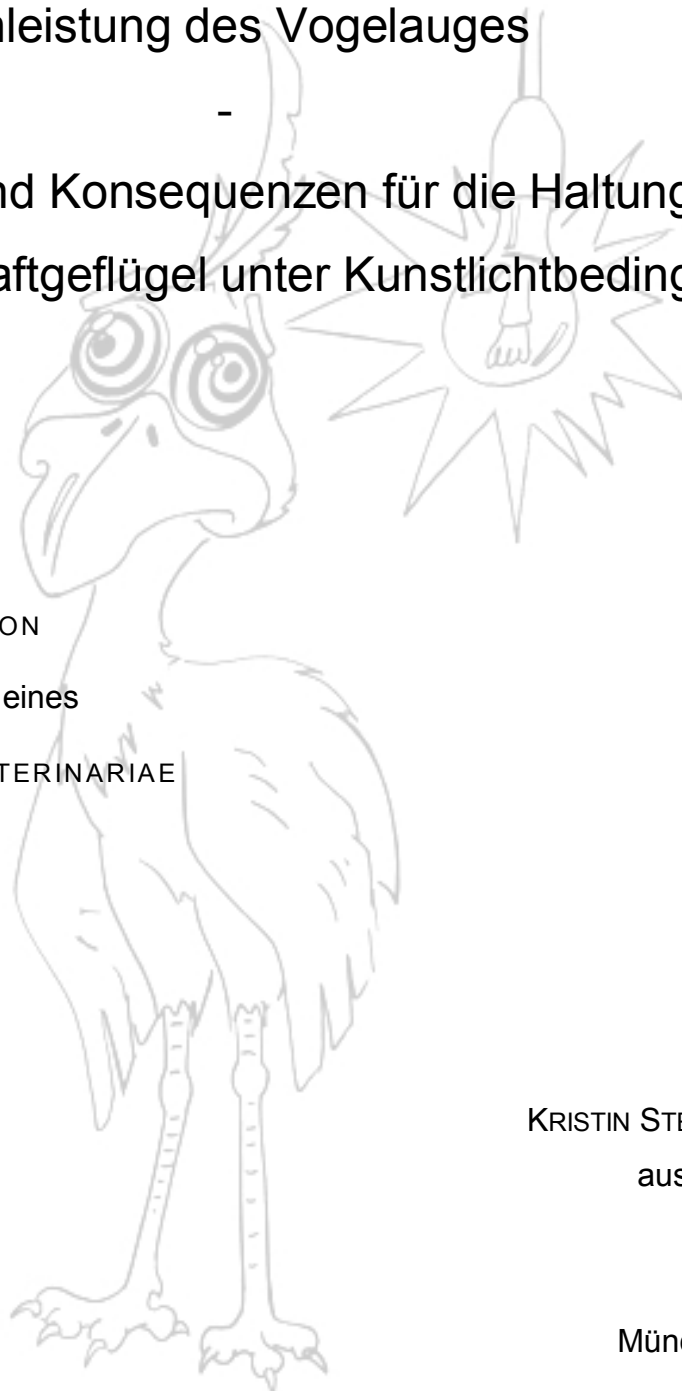

Sehleistung des Vogelauges

-
Perspektiven und Konsequenzen für die Haltung von
Zier- und Wirtschaftgeflügel unter Kunstlichtbedingungen

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Grades eines
DOCTOR MEDICINAE VETERINARIAE

von
KRISTIN STEIGERWALD
aus München

München 2006



Aus der
Klinik für Vögel
der Ludwig-Maximilians-Universität München
(Leiter: Univ.-Prof. Dr. R. Korbelt)

angefertigt unter Leitung von
Univ.-Prof. Dr. R. Korbelt

Sehleistung des Vogelauges

-

Perspektiven und Konsequenzen für die Haltung von
Zier- und Wirtschaftgeflügel unter Kunstlichtbedingungen

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Kristin Steigerwald
aus
München

München 2006

**Gedruckt mit der Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät der
Ludwig-Maximilians-Universität München**

Dekan: Univ.-Prof. Dr. E. P. Märtlbauer
Referent: Prof. Dr. Korbel
Korreferent(en): Prof. Dr. Köstlin

Tag der Promotion: 9. Februar 2007

MEINEN ELTERN

INHALTSVERZEICHNIS

	Abkürzungsverzeichnis	IX
	Glossar	XI
1	Einleitung	1
2	Material und Methoden	3
3	Physikalische Aspekte und technische Daten zum Licht	8
3.1	Licht	8
3.1.1	Definition	8
3.1.2	Verhalten von Licht in der Materie	10
3.1.3	Lichtqualität und Lichtquantität	12
3.2	Natürliches Licht	15
3.2.1	Sonnenlicht: Spektrum und Intensität	15
3.2.2	Mondlicht	17
3.2.3	Ultraviolette Strahlung	18
3.2.4	Sichtbares Licht	18
3.2.5	Infrarote Strahlung	19
3.3	Kunstlicht	20
3.3.1	Allgemeine Einleitung zum Kunstlicht	20
3.3.2	Glühlampen	21
3.3.2.1	Kurzbeschreibung	21
3.3.2.2	Betriebsweise	21
3.3.2.3	Anforderung an die Betriebsweise	22
3.3.2.4	Eigenschaft von Glühlampenlicht	22
3.3.2.4.1	Spektrale Eigenschaft von Glühlampenlicht	22
3.3.2.4.2	Lichtqualität von Glühlampen	23
3.3.2.4.3	Lichtquantität von Glühlampen	24
3.3.2.5	Einsatzbereiche der Glühlampen	25
3.3.2.6	Glühlampenentwicklungen / moderne Einsatzbereiche	25

3.3.3	Halogen-Glühlampen	26
3.3.3.1	Kurzbeschreibung	26
3.3.3.2	Betriebsweise	26
3.3.3.3	Anforderung an die Betriebsweise	27
3.3.3.4	Eigenschaft von Halogenglühlampenlicht	27
3.3.3.4.1	Spektrale Eigenschaft von Halogenglühlampen	27
3.3.3.4.2	Lichtqualität von Halogenglühlampen	28
3.3.3.4.3	Lichtquantität von Halogenglühlampen	28
3.3.3.5	Einsatzbereiche der Halogenglühlampen	29
3.3.3.6	Formen und Weiterentwicklung von Halogenglühlampen	29
3.3.4	Leuchtstofflampen	30
3.3.4.1	Kurzbeschreibung	30
3.3.4.2	Betriebsweise	31
3.3.4.3	Anforderung an die Betriebsweise	31
3.3.4.4	Eigenschaft von Leuchtstofflampen	33
3.3.4.4.1	Spektrale Verteilung von Leuchtstofflampen	33
3.3.4.4.2	Lichtqualität von Leuchtstofflampen	33
3.3.4.4.3	Lichtquantität von Leuchtstofflampen	36
3.3.4.5	Entwicklung und Formen von Leuchtstofflampen	37
3.3.4.6	Einsatzbereiche von Leuchtstofflampen	39
3.3.5	Hochdruckentladungslampen (HID)	40
3.3.5.1	Kurzbeschreibung	40
3.3.5.2	Betriebsweise	40
3.3.5.3	Anforderung an die Betriebsweise	41
3.3.5.4	Eigenschaften von Hochdruckentladungslampen	42
3.3.5.4.1	Spektrale Verteilung und Lichtqualität	42
3.3.5.4.2	Lichtquantität von Hochdruckentladungslampen	45
3.3.5.5	Entwicklungsgeschichte und Anwendungen von HIDs	46
3.3.6	Die Leuchtdiode (LED)	46
3.3.6.1	Kurzbeschreibung	46
3.3.6.2	Betriebsweise von LEDs	47
3.3.6.3	Anforderung an die Betriebsweise von LEDs	47
3.3.6.4	LED-Typen und Lichtfarben	48
3.3.6.5	Einsatzbereiche der LEDs	50

3.3.6.5.1	Entwicklungsgeschichte der LEDs	50
3.3.6.5.2	Einsatzbereiche monochromatischer LEDs	50
3.3.6.5.3	Einsatzbereiche weißer LEDs	51
3.3.6.6	LED-Neuentwicklungen	52
3.4	Vergleich der Lichtquellen	53
3.4.1	Vergleich von Lichtquellen in Bezug auf die spektrale Verteilung ..	53
3.4.2	Vergleich von Lichtquellen in Bezug auf ihre Flackereigenschaft ..	55
3.4.3	Vergleich von Lichtquellen in Bezug ihre Wirtschaftlichkeit	57
3.5	Herstellerbeispiele von Lampen besonderer Eigenschaft	58
3.5.1	Vollspektrumlampen	58
3.5.1.1	Tageslichtlampen	60
3.5.1.2	Aquarienbeleuchtung	63
3.5.1.3	Reptilienbeleuchtung	64
3.5.1.4	Spezielle Vogellampen	65
3.5.2	Lampenbeispiele aus Literaturangaben	66
3.5.3	Monochromatische Lampen	67
3.5.3.1	Farblampen	67
3.5.3.2	Infrarotstahler	68
3.5.3.3	UV-Licht Lampen	69
3.6	Elektronisches Zubehör für Lampen	71
3.6.1	Allgemeines	71
3.6.2	Starter / Glimmzünder	71
3.6.3	Transformatoren (Trafos)	72
3.6.4	Vorschaltgeräte für Entladungslampen	73
3.6.4.1	Konventionelle und verlustarme Vorschaltgeräte (KVG / VVG) ...	73
3.6.4.2	Elektronische Vorschaltgeräte (EVG)	74
3.6.5	Gleichrichter	76
3.6.6	Dimmer	78
3.7	Technische Hilfen zur Erzeugung reeller Lichtverhältnisse ...	79
3.7.1	Realisierung hoher Strahlungsstärken	80
3.7.2	Änderung der Farbtemperatur	81
3.7.3	Gleichmäßigkeit der Lichtemission	82
3.7.4	Simulation des Sonnenauf- und Untergangs	82
3.7.5	Sonnenlichtdurchlässiges Material	83

3.8	Lichtmessgeräte	84
3.8.1	Spektrometer	84
3.8.2	Photometer	86
3.8.3	Radiometer	87
3.8.4	UV-Detektoren	88
3.8.5	Farbmessgeräte (Colorimeter)	89
3.8.6	Pulsationsfrequenzmessung	89
4	Biologie und Physiologie des Sehens beim Vogel	91
4.1	Funktionelle Anatomie von Vogelaugen	91
4.1.1	Anatomische Übersicht über das Vogelauge	91
4.1.2	Der dioptrische Apparat	94
4.1.2.1	Die Kornea	94
4.1.2.2	Die vordere und hintere Augenkammer	97
4.1.2.3	Die Linse	99
4.1.2.4	Der Glaskörper	103
4.1.3	Die Retina	104
4.1.3.1	Anatomie und Histologie	104
4.1.3.2	Die aviären Photorezeptoren	108
4.1.3.2.1	Rezeptorarten	108
4.1.3.2.2	Aufbau der Rezeptoren	109
4.1.3.3	Die retinalen Farbpigmente	112
4.1.3.4	Intraretinales und interspezifisches Öltröpfchenvorkommen	116
4.1.3.5	Retinale Topographie	119
4.2	Physiologie des Sehens	122
4.2.1	Sehvorgang	122
4.2.1.1	Opsine	122
4.2.1.2	Der visuelle Zyklus	124
4.2.1.2.1	Retinal-Zyklus	125
4.2.1.2.2	Phototransduktionskaskade	126
4.2.1.3	Periphere und zentrale Reizweiterleitung und Verarbeitung	128
4.2.2	Skotopisches Sehen	132
4.2.3	Mesopisches Sehen	137

4.2.4	Photopisches Sehen	138
4.2.4.1	Vorraussetzungen für die chromatische Empfindung	139
4.2.4.2	Evolution des Sehens	144
4.2.4.3	Farbenlehre	148
4.2.4.4	Farben	151
4.2.5	Kontrastsehen	155
4.2.6	Wahrnehmungskonstanz	156
4.2.7	Farbsehen beim Vogel	159
4.2.8	Aquatisches Sehen	168
4.2.9	Polarisationssehen	171
4.2.10	Sehschärfe	175
4.2.11	Bewegungsdetektion	178
5	Die UV-Farbperzeption beim Vogel	181
5.1	Biologische Aspekte zur UV-Strahlung	181
5.1.1	Natürliches Vorkommen von UV-Strahlung	181
5.1.2	Physiologischer Nutzungsbereich der UV-Strahlung	184
5.1.2.1	UV und Vitamin D-Synthese	184
5.1.2.2	UV und zirkadiane Rhythmik	184
5.1.3	UV-bedingte Erkrankungen	185
5.2	Evolution der UV-Pigmente	188
5.3	Chronologie der UV-Perzeption	191
5.4	UV-Wahrnehmungsvermögen des Vögel	192
5.4.1	Ultraviolett-sensitive Vögel	192
5.4.2	Violett-sensitive Vögel	195
5.4.3	Die „Farbe UV“	199
5.5	UV als Kommunikationsmittel	201
5.5.1	Intraspezifische Kommunikation	201
5.5.2	Interspezifische Kommunikation	207
5.5.3	Zusammenfassung: Kommunikation im UV	209
5.6	UV und Nahrungssuche	210
5.6.1	Frugivore und granivore Vögel	210
5.6.2	Karnivore und Insektivore Vögel	212

5.6.3	Zusammenfassung: UV und Nahrungssuche	213
5.7	UV-Perzeption und die Konsequenzen für die Haltung unter Kunstlicht	214
6	Flickerperzeption beim Vogel	218
6.1	Definitionen zu Flicker	218
6.2	Vorkommen, Hintergründe, ähnliche Phänomene und Auswirkungen	220
6.3	Flickerempfinden auf Netzhautebene	224
6.3.1	Flickerempfinden der Stäbchen	224
6.3.2	Flickerempfinden der Zapfen	225
6.4	Flickerverarbeitung auf neuronaler Ebene	229
6.4.1	Einfluss der Ganglienzellen	229
6.4.2	Einfluss zentraler und Steuerungs- und Verarbeitungszentren	230
6.5	Zusammenfassung: Flickerperzeption des aviären visuellen Apparates	231
6.6	Auswirkung von Flicker auf den Vogelorgansimus	233
6.6.1	Flickereffekt auf Reproduktionsparameter	234
6.6.2	Flickereffekt auf Wachstumsparameter	235
6.6.3	Flickereffekt auf Verhaltensparameter	236
6.6.4	Flickereffekt auf Plasmakortisonkonzentration	240
6.7	Fazit: Flickerperzeption und Haltungsanforderungen	242
7	Lichtverhältnisse im natürlichen Lebensraum von Vögeln	244
7.1	Allgemeines	244
7.2	Lichtverhältnisse im natürliche Lebensraum von Ziervögeln	245
7.3	Lichtverhältnisse im ursprünglichen Lebensraum bei als Wirtschaftsgeflügel gehaltenen Vogelspezies	246
7.4	Visuelle Einschränkungen im ursprünglichen Lebensraum bei als Wirtschaftsgeflügel gehaltenen Vogelspezies	248

8	Haltung von Vögeln unter Kunstlichtbedingungen	252
8.1	Gestzeslage in Europa	252
8.2	Hobbyhaltung und Haltungsbedingungen	259
8.3	Haltung in Landwirtschaftsbetrieben	265
8.4	Lichtprogramme	266
8.5	Kunstlicht und Einfluss auf physiologische Parameter	267
8.5.1	Extra-retinale Photorezeptoren und zirkadiane / zirannuale Rhythmik	267
8.5.2	Einfluss der Lichtdauer	271
8.5.2.1	Lichtlänge und sexuelle Reifung	273
8.5.2.2	Lichtlänge und Mastleistung	274
8.5.3	Einfluss der Lichtintensität	275
8.5.3.1	Gallilux und Konsequenzen für das Wirtschaftsgeflügel	275
8.5.3.2	Einfluss der Lichtintensität auf Verhaltens- und Leistungsparameter	279
8.5.3.3	Zusammenfassung: Lichtintensität in der Geflügelhaltung	281
8.5.4	Einfluss der Lichtfarbe	282
8.5.5	Einfluss der Lichtquelle	286
8.5.6	Beurteilung der Auswirkung von Kunstlicht auf das Wirtschaftsgeflügel	287
8.6	Licht und Federpicken / Kannibalismus	290
9	Diskussion	295
9.1	Visus beim Ziervogel	295
9.1.1	Kunstlicht und der Einfluss auf natürliche Verhaltensparameter beim Ziervogel	296
9.1.2	Rückschlüsse aus der Vogelhalterumfrage	297
9.1.3	Empfehlungen und Realisierungsvorschläge	299
9.2	Visus beim Wirtschaftsgeflügel	301
9.2.1	Kunstlichtqualität und Verhaltensweisen beim Wirtschaftsgeflügel	302
9.2.2	Kunstlicht und Lichtquantität beim Wirtschaftsgeflügel	303

9.2.2.1	Beurteilung der Lichtintensität in der Geflügelhaltung	303
9.2.2.2	Beurteilung der Lichtdauer in der Geflügelhaltung	306
9.2.3	Anwendungsempfehlungen zu Lichtquellen gegenüber Wirtschaftlichkeitsaspekten	307
9.2.4	Rückschlüsse und Empfehlungen bezüglich Sozialverhalten	310
9.3	Zukunftsperspektiven und Aussichten	313
9.3.1	Grundlagenforschung in Bezug auf die visuelle Wahrnehmung der Vögel	313
9.3.2	Problematik und Aussichten im Hinblick auf die Haltung von Ziervögeln	315
9.3.3	Problematik und Aussichten bei Zoo- und Wildvögeln	316
9.3.4	Aussicht auf die Haltung von Wirtschaftsgeflügel unter Kunstlicht	317
10	Zusammenfassung	320
11	Summary	322
12	Résumé	324
13	Literaturverzeichnis	327
	Danksagung	375
	Lebenslauf	376

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

Cd	Candela
CFL	Kompaktleuchtstofflampe
CFF	Kritische Flickerfusionsfrequenz
CIE	Commision Internationale de l'Éclairage
clux	corrected Lux; korrigierter Lux-Wert für den Vogel
COD	Chromatisch Okulare Disposition
cpd	cycles per degree
CRI	Farbwiedergabeindex („colour rendering index“)
D	Dioptrien
D	Dunkelheitsperiode
DD	kontinuierliche Dunkelheit
ERG	Elektroretinogramm
EVG	elektronisches Vorschaltgerät
FL	Leuchtstofflampe
FSI	Vollspektrum Index
FT	Farbtemperatur
GL	Glühlampe
HF	hochfrequent emittiertes Licht einer Leuchtstofflampe
HID	Hochdruckentladungslampe
IOD	intraokulärer Druck
KVG	konventionelles Vorschaltgerät
°K	Grad Kelvin
L	Lichtperiode
LED	Leuchtdiode
LF	niederfrequent emittiertes Licht einer Leuchtstofflampe
LI	Lichtintensität
LL	kontinuierliches Licht
lm	Lumen
LW	= long wavelength; spektrale Sensitivität für lange Wellenlängen
lx	Lux
min	Minute
MSP	Mikrospektrophotometrie

MW	= middle wavelength; spektrale Sensitivität für mittlere Wellenlängen
MYA	Million years ago
nm	Nanometer
ÖT	Öltröpfchen
PERG	Pattern Elektroretinogramm
RPE	retinales Pigmentepithel
s	Sekunde
SPD	spektrale Energieverteilung
SW	= short wavelength; spektrale Sensitivität für kurze Wellenlängen
UVS	Ultraviolett-Sensitivität
VG	Vorschaltgerät
VS	Violett-Sensitivität
$\lambda(\text{nm})$	Wellenlänge des Lichtes in Nanometern
λ_{max}	maximale Wellenlänge, bei der die Photorezeptoren absorbieren

GLOSSAR

Achromat	Individuum mit zapfenloser Retina. Farbsehen ist nicht möglich = "Echter Farbenblinder"
Ammetropie	Fehlsichtigkeit
anomaler Trichromat	ist mit 3 Zapfentypen ausgestattet, die aber eine andere spektrale Empfindlichkeit besitzen als bei den normalen Trichromaten. Man unterscheidet zwischen Deuteranomale und Protoanomale. Erstere besitzen zu dem dritten Zapfentyp (SWS) zwei LWS- und letztere zwei MWS-Zapfen
Astigmatismus	Sehunschärfe. Das auf die Retina projizierte Bild ist nicht perfekt fokussiert. Man unterscheidet zwischen 2 Arten: lentikuläre und korneale Sehunschärfe.
Beleuchtungsstärke E	entspricht der Lichtintensität. Psychologische Empfindung der Helligkeit, die von einem Körper ausgestrahlt oder reflektiert wird → Photometrie. Abhängig vom Abstand zu der Lichtquelle. Verändert sich mit dem Quadrat zur Entfernung (doppelte Entfernung / 4fache LI-Reduktion).
Candela	Maßeinheit für die Lichtstärke (Referenz: ein schwarzer Körper strahlt bei der absoluten Temperatur 2042 °K mit der Lichtstärke 60 cd/cm ² ab)
Chromatische Abweichung	entsteht durch unterschiedliche Brechung des Lichtes in der Peripherie des optischen Apparates. Am Rand wird das Bild unscharf .
Chromatische Adaption	ist das Vermögen des visuellen Systems, sich an verschiedene Beleuchtungsformen anzupassen, um die Farben richtig zuzuordnen .
Clux / Gallilux	Einheit für die psychologische Lichtintensitätswahrnehmung des Haushuhns
Dichromat	Mensch mit 2 Zapfentypen statt 3 (beim Hund und Pferd u.a. physiologisch) Man unterscheidet beim dichromaten Menschen zwischen 3 Typen:

	1.) Protanope (ohne LW Photorezeptoren)
	2.) Deuteranope (ohne MW)
	3.) Tritanope (ohne SW)
Emmetropie	Normalsichtigkeit
Farbenblindheit	Individuum mit von der Norm abweichender Farbempfindung. Beim Mensch: Monochromate, Dichromate, anomale Trichromate
Farbtemperatur (°K)	bezeichnet die Eigenschaft einer Lichtquelle einen „schwarzen Körpers“ so anzuregen, bis er eine entsprechende Temperatur (5.600 °K) abstrahlt
Farbwiedergabeindex	immer im Zusammenhang zu einer Vergleichslichtquelle zu sehen; Beim Vergleich mit Tageslicht (bei 5.500 °K) ist ein Index > 95 als sehr gut zu bewerten und entspricht Kategorie 1A der Farbwiedergabestufe
Flicker Photometrie	Dient der Herleitung der spektralen Empfindlichkeit des Auges. Dabei wird Monochromatisches oder heterochromatisches Licht abwechselnd zu einem Referenzlicht (in der Regel weißes Licht) präsentiert. Die Intensität des getesteten Lichtes wird so angepasst bis das ERG eine minimale Amplitude zeigt und somit das Lichtflackern gerade noch visuell wahrnehmbar ist. Wichtig hierbei ist, dass die präsentierten Lichtfelder gleich groß und gleich geformt sind.
Footcandle (fc)	Einheit für die Lichtintensität. Kann durch den Faktor 10,76 in die Einheit Lux umgewandelt werden.
Gegenfarbtheorie (nach Hering)	Bunte Farben unterscheiden sich von unbunten durch ihre Leuchtkraft. Die Farben Rot, Gelb, Grün und Blau werden als besonders rein empfunden. Je 2 der Grundfarben bilden polare Gegensätze. Unbunte Farben vermitteln nur Helligkeitsempfindung
Hyperopie	Weitsichtigkeit. Das Bild wird hinter der retinalen Ebene projiziert, da der Bulbusdurchmesser zu gering ist.
Leuchtdichte L	Die Leuchtdichte ist maßgebend für den wahrgenommenen Helligkeitseindruck. Bei gleichem Lichtstrom erscheint die

	Leuchtdichte einer groß gesehenen Fläche kleiner, im Vergleich zu einer kleinen Fläche. Einheit: candela / m
Leuchte	Gerät, das zur Umformung des Lichtes von Lampen dient
Lichtintensität	Gibt das Verhältnis des auffallenden Lichtstroms zur beleuchteten Fläche an (Lumen / m ² = lux).
Lichtstärke J	Steht in Zusammenhang mit dem in eine bestimmte Richtung (Strahlungswinkel) ausgesandten Lichtstrom. Einheit: Candela (= lumen/steradian) → Leuchtdichte
Lichtstrom Φ	Lichtleistung, d.h. die pro Zeitintervall ausgesandte oder empfangene Lichtenergie. Die Dichte des Lichtstroms ist abhängig vom Abstand und dem Raumwinkel. Maßeinheit: Lumen (lm) → Lichtstärke / Leuchtdichte
Lumen	Maß der gesamten Lichtmenge (→ Lichtstrom), die von der Lampe ausgeht
Lux	Lumen / m ² . Photometrische Einheit. → Lichtintensität
Modulation	Bezeichnung für die Flickeramplitude des Lichtes in Relation zur Beleuchtungsstärke
Monochromat	Besitzt nur eine Art von Zapfen in der Retina. Das Farbsehen ist somit stark limitiert
Myopie	Kurzsichtigkeit. Das Bild wird vor der retinalen Ebene projiziert, da der Bulbusdurchmesser zu groß ist (im Gegensatz zur Hyperopie)
Photometer	Gerät zur Messung der Lichtintensität unter Berücksichtigung des menschlichen Helligkeitsempfindens.
Photon	Ein Lichtquant elektromagnetischer Strahlung
Photometrie	Numerische Quantifizierung von Licht. Steht im direkten Zusammenhang mit der Helligkeitsempfindung des menschlichen Auges. Helligkeitseindruck des Menschen wird gemessen unter zu Hilfenahme der photopischen oder skotopischen spektraler Lichtsensitivitätsfunktion
Presbyopie	Altersweitsichtigkeit
Purkinje Shift	Änderung der Zapfen- und Stäbchenfunktion der Retina und somit der visuellen Wahrnehmung von Farben bei

	Lichtintensitätswechsel von Hell nach Dunkel und umgekehrt
Radiometrie	strikte physikalische Messung der Energie, die von einem Objekt ausgeht oder reflektiert wird. → Strahlungsstärke
Skotophase	Dunkelperiode bzw. eine niedrige Lichtintensität, die vom Tier als Dunkelheit empfunden wird
Spektrale Sensitivität (V_λ)	Jede Wellenlänge hat einen relativen Wert für die Helligkeitssensitivität des "Standardbetrachters". Beim Menschen ist die photopische maximale spektrale Leuchtsensitivität bei 555 nm erreicht und 1 Watt Strahlung beträgt hier 638 Lumen. Unter skotopischen Bedingungen erreichen die Stäbchen bei 507 nm 1700 lm / Watt. Für den mesopischen Bereich (= Übergangsbereich zwischen Hell und Dunkel) ist bislang keine Sensitivitätskurve erstellt worden
Strahlungsintensität	die pro Zeiteinheit und pro Fläche senkrecht einfallende oder abgegebene Strahlung. Einheit: W / m^2
Strahlungsstärke	Physikalischer Ausdruck der Beleuchtungsstärke. Einheit: Watt / m^2
Tetrachromat	Besitzt 4 retinale Zapfentypen. Normalzustand für tagaktive Vögel, manche Fische, Reptilien und Insekten.
Trichromat	Besitzt 3 retinale Zapfentypen. Normalzustand für Menschen und Alt-Welt-Affen.
Watt	Einheit für die Lampenleistung (J / s)
Wellenlänge	$\lambda = c / \nu$ c: Lichtgeschwindigkeit, ν : Frequenz
Winkelgeschwindigkeit	Gemessen anhand dem, bei einer Kreisbewegung im Zeitintervall Δt überstrichenen Winkel $\Delta\phi$. Einheit: Bogenminute (')

1 EINLEITUNG

Vögel sind sehr facettenreich. Die Farbe ihres Federkleides, ihre ökologische Nischenbesetzung, ihr Kommunikations- und Futtersuchverhalten und ihre Lebensweisen variieren sehr stark durch die artspezifische Anpassung an die jeweiligen Umweltbedingungen und spiegeln sich in ihren speziellen Farbperzeptionseigenschaften wider. Im Vergleich zum Menschen verfügen sie über eine ultraviolett-zapfenbedingte, vierdimensionale Farbempfindung, über eine erhöhte spektrale Sensitivität ihrer Photorezeptoren und über ein breiteres Farbperzeptionsspektrum. Facettenreich sind die Vögel auch hinsichtlich ihrer Eigenschaft des visuellen Apparates Flackerfrequenzen um 100 Hz aufzulösen, da es auch hier je nach Vogelart unterschiedliche Flickerfusionsgrenzen gibt. Für den Vogel ist von Falschfarbensehen oder Wahrnehmung eines Stroboskopeffekts dann auszugehen, wenn unter Kunstlichtbedingungen zum einen die UV-Spektren nicht emittiert werden, oder zum anderen Entladungslampen mit nominaler Netzfrequenz, d. h. in Europa mit 50 Hz Wechselstromfrequenz, betrieben werden. Potentiell kann diese veränderte Wahrnehmung zur Beeinträchtigung des Wohlbefindens des Vogels führen. Bedauerlicherweise werden bis heute in der Vogelhaltung – Wirtschafts- und Ziergeflügel gleichermaßen - den Anforderungen an das Kunstlicht, voll-spektral und flackerfrei zu sein, nicht Rechnung getragen. In der Gesetzgebung zur privaten wie kommerziellen Haltung von Vögeln sollten unbedingt die lichtqualitativen Aspekte, wie Lampenspektrum und Emissionscharakter umfangreicher und detaillierter berücksichtigt werden. Lediglich die österreichische Tierschutzgesetzgebung legt in ihren Anforderungen an die Haltung von Vögeln grundsätzlich fest, dass für natürliches Tageslichtspektrum und Flackerfreiheit des Kunstlichtes Sorge getragen werden muss.

Ziel der Arbeit ist es, die technische Seite von Kunstlicht zu beleuchten (Kapitel 3), sowie die speziesspezifischen Eigenheiten in der Lichtperzeption der Vögel herauszuarbeiten (Kapitel 4 - 6) und mit der Realisierbarkeit unter Kunstlichthaltung abzugleichen. Besonders berücksichtigt wurde dabei die hoch aktuelle und tierschutz-rechtlich relevante Thematik zur Haltung von Wirtschaftsgeflügel unter Kunstlichtbedingungen, unter Abwägung ihrer spektralen, photopischen Sensitivität, ihrer kritischen Flickerfusionsfrequenzgrenze, ihren arttypischen aber auch

unerwünschten Verhaltensweisen wie Kannibalismus, sowie unter Einbeziehung ihrer ursprünglichen, natürlichen Lichtumgebung (Kapitel 7 - 8). Die verschiedenen Aspekte von Licht und lichtbedingten Einflüssen auf das Verhalten und die Leistung vom Wirtschaftsgeflügel werden themenbezogen in den jeweiligen Teilbereichen zur Lichtquantität und -qualität dargestellt und bereits diskutiert.

Die bis Ende 2005 vorhandene Literatur lässt bezüglich der visuellen Perzeption von Vögeln noch folgende wichtige Fragestellungen offen:

- Wann beginnt der reine photopische und endet der reine skotopische visuelle Bereich von Vögeln und wann arbeiten diese Systeme an ihrer Grenze?
- Unter welchen Bedingungen sind als Wirtschaftsgeflügel gehaltene Vögel in der Lage Lichtpulsationsfrequenzen von 100 Hz bewusst wahrzunehmen und wie hoch liegt die kritischen Flickerfusionsfrequenzgrenze für andere häufig als Ziervogel gehaltene tagaktive Spezies, wie Finken- und Papageienvögel?
- Welchen Ultraviolett-Anteil müssen Lampenspektren beinhalten, um für die ultraviolett-, bzw. im nahen ultravioletten Bereich sichtigen Vögel eine artgemäße und tierschutzgerechte Kunstlichtumgebung zu schaffen?

Erst die Beantwortung dieser wichtigen noch offenen Fragen kann eine Grundlage schaffen, die tierschutzrelevanten Mindestanforderungen an Lichtqualität und Quantität festzulegen.

Diese Arbeit stellt eine Basis für weitere, bereits begonnene Projekte (Art- und tierschutzgerechte Haltung von Wirtschaftsgeflügel unter Kunstlichtbedingungen) dar, die sich mit oben genannten Fragestellungen befassen. Sie veranschaulicht die außerordentliche Wichtigkeit und Kenntnisse über eine künftige uneingeschränkte photopische Lichtwahrnehmung von Vögeln unter Kunstlichtbedingungen.

2 MATERIAL UND METHODEN

Diese Studie wurde vor allem mit Hilfe der medizinischen Datenbanken PubMed und Scopus sowie den angegebenen Kreuzreferenzen angefertigt. Bezogen wurde die benötigte Literatur aus dem Archiv der Bayerischen Staatsbibliothek (BSB) München (Zeitschriftenlesesaal für neuere Publikationen und Buchbestände aus dem Lesesaal). Nicht vorhandene Literatur wurde anhand des internen Programms der Staatsbibliothek, dem OpacPlus, bestellt. Weiterhin wurden Vogelforen im Internet, die Internetsuchmaschine Google und diverse Online-Lexika verwendet. Wichtige Gesetzestexte und Verordnungen sind über die Internetseiten der zuständigen Behörden (Landratsamt, Veterinäramt, Amt für Naturschutz) bzw. auf der Homepage des Verbraucherschutzministeriums zugänglich. Die Internetrecherche erfolgte überwiegend zur Anfertigung des dritten Kapitels mit der Thematik Licht und Lichttechnik, wobei aufkommende Fragen und Unklarheiten durch E-Mail Kontakt mit der Firma Osram in München abgehandelt wurden. Die Semikonduktor Produktkataloge von der Firma Osram und der Firma Liteon sind für den Abschnitt über die LED Technik verwendet worden. Auf der Elektronika Messe 2004 in München wurden über die Neuheiten der weißen LEDs persönlich Informationen eingeholt. Lampenspektren und anderweitige Informationen erfolgten über die Produktbeschreibungen der Firmen und Lampenanbieter. Ab Kapitel 4 sind hauptsächlich die Literaturdatenbanken verwendet worden und boten ein reichhaltiges Angebot an Literatur zu den jeweiligen Themenbereichen. Kapitel 6 umfasst die Flickerperzeptionsthematik, das sich in der Recherche als nicht ergiebig darstellte. Über Internetrecherche und Kontaktaufbau mit der Faculty of Science der University of Bristol, UK, sind Forschungsprojekte, Ansichten und wichtige Literaturhinweise zur Flickerperzeption ausgetauscht worden. Kapitel 8 umfasst die private sowie kommerzielle Haltung von Vögeln. Die Haltung von Ziervögeln ist nicht streng reglementiert. Daher wurde ein für die vorliegende Studie selbst entworfener Fragebogen den Patientenbesitzern an der Vogelklinik in Oberschleißheim ausgehändigt und ausgewertet, um einen Eindruck über die Haltung der Ziervogelpatienten unter Kunstlichtbedingungen zu gewinnen. Insgesamt nahmen 52 Personen daran teil.



Sehr geehrte Patientenbesitzerinnen und -besitzer,

Vögel orientieren sich in Ihrer Umwelt grundlegend anders als der Mensch. U. a. sind Vögel dazu befähigt, im ultravioletten Spektrum des Lichtes sehen zu können, sowie bspw. hohe Flackerfrequenzen, wie sie bspw. von konventionellen Neonröhren ausgesendet werden, zu erfassen. Damit sehen tagaktive Vögel ihre Umwelt grundsätzlich anders als der Mensch.

Im Rahmen eines Forschungsvorhabens (Doktorarbeit) zum Thema:

„Sehfähigkeit und Haltung von Vögeln unter Kunstlichtbedingungen“

bitten wir Sie hiermit um Ihre geschätzte Mitarbeit durch Ausfüllung des Fragebogens (anonym auszufüllen, bzw. das Zutreffende anzukreuzen und im Sprechstundenzimmer abzugeben).

Durch Ihren Beitrag können wir wichtige Erkenntnisse über Anforderungen der Ziervögel an Lichtquellen bei Haltung unter Kunstlichtbedingungen gewinnen und können Ihnen wiederum damit gezielte Empfehlungen zur Haltung von Vögeln unter Kunstlichtbedingungen geben. Ihre Mitarbeit kommt somit direkt Ihrem Vogel zugute.

Bitte füllen Sie den Bogen nur einmalig aus.

Vielen Dank für Ihre Mitarbeit

**Kristin Sturm
(Tierärztin und Doktorandin am Institut für Geflügelkrankheiten)**



Sind Sie Züchter: ja nein
 Sind Sie Hobbyhalter: ja nein

Patientendaten:

Vogelart: Alter: Geschlecht:

Haltungsart: mit Freiflug

Einzelhaltung ja nein
 Partnerhaltung ja nein
 Innenvoliere ja nein ja nein
 Außenvoliere ja nein
 Käfighaltung ja nein ja nein
 Frei im Zimmer ja nein
 Andere Haltungsart:

Käfig/Volierenkonstruktion

Nach allen Seiten offen ja nein

Käfig abgedeckt, welche Seiten (bitte Zutreffendes Unterstreichen):
 oben / unten / hinten / vorne / linke Seite / rechte Seite

Runde Käfigform ja nein
 Glasbedeckt ja nein
 Plexiglasbedeckt ja nein
 Holzbedeckt ja nein

Mit Tuch bedeckt ja nein, wenn ja welche Farbe:

Gitterstäbe weißlackiert/weiß-plastikummantel ja nein
 Anordnung der Gitterstäbe: mehr senkrecht mehr waagrecht

Standort der Vogelbehausung

Blickmöglichkeit auf Fernseher ja nein
 Blickmöglichkeit auf PC-Monitor ja nein
 Blickmöglichkeit auf Aquarium ja nein
 In der Küche ja nein
 Im Wintergarten ja nein
 Auf der Terrasse / Balkon ja nein
 Im Garten ja nein
 Häufiger Standortwechsel ja nein
 Zugang nach Draußen ja nein
 Am Fenster ja nein

Fenster zeigt nach (bitte Zutreffendes Unterstreichen): Norden / Süden / Osten / Westen

Haben Sie in Zusammenhang mit einer ggf. vorgenommenen Neuaufstellung eines PC-Monitors / Fernsehgerätes eine Verhaltensänderung Ihres Vogels beobachtet?

ja nein

Falls ja wie äußert sich diese? (bitte Zutreffendes Unterstreichen)

Federzupfen / erhöhte Aggressivität / vermehrte Müdigkeit / Unruhe /
 Sonstige: _____

Beleuchtung

1. Beleuchtungsart im Zimmer:

<u>Lampentyp</u>	<u>Vorhanden</u>	<u>Anzahl</u>	<u>Zimmergröße</u>	<u>Wattleistung</u>	<u>Mit Dimmer</u>
Glühbirne	ja nein		m ²		ja nein
Neonröhre/ Leuchtstofflampe	ja nein		m ²		ja nein
Energiesparlampe	ja nein		m ²		ja nein
Halogenlampe	ja nein		m ²		ja nein
Leuchtdiode	ja nein		m ²		ja nein
Farblampe	ja nein		m ²		ja nein
Welche Farbe?					

2. Beleuchtungsart speziell für den Vogel:

Keine (wie im Zimmer)	ja	nein
Spezielle Vogellampe	ja	nein, wenn ja welche? _____
Aquariumslampe	ja	nein
Reptilienlampe	ja	nein
Infrarotstrahler	ja	nein
Wärmelampe	ja	nein
Indirektes Sonnenlicht	ja	nein
Direktes Sonnenlicht	ja	nein
Nicht nötig, da Vogel draußen	ja	nein

Haben Sie im Zusammenhang mit einer Änderung des Beleuchtung (z.B. Ersatz der Glühbirne durch Energiesparlampe / Vogellampe) eine Veränderung des Verhaltens oder des Federkleides Ihres Vogel beobachtet? ja nein

Falls ja, wie äußert sich diese (bitte Zutreffendes Unterstreichen): positiv / negativ
Inwiefern? _____

Beleuchtungsprogramm:

Vogel wird nach Eintritt der Dämmerung abgedeckt/Raum abgedunkelt	ja	nein
Am Abend noch länger Licht (entspricht Ihrer (Kunst-)Tageslichtlänge) wenn ja von welcher Uhrzeit ab bis wann?	ja	nein
a) während der Sommermonate (April-September) _____		
b) während der Wintermonate (Oktober-März) _____		
spezielles Lichtprogramm wenn ja welches? _____	ja	nein

Wie Lange am Tag ist Ihr Vogel durchschnittl. unter *Kunstlicht* gehalten? _____ Stunden

Hatte Ihr Vogel schon mal Probleme mit Dauerlegetätigkeit / Legenot? ja nein

War Ihnen bekannt, dass Vögel ihre Umwelt anders-farbig als der Mensch sehen und sich im UV orientieren? Haben Sie diesen Aspekt bereits beleuchtungstechnisch berücksichtigt? Wenn ja, wie?

Vielen Dank für Ihre Zeit!

Die Nachnamen der Autoren aus den verwendeten Literaturreferenzen werden in Großbuchstaben mit der dazugehörigen Jahreszahl angegeben und finden sich dementsprechend im Literaturverzeichnis wieder. Zitierbare Artikel aus dem Internet werden ebenfalls im Literaturverzeichnis angegeben. Internetlinks, bei denen keine namentliche Zuordnung möglich ist, befinden sich direkt im Text. Über den Online-Anbieter Avibase (www.bsc-eoc.org/avibase/avibase.jsp) erfolgte die Bestimmung der Taxonomie der Vögel.

3 PHYSIKALISCHE ASPEKTE UND TECHNISCHE DATEN ZUM LICHT

3.1 Licht

3.1.1 Definition

Licht ist definiert als den für den Menschen sichtbaren Teil elektromagnetischer Strahlung und deckt damit nur einen geringen Teil des Spektrums dieser Energie ab. Teilt man das Licht dem elektromagnetischen *Wellenmodell* zu, so gibt man das Licht in Wellenlänge und Frequenz an. Diese bewegen sich wie eine Wasserwelle senkrecht zur Ausbreitungsrichtung. Dadurch unterscheiden sie sich von anderen elektromagnetischen Strahlen, deren Schwingungsrichtung parallel zur Ausbreitungsrichtung ist (ANONYM 2005). Die Theorie des Wellenmodells wurde von Huygens im 17. Jahrhundert begründet und erst 1865 von James Clerk Maxwell konkret für das Licht wieder aufgegriffen. Zusätzlich erhärtet wurde die Theorie des Wellenmodells durch die Entdeckung der Radiowellen durch Heinrich Hertz (WIKIPEDIA 2005). Die Strahlung wird hier über die „Wellenlänge“ und ihre Frequenz (je kürzer umso höher frequent) definiert. UV-Strahlung besitzt gegenüber IR-Strahlung eine niedrigere Wellenlänge und eine höhere Frequenz. In der Beleuchtungstechnik kommt vorwiegend dieses Modell zum Tragen.

Die Quantum Theorie ordnet dem Licht ein *korpuskulares Modell* zu. Das Quantum einer elektromagnetischen Strahlung wird als Photon (γ) bezeichnet und besitzt die Eigenschaft eines Partikels in Wechselwirkung mit einer Materie. Begründer dieser Theorie war Isaac Newton (1642 - 1712). Dieses Modell wird hauptsächlich bei höheren Frequenzen, beispielsweise bei γ -Strahlung verwendet und nicht bei den Frequenzen des sichtbaren Lichts und niedriger.

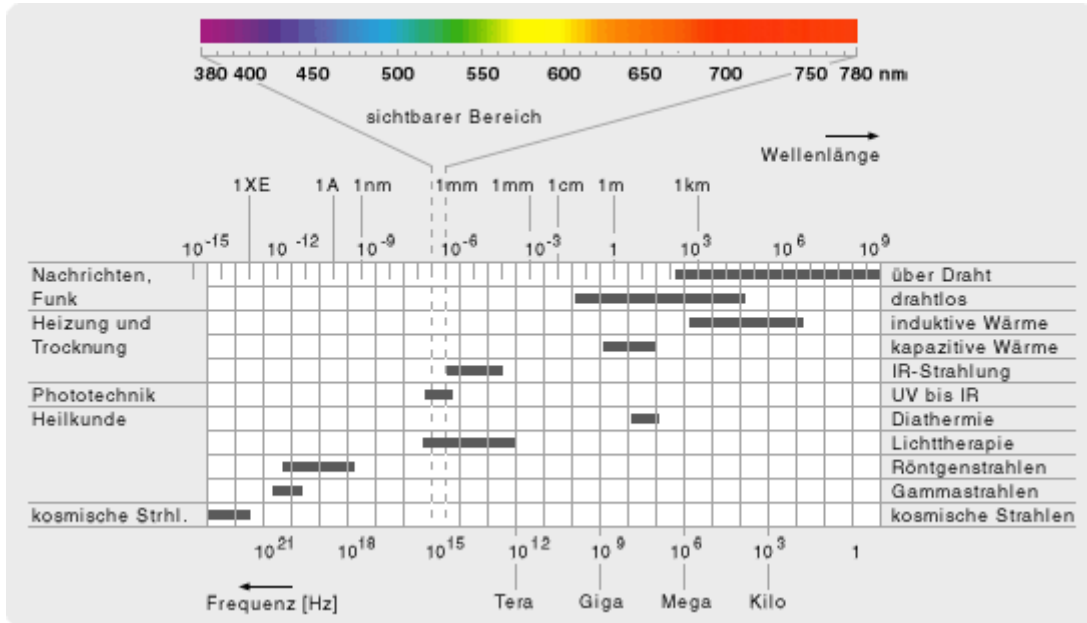


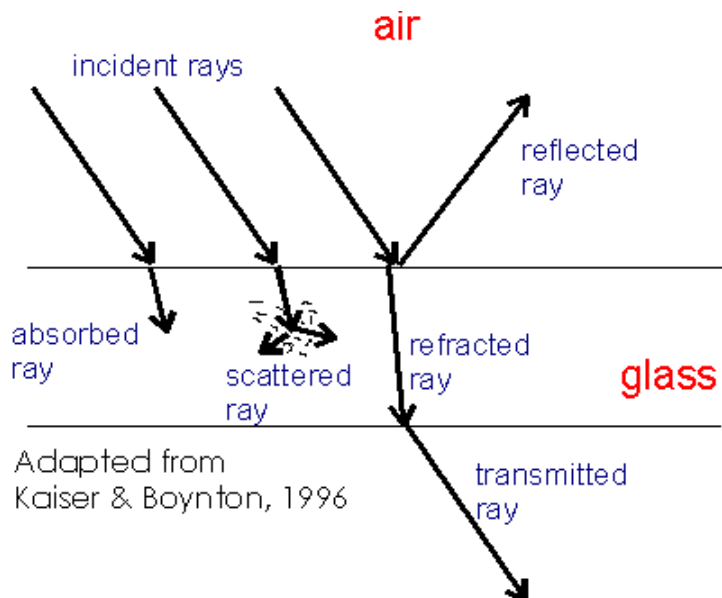
Abbildung 1: Überblick über die elektromagnetische Strahlung und ihre Nutzung (Quelle: Fa. Osram 2005)

Monochromatisches Licht ist gleichbedeutend mit einfarbigem Licht und ist streng genommen das Licht einer einzigen Wellenlänge und nicht einer farbigen spektralen Bandbreite (ENCYCLOPEDIA.com 2005). So umfasst rotes Licht beispielsweise einen Spektralbereich von 700 nm bis 780 nm ist aber vom Farbton für den ungeübten Menschen kaum zu unterscheiden. Auch unter den Leuchtdioden (LED), die dem Anspruch von monochromatischem Licht am nächsten kommen, ist keine Lichtquelle vorhanden, die nur eine einzige Wellenlänge emittiert. Durch spezielle Lichtfilter ist es möglich das Spektrum zusätzlich stark einzugrenzen. Eine spezielle Form von Licht einer Wellenlänge, das sich zusätzlich in simultanen Phasen bewegt und hoch-energetisch ist, ist das kohärente Licht. Das kohärente Licht wird beispielsweise in einem LASER erzeugt.

Monochromatisches Licht wird zur Erzeugung spezieller Lichtprogramme gerne in der Tierhaltung verwendet, da die entsprechenden Lichtspektren biologische Abläufe beeinflussen können (siehe Kapitel 8.5.4). In der Farbtherapie beim Menschen kommt dieses Prinzip ebenfalls zum Einsatz. Sehr eng spektrales Licht (+/- 10 nm) wird in der Industrie zur Materialprüfung (ELEKTRONIK-KOMPENDIUM 2005) und in der Ophthalmologie zur speziellen Photorezeptoraktivierung verwendet (SCHLEGLMILCH 2002).

3.1.2 Verhalten von Licht in der Materie

Licht kann sich unterschiedlich in der Materie verhalten: es kann reflektiert, absorbiert oder transmittiert werden (WIKIPEDIA 2005). Dabei können diese Phänomene je nach Medium gleichzeitig und in unterschiedlicher Ausprägung auftreten. Beim Durchdringen von Materie (Transmission) erfährt das Licht eine Lichtbrechung und kann auch - je nach Zusammensetzung der Materie und dessen Absorptionseigenschaft - in seine einzelnen spektralen Komponenten unterschiedlich aufgespalten werden. Ein Beispiel hierfür ist die Linse im menschlichen Auge, die anhand ihrer Oberflächenbeugung Licht unterschiedlich stark bricht, aber auch aufgrund gelber Farbpigmente UV-Strahlung effizient herausfiltert. Die transmittierten Lichtspektren werden zudem in einer Materie unterschiedlich stark gebrochen und gestreut.



Adapted from
Kaiser & Boynton, 1996

Abbildung 2: Verhalten der Lichtstrahlen beim Übergang von Luft in Glas (Quelle: www.yorku.ca 2005)

Lichtbrechung (Refraktion):

Der Refraktionsgrad des Lichtes wird durch die Materie, die Geschwindigkeit und den Auftreffwinkel des Lichtes bestimmt. Während sich das Licht im Vakuum mit Lichtgeschwindigkeit fortbewegt, ändert es seine Geschwindigkeit bei durchdringen unterschiedlicher Materien. Beim Übergang von einer Materie in die andere und

abhängig vom Auftreffwinkel wird das Licht in einem bestimmten Winkel gebrochen. Der Refraktionsindex ergibt sich aus der Eigenschaft des Mediums, Licht speziell zu brechen, beziehungsweise eine Richtungsänderung beim Durchtritt des Lichtes von einem Medium ins andere hervorzurufen (WIKIPEDIA 2005).

Lichtstreuung:

Wird auch als Rayleigh oder Tyndall Effekt beschrieben und ergibt sich aus der unterschiedlichen Streuungsstärke der einzelnen Wellenlängen durch Aufprall auf eine Materie. Dabei erfahren kürzere Wellenlängen eine stärkere Streuung. Laut Rayleigh ist die Streuung des Lichts umgekehrt proportional zur vierten Potenz der Wellenlänge, wenn das vom Lichtstrahl getroffene Teilchen kleiner ist als der Lichtstrahl. Eine sehr starke Streuung des Lichtes führt zur Polarisierung. Ein Beispiel hierfür liefert die untergehende Sonne. Beim Sonnenuntergang wird das kurzwellige blaue Licht stärker gestreut als der langwellige rote Anteil. Aus diesem Grund erleuchtet der Himmel rot und erscheint in der Ferne blau. Ist die Sonne am Horizont nicht mehr sichtbar, so stellt sich ein weiteres Phänomen – der Chappuis-Effekt – ein. Hier wird der orange-gelbe Lichtanteil von der Atmosphäre bzw. der Ozonschicht absorbiert und der Himmel erscheint magentafarben (LYTHGOE 1979).

Die Raman-Spektroskopie beschäftigt sich mit der Analyse von Stoffen. Die unterschiedlichen Materialien können artspezifisch Licht streuen und dieses dabei in andere Frequenzen versetzen (Raman-Effekt). Durch die Art der Lichtumwandlung kann ein Rückschluss auf den zu analysierenden Stoff gezogen werden.

Brechung sowie Streuung des Lichtes durch Partikel führt zur Ausbildung von diffusem Licht. Dunsttröpfchen in der Atmosphäre führen dazu, dass die Kontraste entfernter landschaftlicher Objekte stark herabgesetzt werden.

3.1.3 Lichtqualität und Quantität

Die spektrale Zusammensetzung des Lichtes ist entscheidend für die Lichtqualität und es gibt einige Parameter, die diese spektrale Verteilung umschreiben: den colour rendering index (CRI) bzw. den Farbwiedergabeindex (RA), die Farbtemperatur (FT) und den Full-Spectrum-Index (FSI) (FRIEDRICH 2003, RENSELLAER POLYTECHNIC INSTITUT 2003, ANONYM 2005). Der CRI oder RA beschreibt den Grad der Farbwiedergabe eines beleuchteten Gegenstandes in Bezug zu einer Referenzlichtquelle. Bezieht man sich hierbei auf das Sonnenlicht als Referenz so wird das Sonnenlicht mit CRI = 100 % angegeben. Künstliche Lichtquellen erreichen diesen Standard nicht, aber bei einem CRI > 95 % ist für das menschliche Auge kein signifikanter Unterschied mehr wahrnehmbar. Daher werden beim Film oder in Museen Lichtquellen mit einem CRI > 95% verwendet, weil sie die Farben nahezu unverfälscht zur Geltung bringen. Dies ist allerdings ein subjektiver Ausdruck für die Farbwiedergabe, da sich der Wert an der menschlichen Farbwahrnehmung orientiert. Die Farbtemperatur wird in Kelvin (°K) gemessen. Sie ist abhängig von der relativen spektralen Energieverteilung einer Lichtquelle im Vergleich zu der Farberscheinung einer idealen Lichtquelle oder eines Stoffes. So besitzen Lichtquellen mit einer niedrigeren Farbtemperatur (ca. 2.000 °K) einen relativ höheren spektralen Energieanteil im langwelligen (roten) Bereich und Lampen mit einer höheren Farbtemperatur (ca. 5.000 °K) umgekehrt mehr kurzwellige Strahlung (Wiensches Verschiebungsgesetz). Demzufolge wird Licht von Lampen mit einer niedrigen Farbtemperatur (bis ca. 3.200 °K) als warm und Licht von Lampen mit einer FT über 4.000 °K als kalt empfunden. Die internationale Norm legt für mittleres Sonnenlicht eine Farbtemperatur von 5.500 °K fest. Daher wird das weiße Licht von Lampen mit einer Farbtemperatur von mehr als 5.000 °K auch als Tageslichtweiß bezeichnet.

Der FSI (full spectrum index oder Vollspektrumindex) ist ein mathematischer Ausdruck, der die spektrale energetische Verteilung des Lichts ab einer Wellenlänge von 380 nm bis 730 nm kumulativ berechnet, und diese in Relation mit den entsprechenden Berechnungen eines Referenzlichtes setzt. Verglichen mit natürlichem Tageslicht weist ein kleinerer Wert auf ein volleres Spektrum hin (RENSELLAER POLYTECHNIC INSTITUT, 2003).

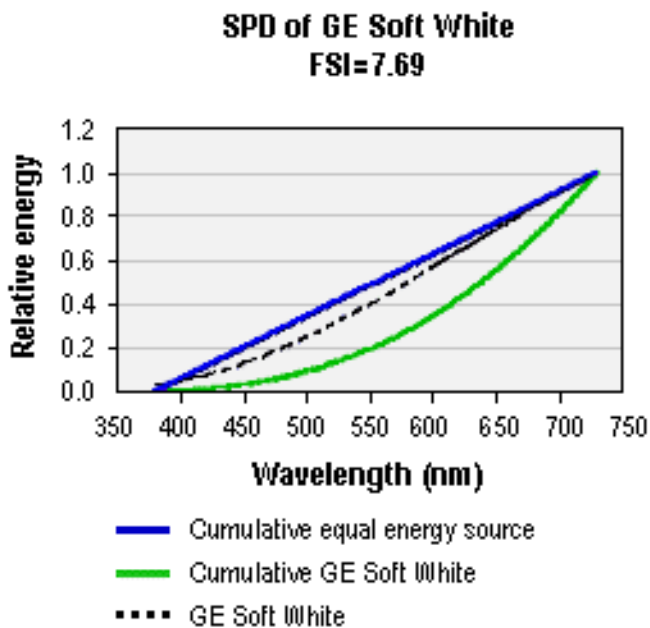
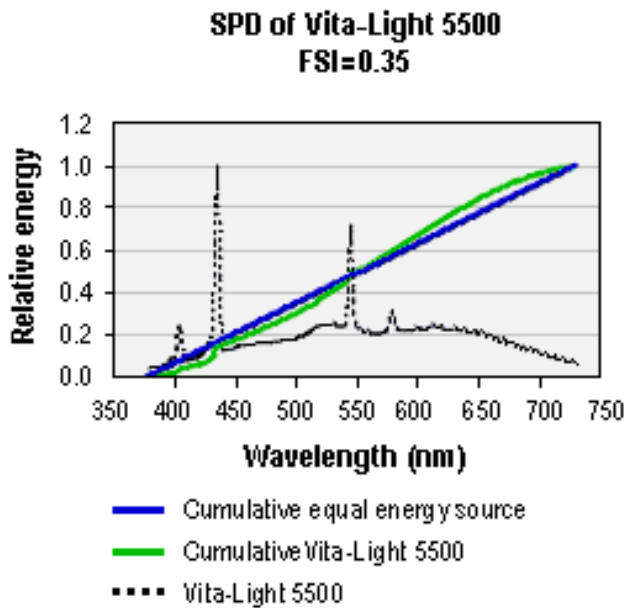


Abbildung 3: Darstellung der spektralen Energieverteilung zweier Lampen, sowie ihre kumulative Darstellung zu einer Referenzlichtquelle.

Die Grafiken vergleichen den FSI zweier Lichtquellen (oben: Vita-Light Leuchtstofflampe; unten: GE Soft White Glühbirne). Die grüne Linie bezieht sich auf die errechnete kumulative Energie der jeweiligen Lichtquelle. Die blaue Linie gibt den energetischen Wert für die Referenzlichtquelle an (in diesem Fall Tageslicht), während die gestrichelte schwarze Linie die SPD (spectral power distribution oder spektrale Energieverteilung) der jeweiligen Lichtquelle darstellt.

(Quelle: aus der Internetseite vom Rensselaer Polytechnic Institute 2003).

In der Abb. 3 ist für die Vita-Light Lampe die grüne und die blaue Linie näherungsweise identisch. Demzufolge ist diese Lichtquelle dem Spektrum des Referenzlichtes (Tageslicht) gleich und ihr FSI-Wert klein (bei 0,35). Bei dem Glühbirnenlicht weichen die Linien stark voneinander ab. Dieses Licht besitzt somit keine Vollspektrumeigenschaft und der FSI ist mit 7,96 hoch. Der Vollspektrumindex kann mit Hilfe von Spektroradiometern ermittelt werden.

Es ist auch für die Lichtqualität entscheidend wie gleichmäßig dieses ausgestrahlt wird. Die Gleichmäßigkeit der Lichtausstrahlung ist Lampen-spezifisch, gleichzeitig aber von den verwendeten Installationseinheiten (Vorschaltgeräte, Gleichrichter usw.) und der Oberflächenstruktur der Umgebung abhängig. Auf die Eigenschaft der Lichtausstrahlung der Lampen wird in den jeweiligen Kapiteln noch näher eingegangen. Strahlt eine Lichtquelle ihr Licht ungleichmäßig aus, so kann dieses den Sehkomfort und die Sehleistung beeinträchtigen (OSRAM LICHTLEXIKON 2005).

Die Lichtquantität kann in verschiedenen Größen angegeben werden. Die am häufigsten verwendeten Ausdrücke werden kurz erläutert (ENCYCLOPEDIA.com 2005, GIGAHERTZ-OPTIC.com 2005, WIKIPEDIA 2005):

Lichtstrom: Einheit Lumen (lm)

Beinhaltet die Lichtleistung (der spektralen Augenempfindlichkeit des Menschen), welche insgesamt pro Zeitintervall von einer Lichtquelle in den Raum ausgesandt wird.

Beleuchtungsstärke / Lichtintensität: Einheit Lux (lx) oder footcandle (fc)

Gibt das Verhältnis des auffallenden Lichtstroms zur beleuchteten Fläche an und beträgt 1 lx, wenn 1 Lumen Lichtstrom auf 1 m² Fläche gleichmäßig auftritt (vorausgesetzt das Licht fällt senkrecht zur Fläche). 1 lx entspricht 0,093 footcandle (candela / foot²) und umgekehrt entspricht 1 fc 10,76 lx.

Die Lichtintensität nimmt im Quadrat zur Entfernung von einer nicht fokussierten Lichtquelle ab. Das heißt, dass bei einer Entfernung des Betrachters von 1 Meter zur Lichtquelle mit wahrgenommenen 4 lx, die gleiche Lichtquelle bei doppelter Entfernung (2 m) nur noch 1 lx an Lichtintensität erreicht.

Leuchtdichte: Einheit candela / m²

Entspricht der Lichtstärke einer lichtgebenden Fläche aus dem Sichtwinkel eines Betrachters. Sie trifft eine Aussage über den Helligkeitseindruck, der von dieser Fläche ausgeht. Die Leuchtdichte ist größer, je kleiner die gesehene Fläche der Lichtquelle bei gleichem Lichtstrom ist. So erscheint eine 100 Watt Glühbirne mit kleinerem Durchmesser greller als eine Glühbirne mit größerem Durchmesser.

Lichtausbeute: Einheit Lumen / Watt

Beschreibt mit welcher Wirtschaftlichkeit die aufgenommene elektrische Leistung einer Lichtquelle in Licht umgesetzt wird. Je höher die Einheit umso höher die Wirtschaftlichkeit. Anhand der Recherchen wurde bislang bei einer Natriumdampflampe die höchste Lichtausbeute bei 173 lm/W erzielt. Die quantitative Erfassung des Lichtes erfolgt über Photometer oder Radiometer.

3.2 Natürliches Licht

3.2.1 Sonnenlicht: Spektrum und Intensität

Die Sonne - als Selbstleuchter – hat eine Oberflächentemperatur von 6.000 °K und strahlt daher Licht von gleicher Farbtemperatur (FT) aus. Die Erdatmosphäre modifiziert diese ausgesandte Strahlung, die dann als Streulicht auf die Erde trifft und die Bezeichnung Tageslicht erhält. Die spektrale Zusammensetzung des Tageslichts reicht vom ultravioletten (300 nm) bis zum infraroten Bereich (1,4 µm). Der sichtbare Teil des Lichtes ist allerdings spektral stärker eingegrenzt und darf nicht mit dem Spektrum vom Tageslicht verwechselt werden. Der Mensch ist nicht mehr in der Lage UV-Strahlung (< 400 nm) und Infrarotstrahlung (> 780 nm) visuell wahr zu nehmen. Das bedeutet, dass sich lediglich 40 % des ausgestrahlten Sonnenlichtes im sichtbaren Bereich des Menschen befindet. 10 % wird der UV-Strahlung, und der größte Anteil (~ 50 %) dem Infrarotbereich zugeordnet (ENCYCLOPEDIA 2005). Ein weiteres Charakteristikum des Tageslichts ist, dass sein Spektrum in seinem relativen Gehalt in Abhängigkeit von einigen Parametern wie geographische Breite und Höhe, Tageszeit, Jahreszeit, Wetter und Fauna schwankt. Das Licht kann an einem Ort demnach verschiedene Farbtemperaturen im Laufe des Tages und je nach Witterung annehmen. Morgenlicht hat eine FT von beispielsweise 4.400 °K, während das Tageslicht um den Mittag 5.500 °K aufweist (OSRAM LICHTLEXIKON 2005).

Unten aufgeführt werden die Wellenlängenbereiche der Hauptspektren des Sonnenlichtes:

UVC	100 - 280 nm
UVB	280 - 315 nm
UVA	315 - 380 nm
Sichtbares Licht	380 - 780 nm
IRA	780 nm - 1,4 $\mu\mu$
IRB	1,4 - 3 $\mu\mu$
IRC	> 3 $\mu\mu$

Die Lichtintensitäten (LI) ändern sich ebenfalls innerhalb des Tages und in Abhängigkeit von der Witterung. So ist an einem bewölkten Tag oder bei einer untergehenden Sonne die Lichtintensität geringer als bei Sonnenlicht am Mittag und an einem wolkenlosen Himmel. Sie liegt für die Mittagssonne bei ca. 50.000 lx, während sie am morgen gerade mal 6.000 lx und an trüben Wintertagen 3.000 lx erreicht. Die Strahlungsstärke (als radiometrische Einheit) der Sonne beträgt am Mittag im Sommer auf der Erdoberfläche ca. 1 kW/m². Der Jahresmittelwert der Sonnenstrahlung in 50° N-Breite liegt bei 200 W/m² (OSRAM LICHTLEXIKON 2005).

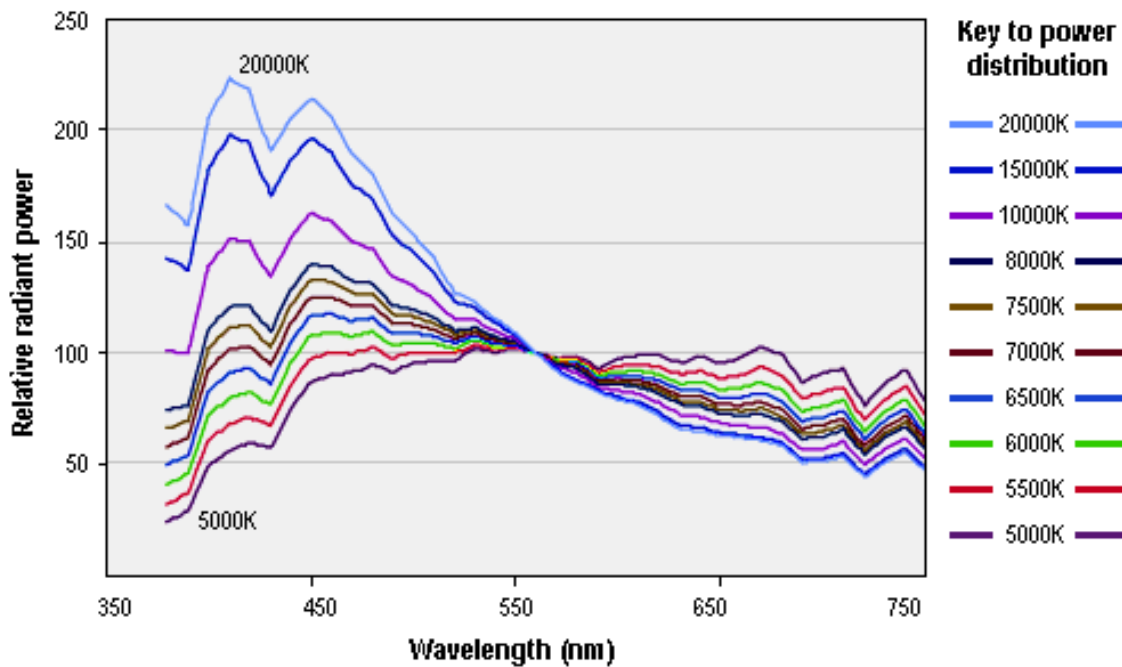


Abbildung 4: Darstellung der verschiedenen Farbtemperaturen von Tageslicht (Quelle: Rensealler Polytechnic Institute 2003). Die Verteilung der spektralen Strahlung und die Farbtemperatur im Tageslicht verändern sich in Abhängigkeit von der Atmosphäre und dem Sonnenstand.

3.2.2 Mondlicht / Sternenlicht

Der Mond als Reflektionsleuchter reflektiert die Sonnenstrahlen auf die Erde. Sein Licht gilt als mild und kalt (NICKEL 2001), obwohl ein erhöhter Anteil an langwelliger Strahlung mit einem Maximum bei 500 nm reflektiert wird (LYTHGOE 1979). Das Mondlicht beinhaltet keinen UV-Anteil und hat eine Beleuchtungsstärke von ca. 0,25 lx bei Vollmond und 0,01 lx bei Neumond (OSRAM LICHTLEXIKON 2005). Diese erreichten Lichtintensitäten liegen in dem Bereich des gemischten Zapfen- und Stäbchensehens des Menschen (= mesopisches Sehen). Sternenlicht ist wegen der geringen Leuchtdichte schwer spektral erfassbar, soll aber einen höheren Rot-Anteil als Mondlicht besitzen (LYTHGOE 1979).

3.2.3 Ultraviolette Strahlung

UV-Strahlung erstreckt sich über einen Wellenlängenbereich von 100 nm bis 380 nm und wird in 3 Komponenten (UVA, UVB und UVC) unterteilt. Es handelt sich hierbei um eine hochenergetische Strahlung, die allerdings im Vergleich zum sichtbaren Licht und der infraroten Strahlung weniger tief in die Materie eindringen kann. UVC wird von der Ozonschicht der Stratosphäre zum größten Teil abgefangen, und nur weniger als ein Prozent vermag die Atmosphäre zu durchdringen. Die auf der Erdoberfläche nachweisbare UVC-Strahlung kommt daher nur noch zwischen 200 - 280 nm vor. Das so genannte Tageslicht beginnt per Definition erst ab einer Wellenlänge von 300 nm, also im UVB-Bereich (280 - 315 nm). UVA-Licht (315 nm - 380 nm) umfasst mit 90 % den größten Anteil an der ultravioletten Gesamtstrahlung. Die Intensität der UV Strahlung in der Nähe des Bodens unterliegt starken Schwankungen und ist ebenfalls abhängig von den Faktoren, die schon im Zusammenhang mit der Farbtemperatur erwähnt wurden (geographischen Breite, Höhe über Meeresspiegel, Jahreszeit, Tageszeit, Wetter, Bewuchs). UV-Licht wird relativ schnell in der Materie rausgefiltert und unterliegt zusätzlich dem bereits erwähnten Rayleigh-Effekt. Diese Eigenschaften bewirken eine schnelle Absenkung des UV-Anteils im Licht und eine Kontrastabnahme in der Ferne. In der Fotografie werden daher UV-Filter verwendet, die diesen Kontrastabfall ausblenden sollen (ATKINS 2005). Sehr starke Streuung führt zur Polarisation des UV-Lichtes und wird zur Orientierung von einigen Insekten und Fischen genutzt (LYTHGOE 1979). Industriell eingesetzt wird die UV-Strahlung beim Aushärten von Kunststoffen, bei der Materialprüfung oder bei der Entkeimung. Auch in der Kosmetikbranche (Solarium) und in der Medizin („Lichttherapie“) findet sie Anwendung.

3.2.4 Sichtbares Licht

Entspricht der elektromagnetischen Strahlung des Lichtes, für die das Auge empfindlich ist. Sichtbares Licht lässt sich physikalisch anhand eines Prismas in seine spektralen Komponenten unterteilen und mit Hilfe einer Sammellinse additiv in weißes Tageslicht zurückversetzen (WIKIPEDIA 2005). Das sichtbare Lichtspektrum

erstreckt sich für den Menschen zwischen 400 und 780 nm. Für andere Spezies kann dieses jedoch einen anderen spektralen Bereich einnehmen. Beim Vogel liegt es beispielsweise zwischen 350 – 800 nm und befindet sich demnach teilweise im unsichtbaren Bereich des Menschen (KORBEL et al. 1998).

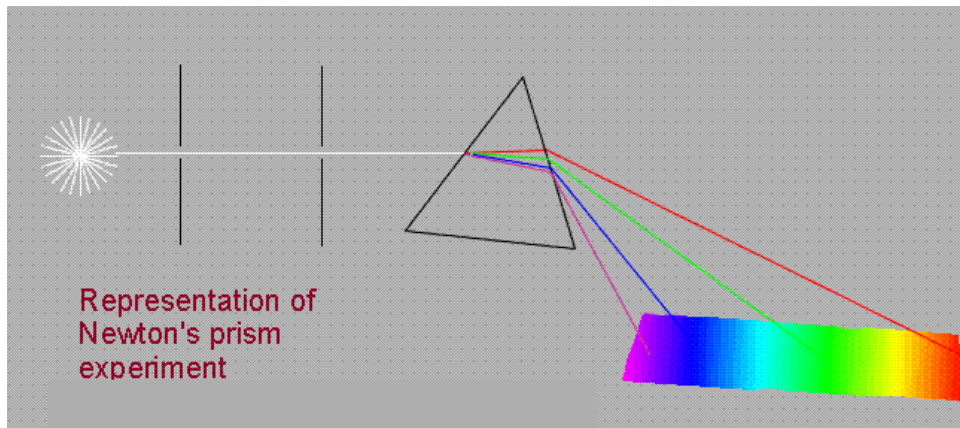


Abbildung 5: Prismatische Zerlegung des weißen Lichtes in seine spektralen Komponenten (Quelle: www.yorku.ca 2005)

3.2.5 Infrarote Strahlung

Die infrarote Strahlung schließt sich spektral an das rote, noch sichtbare Lichtspektrum an und liegt zwischen 780 nm und 40.000 nm. Ähnlich wie die ultraviolette Strahlung ist sie in drei Komponenten (IRA, IRB und IRC) unterteilt. Es handelt sich um Wärmestrahlung, die im Vergleich zur UV-Strahlung viel weiter in die Atmosphäre und Materie vorzudringen vermag, zugleich aber energieärmer ist. Eine rasche Limitierung erfährt sie nur im Wasser. Hier wird langwelliges Licht schneller absorbiert als kurzwelliges. Diese Strahlung erreicht nahezu vollständig die Erdoberfläche.

3.3 Kunstlicht

3.3.1 Allgemeine Einleitung zum Kunstlicht

Dieses Kapitel beschreibt detailliert die 5 wichtigsten Lampentechnologien. Diese umfassen die Glühlampen und Halogenlampen als Temperaturstrahler, die Nieder- und Hochdruckentladungslampen als Lumineszenzstrahler und die LED-Technologie (RIBARICH 2004).

Das erste technisch und somit künstlich hergestellte elektrische Licht entstand mit der Entwicklung der Bogenlampen (ENCYCLOPEDIA 2005). Hier wurde ein elektrischer Strom so angelegt, dass dieser eine Lücke zwischen zwei Kohlenstoffstäbchen überwinden konnte und eine gleißende Entladung in Form eines Bogens auftrat. Kommerziell wurde diese Lichttechnologie erst einige Zeit später um 1879 in der Straßenbeleuchtung eingesetzt. Mit der Entwicklung und Patentierung der Glühlampe durch Edison 1879 kam es auch zum Durchbruch der Technologie auf dem privaten Haushaltmarkt. Seit jener Zeit hat sich auf dem Lampensektor viel getan. Die Nachfrage nach einer energieeffizienten, betriebsfreundlichen, multifunktionalen Kunstlichtquelle mit angenehm empfundenem Licht führt zu fortwährender Entwicklung neuer Technologien durch die Lampenindustrie. Die Ansprüche an das Licht verändern sich ebenso mit dem Einsatzgebiet. So ist es z. B. in der Straßenbeleuchtung oder im Fußballstadion notwendig ein sehr helles Flutlicht zu installieren (man achtet hier also mehr auf den Lichtstrom und die Lichtausbeute), während man in der Filmbranche mehr Wert auf die Lichtqualität (Farbtemperatur, CRI) legt. Die Entwicklung von Lampen, die auch den Ansprüchen der unterschiedlichen Tierarten, wie Reptilien, Fischen und Vögeln gerecht werden, wird erst in jüngster Zeit technisch vorangetrieben.

Bereits 1925 beschrieb Teichmüller (zitiert in BOSHOEWERS und NICAISE 1993) die adäquate Beleuchtung als „die Lichtzufuhr, in der die Augen die Umgebung deutlich und in einer komfortablen Weise wahrnehmen.“ Die Gleichmäßigkeit der Beleuchtung und ihre spektrale energetische Verteilung sind entscheidend für den Sehkomfort und die Sehleistung (OSRAM 2005). Das Tageslicht, als natürlich vorkommende Lichtquelle, erhält das Prädikat höchsten Sehkomforts und man ist

besonders bestrebt dieses Licht technisch nachzuempfinden. Die Entwicklung so genannter Vollspektrumlampen soll dem gerecht werden.

Vollspektrum Licht wird von Duro-Test anhand 6 absoluter Kriterien definiert, welche sich auch in den verschiedenen Spezifikationen (ASTM E308, CIE 15.2 and ISO 5, Teil 3.) wieder finden (THRUSH 2000). Neben diesen Kriterien gilt auch der FSI als guter Maßstab, um das Licht als Vollspektrum zu beurteilen. Nach Angaben der Firma Osram ist bei der Verwendung von Tageslichtlampen darauf zu achten, dass diese mit einer hohen Beleuchtungsstärke ($> 1.000 \text{ lx}$) wiedergegeben werden. Niedrige LI lassen das Licht fahl und somit unrealistisch und unkomfortabel erscheinen (so genannter Mondlichteffekt). In Wohnräumen werden durchschnittlich Luxwerte von 300 - 500 lx und in der Geflügelhaltung von 5 - 20 lx erreicht. Bei Verwendung von Vollspektrumlampen unter diesen Lichtintensitäten ist das Auftreten des Mondlichteffekts anzunehmen.

3.3.2 Glühlampen

2.3.2.1 Kurzbeschreibung

Die Glühlampe ist analog zur Sonne ein Temperaturstrahler. Etwa 95 % ihrer aufgenommenen Energie wird in Wärme umgewandelt. Somit sind nur 5 % des Energieanteils als sichtbares Licht vorhanden.

3.3.2.2 Betriebsweise

Die Hauptelemente dieser Lampe beschränken sich auf einen Vakuumglaskolben und auf einen zentral eingebrachten Wolfram-Glühdraht. Wolfram eignet sich besonders, da der Schmelzpunkt bei 3.410 °C liegt. Wird Strom angelegt, so erhitzt sich der Wendel auf eine Betriebstemperatur von ca. 2.400 °C und es entsteht Licht (= Temperaturstrahlung). Der Glühdraht ist als Doppelwendel auf einen Molybdänkerndraht aufgewickelt. Doppelwendel werden in der Regel ab einer

Nutzung der Lampe mit 18 Volt Spannung eingebaut. Das Vakuum verhindert das schnelle Verbrennen des Glühdrahtes. Glühlampen sind Ohm'sche Verbraucher und arbeiten Energie verschleißend. Mit zunehmender Spannung und Temperatur nimmt die Lichtausbeute zusätzlich ab. Außerdem schwärzt sich mit der Zeit der Glaskolben. Neuere Lampen beinhalten Gasbeimengungen wie Krypton, Stickstoff, Argon und Xenon und steigern die Effizienz. Diese inerten Gase führen dazu, dass der Wendel länger in Betrieb sein kann und verzögern außerdem eine Ablagerung der Verbrennungsprodukte an der Kolbeninnenfläche der Lampe.

3.3.2.3 Anforderung an die Betriebsweise

Glühlampen (GL) überzeugen durch ihre einfache Handhabung, Installation und einem problemlosen Betrieb unter Gleichstrom oder Wechselstrom. Unter Gleichstrom ist allerdings mit einer Einschränkung der Betriebszeit zu rechnen. Diese Betriebszeitverkürzung wird durch den einseitigen Spannungsgradienten im Gleichstrom und dem daraus entstandenen Temperaturgefälle entlang der Drahtlängsachse (sog. Soret-Effekt) hervorgerufen. Das führt dazu, dass die eine Drahtseite schneller abbrennt, gleichzeitig vibrations- und impulsempfindlicher wird und schneller durchbricht. Unter Niedervoltbetrieb wird der Glühwendel nicht so stark erhitzt und die Lebensdauer der Lampe verlängert sich entsprechend. Umgekehrt verhält es sich bei Spannungsüberbelastung: eine Netzspannungserhöhung um 5 % (ca. 240 V statt 230 V) reduziert die Betriebsdauer der Lampe um bis zu 50 %. Häufiges Ein- und Ausschalten, wie es bei manchen Lichtprogrammen erforderlich wird, nimmt keinen Einfluss auf die Lebensdauer der Lampe (ODERKIRK 2002). Unter sachgerechtem Umgang kann die GL ca. 1.000 Stunden lang betrieben werden. Ein durchgebrannter Wolframdraht setzt der Lampe ein Ende.

3.3.2.4 Eigenschaft von Glühlampenlicht

3.3.2.4.1 Spektrale Eigenschaft von Glühlampen

Der erhitzte Wolframdraht setzt Licht von überwiegend längerwelligen Spektren zusammen. Daraus resultiert eine Farbtemperatur von 2.400 - 2.800 °K. Die

spektrale Energieverteilung (SPD) des Lichts reicht von einem kleinen Anteil an 400 nm Strahlung bis hin zu einem größeren Anteil an Wellenlängen von über 950 nm (SIOPEs 1984). 95 % der Energiestrahlung findet im unsichtbaren infraroten Bereich als Wärmestrahlung statt und die Lampe weist daher in der Umwandlung der elektrischen Energie in sichtbares Licht einen geringen Wirkungsgrad auf. Auf dem Markt existieren so genannte Vollspektrum-Glühlampen, die jedoch als solche anzuzweifeln sind. Diese verfügen zwar im Vergleich mit herkömmlichen Glühlampen über einen kürzeren Wellenlängenanteil, können aber nicht mit der SPD des Tageslichtcharakters gleichziehen (THRUSH 2000). Der Glaskolben von den ESU Vogellampen ist mit Neodymium beschichtet und führt zu einer optimierten Strahlungsverteilung der Lampe.

3.3.2.4.2 Lichtqualität von Glühlampen

Glühlampenlicht gilt als Warmlichtquelle und ähnelt auch dem Kerzenlicht in seiner Farbtemperatur mit 2.046 °K. Durch höhere Wattleistungen und spezielle Beschichtungen kann das Glühlampenlicht einen kälteren Ton erreichen und die Farbtemperatur steigt an aufgrund des höheren energetischen Anteils in den niedrigeren Wellenlängen. Umgekehrt ist es aber auch der Fall, dass beim Dimmen die Farbtemperatur sinkt. So wird angegeben, dass ein 1-Volt Spannungsabfall mit einer Erniedrigung der Farbtemperatur um 10 °K einhergeht. Im Allgemeinen ist die Lichtqualität der Glühlampe bezogen auf die Vollspektrumeigenschaft und der Farbwiedergabeeigenschaft als minderqualitativ einzustufen. Die ungleichmäßige spektrale Verteilung zu Lasten der langen Wellenlängen lässt zum einen den FSI-Wert steigen und zum anderen den Farbwiedergabeindex (CRI) für kalte Farbtöne, wie blau und grün, stark sinken.

Glühlampenlicht wird in der Regel als angenehm für den Menschen empfunden und vermittelt auch bei geringeren Lichtintensitäten aufgrund seines Warmtons Komfort. Die Lichtausstrahlung erfolgt unter Wechselstrombetrieb ungleichmäßig mit geringgradigen Helligkeitseinbußen. Glühlampen, die mit der europäischen Netzfrequenz betrieben werden, unterliegen einer Netzspannungsfrequenz von 50 Hz und die Lampe wird 100mal pro Sekunde gezündet. Der Wolframglühwendel vermag in dieser Zeit (0,01 sec) allerdings nur geringfügig abzukühlen und verliert daher nur 5 % an Leuchtdichte (Walter Hueck, Fa. Osram, pers. Mitteilung). Diese 100mal pro

Sekunde auftretende, geringgradige Veränderung der Leuchtdichte (Lichtpulsation) wird nach derzeitigem Kenntnisstand von Mensch und Tier nicht wahrgenommen. Das Licht wird als gleichmäßig ausgestrahlt empfunden und erzielt diesbezüglich eine hohe Qualität. Allerdings verlängert sich beim Dimmen die Abkühlphase des Glühwendels und die Lichtmodulation wird dementsprechend erhöht.

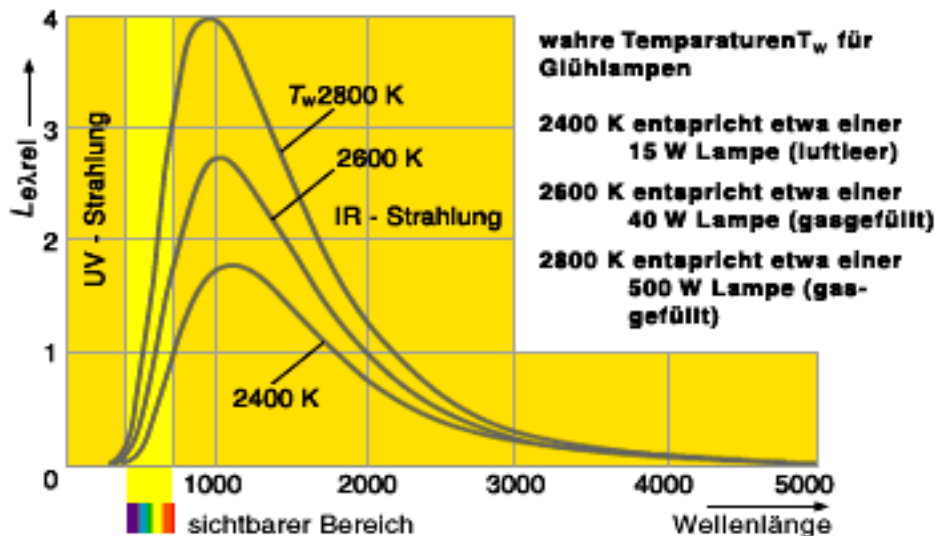


Abbildung 6: Verteilungsspektrum des Glühlampenlichts (Quelle: Osram 2005). Man beachte: der Hauptteil der Strahlung befindet sich in einem für den Menschen unsichtbaren Bereich, mit Strahlungs-maximum bei 950 nm und reicht bis 5.000 nm.

3.3.2.4.3 Lichtquantität von Glühbirnen

Die Lichtquantität von Glühbirnen ist wegen der bereits erwähnten spektralen Verteilung zu Gunsten hoher unsichtbaren Wellenlängen stark limitiert (geringer Wirkungsgrad). Außerdem erfährt sie durch zunehmende Kolbenschwärzung während der Betriebsdauer zusätzliche Einbußen. Je größer die Wattleistung der Glühbirne ist, umso heller strahlt sie und umso geringer ist ihre Lebensdauer. Je nach Gasgemisch liegt die Lichtausbeute zwischen 9 - 19 Lumen/Watt. Die Lichtintensität ist durch Dimmen regulierbar. Monochromatische Glühlampen sind höhere Energieverschwender als die Polychromatischen. So erreicht eine Glühlampe, die

grünes Licht emittiert, gerade mal eine Leistung von 0,7 Lumen/Watt (z. B. Osram Decor Grün).

3.3.2.5 Einsatzbereiche der Glühlampen

Glühbirnen gelten als die Standardinstallationseinheit im Haushalt. Mit ihrer einfachen Handhabung und der fast flackerfreien Lichtemission bieten sie im Vergleich zu den anderen Lichttechnologien jedoch keine weiteren Vorteile. Besonders hinsichtlich ihrer Energieeffizienz, ihrem spektralen Verteilungsmuster und ihrer Lichtausbeute sind sie negativ zu bewerten. Neben dem häuslichen Gebrauch findet die Glühlampe Einsatz in der intensiven Tierhaltung, da sie sich gut in ihrer Beleuchtungsstärke regulieren lässt und zudem eine Palette an farbigem Licht auf dem Markt erhältlich ist. Diese Eigenschaften gewährleisten eine optimale Anpassung der Lichtfarbe und Intensität in der Tierhaltung.

3.3.2.6 Glühlampenentwicklungen / moderne Einsatzbereiche

Um weiterhin als konkurrenzfähiges Bauelement in der modernen Elektrotechnik zu gelten, wird derzeit bei der Herstellung besonderes Augenmerk auf die Langlebigkeit und Schock- bzw. Vibrationsfestigkeit von Glühlampen gelegt. Mikroglühlampen sind hier besonders zu nennen, da sie die Einsatzmöglichkeiten der Glühlampen erheblich erweitern (Elektronika Messe München 2004, Firma MGG). Mikroglühlampen wurden erstmals 1963 entwickelt und noch handgefertigt. Damit die Zerbrechlichkeit der Glashülle reduziert wird, versetzt man die Lampe mit einem speziellen Überzug (Einbrenn-Tauchlack, Silikon-Farbkappe). Die im MGG Katalog #3 2004 angegebenen Glühlampen erreichen eine durchschnittliche Lebensdauer von 100.000 Stunden (11,4 Jahre). Im Niedervoltbetrieb wird ihre Lebensdauer entsprechend verlängert. Es wird im Katalog angegeben, dass bei lediglich 10 % Unterspannung die Lichtstärke zwar um 30 % abnimmt, die Lebensdauer jedoch um 350 % zunimmt.

3.3.3 Halogen-Glühlampen

3.3.3.1 Kurzbeschreibung

Halogenlampen sind ebenfalls Temperaturstrahler, die aber im Gegensatz zu den GL einen hohen Druck im Kolbeninneren aufweisen. Zusammen mit dem halogenhaltigen Gas im Kolbeninneren kann der Glühdraht auf einer höheren Temperatur arbeiten und eine höhere Lichtausbeute erzielen.

3.3.3.2 Betriebsweise

Halogenlampen stellen die technische Weiterentwicklung der Glühlampen dar. Sie weichen dabei weniger stark von dem Aufbau, als von den gasförmigen Inhaltstoffen ab. Sie besitzen ein Hochdruck-Füllgas mit Halogenzusatz und einen aus Quarz bestehenden Glaskolben. Beides ermöglicht dem Glühwendel eine höhere Betriebstemperatur zu erreichen (FRIEDRICH 2003). Der Quarz lässt auch eine kleinere Konstruktion des Gehäuses zu, da dieser nach Stromzufuhr und Kolbenerhitzung auf 2.500 °K nicht zu schmelzen vermag (RIBARICH 2004). Die zweite Glasummantelung des Kolbens dient als Schutz vor dem 600 °C heißem Quarzkolben. Die Halogene im Füllgas verhindern während des Glühvorgangs eine frühzeitige Kolbenschwärzung, sowie ein zu schnelles Durchbrennen des Wendels und erhöhen somit die Lebensdauer der Lampe. Sie sind verantwortlich für die Wiederverwertung des Wolframatoms. Erhitzt sich der Wolframdraht, so werden einzelne Atome rausgelöst und umgeben diesen dampfförmig. Das rausgelöste Atom verbindet sich mit einem Halogenmolekül an der Kolbeninnenfläche zu Wolframhalogenid. Durch die Heißluft-Zirkulation gelangt dieses entstandene Molekül wieder in die Nähe des Wolframdrahtes und löst sich aus seiner Verbindung. Es setzt sich auf den Glühwendel ab und der „Halogenkreisprozess“ kann erneut ablaufen (Fa. Osram, 2005).

3.3.3.3 Anforderung an die Betriebsweise

Der Name der Lampe lässt bereits auf die Betriebsweise schließen: es wird unter Niedervoltbedingungen mit Hilfe eines Transformators (siehe Kapitel 3.6.3) gearbeitet. Dieser Transformator konvertiert die Netzspannung von 230 V in eine 11,2 – 11,7 V Betriebsspannung. Ist die angelegte Spannung einerseits zu hoch angelegt, altern die Halogenlampen zu schnell, ist sie andererseits zu gering, entsteht kein Licht. Die strikte Befolgung der Installationsanleitung in Bezug auf die Anbringung der Kontrolleinheiten, der maximalen Lampenzahl, sowie für die Einhaltung des minimalen Abstandes zur Umgebung ist unerlässlich (ELEKTRONIK-KOMPENDIUM 2005). Ansonsten weicht die Betriebsweise der Niedervoltlampen wenig von der Glühlampentechnik ab. Sie sind dimmbar und können, wenn sie mit E27 Sockel versehen sind, direkt in die Glühlampenfassung eingeschraubt werden. Die Art des zu verwendenden Dimmers ist abhängig vom Transformatortyp. Halogenlampen sind für einen Dauerbetrieb nicht geeignet. In der Anleitung für die Parabolreflektorlampe Halopar von Osram steht der Hinweis die Lampe nur 3 Stunden pro Tag zu betreiben, damit sie eine Lebensdauer von 2 Jahren einhalten kann. Unter Gleichstrombetrieb verhält sie sich ähnlich den Glühlampen und erfährt ebenfalls drastische Einbußen in der Lebensdauer.

3.3.3.4 Eigenschaft von Halogenglühlampenlicht

3.3.3.4.1 Spektrale Eigenschaft von Halogenglühlampen

Hier besteht ebenfalls Analogie zur Glühlampe. Das Lichtspektrum reicht von 300 nm bis 2.700 nm und der Hauptanteil (über 80 %) der Strahlung liegt wiederum im unsichtbaren Infrarot-Bereich. Im Unterschied zum Glühlampenlicht ist das Halogenlicht besser spektral-energetisch verteilt und beinhaltet einen zusätzlichen Anteil an UVA-Strahlung. Diese vermag den Quarzkolben zwar zu passieren, wird aber in aller Regel von der zweiten Schutzglashülle absorbiert.

3.3.3.4.2 Lichtqualität von Halogenglühlampen

Die spektrale Energieverteilung zu Gunsten der höherwelligen Strahlen führt zu einer Farbtemperatur der Lampe zwischen 2.600 - 3.300 °K und wird als warmer Farbton wahrgenommen. Die auftretende UV-Strahlung wird jedoch durch die eingebauten UV-Filter im Kolben wieder herausgenommen. Am Beispiel der Halostar IRC Halogenlampe von Osram wird dieses deutlich. Die hier eingebauten Filter lassen nur Wellenlängen ab 390 nm passieren und die spektrale Emission der Lampe beginnt somit im uv-nahen, violetten Bereich. Ohne UV-Filter ist es durchaus realisierbar ein Licht zu erzeugen, welches dem Tageslichtcharakter ähnelt. Die Viva-Lite™ Halogenlampe des Herstellers Light-Office gilt als Vollspektrumhalogen-Glühlampe. Als Temperaturstrahler wirkt sich das Dimmen ebenfalls auf die Farbtemperatur dieser Lampen aus. Bei einer Spannungsreduzierung um 5 % verändert sich die Farbtemperatur um 2 %. Die Lichtemission erfolgt unter Wechselstrombetrieb ebenfalls nicht flackerfrei, wird aber wie bei den Glühlampen nicht bewusst wahrgenommen.

3.3.3.4.3 Lichtquantität von Halogenglühlampen

Die Lichtausbeute mit 20 lm/W ist relativ gering, liegt aber dennoch höher als bei den Glühlampen. Dieses erklärt sich aus der höheren Betriebstemperatur und durch den Recyclingprozess des Wolframglühdrahtes. Die Leuchtdichte kann zudem noch durch integrierte Reflektoren in der Lampe (sog. Halogen-Niedervolt-Reflektorlampen oder Parabolreflektorlampen) erhöht werden. Sie finden ihren Einsatz überwiegend als Spotleuchten. Neben den Halogenen sind nun auch teure Edelgase (Krypton und Xenon) im Einsatz. Die Gasfüllung mit Edelgasanteil erhöht die Lichtausbeute gegenüber anderen Halogenlampen um ca. 10 %.

3.3.3.5 Einsatzbereiche der Halogenglühlampen

Halogenlampen sind aus der Bestrebung hervorgegangen, Glühlampen technisch weiterzuentwickeln und energie-effizienter zu gestalten. So ist das Grundkonzept als Temperaturstrahler erhalten geblieben, geändert haben sich aber die Gaszusammensetzung im Kolbeninneren, der Kolbeninnendruck, die Kolbengröße, das Kolbenmaterial und die Betriebsspannung. Halogenlampen besitzen dadurch

eine Reihe von Vorteilen gegenüber Glühlampen: einen höheren Lichtstrom (> 20 - 25 %), eine doppelte Lebensdauer und kaum Lichtstromeinbußen im Verlauf der Lebensdauer (OSRAM 2005).

Die hohe Lichtausbeute ermöglicht ihren Einsatz in der Automobilindustrie. Diese Technologie ist dort stark etabliert, muss aber zukünftig von Seiten der Hochdruckentladungslampen und LED-Technik um diese Position bangen. Je höher die angelegte Wattleistung der Lampe, umso höher ist dementsprechend auch der Lichtstrom der Lampe. Es gibt bis zu 400 Watt starke Halogenlampen auf dem Markt, die beispielsweise in Spektrophotometern, Scannern und als Endoskopielichtquellen ihren Einsatz finden. Für diese Beleuchtungseinheiten ist die spektrale Verteilung, zuzüglich des UV-Anteils breiter angelegt und der CRI deutlich besser (GLOALSPEC 2005). Ansonsten sind Halogenlampen in der häuslichen Anwendung immer mehr in Mode gekommen und schaffen durch ihre Spotlicht-Eigenschaft ein gewisses Raumambiente und Wohnkomfort. Als Beleuchtungsmöglichkeit in der Zoo-, Zier- und Nutztierhaltung findet sie allerdings kaum Anwendung. Dieses ist auf die starke Temperaturstrahlung und die potentielle Verbrennungsgefahr zurückzuführen.

3.3.3.6 Formen und Weiterentwicklung von Halogenglühlampen

Halogenlampen sind in den verschiedensten Formen vorhanden, was auf ihre kleine Kolbengröße zurückzuführen ist. Die gängigsten Formen sind die Halogen-Glühlampen und die Parabolreflektorlampen. Diese existieren mit verschiedenen Sockeln, sind aber auch als E27 oder E17 Sockel mit integriertem Transformator (z. B. Halolux, Fa. Osram) vorhanden und mit der Edison-Glühbirnenfassung kompatibel. Parabolreflektorlampen, wie die Halopar der Firma Osram, besitzen eine um den Brennkolben schirmartig angebrachte, reflektierende Schicht, die das Licht bündelt. Die Lampe erhält durch den eingegrenzten Streuwinkel (Halopar: 40°) eine erhöhte Leuchtdichte und Spotlichtcharakter. Halopar kann mit nominaler Netzspannung betrieben werden, während die Halostar der Firma Osram als Parabolreflektorlampe nur im Niedervoltbereich betrieben werden kann. Halogenlampen neuester Generation nutzen den Infrarotüberschuß in der Strahlung

um den Wirkungsgrad der Lampe zu verbessern. Die infrarote Strahlung wird durch eine besondere Beschichtung der Lampe wieder auf den Glühwendel zurückreflektiert (Abbildung 7). Der Wendel lässt sich schneller aufheizen, verliert weniger stark an Temperatur und der Wirkungsgrad der Lampe steigt (OSRAM 2005). Produkte mit IRC-Technologie sind die OSRAM DECOSTAR IRC Kaltlicht Reflektorlampe und OSRAM HALOSTAR® IRC. Im Vergleich mit einer Standard-Kaltlichtreflektorlampe ohne IRC-Technologie erreicht die DECOSTAR Reflektorlampe bei 20 Watt genauso viel Lichtstrom wie die erstgenannte bei 35 Watt.

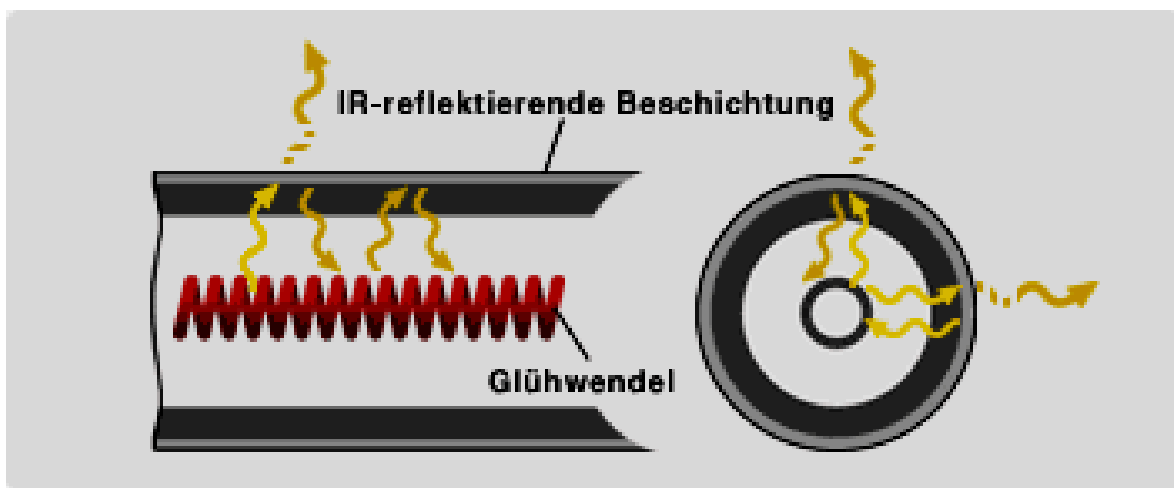


Abbildung 7 (Quelle: Fa. Osram): IRC-Technologie. Die IR-Strahlung wird zur Wiedererhitzung des Glühwendels genutzt.

3.3.4 Leuchtstofflampen / Niederdruck-Entladungslampen

3.3.4.1 Kurzbeschreibung

Leuchtstofflampen sind Lumineszenzstrahler und produzieren durch Gasentladung unsichtbare UV-Strahlung, die durch Anregung der Leuchtstoffe in sichtbares Licht umgewandelt wird.

3.3.4.2 Betriebsweise

Die Leuchtstofflampe (FL = fluorescent lamp) besteht in erster Linie aus einem röhrenförmigen Glasmantel an dessen Enden Elektroden angebracht sind, die den Elektronenfluss im Inneren der Röhre in eine Richtung lenken. Das Vakuum in der Röhre führt zur Leitfähigkeit. Beim Einschalten der Lampe werden Elektronen frei, die von der gegensätzlich geladenen Elektrode angezogen werden und hohe Geschwindigkeiten erreichen. Treffen sie auf Gasmoleküle so entstehen ionisierte, angeregte Atome, die bei Rückkehr in ihre Ausgangslage Strahlung freisetzen. Besondere Gase werden dazu benötigt: zum einen Edelgase wie Neon, Argon oder Krypton und zum anderen Quecksilber. Quecksilber ist unerhitzt noch in flüssiger Form in der Lampe vorhanden, verdampft aber bei Erreichen des Siedepunkts von 27 °C. Das Quecksilber wird in seiner verdampften Form ebenfalls zum Leuchten angeregt und sendet hauptsächlich UV-Licht einer Wellenlänge von 185 nm (UVC) und 254 nm (UVC) aus, welches im Fachjargon der „UV-Linie des Quecksilberatoms“ entspricht. Die entstandene UVC-Strahlung wird nun wiederum benutzt, um eine an die Röhreninnenseite angebrachte Leuchtstoffbeschichtung zur Fluoreszenz anzuregen. Wird das Edelgas durch Elektronenbeschuss auf eine höhere Energiestufe angehoben und kehrt dann auf seine vorherige Energiestufe zurück, so wird ein Photon bestimmter Wellenlänge frei. Argon wird bereits bei einer Umgebungstemperatur von unter 20 °C angeregt und emittiert Wellenlängen auch in höheren spektralen Bereichen (800 – 900 nm). Durch die unterschiedlichen Leuchtstoffe und Gase wird ein verschiedenfarbig zusammengesetztes Licht erzeugt.

3.3.4.3 Anforderung an die Betriebsweise

Die Anforderung an den Betrieb der Leuchtstofflampe liegt höher als bei den Temperaturstrahlern, da 3 Betriebspunkte berücksichtigt werden müssen: erstens, Vorheizen, zweitens, Zündung und drittens, Laufbetrieb. Das Vorheizen findet in den Elektroden statt, die Zündung durch den Starter und der weitere Betrieb durch die Vorschaltgeräte (VGs). Die Ionisationsprozesse im Inneren der Lampe führen zu drastischen Stromstärkenzunahmen und müssen durch eine Technikeinheit reguliert werden. Bei uneingeschränktem Betrieb würden ansonsten die Prozesse bis zur

Zerstörung der Lampe weiterlaufen. Vorschaltgeräte begrenzen schlichtweg den Elektronenfluß und liefern die nötige Zündspannung. Die heutigen Leuchtstofflampentechnologien unterstützen bereits den Startvorgang durch ihre Elektroden, damit der erforderliche hohe Stromfluß in dem Vorschaltgerät effizienter aufgebaut werden kann (ELEKTRONIK-KOMPENDIUM 2005). Durch den schlagartigen Stromstoß wird die Lampe flackerfrei gezündet. Der Zündungsimpuls wird so angelegt, dass die Lampe auf Anhieb mit voller Kraft leuchtet und nicht erst langsam anläuft. Vorschaltgeräte sind als extern angebrachte Lampenvorrichtungen in den Leuchten integriert. Nur wenige FL verfügen über integrierte Vorschaltgeräte und in der Regel handelt es sich hierbei um Kompaktleuchtstofflampen. Es gibt verschiedenartige Vorschaltgeräte (VG), mit denen die Leuchtstofflampen betrieben werden können. Auf nähere Details zur Betriebsweise der Vorschaltgeräte und des Starters wird in Kapitel 3.6 eingegangen.

Bei der Verwendung von Dimm-EVGs ist es möglich die Leuchtstofflampen ab einem gewissen Prozentsatz bis vollständig zu dimmen. Das Dimmen ist technisch aufwendig für die Leuchtstofflampen, da auch bei geringem Betriebsstrom die Heizung zur Elektronenausscheidung an den Elektroden gewährleistet sein muss. Erst in jüngster Vergangenheit wurden diesbezüglich gute Resultate erzielt. In der Regel ist das Dimmen erst bei Lampen ab 18 Watt Leistung möglich (WALTER HUECK, Fa. Osram, pers. Mitteilung). Dimmbare EVGs erlauben heute ein flackerfreies und stufenloses Dimmen.

Bei sachgerechtem Umgang haben die Leuchtstofflampen eine durchschnittliche Lebensdauer von 8.000 - 12.000 Stunden. Optimieren kann man die Lebensdauer durch die Verwendung von elektronischen Vorschaltgeräten. Falls es nötig ist die Leuchtstofflampen mehrere Stunden am Stück in Betrieb zu nehmen, so ist günstig ein Lichtzyklus von insgesamt 3 Stunden einzuhalten. In dieser 3 Stunden-Phase ist das Licht 165 Minuten lang an und 15 Minuten lang aus zu schalten, damit die angegebene Lebensdauer gewährleistet wird (CIE Empfehlung).

Die EU WEEE (Waste of Electrical and Electronic Equipment)-Richtlinie besagt, dass Leuchtstofflampen wegen ihres Quecksilbergehalts als Sondermüll behandelt werden müssen und nicht in den Haushaltsmüll gelangen dürfen.

3.3.4.4 Eigenschaften von Leuchtstofflampen

3.3.4.4.1 Spektrale Verteilung von Leuchtstofflampen

Die Lumineszenzstrahlung bewirkt eine breitere aber zugleich unkontinuierliche spektrale Verteilung des sichtbaren Lichts. Die meisten Leuchtstofflampen besitzen ein weißes Licht mit einem 3-Banden-Spektrum (siehe Abbildung 8). Die spektrale Zusammensetzung des Lichtes ist abhängig von der Leuchtstoffbeschichtung, sowie von der Gaszusammensetzung im Lampeninneren. Die Edelgase und das Quecksilber unterliegen allerdings der Umgebungstemperatur. So ist der Einsatz von Quecksilber in Röhren mit kleinerem Durchmesser (T1-T5 Röhren) unpraktikabel, da Außentemperaturschwankungen einen größeren Einfluss auf enge Röhren haben, und Quecksilber unter Umständen nicht mehr verdampfen und in der Folge nicht mehr angeregt werden kann. Im umgekehrten Fall, wenn die Außentemperaturen zu hoch sind, kann es sein, dass Quecksilber die ausgesandte UVC-Strahlung wieder selber absorbiert. Daher wird bei kleineren Lampendurchmessern mehr Argon eingesetzt, welches allerdings das emittierte Spektrum in einen längeren Wellenlängenbereich verschiebt.

Leuchtstofflampen kommen vergleichsweise häufiger als Vollspektrumlampen vor, mit einem UVA- und UVB-Anteil. Dieser Anteil an kurzweiliger Strahlung entsteht durch besondere Phosphorverbindungen in der Leuchtstoffbeschichtung. Hauptsächlich wird UVA im Bereich von 355 nm ausgestrahlt, allerdings ist der absolute UV-Anteil (W/m^2) dieser Vollspektrumlampen gering.

3.3.4.4.2 Lichtqualität von Leuchtstofflampen

Leuchtstofflampen besitzen eine gute Verteilung des Lichts im Raum, da sie einen großen Emissionswinkel und eine hohe Lichtausbeute haben. Gleichmäßige Verteilung des Lichts wird für den Menschen als angenehm empfunden. Allerdings unterliegen Leuchtstofflampen einer Flackerfrequenz abhängig von der Wechselstromfrequenz aus dem Stromnetz. In Deutschland beträgt die Wechselstromfrequenz (= Netzfrequenz) 50 Hz und das bedeutet wiederum, dass die Lampe pro Halbwellendurchgang und somit $100 \times /s$ gezündet wird. In den USA liegt die Wechselstromfrequenz bei 60 Hz und die Lampe erfährt eine entsprechende Flackerfrequenz von $120 \times /s$. Im Unterschied zur Glühbirne unterliegt die Leuchtstofflampe in dieser Zeit einem wesentlich höheren Leuchtdichteabfall, da der

Elektronenfluss am Nullspannungspunkt erlischt. Es tritt jedoch eine zeitliche Verzögerung in der Abstrahlung der angeregten Leuchtstoffe auf, welche das völlige Erlöschen der Lampe verhindert. Die Modulation der Lichtpulsation liegt daher zwischen 35 % - 100 %. Da das menschliche Auge solche Frequenzen nicht bewusst wahrnimmt, erfährt der Mensch keine Einschränkung der Lichtqualität. Hingegen kann diese bei Tieren mit einer hohen Flickerfusionsfrequenz (Reptilien, Vögel, Fische und Insekten) als störende Lichtpulsation empfunden werden, die die Sinneswahrnehmung sowie den Sehkomfort beeinträchtigen. Die Flackerqualität von Leuchtstofflampen kann durch die Verwendung vorangeschalteter technischer Einheiten beeinflusst werden.

Die spektrale Zusammensetzung des Leuchtstofflampenlichtes variiert sehr stark je nach Gasgemisch und Glasbeschichtung. Je nach ihrem Einsatzgebiet können sie individuell konzipiert werden. In der Tierhaltung werden beispielsweise Vollspektrumlampen mit UV-Anteil benötigt, während in Lagerhallen konventionelles 3-Banden-Spektrum ausreicht. Man unterscheidet ebenfalls zwischen warmen und kalten Lichtquellen in Abhängigkeit der spektralen Verteilung. Die meisten weißen Leuchtstoffröhren sind allerdings Breitspektrumröhren, das heißt ihr Emissionsspektrum erstreckt sich von dem blauen Wellenlängenbereich bis hin zu dem roten. Diese Breitspektrumröhren sind jedoch nicht mit den Vollspektrumröhren gleich zu setzen. Vollspektrumröhren sind den Tageslichtverhältnissen bei 5.500 °K angepasst und besitzen ein kontinuierlich verteiltes Spektrum. Normen (DIN 5035 und CIE), die die Vollspektrumeigenschaften von künstlichen Lichtquellen beschreiben sind allerdings nicht einheitlich erfasst, so dass es zu Schwierigkeiten und Verwirrungen bei der Deklaration kommt. Oftmals werden Vollspektrumröhren fälschlicherweise als solche angegeben, oder umgekehrt Lampen mit Vollspektrumeigenschaft bleiben als solche unerwähnt. Volles Spektrum wirkt sich auch auf den Farbwiedergabeindex positiv aus. Breitspektrumröhren besitzen grundsätzlich kein kontinuierliches Spektrum, sondern ein 3-Band-Spektrum mit 3 Hauptemissionsspektren (Abb. 8).

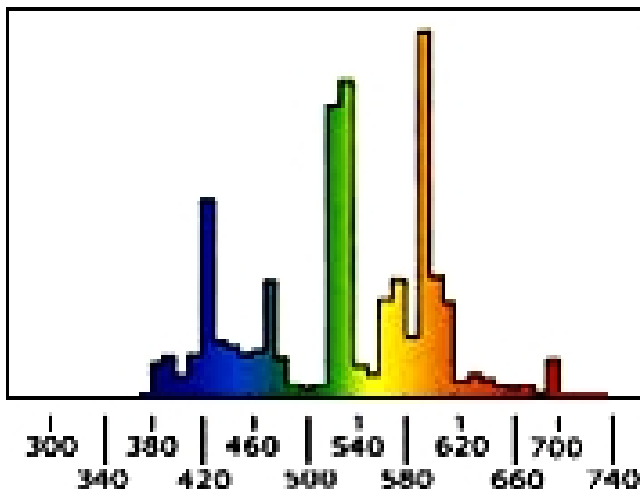


Abbildung 8: Darstellung eines 3-Banden-Spektrums. Das Spektrum einer weißen Leuchtstofflampe wird dargestellt. Es liegen hier 3 Hauptemissionsbereiche vor. Das Erste im blauen, das Zweite im grünen und das Dritte im gelb-roten Bereich. Die additive Farbmischung ergibt ein Licht, das als weiß empfunden wird.

Tageslicht-Vollspektrumlampen sind enger an das Lichtspektrum des natürlichen Sonnenlichts der Erde angepasst. Die energetische Strahlenverteilung und das kontinuierliche Spektrum soll analog zum Tageslicht wiedergegeben werden und dient als Zielsetzung für die Lampenhersteller. Leider deckt sich bei diesen Lampen die Nutzungsdauer nicht mit der Betriebsdauer von 10.000 Stunden, da durch den schnelleren Zerfall des „UV-Phosphors“ die kürzeren Wellenlängen innerhalb 1.000 Stunden stark abnehmen und verloren gehen.

Als Vollspektrumlicht ist unter anderem die True-Light Röhre zu erwähnen, die auch in einigen Vogelstudien verwendet worden ist. In der Abbildung 9 wird die spektrale Verteilung dieser Röhre dargestellt. Man beachte den Unterschied zur Abbildung 8.

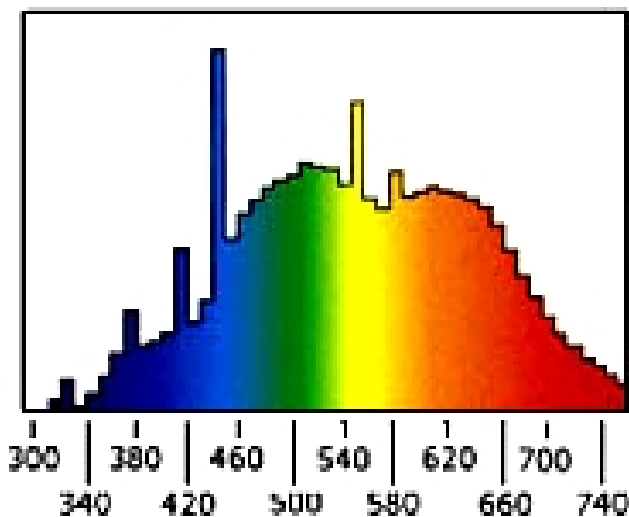


Abbildung 9: Emissionsspektrum der TRUE-LIGHT® - FL

Hersteller Beschreibung:

“Intensive Forschung in Physik, Photophysiologie und Psychologie sowie ständige Produktentwicklung haben die TRUE-LIGHT®-Lampen zu einer einzig-artigen Lichtquelle werden lassen.“

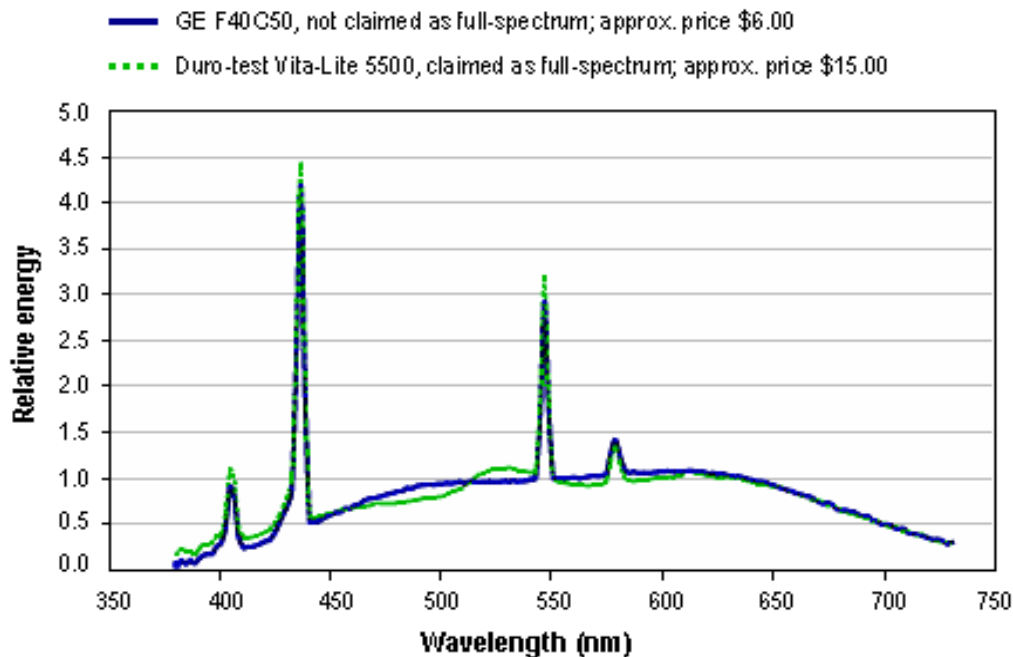


Abbildung 10: Vergleich von Leuchtstoffröhren; eine nach Herstellerangaben deklarierte Vollspektrumröhre (Vita-lite) mit anderer nicht Vollspektrum deklariertes Röhre. Im Vergleich beider Lampen ist hier zu erkennen, dass kaum Abweichungen in den Spektren auftreten. (Quelle: Rensselaer Polytechnic Institute)

3.3.4.4.3 Lichtquantität von Leuchtstofflampen

Verglichen mit den Temperaturstrahlern ist die Lichtausbeute der Leuchtstofflampen höher, da das Licht im für den Menschen sichtbaren Bereich ausgestrahlt und somit komplett zur spektralen Photorezeptorreizung benutzt wird. Die Lichtausbeute beträgt bis zu 90 lm/W, durchschnittlich werden 60 lm/W erreicht. Leuchtstofflampen arbeiten sehr viel wirtschaftlicher als die Temperaturstrahler und werden daher zu Recht als Energiesparlampen bezeichnet. Zudem erfährt die Lampe während des Betriebs keine Kolbenschwärzung und das ausgestrahlte Licht konventioneller Leuchtstofflampen behält seine qualitativen und quantitativen Eigenschaften bei. Bei den Vollspektrumröhren verändert sich allerdings mit der Zeit die Lichtqualität und nach einem Jahr Betriebsdauer werden ihre Vollspektrumeigenschaften nicht mehr erfüllt. Legt man auf diese Eigenschaft wert, so muss, obwohl die Lampe noch funktionstüchtig ist, diese ersetzt werden. Die Umgebungstemperatur kann die

Lichtausbeute der Leuchtstofflampen negativ beeinflussen. Besonders Lampen mit kleinerem Röhrendurchmesser sind davon betroffen. Die Abbildung 11 zeigt bei welchen Umgebungstemperaturen 100 % der Lichtleistung erreicht wird. T8 Röhren erreichen diese Leistung bei niedrigeren Temperaturen als T5 Röhren da sie einen größeren Durchmesser haben.

