

Aus dem Department für Pferde und Kleintiere
Klinische Abteilung für Interne Medizin Pferde
Der Veterinärmedizinischen Universität Wien
(Departmentsprecher: O.Univ.Prof. Dr.med.vet. Tzt. Johann Thalhammer)
Fach: Themen aus der Internen Medizin

Das Farbsehen bei Pferden

Eine Literaturstudie

BACHELORARBEIT
zur Erlangung der Würde eines
BACHELOR OF SCIENCE
in der Studienrichtung Pferdewissenschaften
an der Veterinärmedizinischen Universität Wien
und der Universität für Bodenkultur Wien

Vorgelegt von
Nowak Alexandra

Andau, August 2012

Wissenschaftliche Betreuung:

Univ. Prof. Dr. med. vet. René van den Hoven
Veterinärmedizinische Universität Wien
Department für Pferde und Kleintiere
Klinische Abteilung für Interne Medizin Pferd

Gutachter:

A. Univ. Prof. Dr. Alois Strasser
Veterinärmedizinische Universität Wien
Department für Naturwissenschaften
Institut für Physiologie

Danksagung:

Als aller erstes möchte ich Herrn Univ.Prof. Dr.med.vet. Rene van den Hoven für seine wissenschaftliche Beratung und Unterstützung danken. Ohne seine Denkanstöße wäre diese Arbeit nie möglich geworden.

Weiters möchte ich meinen Eltern, DI. Dr. Peter Josef Nowak und Mag. Eva Maria Nowak, danken, für all die Unterstützung in den gesamten Jahren meines Studiums; für die Zeit, die sie in mich und meine Arbeit investiert haben, für das Korrekturlesen und das Fragenstellen. Ohne sie hätte ich es nie geschafft.

Inhaltsverzeichnis

1	<i>Einleitung</i>	4
2	<i>Methodik der Literaturstudie</i>	
2.1	Quellen	4
2.2	Suchkriterien	4
3	<i>Resultate der anatomischen Studien</i>	5
3.1	Anatomische Voraussetzungen des Pferdeauges	5
3.2	Methoden der Augenuntersuchungen	7
3.3	Aufbau der Retina in Bezug auf das Farbsehen des Pferdes	9
4	<i>Resultate der Sehverhaltensstudien</i>	
4.1	Die Methoden zum Testen des Farbsehens bei Pferden	14
4.2	Die Ergebnisse der Sehverhaltensstudien	18
5	<i>Diskussion</i>	21
6	<i>Schlussfolgerungen</i>	22
7	<i>Zusammenfassung</i>	23
8	<i>Summary</i>	24
	Literaturverzeichnis	
	Anhang	

1 Einleitung

Wie Pferde Farben wahrnehmen ist besonders im Bereich des Springreitens von entscheidender Bedeutung. Hindernisse, die für den Menschen gut sichtbar und ansprechend sind, können den Pferden, besonders wenn sie jung und unerfahren sind, Probleme bereiten. Erkennen Pferde das Hindernis hingegen deutlich und wählen daher den Absprungpunkt korrekt sinkt auch die Gefahr für die Reiter und insbesondere auch für Reitanfänger.

Außerdem werden die Tiere vermutlich nicht so leicht ausbrechen, wenn sie die Absperrungen besser sehen und davor noch rechtzeitig abbremsen können.

Auch das Verletzungsrisiko der Pferde bei einigen Übungen oder beim Verladen in den Hänger wird reduziert, wenn die Tiere die Stangen oder die Einstiegsrampe deutlich erkennen und daher weniger stolpern oder abrutschen.

Die Farben bilden in diesem Zusammenhang natürlich nur einen Aspekt. Ein weiterer wäre auch der weite Blickwinkel des Pferdes oder das relativ kleine Feld der binokularen Sicht. Vieles spielt eine Rolle bei dem Benehmen des Pferdes im Sport und in einer von Menschen kreierten Umwelt.

Das Ziel dieser Studie ist es, die für das Pferd wahrnehmbaren Farben zu ermitteln und Vorschläge für die Verwendung von Farben in der Praxis zu geben.

2 Methodik der Literaturstudie

2.1 Quellen

Die einschlägige Datenbank unserer Universität sowie das Internet mittels der Suchmaschinen dienten als vorrangige Quellen. Gegebenenfalls wurde aufgrund der Recherche erforderliche neue einschlägige Literatur hinzugezogen.

2.2 Suchkriterien

Da bei den deutschen Stichworten „Pferde“, „Farben“, „Sehen“, „Wahrnehmung“ und „Zäpfchen“, jeweils in Verbindung miteinander, keine brauchbaren wissenschaftlichen Quellen auffindbar waren, wurden die englischen Synonyme „Horses“, „Color“, „Vision“, „Perception“ und „Cones“ zur Erhebung der Literatur verwendet.

3 Resultate der anatomischen Studien

Der Aufbau sowie die Funktionen der Augen haben sich im Laufe vieler Generationen an die Lebensbedingungen und die Umwelt der Tiere angepasst.

Mehrere Faktoren bestimmen ihr Sehvermögen: die Lage der Augen am Kopf, deren Form und Beweglichkeit sowie die Anzahl und Arten der Photorezeptoren und Nervenzellen. Je nach Hauptaktivität während des Tages oder in der Nacht haben sich verstärkt Zapfen zum Farbsehen und die Sehschärfe bei hellem Licht oder Stäbchen, zum Erkennen der Schwarz-Weiß-Kontraste und die Orientierung bei geringer Lichtintensität, sowie ein Tapetum lucidum zur besseren Lichtausnutzung, gebildet.

Abgesehen von einigen Primaten, welche drei Zapfentypen besitzen, liegen bei den Äugetieren zwei Zapfentypen vor. In diesen Zapfen liegen unterschiedliche Sehpigmente, so genannte Opsine. Die Einen sind empfindlich bei kurzwelligem Licht, während die Anderen auf mittel- bzw. langwelliges Licht reagieren.

Sie sammeln die Photonen und machen dadurch das Sehen erst möglich.

3.1 Anatomische Voraussetzungen des Pferdeauges

Da das Pferd ein Beute- und Fluchttier ist, sind auch die Augen auf das Ziel Raubtiere und Gefahren möglichst früh zu erkennen, ausgelegt. Die seitliche, hervorspringende Lage der Augen am Pferdekopf, welche ein panoramaartiges fast Rundumsehen ermöglichen, bieten hierfür beste Voraussetzungen. Dies hat aber auch einige Nachteile: Das zweiäugige Sichtfeld und damit auch der Bereich von höchster Sehschärfe wird verkleinert und die Tiefenwahrnehmung, welche auf den Unterschieden der Objektprojektionen der beiden Augen beruht, eingeschränkt (Saslow, 2002; Hall et al., 2003). Obwohl Pferde laut Murphy et al. (2009) eine große Bandbreite von räumlichen Fähigkeiten besitzen, nehmen sie diese nur in einem begrenzten Feld wahr.

Pferde tendieren zur Weitsichtigkeit, was zur Folge hat, dass sie entfernte Objekte, wie beispielsweise ein Raubtier, ohne hohe Anpassung der Lichtbrechkraft ihrer Linse, deutlich sehen können (Murphy et al., 2009). Im Nahbereich unterstützen sie die Akkommodation der Linse durch Veränderung der Kopfhaltung.

Da Pferde 50 bis 60 Prozent der Zeit mit gesenktem Kopf grasen, ist es für sie besonders wichtig, Reize in Bodenhöhe deutlich wahrzunehmen (Murphy et al., 2009; Hall et al., 2003). In dieser Position werden Reize auf den waagrechten, sensibelsten Bereich der Netzhaut, der Area centralis retinae, projiziert (Hall et al., 2003).

Da die Netzhaut des Pferdes im allgemeinen aus einer sehr dünnen Ganglienzellschicht mit niedriger Ganglienzelldichte besteht (Geisbauer et al., 2004), ist es wahrscheinlich, dass die Tiere generell weniger fähig sind, Detailinformationen, vor allem bei unbewegten Szenen, zu erkennen (Saslow, 2002).

Das Pferd hat eines der größten Säugetieraugen, welches auf seine Aktivität sowohl während des Tages als auch in der Nacht hinweist. Dadurch ist ihr Sehsystem auch bei niedrigen Lichtniveaus empfindlich (Murphy et al., 2009; Roth et al., 2008) und mithilfe des Tapetum lucidum auch ausgelegt (Yokohama und Radlwimmer, 1999), obwohl dieses die Sehschärfe verringert (Saslow, 2002). Die beachtliche Netzhautoberfläche vergrößert das Bild um 50 Prozent gegenüber dem des Menschen (Murphy et al., 2009).

Genauso wie das große Auge und die kurze Brennweite, welche die wenigen Photonen auf noch weniger Photorezeptoren konzentriert, ist auch die waagrechte, ovale Pupille, die für das große, einäugige, seitliche Sehen verantwortlich ist (Murphy et al., 2009; Hall et al., 2003), eine Anpassung an das nachtaktive Leben der Pferde, da es zu einer Aufsummierung in Abstand und Zeit der Signale benachbarter Nervenzellen kommt, was wiederum auf Kosten der räumlichen und zeitlichen Auflösung geht (Roth et al., 2008).

Da sie eine waagrechte Pupille haben, ist auch der Bereich des schärfsten Sehens auf der Netzhaut ein Streifen (Visual streak oder auch Area centralis retinae genannt), welcher sich oberhalb der Sehnerveneinmündung befindet. Dieser Streifen besitzt die höchste Nervenzelldichte.

Durch die seitliche Lage der Augen besitzen Pferde nur einen kleinen toten Winkel direkt hinter ihnen sowie knapp vor der Stirn, welcher durch den Augenabstand und der Kopfhaltung rassespezifisch ist und durch die Länge des Halses sowie der hohen Beweglichkeit des Genicks schnell einsehbar werden (Murphy et al., 2009).

