin ergibt sich ein Farbübergang über grünlichblau zu lila und purpurrot. Unter dem Schnabel setzt ein einlappiger Kehlbehang an, der sich

am Hals entlang zieht. Er fällt durch die kräftige blaue, lila, purpurrote und vor allem chromgelbe Farbe genauso stark auf, wie der bunte Kamm und das kräftig rote Gesicht mit den hellgelben Augen. Das Halsgefieder wirkt schuppenartig und die einzelnen Federn glänzen intensiv gelbgrün auf schwarzem Grund (Schmidt 1999). Die an der Spitze abgerundeten Federn des Rückens sind lang und hängen wie ein Mantel seitlich herab. Ihre Grundfarbe ist schwarz. Auf der Schulter sind sie rot und auf dem hinteren Teil des Rückens breit gelb gesäumt. Der Bauch, die Flanken und die Flügel sind mattschwarz. Der Schwanz besitzt im Gegensatz zu den anderen drei Arten nicht 14, sondern 16 schwarze Steuerfedern mit sehr starkem Grünglanz. Die Läufe sind fleischfarben bis grauweiß. Besonders in der Balzzeit zeigen die Hähne eine außerordentlich prächtige Erscheinung und werden ihrem Ruf als „das schönste Wildhuhn überhaupt“ mehr als gerecht (Schmidt 1999). Die Heimat des als einzige Gallus-Art in Einehe lebenden Grünen Kammhuhns ist die Insel Java und Südost-China. Es gibt auch Vorkommen auf einigen der Inseln der Sundagruppe (Schmidt 1999). Die Weibchen ähneln den Roten Kammhuhn-Weibchen. Sie sind von brauner Grundfarbe und haben eine hellbraune bis goldene Säumung um die Körperfedern. Manchmal tauchen auch vereinzelte grünglänzende Federn im Gefieder auf (BirdLife International 2012). Das Grüne Kammhuhn ist kleiner als die anderen Wildhuhnarten. Es ist unbekannt, ob es den Zwergfaktor besitzt (Doll 1981, Reichel 2010). Es wird angenommen, dass es sich als erstes von *Gallus gallus* abgetrennt und eine eigenständige Art gebildet hat. *Gallus lafayetti* und *Gallus sonneratii* folgten später nach (Brade *et al.* 2008).

2.2. Abstammung des Haushuhns

Funde wildlebender Kammhuhnarten sind weder aus Europa noch aus Afrika bekannt (Doll 1989). Der Ursprung aller Hühner wurde daher in Südost-Asien vermutet (Doll 1981). Da in Südasien mehrere naheverwandte Dschungelhuhnarten vorkommen, die zum Teil auch fertile Nachkommen miteinander zeugen können, lag die Vermutung nahe, dass unter diesen Umständen nicht nur ein einzelner Stammvater als Ursprung der heutigen Haushühner in Frage kam, sondern eventuell gleich mehrere. Aufgrund von Kreuzungsversuchen und beobachteten Merkmalsunterschieden schloss

Charles Darwin jedoch, dass die domestizierten Hühner einzig und allein vom Roten Kamm- oder Dschungelhuhn *Gallus gallus* aus Asien abstammen und dass die Entstehung der Haushühner wohl 10000 Jahre zurückliegt (Darwin 1868). Diese Hypothese wurde später von Hutt angefochten, welcher angab, dass vier verschiedene Arten von Dschungelhühnern zur Domestikation der Haushühner beigetragen haben (Hutt 1949).

In den folgenden Jahrzehnten wurde auf molekulargenetischer Ebene weitergeforscht (Frisby *et al.* 1979, Siegel *et al.* 1992, Fumihito *et al.* 1996, Romanov & Weigend 2001, Hillel *et al.* 2003) wobei die Ergebnisse Darwins Ansicht, dass das Rote Dschungelhuhn der alleinige Urahn der domestizierten Hühner ist, unterstützten.

Molekulargenetische Belege für die Beteiligung an der Entstehung des heutigen Haushuhns gibt es für mindestens drei der fünf Unterarten des Roten Kammmuhns (*Gallus g. gallus*, *Gallus g. spadiceus* und *Gallus g. jabouillei*). Inwieweit die Unterart *Gallus g. murghi* beteiligt war ist noch nicht zweifelsfrei geklärt und das Javanische Bankivahuhn (*Gallus g. bankiva*) wird als direkter Vorfahre unserer Haushühner weitgehend ausgeschlossen (Akishinonomiya *et al.* 1994 & 1996, Liu *et al.*, 2006, Oka *et al.*, 2007). Diese Hypothesen werden auch von Engelmann (1984) postuliert. Er schloss *Gallus g. bankiva* aufgrund der abgerundeten Halsfedern ebenfalls als Vorfahre aus, da dieses Merkmal einzig und alleine auf diese Unterart beschränkt ist.

Auch andere Dschungelhuhnarten wurden hinsichtlich ihrer Hybridisierungen untersucht. Nishibori *et al.* fanden unter anderem heraus, dass Hybridisierungen zwischen Roten und Grauen Kammmühnern vorkommen. Diese Studien blieben jedoch einen endgültigen Beweis für die Beteiligung jener Arten am Domestikationsgeschehen schuldig (Nishibori *et al.* 2005). Bis 2008 existierten keine Studien, die die Gensequenzen und den damit verbundenen, spezifischen Phänotyp von Haushühnern, Dschungelhühnern und domestizierten Zuchtformen miteinander verglichen (Erikson *et al.* 2008). Man ging daher in der Wissenschaft weiterhin davon aus, dass die rezenten, domestizierten Hühnerrassen alle vom gleichen Stammvater, dem Roten Dschungelhuhn *Gallus gallus* abstammen (Moreng & Avens 1985, Crawford 1990a, Sullivan 1991,

Siegel *et al.* 1992, Fumihito *et al.* 1994, Romanov & Weigend 2001, Hillel *et al.* 2003, Vaisanen *et al.* 2005, Columbia Encyclopedia 2006).

Erikson *et al.* untersuchten 2008 die Gensequenzen, die bei vielen domestizierten Haushuhnrassen für die Einlagerung von Karotinoiden in der Haut verantwortlich sind. Sie fanden zu ihrer eigenen Überraschung heraus, dass die domestizierten Hühnerrassen die mitochondriale DNA und den Großteil ihrer nuklearen DNA zwar von *Gallus gallus* geerbt haben, das Allel für die gelbe Hautfarbe allerdings aufgrund seiner starken Ähnlichkeit höchstwahrscheinlich vom nahe verwandten Grauen Dschungelhuhn *Gallus sonneratii* stammt. Dieser erste schlüssige Beweis für eine mischerbige Herkunft der heutigen Haushühner beeinflusst die Sicht auf den Domestikationsprozess erheblich (Erikson *et al.* 2008). Er wirft beispielsweise die Frage nach dem Zeitpunkt der Einkreuzung und deren Art und Weise auf. Es ist bekannt, dass Hybridisierungen zwischen dem Grauen Dschungelhuhn und domestizierten Haushuhnarten in Gebieten, in denen beide in enger Nachbarschaft zueinander leben, vorkommen (Johnsgard 1999). Dies deutet laut Erikson *et al.* darauf hin, dass die genetische Einkreuzung des *Gallus sonneratii*-Allels nach der eigentlichen Domestikation stattgefunden haben könnte. Zusätzlich erwähnen die Forscher die unwahrscheinlichere, aber dennoch mögliche Hypothese, dass das Allel von *G. sonneratii* durch Hybridisierung mit *G. gallus* in jene Art eingekreuzt wurde, bevor diese domestiziert wurde (Erikson *et al.* 2008).

2.2.1 Domestikation und Kulturgeschichte des Haushuhns

Aufgrund wissenschaftlicher Untersuchungen geht man bei Hühnern, wie auch bei anderen Nutztierarten von mehrfachen Domestikationsereignissen (Brade *et al.* 2008) und dementsprechend auch von mehreren Domestikationszentren (Liu *et al.* 2006) aus. Die Domestikation der Haushuhn-Urahnen erfolgte höchstwahrscheinlich durch Naturvölker, welche die Tiere nicht zur Eier- und Fleischversorgung, sondern zum Zwecke der Hahnenkämpfe hielten. Noch bis ungefähr zur Mitte des 19. Jahrhunderts wurden Hühner für Hahnenkämpfe gehalten. Als die Kämpfe jedoch illegal wurden, züchtete man Hühner sowohl in den USA, als auch in Europa zu Schauzwecken (Moreng & Avens 1985, Crawford 1990b) indem man sie von nun an auf ein einheitliches

Erscheinungsbild mit festgelegten Gefiederfarben (Al Nasser *et al.* 2007) und nicht mehr auf Aggressivität und Kampflust hin selektierte.

Auf eine solche Herkunft und Domestikationsgeschichte deutete lange Zeit nicht nur die Ähnlichkeit der heutigen Kampfhuhnarten mit dem Roten Kammhuhn (Austin & Singer 1963), sondern auch die Funde des Engländers Ernest John Henry Mackay aus dem Jahr 1938 hin, die er in Mohenjo-Daro, einer alten Kultur des Indus in Pakistan, machte. Er fand Siegel mit kämpfenden Vögeln, die als Hähne interpretiert wurden (Mackay 1938). Auch wurden im selben Gebiet kleine Tonfigürchen gefunden, die eindeutig Hühner darstellen, so auch die Kleinplastik einer Henne vor einem Futternapf, was ebenfalls auf eine frühe Domestikation hindeutet (Schmidt 1999). Untersuchungen von Sewall an Hühnerknochen aus jener Gegend, die sich in ihrer Größe deutlich von denen der Wildformen unterschieden, untermauerten die Hypothese einer Domestikation der Hühner im Indus um 2000 v. Chr. (Sewall & Guha 1931).

West und Zhou berichten 1988 allerdings von noch früheren Zeichen für eine Domestikation in Gebieten, die jenen in Mohenjo-Daro weder ähneln, noch in der Nähe der Dschungelhuhnhabitate gelegen sind wie beispielsweise die Ukraine und Spanien. Aufgrund gefundener Überreste domestizierter Hühner in neolithischen Schichten entlang des Gelben Flusses im Nordosten Chinas datieren sie die Domestikation des Huhns in die Zeit um das 6. Jhd. v. Chr. (West & Zhou 1988). In Anbetracht dessen, dass die Fundstellen in semiariden Steppengebieten liegen, die als Lebensraum für Dschungelhühner gänzlich ungeeignet erscheinen, liegt es nahe, sowohl den Zeitpunkt, als auch die geographische Region der ersten Domestikation der Dschungelhühner früher und weiter südlich anzunehmen (Akishinomiya *et al.* 1994). Laut genetischen Untersuchungen an verschiedenen Hühnerrassen und Dschungelhuhnarten bestätigte sich die enge Verwandtschaft der heutigen, domestizierten Hühnerrassen mit der Unterart *Gallus gallus gallus*, die in Cochinchina/Südostasien beheimatet ist. Diese Unterart ist zudem die einzige Dschungelhuhnart im Gebiet der vermuteten Erstdomestikation (Akishinomiya *et al.* 1994).

In Indien werden Hühner bereits seit etwa 3200 v. Chr. als Haustiere gehalten und auch im westlichen Kulturkreis ist Hühnerhaltung seit etlichen tausend Jahren bekannt (Austin & Singer 1963). Es wird angenommen, dass der erste

Kontakt der Arier mit den ihnen noch fremden Hühnern bei deren Einfall in Indien um 1500 v. Chr. erfolgte. Um 1000 v. Chr. wurde ein Gesetz erlassen, das das Verzehren von Hühnerfleisch verbot. Dies könnte für eine zunehmende religiöse Bedeutung der Tiere sprechen (Zeuner 1967). In China ist das domestizierte Haushuhn seit ca. 1400 v. Chr. bekannt und trat von dort aus mit Hilfe asiatischer Seefahrer seine Reise zu den Philippinen und den polynesischen Inseln an. Auch von den Indianern in Mittel- und Südamerika weiß man, dass sie bereits vor dem Kontakt mit den spanischen Eroberern eigene Haushühner besaßen. Man schloss daraus, dass Hühner bereits vor Kolumbus Ankunft auf dem Kontinent durch polynesisch-seefahrer nach Amerika gebracht wurden (Austin & Singer 1963). Eine interessante Begebenheit über die Verbreitung von Haushühnern ereignete sich im 15. und 14. Jahrhundert v. Chr. in Ägypten. In dieser Zeit tauchten die Tiere dort erstmals auf, nur um danach wieder vollständig zu verschwinden. Ein erneutes Erscheinen der Haushühner in Ägypten erfolgte erst wieder zur Zeit der Ptolemäer. Man führt dieses kurze Verschwinden darauf zurück, dass Hühner im Sonnenkult von Tuthmosis des Dritten eine sehr große Rolle spielten. Nachdem die alte Priesterkaste diesen Herrscher stürzte und die Macht übernahm, rottete sie vermutlich alle Hühner aufgrund ihrer symbolischen Verbindung mit Tuthmosis III. vollständig aus (Zeuner 1967).

Im gesamten Mittelmeerraum wurden Hühner ab etwa 700 v. Chr. Sowohl von den Römern als auch hauptsächlich von den Griechen weitergezüchtet. Sie nutzten die Tiere bei ihren religiösen Handlungen als Opfertiere für ihre Götter und als „Orakel“. Eine größere wirtschaftliche Bedeutung als Eier- und Fleischlieferanten erlangten die Haushühner in Europa allerdings vermutlich erst im Mittelalter (Zeuner 1967) und erst einige Jahrhunderte später begann man, sie als Ziergeflügel und Schaurassen für Ausstellungen zu züchten.

2.2.2 Geschichte und Rassebeschreibung der Antwerpener Bartzwerge



Abb. 1: Antwerpener Bartzwerge verschiedener Farbschläge,
im Bild vorne links: Henriette

„Schau dir meine Antwerpener Bartzwerge an,

Eine Vorderseite wie Loulou Ferrari,
ein Bart wie Fidel Castro,
ein Körper wie Schwarzenegger,
aber so klein von Gestalt wie Edith Piaf
und mit der Ausstrahlung von Madonna;
sie können fliegen wie Superman
und trippeln wie Tina Turner bei ihren Auftritten!“

(nach einem Gedicht von Johan Opsomer)

Dieses humoristische Gedicht von Johan Opsomer spiegelt die Sympathie und Bewunderung wider, die die meisten Menschen, die mit Antwerpener Bartzwergen zu tun haben, der Rasse entgegenbringen. Eine weitere treffende Beschreibung der Antwerpener Bartzwerghühner stammt von Wilhelm Wehrs, dem Initiator und einer der Gründer des Sondervereins (SV) der Züchter Antwerpener Bartzwerge in der Bundesrepublik Deutschland: „Die Antwerpener Bartzwerge sind Tiere in bizarrer Form, die sich durch Frechheit und Keckheit

besonders auszeichnen, dabei aber ganz außerordentlich zutraulich sind. Sie haben die typische Größe der Urzwerge.“ (siehe auch Wehrs 1955). Abbildung 3 zeigt einen Antwerpener Bartzwerghahn (Milo) des Farbschlages „goldporzellanfarbig“ und drei wachelfarbige Hennen der gleichen Rasse. Die Henne links vor dem Hahn ist Henriette, die für die vorliegende Arbeit einen großen Beitrag geleistet hat.

Die züchterischen Ansprüche, die Hahn und Henne einer bestimmten Rasse erfüllen sollten und die jeder Züchter bei seinen Tieren zu erreichen versucht sind im sogenannten „Rassestandard“ der betreffenden Rasse festgelegt. Hier werden die phänotypischen und oft auch charakterlichen Zuchtziele bezüglich Wesensart, Verhalten, Körperbau und -haltung, die Färbung von Augen, Gefieder, Läufen, Haut und Schnabel, und die Beschaffenheit und Form von Federn und Körperanhängen wie Kamm und Kehllappen der jeweiligen Rasse detailliert erklärt. Der erste Rassestandard für Antwerpener Bartzwerghühner in Deutschland wurde 1927 durch den damals 18-jährigen Bernhard Grzimek vorgelegt, der als Zoologe, Naturschützer, Veterinär, Zoodirektor, Filmemacher, Autor, Umweltpolitiker und Präsident der Zoologischen Gesellschaft Frankfurt weltweite Bekanntheit erlangte. Er hielt sich die quirlige Hühnerrasse im Farbschlag schwarz, die er liebevoll seine „schwarzen Teufelchen“ nannte, bereits in seiner Kindheit und stellte mit gerade einmal zehn Jahren seine Zuchttiere auf den großen Hühnerschauen von Schlesien bis nach Leipzig aus. Mit vierzehn Jahren verfasste er ein kleines Buch über Zwerghuhnzucht, das viele Jahrzehnte danach noch aufgelegt wurde (Bernhard Grzimek im Interview 1949). Er kommentierte 1984 sein ungewöhnliches Hobby mit den Worten: „Was die Wenigsten wissen: Ich habe nicht mit Wildtieren angefangen, sondern mit Rassehühnern und zwar Antwerpener Bartzwerghühnern. Ich war damals 13 oder 14 Jahre alt, bereits Mitglied im Kleintierzüchterverein meiner Heimatstadt Neisse, Oberschlesien. Immer wenn ich zu Verwandten aufs Land in die Ferien fuhr, nahm ich in einer Kiste meine Zwerghühner mit. Als ich in Leipzig anfang Veterinärmedizin zu studieren, pachtete ich dort einen Schrebergarten und brachte hier meine Zwerghühner unter. Ich habe heute noch Preise, die ich damals gewonnen habe. Und seit etwa acht Jahren züchte ich auch wieder-Antwerpener Bartzwerghühner.“

Die Beliebtheit der Rasse ist mittlerweile weltweit zu sehen: Es gibt spezielle Bartzwergzüchterverbände nicht nur in Deutschland, England und den Niederlanden, sondern unter anderem auch in Südafrika, den USA und Australien. Ihren Ursprung hat die Rasse allerdings in Belgien, wo man in der Region um Antwerpen schon um 1880 damit begann, die regional bereits vorhandenen Landzwerge rassistisch zu veredeln (www.bartzwergfreunde.de). Nachgewiesen wurde die Rasse erstmals durch ein niederländisches Ölgemälde des Landschaftsmalers Aelbert Jacobsz. Cuyt (1620-1691) aus dem 17. Jahrhundert auf dem eine Henne mit unverwechselbaren Merkmalen der wachtfarbigem Bartzwerg dargestellt ist. Auch der berühmte und anerkannte Tiermaler René Philippe Delin (1877-1961) aus Brüssel hatte ein bereits 1617 in Paris erstelltes Flugblatt in seinem Besitz, auf welchem ein Huhn mit Bartfedern aus Holland dargestellt war (www.backyardchickens.com). Die erste schriftliche Erwähnung der Antwerpener Bartzwerg erfolgte 1884 in einem französischen Buch, in dem als Ursprungsort die Niederlande genannt wurden. Als „wahre Urheimat“ gilt heute allerdings der flämische Landesteil Belgiens (Verhoef & Rijs 2006, www.bartzwergfreunde.de). 1885 wurden „bei der Grundlage zur Abfassung einer Kritik nach Punkten“ nur die Farbschläge „gesperbert“ und „schwarz“ aufgeführt, da zu dieser Zeit vornehmlich nur diese beiden Farbvarianten gezüchtet wurden. Es folgte ein gewaltiger Aufschwung in der Verbreitung der Rasse in Belgien, wo sie zur „Nationalrasse“ und zum erfolgreichsten Exportartikel des Landes wurde. Ihr Konterfei zierte sogar eine belgische Briefmarke (Verhoef & Rijs 2006). Ab 1904 wurden Antwerpener Bartzwerg in Belgien bereits in einem eigenständigen Club geführt. Eine Ausbreitung der Rasse über ganz Europa ließ danach nicht mehr lange auf sich warten und auch in Deutschland hielten die lebhaften Zwerge um 1910 Einzug. 1920 wurde die Rasse dann erstmals in Deutschland auf der 1. Nationalen Zwerghuhnschau, damals noch unter dem Namen „Antwerpener Pausbäckchen“, präsentiert. Nach dem Zweiten Weltkrieg gab es nur noch wenige Restvorkommen, die sich jedoch nach der Gründung des Sondervereins für Antwerpener Bartzwerg 1954 schnell wieder erholten. Heute werden bereits 24 anerkannte Farbschläge der allseits beliebten Rasse gezüchtet: „Schwarz“, „Weiss“, „Rot“, „Gelb“, „Perlgrau“, „Gesperbert“, „Blau-Gesäumt“, „Silber-Schwarzgesäumt“, „Wachtfarbig“, „Blau-Wachtfarbig“, „Silber-Wachtfarbig“,

„Perlgrau-Silberwachtelfarbig“, „Gelb-Schwarzcolumbia“, „Gelb-Blaucolumbia“, „Weiss-Schwarzcolumbia“, „Goldhalsig“, „Blau-Goldhalsig“, „Silberhalsig“, „Rotgesattelt“, „Schwarz-Weissgescheckt“, „Perlgrau-Weissgescheckt“, „Gold-Porzellanfarbig“, „Isabell-Porzellanfarbig“ und „Gelb mit weissen Tupfen“ (www.sv-antwerpenerbartzwerge.de).

Antwerpener Bartzwerge zählen zu den ältesten Zwerghuhnrasen, deren Geschichte über Jahrhunderte zurückverfolgt werden kann. (Trübenbach 1921, Wehrs 1955), allerdings ist unbekannt, wann genau und wie die Rasse herausgezüchtet wurde (www.sv-antwerpenerbartzwerge.de). Sie gehören zu den sogenannten „echten Zwerghuhnrasen“ oder „Urzwergrassen“, da es von ihnen keine Großform gibt. Sie sind nur ungefähr taubengroß und ihr Körpergewicht liegt beim Hahn bei 700g und bei der Henne bei 600g (Schmidt 1999). Im Verhältnis zu ihrer recht kleinen Körpergröße legen die Hennen verhältnismäßig große, 35g schwere Eier. In einer Ausgabe des „Monatsblatt zu Zucht und Haltung der Belgischen Bartzwerge“ des Sondervereins Antwerpener Bartzwerge wird dazu berichtet: „Gegenüber dem, was man heutzutage gemein Zwerghühner nennt, kommen typische Antwerpener uns geradezu wie verzweigte Zwerge vor. Wir haben vollständig zuchtfähige zweijährige Hennen der Rasse besessen, die nüchtern gewogen genau 350 g aufwiesen. Diese Tierchen legten durchaus normale Zwergeier von etwa 32 g Gewicht, also ein Elftel ihres Eigengewichtes, was keine andere Rasse erreicht.“ (Schellschmidt 2010).

Ihr trippelnder Gang und das selbstbewusste, zutrauliche Wesen kombiniert mit dem vollen Bärtchen an Kinn und Wangen lassen die Tiere wie kleine Gnome erscheinen. Ihre Brust tragen die Tiere hoch und vorgewölbt. Die vordere Körperhälfte, vor allem die Halspartie, dominiert durch die starke Befiederung das Erscheinungsbild. Die Flügel werden gesenkt gehalten, die Steuerfedern des aufrecht getragenen Schwanzes sind gespreizt. Der Schnabel ist kurz und gebogen (Schmidt 1999). Der Kamm ist als sogenannter „Rosenkamm“ ausgebildet, d.h. er hat eine breite, oben leicht abgeflachte Form, verjüngt sich nach hinten hin und endet schließlich in einer Spitze, die als „Kammdorn“ bezeichnet wird. Bei den Antwerpener Bartzwerghühnern folgt die Form des Kammes der Kopfform.

Am auffälligsten an der Erscheinung der Antwerpener Bartzwerge ist wohl der bereits erwähnte, namensgebende Kinn- und Backenbart, der die Sicht des Tieres nicht behindern darf. Beim wachelfarbigem Farbschlag ist die Iris dunkelbraun und die Läufe haben eine bläulich-schiefergraue Färbung. Das Körpergefieder glänzt in verschiedenen, warmen Rot- und Gelbvarianten: vom kräftigen Rostrot des Halsbehangs, der Schultern und der Flügeldeckfedern, über das goldgelbe Brust-, Bart- und Bauchgefieder, bis zum kräftigen orangerot des Sattelbehangs. Die Schwinge sind schwarz mit zimtbrauner Säumung. Die Weibchen haben eine goldgelbe Unterseite, dunkelbraune Flügelschilder und einen samtartig glänzenden Rücken. Die Federn der dunkelbraunen Flügelschilder haben eine feine Säumung und in der Mitte eine goldfarbige Nervzeichnung.

Ein namentlich unbekannter Autor, der nach eigenen Angaben bereits um 1890 erste Individuen dieser Rasse besaß, beschrieb 1928 Unterschiede in der Kammform der damaligen Zuchttiere und schloss daraus „den Beweis, daß die Tierchen von einer Rasse mit zweigeteiltem Kamme abstammen, als welche man das holländische Eulenbarthuhn wohl betrachten muß. Die Zwergenhaftigkeit ist dann durch Kreuzung mit der Urrasse der Bantams hineingezüchtet worden, so daß in dieser Beziehung gewiß eine Verwandtschaft besteht, wenngleich die Zuchtrichtungen schon seit vielen Jahrzehnten auseinandergegangen sind.“ (unbekannter Autor, aus „*Geflügel-Börse*“, Juli 1928, zitiert in „*Der Bartzweg*“ - Illustriertes Monatsblatt zu Zucht und Haltung der Belgischen Bartzwerge, Nummer 58, September 2010). Auch gibt es Berichte über Seeleute von der malaiischen Halbinsel, die gegen Ende des 17. Jahrhunderts Hühner nach Antwerpen importierten aus denen später die Antwerpener Bartzwerge gezüchtet wurden (www.backyardchickens.com). Wie bereits erwähnt, bleibt jedoch die genaue Identität der an der Entstehung der Antwerpener Bartzwerghühner beteiligten Hühnerrassen bisher weiterhin ungeklärt.

Eine neue Studie aus dem Jahr 2014 brachte allerdings ein wenig Licht in die mögliche Verwandtschaft der Antwerpener Bartzwerge mit anderen Hühnerrassen. In einer groß angelegten genetischen Untersuchung im Rahmen des Synbreed - Projektes der TU München, konnten Steffen Weigend und Kollegen die genetische Verwandtschaft der unterschiedlichen Zuchtlinien von

Hühnerrassen untereinander darstellen. Dazu wurden aus unterschiedlicher geographischer Herkunft über 2400 Tiere aus 111 Rassen und Farbschlägen ausgewählt und phänotypisch charakterisiert. Es wurden sowohl kommerzielle Züchtungen, als auch Zierrassen und sogar Individuen zweier Populationen der Kammhuhnunterarten *Gallus gallus gallus* und *Gallus gallus spadiceus* herangezogen (Weigend *et al.* 2014). Es zeigte sich, dass die untersuchten Genloci der wachselfarbigen Antwerpener Bartzwerge denen anderer Europäischer Zwerghühner stark ähneln. Auch Rassen aus dem Mittelmeerraum und Nordeuropa, sowie Japanische Zwerghühner sind nahe mit ihnen verwandt. Sehr aufschlussreich sind auch die Ergebnisse bezüglich der Verwandtschaft der Bartzwerge mit *Gallus gallus gallus* und *Gallus gallus spadiceus*.

Während die kommerziellen Lege- und Masthuhnrasen, die aufgrund der leichten Beschaffung üblicherweise als Versuchstiere zur Forschung herangezogen werden, durch Jahrhunderte anhaltender Züchtung nur noch weitläufig mit ihren Stammvätern, den Wildhuhnarten, verwandt sind, besitzen Antwerpener Bartzwerge hingegen eine bemerkenswert enge Verwandtschaft mit den untersuchten Unterarten *Gallus gallus gallus* und *Gallus gallus spadiceus* (Weigend *et al.* 2014). Eine gezielte Selektion auf schnelleres Wachstum, massigeren Muskelansatz und erhöhte Legeleistung unterblieb bei der Rasseentwicklung der Antwerpener Bartzwerghühner gänzlich. Aufgrund dessen kann man die Rasse als recht ursprünglich und wenig hochgezüchtet ansehen. Diese Voraussetzungen bezüglich Anatomie, Genetik und Physiologie in Kombination mit den rassespezifischen Charaktereigenschaften, wie beispielsweise dem zutraulichen Wesen, machen die Rasse als Versuchstiere besonders interessant.

3. Das Vogelauge

Das Sehen ist bei Vögeln und daher auch bei Hühnern die wichtigste Sinneswahrnehmung. Dem Sehsinn wird eine herausragende Bedeutung, sowohl bei der Nahrungssuche, der Jagd, dem aktiven Flug, der Detektion von Beutegreifern oder dem Aufspüren und Begutachten potentieller

Paarungspartner zugeordnet. Dementsprechend findet man in der Klasse der Vögel die verhältnismäßig größten Augen der Wirbeltiere (Martin 1985).

3.1 Augapfel (Bulbus)

Während beim Menschen, die Augen nur ungefähr 1% der gesamten Schädelmasse und 5% des Schädelvolumens einnehmen, können sie bei manchen Vögeln ca. 30% der Masse und rund 50% des Volumens ausmachen. (Engelmann 1983, Jones *et al* 2007). Das relativ größte Sehorgan der Landwirbeltiere mit einer axialen Bulbuslänge von 5cm besitzt der Strauß (*Struthio camelus*) (Cramp *et al.* 1977). Hier übersteigt bereits das Gewicht und die Größe eines Auges mit ca. 47,6g die des walnussgroßen, ca. 42g schweren Gehirns (Burton 2008). Beim rein dämmerungsaktiven Kiwi (*Apteryx sp.*) beträgt die Augenslänge lediglich 8mm (Duke-Elder 1958) und ein Auge des Kolibris *Amazilia tzacatl* wiegt verschwindend geringe 0,06g (Burton 2008). Bei adulten Hühnervögeln (Galliformes) beträgt der bulbäre Gewichtsanteil des Auges 7 % und bei juvenilen 12 % der Schädelmasse (Korbel 1995) und das Augengewicht liegt im Durchschnitt bei 3g (Burton 2008).

Bei allen unseren domestizierten Vögeln ähnelt die Form des Bulbus einem Rotationsellipsoid, bei dem der Äquatordurchmesser stets größer als der Längendurchmesser ist (Nickel *et al.* 1992). Es gibt bei Vögeln verschiedene Augapfel­formen, die von kugelförmig (globulär), röhrenförmig (tubulär) über Mischformen (flachglobulär) bis zu scheibenförmig abgeflacht (discoidal) reichen, je nach den Anforderungen des jeweiligen Lebensraumes. Bei den tagaktiven, schmalköpfigen Tauben- und Hühnervögeln herrscht die discoidale Bulbusform vor (Ravelhofer 1996), wobei die Cornea eine starke Vorwölbung ausweist. Dadurch ist die vordere, mit viel Kammerwasser gefüllte, Augenkammer verhältnismäßig groß (Schwarze *et al.* 1972). Alle Vogelarten weisen eine Asymmetrie des Augapfels in temporonasaler Richtung auf, die dadurch zustande kommt, dass Hornhaut und Skleralring nasalwärts geneigt sind (Franz 1934, Walls 1942). Durch diese Neigung wird der Ziliarkörper zur Nase des Vogels hin geschmälert, was wiederum zur Folge hat, dass sich die Augenachse neigt. Dadurch resultiert eine nasale Abweichung der optischen Achse von

Kornea und Linse von der Mittelachse, was eine Überlappung der monokularen Sehfelder bewirkt (Walls 1942) und binokulares Sehen erleichtert (Duke-Elder 1958). Hühner besitzen ein Gesichtsfeld von 300°-330° (Taylor *et al.* 2002). Der Anteil des monokularen Sehfelds, bedingt durch die laterale Lage der Augen, beträgt ca. 300°, das binokulare Sehfeld ca. 30°.

Die Beweglichkeit der Augäpfel in der Orbita schwankt von Art zu Art. So kann sie beispielsweise beim Kakadu recht groß sein und bei anderen Vogelarten weniger als 2° betragen. Da das Vogelauge in der Regel die Augenhöhle fast gänzlich ausfüllt, bleibt weniger Platz für extraokulare Muskulatur, wodurch die Beweglichkeit des Bulbus auf ein Minimum reduziert sein kann (Greenwood & Barnett 1980/1981).

3.2 Skleralring (*Anulus ossicularis sclerae*)

Direkt hinter der Iris, aber vor der Linse befindet sich der Skleralring (*Anulus ossicularis sclerae*). Auf der anterioren Seite ist der sichtbare Teil der Iris mit dem Skleralring verwachsen, die Linse ist posterior an diesem aufgehängt. Da die Iris fest mit dem Skleralring verbunden ist, ist der Durchmesser der Pupille immer nur maximal so groß, wie dessen Mittelloch. Der Skleralring hat die Aufgabe, den Augapfel zu stützen und dient gleichzeitig als Ansatz für den Akkommodationsapparat. Er lässt sich in heutiger Zeit außer bei den Vögeln nur noch bei einigen Reptilien (Sauropsiden) finden. Im Paläozoikum und Mesozoikum war er jedoch bei Ichtyosauriern, Flugsauriern und Dinosauriern weit verbreitet (Hummel 2000). Der Skleralring kann entweder aus zehn bis 18 (meist 15) dachziegelartig zusammenhängenden einzelnen Knochenschuppen (*Ossicula sclerae*), oder aus einem einzelnen verwachsenen Knochenring bestehen (Schwarze *et al.* 1972, Franz 1934, Duke-Elder 1958). Die Anzahl und Morphologie der Einzelknochen können dabei auch innerhalb einer Spezies variieren (Korbel 1995). Beim Huhn besteht der Ring aus einzelnen Knochenplättchen. Er dient dazu, dem Auge Festigkeit zu verleihen und bildet bei der Akkommodation ein wichtiges Widerlager, die im Gegensatz zu den Säugetieren mit einer aktiven Kompression der Linse verbunden ist (Franz 1934, Duke-Elder 1958). Er behindert jedoch auch die Bewegung des Augapfels

innerhalb der Orbita stark (Dorste 1971). Durch die anatomische Fähigkeit der Vögel, den Kopf sehr stark drehen zu können, wird jedoch die fehlende Beweglichkeit der Augäpfel durch Kopfbewegungen ausgeglichen (King & McLelland 1984, Land 1999). Bei Hühnern erfolgt die Fixierung eines Objekts durch das typische Kopfnicken (Bezzel & Prinzinger 1990).

3.3 Hornhaut (Cornea)

Die Hornhaut oder Cornea bildet den „äußeren Abschluß“ des dioptrischen Apparates. Bei den meisten Vogelspezies ist sie relativ dünn und beträgt im Durchschnitt 0,4 mm (Frewein & Sinowatz 1992), wobei der Krümmungsradius bei den verschiedenen Vogelspezies stark variieren kann (Rochon-Duvigneaud 1929). Die Cornea des Huhns weist eine starke Vorwölbung auf, wodurch die dahinter liegende vordere Augenkammer verhältnismäßig groß ist und viel Kammerwasser enthält (Schwarze *et al.* 1972). Das Kammerwasser wiederum spielt sowohl bei der Versorgung der Cornea, der Linse und des umliegenden Stützgewebes mit Nährstoffen eine große Rolle, als auch bei der Entsorgung von dort entstehenden Abfallstoffen (Renwick 1993).

Die Krümmung der Cornea ist bei Vögeln absolut ebenmäßig (Rochon-Duvigneaud 1929), so dass, im Gegensatz zu einigen Säugetieren (Komar & Szutter 1968), bei Vögeln kein Astigmatismus auftritt. Auch ist die stark von Nervenfasern durchzogene Cornea hochsensibel und besitzt keine Blutgefäße, da diese ihre Transparenz beeinträchtigen würden. Sie wird höchstwahrscheinlich von anterior über den Tränenfilm und von posterior über das Kammerwasser mit Nährstoffen versorgt. Eine bedeutende Rolle wird der Cornea als Teil des dioptrischen Apparates bei der Lichtbrechung und Akkommodation zugeschrieben (Bohnet 2003).

3.4 Regenbogenhaut (Iris) und Pupille

Am auffälligsten beim Blick auf das Vogelauge ist wohl die lebhaft gefärbte Regenbogenhaut oder Iris. Sie umringt die runde Pupille und trennt die große vordere Augenkammer von der kleineren hinteren Augenkammer ab. Durch ihre starke Pigmentation sorgt sie dafür, dass das auf das Auge fallende Licht nur

durch die Pupille ins Augenninnere fällt (Frewein & Sinowatz 1992). Die Färbung der Vogeliris ist artspezifisch und teilweise alters- und geschlechtsabhängig. Sie kann bei manchen Arten mit fehlendem Geschlechtsdimorphismus (z.B. beim Kakadu) sogar als Geschlechtsbestimmungsmerkmal dienen (Karpinski & Clubb 1985). Auch unterliegt sie bei einigen Arten saisonalen und nahrungsbedingten Einflüssen (Tiedemann 1810, Oehme 1969, Martin 1985). Die verschiedenen Irisfärbungen werden bei der Mehrheit der Vögel durch Pteridine und Purine verursacht, wobei die Pteridine alleine oder in Verbindung mit Purinen vorkommen können. Bei wenigen Vogelarten kommen Carotinoide vor (Oliphant 1987). Bei Hühnern wird die gelbe Irisfarbe durch Carotin und Xanthophyll hervorgerufen (Hollander & Owen 1939). Auch Melanin, Hämoglobin, farbloses Fett, Kollagenfasern, stark reflektierende Substanzen und Strukturblau können die Irisfarbe beeinflussen, wobei letzteres durch Streuung des Lichts im Gewebe (Tyndall-Streuung) verursacht wird (Oehme 1969, Hollander & Owen 1939).

Wenn ein interessantes Objekt in der näheren oder weiteren Umgebung genau fixiert wird, das Tier aufgeregt oder entspannt ist oder sich die Lichtverhältnisse rasch ändern, verengt oder weitet sich beim Vogel die Pupille ständig und sehr schnell. Sie gibt den Tieren dadurch ihr typisches lebhaftes und vorwitziges Erscheinungsbild. Verursacht wird dies durch die Besonderheit, dass die Muskulatur der Pupille sich willkürlich steuern lässt (Reese *et al.* 2001), wobei bei Hühnern sowohl der Pupillarreflex, als auch die Akkommodation, in beiden Augen nahezu unabhängig voneinander ablaufen (Schaeffel *et al.* 1986, Li & Howland 1998). Die Pupille bildet die Verbindung von der vorderen zur hinteren Augenkammer. Durch ihre hauptsächlich quergestreiften Pupillarmuskeln ist den Vögeln eine sehr viel schnellere Hell-Dunkel-Adaption als beispielsweise den Säugetieren möglich.

3.5 Linse und Ringwulst (*Pulvinus anularis lentis*)

Hinter der Pupille befindet sich die hintere Augenkammer mit der darin an den Zonulafasern aufgehängten Linse. Die durchsichtige Linse ist bikonvex und bei Nestflüchtern wie z.B. Hühnervögeln vom ersten Lebenstag ab absolut klar (Martin 1985). Im Gegensatz zu Primatenlinsen, die einen Gelbfiltereffekt besitzen, sind die Linsen von Vögeln für UV- Strahlung durchlässig. Dies ist eine Voraussetzung für das UV- Sehen vieler Vogelspezies (King & McLelland 1984).

Bei Vögeln besteht der Linsenapparat aus verschiedenen „Komponenten“: der Linsenkapsel (*Capsula lentis*), dem Ringwulst (*Pulvinus anularis lentis*), der Linsenkammer und dem Zentralkörper (Ravelhofer 1996).

Die Linsenkapsel besteht aus einer semipermeablen Membran. Sie ermöglicht den Nährstoffaustausch zwischen Kammerwasser, Linsenkern und Glaskörper mittels Diffusion (Martin 1985). Gleichzeitig verhindert sie den Kontakt von Linsenprotein mit dem körpereigenen Immunsystem, was zu einer immunologischen Erkrankung führen könnte (Reese *et al.* 2001).

Nicht nur der Linsenkapsel wird eine nutritive Funktion für die Linse zugeschrieben, sondern auch der Linsenkammer (Slonaker 1918) und dem Ringwulst (Ravelhofer 1996), der aus einem einschichtigen Epithel besteht und den Linsenäquator gürtelförmig umgibt (Reese *et al.* 2001). Er trägt vermutlich auch zur Schnelligkeit der lentikulären Akkommodation bei.

Die Akkommodation ist im Allgemeinen in der Klasse der Vögel besser ausgebildet als in allen anderen Vertebraten, besonders bezüglich der höheren Akkommodationsgeschwindigkeit und des größeren Refraktionsbereichs (Bezzel & Prinzinger 1990). Das Auflösungsvermögen, bzw. die Sehschärfe des Huhns entspricht mit 4'14'' in etwa dem der großen Haussäugetiere. Die Refraktärzeit der Retinasinneszellen hingegen ist kürzer, wodurch angenommen wird, dass Hühner im Vergleich zum Menschen ihre Umwelt „gewissermaßen im Zeitlupentempo“ wahrnehmen (Schwarze *et al.* 1972).

In Ruhe ist die Linse des Vogelauges abgeflacht und somit auf Fernsicht eingestellt (Bezzel & Prinzinger 1990). Dementsprechend bedeutet Akkommodation beim Vogel immer eine Nahadaptation (Meyer 1977).

An ihrem Äquator ist die Vogellinse eng mit den Ziliarfortsätzen verbunden. Diese sind mit ihren Spitzen mit der Linsenkapsel verwachsen und stellen so einen engen Kontakt der Linse mit dem Ziliarkörper her (Korbel 1994). Durch diese Anordnung wird die aktive lentikuläre Akkommodation des Vogelauges ermöglicht (Walls 1942). Auch besitzen Vögel, anstelle der bei Säugetieren üblichen kollagenen Fasern, elastische, was wiederum bei der Akkommodation des Vogelauges eine große Rolle spielt (Tripathi 1974).

Beim Huhn wird die lentikuläre Akkommodation durch das Zusammenspiel verschiedener Iris Muskeln mit dem Skleralring und dem Ziliarkörper bewerkstelligt, der in horizontaler Richtung asymmetrisch ist (Murphy *et al.* 1995). Durch Kontraktion der peripheren Muskelfasern der Iris werden die Ziliarfortsätze und der ringförmige, am Skleralring befestigte Ziliarkörper (Reese *et al.* 1998) nach vorne gegen die Linse gedrückt und üben auf diese Kraft aus. Hinter der Iris und vor der Linse liegt der Skleralring. Da dieser vorne enger wird, wird der Ziliarkörper in seinem Durchmesser verringert, sobald er gegen den Skleralring gedrückt wird. Der eingeengte Ziliarkörper komprimiert seinerseits wiederum die Linse (Reese *et al.* 2001). Diese wird nun durch das Mittelloch des Skleralrings nach außen gedrückt und ragt nun aus dem Bulbus und der Orbita heraus (Hall 2008). Dadurch wird die Konvexität der Linse stark gesteigert (Reese *et al.* 2001). Bei Entspannung der peripheren Muskeln kehrt die Linse wieder in ihre Ausgangsstellung zurück (Glasser *et al.* 1995).

Bei der cornealen Akkommodation verstärkt der vordere Ziliarmuskel (Crampton- Muskel), welcher an der Innenseite des Skleralrings entspringt und mit der Endsehne im Stroma der Cornea befestigt ist, durch Kontraktion den Krümmungsradius der Cornea (Frewein & Sinowatz 1992, Pardue & Sivak 1997).

Neben der lentikulären und der cornealen Akkommodation wurde beim Vogel auch ein iridaler (Levy & Sivak 1980) und ein retinaler Mechanismus (Martin 1985) beschrieben, wobei die retinale Krümmungsänderung durch Muskeln in der darunterliegenden Aderhaut (Choroidea) des Auges hervorgerufen wird (Walls 1942).

Bei den Hühnervögeln und einigen anderen Vogelarten liegt eine Kombination von lentikulärer und cornealer Akkommodation vor. Bei ersteren werden von der gesamten Akkommodationsbreite von 15 bis 17 Dioptrien, 9 Dioptrien der cornealen Akkommodation zugeschrieben werden (Glasser *et al.* 1994).

3.6 Glaskörper (*Corpus vitreum*) und Augenfächer (*Pecten oculi*)

Hinter dem Linsenapparat befindet sich eine kleine Mulde im Glaskörper, welche als *Fossa hyaloidea* bezeichnet wird. In ihr liegt die Linsenkapsel an den Glaskörper geschmiegt. Der Glaskörper (*Corpus vitreum*) der Vögel ist gefäßlos und ist mit einer gelartigen, transparenten Flüssigkeit (*Humor vitreus*) gefüllt, welche zu 99% aus Wasser besteht. Sie besitzt eingelagerte Kollagenfibrillen (*Stroma vitreum*) (Frewin & Sinowatz 1992), welche den Augeninnendruck und somit auch die Lage der Retina stabilisieren (Korbel 1994). Die Diffusion von Nährstoffen wird durch die recht flüssige Konsistenz des Glaskörpers begünstigt.

Zusätzlich unterstützt eine weitere anatomische Besonderheit des Vogelauges, der *Pecten oculi* oder Augenfächer die Verteilung und Weiterleitung der Nährstoffe. Er ist von einem dichten Kapillarnetz durchzogen und gibt nutritive Substanzen durch schwingende Bewegungen an den Glaskörper und die avaskuläre Retina weiter (Bradley 1960, Korbel 1997, Salomon *et al.* 2005, Williams 2012). Auch bei presso- und thermoregulatorischen Aufgaben spielt der Augenfächer eine Rolle (Korbel 1991, Korbel *et al.* 2000). Er ragt als kammartige Vorstülpung oberhalb der Eintrittsstelle des Nervus opticus in den Glaskörper (Salomon *et al.* 2005, Korbel 1997), enthält gliales Stützgewebe und ist bei den meisten Vogelarten dunkel pigmentiert (Korbel 1997).

Es gibt drei verschiedene Formtypen von Augenfächern bei Vögeln (King *et al.* & McLelland 1975):

- **Faltentyp** (*Pecten plicatus oculi*)
- **Flügel- oder Fahnentyp** (*Pecten vanellus oculi*)
- **Konustyp** (*Pecten conicus oculi*)

Bei den Kielbrustvögeln (Carinata) und somit auch beim Huhn, findet man den Faltentyp. Er zeichnet sich durch vertikale, eng aneinander liegende Falten aus, die an den Spitzen durch die sogenannte Pectenbrücke (*Pons pectinis*) miteinander verwachsen sind. Beim Huhn nimmt die Höhe des Augenfächers von ventronasal bis dorsotemporal deutlich ab (Reese *et al.* 2009).

3.7 Netzhaut (Retina) und Photorezeptoren

Wie alle Vertebraten besitzen auch Vögel eine sogenannte *Retina duplex* (Schultze 1867), d.h. sie besitzen Stäbchen für das skotopische Sehen in der Dämmerung und bei Nacht und Zapfen für das photopische Sehen bei Tag. Die Anteile der Stäbchen und Zapfen sind sehr unterschiedlich. Als tagaktive Art mit sehr gering ausgeprägter Nachtsicht beträgt das Verhältnis von Zapfen zu Stäbchen in der Hühnerretina 6:1, also 85% Zapfen und lediglich 15% Stäbchen (Morris 1970). Zusätzlich zu den Zapfen (Einzelzapfen), die der Farbwahrnehmung dienen, gibt es Doppelzapfen (Hoffmann 1876/1877), denen die Wahrnehmung von Bewegung zugeteilt wird (Bowmaker *et al.* 1997). Die verschiedenen Rezeptortypen sind in einer sogenannten „ungeordneten Hyperuniformität“ angeordnet, bei der die Dichte des Vorkommens eines Rezeptors innerhalb der Retina über große Distanzen gleich ist, in kleineren Abständen jedoch willkürlich (Torquato & Stillinger 2003). Dadurch können die in ihrer Größe recht unterschiedlichen Zapfentypen auf möglichst platzsparende und optimale Weise in der räumlich begrenzten Retina untergebracht werden, wodurch das Huhn laut Torquato eine „einwandfreie Sicht“ erhält (Salvatore Torquato in einem Interview, veröffentlicht am 05.03.2014 auf www.natureworldnews.com). In der Studie von Kram *et al.* 2010 konnte erstmals das Vorkommen von „ungeordneter Hyperuniformität“ in einem biologischen System nachgewiesen werden (Kram *et al.* 2010). Es konnte außer beim Haushuhn noch beim nordamerikanischen Dunenspecht (*Picoides pubescens*), beim Haussperling (*Passer domesticus*) und bei der Taube (*Columba livia*) nachgewiesen werden, wobei bisher beim Huhn die regelmäßigste Zapfenanordnung gefunden wurde (Kram *et al.* 2010).

Im Vergleich zur Netzhaut der Säugetiere ist die Retina der Vögel sehr dick. Sie enthält eine große Anzahl von Nervenzellen, die bereits in der Retina eine Verarbeitung visueller Informationen durchführen, die bei Säugern erst in höheren Zentren des Gehirns erfolgen (Reese *et al.* 2009).

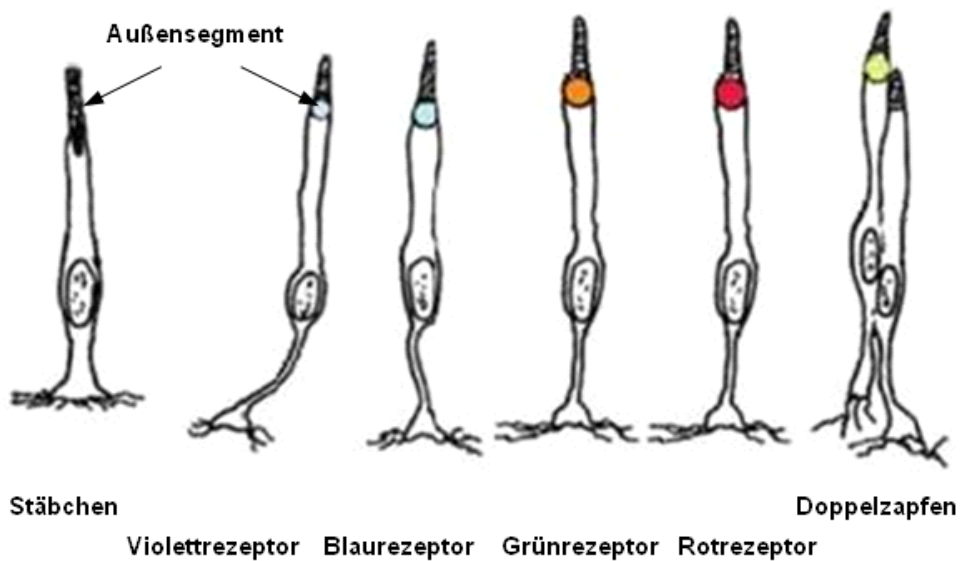


Abb. 2: Schematische Darstellung der Photorezeptortypen des adulten Huhns
(nach Kram *et al.* 2010)

Sowohl Stäbchen als auch Zapfen bestehen aus einem Innen- und einem Außensegment (siehe auch Abb. 2), wobei relativ große, zylindrische Außensegmente bei den Stäbchen und kurze, konische bei den Zapfen charakteristisch sind (Schultze 1867).

Im Außensegment der Stäbchen und Zapfen sind die Sehpigmente, auch Photopigmente genannt, enthalten. Das Sehpigment der Stäbchen ist Sehpurpur (Rhodopsin), das im Wellenlängenbereich von 490nm-506nm seine maximale Absorption erreicht (Crescitelli *et al.* 1964, Sillman 1969, Bowmaker 1977, Reese *et al.* 2001). Die Zapfen enthalten beim Huhn laut Bowmaker Sehpigmente mit maximaler Absorption bei 418,6nm, 455,2nm, 507,8nm und 569,8nm (Bowmaker *et al.* 1997). In der Retina von tagaktiven Vögeln dominieren die Zapfen, während die Stäbchenzahl geringer ist. Auch sind die Stäbchen in der Netzhaut eher peripher lokalisiert (Reese *et al.* 2001). Beim Huhn beträgt der Anteil von Einzelzapfen 38% der Gesamtzahl der Photorezeptoren. Der Anteil von Doppelzapfen beträgt 44% und der Anteil von Stäbchen 18% (Lopez-Lopez *et al.* 2008).

Der Vollständigkeit halber ist zu erwähnen, dass Hühner (neben dem „Sehpurpur“ genannten Rhodopsin) ein weiteres photorezeptives Molekül besitzen, das Pinopsin. Es befindet sich im Pinealorgan (Zirbeldrüse/Epiphyse)

im Gehirn des Huhns und ist für Wellenlängen von ca. 460nm empfindlich (maximale Absorption bei 470nm). (Okano *et al.* 1994, Berg *et al.* 2003). Die Abfolge der Aminosäuren beim Pinopsin ist zu 43–48% identisch mit den Netzhaut-Opsinen anderer Wirbeltiere. Es spielt eine Rolle beim circadianen Rhythmus (Okano *et al.* 1994) und kann in der vorliegenden Arbeit vernachlässigt werden.

Eine Besonderheit der Zapfen von Vögeln und Reptilien sind die Öltröpfchen die als spezielle Organellen im inneren Zapfensegment liegen (z. B. Walls & Judd 1933, Arnold & Neumeyer 1987, Walls 1942). Diese können farblos sein, oder durch fettlösliche karotinoide Pigmente in den unterschiedlichsten Farbnuancen von rot, über orange und gelb zu blass grün vorkommen (Walls & Judd 1933, Meyer 1986). Es gibt mindestens fünf verschiedene Typen von farbigen Öltröpfchen, die sich speziesspezifisch in ihren jeweiligen Absorptionsspektren unterscheiden. Von den farblosen Öltröpfchen wird vermutet, dass sie beim UV-Sehen eine Rolle spielen (Stavenga & Wilts 2014). Abb. 2 zeigt die verschiedenen Photorezeptortypen des Huhns und die darin vorkommenden Öltröpfchen schematisch. Die Farben der Öltröpfchen wurden hierbei dem menschlichen Farbeindruck beim Betrachten unter dem Lichtmikroskop nachempfunden. Nach Walls (Walls 1942) gelten Öltröpfchen als altes Wirbeltiermerkmal, da sie in klarer Form auch bei manchen Fischen, Amphibien, Beuteltieren und Kloakentieren vorkommen (Walls & Judd 1933, Hailman 1976, Ellingson *et al.* 1995, O'Day 1935).

Durch die Krümmung der Retina, die in ihrer Form an einen Parabolspiegel erinnert, ist gewährleistet, dass das einfallende Licht seinen Brennpunkt immer nahe der Retina hat, egal aus welcher Richtung es ins Auge fällt (Ravelhofer 1996). Dies hat zur Folge, dass das aviäre Sichtfeld nicht wie beispielsweise beim Menschen auf „eine kleine Zone besten Sehens in der optischen Achse beschränkt“ ist (King-Smith 1971), sondern überall gleichmäßig farbig und scharf abbildet (Bezzel & Prinzinger 1990).

Ferner treten jedoch auch zusätzliche Bereiche mit einer dichteren Anordnung von Zapfen auf, die als *Areae retinae* bezeichnet werden. Sie besitzen ein besonders hohes Auflösungsvermögen (hohe Sehschärfe), da hier

Rezeptorzellen und ableitende Nervenzellen bis zu einem optimalen Verhältnis von 1:1 vorkommen (Reese *et al.* 2001). Innerhalb dieser Region befindet sich nahe der optischen Achse meist eine kleine Eindellung, die Fovea oder Sehgrube. Sie kommt dadurch zustande, dass die im Lichtweg liegenden Neuronen zu den Seiten hin verdrängt werden. Die Form und Lage der Areae und Foveae variieren speziesspezifisch stark (Reese *et al.* 2001). Bezüglich der Lokalisation innerhalb der Retina kommen zwei verschiedene Areae vor, die in Kombination oder einzeln auftreten können. Die *Area centralis*, die ungefähr in der Mitte der Retina lokalisiert ist, stellt die Stelle des schärfsten monokularen Sehens dar, mit der entfernte Objekte fixiert werden können. Die *Area temporalis*, die seitlich liegt, dient der Wahrnehmung naher Objekte und dem binokularen, stereoskopischen Sehen (Duke-Elder 1958, Reese *et al.* 2001). Es kommen runde (Namenszusatz „*rotunda*“) und streifenförmige (Namenszusatz „*horizontalis*“) Formen der Area vor. Die meisten Vogelspezies besitzen nur die *Area centralis rotunda* mit der darin befindlichen *Fovea centralis*. Nach langer Forschungsarbeit und etlichen Untersuchungen der Retina des Haushuhns mit unterschiedlichsten Methoden konnte auch hier eine stäbchenfreie *Area centralis rotunda*, jedoch ohne eine *Fovea centralis* nachgewiesen werden (Slonaker 1897, Ehrlich 1981, Morris 1982, Straznicky & Chehade 1987, Bruhn & Cepko 1996, Weller *et al.* 2009). Bruhn & Cepko entdeckten zusätzlich eine schmale, spärlich mit Stäbchen besetzte Zone, die die *Area centralis* entlang der nasal-temporalen Achse in zwei Hälften unterteilt (Bruhn & Cepko, 1996). Weller *et al.* konnten 2009 mit einer neuen Untersuchungsmethode exakt die genauen Abgrenzungen und die zentrale Lage der *Area centralis rotunda* auf der Netzhaut des Haushuhns nachweisen. Ferner fanden sie heraus, dass sich die Region beim Huhn leicht nach dorsal ausdehnt (Weller *et al.* 2009).

3.8 Photopigmente beim Huhn und anderen Vogelarten

Vögel verfügen über eine enorme Bandbreite von visuellen Anpassungen an die unterschiedlichsten Habitate und Lebensweisen. Ihr Sehsystem ist in erster Linie für das Aufspüren von Futter und das Erkennen von Feinden konzipiert. Bereits früh in der Evolution wurden bereits existente visuelle Mechanismen dazu genutzt, neu entwickelte Signale wie beispielsweise das farbenprächtige

Federkleid vieler Arten zu erkennen und die daraus gewonnenen Informationen zu nutzen (Lythgoe 1979).

Das aviäre sichtbare Spektrum liegt in einem Wellenlängenbereich von 300nm-700nm und schließt bei vielen Arten auch den für Menschen unsichtbaren UV-Bereich ein. UV-Rezeptoren bei Wirbeltieren wurden erstmals 1972 von Huth und Burkhardt im Verhaltensexperiment nachgewiesen. Dazu dressierten die Autoren Violettohrkolibris, auch Amethystohrkolibris (*Colibri serrirostris*) genannt, auf farbiges Licht unter Verwendung von Interferenz-Linienfilter (im UV-Bereich), bzw. Kantenfilter (im Rot-Bereich) und ließen sie im Versuch zwischen diesem und einem unbeleuchteten Feld wählen (Huth & Burkhardt 1972). Im selben Jahr wies Wright im Verhaltensexperiment UV-Rezeptoren in der Retina von Tauben (*Columba livia*) nach (Wright 1972).

Das UV-Sehen kann grob in zwei Kategorien eingeteilt werden: „Echtes UV-Sehen“ im Spektralbereich von 355nm-380nm und „UV-nahes Sehen“ im Bereich 403nm-426nm. Entsprechend kommen verschiedene Photopigmente vor, die in den jeweiligen Bereichen ihre maximale Empfindlichkeit erreichen (siehe auch Diskussion, Tab. A). Echtes UV-Sehen kommt nachweislich beispielsweise bei Chinanachtigallen (*Leiothrix lutea*) (Maier & Bowmaker 1993), Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*), Wellensittichen (*Melopsittacus undulatus*) (Bowmaker *et al.* 1997) und Staren (*Sturnus vulgaris*) (Hart *et al.* 1998) vor. UV-nahes Sehen wurde bereits bei Tauben (*Columba livia*) (Bowmaker *et al.* 1997), Humboldtpinguinen (*Spheniscus humboldtii*) (Bowmaker & Martin 1985) und Stockenten (*Anas platyrhynchos*) (Jane & Bowmaker 1988) nachgewiesen.

Auch bei Hühnervögeln wurde UV-Sehen, z. B. beim Birkhuhn (*Tetrao tetrix*) (Siitari *et al.* 2002b) und UV-nahes Sehen, z. B. bei Truthühnern (*Meleagris gallopavo*), (Hart *et al.* 1999), Pfauen (*Pavo cristatus*) (Hart 2002), Japanischen Wachteln (*Coturnix coturnix japonica*) (Bowmaker *et al.* 1993, Review:Hart 2001) und auch bei Hühnern (*Gallus gallus*) (Fager & Fager 1981, Wortel *et al.* 1987, Yoshizawa & Fukada 1993, Bowmaker *et al.* 1997) durch morphologische Untersuchungen, bzw. durch Verhaltensexperimente nachgewiesen. Die recht enge phylogenetische Verwandtschaft der Galliformes zu den Anseriformes (Sibley & Monroe 1990) zeigt sich hier beispielhaft in der Ähnlichkeit der

Photorezeptoren von Stockenten und Hühnern: beide besitzen einen V-Zapfentyp kombiniert mit einem transparenten Öltröpfchen (T-Type) und einer maximalen Zapfenempfindlichkeit von λ_{\max} 415nm-426nm.