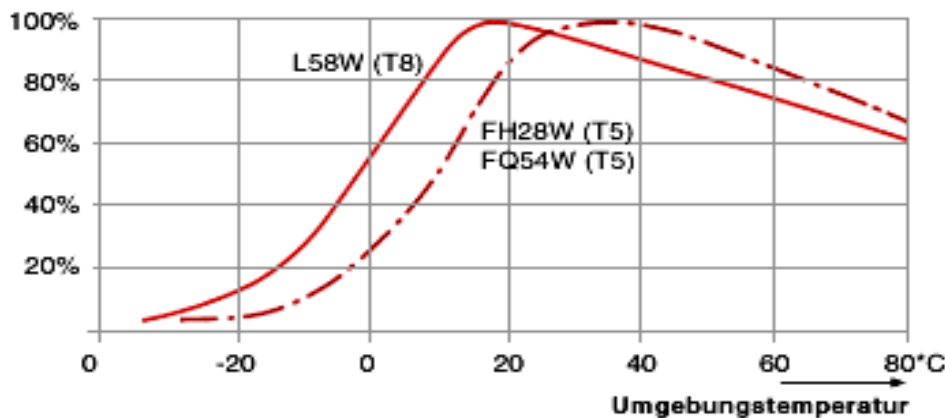


Abbildung 11: Lichtausbeute in Abhängigkeit zur Umgebungstemperatur bei Leuchtstofflampen.

Weiterhin kann man durch Wahl des Vorschaltgerätes die Lichtausbeute der Lampe beeinflussen. Wie bei den Temperaturstrahlern gilt: je höher die erreichte Lichtausbeute der Lampe, umso geringer wird ihre Lebensdauer. Mit EVGs werden allerdings höhere Lichtausbeuten mit erhöhter Lebensdauer erzielt, da hier die Lampe schonender betrieben wird.

3.3.4.5 Entwicklung und Formen von Leuchtstofflampen

Bereits 1867 ist die fluoreszierende Lampe von Becquerel konstruiert worden. Der Begriff Neonlampe wurde 1911 geprägt als der Physiker Georges Claude diese weiterentwickelt hatte und vorwiegend in Reklameschilder anbrachte. In den 20er und 30er Jahren erfuhr die Weiterentwicklung der Neonlampen einen regelrechten Boom und man nutzte in der Zeit schon den Stromfluss zwischen den Elektroden, der zu dem Verdampfen des Quecksilbers führt und UVC-Strahlung entstehen lässt.

Anfangs waren die weißen Fluoreszenzstrahler sehr grün-lastig, so dass besonders rote Farben nicht naturgetreu empfunden werden konnten, sondern einen blassbräunlichen Anschein besaßen.



Abbildung 12: 3 Formen von Kompaktleuchtstofflampen (CFL).

Links: CFL in Stabform mit Stiftsockel

Mitte: CFL in Spiralfarm mit E 27 Sockel

Rechts: CFL in Glühbirnenform mit E27 Sockel

Die Leuchtstoffröhren kommen in den verschiedensten Abmessungen vor. Man unterscheidet zwischen T (Tube = Röhre)- Formen und Hufeisen oder runde Formen. Die Röhrendurchmesser werden in dem Maß von einem achteil Zoll angegeben und liegen in einem Bereich zwischen T1, mit einem Röhrendurchmesser von 3,175 mm (entspricht einem Achteil Zoll) und T12, mit einem Röhrendurchmesser von 38 mm. Kompaktleuchtstofflampen (CFL) bestehen aus einer spiral- oder stabförmig angebrachten Röhre mit kleinem Durchmesser und einem Zwischenteil aus Polycarbonat. An diesem Zwischenstück ist das Vorschaltgerät untergebracht. Daran anschließend befindet sich die Fassung, meist ein Edison (E27) Sockel.

Trotz ihrer Form und dem kompatiblen Sockel, sind die Kompaktleuchtstofflampen nicht immer gleich der GL zu betreiben. Besondere Anforderungen werden auch hier an die Verwendung mit einem Dimmer gelegt. Ein Beispiel für eine dimmbare Kompaktleuchtstofflampe mit Edisonsockel ist entsprechend bei der Firma Megamann vorhanden. Die "Megaman MM 415 Professional HPF" besitzt einen integrierten Warmstarter und kann zwischen 20 % - 100 % in ihrer Helligkeit reguliert

werden. Hingegen ist beispielsweise die „Dulux“ CFL mit 2-Stiftsockel der Firma Osram nicht dimmbar, da sie nur mit konventionellen oder verlustarmen Vorschaltgeräten betrieben wird. CFL mit 4-Stiftsockeln sind hingegen alle dimmbar (WALTER HUECK, Fa. Osram, pers. Mitteilung).

3.3.4.6 Einsatzbereiche von Leuchtstofflampen

Leuchtstofflampen können universell eingesetzt werden, da sie in ihrer spektralen Lichtausstrahlung sehr variabel sind. Ihre Verwendung in den unterschiedlichsten Bereichen (Bürokomplexe, Straßenbeleuchtung, Tierställen) verdanken sie insbesondere ihrer wirtschaftliche Arbeitsweise, ihrer langen Lebensdauer (bis zu 55.000 Stunden) und ihrer guten Lichtausbeute. Im Gegensatz zu den Temperaturstrahlern strahlen Leuchtstoffröhren während des Betriebes keine große Hitze ab. Der bessere Wirkungsgrad bei der Leuchtstoffröhre im Vergleich zur Glühlampe wird in der unter Tabelle 1 aufgeführten Gegenüberstellung ersichtlich.

Kompaktleuchtstofflampe (CFL)		Glühlampe (GL)
11 W	entspricht	40 W
15 W	entspricht	60 W
20 W	entspricht	75 W
23 W	entspricht	90 W

Tabelle 1: Wattleistungen der Lampen, die einen gleichen Lichtstrom erzeugen. CF benötigt eine geringere Energie für den erzeugten Lichtstrom als die GL. (Diese Gegenüberstellung gilt nur für Lampen mit analogem Farbspektrum. Unterschiedlich farbige Lichtquellen besitzen eine andere Relation)

Die Variabilität in der spektralen Ausstrahlung erleichtert die Anpassung des Lichtspektrums an die Bedürfnisse der Tiere unter Kunstlichthaltung. Eine ganze Vielfalt an unterschiedlichen Spektren steht der Beleuchtung mit Leuchtstofflampen in der Aquaristik zur Verfügung (Fa. Sylvania, Fa. Trocal). Reptilien- und Vogellampen, mit ihren speziellen Anforderungen an das Spektrum, sind dagegen

noch in der Erprobungsphase. Aquarienlampen als Vollspektrumlicht verleiten dazu, diese auch für die Exoten- und Ziervogelhaltung zu verwenden. Diese Anwendung sollte aber kritisch hinterfragt werden, da Aquarienkunstlicht überwiegend ein sehr blau-lastiges (6.000 – 10.000 °K) Spektrum und zudem ein UV-Stopp gegen Algenwachstum besitzt. Die Neuerungen der Leuchtstofflampentechnik sind abgezielt auf die Angleichung des Lichtes an den Tageslichtcharakter mit seiner ausgewogenen spektralen Verteilung und seiner kontinuierlichen, flackerfreien Emission. Diese Lichtattribute steigern nach den neuesten Erkenntnissen das menschliche Konzentrationsvermögen und dessen Leistungsfähigkeit. Auf dem Vogelsektor schreiten die Entwicklungen weniger stark voran: zum einen weil die Nachfrage auf dem Markt nicht gegeben ist und zum anderen weil die Lampen teuer in der Herstellung und somit im Verkaufspreis sind.

3.3.5 Hochdruckentladungslampen (HID)

3.3.5.1 Kurzbeschreibung

Hochdruckentladungslampen sind Kurzbogenlampen, die in ihrem Aufbau und ihrer Arbeitsweise zum einen den Halogenglühlampen und zum anderen den Lumineszenzstrahler ähneln. In ihrer Arbeitsweise gleichen sie den Leuchtstofflampen (= Niederdruckentladungslampen), nur dass sie unter Hochdruck arbeiten.

3.3.5.2 Betriebsweise

Quecksilberdampflampen und Natriumdampflampen besitzen einen geringen Elektrodenabstand im Kolbeninneren und werden daher auch als Kurzbogenlampen bezeichnet. Dadurch, und aufgrund des hohen Füllgasdruckes, ist es dieser Lampentechnologie möglich das Füllgasgemisch (Quecksilber, Halogene, Halogen-Metallverbindungen und seltene Erden) so anzuregen, dass Licht direkt entsteht. Anders als bei den Niederdruckentladungslampen (Fluoreszenzlampen) wird der

Zusatz einer Phosphorbeschichtung an der Kolbeninnenseite nicht mehr zur Lichterzeugung erforderlich. Diese Fluoreszenzanregung mittels UV-Strahlung wird nur für bestimmte Spektren weiterhin verwendet. Die verschiedenen Farbzusammensetzungen des Lichtes werden durch eine geeignete Wahl des Gasgemisches und Filtern im Außengehäuse bestimmt. Der Einsatz von Halogenen in diesen Lampen führt zu Verwirrungen in der Bezeichnung, da oftmals Halogendampflampen mit den Halogenglühlampen verwechselt werden. Mit ihrem kleinen Kolben („Brenner“) und der umgebenden Glasschutzhülle ähneln sie in ihrem Aufbau den Halogenglühlampen. Es handelt sich jedoch bei dieser Technologie nicht um einen Temperaturstrahler, sondern wie bereits erwähnt um Entladungslampen.

3.3.5.3 Anforderung an die Betriebsweise

Bei dem Startvorgang der Hochdruckentladungslampen werden spezielle Anforderungen an die Technik gestellt. Hier werden Geräte benötigt, die eine hohe Zündspannung von 3 - 4 kV, teilweise bis hin zu 20 kV liefern. Das führt auch dazu, dass die komplette Lichtausbeute der Lampen erst nach einer gewissen Zeit erreicht und als „langames Anbrennen“ der Hochdruckentladungslampen bezeichnet wird. Noch höhere Spannungen werden erforderlich, wenn die Lampe abermals gezündet werden muss. Die Anbringung eines Wolframdrahtes, der den Startvorgang unterstützt und sich ausschaltet sobald der Quecksilberbogen komplett angebrannt ist, bietet bei der Zündung Abhilfe. Die PowerSun UV™ Quecksilberdampflampe behilft sich beispielsweise dieser neuwertigen Technik. Natriumdampflampen können allerdings nur nach einer Abkühlungsphase erneut gestartet werden. Die Arbeitsspannung der Lampen liegt mit 100 - 200 Volt unter der europäischen Netzspannung. Da die Netzspannung in den Vereinigten Staaten noch niedriger ist, können die dort hergestellten Hochdruckentladungslampen nicht in Europa verwendet werden. Ebenso wie bei den Leuchtstofflampen werden auch gewisse Vorschaltgeräte zur Regulierung der Lichterzeugungsvorgänge benötigt. Der Betrieb der Hochdruckentladungslampen erfolgt typischerweise in einer Frequenz von 100 - 200 Hz um Störungen, die durch akustische Resonanzen erzeugt werden, zu verhindern (RIBARICH 2004). Mit einem geeigneten Vorschaltgerät sind die Hochdruckentladungslampen ebenfalls dimmbar. Sie müssen allerdings vor dem

Dimmen zunächst auf die herkömmliche Art (3 - 4 kV) angeschaltet werden. Beim Dimmen bis auf 50 % des Lichtstroms sind generell keine Einbußen in der Lebensdauer der Lampen zu verzeichnen.

3.3.5.4 Eigenschaften von Hochdruckentladungslampen

3.3.5.4.1 Spektrale Verteilung und Lichtqualität

Die spektrale Emission und die Lichtqualität hängen besonders von der Art und Gaszusammensetzung der unterschiedlichen Hochdruckentladungslampen ab. In der Regel unterscheidet man bei den Hochdruckentladungslampen zwischen 4 Typen: Quecksilberdampf-, Halogen-Metaldampf-, Natriumdampf-Hochdruck- und Natriumdampf-Niederdrucklampen.

- Quecksilberdampflampen (HQL = interne Bezeichnung der Fa. Osram):
Arbeiten unter einem erhöhten Druck, ähneln aber in ihrer Gaszusammensetzung den Leuchtstofflampen. Daher ist die spektrale Verteilung des Lichtes als Banden und lückenhaft vorhanden (Abb. 13). Die Farbwiedergabeeigenschaft ist demzufolge auch reduziert ($CRI < 60$) und liegt teilweise sogar unter den Werten von den Glühlampen.
- Halogen-Metaldampflampen (HQL = interne Bezeichnung der Fa. Osram)
Ist als die Weiterentwicklung der Quecksilberdampflampe anzusehen, da sie zusätzliche Gaskomponenten in ihrem Brennkolben enthält. Die Gaszusätze bestehen aus Metall-Iodiden oder Iodiden der Seltenen Erden wie Dysprosium, Holmium und Thulium. Außerdem können noch Komplexverbindungen mit Cäsium und Zinnhalogeniden darin enthalten sein. Durch Zersetzungs Vorgänge der Verbindungen werden die Metalle zur Lichtausstrahlung angeregt. Die Vielfalt an Verbindungen erlaubt eine gleichmäßigere spektrale Verteilung des Lichtes.

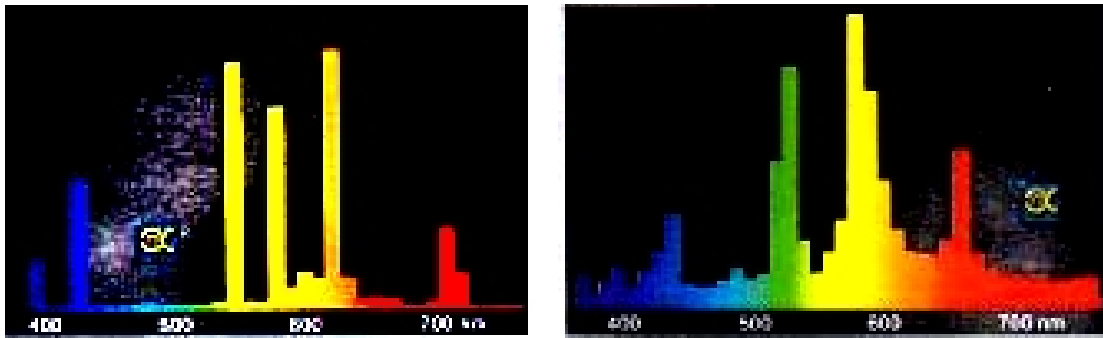


Abbildung 13: Spektrale Verteilung der HQL (li) und HQI (re) Lampen von Osram. Die HQL-Lampe zeigt typische Banden im blauen, gelben und roten Bereich. Obwohl Breitspektrumeigenschaft des Lichtes vorhanden ist, erfüllt die Verteilung des Spektrums nicht die des Tageslichtspektrums. Die HQI-Lampe zeigt vergleichsweise eine gleichmäßigere Verteilung über das Spektrum (400 bis 700 nm). Hier stellen sich die Banden nicht so abrupt dar (vgl. HQL Spektrum). Die Farbwiedergabeeigenschaft ist ebenfalls besser als bei der HQL-Lampe und erreicht bei einigen Lampen fast 100 %. Die Farbtemperatur liegt bei 6.000 °K und das Licht erfüllt den Tageslichtcharakter.

- Natriumdampf-Hochdruck- und Natriumdampf-Niederdrucklampen (HPS/LPS)
Da bei diesen Lampen die Lichtquantität ausschlaggebend und die Lichtqualität von untergeordneter Relevanz ist, sollen diese nur der Vollständigkeit halber hier erwähnt werden. Die Hochdrucklampe produziert bei der Leitung des elektrischen Stroms durch den Natriumdampf ein weiß-goldenes Licht. Die Farbtemperatur und der Farbwiedergabeindex der Standardlampen betragen jeweils um die 2.000 °K und 22 %. Weiterentwickelte Natrium-Hochdrucklampen besitzen bessere Farbwiedergabeeigenschaften (40 %) und haben auch höhere Farbtemperaturen (bis 2.700 °K). Das Hauptspektrum dieser Lampe liegt im gelben Wellenlängenbereich zwischen 560 – 620 nm, mit einem Emissionsmaximum bei 580 nm (FELTS et al. 1992). Die Aquarienlampe HSI-TD Aquaarc hingegen, ist so konzipiert, dass sie eine Farbtemperatur von 10.000 °K, eine gute Farbwiedergabestufe und eine ausgezeichnete Farbstabilität über die gesamte Lebensdauer besitzt.

Die Niederdrucklampe erzeugt ein Licht, das alle Farben in entweder Grau- oder Gelbtönen erscheinen lässt und erhält somit einen niedrigen CRI. Die Spektrale Verteilung des Lichtes liegt bei über 95 % im gelben Wellenlängenbereich von 590 nm (Natriumlinie). Das monochromatische gelbe Licht ermöglicht unter Nebel und Dunstbedingungen ein kontrastreicheres Sehen.

Die Lichtqualität der verschiedenen Hochdruckentladungslampen stellt sich demnach recht unterschiedlich dar. Lediglich die Halogen-Metaldampflampen besitzen die beste Farbwiedergabeeigenschaft und eine Farbtemperatur, die gemäß der DIN-Norm Vollspektrumcharakter enthält. Die Xenonlampen – als spezielle Form der HQI – besitzen eine sehr gute spektrale Verteilung und Farbwiedergabeeigenschaft bei hoher Lichtausbeute und werden daher gerne als Lichtquelle in der Endoskopie eingesetzt.

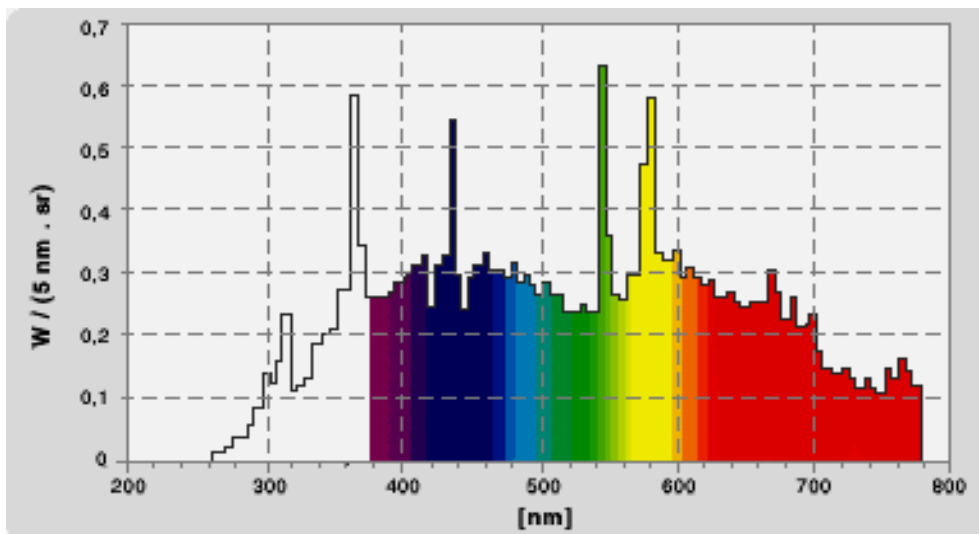


Abbildung 14: Lampenspektrum und energetische Verteilung einer Xenonlampe (Quelle: Fa. Osram).

Die Xenonatome sind verantwortlich für die Emission einer Strahlung zwischen dem UV und IR Bereich (380 – 750 nm, max: 450 nm). Durch Filter kann das Lichtspektrum entsprechend abgewandelt werden. Der Farbwiedergabeindex liegt hier bei über 95 %. Diese Lampen erfüllen die Kriterien eines qualitativ hochwertigen Lichtes.

Als Entladungslampen sind die HIDs ebenfalls von der Wechselstromfrequenz des Netzstroms betroffen und benötigen wie die Leuchtstofflampen Vorschaltgeräte in Form von Drosselspulen. Die Drosselspule arbeitet analog zur Wechselstromfrequenz (50 Hz) und pulsiert in einer Sekundärfrequenz zwischen 100 bis 200 Hz. Das Licht der Hochdruckentladungslampen erfährt durch diese Pulsation ebenfalls eine Modulation seiner Leuchtdichte, welche für den Menschen als nicht wahrnehmbares Lichtflackern vorhanden ist.

3.3.5.4.2 Lichtquantität von Hochdruckentladungslampen

- Quecksilberdampflampen:

Die Lichtausbeute liegt zwischen 40 - 60 lm/W und liegt somit nicht höher als bei Leuchtstofflampen. Man muss hier auf ein geeignetes Vorschaltgerät (VG) achten, die der Wattleistung der Lampe gerecht wird. Betreibt man die Lampe mit einem VG geringerer Wattleistung, verschlechtern sich Lichtausbeute und Wirkungsgrad der Lampe. Die Lebensdauer von Quecksilberdampflampen beträgt durchschnittlich 9.000 Stunden. Standardmäßig werden diese in 80 Watt oder 125 Watt Ausführungen angeboten. Betreibt man nun eine 80 Watt Lampe, die eine Lichtausbeute von 60 lm/W erzielt, so erhält man einen Lichtstrom von 4.800 Lumen aus einer einzelnen Lampe.

- Halogen-Metaldampflampen:

Mit 70 – 90 lm/W liegt die Lichtausbeute noch höher als bei den Quecksilberdampflampen. Allerdings muss mit Einbußen in der Lebensdauer gerechnet werden. Die Watt-Leistung der Lampe beginnt bei 75 W und reicht bis zu 18 kW. Halogenmetaldampflampen werden deswegen gerne im Film eingesetzt. Möchte man eine einzelne 75 W Halogen-Metaldampflampe durch Glühlampen ersetzen, so bedarf es 5 x 100 W Glühlampen (www.YORKU.ca 2005).

- Die Natriumdampflampen besitzen mit teilweise bis zu 173 lm/W die bislang höchst erzielte Lichtausbeute aller Lampen. Die hohe Lichtausbeute geht allerdings zu Lasten der Farbqualität. Die Lampen finden ihren Einsatz vorwiegend im Outdoor-Bereich, wo die Farbwiedergabeeigenschaft weniger wichtig ist. Natriumdampf-Hochdrucklampen mit einer besseren Farbwiedergabe haben demzufolge eine schlechtere Lichtausbeute (25 lm/W).

3.3.5.5 Entwicklungsgeschichte und Anwendungen von HIDs

Anfang des 19. Jahrhunderts entwickelte Peter Cooper Hewitt die Quecksilberdampfampe und schuf gleichzeitig die Basis für die anderen Hochdruckentladungslampen (ENCYCLOPEDIA 2005). Natriumdampfampfen werden als Flutlichtquellen in großen Stadien, in der Straßenbeleuchtung, in Parkhäusern, sowie an Wasserstraßen und Schleusen verwendet. Quecksilber- und Halogen-Metaldampfampfen bestechen durch ihre hohe Lichtqualität und finden dadurch in einem anderen Bereich ihren Einsatz. Verwendet werden sie als Vollspektrumlampen unter anderem in der Aquaristik (z. B. Trocal HQL von der Fa. Dennerle Aquaristik) und in der Medizintechnik. Die Halogen-Metaldampfampfen mit Xenongas (Xenonlampen) verleihen als kleine Beleuchtungseinheiten den bildgebenden Diagnostikverfahren wie der Endoskopie oder Ophthalmoskopie eine gute Farbwiedergabe und scharfe, kontrastreiche Bilder. In den Publikationen ist häufig die Zeiss CLX 111 Xenonlampe als naturgetreue Lichtquelle verwendet worden, um die Farbreflexion vom Federkleid des Vogels spektroskopisch zu ermitteln (siehe dazu u.a. PEARN et al. 2003). Manche Hochdruckentladungslampen sind als reine UV-Strahler konzipiert. Andere Vollspektrumlampen mit guter Farbwiedergabe sind hingegen mit UV-Filtern ausgestattet (wie z. B. SoLux), damit es beispielsweise bei der Museumsbeleuchtung nicht zu einem Bleichen der Exponate kommt. Außerdem ist eine Reihe von Solarienlampen auf dem Markt (Sanolux-UV-HID), die UV-Licht emittieren.

3.3.6 Die Leuchtdiode (LED)

3.3.6.1 Kurzbeschreibung

LEDs sind chipgroße Halbleiter-Dioden (Semikonduktoren), die aufgrund der Elektronenwanderung im Halbleitermaterial leuchten. Somit besitzen LEDs eine völlig andere Lichttechnologie als die vorhergehenden Lampentypen. Ihre hohe Leuchtdichte entsteht durch ihre kleine Fläche und ihrem engen Strahlungswinkel und sie vermitteln damit den Eindruck eines sehr grellen Lichtes.

3.3.6.2 Betriebsweise von LEDs

LEDs bestehen aus einem n- und p-dotierten Material am entsprechenden negativen und positiven Ladungsträger. Ähnlich einem Gleichrichter wird bei korrekter Anbringung des Halbleiters, Strom nur in eine Richtung durch die Diode geleitet, und zwar von n nach p. Wandern die Elektronen nah genug an den positiven Pol der p-Region heran, vereinen sich die beiden Ladungen und die potentielle elektrische Energie wird in elektromagnetische Energie umgewandelt. Ausgestrahlt wird dann ein Photon, mit einer für das dotierte Halbleitermaterial charakteristischen Frequenz. Rotes Licht wird beispielsweise bei einer Frequenz von 4.55×10^{14} Hz emittiert (HARRIS 2004). Die Farbe des Lichtes ist aber nicht nur abhängig vom Halbleitermaterial sondern auch von der Temperatur des Chips, des angelegten Stroms und der spektralen Durchlässigkeit des Gehäuses (SCHLEGELMILCH et al. 2001). Ein höher angelegter Strom führt zur Ausstrahlung höherer Frequenzen und somit von niedrigeren Wellenlängen.

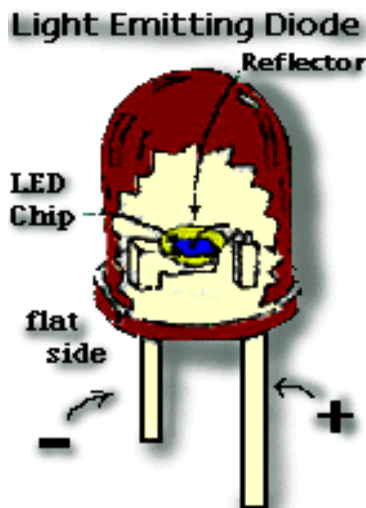


Abbildung 15: Aufbau einer LED
(Quelle: HowStuffWorks.com, 2001)

3.3.6.3 Anforderung an die Betriebsweise von LEDs

LEDs arbeiten im Niedervoltbereich zwischen 1 - 4 Volt, sowie bei Stromstärken zwischen 10 - 40 Milliampere. Für die Erzeugung dieser Stromeigenschaften sind spezielle Netzgeräte notwendig. Vorheiz- und Zündungsapplikationen sind zum

Betrieb der LED nicht nötig. Die Niedervolttechnik ermöglicht einen geringen Stromverbrauch und eine Betriebsdauer der Lampe von 10 Jahren. Leuchtdioden sind hinsichtlich Betriebssicherheit und Wirtschaftlichkeit den anderen Lampentechnologien deutlich überlegen. Als Gleichrichter operieren LEDs unter Gleichspannung und das ausgestrahlte Licht ist somit flacker- und modulationsfrei. Weiterhin ist es möglich mittels eines Phasenschnittdimmers die Lumineszenzdiode in ihrer Leuchtkraft zu dimmen. Eine Einschränkung in der Handhabung von LEDs liegt in ihrer Sensitivität gegenüber elektrostatischer Aufladung. Im Umgang mit LEDs ist es daher ratsam, antielektrostatische Handschuhe zu verwenden (YORKU.ca 2005). Die Anbringung der LEDs sollte allerdings nur von einem Fachmann durchgeführt werden.

3.3.6.4 LED-Typen und Lichtfarben

Lumineszenzdioden besitzen, je nach ihrem Einsatzgebiet, unterschiedliche Gehäusearten. Bei der Firma Osram wird zum Beispiel zwischen kastenförmigen TOPLED oder CHIPLED, sowie zwischen hütchenförmigen und radialen LED-Typen unterschieden, die wiederum in Größe und Form variieren. Weiterhin können die Diodeneinheiten auch in so genannte Lichtschläuche eingearbeitet werden, die eine uniforme Verteilung des Lichtes ermöglichen.

Unterschiedliche Lichtfarben entstehen, wie bereits angedeutet, hauptsächlich durch die Dotierung (d. h. durch das Beimischen von Fremdatomen, HARMS 1994) des Halbleitermaterials. Sie besitzen außerdem unterschiedliche Energieansprüche. In der Regel wird bei den Materialien eine Kombination von anorganischen Elementen wie Gallium, Arsen und Phosphor verwendet. Monochromatisches LED-Licht ist am leichtesten realisierbar und erstreckt sich über UV- bis IR-LEDs. Das einfarbige Licht besitzt eine hohe Leuchtkraft, eine gute Farbsättigung und einen sehr engen spektralen Bereich.

LED Farbe	Halbleiter-material	Durchlass-Strom	Betriebs-Temperatur	λ_{peak}^*	λ_{dom}^*
H Bright Red	GaP	25 mA	-40 – 85 °C	700 nm	660 nm
Y Yellow	GaAsP/GaP	30 mA	-40 – 85 °C	590 nm	588 nm
VGK Green	InGaN	25 mA	-40 – 85 °C	515 nm	525nm
MB Blue	GaN	30 mA	-40 – 85 °C	430 nm	460 nm
UV Ultraviolet	InGaN	30 mA	-40 – 85 °C	400 nm	395 nm

Tabelle 2: Technische Daten aus dem LED-Herstellerkatalog von Kingbright 2003-2004. Hier werden die Halbleitermaterialien der farbigen Lampen und ihre Wellenlängenemission (*emittierte/dominierende Wellenlänge) dargestellt.

LED-Monochromatoren können in einem Multi-Chip-Gehäuse zusammengesetzt werden und tragen somit durch additive Farbmischung zur Entstehung von polychromatischem Licht bei. In diesem Gehäuse befinden sich 2 bis 3 unterschiedliche monochromatische Lichtspektren der Halbleiter. Der Multi TOPLED® Typ LSY T670-HK-1-0+GJ-1-0 strahlt die Emissionsfarben super-red / pure green aus, bei einer Hauptwellenlänge von 628 nm und 560 nm. Nach dem menschlichen Farbempfinden entsteht hierbei additiv gelbes Licht. Weißes Licht erhält man durch additive Farbmischung von blauem, grünem und rotem LED-Licht. Als Fortschritt in der LED Technologie werden weiße Lumineszenzdioden gesehen, die auf ein anderes Prinzip zur Erzeugung von weißem Licht zurückgreifen. Weißes Licht entsteht hier durch Lumineszenzkonversion (OSRAM 2005). Hierbei stimuliert das blaue Dioden-Licht eine fluoreszierende Substanz (in der Regel zur Beschichtung verwendetes Phosphor), die ihrerseits gelbes Licht emittiert. Die Mischung des blauen und gelben Spektrums ergibt den Eindruck eines weißen Lichts. Allerdings wirkt sich die Beschichtung des Gehäuses nachteilig auf die Lichtausbeute aus. Weißes Licht, welches zusätzlich einen UV-Anteil beinhaltet, erfordert einen hohen Anspruch an die Technologie und ist derzeit noch nicht realisierbar (pers. Mitteilung, Elektronika Messe MUC, 2004).

3.3.6.5 Einsatzbereiche der LEDs

2.3.6.5.1 Entwicklungsgeschichte der LEDs

Lumineszenzdioden existieren seit 1962 und wurden ursprünglich als winzige monochromatische Applikationen in Elektromodulen eingesetzt. Die Leuchtkraft war dementsprechend nicht so ausgeprägt wie heute. Seit 1968 sind sie kommerziell erhältlich (www.YORKU.ca 2005). Mit der Entwicklung der 5-Watt LEDs im Jahr 2002 wurde erstmals eine hohe Lichtleistung von 20 lm/W erreicht. Seitdem unterliegen sie stetiger Neuerung. Als so genannte „high brightness“ LEDs finden sie ubiquitäre Verwendung.

Ihre universelle Anwendbarkeit ist heute auf eine Reihe von Attributen zurückzuführen (OSRAM 2005):

- Witterungsbeständig (outdoor / indoor)
- Temperaturbeständig
- Energiesparend
- Lange Laufzeit
- Kein abruptes Erlöschen
- Schock- und Vibrationsbeständig
- Kein Flicker
- Solides Plastikgehäuse

Einschränkungen in der Anwendung finden sich derzeit noch im hohen Preis, im relativ kleinen Abstrahlwinkel (8° - 30°) und in der bereits erwähnten begrenzten Lichtleistung.

3.3.6.5.2 Einsatzbereiche monochromatischer LEDs

Einfarbige Lumineszenzdioden haben ein breites Spektrum an Einsatzgebieten. Sie kommen beispielsweise in den Displays von technischen Alltagsgeräten, als Beleuchtungseinheiten in Notlichtern, Ampeln, Autobremsslichtern, in Bahnanzeigetafeln und in Fernbedienungen als Infrarot-LEDs vor. LEDs werden auch in der Medizin, beispielsweise in der Ophthalmologie zur elektroretinographischen Untersuchung einzelner Zapfentypen verwendet (SCHLEGELMICHL et al. 2001). Anforderungen an die einfarbigen Leuchtdioden werden zukünftig auch im Hinblick

auf ihre Leuchtkraft gestellt. Die Beleuchtung von Ampeln erfordert beispielsweise eine hohe Leuchtkraft damit trotz Gegenlicht der Sonne die Farben noch erkennbar werden. Auch einige Geflügelzüchter sind auf die Vorteile der Leuchtdioden aufmerksam geworden und wenden diese Beleuchtungsart bereits an. Ein Anbieter auf diesem Gebiet ist die Firma MaXled, die die Dioden mit der Fassung liefert und somit die Installation erheblich vereinfacht.

3.3.6.5.3 Einsatzbereiche weißer LEDs

Bis 1993 existierten nur rote und grüne LEDs, die zur alleinigen Herstellung von weißem Licht durch Addition nicht ausreichen. Erst mit der Entwicklung von blauen LEDs gelang es in Kombination mit den grünen und roten LEDs weißes Licht zu erzeugen. Dieses ermöglicht eine Erweiterung des Einsatzbereichs, der jedoch aufgrund der höheren Anschaffungskosten und den Einbußen in der Lichtleistung noch eingeschränkt ist. Nach den Pressemitteilungen zu urteilen, sind die weißen LEDs allerdings bedeutend im Vormarsch. Um zukünftig Glühlampen in verschiedenen Bereichen zu ersetzen wird an weißen LEDs mit maximaler Lichtausbeute gearbeitet. Die heute zur Verfügung stehenden LEDs können in der Cluster-Konfiguration bereits einige Glühlampen ersetzen.

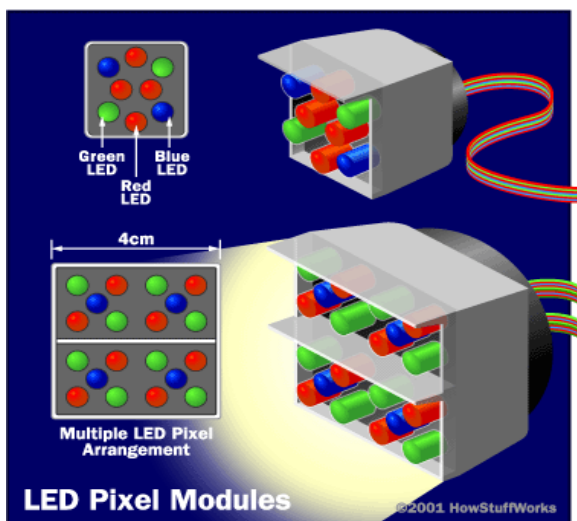


Abbildung 16: Beispiel für die Entstehung von weißem LED-Licht mit erhöhter Leuchtkraft. Weißes Licht entsteht durch additive Farbmischung der monochromatischen LED-Module grün, blau und rot im Cluster (Quelle: HowStuffWorks.com, 2001)

Vorangetrieben werden die Weiterentwicklungen der weißen LEDs hauptsächlich durch die Autoindustrie. Wie im Handelsblatt Nr. 50 am 11.03.2005 beschrieben, sollen in näherer Zukunft weiße Leuchtdioden die Glühlampen bzw.

Halogenglühlampen in den Frontscheinwerfern von Autos ersetzen. Besondere Ansprüche werden an das Fernlicht gestellt, da die Lichtleistung der weißen LEDs noch nicht ausreicht. Beteiligt sind laut der Handelsblattausgabe die Firmen Lumileds, Osram, Stanley und Nichia. Nach dem momentanen Stand erreichen die LEDs eine Leuchtkraft von 45 lm/W (Lumileds). Es werden aber mindestens 70 - 80 lm/W nötig, um als Fernlicht einsetzbar zu werden. Man geht davon aus, dass spätestens 2008 Leuchtdioden mit hoher Leuchtkraft entwickelt werden und dann nicht nur Glühbirnen und Halogenlampen, sondern auch Hochdruckentladungslampen ersetzen.

3.3.6.6 LED-Neuentwicklungen

Neuentwicklungen im Bereich der LED-Technologie, gerade auf dem Sektor der weißen LEDs, haben zum einen das Ziel mehr Lichtleistung zu erreichen. Zum anderen gibt es noch immer Einschränkungen der weißen LEDs, die im Zusammenhang mit der Erzeugung eines homologen weißen Farbeindrucks stehen (HACKER et al. 2003). Durch ein neues Farbgruppen-Schema, basierend auf der MacAdams Farbeindruck Theorie (für Details siehe HACKER et al. 2003), sollen die LED Farben neu zugeordnet werden, um die farbige Lichtempfindung einheitlich gestalten zu können. Diese Neuerungen ebnen den Weg der LEDs, andere Beleuchtungskörper zu ersetzen und sogar vom Markt zu verdrängen. OLEDs (= organische LEDs) bestehen aus halbleitenden organischen Polymeren. Die Hersteller versprechen sich hiervon eine billigere Fabrikation (Anbringung ähnlich des Aufdruckes bei einem Tintenstrahldruckers), die die Konkurrenzfähigkeit dieser Leuchtmittel erhöhen soll (ARCHMATIC.com 2005). OLEDs finden bereits Anwendung in Grafikdisplays und Flachbildschirmen und bieten hohe Helligkeit, großen Kontrast und eine dünne Bauform (Quelle: Osram Opto Semiconductors Katalog 2004 - 2005). FLEDs (flexibel LED) bestehen aus biegsamen polymeren Material und finden zukünftig als Wanddekoration, oder als leuchtender Stoff Verwendung. Wie ebenfalls das Handelsblatt in der Ausgabe vom 23.02.2005 berichtete, sind die Unternehmen Merck, Osram, Philips und Samsung durch eine gemeinsame Forschungsinitiative in den nächsten 5 Jahren bereit 500 Millionen Euro auf diesem Gebiet zu investieren.

3.4 Vergleich der Lichtquellen

In diesem Kapitel wird in kompakter Form auf die Unterschiede der Lichtquellen eingegangen. Dabei werden nicht nur die Lichtquellen untereinander anhand bestimmter Parameter bewertet, sondern auch der Vergleich zum natürlichen Tageslicht gezogen. Das Ziel des Kapitels ist es, in vereinfachter Form einen Überblick über die Lichtquellen im Hinblick auf ihre Anwendbarkeit bei der Vogelhaltung zu geben.

3.4.1 Vergleich von Lichtquellen in Bezug auf die spektrale Verteilung

Lichtquellen können sich erheblich in ihrer spektralen Zusammensetzung und Verteilung unterscheiden. Nicht nur die einzelnen Lampentypen sondern auch die Formen innerhalb eines Typs können verschiedenartiges Licht ausstrahlen. Das Gleiche gilt für das Sonnenlicht, das je nach den äußeren Umständen eine ganz unterschiedliche relative spektrale Energieverteilung annehmen kann. In dem vorangegangenen Kapitel ist der Mechanismus, der für die Lichtspektren der jeweiligen Lampen verantwortlich ist bereits detailliert beschrieben worden. Die Temperaturstrahler verfügen meist über ein Spektrum im gelben bis roten Bereich, während die Lumineszenzstrahler ein sehr unterschiedliches Spektrum, je nach Gaszusammensetzung und Filterqualität des Glaskolbens erreichen können. Das LED-Lichtspektrum ist abhängig vom dotierten Halbleitermaterial und kann ebenfalls sehr unterschiedliche Qualitäten annehmen.

Glühlampenlicht weicht von der Farbtemperatur, der Farbwiedergabe und des FSI am stärksten von dem Sonnenlicht ab. Leuchtstoff- und Hochdruckentladungslampen (HID) - abgesehen von den Natriumdampflampen - besitzen deutlich bessere Werte. Herkömmliche Allgebrauchs-Leuchtstofflampen mit einem 3-Banden-Spektrum zeigen ebenfalls verhältnismäßig niedrigere Farbtemperaturen und schlechtere Farbwiedergabeeigenschaften. Hohe Werte erreichen in der Regel die so genannten Vollspektrumröhren.

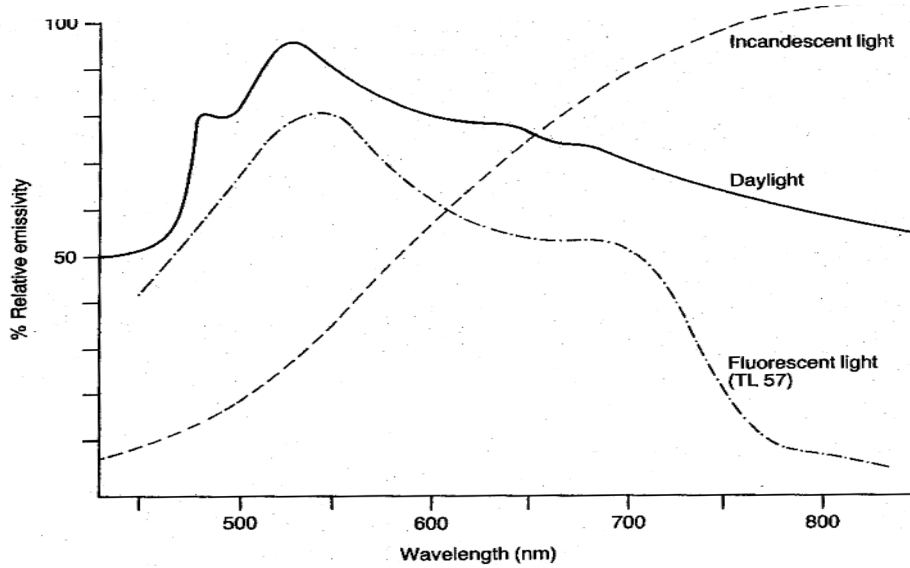


Abbildung 17 (aus BOSHOWER und NICAISE 1993): Vergleich der spektralen Verteilungsmuster von natürlichem Tageslicht bei 5.500 °K (Daylight) mit Glühlampenlicht (Incandescent light) und Licht einer Leuchtstoffröhre (Philips TL 57).

Lichtquelle	Spektrale Verteilung	Farbtemperatur (°K)	CRI	FSI
Sonnenlicht	200 nm – 3 μm	5500 (Mittags)	100	0
Glühlampe	400 - 1100 nm	2350	55	7
Halogenlampe	300 - 2700 nm	3300 - 5500	90	4 - 10
Leuchtstofflampen	UV - IR*	2600 - 6000	55-95	> 0,5
HID	UV - IR	2000 - 10000	20 - 95	?
Weißer LED	400 - 700 nm	4000 - 5400	?	?

Tabelle 3: Vergleich der Lichtquellen im Hinblick auf ihre spektralen Verteilung, der Farbtemperatur, der Farbwiedergabeeigenschaft (CRI) und des Vollspektrumindex (FSI).

*je nach Leuchtstofflampenfabrikat, gleiches gilt für HID

? keine exakten Angaben, FSI für z. B. Xenonlampen liegt über 0,5

Die spektrale Verteilung der Lampen ist weit gestreut. Glühlampenlicht erstreckt sich von 400 nm bis 1100 nm, also weit über den sichtbaren bis in den infraroten Bereich hinein. Halogenlampen besitzen eine ähnliche spektrale Verteilung wie Glühlampen, haben allerdings einen vergleichsweise höheren Prozentsatz an kürzeren Wellenlängen in der Gesamtstrahlung. Bei den Entladungslampen hingegen, wird in diesem kurzen Wellenlängenbereich eine relative Energieverteilung von über 50 % erreicht. Die relative spektrale Energieverteilung zu Gunsten kürzerer Wellenlängen wird anhand der Farbtemperatur sichtbar. Höhere Farbtemperaturen haben einen höheren Anteil an "kaltem Licht", d. h. Licht in einem kürzeren Wellenlängenbereich.

3.4.2 Vergleich der Lichtquellen in Bezug auf ihre Flackereigenschaft

Der Sehkomfort umfasst unter anderem die Gleichmäßigkeit bzw. die Pulsation der Lichtemission einer Lichtquelle. Eine gleichmäßige Lichtemission kann aufgrund der Netzfrequenz als Wechselstrom nicht entstehen. Die Netzfrequenz beträgt europaweit 50 Hz und in den USA 60 Hz. Daraus ergibt sich eine Lichtpulsation von 100 Hz in Europa bzw. 120 Hz in den USA. Hinzu kommt noch das Verhalten des Lichtes während der „aus“-Phase im Flackermodus. Glühlampen und andere Temperaturstrahler verlieren während des Stromwechsels kaum an Lichtintensität, da der Glühwendel immer noch erhitzt ist und weiterhin Licht ausstrahlt. Die Lumineszenzstrahler unterliegen einer anderen Modulation, da hier die Elektroden nicht stark erhitzt werden und somit in der „aus“-Phase die Stromzufuhr und die daraus resultierenden Entladungsprozesse bis zu einem gewissen Prozentsatz angehalten werden. Die Flickermodulation ist von der Gaszusammensetzung der Lampe abhängig (NUBOER et al. 1992b). BOSHOEWERS und NICAISE 1993 zeigen graphisch (Abbildung 18) den Vergleich der Lichtquellen im Pulsationsverhalten bei einer Netzfrequenz von 50 Hz.

Lampentyp	Netzbetrieb	Flackerfrequenz	Modulation	Flackern visuell wahrnehmbar ?*
Glühlampe	230V / 50Hz	100 Hz	Unter 5 %	nein
Halogenlampe	Niedervolt	100 Hz	Unter 5 %	nein
Leuchtstofflampe	230 V / 50 Hz	> 30 KHz (EVG)	35 – 100 %	nein
	230 V / 50 Hz	100 Hz (KVG)	35 – 100 %	ja
HID	200V / 50 Hz	130 Hz	35 – 100 %	ja
LED	Gleichstrom	keine	keine	nein

Tabelle 4: Dargestellt sind die künstlichen Lichtquellen mit ihrer Pulsationseigenschaft. Obwohl Temperaturstrahler ebenfalls eine Pulsation des Lichtes bei einer Netzfrequenz von 50 Hz erfahren, ist diese aufgrund der geringeren Modulation visuell nicht wahrnehmbar.

(*es handelt sich hier um eine vereinfachte Darstellung. Individuen mit einer Flickerfusionsfrequenz über 100 Hz erfüllen das Kriterium, das Licht als Flackerlicht wahrzunehmen)

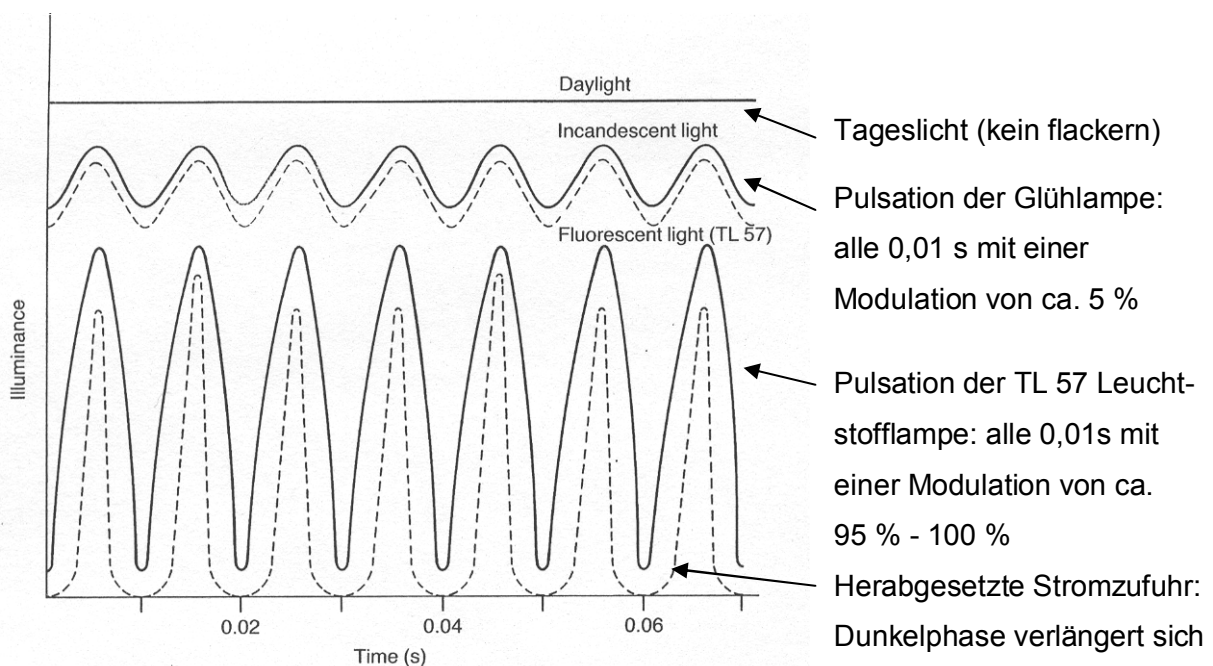


Abbildung 18 (aus BOSHOUWERS und NICAISE 1993): Pulsationsverhalten der Lichtquelle. Gestrichelte Linie: Pulsationsverhalten im Dimmbetrieb

3.4.3 Vergleich von Lichtquellen in Bezug auf ihre Wirtschaftlichkeit

Wie bereits angedeutet besitzen die Lampentechnologien einen unterschiedlichen Energieumsatz und Verbrauch. Die Glühlampe und Halogenlampe als Temperaturstrahler haben beide einen schlechten Wirkungsgrad, da das meiste ihrer elektrischen Energie in Wärme und nicht in sichtbares Licht umgewandelt wird. Hinzu kommt noch die Kolbenschwärzung bei der Glühlampe im Laufe der Betriebszeit. Die geringen Anschaffungskosten der Glühlampen rechnen sich langfristig nicht mit dem Energieverbrauch und es fallen am Ende sogar höhere Betriebskosten an als bei den Leuchtstofflampen. Leuchtdioden haben zurzeit noch hohe Anschaffungskosten, arbeiten aber sehr sparsam und besitzen die längste Lebensdauer von allen Lampentechnologien.

Lampentyp	Kaufpreis	Energieverbrauch (kWh)	Lichtleistung (lm/Watt)	Wärmeabstrahlung	Betriebsdauer (Std.)	Entsorgung
Glühbirne	gering	14.000	10 - 16	stark	~ 1.000	HM
Halogenlampe	mittel	10.000	22	stark	bis 4.000	HM
Leuchtstofflampe	mittel	4.000	70 - 105	mittel	~ 12.000	SM
Kompaktlampe	mittel	4.000	60 - 70	mittel	~ 12.000	SM
HID	hoch	3.000	25 - 173	wenig	~ 9.000	SM
LED	hoch	??	15 - 45	wenig	> 50.000	HM

Tabelle 5: Gegenüberstellung der Wirtschaftlichkeit bei den unterschiedlichen Lampentypen. (HM/SM: Hausmüll/Sondermüll)

Anhand einer EU-weit anerkannten Leitlinie vom 29.10.1996, die 1999 als nationale Richtlinie umgesetzt wurde, können die Lampen in Energiestufen klassifiziert, und somit auf einer genormten Basis miteinander verglichen werden. Die Energiestufen erstrecken sich vom Buchstaben A bis G, wobei die Stufe A als sparsamste Stufe und die Stufe G als diejenige mit niedrigstem Wirkungsgrad angegeben wird. Die Energiestufe G erreicht zum Beispiel die farbige Glühlampe mit teilweise nur 0,1 lm/W Lichtausbeute. Gebräuchliche Glühlampen stehen eine Stufe darüber (F) und diejenigen mit spezieller Gasfüllung (Krypton oder Xenon), sowie

Halogenlampen, stehen auf der Stufe E. Entladungslampen haben eine gute Energiestufe und liegen bei B.

3.5 Herstellerbeispiele von Lampen besonderer Eigenschaft

3.5.1 Vollspektrumlampen

Vollspektrumlampen erfüllen den Tageslichtcharakter bei einer Farbtemperatur von 5.500 °K (DIN 5035 und CIE) und werden anhand dieser Eigenschaft beurteilt. Nimmt man diesen Tageslichtcharakter wörtlich, so müsste das künstliche Licht ein Spektrum zwischen der ultravioletten und infraroten Strahlung beinhalten. Weißes Kunstlicht fällt zwar unter den Begriff „Breitspektrum“ – denn schließlich müssen alle 3 menschlichen Farbkanäle zur additiven Farbmischung angesprochen werden – ist aber nicht dem Vollspektrumlicht gleichzusetzen.

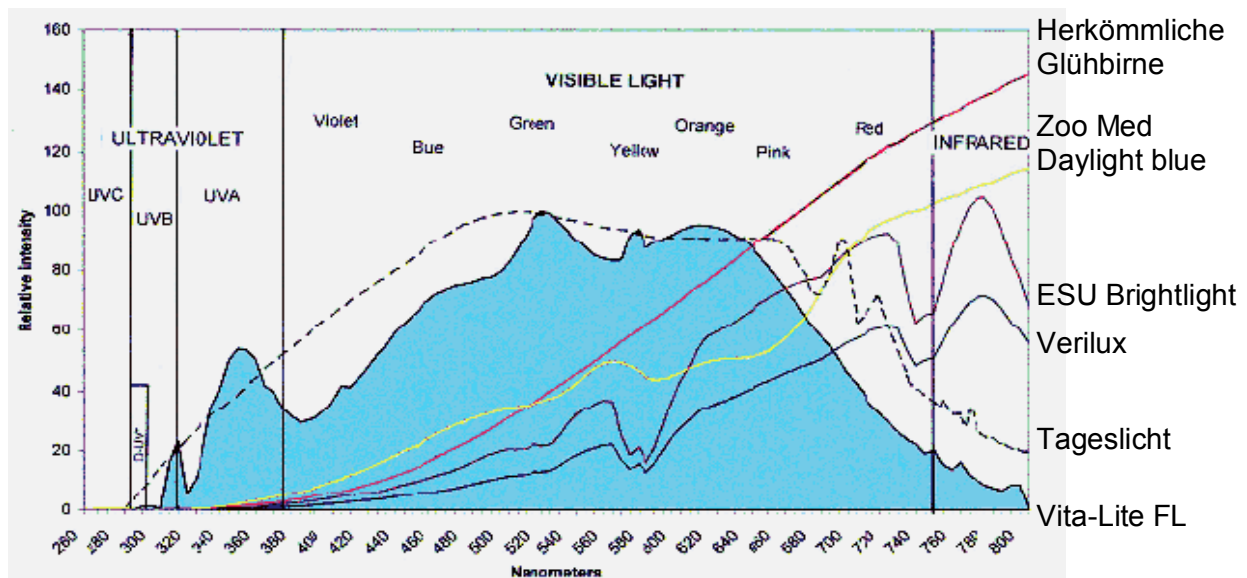


Abbildung 19 (nach THRUSH 2000): graphisch dargestellt werden die spektralen Muster der verschiedenen als Vollspektrum deklarierten Lampen im Vergleich zum Tageslichtspektrum und zum konventionellen Glühlampenlichtspektrum.

Obwohl jede Lampenart – ob Glühlampe, Halogenlampe, Leuchtstofflampe, Hochdruckentladungslampe oder Leuchtdiode – mittlerweile weißes Licht emittieren kann, sind diese Spektren nicht mit dem von Tageslicht gleichzusetzen. Aus der Abbildung 19 wird erkennbar, dass die deklarierten Vollspektrumlampen nicht immer Tageslichtcharakter besitzen. Die spektrale Bandbreite (300 – 800 nm) der Lampen ist zwar annäherungsweise identisch, es bestehen aber erhebliche Unterschiede in der relativen spektralen Energieverteilung. Lediglich die Leuchtstofflampe Vita-Lite erfüllt annähernd den Tageslichtcharakter, während die Zoo-Med Daylight Blue Glühlampe dem Spektrum von herkömmlichen Glühlampen immer noch sehr Nahe kommt. Lampen die dem Anspruch „Vollspektrum“ gerecht werden, besitzen laut dem Rensselaer Polytechnic Institut in New York einen Full-Spektrum-Index (FSI) von $< 1,0$. Das New Yorker Institut beschreibt folgende Lichtquellen als Voll-Spektrum: natürliches Tageslicht zwischen 5.000 bis 7.500 °K, Xenonlampen, Duro-Test Daylight 65 Leuchtstofflampe, Duro-Test Vita-Lite 5.500 °K Leuchtstofflampe, SYLVANIA Design 50 Leuchtstofflampe, GE Chroma 50 Leuchtstofflampe, Philips Colortone 75 Leuchtstofflampe und die Philips 4.000 °K Keramik Halogen-Metaldampf Lampe. Weiterhin sind auch Vollspektrum-Sonnenlichtquellen verfügbar, die zur industriellen Nutzung entwickelt worden sind. Der ULTRA-VITALUX® - Strahler dient der industriellen Werkstoffprüfung, indem Klimabeanspruchungen nach DIN 50010 erprobt werden (Prüfung auf Tropentauglichkeit, Witterungsbeständigkeit, Alterung, Einfluss auf die Lebensdauer). Weiterhin wird sie auch zur Kunststoffhärtung verwendet. Der ausgestrahlte UV-Anteil dieser Lampen ist sehr hoch und stellt eine Gefahr für exponierte Haut und Augen dar.

Tageslichtlampen erfahren mit zunehmender Betriebsdauer Einbußen in ihrer Vollspektrumeigenschaft, wobei kürzere Wellenlängen schneller an Leuchtkraft verlieren. Somit ist die Nutzungsdauer dieser Lampen nicht gleich der Betriebsdauer zu setzen. Bei den Leuchtstofflampen beträgt die Nutzungsdauer 1.000 Stunden während die Betriebsdauer das 10 fache umfasst. In der Reptilien- und Vogelhaltung muß die Lampe nach 500 bzw. 1.000 Stunden Betriebsdauer ausgetauscht werden, wenn entsprechend UVB oder UVA Strahlung zur im Licht gewährleistet werden soll. Die HID Solariumlampe Sanolux-UV-HID (Radium) zeigt in der Tabelle 6 eindrucksvoll den Verlust an UV-Strahlung über die Betriebszeit hinweg.

Brenndauer	Bel.-Stärke	UVC	UVB	UVA	sichtbar
		250-280 nm	280-315 nm	315-400 nm	380-780 nm
h	lx	W/m ²	W/m ²	W/m ²	W/m ²
1	3600	0,002	0,75	3,40	10,35
500	3425	0,0007	0,45	2,75	9,75
1000	2700	0,0005	0,28	1,83	7,43

Tabelle 6: UV-Strahlungsverlust in Abhängigkeit von der Betriebsdauer der HID Solariumlampe Sanolux-UV-HID (Quelle: Fa. Radium, 2004).

3.5.1.1 Tageslichtlampen

Tageslichtlampen besitzen eine gute Farbwiedergabeeigenschaft und eine gleichmäßige spektrale Verteilung des Lichtes bei einer Farbtemperatur über 5.000 °K. Zu den Produkten zählen die True-, Vita- und LifeLite Röhren, die Lumilux De Luxe „Biolux“ der Firma Osram, die TL-D Graphica Pro von Philips, sowie die Viva-Lite Halogenlampe. Bei den Tageslichtlampen, ist die Nutzdauer allerdings wieder gegenüber der Betriebsdauer limitiert, da sich das jeweilige emittierte Spektrum mit der Zeit durch Abnutzung der Phosphorschicht unterschiedlich stark vermindert.

Die Glühlampen von Paulmann und Zoo Med erfüllen streng genommen nicht den Tageslichtcharakter. Die spektrale Energieverteilung der Zoo Med GL ähnelt gewissermaßen derjenigen von herkömmlichen Glühlampen (THRUSH 2000). Solarienlampen der Firma Radium erfüllen zwar den Tageslichtcharakter, beinhalten allerdings einen sehr hohen UV-Anteil und sind nur zur Kurzzeitexposition gedacht. Die Firma Osram hat für ihre Lampen, die den Tageslichtcharakter erfüllen die Wortschöpfung „Biolux“ geprägt.

Produkt- bezeichnung	Hersteller	Lampen- art	FT (°K)	UV-Anteil	Watt- leistung
Tageslichtlampe	Paulmann	GL	n.a.	n.a.	60 W
Daylight Blue	Zoo Med	GL	n.a.	UVA ?	40/60 W
Viva-Lite™	LightOffice	HL	n.a.	Vorhanden	50 W
TLD Graphica Pro	Philips	FL	6.500	n.a.	18-58 W
TL-D de Luxe 950	Philips	FL	5.000	n.a.	18-58 W
Activa	Sylvania	FL	n.a.	UVA	n.a.
Daylightstar	Sylvania	FL	5.000	UV-Stop	15-36 W
Lumilux de Luxe	Osram	FL	“Biolum”	n.a.	18-58 W
True-Lite	Durotest Lighting	FL	5.550	UVA und UVB	bis 100W
LifeLite®	LifeEnergy Syst.	FL	5.600	UVA	15-40 W
Vita-Lite®	Durotest Lighting	FL	5.500	UVA und UVB	n.a.
SunPro Vita-Care 75	Natural- lighting	FL	7.500	n.a.	n.a.
BioSun Spectralux	Radium	FL	n.a.	UVA und UVB	n.a
UvaSol	Radium	FL	n.a.	UVA und UVB	n.a
XBO	Osram	XenonL	6.000	UVA und UVB	1.600 W
SoLux®	SoLux	HID	4.000	UV-Stop	n.a
Sanolux-UV-HID	Radium	HID	n.a.	UVA und UVB	n.a

Tabelle 7: Beispiele von Tageslicht-Vollspektrumlampen. Produkte in den grauen Feldern gelten als „vogelgeeignet“. (n.a.: nicht angegeben, GL: Glühlampe, FL: Leuchtstofflampe, HID: Hochdruckentladungslampe)

Die Xenonlampe erfüllt ebenfalls den Tageslichtcharakter, ist aber in der Anwendung eingeschränkt, da es sich meistens um sehr kleine Lichtmodule handelt. Die Daylightstar-FL der Firma Sylvania ist durch ein 3-Banden-Spektrum mit UV-Stopp gekennzeichnet und erfüllt streng genommen nicht die Kriterien für eine Vollspektrumtageslichtlampe.

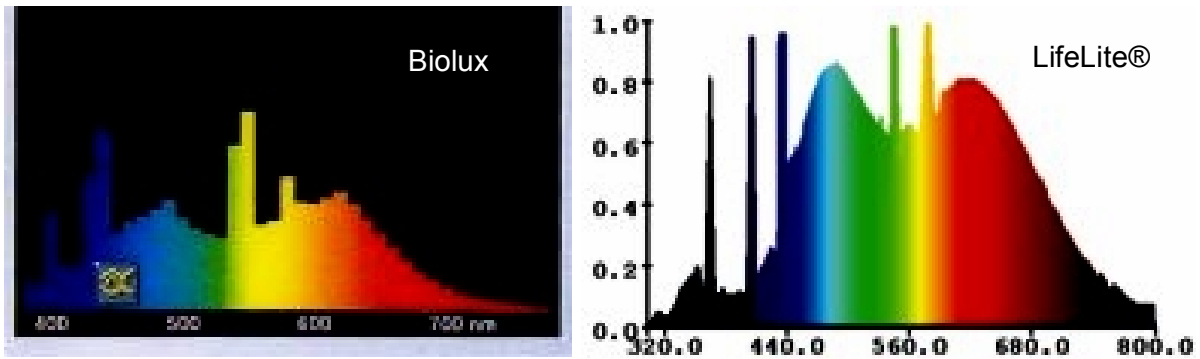


Abbildung 20: Darstellung zweier spektraler Verteilungen des sichtbaren Lichtes mit UVA-Anteil. Li: „Biolux“ Spektrum der Tageslichtleuchtstofflampen der Firma Osram; Re: Spektrum der Tageslicht-FL von LifeLite.

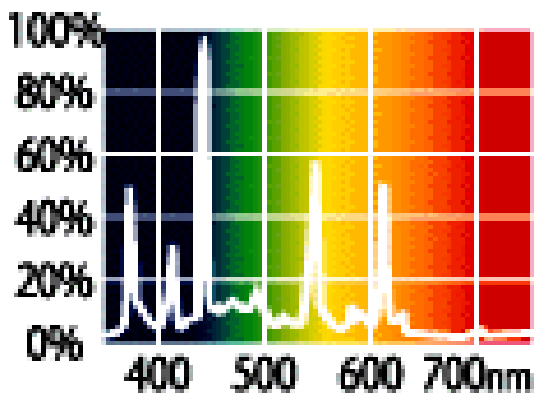


Abbildung 21: Spektrale Verteilung des Vollspektrumlichtes der Sylvania „Activa“ FL. Spektrum reicht von uv-nah (ca. 380nm) bis zum IR-Bereich und zeigt deutliche Bandenbildung.

3.5.1.2 Aquarienbeleuchtung

Das Lichtspektrum der Aquarienlampen erstreckt sich über den gesamten sichtbaren Bereich und ist in der Regel auch als Vollspektrumlicht vorhanden. Häufig ist jedoch in den Lampen ein UV-Stopp integriert, der als so genanntes „Algenloch“ gilt (Quelle: Internetseite von Dohse Aquaristik). Aquarienlampen sind hauptsächlich als Leuchtstofflampen (FL) vorhanden. Die FL besitzen zwar ein volles Spektrum, zeigen aber deutliche Emissionsmaxima und somit ungleichmäßige spektrale Verteilung in ihrem Licht. Nach Herstellerangaben werden diese Bandenspektren bewusst erzielt, da sie ebenfalls als Algenstopper fungieren. Neben der FL sind auch Quecksilber- (HQL), Halogen-Metaldampflampen (HQL) und Natriumdampf-Hochdrucklampe (HSI) als Aquarienbeleuchtungsmittel vorhanden.

Produktname	Hersteller	Lampen- art	FT (°K)	UV-Anteil	Anmerkung
Gro-Lux	Sylvania	FL	n.a.	n.a.	Pflanzen fördernd
Luxline Plus 860	Sylvania	FL	n.a.	n.a.	In Verbindung mit obiger
Aquastar	Sylvania	FL	10.000	UVA (<1%)	Tropenlicht- spektrum
African Lake	TROCAL	FL	5.000	UVA (<12%)	3-Banden
Kongo White	TROCAL	FL	4.000	UV-Stopp	3-Banden
Amazon Day	TROCAL	FL	6.000	UV-Stopp	3-Banden
Super Color plus	TROCAL	FL	4.100	UV-Stopp	
Trocacal HQL	TROCAL	HQL	n.a.	UV-Stopp	Bandenspektrum
HSL-BW	Sylvania	HQL	4.000	n.a.	
Aquarc	Sylvania	HSI	10.000	vorhanden	

Tabelle 8: Übersicht über die unterschiedlichen Aquarienbeleuchtungsmöglichkeiten. Man beachte die stark unterschiedlichen Farbtemperaturen. Hohe Farbtemperaturen mit ihrem stark blau-lastigen Licht werden beispielsweise in der Meerwasseraquaristik verwendet.

3.5.1.3 Reptilienbeleuchtung

Lampen, die zur Reptilienbeleuchtung verwendet werden sind Vollspektrumlampen mit einem relativ hohen UVA und UVB Anteil im Licht.

Produktname	Hersteller	Lampe	FT (°K)	UV-Anteil	Anmerkung
Reptistar	Sylvania	FL	6.500	5 % UVB, 30 % UVA	Blau-grün lastiges Licht, kaum rot
PowerSun UV™		HQL	n.a.	Hoch (UVB, UVA)	UV Angabe in $\mu\text{W}/\text{cm}^2$
DragonLite™		FL (?)	5.300	UVB, UVA	UV Angabe in $\mu\text{W}/\text{cm}^2$
Sunlight	Hobby®	FL	2.683	UVB, UVA	Volles 4-Farbspektrum
Neodymium Basking Spot Daylight	Hobby®	GL	2.520	UVA (?)	UVA-Anteil unwahrscheinlich
Natural Sunlight Lamp	Arcadia	FL	5.600	< 5 % UVB 30 % UVA	Für Amphibien, Geckos, Insekten
D3 Reptile Lamp	Arcadia	FL	6.500	5 % UVB, 30 % UVA	Ähnlich der Reptistar Lampe

Tabelle 9: Übersicht über Reptilienbeleuchtungsmöglichkeiten. Lampen mit starkem UV-Anteil dürfen nicht dauerhaft eingesetzt werden. Hier sind die Herstellerangaben unbedingt zu beachten. Der hier angegebene UV-Anteil bei den Glühlampen ist zweifelhaft.

3.5.1.4 Spezielle Vogellampen

Vogellampen müssen einige Anforderungen erfüllen: sie sollen Tageslichtspektrum mit UVB und UVA-Anteil besitzen und zudem noch flackerfrei ihr Licht emittieren. Die Vielfalt an Vogellampen ist derzeit noch limitiert. Als vogeltauglich werden von den Vogelforen im Internet, neben den speziellen Vogellampen auch Tageslichtlampen wie beispielsweise die Lumilux de Luxe „Biolux“ Lampe der Firma Osram und die Daylight-bue GL der Firma Zoo Med bezeichnet. Andere Halter verwenden wiederum Aquarienlampen, wie die Leuchtstofflampe „Aquastar“ von Sylvania (pers. Mitteilung eines Vogelhalters).

Produkt-name	Hersteller	Lampe	UV-Anteil	Flacker-eigenschaft	Anmerkung
Bird Lamp	Arcadia	FL	12% UVA 2,4% UVB	EVG-Betrieb möglich	In 30cm Abstand anbringen – Betrieb der Lampe in Anlehnung an die Tageszeit
Birdlife Brightlight Spot®	ESU	GL	UVA*	nein (geringe Modulation)	Neodymiumschicht im Gehäuse
Birdlife Nightlight Spot ®	ESU	GL	nein	nein (geringe Modulation)	Nachempfinden des Mondscheins und Wärmelampe
Birdlife Avian lamp	ESU	FL	10% UVA 3% UVB	je nach VG	EVG Betrieb möglich?
Bird Light	OTT-Lite	CFL	n.a.	vorhanden	Nicht dimmbar

Tabelle 10: Übersicht über derzeit verfügbare „Vogellampen“. Vogellampen sind Vollspektrumlampen mit gleichmäßiger Verteilung des Spektrums und einer Farbtemperatur zwischen 5.000 - 5.800 °K. Sie sollten über einen UVA und UVB Anteil verfügen, welches bei einigen aufgelisteten Vogellampen nicht immer gewährleistet wird und daher diese Lampen als „vogelungeeignet“ einzustufen sind. Ausnahme bilden hier die nächtlichen Orientierungslampen. *nach THRUSH 2000 nicht vorhanden

3.5.2 Lampenbeispiele aus Literaturangaben

UV-haltige oder zusammengesetzte Lichtquellen	Hersteller	Elektronisches Zubehör	Literaturstelle
Truelight fluorescent	Full Spectrum Lighting Ltd., High Wycombe, UK	HF ballast	Johnsen et al. 1998
UV black light	UVP, Cambridge, UK	HF ballast	Bennett et al. 1996, Hunt et al. 2001, Pearn et al. 2001
Tungsten halogen lamp, 12V	Poland Ltd.	-	Prescott und Wathes 1999
Truelite	Durotest	HF ballast (Cooper lighting and Security Ltd., Doncaster, UK)	Hunt et al. 2001 Maddocks et al. 2001; Smith et al. 2002
Truelite fluorescent tubes		HF ballast	Maddocks et al. 2001
GretaMacbeth Spectralight II + Black RagUVL-56 lamps	New Windsor, NY San Gabriel, CA	-	Bleiweiss 2004
True-lite tubes	Philips lighting, 5600 JM Eindhoven, NL	HF ballast	Hunt et al. 1999 + 2001, Bennett et al. 1996
CF Philips Ecotone 9W + Philips blacklightblue HID	Philips lighting	-	Sherwin und Devereux 1999
Sylvania Pearl 15W + Philips TLD blacklight blue fluorescent tube	Sylvania/Osram Philips	-	Lewis et al. 2000
F15T8 - CW	General Electric	-	Mitchell 1997

Weiterführung der Tabelle der vorherigen Seite

F20 W/29	General Electric	-	Prescott und Wathes 1999
Osram Dulux EL, 7W + UV-Licht (0.0117W/m ² UVA)	Osram Claude Mixopal	CFL (KVG)	Moinard und Sherwin 1999

Tabelle 11: Auflistung einiger Lichtquellen, die in der Literatur verwendet worden sind um das Verhalten bzw. Federkleid von Vögeln unter UV-licht Bedingungen zu untersuchen. Zum einen wurden sogenannte Vollspektrumlichtquellen verwendet, zum anderen Kombinationen aus einer Lichtquelle mit dem für das menschliche Auge sichtbaren Bereich des Lichtes, und aus einer zusätzlichen UV-Lichtquelle. In der Regel wurden „HF ballasts“ (entspricht dem elektronischen Vorschaltgerät mit > 30 KHz) bei den Leuchtstofflampen verwendet.

Aufgelistet (Tab. 11) werden Lichtquellen, die in den Artikeln zur Untersuchung der Verhaltensweisen von Vögeln unter UV-Licht im Vergleich zu den UV-defizienten Begebenheiten publiziert wurden. Die Art der Lampenanwendung bei diesen Versuchen an Vögeln kann ersatzweise zu den echten „Vogellampen“ eingesetzt werden. Truelite Leuchtstoffröhren, die unter MADDOCKS et al. 2001 Verwendung fanden, besitzen laut Literaturangabe 7,1% UV-Licht am Gesamtspektrum. Nach SHERWIN und DEVEREUX 1999 strahlt die Philips Blacklight Blue als Entladungslampe UV-licht bei einer maximalen Wellenlänge von 360 – 370 nm aus. Simultaner Betrieb von UV-Lampen (wie z. B. Schwarzlichtlampen) ergänzen das Spektrum von uv-defizienten Lampen.

3.5.3 Monochromatische Lampen

3.5.3.1 Farblampen

Monochromatisches Licht kann je nach Lampentechnologie auf unterschiedlichste Weise künstlich erzeugt werden. Die Art der Gaszusammensetzung und

Fluoreszenzanregung der Phosphorbeschichtung, die Dotierung des Halbleitermaterials und das Anbringen von Filtereinheiten beeinflussen die Lichtfarbe. Glühlampen, Halogenlampen und Leuchtdioden sind als monochromatische Lichtquellen auf dem Markt etabliert und sind technisch leicht zu realisieren. Bei den Entladungslampen stellte dieses bis vor kurzem allerdings noch Schwierigkeiten dar. Leuchtdioden können anhand eines bestimmten Halbleitermaterials ein enges Spektrum an Licht mit starker Intensität erzeugen und existieren somit in den abstraktesten Bezeichnungen (z. B. hyper-red, pure-green, super-orange). Glühlampen strahlen einfarbiges Licht durch eine spezielle, einfarbige Beschichtung ihres Glasbrennkolbens aus. Hierbei entstehen allerdings hochgradige Verluste in der Lichtausbeute und zusätzliche Einbußen im Wirkungsgrad (z. B. Osram Decor, 25 W, Energiestufe G, mit den Farben: Blau 0,16 lm/W; Grün 0,4 lm/W; Rot 0,28 lm/W; Orange 0,72 lm/W). Monochromatische Leuchtstofflampen werden durch spezielle Filterfunktionen im Glasmantel erzeugt. Beispiele für farbige Kompakt-Leuchtstoffröhren aus dem Hause Osram sind die DS 9/66 Grün (550 nm), DS 9/67 Blau (430 nm) und die DS 9/60 Rot (620 nm). Farbige Leuchtstoffröhren der Firma Philips tragen die Bezeichnung TL-D mit der jeweiligen dazugehörigen Farbe rot, gelb, grün und blau. Hochdruckentladungslampen wie die MH-T Colour Pro Lampe von Philips strahlt ein farbiges Licht hoher Intensität aus und ist in den Farben grün, blau und violett vorhanden. Eine spezielle Form von monochromatischen Lampen sind die Spektrallampen, die in der Optik, Strahlungsphysik, Spektroskopie, Chemie und Medizin angewendet werden.

Den monochromatischen Lampen werden in dieser Arbeit auch die Infrarotstrahler und UV-Lichtquellen zugeordnet, da sie streng genommen ebenfalls „einfarbiges“, obwohl für den Menschen unsichtbares Licht darstellen.

3.5.3.2 Infrarotstrahler

Infrarotlampen finden unter anderem Verwendung als Wärmequelle in der Tieraufzucht, oder als Lampe zur gezielten Lichttherapie beim Mensch. Der Wärmestrahler SICCATHERM® von Osram und IR 150R von Philips können in der Aufzucht von Geflügel, Ferkeln, Kälbern und Fohlen benutzt werden. Durch den

Einsatz von Rotfiltern im Gehäuse wird das rote Licht herausgenommen und die Lampe strahlt Wärme und kein Licht mehr aus.

3.5.3.3 UV-Licht Lampen

UV-Licht besitzt eine große Vielfalt an physikalischen und biologischen Wirkungsweisen und der Einsatz von UV-Lampen kann dementsprechend stark variieren. Langwelliges UVA-Licht kann in der Archäologie, im Bankwesen, in der Kriminaltechnik, in der Medizin, als Spezialeffekt im Theater und in vielen anderen Einsatzbereichen genutzt werden. UVB-Licht, als spektrale Komponente für die Vitamin D-Synthese, ist in einem hohen Anteil in Reptilienlampen vertreten. Das UVC-Licht ist eine sehr aggressive Strahlung und dient beispielsweise der Entkeimung von Räumen. Sachgerechter Umgang ist besonders bei der Verwendung von UVC- und UVB-Strahlern erforderlich. Liegt ein hoher Anteil an UVA-Strahlung vor, sollte man insbesondere Haut und Augen davor schützen. Die UV-Licht Angaben sind bei einigen Herstellern in Prozent an dem Gesamtspektrum, oder in der Einheit $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ angegeben. Die Einheit $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ ist die Einheit für die Strahlungsstärke der Lampe und variiert analog zur Lichtintensität je nach Entfernung zur Lichtquelle und mit der Betriebsdauer. Streng genommen ist die Angabe in Strahlungsstärke ein besseres Maß für den UV-Anteil einer Lampe. Überprüfen kann man die Strahlungsstärke durch die Verwendung von UV-Radiometern (siehe Kapitel 3.8.4). Die Messung des UV-Gehalts (W/m^2) sollte unbedingt bei den Lampen mit prozentual angegeben UV-Anteil erfolgen.

Das Licht der Schwarzlichtlampen bewegt sich im ultravioletten Nahbereich und ist für den Menschen sichtbar. Es handelt sich streng genommen nicht um eine monochromatische UV-Lampe, da sie sowohl UVA-Anteil als auch violette Strahlung emittiert.

Produktname	Hersteller	UV-Anteil	Anwendung	Anmerkung
Ultramed	Osram	UVB (10W) UVA (82W)	Kosmetik Bräunung	Kein reiner UV-Strahler (+ sichtbares Spektrum)
HQV	Osram	300 – 400 nm	Fluoreszenz-anregung	Werkstoffprüfung und Analyse
HNS®	Osram	UVC	Entkeimung	Haut und Augen vor Strahlung schützen
Woodsche Lampe		UVA	Fluoreszenz-anregung	Nickeloxid Filter ggr. violette Strahlung
UV Kompakt 23W	Hobby®	UVB UVA	Reptilien-UV-lampe	7.200 °K, 650 lm; als Ergänzung zu Breitspektrum-lampen
UV Sun Lux 160W	Hobby®	UVB UVA	Reptilien-UV-lampe	4.490 °K, 1.746 lm
U.V. Lamp	Westron	UVC, B + A (UV Angabe in $\mu\text{W}/\text{cm}^2$)	Therapie-Licht	Beinhaltet auch Anteil an sichtbarem Licht
TL-D Blacklight blue	Philips	UVA	Fluoreszenz-anregung	Schwarzlichtlampe
TL / 10 UV-A	Philips	UVA : UVB = 1000:1	u.a. Insektenfalle	80 - 100 Watt
F40BL / BLB	Sylvania*	310 - 390 nm	Insektenfalle	40 W

Tabelle 12: Beispiele für UV-Licht Entladungslampen

*Das Lampenfabrikat der Fa. Sylvania wurde in der Versuchsanordnung von HOGSETTE et al. 1997 betrieben, um schädliche Auswirkung dieser Lichtquelle in 2 m Entfernung von Legehühnern zu testen. Über eine andauernde Betriebszeit von 6 Monaten zeigten sich keine gesundheitsschädlichen Auswirkungen.

3.6 Elektronisches Zubehör für Lampen

3.6.1 Allgemeines

Elektronische Zusatzgeräte, wie beispielsweise die Vorschaltgeräte (VG), dienen dazu die erforderliche Spannung und den Wechselstrom der diversen Lampentypen mit ihren unterschiedlichen Lichttechnologien aufzubauen und betriebsbereit zu machen. Als Schutzvorrichtung gegen Stromunregelmäßigkeiten und Überlastungen fungieren diese gleichzeitig auch als Energiesparer und verlängern die Betriebsfähigkeit der Lampen. Zudem beinhalten diese elektronischen Geräte Temperatursensoren, die am Ende der Laufzeit eine starke Überhitzung der Lampe verhindern. Die Geräte sind unter stetiger Weiterentwicklung. Ziel ist es, diese Zusatzgeräte möglichst in komprimierter, chipgroßer Form herzustellen (RIBARICH 2004). Man unterscheidet bei den VGs hauptsächlich zwischen Startern, KVG, EVG, Gleichrichtern und Transformatoren. Es gibt noch eine Reihe an weiteren zusätzlichen elektronischen Applikationen, die unter den Internetseiten von der Power Electronics Lighting Technologies nachgelesen werden können. Software-Applikationen sind verfügbar, wie zum Beispiel das Ballast Designer V4.0 Programm, die das Zusammenstellen des Vorschaltgeräts für Leuchtstofflampen, je nach Anwendungsbereich vereinfachen (zu finden unter www.powerelectronics.com und www.irf.com).

3.6.2 Starter / Glimmzünder

Der Glimmzünder besteht aus einem Bimetallstreifen mit Schalterfunktion und wird als externe Einheit in einem zylindrischen Aluminiumgehäuse mit 2-Stiftsockel untergebracht. Er ist in den Vorschaltgeräten der Leuchtstofflampen unerlässlich, da er diesen zur Zündung verhilft. Im Prinzip handelt es sich hierbei um einen zeitverzögerten Schalter mit folgender Arbeitsschrittfolge: 1.) geschlossen, 2.) Bildung einer Elektronenwolke, 3.) Öffnung und 4.) Entweichen der Elektronenwolke. Die Elektroden werden zunächst unter einer hohen Spannung erhitzt und es baut sich eine Elektronenwolke auf, die als Entladungsfunke agiert und dann das Füllgas

(z.B. Quecksilberdampf) ionisiert und entlädt. Gerade bei den KVGs/VVGs kann es beim Einschalten zum anfänglichen Flackern des Lichts kommen, da das kalte Entladungsgefäß öfters gezündet werden muss, bis sich eine stabile, gleichmäßige Entladung einstellt. Nach der Zündung liegen eine geringere Spannung (Brennspannung) und ein geringerer Widerstand in der Lampe vor. Das VG übernimmt nun die weitere Regulierung der Spannungsverhältnisse. Es sind in den USA spezielle Leuchtstofflampen vorhanden, die entsprechend starterlos gezündet werden können. Bei der europäischen Netzspannung von 230 V werden beim starterlosen Betrieb allerdings andere aufwendige technische Hilfsmittel nötig (ELEKTRONIK-KOMPENDIUM.de 2005).

3.6.3 Transformatoren (Trafos)

Trafos werden verwendet, um die Netzwechselspannung auf die benötigte Betriebswechselspannung des Gerätes herunter oder herauf zu fahren. Im Gleichstrombetrieb unterliegt die Umformung der Spannung einem höheren Energieverlust (HARMS 1994). Die Spannungstransformation wirkt sich gleichzeitig umgekehrt proportional auf den Strom aus. So wird beim herunter transformieren der Spannung der Strom erhöht und umgekehrt. Benötigt werden diese Trafos bei den Halogenlampen damit sie im Niedervoltbereich zwischen 11,2 und 11,7 V arbeiten können. Außerdem führen die Transformatoren zur galvanischen Isolierung der Halogeneinrichtung und verhindern somit elektrische Schocks bei Kontakt (RIBARICH 2004). Transformatoren sind ebenfalls in Phasenschnittdimmern und in Vorschaltgeräten als Bauelement vorhanden. Auch Geräte aus den USA, die mit 110 Volt arbeiten, können durch vorschalten eines geeigneten Transformators in Europa bei 230 V betrieben werden.

3.6.4 Vorschaltgeräte für Entladungslampen

Die Steuerung des Elektronenflusses in Entladungslampen wird von Vorschaltgeräten (VGs) übernommen. Ohne Vorschaltgerät ist die Leuchtstofflampe nicht betriebsfähig, da der Strom ins Unermessliche steigt und der Wendel verdampft. Weiterhin würde sich im ungezügelten Betrieb ein so hoher Innendruck in der Lampe aufbauen, der den Glaskolben zerspringen lässt. Man unterscheidet bei den VGs für die Leuchtstofflampen zwischen konventionellen (KVG), verlustarmen (VVG) und elektronischen Vorschaltgeräten (EVG).

3.6.4.1 Konventionelle und verlustarme Vorschaltgeräte (KVG / VVG)

KVGs bestehen aus einem mit Kupferdraht umwickelten Eisenkern und werden gemeinhin auch als Drosselspulen bezeichnet. Das Vorschaltgerät baut zusammen mit dem Starter eine hohe Spannung auf, die spontan an den Lampenwendel abgegeben wird. Dieser Lampen-Kaltstart ist durch ein metallisches Brummen beim Einschalten zu hören und liefert einen Hinweis auf den Betrieb der Lampe mit einem KVG. Im Betrieb erhitzt sich die Drosselspule durch den induktiven Widerstand und führt zu unerwünschten Energie- und Leistungsverlusten. Die VVGs sind den KVGs ähnlich und stellen lediglich eine technische Erweiterung mit geringerer Verlustleistung dar (ELEKTRONIK-KOMPENDIUM.de 2005). Die Verlustleistung von KVGs beträgt ca. 23 % und die der VVGs ca. 15 %. Aus diesem Grund werden ab 2008 diese VGs vom Markt genommen und nicht mehr installiert. Bereits ab 2002 gilt EU-weit ein Verbot für den Einsatz von KVGs der Energieeffizienzklasse D, und VVGs der Klasse C dürfen ab November 2005 nicht mehr in den Verkehr gebracht werden.

KVG/VVGs arbeiten analog zur Wechselstromfrequenz des Netzes (Netzfrequenz) – in Europa demnach bei 50 Hz. Das bedeutet, dass die Lampe in Abhängigkeit von der Richtungsänderung des Stroms 100mal pro Sekunde gezündet wird. Für die mit dem Vorschaltgerät betriebene Entladungslampe bedeutet das eine abwechselnde Hell- und Dunkelphase alle hundertstel Sekunde. Die Flickermodulation bei diesem VG-Betrieb liegt je nach Gasentladung zwischen 35 – 95 %, d. h. es entstehen hier

dementsprechend unterschiedlich starke Leuchtdichteunterschiede. Mit Hilfe des Duo-Schaltungs-Prinzips können konventionell betriebene Lampen phasenversetzt geschaltet werden. Damit erreicht die eine Lampe ihre maximale Spannung, in der Zeit wo sich die andere in der Nullspannungsphase befindet. Das Problem der Flickermodulation wäre somit umgangen.

3.6.4.2 Elektronische Vorschaltgeräte (EVG)

Diese stellen die Vorschaltgeräte der Zukunft dar und arbeiten um einiges wirtschaftlicher, lampen-schonender und betriebssicherer als die oben genannten KVGs. Die Verlustleistung beträgt ca. 7,5 % und die Zündung der Lampe erfolgt durch einen so genannten Warmstart (d. h. der Wendel wird vorher erhitzt und dann erst gezündet). Der spezielle Starter ist im EVG integriert und kann dementsprechend nicht wie beim KVG ausgetauscht werden. Im Gegensatz zu konventionellen Vorschaltgeräten arbeiten EVGs für Leuchtstoffröhren in einem Frequenzbereich von über 30 kHz und das Licht wird dadurch „flackerfrei“ und gleichmäßig ausgestrahlt. Dimmbare EVGs (z. B. Quicktronic von der Fa. Osram oder HF Regulator Touch and Dim von der Fa. Philips) erlauben zudem ein stufenloses und flackerfreies dimmen der Leuchtstofflampen. Kompakt-Leuchtstofflampen mit integriertem DIM-EVG werden erst ab 3 % ihrer Lichtleistung gedimmt. In der Regel werden erst Lampen ab 18 Watt Leistung dimmbar, da darunter die Lichtstromabsenkung weniger sinnvoll erscheint (Walter Hueck, Fa. Osram, persönl. Mitteilung).

Die Hochdruckentladungslampen (HID) werden mit EVGs betrieben, die bei 130 Hz pulsieren. Das Licht könnte auch bei dieser Lampentechnologie als Stroboskop von flickersensitiven Tieren wahrgenommen werden. Neben der Aufrechterhaltung eines konstanten Elektronenflusses, liefern die HID-EVGs zusätzlich noch die benötigte hohe Zündspannung von 3 - 4 kV.

Eigenschaft	KVG	EVG
Flimmerfreies Licht / hoher Lichtkomfort	Nein; Netzfrequenz = Arbeitsfrequenz	ja
Flackerfreier Start	nein	ja
Stroboskopeffekt	ja	nein
Energieersparnis zum KVG		ca. 30 %
Eigenerwärmung	groß	gering
Abhängigkeit von Netzschwankungen	stark	gering
Gleichstrombetrieb (Notstrom)	nicht möglich	möglich
Magnetische Störinduktion	groß	gering
Einschaltstrom	groß	gering
Verdrahtungsaufwand	groß	gering
Benötigte Komponenten	Starter, Kondensator, Drossel	EVG
Dimmbar	nein	ja
Lampenlebensdauer (T8) zum KVG		Über 50%
Umweltbelastung	Höherer CO ₂ , SO, NO Ausstoß	gering

Tabelle 13: Gegenüberstellung der Eigenschaften von EVGs gegenüber den konventionellen VGs für Leuchtstofflampen.

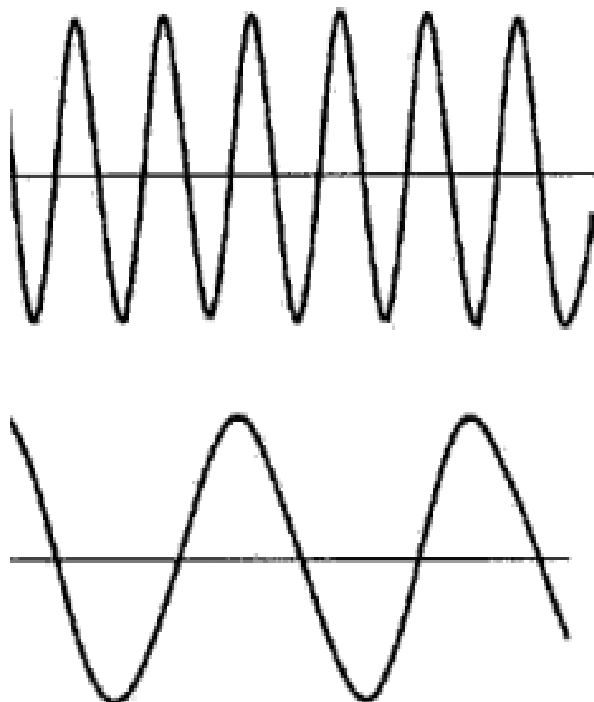


Abbildung 22: Schematische Darstellung des Verhaltens der Wechselstromfrequenz bei einem EVG (oben) im Vergleich zu einem KVG (unten). Beim KVG ist die Netzfrequenz (50Hz) gleich der Betriebsfrequenz und eine Sinuskurve durchläuft die Null-Volt Linie 2mal in 20 ms, bzw. 1mal in 10 ms. Das EVG arbeitet höher frequent (30 - 50 kHz) und das Licht flackert einmal pro zehntausendstel Sekunde.

In der Ziervogel- und Wirtschaftsgeflügelhaltung ist die Flackereigenschaft von Entladungslampen nicht erwünscht. Hier bieten mittlerweile einige Firmen schnell installierbare elektronische Vorschaltgeräte an (Tabelle 14). Generell ist beim Hersteller nachzufragen, ob die Lampen mit einem DIM-EVG betrieben werden können oder nicht.

Firma	DIM-EVG?	Anmerkung
HATO Lighting Systems	wahlweise	hermetisch abgedichteter Hartglaskörper, Staub- und Wasserdicht, bis zu 55.000 Stunden betriebsfähig
Arcadia Betriebseinheit	?	Für T5 / T8, externe Fassung mit Zuleitung
Revocon EVG Set (Revolux)	?	Sehr schnelle Installation, erhöhte Lebensdauer der Leuchtstofflampe um das 3fache
ORION Adaptoren (Ein Hashofet)	wahlweise	Für firmeneigene Produkte, 90.000 Stunden betriebsfähig, Abmessungs- und Positionierungsanleitung für den Stall, Feuchtigkeit und Staub beständig.
Osram	wahlweise	Quicktronic, DALI Adressierung
Philips	wahlweise	HF-Regulator, DALI Adressierung, Dimmt erst ab 3 %
Tridonic.Atco	wahlweise	

Tabelle 14: Hersteller von EVGs

3.6.5 Gleichrichter

Gleichrichter wandeln den elektrischen Wechselstrom in Gleichstrom um. Die Pole der Spannungsquelle bleiben unverändert positiv und negativ, und der Strom bewegt sich dadurch nur in eine Richtung. Die Stromflußrichtung wird daher als Durchlaßrichtung und die Gegenrichtung als Sperrichtung bezeichnet. Es gibt verschiedene Gleichrichtertypen und Bauarten, die ebenfalls einer stetigen Weiterentwicklung unterliegen. So existieren Quecksilberdampfgleichrichter, oder auch Halbleitergleichrichter in Form von Selen-Plattengleichrichtern. Verwendet

werden heutzutage allerdings Siliziumdioden, die im Gegensatz zu den Halbleiterdioden (siehe LED) eine höhere Strombelastbarkeit besitzen. Die Gleichrichtertypen definieren sich aus ihrer Halbwellennutzung beim Wechselstrom. Bei Einweggleichrichtungen wird die negative Halbwelle des Wechselstroms unterdrückt, während bei den Zweiweg- oder Doppelweggleichrichtungen zur positiven Halbwelle auch die negative genutzt wird (Quelle: www.pit.uni-tuebingen.de, WIKIPEDIA 2005). Dabei arbeitet die Zweiweggleichrichtung verlustärmer. Eine technische Erweiterung der Zweiweggleichrichtung ist die Brückengleichrichtung oder Graetzschaltung (ELEKTRONIK-KOMPENDIUM.de 2005).

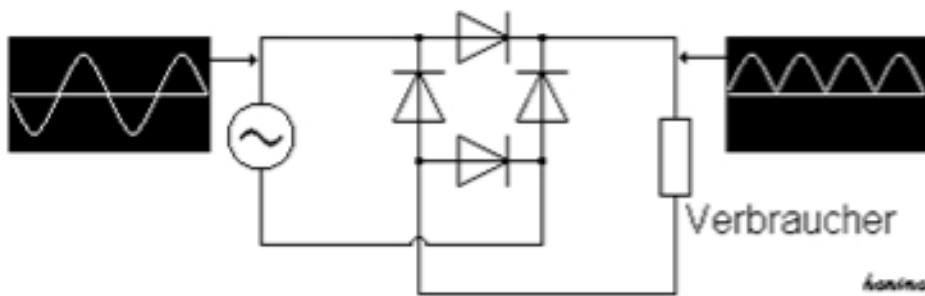


Abbildung 23: Einweggleichrichtung (bestehend aus einer Diode \rightarrow I-). Der Strom folgt der Halbschwingung der Wechselspannung und führt zu einer pulsierenden Gleichspannung. Quelle: Elektronik-Kompodium.de

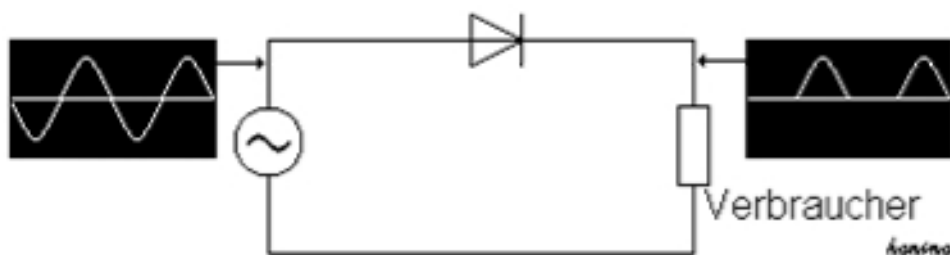


Abbildung 24: Dioden-Schaltung nach Graetz. Quelle: Elektronik-Kompodium.de

Die entstandene, pulsierende Gleichspannung muss in den meisten Fällen geglättet werden. Hierzu ist ein Ladekondensator nötig (Quelle: www.pit.uni-tuebingen.de). Gleichrichter finden ihre Verwendung unter anderem in der Lampenindustrie und fungieren dort als Vorschaltgeräte, die zum Teil in den Lampen schon integriert sind,

oder eben vorgeschaltet werden. Transformatoren im Wechselstrombetrieb belasten die Umwelt durch Elektrosmog und werden durch Umwandlung in Gleichstromtransformatoren dahingehend optimiert. Lampen, die ihre Energiequelle aus Batterien, Akkumulatoren und Solarzellen erhalten, benötigen keinen Gleichrichter, da sie bereits Gleichstrom liefern. Durch den Einsatz von Gleichrichtern kann bei den Leuchtstofflampen die unerwünschte Lichtpulsation umgangen werden. In der Regel gilt die Gleichrichtertechnik allerdings als überholt und als Energie verschleißend. In der Literatur (u.a. JOHNSEN et al. 1998, BENNETT et al. 1996, HUNT et al. 1999 und 2001, PEARN et al. 2001, SMITH et al. 2002, MADDOCKS et al. 2001) werden daher auch für den Gleichlichteffekt die Leuchtstofflampen mit EVGs betrieben. Unter Gleichrichterbetrieb gekoppelt mit einem Phasenschnittdimmer ist es möglich Lampen in ihrer Helligkeit zu regeln.

3.6.6 Dimmer

Mit Dimmen bezeichnet man in der Lichttechnik allgemein die Veränderung der Beleuchtungsstärke einer Lichtquelle (Walter Hueck, Fa. Osram, pers. Mitteilung). Die Phasenschnittdimmer in magnetischen Transformatoren führen zur Abnahme des Stromverbrauchs und gewährleisten somit eine geringere Lichtleistung der Temperaturstrahler und LEDs. Allerdings erfahren diese durch die Herabsetzung des Lichtstroms auch Einbußen in ihrer Lichtqualität (Farbtemperatur und CRI sinken). Während es für die Temperaturstrahler keine großen technischen Anforderungen an das Dimmen gibt, ist dieses bei den Lumineszenzstrahlern technisch aufwendiger. Ältere Dimmer funktionieren über einen einfachen Widerstand, der jedoch dazu führt, dass zusätzlich Energie durch Wärmeentwicklung verloren geht. Besonders in der Geflügelhaltung wird gerne die Option zur Helligkeitsregulierung der Beleuchtungsanlagen eingeräumt, um das Lichtprogramm genau an die Erfordernisse der Leistungsperiode anzupassen, oder um zusätzliche Schäden durch aggressives Bepicken zu vermeiden.

Dimmen von Glühbirnen:

Dieses geschieht über das Prinzip der Phasenanschnittsteuerung, wobei der Wechselspannungsverlauf länger auf der Null-Volt-Linie ruht (ca. 5 ms), dafür aber schneller fällt bzw. steigt. Der Vorteil für die Glühlampe ist, dass sie bei kontinuierlichem Dimmbetrieb eine höhere Lebensdauer erreicht. Negativ ist, dass bei dieser Technik hohe Frequenzen im Megaherzbereich erzeugt werden und aufwendige Entstörungsmaßnahmen nötig sind. Durch Anbringen eines Dimmer-Filters können die Störfrequenzen behoben werden.

Dimmen von Halogenlampen:

Ist technisch mit den Glühlampendimmern zu vergleichen und erfolgt über eine Phasenanschnittsteuerung mit Zündimpuls-Überwachung. Im Betrieb mit mittlerer Leistung nimmt die Lebensdauer der Lampen jedoch stark ab, da der Wolfram-Halogen-Recyclingprozess gestört wird. Das Wolframatom kann nicht mehr an den Wendel zurückgelangen sondern schlägt sich am Kolben nieder. Hierbei wird der Glühwendel schneller verbraucht (Quelle: www.dohse-aquaristik.de).

Dimmen von Entladungslampen:

Hierzu benötigt man spezielle elektronische Vorschaltgeräte mit einer so genannten 1 - 10 V Schnittstelle (WIKIPEDIA 2005). Es handelt sich um einen elektrischen Widerstand, der das Licht heller und dunkler regelt. Die Leuchtstofflampen erfahren durch das Dimmen keinerlei Einbußen in ihrer Lebensdauer, ihrem Lichtspektrum und ihrer Flackereigenschaft. Die meisten Kompaktleuchtstofflampen (CFL) sind nicht dimmbar, da sie kein geeignetes EVG-DIM Zündgerät in ihren Sockel installiert haben. Eine Ausnahme ist die CFL von Megamann. Durch Koppelung mit einer dimmbaren Lichteinheit kann die Helligkeit von nicht-dimmbaren Leuchtstofflampen extern geregelt werden.

3.7 Technische Hilfen zur Erzeugung reeller Lichtverhältnisse

Die Nachahmung von natürlichem Licht ist nur bedingt realisierbar, denn Sonnenlicht nachempfinden bedeutet: eine hohe Strahlungsstärke zu erzeugen, die relative spektrale Energieverteilung innerhalb des Tages und somit die Farbtemperatur des Lichtes zu verändern, Gleichmäßigkeit der Lichtemission zu realisieren, sowie Sonnenauf- und Untergang zu simulieren.

3.7.1 Realisierung hoher Strahlungsstärken

Das Sonnenlicht am Mittag bei 50° N-Breite beträgt auf der Erdoberfläche durchschnittlich 200 W/m² und kann teilweise auf 1 kW/m² ansteigen. Leuchtstofflampen mit bereits hoher Lichtausbeute liegen im Schnitt bei 70 lm/W. Bei einer 30 Watt Lampe bedeutet das, dass der Lichtstrom bei 2.100 Lumen liegt. Das Verhältnis zwischen Lumen (als Lichtstrom) und Watt (als Strahlungsstärke) liegt bei 683 Lumen pro Watt bei der maximalen spektralen Empfindlichkeit des Menschen für Licht einer Wellenlänge von 555 nm (Quelle: Gigahertz-Optik 2005, Light-Measurement Solutions 2004). Vereinfacht dargestellt entsprechen 2.100 Lumen demnach knapp 3 Watt, also gerade mal ein 70tel der tatsächlich benötigten Strahlungsstärke für Sonnenlicht. Aus dem Rechenbeispiel wird ersichtlich, dass eine künstliche Erzeugung von diesen hohen Wattzahlen pro m² Fläche schwer zu realisieren ist. Auch die enorme Wärmeentwicklung von Kunstlichtlampen unter dem hohen Leistungsbetrieb (> 100 W) ist hier zu Bedenken. Möglicherweise wird bei Fortschreiten der LED-Technologie diese Anforderung erreicht. Der Einsatz von Reflektoren als Lichtbündler steigert die Lichtintensität um bis zu 50 %. Demnach erhält das Lampenbeispiel von vorhin 4,5 W an Strahlungsstärke. Durch eine geschickte Kombination und Anbringungsart der Lampen erzielt man ebenfalls höhere Lichtausbeuten. In der Tierhaltung könnte man beispielsweise weiße LEDs und Leuchtstofflampen so anordnen, dass die weißen LEDs in Tiernähe angebracht werden und die Leuchtstofflampen eine gleichmäßige Verteilung des Lichtes sowie den nötigen UV-Anteil und Tageslichtcharakter gewährleisten.

3.7.2 Änderung der Farbtemperatur

Da das Tageslicht unterschiedliche Farbtemperaturen im Tagesverlauf annimmt, oder auch je nach den äußeren Klima- und Faunabedingungen sich anders darstellt, scheint es ebenfalls sinnvoll dieses künstlich rekonstruieren zu wollen. Einsatz findet dieses bereits in Krankenhäusern, wo durch entsprechende Farbkombinationen und Farbintensitäten ein unterschiedlich weißes Licht erzeugt wird. Dieses beruht auf dem RGB-Prinzip. Das heißt auf die additive Farbmischung der Grundfarben rot, grün und blau in verschiedenen Helligkeitsstufen. Mehr Blauanteil gibt ein kälteres Licht (über 6.000 °K) und entspricht dann dem Morgenlicht. Durch ein Lichtmanagementsystem wird die Farbtemperatur-Steuerung elektronisch geregelt und kann auch vorprogrammiert werden (Günther Volz, SZ, Nr. 281, 2004). Allerdings handelt es sich beim RGB-Prinzip um ein 3-Banden-Spektrum, welches mit seinem lückenhaften Lichtspektrum dem Tageslichtcharakter in seiner spektralen Kontinuität nicht nachkommt.

Die Änderung in der Farbtemperatur kann technisch neben der additiven Lichtfarbmischung auch durch Subtraktion spektraler Komponenten aus dem weiß empfundenen Licht entstehen. Das Herausnehmen bestimmter Anteile am Spektrum wird durch Lichtfilter realisiert. Allerdings sind diese Filter in der Regel so gebaut, dass sie in der Regel den kompletten Anteil der Wellenlänge herausnehmen und man steht wieder vor dem Problem der Lückenbildung im Spektrum. Die Filter unterteilt man in so genannte Interferenzfilter – diese reflektieren und „stören“ das ungewollte Spektrum und man erhält eine enge Eingrenzung der Strahlenbandbreite („narrow band filter“) – und in Absorberfilter – diese absorbieren das ungewollte Spektrum und werden auch als „wide band filter“ bezeichnet. Die so genannten cut-off Filter absorbieren alle Wellenlängen unter dem Filterbereich und lassen nur den Wellenlängenbereich darüber passieren (= long-pass cut-off Filter). UV-cut-off Filter sind Filter, die das UV-Licht und die darunter liegenden Wellenlängen herausnehmen, dafür aber die oberen Anteile passieren lassen (z.B. Lee 226 UV-Filter). Allerdings ist zu beachten, dass die Filter nur eine begrenzte Dauer funktionieren (UV-Filter mit einer Lebensdauer von ca. 4.000 Stunden) und nicht unendlich lange einsetzbar sind. Breitbandfilter können durch die Filterdicke, und Interferenzfilter durch Aneinanderreihung mehrerer dünner Lagen in ihrer

Filterfunktion beeinflusst werden. Durch geschickte Kombination dieser Filtertypen kann das Spektrum sehr eng eingegrenzt werden.

3.7.3 Gleichmäßigkeit der Lichtemission

Eine Gleichmäßigkeit der Lichtemission ist durch den Betrieb von flackerfreien Lampen und durch eine gleichmäßige Verteilung der Lichtquellen im Raum gegeben. Anhand spezieller Computer-Programme, oder mit Hilfe einiger einfachen Rechenmodelle (ODERKIRK 2002, WINELAND 1992) ist es möglich, die Lampenverteilung zu berechnen, die eine gleichmäßige Beleuchtungsstärke in jedem Winkel des Raumes gewährleistet. Die Reflektion der Wände und anderer reflektierenden Körper müssen allerdings mit einbezogen werden. In Gebäuden mit Sonnenlichteinstrahlung werden weitere technische Steuerungssysteme erforderlich, die durch Tageslichtmessungen die Beleuchtungsstärke und spektrale Zusammensetzung des Kunstlichtes dem Tageslicht angleichen und konstant halten (z.B. Lux-Mate der Firma Zumtobel).

3.7.4 Simulation des Sonnenauf- und Sonnenuntergangs

Beim Sonnenuntergang nimmt natürlicherweise die Farbtemperatur ab und die Temperaturstrahler, als Miniatur-Sonnenimitatoren, erfahren eine gleiche spektrale Änderung beim Dimmvorgang. Speziell für FL entwickelte Sonnenlichtimitatoren sind beispielsweise der Automatik-Dimmer ADZ-L und Sunlight Simulator SLS-4 von iLOX®. Erst genannter beinhaltet ein EVG und wechselt im Dimmbetrieb auf Glühlampenlicht um. Automatisiert wird dieser Vorgang durch eine integrierte Zeitschaltuhr.

3.7.5 Sonnenlichtdurchlässiges Material

Die Kombination von Kunstlicht und natürlichem Tageslicht in der ansonsten geschlossenen Stallhaltung führt zu Problemen im Hinblick auf die gleichmäßige Verteilung des Lichtes im Raum. Zudem ist der Grad der UV-Durchlässigkeit je nach Fensterglas unterschiedlich stark ausgeprägt. Tageslichtspektrum durchlässige Folien, die zur Dachkonstruktion verwendet werden, liefern hier möglicherweise Abhilfe. Diese textilen Baustoffe werden immer häufiger in der Architektur (Quelle: www.edenprojekt.com, www.itg.uni-hannover.de/forschung/index.htm) verwendet und zeichnen sich durch ihre Luft- und Lichtdurchlässigkeit, durch ihre Stabilität und durch den selbstreinigenden Effekt aus. Die Ethylen-Tetrafluor-Ethylen (ETFE)-Folie weist neben ihrer Durchlässigkeit für das gesamte UV-Spektrum eine hohe Witterungsbeständigkeit und eine starke mechanische Belastbarkeit auf (FOILTEC.de 2005). Das Sonnenlicht wird je nach Folieneigenschaft, der Anzahl der Lagen und der Farbgebung der Folien in seinem Spektrum beeinflusst. Transparente Polyethylenkunststoffe garantieren ein unverändertes Tageslichtspektrum, mit einer Transmission des Lichts um 90 %. Ausreichende Wärmedämmung und Belüftung wird durch die Konstruktion von Luftkissensystemen erreicht. ETFE-Folien und deren Leichtbauweise sind bereits in München im Tierpark Hellabrunn (Dschungelzelt) und in der Allianz Arena eingesetzt worden. Besonders gerne finden sie auch Verwendung in botanischen Gärten. Weitere UV-durchlässige Folien (UV Plus, Planilux Diamant, Planilux) sind in den Gärtnereien schon seit längerem im Einsatz, da sie neben dem Pflanzenwachstum auch für die Blüten- und Blattfärbung der Pflanzen förderlich sind (Quelle: www.itg.uni-hannover.de/forschung/index.htm). Der Einsatz dieser Folien im Stallbau gewährleistet eine gleichmäßige Verteilung des Lichtes im Raum bei hoher Lichtintensität und einem angemessenen UV-Gehalt.

3.8 Lichtmessgeräte

Anhand von Lichtmessgeräten ist es möglich das Licht quantitativ, entweder in seinem Gesamtspektrum (Photometer oder Radiometer), oder in seinen Einzelkomponenten zu messen (Spektrometer, Wellenlängendetektoren). Die Herstellerfirmen von Lampen geben in ihren Produktkatalogen die spektrale Zusammensetzung des ausgestrahlten Lichtes zwar an, aber die tatsächlich ankommende Strahlung kann je nach Innenarchitektur der Behausung und Lampenanbringung stark abweichen. Ebenso ist es mit zunehmendem Betrieb der Lampe nötig, das Spektrum und die Lichtintensität wiederholt zu kontrollieren. Die Lichtdetektoren erhalten ihre spektrale Sensitivität durch den Einbau von bestimmten Lichtfiltern. Die Photozelle, als lichtquantempfindliche Einheit, detektiert dann das transmittierte Spektrum (YORKU.ca 2005).

3.8.1 Spektrometer

Spektrophotometer bzw. Spektroradiometer dienen dazu, die spektrale Zusammensetzung von entweder Licht reflektierenden Strukturen, oder Licht aussendenden Quellen bzw. Oberflächen zu messen. Anders als beim Spektroskop wird hier das Spektrum nicht nur zerlegt, sondern auch durch einen Strahlungsdetektor (Fotozellen, Fotomultiplier, Halbleiterdetektoren) quantitativ erfasst. Der Abstand und der Winkel zum messenden Objekt sind wichtige Parameter für die Messgenauigkeit und finden sich in der Bedienungsanleitung der Geräte wieder. Durch diese quantitative Lichtfarbenmessung lässt sich auch die Farbtemperatur ermitteln.

Spektrophotometer benötigen zum einen eine Lichtquelle, die das zu messende Spektrum der Reflektion umfasst und zum anderen eine weiße Standard-Referenzlichtquelle oder Oberfläche (Bariumsulfat white standard, BLEIWEISS 2004). Mit Hilfe von Spektroradiometern ist es möglich die spektrale Zusammensetzung einer Lichtquelle pro Sekunde zu erfassen. Hier wird die Einheit als Watt ($W = J/s$; *Radiant flux unit*) angegeben. Die Strahlungsstärke beschreibt die

Strahlung auf eine Fläche und wird in W/m^2 angegeben. Gute Geräte messen die Wellenlängenbereiche in wenigen Nanometer Schritten.

Tabelle 15: Literaturbeispiele von spektralen Lichtmessgeräten

Spektrometer	Lichtquelle	Messbereich	Hersteller	Literaturstelle
Spektrophotometer				
PS 1000 Spectrometer	n.a.	365-700nm	Ocean Optics Inc.	Johnsen et al. 1998
S2000 Spectroradiometer	Deuterium Halogen Lampe DH2000	250-800nm	Ocean Optics Inc., Dunedin, USA	Johnsen et al. 2003
Unicam Prism Spectrophotometer	n.a.	n.a.	Thermospectronic, Cambridge, UK	Bennett et al. 1997, Pearn et al. 2001
Zeiss MC 500 Spectrophotometer	Zeiss CLX 500 Xenon Lampe	300-700nm	Carl Zeiss Ltd., Oberkochen, D	Smith et al. 2001/2002, Church et al. 2001, Maddocks et al. 2001, Pearn et al. 2003
Zeiss MCS 230 Photometer	CLX 111 Xenon Einheit	300-700nm	Zeiss	Burkhardt 1989, Bennett et al. 1997
Perkin Elmer Lambda-9 UV-VIS Spectrophotometer	n.a.	n.a.		Bleiweiss 2004
Sub Spec	Xenon D2000 + tungsten deuterium	n.a.	Andor Technology / Oriel	Hausmann et al. 2002

Weiterführung der Tabelle der vorherigen Seite

Spektrometer	Lichtquelle	Messbereich	Hersteller	Literaturstelle
Spektroradiometer				
GER 1500 Spektroradiometer	n.a.	n.a.	Geophysical and Environmental Research, Millbrook, NY	Lewis et al. 2000
LI-COR Model LI- 1800 Spektroradiometer	n.a.	n.a.		Prescott und Wathes 1999

3.8.2 Photometer

Lichtmeter messen die Helligkeit, die von einem Körper abgestrahlt oder ausgestrahlt wird. Zur exakten Durchführung der Messung, sind einige Faktoren zu berücksichtigen. Von besonderer Relevanz ist der Winkel und der Abstand zu dem das Photometer an die Oberfläche hingehalten wird. Für die Helligkeitsmessung als Ausdruck der Helligkeitsempfindung des Menschen oder Tieres, muss sich das Photometer auf Augenhöhe befinden. Nur Lampen mit ähnlicher spektraler Emission dürfen vergleichend beurteilt werden. Das bedeutet, dass die gemessenen Lichtintensitätswerte von Glühlampen und Leuchtstofflampen streng genommen nicht miteinander verglichen werden dürfen. Bei Variation des Lichteinfallwinkels wird die Reflektion eines anderen Körpers möglicherweise mit gemessen und man erhält einen falsch erhöhten Wert. Zudem ist auf die Umgebungstemperatur zu achten, denn bei einem Grad kältere Umgebungstemperatur kann die Messgenauigkeit um ca. 10 % abweichen (WALLER 2004). Weiterhin sind die photosensitiven Zellfenster vor der Messung zu reinigen, da Schmutzpartikel die Werte ebenfalls verfälschen.