Die beiden Bereiche seitlich von ihnen, welche jeweils etwa 145 Grad betragen, können die Vierbeiner nur unscharf wahrnehmen. Scharf und räumlich sehen sie, im Vergleich zum Menschen oder Raubtieren, lediglich einen kleinen Bereich, nämlich ungefähr 65 Grad, vor ihnen.

3.2 Methoden der Augenuntersuchungen

Es gibt verschiedene Aspekte, die das Ziel bei einer Augenuntersuchung darstellen können: die anatomische Ebene, zu der die Ganglienzellen, die Amakrinzellen, die Bipolarzellen, die Horizontalzellen sowie die Stäbchen und Zapfen gehören, sowie die Funktion des Auges. Davon ausgehend sind die Methoden der Untersuchung unterschiedlich zu wählen. Außerdem ist zu beachten, ob man mit totem Gewebe oder lebenden Tieren arbeitet. Bei Ersterem sind die Möglichkeiten natürlich umfangreicher als bei Letzterem, wo auf die Gesunderhaltung der Tiere Rücksicht genommen werden muss.

Bei kleineren Gewebeproben ist immer auch eine identische Vervielfältigung sinnvoll, wie sie beispielsweise durch Klonierung mittels einer Polymerasen - Kettenreaktion entsteht.

Totes Gewebe eignet sich für histologische Schnitte, die Immunzytochemie, die Färbung mit Luzifergelb oder Methylenblau oder die DNA-Sequenzierung. Die erste Möglichkeit wäre das Einfrieren und Aufschneiden des Auges, um beispielsweise die Größe des Auges oder die Brennweite der Linse zu messen und/oder daraus die Lichtbrechung zu berechnen (Roth et al., 2008). Auch eine Färbung mit Luzifer-Gelb (Sandmann et al., 1996) oder Methylenblau (Roth et al., 2008) bietet sich an. Bei der Immunzytochemie hingegen werden Netzhautteile, durch mit Farbstoff verbundene Antikörper, eingefärbt und machen dadurch verschiedene Zellarten wie zum Beispiel Horizontalzellen (Sandmann et al., 1996) sichtbar. Beide Farbmethoden sind zu besserer Identifizierung der unterschiedlichen Zelltypen und dienen in diesem Zusammenhang hauptsächlich dazu, Anzahl und Größe der Zellen zu bestimmen.

Die DNA-Sequenzierung entschlüsselt unter anderem die Aminosäureabfolge der DNA. Yokohama und Radlwimmer (1999) verwendeten sie bei ihrer phylogenetischen Studie um einen Stammbaum des Rot- bzw. Grünopsins der Zapfen zu erstellen, indem sie die Pferde - Aminosäureabfolge mithilfe des Neighbour-Joining-Verfahrens mit anderen Säugetiersequenzen verglichen.

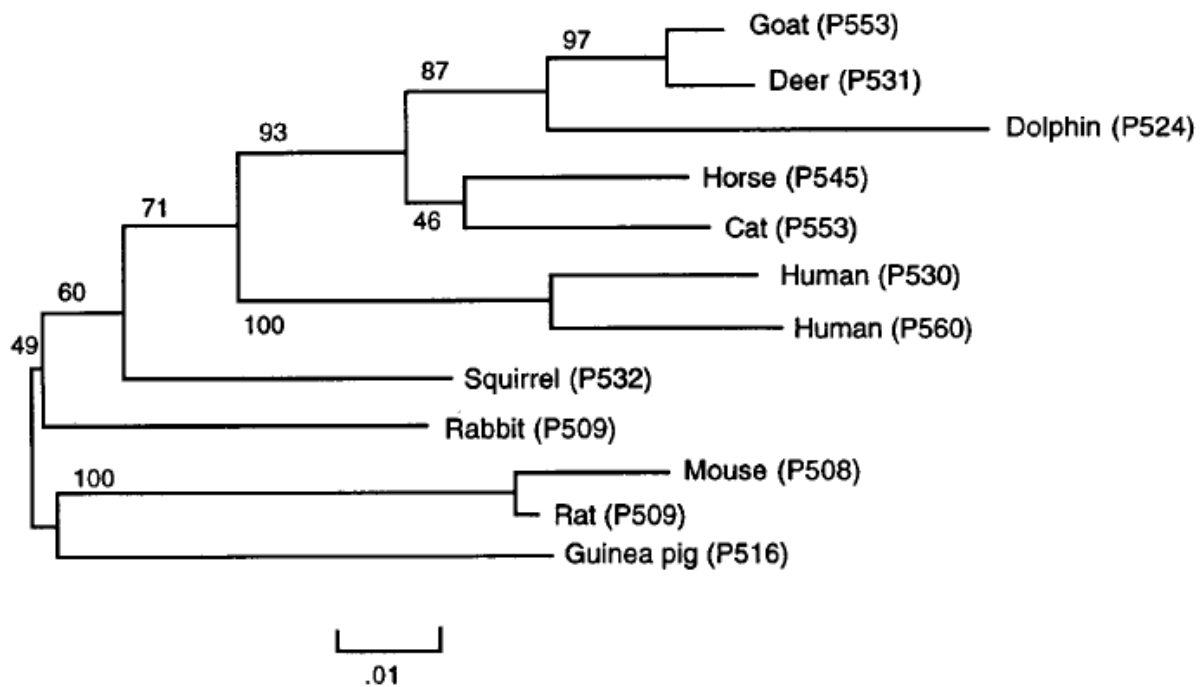


Abbildung 1: Phylogenetischer Zusammenhang der Aminosäuresequenzen des Grünopsins nach Yokohama und Radlwimmer (1999). Dabei zeigt sich eine relativ enge Verwandtschaft der Katzen mit den Pferden, genauso wie bei den Ziegen und Hirschen. Sie gehören, zusammen mit den Delphinen, zu der Überordnung der Laurasiatheria. Ratten und Mäuse sind auch eng verwandt und gehören, zusammen mit den Meerschweinchen und den Eichhörnchen, zu der Ordnung der Nagetieren (Rodentia). Der Mensch und die Kaninchen gehören zu der Überordnung der Euarchontoglires. Sie alle gehören zu der Klasse der Höheren Säugetiere. Die biologische Systematik stimmt, außer bei den Eichhörnchen, mit dem phylogenetischen Zusammenhang der Aminosäuren überein.

Bei lebenden Tieren lässt das Elektretinogramm den Untersucher die Retinafunktion messen (Carroll et al., 2001). Dabei kann die Funktion nach Lichtreizen aufgezeichnet werden.

3.3 Aufbau der Retina in Bezug auf das Farbsehen des Pferdes

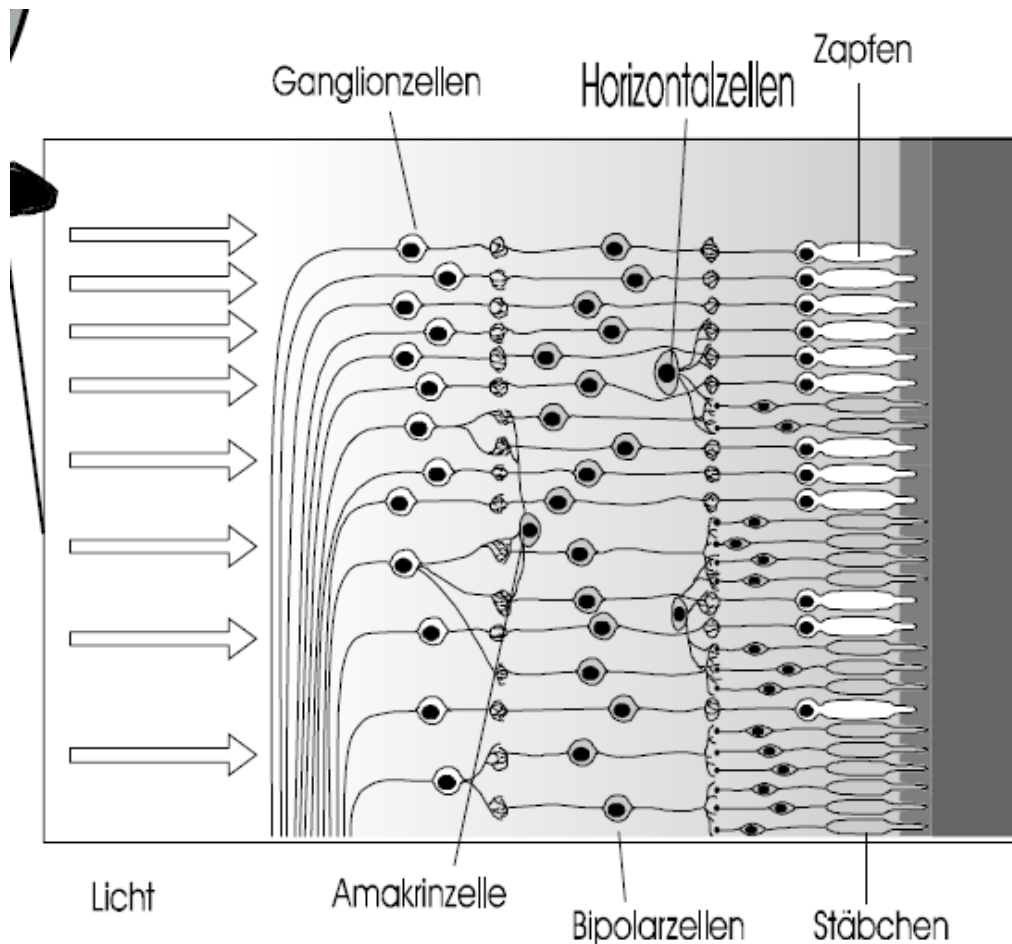


Abbildung 2: Aufbau der Retina; Bevor das Licht auf die Photorezeptoren trifft und dort elektrische Potentiale bildet, passiert es die lichtdurchlässigen Schichten der Retina: die innere Grenzmembran, die Nervenfaserschicht, die Ganglienzellschicht sowie die inneren und äußeren plexiformen bzw. Körnerschichten und die äußere Grenzmembran. Quelle: URL: www.diss.fu-berlin.de/diss/servlets/MCRFileNodeServlet/FUDISS_derivate_000000001913/02_einl.pdf?hsts [21.08.2012]

Durch Pigmente (Opsin mit Retinal) in den Zapfen, von denen jeder Typ einen bestimmten Wellenlängenbereich des Lichtes absorbiert, wird eine Enzymreaktion ausgelöst und die damit entstandene, aufsummierte Ladung wird über die Synapsen auf die Bipolarzellen übertragen. Diese besitzen einen ON- und OFF-Kanal um bei schwächeren Reizen bessere Ergebnisse zu erzielen: Im Zentrum wird die Entladung zugunsten höherer Kontrastfähigkeit verstärkt während sie am Rand gehemmt wird.

