

wissenschaften 37: 377—78. — 1950 a, Stare lassen sich auf Himmelsrichtungen dressieren. Ebenda: 526—27. — 1952, Experiments on Bird Orientation. *Ibis* 94: 265—285. — LOWERY, G. H., 1951, A quantitative Study of the Nocturnal Migration of Birds. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 3: 361—472. — VON SAINT-PAUL, U., 1958, Neue experimentelle Ergebnisse über Fernorientierung der Tiere. *Vogelwarte* 19: 193—198. — SCHÜZ, E., 1954, Vom Vogelzug. Frankfurt/Main. — TINBERGEN, L. & J. J. ZIJLSTRA, 1953, De veldwaarnemingen: een schakel die ontbrak. Jaarbericht 1953, Vogeltrekstation Texel: 14—22. — VERHEYEN, R., 1954, Les Pinsons du Nord (*Fringilla montifringilla* L.) en Belgique. *Gerfaut* 44: 324—342. — VERWEY, J., 1954, Over het oriënteringsvermogen van vogels en zeedieren. *Ardea* 41: 271—290. — VLEUGEL, D. A., 1950, Verkeerde Trek, De Levende Natuur 53: 161—167. — 1952, Über die Bedeutung des Windes für die Orientierung ziehender Buchfinken, *Fringilla coelebs*. *Orn. Beobachter* 49: 45—53. — 1954, Waarnemingen over de nachttrek van lijsters (*Turdus*) en hun waarschijnlijke oriëntering. *Limosa* 27: 1—19. — 1954 a, De voorkeur van trekkende zich op zon en wind oriënterende Botvinken (*Fringilla coelebs* L.) voor tegenwind. *Gerfaut* 44: 259—277. — 1955, Über die Unzulänglichkeit der Visierorientierung für das Geradeausfliegen, insbesondere beim Zug des Buchfinken (*Fringilla coelebs* L.) *Ornis Fenn.* 32: 33—40. — WILLIAMSON, K., 1952, Migrational Drift in Britain in Autumn, 1951. *Scot. Nat.* 64: 1—18. — 1953, Migration into Britain from the North-West, Autumn 1952. Ebenda 65: 65—94. — 1955, Migrational Drift. *Acta XI Congr. Int. Orn.* Basel 1954: 179—186.



Farbensehen bei den Vögeln und die Zapfenölkugeln.

VALTO PEIPONEN

Einleitung. — Das Vogelauge als hochentwickeltes optisches Organ ist ein Zeugnis dafür, dass diese Tiere ein ausgezeichnetes Sehvermögen besitzen. So ist auch die Unterscheidungsfähigkeit des Auges bei ihnen etwa viermal so gross wie im menschlichen Auge. Andererseits geht das für den Vogel sichtbare Spektrum zahlreichen Beobachtungen gemäss kaum über das unsrige hinaus, weder zum Infrarot (HECHT & PIRENNE 1940) noch zum Ultraviolett hin, so dass also die dem Vogel sichtbare Welt ungefähr der des Menschen entspräche (ABELSDORFF 1907, HESS 1907, STURKIE 1954). Die Vögel sind auch imstande, verschiedene Farben zu perzipieren. In den Untersuchungen von VAN ECK (1939) vermochte die Singdrossel deutlich, Rot, Gelb, Grün und Blau voneinander zu unterscheiden, und MEYKNECHT (1941) hat nachgewiesen, dass der dämmerungsaktive Steinkauz (*Athene noctua vidalii*) ein gutes Farbenunterscheidungsvermögen besitzt, obwohl

er dieses in seinem Leben offenbar garnicht braucht. Dieser Umstand spricht dafür, dass die Farbenperzeption bei den Vögeln eine Gruppeneigenschaft ist.

Felduntersuchungen. — Meine eigenen Untersuchungen über den Farbensinn der Vögel sind im Feld durchgeführte Auswahlversuche und gründen sich auf die Reihenfolge im Wegtragen von gefärbten Kotballenattrappen (siehe PEIPONEN 1958). Andererseits ist zur Ermittlung des anatomisch-physiologischen Hintergrundes die Topographie der Ölkügelchen in der Retina vieler Vogelarten mikroskopisch untersucht worden. In diesem Zusammenhang werden *nur einige Hauptzüge* im Licht der zwei erwähnten Kriterien behandelt, und zwar bei den drei Arten Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*), Blaukehlchen (*Luscinia s. svecica*) und Schafstelze (*Motacilla flava*), die phänomenal die drei Hauptfarben, Rot, Blau und Gelb vertreten.