Die Einheit der Photometrie ist Lux (Lumen/m²). Die Photozellensensitivität ist an das Helligkeitsempfinden des menschlichen visuellen Systems angepasst. Somit

berücksichtigt das Photometer die Wellenlänge von 555 nm maximal als 638 lm/W (NUBOER et al. 1992, PRESCOTT und WATHES 1999). Die kurze blauwellige und ultraviolette Strahlung wird dabei kaum berücksichtigt. Bei dieser Messtechnik wird keine Aussage über den Energiegehalt der Strahlung getroffen, sondern lediglich die subjektive Helligkeitsempfindung des Menschen numerisch quantifiziert.

Auf dem Markt ist eine große Anzahl an verfügbaren Photometern vorhanden, die in ihrer Messgenauigkeit allerdings stark schwanken können. Gerade die in der Geflügelhaltung häufig angewendeten Lichtintensitäten unter 5 lx werden durch qualitativ schlechte Geräte falsch erfasst. Es ist daher notwendig darauf zu achten, dass die Geräte die Genauigkeitsklasse A oder B erfüllen (DIN 5032 Teil 7).

Qualitativ hochwertige Meßgeräte werden im Folgenden aufgeführt, wie sie zum Teil auch in der Literatur verwendet worden sind :

- Megatron DA 12 (Megatron Ltd. London, 419f NE, England), Lewis et al. 2000
- Megatron D
- Macam Photometer Model L1 03, Prescott und Wathes 1999
- Weston Instruments Model 756 (Newark, NJ), Zimmermann 1988
- Testo 545 (Genauigkeitsklasse A)
- Mini-Lux (Genauigkeitsklasse B)
- Mavolux 5032 B

3.8.3 Radiometer

Ein Radiometer erfasst in seiner Messung die Strahlungsstärke des Lichtes. Es ist eine strikte physikalische Messung, der von einem Objekt ausgehenden oder reflektierten Energie (Quelle: www.hcrs.at). Die Einheit für die gesamte Strahlungsstärke einer Lichtquelle ist Watt pro Fläche. Bei den Radiometern ist im Hinblick auf die Geflügelhaltung zu bemerken, dass hier ein tatsächlicher Wert gemessen wird, der sich nicht an dem menschlichen Empfinden misst und außerdem die kürzeren Wellenlängen in die Messung mit einbezieht. Allerdings gibt es die Möglichkeit die gemessenen Werte in Lichtintensität umzurechnen und umgekehrt.

Dabei liegen die Anforderungen in der Umrechnung von monochromatischem Licht niedriger als bei polychromatischem Licht. Weißes, polychromatisches Licht kann nur durch Zerlegung in die einzelnen spektralen Komponenten berechnet werden. Die Konversion zwischen den radiometrischen und photometrischen Einheiten für den Menschen sind beispielsweise unter der Gigahertz Elektrotechnik Internetseite angegeben. Für das Haushuhn liegen Umrechnungsformeln nach PRESCOTT et al. 2003 vor. Da Vögel unter photopischen Bedingungen größtenteils eine erhöhte spektrale Helligkeitsempfindung gegenüber dem Menschen besitzen, nehmen sie für ein Watt einer Wellenlänge einen höheren Lichtstrom wahr (PRESCOTT und WATHES 1999).

3.8.4 UV-Detektoren

UV-Licht wird im Gegensatz zu langen Wellenlängen des Lichtes schneller gestreut bzw. abgeschirmt und besitzt daher keine große Reichweite. Bei einem gewissen Abstand zur Lampe und gegebenenfalls durch andere Faktoren im Stall wie Staubentwicklung, kann das UV-Licht stark in seiner Strahlungsstärke einbüßen (Quelle: www.techlab.de). UV-Detektoren ermöglichen die quantitative Erfassung der UV-Strahlung. Diese UV-Messung ist allerdings nicht wie die Luxmessung genormt (WALLER 2004), sondern besitzt je nach Gerät eine unterschiedliche Empfindlichkeit gegenüber UV-Spektrum und UV-Gehalt. UV-Radiometer wie das Krochmann UV-Messgerät können UV-Werte ab 2 $\mu\text{W}/\text{lm}$ messen, während andere erst ab 8 $\mu\text{W}/\text{lm}$ vorzeigbare Werte aufweisen (Quelle: www.uv-groebel.de). Von Zoo Med oder Radio Shack sind digitale UV-Radiometer verfügbar, die den UVA und UVB Gehalt akkurat wiedergeben sollen. Manche UV-Meter messen allerdings eine relativ große UV-Strahlen-Bandbreite und geben daher UV-Gehalte an, ohne dabei den genauen Wellenlängenanteil festzulegen. So zeigen beispielsweise UV-Meter an, dass UV-Strahlung im Licht vorhanden ist, aber quantifizieren nicht den genauen Wellenlängenbereich der UV-Strahlung. Diese Aussage ist aber relevant, um eine Vorstellung von dem Wellenlängenanteil zu bekommen, der im Falle von UVB für die Vit-D Synthese, oder auch wie im Fall von UVA beim Vogel für das Sehen notwendig

ist. Den UV-Messgeräten liegt ein UV-Filter zugrunde, der nach einer bestimmten Zeit (ca. 2.000 Stunden) seine Funktion verliert.

3.8.5 Farbmessgeräte (Colorimeter)

Neben der komplizierten Ableitung der Farbtemperatur durch Darstellung der einzelnen Spektren mittels Spektrophotometer, kann diese auch direkt gemessen werden. Eingesetzt wird die Farbtemperaturmessung vorwiegend in der Fotografie und man bedient sich hier beispielsweise des Farbmessgerätes Colormaster 3 F oder dem Minolta Chroma Meter (Quelle: www.cybercollege.com).

3.8.6 Pulsationsfrequenzmessung

Die Lichtpulsation der Leuchtstofflampen und anderen Entladungslampen ergibt sich aus der Netzfrequenz des Betriebsstroms, oder aus der Betriebsfrequenz des EVGs. Die Wechselstromfrequenz kann durch Zwischenschließen eines Oszilloskops in die Stromversorgung ermittelt werden. Oszilloskope sind elektronische Messgeräte und stellen den Verlauf der Spannung in Abhängigkeit von der Zeit dar (WIKIPEDIA 2005). Das sich daraus ergebende sinuskurvenartige Bild bezeichnet man als Oszillogramm.

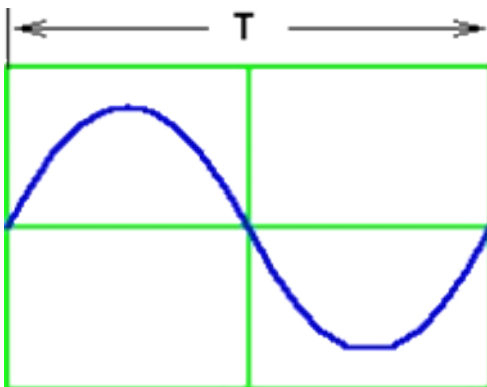


Abbildung 25: Mit einem Oszilloskop kann man die Periodendauer – also die Dauer eines sich regelmäßig wiederholenden Signals – darstellen. Die Frequenz (f) errechnet sich aus der Periodendauer (T) folgendermaßen: $f = 1/T$. Je kürzer die Periodendauer umso höher die Frequenz.

Die Kombination eines Oszilloskops mit einem Lichtsensor ermöglicht die Messung der Lichtpulsation pro Zeitintervall. Dabei werden die Daten der maximalen und minimalen Lichtintensität während einer Phase erfasst. Diese können auch zur Berechnung der Modulationstiefe in der unten angegebenen Formel nach PRESCOTT et al. 2003 eingesetzt werden.

$$m = (I_{\max} - I_{\min}) : (I_{\max} + I_{\min})$$

(m = Modulationstiefe (0 - 1) ; I_{max}: maximale Beleuchtungsstärke ; I_{min}: minimale Beleuchtungsstärke)

SMITH et al. 2005 messen in ihrer Versuchsanordnung die Pulsationsfrequenz einer HF-Leuchtstoffröhre mit dem Oszilloskop „3133 Crotech 25 MHz dual trace“ und eines Kodak Lichtsensors (Crotech Instruments). BOSHOUWERS und NICAISE 1993 verwendeten das „Tectronix dual beam Oszilloskop Typ 5103N“ mit einem Luxmetersensor.

4 BIOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DES SEHENS BEIM VOGEL

4.1 Funktionelle Anatomie von Vogelaugen

4.1.1 Anatomische Übersicht über das Vogelauge

Das Vogelauge ist mit Ausnahme einiger wenigen Arten verhältnismäßig groß ausgebildet (WALLS 1942, MARTIN 1985) und weist in Bezug auf das Säugetierauge morphologische Besonderheiten auf. Die Form des Augapfels, *Bulbus oculi*, kann je nach Vogelspezies eine unterschiedliche Ausprägung besitzen, die mit der Tag- bzw. Nachtaktivität und der Kopfform der Vögel im Zusammenhang steht (WALLS 1942, DUKE-ELDER 1958, KORBEL 1995). Dämmerungsaktive Vögel, wie die Eulen oder Kauze, haben eine tubuläre Augenform und einen großen Längendurchmesser des Bulbus. Die äußere Augenhaut mit ihrer hyalinen Knorpelplatte und dem knöchernen Skleralring formt dabei die Struktur des Bulbus. Der Skleralring liegt am peripheren Rand der Kornea und ist - je nach Vogelart - durch eine unterschiedliche Anzahl und Form von Knochenlamellen charakterisiert (FREWEIN und SINOWATZ 1992). Diese Lamellen sind achsenunsymmetrisch angeordnet und verschieben die anatomische Bulbusachse vogelspezifisch in unterschiedlichen Graden nach laterorostral (FREWEIN und SINOWATZ 1992, WALSS 1942). Mit den Bulbusadnexen, wie dem Tränenapparat, den teilweise zu Bändern reduzierten Augenmuskeln (WALLS 1942, MARTIN 1985), sowie dem periorbitalen Luftkissen, *Sinus infraorbitalis* (VOLLMERAUS 1992), füllt der Augapfel die knöcherne Orbita aus. Der Bulbus oculi nimmt fast den gesamten orbitalen Bereich ein und kann bei Eulenvögeln bis zu 30 % des Schädelgewichts betragen (KORBEL 1994).

Vogelart	Bulbus-Längsdurchmesser	Literaturstelle
Haushuhn	13-15 mm	Frewein & Sinowatz 1992
Stockente	12 mm	Frewein & Sinowatz 1992
Stadttaube	10,5 mm	Frewein & Sinowatz 1992
Mäusebussard	25 mm	Krause 1894
Strauß	50 mm	Franz 1934
Kiwi	8 mm (rudimentäres Auge)	Franz 1934

Tabelle 16: Die Längsdurchmesser von verschiedenen Augäpfeln von Vögeln

An der äußeren Augenhaut des Augapfels, *Tunica fibrosa bulbi*, unterscheidet man die gefäßarme, weiße Sklera und die durchsichtige, gefäßfreie Hornhaut, *Cornea* (FREWEIN und SINOWATZ 1992). Die *Tunica vasculosa bulbi* (mittlere Augenhaut / *Uvea*) schließt sich in Richtung des Augeninneren an die *Tunica fibrosa bulbi* an. Die *Tunica interna bulbi* (innere Augenhaut / Netzhaut) liegt wiederum dieser auf.

Die mittlere Augenhaut bedient einige Funktionen, die sich aus ihrer Beteiligung an den verschiedenen Strukturen zusammensetzt. Zum einen bildet sie funktional die Aderhaut (*Choroidea*) und dessen Sonderform beim Vogel, den Augenfächer (*Pecten oculi*), und versorgt somit die Retina und den Glaskörper mit Nährstoffen. Sie ist an der Ausbildung des Strahlenkörpers, *Corpus ciliare*, beteiligt, der sowohl als Aufhängeapparat der Linse und damit für die Akkomodation des Auges, als auch für die Kammerwasserproduktion eine Rolle spielt. Darüber hinaus entsteht aus der mittleren Augenhaut die Iris. Diese liegt vor der Linsenvorderfläche und begrenzt ringförmig die Pupille. Mit der Linse zusammen bildet sie die Begrenzung zwischen vorderer und hinterer Augenkammer. Ihre Hinterfläche ist stark pigmentiert und verhindert den Durchtritt von Licht neben der Pupillenbegrenzung. Die Iris erhält ihre Farbgebung durch den unterschiedlichen Fettzellgehalt. Bei den Taubenarten sind zudem Iridozyten vorhanden, welche als reflektierende Zellen eine Art Tapetum lucidum bilden (FREWEIN und SINOWATZ 1992). Eine weitere Besonderheit der mittleren Augenhaut ist ihre Innervation. Die Irismuskulatur ist beim Vogel im Gegensatz zum Säugetier überwiegend quergestreift und daher willkürlich beeinflussbar (WALLS 1942), wobei der *M. sphincter pupillae* besonders kräftig ausgebildet ist. Weniger kräftig ist der *M. dilatator pupillae*, der auch glatte

Muskelzellanteile besitzt. Die Pupillenbewegung kann somit parasymphatisch und sympathisch gesteuert werden (FREWEIN und SINOWATZ 1992). Allerdings entfällt der größere Einfluss auf den quergestreiften *M. sphincter pupillae*.

Das Ligamentum pectinatum erstreckt sich zwischen Kornea und Iris bis hin zu dem skleralen und ziliaren Zwischenraum. Dieses Fasergeflecht überbrückt somit den Kammerwinkel und ist an der Kammerwasserabführung beteiligt. Im Gegensatz zum Säugetier und Mensch wölbt sich die vordere Augenkammer stark nach außen und der Kammerwinkel wird dadurch sehr weit. Das Vorkommen von Primärglaukomen ist deswegen beim Vogel nicht vorhanden (KORBEL 1994).

Der Pekten (Augenfächer) war bis vor kurzem noch eine rätselhafte Struktur am Augenhintergrund der Vögel (CROZIER und WOLF 1944). Mittlerweile geht man davon aus, dass es sich hierbei um eine choroidale Projektion handelt, die als Nährstofflieferant für den Glaskörper und der avaskulären Retina dient und durch oszillatorische Augenbewegungen diese Stoffe rhythmisch freisetzt. Neben dieser nutritiven Funktion besitzt der Pekten auch thermo- und pressoregulatorische Eigenschaften (KAJIKAWA 1923, WINGSTRAND und MUNK 1965, MEYER 1986, PETTIGREW et al 1990, KORBEL 1994 und KORBEL et al. 2000 und 2001). Der Pekten kann sich, von der Fahnenform (Strauß) bis hin zur reptilien-ähnlichen Konusform beim Kiwi (DUKE-ELDER 1958), je nach Vogelspezies unterschiedlich darstellen und erstreckt sich von der Austrittsstelle des Nervus opticus nach dorso-temporal in den Glaskörper vor, ohne dabei die Linsenhinterfläche zu berühren.

Die innere Augenhaut, *Tunica interna bulbi*, wird auch als Netzhaut bezeichnet und ist im histologischen Aufbau ähnlich der Augenhaut anderer Vertebraten. Sie unterscheidet sich von der menschlichen Retina hauptsächlich in ihrem Aufbau, in der Anordnung ihrer Photorezeptoren und durch ihre Avaskularität.

Das Innere des Augapfels setzt sich zusammen aus dem Glaskörper, *Corpus vitreum*, dem Kammerwasser, *Humor aquosus*, und der Linse, *Lens*, die alle als Bestandteil des dioptrischen Apparates nachfolgend ausführlicher behandelt werden.

4.1.2 Der dioptrische Apparat

Der dioptrische Apparat umfasst den lichtdurchlässigen Bestandteil des Auges, an dem das Licht durch Übertritt in ein anderes Medium unterschiedlich stark gebeugt, gestreut, absorbiert und transmittiert wird. Bestandteile dieses Apparates sind die Kornea, die Linse mit ihren Linsenkapseln, das Kammerwasser und der Glaskörper. Hornhaut und Linse spielen bei der Lichtbrechung und Absorption die wichtigste Rolle. Die Besonderheit des dioptrischen Apparates des Vogels besteht in der okularen Transmission des Lichtes einer Wellenlänge ab dem ultravioletten Bereich. So werden bei der Taube (*Columba livia*) unabhängig vom Alter, über 90 % des sichtbaren Lichtes und bis 50 % des UV-Lichts bei 310 nm (UVB) durch die okularen Medien geleitet (EMMERTON et al 1980).

Letzten Endes wird über den dioptrischen Apparat das Licht gezielt auf die Retina projiziert. An der Netzhaut wird dieses dann absorbiert, verarbeitet und als Impuls an das Gehirn weitergeleitet wird.

4.1.2.1 Die Kornea

Die Hornhaut des Auges, *Kornea*, ist wie die Sklera Bestandteil der äußeren Augenhaut (*Tunica fibrosa bulbi*). Sie ist im Gegensatz zur Sklera durchsichtig und frei von Blutgefäßen (FREWEIN und SINOWATZ 1992). Der Übergang zwischen dem skleralen zum kornealen Anteil der *Tunica fibrosa bulbi* ist pigmentiert und wird als *Limbus corneae* bezeichnet. An diesem Übergangsbereich ändert sich auch der Krümmungsgrad zwischen den beiden Anteilen und es entsteht eine leichte Einkerbung (*Sulcus sclerae*). In ihrem histologischen Aufbau unterscheidet sich die Hornhaut nicht von den Säugetieren (FREWEIN und SINOWATZ 1992).

Histologische Schicht	Aufbau	Besonderheit / Aufgabe
von außen nach innen		
Epithelium anterius	Mehrschichtig, unverhorntes Plattenepithel mit Mikrovilli	Regeneration des Hornhautepithels, Haftschrift für den präkornealen Tränenfilm
Lamina limitans anterior / Bowman Membran	Kollagenfasergeflecht, eingebettet in glykoproteinreiche Interzellulärsubstanz	Korneastabilität
Substantia propria / Hornhautstroma	Parallel verlaufende und kreuzende Kollagenfaserbündel. Dazwischen Fibroblasten und sensible Nervenfasern	Hauptteil der Kornea Hohes Wasserbindungsvermögen Verantwortlich für Transparenz
Lamina limitans posterior / Descemet Membran	Homogene Grundsubstanz eingebettet in 3-D-Kollagennetzwerk	
Epithelium posterius	Einschichtiges Plattenepithel	Kammerwasserabweisend -> verhindert Korneatrübung

Tabelle 17: Histologischer Aufbau der Kornea

Der Korneadurchmesser liegt durchschnittlich bei 0,4 mm und weist einen hohen Brechungsindex auf (DUKE-ELDER 1958, FREWEIN und SINOWATZ 1992). Die Krümmung der Hornhaut ist im Gegensatz zum Menschen sehr gleichmäßig ausgebildet, variiert aber in seinem Krümmungsgrad unterschiedlich stark je nach Vogelspezies (KOMAR und SZUTTER 1986, BEZZEL und PRINZINGER 1990). Der Ziliarmuskel, als Bestandteil des Corpus ciliare, ist zusätzlich in der Lage den Krümmungsgrad der Kornea zu verändern. Es handelt sich um einen quergestreiften Muskel, der aus drei Anteilen besteht: dem M. cornealis anterior, dem M. cornealis posterior und dem Müllerschen Muskel (FREWEIN und SINOWATZ 1992). Er entspringt am Skleralring und zieht in den bindegewebigen, gefäß- und faserreichen Corpus ciliare rein (FREWEIN und SINOWATZ 1992). Seine Fortsätze verankern

sich an der Kornea (als M. cornealis anterior), sowie etwas kaudal an der Sklera (als M. cornealis posterior).

Eine Besonderheit der Kornea ist ihre uv-protectiven Eigenschaft, denn sie filtert vorwiegend UVC und UVB-Strahlung (200 – 320 nm) raus (ELLIOTT et al. 1993). Molekulare Bestandteile wie Ascorbinsäure, Proteine und RNA verhindern, dass UV-Strahlung an die Linse und Retina weitergeleitet wird und modulieren diese durch Absorption, Abschwächung der Strahlung mittels Transformation in längere Wellenlängen (Fluoreszenz) und durch Fluoreszenzreduktion (RINGVOLD 1998) um. Die Bowmansche Membran besitzt nach KOLOZSVARI et al. 2002 beim Menschen die höchste uv-absorptive Eigenschaft gegenüber den anderen Hornhautschichten. Allerdings merken die Autoren auch an, dass sich das Stroma aufgrund seiner Dicke ebenfalls als sehr effektiv gegenüber der UV-Filterung erweist.

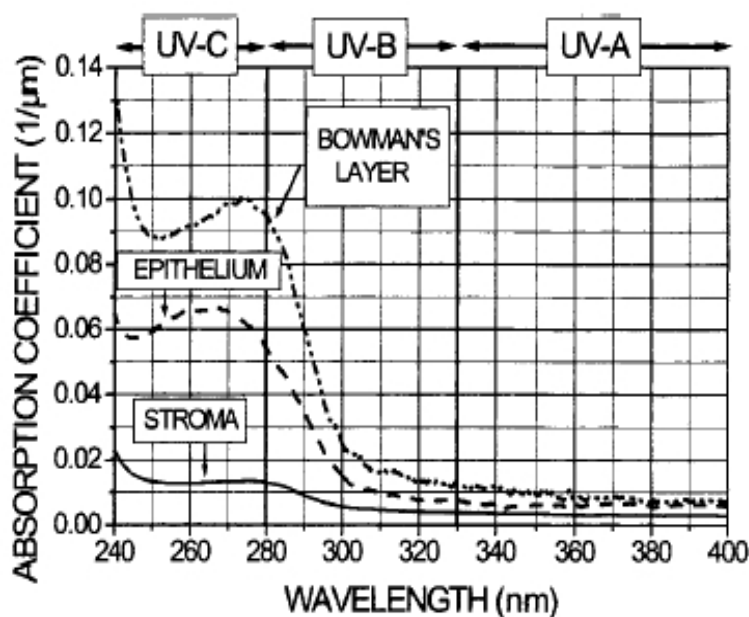


Abbildung 26 (nach KOLZSVARI et al. 2002): UV-Absorptionseigenschaft der Korneaschichten beim Mensch. Hier zeigt sich, dass in allen UV-Spektren die Bowmansche Membran den höchsten Absorptionskoeffizient aufweist. Gegenüber UVA-Strahlung sind die Schichten durchlässig.

Untersuchungen deuten daraufhin, dass die Hornhaut von Vögeln, die einer höheren UV-Strahlung ausgesetzt sind (wie beispielsweise von antarktischen Vögeln) noch widerstandsfähiger ist. Mit dem saisonalen Einfluss auf den UV-Gehalt des Tageslichtes schwankt auch die Konzentration der UV-Absorber der okularen Medien (RINGVOLD 1998, BRUBAKER 2000). Auch unter Kunstlichtbedingungen mit wenig UV-Gehalt nimmt der Ascorbinsäureanteil im Korneaepithel ab (RINGVOLD et al.

2003a). Starkes UV-Licht induziert die Bildung der so genannten Photokeratitis (Schneeblindheit), die mit Lockerung des Korneaepithels und Zellkernfragmentierung einhergeht (RINGVOLD et al. 2000, RINGVOLD et al. 2003a).

4.1.2.2 Die vordere und hintere Augenkammer

Die Augenkammern beinhalten das Kammerwasser, *Humor aquosus*, der das transmittierte Licht von der Kornea an die Linse weiterleitet.

Die vordere Augenkammer, *Camera anterior bulbi*, ist beim Vogel wegen der stärkeren Korneakrümmung im Vergleich zum Säugetier groß ausgebildet. Nach hinten bzw. innen wird die Kammer durch die Iris und der Linsenvorderfläche begrenzt (FREWEIN und SINOWATZ 1992). Die vergleichsweise viel kleinere hintere Augenkammer, *Camera posterior bulbi*, stellt sich ringförmig dar, da sie zwischen Linsenvorderfläche und Irishinterfläche liegt.

Produziert wird das Kammerwasser von besonderen Epithelzellen (FREWEIN und SINOWATZ 1992) des Strahlenkörpers, *Corpus ciliare*. Dieser liegt am Übergang der Pars optica zur Pars caeca (Ora serata) der Retina. Die Flussrichtung vom Kammerwasser geht von dort durch die Pupillenöffnung und somit von der hinteren in die vordere Augenkammer. Im Kammerwinkel, *Angulus iridocornealis*, mit seinem bereits erwähnten Ligamentum pectinatum und dessen Bildung der Fontana-Räumen, wird das Kammerwasser aus der vorderen Augenkammer abgeführt. Ziliarvenen absorbieren und leiten dieses in die Blutbahn zurück (HEES und SINOWATZ 1992). Es handelt sich um eine transparente, proteinarmer Flüssigkeit, die sich aus Sekretions-, Ultrafiltrations- und Diffusionsprodukten des Serums zusammensetzt (RINGVOLD et al. 2003). Die avaskulären Anteile wie die Kornea und die Linse werden mit nutritiven Bestandteilen versorgt und der intraokulare Druck reguliert. Das Kammerwasser fungiert zu einem geringen Prozentsatz ebenfalls als UVB-Filter. Rauhfußkauze (*Aegolius fumereus*), Haushühner und Puten zeigen ein Absorptionsmaximum des Kammerwassers bei 280 – 284 nm, während der Strauß und Königsbussard (*Buteo regalis*) bei 295 - 299 nm liegen. Die Hausgans zeigt den

höchsten maximalen Absorptionswert bei 306 nm, während die Stockente den niedrigsten Wert (263 nm) hat (RINGVOLD et al 2003b).

RINGVOLD et al. 2000 untersuchten (mittels High-Liquid Performance Chromatographie) in ihrer Arbeit die Menge der uv-absorptiven Stoffe im Kammerwasser von Hühnern und Puten in Anlehnung an die UV-Absorber im Kammerwasser von Säugetieren. Die Autoren zeigen, dass die Harnsäure beim tagaktiven Vogel in höherer Konzentration vorliegt als beim Rind und als Hauptfilter für die UVB-Strahlung verantwortlich zu sein scheint (vergleiche Tabelle 18). Die Ascorbinsäure als UV-Filter (266 – 310 nm, ERB et al 2004) und Radikalfänger spielt vermutlich beim Vogel dabei eine untergeordnete Rolle. Relevant für das Ascorbinsäurevorkommen im Auge scheint der Ko-Enzym Charakter zu sein, der für die Kollagensynthese in der embryonalen Entwicklung des Vogelauges maßgeblich ist (LAM et al. 1993). Es wird angenommen, dass sich die UV-Absorptions-Eigenschaft des Kammerwassers stark interspezifisch beim Vogel ausgeprägt ist (RINGVOLD et al. 2003)

	Chicken	Turkey	Cattle
Aqueous humor			
Total protein, mg/l	273 ± 119	225 (230/220)	* 392
L-tyrosine	97 ± 7	233 (254/212)	* 137
L-tryptophan	19 ± 7	26 (32/20)	* 50
L-ascorbic acid	23 ± 1	34 (32/36)	* 1225
Uric acid	151 ± 30	165 (167/163)	16 (17/15)
Serum			
L-ascorbic acid	62 (56/68)	98 (91/105)	5 (6/5)
Uric acid	293 (333/253)	255 (248/262)	20 (15/25)

Mean and standard deviation of chicken aqueous humor are based on four samples. Otherwise, two samples were used, indicated by mean, single figures in parentheses. Values are expressed as $\mu\text{mol l}^{-1}$, except for protein. *Previous values from cattle aqueous¹⁰ are included for comparison.

Tabelle 18 (nach RINGVOLD et al. 2000): Mögliche uv-absorptive Bestandteile des Kammerwassers zweier tagaktiver Vögel werden untersucht und mit dem Serumgehalt, sowie mit dem Rinderkammerwasser verglichen.

4.1.2.3 Die Linse

Die Linse der Vögel ist durch die elastischen Zonulafasern des Ziliarkörpers aufgehängt. Die Ziliarfortsätze reichen dabei bis zum Ringwulst der Linse vor und garantieren eine feste Verankerung. Die gefäßfreie Linse wird über das Kammerwasser und über den Glaskörper ernährt (MARTIN 1995).

Histologische Schicht	Aufbau	Besonderheit
(Peripherie nach Zentrum)		
Linsenkapsel (Capsula lentis)	Dünne Kollagenfaserlamellen Amorphes Glykoprotein	Homogen elastisch
Epithelschicht	Einschichtiges Epithel	Zellen werden in Richtung auf den Äquator länger -> Bildung von sechseckigen Prismen -> Bilden Ringwulst (Pulvinus anularis lentis)
Linsenspaltraum (Vesicula lentis)	Gebildet durch Saum der Epithelzellen und Linsenkörper Flüssigkeit gefüllt	Rest der embryonalen Linsenhöhle
Zentralkörper (Corpus centrale lentis)	Linsenfasern, konzentrische Lagen Glykogenanteil (nicht alle Vögel)	Erzeugt einen Gradienten des Brechungsindex innerhalb der Linse

Tabelle 19: Der histologisch-anatomische Aufbau der Linse (zusammengefasst aus FREWEIN und SINOWATZ 1992).

Insgesamt betrachtet weist die Linse der Vögel auch einige Besonderheiten gegenüber der Säugetierlinse auf. Zum einen ist sie weicher und verformbarer, welches wiederum Auswirkung auf die Akkomodation hat, und zum anderen besitzen Vögel im Linsenkern eine andere Zusammensetzung der Proteine und einen hohen Glykogengehalt (FREWEIN und SINOWATZ 1992, LO et al. 1993). Die Linse ist durchsichtig, bikonvex geformt, mit stärkerer Wölbung der Linsenhinterfläche. Die Verformbarkeit der Linse ist spezies-spezifisch variabel, kann aber auch mit

zunehmendem Alter an Elastizität verlieren. So wird die Altersweitsichtigkeit (Presbyopie) durch Elastizitätsabnahme beim Huhn (*Gallus g. domesticus*) (CHOH et al. 2002, Zusammenfassung von SIVAK 2004) beschrieben, aber in den Untersuchungen an Buntfalken (*Falco sparverius*) nicht nachvollzogen (GAFFNY und HODOS 2003). Bei Eulenvögeln und anderen Nachtaktiven, sowie bei aquatischen Vögeln, ist nach BEZZEL und PRINZINGER 1990 die Linse kaum formveränderlich. Die regelmäßige Anordnung der Linsenzellen und der Proteine gewährleisten die Transparenz der Linse. Eine leichte Gelbfärbung der Linse kommt hauptsächlich durch karotenoide Farbstoffeinlagerungen (Lutein, Zeaxanthin und β -Karotin) zustande, deren Gehalt diätetisch beeinflussbar ist (DOREY et al. 2005). Diese Farbstoffe zeigen eine protektive, antioxidative Wirkung (ALVES-RODRIGUES und SHAO 2004).

Der Zentralkörper der Linse ist im höchsten Maße vom einfallenden Licht beansprucht und muss besonders widerstandsfähig gegenüber dem kurzwelligen Licht und den entstehenden Radikalen sein. Spezielle wasserlösliche Proteine (Kristalline) (RÖLL und SCHWEMER 1999) und - je nach Vogelspezies - ein hoher Glykogengehalt (LO et al. 1993) dienen diesem Zweck. Kristalline sind sehr stabile Proteine, die mit den Hitzeschockproteinen verwandt sind und eine Chaperon-Funktion übernehmen (WISTOW 1993). Sie tragen möglicherweise zur UV-Stabilität der Linse bei, indem sie andere Proteine vor uv-induzierter Denaturierung abschirmen. Die Kristalline werden in verschiedene Gruppen unterteilt, die unterschiedlich bei den Vertebraten vertreten sind (Tabelle 20). Bei tagaktiven Geckos ist beispielsweise ein besonderes Kristallin gefunden worden, welches durch Bindung mit einem Vitamin A₂ Isomer einen Komplex eingeht. Diese Struktur färbt die Linse gelb und absorbiert die kurzwellige, Netzhaut schädigende Strahlung (RÖLL und SCHWEMER 1999).

Über die Bedeutung des erhöhten Glykogengehalts mancher Vogellinsen wird noch diskutiert. FREWEIN und SINOWATZ 1992 messen dem einer optischen und / oder einer metabolischen Funktion bei, wobei letztere Funktion nicht von LO et al. 1993 weiter bestätigt wird. Besonders Vögel, die so genannte Nesthocker sind, haben glykogenhaltige Linsen. Aufgrund der besonderen Glykogenakkumulation in den ersten Lebenswochen sind sie blind (juvenile Katarakt). Im Laufe der juvenilen

Entwicklung verändert sich das Glykogengerüst bei gleichbleibender Konzentration (18,8 % der Linsentrockensubstanz) in der Linse und die anfängliche Trübung nimmt durch die Neuordnung der Glykogenmoleküle stetig bis hin zur Transparenz stetig ab (LO et al. 1993).

Kristallin	Tierart	Anmerkung	Literaturquelle
α, β, γ		Ubiquitär	Voorter et al. 1993
	Sgt, Rept.,	Stress-response proteins	Röll & Schwemer
	Vögel	20-30 kDa	1999 Dillon 1991
δ	Vögel, Reptilien	Unterliegt nicht der Festigung im Alter	Lo et al. 1993
		Hauptprotein im Linsenkern Höhere Thermostabilität als α, β, γ	Voorter et al. 1993
I	Tagaktiver	Verwandt mit Retinol-BP Typ1*	Röll & Schwemer
	Gecko	Komplexbildung mit Retinolderivat führt zur Gelbfärbung der Linse -> UV Schutz?	1999

Tabelle 20: Kategorisierung der Linsenkrystalline (Strukturproteine) und ihr Vorkommen bei den Vertebraten mit ihren Besonderheiten. *Retinol Binding Protein Typ 1 (Funktion: Stabilisierung von Retinol in wässriger Lösung, Transporthilfe, Carrier)

Beim Haushuhn, als Nestflüchter, ist kein Glykogen im Linsenkern nachweisbar. Zum Schlupfzeitpunkt ist die Linse daher bereits transparent. LO et al. 1993 beschreiben das Glykogenmolekül als äußerst widerstandsfähig, da es im Gegensatz zu den Proteinen (das δ-Kristallin mit eingeschlossen) keine Farbveränderung trotz langer Lichtexposition und Oxidationseinflüssen aufweist. Es könnte eine linsenprotektive Bedeutung haben, die besonders bei flugaktiven Vögeln im Hinblick auf die UV-Exposition zu tragen kommt. Das Verhältnis von Glykogen zu δ-Kristallin wird bei der Taube mit 1,7:1 angegeben, unterliegt aber auch mit zunehmendem Alter einer

Verschiebung zugunsten des Glykogens (CHIOU et al. 1992). Beim Vogel ist im Gegensatz zum Menschen die Linse für UVA-Strahlung, meist ab 370 nm durchlässig. Allerdings variiert die Absorptionseigenschaft der Linse gegenüber UV-Strahlung je nach Vogelart. So zeigt die Linse der Enten- und Hühnervogel eine starke Absorption bis 400 nm, während bei den Sperlingsvögeln Licht ab einer Wellenlänge von 360 nm (UVA-Bereich) bereits durchgelassen wird. Dazwischen liegt die Absorptionseigenschaft der Linse von Straußenvögeln (Abbildung 27).

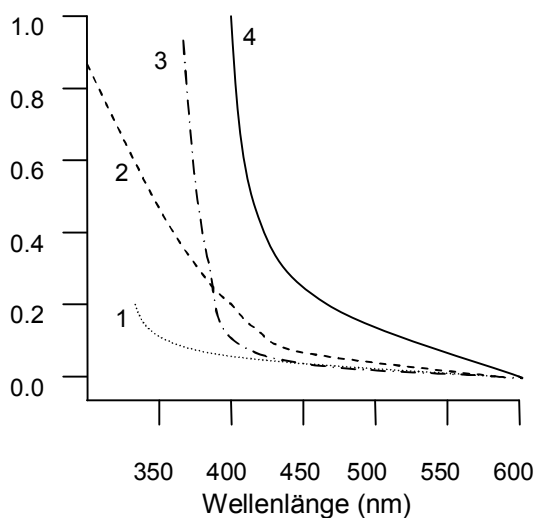


Abbildung 27: Absorptionsspektren von Linsen (modifiziert nach Wright und Bowmaker 2001)

(1) Linse des Kanarienvogels (*Serinus canaria*), (2) Linse und Kornea des Strauß (*Struthio camelus*), (3) Linse der Stockente (*Anas platyrhynchos*), (4) Linse des Menschen

Beim menschlichen Auge ist die Linse als UV-Filter für Wellenlängen ab 295 nm (VAZQUEZ et al 2002) tätig. Die Filterfunktion wird beim Menschen durch einige Aminosäuren, wie das L-Tryptophan, und durch das α -Tocopherol übernommen. Die im Linsenepithel biosynthetisierten Stoffwechselprodukte des Tryptophans, wie das Kynurenin und das durch Hydroxylierung und Glykosylierung entstandene Hydroxykynureninynglykosid (3OHKG) agieren dabei als Haupt-UV-Filter in dem Bereich zwischen 295 - 400 nm (DILLON 1991, WOOD und TRUSCOTT 1993, BOVA et al. 2001, VAZQUEZ et al. 2002). Diese UV-Filter liegen in höherer Konzentration im Linsenkern (Zentralkörper) vor und nehmen die kurzwellige Strahlung auf, um sie in harmlose längerwellige Strahlung (zwischen 500 - 520 nm) umzuwandeln (Prinzip der Fluoreszenz). Die Farbe der Linse jüngerer Menschen ist zunächst hell gelb, während die Farbe bei älteren Menschen durch den verlangsamten Fluoreszenzabbau einen stärkeren Gelbton aufweist (DILLON 1991, VAZQUEZ et al.

2002). Durch Ablagerungen bzw. Bindung von Antioxidans-Zwischenprodukten an Strukturproteine („Lipofuszin“) im Alter, verliert die Linse ihre Regelmäßigkeit in der Proteinanordnung. Diese Strukturumwandlung könnte eine Erklärung für die erhöhte Empfänglichkeit für lentikulären und retinalen Photoschaden beim Menschen im Alter liefern (BOVA et al 2001), der sich unter anderem als Alterskatarakt (WOOD und TRUSCOTT 1993) oder alters-abhängige Makula Degeneration (AMD) darstellt (DILLON 1991). Vitamin E (α -Tocopherol) Supplementation in der Nahrung zeigte in Untersuchungen an Ratten, dass die Linse für UVB-Strahlung bedingte Kataraktbildung weniger anfällig wird (AYALA und SÖDERBERG 2004).

Spektrophotometrische Analysen von Vogellinsen zeigen, dass die UVA-Strahlung in der Regel ab 340 nm durch die Linse transmittiert wird und dieses im Alter auch bestehen bleibt (EMMERTON et al. 1980, MAIER 1994a+b, BOWMAKER et al. 1997, HART 1999, HART 2002, HART 2004). Eine Ausnahme bilden hier die Haushühner (*Gallus domesticus*) und Seemöwen (*Larus argentatus* und *Larus fuscus*), deren photopische Sensitivität für kurze Wellenlängen mit dem Alter, aufgrund von Transmissionsveränderungen dieser Wellenlängen durch die Linse, abnimmt. Allerdings wird bei EMMERTON et al. 1980 bemerkt, dass die Veränderung in der okularen Transmission des Lichtes möglicherweise auch auf andere Vogelspezies zutreffen könnte, z. B. dann, wenn sich während der sexuellen Reife der Pigmentgehalt ändert. Der beim Haushuhn (und anderen flug-inaktiven Nestflüchtern) hervorgerufene Sensitivitätsverlust könnte durch eine uv-strahleninduzierte Kristallin-Denaturierung entstehen, während die Taube aufgrund ihres hohen Glykogengehalts keine entsprechende Modifikation der Linsenstruktur erfährt (LO et al. 1993).

4.1.2.4 Der Glaskörper

Der Glaskörper, *Corpus vitreus*, liegt hinter der Linse und füllt den hinteren, auch als *Camera vitreus bulbi* bezeichneten Teil des Innenauges aus. Er besteht aus einem bis zu 99 %igen Wasseranteil und einigen Makromolekülen wie Proteoglykane, Glycoproteine, Kollagene und Hyalurone. Die Kollagenfibrillen tragen als Hauptkomponente für den Erhalt der gel-artigen Struktur des Glaskörpers bei (LOS

et al. 2003). Die Funktion des Glaskörpers liegt in seiner stabilisierenden Wirkung auf den Augapfel und Netzhaut und in seiner beträchtlichen Stoffwechselfynamik (FREWEIN und SINOWATZ 1992). Durch den Augenfächer ausgestossene Nährstoffe perfundieren durch den Glaskörper und gelangen dann an die avaskuläre Retina. Dieses wird durch eine oszillatorische Augenbewegung verursacht, die den Pekten passiv in Schwingung versetzt (PETTIGREW et al. 1990, KORBEL et al. 2000, KORBEL und NELL 2001). Die Pars optica retina wird durch den vom Glaskörper aufgebauten Druck in ihrer Position gehalten. Ebenso, wie im Falle der bereits anderen erwähnten okularen Medien, ist der Glaskörper durchgängig für UVA-Strahlung (EMMERTON et al. 1980, MAIER 1994a+b, BOWMAKER et al. 1997, HART 1999, HART 2002, HART 2004) und trägt kaum zur Veränderung des, durch die vorherigen okularen Medien modifizierten Lichtstrahls bei.

4.1.3 Die Retina

4.1.3.1 Anatomie und Histologie

Die gefäßlose Netzhaut (Retina) entspricht der inneren skleralen Schicht (Tunica interna bulbi) und kleidet die Innenfläche des hinteren Augapfels sowie die hintere Irisfläche aus (FREWEIN und SINOWATZ 1992). Zudem ist sie in der Emybryonalphase an der Entwicklung der Iris beteiligt (SINOWATZ 1991). Man unterscheidet zwischen dem lichtempfindlichen, *Pars optica*, und lichtunempfindlichen Abschnitt, *Pars caeca*, der Netzhaut. Bei der Pars caeca handelt es sich um den vom Licht unerreichbaren Abschnitt an der Hinterfläche der Iris, der bis zum Ziliarkörper reicht. Dieser Abschnitt ist gut mit dem darunter liegenden Gewebe verankert. Die Pars optica ist nur mit ihrem pigmentzellhaltigen Außenblatt mit der Choroidea (Mittlere Augenhaut) verbunden, während ihr Innenblatt nur durch den Druck des Glaskörpers in Position gehalten wird (FREWEIN und SINOWATZ 1992). Die ovale Eintrittsstelle des Sehnervs in der Retina liegt leicht paramedian und ventrotemporal der Augapfelachse. In diesem Bereich hat auch der Pekten seine Basis.

Das Innenblatt, *Stratum nervosum retinae*, umfasst die Photorezeptoren und die verschiedenen Nervenzellen mit ihren neuronalen Verschaltungen, welche dann mit den Nervenfortsätzen in den Sehnerv übergeführt werden. Die Verteilung der unterschiedlichen Photorezeptoren und der Neuronen, sowie ihr Verhältnis zueinander, ist je nach Vogelart sehr variabel und hat Auswirkung auf die Sehschärfe, das Auflösungsvermögen, das Gesichtsfeld und auf die Farbwahrnehmung der retinalen Bereiche (BOWMAKER und KNOWLES 1979, GOLDSMITH et al. 1984, WORTEL et al. 1987, MORONEY und PETTIGREW 1987, BEZZEL und PRINZINGER 1990, GAFFNEY und HODOS 2003).

Das Außenblatt, *Stratum pigmentosum retinae*, besteht aus melaningranula-haltigen Zellen, die das, von der Photorezeptorschicht durchgelassene Licht absorbieren. Dadurch wird eine zu starke Reflektion dieses Lichtes zurück in das Augeninnere verhindert. Die Pigmentation des Innenblattes ist bei den nachtaktiven Vögeln weniger stark ausgeprägt. Der Augenhintergrund erscheint unter ophthalmoskopischer Betrachtung daher rot, da das Licht auf die Aderhaut (Chorioidea) fällt und von dort aus reflektiert wird (KORBEL pers. Mitteilung). Die Pigmentschicht der tagaktiven Vögel erscheint hingegen gräulicher in der ophthalmologischen Untersuchung, da hier mehr Melaningranula vorhanden sind und das Licht in der Regel nur an der Sehnervenscheide reflektiert werden kann. Das retinale Pigmentepithel (RPE) steht in engem Kontakt zu den Photorezeptoren und spielt eine Rolle in dem Sehfärbstoffzyklus und als Radikalfänger (LAMB 2004, GAO und TALALAY 2004).

Verfolgt man den lichtempfindlichen Teil der Retina bis runter zu ihren lichtempfindlichen Rezeptoren, stellt sich das wie folgt schematisch dar (nach FREWEIN und SINOWATZ 1992):

Pars optica Retina	Stratum pigmentosum retinae (Außenblatt)	_____ Iso- / Hochprismatische Epithelzellen mit Melaningranula			
		Außen	Photorezeptorschicht (Stratum neuroepitheliale)	Stäbchen _ Zapfen Doppelzapfen	Außenglied (Zellfortsatz mit lichtempfindlichem Rezeptor)
			Äußere Grenzmembran (Stratum limitans externum)		Übergang: Öltröpfchen (nicht bei Stäbchen)
			Äußere Körnerschicht (Stratum nucleare externum)		Innenglied (=Zelleib und Zellkern)
			Äußere Plexiforme Schicht (Stratum plexiforme externum)		
	Stratum nervosum retinae (Innenblatt)		Innere Körnerschicht (Stratum nucleare internum)		
			Innere plexiforme Schicht (Stratum plexiforme internum)		
			Ganglienzellschicht (Stratum ganglionare)		
			Nervenfaserschicht (Stratum neurofibrarum)		
			Innere Grenzmembran (Stratum limitans internum)		
		Innen			

Das retinale Innenblatt ist sehr komplex aufgebaut. Die Photorezeptoren befinden sich außenblattwärts. Nachdem das einfallende Licht den Glaskörper passiert hat, trifft es zunächst auf die innere Grenzmembran der Retina, durchwandert die weiteren 7 Schichten und trifft dann auf die Photorezeptoren. Das nicht durch die Photorezeptoren aufgenommene Licht wird dann schlussendlich von dem pigmentierten Außenblatt (RPE) aufgenommen und dort absorbiert oder reflektiert. Durchdringt sie auch diese Schicht so erreicht sie die ebenfalls pigmentierte Choroidea (Aderhaut). Die Choroidea weist beim Vogel im Vergleich zum Säugetier kein Tapetum lucidum auf (NICKEL 1992).

Die Schichten des Innenblattes werden aus 3 Neuronen aufgebaut (FREWEIN und SINOWATZ 1992), die sich untereinander bereits verzweigen und Assoziationen bilden (BEZZEL und PRINZINGER 1990). Das erste Neuron umfasst das Neuroepithel (Photorezeptorzellen), liegt außenblattwärts und bildet mit seinen Zellkernen die äußere Körnerschicht. Das erste Neuron geht in das zweite Neuron über, indem bipolare Nervenzellen mit ihren Dendriten an die Photorezeptorzellen anknüpfen (Anknüpfungspunkt = äußere plexiforme Schicht). Die Zellkerne der bipolaren Zellen sowie auf dieser Ebene sich befindenden müllerschen Stützzellen (= Gliazellen), amakrinen Zellen (entsprechen den Assoziationsneuronen) und Horizontalzellen, als Kontaktzellen zwischen den Photorezeptorzellen, bilden die innere Körnerschicht. Das sich nun anschließende dritte Neuron besteht aus der Ganglienzellschicht, welche durch Interneurone in Verbindung mit den bipolaren Zellen des zweiten Neurons stehen. Sie entsenden die sich zum Nervus opticus formierenden Axone an das Gehirn (FREWEIN und SINOWATZ 1992).

Eine Besonderheit der Vogelretina zeichnet sich durch die postembryonale Neurogenese der retinalen Nervenzellen aus. Während bei Säugetieren diese Nervenzellen postnatal ausdifferenziert sind und sich lediglich durch Zellteilung vermehren, besteht bei den Vögeln weiterhin am Übergang zwischen Retina und Iris eine Zone (CMZ = circumferential marginal zone), in die multipotente Stammzellen eingespeist werden. Während des Augenwachstums wird somit kontinuierlich Neuroepithel nachgeliefert (FISCHER und REH 2000, HITCHCOCK et al. 2004). Ebenso besitzen die Müller Gliazellen die Eigenschaft diese nach dem Neuronen-Zelltod nachzubilden (FISCHER und REH 2001). Es erscheint dadurch

wahrscheinlich, dass sich die Vogelretina nach einem Trauma partiell wieder erholen kann.

4.1.3.2 Die aviären Photorezeptoren

4.1.3.2.1 Rezeptorarten

Ähnlich wie beim Säugetier existieren bei den Vögeln Stäbchen und Zapfen, die zum einen für das Dämmerungssehen und zum anderen für das Farbsehen von Bedeutung sind. Eine weitere Gruppe von Zapfen ist in der Vogelretina beschrieben: die Doppelzapfen (OSORIO et al. 1999, PRESCOTT und WATHES 2004, HART und VOROBYEV 2005). Diese kommen nicht ausschließlich bei den Vögeln vor, sondern sind auch bei Fischen, Meeresschildkröten und australischen Beuteltieren vorhanden (AHNELT und KOLB 2000). Die Stäbchen und die Doppelzapfen existieren in jeweils einer Ausführung mit ihrem Sehpigment und besitzen eine ähnliche spektrale Empfindlichkeit innerhalb der Vogelpopulation. Die für das photopische Sehen verantwortlichen Zapfen weisen hingegen unterschiedliche Farbpigmente, mit den dazu passenden Öltröpfchen auf. Die Vogelarten unterscheiden sich daher in ihrer spektralen Sensitivität voneinander (BOWMAKER 1976, CHEN und GOLDSMITH 1986, WORTEL et al. 1987, BOWMAKER et al. 1996). In der Regel sind 4 verschiedene Zapfentypen in der aviären Retina vorhanden. Sie werden durch ihre spezifische Wellenlängensensitivität in entweder ultraviolett oder violettsensitiv (UVS / VS), kurzwellensensitiv (SWS), mittelwellensensitiv (MWS) oder langwellen-sensitiv (LWS) gruppiert (BOWMAKER et al. 1997, ÖDEEN und HASTAD 2003, HART und VOROBYEV 2005). Entwicklungsgeschichtlich wird zwischen den Stäbchen und den MWS-Zapfen ein enger Zusammenhang angenommen, da sie sich in der Gensequenz des zugrunde liegenden Opsinmoleküls kaum unterscheiden (BOWMAKER et al. 1997, HART und VOROBYEV 2005). Die Retina der tagaktiven, neognathen Vögel beherbergt in der Regel 6 Photorezeptorarten, während beim Menschen nur 4 vorhanden sind.

4.1.3.2.2 Aufbau der Rezeptoren

Die lichtempfindlichen Areale (Sehpigmente) sitzen im Außensegment der Photorezeptoren und bestehen im Allgemeinen aus einem ihnen spezifischen Trägerprotein, dem so genannten Opsin, und dem dazugehörigen Chromophor (11-cis Retinal). Beide justieren die spektrale Empfindlichkeit des Rezeptors und sind spezifisch für den jeweiligen Photorezeptortyp (BOWMAKER 1977, HART et al. 1999, HART 2002). Am Übergang zum Innensegment, welches die Zellorganelle beinhaltet und als Stoffwechselzentrum gilt (HEES und SINOWATZ 1992), liegen in den Zapfen sowie teilweise in den Doppelzapfen die Öltröpfchen (ÖT). Diese Öltröpfchen bilden eine Besonderheit in den Photorezeptoren von Sauropsiden (Vögel und Reptilien), kommen aber auch bei den Beuteltieren (nicht-plazentare Säugetiere) vor (AHNELT und KOLB 2000). Die Zellkerne dieser Lichtrezeptorzellen liegen hinter dem Innensegment und werden, wie bereits erwähnt, der äußeren Körnerschicht zugeordnet. Im Anschluss an den Zellkernabschnitt der Zelle folgt ein zentripetaler, axonaler Fortsatz, der mit den Neuronen synaptisch in Verbindung steht (HEES und SINOWATZ 1992).

Schematischer Aufbau der Stäbchen:

Gliederung	Aufbau	Größe
Außensegment	Zylindrisch aufgebaut aus gestapelten scheibenartigen Doppelmembranen ^a beinhaltet parallel zur Membran ausgerichtetes Chromophor ^b	LxD = Haushuhn: 40µm x 4µm ^c Waldkauz: 30-40µm x 1,5µm ^d
Sehpigment	Rhodopsin (RH1-Opsin + 11 cis-Retinal)	
Übergang	Kein Öltröpfchen ^c	
Innensegment	Schmal geformt, Produktion des Sehpigmentes ^a	

Schematischer Aufbau der Einzelzapfen:

Gliederung	Aufbau	Größe
Außensegment	Konischer Aufbau, gefältelte Plasmamembran ^a Pigmentbeinhaltende Discs offen zu dem Extrazellularraum ^e	LxD = Haushuhn: 30µm x 2µm ^c Waldkauz: 20µm x <2µm ^d
Sehpigment	Rhodopsin (Opsin* + 11 cis-Retinal) Porphyropsin (Opsin + 11-cis 3-dehydroretinal) ^o	
Übergang/distales Innensegment	Öltröpfchen (nicht alle Zapfentypen) ^e	Ø 2-5µm ^d
Innensegment	bauchig geformt, Produktion des Sehpigmentes ^a	

*Zapfenopsingen-Gruppen: SWS1, SWS2, RH2, M/LWS (Hart und Vorobyev 2005)

^oIn manchen Fischen, Reptilien, Amphibien vorhanden (Knowles + Dartnall 1977)

^a Hees und Sinowatz 1992, ^b Kawamura et al. 1977, ^c Bowmaker + Knowles 1977, ^d Bowmaker und Martin 1978, ^eAhnelt und Kolb 2000

Der schematische Aufbau ist nur an dem Innen- und Außensegment dargestellt, da sich die weiteren Zellabschnitte der Stäbchen und Zapfen kaum unterscheiden (für detaillierte Information nachzulesen unter AHNELT und KOLB 2000). Die Außensegmente der Stäbchen sind länger als die der Zapfen und können somit mehr Pigment enthalten (BOWMAKER und MARTIN 1985). Auffallend ist auch, dass sich die Länge des Stäbchenaußensegments der nachtaktiven Vögel kaum von der Länge der Tagaktiven unterscheidet. Vielmehr spielt die Anzahl der Stäbchen und ihre Anordnung eine Rolle für eine optimale Adaption an die Nachtsicht. Die Stäbchen des Waldkauzes sind kleiner im Durchmesser und werden dichter gepackt. In dicht gepackten retinalen Arealen, die für das Scharfsehen verantwortlich gemacht werden, sind hingegen die Zapfendurchmesser geringer. So zeigt beispielsweise der Schwarzschnabel-Sturmtaucher (*Puffinus pacificus*) einen kleineren Zapfen-Durchmesser in diesem Bereich hoher Auflösung, als in einem anderen Netzhautanteil (HART 2004). Die Länge der Außensegmente bestimmt auch die Wegestrecke des Lichtes bis zum Erreichen des Photopigments und ist - neben dem

Öltröpfchen - für eine geringfügige Verschiebung der spektralen Sensitivität des Sehpigmentes verantwortlich (BOWMAKER und KNOWLES 1977, HART und VOROBYEV 2005).

Der Aufbau der Doppelzapfen entspricht morphologisch dem der Zapfen, nur dass es sich um zwei miteinander verbundene lichtempfindliche Komponenten handelt. Diese zwei Anteile werden in eine größere Haupt- und kleinere Nebenkomponekte unterteilt und bilden einen im Vergleich zu den Einzelzapfen großen Rezeptor. In der Regel beherbergt mindestens eine Komponente (meistens die Hauptkomponente) im distalen Anteil des Innensegments ein Öltröpfchen. Einige Doppelzapfen sind sogar mit einem Öltröpfchen pro Komponente ausgestattet. Hierzu zählen beispielsweise die Doppelzapfen vom Pfau (*Pavus cristatus*) (HART 2002), Haushuhn (BOWMAKER et al. 1997) und Star (HART et al. 1998). Neben dem Öltröpfchen können auch kleinere Pigmentansammlungen als Filtereinheiten im Doppelzapfen fungieren (BOWMAKER et al. 1997, JANE und BOWMAKER 1988). Das Sehpigment der Doppelzapfen-Komponenten entspricht dem des LWS-Pigments für die Einzelzapfen. Obwohl die Ähnlichkeit mit den Zapfen anatomisch gegeben ist, ist die Funktion dieser Photorezeptoren weitgehend ungeklärt und gibt Anlass zur Spekulation. Diskutiert werden eine mögliche Rolle der Doppelzapfen in Zusammenhang mit dem Helligkeitsempfinden, der Orientierung, der UV-Sicht, dem Polarisationssehen und der Bewegungsdetektion (NOVALES FIAMARIQUE et al. 1998, HART et al. 1998, OSORIO et al. 1999, AHNELT und KOLB 2000, HART 2001, PRESCOTT und WATHES 2004, HART und VOROBYEV 2005). Letzteres erscheint derzeit für den Vogel am wahrscheinlichsten (CAMPENHAUSEN und KIRSCHFELD 1998, HART et al. 2000c). Keinen Doppelzapfengehalt der Retina ist beim Waldkauz, Virginiauhu, Humboldt Pinguin, Emu, Chilesteißhuhn und Rotschwanzbussard (FITE 1972, BOWMAKER und MARTIN 1978 und 1985, SILLMAN et al. 1981) anhand von Mikrospektrophotometrie (MSP) ermittelt worden. Allerdings können kleinere Rezeptoren und Öltröpfchen nur schwierig mikrospektrophotometrisch erfasst werden und sind daher leicht zu übersehen, (BOWMAKER 1977, SILLMANN et al. 1981), bzw. werden fälschlicherweise einer anderen Öltröpfchenklasse zugeordnet (BOWMAKER et al. 1997). Der Doppelzapfengehalt der Retina kann ebenfalls mit zunehmendem Alter abnehmen

und unterliegt möglicherweise, wie für die Taube angegeben, hormonellen oder ernährungsbedingten Schwankungen (HODOS et al. 1991).

4.1.3.3 Die retinalen Farbpigmente

Die Vogelretina besitzt eine Vielzahl an Farbpigmenten, die sich in der Regel aus Karotenoiden zusammensetzen. Zum einen dienen die unterschiedlichen Karotenoide dazu das Licht in seinem Spektrum einzugrenzen, zum anderen sind sie auch verantwortlich für das Abfangen von photooxidativen Prozessen, die die Netzhaut potentiell schädigen. Auf das Vorhandensein von Melaningranula im Pigmentepithel und in der Choroidea von Vögeln ist bereits im vorherigen Kapitel eingegangen worden. Es soll an dieser Stelle noch mal erwähnt werden, dass sie das Licht absorbieren und somit die Streuung und Reflexion des Lichts am Augenhintergrund verhindern.

Die retinalen Farbpigmente kommen in den Photorezeptoren in Form von den Öltröpfchen, sowie außerhalb der Rezeptoren in proteingebundener Form vor (ALVES-RODRIGUEZ und SHAO 2004). Die Pigmente lassen sich grob funktionell einteilen in (a) Antioxidantien und (b) Cut-off Filter.

a) Antioxidantien

Hier sind besonders die Karotenoide der Xantophyllfamilie zu nennen. Zum einen das Zeaxanthin und zum anderen das Lutein. Ihnen wird in besonders beanspruchten Bereichen der Retina (z. B. in dem Bereich mit hoher Auflösungskraft) eine protektive Wirkung gegenüber den Photorezeptoren in Zusammenhang mit Licht-induzierter Apoptose zugeschrieben. Beim Vogel sind diese insbesondere in den Rezeptoren vorhanden, die keine pigmentierten Öltröpfchen enthalten (THOMSON et al. 2002). Sie agieren als Antioxidantien, Radikalfänger und als Filter für das schädliche kurzwellige Licht. Lutein erhält deswegen auch die Bezeichnung „bioaktives Karotenoid“ (ALVES-RODRIGUEZ und SHAO 2004).

b) Cut-off Filter

Die Farbpigmente, die als long pass cut-off Filter (Vergleiche Kapitel 3.7.2) in den Zapfenzellen der Vogelnethzhaut agieren, gehören ebenfalls zu den Karotenoiden und fügen sich mit Lipiden zu den Öltröpfchen zusammen (BOWMAKER und KNOWLES 1977, GOLDSMITH et al. 1984, WORTEL et al. 1987, BOWMAKER et al. 1997, KAWAMURO et al. 1997, HART et al. 1998). Die Karotenoide gehören zu den Xantophyllen, wobei rot gefärbte Öltröpfchen eine Absorptionskurve ähnlich des Astaxanthins besitzen, während gelb gefärbte der des Luteins oder Zeaxanthins ähneln (GOLDSMITH et al. 1984). In der Literatur werden die cut-off Bereiche in zwei Kurzschreibweisen dargestellt, zum einen als λ_{cut} und zum anderen als λ_{T50} / λ_{mid} . Diese Schreibweisen ergeben sich aus dem Verhalten der Öltröpfchen, da diese unterschiedliche Absorptionsgrade für die Wellenlängen besitzen. λ_{cut} bedeutet, dass die angegebene Wellenlänge die untere Grenze für die Durchlässigkeit des Lichtspektrums darstellt. Allerdings besitzen die meisten Öltröpfchen keine 100 %ige Absorptionseigenschaft für eine bestimmte Wellenlänge. Wie am Beispiel der Stockente (*Anas platyrhynchos* L.) gezeigt, liegt die maximale Absorption der roten Öltröpfchen bei 75 % für den Wellenlängenbereich bis zu 550 nm. Über 550 nm nimmt der Absorptionskoeffizient ab. Der Wellenlängenbereich an dem nur die Hälfte der maximalen Absorption (in diesem Fall 37,5 %) anzutreffen ist liegt bei den roten Öltröpfchen der Stockente bei 580 nm – Kurzschreibweise λ_{T50} 580 nm (siehe dazu JANE und BOWMAKER 1988, Fig. 1). Andere Öltröpfchen, wie diejenigen der Doppelzapfen haben einen sehr geringen Pigmentgehalt und absorbieren daher nur in sehr geringem Maße (< 10 %).

Die Öltröpfchen können in ihrer Größe und Pigmentierung variieren. Sie nehmen eine Größe von 1 μm – 4,5 μm ein (HART et al. 1998, HART 2001a) und liegen im distalen, ellipsoiden Bereich des Innensegments. In der Regel sind die weniger pigmentierten Öltröpfchen (C-, T-Typ) kleiner ausgebildet als die stärker pigmentierten (R-, Y-Typ) (GOLDSMITH et al. 1984). Nachtaktive und an den aquatischen Lebensraum angepasste Vögel zeigen eine geringere Pigmentierung als andere Vögel. Besonders auffällig ist der Pigmentverlust in den gelben Öltröpfchen (BOWMAKER und MARTIN 1978, HART 2004). Es wird allgemein beobachtet, dass die Öltröpfchen der Einzelzapfen weniger distal und weiter weg von der Sklera liegen als die der Doppelzapfen (Tabelle 22). Die Öltröpfchen wurden bereits um 1938

durch WALD (aus SILLMAN 1969) in ihrer spektralen Eigenschaft untersucht und klassifiziert. Neuere Untersuchungsmethoden können die Öltröpfchen besser typisieren und somit wurden sie danach erneut einheitlich erfasst und bezeichnet. Die Öltröpfchen werden in 6 Typen unterteilt und gruppieren sich wie in Tabelle 21 dargestellt.

Öltröpfchen-Typ		$\lambda_{\text{cut}} / \lambda_{\text{T50}}$ (nm)	Zugehöriger Photorezeptor
Neu*	Alt*		
R (red)	Red	552-586 / 585	LWS (P557 ¹ -P571)
Y (yellow)	C (dark yellow)	505-516 / 515-520	MWS (P499-P507)
C (colourles)	A (pale yellow)	399-449 / 454	SWS (P427-P463)
T (transparent)	Clear	†	UVS/VS (P359-P426)
P (principal)	B ₁	407-470 / 480-487	Hauptkomponente der Doppelzapfen
A (accessory)	B ₂	478-488 / dreifacher peak ²	Nebenkomponekte der Doppelzapfen

Tabelle 21: Klassifizierung der Öltröpfchentypen nach alter und neuer Nomenklatur (zusammengefasst aus BOWMAKER und KNOWLES 1977, BOWMAKER und MARTIN 1978, HART et al. 1998, HART 2002, HART und VOROBYEV 2005).

*Neue und alte Nomenklatur

†keine Filterwirkung (300-800nm), $\lambda_{\text{cut}} / \lambda_{\text{T50}}$ nicht nötig

¹P557 = Photorezeptor mit maximaler Wellenlängensensitivität (λ_{max}) bei 557 nm

²Dreifacher peak = zeigen 3 Absorptionsmaxima: bei 483nm, 451nm, 425nm (Haushuhn, Bowmaker und Knowles 1977); 425/430nm, 450nm (0,1 Abs.max.), 480nm (Stockente / Star, Jane und Bowmaker 1988 / Hart et al. 1998);

Die jeweiligen Öltröpfchen zeigen eine starke Schwankung der cut-off Wellenlängen (Tabelle 21). Grund dafür ist, dass die untersuchten Vögel unterschiedliche Absorptionsmaxima der jeweiligen ÖT aufweisen. Zudem zeigt auch das Öltröpfchen je nach der retinalen Position des Rezeptors eine Schwankung in dem Absorptionsverhalten. Bei den Staren hat beispielsweise das P-Öltröpfchen in der dorsalen retinalen Region ein λ_{cut} von 407 nm und in der ventralen retinalen Region ein λ_{cut} von 480 nm (HART et al. 1998). Ähnliches zeigt sich auch bei den Y-

Öltröpfchen der MWS-Einzelzapfen der Tauben, bei der die dorsal liegenden Zapfen ein λ_{cut} von 539 nm und die ventral liegenden ein λ_{cut} von 513 nm aufweisen (BOWMAKER et al. 1997). Das transparente Öltröpfchen Typ „T“ besitzt keine Absorptionseigenschaft und lässt das Licht ungehindert passieren. Hier entstehen die unterschiedlichen Absorptionsmaxima (λ_{max}) der Rezeptoren allein aufgrund der SWS1-Opsin-Konfiguration, entweder als VS (P415 - 426) oder UVS (P355 - 380). Bei einigen Vogelarten weist das Öltröpfchen zugehörig zur Nebenkompente der Doppelzapfen eine sehr geringe Wellenlängenabsorption (bei der Stockente: Absorption von 0,1 bei 450 nm) oder ein charakteristisches 3-Banden-Absorptionsspektrum auf, das möglicherweise durch verschiedene Farbpigmente zustande kommt (GOLDSMITH et al. 1984). Ein orange farbenes Öltröpfchen wird zusätzlich bei der Carolinataube (*Zenaida macroura*) beschrieben, welches sich wahrscheinlich aus 2 Karotenoiden zusammensetzt (GOLDSMITH et al. 1984).

Die Öltröpfchen sind nach neueren Erkenntnissen immer mit einem bestimmten Zapfentyp assoziiert (HART et al. 1998) und führen zu einer Eingrenzung der spektralen Sensitivität der Photorezeptoren und einer Verschiebung der maximalen Wellenlängensensitivität des Sehpigments um bis zu 40 nm in den roten Bereich. Das Zusammenspiel zwischen dem Sehpigment, der molekularen Dichte der Photorezeptorzellen („transverse density“: JANE und BOWMAKER 1988) und des zugehörigen Öltröpfchens führen zu der effektiven spektralen Empfindlichkeit (BOWMAKER und MARTIN 1984, MAIER 1994a, HART 2001a) des Photorezeptors.

Oil droplet type	T	C	Y	R	P
Putative cone type	UVS/VS single	SWS single	MWS single	LWS single	LWS double
Diameter (µm)	1 - 2	2 - 3	3 - 3,5	3 - 3,5	3,5 - 4,5
Relative position in photoreceptor layer	Sclerad	Sclerad	Intermediate	Intermediate	Vitreah
Appearance under bright field illumination	Colourless	Colourless to pale green	Golden yellow to orange	Red	Colourless, pale green or greenish yellow
Fluorescence when irradiated with near-UV wavelengths	None	Short-lived (10-60s) bluish white to bluish green fluorescence	None	None	Relatively stable (120s or longer) Dull yellow-orange fluorescence

Tabelle 22 (aus HART 2001a): Die Tabelle dient als Leitfaden zur Einteilung der Öltröpfchen in ihre zugehörige spektrale Klasse der Zapfenrezeptoren

4.1.3.4 Intraretinales und interspezifisches Öltröpfchenvorkommen

Die Öltröpfchen (ÖT) verteilen sich in der Netzhaut geschlechtsunabhängig aber speziesspezifisch (SILLMAN et al. 1981, GOLDSMITH et al. 1984, MAIER 1994a). Dabei kann es sein, dass sich nicht nur die dorsale retinale Hälfte von der ventralen unterscheidet, sondern auch das linke vom rechten Auge (GOLDSMITH et al. 1984, HART et al. 2000b). Diese retinale Asymmetrie wird vorwiegend bei der Doppelzapfenverteilung offensichtlich und kann in Zusammenhang mit einer gesteigerten Bewegungswahrnehmung eines Auges liegen (HART et al 2000b).

Vogelart	Öltröpfchen-Typ und retinale Häufigkeit (%)					
	R	Y	C	T	P	A
<u>Palaeognathe</u>						
Emu ¹	x	x	-	-	Keine Doppelzapfen	
Rhea ²	26	21.5	11	2.5	39	-
Strauß ³	24	23	11	1.5	40.5	?
<u>Neognathe</u>						
Tagaktiv Flugfaul						
Haushuhn ^{4a}	21	20	10	4	45	x ^{4b}
Pfau ⁵	15.6	16.3	13.9	7.4	46.9	x
Tagaktiv Flugaktiv						
Haustaube ⁵	16.3	18.3	14.2	11.4	39.9	-
Star ⁵	17.7	17.4	6.4	4.7	53.8	x
Blaumeise ⁵	20.3	20.3	14.4	7.6	37.5	-
Wellensittich ⁵	16.1	19.1	12.3	6.5	46.1	-
Nachtaktiv						
Waldkauz ⁶	<1	5	90	Keine?	Keine Doppelzapfen	
Aquatisch						
Humboldt Pinguin ⁷	-	70	10	20	Keine Doppelzapfen	
Stockente ⁸	21.5	21.6		4.2	52.7	?
Schwarzschnabel- Sturmtaucher ⁵	22.9	16.5	10.8	15.9	33.9	-

Tabelle 23: Öltröpfchenvorkommen bei verschiedenen Vogelarten

x= vorhanden, aber keine Prozentangaben

? = ähnliches Pigment gefunden aber nicht sicher

n.a. = nicht angegeben

¹Sillmann et al. 1981; ^{2,3}Wright + Bowmaker 2001; ^{4a} Bowmaker + Knowles 1977, ^{4b} Bowmaker et al. 1997 / Bowmaker + Knowles 1978; ⁵ Hart 2001; ⁶ Bowmaker + Martin 1978 (Angaben unter Vorbehalt); ⁷ Bowmaker + Martin 1985 (Angaben unter Vorbehalt); ⁸ Jane + Bowmaker 1998

Im Vergleich zu den Doppelzapfen zeigen die Einzelzapfen und ihre assoziierten ÖT keine nennenswerte Abweichung ihrer retinalen Verteilung (sind also im weitesten

Sinne bilateral symmetrisch angeordnet). Die Verteilung der Einzelzapfen zeigt allerdings interspezifische Abweichungen (Tabelle 23). Unter der Tabelle 23 werden unterschiedliche Vogelarten aufgezeigt. Zum einen Vögel des „Urvogel“-Typs, zum anderen auch neognathe Vögel mit ganz unterschiedlichen Lebensräumen. Erkennbar ist, dass die paleognathen Vögel einen retinalen Aufbau ähnlich dem von neognathen galli- und anseriformen Vögeln zeigen, was auf einen engen Verwandtschaftsgrad mit diesen hindeutet (WRIGHT und BOWMAKER 2001). Je nach Analysemethode könnten allerdings andere Ergebnisse erzielt werden und eine Zuordnung erschweren. Der Emu liefert hierfür ein Beispiel, da er in der ÖT-Verteilung von seinen paleognathen Artgenossen abweicht. Diese Diskrepanz hängt möglicherweise mit Präparationsschwierigkeiten bei der Analyse zusammen. Die Doppelzapfen wurden hier möglicherweise fälschlich den Einzelzapfen zugeordnet (WRIGHT und BOWMAKER 2001). Neognathe Vogelarten besitzen abgesehen vom nachtaktiven Waldkauz und Pinguin alle ÖT-Typen und variieren lediglich in ihrem Gehalt und in ihrer Pigmentierung. Die Öltröpfchen der nachtaktiven und den aquatischen Lebensraum einnehmenden Vögel sind pigmentärmer und erscheinen unter dem Lichtmikroskop blasser. Pigmentarme Öltröpfchen vermögen möglicherweise die Photonen besser aufzufangen und tragen somit zur erhöhten Lichtsensitivität bei (BOWMAKER und MARTIN 1978, 1985, HART 2004).

Für die pigmentierten Öltröpfchen treffen folgende Aussagen zu:

- Zeigen Filterwirkung und erhöhen somit die spektrale Sensitivität des zugehörigen Rezeptors
- Verschiebung des λ_{\max} des Photopigmentes
- Haupt-UV-Filter (CUTHILL et al. 2000)
- Interspezifisch variabel (Gehalt, Verteilung und Typen-Vorkommen)
- Variabel im Pigmentgehalt gleicher Öltröpfchentypen (Nacht- vs. Tagaktiv, nahrungs- und umweltbedingt)
- Größenvariabel (Zapfengröße, Karotenoidgehalt)
- Lokalisationsunterschiede im Innensegment

4.1.3.5 Retinale Topographie

Wie bereits im vorangegangenen Kapitel erwähnt sind die Photorezeptoren mit einem bestimmten Öltröpfchentyp assoziiert und verteilen sich somit analog zu den Öltröpfchen. In der Regel gibt es eine dominierende retinale Photorezeptorart. Doppelzapfen dominieren mit einem Anteil über 45 % beim Haushuhn, bei Entenvögeln und weiteren Tagaktiven, sowie – wenn auch in geringerer Konzentration – bei den paleognathen Vögeln (BOWMAKER und KNOWLES 1977, JANE und BOWMAKER 1988, WRIGHT und BOWMAKER 2001). Stäbchenzellen dominieren hingegen bei den nachtaktiven Vögeln mit einem Anteil von bis zu 90 % (BOWMAKER und MARTIN 1977). UVS- oder VS-Rezeptoren sind unter den Farbrezeptoren in der geringsten Menge vorhanden. Vögel, die ähnliche ökologische Nischen besetzen zeigen in der Regel eine ähnliche retinale Zapfenverteilung. So zeigt die Netzhaut des Haushuhns (*Gallus gallus*) eine Ähnlichkeit mit dem des Pfau (*Pavo cristatus*), der Japanischen Wachtel (*Coturnix cotrunix japonica*) und der Pute (*Meleagris gallopova*), die ursprünglich Bodenbewohner von Wald und Dickicht darstellen. Sie gehören alle der gleichen Familie der Galliformen an. Daher ist die stammesgeschichtliche Entwicklung ebenfalls bei der Deutung der retinalen Photorezeptoranordnung mit einzubeziehen (HISATOMI et al. 1994). Allerdings gibt es auch, wie im Falle des Eisvogels (*Todirhamphus sanctus*) und in der Tabelle 23 angeführten Blaumeisen (*Parus caeruleus*), innerhalb der Vogelfamilien abweichende retinale Topographien, die sich bislang weder phylogenetisch, umweltbedingt noch verhaltens-physiologisch erklären lassen (HART 2001a+b).

Die Photorezeptoren schwanken auch in ihrer Anzahl pro retinaler Fläche. In bestimmten retinalen Bereichen sind die Photorezeptoren besonders angeordnet, dicht gepackt und neuronal verschaltet. Eine erhöhte Photorezeptor- und Neuronenkonzentrationen findet man in den so genannten Areae und Foveae (DUKE-ELDER 1958, BEZZEL und PRINZINGER 1990), die für das optische Auflösungsvermögen und für das binokulare und monokulare Gesichtsfeld eine Rolle spielen.

Die Area besteht aus dicht angeordneten Zapfen- und Stäbchenzellen, die sich von der retinalen Fläche abheben und sich in den Glaskörper vorwölben (BEZZEL und PRINZINGER 1990). Ebenso sind in diesem Bereich die Ganglienzellen dicht gepackt, nehmen aber zur Peripherie hin stark in ihrer Konzentration ab (von über das 50-fache, HART 2002). Durch die dichte Packung erfahren die Photorezeptoren eine Abnahme ihres Durchmessers und ein Längenzuwachs ihrer Segmente. Die Öltröpfchen sind aufgrund der Anpassung weniger stark pigmentiert (HART 2004). Je nach retinaler Lokalisation unterscheidet man zwischen der Area centralis – einige Millimeter nasal über dem Pecten, und der Area temporalis – temporal dem Pecten. Als Besonderheit bei der Area centralis gilt die Anordnung der Photorezeptoren zu einer lang gezogenen horizontalen Linie dorsal der Pektenspitze. Diese wird als Area centralis horizontalis oder „visual streak“ bezeichnet und kommt häufig bei marinen und weiten Ebenen bewohnenden Vögeln vor (HART 2004).

Die Sehgrube (Fovea) ist im Aufbau der Area ähnlich. Durch die periphere Verschiebung der retinalen Schichten (meist bis zur inneren Körnerschicht) entsteht jedoch ein Wall mit zentraler zapfenreicher Grube (FITE 1972, MORONEY und PETTIGREW 1987, AHNELT und KOLB 2000, GAFFNEY und HODOS 2003). Die Retina ist dabei im Bereich der Grube stark „ausgedünnt“. Die „Ausdünnung“ der Netzhaut soll Einbußen optischer Qualität verhindern und eine verbesserte metabolische Versorgung der Zapfen gewährleisten (AHNELT und KOLB 2000). Ebenso wie bei der Area unterscheidet man hier zwischen einer Fovea temporalis und centralis, die vogelspezifisch unterschiedlich im Durchmesser, Zellgehalt und Tiefe vorkommen kann und funktional im Zusammenhang mit dem Jagd- und Flugverhalten steht (DUKE-ELDER 1958).

Vogelart	Area/Fovea		Anmerkung	Bezeichnung
	centralis	temporalis		
Haushuhn ¹	x	nicht vorhanden	Area centralis und dorsalis	Afoveal
Pfau ²	x mit nasalem Ausläufer	nicht vorhanden	2mm dorso-nasal Pektenspitze	Afoveal
Haustaube ³	x + dorsalis	nicht vorhanden	Area centralis und Area dorsalis Panorama-Sicht	Afoveal
Eulenvogel ⁴	nicht vorhanden	x	Konstellation selten bei Vögeln	Temporal Monofoveal
Turmfalke ⁵	x	x	Fovea temporalis weiter und flacher, weniger hohe Zellkonzentration	Bifoveal
Eisvogel ⁶	x	x	Fovea temporalis flacher	Bifoveal
Keilschwanzsturmtaucher ⁷	x	nicht vorhanden	Area centralis horizontalis	Afoveal
Strauß ⁸	x mit Ausläufer	nicht vorhanden	Fovea centralis, Ausläufer in Form von Area	Central Monofoveal

Tabelle 24: Vorkommen von Areae / Foveae bei einer Auswahl an Vögeln. Vögel haben in der Regel eine Area oder Fovea centralis ähnlicher Lokalisation und können zusätzlich noch eine temporale Area oder Fovea besitzen, die unterschiedlich in der Netzhaut lokalisiert sein kann. Man unterscheidet zwischen fovealen und afovealen Vogelaugen.

¹Morris 1982

⁴Duke-Elder 1958

⁷Hart 2004

²Hart 2002

⁵Gaffney + Hodos 2003

⁸Wright + Bowmaker 2001

³Hodos et al. 1991

⁶Moroney + Pettigrew 1987

4.2 Physiologie des Sehens

4.2.1 Sehvorgang

„Sehen“ ist gleichbedeutend mit der Lichtwahrnehmung des visuellen Apparats und stellt einen sehr komplexen physiologischen sowie psychologischen Fortgang dar. Die Retina der Vögel verfügt über Stäbchen und Zapfenzellen (Retina duplex) und ist in der Lage, je nach Lichtintensität photopisch / chromatisch oder skotopisch / achromatisch zu arbeiten. Eine Eigenschaft, die auch als „Duplizität des Sehens“ (PENZLIN 1977) bezeichnet wird. Einzelzapfenzellen sind in der Lage das Licht farbig (chromatisch) aufzubereiten. Die Stäbchen, als lichtempfindlichere Einheit, dienen nach Dunkeladaption der Nachtsicht (skotopisch) und arbeiten auf achromatischen Weg. Bei einer gewissen Lichtintensität überschneidet sich die Zapfen- und Stäbchenaktivität und man spricht hier vom mesopischen Sehbereich. Der Sehvorgang beginnt mit der Aufnahme der Photonen an den Photopigmenten der retinalen Rezeptoren und endet mit der Verarbeitung an der Sehrinde und den speziellen Sehzentren des Gehirns.

4.2.1.1 Opsine

Die Eigenschaft des Photorezeptors (Stäbchen, Einzelzapfen oder Doppelzapfen) bestimmte Lichtspektren aufzunehmen und zu verarbeiten hängt beim Vogel von der Aminosäuresequenz des jeweiligen Opsins und dessen Bindungsart zum Chromophor ab. Da Vögel als alleiniges Chromophor das 11-cis-Retinal in den Zapfenzellen besitzen, ist die spektrale Empfindlichkeit des Photopigments vom Opsinmolekül abhängig. Die Opsin-11-cis-Retinal-Verbindung der Stäbchen bezeichnet man als Rhodopsin, während bei den roten Zapfenzellen von Iodopsinen (Begriff geprägt von WALD et al. 1955) gesprochen wird. Iodopsin ist dabei zum Begriff für das rot-sensitive Zapfenpigment in der Hühnernetzhaut geworden (YOSHIZAWA und KUWATA 1991). Da es sich aber hier ebenfalls um ein 11-cis-Retinal Chromophor handelt, entspricht es allerdings dem Rhodopsin. Porphyrinsine kommen unter anderem bei Reptilien vor und besitzen ein anderes Chromophor.

Opsine sind transmembrane Rezeptorproteine und werden den „G-protein-linked“-Rezeptoren zugeordnet. Dabei handelt sich um ein ca. 350 Aminosäuren langes Polypeptid (CUTHILL et al. 2000). Charakteristisch für dieses Protein sind 7 hydrophobe transmembrane Helices, eine Retinal-Bindungsstelle in Helix VII (Lysin-Rest), ein Glutamatrest in Helix III, 2 Cysteine für die Formation einer Disulphid-Brücke zur G-Protein Bindung und eine Serin-reiche Region in der Nähe des C-Terminus als potentielle Phosphorylierungsstelle (WILKIE et al. 1998). Die transmembranen Rezeptorproteine sitzen in den lamellaren Membranen der Photorezeptor Außensegmente (HART 2001). Die spezifische Aminosäuresequenz und die elektrostatische Interaktion des Opsins mit dem Chromophor führen zu der unterschiedlichen spektralen Sensitivität des Photorezeptors. Bestimmte Regionen dieser Aminosäuresequenz mit ihren Molekülresten dienen dabei als spektrale „tuning sites“ (CUTHILL et al. 2000), die anhand von Gensequenzanalyse ermittelt werden können.

Nicht-visuelle Photopigmente besitzen ebenfalls Opsine. Hierzu zählen unter anderem das Pinopsin im Pinealorgan und Hypothalamus (OKANO et al. 1994), sowie das RPE-Opisin im retinalen Pigmentepithel (HAO und FONG 1996). Das Pinopsin spielt beim Vogel als spezielle extra-okuläre lichtempfindliche Struktur in der zirkadianen Steuerung von Stoffwechselprozessen eine Rolle. Das RPE-Opisin dient als Bindungspartner für das Chromophor im retinalen Pigmentepithel und in den Müller Zellen. Weitere nicht visuelle Photorezeptoren, wie beispielsweise das Melanopsin, sind auch in der Haut, in der Harderschen Drüse sowie in anderen Gehirnteilen vorhanden (LYTHGOE 1984 zitiert in VEHSE 1998, WADA et al. 1998) und werden ebenfalls mit dem zirkadianen Rhythmus und dessen Einfluss auf Stoffwechselfvorgänge in Zusammenhang gebracht. Melanopsin wird zudem in der Netzhaut von Rattenembryonen gefunden und scheint für die Ausbildung der neuronalen Reizweiterleitungsbahnen, ausgehend von der Retina zu den Hypothalamuskernen, eine Rolle zu spielen (FAHRENKRUG et al. 2004).

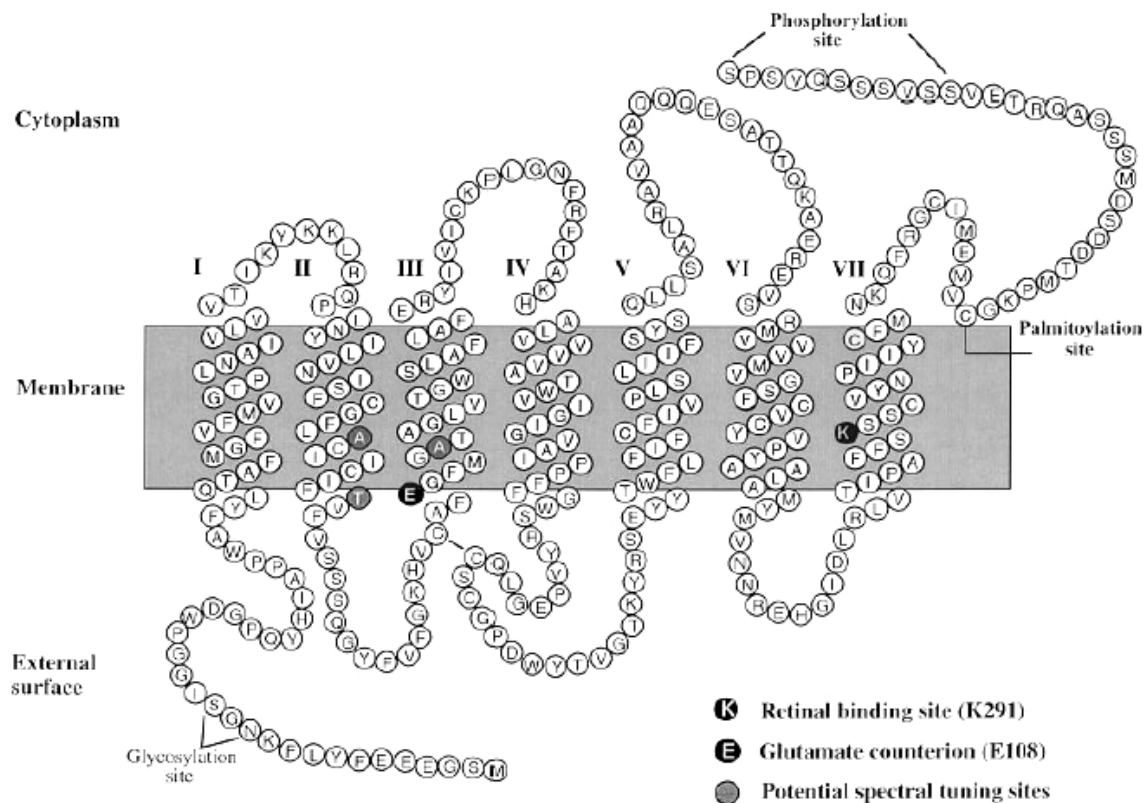


Abbildung 28 (nach WILKIE et al. 1998): Zweidimensionales UVS-Opisin bei einem Wellensittich (*Melopsittacus undulatus*). Beschreibung siehe Text.

4.2.1.2 Der visuelle Zyklus

Mit der Absorption eines Photons durch das Sehpigment wird die umfangreiche Kaskade des visuellen Zyklus (Retinalzyklus und Phototransduktion) in Gang gesetzt. Die Phototransduktion (entspricht der Umwandlung des aufgenommenen Photons in elektrische Impulse) wird eingeleitet durch die Umwandlung des Retinals (Chromophors) und die damit verbundene Konformationsänderung des Opsins (KAWAMURA et al. 1977, WENZEL et al. 2005).

4.2.1.2.1 Retinal-Zyklus

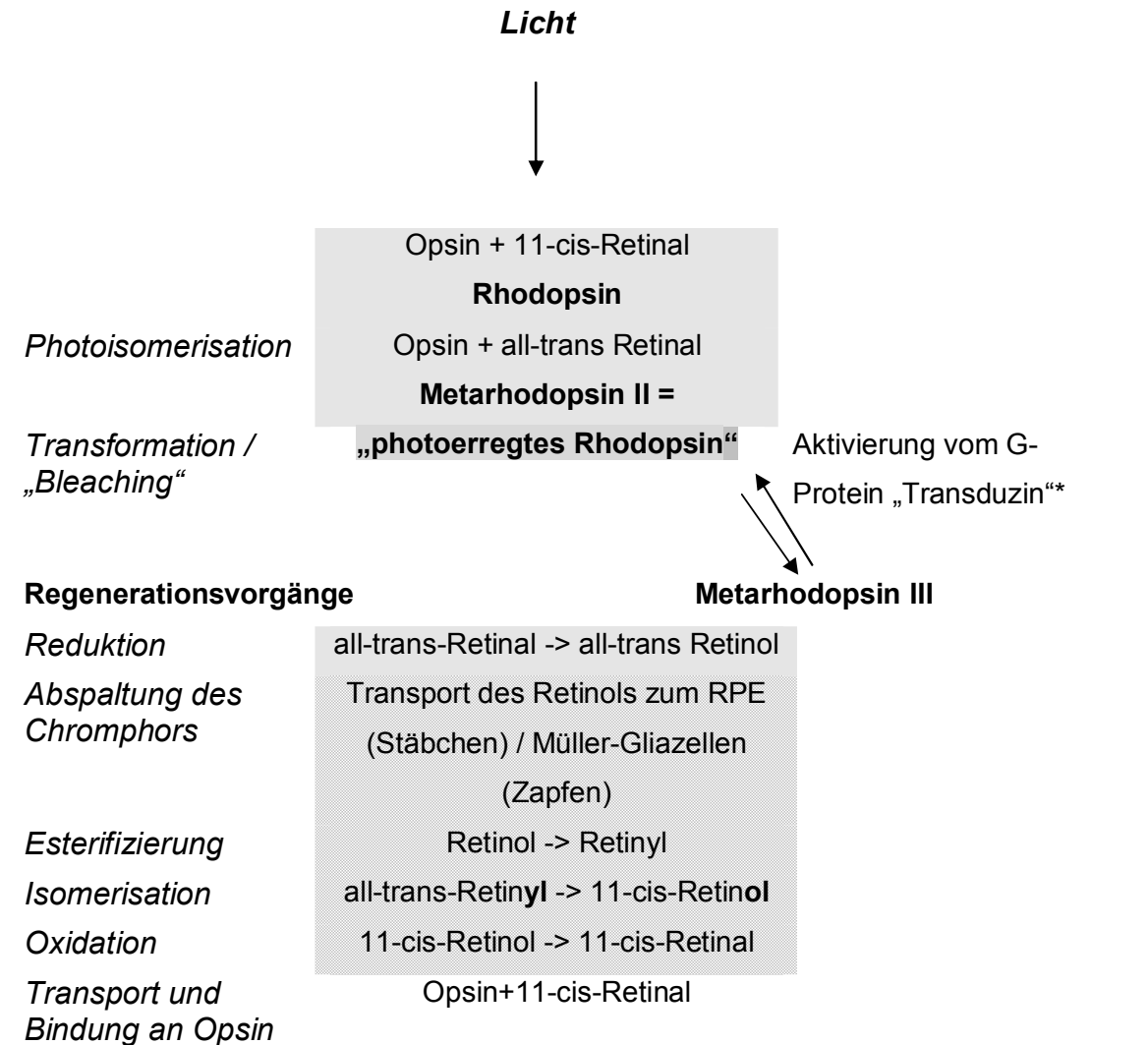


Abbildung 29: Darstellung des Retinal-Zyklus

Vorgänge am Opsin (Photorezeptor) [grau hinterlegt]

Vorgänge im RPE (Stäbchen) oder Müller-Glia (v. a. bei den Zapfen) [gerasterter Kasten]

* Aktiviert die Phototransduktionskaskade

Das Chromophor 11-cis-Retinal wird in dem Extrazellularraum des RPE, der Müller-Glia und bei Hühnern auch direkt im Innensegment der Zapfenzellen gespeichert und von dort an die Photorezeptoren übermittelt. Laut LAMB et al. 2004 besitzen die Opsine für das Chromophor „entrance-“ und „exit sites“, sowie eine dritte dazwischen liegende und als Chromophor-Tasche bezeichnete Bindungsstelle. Diese Stellen sind zu jeder Zeit mit mindestens einem Chromophor belegt. Die Aufnahme und die Isomerisation des Retinals geschieht entsprechend an der „entrance site“ und

Chromophor-Tasche, während die Reduktion zum Retinol und die Abspaltung des Chromophors vom Opsin an der Exitstelle erfolgen. Die kovalente Bindung des Chromophors an der Chromophor-Tasche führt zur Konformationsänderung und dient der Stabilisierung des Moleküls. Trifft nun hier ein Photon auf die Verbindung laufen die schematisch dargestellten Reaktionen (Abb. 29) weiter am Opsin ab, wobei das Opsin innerhalb einer Millisekunde seine Zwischenstufen (Batho-, Lumirhodopsin und MI) einnimmt (KAWAMURA et al. 1977, IMAMOTO et al. 1996, KUSNETZOW et al. 2004). Die Umwandlung zu Metarhodopsin II (MII) setzt die Phototransduktionskaskade in Gang. Das Chromophor (all-trans-Retinal) „wandert“ dann zur Exit-site und das Photopigment wird gebleicht („Bleaching“). Nach Abspaltung des Chromophors von der Exitstelle wird dieses in der Regel außerhalb des Photorezeptors wieder regeneriert. Die all-trans-Formen gelten als toxisch. Werden diese nicht wieder in das 11-cis-Retinal umgewandelt, so tritt unweigerlich der Zelltod ein. Ein als Metarhodopsin III (MIII) bezeichnetes Zwischenprodukt dient bei der Regeneration als Zwischenstufe für ca. 30 % aller Chromophore und verhindert somit eine zu schnelle Ansammlung des toxischen all-trans-Retinals. MIII wird über das Transduzin reguliert (ZIMMERMANN et al. 2004, RITTER et al. 2004). Die Verstoffwechslungsgeschwindigkeit des Retinoids ist, abgesehen vom Rezeptortyp, auch spezies-spezifisch. Beim Vogel regenerieren die Zapfen analog zum Menschen schneller als die Stäbchen. Dieses wird bei den Vogelzapfen anhand der schnelleren Umwandlungsprozesse und möglicherweise Fehlen der MIII-Zwischenstufe erklärt (YOSHIZAWA 1992).

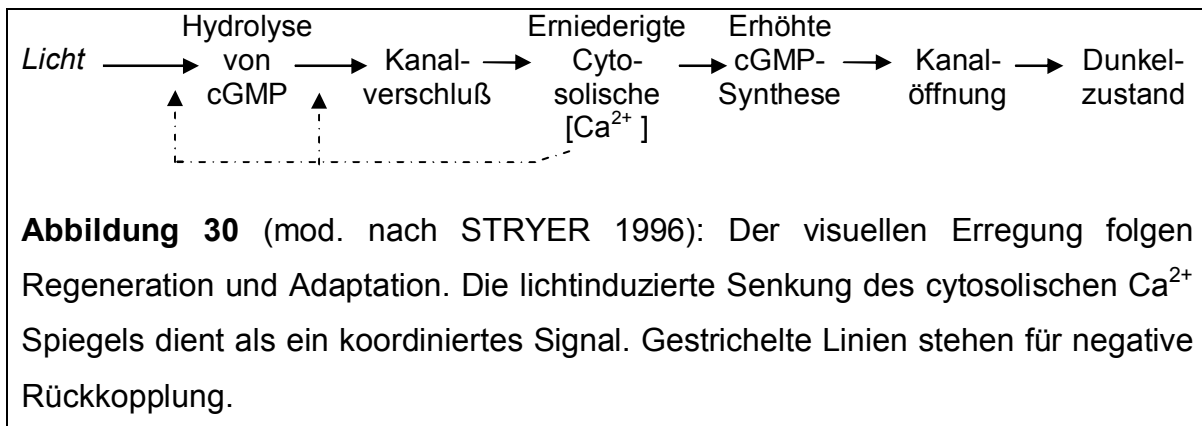
4.2.1.2.2 Phototransduktionskaskade

Dieser Prozess beginnt mit der Aktivierung des Transduzins durch das photoerregte Rhodopsin. Transduzin zählt zu den Rückkopplungsproteinen und kann seinerseits wiederum Rhodopsin photoerregen. Es wirkt somit Signal verstärkend (STRYER 1996). Da das Metarhodopsin II der Stäbchen vergleichsweise langsamer abgebaut wird als das „Metaiodopsin II“ der Zapfen, vermag es das Transduzin vermutlich länger zu aktivieren (YOSHIZAWA 1992). Transduzin bindet an die Zyklische-GMP-Phosphodiesterase (FARBER et al. 1978), die daraufhin das zyklische-GMP zu GMP enzymatisch hydrolysiert und somit die cGMP Konzentration in der Zelle senkt. Der Abfall des zyklischen Botenstoffs führt zu einem Verschluss der Natriumionenkanäle

in der Plasmamembran des Außensegments und es folgt eine Hyperpolarisation der Zelle (STRYER 1996, WENZEL et al. 2005). Die darauf folgende Transmitterfreisetzung in der synaptischen Verschaltung des Photorezeptors mit den Neuronen führt zu einer afferenten Weiterleitung der elektrischen Spannungsimpulse ins Gehirn (SILBERNAGL 1991). Die Umwandlung des aufgenommenen Photons in einen elektrischen Impuls ist hier abgeschlossen.

Die Regenerationsvorgänge am Photorezeptor laufen bereits bei der Photoaktivierung ab und führen zu einer Rückkehr des Systems in den nicht-aktivierten „Dunkelzustand“. Hierbei spielen folgende Enzyme und Ionen eine Rolle:

- GTPase: hydrolysiert GTP zu GDP und inaktiviert das Transduzin und somit auch die Phosphodiesterase
- Rhodopsin-Kinase: inaktiviert das photoerregte Rhodopsin -> hemmt wiederum die Transduzinbindung
- Guanylat-Cyclase (Ca^{2+} Ionen kontrolliert): synthetisiert cGMP aus GTP
- Ca^{2+} Ionen: licht-induzierte Senkung -> Stimulation der Guanylat-Cyclase



4.2.1.3 Periphere und zentrale Reizweiterleitung und Verarbeitung

Peripher (= neurale retinale Schicht):

Photorezeptoren leiten über synaptische Transmitterfreisetzung ihren erhaltenen Impuls an das neuronale Geflecht der äußeren plexiformen Schicht weiter. Das Photorezeptorpotential wird hierbei umgekehrt (Hyperpolarisation der Photorezeptoren geht in Depolarisation der Neuronen über). In dieser Schicht spielen besonders die Bipolar- und die Horizontalzellen eine wichtige Rolle. Die synaptischen Verschaltungen zwischen den 3 Zelltypen bilden einen so genannten „Schleifen Komplex“, wobei sie aufeinander eine fördernde aber auch hemmende Wirkung ausüben können. Durch synaptische Interaktionen von Zapfenzellen und Horizontalzellen („Zapfennetzwerk“) werden die Impulse an die Bipolarzelle auch bei sich kurzzeitig ändernden Lichtintensitäten konstant gehalten. Das bedeutet, dass die Erregungsschwelle der bipolaren Zelle durch Lichtintensitätsunterschiede unberührt bleibt. Auch bereits nach Beendigung des Lichtstimulus ist aufgrund dieses Zusammenspiels die Zapfenzelle kurzzeitig noch in der Lage die Bipolarzelle zu depolarisieren.

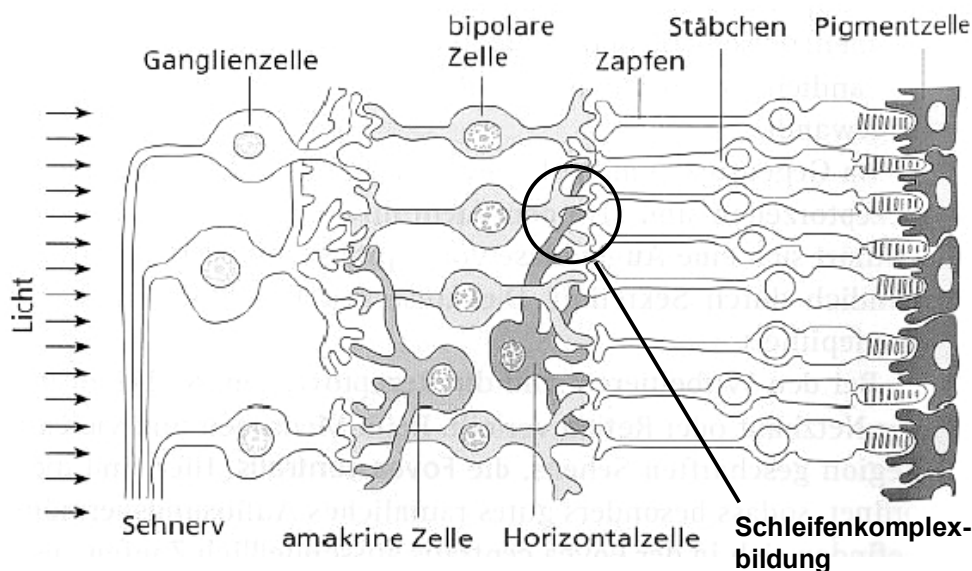


Abbildung 31: Schematischer Aufbau der Retina.

Die bipolaren Zellen unterscheiden sich in zwei Typen: der erste Typ lässt sich durch den Transmitter Glutamat aktivieren (ON-Typ), der zweite Typ dagegen nicht (OFF-Typ). Durch intraretinale Verschaltungen (Amakrin- oder Horizontalzellen) entstehen so erregbare sowie hemmbare rezeptive Felder mit einem ON oder OFF Zentrum und einem sich umgekehrt dazu verhaltendes peripheres Feld. Diese Kontrastierung des Reizes hat Bedeutung für die Detailerkennung und das Auflösungsvermögen des retinalen Bildes. Die retinalen Schichten sind unter den Vertebraten sehr ähnlich aufgebaut, die Zelltypen und Verbindungen der Zellen dieser Schichten zeigen allerdings einige interspezifische Variationen (THOMPSON 1991). Während bei den Säugetieren bipolare Zellen für Zapfen und Stäbchen getrennt vorhanden sind, werden diese bei den anderen Tierarten von Zapfen und Stäbchen gleichzeitig genutzt. Bei diesen Tieren projizieren die ON und OFF Pfade daher teilweise gemeinsam auf ein rezeptives Feld im Corpus geniculatum laterale (CGL). Bipolare Zellen leiten die Aktionspotentiale an die retinalen Ganglienzellen weiter (PSCHYREMBEL 2002). Die Ganglienzellen können in ihrer Anzahl erheblich variieren und sind für die Bildauflösung des projizierten Bildes mit verantwortlich. Am Rand der Sehgruben sind sie bei tagaktiven Vögeln besonders zahlreich vertreten (2×10^6 Ganglienzellen, das Doppelte im Vergleich zum Mensch) (THOMPSON et al. 1991). Übergeordnete zentrifugale Systeme (wie beispielsweise der Isthmo-Optische Nukleus) beeinflussen efferent die neuronalen Pfade und steuern somit selektiv die Impulse aus den dorsalen und ventralen Netzhauthälften der Vögel (HART et al. 1998). Dieses hat den Vorteil, dass das Augenmerk wahlweise auf die Futtersuche (dorsaler Retinaanteil), oder auf die Feindvermeidung (ventraler Retinaanteil) gerichtet werden kann.

Sehbahn / Tractus opticus:

Die Ganglienzellen des dritten Neurons liefern die Axone für den Nervus opticus. Mit Hilfe von den Oligodendrozyten, die die Myelinscheide des Nervs formen, wird die Reizweiterleitung beschleunigt (BUTT et al. 2004). Ganglienzellen können unterschiedlichen Informationsgehalt aus der Retina beziehen, der dann gezielt an die dafür vorgesehenen zentralen visuellen Kerne projiziert wird (THOMPSON et al. 1991). Sie bilden somit gewisse Strassen innerhalb des Sehnervs. Die Sehnervfasern überkreuzen am Chiasma opticum vollständig und die beiden aus den Netzhauthälften stammenden Fasern treten beim Vogel komplett auf die Gegenseite

über (FREWEIN und SINOWATZ 1992). Vom Chiasma aus werden die Sehzentren erreicht. Lange Zeit ist der Sehhügel als Haupt-Steuerungs- bzw. Verarbeitungszentrum für den Sehvorgang beim Vogel und dessen damit verbundenen koordinativen Abläufen gesehen worden. Dabei wurden weitere wichtige Sehzentren im Gehirnstamm außer Acht gelassen: das dorsale und ventrale Corpus geniculatum laterale (d/vCGL), der Hypothalamus, die Area praetectalis und weitere akzessorische Sehkerne. Das dCGL ist ebenso von besonderer Wichtigkeit wie der Sehhügel und stellt ein Hauptzwischenzentrum zum Telencephalon dar (SHIMIZU und KARTEN 1991). Die visuellen Pfade bestehen zum einen aus dem retino-thalamo-telencephali- (*thalamofugalen*) Pfad, der von der Retina über den Sehhügel zum Telencephalon und dann zum Nucleus rotundus im Thalamus zieht, und zum anderen aus dem *tectofugalen* Pfad. Beide Pfade sind unter Tags bei nicht-migrierenden Vögeln gleichermaßen aktiv (MOURITSEN et al. 2005). Der tectofugale Pfad erhält Informationen vorwiegend aus dem binokularen, frontalen Feld und der thalamofugale Pfad aus dem mononuklearen, lateralen Feld (STAMP DAWKINS und WOODINGTON 1996).

Sehzentren:

Sehhügel/Tectum mesencephali: empfängt die meisten retinalen Projektionen (wahrscheinlich mehr als 90 % der Axone enden in den tektalen Schichten). Wichtiger Ort der Informationsweiterleitung für das aviäre Farbsehen (VARELA et al. 1993). Projiziert efferente „Bewegungssignale“ zu ipsi- und kontralateralen Kernen im Thalamus und Prätektum (SHIMIZU und KARTEN 1991).

Nucleus rotundus (Thalamus): Erhält die meisten Signale/Projektionen vom Sehhügel (tectorotundaler Pfad). Prominenter visueller Kern. Dient der Diskriminierung bestimmter Farben und ist bewegungs-sensitiv. GRANDA und YAZULLA 1971: Enthält Einheiten die auf unterschiedliche Wellenlängen reagieren. Ventraler Anteil enthält hemmende Einheiten,

	dorsaler Anteil exzitatorisch. Beidseitige Läsion führt zu starken Verlusten in der Mustererkennung und Helligkeitsempfindung.
dCGL (Thalamus):	Erhält auf direktem Wege Signale von der Retina. Interagiert mit Telencephalon. Umschaltpunkt und selektive Weiterleitung über getrennte Informationskanäle (SHIMIZU und KARTEN 1991).
vCGL (Diencephalon)	MATURANA und VARELA 1982: besitzt geringere Fähigkeit zur Farbdiskriminierung. CROSSLAND und UCHWAT 1979: erhält beim Vogel Signale vom Tektum und Wulst (tektogenikulat), sowie direkt von der Retina (retinogenikulat). Leitet seine Projektionen an den Sehhügel und an die Area prätektalis weiter (GUILOFF 1991). Retinale Afferenzen wirken sich möglicherweise exzitatorisch und tektale inhibitorisch (durch negative Rückkopplung - GABAerg?) aus (GUILOFF 1991). Beim Säugetier: Pupillenreflex, vestibular und oculomotorisches System (PSCHYREMBEL 2002).
Hypothalamus: (Nucleus suprachiasmaticus)	Rolle noch unklar, beim Säugetier: direkt retinale Information, wichtige Rolle in zirkadianer Rhythmik (PSCHYREMBEL 2002).
Prätektum:	Übergang Meso-Diencephalon, Rolle beim visuomotorischen Verhalten (PSCHYREMBEL 2002).
Dorsale Kortex / Wulst:	Endziel des thalamofugal Pfades, auch visuelle Wulst beim Vogel genannt. Primäres Seh- und Assoziationszentrum, zeigt nachts ebenfalls Aktivität (MOURITSEN et al. 2005).

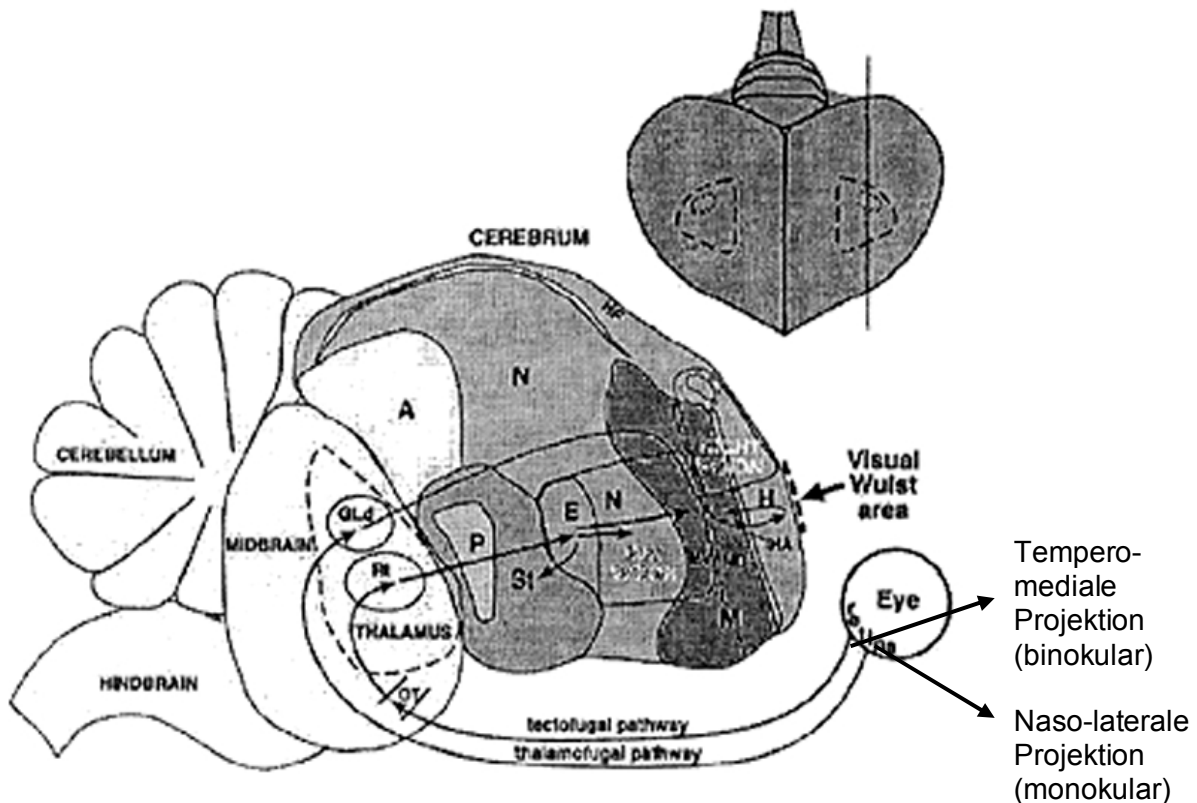


Abbildung 32 (modifiziert nach MOURITSEN et al. 2005):

Schematischer Querschnitt durch das Gehirn mit den ungefähren Lokalisationen der Sehzentren. GLd: Nucleus geniculatus lateralis dorsalis; Rt: Nucleus rotundus; Ot: Tectum mesencephali;

4.2.2 Skotisches Sehen

Das Hell-Dunkel Sehen läuft über die achromatischen Bahnen der Photorezeption und wird über die Stäbchen und dessen Photopigment (Rhodopsin), sowie dessen spezifisches neuronale Netzwerk mediert. Die Stäbchen sind sehr lichtempfindliche Photorezeptoren und können geringe Lichtquantenzahlen (1 Photon) bereits nutzen, um einen Impuls auszulösen. Wird die Photonenzahl zu hoch, so sind die Stäbchen alle im aktivierten bzw. gebleichten Zustand und regenerieren erst wieder ab gewisser Absenkung der Beleuchtungsstärke. Obwohl man davon ausgeht, dass das

Rhodopsin der Stäbchen sich aus dem MWS-Pigment der grün-empfindlichen Zapfen entwickelte, benötigt das Stäbchenphotopigment aufgrund stabilerer Zwischenstufen eine längere Regenerationsphase (um das 4fache) als das MWS-Pigment (HART 2001, HEATH et al. 1997). Die Dunkeladaptation des Auges geschieht langsamer als die Helladaptation, da es von der Regeneration des Stäbchenpigmentes abhängt (LAMB und PUGH 2004). Die Stäbchen können somit erst nach Dunkeladaptation bei niedrigen Lichtintensitäten arbeiten. Beim Haushuhn wurde beobachtet, dass diese unter Tag ihre Stäbchenpigmente nicht sensibilisieren können, unabhängig von der Länge der vorherigen Dunkeladaptation (SCHAEFFEL et al. 1991). Hier scheint ein endogener Zusammenhang zwischen Stäbchenaktivität und Tageszeit, bzw. zirkadianer Rhythmik gegeben zu sein. Diese tageszeitliche Beziehung ist allerdings bei der Stäbchenaktivität des Steinkauzes (*Athene noctua*) nicht elektroretinographisch reproduzierbar (PORCIATTI et al. 1989, zitiert in SCHAEFFEL et al. 1991) und scheint daher nicht verallgemeinert auf Vögel anwendbar zu sein.

Die Stäbchen sind im peripheren retinalen Bereich konzentrierter angeordnet. Sie dienen dort zudem als Helligkeitsmesser und sind sensitiv gegenüber Modulations- bzw. Kontrastveränderungen. Das periphere Sichtfeld kreuzende Objekte werden daher schnell erfasst und alarmieren das Gehirn. Tagaktive Vögel, die mit weniger Stäbchenzellen bestückt sind (CRESCITELLI 1964, BOWMAKER und KNOWLES 1977, MAIER 1994), kompensieren diese Eigenschaft möglicherweise über die Doppelzapfen als Bewegungsdetektoren.

Beim Menschen liegt der ausschließlich durch Stäbchen aktivierte, skotopische Bereich bei einer Beleuchtungsstärke von 10^{-6} bis 10^{-1} lx. Dieses entspricht den Lichtverhältnissen in der Nacht bei Neumond. Dunkeladaptiert vermag der Mensch keine Farben mehr zu sehen und die Umwelt wird in Grautönen und kontrastarm bzw. unscharf wahrgenommen. Eulenvögel wie der Waldkauz sind nachtaktiv und mit einer hohen Anzahl an Stäbchen ausgestattet. Hier stellt sich ein Konflikt zwischen der visuellen Eigenschaft der Stäbchen und der Notwendigkeit nachts kontrastreich zu sehen ein, damit Eulenvögel erfolgreiche Nachtjäger sein können. Gewährleistet wird das effektive Einfangen der wenigen Photonen während der Nacht beim Waldkauz (*Strix aluco*) durch ihre tubuläre Augenform, die große Pupillenweite sowie

durch die dichte Packung der Stäbchen (MARTIN 1977, BOWMAKER und MARTIN 1978). Versuche an Tauben (als Vertreter der tagaktiven Vögel) zeigen im Vergleich zum Waldkauz eine bis auf das 100fach erniedrigte skotopische Sensitivität (BLOUGH 1955, zitiert in MARTIN 1977). Der zu den Nachtschwalben zählende Fettschwalm (*Steatornis caripensis*) ist ebenfalls nachtaktiv und brütet in sonnenlicht-abgeschirmten, dunklen Höhlen. Er gilt als extremes Beispiel für einen „schwachlicht“ Lebensstil und nimmt sein ganzes Leben lang kein helleres Licht wahr als Vollmondlicht (MARTIN et al. 2004). Dass er dennoch bei diesen niedrigen Luxzahlen sehen kann, verdankt er besonderen okularen Eigenschaften. Zum einen besitzt er eine (wie beim Waldkauz und anderen nachtaktiven Vögeln) Stäbchen-dominierte Retina mit dichter Packung analog zu Tiefseefischen und zum anderen ein hohes okulares Lichtsammelungsvermögen, das sich aus dem optimalen Verhältnis zwischen maximaler Pupillenweite und fokaler Länge ergibt („f-nummer“: je kleiner umso besser der Einfang eines Lichtquants – nachzulesen unter LYTHGOE 1979, S. 38). Die retinale Abbildung wird dadurch um das 4 bzw. 1,5fache heller als die des Menschen bzw. des Waldkauzes (MARTIN et al. 2004). Die Einbußen in der Auflösungskraft werden möglicherweise durch gute olfaktorische, auditorische oder taktile Eigenschaften kompensiert, die auch den Kormoranen (*Phalacrocorax carbo*) bei der nächtlichen Jagd im Wasser nachgesagt werden (GRÉMILLET et al. 2005). Allerdings halten es BOWMAKER und MARTIN 1978 und FITE 1973 für ebenso wahrscheinlich, dass die Einbußen in der Auflösungskraft durch die enge Packung der Stäbchen aufgewogen werden. Der dunkeladaptierte Mensch empfindet Licht von einer Watt Stärke als einen Lichtstrom von 1.700 Lumen (im Vergleich dazu empfinden die Zapfen maximal 638 lm/W). Obwohl sich die Sensitivitätskurven des skotopischen Systems vom Mensch und Vogel ähneln (vergleiche Abbildung 33), kann ausgehend vom Mensch, aufgrund unterschiedlicher Stäbchenverteilung und -vorkommen, sowie abweichender Pupillenöffnung, Augenform und Brennweite, nicht auf die skotopische Sensitivität und Helligkeitsempfinden des Vogels zurück geschlossen, bzw. dieses gleichgesetzt werden.