Horizontalzellen, die wie die amakrinen Zellen die Stäbchen und Zapfen mit den bipolaren Zellen lateral verschalten, dienen dabei der Kontrastverstärkung und Adaptation. Diese „Flächenwirkung“ geht allerdings auf Kosten der Sehschärfe.

Es existieren zwei Arten von Horizontalzellen, der A- und der B-Typ. Der A-Typ der Pferde hat gegenüber den anderen Säugetieren eine Besonderheit: er verbindet sich ausschließlich mit Zapfen, welche im kurzwelligen Bereich empfindlich sind und bildet so eine Art Blauleitweg (Sandmann et al., 1996), da sich die Zapfen immer nur mit einer Art der Horizontalzellen verbinden. Ebenso besitzen nach Sandmann et al. (1996) die B-Typ Horizontalzelle nur ein Axon, das sich mit den Stäbchen verbindet, während die Dendritenäste in den Kurzwellen- und den Mittel- bzw. Langwellenzapfen münden.

Durch Kombination dieser Signale aus den zwei verschiedenen Zapfenarten entstehen Farbkanäle. In den Ganglienzellen wird die Anzahl der Photonen mit kurzer Wellenlänge mit der Menge der Photonen von mittlerer Wellenlänge verglichen.

Die Area centralis retina ist durch die größere Dichte der Rezeptoren und dem damit verbundenen besseren Auflösungsvermögen, die Stelle stärksten Sehens. Sie enthält ca. 15000 bis 20000 Zapfen pro Quadratmillimeter von denen etwa zehn Prozent für Kurzwellen empfindlich sind, was 1500 bis 2000 Kurzwellenzapfen pro Quadratmillimeter entspricht (Sandmann et al. 1996). Am Rand finden sich insgesamt etwa 5000 Zapfen pro Quadratmillimeter, von denen circa 20 bis 25 Prozent, nämlich 1000 bis 1250, Kurzwellenzapfen sind (Quelle: am oben angeführten Ort). Demzufolge muss das Pferd im Mittel- bzw. Langwellenbereich, besonders in der Area centralis retina, sehr gut sehen können, da dort circa 90 Prozent und am Rand immerhin noch 75 bis 80 Prozent Mittel- bzw. Langwellenzapfen sind. Allerdings sind diese Zapfen, im Vergleich zu anderen Säugetierarten, in Richtung der Mittelwellen verschoben und haben ein Maximum bei 545 nm (Yokohama und Radlwimmer, 1999). Carroll et al. (2001) hingegen stellten einen Wert von 539 nm am Gipfel fest. Ebenjene haben diese Tatsache darauf zurückgeführt, dass bei einem lebenden Pferd die optische Dichte der Linse sowie ein Messfehler diesen Unterschied herbeigeführt haben kann, wobei der Wert in einer vernünftigen Übereinstimmung mit jenem der anderen Autoren liegt. In beiden Fällen würde dies laut CIE-Normfarbtafel einer Farbe von Gelblich-Grün entsprechen.

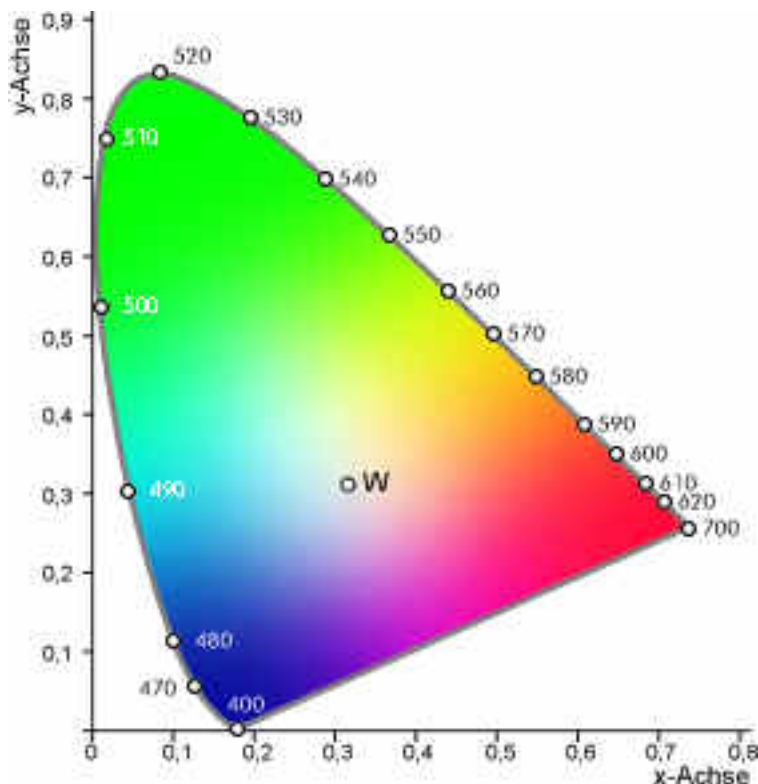


Abbildung 3: CIE-Normfarbtafel; bezogen auf das menschliche Farbsehen; Weiß (W) ergibt sich, wenn alle drei Farben in etwa gleich stark vorkommen; Die x- und y- Achse gibt den jeweiligen relativen Anteil der Farben an, wobei die dritte Komponente, der z- Wert, für jeden Punkt der Farbtafel berechnet wurde, da das Bild zur leichteren Verständlichkeit zweidimensional abgebildet wird. Die theoretischen Grundfarben sind für X Rot, für Y Grün und für Z Blau. Quelle: URL: www.led-info.de/grundlagen/farbe/cie-farbtafel.html

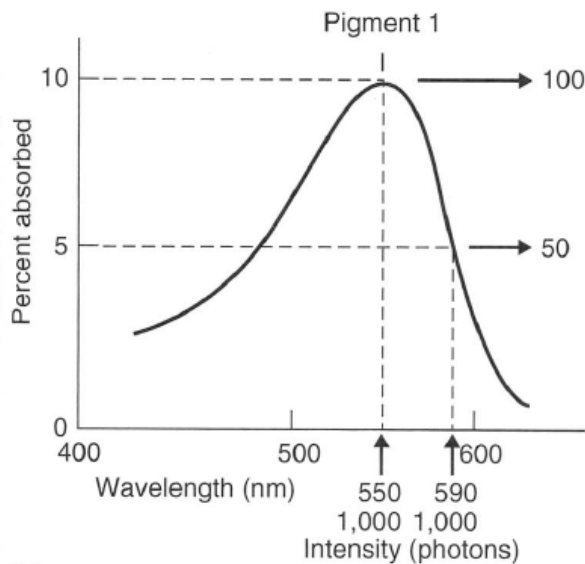
Weiters haben Pferde ein Absorptionsmaximum bei 428 nm für die Kurzwellenzapfen, bei einer Gewichtung von 95 Prozent Kurzwellenzapfenbeitrag und fünf Prozent Mittel- bzw. Langwellenzapfenbeitrag (Carroll et al., 2001).

Die Zapfen der Pferde sind ähnlich lichtempfindlich wie die des Menschen, was durch die kurzen äußeren Zapfensegmente verursacht wird, gewinnen aber an Empfindlichkeit, wenn das reflektierende Tapetum lucidum noch hinzu gerechnet wird, was wiederum darauf hinweist, dass Pferde bei schwachen Lichtverhältnissen besser sehen können als der Mensch (Roth et al., 2008).

Farbsehen mit nur einem Fotorezeptor ist nicht möglich, da Unterschiede in der Wellenlänge nicht von Unterschieden in der Intensität abgegrenzt werden können. Erst bei zwei oder mehr Rezeptoren kann das Gehirn den unterschiedlichen Wellenlängeninput vergleichen und interpretieren

(Quelle: <http://www.allpsych.uni-giessen.de/hansen/teaching/VorlesungWahrnehmungUndSinnesphysiologieSS2005/Wahr-05-farbe-1.pdf> Seite 50 ff. [21.08.2012]).

Es ist also davon auszugehen, dass Pferde Dichromasie besitzen, da sie über Kurzwellen- und Mittelwellenzapfen verfügen.