LACK (1939, 1953) hat nachgewiesen, dass beim Rotkehlchen die rote Brust beim aggressiven Verhalten besonders hervortritt. In dieser Form ist die Sache bis in die Lehrbücher vorgedrungen. An und für sich hat LACK nicht mit Rot, sondern mit den Brustfedern des Rotkehlchens experimentiert, die orangefarben sind. Auf diese reagiert der Vogel stark, nimmt aber keine Notiz von den gleichen Federn, wenn diese dunkelbraun (dull brown) gefärbt werden. Meine eigenen Farbenwahlversuche haben zuvörderst den Zweck gehabt, das »optimale« Rot zu finden. Und dieses »Optimalrot« ist eben das Orangerot der Brust; Hochrot ist schwächer als beispielsweise Blau. (Insgesamt 156 Zwei-Objektversuche mit drei Paaren. Das durchschnittliche Auswahl-% von Orange war 85, von Rot 46 und von Blau 59.) Auf die Ursache hierfür werden wir später zurückkommen.

Zwischen den hervortretenden Teilen des Federkleides beim Blaukehlchen-Männchen und der Farbenwahl ist ein Korrelationsverhältnis bei Tageslicht nachgewiesen worden. Auch das Blaukehlchen-Weibchen, bei dem die leuchtenden Farben fehlen, verhielt sich bei der Farbenwahl wie das Männchen (PEIPONEN 1958).

SMITH (1942, 1950) hat bei seinen Farbversuchen festgestellt, dass das Männchen der Schafstelze (*Motacilla flava flavissima*) deutlich Gelb bevorzugt; das Weibchen trug bei diesen Versuchen überhaupt keine gefärbten Kotattrappen.

Über die Ölkugeln und deren Topographie. — Nachdem Mitte des 19. Jahrhunderts die Ölkugeln in der Netzhaut der Vögel entdeckt worden waren, sind recht verschiedene Auffassungen über deren Be-

deutung vorgebracht worden (ausführliche Besprechung bei WALLS & JUDD 1933). Vorherrschend sind zwei Theorien, nämlich erstens die Filtertheorie, wonach gewisse Lichtstrahlen beim Durchtritt durch die Ölkugeln filtriert werden, sowie zweitens die Theorie vom Farbensehen, wonach die Vögel die verschiedenen Farben mit Hilfe verschiedenfarbiger Ölkugeln perzipieren.

Viele Forscher bringen die Ölkugeln mit dem Farbensinn in Zusammenhang (KRAUSE 1894, GARTEN 1907, HAHN 1916). Auch auf das Elektoretinogramm von der Netzhaut der Vögel haben sie grossen Einfluss (DONNER 1953). In der Regel gibt es viererlei Ölkugeln (WAELCHLI 1883, HAHN 1916), nämlich rote, gelbe, grüne und farblose. Die Gruppe der »grünen« ist hinsichtlich Grösse und Farbe am wenigsten homogen. Es gibt grosse, kleine und mittelgrosse von blaugrünen bis zu leuchtend grünen. Auch orangefarbene gibt es. Jede Ölkugel durchlässt zuvörderst nur eine gewisse, der eigenen Farbe entsprechende Wellenlänge, mit Ausnahme der grünlichen, die auch den kurzwelligen (blauen) Teil des Spektrums durchlässt (WAELCHLI 1881, ROAF 1929). Bei allen Vögeln hat die Retina mindestens dreierlei, nämlich rote, gelbe und grünliche Ölkugeln.

Meine eigenen Untersuchungen über die Beschaffenheit und die Verteilung der Ölkugeln in den verschiedenen Teilen der Netzhaut wurden unmittelbar nach dem Tode des Vogels mit einem apochromatischen Mikroskop durchgeführt, wobei als Lichtquelle das gestreute Sonnenlicht diente. Über die Hauptzüge der Ergebnisse sei folgendes erwähnt (Tabelle 1).

Farbe der Ölkugel	Rotkehlchen			Blaukehlchen			Schafstelze		
	R ₁	R ₂	R ₃	R ₁	R ₂	R ₃	R ₁	R ₂	R ₃
Rot	16	54	38	16	52	28	10	54	120
Gelb	14	58	32	26	62	30	18	64	146
Schmutzig Gelb	0	0	228	0	0	0	0	0	0
Grünlich bis farblos	96	158	ca. 30	100	178	292	13	70	13

Tabelle 1. Zahlenmässige Verteilung der Ölkugeln auf die verschiedenen Partien der Netzhaut. R₁ = Rand der Retina, R₂ = Zwischengebiet, R₃ = Zentrum.

Vergrösserung 800 x, 40 Quadrate.

Von früher her ist es bekannt, dass die Nachtvögel am meisten Ölkugeln der grünlichen Gruppe besitzen, und dass ihre Sehempfindlichkeit mehr auf der kurzwelligen Seite des Spektrums liegt. Wenn das Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) empfindlich auf Rot reagierte, und die Wahrnehmung von den Ölkugeln vermittelt würde, müsste es am meisten rote Ölkugeln besitzen. Das Rotkehlchen ist ja ein Dämmerungsvogel, und es hat in Wirklichkeit vorwiegend grünliche Kugeln. Aber in der Mitte der Netzhaut, im Umgebung des Sehzentrum, wo die meisten Zapfen sind, an welche die Ölkügelchen immer anschliessen, gibt es ausser den roten und gelben Ölkugeln noch neuartige, nämlich schmutzig-gelbe oder gelbgrünliche Kügelchen, welche sogar die grosse Mehrheit ausmachen. Es hat den Anschein, dass gerade diese Ölkugeln dem Rotkehlchen die Wahrnehmung von Orange vermitteln.

Bei *Luscinia suecica* (Dämmerungsvogel) sind die Farbe und die Anzahl der Ölkügelchen sehr ähnlich wie beim Rotkehlchen, also vorwiegend grünlich. Auch bei dieser Art befindet sich im Mittelteil der Netzhaut ein Gebiet, wo Kugeln der grünlichen Gruppe noch 2—3 mal so viel wie in den anderen Partien der Retina vorhanden sind. Wir wissen nun, dass die grünlichen Kügelchen auch die Wellenlängen von Blau durchlassen, und das Blau des Blaukehlchen dürfte demnach mit Hilfe dieser Kugeln perzipiert werden.

M. flava thunbergi vertritt den Typus des Tagvogels. Bei ihr herrschen die roten und gelben Kugeln vor. Auch bei dieser Art befindet sich im Zentrum der Netzhaut ein »gelbes Feld«, das schon mit dem blossen Auge als gelb auf weissem Grund zu erkennen ist, was natürlich durch die zahlreichen gelben Ölkugeln bedingt ist: Durchschnittlich kommen auf 140 gelbe Kugeln 110 rote und 10 grünliche, während in den anderen Partien der Netzhaut das Verhältnis der gelben und roten halb und halb ist, und sie auch in geringerer Zahl vorhanden sind, etwa 20—60 (Tabelle 1). Die Empfindlichkeit der Schafstelze auf Gelb wäre demgemäss ebenfalls durch die Ölkügelchen zu erklären.

Schlussfolgerung. — Die Ölkugeln im Zentrum der Netzhaut sind bei den genannten drei Arten dazu differenziert, die Wahrnehmung der artspezifischen Farben zu vermitteln; m.a.W. das Reflektionsspektrum der hervortretenden Partien des Federkleides entspricht qualitativ und quantitativ der Durchlässigkeit der Ölkugeln im Zentrum der Retina.

Versuch einer Erweiterung der Ergebnisse. — Selbstverständlich ist

schon früh an einen Zusammenhang zwischen der Färbung des Federkleides und der Farbe der Ölkugeln gedacht worden. HAHN (1916, S. 39) hat die Entwicklung der Ölkugeln bei italienischen und Wayndotter'schen Hühnerrassen untersucht und beobachtete in deren Farbenschieden kleine Unterschiede, »die bei weiterer genauerer Untersuchung sich vielleicht als konstante, möglicherweise in Korrelation mit der Körperpigmentierung stehende Rassenunterschiede nachweisen lassen«. ROCHON—DUVIGNEAUD (1929) konnte zwischen der Farbe des Federkleides und der Ölkugeln keine Beziehung wahrnehmen, mit einer »Ausnahme«, nämlich der Grüne Papagei (*Chrysotis leuallanti*), der ungewöhnlich grüne Ölkugeln hat. Da aber die Federn des Papageis kein grünes Pigment haben, hat man auf einen direkten Zusammenhang gezwweifelt. Andererseits haben auch die Federn des Blaukehlchens kein blaues Pigment, aber trotzdem besteht ein Korrelationsverhältnis zwischen Federfärbung und »Kugelfarben«. (Reflektionsspektrum der Federn wurde mit dem Beckman'schen DU Spektrophotometer gemessen.) In Frage stehen Struktur- oder Reflektionsfarben, und keine Pigmentfarben (vgl. Schlussfolgerung). Auch die gelben Kanarienvögel haben viele gelbe Kugeln, was man mit der »colour-feeding« der Samen in Zusammenhang bringen wollte (WALLS & JUDD 1933, S. 707). Auch in diesem Falle dürfte jedoch die Beziehung zum Federkleid am natürlichsten sein.

Nicht unwahrscheinlich ist es, dass — je nach Bedarf — auch andere Gebiete der Netzhaut als das Zentrum dazu differenziert sein können, die wichtigen Farben der eigenen Art zu vermitteln. So hat z.B. die Haustaube im dorsalen Teil der Netzhaut ein »rotes Feld« und im ventralen Teil ein »gelbes Feld«. Nach WALLS & JUDD (1933, S. 666) haben diese »their only obvious interpretation in terms of contrast production«: Rot gegen das Grün des Bodens und Gelb gegen den Himmel. Bei der Haustaube ist die Färbung ja weitgehend modifiziert, weshalb es schwierig ist, die Wechselbeziehung zu finden. Gemeinsam für alle Rassen sind jedoch die roten Füße, und wahrscheinlich enthält auch der Kropf eine rote Komponente. Diese werden von der Taube bei der Balz »demonstriert«, und dabei werden die von unten kommenden Lichtstrahlen in das rote Feld reflektiert. Dieser theoretische Erklärungsversuch verdiente experimentell nachgeprüft zu werden.

Das Kleid der Vögel hat »unzählige« Farbnancen, und Ölkugeln gibt es nur viererlei, die trotzdem imstande sind, das ganze sichtbare

Spektrum aufzunehmen. Wie kommt die Perzeption einer Mischfarbe zustande? Die Ölkügelchen liegen nicht alle in der gleichen Ebene, sondern oftmals in zwei oder drei Schichten (Differenz 1—7 μ). Ferner sind die Kugeln bei den verschiedenen Arten unterschiedlich auf der Netzhaut angeordnet. Selbst habe ich dreierlei Anordnung festgestellt: a) zerstreut, b) die gelben und roten Kugeln bilden »Bienenwaben« und c) die roten und gelben bilden Schnüre. Da die Kügelchen einander überschatten, führt der hindurchfallende Lichtstrahl auch andere Perzeptionen herbei, als die Farbe der Kügelchen anzeigt. Auf diese Weise mögen die Farbenperzeptionen zustande kommen, die diejenigen Arten benötigen, deren Färbung nicht den Farben der Ölkugeln entspricht.

Zusammenfassung. — Die im Feld durchgeführten Farbauswahlversuche zeigen, dass die Wahl weitgehend von der Eigenfarbe des Vogels bestimmt wird. Zur Aufklärung des anatomisch-physiologischen Bodens des Farbensehens sind die Ölkugeln der Netzhaut untersucht worden. In Tabelle 1 wird gezeigt, wie sich die Ölkügelchen bei drei Arten, dem Rothkehlchen, dem Blaukehlchen und der Schafstelze, auf die verschiedenen Teile der Retina verteilen. Bei den gleichen Arten sind auch in der Natur Farbenwahlversuche ausgeführt worden.

Die Ölkugeln sind bei den genannten Vögeln im Zentrum der Netzhaut darauf differenziert, artspezifische Farbenwahrnehmungen zu übermitteln, m.a.W. das Reflektionsspektrum der auffallenden Partien des Federkleides entspricht qualitativ und quantitativ dem Durchlässigkeitsspektrum der Ölkugeln im Zentrum der Retina.

Möglichkeiten einer Erweiterung dieser Ergebnisse auf andere Vogelarten werden erwogen.

Literatur: ABELSDORFF, G., 1907, Einige Bemerkungen über den Farbensinn der Tag- und Nachtvögel. Arch. Augenheilk. 58: 64—66. — DONNER, K. O., 1953, The spectral sensitivity of pigeon's retinal elements. J. Physiol. 122: 524—537. — VAN ECK, P. J., 1939, Farbensehen und Zapfenfunktion bei der Singdrossel, *Turdus e. ericetorum* Turton. Arch. neerl. Zool. 3: 450—499. — GARTEN, S., 1907, Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. Graefe-Saemisch. Handb. — HAHN, E., 1916, Über den Farbensinn der Tagvögel und die Zapfenölkugeln. Z. wissenschaftl. Zool. 116: 1—42. — HECHT, S. & PIRENNE, M. H., 1940, The sensibility of the nocturnal Long-eared Owl in the spectrum. J. Gen. Physiol. 23: 709—717. — HESS, C., 1907, Untersuchungen über Lichtsinn und Farbensinn bei Tagvögeln. Arch. Augenheilk. 57: 317—327. — KRAUSE, C., 1894, Die Retina. V. Die Retina der Vögel. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 11: 1—66, 69—122. — LACK,

D., 1939, The behaviour of the Robin. Pt. I—II. Proc. zool. Soc. Lond. A. 109: 169—78. — 1953, The life of the Robin. London. — MEYKNECHT, J., 1941, Farbensehen und Helligkeitsunterscheidung beim Steinkauz (*Athene noctua vidalii* A. E. Brehm). Ardea 30: 129—74. — PEIPONEN, V. A., 1958, Über das Wegtragen von künstlichen, besonders von gefärbten Kotballen beim rotsternigen Blaukehlchen, *Luscinia s. svecica*. Arch. Soc. »Vanamo» 12: 146—155. — ROAF, H. E., 1929, The absorption of light by the coloured globules of the Domestic Hen. Proc. Roy. Soc. B. 105: 371—374. — ROCHON—DUVIGNEAUD, A., 1929, La vision des oiseaux. Alauda 1: 336—345. — SMITH, S., 1942, Response to colour in birds. Nature 150: 376—377. — 1950, The Yellow Wagtail. London. — STURKIE, P. D., 1954, Avian Physiology. New York. — WAELCHLI, G., 1881, Mikrospektroskopische Untersuchungen der gefärbten Kugeln in der Retina von Vögeln. Arch. Ophtal. 27: 303—319. — 1883, Zur Topographie der gefärbten Kugeln der Vogelnetzhaute. Arch. Ophtal. 29: 205—223. — WALLS, G. L., & JUDD, H. D., 1933, The intra-ocular colour-filters of vertebrates. Brit. J. Ophtal. 33: 641—675, 705—725.

Selostus: Lintujen värien aistiminen ja verkkokalvon öljypisarat.

Kentällä suoritettut värinvalintakokeet osoittavat, että valinta kohdistuu voimakkaasti linnun omaan väriin. Värien näkemisen anatomis-fysiologisen pohjan selvillesaamiseksi on tutkittu verkkokalvon öljypisaroita. Taulukossa 1 esitetään öljypisaroiden jakaantuminen verkkokalvon eri osiin kolmella lajilla, punarinnalla, sinirinnalla ja keltavästäräkällä, joilla on tehty myös luonnossa värinvalintakokeita. Mainittujen lintujen verkkokalvon keskuksen öljypisarat ovat erilaistuneet välittämään lajispesifisiä väriaistimuksia: näyttävien höyhenten reflektiospektri vastaa verkkokalvon keskuksen öljypisaroitten valonläpäisevyyttä. Pohditaan näiden tulosten soveltamismahdollisuuksia muihinkin lintulajeihin.



Ruokki- ja riskiläyhdykskunnista Simon saaristossa.

TOIVO RÄSÄNEN

Ruokki (*Alca torda*) ja riskilä (*Cephus grylle*) ovat aikoinaan pesineet runsaslukuisina Simon ulkosaaristossa (65° 30' p.l.), Härkösten ja Leipäreitten muodostamassa jokseenkin N—S-suuntaisessa saarijonossa. Merkittävää näiden lintujen esiintymiselle on se, että riskilät pesivät ja ovat V. RÄSÄNEN ja paikallisten kalastajien ilmoituksen mukaan aina pesineet saarijonon S-päässä, Härkösisissä ja ruokit taas vastaavasti sen N-päässä, Leipäreissä. Ruokin hakeutuminen saarijonon N-päähän johtuu todennäköisesti siitä, että Leipäreitten loushikot ovat kookkaista lohkareista muodostuneet. Lohkareitten koko on keskimäärin yli metrin läpimitaltaan. Härkösten »riskilärakan»