Vogelart	λ_{\max} (nm)	Retinale Häufigkeit	Bemerkung
a) Finkenvögel*	502 - 504	†	
b) Star (<i>Sturnus vulgaris</i>)	503	†	
c) Blaumeise (<i>Parus caeruleus</i>)	503	†	
Amsel (<i>Turdus merula</i>)	504		
d) Wellensittich (<i>Melopsittacus undulatus</i>)	509	†	Höherer Stäbchenanteil als beim Zebrafink
e) Waldkauz (<i>Strix aluco</i>)	503	90 %	Dicht gepackt; in Fovea nur geringe Abweichung des Zapfen:Stäbchen Verhältnis
f) Virginiauhu (<i>Bubo virginianus</i>)	?	Z:St = 1:13	In Fovea: Z:St = 1:11
g) Haushuhn (<i>Gallus g. domesticus</i>)	506	20 – 30 %	
h) Stadttaube (<i>Columba livia</i>)	503-505 ^{g)}	20 – 30 %	
i) Pfau (<i>Pavo cristatus</i>)	504	†	
j) Pute (<i>Meleagris gallopova</i>)	505	ca. 30 %	
k) Schwarzschnabel Sturmtaucher (<i>Puffinus pacificus</i>)	502	? / †	
l) Pinguin (<i>Spheniscus humboldti</i>)	504	? / †	
m) Stockente (<i>Anas platyrhynchos</i>)	505	60 % ^o	
n) Strauß (<i>Struthio camelus</i>)	505	? / †	

* *Amadina fasciata*, *Erythura gouldiae*, *Lonchura maja*, *Neodmia modesta*

† Tagaktive Vögel: Zapfen : Stäbchen Verhältnis hoch (Bowmaker + Knowles 1977)

^o nach Wells et al. 1975

? / † tagaktiv, aber keinen Anhaltspunkt auf relative Höhe des Stäbchenanteils

a) Hart et al 2000a; b) Hart et al. 1998; c) Hart et al. 2000c; d) Bowmaker et al. 1997; e) Bowmaker + Martin 1978; f) Fite 1973; g) Bowmaker+Knowles 1977; h) Bowmaker 1977; i) Hart 2002; j) Crescitelli et al. 1964; k) Hart 2004; l) Bowmaker + Martin 1985; m) Jane + Bowmaker 1988; n) Wright+Bowmaker 2001

Tabelle 25: Maximale spektrale Sensitivität des Rhodopsins und des Stäbchenvorkommens bei einigen Vögeln mit Hinweis auf Besonderheiten.

Das Lichtspektrum, welches zur Aktivierung der Stäbchen führt, liegt im Bereich der Sensitivitätskurve des Rhodopsins (= skotopischen Funktionskurve, Abbildung 33), mit einem Absorptionsmaximum bei ca. 504 nm (grünes Licht). Hier zeigen die Vogelarten als Bewohner unterschiedlicher Ökosysteme eine vergleichsweise geringe Variabilität (vergleiche Tabelle 25). Lediglich die Anzahl der Stäbchen variiert zwischen den tag- und nachtaktiven Vögeln. Sie ist allerdings bislang bei den tagaktiven Vögeln kaum erfasst worden und nur als Schätzwert angegeben. Wellensittiche besitzen im Vergleich zu den Finkenvögeln einen erhöhten Stäbchenanteil (BOWMAKER et al. 1997).

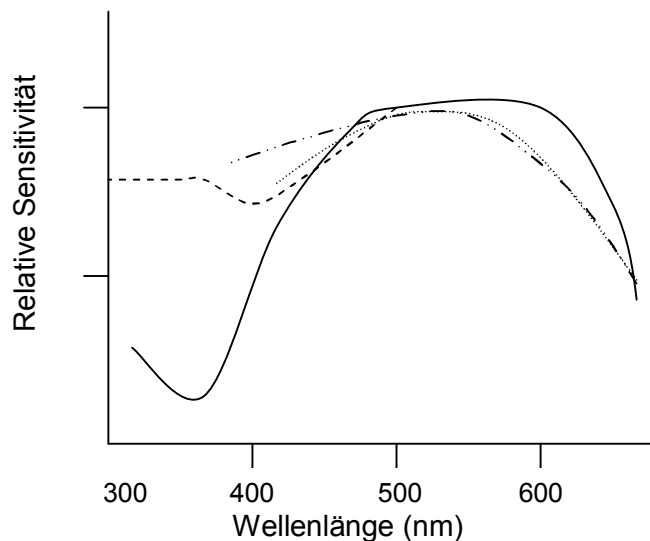


Abbildung 33 (vereinfachte, zusammengeführte graphische Darstellung aus: GRISWOLD und STARK 1999, BOWMAKER und KNOWLES 1977, HART 2001): Die relative skotopische Sensitivität beim Menschen, Haushuhn und Star. Bei den beiden Vögeln sind die Linien bei 400 nm aufgrund von Beendigung der Messung in diesem Bereich unterbrochen.

durchgängige und gestrichelte Linie: Mensch, phakisch und aphakisch

gepunktete Linie: Haushuhn

strich-punkt-Linie: Star (*Sturnus vulgaris*)

Der Waldkauz (*Strix aluco*) benötigt analog zum Menschen eine Dunkel-adaptionszeit von ca. 30 min, bis sein visuelles „Stäbchen“-System am Schwellwert

der Dunkelempfindung arbeitet (MARTIN 1977). Die Stockente als tagaktiver Vogel zeigt interessanterweise die gleiche skotopische Empfindlichkeit wie ihre dämmerungsaktive und mit einer retinal erhöhten Stäbchenanzahl ausgestattete Verwandte, die Baumente (*Dendrocygna aumnalis*) (WELLS et al. 1975). Der verhaltensphysiologisch ermittelte Schwellwert des Stäbchensehens liegt bei beiden Enten bei 0,0022 lx und entspricht nach Wells et al. 1975 dem Licht unter Viertel-Mond bei sternklarer Nacht. Dieser Schwellwert der Sehtüchtigkeit wird nach ca. 45 min Adaptionszeit erreicht.

4.2.3 Mesopisches Sehen

„Mesopisches Sehen“ gilt als umstrittener Begriff. Er entspricht dem Bereich der visuellen Wahrnehmung, in dem beide Rezeptorarten gereizt werden. Umstritten deswegen, weil die Grenze zwischen reiner Stäbchen- und Zapfenfunktion nicht klar festgelegt werden kann. Der Übergang vom photopischen Sehen bei hoher Lichtintensität zum skotopischen Sehen bei schwacher Lichtintensität bringt einige Veränderungen des visuellen Systems mit sich. In dieser Phase erfährt es den so genannten Purkinje Shift, eine Veränderung in der Flickerfusionsfrequenz und Einbußen in der Sehqualität (SJÖSTRAND 2003).

- Purkinje Shift:

durch Verringerung der Lichtintensität verändert sich die spektrale Empfindlichkeit des Auges. Die photopische Sensitivitätskurve wird in Richtung auf die skotopische verschoben und es verändert sich die Farbwahrnehmung. Der Mensch nimmt in dieser Lichtphase kürzere Wellenlängen (grün-blau Töne) heller und längere Wellenlängen (rote Töne) dunkler wahr. SJÖSTRAND 2003 beschreibt für den Menschen unter Vorbehalt (da ein Zusammenhang zur spektralen Verteilung der verwendeten Lichtquelle besteht), dass mit zunehmender Abnahme der Lichtintensität die roten Farben zuerst verschwinden, gelbe dabei immer blasser werden und zum Schluss nur noch die blau / grünen Farben bestehen, letztlich aber auch verschwinden. Beim Haushuhn wird unter ERG-Messung eine erhöhte UV-Sensitivität des visuellen Systems bei

Schwachlicht festgestellt, so dass von einer zusätzlichen Sensitivitätsverlagerung des Vogels in den ultravioletten Bereich auszugehen ist (SCHAEFFEL et al. 1991).

- Flickerfusionsfrequenzänderung:

Stäbchenzellen können nicht in gleichem Maße wie die Zapfen Lichtimpulse zeitlich auflösen. Die Flickerfusionsfrequenz wird mit Verdunkelung demnach verlangsamt (LYTHGOE 1978). Untersuchungen an Hühnern und Tauben zeigen, dass die Stäbchen über eine Blitzlichtauflösung bei 20 - 25 Hz verfügen (SCHAEFFEL et al. 1991).

Als typisch mesopischer Bereich des menschlichen visuellen Systems wird die Tageszeit in der Dämmerung und bei Vollmondlicht angegeben. Der Bereich des mesopischen Sehens dürfte bei den Vögeln und anderen Tieren, aufgrund ihrer retinalen Besonderheiten und Augenform, vom Menschen abweichen. So besitzt beispielsweise das Opossum als Beuteltier eine besondere Anordnung seiner Doppelzapfen und Ganglienzellen, die zusammen mit dem Vorkommen an gelben ÖT in den Doppelzapfen zu einer erhöhten Sensitivität unter mesopischen Bedingungen führen (AHNELT und KOLB 2000). Beim Menschen wurde zudem gezeigt, dass sich unter Verwendung eines Gelbfilters die Helligkeitsempfindung und die Kontrastsensitivität unter mesopischen Bedingungen erhöhen (PEREZ et al. 2003).

4.2.4 Photopisches Sehen

Photopisches Sehen oder Farbsehen wird definiert als die Fähigkeit des visuellen Apparates zwischen zwei Lichtspektren von gleicher Intensität aber unterschiedlicher dominierender Wellenlänge zu unterscheiden (BERNARD und WEHNER 1977). In erster Linie ist diese Fähigkeit auf die Zapfenzellen zurückzuführen, die ab einer gewissen Lichtintensität auf bestimmte Wellenlängen des Lichts reagieren und deren spektrale Empfindlichkeit enger eingegrenzt ist als die der Stäbchen. Beim Menschen wird die Zapfenadaptation bzw. Regeneration indirekt von den

dominierenden Stäbchen über das Horizontalzellennetzwerk beeinflusst. Das heißt, dass hier die Zapfenadaption nicht gleich der Zapfenregenerationszeit ist. Das Horizontalzellennetzwerk hat dabei eine hemmende Wirkung auf die Zapfenadaption. Die Zapfen werden umso stärker gehemmt, je mehr Impulse von den Stäbchen kommen (SJÖSTRAND, pers. Mitteilung). Die Adaptionenkurven der beiden Photorezeptorarten unter langwelligem Licht gehen weniger abrupt ineinander über und lassen bereits auf diese Interaktionen zwischen Stäbchen und Zapfen schließen (WOOTEN und BUTLER 1976). Beim zapfendominierten tagaktiven Vogel ist diese mögliche Interaktion bisher nicht untersucht worden.

Die Eigenschaft der menschlichen Zapfenzellen zwischen Farbtönen gleicher Sättigung maximal zu unterscheiden, wird ab einer Helligkeit von 1.000 lx erreicht. Es können bis zu 160 Farbabstufungen vom visuellen System des Menschen erkannt werden (ANONYM 2005). Besonders effektiv arbeitet dieses System in dem Wellenlängenbereich mit höchster Sensitivität (Mensch zw. 560 – 610 nm). Hier können Farbdifferenzen von 1 – 2 nm Schritte unterschieden werden (LYTHGOE 1979). Die farbige Bildbearbeitung obliegt den höheren Zentren und führt somit zu einer manipulierten Version der retinalen Projektion.

4.2.4.1 Vorraussetzungen für die chromatische Empfindung

Vorraussetzungen für die chromatische Empfindung liefern auf retinaler Ebene die Zapfen, die Anzahl der Zapfenarten, sowie die chromatische okuläre Disposition. Die bewusste Wahrnehmung der Farben wird durch die an die Rezeptoren angeschlossenen neuronale Pfade und der Verarbeitung ihrer Impulse in den Sehzentren des Gehirns gewährleistet. Diese 4 Aspekte werden im Folgenden erläutert.

a) Zapfen:

Je nach Zapfentyp reagieren diese unterschiedlich auf die Wellenlängen des Lichtes. Das ergibt sich bei den meisten Vertebraten aus dem molekularen Zusammenspiel mit dem bereits erwähnten Opsin und seinem Chromophor (in der Regel 11-cis retinal). Man unterscheidet zwischen 4 unterschiedlichen Zapfenopsin-Gruppierungen

(Tabelle 26). Während die MWS und LWS Zapfen sich in ihrem Absorptionsmaximum (λ_{\max}) zwischen den Vogelspezies kaum unterscheiden, erfährt das SWS1 Opsin starke Veränderungen. Es liefert entweder die molekulare Basis für den UVS oder den VS Rezeptor. Durch Verschiebung des λ_{\max} von SWS1 co-variiert das λ_{\max} von SWS2 ebenfalls (ÖDEEN und HASTAD 2003).

Opsin-Gen-Klasse	Photorezeptor	Farbempfindlichkeit	λ_{\max} (nm)	
			Sgt	Vogel
SWS1	UVS/VS	uv / violett (-blau)	360*-420	360-420
SWS2	SWS	blau		430-463
RH2 („MWS“)	MWS	grün	(470-510)	497-509
M/LWS	LWS	rot	510-570	543-571

Tabelle 26 (zusammengeführt aus YOKOYAMA und YOKOYAMA 1997, KAWAMURA et al. 1999, SHI et al. 2003, CUTHILL et al. 2000): Unterscheidung der bislang bekannten 4 Zapfenopsinen mit dem jeweiligen Photorezeptor.

*Mäuse / Mensch: ca. 420; (470-510): gilt für Trichromaten, Opsin hier: „MWS“ aus LWS; Sgt: Säugetier

b) Anzahl der Zapfenarten:

Streng genommen ist das Farbsehen ein Vorgang, der mit gegensätzlichen Mechanismen und Kontrastierung arbeitet. Daher ist für die Farbempfindung das Vorhandensein von mindestens 2 verschiedenen Zapfentypen erforderlich, die zu einer Stimulation von zwei konträren Farbkanälen führt (NEUMEYER 1991). Deswegen sind auch monochrome Menschen mit nur einem funktionierenden Zapfentyp per Definition nicht fähig Farben zu erkennen. Sie verfügen aber aufgrund ihrer chromatischen Stäbchenimpulse ab einer bestimmten Lichtintensität dennoch über Farbsehen (STABELL und STABELL 1994). Bei Katzen ist ebenfalls gezeigt worden, dass durch das Zusammenspiel zwischen funktionellen Stäbchen und blauen Zapfen Farben, in einem Wellenlängenbereich zwischen 440 und 500 nm erkannt werden können (REITNER 1991, zitiert in YOKOYAMA et al. 1999). Einige

nachtaktive Nager sind von Natur aus Monochromaten, denn ihnen ist das funktionelle SWS1-Pigment verloren gegangen (WANG et al. 2004). Achromate werden dagegen als echte Farbenblinde bezeichnet, da sie keine Zapfen besitzen.

Die Anzahl der verschiedenen Zapfen ergibt auch die Dimension des Sehens (OSORIO et al. 1999). Ein Auge mit n Zapfen kann n Proben aus dem Spektrum ziehen und auswerten und ist daher n -dimensional. Dabei werden die neuronalen Verarbeitungsmechanismen für n Pfade vorausgesetzt. Menschen als Trichromate besitzen 3 Zapfentypen (violett-blau, grün, gelb-rot; SILBERNAGL 1992) und verfügen über eine 3-dimensionale Farbempfindung. Die häufigste vorhandene Art der Farbperzeption unter den Säugetieren ist die Dichromasie (2-farben Sehen), wie es bei den Hunden oder Pferden beispielsweise der Fall ist (NEITZ et al. 2001, CARROLL et al. 2001). Die 2-Dimensionalität des Sehens ergibt sich hier aus einem blauen (S) und gelben (M/L) Zapfentyp, kann sich aber auch wie bei tagaktiven Nagern und Fledermäusen aus einem uv-sensitiven und gelben Zapfentypen, oder wie bei Schweinen und Kaninchen aus S und M zusammenstellen (WANG et al. 2004). Nicht ganz eindeutig ist das Zusammenspiel der beiden Zapfenarten und der Stäbchen bei den Lemuren. Diese nachtaktiven Primaten zeigen eine stäbchendominierte Retina, wobei die Stäbchen möglicherweise zusammen mit den beiden Zapfen eine trichromatische Empfindung erreichen (BOWMAKER 1991). Vögel besitzen hingegen 4 unterschiedliche chromatische (daher werden die Doppelzapfen nicht mit einbezogen, HART 2005) Zapfen und werden demzufolge als Tetrachromaten bezeichnet. Hier rückt also die Dimension der Farbempfindung eine Stufe höher als die der Menschlichen. NEITZ et al. 2001 merken an, dass für einen Tetrachromaten ein Trichromat genauso Farbenblind erscheinen muss, wie es ein Dichromat für einen Trichromat ist. 5 unterschiedliche Photorezeptortypen (P360, P390, P450, P540, P610) und somit Pentachromasie wurden erstmals beim Schmetterling *Papilio xuthus* elektrophysiologisch ermittelt (ARIKAWA et al. 1987). BOWMAKER et al. 1997 schließen in ihrem Resumé aufgrund von elektrophysiologischen Daten und Verhaltensexperimenten nicht aus, dass Tauben zum VS- einen bislang nicht identifizierten UVS-Rezeptor besitzen, der potentiell das visuelle System auf pentachromatische Ebene hebt.

c) Chromatische okuläre Disposition (COD)

COD ist ein Begriff der zusammenfassend für die prädisponierende Eigenschaft des Auges steht, bestimmte Wellenlängenbereiche des Lichtes an die Zapfen weiterzuleiten, damit diese dann potentiell gereizt werden und Farben empfinden können.

Die COD umfasst nach ÖDEEN und HASTAD 2003:

- Das Opsin-Chromophor Vorkommen
- Die Filterfunktion der okularen Medien, Kornea, Linse und Öltröpfchen
- Die Photorezeptorzahl

Ein praktisches Beispiel für die COD liefert das UVA-Lichtempfindungsvermögen der Vögel. Vögeln, die mit einem UVS Photorezeptor ausgestattet sind, haben UVA-Strahlung durchgängige okuläre Medien. Bei den Finkenvögeln wird sogar Strahlung bis runter in den UVB-Bereich transmittiert (HART 2000a). Die Linse stellt hier die erste große Barriere für UVA-Licht dar und absorbiert bereits stark zwischen 320 und 350 nm (CUTHILL et al. 2001), lässt aber Wellenlängen über 360 nm passieren. Die T-Öltröpfchen zeigen hingegen keine messbare Absorption zwischen 330 – 800 nm (ÖDEEN und HASTAD 2003). Die Rezeptoren violett-sensitiver Vögel wie die Stockente (*Anas platyrhynchos*) zeigen bei 350 nm noch geringe Empfindlichkeit. Sie sind aber aufgrund ihrer Linsenabsorptionseigenschaft nur ab 400 nm aktivierbar (JANE und BOWMAKER 1988). Alters-bedingte Veränderungen der okularen Medien (v. a. der Linse) bleiben bei ÖDEEN und HASTAD 2003 unerwähnt, sind aber ebenfalls zu berücksichtigen, da sie die Transmission der Spektren beeinflussen.

Unterschiede der Photorezeptorzahlen nehmen ebenfalls Einfluss auf die Farbempfindung. Besonders deutlich wird dies in der Zapfenverteilung der dorsalen und ventralen Netzhauthälften beim Vogel. Ist der Anteil an Photorezeptoren zu klein, wäre möglicherweise die Farbempfindlichkeit dieses Photorezeptors geringer ausgeprägt (ÖDEEN und HASTAD 2003). Dem widerspricht allerdings die Abweichungen in dem Zapfenverhältnis beim Menschen. Menschen zeigen trotz unterschiedlicher Zahl eines bestimmten Rezeptors in Vergleich zu einem anderen (beispielsweise L:M, 1:1 → 4:1) keine messbare Veränderung der Farbwahrnehmung. Das Defizit eines Rezeptortyps wird möglicherweise auch durch

die kompensatorische Eigenschaft des Nervensystems aufgehoben (NEITZ et al. 2001, SHERWOOD 2005). Daneben ist die maximale Wahrnehmung von Farbabstufungen nur nach völliger Ausreifung des visuellen System beim Menschen möglich (KNOBLAUCH et al. 2001).

d) Neuronale Pfade

Die Impulse aus den Zapfen werden über besondere neuronale Pfade weitergeleitet und verarbeitet. Beim Mensch existieren 2 komplexe Farbdifferenzierungssysteme. Dazu zählt zum einen das System welches die Impulse der grün-rot- (= gelb), gegenüber denen der blau-empfindlichen Zapfen abgleicht und zum anderen ein System, welches die Impulse aus den roten und grünen Zapfen differenziert. Diese blau-gelben und rot-grünen Systeme spielen bei der Farbperzeption des Menschen eine wichtige Rolle und besitzen möglicherweise ihre eigenen retino-kortikalen Pfade (MULLEN und KINGDOM 2002). Wird der eine farbempfindliche Bereich des Systems angeregt, so wird der andere unterdrückt und unterstreicht die Gegenfarbe. NEITZ 2001 verbildlicht diesen Prozess, indem er einem Photorezeptortyp 2 Kanäle zuteilt. Kanal „weiß“ leitet beim Betrachten eines weißen Objektes die Information „weiß“ weiter, gleichzeitig liefert Kanal „schwarz“ die Empfindung von schwarz. Die Aktivitäten der Kanäle sind immer gegensätzlich angelegt und in diesem Fall wird Schwarz viel schwächer und invers zum Weiß wahrgenommen. Das Fehlen eines Zapfentyps in der dreidimensionalen Farbperzeption des Menschen führt allerdings nicht zum Zusammenbruch eines der Systeme. Protanope sind Dichromate denen die roten Zapfen fehlen. Sie sind aber dennoch in der Lage rote Objekte zu erkennen. Die vereinfachte Erklärung liegt darin, dass beispielsweise die grünen Zapfen einen Ausläufer ihrer Sensitivitätskurve in den roten Bereich besitzen und möglicherweise zusätzlich diese Information in einen „roten“ Kanal einspeisen (WACHTLER et al. 2003). Es entsteht eine pseudo-trichromatische Repräsentation des retinalen Abbildes. Deuteranope Dichromate (M fehlt) zeigen zusätzlich eine spektrale Empfindlichkeit, die bei normalen Dichromaten (S+L) nicht in dem Umfang vorkommt (VAN ARSDEL und LOOP 2004). Die neuronalen Pfade sind daher von besonderer Wichtigkeit bei der Farbperzeption, da ein Zapfentyp ohne zugehörigen chromatischen Kanal (und Gegenkanal) nicht zur Farbempfindung beitragen kann. Ebenso erfolgt bereits beim Verlassen der Impulse aus den Photorezeptoren eine Transformation der retinalen Abbildung. Bei der UV-Perzeption einiger Vertebraten

ist anzunehmen, dass es sich um eine wahre Farbempfindung handelt (VENTURA et al. 2001, SMITH et al. 2002), obgleich der Gegenkanal zum UV-Kanal noch nicht ermittelt wurde (SMITH et al. 2002).

4.2.4.2 Evolution des Sehens

Mit der Gensequenzierung der aviären Opsine (besonders aus den Arbeiten von BLOW, KAWAMURA und YOKOYAMA) sind die evulotorischen Zusammenhänge zwischen den Photopigmenten erfassbar geworden. Zahlreiche Erkenntnisse und Vergleiche zwischen den Vogelgruppen einer Familie und der verwandten Familien im Bereich der retinalen Topographie und des Vorkommens der verschiedenen Zapfenarten haben den Grundstein für die phylogenetischen Zusammenhänge geliefert (Arbeiten u. a. von BOWMAKER, CUTHILL, HART, JACOBS und NEITZ), bleiben aber bislang hypothetisch. Die photopische Umwelt übt einen großen Einfluss auf die Optimierung des visuellen Systems aus, welches seinerseits das Verhalten der Vögel lenkt (YOKOYAMA und YOKOYAMA 1996). Manche Vögel weisen allerdings retinale Ähnlichkeiten auf, obwohl sie nur entfernt miteinander verwandt sind, oder gar unter völlig konträren Umweltbedingungen leben (z. B. Pinguin und Taube). Anders herum beherbergen manche Vogelgruppen die gleiche ökologische Nische, besitzen aber unterschiedliche spektral-empfindliche Rezeptoren. Es werden demnach zusätzliche, noch unbekannte Faktoren eine Rolle für die spektrale Adaptierung spielen, die zur Verfeinerung und Anpassung des visuellen Systems beigetragen haben.

Die phylogenetische Entwicklung der Retina lässt sich unter anderem von der Ontogenie ableiten. So werden die Zapfen der Netzhaut vor den Stäbchen angelegt und ihre Ausdifferenzierung beginnt im zentralen retinalen Bereich. Die SWS-Zapfen differenzieren dabei vor den LWS-Zapfen aus (AHNELT und KOLB 2000). HART 2001 bemerkt, dass Körpermasse und axialer Augendurchmesser positiv korreliert sind. Erst die Leichtbauweise und die damit verbundene Flugtauglichkeit beim Vogel könnte eine Verdünnung der okularen Medien bis zur UV-Durchlässigkeit veranlassen haben. Mit anderen Worten, könnten die UV-Zapfen zum Zeitpunkt der Flugfähigkeit entstanden sein. Durch vergleichende Betrachtung des Photopigmentaufbaus und

der retinalen Mosaikbildung von urzeitlichen und neuzeitlichen Tieren folgern AHNELT und KOLB 2000, dass es urgeschichtlich eine lange Ära eines tagaktiven Lebensstils gegeben haben muss, und Tetrachromasie vor Trichromasie vorhanden war. HISATOMI et al. 1994 (bestätigt von YOKOYAMA et al. 1999 und 2000a) beschreiben zusätzlich, dass die 4 Photopigment-Klassen bereits vor dem Auseinandergehen der verschiedenen Vertebratenklassen angelegt waren. Demnach waren diese auf phylogenetischer Ebene vor den Knochenfischen und somit vor 400 Millionen Jahren bereits vorhanden. COLLIN und TREZISE 2004 datieren die Entwicklung auf 540 Millionen Jahre zurück. Vögel bevölkern seit ca. 220 Millionen Jahren die Erde. Augen entwickelten sich in den verschiedenen Organismen mindestens 40-mal unabhängig voneinander (FERNALD 2004). Die Pigmente bei den Vögeln werden als eine von fünf entstandenen Gruppierungen bei den Vertebraten angegeben. Der stammesgeschichtliche Entstehungszeitpunkt der einzelnen Pigmente kann allerdings nicht exakt festgelegt werden.

Hinweise auf evolutorische Umwandlung liefert die molekulare Basis (= Opsine) der einzelnen aviären Photopigmente, sowie ihr Vergleich zu anderen Tierarten. Das Vorkommen der Öltröpfchen liefert möglicherweise ebenfalls Hinweise. Im Folgenden werden die molekulare Basis der Opsine und ihre mögliche Entwicklung, sowie die Entstehung der ÖT kurz dargestellt:

- SWS1-Opsin, verantwortlich für UVS / VS Pigment

Das SWS1 zeigt eine große Variabilität seiner spektralen Empfindlichkeit mit einer Spanne von 35 nm Wellenlänge. Hauptsächlich liegt das an einem Genloкус, bei dem das Cystein an Position 90 durch Serin ersetzt wird (HART 2001). Cys90 führt zu einem UVS-Pigment, während Ser90 dem VS entspricht. Man spricht hier von einer bathochromatischen Verschiebung (Verschiebung in Richtung roter Bereich) um 35 nm. YOKOYAMA et al. 2000b und YOKOYAMA 2000 zeigen allerdings beim Zebrafinken (gilt auch beim Kanarie und Nymphensittich), dass hier das Cystein an der Position 84 für die UV-Empfindlichkeit des SWS1 verantwortlich ist. Hühner und Tauben (VS) zeigen an dieser Stelle wiederum ein Serin. Beim nachtaktiven Waldkauz wurde weder durch mikroskopische Methoden (BOWMAKER und MARTIN 1978) noch bei Gensequenzanalysen (ÖDEEN und HASTAD 2003) ein UVS/VS Photorezeptor

bzw. SWS1 Opsin festgestellt. Zahlreiche SWS1-Gen-Daten untersuchter Vögel deuten daraufhin, dass das VS die ursprüngliche SWS1-Ausstattung aviärer Retinae gewesen sein könnte. Das blaue Zapfepigment der Säugetiere gehört kurioserweise ebenfalls in die SWS1 Gruppe und ist beim Menschen für einen spektralen Bereich von 370 – 530 nm mit λ_{\max} bei ca. 420 nm empfindlich. SWS1 zeigt genauso unter den Säugetierfamilien größere Abweichungen der λ_{\max} (CUTHILL et al. 2000).

- SWS2-Opsin, verantwortlich für SWS-Pigment („blau“)

Phylogenetischer Entstehungszeitpunkt ist nicht ganz klar und vermutlich ist es nach dem SWS1 entstanden. Die Absorptionsmaxima des SWS2 variieren je nach dem des SWS1 und entstehen ebenfalls durch Austausch einer Aminosäure im Opsinmolekül. Beide Pigmente (SWS1 und SWS2) werden als enorm anpassungsfähig beschrieben (YOKOYAMA et al. 2000). Beim Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*) liegt das SWS2 bei 430 nm (im Vergleich zu dem Wellensittich (*Melopsittacus undulatus*) mit 440 nm), während das SWS1 bei 395 nm liegt (Wellensittich: 370 nm). Die starke Differenz ist nicht klar, denn beide leben unter ähnlichen Umweltbedingungen. Die Entstehung dieser Pigmente hängt womöglich von andere Ursachen ab als von der reinen Adaption an die Lichtverhältnisse (HART 2001). Säugetiere besitzen kein SWS2-Opsin, sondern benutzen für ihre „Blau-Sensation“ das SWS1.

- RH2-Opsin, verantwortlich für MWS-Pigment („grün-gelb“)

Bei den Vögeln variiert das Absorptionsmaximum des MWS-Pigments auf reiner RH2-Opsin-Chromophor-Ebene nur minimal. Eine größere Variabilität erreicht es durch sein assoziiertes Y-Öltröpfchen, welches je nach Karotenoidgehalt die spektrale Sensitivität auf bis zu 40 nm verschieben kann. Das RH2 liefert die molekulare Basis für das RH1 in den Stäbchen. Lange Zeit sind die Stäbchen als primitivere Photorezeptoren angesehen worden, obwohl ihre Eigenschaft bereits auf ein einzelnes Photon zu reagieren und dieses zu signalisieren alles andere als primitiv erscheint (BOWMAKER 1991). Sicher scheint, dass sich das skotopische Sehen nach dem photopischen Sehen in den ancestralen Vertebraten entwickelte (COLLIN und TRESIZE 2004). Durch gezielten Austausch von wenigen Aminosäuren gelingt der Übergang zwischen RH1 und

RH2 (z. B. Glu122Gln/Asn, HEATH et al. 1997). Bei Säugetieren ist im Laufe der Entwicklung das RH2 (ebenso wie das oben erwähnte SWS2) verloren gegangen (HISATOMI et al. 1994, KAWAMURA et al. 1999, AHNELT und KOLB 2000). Dichromate besitzen demnach SWS1 oder M/LWS. Trichromaten, wie der Mensch, besitzen zusätzlich ein MWS-Pigment. Man geht davon aus, dass die Trichromasie als weitere Spezialisierung später in der Evolutionsschiene stattfand (AHNELT und KOLB 2000). Das MWS-Pigment scheint hier „neuer“ zu sein (30 – 40 mya) und ist durch Genduplikation aus dem LWS entstanden (NEITZ et al. 2001). WILKIE et al. 1998 untersuchten die „Verwandlung“ des LWS zum MWS und stellten fest, dass ein Austausch von 7 Aminosäuren ausreicht, wobei 2 davon schon eine große spektrale Verschiebung bewirken. LWS und MWS Gene sitzen beim Menschen auf dem X-Chromosom (YOKOYAMA 2000). Das grüne Pigment beim Vogel nimmt seinen genetischen Ursprung aus RH2 und ist somit verschieden zu dem der Menschen/Primaten mit „MWS“ aus LWS (YOSHIKAWA 1992). Der Quastenflosser (*Latimeria chalumnae*) als „lebendes Fossil“ bewohnt Tiefseegebiete und hat abgesehen vom RH2 alle weiteren Zapfen-Opsine verloren. Durch Modifizierung seiner übrig gebliebenen Opsine (RH1 und RH2) ist es ihm gelungen genau das vorhandene Lichtspektrum (478 - 485 nm) in diesen Tiefen wahrzunehmen (YOKOYAMA et al. 1999).

- M/LWS-Opsin Gruppe, verantwortlich für LWS-Pigment („rot“)
Zeigen in ihrem maximalen Absorptionsspektrum ebenfalls große Variabilität (z. B. Humboldt Pinguin: 543 nm, Waldkauz 555 nm, Amsel 557 nm, Stadttaube 567 nm), die – analog zum Säugetier – durch gezielten Austausch von 5 Aminosäuren erklärt wird (HART 2001). Obwohl Hühner-, Tauben- und Kanarienvogel gleiche Aminosäuren an den Tuning Sites besitzen, zeigen sie dennoch verschiedene Absorptionsmaxima (HART 2001). Der Grund hierfür ist bislang nicht geklärt.
- Öltröpfchen:
Aviare Öltröpfchen entwickelten sich wahrscheinlich aus farblosen Öltröpfchen, die in den Pigmenten von primitiven Fischen und Amphibien noch vorkommen (BOWMAKER 1991). Die phylogenetische Einstufung ist schwierig und für HART 2001 besteht eher ein Zusammenhang mit der visuellen Ökologie. Die Vögel

können anhand ihres ÖT-Vorkommens verschiedenen Gruppierungen zugeordnet werden. Landlebende Vögel besitzen überwiegend eine P-Öltröpfchen-Ansammlung in der ventralen Netzhauthälfte, um kontrastreicher gegen den Himmel zu sehen, während Wasser-Vögel insgesamt weniger R-Öltröpfchen haben, da lange Wellenlängen im Wasser bereits rausgefiltert werden. Einen phylogenetischen Zusammenhang der Öltröpfchen sieht HART 2001 allenfalls in den Y-Öltröpfchen, da diese bei verwandten Gruppen wie bei Ciconiiformes, Columbiformes und Gruiformes vermehrt auftauchen. Bei anderen Vogelfamilien scheint ihr Vorkommen eher abhängig von der Nahrungsaufnahme zu sein. Da Öltröpfchen zur verbesserten Farbwahrnehmung beitragen ist es ebenso wahrscheinlich, dass sie sich bei Vögeln und Reptilien aufgrund eines selektiven Druckes auf die Farbempfindung entwickelten (FERNALD 2004). Öltröpfchen reagieren auf natürliche Selektion möglicherweise schneller als Opsine (VARELA et al. 1993).

4.2.4.3 Farbenlehre

Farben entstehen wenn Oberflächen beleuchtet werden und das Licht an diesen entweder reflektiert oder absorbiert wird. Dabei erreicht das reflektierte Licht die Augen und kann dann je nach Wellenlängencharakter die Zapfen erregen. Aufgrund der unterschiedlichen Zapfentypen und neuronaler Weitergabe der Impulse repräsentieren Farben eine subjektive Sinneswahrnehmung. Eine realitätsgetreue Farbwiedergabe ist gegeben, wenn das Licht auch über die entsprechenden Spektralfarben der Oberfläche verfügt. Das Fehlen spektraler Anteile im Licht führt zur Wahrnehmung von Gegenfarben. So zeigt beispielsweise ein gelber Körper bei Entfernung des Grün-Anteils aus dem Licht eine rötliche Farbe. Metamere Farben sind Farben, die als gleich empfunden werden, sich aber unterschiedlich spektral zusammensetzen. Farben vermitteln streng genommen nicht die naturgetreue Umwelt, sondern dienen als Leitfaden für bestimmte Verhaltensweisen und liefern die Information für korrekte Futter- bzw. sexual Partner-Auswahl (VOROBYEV et al. 1999). Die Frage sollte demnach nicht lauten: „Was sieht das visuelle System farbig?“, sondern „Welche Bedeutung hat das Farbsehen in der Umwelt?“ (THOMPSON 2000).

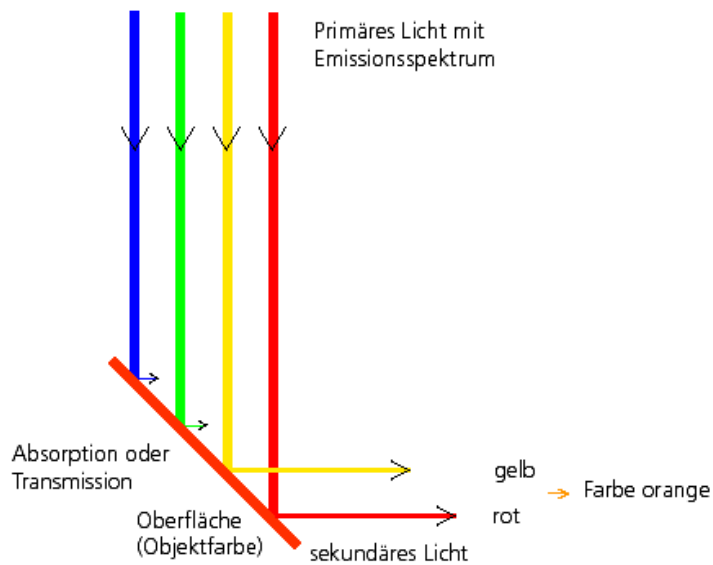


Abbildung 34: Darstellung der Farbtrennung durch Rausfiltern und Reflexion von spektralen Lichtanteilen an einer Körperoberfläche.

Durch Mischung einzelner *Lichtfarben* – wie beispielsweise in der technischen Lichtgestaltung verwendet – können alle Farben entstehen (additive Farbmischung), wobei die Mischung von zwei Komplementärfarben weiß ergibt. Setzt man vor einer weißen Lichtquelle einen farbigen Filter so wird diese Farbe weiter emittiert (gelber Filter – gelbes Licht, Prinzip: „farbige Glühbirne“). Man spricht in diesem Fall von subtraktiver Farbmischung, da dem „voll-spektralem“ weißen Licht Spektren entnommen werden. Mischung der *Farbpigmente* bezeichnet man ebenfalls als subtraktive Farbmischung und bei der Mischung aller Farben entsteht hier die Farbe schwarz. Beide Systeme unterscheiden sich nach Mischung in ihrem Farbenresultat. Bei der visuellen photopischen Perzeption sind die Lichtfarben von alleiniger Bedeutung. Zur bessern Verständlichkeit sowie für den Farbvergleich sind gewisse Farbcharakterisierungen notwendig, dazu zählen:

Farbton: Zeigt Farbübergänge oder -stiche, die sich aus der additiven Mischung der Grundfarben ergeben. (z. B. blau- / rot-stichig). Beinhaltet auch nicht-spektrale Farben (z. B. Magenta: Mischung aus spektral nicht benachbarter Farben wie rot/blau)

- Farbsättigung:** Eine spektrale Farbe, die sich nur aus einer Wellenlänge zusammensetzt ist voll gesättigt. Helle Farben (denen weiß beigemischt sind) sind weniger gesättigt als dunkle (z. B. hellgrün / dunkelgrün). Die Farbsättigung und der Helligkeitseindruck der Farbe gehen fließend ineinander über.
- Farbhelligkeit:** Hängt von der Lichtintensität und Reflektivität des Körpers sowie vom Betrachterauge ab (Menschen haben bei 555 nm die maximale Hellempfindlichkeit am Tag).

Chromatizitätsdiagramme werden aus den oben genannten wahrnehmbaren Farbattributen unter Berücksichtigung der vorhandenen Zapfensysteme der Tiere erstellt. Aus diesen lassen sich die technisch verwendbaren Farbempfindungen ableiten. Das beim Menschen standardmäßig angewandte Chromatizitätsdiagramm ist das zweidimensionale Diagramm der Commission Internationale de l'Éclairage (CIE Diagramm).

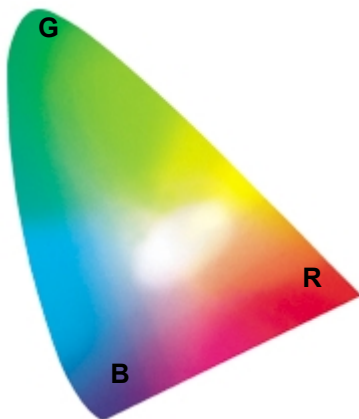


Abbildung 35: CIE-Diagramm

An den 3 Winkeln des „Dreiecks“ sind die 3 Spektralfarben (hier als RGB-Farbraummodell) vertreten. Durch spezielle Mischungsverhältnisse lässt sich eine Vielfalt von Farben erzeugen. Das Diagramm beinhaltet ebenfalls die Farbattribute Helligkeit und Sättigung und zeigt die zugehörige Gegenfarbe an. Die Abbildung ist 2 Dimensional.

CHITTKA 1992 präsentiert eine aufwendig erarbeitete Abwandlung dieses Diagramms für Trichromaten, indem er aus der Dreieck-Vorlage ein Sechseck entwickelt (Farb-Hexagon). Dieses ging aus der Notwendigkeit hervor, auch spektrale Bereiche und deren Abstände zu weiteren Farben mit in das Diagramm zu integrieren, die über bzw. unter dem des Menschen liegen (beispielsweise bei der trichromaten Biene). Bei den Tetrachromaten, wozu auch der Goldfisch gehört, entsteht eine weitere Dimension im Farbraum, nämlich das UV als Spektralfarbe.

Diese 4te Dimension kann man nicht mehr anhand eines Dreiecks oder zweidimensional darstellen. Mit einer zusätzlichen Ebene für die UV-Achse wird dieser Farbraum anhand eines Tetraeders mit den Ecken uv-x-y-z darstellbar (VOROBYEV et al. 1998, DÖRR und NEUMEYER 2000).

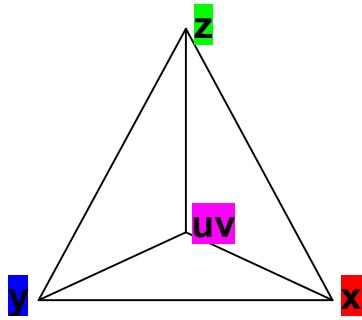


Abbildung 36: Farbhexagon. Schematische 3dimensionale Farbraumdarstellung für einen Tetrachromaten.

4.2.4.4 Farben

Primär- und Sekundär-Farben:

Die Begriffe der Primär- und Sekundär-Farben finden eigentlich in der Technik Anwendung. Hier wird besagt, dass die Grundfarben mit der Zapfenempfindung beim Menschen gleich zu setzen sind und diese somit der höchst-gesättigsten Farbempfindung des Menschen entsprechen (rot, grün, blauviolett – trichromatische Farbentheorie nach Young und Helmholtz). Unter Annahme, dass der aviäre UV/V-Rezeptor zur Farbempfindung beiträgt, müsste der Vogel zusätzlich die Primärfarbe „UV/V“ besitzen. Durch additive Mischung dieser Primärfarben kann man daher die komplette Bandbreite spektraler Farben herstellen. Farben, die aus den Primärfarben entstehen werden als Sekundärfarben bezeichnet. Farb-physiologisch betrachtet macht diese Einteilung der Farben weniger Sinn, da auf neuronaler Netzhautebene die Photorezeptoren miteinander korreliert sind und die Signale unterschiedlich stark gewichtet werden. So zeigt beispielsweise das L-Pigment einen Einfluss auf den rot-grünen und den blau-gelben Mechanismus und entspricht demnach nicht einem Pigment, welches höchste Farbsättigung auslöst (Farbabstufung: gelb – rot). Farben sind zwar abhängig von der Oberflächenstruktur, aber auch vom Betrachter und von

der Lichtquelle. Die Farbempfindung („Sensation“), als Begriff aus der Physiologie verstanden, entspricht der photorezeptoralen spektralen Empfindung und wird postrezeptoral zur Farbwahrnehmung („Perzeption“), als Begriff aus der Psychologie. Die Farbperzeption beinhaltet, über die reine Empfindung des Sinnesorganes Auge hinaus, zusätzliche Impulse aus einer bewussten oder unbewussten Reizverarbeitung.

Federfarben:

Die Färbung der Federn beruht auf die Zusammensetzung von Pigmentfarben und auf ihre Strukturverhältnisse (FREWEIN und SINOWATZ 1992).

- Pigmentfarben:

Setzen sich überwiegend aus Melaninen, Lipochromen und Porphyrinen zusammen. Bei den Melaninen unterscheidet man zwischen Eumelanin (schwarz - dunkelbraun), Phaeomelanin (hellbraun - rötlichbraun/gelb) und Erythromelanin (kastanienbraun - purpurrot). Sie entstehen im Körper durch Umwandlung von Aminosäuren wie Tyrosin, Tryptophan und Phenylalanin. Die unterschiedlichen Farbabstufungen werden durch die Konzentration des Farbstoffes und die Farbstoffart festgelegt. Farbmuster im Federkleid entstehen durch rhythmische, stoffwechselgesteuerte Ablagerung von Farbstoffen im Zusammenhang mit nicht-pigmentierten Zonen (FREWEIN und SINOWATZ 1992). So entsteht beispielsweise die Querstreifenbildung bzw. „Sperberung“. Allgemein gilt, dass Federn in Abhängigkeit ihres Melaningehaltes unterschiedlich uv-reflektiv sind. So stellt BURKHARDT 1989 fest, dass ein geringer Melaningehalt zu mehr UV-Reflektivität der Federn führt. Eine unphysiologische Absenkung des Melaningehaltes in den Federn führt zur Schwächung des Keratingerüsts; die Federn werden blass und brüchig und könnten körperliche Schwäche signalisieren (FITZPATRICK 1998). Lipochrome sind Karotenoide, die nahrungsabhängig das Federkleid einfärben können (Flamingo, Roter Sichler). Karotenoid-basierte Farben färben das Federkleid in verschiedenen Rottönen bis Gelbtönen ein. Die roten und gelben Federn der Psittaziden werden allerdings nicht den Karotenoiden, sondern den Lipochromen als sogenannte Psittacofulvine zugeordnet, die sie selbst synthetisieren (McGRAW und NOGARE 2005). Karotenoid-Farben werden besonders bei granivoren Vögeln als Kriterium

phänotypischer Qualität während der Partnerschaftswahl angesehen (GRAY 1996, FITZPATRICK 1998, BLOUNT et al. 2003). Sie geben Aufschluss über Körperkondition, Allgemeinzustand, Immunkompetenz, Parasitenresistenz, Wettbewerbsfähigkeit und / oder Aufzuchtserfolg. Karnivoren und frugivoren Vogelarten werden diese roten Signalcharakteristika weniger zugeschrieben, da sie entweder nahrungsbedingt kaum, oder zuviel rote Farbstoffe aufnehmen und sich die Signalwirkung damit aufhebt (GRAY 1996). Porphyrine produzieren unterschiedliche Farben, die vom braunen ins blaue, grüne und rote reichen. In der Regel (Ausnahmen: Eulenvögel, Turakos, Trappen) sind diese Farben nur im bedeckten Federkleid vorhanden und scheinen daher zur Signalisierung weniger relevant zu sein (GRAY 1996).

Erkrankung/Erreger	Auswirkung	Literaturstelle
Mycoplasma gallispticum	Hausfink (<i>Carpodacus mexicanus</i>) mit röterem Federkleid zeigt bessere Immunkompetenz als bei Artgenossen mit gelberem Federkleid	Hill et al. 2005
Kokkzidiose	Abnahme des Karotenoidgehalts bei Hühnern	Ruff et al. 1974, zitiert in Gray 1996
Parasitosen	Grundsätzlich: Abnahme des Karotenoidgehalts	Gray 1996

Tabelle 27: Karotenoidgehalt des Federkleids in Zusammenhang mit Erkrankung und pathogenen Keimen

- **Strukturfarben:**

Entstehen durch eine besondere Mikrostruktur der Feder (z. B. Keratinanordnung, Luftkissenbildung, Melanineinlagerung), an der sich das Licht auf unterschiedliche Art und Weise bricht (PRUM et al. 1999, OSORIO et HAM 2001). Eine geringste Änderung der Mikrostruktur (z. B. während des Federwachstums) kann zu einer Veränderung der spektralen Reflektion und somit der Federfarbe führen

(FITZPATRICK 1998). Hierzu zählen die Schillerfarben und blauen Farben im Federkleid. Weiße Federn bestehen aus unpigmentiertem Keratin und reflektieren den kompletten spektralen Lichtanteil. Blaue Federn entstehen durch kohärente und in alle Richtungen gleichmäßig verteilte Reflektion des Lichtes in der Feder (PRUM et al. 1999). Gesellt sich hierzu gelbes Pigment, so entstehen grün-schillernde Federn (FREWEIN und SINOWATZ 1992, FINGER und BURKHARDT 1994). Nach FINGER und BURKHARDT 1994 zählt ultraviolett ebenfalls zu den Strukturfarben. Schillerfarben sind Interferenzfarben, die durch besondere Lichtbrechung an der Blättchenstruktur der Federstrahlen entstehen. Je nach Sichtwinkel schillern diese grün, violett oder Purpur. Die Strukturfarbe wird wie die „Sperberung“ als Indikator für Entwicklungsstabilität des Federkleides gesehen. Strukturfarben sind kaum vom Pigmentgehalt der Nahrung abhängig.



Abbildung 37 (aus Osorio und Ham 2002): Die Fotografien zeigen die Schillerfarben der gleichen Federn einer Taube, nur unter anderem Blickwinkel und Lichtintensität.

Das Federkleid kann teilweise fluoreszierende Anteile beinhalten, die aber als „Federfarbe“ eine besondere Stellung einnehmen. Die Fluoreszenz entsteht indem ein Lichtquant von einem Teilchen absorbiert und dieses dadurch in einen höheren Erregungszustand versetzt wird. Beim zurückkehren des Teilchens in einen weniger erregten Zustand wird der Lichtquant wieder freigesetzt, erhält aber ein höheres Emissionsspektrum, da er energieärmer ist (LYTHGOE 1979). Diese „Farben“ zeichnen eine besondere Helligkeit aus. Besonders bei Papageienarten wird diese zusätzliche Eigenschaft im gelben Gefieder gefunden (VÖLKER 1937) und dient hier der Kontrastverstärkung (bis um 25 %) des Federkleidareals in unmittelbarer

Nachbarschaft zu uv-reflektiven Federn (HAUSMANN et al. 2002). PEARN et al. 2003 warnen aber vor Überbewertung dieser „Farbe“, da auch verdeckte Daunenfedern Fluoreszenz zeigen, obwohl sie zur Signalisierung irrelevant sind.

Das Federkleid sollte laut FITZPATRICK 1998 folgende Qualitätsmerkmale beinhalten:

- Karotenoid-Farbe als Gesundheitsindikator
- Melanin-basierende Streifung / Strukturfarbe als Entwicklungsstabilitätsindikator
- Schillerfarben / melanin-basierte Markierung als Federqualitätsindikator

4.2.5 Kontrastsehen

Kontraste als scharfe Hell-Dunkel- oder Farb-Gegenfarb-Übergänge sind starke visuelle Reize, die im Tierreich zur Aufmerksamkeitserregung und Warnung, teilweise aber auch zur Tarnung und zur Übermittlung verschlüsselter Botschaften verwendet werden (LYTHGOE 1979). Sie entstehen durch die neuronalen rezeptiven Felder, die unterschiedlich auf Reize reagieren. Ankommende Signale führen dabei zur Überreizung und gleichzeitig auch zur Hemmung von retinalen Arealen. Nachts nehmen Kontraste wegen der geringeren Auflösungskraft und Farbempfindungsvermögen des Auges ab.

Man unterscheidet zwischen verschiedenen Kontrasten:

Simultankontrast	Die Gegenfarbe des Hintergrundes wirkt sich auf die benachbarte Fläche aus
Farbiger	retinale Areale adaptieren an eine bestimmte Farbe und
Sukzessivkontrast	sind dafür aktiviert und überreizt. Fällt nun der Blick auf einen neutralen Hintergrund, so werden die unterreizten Gegenfarb-Rezeptoren aktiviert, da die hemmende Wirkung der vorherigen Farbe entfällt. Es erscheint dann die Komplementärfarbe am neutralen Hintergrund

Leuchtdichte Kontrast ein Helligkeitsunterschied entsteht zwischen zwei benachbarten unterschiedlich hellen Flächen



Abbildung 38: „Mach-Streifen“. Entstehen durch laterale Hemmung der Horizontalzellen. Der rechts gelegene Anteil erscheint heller als der links gelegene Anteil der Kante.

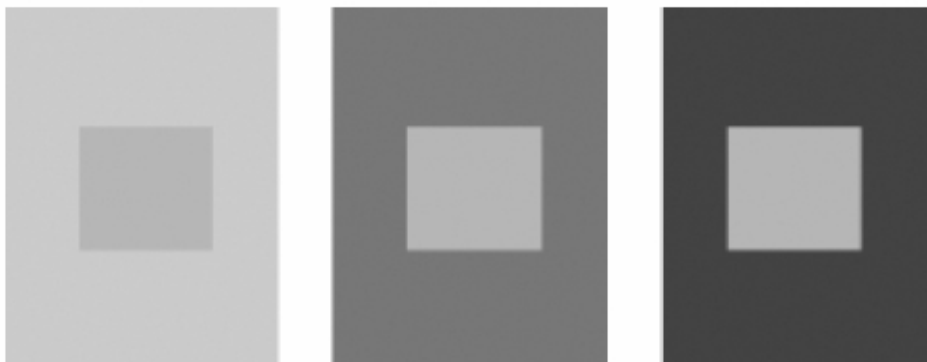


Abbildung 39: Simultankontrast. Ein gleich grauer Bereich erscheint in heller Umgebung dunkler und in dunkler Umgebung heller.

4.2.6 Wahrnehmungskonstanz

Bezeichnet man als die Leistung des menschlichen Gehirns, Gegenstände so zu sehen wie sie gekannt werden (ANONYM 2004). Auch wenn das Bild unvollständig vorhanden ist, oder sehr schlechte Auflösung hat (Abb. 40), wird dieses trotzdem

erkannt. Weiterhin ist das optische System zu einer Farbkonstanz und Größenkonstanz befähigt. Größenkonstanz ermöglicht eine korrekte Wahrnehmung von fernen Objekten, obwohl diese ein kleineres Bild auf die Retina werfen.



Abbildung 40:

Beispiel für eine optische Wahrnehmungskonstanz. Ein schlecht aufgelöstes Bild lässt trotzdem Strukturen erkennen.

Die Erkennung eines partiell bedeckten Objekts („perzeptuelle Vervollständigung“) wird von Primaten und Vögeln (Haushuhn *Gallus gallus*, Spitzschwanz-Bronzemännchen *Lonchura striata var. domestica*) realisiert. Lediglich die Tauben (*Columba livia*) scheinen eine Ausnahme zu bilden. Tauben zeigen in Versuchsanordnungen, dass sie vorher erlernte ganzheitlichen 2D-Objekte nicht wiedererkennen konnten, wenn diese teilweise bedeckt bzw. amputiert sind. Die Vorteile, die sich daraus für Tauben ergeben bleiben offen, möglicherweise werden sie gegenüber optischen Täuschungen unempfindlich. Nachteilig wird es sich auf die rechtzeitige Erkennung von verdeckten Beutegreifern auswirken (USHITANI und FUJITA 2005, FUJITA und USHITANI 2005).

Computergenerierte Bilder werden oftmals in Verhaltensversuchen eingesetzt, da einzelne Stimuli leicht veränderbar sind. Diese lehnen sich allerdings an das menschliche Wahrnehmungsvermögen an, welches sich im Hinblick auf Farbempfinden (Trichromasie vs. Tetrachromasie), Flicker, Tiefenwahrnehmung (3D vs. 2D), Sehschärfe (Pixelauflösung) stark vom Vogel unterscheiden kann (D'EATH 1998). Aus diesem Grunde ist es notwendig die visuellen Eigenheiten der Vögel zu kennen und diese in computergenerierte Bilder einzubeziehen.

Die Farbkonstanz spiegelt die Fähigkeit des visuellen Systems wider, farbveränderten Objekte der „echten“ und erlernten Farbe zuzuordnen (AMANO und FOSTER 2004). Sie dient dem Zweck der richtigen Wiedererkennung von farbigen Objekten. Dabei spielt die reflektive Eigenschaft der Oberflächenstruktur und die spektrale Komposition des Leuchtkörpers eine Rolle (CRAVEN und FOSTER 1992). Ein gängiges Beispiel ist das weiße Blatt, das unter gelber Beleuchtung gelb erscheint, aber dennoch als weißes erkannt wird. Hier wird die gelbe Farbempfindung durch das erlernte kompensiert. Starke Schwankungen der Lichtintensität und der spektralen Zusammensetzung kommen in der Natur häufig vor (siehe dazu Untersuchungen zu den Lichtverhältnissen im Regenwaldgebiet von ENDLER 1993) und setzen eine konstante Farbwahrnehmung voraus (LYTHGOE 1979, VOROBYEV et al. 2000), damit beispielsweise die Futterwahl oder Artgenossenerkennung korrekt ausgeführt werden kann. Von Kries' Farbkonstanzmechanismus (1902) gibt an, dass sich die spektrale Sensitivität der Zapfen zu Gunsten gleicher Farbwahrnehmung entsprechend ändern muss (chromatische Adaption). Eingeschränkt wird dieses durch die spektrale Breite der einzelnen Photorezeptoren und die damit verbundene Überlappung der Wellenlängenbereiche (DYER 2001). Die Farbkonstanz unterliegt einer möglichen Adaptionzeit von einigen Sekunden (FAIRCHILD und LENNIE 1992).

Okulare Faktoren, welche die Farbkonstanz beeinflussen:

- Okulare Filter:
Verhindern Blendeffekte und können durch Absorption von UV-Strahlung, welches zu Streulicht neigt, chromatischen Abweichungen entgegenwirken.
- Öltröpfchen:
Als cut-off Filter schmälern sie die spektrale Breite des Zapfenpigmentes und verringern das Überschneiden der Wellenlängenbereiche (VOROBYEV et al. 1998).
- Anordnung der Sehpigmente:
Bei Tieren mit mehr als 3 Photorezeptoren ist die symmetrische Verteilung der Absorptionsmaxima der Photorezeptoren von Vorteil (DYER 2001). Beim Vogel sind die 4 Zapfenpigmente symmetrisch über das Perzeptionsspektrum verteilt. Bei der Honigbiene reichen alle 3 Pigmente in den UV-Bereich rein und es kommt dadurch zu starken Überschneidungen und zur Limitierung der Farbkonstanz

(DYER 1999). Die Verteilung beim Mensch ist asymmetrisch, wird aber aufgrund der okularen Filtereigenschaft für kurze Wellenlängen nicht negativ beeinflusst.

Obwohl bislang nicht genauer untersucht, wird die Farbkonstanz der Vögel aufgrund der Erfüllung der vorhin aufgezählten Kriterien, generell als besonders gut angesehen (VARELA et al. 1993). In einer Verhaltensstudie von RUDOLPH und HONIG 1972 zeigen Haushühner, dass sie in der Lage sind lange Wellenlängen in 10 nm Schritten farblich zu erkennen und zu unterscheiden, obwohl diese Lichtfarben zum einen unter Natriumdampflicht (stark gelblastig) und zum anderen unter Tageslichtfluoreszenzlampe (ausgewogenes weißes Spektrum) präsentiert wurden. Dennoch ist dieses konstante Farbperceptionsvermögen nie perfekt, denn das würde bedeuten, dass unter variierenden Lichtverhältnissen die Farben gleich blieben und zu Nachteilen in der Wahrnehmung beispielsweise beim Wetterwechsel oder Tageszeitänderung führen (CRAVEN und FOSTER 1992). Farbdefizite werden möglicherweise durch zur Schau stellen des Federkleides unter speziellen Lichtverhältnissen kompensiert (ENDLER und THERY 1996). Besondere Anforderung stellt sich auch an die Wahrnehmungskonstanz unter Kunstlichtbedingungen. Unter gesättigter gelber Beleuchtung und unter roter Beleuchtung ist sie beim Menschen nicht mehr vorhanden (DÖRR und NEUMEYER 2000). Daraus ergibt sich auch für den Vogel, dass sein visuelles System unter spektral unausgewogenem Kunstlicht (z. B. 3-Band-Spektrum der Neonröhre, kein UV-Anteil im Spektrum) bereits farbadaptieren muss.

4.2.7 Farbsehen beim Vogel

Dem Vogel wird ein hoch entwickeltes, dem Menschen überlegenes Farbwahrnehmungssystem zugeschrieben. Begründet wird dieses zum einen durch das farbenfrohe Federkleid (über 424 Farbspektren, VOROBYEV et al. 1998), und zum anderen durch die bevorzugte Auswahl bunter Blumen und farbiger Früchte, welche ohne dazugehöriger aviärer Farbperzeption zwecklos erscheinen würde (DUKE-ELDER 1958, BURKHARDT 1989). Tatsächlich deuten zahlreiche, fortwährend präzisierter Untersuchungen auf retinaler Ebene und

Verhaltensversuche zur Farbdiskriminierung darauf hin, dass Vögel Tetrachromaten sind - also zu einer Farbempfindung über derjenigen des Menschen hinaus befähigt sind. Ob sie damit dem Menschen (als Vertreter der Trichromaten) visuell überlegen sind bleibt allerdings offen und zugleich bedenklich (VOROBYEV et al. 1998). Betrachtet man die Entstehung bzw. Entwicklung des Farbsehens als Antwort auf den selektiven Druck, so scheint jede Art der farbigen visuellen Wahrnehmung der Umwelt und dem artspezifisch Verhalten angepasst zu sein, damit das Überleben gesichert wird. So kann beispielsweise ein Dichromat Vorteile gegenüber einem Trichromat aufweisen, indem er weniger Farben verarbeitet, Muster anders erkennt und möglicherweise vermeintlich für den Menschen getarnte Tiere enttarnt ("breaking camouflage" – AHNELT und KOLB 2000).

Seit Anfang des 19ten Jahrhunderts wird an der Farbwahrnehmung des Vogels geforscht und bereits 1905 wurde das erste ERG an Hühnern durchgeführt (PIPER 1905, zitiert in DUKE-ELDER 1958). Anfängliche Verhaltensexperimente deuteten daraufhin Vögel seien "blau-blind", da sie keine Vorlieben für blaue Gegenstände zeigten. Eine These, die aber schnell widerlegt wurde. Aus den bis heute erworbenen Erkenntnissen der Farbperzeption bei Vögeln lässt sich Folgendes herleiten (VARELA et al. 1993¹, D'EATH und STONE 1999², HART 2001a³, BOWMAKER et al. 1997⁴, ÖDEEN und HASTAD 2003^{5,6,7}, WILKIE et al. 2000/KAWAMURA et al. 1999⁸, CUTHILL et al. 2000⁹, MOURITSEN et al. 2005¹⁰, VOROBYEV et al. 1998¹¹):

- Vögel besitzen in der Regel 4 Photopigmente¹
- Diese Photopigmente werden alle zur Farbdiskriminierung eingesetzt²
- UV/V-Pigmente (in Abhängigkeit davon das S-Pigment) und L-Pigmente können vogelartig in ihrer spektralen Sensitivität variieren³
- Öltröpfchen führen zu einer weiteren Verschiebung dieser Sensitivität⁴
- Das SWS1-Opin des Vogels kodiert VS oder UVS-Rezeptoren⁵
- Vögel mit UVS-Rezeptoren sehen bis in den UVA Bereich (< 380 nm)⁶
- Vögel mit VS-Rezeptoren sehen UVA-nah (i.d. R. ab 380 nm)⁷
- Zwischenstufe in der VS-Kategorie der Vögel nehmen möglicherweise Tauben (P409 / P393) und Pinguine (P403) ein⁸

- Okulare Medien lassen bei den Vögeln der UVS-Kategorie ultraviolette (ab 360 nm) Wellenlängen passieren⁹
- Das zentrale Nervensystem verfügt über chromatische Pfade und Verarbeitungszentren¹⁰
- Schlüsselrolle der Farbperzeption nimmt die exakte Abschätzung der qualitativen Eigenschaft eines Objektes ein (z. B. Reifungsgrad bei Früchten, Gesundheitszustand eines potentiellen sexual Partners)¹¹

Die Kombination der ersten 4 aufgezählten Punkte führt zur Errechnung der effektiven spektralen Sensitivitätskurve von Vögeln. In der Abbildung 41 werden die spektralen photopischen Sensitivitätskurven der Zapfenpigmente ohne Berücksichtigung der Filterwirkung der Öltröpfchen dreier Vogelvertreter aufgezeigt. Die Sensitivitätskurve der Blaumeise steht in Abbildung 42 stellvertretend für die des Stares, da beide ein ähnliches Rezeptorvorkommen aufweisen. Hier wird unter Einbeziehung der Öltröpfchenfilter und unter Beachtung des relativen Rezeptorvorkommens die effektive spektrale Sensitivitätskurve von Vögeln modellhaft aufgezeigt (Abb. 42). Darüber hinaus kann unter Berücksichtigung der spektralen Reflektion der Umgebung und der Eigenschaft des Lichtes das Farbperzeptionsvermögen von Vögeln konzipiert werden (LYTHGOE 1979, ENDLER 1993).

Vertreter	Photopigment			
	L	M	S	UV/V
Haushuhn	P570	P508	P455	P419
Blaumeise	P563	P505	P449	P362
Humboldt Pinguin	P543	-	P450	P403
Waldkauz	P555	P503	P463	-

Tabelle 28: Gegenüberstellung der Absorptionsmaxima der jeweiligen Zapfenpigmente für 4 unterschiedliche Vogelvertreter. (λ_{\max} Resultate aus Mikrospektrometriedaten nach HART 2001).

Da die Vögel über eine große Variabilität innerhalb ihrer Rezeptorgruppen aufweisen, werden in der Tabelle 28 die Photopigmente und spektrale Sensitivitätskurven der wichtigsten Vertreter der Vogelgruppen gegenübergestellt, wobei das Haushuhn

(*Gallus g. domesticus*) als Vertreter der Violett-sensitiven, die Blaumeise (*Parus caerulus*) als Vertreter der UV-sensitiven, der Humboldt Pinguin (*Sphenicus humboldti*) als Vertreter einer extrem aquatischer Lebensform und der Waldkauz (*Strix aluco*) als Vertreter der nachtaktiven Vögel gilt.

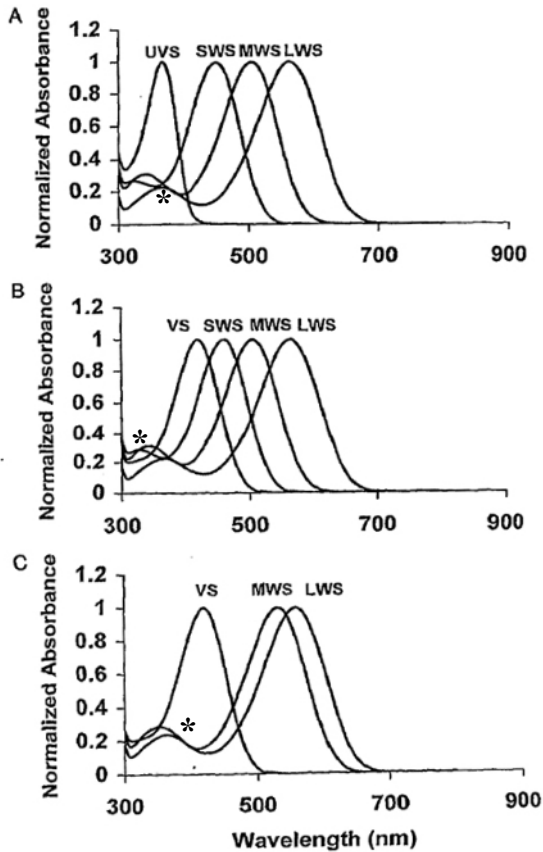


Abbildung 41 (aus CUTHILL et al. 2000): Gegenüberstellung der spektralen Sensitivitätskurven der Zapfenpigmente vom (A) Star, (B) Haushuhn, (C) Mensch. Man beachte die spektrale Überlappung und die sog. *cis-Bande (besonders deutlich beim LWS-Pigment) der Photorezeptoren. Beim Menschen besonders deutlich die asymmetrische Verteilung der λ_{\max} der Rezeptoren.

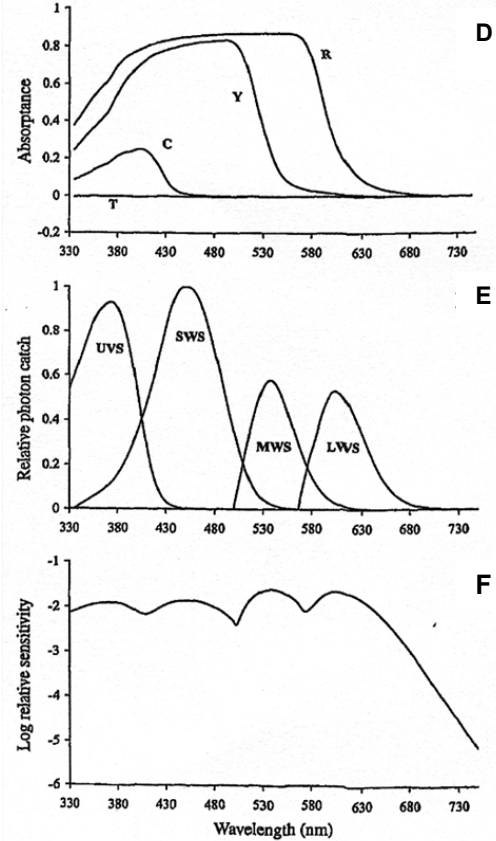


Abbildung 42 (aus HART 2001a): Kombination der Absorptionsspektren der Öltröpfchen (D) und Photorezeptor-Absorption (A) führt zur Einengung der Absorptionskurven (E). Stärker pigmentierte Rezeptoren (MWS/LWS) erfahren einen „Photonenverlust“. Der Ausgleich durch die relativen Rezeptorzahlen (mehr M/LWS) gibt Aufschluss über die effektive spektrale Sensitivitätskurve (F).

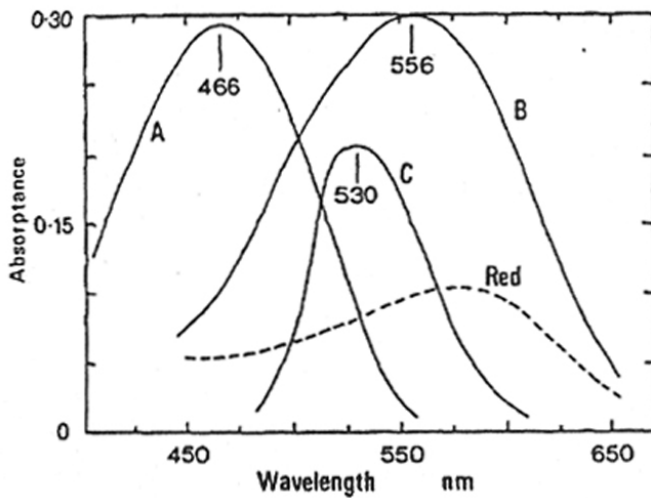


Abbildung 43: Effektive spektrale Sensitivitätskurve des Waldkauzes nach BOWMAKER und MARTIN 1985. Zeigt besonders starke Überlappung der Pigmente (A,B,C). Andere Untersuchungen (Flicker-ERG) zeigen höchste Sensitivität bei 580 – 600 nm; P555 ist der dominierende Zapfentyp. Da beim Waldkauz als nachtaktiver Vogel

die Öltröpfchen nur schwach pigmentiert sind, ist die cut-off Funktion eingeschränkt, es wird jedoch mehr Photonen eingefangen. Red = Pigment mit rotem Öltröpfchen (nicht weiter identifiziert). Das blasse ÖT des P555-Zapfens verschiebt das λ_{max} um nur 1 nm.

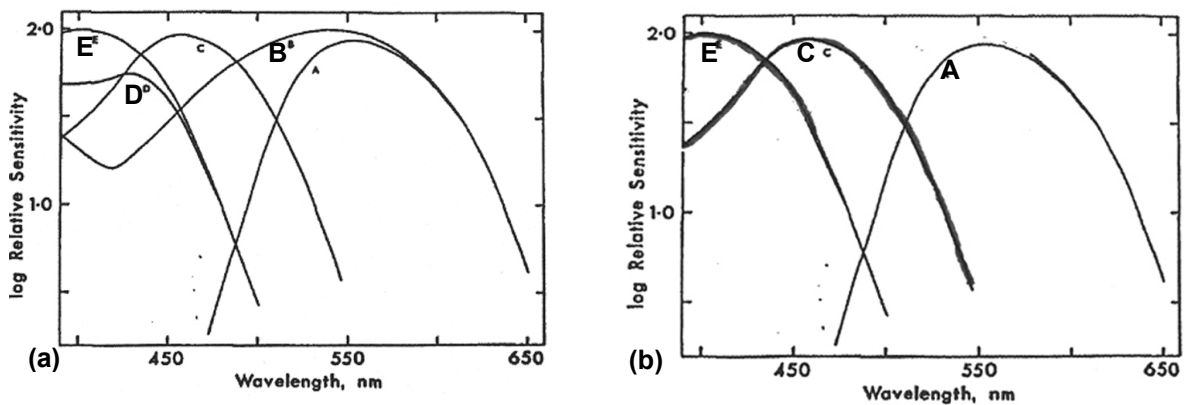


Abbildung 44: Effektive spektrale Sensitivitätskurve für den Pinguin nach BOWMAKER und MARTIN 1985 (original (a) + modifiziert (b)). Geht man davon aus, dass möglicherweise Kurve B den Doppelzapfen zuzuordnen ist (Pigment und ÖT-Typ würden dafür sprechen) und dass Kurve D/E als S-Pigment mit unterschiedlichen Öltröpfchen einem Rezeptortyp zugehörig sind, so ergibt sich ein modifiziertes Bild (b). Die 3 Kurven aus dem modifizierten Bild entsprechen mit Kurve E einem VS-Rezeptor, mit Kurve C einem SWS-Rezeptor und mit Kurve A einem L/MWS-Rezeptor.

Nach BOWMAKER und MARTIN 1985 besitzt der Humboldt Pinguin ein grünes Pigment (P543), dieses wird aber dem L-Pigment zugeordnet, da für das M-Pigment per Definition keine starke Variabilität des λ_{\max} gegeben ist. Ein M-Pigment scheint nicht zu existieren. Beim Waldkauz fehlt hingegen das UV/V-Pigment. Weder MSP Daten, noch Gensequenzanalysen deuten auf das Vorhandensein dieses Pigmentes hin (BOWMAKER und MARTIN 1977, ÖDEEN und HASTAD 2003). Ebenso konnten bei einigen paleognathen Vögeln (Rhea, Emu und Tinamou – Zusammenfassung siehe HART 2001) im Gegensatz zum Strauß keine UV/V-Pigmente festgestellt werden. Das Vorhandensein von nur 3 Photopigmenten in der Vogelretina deutet auf eine mögliche Trichromasie bei diesen Spezies hin. Da aber die 4 Photopigmente auf der Vogellinie evulutorisch gesehen bereits angelegt waren, sind die neuronalen Pfade möglicherweise in ihrer ursprünglichen Form noch vorhanden. Rein hypothetisch könnten demnach, analog zum Dichromaten Menschen, die Farbkanäle von den benachbarten vorhandenen Rezeptoren genutzt werden. Die Farbdiskriminierungseigenschaft gegenüber echten Tetrachromaten wäre zwar eingeschränkt, aber dennoch besser als die vom Trichromaten anzusehen. Analog zum Pseudo-Trichromaten wäre hier von einem Pseudo-Tetrachromaten zu sprechen.

Beim Hausgeflügel und der Taube sind bislang die meisten Untersuchungen hinsichtlich des Farbsehens vorgenommen worden. Neben mikrospektrophotometrischen (MSP) und elektrophysiologischen Methoden sind auch beim Haushuhn aufwendige Verhaltensversuche zur Erfassung der photopischen Sensitivitätskurve durchgeführt worden. Große Bedeutung wird besonders den Verhaltensexperimenten zur Farbton- (OSORIO et al. 1999) und Farbhelligkeitsdiskriminierung (PRESCOTT und WATHES 1999) beigemessen, da sich hier das Farbsehen nicht nur auf die Photorezeptorebene beschränkt, sondern auf das ganze visuelle System rückschließen lässt. Die Untersuchungen von OSORIO et al. 1999b deuten daraufhin, dass alle 4 Photorezeptoren zur Farbdiskriminierung herangezogen werden. Die Autoren geben hypothetisch die 3 Gegenfarb-Mechanismen als LM (= rot-grün), SU (= blau-uv) und (L+M)S (= gelb-blau) an (Abb. 45).

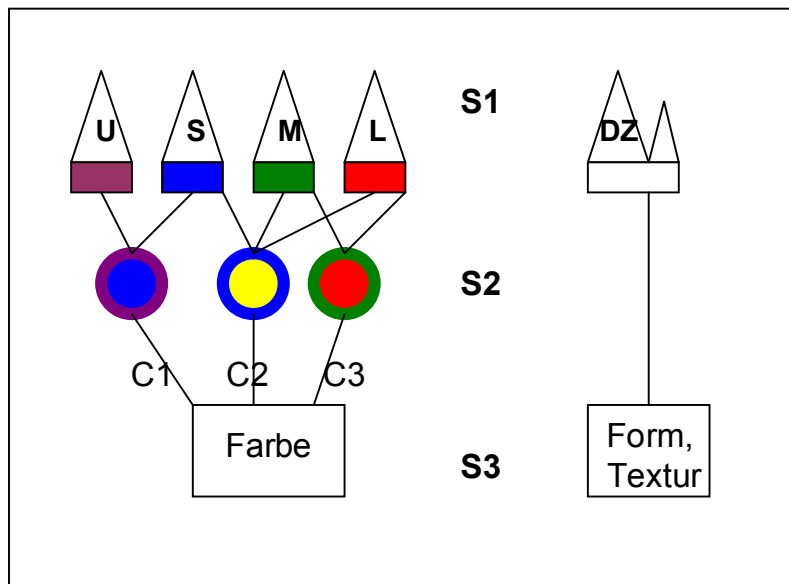


Abbildung 45 (modifiziert nach OSORIO et al. 1999b): Repräsentiert die 4 chromatischen Photorezeptoren und ihre neuronalen Verknüpfungen.

S1: Phototransduktionsphase

S2: chromatische (U/V/S; S/M-L; L/M) und achromatische Pfade. C1 - 3 = neuronale Verarbeitungspfade

S3: Perzeption / Erkennung

Stadttauben (*Columba livia*) zeigen, dass sie in der Lage sind ihre unterschiedlichen Farbkanäle zu benutzen, um Mischfarben zu erkennen und auseinander zu halten. Ebenso sind sie in der Lage für den Mensch erscheinende metamere Farben von den echten monochromatischen Farben zu unterscheiden. Besonders gut gelang dieses im grün-roten Bereich, während im blauen/UV-Bereich diese Eigenschaft nachließ (PALACIOS und VARELA 1992). Bereits HAMILTON und COLEMAN (1933) beschrieben, dass Tauben besonders gut im grün-roten Bereich Farben auseinander halten können (zitiert in LYTHGOE 1979).

Die spektrale Sensitivitätskurve der Vögel weicht aufgrund der potentiellen Tetrachromasie von der des trichromaten Menschen ab (Abbildung 41, C). Zudem besitzen Vögel spektrale Bereiche für die sie besonders empfindlich sind. Auch diese weichen von der maximalen Sensitivität des Menschen ab. Erhöhte spektrale Sensitivität bedeutet, dass Farbabstufungen, Helligkeitsunterschiede und Farbsättigung vergleichsweise besser abgegrenzt werden können (LEWIS und

MORRIS 2000). Ebenso führen VOROBYEV et al. 1998 in Abhängigkeit der Federfarben und unter Berücksichtigung der spektralen Sensitivität, der Photorezeptor-Interferenz, der Farbkonstanz und der Farbdistanz (Farbunterschied zweier Farben) folgende Punkte für Vögel auf:

- Öltröpfchen sind für die Farbdiskriminierung förderlich
- farbenfrohe Vogelarten (z. B. Papageienarten) nehmen über das menschliche Wahrnehmungsvermögen hinaus Farbabstufungen wahr und diese Abstufungen kommen in ihrem Federkleid vor. Daher sehen diese Vögel anders aus als für den Menschen, während weniger farbenfrohe Vögel (z. B. Zebra Fink) in ihrem Farbspektrum vom Vogel und Mensch ähnlich gesehen werden
- die UVS bietet aufgrund ihres „Rauschens“ bei der Diskriminierung von „UV-Farben“ nur einen geringen Vorteil gegenüber der VS. Dieses kann aber im Zusammenhang mit der Filtereigenschaft der okularen Medien wieder aufgewogen werden
- der Verlust der L-Sensitivität führt zu dem stärksten Verlust in der Fähigkeit Farben zu diskriminieren

L-Rezeptoren sind zur Farbdiskriminierung besonders hervorzuheben, da sie neben den UV/VS- Rezeptoren bei den Vögeln eine hohe spektrale Variabilität aufweisen, die durch die Pigmentierung der Öltröpfchen noch verstärkt wird. Analog zu dem LWS-Vorkommen bei bestimmten Affenarten (TOVÉE et al. 1992) sind auch beim Vogel 3 LWS-Gruppierungen vorhanden (HART et al. 2000). Die erste Gruppierung liegt bei ca. 543 nm (Humboldt Pinguin *Sphenicus humboldti*), die zweite bei ca. 555 nm (Waldkauz *Strix aluco*, Amsel *Turdus merula*) und die dritte bei ca. 563 nm (Blaumeise *Parus caeulerus*, und die meisten bis heute untersuchten Vogelarten). Mit seiner maximalen Wellenlängensensitivität des LWS bei 571 nm stellt der Kanarienvogel möglicherweise eine Ausnahme dar, obgleich er auch der dritten Gruppe zugeordnet werden kann. Sperlingsvögel (*Passeriformes*) zeigen innerhalb ihrer Ordnung im Vergleich zu den anderen Rezeptoren beim LWS-Rezeptor starke Variabilität in dessen λ_{max} . Dieses deutet trotz des hohen Verwandtschaftsgrades und der Besiedlung gleicher ökologischer Gebiete auf eine artspezifische Anpassung an bestimmte Verhaltensweisen (z. B. Futtersuchverhalten, sexuelle Signalisierung) bei dieser Vogelspezies hin (HART et al. 2000).

Besondere Beachtung findet auch die Verteilung der Photorezeptoren in den Netzhauthälften. Bei flugträgen, bodenbewohnenden Vögeln (Galliformes: Huhn, Pfau) sind im ventralen retinalen Anteil überwiegend die „gelben“ Pigmente vertreten und dienen dort als UV-Filter und Kontrastverstärker, da das Streulicht von höher frequenten Spektren abgefangen wird (LYTHGOE 1979). Die dorsale Hälfte weist eine höhere Sensitivität für UV-Licht auf (WORTEL et al. 1987). Ihre roten Pigmente sind gleichmäßig über die Netzhaut verteilt (HART 2001a). Die Straßentaube (*Columba livia*) weist einen erhöhten Anteil (über 80 %) der roten Pigmente in dem dorsotemporalen „roten Feld“ (WORTEL et al. 1984) und eine erhöhte UV-Sensitivität im gelben ventralen Feld (REMY und EMMERTON 1989, VOS HZN et al. 1994) auf. Rote Filter, die gegen den Himmel projiziert werden führen zu einem Kontrastverlust, da dunkle Objekte gegen einen verdunkelten Himmel schwer abgegrenzt werden können. Gelbe Filter filtern den blauen Lichtanteil heraus und führen ebenfalls zur reduzierten Helligkeit des Himmels, aber zu einer relativ erhöhten Helligkeitswahrnehmung der Wolken (LYTHGOE 1979). Die Verteilung der retinalen Pigmente scheint demnach dem Kontrastsehen vor dem Farbsehen dienlich zu sein.

Die angegebene Pentachromasie (UVS, VS, S, M, L) bei der Taube (*Columba livia*), die sich anhand von Diskrepanzen aus verhaltens-/elektrophysiologischen und mikrospektrometrischen Daten (BOWMAKER et al. 1997) ergibt, ist auch durch Gensequenzanalysen nach KAWAMURA et al. 1999 nicht nachvollziehbar. Tauben besitzen nach MSP und Gensequenzanalyse 4 Photopigmente (VS (P409), S, M, L). Die aus verhaltens-/elektrophysiologischen Methoden erworbene Daten deuten daraufhin, dass es neben den 3 Sensitivitätsmaxima im blauen-roten Wellenlängenbereich zusätzlich zwei Sensitivitätsmaxima im UV (bei ca. 360 – 366 nm) und UV-nahen (bei ca. 402 - 415 nm) Bereich bei der Taube gibt (EMMERTON und REMY 1983, VOS HZN et al. 1994). KAWAMURA et al. 1999 erklären die 2 Sensitivitätpeaks im UV/V-Bereich als das mögliche Resultat unterschiedlicher retinaler Sensitivität, wie es beim „roten“ und „gelben Feld“ vorkommt. Dieses wird auch in dem Konditionierungstest an Tauben nach REMY und EMMERTON 1989 offensichtlich. VOS HZN et al. 1994 stellen allerdings im gelben retinalen Feld der Taube 2 Sensitivitätsmaxima im UV-Bereich dar und schließen gleichzeitig eine mögliche Mitbeteiligung der Reizung von langwelligen Rezeptoren durch Filterlücken

der UV-Monochromatoren aus. HAWRYSHYN 1989 zweifelt allerdings in seinen Untersuchungen an UV-Interferenzfiltern an, dass diese nur dafür durchlässig sind. Der Autor gibt an, dass oftmals das rote Lichtspektrum hier ebenfalls transmittiert wird, welches statt vermeintlicher UV-Rezeptorreizung die langwelligen Rezeptoren stimuliert. Hier Bedarf es genaue Kontrollen mittels Spektrometern, die das entweichende Spektrum genau erfassen können. Die von BOWMAKER et al. 1997 aufgestellte Theorie der pentachromatischen Perzeption bei der Taube ist daher immer noch umstritten, scheint aber eher unwahrscheinlich.

Federfarben nehmen als Anpassung an die Farbempfindung des Vogels einen zweitrangigen Platz ein und entstanden womöglich durch Selektionsdruck (CUTHILL et al. 2000). FINGER und BURKHARDT 1994 ordnen die Federfarben, mit Ausnahme der Schillerfarben, dem Vogel folgendermaßen zu:

- Primärfarben: UV, blau, rot, grün
- Sekundärfarben (= Mischung spektral benachbarter Farben): UV-blau, blau-grün, grün-rot
- Nicht spektrale Sekundärfarben: UV-grün, blau-rot (Misch: Magenta), rot-UV
- Weiße Farbe: alle 4 Rezeptortypen müssen stimuliert sein
- Schwarz: kein Rezeptor stimuliert
- Tertiärfarben als neue Klasse durch Stimulation von 3 aus 4 Rezeptoren: UV-grün-rot, UV-blau-grün, UV-blau-rot, grün-blau-rot

Technisch können Tertiärfarben nicht rekonstruiert werden. Der tertiäre Farbeindruck des Vogels kann somit dem Menschen nicht subjektiv vermittelt werden und bleibt daher verborgen (CUTHILL et al. 2000).

4.2.8 Aquatisches Sehen

Die Reflektivität des Wassers und die spektrale Zusammensetzung des Lichtes im Wasser setzten bestimmte Anforderungen an das Auge, um bei der Beutejagd und der Feindvermeidung erfolgreich zu sein.

Zusammengefasst aus LYTHGOE 1979 soll die modifizierende Eigenschaft des Wassers in Bezug auf das Licht kurz dargestellt werden:

- Wasser und Lichtspektren:

Das Licht wird durch das Wasser stark absorbiert, wobei rote Spektren schneller absorbiert (cut-off ab 575 nm) werden als blaue. Die blauen Spektren werden dafür stärker gebrochen (Tyndall bzw. Rayleigh-Effekt) und das klare Wasser erhält daher seine blaue Farbe. Starke Streuung des grünen Wellenlängenbereichs führt zur Planpolarisation des Lichtes und dient manchem marinen Bewohner als Orientierungshilfe (CRONIN und SHASHAR 2001). Eine rauhe, aufgewühlte See führt zur Streuung zusätzlicher Wellenlängen und das Wasser erscheint trüb. Durch Stoff-Beimengungen des Wassers wird die bereits limitierte Strahlung zusätzlich eingeschränkt. Gelbe Schwebstoffe absorbieren zusätzlich Wellenlängen unter 500 nm und Chlorophyll-haltiges Phytoplankton ist lediglich für ein Spektrum zwischen 560 – 750 nm transparent. Je nach Nähe zur Wasseroberfläche ist hier das Spektrum zusätzlich vom Sonnenstand abhängig.

- Eigenschaft der Luft/Wasser-Begrenzung:

Da Wasser einen anderen Refraktionsindex besitzt als Luft, verändert das Licht an dieser Begrenzung seine Richtung. Für den menschlichen Betrachter bedeutet das eine Verzerrung des Bildes unter Wasser, bzw. eine optische Täuschung. Weiterhin ist beim direkten betrachten der Wasseroberfläche von oben die Reflektion des Sonnenlichtes am geringsten. Betrachtet man die Wasseroberfläche von unter Wasser so erscheint das Bild nach oben hin ebenfalls verzerrt. Bei unruhiger Wasseroberfläche verstärkt sich dieser Effekt.

Die starke Veränderung des Spektrums im Wasser muss vom Tauchvogel kompensiert und gleichzeitig auch die Anpassung an das limitierte Spektrum im Wasser zu dem Leben außerhalb des Wassers aufgewogen werden (LYTHGOE 1979). Daneben benötigen tauchende Vögel einen schnellen Umstellungsmechanismus von Hell auf Dunkel. Der Rayleigh-Effekt, der zur Trübung des Bildes führt, muss ausgeschaltet werden damit bei der Jagd zielgesteuert agiert werden kann. Die Brechkraft des Auges muss so gestaltet werden, dass die Refraktion des Lichtes an der Wasseroberfläche ausgeglichen wird. Ebenso darf bei unruhigem

Wasser die Sehschärfe durch die suspendierte Partikel nur gering beeinträchtigt werden. Wasservögel haben im Vergleich zu den landlebenden Vögeln einige retinale Besonderheiten, die den oben genannten Anforderungen teilweise entsprechen. Diese Besonderheiten werden im Folgenden dargestellt:

- Rote Öltröpfchen:

kommen nach GOLDSMITH et al. 1994 gehäuft bei der Gruppe von marinen Vögeln vor, die auf bzw. unmittelbar unter der Wasseroberfläche jagen (Möwen - *Laridae*, Flußseeschwalbe - *Sterna hirundo*). Besonders auffällig ist auch eine Demarkationslinie zwischen dorsaler und ventraler Netzhaut, wobei die dorsale überwiegend rote und gelbe Öltröpfchen enthält, die die starke Reflektion des Wassers abfangen können. Beim Mensch ist nach LYTHGOE 1979 ein interessanter Aspekt zu roten Filtern insofern genannt, dass durch rote Taucherbrillengläser die Adaption der Stäbchen bereits vor Erreichen der Finsternis bei 30 m Tiefe einsetzt und somit schneller eine bessere Sicht gewährleistet.
- Blasse Öltröpfchen:

finden sich überwiegend bei den marinen Vögeln und dienen als Photonenfänger unter Wasser (HART 2001a).
- Geringerer Anteil an MWS/LWS-Pigment:

Tauchende und im Wasser jagende Vögel (Kormoran, Schwarzschnabelsturmtaucher) müssen zur Beuteverfolgung von unten in Richtung Wasseroberfläche schauen. M/L-Pigmente könnten hier den Kontrast zwischen Wasser und Beute verringern. Erniedrigter Anteil an diesen Pigmenten führt in diesem Falle zur Kontrastverstärkung.
- Ventrotemporaler Doppelzapfengehalt:

beim Kormoran erhöht – Kontrastverstärkung bei der Jagd? (HART 2001a)
- Erhöhter Anteil an RPE der dorsalen Netzhauthälfte:

Erhöhte Regenerationsrate der stark gebleichten Photopigmente
- Besondere Ganglienzellanordnung und Morphologie („*Novel Area*“):

Bei Sturmvögeln (Procellariidae) im peripheren dorso-temporalen Bereich (in der Nähe der Ora serata) vorhanden. Rolle noch unklar, diskutiert werden erhöhtes räumliches und zeitliches Auflösungsvermögen, um knapp über dem Wasser im schnellen Flug Beute ausfindig zu machen (HAYES et al. 1991).

Um unter Wasser scharf sehen zu können, muss analog zum Sehen an Land das Auge über einen guten Photoneneinfang-Apparat verfügen (Pupillenweite, niedrige f-Nummer, wenig pigmentierte Öltröpfchen), denn das Auflösungsvermögen des Auges ist abhängig vom Lichtgehalt im Auge (JAGGER und MUNTZ 1993). Ein großes Auge sammelt mehr Licht pro retinale Einheit und ermöglicht bessere räumliche und zeitliche Summation unter niedrigen Lichtbedingungen. Weiterhin besitzen Wasservögel, wie der Kormoran eine hohe akkomodative Breite von über 55 D und sind daher in der Lage den refraktiven Verlust im Wasser wieder auszugleichen (STROD et al. 2000). Die genaue Lokalisation der Unterwasser-Beute ist problematisch, da diese über dem Wasser betrachtet näher scheint als sie tatsächlich ist. Blaufußreiher (*Egretta gularis schistacea*) können durch ihre bestimmte Körper- und Kopfhaltung über dem Wasser eine hohe Treffsicherheit bei der Jagd nach Fisch erzielen (KATZIR et al. 1989).

4.2.9 Polarisationssehen

Polarisiertes Licht wird, neben der Farbe und Helligkeit auch als die dritte Qualität des Lichtes bezeichnet (NILSSON und WARRANT 1999) und entsteht durch starke Lichtbrechung bestimmter Wellenlängen in der Atmosphäre, im Wasser bzw. an der Wasseroberfläche, oder auch an anderen künstlichen oder natürlichen Oberflächen (beispielsweise Straßen oder Blätter). Je nach Streuung in der Materie und nach Sonnenstand wird ein bestimmtes Spektrum des Lichtes polarisiert. Bei klarem Himmel und bei einem Winkel von 90° zur Sonne erreichen die UV/blau/grünen Wellenlängen einen Polarisationsgrad in der Atmosphäre von 100 %, während unter bedecktem Himmel und unter Wasser 40 – 60 % erreicht werden (POMOZI et al. 2001, CRONIN und SHASHAR 2001). Lediglich UV-Licht unterliegt bei bedecktem oder partiell verdecktem Himmel kaum einer Veränderung (POMOZI et al. 2001). Durch elektromagnetische Einflüsse wird dieses Licht in eine Ebene (Winkel im Raum / e-Vektor) gelenkt. Rotes Licht wird kaum polarisiert und die Polarisations-Rezeptoren (POL Feld an der dorsalen Augenregion) landlebender Invertebraten, wie bei der Biene sind auch nur für kurze Wellenlängen (v. a. UV) sensitiv. Im Wasser existiert Polarisation an der Wasseroberfläche mit einer Reduktion um 50 %

in einer Tiefe von 3 m (SHASCHAR et al. 2004). Es entstehen Polarisationsmuster an denen sich bestimmte Tiere orientieren können. Besonders zum Sonnenunter- und Sonnenaufgang erreicht die Polarisation die höchste Intensität (HELBIG 1989). Hervorzuheben und dementsprechend nachgewiesen ist die Wahrnehmung dieser Lichtqualität bei den Invertebraten (Bienen, Ameisen aber auch Meeresbewohner wie Cephalopoden und Crustaceen), da ihr optischer Apparat mit der Mikrovillarstruktur besser daran angepasst ist als die der Vertebraten (CRONIN und SHASHAR 2001, WEHNER 2001). Polarisiertes Licht dient den Invertebraten zur Orientierung, als Qualitätsmerkmal für bestimmte Blätter oder andere Oberflächen, Dunstreduzierung, Kontrasterhöhung, intraspezifische Kommunikation und / oder zur Aufhebung der Tarnung mancher aquatischer Tiere (NILSSON und WARRANT 1999). Polarisationssehen zeigt demnach funktionelle Ähnlichkeit mit dem Farbsehen und nimmt hier eine genauso wichtige Stellung ein (BERNARD und WEHNER 1977).

Das Polarisationssehen wird definiert als die *Fähigkeit auf der alleinigen Basis der Polarisation zwischen 2 Lichtstimuli zu unterscheiden* (NILSSON und WARRANT 1999) und setzt folgende Bedingungen an den visuellen Apparat (WEHNER 2001):

- e-Vektor Detektion (plus Gegenmechanismus, d. h. mindestens 2 Polarisations-sensitive-Rezeptoren)
- relative Unabhängigkeit vom Grad der Polarisation und der spektralen Zusammensetzung des Lichtes
- besondere neuronale Verschaltungen, sog. Kompass-Neuronen

Die oben genannten Punkte gelten überwiegend für Invertebraten und werden für Vertebraten zwar angenommen, sind aber nicht detailliert genug untersucht. Es ist bislang nicht gelungen polarisations-sensitive Signale von einem Vertebraten-Photorezeptor aufzuzeichnen (WEHNER 2001). Besondere Ausrichtung und Morphologie der Doppelzapfen von Anchovis legen nach NOVALES FLAMARIQUE und HAWRYSHYN 1999 den Verdacht nahe, dass diese potentiell fähig sind den Winkel des plan-polarisierten Lichtes zu analysieren (GREENWOOD et al. 2003). Amphibien wie Molche zeigen zusätzlich eine extra-okulare, pineale Sensitivität für polarisiertes Licht (PHILLIPS et al. 2001).

Vogelart	Untersuchungsergebnis	Literaturstelle
Mönchsgrasmücke (<i>Sylvia atricapilla</i>)	Aufgabe: Nachtaktives Zugverhalten; Orientieren sich am Nachthimmel unbeeinflusst vom geomagnetischen Feld. Das Einführen von Lichtdepolarisatoren in die Versuchsanordnung führte zur Desorientierung der Vögel.	Helbig 1989
Buschhäher (<i>Aphelocoma coerulescens</i>)	Aufgabe: Verbergen und Wiederfinden von Pinienkernen; Wiederfinden ist vom Sonnenstand abhängig und wird nicht durch Memorisierung der Umgebung erreicht.	Wiltshko und Balda 1989
Brieftaube (<i>Columba livia</i>)	Aufgabe: „Homing“; Tauben zeigen Richtungspräferenz in Abhängigkeit vom Sonnenstand (Sonnenkompass). Zeigten in der 2. Versuchsanordnung keine Sensitivität für e-Vektor Orientierung. ERG-Methode: Vergleiche zwischen polarisierten und nicht-polarisierten Lichtstimuli ergaben keine unterschiedlichen Resultate der ERG-Kurven. Schlussfolgerung: kein Hinweis auf Sensitivität der Taube zu polarisiertem Licht.	Coemans et al. 1994 Vos Hzn et al. 1995
Grasammer (<i>Passerculus sandwichensis</i>)	Aufgabe: Nachtaktiver Zugverhalten Fähigkeit sich anhand des magnetischen Feldes zu orientieren ist von Beginn an vorhanden (gilt auch für europäische Sperlingsvögel)– primärer magnetischer Kompass. Wird durch das Licht von den Himmelskörpern kalibriert. Polarisationssehen bleibt hypothetisch.	Able und Able 1996
Japanwachtel (<i>Coturnix c. japonica</i>)	Aufgabe: Nahrungssuche mit Hilfe von Polarisationsstimuli	Greenwood et al. 2003
Europäischer Star (<i>Sturnus vulgaris</i>)	Konnten nicht zwischen zwei e-Vektor Stimuli unterscheiden.	

Tabelle 29: Darstellung einiger Untersuchungen an Vögeln im Hinblick auf das Polarisationssehen. Die Aussagen der Autoren verdeutlichen, dass Vögel zu Navigationszwecken kein polarisiertes Licht benötigen, sondern sich direkt an den Himmelskörpern und am geomagnetischen Feld orientieren.

Das Wahrnehmungsvermögen von polarisiertem UV-Licht ist bei Vögeln aufgrund ihrer nachgewiesenen UV-Sensitivität als selbstverständlich angesehen worden. Dabei dient dieses Licht der Navigation durch die indirekte Rekonstruktion des Sonnenstands (KREITHEN und KEETON 1974, DELIUS et al. 1976 zitiert in VOS HZN et al. 1995, GREENWOOD et al. 2003). Im Gegensatz zu den Untersuchungen in den 70er Jahren an Breiftauben, zeigen neuere Untersuchungen, dass dieses Kriterium nicht unbedingt erfüllt wird (Tabelle 29) und dass zum Teil falsch positive Ergebnisse, aufgrund von Lichtintensitätsunterscheidung statt Polarisationswahrnehmung, vorliegen. Weiterhin ist nicht bekannt, welche Struktur im Vogel zur Polarisationsperzeption beitragen soll (COEMANS et al. 1994). VOS HZN et al. 1995 zitieren in ihrer Arbeit Liebmann (1975), der besagt, dass die Anordnung der Vertebraten Photopigmente so konzipiert ist möglichst viele Photonen einzufangen und daher nicht als Basis für das Umsetzen von polarisiertem Licht gelten kann.

Diskutiert werden im Zusammenhang mit der Navigation einige weitere Faktoren: die direkte Orientierung an der Sonne bzw. Sterne und die elektromagnetische Kompass-Orientierung mit oder ohne Einfluss eines Lichtspektrums (AKESSON und BÄCKMAN 1998, MUNRO und WILTSCHKO 1995, THALAU et al. 2005, WILTSCHKO und WILTSCHKO 1996 und 1999). Orientierung anhand des magnetischen Feldes in Abhängigkeit des Lichtspektrums ist bei Vögeln beschrieben und anhand zahlreicher Untersuchungen und Arbeiten von WILTSCHKO (siehe Literaturverzeichnis) belegt, wobei der zugrunde liegende Mechanismus noch nicht eindeutig geklärt ist. Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*), als Nachtmigranten und zu den Sperlingsvögeln gehörig, benötigen den Sonnenstand bei Sonnenuntergang und das magnetische Feld zur Orientierung (AKESSON und BÄCKMANN 1998). Europäische Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) verlieren das magnetische Orientierungsvermögen unter gelber und roter Beleuchtung sowie bei hohen Lichtintensitäten. Dieses kann aber durch eine Präexposition mit diesen Wellenlängen vor den Orientierungsversuchen wieder hergestellt werden (WILTSCHKO et al. 2004). Hier scheinen andere Regeln als die des Farbsehens vorzuliegen. Die Kompassorientierung der Vögel bedient sich möglicherweise eigener Rezeptoren und neuronaler Pfade (WILTSCHKO und WILTSCHKO 2001). Störungen erfährt die magnetische Kompassorientierung durch Radiofrequenzen von über 1 MHz (THALAU et al. 2005).

4.2.10 Sehschärfe

Die Sehschärfe hängt von verschiedenen optische Faktoren und dem retinalen Auflösungsvermögen ab (GAFFNEY und HOHDOS 2003, HAHMANN und GÜNTÜRKÜN 1993). Im Hinblick auf die refraktive Entwicklung der Vogelaugen spielt die Bulbuslänge eine vergleichsweise große Rolle, da sie in der Wachstumsphase an die äußeren Lichtbedingungen gebunden ist. Dabei zeigen nicht alle Vögel eine gleich starke Anpassungsreaktion. Hühner als Nestflüchter sind in den ersten Tagen nach dem Schlupf physiologischerweise hyperopisch (+15 D) und passen mit der Zeit (innerhalb ca. 6 Wochen) ihr visuelles System refraktiv an die Umgebung an, wobei bereits nach 7 Tagen die Abweichung zur Emmetropie bei +1 D liegt. Der Turmfalke als Nesthocker ist beim Schlupf wegen seiner starken Korneakrümmung hochgradig myopisch (-22 D) und zeigt somit eine entgegengesetzte Anpassung als das Huhn, mit Erreichen der Normalsichtigkeit (Emmetropie) ab dem 12ten Tag (ANDISON et al. 1992). Die Aufzucht von Hühnern in totaler Finsternis führt zur Korneaabflachung und zur Weitsichtigkeit. Ungünstige Lichtverhältnisse wie kontinuierliches Licht und blaues Licht niedriger Intensität führen außerdem zur Fehlsichtigkeit. Ventrale und dorsale Netzhautanteile können darüber hinaus unterschiedliche akkomodative Einstellungen besitzen. Während die dorsale Hälfte emmetropisch ist, zeigt die ventrale eine erhöhten Grad an Myopie. Somit ist es Vögeln möglich gleichzeitig auf nahe und entfernte Objekte zu fokussieren (HAHMANN und GÜNTÜRKÜN 1993).

Die visuelle Feinauflösung eines Bildes spielt sich in letzter Instanz an der Retina ab. Die Projektion auf einen reinen Zapfenbereich in der Netzhaut führt unter heller Beleuchtung zur größten Detailerkennung (CHARMAN 1991). Der dioptrische Apparat lenkt dabei das Bild genau auf die retinale Fläche und ist demnach für die Sehschärfe mit verantwortlich. Bei unscharfer Wahrnehmung von Bildern muss das Auge dementsprechend akkomodieren. Entfernte oder kleine Objekte sind schwerer auflösbar und die Grenzen bzw. Details des Bildes verschwinden ab einem gewissen Abstand. Das normalsichtige menschliche Auge ist fähig ab einer Betrachtungsdistanz von 30 cm einen 0,1 mm großen Punkt in einer Fläche noch scharf wahrzunehmen und besitzt somit ein Auflösungsvermögen von 30 cpd. Cycles per degree (cpd) ist ein Maß für das Auflösungsvermögen und wird beispielsweise

bei Tieren durch standardisierte PERG-Messungen gewonnen. Die Einheit besagt wie viele Linien in einem Grad des visuellen Feldes auseinandergehalten werden können. Man vermutet, dass die Öltröpfchen in der Winkelvergrößerung eine Rolle spielen könnten (AHNELT und KOLB 2000). Hunde zeigen in Messungen 12 cpd und sehen demnach schneller unscharf als der Mensch. Zahlreiche Untersuchungen anhand PERG-Methoden (HODOS 2002, GAFFNEY und HODOS 2003) und Verhaltensversuchen, aber auch mathematisch errechnete Werte (HART 2002), vermitteln einen guten Überblick über das visuelle Auflösungsvermögen der Vögel. Tagaktive Greifvögel besitzen mit bis zu 140 cpd das höchste Auflösungsvermögen, während die Galliformen und nachtaktiven Vögel deutlich erniedrigte Werte zeigen (vergleiche Tabelle 30). Der Mensch reiht sich mit den Sperlingsvögeln und der Taube in die mittlere Kategorie ein. Bei Tauben und Japanwachteln wird zusätzlich eine altersabhängige Abnahme bis auf 3 cpd beobachtet, die aber nicht mit Refraktionsveränderungen des dioptrischen Apparats, sondern mit der Abnahme von Photorezeptor- und Ganglienzellzahlen zusammenzuhängen scheint (HODOS et al. 1991).

Die Fähigkeit des Vogelauges zu akkomodieren und fokussieren ist sehr gut entwickelt. Allen voran ist die Linse aufgrund vogel-anatomischer lentikulären, muskulären (M. ciliaris) und skleralen Besonderheiten (siehe dazu SIVAK 2004) sehr adaptionsfreudig. Besonders deutlich wird dieses bei den im Wasser jagenden Vogelarten, die die Brechkraft der Linse um eine Spannweite von 70 - 80 D verstellen können. Weiterhin ist auch die Hornhaut von Vögeln befähigt zu adaptieren, indem sich ihre Krümmung ändert. Die Brechkraft des dioptrischen Apparates lässt sich bei den meisten tagaktiven Vögeln um 20 Dioptrien verstellen (BEZZEL und PRINZINGER 1990). Nachtaktive Vögel besitzen eine Akkomodationsfähigkeit von 10 D und nähern sich hier dem Menschen an. Hühnervögel liegen mit 5 D in der unteren Kategorie und zeigen bislang als einzige Vogelart Presbyopie.

Vogelart	Visuelles Auflösungsvermögen	Quelle
Keilschwanzadler (<i>Aquila audax</i>)	132 – 143 cpd	Reymond 1985*
Buntfalke (<i>Falco sparverius</i>)	46 cpd	Gaffney und Hodos 2003
Virginiauhu	6 – 7,5 cpd	Fite 1973
Taube, jung		Hahmann und Güntürkün
zentrales Feld	16 – 20 cpd	1993
laterales Feld	12,6 cpd	
Eisvogel		Moroney und Pettigrew 1986
Fovea centralis	26 cpd	
Fovea temporalis	15 cpd	
Pfau (<i>Area centralis</i>)	20,6 cpd	Hart 2002
Haushuhn	7,7 – 8,6 cpd	Schmid und Wildsoet 1998*
Japanwachtel	5 – 6,8 cpd	Hodos et al. 1991

Tabelle 30: Auflösungsvermögen verschiedener Vogelarten. Je höher die Werte umso besser das Auflösungsvermögen. Nach Gaffney und Hodos 2003 sind Buntfalken in der Lage einen 0,64 cm großes Zielobjekt aus 34 m Höhe zu erkennen. Hühner zeigten die bessere Resultate zur Diskriminierung von Objekten wenn in einem Abstand von 5 – 25 cm diese betrachten (Stamp Dawkins und Woodington 1996). (* angegeben in Gaffney und Hodos 2003)

Von besonderer Wichtigkeit ist auch, mit welchem retinalen Anteil das Objekt fokussiert wird. Binokulares Sehen wirkt sich im Allgemeinen gegenüber monokularem durch neuronale Summationsvorgänge in einer besseren Sehschärfe aus (CAMPBELL und GREEN 1965). Dabei ist der Grad der binokularen Überlappung unwesentlich (PETTIGREW 1991). Im Gegenzug neigen Wanderfalken (*Falco peregrinus*) dazu, bei der Verfolgung den Flugpfad so zu verändern, dass sie das Jagdobjekt mit der zentralen und monokularen Fovea wahrnehmen können (TUCKER 2000, TUCKER et al. 2000). So folgert auch Pettigrew 1991, dass nicht das binokulare Feld an sich, sondern die dahinter liegende retinale Spezialisierung (Fovea temporalis mit ~65.000 Ganglienzellen / mm²) ausschlaggebend ist. Auch wenn das temporale retinale Feld potentiell zur Stereoskopie beiträgt, muss dieses nicht ausschließlich dazu genutzt werden. Entfernte Objekte werden hingegen

überwiegend mit dem monokularen Gesichtsfeld fixiert (HAHMANN und GÜNTÜRKÜN 1993).

Einbußen der Sehschärfe erfährt das visuelle System beim Menschen durch uv-bedingte lentikuläre Fluoreszenz des Lipofuchsins im Alter (ELLIOT et al. 1993). Altersbedingte Transmissionsänderung (v.a. kurzer Wellenlängen) wird auch bei den Hühnern (*Gallus g. domesticus*) und einigen Seemöwenarten (z. B. *Larus fuscus*) beschrieben, während Tauben davon unberührt scheinen (EMMERTON et al. 1980). Ebenso wird beim Mensch bei starker Weitstellung der Pupille aufgrund des peripheren Krümmungsunterschied zur zentralen Korneakrümmung hin (Astigmatismus) das Licht anders gebrochen und somit nicht exakt auf die Retina projiziert, mit dem Ergebnis, dass das Bild in der Peripherie unscharf erscheint (SILBERNAGL 1992). Der Astigmatismus ist beim Vogel nicht vorhanden, denn sie zeichnen sich durch eine ebenmäßige Krümmung der Kornea aus. Allerdings ist bislang nicht sicher, ob die transmittierten UVA-Strahlen nicht doch durch vorzeitige Streuung im Auge zu Einbußen in der Auflösungskraft führen (HUT et al. 2000). Der bei aphaken Menschen, aufgrund der Rayleigh-Streuung kurzer Wellenlängen und Aktivierung einer β -Band-Stimulation der langwelligen Photorezeptoren, auftretende Schleier-Effekt wird beim Vogel aller Voraussicht nach durch die Öltröpfchen und das Vorkommen echter UV-Rezeptoren verhindert (YUAN et al. 2004, PEREZ et al. 2002, WORTEL et al. 1987).

4.2.11 Bewegungsdetektion

Die Bewegungsdetektion ermöglicht dem Vogel bewegende oder statische durch Eigenbewegung bewegte Objekte wahrzunehmen und zu fokussieren, und wird besonders im Flug, bei der Landung, Feindvermeidung, Verfolgung, aber auch bei der bereits erwähnten Wahrnehmung der langsamen Himmelskörperwanderung benötigt (AHNELT und KOLB 2004). Um einen Bewegungsablauf in einem gewissen Umfang in Einzelbilder darzustellen sind bei den Avertebraten und Vertebraten Augenbewegungen notwendig (LAND 1999). Diese führen zur stabilen Fixierung des Objektes, um dann sakkadisch (ruckartig) einen neuen Punkt zu fixieren. Dieses

geschieht dabei unwillkürlich und wird okulomotorisch, zentral (über Nuclei des akkzesorischen Optischen Systems – AOS) reguliert. Der Mensch verfügt über eine sakkadische Augenbeweglichkeit von 3 Augensakkaden / s. Vögel sind aufgrund ihrer reduzierten Augenmuskulatur dazu nicht, oder nur in sehr geringem Maße (Taube: ca. 10° Spielraum) fähig. Kompensiert wird diese starre Augenhaltung durch eine enorme Kopfbeweglichkeit. Bewegungsdetektion verbessert sich, wenn sich nur ein Objekt bewegt und das andere dazu stationär bleibt. Die Beuteverfolgung im Flug lässt hier eine hohe Anforderung an den visuellen Apparat erahnen. Unbewegliche Augen können hier von Vorteil sein, da sie das Objekt konstant fixieren können. Zeitliche Summation des fixierten Reizes führt beim Mensch zum Unschärf werden der Bildes, aber auch zur besonders guten Wahrnehmung eines bewegten Objektes (LAND 1999).

Eine Vielzahl an Tierarten sind auf ihre optomotorische Eigenschaft (retinale Stabilisation eines relativ zum Körper stationären Bildes) untersucht worden und es wurde ihnen ein achromatischer Mechanismus zur Bewegungsdetektion zu Grunde gelegt (CAMPENHAUSEN und KIRSCHFELD 1998, OSORIO et al. 1999). Besonders bei Spezies mit einem flugaktiven Lebensstil ist eine optimierte visuo-motorische Koordination überlebenswichtig und scheint bereits auf retinaler Ebene umgesetzt zu werden (AHNELT und KOLB 2000). Bei der Taube werden die Informationen aus diesen Rezeptoren in morphologisch besondere retinale Ganglienzellen eingespeist und an das AOS weitergeleitet, welches zur retinalen Bildstabilisierung beiträgt (SIMPSON 1984). Die rezeptiven Felder sind groß und zeichnen sich weder durch ON- und OFF-Felder aus, noch scheinen sie einen Sättigungspunkt bei wiederholter Stimulation zu erreichen. Die Untersuchungen von CAMPENHAUSEN und KIRSCHFELD 1998 an Tauben lassen eine Übereinstimmung mit den Ergebnissen aus Studien an anderen Tierarten zu, dass es sich hierbei um achromatische Rezeptoren im langwelligen Bereich handelt. Möglich, aber weniger wahrscheinlich, wäre nach den Autoren auch eine Kombination des Inputs sämtlicher chromatischer Photorezeptoren zum Bewegungsdetektor. Obwohl nicht explizit im Artikel von CAMPENHAUSEN und KIRSCHFELD 1998 erwähnt, passt die Beschreibung des Rezeptors auf die Eigenschaft der Doppelzapfen.