(a)

Photons	Wavelength	Isomerized
1,000	550	100
1,000	590	50

Erster Zapfentyp

Photons	Wavelength	Isomerized
1,000	550	100
2,000	590	100

Zweiter Zapfentyp

Photons	Wavelength	Isomerized
1,000	550	50
2,000	590	20

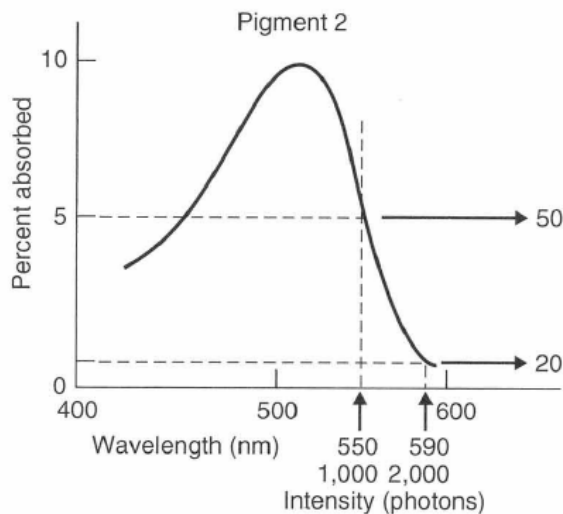


Abbildung 4: Erklärung des Farbsehens mit zwei Zapfenarten. Nur wenn die Erregung von beiden Zapfenarten unterschiedlich ist, kann Farbe erkannt werden, weil bei nur einem Typ keine Unterscheidung von Lichtstärke und Farbe möglich ist.

Quelle: URL: <http://www.allpsych.uni-giessen.de/hansen/teaching/VorlesungWahrnehmungUndSinnesphysiologieSS2005/Wahr-05-farbe-1.pdf>

Das lebende Pferd hat bei einer vermuteten Normalverteilung ein Farbwahrnehmungsspektrum von 324 nm bis 657 nm mit zwei Maxima, jeweils bei 428 nm und 539 nm (Carroll et al., 2001), und einem Neutralpunkt bei 480 nm (Geisbauer et al., 2004). Das wäre laut CIE-Normfarbtabelle ein Bereich von Purpurbau bis Rot und entspricht fast gänzlich dem Sehbereich des menschlichen Auges, obwohl sie keine Langwellenzapfen besitzen und daher rötliche Farbe in einem anderen Farbton wahrnehmen.

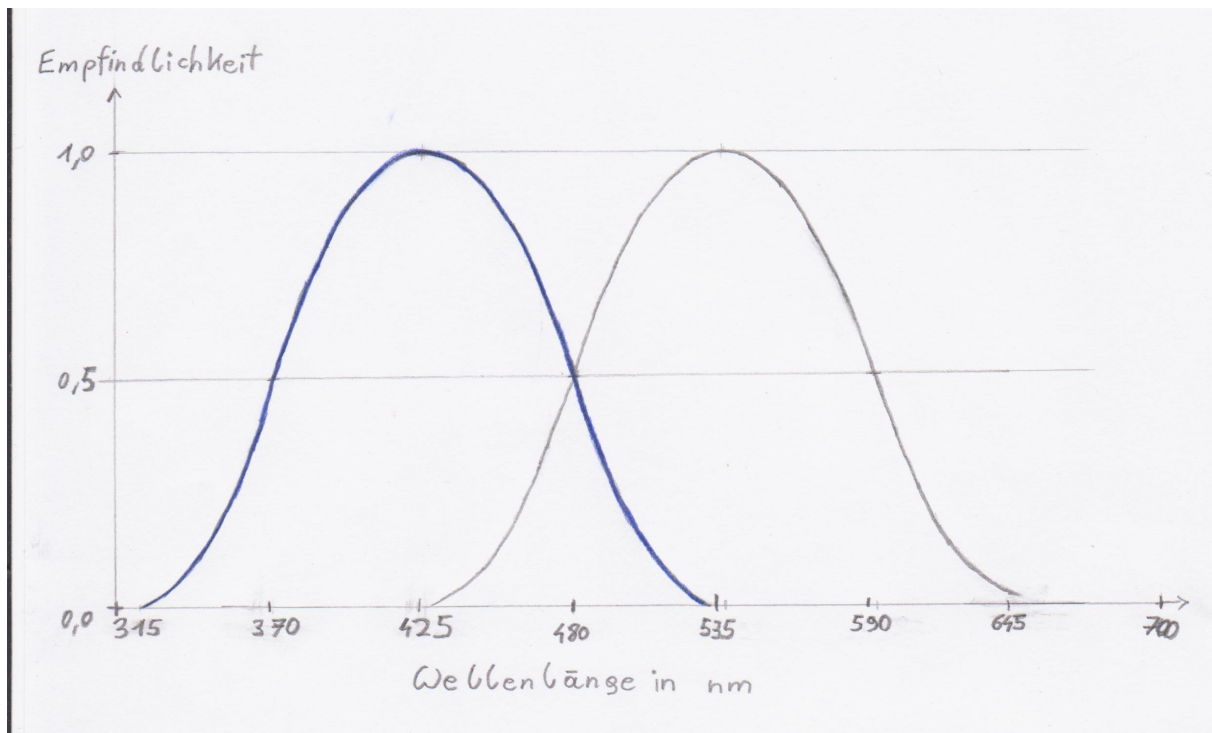


Abbildung 5: Farbspektrum des Pferdes; Die erste Kurve zeigt die vermutete Ansprache der für die Kurzwellen empfindlichen Zapfen in einem Bereich von 324 nm bis 532 nm mit einem Maximum bei 428nm. Die zweite Kurve gibt die vermuteten Wellenlängen, bei der die Mittelwellenzapfen reagieren wieder. Der Bereich liegt bei 421 nm bis 657 nm mit einem Maximum bei 539 nm. Bei 480 nm Überkreuzen sich die Kurven. An diesem Punkt werden beide Zapfentypen gleich stark stimuliert und daher erscheint dieser den Pferden weiß.

4 Resultate der Sehverhaltensstudien

4.1 Methoden zum Testen des Farbsehens bei Pferden

Bei den Verhaltensstudien um das Farbsehen zu testen, ist der Grundaufbau meist ähnlich: Er besteht aus einem Brett mit einer Trennwand entlang der Mittellinie und zwei Falltüren, je eine auf jeder Seite der Trennwand. Hinter den Falltüren sind Futtertröge angebracht in denen die Belohnung gelegt werden kann. Beide Türen sind von hinten verschließbar. Die positiven Stimuli werden in pseudozufälliger Reihenfolge auf den Türen gezeigt, wobei sie immer auf beiden Seiten gleich oft aufscheinen müssen und nicht mehr als drei aufeinander folgende male hintereinander auf einer Seite vorkommen dürfen. Bei Versuchsanordnungen für das normal stehende Pferd wird der Testapparat in Nasenhöhe der verwendeten Tiere positioniert.



Abbildung 6: Versuchsapparat nach Roth et al. (2007); Das Bild zeigt die Rückwand, die Trennwand, die beiden Falltüren und die darauf angebrachten Stimuli in Relation zur Pferdekopfgroße.

Eine Ausnahme bildet die Studie von Smith und Goldman (1999). Ebenjene verwenden einen Teststall, bei dem in eine Zwischenwand die Falltüren mit den Stimulipaneelen eingebaut waren. Dahinter ist ein kleiner Zwischenraum in dem die Projektoren auf einem Brett, welches auf den Sprossen von zwei Leitern liegt, platziert werden.

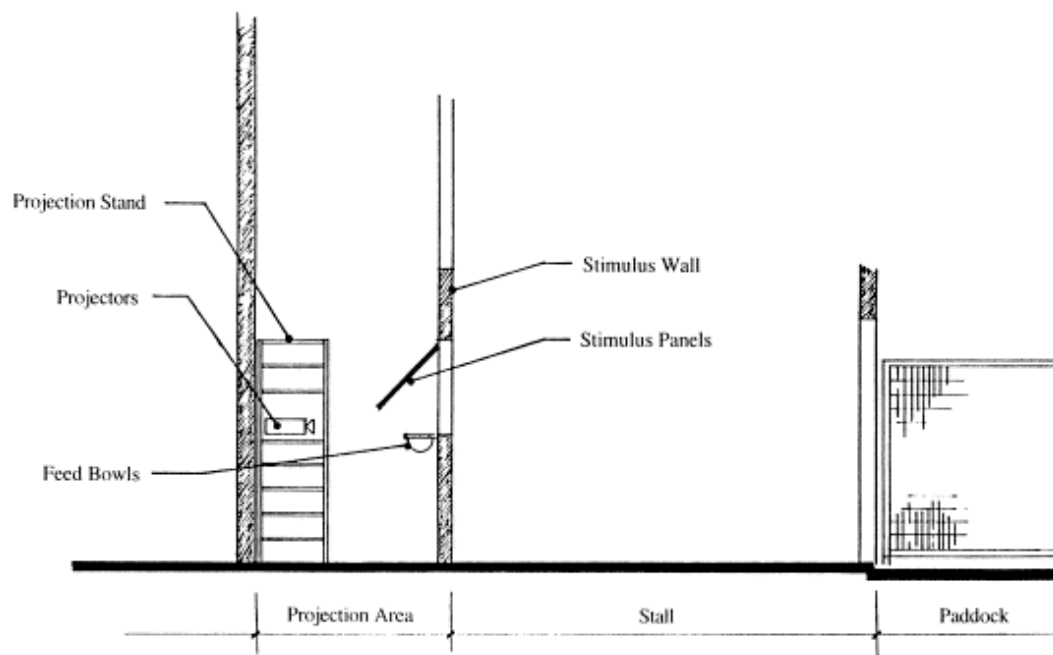
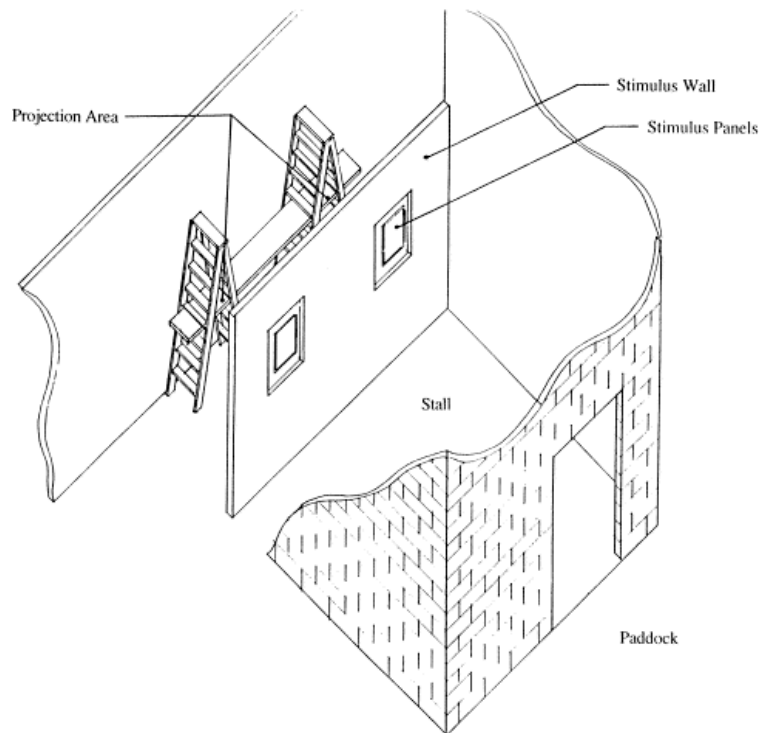