Vögel nutzen die Fähigkeit der UV-Wahrnehmung für unterschiedlichste Zwecke (Honkavaara *et al.* 2002). Nektartrinkende Vögel wie beispielsweise Kolibris nutzen die UV-Marken von Blüten, um die nektarreichen Exemplare im Pflanzengewirr vor dem nicht-reflektierenden Hintergrund auszumachen (Goldsmith 1980, Burkhardt 1982, Endler 1993, Finger & Burkhardt 1994). Andere Arten erkennen am UV-reflektierenden Wachs mancher Beeren, deren Reifegrad (Burkhardt 1982, Willson & Whelan 1989) und viele insektenfressende Vögel nutzen UV-reflektierende Körperstrukturen, wie beispielsweise die Flügel von nachtaktiven Motten, um ihre Beutetiere schneller aufspüren zu können (Burkhardt 1982, Jane & Bowmaker 1988, Lyytinen 2001, Church *et al.* 1998).

Auch viele Greifvögel besitzen die Fähigkeit zur UV-Wahrnehmung. So nutzen beispielsweise Turmfalken (*Falco tinnunculus*) die UV-reflektierenden Urinmarkierungen, die Erdmäuse (*Microtus agrestis*) zur Duftorientierung auf ihren Laufwegen setzen für die Beutesuche (Viitala *et al.* 1995, Koivula *et al.* 1999). Dank dieser Markierungen erscheinen die Reviere der Nagern den Greifvögeln als gut sichtbares Netz. Die Vögel sparen so bei der Jagd viel Energie, da sie sich bei der Beutesuche nur auf die von den Nagern frequentierten Laufwege konzentrieren können und nicht mehr das ganze Feld absuchen müssen.

Viele Vögel, die die höheren Kronenbereiche von Wäldern oder offene lichtreiche Landschaften bewohnen, besitzen UV-reflektierende Gefiederanteile, die bei der Balz zur Schau gestellt werden und dem möglichen Paarungspartner Informationen über ihre körperliche Konstitution vermitteln (z.B. Wullschlegel Schättin 2012, Hausmann *et al.* 2003). In der Blau- und Ultraviolett-reichen Umgebung der Baumkronen oder der offenen Habitate kommen diese Farben viel besser zur Geltung und können sowohl bei der Partnerwahl (z.B. Burkhardt 1982, 1989, Andersson & Amundsen 1997, Andersson *et al.* 1998, Hunt *et al.* 1999, Pearn *et al.* 2001) als auch als soziale Signale (z.B. Maier 1993, Finger & Burkhardt 1994, Bennett *et al.* 1996, 1997, Andersson & Amundsen 1997, Andersson *et al.* 1998, Johnsen *et al.* 1998, Hunt *et al.* 1997, 1998, 1999, Siitari

et al. 2002a) entscheidend sein. Wright (1972, 1978), Emmerton & Delius (1980) und Palacios *et al.* (1990 a,b, 1992) beschäftigten sich mit der Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit bei der Taube (*Columba livia*), sowohl im sichtbaren als auch im UV-Bereich. Entgegen früheren Vermutungen, dass Tauben und andere Vögel polarisiertes Licht ergänzend zur Orientierung am Magnetfeld der Erde (Wiltschko *et al.* 1993, Deutschlander *et al.* 1999) zur Orientierung und Navigation bei ihren langen Flügen (Kreithen & Eisner 1978, Schmidt-Koenig 1990, Jacobs 1992, Phillips & Moore 1992, Able & Able 1993, Wiltschko *et al.* 1993, Munro & Wiltschko 1995) nutzen, gehen neuere Forschungen davon aus, dass Vögel das polarisierte Himmelslicht nicht direkt zur Orientierung nutzen, sondern es zum Kalibrieren ihres Sonnenkompasses heranziehen können (Muheim 2011). Auch Japanische Wachteln und Stare konnten bei einem Dressurexperiment mit Futterbelohnung Stimuli, die sich anhand ihres Polarisierungsmuster unterschieden, nicht voneinander unterscheiden (Greenwood *et al.* 2003). Mit Hühnern stehen solche Experimente noch aus, obwohl bereits vermutet wurde, dass die Doppelzapfen in der Retina zum Erkennen von polarisiertem Himmelslicht dienen könnten (Nicol 2015).

4. Das Farbsehen der Vögel im Verhaltensexperiment

Dressurexperimente zum Farbsehen wurden bereits im frühen 20. Jahrhundert mit verschiedenen Vogelarten wie beispielsweise Hühnern, Singdrossel, Eichelhäher, Taube und Wellensittich durchgeführt (Katz & Revesz 1909, Van Eck P. J. 1939, Hertz 1928 a, 1928b, Plath 1935).

1909 wandten Katz und Revesz eine noch recht einfache Dressurmethode zur Farbunterscheidung bei Hühnern an. Es wurden gefärbte Reiskörner auf dem Boden festgeklebt und um diese Körner herum andersgefärbte und graue Reiskörner gestreut. Die Hühner lernten schnell, die festgeklebten und somit unerreichbaren Körner liegen zu lassen und nur die anderen aufzupicken. Dies taten sie folglich auch in einem zweiten Versuch bei dem alle Körner frei herumgestreut lagen (Katz & Revesz 1909). Da bei den damaligen Dressurversuchen einige wichtige Faktoren, wie beispielsweise die Helligkeit und etwaige Farbpräferenzen der Versuchstierart wenig, bzw. gar nicht berücksichtigt

wurden, sind sie mit heutigem Wissen eher als Vorversuche zu bewerten (Buddenbrock 1952).

Umfangreiche, tierpsychologische Studien zur Farbwahrnehmung wurden von Mathilde Hertz durchgeführt. Ihre Farbdressurversuche mit Eichelhähern (*Garrulus glandarius*) zeigten, dass die Tiere alle gezeigten Farben des Spektrums, auch im Blau-Violett-Bereich, von sämtlichen Graustufen unterscheiden konnten (Hertz 1928 a, 1928 b).

Dressurexperimente zum Farbsehen bei Wellensittichen (*Melopsittacus undulatus*) von M. Plath zeigten sehr ähnliche Ergebnisse. Auch hier konnten die Versuchstiere alle präsentierten Dressurfarben (von Rot bis violett) von sämtlichen Stufen der gezeigten Graureihe unterscheiden und auch bei dieser Art war die Farbwahrnehmung im Blau-Bereich des Spektrums sehr gut (Plath 1935).

1992 erforschte E. J. Maier die spektrale Empfindlichkeit bei der Chinesischen Nachtigall (*Leiothrix lutea*) mittels Farbdressurversuchen. Er konnte im untersuchten Spektrum von 320nm bis 680nm vier Stellen höchster spektraler Empfindlichkeit ermitteln. Diese lagen bei 370nm (UV-Bereich), 460nm (blau), 530nm (grün) und 620nm (rot). Es stellte sich heraus, dass die spektrale Empfindlichkeit im UV-Bereich des Spektrums am höchsten war und über die Stellen höchster Empfindlichkeit im Blau- und Grünbereich bis zu jener im Rotbereich hin abfiel. Dies bestätigte wiederum die Erkenntnisse der vorangegangenen Experimente, dass Vögel im UV- und Blaubereich eine sehr hohe Sensitivität besitzen (Maier 1992). Maier schlussfolgerte auch, dass die vier Stellen höchster spektraler Empfindlichkeit darauf hindeuten, dass vier Zapfenmechanismen vorhanden sein müssten. Dies wiederum brachte ihn zu der Annahme, dass die chinesische Nachtigall möglicherweise über tetrachromatisches Farbsehen verfügt (Maier 1992).

Der Nachweis, dass Vögel zur Farbunterscheidung tatsächlich alle vier Zapfentypen, d.h. auch den UV-Zapfen, bzw. UV-nahen Zapfen nutzen, gelang mithilfe von additiven Farbmischungen (Goldsmith & Butler 2005). Die lange vermutete Tetrachromasie bei Vögeln wurde damit wissenschaftlich belegt. Auch das tetrachromatische Farbsehen bei Goldfischen war bereits mit dieser Methode nachgewiesen worden (Neumeyer 1992). Ihr liegt eine Eigenheit der

Farbwahrnehmung zugrunde: "Auf ein reines gelbes Licht, das heißt Licht einer einzigen Wellenlänge im Gelbbereich, reagieren unsere beiden Zapfentypen für langwelliges Licht. Die gleiche Gelbempfindung lässt sich aber mit einer passenden Mischung aus rotem und grünem Licht erzielen. Das gelingt, wenn die beiden Zapfentypen hiervon jeweils genauso stark erregt werden wie von dem reinen gelben Licht. Subjektiv können wir dann die Mixtur und die reine Wellenlänge nicht unterscheiden. Unser Gehirn macht aus den beiden physikalisch unterschiedlichen Lichtreizen die gleiche Farbe." (Goldsmith 2007). Dieser Umstand lässt sich auch für die Überprüfung des Farbensehens bei Vögeln nutzen.

Palacios *et al.* führten bereits in den 1990ern mithilfe von Farbmischexperimenten zwei Studien an Tauben durch (Palacios *et al.* 1990b, Palacios & Varela 1992). In der ersten Versuchsreihe wurde der langwellige Spektralbereich zwischen 580nm und 640nm abgedeckt. Den sieben Versuchstieren wurden zwei beleuchtete Felder präsentiert, wobei eines immer die reine Dressurfarbe, 590nm oder 600nm, das andere die Mischfarbe zeigte. Alle sieben Tauben zeigten bei einem bestimmten Mischungsverhältnis (20% 640nm und 80% 580nm, bzw. 60% 640nm und 40% 580nm) einen Abfall der Wahlhäufigkeiten von 90% auf ca. 60%. Bei einer perfekten Übereinstimmung hätte 50% erreicht werden müssen. Dies wäre der Fall gewesen, wenn zwischen 580nm und 640nm nur zwei Zapfentypen vorliegen. Die Ergebnisse deuteten aber darauf hin, dass sogar drei Zapfentypen beteiligt sein können, die sich aus 2 oder 3 möglichen Kombinationen von Photopigmenten und Öltröpfchen ergeben (Palacios *et al.* 1990b).

Die zweite Studie bediente sich der gleichen Dressurmethode und untersuchte mit vier Tauben den Bereich von 350nm - 580nm. Sie zeigte, dass im kurzwelligen und nahen UV-Bereich eine klare Übereinstimmung zwischen Dressur- und Mischfarbe möglich ist, allerdings nicht im mittelwelligen Spektralbereich. Sie folgerten aus den Ergebnissen, dass bei der Taube insgesamt fünf verschiedene primäre Mechanismen am Farbsehen beteiligt sein müssen, welche im gelben und roten Feld der Netzhaut unterschiedlich aktiv sind.

Neuere Studien von Goldsmith und Butler mit Wellensittichen bestätigen ebenfalls die damaligen Ergebnisse und Schlussfolgerungen und beweisen, dass Vögel alle Zapfentypen zur Farbwahrnehmung nutzen. Sie sind echte Tetrachromaten.

Goldsmith und Butler präsentierten den Vögeln bei den Dressurexperimenten zwei beleuchtete Farbscheiben: auf der einen Seite ein reines Gelb, auf der anderen ein Mischlicht aus Rot und Grün. Die Seiten auf der die Farben gezeigt wurden, sowie die Mischung von Rot und Grün wechselten nach einem Zufallsschema. Zusätzlich wurde stets die Intensität des reinen gelben Lichts verändert, um eine Dressur auf Helligkeit zu unterbinden. Die Ergebnisse der Dressur bestätigten in vollem Umfang die Erwartungen und Vorausberechnungen der Forscher. Die Vögel wählten stets die reine Dressurfarbe. Gemäß den Berechnungen für das reine Gelb flogen sie lediglich bei einer Mischung aus 90% Rot und 10% Grün auch zum Mischlicht. Hier konnte demnach kein Farbunterschied mehr wahrgenommen werden.

Mit dieser Dressurmethode wurde in einer zweiten Versuchsreihe die Farbwahrnehmung im UV-Bereich untersucht. Dieses Mal wurde ein reines Violett (420nm) als Dressurlicht gewählt. Als Vergleichsfarbe wurde ein Mischlicht aus Blau und einem UV-Anteil gewählt. Dieser Test war von größter Relevanz für die Feststellung, ob die Vögel tatsächlich den UV-Zapfen zur Farbwahrnehmung mitnutzen und somit auch wirklich tetrachromatisch sehen. Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe stimmten mit denen des Tests auf das reine Gelb überein. Die Tiere wählten zunächst unbeirrt das reine Dressurlicht. Wie vorausgerechnet, konnten sie erst bei einem Mischverhältnis von ca. 92% Blau und ca. 8% UV-Anteil die Mischfarbe nicht mehr vom reinen Violett unterscheiden. Goldsmith und Butler schlossen daraus, dass Vögel Wellenlängen im UV-Bereich als eigene Farben sehen können und dass die Erregung des UV-Zapfens bei der Wahrnehmung von Farben berücksichtigt wird. Somit nutzen Vögel tatsächlich alle vier vorhandenen Zapfentypen zur Farbwahrnehmung und sind daher auch echte Tetrachromaten. Die Ergebnisse stützen außerdem die gängige Ansicht, dass die Doppelzapfen nicht am Farbsehen beteiligt sind (Goldsmith & Butler 2005).

Die Forschung beschäftigte sich bei den Farbdressurversuchen allerdings nicht nur mit den Fragen nach spektraler Empfindlichkeit und Farbwahrnehmung, sondern auch damit, wie das Farbsehsystem unter natürlichen Bedingungen funktioniert. Viele Lebensräume stellen das Farbunterscheidungsvermögen durch wechselnde Lichtverhältnisse und sich dadurch ändernde Kontraste stark auf die Probe. Diese Änderungen werden beispielsweise durch einen bewölkten Himmel, Schatten, Orts- oder Blickwechsel oder auch durch den Wandel der Jahreszeiten und Tageszeiten hervorgerufen. Auch die Farbe des Hintergrundes spielt hierbei eine Rolle. Um ein Überleben zu sichern, muss die Farbunterscheidung auch unter diesen Umständen funktionieren. Menschen, Bienen und Goldfische lösen dieses Problem mithilfe der sogenannten Farbkonstanz (z.B. Neumeyer 1981, Neumeyer *et al.* 2002, Dyer 1999). Sie wird definiert als "die Tendenz des menschlichen visuellen Systems, ein und dasselbe Objekt zu verschiedenen Zeitpunkten in denselben Farben wahrzunehmen, unabhängig von unterschiedlichen Beleuchtungsbedingungen und selbst dann, wenn die von ihm reflektierten Wellenlängen deutlich variieren" (www.spektrum.de/lexikon). Dressurversuche mit Hühnern haben gezeigt, dass auch Vögel mithilfe von Farbkonstanz unterschiedliche Beleuchtungsverhältnisse ausgleichen (Olsson & Kelber 2017).

5. Die $\Delta\lambda$ - Funktion und die Fragestellung der Arbeit

Die $\Delta\lambda$ - Funktion ist informationsreich und sehr effektiv, um das Farbunterscheidungsvermögen einer Tierart näher zu untersuchen und graphisch darzustellen. Ihre Form gibt sowohl Hinweise auf die Anzahl der Rezeptoren, als auch auf die Art neuronaler Verarbeitung. Hierauf wird im Diskussteil dieser Arbeit noch ausführlicher eingegangen (siehe Diskussion, Kapitel 1. „ $\Delta\lambda$ - Funktion und spektrale Empfindlichkeit der Photorezeptoren“).

Der $\Delta\lambda$ - Wert gibt die Wellenlängendifferenz zwischen zwei Farben an, die gerade noch unterschieden werden können. Je kleiner der $\Delta\lambda$ - Wert ist, desto besser ist die Wellenlängenunterscheidung. Die Stellen, an denen die $\Delta\lambda$ - Funktion ihre tiefsten Werte (Minima) erreicht, stellen somit die Stellen bester Wellenlängenunterscheidung dar. Hier reichen nur wenige Nanometer

Unterschied zwischen zwei im Spektrum benachbarten Farben aus, um sie voneinander zu unterscheiden.

Da zur Erstellung einer $\Delta\lambda$ - Funktion ein enormer Zeitaufwand nötig ist, wurde sie erst für relativ wenige Tierarten erstellt. So etwa für Honigbiene (von Helversen 1972), Westliches Grauhörnchen (Jacobs *et al.* 1981), Totenkopffaffe (Jacobs & Neitz 1985), Goldfisch (Neumeyer 1986) und Schildkröte (Arnold & Neumeyer 1987).

Unter den Vögeln erwiesen sich die Tauben als geeignete Versuchstiere bei Dressurexperimenten. Als einer der ersten nahm Anthony Wright die Aufgabe auf sich (Wright 1972). Die von ihm erstellte $\Delta\lambda$ - Funktion von Tauben zeigt einen relativ flachen Kurvenverlauf. Dadurch lassen sich die einzelnen Minima, also Stellen bester Wellenlängenunterscheidung, nur schwer bestimmen. 1980 untersuchten Emmerton und Delius ebenfalls das Farbsehen von Tauben. Die von ihnen ermittelte $\Delta\lambda$ - Funktion zeigt etwas deutlichere Minima.

Ähnlich sieht es bei der $\Delta\lambda$ - Funktion des Kolibris aus, welche 1980 von Timothy Goldsmith veröffentlicht wurde (Goldsmith 1980). Auch hier zeigen sich im Kurvenverlauf nur recht flache Minima.

Neuere Studien zur Wellenlängenunterscheidung bei Vögeln stammen von Marion Hoffmann. Sie untersuchte in mehreren Experimenten das Farbsehen des Vogel Strauß (Hoffmann 2004). Die ermittelte $\Delta\lambda$ - Funktion zeigt deutliche Minima und somit eindeutige Stellen bester Wellenlängenunterscheidung (siehe Diskussion, Kapitel 6. "Vergleich mit den $\Delta\lambda$ - Funktionen anderer Vogelarten: Kolibri, Taube & Strauß", Abb. 32).

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der Messung des Farbunterscheidungsvermögens bei Hühnern. Zur Untersuchung der Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit wurden die $\Delta\lambda$ - Funktionen von mehreren Versuchstieren ermittelt. Anhand dieser konnten dann die Stellen bester und schlechter Farbunterscheidung beim Huhn bestimmt werden. Sie geben Hinweise darauf, dass nicht nur vier, sondern sogar fünf Zapfentypen an ihrem Farbsehen beteiligt sind. Ihr Farbsehen ist vermutlich pentachromatisch.

Als Versuchstiere wurden adulte Individuen der Rasse "Antwerpener Bartzwerge" gewählt. Diese Rasse ist sehr alt und ihre Merkmale gelten als ursprünglich. Es wurde nur mit voll ausgewachsenen Tieren gearbeitet, d.h. alle Versuchstiere waren zum Zeitpunkt des Versuchsbeginns mindestens sieben Monate alt.

Da in der Forschung mit sehr wenigen Ausnahmen (z.B. Experimente zum Verhalten von Lisney *et al.* 2011 und Favati *et al.* 2014) ausschließlich mit nur wenige Tage alten Hühnerküken gearbeitet wird, leistet diese Arbeit einen wichtigen Beitrag auf dem noch weitgehend unerforschten Gebiet des Farbensehens bei erwachsenen Hühnern.

Material und Methode

1. Versuchstiere

Kommerzielle Legerassen unterscheiden sich von der, der Urrasse am nächsten verwandten Art *Gallus gallus*, sowohl bezüglich des Verhaltens (Schütz & Jensen 2001, Schütz *et al.* 2001), als auch der Augenanatomie und des Sehens direkt (Roth & Lind 2013). Einige Wissenschaftler greifen daher mittlerweile auf „alte Rassen“ zurück (z.B. Lisney *et al.* 2011), deren Morphologie und Verhalten denen von *Gallus gallus* eher ähneln, als die der domestizierten Nutzzassen (Pizzari & Birkhead 2000, Schütz & Jensen, 2001).

Für die vorliegende Arbeit wurden eine Henne und drei Hähne der oben beschriebenen, alten Rasse „Antwerpener Bartzwerge“ im Farbschlag wachtelfarbig ausgewählt, von jenen ein Hahn im späteren Verlauf von der Auswertung ausgeschlossen wurde (siehe 1.4 „Diego“). Alle Versuchstiere wurden in verschiedenem Alter getestet (siehe hierzu 1.2. „Henriette“, 1.3. „Mattheo und Till“ und 1.4 „Diego“). Es wurde jedoch streng darauf geachtet, dass die Tiere zum Zeitpunkt der Andressur bereits voll ausgewachsen waren.

1.1. Auswahl der Versuchstiere

Bereits im Alter von wenigen Stunden wurden die Küken beim Züchter abgeholt. Die Auswahl der Versuchstiere erfolgte nach Kriterien, die auf Weibchen schließen lassen, wie z.B. kleine Körpergestalt, runde Hinterpartie, kleinerer Kammansatz. Da bei dieser Rasse allerdings auf sogenannte Hennenfiedrigkeit der Hähne gezüchtet wird, wurde die Auswahl vermeintlich weiblicher Küken sehr erschwert. Die Züchtung auf Hennenfiedrigkeit bei Hähnen zielt darauf ab, möglichst viele weibliche Attribute im Phänotyp der Männchen zu erzielen, wie z.B. das Fehlen von Sporen, kleine oder vorzugsweise gänzlich fehlende Kehllappen, etc. Letztlich ist erst nach ca. 2 Wochen, nach Herauswachsen erster Federn, eine etwas genauere Geschlechterbestimmung möglich (siehe Abb. 10, rechts).

1.2 Henriette



Abb. 3: Huhn Henriette

Huhn Henriette (Abb. 3) wurde 2008 als Brutei beim Züchter Claus Dieter Wollenburg (Jockgrim) erstanden und mit Hilfe zweier Leihglucken ausgebrütet. Sie schlüpfte am 04.07.2008 im heimischen Stall und wurde kurz nach dem Schlupf von den Glucken aus dem Nest geworfen. Dieses Verhalten war eine natürliche Reaktion, da die Glucken bei Henriettes Schlupf bereits seit ca. sechs Wochen brüteten. Dieser Umstand kam nur deshalb zustande, da die ersten zwei Gelege unbefruchtet waren. Ob die Eier befruchtet sind oder nicht, kann man mittels Durchleuchtens der Bruteier allerdings erst nach ca. einer bis eineinhalb Wochen anhand der entweder vorhandenen oder fehlenden Aderbildung sehen. Da erst die dritte Brut befruchtet war wurde die Zeit, die die Glucken auf dem Nest saßen unnatürlich in die Länge gezogen, was zur Folge hatte, dass die Tiere zwar noch brüteten, aber der Mutterinstinkt durch die abfallenden Hormone nicht mehr ausreichend ausgeprägt war, so dass sie das frischgeschlüpfte Küken nicht mehr als Junges ansahen, sondern als fremden „Eindringling“. Glücklicherweise wurde Henriette direkt nach dem Rauswurf aus dem Nest gefunden und konnte als Handaufzucht erfolgreich großgezogen werden.

Da die bestehende Hühnergruppe zu dieser Zeit keinen Hahn besaß, wurde als neuer Leithahn und Gefährte für Henriette in deren achter Lebenswoche der

ungefähr gleichaltrige Antwerpener Bartzwerghahn Milo (vom selben Züchter geschenkt) dazu gesellt. Zusammen mit diesem wurde Henriette am gleichen Abend über Nacht zu der bestehenden Hühnergruppe dazugesetzt, damit beide von den anderen Hühnern in die bestehende Gruppe integriert werden und sich in die bestehende Hackordnung einfügen konnten. Diese Vorgehensweise erwies sich als sehr vorteilhaft, da Henriette nun unter dem Schutz des Leithahns stand (sog. „Schicksalsgemeinschaft“) und dessen „Hauptweibchen“ wurde. Die Vergesellschaftung funktionierte daher ohne Probleme.

An jedem Morgen wurde Henriette mit den anderen Tieren aus dem Stall gelassen und von der Versuchsleiterin bis zur endgültigen Selbstständigkeit den Tag über geführt. Hahn Milo schloss sich dieser Routine selbstständig an.

Durch die Aufzucht in menschlicher Obhut musste Henriette die arteigenen Verhaltensregeln erst unter Anleitung von Milo erlernen. Die bei ihr sehr ausgeprägte enge Verbindung zum Menschen allerdings blieb unvermindert lebenslang bestehen und führte dazu, dass sie nach Möglichkeit lieber bei ihrer menschlichen Gruppe verweilte, als sich den anderen Hühnern anzuschließen. Dieser Umstand ermöglichte wiederum die späteren Versuchsreihen zur Erstellung der Diplomarbeit (Simon 2010) und der vorliegenden Dissertation.

Ende 2012 entwickelte Henriette einen Legestau, der sich durch sämtliche versuchten, konventionellen Heilmethoden nicht beheben ließ. Am 23.04.2013 verstarb Henriette während einer unausweichlich notwendig gewordenen Schicht-Ei-Operation.

1.3 Mattheo und Till



Abb. 4: Hahn Mattheo (links) und Hahn Till (rechts)

Die Hähne Mattheo und Till (Abb. 4) wurden als Nachzucht bei Züchter C.D. Wollenburg, Jockgrim im Inkubator ausgebrütet. Sie schlüpften am 14. und 15.04.2010 im Brutkasten und wurden nach dem Schlupf in eine mit Wärmelampen beheizte Glasbox gesetzt in der sie sich ausruhen konnten. Am 15.04. wurden sie dann beim Züchter abgeholt. Die weitere Aufzucht zuhause erfolgte als sogenannte Handaufzucht (s.u.).

Ab der zehnten Woche wurden beide zusammen für die Nachtstunden zu den anderen Hühnern in den Stall verbracht. Der Schlafplatz wurde separat in einigem Abstand zu den anderen Tieren von den Hähnen selbst gewählt. Morgens wurden sie dann, wie bereits bei Henriettes Aufzucht praktiziert, von der Versuchsleiterin bei der Stallöffnung abgeholt und während des Tages „geführt“. Mit zunehmendem Alter wurden die Tiere immer unabhängiger, wagten sich schon weiter von der Schutzperson weg und unternahmen auch mal kleinere Ausflüge im Schlepptau der anderen Hühner. Der endgültige Gruppenanschluss erfolgte ohne Zwischenfälle oder Auffälligkeiten.

Im Alter von sieben Monaten gelten Hühner als erwachsen, da in dieser Zeit die Weibchen die ersten Eier legen. Deshalb wurde in allen Fällen erst mit der

Datendokumentation begonnen, wenn das Versuchstier mindestens sieben Monate alt war.

Durch eine Raubvogelattacke am 20.08.2011 wurde Hahn Mattheo getötet. Es konnte daher von ihm keine vollständige $\Delta\lambda$ - Funktion erstellt werden. Hahn Till erlag am 12.09.2015 einer chronischen Atemwegserkrankung.

1.4 Diego



Abb. 5: Hahn Diego

Hahn Diego (Abb. 5) wurde wie die Hähne Mattheo und Till als Nachzucht bei Züchter C.D. Wollenburg, Jockgrim im Inkubator ausgebrütet. Er schlüpfte am 25./26.04.2012. Die Verfahrensweise nach dem Schlupf entsprach der von Mattheo und Till. Er wurde am 26.04.2012 zusammen mit 2 anderen Küken abgeholt. Im Alter von ca. sieben Wochen wurde er durch einen Unfall mit den beiden anderen Küken unter einem großen Stein eingeklemmt. Durch Zufall und Glück überlebte er mit leichten Prellungen und wurde sofort beim Tierarzt behandelt. Die beiden anderen Küken waren sofort tot.

Der Unfall führte dazu, dass der junge Hahn zuerst einige Zeit in der Entwicklung zurückgesetzt wurde. Er war stiller als normal und erschreckte leichter. Durch intensive Einzelbetreuung konnte allerdings recht schnell eine körperliche und seelische Erholung erzielt werden. Wesentlich zur Regeneration beigetragen hat

das außergewöhnliche Verhalten von Hahn Till, das hier erwähnt werden muss: Till übernahm eine Art Beschützerrolle für den heranwachsenden Diego gegenüber den Attacken der anderen Gruppenmitglieder. Er animierte Diego durch Lockrufe zur Futteraufnahme (siehe Abb. 6), putzte ihn, ließ ihn sogar, wie eine Glucke, unter seinen Flügel schlüpfen und brachte ihm die normalen „Verhaltensregeln“ unter Hühnern bei. Dadurch entwickelte sich Diego zu einem sehr selbstbewussten Tier, ohne Probleme im Umgang mit dem Rest der Hühnerschar.



Abb. 6: Kükenaufzucht

links: Till lockt Diego zum Futter, rechts: Mattheo und Till: Erste Federn zur Geschlechtsbestimmung an Flügeln, Hals und Schwanz

Aufgrund des Unfalls und der daraus resultierenden, kurzzeitigen Entwicklungsverzögerung wurde Diego etwas später als Mattheo und Till an das Schlafen im Stall gewöhnt. Seine „Auswilderung“ während der Nacht zur bestehenden Hühnergruppe erfolgte in der zwölften Woche.

Die Andressur für die Experimente erfolgte ebenfalls nach ca. sieben Monaten unter Beisein von Hahn Till. Die spätere Dressur wurde dann in Einzelexperimenten weitergeführt. Es stellte sich nach einigen Wochen heraus, dass Diegos zwar auch ohne Tills Anwesenheit an den Versuchen mitarbeitete, seine Konzentration allerdings nur für durchschnittlich 30 Picker ausreichte. Danach ließ er sich zu keiner Mitarbeit mehr bewegen und verweigerte sogar die angebotene Belohnung. Es wurde daher beschlossen, ihn bei der weiteren Arbeit

außen vor zu lassen und seine Ergebnisse nicht in die Auswertung mit einzubeziehen.

2. Aufzucht der Versuchstiere

Neben Futter und Wasser ist für Küken die Temperatur einer der wichtigsten Faktoren während der Aufzucht (Spalding 1873). Unter natürlichen Umständen fungiert die Glucke als Wärmequelle. Die Küken schlüpfen, wenn es ihnen zu kühl wird, unter die Flügel der Glucke und kuscheln sich an sogenannte Brutflecken an deren Flanken. Dies sind Stellen, an denen während der Brut- und Kükenaufzichtszeit keine Federn vorhanden sind. An diesen nackten Hautstellen bebrütet die Henne die Eier und wärmt später die Küken.



Abb. 7: Mattheo und Till im Alter von 4, bzw. 3 Tagen
rechts: mit Henriette

Bei der Aufzucht per Hand wurde diese Wärmequelle durch Körperkontakt mit der Versuchsleiterin (siehe Abb. 7) und eine Wärmflasche mit der entsprechenden Temperatur (siehe Abb. 8) ersetzt. Die Wärmflasche wurde auf ein zusammengefaltetes Baumwolltuch in einen ca. 40x30 cm großen, mit Zeitungspapier ausgelegten, kleinen Karton gelegt in dem die Küken tagsüber während der Ruhephasen und in der Nacht untergebracht waren. Nachts wurde dieser kleinere Karton in die Ecke eines großen Kartons gestellt, damit die Küken bei Bedarf auch raus schlüpfen und umherlaufen konnten. Durch die Stoffunterlage wurde zu schneller Wärmeverlust verhindert und die Wärmflasche behielt länger ihre Temperatur. Auf die Wärmflasche wurde ein leichtes,

luftdurchlässiges Mikrofaser Tuch gelegt, das durch Faltung so drapiert wurde, dass die Küken problemlos und ohne Luftabschluss zum Hudern unterschlüpfen konnten. Die Temperatur der Wärmflasche wurde in Abständen von ca. 3 Stunden überprüft und gegebenenfalls nachreguliert, vor allem während der Nacht, die die Küken in dem Ruhekarton verbrachten.



Abb. 8: Ruhezone

Die Wärmflasche mit Mikrofaser Tuch diente auch während des Tages als warmer Ruheplatz für die noch kälteempfindlichen Küken

Hühnerküken benötigen in der ersten Woche 35°C, in den folgenden Wochen pro Woche je 2°C weniger. Als in der sechsten Woche die benötigte Temperatur bei 25°C lag, konnte die Wärmflasche langsam weggelassen werden, da die Küken zu dieser Zeit bereits ein vollständiges und funktionsfähiges Gefieder besaßen, das die Wärmeisolierung übernimmt. Die Küken zeigten die beginnende Unabhängigkeit von einer äußeren Wärmequelle dadurch an, dass sie tagsüber zum Ruhen, bzw. nachts zu Schlafen nicht mehr unter das Tuch schlüpfen, sondern auf dem Tuch schliefen und später sogar die Wärmflasche mieden, wenn es ihnen zu warm wurde. Der Karton wurde daher groß genug gewählt, um den Tieren Rückzugsmöglichkeiten fernab der Wärmequelle offen zu halten.

Der Tagesablauf verlief routinemäßig, da die Küken so weniger Aufregung und Stress ausgesetzt waren. Es wurde versucht, die Aufzucht so natürlich wie möglich zu gestalten. Der Tag begann kurz vor 7 Uhr, indem die Küken durch leises Piepen Kontakt mit der Bezugsperson aufnahmen. Diese antwortete durch

Ansprechen der Tiere und mit Nachahmung der Gluckenkontaktlaute (siehe auch Collias 1952).

Ein leichtes, während der Nacht über den großen Karton ausgebreitetes Tuch, das Zugluft verhindern sollte wurde daraufhin weggeklappt und die Küken gaben ein Begrüßungspiepen von sich. Dieses Ritual wurde während der gesamten Aufzuchtphase in der die Küken die Nacht im Karton verbrachten aufrechterhalten. Die allmorgendliche Begrüßung und die Verbundenheit mit der Bezugsperson behalten die Tiere während ihres gesamten Lebens bei.

Küken können bereits vor dem Schlupf die Stimme der brütenden Henne hören. Diese dreht während des Brütens die Eier in regelmäßigen Abständen mit dem Schnabel, so dass die Eier von allen Seiten gleichmäßig gewärmt werden. Während dieses Vorgangs stößt sie immer wieder leise Kontaktlaute aus. Zwei bis drei Tage vor dem Schlupf lässt sich von außen leises Piepsen aus dem Eiinneren vernehmen. Die Küken nehmen nun ihrerseits aktiv Kontakt zur Mutter auf. Auf diese Weise besteht bereits beim Schlupf der Küken eine enge Mutter-Kind-Beziehung. Sie folgen der Stimme der Glucke und können sie von anderen Hennen unterscheiden. Dies spielt während der Aufzucht eine entscheidende Rolle.

Da die Tiere während der gesamten Brutzeit keinerlei Kontakt zu einer Glucke hatten, mussten die Küken nun zuerst darauf trainiert werden, der Versuchsleiterin zu folgen. Durch Nachahmung von Glucken- Lockrufen in Verbindung mit Futtergaben lernten die Tiere schnell, die Versuchsleiterin als Ersatzglucke anzunehmen, ihr zu folgen und auf ihre Warn-, bzw. Lockrufe adäquat zu reagieren (siehe auch Bruckner 1933).

Die einzelnen Aktivitätsphasen der Küken waren in den ersten Wochen meist auf die Dauer von weniger als 30Min. beschränkt. Die Tiere zeigten durch entsprechende „Schlaf-laute“ ihre Müdigkeit und ihr Wärmebedürfnis an. Sie wurden dann entweder „auf dem Arm“ der Versuchsleiterin gehudert, zum Ausruhen unter einem Mikrofaser-tuch, das als „Flügelersatz“ diente gewärmt (siehe Abb. 9), oder in ihren wie oben beschriebenen Karton gesetzt in dem eine Wärmflasche mit der entsprechenden Temperatur und einem darüber liegenden Mikrofaser-tuch als Schlafplatz diente. Dort ruhten die Tiere dann meist für ca. zehn Minuten, bevor die nächste Aktivitätsphase begann.



Abb. 9: Ruhepausen

Ausruhen auf der Wärmflasche während der anstrengenden natürlichen Futtersuche (links) und zusätzliche Stärkung mit Kükenfutterpellets im kleineren Transportkarton (rechts)

Gegen 19.30 Uhr begann für die Küken dann die Nachtruhe, die sie nach Vogelart ohne große Aktivitätsphasen in ihrem Karton verbrachten. Das nächtliche, kurzzeitige Herausnehmen der Wärmflasche zur Nachregulierung der Temperatur während der ersten sechs Lebenswochen störte die Tiere nicht.

Nach ungefähr 8 Wochen zeigten die Küken ein Verhalten, das als „Aufbaumen“ bezeichnet wird: sie suchten sich zum Schlafen erhöhte Sitzgelegenheiten und weigerten sich, weiterhin auf dem flachen Tuch zu schlafen. Deswegen wurde, wie in Abb. 10 links gezeigt, ein dünner Ast längs durch den Schlafkarton gezogen, auf dem die nun älteren Küken die Nacht verbringen konnten. Im Alter von ungefähr 10 Wochen wurden die Tiere dann über Nacht zu den anderen Hühnern in den Stall gebracht (siehe Abb. 10, rechts) und frühmorgens wieder von der Versuchsleiterin „abgeholt“.



Abb. 10: Schlafen

Morgendliche Futtergabe nach erstem Schlafen auf der Stange (links) und erstes Schlafen im Stall (rechts)

3. Haltung der Versuchstiere und Versuchsbedingungen

Die Versuchstiere wurden zusammen mit anderen Hühnern in einem ca. 40qm großen Stall untergebracht, der Teil einer gemauerten Scheune ist und große Fenster zum Lichteinlass besitzt. Hier verbringen die Tiere die Nacht in Sicherheit vor Mardern oder anderen Raubtieren. Morgens wird der Stall geöffnet und die Hühner können sich während des Tages vollkommen frei im Stall, Hof und Garten bewegen. Hier suchen sie sich neben der Grundversorgung mit Körnerfutter (gebrochener Mais, Weizen Legemehl, Sonnenblumenkernen und Haferflocken) und Muschelgrit die im Stall bereit stehen auch Insekten, Würmer, diverse Samen, Kräuter, Früchte und andere Zusatznahrung (siehe Abb. 11).



Abb. 11: Futtersuche der Küken im Freien mit Hahn Till als zusätzlichem Bewacher

Für die Durchführung der Experimente wurde ein separater Raum von ca. 9qm genutzt, der bereits für die vorangegangene Diplomarbeit hergerichtet wurde: Die Wände wurden weiß gestrichen und die Fenster mit Karton, sowie schwarzer Folie lichtundurchlässig verdeckt. Die Versuche fanden bei geschlossener Tür und geschlossenem Fenster statt. Ein absoluter Lichtausschluss von außen konnte wegen vorhandener Ritzen zwischen Türrahmen und Tür nicht gewährleistet werden, was jedoch in Anbetracht der Geringfügigkeit vernachlässigbar ist.

Der Raum wurde während der Versuche mittels zweier Leuchtstoffröhren (Osram Luminux Cool Daylight, L36W/865) in einer Halterung indirekt beleuchtet. Die Halterung wurde hinter dem Versuchsaufbau auf den Boden gestellt und beleuchtete die Umgebung während aller Versuchsreihen gleichbleibend mit 20Lux.

4. Verwendete Geräte

Die verwendeten Geräte entsprachen denen, die bereits für die Diplomarbeit (Simon 2010) verwendet wurden. Die Lampen in beiden Projektoren wurden vor Dressurbeginn erneuert und neu justiert und die Leuchtstoffröhren gewechselt, um zu gewährleisten, dass das Versuchsumfeld gleichblieb.

1) Diaprojektoren:

Ernst Leitz GmbH Wetzlar, Prado universal, Typ 31.047.500, 24V, 250W

Lampen: Osram Halogen Display/Optic Lamp HLX 64655, 250W, 24V, G6, 35, Xenophot, NAED 54254

2) Radiometer: Polytec, IL 1700, Messeinheit: W/cm²

3) Drehscheibe: Motor Hager, Typ Rex E, 220V, Treppenlichtautomat und Fußschalter

4) Interferenzfilter: (Schott & Gen., DIL, DEPIL) siehe Anhang, Tab.1

5) Graufilter: (NG, Schott & Gen.) 10, 20, 30, 41, 50, 60, 70, 80 und 90%

6) Leuchtstoffröhren: Osram Luminux Cool Daylight, L36W/865

5. Versuchsaufbau

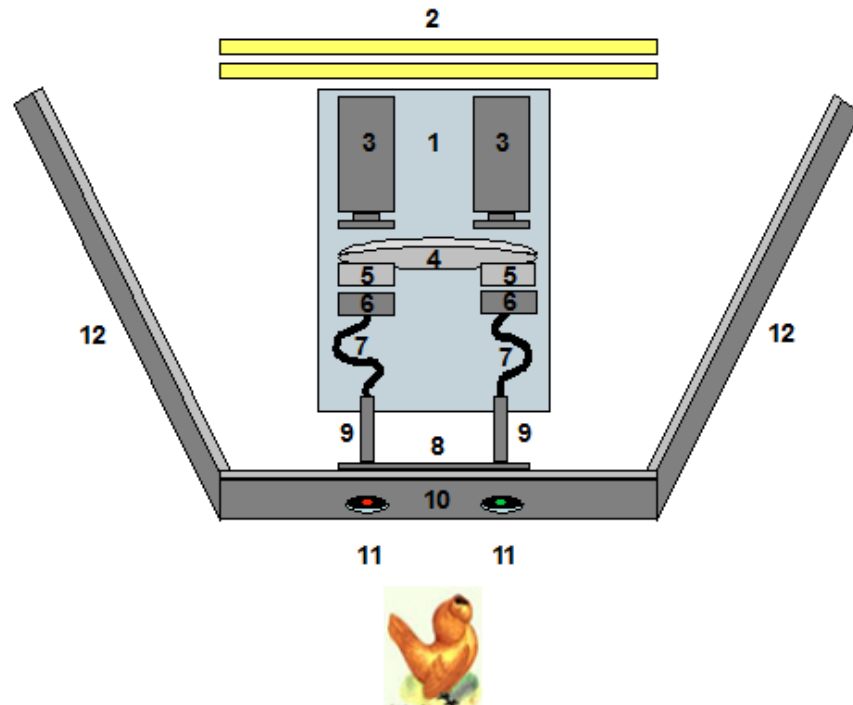


Abb. 12: Schema des Versuchsaufbaus (Aufsicht) (Simon 2010)

- | | |
|---------------------------|---|
| 1: Holzpodest | 7: Lichtleiter |
| 2: Leuchtstoffröhren | 8: Plastikplatte |
| 3: Diaprojektoren | 9: Metallröhren |
| 4: Drehscheibe | 10: Versuchsplatte |
| 5: Filterkammern | 11: kreisrunde Aussparungen mit Testfeldern |
| 6: Lichtleiterhalterungen | 12: Dielenbretter |

Der Versuchsaufbau entsprach dem der vorangegangenen Diplomarbeit (Simon 2010).

Auf ein Holzpodest mit den Abmessungen 14,5cm Höhe, 54cm Breite und 84,5cm Länge (Abb. 12, 1) wurden zwei Diaprojektoren (Abb. 12, 3) parallel nebeneinander gestellt. Quer hinter das Holzpodest wurden die Leuchtstoffröhren (Abb. 12, 2) auf dem Boden platziert. Vor den Projektoren wurde eine metallene Drehscheibe (Abb. 12, 4) mit acht Kreisöffnungen montiert, wobei jeweils vier gegenüberliegende Öffnungen mit schwarzem Klebeband

zugeklebt waren. An den vier freien Kreisöffnungen waren Filterkammern mit Halterungen (Abb. 12, 5) angebracht in die während der Versuche verschiedene Interferenz- und Graufilter eingesetzt werden konnten. Die Drehscheibe wurde so vor die Projektoren gestellt, dass je zwei gegenüberliegende Kreisöffnungen vor den zwei Projektoren lagen und von diesen gleichmäßig ausgeleuchtet werden konnten (Simon 2010).

Die Drehscheibe konnte mittels eines angeschlossenen Motors (Hager, Typ Rex E, 220V, Treppenlichtautomat) per Fußschalter im Uhrzeigersinn gedreht werden. Nach jeder Vierteldrehung der Scheibe sorgte der Treppenlichtautomat dafür, dass die Rotation kurz stoppte und auch bei permanentem Drücken des Fußschalters nicht stufenlos verlief. Dadurch stoppten die Filterkammern immer exakt vor den Lichtleiterhalterungen (Abb. 12, 6). In diesen zwei Halterungen steckte jeweils ein Ende eines Lichtleiters (Abb. 12, 7), welcher das von den Projektoren abgegebene und durch die Filter farbige Licht bei waagerechter Drehscheibenstellung weiterleitete. Das andere Ende jedes Lichtleiters steckte in einer PVC-Halterung und war mit einer Schraube in einer Metallröhre (Abb. 12, 9) fixiert. Diese Röhren waren mit einer Diffusionsfolie abgedeckt und steckten in einer grauen Plastikplatte (Abb. 12, 8), welche hinter der eigentlichen Versuchsplatte aus Sperrholz (Abb. 12, 10) montiert und an dieser fest angeschraubt war. Die Schraubenköpfe und die dazugehörigen Unterlegscheiben waren auf der Vorderseite der Versuchsplatte (Maße: 74cm breit und 56,6cm hoch) sichtbar und wurden daher, genau wie die Platte selbst, grau angestrichen.

In die Versuchsplatte wurden im Abstand von 4,7cm zwei kreisrunde Löcher (Abb. 12, 11) mit 5,5cm Durchmesser gesägt. Durch diese Löcher war der Blick auf die direkt dahinter liegenden Testfelder (Abb. 12, 11, grün und rot markiert) mit 2,3cm Durchmesser freigegeben, die umgeben von schwarzem Karton auf die Plastikplatte (Abb. 12, 8) aufgeklebt waren. Die Kreisöffnungen wurden etwas größer als die eigentlichen Testfelder ausgeschnitten, weil damit verhindert wurde, dass die Ränder der Aussparungen die Beleuchtung der Testfelder durch ihren eventuellen Schattenwurf beeinflussten. Die Testfelder selbst bestanden aus matter Diffusionsfolie und befanden sich in 24cm Höhe zum Boden, damit die Tiere die Felder in ungefähre Augenhöhe hatten. Der Abstand zwischen den

jeweiligen Mittelpunkten der Felder betrug 10cm. Nach jeder Belohnung wurden die Testfelder durch Weiterdrehen der Scheibe verdunkelt.

An beide Seiten der grauen Versuchsplatte wurden Dielenbretter (Abb. 12, 12) gelehnt. Diese verhinderten, dass das Versuchstier durch den ansonsten frei sichtbaren Versuchsaufbau vom Versuchsablauf abgelenkt oder durch die dahinterliegende Beleuchtung geblendet wurde (Simon 2010).

Der Versuchsaufbau aus Sicht der Versuchstiere wird in Abb.13 gezeigt. Links im Bild ist der Fußschalter zum Bedienen der Drehscheibe zu sehen. Die Testfelder sind hier unbeleuchtet (Simon 2010).



Abb. 13: Versuchsaufbau frontal (aus Simon 2010)

6. Einstellung und Messung der monochromatischen Lichter

Mit einem Radiometer (Polytec, IL 1700) wurde die Beleuchtung der Testfelder bei Bestückung mit den einzelnen Interferenzfiltern gemessen. Um zu verhindern, dass die Messung durch seitlich eindringendes Licht verfälscht wird, wurde der Messkopf genau in die Mitte des Testfeldes gehalten und leicht angedrückt. Die Messung erfolgte in W/cm^2 und wurde in die Lichtquantenzahl umgerechnet, die bei jedem Interferenzfilter am Testfeld ankam.

Um zu gewährleisten, dass die unterschiedlichen monochromatischen Lichter untereinander für das Huhn gleich hell waren und somit die gleiche Reizwirksamkeit besaßen, wurden einzelne Interferenzfilter mit neutralen Graufiltern abgeglichen (Anhang, Tab. 1). Durch die für das Huhn nun gleich eingestellte Helligkeit der einzelnen farbigen Lichter mithilfe des Graufilterabgleichs, konnte eine versehentliche Helligkeitsdressur vermieden werden. Für die Wahlen des Versuchstiers konnte bei gleicher Helligkeit der Lichter nur noch der Farbunterschied zur Wahl herangezogen werden.

Der Graufilterabgleich erfolgte aufgrund der von M. Hoffmann ermittelten Werte für die spektrale Empfindlichkeit des Straußes (Hoffmann 2004), da für das Huhn eine ähnliche spektrale Empfindlichkeit zugrunde gelegt wurde. Diese Festlegung schien gerechtfertigt, da beide Vogelgruppen nahe miteinander verwandt sind (Sibley & Ahlquist 1990) und sich laut Bowmaker (persönliche Mitteilung) die Photopigmente von Haushuhn und Strauß dementsprechend stark ähneln. In Abb. 14 wird die Verlaufskurve der relativen spektralen Empfindlichkeit des Vogel Strauß nach den von Hoffmann 2004 ermittelten Daten dargestellt.

Die Dressurwellenlängen im Bereich des Spektrums von 640nm bis 501nm wurden gegen kürzere Wellenlängen, die im Bereich von 403nm bis 495nm gegen längere Wellenlängen getestet.

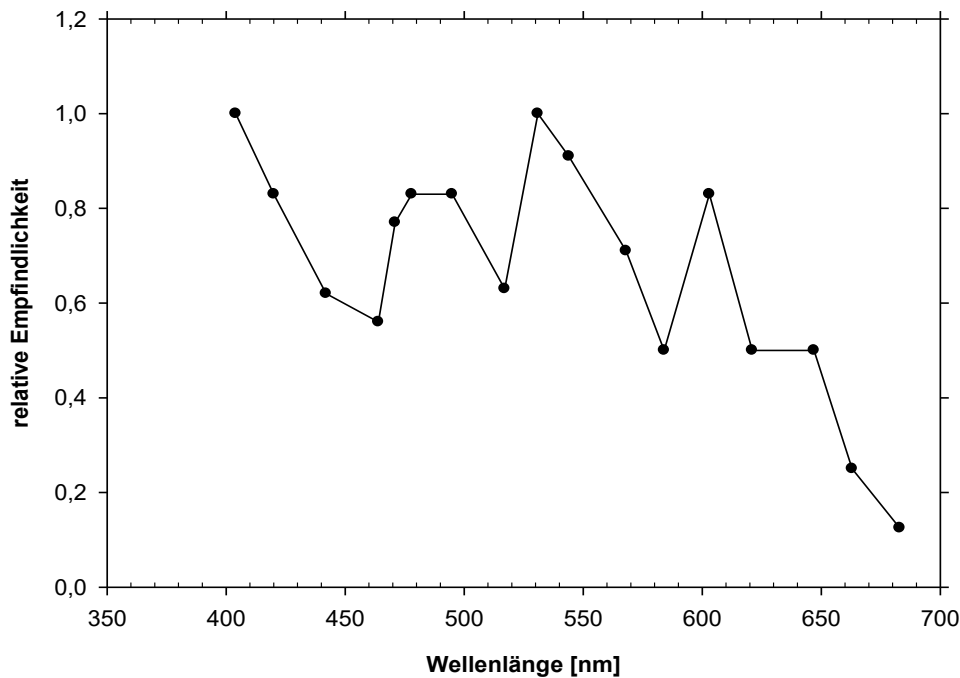


Abb. 14: Relative spektrale Empfindlichkeit des Vogel Strauß
(nach den Daten aus Hoffmann 2004)

7. Andressur und Dressurmethode

Da Huhn Henriette bereits bei den vorangegangenen Versuchsreihen mitgearbeitet hatte (Simon 2010), musste sie nicht mehr adressiert werden. Sie wurde ohne neuerliches Training nach einer Pause von ca. sieben Monaten erneut getestet und beherrschte die Dressur ohne erkennbare Startschwierigkeiten, wobei sie sogar ohne Andressur die jeweiligen Dressurfarben als solche wiedererkannte und durch Picken richtig wählte.

Die Hähne Mattheo und Till wurden bereits als Küken an den Versuchsraum gewöhnt, indem sie unter Führung durch die Versuchsleiterin mehrmals pro Woche „auf Futtersuche“ den Raum erkundeten. Es wurden zuvor unauffällig Leckereien wie gekochte, gehackte Nudeln oder Käsestückchen auf dem Boden verteilt, so dass diese Futtergaben von den Küken selbst entdeckt wurden. Dadurch verbanden die Tiere den Raum schnell mit positiven Erfahrungen und gingen später auch von sich aus gerne hinein. Im Alter von sieben Monaten

wurde begonnen, die Hähne an die Versuchsbeleuchtung zu gewöhnen. Dafür wurde diese nun eingeschaltet, während die Tiere im Raum waren. Der nächste Schritt bestand darin, nach einigen Tagen Trainings zusätzlich die Projektoren einzuschalten. Da diese durch integrierte Ventilatoren gekühlt werden, welche ein recht lautes Surren erzeugen, waren die Tiere erst etwas ängstlich. Sie sahen durch die Dielenbretter die Ursache für das Geräusch nicht und gingen ohne die Versuchsleiterin nicht in die Nähe der Versuchsplatte. Sie wurden daher auf den Arm genommen und bekamen den Versuchsaufbau hinter den Dielen in „sicherer Entfernung“ zu sehen. Nachdem sie so sahen, dass sich außer dem fremden Geräusch keine Gefahr dahinter verbirgt, gingen sie auch wieder freiwillig und ohne erkennbare Angst bei der Futtersuche an die Versuchsplatte heran.

Als nächstes wurde die Tür des Versuchsraumes geschlossen und die Testfelder beleuchtet. Das Futter wurde offen vor der Versuchsplatte auf den Boden gestreut, damit die Hähne lernten, dass von den beleuchteten Feldern keine Gefahr ausging. Sie kamen allerdings zuerst nur zur Versuchsplatte, wenn die Versuchsleiterin Futterlockrufe von sich gab und sich vor die Platte auf den Boden setzte. Nach ein paar Tagen in denen diese Dressur intensiv geübt wurde, liefen die Tiere ohne Scheu unter den gegebenen Umständen im Versuchsraum umher und es konnte mit der eigentlichen Andressur an den Testfeldern begonnen werden.

Hierzu setzte sich die Versuchsleiterin im Abstand von ca. 1m vor den Versuchsaufbau und tippte mit dem Finger auf das mit der Dressurfarbe beleuchtete Testfeld. Durch zusätzliche Lockrufe wurden die beiden Hähne animiert, ebenfalls darauf zu picken.

Nach wenigen Minuten, in denen die Tiere sich das Testfeld intensiv anschauten und dort offenbar nach Nahrung Ausschau hielten, pickte der erste Hahn unwillkürlich leicht auf das Testfeld mit der Dressurfarbe. Er wurde sofort einem Stückchen gekochter Nudel, die in allen Versuchsreihen als Belohnung genommen wurden, aus der Hand belohnt. Zuerst suchten beide Tiere daraufhin in der Hand und im näheren Umfeld nach weiterer Belohnung, aber nach kurzer Zeit hatten beide gelernt, auf das Feld mit der Dressurfarbe zu picken und ihre Belohnung aus der Hand entgegen zu nehmen. Zuerst pickten sie versuchsweise zwischendurch auch ab und zu auf das mit der Vergleichsfarbe beleuchtete Feld.

Allerdings fiel hierbei bereits ins Auge, dass sie dies mit milderer Pickstärke und sehr viel zögerlicher taten, als beim Feld mit der Dressurfarbe.

Diese Andressur wurde über mehrere Tage mit beiden Hähnen zusammen trainiert. Danach wurde begonnen, mit den Hähnen einzeln im Versuchsraum zu arbeiten. Anfangs fühlte sich der jeweils alleine mit der Versuchsleiterin im Raum befindliche Hahn sichtlich unwohl und suchte nach seinem Gefährten. Aber schon bald konnte er beruhigt und zur Mitarbeit animiert werden. Beide Hähne lernten schnell, das Fehlen des anderen während der Zeit der Experimente zu akzeptieren und begrüßten sich intensiv, wenn sie danach „wieder vereint“ wurden.

Bei Hahn Diego erfolgte die Andressur in der gleichen Weise. Allerdings wurde er von Hahn Till begleitet, der eine Art Beschützerrolle für den Jüngeren übernommen hatte. Till absolvierte in Diegos Beisein seine Versuchsreihen wie er es bereits gewohnt war. Interessant hierbei war, dass Till zwar die angebotene Belohnung bei Picken auf die Dressurfarbe an Diego abtrat, die Versuchsfelder selbst und den Platz davor allerdings vehement gegen den Jüngeren verteidigte. Als Till daher kurzzeitig auf den Arm genommen und durch Streicheln beruhigt wurde, nutzte Diego die „unbeaufsichtigte“ Situation aus und pickte selbstständig nach kurzem Überprüfen der angebotenen Farben richtig auf die Dressurfarbe und wurde belohnt. In den folgenden Tagen wurde diese Methode der gemeinsamen Andressur beibehalten, wobei Diego immer im Hintergrund wartete, bis Hahn Till „seine“ Versuchsreihe absolviert hatte und satt war. Da Till danach kein weiteres Interesse am Versuchsaufbau zeigte und sich zurückzog, konnte Diego ungehindert mit „seinen“ Versuchen starten. Nach einiger Zeit konnte auch Diego einzeln im Versuchsraum getestet werden.

Die angewandte Dressurmethode wurde von v. Helversen übernommen und bereits erfolgreich bei Goldfischen und Schildkröten angewandt (Neumeyer 1986, Arnold & Neumeyer 1987). Das Huhn wurde auf eine bestimmte Wellenlänge (λ^+) dressiert, die es von anderen Wellenlängen (λ^-) unterscheiden sollte (Simon 2010).

8. Versuchsdurchführung

Die Experimente zur Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit von Zwerghühnern wurden in zwei Versuchsblöcke unterteilt.

Im ersten Versuchsblock wurden die Tiere auf lang-, bzw. mittelwellige Wellenlängen dressiert. Als Vergleichsfarbe wurden kürzere Wellenlängen gewählt. Begonnen wurde mit der Dressurwellenlänge (λ^+) 639,9nm, die gegen 548nm, 565nm, 576,2nm, 590nm, 602,7nm, 612,2nm, 621,2nm getestet wurde. Die Testwellenlängen wurden hier beginnend mit ca.100nm Abstand zur Dressurwellenlänge in ca. 20nm Schritten an diese angenähert. Bei der ersten Dressurwellenlänge wurde der Abstand mit ca. 100nm in der ersten Testreihe deshalb so groß gewählt, damit das Versuchstier sich die Dressurfarbe intensiv einprägen konnte und durch den Erfolg bei dieser leichten Unterscheidung für die schwierigeren motiviert blieb. Danach wurden die Abstände zwischen Dressur- und Testwellenlänge immer in ca. 20nm- und 10nm- Schritten gewählt.

Als Schwellenwert guter Unterscheidung wurde eine Wahlhäufigkeit von 70% gewählt. Man geht bei der Wahl dieses Schwellenwertes von einer sigmoidal verlaufenden Kurve von 50% bis maximal 90 - 95% der Wahlen auf die Dressurwellenlänge aus. „Bei dieser angenommenen Kurve liegt der Schnittpunkt mit der Schwellenwertlinie ungefähr in der Mitte der steilen Flanke und nicht auf dem flacheren Bereich gegen Ende des Kurvenverlaufs. Dadurch sind die Schnittpunkte genauer und auch leichter bestimmbar“ (Simon 2010).

Im zweiten Versuchsblock wurde die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit der Hühner im kurzwelligen Spektralbereich untersucht. Hierzu wurden die Dressurwellenlängen 461nm, 450nm, 437nm, 420nm und 403nm gewählt. Im Gegensatz zu Versuchsblock 1 wurden diese allerdings nicht gegen Testwellenlängen im kürzeren, sondern gegen Testwellenlängen im längerwelligen Spektralbereich getestet. Sie reichten von 484nm bis 429nm.

Das Huhn wurde in der Andressurphase darauf dressiert, durch Picken auf ein Testfeld seine Wahl anzuzeigen. Als richtige Wahl galt immer das Picken auf das mit der Dressurwellenlänge beleuchtete Feld.

Belohnt wurde erst nach mehrmaligem Picken (mindestens insgesamt 10 Picker [= Wahlen] auf die Dressurfarbe), um sicher zu gehen, dass das Huhn seine Wahl bewusst und nicht willkürlich traf. Die Belohnung wurde in der Andressurphase in der Hand dargeboten, danach wurde aus einem vor der Versuchsleiterin auf dem Boden stehenden Töpfchen belohnt. Nach 10 richtigen Pickern wurde ein Deckel von dem Gefäß gehoben und die Tiere konnten sich die Nudelstückchen selbst herausholen. Dazu mussten sie sich umdrehen und ca. 1m zur Versuchsleiterin hinlaufen. Dadurch wurde erreicht, dass das Tier nach jeder Belohnung wieder neu die Versuchsplatte anlaufen musste und nicht einfach vor einer Seite stehen blieb. Gleichzeitig wurden per Fußschalter nach jeder Belohnung beide Testfelder verdunkelt und es konnte unbemerkt die Seite gewechselt werden auf der die Dressurwellenlänge zu sehen war.