Ab einer gewissen Geschwindigkeit, mit dem das Objekt das Gesichtsfeld kreuzt, kann dieses nicht mehr scharf wahrgenommen werden und verschwimmt mit dem Hintergrund (Bewegungsunschärfe). Das Auflösungsvermögen fällt mit zunehmender Winkelgeschwindigkeit. Die schnelle Bewegung resultiert in einer schwächeren Signalwirkung für die Rezeptoren und große Objekte verlieren dabei weniger schnell an Schärfe. Rezeptoren mit großem Trennwinkel und schneller Reaktionszeit besitzen ein gutes Auflösungsvermögen, das auch bei erhöhter Winkelgeschwindigkeit bestehen bleibt (LAND 1999). Die gute Bewegungsdetektion der Vögel spiegelt sich auch in der zeitlichen Auflösung der Bildimpulse wieder und vermittelt bereits einen Eindruck über die erhöhte Flickerperzeption des Vogels gegenüber dem Menschen.

5 DIE UV-FARBPERZEPTION BEIM VOGEL

5.1 Biologische Aspekte zur UV-Strahlung

5.1.1 Natürliches Vorkommen von UV-Strahlung

Die Gesamtdosis der auf die Erdoberfläche treffenden UV-Strahlung beträgt ca. 2 bis 6 mW/cm², wovon ca. 0,1 bis 0,5 mW/cm² auf den UVB-Bereich entfallen. UVC (< 290 nm) gelangt durch Ozonabschirmung nicht auf die Erdoberfläche (DIFFEY 1991), so dass der Hauptteil der ultravioletten Strahlung dem UVA-Anteil entspricht. In der Umwelt variiert der Anteil an UV-Strahlung relativ stark. Das jeweilige natürlich vorkommende Licht mit seinem UV-Anteil nimmt in den verschiedenen Lebensbereichen der Vögel unterschiedliche spektrale Zusammensetzung ein. Diese Lichtverhältnisse bestimmen die Farbperzeption der Vögel je nach Nischenbesetzung. Die Anpassung an die photopische Umwelt muss erfolgen, um unter anderem die korrekte Nahrungsquelle, die Artgenossen sowie die Feinde erkennen zu können (LYTHGOE 1979, ENDLER 1993). Waldgebiete zeichnen sich durch heterogene Lichtverteilung aus. Das Blätterdach bildet zum einen Schattenstellen und zum anderen lückenhaft Sonnenflecken aus. Hier variiert nicht nur die Strahlungsintensität (zum Teil um 2 Potenzen), sondern auch die spektrale Zusammensetzung des Lichtes an das sich das Auge schnell zu adaptieren hat (LYTHGOE 1979, ENDLER 1993). Das Blattgrün ist reich an mittelwelligem Spektrum, da das Chlorophyll Absorptionsmaxima bei 350 – 450 nm und bei 650 nm hat (STRYER 1996). Die Rinde von Bäumen reflektiert überwiegend längere Wellenlängen. Das Lichtspektrum der Sonnenflecke hängt von ihrer Größe, dem Sonnenstand und den Wetterbedingungen ab und weniger von der umliegenden Vegetation. Kleinere Sonnenflecke (von ca. 20 cm Durchmesser) haben in der Regel einen höheren roten Anteil im Spektrum als große. Unter bewölktem Himmel wird die langwellige Strahlung in ihrer energetischen Verteilung relativ zur kurzwelligen reduziert. Die Lichtverteilung ist hier weniger heterogen (DIFFEY 1991, ENDLER 1993). ENDLER 1993 unterscheidet in seiner Arbeit zwischen 2 Waldschattenarten. Dichter Wald (*Forestshade*) beansprucht oben erwähnte spektrale Eigenschaften und das Licht erscheint grün-gelb. Lichte Waldgebiete (*Woodlandshade*) hingegen

sind reicher an blauer und ultravioletter Strahlung mit einem kälteren Licht. Bei Sonnenauf- und Untergang ist das Spektrum defizient an mittel- bis langwelligem sichtbaren Licht, da das atmosphärische Ozon – abhängig vom Sonnenstand – besonders bei 604 nm absorbiert (ROZENBERG 1966; MCFARLAND und MUNZ zitiert in ENDLER 1993). Die tageszeitliche Variabilität des UV-Gehalts ist allerdings in den tropischen Gebieten kaum vorhanden (SILBERGLIED 1979). Wasserreiche Lebensräume zeichnen sich durch erhöhten Gehalt an UV-Strahlung besonders im Bereich der Wasseroberfläche aus.

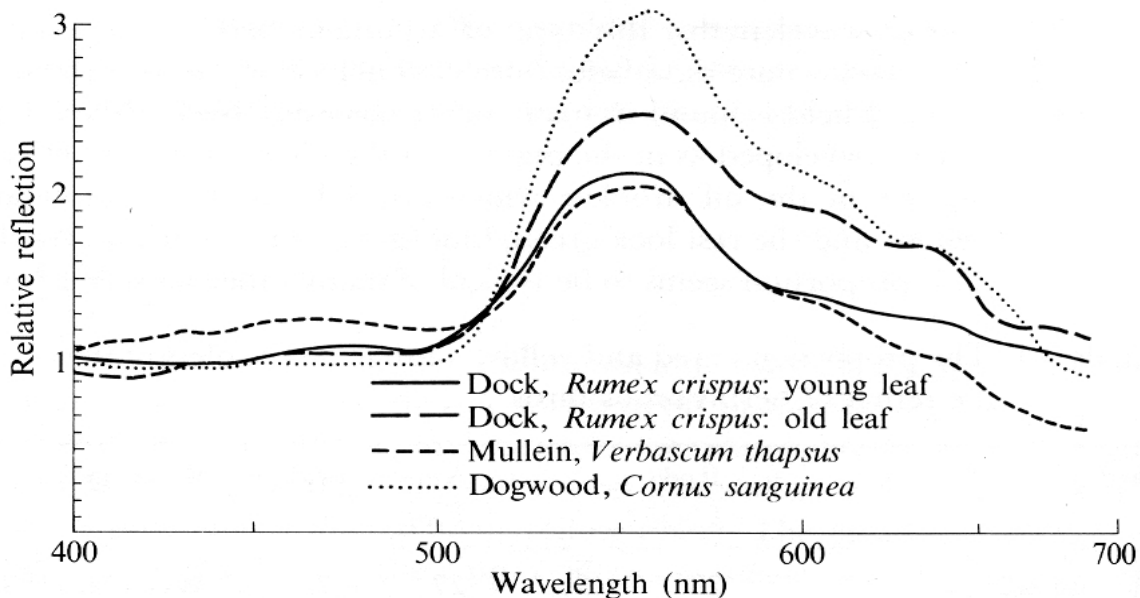


Abbildung 46 (nach LYHGOE 1979): Verschiedene Blattarten werden auf ihre spektrale Reflektivität untersucht und zeigen ein ähnliches Verteilungsmuster mit Hauptanteil des Spektrums im grünen Bereich. Chlorophyll a und Chlorophyll b absorbieren stark die kurzen und langen Wellenlängen.

Material	UVA			Bemerkung
	undurch- lässig	reflektiv	durch- lässig	
Plexiglas			x	*
Quartz Glas		x	x	85% bei 3mm Stärke
Verbundglas		x	x	bis zu 54%
Sand (nach Kevan 1979)		x		dunkler 10% / hell- weißer 35%-45%
Acetat Folie (Druckfolie)			xx	
EFTE Folie			xx	
Panzerband		x		*
Oxide black (Fe ₂ O ₃)	xx			UV-Absorber
Schnee		xx		
Blattgrün	(x)	(x)		Chlorophyll
Blüten				
Karotenoidgehalt ↑		x		z.B. rote Blüten
Flavenoidgehalt ↑	x			UV-Absorber
Sämereien		x		
Stroh		x		
Früchte (Zwetschgen, Weintrauben)		x		Wachskutikula
Rote Beeren		x		
Mäuseurin		x		
Erde	x			UV-Absorption
Baumrinde	x			UV-Absorption
Radspinnennetze		x		
Biologisches Material (Chromophore, Nukleinsre., best. Proteine/Enzyme)	x			UV-Absorber
Haut				
stark pigmentiert		xx		gilt für UVB
wenig pigmentiert		x		

Tabelle 31: Verhalten von nicht-organischen und organischen Materialien in Bezug auf UV-Licht. *Materialien fanden in Verhaltensexperimenten bei Vögeln mit UV-Licht Verwendung. Anzahl der Kreuzchen stellt die relative Stärke dar.

5.1.2 Physiologischer Nutzungsbereich der UV-Strahlung

Der physiologische Nutzungsbereich der UV-Strahlung erreicht für die Tier und Pflanzenwelt eine große Komplexität. Zum einen wird dieser spektrale Anteil von manchen Tieren zur visuellen Perzeption im Sinne von Farben- und Polarisationssehen genutzt, und zum anderen spielt er eine Rolle bei pflanzlichen und tierischen Stoffwechselfvorgängen. Dazu zählen beispielsweise die VitD-Synthese, die Steuerung der zirkadianen Rhythmik und die Stärkung des Immunsystems.

5.1.2.1 UV und Vitamin D-Synthese

UVB-Strahlung wird vom tierischen Organismus hauptsächlich zur Synthese von 24-Dehydroprovitamin D₃ aus 7-Dehydrocholesterin benötigt (HOLICK et al. 1985). Das von der UVB-Strahlung über die Haut synthetisierte Cholekalziferol kann gleichzeitig auch bei unzureichender Sonnenbestrahlung über orale Aufnahme ausgeglichen werden (SILBERNAGL 1991). Versuche an Hühnerküken (*Gallus g. domesticus*) unter kontinuierlicher UV-Beleuchtung (3,4 % Strahlungsstärke zwischen 260 - 400 nm (Lampe: General electric, F15T8-CW)) mit VitD₃-Mangelfutter zeigten einen besseren Knochenaufbau als die Kontrollgruppe ohne UV-Beleuchtung trotz diätetischer D₃-Supplementierung mit 27,5 oder 55,0 µg/Kg KM. Eine 30minütige Kurzeit-UV-Exposition höherer Strahlungsstärke pro Tag ab dem 1ten Lebenstag zeigt ebenfalls den gleichen Effekt wie unter kontinuierlicher UV-Beleuchtung (EDWARDS 2003).

5.1.2.2 UV und zirkadiane Rhythmik

Hühnervögel erhalten nach neueren Erkenntnissen Zeitgebersignale zur Steuerung des tageszeitlichen biologischen Ablaufs nicht nur aus dem Pinealorgan, sondern auch aus der Retina (ZAWILSKA et al. 2004a+b). Es ist noch nicht eindeutig geklärt, ob UVA-Licht als wichtiger Faktor für die zirkadiane Oszillation eine Rolle spielt (siehe dazu auch ZAWILSKA et al. 2000). In den Versuchen an Kanarienvögel

(*Serinus canaria*) ist allerdings das UVA-Spektrum als Zeitgebersignal mit ausschlaggebend (POHL 1992). Auch bei Nagern (wie Hamstern mit überwiegend nachtaktivem Lebensstil) geht man von einer retinalen zirkadianen Steuerung von Stoffwechselfvorgängen aus, die eine UV-Rezeptorbeteiligung nicht ausschließt (BRAINARD et al. 1994, Zusammenfassung YOKOYAMA 2000). Nachtaktive Eulenvögel, wie der Waldkauz, besitzen im Gegensatz zu nachtaktiven Nagern keine UV-Rezeptoren und ihnen dürfte ein anderes Steuerungssystem zu Grunde liegen. Pineale Opsine reagieren allerdings überwiegend auf Wellenlängen um 500 nm (FOSTER 1989, MAX et al. 1995) und sind für UVA-Licht nicht empfänglich. Lediglich ihre β -Banden-Absorption im uv-Bereich Bereich könnte hier eine Rolle spielen. Des Weiteren wurde beim Huhn im Pinealorgan - zusätzlich zum Pinopsin - MWS- und LWS-, aber keine SWS1-Opsine festgestellt (OKANO et al. 1994). Die Beteiligung des ultravioletten Lichtes an der zirkadianen Rhythmik scheint daher beim Haushuhn eher unwahrscheinlich.

5.1.3 UV-bedingte Erkrankungen

UVC gilt als hochenergetische radikale Strahlung und zerstört sämtliche molekularen Strukturen. Insbesondere Proteine und Nukleinsäuren sind für diese hoch-absorptiv. UVB-Strahlung beginnt bei 290 nm und ist ab dieser Grenze auf der Erdoberfläche in geringem Maße vertreten. Die Menge an UVB-Strahlung kann allerdings durch verschwinden der Ozonschicht in den nächsten Jahren deutlich ansteigen. Als ebenfalls radikale Strahlung birgt sie ungeschützt unter Kurzzeitexposition Gefahren für den Organismus. UVA-Strahlung ist bereits energetisch abgeschwächt und führt nur bei vergleichsweise langer Lichtexposition und je nach Gehalt (beispielsweise in großen Höhen) zu Schäden am Organismus.

UV-bedingte Erkrankungen sind vorwiegend durch das UVB verursacht. Sämtliche generell als „licht-bedingt“ ausgedrückte Erkrankungen sind auf diesen Spektralbereich zurückzuführen. Besonders berücksichtigt werden muss zur Beurteilung der Pathogenität der Strahlung, die Strahlenfrequenz, die Distanz zur Strahlenquelle und die Expositionsdauer. Aus diesen Faktoren errechnet sich

dosimetrisch die MED (minimal erythema dose). 1 MED entspricht der Menge an solarer Lichtexposition, die nach 24 Stunden auf nicht aklimatisierter Haut zu einer gerade erkennbaren Hautrötung führt (DIFFEY 1991). 22 Minuten Sonnenlichtexposition um die Mittagszeit führt zu einer MED von 1,5 (HOLICK 1985).

UVB gelangt nur anteilig bis zu 10 % an die dermale Schicht der Haut, während UVA bis zu 30 % die oberen Hautschichten zu durchdringen vermag. Je nach Hauttyp und Hautareal äußert sich eine erhöhte Exposition zunächst als Sonnenbrand (Erythem), der mit Vasodilatation, Hautödematierung und Juckreiz einhergeht. Längere Bestrahlung führt zur Einlagerung von Melanin und somit zur Bräunung der Haut. Hautkrebs, wie das Basalzellkarzinom und maligne Melanom, entsteht durch chronische UV-Belastung. Menschen die ab dem 5ten bis 25ten Lebensjahr einer UVB-Strahlung äquivalent zu 80 MED ausgesetzt waren, tragen ein um das 4,2fache Hautkrebsrisiko im Alter über 70 Jahren (DIFFEY 1991).

UVB-Licht hat eine starke photooxidative Wirkung, die bei der Entstehung von Augenerkrankungen mit verantwortlich ist. Die beim Menschen vorkommenden Erkrankungen wurden bereits im Kapitel zum dioptrischen Apparat (4.1.2) genauer erwähnt und sollen hier erneut kurz dargestellt werden. Die Hornhaut bildet die erste Abwehrfront des Auges vor kurzwelliger UV-Strahlung (200 – 320 nm) und ist daher besonders anfällig. Photokeratitis und Keratopathie als Erkrankung der Hornhaut kommen besonders häufig in schneereicher Umgebung (2 Stunden Exposition) und in der Wüste (6 - 8 Stunden Exposition) vor (DIFFEY 1991, DILLON 1991). Die Linse reagiert auf okulare UVB-Exposition mit Kataraktbildung, wobei die Zusammenhänge noch nicht genau geklärt sind (DIFFEY 1991, DILLON 1991). Photobedingte Veränderungen zeigen sich auch an der Außenschicht der Netzhaut und an dem RPE. Die blau-sensitiven Photorezeptoren sind dabei anfälliger als die längerwelligen. Die uv-bedingte Einschränkung der regenerativen und antioxidativen Wirkung des RPEs trägt möglicherweise zur alters-bedingten Makuladegeneration und anderen degenerativen Retinopathien beim Menschen bei (XIANGQUN und TALALAY 2004). Aphake Individuen, dessen lentikuläre UVA-Abwehrfront fehlt, erfahren nach der Zusammenfassung von DILLON 1991 eine erhebliche Zerstörung ihrer Stäbchen-, Zapfenzellen und des RPEs. Intraokulare maligne Melanome

können an der Netzhaut ebenfalls auftreten und besitzen eine ähnliche Ätiologie wie bei der Haut (DIFFEY 1991).

UV-bedingte Augenerkrankungen sind beim Vogel widererwarten bislang nicht beobachtet worden (HUT et al. 2000). Trotz der UVA durchlässigen okularen Medien scheint dieses Spektrum im Gegensatz zum Menschen keine phototoxischen Schaden am Vogelauge hervorzurufen. Auch Säugetiere, wie beispielsweise Fledermäuse, die das UV-Licht zur Farbempfindung nutzen, zeigen im Vergleich zum Vogel eine höhere Absorptionseigenschaft ihrer okularen Medien gegenüber UVA-Strahlung (WANG et al. 2004). Anscheinend sind die aviären Photorezeptoren und andere retinale Strukturen besonders resistent für photooxidativen Schaden. RINGVOLD et al. 2000 geben an, dass antarktische Vögel gegenüber starker UV-Strahlung eine höhere Resistenz als Galli- und Anseriforme aufweisen, wobei der zugrunde liegende Mechanismus nicht näher erläutert wird. Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*) sind zu dem in der Lage ihre UV-Rezeptoren zu regenerieren (HAWRYSHYN et al. 2003), welches möglicherweise auch für die Vögel zutreffen könnte. Obwohl gerade mal durchschnittlich 5 % der retinalen Rezeptoren uv-sensitiv sind, nehmen Vögel offensichtlich bei der UV-Perzeption ein erhöhtes gesundheitliches Risiko, in Abwägung mit einem Selektionsvorteil, in Kauf (CUTHILL et al. 2000).

Hypothesen zu der uv-phototoxischen Insensitivität aviärer Okuli:

- Schädliche UVB-Strahlung wird unter 300 nm abgeschirmt
- Öltröpfchen schirmen bei den Zapfen (UVS exklusiv) die UV-Strahlung ab
- UV-Rezeptoren, die mit dem transparenten Öltröpfchentyp (für 300 – 800 nm durchlässig) assoziiert sind, besitzen besondere antioxidative Eigenschaften und sind auch nur in geringer Anzahl (5 % - 9 %) vorhanden
- Zerstörte UV-Rezeptoren sind besonders regenerationsfähig
- Tagaktive, uv-exponierte Vögel besitzen widerstandsfähigere Stäbchenzellen
- Das RPE ist beim Vogel besser ausgebildet, mit erhöhter antioxidativer Wirkung

5.2 Evolution der UV-Pigmente

Auf die molekulare Basis der UV/VS-Pigmente wurde bereits im Kapitel 4.2.4.2 eingegangen. Rekapitulierend wurde diesen das SWS1-Opsin zugrunde gelegt, dass durch Austausch lediglich einer einzelnen Aminosäure entweder ultraviolett- oder violett-sensitiv wird. Dieses Kapitel befasst sich in erster Linie mit der Fragestellung „Was war zuerst da, UVs oder Vs?“ und als Zweites „Wie ist der Verwandtschaftsgrad zwischen diesen Pigmenten innerhalb der Vogelfamilien und Arten?“

Die phylogenetischen Zusammenhänge des UV-Sehens werden seit Anfang der 90er Jahre durch Gensequenzanalysen des SWS1-Gens erforscht. Von besonderem Interesse sind hier die Tuning-Sites am SWS1-Opsin. Bislang ist das Vogel-SWS1 bei 12 Vogelordnungen, 32 Vogelfamilien und 65 Vogelarten gensequenzanalytisch untersucht worden (ÖDEEN und HASTAD 2003). Dieses ermöglicht bereits eine vorsichtige Aussage über verwandtschaftliche Zusammenhänge, die aber durch weitere Daten erhärtet werden muss. Die Meinung der Forscher zeigt die Tendenz, dass der Urahn sämtlicher Vertebraten UVS gewesen ist, dieses allerdings in der aviären Linie zunächst verloren ging, aber zu einem späteren phylogenetischen Zeitpunkt von einigen Vogelarten wiedererlangt wurde (HART 2001, HUNT 2001, SHI et al. 2001). Das SWS1-Vogelopsin steht im nächst engeren Verwandtschaftsgrad zu den bekannten SWS1-Genen der Säugetiere (Mensch (VS), Mäuse (UVS)) und dem Chamäleon (UVS), gefolgt von Fröschen (VS) (YOKOYAMA et al. 2000b, HUNT 2001). Eine geringere Ähnlichkeit ist mit dem der Krokodile zu verzeichnen, obwohl diese den Vögeln phylogenetisch betrachtet am nächsten sind.

In den Untersuchungen zur Violett- oder UV-Sensitivität von Vögeln kristallisiert sich deutlich die überwiegende VS (Violettsensitivität) der Vögel aus. UVS kommt besonders - anhand der bisherig untersuchten Arten - bei der Familie der Psittaziden vor. Die Sperlingsvögel (Passeriformes) als große Ordnung, zeigt bei den untersuchten Familien Krähenvögel (Corvidae), Trogonvögel (Trogonidae) und Tyrannvögel (Tyrannidae) eine VS. Die Ordnung der Struthioniformes weist bei den Nandus (Rheidae) UVS auf und die Familie der Möwen zeigt ein Genus (Larus) mit UVS. Interessanterweise sind die Greifvögel (Accipitridae) und Falken (Falconidae) VS und besitzen somit eine andere Wellenlängensensitivität als ihre Sperlingsvogel-

Beute. Die Ergebnisse deuten auf eine eher adaptive als phylogenetische Ursache der UV-Pigmententwicklung hin (ÖDEEN und HASTAD 2003).

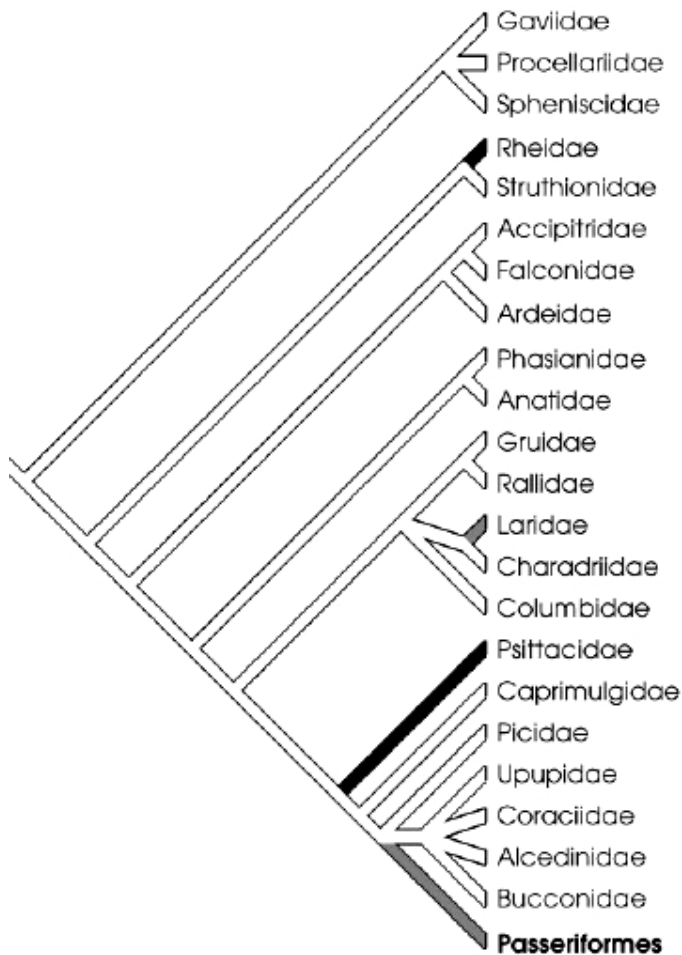


Abbildung 47 (nach ÖDEEN und HASTAD 2003): Kennzeichnung der VS und UVS Vogelfamilien anhand eines Stammbaumes nach Cracraft 1981, bei dem die Vogelfamilien nach ihrem morphologischen Verwandtschaftsgrad eingeteilt wurden. Familien mit schwarzen Linien sind UVS; mit weißen Linien VS. Graue Linien deuten darauf hin, dass einige Gattungen innerhalb der Familie entweder VS oder UVS sind.

Die paleomolekularen Arbeiten von SHI et al. 2001 und SHI und YOKOYAMA 2003 zeigen zum ersten Mal, dass die ancestralen SWS1-Pigmente der Vertebraten 9 Tuning-Sites für UVS besitzen, wovon 8 besonders wichtig für die Umwandlung von UVS in VS sind (ZHANG 2003). Einige Vertebratengruppen haben die ancestralen UVS-Tuning-Sites im Zuge der Evolution beibehalten (z.B. bei Fledermäusen und Nagern, WANG et al. 2004), während die VS-konvertierten Spezies neue spezifische Tuning-Sites entwickelten (SHI und YOKOYAMA 2003). Das VS-Gen diente bei einigen Vögeln als Basis zur Wiedergewinnung der UVS. Dabei sind 5 Positionen von Bedeutung (WILKIE et al. 2000), deren Mutationen (ca. 10 nach ÖDEEN und

HASTAD 2003) zur λ_{\max} -Verschiebung in Richtung UVS und umgekehrt führt. Die Tuning-Site an Position 90 nimmt dabei die wichtigste Rolle ein, da sie die größte Wellenlängenverschiebung bewirkt (HUNT et al. 2001, WILKIE et al. 2000). Der Quastenflosser und der Delphin zeigen in der Untersuchung von SHI und YOKOYAMA 2003, dass sie das SWS1-Gen verloren haben. Sie scheinen den zugehörigen Photorezeptor anscheinend nicht mehr zu benötigen.

Hart 2001b geht in seiner Zusammenfassung und unter Berücksichtigung von drei Tuning-Sites davon aus, dass Enten und Hühnervögel zusammen mit Palaeognathen dem vogelancestralen $VS_{anc.}$ ähneln, und die Papageien (z. B. Wellensittich) sowie einige Sperlingsvögel (z. B. Kanarienvögel) das UVS aus $VS_{anc.}$ entwickelt haben. Die Tauben (Columbiformes) wiederum besitzen ein VS, das sich aber vom VS der Hühner und Enten unterscheidet und sich daher aus dem UVS zurückentwickelt haben könnte.

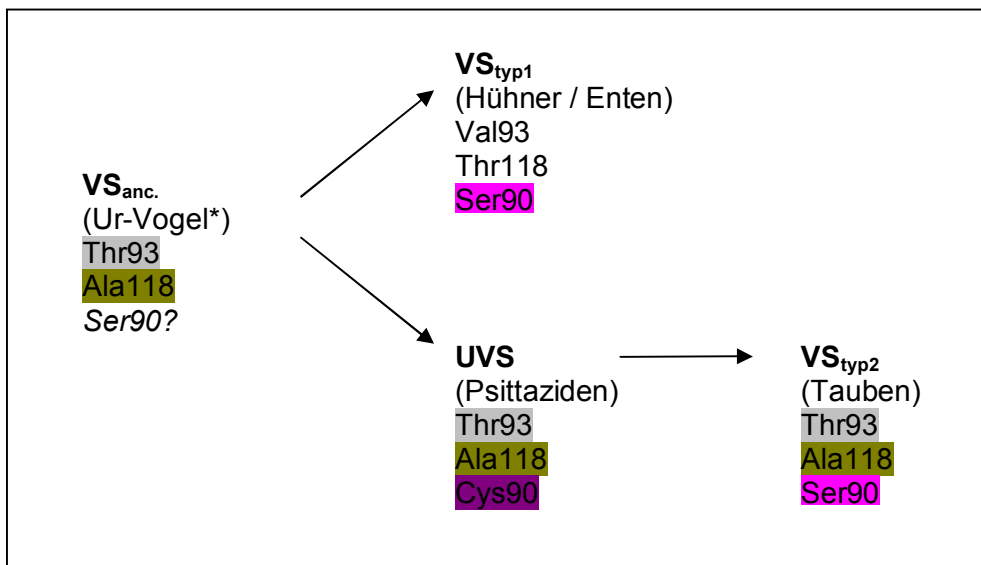


Abbildung 48 (zusammengestellt aus HART 2001b): Darstellung der Zusammenhänge der SWS1-Pigmente. Die Buchstaben sind Abkürzungen der Aminosäuren und die dahinter stehende Zahl gibt ihre Position in der Sequenz an. (Ser90?: vorhanden in $VS_{anc.}$?; *Archaeopterix (150MYA)?)

HART 2001b folgert, dass das UV-Pigment sich nur einmal (im Gegensatz zum VS) in der aviären Linie entwickelte (Abb. 48). Allerdings ist nach den Erkenntnissen von ÖDEEN und HASTAD 2003 diese Aussage nicht ganz stimmig, denn nach diesen Autoren wurde bei dem paleognathen Nandu (*Rhea americana*) gensequenzanalytisch und mathematisch ein UV-Pigment ermittelt.

5.3 Chronologie der UV-Perzeptionsermittlung

Sir John Lubbock zeigte bereits 1876, dass Ameisen empfindlich gegenüber UV-Licht reagieren und ihre Puppenstadien davor schützen (zitiert in SILBERGLIED 1979). Seit jener Zeit ist das Interesse für wahrnehmbares UV-Licht auf dem Insektensektor (v. a. an Bienen), auch im Zusammenhang mit dem Polarisationssehen, stark gewachsen. Erst 1972 wurde für Vögel anhand von Verhaltensexperimente an Violettohrkolibris (*Colibri serrirostris*) und Tauben gezeigt, dass diese ebenfalls eine Empfindlichkeit für UV-Licht besitzen (HUTH und BURKHARDT 1972, WRIGHT 1982). Es folgten weitere Untersuchungen in den 80er Jahren an Fischen und Reptilien unter NEUMEYER und ARNOLD. BURKHARDT und MAIER lieferten in den 90ern mit ihren Untersuchungen am Sonnenvogel weitere wichtige Hinweise und Erkenntnisse im Zusammenhang mit der UV-Sensitivität. Sie gaben damit erneut den Startschuss für die dahingehende Untersuchung sämtlicher Vogelfamilien, dessen Zahl sich mittlerweile drastisch erhöht hat, aber dennoch einen weiten Weg vor sich sieht. Die angesammelte Datenmenge über die UV-Sensitivität mancher Vögel ermöglicht nun erste vorsichtige Schlussfolgerungen auf die phylogenetischen und ökologischen Zusammenhänge.

5.4 UV-Wahrnehmungsvermögen der Vögel

Die chromatische okuläre Disposition des dioptrischen Apparates für UV-Licht liefert die erste Voraussetzung, um dieses Spektrum auf Rezeptorebene empfinden zu können. In diesem Kapitel sollen die Vögel im Überblick anhand bislang untersuchter Daten und Untersuchungsstand in ihre UV-Sensitivität zugeordnet werden. Dabei werden die Vögel gemäß dem Wellenlängensensitivitätsmaximum (λ_{max}) ihres SWS1-Pigmentes (Kurzschreibweise Pxyz) in Ultraviolett- und Violettsensitiv eingeteilt. Das transparente T-Öltröpfchen wird dabei nicht berücksichtigt, da es keine λ_{max} -Verschiebung hervorruft. MSP-Daten gelten hierbei allgemein als die zuverlässigsten.

5.4.1 Ultraviolett-sensitive Vögel

Ordnung / Familie	Vogelart	UV-Pigment	Bemerkung / Quelle
Passeriformes			
Timaliidae	Sonnenvogel (Leiothrix	P370 (VT)	Maier 1994a+b
	lutea)	P355 (MSP)	Maier 1994b
Sylviidae	Fitis (Phylloscopus trochilus)	P371(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Esterildidae	Zebrafink (Taeniopygia guttata)	P365 (MSP) P359 (GEN)	Bowmaker et al. 1997 Yokoyama et al. 2000a
	Amadina fasciata	P369 (MSP)	Hart et al. 2000a
	Gouldamadine (Chloebia gouldiae)	P371 (MSP)	Hart et al. 2000a
	Weißkopfnonne (Lonchura maja)	P373 (MSP)	Hart et al. 2000a
	Zeresamadine (Neochmia modesta)	P372 (MSP)	Hart et al. 2000a
	Fringillidae	Hausgimpel (Carpodacus mexicanus)	P370 (EP)

Weiterführung der Tabelle der vorherigen Seite:

Ordnung / Familie	Vogelart	UV-Pigment	Quelle
Passeridae	Kanarie (<i>Serinus canaria</i>)	P369 (MSP)	Zusammenfassung Cuthill et al. 2000
	Haussperling (<i>Passer domesticus</i>)	P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1986
Muscipidae	Amsel (<i>Turdus merula</i>)	P373 (MSP)	Hart et al. 2000c
	Wanderdrossel (<i>Turdus migratorius</i>)	P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1986
	Walddrossel (<i>Hylocichla mustelina</i>)	P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1986
Sturnidae	Star (<i>Sturnus vulgaris</i>)	P362 (MSP)	Hart et al. 1998
Paridae	Blaumeise (<i>Parus caeruleus</i>)	P374 (MSP)	Hart et al. 2000c
	Schwarzkopfmeise (<i>Parus atricapillus</i>)	P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1986
Corvidae	Blauhäher (<i>Cyanocitta cristatae</i>)	P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1986
Hirundinidae	Rauchschwalbe (<i>Hirundo rustica</i>)	P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1986
Mimidae	Katzendrossel (<i>Dumetella carolinensis</i>)	P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1986
	Rotrückenspottdrossel (<i>Toxostoma rufum</i>)	P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1986
Emberizidae	Rotkardinal (<i>Cardinalis cardinalis</i>)	P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1986
	Rotschulterstärling (<i>Agelatus phoeniceus</i>)	P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1986
	Singammer (<i>Melospiza melodia</i>)	P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1986
	Weißkehlammer (<i>Zonotrichia albicollis</i>)	P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1986

Weiterführung der Tabelle der vorherigen Seite:

Ordnung / Familie	Vogelart	UV-Pigment	Quelle
Psittaciformes			
Melopsittacidae	Wellensittich (Melopsittacus undulatus)	P371 (MSP) ~P365 (GEN)	Bowmaker et al. 1997 Wilkie et al. 1998
Psittacidae	Graupapagei (Psittacus erithacus)	P371(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Apodiformes			
Trochilidae	Violettohrkolibri (Colibri serrirostris)	P? (VT)	Huth&Burkhardt 1972*
	Rubinkehlikolibri (Archilochus colubris)	P371 (EP)	Chen&Goldsmith 1986
Charadriiformes			
Laridae	Silbermöwe (Larus argentatus)	P371(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
	Heringsmöwe (Larus fuscus)	P371(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
	Mantelmöwe (Larus marinus)	P371(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Rheiformes			
Rheidae	Nandu (Rhea americana)	P371(GENc)	Ödeen&Hastad 2003

Tabelle 32: Überblick über die bislang ermittelten uv-sensitiven Vögel.

Methoden: VT: Verhaltenstest; MSP: Mikrospektrophotometrie; GEN: in-vitro Regeneration der Pigmente und spektrophotometrische Untersuchung; GENc: kalkulierte, angenäherte λ_{max} aus Gensequenzdaten, dient als grobe Einteilung in UVS/VS; EP: elektrophysiologische Daten als ungefähre Werte, da Stimuli mit 10nm Abstand gesetzt wurden – Anmerkung: P370 wird ebenso bei der Taube (VS!) und bei dem Blauhäher (VS!) gezeigt. Daher sind die Daten von Chen&Goldsmith 1986 zur korrekten UVS-Einordnung als vorsichtig zu beurteilen. Taxonomie analog dem Onlineanbieter „Avibase“. (*aus Maier 1994a).

4.4.2 Violett-sensitive Vögel

Ordnung / Familie	Vogelart	V-Pigment	Bemerkung / Quelle
Galliformes			
Phasianidae	Haushuhn (<i>Gallus g. domesticus</i>)	P415-25 (GEN)	Zusammenfassung aus Hart 2001b
		P418 (MSP)	Bowmaker et al. 1997
	Japanwachtel (<i>Coturnix japonica</i>)	P419 (MSP)	
	Pute (<i>Meleagris gallipova</i>)	P420 (MSP)	Hart et al. 1999
	Pfau (<i>Pavo cristatus</i>)	P421 (MSP)	Hart 2002
Anseriformes	Stockente (<i>Anas platyrhynchos</i>)	P420 (MSP)	Jane&Bowmaker 1988
Columbiformes	Haustaube (<i>Columba livia</i>)	P409 (MSP)	Bowmaker et al. 1997
		P393 (GEN)	Kawamura et al. 1999
		P370 (EP)	Chen&Goldsmith 1989
Sphenisciformes	Humboldt Pinguin (<i>Sphenicus humboldti</i>)	P403 (MSP)	Hart 2001b
	Adeliepinguin (<i>Pygoscelis adeliae</i>)	P405 (GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Procelariformes			
Procelariidae	Schwarzschnabelsturmtaucher (<i>Puffinus puffinus</i>)	P402 (MSP)	Bowmaker et al. 1997
		P406 (MSP)	Hart 2004
Hydrobatidae	Wellenläufer (<i>Oceanodroma leucorhoa</i>)	P405(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Struthioniformes	Strauß (<i>Struthio camelus</i>)	P405 (MSP)	Wright&Bowmaker 2001

Weiterführung der Tabelle der vorherigen Seite:

Ordnung / Familie	Vogelart	V-Pigment	Bemerkung / Quelle
Falconiformes			
Accipitridae	Habicht (<i>Accipiter gentilis</i>)	P406 (GENc)	Ödeen&Hastad 2003
	Sperber (<i>Accipiter nisus</i>)	P405(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
	Mäusebussard (<i>Buteo Buteo</i>)	P405(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
	Rohrweihe (<i>Circus aeruginosus</i>)	P405(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
	Fischadler (<i>Pandion haliaetus</i>)	P405(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Falconidae	Wanderfalke (<i>Falco peregrinus</i>)	P405(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Ciconiiformes			
Ardeidae	Graureiher (<i>Ardea cineria</i>)	P406(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Charadriiformes			
Charadriidae	Flußregenpfeifer (<i>Charadrius dubius</i>)	P406(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
	Haematopodidae	Austernfischer (<i>Haematopus ostralegus</i>)	P406(GENc)
Recurvirostridae	Stelzenläufer (<i>Himantopus himantopus</i>)	P406(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Alcidae	Tordalk (<i>Alca torda</i>)	P406(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
	Trottellumme (<i>Uria algee</i>)	P406(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Gaviiformes			
Gaviidae	Sterntaucher (<i>Gavia stellata</i>)	P406(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Pelecaniformes			
Phalacrocoracidae	Kormoran (<i>Phalacrocorax carbo</i>)	P406(GENc)	Ödeen&Hastad 2003

Weiterführung der Tabelle der vorherigen Seite:

Ordnung / Familie	Vogelart	V-Pigment	Bemerkung / Quelle
Phoenicopteriformes			
Phoenicopteridae	Flamingo (Phoenicopterus spp.)	P408(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Coraciiformes			
Alcedinidae	Eisvogel (Alcedo atthis)	P405(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Coraciidae	Blauracke (Coracias garrulus)	P405(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Upupidae	Wiedehopf (Upupa epops)	P405(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Piciformes			Ödeen&Hastad 2003
Bucconidae	Fleckmantel-Faulvogel (Nystalus maculatus)	P405(GENc)	
Gruiformes			Ödeen&Hastad 2003
Gruidae	Kronenkranich (Balearica pavonina)	P406(GENc)	
Rallidae	Bläuhuhn (Fulica atra)	P406(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Passeriformes			
Corvidae	Rabenkrähe (Corvus corone cornix)	P406(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
	Dohle (Corvus monedula)	P408(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Pipridae	Weißbrustpipra (Manacus manacus)	P405(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Tyrannidae	Braunschopftyrann (Myiarchus tyrannulus)	P406(GENc)	Ödeen&Hastad 2003
Piciformes			
Picidae	Buntspecht (Dendrocopus major)	P405(GENc)	Ödeen&Hastad 2003

Weiterführung der Tabelle der vorherigen Seite:

Ordnung / Familie	Vogelart	V-Pigment	Bemerkung / Quelle
Caprimulgiformes			Ödeen&Hastad 2003
Caprimul- gidae	Ziegenmelker (<i>Caprimulgus europaeus</i>)	P406(GENc)	Dämmerungs/Nachtaktiv, Insektenjäger
Trogoniformes			
Trogonidae	Blauscheiteltrogon (<i>Trogon curucui</i>)	P406(GENc)	Ödeen&Hastad 2003

Tabelle 33: Überblick über die bislang ermittelten violett-sensitiven Vögel.

Linien deuten auf genetische Ähnlichkeit der zugrunde liegenden SWS1-Opsine hin (HART 2001b); Taxonomie analog dem Onlineanbieter „Avibase“.

Vögel, die in Abstimmung mit ihrer okularen UVA-Transparenz für den höher spektralen UVA Bereich (365 bis 380 nm) noch geringgradig sensitiv sind, aber ihre maximale Sensitivität im violetten, uv-nahem Spektrum haben, gelten als violettsensitiv. Allerdings unterscheidet sich auch diese Gruppe in ihrer maximalen Wellenlängensensitivität für das uva-nahe Licht. Haushuhn, Pfau und Stockente sind nach den ermittelten Daten in Abhängigkeit zur okularen UVA-Transparenz (50 % Absorption bei 365 / 370 nm) für 380 nm noch empfindlich und ihre λ_{max} liegt zwischen 415 und 420 nm (JANE und BOWMAKER 1988, PRESCOTT und WATHES 1999). Tauben und Strauße, ebenfalls VS-Gruppen zugehörig, zeigen bereits eine okulare Phototransmission unter 380 nm (30 % Absorption ab ca. 375 nm) und haben eine λ_{max} zwischen 405 und 408 nm (EMMERTON und REMY 1983, WRIGHT und BOWMAKER 2001). Möglicherweise besitzen die VS-Vögel, die nicht zu der galli-/anseriformen Gruppierung gehören, ein SWS1-Opsin ähnlich des VS_{typ2} der Tauben (siehe Abbildung 48). Vögel, bei denen kein UV/VS-Pigment nachgewiesen werden konnte (Waldkauz, Emu, Chilesteißhuhn) haben entweder eine nicht erfassbare Anzahl an UV-Rezeptoren, oder ihre Netzhaut beinhaltet tatsächlich keine. Am Beispiel des Nandus (*Rhea americana*) wird gezeigt, dass mikrospektrophotometrisch kein UVS/VS-Pigment erfasst werden konnte (WRIGHT und BOWMAKER 2000), hingegen gensequenzanalytisch ein UVS-Opsin ermittelbar ist (ÖDEEN und HASTAD 2003). Hieraus ergeben sich 2 zusätzliche Erklärungsmöglichkeiten zu den obigen: erstens, das Gen ist zwar vorhanden wird

aber nicht exprimiert, oder zweitens, Nandus waren für die MSP-Untersuchung mit 4 Wochen noch zu jung und die Retina mit ihren UV-Rezeptoren noch nicht ausgereift genug.

5.4.3 Die „Farbe UV“

Die Entdeckung von UV-Rezeptoren und UV-Sensitivität bei einer Vielzahl von Vögeln erhärtet den Verdacht der echten aviären UV-Farb Wahrnehmung. Anhand technischer Weiterentwicklung der MSP-Methode, in-vitro Regenerierung (u.a. WILKIE et al. 2000) und gezielte Verhaltensversuche unter UV-Lichtzugabe und UV-Lichtausschluss (u.a. EMMERTON und REMY 1983, CHEN et al. 1984, BURKHARDT und MAIER 1989, MAIER 1992, MADDOCKS et al. 2002a+b) können heutzutage zuverlässige Ergebnisse erzielt werden. Diese Untersuchungen können allerdings nicht eindeutig klären, ob nicht doch ein achromatischer Mechanismus in Bezug auf die UV-Wahrnehmung zugrunde liegt. SMITH et al. 2002 zeigen in ihrem besonders konzipierten Versuchsaufbau, in dem nur die Farbunterscheidung als überprüftes Kriterium zwischen zwei Oberflächen gilt, dass Stare und Japanwachteln zwischen einem UV und nicht-UV Stimulus unterscheiden können. Das UV-Licht wurde beim Nicht-UV-Stimulus mittels eines Lee 226 UV-Filters heraus genommen, der nur Wellenlängen ab 380 nm passieren lässt und somit UV-Strahlung effektiv rausfiltert. Dieses Untersuchungsergebnis deutet sehr stark auf eine Verarbeitung des UV-Signals auf chromatischem Weg hin. Goldfische als UVS-Rezeptor-Besitzer, nutzen dieses Spektrum ebenfalls zur Farbdiskriminierung (NEUMEYER 1992). Zu einigen Fischen gesellen sich eine weitere Anzahl von Tieren, wie Schildkröten, Ratten, Mäuse, Fledermäuse und Insekten (z.B. Schmetterlinge und Bienen), die UV-Pigmente besitzen und diese ebenfalls zur Farbdiskriminierung anwenden (ARIKAWA et al. 1987, JACOBS 1992, JACOBS et al. 2001, KEVAN et al. 2001, SALCEDO et al. 2003, JACOBS et al. 2004, WANG et al. 2004). VENTURA et al. 2001 untersuchten nach eigenen Angaben bislang als Einzige an einer Meeresschildkröte (*Pseudemys scripta*) - als Vertreter der Wirbeltiere - elektrophysiologisch die Reaktion der inneren Retinaschichten (Amakrin und Ganglienzellen) auf UV-Stimuli. Die Ganglienzellen, die auf UV-Licht (370 nm) und

blaue (450 nm) Stimulationen mit Exzitation reagieren zeigen inhibitorische Reaktion bei grüner (540 nm) und roter (640 nm) Lichtstimulation. Es scheint damit gesichert, dass auf neuronaler Ebenen ein UV-Kanal mit Gegenkanal existiert und somit die Basis für den ultravioletten Farb- und Gegenfarbmechanismus gegeben ist. Das konkrete Zusammenspiel bleibt aber auch nach diesen Untersuchungen ungeklärt.

In der Natur ist die Farbe „UV“ in der Regel mit anderen Farben assoziiert (beispielsweise rote Blüte mit UV-Reflektion) und weiße Farben treten dabei nur geringfügig (z.B. am Federkleid, manchen Beeren) auf. Daher müsste UV in Kombination mit einer anderen Farbe lediglich zur Farbtonbildung beitragen – beispielsweise uv-stichiges rot im Falle der Blüte. Die Farbe „UV“ ist demnach überwiegend als Farbton, mit intensivierender Wirkung auf die Grundfarbe, und weniger als reine Farbe vorhanden. Fehlt im Lichtspektrum der UV-Anteil so werden beim Vogel nur die blauen, grünen und roten Rezeptoren gereizt. Eine für den Menschen weiß erscheinende Oberfläche wird vom Vogel demzufolge farbig (= vogelbunt) gesehen, da die Gegenfarbtheorie zum Tragen kommt (BURKHARDT 1996).

Die Anhebung des trichromatischen Farbbereiches um eine weitere Stufe durch UV-Perzeption und somit auf Tetrachromasie, führt zu einer Erweiterung des visuellen Fensters des Vogels. Die dadurch bedingten Vorteile für den Vogel können vom Menschen zwar erahnt, aber nicht erfasst werden (JACOBS 1992). Die anschließenden Teilkapitel zeigen, wie das UV-Farbspektrum von den Vögeln genutzt wird und welche Bedeutung sich dahinter verbergen mag. Besonders berücksichtigt werden auch in den jeweiligen Zusammenfassungen die möglichen Auswirkungen beim Fehlen dieses UV-Spektrums im Kunstlicht.

5.5 UV als Kommunikationsmittel

5.5.1 Intraspezifische Kommunikation

Die intraspezifische Kommunikation ist hoch-komplex aufgebaut und ihre Erforschung muss eine Vielfalt von Faktoren berücksichtigen (WILCYNSKI und RYAN 1992). Beim Vogel spielen dabei nicht nur die Gefiederpräsentation, Gefiederfarbe und Hautfarbe bzw. Hautanhangsorgane am Kopf, sondern auch die spezifischen Lautäußerungen eine mögliche Rolle bei der Attraktivitätsbeurteilung des Männchens durch die Weibchen. In erster Linie gilt es dabei potentiellen Sexualpartnern durch Signalisierung von sich widerspiegelnden Qualitätsmerkmalen (Fitness, erfolgreiche Jungtieraufzucht) zu beeindrucken und gleichzeitig Rivalen abzuschrecken. Daneben dient dieses Kommunikationsmittel auch zum Aufbau eines stabilen Sozialgefüges (DÜCKER 1963, BENNETT und CUTHILL 1993). Lautäußerungen und auffällige Farbgebung des Körpers birgt jedoch Gefahren Fressfeinde und Rivalen anzulocken und minimieren somit den Reproduktionserfolg des Einzelvogels. Agamenarten müssen beispielsweise ihre auffällig gefärbten Körperregionen (z. B. den Wangenflecken), die zur sexuellen Signalisierung dienen, verstecken um unauffällig für Fressfeinde zu bleiben (STUART-FOX und ORD 2004). Die Nutzung des UV-Signals als für Beutegreifer und auf Distanz befindliche Rivalen unsichtbares Kommunikationsmittel bedingt wesentliche Vorteile in der Brautwerbung und in der Jungtieraufzucht (OWENS und HARTLEY 1998, NEBEL et al. 2004). Spektrophotometrische Untersuchungen des Federkleides haben gezeigt, dass über 90 % der 139 getesteten Sperlingsvögel im UV-Bereich sexuell dimorph sind, obwohl sie für den Menschen farbmonomorph erscheinen (EATON 2005). Diese stark verbreitete UV-Ornamentation ist ein deutlicher Hinweis darauf, dass der Vogel diese bei der Geschlechtererkennung von adulten und juvenilen Vögeln benutzt (BENNETT et al. 1997, HUNT et al. 1998, JOHNSEN et al. 2002) und dass sich sexueller Dichromatismus womöglich an unauffälligeren, aber aviär-auffälligen Signalen angepasst hat (EATON 2005).

Farbe	Federart	Spezies	
Schwarz, kein UV	Kolkrabe – primäre Flügelfedern	Corvus corax	a
	Elster – primäre Flügelfedern	Pica pica	a
Schwarz-schiller- UV	Purpurpfeifendrossel	Myiophonus caeruleus	f
	Amsel	Turdus merula	f
Weiß A†	Schneeeule - Brust	Nyctea scandiaca	a
	Silbermöwe - Brust	Larus argentatus	a
	Broiler der Rasse Cobb	Gallus g. domesticus	h
	Puten der Rasse Big 6	Meleagris gallopova	i
Weiß A/B	Höckerschwan – primäre Flügelfedern	Cygnus olor	a
Grau A	Silbermöwe - Flügel	Larus argentatus	a
	Graupapgei	Psittacus erithacus	a
	Stadttaube – Nackengefieder (Schillerfarben)	Columba livia	b
Grau A/B	Stadttaube - Flügel	Columba livia	a
Rot A	Flamingo – primäre Flügelfedern	Phoenicopterus ruber	a
	Graupapagei – Schwanzfedern	Psittacus erithacus	a
Rot B	Buntspecht - Schwanzfedern	Dendrocopos major	a
Gelb A	Weißscheitel Amazone – sek. Flügelfedern	Amazona albifrons	a
	Wellensittich	Melopsittacus undulatis	a
	Grünfink – primäre Flügelfedern	Carduelis chloris	a
Gelb B	Great Hornbill -Hals	Bucerus bicornis	a
Blau A	Azurbischof	Guiraca caerulea	c
Grün A/B	Gouldamadine	Cloebia gouldiae	g
	Haut*		
Dunkelblau-UV (340-366nm)	Fasane	Tragopan temmincki Tragopan satyra Lophura bulweri	d
Dunkelblau, kein UV	Sperlingsvögel	Passeriformes (z.B Star)	d
Blau-UV 330nm	Pute	Meleagris gallopova	d
Gelb-UV	Sperrachen bei einigen Jungvögeln		e

Tabelle 34: Zusammenhang zwischen Federfarben/Haut und UV-Reflektivität°.

°Eklärung zur Tabelle 34:

† Einteilung der UV-Reflektivität nach Burkhardt 1989, A: stark reflektiv, B: nicht reflektiv, A/B: mittlere Reflektivität; *keine Einteilung in UV-Reflektionsstärke;

a: Burkhardt 1989; b: McGraw 2004; c: Keyser et al. 1999; d: Prum und Torres 2003; e: Hunt 2003; f: Andersson 1999; g: Finger und Burkhardt 1994; h: Prescott und Wathes 1999; i: Sherwin und Devereux 1999.)

OWENS und HARTLEY 1998 unterteilen den Geschlechtsdimorphismus in Farb- und Größenvariabilität und kommen in ihrer umfassenden Untersuchung zu dem Ergebnis, dass Federfarbendimorphismus mit einer erhöhten Vaterschaftsrolle bei der elterlichen Fürsorge korreliert ist. Federfarbendimorphismus wird anhand der Melaninpigmentierung, Karotenoidpigmentierung und Strukturfarbenvorkommen eingeteilt, wobei experimentell hergestellter Verlust des UV-Farbtons als Strukturfarbe im Federkleid (durch uv-gefiltertes Licht oder uv-blockierende Mittel auf das Federkleid) zum Attraktivitätsverlust des Männchens und zur extra-paar Kopulation (Polygamie) des Weibchens (JOHNSEN et al. 1998, OWENS und HARTLEY 1998) führt. Außerdem kann das Weibchen anhand der körperlichen Merkmale des Männchens darüber entscheiden, ob von diesem mehr weibliche oder männliche Nachkommen von Vorteil wären (Geschlechts-Allokation), und ob sich ein hoher Aufwand für die Nachkommenaufzucht lohnt (ANDERSSON et al. 1998).

HAUSMANN et al. 2003 stellt 6 Hypothesen auf warum es für den Vogel vorteilhaft wäre, UV Signale mit Balzverhalten zu assoziieren:

1. UV dient als geeignetes Mittel zur Signalisierung über kurze Distanzen und wird gezielt an den Empfänger gerichtet, gleichzeitig aber für Feinde, oder anderen Nebenbuhlern verborgen bleiben.
2. Gilt somit nach Punkt 1. als kryptischer Kommunikationskanal für Vögel
3. UV-Signale kontrastieren stark mit dem Hintergrund (Blätter, Erde, Rinde)
4. Entwickelten sich während der Ausweitung sensorischer Fähigkeiten und aufgrund der Favorisierung von bereits bestehenden UV-Signalen
5. UV ist als Strukturfarbe in vielen Federn vorhanden, mit starker Aussagekraft über phänotypische Qualitätsmerkmale

6. UV-Signale dienen als Verstärker bei der Gefiederschaustellung zur Paarungszeit und rufen instinktive Reaktionen hervor (Signalcharakter)

Vogelart	Bedeutung	Quelle
sexuelle Selektion / Attraktivität		
Azurbischof	blaues Federkleid, wird im Alter intensiver: Hinweis auf Erfahrung und männliche physische Kondition	Kesser et al. 1999
Blauehlchen	♂: blauer Kehlfleck UV reflektiv (320-400nm) UV-: Attraktivitätsverlust für ♀ und Verlust in der Aufrechterhaltung der Partnerschaft korreliert mit erniedrigter Nachkommensrate	Johnsen et al. 1998
Zebrafink	unter UV+ Licht präsentiertes ♂ vom ♀ bevorzugt	Bennett et al. 1996
Star	UV-Licht beeinflusst Selektion nicht (Selektion anhand Gesangskomplexität des ♂)	Bennett et al. 1997 Spencer et al. 2004
Wellensittich	UV- und Fluoreszenzregionen im Federkleid in unmittelbarer Nachbarschaft → Attraktivitätssteigerung? UV-reflektive ♂ bevorzugt	Hausmann et al. 2002 Arnold et al. 2002 Pearn et al. 2001
Blaumeise	UV-Reflektionsgehalt der Kopffedern beim ♂ gibt Aussage über Überlebensrate und männliche Nachkommenerzeugung	Sheldon et al. 1999
Stadttaube	Altvögel mit schillernden, stark uv-reflektiven Nackenfedern im ggsatz zum Jungvogel; Aufbauschen dieser Federn beim ♂ als Imponier- gehabe	McGraw 2004
Ross 508 - Broilerbreeder	Hennen wählen Männchen unter UV+ Licht aus (2-15% Anteil) und zeigen erhöhte sexuelle Aktivität	Jones et al. 2001
Wiesenweihe (Circus pygargus)	Schnabelwachshaut UV-reflektiv → Signal für ♂ Attraktivität und Qualität?	Muogeot&Arroyo (2006, unpubl.)

Weiterführung der Tabelle der vorherigen Seite:

Vogelart	Bedeutung	Quelle
Jungvögelunterscheidung		
Blaumeise	♂ Vögel mit gesättigteren Gelbfarben und erhöhte UV-Reflektion der Schwanzfedern im Vergleich zum ♀	Johnsen et al. 2002
Jungvögelfütterung		
Blaumeise	♀ Fütterungsaufwand wird anhand der UV-Reflektivität des ♂ bemessen	Limbourg et al. 2004
Blaumeise	Jungtiere zeigen uv-umrandete Schnabelöffnung beim Schnabelsperrn	Hunt et al. 2003
Sex-Allokation		
Blaumeise	Für qualitativ hochwertiges ♂ zeugt das ♀ mehr männl. Nachkommen	Andersson et al. 1998
	Zusammenhang zwischen UV-Reflektions-Intensität und Geschlechterverteilung der Nachkommen besteht	Sheldon et al. 1999
Erkennen von Artgenossen		
Buschhuhn	Prägung erfolgt erst mit dem Erkennen von Artgenossen, da sie elternlos aufwachsen	Göth und Evans 2004
	Pickende Artgenossen unter UV und kurzweiligem Licht werden ggüber jenen unter langweiligem Licht bevorzugt	

Tabelle 35: Beschriebene UV-Ornamentation und deren intraspezifische Bedeutung. Die Autoren gehen hier von einer UVS des visuellen Systems der Vögel aus.

UV- : kein UV-Anteil im Licht

UV+ : erhöhter UV-Anteil im Licht

Neben der Signalisierung sexueller Attraktivität können die ausgesandten Signale des Federkleides aber auch als Warnsignal genutzt werden. Tag- bis

Dämmerungsaktive Nager wie Degus zeigen beispielsweise bei Gefahr ihre uv-reflektive Bauchunterseite (CHÁVEZ et al. 2003).

Die Rolle des UVA-Licht scheint sich beim Wirtschaftsgeflügel auf retinaler Ebene abzuspielen und steuert somit weniger extraretinale und endogene Abläufe wie Wachstum, Futterumsetzung, Fertilität und Oviposition (HOGSETTE et al. 1997, KRISTENSEN et al. 2003), sondern eher Verhaltensweisen, wie Partnererkennung, Attraktivität, Aufbau von Sozialgefügen, Aggressivität, Erkundungsdrang und Aktivität (LEWIS et al. 2000a+b, JONES et al. 2001).

UV-Licht mag zur Signalisierung bedeutend für den Vogel sein, darf aber generell nicht als alleiniges Kriterium geltend gemacht werden. Zebrafinken Weibchen zeigen beispielsweise, dass sie bevorzugt Männchen auswählen, die unter mittel- bis langwelligem Licht präsentiert werden als unter UV-Licht (HUNT et al. 2001). Unter uv-defizientem Licht lag die Präferenz der Weibchen bei keinem Männchen (HUNT et al. 1997). Diese Ergebnisse bestätigen, dass UV-licht beim Zebrafinken eine Rolle bei der Partnerwahl spielt, aber die Hauptrolle für Partnerattraktivität auf die längeren Spektren fällt. Dagegen scheint der UV-Gehalt des männlichen Gefieders bei der Blaumeise im Vergleich zu anderen Qualitätsmerkmalen, eine außerordentlich wichtige Stellung einzunehmen. Von der UV-Reflektivitätsstärke und weniger von der Größe des blauen Kronengefieders am Kopf der Blaumeisenmännchen, kann das Weibchen ablesen und entscheiden, wie die Geschlechtsverteilung der Nachkommen und wie hoch die erbrachte Aufzuchtleistung zu sein hat. Weiterhin dient der UV-Gehalt des Kronengefieders als Indikator dafür, ob die Nachkommen dieses Männchens überlebensfähig sein werden, oder ob zusätzliche Befruchtung durch ein anderes Männchen notwendig wird (ANDERSSON et al. 1998, LIMBOURG et al. 2004). Beim Wellensittich kontrastieren die uv-reflektiven Federn am Kopf stark mit den fluoreszierenden Federn. Trotzdem wird auch beim Wellensittich vorzugsweise das ganze sichtbare Spektrum zur Gefiederpräsentation genutzt (HUNT et al. 2001). Manche Vogelarten suchen sogar zur Gefiederschaustellung bestimmte Lichtstellen im Wald auf, dessen Licht dem unverfälschten Tageslichtspektrum nahe kommt (ENDLER und THÉRY 1996). Ebenso zeigen Hühner bessere Artgenossenunterscheidung in der Gegenüberstellung unter weißem Licht, als unter farbigem Licht (D'EATH und STONE 1999).

Bei den Untersuchungen und Beurteilung der Aussagekraft von UV-Farben zur Signalisierung ist es wichtig zu erfassen, ob diese einen unscheinbaren oder auffälligen Charakter haben. Dabei müssen nach ENDLER 1993 zum einen die Lichtverhältnisse, wie sie an dem Ort und zu der Tageszeit der Signalisierung vorliegen, und zum anderen der zur Gefiederkontrastierung beitragende Hintergrund berücksichtigt werden.

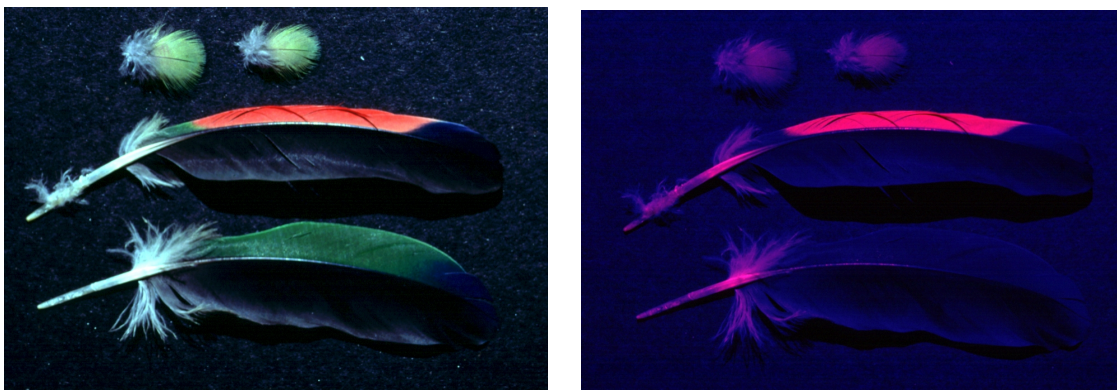


Abbildung 49 (aus KORBEL 1999): Fotografien der Federn einer Blaustirnamazone (*Amazona aestiva* L., 1758). Einmal unter Tageslichtaufnahme (li) und unter UV-Licht (Peak 330 nm) (re). Im rechten Bild wird die kontrastverstärkende Wirkung zwischen Fluoreszenzfarbe und Nicht-Fluoreszenzfarbe deutlich.

5.5.2 Interspezifische Kommunikation

Dieses Kommunikationsmittel wird zur Speziesdiskriminierung eingesetzt und beugt der Entstehung von Kreuzpopulationen vor. Dadurch wird der Erhalt der Speziesdiversität gewährleistet. BLEIWEISS 2004 untersuchte (nach eigenen Angaben zum ersten mal beim Vogel überhaupt) bei Bergtangaren (Sperlingsvögel der Familie Emberizinae, potentiell UVS) zwei farbmonomorphe Subspezies (*Anisognathus notabilis* und *flavinuchus*) im Hinblick auf ihre Gefiederfarbe und ob diese intersexuell aktiv sind. Seine Untersuchungen ergaben, dass diese eine

unterschiedlich starke UV-Reflektivität der Rückenfedern zeigen, wobei *A. notabilis* erhöhte Reflektivität gegenüber *A. flavinuchus* aufweist. Dieses Erkennungsmerkmal verhindert möglicherweise, dass diese Subspezies interkopulieren. Die unterschiedliche Lokalisation und Ausprägung der UV-Markierung von zwei co-existierenden Eidechsenarten, führt ebenfalls zur reproduktiven Isolation. Die ultravioletten und anderweitig farbigen Markierungen sind daneben auch dem entsprechenden mikrogeographischen Biotop-Typ angepasst (THORPE und BROWN 1989, THORPE und RICHARD 2001, LEAL und FLEISHMAN 2001). Aufgrund dieser Ergebnisse wird angenommen, dass UV-Ornamente zur Diskriminierung von Subpopulationen beitragen und den Erhalt einer reproduktiven Isolation natürlicher Populationen gewährleisten.

UV-Signale im Gefieder sind für die meisten Säugetier-Raubtiere unsichtbar und erreichen maximale Krypsis bei zur Schaustellung in einem equispektralem aber uv-absorbierendem Hintergrund (ENDLER 1993). Das Jungtiergefieder unterscheidet sich vom adulten Gefieder auch in seiner UV-Reflektivität und bietet womöglich deswegen einen zusätzlichen Schutz vor Fressfeinden, oder aggressiven Artgenossen. So zeigen beispielsweise Taubenjunge im Gegensatz zu adulten Tieren keine UV-Reflektivität des Gefieders (McGRAW 2004). Vergleichende Untersuchung an naturbelassenen und adult-männlich gefärbten juvenilen Gefieder des North Island Robins (*Petroica longipes*) zeigt, dass sich die Überlebensrate der adult-männlich gefärbten über den Winter um 90 % verringert (BERGGREN et al. 2004). Das Federkleid der juvenilen Vögel ähnelt dem der Weibchen und besteht aus hell-braun-gräulicher Farbe. Obwohl nicht auf UV-Reflektivität untersucht, könnte diese Gefiederfarbe im Gegensatz zur adult-männlichen schwach uv-reflektiv sein (vergleiche Tabelle 34) und kryptisch wirken. Weiterhin halten sich grünbefiederte und farbenprächtige Vögel vorwiegend im Blätterdach der Bäume auf, während braunbefiederte und stumpffarbene Vögel hauptsächlich im Unterholz als Bodenbewohner vorkommen. Erstere zeigen gegenüber letzteren eine erhöhte UV-Reflektivität des Gefieders, die sich von der durch das Blattgrün hervorgerufenen spektralen Lichtverteilung abhebt und daher auffällig wird (GOMEZ und THÉRY 2004). Diese Auffälligkeit des Gefieders birgt allerdings für flugaktive Baumbewohner weniger Gefahren als für flugfaule Bodenbewohner.

Bei UV-sensitiven Raubtieren wie Amphibien oder Reptilien verliert sich allerdings die kryptische Wirkung von ultravioletten Gefiederornamenten. In diesem Falle könnten stark auffällige UV-Farbtöne aber auch Abschreckung oder Ungenießbarkeit vortäuschen. Mimikry im ultravioletten Bereich, wie sie bei Insekten im Verhalten gegenüber Spinnentieren angenommen wird (SILBERGLIED 1979), ist zusammen mit der Abschreckwirkung von uv-bedingten Farbtönen als mögliche Alternative im Überlebenskampf bislang beim Vogel nicht untersucht worden. UV-reflektive Spinnennetze zeigen allerdings eine abschreckende Wirkung, da sie von Sperlingsvögeln gemieden werden (BRUCE et al. 2005).

5.5.3 Zusammenfassung: Kommunikation im UV

UV-Licht nimmt eine besondere Rolle in der Kommunikation der Vogelspezies ein. Durch UV-Signale werden soziale Verhaltensweisen innerartlich und zwischenartlich geregelt. Große Bedeutung spielen auch diese in dem Erhalt der Artenvielfalt uv-sensitiver Vertebraten. Die Anpassung an eine vierte Nischen-Kategorie, nämlich der der Licht-Nische (LAEL und FLEISHMAN 2002), begünstigt diesen Erhalt. Vögel haben ihre Farbsignale speziell an die Lichtverhältnisse ihrer Ökosysteme angepasst (LYTHGOE 1979, HART 2001b, GOMEZ und THERY 2004), obwohl sich ihre okulare spektrale Sensitivität kaum unterscheidet und eher konservativ erscheint. Das signalisierende Federkleid gilt dabei als Kompromiss zwischen zwei agonistischen Selektionsdrücken: einmal der sexuellen Selektion mit auffälliger Musterung und zum anderen der natürlichen Selektion mit verborgener, verschlüsselter Musterung (GOMEZ und THÉRY 2004). Um das Federkleid in diesem Zusammenhang beurteilen zu können, sind die natürlichen Lichtverhältnisse am Aufenthaltsort des Vogels (ENDLER 1993) und die spektrale Sensitivität des Betrachterauges zu prüfen (BENNETT und CUTHILL 1993). Aviäre Beutegreifer wie Falkenartige, Habichtartige und Krähenvögel sind im Gegensatz zu ihrer Beute VS und nicht UVS. Möglicherweise sind sie nicht fähig die ausgesandten UV-Signale wahrzunehmen. Die UV-Sensitivität der passerinen Beutevögel bietet somit wiederum ein Selektionsvorteil.

Neben der UV-Reflektivität des Gefieders gelten auch andere Wellenlängen als auffällige Signale. In diesem Zusammenhang wird auch vor einer Überbewertung der UV-Signale des Gefieders gewarnt (BENNET und CUTHILL 1993, GOLDSMITH 1994, HUNT et al. 2001, KEVAN et al. 2001). Allerdings decken spektrophotometrische Untersuchungen auf, dass von 108 überprüften Spezies 72 % davon uv-reflektive Gefiederareale zeigen, wovon 93 % der Areale zur sexuellen Signalisierung verwendet werden (HAUSMANN et al. 2003). Weiterhin zeigt eine Vielzahl farbmonomorpher Vögel unter UV-Betrachtung Farbdimorphismus (EATON 2005). Die Herstellung von UV-reflektiven Federn könnte mit einer höheren Stoffwechselbelastung für den Vogel einhergehen, da hier ein feineres Keratingerüst benötigt wird. Dieses Keratingerüst steht möglicherweise im Zusammenhang mit einer erhöhten Farbsättigung und Intensität der „UV-Farbe“, welches einen sexuellen Vorteil bietet und daher diese erhöhte Stoffwechselbelastung lohnenswert macht (ANDERSON 1999).

5.6 UV und Nahrungssuche

5.6.1 Frugivore und granivore Vögel

Futtersuche ist ein erlerntes Verhalten und die Präferenz für farbige gegenüber unbunten Objekten stellt sich erst mit zunehmendem Alter ein. Die erlernte Verknüpfung von farbigen Merkmalen mit Qualität (Materialbeschaffenheit) führt dann auch unter wechselnden Lichtverhältnissen zur richtigen Futterselektion (OSORIO et al. 1999). Die Farbe der Früchte hat sich im Laufe der Evolution dabei möglicherweise an die Farbempfindung der aviären Verbraucher angepasst (SCHAEFFER und SCHMIDT 2004). Die Wachsschicht von Beeren reflektiert teilweise auch im UV-Bereich. Diese Früchte sind für UVS Vögel demnach auffällig in ihrer Farbgebung und heben sich zusätzlich von der Hintergrundvegetation ab. Des Weiteren dient die UV-Reflektivität der Früchte als frühzeitiges Reifesignal und lässt auf eine bereits vorhandene Genießbarkeit schließen. Ultraviolettsensitive frugivore und granivore Vögel können davon in erster Instanz profitieren. Besonders die

Wachsschicht von blauen und schwarzen Beeren reflektiert im UV (BURKHARDT 1982). Zusätzlich besitzen besonders karotinoidhaltige rote und schwarze Beeren eine schwache UV-Reflektivität unabhängig von der Wachsschicht. Sie gelten gegenüber den andersfarbigen Früchten als vom Vogel bevorzugt (SIITARI und VIITALA 2002). Rotdrosseln (*Turdus iliacus*) zeigen in Versuchen, dass sie schwarze Beeren mit intakter Wachsschicht gegenüber gelblichen Beeren mit abgeriebener Wachsschicht bevorzugen und dass dieses Verhalten erlernt sein muss, da Jungvögel noch keine solcher Präferenzen zeigen (SIITARI et al. 1999). Unter uv-defizientem Licht scheint das Auswahlkriterium zu fehlen, denn die adulten Vögel verlieren ihre Präferenz für diese Beeren. Unter ähnlicher Versuchsanordnung wurde diese uv-licht abhängige, beerenspezifische Präferenz auch beim Birkhuhn (*Tetrao tetrix*) gezeigt (SIITARI und VIITALA 2002).



Abbildung 50 (aus KORBEL 2005): Aufnahme einer Blüte unter Tageslicht (li) und unter grün-freiem Licht (re). Im rechten Bild ändert sich die Kontrastierung zum Hintergrund. Die rote Farbe der Blüte bleibt aufgrund ihrer Absorption des grünen Wellenlängenanteils unbeeinflusst. Extrapoliert auf das UV-Farbperzeptionsvermögen bedeutet dieses: würde UV-Licht fehlen, so müsste sich ebenfalls der Kontrast zum Hintergrund ändern. Die Signalwirkung der Blüte geht möglicherweise verloren, oder zeigt einen gegenteiligen Effekt.

Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*) zeigen hingegen eine Bevorzugung bestimmter Beerenfarben unter langwelligem roten Licht relativ ungeachtet dem UV-Anteil (MADDOCKS et al. 2001, CHURCH et al. 2001). Bei Nektarfressern ist die korrekte

Blütenauswahl zwar vergleichsweise wichtig, aber trotz weitläufiger Meinungen reflektieren die wenigsten Blütenblätter im reinen UV-Bereich. Ihr Reflektionsgrad im UV-Bereich zwischen 300 nm und 400 nm liegt teilweise nur bei 10 %, ähnlich der Hintergrundvegetation und sie kontrastieren somit kaum mit ihrem UV-Gehalt (KEVAN 1979). Dem Menschen rot erscheinende Blüten reflektieren das meiste UV-Licht (CHITTKA et al. 2001). Ob UV-sensitive Nektarfresser primär vom UV-Kontrast bzw. Signal der Blüte angezogen werden bleibt daher fraglich. Ähnliches gilt allerdings auch für die uv-reflektiven Früchte, da sie oftmals ohne ihren typischen Hintergrund (z.B. statt gegen die grüne Vegetation gegen einen weißen Hintergrund) mit einem UV-Filter und einem nur für das UV-Licht durchlässigen Filter fotografiert wurden (BURKHARDT 1982) und dementsprechend nur zum fotografierten Hintergrund kontrastreich erscheinen werden. In den Untersuchungen an Zebrafinken wurden die spektrale Reflektivität des Hintergrundes (Sand) und der Samen (rote und weiße) gemessen und alle 3 zeigten kaum UV-Reflektivität (CHURCH et al. 2001).

5.6.2 Karnivore und insektivore Vögel

Tierische, frisch abgesetzte Exkremente wie Mäuseurin reflektieren ebenfalls im UV-Bereich (λ_{\max} bei ca. 350nm) und scheinen sich kontrastreich gegenüber dem uv-absorbierendem Boden als Hintergrund darzustellen. Dementsprechend werden sie als strategisches Hilfsmittel bei der Erfassung des Beutetiervorkommens von den Rauhußbussarden (*Buteo lagopus*) und Turmfalken (*Falco tinnunculus*) eingesetzt (VIITALA et al. 1995, KOIVULA und VIITALA 1999). Die nachtaktiven Rauhußkauze (*Aegolius funereus*) hingegen, setzen diese Strategie nicht ein. Sie zeigen sich in einer gleichen Versuchsanordnung von den uv-reflektiven Harnstrassen unbeeindruckt (KOIVULA et al. 1997). Zum einen liegt das möglicherweise an ihrem Unvermögen - analog den Waldkauzen (*Strix aluco*) - UV-Licht wahrzunehmen. Zum anderen ist im Nachtlicht kein UV-Anteil vorhanden, so dass sie sich einer anderen Jagdstrategie behelfen müssen. Abgesehen von den Greifvögeln sind auch einige Sperlingsvögel Mäusejäger, wie der Raubwürger (*Lanius excubitor*). Dieser zeigt ein mit Abstand bevorzugten Aufenthalt in einem UV-Licht reichen und mit

Mäuseexkrementen versehenen Bereich (PROBST und PAVLICEV 2002). Neben den Mäusestraßen sind auch Ameisenstraßen uv-reflektiv und können für insektivore Vögel als Hinweis auf eine potentielle Nahrungsquelle bedeutsam sein. Blaumeisen sind Allesfresser und Versuche mit ihnen habe gezeigt, dass sie getarnte grüne Raupen unter grünen Blättern schnell ausfindig machen können, aber längere Zeit benötigen, wenn initial das UV-Licht aus dem Spektrum raus genommen wird (CHURCH et al. 1998). Dieses Ergebnis deutet daraufhin, dass Vögel in der Lage sind, getarnte Tiere mit uv-reflektiven Körpermerkmalen anhand ihrer UV-Sensitivität zu enttarnen.

Marine Vögel, die ihre Nahrung im Gewässer suchen, sind wie die Tauben VS. Sie besitzen allerdings eine vergleichsweise hohe Anzahl an VS-Pigmenten, die bis zu 16 % der Zapfenpopulation ausmacht. Die höhere Empfindlichkeit für das aus dem Wasser aufschimmernde Licht zwischen 425 nm bis 500 nm im Gegensatz zum kurzwelligen, vom beispielsweise Fischkörper reflektierten Licht, lässt auf eine Adaption des Wasservogels an dessen photopische Umwelt schließen (HART 2004). Dabei würde der Fischkörper als kontrastärmeres Signal zum Hintergrund des Wassers gelten und die Strategie zur Nahrungssuche dieser Vögel genau umgekehrt zu jenen auf dem Festland jagenden Vögeln sein. Möwen sind allerdings als mitunter einzige Wasservögel UVS (ÖDEEN und HASTAD 2003). Sie scheinen aber als Allesfresser eher an die photopischen terrestriellen und weniger an die aquatischen Begebenheiten adaptiert zu sein (HASTAD et al. 2005).

5.6.3 Zusammenfassung: UV und Nahrungssuche

Vögel nutzen ihre Ultravioletsensitivität, um gezielt Futterquellen ausfindig zu machen. Zusätzlich kann die UV-Reflektivität der qualitativen Nahrungsbeurteilung dienen (Wachsschichtreflektivität als Reife-Signal). Möglicherweise besteht zwischen den UVS und VS Vögeln ein jeweiliger Vorteil bei der Nahrungssuche, der wiederum eine Nischenbesetzung und Koexistenz ermöglicht. Mit der Besetzung von ökologischen Nischen kann die UV/V-Perzeption des Vogels als eine Adaptierung an die jeweiligen Lichtverhältnisse in diesem Bereich angesehen werden (YOKOYAMA

2000), die auch eine Brücke zwischen auffälliger Signalisierung und Krýpsis schlägt. Ob die violettsensitiven Jäger wie Krähenvögel und Greifvögel im Stande sind, die kürzeren ultravioletten Signale ihrer passeriformen Beute zu erkennen, scheint unwahrscheinlich (HASTAD et al. 2005).

5.7 UV-Perzeption und die Konsequenzen für die Haltung unter Kunstlicht

Herkömmlich erhältliche Lampen sind in aller Regel uva-defizient. Hält man Vögel unter diesen herkömmlichen Kunstlichtquellen und zudem unter Sonnenlichtausschluss, so können die UV/V-Pigmente nicht direkt spektral gereizt und genutzt werden. Das potentiell tetrachromatische System kommt möglicherweise zum Erliegen und Farben werden falsch wahrgenommen. Vogel-weiße Farben, die das gesamte Spektrum plus den UV-Bereich reflektieren, werden komplementär gesehen (BURKHARDT 1982) und die Qualität des betrachteten „weißen“ Objektes kann unter Umständen nicht mehr korrekt erfasst werden. Die durch UV-Reflektion hervorgerufene individuelle Musterung des Gefieders und der Haut am Schädel (PRESCOTT und WATHES 1999) verschwindet durch Fehlen dieses Spektrums im Licht. Diese Musterung wird jedoch als wichtiges Erkennungsmerkmal von Artgenossen herangezogen. In der Konsequenz kann unter uv-defizientem Licht der Artgenosse nicht mehr eindeutig erkannt werden und ruft aggressive Verhaltensweisen hervor. Die Ausstattung der Vogelbehausung, wie beispielsweise weiße Wände, Stroheinstreu und manche Futterpartikel, können ebenfalls uv-reflektiv sein und tragen potentiell zur Kontrastierung und Signalpotenzierung bei (PRESCOTT und WATHES 1999). Farbtöne mit UV-Gehalt (z. B. Gelb-UV) verändern sich ebenfalls, wenngleich wahrscheinlich nicht so drastisch, da die Grundfarbe erhalten bleibt und nur der Farbton fehlt. Es kommt jedoch auf den UV-Gehalt im Farbton und auf die aviäre Sensitivität im UV-Bereich an. Scheinbar besitzen manche Vögel, wie der Sonnenvogel (*Leiothrix lutea*), eine höchste spektrale Empfindlichkeit im UV (MAIER 1994b). Da die Farbkonstanz beim Vogel zwar als bemerkenswert gut angenommen aber nicht als perfekt gilt, kann das fehlende UV-Spektrum nicht komplett vom visuellen System ausgeglichen werden. Vertebraten wie manche Fische können sich natürlicherweise durch Wechsel des

Lebensraums an neue uv-defiziente Lichtverhältnisse so anpassen, dass die ihre UV-Sensitivität im Alter verlieren (YOKOYAMA 2000). Untersuchungen an Japanwachteln, die unter UV-Lichtausschluss aufwuchsen zeigen allerdings immer noch die gleiche Sensitivität für UVA, wie die Kontrollgruppe unter UV zugesehtem Licht (SMITH 2003). Zudem zeigen ältere Legehühner in Verhaltensexperimenten immer noch eine Präferenz für UV-Licht Bedingungen, obwohl sie vorher das ultraviolette Spektrum nicht kannten (JONES et al. 2001).

Versucht man die Wichtigkeit der UV-Signalisierung zu kategorisieren, so scheint dieses einen primären Status in der Kommunikation mancher Vögel (z.B. Blaumeisen, Papageien) einzunehmen und sekundär für die Nahrungssuche optimiert zu sein. Ist kein UV-Licht zur Signalisierung vorhanden, so kommt es zum Zusammenbruch der Beurteilung männlicher Qualitätsmerkmale (SHELDON et al. 1999) und Weibchen selektieren wahllos Partner auch von minderer Qualität. Es könnte also bei Züchtern, die ihre Zuchtpaare unter uv-defizienten Kunstlichtbedingungen halten, zu reproduktivem Fehlverhalten besonders der Weibchen kommen, da sie ihre Männchen und Jungtiere als unattraktiv empfinden. Möglicherweise erscheinen ihnen diese sogar krank oder fremd. Weiterhin hätte der Züchter mit Brutpflegeproblemen zu rechnen, da das Weibchen weniger daran interessiert ist, einen hohen Aufwand für die Nachkommen eines augenscheinlich unterqualifizierten Männchens zu betreiben (LIMBOURG et al. 2004). Vögel, die UV Signale zur Bildung eines stabilen Sozialgefüges und zur Erkennung von Artgenossen nutzen (LEWIS et al. 2000b, PRESCOTT und WATHES 1999), können dieses nur eingeschränkt realisieren und zeigen möglicherweise aufgrund „anarchistischer“ Bedingungen in einer riesigen Herde Fehlverhalten wie aggressives Bepicken. Putenküken der Rasse BUT 8 zeigen ab der achten Lebenswoche eine erhöhte UV-Reflektivität des Gefieders im Bereich des Propatagiums. Unter UV-defizientem Licht wirkt dieser Bereich möglicherweise besonders auffällig und wird deshalb stärker bepickt (SHERWIN und DEVEREUX 1999). UV-Licht allein scheint nach dem heutigen Untersuchungsstand nur die Kanarienvögel (POHL 1992) in ihrer zirkadianen Rhythmik zu beeinflussen und könnte bei Fehlen potentiell zu Regulationsstörungen von endokrinologischen Systemen führen.

Nach den umfassenden Recherchen der verschiedenen Autoren zum Thema UV-Licht, Vogelökologie und Verhalten zu urteilen, stellt das UV-Spektrum für die Vogelpopulation einen wesentlichen Bestandteil dessen Lebensstils dar. So zeigen beispielsweise Stare bei plötzlicher Rausnahme des UV-Anteils im Lichtspektrum eine Erhöhung ihrer Kortikosteroidwerte, die auf Stress der Tiere hindeuten (MADDOCKS et al. 2002a). Allerdings passen sich diese auch an uv-defiziente Verhältnisse an. MADDOCKS et al. 2002a formulieren daher vorsichtig, dass das Ausmaß der Einschränkung des Wohlbefindens bei uv-defizientem Licht zunächst als gering angesehen werden kann, aber im Zusammenhang mit kaptiv gehaltenen wilden Stare auch schwer zu erfassen ist. Andererseits zeigen sich Stare bei der Partnerwahl und auch in anderen Verhaltensweisen unbeeindruckt davon, ob UV-Licht im Spektrum vorhanden ist oder nicht (BENNETT et al. 1997). Auch wenn diese verhaltensexperimentellen Ergebnisse teilweise keine eindeutige Aussage bei Staren zulässt, so muss, in Anbetracht der spektralen Sensitivität dieser Vögel als Vertreter der UVS-Sperlingsvögeln, diesen eine artgerechte Haltung unter uv-haltigen und vollspektralem Licht in angemessener Quantität gewährleistet werden. Bislang sind noch keine direkten investigativen Experimente durchgeführt worden, die auf den für das Vogelauge adäquaten relativen UV-Gehalt des Gesamtlichtspektrums abzielen. Versuchsanordnungen deuten auf eine Akzeptanz der Hühnervögel bei einem UVA-Lichtanteil von bis zu 14,6 % (JONES et al. 2001), oder bei einer Strahlungsstärke von 0,028 W/m² (MOINARD und SHERWIN 1999) hin, ohne dabei gesundheitliche oder produktionswirtschaftliche Nachteile hervorzurufen. Das Wellenlängenmaximum liegt hier bei 365 nm im mittelwelligen UVA-Bereich. Möglicherweise kann man zwischen UVS und VS Vögel unterscheiden, in dem für Letztere Licht mit einem Lichtspektrum ab 380 nm genügt, während für Erstere Wellenlängen ab 320 nm im Spektrum vorhanden sein sollten.

Menschen, die unter konventioneller Glühbirnenbeleuchtung mit rotlastigem Emissionsspektrum ihre meiste Zeit verbringen, werden anfällig für Migräne und erleiden Konzentrationsschwäche, sowie schnellere Ermüdung des visuellen Apparates. Erklärt wird dies dadurch, dass der Erhalt der farbigen Wahrnehmungskonstanz durch eine erhöhte neuronale Aktivität aufrechterhalten werden muss. Besonders in Büroräumen werden immer öfter Vollspektrumleuchtstofflampen (z.B. "Biolum" von Osram) eingesetzt, um dem vorzeitigen

Ermüden des visuellen Apparates vorzubeugen. Die Nutzung von Vollspektrumlicht wird von der WHO auch an den Schulen und in bestimmten Industriezweigen empfohlen. Der Mensch als nicht-uv-sensitiver Trichromat dürfte jedoch im Vergleich zum Vogel in dieser Hinsicht neuronal weniger beansprucht sein. Die Auswirkungen solcher dauerhaften und unausgewogenen Lichtspektren gleicher Intensität auf die Psyche und Gesundheit der Vögel, trotz zufriedenstellenden Leistungsparametern, bleibt unter Kurzzeituntersuchungen nur zu erahnen.

6 FLICKERPERZEPTION BEIM VOGEL

Die gute Reaktion von Taubenaugen auf schnelle Lichtblitzsalven ist anhand von ERG Methoden bereits Mitte des 20ten Jahrhunderts festgestellt worden (DODT und WIRTH 1958). Seit jener Zeit gilt das Vogelauge allgemein als besonders fähig, zeitlich eng folgende visuelle Eindrücke aufzulösen. Die Untersuchungen haben sich in erster Linie auf den Wirtschaftsgeflügelsektor konzentriert, da bei der Haltung von Wirtschaftsgeflügel unter konventionell betriebenen Leuchtstofflampen diese unter Umständen einen unangenehmen Stroboskopseffekt wahrnehmen. Im Kapitel zur Bewegungsdetektion ist bereits deutlich geworden, dass Vögel über unterschiedlich starke zeitliche, wie auch räumliche Auflösungskraft verfügen.

6.1 Definitionen zu Flicker

- Flicker:

Bezeichnet man allgemein als zeitliche Modulation des Lichtes, oder mit anderen Worten als die sichtbare Pulsation einer Lichtquelle. Leuchtstofflampen flackern aufgrund der Wechselstromfrequenz von 50 Hz in Europa und 60 Hz in den USA. Dabei erfährt die Lichtquelle eine Pulsation pro Halbwellendurchgang und pulsiert somit bei 100 bzw. 120 Hz. Das Licht von Hochdruckentladungslampen pulsiert zwischen 100 - 200 Hz.

Man unterscheidet zwischen:

- Leuchtdichte-Flicker:

Entsteht durch alternierende Helligkeitsgrade des Lichtes, das von einer Lampe ausgestrahlt wird. Im Wechselstrombetrieb verändert sich die Helligkeit des ausgestrahlten Lichtes und somit flackern sämtliche Lichtquellen unter dieser Betriebsart.

- Chromatischer Flicker:

Entsteht bei einer sich wechselnden Lichtfarbe mit gleicher Leuchtdichte bzw. Farbhelligkeit. Bildlich lässt sich dieses darstellen, indem eine Scheibe in 4 Teile unterteilt wird, wobei einmal abwechselnd blau und gelb angebracht ist. Dreht man diese Scheibe vermischen sich nach Erreichen einer bestimmten Drehfrequenz die Farben zu weiß. Bis zum Erreichen dieser Farbverschmelzung werden die Farben flackerhaft wahrgenommen.
- Stroboskopeffekt:

Ist für den Menschen mit dem Diskolichteffekt (kurze, in regelmäßigen Abständen erzeugte Lichtblitze) gleichzusetzen, dessen intensive Lichtpulsation von hoher Modulation zu einer diskontinuierlichen, abgehackten Wahrnehmung der Bewegungsabläufe führt und durch andauernde Adaptionsvorgänge eine erhöhte Anstrengung für das visuelle System darstellt. Stroboskopie wird in der Technik verwendet, um schnelle periodische Bewegungsabläufe sichtbar zu machen.
- Zeitliches Auflösungsvermögen:

Bezeichnet man die Fähigkeit des visuellen Systems, Lichtblitze bzw. Bilder pro Zeiteinheit noch als einzelne Impulse wahrzunehmen. Steigt die Bild- / Lichtblitzfolge pro Zeiteinheit, so verschwimmen die Einzelbilder ab einer gewissen Frequenz zu einem Bewegungsablauf.
- Flickerfusionsfrequenz („critical flicker fusion frequency“ / CFF):

Bezeichnet man als die Frequenz (Hz), bei welcher diskontinuierliches Licht einer Lichtquelle nicht mehr als Flackerlicht bewusst wahrgenommen werden kann und dann als kontinuierliches Licht erscheint. Sie beruht auf der Trägheit des Auges ab einer bestimmten Bild- oder Lichtblitzfolge nicht mehr in Einzelphasen zu unterscheiden. Durch Verschmelzung mit dem vorherigen Bild bzw. Lichtblitz entsteht der Eindruck eines kontinuierlichen Bildes bzw. Lichtes.
- Flickersensitivität:

Hängt von der Sensitivität des visuellen Systems gegenüber Leuchtdichteunterschieden (= Lichtmodulation) ab. Werden die Leuchtdichten von

geringem Unterschied bzw. Modulation (z. B. 25 % Modulation der Lampenpulsation) bereits wahrnehmbar, so entspricht das einer erhöhten Sensitivität. Konkrete Zusammenhänge in Bezug auf Flickerempfindlichkeit sind unter JARVIS et al. 2002/2003 nachzulesen.

6.2 Vorkommen, Hintergründe, ähnlichen Phänomenen und Auswirkungen

Der Mensch wird häufig unbewusst mit Flackerlicht konfrontiert: zum einen durch bestimmte Lichtquellen und deren Betriebsweise und zum anderen durch PC- oder Fernsehbildschirme. Die Bildabfolgen auf den Monitoren sind so konzipiert, dass die Bilder als gleichmäßige Abfolge für den Mensch dargestellt und empfunden werden. Die Bildarstellungstechnik hat sich mit Beginn der Fotografie und seit Anfang des 20ten Jahrhunderts stark entwickelt. 1878 gelang es dem Engländer Eadweard Muybridge aus einer Motivation heraus Reihenfotos eines Pferdes in Bewegung aufzunehmen. Mit dieser Erfindung gelang der Durchbruch für den Film. 16 Bilder pro Sekunde gelten als die niedrigste Bildverschmelzungsfrequenz des Menschen, damit er den Eindruck eines natürlichen Bewegungsablaufes empfinden kann. Unter dieser Frequenz sind die Stummfilme abgespielt worden. Heutzutage liegt die Bildaufnahmegeschwindigkeit bei 25 Bildern / Sekunde. Diese werden allerdings als Halbbilder mit einer Flimmer-Verschmelzungsfrequenz von 50 Bildern/s wiedergegeben (so genanntes Interlace-Verfahren). Durch die hohe Filmaufnahmegeschwindigkeit wird auch in der Zeitlupenwiedergabe eine gleichmäßige Bewegung erzeugt. LCD-Bildschirme hinken im Bildaufbau den Kathodenstrahlröhrenbildschirmen noch hinterher. Daher liegt zur flüssigen Bildwiedergabe beim LCD die Bildwiederholrate bei 80 Hz. Allerdings verlieren die Pixel im Bild bei der LCD Technik weniger stark an Helligkeit während das Folgebild aufgebaut wird. Bei den PC-Bildschirmen arbeiten die Röhrenmonitore bei 85 Hz und die TFT-Flachbildschirme bei einer etwas geringeren Frequenz zwischen 60 - 75 Hz. Diese Bildwiedergabeparameter sind konkret auf das menschliche Empfinden von Bewegungsabläufen abgestimmt und somit auf dessen CFF. Der Vogel mit höherer CFF könnte diese Bild- / Blitzlichtfolge aufgrund der geringeren Trägheit seines

visuellen Systems noch in Einzelbildern oder Einzellichtimpulse wahrnehmen. Flackerlicht ist allerdings auch natürlicherweise vorhanden. Dabei bleibt allerdings das Tageslicht kontinuierlich in seiner Ausstrahlung und erfährt erst einen Flackereffekt, wenn man sich relativ dazu bewegt. Deutlich wird das besonders beim Autofahren durch eine Allee. Dieses gilt auch als gefährliche Unfallursache, da Adaptionsvorgänge des visuellen Systems beeinträchtigt werden. Besonders fatal: der schnelle hell-dunkel Kontrast im lateralen visuellen Feld verschleiert andere Kontraste und manche Objekte werden zu spät erkannt. Vögel im Flug werden möglicherweise mit ähnlichen Phänomenen konfrontiert, hervorgerufen durch die im Flug vorbeiziehende Vegetation, oder beim Fliegen im Vogelschwarm.

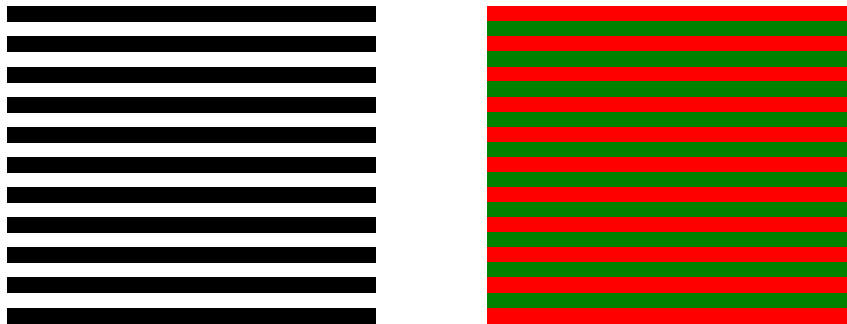


Abbildung 51: Repetitive Muster. (li) achromatisch mit hoher Modulation (re) chromatisch mit geringer Modulation. Farben: Komplementärfarben rot-grün.

Lichtintensitätsbedingter starker Wechsel von Hell und Dunkel kommt einem weiteren Aspekt sehr nahe: unbunte, sich wiederholende Hell-Dunkel Muster bilden statisch den Effekt des Flackerlichts nach. Von besonderer Relevanz sind Kontrast (entspricht dem Aspekt hoher Modulation) und Abstand der Muster (entspricht dem zeitlichen Abstand, bzw. der Frequenz). Flackerlicht, oder sich wiederholende Muster hoher Modulation, setzen das visuelle System unter starke Belastung, da die rezeptiven Felder kontinuierlich und wechselseitig unterschiedlich stark gereizt werden. Die kurzfristige Betrachtung eines kontrastreichen Musters löst Unbehagen und Schwindgefühl aus und kann bei anfälligen Menschen einen epileptiformen

Anfall provozieren. Weitere Auswirkungen des Flackereffekts auf den Menschen werden unter Tabelle 36 aufgezählt. Beim Mensch sind aufgrund dieser Auswirkungen bereits Verordnungen und Leitlinien für den Arbeitsplatz vorhanden (beispielsweise die Bildschirmarbeitsschutz-VO von 1996 und die Leitlinien von der Gesellschaft für Arbeit und Ergonomie e.V. (ergo)), die für ein reduziertes Flimmerlicht und gesundheitsförderliches Arbeiten am Arbeitsplatz eintreten.

Sich wiederholende Muster kommen bei Vogelkäfigen durch die Gitteranordnung vor. Dunkle Käfiggitter im Kontrast zur weißen Wand im Hintergrund könnten bei gleichmäßiger Verteilung und in kurzen Abständen ein unbehagliches Gefühl beim Vogel auslösen. Neben der Raumfrequenz sind auch andere Faktoren für das Auslösen eines aversiven Effektes im Gehirn durch Betrachten eines Musters verantwortlich. Dazu zählen die Form, der Kontrast, die Größe und der Betrachtungswinkel (SMITH 2003). Weiße Gitterstäbe, die sich in ihrer UV-Reflektivität von der weißen Wand unterscheiden, können unter uv-haltigen aber auch uv-defizienten Lichtverhältnissen komplementär und kontrastreich zum Hintergrund erscheinen und ebenfalls bei kontinuierlicher Betrachtung das visuelle System des Vogels stark reizen. Die Auswirkungen des Flackerlichtes auf die Psyche und Physiologie der Vögel sind erst in jüngster Zeit konkreter in den Versuchen berücksichtigt worden. Wie bereits angedeutet sind hauptsächlich Untersuchungen am Wirtschaftsgeflügel durchgeführt worden. Die limitierte Anzahl der Untersuchungen lässt noch keine eindeutigen Aussagen zu, ob Flicker generell für Vögel eine Gesundheitsbeeinträchtigung darstellt. Dauerhaftes Flackerlicht wirkt sich beim Menschen in unterschiedlichem Maße auf die Gesundheit aus (Tabelle 36).

Überanstrengung / Ermüdung der Augen

Hervorgerufen durch häufiges Umadaptieren der Augen unter Flackerlicht, resultiert auch in Augenbrennen, Augenstechen, Augenrötung, Augenschmerzen, sowie in der Wahrnehmung von verschwommenen Bildern und Doppelbildern. Sehschärfeminderung stellt sich bei Bildschirmarbeiten nach ca. 3 - 4 Stunden ein.

Erhöhung des retinalen kapillaren Blutflusses

Flackerlicht führt zur erhöhten metabolischen Rate der inneren retinalen Schicht (Photorezeptorschicht). Beim Affen und Kaninchen wird der Glucoseverbrauch um ca. 20% gesteigert. Der vasodilatative Effekt der Flackerlichtes beruht auf Stickoxid-Freisetzung aus den Endothelzellen (MICHELSON et al. 2002, GARHÖFER et al. 2004). Untersuchungen an Menschen durch Michelson et al. 2002 zeigen unter 8minütigem Flackerlicht von 3 Hz eine Erhöhung der retinalen Perfusionsrate, mit 70%iger Erhöhung der Blutflussgeschwindigkeit in der Zentralarterie. Blutdruck, Herzfrequenz und IOD blieben bei dieser Untersuchungsdauer unverändert.

Kopfschmerzen / Migräne

Konkreter Zusammenhang mit dem Flackerlicht der konventionell betriebenen Leuchtstoffröhren (100 Hz) wird zwar angenommen, ist aber nicht erwiesen und wird besonders durch niedrigere Frequenzen (ca. 20 Hz) ausgelöst. Repetitive Muster mit starker Modulation (starker Kontrast) zeigen erhöhte Anfälligkeit für Kopfschmerz (SMITH 2003). Flackerlicht in Kombination mit schwarz-weißen Mustern, wie z. B. beim Lesen eines Buches mit kleinen Buchstaben, könnte dazu beitragen.

Das Problem, das Flackerlicht als mögliche Ursache für Kopfschmerzen zu deuten, liegt in der unbewussten Wahrnehmung der 100 Hz Frequenz, da diese für den Menschen nicht mit einer bewussten negativen Empfindung in Zusammenhang gebracht wird.

Auslöser von epileptiformen Anfällen

Wahrnehmbares Flackerlicht (16 - 50 Hz) wird in der Epilepsiediagnostik eingesetzt, da es zu einer Exzitation der visuellen Cortex führen kann, die nach Erreichen eines bestimmten Schwellwertes einen Anfall auslöst.

Piloten im zweiten Weltkrieg litten unter epileptiformen Anfällen, die möglicherweise durch die ständige Betrachtung der Rotorbewegung des Bugpropellers ausgelöst wurden.

Tabelle 36: Auflistung der negativen Auswirkungen von bewusst, aber auch unbewusst wahrgenommenen Flimmereffekten.

6.3 Flickerempfindung auf Netzhautebene

6.3.1 Flickerempfinden der Stäbchen (= skotopische Flickersensitivität)

Stäbchen, als überwiegend skotopisch arbeitende Photorezeptoren zeigen eine geringere Flickerfusionsrate (LYTHGOE 1979). Zum einen haben sie einen trägeren Regenerationsablauf als die Zapfen und zum anderen sind ihre rezeptiven Felder aufgrund von örtlichen Summationsvorgängen größer und demnach verkleinert sich das periphere inhibitorische Feld zu Gunsten des zentralen exzitatorischen Feldes. Dieses begründet die herabgesetzte Kontrastwahrnehmung unter skotopischen Bedingungen (SILBERNAGL 1992). Vögel verlieren unter Schwachlicht die Einwirkung der inhibitorischen Peripherie auf neuronaler Ebene und sind daher in ihrer Kontrastwahrnehmung stärker unter diesen Bedingungen eingeschränkt als beispielsweise der Mensch (LYTHGOE 1979).

Die in der retinalen Peripherie vorkommenden Stäbchen zeigen allerdings eine vergleichsweise höhere Flickersensitivität gegenüber den zentral angeordneten Stäbchen. Des Weiteren ist in diesem retinalen Feld die Ganglienzellkonzentration stark erhöht und diese Aspekte erklären das Vermögen des Menschen "aus dem Augenwinkel heraus" Flicker in der gleichen Intensität, wie es beim binokularen Feld vorkommt, wahrzunehmen (GRIGSBY und TSOU 1994). Ähnlich verhält es sich mit dem räumlichen Auflösungsvermögen (dargestellt als repetitive Felder unterschiedlicher Musterungsstärke), wo das lateral gerichtete, nasale Feld dem temporalen in der Empfindlichkeit überlegen ist.

Stäbchenzellen des Haushuhnes zeigen eine zeitliche Auflösung bis 25 Hz im ERG und darüber hinaus Flickerfusion (CHEN und GOLDSMITH 1984). Anhand dieser herabgesetzten CFF der Stäbchen kann man elektroretinographisch die Funktion des Zapfensystems beurteilen, da über der 25 Hz Frequenzgrenze bereits nur die Zapfen auf Lichtblitzreize antworten können. Nachtaktive Tiere mit stäbchendominierter Retina, wie der Waldkauz, besitzen gegenüber tagaktiven Tieren eine geringere CFF. Bei der Sumpfohreule (*Asio flammeus*) liegt diese nach ERG Untersuchungen unter höchster Lichtintensität (3×10^7 lx) bei 60 - 70 Hz, mit einer Flickersensitivität in

diesem Bereich über der der Taube (*Columba livia*) (BORNSCHEIN und TANSLEY 1961).

6.3.2 Flickerempfinden der Zapfen (= photopische Flickersensitivität)

Zapfenzellen reagieren schneller auf Lichtstimuli und zeigen unter photopischen Bedingungen eine höhere CFF. Neben der schnelleren Regeneration liefern die bei den Vögeln vorkommenden Öltröpfchen eine mögliche Erklärung für die erhöhte Flickerwahrnehmung. Sie agieren als Lichtsammler und wirken kontrastverstärkend. Allerdings setzen sie durch ihre Filterfunktion die Flickersensitivität herab, da mehr Photonen zur Reizung benötigt werden (AHNELT und KOLB 2000). Die Wahrnehmung von Lichtflackern wird auf achromatischen Weg (Helligkeitsdifferenzen) verarbeitet. Beim Menschen liefert das Zusammenspiel von den grünen und roten Zapfen den Mechanismus zur Flickerwahrnehmung (COLETTA und ADAMS 1984). L-sensitive Doppelzapfen werden beim Vogel als achromatische Helligkeitsmesser angenommen (CAMPENHAUSEN und KIRSCHFELD 1998) und könnten ebenfalls zu der erhöhten Flickerfusionsfrequenz tagaktiver Vögel beitragen. Zusätzlich zeigen NUBOER et al. 1992b in ihrem Versuch, dass unter blauem Licht mit 100 % Modulation und unter einer relativ hohen Beleuchtungsstärke die CFF bei Hühnern mit 105 Hz am höchsten liegt. Somit spielt auch die spektrale Zusammensetzung des Lichtes für das Flackerlichtempfinden eine Rolle.

Die CFF stellt keine absolute, einheitliche Größe dar. Sie wird, abgesehen von der Lichtfarbe, auch von der Helligkeitsdifferenz (Modulation) zwischen den Hell-Dunkel Phasen, der Länge der Dunkel- oder Hellphase (L:D Ratio) und der Umgebungshelligkeit bestimmt (D'EATH 1998). Zapfenzellen entfalten ihren optimalen Arbeitsbedingungen erst mit Erreichen von Lichtintensitäten über 5.000 lx. Außerdem ändert sich die Empfindlichkeit des visuellen Apparates auf Flicker je nach Frequenz. Menschen sind für Flickerfrequenzen des weißen Lichtes zwischen 10 - 15 Hz am empfindlichsten und können hier bereits geringe Lichtmodulationen wahrnehmen, obwohl sie erst bei 55 Hz unter hell-adaptierten Bedingungen ihre

maximale CFF erreichen (JARVIS et al. 2002). Hühner hingegen sind für 10 -15 Hz weniger empfindlich als der Mensch, benötigen also hier eine höhere Modulation des Flackerlichtes. Sie zeigen aber dennoch unter Verwendung von weißen LED-Licht ihre höchste Sensitivität bei 15 Hz, unabhängig von der Leuchtdichte (10, 200 und 1000 cd/m²). Die Sensitivität fällt beim Haushuhn analog zum Menschen bei zunehmender und abnehmender Stimulusfrequenz (siehe Abbildung 52 und zur Verdeutlichung Abbildung 53).

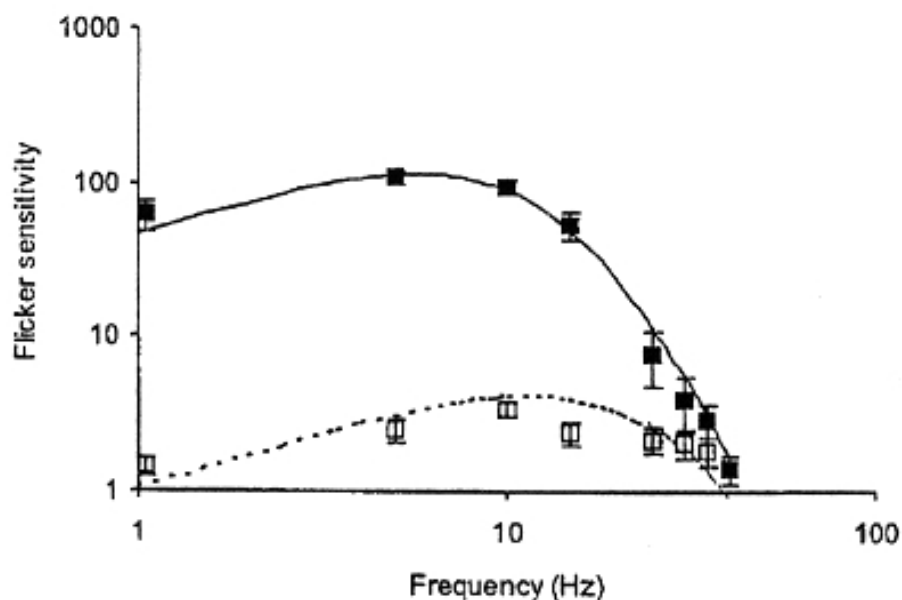


Abbildung 52 (nach JARVIS et al. 2002): Flickersensitivitätskurven des Menschen und des Haushuhns unter einer bestimmten Umgebungslichtintensität. Menschen sind für Flackerlicht bis zu einer bestimmten Frequenz (ungeachtet der Beleuchtungsintensität) sensitiver als der Vogel (bis um ca. 96 % sensitiver als der Vogel für 10 - 15 Hz). Erklärung: Sensitivität spielt sich auf neuronaler Ebene ab. Leuchtdichteunterschiede werden als Störsignal neuronal ausgeglichen, obwohl Photorezeptoren unter photopischen Bedingungen darauf empfindlich reagieren.

- Flickersensitivität des Menschen
- Flickersensitivität des Haushuhns

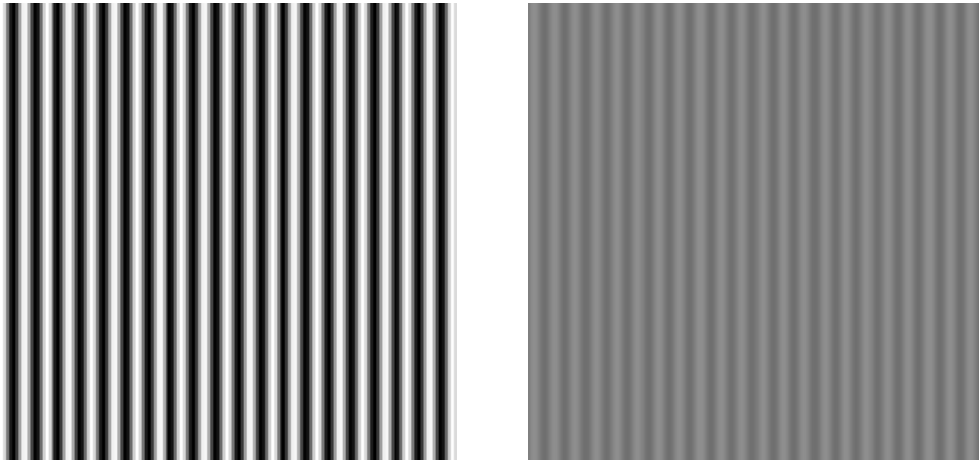


Abbildung 53: Bildliche Darstellung von Modulationsunterschiede bei angenommener Frequenz von 10 Hz. li: hohe Modulation ca. 90 % (wird vom Vogel und Mensch gesehen); re: geringe Modulation ca. 15 % (wird vom Menschen erkannt, aber noch nicht vom Vogel)

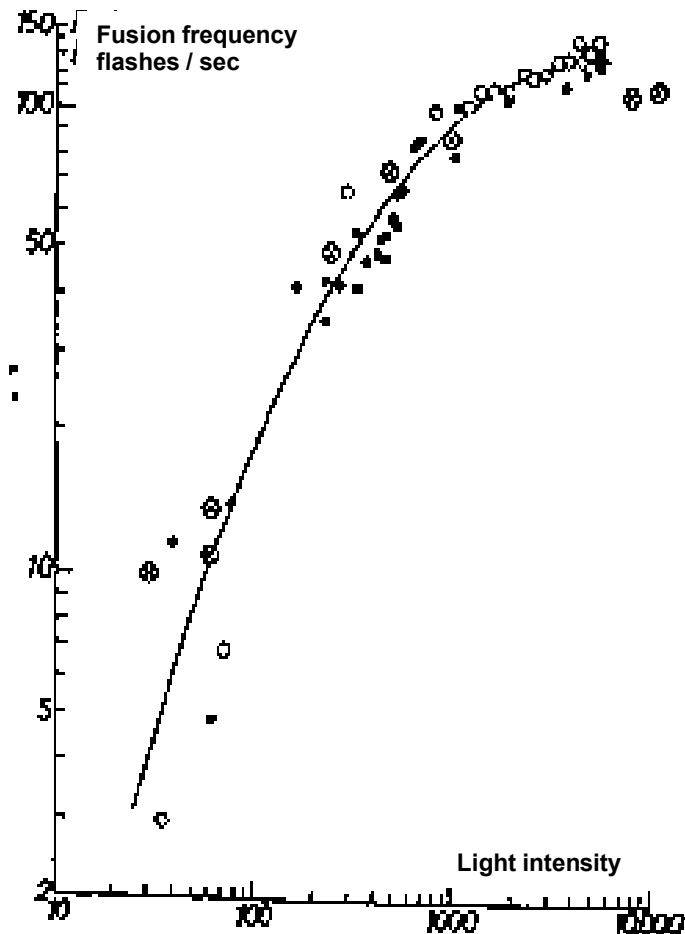


Abbildung 54 (nach DODT und WIRTH 1958): Darstellung des Zusammenhangs zwischen der elektrophysiologisch bestimmten CFF und der verwendeten Lichtintensität bei der Taube. Bei ca. 500 lx sind die Werte für die CFF noch deutlich geringer und liegen bei 50 Lichtblitze pro Sekunde (Modulation 100 %). Unter 100 lx nimmt die CFF stark ab und beträgt nunmehr 25 Hz.

Hühner erreichen nach den Ergebnissen von JARVIS et al. 2003 unter der im Versuchsaufbau verwendeten höchsten Lichtintensität (1000 cd/m²) eine CFF von 71,5 Hz und liegen damit höher als der Mensch (55 Hz). Ob sich die CFF unter vollspektralem Sonnenlicht zusätzlich erhöht ist bislang nicht untersucht worden. NUBOER et al. 1993 (zitiert in MADDOCKS et al. 2001) untersuchten ebenfalls die Flickerfusionsfrequenz von Hühnern unter weißem Licht und geben diese mit 120 Hz an.

Tauben (*Columba livia*) zeigen unter Verhaltensversuchen nach HENDRICKS 1966 bei der höchsten verwendeten Lichtintensität eine CFF von 73 Hz, während GRAF 1973 für diese 54 Hz festlegt. Allerdings sind hier die Lichtintensitäten nicht sehr hoch gewählt worden und unter dem elektrophysiologischen Versuch von DODT und WIRTH 1958 zeigt sich bei Tauben eine CFF von 140 Hz bei einer Lichtintensität von 5.000 bis 8.000 lx. Bei der hier verwendeten niedrigsten Intensität zeigte das visuelle System der Taube bereits nach ca. 6 Hz eine CFF. Die Möglichkeit der Zapfen hohe Flackerfrequenzen zu empfinden korreliert demnach mit der Lichtintensität der Umgebung, bzw. mit dem Grad der retinalen Illumination. Dieser Zusammenhang wird als „Ferry-Porter“ Gesetzmäßigkeit bezeichnet (Abbildung 54).

Die Flickerfusionsfrequenzen für die einzeln ermittelten Vögel unter photopischen Messungen gleicher Lichtintensität zeigen keine einheitlichen Ergebnisse und teilweise sogar deutliche Abweichungen. Die in Verhaltensexperimenten ermittelten Werte zur CFF von Vögeln liegen im Schnitt unter den elektrophysiologisch ermittelten Werten und deuten auf eine verlangsamte Verarbeitung der retinalen Impulse in den übergeordneten Gehirnzentren hin. So zeigt beispielsweise auch das PERG am Menschen eine Reaktion auf Lichtblitze, die aber selber von diesem nicht mehr bewusst wahrgenommen werden (BACH und GERLING 1992). In den Verhaltensexperimenten sind die Versuchsanordnungen prinzipiell so aufgebaut, dass bei bestimmter Umgebungsbeleuchtung eine flackernde Lichtquelle (weißes, aber auch farbiges Licht) von hinten auf eine Kunststoffolie projiziert wird, welches in seiner Leuchtdichte, Modulation und Frequenz verändert werden kann. Auf Flackerlicht konditionierte Vögel werden dann in einem Käfig diesem Flackerlicht und einem stetigen Kontrolllicht, die zufallsbedingt immer zwischen den beiden Folien wechseln, ausgesetzt und erhalten für die korrekte Auswahl eine Belohnung und eine

Erhöhung der Frequenz. Der Versuch läuft so lange ab, bis bei Erreichen eines gesetzten Kriteriums nicht mehr zwischen Kontrolllicht und Flackerlicht unterschieden wird. Verhaltensversuche sind im Gegensatz zu den elektrophysiologischen Messungen aufwendiger aber aussagekräftiger, da hier das gesamte visuelle System mit einbezogen wird. Benötigt werden allerdings standardisierte Versuche, da die CFF von vielen Faktoren (Tab. 37) abhängt, die allesamt berücksichtigt werden müssen.