Abbildung 7: Teststall nach Smith und Goldman (1999); Man sieht die Testwand mit den beiden Stimulipaneelen, dahinter die Futtertröge, den Leitern und dem Brett. Auf dem Brett liegen die Projektoren.

Bei Versuchen mit dem Testapparat auf dem Boden um die visuelle Antwort beim grasenden Pferd zu untersuchen, werden zwei idente Holzboxen verwendet, welche jeweils eine Klapptüre mit dem Stimulus haben. Die Türen werden mit Magneten zugehalten und lassen sich nur bei leichtem Druck öffnen (Hall et al., 2003).

In den meisten Verhaltensstudien stand Wasser den Versuchstieren ad libitum zur Verfügung (Hall et al., 2003; Macuda und Timney, 1999; Smith und Goldman, 1999; Miyoshita et al., 2000; Ahmadinejad et al., 2007). Auch wurde ihnen das Futter nicht entzogen (Macuda und Timney, 1999; Smith und Goldman, 1999; Miyoshita et al., 2000; Ahmadinejad et al., 2007). Die Trainingsroutine wurde nicht unterbrochen (Hall et al., 2003; Macuda und Timney, 1999), außer an Testtagen bei Smith und Goldman (1999) und Ahmadinejad et al. (2007).

Unterschiede lagen in der Farbe des Testapparates, der Hintergrundhelligkeit, der verwendeten Stimuli, der Helligkeitskontrolle der Stimuli, der Kontrolle der Geruchs- und Gehör- sowie Verhaltenshinweise der Forscher vor.

Die Farben des Testapparates beliefen sich auf schwarz (Macuda und Timney, 1999), weiß (Roth et al., 2007), hellgrau (Roth et al., 2008) sowie bräunlichen Sperrholztönen (Geisbauer et al., 2004; Smith und Goldman, 1999; Miyoshita et al., 2000; Ahmadinejad et al., 2007).

Die Hintergrundhelligkeit variierte mit der Tageszeit an der die Tests durchgeführt wurden: morgens bei Tageslicht (Geisbauer et al., 2004; Hall et al., 2003; Macuda und Timney, 1999; Roth et al., 2007) oder abends bei schwachem Licht (Roth et al., 2008; Smith und Goldman, 1999; Ahmadinejad et al., 2007). Die Helligkeit hing mit den verschiedenen verwendeten Stimuli zusammen: bei den Tageslichtversuchen wurden bedruckte Kärtchen verwendet, während bei den abendlichen Versuchen Projektoren das Farblicht auf die Falltüren projizierten.

Die Übereinstimmung der Helligkeit des positiven und des negativen Stimulus wurde auf verschiedene Arten überprüft: Die Helligkeit der Projektoren wurde mit dem Computer kontrolliert (Macuda und Timney, 1999; Miyoshita et al., 2000) oder gleich helle Farbfilter verwendet (Smith und Goldman, 1999; Ahmadinejad et al., 2007). Wurden Karten verwendet tendierten die Forscher dazu, die Helligkeit in einem Lichtlabor bestimmen zu lassen (Ahmadinejad et al., 2007) oder für Menschen verschiedene helle Karten zu verwenden (Roth et al., 2007; Roth et al., 2008) sowie die Helligkeit mit einem Spektralphotometer zu messen (Geisbauer et al., 2004; Roth et al., 2007).

Um Geruchshinweise zu verhindern wurde in beide Tröge eine Belohnung gelegt (Geisbauer et al., 2004; Hall et al., 2003; Macuda und Timney, 1999; Roth et al., 2008; Smith und Goldman, 1999; Roth et al., 2007; Miyoshita et al., 2000) oder ein Deo versprüht (Ahmadinejad et al., 2007).

Um hörbare Hinweise zu vermeiden wurden entweder beide Boxen gleich behandelt (Hall et al., 2003) oder alles vorbereitet, während die Tiere außerhalb des Versuchsstalles waren (Smith und Goldmann, 1999; Ahmadinejad et al., 2007).

Da auch das Verhalten der Forscher einen ungewollten Hinweis auf den positiven Stimulus geben kann, stand der Pferdeführer entweder bewegungslos hinter dem Pferd (Macuda und Timney, 1999), hatte bis zum Eintreten und Freilassen des Pferdes im Teststall selbst keine Ahnung, wo sich der positive Stimulus befinden wird (Smith und Goldmann, 1999) oder er blieb hinter einem Sichtschutz stehen, bis die Wahl getroffen wurde (Geisbauer et al., 2004).

Da bei einer großen Anzahl von Tieren die Versuchsdauer sehr lang ist, wurden nur wenige Tiere verwendet: Ein Pferd bei Roth et al. (2008), zwei Pferde bei Geisbauer et al. (2004) und Macuda und Timney (1999), drei bei Miyoshita et al. (2000), fünf bei Smith und Goldman (1999), sieben bei Ahmadinejad et al. (2007) sowie Roth et al. (2007) oder acht Pferde bei Hall et al. (2003).

In den meisten Studien (Roth et al., 2007; Miyoshita et al., 2000; Smith und Goldman, 1999; Roth et al., 2008; Macuda und Timney, 1999; Hall et al., 2003; Geisbauer et al., 2004) wurden Pferde als Subjekt eingesetzt, nur bei Ahmadinejad et al. (2007) wurden kaspische Ponys verwendet. Die kaspischen Kleinpferde sind im Iran beheimatet, werden als eine sehr alte Rasse betrachtet und dienen als Prototyp der orientalischen Pferde.

Aus den oben erwähnten, verschiedenen Methoden erscheint es am sinnvollsten, einen Testapparat zu verwenden, welcher die Tests kurz über Bodenhöhe durchführen kann, da dies der am häufigsten verwendeten, natürlichen Haltung der Tiere entspricht und bei gesenktem Kopf die Area centralis retina stimuliert wird. Um den Zugang zu der Belohnungen zu ermöglichen sollte der Versuchsapparat leicht nach hinten geneigt sein. Eine Trennwand soll auf alle Fälle vorhanden sein, da sie die Pferde zu einer Wahl bei einem Mindestabstand zwingt und ihre Wahl dadurch eindeutig macht. Zwei Futtertröge, je einer hinter den beiden Falltüren ermöglichen die Belohnung. Die Falltüren müssen allerdings von hinten verschließbar sein. Weiters sollte er einen hölzernen Brauntön aufweisen um die Stäbchenbeteiligung, die bei weißen, grauen oder schwarzen Apparaten erhöht ist, zu vermindern und eine Verwirrung bzw. Wechselwirkung mit den negativen Stimulus zu verhindern. Die Verwendung von Projektoren ist zu bevorzugen, diese Beleuchtungsform wird von den Pferden gut angenommen. Die Sichtbarkeit der Stimuli wird damit in einem geschlossenen, mit Lampen beleuchteten Teststall, welcher Ablenkungen reduziert und die Hintergrundhelligkeit für alle Probanden einheitlich macht, erhöht. Weiters ermöglicht die Computerkontrolle eine schnelle und genaue Überprüfung der Stimulushelligkeit, was, vor allem bei größeren Versuchsgruppen, den Versuchsablauf erleichtert. Die Tests sollen bevorzugt frühmorgens oder spätabends durchgeführt werden, da kurz vor Sonnenauf- bzw. Sonnenuntergang die Aktivität der Pferde höher ist, da sie in dieser Zeit in der freien Natur

grasen würden. Um Verhaltens- sowie Hörhinweise zu reduzieren empfiehlt es sich, während den Vorbereitungen die Tiere außerhalb des Teststalles zu belassen und erst zum eigentlichen Versuch in den Stall zu führen, wobei der Führer die Tiere an der Tür freilassen und dort, hinter einem Sichtschutz, verweilen sollte, bis eine Wahl getroffen wurde. Als Reduktion von Geruchshinweisen soll die Futterbelohnung in beide Tröge hinter den beiden Falltüren gelegt werden, da Deos bei empfindlichen Pferden zu Irritationen führen kann. Es ist nicht notwendig die Trainingsroutine zu unterbrechen oder den Tieren das Futter zu entziehen, auch Wasser soll ad libitum zur Verfügung stehen. Da bei diesen kleinen Stichprobenmengen mögliche individuelle Schwächen leichter die Resultate beeinflussen und die Generalisierung erschweren, sollten längere Studien mit einer größeren Anzahl von Pferden durchgeführt werden. Des Weiteren sollten zwei Gruppen, eine mit Ponys und eine Vergleichsgruppe mit Pferden, in der Studie vorkommen, um zu überprüfen, ob die für Pferde gewonnenen Erkenntnisse auch für Ponys gelten. Die Ponys gelten eher als weniger beeinflusst durch die Domestizierung und die Zucht. Es gibt schon Rassen und Farbschläge, beispielsweise die Nachtblindheit der Appalosa und der Paso Fino, mit Sehproblemen (Brooks, 2002).