Die Reihenfolge der Seite auf der die Dressurfarbe gezeigt wurde, wurde immer zufällig gewählt, um zu verhindern, dass das Versuchstier anstelle der Farbe eine Abfolge (z.B. links/rechts/links/rechts) lernte. Eine Ortsdressur wurde auch dadurch weitgehend ausgeschlossen, dass man höchstens dreimal hintereinander die Seite mit der Dressurwellenlänge unverändert ließ. Alle Versuchstiere richteten ihre Wahl nach der Farbe und nicht nach der Position.

Bei kleinem Wellenlängenabstand zwischen Dressur- und Testwellenlänge konnten allerdings gelegentlich Strategien erkannt werden, die die Tiere entwickelten, um einen anderen Anhaltspunkt für ihre Wahlen zu haben. Die Tiere hielten dann beispielsweise einfach an einer Seite fest, da sie die gezeigten Wellenlängen nicht mehr anhand der Farbe voneinander unterscheiden konnten. Auch wurde manchmal eine Orientierung nach der Helligkeit beobachtet. Da manche Farben minimalste Unterschiede in der Helligkeit aufwiesen, die nicht gänzlich mit Graufiltern ausgeglichen werden konnten, nutzten die Tiere dies als Anhaltspunkt zur Unterscheidung. In allen Fällen wurden die Experimente für einige Tage unterbrochen und dann mit Testwellenlängen gearbeitet, die die Tiere gut von der Dressurwellenlänge unterscheiden konnten. Waren die Hühner dadurch wieder motiviert, wurde langsam der Schwierigkeitsgrad der Unterscheidung gesteigert, bis man wieder bei der „problematischen“

Testwellenlänge ankam. In sämtlichen Fällen führte diese Vorgehensweise dazu, dass die Versuchstiere sich dann wieder nach der Farbe orientierten und nicht mehr nach anderen Faktoren.

9. Datendokumentation

Die Datendokumentation erfolgte in einzelnen Versuchsdurchgängen: jede Dressurwellenlänge λ^+ wurde gegen 3 - 5 Testwellenlängen λ^- getestet, wobei bei jeder Testwellenlänge 150 - 200 Picker erfolgten, welche wiederum in Durchgänge mit jeweils 50 Picker unterteilt waren.

Im ersten Versuchsdurchgang mit $\lambda^+ = 639,9\text{nm}$ wurde beispielsweise gegen 5 Testwellenlängen getestet. Begonnen wurde mit der Testwellenlänge $\lambda^- = 548\text{nm}$, die fast 100nm von der Dressurwellenlänge entfernt war. Aufgrund der vorhergegangenen Diplomarbeit (Simon 2010) lag allerdings die Vermutung nahe, dass die Tiere in diesem Spektralbereich erst ungefähr bei Wellenlängen über 600nm die farbliche Unterscheidung von Dressur- und Testwellenlänge nicht mehr vollziehen können. Es wurde mit diesem großen Abstand begonnen, um den Tieren durch diese langsame Herangehensweise zu ermöglichen, die Dressuraufgabe zu verinnerlichen, ohne sie zu überfordern oder durch zu schwierige Anfangsbedingungen zu demotivieren. Im weiteren Verlauf, sowohl des Versuchsblocks 1 ($\lambda^+ > \lambda^-$) als auch des Versuchsblocks 2 ($\lambda^+ < \lambda^-$), wurden die spektralen Anfangsabstände zwischen Dressur- und Testwellenlänge wie im Anhang unter den Tabellen der einzelnen Versuchstiere „Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ “ und „Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ < \lambda^-$ “ beschrieben gewählt (Anhang, Tab. 2a,b, 3a,b, 4a,b, 5).

Die einzelnen Testwellenlängen wurden in 3 - 4 Durchgängen mit jeweils 50 aufeinanderfolgenden Pickern (Wahlen) getestet. Der Prozentsatz richtiger Wahlen wurde bei jedem Durchgang ermittelt. Im Anschluss wurde der prozentuale Mittelwert aller Durchgänge errechnet und als 1 Messpunkt dargestellt.

Als Schwellenwert für die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit wurde eine relative Wahlhäufigkeit von 70% festgelegt. An der Stelle, an der für eine

Dressurwellenlänge erhaltene Graph die Schwellenwertlinie schneidet, wurde die Wellenlänge abgelesen. Die Differenz zwischen der Dressurwellenlänge und der Wellenlänge bei 70% Wahlhäufigkeit ist $\Delta\lambda$. Mit diesen $\Delta\lambda$ -Werten konnte wie im Folgenden an einem Beispiel erklärt die $\Delta\lambda$ -Funktion erstellt werden:

Bsp.: $\lambda^+ = 501\text{nm}$, $\lambda^+ > \lambda^-$

$$\Delta\lambda = \lambda^+ - \lambda_{70\%}$$

$$= 501\text{nm} - 493\text{nm} = \underline{8\text{nm}}$$

$\Delta\lambda$ wurde dann über

$$\lambda = \lambda^+ - \Delta\lambda / 2$$

$$= 501\text{nm} - (8\text{nm}/2) = \underline{497\text{nm}} \text{ aufgetragen.}$$

Bei der graphischen Darstellung der $\Delta\lambda$ -Funktion, wurde somit $\Delta\lambda$ nicht über der Dressurwellenlänge λ^+ aufgetragen, sondern über $\lambda = \lambda^+ - \Delta\lambda / 2$ (bei $\lambda^+ < \lambda^-$ entsprechend über $\lambda = \lambda^+ + \Delta\lambda / 2$). Dies ist nach von Helversen (1972) notwendig, da bei Tests gegen kürzere und längere Wellenlängen die Werte „rechts“ und „links“ einer Dressurwellenlänge sehr verschieden steil ansteigen und sich dadurch zwei unterschiedliche $\Delta\lambda$ -Werte ergeben können (Simon 2010).

Eine komplette Gegenüberstellung aller ermittelten Dressurergebnisse von allen Versuchstieren, sowie aller errechneten $\Delta\lambda$ -Werte befindet sich im Anhang in Tabelle 9.

Ergebnisse

1. Überblick

Die Durchführung der einzelnen Versuchsdurchgänge erfolgte wie oben beschrieben. Dazu wurden die Tiere auf verschiedene Wellenlängen dressiert (Dressurwellenlängen). In den einzelnen Versuchsdurchgängen wurde dann die Dressurfarbe (λ^+) auf dem einen Testfeld, die Vergleichsfarbe (Testwellenlänge) auf dem anderen gezeigt.

Wurde nach 150 Pickern (3 Versuchsdurchgänge mit jeweils 50 Pickern) ein durchschnittlicher Prozentsatz von über 70%, d.h. über dem Schwellenwert, erzielt, so wurde beim nächsten Versuchsdurchgang eine neue Testwellenlänge gewählt, die um einige Nanometer (zwischen 2nm und 18nm) näher an der Dressurwellenlänge lag. Bei einigen Durchgängen zeigte sich, dass bei manchen „50 Picker-Tests“ der Prozentsatz über 70%, bei anderen darunter lag. Hier wurde zwecks Eindeutigkeit der Ergebnisse mit insgesamt 200 Pickern getestet. Auch bei den Versuchsdurchgängen, deren einzelne „50 Picker-Tests“ unter 70% lagen, wurde vermehrt mit 200 Pickern getestet.

Folgende Dressurwellenlängen (λ^+) wurden untersucht: 639,9nm, 621,2nm, 612,2nm, 602,7nm, 590nm, 576nm, 565nm, 556nm, 548nm, 532nm, 520nm, 512nm, 501nm, 495nm, 461nm, 450nm, 437nm, 420nm, 403nm. Die Dressurwellenlängen mit einer Dezimalstelle werden zwecks übersichtlicherer Bezeichnung im Folgenden auf-, bzw. abgerundet. Die Tabellen 2a,b, 3a,b, 4a,b und 5 im Anhang zeigen die hierbei erfassten Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung. Die Ergebnisse der Versuchsdurchgänge wurden nach Versuchstieren getrennt dargestellt.

Die Ergebnisse der einzelnen Versuchsreihen wurden zunächst zur besseren Übersichtlichkeit auf insgesamt vier Diagramme verteilt (s. Abbildungen mit dem Zusatz a, b und c).

Jedes Diagramm fasst mehrere Graphen zusammen, wobei jeder Graph die Ergebnisse der Versuchsdurchgänge mit jeweils einer Dressurfarbe repräsentiert.

2. Huhn Henriette

Abb. 15a und 15b zeigen die Ergebnisse der Dressur auf längere Wellenlängen ($\lambda^+ > \lambda^-$), Abb. 15c jene der Dressur auf kürzere Wellenlängen ($\lambda^+ < \lambda^-$) bei Huhn Henriette.

Jedes Symbol in den Kurvenverläufen steht für einen Durchgang von 150-200 Pickern, d.h. die Ergebnisse einer Testfarbe mit der jeweiligen Dressurfarbe.

In den Abb. 15a, 15b und 15c wurde zur Verdeutlichung jeder Graph durch eine gepunktete Hilfslinie mit der zugehörigen Dressurwellenlänge bei 50% auf der Abszisse verbunden. Abb.15a und 15b zeigen die Diagramme für das Wahlverhalten von 640nm - 495nm, Abb. 15c jene für 461nm - 403nm.

Bei der Dressurwellenlänge 640nm zeigt sich ab Vergleichsfarbe 576nm ein abfallender Kurvenverlauf. Zwischen 603nm und 612nm fällt die Wahlhäufigkeit von ca. 80% auf 50%, wobei die Kurve recht weit von der Dressurfarbe entfernt bereits bei 50,5% endet. Der Abstand zwischen der Dressurwellenlänge und dem Schwellenwert von 70% beträgt 33nm.

Die Graphen der Dressurwellenlängen 621nm und 612nm schneiden die Schwellenwertlinie nahezu parallel zueinander. Die $\Delta\lambda$ - Werte sind mit 12,2nm und 11,2nm ähnlich. Die Graphen der Dressurfarben 603nm, 590nm und 576nm zeigen alle eine recht ähnliche Steigung. Die Dressurwellenlängen 603nm und 590nm schneiden im Abstand von 9,7nm, bzw. 9,5nm zur jeweiligen Dressurwellenlänge die 70%- Linie und werden in diesem Diagramm lediglich von der Dressurfarbe 576nm untertroffen, welche bereits mit $\Delta\lambda = 5,7$ nm Abstand zur Dressurfarbe die Schwellenwertlinie schneidet.

Die Dressurwellenlängen 565nm und 556nm besitzen ähnliche Steigungen im Kurvenverlauf und schneiden die Schwellenwertlinie mit $\Delta\lambda$ - Werten von 21,5nm, bzw. 18,5nm. Bei $\lambda^+ = 556$ nm fällt der Graph mit 49,3% Wahlhäufigkeit bei der Vergleichsfarbe 546,6nm knapp unter die 50%- Marke.

Der mit nur 3,5nm geringste ermittelte $\Delta\lambda$ - Wert aller getesteten Tiere und Dressurfarben wird von Henriette bei $\lambda^+ = 548$ nm erreicht. Der Kurvenverlauf ist steil und schneidet die 70%-Marke dementsprechend in einem großen Winkel.

Der Graph von $\lambda^+ = 532\text{nm}$ trifft nach recht steilem Kurvenabfall den Schwellenwert von 70% Wahlhäufigkeit bei der Vergleichswellenlänge 520nm. Der $\Delta\lambda$ - Wert liegt hier bei 12nm.

Anders verhält es sich bei den Dressurwellenlängen 520nm und 512nm. Hier verlaufen die Kurven sehr nahe beieinander und schneiden die 70%- Marke bei fast der gleichen Wellenlänge: $\lambda^+ = 520\text{nm}$ bei 506nm und $\lambda^+ = 512\text{nm}$ bei 504,5nm. Die Messpunkte der Vergleichsfarbe 509nm liegen ebenfalls fast deckungsgleich nur wenige Nanometer auseinander: mit $\lambda^+ = 520\text{nm}$ bei 55,3nm und mit $\lambda^+ = 512\text{nm}$ bei 54,7nm. Die $\Delta\lambda$ - Werte liegen bei 14nm, bzw. 7,5nm. Bei $\lambda^+ = 501\text{nm}$ verläuft der Graph mit einer ähnlichen Steigung wie der Graph von $\lambda^+ = 520\text{nm}$ und bei $\lambda^+ = 495\text{nm}$ ähnlich zu dem von $\lambda^+ = 512\text{nm}$. Bei den $\Delta\lambda$ -Werten hingegen liegen die Dressurwellenlängen 501nm und $\lambda^+ = 495\text{nm}$ sehr nahe beieinander: ihre $\Delta\lambda$ - Werte betragen 8nm bei $\lambda^+ = 501\text{nm}$ und 9nm bei $\lambda^+ = 495\text{nm}$.

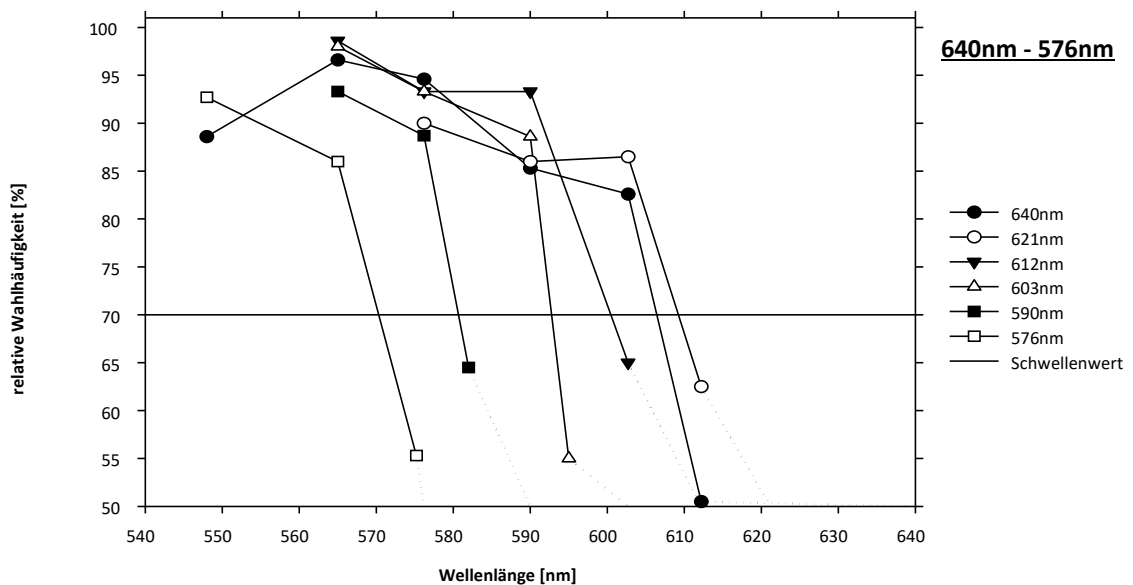


Abb.15a: Wahlverhalten von Huhn Henriette nach Dressur auf längere Wellenlängen

$$\lambda^+ > \lambda^- \text{, (640nm - 576nm)}$$

Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit der Dressurwellenlänge in %

Abszisse: Wellenlänge der Vergleichsfarbe

Endpunkte der gepunkteten Hilfslinien bei 50% auf der Abszisse markieren die jeweilige Dressurwellenlänge

$n \geq 150$ Wahlen pro Messpunkt (3, bzw. 4x 50 Wahlen)

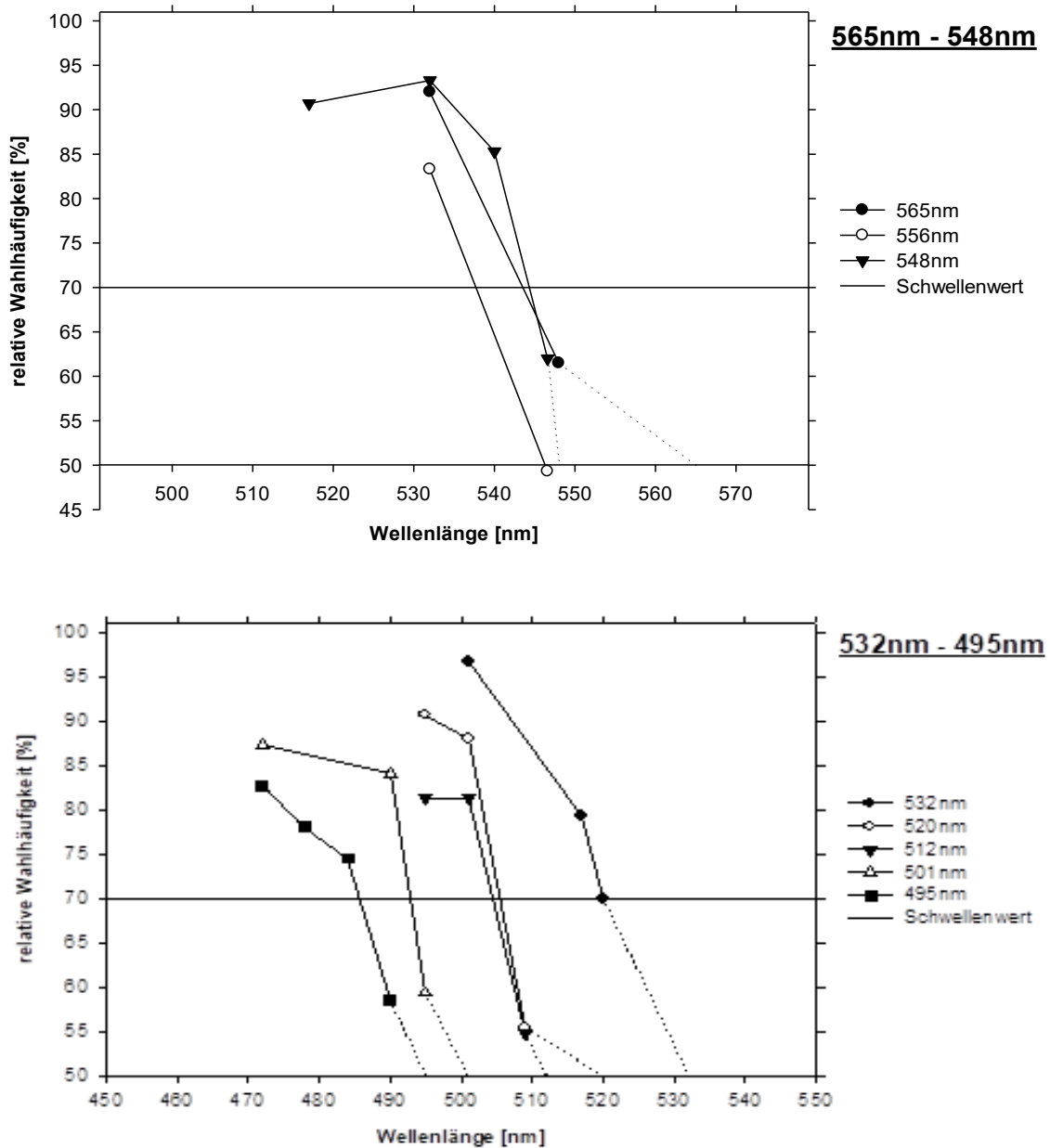


Abb.15b: Wahlverhalten von Huhn Henriette nach Dressur auf längere Wellenlängen

$\lambda^+ > \lambda^-$, (565nm - 495nm)

Ordinate: Relative Wahhäufigkeit der Dressurwellenlänge in %

Abszisse: Wellenlänge der Vergleichsfarbe

Endpunkte der gepunkteten Hilfslinien bei 50% auf der Abszisse markieren die jeweilige Dressurwellenlänge

$n \geq 150$ Wahlen pro Messpunkt (3, bzw. 4x 50 Wahlen)

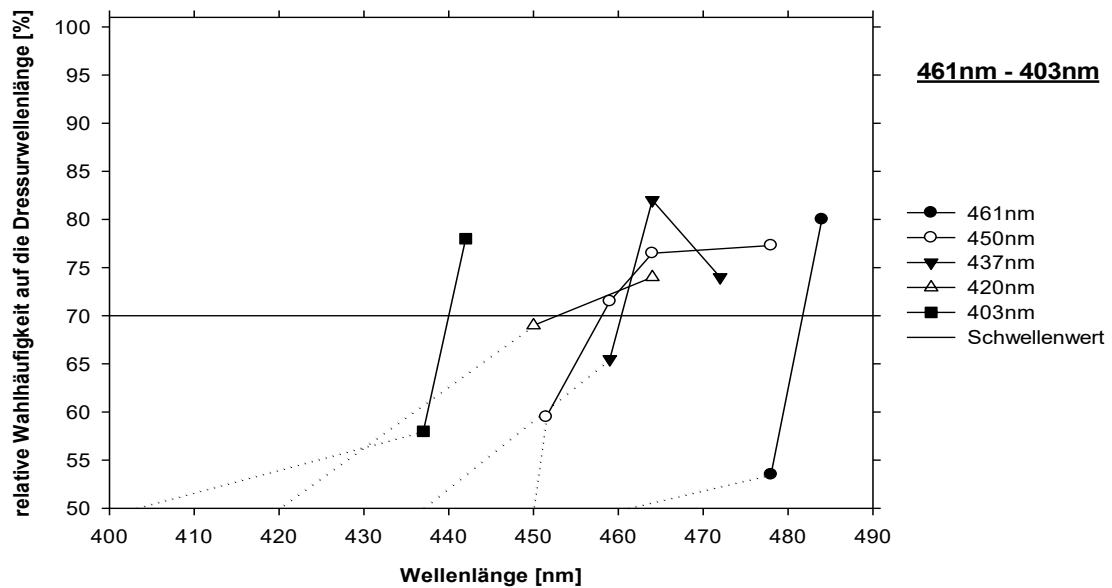


Abb.15c: Wahlverhalten von Huhn Henriette nach Dressur auf kürzere Wellenlängen

$$\lambda^+ < \lambda^- \text{, (461nm - 403nm)}$$

Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit der Dressurwellenlänge in %

Abszisse: Wellenlänge der Vergleichsfarbe

Endpunkte der gepunkteten Hilfslinien bei 50% auf der Abszisse markieren die jeweilige Dressurwellenlänge

$n \geq 150$ Wahlen pro Messpunkt (3, bzw. 4x 50 Wahlen)

Abb. 15c zeigt die Ergebnisse, die aus den Dressuren auf kürzere Wellenlängen ($\lambda^+ < \lambda^-$) gewonnen wurden (Abb. 15c).

Die Graphen der Dressurwellenlängen 461nm, 437nm und 403nm schneiden die Schwellenwertlinie im nahezu gleichen Winkel. Ihre $\Delta\lambda$ -Werte liegen mit 21nm bei $\lambda^+ = 461\text{nm}$, 23,5nm bei $\lambda^+ = 437\text{nm}$ und 37nm bei $\lambda^+ = 403\text{nm}$ im höheren Bereich, wobei Henriette bei der Dressurfarbe 403nm mit 37nm Abstand zur Dressurfarbe den größten $\Delta\lambda$ -Wert aller gemessener Dressurfarben und Versuchstiere zeigte.

Bei $\lambda^+ = 450\text{nm}$ verläuft die Kurve flacher als bei den vorangegangenen Dressurfarben und erreicht einen niedrigen $\Delta\lambda$ -Wert von 8nm. Sie wird vom Graphen der Dressurwellenlänge 420nm geschnitten, welcher in einem sehr flachen Winkel die Schwellenwertlinie schneidet und einen hohen $\Delta\lambda$ -Wert von 33nm ergibt.

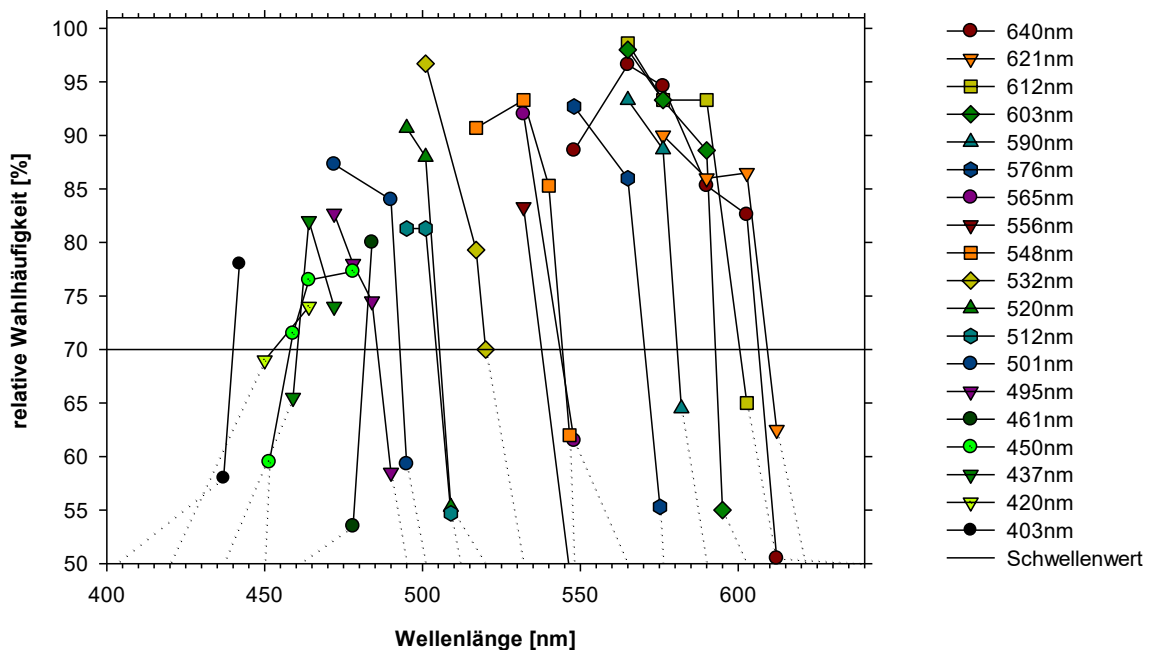


Abb. 16: Wahlverhalten von Huhn Henriette bei den verschiedenen Dressurwellenlängen

$$\lambda^+ > \lambda^- \text{ und } \lambda^+ < \lambda^-$$

Ordinate: Relative Wahlfrequenz der Dressurwellenlänge in %

Abszisse: Wellenlänge der Vergleichsfarbe

Endpunkte der gepunkteten Hilfslinien bei 50% auf der Abszisse markieren die jeweilige Dressurwellenlänge

$n \geq 150$ Wahlen pro Messpunkt (3, bzw. 4x 50 Wahlen)

Eine graphische Zusammenfassung aller ermittelter Ergebnisse als Gesamtübersicht über das Wahlverhalten von Henriette bei den verschiedenen Dressurwellenlängen zeigt Abb. 16.

Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden auch hier die einzelnen Graphen durch gepunktete Linien mit ihren jeweiligen Dressurwellenlängen bei 50% auf der Abszisse verbunden. Es zeigt sich eine recht gleichmäßige Verteilung der Graphen über das gesamte Spektrum mit einer deutlichen Auffächerung zur 50%- Linie hin. Anhand dieser Darstellung der einzelnen Graphen in einem Diagramm lässt sich auch erkennen, an welchen Stellen einzelne Graphen in nur wenigen Nanometern Abstand voneinander die Schwellenwertlinie kreuzen. Es finden sich 4 Stellen mit solch einer Häufung. Diese liegen hier im Bereich bei 453nm - 460nm, bei 504nm - 506nm, bei 544nm - 546nm und bei 606nm - 609nm.

Die aus den Abbildungen 19a, 19b und 19c ermittelten $\Delta\lambda$ -Werte sind in Abb. 17 (oberes Diagramm) als Funktion der Wellenlänge graphisch dargestellt (siehe Anhang, Tab. 6a, b, Tab. 7, Tab. 8). Wie in Material und Methode (Kapitel 9. „Datendokumentation“) beschrieben, sind die Werte über $\lambda^+ \pm \Delta\lambda/2$ aufgetragen.

Bei der Betrachtung des Kurvenverlaufs der $\Delta\lambda$ -Funktion zeigt sich ein breites Minimum im langwelligen Bereich zwischen 600nm und 573nm. Die $\Delta\lambda$ -Werte liegen bei 9,7nm ($\lambda^+ = 603\text{nm}$), 9,5nm ($\lambda^+ = 590\text{nm}$) und 5,7nm ($\lambda^+ = 576\text{nm}$). Weitere Minima liegen im mittelwelligen Spektralbereich bei 546nm mit einem $\Delta\lambda$ -Wert von 3,5nm ($\lambda^+ = 548\text{nm}$). Im kurzwelligen Bereich des Spektrums zwischen 508nm und 491nm sind die $\Delta\lambda$ -Werte mit 7,5nm ($\lambda^+ = 512\text{nm}$), 8nm ($\lambda^+ = 501\text{nm}$) und 9nm ($\lambda^+ = 495\text{nm}$) ebenfalls niedrig. Ebenso bei 454nm mit einem $\Delta\lambda$ -Wert von 8nm ($\lambda^+ = 450\text{nm}$). Die hier mit 5,7nm und 3,5nm ermittelten kleinsten $\Delta\lambda$ -Werte liegen im lang- und mittelwelligen Spektralbereich und markieren in diesen Bereichen die Stellen bester Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit. Die Minima mit $\Delta\lambda$ -Werten von 7,5nm, bzw. 8nm im kurzwelligen Bereich stellen mit lediglich 4nm, bzw. 4,5nm Abstand zum Minimalwert von 3,5nm ebenfalls Stellen guter Unterscheidung dar.

Zwischen den einzelnen Minima steigt die Funktion steil an und erreicht $\Delta\lambda$ -Werte von 21,5nm ($\lambda^+ = 565\text{nm}$), 14nm ($\lambda^+ = 520\text{nm}$) und 21nm ($\lambda^+ = 461\text{nm}$). In den Außenbereichen der $\Delta\lambda$ -Funktion zeigen sich die höchsten $\Delta\lambda$ -Werte von 33,9nm ($\lambda^+ = 640\text{nm}$) im langwelligen und 37nm ($\lambda^+ = 403\text{nm}$) im kurzwelligen Bereich. Sie repräsentieren die Begrenzungen des für das Huhn sichtbaren Bereiches des Spektrums zum langwelligen, bzw. kurzwelligen Bereich hin.

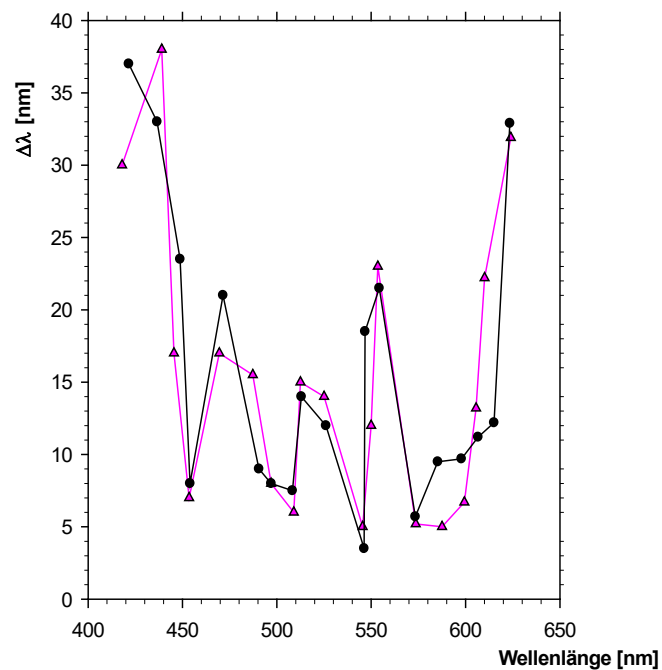
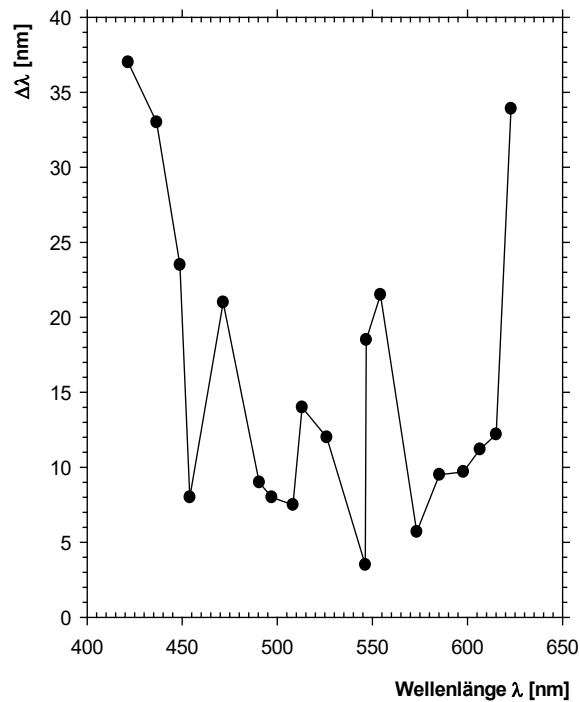


Abb. 17: $\Delta\lambda$ - Funktionen von Huhn Henriette

Oberes Diagramm: $\Delta\lambda$ - Funktion von 2010/11 („Henriette 2“)

Unteres Diagramm: 2009 („Henriette 1“, pinke Linie) und 2010/11 („Henriette 2“, schwarze Linie) im Vergleich

Ordinate: $\Delta\lambda$ (= Differenz der gerade noch unterscheidbaren Wellenlängen in nm)

Abszisse: Wellenlänge in nm

Jeder Messpunkt entspricht einer Dressurwellenlänge

Henriette absolvierte bereits im Rahmen der vorangegangenen Diplomarbeit 2009 einen kompletten Versuchsdurchgang. Die daraus ermittelte $\Delta\lambda$ - Funktion („Henriette 1“) wurde zusammen mit der zuletzt ermittelten Funktion („Henriette 2“) in einem Diagramm dargestellt damit direkte Vergleiche gemacht werden konnten (Abb. 17, unteres Diagramm).

Die $\Delta\lambda$ - Funktionen zeigen einen sehr ähnlichen Verlauf und Minima und Maxima liegen an den gleichen Stellen im Spektrum. Die Werte der Minima im kurzwelligen und mittelwelligen Spektralbereich liegen nur wenige Nanometer auseinander. Im kurzwelligen Bereich um 1nm ($\lambda^+ = 450\text{nm}$) und 1,5nm ($\lambda^+ = 512\text{nm}$), im mittelwelligen Bereich um 1,5nm ($\lambda^+ = 548\text{nm}$). Im langwelligen Bereich zwischen 570nm und 600nm sind die Unterschiede am größten. Bei „Henriette 1“ lagen die Werte hier niedriger, als in der späteren Messung „Henriette 2“ im selben Bereich. Zwischen 610nm und 630nm ist der Verlauf der beiden Funktionen wieder sehr ähnlich. Das kleinste Minimum bei „Henriette 1“ mit $\Delta\lambda = 5\text{nm}$ ($\lambda^+ = 590\text{nm}$) befindet sich bei 587,5nm, während von „Henriette 2“ mit einem $\Delta\lambda$ - Wert von 5,2nm ($\lambda^+ = 576\text{nm}$) bei 573,6nm liegt. Die Anstiege zwischen den einzelnen Minima sind bei beiden Funktionen sehr steil.

Die Maxima der beiden Funktionen sind ebenfalls sehr ähnlich. Sie liegen bei „Henriette 1“ bei 23nm ($\lambda^+ = 565\text{nm}$) (Vgl. „Henriette 2“ bei 21,5nm), 15nm ($\lambda^+ = 520\text{nm}$) (Vgl. „Henriette 2“ bei 14nm) und 17nm ($\lambda^+ = 461\text{nm}$) (Vgl. „Henriette 2“ bei 21nm). Wie bei „Henriette 2“, liegen auch bei „Henriette 1“ die Maxima mit den höchsten $\Delta\lambda$ - Werten in den Außenbereichen der Funktion. Zum langwelligen Bereich des Spektrums hin liegt der maximale $\Delta\lambda$ - Wert bei 31,9nm ($\lambda^+ = 640\text{nm}$) (Vgl. „Henriette 2“ bei 33,9nm), zum kurzwelligen hin bei 38nm ($\lambda^+ = 420\text{nm}$) (Vgl. „Henriette 2“ bei $\lambda^+ = 403\text{nm}$ mit 37nm).

3. Hahn Till

Abbildungen 22a und 22b zeigen das Wahlverhalten von Hahn Till bei den Dressurwellenlängen 640nm bis 495nm.

Die Graphen der Dressurwellenlängen $\lambda^+ = 640\text{nm}$ und $\lambda^+ = 621\text{nm}$ zeigen einen ähnlichen Kurvenverlauf, überlagern sich auf großen Abschnitten und schneiden die Schwellenwertlinie beide an der gleichen Stelle bei 609nm (Abb. 18a). Ihre $\Delta\lambda$ -Werte liegen bei 30,9nm und 12,2nm. Die Steigung der Graphen $\lambda^+ = 612\text{nm}$ und $\lambda^+ = 603\text{nm}$ ist ähnlich der Steigung von $\lambda^+ = 640\text{nm}$ und $\lambda^+ = 621\text{nm}$, allerdings besitzen sie mit 8,7nm ($\lambda^+ = 612\text{nm}$) und 5,2nm ($\lambda^+ = 603\text{nm}$) deutlich kleinere $\Delta\lambda$ -Werte, wobei der $\Delta\lambda$ -Wert 5,2nm der zweitniedrigste ermittelte Abstand zur Dressurwellenlänge bei Hahn Till ist (Abb. 18a). Einen ebenfalls sehr geringen Abstand von 6nm zeigt die Dressurwellenlänge 590nm. Ihr Graph weist mit fast senkrechtem Verlauf den steilsten Kurvenabfall unter die Schwellenwertlinie auf. Eine flachere Kurve zeigt die Dressurfarbe 576nm. Sie schneidet die 70%-Linie mit einem $\Delta\lambda$ -Wert von 8,7nm (Abb. 18a).

Die Graphen der Dressurwellenlängen 565nm, 556nm und 548nm sind in Abb. 18b im oberen Diagramm dargestellt (Abb. 18b). Alle drei Kurven schneiden nur wenige Nanometer voneinander entfernt die Schwellenwertlinie im Bereich von 540nm - 543nm. Der Graph von $\lambda^+ = 548\text{nm}$ besitzt im Vergleich mit den anderen zwei Dressurfarben die höchste Steigung und erreicht mit 6nm auch den kleinsten $\Delta\lambda$ -Wert. Die Dressurwellenlänge 565nm hingegen zeigt mit 25nm Abstand zur Dressurfarbe den höchsten $\Delta\lambda$ -Wert der drei Graphen. Bei $\lambda^+ = 556\text{nm}$ liegt der $\Delta\lambda$ -Wert bei 13nm.

Das untere Diagramm der Abb. 18b zeigt die Ergebnisse der Dressurfarben 532nm - 495nm. Deutlich ist bei dieser Darstellung die Auffächerung der Graphen zu ihren jeweiligen Dressurwellenlängen bei 50% auf der Abszisse zu sehen. Der Graph der Dressurwellenlänge 532nm schneidet die 70%-Marke bei 519nm und besitzt einen $\Delta\lambda$ -Wert von 13nm. Ebenfalls einen recht hohen $\Delta\lambda$ -Wert erreichen die Dressurwellenlängen 520nm und 495nm. Ihre $\Delta\lambda$ -Werte liegen bei 14nm, bzw. 15,5nm Abstand zur jeweiligen Dressurfarbe. Ihre Kurven schneiden die Schwellenwertlinie bei 506nm, bzw. 479,5nm. Auffällig andere Kurvenverläufe zeigen die Graphen der Dressurwellenlängen 512nm und 501nm. Sie zeigen

deutlich den höchsten Kurvenabfall zwischen zwei Messpunkten der in diesem Diagramm miteinander verglichenen Graphen. Während bei $\lambda^+ = 512\text{nm}$ bei der Vergleichsfarbe 501nm noch 91,3% der Wahlen auf die Dressurfarbe fielen, waren es bei der Testwellenlänge 509nm lediglich 44,7%. Somit fällt hier die Wahlhäufigkeit der Dressurwellenlänge sogar noch knapp unter die 50%- Marke. Auch bei $\lambda^+ = 501\text{nm}$ zeigte sich ein recht steiler Abfall der Wahlhäufigkeit von 90% bei Testwellenlänge 490nm auf 59,5% bei der Vergleichswellenlänge 495nm . Dieser Verlauf schlägt sich in niedrigen $\Delta\lambda$ - Werten nieder. Bei $\lambda^+ = 501\text{nm}$ liegt er bei 8nm und bei $\lambda^+ = 512\text{nm}$ bei 4nm . Dieser $\Delta\lambda$ - Wert liegt lediglich $0,5\text{nm}$ über dem mit $3,5\text{nm}$ bei Henriette ermittelten geringsten Abstand aller getesteter Wellenlängen und Tiere.

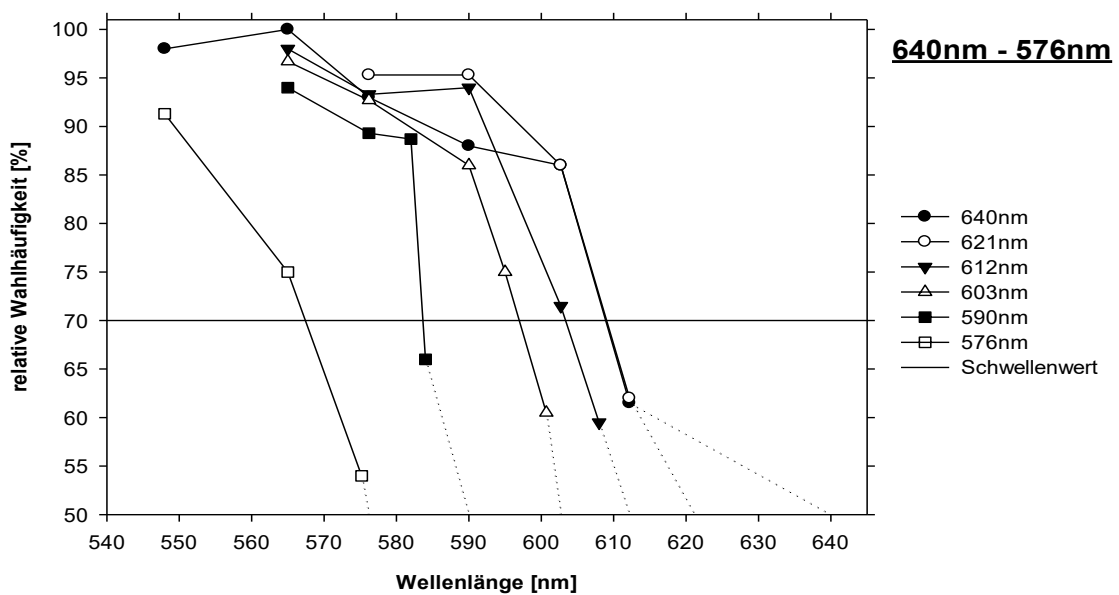


Abb. 18a: Wahlverhalten von Hahn Till nach Dressur auf längere Wellenlängen

$$\lambda^+ > \lambda^-, (640\text{nm} - 495\text{nm})$$

Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit der Dressurwellenlänge in %

Abszisse: Wellenlänge der Vergleichsfarbe

Endpunkte der gepunkteten Hilfslinien bei 50% auf der Abszisse markieren die jeweilige Dressurwellenlänge

$n \geq 150$ Wahlen pro Messpunkt (3, bzw. 4x 50 Wahlen)

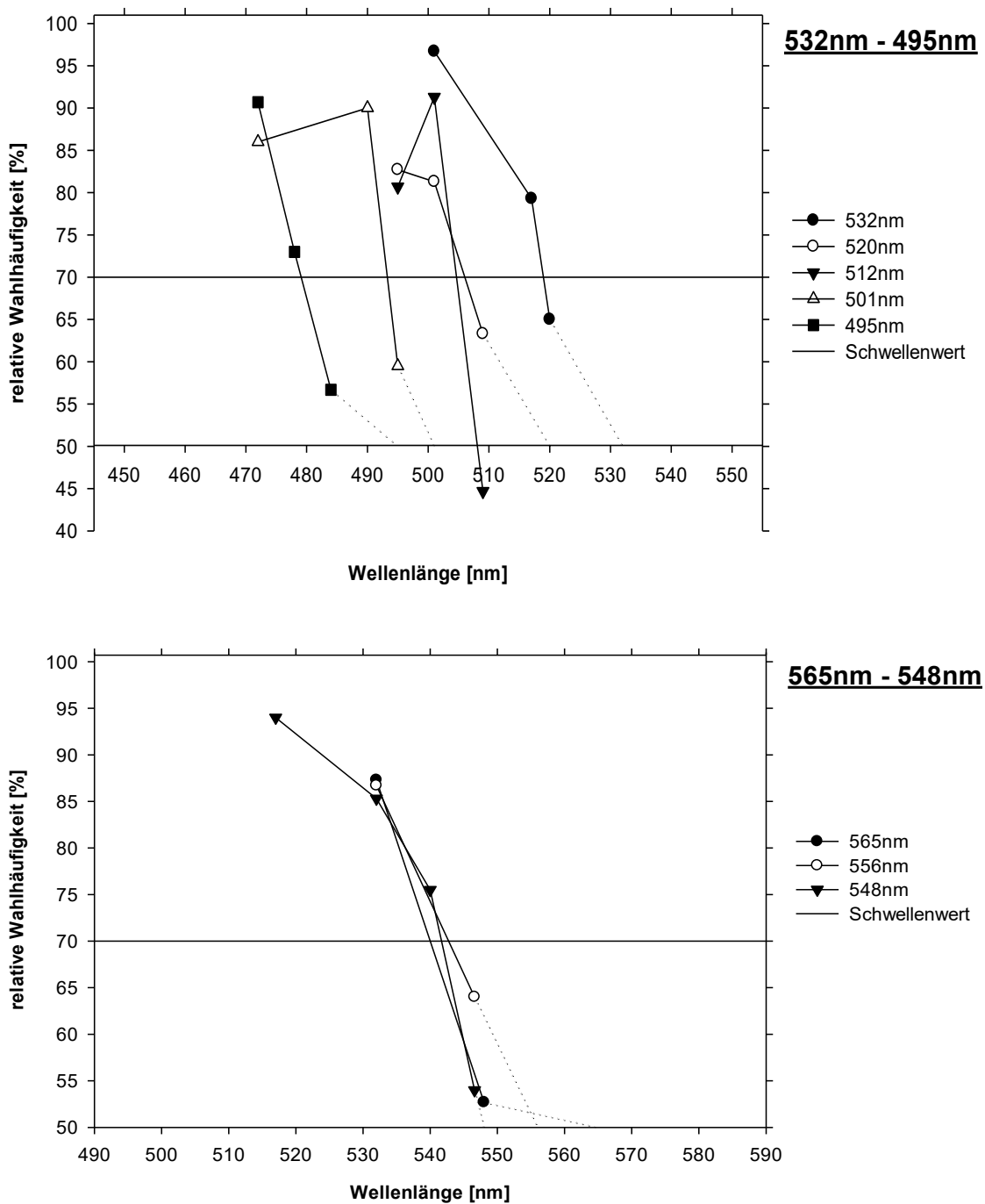


Abb. 18b: Wahlverhalten von Hahn Till nach Dressur auf längere Wellenlängen

 $\lambda^+ > \lambda^-$, (640nm - 495nm)

Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit der Dressurwellenlänge in %

Abszisse: Wellenlänge der Vergleichsfarbe

Endpunkte der gepunkteten Hilfslinien bei 50% auf der Abszisse markieren die jeweilige Dressurwellenlänge

 $n \geq 150$ Wahlen pro Messpunkt (3, bzw. 4x 50 Wahlen)

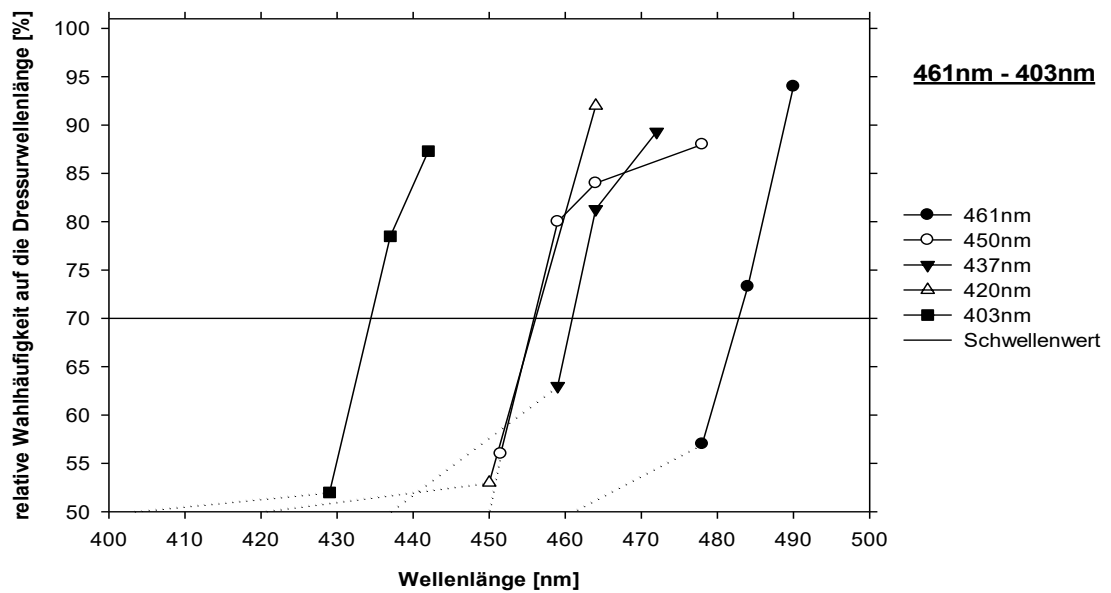


Abb. 18c: Wahlverhalten von Hahn Till nach Dressur auf kürzere Wellenlängen
 $\lambda^+ < \lambda^-$, (461nm - 403nm)

Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit der Dressurwellenlänge in %

Abszisse: Wellenlänge der Vergleichsfarbe

Endpunkte der gepunkteten Hilfslinien bei 50% auf der Abszisse markieren die jeweilige Dressurwellenlänge

$n \geq 150$ Wahlen pro Messpunkt (3, bzw. 4x 50 Wahlen)

In Abb. 18c sind die Ergebnisse der Dressurwellenlängen 403nm bis 461nm graphisch zusammengefasst. Sie wurden gegen größere Wellenlängen ($\lambda^+ < \lambda^-$) getestet und zeigen, im Gegensatz zu den vorangegangenen Graphen mit $\lambda^+ > \lambda^-$, alle einen nach links hin abfallenden Kurvenverlauf. Auffallend ist, dass alle Graphen mit einer ähnlichen Steigung verlaufen und die 70%- Linie in ähnlichen Winkeln schneiden. Die Dressurwellenlängen 461nm, 437nm, 420nm und 403nm zeigen eine deutliche Auffächerung der Graphen zu ihren jeweiligen Dressurfarben bei 50% auf der Abszisse hin. Ihre $\Delta\lambda$ - Werte sind alle sehr hoch und liegen im Einzelnen bei 22nm ($\lambda^+ = 461$ nm), 24nm ($\lambda^+ = 437$ nm), 36nm ($\lambda^+ = 420$ nm) und 31,5nm ($\lambda^+ = 403$ nm), wobei 36nm bei $\lambda^+ = 420$ nm den höchsten bei Till ermittelten $\Delta\lambda$ - Wert darstellt. Eine deutliche Ausnahme zum Verlauf der anderen Graphen bildet jener der Dressurwellenlänge 450nm. Er schneidet bei 456nm die Schwellenwertlinie exakt im selben Punkt wie der Graph von $\lambda^+ = 420$ nm. Anders als bei den anderen verläuft seine gepunktete Hilfslinie nicht

schräg abgeknickt zur Dressurwellenlänge hin, sondern als fast gerade Weiterführung des Graphen selbst. Der $\Delta\lambda$ - Wert ist daher ebenfalls sehr niedrig und untertrifft mit 6nm alle anderen $\Delta\lambda$ - Werte der im Diagramm dargestellten Dressurwellenlängen.

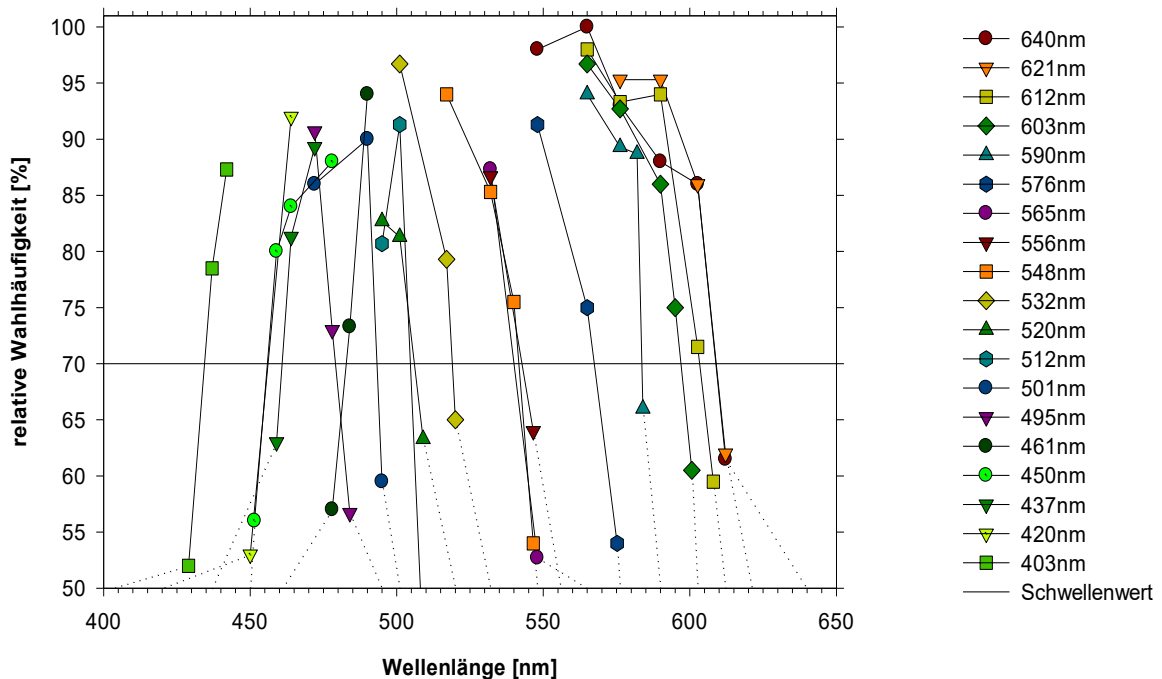


Abb. 19: Wahlverhalten von Hahn Till bei den verschiedenen Dressurwellenlängen

$$\lambda^+ > \lambda^- \text{ und } \lambda^+ < \lambda^-$$

Ordinate: Relative Wahlhäufigkeit der Dressurwellenlänge in %

Abszisse: Wellenlänge der Vergleichsfarbe

Endpunkte der gepunkteten Hilfslinien bei 50% auf der Abszisse markieren die jeweilige Dressurwellenlänge

$n \geq 150$ Wahlen pro Messpunkt (3, bzw. 4x 50 Wahlen)

In Abb. 19 ist das Wahlverhalten von Hahn Till als Zusammenfassung aller Graphen der getesteten Dressurwellenlängen 640nm - 403nm in einem Diagramm dargestellt.

Wie bereits bei Huhn Henriette in Abb. 16, lassen sich auch bei Hahn Till anhand dieser Darstellung an einigen Stellen des Spektrums Häufungen von Schnittpunkten einzelner Graphen mit der Schwellevwertlinie, bzw. Bereiche, in denen Graphen mit nur wenigen Nanometern Abstand zueinander die 70%-Marke kreuzen ausmachen. Diese Bereiche finden sich im kurzwelligen Bereich

des Spektrums bei 456nm, im mittelwelligen Bereich bei 506nm - 508nm und 543nm - 540nm und im langwelligen Spektralbereich zwischen 597nm - 609nm.

Abb. 20 zeigt die $\Delta\lambda$ - Funktion von Hahn Till. Wie bereits in Abb. 17 dargelegt, wurden auch hier die einzelnen $\Delta\lambda$ - Werte als Funktion der Wellenlänge dargestellt (Rohdaten für die $\Delta\lambda$ - Funktion siehe Anhang Tab. 7).

Die Kurve erstreckt sich über den gesamten getesteten Spektralbereich und weist insgesamt vier Minima auf, die in recht gleichmäßiger Abfolge den Kurvenverlauf prägen. Im langwelligen Bereich des Spektrums liegt ein breites Minimum im Bereich zwischen 600nm und 572nm. Es weist sehr niedrige $\Delta\lambda$ -Werte bei den Dressurwellenlängen 603nm ($\Delta\lambda = 5,2\text{nm}$ bei 600,1nm), 590nm ($\Delta\lambda = 6\text{nm}$ bei 587nm) und 576nm ($\Delta\lambda = 8,7\text{nm}$ bei 571,85nm) auf. Des Weiteren finden sich zwei Minima im mittelwelligen Bereich. Das erste dieser beiden Minima liegt bei 545nm. Hier fällt die Funktion steil bis auf $\Delta\lambda = 6\text{nm}$ ($\lambda^+ = 548\text{nm}$) ab. Ein weiteres Minimum liegt mit $\Delta\lambda$ -Werten von 4nm ($\lambda^+ = 512\text{nm}$), bzw. 8nm ($\lambda^+ = 501\text{nm}$) bei 510nm und 497nm, wobei 4nm den geringsten $\Delta\lambda$ - Wert von Hahn Till darstellt. Das vierte Minimum der Funktion wird mit der Dressurwellenlänge 450nm erreicht und liegt im kurzwelligen Bereich bei 453nm mit einem $\Delta\lambda$ - Wert von 6nm.

Wie bereits bei den $\Delta\lambda$ - Funktionen von Huhn Henriette zeigen sich auch bei der von Hahn Till zwischen den einzelnen Minima Bereiche, in denen die Funktion steil ansteigt und hohe $\Delta\lambda$ - Werte erreicht. Diese Maxima liegen mit $\Delta\lambda = 25\text{nm}$ bei 552,5nm ($\lambda^+ = 565\text{nm}$), mit $\Delta\lambda = 14\text{nm}$ bei 513nm ($\lambda^+ = 520\text{nm}$) und mit $\Delta\lambda = 22\text{nm}$ bei 472nm ($\lambda^+ = 461\text{nm}$).

In den Außenbereichen der Kurve steigen die $\Delta\lambda$ - Werte noch höher und stellen wie bei Abb. 17 und 27 die äußeren Begrenzungen des für das Tier wahrnehmbaren Spektralbereichs dar. Im langwelligen Bereich liegt das Maximum mit einem $\Delta\lambda$ - Wert von 30,9nm bei 624,45nm ($\lambda^+ = 640\text{nm}$). Im kurzwelligen Bereich des Spektrums liegt das Maximum mit dem höchsten bei Till gemessenen $\Delta\lambda$ - Wert von 36nm bei 438nm ($\lambda^+ = 420\text{nm}$).

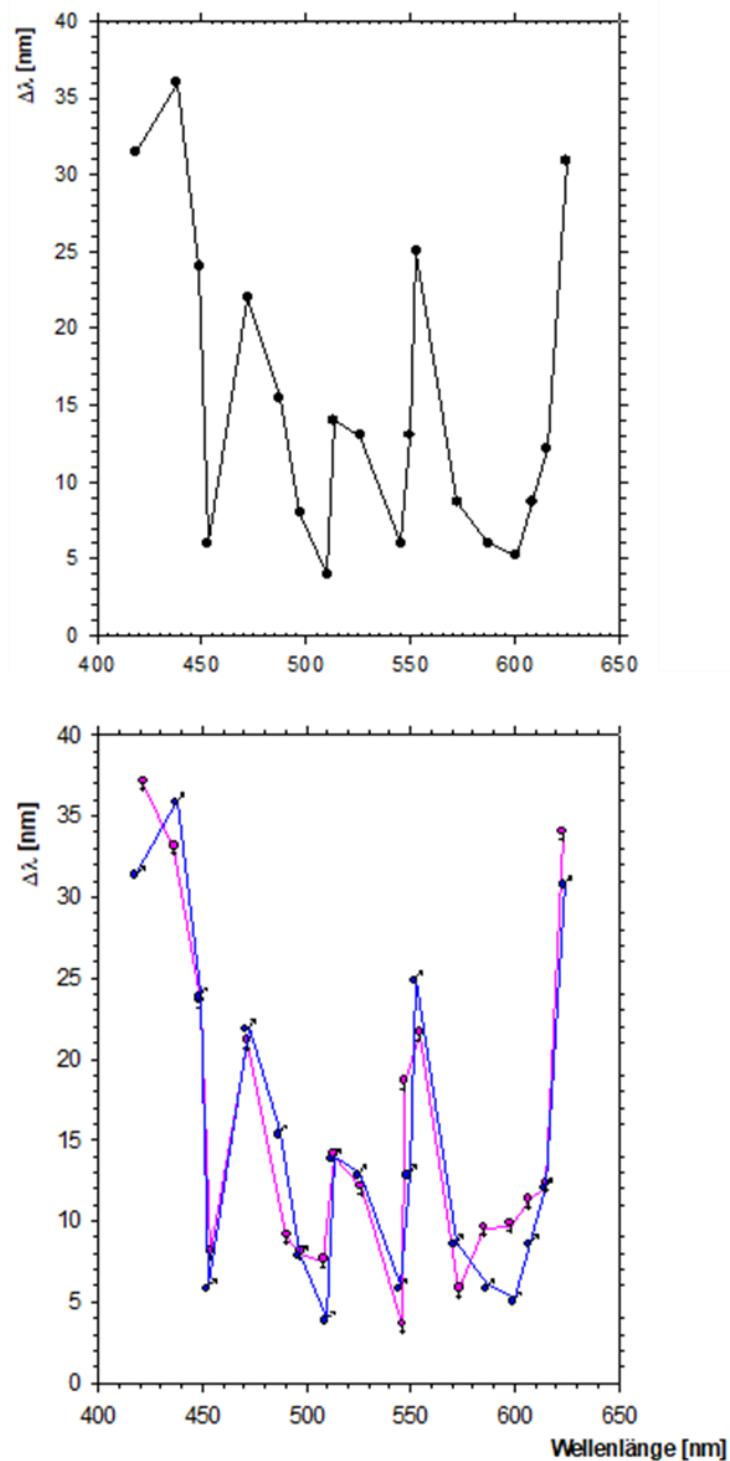
Im unteren Diagramm von Abb. 20 ist die $\Delta\lambda$ - Funktion von Hahn Till zusammen mit der $\Delta\lambda$ - Funktion „Henriette 2“ dargestellt.

Im direkten Vergleich der beiden Funktionen lässt sich der sehr ähnliche Kurvenverlauf besonders gut erkennen. Bis auf wenige, minimale Unterschiede verlaufen die Funktionen nahezu gleich.

Einer dieser Unterschiede zeigt sich im langwelligen Spektralbereich. Beide Graphen besitzen hier ein breites Minimum, welches mehrere Dressurwellenlängen beinhaltet. Bei Hahn Till erstreckt sich das Minimum auf den Bereich von 600nm und 572nm, bei Huhn Henriette auf den Bereich 600nm und 573nm. Allerdings zeigt sich bei Henriette in diesem Minimumbereich ein zusätzlicher Abfall der Kurve zum tiefsten Punkt dieses Minimums mit einem $\Delta\lambda$ -Wert von 5,7nm bei 573,35nm ($\lambda^+ = 576\text{nm}$). Bei Hahn Till liegt dieser Punkt mit einem $\Delta\lambda$ -Wert von 5,2nm bei 600,1nm ($\lambda^+ = 603\text{nm}$) und ist somit im Vergleich zu Henriettes Funktion etwas mehr zum langwelligen Bereich hin verschoben. Die Minima im mittelwelligen und kurzwelligen Spektralbereich stimmen in ihrer Lage im Spektrum überein und unterscheiden sich lediglich minimal in den erreichten $\Delta\lambda$ -Werten des jeweiligen Minimums.

Auf die erreichten $\Delta\lambda$ -Maximalwerte zwischen den einzelnen Minima trifft das Gleiche zu. Sie unterscheiden sich in den $\Delta\lambda$ -Werten, nicht jedoch in ihrer genauen Lage im Spektrum. Eine Ausnahme bildet das absolute Maximum im kurzwelligen Außenbereich der Funktion. Während es bei Henriettes Kurve bei der Dressurwellenlänge 403nm erreicht wird (bei 421,5nm mit $\Delta\lambda = 37\text{nm}$), erreicht Tills Kurve das absolute Maximum bereits bei Dressurwellenlänge 420nm (bei 438nm mit $\Delta\lambda = 36\text{nm}$). Vergleicht man hierzu die $\Delta\lambda$ -Funktion „Henriette 1“ (Abb. 17, unteres Diagramm), so zeigt sich, dass auch hier das absolute Maximum der Funktion bei Dressurwellenlänge 420nm erreicht wurde.

„Henriette 1“ ist ebenfalls sehr ähnlich zu der $\Delta\lambda$ -Funktion von Hahn Till (s. Abb. 20, unteres Diagramm). Zum direkten Vergleich aller ermittelten $\Delta\lambda$ -Funktionen siehe Abb. 24.

Abb. 20: $\Delta\lambda$ - Funktion von Hahn Till

oberes Diagramm: $\Delta\lambda$ - Funktion von Hahn Till (schwarze Linie)

unteres Diagramm: $\Delta\lambda$ - Funktion von Hahn Till (blaue Linie) im Vergleich mit der $\Delta\lambda$ - Funktion „Henriette 2“ (pinke Linie)

Ordinate: $\Delta\lambda$ (= Differenz der gerade noch unterscheidbaren Wellenlängen in nm)

Abszisse: Wellenlänge in nm

Jeder Messpunkt entspricht einer Dressurwellenlänge

4. Hahn Mattheo

Durch den leider viel zu frühen Tod von Hahn Mattheo, konnten von den 19 vorgesehenen Dressurwellenlängen nur 9 getestet werden. Wie bereits bei den vorangegangenen Versuchstieren, wurden auch hier die einzelnen Graphen zuerst als Teilgruppen im Diagramm dargestellt (Abb. 21). Die Ergebnisse der Dressurfarben 640nm - 576nm sind im oberen, die der Dressurfarben 565nm - 548nm im unteren Diagramm graphisch zusammengefasst (Abb. 21).

Die Dressurwellenlängen 640nm und 621nm weisen einen recht ähnlichen Kurvenverlauf auf. Sie fallen bei 603nm beide steil ab, kreuzen sich in ihrem Verlauf kurz oberhalb der Schwellenwertlinie und schneiden diese in nur 0,5nm Abstand voneinander ($\lambda^+ = 640\text{nm}$ bei 608,5nm, $\lambda^+ = 621\text{nm}$ bei 608nm). Die $\Delta\lambda$ -Werte der beiden Graphen unterscheiden sich hingegen deutlich. Während die Dressurwellenlänge 640nm einen sehr hohen $\Delta\lambda$ -Wert von 31,4nm erreicht, liegt der Wert von $\lambda^+ = 621\text{nm}$ mit 13,2nm weitaus niedriger, aber dennoch eher im höheren Bereich.

Ähnlich zeigt es sich bei den Dressurfarben 612nm und 603nm. Auch hier verlaufen beide Kurven recht ähnlich zueinander. Bei 595nm fällt die Kurve von $\lambda^+ = 603\text{nm}$ steil ab und schneidet den Graphen von $\lambda^+ = 612\text{nm}$ bei 595,5nm. Durch den steileren Kurvenabfall erreicht Dressurwellenlänge 603nm die 70%-Linie bei 598nm und somit wenige Nanometer vor der Dressurfarbe 612nm, welche die Schwellenwertlinie bei 600nm schneidet. Diese Unterschiede im Kurvenverlauf schlagen sich auch in unterschiedlichen $\Delta\lambda$ -Werten nieder. Die Dressurwellenlänge 612nm weist mit 12,2nm einen recht großen Abstand zur Dressurfarbe auf, wohingegen Dressurfarbe 603nm mit $\Delta\lambda = 4,7\text{nm}$ einen sehr kleinen Abstand besitzt. Der Graph von $\lambda^+ = 590\text{nm}$ schneidet die 70%-Marke bei 583nm in ähnlichem Winkel wie $\lambda^+ = 603\text{nm}$ und erreicht einen $\Delta\lambda$ -Wert von 7nm, welcher ebenfalls recht klein ist. Beim Kurvenverlauf von $\lambda^+ = 576\text{nm}$ fällt der letzte Messpunkt (Vergleichswellenlänge = 575nm) auf, der mit 51,3% Wahlhäufigkeit nur wenig über der 50%-Marke liegt. Der $\Delta\lambda$ -Wert liegt mit 8,2nm etwas höher als bei den zwei vorangegangenen Dressurfarben.

Im unteren Diagramm zeigen sich die Graphen wie aufgefächert. Die Steigung bei $\lambda^+ = 565\text{nm}$ ist recht flach und der Graph schneidet die Schwellenwertlinie in

flachem Winkel bei 539,5nm. Der $\Delta\lambda$ - Wert liegt bei 25,5nm. Bei Dressurfarbe 556nm neigt sich die Kurve etwas steiler und schneidet die 70%- Marke bei 542,5nm mit 13,5nm Abstand zur Dressurwellenlänge. Am steilsten und in fast senkrechtem Winkel verläuft der Graph von Dressurfarbe 548nm. Er schneidet die Schwellenwertlinie bei 544nm und erreicht mit 4nm den kleinsten bei Hahn Mattheo gemessenen $\Delta\lambda$ - Wert.

Abb. 22 zeigt eine graphische Darstellung der Ergebnisse aller bei Hahn Mattheo untersuchten Dressurwellenlängen.

Hahn Mattheo konnte aufgrund seines plötzlichen Unfalltodes nur mit den Dressurwellenlängen 640nm - 548nm getestet werden. Die Dressur erfolgte daher ausschließlich gegen kürzere Wellenlängen ($\lambda^+ > \lambda^-$) und folglich fallen alle ermittelten Graphen nach rechts hin ab. Die Umkehrdressur auf längere Vergleichswellenlängen (ab Dressurwellenlänge 461nm) konnte bei ihm leider nicht mehr durchgeführt werden, wodurch nach links abfallende Graphen bei ihm ($\lambda^+ < \lambda^-$), fehlen. Deutlich ist auch hier die bereits bei Huhn Henriette (Abb. 15c) und Hahn Till (Abb. 18c) erwähnte Auffächerung der Graphen zu ihren jeweiligen Dressurfarben bei 50% Wahlhäufigkeit auf der Abszisse hin zu erkennen. Die gepunkteten Hilfslinien dienen auch in dieser Abbildung der Orientierung und der besseren Übersichtlichkeit und besitzen keine wertende Bedeutung. Die Darstellung zeigt zwei Stellen mit einer Anhäufung von Schnittstellen mehrerer Graphen mit der Schwellenwertlinie. Diese liegen im langwelligen Bereich zwischen 598nm und 608,5nm und im mittelwelligen Bereich bei 539,5nm und 544nm.

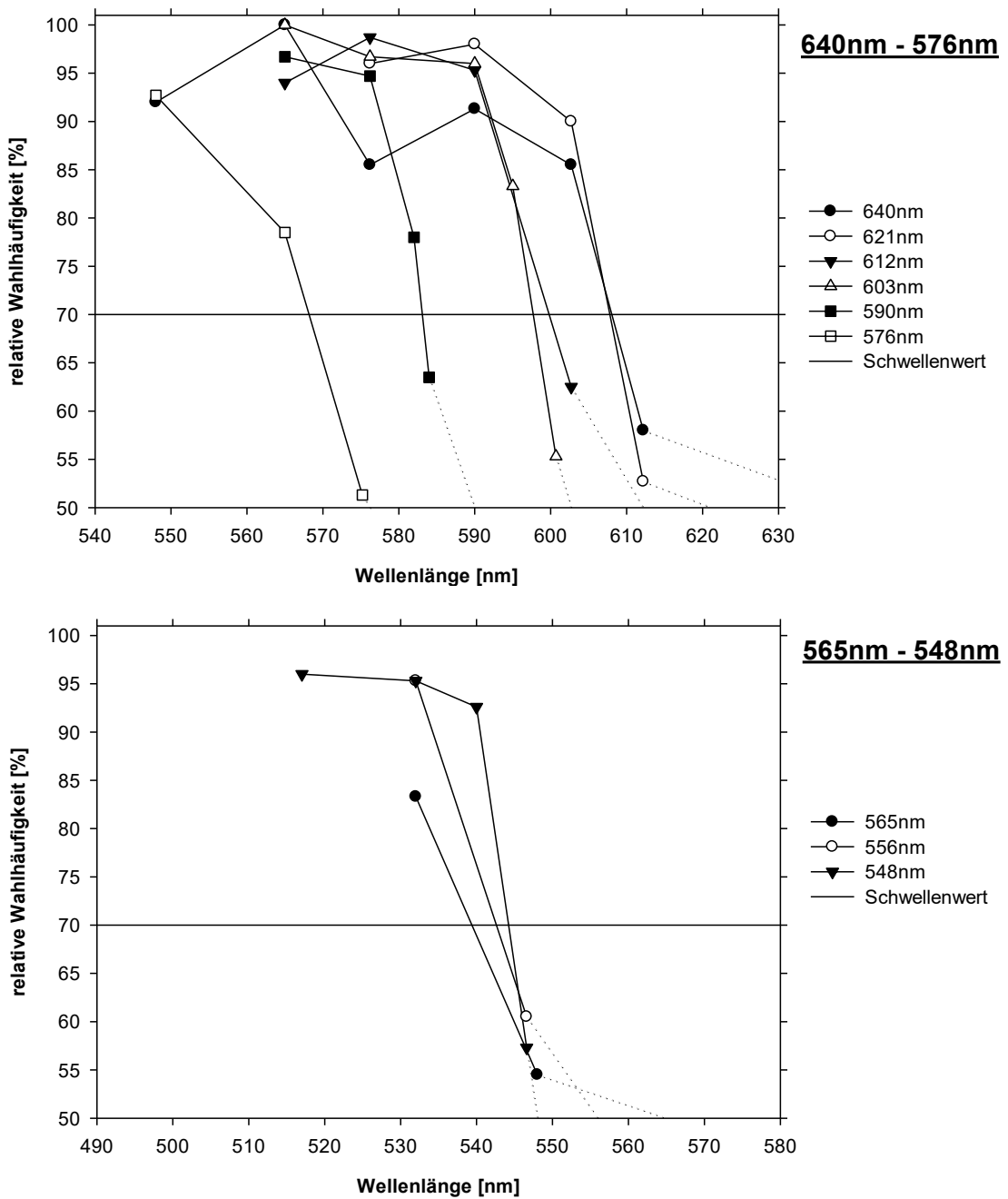


Abb. 21: Wahlverhalten von Hahn Mattheo bei den Dressurwellenlängen 640nm - 548nm,

$$\lambda^+ > \lambda^-$$

Ordinate: Relative Wahhäufigkeit der Dressurwellenlänge in %

Abszisse: Wellenlänge der Vergleichsfarbe

Endpunkte der gepunkteten Hilfslinien bei 50% auf der Abszisse markieren die jeweilige Dressurwellenlänge

n ≥ 150 Wahlen pro Messpunkt (3, bzw. 4x 50 Wahlen)

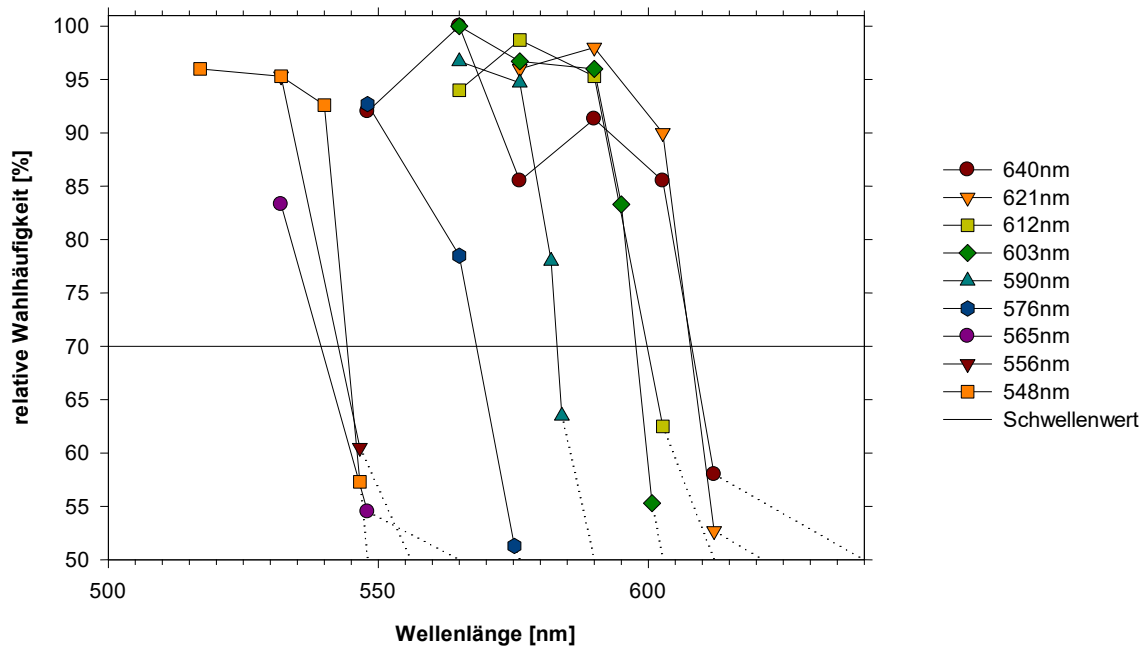


Abb. 22: Wahlverhalten von Hahn Mattheo nach Dressur auf eine bestimmte Wellenlänge

$$\lambda^+ > \lambda^-$$

Ordinate: Relative Wahhäufigkeit der Dressurwellenlänge in %

Abszisse: Wellenlänge der Vergleichsfarbe

Endpunkte der gepunkteten Hilfslinien bei 50% auf der Abszisse markieren die jeweilige Dressurwellenlänge

$n \geq 150$ Wahlen pro Messpunkt (3, bzw. 4x 50 Wahlen)

Abb. 23 zeigt die $\Delta\lambda$ -Funktionen von Hahn Mattheo und Hahn Till zum besseren direkten Vergleich in einem Diagramm (Rohdaten für die $\Delta\lambda$ -Funktion siehe Anhang Tab. 7 und Tab. 8).

Augenfällig ist der fast identische Verlauf der beiden Funktionen im getesteten Spektralbereich. Bis auf wenige minimale Abweichungen sind die beiden Kurven nahezu deckungsgleich.

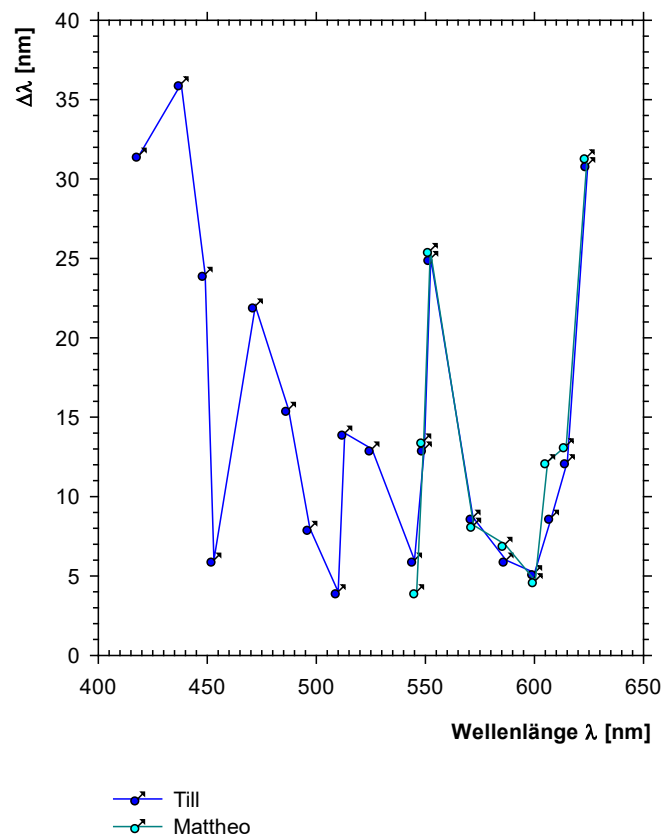


Abb. 23: $\Delta\lambda$ - Funktionen von Hahn Till und Hahn Mattheo

Ordinate: $\Delta\lambda$ (= Differenz der gerade noch unterscheidbaren Wellenlängen in nm)

Abszisse: Wellenlänge in nm

Jeder Messpunkt entspricht einer Dressurwellenlänge

Es lassen sich bei Hahn Mattheo zwei Minima ausmachen. Ein breites Minimum zeigt sich im langwelligeren Bereich. Es erstreckt sich über einen Bereich von 30nm und beinhaltet die Dressurwellenlängen 603nm (bei 600,35nm), 590nm (bei 586,5nm) und 576nm (bei 572,1nm). Die $\Delta\lambda$ - Werte liegen bei 4,7nm ($\lambda^+ = 603$ nm), 7nm ($\lambda^+ = 590$ nm) und 8,2nm ($\lambda^+ = 576$ nm). Ein weiteres Minimum wird im mittelwelligen Bereich mit der Dressurfarbe 548nm bei 546nm erreicht. Sie besitzt, wie oben bereits erwähnt, mit 4nm den geringsten bei Hahn Mattheo ermittelten $\Delta\lambda$ - Wert. Zwischen diesen beiden Minima steigt die Funktion, wie auch bei den anderen Versuchstieren, steil an und erreicht bei 552,25nm einen Maximalwert von $\Delta\lambda = 25,5$ nm. Im langwelligeren Außenbereich der Funktion zeigt sich ebenfalls ein deutlicher Anstieg des $\Delta\lambda$ - Werts auf 31,4nm, welches

gleichzeitig der höchste bei Hahn Mattheo gemessene Abstand zur Dressurfarbe ist.

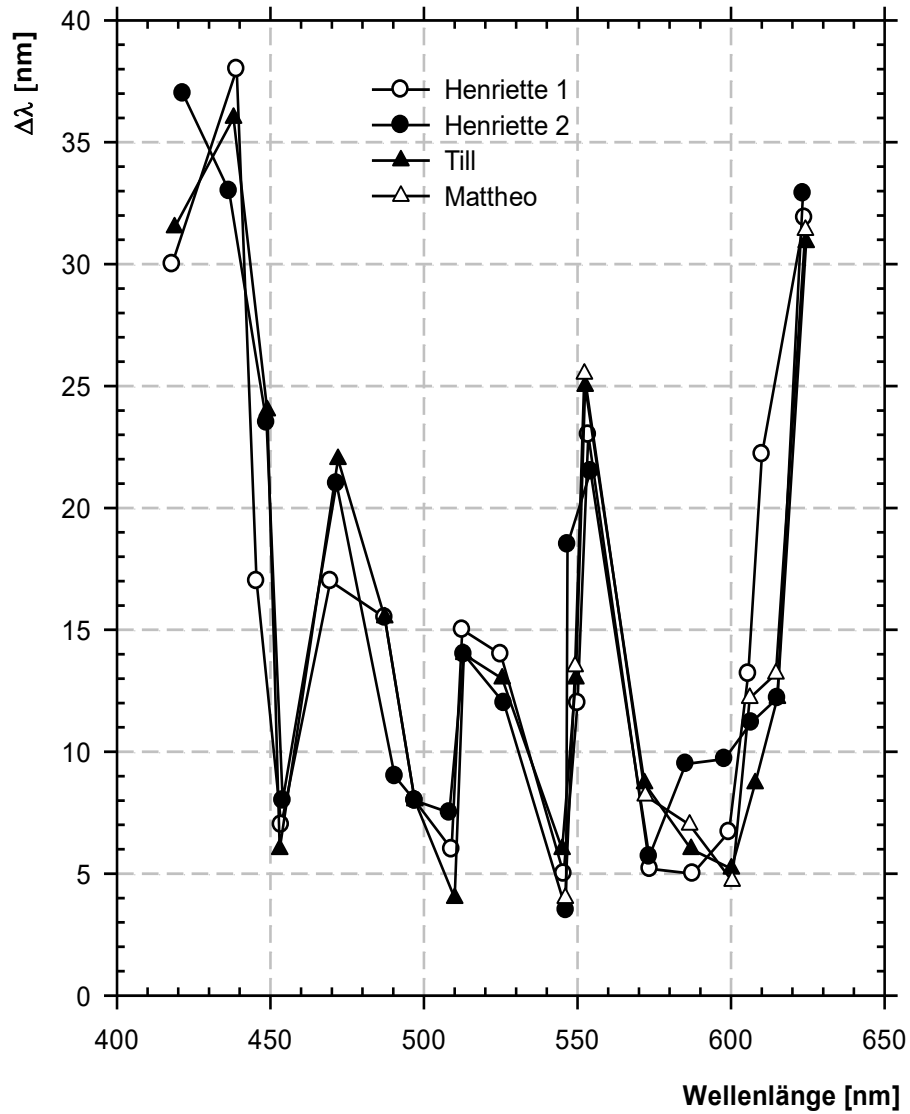


Abb. 24: Übereinanderlegung der $\Delta\lambda$ - Funktionen von Huhn „Henriette 1“ und „Henriette 2“, sowie der Hähne Till und Mattheo

Diskussion

1. $\Delta\lambda$ - Funktion und spektrale Empfindlichkeit der Photorezeptoren

Mit der $\Delta\lambda$ - Funktion kann man die Unterscheidungsfähigkeit für Wellenlängen graphisch darstellen. Ihr Kurvenverlauf kann sowohl Hinweise auf die Anzahl der am Farbsehen beteiligten Photorezeptoren geben, als auch auf die neuronale Verarbeitung ihrer Signale. Bei der Messung ist es wichtig, dass die zu unterscheidenden Wellenlängen gleich hell eingestellt wurden. So kann man sicherstellen, dass sich das Versuchstier bei seinen Wahlen ausschließlich am Farbton und nicht an etwaigen Helligkeitsunterschieden orientiert. Für das Huhn wurde die beim Strauß gemessene spektrale Empfindlichkeitsfunktion verwendet (Hoffmann 2004). Dies erschien aufgrund der sehr ähnlichen Photorezeptoren von Strauß und Huhn gerechtfertigt.

Um eine $\Delta\lambda$ - Funktion erstellen zu können, müssen die Versuchstiere über einen sehr langen Zeitraum hinweg in einem Verhaltensexperiment mit Hunderten von Versuchsdurchgängen dressiert und getestet werden. Da das Absolvieren der Versuchsdurchgänge ein freiwilliges Mitarbeiten des Versuchstieres erfordert und nicht auf indirekt steuerbaren Verhaltensweisen wie z.B. Instinktverhalten oder „Schlüsselreiz und Reaktion“ basiert, werden sowohl die Zeiten in denen getestet wird, als auch die Dauer der Mitarbeit von jedem Versuchstier individuell vorgegeben. Die Messung einer $\Delta\lambda$ - Funktion von Hühnern setzt zudem ein „gutes soziales Verhältnis“ zwischen dem/der Versuchsleiter/in und dem Versuchstier voraus, ebenso eine hohe Motivation und Bereitschaft zur Mitarbeit an den Experimenten seitens des Huhns. Dies kann nur durch die Aufzucht per Hand und die dadurch entstehende sehr enge Bindung zwischen Versuchsleiter und Versuchstier gewährleistet werden.

Diese Voraussetzungen und Vorgaben von Seiten der Versuchstiere machen die $\Delta\lambda$ - Funktion zu einem sehr zeitaufwendigen, aber wertvollen Mittel zur Charakterisierung des Farbsehens. Daher ist es nicht verwunderlich, dass diese Messung bisher nur bei relativ wenigen Tierarten durchgeführt wurde.

Der $\Delta\lambda$ - Wert gibt die Differenz zwischen zwei Wellenlängen an, die gerade noch unterschieden werden können. Je kleiner der $\Delta\lambda$ - Wert ist, desto besser ist die Wellenlängenunterscheidung. Die Stellen, an denen die $\Delta\lambda$ - Funktion ihre tiefsten Werte erreicht (Minima), stellen somit die Stellen bester Wellenlängenunterscheidung dar. Hier reichen nur wenige Nanometer Differenz zwischen zwei im Spektrum benachbarten Farben aus, um sie voneinander zu unterscheiden.

Bei vielen Tieren lassen sich die Minima der $\Delta\lambda$ - Funktion direkt anhand der Empfindlichkeitsspektren der verschiedenen Photorezeptoren voraussagen: Überschneiden sich die Empfindlichkeitsspektren von zwei verschiedenen Photorezeptortypen, so sollte im Überschneidungsbereich die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit am besten sein. Die $\Delta\lambda$ - Funktion sollte in jenem Spektralbereich folglich ein Minimum besitzen.

Die meisten höheren Säugetiere, mit Ausnahme der Primaten, sind **Dichromaten**. Sie besitzen zwei verschiedene Zapfentypen, die im kurzwelligen und mittelwelligen Spektralbereich am empfindlichsten sind (Blau und Grün). Sind zwei verschiedene Photorezeptortypen vorhanden, bedeutet dies, dass es eine einzige Stelle bester Unterscheidung gibt, da sich nur diese beiden Empfindlichkeitsspektren schneiden. Im Überschneidungsbereich verlaufen beide Spektren steil und gegeneinander. Deshalb liefern benachbarte Wellenlängen hier schnell unterschiedliche Erregungswerte der Rezeptoren. Folglich hat die $\Delta\lambda$ - Funktion nur ein Minimum in diesem Spektralbereich, wie von Jacobs bei Säugetieren gezeigt (z. B. Jacobs *et al.* 1981, Jacobs 1996). Die Funktion hat einen „U“-förmigen Verlauf. Der Schnittpunkt selbst wird als „neutraler Punkt“ bezeichnet und als achromatisches Grau wahrgenommen, da hier, wie bei Sonnenlicht beide Zapfentypen gleich stark erregt sind.

Eine interessante Zwischenstufe zwischen einem di- und einem trichromatischen Farbsehsystem stellen die heutigen Neuweltaffen dar: bei ihnen sind alle männlichen Individuen Dichromaten, ungefähr zwei Drittel der Weibchen jedoch Trichromaten (z. B. Jacobs & Neitz 1985). In Abbildung 30, links, sind die unterschiedlichen Funktionen im Vergleich zu sehen. Dies könnte auch bei einigen Arten von Halbaffen der Fall sein. Verantwortlich für dieses erweiterte

Farbensehen ist ein Gen, welches mit drei möglichen Allelen auf dem X-Chromosom liegt (www.spektrum.de/lexikon).

Altweltaffen und somit auch der Mensch sind **Trichromaten**. Sie besitzen drei Zapfentypen und zeigen folglich zwei Stellen bester Farbunterscheidung im Spektrum. Die $\Delta\lambda$ - Funktion hat zwei Minima, die bei ca. 500nm und 590nm liegen. Weiterführende Forschungen haben allerdings gezeigt, dass bei Menschen gelegentlich eine, ebenfalls auf weibliche Individuen beschränkte, sekundäre tetrachromate Farbwahrnehmung vorkommen kann (Jameson *et al.* 2001, Jordan *et al.* 2010, Jacobs & Nathans 2009).

Auch die Honigbiene zählt mit drei spektral verschiedenen Photorezeptortypen zu den Trichromaten (Thomas & Autrum 1965). Zum Vergleich der $\Delta\lambda$ -Funktionen von Totenkopffaffe (*Saimiri spec.*) und Honigbiene (*Apis mellifera*) siehe Fig. 13.5 und 13.7. in Neumeyer 1991.

Von Helversen konnte 1972 mithilfe einer von ihm ermittelten $\Delta\lambda$ - Funktion der Honigbiene die Hypothese bestätigen, dass Honigbienen über ein trichromatisches Farbsehen verfügen (von Helversen 1972). Die $\Delta\lambda$ - Funktion der Biene zeigt zwei Minima und damit zwei Stellen bester Farbunterscheidung bei 400nm und 500nm. Diese stimmen mit den zwei Überschneidungsbereichen der drei Empfindlichkeitskurven im Spektrum überein.

Abgesehen von der Verschiebung um ca. 100nm des sichtbaren Spektralbereichs, ist der Verlauf der $\Delta\lambda$ - Funktionen von Honigbiene und Mensch ähnlich und „W“- förmig. Beim Menschen und auch bei anderen Primaten stimmen allerdings die Minima der $\Delta\lambda$ - Funktion und die Überschneidungsbereiche der Empfindlichkeitsspektren, vor allem wegen der starken Überlappung der M- und L- Zapfenfunktionen mit Maxima bei 535nm und 565nm, nicht genau überein. Es wird vermutet, dass für das Minimum bei 590nm ein Gegenfarbmechanismus zwischen M- und L- Zapfen entscheidend ist. Durch diesen neuronalen Prozess wird das Maximum des L-Zapfens und entsprechend das Minimum der $\Delta\lambda$ - Funktion, zu längeren Wellenlängen verschoben.

Ein entsprechender Mechanismus und eine Verschiebung des langwelligen Minimums scheinen, wie in Modellrechnungen gezeigt (Neumeyer 1986), auch beim Goldfisch vorzuliegen. Die $\Delta\lambda$ - Funktion des Goldfisches weist drei deutliche Minima auf, d.h., drei Stellen bester Wellenlängenunterscheidung bei 400nm, 500nm und 610nm (siehe Fig. 13.1 in Neumeyer 1991). Das Minimum bei 400nm konnte auf der Grundlage der damals bekannten drei Zapfentypen beim Goldfisch nicht erklärt werden, sondern beruht auf dem Vorhandensein eines 4. Zapfentyps, der im UV-Bereich des Spektrums seine maximale Empfindlichkeit erreicht (Neumeyer 1984, 1985). Dieser UV- Zapfen wurde erst 1991 von Bowmaker und Kollegen identifiziert (Bowmaker *et al.* 1991). Farbmischexperimente haben bereits zuvor zweifelsfrei ergeben, dass Goldfische über ein **tetrachromatisches** Farbsehen verfügen, das auf vier Zapfentypen beruht (Neumeyer 1986, 1992, Neumeyer & Arnold 1989, Fratzer *et al.* 1994).

Auch bei Schildkröten ergab das Minimum der $\Delta\lambda$ - Funktion bei 400nm den Hinweis auf einen vierten, UV-empfindlichen Zapfentyp. Farbmischexperimente zeigten, dass auch sie ein tetrachromatisches Farbsehen besitzen (Arnold & Neumeyer 1987). Ihre $\Delta\lambda$ - Funktion (auf die in Kapitel 5. „Wellenlängenunterscheidung von Schildkröte und Antwerpener Bartzwerghuhn im Vergleich“ näher eingegangen wird) zeigt drei Minima: bei 400nm, 510nm und 570nm bzw. 600nm.

Auch viele tagaktive Vögel gehören zu den Tetrachromaten (siehe z.B. Tab. A). Aus mikrospektrophotometrischen Messungen sind die Absorptionsmaxima von vier Zapfenphotopigmenten bekannt, die jedoch innerhalb eines gewissen Rahmens variieren. Tabelle A zeigt exemplarisch die Werte verschiedener Vogelarten.

	UVS	S	M	L
Huhn (<i>Gallus gallus</i>)	418	455	507	569
Wellensittich (<i>Melopsittacus undulatus</i>)	370	444	509	564
Zebrafink (<i>Taeniopygia guttata</i>)	360-380	429	502	567
Taube (<i>Columba livia</i>)	408	452	507	567
Pfau (<i>Pavo cristatus</i>)	424	458	505	565
Japanwachtel (<i>Coturnix coturnix japonica</i>)	418	450	505	567
Truthahn (<i>Meleagris gallopavo</i>)	420	460	505	563
Stockente (<i>Anas platyrhynchos</i>)	415	452	506	567
Strauß (<i>Struthio camelus</i>)	405	445	506	570
Chinanachtigall (<i>Leiothrix lutea</i>)	355	454	499	568
Humboldtpinguin (<i>Spheniscus humboldti</i>)	403	450	-	543
Nandu (<i>Rhea americana</i>)	-	447	506	571
Waldkauz (<i>Strix aluco</i>)	-	463	503	555
Atlantiksturmtaucher (<i>Puffinus puffinus</i>)	402	452	-	-

Tabelle A: Absorptionsmaxima der Photopigmente verschiedener Vogelarten

(basierend auf den Daten mikrospektrophotometrischer Messungen der jeweiligen Autoren; Quellliteratur: siehe Abbildungsverzeichnis; Werte sind in nm angegeben,

UVS = UV-sensitives, bzw. UV-nahes Pigment, S = kurzwellensensitives Pigment, M = mittelwellensensitives Pigment, L = langwellensensitives Pigment)

Anhand dieser Gegenüberstellung lassen sich ähnliche Absorptionsmaxima der Photopigmente verschiedener Vogelarten erkennen (Tab. A). So liegen zum Beispiel bei Huhn, Pfau, Japanwachtel und Truthahn die Empfindlichkeitsmaxima des UV-nahen Photopigments zwischen 418nm und 424nm. Sie gehören alle zu den Hühnervögeln (Galliformes) und sind genetisch nahe miteinander verwandt. Auch die Empfindlichkeit des UV-nahen Pigments der Stockente liegt in diesem Spektralbereich (420nm). Auch hier konnte eine enge genetische Verwandtschaft zur Ordnung der Hühnervögel nachgewiesen werden (Sibley & Monroe 1990). Bei Taube, Strauß, Humboldtpinguin und Atlantiksturmtaucher hingegen, liegt das Maximum des UV-nahen Photopigments weiter im kurzwelligen Bereich zwischen 408nm und 402nm. Sie sind nicht näher mit den Hühnervögeln verwandt (z.B. Plum *et al.* 2015). Laut Hart & Hunt 2007 existieren lediglich von

drei Spezies mit UV-nahem Pigment Daten über die Gensequenz und spektrale Eigenschaften: vom Humboldtpinguin *Spheniscus humboldti* (Wilkie *et al.* 2000), von der Taube *Columba livia* (Yokoyama *et al.* 2000) und vom Haushuhn *Gallus gallus domesticus* (Okano *et al.* 1992). Bei allen drei Arten ist eine gemeinsame Gensequenz für das UV-nahe „VS-Pigment“ nachgewiesen worden (Hart & Hunt 2007).

Bei den kleineren Vögeln (Wellensittich, Zebrafink, und Chinanachtigall) kann man bereits von einem echten UV-Sehen sprechen, da die Maxima des UVS-Pigments im kurzwelligen Bereich zwischen 355nm und 380nm liegen. Bei Nandu und Waldkauz fehlt ein UV-sensitives Pigment gänzlich.

Aufgrund der vier Sehpigmenttypen ist bei tagaktiven Vögeln eine $\Delta\lambda$ - Funktion mit drei Minima zu erwarten. Leider gibt es nur wenige, ältere Messungen, vor allem bei Tauben und Kolibris, die jedoch wenig deutlich ausgeprägte Maxima und Minima aufweisen (auf sie wird in Kapitel 6. „Vergleich mit den $\Delta\lambda$ -Funktionen anderer Vogelarten: Kolibri, Taube & Strauß“ näher eingegangen). Die in der vorliegenden Arbeit gemessene $\Delta\lambda$ - Funktion des Haushuhns zeigt jedoch nicht nur drei, sondern vier Stellen bester Wellenlängenunterscheidung! Haben Hühner nicht nur ein tetrachromatisches Farbsehen, sondern sogar ein pentachromatisches?

Um die physiologischen Ursachen dieser vier Minima zu verstehen, sollen im Folgenden die Sehpigmente und die in den Zapfen liegenden Öltöpfchen genauer betrachtet werden.

2. Die Photopigmente der Hühner

Hühner sind also aufgrund der Zapfenphotopigmente Tetrachromaten und besitzen, wie viele tagaktive Vögel, in ihrer Retina sowohl Stäbchen, als auch Zapfen. Die Stäbchen dienen dem Dämmerungssehen und besitzen ein Pigment mit einer maximalen Absorption bei ca. 500nm-506nm (Bowmaker & Knowles 1977, Liebman 1972).

Die Zapfen werden in vier Typen von Einzelzapfen und einen Doppelzapfen-Typ unterteilt (siehe Fig. 1 in Lopez-Lopez 2008). Die Einzelzapfen dienen dem Farbsehen, die Doppelzapfen vermutlich der Detektion von Bewegung. Die Doppelzapfen bestehen jeweils aus einem größeren Haupt- und einem kleineren Nebenzapfen. Beide Zapfen liegen eng aneinander und bilden eine funktionelle Einheit (Maier & Bowmaker 1993, Vorobyev & Osorio 1998, von Campenhausen & Kirschfeld 1998). Doppelzapfen machen 40,7% der Zapfen in der Retina des Haushuhns aus (Kram *et al.* 2010). Sie fehlen in der Retina aller plazentalen Säugetiere.

Die Einzelzapfentypen unterscheidet man anhand des Absorptionsmaximums ihres Sehpigments und der Farbe ihres jeweiligen Öltröpfchens (siehe Fig. 1 in Lopez-Lopez 2008). Es kommen vier verschiedene Zapfenphotopigmente vor, die nach ihren jeweiligen Absorptionsmaxima P418, P455, P507 und P569 benannt sind (Tab. A). Dementsprechend bezeichnet man die Zapfen als V (violet cone), S (shortwave cone), M (middlewave cone) und L (longwave cone) (Bowmaker *et al.* 1997). Sie sind für das Farbsehen zuständig und decken den Spektralbereich von ca. 330nm bis 700nm lückenlos ab. Mit 21,1% sind die M-Zapfen bei Hühnern am häufigsten vertreten, gefolgt von den L-Zapfen mit 17,1%, den S-Zapfen mit 12,6% und den V-Zapfen mit 8,5% (Kram *et al.* 2010).

Das Absorptionsmaximum des Stäbchen-Sehpigments liegt bei 506nm (Bowmaker & Knowles 1977), an derselben Stelle wie das des M-Zapfens (Bowmaker *et al.* 1997). Diese Übereinstimmung findet man auch bei Fischen und anderen Wirbeltieren. Da jedoch weder Stäbchen, noch Doppelzapfen, soweit bisher bekannt, auf das Farbsehen Einfluss nehmen (z.B. Vorobyev & Osorio 1998, Vorobyev *et al.* 1998, Osorio *et al.* 1999), bezieht sich das Folgende nur auf die Photopigmente der Einzelzapfen.

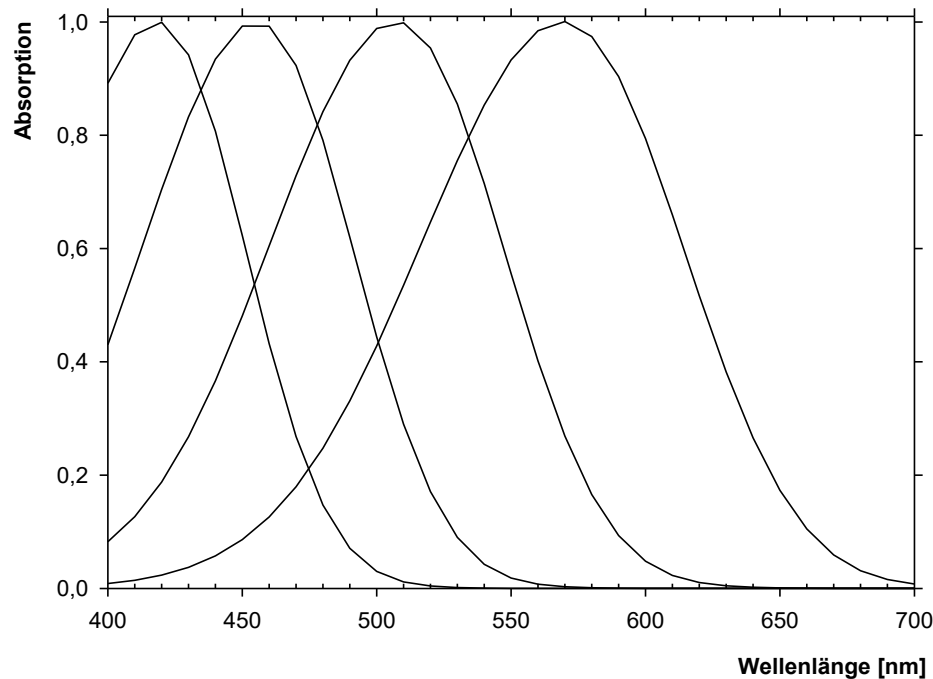


Abb. 25: Relative spektrale Absorption der Photopigmente (errechnet nach der Formel von Govardovskii *et al.* 2000 für A₁ Photopigmente)
maximale Absorption bei: 418nm 455nm, 507nm, 569nm

Auf der Grundlage der von Bowmaker *et al.* ermittelten Absorptionsmaxima (Bowmaker *et al.* 1997) lassen sich mithilfe der von Govardovskii *et al.* entwickelten Formel (1) für A₁-Photopigmente (Govardovskii *et al.* 2000) die Absorptionsspektren der vier Zapfenphotopigmente errechnen (Abb. 25). Dies ist angezeigt, da in der mikrospektrophotometrischen Messung nur die Bereiche der Maxima besonders zuverlässig sind.

Setzt man beim Huhn allein die Empfindlichkeitskurven der vier verschiedenen Photopigmente (siehe Abb. 25) als Grundlage des Farbensehens voraus, so sollte die $\Delta\lambda$ -Funktion, aufgrund der drei Überschneidungsbereiche der Kurven, genau drei Bereiche bester Wellenlängenunterscheidung (Minima) aufweisen. Diese sollten bei ca. 435nm, 480nm und 535nm liegen. Tatsächlich zeigt die $\Delta\lambda$ -Funktion jedoch insgesamt vier Minima, die bei ca. 450nm, 510nm, 540nm und 570nm - 600nm liegen. Die drei Minima bei 450nm, 510nm und 570nm - 600nm sind im Vergleich zu den Überschneidungsbereichen zu längeren Wellenlängen

hin verschoben. Das vierte Minimum bei 540nm ist besonders erstaunlich, denn es kommt sonst nur bei Tauben und Kolibris vor. Bei anderen gut untersuchten Tierarten konnte es nicht entdeckt werden. Bei ihnen liegen die Minima bei ca. 400nm (bei allen Tieren mit UV-Rezeptor), 500nm (bei allen untersuchten Arten) und 600nm (bei den meisten untersuchten Arten und dabei auch unabhängig von den Maxima der Photopigmente). Tabelle B zeigt eine Gegenüberstellung der Stellen bester Wellenlängenunterscheidung verschiedener Tierarten. Im „grünen“ Spektralbereich ist die Unterschiedsempfindlichkeit für Wellenlängen in der Regel nicht besonders gut. Das heißt, die Lage der Minima und das Vorhandensein eines vierten Minimums der $\Delta\lambda$ - Funktion beim Huhn lässt sich auf der Basis der Sehpigmente alleine nicht erklären. Eine Erklärung könnten die Öltröpfchen in den Photorezeptoren liefern, die in unterschiedlichen Kombinationen mit Photopigmenten vorkommen.

	Minimum bei [in nm]			
Mensch und höhere Primaten	500		590	
Totenkopffäffchen	500			
Gewöhnliches Spitzhörnchen	500			
Erdhörnchen	500			
Tauben	500	550	600	
	380	450	500	540 600
			500	590
				540 600
Kolibri	420	500	550	590
Schildkröte	400	500	(570)	600
Goldfisch	400	500		610
Biene	400	500		

Tabelle B: Stellen bester Farbunterscheidung bei verschiedenen Tierarten im Vergleich (Minima der jeweiligen $\Delta\lambda$ - Funktionen), (Daten aus Neumeyer 1988)

3. Die Öltröpfchen

In den Zapfen vieler Wirbeltiere finden sich verschieden farbige Organellen, die wegen ihres hohen Lipidgehaltes allgemein als „Öltröpfchen“ bezeichnet werden (z. B. Wald & Zussman 1937, Johnston & Hudson 1976, Goldsmith *et al.* 1984). Ihre Farbe beruht auf verschiedenen Carotinoiden (Wald & Zussman 1937) und deren Mischungen und variiert je nach Konzentration des Carotinoidpigments zwischen rot, orange, gelb bis schwach grünlich und klar (z.B. Lopez-Lopez *et al.* 2008, Toomey *et al.* 2015). Abbildung 26, links zeigt die Lichtmikroskopische Aufnahme der Öltröpfchen beim Huhn. Es wird vermutet, dass sich diese Organellen erstmals in Stäbchen entwickelt haben könnten, wo sie dazu dienen, das einfallende Licht auf das Außensegment zu fokussieren (Walls & Judd 1933).

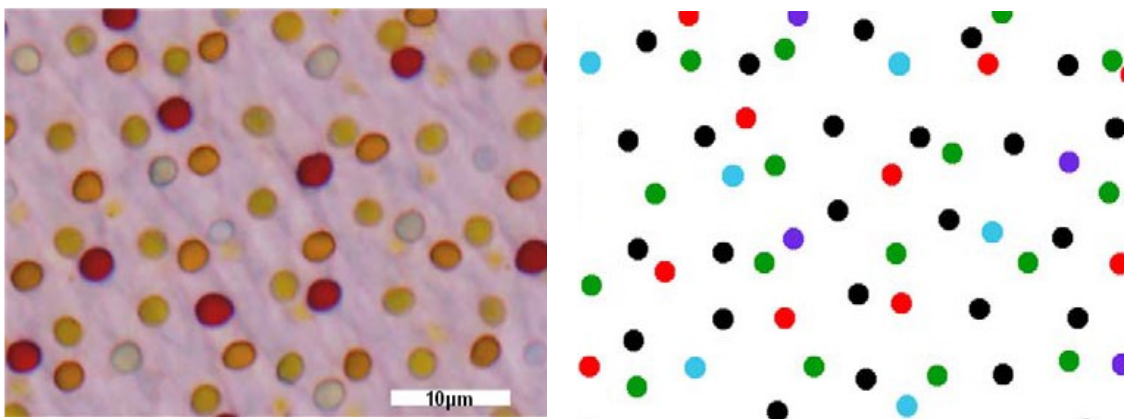


Abb. 26: Retina eines 15 Tage alten Huhns

links: unter dem Lichtmikroskop (mit der Photorezeptorseite nach oben) (aus Kram *et al.* 2010, bearbeitet)

rechts: derselbe Retinaausschnitt schematisch; die Farben entsprechen den jeweiligen Rezeptortypen, die schwarzen Punkte repräsentieren Doppelzapfen (aus Kram *et al.* 2010, bearbeitet)

Bei Vögeln sind die Öltröpfchen 2 - 4µm groß (Stavenga & Wilts 2014). Sie liegen zwischen dem äußeren und dem inneren Segment im Ellipsoid, am distalen Ende des inneren Zapfensegmentes und bedecken in der Regel gänzlich die Eintrittsöffnung des äußeren Zapfensegmentes. Das einfallende Licht muss somit erst das farbige Öltröpfchen passieren, bevor es auf das Sehpigment trifft (z. B. Wald & Zussman 1937, Wortel & Nuboer 1986). Den Öltröpfchen wird daher

unter anderem die Funktion eines spektralen Kantenfilters zugeschrieben, der ab einer bestimmten Wellenlänge das kurzwellige Licht „abschneidet“ und nur längerwellige Strahlen passieren lässt (Liebman & Granda 1975, Bowmaker 1977, Partridge 1989, Vorobyev *et al.* 1998). Das Empfindlichkeitsmaximum des Photorezeptors wird dadurch zu einer Wellenlänge hin verschoben, die länger ist, als die Wellenlänge bei der das Absorptionsmaximum des Photopigments liegt (Bowmaker & Knowles 1977).

Die farbigen Öltröpfchen kommen in S-, M- und L-Rezeptoren vor. Durch die klaren Augenmedien (Cornea und Linse) bei Vögeln, wird keine UV-Strahlung absorbiert (bei Säugern ist z.B. die Linse gelblich gefärbt und bietet dadurch einen gewissen UV-Schutz) (Cooper & Robson 1967, 1969a, 1969b). Durch ihre Eigenschaft UV zu absorbieren, schützen die farbigen Öltröpfchen das empfindliche Pigment vor der schädigenden Strahlung, wobei beim C-Typ des S-Zapfens zu erwähnen ist, dass das enthaltene Carotinoid das Öltröpfchen optisch kaum färbt, jedoch genauso wie die stark farbigen Öltröpfchen, UV-Licht absorbiert (Stavenga & Wilts 2014). Nur die UV-, bzw. UV-nahen Rezeptoren mit dem dementsprechenden UV-empfindlichen Photopigment besitzen vollkommen transparente Öltröpfchen, die auch UV-Strahlung einfallen lassen (www.spektrum.de). Der hohe Carotinoidpigmentanteil der farbigen Öltröpfchen filtert jedoch nicht nur das Licht, sondern erhöht auch deutlich den Brechungsindex bei längeren Wellenlängen und sorgt zusätzlich für einen Abfall des Brechungsindex bei kürzeren Wellenlängen (Stavenga & Wilts 2014, Wilby *et al.* 2015). Die Öltröpfchen wirken somit zusätzlich wie kleine Mikrolinsen, die das einfallende Licht auf das lichtempfindliche Außensegment fokussieren, den Lichtverlust durch das Carotinoidpigment ausgleichen und dadurch das Farbsehen verbessern (Young & Martin 1984, Vorobyev 2003, Hart & Vorobyev 2005, Stavenga & Wilts 2014).

Nicht alle Öltröpfchen sind farbig pigmentiert. Einige Arten von Knorpelfischen (Walls & Judd, 1933), Froschlurchen (Hailman 1976), Geckos (Ellingson *et al.* 1995), Kloakentieren (Walls 1942) und Beuteltieren (O'Day 1935, Arrese *et al.* 2002, Arrese *et al.* 2005) besitzen offenbar keine Pigmente in ihren Öltröpfchen.

Bei Vögeln, Schildkröten, Eidechsen und dem Australischen Lungenfisch hingegen, ist die Mehrheit der Öltröpfchen farbig und variiert je nach Zapfentyp und Spezies von schwach grün, über verschiedene Gelbschattierungen, bis zu kräftig rot (Walls & Judd 1933, Robinson 1994, Bailes *et al.* 2006).

Lopez *et al.* fanden heraus, dass die Pigmentierung der Öltröpfchen beim Huhn bereits vor dem Schlupf der Küken erfolgt und zuerst am 16. bis 17. Bruttag in den Tröpfchen in der Peripherie der Retina sichtbar ist. Die volle Pigmentierung aller roten Öltröpfchen tritt erst einige Zeit später in Erscheinung und eine eindeutige Identifizierung kann erst ab Bruttag 18 vorgenommen werden (Lopez *et al.* 2005).

Nach dem Schlupf der Küken am 21. Bruttag (bei Antwerpener Bartzwergen um den 19. Bruttag) wird die Konzentration der Carotinoidpigmente in den Öltröpfchen von verschiedenen Faktoren beeinflusst, wie z.B. der Intensität des Umgebungslichtes während der weiteren Entwicklung und der Ernährung der Tiere (Meyer 1971, Meyer *et al.* 1971, Dücker & Schultz 1977, Wallman, 1979, Hart *et al.* 2006, Knott *et al.* 2010). So zeigen Tiere, die in Dämmerlicht großgezogen wurden, weniger Carotinoidpigmente in ihren Öltröpfchen. Durch eine geringere Pigmentation können mehr Photonen ungehindert die Öltröpfchen passieren und im äußeren Segment der Photorezeptoren vom Sehpigment absorbiert werden. Auf diese Weise können die Tiere das geringe Lichtangebot besser ausnutzen und kompensieren (Hart *et al.* 2006). Da die Carotinoide essentiell sind und nicht alleine vom Körper gebildet werden können, spielt auch die Ernährung eine große Rolle bei der Pigmentation der Öltröpfchen (Knott *et al.* 2010). Bei einer carotinoidarmen oder gar carotinoidfreien Ernährung können die Öltröpfchen fast oder gar völlig pigmentfrei sein. Sowohl der Effekt des Dämmerlichtes, als auch der Einfluss der Ernährung auf die Pigmentation der Öltröpfchen sind reversibel. (Hart *et al.* 2006, Bowmaker *et al.* 1993).

3.1 Öltröpfchentypen und deren Kombination mit Photopigmenten beim Huhn

Beim Huhn kommen verschiedene Farben von Öltröpfchen vor, die jeweils mit bestimmten Rezeptortypen kombiniert sind (s. Abb. 26). Die Farben variieren laut lichtmikroskopischer Beobachtung von leuchtend rot, orange, gelb und schwach grün bis zu klar (siehe Fig. 1 in Lopez-Lopez *et al.* 2008).

Die Bezeichnungen der Öltröpfchentypen beziehen sich folglich auf die jeweilige Farbe des Öltröpfchens bei lichtmikroskopischer Untersuchung. So erscheint der **R-Typ** rot („red“), der **O-Typ** orange („orange“), der **Y-Typ** gelb („yellow“), der **P-Typ** schwach grün („pale“) und der **C-Typ** klar („clear“). Der bei Bowmaker zusätzlich erwähnte **T-Typ** („transparent“) ist vollkommen durchsichtig und beeinträchtigt die Anzahl der auf das Photopigment treffenden Lichtquanten auch im kurzwelligen Bereich nicht (Bowmaker *et al.* 1997, Figure 1).

Lopez-Lopez *et al.* untersuchten 2008 das Vorkommen verschiedener Öltröpfchenfarben beim Huhn mittels Phasenkontrast-Mikroskopie. Es wurden hierzu 1561 Einzel- und Doppelzapfen aus 40 Retinae isoliert. Bei den Einzelzapfen zeigte sich folgende prozentuale Verteilung der Öltröpfchentypen:

R-Typ: 19,54%

O-Typ: 17,04%

Y-Typ: 7,69%

C-Typ: 1,79%

Zusammen mit den oben angegebenen Häufigkeiten der einzelnen Zapfentypen (L: 17%, M: 21%, S: 12,6% und V: 8,5%, Kram *et al.* 2010) könnte man nun versuchen, die einzelnen Zapfen-Öltröpfchen-Kombinationen daraus abzuleiten. Allerdings ist hier zu bedenken, dass alle angegebenen Werte nur einen ungefähren Einblick über die Anteile der verschiedenen Zapfen- und Öltröpfchentypen in der Retina geben können. Dies liegt unter anderem an den angewendeten Methoden: Lopez-Lopez *et al.* unterschieden und zählten die verschiedenen Öltröpfchentypen anhand ihrer Farbe. Sie entnahmen jeweils die zentrale Retina im Ganzen, bereiteten sie in einer Zellsuspension auf und zählten

danach die intakten Photorezeptoren mit Öltröpfchen (Lopez-Lopez *et al.* 2008). Allerdings werden bei dieser Methode Photorezeptoren beschädigt. Diese können nicht mitgezählt werden, da eine Zuordnung aufgrund des ausgelaufenen Öltröpfchens nicht mehr möglich ist. Es ist sowohl die Anzahl, als auch der Typ der verloren gegangenen Photorezeptoren unklar. Ein Rückschluss auf den prozentualen Gesamtanteil der verschiedenen Öltröpfchentypen in der Retina ist somit nur als Anhaltspunkt und nicht als absolute Zahl zu verstehen.

Kram *et al.* entnahmen für ihre Untersuchungen jeweils die komplette Retina. Sie teilten jede Retina in 4 Quadranten auf. Aus jedem Quadranten wurde ein Feld im Ganzen betrachtet. Aus diesen 4 Feldern wurden wiederum jeweils 7 Felder in natürlichem Verband lichtmikroskopisch untersucht und unter verschiedenen Beleuchtungen fotografiert. Die Auszählung der verschiedenen Zapfentypen erfolgte dann anhand der bearbeiteten Fotografien (Kram *et al.* 2010).

Die Herangehensweise von Kram *et al.* berücksichtigt die natürliche Lage und Verteilung der Zapfentypen in der Retina. Auch fanden sie heraus, dass das relative Verhältnis der verschiedenen Zapfentypen innerhalb der untersuchten Quadranten nahezu konstant war (Kram *et al.* 2010). Allerdings stellt auch diese Studie nur einen Einblick und nicht das gesamte Bild dar. Eine prozentuale Hochrechnung der Ergebnisse auf die gesamte Retina wäre nur dann sinnvoll, wenn genau bekannt wäre, wie die Verteilung der Photorezeptoren in jedem Bereich der Retina ist. Von den Tauben weiß man, dass sie ein „Rotes Feld“ und ein „Gelbes Feld“ besitzen. Bei Hühnern ist eine derart strikte Einteilung anhand vorherrschender Öltröpfchenfarben zwar nicht bekannt, allerdings findet man auch hier Unterschiede in der spektralen Empfindlichkeit (Kram *et al.* fanden bspw. unter anderem heraus, dass S- und V- Zapfen vermehrt im dorsalen Teil der Retina vorkommen; siehe hierzu auch Einleitung, Kapitel 3.7 „Netzhaut (Retina) und Photorezeptoren“, Kram *et al.* 2010).

Die Färbung der Öltröpfchen wird durch verschiedene Carotinoidpigmente hervorgerufen, die in hohen Konzentrationen vermutet wurden und charakteristische Absorptionsspektren besitzen, die vor allem im kurzwelligen Bereich wirken (Goldsmith *et al.* 1984, Davies 1985, Lopez *et al.* 2005).

Es wurden verschiedene Carotinoide in den Öltröpfchen identifiziert, die in unterschiedlichen Bereichen des Spektrums agieren. So absorbiert Galloxanthin im UV- und blauen Wellenlängenbereich, ϵ -Carotin und Zeaxanthin bei Zwischen-Wellenlängen (intermediate wavelengths) und Astaxanthin im grün/orangen Wellenlängenbereich (Goldsmith *et al.* 1984). Wie beim Menschen, konnte auch bei manchen Vögeln Lutein in der Netzhaut nachgewiesen werden. Vermutlich wirkt es auch hier zusätzlich als Antioxidans (Rahman *et al.* 2010, Kirschfeld 1982).

Zeaxanthin und Lutein werden über die Nahrung aufgenommen. Alle anderen vorhandenen Carotinoide entstehen durch enzymatische Umwandlung (Bhosale *et al.* 2007, Toomey *et al.* 2016). Laut Toomey *et al.* kommen alle vorhandenen retinalen Carotinoide in allen Öltröpfchen vor, die Carotinoid enthalten (Toomey *et al.* 2015). Diese Schlussfolgerung konnte im Großen und Ganzen von Arteni und Kollegen 2019 bestätigt werden. Allerdings konnten sie aus technischen Gründen keinen Nachweis für die Anwesenheit von Apocarotinoiden liefern (Arteni *et al.* 2019). Die genaue Zusammensetzung dieser Carotinoidmischungen bestimmt sowohl die Farbe des Öltröpfchens, als auch die Zuordnung zu einem Öltröpfchentyp (Toomey *et al.* 2015). Die Annahme, dass ϵ -Carotin eine große Rolle bei der Färbung der Öltröpfchen spielt und in sehr hohen Konzentrationen vorkommt (Goldsmith *et al.* 1984) konnte von Toomey *et al.* nicht bestätigt werden. Der Gehalt lag hier bei knapp 3%, wohingegen beispielsweise Apocarotinoide 46% ausmachen (Toomey *et al.* 2015). Apocarotinoide werden durch oxidative Spaltung von Carotinoiden abgeleitet. Zu ihnen zählen z.B. Retinal, Retinsäure und Retinol. Tabelle C zeigt die aktuell von Arteni und Kollegen ermittelten Anteile der verschiedenen Carotinoide beim Haushuhn (Arteni *et al.* 2019).

	% of total (\pm S.D.)
apocarotenoids	43 (\pm 1)
of which galloxanthin	28 (\pm 0.5)
astaxanthin (including <i>cis</i> -)	25 (\pm 2)
lutein	11 (\pm 2)
zeaxanthin	14 (\pm 2)
<i>e</i> -carotene	7 (\pm 1)

Tabelle C: Prozentuale Anteile der verschiedenen Carotinoide beim Haushuhn
(aus: Arteni *et al.* 2019)

Stavenga und Wilts vermuten unter anderem, dass ein weiteres, bisher noch nicht identifiziertes Pigment existieren könnte, dessen Absorptionsmaximum noch weiter im längeren Wellenlängenbereich liegt, als das von Astaxanthin. Als möglichen Kandidaten führen sie Rhodoxanthin an, das auch in den Federn von Vögeln vorkommt (Stavenga & Wilts 2014).

Der T-Öltröpfchentyp besitzt kein Carotinoid, der C-Typ hingegen besitzt ein UV-absorbierendes Pigment und fluoresziert unter UV- Licht (Stavenga & Wilts 2014, Arteni *et al.* 2019). Bei der lichtmikroskopischen Untersuchung und Bezeichnung der Öltröpfchenfarben wurden ebenfalls bläuliche Tröpfchen entdeckt (Bowmaker & Knowles 1977, Oishi *et al.* 1990). Bei ihnen, sowie bei den grünen Tröpfchen, spielt vermutlich auch die Größe des Tröpfchens, der Focus des Mikroskops, Beobachtungsbedingungen und Lichtbrechung eine Rolle. Die nähere Untersuchung durch Bowmaker ergab keine spezifische Durchlässigkeit für blaues Licht und keine Absorption im sichtbaren Bereich des Spektrums (Bowmaker & Knowles 1977), weshalb sie in der vorliegenden Arbeit vernachlässigbar sind. Arteni und Kollegen untersuchten alle Öltröpfchentypen sowohl unter sichtbarem, als auch unter UV-Licht. Sie stellten fest, dass die P-, C- und T-Typen bei sichtbarem Licht oft schwer zu unterscheiden waren, unter UV-Beleuchtung hingegen klar durch ihre unterschiedliche, relative Helligkeit voneinander abgrenzbar waren (Arteni *et al.* 2019).

Die Eigenschaft der Öltröpfchen, kurzwelliges Licht vollständig zu absorbieren und die Transmission erst ab einer gewissen Wellenlänge (= „cut-off-

Wellenlänge“) zuzulassen, kennzeichnet sie als Kantenfilter (Bowmaker & Knowles 1977, Liebman & Granda 1975, Partridge 1989). Dieser Filtereffekt verändert die spektrale Empfindlichkeit der Rezeptoren und schmälert deren Bandbreite. Als Ausgleich dafür, sind gleich mehrere verschiedene Photorezeptortypen vorhanden, die diesen Umstand wiederum kompensieren (www.spektrum.de). Die Werte der cut-off-Wellenlängen wurden von Bowmaker und Kollegen (Bowmaker *et al.* 1997) mit der von Lipetz (Lipetz 1984) vorgeschlagenen Methode errechnet, wobei die cut-off-Wellenlänge die Wellenlänge ist, bei der die Transmissionskurve die Abszisse „berührt“. Die cut-off-Wellenlänge und damit die Farbe des Öltröpfchens wird durch das Carotinoid bestimmt, das in höchster Konzentration in der jeweiligen Carotinoidmischung des Öltröpfchens vorliegt (Hauptcarotinoid). Die anderen, in geringerer Konzentration vorliegenden, Carotinoide haben hingegen sehr wenig Einfluss darauf (Toomey *et al.* 2015).

Bowmaker *et al.* unterscheiden demnach beim Huhn unten folgende Öltröpfchen anhand ihrer jeweiligen Wellenlänge, unterhalb derer sie lichtundurchlässig sind (Bowmaker *et al.* 1997, Figure 2). Die von Bowmaker und Knowles ermittelten λ_{cut} -Werte vom Jahre 1977 sind in Klammern dahinter geschrieben (Bowmaker & Knowles 1977). Ergänzend wurden die von Arteni und Kollegen nachgewiesenen Hauptcarotinoide der jeweiligen Öltröpfchentypen angefügt (Arteni *et al.* 2019):

R-Typ: λ_{cut} um 560nm (unter 530nm), Hauptcarotinoid Astaxanthin

Y-Typ: λ_{cut} um 505nm (unter 490nm), Hauptcarotinoid Zeaxanthin

C-Typ: λ_{cut} um 445nm (455nm), Hauptcarotinoid Galloxanthin

Bei der Beschreibung der Öltröpfchen in den Doppelzapfen gehen die Meinungen der Wissenschaftler sehr auseinander: Während die einen ein schwach grünes Öltröpfchen („pale“ = „**P-Typ**“) im Hauptzapfen beschreiben (Kram *et al.* 2010, Arteni *et al.* 2019) und das Vorhandensein eines Öltröpfchens im Nebenzapfen gänzlich verneinen (Kram *et al.* 2010), vermuten andere das gelegentliche Vorkommen eines kleinen Öltröpfchens im Nebenzapfen (Bowmaker *et al.*, 1997, Hart *et al.*, 1998). Hart vermutet weiter, dass die Farbe des P-Typ Öltröpfchens im Hauptzapfen auch von der Lokalisation seines λ_{cut} -Wertes (Bereich von

407nm - 489nm) im Spektrum abhängt (Hart *et al.* 2006), d.h. von der Wellenlänge, ab derer das Öltröpfchen die kürzeren Wellenlängen „abschneidet“. Bei den Untersuchungen von Arteni und Kollegen konnte im P-Typ das Vorhandensein eines Carotinoids nachgewiesen werden, dessen λ_{cut} -Wert bei 420nm liegt. Zusätzlich wurde ein weiteres Carotinoid im P-Typ ausfindig gemacht, welches bei 460nm abschneidet. Dieser Öltröpfchentyp schneidet somit bei zwei verschiedenen Wellenlängen (Arteni *et al.* 2019). Von Harts Vermutung ausgehend, dass die Farbe des P-Typ Öltröpfchens von dessen λ_{cut} -Wert beeinflusst wird, könnte die Farbe des Öltröpfchens als farblos, schwach grün, grünlich gelb bis zu gelb erscheinen (Hart *et al.* 2006, Arteni *et al.* 2019). Morris & Shorey beschreiben wiederum ein granuläres Vesikel im Nebenzapfen, das jedoch kein Öltröpfchen ist (Morris & Shorey 1967, Morris 1970). Einigen anderen Autoren erschien die Farbe des Öltröpfchens im Hauptzapfen als gelb (Y-Typ) oder farblos und im Nebenzapfen als schwach grün („pale“) (Meyer & Cooper 1966, Meyer & May 1973, Lopez-Lopez *et al.* 2008).

Eine mögliche Erklärung für diese unterschiedlichen Entdeckungen und Ansichten könnte darin liegen, dass Kram *et al.* mit den Retinae von 15 Tage alten Küken gearbeitet haben, Arteni und Kollegen mit 20-23 Tage alten Tieren, Meyer und May mit „erwachsenen Hühnern“ (ohne genauere Altersangabe) und Lopez-Lopez *et al.* mit 1 bis 60 Tage alten Tieren (Kram *et al.* 2010, Arteni *et al.* 2019, Meyer & May 1973, Lopez-Lopez *et al.* 2008). Möglicherweise bilden sich die Öltröpfchen im Nebenzapfen erst später in der Entwicklung aus, oder ihre Färbung wird mit zunehmendem Alter der Tiere intensiver und daher erst später sichtbar (Weitere Anmerkungen hierzu, siehe Zusatzkapitel Z1 „Problematik der Forschungsarbeit mit juvenilen Tieren“).

Wie bereits erwähnt, wurde den Doppelzapfen zwar schon eine mögliche Rolle beim Erkennen von polarisiertem Himmelslicht zugeschrieben, ein endgültiger Beweis dafür fehlt jedoch (Nicol 2015). Da sie nach heutigem Kenntnisstand auch bei der Farbwahrnehmung im restlichen, für Hühner sichtbaren, Spektralbereich keine Rolle spielen (z.B. Vorobyev & Osorio 1998, Vorobyev *et al.* 1998, Osorio *et al.* 1999), wurden die Doppelzapfen und die bei ihnen vorkommenden „pale“-Öltröpfchen, in der vorliegenden Arbeit vernachlässigt.

Der klare Öltröpfchentyp (C-Typ) kommt nur in sehr geringer Prozentzahl vor. Er befindet sich vermutlich in den V- und S-Zapfen, die weniger häufig sind, als M- und L-Zapfen (Kram *et al.* 2010).

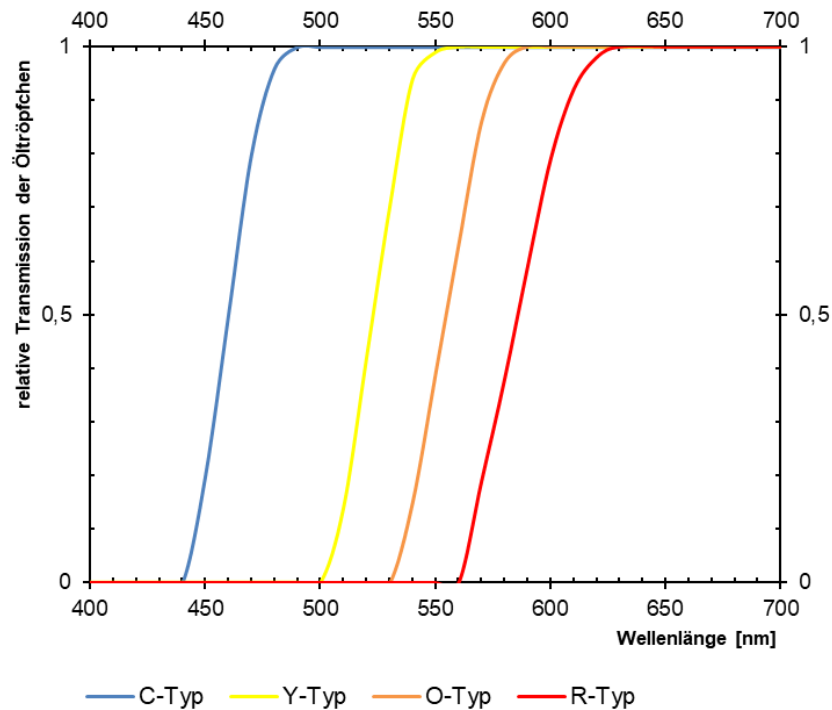


Abb. 27: Transmission der gelben (Y), orangen (O) und roten (R) Öltröpfchen beim Huhn (errechnet nach den Daten von Bowmaker *et al.* 1997)

Der orange O-Typ wurde in der Mitte zwischen R- und Y-Typ angenommen. Für ihn steht eine Messung bisher aus.

In Abb. 27 sind die Transmissionsspektren der unterschiedlich gefärbten Öltröpfchen des Huhns aufgetragen (Bowmaker *et al.* 1997).

Um die Transmissionskurve der orangen Öltröpfchen (**O-Typ**) zu erhalten, wurde die Mitte zwischen den Spektren für R- und Y-Typ angenommen. Eine Messung dieses Typs steht bisher noch aus. Die cut-off-Wellenlängen, ab denen die Öltröpfchen das kurzwelligere Licht vollständig absorbieren, liegen bei:

- 440nm (C-Typ)
- 500nm (Y-Typ)
- 530nm (O-Typ)
- 560nm (R-Typ).

Bisher werden beim Huhn folgende Kombinationen von Zapfen- und Öltröpfchentypen angenommen:

V-Zapfen mit T-Typ (transparentes Öltröpfchen)

S-Zapfen mit C-Typ (klares Öltröpfchen mit UV-absorbierenden Eigenschaften)

M-Zapfen mit Y-Typ (gelbes Öltröpfchen)

L-Zapfen mit R-Typ (rotes Öltröpfchen).

Um die Wirkung eines farbigen Öltröpfchens auf die Zapfenempfindlichkeit zu bestimmen, wird bei jeder Wellenlänge der Absorptionswert des Photopigments mit der Transmission des Öltröpfchens multipliziert. Daraus ergibt sich zum Beispiel die „effektive“ Empfindlichkeit des L- Zapfens mit rotem Öltröpfchen:

$$L_{\text{eff}}(\lambda) = L(\lambda) * R(\lambda).$$

In Abb. 28 (rechts) ist die Herleitung der effektiven Zapfenempfindlichkeit an diesem Beispiel graphisch dargestellt.

Abb. 28 (links oben) zeigt die Absorptionskurven der Photopigmente und darunter die Transmissionsspektren der Öltröpfchentypen beim Huhn. Das Absorptionsspektrum des L- Sehpigments ohne Öltröpfchen (Abb. 28 rechts, schwarze Funktion) zeigt ein Maximum bei 560nm. Das Transmissionsspektrum des roten Öltröpfchens (Abb. 28 rechts, rote Funktion) schneidet bei etwa 600nm das Absorptionsspektrum. Da das rote Öltröpfchen zwischen 400nm und 560nm alles einfallende Licht absorbiert, ergibt sich der mit gestrichelten Linien dargestellte Kurvenverlauf der effektiven Zapfenempfindlichkeit. Die Kurve schmiegt sich in ihrer Steigung zum kurzwelligeren Bereich hin an die Transmissionskurve des Öltröpfchens an und fällt im langwelligeren Bereich, deckungsgleich mit der Absorptionskurve des Photopigments, wieder ab. Durch die Anwesenheit des Öltröpfchens, ist sowohl die maximale Empfindlichkeit des Zapfens herabgesetzt, als auch dessen Spektralbereich eingeschränkt. Das Maximum der effektiven Zapfenempfindlichkeit (bei 600nm) ist, gegenüber dem Maximum des Photopigments (560nm), um 40nm zum langwelligen Bereich hin verschoben.

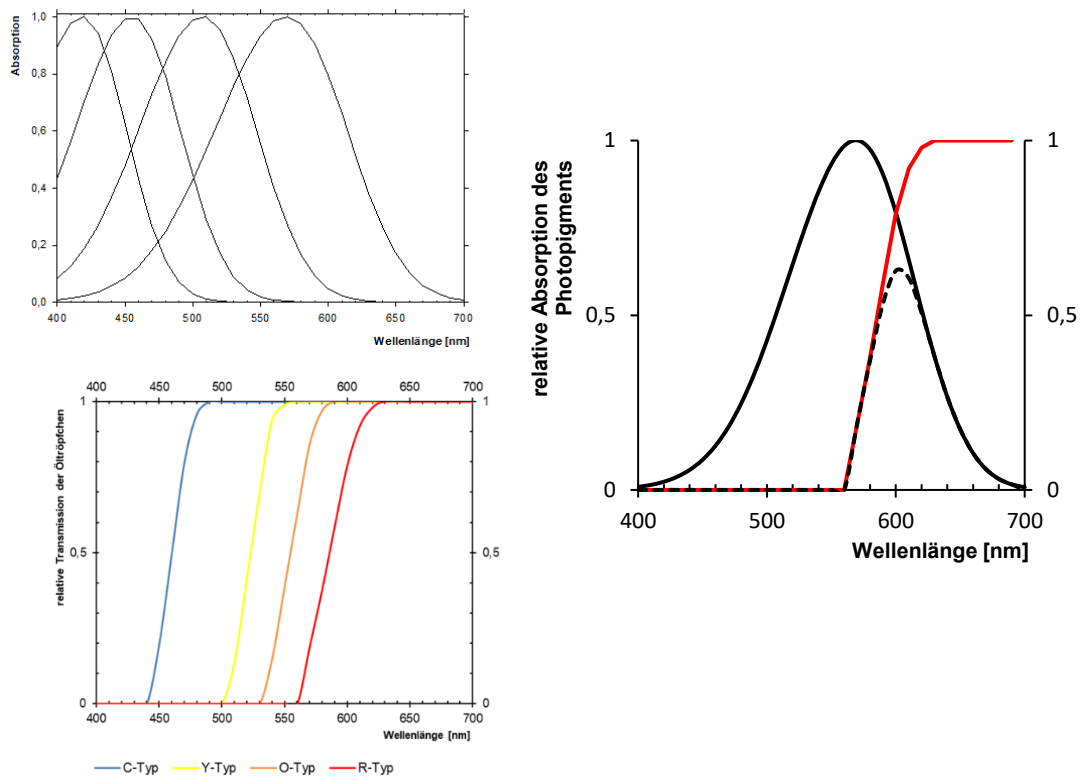


Abb. 28: Exemplarische Herleitung der effektiven Zapfenempfindlichkeit beim Huhn am Beispiel des L- Zapfens

rechte Abb.: schwarze Linie: Relative spektrale Absorption des L- Zapfens (errechnet mit der Formel für A1 Photopigmente aus Govardovskii et al. (2000)) ohne Öltröpfchen, rote Linie: Transmission des R- Typ-Öltröpfchens, gestrichelte Linie: effektive Zapfenempfindlichkeit des L- Zapfens mit R- Typ- Öltröpfchen)

In Abb. 29 sind die Kurven der effektiven Zapfenempfindlichkeiten mit den jeweiligen Öltröpfchen dargestellt. Die Rezeptorkurven für V- und S- Zapfen wurden unter Berücksichtigung der Augenmedien erstellt (Osorio *et al.* 1999), die Kurven für M- und L- Zapfen (mit Y- und R-Typ) wurden ohne diese errechnet. Die Berechnung erfolgte mithilfe der spektralen Absorption der Photopigmente $P(\lambda)$ (Abb. 25) und der Transmission der Öltröpfchen $T_{\text{ÖI}}(\lambda)$ (Abb. 27):

$$E(\lambda) = P(\lambda) \times T_{\text{ÖI}}(\lambda).$$

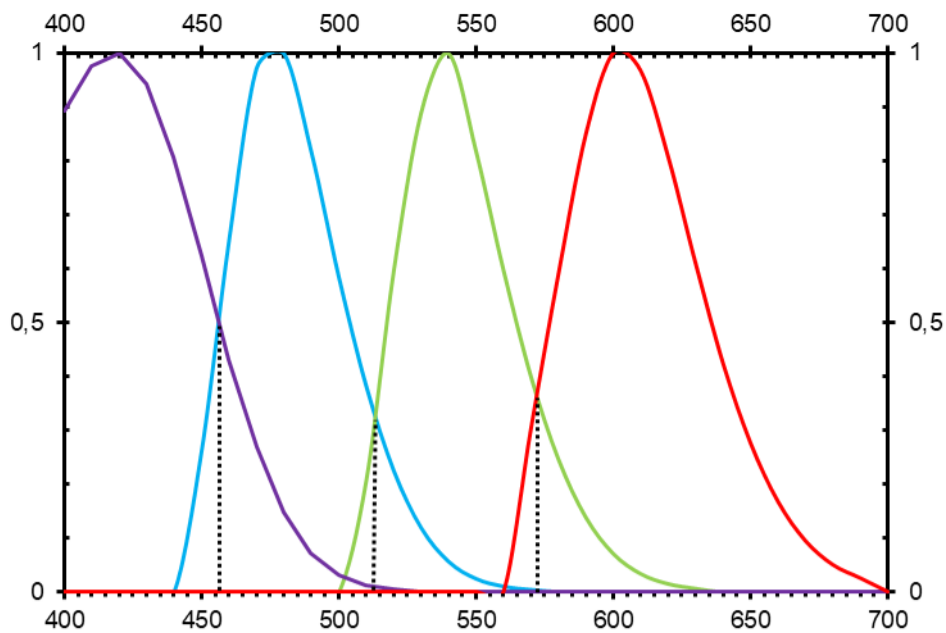


Abb. 29: Effektive spektrale Empfindlichkeiten der Photorezeptoren in Kombination mit den jeweiligen Öltröpfchentypen

violette Linie: V- Zapfen mit T- Typ Öltröpfchen

blaue Linie: S- Zapfen mit C- Typ Öltröpfchen

grüne Linie: M- Zapfen mit Y- Typ Öltröpfchen

rote Linie: L- Zapfen mit R- Typ Öltröpfchen

gepunktete Linien: Überschneidungsstellen benachbarter Empfindlichkeitsfunktionen

Durch die Kantenfilterwirkung der Öltröpfchen, haben sich die Photorezeptorkurven, im Vergleich zu den Spektren ohne Tröpfchen, zum langwelligeren Bereich hin verschoben. Die Maxima der effektiven Zapfenempfindlichkeitskurven liegen bei 420nm, 480nm, 540nm und 600nm.

Diese Maxima stimmen auch mit den von Hart & Hunt vorausgesagten Maxima recht gut überein (Hart & Hunt 2007, Table 2: 418nm (428nm), 475nm, 537nm, 603nm). Die spektrale Absorption der Augenmedien wurde in diesem Fall nicht berücksichtigt. Die errechneten Maxima weichen nur minimal von den von Osorio berechneten ab, welche bei 426nm, 474nm, 537nm und 601nm liegen (Osorio *et al.* 1999). Die Beeinflussung des Kurvenverlaufs durch die Augenmedien ist folglich kaum relevant. Dies lässt sich wahrscheinlich darauf zurückführen, dass die Flüssigkeiten im Auge des Huhns (Kammerwasser, Glaskörper, etc.) nahezu vollständig lichtdurchlässig sind (Govardovskii & Zueva 1977).

4. Wie lässt sich die $\Delta\lambda$ - Funktion der Antwerpener Bartzwerghühner erklären?

In Abb. 30 sind die bisher bekannten effektiven Zapfenempfindlichkeitsfunktionen gemeinsam mit den $\Delta\lambda$ - Funktionen aller Versuchstiere dargestellt. Um einen Farbeindruck zu generieren, müssen die Erregungswerte zweier verschiedener Zapfentypen in Retina und Gehirn miteinander verglichen werden. In den Spektralbereichen, in denen nur ein einziger Zapfentyp erregt ist und somit keine anderen Erregungswerte zum Abgleich vorhanden sind, ist keine Farbunterscheidung möglich. Das Verhältnis der Erregungswerte ist hier immer gleich. Diese Bereiche finden sich beim Antwerpener Bartzwerghuhn zwischen 300nm und 440nm und zwischen 640nm und 700nm. Hier müssen die Abstände zwischen zwei Wellenlängen groß sein, um unterschieden zu werden. Entsprechend liegen die Werte von $\Delta\lambda$ um 35nm (siehe Abb. 30 und Anhang Tabelle 9). Ab ca. 440nm beginnt die Kurve des S-Zapfens steil anzusteigen und schneidet die Empfindlichkeitskurve des V-Zapfens bei 456nm. In diesem Überschneidungsbereich sollte die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit nun sehr viel besser sein, da sich die Erregungswerte beider Funktionen hier stark und gegenläufig ändern. In der Tat, zeigen die $\Delta\lambda$ - Funktionen aller Versuchstiere hier mit 6nm - 8nm eine sehr hohe Unterscheidbarkeit. Das Minimum liegt bei 455nm und stimmt mit dem Überschneidungsbereich der beiden Zapfentypen V und S überein.

Bei 475nm - 480nm erreicht der S-Zapfen (P455 mit klarem Öltröpfchen) seine maximale Empfindlichkeit und die Erregungswerte des V-Zapfens verlaufen etwas flacher. Entsprechend zeigen in diesem Bereich die $\Delta\lambda$ - Funktionen mit bis zu 20nm wieder höhere Werte und somit eine schlechtere Wellenlängenunterscheidung. Bei ca. 510nm fallen alle $\Delta\lambda$ - Funktionen auf Werte zwischen 4nm und 7nm ab. Hier befindet sich der Überschneidungsbereich des S- Zapfens mit dem M-Zapfen (P507 mit gelbem Öltröpfchen), der bei ca. 513nm liegt. Wie bei 455nm stimmen Minimum der $\Delta\lambda$ - Funktion und Schnittpunkt der Empfindlichkeitsspektren überein.

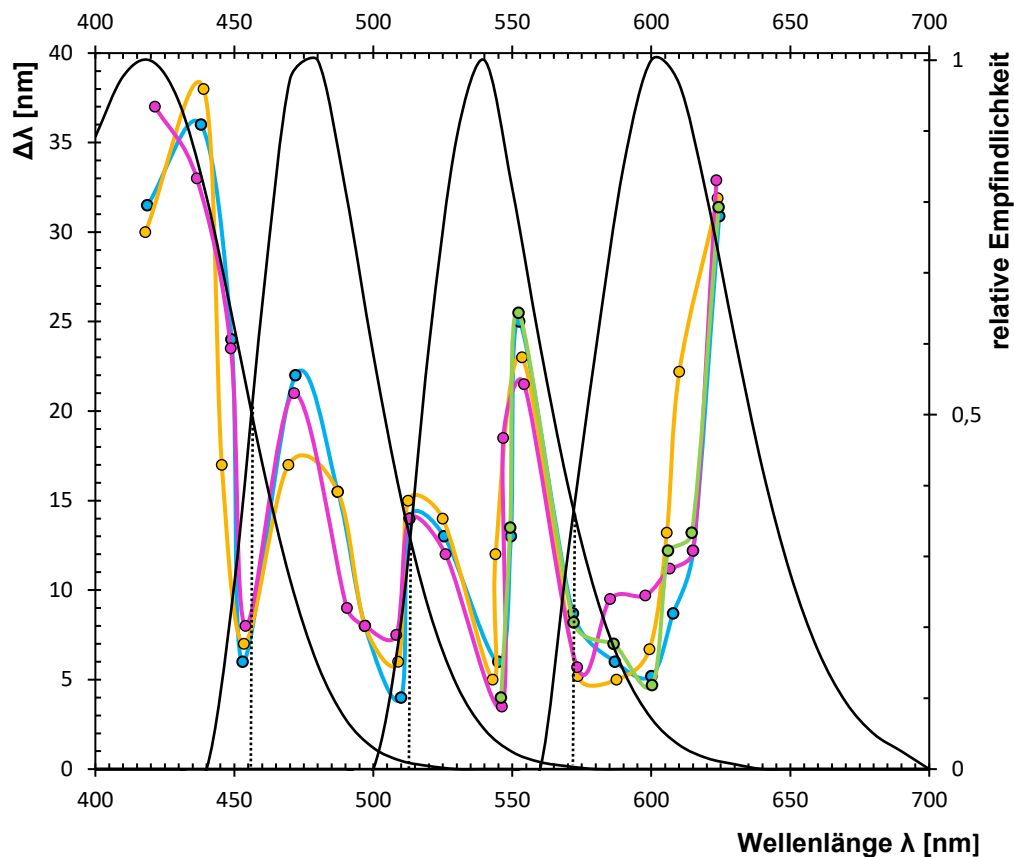


Abb. 30: Vergleich der $\Delta\lambda$ - Funktionen aller Versuchstiere (farbige Linien mit Datenpunkten) und der effektiven spektralen Empfindlichkeiten der Photorezeptoren (schwarze Linien) beim Huhn

orange Linie: „Henriette 1“,

pinke Linie: „Henriette 2“,

blaue Linie: Hahn „Till“,

grüne Linie: Hahn „Mattheo“,

schwarze Kurven: relative spektrale Empfindlichkeiten der Photorezeptoren in Kombination mit den jeweiligen Öltröpfchentypen, gepunktete Linien: Schnittpunkte der jeweils benachbarten Empfindlichkeitskurven

Das nächste Minimum der $\Delta\lambda$ - Funktionen liegt, mit noch kleineren Werten zwischen 3nm und 6nm, bei 545nm. Alle Versuchstiere zeigen zwischen 505nm und 555nm sehr ähnliche Werte. Im Bereich des Minimums bei 545nm liegt jedoch kein Schnittpunkt der vier, in Abb. 30 gezeigten, Funktionen, stattdessen das Maximum des M-Zapfens (P507 mit gelbem Öltröpfchen). Deshalb sollte die $\Delta\lambda$ - Funktion hier eigentlich kein Minimum aufweisen. Allein aufgrund der bisher angenommenen Zapfen-Öltröpfchen-Kombinationen, lässt sich dieses Minimum in den $\Delta\lambda$ - Funktionen nicht erklären.

Das Minimum bei ca. 575nm, das besonders bei den beiden $\Delta\lambda$ - Funktionen von Henriette in Erscheinung tritt, lässt sich genau auf den Überschneidungsbereich des M-Zapfens mit dem L-Zapfen (P569 mit roten Öltröpfchen) zurückführen. Der relativ breite Bereich dieses Minimums (zwischen 570nm und 600nm) könnte dadurch bedingt sein, dass die Halbwertsbreite der vier Sehpigmente mit zunehmender Wellenlänge etwas größer wird und sich dadurch der Überschneidungsbereich vergrößert.

Um Hinweise auf die Ursache des Minimums der $\Delta\lambda$ - Funktion bei 545nm zu erhalten, sind in Abb. 31 L-Zapfentypen in Kombination mit verschiedenen farbigen Öltröpfchen (gelb, orange und rot) eingezeichnet. Während orange Öltröpfchen bei Hühnern bekannt sind und vermutlich in L-Zapfen vorkommen, sind gelbe Öltröpfchen bisher mit M-Zapfen in Zusammenhang gebracht worden (z.B. Lopez-Lopez 2008). Nimmt man jedoch an, dass die Empfindlichkeitskurve des M-Zapfens (maximale Empfindlichkeit bei ca. 540nm) die des L-Zapfens (P 569 mit gelbem Öltröpfchen; maximale Empfindlichkeit bei ca. 570nm) schneidet, liegt der Überschneidungsbereich um 547nm. Der Schnittpunkt fällt recht genau in den Bereich des Minimums der $\Delta\lambda$ - Funktion. Wahrscheinlicher ist die Kombination des L-Zapfens mit einem orangen Öltröpfchen, das bei Vögeln ebenfalls vorkommt. Deren Schnittpunkt mit dem M-Zapfen ergäbe eine gute Unterscheidung bei ca. 550nm, in einem Bereich, in dem allerdings höhere $\Delta\lambda$ -Werte gefunden wurden. In jedem Fall muss man annehmen, dass mit ein und demselben Zapfenphotopigment verschiedene farbige Öltröpfchen kombiniert sein können, wie es bereits bei Schildkröten gezeigt wurde (Arnold & Neumeyer 1987).

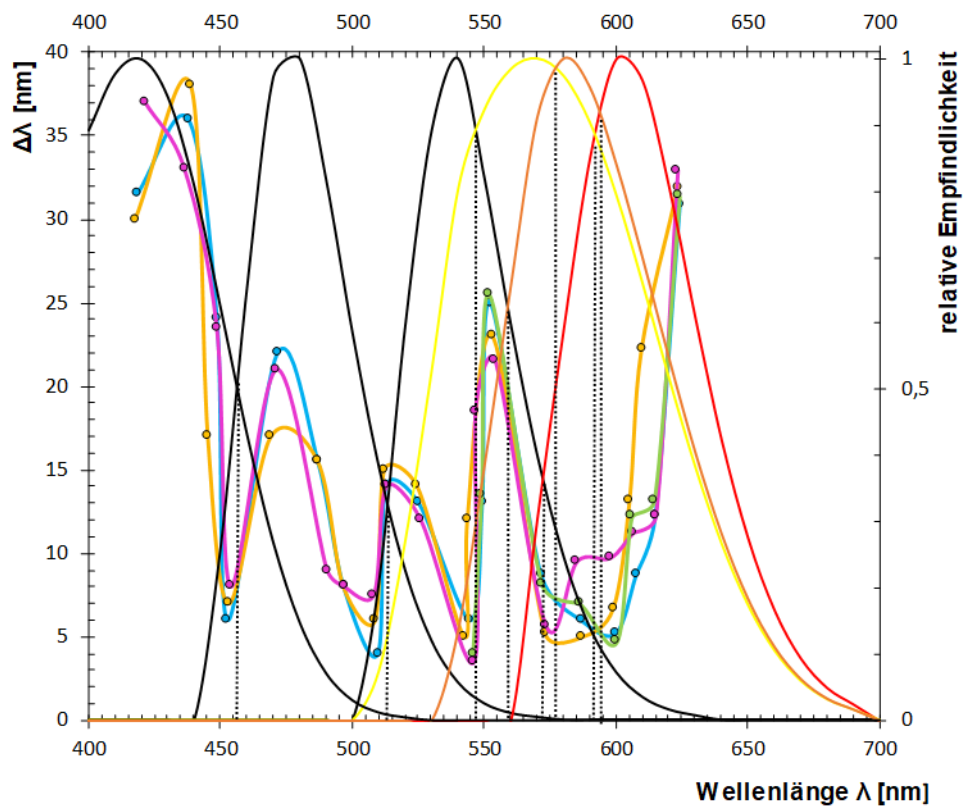


Abb. 31: Vergleich der $\Delta\lambda$ - Funktionen aller Versuchstiere (farbige Linien mit Datenpunkten) und der effektiven spektralen Empfindlichkeiten der Photorezeptoren beim Huhn

orange Linie mit Datenpunkten: „Henriette 1“

pinke Linie mit Datenpunkten: „Henriette 2“,

blaue Linie mit Datenpunkten: Hahn „Till“,

grüne Linie mit Datenpunkten: Hahn „Mattheo“

schwarze Linien: V-, S-, M- Zapfen in den jeweiligen Kombinationen mit T-, C- und Y- Typ

gelb: L- Zapfen mit Y- Typ

orange: L- Zapfen mit O- Typ

rot: L- Zapfen mit R- Typ

gepunktete Linien: Schnittpunkte der jeweils benachbarten Empfindlichkeitskurven

5. Wellenlängenunterscheidung von Schildkröte und Antwerpener Bartzwerghuhn im Vergleich

Photopigmente und Öltröpfchen wurden bei niederen Vertebraten, wie z. B. Schildkröten, besonders gut untersucht, da hier die Photorezeptoren und Nervenzellen in der Retina vergleichsweise viel größer sind als bei Vögeln und Säugetieren (Strother 1963, Liebman & Granda 1975, Lipetz 1984, 1985, Ohtsuka 1985). Die Rolle der Öltröpfchen beim Farbsehen konnte bisher am Beispiel der Schildkröte am besten verstanden werden.

Bereits 1933 wurden von Wojtusiak Dressurexperimente mit Kaspischen Wasserschildkröten (*Clemmys caspica*) durchgeführt, bei denen die Tiere ihr Farbsehvermögen auf eindrucksvolle Weise zum Ausdruck brachten. Er konnte drei Stellen bester Wellenlängenunterscheidung bei 430nm, 504nm und 634nm nachweisen (Wojtusiak 1933).

In neueren Experimenten wurden zwei Individuen der Rotwangen-Schmuckschildkröte (*Trachemys scripta elegans* syn. *Pseudemys scripta elegans*) auf ihre Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit getestet und von jedem Tier eine $\Delta\lambda$ - Funktion erstellt (siehe Arnold & Neumeyer 1987, Fig.3).

Da Reptilien in ihren Photopigmenten Dehydroretinal (A2) statt wie Vögel und Säuger Retinal (A1) besitzen, sind ihre Maxima deutlicher voneinander getrennt und liegen bei 360nm, 450nm, 518nm und 620nm (siehe Arnold & Neumeyer 1987, Fig. 3). Beide Funktionen weisen sehr niedrige Minima mit dazwischen liegenden hohen Maxima auf. Dadurch sind die Stellen bester und schlechter Farbunterscheidung klar voneinander getrennt und lassen sich eindeutig bestimmen. Die $\Delta\lambda$ - Funktionen beider Individuen zeigen drei Bereiche bester Wellenlängenunterscheidung bei 400nm, 510nm und 570nm (S₂), bzw. 600nm (S₁). Im Bereich zwischen 450nm und 510nm ist keinerlei Wellenlängenunterscheidung möglich, was sich in den Verhaltensexperimenten durch totale Verwechslung der Dressur- und Testwellenlängen zeigte. Alle ermittelten Minima lassen sich mithilfe der Photorezeptoren gut erklären und die aufgestellten Modellrechnungen entsprechen den Messungen (siehe hierzu auch die relativen Empfindlichkeiten der Photorezeptoren ohne Öltröpfchen (Fig. 4,

oben) und die effektiven Empfindlichkeiten der Photorezeptoren mit Öltröpfchen (Fig. 5) in Arnold & Neumeyer 1987).

Hermann von Helmholtz stellte die Hypothese auf, dass zwei Wellenlängen immer dann gerade noch voneinander unterscheidbar sind, wenn ein bestimmter, konstanter Abstand im Farbraum gegeben ist. Dieser Abstand kann mithilfe der folgenden Formel berechnet werden, wobei R_1 , G_1 , B_1 die Koordinaten der einen, R_2 , G_2 und B_2 die Koordinaten der zweiten Farbe (oder Wellenlänge) bedeuten:

$$\text{Abstand} = \sqrt{(R_2 - R_1)^2 + (G_2 - G_1)^2 + (B_2 - B_1)^2}$$

Euklidische Berechnung des Farbabstands im RGB Farbraum

Mithilfe dieser Formel wurden sowohl beim Goldfisch (Neumeyer 1986), als auch bei der Schildkröte (Arnold und Neumeyer 1987) Modellrechnungen der $\Delta\lambda$ -Funktion durchgeführt. Hierzu wurde zuerst der Abstand R für ein Wellenlängenpaar berechnet, das im Experiment gerade unterscheidbar war (70% Wahlhäufigkeit) und somit einen $\Delta\lambda$ -Wert ergab. Danach wurde für verschiedene Wellenlängen ermittelt, wie weit die zweite Wellenlänge entfernt sein muss, um den Abstandswert R zu erreichen. Die Differenz dieser beiden Wellenlängen ergab dann das berechnete $\Delta\lambda$. Die Modellrechnungen zeigten, dass bei den Rotwangen-Schmuckschildkröten die bekannten Kombinationen von Öltröpfchen und Photopigmenten direkt die $\Delta\lambda$ -Funktion ergeben (Arnold & Neumeyer 1987). Die Rotwangen-Schmuckschildkröte besitzt rote, orange, gelbe, klare und transparente Öltröpfchen (z.B. Strother 1963, Liebman & Granda 1975, Lipetz 1984). Die farbigen Öltröpfchen wirken, wie die des Huhns und anderer Vögel, als Kantenfilter, die kürzere Wellenlängen „abschneiden“ und die einzelnen Empfindlichkeitskurven der Photopigmente zum langwelligen Spektralbereich hin verschieben. Bei den Farbdressurexperimenten mit *Pseudemys scripta elegans* konnte sowohl die Kombination des L-Zapfens mit roten (bei S_1), als auch die Kombination mit orangen Öltröpfchen (bei S_2) nachgewiesen werden (Arnold & Neumeyer 1987). Ein Vorhandensein beider Kombinationen in einem Individuum wurde jedoch bisher nicht entdeckt.

Vergleicht man die $\Delta\lambda$ -Funktionen der Schildkröten (Arnold & Neumeyer 1987, Fig. 3) mit denen der Hühner (Abb.30), so fällt zunächst auf, dass sich die Minima im kurzwelligen Bereich unterscheiden: 400nm bei der Schildkröte und 450nm beim Huhn. Dies beruht darauf, dass Schildkröten einen UV-Zapfentyp ($\lambda_{\max} = 360\text{nm}$) besitzen, Hühner jedoch einen Violett-Zapfentyp ($\lambda_{\max} = 418\text{nm}$). Zwischen 450nm und 510nm können Schildkröten keine Farbunterscheidung treffen, denn in diesem Bereich ist nur der S-Zapfen erregt. Erst bei 510nm lassen die gelben Öltröpfchen in den M-Zapfen Licht hindurch. Das Minimum der $\Delta\lambda$ -Funktion bei 500nm kommt bei beiden Tierarten vor und liegt bei beiden im Überschneidungsbereich von S-Zapfen und M-Zapfen mit gelbem Öltröpfchen. Überraschenderweise folgt um 540nm beim Huhn ein weiteres Minimum. Bei der Schildkröte hingegen, steigen die Werte in diesem Bereich steil an und zeigen hier deutlich schlechtere Wellenlängenunterscheidung. Das Minimum bei 570nm - 600nm kommt dagegen wieder bei beiden Tierarten vor. Es beruht auf einem Vergleich des M-Zapfens (mit gelbem Öltröpfchen) mit dem L-Zapfen (mit rotem Öltröpfchen). Bei den Schildkröten war dies nur bei einem Tier (S1) der Fall, dessen Minimum bei 600nm lag. Bei dem zweiten Tier (S2), mit dem Minimum bei 570nm, schien die Kombination von L-Zapfenpigment und orangem Öltröpfchen wahrscheinlicher. Bei den Hühnern könnte das breite Minimum bei 570nm - 600nm bei allen Tieren durch die Kombination des L-Zapfens mit einem roten und vielleicht sogar zusätzlich mit einem orangen Öltröpfchen zustande kommen.

Die überraschend gute Unterscheidbarkeit für Wellenlängen bei 545nm beim Huhn deutet auf die Kombination des L-Zapfenpigments mit einem orangen oder sogar mit einem gelben Öltröpfchen hin. Da beim Huhn auch Mischungen verschiedener Carotinoide nachgewiesen wurden (Toomey *et al.* 2015), besteht die Möglichkeit, dass sowohl das Minimum um 540nm, als auch das breite Minimum zwischen 570nm - 610nm durch unterschiedliche Carotinoidmischungen in den Öltröpfchen der L-Zapfen hervorgerufen werden. Noch unklar ist bisher, inwieweit es bei Hühnern Unterschiede zwischen den Individuen bezüglich der Öltröpfchenfarbe im L-Zapfen gibt (im Extremfall wie bei der Rotwangenschmuckschildkröte). Bei den Antwerpener Bartzwergen könnte eventuell auch ein geschlechtsspezifischer Unterschied vorliegen: Das Minimum

im langwelligen Spektralbereich lag hier beim Weibchen bei 575nm, während es bei beiden Hähnen bei 600nm lag (siehe Abb. 30 und 31, Minima zwischen 570nm und 610nm). Um dies zu bestätigen, bedarf es weiterer Forschung.

6. Vergleich mit den $\Delta\lambda$ - Funktionen anderer Vogelarten: Kolibri, Taube & Strauß

Auch für Kolibri, Taube und Strauß wurde die Unterscheidbarkeit von Wellenlängen gemessen (Goldsmith *et al.* 1981, Wright 1978, Emmerton & Delius 1980, Palacios *et al.* 1990a, Hoffmann 2004). Bei den $\Delta\lambda$ - Funktionen beider Arten sind die Minima und Maxima nur schwach ausgeprägt, was eine eindeutige Interpretation der Werte erschwert.

Beim Kolibri wurde die $\Delta\lambda$ - Funktion unter Freilandbedingungen ermittelt. Dazu wurden freilebende Exemplare der Art *Archilochus alexandri* (Schwarzkin Kolibri) in Südost- Arizona an künstliche Futterstationen gewöhnt (Goldsmith *et al.* 1981). Diese Futterstationen bestanden aus Flaschen mit Zuckerlösung, an denen jeweils ein Licht mit austauschbarem Interferenzfilter angebracht war. Diese besaßen annähernd dieselbe Helligkeit. Den Vögeln wurden immer zwei Futterstationen gleichzeitig präsentiert, zwischen denen sie sich entscheiden mussten. Die Lichter der beiden Stationen unterschieden sich spektral um jeweils 10nm voneinander. Nach der Andressur wurde die relative Intensität der beiden Lichter verändert und geprüft, ob die Wahlhäufigkeit der Versuchstiere sich verändert. Das war nicht der Fall. Sogar als die spektrale Zusammensetzung der beiden Lichter so verändert wurde, dass sie identisch waren und sich nur noch aufgrund unterschiedlicher Helligkeit voneinander unterschieden, lernten die Tiere nicht, aufgrund dieser zu wählen. Die Autoren folgerten daher, dass sich diese Kolibriart eher am Farbton, als an der Helligkeit einer Futterquelle orientiert.

Aufgrund der unkontrollierbaren Faktoren und Beeinflussungen die eine Datenermittlung im Freiland zwangsläufig mit sich bringt, sind die gewonnenen Ergebnisse jedoch nur schwer zu interpretieren.

Die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit der Taube wurde bislang bereits von mehreren Autoren untersucht. Die $\Delta\lambda$ - Funktion der Taube zeigt nur schwach

ausgeprägte Minima und Maxima. Wie bereits erwähnt, macht dieser Umstand die Messungen schwer deutbar. In Tabelle D wurden daher alle Untersuchungsergebnisse der Messungen mit Tauben und die Werte der vorliegenden Arbeit übersichtlich zusammengefasst. Wie bei den Hühnern (1. Zeile in Tab. C) traten bei fast allen Messungen vier Stellen bester Unterscheidung auf: Bei 450nm - 460nm, bei 500nm, bei 540nm und bei 600nm. Bis auf eine einzige Ausnahme, ergaben alle Messungen bei der Taube ein Minimum bei ca. 540nm das dem Minimum beim Huhn entspricht und das bisher bei keinem anderen Tier gefunden wurde.

Antwerpener Bartzwerghuhn (vorliegende Studie)	450nm	510nm	540nm	570nm-600nm
Wright (1978)		500nm	550nm	600nm
Palacios <i>et al.</i> (1990a, b)	450nm		540nm	600nm
Emmerton & Delius (1980)	460nm	-	530nm	595nm
Hamilton & Coleman (1933)	n.u.	500nm	-	580nm
Riggs <i>et al.</i> (1972)	n.u.	-	530nm	585nm
Wright (1972)	n.u.	500nm	540nm	600nm
Wright & Cumming (1971)	n.u.		540nm	595nm
Jitsumori (1978)	450nm	510nm	530nm	600nm
Schneider (1972)	-?	500nm	540nm	600nm
Shepard (1965)	n.u.	490nm	530nm	610nm
Blough (1972)	460nm?		540nm	600nm

Tabelle D: Stellen bester Wellenlängenunterscheidung beim Antwerpener Bartzwerghuhn und der Taube im Vergleich

- = Minimum wurde nicht gefunden, obwohl es und mit den angewendeten Methoden hätte gefunden werden müssen und in anderen Studien gefunden wurde

n.u. = „Nicht untersuchte Region“

? = unsicherer Befund, da sich die Stelle an der äußeren Grenze des getesteten Bereiches befand

Die Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit der Taube wurde bislang bereits von mehreren Autoren untersucht. Die $\Delta\lambda$ - Funktion der Taube zeigt nur schwach ausgeprägte Minima und Maxima. Wie bereits erwähnt, macht dieser Umstand die Messungen schwer deutbar. In Tabelle D wurden daher alle Untersuchungsergebnisse der Messungen mit Tauben und die Werte der vorliegenden Arbeit übersichtlich zusammengefasst. Wie bei den Hühnern (1.

Zeile in Tab. D), traten bei fast allen Messungen vier Stellen bester Unterscheidung auf: Bei 450nm - 460nm, bei 500nm, bei 540nm und bei 600nm. Bis auf eine einzige Ausnahme, ergaben alle Messungen bei der Taube ein Minimum bei ca. 540nm, das dem Minimum beim Huhn entspricht und das bisher bei keinem anderen Tier gefunden wurde.

Die Minima der von Jitsumori 1978 ermittelten $\Delta\lambda$ - Funktion der Taube stimmen mit denen des Huhns am besten überein. Er fand insgesamt vier Stellen bester Farbunterscheidung bei der Taube bei 450nm, 510nm, 530nm und 600nm. Hierbei weicht lediglich das Minimum bei 530nm um 10nm von dem des Huhns ab. Das beim Huhn breite Minimum im langwelligen Bereich zwischen 570nm und 600nm ist bei der Taube spektral begrenzter und liegt bei 600nm.

Auch die anderen Autoren fanden Minima, die sehr gut mit denen des Huhns übereinstimmen, allerdings wurde oft im kurzwelligen Bereich nicht weit genug zum UV- Bereich hin getestet, weshalb das Minimum bei 450nm oft nicht entdeckt wurde.

Eine Stelle bester Unterscheidungsfähigkeit im langwelligen Bereich konnte, ohne Ausnahme, in allen Studien nachgewiesen werden. Ihre genaue spektrale Position variiert hier stärker, als bei den anderen Minima. Der Bereich, in dem das Minimum ausfindig gemacht werden konnte, reicht von 580nm (Hamilton & Coleman 1933), 585nm (Riggs *et al.* 1972), 595nm (Emmertson & Delius 1980, Wright & Cumming 1971), 600nm (Wright 1978, 1972, Palacios *et al.* 1990a, b, Jitsumori 1978, Schneider 1972, Blough 1972) bis zu 610nm (Shepard 1965). Auch beim Huhn ist das Minimum im langwelligen Bereich recht breit und zieht sich über einen spektralen Bereich von ca. 30nm (570nm bis 600nm). Die ebenfalls große Bandbreite bei der Taube im langwelligen Spektralbereich, könnte ein weiterer Hinweis darauf sein, dass verschiedene Carotinoidmischungen in den Öltröpfchen des L- Zapfens vorkommen. Dies könnte sich entweder auf das Vorkommen verschiedener Öltröpfchen- Zapfen-Kombinationen in einem einzelnen Individuum beziehen, wie in der vorliegenden Studie beim Antwerpener Bartzwerghuhn angenommen, oder auf das Vorkommen verschiedener Kombinationen in getrennten Individuen, wie bei der

Rotwangen- Schmuckschildkröte *Pseudemys scripta elegans* (Arnold & Neumeyer 1987).

Auffallend bei den $\Delta\lambda$ - Funktionen, sowohl vom Amethystohrkolibri, als auch von der Taube, ist der sehr flache Verlauf. Die Minima und Maxima sind dadurch recht schwer auszumachen und zudem durch das Fehlen extrem niedriger oder hoher Werte oft nur schwach belegt.

Ein Grund hierfür könnte die Anatomie des Auges bei Kolibri und Taube darstellen. Beide Arten sind auf das freie Fliegen spezialisiert und besitzen daher anatomische Besonderheiten, die beim Huhn als Bewohner des Bodens und der niedrigen Waldetagen fehlen.

Bei Kolibri und Taube existieren zwei spezialisierte Stellen in der Retina, die sogenannten Fovae. Die *Fovea centralis* liegt in der Nähe der optischen Achse und dient dem lateralen, monokularen Sehen. Für das binokulare Fixieren eines frontalen Objektes nutzt der Vogel hingegen die *Fovea temporalis* (Wallman & Letelier 1993). Diese liegt nicht in der Mitte in der Nähe der optischen Achse, sondern seitlich im Auge.

Eine weitere Besonderheit des Taubenauges stellen die zwei unterschiedlichen, fovealen Felder dar. Sie werden, aufgrund der jeweils vorherrschenden Farbe der dort befindlichen Öltröpfchen, als „rotes Feld“ und „gelbes Feld“ bezeichnet (Mariani & Leure- duPree 1978). Im roten Feld befindet sich die *Fovea temporalis*, im gelben Feld, kurz unterhalb des roten Feldes, liegt die *Fovea centralis*. Mit dem dorsal gelegenen roten Feld überblickt die Taube den Boden vor sich, mit dem gelben Feld dagegen alles, was sich auf Augenhöhe vor oder seitlich von ihr befindet (Wallman & Letelier 1993).

Durch die flache Augapfelform besitzt die Taube eine recht kurze primäre optische Achse, woraus ein weites visuelles Feld resultiert, mit dem die am Boden fressenden Vögel schnell ein großes Areal überblicken können. Der Nachteil ist jedoch, dass das auf die Retina projizierte Bild relativ klein ist und weniger Details wahrgenommen werden können (Waldvogel 1990). Dieser Nachteil wird mithilfe der zwei verschiedenen visuellen Felder ausgeglichen, die

es der Taube ermöglichen, entlang mehr als einer visuellen Achse scharf zu sehen.

Falls Kolibri und Taube bei den Dressurexperimenten beide Foveae, bzw. visuellen Felder, benutzt haben, könnte dies eine Erklärung für deren flachen Verlauf sein.

Beim Huhn kommen keine Fovae vor. Stattdessen lässt sich die Retina in ein dorsales und ein ventrales Feld unterteilen. Diese Felder unterscheiden sich jedoch lediglich in ihrer spektralen Empfindlichkeit im kurzwelligen Bereich und nicht, wie bei der Taube, in der vorherrschenden Farbe ihrer Öltröpfchen. Daher kann ein Einfluss verschiedener Fovae oder Felder auf die $\Delta\lambda$ - Funktion mit hoher Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden.

Im Gegensatz zu den neognathen Tauben, Kolibris und Hühnern gehört der Strauß zu den paläognathen Vögeln. Neuere molekulargenetische Untersuchungen bestätigen die frühere Annahme, dass die paläognathen Vögel ein Monophylum darstellen und sich aus der ältesten Nebenlinie der Klasse Aves entwickelt haben (Sibley & Ahlquist 1990, Ericson *et al.* 2006, Slack *et al.* 2006, van Tuinen *et al.* 2006). Als nächste Verwandte gelten die Hühnerartigen (Galliformes) und die Gänseartigen (Anseriformes) (z. B. Sibley & Ahlquist 1990, Ericson *et al.* 2006, Slack *et al.* 2006, van Tuinen *et al.* 2006, Hackett *et al.* 2008, Plum *et al.* 2015). Die Familie der Strauße besteht aus nur einer Art, dem afrikanischen Strauß *Struthio camelus*. Es gibt heute nur noch drei rezente Unterarten.

Verhaltensexperimente zum Farbsehen des Straußes wurden 2004 von M. Hoffmann im Rahmen einer Diplomarbeit und einer darauffolgenden Dissertation vorgenommen. Das untersuchte männliche Individuum gehört zur Unterart „Südafrika- Strauß“ *Struthio camelus australis*. Die Dressurexperimente zur Wellenlängenunterscheidungsfähigkeit wurden im Straußenstall des Neuwieder Zoos durchgeführt. Die angewendete Dressurmethode ähnelt der der vorliegenden Arbeit, allerdings wurden dem Versuchstier drei farblich beleuchtete Testfelder präsentiert, von denen zwei gleichfarbig und eines andersfarbig waren. Der Strauß wurde darauf dressiert zu generalisieren, d.h. unabhängig von

dessen Farbe immer das andersfarbige Testfeld (Dressurwellenlänge) zu wählen und seine Wahl durch Picken am Feld anzuzeigen. Es wurden insgesamt acht verschiedene Dressurwellenlängen im Bereich von 392nm bis 621nm ausgewählt, die gegen spektral benachbarte Wellenlängen getestet wurden. Die verschiedenen monochromatischen Lichter wurden, gemäß der vorher gemessenen spektralen Empfindlichkeitsfunktion des Straußes, auf die gleiche subjektive Helligkeit eingestellt.

Die so ermittelte $\Delta\lambda$ - Funktion ist in Abb. 32 dargestellt. Zum besseren direkten Vergleich der beiden Tierarten, wurde als Beispiel für die $\Delta\lambda$ - Funktion des Huhns, die erste ermittelte $\Delta\lambda$ - Funktion von Huhn Henriette graphisch darübergerlegt.

Hoffmann konnte insgesamt zwei Stellen bester Wellenlängenunterscheidung beim Strauß ausmachen. Sie liegen im kurzwelligen Spektralbereich zwischen 402,5nm ($\Delta\lambda = 21\text{nm}$) und 452nm ($\Delta\lambda = 22\text{nm}$) und im langwelligen Bereich bei 596,5nm ($\Delta\lambda = 7\text{nm}$). Eine dritte Stelle wird in mittelwelligen Bereich um 500nm vermutet. Diese konnte in den Experimenten nicht nachgewiesen werden, da im fraglichen Bereich zwischen 501nm und 530nm nicht eng genug getestet wurde. Allerdings deuten die steilen Flanken der Funktion links und rechts von 500nm darauf hin, dass die Funktion hier ein weiteres Minimum besitzen könnte.

Beim Huhn wurde ein Minimum bei 495nm - 509nm ermittelt, welches mit dem vermuteten Minimum beim Strauß übereinstimmen würde. Auch im langwelligen Bereich um 600nm stimmen die Minima von Strauß und Huhn recht gut überein. Hier ist der $\Delta\lambda$ - Wert beim Strauß mit 7nm im Vergleich zu den Werten des anderen Minimums ($\Delta\lambda = 21\text{nm}$ und 22nm) auch deutlich niedriger. Auch im kurzwelligen Bereich weisen beide Funktionen ein Minimum auf. Sowohl beim Strauß, als auch beim Huhn liegt dieses um 450nm.

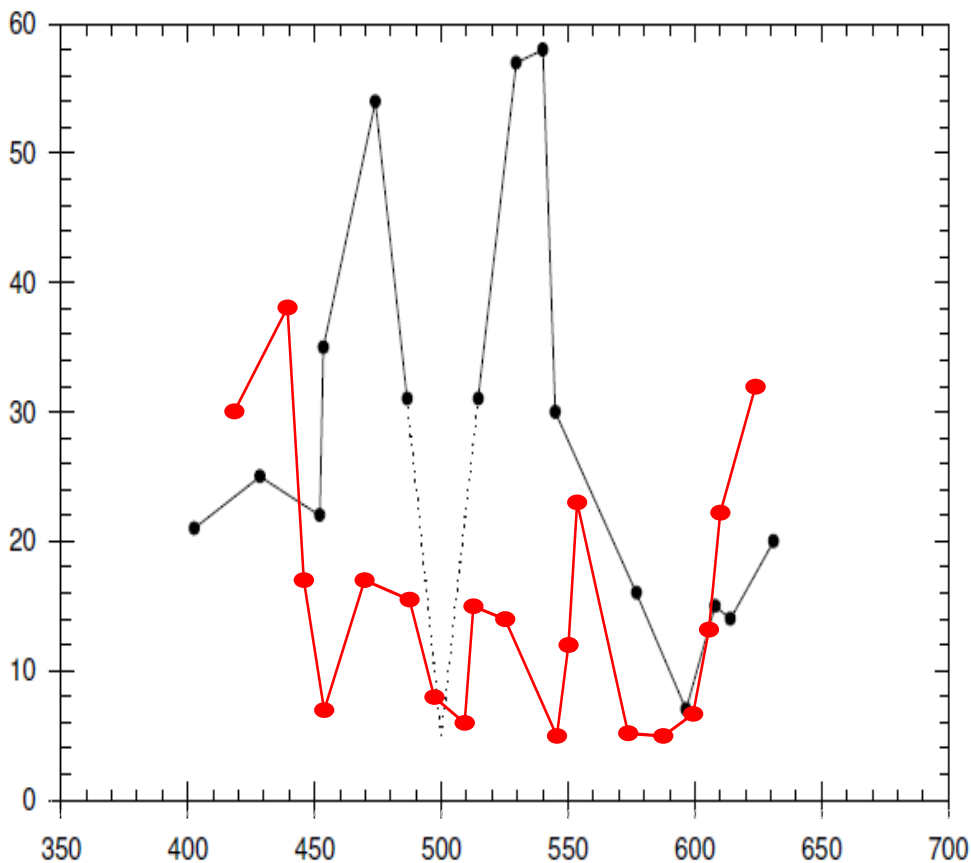


Abb. 32: $\Delta\lambda$ - Funktionen des Vogel Strauß (schwarze Linie, nach den Daten aus Hoffmann 2004) und Huhn Henriette (rote Linie, Simon 2010)

Deutlich unterschiedlich verlaufen die beiden $\Delta\lambda$ - Funktionen hingegen an der beim Huhn ermittelten vierten Stelle bester Farbunterscheidung um 540nm - 550nm. Hier weist die Funktion des Straußes eindeutige, hohe $\Delta\lambda$ - Werte auf. Die Ursache hierfür liegt ebenfalls in den unterschiedlichen Rezeptorkurven (mit Öltröpfchen) der beiden Tierarten. Da die Photopigmente beider Arten jedoch sehr ähnlich sind, muss bei 545nm das Minimum beim Huhn und das Maximum beim Strauß von unterschiedlichen Öltröpfchenkombinationen im L- Zapfen herrühren.

Während sich beim Huhn in eben diesem Spektralbereich die Empfindlichkeitskurven von M- und L-Zapfen (beide mit einem vermuteten Y-Typ-Öltröpfchen) schneiden, kommt der Überschneidungsbereich von M- und L-Zapfen beim Strauß erst bei ca. 575nm vor (Minimum der $\Delta\lambda$ - Funktion bei 596,5nm). Dies lässt sich darauf zurückführen, dass beim Strauß bislang nur die Kombination des L- Zapfens mit roten Öltröpfchen bekannt ist. Eine Kombination

mit orangen oder gelb gefärbten Öltröpfchen, wie beim Huhn vermutet, wurde beim Strauß bisher noch nicht entdeckt.

Ein weiterer deutlicher Unterschied sind die $\Delta\lambda$ -Werte der beiden Tierarten. Während beim Strauß die Minimalwerte oft recht hoch liegen, sind sie bei allen getesteten Hühnern immer deutlich unter $\Delta\lambda = 10\text{nm}$ und überschreiten auch an Stellen schlechtester Wellenlängenunterscheidung die „40nm-Linie“ nicht. Beim Strauß hingegen steigen die Werte bei schlechter Unterscheidung bis 58nm. Eine Erklärung hierfür könnten die Empfindlichkeitskurven der Photorezeptoren liefern (Abb. 33).

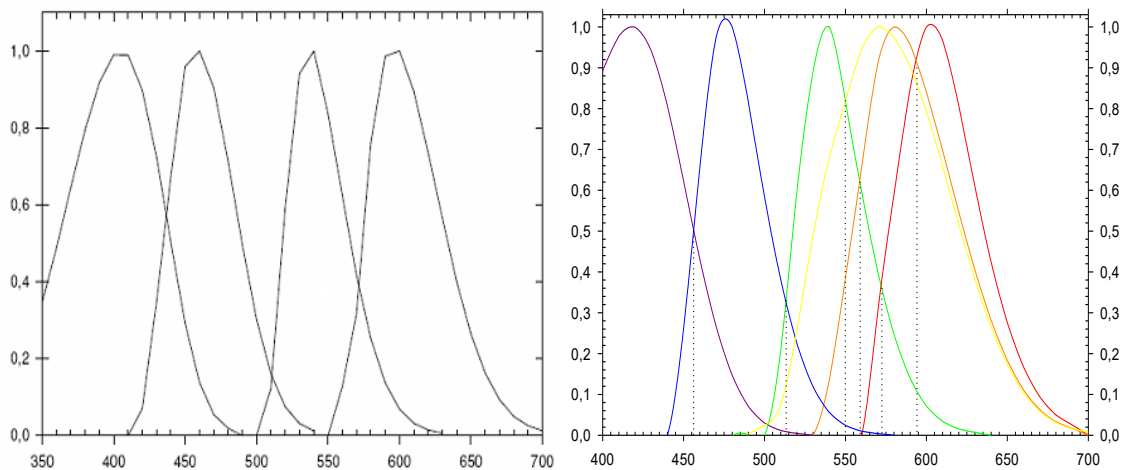


Abb. 33: Effektive spektrale Empfindlichkeiten der Photorezeptoren mit Öltröpfchen beim Strauß (links, nach den Daten aus Hoffmann 2004) und Huhn (rechts, Simon 2010)

Ordinate: Relative Empfindlichkeit der Photorezeptoren

Abszisse: Wellenlänge in nm

Beim Strauß liegen die jeweiligen Maxima der Empfindlichkeitskurven weiter auseinander als beim Huhn. Dies wird vor allem im langwelligen Spektralbereich deutlich, da hier beim Huhn, außer der Kombination des L-Zapfens mit einem roten Öltröpfchen, zusätzlich die Kombinationen mit orangen und gelben Öltröpfchen angenommen werden. Der größere Abstand zwischen den Maxima könnte für die generell höher liegenden $\Delta\lambda$ -Werte verantwortlich sein. Durch die weiter auseinander liegenden Empfindlichkeitskurven verbreitern sich auch die Bereiche, in denen jeweils nur ein einziger Zapfentyp aktiv ist. Dadurch steigen hier auch die $\Delta\lambda$ -Werte höher. Die Wellenlängenbereiche, in denen sich die

Kurven überschneiden, sind hingegen schmaler, was zur Folge hat, dass hier die $\Delta\lambda$ -Werte nicht so tief abfallen. Durch dieses Zusammenspiel liegen die einzelnen Werte der gesamten $\Delta\lambda$ -Funktion beim Strauß höher.

Auch die unterschiedlichen Lebensräume und die damit verbundenen Lichtverhältnisse könnten Aufschluss über die Unterschiede in den $\Delta\lambda$ -Funktionen der beiden Tierarten geben. Die Vorfahren der heutigen Haushühner, wie die immer noch rezent vorkommenden wilden Kammhühner, müssen in den unterschiedlichsten Lebensräumen zurechtkommen. Bei der Nahrungssuche im lichten Unterholz müssen die Tiere immer auf der Hut vor Fressfeinden sein. Diese nutzen das Wechselspiel von Licht und Schatten zwischen den Pflanzen des Unterwuchses zur Tarnung und zum Anschleichen aus. Viele Fressfeinde besitzen zusätzlich ein tarnendes Muster auf ihrem Gefieder oder Fell. In solch einer Umgebung mit wechselnder Beleuchtung ist es für die Hühner von Vorteil und oftmals schlicht überlebensnotwendig, Objektfarben unabhängig von ihrer Helligkeit vom Hintergrund unterscheiden zu können (Osorio *et al.* 2000). Auch für die Futtersuche im dämmerigen Unterwuchs und auf Flächen, die im grellen Sonnenlicht liegen, ist diese Fähigkeit für die Hühner unerlässlich. Der Strauß hingegen ist in den Savannen Afrikas beheimatet und muss in seiner natürlichen Umgebung nicht mit gravierenden Beleuchtungsunterschieden zurechtkommen. In diesem hellen Lebensraum genügt für die Erkennung von Objekten das achromatische Kontrastsehen (Osorio *et al.* 2000).

Zusammenfassend lassen sich folgende Aussagen treffen: Bei Taube und Kolibri ist aufgrund der flachen Verläufe ihrer $\Delta\lambda$ -Funktionen die Kantenfilterwirkung der Öltröpfchen kaum zu erkennen. Beim Huhn dagegen zeigen die $\Delta\lambda$ -Funktionen die Kantenfilterwirkung der Öltröpfchen deutlich durch eindeutige Maxima mit hohen $\Delta\lambda$ -Werten und ebenfalls eindeutige Minima mit niedrigen $\Delta\lambda$ -Werten. Beim Kolibri zeigt die $\Delta\lambda$ -Funktion ein Minimum im UV-Bereich des Spektrums bei 420nm - 425nm, bzw. 400nm, was auf das Vorhandensein eines UV-Rezeptors hindeutet. Dieses Minimum liegt bei Taube und Huhn, die einen Violett-Rezeptor besitzen, bei 450nm. Aufgrund des Vorhandenseins von zwei Stellen bester Unterscheidung bei 540nm und 600nm (und insgesamt fünf Stellen bester Farbunterscheidung) ziehen Emmerton und Delius den Schluss, dass bei

der Taube verschiedene Öltröpfchen- Zapfen- Kombinationen vorkommen können. Palacios *et al.* (1990a, b) und Palacios und Varela (1992) diskutieren deshalb 2-3 verschiedene Photorezeptortypen im mittel- und langwelligen Bereich und vermuten, dass Tauben anstelle eines tetrachromatischen Farbensehens ein pentachromatisches besitzen könnten. Sie versuchten, dies durch additive Farbmischung zu beweisen und konnten zeigen, dass weder bei 520nm noch bei 590nm zwei Farben ausreichen, um in der Mischung eine Gleichheit (und 50% Wahlhäufigkeit) zu erreichen. Ein endgültiger Nachweis für pentachromatisches Farbensehen ist durch Farbmischexperimente nicht möglich, da hierfür im untersuchten Spektralbereich immer nur zwei unterschiedliche Zapfen aktiv sein dürften, um unter 50% Wahlhäufigkeit zu fallen. Es sind aber immer mehr als 2 Zapfen aktiv. Wegen der vier Stellen bester Unterscheidung ist auch das Farbensehen der Hühner höchstwahrscheinlich pentachromatisch. Der Strauß und wahrscheinlich die meisten tagaktiven Vögel (z.B. Hoffmann 2004, Goldsmith & Butler 2005, Goldsmith 2007) besitzen dagegen ein tetrachromatisches Farbensehen.

7. Ökologische Bedeutung der Öltröpfchen und der Stelle bester Wellenlängenunterscheidung bei 540nm

Bei der genauen farblichen Unterscheidung von Nahrung und Umgebung, bzw. dem Detektieren von Fressfeinden, spielen die Öltröpfchen der Retina höchstwahrscheinlich eine entscheidende Rolle. Durch ihre besonderen physikalischen Eigenschaften und ihre Wirkweise ermöglichen sie es dem Tier, mit demselben Zapfentyp unterschiedliche Spektralbereiche visuell feiner zu untergliedern und selbst feinste Farbunterschiede noch wahrnehmen zu können.

Neben diesen bereits besprochenen Eigenschaften und Wirkweisen der farbigen Öltröpfchen, z. B. als Kantenfilter, zur Reduktion farblicher Abweichungen oder zur Kontrastverbesserung, gibt es auch andere Sichtweisen bezüglich der Funktion von Öltröpfchen. Walls beispielsweise argumentierte, dass aufgrund der fehlenden roten Öltröpfchen in der Fovea von Tauben möglicherweise gar keine Funktion der Öltröpfchen bei der Farbwahrnehmung vorhanden sei. (Walls 1942). Für ihn schien es unlogisch, dass gerade an der Stelle schärfsten Sehens die

Fähigkeit zur Farbunterscheidung an jenem Ende des Spektralbereichs fehlen sollte. Walls vermutete, dass sowohl die roten, als auch die gelben Öltröpfchen in der Taubenretina der Kontrastverbesserung unter verschiedenen Bedingungen dienten. Zusätzlich schrieb er den gelben Öltröpfchen eine Funktion bei der Reduktion farblicher Aberration und Lichtstreuung aufgrund kürzerer Wellenlängen zu. Diese Funktion würde jener entsprechen die, beispielsweise beim Menschen, die gelblich gefärbte Linse übernimmt (www.pigeon.psy.tufts.edu, Walls 1942). Weiterhin könnten gelbe Öltröpfchen helfen, den Kontrast zwischen einem gegen den blauen Himmel betrachteten Objekt und dem Hintergrund zu verbessern. Rote Öltröpfchen hingegen könnten helfen, ein Objekt vor grünem Hintergrund besser zu sehen (Walls 1942). Diese Annahme wird durch das Vorhandensein der spezialisierten Felder im Taubenauge gestützt: mit dem ventral gelegenen gelben Feld betrachtet der Vogel Objekte, die sich seitlich und auch über ihm befinden und mit dem roten Feld Objekte, die sich direkt vor seinem Schnabel, bzw. unter ihm befinden (Sillman 1973, Wallman & Letelier 1993). So könnte die Taube, sowohl von oben angreifende Greifvögel gegen den blauen Himmel, als auch Körner auf dem oftmals grünen Untergrund bei der Futtersuche auf dem Boden leicht und schnell erkennen (Sillman 1973).

Bei Antwerpener Bartzwerghühnern könnten die gelben und roten Öltröpfchen, wie bei der Taube, eine ähnliche Funktion bezüglich der Nahrungssuche und dem Sichten eines Fressfeindes haben. Bei ihnen sind die natürlichen Verhaltensweisen ihrer Vorfahren, des roten Kammhuhns, noch weitgehend erhalten geblieben und nicht durch die Zucht verloren gegangen. Bei Freilandhaltung kann man beispielsweise das angeborene Fluchtverhalten in bodennahes Gebüsch beobachten, wenn am Himmel ein Greifvogel gesichtet wird und durch einen spezifischen Warnruf des Entdeckers alle restlichen Gruppenmitglieder darauf aufmerksam gemacht wurden. Die Tiere bleiben so lange lautlos und geduckt auf dem Boden sitzen, bis die Gefahr vorbei ist. Auch bei der Nahrungssuche kann man viele angeborene Verhaltensweisen wiedererkennen. Die Gruppe sucht sowohl im Gebüsch an den Blattunterseiten, als auch auf offeneren Wiesenflächen nach Insektennahrung oder pickt gezielt

die Samen von den Ähren der Gräser. Antwerpener Bartzwerge sind, wie die beschriebenen Wildhuhnarten, Generalisten und ernähren sich neben unzähligen Insektenarten, Samen und Pflanzenteilen auch von verschiedenen Früchten und kleinen Wirbeltieren, wie beispielsweise Eidechsen. Sie suchen ihre Nahrung nicht nur durch reines „Absammeln“, sondern auch aktiv durch emsiges Kratzen in der Laubschicht und im Boden (z.B. Collias & Collias 1967).

Eine sehr gute und ausgeprägte Unterscheidungsfähigkeit im langwelligen Bereich des Spektrums findet sich auch bei Schildkröten. Diese spielt, zusätzlich zur Nahrungssuche, auch im Sozialverhalten eine wichtige Rolle. So haben sich im Laufe der Evolution, aufgrund der guten Farbwahrnehmung im langwelligen Spektralbereich, spezifische anatomische Merkmale und Verhaltensweisen (z.B. bei der Balz) herausentwickelt. Sowohl Schildkröten als auch Hühner nutzen die Farbe Rot als innerspezifische Signalfunktion. Ein Erkennen dieser Farbe ist für sie bei Balz und Partnerwahl von großer Bedeutung. Bei der Rotwangenschmuckschildkröte zeigt bereits der deutsche Trivialname an, dass rote Markierungen im Gesichtsbereich vorhanden sind. Diese dienen den Tieren dazu, die Stärke, Gesundheit und den sozialen Rang eines anderen Individuums richtig einzuschätzen und das eigene Verhalten adäquat darauf abzustimmen (z.B. Kampf-, Flucht-, oder Balzverhalten). Beim Huhn dient der rote Kamm, die roten Kehllappen und bei manchen Rassen auch die rote Gesichtshaut selbst diesem Zweck (z.B. Smith & Evans 2009). Die natürliche Präferenz für Rottöne zeigte sich auch in den einzelnen Experimenten. So zeigten alle Versuchstiere unabhängig voneinander eine sehr hohe Motivation in den Versuchsdurchgängen mit langwelligen Dressurfarben. Dies äußerte sich in vermehrtem, kraftvollem Picken auf das Dressurtestfeld (siehe auch Kapitel Z2: Präferenzen und Motivation).

Wie bereits erwähnt, müssen die Tiere in unterschiedlichen Lebensräumen mit starken Unterschieden und Änderungen in der Umgebungshelligkeit zurechtkommen. Sie müssen sowohl Feinde als auch Futter zuverlässig erkennen und unterscheiden können. In Bezug auf die tierische Kost ist es unerlässlich, dass Warnfarben gut erkannt werden können. So werden

beispielsweise die Farbkombinationen „Schwarz- Rot“ (Roper & Cook 1989) und „Schwarz- Gelb“ (persönliche Beobachtung) weitestgehend gemieden. Auch das Erkennen von Farbveränderungen der Nahrung, die auf einen unreifen oder bereits verdorbenen Zustand hinweisen, sind wichtig und oft überlebensnotwendig (Sillén- Tullberg 1985a, b, Roper & Cook 1989, Roper 1990, Schuler & Roper 1992, viele Studien von Mary F. Willson, z.B. Willson *et al.* 1990).

Neben den roten und gelben Öltröpfchen gibt es auch orange Öltröpfchen. Diese sind nicht nur bei verschiedenen Schildkrötenarten wie der Rotwangen- Schmuckschildkröte *Pseudemys scripta elegans* (Arnold & Neumeyer 1987, Kolb 1982, Kolb *et al.* 1987, Ives *et al.* 1983, Ventura *et al.* 2001), der Amerikanischen Sumpfschildkröte *Emydoidea blandingii* (Lipetz 1984) und der Chinesischen Dreikiel- Schildkröte *Geoclemys reevesii* (Ohtsuka 1985) belegt, sondern auch bei diversen Vogelarten, so z.B. bei Tauben *Columba livia* (Bowmaker 1977, Mariani & Leure- duPree, 1978), Hühnern (Bowmaker & Knowles 1977), Truthühnern *Meleagris gallopavo* (Hart *et al.* 1999), Stockenten *Anas platyrhynchos var. domesticus* (Rahman *et al.* 2007 a), Dickschnabelkrähen *Corvus macrorhynchos* (Rahman *et al.* 2007 b, 2010) und Trauerschnäppern *Ficedula hypoleuca* (Zueva *et al.* 2003). Eine Kombination des L- Zapfens mit orangen Öltröpfchen konnte zweifelsfrei bei der Rotwangen- Schmuckschildkröte *Pseudemys scripta elegans* (Arnold & Neumeyer 1987), beim Truthuhn *Meleagris gallopavo* (Hart *et al.* 1999) und bei der Chinesischen Dreikiel- Schildkröte *Geoclemys reevesii* (Ohtsuka 1985) nachgewiesen werden, wobei bei letzterer auch die Kombination orangefarbener Öltröpfchen mit dem M- Zapfen und dem Hauptzapfen der Doppelzapfen bekannt ist (Ohtsuka 1985).

Die Stelle bester Wellenlängenunterscheidung bei 540nm resultiert höchstwahrscheinlich aus der Kombination des L- Zapfens mit einem orangen, bzw. gelblichen Öltröpfchen. Dies lässt sich aus der Übereinanderlegung der effektiven Zapfenempfindlichkeitskurven mit der $\Delta\lambda$ - Funktion (Abb.31) herauslesen. Das Minimum bei 540nm liegt demnach genau in den Überschneidungsbereichen des M- Zapfens (in Kombination mit einem gelben

Öltröpfchen) mit den jeweiligen Kurven des L- Zapfens in Kombination mit einem gelben, bzw. orangen Öltröpfchen. Taube und Huhn sind bisher die einzigen Spezies, bei denen ein Minimum bei 540nm nachgewiesen wurde.

Die beim Huhn bisher unbekannteste Steller bester Unterschiedsempfindlichkeit bei 540nm könnte von Vorteil sein, da sie die Farbunterscheidung im Spektralbereich „Grün“ verbessert. Eine Unterscheidung verschiedener Grün-Nuancen könnte bei der Einschätzung unterschiedlicher Fruchtreifegrade und der nutritiven Qualität verschiedenster Pflanzenteile hilfreich sein. So ist ein sattes Grün, beispielsweise bei Gräsern, Klee und diversen Futterkräutern, ein gutes Indiz für die Gesundheit einer Pflanze und somit auch für deren hohe Wertigkeit als Nahrung. Ebenso kann beispielsweise eine grüne Farbe bei der Frucht des Schwarzen Nachtschattens (*Solanum nigrum*) deren Unreife und somit deren Giftigkeitsgrad anzeigen. In der Literatur wird berichtet, dass „zum Teil Hühner nach dem Fressen von giftigen, unreifen Beeren verenden“ (Habermehl & Ziemer 1999). Daher ist der Schwarze Nachtschatten auch unter dem Trivialnamen „Hühnertod“ bekannt. Grüne Beeren werden von Hühnern dementsprechend in der Regel nicht angerührt, wohingegen schwarz verfärbte, reife Beeren mit Vorliebe als Delikatesse gefressen werden (eigene Beobachtungen).

Auch der ursprüngliche Lebensraum der Wildhühner könnte eine Erklärung für die gute Farbunterscheidung im Grünbereich des Spektrums liefern. Die Wildhühner leben im Schutz des Dickichts im Unterholz, sie suchen aber auch auf freien Flächen wie Waldlichtungen und am Waldrand nach Nahrung, solange geeignete Versteckmöglichkeiten am Boden vorhanden sind (siehe Einleitung, Kapitel 2 „Zur Geschichte des Haushuhns“). Eine gute Wahrnehmung von Grün- und Rottönen vor und auf den unterschiedlich gefärbten Hinter- und Untergründen ist überlebenswichtig. Die Tiere müssen sowohl rote Früchte vor grünem Hintergrund, als auch geeignete, reife Samen und Beeren auf dem Boden sehen und von den ungeeigneten unreifen unterscheiden können.

Ähnliche visuelle Anforderungen werden auch an Tauben gestellt. Von den weltweit 300 Arten sind die meisten fast ausschließlich Pflanzenfresser und bewohnen eine Vielzahl verschiedener Lebensräume. Die höchste Anzahl der Arten bewohnt Wälder (z.B. Wälder in den Ebenen, Regenwälder, Wälder an der

Baumgrenze in Gebirgen, etc.), einige wenige Arten hingegen Randgebiete von Wüsten und Trockensteppen (Rösler 1996). Ihre Hauptverbreitungsgebiete liegen in Südasien und Australien. In der Paläarktis kommen 29 Taubenarten vor. In Mitteleuropa sind es hingegen nur 5 Arten (Gibbs *et al.* 2001). Anders als Hühner und viele andere samenfressende Vögel sind Tauben nicht in der Lage, Körner oder Samen mit dem Schnabel zu enthülsen. Die Nahrung wird unzerkleinert verschluckt (Rösler 1996). Noch unreife Teile, die beispielsweise an Beeren, Früchten und Samen zu finden sind, können somit nicht mechanisch entfernt oder aussortiert werden. Eine visuelle Erkennung solcher oftmals giftiger Nahrungsbestandteile ist daher auch für die Tauben überlebenswichtig.

Wie bei den Hühnern, könnte auch bei Tauben eine gute Farbwahrnehmung bei der Partnerwahl ebenfalls von hoher Bedeutung sein. Obwohl die mitteleuropäischen Taubenarten, bis auf kleinere, glänzende Gefiederbereiche z.B. am Hals, eher schlicht gefärbt sind, sind ihre nahen Verwandten in südlicheren Verbreitungsgebieten, wie beispielsweise die vielen Arten der Fruchttauben in den Regenwäldern, schillernd bunt gefärbt. Ein mattes Gefieder und blasse Farben könnten für die Artgenossen (genau wie bei den Hühnern) ein Indiz für schlechte Gesundheit sein.

8. Die Wirkung der Öltröpfchen auf das Farbsehen

Auf den ersten Blick wirkt die Schmälerung der einzelnen Photorezeptorspektren durch die farbigen Öltröpfchen für das Farbsehen eher weniger zuträglich. Allerdings belegen Studien, dass durch die Kantenfilterwirkung der Öltröpfchen nicht nur das Farbsehen, sondern auch die Farbkonstanz verbessert werden kann (Toomey *et al.* 2015). Auch wird der Einfall von Streulicht durch die farbigen Öltröpfchen reduziert (Govardovskii *et al.* 1981, Ives *et al.* 1983).

Zueva und Govardovskii untersuchten die Zusammenhänge von Öltröpfchen und Farbunterscheidung theoretisch und stellten die Hypothese auf, dass Tiere mit Öltröpfchen die (breitbandigen) Farben von Objekten besser unterscheiden können (Zueva 1982, Govardovskii 1983). Sie berechneten dazu die Farborte der Spektralfarben und stellten sie im Farbdreieck dar. Jeder Punkt im Farbdreieck gibt an, in welchem Verhältnis eine Farbe die drei Zapfentypen

erregt. An den Ecken des Dreiecks liegen die Farben, die ausschließlich einen der drei Zapfentypen erregen. Dies ist nur für den L- Zapfentyp der Fall. In Govardovskii 1983, Figure 1 A sind die Farborte der Spektralfarben (der Spektralfarbenzug) für Photorezeptoren einmal ohne Öltröpfchen und einmal mit Öltröpfchen dargestellt. Die dünne Linie mit den dunklen Punkten, stellt den Spektralfarbenzug ohne Öltröpfchen dar. Sie wurde nomographisch erstellt, wobei drei Zapfenempfindlichkeitsspektren des Huhns (P562, P507 und P467) als Grundlage verwendet wurden (Govardovskii 1983, Figure 1 A). Wegen der starken Überlappung der Empfindlichkeitsspektren erregt jede Spektralfarbe zwischen 400nm und 560nm alle drei Zapfentypen mehr oder weniger stark und deshalb verläuft der Spektralfarbenzug weitgehend innerhalb des Dreiecks. Die dickere Linie mit den offenen Kreisen stellt den Spektralfarbenzug mit Öltröpfchen dar. Sie folgt den Seitenlinien des Farbendreiecks und nutzt den Bereich des Farbendreiecks fast vollständig, denn jede Spektralfarbe erregt nur jeweils zwei der drei Zapfentypen (Govardovskii 1983).

Ein ähnliches Ergebnis zeigten Berechnungen für die Wirkung der Öltröpfchen bei der Schildkröte (siehe Neumeyer 1998, Fig. 8.6). Die dunklen Punkte sind die Farborte von 50 Farbpapieren (HKS- Papiere). Sie liegen im Dreieck mit Öltröpfchen deutlich voneinander getrennt und sind deshalb vermutlich besser unterscheidbar als ohne Öltröpfchen (Neumeyer 1998).

Ein anderes theoretisches Modell zur Veranschaulichung der Unterschiede in der Farbwahrnehmung mit und ohne Öltröpfchen stellt der Farbraum dar. Aus den Empfindlichkeitsspektren der Zapfen und dem Spektrum des von einem farbigen Objekt reflektierten Lichts, kann man für jede Farbe einen Punkt im Raum berechnen. Der durch die Summe der einzelnen Farborte entstehende Farbkörper ist ohne Öltröpfchen (siehe Vorobyev 2003, Fig. 2.a(i) am Beispiel der Blaumeise *Cyanistes caeruleus*, *Syn. Parus caeruleus*) viel kleiner. Er liegt im Inneren des Farbraumes und füllt diesen nicht aus. In Kombination mit Öltröpfchen (siehe Vorobyev 2003, Fig. 2.b(ii) am Beispiel der Blaumeise *Cyanistes caeruleus*, *Syn. Parus caeruleus*) ist der Farbkörper so stark erweitert, dass er den Farbraum fast bis zu dessen Begrenzungen ausfüllt. Dies bedeutet

gleichermaßen, dass der Abstand der einzelnen Farbörter zueinander vergrößert ist und dadurch die Farbunterscheidung verbessert wird.

Auch im Verlauf der $\Delta\lambda$ - Funktionen des Huhns kann man die Wirkung der Öltröpfchen als Kantenfilter erkennen: alle $\Delta\lambda$ - Funktionen zeigen jeweils vor und nach einem Minimum sehr steile Flanken (Abb. 31). Diese Bereiche zeigen an, wo genau das entsprechende Öltröpfchen zum kurzwelligen Bereich hin „abschneidet“, d.h. ab welcher Wellenlänge es lichtundurchlässig ist und ab welcher Wellenlänge es wieder Licht durchlässt. Diese Schmälerung der Bandbreite eines Zapfentyps grenzt wiederum die Überschneidungsbereiche mit den jeweils spektral benachbarten Zapfentypen scharf ein und verbessert so die Wellenlängenunterscheidung.

Im Falle des Huhns könnte das Vorkommen verschiedenfarbiger Öltröpfchen in den Photorezeptoren nicht nur die Wahrnehmung einzelner Farben im Spektrum verbessern, sondern auch weitere funktionelle Zapfentypen hervorrufen. Legt man die Hypothese zugrunde, dass der L- Zapfen nicht nur in Kombination mit einem roten, sondern zusätzlich in Kombination mit einem gelben Öltröpfchen vorkommt, so ergeben sich dadurch insgesamt fünf funktionelle Zapfentypen: V- Zapfen mit einem transparenten, S- Zapfen mit einem klaren, M- Zapfen mit einem gelben, L- Zapfen mit roten und L- Zapfen mit gelben Öltröpfchen. Arbeiten die beiden „L- Zapfen- Typen“ als zwei unterschiedliche, voneinander unabhängige Rezeptortypen, so unterscheiden sie sich auch in ihren jeweiligen spektralen Empfindlichkeitskurven. Im Spektralbereich von 590nm-600nm, in dem sich nun diese beiden Empfindlichkeitskurven überlappen, müsste die $\Delta\lambda$ - Funktion ein Minimum aufweisen. Tatsächlich zeigen die $\Delta\lambda$ - Funktionen aller Versuchstiere zwischen 570nm-600nm ein breites Minimum (siehe Abb. 31). Erweitert man die Hypothese dahingehend, dass beim Huhn außer den gelben eventuell noch orange Öltröpfchen (bzw. ähnlich hell gefärbte Carotinoidmischungen) vorkommen können, deren Empfindlichkeitskurven sich überlappen, so könnte der Bereich des breiten Minimums lückenlos damit erklärt werden. Diese Annahme wird durch die neueren Arbeiten von Wilby *et al.* und Toomey *et al.* bestärkt, die solche Carotinoidmischungen und deren Wirkung auf

die Farbwahrnehmung beim Haushuhn nachweisen konnten (Wilby *et al.* 2015, Toomey *et al.* 2015).

9. Mehr Photorezeptortypen als Photopigmente - Erhöhung der Photorezeptorzahl mit Hilfe farbiger Filter

Eine 1942 aufgestellte Hypothese von Ragnar Granit besagt, dass Vögel lediglich über ein einziges Photopigment verfügen und es nur aufgrund der Kombination dieses Sehpigments mit unterschiedlich gefärbten Öltröpfchen zur Aufspaltung in unterschiedliche Farbwahrnehmungen kommt (Krause 1893 zitiert in Detwiler 1943, Granit 1942). Die Aussage, dass es bei Vögeln nur ein einziges Photopigment gibt, wurde später von Kai Otto Donner im Rahmen seiner Dissertation aufgegriffen und eindeutig widerlegt (Donner 1953, 1958). Dagegen konnte die Hypothese einer Farbwahrnehmung basierend auf unterschiedlich gefärbten Öltröpfchen nicht so leicht verworfen werden (siehe auch Arikawa 2017). Um einen Farbeindruck zu generieren benötigt das Gehirn die Erregungsmuster verschiedener Photorezeptoren, deren spektrale Empfindlichkeitsbereiche sich unterscheiden und überschneiden müssen. Bei Vorhandensein eines einzelnen Erregungsmusters kann kein Farbeindruck entstehen („Prinzip der Univarianz“). Wenn man allerdings mit einbezieht, dass durch die unterschiedlichen Öltröpfchenkombinationen auch die spektralen Empfindlichkeiten der jeweiligen L- Zapfen in Kombination mit Y-, O- und R- Typ-Öltröpfchen unterschiedlich sind, könnte das Gehirn eventuell auch diese miteinander vergleichen und daraus einen Farbeindruck generieren, obwohl das Photopigment in allen drei Kombinationen dasselbe ist.

Bezogen auf die $\Delta\lambda$ - Funktion des Haushuhns bedeutet dies, dass die vier Minima (Stellen bester Wellenlängenunterscheidung) auf fünf funktionellen Zapfentypen beruhen, von denen zwei dasselbe Photopigment, aber unterschiedliche Öltröpfchen besitzen.

Nach einer von Jacobs *et al.* durchgeführten Studie, bedarf es in der neuronalen Verarbeitung in Retina und Gehirn keiner weiteren Neuerungen, um mit einem neuen Sehpigment sofort besser Farben unterscheiden zu können (Jacobs *et al.* 2007). Um die Auswirkung eines zusätzlichen Photopigments auf die

Farbunterscheidungsfähigkeit zu untersuchen, züchteten Jacobs und Kollegen im Vorfeld Mäuse, die sowohl das natürlich vorkommende „Maus- M- Pigment“, als auch das durch Insertion eines Transgens erzeugte „Mensch- L- Pigment“ besaßen. Bei den anschließenden Farbdressurexperimenten stellte sich heraus, dass sich die eigentlich dichromatischen Mäuse nach dieser Behandlung wie Trichromaten verhielten. Anders als bei menschlichen Probanden, ist eine ausgeglichene Verteilung von M- und L- Zapfen (ca. 50/50) in der Retina für die erfolgreiche Farbunterscheidung unbedingt erforderlich: Mäuse mit unausgeglichene M- und L- Zapfenverteilungen konnten keine Farben im getesteten M- /L- Spektralbereich voneinander unterscheiden. Eine Maus mit einer M/L- Verteilung von 44/56 hingegen konnte erfolgreich Lichter mit 500nm Wellenlänge von jenen mit 600nm unterscheiden (Jacobs *et al.* 2007).

Bei hypothetischer Übertragung auf die vorliegende Thematik bei den Hühnern könnte man annehmen, dass auch neu entstandene Öltröpfchenfarben, bzw. individuelle farbliche Unterschiede in der Carotinoidfärbung vollkommen ausreichen, um dem Träger eine neue Bandbreite an Farbwahrnehmungen zu eröffnen. Es wird zusätzlich angenommen, dass die Öltröpfchen schneller durch natürliche Selektion beeinflusst werden, als Opsine (Komponenten der Photopigmente) (Varela *et al.* 1993). Dies bedeutet wiederum eine schnelle Anpassung der Öltröpfchenfarben an Umgebungsveränderungen, bzw. neue Jagdtaktiken von Fressfeinden, was für die gesamte Tierart ein erheblicher Wettbewerbsvorteil im Überlebenskampf wäre.

Bezogen auf die vorliegende Arbeit könnte man das Minimum bei ca. 600nm, das ebenfalls bei allen Versuchstieren vorkommt, dementsprechend durch die Überschneidung der Kurven des L- Zapfens mit orangem und des L- Zapfens mit rotem Öltröpfchen erklären. Auch eine Überschneidung des L- Zapfens mit gelbem und des L- Zapfens mit rotem Öltröpfchen wäre möglich, da die Schnittstellen dieser Empfindlichkeitskurven sehr nahe beieinander liegen.

Die minimalen Unterschiede in den $\Delta\lambda$ - Funktionen der verschiedenen Versuchstiere lassen sich durch individuelle Unterschiede in der Intensität der Carotinoidfärbung und/oder in der Zusammensetzung der Carotinoide in den

Öltröpfchen erklären. Diese lassen sich wiederum z.B. auf Lebensalter und Ernährung zurückführen (Lopez-Lopez *et al.* 2008).

Im Falle des Minimums bei 545nm wurde eine Kombination des L- Zapfens mit einem gelben Öltröpfchen angenommen. Durch das Vorkommen unterschiedlicher Carotinoidmischungen (Stavenga & Wilts 2014, Toomey *et al.* 2015, Wilby *et al.* 2015) ist es auch möglich, dass es feine Abstufungen in den verschiedenen Öltröpfchenfarbkategorien (Y- Typ, O- Typ, R- Typ) gibt, die mit den bisherigen Methoden noch nicht genau nachgewiesen werden konnten. So wurden beispielsweise hellgelbe Öltröpfchen entdeckt (Lopez-Lopez *et al.* 2008), die zur Zeit von Bowmakers Studien noch nicht bekannt waren (z. B. Bowmaker & Knowles 1977). Die Empfindlichkeitskurven der unterschiedlichen Zapfen würden demnach bei helleren Färbungen zum kurzwelligen Bereich, bei dunkleren Färbungen zum langwelligen Bereich hin verschoben werden.

Die Kombination des L- Zapfens mit einem gelben Öltröpfchen, wie sie in der vorliegenden Arbeit zur Erklärung des Minimums bei 545nm angenommen wurde, ist bisher nicht nachgewiesen. Auch eine Kombination des L- Zapfens mit einem orangen Öltröpfchen ist möglich. Da die Transmissionskurve des O- Typ Öltröpfchens durch Mittelung der Y- und R- Typ- Werte erfolgte, kann es Abweichungen im tatsächlichen Kurvenverlauf geben. Dies würde sich wiederum auf die effektive, spektrale Empfindlichkeitskurve einer Kombination des L- Zapfens mit einem orangen Öltröpfchen auswirken. Aufgrund der möglichen unterschiedlichen individuellen Färbungsunterschiede der Öltröpfchen und der Tatsache, dass sich die Stellen bester Unterscheidung auf Wellenlängenbereiche beziehen und nicht auf eine einzelne Wellenlänge, wäre bei diesem Minimum auch eine Kombination des L- Zapfens mit einem orangen Öltröpfchen denkbar und passend.

Das Minimum bei ca. 575nm, das besonders bei den beiden $\Delta\lambda$ - Funktionen von Henriette in Erscheinung tritt (siehe Abb. 31, orange und pinke Linien mit Datenpunkten), lässt sich genau auf den Überschneidungsbereich des M- Zapfens mit dem L- Zapfen in Kombination mit einem roten Öltröpfchen zurückführen.

Eine Erhöhung der Photorezeptorzahl durch farbige Filter kommt bei Schmetterlingen und bei Krebsen vor. So schrieb beispielsweise Arikawa in seiner 2017 veröffentlichten Arbeit über Schmetterlinge (Arikawa 2017): „What is essential for colour vision is to have photoreceptors with different spectral sensitivities, not multiple visual pigments. This point has to be stressed because different spectral receptors often share a single visual pigment, but with differing spectral filters (Ogawa *et al.* 2013, McCulloch *et al.* 2016). It is therefore possible to have colour vision in an animal that has only one visual pigment opsin (Zaccardi *et al.* 2006).“ Anlass für diese Überlegungen waren Dressurversuche mit monochromatischen Lichtern des Japanischen Schwalbenschwanzes *Papilio xuthus*. Diese Art zeigte in drei Spektralbereichen eine sehr gute Farbunterscheidungsfähigkeit, was auf ein tetrachromatisches Farbsehen hinweist. Die Tiere konnten in diesen Bereichen Wellenlängenunterschiede von nur 1-2nm erkennen. Sie waren somit besser als die Hühner, was aber damit zusammenhängt, dass das Schwellenkriterium bei 60% (und nicht bei 70%) festgelegt war.

Das komplex aufgebaute Auge des Schmetterlings *Papilio xuthus* (Japanischer Schwalbenschwanz) besteht aus einzelnen Ommatidien. Es kommen 6 verschiedene Photorezeptorklassen vor, die das Spektrum vom UV- Bereich bis zum Rotbereich abdecken. Zusätzlich gibt es auch noch sogenannte „Breitband-Rezeptoren“. In jedem Ommatidium kommt eine von drei festgelegten Kombinationen mit 9 unterschiedlichen Photorezeptortypen vor. Das Auge des Japanischen Schwalbenschwanzes stellt somit ein zufälliges, aber doch gleichmäßig angeordnetes Mosaik aus drei verschiedenen Ommatidientypen dar, was bei Schmetterlingen recht häufig vorkommt (Arikawa 2017). Der Japanische Schwalbenschwanz zählt trotz der 6 verschiedenen Photorezeptorklassen vermutlich zu den Tetrachromaten, wobei zur Farbwahrnehmung UV-, Blau-, Grün- und Rotrezeptoren genutzt werden. Grün- und Rotrezeptoren beruhen auf nur einem L- Opsin- Gen, das aber in drei verschiedenen Varianten (L1, L2, L3) mit den Absorptionsmaxima 515nm, 530nm und 575nm vorkommt. Durch rote Pigmentgranula, die in der Nähe des Rhabdoms liegen, verschiebt sich das Maximum des Rotrezeptors von 575nm

zu 600nm (Briscoe 2007). Das heißt, ihr tetrachromatisches Farbsehen beruht auf drei Photopigmenttypen, aber vier effektiven Photorezeptoren.

Untersuchungen des Farbsehens von Fangschreckenkrebsen ergaben bei manchen Arten sogar 12-16 verschiedene Photorezeptortypen! Bei der Art *Neogonodactylus bredini* konnten allein sechs unterschiedliche UV- Rezeptoren nachgewiesen werden. Es ist somit eines der komplexesten Systeme zur UV- Wahrnehmung, das jemals im Tierreich gefunden wurde. Bei der Untersuchung der Opsine erwartete man, ebenso viele Opsine zur UV- Wahrnehmung zu finden wie UV- Photorezeptortypen vorhanden waren, also sechs. Tatsächlich fand man jedoch lediglich zwei (Bok *et al.* 2014). Es wurde vermutet, dass es Filter geben muss, die das in den verschiedenen Photorezeptoren ankommende Licht beeinflussen. Tatsächlich wurden 4, möglicherweise sogar 5, dieser Filter ausfindig gemacht. Es handelt sich hierbei um dem Photopigment vorgelagerte, kristalline Strukturen, die jeweils geringfügig unterschiedliche UV- Wellenlängen blockieren. Dadurch lassen sich mit nur zwei unterschiedlichen Photopigmenten sechs unterschiedliche UV- Rezeptoren hervorrufen (Bok *et al.* 2014).

Bei der Fangschreckenkrebsart *Haptosquilla trispinosa* untersuchte man die $\Delta\lambda$ - Funktion, um herauszufinden, wie gut die Farbunterscheidung mit so vielen unterschiedlichen Photorezeptoren ist (Thoen *et al.* 2014). *H. trispinosa* besitzt eines der komplexesten Augen im Tierreich und verfügt über 12 unterschiedliche Photorezeptortypen, deren schmale Empfindlichkeitsspektren den gesamten Spektralbereich von 300nm - 720nm abdecken (Marshall 1988, Cronin & Marshall 1989, Marshall *et al.* 2007). Es wurde viel darüber diskutiert, warum bei den Fangschreckenkrebsen so viele unterschiedliche Rezeptoren vorkommen, wenn doch drei oder vier Rezeptortypen ausreichen würden, um eine feine Farbunterscheidung im angegebenen Spektralbereich zu gewährleisten. Bei den Dressurversuchen zur Erstellung einer $\Delta\lambda$ - Funktion zeigte sich, dass die Farbunterscheidungsfähigkeit relativ schlecht ist. Auch stimmten die erhaltenen Minima nicht gut mit denen der vorausgesagten Modellrechnungen überein. Ein Farbwahrnehmungssystem, bei dem die Farbwahrnehmung durch Vergleichen der Signale benachbarter, sich überlappender Empfindlichkeitskurven erreicht

wird, war hier somit recht unwahrscheinlich. Bei solch einem System würde man eine gute Farbunterscheidung annehmen (Thoen *et al.* 2014).

Stattdessen konnte nachgewiesen werden, dass diese Krebse mithilfe schneller Augenbewegungen ihre Umgebung visuell abtasten (Land *et al.* 1990) und dabei vermutlich für jede spektrale Empfindlichkeit ein zeitliches Signal generieren. Mit diesem System können zwar eng benachbarte Wellenlängen nicht voneinander unterschieden werden, dafür ermöglicht es den Tieren aber eine schnelle und verlässliche Wahrnehmung von Farben, ohne die zeitliche Verzögerung, die durch die neuronalen Verarbeitungen bei der Wahrnehmung eines multidimensionalen Farbraumes notwendig wären (Thoen *et al.* 2014, Marshall *et al.* 2007, Neumeyer 1991).

Da Fangschreckenkrebe in farbenreichen Korallenriffen vorkommen und in ständigem Wettstreit um Partner, Nahrung und Territorien leben, kann es überlebensnotwendig sein, Farben eher blitzschnell wahrzunehmen, als voneinander zu unterscheiden (Dingle & Caldwell 1969, Caldwell & Dingle 1975).

Ergänzende Kapitel (Z)

Z1. Problematik der Forschungsarbeit mit juvenilen Tieren

Das Verwenden juveniler, bzw. noch nicht adulter Versuchstiere birgt etliche unvorhersehbare Variablen, die zu Problemen bei der späteren Bewertung der Ergebnisse führen können. Beim Huhn lässt sich dies anhand der folgenden Beispiele kurz erläutern.

In der Neuronenentwicklung (von der Retina bis hin zu einer Anzahl von Nuclei im Thalamus) können symmetrische Unterschiede sowohl bei naturnah, unter Kunstlicht oder im Dunkeln ausgebrüteten Tieren, als auch durch hormonellen Einfluss bei männlichen und weiblichen Individuen in unterschiedlichen Schweregraden entstehen (siehe Nicol 2015, S.38, Kapitel „Brain lateralization“, Prescott *et al.* 2004, Andrew *et al.* 2004, Chiandetti *et al.* 2005), die bis zur 2. bis 3. Lebenswoche bestehen können. Dies kann dazu führen, dass die in den ersten

Lebenswochen erhaltenen Daten getesteter Küken erheblich von denen abweichen, die man von denselben Tieren im adulten Zustand erhält.

Auch bei der Augenentwicklung selbst gibt es einige Faktoren zu beachten (siehe z.B. Hart *et al.* 2006). Es wird meist jenes Auge stärker wachsen, welches der Schale am nächsten ist, da es mehr Lichtstimulation erhält (Henne steht auf, um zu fressen etc. oder Brutkastenlicht ist an). Dieses Auge ist dann refraktär unterschiedlich zum anderen (Andrew *et al.* 2004, Chiandetti *et al.* 2005). Dies kann dazu führen, dass die Ergebnisse ein und desselben Huhns variieren, je nachdem welches Auge das Huhn beim Experiment gerade benutzt hat.

Auch ist die Präferenz für eine bestimmte Lichtzusammensetzung von den Brutbedingungen abhängig (siehe Nicol S.20, Kapitel „Light preferences [..]“): Hühner präferieren oft (jedoch nicht immer, siehe hierzu beispielsweise Widowski *et al.* 1992) jenes Licht, unter dem sie ausgebrütet wurden. Dies betrifft sowohl die „Art des Lichts“, wie beispielsweise natürliches Licht/ Biolumineszenzlicht vs. Kunstlicht/Neonröhre/LED, etc. (Riber 2013, Kristensen *et al.* 2007), als auch die Lichtintensität (Davis *et al.* 1999). Das Versuchstier wird auch im adulten Zustand meist jenes Licht bevorzugen, unter dem es aufgewachsen und somit vertraut ist (Gunnarson *et al.* 2008).

In der vorliegenden Arbeit wurde mit Daylight- Kunststoffröhren als Versuchsbeleuchtung gearbeitet, da die Küken unter natürlichem Licht im Brutschrank ausgebrütet wurden. Eine individuelle Präferenz konnte bei den erwachsenen Versuchstieren jedoch nicht mehr festgestellt werden.

In der vorliegenden Arbeit ist vor allem die Hypothese relevant, dass die Färbung der Öltröpfchen in der Retina erst mit zunehmender Entwicklungsreife des Tieres voll ausgebildet wird. Im hohen Lebensalter hingegen besteht wiederum die Möglichkeit, dass aufgrund des altersbedingt weniger effektiv arbeitenden Stoffwechsels die Carotinoidaufnahme reduziert wird und dadurch bei Vögeln auch die Färbung der Öltröpfchen (El Sayyad *et al.* 2014, Hodos *et al.* 1991), bzw. bei Säugetieren die Gelbfärbung der Linse (Cooper & Robson 1969a, b) beeinflusst wird. Dieser Effekt konnte bei Vögeln z.B. bereits bei Turmfalken und Tauben nachgewiesen werden (El Sayyad *et al.* 2014, Hodos *et al.* 1991). Außer Zeaxanthin und Lutein werden alle vorhandenen Carotinoide durch enzymatische

Umwandlung gebildet (Bhosale *et al.* 2007, Toomey *et al.* 2016). Auch hier kann das Alter des Tieres einen deutlichen Einfluss haben, falls enzymatische Vorgänge altersbedingt nicht mehr korrekt ablaufen. Blasser gefärbte, bzw. anders artige Carotinoidmischungen in den Öltröpfchen können zu unterschiedlichen Ergebnissen führen.

Eine Langzeitstudie über den Einfluss des Alters auf die Färbung der Öltröpfchen und somit auf die Ergebnisse der Farbdressurexperimente bei ein und demselben Versuchstier steht noch aus.

Viele dieser anatomischen Besonderheiten relativieren sich im Laufe des Heranwachsens und sind bei den adulten Tieren nicht mehr nachweisbar. Die hier entstandenen Fehler in der Datenauswertung können jedoch, falls überhaupt bemerkt, oftmals nicht durch eine neue Datenaufnahme korrigiert werden, da in fast sämtlichen Fällen in denen mit Küken gearbeitet wird die Tiere relativ zeitig nach den Experimenten entweder getötet oder seltener weggegeben werden. Bei der Ergebnisauswertung kann es aufgrund der zuvor erläuterten Begebenheiten zu falschen Schlussfolgerungen kommen.

Das Übertragen von Ergebnissen, welche mit juvenilen, unreifen Versuchstieren gemacht wurden, auf Hühner im Allgemeinen wird dadurch recht zweifelhaft und verzerrt die Aussagekraft der Daten.

Z.2. Präferenzen und Motivation

Wie wichtig und Ausschlag gebend die Motivation des Versuchstiers ist, lässt sich auch anhand der Wahlhäufigkeiten auf kürzere Wellenlängen ersehen (siehe „Ergebnisse“, Abb. 16, 19). Hier zeigen sowohl Huhn Henriette, als auch Hahn Till eine deutlich geringere Wahlhäufigkeit auf die Dressurwellenlänge als bei der Dressur auf längere Wellenlängen.

Dies könnte daran liegen, dass die Tiere einer Umdressur unterzogen wurden. Es wurde nun nicht mehr wie bisher auf längere Wellenlängen, sondern nur noch auf die kürzeren belohnt, welche vorher immer unbelohnt geblieben waren. Die Tiere erlernten zwar diese Umdressur recht schnell, allerdings probierten sie testweise zwischendurch immer mal wieder die vorher gelernte Dressur aus, um

vielleicht doch belohnt zu werden, was die Prozentzahlen der richtigen Wahlhäufigkeiten auf die kürzere Wellenlänge verringerte.

Auch bei geringer werdender Konzentration oder bei „übermotivierter Herangehensweise“ der Tiere tauchten diese alten Gewohnheiten gelegentlich wieder auf, da die Tiere über einen sehr viel längeren Zeitraum die Dressur auf längere Wellenlängen absolviert hatten.

Erschwerend kam hinzu, dass die Tiere zwar eine deutliche Präferenz für Rottöne hatten, die Blau- und Violetttöne allerdings offenbar einen geringen Reizwert für sie besaßen. Die Tiere begegneten den Farben mit einer regelrechten „Aversion“ und pickten nur recht unwillig. Auch ließen sie sich zwischen den einzelnen Wahlen mehr Zeit, pickten nur zögerlich und weniger heftig auf die beleuchteten Felder. Vor jedem Picker taten sie ihren „Unmut“ durch Lautgebung kund und pickten auffordernd auf die Versuchsblätter in der Hand der Versuchsleiterin und auf die verschlossene Futterschale in der sich die Belohnung verbarg. Die Annahme, dass sich die Versuchstiere nur aufgrund schlechter Farberkennung in diesem Bereich des Spektrums so verhielten, wurde durch die Tatsache widerlegt, dass die Wahlhäufigkeit auf die Dressurfarbe in diesem Bereich im Mittel genauso hohe Prozentzahlen erreichte, wie in den anderen Bereichen auch.

Diese Präferenz für Rottöne wurde schon in früheren Versuchen gemacht (Simon 2010) und bestätigt die Aussagen, die bereits W. von Buddenbrock in seinem 1952 erschienenen Buch „Vom Farbensinn der Tiere“ zusammengefasst hat (von Buddenbrock 1952). Auch Ham & Osorio machten bei ihren Farbpräferenzversuchen ähnliche Beobachtungen (Ham & Osorio 2007). Hühner fressen in der Regel keine Nahrung mit blauer-, bzw. violetter Farbe, wie z.B. Heidelbeeren, Rotkraut, Auberginen, etc. Da diese „Nahrungsfarben“ nicht auf ihrer Nahrungspalette zu finden ist, „widerstrebte“ es den Tieren sichtlich, auf das dementsprechend beleuchtete Testfeld zu picken (siehe auch Dücker 1963).

Auch bei der Schildkröte und beim Vogel Strauß zeigten sich Präferenzen und Abneigungen gegenüber verschiedenen Farben. So zeigte sich bei der Schildkröte S1 eine spontane Präferenz für die Wellenlänge 404nm, so dass diese Wellenlänge daraufhin als Dressurwellenlänge genommen wurde (Arnold

& Neumeyer 1987). Beim Strauß wurde im Laufe von Dressurexperimenten zur Farbunterscheidungsfähigkeit, wie beim Huhn, eine deutliche Vorliebe für Rottöne entdeckt (Hoffmann 2004).

Literaturverzeichnis

Able, K. P., Able, M. A. (1993): Daytime calibration of magnetic orientation in a migratory bird requires a view of skylight polarization. *Nature*, Vol. 364, pp. 523-525

Akishinonomiya, F., Miyake, T., Sumi, S., Takada, M., Ohno, S., Kondo, N. (1994): On subspecies of the red junglefowl (*Gallus gallus gallus*) suffices as the metraarchic ancestor of all domestic breeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, Vol. 91, pp. 12505-12509

Akishinonomiya, F., Miyake, T., Takada, M., Shingu, R., Endo, T., Gojobori, T., Kondo, N., Ohno, S. (1996): Monophyletic origin and unique dispersal patterns of domestic fowls. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, Vol. 93, pp. 6792-6795

Al-Nasser, A., Al-Khalaifa, H., Al-Saffar, A., Khalil, F., Albahouh, M., Ragheb, G., Al-Haddad, A., Mashaly, M. (2007): Overview of chicken taxonomy and domestication. *World's Poultry Science Journal*, Vol. 63, pp. 285-300

Andersson, S., Amundsen, T. (1997): Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 264, pp. 1587-1591

Andersson, S., Örnborg, J., Andersson, M. (1998): Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 265, pp. 445-450

Andrew, R. J., Johnston, A. N. B., Robins, A., Rogers, L. J. (2004): Light experience and the development of behavioural lateralization in chicks: II. Choice of familiar versus unfamiliar model social partner. *Behavioural Brain Research*, Vol. 155, pp. 67-76

Arikawa, Kentaro (2017): The eyes and vision of butterflies. *Journal of Physiology* Vol. 595, Issue 16, pp. 5457-5464, doi.org/10.1113/JP273917

The Journal of Physiology SYMPOSIUM REVIEW (This review was presented at the symposium "Phototransduction and synaptic transmission" which took place at the Phototransduction UK workshop, Sheffield, 31 August – 2 September 2016).

Arnold, Karin, Neumeyer, Christa (1987): Wavelength discrimination in the turtle *Pseudemys scripta elegans*. *Vision Research*, Vol. 27, No. 9, pp. 1501-1511

Arrese, C. A., Hart, N. S., Thomas, N., Beazley, L. D., Shand, J. (2002): Trichromacy in Australian marsupials. *Current Biology*, Vol. 12, pp.657-660

Arrese, C. A., Oddy, A. Y., Runham, P. B., Hart, N. S., Shand, J., Hunt, D. M., Beazley, L. D. (2005): Cone topography and spectral sensitivity in two potentially trichromatic marsupials, the quokka (*Setonix brachyurus*) and quenda (*Isodon obesulus*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 272, pp.791-796

Arteni, Ana-Andreea, LaFountain, Amy M., Alexandre, MaximeT. A., Fradot, Mathias, Mendes-Pinto, Maria M., Sahel, José-Alain, Picaud, Serge, Frank, Harry A., Robert, Bruno, Pascal, Andrew A. (2019): Carotenoid composition and conformation in retinal oil droplets of the domestic chicken. *PLoS ONE*, Vol. 14, Issue 5: e0217418. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217418>

Ashby, Regan S., Ohlendorf, Arne, Schaeffel, Frank (2009): The Effect of Ambient Illuminance on the Development of Deprivation Myopia in Chicks. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, Vol. 50, No. 11, pp. 5348-5354

Ashby, Regan S., Schaeffel, Frank (2010): The Effect of Bright Light on Lens Compensation in Chicks. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, Vol. 51, No. 10, pp. 5247-5253

Austin, Oliver L., Singer, Arthur (1963): Die Vögel der Welt, Droemer-Knaur-Verlag, München

Bailes, H. J., Robinson, S. R., Trezise, A. E., Collin, S. P. (2006): Morphology, characterization, and distribution of retinal photoreceptors in the Australian lungfish *Neoceratodus forsteri* (Krefft, 1870). *Journal of Comparative Neurology*, Vol. 494, pp. 381-397

Beebe, William (1918): Monograph of the pheasants, in four Volumes, Vol.1, published under the auspices of the New York Zoological Society by Witherby & Co., 326 High Holborn, London England, 1918

Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Maier, E. (1996): Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature*, Vol. 380, pp. 433-435

Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., Partridge, J. C., Lunau, K. (1997): Ultraviolet plumage colors predict mate preference in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, Vol. 94, pp. 8618-8621

Berg, Jeremy M. *et al.* (2003): Stryer *Biochemie*, Kapitel 33: Sensorische Systeme, pp. 970-992, Spektrum akademischer Verlag Heidelberg, 5. Auflage 2003, S. 1002, ISBN 3-8274-1303-6

Bezzel, E., Prinzinger, R. (1990): Sinnesorgane - Auge. In: Bezzel, E., Prinzinger, R. (Hrsg): *Ornithologie*. Stuttgart: Eugen Ulmer 1990, S. 148-154

Bhosale, P., Serban, B., Zhao, D. Y., Bernstein, P. S. (2007): Identification and Metabolic Transformations of Carotenoids in Ocular Tissues of the Japanese Quail *Coturnix japonica*. *Biochemistry*, Vol. 46, pp. 9050–9057

BirdLife International (2012): "Gallus varius". *IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2*. International Union for Conservation of Nature. retrieved 26 November 2013

Blough, P. M. (1972): Wavelength generalization and discrimination in the pigeon. *Perception & Psychophysics*, Vol. 12, pp. 342-348

Bohnet, Nadine Ellen (2003): Augenuntersuchung beim Vogel. *Inaugural-Dissertation*, Tierärztliche Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München

Bok, Michael J., Porter, Megan L., Place, Allen R., Cronin, Thomas W. (2014): Biological Sunscreens Tune Polychromatic Ultraviolet Vision in Mantis Shrimp. *Current Biology*, Vol. 24, pp. 1636-1642

Bowmaker, James K. (1977): The visual pigments, oil droplets and spectral sensitivity of the pigeon (*Columba livia*). *Vision Research*, Vol. 17, pp. 1129-1138

Bowmaker, James K., Knowles, Aubrey (1977): The visual pigments and oil droplets of the chicken retina. *Vision Research*, Vol. 17, pp. 755-764, Pergamon Press 1977

Bowmaker, James K., Martin, G. R. (1978): Visual pigments and colour vision in a nocturnal bird, *Strix aluco* (Tawny owl). *Vision Research*, Vol. 18, pp. 1125-1130, Pergamon Press Ltd. 1978

Bowmaker, James K. (1979): Visual pigments and oil droplets in the pigeon retina, as measured by microspectrophotometry, and their relationship to spectral sensitivity. In: Granda, A. M., Maxwell, J. H. (eds): *Neural mechanisms of behavior in the pigeon*. Plenum, New York, pp. 287-305

Bowmaker, James K. (1980): Colour vision in birds and the role of oil droplets. *TINS*, pp. 196-199

Bowmaker, James K., Martin, G. R. (1985): Visual pigments and oil droplets in the penguin, *Spheniscus humboldti*. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory Neural and Behavioural Physiology*, Vol. 156, pp. 71-77

Bowmaker, James K., Thorpe, A., Douglas, R. H. (1991): Ultraviolet-sensitive cones in the goldfish. *Vision Research*, Vol. 31, Issue 3, pp. 349–352

Bowmaker, James K., Kovach, J. K., Whitmore, A. V., Loew, E. R. (1993): Visual pigments and oil droplets in genetically manipulated and carotenoid deprived quail: a microspectrophotometric study. *Vision Research*, Vol. 33, pp. 571-578

Bowmaker, James K., Heath, L. A., Wilkie, S. E., Hunt, D. M. (1997): Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision Research*, Vol. 37, pp. 2183-2194

Brade, W., Flachowsky, G., Schrader, L. (Hrsg.) (2008): Legehuhn zucht und Eierzeugung - Empfehlungen für die Praxis. Landbauforschung - vTI *Agriculture and Forestry Research*, Sonderheft 322, Special Issue 322 (2008), pp. 42-56

Bradley, O. C. (1960): The eye and its appendages. In: Bradley, O. C., et al., Grahame, T. (eds.): *The Structure of the Fowl*. 4. ed. London: Oliver & Boyd Ltd.

Briscoe, Adriana D. (2007): Review Reconstructing the ancestral butterfly eye: focus on the opsins. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 211, pp. 1805-1813, doi:10.1242/jeb.013045

Bruckner, G. H. (1933): Untersuchungen zur Tiersoziologie, insbesondere zur Auflösung der Familie. *Zeitschrift für Psychologie*, Vol. 128, pp. 1-105

Bruhn, S. L., Cepko, C. L. (1996): Development of the pattern of photoreceptors in the chick retina. *Journal of Neuroscience*, Vol.16, pp. 1430-1439, [PubMed: 8778294]

Buddenbrock, W. von (1952): Vom Farbensinn der Tiere. Kosmos-Bändchen, Franck'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart, 1952

Burkhardt, Dietrich (1982): Birds, berries and UV, a note on some consequences of UV vision in birds. *Naturwissenschaften*, Vol. 69, pp. 153-157

Burkhardt, Dietrich (1989): A bird's eye view of feathers. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 164, pp. 787-796

Burton, Richard F. (2008): The scaling of eye size in adult birds: Relationship to brain, head and body sizes. *Vision Research*, Vol. 48, Issue 22, pp. 2345-2351, doi:10.1016/j.visres.2008.08.001

Caldwell, R. L., Dingle, H. (1975): Ecology and evolution of agonistic behavior in stomatopods. *Naturwissenschaften*, Vol. 62, pp. 214-222

Campenhausen, M. von, Kirschfeld, K. (1998): Spectral sensitivity of the accessory optic system of the pigeon. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 183, pp. 1-6

Chiandetti, C., Regolin, L., Rogers, L. J., Vallortigara, G. (2005): Effects of light stimulation of embryos on the use of position-specific and object-specific cues in binocular and monocular domestic chicks (*Gallus gallus*). *Behavioural Brain Research*, Vol. 163, pp. 10-17

Church, S. C., Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C. *et al.* (1998): Does lepidopteran larval crypsis extend into the ultraviolet? *Naturwissenschaften*, Vol. 85, pp. 189-192

Collias, Nicholas E. (1952): The development of social behaviour in birds. *The Auk*, Vol. 69, pp. 127-159. <http://dx.doi.org/10.2307/4081265>

Collias, Nicholas E., Collias, Elsie C. (1967): A field study of the red jungle fowl in north-central India. *The Condor*, Vol. 69, pp. 360-386

Columbia Encyclopedia (2006): Poultry. *The Columbia Encyclopedia, sixth edition*. Columbia University Press. pp: 1-6, www.encyclopedia.com/html/p/poultry.asp

Cooper G. F., Robson, J. G. (1967): Yellow lens pigment of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis leucotis*). *Journal of Physiology*, Vol. 188, Issue 2, pp. 33-34

Cooper G. F., Robson, J. G. (1969a): The yellow colour of the lens of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis leucotis*). *Journal of Physiology*, Vol. 203, Issue 2, pp. 403–410

Cooper G. F., Robson, J. G. (1969b): The yellow colour of the lens of man and other primates. *Journal of Physiology*, Vol. 203, Issue 2, pp. 411-417, doi: 10.1113/jphysiol.1969.sp008871

Cramp, S., Simmons, K. E. L., Ferguson-Lees, I. J., Gilmor, R., Hollom, P. A. D., Hudson, R., Nicholson, E. M., Ogilvie, M. A., Olney, P. J. S., Voous, K. H., Wattel, J. (1977): Order Struthioniformes. In: *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic*, Vol. 1, *Ostrich to Ducks*. Oxford: Oxford University Press

Crawford, R. D. (1990a): Poultry Biology: Origin and History of Poultry Species. In: *Poultry Breeding and Genetics* (Ed. Crawford, R.D.). Elsevier Science Publishing Company, Amsterdam and New York, pp: 1-42

Crawford, R. D. (1990b): Poultry genetic resources: evolution, diversity, and conservation. In: *Poultry Breeding and Genetics* (Ed. Crawford, R.D.). Elsevier Science Publishing Company, Amsterdam and New York, pp. 43-60

Crescitelli, F., Wilson, B. W., Lilyblade, A. L. (1964): The visual pigments of birds: The turkey. *Vision Research*, Vol. 4, pp. 275-80

Cronin, T. W., Marshall, N. J. (1989): Multiple spectral classes of photoreceptors in the retinas of gonodactyloid stomatopod crustaceans. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 166, pp. 261-275

Darwin, Charles (1868): The variation of animals and plants under domestication. London: John Murray

Davies, B. H. (1985): Carotenoid metabolism in animals: a biochemist's view. *Pure and Applied Chemistry*, Vol. 57, pp. 679-684

Davis, N. J., Prescott, N. B., Savory, C. J., Wathes, C. M. (1999): Preferences of growing fowls for different light intensities in relation to age, strain and behavior. *Animal Welfare*, Vol. 8, pp. 193-203

Detwiler S. R. (1943) Vertebrate Photoreceptors. Macmillan, New York

Deutschlander, M. E., Phillips, J. B., Borland, S. C. (1999): The case for light dependent magnetic orientation in animals. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 202, pp. 891-908

Dingle, H., Caldwell, R. L. (1969): The aggressive and territorial behaviour of the mantis shrimp *Gonodactylus bredini* Manning (Crustacea: Stomatopoda). *Behaviour*, Vol. 33, pp. 115-136

Doll, P. (1981): Chronik 100 Jahre BDRG. Bund Deutscher Rassegeflügelzüchter e.V. Selbstverlag, S. 16-31, 104

Doll, P. (1989): Die Geschichte der Deutschen Zwerghuhnzucht. Verlagshaus Oertel und Spörer, Reutlingen, S. 2-5

Donner, Kai Otto (1953): The spectral sensitivity of the pigeon's retinal elements. *Journal of Physiology*, Vol. 122, pp. 524-537

-
- Donner, Kai Otto (1958): The spectral sensitivity of vertebrate retinal elements. *Symposium on Visual Problems of Colour*; National Physical Laboratory, pp. 541-563
- Dorste, J. (1971): Die Enzyklopädie der Natur, *Das Leben der Vögel Band I und II*. Editions Rencontre Lausanne
- Dücker, Gerti (1963): Spontane Bevorzugung arteigener Farben bei Vögeln. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, Vol. 20, Issue 1, pp. 43 - 65, January-December 1963
- Dücker, Gerti, Schultz, I. (1977): Color vision and color preference in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) with colourless oil droplets. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, Vol. 91, pp. 1110-1117
- Duke-Elder, Sir S. (1958): The eyes of birds. In: Duke-Elder, Sir S. (ed): *System of ophthalmology*. Vol. 1, *The eye in evolution*. London: Kimpton 1958; pp. 397-427
- Dyer, Adrian G. (1999): Broad spectral sensitivities in the honeybee's photoreceptors limit colour constancy. *Journal of comparative Physiology A*, Vol. 185, pp. 445-453
- Eck, P. J. van (1939): Farbensehen und Zapfenfunktion bei der Singdrossel. *Archives Néerlandaises de Zoologie*
- Ehrlich, D. (1981): Regional specialization of the chick retina as revealed by the size and density of neurons in the ganglion cell layer. *Journal of Comparative Neurology*, Vol. 195, pp. 643-657
- Ellingson, J. M., Fleishman, L. J., Loew, E. R. (1995): Visual pigments and spectral sensitivity of the diurnal gecko *Gonatodes albogularis*. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 177, pp. 559-567

-
- El-Sayyad, Hassan I. H., Khalifa, Soad A., Al-Gebaly, Asma S., El-Mansy, Ahmed A. (2014): Aging Related Changes of Retina and Optic Nerve of *Uromastyx aegyptia* and *Falco tinnunculus*. *ACS Chemical Neuroscience*, Vol. 5, Issue 1, pp. 39-50, doi: 10.1021/cn400154k
- Emmerton, Jacky, Delius, Juan, D. (1980): Wavelength discrimination in the visible and ultraviolet spectrum by pigeons. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 141, pp. 47-52
- Endler, J. A. (1993): The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*, Vol. 63, pp. 1-27
- Engelmann, C. (1983): Sinnesorgane. In: Mehner A, Hartfield W (Hrsg): *Handbuch der Geflügelpsychologie – Teil 1*. München, Paris, London, New York, Tokyo, Sydney: Karger 1983; pp. 353-379
- Engelmann, C. (1984): *Leben und Verhalten unseres Hausgeflügels*. Neumann Verlag Leipzig-Radebeul
- Ericson, P. G. P., Anderson, C. L., Britton, T., Elzanowski, A., Johansson, U. S., Källersö, M., Olson, J. L., Parsons, T. J., Zuccon, D., Mayr, G. (2006): Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology Letters*, Vol. 2, pp. 543-547
- Eriksson, Jonas, Larson, Greger, Gunnarsson, Ulrika, Bed'hom, Bertrand, Tixier-Boichard, Michele, Strömstedt, Lina, Wright, Dominic, Jungerius, Annemieke, Vereijken, Addie, Randi, Ettore, Jensen, Per, Leif, Anderson (2008): Identification of the Yellow Skin Gene Reveals a Hybrid Origin of the Domestic Chicken. *Public Library of Science (PLoS), Genetics*, Vol. 4(2), e1000010, doi:10.1371/journal.pgen.1000010
- Fager, L. Y., Fager, R. S. (1981): Chicken blue and chicken violet, short wavelength visual pigments. *Vision Research*, Vol. 21, pp. 581-586

Favati, Anna, Leimar, Olof, Radesäter, Tommy, Løvlie, Hanne (2014): Social status and personality: stability in social state can promote consistency of behavioural responses *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 281, 20132531, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2531>

Finger, E., Burkhardt, D. (1994): Biological aspects of bird colouration and avian colour vision including ultraviolet range. *Vision Research*, Vol. 34, pp. 1509-1514

Franz, V. (1934): Höhere Sinnesorgane. In: Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E., Lubosch, W. (Hrsg): *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Band 2*. Berlin, Wien: Urban u. Schwarzenberg 1934, pp. 989-1292

Fratzer, Christine, Dörr, Saskia, Neumeyer, Christa (1994): Wavelength discrimination of the goldfish in the ultraviolet spectral range, *Vision Research*, Vol. 34, Issue 11, pp. 1515-1520

Frewein, J., Sinowatz, F. (1992): Sinnesorgane. In: Schummer, A., Vollmerhaus, B. (Hrsg) unter Mitarbeit von Sinowatz, F., Frewein, J., Waibl, H.: *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Band 5 – Anatomie der Vögel*. 2. Aufl. Berlin, Hamburg: Parey 1992, pp. 365-386

Frisby, D. P., Weiss, R. A., Roussel, M., Stehelin, D. (1979): The distribution of endogenous chicken retrovirus sequences in the DNA of galliform birds does not coincide with avian phylogenetic relationships. *Cell*, Vol. 17, pp. 623-634

Fumihito, A., Miyake, T., Sumi, S., Takada, M., Ohno, S., Kondo, N. (1994): One subspecies of the red jungle fowl (*Gallus gallus gallus*) suffices as the matriarchic ancestor of all domestic breeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, Vol. 91, pp. 12505-12509

Fumihito, A., Miyake, T., Takada, M., Shingu, R., Endo, T., et al. (1996): Monophyletic origin and unique dispersal patterns of domestic fowls. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, Vol. 93, pp. 6792-6795

Gibbs, David, Barnes, Eustace, Cox, John (2001): Pigeons and Doves. A Guide to the Pigeons and Doves of the World. Pica Press, Sussex 2001, ISBN 90-74345-26-3.

Glasser, A., Troilo, D., Howland, H. C. (1994): The mechanism of corneal accommodation in chicks. *Vision Research*, Vol. 34, Issue 12, pp. 1549-1566

Glasser, A., Murphy, C. J., Troilo, D., Howland, H. C. (1995): The mechanism of lenticular accommodation in chicks. *Vision Research*, Vol. 35, Issue 11, pp. 1525-1540

Goldsmith, Timothy H. (1980): Hummingbirds see near ultraviolet light. *Science*, Vol. 207, No. 4432, pp. 786-788, doi: 10.1126/science.7352290

Goldsmith, Timothy H., Collins, James S., Perlman, Dan L. (1981): A wavelength discrimination function for the hummingbird *Archilochus alexandri*. *Journal of Comparative Physiology*, Vol. 143, pp. 103-110

Goldsmith, Timothy H., Collins, James S., Licht, S. (1984): The cone oil droplets of avian retinas. *Vision Research*, Vol. 24, pp. 1661-1671, doi:10.1016/0042-6989(84)90324-9

Goldsmith, Timothy H., Butler, Byron K. (2005): Color vision of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): hue matches, tetrachromacy, and intensity discrimination. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 191, pp.933-951, doi 10.1007/s00359-005-0024-2

Goldsmith, Timothy H. (2007): Vögel sehen die Welt bunter. Artikel in *Spektrum der Wissenschaft*, Sinnesphysiologie, pp. 96-103, Januar 2007

Govardovskii, Viktor I., Zueva, L. V. (1977): Visual pigments of chicken and pigeon. *Vision Research*, Vol. 17, pp. 537-543, Pergamon Press Ltd.

Govardovskii, Victor I., Golovanevskii, E. I., Zueva, L. V., Vasileva, I. L. (1981): The role of cellular organoids in the photoreceptor optics (studies on microwave models). *Zhurnal Evoliutsionnoi Biokhimii i Fiziologii*, Vol. 17, pp. 492-497 (auf Russisch)

Govardovskii, Victor I. (1983): On the role of oil drops in colour vision. *Vision Research*, Vol. 23, No. 12, pp. 1739-1740, Pergamon Press Ltd.

Govardovskii, Viktor I., Fyhriquist, Nanna, Reuter, Tom, Kuzmin, Dmitry G., Donner, Kristian (2000): In search of the visual pigment template. *Visual Neuroscience*, Vol. 17, pp. 509-528

Granit, R. (1942): The photopic spectrum of the pigeon. *Acta Physiologica Scandinavica*, Vol. 4, pp. 118-124

Greenwood, A. G., Barnett, K. C. (1980/1981): The investigation of visual defects in raptors. In: Cooper JE, Greenwood AG (Hrsg.): Recent advances in the study of raptor diseases. *Proceedings of the International Symposium on Diseases of Birds of Prey*, 1.-3-July 1980, London/England 1980. Keighley: Chiron Publ. 1981, pp. 131-135

Greenwood, Verity J., Smith, Emma L., Church, Stuart C., Partridge, Julian C. (2003): Behavioural investigation of polarisation sensitivity in the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) and the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Experimental Biology*, Vol. 206, pp. 3201-3210, The Company of Biologists Ltd 2003, doi:10.1242/jeb.0053

Grzimek, Bernhard (1949): Interview, veröffentlicht in *Der Spiegel* 10/1949, 05.03.1949

Grzimek, Bernhard (1979/80): Grzimeks Tierleben-Enzyklopädie des Tierreichs in 13 Bänden, Band 8 Vögel 2, Lizenzausgabe für Weltbild Verlag, Augsburg 2000

Gunnarson, S., Heikkila, M., Valros, A. (2008): Effect of day length and natural versus incandescent light on perching and the diurnal rhythm of feeding behavior in layer chicks (*Gallus g. domesticus*). *Acta Agriculturae Scandinavica Section A - Animal Science*, Vol. 58, pp. 93-99

Habermehl, Gerhard, Ziemer, Petra (1999): *Mitteleuropäische Giftpflanzen und ihre Wirkstoffe*. 2. erweiterte Auflage, Springer Verlag, Berlin 1999, Gerhard Habermehl, Petra Ziemer: *Mitteleuropäische Giftpflanzen und ihre Wirkstoffe*. 2. erweiterte Auflage, Springer Verlag, Berlin 1999, ISBN 3-540-64810-0.

Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C. K., Braun, E. L., Braun, M. J., Chojnowski, J. L., Cox, W. A., Han, K.-L., Harshman, J., Huddleston, C. J., Marks, B. D., Miglia, K. J., Moore, W. S., Sheldon, F. H., Steadman, D. W., Witt, C. C., Yuri, T. (2008): A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, Vol. 320, pp. 1763-1768

Hailman, J. P. (1976): Oil droplets in the eyes of adult anuran amphibians: a comparative survey. *Journal of Morphology*, Vol. 148, pp. 453-468

Hall, Margaret I. (2008): The anatomical relationships between the avian eye, orbit and sclerotic ring: implications for inferring activity patterns in extinct birds. *Journal of Anatomy* (2008), Vol. 212, pp. 781-794, doi: 10.1111/j.1469-7580.2008.00897

Ham, A. D., Osorio, Daniel (2007): Colour preferences and colour vision in poultry chicks. *Proceedings of the Royal Society B*, Vol. 274, pp. 1941-1948

Hamilton, W. F., Coleman, T. B. (1933): Trichromatic vision in the pigeon as illustrated by the spectral hue discrimination curve. *Journal of Comparative Psychology*, Vol. 15, pp. 183-191

Hart, Nathan Scott, Partridge, J. C., Cuthill, I. C. (1998): Visual pigments, oil droplets and cone photoreceptor distribution in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *The Journal of Experimental Biology*, Vol. 201, pp. 1433-1446

Hart, Nathan Scott, Partridge, J. C., Cuthill, I. C. (1999): Visual pigments, cone oil droplets, ocular media and predicted spectral sensitivity in the domestic turkey (*Meleagris gallopavo*). *Vision Research*, Vol. 39, pp. 3321-3328

Hart, Nathan Scott (2001): The visual ecology of avian photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research*, Vol. 20, pp. 675-703

Hart, Nathan Scott (2002): Vision in the peafowl (Aves: *Pavo cristatus*). *Journal of Experimental Biology*, Vol. 207, pp. 1229-1240

Hart, Nathan Scott, Vorobyev, Misha (2005): Modelling oil droplet absorption spectra and spectral sensitivities of bird cone photoreceptors. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, Vol. 191, pp. 381-392

Hart, Nathan Scott, Lisney, Thomas J., Collin, Shaun P. (2006): Cone photoreceptor oil droplet pigmentation is affected by ambient light intensity. *The Journal of Experimental Biology*, Vol. 209, pp. 4776-4787, published by The Company of Biologists 2006, doi:10.1242/jeb.02568

Hart, Nathan Scott, Hunt, David M. (2007): Avian Visual Pigments: Characteristics, Spectral Tuning, and Evolution. *The American Naturalist*, Vol. 169, Supplement, pp.7-26

Hausmann, Franziska, Arnold, Kathryn E., Marshall, N. Justin, Owens, Ian P. F. (2003): Ultraviolet signals in birds are special. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* (2003), Vol. 270, pp. 61-67, doi: 10.1098/rspb.2002.2200

Helversen, Otto von (1972): Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene. *Journal of Comparative Physiology*, Vol. 80, pp. 439-472. doi: 10.1007/bf00696438

Hertz, Mathilde (1928 a): Wahrnehmungspsychologische Untersuchungen am Eichelhäher.I. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, Vol. 7, pp. 144–19

Hertz, Mathilde (1928 b): Wahrnehmungspsychologische Untersuchungen am Eichelhäher.II. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, Vol. 7, pp. 617–656

Hillel, J., Groenen, M. A., Tixier-Boichard, M., Korol, A. B., David, L., Kirzhner, V. M., Burke, T., Barre-Dirie, A., Crooijmans, R. P., Elo, K., Feldman, M. W., Freidlin, P. J., Maki-Tanila, A., Oortwijn, M., Thomson, P., Vignal, A., Wimmers, K., Weigend, S. (2003): Biodiversity of 52 chicken populations assessed by microsatellite typing of DNA pools. *Genetics Selection Evolution*, Vol. 35, pp. 533-557

Hodos, W., Miller, R. F. & Fite, K. V. (1991): Age-dependent changes in visual acuity and retinal morphology in pigeons. *Vision Research*, Vol. 31, pp. 669-677

Hoffmann, C. K. (1876/1877): Über den Bau der Retina bei Vögeln. *Niederländisches Archiv für Zoologie 1876-1877*, Vol. 3, S. 217-231

Hoffmann, Marion (2004): Verhaltensphysiologische Analyse des Farbensehens bei einem männlichen Vogel Strauß (*Struthio camelus australis*). Dissertation, Fachbereich Biologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

Hollander, W. F. Owen, R. D. (1939): The carotenoid nature of yellow pigment in the chicken iris. *Poultry Science* 1939, Vol. 18, pp. 385-387

Honkavaara, Johanna, Koivula, Minna, Korpimäki, Erkki, Siitari, Heli, Viitala, Jussi (2002): Ultraviolet vision and foraging in terrestrial vertebrates. *Oikos*, Vol. 98, pp. 504-510

Hoyo, J. del, Elliot, A., Sargatal, J. (1994): *Handbook of the Birds of the World. Vol. 2 New World Vultures to Guineafool*. Lynx Editions, Barcelona

Hummel, Gerhard (2000): Anatomie und Physiologie der Vögel. *Kompendium für Studium und Praxis* (= UTB für Wissenschaft. Agrarwissenschaften, Veterinärmedizin 2144). Eugen Ulmer, Stuttgart 2000

Hunt, S., Cuthill, I. C., Swaddle, J. P., Bennett, A. T. D. (1997): Ultraviolet vision and band colour preferences in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, Vol. 54, pp. 1382-1392

Hunt, S., Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., Griffiths, R. (1998): Blue tits are ultraviolet tits. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 265, pp. 451-455

Hunt, S., Cuthill, I. C., Bennett, A. T. D., Griffiths, R. (1999): Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Animal Behaviour*, Vol. 58, pp. 809-815

Huth, H.-H., Burkhardt, Dietrich (1972): Der spektrale Sehbereich eines Violettohr-Kolibris. *Naturwissenschaften*, Ausgabe 59, S.650

Hutt, F. B. (1949): *Genetics of the Fowl*. New York: McGraw Hill Book Company Inc.

Ives, J. T., Normann, R. A., Barber, P. W. (1983): Light intensification by cone oil droplets: electromagnetic considerations. *Journal of the Optical Society of America*, Vol. 73, pp. 1725-1731

Jacobs, Gerald H., Blakeslee, Barbara, Tootell, R. B. H. (1981): Color-discrimination tests on fibers in ground squirrel optic nerve. *Journal of Neurophysiology*, Vol. 45, No. 5, pp. 903-914

Jacobs, Gerald H., Neitz, Jay (1985): Color vision in squirrel monkeys: Sex-related differences suggest the mode of inheritance. *Vision Research*, Vol. 25, Issue 1, pp. 141-143

Jacobs, Gerald H. (1992): UV vision in vertebrates. *American Zoologist*, Vol. 32: pp. 544-554

Jacobs, Gerald H. (1996): Primate photopigments and primate color vision. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, Vol. 93, pp. 577-581.

Jacobs, Gerald H., Williams, Gary A., Cahill, Hugh, Nathans, Jeremy (2007): Emergence of Novel Color Vision in Mice Engineered to Express a Human Cone Photopigment. *Science*, Vol. 315, pp. 1723-1725, doi: 10.1126/science.1138838

Jacobs, Gerald H., Nathans, Jeremy (2009): The evolution of primate color vision. *Scientific American*, Vol. 300, pp. 56-63, doi:10.1038/scientificamerican0409-56

Jameson, K. A., Highnote, S. M., Wasserman, L. M. (2001): Richer color experience in observers with multiple photopigment opsin genes. *Psychonomic Bulletin & Review*, Vol. 8, Issue 2, pp. 244-261

Jane, S. D., Bowmaker, James K. (1988): Tetrachromatic colour vision in the duck (*Anas platyrhynchos* L.): microspectrophotometry of visual pigments and oil droplets. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 162, pp. 225-235

Jitsumori, Masako (1978): Wavelength discrimination function derived from post discrimination gradients in the pigeon. *Japanese Psychological Research*, Vol. 20, pp. 18-28

-
- Johnsen, A., Andersson, S., Örnborg, J., Lifjeld, J. T. (1998): Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (*Aves: Luscinia s. svecica*): a field experiment. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 265, pp. 1313-1318.
- Johnsgard, P. A. (1999): The pheasants of the world: biology and natural history. Washington D.C.: *Smithsonian Institution Press*, pp. 172-175
- Johnston, Dean, Hudson, R. A. (1976): Isolation and composition of the carotenoid-containing oil droplets from cone photoreceptors. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Lipids and Lipid Metabolism*, Vol. 424, Issue 2, pp. 235-245, doi:10.1016/0005-2760(76)90191-0
- Jones, Michael P., Pierce, Kenneth E. Jr., Ward, Daniel (2007): Avian vision: a review of form and function with special consideration to birds of prey. *Journal of Exotic Pet Medicine*, Vol. 16, Issue 2, pp. 69-87, Ophthalmology
- Jordan, Gabriele, Deeb, Samir S., Bosten, Jenny M., Mollon, J. D. (2010): The dimensionality of color vision in carriers of anomalous trichromacy. *Journal of Vision*, Vol. 10, No. 8, pp. 1-19
- Karpinski, L. G., Clubb, S. (1985): Further investigations into the ocular problems of caged birds. In: *1985 AAV Proceedings: Boulder, Colorado, June 4-9*, pp. 101-108, Verlag: Association of Avian Veterinarians (AAV)
- Katz, David, Revesz, Geza (1909): Experimentell-psychologische Untersuchungen mit Hühnern. *Zeitschrift für Psychologie*
- King-Smith, P. E. (1971): Special senses – vision. In: Bell, D. J., Freeman, B. M. (eds): *Physiology and biochemistry of the domestic fowl*. Vol. 2. London, New York: *Academic Press* 1971, pp. 1040-1061

King, A. S. *et al.*, McLelland, J. (1975): Special Sense Organs: Eye. In: King, A. S. *et al.*, McLelland, J. (eds.): *Outlines of Avian Anatomy*. Sydney, Auckland, Toronto, London, Johannesburg: Baillière Tindall

King, A. S., McLelland, J. (1984): Special sense organs – eye. In: King AS, McLelland J (eds): *Birds – their structure and function*. Vol 2. London: Ballière Tindall 1984; pp. 284-301

Kirschfeld, K. (1982): Carotenoid pigments: their possible role in protecting against photooxidation in eyes and photoreceptor cells. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 216, pp. 71-85. doi:10.1098/rspb.1982.0061

Knott, B., Berg, M. L., Morgan, E. R., Buchanan, K. L., Bowmaker, James K., Bennett, A. T. D. (2010): Avian retinal oil droplets: dietary manipulation of colour vision? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 277, pp. 953-962, doi: 10.1098/rspb.2009.1805

Koivula, M., Koskela, E., Viitala, J. (1999): Sex and age-specific differences in ultraviolet reflectance of scent marks of bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 185, pp. 561-564

Kolb, Helga (1982): The Morphology of the Bipolar Cells, Amacrine Cells and Ganglion Cells in the Retina of the Turtle *Pseudemys Scripta Elegans*. *The Philosophical Transactions of the Royal Society B - Biological Sciences*, Vol. 298, Issue 1092, pp. 355-393, doi: 10.1098/rstb.1982.0087

Kolb, Helga, Cline, Christine, Wang, Hou Hua, Brecha, Nicholas (1987): Distribution and morphology of dopaminergic amacrine cells in the retina of the turtle (*Pseudemys scripta elegans*). *Journal of Neurocytology*, Vol. 16, Issue 5, pp. 577-58

Komar, G., Szutter, L. (1968): *Tierärztliche Augenheilkunde*. Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey 1968

Korbel, R. T. (1991): The current status of avian ophthalmology. *Tierärztliche Praxis*, Vol. 19, pp. 497-507

Korbel, R. T. (1994): Augenkrankheiten bei Vögeln: Ätiologie und Klinik von Augenkrankheiten, Luftsack-Perfusionsanästhesie, ophthalmologische Photographie und Bildatlas der Augenkrankheiten bei Vögeln. *Vet Habil*, München 1994

Korbel, R. T. (1995): Aktuelles Lexikon – Augenheilkunde bei Vögeln: Mydriasis. Luftsack-Perfusionsanästhesie, Augenhintergrund, Augenfächer, Skleralring. *Tierärztliche Praxis* 1995, Vol. 23, pp. 110-106

Korbel, R. T. (1997): Zur Bedeutung der Sinnesorgane bei Zoo- und Wildtieren am Beispiel der Augenheilkunde. *Tagungsbericht 38*. Internationales Symposium Krankheiten Zoo- Wildtiere 1997

Korbel, R., Redig, P. T., Nell, B., Walde, I. (2000): Vergleichende Untersuchungen zur Fluoreszenzangiographie bei Vögeln und Haussäugetieren. *DVG-Tagung Vogelkrankheiten*, München 2000; 12:5

Koshitaka, H., Kinoshita, M., Vorobyev, M., Arikawa, K. (2008): Tetrachromacy in a butterfly that has eight varieties of spectral receptors. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, Vol. 275, pp. 947-954, doi: 10.1098/rspb.2007.1614

Kram, Yoseph A., Mantey, S., Corbo, J. C. (2010): Avian Cone Photoreceptors Tile the Retina as Five Independent, Self-Organizing Mosaics. *Public Library of Science (PLoS) ONE*, Vol. 5, Issue 2: e8992. doi:10.1371/journal.pone.0008992

Kreithen, M. L., Eisner, T. (1978): Ultraviolet light detection by homing pigeon. *Nature*, Vol. 273, pp. 347-348

Kristensen, H. H., Prescott, N. B., Perry, G. C., Ladewig, J., Ersbøll, A. K., Overvad, K. C., Wathes, C. M. (2007): The behavior of broiler chickens in different light sources and illuminances. *Applied Animal Behaviour Science*, Vol. 103, pp. 75-89

Land, M. F. (1999): The roles of head movements in the search and capture strategy of a tern (Aves, Laridae). *Journal of Comparative Physiology A*, April 1999, Vol. 184, Issue 3, pp. 265-272

Land, M. F., Marshall, N. J., Brownless, D., Cronin, T. W. (1990): The eye-movements of the mantis shrimp *Odontodactylus scyllarus* (Crustacea: Stomatopoda). *Journal of Comparative Physiology A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology*, Vol. 167, pp. 155

Levy, B., Sivak, J. G. (1980): Mechanism of accommodation on the bird eye. *Journal of Comparative Physiology A* 1980; Vol. 137, pp. 267-272

Li, Tong, Howland, H. C. (1998): A true neuronal consensual pupillary reflex in chicks. *Vision Research*, Vol. 39, Issue 5, 14 March 1999, pp. 897-900

Liebman, P. A. (1972): Microspectrophotometry of photoreceptors. In: *Handbook of sensory physiology, photochemistry of vision*, Vol. VII (1) (ed.: H. J. A. Dartnall), pp. 481-528, Springer, Berlin

Liebman, P. A., Granda, A. M. (1975): Super dense carotenoid spectra resolved in single cone oil droplets. *Nature*, Vol. 253, pp. 370-372. doi:10.1038/253370a0

Lipetz, L. E. (1984): A new method for determining peak absorbance of dense pigment samples and its application to the cone oil droplets of *Emydoidea blandingii*. *Vision Research*, Vol. 24, pp. 597-604

Lipetz, L. E. (1985): Some neuronal circuits of the turtle retina. In: *The Visual System* (Edited by Fein, A. & Levine, J. S.). Alan R. Liss, New York

Lisney, Thomas J., Rubene, Diana, Rózsa, Jani, Løvlie. Hanne, Håstad, Olle, Ödeen, Anders (2011): Behavioural assessment of flicker fusion frequency in chicken *Gallus gallus domesticus* *Vision Research*, Vol. 51 (2011), pp.1324-1332

Liu, Y. P., Wu, G. S., Yao, Y. G., Miao, Y. W., Luikart, G. *et al.* (2006): Multiple maternal origins of chickens: out of the Asian jungles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Vol. 38, pp. 12-19

Loew, E. R. & Govardovskii, V. I. (2001): Photoreceptors and visual pigments in the red-eared turtle, *Trachemys scripta elegans*. *Visual Neuroscience*, Vol. 18, pp. 753-757, doi: 10.1017.S0952523801185081

Lopez, R., Lopez-Gallardo, M., Busturia, I., Anezary, L., Prada, C. (2005): Spatial and temporal patterns of growth and differentiation of cone oil droplets in the chick retina. *Journal of Neuroscience Research*, Vol. 79, pp. 401-411

Lopez-Lopez, R., Lopez-Gallardo, M., Perez-Alvarez, M. J., Prada, C. (2008): Isolation of chick retina cones and study of their diversity based on oil droplet colour and nucleus position. *Cell Tissue Research* 2008, Vol. 332, pp. 13-24, doi: 10.1007/s00441-007-0572-6

Lythgoe, J. N. (1979): *The ecology of vision*. Oxford University Press, Oxford.

Lyytinen, A. (2001): Insect coloration as a defence mechanism against visually hunting predators. *PhD thesis*, University of Jyväskylä, Finland

Mackay, Ernest John Henry (1938): *Further excavations at Mohenjo-daro*. 2 Vols. Delhi (Government of India)

Maier, Erhard J. (1992): Spectral sensitivities including the ultraviolet of the passeriform bird *Leiothrix lutea*. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 170, pp. 709-714

-
- Maier, Erhard J., Bowmaker, J. K. (1993): Colour vision in the passeriform bird, *Leiothrix lutea*: correlation of visual pigment absorbance and oil droplet transmission with spectral sensitivity. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 172, pp. 295-301
- Maier, Erhard J. (1993): To deal with "invisible": on the biological importance of ultraviolet sensitivity in birds. *Naturwissenschaften*, Vol. 80, pp. 476-478
- Mariani, A. P., Leure- duPree, A. E. (1978): Photoreceptors and oil-droplet colors in the red area of the pigeon retina. *Journal of Comparative Neurology*, Vol. 182, Issue 4, pp. 821-837
- Marshall, N. J. (1988): A unique colour and polarization vision system in mantis shrimps. *Nature*, Vol. 333, pp. 557-560
- Marshall, N. J., Cronin, T. W., Kleinlogel, S. (2007): Stomatopod eye structure and function: a review. *Arthropod Structure and Development*, Vol. 36, pp. 420-448
- Martin, G. R. (1985): Eye. In: Kind, A. S., McLelland, J. (eds): Form and function in birds. Vol. 3. London, Orlando, San Diego, New York, Toronto, Montreal, Sydney, Tokyo: *Academic Press* 1985, pp. 311-373
- McCulloch, Kyle J., Osorio, Daniel & Briscoe, Adriana D. (2016): Sexual dimorphism in the compound eye of *Heliconius erato*: a nymphalid butterfly with at least five spectral classes of photoreceptor. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 219, pp. 2377-2387
- Meyer, David B., Cooper, T. G. (1966): The visual cells of the chicken as revealed by phase contrast microscopy. *The American Journal of Anatomy*, Vol. 118, pp. 723-734. doi:10.1002/aja.1001180303

Meyer, David B. (1971): The effect of dietary carotenoid deprivation on avian retinal oil droplets. *Ophthalmic Research*, Vol. 2, pp. 104–109.

Meyer, David B., Stuckey, Susan R., Hudson, Richard A. (1971): Oil droplet carotenoids of avian cones—I. Dietary exclusion: Models for biochemical and physiological studies. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, Vol. 40, Issue 1, pp. 61-64

Meyer, David B., May, Harold C. (1973): The topographical distribution of rods and cones in the adult chicken retina. *Experimental Eye Research* (1973), Vol. 17, pp. 347-355

Meyer, David B. (1977): The visual system in vertebrates – The avian eye and its adaptations. In: Crescitelli, F. (ed): *Handbook of sensory Physiology Vol. VII/5*. Berlin, New York: Springer 1977, pp. 549-611

Meyer, David B. (1986): The avian eye. In: Sturkie PD (ed): *Avian physiology. 4th ed*. New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo: Springer 1986, pp.37-48

Moreng, R., Avens, J. S. (1985): Classification, nomenclature, and showing of poultry. In: *Poultry Science and Production*. Reston Publishing Co., Inc. Prentice-Hall Company. Reston, Virginia 22090, pp. 16-45

Morris, V. B., Shorey, C. D. (1967): An electron microscope study of types of receptor in the chick retina. *Journal of Comparative Neurology* 129, p. 313

Morris, V. B. (1970): Symmetry in a receptor mosaic demonstrated in the chick from the frequencies, spacing and arrangement of the types of retinal receptor. *Journal of Comparative Neurology*, Vol. 140, Issue 3, pp. 359-397, doi: 10.1002/cne.901400308

Morris V. B. (1982): An afoveate area centralis in the chick retina. *Journal of Comparative Neurology* 1982, Vol. 210, pp. 198-203

Mourer-Chauviré, Cécile, Balouet, J. C. (2005): Description of the skull of the genus *Sylviornis* Poplin, 1980 (Aves, Galliformes, Sylviornithidae new family), a giant extinct bird from the Holocene of New Caledonia. In: Alcover, J. A. & Bover, P. (eds.): *Proceedings of the International Symposium "Insular Vertebrate Evolution: the Palaeontological Approach"*. Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears 12: 205-118

Muheim, R. (2011): Behavioural and physiological mechanisms of polarized light sensitivity in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences*, Vol. 366, pp. 763-771

Munro, U., Wiltschko, R. (1995): The role of skylight polarization in the orientation of a day-migrating bird species. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 177, pp. 357-362

Murphy, C. J., Glasser, A., Howland, H. C. (1995): The anatomy of the ciliary region of the chicken eye. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, Vol. 36, pp. 889-896

Neumeyer, Christa (1981): Chromatic adaption in the honeybee: successive colour contrast and colour constancy. *Journal of Comparative Physiology*, Vol. 144, pp. 543-553

Neumeyer, Christa (1984): On spectral sensitivity in the goldfish: Evidence for neural interactions between different "cone mechanisms". *Vision Research*, Vol. 24, Issue 10, pp. 1223-1231

Neumeyer, Christa (1985): An ultra-violet receptor as a fourth receptor type in goldfish color vision. *Naturwissenschaften*, Vol. 72, pp. 162-163

Neumeyer, Christa (1986): Wavelength discrimination in goldfish. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 158, pp. 203-213

Neumeyer, C. (1988): Das Farbsehen des Goldfisches. Eine verhaltensphysiologische Analyse. Georg Thieme Verlag, Stuttgart

Neumeyer, Christa, Arnold, Karin (1989): Tetrachromatic color vision in the goldfish becomes trichromatic under white adaptation light of moderate intensity. *Vision Research*, Vol. 29, Issue 12, pp. 1719-1727

Neumeyer, Christa (1991): Evolution of colour vision. In: *Vision and visual dysfunction* (J.R. Cronly-Dillon, ed.), Vol. 2, pp. 284-305

Neumeyer, Christa (1992): Tetrachromatic color vision in goldfish: evidence from color mixture experiments. *Journal of Comparative Physiology A.*, Vol. 171, Issue 5, pp. 639-649

Neumeyer, Christa (1998): Color Vision in Lower Vertebrates. *Color Vision - Perspectives from Different Disciplines*, pp. 149-162; Walter de Gruyter, Berlin

Neumeyer, Christa, Dörr, Saskia, Fritsch, Janine, Kardelky, Claudia (2002): Colour constancy in goldfish and man: influence of surround size and lightness. *Perception*, Vol. 31, pp. 171-187

Nickel, R., Schummer, A., Seiferle, E. (1992): *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere*, Band 5: Anatomie der Vögel, Berlin, Hamburg, Verlag Paul Parey, 1992, S.374-386

Nicol, Christine J. (2015): *The Behavioural Biology of Chickens*. Printed and bound in the UK by CPI Group (UK) Ltd, Croydon, CR0 4YY, www.cabi.org, ISBN 978-1-78064-250-5

Nishibori, M., Shimogiri, T., Hayashi, T., Yasue, H. (2005): Molecular evidence for hybridization of species in the genus *Gallus* except for *Gallus varius*. *Animal Genetics*, Vol. 36, pp. 367-375

O'Day, K. (1935): A preliminary note on the presence of double cones and oil droplets in the retina of marsupials. *Journal of Anatomy*, Vol. 70, pp. 465-467

Oehme, H. (1969): Vergleichende Untersuchungen über die Färbung der Vogeliris. *Biologisches Zentralblatt*, Vol. 88, pp. 3-35

Ogawa, Yuri, Kinoshita, Michiyo, Stavenga, Doekele G. & Arikawa, Kentaro (2013): Sex-specific retinal pigmentation results in sexually dimorphic long-wavelength-sensitive photoreceptors in the Eastern Pale Clouded Yellow butterfly *Colias erate*. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 216, pp. 1916-1923

Ohtsuka, T. (1985): Relation of spectral types to oil droplets in cones of turtle retina. *Science*, N.Y., Vol. 229, pp. 874-877

Oishi, T., Kawata, A., Hayashi, T., Fukada, Y., Shichida, Y., Yoshizawa, T. (1990): Immunohistochemical localization of iodopsin in the retina of the chicken and Japanese quail. *Cell and Tissue Research*, Vol. 261, Issue 3, pp. 397-401

Oka, T., Ino, Y., Nomura, K., Kawashima, S., Kuwayama, T., Hanada, H., Amano, T., Takada, M., Takahata, N., Hayashi, Y., Akishinonomiya, F. (2007): Analysis of mtDNA sequences shows Japanese native chickens have multiple origins. *Animal Genetics*, Vol. 38, pp. 287-293

Okano, Toshiyuki, Kojima, D., Fukada, Yoshitaka, Shichida, Y., Yoshizawa, Toru (1992): Primary structures of chicken cone visual pigments: vertebrate rhodopsins have evolved out of cone visual pigments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, Vol. 89, pp. 5932-5936

Okano, T., Yoshizawa, T. Yoshitaka Fukada, Y. (1994): Pinopsin is a chicken pineal photoreceptive molecule. *Nature*, Vol. 372, pp. 94-97

Oliphant, L. W. (1987): Pteridines and purines as mayor pigments of the avian iris. *Pigment Cell Research* 1987, Vol. 1, Issue 2, pp.129-131

-
- Olsson, Peter, Kelber, Almut (2017): Relative colour cues improve colour constancy in birds. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 220, pp. 1797-1802, doi:10.1242/jeb.155424
- Osorio, Daniel, Vorobyev, Misha, Jones, C. D. (1999): Colour vision of domestic chicks. *Journal of Experimental Biology* 1999b; Vol. 202, pp. 2951-2959
- Osorio, Daniel, Miklosi, A., Gonda, Z. (2000): Visual ecology and perception of coloration pattern by domestic chicks. *Evolutionary Ecology*, Vol. 13, pp. 673-689
- Osorio, Daniel, Vorobyev, Misha (2005): Photoreceptor spectral sensitivities in terrestrial animals: adaptations for luminance and colour vision. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 272, pp. 1745-1752
- Osorio, Daniel, Vorobyev, Misha (2008): A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Research*, Vol. 48, pp. 2042-2051
- Palacios, Adrian G., Bonardel, V., Varela, Francisco J. (1990a): An autoshaping method for wavelength discrimination in birds. *Compte Rendu Academie des Sciences Paris*, Vol. 311, pp. 213-218
- Palacios, Adrian G., Martinoya, Carlos, Bloch, Susana, Varela, Francisco J. (1990b): Color mixing in the pigeon: A psychophysical determination in the longwave spectral range. *Vision Research*, Vol. 30, Issue 4, pp. 587-596
- Palacios, Adrian G., Varela, Francisco J. (1992): Color mixing in the pigeon (*Columba livia*) II – a psychophysical determination in the middle, short and near-UV wavelength range. *Vision Research*, Vol. 32, No. 10, pp. 1947-1953
- Pardue, M. T., Sivak, J. G. (1997): The functional anatomy of the ciliary muscle for avian species. *Brain Behavior and Evolution* 1997, Vol. 49 (6), pp. 295-311

Partridge, J. C. (1989): The visual ecology of avian cone oil droplets. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 165, pp. 415-426

Pearn, S. M., Bennett, A. T. D. Cuthill, I. C. (2001): Ultraviolet vision, fluorescence mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 268, pp. 2273-2279

Phillips, J. B., Moore, F. R. (1992): Calibration of the sun compass by sunset polarized light patterns in a migratory bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* Vol. 31, pp. 189-194

Pizzari, T., Birkhead, T. R. (2000): Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature*, Vol. 405, pp. 787-789, doi:10.1038/35015558

Plath, M. (1935): Über das Farbunterscheidungsvermögen des Wellensittichs. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, Springer-Verlag

Plum, Richard O., Berv, Jacob S., Dornburg, Alex, Field, Daniel J., Townsend, Jeffrey P., Moriarty Lemmon, Emily, Lemmon, Alan R. (2015): A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, Vol. 526, pp. 569-573, doi:10.1038/nature15697

Prescott, N. B., Jarvis, J. R., Wathes, C. M. (2004): Vision in the laying hen. In CAB international 2004, *Welfare of the laying hen*, (editor G. C. Perry), chapter 15, pp. 155-164

Rahman, Mohammad Lutfur, Aoyama, Masato, Sugita, Shoei (2007a): Number and density of retinal photoreceptor cells with emphasis on oil droplet distribution in the Mallard Duck (*Anas platyrhynchos var. domesticus*). *Animal Science Journal*, Vol. 78, Issue 6, pp. 639-649

Rahman, Mohammad Lutfur, Aoyama, Masato, Sugita Shoei (2007b): Topography of retinal photoreceptor cells in the Jungle Crow (*Corvus macrorhynchos*) with emphasis on the distribution of oil droplets. *Ornithological Science*, Vol. 6 (1), pp. 29-38, doi: [http://dx.doi.org/10.2326/1347-0558\(2007\)6\[29:TORPCI\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.2326/1347-0558(2007)6[29:TORPCI]2.0.CO;2)

Rahman, M.L., Yoshida, K., Maeda, I., Tanaka, H., Sugita, S. (2010): Distribution of retinal cone photoreceptor oil droplets, and identification of associated carotenoids in crow (*Corvus macrorhynchos*). *Zoological Science*, Vol. 27, pp. 514-521, doi:10.2108/zsj.27.514

Ravelhofer, C. (1996): Pathologisch-anatomische Untersuchungen an Augen verschiedener Vogelspezies. *Veterinärmedizinische Dissertation*, München, 1996

Reese, S., Hegner, K., Korbelt, R. (1998): Zur Anatomie des Ziliarkörpers und der Kammerwinkelregion von Greifvogeläugen als Grundlage für die Gonioskopie. In: Kösters J.: *Verhandlungsberichte der XI. Tagung der Fachgruppe Geflügelkrankheiten der DVG* 1998, pp. 231-237

Reese, S., Korbelt, R., Liebich, H. G. (2001): Sehorgan. In König, H. E., Liebich, H. G. (Hrsg.) *Anatomie und Propädeutik des Geflügels*, 1. Auflage, Stuttgart, New York, Schattauer Verlag, 2001, pp. 195-214

Reese, S., Korbelt, R., Liebich, H. G. (2009): Sehorgan. In König, H. E., Korbelt, R., Liebich, H. G. (Hrsg.) *Anatomie der Vögel*, 2. Auflage, Schattauer Verlag, 2009, pp. 229-244

Reichel, Ursula (2010): Koprologische Untersuchungen bei Rassehühnern: Nachweis von Endoparasiten. Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades beim Fachbereich Veterinärmedizin der Justus-Liebig-Universität Gießen

Renwick, P. W. (1993): Glaucoma. Manual of small animal ophthalmology, BSAVA, 1993, pp. 193-212

Riber, A. (2013): Colour temperature of LED lighting used in broiler housing-preference and effects on performance. In: *Proceedings of the 9th European Symposium on Poultry Welfare*, Uppsala, Sweden, p. 99

Riggs, L. A., Blough, P. M., Schafer, K. L. (1972): Electrical responses of the pigeon eye to changes in wavelength of the stimulating light. *Vision Research*, Vol. 12, pp. 981-991

Robinson, S. R. (1994): Early vertebrate colour vision. *Nature*, Vol. 367, p. 121

Rochon-Duvigneaud, A. (1929): La vision des oiseaux Alauda. 1, pp. 336-345

Rösler, Gerhard (1996): Die Wildtauben der Erde – Freileben, Haltung und Zucht. Verlag M. & H. Schaper, Alfeld-Hannover 1996, ISBN 3-7944-0184-0

Romanov, M. N., Weigend, S. (2001): Analysis of genetic relationships between various populations of domestic and jungle fowl using microsatellite markers. *Poultry Science*, Vol. 80, pp. 1057-1063

Roper, T. J., Cook, S. E. (1989): Responses of chicks to brightly colored insect prey. *Behaviour*, Vol. 110, pp. 276-293

Roper, T. J. (1990): Responses of domestic chicks to artificially coloured insect prey: effects of previous experience and background colour. *Animal Behaviour*, Vol. 39, pp. 466-473

Roth, Lisa S. V., Lind, Ole (2013): The Impact of Domestication on the Chicken Optical Apparatus. *Public Library of Science (PLoS) ONE*, Vol. 8(6), e65509. doi:10.1371/journal.pone.0065509

Salomon, Franz-Viktor, Geyer, Hans, Gille, Uwe (2005): *Anatomie für die Tiermedizin*, 3. Auflage 2015, Enke Verlag

Schaeffel, F., Howland, H. C., Farkas, L. (1986): Natural accommodation in the growing chicken. *Vision Research*, Vol. 26 (1986), pp. 1977-1993

Schaeffel, Frank, Howland, Howard C. (1987): Corneal accommodation in chick and pigeon. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 160, Issue 3, pp. 375-384

Schaeffel, Frank, Glasser, Adrian, Howland, Howard C. (1987): Accommodation, refractive error and eye growth in chickens. *Vision Research*, Vol. 28, No. 5, pp. 639-657, 1988

Schaeffel, Frank, Diether, Sigrid (1998): The growing eye: an autofocus system that works on very poor images. *Vision Research*, Vol. 39, pp. 1585-1589

Schellschmidt, Holger (2010) in „Der Bartzweg“ - Illustriertes Monatsblatt zu Zucht und Haltung der Belgischen Bartzwege, Nummer 58, September 2010

Schmidt, Horst (1999): Kulturgeschichte der Haushühner. Aus Schmidt, Horst: *Handbuch Rasse und Ziergeflügel: Hühner und Zwerghühner*. 2. überarbeitete Auflage. 1999, Stuttgart (Hohenheim), Ulmer Verlag

Schmidt-Koenig, K. (1990): The sun compass. *Experimentia*, Vol. 46, pp. 336-342

Schneider, B. (1972): Multidimensional scaling of color difference in the pigeon. *Perception & Psychophysics*, Vol. 12, Issue 4, pp. 373-378

Schütz, Karin E., Jensen, Per (2001): Effects of Resource Allocation on Behavioural Strategies: A Comparison of Red Junglefowl (*Gallus gallus*) and Two Domesticated Breeds of Poultry. *Ethology*, Vol. 107, Issue 8, pp. 753-765

Schütz, Karin E., Forkman, Björn, Jensen, Per (2001): Domestication effects on foraging strategy, social behaviour and different fear responses: a comparison between the red junglefowl (*Gallus gallus*) and a modern layer strain. *Applied Animal Behaviour Science*, Vol. 74, Issue 1, pp. 1-14

Schuler, W., Roper, T. J. (1992): Responses to warning coloration in avian predators. *Advances in the Study of Behavior*, Vol. 21, pp. 111-146

Schultze, M. (1867): Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina. *Archiv für mikroskopische Anatomie* 1867, Vol. 3, pp. 215-244

Schwarze, OVR Prof. Dr. med. vet. habil Erich, Schröder, Lothar et al., Michel, Prof. Dr. med. vet. habil Günther (1972): *Kompendium der Geflügelanatomie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart

Sewell, R. B. S., Guha, B. S. (1931): Zoological remains. Aus: J. Marshall (Hrsg.): *An Annotated Bibliography of Indian Medicine*, pp. 649-673

Shepard, R. N. (1965): Approximation to uniform gradients of generalization by monotone transformation of scale. In: *Stimulus generalization*. Mostofsky, D.I. (Hrsg.), pp. 94-110. Stanford: University Press

Sibley, C. G., Ahlquist, J. E. (1990): Ratites and tinamous. In: *Phylogeny and classification of birds*, pp. 272-288, Princeton: Yale University Press

Sibley, C. G., Monroe, B. L., Jr (1990): *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. New Haven: Yale University Press

Siegel, P. B., Haberfeld, A., Mukherjee, T. K., Stallard, L. C., Marks, H. L., Anthony, N. B., Dunnington, E. A. (1992): Jungle fowl – domestic fowl relationships: a use of DNA fingerprinting. *World's Poultry Science Journal*, Vol. 48, pp. 147-155

Siitari, Heli, Honkavaara, Johanna, Huhta Esa, Viitala, Jussi (2002a): Ultraviolet reflection and female mate choice in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, Vol. 63, pp. 97-102, doi:10.1006/anbe.2001.1870, online: <http://www.idealibrary.com>

Siitari, Heli, Hovi, Matti, Viitala, Jussi, (2002b): Behavioural evidence for ultraviolet vision in a tetraonid species – foraging experiment with black grouse *Tetrao tetrix*. *Journal of Avian Biology*, Vol. 33, Issue 2, pp. 199-202, doi: 10.1034/j.1600-048X.2002.330212.x

Sillén-Tullberg, B. (1985a): Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia*, Vol. 67, pp. 411-415

Sillén-Tullberg, B. (1985b): The significance of coloration per se, independent of background, for predator avoidance of aposematic prey. *Animal Behaviour*, Vol. 33, pp. 1382-1384

Sillman, A. J. (1969): The visual pigments of several species of birds. *Vision Research* 1969, Vol. 9, pp. 1063-1077

Sillman, A. J. (1973): Avian vision. In D. S. Farner, & J. R. King (Eds.), *Avian biology*, Vol. III., pp. 349-383, Academic Press New York

Simon, Juliana (2010): Verhaltensphysiologische Untersuchungen zum Farbensehen des Zwerghuhns (*Gallus gallus domesticus*). Diplomarbeit, Johannes Gutenberg-Universität Mainz, FB Biologie, Institut für Zoologie, Abt.III Neurobiologie

Slack, K. E., Jones, C. M., Ando, T., Harrison, G. L. A., Fordyce, R. E., Arnason, U., Penny, D. (2006): Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution. *Molecular Biology and Evolution*, Vol. 23, pp. 1144-1155

Slonaker, J. R. (1897): A comparative study of the area of acute vision in vertebrates. *Journal of Morphology* 1897, Vol. 13, pp. 445-502

Slonacker, J. R. (1918): A physiological study of the anatomy of the eye and its accessory parts of the english sparrow (*Passer domesticus*). *Journal of Morphology* 1918, Vol. 31, pp. 351-459

Smith, Carolyn L., Evans, Christopher S. (2009): Silent tidbitting in male fowl, *Gallus gallus*: a referential visual signal with multiple functions. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 212, pp. 835-842; doi: 10.1242/jeb.023572

Spalding, D. (1873): Instinct. *Macmillans Magazine*, 27, 282-293. Reprinted in *The British Journal of Animal Behaviour*, Vol. 2, pp. 2-11. 1954

Stavenga, Doekele G., Wilts, Bodo D. (2014): Oil droplets of bird eyes: microlenses acting as spectral filters. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* (Philosophical Transactions of the Royal Society B), Vol. 369, 20130041, doi: 10.1098/rstb.2013.0041

Straznicky, C., Chehade, M. (1987): The formation of the area centralis of the retinal ganglion cell layer in the chick. *Development* 1987, Vol. 100, pp. 411-420

Strother, G. K. (1963): Absorption spectra of retinal oil globules in turkey, turtle and pigeon. *Experimental Cell Research*, Vol. 29, pp. 349-35

Sullivan, M. (1991): Flock structure in red junglefowl. *Applied Animal Behaviour Science*, Vol. 30, pp. 381-386

Taylor, N. R., Prescott, N. B., Jarvis, J. R., Wathes, C. M. (2002): Can domestic fowl detect the flicker of fluorescent lights? *British Poultry Science*, Vol. 43, pp.13-14

Thoen, Hanne H., How, Martin J., Chiou, Tsy-Huei, Marshall, Justin (2014): A Different Form of Color Vision in Mantis Shrimp. *Science*, Vol. 343, pp. 411-413

Thomas, Ingeborg, Autrum, Hansjochem (1965): Die Empfindlichkeit der dunkel- und hell-adaptierten Biene (*Apis mellifica*) für spektrale Farben: Zum Purkinje-Phänomen der Insekten. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, Vol. 51, Issue 3, pp 204-218

Tiedemann, D. F. (1810): Von den Sehorganen der Vögel. In: Tiedemann DF (Hrsg): Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Band I. Heidelberg: Mohr & Zimmer 1810; S. 48-88

Toomey, Matthew B., Collins, Aaron M., Frederiksen, Rikard, Cornwall, M. Carter, Timlin, Jerilyn A., Corbo, Joseph C. (2015): A complex carotenoid palette tunes avian colour vision. *Journal of The Royal Society Interface*, Vol. 12, 20150563, doi: 10.1098/rsif.2015.0563

Toomey, Matthew B., Lind, Olle, Frederiksen, Rikard, Curley, Robert W. Jr., Riedl, Ken M., Wilby, David, Schwartz, Steven J., Witt, Christopher C., Harrison, Earl H. (2016): Complementary shifts in photoreceptor spectral tuning unlock the full adaptive potential of ultraviolet vision in birds. *eLife*, Vol. 5, e15675

Torquato, Salvatore, Stillinger, Frank H. (2003): Local density fluctuations, hyperuniformity, and order metrics. *Physical Review E*, Vol. 68, pp. 041113-1 – 041113-25, doi: 10.1103/PhysRevE.68.041113

Tripathi, R. C. (1974): Comparative physiology and anatomy of the aqueous outflow pathway. In: Davson, H., Graham, L. T., Jr (Hrsg): The eye. New York, London: Academic Press 1974, pp. 163-356

Trübenbach, Paul (1921): *Handbuch für Zwerghuhnzüchter*, Gebundene Ausgabe 1921, Trübenbachs Vlg., Chemnitz

Tuinen, M. van, Stidham, T. A., Hadly, E. A. (2006): Tempo and mode of modern bird evolution observed with largescale taxonomic sampling. *Historical Biology*, Vol. 18, pp. 205-221

Unbekannter Autor (1928) in „Geflügel-Börse“, Juli 1928, zitiert in „Der Bartzweg“ - Illustriertes Monatsblatt zu Zucht und Haltung der Belgischen Bartzwege, Nummer 58, September 2010

Vaisanen, J., Hakanson, J., Jensen, P. (2005): Social interactions in red junglefowl (*Gallus gallus*) and white leghorn layers in stable groups and after re-grouping. *British Poultry Science*, Vol. 46 (2), pp. 156-168

Varela, F. J., Palacios, A. G., Goldsmith, Timothy H. (1993): Color vision of birds. In H. P. Zeigler & H.-J. Bischof (Eds.), *Vision, brain, and behavior in birds*, pp. 77-98, Cambridge, MA: MIT Press

Ventura, D. F., Zana, Y., de Souza, J. M., DeVoe, R. D (2001): Ultraviolet colour opponency in the turtle retina. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 204, pp. 2527-2534

Verhoef, Esther, Rijs, Aad (Autoren), Meyer, Michael (Übersetzer) (2006): Illustrierte Hühner-Enzyklopädie, gebundene Ausgabe 1. Oktober 2006

Viitala, J., Korpimäki, E., Palokangas, P., Koivula, M. (1995): Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. *Nature*, Vol. 373, pp. 425-427

Vorobyev, Misha, Osorio, Daniel, Bennett, A. T. D., Marshal, N. J., Cuthill, I. C. (1998): Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *Journal of Comparative Physiology A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, Vol. 183, pp. 621–633, doi:10.1007/ s003590050286

Vorobyev, Misha, Osorio, Daniel (1998): Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 265, pp. 351-358

Vorobyev, Misha (2003): Coloured oil droplets enhance colour discrimination. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 270, pp. 1255-1261

Wald, G., Zussman, H. (1937): Carotenoids of the chicken retina. *Nature*, Vol. 140, 197, (1937), <https://doi.org/10.1038/140197a0>

Waldvogel, Jerry A. (1990): The Bird's Eye View. *American Scientist*, Vol. 78, Issue 4, July-August, pp. 342-353

Wallman, J. (1979): Role of the retinal oil droplets in the colour vision of Japanese quail. In *Neural mechanisms of behaviour in the pigeon* (eds. A. M. Granda, J. H. Maxwell), pp. 327–351. Plenum Press, New York.

Wallman, Josh, Letelier, Juan-Carlos (1993): Eye movements, head movements and gaze stabilisation in birds. In: *Vision, Brain and Behaviour in Birds*, pp. 245-263, H. Zeigler, Hans-Joachim Bischof, 1993

Wallman, J., Nickla, D. L. (2010): The relevance of studies in chicks for understanding myopia in humans. In: RW Beuerman, S-M Saw, DTH Tan, T-Y Wong (eds) *Myopia: Animal Models to Clinical Trials*, pp. 239-266.

Walls, G. L., Judd, H. D. (1933): The intra-ocular colour-filters of vertebrates. *The British Journal of Ophthalmology*, November 1933, pp.641-675

Walls, G. L. (1942): *The Vertebrate Eye and Its Adaptive Radiation*. Bloofield Hills, MI: Cranbrook Institute of Science

Wehrs, Wilhelm (1955) in *Geflügel-Börse – Westdeutsche Ausgabe*; 76. Jahrgang, Nr. 16, S. 1; 19. August 1955

Weigend, Steffen, Janßen-Tapken, U., Erbe, M., Ober, U., Weigend, A., Preisinger, R., Simianer, H. (2014): Biodiversität beim Huhn - Potenziale für die Praxis. *Züchtungskunde*, Vol. 86 (1), pp. 25-41

Weller, Cynthia, Lindstrom, Sarah H., De Grip, Willem J., Wilson, Martin (2009): The area centralis in the chicken retina contains efferent target amacrine cells. *Visual Neuroscience* 2009; Vol. 26(2), pp. 249-254, doi:10.1017/S0952523808080917

West, B., Zhou, B.-X. (1988): Did chickens go North? New evidence for domestication. *Journal of Archaeological Science*, Vol. 15, pp. 515-533

Widowski, T. M., Keeling, L. J., Duncan, I. J. H. (1992): The preferences of hens for compact fluorescent over incandescent lighting. *Canadian Journal of Animal Science*, Vol. 72, pp. 203-211

Wilby, David, Toomey, Matthew B., Olsson, Peter, Frederiksen, Rikard, Cornwall, M. Carter, Oulton, Ruth, Kelber, Almut, Corbo, Joseph C., Roberts, Nicholas W. (2015): Optics of cone photoreceptors in the chicken (*Gallus gallus domesticus*). *Journal of The Royal Society Interface*, Vol. 12, 20150591, doi: 10.1098/rsif.2015.0591

Wilkie, S. E., Robinson, P. R., Cronin, T. W., Poopalasundaram, S., Bowmaker, James K., Hunt, David M. (2000): Spectral tuning of avian violet- and ultraviolet-sensitive visual pigments. *Biochemistry*, Vol. 39, pp. 7895-7901

Williams, D. L. (2012): The avian eye. In: Williams, D. L. (ed.): *Ophthalmology of Exotic Pets*. 1. ed., Chichester, West Sussex: Wiley-Blackwell

Willson, Mary F, Whelan, Christopher J (1989): Ultraviolet reflectance of fruits of vertebrate-dispersed plants. *Oikos*, Vol. 55, pp. 341-348

Willson, Mary F., Graff, D. A., Whelan, C. J. (1990): Color preferences of frugivorous birds in relation to the colors of fleshy fruits. *Condor*, Vol. 92, pp. 545-555

Wiltschko, W., Munro, U., Ford, H., Wiltschko, R. (1993): Red light disrupts magnetic orientation of migratory bird. *Nature*, Vol. 364, pp. 525-527

Wojtusiak, R. J. (1933): Über den Farbensinn der Schildkröten. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, Vol. 18, pp. 393-436.

Wortel, J. F., Nuboer, J. F. W. (1986): The spectral sensitivity of blue-sensitive pigeon cones: evidence for complete screening of the visual pigment by the oil-droplets. *Vision Research*, Vol. 26, Issue 6, pp. 885-886

Wortel, J. F., Rugenbrink, H., Nuboer, J. F. W. (1987): The photopic spectral sensitivity of the dorsal and ventral retinae of the chicken. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 160, pp. 151-154

Wullschleger Schättin, Esther (2012): in *Tierwelt* Nr. 6, 10. Februar 2012

Wright, Anthony A., Cumming, W. W. (1971): Colour naming functions for the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, Vol. 15, pp. 7-17

Wright, Anthony A. (1972): Psychometric and psychophysical hue discrimination functions for the pigeon. *Vision Research*, Vol. 12. pp. 1447-1464, Pergamon Press

-
- Wright, Anthony A. (1978): Construction of equal-hue discriminability scales for the pigeon. *Journal of experimental analysis of behavior*, Vol. 29 (No. 2, march), pp. 261-266
- Wright, Mathew W., Bowmaker, James K. (2001): Retinal photoreceptors of paleognathous birds: the ostrich (*Struthio camelus*) and rhea (*Rhea americana*). *Vision Research*, Vol. 41, Issue 1, pp. 1-12
- Yokoyama, S., Radlwimmer, F. B., Blow, N. S. (2000): Ultraviolet pigments in birds evolved from violet pigments by a single amino acid change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, Vol. 97, pp. 7366-7371
- Yoshizawa, T., Fukada, Y. (1993): Preparation and characterization of chicken rod and cone pigments. In P. A. Hargrave, *Photoreceptor cells*, Vol. 15, pp. 161-179, Academic Press New York
- Young, S. R., Martin, G. R. (1984): Optics of retinal oil droplets: a model of light collection and polarization detection in the avian retina. *Vision Research*, Vol. 24, pp. 129-137
- Zaccardi, Guillermo, Kelber, Almut, Sison-Mangus, Marilou P. & Briscoe, Adriana D. (2006): Color discrimination in the red range with only one long-wavelength sensitive opsin. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 209, pp. 1944-1955
- Zanon, A. (2003): Chickens *Gallus gallus*. *Pollaiodelre*. pp. 1-17, www.ilpollaiodelre.com
- Zeuner, Frederick E. (1967): Geschichte der Haustiere. Bayerischer Landwirtschaftsverlag GmbH, München, Basel, Wien (Originalausgabe: *A history of domesticated animals*. Hutchinson & Co., London, 1963)
- Zueva L. V. (1982) On the role of oil drops in photoreceptor optics. Doctoral Thesis, Leningrad (auf Russisch)

Zueva, L. V., Golubeva, T. B., Kerov, V. S., Zuev, A. V. (2003): Heterogeneous Maturation of Retina of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, Vol. 39, Issue 6, pp. 724-731

Nachweise aus der Internetrecherche:

www.backyardchickens.com, aufgerufen: 02.12.2015, 10.11h

www.bartzwergfreunde.de, aufgerufen: 07.10.2015, 15.09h

www.flyangersonline.com, aufgerufen: 31.08.2015, 23.48h

www.natureworldnews.com, aufgerufen: 05.01.2011, 13.19h

www.pigeon.psy.tufts.edu, aufgerufen: 09.02.2016, 12.20h

www.spektrum.de, aufgerufen: 09.02.2016, 12.20h

www.sv-antwerpenerbartzwerge.de, aufgerufen: 07.10.2015, 15.09h

Abbildungsnachweise, Tabellennachweise und Quellliteratur zu verwendeten Daten:

Einleitung:

Abb. 1: „Antwerpener Bartzwerge verschiedener Farbschläge“,
fotografiert von Juliana Simon, 2009

Abb. 2: „Schematische Darstellung der Photorezeptortypen des adulten Huhns“,
Fig. 1A bearbeitet, aus Kram, Y. A., Mantey, S., Corbo, J. C. (2010): Avian Cone
Photoreceptors Tile the Retina as Five Independent, Self-Organizing Mosaics.
Public Library of Science (PLoS) ONE 5(2): e8992.
doi:10.1371/journal.pone.0008992

Copyright: © 2010 Kram *et al.* This is an open-access article distributed under
the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits
unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the
original author and source are credited.

Material und Methode:

Abb. 3: „Huhn Henriette“
fotografiert von Juliana Simon, 2010

Abb. 4: „Hahn Mattheo (links) und Hahn Till (rechts)“
fotografiert von Juliana Simon, 2012

Abb. 5: „Hahn Diego“
fotografiert von Juliana Simon, 2013

Abb. 6: „Kükenaufzucht“
fotografiert von Juliana Simon, 2012, 2010

Abb. 7: „Mattheo und Till im Alter von 4, bzw. 3 Tagen“
fotografiert von Juliana Simon, 2010

Abb. 8: „Ruhezone“
fotografiert von Juliana Simon, 2012

Abb. 9: „Ruhepausen“
fotografiert von Juliana Simon, 2010, 2012

Abb. 10: „Schlafen“
fotografiert von Juliana Simon, 2010

Abb. 11: „Futtersuche der Küken im Freien mit Hahn Till als zusätzlichem Bewacher“
fotografiert von Juliana Simon, 2012

Abb. 12: „Schema des Versuchsaufbaus (Aufsicht)“
aus Simon, Juliana (2010): Verhaltensphysiologische Untersuchungen zum Farbensehen des Zwerghuhns (*Gallus gallus domesticus*). Diplomarbeit, Johannes Gutenberg-Universität Mainz, FB Biologie, Institut für Zoologie, Abt.III Neurobiologie

Abb. 13: „Versuchsaufbau frontal“
aus Simon, Juliana (2010): Verhaltensphysiologische Untersuchungen zum Farbensehen des Zwerghuhns (*Gallus gallus domesticus*). Diplomarbeit, Johannes Gutenberg-Universität Mainz, FB Biologie, Institut für Zoologie, Abt.III Neurobiologie

Abb. 14: „Relative spektrale Empfindlichkeit des Vogel Strauß“

Mit freundlicher Genehmigung, erstellt nach den Daten aus Hoffmann, Marion (2004): Verhaltensphysiologische Analyse des Farbensehens bei einem

männlichen Vogel Strauß (*Struthio camelus australis*). Dissertation, Fachbereich Biologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

Ergebnisse:

Abb. 15a: „Wahlverhalten von Huhn Henriette nach Dressur auf längere Wellenlängen $\lambda^+ > \lambda^-$, (640nm - 576nm)“

Abb. 15b: „Wahlverhalten von Huhn Henriette nach Dressur auf längere Wellenlängen $\lambda^+ > \lambda^-$, (565nm - 495nm)“

Abb. 15c: „Wahlverhalten von Huhn Henriette nach Dressur auf kürzere Wellenlängen $\lambda^+ < \lambda^-$, (461nm - 403nm)“

Abb. 16: „Wahlverhalten von Huhn Henriette bei den verschiedenen Dressurwellenlängen $\lambda^+ > \lambda^-$ und $\lambda^+ < \lambda^-$ “

Abb. 17: „ $\Delta\lambda$ - Funktionen von Huhn Henriette“

Abb. 18a: „Wahlverhalten von Hahn Till nach Dressur auf längere Wellenlängen $\lambda^+ > \lambda^-$, (640nm - 495nm)“

Abb. 18b: „Wahlverhalten von Hahn Till nach Dressur auf längere Wellenlängen $\lambda^+ > \lambda^-$, (640nm - 495nm)“

Abb. 18c: „Wahlverhalten von Hahn Till nach Dressur auf kürzere Wellenlängen $\lambda^+ < \lambda^-$, (461nm - 403nm)“

Abb. 19: „Wahlverhalten von Hahn Till bei den verschiedenen Dressurwellenlängen $\lambda^+ > \lambda^-$ und $\lambda^+ < \lambda^-$ “

Abb. 20: „ $\Delta\lambda$ - Funktion von Hahn Till“

Abb. 21: „Wahlverhalten von Hahn Mattheo bei den Dressurwellenlängen 640nm - 548nm, $\lambda^+ > \lambda^-$ “

Abb. 22: „Wahlverhalten von Hahn Mattheo nach Dressur auf eine bestimmte Wellenlänge $\lambda^+ > \lambda^-$ “

Abb. 23: „ $\Delta\lambda$ - Funktionen von Hahn Till und Hahn Mattheo“

Abb. 24: „Übereinanderlegung der $\Delta\lambda$ - Funktionen von Huhn „Henriette 1“ und „Henriette 2“, sowie der Hähne Till und Mattheo“

Diskussion:

Tabelle A.: „Absorptionsmaxima der Photopigmente verschiedener Vogelarten“
Quellliteratur der angegebenen Wellenlängendaten (basierend auf den Daten mikrospektrophotometrischer Messungen der jeweiligen Autoren):

Huhn, Wellensittich, Zebrafink, Taube und Atlantiksturmtaucher: aus Bowmaker, James K., Heath, L. A., Wilkie, S. E., Hunt, D. M. (1997): Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision Research*, Vol. 37, pp. 2183-2194

Pfau: aus Hart, Nathan Scott (2002): Vision in the peafowl (Aves: *Pavo cristatus*). *Journal of Experimental Biology* 207: pp. 1229-1240

Japanwachtel: aus Bowmaker, James K., Kovach, J. K., Whitmore, A. V., Loew, E. R. (1993): Visual pigments and oil droplets in genetically manipulated and carotenoid deprived quail: a microspectrophotometric study. *Vision Research*, Vol. 33, pp. 571-578

Truthahn: aus Hart, Nathan Scott, Partridge, J. C., Cuthill, I. C. (1999): Visual pigments, cone oil droplets, ocular media and predicted spectral sensitivity in the domestic turkey (*Meleagris gallopavo*). *Vision Research*, Vol. 39, pp. 3321-3328

Stockente: aus Jane, S. D., Bowmaker, James K. (1988): Tetrachromatic colour vision in the duck (*Anas platyrhynchos* L.): microspectrophotometry of visual pigments and oil droplets. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 162: pp. 225-235

Strauß und Nandu: aus Wright, Mathew W., Bowmaker, James K. (2001): Retinal photoreceptors of paleognathous birds: the ostrich (*Struthio camelus*) and rhea (*Rhea americana*). *Vision Research*, Vol. 41, Issue 1, pp. 1-12

Chinanachtigall: aus Maier, E. J., Bowmaker, J. K. (1993): Colour vision in the passeriform bird, *Leiothrix lutea*: Correlation of visual pigment absorbance and oil droplet transmission with spectral sensitivity. *Journal of Comparative Physiology A* 172: pp. 295-301

Humboldtpinguin: aus Bowmaker, James K., Martin, G. R. (1985): Visual pigments and oil droplets in the penguin, *Spheniscus humboldti*. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory Neural and Behavioural Physiology*, Vol. 156, pp. 71-77

Waldkauz: aus Bowmaker, James K., Martin, G. R. (1978): Visual pigments and colour vision in a nocturnal bird, *Strix aluco* (Tawny owl). *Vision Research*, Vol. 18, pp. 1125-1130, Pergamon Press Ltd. 1978

Abb. 25: „Relative spektrale Absorption der Photopigmente (errechnet nach der Formel von Govardovskii *et al.* 2000 für A₁ Photopigmente)“

Govardovskii, Viktor I., Fyhriquist, Nanna, Reuter, Tom, Kuzmin, Dmitry G., Donner, Kristian (2000): In search of the visual pigment template. *Visual Neuroscience*, Vol. 17, pp. 509-528

Tabelle B: „Stellen bester Farbunterscheidung bei verschiedenen Tierarten im Vergleich“

(Minima der jeweiligen $\Delta\lambda$ - Funktionen), Daten aus Neumeyer, C. (1988): Das Farbsehen des Goldfisches. Eine verhaltensphysiologische Analyse. Georg Thieme Verlag, Stuttgart

Abb. 26: „Retina eines 15 Tage alten Huhns“

links: unter dem Lichtmikroskop (mit der Photorezeptorseite nach oben) (Fig. 1B aus Kram *et al.* 2010, bearbeitet)

rechts: derselbe Retinaausschnitt schematisch; die Farben entsprechen den jeweiligen Rezeptortypen, die schwarzen Punkte repräsentieren Doppelzapfen (Fig. 1G aus Kram *et al.* 2010, bearbeitet)

Kram, Y. A., Mantey, S., Corbo, J. C. (2010): Avian Cone Photoreceptors Tile the Retina as Five Independent, Self-Organizing Mosaics. *Public Library of Science (PLoS) ONE* 5(2): e8992. doi:10.1371/journal.pone.0008992

Copyright: © 2010 Kram *et al.* This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited. Abgerufen am 18.03.2022

Tabelle C: „Prozentuale Anteile der verschiedenen Carotinoide beim Haushuhn“

Table 1 aus Arteni, Ana-Andreea, LaFountain, Amy M., Alexandre, Maxime T. A., Fradot, Mathias, Mendes-Pinto, Maria M., Sahel, José-Alain, Picaud, Serge, Frank, Harry A., Robert, Bruno, Pascal, Andrew A. (2019): Carotenoid composition and conformation in retinal oil droplets of the domestic chicken. *PLoS ONE*, Vol. 14, Issue 5: e0217418. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217418>

This is an open access article, free of all copyright, and may be freely reproduced, distributed, transmitted, modified, built upon, or otherwise used by anyone for any

lawful purpose. The work is made available under the Creative Commons CC0 public domain dedication.

Abb. 27: „Transmission der gelben (Y), orangen (O) und roten (R) Öltröpfchen beim Huhn“

errechnet nach den Daten aus Bowmaker, James K., Heath, L. A., Wilkie, S. E., Hunt, D. M. (1997): Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision Research*, Vol. 37, pp. 2183-2194

Abb. 28: „Exemplarische Herleitung der effektiven Zapfenempfindlichkeit beim Huhn am Beispiel des L- Zapfens“

(rechte Abb.: schwarze Linie: Relative spektrale Absorption des L- Zapfens (errechnet nach der Formel von Govardovskii *et al.* (2000) für A1 Photopigmente) ohne Öltröpfchen, rote Linie: Transmission des R-Typ- Öltröpfchens, gestrichelte Linie: effektive Zapfenempfindlichkeit des L- Zapfens mit R-Typ- Öltröpfchen)

Govardovskii, Viktor I., Fyhriquist, Nanna, Reuter, Tom, Kuzmin, Dmitry G., Donner, Kristian (2000): In search of the visual pigment template. *Visual Neuroscience*, Vol. 17, pp. 509-528

Abb. 29: „Effektive spektrale Empfindlichkeiten der Photorezeptoren in Kombination mit den jeweiligen Öltröpfchentypen“

Abb. 30: „Vergleich der $\Delta\lambda$ - Funktionen aller Versuchstiere (farbige Linien mit Datenpunkten) und der effektiven spektralen Empfindlichkeiten der Photorezeptoren (schwarze Linien) beim Huhn“

Abb. 31: „Vergleich der $\Delta\lambda$ - Funktionen aller Versuchstiere (farbige Linien mit Datenpunkten) und der effektiven spektralen Empfindlichkeiten der Photorezeptoren beim Huhn“

Tabelle D: „Stellen bester Wellenlängenunterscheidung beim Antwerpener Bartzwerghuhn und der Taube im Vergleich“

Daten aus:

Wright, Anthony A. (1978): Construction of equal-hue discriminability scales for the pigeon. *Journal of experimental analysis of behavior*, Vol. 29 (No. 2, march), pp. 261-266

Palacios, Adrian G., Bonardel, V., Varela, Francisco J. (1990a): An autoshaping method for wavelength discrimination in birds. *Compte Rendu Academie des Sciences Paris*, Vol. 311, pp. 213-218

Palacios, Adrian G., Martinoya, Carlos, Bloch, Susana, Varela, Francisco J. (1990b): Color mixing in the pigeon: A psychophysical determination in the longwave spectral range. *Vision Research*, Vol. 30, Issue 4, pp. 587-596

Emmerton, Jacky, Delius, Juan, D. (1980): Wavelength discrimination in the visible and ultraviolet spectrum by pigeons. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 141, pp. 47-52

Hamilton, W. F., Coleman, T. B. (1933): Trichromatic vision in the pigeon as illustrated by the spectral hue discrimination curve. *Journal of Comparative Psychology*, Vol. 15, pp. 183-191

Riggs, L. A., Blough, P. M., Schafer, K. L. (1972): Electrical responses of the pigeon eye to changes in wavelength of the stimulating light. *Vision Research*, Vol. 12, pp. 981-991

Wright, Anthony A. (1972): Psychometric and psychophysical hue discrimination functions for the pigeon. *Vision Research*, Vol. 12. pp. 1447-1464, Pergamon Press

Wright, Anthony A., Cumming, W. W. (1971): Colour naming functions for the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, Vol. 15, pp. 7-17

Jitsumori, Masako (1978): Wavelength discrimination function derived from post discrimination gradients in the pigeon. *Japanese Psychological Research*, Vol. 20, pp. 18-28

Schneider, B. (1972): Multidimensional scaling of color difference in the pigeon. *Perception & Psychophysics*, Vol. 12, Issue 4, pp. 373-378

Shepard, R. N. (1965): Approximation to uniform gradients of generalization by monotone transformation of scale. In: *Stimulus generalization*. Mostofsky, D.I. (Hrsg.), pp. 94-110. Stanford: University Press 1965

Blough, P. M. (1972): Wavelength generalization and discrimination in the pigeon. *Perception & Psychophysics*, Vol. 12, pp. 342-348

Abb. 32: „ $\Delta\lambda$ -Funktionen des Vogel Strauß (schwarze Linie, Daten aus Hoffmann 2004) und Huhn Henriette (rote Linie, Simon 2010)“

Mit freundlicher Genehmigung von Fr. Dr. Hoffmann, aus Hoffmann, Marion (2004): Verhaltensphysiologische Analyse des Farbensehens bei einem männlichen Vogel Strauß (*Struthio camelus australis*). Dissertation, Fachbereich Biologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

Simon, Juliana (2010): Verhaltensphysiologische Untersuchungen zum Farbensehen des Zwerghuhns (*Gallus gallus domesticus*). Diplomarbeit, Johannes Gutenberg-Universität Mainz, FB Biologie, Institut für Zoologie, Abt.III Neurobiologie

Abb. 33: „Effektive spektrale Empfindlichkeiten der Photorezeptoren mit Öltröpfchen beim Strauß (links, Daten aus Hoffmann 2004) und Huhn (rechts, Simon 2010)“

Mit freundlicher Genehmigung von Fr. Dr. Hoffmann, aus Hoffmann, Marion (2004): Verhaltensphysiologische Analyse des Farbensehens bei einem männlichen Vogel Strauß (*Struthio camelus australis*). Dissertation, Fachbereich Biologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

Simon, Juliana (2010): Verhaltensphysiologische Untersuchungen zum Farbsehen des Zwerghuhns (*Gallus gallus domesticus*). Diplomarbeit, Johannes Gutenberg-Universität Mainz, FB Biologie, Institut für Zoologie, Abt.III Neurobiologie

Anhang

Tab. 1: Verwendete Filter und Daten zur Lichtintensitätsanpassung

Dressurwellenlängen (λ^*)	verwendeter Graufilter	Quantenzahl [W]/cm ² ·s (ohne Graufilter)		Quantenzahl [W]/cm ² s (mit Graufilter)
		Strauß	Huhn	Huhn
Huhn	Huhn			
639,9	-	$1 \cdot 10^{14}$	$1,43 \cdot 10^{14}$	$1,43 \cdot 10^{14}$
621,2	50%	$1 \cdot 10^{14}$	$1,76 \cdot 10^{14}$	$9,8 \cdot 10^{13}$
612,2	10%	$8 \cdot 10^{13}$	$7,67 \cdot 10^{14}$	$8,76 \cdot 10^{13}$
602,7	90% & 20%	$6 \cdot 10^{13}$	$3,54 \cdot 10^{14}$	$7,5 \cdot 10^{13}$
590	30%	$1 \cdot 10^{14}$	$4,28 \cdot 10^{14}$	$1,15 \cdot 10^{14}$
576,2	10%	$8 \cdot 10^{13}$	$7,5 \cdot 10^{14}$	$6,27 \cdot 10^{13}$
565	40%	$6,8 \cdot 10^{13}$	$1,65 \cdot 10^{14}$	$6,1 \cdot 10^{13}$
556	90%	$6,8 \cdot 10^{13}$	$8,48 \cdot 10^{13}$	$6,48 \cdot 10^{13}$
548	40%	$6,8 \cdot 10^{13}$	$1,65 \cdot 10^{14}$	$4,71 \cdot 10^{13}$
532	40%	$5 \cdot 10^{13}$	$1,59 \cdot 10^{14}$	$4,72 \cdot 10^{13}$
520	50%	$8 \cdot 10^{13}$	$1,87 \cdot 10^{14}$	$9,36 \cdot 10^{13}$
512	-	$8 \cdot 10^{13}$	$6,86 \cdot 10^{13}$	$6,86 \cdot 10^{13}$
501	60%	$6 \cdot 10^{13}$	$1,06 \cdot 10^{14}$	$6,8 \cdot 10^{13}$
495	60%	$6 \cdot 10^{13}$	$1,05 \cdot 10^{14}$	$7,3 \cdot 10^{13}$
461	-	$6,8 \cdot 10^{13}$	$2,09 \cdot 10^{13}$	$2,09 \cdot 10^{13}$
450	-	$6,8 \cdot 10^{13}$	$3,79 \cdot 10^{13}$	$3,79 \cdot 10^{13}$
437	-	$8 \cdot 10^{13}$	$2,41 \cdot 10^{13}$	$2,41 \cdot 10^{13}$
420	80%	$6 \cdot 10^{13}$	$7,47 \cdot 10^{13}$	$7,01 \cdot 10^{13}$
403	-	$5 \cdot 10^{13}$	$1,43 \cdot 10^{14}$	$1,43 \cdot 10^{14}$
Zusatzfilter				
429	-	$7 \cdot 10^{13}$	$2,9 \cdot 10^{13}$	$2,9 \cdot 10^{13}$
442	-	$8 \cdot 10^{13}$	$1,46 \cdot 10^{13}$	$1,46 \cdot 10^{13}$
464	-	$6,8 \cdot 10^{13}$	$6,21 \cdot 10^{13}$	$6,21 \cdot 10^{13}$
472	-	$6,8 \cdot 10^{13}$	$5,77 \cdot 10^{14}$	$5,77 \cdot 10^{14}$
478	-	$6,8 \cdot 10^{13}$	$4,1 \cdot 10^{13}$	$4,1 \cdot 10^{13}$
484	-	$6 \cdot 10^{13}$	$2,5 \cdot 10^{13}$	$2,5 \cdot 10^{13}$
490	80%	$6 \cdot 10^{13}$	$7,68 \cdot 10^{13}$	$6,65 \cdot 10^{13}$
509	10%	$7 \cdot 10^{13}$	$4,68 \cdot 10^{14}$	$4,2 \cdot 10^{13}$
517	70%	$8 \cdot 10^{13}$	$1,16 \cdot 10^{14}$	$7,05 \cdot 10^{13}$
540	-	$5 \cdot 10^{13}$	$2,5 \cdot 10^{13}$	$2,5 \cdot 10^{13}$
546,6	-	$6,8 \cdot 10^{13}$	$5,33 \cdot 10^{13}$	$5,33 \cdot 10^{13}$
548	40%	$6,8 \cdot 10^{13}$	$4,7 \cdot 10^{13}$	$4,7 \cdot 10^{13}$
575,2	10%	$6,8 \cdot 10^{13}$	$4,8 \cdot 10^{14}$	$3,25 \cdot 10^{13}$
582	-	$1 \cdot 10^{14}$	$9,8 \cdot 10^{13}$	$9,8 \cdot 10^{13}$
584	-	$1 \cdot 10^{14}$	$1,6 \cdot 10^{14}$	$1,6 \cdot 10^{14}$
595	90%	$6 \cdot 10^{13}$	$8,14 \cdot 10^{13}$	$6,56 \cdot 10^{13}$
600,7	-	$6 \cdot 10^{13}$	$4,53 \cdot 10^{14}$	$4,53 \cdot 10^{14}$

Tab. 2a: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ „Henriette 1“ (2009)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
639,9nm	548nm + 41%	50	100%	95%
“	“	“	90%	
“	565nm + 41%	50	94%	94%
“	576,2nm + 10%	50	94%	94%
“	590nm + 30%	50	80%	87,3%
“	“	“	94%	
“	“	“	88%	
“	602,2nm + 20&90%	50	82%	85,3%
“	“	“	84%	
“	“	“	90%	
“	612,2nm + 10%	50	58%	59,3%
“	“	“	56%	
“	“	“	64%	
“	621,2nm + 50%	50	58%	57%
“	“	“	56%	
621,2nm + 50%	576,2nm + 10%	50	62%	84%
“	“	“	90%	
“	“	“	100%	
“	590nm + 30%	50	96%	88,7%
“	“	“	80%	
“	“	“	90%	
“	602,7nm + 20&90%	50	64%	62%
“	“	“	56%	
“	“	“	66%	
“	612,2nm + 10%	50	52%	54,7%
“	“	“	56%	
“	“	“	56%	
612,2nm + 10%	565nm + 41%	50	94%	97%
“	“	“	100%	
“	“	“	94%	
“	“	“	100%	
“	576,2nm + 10%	50	94%	96,7%
“	“	“	96%	
“	“	“	100%	
“	590nm + 30%	50	100%	94%
“	“	“	88%	
“	“	“	94%	
“	602,7nm + 90&20%	50	60%	62,7%
“	“	“	64%	
“	“	“	64%	

Fortsetzung Tab. 2a: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ „Henriette 1“ (2009)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
602,2nm + 20&90%	565nm + 41%	50	100%	100%
“	“	“	100%	
“	“	“	100%	
“	576,2nm + 10%	50	88%	95,3%
“	“	“	100%	
“	“	“	98%	
“	590nm + 30%	50	90%	92,7%
“	“	“	100%	
“	“	“	88%	
“	595nm + 90%	50	62%	73,5%
“	“	“	96%	
“	“	“	64%	
“	“	“	72%	
“	600,7nm	50	64%	50%
“	“	“	42%	
“	“	“	44%	
590nm + 30%	565nm + 41%	50	98%	99,3%
“	“	“	100%	
“	“	“	100%	
“	576,2 + 10%	50	98%	94,7%
“	“	“	92%	
“	“	“	94%	
“	582nm	50	86%	86,5%
“	“	“	96%	
“	“	“	78%	
“	“	“	86%	
“	584nm	50	64%	76,5%
“	“	“	84%	
“	“	“	72%	
“	“	“	86%	
576,2nm + 10%	548nm + 41%	50	78%	84,6%
“	“	“	80%	
“	“	“	96%	
“	565nm + 41%	50	90%	93,3%
“	“	“	98%	
“	“	“	92%	
“	575,2nm + 10%	50	44%	53,3%
“	“	“	40%	
“	“	“	76%	

Fortsetzung Tab. 2a: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ „Henriette 1“ (2009)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
565nm + 41%%	532nm + 40%	50	80%	81,5%
“	“	“	78%	
“	“	“	76%	
“	“	“	92%	
“	548nm + 40%	50	84%	63%
“	“	“	62%	
“	“	“	46%	
“	“	“	60%	
556nm + 90%	532nm + 41%	50	88%	88,7%
“	“	“	94%	
“	“	“	84%	
“	546,6nm	50	58%	65%
“	“	“	74%	
“	“	“	56%	
“	“	“	72%	
548nm + 40%	517nm + 70%	50	84%	92,7%
“	“	“	94%	
“	“	“	100%	
“	532nm + 41%	50	86%	86%
“	“	“	80%	
“	“	“	92%	
“	540nm	50	74%	74,7%
“	“	“	80%	
“	“	“	70%	
“	546,6nm	50	60%	63,3%
“	“	“	50%	
“	“	“	80%	
532nm + 40%	501nm + 60%	50	98%	94%
“	“	“	88%	
“	“	“	96%	
“	517nm + 70%	50	62%	71%
“	“	“	68%	
“	“	“	86%	
“	“	“	68%	
“	520nm ohne Filter	50	62%	64%
“	“	“	66%	
520nm + 50%	495nm + 60%	50	84%	83,3%
“	“	“	76%	
“	“	“	90%	
“	501nm + 60%	50	92%	86,7%
“	“	“	80%	
“	“	“	88%	
“	509nm + 20%	50	70%	53%
“	“	“	52%	
“	“	“	56%	
“	“	“	34%	

Fortsetzung Tab. 2a: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ „Henriette 1“ (2009)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
512nm	495nm + 60%	50	94%	96,7%
“	“	“	98%	
“	“	“	98%	
“	501nm + 60%	50	82%	92%
“	“	“	98%	
“	“	“	96%	
“	509nm + 20%	50	62%	56,7%
“	“	“	50%	
“	“	“	58%	
501nm + 60%	472nm	50	84%	90,7%
“	“	“	96%	
“	“	“	92%	
“	490nm + 80%	50	80%	79,3%
“	“	“	86%	
“	“	“	72%	
“	495nm + 60%	50	70%	63,3%
“	“	“	64%	
“	“	“	56%	
495nm + 60%	472nm	50	76%	77,3%
“	“	“	80%	
“	“	“	76%	
“	478nm	50	70%	73,3%
“	“	“	78%	
“	“	“	72%	
“	484nm	50	62%	60,7%
“	“	“	54%	
“	“	“	66%	

Tab. 2b: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ < \lambda^-$ „Henriette 1“ (2009)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
403nm	442nm	50	74%	79,3%
“	“	“	76%	
“	“	“	88%	
“	437nm	50	78%	81,3%
“	“	“	86%	
“	“	“	80%	
“	429nm + 20% & 70%	50	56%	62%
“	“	“	62%	
“	“	“	68%	
420nm	464nm	50	78%	82%
“	“	“	90%	
“	“	“	78%	
“	450nm	50	66%	56%
“	“	“	42%	
“	“	“	54%	
“	“	“	62%	
437nm	472nm	50	78%	84,7%
“	“	“	92%	
“	“	“	84%	
“	464nm	50	96%	94%
“	“	“	98%	
“	“	“	88%	
“	459nm	50	86%	86,7%
“	“	“	82%	
“	“	“	92%	
“	450nm	50	44%	
“	“	“	62%	57%
“	“	“	54%	
“	“	“	68%	
“	“	“	68%	
450nm	478nm	50	90%	88%
“	“	“	86%	
“	“	“	88%	
“	464nm	50	86%	86,7%
“	“	“	94%	
“	“	“	80%	
“	459nm	50	74%	74,5%
“	“	“	54%	
“	“	“	74%	
“	“	“	96%	
“	451,5nm	50	62%	66%
“	“	“	60%	
“	“	“	76%	
461nm	484nm	50	64%	76,7%
“	“	“	88%	
“	“	“	78%	
“	478nm	50	68%	70%
“	“	“	82%	
“	“	“	68%	
“	“	“	62%	

Tab. 3a: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ „Henriette 2“ (2010)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
556nm + 90%	532nm + 40%	50	72%	83,3%
“	“	“	88%	
“	“	“	90%	
“	546,6nm	50	56%	49,3%
“	“	“	46%	
“	“	“	46%	
548nm + 41%	517nm + 70%	50	90%	90,7%
“	“	“	90%	
“	“	“	92%	
“	532nm + 40%	50	90%	93,3%
“	“	“	90%	
“	“	“	100%	
“	540nm	50	90%	85,3%
“	“	“	78%	
“	“	“	88%	
“	546,6nm	50	70%	62%
“	“	“	64%	
“	“	“	66%	
“	“	“	48%	
532nm + 40%	501nm + 60%	50	90%	96,7%
“	“	“	100%	
“	“	“	100%	
“	517nm + 70%	50	74%	79,3%
“	“	“	82%	
“	“	“	82%	
“	520nm + 50%	50	68%	70%
“	“	“	66%	
“	“	“	76%	
520nm + 50%	495nm + 60%	50	86%	90,7%
“	“	“	94%	
“	“	“	92%	
“	501nm + 60%	50	84%	88%
“	“	“	100%	
“	“	“	80%	
“	509nm + 20%	50	48%	55,3%
“	“	“	60%	
“	“	“	58%	
512nm	495nm + 60%	50	78%	81,3%
“	“	“	84%	
“	“	“	82%	
“	501nm + 60%	50	86%	81,3%
“	“	“	82%	
“	“	“	76%	
“	509nm + 20%	50	48%	54,7%
“	“	“	66%	
“	“	“	50%	

Fortsetzung Tab. 3a: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ „Henriette 2“ (2010)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
501nm + 60%	472nm	50	80%	87,3%
“	“	“	94%	
“	“	“	88%	
“	490nm + 80%	50	92%	84%
“	“	“	88%	
“	“	“	72%	
“	495nm + 60%	50	68%	59,3%
“	“	“	50%	
“	“	“	60%	
495nm + 60%	472nm	50	74%	82,7%
“	“	“	86%	
“	“	“	88%	
“	478nm	50	70%	78%
“	“	“	88%	
“	“	“	76%	
“	“	“	78%	
“	484nm	50	80%	74,5%
“	“	“	68%	
“	“	“	72%	
“	“	“	78%	
“	490nm + 80%	50	48%	58,5%
“	“	“	74%	
“	“	“	48%	
“	“	“	64%	

Ergänzung Tab. 3a: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda + > \lambda -$ „Henriette 2“ (2010)

Dressurwellenlänge ($\lambda+$)	Testwellenlänge ($\lambda-$) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von $\lambda+$	Messpunkt bei
639,9nm	548nm + 41%	50	88%	88,7%
“	“	“	98%	
“	“	“	80%	
“	565nm + 41%	50	96%	96,7%
“	“	“	100%	
“	“	“	94%	
“	576,2nm + 10%	50	90%	94,7%
“	“	“	100%	
“	“	“	94%	
“	590nm + 30%	50	78%	85,3%
“	“	“	92%	
“	“	“	86%	
“	602,7nm + 20%&90%	50	80%	82,7%
“	“	“	84%	
“	“	“	84%	
“	612,2nm + 10%	50	44%	50,5%
“	“	“	54%	
“	“	“	44%	
“	“	“	60%	
621,2nm + 50%	576,2nm + 10%	50	92%	90%
“	“	“	86%	
“	“	“	92%	
“	590nm + 30%	50	80%	86%
“	“	“	88%	
“	“	“	90%	
“	602,7nm + 20%&90%	50	88%	86,5%
“	“	“	84%	
“	“	“	88%	
“	“	“	86%	
“	612,2nm + 10%	50	54%	62,5%
“	“	“	48%	
“	“	“	62%	
“	“	“	86%	
612,2nm + 10%	565nm + 40%	50	100%	98,6%
“	“	“	96%	
“	“	“	100%	
“	576,2nm + 10%	50	94%	93,3%
“	“	“	94%	
“	“	“	92%	
“	590nm + 30%	50	90%	93,3%
“	“	“	100%	
“	“	“	90%	
“	602,7nm + 20%&90%	50	72%	65%
“	“	“	64%	
“	“	“	72%	
“	“	“	52%	

Fortsetzung Ergänzung Tab. 3a: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda + > \lambda -$
 „Henriette 2“ (2010)

Dressurwellenlänge ($\lambda+$)	Testwellenlänge ($\lambda-$) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von $\lambda+$	Messpunkt bei
602,2nm + 20&90%	565nm + 41%	50	94%	98%
“	“	“	100%	
“	“	“	100%	
“	576,2nm + 10%	50	92%	93,3%
“	“	“	96%	
“	“	“	92%	
“	590nm + 30%	50	94%	88,7%
“	“	“	86%	
“	“	“	86%	
“	595nm + 90%	50	46%	55%
“	“	“	64%	
“	“	“	40%	
“	“	“	70%	
590nm + 30%	565nm + 41%	50	88%	93,3%
“	“	“	92%	
“	“	“	100%	
“	576,2 + 10%	50	86%	88,7%
“	“	“	96%	
“	“	“	84%	
“	582nm	50	62%	64,5%
“	“	“	68%	
“	“	“	62%	
“	“	“	66%	
576,2nm + 10%	548nm + 40%	50	98%	92,7%
“	“	“	92%	
“	“	“	88%	
“	565nm + 41%	50	98%	86%
“	“	“	80%	
“	“	“	80%	
“	575,2nm + 10%	50	70%	55,3%
“	“	“	48%	
“	“	“	48%	
565nm + 41%	532nm + 40%	50	94%	92%
“	“	“	98%	
“	“	“	84%	
“	548nm + 40%	50	64%	61,5%
“	“	“	64%	
“	“	“	52%	
“	“	“	66%	

Tab. 3b: Versuch I: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ < \lambda^-$ „Henriette 2“ (2010)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
403nm	442nm	50	78%	78%
“	“	“	82%	
“	“	“	74%	
“	437nm	50	54%	58%
“	“	“	58%	
“	“	“	62%	
420nm	464nm	50	74%	74%
“	“	“	70%	
“	“	“	78%	
“	450nm	50	66%	69%
“	“	“	74%	
“	“	“	70%	
“	“	“	66%	
437nm	472nm	50	70%	74%
“	“	“	82%	
“	“	“	70%	
“	464nm	50	94%	82%
“	“	“	80%	
“	“	“	72%	
“	459nm	50	76%	65,5%
“	“	“	56%	
“	“	“	72%	
“	“	“	58%	
450nm	478nm	50	70%	77,3%
“	“	“	80%	
“	“	“	82%	
“	464nm	50	84%	76,5%
“	“	“	80%	
“	“	“	64%	
“	“	“	78%	
“	459nm	50	68%	71,5%
“	“	“	78%	
“	“	“	78%	
“	“	“	62%	
“	451,5nm	50	64%	59,5%
“	“	“	68%	
“	“	“	58%	
“	“	“	48%	
461nm	484nm	50	74%	80%
“	“	“	94%	
“	“	“	72%	
“	478nm	50	56%	53,5%
“	“	“	42%	
“	“	“	68%	
“	“	“	48%	

Tab. 4a: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ Hahn „Till“ (2010)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
639,9nm	548nm + 41%	50	96%	98%
“	“	“	98%	
“	“	“	100%	
“	565nm + 41%	50	100%	100%
“	“	“	100%	
“	“	“	100%	
“	576,2nm + 10%	50	88%	93%
“	“	“	98%	
“	“	“	92%	
“	“	“	94%	
“	590nm + 30%	50	94%	88%
“	“	“	86%	
“	“	“	84%	
“	602,2nm + 20&90%	50	80%	86%
“	“	“	80%	
“	“	“	98%	
“	612,2nm + 10%	50	70%	61,5%
“	“	“	54%	
“	“	“	68%	
“	“	“	54%	
621,2nm + 50%	576,2nm + 10%	50	96%	95,3%
“	“	“	94%	
“	“	“	96%	
“	590nm + 30%	50	100%	95,3%
“	“	“	94%	
“	“	“	92%	
“	602,7nm + 20&90%	50	74%	86%
“	“	“	96%	
“	“	“	88%	
“	612,2nm + 10%	50“	62%	62%
“	“	“	64%	
“	“	“	60%	

Fortsetzung Tab. 4a: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ Hahn „Till“ (2010)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
612,2nm + 10%	565nm + 41%	50	98%	98%
“	“	“	96%	
“	“	“	100%	
“	576,2nm + 10%	50	100%	93,3%
“	“	“	94%	
“	“	“	86%	
“	590nm + 30%	50	94%	94%
“	“	“	88%	
“	“	“	100%	
“	602,7nm + 90&20%	50	74%	71,5%
“	“	“	80%	
“	“	“	68%	
“	“	“	64%	
“	608nm + 30%	50	74%	59,5%
“	“	“	54%	
“	“	“	58%	
“	“	“	52%	
602,2nm + 20&90%	565nm + 41%	50	96%	96,7%
“	“	“	98%	
“	“	“	96%	
“	576,2nm + 10%	50	90%	92,7%
“	“	“	96%	
“	“	“	92%	
“	590nm + 30%	50	86%	86%
“	“	“	88%	
“	“	“	84%	
“	595nm + 90%	50	74%	75%
“	“	“	74%	
“	“	“	88%	
“	“	“	64%	
“	600,7nm	50	58%	60,5%
“	“	“	74%	
“	“	“	66%	
“	“	“	44%	
590nm + 30%	565nm + 41%	50	98%	94%
“	“	“	94%	
“	“	“	90%	
“	576,2 + 10%	50	86%	89,3%
“	“	“	98%	
“	“	“	84%	
“	582nm	50	76%	88,7%
“	“	“	100%	
“	“	“	90%	
“	584nm	50	80%	66%
“	“	“	64%	
“	“	“	50%	
“	“	“	70%	

Fortsetzung Tab. 4a: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ Hahn „Till“ (2010)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
576,2nm + 10%	548nm + 41%	50	90%	91,3%
“	“	“	96%	
“	“	“	88%	
“	565nm + 40%	50	70%	75%
“	“	“	62%	
“	“	“	90%	
“	“	“	78%	
“	575,2nm + 10%	50	56%	54%
“	“	“	56%	
“	“	“	50%	
565nm + 40%	532nm + 41%	50	88%	87,3%
“	“	“	88%	
“	“	“	86%	
“	548nm + 41%	50	54%	52,7%
“	“	“	52%	
“	“	“	52%	
556nm + 90%	532nm + 41%	50	84%	86,7%
“	“	“	86%	
“	“	“	90%	
“	546,6nm	50	62%	64%
“	“	“	76%	
“	“	“	64%	
“	“	“	54%	
548nm + 40%	517nm + 70%	50	98%	94%
“	“	“	96%	
“	“	“	88%	
“	532nm + 41%	50	78%	85,3%
“	“	“	86%	
“	“	“	92%	
“	540nm	50	84%	75,5%
“	“	“	68%	
“	“	“	72%	
“	“	“	78%	
“	546,6nm	50	50%	54%
“	“	“	46%	
“	“	“	66%	
532nm + 40%	501nm + 60%	50	94%	96,7%
“	“	“	100%	
“	“	“	96%	
“	517nm + 70%	50	84%	79,3%
“	“	“	74%	
“	“	“	80%	
“	520nm + 50%	50	84%	65%
“	“	“	46%	
“	“	“	64%	
“	“	“	66%	

Fortsetzung Tab. 4a: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ Hahn „Till“ (2010)

520nm + 50%	495nm + 60%	50	80%	82,7%
“	“	“	82%	
“	“	“	86%	
“	501nm + 60%	50	86%	81,3%
“	“	“	80%	
“	“	“	78%	
“	509nm + 20%	50	64%	63,3%
“	“	“	68%	
“	“	“	58%	
512nm	495nm + 60%	50	70%	80,7%
“	“	“	94%	
“	“	“	78%	
“	501nm + 60%	50	84%	91,3%
“	“	“	98%	
“	“	“	92%	
“	509nm + 20%	50	42%	44,7%
“	“	“	44%	
“	“	“	48%	
501nm + 60%	472nm	50	80%	86%
“	“	“	88%	
“	“	“	90%	
“	490nm + 80%	50	88%	90%
“	“	“	94%	
“	“	“	88%	
“	495nm + 60%	50	50%	59,5%
“	“	“	70%	
“	“	“	58%	
“	“	“	60%	
495nm + 60%	472nm	50	88%	90,7%
“	“	“	92%	
“	“	“	92%	
“	478nm	50	68%	73%
“	“	“	74%	
“	“	“	72%	
“	“	“	78%	
“	484nm	50	62%	56,7%
“	“	“	56%	
“	“	“	52%	

Tab. 4b: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ < \lambda^-$ Hahn „Till“ (2010)

403nm	442nm	50	94%	87,3%
“	“	“	90%	
“	“	“	78%	
“	437nm	50	76%	78,5%
“	“	“	68%	
“	“	“	76%	
“	“	“	94%	
“	429nm + 20% & 70%	50	52%	52%
“	“	“	50%	
“	“	“	52%	
“	“	“	54%	
420nm	464nm	50	98%	92%
“	“	“	92%	
“	“	“	86%	
“	450nm	50	46%	53%
“	“	“	62%	
“	“	“	58%	
“	“	“	46%	
437nm	472nm	50	96%	89,3%
“	“	“	80%	
“	“	“	92%	
“	464nm	50	72%	81,3%
“	“	“	82%	
“	“	“	90%	
“	459nm	50	64%	63%
“	“	“	58%	
“	“	“	60%	
450nm	478nm	50	98%	88%
“	“	“	72%	
“	“	“	94%	
“	464nm	50	84%	84%
“	“	“	82%	
“	“	“	86%	
“	459nm	50	86%	80%
“	“	“	78%	
“	“	“	76%	
“	451,5nm	50	60%	56%
“	“	“	56%	
“	“	“	54%	
“	“	“	54%	
461nm	490nm	50	96%	94%
“	“	“	92%	
“	“	“	94%	
“	484nm	50	74%	73,3%
“	“	“	72%	
“	“	“	74%	
“	478nm	50	66%	57%
“	“	“	56%	
“	“	“	62%	
“	“	“	44%	

Tab. 5: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ Hahn „Mattheo“ (2010)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
640nm	548nm + 41%	50	90%	92%
“	“	“	92%	
“	“	“	94%	
“	565nm + 40%	50	100%	100%
“	“	“	100%	
“	“	“	100%	
“	576,2nm + 10%	50	78%	85,5%%
“	“	“	76%	
“	“	“	96%	
“	“	“	92%	
“	590nm + 30%	50	84%	91,3%
“	“	“	90%	
“	“	“	100%	
“	602,7nm + 20%&90%	50	74%	85,5%
“	“	“	92%	
“	“	“	88%	
“	“	“	88%	
“	612,2nm + 10%	50	64%	58%
“	“	“	60%	
“	“	“	50%	
621,2nm + 50%	576,2nm + 10%	50	90%	96%
“	“	“	98%	
“	“	“	100%	
“	590nm + 30%	50	94%	98%
“	“	“	100%	
“	“	“	100%	
“	602,7nm + 20%&90%	50	80%	90%
“	“	“	94%	
“	“	“	96%	
“	612,2nm + 10%	50	50%	52,7%
“	“	“	60%	
“	“	“	48%	
612,2nm + 10%	565nm + 41%	50	90%	94%
“	“	“	100%	
“	“	“	92%	
“	576,2nm + 10%	50	100%	98,7%
“	“	“	96%	
“	“	“	100%	
“	590nm + 30%	50	96%	95,3%
“	“	“	98%	
“	“	“	92%	
612,2nm + 10%	602,7nm + 20%&90%	50	60%	62,5%
“	“	“	62%	
“	“	“	64%	
“	“	“	64%	

Fortsetzung Tab. 5: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ Hahn „Mattheo“ (2010)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
602,7nm + 20%&90%	565nm + 41%	50	100%	100%
“	“	“	100%	
“	“	“	100%	
“	576,2nm + 10%	50	90%	96,7%
“	“	“	100%	
“	“	“	100%	
“	590nm + 30%	50	94%	96%
“	“	“	98%	
“	“	“	96%	
“	595nm + 90%	50	84%	83,3%
“	“	“	84%	
“	“	“	82%	
“	600,7nm	50	50%	55,3%
“	“	“	58%	
“	“	“	58%	
590nm + 30%	565nm + 40%	50	94%	96,7%
“	“	“	98%	
“	“	“	98%	
“	576,2nm + 10%	50	96%	94,7%
“	“	“	92%	
“	“	“	96%	
“	582nm	50	84%	78%
“	“	“	70%	
“	“	“	80%	
“	584nm	50	64%	63,5%
“	“	“	72%	
“	“	“	62%	
“	“	“	56%	
576,2nm + 10%	548nm 41%	50	92%	92,7%
“	“	“	92%	
“	“	“	94%	
“	565nm + 40%	50	80%	78,5%
“	“	“	88%	
“	“	“	76%	
“	“	“	70%	
“	575,2nm + 10%	50	44%	51,3%
“	“	“	62%	
“	“	“	48%	
565nm + 40%	532nm + 41%	50	96%	83,3%
“	“	“	80%	
“	“	“	74%	
“	548nm 41%	50	60%	54,5%
“	“	“	64%	
“	“	“	54%	
“	“	“	40%	

Fortsetzung Tab. 5: Rohdaten zur Wellenlängenunterscheidung $\lambda^+ > \lambda^-$ Hahn „Mattheo“ (2010)

Dressurwellenlänge (λ^+)	Testwellenlänge (λ^-) & Graufilter	Wahlen	Wahlhäufigkeit von λ^+	Messpunkt bei
556nm + 90%	532nm + 41%	50	88%	95,3%
“	“	“	98%	
“	“	“	100%	
“	546,6nm	50	70%	60,5%
“	“	“	60%	
“	“	“	60%	
“	“	“	52%	
548nm + 40%	517nm + 70%	50	100%	96%
“	“	“	96%	
“	“	“	92%	
“	532nm + 41%	50	98%	95,3%
“	“	“	92%	
“	“	“	96%	
“	540nm	50	86%	92,6%
“	“	“	100%	
“	“	“	92%	
“	546,6nm	50	62%	57,3%
“	“	“	58%	
“	“	“	52%	

Tab. 6a: Rohdaten für die $\Delta\lambda$ - Funktion „Henriette 1“ (2009)

Dressur- (λ^+) und Testwellenlängen	Wahlhäufigkeit [%]	$\Delta\lambda$ -Funktion-X-Achse	$\Delta\lambda$ -Funktion-Y-Achse
$\lambda^+ = 639,9\text{nm}$			
548	95	623,95	31,9
565	94		
576,2	94		
590	87,3		
602,7	85,3		
612,2	59,3		
621	57		
$\lambda^+ = 621,2\text{nm}$			
576,2	84	610,1	22,2
590	88,7		
602,7	62		
612,2	54,7		
$\lambda^+ = 612,2\text{nm}$			
565	97	605,6	13,2
576,2	96,7		
590	94		
602,7	62,7		
$\lambda^+ = 602,7\text{nm}$			
565	100	599,35	6,7
576,2	95,3		
590	92,7		
595	73,5		
600,7	50		
$\lambda^+ = 590\text{nm}$			
565	99,3	587,5	5
576,2	94,7		
582	86,5		
584	76,5		
$\lambda^+ = 576,2\text{nm}$			
548	84,6	573,6	5,2
565	93,3		
575,2	53,3		
$\lambda^+ = 565\text{nm}$			
532	81,5	553,5	23
548	63		
$\lambda^+ = 556\text{nm}$			
532	88,7	550	12
546,6	65		
$\lambda^+ = 548\text{nm}$			
517	92,7	545,5	5
532	86		
540	74,7		
546,6	63,3		

Fortsetzung Tab. 6a: Rohdaten für die $\Delta\lambda$ - Funktion „Henriette 1“ (2009)

Dressur- (λ^+) und Testwellenlängen	Wahlhäufigkeit [%]	$\Delta\lambda$ -Funktion-X-Achse	$\Delta\lambda$ -Funktion-Y-Achse
$\lambda^+ = 532\text{nm}$			
501	94	525	14
517	71		
520	64		
$\lambda^+ = 520\text{nm}$			
495	83,3	512,5	15
501	86,7		
509	53		
$\lambda^+ = 512\text{nm}$			
495	96,7	509	6
501	92		
509	56,7		
$\lambda^+ = 501\text{nm}$			
472	90,7	497	8
490	79,3		
495	63,3		
$\lambda^+ = 495$			
472	77,3	487,25	15,5
478	73,3		
484	60,7		
$\lambda^+ = 461$			
484	76,7	469,5	17
478	70		
$\lambda^+ = 450$			
478	88	453,5	7
464	86,7		
459	74,5		
451,5	66		
$\lambda^+ = 437$			
472	84,7	445,5	17
464	94		
459	86,7		
450	57		
$\lambda^+ = 420$			
464	82	439	38
450	56		
$\lambda^+ = 403$			
442	79,3	418	30
437	81,3		
429	62		

Tab. 6b: Rohdaten für die $\Delta\lambda$ - Funktion „Henriette 2“ (2010)

Dressur- (λ^+) und Testwellenlängen	Wahlhäufigkeit [%]	$\Delta\lambda$ -Funktion-X-Achse	$\Delta\lambda$ -Funktion-Y-Achse
$\lambda^+ = 639,9\text{nm}$			
548	88,7	623,45	32,9
565	96,7		
576,2	94,7		
590	85,3		
602,7	82,7		
612,2	50,5		
$\lambda^+ = 621,2\text{nm}$			
576,2	90	615,1	12,2
590	86		
602,7	86,5		
612,2	62,5		
$\lambda^+ = 612,2\text{nm}$			
565	98,7	606,6	11,2
576,2	93,3		
590	93,3		
602,7	65		
$\lambda^+ = 602,7\text{nm}$			
565	98	597,85	9,7
576,2	93,3		
590	88,7		
595	55		
$\lambda^+ = 590\text{nm}$			
565	93,3	585,25	9,5
576,2	88,7		
582	64,5		
$\lambda^+ = 576,2\text{nm}$			
548	92,7	573,35	5,7
565	86		
575,2	55,3		
$\lambda^+ = 565\text{nm}$			
532	92	554,25	21,5
548	61,5		
$\lambda^+ = 556\text{nm}$			
532	83,3	546,75	18,5
546,6	49,3		
$\lambda^+ = 548\text{nm}$			
517	90,7	546,25	3,5
532	93,3		
540	85,3		
546,6	62		

Fortsetzung Tab. 6b: Rohdaten für die $\Delta\lambda$ - Funktion „Henriette 2“ (2010)

Dressur- (λ^+) und Testwellenlängen	Wahlhäufigkeit [%]	$\Delta\lambda$ -Funktion-X-Achse	$\Delta\lambda$ -Funktion-Y-Achse
$\lambda^+ = 532\text{nm}$			
501	96,7	526	12
517	79,3		
520	70		
$\lambda^+ = 520\text{nm}$			
495	90,7	513	14
501	88		
509	55,3		
$\lambda^+ = 512\text{nm}$			
495	81,3	508,25	7,5
501	81,3		
509	54,7		
$\lambda^+ = 501\text{nm}$			
472	87,3	497	8
490	84		
495	59,3%		
$\lambda^+ = 495$			
472	82,7	490,5	9
478	78		
484	74,5		
490	58,5		
$\lambda^+ = 461$			
484	80	471,5	21
478	53,5		
$\lambda^+ = 450$			
478	77,3	454	8
464	76,5		
459	71,5		
451,5	59,5		
$\lambda^+ = 437$			
472	74	448,75	23,5
464	82		
459	65,5		
$\lambda^+ = 420$			
464	74	436,5	33
450	69		
$\lambda^+ = 403$			
442	78	421,5	37
437	58		

Tab. 7: Rohdaten für die $\Delta\lambda$ - Funktion Hahn „Till“ (2010-2013)

Dressur- (λ^*) und Testwellenlängen	Wahlhäufigkeit [%]	$\Delta\lambda$ -Funktion-X-Achse	$\Delta\lambda$ -Funktion-Y-Achse
$\lambda^* = 639,9\text{nm}$			
548	98	624,45	30,9
565	100		
576,2	93		
590	88		
602,7	86		
612,2	61,5		
$\lambda^* = 621,2\text{nm}$			
576,2	95,3	615,1	12,2
590	95,3		
602,7	86		
612,2	62		
$\lambda^* = 612,2\text{nm}$			
565	98	607,85	8,7
576,2	93,3		
590	94		
602,7	71,5		
$\lambda^* = 602,7\text{nm}$			
565	96,7	600,1	5,2
576,2	92,7		
590	86		
595	75		
600,7	60,5		
$\lambda^* = 590\text{nm}$			
565	94	587	6
576,2	89,3		
582	88,7		
584	66		
$\lambda^* = 576,2\text{nm}$			
548	91,3	571,85	8,7
565	75		
575,2	54		
$\lambda^* = 565\text{nm}$			
532	87,3	552,5	25
548	52,7		
$\lambda^* = 556\text{nm}$			
532	86,7	549,5	13
546,6	64		
$\lambda^* = 548\text{nm}$			
517	94	545	6
532	85,3		
540	75,5		
546,6	54		

Fortsetzung Tab. 7: Rohdaten für die $\Delta\lambda$ -Funktion Hahn „Till“ (2010)

Dressur- (λ^+) und Testwellenlängen	Wahlhäufigkeit [%]	$\Delta\lambda$ -Funktion-X-Achse	$\Delta\lambda$ -Funktion-Y-Achse
$\lambda^+ = 532\text{nm}$			
501	96,7	525,5	13
517	79,3		
520	65		
$\lambda^+ = 520\text{nm}$			
495	82,7	513	14
501	81,3		
509	63,3		
$\lambda^+ = 512\text{nm}$			
495	80,7	510	4
501	91,3		
509	44,7		
$\lambda^+ = 501\text{nm}$			
472	86	497	8
490	90		
495	59,5		
$\lambda^+ = 495$			
472	90,7	487,25	15,5
478	73		
484	56,7		
$\lambda^+ = 461$			
490	94	472	22
484	73,3		
478	57		
$\lambda^+ = 450$			
478	88	453	6
464	84		
459	80		
451,5	56		
$\lambda^+ = 437$			
472	89,3	449	24
464	81,3		
459	63		
$\lambda^+ = 420$			
464	92	438	36
450	53		
$\lambda^+ = 403$			
442	87,3	418,75	31,5
437	78,5		
429	52		

Tab. 8: Versuch I: Rohdaten für die $\Delta\lambda$ - Funktion Hahn „Mattheo“ (2010)

Dressur- (λ^+) und Testwellenlängen	Wahlhäufigkeit [%]	$\Delta\lambda$ -Funktion-X-Achse	$\Delta\lambda$ -Funktion-Y-Achse
$\lambda^+ = 639,9\text{nm}$			
548	92	624,2	31,4
565	100		
576,2	85,5		
590	91,3%		
602,7	85,5		
612,2	58		
$\lambda^+ = 621,2\text{nm}$			
576,2	96	614,6	13,2
590	98		
602,7	90		
612,2	52,7		
$\lambda^+ = 612,2\text{nm}$			
565	94	606,1	12,2
576,2	98,7		
590	95,3		
602,7	62,5		
$\lambda^+ = 602,7\text{nm}$			
565	100	600,35	4,7
576,2	96,7		
590	96		
595	83,3		
600,7	55,3		
$\lambda^+ = 590\text{nm}$			
565	96,7	586,5	7
576,2	94,7		
582	78		
584	63,5		
$\lambda^+ = 576,2\text{nm}$			
548	92,7	572,1	8,2
565	78,5		
575,2	51,3		
$\lambda^+ = 565\text{nm}$			
532	83,3	552,25	25,5
548	54,5		
$\lambda^+ = 556\text{nm}$			
532	95,3	549,25	13,5
546,6	60,5		
$\lambda^+ = 548\text{nm}$			
517	96	546	4
532	95,3		
540	92,6		
546,6	57,3		

Danksagung

Danksagung

Eidesstattliche Versicherung

Hiermit versichere ich, Juliana Simon-Siebert, dass ich die vorliegende Dissertation selbständig und ohne fremde Hilfe verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe.

Die Stellen der Arbeit, die dem Wortlaut oder dem Sinn nach anderen Werken entnommen wurden, sind unter Angabe der Quelle der Entlehnung kenntlich gemacht. Dies betrifft auch alle bildlichen Darstellungen, Skizzen, Zeichnungen und dergleichen. Die Arbeit ist noch nicht veröffentlicht oder in gleicher Weise oder anderer Form an irgendeiner Stelle als Prüfungsleistung vorgelegt worden.

Mainz, den 17.11.2022

Juliana Simon-Siebert
.....