6.4 Flickerweiterverarbeitung auf neuronaler Ebene

Die neuronale Verarbeitungsebene stellt die 2te Hürde der Flickerperzeption dar und agiert nach JARVIS 2002 als "high-pass filter", der durch inhibitorische Feedback-Netzwerke limitiert wird. Die Erklärung der geringeren Sensitivität des Hühnerauges gegenüber Flackerlicht im Vergleich zum Menschen unter photopischen Bedingungen liegt möglicherweise in der komplexen Verarbeitungsweise auf neuronaler Ebene (JARVIS 2002). So gleichen unter Umständen Ganglienzellen die Lichtintensitätsunterschiede beim Vogel noch nachwirkend im Millisekunden Bereich aus, mit der Folge, dass geringere Leuchtdichteunterschiede (unter ca. 15 %) komplett angeglichen werden. Die Verarbeitungsdauer des beim Menschen ausgelösten Sehreizes liegt bei durchschnittlich 65 ms (Übersichtsartikel GLATZER 2005). Nach JARVIS et al. 2002 ist die Bearbeitungsgeschwindigkeit beim Haushuhn um das 1,4 fache höher als beim Mensch, liegt also umgerechnet bei ca. 46 ms.

6.4.1 Einfluss retinaler Neuronen

Stäbchen und Zapfenzellen scheinen sich, wie bereits im Kapitel zum skotopischen und mesopischen Sehen erwähnt, gegenseitig zu beeinflussen. Dabei spielen vor allem die Stäbchen eine Rolle, die über laterale Bahnen (horizontale und amakrine Ganglienzellen) auf die Zapfenzellen einwirken (GRÜNAU 1977, SJÖSTRAND

2003). Besonders die roten Zapfen menschlicher Retinae zeigen eine Abnahme ihrer Flickersensitivität bei 25 Hz und obliegen den Einflüssen der Stäbchen im Zuge der Dunkeladaptation und Regeneration (KING-SMITH 1975, COLETTA und ADAMS 1984). Das mit 25 Hz als flackernd empfundene Licht wird unter abnehmender Hintergrundbeleuchtung vom Menschen dann zunehmend gleichmäßiger wahrgenommen (vergleiche Purkinje Shift). Unter erhöhten Beleuchtungsbedingungen arbeiten die Zapfen dann allerdings ohne den inhibierenden Effekt der Stäbchen und scheinen über horizontale positive Rückkopplung sogar noch effektiver in ihrer Flickerdetektion zu sein (NAKA 1982, zitiert in COLETTA und ADAMS 1984). Laterale Inhibition setzt zugleich auch die Sensitivität des visuellen Apparates gegenüber langsamen Frequenzen (< 5 Hz) herab.

Ein limitierender Faktor bei der zeitlichen Auflösung stellen möglicherweise die Bipolarzellen dar, die unter skotopischen Bedingungen die intraretinale Reizweiterleitungsgeschwindigkeit durch verlangsamte Entladungsprozesse herabsetzen (SJÖSTRAND 2003). Gute Kontrastwahrnehmung als Ausdruck von gutem zeitlichem Auflösungsvermögen entsteht bei kleineren rezeptiven Feldern. Je kleiner diese Felder auf der Retina sind, umso kontrastreicher und schärfer kann das Bild dargestellt werden und umso besser ist die Auflösungskraft. Vögel besitzen kleine rezeptive Felder besonders in dem lateral gerichteten visuellen Feld (SCHMIDT et al. 1999).

6.4.2 Einfluss zentraler Steuerungs- und Verarbeitungszentren

Die zeitliche Begrenzung in der Bearbeitung von visuellen Reizen, die über die retinalen Photorezeptoren und Ganglienzellen im hohen Tempo weitergeleitet werden, wird vermutlich in den höheren Bearbeitungszentren der visuellen Kortex gesetzt (BACH und GERLING 1992). Besonders das CGL (Corpus geniculata laterale) und das AOS (akzessorisches optisches System) scheinen hier eine zentrale Funktion einzunehmen. Zwischenstation nimmt das Tectum mesencephali ein, welches die Impulse aus dem kontralateralen Auge aufnimmt und selektiert. Besonders auf dieser Ebene der Reizbearbeitung könnten sich die erwähnten

Diskrepanzen zwischen den ERG-Messungen und den Verhaltensversuchen erklären (D'EATH 1998). SMITH 2003 unterscheidet aus diesem Grund zwischen der CFF als tatsächlich wahrgenommener Wert, also der auch durch die zentralen Ebene abgewickelt wird, und der MRF (maximal resolvable frequency = maximal auflösbare Frequenz), die die retino-neuronale und möglicherweise unbewusste Ebene widerspiegelt.

6.5 Zusammenfassung: Flickerperzeption des aviären visuellen Apparates

Die CFF ist abhängig von einer Vielzahl von Faktoren. Sie setzt sich aus den individuellen Verhältnissen am Auge und ZNS zusammen und ist zudem von den Lichtverhältnissen der Umgebung abhängig (vergleiche Tabelle 37). Abgesehen davon kann auch der Gemüts- und Gesundheitszustand eine Rolle spielen (SMITH 2003). JARVIS et al. 2002/2003 führen die Daten von Hühner und anderen Tieren in die für den Menschen geltenden mathematischen Flickermodellen über und folgern daraus, dass die retinalen und neuronalen Flickerperzeptionsmechanismen ähnlich aufgebaut sind und nur geringgradig, beispielsweise in der Schnelligkeit ihrer Signalübertragung und den neuronalen Störfrequenzen, die zu der geringeren Empfindlichkeit führen, variieren.

Analog zum Farbsehen der Vögel stellt sich hier wieder die Frage: „Was bringt dem Vogel eine hohe CFF?“ Ein Zusammenhang kann, wie bereits bei der Bewegungsdetektion angedeutet, hergeleitet werden. Eine erhöhte CFF liefert den Vorteil Informationen aus der Umwelt schneller aufzunehmen und zu verarbeiten. Besonders flugfähige und schnell fliegende Vögel sind auf hohe Flickerfusionsfrequenzen angewiesen. Hühner, als flugfaule Vögel profitieren davon weniger. Allerdings zeigen Tauben als flugaktive Vertreter nach JARVIS et al. 2003 eine nahezu gleiche Flickersensitivität und CFF wie die Hühner.

CFF-Abhängigkeit:	Erklärung
Visuelles System <ul style="list-style-type: none"> • Emmetropie 	<p>Normalsichtigkeit ist Voraussetzung. Fehlsichtigkeit führt auf bestimmter Entfernung zur unscharfen Projektion der Lichtimpulse auf den retinalen Bereich. Daraus folgt eine Kontrastabnahme und Sensitivitätsverlust. Zunehmendes Alter reduziert Kontrastsensitivität und Auflösungsvermögen bei Tauben</p>
<ul style="list-style-type: none"> • Retinale Beleuchtung 	<p>Abhängig von Pupillenweite und Tiefe des hinteren Augensegmentes. Je mehr an retinaler Fläche beleuchtet, umso bessere Flickerperzeption</p>
<ul style="list-style-type: none"> • Adaptionzustand 	<p>Zapfen zeigen höherer CFF als Stäbchen; Doppelzapfen als achromatische lichtempfindliche Einheit möglicherweise besonders stark beteiligt. Stäbchen beeinflussen die Regeneration und Arbeitsweise der Zapfenzellen zu dessen Nachteil im Hinblick auf die CFF. Relevant bei nachtaktiven Vögeln?</p>
<ul style="list-style-type: none"> • Neuronale Organisation 	<p>Kleinere receptive Felder und erniedrigtes Rezeptor-Ganglienzell-Verhältnis steigert Kontrastierung</p>
<ul style="list-style-type: none"> • Neuronale Trägheit 	<p>Signalverarbeitung auf neuronaler Ebene beim Vogel 1,4fach schneller als beim Mensch</p>
<ul style="list-style-type: none"> • Retinaler Anteil 	<p>Binokularer retinaler Abschnitt zeigt höchste CFF und hängt von der Ganglienzellkonzentration ab</p>
<ul style="list-style-type: none"> • Zeitliche Summation 	<p>Überreizung / Ermüdung des visuellen Apparates beeinträchtigt Flickerwahrnehmung</p>
Äußere Lichtbedingungen <ul style="list-style-type: none"> • Lichtquelle 	<p>Lichtquellen mit starker Modulation (bis 100 %), längeren Dunkelphasen und geringer Frequenz (100 Hz) zeigen erhöhte Wahrscheinlichkeit für Wahrnehmung von Flackerlicht und Stroboskopeffekt</p>
<ul style="list-style-type: none"> • Lichtfarbe 	<p>Flickerempfinden beim Menschen hauptsächlich durch L/M-Rezeptorreizung; Beim Haushuhn führt blaues Licht zu höchster CFF</p>
<ul style="list-style-type: none"> • Leuchtdichte 	<p>Im proportionalem Zusammenhang mit CFF (Ferry-Porter Law); CFF liegt bei 1000 lx höher als bei 100 lx. Mesopischer Bereich (um 10 lx) erhöht die Flickerempfindlichkeitsschwelle der Zapfen.</p>

Tabelle 37: Abhängigkeit der Flickerfusionsfrequenz von verschiedenen Faktoren

Leuchtstofflampen modulieren in ihrer Leuchtdichte je nach Gaszusammensetzung. In dem Vergleich zweier Philips Leuchtstofflampen zeigen NUBOER et al. 1992b, dass die TL5-Lampe eine Modulation unter Wechselstrom von nahezu 100 % erfährt und die zweite Lampe TL93 bei 35 % liegt. Unter konventionellen 100 Hz Betrieb dürfte eine Sensitivität beim Vogel für die 100 % modulierende Lampe noch vorhanden sein. Nach den Angaben von NUBOER et al. 1992b ist auch eine Modulation von 35 % vom Vogel noch wahrnehmbar, die aber anhand der dargestellten Ergebnissen von JARVIS et al. 2002 und GRAF 1973 allerhöchstens in dem Flickerbereich zwischen 10 – 15 Hz wahrgenommen werden kann und nicht bei den Frequenzen, wie sie beim konventionellen FL-Betrieb üblich sind.

6.6 Auswirkung von Flicker auf den Vogelorganismus

Die abweichenden Untersuchungsergebnisse zur Flickerfusionsfrequenz beim Vogel lassen keine eindeutigen Rückschlüsse auf potentielle, das Wohlbefinden beeinträchtigende Auswirkungen von Flackerlicht, bzw. Lichtpulsation der Entladungslampen, auf den Vogelorganismus zu. Gezeigt wurden eine erhöhte CFF für tagaktive Vögel mit > 100 Hz im Gegensatz zum Menschen zwischen 50 - 60 Hz. Das könnte bedeuten, dass Vögel unter diesen noch einzeln auflösbaren Lichtimpulsen Stroboskopeffekt wahrnehmen und somit in ihrer qualitativen Lichtwahrnehmung beeinträchtigt werden, Stresssituationen erfahren und sich Fehlverhalten (MADDOCKS et al. 2001). Abgesehen von dem bewusst erlebten Flicker kann sich auch der unbewusst empfundene Flicker negativ auf den Organismus auswirken. Konventionelle Leuchtstoffröhren oder HID Lampen, aber auch Fernseher oder PC-Monitore sind im Hinblick auf ihre Flickereigenschaft als gesundheitsbeeinträchtigendes Risiko für den Vogel zu betrachten. Um sich über diese potentielle Gefahr für den Vogel ein genaueres Bild zu verschaffen, wurden Versuche ausgeführt, die das Verhalten und die Produktionsparameter beim Geflügel unter kontinuierlicher und diskontinuierlicher Lampenlichtemission vergleichend beurteilen sollen.

Die ersten Versuchsanordnungen, die auf das Verhalten von Geflügel unter unterschiedlichen Beleuchtungsarten (v. a. Fluoreszenz- gegenüber Glühlampen) abzielten, umfassten vorwiegend Leistungsparameter, wie die Eiproduktion bei Legehennen und Wachstumsparameter beim Mastgeflügel. Sie wurden in erster Linie wegen der unterschiedlichen spektralen Zusammensetzung der Lichtquellen und nicht wegen des möglichen Stroboskopeffekts beurteilt. Erst mit der durchdringenden Erkenntnis, dass tagaktive Vögel generell höhere CFF als der Mensch besitzen, ist in den Versuchen zu Flackerlicht gezielt auf das Wohlbefinden der Tiere geachtet worden. Verhaltens- und Stressparameter wurden im Zusammenhang mit der Flackereigenschaft der Lampe beurteilt.

6.6.1 Flickereffekt auf Reproduktionsparameter

Die Beurteilung von Fluoreszenzlampen auf die Reproduktion erfolgt aus wirtschaftlichen Gesichtspunkten. Bei der vergleichenden Beurteilung von Glühlampen, Standard-Fluoreszenzlampen (Breitspektrum) und Vollspektrumfluoreszenzlampen zeigen diese keine Abweichung der Leistungsparameter in der Hühnerreproduktion über einen Zeitraum von 54 Wochen. INGRAM und BIRON 1987 bestätigen zunächst in ihrem Versuch bei der Haltung der Elterntier-Hennen unter konventioneller Glühbirnenbeleuchtung und kalt-weißer Leuchtstofflampe diese Ergebnisse. Allerdings zeichnete sich zu Versuchsende (W 65) eine verbesserte Legeleistung zu Gunsten des Glühlampenlichtes aus. Ein ähnliches Phänomen tritt auch bei Puten ein, die unter Kaltlichtphotostimulation um einige Tage später mit dem Legen beginnen und zudem in der zweiten Hälfte der Legeperiode eine Abnahme ihrer Legeleistung unter Kaltlichtquelle (Leuchtstofflampe) gegenüber der Warmlichtquelle (Glühlampe) zeigen. Andere Parameter wie Befruchtungsrate, Schlupfrate und Eigewicht schienen allerdings davon unberührt (SIOPEs 1984a). Ein späterer Versuch an Puten unter Bestimmung gleicher Parameter und Verwendung einer „Vollspektrum-Leuchtstofflampe“ zeigte keine abweichenden Ergebnisse im Vergleich zur Glühbirnenlicht in einem Beobachtungszeitraum von 2 Jahren (2 Brutzyklen) (SIOPEs 1984b). Die Beobachtungen sind allerdings vielmehr auf das ausgestrahlte Farbspektrum, als auf die Art der Lichtemission zurückzuführen.

Demnach scheinen Leuchtstofflampen, sofern sie dem Spektrum von Glühlampen angepasst sind, keine negativen Auswirkungen auf die Reproduktionsparameter des Geflügels zu haben. Auch die drastische Umstellung von natürlichen Lichtverhältnissen auf 100 Hz Flickerlicht in der Versuchsanordnung von SIOPEs 1984a führte in den ersten Wochen zu keiner Abweichung der gemessenen Parameter.

6.6.2 Flickereffekt auf Wachstumsparameter

Die Wachstumsparameter werden anhand der Futteraufnahme, Futterumsetzung, Aktivität und Gewichtszunahme in Abgleich mit der Mortalitätsrate beurteilt. Flackerndes Fluoreszenzlicht zeigt in Bezug auf die Wachstumsparameter ebenfalls keinen nennenswerten Effekt. Es zeigt sich allerdings eine Erhöhung der Mortalitätsrate bei der Haltung von Mastgeflügel unter farbigem Fluoreszenzlicht im Vergleich zur Haltung unter farbigem Glühbirnenlicht (WABECK und SKOGLUND 1974). Der Zusammenhang erklärt sich aber eher aus der erhöhten Inaktivität (PRAYITNO et al. 1997b) und dem beschleunigten Wachstum (ROIZENBOIM et al. 2004) der Tiere unter dem farbigen Fluoreszenzlicht und weniger durch die Gesundheitsbeeinträchtigung aufgrund von Flackerlichtwahrnehmung. Allerdings darf unter blauer Lichtemission, für das eine besonders hohe Flickerfusionsfrequenz des Vogelauges besteht (NUBOER et al. 1992b), dieses als zusätzlicher Stressor nicht außer Acht gelassen werden. Weiterhin zeigen Untersuchungen unter Leuchtstofflampenbeleuchtung eine Erhöhung der Mortalitätsrate von Putenhähnen in der Mastperiode (LEIGHTON et al. 1989). Die Steigerung der Mortalitätsrate wird in diesem Falle allerdings im Zusammenhang mit dem erhöhten Maß an sozialem Bepicken vermutet. Unter Fluoreszenzlampenbeleuchtung mit langer Lichtperiode von über 23 Stunden wird allerdings beim Broiler eine, wenn auch nicht-signifikante, Erhöhung der Mortalitätsrate festgestellt (ROIZENBIOM et al. 1999). Nach den Untersuchungsergebnissen von ZIMMERMANN 1988 und SCHEIDLER 1989 zeigte das verwendete kontinuierliche FL-Lichtregime (23L:1D) an Broilern wiederum keinerlei negativen Auswirkungen. Die Diskrepanzen der Ergebnisse ergeben sich möglicherweise aus den unterschiedlich verwendeten Lichtspektren und

Lichtintensitäten. Unter Schwachlichtbedingungen dürfte das Flickerperzeptionsvermögen beim Haushuhn bis auf 50 Hz (siehe DODT und WIRTH 1958) herabgesetzt sein und kann demnach nicht die volle Kapazität erlangen (WIDOWSKI et al. 1992), um ein 100 Hz Flicker wahrzunehmen.

6.6.3 Flickereffekt auf Verhaltensparameter

Nach den oben genannten Leistungsparametern, die hauptsächlich unter langen Photoperioden und relativ niedrigen Lichtintensitäten ermittelt wurden, ist es schwierig die Auswirkungen der Fluoreszenzlampen auf das Wohlbefinden der Vögel nachzuvollziehen. Unter Vorbehalt kann sogar der Rückschluss gezogen werden, dass Flackerlicht unter diesen Umständen keine potentielle Gefahr für das Wirtschaftsgeflügel darstellt. Allerdings vermitteln diese Leistungsparameter keinen exakten Eindruck über das Wohlbefinden der Tiere und erfordern das Erheben anderer Beurteilungskriterien. Dabei lassen sich gute Rückschlüsse unter Beobachtung und Beurteilung der Tiere, wie und ob sie ihren typischen Verhaltensweisen nachgehen, erzielen. Ein Präferenztest als zusätzliches Kriterium unterstreicht die Aussagekraft der ermittelten Verhaltensparameter. Unter diesen Aspekten lässt sich das Wohlbefinden des Tieres zuverlässig beurteilen (WIDOWSKI und DUNCAN 1995, SMITH 2003). Die speziellen Verhaltensparameter (u. a. Gehen, Stehen, Sitzen/Ruhen, Gefiederpflege, Picken, Bodenpicken, Fressen, Trinken) und deren Ausführungshäufigkeit wurden daher unter Kunstlichtbedingungen analysiert. Zudem wurden in einigen Versuchen die Aufenthaltsvorlieben des Vogels unter den verschiedenen Lichtquellen untersucht.

Geht man von einem störenden Flickereffekt der Leuchtstofflampen für Vögel aus, so erwartet man beim Präferenztest entweder eine Meidung des Versuchsraumes mit FL-Flackerlichtbeleuchtung, oder zumindest eine Verhaltensänderung. Entgegen den Erwartungen zeigen Legehennen allerdings eine signifikante Bevorzugung von Leuchtstofflampenlicht gegenüber Glühbirnenlicht (WIDOWSKI et al. 1992). Die Vorliebe für das vorher "bekannte" Licht kann ausgeschlossen werden, da die Tiere unter Glühbirnenlicht aufgezogen wurden. Neben der offensichtlichen Präferenz,

zeigten die Tiere ebenfalls ein gesteigertes Gefiederpflegebedürfnis unter FL als unter GL. Unbeeindruckt davon blieben die Bewegungsaktivität und der Energieverbrauch (BOSHOUWERS und NICAISE 1993). Hier konnte kein signifikanter Unterschied der beiden Lampenarten bei geringerer Lichtintensität (0,5 lx) ausgemacht werden. Nur unter hoher LI mit 120 lx stieg die Aktivität in Relation zur GL unter FL höher an. Auch Puten ziehen das Kompaktleuchtstofflicht dem Glühbirnenlicht bei einer gewählten Lichtintensität von 10 lx vor (SHERWIN 1999). Diese Präferenzen sind allerdings vorsichtig zu bewerten. Leuchtstofflampenlicht weicht nicht nur in seinem Lichtemissions-, sondern auch in seinem spektralen Charakter von der Glühlampe ab und direkte Vergleiche, in Bezug auf die Flackerpräferenz der Vögel, werden somit nur bedingt zulässig. Anders verhält es sich mit dem Vergleich zwischen Leuchtstofflampen, die konventionell (nieder-frequent / LF), oder mittels EVG (hoch-frequent / HF) betrieben werden, denn sie verändern ihre spektrale Zusammensetzung unter der unterschiedlichen Betriebsweise nicht. Bei Broilern wird in der Untersuchung von BOSHOUWERS und NICAISE 1992 unter LF-Bedingungen eine reduzierte Bewegungsaktivität als unter HF festgestellt, wobei der kalorimetrisch ermittelte Energieverbrauch nicht beeinflusst wurde. Die gewählten Lichtintensitäten waren hier allerdings mit 90 lx zu niedrig gewählt, als dass die Broiler ein Flackern hätten wahrnehmen können. Ebenso wird die Modulation der warm-weißen Leuchtstofflampe nicht angegeben, welches die Beurteilung zusätzlich erschwert. Dennoch argumentieren die Autoren, dass der zustande kommende Energieverbrauch unter LF-Beleuchtung durch angstbedingtes Muskelzittern ausgeglichen wird und die Angst möglicherweise aus der Flickerwahrnehmung resultiert. Diese Versuchsanordnung berücksichtigt nicht die Präferenz der Vögel gegenüber diesen beiden Betriebsweisen (HF / LF) der Leuchtstofflampen, obwohl unter der gegebenen Schlussfolgerung anzunehmen ist, dass HF gegenüber LF bevorzugt wurde. Legehennen zeigen allerdings unter der Versuchsanordnung von WIDOWSKI und DUNCAN 1995 keine Vorliebe für HF gegenüber LF-Beleuchtung. Vergleicht man den Versuchsaufbau der beiden Untersuchungen, so stellt man zum einen fest, dass unter WIDOWSKI und DUNCAN 1995 lediglich 10 – 12 lx, während unter BOSHOUWERS und NICAISE 1992 90 lx verwendet worden sind. Zum anderen ist der Versuch mit den Legehennen in Kanada durchgeführt worden und für die Broiler in den Niederlanden. Aus diesen 2 Punkten ergeben sich demnach Diskrepanzen, die Einfluss auf die Flickerperzeption

nehmen. Erstens, eine niedrige LI (10 lx) im Vergleich zur hohen LI (90 lx) erhält nach der Ferry-Porter Gesetzmäßigkeit eine geringere CFF des Haushuhns und zweitens, analog zu den USA liegt in Kanada eine Netzfrequenz von 60 Hz vor, die eine Flackerlichtemission von 120 Hz der LF bewirkt und die nach NUBOER et al. 1993 den oberen Grenzwert der Flickerperzeption beim Haushuhn darstellt. Diese Diskrepanzen führen dazu, dass nach WIDOWSKI et al. 1992 und WIDOWSKI und DUNCAN 1995 für FL-Beleuchtung keine negativen Auswirkungen auf das Wohlbefinden der Tiere zu befürchten sind, während nach BOSHOWERS und NICAISE 1992 dieses nicht voll-umfänglich bestätigt werden kann. Wie bereits zum Flickerempfinden der Zapfen erwähnt, sind die maximalen CFF für den Vogel und diesem Falle auch für das Haushuhn nicht eindeutig festgelegt. JARVIS et al. 2003 gehen von einer deutlich geringeren Flickerperzeptionsgrenze der Haushuhns aus und geben diese rein rechnerisch mit 71,5 Hz an. Unter der Annahme, dass das Haushuhn nicht zu einer höheren Flickerfusion fähig ist, kann die Lichtpulsation von LF-Lampen demnach nicht mehr bewusst empfunden werden. Dem zu Folge wird in den Übersichtsartikeln sämtlicher Autoren (MANSER 1996, LEWIS und MORRIS 1998, PRESCOTT et al. 2003) angegeben, dass unter konventionellen Stallhaltungsbedingungen (10 - 12 lx, Lichtdauer von bis zu 16 Stunden) die konventionell betriebene Leuchtstofflampe das Wohlbefinden der Tiere nach heutigem Kenntnisstand nicht beeinträchtigt. Nach ihrer Meinung bietet die Beleuchtung des Stalls mit Leuchtstofflampen eine gute und günstigere Alternative zur Glühlampenbeleuchtung.

Man geht davon aus, dass das Wirtschaftsgeflügel als fluginaktive Vögel in ihrer CFF gegenüber flugaktiven Vögeln abweichen. Dieses lässt sich zum einen in der ermittelten CFF von Tauben, die nach DODT und WIRTH 1958 elektroretinographisch unter hoher Lichtintensität bei 140 Hz liegt bestätigen und zum anderen aus dem Flugverhalten mit den hohen erreichbaren Geschwindigkeiten herleiten. Bislang wurde als Vertreter der flugaktiven Vögeln nur der Star (*Sturnus vulgaris*) intensiver auf sein Verhalten gegenüber Flackerlicht untersucht (MADDOCKS et al. 2001, SMITH 2003, SMITH et al. 2005a+b). Die elektroretinographische oder verhaltensphysiologische Ermittlung der CFF der Stare erfolgte dagegen bislang nicht.

Tabelle 38: Mögliche Gründe warum FL- gegenüber GL-Licht in den Versuchen von Hühnern bevorzugt wurde, trotz angenommener Flickerperzeption:

- **Spektrum vs. Flackern**
 - Entspricht mehr dem natürlichen Sonnenlichtspektrum
 - Stroboskopeffekt wird zu Gunsten der bessere spektrale Verteilung vernachlässigt
- **Lichtintensität vs. Flackern**
- **Wechselstromfrequenz vs. Flackern**
- **Modulation vs. Flackern**
- **Neugierde vs. Flackern**
- **Faszinationserlebnis vs. Flackern**
- **Gewöhnung vs. Flackern**

In den Verhaltensversuchen zeigen Stare, dass sie durchaus in der Lage sind zwischen HF und LF-Licht zu unterscheiden. Sie bevorzugen dabei die gleichmäßig wahrgenommene Lichtpulsation unter HF-Licht (SMITH 2003). Unter der Annahme, dass Stare ein 100 Hz Flicker der Lampen wahrnehmen, wurde jedoch unter ähnlichem Versuchsaufbau mit naiven Vögeln keine drastische Veränderung des Verhaltens unter LF-Licht in einer einem Beobachtungszeitraum von 2 Wochen festgestellt, die auf eine Einschränkung des Wohlbefindens hindeutet. Eine mögliche Erklärung liegt in ihrer Anpassungsfähigkeit an die Haltungsumwelt, der eingeschränkten Versuchsdauer oder in dem generell reduzierten Verhalten von Staren in der Gefangenschaft.

Neben den Leuchtstofflampen kann auch Flackerlicht bzw. Bildflackern durch Monitore verursacht werden. Oftmals werden Teststimuli auf Bildschirmen den Vögeln präsentiert und in der Ziervogelhaltung ist es ebenfalls nicht ungewöhnlich, dass Papageien mit Fernsehbildschirmen und PC-Monitoren konfrontiert werden. Kathodenstrahlröhren haben als PC-Monitore eine relativ hohe Bildwiedergabefrequenz (85 Hz), die vom Menschen bewusst nicht wahrgenommen wird, potentiell

aber für Vögel ein Bildschirmflackern hervorrufen. Getestet wurden unter SMITH et al. 2005a wiederum Stare auf ihr Verhalten gegenüber Kathodenstrahlmonitoren. Da LF-Licht diesen offensichtlich nichts ausmachte (SMITH 2003), ging man hier davon aus, dass die Betrachtung eines stetigen Monitorbildes kein ungewöhnliches Verhalten hervorrufen würde. Tatsächlich zeigte sich, dass alle 4 Versuchsvögel unter der Monitorbetrachtung sich seltsam benahmen und mit Muskelzittern reagierten. Dieses Verhalten zeigte sich sogar noch bei einer Erhöhung der Bildwiedergabefrequenz von 140 Hz und lediglich das Abhängen der Monitore führte zu einem Verschwinden der Symptome. Es ist bislang der einzige Versuchsaufbau der ein derartig aversives Verhalten eines Vogels gegenüber PC-Monitoren aufweist. In Befragungen von Ziervogelhaltern wurden keine derartigen negativen Auswirkungen bei der Betrachtung von laufenden Fernsehern und PC-Monitoren bemerkt. Die Tiere zeigten lediglich Neugierde.

6.6.4 Flickereffekt und Plasmakortisonkonzentration

Plasmakortisonkonzentration im Blut kann als erhöhter Wert zur Stressbeurteilung herangezogen werden (MADDOCKS et al. 2001). An Staren, die sich bereits in 12monatiger Gefangenschaft in einem Außengehege befanden, wurde untersucht, ob HF- und / oder LF-Beleuchtung eine Erhöhung dieses Wertes bewirken kann (MADDOCKS et al. 2001). Dazu wurden Blutproben, zum einen kurz vor Versuchsablauf und zum anderen in bestimmten Zeitintervallen, während des Versuches unter HF- (Truelite-Röhre, 100% Modulation, 100W, EVG-Betrieb) und unter LF-Leuchtstoffröhrenbeleuchtung (entspricht HF-Spektrum nur unter KVG-Betrieb) genommen. Die Gestaltung der Versuchsräume war identisch und beide Betriebsarten der Lampen wurden gleichzeitig im Raum gestartet, wobei jeweils eine mit schwarzer Folie abgedeckt wurde. Dieses sollte verhindern, dass andere Parameter als die Flickerfrequenz Stress auslösen. Zwischen den Versuchsreihen befanden sich die Stare in 6 - 8er Gruppen zusammen unter HF-Beleuchtung. Innerhalb der Versuchsanordnung und der Unterkunft zwischen den Versuchsreihen wurde ein Lichtregime von 12L:12D angelegt. Die Ergebnisse zeigen eine deutlichere Erhöhung der Basiskortisonwerte nach 1 Stunde unter LF-Beleuchtung als unter HF-

Beleuchtung. SMITH 2003 stellte in ihren Versuchen fest, dass Stare, die vorher nie mit Fluoreszenzlicht konfrontiert wurden, zwar HF-Licht bevorzugen, aber unter LF-Beleuchtung keine erhöhten Basiskortisonwerte gegenüber HF Bedingungen nach 2 Wochen aufzeigten. Im Vergleich zu der Studie von MADDOCKS et al. 2001 könnten die Ergebnisse darauf hindeuten, dass ein gewisser Gewöhnungseffekt nach einiger Zeit eintritt. Diese Ergebnisse decken sich auch mit der Verhaltensstudie von SMITH 2003.

Basiskortisonwerte und Verhaltensbeobachtungen an Staren wurden auch im Hinblick auf ihre Reaktion und Präferenz auf räumliche Muster unter HF- und LF-Beleuchtung von SMITH et al. 2005b erhoben. Da enge schwarz-weiß Streifung mit hoher räumlichen Frequenz ein unbehagliches Empfinden beim Menschen auslöst und Stare gegenüber LF-Licht abgeneigt erscheinen, war unter diesem Versuchsaufbau zu erwarten dass diese unter LF und enger schwarz-weiß Musterung im Käfig einen erhöhtem Stress ausgesetzt werden, als unter HF und weiter schwarz-weiß Streifung. Die Ergebnisse decken sich allerdings nicht mit den Erwartungen und deuten auf einen komplexen Zusammenhang zwischen den beiden Stimuli hin. Stare konnten zwischen 4 Versuchsanordnungen wählen (HF-eng, HF-weit, LF-eng, LF-weit), von denen 2 jeweils in einem Durchgang zur Auswahl standen. Beobachtet wurde in einem Zeitraum von 3 Tagen. Blutentnahme zur Bestimmung von Basiskortisonwerte erfolgte am dritten Tag. Unter gleicher Beleuchtung (entweder HF oder LF) zeigte sich eine Präferenz für die weite Streifung, bei gleicher enger Streifung eine Präferenz für HF, aber bei gleich weiter Streifung eine Präferenz für LF. Im sechsten Durchgang zeigten sie eine Präferenz für LF/weit gegenüber HF/eng. Umgekehrt (LF/eng; HF/weit) zeichnete sich keine große Präferenz aus. Basiskortisonwerte lagen aus den 4 Versuchsanordnungen am dritten Tag zwischen 15 und 22 ng/ml und decken sich mit jenen aus den vorangegangenen Versuch (SMITH 2003). Nach SMITH et al. 2005b scheint es demnach möglich, dass die Präferenz für eine Lichtquelle von der räumlichen Frequenz, d. h. im übertragenen Sinn von der Käfig- / Stallausstattung und von dem Käfiggitter abhängt. In der Regel werden allerdings eine geringere räumliche Frequenz, also im übertragenen Sinne weite Gitterabstände und HF-Beleuchtung bevorzugt.

6.7 Fazit: Flickerperzeption und Vorschläge zur Aufstallung

Die Flickerperzeptionsgrenze stellt keinen absoluten Wert dar (SMITH 2003) und ist von einer Vielzahl äußerer Bedingungen abhängig (Tabelle 37). Dabei scheinen Hühnervögel gegenüber den passerinen Vertretern (Stare) eine geringere CFF aufzuweisen.

Hühnervögel zeigen unter FL-Leuchten keine Einbußen ihrer Leistungsparameter, die man ursächlich mit der Flickerperzeption in Zusammenhang bringen könnte (PRESCOTT et al. 2003). Unter den gegebenen Voraussetzungen ist es bei den niedrigen Lichtintensitäten (10 - 20 lx) im Stall und gemäßigter Lichtlänge (max. 16 Stunden am Stück) durchaus vertretbar, Hühner unter konventionellem Leuchtstofflampenlicht zu halten. Besondere Vorsicht ist allerdings bei erhöhter Lichtintensität geboten, die zu einem besseren Flickerperzeptionsvermögen (bis 120 Hz) führt und nach den Untersuchungen von BOSHOUEWERS und NICAISE 1992 ab 90 lx für Hühner liegt.

Die Gruppe der „Passerinen Vögel“ (Sperlings-, Papageien-, Greifvögel) haben bereits bei der Bewegungsdetektion, der Sehschärfe und bei dem räumlichen Auflösungsvermögen besser als die Gruppe der Nicht-Passerinen (Hühnervögel) abgeschnitten. Berücksichtigt man nun zusätzlich ihre hohen Fluggeschwindigkeiten, so kann man bei dieser Gruppe von einer höheren Flickerfusionsfrequenz ausgehen. Stare, als Vertreter dieser Gruppe, waren im Versuchsaufbau von SMITH 2003 in der Lage zwischen HF und LF Licht zu unterscheiden und zeigen bei Präsentation eines Monitors ungewöhnliches Verhalten. Aus diesem Grund sollten daher die Passerine nicht unter LF-Beleuchtung und vor laufendem Fernseher gehalten werden (SMITH et al. 2005a). Möglicherweise ist auch noch die Wahl der Käfiggitteranordnung zu bedenken. Nach der Präferenz der Stare für niedrige räumliche Auflösung (SMITH et al. 2005b) zu urteilen, ist es günstiger Gitterstäbe so anzuordnen, dass ein maximaler Abstand zwischen ihnen gegeben ist und dass die Aufstellung an einen kontrastarmen Hintergrund erfolgt. Darüber hinaus ist auch sicher zu stellen, dass bei Verwendung von Farben auf deren uv-reflektiven Charakter geachtet wird, da bei gegensätzlichem UV-Anteil sich der Kontrast ebenfalls erhöht.

Grundsätzlich ist zudem zu bedenken, dass mit Betriebslänge der Leuchtstoffröhre ihre Flackereigenschaft zunimmt. Die Wechselstromfrequenz vermag gegen Betriebsende die Lampe diese nicht mehr im Halbwellendurchgang zu zünden und es entstehen daher längere Dunkelphasen, die den Flackereffekt verstärken. Dauerlichtregime sollte generell überdacht und unausgewogenes grün- oder blaulastiges Licht vermieden werden. Im Hinblick auf den geforderten Abbau des KVG-Betriebs (bis 2008) und auf die langfristig gesehene wirtschaftliche Einsparung unter EVG-Betrieb, ist der Austausch und Wechsel von KVG auf EVG auch unter Berücksichtigung etwaiger gesundheitlicher Vorteile für den Vogel empfehlens- und wünschenswert. LEDs arbeiten zwar flackerfrei, besitzen aber in ihrer Lichtkomposition kein ausgewogenes Spektrum und existieren bislang nicht als weißes Licht mit zusätzlichem UV-Anteil. Um Flackereigenschaft und ausgewogenes Vollspektrum mit ausreichend hohem UV-Anteil vogelgerecht zu gestalten, sind momentan Tageslichtspektrum-emittierende Leuchtstofflampen unter EVG-Betrieb das Mittel der Wahl.

7 LICHTVERHÄLTNISSE IM NATÜRLICHEN LEBENSRAUM VON VÖGELN

7.1 Allgemeines

Das Sonnenlichtspektrum gestaltet die Lebensräume der Vögel ganz unterschiedlich, indem Teile des Spektrums von der Umwelt absorbiert oder reflektiert werden (LYTHGOE 1979, ENDLER 1993). Es wird angenommen, dass die besonderen Fähigkeiten des visuellen aviären Apparates durch Adaption an die Lichtverhältnisse des natürlichen Lebensraums entstanden sind. Spezielle Verhaltensweisen des Vogels stehen daher im engen Zusammenhang mit dem Lichtspektrum zu einer gegebenen Tages-/Jahreszeit (GOLDSMITH et al. 1984, HART 2001a, MIKLOSI et al. 2002). Das „Feintuning“ der langwelligen Photorezeptoren übernehmen dabei die Öltröpfchen. Hierbei spielen ernährungs- und krankheitsbedingte Einflüsse eine große Rolle. Die Öltröpfchen verblassen, wenn Vögel beispielsweise eine unausgewogene Ernährung erhalten (HART 2001b). Karnivore Vögel ernähren sich gegenüber Frugi- und Granivoren karotinarm und besitzen blasse Öltröpfchen, die ihnen aber wiederum einen Vorteil bieten könnten, indem Photonen besser eingefangen werden. Es ist demnach hinsichtlich Haltungs- und Tierschutzaspekten wichtig, dem Vogel seine Licht-Umwelt so zu gestalten, dass sein visuelles System ohne Einschränkung arbeiten kann. Die vogeltypischen Verhaltensweisen können nur in vollem Umfang ausgeführt werden, wenn für die jeweilige Vogelart die optimalen Haltungsbedingungen vorliegen (ENDLER 1993). Im Zuge der Domestikation und Rassenzüchtung haben sich die Ansprüche der Vögel allerdings geändert. Das im Kükenstadium Erlernte wird dabei zunächst als Vertraut und bevorzugt angenommen (STAMP DAWKINS 1982). Wichtige Funktionskreise (z.B. Futteraufnahme und Komfortverhalten) sind dennoch erhalten geblieben (OESTER et al. 1997) und beruhen auf der Anpassung an eine natürliche Umgebung. Die Nachahmung der Lichtverhältnisse ursprünglicher Lebensräume erscheint daher, als Maßstab für eine optimale Lichtumgebung des domestizierten Vogels sinnvoll.

7.2 Lichtverhältnisse im natürlichen Lebensraum von Ziervögeln

Papageien und Sittiche stammen sowohl aus den subtropischen Regenwaldgebieten Südamerikas oder Zentralafrikas, als auch aus trockenen Klimazonen Australiens (z. B. Wellensittiche, Nymphensittiche, Nacktaugenkakadus). Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*) bewohnen australische Trockensavannen, Grassland und Weideland. Kanarienvogel (*Serinus canaria*) stammen von den Kanarischen Inseln der Westküste Nordafrikas ab und leben dort in locker bewaldeten und maritimen Klimazonen. Als flugaktive Vögel halten sich die Ziervögel überwiegend im Blätterdach der Bäume auf und erleben dort andere Lichtverhältnisse als die am Boden wohnenden Hühnervögel. Das durch das Blätterdach bedingte Lichtspektrum ist im mittelwelligen Bereich ähnlich stark vorhanden wie am Boden, besitzt aber einen höheren Anteil an UVA und UVB-Strahlung (ENDLER 1993). Diesen UV-Anteil des Lichtes hat sich der Ziervogel zu Nutze gemacht, um darüber kryptische Signale auszusenden und die Reife von Früchten zu beurteilen. Durch Lichtflecken im Blätterdach kommt es zu einem kontrastreichen Wechsel der Lichtintensitäten und des Tageslichtspektrums, welches im schnellen Flug vom visuellen Apparat ausgeglichen werden muss. Die menschlich empfundenen Lichtintensitäten variieren im Blätterdach kaum von dem am Boden, sind aber in Bezug auf die Strahlungsstärke durch den erhöhten UVA-Anteil durchaus für den Vogel erhöht. Äquatorialgebiete sind durch gleich bleibende Tageslichtlängen gekennzeichnet. Die zu Beginn aufgezählten Ziervögel sind tagaktiv und zeigen eine erhöhte Aktivität zu den Dämmerungszeiten.

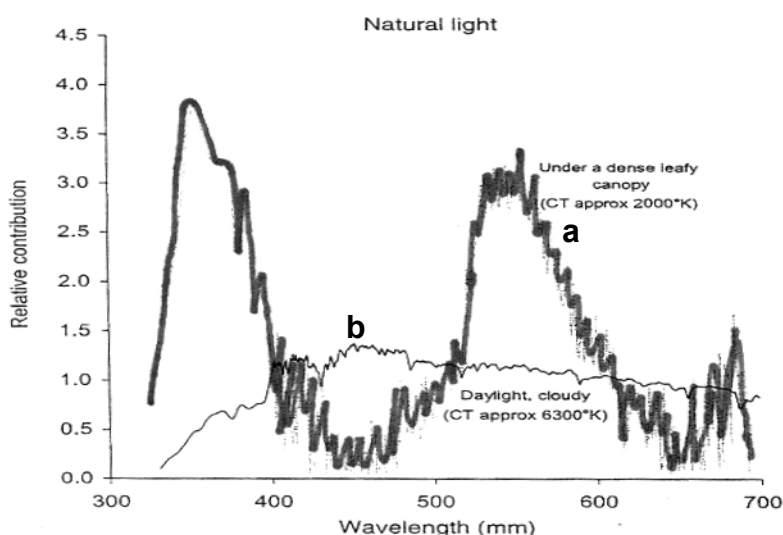


Abbildung 55 (nach PRESCOTT et al. 2004): Spektrale Lichtverteilung unter einem Blätterdach (a) und im Vergleich zur spektralen Verteilung beim Tageslicht (b).

Vogelart	Spektrum / SPD	Licht-intensität	Tagesrhythmus
Bankivahuhn u. a. Hühnervogel	Grünlastiges, weißes Licht (520-620nm) mit starkem Abfall der SPD der kurzen Wellenlängen SPD des grün-gelben Spektrums verringert bis zum völligen verschwinden. Relativ mehr UV, blaues und rotes Spektrum.	500 -1.000 lx 25 - 50 lx	8:00 – 16:00 kaum Veränderung der LI 6:00 und 17:00 Sonnenuntergang
Sittiche / Papageien	Abwechslung zwischen grünlastigem und blau/uv-lastigem Licht („eucalyptus Woodland“). Im Blätterdach des Waldes erhöhter UV-Anteil als am Boden.	wie oben	wie oben

Tabelle 39 (nach ENDLER 1993): Natürliche Lichtverhältnisse bei wildlebenden Hühnervögeln und Papageien.

7.3 Lichtverhältnisse im ursprünglichen Lebensraum bei als Wirtschafts- geflügel gehaltenen Vogelspezies

Das Haushuhn (O. Galliformes, F. Phasianidae) als Bodenbewohner stammt ursprünglich vom flugfähigen Roten Buschhuhn (*Gallus gallus*) ab, das als wildlebendes Kammhuhn (Bankiva-Huhn) in den Urwäldern Süd-Asiens beheimatet ist (SCHOLTYSSSEK 1979). Das grüne Blätterdach des Urwaldes sorgt für grünlastiges Licht, mit Abfall des Lichtspektrums in den kurz- und langwelligen Bereichen. Ebenso ist das UV-Licht nur minimal im Spektrum vertreten und wird außerdem vom Erdreich und Baumrinde absorbiert (ENDLER 1993). Das erklärt möglicherweise die Violett-Sensitivität des Haushuhnes und seine geringe

Empfindlichkeit im UVA-Bereich (< 380 nm), sowie die ursprüngliche braun-rote Gefiederfarbe, die wenig UV-Reflektivität zeigt. Das Aussenden von visuellen Reizen erfolgt im „Unterholzlicht“ durch achromatische Signale (GOMEZ und THÉRY 2004). Außerdem werden bei der Signalisierung langwellige Farben bevorzugt. Rot als Signalfarbe ist an den erhöhten Anteil langwelliger Strahlung im Licht angepasst und steht im Kontrast zu dem grünen Hintergrund (MIKLOSI et al. 2002). Zum Hintergrund kontrastreich erscheinende Farben spielen eine Schlüsselrolle in der Signalisierung und geben Anlass zur sozialen Kontaktaufnahme. Es hat sich gezeigt, dass bevorzugt vom Haushuhn Farben angepickt werden, die sich vom Hintergrund abheben und somit nicht im mittelwelligen, grünen Bereich liegen. Die angeborene Präferenz für farbige Objekte kann sich allerdings durch Erlernen und positive Assoziation mit dem Alter ändern (FISCHER et al. 1975a + b).

Die Lichtintensitäten im „Waldschatten“ (Begriff geprägt von ENDLER 1993), sind in der Mittagszeit um das zehnfache bis zwanzigfache geringer, als unter offenem Himmel. Sie liegen demnach in einer Größenordnung von 500 - 1.000 lx. Während der Dämmerungsphase zeigen Hühnervögel erhöhte Aktivität und Futteraufnahme. Die Erkennung von Artgenossen erfolgt besonders gut auf kurze Distanz (< 60 cm) unter weißem Licht und hoher Lichtintensität (77 lx, bzw. 100 clux), ist aber noch bei 5 clux vorhanden (D'EATH und STONE 1999). Hühnervögel halten sich bevorzugt unter einem Blätterdach auf, weil sie dadurch vor fliegenden Beutegreifern geschützt sind (WOOD-GUSH und DUNCAN 1976).

Puten (*O. Galliformes*, *F. Phasianidae*) stammen in ihrer ursprünglichen Form aus Mittel-/Nordamerika und wurden bereits bei ihrer Entdeckung um 1520 von den einheimischen Indianern als Haustier gehalten. Man unterscheidet heute noch zwischen vier Nordamerikanischen Putenformen (Florida, Eastern, Rio Grande und Merriams turkey), die Gebiete wie zum Beispiel Laub- oder Kieferwäldern, Buschwerk, offene Steppen und bis zu 3.000 m hohe Gebirge bewohnen. Ihre Anpassung reicht bis in extreme klimatische Verhältnisse. Die spektrale Strahlungsverteilung variiert je nach Lebensraum sehr stark und erschwert eine verallgemeinerte Aussage über die Schaffung optimaler Lichtbedingungen für Puten. Der Aufbau ihres visuellen Systems entspricht allerdings den der Hühner (HART

1999). Deshalb ist von ähnlichen Anforderungen hinsichtlich Lichtqualität und Quantität auszugehen.

Entenvögel (O. Anseriformes, F. Anatidae) sind weltweit vertreten und wurden vor Jahrtausenden bereits in Ägypten in Malereien abgebildet. Nach der Zusammenfassung von OESTER et al. 1997 stammt die Hausente (*Anas platyrhynchos*) aus dem asiatisch-europäischem und die Moschusente (*Cairina moschata*) aus dem südamerikanischen Raum. Gänse stammen hauptsächlich aus nordischen Gegenden (Tundra) und bewohnen gewässernahe und moorastige Gebiete. Die Hausgans (*Anas anas*) stammt von europäischen Graugänsen (*Anser anser*) ab. Die Lichtverhältnisse in den wassernahen, sumpfigen Gebieten unterscheiden sich von denen der hühnerartigen Vögel. Die spektrale energetische Verteilung des Lichtes ist in den blauwelligen/UV-Bereich verschoben und die Strahlungsintensität ist durch die Spiegelung an der Wasseroberfläche im Gegensatz zu den Waldgebieten erhöht (LYTHGOE 1979).

7.4 Visuelle Einschränkungen im natürlichen Lebensraum beim Wildvogel

Im Gegensatz zu dem unter menschlicher Obhut gehaltenen Ziervogel oder Wirtschaftsgeflügel, sind Wildvögel hinsichtlich der Auslastung ihrer visuellen Kapazitäten und Ausübung ihres arttypischen Verhaltens in unberührter Natur nicht eingeschränkt. Wildvögel erleben in diesen Gebieten ihre Umwelt unter natürlichen Lichtbedingungen. An die Grenzen ihrer visuellen Wahrnehmung stoßen sie jedoch, wenn sie mit der menschlichen Zivilisation und dessen „Technisierung der Umwelt“ in Berührung kommen. Diese „Berührung“ hat zur Folge, dass mittlerweile mehr Vögel durch die Technisierung, als durch die aktive Jagd von Menschenhand sterben. In den vergangenen Jahren entfiel der Anteil an verstorbenen Vögeln auf Helgoland auf 40 % zu Lasten der Umwelttechnisierung (HÜPPOP 2004).

Glasfassaden und große Fenster in den Bauten, wie beispielsweise bei Turnhallen, sind für den Vogel augenscheinlich nicht zu erkennen. Dies stellt ein großes Problem

dar, denn die Anzahl an Kollisionsopfern mit Fensterscheiben beläuft sich jährlich deutschlandweit auf bis zu 100.000, in Nordamerika liegt die geschätzte Zahl zwischen 100 Millionen bis 1 Milliarden (HÜPPOP 2004). Die weit verbreitete Anwendung von Aufklebern mit Vogelsilhouetten hat sich dabei als wirkungslos erwiesen. Um den Vogel optisch auf die Gefahr des Fensters aufmerksam zu machen sind zurzeit so genannte „Birdstripes“ in Verwendung. Hier handelt es sich um kontrastreiche, an das Fenster vertikal angebrachte Klebestreifen, die den Vogelschlag im Vergleich zu den Vogelsilhouetten auf 90 % reduzieren (ANONYM 2004). Somit haben sich die Birdstripes als probates Mittel zur Kollisionsvermeidung erwiesen, allerdings gelten sie aus architektonisch-ästhetischer Sicht als unzumutbar. Die Darstellung kontrastreicher Flächen, die den Vogel vor dem Fenster warnen, könnte durch die Ausnutzung der Ultraviolett-Sensitivität des Vogels erreicht werden. Dabei stützt sich die Überlegung auf die Anbringung von ultraviolett absorbierenden und reflektierenden Schichten am Glas, die für den Vogel sichtbar und warnend, für den Menschen zugleich unsichtbar und somit ästhetisch sind. Erste Anhaltspunkte für den warnenden Effekt ultraviolett-reflektiver Oberflächen liefert die Netzkonstruktion der Radspinne (*Aculepeira ceropegia*), welche beispielsweise von der Blaumeise (*Parus caeruleus*) gemieden wird (BUER und REGNER 2002, BRUCE et al. 2005). Schwierigkeiten in der Umsetzung ergeben sich aber aus den folgenden Gründen: Erstens ist die Ultraviolett-Sensitivität in der Vogelpopulation nicht gleichermaßen ausgeprägt (Greifvögel – VS / Singvögel – UVS). Zweitens mag die ultraviolette Farbe auf die Vögel unterschiedlich attraktiv bzw. abstoßend wirken, je nachdem, ob sie frugivor oder insektivor sind (BRUCE et al. 2005). Drittens ist ein ausreichende UV-Emission im Tageslicht nötig, um auf gewisse Distanz die Vögel bereits zu warnen und Viertens reicht eine alleinige UV-Reflektivität des Fensters als Kontrast nicht aus. Das Fenster muss neben der uv-reflektiven Musterung gleichzeitig – analog zur kontrastreichen uv-absorptiven Hintergrundvegetation der uv-reflektiven Spinnennetze (BRUCE et al. 2005) – angrenzende stark uv-absorptive Anteile besitzen.

Die Anwendung und Realisierung alternativer Energieformen, wie die Ausnutzung der Windenergie in Windkraftanlagen, ist zwar dem Klimaschutz zuträglich, beinhaltet aber gleichzeitig ein Gefährdungspotenzial für den Vogel. Aufgrund der geringen Zahl der Anlagen und der noch in der Erprobungsphase befindlichen Offshore-

Windkraftanlagen vor der Deutschen Küste beläuft sich die Zahl der Kollisionsopfer mit ca. 5.000 Vögeln pro Jahr deutlich unter der Zahl beim Vogelschlag (HÜPPOP 2004). Allerdings ist durch den geplanten Ausbau der Windkraftanlagen in nächster Zeit mit höheren Verlusten zu rechnen. In den USA sind Berichten zu Folge (Stand 2001) 15.000 funktionstüchtige Windturbinen im Einsatz, die jährlich 33.000 Vogelopfer fordern. In den nächsten Jahren sollen nach Angaben von HÜPPOP (2004) deutschlandweit 12.000 Turbinen errichtet werden. Somit ist mit einem starken Anstieg der Zahl der jährlichen Todesopfer zu rechnen. Besonders für nachts ziehende oder flugaktive Vögel stellen diese Anlagen ein großes Hindernis dar (COOPER und KELLY 2001). Daneben zählen Greifvögel, wie der Sperber, in Deutschland zu häufigen Todeskandidaten. Offensichtlich sind jagende und schnellfliegende Vögel neben den nächtlichen Migranten besonders betroffen. Untersuchungen in Bezug auf die Kollision und die damit verbundene Einschränkung in der visuellen Wahrnehmung der Gefahrenquelle sind bislang nicht durchgeführt worden. Erhöhtes Risiko besteht unter Nebelbedingungen und Staubaufwirbelungen, da durch die Lichtstreuung am Partikel die Sehschärfe und Detailerkennung sinkt (STRYBNY und SCHULZ 2004). Aufgrund der erhöhten Bewegungsdetektion vom Vogel (besonders beim Greifvogel ausgeprägt), ist von einer Wahrnehmung der sich bewegenden Rotorenblätter auszugehen. Diese Wahrnehmung kann allerdings bei kurzem Abstand des Vogels zum rotierenden Blatt stark abnehmen, da die retinale Bildprojektion vergrößert wird und sich dadurch schneller über die Netzhautfläche bewegt. Unter Dämmerlichtverhältnissen erfährt das visuelle System zudem eine Verlangsamung in seiner zeitlichen Bildwiedergabeeigenschaft und eine Herabsetzung seiner Kontrastwahrnehmung. Dieses erklärt möglicherweise die erhöhte Kollisionsrate für nachts flugaktive Vögel. Um die Zahl der Anflugopfer zu reduzieren könnten in Bezug auf eine erhöhte visuelle Perzeption die Rotorenblätter auf kurzer Distanz mittels chromatischer Kontrastierung und auf langer Distanz mittels achromatischer (Helligkeits-) Kontrastierung für den Vogel kenntlich gemacht werden. Nachts sollten die Rotoren in einer Lichtstärke leuchten, die die Vögel warnt aber nicht anlockt. Grelle Beleuchtung führt beim photosensitiven Vogel zu Schreck- und Fluchtreaktion (BRUDERER et al. 1999). Insgesamt sollten Windanlagen, Ölplattformen, Strommasten und Gebäude nur dezent ausgeleuchtet werden, um nächtlichen Kollisionsschaden am Vogel zu vermeiden (EVANS 2001).

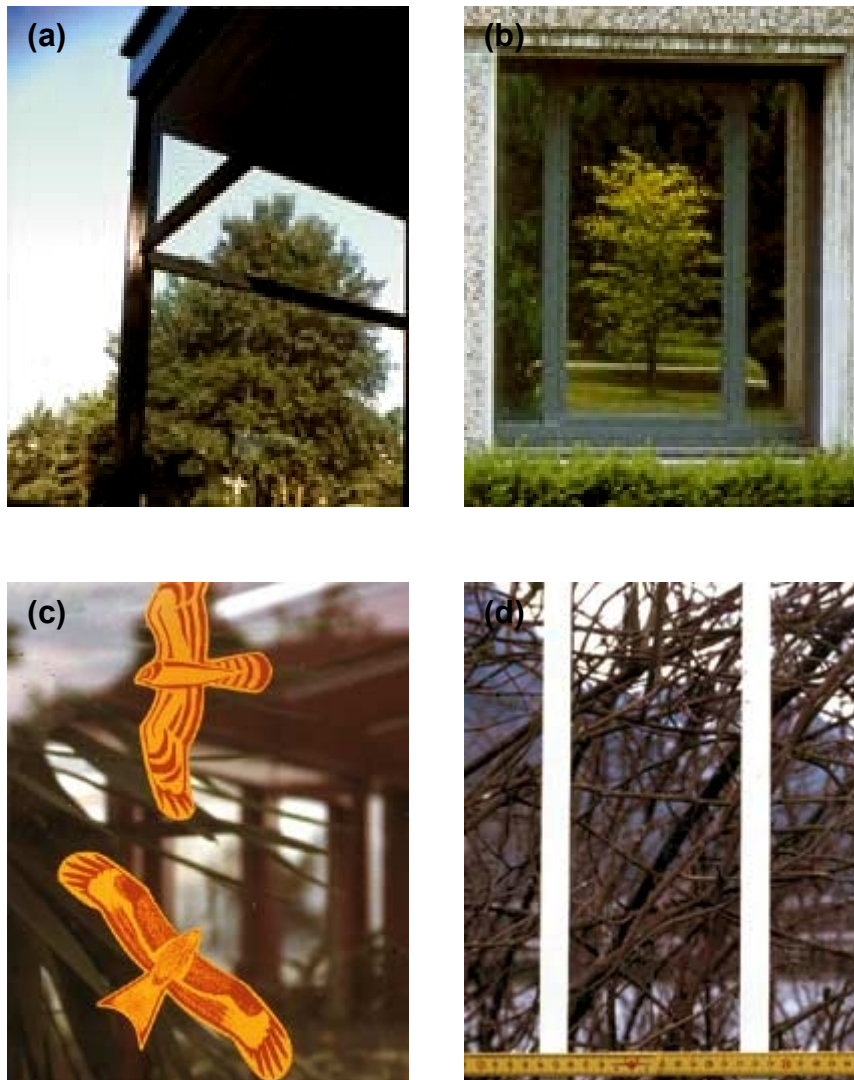


Abbildung 56 (aus www.windowcollisions.info): Gegenüberstellung der problematischen Glasflächen und mögliche Abhilfen, um Vogelschlag zu vermeiden. Oben befindliche Bilder zeigen, dass durch die Transparenz der Glasscheibe die dahinter liegende Vegetation ungetrübt sichtbar ist (a) und dass durch Spiegelung an der Scheibe eine einladende Natur für den Vogel vorgetäuscht wird (b). Das Anbringen von kontrastreichen Vogelsilhouetten (c) und Birdstrips (d) bietet einen gewissen Schutz vor dem Anfliegen durch den Vogel.

8 HALTUNG VON VÖGELN UNTER KUNSTLICHTBEDINGUNGEN

8.1 Gesetzeslage in Europa

Die Haltungsbedingungen von Vögeln in Bezug auf das Lichtmanagement werden in einigen Gesetzen, Verordnungen und Richtlinien, bzw. Empfehlungen festgelegt. Das Deutsche Tierschutzgesetz als oberstes Gesetz vertritt den Grundsatz, dass *„aus der Verantwortung des Menschen für das Tier als Mitgeschöpf dessen Leben und Wohlbefinden zu schützen“* sei. Niemand darf *„einem Tier ohne vernünftigen Grund Schmerzen, Leiden oder Schäden zufügen“* (§1 TSchG in der Fassung vom 25.05.1998). Die Betreuung und Haltung von Tieren wird unter §2 festgesetzt, wonach jeder, der ein *„Tier hält, betreut oder zu betreuen hatdas Tier seiner Art und seinen Bedürfnissen entsprechend angemessen ernähren, pflegen und verhaltensgerecht unterbringen...muss und über die...erforderlichen Kenntnisse und Fähigkeiten verfügen muss.“* Die Anforderungen an die Lichtparameter werden in der Tierschutz-Nutztierhaltungsverordnung (TierSchNutzV) konkreter erläutert. Diese Gesetzgebung (Fassung vom Oktober 2001) regelt unter Abschnitt 4 die *„Allgemeine Anforderung an Überwachung, Fütterung und Pflege“* für die Legehennen. Es wird festgelegt (Punkt 5 und 6), dass die vorhandenen *„Beleuchtungs-, Lüftungs- und Versorgungseinheiten mindestens einmal täglich .. auf ihre Funktionsfähigkeit überprüft werden.. und .. festgestellte Mängel unverzüglich abgestellt werden oder andere Vorkehrungen zum Schutz der Gesundheit der Tiere getroffen werden.“* Der Abschnitt zur Regelung der Beleuchtung im Stall von Legehennen findet sich unter Punkt 3 wieder. Unter den §§ 13 und 14 wird festgelegt, dass ein Gebäude so beleuchtet sein muss, dass sich die Tiere untereinander erkennen, und von den betreuenden Personen in Augenschein genommen werden können. Allerdings bleiben konkrete Lux- oder Strahlenstärkeangaben unerwähnt. Gebäude, die nach dem 13. März 2002 in Betrieb genommen werden, müssen zusätzlich mit Lichtöffnungen versehen sein, die Tageslichteinfall für 3 % der Stallgrundfläche realisieren. Ist dieses bautechnisch nicht möglich, müssen in Absprache mit der zuständigen Behörde ersatzweise Tageslicht emittierenden Kunstlichtquellen angebracht werden. Während der Nacht ist die Beleuchtungsdauer für mindestens 8 Stunden zu unterbrechen und darf 0,5 Lux nicht überschreiten. Außerdem ist es

notwendig eine Dämmerlichtphase einzuleiten. Die Anforderungen an Stalleinrichtungen und Haltungsbedingungen von Broilern, Puten, Gänsen, Enten und Straußenvögel (Strauße, Nandu, Emu) werden konkreter in den EU-Empfehlungen und den Europäischen Übereinkommen zum Schutz von Tieren in landwirtschaftlichen Tierhaltungen abgehandelt (zusammengefasst unter Tabelle 40). In der EG-Richtlinie zur „Festlegung von Mindestanforderung zum Schutz für Legehennen 1999“ wird die Lichtintensität mit mindestens 20 Lux angegeben. Weiterhin bestehen Gutachten im Auftrag des BMELF / BMVEL in Anlehnung an den §2 TSchG. In diesem Gutachten werden wichtige Erkenntnisse, Beobachtungen und Forschungsarbeiten in Zusammenhang mit dem Sozial- und Brutverhalten und den sich daraus ergebenden Haltungsansprüche für die Vögel berücksichtigt. Diese Gutachten beschreiben zwar Mindestanforderungen (Tabelle 41), sind jedoch bei Verstoß als tierschutzwidrig anzusehen.

Darüber hinaus existieren Haltungsempfehlungen von Zuchtverbänden und verbindliche Richtlinien der Aufzuchtbetriebe. Die „Verbindliche Richtlinien für die Aufzucht von Wiesenhofhähnchen (Aug. 2003)“ richten sich beispielsweise nach den gesetzlichen Mindestvorgaben, setzen aber in Bezug auf das Management im Stall zum Wohlbefinden der Tiere noch höhere Maßstäbe an. Hier wird allerdings eine nächtliche Notbeleuchtung von 2 lx toleriert, die sich nicht mit den gesetzlichen Vorgaben bei < 0,5 lx für die Hennenhaltung deckt. Im Hinblick auf die Beleuchtung erfahren die Richtlinien im Vergleich zu den gesetzlichen Vorgaben ansonsten keine veränderte Reglementierung. Analog zu der EU-Empfehlung in Bezug auf Haushühner wird beim Einfangen von Broilern der Einsatz von blauem Licht oder einer verringerten Lichtintensität empfohlen. Es soll dadurch gewährleistet werden, dass sich die Tiere ruhig verhalten und sich das Verletzungsrisiko minimiert. Beim Einstellen der Tiere kann zur Akklimatisierung in den ersten 2 - 3 Tagen Dauerlicht (23L) eingesetzt werden.

Tabelle 40: Übersicht über die Empfehlungen der EU zur Haltung von bestimmten Vögeln im Hinblick auf die Beleuchtung.

Europäisches Übereinkommen zum Schutz von Tieren in landwirtschaftlichen Tierhaltungen:	Lichtquelle	Lichtintensität / Beleuchtungsregime	Sonstige relevante Punkte in Bezug auf die Beleuchtung
Empfehlung in Bezug auf Haushühner der Art <i>Gallus gallus</i> , 1995	Kunstlicht + natürliche Lichtquelle, gleichmäßige Verteilung des Lichtes im Raum;	Mind. 20 Lux ununterbrochene Dunkelperiode, als Richtwert etwa ein Drittel des Tages Dämmerlichtphase gewährleisten	Beschreibt Gebrauch vom Photometer Zusatzbestimmung für Jungmastgeflügel: Tageslicht ab erster Lebensstd. anbieten†
Empfehlungen in Bezug auf Puten (<i>Meleagris gallopova ssp.</i>) Fassung vom 21. Juni 2001	Kunstlicht Tageslichteinfall nicht eindeutig vorgeschrieben (?) UV-Licht: zur Beseitigung von Pickproblemen ^o	Mind. 10 Lux Bei Tieren mit gekürzten Schnäbeln*: hellere Beleuchtung 8 Stunden Dunkelperiode als Richtwert, 4 Stunden dürfen nicht unterschritten werden Dämmerlichtphase gewährleisten	Jungputen sollten Erfahrung mit Tageslicht machen können Die Haltung der Tiere bei einer Lichtstärke ermöglichen, die sich nicht nachteilig auf ein normales Verhalten und die physiologischen Funktionen auswirken
Empfehlung in Bezug auf Hausgänse (<i>Anser anser f. domesticus, Anser cygnoides f. domesticus</i>) und ihre Kreuzungen, 1999	Tageslicht	Tageslicht / Kunstlicht hat 24Std-Rhythmus zu folgen Ununterbrochene Dunkelphase (s.o.) Dämmerlichtphase gewährleisten	Zugang nach Draußen Längere Stallhaltung abzulehnen

<p>Empfehlung in Bezug auf Moschusenten (Cairina moschata) und Hybriden von Moschusenten und Peckingenenten (Anas platyrhynchos), 1999</p>	<p>Im Stall ohne Zugang nach Draußen: Kunstlicht mit Tageslichteinfall, gleichmäßige Verteilung des Lichtes</p>	<p>Analog Hausgänse</p>	<p>Zugang nach Draußen empfohlen</p>
<p>Empfehlung in Bezug auf Pekingenten (Anas platyrhynchos), 1999</p>	<p>Tageslicht</p>	<p>Analog Hausgänse</p>	
<p>Empfehlung für die Haltung von Straußenvögeln (Strauße, Emus und Nandus), April 1997</p>	<p>Tageslicht (Haltung im Freien) Bei vorübergehender Stallhaltung: Kunstlicht mit Tageslichtcharakter + Tageslichteinfall</p>	<p>- 10-12 Stunden Hellphase (Tagesrhythmus)</p>	<p>Betriebe dürfen sich nur in Gebieten befinden, wo Freilandhaltung zu jeder Jahreszeit möglich ist; Keine ständige Stallhaltung</p>

‡ dient der Aktivitätsanregung; *wird u.a. beim Management von gehäuft auftretenden Pickverletzungen empfohlen

*Schnabelkürzen nur unter strenger Indikation, wenn keine anderen Maßnahmen Erfolg bringen.

Vogelart	Licht- quelle	Beleuchtung	Besonder- heiten	Empfehlung	Quelle
Körner- fresser ¹	Kunstlicht entspr. dem Tageslicht	Min: 8 Stunden Max: 14 Stunden Tag / Nacht- rhythmus Intensität:?	Anpassen an die Jahreszeit	Haltung in Außenvoliere mit zusätzl. frostfreiem Schutzraum	Gutachten über die Mindest- anforderungen an die Haltung v. Kleinvögeln, 1996
Papageien ²	s. o.	Min + Max: 12 Std Intensität:?	-	s.o, Volieren- haltung	Mindestanfor- derungen an die Haltung v. Papageien, 1995
Weich- fresser ³	-	Min: 10 Std Min. Nachtlänge: 6 Std. Intensität: >200 lx Tag/Nachtrhythm. auch an Feiertagen	Entzug von direkter Sonnen- lichtein- strahlung sicherstellen	Haltung in Außenvoliere mit zusätzl. frostfreiem Schutzraum; *	Mindestanfor- derungen an die Haltung v. artgeschütz. Weichfresser- arten, 2000 Umsetzung von Art. 4(2)b) der EG-VO 338/97
Greifvögel/ Eulen ⁴	Keine Anforderungen – ergibt sich aus der Haltungsart: Natürliches Tageslicht		-	Volieren oder Flugdraht- anlagen mit Witterungs- schutz	Mindestanfor- derungen an die Haltung von Greifvögeln und Eulen vom 10. Jan. 1995
Strauße	Kunstlicht Tageslicht	10 Stunden Kunstlicht, Stall mit ausreichend Tageslichteinfall	Fensterlose Ställe abzulehnen; nicht > 10 Tage ge- schlossen halten	Gehege mit Rückzugs- möglichkeit (Stall)	Mindestanfor- derungen an die Haltung von Straußen- vögeln, außer Kiwis 1994 / 1996

Tabelle 41: Mindestanforderungen an das Kunstlicht nach den Gutachten vom Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. (Erklärung der Zeichen: nächste Seite)

¹Aufgeführt werden Lerchen, Prachtfinken, Witwenvögel, Bartstrichweber, Sperlinge, Edelfinken und Gimpel, Ammern, Kardinäle, Kernknacker, Kronfinken, Kubafinken; ²Sittiche, Kurzschwänzige Papageien, Aras, Loris und andere nektartrinkende Arten; ³Augenbrauenhäherling, *Sonnenvogel / chin. Nachtigall (*Leiothrix lutea*), *Beo (*Sonnenexponierter Standort mit Sonnenschutz); ⁴Ordnung Greifvögel (*Falconiformes*), mit den Familien Neuweltgeier (*Cathartidae*), Fischadler (*Pandionidae*), Greife (*Accipitridae*), Sekretäre (*Sagittariidae*) und Falken (*Falconidae*) sowie der Ordnung Eulen (*Strigiformes*) einschließlich der Schleiereulen.

Im Ziervogelbereich gibt die Tierärztliche Vereinigung für Tierschutz e.V. (TVT) Checklisten zur Überprüfung der Haltungsbedingungen im Zoofachhandel heraus (Stand: 2000). Besonders der Standort des Käfigs, die Käfigart, die Beleuchtung und der Transport sollen anhand dieser Liste überprüft werden. Kritische Fragestellungen sind auch in Bezug auf die Schaufensterhaltung vorhanden. Wichtige tierschutzrelevante Aspekte in Zusammenhang mit dem Licht und der Haltung von Ziervögeln, die von der TVT angesprochen werden, sind:

- Käfige, dessen Gitterstäbe mit weißen Überzügen versehen sind, gelten als tierschutzwidriges Zubehör. Grund dafür ist ein auftretender Blendeffekt.
- Die Vogelbehausung darf nur von einer Seite einsehbar sein.
- Kunstlichtbeleuchtung über 12 Stunden muss auch am Wochenende und an Feiertagen gewährleistet sein.
- Dämmerungsphasen zur Einleitung der Dunkelheit müssen eingesetzt werden.
- Nachts muss eine Orientierungslampe vorhanden sein.
- Das Kunstlicht muss über ein ausgewogenes Spektrum mit UVA und UVB-Anteil verfügen.
- Der Gebrauch von Leuchtstoffröhren sollte unter EVG-Betrieb erfolgen.
- Bei Wachteln ist eine Lichtintensitätsreduzierung ratsam, da diese auf andere Artgenossen aggressiv reagieren können.
- Schaufensterhaltung ist generell abzulehnen und ist nur unter Einhaltung besonderer Vorschriften zulässig.

Dieser gekürzte Abriss aus den Empfehlungen der TVT zur Haltung von Ziervögeln im Zoofachhandel zeigt, dass hier auf die korrekte Anwendung der Lichtlänge, der Dunkelperiode und der Lampenbetrieb zur Vermeidung eines Flackereffekts wert gelegt

wird. Weniger Beachtung findet hier allerdings Lichtqualität. Konkrete Angaben zum Lichtspektrum mit anteiligem UVA- und UVB-Gehalt, sowie die notwendige Überprüfung dieser Spektren in beispielsweise halb-jährlichen Abständen bei der Kunstlichtbeleuchtung, fehlen.

Das Österreichische Tierschutzgesetz (Fassung vom 17ten September 2004) vereinigt in seinem §4 (Besondere Anforderungen an die Haltung von Vögeln) Absatz 4 knapp die lichtbezogenen Anforderungen bei der Haltung von Vögeln. In diesem Absatz heißt es: *„In Räumen ist für einen ausreichenden Tageslichteinfall oder ein flimmerfreies Kunstlicht entsprechend dem Lichtspektrum des natürlichen Sonnenlichtes zu sorgen. Die Beleuchtungsdauer richtet sich nach den spezifischen Ansprüchen der Vogelart und der Jahreszeit. Ist eine künstliche Beleuchtung erforderlich, muss sie zwischen acht Stunden (Minimum) und 14 Stunden (Maximum) pro Tag liegen. Der Tag-Nacht-Rhythmus ist einzuhalten.“*

Richtlinien weiterer benachbarter Staaten und Übersee zeigen Abweichungen zur deutschen Gesetzgebung in Bezug auf die Festlegung des Lichtmanagements beim Wirtschaftsgeflügel (Vergleiche dazu Tabelle 40 und 41). Anforderungen zur gewerbsmäßigen Haltung von Wachteln (*Coturnix japonica*) zur Eier- und Fleischproduktion werden beispielsweise unter der Schweizer Richtlinien 800.111.15 (herausgegeben vom Bundesamt für Veterinärwesen) geregelt. Die Richtlinie gibt an, dass bei Neu- oder Umbauten natürliches Tageslicht den Stall beleuchten und die Lichtintensität auf Höhe der Tiere mindestens 15 lx betragen muss. Intermittierende Lichtprogramme sind nach dieser Richtlinie unzulässig. Die Schweizer Richtlinie 800.111.16 zur Straußenhaltung schreibt eine Helligkeit im Stall vor, die nicht wesentlich geringer sein darf als das Tageslicht im Freien. 16 Stunden pro Tag dürfen dabei nicht überschritten werden. Außerdem müssen ab der neunten Lebenswoche Jungtiere permanent Zugang zu einer Weide erhalten. In Neuseeland wird hingegen für die Legehennenhaltung (Animal Welfare (Layer Hens) Code of Welfare 2005 *A code of welfare issued under the Animal Welfare Act 1999*) hinsichtlich der Lichtintensität gegenüber den Deutschen bzw. EU-weiten Standards eine niedrigere Mindestlichtintensitäten festgelegt. Nach dieser Richtlinie sind bereits 5 lx in der Aufzuchtperiode von Legehennen zulässig. Allerdings muss bei der täglichen Inspektion die Lichtintensität erhöht (auf 10 lx) und danach unverzüglich auf die vorherige Intensität

wieder eingestellt werden. Im Kükenstadium soll nach dem Schlupf die Beleuchtungsstärke auf mindestens 20 lx aufgesetzt werden, bis die Eingewöhnungsphase abgeschlossen ist.

In diesem Kapitel wird deutlich, dass die Gesetzestexte auf qualitative Lichtattribute („Tageslichtcharakter“) nur bedingt eingehen und Luxzahlen festgelegt wurden, die aus wissenschaftlicher Sicht für die Haltung von Wirtschaftsgeflügel nicht begründbar sind. Die geforderte hohe Lichtintensität ist lediglich als Empfehlung vorhanden und nicht rechtsverbindlich.

8.2 Hobbyhaltung und Haltungsbedingungen

Unter dem Sammelbegriff “Ziervogel” werden Vogelarten gezählt, die unter häuslicher Obhut des Menschen gehalten werden und nicht zur Lebensmittelgewinnung dienen (KUMMERFELD 1997). Sie stellen eine Kategorie dar, die sich zunehmender Beliebtheit erfreut, unter anderem, da sie vermeintlich “leicht zu Handhaben” und bei den kleinen Ziervögeln (< 100g KM) in der Regel preisgünstig zu erwerben sind. Allerdings ist man sich größtenteils nicht über das arttypische Verhalten und der vom Vogel verwendeten Kommunikationskanäle bewusst. Dazu zählt beispielsweise die Kommunikation mit anderen Partnervögeln in dem für den Menschen unsichtbaren UV-Spektrum. Darüber hinaus ist das Signal nur aussagekräftig wenn es im Kontrast zum Hintergrund steht, der die natürliche und ursprüngliche Umgebung des Vogels widerspiegelt (HASTAD et al. 2005b). Hohe Ansprüche stellt eben diese Gestaltung einer vogelspezifischen, natürlichen, photopischen Umwelt dar, die nicht nur die Kenntnisse über das visuelle System des Vogels, sondern auch über sein Umfeld und seine Verhaltensweisen mit berücksichtigt. Empfohlen wird daher, dass die vielseitigen Verhaltensmuster und die biologischen, arttypischen Eigenschaften bei der Haltung von Ziervogel gewährleistet werden, da ansonsten Langzeitschäden am Tier geäußert durch Verhaltensstörungen (“Rupfer“) auftreten können (KUMMERFELD 1997). Die Aufklärung der Vogelbesitzer über die Haltungsbedingungen und die Ansprüche ihrer Vögel muss in erster Linie von fach- und sachkundigen Züchtern bzw. Zoofachverkäufern durchgeführt werden.

Die konventionellen Haltungsformen für Ziervögel gestalten sich wie folgt:

- Stubenkäfig mit Freiflug (Sittiche, Kleinpapageien, Finkenvögel): Mindestmaß (L x H x B): 80 x 40 x 40 cm / gefordert: 160 x 80 x 80 cm für 1 – 2 Paar Finken, Wellensittich oder Agaporniden
- Größere Stubenkäfige bei Dauerhaltung (so genannte “Flugkäfige”)
- Zimmervolieren (Großpapageien): Mindestmaß (L x H x B): 3 x 1 x 2 m / gefordert: mindestens 4 m Länge und 2,5 m Höhe zur Ausübung von Flugverhalten. Für die Dauerhaltung nach Kummerfeld 1997 abzulehnen.
- Papageienzimmer
- Außenvolieren: nach oben offene Voliere, teilüberdacht mit heizbarem Schutzraum: Mindestmaß für 1 Paar Graupapageien oder Amazonen (L x H x B): 4 x 2 x 2 m / gefordert: mindestens 3 m Höhe

Eine als artgemäß angesehene Haltung darf dem Vogel den Zugang zum Sonnenlicht nicht verwehren. Der Standort sollte so gewählt sein, dass ein Sonnen- und Schattenplatz vorhanden ist. Durch die Hitzeentwicklung direkt hinter eines Süd- oder Westfensters sollte von einer fensternahen Anbringung des Käfigs / Voliere abgesehen werden. Die Unterbringung in fensterlose Räume ist nicht als vogelgerecht anzusehen (KUMMERFELD 1997).

Gehege oder Volierenabsperren sollten für flugaktive Vögel aus Gitter und nicht aus Glasscheiben beschaffen sein. Dieses bietet Vorteile für das Raumklima und das Verletzungsrisiko des Vogels durch Anfliegen an die Glasscheibe wird verhindert. Neuzukäufe in Glasvolieren müssen sorgfältig an die Scheiben gewöhnt werden. Durch Bemalen können sie beispielsweise sichtbar gemacht werden (JANTSCHKE 1997).

Die private Vogelhaltung orientiert sich grundsätzlich an den Empfehlungen aus den Mindestanforderungen für die Haltung von Ziervögeln. Allerdings sind die Haltungsbedingungen unter Kunstlicht und die mögliche Auswirkung beim Vogel bislang nicht dargestellt worden. Im Rahmen der Dissertation erfolgte im Sommer 2005 eine für diese Studie angefertigte Umfrage an der Klinik für Vögel in Oberschleißheim, LMU, Leiter: Prof. Dr. Rüdiger Korb (Fragebogen: siehe Material und Methoden, Kapitel 2). Dabei wurden 52 Patientenbesitzer zu der Unterbringungsart und dem Licht-

management ihrer Ziervögel befragt. Die Auswertung des Fragebogens stellt sich folgendermaßen anteilig dar:

- Großpapageien (12 Befragte)

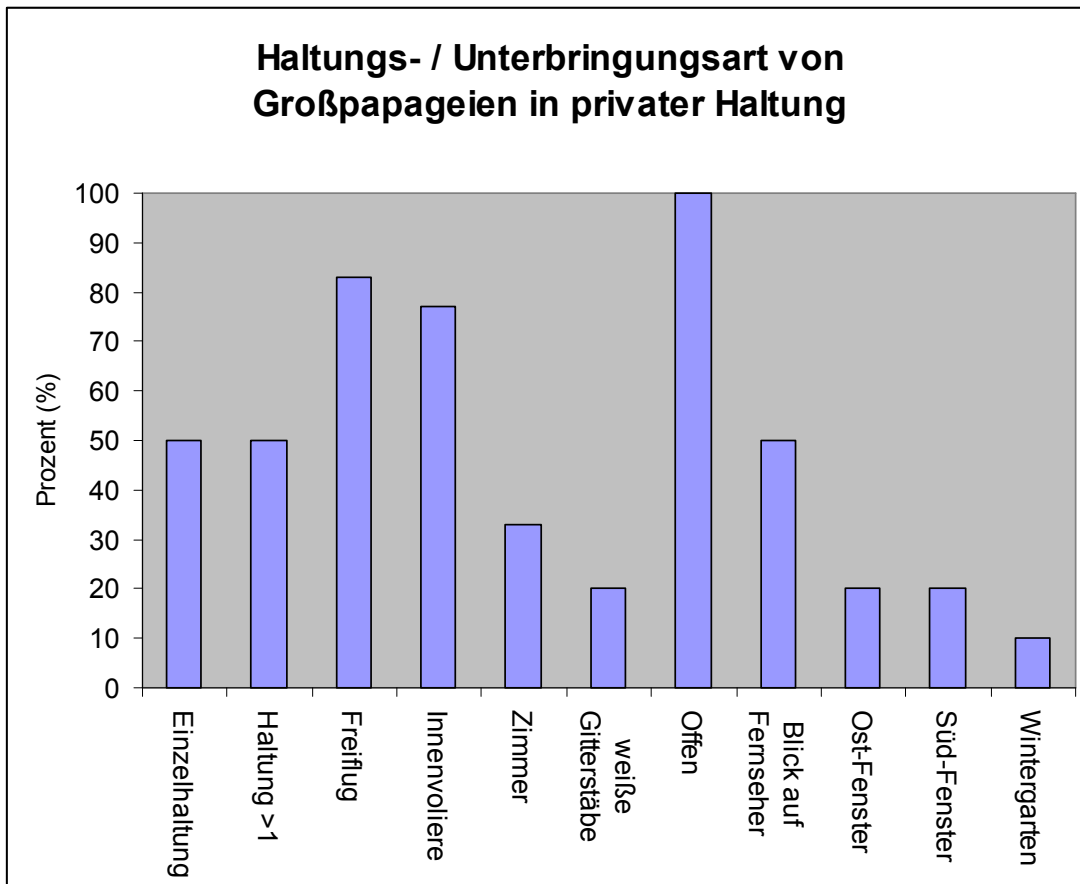


Abbildung 57: Darstellung der Unterbringung von Großpapageien in privater Haltung. Die ersten beiden Positionen beziehen sich auf die Haltung eines Einzeltieres oder mehrerer Tieren (>1), die nächsten 3 auf die Haltungsart (Freiflug ja/nein; Innenvoliere, oder frei in einem Papageienzimmer). Die Frage nach den weißen Gitterstäben ergab sich aus den Empfehlungen der Tierärztlichen Vereinigung für Tierschutz e.V. Sie gelten als tierschutzwidrig. Neben der Frage nach einer „offenen“ Käfigkonstruktion (d. h. von allen Seiten einsehbar) wurde auch im Fragebogen nach dem Standort des Käfigs gefragt (hier angegeben: Blick auf Fernseher vorhanden, Ost-Fenster, Süd-Fenster und Wintergarten)

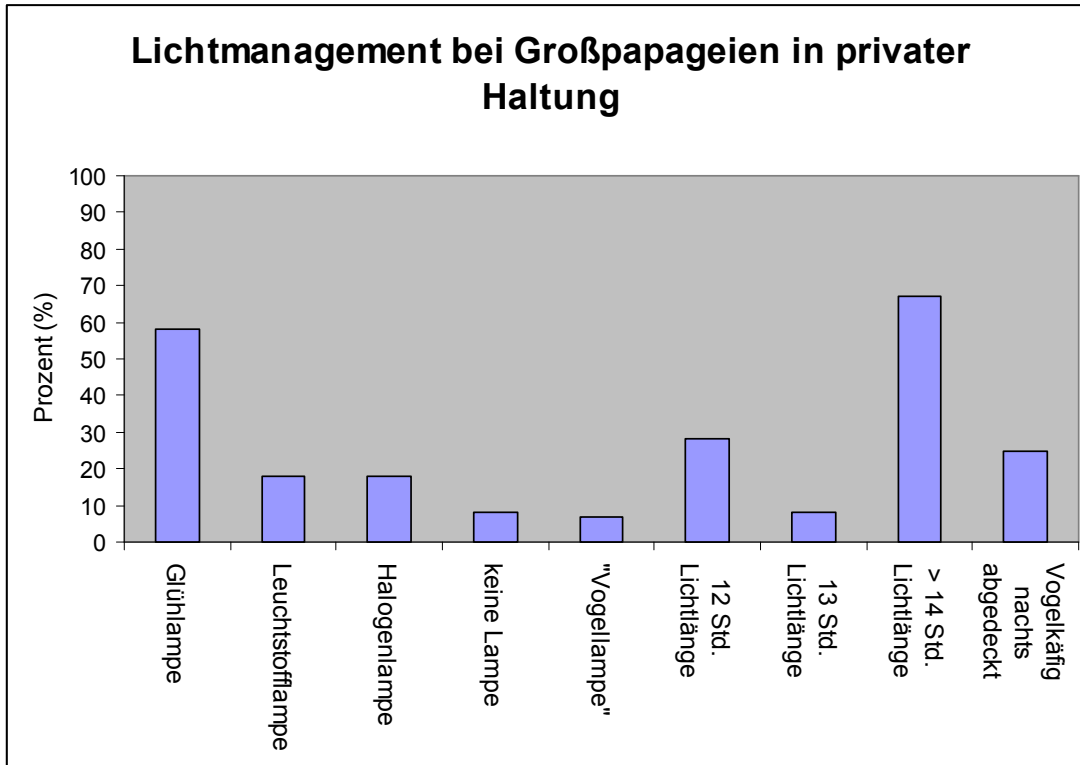


Abbildung 58: Darstellung der Beleuchtungsart und Lichtlänge bei Großpapageien in privater Haltung. Neben den gebräuchlichen Lampentypen im Haushalt wurde auch nach dem Gebrauch einer so genannten Vogellampe gefragt (Position 1 bis 5). Die Lichtlänge richtet sich nach der natürlichen und liegt idealerweise bei 12 Stunden pro Tag für tropische Vögel. Längere Lichtlängen gelten als tierschutzwidrig (Position 6 bis 8). Längere Lichtlängen sind nur vertretbar, wenn der Vogelkäfig mit einem lichtundurchlässigen Tuch am Abend abgedeckt wird (Pos. 9).

Großpapageien werden in der Hälfte der Fälle (6 von 12 Befragten) noch einzeln gehalten. Am häufigsten ist die Variante Käfig bzw. Volierenhaltung mit Freiflug in der Wohnung vertreten. Die Haltung in einer Außenvoliere wurde nicht angegeben. Die Volieren sind so konstruiert, dass sie von allen Seiten (außer manchmal von oben oder unten bedeckt) zugänglich („offen“) sind. Die Haltung in tierschutzwidrigen runden Käfigen, die keine Rückzugsmöglichkeit für das Tier gewährleisten, erfolgte nicht (Auswertung grafisch nicht dargestellt). Allerdings wurde in 18% der Fälle angegeben, dass nach TVT tierschutzwidrige, weiße Gitterstäbe am Käfig angebracht sind. Die häufigste Beleuchtungsart stellt immer noch die Glühbirne dar, lediglich einer von 12 Befragten setzt für seinen Großpapagei eine so genannte Vogellampe (Bird Lamp von

Arcadia) ein. Die Lichtlänge richtet sich bei der Haltung der Papageien an den Helligkeitsphasen der Besitzer und liegt durchschnittlich bei über 14 Stunden Licht pro Tag. In den Wintermonaten liegt die Länge der Kunstlichtbeleuchtung im Schnitt bei 4 Stunden. Auffällig ist nach Auswertung dieses Fragebogens auch, dass der Standort für den Vogelkäfig/Voliere mit Blickfeld auf den Fernseher in über 50 % der Fälle liegt.

- Kleine Ziervögel (< 100g, 40 Befragte):

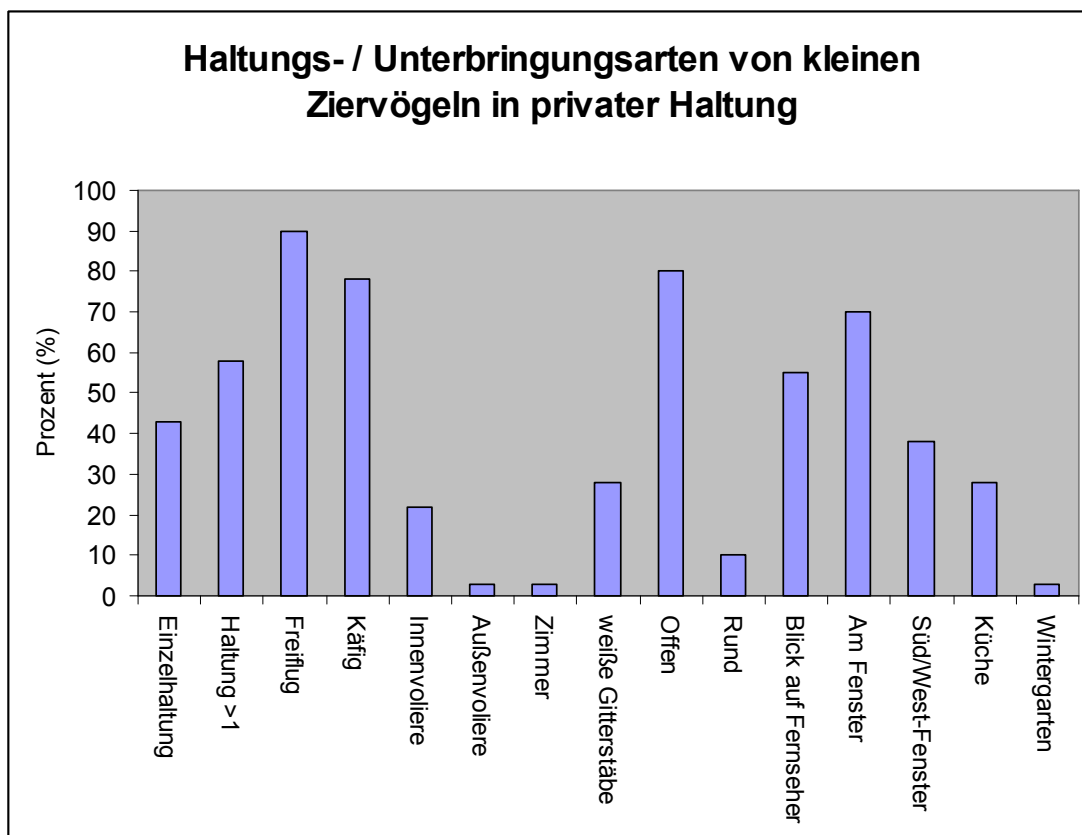


Abbildung 59: Relative Darstellung der Unterbringung von kleinen Ziervögeln in privater Haltung. Aufteilung der Positionen analog Abb. 57. Hier zusätzlich angegeben die Käfighaltung, die Haltung in einer Außenvoliere, die runde Käfigkonstruktion (Position 9) und der Käfigstandort „Küche“.

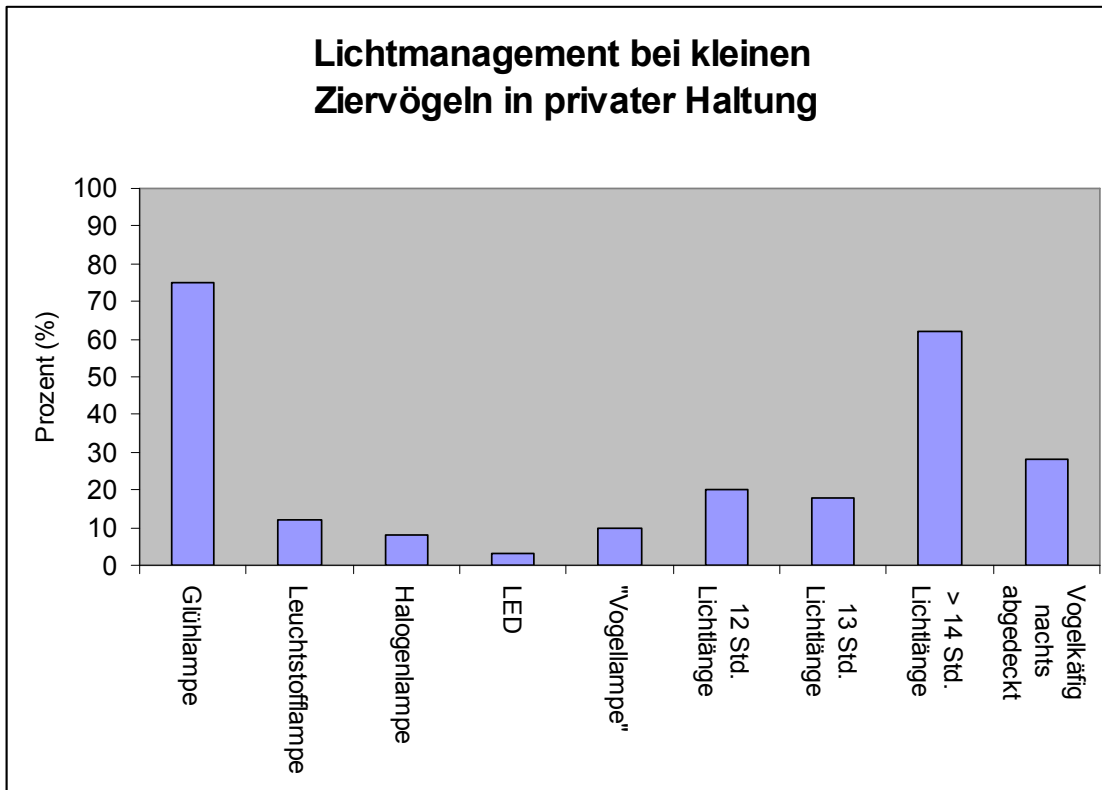


Abbildung 60: Relative Darstellung der Beleuchtungsart und Lichtlänge bei kleinen Ziervögeln in privater Haltung. Erklärung analog Abb. 58. Bei der Frage nach der Lichtquelle im Raum wurden auch LEDs angegeben.

Die Auswertung des Fragebogens zur Haltung von kleinen Ziervögeln zeigt, dass von 40 Befragten 17 ihren Vogel einzeln halten. Der Hauptanteil entfiel dabei auf die Wellensittiche, wobei die einzigen 2 angegebenen Kanarienvögel ebenfalls einzeln gehalten wurden. Die gebräuchlichste Haltungsart ist die Käfighaltung mit Freiflug. Die Küche dient dabei als beliebtester Käfigstandort. Ein tageszeitlich begrenzter Standortwechsel erfolgt im Sommer vom Zimmer auf den Balkon bzw. Terrasse. 1 befragte Person von 40 hält eine Gruppe von Ziervögeln in einer Außenvoliere, die nicht mit Kunstlicht zusätzlich beleuchtet wird. Über 50 % der Befragten richten den Standort des Käfigs so aus, dass die Vögel den Fernseher im Blickfeld haben. Bei der Frage nach möglichen Auswirkungen auf das Verhalten der Vögel unter Bildschirmbetrachtung wurden keine negativen Effekte angemerkt. Der Fensterplatz stellt ebenfalls einen beliebten Ort zur Käfigaufstellung dar (in der Abb. 59 sind die Fensterseiten Süd und West anteilig an dem Fensterstandort berechnet). Ähnlich wie bei den Großpapageien

werden vorwiegend Glühlampen zur Raumbelichtung eingesetzt. 4 Personen gaben an, dass sie spezielle Vogellampen verwenden: zum einen die Arcadia Birdlamp und zum anderen die Lumilux-Biolux von Osram. Weiterhin sind bei 3 Personen orangefarbene Salzsteinlampen in Gebrauch, die sich nach Angaben der Besitzer beruhigend und positiv auf ihren Vogel auswirken. Rotlichtlampen (Infrarotstrahler) werden vereinzelt bei Erkrankung der Tiere über eine begrenzte Zeitdauer verwendet. Entgegen der Annahme ist der Gebrauch von Aquariumslampen und Reptilienlampen beim Ziervogel nicht üblich. Wie bei den Großpapageien ist die „Tageslichtlänge“ überwiegend an den Tag- und Nachtrhythmus des Menschen angeglichen (bis zu 22:00 / 23:00 Licht), die je nach Jahreszeit eine Kunstlichtbeleuchtung zwischen 3 und 5 Stunden pro Tag vorsieht.

8.3 Haltung in Landwirtschaftsbetrieben

Die Haltungssysteme in Landwirtschaftsbetrieben weicht von der Ziervogel und Zoovogelhaltung hinsichtlich der Tierdichte und Gestaltung der Stallfläche stark ab. Bei der Legehennenhaltung unterscheidet man zwischen konventionellen und alternativen Haltungsformen. Als konventionell gilt die (Batterie-)Käfighaltung, die allerdings ab 2007 in Deutschland und ab 2013 EU-weit abgeschafft werden soll. Alternative Haltungssysteme stellen die Volierenhaltung, Bodenhaltung und Freilandhaltung dar. Die unterschiedlichen Haltungssysteme bedürfen einer angepassten Beleuchtung. Die Käfighaltung mit 2 - 3 übereinander liegenden Reihen stellt eine Problematik dar, wenn Licht nur von einer Lichtquelle oben an der Decke ausgestrahlt wird. Hennen in den unteren Abteilungen erhalten andere Lichtintensitäten und auch eine veränderte Lichtqualität gegenüber jenen in den oberen Etagen. In den alternativen Haltungssystemen, die grundsätzlich mit Einstreu ausgestattet sind, muss die Staubentwicklung und die daraus resultierende Lichtstreuung berücksichtigt werden. Besonders kurzwellige Strahlung (u. a. UV-Licht) kann dabei durch Streuung rasch an Intensität verlieren, um dann nur noch in - physiologisch betrachtet - suboptimaler Dosis auf das Tier treffen. Wie bereits aus den Gesetzestexten zu entnehmen war, sind die Lichtintensitäten äußerst gering auf Augenhöhe der Hühnervögel (bei ca. 20 lx)

angesetzt. Die geforderten Öffnungen für das Tageslicht, das mindestens 3 % der Stallgrundfläche annehmen soll, lassen allerdings an diesen Stellen im Stall die Lichtintensität stark ansteigen (200 - 1.000 lx). Probleme treten in der Ungleichmäßigkeit dieser Lichtverteilung auf, da es an den Sonnenstellen zum Sonnenbaden und "Overcrowding" der Tiere kommt. Dieses hat zur Folge, dass Stellen im Stall überbesetzt und andere unterbesetzt sind. Dabei werden die Tiere erdrückt, verhalten sich aggressiv und es entstehen so genannte Litterspots, die als besonders unhygienisch anzusehen sind und die einen erhöhten Anteil an Ammoniakdämpfen aussenden (GÜNTHER 2001). Das Kunstlicht und Tageslicht muss daher im Stall gleichmäßig in seinem Spektrum und Intensität sein. Die Broiler- und Mastputenhaltung erfolgt meistens in Stall-Bodenhaltung, analog jener gerade für die Hennen beschriebenen Form. Wintergärten, als zusätzlicher Aufenthaltsort zum Stall, sind in einigen Betrieben vorhanden. Auch Entenmastbetriebe von größerem Ausmaß halten ihre Tiere in einer solchen Haltungsform. Japanwachteln werden wie das Haushuhn zur Produktion von Eiern und Fleisch gehalten. Die Unterbringung in Batteriekäfigen ist nach den EU-Richtlinien weiterhin erlaubt.

8.4 Lichtprogramme

Die Mastleistung und das Verhalten vom Wirtschaftsgeflügel kann anhand spezieller Lichtprogramme gesteuert werden. Durch Anwendung eines ausgeklügelten Lichtprogramms, sowie durch farbiges Licht, ist es möglich optimale Bedingungen für die körperliche Entwicklung, das Verhalten, die Gesundheit und Reproduktion des landwirtschaftlichen Nutzgeflügels zu schaffen (FELTS et al. 1992). Eine Zusammenfassung der unterschiedlichen Lichtprogramm- / Beleuchtungsregimearten findet sich in VEHSE 1998, MANSER 1996 und im Glossar unter LEWIS und PERRY 1990. Die Gestaltung des Kunstlichtspektrums bei reiner Stallhaltung erfolgt fast ausschließlich in Anlehnung an die Sehempfindung des menschlichen Auges. Dabei spielt beim Vogel neben der retinalen (visuellen) auch die extra-retinale Wahrnehmung des Lichts eine Rolle.

Das Lichtprogramm umfasst die Beleuchtungsdauer, -periode, -art und -intensität. Mast- und Legebetriebe nutzen unterschiedliche Lichtlängen und -perioden, die sich aus der abweichenden Nutzungsform ergeben. Dabei wird die Wirkung des Lichtes auf die Physiologie der Tiere ausgenutzt. Masttiere sollen bei guter Futtermittelverwertung und geringer Aktivität schnell an Gewicht zunehmen, während Legehennen gute Leistungen in der Eiproduktion erzielen sollen. Bei Masthähnchen ist es daher üblich lange Lichtperioden unter niedriger Lichtintensität, oder farbigem Licht mit beruhigender Wirkung anzubieten. Ersatzweise kommen auch die intermittierenden Lichtprogramme zum Einsatz, die für die Futtermittelverwertung und Gewichtszunahme der Tiere förderlich sind (BEANE et al. 1978, CAVE 1981, BUYSE et al. 1996). Intermittierende Lichtprogramme gelten allerdings wie das kontinuierliche Licht als schädlich für die Skelettentwicklung sowie für die Durchblutung der Muskulatur und sind als nicht artgerecht anzusehen (WONG-VALLE et al. 1993). Eine Zeit lang haben sich für die Broilermast die so genannten Step-up Programme (z.B. 6L>>>23L) durchgesetzt, die in der ersten Phase der Mast zu einer stabilen Skelettentwicklung und durch längere Lichtphasen am Ende der Mast zu dem gewünschten Fleischansatz führen (BLAIR et al. 1993). SANOTRA et al. 2002 messen dem 16L:8D Programm für die Mast Bedeutung bei, da die Vögel einen Tagesrhythmus aufbauen und bestimmte Verhaltensweisen wie Nahrungsaufnahme und Ruheverhalten simultan ablaufen können. Legehennen erhalten hingegen Lichtprogramme mit einer Hell- und Dunkelphase, die ein synchrones, diurnales Verhaltensmuster sicher stellt (morgens: Eiablage - mittags: Pflege, Sandbad - nachts: Ruhe; ODEN et al. 2002). Über die Steuerung der Tageslichtlänge wird die Reproduktion der Legehenne beeinflusst.

8.5 Kunstlicht und Einfluss auf physiologische Parameter

8.5.1 Extra-retinale Photorezeptoren und zirkadiane / zirkannuale Rhythmik

Die Photorezeption zur Steuerung rhythmischer Abläufe befindet sich beim Vogel (a) retinal, (b) extra-retinal / pineal und (c) extra-retinal / extra-pineal. Dabei übernehmen

die unter (a) und (b) genannten Orte die Hauptaktivität und laufen unbeeinflusst von einander ab. Allerdings können diese aber bei Ausfall des einen - mit einigen Limitierungen (z. B. unter konstanter Dunkelheit kann das Pinealorgan nicht die Funktion der geschädigten Retina übernehmen) - dessen Funktionsverlust auffangen (LI und HOWLAND 2003). Beim Säugetier werden die Impulse der lichtempfindlichen Rezeptoren (z. B. Melanopsin, Cryptochrome) an den suprachiasmatischen Nukleus (SCN) geleitet, der dann die Information an das Pinealorgan weiterleitet (MENAHER 2003). Beim Vogel nimmt man an, dass das Pinealorgan mit den Pinopsinen direkt photochemisch gereizt wird und daher im Gegensatz zum Säugetier als primäres Zeitgeberzentrum funktioniert (BAILEY und CASSONE 2004, ZAWILSKA et al. 2004). Daneben könnten auch beim Vogel nicht-opsin photoaktive Pigmente, analog zu den Cryptochromen bei den Amphibien, eine Rolle spielen (EUN und KANG 2003). Diese extraretinalen Photopigmente agieren neben den Retinalen. Sie regulieren zum einen den Tag-Nachtrhythmus und zum anderen den biologischen, endogenen Ablauf im Körper innerhalb einer jahreszeitlichen (zirkannuale) Periode. Die Gonadenanbildung ist beispielsweise ein zirkannual gesteuerter Prozess. Dieses läuft auch nach Bulbusenuklation beim Vogel ab (VEHSE 1998).

Pinopsine (strukturell dem Rhodopsin und LWS-Pigment ähnlich) sind für die langwellige Strahlung, die durch die Schädeldecke transmittiert wird, besonders empfindlich (HARTWIG und VAN VEEN 1979, MAX et al. 1995, WADA et al. 1998). Diese verarbeiten direkt die ankommenden Impulse und steuern die Enzymaktivität (N-Acetyltransferase) zur Melatoninproduktion (siehe Abbildung 62). Die Melatoninsynthese ist von der Photoperiode und der Lichtintensität abhängig. Melatonin wird während der Dunkelphase bzw. in der Nacht sezerniert (ZEMAN und GWINNER 1992) und beeinflusst die Stoffwechselaktivität melatonin-rezeptiver Organe (SASAKI et al. 1995). Das Hormon führt zu einer Synchronisierung der Aktivität dieser Organe zu den bestimmten Tageszeiten. Endogene Stoffe wie Dopamin oder gonadotrope Hormone sind mit der Melatoninkonzentration im Blut gekoppelt und verlaufen anti-phasisch (SHARP 2005, UBUKA et al. 2005). Bereits in dem Embryonalenstadium des Kükens kurz vor dem Schlupf scheint dieses System aktiv zu sein und ist für das Zeitfenster beim synchronisierten Schlupfzeitpunkt der Küken mitverantwortlich (ZEMAN und GWINNER 1992, GWINNER et al. 1997).

Darüber hinaus senkt Melatonin u. a. die Aktivität des Körpers und wirkt immunstimulierend (PANG et al. 1996, zitiert in APELDOORN et al. 1999). In der Geflügelpraxis hat sich allerdings der Einsatz zusätzlicher Melatoningaben unter Tags nicht bewährt. Der Versuch an Broilern mit Melatoninsupplementierung (40 ppm über 20 Tage) des Futters zeigt keine effektive Veränderung des Energiehaushalts oder der Futterumsatzrate (APELDOORN et al. 1999). Ansätze Tryptophan (indirekt zur Melatoninsynthese benötigt und beim Menschen als Schlafmittel angewendet, Abb. 61) im Futter unterzumischen, um die Aktivität der Tiere zu reduzieren und damit aggressives Verhalten in Griff zubekommen, waren daher ebenfalls vorhanden, haben sich aber nicht durchgesetzt (BLAIR et al. 1993). Zudem zeigen nachtaktive (z.B. Eulenvögel) und nachtmigrierende (z. B. Gartengrasmücke (*Sylvia borin*)) Vögel einen erhöhten Melatoninspiegel während der Nacht ungeachtet ihrer Aktivität zu dieser Tageszeit (GWINNER et al. 1993, VAN'T HOF 1998). Daneben ist die sexuelle Entwicklung zwar abhängig von der Lichtlänge und Außentemperatur, lässt sich aber ebenfalls durch exogene Melatoningaben nicht beeinflussen. Vögel scheinen daher, im Vergleich zum Säugetier, weniger von Melatoninkonzentration im Körper abzuhängen, um die Tageslänge zu erfassen bzw. ihre Aktivität danach auszurichten (JUSS et al. 1993). Menschen benötigen nach einer Meldung aus der Süddeutschen Zeitung (ZULLEY, 2004) eine Lichtintensität von 2.500 lx um die Melatoninproduktion im Körper richtig steuern zu können. Beim Vogel reichen bereits sehr niedrige Lichtintensitäten (entsprechend dem Vollmondlicht) aus (MENAKER 1971a + b, zitiert in HARTWIG und VAN VEEN 1979).

Lichtdauer und Wellenlänge regulieren durch bislang ungeklärten Mechanismus die Aktivität der nicht-visuellen und visuellen Opsine der Vögel, um eine zirkadiane Rhythmik aufrecht zu erhalten. Dabei hat blaues (λ_{\max} 434 nm) und rotes Licht (λ_{\max} 614 nm) einen geringeren Effekt auf die Konzentrationsabnahme des Melatonins, als weißes oder grünes Licht (JARMAK et al. 1996). Kontinuierliches rotes Licht führt beim Menschen zur Rhythmus-Asynchronisierung und darüber hinaus zu erhöhter Müdigkeit, Verwirrtheit und Unwohlsein (WINGET und CARD 1967).

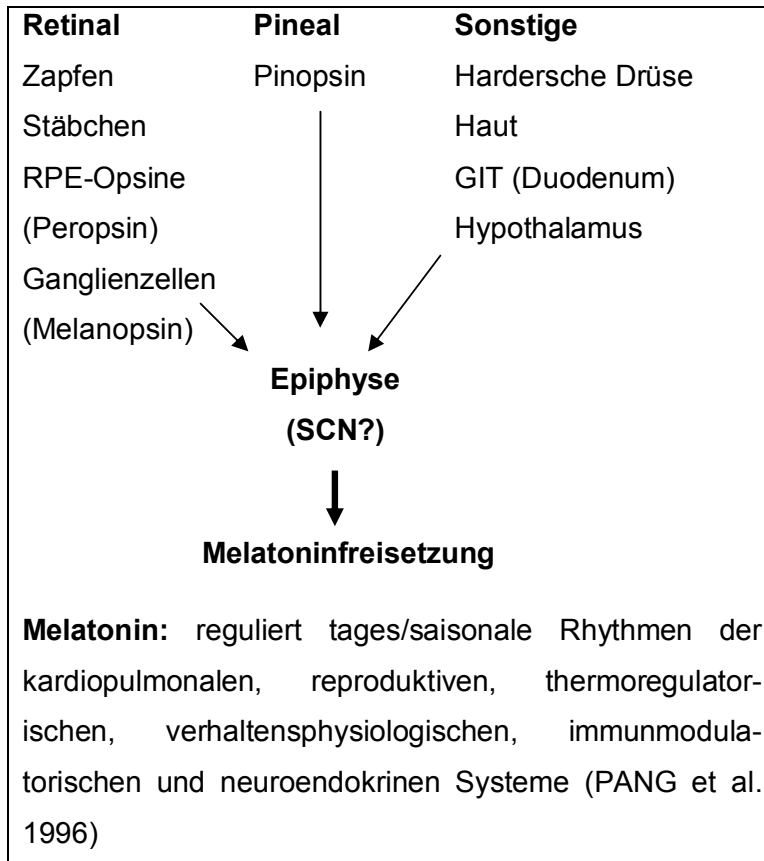


Abbildung 61: Darstellung der Melatoninsteuerungszentren

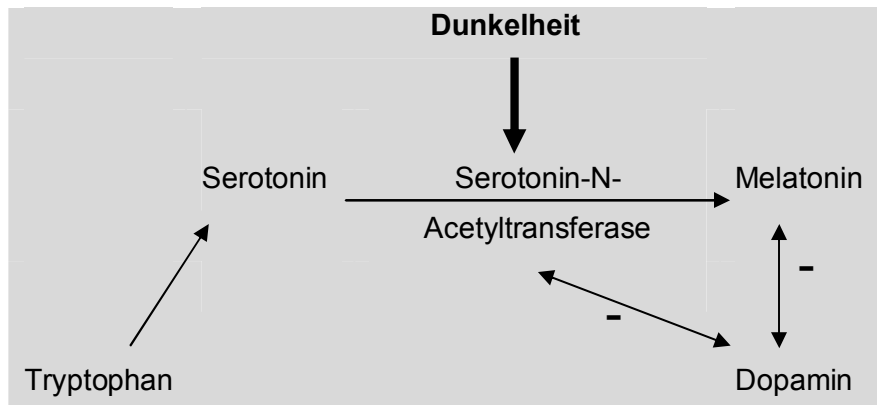


Abbildung 62: Kurzzusammenfassung der Zusammenhänge zur Melatoninproduktion. Serotonin entsteht durch Synthetisierung von Tryptophan. Das Enzym Serotonin-N-Acetyltransferase (AA-NAT) gilt bei der Melatoninsynthese als limitierender Faktor und wird durch Dopamin in seiner Aktivität negativ beeinflusst (IUVONE 1990, ZAWILSKA et al. 2004).

8.5.2 Einfluss der Lichtdauer

Wie bereits dargestellt beeinflusst die (Tages-)Lichtlänge die tageszeitliche und saisonale Rhythmik im Körper und wird daher im Reproduktionsmanagement bzw. zur Regulierung der Leistungsparameter des Wirtschaftsgeflügels eingesetzt (LEWIS und MORRIS 1998, VEHSE und ELLENDORFF 1999, BACON und LIU 2003). Dabei soll über die Lichtlänge besonders die stetige Futteraufnahme in der Mast, die Aktivität der Tiere und die Einleitung einer Legeperiode gezielt geregelt werden. Es spielen hier vor allem lange Lichtperioden (bis 16 Stunden) eine Rolle. Die vor kurzem verbotene Dauerbeleuchtung hatte starke gesundheitliche Probleme, wie Entwicklung eines licht-induzierten Buphthalmus und schmerzhaften Beinverformungen des Mastgeflügels, nach sich gezogen (vergleiche Tabelle 42). Lediglich in den ersten Tagen bei der Neueinstellung, kurz vor Mastende und nach tierärztlicher Indikation ist diese Beleuchtungsart noch zulässig. Außerdem müssen per Gesetz mindestens 4 Stunden Dunkelperiode am Stück eingehalten und insgesamt 8 Stunden Dunkelheit ($< 0,5$ lx) gewährleistet werden (Quelle: Europäisches Übereinkommen zum Schutz von Tieren in landwirtschaftlichen Tierhaltungen: Empfehlung in Bezug auf Haushühner der Art *Gallus gallus*, 1995; Legehennenverordnung in der Fassung vom 28. Februar 2002, §14 Absatz (1), Punkt 2)). Versuche mit Hell-Dunkel- und konstanten Lichtprogrammen haben im Vergleich gezeigt, dass die erstgenannten den letzteren produktionstechnisch und tierschutzrechtlich überlegen sind (CLASSEN et al. 1994, BUYSE et al. 1996).

Längere Dunkelphasen werden zur Einleitung einer 2ten Legeperiode in Legebetrieben angewendet, denn in der ersten Legeperiode wird die Henne nach einer gewissen Legezeit photorefraktär, d. h. sie lässt sich nicht mehr durch das gefahrene Lichtprogramm zur Eiablage stimulieren (SIOPEs und PROUDMAN 2003). Die Reduktion der Tageslichtlänge ist nötig, um den Zustand der Photosensitivität wieder herzustellen. Allerdings wird unter LEWIS et al. 2004 beschrieben, dass neuere Zuchtformen von Legehennen insensitiv gegenüber der Lichtlänge seien. Konstante Dunkelheit führt wie konstante Beleuchtung zur Ausbildung eines Buphthalmus. Der Buphthalmus entsteht hier allerdings nicht – wie beim Licht-induzierten angenommen – durch den Versuch des Auges die Fehlsichtigkeit der abgeflachten Kornea auszugleichen, sondern nimmt seinen Ursprung in der akkomodativen Verlängerung des hinteren Augenabschnittes (LI et al. 1995)

Symptom	Anmerkung / Auswirkung von Dauerlicht	Quelle
Zirkadiane Arrhythmie	Dauerhafte Unterdrückung der Melatoninsekretion	Underwood 1984* Siopes 1985
Licht-induzierter Buphthalmus	Zunehmende Abflachung der Kornea, ab 28 Tag Erhöhung des IOD und Retinadegeneration	Smith et al. 1969 Manser 1996
Hyperopie	Steuerung der retinalen dopaminergen Abläufe nicht mehr gewährleistet (detailliert unter LUFT et al. 2004); entsteht bereits am 2-10 Tag Dauerbeleuchtung bei 700 lx. Veränderungen der okularen Strukturen bleiben allerdings unberührt, wenn zumindest ein Auge oder das Pinealorgan einem normalen Tagesrhythmus mit Dunkelperiode unterliegt.	Li et al. 1995 Li und Howland 2003
Twisted Leg – Syndrom Beinverformungen	6-8te Woche Broilermast; Unter LL erhöht als unter intermittierender Beleuchtung	Simmons 1982 Buckland et al. 1975, 1976 Manser 1996
Angstzustände	Wird in Zusammenhang mit Beinverformungen und Schmerz gesehen. Lässt sich durch die tonische Immobilität feststellen	Sanotra et al. 2002
Mortalität (Sudden Death Syndrom)	Tritt besonders häufig unter 24/23L bei männlichen Masthähnchen auf	Gordon und Tucker 1968; Shah und Petersen 2001
Spontane Kardiomyopathie	Bei Kanadischen Hybridputenmännchen, 24L mit geringer Lichtintensität (20 - 1,5 lx)	Classen et al. 1994
Stress	Erhöhte Kortisonkonzentration im Blut von Broilern unter LL im Vergleich zu anderen Beleuchtungs-Regimes;	Buckland et al. 1975, 1976
Verschmutztes Gefieder	Bei Mastputen; Ursache nicht erklärt	Classen et al. 1994
Polycystisches Ovarfollikel Syndrom (PCOF)	bei 80% der Puten am Ende der Legeperiode; Photostimulation mit 24L unter 31ten LW	Bacon und Liu 2003

Tabelle 42: Auswirkung von Dauerlicht auf die Gesundheit von Hühnervögeln.