4.2 Ergebnisse der Sehverhaltenstudien

In fünf Sehverhaltenstudien (Macuda und Timney, 1999; Roth et al., 2008; Smith und Goldmann, 1999; Ahmadinejad et al., 2007; Roth et al., 2007) konnten insgesamt 17 von 20 Tieren Blau, in einem Spektrum von 429 nm bis 475 nm, von anderen Farben, bis zu einer minimalen Lichtintensität von $0,02 \text{ cd/m}^2$ (Roth et al., 2008), welches dem Mondlicht entspricht, unterscheiden. Dass bei Roth et al. (2008) die Stute in der niedrigsten Lichtstärke die Zusammenarbeit verweigerte, könnte daran liegen, dass weibliche Tiere eine schlechtere räumliche Sehfähigkeit besitzen (Murphy et al., 2003). In der Studie von Ahmadinejad et al. (2007) hatte ein Hengst Probleme: hier könnte der Grund in der allgemeinen, und in diesem Fall in der besonderen, leichten Ablenkbarkeit der Hengste zu finden sein, z.B. durch das versprühte Deodorant oder die Geräusche vom angrenzenden Paddock (da Pferde erwiesenermaßen besser hören und riechen als Menschen, Saslow, 2002). Weiters konnten die Pferde in der Sehverhaltensstudie von Miyoshita et al. (2000) Blau von Gelb unterscheiden. Dies stimmt auch mit den anatomischen Gegebenheiten der Retina überein. Sandmann et al. (1996) haben schon bewiesen dass die Horizontalzellen der A-Typa sich nur mit den Kurzwellenzapfen verbinden und so eine Art Blauleitweg bilden. Dieses System könnte die eher geringe Zahl der Kurzwellenzapfen, welche 30 bis 35 Prozen der vorhandenen Zapfen (Sandmann et al., 1996) ausmacht, kompensieren.

Insgesamt konnten in den Studien von Smith und Goldman (1999) und Roth et al. (2007) fünf von elf Pferden Grün von Grau unterscheiden. Weiters konnte eine Stute bei Ahmadinejad et al. (2007) einen Teil der Farbinformation verarbeiten und kam mit 79,4 Prozent nahe an die verlangten 85 Prozent richtige Antworten. Auch in diesem Fall könnte die schwächere räumliche Sehfähigkeit von Stuten (Murphy et al., 2003) die Ursache sein. Weiters erwähnen Ahmadinejad et al. (2007) dass vier Tiere, zwei Hengste und zwei Stuten, Grün nicht von Grau unterscheiden konnten, ebenso wie ein Wallach aus der Studie von Smith und Goldmann (1999). Bei der Studie von Geisbauer et al. (2004) konnten zwei männliche Haflinger zwei blau-grüne Stimuli von grauen Stimuli dergleichen Helligkeit unterscheiden, während der dritte Stimulus eine Wellenlänge nahe dem Neutralpunkt von 480 nm hatte und vermutlich deswegen nicht abgegrenzt werden konnte. Weiters konnten alle sieben Tiere bei Roth et al. (2007) Grün von Grau und Blau unterscheiden. Bei Macuda und Timney (1999) sowie bei Roth et al. (2008) konnten alle drei Tiere die Farbinformation nur teilweise verwenden. Das könnte aber an der Wechselwirkung des schwarzen bzw. hellgrauen Testapparates in Verbindung mit niedriger Hintergrundhelligkeit und der Testfarbe Grün liegen. Bei Macuda und Timney (1999) wurde der Test frühmorgens von Oktober bis Jänner durchgeführt. Roth et al. (2008) senkte die Hintergrundhelligkeit worauf das Tier die weitere Mitarbeit verweigerte.

Gelb von Grau zu unterscheiden fiel den meisten Tieren schwer. Bei Ahmadinejad et al. (2007) sowie bei Smith und Goldman (1999) konnten insgesamt vier der elf Tiere Gelb von Grau unterscheiden. Derselbe Wallach der bei Smith und Goldman (1999) Schwierigkeiten mit der Grün und Grau Differenzierung aufwies, schaffte auch diese Unterscheidung nicht.

Auch bei Ahmadinejad et al. (2007) fällt auf, dass es einen Zusammenhang zwischen der Fähigkeit Grün von Grau und Gelb von Grau zu unterscheiden gibt. Der Beweis dafür war, dass einer der Hengste, der die Grünunterscheidung schaffte, kam mit 78,8 Prozent auch nahe an die verlangten 85 Prozent richtigen Antworten bei der Gelbunterscheidung, ebenso wie eine Stute die bei der Gelb und der Grün gegen Grau Unterscheidung jeweils 79,4 Prozent erreichte.

Auch hier liegt die Vermutung nahe, dass die Stute den Richtwert nicht erreichte, weil weibliche Tiere eine schwächere räumliche Auflösung haben (Murphy et al., 2003). Weiters fällt bei Roth et al. (2007) auf, dass die Tiere Schwierigkeiten hatten Gelb von Grün zu unterscheiden, da sie hier keine Farbvorliebe erkennen ließen, obwohl sie keine Probleme bei der Abgrenzung von Gelb zu Blau oder Grau hatten.

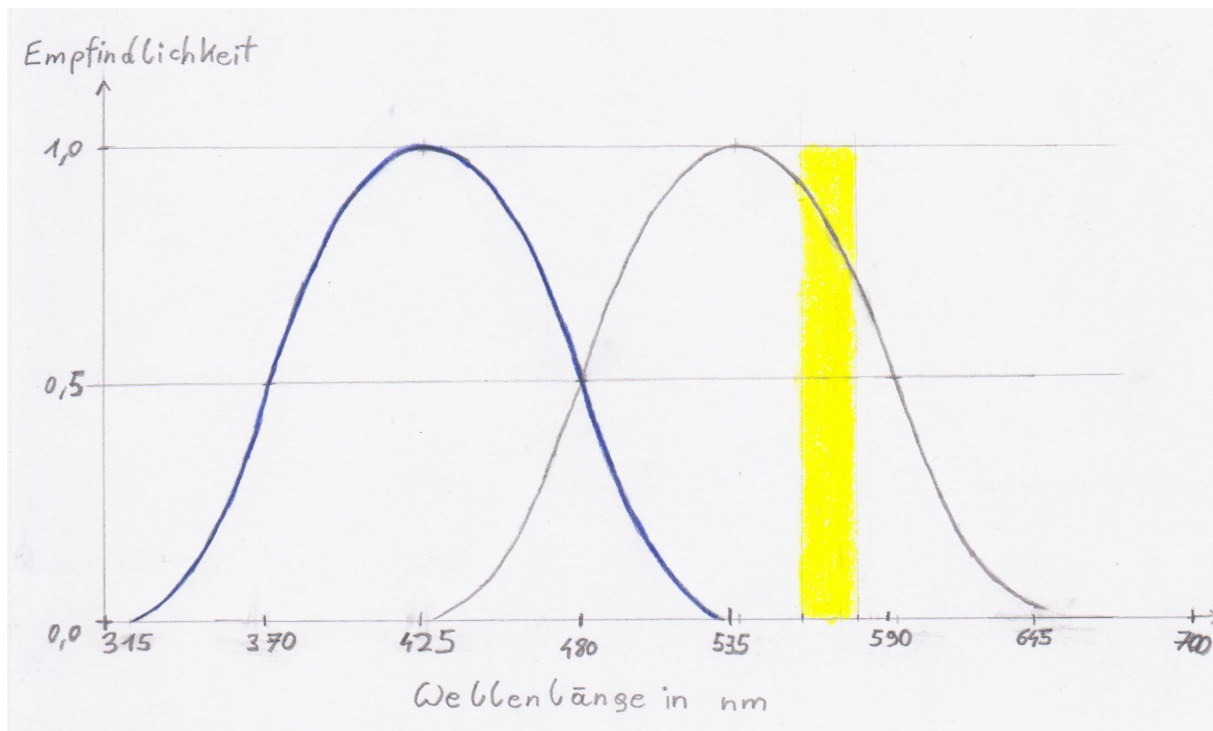


Abbildung 8: Die Erregungskurve beider Zapfenarten des Pferdes einschließlich des gelben Bereichs;

Da der Gelbbereich gegenüber dem Grünbereich sehr klein ist (Abb. 6) und der einzige Unterschied in der Miterregung der Blauzapfen liegt, welche auf dem entsprechenden gegenüberliegenden Bereich auch nur bei 15 bis 25 Prozent liegt, kann das die Unterscheidungsschwierigkeiten erklären. Das bedeutet, dass das Pferd „Gelb“ nur dann sieht, wenn die Mittelwellenzapfen stark und die Kurzwellenzapfen gar nicht angeregt werden. Im Gegensatz zu dem gleichen Bereich bei Grün, wo die Mittelwellenzapfen stark und die Kurzwellenzapfen wenig angeregt werden.

Miyoshita et al. (2000) fand heraus, dass alle drei Pferde fähig waren Gelb zu erkennen und von Blau zu unterscheiden.

