

Farbensinn der Feuersalamanderlarven¹⁾

Von

Ichijiro HONJO

(Zoologisches Institut, Kaiserliche Universität zu Kyoto)

Mit 8 Abbildungen

(Eingegangen am 2. März, 1939)

Einleitung

Unter den Wirbeltiergruppen sind die Amphibien bzgl. des Farbensehens bisher noch kaum untersucht worden. Für einen Farbensinn gewisser Amphibien sprechen aber neben morphologischen (Zapfen) auch verschiedene physiologische Befunde.

VON HESS (1910) hat 3 Amphibienarten (*Diemictylus viridescens*, *Bufo vulgaris* und *Xenopus Müllereri*) im Spektrallicht gefüttert; aus seinen Versuchen glaubt er schliessen zu dürfen, dass sich der sichtbare Spektralbereich bei Amphibien etwa soweit wie beim Menschen erstreckt, und dass die Dunkeladaptation auch wie beim Menschen verläuft, wobei das Helligkeitsmaximum zwischen Gelbgrün und Grün liegt. ZIPSE (1935) hat nach demselben Prinzip gearbeitet und gibt an, dass auch ultraviolette Licht für Frösche und Kröten sichtbar sei. HILMSTEDT und NAGEL (1900) untersuchten die durch verschiedene Spektrallichter bewirkten Netzhautströme und fanden für das Hellauge des Frosches das Maximum der photoelektrischen Wirkung im Gelb (590 $\mu\mu$). Dieses Ergebnis wurde von PIPER (1904) bestätigt und von BROSSA und KOHLRAUSCH (1913) so erweitert, dass beim Dämmersehen die maximalen Reizwirkungen (bez. Latenz, positive Eintrittschwankung und sekundäre Erhebung) übereinstimmend zwischen 535 und 546 $\mu\mu$ fallen. Hier sieht man eine Tatsache, die durchaus dem PURKINJE'schen Phänomen für das Menschaugen entspricht. Die beiden letzteren Autoren haben weiter

1) Die vorliegende Untersuchung wurde im Zoologischen Institut der Universität München im Jahre 1936-1938 vorgenommen. Herrn Prof. Dr. v. FRISCH danke ich hier herzlichst für die Anregung zu dieser Studie und die Überlassung eines Arbeitsplatzes sowie Materials, insbesondere auch für seine beständige Anleitung. Herrn Dr. KAHMANN bin ich zu vielem Dank für seine freundliche Hilfe und steten Ratschläge verpflichtet.

die „Farbenempfindlichkeit“ der Froschnetzhaut erörtert, und zwar auf Grund der Tatsache, dass jede je nach den einzelnen Spektrallichtern typische Kurvenform des Elektroretinogramms durch Intensitätsveränderung nicht auszugleichen ist. Nach KOHLRAUSCH (1918) werden die Kurvenformunterschiede ganz gering, wenn sich die Netzhaut unter den Bedingungen des Dämmersehens befindet.

Solche Versuche führten schon zu der Vermutung, dass die Amphibien, wenigstens die Anuren einen Farbensinn haben, welcher in verschiedenen Punkten—futtersichtbarer Spektralbereich, PURKINJE'sches Phänomen, je nach dem Farbenlicht qualitativ verschiedener Netzhautstrom usw.—demjenigen des Menschen nahesteht. Was aber die Untersuchung des Farbensinnes durch die Dressurmethode anbetrifft, so gibt es meines Wissens nur 2 Arbeiten (SCHÜTZLER, 1933 und DIEBSCHLAG, 1935), die mir beide nicht ganz lückenlos erscheinen, um einen Farbensinn schon entscheidend nachzuweisen. Mit den Erdkröten hat SCHÜTZLER 2 Reihen von Farbendressuren durchgeführt: Beim Sukzessivverfahren werden den Kröten ein positives und ein negatives Farbenstäbchen—beides dünne Pappstreifen von 22×1.8 cm, worauf HERING'sche Farben- od. Graupapiere aufgezogen und erbsengrosse Rindfleischstücke angeklebt sind—nacheinander gezeigt; die Kröte bekommt einen elektrischen Schlag, wenn sie von der negativen Farbe frisst. Gemessen wird dabei die Reaktionszeit (d. h. die Zeit, die zwischen dem Erblicken des Futters und dem Fressen liegt), welche bei der negativen Farbe grösser als bei der positiven werden soll. Bei dieser Dressurreihe war jedoch kein „reiner“ Versuch eingeschaltet, welcher aber als Beweis dafür, dass die Kröten wirklich auf Farben dressiert sind, erforderlich gewesen wäre.

Beim Simultanverfahren werden nun den Kröten zwei Farben nebeneinander angeboten; zur Dressur wird die Gewohnheit der Kröten benutzt, sich nach dunklen Stellen zu begeben. Die Kröte hat die Wahl zwischen zwei Eingängen, die in ein dunkles Feld führen und durch je zwei verschiedenfarbige Tafeln (6.7×6.7 cm) voneinander zu unterscheiden sind. Kommt die Kröte näher an einen negativen Eingang, so wird sie durch einen leichten Schlag mit einem Stäbchen bestraft. Bei Anwendung dieser Methode kann man aber fragen: Ist es geeignet, gerade für Farbendressur eine Gewohnheit des Tieres zugrunde zu legen, die offenbar durch den Helligkeitssinn gesteuert wird? In diesem Zusammenhang erscheint mir der Umstand bedenklich, dass SCHÜTZLER viele Dressuren auf dunklere (+) gegen hellere Farben (—) mit Erfolg gemacht hat, während eine Dressur auf hellere (z. B. Gelb) gegen dunklere (z. B. Blau) nicht angegeben ist (s. unten). Sein Ergebnis lautet: Die Kröte sieht Rot, Gelb und Blau als Farben, während sie Grün und Grau gleicher Helligkeit verwechselt, also grünblind ist.

In der Arbeit, die hauptsächlich der Untersuchung der Grosshirnfunktion gewidmet ist, hat DIEBSCHLAG Molche und Frösche auf Farben zu dressieren versucht. Nach der Näpfchenmethode von v. FRISCH wurden Molche (*Triton cristatus* und *T. alpestris*) auf Rot und Blau dressiert. In den ersten Tagen wurde das Tier nur mit der Dressurfarbe zweimal pro Tag gefüttert,

nach 3-4 Tagen wurden dem Tier 3-8 Gegenfarben (Gelb, Grün und 9 HERING'sche Graustufen) neben der Dressurfarbe gezeigt (zweimalige Fütterung an jedem zweiten Tag). Mit der Dressur sank die Anzahl der Fehlreaktionen ab. Etwa nach 30 Tagen war die Dressur fest, deren Effekt noch 14 Tage erhalten blieb. „Nach weiteren 3 Wochen war die Assoziation völlig abgebaut, konnte aber nach 3 Versuchstagen schon wieder in voller Stärke erzeugt werden,.....“ Danach müsste man also wohl ein gutes stabiles Farbenassoziationsvermögen der Molche anerkennen, obwohl das Wesen ihres Farbensinnes natürlich noch nicht völlig gedeutet ist.

DIEBSCHLAG hat dann seine Farbendressur an Fröschen mit einer Methode versucht, welche im Prinzip mit dem Simultanverfahren von SCHÜTZLER identisch ist; es werden nämlich den Fröschen 2 mit Farben gekennzeichnete dunkle Wahlkästen vorgelegt, auf deren einen sie nach ihrer dunkelbevorzugenden Eigenschaft zustreben und je nach dem Fall durch elektrischen Reiz bestraft werden. Während der Dressur wurde aber festgestellt, dass die Seitentendenz des Tieres ein grosses Hindernis für die Farbendressur bildet. Nachdem die Seitentendenz durch Anwendung von 5 Wahlkästen möglichst ausgeschaltet worden war, kam nun die zweite Schwierigkeit, d. h. die Dunkeltendenz, die durch Dressur nicht zu überwinden war. So ist es DIEBSCHLAG schliesslich nicht gelungen, Frösche auf Farben zu dressieren. Er sagt: „Die Farbe spielt für die Orientierung anscheinend nur eine geringe Rolle, während ein Hinstreben zum Dunkeln (Dunkeltendenz) von grosser Bedeutung ist.“

Die vorliegende Untersuchung hat zum Ziel nicht nur die Prüfung des Farbensehens bei Amphibien, sondern auch das Verhalten der Netzhautelemente beim Übergang vom Tagessehen zum Dämmerungssehen. Hinsichtlich des Farbensinnes gelangten zuerst die Larven von *Amblystoma mexicanum* (Axolotl) zur Untersuchung, welche sich aber bald infolge einer allgemeinen Dunkeltendenz als ungeeignet erwiesen. Die Untersuchung wurde dann ausgedehnt auf die Larven von *Salamandra maculosa* (Feuersalamander), an denen auch retinomotorische Beobachtungen ausgeführt wurden. Auch hier stellten sich Schwierigkeiten wie individuelle Seitentendenz oder allgemeine Dunkeltendenz in den Weg, konnten aber im Laufe der Dressur mehr oder weniger behoben werden.

Trotz des geringen Erfolges der Dressur beim Axolotl möchte ich kurz auf die diesbezüglichen Versuche eingehen.

Farbendressur an Axolotl

Die Schwierigkeit der Farbendressur an Axolotl ersieht man schon aus einem Vorversuch, bei dem das Tier mit dem gefärbten Fleisch gefüttert und dadurch auf Farben dressiert wird (s. v. FRISCH, 1913). Je 3 Individuen wurden Gelb- (Safran) oder Rot- (Lithiumcarmin) Fleischstücke mit Futterstäbchen gegeben und zwar 10 mal pro Tag. Nach 10 Tagen wurde nun dem Tier neben Gelb- bzw. Rot-Fleisch ein Blau-Fleischstück angeboten, das durch Zuckerfarbe gefärbt und mit 5% Essigsäure vergällt worden war.

Merkwürdigerweise schossen alle 6 Tiere fast ausschliesslich auf Blau los, obwohl sie dann das vergällte Fleisch immer wieder ausspucken mussten.

Nach diesem Vorversuch erschien es mir erforderlich, die Farbendressur unter noch besseren Bedingungen durchzuführen. Aus vielen Tieren wurden nun 4 gut fressende Individuen ausgewählt und in ein helles Warmhaus gebracht, um die Fresstätigkeit des Tieres zu erhöhen, damit man häufiger dressieren konnte (Wassertemp. 17-23°C). Das Tier wurde mit einem Glasstab so gelockt, dass es sich mit dem Rücken gegen die Fensterseite des Aquariums orientierte. Dem Tier gerade gegenüber wurden dann 2 Farben- bzw. Grauplättchen¹⁾ nebeneinander langsam ins Wasser hineingehängt. Ohne vorheriges Verfahren reagierte das Tier gut auf eines der beiden sich bewegenden Plättchen. Wenn das Tier an das Plättchen mit der Dressurfarbe kam, bekam es das darauf gelegte Fleisch, während man die Schnauze des Tieres von oben her mit dem Plättchen schlug, wenn es an die Gegenfarbe herankam. Jeden Tag wurde das Tier soweit gefüttert, bis es ganz satt wurde und nicht mehr auf das Locken des Glasstabs reagierte.

Die Ergebnisse sind folgendes: 2 Tiere (Tier Nr. 3 u. 6), die auf Blau 13 gegen Gelb 4 dressiert sind, bevorzugten von vornherein Blau vor Gelb. Tier Nr. 6 reagierte z. B. schon 36 mal auf Blau bei den ersten 50 Versuchen. Mit der Dressur nahm aber die Anzahl der positiven Reaktionen noch weiter zu, bis die Fehler etwa nach einem Monat auf 6% herabgesetzt waren. Wenn nun dem Tier statt Gelb eine Reihe der Graustufen angeboten wurden, so sieht man, wie Tabelle 1 zeigt, dass das Blau nicht qualitativ erkannt wurde. Tier Nr. 3 verwechselte ebenfalls Blau mit dunklen Grau (30, 24), während es Blau scharf vor Gelb sowie Grau 3 vorzog.

Tabelle 1.

Versuche mit Tier Nr. 6; Blau 13 (+), Gelb 4 (-).

| Graunummer ²⁾ | | 30 | 24 | 9 | 4 | 2 | 1 |
|--|------|----|----|----|----|----|----|
| In je 20 reinen Versuchen reagiert das Tier auf: | Blau | 8 | 9 | 12 | 13 | 20 | 19 |
| | Grau | 12 | 11 | 8 | 7 | 0 | 1 |

Gelb-Blau-Dressur mit 2 Individuen (Tier Nr. 11 u. 12) ist dagegen ganz erfolglos geblieben. Trotz der Bestrafung reagierte das Tier immer wieder auf Blau; die Fehler betragen je 58% (Nr. 11) und 54% (Nr. 12); die ganze Dressurzeit hindurch (45 u. 54 Tage) erhielt sich dies Niveau mit leichten Schwankungen. Somit ist es klar, dass das Tier eine durch Dressur schwierige

1) Farbenplättchen wurden wie folgt hergestellt: An einem Metallplättchen (2×2 cm.) befestigt man einen 24 cm langen Draht, der 2 cm vom Plättchen entfernt um 30° gebogen ist, damit eine Seite des Plättchens schräg nach oben gerichtet und genug hell beleuchtet wird. In der Mitte dieser Seite hat jedes Plättchen eine kurze stumpfe Nadel, worauf das Fleisch seinen Platz findet. Auf beide Seiten des Plättchens werden HERING'sches Gelb Nr. 4, Blau Nr. 13 oder Grauwerte der Grau-Serie aufgeklebt. Das Plättchen wird dann in heisses Weissparaffin eingetaucht.

2) Grau 30: Schwarz, Grau 1: Weiss.

überwindbare Tendenz hat, das verwendete Blau 13 gegenüber Gelb 4 vorzuziehen. Dass das Tier aber keine absolute Abneigung gegen Gelb hat, wurde wie folgt nachgewiesen: Nach dem Misserfolg der Gelb-Blau-Dressur wurde Tier Nr. 11 nun auf Gelb 4 gegen Grau 1 umdressiert. Diesmal zeigte das Tier schon von Anfang an eine schwache Gelb-Neigung; bei den ersten 50 Versuchen reagierte es 29 mal auf Gelb. Die Dressurkurve stieg ziemlich rasch auf; etwa nach 10 Tagen waren die Fehler auf 12% herabgesetzt und fixiert. Wenn nun dem Tier neben Gelb eine Reihe der Graustufen angeboten wurde, so sah man wieder, dass das Tier nicht auf das Gelb als Farbe dressiert war, sondern dass es noch das dunkle Grau vor Gelb bevorzugt (s. Tabelle 2).

Tabelle 2.
Versuche mit Tier Nr. 11; Gelb 4 (+), Grau 1 (-).

| Graunummer | | 30 | 24 | 16 | 9 | 4 | 2 | 1 |
|--|------|----|----|----|----|----|----|----|
| In je 20 reinen Versuchen reagiert das Tier auf: | Gelb | 5 | 4 | 3 | 5 | 6 | 12 | 16 |
| | Grau | 15 | 16 | 17 | 15 | 14 | 8 | 4 |

Diese Ergebnisse machen die Auffassung wahrscheinlich, dass Axolotl eine allgemeine Dunkeltendenz haben, die zwar durch Dressur gefördert, aber nur schwer gänzlich beseitigt werden kann. Solange aber diese Tendenz nicht ganz überwunden wird, ist man überhaupt nicht in der Lage, den Farbensinn zu prüfen. Wie schwer jedoch die Dunkeltendenz zu überwinden ist, zeigt uns neben der Gelb-Blau-Dressur noch eine Weiss-Schwarz-Dressur mit 2 Tieren (Tier Nr. 3 u. 12), welche auf Grau 1 gegen Grau 30 dressiert waren. Das Tier verhielt sich zuerst, als ob ihm nur ein Schwarzplättchen angeboten wäre. Mit der Dressur nimmt die Fehleranzahl zwar etwas ab, sistiert aber bald auf der Höhe von etwa 50% (Nr. 12) oder sogar 70% (Nr. 3).

Also, wie Frösche und Kröten, haben Axolotl auch eine Tendenz, zum Dunkeln hinzustreben oder dunklere Köder gegenüber helleren vorzuziehen, die durch meine Doppeldressur mit Fütterung und Bestrafung nicht zu überwinden war (SCHÜTZLER 1933, DIEBSCHLAG 1935).

Farbendressur an Feuersalamanderlarven

Material.

Die Salamanderlarven, die als Material Verwendung fanden, wurden gleich nach der Geburt in ein grosses mit Algen bedecktes Aquarium gebracht und unter fliessendem Wasser mit Tubifex gefüttert. Die Versuchstiere wurden dann einzeln in Aquarien von 20 cm Durchmesser gehalten. Die Fresslust der Larven steigt im allgemeinen, natürlich auch in Abhängigkeit von der Wassertemperatur, mit der Entwicklung langsam an, um kurz vor der Metamorphose wieder rasch abzusinken. Nach der ersten Häutung der Metamorphose hat die Larve selten Appetit, soweit sie bis dahin mässig gefüttert worden ist. Jedenfalls wurde sie dann nicht mehr zum Versuch verwendet.

Methodik.

Die Fütterungs- bzw. Dressur-Plättchen wurden auf ähnliche Weise wie bei Axolotl hergestellt: an der rechtwinklig gebogenen Spitze eines Drahtes (Länge 24 cm) wird ein Farben- oder Graupapier so aufgeklebt, dass man beiderseits ein 1.5×1.5 cm Farben- bzw. Grauplättchen, und zwar auf einer Seite die Spitze genau in der Mitte des Plättchens sieht. Das Plättchen wird dann kurz in heisses Weissparaffin eingetaucht und mit einer raschen Handbewegung geschwungen, um es mit einer möglichst gleichmässigen dünnen Paraffinschicht zu überziehen. Der Draht wird dabei etwa soweit paraffiniert, als wie es sich um dessen im Wasser stehenden Teil handelt.

Für die Farbenplättchen wurden HERING'sche Papiere Rot 1 usw. benutzt (s. v. FRISCH, 1914, Tafel 5). Durch Paraffinierung werden die Farben sämtlich dunkler, sind aber noch leuchtend genug für unsere Augen, mit Ausnahme von Blau 12 bis 14, welche etwas weniger auffallend geworden sind. Durch Paraffinierung bekommen auch gewisse Farben (Rot und vor allem Grün) mehr oder weniger gelbliche Töne, so wird z. B. Grün 8 ein typisches Gelbgrün. Beim ins Wasser Halten verblassen einige Farben (Rot 2, Grün 8, Purpur 15 usw.) ziemlich rasch, sodass man sie wenigstens einmal jeden Tag neu herstellen muss. Als Graupapiere wurden zuerst verwendet: Grau Nr. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 12, 16, 22, 26 und 30 der HERING'schen Graustufe. Wie HERTER (1933) und HÖRMANN (1935) schon angedeutet haben, ist der Helligkeitsunterschied der HERING'schen Graustufen zu grob auf der hellen, und zu fein auf der dunklen Seite. Ausserdem werden Graupapiere durch Paraffinierung ebenfalls alle dunkler, sodass Nr. 7-30 auch für unsere Augen schwer zu unterscheiden sind. Später wurde deshalb eine Reihe der Graustufen aus photographischen Kopierpapieren (LEONAR, hart weiss halbmatt) selbst hergestellt. Zahlreiche Kopierpapiere wurden mit einem diffusen Licht (27 Lux) verschieden lange (0-30 Sek.) belichtet und voll entwickelt. Unter den so hergestellten Graupapieren wurden nun 10 Stufen von Weiss bis Schwarz möglichst gleichmässig ausgewählt.¹⁾ Beim Ersatz der Graustufen wurden wieder zahlreiche Kopierpapiere verschieden lange belichtet und entwickelt, unter denen nur diejenigen, die für meine Augen gleich hell wie die Originalstufen erschienen, zum Gebrauch ausgewählt wurden. Durch Paraffinierung ändert sich kaum die Helligkeit des Kopierpapiers; der gelbliche Ton, der beim Pigmentpapier nicht zu vermeiden ist, entsteht auch nicht. Nur unangenehm bei Kopierpapieren ist, dass weisse Paraffinflecke oder andere bemerkbare Veränderungen des Plättchens leichter entstehen, sodass man sie öfters neu herstellen muss.

Die Farbendressur wurde in einem grossen hellen Aquarium-Zimmer unter Vermeidung des direkten Sonnenlichtes durchgeführt. Kleine Larven sind meistens nicht leicht an das Futterplättchen heranzubringen. Wird das Plättchen gleich vor das Tier gebracht und leise hin und her bewegt, so kümmert es sich entweder darum gar nicht oder schwimmt im Aquarium

1) Diese Graustufen werden zukünftig mit römischen Ziffern I (Weiss)–X (Schwarz) bezeichnet.

unruhig herum. Am Anfang muss man also das Plättchen mit einem an dessen Spitze aufgespiessten Tubifex im Aquarium liegen lassen und die Larven durch Bewegung vom Tubifex zu dem Plättchen hinlocken. Nach einigen Tagen kann man dann schon die Larven mit den an der Spitze des Plättchens angebrachten Fleischstücken füttern. Grössere Larven sind dagegen leichter an das Plättchen zu gewöhnen.

Zu Beginn der eigentlichen Dressur muss das Tier so orientiert werden, dass ihm ein Dressur- und ein Gegenplättchen unter gleichen Bedingungen angeboten werden kann. Sitzt das Tier z. B. an der Aquariumwand, so wird es durch einen Glasstab weggelockt und bis zu einem geeigneten Ort geführt, alsdann wird der Glasstab plötzlich und zwar senkrecht heraufgezogen. Darauf nimmt das Tier lange eine Ruhestellung mit hochgehobenem Kopf und gespreizten Vorderbeinen ein. Nun werden dem Tier gerade gegenüber in der Entfernung von 5-6 cm 2 Plättchen—1.5 cm voneinander entfernt, an einer grauen Klemme mit ebenfalls grauen Kartonstücken befestigt—langsam senkrecht, nötigenfalls etwas schräg von oben, hineingetaucht. Wenn das Tier darauf nicht gleich reagiert, wie es beim Anfang der Dressur oft der Fall ist, so bewegt man entweder die Klemme langsam auf und ab oder erregt mit dem Glasstab von neuem die Aufmerksamkeit des Tieres. Kommt das Tier an das Dressurplättchen, so bekommt es das auf dessen Spitze befestigte Fleischstück; wenn das Tier an das Gegenplättchen herankommt, wird es durch das Plättchen leicht zurückgeschlagen. Falls das Tier nur seine Kopfstellung verändert oder an einem Plättchen vorbeigeht, so wird dies nicht als Reaktion betrachtet; das Tier wird dann wieder mit dem Glasstab geführt usw., bis es ganz deutlich an eines von beiden Plättchen herankommt. 2 Plättchen werden rechts und links häufig und unregelmässig gewechselt und nicht über 3 mal in derselben Anordnung angeboten—mit der Ausnahme eines Sonderfalles, wo eine Rechts- bzw. Links-Tendenz des Tieres korrigiert werden musste.

Es ist nicht anzunehmen, dass das Tier sich bei der Dressur mit seinem Geruchsinn orientiert. Bei einer Reihe von „reinen“ Versuchen wurden aber trotzdem nur solche Plättchen gebraucht, die noch nie mit Fleisch in Berührung gekommen oder sonstwie verunreinigt waren.

1. Schwierigkeit der Farbdressur; die Dunkeltendenz.

Zur ersten Reihe der Farbdressur dienten als Materialien meistens kleine neugeborene Larven, deren längere Fressdauer bis zur Metamorphose ausgenutzt werden sollte. Gemäss der Fressfähigkeit wurde das Tier 5-20 mal pro Tag, und zwar nur am Vormittag dressiert. Weitere Erhöhung der Dressur- bzw. Fütterungsanzahl wurde in dem Gedanken vermieden, dass Übersättigung auf das Lernvermögen des Tieres schlecht einwirken könne. Benutzt wurden als Dressurfarbe Rot 1, Gelb 4 und Blau 13, als Gegenfarbe neben den obengenannten Farben noch Grün 8 und eine Reihe der HERING'schen Graustufen (s. oben).

Es sind insgesamt 23 Individuen dressiert worden, ohne dass jedoch der

geringste Erfolg erzielt werden konnte. Bei 5 Individuen war die Dressur auf Blau bzw. Rot gegen Gelb bzw. Grün erfolgreich; die „Dressurkurve“ zeigt manchmal einen typischen Aufstieg, das Tier wird gewissermassen soweit „dressiert“, dass es schon lebhaft auf die Dressurfarbe losschiesst, auch wenn das Plättchen noch nicht die Wasseroberfläche erreicht hat. Wenn man aber statt der Gegenfarbe ein dunkles Grau (Nr. 7-30) anbietet, so muss man den Misserfolg der Farbendressur anerkennen, da das Tier Blau bzw. Rot mit Grau verwechselt. Bei 2 anderen Individuen wurde eine Rot-Grau(Nr. 16 u. 30)-Dressur bis zur Metamorphose durchgeführt, die aber ohne Erfolg blieb. Bei 9 weiteren Individuen waren Rot-Blau-, Gelb-Grün-, Gelb-Blau- und Gelb-Rot-Dressuren ebenfalls erfolglos. Bei den letzten 2 Dressuren wurde sogar oft bemerkt, dass die Fehleranzahl mit der Dressur zunahm. Dressiert wurden weiter 2 Individuen je auf Gelb und Rot gegen die ganze Grau-Serie, die in ganz unregelmässiger Reihe angeboten wurde. Bis zur Metamorphose hatte das Tier aber nicht gelernt, Gelb bzw. Rot von allen Graustufen zu unterscheiden. Die während der ganzen Dressurzeit erhaltenen Daten in Bezug auf das Reaktionsverhältnis zur Farbe (mit Futter) und Grau sind in Tabelle 3 und 4 zusammengestellt.

Tabelle 3.

Versuche mit Tier Nr. 14; Gelb 4 (+) gegen Grau-Serie (-).

| Graunummer | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 7 | 9 | 12 | 16 | 22 | 26 | 30 |
|------------------------|------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Das Tier reagiert auf: | Gelb | 18 | 14 | 10 | 7 | 5 | 1 | 2 | 1 | 2 | 3 | 4 | 4 |
| | Grau | 3 | 7 | 11 | 14 | 15 | 20 | 19 | 20 | 18 | 18 | 17 | 17 |

Tabelle 4.

Versuche mit Tier Nr. 22; Rot 1 (+) gegen Grau-Serie (-).

| Graunummer | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 7 | 9 | 12 | 16 | 22 | 26 | 30 |
|------------------------|------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| Das Tier reagiert auf: | Rot | 21 | 22 | 22 | 20 | 21 | 17 | 13 | 16 | 11 | 11 | 11 | 11 |
| | Grau | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 6 | 9 | 7 | 12 | 12 | 10 | 11 |

Diese Ergebnisse deuten offenbar darauf hin, dass auch für die Orientierung der Feuersalamanderlarve, wie bei Axolotl, die Dunkeltendenz eine grosse Rolle spielt. Es sind aber einige Unterschiede gegenüber dem Axolotl zu bemerken: Erstens ist die Dunkeltendenz bei Feuersalamandern nicht vom Anfang der Dressur an auffallend, sondern in den ersten Tagen reagierte das Tier auf hellere sowie dunklere Farbe oftmals in nahezu gleicher Frequenz. Während die Fehlerzahl bei Hell-Dunkel-Dressur darauf keineswegs verminderte, sondern sogar grösser wurde, nahm diejenige bei Dunkel-Hell-Dressur in solchem Masse ab, dass man dieselbe als eine richtige Dressur ansehen kann. Zweitens wurde bei weiterentwickelten grossen Larven oftmals beobachtet, dass das Tier sich gegen Ende eines Tages mit zunehmender Satttheit ruhiger verhält und sogar auf hellere Farben reagiert, während es sich am nächsten Morgen wieder fieberhaft auf dunklere Farben

stürzt. Es liegt also nahe, bei den bisherigen Dressuren anzunehmen, dass *die Larven zu futtergierig waren und deshalb ihrer Dunkeltendenz folgten*. Diese Ansicht wurde durch einen weiteren Dressurversuch noch wahrscheinlicher gemacht:

Tier Nr. 20 wurde einen Monat lang nur mit Gelbplättchen gefüttert (im Durchschnitt 6 mal pro Tag). Als das Tier nahe der Metamorphose stand, wurden ihm nun Gelb 4 (mit Futter) und Grau 30 angeboten. Erwartungsgemäss reagierte es ausschliesslich auf Grau; bei den ersten 10 Versuchen kam das Tier nur einmal an Gelb heran und bekam dann das Futter. Das Tier zeigte also eine starke Dunkeltendenz. Ohne Bestrafung wurden wiederholt 2 Plättchen angeboten; das Tier wurde nur dann reichlich gefüttert, wenn es zufällig auf Gelb reagierte. Am 2. Tag war die Dunkeltendenz noch hervorragend, am 3. Tag schon ziemlich geschwächt und am 4. u. 5. Tag reagierte das Tier bereits 90% auf Gelb (mit u. ohne Futter), die Dunkeltendenz war also ausgelöscht. Wegen der Metamorphose war es nicht mehr möglich, neben Gelb andere Graustufen zu zeigen. Jedenfalls wurde aber die Möglichkeit erkannt, die Dunkeltendenz bei gewissen Individuen durch häufige und reichliche Fütterung bzw. Dressur zu überwinden und damit endgültig die Farbdressur mit Erfolg durchzuführen. Es ist wohl möglich, dass die Dunkeltendenz durch verschiedene äussere und innere Faktoren beeinflusst wird. Dass diese Tendenz aber durch das ganze Larvenstadium, vor allem vom Grade der Sättigung des Tiers abhängt, liess sich folgendermassen nachweisen.

6 etwa gleich alte Larven wurden daran gewöhnt, Futter von einem Grauplättchen mittlerer Helligkeit (Grau V)¹⁾ abzunehmen. Dann wurden 3 Tiere in futtergierigem, 3 in weitgehend gesättigtem Zustand gehalten. Das Spontanverhalten beider Gruppen wurde mit folgenden Grau- bzw. Farbpapierkombinationen geprüft: Grau I u. X, II u. IX, III u. VIII, IV u. VII, V u. VI; ferner Gelb 4 u. Rot 1, Gelb 4 u. Blau 13, Blau 13 u. Rot 1. Während der 15 zu jeder Kombination gehörenden Versuche wurde nicht gefüttert. Jede Gruppe wurde sowohl im hungrigen, als auch im satten Zustand untersucht. Die erhaltenen Daten zeigt Tabelle 5.

Tabelle 5.

Verhältnis der spontanen Reaktionen von je 3 Individuen auf verschiedene Kombinationen von Grau oder Farben im Mittel.

| Tier Nr. 97, 99, 101 | | | | Tier Nr. 98, 100, 102 | | | |
|-------------------------|----|---------------------------|----|---------------------------|----|-------------------------|----|
| 1. in hungrigem Zustand | | 2. in gesättigtem Zustand | | 1. in gesättigtem Zustand | | 2. in hungrigem Zustand | |
| I | X | I | X | I | X | I | X |
| 11 | 89 | 47 | 53 | 47 | 53 | 4 | 96 |
| II | IX | II | IX | II | IX | II | IX |
| 11 | 89 | 53 | 47 | 42 | 58 | 7 | 93 |

1) Bei den mit römischen Ziffern bezeichneten Grauwerten handelt es sich um die selbst angefertigte Photopapier-Serie.

| | | | | | | | |
|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|
| III | VIII | III | VIII | III | VIII | III | VIII |
| 16 | 84 | 51 | 49 | 47 | 53 | 4 | 96 |
| IV | VII | IV | VII | IV | VII | IV | VII |
| 29 | 71 | 44 | 56 | 51 | 49 | 18 | 82 |
| V | VI | V | VI | V | VI | V | VI |
| 42 | 58 | 40 | 60 | 47 | 53 | 38 | 62 |
| G1 | R | G1 | R | G1 | R | G1 | R |
| 36 | 64 | 60 | 40 | 40 | 60 | 16 | 84 |
| G1 | B | G1 | B | G1 | B | G1 | B |
| 31 | 69 | 73 | 27 | 51 | 49 | 9 | 91 |
| B | R | B | R | B | R | B | R |
| 40 | 60 | 40 | 60 | 51 | 49 | 38 | 62 |

2. Nachweis des Farbensehens.

Die Versuchstiere für diesen Untersuchungsteil waren durchweg ältere Stadien (über 4.5 cm Körperlänge). Der Dressurvorgang verlief so, dass ein hungriges Tier 5-10 mal reichlich an der Dressurfarbe gefüttert wurde, worauf dann die Dressur mit einer Gegenfarbe begann. Bei einer Reaktion auf die Dressurfarbe wurde das Individuum mit einem gleich hinter das reine Dressurplättchen gebrachten Futterplättchen gefüttert, im anderen Fall ganz leicht bestraft. Da die Individuen von vornherein reichlich gefüttert wurden, um die Dunkeltendenz auszulöschen, konnte eine grössere Zahl von Dressuren nur bei Verwendung minimaler Futterbröckchen gewährleistet werden. So konnte man immerhin 20-30 Versuche täglich ausführen.

Der Nachteil dieser Dressurmethode ist, dass man bei jedem Individuum jeweils sehr viel Zeit braucht; im Sommer wie im Winter kann man höchstens 3 Individuen zugleich dressieren. Ausserdem fördert die reichliche Fütterung offenbar die Entwicklung und damit die Metamorphose der Larven, was besonders unangenehm ist, indem man mit demselben Individuum nicht so viele verschiedene Versuche nacheinander anstellen kann. Denkbar wäre, dass die Tiere durch so viele sich wiederholende Dressuren schliesslich ermüdet werden. Tatsächlich reagiert das Tier jedoch oft unermüdetlich auf die Dressurfarbe—soweit es ein gut dressiertes Tier ist—, auch

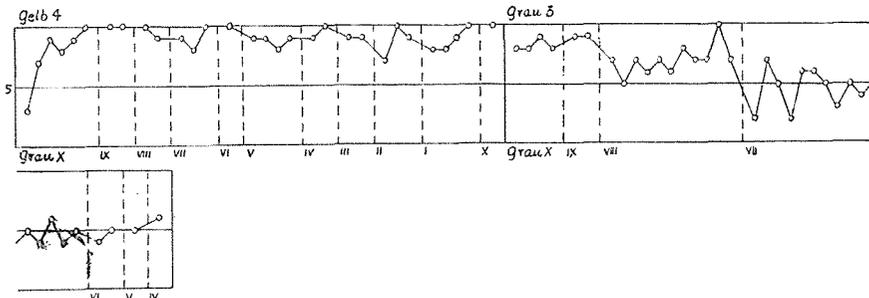


Abb. 1. Dressurkurve des Tieres Nr. 47. Ordinate: Anzahl der Reaktionen auf Dressurfarbe bei je 10 Versuchen. Dressur- und Gegenfarbe sind jeweils oben und unten am Rande angegeben.

wenn es kein Futter mehr aufnehmen will; schlechter Einfluss der Satttheit auf die Dressur wurde also niemals beobachtet.

Als ein Beispiel solcher erfolgreichen Farbendressur sei zuerst ein Ergebnis der Gelb-Dressur mit Tier Nr. 47¹⁾ etwas näher besprochen (Abb. 1): Das Tier wurde 5 mal mit Gelb 4 gefüttert; alsdann wurden dem Tier Gelb und Grau X angeboten, um etwaiger Dunkeltendenz entgegenzuarbeiten. Tatsächlich schwamm das Tier zuerst heftig nach X los; am Ende des ersten Tages lernte es jedoch schon, an Gelb zu kommen und vom dahinter gebrachten Gelb-Futterplättchen zu fressen. Am zweiten Tag machte das Tier Grau X gegenüber nur 3 Fehler bei 30 Versuchen. Nun wurden ihm neben Gelb immer hellere Graustufen gezeigt und 10-40 Versuche für jeden Grauwert durchgeführt (bis Grau I, dann einmal wieder Grau X). Das Tier reagiert auf Gelb mit einer Sicherheit von 90%; es macht zwar ab und zu Fehler, die meistens auf dessen schwache Linkstendenz zurückzuführen sind, aber es gibt im ganzen keinen Grauwert, mit welchem Gelb 4 besonders wechselt wird. Gelb 4 wird also von der stufigen Grau-Serie klar unterschieden. Gleich nach der 6-tägigen Gelb-Dressur wurde das Tier nun auf HERING'sches Grau 3²⁾ gegen dieselbe Reihe der Graustufen umdressiert, und zwar zuerst wieder gegen Grau X dann IX usw. Das Tier zog Grau 3 von vornherein Grau X und weiter Grau IX gegenüber vor. Grau VIII war für das Tier schon ziemlich schwer von Grau 3 zu unterscheiden, obwohl das Tier schliesslich den Unterschied gelernt zu haben schien (1.5-tägige Dressur). Grau VII wurde dagegen vollkommen mit Grau 3 verwechselt; die Dressurkurve schwankte auf der Höhe von 50% und zeigte während der 2.5-tägigen Dressur keinen Aufstieg. Bei den letzten 2 Dressuren verhielt sich das Tier oftmals sehr zögernd; es fing die Lokomotion nicht gleich nach der Signalgebung an, richtete sich endlich nach einem Plättchen, blickte aber unterwegs das andere an, änderte darauf die Laufbahn usw., was übrigens bei der Gelb-Dressur kaum beobachtet wurde. Da Symptome der bevorstehenden Metamorphose auffielen, nahm ich schnell die Dressurversuche gegen einige hellere Grauwerte (VI, V u. IV) vor, woraus aber kaum zu ersehen war, dass das Tier diese Grauwerte von Grau 3 unterschieden hätte. Mit Tier Nr. 47 war also die Grau-Dressur nicht mit solcher Schnelligkeit und Sicherheit zu erzielen wie die Gelb-Dressur.

Dieses Ergebnis macht nun höchstwahrscheinlich, dass Feuersalamanderlarven Gelb als Farbe erkennen können. Dabei kann man nicht einwenden, dass das Tier Gelb und alle Graustufen nach der Oberflächenbeschaffenheit (bez. Pigmentpapier und Kopierpapier) voneinander unterschieden hätte, denn das Tier versagte bei der Unterscheidung von Grau

1) Tier Nr. 47 wurde vom 20. IV bis 1. V '37 zum Versuch herangezogen (Wassertemp. 11.3-15.2°C). Am 2. V war die Häutung schon fertig.

2) Grau 3 ist jenes Grau, auf welchem Tier Nr. 14 mit Dunkeltendenz etwa gleich oft wie auf Gelb 4 reagierte (s. S. 18); dessen Helligkeitswert liegt etwa zwischen Grau V und VI.

3 von Grau VII, VI usw., die aber für uns nicht nur nach der Helligkeit, sondern auch nach der Oberflächenbeschaffenheit durchaus noch möglich ist. Abgesehen davon, dass die Kontroll-(Grau-)Dressur nicht gegen alle Graustufen durchprobiert wurde, könnte man noch sagen, dass das Lernvermögen der Larve gegen die Metamorphose hin herabgesunken wäre, infolgedessen das Misslingen der Grau-Dressur als Kontrolle wertlos wäre. Um diesen Einwand zu beseitigen, genügt aber der folgende Dressurversuch:

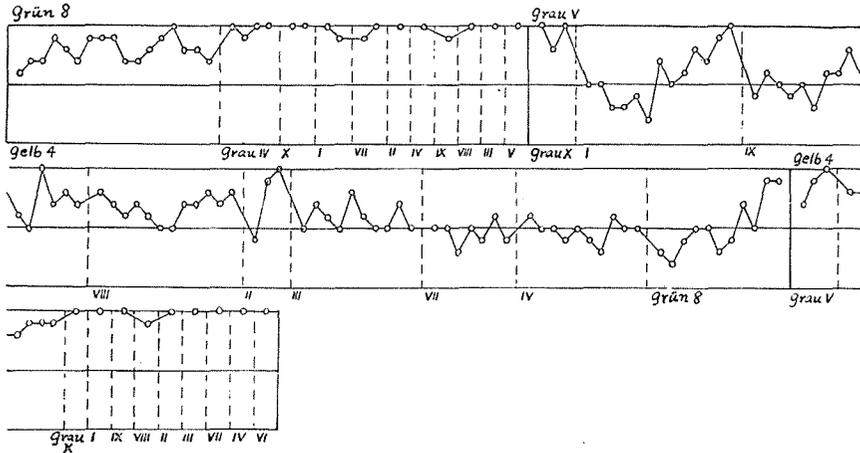


Abb. 2. Dressurkurve des Tieres Nr. 48. Erklärungen wie in Abb. 1.

Tier Nr. 48, das zuerst auf Grün 8 gegen Gelb 4 und weiter gegen 10 Graustufen mit Erfolg dressiert worden war, wurde auf Grau V gegen andere Graustufen (in unregelmässiger Reihe) umdressiert. Abb. 2 zeigt deutlich, wie schwer eine solche Grau-Dressur erfolgt; die Dressurkurve fällt jedesmal ab, wenn man als Gegengrau einen anderen Grauwert als den bisherigen anbietet. Für das Tier ist Grau V nicht mit Sicherheit von VIII und III zu unterscheiden, vollkommen verwechselt wird das erstere mit Grau VII sowie IV. Nachdem eine V-Grün-Dressur eingeschaltet worden war, wurde das Tier nun auf Gelb 4 gegen Grau V umdressiert; es verlor sehr schnell die Vertraulichkeit mit Grau V und lernte sofort, auf Gelb zu reagieren. Nach 50 darauffolgenden Gelb-Grün-Versuchen wurden dann neben Gelb 9 andere Graustufen in derselben Reihe wie bei der Grau V-Dressur angeboten; das Tier reagierte immer zielbewusst auf Gelb, welchen Grau-Wert man auch als Gegengrau nimmt. Hierbei ist nur noch darauf aufmerksam zu machen, dass die 18 letzten Versuche—also Gelb-IV u. VI-Dressur—am Tage vor der Häutung durchgeführt wurden, woraus klar zu ersehen ist, dass die Larve bis dicht vor der Metamorphose ihre Dressurfähigkeit gut behält.

Mit Hilfe von Farbpapieren wurde also klar festgestellt, dass die Feuer-salamanderlarven Gelb—vorläufig Gelb Nr. 4—nicht nach der Helligkeit, sondern qualitativ von Graustufen zu unterscheiden vermögen. (Weitere

Nachweise hierfür s. S. 228.) Was den Farbensinn für andere Farben betrifft, so wurden je 2 gleiche Dressurversuche für Grün Nr. 8 sowie Rot Nr. 1 mit Erfolg durchgeführt, deren Ergebnisse hier nur kurz zu schildern sind:

Wie schon oben erwähnt, unterscheidet Tier Nr. 48 Grün 8 mit Sicherheit von 10 Graustufen, wobei noch zu bemerken ist, dass dem Tier der Unterschied zwischen Grün 8 und Gelb 4 offenbar nicht so leicht fällt wie der Grau-Serie gegenüber; bei Grün-Gelb- bzw. Gelb-Grün-Dressur schwankte das Tier sehr oft zwischen beiden Plättchen. Ausser Tier Nr. 48 wurde noch Tier Nr. 44 auf Grün 8 gegen Grau 7, 5, V, IV, III, II, I, IX, VIII und VI (in dieser Reihe) dressiert. Da das Tier bei Grün-IV-Dressur etwas mehr Fehler—im Durchschnitt 20%, sonst etwa 10% oder darunter—gemacht hatte, wurde es dann auf Grau IV gegen IX, VIII usw. umdressiert; IV wird zwar von IX und VIII unterschieden, aber mit VII und I vollkommen verwechselt (52% u. 47% Fehler).

Tier Nr. 98 wurde auf Rot 1 gegen Grau I-X und weiter gegen Grau 5, 7, 12 dressiert, alsdann wurde es auf Grau IX gegen andere Grauwerte umdressiert. Abb. 3 zeigt deutlich, dass Rot von dem Tier qualitativ erkannt

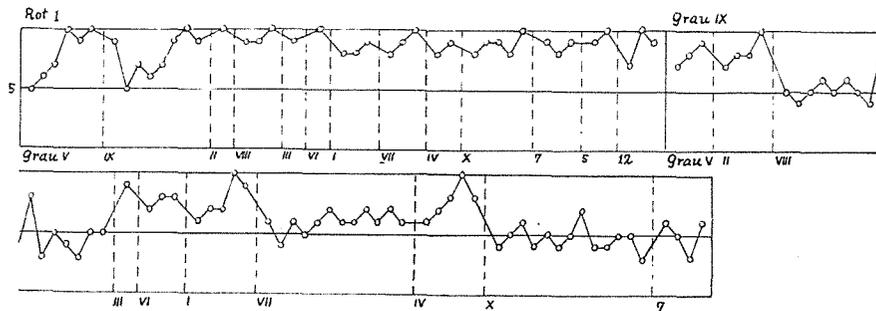


Abb. 3. Dressurkurve des Tieres Nr. 98. Erklärungen wie in Abb. 1.

wurde, obwohl das Tier nach Rot-V-Dressur etwas mehr Fehler Grau IX gegenüber machte. Tier Nr. 99 wurde auf Rot 1 gegen Grau I-X, alsdann auf Grau III gegen andere Graustufen dressiert; bei Rot-Grau-Dressur machte das Tier während Dressurzeit von 9 Tagen 8% Fehler im Durchschnitt, während Grau III erst nach 7-tägiger Dressur von VIII, nicht aber mit Sicherheit von VII (28% Fehler) unterschieden und endlich vollkommen mit V sowie I (je 53% u. 55% Fehler) verwechselt wurde.

Wenn man auf die bisherigen Ergebnisse zurückblickt, so ist die Farbenassoziation der Feuersalamanderlarven im allgemeinen dadurch zu kennzeichnen, dass die Dressurkurve sehr rasch aufsteigt—oft so rasch, dass man den Eindruck hat, als ob die Larven von vornherein eine „Farbentendenz“ hätten—und dann auf dem Niveau von etwa 90% bleibt, was auf die mangelhafte Begabung der Tiere zurückzuführen sein dürfte. Da die Kurve für die Grau-Dressur aber bei sämtlichen Versuchstieren einen viel fehlerhafteren Verlauf nimmt, kann man jedenfalls an dem Farbensinn der

Feuersalamanderlarven für gewisse Farben—Rot 1 (Dunkelrot), Gelb 4 (Goldgelb) u. Grün 8 (Gelbgrün)—nicht zweifeln.

Nun ist merkwürdig, dass Blau-Dressuren mit 9 Individuen, trotz genau derselben Dressurmethode wie bei Gelb usw., alle gescheitert sind, indem die Dressurkurve entweder gar keinen Aufstieg zeigt¹⁾ oder aber langsam (!) aufsteigt, nicht aber auf der befriedigenden Höhe fixiert werden kann und im weiteren Verlauf gegen andere oder sogar denselben Grauwert wieder absinkt.²⁾ Bei der Blau-Dressur entscheidet sich das Tier offenbar schwer für eines der beiden Plättchen; sein zögerndes Verhalten erinnert vielmehr an die vorher beschriebenen Grau-Dressuren.

Nachdem nun die Dunkeltendenz durch reichliche Fütterung ausgeschaltet sein musste, ist der Misserfolg der Blau-Dressur also auf irgend-etwas anderes zurückzuführen. Dafür sind etwa 4 Möglichkeiten denkbar: 1) Die Versuchstiere waren alle überhaupt für Farbdressur untüchtige Individuen. 2) Das Tier war blauscheu; wegen seiner Abneigung gegen Blau ist die positive Dressur auf diese Farbe erfolglos geblieben. 3) Die Blaufarbe des Pigmentpapiers war nicht auffallend genug für das Tier. 4) Das Tier ist blaublind.

Die erste Möglichkeit erschien mir dadurch nicht ganz ausgeschlossen, dass es 2 Individuen (Tier Nr. 70 u. 93) waren, bei denen Gelb- bzw. Rot-Dressur ohne bemerkbaren Grund (Dunkel- od. Seitentendenz) fehlgeschlagen war. Diese Möglichkeit wurde jedoch dadurch widerlegt, dass einige der Versuchstiere tatsächlich dressurfähig für andere Farben waren, so sind Tier Nr. 92 u. 99 beide nach Misslingen mit der Blau-Dressur auf Rot 1 mit Erfolg dressiert worden (betriffs Tier Nr. 99, s. oben). Dass die zweite Möglichkeit aber wenigstens bei gewissen Individuen für die Schwierigkeit der Blau-Dressur verantwortlich ist, zeigt uns der folgende Versuch:

Bei den spontanen Reaktionen des Tieres Nr. 101 (s. S. 215) wurde es schon beobachtet, dass das Tier im satten Zustand nicht gleichmässig auf jede Farbe reagierte, während es keine Vorliebe für bestimmte Grauwerte zeigte. Reaktionszahl für Gelb: Rot: Blau=24:14:7. Blau lockte demnach am wenigsten. Nach der Pause von 6 Tagen wurde nun angefangen, das

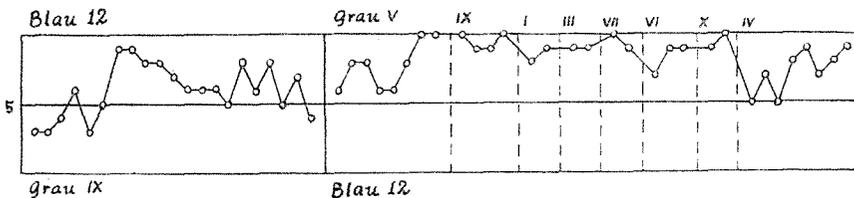


Abb. 4. Dressurkurve des Tieres Nr. 101. Erklärungen wie in Abb. 1.

1) Tier Nr. 92 (Blau 13-X), Tier Nr. 96 (Blau 12-VIII), Tier Nr. 100 (Blau 13-X), Tier Nr. 112 (Blau 13-VIII), Tier Nr. 113 (Blau 13-VIII).

2) Tier Nr. 91 (Blau 13-V u. IX), Tier Nr. 101 (Blau 12-IX, Abb. 4), Tier Nr. 120 (Blau 12-X), Tier Nr. 123 (Blau 12-X u. IV).

Tier auf Blau 12 gegen Grau IX zu dressieren; wie Abb. 4 zeigt, steigt die Dressurkurve einmal auf und dann wieder ab (5-tägige Dressur). Nachdem die Schwierigkeit der Blau-Dressur somit festgestellt worden war, wurde das Tier gleich auf Grau V gegen Blau 12 umdressiert; am 4. Tage war die Dressur auscheinend fest. Am 5. Tage wurde dem Tier statt V Grau IX als Dressur- u. Futterplättchen angeboten; trotz der veränderten Situation reagierte es von Anfang an fast ausschliesslich auf IX und nahm das Futter von diesem Grau. Am nächsten Tage weiter Grau I als Futterfarbe; das Tier verhielt sich erst allerdings etwas verwirrt, reagierte jedoch selten auf Blau. Auf diese Weise wurden dann Grau III usw. geprüft, bis das Tier sich metamorphosierte. Wegen des Fehlens der Kontrolldressur könnte man, besonders unter Berücksichtigung der häufigen Fehlreaktionen bei dem IV-Blau-Versuch, die qualitative Unterscheidung für Blau noch nicht als erwiesen annehmen. Aber eines muss man wohl annehmen, nämlich, dass die Blauscheu des Tieres bei dem Misserfolg der Blau-Dressur mehr oder weniger beteiligt sein kann.

Nach WAGNER (1933) haben die Eidechsen eine allgemeine Tendenz, Grün vor Gelb, Rot und Blau zu bevorzugen, was eine negative Grün-Dressur auch sehr schwierig macht. Bei Feuersalamanderlarven ist jedoch die Blauscheu offenbar keine allgemeine Eigenschaft, weil beim Versuch der spontanen Reaktionen alle Individuen ausser Tier Nr. 101 keine deutlich bemerkbare Bevorzugung unter 3 Farben (Gelb, Rot, Blau) gezeigt haben. Andererseits war die negative Blau-Dressur mit 2 neuen Individuen (Tier Nr. 115, 123) nicht in solchem Masse befriedigend wie bei Tier Nr. 101. Man muss also die zweite Möglichkeit als sehr beschränkt annehmen, wenn sie auch nicht ganz auszuschliessen ist.

Die beiden letzten Möglichkeiten (3, 4) müssen mit einer anderen Versuchstechnik geprüft werden (s. S. 223). Mir erscheint die dritte Möglichkeit am wahrscheinlichsten: im paraffinierten Zustand sind Blau 12 und 13 zu dunkel und nicht so auffallend wie andere Farben (für unsere Augen). Eine Blaublindheit des Tieres ist dagegen schwer annehmbar, zumal Blau eine negative Bedeutung für das Tier haben kann.

Aus den bisherigen Dressurversuchen ergibt sich nur, dass die Feuersalamanderlarve je einen Farbton von 3 Farben (Rot, Gelb, Grün) qualitativ erkennen kann. Von Blau abgesehen, wissen wir noch nicht, wie das Farbenunterscheidungsvermögen innerhalb des Spektralbereichs Rot-Grün ist—wie scharf z. B. eine Dressurfarbe von benachbarten Farbentönen getrennt unterschieden wird usw. Um dieser Frage näherzukommen, wurden die folgenden Versuche ausgeführt:

Es wurden 3 Individuen (Tier Nr. 116, 117 u. 121) je auf Gelb 5, Grün 9 u. Rot 2 gegen Grau I-X dressiert. Nachdem das Tier 10 mal nur mit Dressurfarbe gefüttert worden war, wurde ihm neben der Dressurfarbe Grau I-X gezeigt, und zwar jedesmal so gewechselt, dass man mit 10 Versuchen alle 10 Grauwerte in ganz unregelmässiger Reihe ausprobieren konnte. Nach derartigen 40 Dressuren—die Dressur war inzwischen vervollständigt wor-

den—wurde nun eine Reihe der Verwechslungsversuche in die eigentlichen Proben eingeschaltet, wobei dem Tier neben der Dressurfarbe 12 andere Farben der HERING'schen Farbenserie—die Dressurfarbe und 3 von der Dressurfarbe weitentfernt liegende Farben ausgenommen—in beliebiger Reihe nacheinander angeboten wurden. Ein Verwechslungsversuch wurde immer erst dann ausgeführt, wenn einige vorhergehende Dressurproben gewährleistet, dass das Tier die Dressurfarbe mit Sicherheit von Grau unterschied. Falls das Tier beim Verwechslungsversuch richtig auf die Dressurfarbe reagierte, wurde es wie immer an dieser Farbe gefüttert. Beim umgekehrten Fall, also wenn eine falsche Farbe gewählt wurde, wurde das Tier weder gefüttert noch zurückgeschlagen, es wurden lediglich nur einige weitere Dressurproben daran angeschlossen.

Die Gesamtergebnisse von je 10 Verwechslungsversuchen für jede Gegenfarbe sind zusammen mit den Dressurproben in den 3 folgenden Tabellen wiedergegeben:

Tabelle 6.

Tier Nr. 116 (+: Anzahl der Reaktionen auf Dressurfarbe (Gelb 5);
-: Anzahl der Reaktionen auf andere Farben und Grau-Serie I-X)

| | R | R | R | Gl | Gl | Gl | Gr | Gr | Gr | Gr | B | B | B | B | P | P | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | |
|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|-----|------|----|----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | | | | | | | | | | | |
| + | 9 | 9 | 6 | 4 | — | 4 | 5 | 7 | 7 | 10 | — | 9 | — | 10 | — | 10 | 15 | 16 | 16 | 15 | 16 | 14 | 14 | 15 | 15 | 15 | 15 |
| - | 1 | 1 | 4 | 6 | — | 6 | 5 | 3 | 3 | 0 | — | 1 | — | 0 | — | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 |

Tabelle 7.

Tier Nr. 117 (+: Anzahl der Reaktionen auf Dressurfarbe (Grün 9);
-: Anzahl der Reaktionen auf andere Farben und Grau-Serie I-X)

| | R | R | R | Gl | Gl | Gl | Gr | Gr | Gr | Gr | B | B | B | B | P | P | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | |
|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|-----|------|----|----|--|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | | | | | | | | | | | |
| + | — | 9 | — | 8 | 8 | 8 | 4 | 4 | — | 4 | 6 | 10 | 8 | 10 | — | 10 | 14 | 13 | 14 | 14 | 13 | 11 | 13 | 14 | 11 | 14 | |
| - | — | 1 | — | 2 | 2 | 2 | 6 | 6 | — | 6 | 4 | 0 | 2 | 0 | — | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 3 | 1 | 0 | 3 | 0 | |

Tabelle 8.

Tier Nr. 121 (+: Anzahl der Reaktionen auf Dressurfarbe (Rot 2);
-: Anzahl der Reaktionen auf andere Farben und Grau-Serie I-X)

| | R | R | R | Gl | Gl | Gl | Gr | Gr | Gr | Gr | B | B | B | B | P | P | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | |
|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|-----|------|----|----|--|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | | | | | | | | | | | |
| + | 5 | — | 5 | 7 | 9 | 8 | 8 | — | 9 | — | 10 | — | 10 | 10 | 9 | 5 | 13 | 11 | 11 | 13 | 12 | 13 | 12 | 12 | 13 | 12 | |
| - | 5 | — | 5 | 3 | 1 | 2 | 2 | — | 1 | — | 0 | — | 0 | 0 | 1 | 5 | 0 | 2 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | |

Aus diesen Ergebnissen geht deutlich hervor, dass bei den Feuersalamandarlarven das Farbenunterscheidungsvermögen nicht so fein ausgebildet ist; die Larven verwechseln die Dressurfarbe mit etwa 4 benachbarten Farben der ganzen Farbenserie, während fernliegende Farben, sowie Graustufen,

ziemlich scharf von der Dressurfarbe unterschieden werden. Nun ist es die Frage, ob man das Tier durch weitere Dressur dazu bringen kann, die Dressurfarbe schliesslich von den verwechselten Farben zu unterscheiden.

Nach Abschluss der Verwechslungsversuche wurde Tier Nr. 116 weiter auf Gelb 5 gegen Grün 8 dressiert. Die Dressurkurve verlief sehr ähnlich wie bei der Gelb-Grün-Dressur von Tier Nr. 48 (s. Abb. 2)—24% Fehler im Durchschnitt. Dann wurde Rot 3 als Gegenfarbe aufgenommen. Die Dressurkurve stieg langsam auf, bis das Tier bei den letzten 10 Versuchen keinen Fehler mehr machte. (Dies gelang nur bei einem einzigen Fall, wo die Dressur erfolgreich schien. Sonst schwankte die Dressurkurve immer auf einer bestimmten Höhe.) Dann dressierten wir gegen Grün 7 (25% Fehler) und Gelb 4 (50% Fehler). Gegen Gelb 6 konnte das Tier wegen der Metamorphose nicht mehr dressiert werden. Tier Nr. 117 wurde ebenfalls auf Grün 9 gegen Gelb 6 (0% Fehler), Blau 11 (29% Fehler), Grün 7 (31% Fehler) und schliesslich gegen Grün 10 (40% Fehler) dressiert. Tier Nr. 121 unterschied Rot 2 ziemlich sicher von Gelb 4 (15% Fehler); während der Rot-Purpur 16-Dressur ging es aber schon zur Metamorphose über.

Aus den bisherigen Versuchen könnte man etwa folgendes schliessen: 1) Für die Feuersalamanderlarven ist es schwierig, einen Farbenton innerhalb von Rot-Grün scharf zu unterscheiden. 2) Gelb-Grün-Unterscheidung ist scheinbar schwerer als Rot-Gelb-Unterscheidung. Die Rolle, die dabei der Helligkeitsunterschied der Farbenpapiere spielen würde, kann unter Berücksichtigung der daneben durchgeführten Dressurproben gegen die Grau-Serie ganz minimal eingeschätzt werden. Ob das Tier wirklich imstande ist, 2 Farben ganz unabhängig von der Helligkeit zu unterscheiden, soll noch später geprüft werden (s. unten).

3. Farbdressur mittels homogenen Lichtes

Da bei der mit Pigmentpapieren versuchten Blaudressur kein Erfolg erzielt und dieser negative Befund auf das zu dunkle Blau der HERING'schen Farbenserie zurückgeführt worden war, ergab es sich von selbst, diese Versuche mit einem leuchtenden Blau zu wiederholen. Zu diesem Zweck wurde die folgende Versuchseinrichtung geschaffen.

Innerhalb eines grossen Aquariums (47×29×29 cm) wurden 2 Räume (14.5×10 cm) und ein Gang (20×4 cm) mittels 5 vollkommen lichtdichter Schwarzglasplatten, befestigt durch schwarzes Plastilin, wie in Abb. 5 symmetrisch aufgerichtet. Die Seitenwand des Raumes erreichte den Oberrand des Aquariums, während diejenige des Ganges eine Höhe von 20 cm hatte. Das Innere jeden Raumes wurde bis zur Höhe von 20 cm gleichmässig weiss lackiert—mit der Ausnahme einer Aquariumwand, woran je ein langer lichtdicht angebauter Holzkasten (175×10×18 cm) dicht angeschlossen wurde. In jedem Holzkasten befand sich eine Lichtquelle (Osramlampe von 15, 40, 60 od. 100 Watt), die durch einen gemeinsamen Schalter gleichzeitig mit der anderen ein- und ausgeschaltet werden konnte und deren Strahlen durch eine od. mehrere Milchglasscheiben bzw. eine planparallele Cuvette,

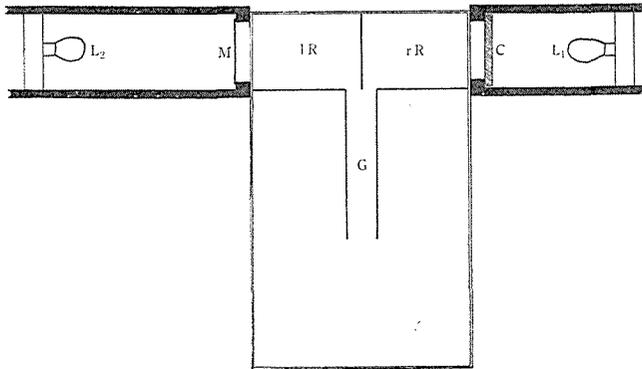


Abb. 5. Versuchsanordnung für die Dressur mittels Farbenlichtes (1/10). Ein Beispiel, wo, vom Gang (G) her gesehen, der rechte Raum (rR) durch eine 60 Watt Lampe (L_1) mit einer Farblösungscuvette (C) und der linke Raum (lR) durch eine 40 Watt Lampe (L_2) mit einer Milchglasscheibe (M) beleuchtet sind.

die die Filterflüssigkeit in 1 cm Schichtdicke enthielt—ebenfalls in den Kasten dicht an die Aquariumwand eingeschoben—, jeden Raum beleuchteten. Das Licht vom Raum wurde ausser nach dem Gang hin auch noch von einem schwarzen Tuch abgeblendet. Die Helligkeitsänderung innerhalb des Raumes wurde, ausser durch Verschiebung und Wechsel der Lichtquelle, noch durch deren Abdämpfung mittels mehrerer Seidenpapiere in sehr weitem Masse erzielt. Als Filterflüssigkeit wurden Rot, Gelbgrün und Blau nach HÜBL hergestellt (s. v. STUDNITZ 1934, Tabelle 1).

Der ganze Apparat wurde in eine Dunkelkammer gebracht, und zwar dicht an eine Längswand, die mit 2 zur allgemeinen Beleuchtung während der Adaptations- sowie der Versuchszeit dienenden Lampen versehen war. Die Lichtstrahlen beider Lampen (je 15 Watt) wurden durch Schirme aus Seidenpapieren gegen die Decke geworfen und von dort auf den Apparat reflektiert; die Beleuchtungsstärke auf dem Versuchsaquarium beträgt 1 Lux, das durchaus den Helladaptationszustand des Tieres gewährleistet (s. unten). Als Versuchstiere wurden wieder die Larven im späteren Entwicklungsstadium benutzt; die Tiere waren einzeln in runden Aquarien gehalten worden und einige Tage vor dem Anfang der Dressur im Dunkeln hungrig gelassen.

Nach etwa 1 bis 2-stündiger Adaptation an die allgemeine Beleuchtung (ca. 1 Lux) wird das Tier in das bis zu einer Höhe von etwa 20 cm mit Wasser gefüllte Versuchsaquarium versetzt und mit einem Glasstab in den Gang hereingeführt. Schaltet man nun 2 Lichtquellen ein, so stehen vor dem Tier 2 Lichtsäulen od. Lichtspalten (je 2×20 cm). Das Tier muss lernen, durch einen der beiden Lichtspalten in einen jeweilig zum „Dressurraum“ bestimmten Raum hineinzulaufen. Kommt der ganze Kopf des Tieres in den Dressurraum hinein, so werden in den Raum ein oder mehrere Stücke Tubifex hinuntergeworfen, die das Tier dann selbst aufsucht und frisst.

(Am Anfang wurde versucht, dem Tier Fleisch vom Futterstab zu geben, und zwar in unmittelbarer Nähe vom Eingang des Raumes, d. h. das Tier sollte möglichst gleich nach dem Betreten des Dressurraumes eine Belohnung erhalten. Diese Fütterungsmethode musste jedoch bald aufgegeben werden, denn es erwies sich als sehr schwer, das Tier aus grosser Entfernung und bei geringer Helligkeit mit dem Futterstab zu füttern; ausserdem fiel das Fleisch leicht vom Stab ab, das dann wiederholt weggeschafft werden musste.) Nach dem Fressen liess ich das Tier noch ungefähr 1 Minute im Dressurraum herumlaufen, löschte dann beide Lichtquellen aus und trieb das Tier mit dem Glasstab langsam hinaus in den Gang. Falls das Tier in den „Gegenraum“ eintritt, wird es dann ohne Ausschaltung der Lichtquellen ebenfalls langsam aus dem Raum her ausgetrieben.

Im Vergleich zur Dressur mit Pigmentpapieren ist es weit schwer, ein gutes Versuchstier zu finden, das sich an solche Situation gewöhnen kann, in einen farbig beleuchteten Raum hineinzulaufen und dann selbst das Futter aufzusuchen. Auch wenn man das Tier wiederholt mit dem Glasstab in den beleuchteten Raum hineinführt und dort reichlich füttert, verhält es sich sehr oft so, dass es im Augenblick der Einschaltung seinen Kopf gegen die Gangwand richtet und sich schliesslich ganz umwendet. Nach einem Versuch wird das Tier, wie oben erwähnt, jedenfalls aus dem Raum ausgetrieben, alsdann mit dem Glasstab so umgedreht, dass es sich gegen beide Spalten orientiert, und nach einer Pause von knapp 1 Min. wieder den Signallichtern ausgesetzt. Dabei ist die Orientierung des Tieres im Gang ausser Acht zu lassen, denn ich hielt erst das Tier immer über 10 cm entfernt von beiden Spalten; ob das Tier sich am Anfang näher an dieser oder jener Gangwand befindet, hat wohl keinen Einfluss auf dessen Entscheidung in Bezug auf beide Spalten. Mitgerechnet die Zeit für den Wechsel der Lichtquellen usw.—rechts und links genau so oft ausgetauscht wie bei den vorherigen Dressurversuchen—, braucht man wenigstens 5 Min. für jeden Versuch.

Tier Nr. 131 wurde auf diese Weise zuerst auf Blau von einer bestimmten Helligkeit (60 Watt Lampe im Abstand 10 cm vom Blaufilter, s. Abb. 5) dressiert. Das Tier wurde erst zweimal mit dem Glasstab in den linken „Blauraum“ eingeführt und dort mit 2-3 Stücken Tubifex gefüttert, dann einmal in den rechten „Blauraum“. Alsdann wurde es sich rasch nacheinander folgenden Aus- und Einschaltungen des Blaulichtes (15-20 mal pro Min.) ausgesetzt, wobei der „Gegenraum“ immer ausgeschaltet, also dunkel gelassen wurde. Nach derartigen 10 Dressuren mit reichlichen Fütterungen wurde nun dem Tier das Blau neben 10 Graustufen d. h. farblosen Helligkeitsstufen angeboten (s. Tabelle 9).

Die Grau-Serie wurde auf dieselbe Weise wie bei den letzten Dressurversuchen jedesmal unregelmässig wechselnd angeboten (s. S. 221). Beide Lichter wurden nur dann einmal aus- und eingeschaltet, wenn das Tier nicht gleich auf die erste Einschaltung reagierte oder zu lange still sitzen blieb. Wenn das Tier mit Sicherheit positiv reagierte, d. h. wenigstens den

Tabelle 9.

| Graunummer | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--------------------------------|----|----|-----|-----|-----|------|------|------|------|-------|
| Helligkeit (Lux) ¹⁾ | 52 | 18 | 6.7 | 1.9 | 0.7 | 0.24 | 0.08 | 0.03 | 0.01 | 0.005 |

ganzen Kopf in den „Blauraum“ hineinsteckte, wurde ihm jedesmal ein Stück Tubifex gegeben.

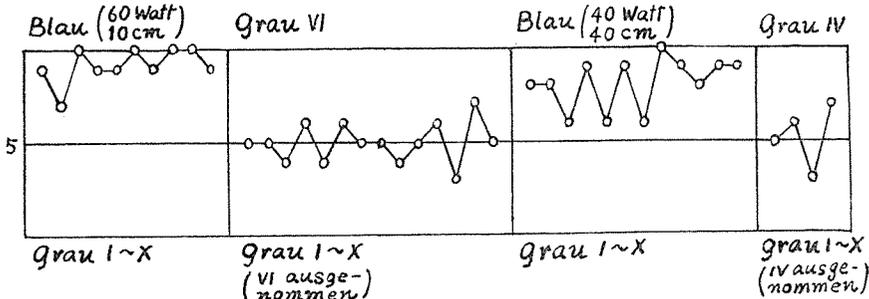


Abb. 6. Dressurkurve des Tieres Nr. 131. Erklärungen wie in Abb. 1.

Die Versuchsergebnisse derartiger 6-tägiger Blau-Dressuren sind in Abb. 6 zusammengestellt. Hierbei kann man allerdings 2 Reaktionsweisen unterscheiden: Hat der „Gegenraum“ einen mittleren oder dunklen Grauwert, so orientiert sich das Tier mit der ersten Einschaltung meistens sofort gegen den „Blauraum“ und läuft entweder gerade die Gangwand entlang oder mitten auf den Gang—wobei das Tier bisweilen unterwegs nach den „Gegenraum“ hinblickt—in den „Blauraum“ hinein. Wenn der „Gegenraum“ dagegen sehr hell beleuchtet wird, so setzt sich das Tier oftmals nicht gleich in Bewegung: es wendet den Kopf rechts und links, läuft einige Schritte, hält plötzlich inne und bringt die Schnauze an den Boden usw. Kurz, das ganze Verhalten machte mir den Eindruck, als ob dem Tier ein nötiges Signal für die Orientierung fehle, bis es schliesslich vor beide Spalten kommt und dann erst den „Blauraum“ bemerkt. Es kommt deswegen sehr oft folgendes vor: das Tier steckt seinen Kopf etwas in den

1) Zur Helligkeitsmessung des Raumes wurde das Versuchsaquarium umgestürzt. Die Messfläche des Krüss'schen Photometers wurde dann horizontal in die Mitte des Raumes gebracht. Die Messungen wurden je 2-mal für jeden Raum bei gleicher Anordnung ausgeführt. Die angegebene Intensität stellt also einen Mittelwert von 4 Messungen dar. Für unsere Augen sieht das Blau etwa so hell wie Grau V aus, aber auch für die Feuersalamanderlarven muss die Helligkeit des Blaus innerhalb dieser 10 Graustufen liegen, denn Grau I ist sicher heller als das Blau, indem dieser Grauwert durch eine 60 Watt Lampe im Abstand von 10 cm—wie das Blau, aber ohne Lichtabsorption durch Filterlösung—hergestellt war, während Grau X (eine mit Seidenpapieren 24-fach abgedämpfte 15 Watt Lampe im Abstand 150 cm) für uns von der sonstigen Raumbhelligkeit nicht mehr zu unterscheiden war. (Eine absolute Dunkelheit des Raumes kommt bei allgemeiner Beleuchtung von 1 Lux selbstverständlich nicht in Frage.)

„Grauraum“ hinein, zieht ihn aber wieder zurück und wendet sich nach dem Blau hin um. (Auch für uns sieht das Blau neben z. B. Grau I bedeutend dunkler, infolgedessen unauffälliger aus.) Mit 8-prozentigen Fehlern—3 Fehler gegen Grau I und je ein Fehler gegen Grau II, III, IV, V u. VIII unter 100 Versuchen—kann man aber jedenfalls annehmen, dass das Blau von 10 Graustufen mit gleicher Sicherheit unterschieden wird, wie bei den erfolgreichen Farbendressuren mit Pigmentpapieren.

Nach der Blau-Dressur wurde Tier Nr. 131 nun auf Grau VI gegen 9 andere Grauwerte umdressiert. Die Dressur wurde auf genau dieselbe Weise durchgeführt, also zuerst 13 Vordressuren nur mit Grau VI usw. Wie Abb. 6 deutlich zeigt, ist es schliesslich nicht gelungen, das Tier auf eine bestimmte Helligkeit zu dressieren (5 Tage). Das Tier verhält sich sehr zögernd; es bewegt sich langsam, kommt sehr oft zum Stillstand, nähert sich bald dieser, bald jener Gangwand, wendet sich schliesslich ganz herum oder, sich die Schnauze an der Scheidewand beider Räume stossend, bleibt es lange still, dringt dann ein wenig in einen Raum vor, kommt bald wieder heraus usw. Im ganzen machte das Tier allerdings viel mehr Fehler gegen hellere Graustufen, d. h. das Tier war geneigt, unabhängig von der Dressur in den jeweilig helleren Raum hineinzulaufen, sodass es mir wertvoll erschien, noch eine Blau-Dressur zu probieren.

Gleich an die Grau-Dressur anschliessend, wurde Tier Nr. 131 auf ein dunkleres Blau (40 Watt, 40 cm) gegen 10 Graustufen umdressiert, und zwar ohne vorherige Massregel. (Das Blau sieht uns etwa so hell wie Grau VII aus; für das Tier ist es scheinbar sehr schwer, in diesem dunklen „Blauraum“ das Futter aufzusuchen.) Die Dressurkurve verläuft im ganzen auf der befriedigenden Höhe (Abb. 6), obwohl es für das Tier offenbar schwerer als bei der vorherigen Blau-Dressur ist, das Blau vor helleren Grauwerten vorzuziehen. Eine daranschliessende Dressur auf Grau IV, (40 Watt, 40 cm), die leider nicht lange genug durchgeführt werden konnte, zeigte wieder die Schwierigkeit der Dressur auf eine bestimmte Helligkeit gegen andere (Abb. 6).

Aus diesem Dressurversuch kann man schliessen, dass die Feuersalamanderlarven schliesslich auf Blau positiv dressierbar sind,¹⁾ und dass Blau durch die Larven qualitativ wahrgenommen wird. Der Misserfolg der mit Farbplättchen vorgenommenen Blau-Dressuren scheint mir somit hauptsächlich an der nicht auffallenden Farbenqualität des Pigmentpapiere zu liegen. Für die Blau-Dressur mittels Farbenlichtes müssen ausserdem verschiedene Verfahren—z. B. langer Aufenthalt im „Blauraum“, wenig Störung des Gesichtsfelds, lange Laufstrecke bis zum Entscheidungspunkt usw.—günstig gewirkt haben.

Wegen der Möglichkeit abgestufte Helligkeiten herzustellen, wurde mit

1) Es wurde noch ein Individuum (Tier Nr. 128) auf Blau (60 Watt, 10 cm) gegen Grau VI (12% Fehler) und weiter gegen Grau I-VII (14% Fehler) dressiert. Wegen der Rechtstendenz, die das Tier während der Dressur gewonnen hatte, konnte die Kontroll-Dressur nicht mehr ausgeführt werden.

einem Individuum (Tier Nr. 134) nach dieser Methode nochmals kurz die Farbenempfindlichkeit innerhalb des gleichen Spektralgebietes (Rot, Grün usw.) geprüft. Zu diesem Zweck wurden 10 Helligkeitsstufen für Gelbgrün und Rot hergestellt.¹⁾

Die Dressur wurde genau so wie bei Tier Nr. 131 ausgeführt: das Tier wurde zuerst auf Gelbgrün IV 20 mal vordressiert, alsdann wurden ihm neben Gelbgrün IV noch 10 Rotstufen in unregelmässiger Reihe angeboten. Bei 60 Versuchen betrug die Fehler 12%. Darauf wurden dem Tier Gelbgrün IV gegen 9 andere Gelbgrünstufen geboten. Bei 90 Versuchen machte das Tier 48% Fehler. Dann wurden dem Tier 10 Gelbgrünstufen neben Rot IV geboten. Es wählte Rot nur 5 mal unter 50 Versuchen.

Dieser Versuch erhärtet also die Ergebnisse aus den Pigmentpapierversuchen, und bestätigt die Fähigkeit zu qualitativer Farbenunterscheidung.

Versuche ueber das Farbenunterscheidungsvermoege n im Daemmerlicht und die retinomotorischen Erscheinungen

Diese Versuche sollten feststellen: 1. Ob die Feuersalamanderlarven im schwachen Dämmerlicht auch farbenblind werden und 2. Ob diesem kritischen Moment eine kritische Stellung von Zapfen und Stäbchen entspricht

Tabelle 10.²⁾

| Tier Nr. | Anzahl der Reaktionen auf: | | | | | | | | | | | Anzahl der Versuche |
|----------|----------------------------|---|----|-----|----|---|----|-----|------|----|---|---------------------|
| | Gelb | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | |
| 61 | 129 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 3 | 0 | 140 |
| 63 | 110 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 120 |
| 66 | 98 | 0 | 2 | 1 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 106 |
| 67 | 111 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 116 |
| 68 | 112 | 0 | 1 | 1 | 3 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 122 |
| 69 | 129 | 3 | 2 | 2 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 141 |
| 74 | 119 | 0 | 2 | 0 | 1 | 3 | 1 | 3 | 2 | 1 | 0 | 132 |
| Summe | 808 | 5 | 10 | 8 | 9 | 8 | 4 | 11 | 5 | 7 | 2 | 877 |

| 1) Nummer der Gelbgrün- bzw. Rot-Serie | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|--|-----|----|-----|----|----|-----|-----|------|---------------------|----------------------|
| Lampenstärke (Watt) | 100 | 60 | 40 | 40 | 40 | 40 | 15 | 15 | 15 (Mit 8 Papieren) | 15 (Mit 16 Papieren) |
| Lampenabstand (cm) | 10 | 10 | 20 | 40 | 70 | 100 | 100 | 150 | 150 | 150 |

Bei Gelbgrün I sowie Rot I wurde der ganze Gang wie bei Grau I intensiv beleuchtet, während Gelbgrün bzw. Rot X kaum von der Raumhelligkeit zu unterscheiden war.

2) Bei sämtlichen Individuen—Tier Nr. 69 reagiert nur etwas abweichend—waren die Fehlreaktionen ziemlich gleichmässig auf die ganze Grau-Serie verteilt, was offenbar für die qualitativ verschiedene Empfindung von Gelb Nr. 4 spricht.

(im Sinne der Untersuchungen von v. FRISCH, 1925) Damit sollte der Duplizitätstheorie eine weitere Stütze geliefert werden.

Vor den Versuchen im Dämmerlicht wurden 14 Larven auf Gelb Nr. 4 der HERING'schen Farbenserie wie üblich, also bei Tageslicht dressiert. (Gelb Nr. 4 wurde deswegen genommen, weil zur Zeit dieser Versuche nur für Gelb Nr. 4 und Grün Nr. 8 der Farbensinn nachgewiesen worden war und das letztere leicht im Wasser verblasste.) Jedes Tier wurde zuerst 10 mal mit Gelbplättchen gefüttert, alsdann wurden ihm neben Gelb 4 noch 10 Graustufen (I-X) jedesmal abwechselnd, unregelmässig angeboten. 7 Individuen, die in wenigstens 100 derartiger Dressurproben nicht über 10% Fehler machten, wurden dann als Versuchstiere in eine Dunkelkammer gebracht. (In Tabelle 10 sind die sämtliche Reaktionen von 7 Individuen bei den Tageslichtdressuren zusammengestellt.)

In der Mitte der Dunkelkammer war ein Versuchszelt, ein mit weissem Nesseltuch überspanntes Holzgerüst (1.5×1.6×1.7 m) aufgebaut (s. BRUNNER, 1934). Das Zelt bekam seine Beleuchtung auf zweierlei Art: während der Dressurproben von einer mitten an der Decke aufgehängten 100 Watt Lampe plus 6 an vier Wänden verteilten 60 Watt Lampen, und während der Dämmerlichtversuche von 2 dem Zelt gegenüber diagonal an den beiden Breitwänden angebrachten 25 oder 15 Watt Lampen. Eine 100 Watt Lampe beleuchtete das Zelt von oben her durch einen Schirm aus Nesseltuch, während die Lichtstrahlen von anderen Lampen alle gerade gegen die Decke geworfen und von dort auf das Zelt reflektiert wurden. Die verschiedenen schwächeren Beleuchtungsstufen wurden dadurch hergestellt, dass beide Lampen mit mehreren Lagen Nesseltuch oder Seidenpapier abgedeckt wurden; die Zeltdecke wurde ebenfalls so abgedeckt, dass innerhalb des Zeltes eine möglichst gleichmässige Dämmerung herrschte. Im Zelt befand sich ein mit Nesseltuch bedeckter Tisch, worauf 2 oder 3 runde Aquarien ihren Platz bekamen. Die Helligkeitsmessung innerhalb des Zeltes wurde mit einem auf den Tisch gebrachten KRÜSS'schen Photometer genau so wie von BRUNNER (1934) durchgeführt.

Die auf Gelb dressierten Tiere wurden in die Aquarien im Zelt gebracht und von 17.30-18.00 bis 9 Uhr in absoluter Dunkelheit gelassen. Die Dämmerungsbeleuchtung wurde dann eingerichtet. Nach 2-stündiger Adaptation wurde dem Tier ein reines Gelbplättchen neben einem jedesmal unregelmässig gewechselten Grauplättchen (vorwiegend mittlere Grauwerte) angeboten. Reagierte das Tier richtig, so wurde es mit einem anderen Gelbplättchen gefüttert, soweit dies möglich war. Nach 6-10 Versuchen wurden 7 helle Lampen angezündet (36 Lux im Zelt). Nach etwa 5-stündiger Adaptation an diese Helligkeit wurden dem Tier wieder Gelb und Grau wiederholt angeboten, um die Dressur zu kontrollieren und weiter zu fixieren. Das Tier wurde dann bis noch 17.30-18.00 Uhr in dieser Helligkeit gelassen, die Kammer wurde darauf absolut dunkel gemacht, usw.

Die Ergebnisse der Dämmerlichtversuche mit 4 Individuen—3 Individuen wurden während der Versuche dressur-unsicher—sind in Tabelle 11 zusam-

Tabelle 11.

(+, - : Anzahl der Reaktionen auf Gelb bzw. Grau)

| Helligkeit im Zelt (Lux) | Tier Nr. 61 | | Tier Nr. 63 | | Tier Nr. 66 | | Tier Nr. 68 | | Durchschnitts- wert der Fehler in Prozenten |
|-----------------------------|-------------|---|-------------|---|-------------|----|-------------|---|---|
| | + | - | + | - | + | - | + | - | |
| 36 | 36 | 6 | 73 | 5 | 47 | 7 | 36 | 7 | 12% |
| 1.6 | 8 | 2 | 9 | 1 | 9 | 1 | 7 | 2 | 16 |
| 0.4 | — | — | — | — | 12 | 2 | — | — | 14 |
| 0.12 | 8 | 1 | 9 | 1 | 9 | 3 | 5 | 0 | 12 |
| 0.045 | 12 | 2 | 7 | 4 | 11 | 13 | 4 | 0 | 26 |
| 0.015 | 10 | 6 | 7 | 8 | — | — | 8 | 5 | 43 |
| 0.007 | 2 | 4 | 3 | 3 | — | — | 3 | 4 | 58 |

mengestellt. Aus der ganz rechts aufgeführten Kolumne der Tabelle kann man im ganzen ersehen, dass bei den Helligkeitsstufen von 36 bis 0.12 Lux Gelb noch mit Sicherheit von Graustufen unterschieden wird, während das Erkennen der Farbe bei 0.045 Lux etwas unsicher und bei den beiden letzten Dämmerungsstufen (0.015 und 0.007 Lux) nicht mehr möglich ist. Betrachtet man aber die Tabelle aufmerksamer, so fällt die individuelle Differenz in sehr starkem Masse auf, wie das bei den Versuchen von v. FRISCH (1925) der Fall war; so erfolgt z. B. bei 0.045 Lux die Unterscheidung vollkommen bei Tier Nr. 61 sowie 68, nicht mehr sicher bei Tier Nr. 63 und gar nicht bei Tier Nr. 66. Sogar bei demselben Tier ist das Verhältnis nicht immer dasselbe: Tier Nr. 61 hat bei einer Reihe der Versuche mit der Dämmerungsstufe 0.015 Lux Gelb und Grau ziemlich deutlich voneinander unterschieden (6 mal auf Gelb gegen Grau V, IX, III, I, VIII, IV und 1 mal auf Grau VII), wobei sehr oft beobachtet wurde, dass das Tier sich erst nach Grau begibt und sich unterwegs zu Gelb wendet, als ob es erst in kürzerer Entfernung seine falsche Orientierung bemerkt hätte. Nach 2 Tagen ist das Tier jedoch nicht in der Lage gewesen, bei derselben Dämmerungsstufe (0.015 Lux) Gelb von Grau zu unterscheiden (4 mal auf Gelb gegen Grau III, IX, I, VI und 5 mal auf Grau VII, V, IV, VIII, X); das Tier verhält sich weitaus zögernd und begibt sich einige Male nach links, dann wieder einige Male nach rechts, was uns an das Verhalten bei der Grau-Dressur erinnert.

Aus diesen Versuchen ist zu schliessen, dass die Feuersalamanderlarven im schwachen Dämmerlicht die Dressurfarbe nicht mehr erkennen, also den Farbensinn verlieren. Dagegen ist der Gesichtssinn im allgemeinen auch bei der schwächsten Dämmerungsstufen (0.007 Lux) noch nicht ausgeschaltet, indem das Tier auf Bewegungen von Glasstab oder Plättchen reagiert. Bei 0.007 Lux ist Gelb für die Augen von 2 Versuchspersonen, die etwa 1 Stunde an dieser Helligkeit adaptiert waren, nicht mehr als eine Farbe zu erkennen, während bei 0.015 Lux Gelb von Grau gerade noch unterschieden wurde. Bei der Feuersalamanderlarven liegt also die Schwelle des Farbensinnes anscheinend etwas höher als für die Menschaugen.

Gleich nach einer Reihe der Dämmerlichtversuche wurde jedes Tier in der Versuchsdämmerung geköpft; der Kopf wurde längs halbiert und in Formolalkohol getan (s. v. FRISCH, 1925). Nachdem das Material noch 24 Stunden in der Fixierungsflüssigkeit im Dunkeln liegen gelassen war, wurde mit der Entwässerung angefangen; erst in 100% Alkohol wurde das Auge enukleiert, im Paraffin horizontal geschnitten und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Aus den so hergestellten Präparaten ergab sich aber, dass Formolalkohol kein geeignetes Fixierungsmittel für die Feuersalamanderretina ist; einerseits löst sich das Pigmentepithel meistens von der Sehzellschicht ab und andererseits klumpen die Stäbchen- und Zapfenkörner zusammen, so dass die Anordnung der Zapfen und Stäbchen mehr oder weniger gestört wird. Trotz der Schwierigkeit der Beurteilung nach solchen Präparaten, kann man doch wohl sagen, dass betreffs der Zapfen- und Stäbchenstellung kein wesentlicher Unterschied zwischen den Netzhäuten der 4 Versuchstiere vorhanden war, während die Pigmentstellung mehr oder weniger Verschiedenheiten aufzuweisen hatte. Doch ist es jedenfalls erforderlich, mit anderen Fixierungsmitteln einmal die extremen Hell- und Dunkelaugen näher zu untersuchen.

Histologische Untersuchung der Netzhaut

Es wurde zuerst eine Reihe der Fixierungsflüssigkeiten durchprobiert: Salpetersäure (3, 4 u. 5%), ZENKER (mit Eisessig od. HNO_3), NAKAMURAS Flüssigkeit (mit HNO_3 statt Eisessig). Nachdem festgestellt worden war, dass 3-4% Salpetersäure ein besonders klares Netzhautbild bietet, wurde diese später vorwiegend angewandt. Es geschah auch sehr oft, dass beide Augen desselben Tieres getrennt je durch Salpetersäure und ZENKER fixiert wurden.

Sämtliche Hellaugen wurden im diffusen Tageslicht fixiert; wie bei Fixierung im Dämmerlicht wurde jedes Blatt einer Schere sorgfältig an jede Körperseite des ruhig dasitzenden Tieres gebracht, mit einem plötzlichen Schlag wurde das Tier geköpft; der Kopf wurde dann sofort längs halbiert, in die Fixierungsflüssigkeit (10-15 ccm) geworfen und darin 6-24 Stunden je nach der Flüssigkeitsart liegen gelassen. Bei den Dunkelaugen wurde das Tier vorher 15 Stunden, und zwar immer von 18 bis 9 Uhr dunkeladaptiert. (Das Aquarium durch mehrere Lagen Schwarztuch vollkommen verdeckt, wurde in der Dunkelkammer gelassen.) Das Tier wurde dann entweder unter einem schwachen rubinroten Licht genau so wie bei den Hellaugen behandelt, oder im absoluten Dunkeln mit der Hand gefangen und geköpft, wobei nur die Halbierung des Kopfes unmöglich war. Der Kopf wurde weiter 6-24 Stunden im Dunkeln gelassen. Weitere Behandlung war sowohl für die Hellaugen als auch für die Dunkelaugen genau dieselbe wie bei den vorigen Dämmerungsaugen. Die Präparate wurden alle im Sommer hergestellt.

Betreffs der Zapfenstellung ist nun kaum ein Unterschied bemerkbar zwischen den so hergestellten Hell- und Dunkelnetzhäuten, obwohl das

Pigment oft sehr beträchtlich vor- bzw. zurückgewandert ist.¹⁾ Die Ellipsoide der einfachen Zapfen stehen alle—sowohl bei den Hell- als auch bei den Dunkelnetzhäuten—vielmehr nahe an der *Membrana limitans externa* nebeneinander. Die Hauptzapfenellipsoiden der Doppelzapfen zeigen auch keine bemerkbare Verschiebung zwischen den Hell- und den Dunkelaugen; die Stellungen der Hauptzapfenellipsoiden sind allerdings einzeln etwas ungleichmässiger, was wohl auf die Grösse der Nebenzapfenparaboiden usw. zurückzuführen ist. Wenn man jedenfalls davon Kenntnis nimmt, wie gross die Zapfenaussenglieder im Vergleich mit der Dicke der ganzen Sehzellenschicht sind—sie sind durchschnittlich halb so lang wie die Stäbchenaussenglieder, welche sich ihrerseits bis zum Pigmentepithel erstrecken, sodass die Ende der Hauptzapfenaussenglieder meistens auch bis zum Pigmentepithel reichen—, so ist der Zustand räumlich unvorstellbar, dass die Zapfenellipsoiden weit von der *Memb. limit. externa* entfernt liegen.

Von einigen Autoren ist eine Verlagerung der Stäbchenkörner bei Urodelaugen oftmals beobachtet worden; bei den Dunkelaugen ragen die Kerne über die *Memb. limit. externa* hervor, aber bei den Hellaugen liegen sie unter der Limitans. GARTEN (1907) gibt an: „Bei *Salamandra maculata* fand ich selbst mehrfach die Kerne über die Limitans hervorragend. Doch war ebenso wie beim Dunkelauge auch beim Hellauge eine und dieselbe Lage der Kerne festzustellen. Übrigens handelte es sich bei meinen Präparaten nur um ein Hervorragend kleinerer Segmente über die Limitans.“ Bei meinen Präparaten ragen die Stäbchenkörner immer—also auch bei den Hellaugen—*betraechtlich* über die Limitans hervor. Ohne Unterschied von der Fixierungsflüssigkeit und vom Adaptationszustand liegt etwa ein Drittel (oft eine Hälfte) vom Kerne stets stark hervorragend über der Limitans. Jedenfalls bietet der Verlagerungszustand der Stäbchenkörner auch keine massgebende Basis für Beurteilung des Adaptationszustandes an.

Im Winter wurden weiter je 3 Hell- und Dunkelaugen untersucht; auf Anregung von Herrn Dr. KAHMANN wurden alle Augen durch KOLMER'sches Gemisch fixiert, das sehr schnell eindringt und wohl kaum Artefakt herbeiführt. Bei den Dunkelaugen wurden die Tiere gleichfalls 15 Stunden dunkeladaptiert, im absoluten Dunkeln geköpft usw. Bei den Hellaugen wurden sie diesmal ebenso wie bei den Dunkelaugen mit der Hand gefangen und geköpft. Die weitere Behandlung war dieselbe. (Man musste nur das Material noch vorsichtiger entwässern.) An 6 so hergestellten Präparaten wurden nun die Pigment- und Zapfenhöhe mittels Okularmikrometer gemessen (s. HONJO, 1935). Dabei wurde jede Netzhaut vom Optikuseintritt

1) 2 Dunkelaugen, die 12 Stunden dunkeladaptiert und dann mitten in der Nacht (um 1.30 Uhr) fixiert wurden, zeigen ebenfalls keine Zapfenverschiebung; das oben erwähnte Resultat kann also nicht etwa durch den Einfluss eines Tagesrhythmus erklärt werden. Andererseits wurden 2 frische *temporaria* nach 15-stündiger Dunkeladaptation (18-9 Uhr) mit genau derselben Fixierungsmethode behandelt; es zeigt sich bei beiden eine typische Dunkelstellung der Zapfen gegenüber den Hellaugen, wodurch die Richtigkeit der Fixierungsmethode gewährleistet ist.

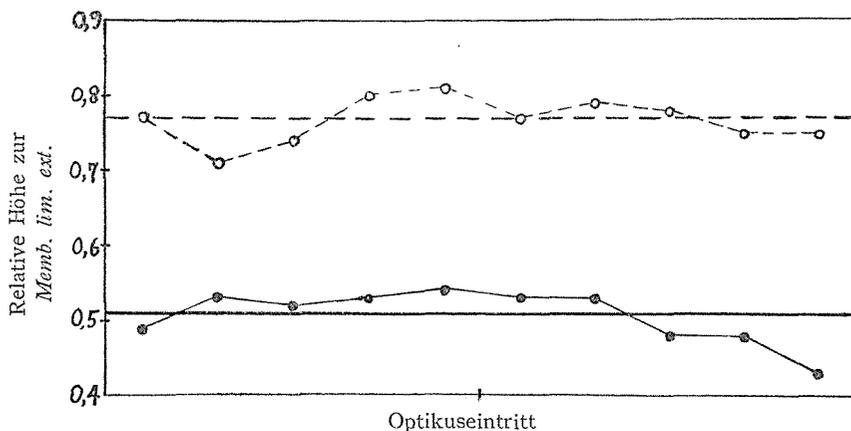


Abb. 7. Pigment- und Zapfenstellung von 3 Dunkelaugen. Näheres s. Text.

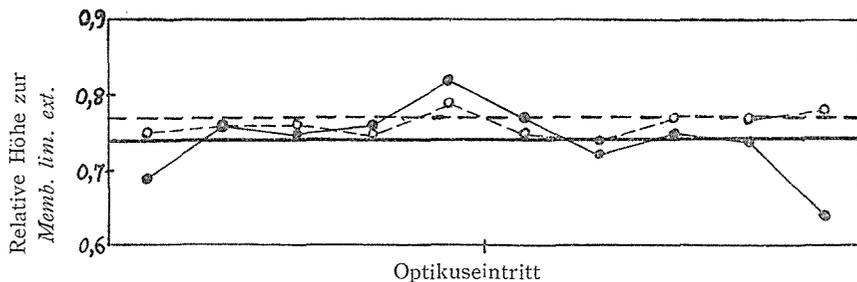


Abb. 8. Pigment- und Zapfenstellung von 3 Hellaugen. Näheres s. Text.

her rechts und links je in 5 gleiche Teile geteilt; in der Mitte jedes Teils wurde die relative Höhe des Zapfenellipsoides von einem einfachen Zapfen und möglichenfalls von einem Hauptzapfen sowie diejenige der Spitze der höchsten Pigmentfäden gemessen. In Abb. 7 u. 8 sind die Messwerte für die Stellung des Pigmentes und der einfachen Zapfen zusammengestellt. Jeder Kurvenpunkt ist also der Mittelwert von 3 Dunkel- bzw. Hellstellungen in 10 entsprechenden Netzhautpartien. Der Durchschnittswert von 10 Netzhautteilen ist als eine dicke gerade Linie (Pigment) oder gestrichelte Linie (Zapfen) angegeben.

Beide Abbildungen zeigen, dass die Zapfenstellung in keiner Beziehung zum Adaptationszustand steht (0.77 für die Hell- und auch für die Dunkelaugen), während die Pigmentwanderung in auffallendem Masse erfolgt (0.51 für die Dunkel- und 0.74 für die Hellaugen). In den zentralen Teilen der Hellaugen sieht man, dass das Zapfenellipsoid einzeln durch das Pigment umhüllt und optisch isoliert ist. Wie oben erwähnt, ist die Stellung der Doppelzapfen einer etwas grösseren Schwankung unterworfen; der Durchschnittswert von 18 (Dunkel) und 13 (Hell) Messungen beträgt je 0.64 und 0.67, was auch keinen Unterschied zwischen den Dunkel- und den Hellaugen zeigt.

Somit muss man wohl schliessen, dass bei der Netzhaut der Feuersalamanderlarven die Zapfenverschiebung nicht in objektiv bemerkbarer Masse stattfindet. Dadurch wurde natürlich auch meine ursprüngliche Absicht gegenstandslos, bei den Salamanderlarven den Zusammenhang zwischen Farbenblindheit und Zapfenverschiebung nachzuweisen.

Zusammenfassung

1. Die Feuersalamanderlarven sind *unter gewissen Bedingungen* auf eine Farbe zu dressieren.
2. Durch Dressur mit *Pigmentpapieren* ist festgestellt, dass die Larven eine Farbe vom Spektralbereich Rot bis Grün qualitativ erkennen können, hingegen 2 Farben aus gleichem Spektralbereich nicht zu unterscheiden lernen. Eine Blau-Dressur gelingt nicht.
3. Durch Dressur auf *Farbenlicht* ist das Vermögen der Larven nachgewiesen, Blau qualitativ zu erkennen und weiter 2 Farben unabhängig von ihrem Helligkeitswert zu unterscheiden.
4. Im schwachen Dämmerlicht verlieren die Larven den Farbensinn; dessen Schwelle liegt anscheinend etwas höher als für das Menschaugenauge.
5. Die Netzhaut der Feuersalamanderlarven zeigt keine Zapfenverschiebung beim Übergang vom Tageslicht zum Dämmerlicht.

Literaturverzeichnis

- BROSSA, A. u. KOHLRAUSCH, A.: Die Aktionsströme der Netzhaut bei Reizung mit homogenen Lichtern. Arch. f. Physiol. **1913**.
- BRUNNER, G.: Über die Sehschärfe der Elritze (*Phoxinus laevis*) bei verschiedenen Helligkeiten. Z. vergl. Physiol. **21** (1934).
- DIEBSCHLAG, E.: Zur Kenntnis der Grosshirnfunktionen einiger Urodelen und Anuren. Z. vergl. Physiol. **21** (1935).
- v. FRISCH, K.: Weitere Untersuchungen über Farbensinn der Fische. Zool. Jb., Abt. Physiol. **34** (1913).
- v. FRISCH, K.: Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jb., Abt. Physiol. **35** (1914).
- v. FRISCH, K.: Farbensinn der Fische und Duplizitätstheorie. Z. vergl. Physiol. **2** (1925).
- GARTEN, S.: Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht, Graefe-Saemisch, Handb. d. ges. Augenheilk., Teil 1, **3** Kap. 12 Anhang (1907).
- HERTER, K.: Dressurversuch mit Igel I. Z. vergl. Physiol. **18** (1933).
- v. HESS, C.: Untersuchungen über den Lichtsinn bei Amphibien und Reptilien. Pflügers Arch. **132** (1910).
- HILMSTEDT, F. u. NAGEL, W. A.: Die Verteilung der Reizwerte für die Froschnetzhaut im Dispersionsspektrum des Gaslichtes, mittels der Aktionsströme untersucht. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. **11** (1900).
- HONJO, I.: Die Wirkung monochromatischen Lichtes auf die motorischen Elemente der Knochenfischnetzhaut. Z. vergl. Physiol. **22** (1935).
- HÜRMAN, M.: Über den Helligkeitssinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. **21** (1935).
- KOHLRAUSCH, A.: Die Netzhautströme der Wirbeltiere in Abhängigkeit von der Wellen-

- länge des Lichtes und dem Adaptationszustand des Auges. Arch. f. Physiol. 1918.
- PIPER, H.: Das elektromotorische Verhalten der Retina bei *Eledone moschata*. Arch. f. Physiol. 1904.
- SCHÜTZLER, G.: Untersuchungen über den Farbensinn der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) Inaugural-Dissertation, Univ. z. Berlin. 1933.
- v. STUDNITZ, G.: Zur Adaptation der Stäbchen und Zapfen. (Studien zur vergleichenden Physiologie der Iris II.) Zool. Jb., Abt. Physiol. 54 (1934).
- WAGNER, H.: Über den Farbensinn der Eidechsen. Z. vergl. Physiol. 18 (1932).
- ZIPSE, W.: Können unsere heimischen Frösche und echte Kröten ultraviolettes Licht sehen? Zool. Jb., Abt. Physiol. 55 (1935).
-