*angegeben in SASAKI et al. 1995; LW: Lebenswoche; IOD: Intraokulärer Druck.

8.5.2.1 Lichtlänge und sexuelle Reifung

Die Lichtlänge nimmt bei der sexuellen Reifung von Geflügel eine zentrale Bedeutung ein. Dabei handelt es sich nicht um ein durch den Menschen auferlegtes Verhalten der Vögel, sondern um eine natürliche, instinktiv vorhandene Antwort auf lange Lichtlängen. Das zeigen beispielsweise auch Studien über städtisch angesiedelte Amseln (*Turdus merula*), die früher im Jahr Reproduktionsverhalten aufweisen, als ländlich angesiedelte. Zum einen ist dieses auf das abendliche Stadtlicht und zum anderen aber auch auf das erhöhte Nahrungsangebot zurückzuführen (PARTECKE et al. 2004). Des Weiteren sind Starweibchen, die bereits eine Legesaison hinter sich gebracht haben, für den photostimulierenden Effekt im nächsten Frühjahr empfänglicher als die „naiven“, jungen Weibchen. Sie nutzen ihre erlernte Lichtsensitivität, um sich früher zu verpaaren und früher mit dem Brutgeschäft zu beginnen (SOCKMAN et al. 2004). Damit erreichen sie einen Vorteil im Sinne von Nahrungsangebot und erhöhter Nachkommenaufzucht gegenüber den jungen Artgenossinnen.

In dem Zeitraum um die 20te Lebenswoche bei der Henne und der 30ten Lebenswoche bei der Pute, werden diese besonders empfänglich für Lichtstimulation (= photosensitiv). Durch Erhöhung der Lichtphase um 4 - 5 Stunden, beispielsweise von 8L auf 13L / 14L, kann bei diesen Tieren die Legeperiode eingeleitet werden. Zu beachten ist dabei, dass sich das Zeitintervall von der Stimulation bis zur Eiablage stark verzögern kann, wenn zu einem Zeitpunkt an dem die Henne noch nicht photosensitiv ist photostimuliert wurde. Dieses gilt ungeachtet des sexuellen Reifegrades des Tieres (LEWIS und MORRIS 1998). Das Einleiten durch abrupten Anstieg der Lichtlänge auf 24 Stunden (24L) bringt gegenüber 14L keinen wesentlichen Vorteil (Bacon et al. 2002), während ein Beleuchtungsregime von 6 Stunden Licht pro Tag nicht zur sexuellen Reifung führt (VEHSE und ELLENDORFF 1999). Ebenso zeigen Broiler in Step-up Programmen ungeachtet der Lichtintensität bereits eine sexuelle Entwicklung ab der 7ten Lebenswoche (CHARLES et al. 1992). Nach den Beobachtungen von FLEMING et al. 2003 führt die abrupte Lichtlängenerhöhung zu einer früheren Eiablage (ca. 4 Tage früher) als die kontinuierliche Lichtlängen Anpassung. Diskutiert wurde von den Autoren ebenfalls, ob das Lichtprogramm im Zusammenhang mit Osteoporose der Legehühner steht. Hier vermutet man eher eine diätetische Ursache. Das Eigewicht lässt sich ebenfalls mit der Lichtdauer und dem Alter bei der Photostimulation regeln (siehe dazu

LEWIS und MORRIS 1998). Um die Legeleistung aufrecht zu erhalten ist eine Photoperiode von mindestens 10 Stunden nötig (MANSER 1996).

Es existiert eine große Anzahl von Publikationen zu dieser Thematik, dessen Aufarbeitung den Rahmen dieser Studie sprengen würde. Detaillierte Informationen zu der Auswirkung der Lichtdauer auf den sexuellen Hormonhaushalt von Legeputen (photosexuelle Induktion) liefert beispielsweise die Arbeit von Bacon et al. 2002. Zur Auswirkung der verschiedenen Lichtprogrammarten auf die sexuelle Reifung von männlichen und weiblichen Puten sei auf VEHSE und ELLENDORFF 1999 verwiesen.

8.5.2.2 Lichtlänge und Mastleistung

Dauerlicht und intermittierende Lichtprogramme zeigen die höchste Gewichtszunahme in der Hühner- und Putenmast, sind aber aufgrund der negativen Auswirkungen auf die Gesundheit und Beeinträchtigung des Verhaltens abzulehnen (RENDEN et al. 1992, MANSER 1996). Step-up und Step-down Programme sind in Bezug auf die Gesundheit von Masttieren schonender. Im Vergleich zur Dauerbeleuchtung zeigt dieses Lichtprogramm sogar am Ende der Mastperiode die gleiche Gewichtszunahme bei besserer Futtermittelverwertung (CLASSEN et al. 1991 und 1994, BUYSE et al. 1996, SHAH und PETERSEN 2001). Neben diesen positiven Aspekten sind allerdings auch negative geschildert: Federpicken und eine höhere Mortalitätsrate ist unter den diurnalen, zu- oder abnehmenden Beleuchtungsregimes beobachtet worden (CLASSEN et al. 1994). Ein detaillierter Literatur-Datenvergleich zur Lichtdauer mit Auswirkung auf Putenmastparameter findet sich zusammengefasst unter VEHSE und ELLENDORFF 1999.

8.5.3 Einfluss der Lichtintensität

Die im Geflügelstall angewandte Lichtintensität mit den Auswirkungen auf das Verhalten von Wirtschaftsgeflügel und ihre gesetzliche Mindestfestlegung in Deutschland auf 20 lx werden in Hinblick auf den Tierschutz kontrovers diskutiert. Dabei ist von besonderer Brisanz, dass sich die Angaben der Lichtintensität an dem menschlichen Helligkeitsempfinden orientieren, welches nicht mit dem der Vögel vereinbar ist. Aus diesem Grund, ist dieses Kapitel besonders ausgearbeitet worden und nimmt erneut Bezug auf bereits in dieser Arbeit angesprochene Gesichtspunkte, wie die photopische und mögliche mesopische Sensitivität, die UV-Sichtigkeit und die kritische Flickerfusionsgrenze vom Hausgeflügel.

8.5.3.1 Gallilux und Konsequenzen für das Wirtschaftsgeflügel

Die Einheit für die Lichtintensität wird als Lux bezeichnet und richtet sich nach dem Helligkeitsempfinden des Menschen, bei dem das 3-dimensionale Zapfensystem unter photopischen Bedingungen arbeitet. Die Helligkeitsempfindung des Vogels richtet sich auch nach der Sensitivität seiner Farbrezeptoren. Neben den 3 Farbrezeptoren blau, grün und rot ist auch noch ein vierter violettsensitiver (im Falle der Hühnerartigen) oder ultraviolettsensitiver (im Falle von Sperlings- und Papageienvögel) Rezeptor vorhanden. Vögel nutzen daher mehr Anteile des Lichtspektrums zur Helligkeitsempfindung als der Mensch. Darüber hinaus liegt die relative photopische Sensitivität des Menschen unter derjenigen des Hausgeflügels. Lediglich im spektralen Bereich zwischen 520 nm und 560 nm und zwischen 600 nm und 625 nm zeigt der Mensch eine erhöhte Sensitivität. Daraus ergibt sich insgesamt eine über das gesamte wahrnehmbare Lichtspektrum verteilte höhere spektrale Sensitivität für das Hausgeflügel. Im Umkehrschluss bedeutet dieses, dass niedrigere Wellenlängen und eine vergleichsweise geringere Photonenzahl pro retinaler Fläche das aviäre Auge bereits reizen, und dadurch das Licht insgesamt heller als vom Mensch wahrgenommen wird. Diesem Umstand wird durch Einführung der Einheit „Gallilux“ oder „clux“ statt der auf menschliche Sehverhältnisse ausgerichteten Einheit „Lux“ Rechnung getragen (NUBOER et al. 1992).

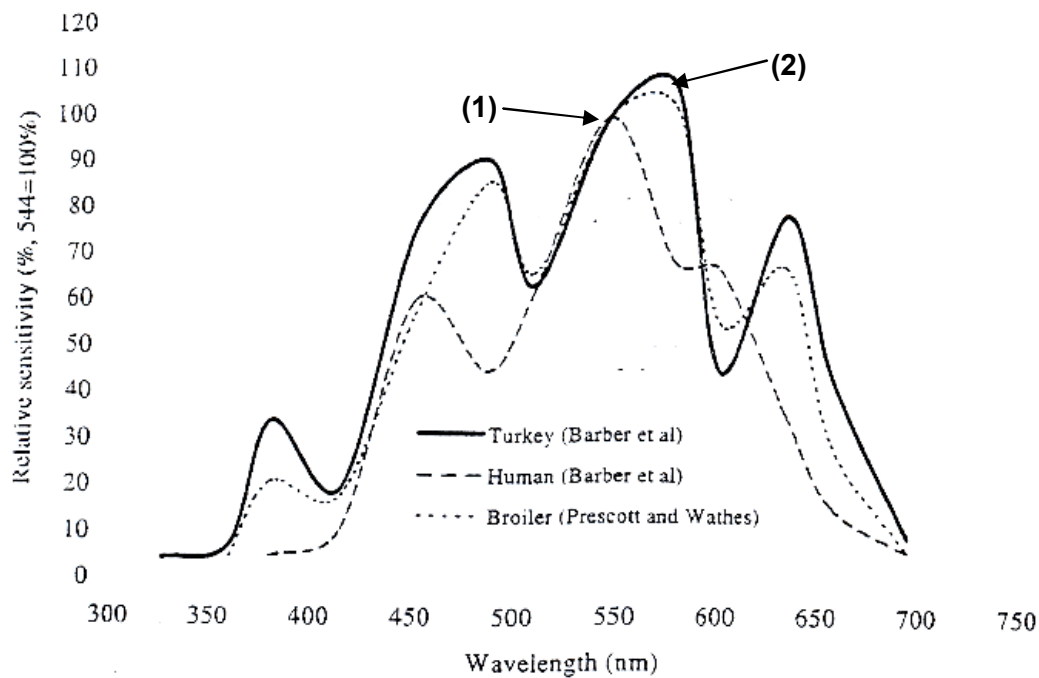


Abbildung 63: Photopische spektrale Sensitivitätskurve vom Menschen, der Pute und dem Broiler.

- (1) Maximale Sensitivität des Menschen bei 555 nm. 1 Watt entsprechen hier 638 lm;
- (2) Maximale Sensitivität für das Haushuhn bei ca. 570 nm. Liegt über dem max. Sensitivitätspunkt des Menschen. Demnach muss ein Watt Strahlungsstärke beim Haushuhn höher liegen als 638 Lumen (110 % = 701,8 Lumen?).

Die maximale Helligkeitsempfindung beim Menschen liegt bei 638 Lumen / Watt bei der Wellenlänge für die der Mensch am empfindlichsten ist, also bei 555 nm. Das Haushuhn zeigt allerdings in Wellenlängen über 555 nm noch höhere spektrale Empfindlichkeit, so dass hier der empfundene Lichtstrom pro Watt Strahlungsstärke bei solchen Spektren noch höher liegt als beim Mensch.

Die Photometrie richtet sich nach der Helligkeitsempfindung des Menschen und ist auf den Vogel nicht anwendbar. Da allerdings keine „Galliphotometer“ existieren, kann unter zu Hilfenahme der Arbeiten von NUBOER et al. 1992, PRESCOTT und WATHES 1999, PRAYITNO und PHILLIPS 1997 sowie LEWIS und MORRIS 2000, die die Sensitivität

der Haushühner in wenigen Nanometer Schritten festlegen, die photometrische Messung näherungsweise in Gallilux umgerechnet werden. Dabei muss die spektrale Emission der Lampe mit berücksichtigt werden (Tabelle 43). Besonders spektral eingegrenztes, farbiges Licht unterscheidet sich für den Vogel stark in der Helligkeitsempfindung im Vergleich zum Menschen. Beispielsweise benötigt blaues Licht eine höhere Strahlungsstärke als rotes, damit es vom Vogel als gleich hell empfunden wird (PRAYITNO und PHILLIPS 1997).

Wavelength band (nm)	Human colour sensation*	Human perception at 0.1 W/m ² (lux)	Fowl perception at 0.1 W/m ² (gallilux†)	Fowl perception when human = 1 lux (gallilux†)
340-360	UV-A	0	1.2	None by humans
360-380	UV-A	0	10.7	None by humans
380-400	Violet	0	12.4	None by humans
400-420	Violet	0.1	11.7	85.8
420-440	Violet	1.0	23.6	23.6
440-460	Blue	3.0	39.8	13.3
460-480	Blue	7.1	52.4	7.34
480-500	Blue	16.4	53.1	3.24
500-520	Green	38.1	45.6	1.20
520-540	Green	60.2	59.0	0.98
540-560	Green	67.8	66.9	0.99
560-580	Yellow	63.5	66.0	1.04
580-600	Yellow	49.5	44.1	0.89
600-620	Orange	32.3	37.9	1.17
620-640	Orange	16.7	42.7	2.56
640-660	Red	6.6	20.7	3.12
660-680	Red	2.0	10.9	5.47
680-700	Red	0.5	5.8	11.3
700-730	Red	0.1	2.3	22.8

*Chromaticity definitions from Philips Lighting (1988a).

†For definition, see text.

Tabelle 43 (nach LEWIS und MORRIS 2000): Verdeutlicht die empfundenen Lichtintensitäten des Menschen (Lux) und des Haushuhns (Gallilux) bezogen auf eine Strahlenstärke von 0,1 W/m² für unterschiedliche Wellenlängenbereiche. Die Werte liegen bei Wellenlängen zwischen 520 - 540 nm und 580 - 600 nm höher für den Menschen, da dieser in dem Bereich sensitiver ist als das Haushuhn. Für die anderen Wellenlängen und speziell für den UVA-Bereich liegt das Haushuhn deutlich höher in seiner Sensitivität.

Unter photopischen Bedingungen ist die Helligkeitsempfindung des tagaktiven Vogels im Vergleich zum Menschen stärker ausgebildet. Neben dem erwähnten erweiterten spektralen Bereich liegt das möglicherweise auch an der erhöhten Anzahl an retinalen Zapfen. Bis zu 90% der retinalen Photorezeptoren beim tagaktiven Vogel sind Zapfenzellen. Im Gegenzug kommen die für die Skotophase benötigten Stäbchenzellen nur bis zu 20 – 30 % in der Netzhaut vor und scheinen zumindest beim Haushuhn nur während dem endogenen Nachtrhythmus aktiv zu sein (SCHAEFFEL et al. 1991). Angesichts dieser Punkte ist es wahrscheinlich, dass Hühner ab einer niedrigen Lichtintensität ($< 0,25 \text{ lx}$) kontrastärmer und unschärfer sehen als der Mensch. Dabei ist die Rolle der Doppelzapfen noch unklar. Möglicherweise wird die ausbleibende Stäbchenaktivität unter tags durch diesen achromatischen Rezeptortyp aufgewogen. Geht man schlimmstenfalls davon aus, dass Hühnervögel unter meso-skotopischen Bedingungen deutlich schlechter sehen als der Mensch und unter tags, also beispielsweise unter einem intermittierenden Lichtprogramm nicht zur Dunkeladaption fähig sind, so bedeutet das, dass sie unter geringer Lichtintensität ($< 0,25 \text{ lx}$) praktisch „blind“ sind.

Der skotopisch, mesopisch- und photopisch Bereich verschiebt sich möglicherweise für den tagaktiven, zapfendominierten Vogel relativ zu dem des Menschen (siehe Abbildung 64). Einerseits ist von einer erhöhten Farb- und Kontrastsensitivität des tagaktiven Vogels unter niedrigen Lichtintensitäten im Vergleich zum Menschen auszugehen. Andererseits aber von einem vergleichsweise schnelleren Erreichen der skotopischen Lichtwahrnehmungsgrenze beim Vogel. Der Übergangsbereich vom photopischen zum meso-skotopischen Bereich ist wichtig, da nur die reine Zapfenaktivität zur maximalen farbigen Lichtperzeption und Sehschärfe dient. Elektroretinographisch ist dieser Bereich ermittelbar. Die ERG-Untersuchung wird aber hier vor Schwierigkeiten gestellt, denn der klare biphasische Verlauf der Adaptionkurve (\rightarrow Purkinje Shift) ist für Vögel, wie für den Mäusebussard (*Buteo buteo*) angegeben, nur durch Einhalten besonderer Parameter möglich (siehe Details unter STÜTZ 1997). Durch den Purkinje Shift, erfährt das visuelle System eine Umverteilung und eine Erhöhung seiner Sensitivität in kürzerer Wellenlänge (also in Richtung auf die λ_{max} der Stäbchen = 507 nm). Der Mensch empfindet hier 1 Watt Strahlungsstärke als 1700 Lumen Lichtstrom. Dieses Phänomen wird auch beim Menschen nicht vom Photometer berücksichtigt. Neben der vogelspezifischen Sensitivität wird demnach die

Dämmerungssensitivität des visuellen Systems ebenfalls nicht von der Lux-Messung berücksichtigt und führt besonders bei den niedrigen, mesopischen Lichtintensitäten zu starken Abweichungen und Ungenauigkeiten.



Abbildung 64: Hypothetische Darstellung der Photorezeptoraktivitäten bei Lichtintensitätsänderung beim Menschen und beim tagaktiven Vogel. Hier soll schematisch dargestellt werden, dass tagaktive Vögel die Lichtintensitäten anders wahrnehmen und möglicherweise der mesopische Übergang vom photopischen zum skotopischen System schneller abläuft als beim Mensch. Die ausschließliche Stäbchenaktivität beginnt bei niedrigen Lux-Zahlen, erreicht aber im Vergleich zum Menschen nicht die Kapazität von bis zu 10⁻⁶ lx, sondern (wie für die Entenvögel nach WELLS et al. 1975 bestimmt) nur 2 x 10⁻³ lx. Über 10⁵ lx tritt beim Menschen ein Blendeffekt ein, der von den Vögeln möglicherweise durch die Öltröpfchen noch abgeschirmt wird. (*für Mensch noch nicht klar definiert, könnte bereits ab unter 100 lx einsetzen)

8.5.3.2 Einfluss der Lichtintensität auf Verhaltens- und Leistungsparameter

Die Lichtintensität (LI) nimmt bei der Haltung von Wirtschaftsgeflügel in geschlossenen Räumen eine wichtige Position ein. Sie ist leicht regulierbar und führt in reduziert angewandter Form zur Energieersparnis. Tiere werden überwiegend unter Dunkel-Dämmerlichtverhältnissen (5 - 10 lx) gehalten, damit sie in ihrer Aktivität gebremst werden, gute Gewichtszunahmen erzielen und hinsichtlich der Mastleistung den größten Gewinn bringen.

Eine hohe LI führt einerseits zu erhöhter Aktivität und erhöhter Bewegungswärme der Tiere, die in einer schlechteren Futtermittelverwertung, einer erhöhten Staubentwicklung und einer hohen Ammoniakkonzentration in der Stallluft resultiert (AL-HOMIDAN 2004). Manche Broilerlinien sind besonders stressanfällig und reagieren auf kleine Lichtintensitätsänderungen mit Panik (z.B. Cobb-Broiler). Die dadurch verursachte Unruhe in der Herde geht mit eitrigen Hautverletzungen der Tiere einher (KORBEL, pers. Mitteilung). Unter niedriger LI gehaltenes Mastgeflügel, und Mastgeflügel welches einer abrupten Lichtintensitätserhöhung exponiert wird, zeigt beim Verladen zur Schlachtung besonders viele Schäden am Schlachtkörper (NEWBERRY et al. 1988, KRISTENSEN et al. 2004). Cobb-Broiler werden aus tierärztlicher Indikation unter 3 lx gehalten, da sie bei hohen LI sowie LI-Schwankungen zur Panik neigen. Andererseits fördern hohe Lichtintensitäten die Augen- und Beingesundheit der Tiere (PRAYITNO und PHILLIPS 1997, KRISTENSEN et al. 2004). Eine erhöhte Broileraktivität zu Mastbeginn trägt zur belastbaren Knochenentwicklung bei und beugt metabolischen und Kreislauferkrankungen, sowie einem zu hohem Fettanteil im Schlachtkörper vor (CHARLES et al. 1992). Broiler der Linie Ross zeigen keine lichtintensitätsbedingte Panik und erzielen bei einer LI von 100 lx eine gute Mastleistung (KRISTENSEN et al. 2003).

Legehennen benötigen keine hohen Lichtintensitäten zur Photostimulation. Der bislang ermittelte Schwellwert an Lichtstärke zur Stimulation der Legetätigkeit liegt zwischen 2 lx und 5 lx (LEWIS et al. 1999, RENEMA und ROBINSON 2001). Entscheidend für die Einleitung der Legeperiode und Erreichen der sexuellen Reife ist jedoch die Lichtdauer. Lediglich durch Zusatzbeleuchtung mit Licht auch von niedriger Intensität, oder durch Abfall der Lichtintensität zu einem gegebenen Zeitpunkt vor der Pubertät, kann der Tagesrhythmus und Ovipositionszeit, bzw. Legeleistung beeinflusst werden (LEWIS et al. 2001, LEWIS et al. 2004, NEELSEN et al. 2004). Der Grund für letzteres liegt möglicherweise in einer inhibitorischen Wirkung des visuellen Systems unter hoher LI auf das pineale / zirkannuale System (LEWIS et al. 2004). Ebenso erzielen Legehühner in der Etage, die nah an der Lichtquelle liegt, im Schnitt die geringste Eiproduktion (ROSE et al. 1985, JACKSON und WALDROUP 1987). Beim Legen bevorzugen Putenhennen Nistplätze von niedriger Intensität (0,5 lx) und Hühner von vergleichsweise höherer Intensität (20 lx). Eine Leuchtintensität von 15 lx Glühlampenbeleuchtung unter

einer 16L Photoperiode wird als ausreichend angegeben, um eine maximale Eiproduktion zu erzielen (BOSHOUWERS und NICAISE 1987).

Im Zusammenhang mit Pickverletzung und Kannibalismus werden allgemein auch höhere LI verantwortlich gemacht. Eine Studie von KJAER und VESTERGARD 1999 bestätigt, dass bei Schnabel-getrimmten Legehennen unter 30 lx (z. B. in der 28 LW) im Vergleich zu 3 lx Beleuchtung, Pickverletzungen gravierender und häufiger auftreten. Jedoch relativierte sich insgesamt die Anzahl an Pickverletzungen über die Dauer des Experiments. Bei den Puten wird ebenfalls ein Zusammenhang zwischen LI und Pickverletzung gesehen, scheint aber von der angewandten Lichtdauer abzuhängen. Zwischen 5 - 10 lx tritt allerdings nach PERRY 2000/2001 kein verletzendes Bepicken bei Puten auf. Ein erhöhtes Maß an sozialen Kontakten zeigen sie unter einer Helligkeit von 86,1 lx (LEIGHTON et al. 1989).

8.5.3.3 Zusammenfassung: Lichtintensität in der Geflügelhaltung

Der Einfluss der Lichtintensität (LI) auf Produktions- und Verhaltensparameter beim Masthähnchen ist umstritten. Eine Einigkeit in den Meinungen besteht lediglich darin, dass ein linearer Zusammenhang zwischen Lichtintensitäts- und Aktivitätssteigerung vorhanden ist (u.a. WATHES et al. 1982, SIOPEs et al. 1983, NEWBERRY et al. 1987/88, BOSHOWERS und NICAISE 1993). Die Kontroverse ergibt sich möglicherweise aus der unterschiedlichen Durchführung der Versuche. Anfang der 60er bis in die 80er Jahre war es üblich, die Auswirkungen der Lichtintensitäten unter Dauerlicht (23 – 24L) festzulegen. Daneben wurden LI angewendet, die sich über 0,1 bis hin zu 220 lx erstreckten (NEWBERRY et al. 1986, NEWBERRY et al. 1987, CHARLES et al. 1992, SIOPEs et al. 1983). In dieser Lichtintensitätsspanne lagen besonders die unteren Bereiche in dicht aufeinander gefolgten Abständen bis 15 lx (0,1 – 0,4 - 0,7 – 1 – 5 – 6 – 10 – 11 – 15), während darüber liegende Werte bereits in 50 lx Schritten weiter auseinander lagen. Unter langer Beleuchtungsdauer wird einvernehmlich für Masthähnchen berichtet, dass erst ab 150 lx Körpergewichtseinbußen zu verzeichnen sind. Diese Gewichtsreduktion wird allerdings durch einen geringeren Fettanteil im Schlachtkörper bedingt. Darüber hinaus wird berichtet, dass sich ab 1 bis 3 lx die Leistungsparameter nicht nachteilig ändern und eine erhöhte

Mortalitätsrate und SDS-Insidenz ab 100 lx auftritt. Nach diesen Erkenntnissen ist man zu der Schlussfolgerung gekommen, dass eine erhöhte Lichtintensität produktionstechnisch gesehen keine zusätzlichen Vorteile bringt und daher niedrige Luxzahlen in der Geflügelhaltung vertretbar sind. Die unnatürlich angewandte Lichtlänge (23L) in diesen Versuchen kaschiert jedoch möglicherweise die potentiell lichtintensitätsbedingten Verhaltens- und Reproduktionsparameter. Die nun gesetzlich geforderte Unterbrechung der Lichtlänge um 8 Stunden bringt möglicherweise neue Erkenntnisse in der Auswirkung von Lichthelligkeit auf die Mastleistung. Unter geringerer Beleuchtungsdauer konnte gezeigt werden, dass sich die Aktivität, und darüber hinaus die Futtermittelverwertung und Gewichtsentwicklung des Mastgefügel nicht maßgeblich bei 100 clux gegenüber 5 clux geändert hat (KRISTENSEN et al. 2003). Ein vorsichtiger Vergleich der Literatur in Bezug auf die Lichtintensität und das Verhalten vom Wirtschaftsgefügel lässt zur Kannibalismusprävention und zur Aktivitätsminderung niedrige Lichtintensitäten um 10 lx akzeptabel erscheinen. Unter dieser niedrigen LI werden die Produktionsparameter nicht negativ beeinflusst und tragen darüber hinaus zur Energiekostenreduzierung bei.

8.5.4 Einfluss der Lichtfarbe

Farbiges, spektral eingegrenztes Licht wird zu therapeutischen Zwecken (Farbtherapien) beim Menschen eingesetzt, da es in der alternativen Medizin mit bestimmten Gefühlen und stoffwechsellanregenden Wirkungen assoziiert wird (blauviolett: beruhigend, entspannend, angstlösend – grün: Ausgeglichenheit, Harmonie – gelb: antidepressiv, Optimismus – rot: vitalisierend, aktivierend, erregend). Der Einsatz von farbigem Licht in der Wirtschaftsgefügelhaltung findet möglicherweise seinen Ursprung in der Erkenntnis, dass rotes Licht stimulierend auf die Hypophyse wirkt. Rotes Licht durchdringt die kranialen Schichten effizienter als kurzwelliges Licht (LEWIS und MORRIS 2000) und stimuliert den Hypothalamus, das Pinealorgan und die Hypophyse. Dadurch wird indirekt Einfluss auf die sexuelle Reifung, die Schilddrüsenfunktion und andere Stoffwechsellvorgänge ausgeübt (OSOL et al. 1979).

Grünes und blaues Licht nimmt einen positiven Einfluss auf die die Gewichtszunahmerate und Futterverwertung. Unter diesen Lichtfarben ist die Aktivität des Mastgeflügels erniedrigt und erlaubt eine effizientere Futterverwertung. Rotes Licht wirkt sich vor allem im vorpubertären Maststadium negativ auf die Gewichtszunahme aus (WABECK und SKOGLUND 1974, STOIANOV et al. 1978, ROZENBOIM et al. 1999 und 2004). Ob dabei das kurzwellige Licht an sich direkt, oder nur aufgrund der Ausgrenzung von inhibierenden Lichtspektren (wie z. B. den roten Wellenlängenteilen) indirekt stimulierend wirkt, ist ungewiss (FOSS et al. 1972, LEWIS und MORRIS 2000). Bei der Mastpute zeigte sich unter blauem Lichtregime im pubertären Stadium ein Umkehrereffekt in der Gewichtszunahmerate. Das blaue und somit rot-arme Licht könnte die sexuelle Reifung und somit die körperliche Entwicklung der Tiere negativ beeinflussen (LEVENICK und LEIGHTON 1987).

Große Bedeutung wird der roten Lichtfarbe bei der sexuellen Entwicklung beigemessen. Nach Pyrazek et al. 1987 (zitiert in ROZENBOIM et al. 1998) stimuliert rotes Licht die Eiproduktion von Legehennen, während grünes und blaues Licht zu größeren Eigewichten führt. ROZENBOIM et al. 1998 konnten zwar in ihrem Versuch mit farbigen LED Lampen unterschiedlicher Intensität die Wirkung von dem rotem Licht (660 nm) nachvollziehen, erlangten aber nicht die erhöhten Eigewichte unter kurzwelligem Licht. Neben den Haushühnern stimuliert rotes Licht auch den Reproduktionstrakt anderer Hühnerartigen, wie Japanwachteln, Puten und Enten (Literaturübersicht VEHSE und ELLENDORFF 2000). In der vergleichenden Literaturstudie von VEHSE 1998 soll sich allerdings weißes Licht am günstigsten auf die sexuelle Reifung von Puten auswirken. Die Ovipositionszeit bleibt nach PYRAZEK und SIOPEŠ 1998 von der Lichtfarbe unbeeinflusst. Bei den Hähnen führt gelb-rotes (λ_{\max} 650nm) Licht zu einer beschleunigten sexuellen Reifung und im Vergleich zu blauem und grünem Licht zu erhöhten Gewichten der männlichen Sexualdrüsen und schnelleren Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale (FOSS et al. 1972, OSOL et al. 1984).

Probleme in der Interpretierung der Ergebnisse für farbiges Licht treten durch die unterschiedliche Helligkeitswahrnehmung der Vögel für dieses Licht auf. Wie unter vorherigem Kapitel erwähnt, führt eine erhöhte Lichtintensität potentiell zur Aktivitätssteigerung und fördert Kannibalismus. Die Aktivitätsminderung des Vogels unter grünem Licht (PRAYITNO et al. 1997b, ROZENBOIM et al. 1999 und 2004) und

die Aggressivitätssteigerung von Legehennen unter rotem Licht liefern hierfür Hinweise. Bei gleicher menschlicher Helligkeitsperzeption dieser Farben unter einem bestimmten Luxwert, wird grünes Licht vergleichsweise dunkler, und rotes Licht heller vom Vogel empfunden (LEWIS und MORRIS 2000). Auch unter farbigem Licht von gleicher radiometrisch ermittelter Photonenstrahlung, wie beispielsweise 80 Mikrowatt/cm² (FOSS et al. 1972) oder 0,1 Watt/m² (ROIZENBOIM et al. 1999 und 2004) liefert blaues und grünes Licht bessere Wachstumsraten. Aufgrund der geringeren spektralen Sensitivität des Huhnes für kurzwelliges gegenüber langwelliges Licht, werden blaue und grüne Spektren weniger hell wahrgenommen. Bei rotem Licht ist die Helligkeitswahrnehmung erhöht und die Aktivität steigt bereits bei 30 lx an (PRAYITNO et al. 1997a). Die Anwendung von blauem Licht ist aufgrund gleicher Auswirkungen wie bei der Haltung unter geringer LI als Dauerbeleuchtungsform abzulehnen (PRAYITNO et al. 1997b). Vorsichtig zu beurteilen ist auch die Aussage, farbiges Licht führe zu unterschiedlichen Eiproduktionsparametern. Bei gleichem Photonenstrahl der Lampen, führt farbige Beleuchtung zu keinem signifikant erhöhten Produktionswert (PYRAZEK und SIOPEŠ 1986). Dieser wird auch mit der stark abweichenden Helligkeitsempfindung des Vogels für diese Lampen begründet. Nach dem angegebenen Photonenstrahl von 3×10^{14} Photonen/cm²s ergibt sich für blau 173 lx, für grün 724 lx, für rot 151 lx und für weißes Licht 43 lx. Blaues, rotes und weißes Licht dürfte für den Vogel noch heller erscheinen, grünes dafür weniger hell. Hohe Lichtintensitäten über 25 lx führen nach LEWIS et al. 2004 generell zum Leistungsabfall. So könnte trotz des positiven Effektes vom roten Licht, dieses durch die hohe Lichtintensität in seiner Wirkung abgeschwächt worden sein. Konkretere Hinweise zu den Zusammenhängen zwischen körperlicher Entwicklung, sexueller Reifung und Lichtfarbe könnten Versuche liefern, die statt monochromatischem Licht spektral-defizientes polychromatisches Licht gleicher Gallintensität verwenden.

Die Lichtfarbe gilt zusätzlich als Regulator für aggressives Bepicken. Dabei wird der grünen und blauen Lichtfarbe eine beruhigende und anti-kannibalistische Wirkung und der roten Lichtfarbe generell eine aggressivitätssteigernde Wirkung zugeschrieben (LEWIS und MORRIS 2000). Rotes Licht fördert die sexuelle Reifung des Haushuhns. Mit Beginn der präpubertären Phase stellt sich vorwiegend das gesteigerte aggressive Verhalten ein (PRAYITNO et al. 1997b).

Subject	red	orange	yellow	green	blue
Improves growth				green	blue
Decreases FCR*			yellow	green	
Slows down maturity				green	blue
Speeds up maturity	red	orange	yellow		
Decreases nervousness	red				
Decrease cannibalism	red				blue
Increases egg production	red	orange			
Decreases egg production			yellow		
Increases egg size			yellow		
Increases male fertility				green	blue

Tabelle 44 (nach Marc O. NORTH, USA 1986): Auswirkungen von farbigem Licht auf bestimmte Parameter. (Angaben unter Vorbehalt - siehe dazu Text). *FCR: feed conversion ratio

Die Präferenzen der Tiere gegenüber farbigem Licht orientieren sich an den natürlichen Lebensverhältnissen der Hühnervögel. Weißes Licht, mit einem erhöhten spektralen Anteil im grünen Bereich, stellt sich als das bevorzugte Lichtspektrum heraus (PRAYITNO et al. 1997a). Die Bevorzugung von grünen und blauen Licht gegenüber rotlastigen-weißen und roten Licht stellt sich unabhängig von den Lichtbedingungen unter denen die Tiere aufwachsen ein.

Zusammenfassend ergibt sich, dass ein roter spektraler Lichtanteil die sexuelle Reifung fördert und dass blaues Licht niedriger Intensität nicht dauerhaft, aufgrund gesundheitlicher Beeinträchtigung in der Geflügelmast, angewendet werden darf. Ein Grünanteil im Licht wird von den Hühnervögeln zur erforderlichen Detailerkennung von Artgenossen benötigt und sollte daher im Lichtspektrum vorhanden sein.

8.5.5 Einfluss der Lichtquelle

Weißes Licht beinhaltet nicht eine gleiche spektrale Zusammensetzung. Das von Glühbirnen emittierte Licht hat beispielsweise eine andere spektrale Zusammensetzung mit erhöhtem Anteil an langwelliger roter Strahlung als das ausgestrahlte Licht von Leuchtstofflampen. Aufgrund der abweichenden und erhöhten Sensitivität des Vogels für manche Spektren, wird dieses für den Menschen weiß empfundene Licht vom Vogel möglicherweise in einem anderen Farbton wahrgenommen (PRESCOTT und WATHES 1999). Die Farbtöne der Warm- und Kaltlichtquellen zeigen daher in ihrer Wirkung auf den Vogelorganismus und dessen Verhalten, Parallelen zur Lichtfarbe. Gelb- bis rotlastiges Licht warm-weißer Lichtquellen wie Glühlampen, Natriumdampflampen, Tageslichtfluoreszenzlampen gilt als sexuell stimulierend und fördert die Eiproduktion im Vergleich zu kalt-weißem Licht (FELTS et al. 1992, LEWIS und MORRIS 1998). Nach FELTS et al. 1992 ergibt sich eine Lampenrangordnung hinsichtlich der positiven Auswirkung auf Reproduktionsparameter. Tageslichtlampen liegen dabei vor Natriumdampflampen gefolgt von Glühlampen. Rotlastiges weißes Licht führt allerdings nicht wie für rotes Licht angegeben zur Aktivitätssteigerung und blau-lastiges weißes Licht nicht zur Aktivitätsminderung. Unter spektral ausgewogenem Licht mit zusätzlichem UVA-Anteil sind das Körperpflege- und Erkundungsverhalten, sowie das soziale Bepicken in erhöhtem Maße vorhanden. Dieses ergibt sich aus der besseren Farbwiedergabe von Oberflächen und Strukturen am Körper, die eine bessere Erkennung der Artgenossen und der Futterpartikel ermöglichen (LEIGHTON et al. 1989, WIDOWSKI et al. 1992, BOSHOWERS und NICAISE 1993, SHERWIN 1999, MOINARD und SHERWIN 1999, KRISTENSEN 2004).

Bei der Verwendung von Leuchtstofflampen mit Tageslicht- (Osram Biolux) und Warmlichtcharakter werden keine abweichenden Produktionsparameter beim Broiler festgestellt (KRISTENSEN et al. 2003). Für die Altersgruppe der Broiler scheint die spektrale Zusammensetzung des weißen Lichtes weniger von Bedeutung zu sein. Allerdings verschiebt sich die Präferenz hinsichtlich des Lichtspektrums im pubertäts- und erwachsenen Alter, welche dann Einfluss auf die Leistungsparameter nimmt. Die Auswahl zwischen GL-, Tageslicht-FL- ("Biolux") und warm-weißes FL-Licht wird zunächst von den Broilern gleichermaßen akzeptiert. Mit Erreichen der 5 LW werden allerdings die beiden FL-Beleuchtungsarten bevorzugt angenommen (KRISTENSEN

2004). Im Gegensatz zum Broiler zeigen Mastputen bereits in der 4. LW eine Präferenz für FL und bevorzugen darüber hinaus FL-Licht mit UVA-Anteil (SHERWIN 1999, MOINARD und SHERWIN 1999).

Die Glühlampe im Tierstall wird unter dem Aspekt, dass sie unwirtschaftlich arbeitet, zunehmend von der Leuchtstofflampe ersetzt. Untersuchungen ergeben, dass der Gebrauch von Leuchtstoffröhren keinen signifikanten, bzw. replizierbaren negativen Effekt auf die Produktionsparameter, Mortalität und Verhalten der Tiere nimmt (WABECK und SKOGLUND 1974, ROSE et al. 1985, ZIMMERMANN 1988). Im Vergleich zum natürlichen Tageslicht zeigt sich, dass Vollspektrumlicht auf die Leistungs- und auf die Widerstandsfähigkeit der Tiere den größten Effekt erzielt. Einen Hinweis hierfür liefert die Kammfarbe von Legehennen, die sich unter hohen Lichtintensitäten und vollspektralem Licht am intensivsten darstellt (FÖLSCH et al. 1994).

8.5.6 Beurteilung der Auswirkung von Kunstlicht auf das Wirtschaftsgeflügel

Die spektrale Sensitivität des Menschen ist nicht auf den Vogel übertragbar. Die Methoden, die zur Untersuchung des Verhaltens und der Leistungsparameter beim Vogel angewendet wurden, unterscheiden sich stark in der verwendeten Lichtintensität, in der Lichtdauer und dem Lichtspektrum. Aus diesen Gründen ist eine kritische Beurteilung der ermittelten Untersuchungsergebnisse notwendig. Beispielsweise kann die Präferenz der Tiere für farbiges Licht bzw. Licht unterschiedlicher spektraler Zusammensetzung, mit der Präferenz für helleres Licht zusammenhängen und dadurch falsch gedeutet werden. Besonders die verwendeten Lichtintensitäten variieren stark unter den Versuchsmodellen und können keine konkreten Rückschlüsse auf bestimmte Verhaltensweisen liefern. Puten bevorzugen beispielsweise einen Nistplatz unter 0,5 lx im Gegensatz zur Alternative 100 lx, Legehennen aber 20 lx zur Alternative 1 lx. Ob Legehennen und Puten aber grundsätzlich eine gemeinsame Präferenz für Nistplätze unter 100 lx aufweisen bleibt dabei offen (MANSER 1996). Die gefahrenen Lichtprogramme in der Geflügelmast sind teilweise vom natürlich vorkommenden Tageslichtrhythmus so abwegig (z.B. 23L:1D / 5 lx vs. 14L:10D / 5.000 lx), dass unter

diesem Beleuchtungsregime der Einfluss von anderen Lichtparametern (z. B. Lichtfarbe) schwer zu deuten ist. Auch hier können daher in der vergleichenden Literatur keine allgemeingültigen Aussagen getroffen werden. Zukünftig werden standardisierte Methoden nötig sein, die den Vergleich zwischen der Auswirkung von Lichtparametern auf Verhaltensweisen des Vogels zulassen.

Einige Autoren, haben bereits versucht die unterschiedlichen Daten aus den Forschungsergebnissen zusammenzutragen. Daraus ergeben sich Empfehlungen für die Beleuchtungsarten beim Geflügel. Sie werden nachfolgend kurz dargestellt und der Gesetzgebung gegenüber gestellt.

Empfehlung aus MANSER 1996, LEWIS und MORRIS 1998	Europ. Gesetzeslage
<p>Lange, aber auch zu kurze Lichtdauer ist gesundheitsschädlich und sollte sich im Rahmen zwischen 8 bis maximal 20 L bewegen. Intermittierende Lichtprogramme sind abzulehnen.</p>	<p>Max. 16 L / kontinuierliches Licht nur bei Ein- und Ausstallung Intermittierende Lichtprogramme sind durch die Vorgabe „mindestens einmalig 4D am Stück“ nicht mehr realisierbar</p>
<p>Lichtintensität bei 20 lx ist vertretbar, ohne dass gesundheitliche Schäden auftreten. Bei gutem Management sind höhere LI durchaus anwendbar und decken sich mit der altersabhängigen Präferenz der Tiere. Dimmphasen sollen gewährleistet werden damit die Tiere ihre Ruhestellung einnehmen können, allerdings ist es auch nötig die Tiere an plötzliche Dunkelheit zu gewöhnen, damit beim Stromausfall keine Panik auftritt. Erst bei 30 lx ist eine genügend hohe LI für den Mensch gewährleistet, damit er die Tiere <i>genau</i> kontrollieren kann.</p>	<p>Min. 20 lx Haushuhn bzw. 10 lx für Puten / tierärztliche Indikation für Anwendung niedriger LI eingeräumt Die Beleuchtung in der Nacht darf 0,5 lx nicht überschreiten. Dämmerungsphasen vorgeschrieben (Artikel 14 EU-Empfehlung in Bezug auf Haushühner, §14 Legehennen-VO, Artikel 16 EU-Empfehlung in Bezug auf Puten) §§13/14 Legehennenverordnung – gibt für den Kontrollgang keine Luxwerte an</p>

<p>Lichtfarbe liefert unterschiedliche Resultate und bedarf weiterer Untersuchungen. Konkrete Angaben sind nicht möglich, dennoch scheint kurzwelliges Licht aktivitätsmindernd und langwelliges Licht sexuell stimulierend zu sein. Wirkung des roten Lichtes auf Aggressionsverhalten bleibt strittig.</p>	<p>Lichtfarbe gesetzlich nicht verankert Gegebenenfalls Blaulicht beim Einfangen der Tiere anwenden, um Ersticken oder Verletzung der Tiere zu vermeiden (Artikel 17 EU-Empfehlung in Bezug auf das Haushuhn)</p>
<p>Bei den angewandten LI scheint die Lichtquelle keinen großen Einfluss auf Produktionsparameter zu nehmen. Daher die Empfehlung aus wirtschaftlicher Sicht GL durch FL zu ersetzen. Eine Lichtquelle mit zusätzlichem UVA- und UVB-Anteil hat keinen gesundheitlichen Nachteil, sondern führt zur Entwicklung stabilerer Knochen und eines verbesserten Sozialverhaltens.</p>	<p>Art der Lichtquelle gesetzlich nicht vorgeschrieben. Allerdings muss für mind. 3 % der Stallgrundfläche Tageslichteinfall gewährleistet werden. Kann dieses bautechnisch nicht durchgeführt werden, wird der Einsatz von Tageslichtlampen vorgeschrieben.</p>

8.6 Licht und Federpicken / Kannibalismus

Federpicken und Kannibalismus stellt eine Verhaltensstörung des Geflügels von multifaktorieller Genese (vergleiche Abbildung 65 und SEDLACKOVA et al. 2004) dar. Dieses Fehlverhalten geht mit hohen Tierverlusten und Einbußen in der Produktion einher. Besonders betroffen sind Legehennenlinien im Legealter, teilweise aber auch bereits in der Aufzuchtperiode. Das Federpick- und Kannibalismusproblem tritt überwiegend in den alternativen Legehennenhaltungssystemen und weniger in der konventionellen Käfighaltung auf.

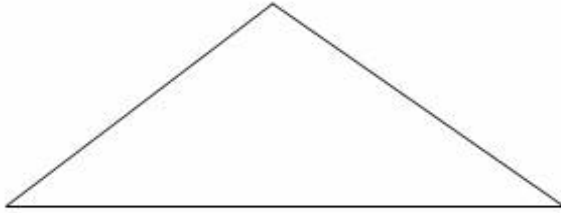
Bislang ist es anhand wissenschaftlicher Untersuchungen nicht gelungen eine mögliche Hauptursache zu finden, bzw. eine Gewichtung der Faktoren zu erreichen, aus der sich konkret eine Problembewältigung ableiten lässt. Der Übergang vom sanften Bepicken der Artgenossen zu schweren Pickverletzungen, die mit Federrupfen und blutigen Hautläsionen einhergehen, ist stufenlos (RIEDSTRA 2003). Bereits leichtes Bepicken in der Aufzuchtperiode gilt als erstes Zeichen für das später auftauchende Fehlverhalten. Kannibalismus setzt per Definition dann ein, wenn die blutigen Stellen am Tier weiterhin bepickt werden. Erkennungs- oder soziales Bepicken erfolgt überwiegend an den Schwanz-, Rücken und Rumpffregionen (HUBER-EICHER und AUDIGÉ 1999). Aggressives Bepicken äußert sich durch kraftvolle Schnabelstöße am Kopf und Hals und ruft potentiell Verletzungen am Tier hervor. Nach den Umfragen von HUBER-EICHER und AUDIGE 1999 zu urteilen, wird das Problem Federpicken im Bestand häufig übersehen, weil die pick-aggressiven Tiere nicht auffindig gemacht werden können und man den Federverlust bzw. die blutigen Hautpartien einer anderen mechanischen Ursache zuordnet. Kloakaler Kannibalismus, als gesteigerte Form, beginnt in der Phase der ersten Eiablage und wird in Zusammenhang mit dem erhöhten Östrogenstatus der Henne gebracht (HUGHES und DUNCAN 1972). Große Eier (>64 g) gelten zudem als Anreiz zu picken. Blutige Hautirritationen und -wunden ziehen die Aufmerksamkeit auf sich und veranlassen andere Tiere diese zu bepicken, so dass kannibalistisches Verhalten auf andere übertragen wird.

Auslösende Faktoren für das Federpicken / Kannibalismus

Vogelspezifisch
 Genetische Prädisposition^a
 Hormoneller Status
 Gefiederfarbe / Phänotyp



Management
Aufzuchtmethode^b
 Einstellen fremder Tiere
Stallklima^c
Stalleinrichtung^d
Besatzdichte
 Futterzusammensetzung^e
 Gesundheitsprophylaxe
 Kontrollgänge / Impfmanagement /
 Schädlingsbekämpfung



Umgeleitetes Futterpickverhalten
 Übermäßige soziale Kontaktaufnahme
 Stress- / Angstbewältigung
 Aggressionsventil



Abbildung 65: Zusammengefasst aus HUGHES und DUNCAN 1972; JOHNSEN et al. 1998, SAVORY und MANN 1999; HUBER-EICHER und AUDIGÉ 1999; RIEDSTRA 2003 (Fett-gedruckte Faktoren werden von den Autoren als besonders relevant hervorgehoben). (a) Selektion auf hohe Legeleistung korreliert mit erhöht aggressiven Pickverhalten; (b) Besatzdichte >10Tiere/m²; keine Sitzstangen; Abwesenheit der „Muttertiere“; ungenügende Gewöhnung an Kontrollpersonal und Kontrollgänge; Gitterboden ohne Sandbade Möglichkeit; (c) Temperatur über 32°C / unter 20°C, zu hoher Ammoniakgehalt, zu hohe Feuchtigkeit, hohe Li; (d) ohne Einstreu / qualitativ schlechtes, oder feinkörniges Einstreu; keine Sitzstangen; Glockentränken; reizarme Umgebung; (e) suboptimaler Gehalt an Natriumchlorid, Calcium, Mangan, Protein, Methionin, Arginin; strukturarmes Futter wie Pellets;

Wie aus der Auflistung (Abb. 65) ersichtlich wird, spielen eine Vielzahl von Faktoren eine kausale Rolle, auf die aber hier nicht weiter eingegangen werden soll. Im Zusammenhang mit dieser Arbeit soll der Faktor Licht allerdings kritisch beurteilt werden, obwohl hier die Bedeutsamkeit unsicher und sogar in der Arbeit von HUBER-EICHER und AUDIGÉ 1999 als statistisch unsignifikant angegeben wurde.

Die üblichen Ansätze beim Licht zur (prophylaktischen) Bekämpfung des Federpickens bei Geflügelbeständen ist die Haltung der Tiere unter niedrigen Lichtintensitäten (< 10 lx), oder unter roter Beleuchtung niedriger Beleuchtungsstärke (HUGHES und DUNCAN 1972; LEIGHTON et al. 1989; KJAEER und VESTERGAARD 1999). Dadurch wird der Erkundungsdrang der Tiere auf ein Minimum reduziert. Fensterlose Ställe werden sogar für die bessere Regulierbarkeit der LI teilweise für die Hennenhaltung empfohlen. Eine Reduzierung der LI zur Kannibalismusprävention kann allerdings aus folgenden Gründen Nachteile beinhalten: (a) für die Beurteilung der Tiere durch den Mensch ist die LI nicht ausreichend und leicht bepickte Tiere bzw. pickende Tiere werden übersehen, mit der Folge, dass die Problematik erst bei schlimmeren Ausmaß erkannt wird und dann eine Gegenregulierung kaum mehr möglich ist; (b) zur genaueren Beurteilung der Tiere ist eine Erhöhung der LI nötig. Die ungewohnte abrupte Erhöhung der LI führt zu Beunruhigung und Stress der Tiere. Stress gilt als Auslöser für Federpicken; (c) niedrige LI werden entgegengesetzt der Präferenz der Tiere eingesetzt und führen zu erhöhter Anfälligkeit in Bezug auf Stress und Angstzuständen; (d) niedrige LI und unausgewogene bzw. uv-defiziente Spektren führen zur herabgesetzten bzw. falschen Farbwiedergabe von Futterpartikel und Gefieder, mit der Folge, dass sie unappetitlich bzw. fremdartig erscheinen und aversives Verhalten hervorrufen (LEWIS et al. 2000b); (e) spektral unausgelastetes, uv-defizientes und gedimmtes Licht kann keine Gruppenstabilität gewährleisten. Diese ist aber von Bedeutung, da sie zu einer geringeren Ausprägung des Federpickens führt (RIEDTSRA und GROOTHUIS 2002).

Die Anwendung von Rotlicht, bzw. Licht von Natriumdampf lampen zur Kannibalismusbekämpfung durch Kaschieren der Blutfarbe ist strittig. Rotes Licht steigert die Aktivität sowie den Erkundungsdrang der Tiere (PRAYITNO et al. 1997a) und potenziert ungewöhnliches Verhalten, da sich die Tiere unter diesem Licht schlechter erkennen können (D'EATH und STONE 1998). Darüber hinaus kommt es zu

vermehrten Bepicken der Tiere unter Infrarotstrahlern (RIEDSTRA und GROOTHUIS 2002).

Nach der Aussage von RIEDSTRA 2003 gilt ein gestörtes soziales Erkundungsverhalten des Geflügels als Auslöser für das Federpicken. Diese Aussage weicht damit von dem ursprünglichen Gedanken, Federpicken sei durch fehlgeleitetes Futterpicken ausgelöst, ab. Ein unausgewogenes Lichtspektrum stört soziales Erkundungsverhalten (D'EATH und STONE 1998), da die Empfindung der Federfarbe und anderer Körpermerkmale eingeschränkt wird. Besonders Kontrastpunkte im Gefieder liefern bei weißen Rassen erhöhte Zielpunkte zum Bepicken (KEELING et al. 2004). Fehlfarben, die durch falsche Beleuchtung entstehen, liefern solche Kontrastpunkte. Weißes uv-reflektives Gefieder wird sich beispielsweise unter uv-haltigem Licht anders für den Vogel darstellen als unter uv-defizientem Licht. So zeigt die Untersuchung an Puten (Rasse Big6) von SHERWIN und DEVEREUX 1999, dass mit auftretender UV-Reflektivität des Gefieders im bestimmten Alter dieses besonders stark mit der erhöhten Bepickungsrate korreliert. Unter uv-haltigem Licht wird der Aufbau von sozialen Verbänden gewährleistet, die ebenfalls die Aggressivität der Tiere untereinander gering halten (LEWIS et al. 2000b). Diese Vermutungen im Zusammenhang mit Aufbau eines Sozialgefüges decken sich auch mit der Untersuchung an dem Australischen Buschhuhn (Megapoden), die elternlos aufwachsen aber dennoch instinktiv sich für diejenigen Artgenossen entscheiden, dessen Federkleid unter uv-haltigem Licht dargestellt wird (GÖTH und EVANS 2004).

Abgesehen von der Lichtintensität und spektraler Verteilung des Lichtes, können auch Lichtprogramme besonders in der Brut und Aufzucht, für spätere Probleme sorgen. Die Erkennung und Wiedererkennung von Artgenossen ist ein „lateralisiertes Verhalten“, d. h. es wird aufgrund des vollkommenen Überkreuzens der Sehnervenfasern am Chiasma opticum nur von einer Gehirnhälfte, in diesem Fall der rechten, gesteuert. Wird während der embryonalen Entwicklung die linke Gehirnhälfte, beispielsweise durch Lichtprojektion vom rechten Auge stärker beansprucht, entwickelt sie sich stärker und dominiert möglicherweise über die rechte Gehirnhälfte und dessen Verhaltenssteuerung (RIEDSTRA und GROOTHUIS 2004). Eine Lichtstimulation von Bruteiern in spätembryonalen Stadien führt später zu einer verstärkten sozialen Kontaktaufnahme (= mildes Bepicken fremder Artgenossen zur Kontaktaufnahme), aufgrund von einer

gestörten Artgenossen-(wieder-)Erkennung (RIEDSTRA 2003). Potenziert wird diese soziale Kontaktaufnahme besonders dann, wenn auf unfamiliäre Artgenossen getroffen wird.

Das Problem Federpicken lässt sich nur mit der Zucht anti-aggressiver Linien (LFP = „Low feather pecking“ lines, nachzulesen unter SEDLACKOVA et al. 2004) und der optimalen Gestaltung und Management der Vogelbehausung in Anlehnung an die Bedürfnisse und des Wohlbefindens der Tiere bewältigen. Kontraproduktiv ist eine karge Umgebung, die zusätzlich mit spektral unausgewogene und uv-defiziente Licht beleuchtet wird (LEWIS et al. 2000b). Im Zuge der Optimierung der Haltungsbedingungen werden höhere LI sicherlich anwendbar. Unter dem Versuch von KJAER und VESTERGAARD 1999 lässt sich der Zusammenhang zwischen erhöhter LI und Federpicken bestätigen, aber die Autoren merken auch an, dass bereits unter 3 lx exploratives gegenseitiges Bepicken vorhanden ist, welches als Kompensationsverhalten zur visuellen Einschränkung gilt. Darüber hinaus zeigt der Versuch von JOHNSEN et al. 1998, dass unter optimalen Haltungsbedingungen Legehennen unter 1.000 lx gehalten werden können, ohne dass dabei Federpicken auftritt. In Bezug auf das Lichtmanagement bei der Legehennenhaltung ist in Abwägung mit den Haltungsbedingungen zu fordern, dass Tageslichtlampen unter einer erhöhten Galli-Lichtintensität verwendet werden und eine Beleuchtung der Bruteier im Schlupf- und Brutapparat ausbleibt (RIEDSTRA 2003). Rotes Licht ist aus theoretischer Sicht und unter Berücksichtigung der geringen Präferenz der Tiere, als dauerhafte Beleuchtungsform abzulehnen.

9 DISKUSSION

9.1 Visus beim Ziervogel

Betrachtet man die phylogenetische Entwicklung der unterschiedlichen Vogelarten, reichen erste Hinweise auf die Existenz der aviären Netzhaut in die Zeit von 540 Millionen Jahren zurück (COLLIN und TRESIZE 2004). Seither wurde das visuelle System des Vogels durch Anpassung an den Lebensraum und dessen photopischen Bedingungen geformt (YOKOYAMA und YOKOYAMA 1996). Diese Entwicklung ermöglichte die Integration einer Vielzahl von Vögeln in ökologische Nischen und sichert somit ihr Überleben und ihre Speziesdiversität (BLEIWEISS 2004). Innerhalb einer Vogelfamilie bildeten sich spezielle visuelle Eigenheiten heraus, die durch die spezifische Anzahl und die Sensitivitätsmaxima ihrer Farbrezeptoren ersichtlich wird (HART et al. 1998).

Im Vergleich zum Menschen verfügen Ziervögel über 4 Zapfen, 1 Doppelzapfen und Öltröpfchen in der Netzhaut (HUTH und BURKHARDT 1972). Lediglich die Stäbchen, als achromatische, skotopische Rezeptoren, zeigen eine Gemeinsamkeit der Retina zwischen Mensch und Vogel. Vögel unterscheiden sich untereinander deshalb in ihrer Fähigkeit Farbhelligkeiten und -sättigungen wahrzunehmen, in ihrer Sehschärfe, in ihrer Bewegungsdetektion und in ihrem Vermögen nachts zu sehen. In menschlicher Obhut gehaltene Ziervögel, wie Papageien und Sperlingsvögel besitzen ebenfalls Unterschiede in ihrem Aufbau auf Netzhautebene. Es kann daher keine pauschale Aussage über ihr artspezifisches Sehvermögen getroffen werden kann.

Die vierte Dimension des Sehens dargestellt durch die 4te Zapfenart beim Vogel, liegt im für den Menschen unsichtbaren UVA-Bereich. Man geht davon aus, dass das ultraviolette Spektrums als echte Farbe und nicht als Helligkeit vom Vogel wahrgenommen wird (OSORIO et al. 1999, SMITH et al. 2002). Dieses ist von besonderer Relevanz für die Farbempfindung, da bei Fehlen dieses Spektrums im Kunstlicht, Farben vom Vogel anders wahrgenommen werden und wichtige Assoziationen nicht mehr durchgeführt werden können (BURKHARDT 1996).

Daneben unterscheidet sich das Sehvermögen des Vogels von dem des Menschen auch in seiner Eigenschaft Flackerfrequenzen wahrzunehmen. Besonders Ziervögel, als Zuordnung zu den Sperlingsvögeln und Psittaziden, verfügen über eine hohe kritische Flickerfusionsgrenze, die diejenige des Menschen bis auf das doppelte übersteigt (JARVIS et al. 2002).

9.1.1 Kunstlicht und der Einfluss auf natürliche Verhaltensparameter beim Ziervogel

Die Anpassung des visuellen Systems des Vogels orientiert sich an den äußeren Lichtbedingungen (HART 2001b). So werden an die lichtgestalterische Umsetzung bei der Haltung von Ziervögeln unter Kunstlichtbedingungen große Anforderungen gestellt. Besonders das UV-Spektrum ermöglicht eine kryptische, innerartliche Kommunikation zwischen den Artgenossen und dient dem Erkennen von Sexualpartnern und Jungtieren, sowie dem Aufsuchen von Nahrungsquellen (HUNT et al. 2001). Bislang wurde dieses Verhalten intensiv an Sperlingsvögel wie der Blaumeise (*Parus caeruleus*), und Papageienvögel wie dem Wellensittich (*Melopsittacus undulatus*) untersucht (SHELDON et al. 1999, PEARN et al. 2001).

Dem UV-Bereich des Lichtes wird allerdings aufgrund der, an das menschliche visuelle System angepasste Lichtgestaltung bei der Haltung von Ziervögeln nicht Rechnung getragen. Fluoreszenz-, Glüh- und Halogenlampen emittieren überwiegend im sichtbaren spektralen Bereich des Menschen und enthalten keinen UVA-Anteil. Das bedeutet, dass hier die Nutzung des UV-Signals durch den Vogel nicht gewährleistet ist. Hinzu kommt, dass neben dem fehlenden UVA-Spektrum auch die nötige Hintergrundvegetation fehlt, die dieses Signal in seiner Wirkung potenziert (ENDLER 1993, HASTAD et al. 2005). In der Konsequenz werden auf diesem Signal basierende, natürliche Verhaltensweisen der Vögel nicht mehr umsetzbar, oder verlieren an Einfluss. Schlimmstenfalls führen solche Lahmlegungen des visuellen Systems und des daran gekoppelten instinktiven Verhaltens zu Fehlverhalten, welches sich als Autoaggression, Aggression gegenüber Artgenossen

und in einem herabgesetzten Zuchterfolg, u.a. durch Abstoßung unattraktiv wirkender Jungtiere, äußert.

Neben der spektralen Eigenschaft der Kunstlichtquellen, spielt auch die Gleichmäßigkeit ihrer Lichtemission für den Ziervogel eine Rolle. Leuchtstoffröhren sind in ihrer konventionellen Arbeitsweise abhängig von der nominalen Netzfrequenz (50 Hz in Europa). Die Zündung dieser Lampen erfolgt alle 100stel Sekunde, welches 100 Hz entspricht, wobei zwischen der gezündeten Hellphase und der darauf folgenden Dunkelphase ein großer Helligkeitsunterschied entsteht. Stare (*Sturnus vulgaris*), als Vertreter der Ziervögel, können diese zeitlich eng aufeinander folgenden Leuchtdichteunterschiede der Leuchtstofflampen wahrnehmen (SMITH 2003). Im Versuchsaufbau unter niederfrequentem Leuchtstofflampenlicht zeigen Stare allerdings keine Veränderung ihres Verhaltens (SMITH 2003). Sie reagieren lediglich auf subtile Weise mit Erhöhung ihres Basiskortisonspiegels im Blut (MADDOCKS et al. 2001), der als Stressindikator gilt. Dieses Kunstlicht stellt in seinem Emissionscharakter kein natürliches Licht dar. Im Gegensatz zum emittierten Licht von Leuchtstoffröhren wird natürliches Licht von der Sonne kontinuierlich ausgestrahlt und verändert seine Helligkeit vergleichsweise gering und in langsamen Phasen, wenn beispielsweise vorbeiziehende Wolken das Sonnenlicht abschirmen.

9.1.2 Rückschlüsse aus der Vogelhalterumfrage

In der für diese Studie angefertigten Umfrage über die Haltung der Ziervögel unter Kunstlichtbedingungen von Vogelpatientenbesitzern der Vogelklinik in Oberschleißheim, wurde anhand der Auswertung deutlich, dass noch eine große Unwissenheit von Besitzern über das 4-Farbensehen (Tetrachromasie) und die Fähigkeit ihrer Vögel hohe Flackerfrequenzen wahrzunehmen, vorliegt. Bei der spezifischen Nachfrage, ob spezielle Vogellampen verwendet werden, oder noch konkreter, ob das UV-Perzeptionsvermögen von Vögeln bekannt sei, gaben 8 Personen von 52 an, dass die UV-Tüchtigkeit des Vogelauges bekannt ist. 5 Befragte berücksichtigen dieses durch die Anwendung spezieller Lampen, während die anderen 3 nicht wussten, wie man dieses lichttechnisch berücksichtigen könne.

So ergibt sich, dass ca. 85 % der Befragten unwissend in Bezug auf die UV-Perzeption ihrer Vögel sind, obwohl sie teilweise über mehrere Jahre ihre Vögel bereits betreuen. Ebenfalls scheint die schädliche Wirkung der Fernseher und PC-Monitore (SMITH et al. 2005a) noch nicht in das Bewusstsein der Vogelhalter vorgedrungen zu sein, denn über 50 % haben den Käfig so aufgestellt, dass dieser im Blickfeld des Vogels liegen.

Darüber hinaus werden die in den Haltungsempfehlungen angegeben maximalen Lichtlängen von 12 Stunden pro Tag vom Vogelhalter nicht eingehalten. Bei Nachfrage auf die gewährleistete Lichtlänge am Tag entfallen knapp 50 % auf über 14 Stunden Licht, wobei sich die Kunstlichtlänge am Abend auf ca. 2 - 3 Stunden erstreckt und im Winter mit früherem Eintritt der Dämmerung noch höher liegt (> 5 Stunden). Über 50 % halten ihre Vögel unter Glühlampenbeleuchtung, gefolgt von einem 10 %igen Anteil an Leuchtstofflampenbeleuchtung.

Die Hobbyhaltung bestimmter Papageienarten und anderen Exoten findet vorwiegend in Räumen statt, die vom Mensch genutzt werden (Wohn- und Esszimmer, Küche). Die Problematik des einseitigen Lichtspektrums dürfte angesichts der Tatsache, dass die Vögel in Räumen mit Fenstern leben weniger gegeben sein. Allerdings muss hier der UVA-Gehalt (320 bis 380 nm) besonders beim indirekten Lichteinfall (Nordfenster) und in Anbetracht des verwendeten Fensterglases genauer mittels UV-Meter überprüft werden.

Die Probleme, die sich im Zusammenhang mit dem fehlenden UV-Spektrum, dem Flackerlicht aus den Leuchtstofflampen und dem Fernseher, sowie der langen Lichtdauer ergeben, könnten sich als Verhaltensänderungen wie Federzupfen, erhöhte Aggressivität oder sexuelle Frustration, vermehrte Müdigkeit, Unruhe und Legenot äußern. Die ersten aufgeführten Punkte wurden allesamt Widererwarten nicht von den Befragten beobachtet. Möglicherweise zeigen die Vögel trotzdem solches Verhalten, welches aber durch den Vogelhalter nicht in Zusammenhang mit der künstlichen, photopischen Umwelt im Aufenthaltsraum des Vogels zurückgeführt wird. Lediglich 2 Befragte, die eine Lichtdauer von > 14 Stunden am Tag ihrem Vogel bieten, geben an, dass ihre Vögel Probleme mit Legenot haben. Ein Befragter gab an, dass sein Wellensittich mit Neugierde auf den eingeschalteten Fernseher

reagieren würde. 2 Personen, die in der Umfrage die Verwendung von Vogel-, bzw. Tageslichtlampen angaben, bemerkten positive Veränderung seit in Betriebnahme der Lampe, erkennbar anhand eines besseren Gefieders, einer verbesserten Mauser und durch Aktivitätssteigerung der Vögel.

9.1.3 Empfehlungen und Realisierungsvorschläge

Bei der Haltung von Ziervögeln unter Kunstlichtbedingungen müssen insbesondere folgende Punkte berücksichtigt werden: (1) das Lampenspektrum muss das gesamte sichtbare Spektrum des Vogels umfassen und muss ab einer Wellenlänge von mindestens 360 nm (UVA) vorliegen. (2) Dämmerungsphasen müssen zur Einleitung der Dunkelphase, sowie der Helligkeitsphase nach einer Periode von 12 Stunden gewährleistet werden. (3) Ein stark gedimmtes Nachtlicht ist zur nächtlichen Orientierung von Sperlings- und Papageienvögel notwendig. (4) Das Licht aus Kunstlichtquellen muss gleichmäßig emittiert werden. (5) Aufstellung vor einem Fernseher oder PC-Monitor ist als tierschutzwidrig anzusehen und darf nicht erfolgen.

Punkt 1 stellt besonders dann hohe Anforderungen an das Kunstlicht, wenn die Ziervögel in geschlossenen Räumen gehalten werden müssen. Lampen mit spezifiziertem Tageslichtcharakter sind hier anzuwenden und so anzubringen, dass sie eine hohe Lichtintensität gewährleisten. Dazu zählen einige Fabrikate der Firma Osram, die dort als „Biolux“-Leuchtstofflampen angegeben werden, sowie beispielsweise die Vogellampe der Firma Arcadia. Der UV-Gehalt der Lampen richtet sich dabei an dem natürlichen UVA und UVB Gehalt im Tageslicht und liegt anteilig bei ungefähr 12 % und 2,4 %, respektive. Der Nachteil dieser „all-in-one“ Tageslichtlampen ist, dass sich die kurzwelligen Spektren und insbesondere der UV-Anteil schneller mit Betriebsdauer der Lampe verringern, so dass diese vergleichsweise teure Lampe nur bis zu 8 Monaten nutzbar ist. Wahlweise ist daher der Parallelbetrieb einer UV-Lampe mit einer Vollspektrumlampe (z. B. Sylvania Pearl mit Philips TLD blacklight blue, nach LEWIS et al. 2000) angezeigt. Bei dieser Betriebsart ist allerdings die Installation durch einen Lichttechniker nötig. Die UV-

Lampe muss nämlich so angebracht werden, dass ihr Licht in einem unschädlichen Maße ausgestrahlt wird. Ein prozentualer spektraler UVA-Anteil von 10 – 15 % wird vom Vogel akzeptiert und wahrgenommen, ohne dass dabei Schäden am Auge entstehen (JONES et al. 2001). Vögel, die in Räumen mit Fenstern untergebracht sind, bedürfen möglicherweise keiner zusätzlichen Beleuchtung. Das hängt allerdings vom Fensterglas, der Scheibendicke, der Entfernung des Vogels zum Fenster und der Ausrichtung des Fensters ab. Wer seinem Tier ultraviolett-haltiges Licht in gewisser Menge garantieren möchte, muss mit hochwertigen UV-Metern, die einen Messbereich ab mindestens 360 nm aufzeigen, den Gehalt im Licht nachmessen. Bei externer UV-Lichtzufuhr mittels UV-Lampen sind diese mindestens alle 100 Stunden Lampenbetriebsdauer auf ihren Gehalt zu überprüfen.

Dämmerungsphasen, die unter Punkt 2 gefordert werden, lassen sich besonders bei Verwendung von Glühlampen einfach realisieren. Natürlicherweise verhält sich das Tageslicht bei Sonnenauf- und Untergang analog zum Temperaturstrahler Glühlampe. Dabei verlieren kürzere Wellenlängen schneller an Intensität (LYTHGOE 1979). Aus diesem Grund scheint es sinnvoller, statt einer gedimmten oder in der Wattleistung reduzierte Kaltlichtquelle eine entsprechende Warmlichtquelle für den Vogel anzubieten. Andererseits ist in den Dämmerungsstunden UV-Licht ebenfalls vorhanden, welches besonders vom dämmerungsaktiven Wellensittich zur Futtersuche genutzt wird (WILKIE et al. 1998). Hier bietet es sich an, die vollspektrale Lampe, oder in der Dämmerungsphase die Glühlampe, bei beibehaltenen UV-Lampenbetrieb zu dimmen. Leuchtstofflampen sind nur unter EVG-Betrieb dimmbar.

Das nächtliche Orientierungslicht (Punkt 3) ist als uv-freies Licht anzuwenden und sollte sich an das natürliche, langwellige Spektrum des Mondlichtes halten. Lampenfabrikate, die einen Wellenlängenbereich unter 500 nm als Nachtlicht anbieten, sollten daher keine Anwendung finden.

Ein flackerfreies Licht (Punkt 4) spiegelt ebenfalls die natürlichen photopischen Begebenheiten wieder und kann durch Betrieb der Leuchtstofflampe mittels EVG realisiert werden. Daneben strahlen die Temperaturstrahler (Glüh- und Halogenlampen) und die LED (Leuchtdioden) gleichmäßiges Licht aus. Allerdings

besitzen diese kein für den Vogel ausgewogenes Spektrum und sollten daher keine Anwendung finden. Lediglich weiße LEDs stellen zukünftig alternativen zur Leuchtstofflampenbeleuchtung dar. Derzeit sind sie für den Vogel aber noch in der Erprobungsphase. Bislang emittieren auch diese Lichteinheiten kein UV-Licht.

Punkt 5 ergibt sich aus dem getesteten Verhalten der Stare gegenüber PC-Monitoren (SMITH et al. 2005a). Aufgrund der heftigen Reaktion der Stare, dass sich als Muskelzucken und Krämpfen äußerte, ist von einer gesundheitsbeeinträchtigenden Wirkung des von Monitoren emittierten Lichtes auszugehen.

9.2 Visus beim Wirtschaftsgeflügel

Generell betrachtet zeigt die spektrale Empfindlichkeit des Wirtschaftsgeflügels keine große Abweichung zum Ziervogel. Beide besitzen eine spektrale Empfindlichkeit im ultravioletten Bereich und sind potentiell tetrachromatisch. Auffällig ist jedoch, dass sich die Vogelpopulation hinsichtlich ihrer UV-Tüchtigkeit zweispaltet. Die als ultraviolettsensitiv (UVS) bezeichnete Gruppe ist im Bereich zwischen 320 und 380 nm, mit maximaler Wellenlängensensitivität des Rezeptors bei 365 nm, empfindlich. Die als violettsensitiv (VS) bezeichnete andere Gruppe ist dagegen für den Bereich zwischen 380 und 420 nm, mit maximaler Sensitivität des Rezeptors bei ca. 418 nm, empfindlich (BOWMAKER et al. 1997, ÖDEEN und HASTAD 2003). Wirtschaftsgeflügel zählt dabei zu der violettsensitiven Gruppe und lässt darauf schließen, dass sie das natürlich vorhandene Spektrum im Licht anders nutzen als der uv-sichtige Ziervogel. Neben der veränderten Wahrnehmung von kurzen Wellenlängen, weicht auch die Eigenschaft Flackerfrequenzen wahrzunehmen gegenüber jener von Sperlingsvögeln ab. Als flugfauler Vertreter der Vögel, spielt die erhöhte zeitliche Auflösungskraft ihres visuellen Apparates eine möglicherweise untergeordnete Rolle. Nach JARVIS et al. 2002 liegt die Flickersensitivität des Haushuhns unter den Werten im Vergleich zum Menschen. Unter hoher Lichtintensität erreichen Haushühner einen Wert von 71,5 Hz und liegen dann über dem Flackerempfinden des Menschen mit 55 Hz.

Im Hinblick auf tierschutzrelevante Fragestellungen ist auch die veränderte Wahrnehmung von Lichtintensitäten dem menschlichen Empfinden gegenüber zu stellen. Die spektrale Sensitivitätskurve von Broilern und Puten zeigt, dass diese für Wellenlängen im ultravioletten Bereich bis hin zum rotwelligen Lichtanteil sensitiver sind als Menschen und daher pro eingestrahletes Photon mehr Helligkeit empfinden. Lediglich bei den spektralen Bereichen zwischen 520 – 540 nm und 580 – 600 nm sind die Menschen dem Hausgeflügel in dem Helligkeitsempfinden überlegen (LEWIS und MORRIS 2000).

9.2.1 Kunstlichtqualität und Verhaltensweisen beim Wirtschaftsgeflügel

Die Anforderungen an die Lichtqualität in der Stallhaltung von Wirtschaftsgeflügel orientieren sich an dem Aufbau ihres visuellen Systems, an den ursprünglichen Lichtverhältnissen und in ihrer arttypischen Nutzung der Lichtspektren. Untersuchungen, die die natürlichen Bedürfnisse und Präferenzen des Wirtschaftsgeflügels berücksichtigen sind nur in geringem Maße vorhanden. Über die Jahre wurde vergleichsweise mehr auf die Leistungsparameter hin untersucht. Studien mit wildlebenden Familienvertretern des Haushuhns lassen Rückschlüsse auf den Einfluss des Spektrums auf spezifische Verhaltensweisen zu.

Es hat sich gezeigt, dass sowohl zur Nahrungssuche (am Beispiel des Birkhuhnes, SIITARI und VIITALA 2001), als auch zur innerartlichen Erkennung und Partnerattraktivität (PRESCOTT und WATHES 1999, JONES et al. 2001, LEWIS et al. 2002) UV-Signale ab 380 nm beim Haushuhn und bei der Pute von Bedeutung sind. Weitere Spektren, die sich aus dem ursprünglichen Lebensraum des Hausgeflügels ergeben, wie spektral grünlastiges Licht sind dabei genauso wichtig, um im vollen Umfang die ausgesandten Signale hervorzuheben. Dabei kommt der Einsatz von dauerhaft spektral eingegrenztem Licht beim Wirtschaftsgeflügel einer Amputation des visuellen Systems nahe, da lediglich eine Zapfenart beansprucht und die anderen minderbeansprucht werden. Feine Gefiedermerkmale, Hautornamente und Farbnuancen werden durch unausgewogene Lichtspektren kaschiert und erschweren die Erkennung von Artgenossen (KJAER und VESTERGARD 1999,

D'EATH und STONE 1998). Ein Umstand, der für das gegenseitige erhöhte Bepicken der Vögel zur intensiveren Kontaktaufnahme mitverantwortlich zu machen ist. Dass im Gegensatz zum monochromatisch roten und rotlastigem Licht, grünes Licht bevorzugt in Verhaltensstudien von Mastgeflügel angenommen wird (PRAYITNO et al. 1997a), bestätigt die Annahme, dass ursprüngliche Lichtverhältnisse als Maßstab für ein an das visuelle System optimiertes Lichtspektrum herangezogen werden sollten.

Das sich beim Ziervogel als problematisch erwiesene Lichtflackern ist beim Haushuhn augenscheinlich von vergleichsweise geringerer Relevanz. Bei KVG- oder EVG-Betrieb von Leuchtstofflampen können Hühnervögel keine Veränderung in der Lichtausstrahlung erkennen, sondern bevorzugen sogar das potentiell flackernde Leuchtstofflampenlicht gegenüber dem flackerfreien Glühbirnenlicht (WIDOWSKI et al. 1992). Allerdings sind diese Rückschlüsse vorsichtig zu bewerten, da zum einen diese Studien unter geringer Lichtintensität, die eine Erniedrigung der CFF mit sich bringen, durchgeführt und zum andern lediglich über einen kurzen Zeitraum ausgeübt worden sind. Untersuchungen am Wirtschaftsgeflügel, die sich beispielsweise über die Mastdauer der Broiler ausdehnten, zeigten in der Phase der niederfrequentbetriebenen Leuchtstofflampen eine reduzierte Bewegungsaktivität (BOSHOUWERS und NICAISE 1992). Die stressbedingte Immobilisierung entsteht hier möglicherweise durch das wahrgenommene Flackerlicht, welches Stroboskopeffekt, verzerrte Bilder und eine erschwerte visuelle Feinauflösung wichtiger individueller Merkmale hervorruft.

9.2.2 Kunstlicht und Lichtquantität beim Wirtschaftsgeflügel

9.2.2.1 Beurteilung der Lichtintensität in der Geflügelhaltung

Wirtschaftsgeflügel besitzt eine von dem menschlichen Empfinden abweichende Lichtintensitätswahrnehmung. Die Begründung liegt darin, dass im Vergleich zum Menschen, tagaktive Vögel – wie alle Hausgeflügelarten – einerseits eine erhöhte Anzahl an Zapfenzellen (bis zu 90 %) besitzen und andererseits die photopische

spektrale Sensitivität ihrer Farbrezeptoren erhöht ist (NUBOER et al. 1992). Somit ist das Wirtschaftsgeflügel in der Lage, Licht unter photopischen Bedingungen heller zu sehen als der Mensch. Diese veränderte Helligkeitswahrnehmung des Geflügels wird durch den Ausdruck „Gallilux“ und streng genommen auf alle Vogelarten als „corrected lux“ (clux) festgelegt. Unter skotopischen Bedingungen sind sie jedoch möglicherweise dem Menschen im Hinblick auf Bildschärfe und Detailerkennung visuell unterlegen. Das ergibt sich aus der vergleichsweise niedrigen Stäbchenzahl und aus dem Umstand, dass die Aktivierung der Stäbchen beim Haushuhn nur während dem endogenen Nachtrhythmus erfolgt (SCHAEFFEL et al. 1991).

Niedrige Lichtintensitäten können durch gedimmtes weißes Licht oder durch farbiges Licht erreicht werden. Da Mastgeflügel für blaues und grünes Licht weniger empfindlich ist als für rotes oder weißes Licht, zeigt die Anwendung von grünem oder blauem Licht den gleichen Effekt wie unter reduzierter Beleuchtungsstärke (PYRAZEK und SIOPEŠ 1986). Das Vermögen des Vogels Licht in unterschiedlicher Helligkeit zum Menschen wahrzunehmen ist erst in letzter Zeit in Verhaltensstudien berücksichtigt worden. Der Versuch, die Fülle an bis in die 90er Jahre erworbenen Daten unter einheitlichen Gesichtspunkten hinsichtlich der Lichtintensität und ihren Einfluss auf die Leistungsparameter zu bewerten, ist daher nicht möglich.

Wirtschaftsgeflügel wird in der Regel unter Lichtintensitäten gehalten, die dem Licht unter Dämmerlichtverhältnissen gleichkommt. Dieses geschieht zum einen aus produktionswirtschaftlicher Sicht, da gedimmtes Licht weniger Energiekosten verbraucht, und zum anderen aus tierschutzrelevanter Sicht, da Pick- oder Kratzverletzung durch lichtintensitätsbedingte Hypernervosität, oder Hyperaktivität hervorgerufen werden (HUGHES und DUNCAN 1972, SIOPEŠ et al. 1983). Gesetzlich werden 20 lx als Mindestbeleuchtungsstärke unter Tags festgelegt. Diese Festlegung stützt sich möglicherweise auf der pro- und kontra Argumentierung von MANSER 1996, der zu dem Fazit kommt, dass 20 lx Lichtintensität keine gesundheitlichen Schäden am Tier hervorruft. Allerdings sind zu diesem Zeitpunkt Untersuchungen zur Lichtintensität abgelaufen, die das Verhalten und gesundheitliche Parameter überwiegend bei < 15 lx im Vergleich zu > 100 lx beurteilten und keine Zwischenhelligkeitsstufen miteinbezogen. Da sich das Helligkeitsempfinden des Vogels nicht an der photometrischen Messung für den

Menschen orientieren kann, ist diese gesetzliche Festlegung als obsolet anzusehen. Vögel empfinden beispielsweise grünes Licht von 20 lx Intensität um ca. das 10fache dunkler als rotes Licht von 20 lx Intensität (LEWIS und MORRIS 2000). Durch Angabe der vogelrelevanten Einheit „clux“ können prinzipiell diese starken Abweichungen in der Helligkeitsempfindung der Vögel unterbunden und einheitliche Lichtintensitäten angewendet werden. Dabei sollten hier in Anlehnung an die Untersuchungen von D'EATH und STONE 1999 für Legehennen der Mindestcluxwert bei 5 und beim Broiler nach KRISTENSEN 2004 über 5 clux liegen. Die Broiler sind in diesem Bereich in ihrem räumlichen Auflösungsvermögen bereits stark eingeschränkt. Es ist daher zu fordern, dass 5 clux von spektral weißem Licht als absolutes Minimum bei der Geflügelhaltung tagsüber anzusetzen ist. Mit zunehmender Erniedrigung der LI erfährt das visuelle System eine Umverteilung und eine Erhöhung seiner Sensitivität in kürzerer Wellenlänge (also in Richtung auf die maximale Wellenlängenempfindlichkeit der Stäbchen bei 507 nm). Der Mensch empfindet hier 1 Watt als 1.700 Lumen. Dieser physiologische Übergang vom Zapfen- zum Stäbchensehen (Purkinje Shift) wird sowohl beim Vogel, als auch beim Menschen nicht vom Photometer korrekt erfasst. Neben der vogelspezifischen Sensitivität wird demnach die Dämmerungssensitivität des visuellen Systems ebenfalls nicht von der Photometertechnik berücksichtigt und führt besonders bei den niedrigen, mesopischen LI zu starken Abweichungen. Aus diesem Grund weisen viele Photometer bereits bei einer LI unter 200 lx Messungenauigkeiten auf (ANONYM 2002).

Abgesehen von der abweichenden Helligkeitsempfindung des Vogels sind weitere Aspekte hinsichtlich der Anwendung von niedrigen LI maßgeblich. Eine geringe LI schränkt die optische Auslastung und visuelle Orientierung der Vögel mit Einfluss auf deren Lebensqualität erheblich ein. Niedrige Lichtintensitäten unter 6 lx Glühlampenbeleuchtung führen zu gesundheitlichen Problemen am Auge der Tiere, die sich ähnlich jenen unter konstanten Lichtbedingungen darstellen (SIOPEs et al. 1984, PRAYITNO und PHILLIPS 1997). Darüber hinaus gelten LI unter 1 lx als Stressoren und werden von den Tieren in Verhaltensstudien durchweg gemieden (SHERWIN 1998, PRESCOTT 1999, PRESCOTT und WATHES 2002). Es besteht eine altersabhängige Präferenz der Tiere für bestimmte Lichtintensitäten. Broiler (PRESCOTT et al. 2004), Mastputen (SHERWIN 1998) und Enten (BARBER et al.

2003) bevorzugen besonders in der ersten Lebenswoche die höchst angebotene Lichtintensität. Mit Eintritt in die dritte LW zeigen Mastputen und Enten einen erhöhten Aufenthalt in niedrigeren Lichtintensitäten (6 lx). Broiler bevorzugen nach der ersten Lebenswoche 11 lx und pendeln sich mit zunehmendem Alter auf 6 lx ein (WATHES et al. 1982, PRESCOTT 1999, BARBER et al. 2003). Für die Haltung von Broilern ergibt sich möglicherweise ein Kompromiss, der die Produktionsparameter und die tierschutz- bzw. gesundheitlichen Parameter zum Wohlergehen der Tiere vereint. Eine Lichtintensität über 20 lx (Übersichtsartikel MANSER 1996) ausgestrahlt von weißem Glühlampenlicht gewährleistet in jedem Fall die normale Entwicklung des Auges und des Skelettapparates sowie den Aufbau eines Sozialgefüges. Da sich das Verhaltensmuster der Tiere mit zunehmenden Alter hinsichtlich der LI ändert, empfiehlt sich in der zweiten Hälfte der Mastperiode das Absenken der LI auf minimal 6 lx. Refraktäre Augenprobleme werden dadurch vermieden, gewünschte Gewichtszunahmen erzielt und Verletzungen hervorgerufen durch Hyperaktivität der Tiere können abgeschwächt werden.

Gedimmtes Licht aus Temperaturstrahlern verändert seinen qualitativen Charakter. Wichtige kurzwellige Lichtspektren werden dabei ausgeblendet, oder sind nur in einem Maße vorhanden, die eine ausreichende Stimulation der jeweiligen Photorezeptoren nicht gewährleisten. Es ist davon auszugehen, dass unter solchen Umständen der Vogel stark farbadaptieren muss. Das Ausgleichen der fehlenden Spektren beansprucht das neuronale System und führt dauerhaft zu potentiellen Einschränkungen im Wohlbefinden der Tiere. Dieses äußert sich beim Menschen beispielsweise in Kopfschmerzen und gereizten Augen (SMITH 2003). Vollspektrumlampen, die einen UV-Anteil emittieren sollten nicht gedimmt werden. Unter Dimmbetrieb verlieren sie an Intensität der kurzwelligen Spektren und erfüllen dann nicht mehr den Tageslichtcharakter. Die verhältnismäßig teuren Lampen rechnen sich daher aus wirtschaftlicher sowie vogelbedeutsamer Sicht nicht mehr.

9.2.2.2 Beurteilung der Lichtdauer in der Geflügelhaltung

Wie für die Lichtqualität gilt auch für die Lichtdauer, dass sie sich an den Gewohnheiten und Präferenzen der Tiere für natürliches Licht zu orientieren hat. 24

und 23 Stunden Beleuchtung über die Mastperiode beeinträchtigt massiv den Erhalt einer tageszeitlichen Rhythmik und das physiologische Heranwachsen bei Broilern. Die Folge sind gesundheitliche Schäden am Tier, wie schmerzhafter licht-induzierter Buphthalmus und schmerzhafte Beinverformungen (SMITH et al. 1969, MANSER 1996). LYTHGOE 1979 beschreibt außerdem bei Tauben unter Dauerbeleuchtung einen degenerativen Photorezeptorschwund. Dieses Lichtregime ist daher unter längerer Anwendung grundsätzlich abzulehnen. Auch inter- oder biomittierende Lichtprogramme gelten als tierschutzwidrig (WONG-VALLE et al. 1993). Das Nachempfinden der natürlichen Lichtlängen wirkt sich wiederum am günstigsten auf die Gesundheit der Herde aus. 8 Stunden Skotophase erhalten die zirkadianen Rhythmik und gewährleisten eine Synchronisierung des Verhaltens (Ruhens, Futteraufnahme, Gefiederpflege). Eine bessere Zuwachsrates, vergleichsweise stressresistente Tiere mit einer Senkung der Mortalitätsrate wird hier zudem erreicht (SANOTRA et al. 1992, MANSER 1996, KRISTENSEN et al. 2003, KRISTENSEN et al. 2004, CLASSEN et al. 2004). Die 8stündige Dunkelphase ist mit einer Dämmerlichtphase ein- und auszuleiten, damit die Tiere vor dem Dunkelwerden ihre Ruheplätze einnehmen können, ohne beunruhigt zu werden. Außerdem leitet diese Lichtperiode eine erneute Futteraufnahme ein, die für die Zuwachsrates förderlich ist (MAY und LOTT 1994). Auf visuell-physiologischer Basis ist eine Dämmerlichteinleitung über 40 min zu empfehlen, da hiermit eine kontinuierliche Dunkeladaptation des Vogelauges gewährleistet wird.

9.2.3 Anwendungsempfehlungen zu Lichtquellen gegenüber Wirtschaftlichkeitsaspekten

Wie in der Studie bereits ausgeführt, entfallen an das Kunstlicht in Bezug auf die Stallhaltung von Mastgeflügel und Legehennen folgende Aufgaben: (1) Das Spektrum muss sich an den natürlichen Begebenheiten im Licht des ursprünglichen Lebensraums orientieren. (2) Das Licht muss flackerfrei sein, damit unter heller Beleuchtung kein Stroboskopeffekt auftritt. (3) Das Licht muss bei Bodenhaltung gleichmäßig im Stall verteilt werden, damit keine fleckhaft erhöhte Tierdichte auftritt („over-crowding“) und somit kein gegenseitiges Erdrücken der Tiere. (4) Bei

Legehennenhaltung in Volieren ist ebenfalls auf eine gleichmäßige Lichtverteilung zu achten, da ranghöhere Tiere den helleren Platz verteidigen, Pickaggression zeigen und ihre Legeleistung nachlässt.

Zu (1): Das Bankivahuhn als Vorfahre des heutigen Hausgeflügels lebt als Bodenbewohner in den Urwäldern Süd-Asiens (SCHOLTYSSSEK 1979). Das Lichtspektrum vereint in diesem Gebiet UVA- und sichtbares Licht, wobei aufgrund des Chlorophylls vorwiegend die kurzen und langen Spektren rausgefiltert werden. Das Licht ist demnach sehr grünlastig. Haushühner bevorzugen einen 5 – 15 %igen Anteil an UVA-Licht, eine ausgewogene spektrale Verteilung des Lichtes und hohe Lichtintensitäten über 200 lx zur Ausübung ihrer arttypischen Verhaltensweisen (PRESCOTT 1999). Bislang existiert keine Vollspektrumtageslichtlampe, die genau diese spektrale Verteilung emittiert. Glühlampen, die hauptsächlich im langwelligen roten Bereich emittieren, erreichen dieses Kriterium in keiner Weise. Gleiches gilt für Halogenlampen, die allerdings als Beleuchtungseinheit im Stall nicht vorkommen. Leuchtstoffröhren hingegen sind grundsätzlich in der Lage solche Spektren auszusenden. Da Tageslichtleuchtstofflampen, wie die Truelite von der Firma Durotest, oder die Bioluxlampen der Firma Osram, das gewünschte Spektrum ausstrahlen, empfiehlt sich hier deren Einsatz. Wirtschaftlich betrachtet liegt die Leuchtstofflampe gegenüber der Glühlampe im Anschaffungspreis höher, verfügt aber über eine bis auf das 12fache längere Lebensdauer, sowie auf einen bis um das 3fache verringerten Energiebedarf und einer höheren Lichtausbeute pro Watt, als die Glühlampe. Die UV-Strahlung in den Leuchtstofflampen wird durch eine spezielle Beschichtung („UV-Phosphor“) an ihrer Innenseite realisiert, die jedoch mit der Betriebsdauer der Lampe stark abnimmt. Das bedeutet, dass trotz sichtbarer Lichtemission die Lampe nach ca. einem Jahr kein UV-Spektrum mehr besitzt. Da diese Lampen verhältnismäßig teuer sind, könnte sich der Betrieb dieser Lampe im Stall wirtschaftlich gesehen nicht rentieren.

Zu (2): Nichtwahrnehmbares und somit flackerfreies Kunstlicht im Stall wird durch die Anwendung von Temperaturstrahlern, Leuchtstofflampen unter EVG-Betrieb (HF-Lampen) und durch Lichtmodule unter Gleichstrombetrieb, wie beispielsweise den LEDs, realisiert. Rückschließend kommt allerdings nur die Anwendung von Hochfrequenz(HF)-Leuchtstofflampen in Betracht, da die beiden anderen

Lampentypen kein geeignetes Spektrum für das Hausgeflügel emittieren. Allerdings kann eine Kombination von weißen LEDs mit UV-Lampen, wie z. B. der TLD Blacklightblue der Firma Philips, empfohlen werden. Die Umrüstung von Glühbirnen und LF-Leuchtstofflampen auf EVG betriebene Tageslicht-Leuchtstofflampen sind initial wirtschaftlich betrachtet kostenaufwendig, rechnen sich aber durch den niedrigen Energieverbrauch und der erhöhten Lampenlebensdauer langfristig gesehen. Im Vergleich zu den Leuchtstoffröhren sind die weißen LEDs hinsichtlich der Anschaffungskosten um einiges teurer. LEDs zeichnen sich aber durch eine Lebensdauer von bis zu 20 Jahren aus und sind extrem widerstandsfähig. Andererseits sind sie aufgrund ihrer Größe zwar zu einer hohen Lichtleistung aber zu keiner hohen Leuchtdichte fähig. Zukünftig werden LEDs mit größter Wahrscheinlichkeit die Lampentechnologien revolutionieren und multifunktional einsetzbar werden. Der Zusatz von UVA-Anteil im Lichtspektrum von weißen LEDs befindet sich in der Entwicklungsphase (pers. Mitteilung, Elektronika Messe München 2004).

Zu (3): Gleichmäßige Lichtverteilung im Stall entspricht nicht den natürlich vorkommenden Lichtverhältnissen, wird aber aus hygienischer und tierschutzrelevanter Sicht erforderlich. Da Licht erhöhter Intensität, oder auch erhöhtem UV-Anteil vom Wirtschaftsgeflügel bevorzugt wird, kommt es zur erhöhten Tieransammlung in diesem Bereich. Die Folgen sind u. a. erdrückte Tiere, eine erhöhte Ammoniakkonzentration in der Einstreu, verschmutztes Gefieder und Rangordnungskämpfe. Damit jedes Tier gleichermaßen von den Lichtvorzügen profitiert, ist es nötig das Licht und dessen Spektrum gleichmäßig im Stall zu verteilen. Dabei sind nicht nur Anforderungen an die Lampen und ihre Anbringungsweise zu stellen, sondern auch an die lichtreflektierenden Oberflächen im Stall und der gesetzlich geforderten Sonnenlichteinstrahlung von mindestens 3 % Stallgrundfläche. Empfohlen werden eine regelmäßige Anordnung der Beleuchtungskörper, die Verwendung von Lampen mit einheitlichem Spektrum, die Verwendung von Reflektoren, sowie das Ausleuchten von dunklen Ecken. Direkter Tageslichteinfall durch Lichtschlitze verhindert die gleichmäßige Verteilung der Lichthelligkeit, sowie der spektralen Anteile im Stall. Das Umleiten des Tageslichtes durch geeignete Reflektoren ist daher zu empfehlen. Bei der Lichtreflexion ist darauf zu achten, dass die Reflektoren das Spektrum unverfälscht weiterleiten. UV-Licht-

Insektenfallen sind ebenfalls gleichmäßig zu verteilen. Bei Ställen mit so genanntem Wintergarten (Naturstall), soll der Stallbereich ebenfalls so ausgeleuchtet werden, dass die Lichtintensitäts- und spektralen Unterschiede nicht zu stark variieren.

Zu (4): Beim Anbringen der Lampen an der Decke verringert sich die Leuchtdichte mit zunehmendem Abstand von dieser. Bedeutung hat dieses bei einer mehrstöckigen Volierenhaltungsform bei Legehennen, da Tier in den höheren und zur Lichtquelle näheren Etagen eine andere Lichtquantität erhalten. Unter Umständen, durch Staubeinwirkung oder ähnliches, werden auch die kurzwelligen Spektren im Licht modifiziert. Veränderungen in der Lichtquantität und Qualität nehmen Einfluss auf die Leistungsparameter der Legehennen. Um einheitliche Bedingungen im gesamten Stall zu gewährleisten, ist es empfehlenswert die Lichtquelle so anzubringen, dass jede Etage auf Augenhöhe der Tiere die gleiche Qualität und Quantität erhält. Dies gestaltet sich in der Realisierbarkeit jedoch schwierig, da konventionelle Leuchtmittel wie Temperaturstrahler und auch Leuchtstoffröhren Hitze absondern und dem Tier bei Kontakt Schaden zufügen können. Außerdem sind diese nicht pickresistent und verschmutzen leicht. Eine gleich bleibende LI kann rückschließend bei dieser Haltungsart mit der weißen LED-Technik realisiert werden, da das Gehäuse besonders pickresistent ist und keine Wärme entwickelt.

9.2.4 Rückschlüsse und Empfehlungen bezüglich Sozialverhalten

Dauerhafte unnatürliche bzw. spektral unausgewogene Lichtverhältnisse führen zur Unterauslastung der retinalen Rezeptorkapazitäten und zur Überbeanspruchung der neuronalen Sehbahnen. Dieses führt zu einer Einschränkung des Tieres in seiner Sehleistung, Sehkomfort und der damit verbundenen Ausübung bestimmter Verhaltensweisen (PRESCOTT 1999). Ebenso können analog zum Menschen Kopfschmerzen, Augenflimmern und gereizte Augen mögliche Konsequenzen sein (SMITH 2003). Physische und psychische Beeinträchtigung generiert Fehlverhalten wie Federpicken oder Autoaggression. Nicht zuletzt aufgrund der besseren spektralen Ausgewogenheit wird vom Vogel generell das Leuchtstoffröhrenlicht

gegenüber dem Licht anderer Kunstlichtquellen bevorzugt. Das Licht der Leuchtstoffröhren verleitet das Wirtschaftsgeflügel zu einem erhöhten Körperpflegeverhalten und sozialer Kontaktaufnahme (Übersichtsartikel LEWIS und MORRIS 1998). Neben eines adäquaten UVA-Anteils von mindestens 5 % am Gesamtspektrum im Licht ist auch eine ausgewogene Verteilung der anderen sichtbaren Spektren zu fordern (KEVAN et al. 2001). Es wird empfohlen - trotz möglicher Produktionsvorteile – farbiges bzw. spektral eingegrenztes Licht grundsätzlich als dauerhafte Beleuchtungsart nicht anzuwenden.

Hinsichtlich eines Strobokopeffekts unter Flackerlicht, wie es bei niederfrequenten Leuchtstoffröhren oder Energiesparlampen auftritt, ist bei der Stallhaltung des Geflügels zu berücksichtigen, dass die niedrigen Lichtintensitäten (< 20 lx) und das oftmals von den Landwirten abgeschirmte (und somit indirekt ausgestrahlte Licht) die Kriterien für die Wahrnehmung von Flackerlicht vom Wirtschaftsgeflügel deutlich unterschreiten (vgl. WIDOWSKI et al. 1992). Eine Problematik im Zusammenhang mit der Flickerperzeption und möglicherweise der Wahrnehmung eines Strobokopeffekts könnte bei der Realisierung geflügelfreundlicheren Einrichtungen unter Gewährleistung hoher Lichtintensitäten auftreten. Hohe LI erhöhen die kritische Flickerfusionsgrenze (CFF). Eine konventionell betriebene Leuchtstofflampe mit hoher Modulation führt daher potentiell zu untypischen Verhaltensmustern und Gesundheitsbeeinträchtigungen und darf daher nicht angewendet werden. Die Anwendung von EVG betriebenen Leuchtstofflampen ab 100 lx Lichtintensität ist daher angezeigt. Die Verwendung von niederfrequenten, monochromatisch-blauen Leuchtstofflampen unter dieser Lichtintensität ist ebenfalls abzulehnen, da sich hier die CFF beim Haushuhn zusätzlich erhöht (NUBOER et al. 1992).

Die Verwendung von niedrigen Lichtintensitäten zur Reduzierung oder zum prophylaktischen Vorbeugen des gegenseitigen Bepickens beim Wirtschaftsgeflügel ist ebenfalls kritisch zu beurteilen. Geht man davon aus, dass gegenseitiges Bepicken als zunächst normale Kontaktaufnahme der Vögel gilt, so dürfte eine niedrige LI, sowie monochromatisches, oder auch unausgewogenes Lichtspektrum die Farbwiedergabe von individuellen Körpermerkmalen herabsetzen. Darüber hinaus ist unter Flackerlicht die visuelle Feinauflösung von Strukturen ebenfalls erschwert. Die dadurch verursachte fremdartige Erscheinung der Tiere führt

möglicherweise zu untypischen Verhaltensweisen, wie Federpicken und Angstreaktion (BOSHOWERS und NICAISE 1992, LEWIS et al. 2000b). Die vermeintliche Therapie des Verhaltensproblems durch die Anwendung von niedrigen Lichtintensitäten und farbiges Licht sind aus diesem Grund möglicherweise kontraindiziert. Die dadurch verursachte „Amputation des visuellen Systems“ zeigt hier Parallelen zur Amputation der Schnabelspitzen auf: Federpicken wird nicht verhindert sondern lediglich in seinem Ausmaß abgeschwächt (KJAER und VESTERGAARD 1999). Die „Therapie“ dieses Fehlverhaltens sollte sich an der Überprüfung und Optimierung der Haltungsbedingungen der Vögel und des Lichtmanagements orientieren. Hinsichtlich des Lichtmanagements empfiehlt sich die Berücksichtigung folgender Punkte: (1) Geflügel bereits in der Aufzuchtphase mit hohen LI und häufigen Kontrollgängen konfrontieren. (2) Die Eier im Brüter nicht beleuchten. (3) Während dem Umstallen der Tiere müssen drastische Lichtwechsel vermieden werden. (4) Eine dauerhafte, einfarbige Beleuchtung ist kontraproduktiv. Sie ist in Anbetracht der schlechten Farbwiedergabeeigenschaft und der daraus folgenden schlechteren Wiedererkennung der Artgenossen abzulehnen (D'EATH und STONE 1999, SHERWIN 1998).

Dämmerlicht begünstigt die Ausbreitung von negativ phototaktischen Parasiten (z. B. rote Vogelmilbe als möglicher Pickauslöser), welche auch bei den Kontrollgängen aufgrund des reduzierten Lichtes schnell übersehen werden. Die Behausungseinrichtung und andere Umweltfaktoren nehmen einen größeren Einfluss auf die sozialen Interaktionen als hohe Tierzahlen an sich (HUBER-EICHER und AUDIGE 1999). Es muss das optimale Verhältnis zwischen artgerechter Stallgestaltung, Umweltbereicherung und der Besatzdichte gefunden werden, die das Einhalten von Hygienestandards, der Kontrollierbarkeit der Tiere und Arbeitsaufwand des Personals mit einbeziehen. Analog zur gesetzlichen Forderung nach Art. 21, Empfehlung in Bezug auf Haushühner der Art *Gallus gallus* (Europäisches Übereinkommen zum Schutz von Tieren in Landwirtschaftlicher Haltung, 1995) in Bezug auf das Schnabelkürzen, ist per Gesetz festzulegen, dass eine Herabsetzung der Lichtintensität nur in letzter Instanz und nach Überprüfung der Haltungsbedingungen, sowie des Gesundheitsstatus der Tiere, zum Schutz dieser eingesetzt wird.

9.3 Zukunftsperspektiven und Aussichten

9.3.1 Grundlagenforschung in Bezug auf die visuelle Wahrnehmung der Vögel

Erst das vollkommene Verstehen der physiologischen Arbeitsweise des aviären visuellen Systems kann konkrete Rückschlüsse auf das Verhalten der Vögel unter den verschiedenen Lichtbedingungen zu lassen. Besonders gilt dieses für das Wirtschaftsgeflügel in Stallhaltungssystemen, die überwiegend mit Kunstlicht ausgeleuchtet sind und somit das Licht unnatürlich in seinem Spektrum, in seiner Dauer und in seiner Leuchtdichte vorkommt.

Die Arbeitsweise und die Zusammenhänge zwischen retinalem Aufbau, Rezeptorvorkommen und Öltröpfchengehalt des photopischen visuellen Systems der Vögel differieren stark unter den Vogelfamilien und teilweise innerhalb der Familien. Die theoretische Kategorisierung dieser Einzelmerkmale, die eine Aussage über die Arbeitsweise zulassen, sowie die Verifizierung des theoretischen Modells durch Berücksichtigung von verhaltensphysiologischen Aspekten (Partnerwahl, Jungtieraufzucht, Nahrungssuche) unter natürlichen Begebenheiten (Fauna) muss weiterhin erforscht werden. Bisher wurden 134 Vogelspezies aus 45 Familien und 23 Ordnungen auf retinaler Ebene untersucht (zusammengetragen aus den Untersuchungen von BOWMAKER et al. 1997, CHEN und GOLDSMITH 1986, CUTHILL et al. 2000, GOLDSMITH et al. 1984, HART 2001a+b, HART et al. 1998+2000c, HUTH und BURKHARDT 1972, ÖDEEN und HASTAD 2003, WILKIE et al. 1998). Weltweit existiert allerdings eine Vogelpopulation, die ca. 33 Ordnungen, 9.800 Arten und davon 35.000 Unterarten umfasst. Somit sind weltweit 1,46 % der Vogelarten retinal erfasst worden. Aus diesem geringen Prozentsatz wird ersichtlich, dass es noch eine Vielzahl an Untersuchungen bedarf, um auch nur Ansatzweise die bisher vorgenommene Kategorisierung zu vervollständigen und die Zuteilungskriterien, wie und warum der Vogel auf seine Art mit seinen Pigmenten ausgestattet ist, zu begründen und zu verfeinern. Ungeklärte Fragen ergeben sich insbesondere hinsichtlich der UV-Perzeption, der Flickerperzeption und der Lichtperzeption unter Dämmerlichtverhältnissen. Diese Fragen sind von außerordentlicher Wichtigkeit, da die Kriterien an das Kunstlicht (UV-Anteil im Licht, Lichtspektrum, Flackerfreiheit der Leuchtstoffröhre und Mindestcluxwerte) nur

eindeutig nach Beantwortung dieser festgelegt werden können. Eine große Grauzone ist in diesem Zusammenhang auch der Verarbeitungsschritt des visuellen Systems nach der Rezeptorebene. Es ist bis heute nicht wissenschaftlich geklärt, welchen neuronalen Pfad und Gegenkanal der UV-Rezeptor benützt, wie die Flickerverarbeitung auf neuronaler Ebene ist und ob der Vogel die zeitlich rasch folgenden Lichtimpulse in der gleichen Geschwindigkeit neuronal verarbeiten kann, wie es die Rezeptoren in der elektroretinographischen Ermittlung vorgeben.

Neben der notwendigen Erforschung der neuronalen Verarbeitungsmechanismen, ist es ebenso unerlässlich weiterhin physiologische Daten auf Rezeptorebene zu ermitteln. Im Mittelpunkt steht hier insbesondere, wie die spektrale Zusammensetzung des Kunstlichts optimal gestaltet werden kann, so dass die aviären Photorezeptoren physiologisch gereizt werden. Oder - anders ausgedrückt - bei welcher Mindestmenge an Photonenaustoss des spektralen Lichtanteils, dieses den dazugehörigen Rezeptor noch reizen kann. Eine gute Orientierungsbasis liefert die spektrale Verteilung des Lichtes im natürlichen Lebensraum der Tiere (LYTHGOE 1978; ENDLER 1993). Eine Empfehlung für die Zukunft ist die quantitative Erfassung (W/m^2) der Lichtverhältnisse in den natürlichen Lebensräumen von Tieren, um den spektralen Gehalt genauer spezifizieren zu können. Von diesen Daten ausgehend kann man in Abgleich mit der spektralen Sensitivität des Tieres und des Signalcharakters des Federkleids, in Abhängigkeit zur Reflektivität der Umgebung auf vogelspezifische wichtige Farbkanäle schließen (GOMEZ und THÉRY 2004, HASTAD et al. 2005). Hier lässt sich dann eine Aussage über die Farbkanäle treffen, wie sie zur Ausübung besonderer Verhaltensweisen benützt werden und wie sie sich evulotorisch weiterentwickelt und ausdifferenziert haben.

Die Anzahl der Untersuchungen in Hinblick auf die CFF beläuft sich auf 6 Vogelarten. Untersucht wurden anhand Elektroretinogramm (ERG) oder in Verhaltenstests bislang das Haushuhn (*Gallus g. domesticus*) und die Japanwachtel (*Coturnix japonica*) als Vertreter der flugfaulen, tagaktiven Vögel, die Taube (*Columba livia*) als Vertreter der flugaktiven und tagaktiven Vögel, der Star (*Sturnus vulgaris*) als Vertreter der schnellfliegenden, tag- und dämmerungsaktiven Zugvögel, der Mäusebussard (*Buteo buteo*) als Vertreter der schnellfliegenden Beutejäger und der

Waldkauz (*Strix aluco*) als Vertreter der nachtaktiven Vögel. Dabei ist festzustellen, dass sich auch hier die Vögel stark in ihrer Eigenschaft Flickerfrequenzen wahrzunehmen unterscheiden. Allerdings können die Ergebnisse aus den ERG- und Verhaltensversuchen nicht miteinander verglichen werden, da retinal (ERG-Untersuchungen) ermittelte Werte möglicherweise höher liegen als die neuronal verarbeiteten und umgesetzten Werte (Verhaltensstudien). Zur Erzielung einer Standardisierung für die Untersuchung der CFF bei Vögeln ist es nötig, dass die Tiere unter flickerfreien Licht aufwachsen, um die Möglichkeit der Gewöhnung zu umgehen (DIMOND und ADAM 1972, McCABE et al. 1979) und dass aufgrund der abweichenden spektralen Sensitivität und der Ferry-Porter-Gesetzmäßigkeit einheitliche Lichtintensitäten (clux) festgelegt werden. Des Weiteren ist es relevant Tiere vor Versuchsbeginn auf Normalsichtigkeit zu testen.

9.3.2 Problematik und Aussichten im Hinblick auf die Haltung von Ziervögeln

Die Problematik in der Lichtgestaltung bei den Ziervögeln liegt nicht in der Realisierbarkeit, sondern in der (Un-)Kenntnis bzw. Sensibilisierung der Tierhalter. Wie das Mastgeflügel lebt der Ziervogel in einer visuellen Umgebung, die dem des Menschen entspricht. Die üblichen einseitig spektral emittierenden Haushaltslampen werden unbewusst dem Vogel zugemutet und die Tageslichtlänge an die eigene angepasst. Darüber hinaus ist es noch üblich den Vogelkäfig so auszurichten, dass der Blick auf den Fernseher gewährleistet wird. Zu Verurteilen sind auch Tierprodukte auf dem Markt wie Vogelfilme, die hinsichtlich des empfundenen Bildflackerns keine Aufklärungsarbeit leisten. Hier werden die Vogelhalter gerade zu in ihrem falschen Umgang mit dem Tier bestätigt. Als Vollspektrumlicht deklarierte Glühlampen sind zu kritisieren, da sie aufgrund ihrer Arbeitsweise Tageslichtspektrum nicht emittieren können (THRUSH 2000). Obwohl deutschlandweit Internet-Vogelforen und Zuchtverbände sich gegenseitig beraten und austauschen, ist es nach wie vor dringend nötig den Vogelhalter über die UV- und Flickerperzeptionsvermögen der Vögel aufzuklären und drastisch auf die das Wohlbefinden beeinträchtigenden Konsequenzen hinzuweisen. In den Haltungsrichtlinien für Papageienvögeln und Körnerfresser (vergleiche Gutachten über die

Mindestanforderungen von Vögeln Tabelle 40) wird die Haltung unter Tageslicht und unter einer begrenzten Tageslichtlänge gefordert, anscheinend aber von den Tierhaltern übersehen bzw. nicht zur Kenntnis genommen. Dabei gilt nach der Tierärztlichen Vereinigung für Tierschutz (TVT e.V.) die Unterschreitung dieser Mindestanforderungen als Bruch mit dem Deutschen Tierschutzgesetz. Die Mindestanforderungen zu Haltung von Ziervögeln sollten daher neben der Festlegung der Lichtdauer und Anforderung an die Lichtqualität auch die Gewährleistung einer Flackerfreiheit des Kunstlichtes und Aufstellungsverbot vor Bildschirmen angeben. Ebenso sollte in ertser Linie für den Züchter und das Fachpersonal in Zoohandlungen in Zukunft ein Sachkundenachweis gefordert werden, worin diese Aspekte mit berücksichtigt und abgefragt werden. Diese sollten auch verpflichtet werden, ihr Wissen zur artgerechten Unterbringung im Hinblick auf die Anforderungen an das Kunstlicht an den Käufer zu vermitteln.

9.3.3 Problematik und Aussichten bei Zoo- und Wildvögeln

Wildlebende Vögel sind mit dem Lichtspektrum ihrer Umwelt vertraut und vollziehen in diesem uneingeschränkt ihre arttypischen Verhaltensweisen. Das Sonnenlicht wechselt zwar je nach Lebensraum der Vögel in der energetischen Verteilung der Wellenlängen (ENDLER 1993), ist aber dennoch voll-spektral. Zoovögel und in Gefangenschaft gehaltene Wildvögel sind nicht an künstliches Licht gewöhnt und erfahren unter der Haltung von Kunstlicht Einbußen in ihrer Lebensqualität (SMITH 2003). Wie bei den Ziervögeln, ist auch hier eine im Spektrum angemessene Beleuchtung zu fordern, die entweder durch Tageslichtlampen hoher Lichtintensität oder durch Verwendung von tageslichtdurchlässigen ETFE-Folien realisiert wird. Darüber hinaus gilt wie für die Ziervögel auch, dass beim Einsatz von Fluoreszenz-Tageslichtlampen diese mit einem EVG flackerfrei betrieben werden. Daneben stellt bei Zoovögeln die Unterbringung hinter einer Glasscheibe eine weitere Problematik bei der Haltung dar. Die Glasbarriere wird besonders von naiven Vögeln nicht wahrgenommen, mit der Folge, dass sie im Flug damit kollidieren. Dabei können sie sich lebensbedrohliche Verletzungen zu ziehen und durch Einblutungen in den Augenhintergrund Erblinden erleiden. Glasfassaden werden auch von Wildvögeln

häufig übersehen und gelten als Haupttodesursache, die von Menschen verursacht wird (HÜPPOP 2004). Vögel müssen daher auf das Vorhandensein der Glasscheibe aufmerksam gemacht werden. Beim in Gefangenschaft gehaltenen Wildvogel bzw. Zoovogel ist möglicherweise das Bemalen bzw. Bekleben des Fensters ausreichend, bis er sich damit vertraut gemacht hat (JANTSCHKE 1997). Beim Wildvogel können die Glasfassaden durch das Anbringen von Klebestreifen, den so genannten „Birdstripes“, kenntlich gemacht werden. Diese Verhindern um bis zu 90 % das Anfliegen gegen Fensterglas, während sich die Vogelsilhouetten als zu kontrastarm und untauglich erwiesen haben (ANONYM 2003b). Die Streifenmuster-artige Anbringungsweise der Birdstripes an der Glasfassade beeinflusst allerdings die gestalterischen Aspekte für den Menschen. Aus der UV-Sichtbarkeit von Vögeln und entsprechender uv-reflektiver und -absorbierender Präparation von Fenstern im Gebäude, ergeben sich gegebenenfalls auch wirksame und für das menschliche Auge unsichtbare Maßnahmen, die den Vogelschlag vermeiden und gleichzeitig die gestalterischen Aspekte in der Planung nicht beeinflussen (BUER und REGNER 2002). Dieses erfordert jedoch genaue Kenntnisse über die Nutzung und die Empfindlichkeit des Vogels gegenüber UV-Strahlung, die nach heutigem Wissensstand noch nicht erreicht ist.