In den drei Studien, welche auch Rot getestet haben, können in Zweien (Macuda und Timney, 1999 und Smith und Goldman, 1999) alle Tiere, sowie in der Dritten (Ahmadinejad et al., 2007) wenigstens ein Hengst Rot von Grau unterscheiden. Was hier besonders auffällt ist, dass der Hengst, welche die Blauunterscheidung nicht schaffte, der Einzige war, welcher die Rotabgrenzung erfolgreich absolvierte. Es wäre möglich, dass dieser ein verschobenes visuelles Spektrum besitzt. Weiters erreichten zwei Hengste mit jeweils 80 Prozent beinahe die geforderten 85 Prozent der richtigen Antworten. Einer dieser Hengste erreichte über 85 Prozent bei der Grünabgrenzung sowie der einzige Hengst, welcher über 85 Prozent bei Gelb gegen Grau erreichte.

5 Diskussion

Die Ergebnisse legen nahe, dass Pferde das Blau der CIE- Normfarbtabelle mit an Sicherheit grenzender Gewissheit wahrnehmen können. Weiters dürfte rötlich-Orange bzw. Rot nach der CIE-Normfarbtabelle für Pferde auch gut von Grau unterscheidbar sein, was vermutlich an der hohen Anzahl von Mittelwellenzapfen, welche bei 75 bis 90 Prozent der Zapfen (berechnet nach den Daten [10 Prozent Kurzwellenzapfen in der Area centralis retinae bzw. 20 bis 25 Prozent Kurzwellenzapfen am Rand] von Sandmann et al., 1996) liegt, begründet ist. Bei Gelb und Grün divergieren die Ergebnisse: während einige Probanden Gelb bzw. Grün von Grau erfolgreich unterscheiden konnten, haben andere doch deutliche Probleme. Auffällig ist allerdings, dass mehrere Probanden ähnliche Resultate für Grün und Gelb gegen Grau erreicht haben. Doch gibt es auch einige Fälle für die das nicht zutrifft. Das sollte nochmals überprüft werden.

Gut zu erkennen ist auch, dass die Studien von Ahmadinejad et al. (2007) und Smith und Goldman (1999) welche die vier Farben in je derselben Wellenlänge verwendeten (Blau bei 470 nm, Grün bei 538 nm, Gelb bei 581 nm und Rot bei 617nm), die Ergebnisse dann auch gut übereinstimmen. Eine (nur geringe, möglicherweise messbedingte) Variation der Wellenlänge könnte womöglich einen Teil der unterschiedlichen Resultate erklären. Deshalb liegen vermutlich einige Frequenzbereiche des Gelb- und Grünspektrums am Rande der Unterscheidungsfähigkeit einzelner Tiere. In beiden Studien kann zumindest ein Teil der teilnehmenden Tiere die Farbabgrenzung ausführen, während einige damit, hauptsächlich bei Gelb und Grün, deutliche Probleme haben.

Die Tiere taten sich mit der Unterscheidung von Grün vs. Grau leichter als mit Gelb vs. Grau, was vermutlich auch an der Reflexion des Tapetum lucidum liegt, welches das Licht grünlich-blau reflektiert und damit das sichtbare Lichtspektrum Richtung Grün/Blau verschiebt sowie in der gegenwärtigen Blauänderung des sichtbaren Farbspektrums durch die Substitution von Y277F vom Urrotpigment (Yokohama und Radlwimmer, 1999).

Da Pferde zwar ein großes Gesichtsfeld mit gutem Bewegungssehen, allerdings schwache Sehschärfe besitzen (Murphy et al., 2009) und eine bessere Unterscheidung von Stimuli in Bodenhöhe erwiesen ist (Hall et al., 2003) sollten diese publizierten Unstimmigkeiten in der Gelb- und Grünabgrenzung nochmals überprüft werden bei einer Aufstellung der Testgeräte am Boden.

Außerdem fällt auf, dass die Tiere bei abendlichen Tests aufgrund der höheren Helligkeitsdifferenz besser abschnitten, was an der erhöhten Sichtbarkeit der projizierten Stimuli liegt. Dies ist auch deshalb von Bedeutung, weil Grau wie jede andere Farbe

behandelt wird und das bei zu kleiner Helligkeitsdifferenz zu Verwirrungen und Verfälschungen der Ergebnisse führen kann.

Auch die Ähnlichkeit des Farbtons des Testapparats mit den Stimuli kann bei niedrigen Lichtniveaus zu Verwirrung führen und damit das Ergebnis verfälschen und sollte überprüft werden.

Wichtig wäre bei weiteren Forschungen auf jeden Fall, dass die Stimulushelligkeit, die Hintergrundhelligkeit, die Stimulushöhe, Geruchs- und Verhaltenshinweise sowie auch Gehörhinweise kontrolliert werden. Auch die schlechteren räumlichen Sehfähigkeiten von Stuten und die leichte Ablenkbarkeit von Hengsten sollten berücksichtigt werden. Weiters sollte die Konstruktion des Pferdeauges mit der Lokalisation der Area centralis retinae und der schwachen Sehschärfe berücksichtigt werden.

Ein ebenso wichtiger Aspekt wäre eine Versuchsanordnung mit einer höheren Anzahl von Versuchstieren, vor allem unter der Berücksichtigung, dass individuelle Defizite vorliegen könnten. Auch sollten Studien bezüglich der Rasseunterschiede bei der Sehfähigkeit erfolgen.

6 Schlussfolgerungen

Es wurde in dieser Studie deutlich, dass Pferde fast das gesamte für Menschen sichtbare Farbspektrum auch wahrnehmen können, allerdings in anderen Farbtönen als der Mensch, da sie nur zwei Zapfentypen besitzen. Das Pferd sieht seine Umwelt in Blau und Gelblich-Grünen sowie Grautönen. Daher ist es nicht sinnvoll, Absperrungen für das Pferd z.B. in roter Farbe zu verwenden, da es für sie keine Signalfarbe, sondern ein dunkelgraues Gelblich-Grün ist. Eher sollte man sie in für das Pferd deutlich sichtbaren Farben, wie Blau mit 428 nm, halten, da diese für das Pferd deutlich aus den grauen bzw. helleren Farbvarianten hervorstechen und so auch in hellstem Sonnenlicht oder in der Nacht am ehesten sichtbar sind. Auch im Sport, z.B. beim Springreiten, sollte auf eine pferdegerechte Farbumwelt mit Blau-, Weiß- und Grüntönen geachtet werden, um Irritationen zu vermeiden und Stürze zu verhindern.

7 Zusammenfassung

In den analysierten Studien wurde sehr deutlich klar, dass Pferde mit an Sicherheit grenzender Gewissheit Blau sehen können, was auch mit den anatomischen Gegebenheiten übereinstimmt. Es wurde festgestellt, dass der Absorptionsgipfel der Kurzwellenzapfen bei 428 nm liegt, was nach der CIE - Normfarbtabelle in dem purpurblauen Bereich liegt. Weiters wurde in einer Studie die Farbsichtbarkeit bei Mondlichtstärke gemessen und auch hier konnte das Versuchstier Blau erkennen. Trotzdem sollte erwähnt werden, dass Pferde einen Neutralpunkt bei 480 nm besitzen, welcher laut CIE – Normfarbtabelle noch an der Grenze vom blauen zum grünlich-blauen Bereich liegt.

Bei Gelb und Grün traten unterschiedliche Ergebnisse in den verschiedenen Studien auf. Dies hängt vermutlich damit zusammen, dass der Absorptionsgipfel der Mittelwellenzapfen bei 539 nm im lebenden sowie 545 nm im toten Tier liegt, welches laut CIE – Normfarbtabelle einem gelblich-grünen Farbton entspricht. Daher fällt es den Tieren auch schwerer Gelb von Grün zu unterscheiden. Hier sollten unbedingt weitere Forschungen gemacht werden um die Unstimmigkeiten der verschiedenen Studien zu bereinigen. Deutlich wurde allerdings, dass die Tiere sich mit der Unterscheidung mit Grün von Grau leichter taten als mit Gelb von Grau, was vermutlich auch an der Reflexion des Tapetum lucidum liegt, welches das Licht grünlich-blau reflektiert und damit das sichtbare Lichtspektrum Richtung Grün/Blau verschiebt.

Auch bezüglich der Rotsehfähigkeit sind in den Studien relativ ähnliche Ergebnisse erzielt worden. Hier konnten ein Großteil der untersuchten Tiere Rot erkennen. Leider wurde diese Farbe in wenigen Studien untersucht und deshalb sollte man auch hier noch weitere Forschungen betreiben um zu einem sicheren Ergebnis zu kommen.

8 Summary

The viewed studies published on equine color vision made clear, that horses can perceive colours in the blue light spectrum. The ability to view blue corresponds with the absorption peak at 428 nm of the short wavelenght cones in the retina. According to the CIE- color table the absorption spectrum of the cone includes all the blue tones rather than the purple. Color vision at moonlight was examined and the horse appears able to perceive blue. It is worth mentioning, that horses possess a neutral point at 480 nm, which lies on the transition of blue and green-blue.

There were conflicting results regarding yellow and green vision. Measured absorption peaks of the middle/long wavelenght cones were 539 nm in the living and 545 nm in the dead eyes. These wavelenghts correspond with the yellowish-green spektrum. Hence, it appears logic that it may be difficult for horses to distinguish yellow from green. It is absolutely necessary that further investigations correct these discrepancies. Note that, it was easier for the subjects to differ green from grey than yellow from grey. This may be caused by the reflectance of the tapetum lucidum, which reflect in a bluish-green manner.

Relating to the horses' ability to perceive red, there are very little useful observations. Yet, most of the subjects appear to perceive the red color in a way.

Literaturverzeichnis

Ahmadinejad, M., Pishka, J., Asadi, M.R., Abavisani, A., Mahdavi, A., Hasani, A.R. (2007), Color discrimination in Caspian pony, in: Journal of Veterinary Research (J.Vet.Res.), Vol. 62(4), S. 141-146.