9.3.4 Aussicht auf die Haltung von Wirtschaftsgeflügel unter Kunstlicht

Mastgeflügel lebt in einer zu 100 % vom Menschen und für den Menschen gestalteten visuellen Umgebung. Die Gestaltung von Kunstlichtbedingungen bei reiner Stallhaltung des Geflügel orientiert sich an der Sehempfindung des menschlichen Auges und spiegelt sich sowohl in den Gesetzestexten um das deutsche Tierschutzgesetz und seinen umsetzenden Verordnungen, (z. B. Legehennenverordnung), als auch in den EU-Empfehlungen zur Haltung von Mastgeflügel wider. Berücksichtigt wird dabei in den Angaben überwiegend die Lichtdauer und die Lichtintensität, daneben auch teilweise das Lichtspektrum. Zusammenfassend aus den Gesetzestexten ergeben sich folgende Festlegungen: eine maximale Lichtdauer von 16 Stunden, ununterbrochene Dunkelperiode für mindestens 4 Stunden, eine Mindestlichtintensität mit 20 lx für Masthähnchen und 10

lx für Mastputen und ein Lichtspektrum, welches sich an dem Tageslichtspektrum orientiert. Unberücksichtigt bleibt dabei, dass das UV-Licht neben anderen Lichtspektren für den Vogel zur visuellen Perzeption und Ausübung bestimmter Verhaltensweisen, wie Gefiederpflege, Kommunikationsverhalten und Nahrungssuche relevant ist. Die Festlegung „Lampen sind entsprechend dem Tageslichtspektrum anzuwenden“ lässt für den Laien nicht auf das für den Menschen unsichtbare UV-Licht schließen. Daneben wird auch die Flackerfreiheit des Lichtes gesetzlich nicht vorgeschrieben.

In der Vergangenheit wurden zwar zahlreiche Untersuchungen im Zusammenhang mit „Lichtparametern“ und „Leistungsparametern“ des Wirtschaftsgeflügels vorgenommen, diese lassen aber bedauerlicherweise aufgrund der stark unterschiedlich ausgeführten Versuchsmodelle keine allgemeingültigen Aussagen zu. Besonders im Hinblick auf eine optimale Gestaltung der Lichtintensität und des Lichtspektrums im Stall kann man bei vergleichender Betrachtung der Ergebnisse keine einheitliche Aussage treffen. Somit ist der derzeitige Kenntnisstand unzureichend, um differenzierte Empfehlungen für Lichtprogramme und Lichtintensitäten beispielsweise in der Broilermast aussprechen zu können. Zukünftig werden daher weitere Studien nötig, welche die lichtbedingten Einflüsse auf Aktivität und Leistung in der Hähnchenmast untersuchen. Dabei sind tierschutzrechtliche Aspekte, die sich aus dem Helligkeits-, UV- und Flickerwahrnehmungsvermögen von Vögeln ergeben, zu berücksichtigen. Des Weiteren sind auch die altersabhängigen Präferenzen der Tiere für bestimmte „Galli“-Lichtintensitäten und endogene Stressparameter, wie beispielsweise Basiskortisonwerte im Blut im Vergleich zu natürlich aufwachsenden Tieren (SMITH 2003), während der gesamten Mastperiode zu ermitteln.

Die Studien sollten für Mastgeflügel Fragen klären, die die Leistungsparameter im Zusammenhang mit Gesundheitszustand und Wohlbefinden der Tiere gegenseitig abwägen. Empfohlen wird die Untersuchung folgender Fragestellungen: (1) Die Mindestfestsetzung der Lichtintensität (vorzugsweise in clux). Dabei sollte die Präferenz der Tiere und die sich daraus ergebenden Verhaltensweisen wie Gefiederpflege, soziale Kontaktaufnahme und Nahrungsaufnahme, berücksichtigt werden. Weiterhin sollte eine Aktivität der Tiere sichergestellt werden, die nicht zu

verletzungsbedingten Schäden am Tier und somit zu produktionswirtschaftlichen Nachteilen führt. (2) Die Festsetzung der Strahlungsstärke für UVA-nahes Licht (mindestens ab 380 nm), welches den violettsensitiven Rezeptor des Geflügels reizt. Dabei muss die UV-Emission der Lampe über den Zeitraum der Mast kontinuierlich per UV-Meter ermittelt werden. (3) Die Ermittlung, ob uv-defizientes aber ansonsten spektrale ausgewogenes weißes Licht mit erhöhtem Anteil mittelwelliger Strahlung (analog des natürlichen Lichtes im Lebensraum des Bankivahuhns) unter niedriger Lichtintensität bei 5 clux im Vergleich zu anderen Lichtprogrammen einen Einfluss auf das Wohlbefinden und die Gesundheit der Tiere hat. Das Wohlbefinden der Tiere sollte dabei nicht an den Leistungsparametern, sondern vielmehr anhand ihrer arttypischen Verhaltensweisen (z.B. Gefiederpflege, Mobilität, Scharren) und unter Beurteilung von Stressparametern festgelegt werden. Außerdem sollte zur Überprüfung der Gesundheit auf die physiologische Ausbildung des Auges und des Bewegungsapparates geachtet werden.

Für die Haltung von Masthähnchen unter Kunstlichtbedingungen stellt die Realisierung hoher Lichtintensitäten zum Wohlergehen der Tiere eine wichtige Zukunftsaussicht dar. Durch Optimierung der Zuchtkriterien (beispielsweise Selektion nicht-stress-anfälliger Linien), Gewöhnung der Tiere bereits im Einstellungsalter an wechselnde Lichtintensitäten (KRISTENSEN et al. 2004) und häufige Stallbegehungen, Überdenken des Platzangebotes sowie durch „environmental enrichment“ (optische Bereicherung der Behausung), kann möglicherweise die Stresssituation der Tiere reduziert und eine Anwendung von hohen Lichtintensitäten gewährleistet werden. Unter Zugrundelegung der derzeitigen Kenntnisse, ist für die artgemäße und tierschutzgerechte Haltung von Wirtschaftsgeflügel die Verwendung von so genannten Step-down Programmen (kontinuierliche Absenkung der Lichtintensität in der Mastgeflügelhaltung mit hohen Lichtintensitäten zu Beginn und kontinuierlicher Intensitätsverringering zum Ende der Mastperiode hin) denkbar. Diesbezügliche Untersuchungen sind derzeit in Bearbeitung.

10 ZUSAMMENFASSUNG

Mit ihren Augen besitzen Vögel unter den Wirbeltieren das leistungsfähigste Sehorgan. Da sich die meisten Vögel primär visuell orientieren sind sie auf Lichtverhältnisse, wie sie natürlicherweise vorkommen, angewiesen.

Im Vergleich zum Menschen verfügen Vögel über eine tetrachromatische Farbempfindung. Diese bezieht im Gegensatz zur Farbempfindung des Menschen das UV-Spektrum mit ein. In diesem für den Menschen nicht sichtbaren Spektrum vollziehen sich grundlegendste Verhaltensweisen beim Vogel, wie beispielsweise die innerartliche Kommunikation und die Futtersuche. Neben der erweiterten spektralen Bandbreite des sichtbaren Lichtes, besitzen Vögel auch eine im Vergleich zum Menschen erhöhte spektrale Sensitivität. Das ermöglicht ihnen unter photopischen Bedingungen Licht heller wahrzunehmen. Die Fähigkeit des Vogels Flackerfrequenzen von über 120 Hz zu empfinden, stellt im Unterschied zum Sehvermögen des Menschen mit maximal 80 Hz, eine weitere Besonderheit seines visuellen Apparates dar.

Üblicherweise werden bei der Haltung von Vögeln Leuchtmittel eingesetzt, die im Spektrum dem Menschen als Trichromaten angepasst und nicht mit dem visuellen Wahrnehmungsvermögen des Vogels vereinbar sind. Nach dem Ergebnis aus der Umfrage im Rahmen dieser Studie an Ziervogelhaltern, werden bei der Haltung von Ziervögeln überwiegend handelsübliche Glühlampen und Leuchtstofflampen verwendet. Die Beleuchtungsdauer orientiert sich dabei am Tagesrhythmus des Vogelhalters. Beim Wirtschaftsgeflügel werden diese Lampentechniken ebenfalls vorwiegend eingesetzt. Dabei findet neben dem spektral-weißen Licht auch farbiges Licht zur Regulierung bestimmter Verhaltensweisen Verwendung. Eine niedrige Lichtintensität in den Ställen wird genutzt, um die Mastleistung zu verbessern und Schäden am Tier, hervorgerufen durch Pick- oder Kratzverletzungen, vorzubeugen. Die Beleuchtungsdauer orientiert sich beim Mastgeflügel an der Phase der Mast und bei der Legehenne an ihrer Photosensibilität und Legephase.

Handelsüblichen Lichtquellen beinhalten in der Regel keinen ultravioletten Anteil und keine gleichmäßige spektrale Energieverteilung. Darüber hinaus emittieren

Entladungslampen ein Flackerlicht, welches vom Vogelauge potentiell wahrnehmbar ist. Da das visuelle System des Vogels an die äußeren Lichtbedingungen, wie sie natürlicherweise vorkommen, adaptiert ist, ist es zwingend erforderlich dem Vogel unter Kunstlichthaltung Lichtverhältnisse bereit zu stellen, die eine tierschutzgerechte und artgemäße Haltung erlaubt. Die Konsequenzen bei der Haltung unter spektral unausgewogenem ultraviolett-defizientem Licht äußern sich möglicherweise als Verhaltenstörungen wie Federrupfen und Automutilation, als sexuelle Frustration, in einem verminderten Zuchterfolg und in einer schlechten Jungtieraufzucht. Daneben können bei übermäßiger Beleuchtungsdauer am Abend und Anpassung des Vogelorganismus auf diesen Zeitgeber gesundheitliche Schäden am Tier, wie beispielsweise Legenot oder Fettleibigkeit, auftreten. Wahrnehmbares Flackerlicht löst beim Vogel Stressreaktionen aus, die sich durch Muskelzuckungen oder tonische Immobilisation äußern. Als tierschutzrechtliche Konsequenz ist für die Haltung von Vögeln unter Kunstlichtbedingungen zu fordern, dass das Lichtspektrum der Lampen flackerfrei emittiert und spektral ausgewogen ist, sowie einen 15 %igen UVA und 2,4 %igen UVB-Anteil enthält. Bislang erfüllen diese Eigenschaften nur die Leuchtstofflampen mit Tageslichtcharakter unter Betrieb eines Vorschaltgerätes, das die Netzfrequenz von 50 Hz in den Megahertzbereich anhebt. Die Lichtlänge ist der natürlichen Tageslichtlänge anzupassen und soll einen endogenen Tag-Nachtrhythmus gewährleisten. Beim Wirtschaftsgeflügel und hier bei Masthähnchen ist künftig in Abhängigkeit derzeitiger weiterführender Untersuchungen ein diskontinuierliches Lichtprogramm mit vergleichsweise höheren Lichtintensitäten zum Mastbeginn und kontinuierlicher Intensitätsabsenkung zum Mastende in Erwägung zu ziehen. Die Begründung hierfür liegt in der tierschutzrechtlichen Notwendigkeit, dem Wirtschaftsgeflügel eine optimale Lichtumgebung zu gewährleisten, die die Tiere in ihrer Sehqualität nicht einschränkt. Dauerhafte Anwendung von farbigem Licht und Glühlampenlicht sollte aus tierschutzrelevanten Aspekten nicht erfolgen und ist zudem unwirtschaftlich in Bezug auf den Energieverbrauch. Die kommerzielle Haltung von Geflügel stellt in der Beleuchtung einen Kompromiss zwischen den Ansprüchen der Vögel und den wirtschaftlichen Aspekten dar. Zukünftige Studien sollen darauf abzielen, eine artgemäße Kunstlichtbeleuchtung im Stall zur Anwendung zu bringen, die eine Ausübung der arttypischen Verhaltensweisen ermöglicht, gleichzeitig aber auch der Entstehung von gesundheitlichen Problemen vorbeugt.

11 SUMMARY

Visual capabilities of bird's eyes – Perspectives and consequences for the housing of pet birds and poultry under artificial light circumstances

With their eyes, birds possess the most capable visual system amongst the vertebrates. As most birds use visual cues primarily for exploration and orientation, they depend on light conditions, which imitate the natural occurring circumstances.

Compared to human vision, birds are capable of a tetrachromatic colour sensation, which includes the ultraviolet spectrum. This to us invisible spectrum is used by them to perform elementary behavioural patterns, such as intraspecific communication and food selection. Apart from possessing a broader visible spectrum for light, birds also have a higher spectral sensitivity than humans. This enables them to perceive light brighter under photopic conditions. The capability of birds to notice flicker-frequencies of over 120 Hz shows in comparison to the human visual ability with maximal 80 Hz, another important aspect of their visual system.

For the housing of birds lighting technologies are generally used, which emit a spectrum suited for the trichromatic human and are therefore not consistent with the avian visual system. The results out of the questionnaire on pet bird owners designed for this study indicate the use of mainly commercially available lamps, such as incandescent and fluorescent lamps, when keeping birds. The duration of light is hereby matched to the daily rhythm of the owner. In poultry management these mentioned light technologies are also commonly used. Coloured light is however alternatively applied to spectral white light, as it is imposed to regulate specific behaviours in chicken. Low light intensities are used to enhance broiler performance and reduce relevant damage to the animal caused by aggressive pecking and scratching. The photoperiod is applied in accordance to the growing and feeding period for meat chicken and is restricted for the layers to their photosensitivity and according to their egg-laying period.

Commercially available lamps are usually deficient in the ultraviolet spectrum and are not consistent in their spectral power distribution. Further more fluorescent lamps

show light pulsation, which can potentially be perceived by the flicker-sensitive bird. As avian eyes are adapted to the light environment how it naturally occurs, it is of great importance to ensure artificial light circumstances that enables them to act naturally and does not compromise their welfare. Putative consequences when keeping birds under spectrally unbalanced and uv-deficient lighting are impairment in their behaviour shown as feather pecking, auto-mutilation, sexual frustration, unsuccessful breeding and reduced parental care. Egg-binding and body-fattening can be seen as a cause of long daily light periods and adaptation of the birds feeding behaviour towards this false zeitgeber. Perceivable flickering light leads to stress reaction displayed as myoclonus and tonic immobility. For welfare concerns, birds kept under artificial lighting need to be equipped with light that is flicker free, spectrally well-balanced and which contains a UVA and UVB portion of 15 % and 2.4 %, respectively. Up to now only the true daylight-fluorescent lamps, which are combined with a ballast that converts the mains frequency from 50 Hz to a megahertz high frequency, can fulfil these requirements. Further more, the photoperiod has to follow the natural light period and should assure an endogenous day-night rhythm. Providing higher light intensities in future poultry housing is of a critical welfare concern. On going studies concerning poultry and especially broilers are considering relative higher light intensities in a discontinuous light regime, leading to lower light levels at the end of the feeding period. An optimal light environment is required for unrestricted vision that leads to unrestricted visual performance. As a consequence, continuous applied coloured light and spectrally narrowed light from incandescent lamps are not to be used any longer. Apart from that they are also power wasters and uneconomic. Commercially kept poultry is based on an agreement between illumination and bird necessity, as well as between illumination and economic aspects. Future studies should focus on enabling artificial light environment for poultry that encloses welfare concerns such as normal vision and in the same time prevents the development of health problems such as refractive eye diseases, leg and other skeletal disorders as well as misbehaviour like aggressive pecking.

12 RÉSUMÉ

Acuité visuelle des oiseaux – Perspectives et conséquences pour l'élevage avicole et les oiseaux de volière et d'agrément en milieu artificielle

Avec leurs yeux les oiseaux possèdent l'appareil visuel le plus puissant parmi les vertébrés. Comme la plupart des oiseaux s'orientent premièrement visuellement, ils sont dépendants des conditions de la lumière naturelle.

Comparé à l'homme les oiseaux disposent d'un sens de couleur tetrachromate. Celui-ci inclut le spectre ultra violet, tout au contraire de celui de l'homme. Dans ce spectre, invisible pour l'homme, s'effectuent des comportements élémentaires de l'oiseau, comme par exemple la communication parmi son espèce et la recherche de nourriture. À part le spectre étendu de la lumière visible, les oiseaux disposent aussi d'une sensibilité spectrale élevée comparé à celle-ci de l'homme ce qui leur permet de percevoir la lumière plus clairement sous des conditions photopiques. La capacité de percevoir des fréquences de vacillement de plus de 120 Hz présente - à la différence de la visualité de l'homme de 80 Hz au maximum - une autre particularité de l'appareil visuel de l'oiseau.

Dans l'élevage des oiseaux des moyens d'éclairage sont normalement employés qui sont adaptés à l'homme comme trichomate au spectre et qui ne peuvent pas être accordés avec la perception visuelle de l'oiseau. D'après le résultat du sondage de cette étude parmi des propriétaires des oiseaux à volière, des ampoules électriques et des tubes fluorescents sont généralement utilisés. La durée d'éclairage se conforme au rythme quotidien du propriétaire. Ces techniques d'éclairage sont également appliquées dans l'élevage industriel de volailles. On n'y utilise pas seulement de la lumière du spectre blanc, mais aussi de la lumière colorée pour régler certains comportements. Dans les poulaillers on se sert d'une lumière d'intensité basse pour améliorer l'engraissement et pour prévenir des lésions de l'animal, comme par exemple des blessures des coups de bec ou des griffes. La durée d'éclairage dépend de la période d'engraissement en ce qui concerne la volaille d'engraissement et de la photosensibilité et de la période de ponte en ce qui concerne la poule pondeuse.

En général, les moyens d'éclairage habituels ne disposent ni d'un part ultraviolet ni d'une répartition d'énergie égale. De plus, ils émettent un vacillement qui peut potentiellement être aperçu par l'œil de l'oiseau. Comme le système visuel de l'oiseau est adapté aux conditions extérieures de la lumière naturelle, il est indispensable d'offrir à l'oiseau, élevé au moyen de la lumière artificielle, des conditions de lumière qui permettent un élevage respectant le rythme biologique des animaux. Les conséquences de l'élevage au moyen d'une lumière ultra violette non équilibrée peuvent se manifester comme des troubles de comportement, par exemple l'arrachage des plumes, l'automutilation, des frustrations sexuelles, un succès diminué de l'élevage et un mauvais élevage des jeunes animaux. De plus, des lésions, comme par exemple la rétention de ponte ou l'obésité, peuvent être causées chez l'animal par une trop longue durée d'éclairage le soir et par l'adaptation de l'organisme de l'oiseau à ces conditions temporelles. La lumière vacillante perceptible provoque des tensions chez l'oiseau qui se manifestent comme des contractions musculaires ou une immobilisation tonique. Par conséquent, il est absolument nécessaire pour l'élevage des oiseaux sous des conditions de la lumière artificielle que le spectre lumineux des moyens d'éclairage soit émis sans vacillement, soit équilibré et contienne 15 % UVA et 2,4 % de UVB. Jusqu'à présent, ces conditions sont seulement remplîtes par des tubes fluorescents imitant la lumière du jour, utilisés avec un ballast électronique qui augmente les 50 Hz au méga-HZ. La durée d'éclairage doit être adaptée à la durée naturelle de la lumière du jour et doit garantir un rythme endogène du jour et de la nuit. En ce qui concerne l'aviculture et ici spécialement les chapons, il faudrait considérer dans le futur – et ceci en interdépendance avec les études en cours – un programme d'héliothérapie discontinue avec des intensités de lumière plus fortes au début de la période d'engraissement qui diminue vers la fin de cette période. La justification pour cette exigence est donnée par la nécessité de la protection des animaux de garantir aux volailles de l'élevage industriel un environnement de lumière optimale qui ne limite pas leur qualité de vue. L'utilisation permanente de la lumière colorée ou des ampoules électriques ne devrait pas être effectuée en raison de la protection des animaux et des effets peu économiques en ce qui concerne la consommation d'énergie. En ce qui concerne l'éclairage, l'élevage commercial de volailles représente un compromis entre les besoins des oiseaux et des aspects économiques. Des études futures doivent avoir comme but que, dans le poulailler, un

éclairage artificiel respectant le rythme biologique des animaux doive être employé qui permet aux oiseaux de montrer des comportements typiques de leur espèce et qui au même temps prévient l'apparition des problèmes de santé, comme par exemple des lésions des yeux, des malformations du squelette et des blessures des griffes ou des coups de bec qui sont importantes par rapport à la production économique.

13 LITERATURVERZEICHNIS

ABLE KP, ABLE MA. The flexible migratory orientation system of the savannah sparrow (*Passerculus sandwichensis*). J Exp Biol 1996; 199: 3 - 8.

AHNELT PK, KOLB H. The mammalian photoreceptor mosaic – adaptive design. Prog Retin Eye Res 2000; 19: 711 - 77.

AKESSON S, BACKMANN J. Orientation in pied flycatchers: the relative importance of magnetic and visual information at dusk. Anim Behav 1999; 57: 819 - 28.

ALVES-RODRIGUES A, SHAO A. The science behind lutein. Toxicology Letters 2004; 150: 57 - 83.

AMANO K, FOSTER DH. Colour constancy under simultaneous changes in surface position and illuminant. Proc R Soc Lond B Biol Sci 2004; 271(1555): 2319 - 26.

ANDERSSON S. Morphology of uv reflectance in a whistling-thrush: implications for the study of structural colour signalling in birds. J Avian Biol 1999; 30: 193 - 204.

ANDERSSON S, ÖRNBORG J, ANDERSSON M. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. Proc R Soc Lond B 1998; 265: 445 - 50.

ANDISON ME, SIVAK JG, BIRD DM. The refractive development of the eye of the American kestrel (*Falco sparverius*): a new avian model. J Comp Physiol A 1992; 170: 565 - 74.

ANONYM. Warum gutes Licht in der Tierzucht so wichtig ist. Warnking Elektrotechnik GmbH; 9/2002: www.warnking.de

ANONYM. Broilermast. Farbige Licht führte nicht zu besserer Leistung. DGS Magazin 2003a; Woche 39: 19 - 23.

ANONYM. Internationaler Workshop „Vogelschlag“ der Wiener Umweltschutzgesellschaft 2003b: www.wien.gv.at/wua/2003/workshop-vogelschlag

ANONYM. Licht, Sehen, Beleuchtung. Baltensweiler Schweiz, Licht und Leuchten 4/2005: www.baltensweiler.ch/lichttechapril05.pdf

APELDOORN EJ, SCHRAMA JW, MASHALY MM, PARMENTIER HK. Effect of melatonin and lighting schedule on energy metabolism in broiler chickens. *Poult Sci* 1999; 78: 223 - 29.

ARIKAWA K, INOKUMA K, EGUCHI E. Pentachromatic visual system in a butterfly. *Naturwissenschaften* 1987; 74: 297 - 8.

ARNOLD KE, OWENS IPF, MARSHALL NJ. Fluorescent sexual signalling in parrots. *Science* 2002; 295: 92.

ATKINS B. Photography. 2005: www.bobatkins.com/photography

AYALA MN, SÖDERBERG PG. Vitamin E can protect against ultraviolet radiation-induced cataract in albino rats. *Ophthalmic Research* 2004; 36: 264 - 9.

BACH M, GERLING J. Retinal and cortical activity in human subjects during colour flicker fusion. *Vis Res* 1992; 32(7): 1219 - 23.

BACON WL, LIU HK. Influence of photoperiod and age of photostimulation on the incidence of polycystic ovarian follicle syndrome in the turkey breeder hens. *Poult Sci* 2003; 82: 1985 - 89.

BAILEY MJ, CASSONE VM. Opsin photoisomerases in the chick retina and the pineal gland: characterization, localization, and circadian regulation. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2004; 45(3): 769 - 75.

BARBER CL, PRESCOTT NB, WATHES CM, Le SUEUR C, PERRY GC. Preferences of growing ducklings and turkey poults for illuminance. *Animal Welfare* 2004; 13: 211 - 24.

BARLOW HB. What causes trichromacy? A theoretical analysis using combi-filtered spectra. *Vis Res* 1982; 22: 635 - 43.

BEANE WL, CHERRY JA, WEAVER WD Jr. Intermittent light and restricted feeding of broiler chickens. *Poult Sci* 1979; 58: 567 - 71.

BENNETT ATD, CUTHILL IC. Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vis Res* 1994; 34: 1471 - 78.

BENNETT ATD, CUTHILL IC, PARTRIDGE JC, MAIER EJ. Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* 1996; 380: 433 - 35.

BENNETT ATD, CUTHILL IC, PARTRIDGE JC, LUNAU K. Ultraviolet plumage colours predict mate preferences in starlings. *PNAS* 1997; 94: 8618 - 21.

BERGGREN A, ARMSTRONG DP, LEWIS RM. Delayed plumage maturation increases overwinter survival in north island robins. *Proc R Soc Lond B* 2004; 271: 2123 - 30.

BERNARD GD, WEHNER R. Functional similarities between polarization vision and colour vision. *Vis Res* 1977; 17: 1019 - 28.

BEZZEL E, PRINZINGER R. Sinnesorgane - Auge. In: Bezzel E, Prinzinger R (Hrsg): *Ornithologie*. Stuttgart: Eugen Ulmer 1990; 148 - 54.

BLAIR R, NEWBERRY RC, GARDINER EE. Effect of lighting pattern and dietary tryptophan supplementation on growth and mortality in broilers. *Br Poult Sci* 1993; 72: 485 - 502

BLEIWEISS R. Novel chromatic and structural biomarkers of diet in carotenoid-bearing plumage. *Proc R Soc Lond B* 2004a; 271: 2327 - 35.

BLEIWEISS R. Ultraviolet plumage reflectance distinguishes sibling bird species. *PNAS* 2004; 101(47): 16561 - 4.

BLOUNT J, METCALFE N, BIRKHEAD T, SURAI P. Carotenoid modulation of immune function and sexual attractiveness in zebra finches. *Science* 2003; 300: 125 - 27.

BORNSCHEIN H, TANSLEY K. Elektroretinogramm und Netzhautstruktur der Sumpfohreule (*Asio flammeus*). *Experientia* 1961; 17: 185 - 87.

BOSHOUWERS FM, NICAISE E. Physical activity and energy expenditure of laying hens as affected by light intensity. *Br Poult Sci* 1987; 28: 155 - 63.

BOSHOUWERS FM, NICAISE E. Responses of broiler chickens to high-frequency and low-frequency fluorescent light. *Br Poult Sci* 1992 Sep; 33(4): 711 - 17.

BOSHOUWERS FMG, NICAISE E. Artificial light sources and their influence on the physical activity and the energy expenditure of laying hens. *Br Poult Sci* 1993; 34: 11 - 19.

BOTLINGER E. Einfluß von Licht und Karotinoiden auf die Färbung und auf die körperliche Entwicklung beim Goldfisch (*Carassius auratus auratus* LINNAEUS, 1758). Inaugural Dissertation München 2000.

BOVA LM, SWEENEY MHJ, JAMIE JF, TRUSCOTT RJW. Major changes in human ocular UV protection with age. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2001; 42: 200 - 5.

BOWMAKER JK, KNOWLES A. The visual pigments and oil droplets of the chicken retina. *Vis Res* 1977; 17: 755 - 64.

BOWMAKER JK. The visual pigments, oil droplets and spectral sensitivity of the pigeon. *Vis Res* 1977; 17: 1129 - 38.

BOWMAKER JK, MARTIN GR. Visual pigments and colour vision in a nocturnal bird, *Strix aluco* (tawny owl). *Vis Res* 1978; 18: 1125 - 30.

BOWMAKER JK, MARTIN GR. Visual pigments and oil droplets in the penguin, *Spheniscus humboldti*. *J Comp Physiol A* 1985; 156: 71 - 77.

BOWMAKER JK. The evolution of vertebrate visual pigments and photoreceptors. In *Evolution of the Eye and Visual System* 1991; 63 - 81, edited by CRONLY-DILLON J. R., GREGORY R. L. CRC Press, Boca Raton, Fl.

BOWMAKER JK, HEATH LA, WILKIE SE, HUNT DM. Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vis Res* 1997; 37: 2183 - 94.

BRAINARD GC, BARKER FM, HOFFMAN RJ, STETSON MH, HANIFIN JP, PODOLIN PL, ROLLAG MD. Ultraviolet regulation of neuroendocrine and circadian physiology in rodents. *Vis Res* 1994; 34: 1521 - 33.

BRUBAKER RF, BOURNE WM, BACHMAN LA, McLAREN JW. Ascorbic acid content of human cornea epithelium. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2000; 41: 1681 - 83.

BUCKLAND RB, BERNON DE, GOLDROSEN A. Effect of four lighting regimes on broiler performance, leg abnormalities and plasma corticoid levels. *Poult Sci* 1976; 55: 1072 - 76.

BUER F, REGNER M. Mit "Spinnennetz-Effekt" und UV-Absorbern gegen den Vogeltod an transparenten und spiegelnden Scheiben. *Zeitschrift für Vogelkunde und Naturschutz in Hessen. Vogel und Umwelt* 2002; 13: 31 - 41.

BURKHARDT D. Birds, berries and uv: A Note on some consequences of uv vision in birds. *Naturwissenschaften* 1982; 69: 153 - 57.

BURKHARDT D, MAIER E. The spectral sensitivity of a passerine bird is highest in the uv. *Naturwissenschaften* 1989; 76: 82 - 83.

BURKHARDT D. Uv vision: A bird's eye view of feathers. *J Comp Physiol A* 1989; 164: 787 - 96.

BUTT AM, PUGH M, HUBBARD P, JAMES G. Functions of optic nerve glia: axoglial signalling in physiology and pathology. *Eye* 2004; 18: 1110 - 21.

BUYSE J, SIMONS PCM, BOSHOEWERS FMG, DECUYPERE E. Effect of intermittent lighting, light intensity and source on the performance and welfare of broilers. *Worlds Poultry Science Journal* 1996; 52: 121 - 30.

CAMPBELL FW, GREEN DG. Monocular versus binocular visual acuity. *Nature* 1965; 208: 191 - 92.

CAMPENHAUSEN Von M, KIRSCHFELD K. Spectral sensitivity of the accessory optic system of the pigeon. *J Comp Physiol A* 1998; 183: 1 - 6.

CARROLL J, MURPHY CJ, NEITZ M, VER HOEVE J, NEITZ J. Photopigment basis for dichromatic colour vision in the horse. *J Vis* 2001; 1: 80 - 87.

CAVE NA. The Effect of intermittent light on carcass quality, feed efficiency and growth of broilers. *Poult Sci* 1981; 60: 956 - 60.

CAVE NA. Effects of feeding level during pullet-layer transition and of pretransition lighting on performance of broiler breeders. *Poult Sci* 1990; 69: 1141 - 46.

CHARLES RG, ROBINSON FE, HARDIN RT, YU MW, FEDDES J, CLASSEN HL. Growth, body composition and plasma androgen concentration of male broiler chickens subjected to different regimes of photoperiod and light intensity. *Poult Sci* 1992; 71: 1595 - 605.

CHARMAN WN. The vertebrate dioptric apparatus. In *Evolution of the Eye and Visual System* 1991; 82 - 113, edited by CRONLY-DILLON J. R., GREGORY R. L. CRC Press, Boca Raton, FL.

CHAVEZ AE, BOZINOVIC F, PEICHL L, PALACIOS AG. Retinal spectral sensitivity, fur colouration, and urine reflectance in the genus octodon (rodentia): implications for visual ecology. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2003; 44: 2290 - 96.

CHEN DM, GOLDSMITH TH. Appearance of a Purkinje shift in the developing retina of the chicken. *J Exp Zool* 1984; 229(2): 265 - 71.

CHEN DM, GOLDSMITH TH. Four spectral classes of cones in the retinas of birds. *J Comp Physiol A* 1986; 159: 473 - 79.

CHEROSKE AG, CRONIN TW, CALDWELL RL. Adaptive colour vision in *Pullosquilla litoralis* (Stomatopoda, Lysiosquilloidea) associated with spectral and intensity changes in light environment. *J Exp Biol* 2003; 206: 373 - 79.

CHIOU SH, HUNG CC, LIN CW. Biochemical characterization of crystallines from pigeon lenses: structural and sequence analysis of pigeon delta-crystalline. *Biochem Biophys Acta* 1992; 1160: 317 - 24.

CHITTKA L. The colour hexagon: a chromaticity diagram based on excitations as a generalized representation of colour opponency. *J Comp Physiol A* 1992; 170: 533 - 43.

CHURCH SC, BENNETT ATD, CUTHILL IC, PARTRIDGE JC. Ultraviolet cues affect foraging behaviour of blue tits. *Proc R Soc Lond B* 1998; 265: 1509 - 14.

CHURCH SC, MERRISON ASL, CHAMBERLAIN TMM. Avian ultraviolet vision and frequency-dependent seed preferences. *J Exp Biol* 2001; 204: 2491 - 98.

CLASSEN HL, ANNETT CB, SCHWEAN-LARDNER KV, GONDA R, DEROW D. The effects of lighting programs with twelve hours of darkness per day provided in one, six or twelve hour intervals on the productivity and health in broiler chickens. *Br Poult Sci* 2004; 45: S31 - S32.

CLASSEN HL, RIDDELL C, ROBINSON FE. Effects of increasing photoperiod length on performance and health of broiler chickens. *Br Poult Sci* 1991; 32: 21 - 29.

CLASSEN HL, RIDDELL C, ROBINSON FE, SHAND PJ, McCURDY AR. Effect of lighting treatment on the productivity, health, behaviour and sexual maturity of heavy male turkeys. *Br Poult Sci* 1994; 35: 215 - 25.

COEMANS MA, VOS HZN JJ, NUBOER JFW. The orientation of the e-vector of linearly polarized-light does not affect the behaviour of the pigeon *Columba livia*. *J Exp Biol* 1994; 191: 107 - 23.

COLETTA NJ, ADAMS AJ. Rod-cone interaction in flicker detection. *Vis Res* 1984; 24: 1333 - 40.

COLLIN SP, TRESIZE AEO. The origins of colour vision in vertebrates. *Clin Exp Optom* 2004; 87: 217 - 23.

CRAIG JV, BHAGWAT AL. Agonistic and mating behaviour of adult chickens modified by social and physical environments. *Applied Animal Ethology* 1974; 1: 57-65.

CRAVEN BJ, FOSTER DH. An operational approach to colour constancy. *Vis Res* 1992; 32(7): 1359 - 66.

CRONIN TW, SHASHAR N. The linearly polarized light field in clear, tropical marine waters: spatial and temporal variation of light intensity, degree of polarization and e-vector angle. *J Exp Biol* 2001; 204: 2461 - 67.

CROSSLAND WJ, UCHWAT CJ. Topographic projections of the retina and optic tectum upon the ventral lateral geniculate nucleus in the chick. *J Comp Neurol* 1979; 185: 87 - 106.

CROZIER WJ, WOLF E. Theory and measurement of visual mechanisms. X. Modifications of the flicker response contour, and the significance of the avian pecten. *J Gen Physiol* 1944; 27(4): 287 - 313.

CUTHILL IC, PARTRIDGE JC, BENNETT ATD, CHURCH SC, HART NS, HUNT S. Ultraviolet vision in birds. *Adv Stud Behav* 2000; 29: 159 - 214.

DAWKINS MS, DONNELLY CA, JONES TA. Chicken welfare is influenced more by housing conditions than by stock density. *Nature* 2004; 427: 342 - 44.

D'EATH RB. Can video images imitate real stimuli in animal behaviour experiments? *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 1998; 73: 267 - 92.

D'EATH RB, STONE RJ. Chickens use visual cues in social discrimination: an experiment with coloured lighting. *Appl Anim Behav Sci* 1999; 62: 233 - 42.

DELIUS JD, THOMPSON G, ALLEN KL, EMMERTON J. Colour mixing and preferences in neonate gulls. *Experientia* 1972; 28: 1244 - 46.

DERIM-OGLU EN, MAXIMOV VV. Small passerines can discriminate ultraviolet surface colours. *Vis Res* 1994; 34: 1535 - 39.

DEUTSCHLANDER ME, PHILLIPS JB, BORLAND SC. The case for light-dependent magnetic orientation in animals. *J Exp Biol* 1999; 202: 891 - 908.

DIFFEY BL. Solar ultraviolet radiation effects on biological systems. *Phys Med Biol* 1991; 36: 299 - 328.

DILLON J. The photophysics and photobiology of the eye. *J Photochem Photobiol B: Biol* 1991; 10: 23 - 40.

DIMOND SJ, ADAM JH. Approach behaviour and embryonic visual experience in chicks: studies on the effect of visual flicker. *Anim Behav* 1972; 20: 413 - 20.

DODT E, WIRTH A. Differentiation between rod and cones by flicker electroretinography in pigeon and guinea pig. *Acta Physiologica Scandinavica* 1953; 30: 80 - 89.

DÖRR S, NEUMEYER C. Colour constancy in goldfish: the limits. *J Comp Physiol* 2000; 186: 885 - 96.

DUBEY S, HALDAR C. Environmental factors and annual harderian-pineal-gonadal interrelationship in Indian jungle bush quail, *Perdicula asiatica*. *Gen Comp Endocrinol* 1997; 106(1): 17 - 22.

DÜCKER G. Spontane Bevorzugung arteigener Farben bei Vögeln. *Zschr Tierpsychol* 1963; 20: 43 - 65.

DUFF TA, SCOTT G, MAI R. Regional differences in pigeon optic tract, chiasm and retino-receptive layers of optic tectum. *J Comp Neurol* 1981; 198: 231 - 47.

DUKE-ELDER S. The eye in evolution. In *System of Ophthalmology Vol.1*, Henry Kimpton London 1958.

DYER AG. Broad spectral sensitivities in the honeybee's photoreceptors limit colour constancy. *J Comp Physiol A* 1999; 185: 445 - 53.

DYER AG. Ocular filtering of ultraviolet radiation and the spectral spacing of photoreceptors benefit von Kries colour constancy. *J Exp Biol* 2001; 204: 2391 - 99.

EATON MD. Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually "monomorphic" birds. *PNAS* 2005; 102(31): 10942 - 46.

EDWARDS HM Jr, ELLIOT MA, SOONCHARERNYING S. Effect of dietary calcium on tibial dychondrodysplasia. Interaction with light, cholecalciferol, 1,25-dihydroxycholecalciferol, protein, and synthetic zeolite. *Br Poult Sci* 1992; 71: 2041-55.

EDWARDS HM Jr. Effect of u.v. irradiation of very young chickens on growth and bone development. *British Journal of Nutrition* 2003; 90: 151 - 60.

EDWARDS M, BADCOCK DR. Global motion perception: interaction of the ON and OFF pathways. *Vis Res* 1994; 34(21): 2849 - 58.

EISNER A. Loss of flicker sensitivity during dark adaptation: effects of test size and wavelength. *Vis Res* 1992; 32(10): 1975 - 86.

ELLIOT DB, YANG KC, DUMBLETON K, CULLEN AP. Ultraviolet-induced lenticular fluorescence: intraocular straylight affecting visual function. *Vis Res* 1993; 33: 1827 - 33.

EMMERTON J, SCHWEMMER J, MUTH I, SCHLECHT P. Spectral transmission of the ocular media of the pigeon (*Columba livia*). *Invest Ophthalmol Vis Sci* 1980; 19: 1382 - 87.

EMMERTON J, REMY M. The pigeon's sensitivity to ultraviolet and "visible" light. *Experientia* 1983; 39: 1161 - 63.

ENDLER JA. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biol J Linn Soc* 1990; 41: 315 - 52.

ENDLER JA. The colour of light in forest and its implications. *Ecol Monogr* 1993; 63: 1 - 27.

ENDLER JA., THÉRY M. Interacting effects of lek placement, display behaviour, ambient light and colour patterns in three neotropical forest-dwelling birds. *Am Nat* 1996; 148: 421 - 52.

ERB C, NAU-STAUDT K, FLAMMER J, NAU W. Ascorbic acid as a free radical scavenger in porcine and bovine aqueous humour. *Ophthalmic Research* 2004; 36: 38 - 42.

EUN B-K, KANG HM. Cloning and expression of cytochrome 2 in the bullfrog (*Rana catesbeiana*). *Mol Cells* 2003; 16(2):239 - 44.

FAHRENKRUG J, NIELSEN HS, HANIBAL J. Expression of melanopsin during development of the rat retina. *Neuroreport* 2004; 15: 781 - 84.

FAIRCHILD MD, LENNIE P. Chromatic adaptation to natural and incandescent illuminants. *Vis Res* 1992; 32(10): 2077 - 85.

FARBER DB, BROWN BM, LOLLEY RN. Cyclic GMP: proposed role in visual cell function. *Vis Res* 1977; 18: 497 - 99.

FELTS JV, LEIGHTON AT Jr, DENBOW DM, HULET RM. Effects of light sources and the presence or absence of males on reproduction of female breeder turkeys. *Poult Sci* 1992; 71(11): 1817 - 22.

FERNALD RD. Evolving Eyes. *Int J Dev Biol* 2004; 48: 701 - 5.

FINGER E, BURKHARDT D. Biological aspects of bird colouration and avian colour vision including ultraviolet range. *Vis Res* 1994; 34: 1509 - 14.

FISCHER GJ, DAVIS S, NORD JA. Prehatch colour stimulation effects on colour pecking preferences and colour discrimination learning in white leghorn chicks. *Dev Psychobiol* 1975a; 8(6): 525 - 31.

FISCHER GJ, MORRIS GL, RUHSAM JP. Colour pecking preferences in white leghorn chicks. *J Comp Physiol Psychol* 1975b; 88(1): 402 - 6.

FISCHER AJ, REH TA. Identification of a proliferating marginal zone of retinal progenitors in postnatal chicken retina. *Dev Biol* 2000; 220: 197 - 210.

FISCHER AJ, REH TA. Müller glia are a potential source of neural regeneration in the postnatal chicken retina. *Nat Neurosci* 2001; 4: 247 - 52.

FITE KV. Anatomical and behavioural correlates of visual acuity in the great horned owl. *Vis Res* 1973;13: 219 - 30.

FITZPATRICK S. Colour schemes for birds: structural colouration and signals of quality in feathers. *Ann Zool Fenn* 1998; 35: 67 - 77.

FLAMARIQUE IN, HAWRYSHYN CW. Photoreceptor types and their relation to the spectral and polarization sensitivities of clupeid fishes. *J Comp Physiol* 1998; 182: 793 - 803.

FLEMINING RH, MCCORMACK HA, MCTEIR L, WHITEHEAD CC. Effects of dietary particulate limestone, vitamin K₃ and fluoride and photostimulation on skeletal morphology and osteoporosis in laying hens. *Br Poult Sci* 2003 Dez; 44: 683 - 89.

FÖLSCH DW, SULZER B, MEIER T, HUBER HU. The effect of the husbandry system on comb size and comb colour in hens. *Tierärztliche Praxis* 1994; 22(1): 47 - 54.

FOSS DC, CAREW LB, ARNOLD J+EL. Physiological development of cockerels as influenced by selected wavelengths of environmental light. *Poult Sci* 1972; 1922 -27.

FOSTER RG, SCHALKEN JJ, TIMMERS AM, DE GRIP WJ. A comparison of some photoreceptor characteristics in the pineal and retina. I. The Japanese quail (*Coturnix coturnix*). *J Comp Physiol A* 1989; 165: 553 - 63.

FRIEDRICH D. Technik: Es Werde Licht. Verein Kölner Aquarien- und Terrarienfreunde 2003: www.koelneraquarienverein.de

FREWEIN J, SINOWATZ F, WAIBL H. Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Band V. Anatomie der Vögel. 1992. Nickel, Schummer, Seiferle; 2. Auflage.

FUJITA K, USHITANI T. Better living by not completing: a wonderful peculiarity of pigeon vision? *Behav Proc* 2005; 69: 59 - 66.

GAFFNY MF, HODOS W. The visual acuity and refractive state of the American Kestrel (*Falco sparverius*). *Vis Res* 2003; 43: 2053 - 59.

GAO X, TALALAY P. Induction of phase 2 genes by sulforaphane protects retinal pigment epithelial cells against photooxidative damage. PNAS 2004; 101(28): 10446 - 51.

GLATZER RM. Grundlagen der Cinematographie. Beitrag aus der Mediadesign Hochschule für Design und Informatik Berlin 2005.

GOETH A, EVANS S. Social responses without early experience: Australian brush-turkey chicks use specific visual cues to aggregate with conspecifics. J Exp Biol 2004; 207: 2199 - 2208.

GOLDSMITH TH, COLLINS JS, LICHT S. The cone oil droplets of avian retinas. Vis Res 1984; 24: 1661 - 71.

GOLDSMITH TH. Ultraviolet receptors and color vision: evolutionary implications and a dissonance of paradigms. Vis Res 1994; 34: 1479 - 87.

GOMEZ D, THÉRY M. Influence of ambient light on the evolution of the colour signals: Comparative analysis of a neotropical rainforest bird community. Ecol Lett 2004; 7: 279 - 84.

GRANDA AM, YAZULLA S. The spectral sensitivity of single units in the nucleus rotundus of the pigeon. J Gen Physiol 1971; 57: 363 - 84.

GRAF V. De Lange characteristics for the fresh-water turtle *Chrysemys picta picta*, and the pigeon *Columba livia*. Vis Res 1973; 13(10): 1815 - 22.

GRAY DA. Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds. Am Nat 1996; 148: 453 - 80.

GREEN PR, DAVIES MNO, THORPE PH. Head orientation in pigeons during landing flight. Vis Res 1992; 32(12): 2229 - 34.

GREENWOOD VJ, SMITH EL, CHURCH SC, PARTRIDGE JC. Behavioural investigation of polarisation sensitivity of the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) and the European starling (*Sturnus vulgaris*). J Exp Biol 2003; 206: 3201 - 10.

GRÉMILLET D, KUNTZ G, GILBERT C, WOAKES AJ, BUTLER PJ, LE MAHO Y. Cormorants dive through the polar night. *Biol Lett* 2005; 1: 469 - 71.

GRIFFITH SC, OWENS IPF, BURKE T. Female choice and annual reproductive success favour less-ornamented male house sparrows. *Proc R Soc Lond B* 1999; 266: 765 - 70.

GRIGSBY SS, TSOU BH. Grating and flicker sensitivity in the near and far periphery: naso-temporal asymmetries and binocular summation. *Vis Res* 1994; 34(21): 2841 - 48.

GRISWOLD MS, STARK WS. Scotopic spectral sensitivity of phakic and aphakic observers extending into the near ultraviolet. *Vis Res* 1992; 32: 1739 - 43.

GRÜNAU Von MW. Lateral interactions and rod intrusion in color flicker. *Vis Res* 1977; 17: 911 - 15.

GÜNTHER R. Wie Licht Verhalten, Wachstum und Gesundheit beeinflusst. *DGS Magazin* 2001; Wo35.

GUILOFF GD. Ultrastructural study of the avian ventral lateral geniculate nucleus. *Vis Neurosci* 1991; 6: 119 - 34.

GWINNER E, HAU M, HEIGL S. Melatonin: generation and modulation of avian circadian rhythms. *Brain Res Bulletin* 1997; 44(4): 439 - 44.

GWINNER E, SCHWABL-BENZINGER I, SCHWABL H, DITTAMI J. Twenty-four hour melatonin profiles in a nocturnally migrating bird during and between migratory season. *Gen Comp Endocrinology* 1993, 90: 119 - 24.

GWINNER E, ZEMAN M, KLAASSEN M. Synchronization by low-amplitude light-dark cycles of 24-hour pineal and plasma melatonin rhythms of hatchling European starlings (*Sturnus vulgaris*). *J Pineal Res* 1997; 23: 176 - 81.

HACKER C, MARCHL W, REILL J, WICKE M. Consideration of white LED chromaticity classification. Osram Opto Semiconductors, Regensburg, Germany; Sept. 2003.

HAHMANN U, GÜNTÜRKÜN O. The visual acuity for the lateral visual field of the pigeon (*Columba livia*). *Vis Res* 1993; 33: 1659 - 64.

HANDELSBLATT. Leuchtdioden ersetzen Glühbirnen. Ausgabe Nr. 38, 23.02.2005

HANDELSBLATT. Leuchtdioden Erobern die Scheinwerfer. Ausgabe Nr. 50, März 2005.

HAO WS, FONG HKW. Blue and ultraviolet light-absorbing opsin from the retinal pigment epithelium. *Biochemistry* 1996; 35: 6251 - 56.

HARMS V. Physik für Mediziner und Pharmazeuten. Harms Verlag – Kiel; 13., überarbeitete Auflage: November 1994.

HARRIS T. How light emitting diodes work. 2000/2001: www.howstuffworks.com

HART NS. Variations in cone photoreceptor abundance and the visual ecology of birds. *J Comp Physiol A* 2001a; 187: 685 - 97.

HART NS. The visual ecology of avian photoreceptors. *Prog Retin Eye Res* 2001b; 20: 675 - 703.

HART NS. Vision in the peafowl (*Aves: Pavo cristatus*). *J Exp Biol* 2002; 205: 3925 - 35.

HART NS. Microspectrophotometry of visual pigments and oil droplets in a marine bird, the wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus*: topographic variations in photoreceptor spectral characteristics. *J Exp Biol* 2004; 207: 1229 - 40.

HART NS, PARTRIDGE JC, BENNETT ATD, CUTHILL IC. Visual pigments, cone oil droplets and ocular media in four species of estrildid finch. *J Comp Physiol A* 2000a; 186: 681 - 94.

HART NS, PARTRIDGE JC, CUTHILL IC. Visual pigments, oil droplets and cone photoreceptor distribution in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *J Exp Biol* 1998; 201: 1433 - 46.

HART NS, PARTRIDGE JC, CUTHILL IC. Visual pigments, cone oil droplets, ocular media and predicted spectral sensitivity in the domestic turkey (*Meleagris gallopavo*). *Vis Res* 1999; 39(20): 3321 - 28.

HART NS, PARTRIDGE JC, CUTHILL IC. Retinal asymmetry in birds. *Curr Biol* 2000b; 10: 115 - 17.

HART NS, PARTRIDGE JC, CUTHILL IC, BENNETT ATD. Visual pigments, oil droplets, ocular media and the cone photoreceptor distribution in two species of passerine bird: the blue tit (*Parus caeruleus* L.) and the blackbird (*Turdus merula* L.) *J Comp Physiol A* 2000c; 186: 375 - 87.

HART NS, VOROBYEV M. Modelling oil droplet absorption spectra and the spectral sensitivities of bird cone photoreceptors. *J Comp Physiol A* 2005; 191: 381 - 92.

HARTWIG HG, VAN VEEN T. Spectral characteristics of visible radiation penetrating into the brain and stimulating extraretinal photoreceptors. *J Comp Physiol* 1979; 130: 277 - 82.

HASTAD O, ERNSTDOTTER E, ÖDEEN A. Ultraviolet vision and foraging in dip and plunge diving birds. *Biol Lett* 2005a; 1: 306 - 9.

HASTAD O, VICTORSSON J, ÖDEEN A. Differences in color vision make passerines less conspicuous in the eyes of predators. *PNAS* 2005; 102(18): 6391 - 94.

HAUSMANN F, ARNOLD KE, MARSHALL NJ, OWENS IPF. Ultraviolet signals in birds are special. *Proc R Soc Lond B* 2003; 270: 61 - 67.

HAWRYSHYN CW. Sideband transmission in interference Filters and its implications for the measurement of spectral sensitivity. *Exp Biol* 1989; 48: 123 - 26.

HAWRYSHYN CW, MARTENS G, ALLISON WT, ANHOLT BR. Regeneration of ultraviolet-sensitive cones in the retinal cone mosaic of thyroxin-challenged post-juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J Exp Biol* 2003; 206: 2665 - 73.

HAYES B, MARTIN GR, BROOKE MDL. Novel area serving binocular vision in the retinae of procellariiform seabirds. *Brain Behav Evol* 1991; 37: 79 - 84.

HEATH LA, WILKIE SE, BOWMAKER JK, HUNT DM. The rod and green cone opsins of two avian species, the budgerigar, *Melopsittacus undulatus*, and the mallard duck, *Anas platythynchus*. *Gene* 1997; 204: 121 - 26.

HEES H, SINOWATZ F. *Histologie. Kurzlehrbuch der Zytologie und mikroskopischen Anatomie*. Deutscher Ärzte-Verlag Köln 1992.

HELBIG AJ. Depolarization of natural skylight disrupts orientation of an avian nocturnal migrant. *Experientia* 1990; 46: 755 - 58.

HENDRICKS J. Flicker thresholds as determined by a modified condition suppression procedure. *J Exp Anal Behav* 1966; 9: 501 - 6.

HILL GE, FARMER KL. Carotenoid-based plumage colouration predicts resistance to a novel parasite in the housefinch. *Naturwissenschaften* 2005; 92: 30 - 34.

HIRSCH J. Falcon visual sensitivity to grating contrast. *Nature* 1982; 300(4): 57 - 58.

HISATOMI O, KAYADA S, AOKI Y, IWASA T, TOKUNAGA F. Phylogenetic relationships among vertebrate visual pigments. *Vis Res* 1994; 34(23): 3097 - 102.

HITCHCOCK P, OCHOCINSKA M, SIEH A, OTTESON D. Persistent and injury-induced neurogenesis in the vertebrate retina. *Prog Ret Eye Res* 2004; 23: 183 - 94.

HODOS W. Color discrimination deficits after lesions of the nucleus rotundus in pigeons. *Brain Behav Evol* 1969; 2: 185 - 200.

HODOS W. The visual capabilities of birds. In "Vision, brain, and behavior in birds". Eds. Zeigler and Bischof. 1993. Cambridge, MA: MIT Press.

HODOS W, GHIM M. Contrast sensitivity in pigeons measured with behavioural and pattern ERG methods. *Doc Ophthalmol* 2002; 104: 107 - 18.

HODOS W, MILLER RF, FITE KV. Age-dependent changes in visual acuity and retinal morphology in pigeons. *Vis Res* 1991; 31: 669 - 677.

HOGSETTE JA, WILSON HR, SEMPLE-ROWLAND SL. Effects on white leghorn hens of constant exposure to ultraviolet light from insect traps. *Poult Sci* 1997; 76: 1134 - 37.

HOLICK SA, LEZIN M St, YOUNG D, MALAIKAL S, HOLICK MF. Isolation and identification of 24-dehydroprovitamin D₃ and its photolysis to 24-dehydroprevitamin D₃ in mammalian skin. *J Biol Chem* 1985; 260(22): 12181 - 84.

HUBER-EICHER B. The effect of early colour preference and of a colour exposing procedure on the choice of nest colours in laying hens. *Appl Anim Behav Sci* 2004; 86: 63 - 76.

HUBER-EICHER B, AUDIGE L. Analysis of risk factors for the occurrence of feather pecking in laying hen growers. *Br Poult Sci* 1999; 40: 599 - 604.

HÜPPOP O. Luftfahrzeuge, Windräder und Freileitungen: Störungen und Hindernisse als Problem für Vögel? *Vogel und Luftverkehr* 2004; 2: 27-45.

HUGHES BO, DUNCAN IJH. The influence of strain and environmental factors upon feather pecking and cannibalism in fowls. *British Poult Sci* 1972; 13: 525 - 47.

HUNT DM, WILKIE SE, BOWMAKER JK, POOPALASUNDARAM S. Vision in the ultraviolet. *Cell Mol Life Sci* 2001; 58: 1583 - 98.

HUNT DM, COWING JA, WILKIE SE, PARRY JW, POOPALASUNDARAM S, BOWMAKER JK. Divergent mechanisms for the tuning of shortwave sensitive visual pigments in vertebrates. *Photochem Photobiol Sci* 2004; 3(8): 713 - 20.

HUNT S, CUTHILL IC, BENNETT ATD, CHURCH SC, PARTRIDGE JC. Is the ultraviolet waveband a special communication channel in avian mate choice? *J Exp Biol* 2001; 204: 2499 - 2507.

HUNT S, CUTHILL IC, SWADDLE JP, BENNETT ATD. Ultraviolet vision and band-colour preferences in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Anim Behav* 1997; 54(6): 1383 - 92.

HUNT S, KILNER RM, LANGMORE NE, BENNETT AT. Conspicuous, ultraviolet-rich mouth colours in begging chicks. *Proc Biol Sci* 2003; Aug 7; 270 Suppl 1: S25 - S28.

HUT RA, SCHEPER A, DAAN S. Can the circadian system of a diurnal and a nocturnal rodent entrain to ultraviolet light? *J Comp Physiol A* 2000; 186: 707 - 15.

IMAMOTO Y, SAKAI M, KATSUTA Y, WADA A, ITO M, SHICHIDA Y. Structure around C₆-C₇ bond of the chromophore in bathorhodopsin: low-temperature spectroscopy of 6s-cis-locked bicyclic rhodopsin analogs. *Biochem* 1996; 35: 6257 - 62.

INGRAM DR, BIRON TR, WILSON HR, MATHER FB. Lighting of end of lay broiler breeders: fluorescent versus incandescent. *Poult Sci* 1987; 66: 215 - 17.

IUVONE PM. Development of melatonin synthesis in chicken retina: regulation of serotonin n-acetyltransferase activity by light, circadian oscillators, and cyclic AMP. *J Neurochem* 1990; 54: 1562 - 68.

JACKSON ME, WALDGROUP PW. Effect of cage level (trier) on the performance of white leghorn chickens. *Poult Sci* 1987; 66: 907 - 9.

JACOBS GH. Ultraviolet vision in vertebrates. *Am Zool* 1992; 32: 544 - 54.

JACOBS GH, FENWICK JA, WILLIAMS GA. Cone-based vision of rats for ultraviolet and visible lights. *J Exp Biol* 2001; 204: 2439 - 46.

JACOBS GH, WILLIAMS GA, FENWICK JA. Influence of cone pigment coexpression on spectral sensitivity and colour vision in the mouse. *Vis Res* 2004; 44(14): 1615 - 22.

JAGGER WS, MUNTZ WRA. Aquatic vision and the modulation transfer properties of unlighted and diffusely lighted natural waters. *Vis Res* 1993; 33: 1755 - 63.

JANE SD, BOWMAKER JK. Tetrachromatic vision in the duck (*Anas platyrhynchos* L.): microspectrophotometry of visual pigments and oil droplets. *J Comp Physiol A* 1988; 162: 225 - 35.

JANTSCHKE F. Zoo- und Zirkustiere. In *Das Buch vom Tierschutz*. Herausgeber: H. H. Sambraus und A. Steiger 1997; 402 - 23.

JARMAK A, ZAWILSKA JB, NOWAK JZ. The effect of light with various wavelengths and impulse times on nocturnal suppression of n-acetyltransferase activation by serotonin in the pineal gland of the chick. *Klein Oczna* 1996; 98(6): 417 - 22.

JARVIS JR, TAYLOR NR, PRESCOTT NB, MEEKS I, WATHES CM. Measuring and modelling the photopic flicker sensitivity of the chicken (*Gallus g. domesticus*). *Vis Res* 2002; 42: 99 - 106.

JARVIS JR, PRESCOTT NB, WATHES CM. A mechanistic inter-species comparison of flicker sensitivity. *Vis Res* 2003; 43: 1723 - 34.

JOHNSEN A, ANDERSSON S, ÖRNBORG J, LIFJELD JT. Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (*Aves: Luscinia s. sveciva*): a field experiment. *Proc. R. Soc. Lond B* 1998; 265: 1313 - 18.

JOHNSEN PF, NØRGAARD-NIELSEN G, VESTERGAARD KS. Influence of early rearing conditions on the development of feather pecking and cannibalism in domestic fowl. *Appl Anim Behav Sci* 1998; 60: 25 - 41.

JOHNSON A, DELHEY K, ANDERSSON S, KEMPENAERS B. Plumage colour in nestling blue tits: sexual dichromatism, condition dependence and genetic effects. *Proc R Soc Lond B* 2003; 270: 1263 - 70.

JONES EKM, PRESCOTT NB, COOK P, WHITE RP, WATHES CM. The role of UVA light in mating behaviour and mate choice in domestic broiler breeders, *Gallus gallus domesticus*. *Br Poult Sci* 2001; 42: 23 - 32.

JUSS TS, MEDDLE SL, SERVANT RS, KING VM. Melatonin and photoperiodic time measurement in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 1993; 254(1339): 21 - 28.

KATZIR G, LOTEM A, INTRATOR N. Stationary underwater prey missed by reef herons, *Egretta gularis*: head position and light refraction at the moment of strike. *J Comp Physiol A* 1989; 165: 573 - 576.

KAWAMURA S, YOKOYAMA S. Molecular characterization of the pigeon p-opsin gene. *Gene* 1996; 182: 213 - 14.

KAWAMURA S, TOKUNAGA F, YOSHIZAWA T. Absorption spectra of rhodopsin and its intermediates and orientational change of the chromophore. *Vis Res* 1977; 17: 991 - 99.

KAWAMURA S, BLOW NS, YOKOYAMA S. Genetic analysis of visual pigments of the pigeon (*Columba livia*). *Genetics* 1999; 153: 1839 - 50.

KAWAMURO K, IRIE T, NAKAMURA T. Filtering effect of cone oil droplets detected in the P-III Response spectra of Japanese quail. *Vis Res* 1997; 37(20): 2829 - 34.

KEELING L, ANDERSSON L, SCHUTZ KE, KERJE S, FREDRIKSSON R, CARLBORG O, CORNWALLIS CK, PIZZARI T, JENSEN P. Chicken genomics: feather-pecking and victim pigmentation. *Nature* 2004; 431(7009): 645 - 46.

KEVAN PG. Vegetation and floral colours using ultraviolet light: interpretational difficulties for functional significance. *Am J Bot* 1979; 66: 749 - 51.

KEVAN PG, CHITTKA L, DYER AG. Limits to the salience of ultraviolet: lessons from colour vision in bees and birds. *J Exp Biol* 2001; 204: 2571 - 80.

KEYSER AJ, HILL GE. Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proc R Soc Lond B* 1999; 266: 771 - 77.

KINGBRIGHT Optoelectronics Components. Katalog 2003 - 2004.

KING-SMITH PE. Visual detection analysed in terms of luminance and chromatic signals. *Nature <London>* 1975; 255: 69 - 70.

KJAER JB, VESTERDAARD KS. Development of feather pecking in relation to light intensity. *Appl Anim Behav Sci* 1999; 62: 243 - 54.

KOIVULA M, KORPIMÄKI E, VIITALA J. Do Tengmalm's owls see vole scent marks visible in the ultraviolet light? *Anim Behav* 1997; 54: 873 - 77.

KOIVULA M, VIITALA J. Rough-legged buzzards use vole scent marks to assess hunting areas. *J Avian Biol* 1999; 30: 329 - 32.

KOLOZSVARI L, NOGRADI A, HOPP B, BOR Z. UV absorbance of the human cornea in the 240- to 400-nm range. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2002; 43(7): 2165 - 68.

KORBEL R. Augenkrankheiten bei Vögeln: Ätiologie und Klinik von Augenerkrankungen, Luftsack-Perfusionsanästhesie, ophthalmologische Photographie und Bildatlas der Augenkrankheiten bei Vögeln. *Vet. Habilitationsschrift, Ludwig Maximilians Universität München* 1994.

KORBEL R. Erkrankungen des Augenhintergrundes beim Vogel – Untersuchungstechniken und Befunde. *Wien Tierärztl Mschr* 1999; 86: 395 - 410.

KORBEL R. Review on light sources for bird housing under artificial light circumstances. *Proceed 6th Scientific Meeting Europ Coll Avian Med Surgery, Arles/France* 2005: 7 – 9.

KORBEL R, JAKOBY JR, KÖSTERS J. Light perception in turkeys – hypothesis on influences of the behaviour. *1st Int. Congr. Turkey Diseases, Berlin*, 1998; 244 - 48.

KORBEL RT, REDIG PT, JONES R. Untersuchungen zur Fluoreszenzangiographie am Greifvogelauge. *Tierärztl Prax (K)* 2000; 27: 396 - 407.

KORBEL RT, REESE S, NELL B, WALDE I, REDIG PT. The vascular pattern of the avian eye – anatomical structures and correspondent findings in the healthy and diseased eye using fluorescein angiography. *Proc. 6th Conf Europ Assoc Avian Vet, Munich/Germany* 2001; 103-108.

KORBEL R, STÜTZ S. Untersuchungen zur Elektroretinographie bei Mäusebussarden (*Buteo buteo* L., 1758). *Tierärztl Prax* 1999 (K); 27(4): 255 - 62.

KRISTENSEN HH. The behaviour and welfare of broiler chickens in different light environments. PhD Thesis. Division of Ethology. Department of Large Animal Sciences of the Royal Veterinary and Agricultural University Copenhagen, Denmark. 2004.

KRISTENSEN HH, AERTS J-M, LEROY T, BERCKMANNNS D, WATHES CM. Using light to control activity in broiler chickens. *Br Poult Sci* 2004; 45: S30 - S31.

KRISTENSEN HH, PERRY G, PRESCOTT NB, LADEWIG J, WATHES CM. Light quality and the production of broiler chickens. *Br Poult Sci* 2003; S8 - S9

KUMMERFELD N. Ziervögel. In *Das Buch vom Tierschutz*. Herausgeber: H. H. Sambraus und A. Steiger 1997; 364-380.

KUSNETZOW AN, DUKKIPATI A, BABU KR, RAMOS L, KNOX BE, BIRGE RR. Vertebrate ultraviolet visual pigments: protonation of the retinylidene Schiff base and a counterion switch during photoactivation. *PNAS* 2004; 101(4): 941 - 46.

KUTSCHERA U, NIKLAS KJ. The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Naturwissenschaften* 2004; 91: 255 - 76.

KWOK-WAI L, ZWAAN J, GARCIA A, SHIELDS C. Detection of ascorbic acid in the eye of the early chicken embryo by silver staining. *Exp Eye Res* 1993; 56: 601 - 4.

LAMB TD, PUGH EN Jr. Dark adaptation and the retinoid cycle of vision. *P Ret Eye Res* 2004; 23: 307 - 80.

LAND MF. Motion and vision: why animals move their eyes. *J Comp Physiol A* 1999; 185: 341 - 52.

LEAL M, FLEISHMAN LJ. Evidence for habitat partitioning based on adaptation to environmental light in a pair of sympatric lizard species. *Proc R Soc Lond B* 2002; 269: 351 - 59.

LEESON S, LEWIS PD. Changes in light intensity during the rearing period can influence egg production in domestic fowl. *BPS* 2004; 45(3): 316 – 19.

LEIGHTON AT, HULET RM, DENBOW DM. Effect of light sources and light intensity on growth performance and behaviour of male turkeys. *Br Poult Sci* 1989; 30: 563 - 74.

LEVENICK CK, LEIGHTON AT Jr. Effects of photoperiod and filtered light on growth, reproduction and mating Behaviour. 1. Growth performance of two lines of males and females. *Poult Sci* 1988; 67: 1505 - 13.

LEWIS PD, MORRIS TR. A comparison of the effects of age at photostimulation on sexual maturity and egg production in domestic fowl, turkey, partridges and quail. *Worlds Poultry Science Journal* 1998; 54: 119 - 28.

LEWIS PD, MORRIS TR. Responses of domestic poultry to various light sources. *Worlds Poultry Science Journal* 1998; 54: 7 - 25.

LEWIS PD, MORRIS TR. Poultry and coloured Light. *Worlds Poultry Science Journal* 2000; 56: 189 - 207.

LEWIS PD, MORRIS TR, PERRY GC. Light intensity and first egg in pullets. *Poult Sci* 1999; 78: 1227 - 31.

LEWIS PD, PERRY GC, MORRIS TR. Ultraviolet radiation and laying pullets. *Br Poult Sci* 2000a May; 41(2): 131 - 5.

LEWIS PD, PERRY GC, MORRIS TR, ENGLISH J. Supplementary dim light differentially influences sexual maturity, oviposition time, and melatonin rhythms in pullets. *Poult Sci* 2001; 80: 1723 - 28.

LEWIS PD, PERRY GC, SHERWIN CM, MOINARD C. Effect of ultraviolet radiation on the performance of intact male turkeys. *Poult Sci* 2000b Jun; 79(6): 850 - 55.

LEWIS PD, SHARP PJ, WILSON PW, LEESON S. Changes in light intensity can influence age at sexual maturity in domestic pullets. *Br Poult Sci* 2004; 45: 123 -32.

LI T, HOWLAND HC. The effects of constant and diurnal illumination of the pineal gland and the eyes on ocular growth in chicks. *IOVS* 2003; 44: 3692 - 97.

LI T, TROILO D, GLASSER A, HOWLAND HC. Constant light produces severe cornea flattening and hyperopia in chickens. *Vis Res* 1995; 35: 1203 - 9.

LIMBOURG T, MATEMAN AC, ANDERSSON S, LESSELLS CM. Female blue tits adjust parental care to manipulated male uv attractiveness. *Proc R Soc Lond B* 2004; 271: 1903 - 8.

LIU J, PENDRAK K, CAPEHART C, SUGIMOTO R, SCHMID GF, STONE RA. Emmetropisation under continuous but non-constant light in chicks. *Exp Eye Res* 2004; 79: 718 - 19.

LITE-ON Technology Corp. Optoelectronics Short Form 2003 - 2004.

LO WK, KUCK JF, SHAW AP, YU NT. The altricial pigeon is born blind with a transient glycogen cataract. *Exp Eye Res* 1993; 56: 121 - 26.

LOS LI, Van Der Worp RJ, Van LUYN MJA, HOOYMANS JMM. Age-related liquefaction of the human vitreous body: LM and TEM evaluation of the role of proteoglycans and collagen. *IOVS* 2003; 44: 2828 - 33.

LUFT WA, IUVONE PM, STELL WK. Spatial, temporal and intensive determinants of dopamine release in the chicken retina. *Vis Neurosci* 2004; 21: 627 - 35.

LYTHGOE J. N. *The Ecology of Vision*. Oxford: Clarendon Press 1979.

MADDOCKS SA, BENNETT ATD, CUTHILL IC. Rapid behavioural adjustments to unfavourable light conditions in European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Anim Welfar* 2002a; 11: 95 - 191.

MADDOCKS SA, CHURCH SC, CUTHILL IC. The effects of the light environment on prey choice by zebra finches. *J Exp Biol* 2001a; 204: 2509 - 15.

MADDOCKS SA, GOLDSMITH AR, CUTHILL IC. The influence of flicker rate on plasma corticosterone levels of European starlings, *Sturnus vulgaris*. *Gen Comp Endocrinol* 2001b; 124: 315 - 20.

MADDOCKS SA, GOLDSMITH AR, CUTHILL IC. Behavioural and physiological effects of absence of ultraviolet wavelengths on European starlings *Sturnus vulgaris*. J Avian Biol 2002b; 33: 103 - 6.

MAIER EJ. Das UV-Sehen der Vögel: Neue Ergebnisse über den Spektralen Sehbereich der Vögel. Journal für Ornithologie 1994a; 135: 179 - 92.

MAIER EJ. Ultraviolet vision in a passeriform bird: from receptor spectral sensitivity to overall spectral sensitivity in *Leiothrix lutea*. Vis Res 1994b; 34: 1415 - 18.

MANSER CE. Effects of light on the welfare of domestic poultry: a review. Animal Welfare 1996; 5: 341 - 60.

MARTIN GR. Absolute visual threshold and scotopic spectral sensitivity in the tawny owl, *Strix aluco*. Nature (London) 1977; 268: 636 - 38.

MARTIN G, ROJAS LM, RAMIREZ Y, McNEIL R. The eyes of oil birds (*Steatornis caripensis*): pushing at the limits of sensitivity. Naturwissenschaften 2004; 91: 26 - 29.

MATURANA HR, VARELA FJ. Color-opponent responses in the avian lateral geniculate: a study in the quail (*Coturnix coturnix japonica*). Brain Res 1982; 247: 227 - 41.

MAX M, MCKINNON PJ, SEIDENMAN KJ, BARRETT RK, APPLEBURY M, TAKAHASHI JS, MARGOLSKEE RF. Pineal opsin: a nonvisual opsin expressed in chicken pineal. Science 1995, 267: 1502 - 6.

MAY JD, LOTT BD. Effects of light and temperature on anticipatory feeding behavior in broilers. Poult Sci 1994; 73: 1398 - 1403.

MAZZA CA, ZAVALA J, SCOPEL AL, BALLARÉ CL. Perception of solar UVB radiation by phytophagous insects: behavioural responses and ecosystem implications. PNAS 1999; 96: 980 - 85.

McCABE BJ, HORN G, BATESON PP. Effects of rhythmic hyperstriatal stimulation on chicks preferences for visual flicker. Physiol Behav 1979; 23: 137 - 40.

McGRAW KJ. Multiple UV reflectance peaks in the iridescent neck feathers of the pigeons. *Naturwissenschaften* 2004; 91: 125 - 29.

McGRAW KJ, NOGARE MC. Distribution of unique red feather pigments in parrots. *Biol Lett* 2005; 1: 38 - 43.

MENAKER M. Circadian photoreception. *Science* 2003; 299: 213 - 214.

MICHELSON G, PATZELT A, HARAZNY J. Flickering light increases retinal blood flow. *Retina* 2002; 22: 334 - 36.

MIKLÓSI Á, GONDA Z, OSORIO D, FARZIN A. The effects of the visual environment on responses to colour by domestic chicks. *J Comp Physiol A* 2002; 188: 135 - 40.

MILLIAN JR. Preference of turkey hens for nest-boxes of different levels of interior illumination. *Appl Anim Behav Sci* 1987; 18: 341 - 48.

MITCHELL RD, EDWARDS HM Jr, MCDANIEL GR. The effects of ultraviolet light and cholecalciferol and its metabolites on the development of leg abnormalities in chickens genetically selected for a high and low incidence of tibial dyschondrodysplasia. *Poult Sci* 1997; 76: 346 - 54.

MIXDORFF H. Digitale Videotechnik-Grundlagen. PDF-Datei aus Vorlesung 2004.

MOINARD C, SHERWIN CM. Turkeys prefer fluorescent light with supplementary ultraviolet radiation. *Appl Anim Behav Sci* 1999; 64: 261 - 67.

MORONEY MK, PETTIGREW JD. Some observations on the visual optics of kingfishers (Aves, Coraciformes, Alcedinidae). *J Comp Physiol A* 1987; 160: 137 - 49.

MORRIS VB. An afoveate area centralis in the chick retina. *J Comp Neurol* 1982; 210: 198 - 203.

MOUGEOT F, ARROYO BE. Ultraviolet reflectance by the cere of raptors. *Abstract Biol Lett* 2006 online publishing.

MOURITSEN H, FEENDERS G, LIEDVOGEL M, WADA K, JARVIS ED. Night-vision brain area in migratory songbirds. PNAS 2005; 102(23): 8339 - 44.

MUHEIM R, BÄCKMAN J, AKESSON S. Magnetic compass orientation in European robins is dependent on both wavelength and intensity of light. J Exp Biol 2002; 205: 3845 - 56.

MULLEN KT, KINGDOM FAA. Differential distribution of red-green and blue-yellow cone opponency across the visual field. Vis Neurosci 2002; 19: 109 - 18.

MUNRO U, WILTSCHKO R. The role of skylight polarization in the orientation of a day-migrating bird species. J Comp Physiol A 1995; 177: 357 - 62.

NAGEL E, VILSER W. Flicker observation light induces diameter response in retinal arterioles: a clinical methodological study. Br J Ophthalmol 2004; 88: 54 - 56.

NEBEL S, CLOUTIER A, THOMPSON GJ. Molecular sexing of prey remains permits a test of sex-biased predation in a wintering population of western sandpipers. Proc R Soc Lond B 2004; (Suppl) 271: S321 - 23.

NEITZ J, CAROLL J, NEITZ M. Color Vision. Almost reason enough for having eyes. Optics and Photonics News 2001(Jan); 26 - 33.

NEUMEYER C. Evolution of Colour Vision. In *Evolution of the Eye and Visual System* 1991; 284 - 303, edited by CRONLY-DILLON JR, GREGORY RL. CRC Press, Boca Raton, FL.

NEWBERRY RC, HUNT JR, GARDINER EE. Light intensity effects on performance, activity, leg disorders, and sudden death syndrome of roaster chickens. Poult Sci 1986; 65: 2232 - 38.

NEWBERRY RC, HUNT JR, GARDINER EE. Influence of light intensity on behaviour and performance of broiler chickens. Poult Sci 1988; 67: 1020 - 25.

NICKEL U. Was Ist Licht? Und Warum Sehen Wir Licht?. Vortrag anlässlich des Symposiums zum 50jährigen Jubiläum der Deutschen Gesellschaft für Photographie

e.V. am 24. Nov 2001 in Köln. Sektion Wissenschaft und Technik, Ausgabe Juni 2002.

NIELSEN KP, LU Z, JUZENAS P, STAMMES JJ, STAMNES K, MOAN J. Reflectance spectra of pigmented and non-pigmented skin in the uv spectral region. *Photochem Photobiol* 2004; 18: 450 - 55.

NIELSEN BL, THOMSEN MG, SØRENSEN P, YOUNG JF. Feed and strain effects on the use of outdoor areas by broilers. *Br Poult Sci* 2003 May; 44: 161 - 69.

NILSSON D-E, WARRANT EJ. Visual discrimination: seeing the third quality of light. *Curr Biol* 1999; 9: R535 - 37.

NOVALES-FLAMARIQUE I, HAWRYSHYN CW. Photoreceptor types and their relation to the spectral and polarization sensitivities of clupeid fishes. *J Comp Physiol A* 1998; 182: 793 - 803.

NOVALES-FLAMARIQUE I, HAWRYSHYN CW, HAROSI FI. Double-cone internal reflection as a basis for polarization detection in fish. *J Opt Soc Am* 1998; 15: 349 - 58.

NUBOER JFW, COEMANS MAJM, VOS JJ. Artificial lighting in poultry houses: are photometric units appropriate for describing illumination intensities? *Br Poult Sci* 1992a; 33: 135 - 40.

NUBOER JFW, COEMANS MAJM, VOS JJ. Artificial lighting in poultry houses: do hens perceive the modulation of fluorescent lamps as flicker? *Br Poult Sci* 1992b; 33: 123 - 33.

ÖDEEN A, HASTAD O. Complex distribution of avian colour vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Mol Biol Evol* 2003; 20(6): 855 - 61.

OESTER H, FRÖHLICH E, HIRT H. Wirtschaftsgeflügel. In *Das Buch vom Tierschutz*. Herausgeber: H. H. Sambraus und A. Steiger 1997; 186 - 214.

ODEN K, KEELING LJ, ALGERS B. Behaviour of laying hens in two types of aviary systems on 25 commercial farms in Sweden. *Br Poult Sci* 2002; 43:169 - 81.

ODERKIRK A. Light Source and Positioning for Poultry. Agra Point Fact Sheet 2002: www.agrapoint.ca/publications/light

OKANO T, KOJIMA D, FUKADA Y, SHICHICLA Y, YOSHIZAWA T. Primary structures of chicken cone visual pigments: vertebrate rhodopsins have evolved out of cone visual pigments. PNAS 1992; 89: 5932 - 36.

OKANO T, YOSHIZAWA T, FUKADA Y. Pinopsin is a chicken pineal photoreceptive molecule. Nature 1994; 372: 94 - 97.

OSOL JG, FOSS DC, CAREW LB Jr. Effects of light environment and pinealectomy on growth and thyroid function in the broiler cockerel. Poult Sci 1980; 59: 647 - 53.

OSOL JG, FOSS DC, CAREW LB Jr. Effects of selected wavelengths of light on reproductive development in cockerels. Gen Comp Endocrinol 1984; 55(2): 227 - 32.

OSORIO D, HAM AD. Spectral reflectance and directional properties of structural colouration in bird plumage. J Exp Biol 2002; 205: 2017 - 27.

OSORIO D, MIKLÓSI A, GONDA Z. Visual ecology and perception of colouration patterns by domestic chicks. Evol Ecol 1999a; 13: 673 - 89.

OSORIO D, VOROBYEV M, JONES CD. Colour vision of domestic chicks. J Exp Biol 1999b; 202: 2951 - 59.

OSRAM Opto Semiconductors Lieferprogramm 2004/2005 Short-Form Catalog 2004/2005. www.osram-os.com 1999 Nov; 202: 2951 - 9.

OWENS IPF, HARTLEY IR. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? Proc R Soc Lond B 1998; 265: 397 - 407.

PALACIOS AG, VARELA FJ. Colour mixing in the pigeon (*Columba livia*) II. A psychophysical determination in the middle, short and near-uv wavelength range. Vis Res 1992; 32: 1947 - 53.

PARTECKE J, VAN'T HOF T, GWINNER E. Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? Proc R Soc Lond B 2004; 271: 1995 - 2001.

PEARN SM, BENNETT ATD, CUTHILL IC. Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. Proc R Soc Lond B 2001; 268: 2273 - 79.

PEARN SM, BENNETT ATD, CUTHILL IC. The role of ultraviolet-A reflectance and ultraviolet-A induced fluorescence in the appearance of budgerigar plumage: insights from spectrofluometry and reflectance spectrophotometry. Proc R Soc Lond B 2003; 270: 859 - 65.

PENZLIN H. Informationsaufnahme, -verarbeitung und -speicherung. Lehrbuch der Tierphysiologie. 2. Aufl., Fischer Verlag, Stuttgart; 1977: 341 - 462.

PEREZ MJ, PUELL MC, SANCHEZ C, LANGA A. Effect of a yellow filter on mesopic contrast perception and differential light sensitivity in the visual field. Ophthalmic Res 2003; 35: 54 - 59.

PERRY G. The influence of photoperiod and light intensity on turkey welfare. Proceedings of the 26th Technical Turkey Conference 2000/2001.

PETTIGREW JD. Evolution of binocular vision. In *Evolution of the Eye and Visual System* 1991; 271 - 82, edited by CRONLY-DILLON JR, GREGORY RL. CRC Press, Boca Raton, Fl.

PETTIGREW JD, WALLMANN J, WILDSOET CF. Saccadic oscillations facilitate ocular perfusion from the avian pecten. Nature 1990; 343: 362 - 63.

PHILIPS LICHT. Bildpreisliste - Lampen und Vorschaltgeräte. Katalog 2005/2006.

PHILLIPS JB, DEUTSCHLANDER ME, FREAKE MJ, BORLAND SC. The role of extraocular photoreceptors in new magnetic compass orientation: parallels between light-dependent magnetoreception and polarized light detection in vertebrates. J Exp Biol 2001; 204: 2543 - 52.

PITTS DG. Ocular effects of radiant energy. Pitts D. G., Kleinstein R. N. eds. Environmental Vision, 1993; 151-220 Butterworth-Heinemann Stoneham, MA.

POHL H. Ultraviolet radiation: A Zeitgeber for the circadian clock in birds. *Naturwissenschaften* 1992; 79: 227 - 29.

POMOZI I, HORVATH G, WEHNER R. How the clear-sky angle of polarization pattern continues underneath clouds: full-sky measurements and implications for animal orientation. *J Exp Biol* 2001; 204: 2933 - 42.

PRAYITNO DS, PHILLIPS CJC. Equating the perceived intensity of coloured lights to hens. *Br Poult Sci* 1997; 38: 136 - 41.

PRAYITNO DS, PHILLIPS CJC, OMED HM. Effect of colour of lighting on the behaviour and production of meat chickens. *Poult Sci* 1997a; 76: 452 - 57.

PRAYITNO DS, PHILLIPS CJC, STOKES DK. The effect of colour and intensity of light on behaviour and leg disorders in broiler chickens. *Poult Sci* 1997b; 76: 1674 - 81.

PRESCOTT NB. Lighting poultry houses: Part II: The behaviour of birds incorporated into novel lighting systems. *World Poultry* 1999; 15(6): 24 - 25.

PRESCOTT NB, BARBER CL, WATHES WM. The effect of light and vision on the behaviour of the turkey. *Proceedings of the 26th Technical Turkey Conference 2003*; 16 - 17.

PRESCOTT NB, KRISTENSEN HH, WATHES CM. Light. Kapitel 9. In: Weeks C und Butterwoth A (eds). *Measuring and Auditing Broiler Welfare*. CAB International, Wallingford, UK 2004.

PRESCOTT NB, WATHES CM. Reflective properties of the domestic fowl (*Gallus g. domesticus*), the fabric of their housing and the characteristics of light environment in environmentally controlled poultry houses. *Br Poult Sci* 1999; 40: 185 - 93.

PRESCOTT NB, WATHES CM. Spectral sensitivity of the domestic fowl (*Gallus g. domesticus*). *Br Poult Sci* 1999 Jul; 40(3): 332 - 39.

PRESCOTT NB, WATHES CM. Preference and motivation of laying hens to eat under different illuminances and the effect of illuminance on eating behaviour. *Br Poult Sci* 2002; 43: 190 - 95.

PRESCOTT NB, WATHES CM, JARVIS JR. Light, Vision and the Welfare of Poultry. *Animal Welfare* 2003; 12: 269 - 88.

PRIEL A. Green light: A new phenomenon to improve performance. *World Poultry* 1998; 14(10): 27 - 28.

PROBST R, PAVLICEV M, VIITALA J. UV reflecting vole scent marks attract a passerine, the great grey shrike *Lanius excubitor*. *J Avian Biol* 2002; 33: 437 - 40.

PRUM RO, TORRES R. Structural colouration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *J Exp Biol* 2003; 206: 2409 - 29.

PRUM RO, TORRES R, WILLIAMSON S, DYCK J. Two-dimensional Fourier analysis of the spongy medullary keratin of structurally coloured feather barbs. *Proc R Soc Lond B* 1999; 266: 13 - 22.

PSCHYREMBEL. *Klinisches Wörterbuch*. 259te Auflage. Walter de Gruyter, Berlin, New York 2002.

PYRZAK R, SIOPEs TD. Effect of light quality on egg production of caged turkey hens. *Poult Sci* 1986; 65: 199 - 200.

PYRZAK R, SIOPEs TD. Characteristics of oviposition patterns of turkey hens and the influence of different wavelength of light. *BPS* 1989; 30: 151 - 60.

QUARLES CL, KLING HF. The effect of three lighting regimes on broiler performance. *Poult Sci* 1974; 53: 1435 - 38.

RENDEN JA, BILGILI SF, KINCAID SA. Live performance and carcass yield of broiler strain crosses provided either sixteen or twenty-three hours of light per Day. *Poult Sci* 1992; 71: 1427 - 35.

REMY M, EMMERTON J. Behavioural spectral sensitivities of different retinal areas in the pigeons. *Behav Neurosci* 1989; 103(1): 170 - 77.

RENEMA RA, ROBINSON FE. Effects of light intensity from photostimulation in four strains of commercial egg layers: 1. Ovarian morphology and carcass parameters. *Poult Sci* 2001; 80: 1112 - 20.

RENEMA RA, ROBINSON FE, FEDDES JJ, FASENKO GM, ZUIDGOFT MJ. Effects of light intensity from photostimulation in four strains of commercial egg layers: 2. Egg production parameters. *Poult Sci* 2001; 80: 1121 - 31.

RENSSELAER POLYTECHNIC INSTITUTE. How Can Full-Spectrum Light Sources Be Compared? *NLPIP* September 2003; Vol 7, Issue 5.

RENSSELAER POLYTECHNIC INSTITUTE. Is Ultraviolet Radiation Production Important? *NLPIP* September 2003; Vol 7, Issue 5.

RHODOS W, GHIM MM, POTOCKI A, FIELDS JN, STORM T. Contrast sensitivity in pigeons: a comparison of behavioural and pattern ERG methods. *Doc Ophthalmol* 2002; 104: 107 - 18.

RIBARICH T. The top five global lighting technologies. *Power Electronics Technology* 2004; 56 - 62.

RIEDSTRA B. Feather pecking: an ontogenetic approach. PhD-Dissertation, University of Groningen 2003.

RIEDSTRA B, GROOTHIUS TGG. Early feather pecking as a form of social exploration: the effect of group stability on feather pecking and tonic immobility in domestic chicks. *Appl Anim Behav Sci* 2002; 77: 127 - 38.

RIEDSTRA B, GROOTHIUS TGG. Prenatal light exposure affects early feather-pecking behaviour in the domestic chick. *Anim Behav* 2004; 67: 1037 - 42.

RINGVOLD A. Corneal epithelium and uv-protection of the eye. *Acta Ophthalmol Scand* 1998;76(2): 149 - 53.

RINGVOLD A, ANDERSSSEN E, KJONNIKSEN I. UV absorption by uric acid in diurnal bird's aqueous humour. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2000; 41(8): 2067 - 69.

RINGVOLD A, ANDERSSSEN E, KJONNIKSEN I. Impact of the environment on the mammalian corneal epithelium. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2003a; 44(1): 10 - 15.

RINGVOLD A, ANDERSSSEN E, JELLUM E, BJERKAS E, SONERUD GA, HAALAND PJ, DEVOR TP, KJONNIKSEN I. Uv-absorbing compounds in the aqueous humour from aquatic mammals and various non-mammalian vertebrates. *Ophthalmic Research* 2003b; 35: 208 - 216.

RITTER E, ZIMMERMANN K, HECK M, HOFMANN KP, BARTL FJ. Transition of rhodopsin into the active metarhodopsin II state opens a new light-induced pathway linked to Schiff base isomerization. *J Biol Chem* 2004; 279(46): 48102 - 111.

RODENBOOG. Sodium, green, blue, cool or warm white light? *World Poultry* 2001; 17, No. 12.

RÖLL B, SCHWEMER J. α -Crystalline and vitamin A₂ isomers in lenses of diurnal geckos. *J Comp Physiol A* 1999; 185: 51 - 58.

ROSE SP, BELL M, MICHIE W. Comparison of artificial light sources and light programs for laying hens on long ahemeral light cycles. *Br Poult Sci* 1985; 26: 357 - 65.

ROZENBOIM I, BIRAN I, CHAISEHA Y, YAHAV S, ROSENSTRAUCH A, SKLAN D, HALEVY O. The effect of green and blue monochromatic light combination on broiler growth and development. *Poult Sci* 2004; 83: 842 - 45.

ROZENBOIM I, BIRAN I, UNI Z, ROBINZON B, HALEVY O. The effect of monochromatic light on broiler growth and development. *Poult Sci* 1999; 78: 135 - 38.

ROZENBOIM I, ROBINZON B, ROSENSTRAUCH A. Effect of light source and regimen on growing broilers. *Br Poult Sci* 1999; 40: 452 - 57.

ROZENBOIM I, ZILBERMAN E, GVARYAHU G. New monochromatic light source for laying hens. *Poult Sci* 1998; 77: 1695 - 98.

RUDOLPH RL, HONIG WK. Effects of monochromatic rearing on spectral discrimination learning and the peak shift in chicks. *J Exp Anal Behav* 1972; 17: 107 - 11.

SALCEDO E, ZHENG L, PHISTTRY M, BAGG EE, BRITT SG. Molecular basis for ultraviolet vision in invertebrates. *J Neurosci* 2003; 23: 10873 - 78.

SANOTRA GS, DAMKJER LUND J, VESTERGAARD KS. Influence of light-dark schedules and stocking density on behaviour, risk of leg problems and occurrence of chronic fear in broilers. *Br Poult Sci* 2002; 43: 344 - 54.

SASAKI M, MASUDA A, OISHI T. Circadian rhythms of corneal mitotic rate, retinal melatonin and immunoreactive visual pigments, and the effects of melatonin on the rhythms in the Japanese quail. *J Comp Physiol* 1995; 176: 465 - 71.

SAVORY CJ, DUNCAN IJH. Voluntary regulation of lighting by domestic fowl in skinner boxes. *Appl Anim Eth* 1982; 9: 73 - 81.

SAVORY CJ, MANN JS. Feather pecking in groups of growing bantams in relation to floor litter substrate and plumage colour. *Br Poult Sci* 1999 Dec; 40(5): 565 - 72.

SAWUSCH M, POKORNY J, SMITH VC. Clinical ERG for short wavelength sensitive cones. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 1987; 28: 966 - 74.

SCHAEFER HM, SCHMIDT V. Detect ability and content as opposing signal characteristics in fruits. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 2004; 271 Suppl 5: S370 - 73.

SCHAEFFEL F, ROHRER B, LEMMER T, ZRENNER E. Diurnal control of rod function in the chicken. *Vis Neurosci* 1991; 6: 641 - 53.

SCHEIDELER SE. Research note: Effect of various light sources on broiler performance and efficiency on production under commercial conditions. *Poult Sci* 1990; 69: 1030 - 33.

SCHLEGELMILCH F, NOLTE R, SCHELLHORN K, HUSAR P, HENNING G, TORNOW RP. Spectral characteristics of light sources for s-cone stimulation. *Doc Ophthalmol* 2002; 105: 339 - 63.

SCHMID KL, WILDSOET CF. Contrast and spatial frequency requirements for emmetropization in chicks. *Vis Res* 1997; 37: 2011 - 21.

SCHMIDT A, ENGELAGE J, BISCHOF H-J. Single cell responses from the optic tectum of the zebra finch (*Taeniopygia guttata castanotis* Gould). *J Comp Physiol A* 1999; 185: 69 - 79.

SCHOLTYSSEK S, DOLL P. *Nutz und Ziergeflügel*. Verlag Eugen Ulmer Stuttgart 1979.

SCHWAHN HN, SCHAEFFEL F. Flicker parameters are different for suppression of myopia and hyperopia. *Vis Res* 1997; 37: 2661 -73.

SEDLACKOVA M, BILCIK B, KOSTAL L. Feather pecking in laying hens: environmental and endogenous factors. *ACTA VET. BRNO* 2004; 73: 521 - 31.

SHAH SBA, PETERSEN J. Influence of variable wavelengths of darkness in the lighting programme on development of performance traits in broilers. *Arch. Geflügelk.* 2001; 65(2): 82 - 87.

SHELDON BC, ANDERSSON S, GRIFFITH SC, ÖRNBORG J, SENDECKA J. Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratio. *Nature* 1999; 402: 874 - 77.

SHERWIN CM. Light intensity preferences of domestic male turkeys. *App Anim Behav Sci* 1998; 58: 121 - 30.

SHERWIN CM. Domestic turkeys are not averse to compact fluorescent lighting. *Appl Anim Behav Sci* 1999; 64: 47 - 55.

SHERWIN CM, DEVEREUX CL. Preliminary investigations of ultraviolet-induced markings on domestic turkey chicks and a possible role in injurious pecking. *Br Poult Sci* 1999; 40: 429 - 33.

SHERWOOD J. *Colour perception is not in the eye of the beholder: it's in the brain*. University of Rochester Press Releases 2005; PR 2299, MS 745.

SHI Y, RADLWIMMER FB, YOKOYAMA S. Molecular genetics and the evolution of ultraviolet vision in vertebrates. *PNAS* 2001; 98: 11731 - 36.

SHI Y, YOKOYAMA S. Molecular analysis of the evolutionary significance of ultraviolet vision in vertebrates. *Proc Natl Acad Sci USA* 2003;100: 8308 - 13.

SHI YF, LIN SY, HUANG JK, JIAN SW, LIN IL, HUNG PT. The choroidal blood flow response after flicker stimulation in chicks. *J Ocul Pharmacol Ther* 1997; 13(3): 213 - 18.

SHIMIZU T, KARTEN H. Central visual pathways in reptiles and birds: evolution of the visual system. In *Evolution of the Eye and Visual System* 1991; 421 - 36, edited by CRONLY-DILLON JR, GREGORY RL. CRC Press, Boca Raton, Fl.

SIITARA H, VIITALA J. Behavioural evidence for the ultraviolet vision in a tetraonid species – foraging experiment with black grouse *Tetrao tetrix*. *J Avian Biol* 2002; 33: 199 - 202.

SILBERGLIED RE. Communication in the ultraviolet. *Ann Rev Ecol Systematics* 1979; 10: 373 - 98.

SILLMAN AJ, BOLNICK DA, HAYNES LW, WALTER AE, LOEW ER. Microspectrophotometry of the photoreceptors of palaeognathus birds – the emu and the tinamou. *J Comp Physiol* 1981; 144: 271 - 76.

SIMMONS PCM. Effect of lighting regimes on twisted legs, feed conversion and growth of broiler chickens. *Poult Sci* 1982; 61: 1546.

SIMPSON JI. The accessory optic system. *Ann Rev Neurosci* 1984; 7: 13 - 41.

SINGER D. Was fliegt denn da? Kosmos Naturführer. Stuttgart 2000

SIOPEs TD, BAUGHMAN GR, PARKHURST CR. Photoperiod and seasonal influences on the growth of turkey hens. *Br Poult Sci* 1993; 34: 43 - 51.

SIOPEs TD. The effect of high and low intensity cool-white fluorescent lighting on the reproductive performance of turkey breeder hens. *Poult Sci* 1984a; 63: 920 - 26.

SIOPEs TD. The effect of full-spectrum lighting on reproductive traits of caged turkey hens. *Poult Sci* 1984b; 63: 1122 - 28.

SIOPEL TD, PROUDMAN JA. Photoresponsiveness of turkey breeder hens changes during the egg-laying season: relative and absolute photorefractoriness. *Poult Sci* 2003; 82: 1042 - 48.

SIOPEL TD, TIMMONS MB, BAUGHMAN GR, PARKHURST CR. The effect of light intensity on the growth performance of male turkeys. *Poult Sci* 1983; 62: 2336 - 42.

SIOPEL TD, TIMMONS MB, BAUGHMAN GR, PARKHURST CR. The effect of light intensity on the turkey poult performance, eye morphology and adrenal weight. *Poult Sci* 1984; 63: 904 - 9.

SIVAK JG. Through the lens clearly: phylogeny and development. The Proctor Lecture. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2004; 45(3): 740 - 47.

SJÖSTRAND FS. Colour vision at low light intensity, dark adaptation, Purkinje shift, critical flicker frequency and the deterioration of vision at low illumination. Neurophysiology at the nanometer range of neural structure. *J Submicrosc Cytol Pathol* 2003; 35: 117 - 27.

SMITH AC, BUCHANAN-SMITH HM, SURRIDGE AK, OSORIO D, MUNDY NI. The effect of colour vision status on the detection and the selection of fruits by tamarins (*Saguinus spp.*). *J Exp Biol* 2003; 206: 3159 - 65.

SMITH EL. Effect of the visual environment on avian welfare. Dissertation, Degree Doctor of Philosophy. Faculty of Science of University of Bristol, 26th January 2003.

SMITH EL, EVANS JE, PÁRRAGA CA. Myoclonus induced by cathode ray tube screens and low-frequency lighting in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Vet Rec* 2005a; 157: 148 - 50.

SMITH EL, GREENWOOD VJ, BENNET ATD. Ultraviolet colour perception in European starlings and Japanese quail. *J Exp Biol* 2002; 205: 3299 - 306.

SMITH EL, GREENWOOD VJ, GOLDSMITH AR, CUTHILL IC. Effect of repetitive visual stimuli on behaviour and plasma corticosterone of European starlings. *Anim Biol* 2005b; 55(3): 245 - 58.

SMITH ME, BECKER B, PODOS S. Light induced angle-closure glaucoma in the domestic fowl. Invest Ophthalmol 1969; April: 213 - 21.

SOCKMAN KW, WILLIAMS TD, DAWSON A, BALL GF. Prior experience with photostimulation enhances photo-induced reproductive development in female European starlings: a possible role for the age related increase in avian reproductive performance. Biol Reprod 2004; 71: 979 - 86.

SPENCER KA, BUCHANAN KL, GOLDSMITH AR, CATCHPOLE CK. Developmental stress, social rank and song complexity in the European starling (*Sturnus vulgaris*). Proc R Soc Lond B (Suppl.) 2004; 271: S121 - 23.

SPINU M, BENEVENESTE S, DEGEN AA. Effect of density and season on stress and behaviour in broiler breeder hens. Br Poult Sci 2003 May; 44: 170 - 74.

STABELL U, STABELL B. Mechanisms of chromatic rod vision in scotopic illumination. Vis Res 1994; 34(8): 1019 - 27.

STAMP DAWKINS M. Leiden und Wohlbefinden bei Tieren. Verlag Eugen Ulmer Stuttgart 1982

STAMP DAWKINS M, WOODINGTON A. Distance and the presentation of visual stimuli to birds. Anim Behav 1997; 54: 1019 - 25.

STOIANOV P, BAIKOV BD, GEORGIEV GA. Effect of fluorescent lighting on the growth of broiler chickens. Vet Med Nauki 1978; 15: 89 - 95.

STROD T, ARAD Z, IZHAKI I, KATZIR G. Cormorants keep their power: visual resolution in a pursuit-diving bird under amphibious and turbid conditions. Cell Biol 2000; R376 - 77.

STRYBNY J, SCHULZ D. Sichtbarkeitsanalysen für Offshore-Windparks. www.gigawind.de

STRYER L. Biochemie. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, Oxford. 4. Auflage 1996; 350 - 358.

STUART-FOX DM, ORD TJ. Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic colouration and ornamentation in agamid lizards. *Proc R Soc Lond B* 2004; 271: 2249 - 55.

STÜTZ S. Elektoretinographie bei Mäusebussarden (*Buteo buteo* L., 1758). Dissertation an der LMU, Institut für Geflügelkrankheiten 1997.

SWADDLE JP, CUTHILL IC. Preference for symmetric males by female zebra finches. *Nature (London)* 1994; 367: 165 - 66.

THALAU P, RITZ T, STAPPUT K, WILTSCHKO R, WILTSCHKO W. Magnetic compass orientation of migratory birds in the presence of a 1.315 MHz oscillating field. *Naturwissenschaften* 2005; 92: 86 - 90.

THOMPSON E. Comparative colour vision: quality space and visual ecology. In: *Colour Perception: Philosophical, Psychological, Artistic and Computational Perspectives*. Ed Steven Davis; Oxford University Press 2000; Vol9: 163 - 86.

THOMPSON G. The photopic spectral sensitivity of gulls measured by electroretinographic and pupillometric methods. *Vis Res* 1971; 11: 719.

THOMPSON I. Considering the evolution of vertebrate neural retina. In *Evolution of the Eye and Visual System* 1991; 136 - 47, edited by CRONLY-DILLON JR, GREGORY RL. CRC Press, Boca Raton, Fl.

THOMSON LR, TOYODA Y, DELORI FC, GARNETT KM, WONG ZY, NICHOLS CR, CHENG KM, CRAFT NE, DOREY CK. Long term dietary supplementation with zeaxanthin reduces photoreceptor death in light-damaged Japanese quail. *Exp Eye Res*. 2002 Nov;75(5): 529 - 42.

THORPE RS, BROWN RP. Microgeographic variation in the colour pattern of the lizard *Gallotia galloti* within the island of Tenerife: distribution, pattern and hypothesis testing. *Biol J Linn Soc* 1989; 38: 303 - 22.

THORPE RS, RICHARD M. Evidence that ultraviolet markings are associated with patterns of molecular gene flow. *PNAS* 2001; 98(7): 3929 - 34.

THRUSH P. Bird lighting hotspots. Pet Bird Magazine, Ezine Jan 2000: www.birdsnways.com/wisdom/ww42ev.htm

TOVÉE MJ, BOWMAKER JK, MOLLON JD. The relationship between cone pigments and behavioural sensitivity in a new world monkey (*Callithrix jacchus jacchus*). *Vis Res* 1992; 32: 867 - 78.

TUCKER VA. The deep fovea, sideways vision and spiral flight paths in raptors. *J Exp Biol* 2000; 203: 3745 - 54.

UBUKA T, BENTLEY GE, UKENA K, WINGFIELD JC, TSUTSUI K. Melatonin induces the expression of gonadotropin-inhibitory hormone in the avian brain. *PNAS* 2005; 102(8): 3052 – 57.

USHITANI T, FUJITA K. Pigeons do not perceptually complete partly occluded photos of food: an ecological approach to the “pigeon problem”. *Behav Proc* 2005; 69: 67 - 78.

VAN ARSDEL RE, LOOP MS. Colour vision sensitivity in normally dichromatic species and humans. *Visual Neuroscience* 2004; 21: 685 - 92.

VAN'T HOF TJ, GWINNER E. A highly rudimentary circadian melatonin profile in a nocturnal bird, the barn owl (*Tyto alba*). *Naturwissenschaften* 1998; 85: 402 - 4.

VARELA FJ, PALACIOS AG, GOLDSMITH TH. Color Vision of Birds. In “Vision, brain, and behaviour in Birds”. Eds. Zeigler and Bischof 1993. Cambridge, MA: MIT Press.

VAZQUEZ S, AQUILINA JA, JAMIE JF, SHEIL MM, TRUSCOTT RJW. Novel protein modification by kynurenine in human lenses. *J Biol Chem* 2002; 277: 4867 - 73.

VEHSE K. Lichtwahrnehmung und -verarbeitung sowie Einfluss auf Wachstum, sexuelle Reifung, Verhalten und Gesundheit bei der Pute – eine bewertende Literaturübersicht. *Vet Diss. Hannover* 1998.

VEHSE K, ELLENDORF F. Einfluss des Lichtes auf die Physiologie der Pute: I. Wachstum. *Arch Geflügelk* 1999; 63: 59 - 72.

VEHSE K, ELLENDORF F. Einfluss des Lichtes auf die Physiologie der Pute: II. Sexuelle Reifung. Arch Geflügelk 2000; 65: 1 - 12.

VENTURA DF, ZANA Y, DE SOUZA JM, DEVOE RD. Ultraviolet colour opponency in the turtle retina. J Exp Biol 2001; 204: 2527 - 34.

VIITALA J, KORPIMAKI E, PALOKANGAS P, KOIVULA M. Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. Nature 1995; 373: 425 - 27.

VÖLKER O. Über fluoreszierende, gelbe Federpigmente bei Papageien, eine neue Klasse von Federfarbstoffen. J Ornithol 1937; 85: 136 - 46.

VOORTER CEM, SALEMINK I, DE JONG WW. Letter to the editors: δ -Crystalline is more thermostable than mammalian argininosuccinate lyase. Exp Eye Res 1993; 56: 733 - 35.

VOROBYEV M, MARSHALL J, OSORIO D, HEMPEL DE IBARRA N, MENZEL R. Colourful objects through animal eyes. Colour research and application; 2000: S214 - 17.

VOROBYEV M, OSORIO D, BENNETT ATD, MARSHALL NJ, CUTHILL IC. Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. J Comp Physiol A 1998; 183: 621 - 33.

VOS HZN JJ, COEMANS MAJM, NUBOER JFW. The photopic sensitivity of the yellow field of the pigeon's retina to ultraviolet light. Vis Res 1994; 34: 1419 - 25.

VOS HZN JJ, COEMANS MA, NUBOER JFW. No evidence for polarization sensitivity in the pigeon electroretinogram. J Exp Biol 1995; 198: 325 - 35.

WABECK CJ, SKOGLUND WC. Influence of radiant energy from fluorescent light sources on growth, mortality, and feed conversion of broilers. Poult Sci 1974; 53: 2055 - 59.

WACHTLER T, DOHRMANN U, HERTEL R. Modelling color percepts of dichromats. Vis Res 2004; 44: 2843 - 55.

WADA Y, OKANO T, ADACHI A, EBIHARA S, FUKADA Y. Identification of rhodopsin in the pigeon deep brain. *FEBS Lett* 1998; 424: 53 - 56.

WALLER C. Licht und Lichtschutz im Museum. 2004: www.cwaller.de

WANG D, OAKLEY T, MOWER J, SHIMMIN LC, YIM S, HONEYCUTT RL, TSAO H, LI W-H. Molecular evolution of bat color vision genes. *Mol Biol Evol* 2004; 21(2): 295 - 302.

WATHES CM, SPECHTER HH, BRAY TS. The effects of light illuminance and wavelength on the growth of broiler chickens. *J Agri Sci* 1982; 98: 195 - 201.

WEHNER R. Polarization vision – a uniform sensory capacity. *J Exp Biol* 2001; 204: 2589 - 96.

WELLS MC, LEHNER PN. Comparison of scotopic sensitivity in diurnal (*Anas platyrhynchos*) and crepuscular (*Dendrocygna autumnalis*) ducks. *J Comp Physiol Psychol* 1975; 88: 940 - 44.

WENZEL A, OBERHAUSER V, PUGH EN Jr, LAMB TD, GRIMM C, SAMRSDZIJA M, FAHL E, SEELIGER MW, REMÉ CE, Von LINTIG J. The retinal G protein-coupled receptor (PGR) enhances isomerohydrolase activity independent of light. The American Society for Biochemistry and Molecular Biology. *JBC Papers in Press*. Published on June 16, 2005 as Manuscript M503603200.

WIDOWSKI TM, DUNCAN IJH. Laying hens do not have a preference for high-frequency versus low-frequency compact fluorescent light sources. *Canadian Journal of Animal Science* 1996; 76: 177 - 81.

WIDOWSKI TM, KEELING LJ, DUNCAN IJH. The preference of hens for compact fluorescent over incandescent lighting. *Canadian Journal of Animal Science* 1992; 72: 203 - 11.

WILCZYNSKI W, RYAN MJ. Introduction to the Symposium: Mechanisms of mate choice. *Amer Zool* 1992; 32: 15 - 17.

WILKIE SE, ROBINSON PR, CRONIN TW, POOPALASUNDARAM S, BOWMAKER JK, HUNT DM. Spectral tuning of avian violet- and ultraviolet-sensitive visual pigments. *Biochem* 2000; 39: 7895 - 7901.

WILKIE SE, VISSERS PMAM, DAS D, DEGRIP WJ, BOWMAKER JK, HUNT DM. The molecular basis for uv vision in birds: spectral characteristics, cDNA sequence and retinal localization of the uv-sensitive visual pigment of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Biochem J* 1998; 330: 541 - 47.

WILTSCHKO W, BALDA RP. Sun compass orientation in seed-caching scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*). *J Comp Physiol A* 1989; 164: 717 - 21.

WILTSCHKO W, MÖLLER A, GESSON M, NOLL C, WILTSCHKO R. Light-dependent magnetoreception in birds: analysis of the behaviour under red light after pre-exposure to red light. *J Exp Biol* 2004; 207: 1193 - 1202.

WILTSCHKO W, GESSON M, STAPPUT K, WILTSCHKO R. Light-dependent magnetoreception in birds: interaction of at least two different receptors. *Naturwissenschaften* 2004; 91: 130 - 34.

WILTSCHKO W, MUNRO U, WILTSCHKO R, KIRSCHVINK JL. Magnetite-based magnetoreception in birds: the effect of a biasing field and a pulse on migratory behaviour. *J Exp Biol* 2002; 205: 3031 - 37.

WILTSCHKO W, WILTSCHKO R. Magnetic orientation in birds. *J Exp Biol* 1996; 199: 29 - 38.

WILTSCHKO W, WILTSCHKO R. The effect of yellow and blue light on magnetic compass orientation in European robins, *Erithacus rubecula*. *J Comp Physiol A* 1999; 184: 295 - 99.

WILTSCHKO W, WILTSCHKO R. Light-dependent magnetoreception in birds: the behaviour of European Robins, *Erithacus rubecula*, under monochromatic light of various wavelengths and intensities. *J Exp Biol* 2001; 204: 3295 - 302.

WINELAND JM, SIOPEs TD. Light intensity measurements in poultry houses. *Poult Sci Facts* 1998; 17.

WINGET CM, CARD DH. Daily rhythm changes associated with variations in light intensity and colour. *Life Sci Space Res* 1967; 5: 148 - 58.

WISTOW G. Letter to the editors: Possible tetramer-based quaternary structures for α -crystallines and small heat shock proteins. *Exp Eye Res* 1993; 56: 729 - 32.

WONG-VALLE J, McDANIEL GR, KUHLLERS DL, BARTELS JE. Effect of light program and broiler line on the incidence of tibial dyschondrodysplasia at four and seven weeks of age. *Poult Sci* 1993; 72: 1855 - 60.

WOOD AM, TRUSCOTT RJW. Uv Filters in human lenses: tryptophan catabolism. *Exp Eye Res* 1993; 56: 317 - 25.

WOOD-GUSH DGM, DUNCAN IJH. Some behavioural observations on domestic fowl in the wild. *Appl Anim Ethol* 1976; 2: 255 - 60.

WOOTEN BR, BUTLER TW. Possible rod-cone interaction in dark adaptation. *J Opt Soc Am* 1976; 66(12): 1429 - 30.

WORTEL JF, WUBBELS RJ, NUBOER JFW. Photopic spectral sensitivities of the red and yellow field of the pigeon retina. *Vis Res* 1984; 24: 1107 - 13.

WORTEL JF, RUGENBRINK H, NUBOER JFW. The photopic spectral sensitivity of the dorsal and ventral retinae of the chicken. *J Comp Physiol A* 1987; 160: 151 - 54.

WRIGHT MW, BOWMAKER JK. Retinal photoreceptors of paleognathus birds: the ostrich (*Struthio camelus*) and rhea (*Rhea americana*). *Vis Res* 2001; 41: 1 - 12.

WU K, KOJIMA M, SHUI YB, SASAKI H, SASAKI K. Ultraviolet B-induced corneal and lens damage in guinea pigs on low-ascorbic acid diet. *Ophthalmic Res* 2004; 36: 277 - 83.

YOKOYAMA S. Molecular evolution of vertebrate visual pigments. *Prog Ret Eye Res* 2000; 19: 385 - 419.

YOKOYAMA S, BLOW NS, RADLWIMMER FB. Molecular evolution of colour vision of zebra finch. *Gene* 2000a; 259: 17 - 24.

YOKOYAMA S, RADLWIMMER FB, KAWAMURA S. Regeneration of ultraviolet pigments of vertebrates. *FEBS Letters* 1998; 423: 155 - 58.

YOKOYAMA S, YOKOYAMA R. Adaptive evolution of photoreceptors and visual pigments in vertebrates. *Annu Rev Ecol Syst* 1996; 27: 543 - 67.

YOKOYAMA S, ZHANG H, RADLWIMMER FB, BLOW NS. Adaptive evolution of color vision of the comoran coelacanth (*Latimeria chalumnae*). *PNAS* 1999; 96: 6279 - 84.

YOKOYAMA S, RADLWIMMER FB, BLOW NS. Ultraviolet pigments in birds evolved from violet pigments by a single amino acid change. *Proc Natl Acad Sci USA* 2000b; 97: 7366 - 71.

YOSHIZAWA T. The road to colour vision: structure, evolution and function of chicken and gecko visual pigments. *Photochemistry and Photobiology* 1992; 56: 859 - 67.

YOSHIZAWA T, KUWATA O. Iodopsin, a red-sensitive cone visual pigment in the chicken retina. *Photochem Photobiol* 1991; 54: 1061 - 70.

ZAWILSKA JB, BEREZINSKA M, LORENC A, SKENE DJ, NOWAK JZ. Retinal illumination phase shifts the circadian rhythm of serotonin n-acetyltransferase activity in the chicken pineal gland. *Neurosci Lett* 2004a; 360(3): 153 - 56.

ZAWILSKA JB, BEREZINSKA M, ROSIAK J, SKENE DJ, VIVIEN-ROELS B, NOWAK JZ. Suppression of melatonin biosynthesis in the chicken pineal gland by retinally perceived light – involvement of D1-dopamine receptors. *Pineal Res* 2004b; 36(2): 80 - 86.

ZAWILSKA JB, ROSIAK J, NOWAK JZ. Near-ultraviolet radiation suppresses melatonin synthesis in the chicken retina: a role of dopamine. *Life Sci* 2000; 67(18): 2233 - 46.

ZEMAN M, GWINNER E. Rhythmic melatonin production in chick and quail embryos. *Proc XIX World's Poultry Congress, Amsterdam, 1992: 647 - 51.*

ZHANG J. Paleomolecular biology unravels the evolutionary mystery of vertebrate uv vision. PNAS 2003; 100(14): 8045 - 47.

ZIMMERMANN K, RITTER E, BARTL F, HOFMANN KP, HECK M. Interaction with transducin depletes metarhodopsin III. A regulated retinal storage in visual system signal transduction? J Exp Biol 2004; 279(46): 48112 - 19.

ZIMMERMANN NG. Broiler performance when reared under various light sources. Poult Sci 1988; 67: 43 - 51.

DANKSAGUNG

Bedanken möchte ich mich bei...

Herrn Univ.-Prof. Dr. R. Korbel, für die Bereitstellung des hoch interessanten Themas, für die Anregungen und die Betreuung der Arbeit, für die Einführung in die ophthalmologischen Untersuchungstechniken und für die Übermittlung der Faszination „Sehen beim Vogel“

Frau Dost, für die geduldige Koordination der Termine

Dem „Vogelklinikteam“, für die gute Zusammenarbeit und des Interessensausstauschs

Frau Jenny Evans aus der University of Bristol, Herrn Walter Hueck von der Firma Osram und Herrn Fritiof Sjöstrand aus der University of California, für die detaillierte und leicht-verständliche Beantwortung meiner E-Mail Anfragen

Isabel Sender und Christina Höllerl für die Mühe und großartige Übersetzung der Zusammenfassung ins Französische

Meinem Bruder, Wolf-Rüdiger Sturm, für das Korrekturlesen des technischen Teils der Arbeit und der Gestaltung des Deckblattmotivs

Meinen Eltern, Heidemarie und Jürgen Sturm, für die Unterstützung - moralisch wie auch finanziell - über die gesamte Studien- und Promotionszeit hinweg

Meiner Familie und meinen Freunden dafür, dass sie für mich da waren

Meinem Mann, Magnus Steigerwald, für das Verständnis und die vielseitige Unterstützung, für das „Ertragen“ der Schreibraum-Wohnzimmer Kombination über die Zeit der Anfertigung der Arbeit und einfach dafür, dass er mein Mann ist.

LEBENS LAUF**Personalien**

Vorname	Kristin Susanne
Nachname	Steigerwald, geb. Sturm
Geburtsdatum	28.10.1976
Geburtsort	München

Schul Ausbildung

1982 - 1989	Bishop McKenzie School in Lilongwe, Malawi
1989 - 1991	Klosterschule Wald, Baden-Württemberg
1991 - 1996	Gymnasium Pfarrkirchen und Abitur

Studium

Sept. 1997	Immatrikulation an der LMU München, Fachgebiet: Tiermedizin
Okt. 2000	Auslandssemester an der École Nationale Vétérinaire, Toulouse
Sept. 2003	Approbation
Jan. 2004	Beginn der vorliegendend Dissertation an der Klinik für Vögel, LMU, Oberschleißheim

Berufliche Tätigkeit

April 2006	Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Klinikum rechts der Isar, München
------------	---