Brooks, D. E. (2002), Equine Ophthalmology, in: American Association of Equine Practitioners Proceedings, Vol. 48, S. 300-313.

Carroll, J., Murphy, C.J., Neitz, M., Ver Hoeve, J.N., Neitz, J. (2001), Photopigment basis for dichromatic color vision in the horse, in: Journal of Vision, Vol. 1, S. 80-87.

Geisbauer, G., Griebel, U., Schmid, A., Timney, B. (2004), Brightness discrimination and neutral point testing in the horse, in: Canadian Journal of Zoology (Can. J. Zool.), Vol. 82, S.660-670.

Hall, C.A., Cassaday, H.J., Derrington, A.M. (2003), The effect of stimulus height on visual discrimination in horses, in: Journal of Animal Science (J. Anim. Sci.), Vol. 81, S. 1715-1720.

Macuda,T., Timney,B. (1999), Luminance and chromatic discrimination in the horse (Equus caballus), in: Behavioural Processes, Vol. 44, S. 301-307.

Miyoshita, Y., Nakajima, S., Imada, H. (2000), Differential Outcome Effect in the horse, in: Journal of the Experimental Analysis of Behaviour, Vol. 74(2), S. 245-253.

Murphy, J., Hall, C., Arkins, S. (2009), What Horses and Humans See: A Comparative Review, International Journal of Zoology, Vol. 2009, S. 1-14.

Murphy, J., Waldmann, T., Arkins, S. (2003); Gender differences in equine learning skills and visuo-spatial ability; in: Agricultural Research Forum, Publications, Publications 2003, Health, Welfare and Behaviour; www.agresearchforum.com/publicationsarf/2003/page056.pdf

Roth, L.S.V., Balkenius, A., Kelber, A. (2007), Colour perception in a dichromat, in: The Journal of Experimental Biology, Vol. 210, S. 2795-2800.

Roth, L.S.V., Balkenius, A., Kelber, A. (2008), The Absolute Threshold of Colour Vision in the Horse, in: PLoS ONE, Vol. 3(11), S. 1-6.

Sandmann, D., Boycott, B.B., Peichl, L. (1996), Blue-Cone Horizontal Cells in the Retinae of Horses and Other Equidae, in: The Journal of Neuroscience, Vol. 16(10), S. 3381-3396.

Saslow, C.A. (2002), Understanding the perceptual world of horses, in: Applied Animal Behaviour Science, Vol. 78, S. 209-224

Smith, S., Goldman, L. (1999), Color discrimination in horses, in: Applied Animal Behaviour Science, Vol. 62, S. 13-25

Yokohama, S., Radlwimmer, F.B. (1999) The Molecular Genetics of Red and Green Color Vision in Mammals, in: Genetics, Vol. 153, S. 919-932

Anhang:

Abbildung 2:

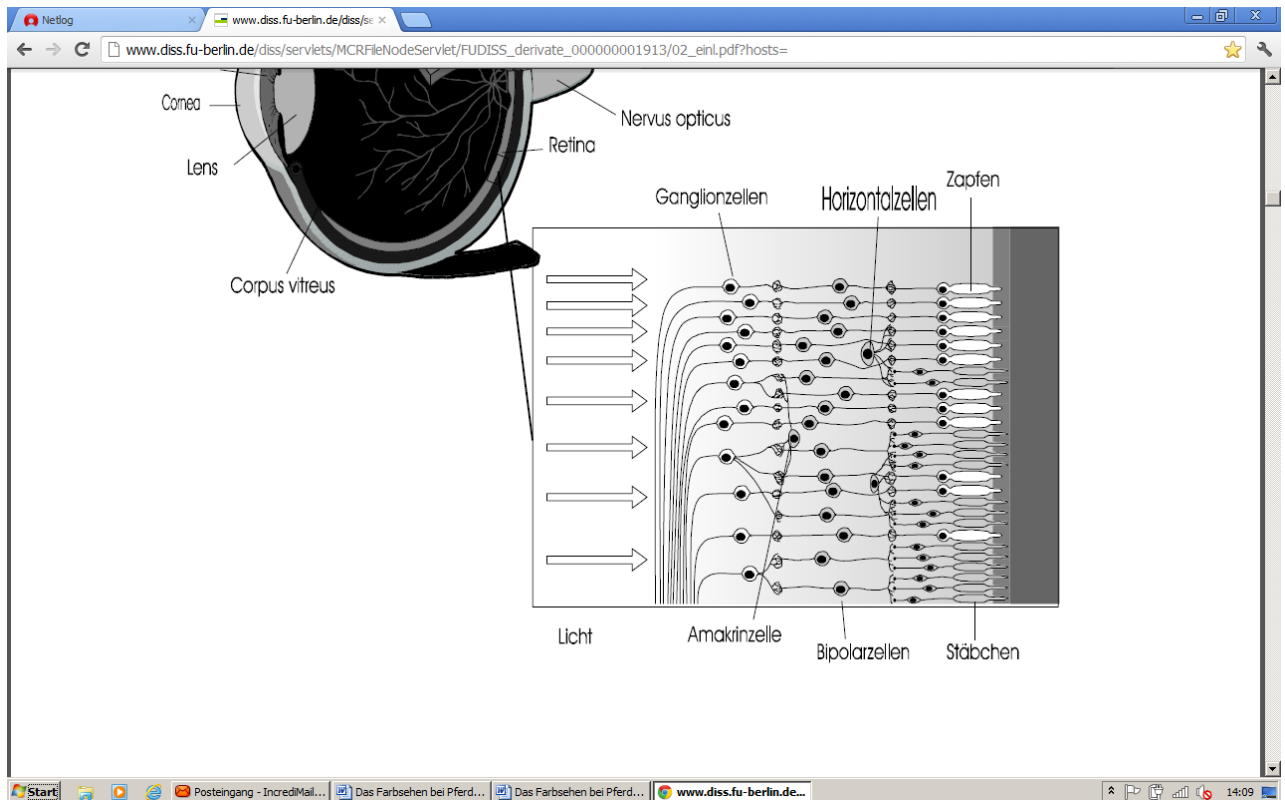


Abbildung 3:

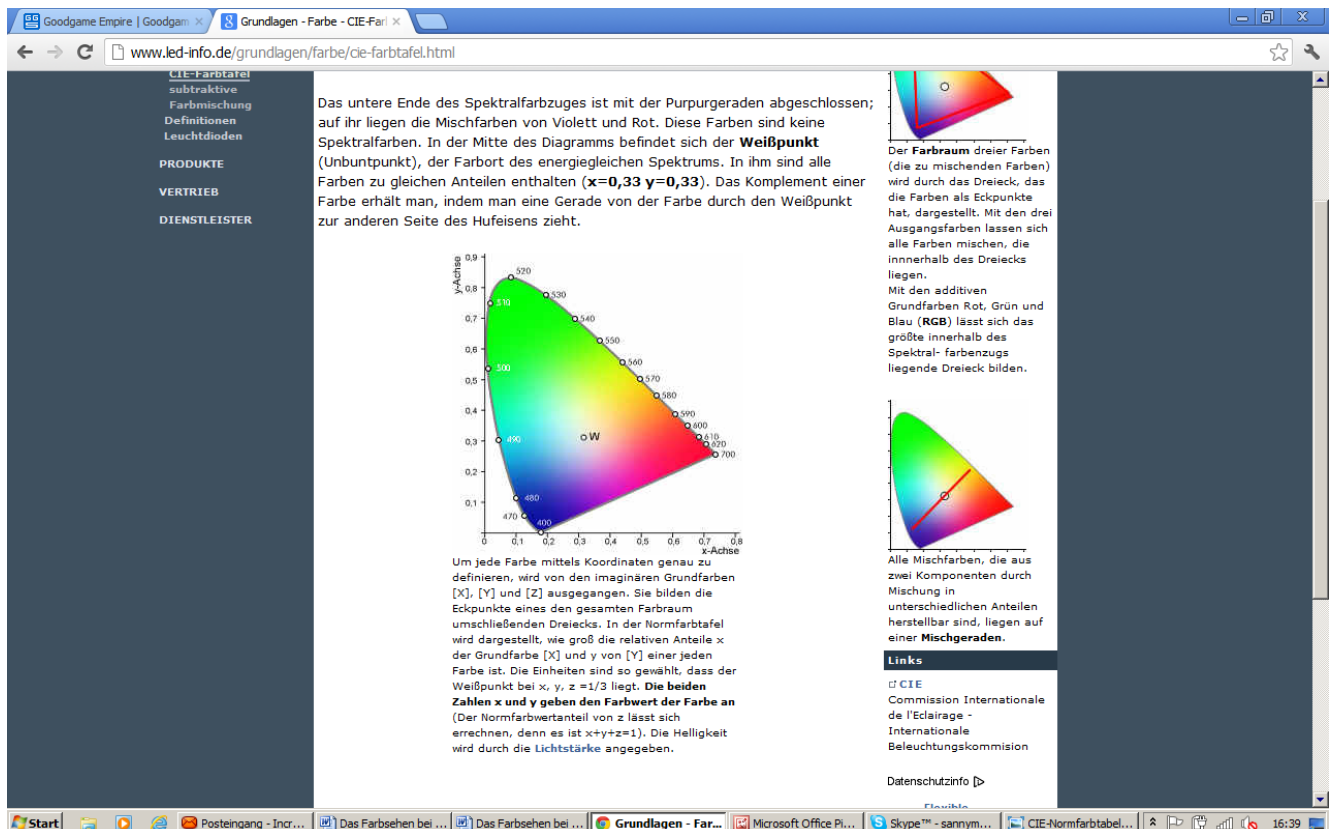


Abbildung 4:

