

# Über den Einfluß der Bodenfarbe auf die Fleckenzeichnung des Feuersalamanders.

Von Karl v. Frisch, München.

## Inhalt:

1. Einleitung. — 2. Eine Bemerkung über das normale Farbkleid des Feuersalamanders. — 3. Versuche an metamorphosierten Salamandern. — 4. Die Beziehungen zwischen morphologischem und physiologischem Farbwechsel. — 5. Versuche mit Salamanderlarven. — 6. Der scheinbare Widerspruch zwischen den Ergebnissen von Kammerer und Herbst. — 7. Zusammenfassung.

## 1. Einleitung.

Kammerer hat gefunden, daß bei Feuersalamandern (*Salamandra maculosa* Laur.), die er mehrere Jahre auf gelber Lehmerde hielt, die gelbe Fleckenzeichnung auffällig an Ausdehnung gewann, während bei Haltung auf schwarzer Gartenerde allmählich die schwarze Grundfarbe zunahm und die gelben Flecken verdrängte. Die Lehmerde unterschied sich nicht nur durch ihre gelbe Farbe, sondern auch durch ihren höheren Feuchtigkeitsgehalt von der schwarzen Gartenerde, da sie stärker hygroskopisch war als diese. Um den wirksamen Faktor zu finden, brachte Kammerer einerseits Salamander auf gelben und schwarzen Untergrund (Papierunterlagen) bei gleicher Feuchtigkeit der Behälter, andererseits in trockene und feuchte Umgebung bei gleicher Farbe des Untergrundes. Es zeigte sich, daß sowohl gelber Untergrund als auch feuchte Umgebung die Gelbfärbung der Tiere fördert, wogegen sowohl schwarzer Untergrund als auch Trockenheit die Schwarzfärbung begünstigt; so wird die Wirksamkeit der gelben Lehmerde durch ihre Feuchtigkeit, die Wirksamkeit der schwarzen Gartenerde durch ihre relative Trockenheit verstärkt. Doch ist der Farbfaktor dem Feuchtigkeitsfaktor nicht gleichzusetzen. Denn gelber Untergrund bewirkt Vergrößerung der vorhandenen gelben Flecken, Feuchtigkeit aber bewirkt das Neuauftreten kleiner, gelber Flecken in der schwarzen Grundfarbe. Schwarzer Untergrund veranlaßt die Verkleinerung und Einschmelzung der gelben Flecken vom Rande her, Trockenheit aber veranlaßt eine gleichmäßige Verdüsterung der gelben Flecken in ihrer ganzen Ausdehnung. Der Einfluß des gelben und schwarzen Untergrundes wird durch die Augen vermittelt und bleibt bei geblendeten Tieren aus, Trockenheit und Feuchtigkeit aber beeinflussen die Färbung geblendeter Tiere ebenso wie bei sehenden Individuen. — Die so erzielten Farbänderungen sind erblich.

Als Kammerer in den Jahren 1910 und 1911 mit vorläufigen Mitteilungen [11, 12] über die hier kurz skizzierten Resultate vor die Öffentlichkeit trat, war ich mit Versuchen über den Farbwechsel der Fische beschäftigt. Da erweckte die „Farbanpassung“ des Feuersalamanders sofort mein größtes Interesse. Denn was da beschrieben wurde, war ein Novum auf dem Gebiete des Farbenwechsels niederer Wirbeltiere. Wir kannten eine Anpassung an den Untergrund, bewirkt

durch Kontraktion und Expansion von Chromatophoren unter dem Einflusse des Nervensystemes. Wir kannten auch vereinzelt Fälle, wo nach lange währender Expansion der Chromatophoren allmählich eine Vermehrung des Pigmentes, nach lange währender Kontraktion eine Abnahme desselben zu bemerken war, wo also ein „morphologischer Farbwechsel“ eintrat, der aber mit dem vorangegangenen „physiologischen Farbwechsel“ offenbar in ursächlicher Beziehung stand (vgl. S. 404). Beim Feuersalamander schien nach vollendeter Metamorphose ein physiologischer Farbwechsel völlig zu fehlen. So war es unklar, durch welchen Mechanismus hier ein gelber Untergrund zu einer Vermehrung des gelben Pigmentes, schwarzer Untergrund zu einer Zunahme des Melanines führen sollte. Dazu kommt, daß die biologische Bedeutung einer solchen „Farbanpassung“ unverständlich ist, da man das Farbkleid des Feuersalamanders wohl als Warnfärbung, aber schwerlich als Schutzfärbung deuten kann.

So wollte ich die Sache aus eigener Anschauung kennen lernen und eine Hypothese, die sich mir zur Deutung der Befunde aufgedrängt hatte, auf ihre Richtigkeit prüfen. Die im Jahre 1910 begonnenen Versuche wurden im Herbst 1913 wegen anderer Arbeiten unterbrochen. Dann verhinderte der Krieg ihre Fortsetzung. Inzwischen wurde in Kammerer's ausführlicher Publikation [13] und in der jüngsten Arbeit von Herbst [10] ein großer Teil dessen, was ich an Ergebnissen und Deutungen vorbringen wollte, bereits ausgesprochen. Ich hätte daher jetzt von einer eigenen Mitteilung um so lieber Abstand genommen, als ja meine Versuche nicht zu Ende geführt sind. Daß ich mich dennoch zur Publikation entschlossen habe, bedarf der Rechtfertigung: Erstens wurde ich, nachdem in Kammerer's Arbeit bereits ein Hinweis auf meine Versuche enthalten war, wiederholt von verschiedenen Seiten um genauere Mitteilungen gebeten; und wenn meine Experimente auch zu wenig ausgedehnt sind, um für sich allein beweisend zu sein, so mögen sie doch im Zusammenhang mit den Ergebnissen anderer Untersucher ins Gewicht fallen. Zweitens aber besteht ein schroffer Widerspruch zwischen den Schlüssen, die Kammerer und Herbst aus ihren Versuchsergebnissen ziehen, und zur Klärung dieses Widerspruches glaube ich aus dem vorliegenden Materiale etwas beitragen zu können.

## 2. Eine Bemerkung über das normale Farbkleid des Feuersalamanders.

Ein volles Verständnis der Veränderungen, die sich durch die Einwirkung äußerer Faktoren am Farbkleide des Feuersalamanders erzielen lassen, ist ohne genaue histologische Untersuchung über die Entwicklung und schließliche Gestaltung der Färbungselemente kaum möglich. Eine solche Untersuchung stand auch auf meinem Programm, sie war aber noch nicht weit gediehen, als die Arbeit unterbrochen wurde. Ich kann hier meine bisherigen Ergebnisse schon deshalb übergehen, weil wir

aus einer vorläufigen Mitteilung von W. J. Schmidt [18] entnehmen können, daß von ihm demnächst ausführliche Angaben über dieses Thema zu erwarten sind.

Auf einen Umstand möchte ich aber nebenbei doch hinweisen, der bis jetzt, so auffällig er ist, von keinem Untersucher gewürdigt wurde.

Warum sind die gelben Flecken des Feuersalamanders so leuchtend gelb? Wodurch kommt die tiefe Sättigung der Farbe zustande? Nach Kammerer ([13] S. 141) nur durch die dichte Lagerung des gelben Pigmentes. Ein Blick auf einen frisch hergestellten Gefrierschnitt durch die Salamanderhaut lehrt uns eines anderen: Bei Ablendung des Mikroskopspiegels und Betrachtung in auffallendem Lichte<sup>1)</sup> sieht man unter dem gelben Pigment einen Reflektor ausgebreitet, der das Licht mit großer Intensität zurückstrahlt. Das Bild erinnert sogleich an das Tapetum in den Augen gewisser, an ein Sehen im Dämmerlichte angepaßter Tiere. Man kann die betreffende Schichte auch hier als „Tapetum“ bezeichnen, im gleichen Sinne, in welchem S. Exner [5]<sup>2)</sup> die reflektierende Schichte, die er an Blumenblättern unter den gefärbten Epidermiszellen fand, und auf welche er die große Helligkeit und Sättigung vieler Blütenfarben zurückführt, als Tapetum anspricht. Ebenso wie in den Blumenblättern wird auch in der Salamanderhaut durch den Umstand, daß unter der durchscheinenden Lage des gelben Pigmentes ein Reflektor liegt, die Intensität des Gelb gesteigert, und dadurch, daß die Lichtstrahlen die gelbe Zone zweimal passieren müssen, die Sättigung der Farbe erhöht. Das Tapetum „spielt die Rolle der Folie unter gefaßten Edelsteinen“ [5].

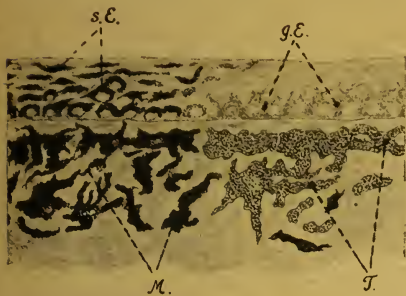
Die Figuren 1 und 2 mögen die Verhältnisse anschaulich machen. In Fig. 1 ist ein Querschnitt durch die Haut eines erwachsenen Feuersalamanders, und zwar an der Grenze eines schwarzen und gelben Hautbezirkes, in durchfallendem Lichte dargestellt, Fig. 2 zeigt die gleiche Stelle bei auffallendem Lichte. In den schwarzen Hautbezirken ist sowohl die Epidermis wie die Cutis reich an schwarzem Pigment, welches am Rande des gelben Fleckes meist mit ziemlich scharfer Grenze endet. Im Gebiete des gelben Fleckes ist die Epidermis nicht, wie man vielfach lesen kann<sup>3)</sup>, pigmentfrei, sondern in ihrer unteren Hälfte mit dicht gedrängten, lebhaft gelben Pigmentzellen (g. E.) erfüllt. Die eben erwähnte falsche Angabe ist wohl auf die Untersuchung von Alkoholmaterial, in welchem das gelbe Pigment gelöst war, zurückzuführen. Ein frischer Gefrierschnitt zeigt am besten den natürlichen Zustand. In der Cutis liegen in gleicher Flucht mit den Melanophoren der benachbarten Zone die Zellen, welche das Tapetum bilden. Sie erscheinen bei Beleuchtung von unten dunkel, an dickeren Schnitten fast so schwarz wie die Melanophoren. Bei abgeblendetem Mikroskopspiegel (Fig. 2) strahlen sie in gelblichem Lichte.

1) Am besten mit einem schwachen Objektiv, da stärkere Linsen dem Präparat so weit genähert werden müssen, daß sie es zu stark beschatten.

2) Vgl. insbes. S. 202 ff.

3) Z. B. bei R. F. Fuchs [9] S. 1477, Herbst [10] S. 27 u. a.

Dem Aussehen nach möchte man den Inhalt dieser Tapetumzellen für Guanin halten. Proben mit einigen Chemikalien bestärken mich in dieser Annahme: Die Substanz ist unlöslich in Wasser, Alkohol, Chloroform, Xylol, hingegen leicht löslich in verdünnten Mineralsäuren und Alkalien. Versuche, über die chemische Natur des Stoffes völlig ins Klare zu kommen, führten bisher nicht zum Ziele<sup>4)</sup>. Ich fand aber nachträglich, daß Ewald und Krukenberg ([4] S. 255 und 258)



Figur 1.

Fig. 1. Querschnitt durch die Haut eines erwachsenen Feuersalamanders an der Grenze eines schwarzen und gelben Hautbezirkes, bei durchfallendem Lichte: s. E. schwarzes Epidermispigment, M. Melanophoren der Cutis, g. E. gelbe Pigmentzellen der Epidermis, T. Tapetumzellen.



Figur 2.

Fig. 2. Dieselbe Hautstelle wie Fig. 1, bei auffallendem Lichte.

schon vor ca. 40 Jahren in den gelben Hautflecken des Feuersalamanders Guanin „unschwer und mit unzweifelhafter Sicherheit“ nachweisen konnten. Worauf die gelbliche Tönung des Guanins in diesem Falle zurückzuführen ist, vermag ich nicht anzugeben.

Es lag nahe, auch in gewissen anderen Fällen, wo uns Farben von besonderer Leuchtkraft entgegneten, ähnliche Verhältnisse anzunehmen. Ich habe Stichproben mit zwei weiteren Amphibien gemacht und meine Vermutung bestätigt gefunden. Die Bauchseite des Bergmolches (*Molge alpestris* Laur.) ist durch ein leuchtendes Orangerot ausgezeichnet. An Querschnitten durch die Bauchhaut sieht man an der Grenze von Cutis und Epidermis ein lebhaft orangefarbenes Pigment. Unter diesem folgt eine pigmentfreie Zone und dann, an der unteren Grenze der Cutis, eine in auffallendem Lichte silberglänzende Pigmentlage, die auch hier aus Guanin bestehen dürfte und in ihrer Ausdehnung dem roten Hautbezirk entspricht. Die Bedeutung dieser reflektierenden Schichte

4) Ich wandte mich in dieser Frage auch an Herrn Hofrat Molisch (Wien) um Rat. Er war so freundlich, gemeinsam mit seinem Assistenten Herrn Dr. G. Klein die eingesandten Präparate einer mikrochemischen Prüfung zu unterziehen, wofür ich den beiden Herren auch an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte. Es wurde mir bestätigt, daß die allgemeinen Löslichkeitsverhältnisse der reflektierenden Substanz sich mit denen des Guanin decken. Darüber hinaus ließ sich aber nichts Positives aussagen da Versuche, die charakteristischen Kristallbildungen aus salzsauren Guaninlösungen mit Ammoniak, bzw. Natriumazetat zu erhalten, so wie die sicherste Reaktion mit Silbernitrat in salpetersaurer Lösung negativ ausfielen.

ist da vielleicht noch klarer als beim Feuersalamander, weil sie selbst nicht gefärbt ist. Die orangerote Farbe des Bauches ist ausschließlich auf Rechnung des oberflächlichen orangeroten, durchscheinenden Pigmentes zu setzen. Aber ihre Leuchtkraft verdankt die Farbe der silbernen Folie, mit der sie unterlegt ist.

Auch bei der Unke (*Bombinator pachypus* Bp.) liegt unter dem rötlichgelben Pigment eine lichtreflektierende Schichte. Wenn man die Bauchhaut abpräpariert und von der Innenseite betrachtet, so sieht man das gleiche genetzte Muster in Weiß, das von der Außenseite leuchtend gelbrot erscheint. Auf Schnitten haben die Guaninmassen (welche auch in der Unkenhaut von Ewald und Krukenberg [4a] nachgewiesen wurden) in diesem Falle ein mehr kreidiges Aussehen.

Noch mancherlei ließe sich da erwähnen. Bei manchen Fröschen sind ja die Lagebeziehungen zwischen lipochrom- und guaninführenden Zellen so innig, daß bis heute die Meinung verbreitet ist, beide Pigmente lägen in ein und denselben Zellen (vgl. [19]). Auch hier liegt in der Regel die reflektierende Substanz unter einem gelben Pigment und muß bei einem gewissen Färbungszustande der Haut (Gelbfärbung) ebenso wirken wie das Tapetum bei Salamander, Molch und Unke. Die guaninführenden Zellen sind aber an dem reichen Farbenspiel der Froschhaut auch noch in anderer Weise beteiligt, so daß von einem „Tapetum“ in der oben gebrauchten einfachen Bedeutung nicht die Rede sein kann.

### 3. Versuche an metamorphosierten Salamandern.

Es war zunächst mein Bestreben, die „Anpassung“ der Feuersalamander an schwarzen und gelben Untergrund selbst zu beobachten.

Kammerer war bei jenen Versuchsreihen, in welchen er den Farbfaktor isoliert auf seine Wirksamkeit prüfen wollte, folgendermaßen vorgegangen: Die Salamander wurden in Terrarien gesetzt, deren Bodenteil mit Flußsand ausgefüllt war. Die Flußsandschicht und auch ein Teil der Seitenwände des Terrariums wurden dann in einem Falle mit gelbem, im Parallelversuch mit schwarzem Glanzpapier bedeckt. Damit Zerreißen des Papiers keine Störungen verursachen, war es beiderseits gefärbt und in doppelter Lage aufgebracht. Das Glanzpapier verlor durch die Feuchtigkeit, der es ausgesetzt war, rasch seinen Glanz und allmählich auch seine Farbe, mußte daher häufig erneuert werden. „Damit sich die Tiere halbwegs behaglich fühlen, nämlich insoweit, daß sie dauernd am Leben bleiben und sich fortpflanzen, ist die Einrichtung nun noch durch Moosnester zu vervollständigen, groß genug, daß sie sich darin einwühlen können, klein genug, daß viel farbige Bodenfläche übrig bleibt. Um ein Verschleppen des Mooses zu hindern, werden die Nester mit Steinen umgeben, die in sämtlichen Behältern gleichartig sind (irgend ein Quarz). Wasserbecken und Futternapf werden an das dem Moosneste entgegengesetzte Ende des Behälters gestellt, um die Salamander zu zwingen, hinüber und herüber auf dem farbigen Papier zu wandern“ ([13] S. 62).

Kammerer lag es am Herzen, seine Tiere in den Versuchsbehältern zur Fortpflanzung zu bringen, um die Vererbung der erzielten Abänderungen studieren zu können. Er glaubte darum durch das Bedecken des nackten Terrarienbodens mit Sand und Papier und durch die Einrichtung des Moosnestes dem Wohlbefinden der Salamander Konzessionen machen zu müssen. Mir war es nicht um eine zweite Generation zu tun, darum konnte ich unbedenklich reinere Versuchsbedingungen schaffen. Ich wollte eine direkte Berührung der Salamander mit den farbigen Papieren vermeiden und die Wirkung des Untergrundes möglichst ausgiebig zur Geltung bringen. So ergab sich folgende Versuchsanordnung:

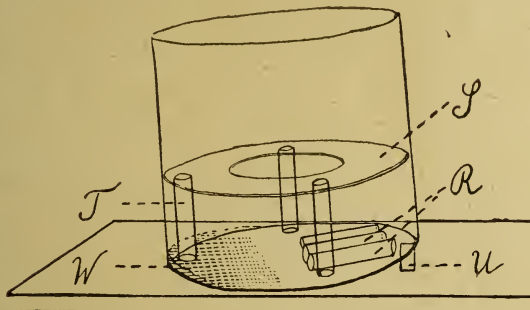


Fig. 3. Das Versuchsgefäß wird durch eine Unterlage (U) schräg gestellt und so die Badegelegenheit (W) geschaffen; Glasröhren-(R) dienen den Salamandern als Unterschlupf, eine auf Glasfüßern (T) ruhende Glasscheibe (S) mit zentraler Öffnung verbindet ein Emporkriechen der Salamander über die Grenze, bis zu welcher die Seitenwände des Gefäßes außen mit gelbem, schwarzem oder weißem Papier (nicht eingezeichnet) beklebt sind.

Als Behälter dienten runde Glasgefäße von 25 cm Durchmesser und 22 cm Höhe. Der Boden und die Seitenwände bis zu einer Höhe von 8 cm waren an der Außenseite mit gelbem, schwarzem oder weißem Papier beklebt. Durch richtige Anwendung des Klebemittels wird vermieden, daß zwischen Papier und Glas eine Luftschicht bleibt und so ein satteres Gelb und tieferes Schwarz erzielt. Da die jungen Salamander gern an den Glaswänden emporkriechen, wurde ein auf Glasfüßen ruhender Glasring eingesetzt und so ein Überschreiten der Papiergrenze verhindert (vgl. Fig. 3). Das Bad wurde durch Einfüllen von etwas Wasser und Schrägstellen der Gefäße hergestellt. Glasdeckel hielten die Atmosphäre feucht. Um dem Bedürfnis der Tiere nach einem Unterschlupf entgegenzukommen, wurden beiderseits offene Glasröhren auf den Boden der Behälter gelegt, die sehr gerne aufgesucht wurden. Man vermeidet so, daß sich die Salamander zu einem Klumpen zusammenballen, was ihnen kaum zuträglich ist und außerdem die Farbe des Untergrundes häufig ihren Blicken entzieht. Als Futter reichte ich anfangs Mückenlarven, die in gläsernen Schälchen in die Gefäße gesetzt wurden. Die geblendeten Tiere schoppte ich mit Fleischstücken, die

ohne weiteres geschluckt werden, sobald man sie ihnen zwischen die Kiefer schiebt. Später wandte ich dieses Verfahren auch bei den sehenden Salamandern an, um allen Tieren das gleiche Quantum Nahrung zuzuführen. Die Behälter wurden an Nordfenstern des zoologischen Institutes aufgestellt. Da mir kein Raum mit Oberlicht zur Verfügung stand, nach Kammerer aber nur bei Oberlicht gute Resultate zu erwarten sind, brachte ich über den Gefäßen Spiegel an und erreichte dadurch eine erhebliche Steigerung der Lichtstärke.

Im Gegensatz zu Kammerer, der als Ausgangsmaterial etwa einjährige, im Freien gesammelte Salamander benützte, ging ich von trächtigen Weibchen aus und brachte die Jungen gleich nach ihrer Verwandlung in die Versuchsgefäße. Ich hoffte durch die Verwendung jüngerer Tiere rascher einen Erfolg zu sehen. Auch schien es mir wichtig, die Nachkommen ein und derselben Mutter den verschiedenen Versuchsbedingungen auszusetzen. Nur bei der ersten Versuchsreihe habe ich diese Regel nicht streng befolgt.

Die zur ersten und zweiten Versuchsreihe benützten Tiere wären nach der Nomenklatur von Boulenger [3] der *f. typica*, die Tiere der dritten Versuchsreihe der *var. taeniata* zuzurechnen.

### Erste Versuchsreihe.

Im Oktober 1910 übernahm ich von einem Kollegen einige Dutzend Salamanderlarven, welche dieser wenige Tage vorher dem Uterus gebärrer Weibchen entnommen hatte. Die Larven wurden auf indifferentem Grunde gehalten. Die ersten machten die Metamorphose Mitte Januar 1911 durch, die letzten zum Versuch verwendeten Tiere Mitte Mai.

Die jungen verwandelten Salamander wurden zur Hälfte in gelb bekleidete, zur Hälfte in schwarz bekleidete Behälter gesetzt. Eine Anzahl wurde geblendet. Von jedem Tier legte ich eine Skizze an, um die Größe und relative Lage der Flecken festzuhalten.

a) Sehende Tiere: Es kamen je 7 Individuen in schwarze und gelbe Umgebung.

Im Laufe des zweiten Vierteljahres konservierte ich drei Schwarztier und drei Gelbtier zum Zwecke der histologischen Untersuchung<sup>5)</sup>. Schon in den wenigen Monaten war bei zweien von diesen Schwarztieren eine deutliche Reduktion des Gelb und völliger Schwund kleinerer gelber Flecken eingetreten, während bei zweien von diesen Gelbtieren eine deutliche Vergrößerung und teilweise Verschmelzung der gelben Flecken zu konstatieren war. Vom dritten Schwarz- und Gelbtier kann ich das Gleiche nicht sicher behaupten; keinesfalls aber hatte eine Veränderung im entgegengesetzten Sinne stattgefunden.

Von den übrigen vier Schwarztieren ging eines nach 5 Monaten ein, ohne sich merklich verändert zu haben. Die anderen drei blieben ca. 1 $\frac{3}{4}$  Jahre in dem schwarzen Behälter. Während dieser Zeit war

5) Ich wollte sehen, ob sich eine Veränderung im Expansionszustande der Pigmentzellen und in der Dichte der Pigmente feststellen ließe, gelangte aber nicht zu einwandfreien Resultaten.

bei einem von ihnen eine geringe, bei den beiden anderen eine starke, kontinuierlich fortschreitende Reduktion des Gelb zu beobachten. Es bildeten sich in den gelben Flecken schwarze Trennungsbrücken aus und manche Flecken wurden ganz durch Melanin verdrängt.

Bei den übrigen vier Gelbtieren gewannen die gelben Flecken in drei Fällen ein wenig, in einem Falle sehr bedeutend an relativer Ausdehnung.

b) Geblendete Tiere: Den frisch verwandelten Salamandern wurden beide Augen extirpiert. Sie wurden hierauf in Glasschalen mit steriler Watte und eine Woche später in die Versuchsgefäße gesetzt. Verluste durch die Operation waren nicht zu verzeichnen. Von den 12 operierten Tieren kamen 6 in schwarze, 6 in gelbe Umgebung. Die Behälter waren genau so eingerichtet und aufgestellt wie diejenigen, in welchen sich die sehenden Salamander befanden.

Je ein Schwarz- und ein Gelbtier konservierte ich nach zwei Monaten, je ein weiteres nach sechs Monaten zum Zwecke der histologischen Untersuchung. Die übrigen acht Tiere blieben  $1\frac{1}{4}$  Jahre den Versuchsbedingungen ausgesetzt.

Ein Unterschied zwischen der Schwarzgruppe und der Gelbgruppe konnte zu keiner Zeit konstatiert werden. Bei beiden Gruppen wurde in gleichem Maße die gelbe Zeichnung durch Auftreten schwarzer Trennungslinien und Schwund einzelner Flecken reduziert, so daß die blinden Tiere auf schwarzem und gelbem Grunde fast noch ärmer an Gelb wurden als die sehenden Salamander auf schwarzem Grunde. Ich habe somit nicht den Eindruck, daß, wie Kammerer angibt, bei geblendeten Tieren vom Momente der Blendung ab der Zeichnungszustand stationär bleibt (vgl. [13] S. 91, 92). Doch will ich seiner Meinung bei der geringen Zahl meiner Versuchstiere nicht widersprechen. Es wäre freilich erwünscht, zu erfahren, wieviele Versuchstiere seinen Angaben zur Grundlage dienen.

Darin stimmen meine Erfahrungen mit denen Kammerer's überein, daß die gegensätzliche Beeinflussung der Fleckenzeichnung durch gelbe und schwarze Umgebung bei den blinden Tieren ausblieb.

#### Zweite Versuchsreihe.

Am 9. Mai 1912 öffnete ich zwei trüchtige Feuersalamander, von denen einer 27, der andere 37 reife Larven enthielt. Sie wurden, voneinander getrennt, in zwei Glaswannen auf indifferentem Grunde großgezogen. Vor Beginn der Metamorphose wurden die Wannen schräg gestellt und der von Wasser entblößte Bodenteil mit Moos bedeckt. Die frisch verwandelten Tiere kamen in drei Behälter, die in der geschilderten Weise mit schwarzem, gelbem und weißem Papier bekleidet waren. Es wurde dafür gesorgt, daß die drei Behälter möglichst gleichmäßig mit den Nachkommen beider Eltern besetzt wurden.

Im ganzen kamen je 7 Salamander in gelbe und weiße, 6 Salamander in schwarze Umgebung. Sie hatten ihre Metamorphose zwischen 26. August und 16. September 1912 durchgemacht.



Der Versuch wurde am 11. Januar 1913 abgebrochen, da die Tiere bis dahin keine deutliche Reaktion, hingegen große Sterblichkeit zeigten. Es waren seit November 3 Gelbtiere, 3 Weißtiere und 2 Schwarztieretiere verwendet.

Geringfügige Änderungen der Fleckenzeichnung waren auch während der kurzen Dauer dieses Versuches eingetreten. Bei 5 Gelbtieren war eine schwache Zunahme des Gelb und Tendenz zur Verschmelzung von Flecken erkennbar, bei einem Gelbtier trat keine Veränderung ein, bei einem kam es zu einer geringfügigen Reduktion des Gelb. Bei 3 Weißtieren nahm das Gelb etwas an Ausdehnung zu, bei den übrigen 4 Weißtieren änderte sich nichts. Auch bei 2 Schwarztieren wurde das Gelb ein wenig vermehrt, während bei den 4 anderen Schwarztieren keine Änderung bemerkt werden konnte.

Diese kleinen Schwankungen waren nicht entfernt zu vergleichen mit den Reaktionen, die ich bei der früheren Versuchsreihe schon in den ersten Monaten gesehen hatte. Es schien zweifelhaft, ob sie überhaupt mit der Umgebungsfarbe in Zusammenhang stünden. Gegen Kammerer's Angaben ließ sich dieser negative Befund nicht verwerten. Denn man kann deutliche Reaktionen nur von gesunden und lebenskräftigen Tieren erwarten; diese Voraussetzung war aber hier nicht erfüllt. Darum hielt ich eine weitere Fortführung dieses Versuches nicht der Mühe wert.

### Dritte Versuchsreihe.

Am 14. November 1912 entnahm ich abermals zwei trächtigen Feuersalamandern je 27 wohlentwickelte Larven und pflegte sie getrennt voneinander, in zwei auf indifferentem Grunde stehenden Aquarien. Als ich Anfang März 1913 verreiste, begannen eben die ersten Larven zu metamorphosieren. Bei meiner Rückkehr am 21. April hatten von den Nachkommen der einen Mutter 20 Tiere, von den Nachkommen der anderen Mutter 21 Tiere die Metamorphose beendet.

Ich wählte nun jeweils 3 Individuen aus, die von derselben Mutter stammten und untereinander in Bezug auf die Menge des gelben Pigmentes und die Zahl und Anordnung der gelben Flecken einigermaßen ähnlich waren. Von diesen wurden dann nach Anfertigung der Skizzen je eines in gelbe, eines in schwarze und eines in weiße Umgebung versetzt. Insgesamt kamen in den gelben, schwarzen und weißen Behälter je 10 Tiere, und zwar je 5 Nachkommen der einen und je 5 Nachkommen der anderen Mutter.

Im Mai entschlüpfen durch eine Unvorsichtigkeit 2 Weißtiere und ein Gelbtier und gingen verloren. Ein zweites Gelbtier starb im Sommer 1913.

Nach Ablauf des ersten, zweiten und vierten Monates wurden alle Tiere an Hand der Skizzen genau kontrolliert und die Veränderungen eingetragen.

Am 11. November 1913, also nach 6½ Monaten, wurde nach Aufnahme des Status der Versuch abgebrochen und das gesamte Material konserviert.

Ich gebe in Fig. 4—29 Abbildungen von der Rückenseite der Tiere, wobei jeweils links der Zustand bei Versuchsbeginn, rechts der Zustand beim Abschlusse des Versuches (auf die gleiche Größe reduziert) dargestellt ist. Einerseits Fig. 4—16, anderseits Fig. 17—29 beziehen sich auf Nachkommen ein und derselben Mutter.

In der oberen Reihe sind die in gelbe Umgebung, in der mittleren Reihe die in schwarze Umgebung und in der unteren Reihe die in weiße Umgebung versetzten Tiere abgebildet. Vergleicht man die übereinander stehenden Figuren, also z. B. Fig. 4 mit Fig. 5 und Fig. 6, so hat man stets linkerseits drei Geschwister, die einander in ihrer Fleckenzeichnung einigermaßen ähnlich sehen, dargestellt an dem Tage, an welchem sie unter verschiedene Bedingungen gebracht wurden, rechterseits in den gleichen Figuren dieselben Tiere nach halbjährigem Aufenthalte in gelber, schwarzer und weißer Umgebung.

Aus den fortlaufenden Aufzeichnungen und dem Anfangs- und Endbefund ergibt sich:

Von den 10 in gelbe Umgebung versetzten Tieren ist eines, wie schon erwähnt, bald nach Versuchsbeginn entkommen und scheidet daher von der Betrachtung aus. Bei den 9 übrigen Tieren kam es in 6 Fällen zu einer teilweisen sehr deutlichen (Fig. 4, 10, 13), teilweise geringeren (Fig. 7, 17, 25) Zunahme des Gelb durch Ausdehnung der Flecken, die vielfach miteinander verschmolzen. Bei 2 Tieren kam es an manchen Körperstellen zu einer Vergrößerung, an anderen Stellen zur Reduktion der gelben Flecken, so daß im ganzen keine wesentliche Veränderung in der Ausdehnung des Gelb zu bemerken war (Fig. 22 und das im September gestorbene Tier). In einem Falle war eine geringe Reduktion des Gelb zu verzeichnen (Fig. 20).

Bei den 10 in schwarze Umgebung versetzten Tieren kam es in 7 Fällen zu einer deutlichen, zum Teil sehr starken Reduktion des Gelb (Fig. 5, 8, 16, 18, 23, 26, 28), bei 2 Tieren war nur an manchen Körperstellen eine Reduktion des Gelb zu bemerken, während an anderen Stellen das Gelb etwas an Ausdehnung gewann, so daß im ganzen keine wesentliche Veränderung zustande kam (Fig. 11, 21), in einem Falle dürfte vielleicht die Zunahme des Gelb etwas ausgiebiger gewesen sein als die an anderen Körperstellen erfolgte Reduktion (Fig. 14).

Von den 10 in weiße Umgebung versetzten Tieren sind zwei entkommen, bei den 8 übrigen war in den ersten Monaten durchwegs eine Vergrößerung und Verschmelzung der gelben Flecken zu konstatieren, aber nur in einem Falle gewann das Gelb bis zum Ende des Versuches kontinuierlich an Ausdehnung (Fig. 15), in einem Falle blieb die relative Zunahme des Gelb auf die zwei ersten Monate beschränkt (Fig. 24), in 6 Fällen setzte später an manchen Körperstellen sogar eine mehr oder weniger starke Reduktion des Gelb ein, so daß der schon verzeichnete Zuwachs an Gelb teilweise (Fig. 19, 27, 29) oder nahezu vollständig (Fig. 6, 9, 12) wieder rückgängig gemacht wurde.

Im ganzen nahmen daher die Weißtiere nach Ablauf des halben Jahres eine Mittelstellung ein, indem sie reicher gelb gezeichnet waren als die Schwarztiere, aber weniger gelb als die auf gelbem Grunde gehaltenen Salamander.



22. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 4. Gelbtier Nr. 1.



22. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 7. Gelbtier Nr. 2.



22. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 10. Gelbtier Nr. 3.



22. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 5. Schwarztier Nr. 1.



22. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 8. Schwarztier Nr. 2.



22. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 11. Schwarztier Nr. 3.



22. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 6. Weißtier Nr. 1.



22. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 9. Weißtier Nr. 2.



22. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 12. Weißtier Nr. 3.

Fasse ich nun die Ergebnisse dieser Experimente zusammen, so möchte ich vor allem nochmals betonen, daß ich meine bisherigen Versuche nicht für ausreichend halte und daß ich mich nicht zu ihrer Mitteilung entschlossen hätte, wenn nicht ein befriedigender Abschluß in so weiter Ferne läge.

Man wird es aber schwerlich als Zufall deuten können, daß unter

15 auf schwarzen Grund versetzten Salamandern bei 12 Tieren eine Reduktion des Gelb, unter 15 auf gelben Grund versetzten Salamandern bei 12 Tieren eine Vermehrung des Gelb zu finden war, während nur bei je einem Individuum eine



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 13. Gelbtier Nr. 4.

Im Mai  
entkommen.



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 17. Gelbtier Nr. 6.



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 14. Schwarzttier Nr. 4.



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 16. Schwarzttier Nr. 5



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 18. Schwarzttier Nr. 6.



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 15. Weißttier Nr. 4.

Im Mai  
entkommen.



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 19. Weißttier Nr. 6.

(nicht bedeutende) Veränderung im entgegengesetzten Sinne, bei je zweien keine wesentliche Änderung eintrat<sup>6)</sup>.

6) Ich sehe hiebei von der zweiten Versuchsreihe aus den oben genannten Gründen ab; ferner sind je ein Schwarz- und Gelbtier der ersten Versuchsreihe, die nach kurzer Zeit konserviert wurden und über deren Reaktion ich nichts Sicheres aussagen konnte, bei dieser Zusammenstellung nicht berücksichtigt.

Das Resultat steht mit den Befunden Kammerer's in Einklang. Daß ich nicht erst nach Jahren, wie er, sondern schon nach Monaten merkliche Differenzen erhielt, dürfte vor allem darauf zurückzuführen



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 20. Gelbtier Nr. 7.



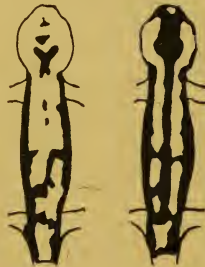
23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 22. Gelbtier Nr. 8.



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 25. Gelbtier Nr. 9.



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 21. Schwarztier Nr. 7.



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 23. Schwarztier Nr. 8.



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 26. Schwarztier Nr. 9.

Im Mai  
entkommen.



Weißtier Nr. 7.

23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 24. Weißtier Nr. 8.



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 27. Weißtier Nr. 9.

sein, daß ich jüngere Tiere benützte und ihnen die Möglichkeit nahm, sich in verborgene Schlupfwinkel zurückzuziehen.

Auch meine Erfahrung mit geblendeten Salamandern stimmt insoferne mit Kammerer's Angaben überein, als hier ein Färbungs-

unterschied zwischen den auf gelben und den auf schwarzen Grund versetzten Tieren ausblieb.

Weißer Grund bewirkt nach Kammerer keine Veränderung der Gestalt und Größe der Flecken, dagegen ein deutliches und relativ rasches Ausbleichen ihrer Farbe. Derartiges konnte ich nicht wahrnehmen. Vielmehr kam es bei meinen Versuchstieren anfangs zu einer deutlichen Vermehrung des Gelb, die aber späterhin teilweise wieder rückgängig gemacht wurde. Da Kammerer das Ausbleichen der Flecken als eine direkte Wirkung der Lichtintensität hinstellt, wäre es möglich, daß in diesem Falle die Spiegel über meinen Versuchsgefäßen doch nicht ausreichten, um den gleichen Erfolg zu erzielen wie in Kammerer's unter Glasdächern aufgestellten Terrarien. Eine weitere Diskussion halte ich für verfrüht, so lange ich mich nicht auf ein umfangreicheres Material und auf länger ausge dehnte Versuche stützen kann.

Im September  
gestorben.

Gelbtier Nr. 10.



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 28. Schwarztier Nr. 10.



23. IV. 1913 11. XI.  
Fig. 29. Weißtier Nr. 10.

#### 4. Die Beziehungen zwischen morphologischem und physiologischem Farbwechsel.

Wir müssen bei der in Rede stehenden Erscheinung zwei Dinge auseinanderhalten: Wir sehen erstens bei den auf gelbem Grunde gehaltenen Salamandern eine relative Vermehrung des gelben Pigmentes<sup>7)</sup>, bei den auf schwarzem Grunde gehaltenen Tieren eine relative Vermehrung des schwarzen Pigmentes eintreten; wir sehen ferner den Zuwachs an gelbem Pigment sich an die vorhandenen gelben Flecken, den Zuwachs an schwarzem Pigment sich an die vorhandene schwarze Grundfarbe angliedern, während bei Haltung in feuchter Umgebung nach Kammerer regellos auf der gesamten Hautfläche, also auch inmitten der schwarzen Hautbezirke, gelbes Pigment neu gebildet wird und umgekehrt in trockener Umgebung auch über die ganze Fläche der gelben Flecken hin Melanin auftritt.

7) Ich meine hiemit sowohl das gelbe Epidermispigment als auch das darunter liegende, gelblich glänzende Tapetum (s. S. 392), lasse aber die Frage offen, ob nicht vielleicht primär nur eines der beiden Pigmente vermehrt wird, was dann sekundär auch eine Zunahme des anderen, so enge mit ihm verbundenen Pigmentes bewirken könnte (vgl. hiezu die Ausführungen von Herbst [10] S. 26-28), die mich nicht völlig überzeugen, weil er das gelbe Epidermispigment nicht gekannt und daher nicht berücksichtigt hat.

Zunächst verlangt die Zunahme des der Bodenfarbe entsprechenden Pigmentes eine Erklärung. Denn es ist kein Fall bekannt, wo etwa der Anblick eines schwarzen Untergrundes eine Neubildung von Melanin zur unmittelbaren Folge hätte. Da schien es mir natürlich, die Sache so zu deuten:

Der physiologische Farbwechsel, den die Larven des Feuersalamanders in so ausgesprochener Weise zeigen, geht vielleicht beim Übergang zum Landleben nicht vollständig verloren. Es wäre denkbar, daß es auch beim verwandelten Tiere auf dunklem Untergrunde zu einer Expansion der Melanophoren, auf hellem Grunde zu einer Kontraktion derselben kommt, daß aber diese Veränderungen wegen der großen Dichte der Pigmente äußerlich nicht in Erscheinung treten. Dann könnte, in Analogie mit anderen Erfahrungen (vgl. unten), ein dauernder Expansionszustand der Melanophoren bei Haltung der Tiere auf dunklem Grunde allmählich zu einer Vermehrung des schwarzen Pigmentes führen, auf gelbem Grunde würde das Melanin infolge dauernder Kontraktion der schwarzen Pigmentzellen allmählich reduziert und das gelbe Pigment, dessen Bildung vielleicht auch durch Expansion der gelben Pigmentzellen gefördert wäre, könnte sich stärker ausbreiten. Es würde mit dieser Annahme begreiflich, wieso wir beim voll entwickelten Salamander eine gewisse Fähigkeit der Anpassung an die Umgebungsfarbe finden, ohne daß damit ein Vorteil für das Tier verbunden ist (vgl. S. 391); wir hätten in dieser Eigenschaft ein bedeutungsloses Relikt aus dem Larvenleben zu sehen. Es würde ferner verständlich, warum sich gerade in diesem Falle das neu gebildete gelbe Pigment an die vorhandenen gelben Flecken, das neu gebildete schwarze Pigment an die schwarzen Hautstellen anschließt; denn wir hätten in den expandierten Pigmentzellen der gelben, resp. schwarzen Hautbezirke den Bildungsherd für das neue Pigment zu suchen.

Wie naheliegend dieser Erklärungsversuch ist, geht daraus hervor, daß unabhängig von mir auch Kammerer [13] und Herbst [10]<sup>8)</sup> auf ihn verfallen sind. Die Voraussetzung dieser Deutung bildet die Annahme, daß dauernde Expansion der Chromatophoren die Pigmentbildung fördert, dauernde Kontraktion der Chromatophoren die Pigmentbildung hemmt. Da sich weder Kammerer noch Herbst mit dem Ursprung und mit den Stützen dieser Hypothese näher befassen, sei an ihre Geschichte mit einigen Worten erinnert.

Keeble und Gamble ([14] S. 327, 328) versuchten durch die erwähnte Annahme das Zeichnungsmuster gewisser mariner Krebse zu erklären. Die Zeichnung von *Hippolyte varians* ist nämlich verschieden je nach der Umgebung, welche diese Tiere in ihrer Jugend zum defini-

8) Dieser allerdings in etwas anderem Zusammenhange, denn er leugnet, daß verwandelte Salamander auf die Farbe des Untergrundes reagieren (vgl. S. 410ff.).

tiven Aufenthalte wählen. Es wird nun von den Autoren die Vermutung ausgesprochen, daß eine zunächst durch physiologischen Farbwechsel bedingte Anpassung an die Umgebung fixiert wird, indem die Entwicklung der Pigmentzellen da, wo sie expandiert sind, günstig beeinflußt, da wo sie kontrahiert sind aber nicht gefördert wird. Van Rynberk ([17] S. 560) hat diesen Satz aufgegriffen und dazu benützt, um Befunde von Fischel und Flemming über den Einfluß des Lichtes auf die Färbung von Salamanderlarven mit den Erfahrungen anderer Autoren in Einklang zu bringen. Ich konnte dann zeigen [7], daß sich bei dieser Betrachtungsweise auch eine Reihe von anderen, scheinbar unzusammenhängenden und schwer verständlichen Erscheinungen einheitlich erklären läßt: Bei Hechten (*Esox lucius* L.) und Bartgrundeln (*Nemachilus barbatula* L.) hatte man gefunden [16, 20], daß sie nach beiderseitiger Blendung dunkel wurden und daß nach einigen Wochen auch an ihrer sonst pigmentfreien Bauchseite schwarze Pigmentzellen auftraten. Knauth e [15] meldet eine auffallende Dunkelfärbung und das Auftreten schwarzen Pigmentes am sonst pigmentlosen Bauch von Fischen, die eine lange Hungerkur hinter sich hatten. Und Franz [6] berichtet, daß Schollen (*Pleuronectes platessa*), die auf dunklem Untergrund leben, eine dauernd dunkle Farbe annehmen; wurden solche Fische aus der westlichen Ostsee mit Marken versehen und in die Nordsee versetzt, wo die Schollen, dem helleren Grunde entsprechend, hell gefärbt sind, so fielen sie, wenn sie wieder gefangen wurden, sogleich durch ihre dunkle Tönung auf; auch hier hat also offenbar das Pigment an Menge zugenommen. Sowohl die Wahrnehmung eines schwarzen Untergrundes, als auch ein allgemeiner Schwächezustand, wie ihn eine lange dauernde Hungerkur zur Folge hat, als auch schließlich die beiderseitige Blendung bewirken bei Fischen eine nachhaltige Expansion der Melanophoren [7], und so wird es durch die Theorie von Keeble und Gamble verständlich, daß so verschiedene Bedingungen zum gleichen Enderfolg, zu einer Vermehrung des schwarzen Pigmentes führen. Es sei noch erwähnt, daß auch die Fleckenzeichnung der Forellen bei jungen Tieren zunächst rein physiologisch, durch lokale Expansion der Melanophoren, bedingt ist, daß aber schon nach wenigen Wochen die Zahl der Pigmentzellen im Bereiche der Flecken beträchtlich größer geworden ist als an den Hautstellen, wo sie dauernd kontrahiert sind ([7], S. 337).

Es fehlt auch nicht an Versuchen, die Hypothese experimentell auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Exstirpiert man einer Forelle das linke Auge, so färbt sie sich an der rechten Körperhälfte dunkler, indem sich die Melanophoren daselbst etwas stärker expandieren als auf der linken Körperhälfte, und dieser Zustand bleibt dauernd bestehen. Man hat hier unter sonst gleichen Bedingungen den einen, in seiner Wirkung zu prüfenden Faktor, nämlich den verschiedenen Expansionsgrad der Pigmentzellen, auf das Reinlichste isoliert. Wenn auch dieser Versuch wegen der Schwierigkeit, die dicht gelagerten Pigmentzellen zuver-



lässig zu zählen, nicht zu völlig überzeugenden Resultaten geführt hat, so spricht das Ergebnis doch sehr zu gunsten der Theorie von Keeble und Gamble ([7] S. 365 ff.). Deutliche, zahlenmäßige Unterschiede konnte aber Babák [1, 2] an jungen *Amblystomal*arven feststellen. Durch verschiedenartige Bedingungen wurde bei manchen Tieren eine dauernde Expansion der Chromatophoren (Haltung geblendeter Tiere auf Licht, normaler Tiere auf schwarzem Untergrunde oder im Dunkeln), bei anderen eine dauernde Kontraktion der Chromatophoren (Haltung geblendeter Tiere im Dunkeln, normaler Tiere auf weißem Untergrunde) erzielt. Bei den ersteren konnte schon nach wenigen Wochen eine sehr viel raschere Vermehrung der Pigmentzellen konstatiert werden.

Die Theorie ist also gut fundiert. Es war nun die Frage, ob wir die Befunde am Feuersalamander tatsächlich in die Reihe der hier erwähnten Erscheinungen eingliedern dürfen.

Da war erstens zu prüfen, ob sich nach vollendeter Metamorphose noch ein physiologischer Farbwechsel als Folge verschiedenfarbigen Untergrundes nachweisen läßt. Die wenigen Versuche, die ich bisher darüber angestellt habe, sprechen dafür, ohne daß ich aber zu eindeutigen Ergebnissen gelangt bin. Kammerer gibt in seiner ausführlichen Arbeit an, daß er sich bei herangewachsenen Salamandern, bei welchen die Pigmente infolge Unterernährung, Krankheit oder partiellem Albinismus weniger dicht waren als sonst, von dem Bestehen eines physiologischen Farbwechsels „besonders durch elektrische Reizung und dergl.“ überzeugen konnte ([13], S. 142).

Zweitens wollte ich versuchen, auf andere Weise als durch verschiedenfarbigen Untergrund die Pigmentzellen der Salamander zu dauernder Kontraktion oder zu dauernder Expansion zu bringen. Wenn sich nicht nur durch gelben Untergrund, sondern auch durch Faktoren ganz anderer Natur, welche die schwarzen Pigmentzellen zur Kontraktion veranlassen, eine Ausdehnung der gelben Flecken erreichen ließe, wenn sich ferner nicht nur durch schwarzen Untergrund, sondern auch durch anderweitig bewirkte Expansion der Melanophoren eine Reduktion der gelben Flecken erzwingen ließe, so würde dadurch der fragliche Erklärungsversuch eine starke Stütze erfahren. Meine Versuche an Salamanderlarven, die darauf abzielten, sind leider infolge des Krieges in den Anfängen stecken geblieben<sup>9)</sup>.

Drittens ließ sich eine gewisse Klärung der Frage erwarten, wenn man Salamanderlarven auf verschiedenem Untergrunde großzog. Diese Versuche allein konnte ich zu einem Abschlusse bringen, wovon im nächsten Abschnitt die Rede ist.

9) Anm. bei d. Korrektur: In seiner eben erschienenen Arbeit teilt Fischel [5a] mit, daß sich bei geblendeten Salamanderlarven die Melanophoren stark expandieren und dauernd expandiert bleiben, und daß aus solchen Larven bei der Metamorphose nahezu oder völlig fleckenlose Salamander hervorgehen. Hier haben wir also eine Reduktion der gelben Flecken als Folge einer durch Blendung bewirkten Expansion der Melanophoren.

### 5. Versuche mit Salamanderlarven.

Wenn die Annahme zutrifft, daß der Einfluß der gelben und schwarzen Umgebung auf die Fleckenzeichnung des Feuersalamanders in der oben besprochenen Weise durch einen aus dem Larvenleben übernommenen, versteckten physiologischen Farbwechsel vermittelt wird, dann müßte sich derselbe Effekt durch Versetzen von Salamanderlarven auf gelben und schwarzen Untergrund viel deutlicher erzielen lassen, da ein physiologischer Farbwechsel bei den Larven zweifellos stärker ausgeprägt ist als bei verwandelten Tieren. Es war dann zu erwarten, daß die auf schwarzem Grunde gehaltenen Larven zur Zeit der Metamorphose viel mehr schwarzes Pigment haben würden und dementsprechend Salamander mit viel kleineren gelben Flecken liefern mußten als die auf hellem, gelbem Grunde gehaltenen Larven.

Aber noch eine zweite Probe ließ sich anstellen: Da beim Farbwechsel der Salamanderlarven die Melanophoren eine überwiegende Rolle spielen und das gelbe Pigment der Volltiere im Larvenleben an Bedeutung zurücktritt, mußte eine Beeinflussung der Larven durch weißen Untergrund das künftige Farbkleid des verwandelten Tieres im selben Sinne verändern wie ein gelber Untergrund. Denn da auch bei Larven, die auf weißem Grunde gehalten werden, die Melanophoren stark kontrahiert sind, mußte auch hier zur Zeit der Metamorphose bedeutend weniger schwarzes Pigment vorhanden sein als bei den Larven, die auf schwarzem Grunde gelebt hatten. Und so war auch hier ein Zurücktreten der schwarzen Grundfarbe beim verwandelten Tiere zu erwarten.

Man konnte im Zweifel sein, ob die Haltung der Larven auf weißem oder auf gelbem Grunde eine stärkere Reduktion des Schwarz im künftigen Farbkleid des jungen Salamanders verursachen würde. Denn einerseits pflegten auf weißem Grunde die Melanophoren etwas stärker kontrahiert zu sein als auf gelbem Grunde, was im Sinne einer stärkeren Reduktion des Schwarz bei den Weißtieren wirken mußte; andererseits sind auch bei den Larven schon gelbe Pigmentzellen vorhanden, welche sich vermutlich auf gelbem Grunde expandierten, auf weißem Grunde aber kontrahierten<sup>10)</sup>; dies konnte die Entwicklung des gelben Pigmentes bei den Gelbtieren fördern. So war durch den ersten Umstand eine Ausdehnung der gelben Flecken bei den Weißtieren, durch den zweiten Umstand eine Ausdehnung der gelben Flecken bei den Gelbtieren begünstigt. Die beiden Tendenzen konnten sich die Wage halten. Auf keinen Fall war eine starke Verschiebung des Resultates durch einen dieser Faktoren wahrscheinlich, da im Vergleich mit den Schwarztieren der Unterschied im Kontraktionszustande der Pigmentzellen zwischen den Weißtieren und Gelbtieren gering war, und andererseits die gelben Pigmentzellen am Farbwechsel weit weniger beteiligt schienen als die Melanophoren.

Beide Erwartungen, die Deutlichkeit des Effektes sowie die gleichsinnige Wirkung von weißem und gelbem Untergrunde, wurden erfüllt. Ich kann mich über die Versuche kurz fassen:

Vom 12. Februar bis zum 3. März 1911 wurden von einem isolier-

10) Ich habe Beobachtungen darüber an Salamanderlarven noch nicht angestellt, machte aber entsprechende Erfahrungen an Fischen (vgl. [8] S. 192).

ten Feuersalamander ca. 40 Junge geboren. Diese verteilte ich gleichmäßig in zwei Glasaquarien, von denen eines auf weißen, eines auf schwarzen Grund gesetzt wurde. Denn ich war vor allem darauf gespannt, ob, wie es die Theorie verlangte, die auf weißem Grunde gehaltenen Larven bei der Verwandlung größere gelbe Flecken entwickeln würden als die Schwarztiere. Zur Zeit der Metamorphose wurden die Aquarien schräg gestellt und der vom Wasser entlöbte Bodenteil mit Moos bedeckt, so daß die an Land gehenden Tiere auf indifferenten und für beide Gruppen identischen Boden gerieten. Sie waren also nur während ihres Larvenlebens im Wasser den verschiedenen Bedingungen ausgesetzt. Anfang Mai 1911 begannen die Metamorphosen, und der erhoffte Erfolg trat mit aller Deutlichkeit ein. Mehr kann ich über diesen Versuch nicht sagen, da mir die genaueren Daten während des Krieges abhanden gekommen sind.

Im Herbst 1911 wurde in größerem Maßstabe ein neuer Versuch angesetzt. Am 30. Oktober wurden drei trüchtige, bei Heidelberg gefangene Feuersalamander getötet und die gut entwickelten Larven in drei Glasaquarien verteilt, so zwar, daß in allen drei Gefäßen die Nachkommen der verschiedenen Mütter und die verschiedenen Reifestadien der Larven gleichmäßig vertreten waren; d. h. es wurden jedem Uterus die Larven in der Reihenfolge, wie sie darin lagen, entnommen und wechselweise in die Behälter eingesetzt. Die Bodenflächen der Aquarien und die unteren Teile der Seitenwände waren außen mit gelbem, schwarzem und weißem Papier beklebt. Jedes Bassin wurde mit 27 Larven beschickt. Gefüttert wurde mit Chironomuslarven. Der Gesundheitszustand war gut, bis zum 29. Februar war kein Todesfall zu verzeichnen. Vor Beginn der Metamorphose wurden, wie beim ersten Versuch, die Gefäße schräg gestellt und der trockene Teil mit Moos bedeckt.

Am 9. Februar 1912 ging der erste Salamander an Land, bis zum 6. März hatten sich aus allen drei Behältern je 10 Tiere verwandelt, Jedes von diesen 30 erstverwandelten Tieren wurde nach beendeter Metamorphose durch Narkose getötet und abgehäutet. Die Häute wurden in Alkohol aufgespannt und aufbewahrt. Eine Photographie von ihnen ist in Fig. 30 wiedergegeben. Die linke Reihe enthält die Häute jener Salamander, die als Larven auf schwarzem Grunde gelebt hatten, die mittlere Reihe die Häute der Gelbtiere, die rechte Reihe die Häute der Weißtiere. Die Anordnung ist so getroffen, daß angenähert oben die schwärzesten, unten die am reichsten gelb gezeichneten Tiere zu finden sind. Es dürfte kein Zweifel darüber bestehen, daß die Salamander, welche als Larven auf weißem und gelbem Grunde gehalten waren, einander ziemlich gleichen und jedenfalls reicher an gelbem Pigment sind als die Schwarztiere.

Die übrigen Larven wurden nach ihrer Verwandlung nicht getötet, sondern weiter beobachtet. Von ihnen wird im nächsten Abschnitte zu berichten sein. Hier sei nur erwähnt, daß sich die Metamorphosen

zum Teil bis Mitte Juni 1912 hinausgezogen, und daß die Färbungs-  
differenzen bei den später verwandelten Salamandern die gleichen, nur  
vielleicht noch etwas deutlicher waren als bei den 30 abgebildeten Indi-  
viduen.

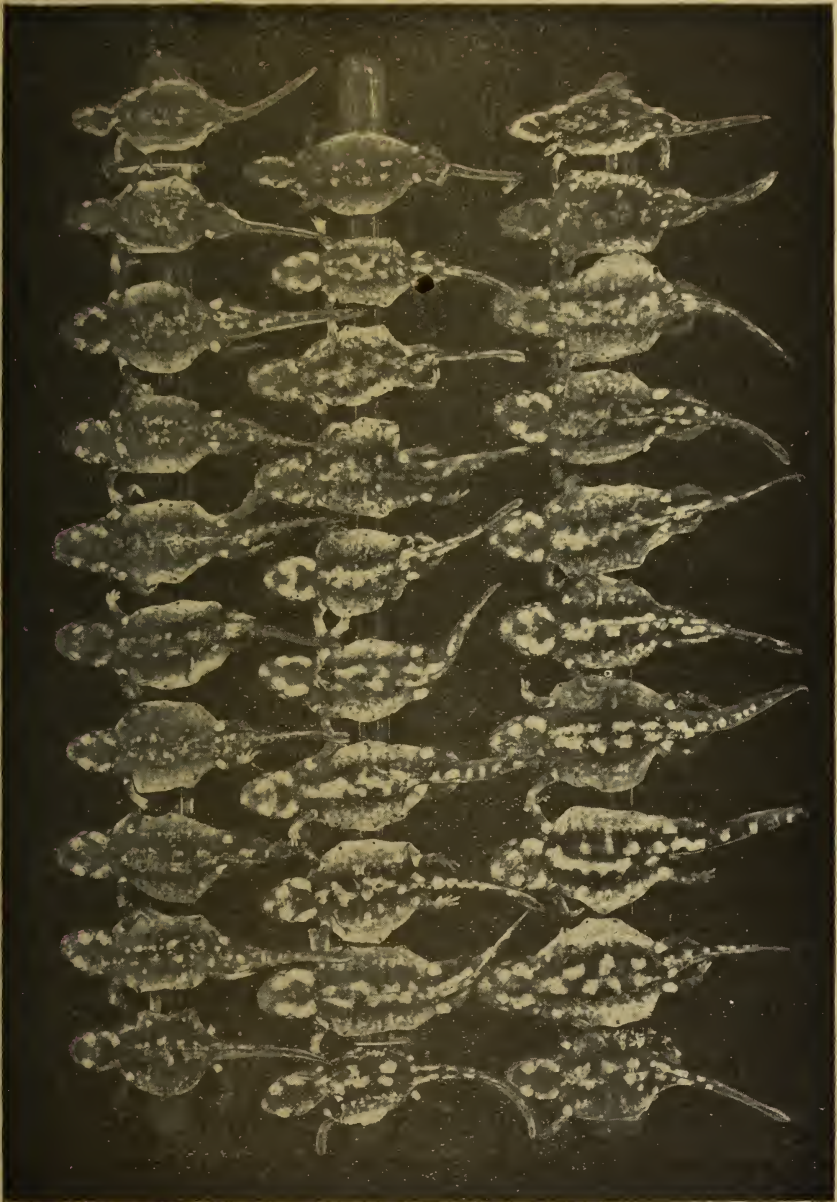


Fig. 30. Die aufgespannten Häute von dreißig frisch verwandelten Feuersalamandern.  
Linke Reihe: Die Larven waren auf schwarzem Grunde gehalten.  
Mittlere Reihe: Die Larven waren auf gelbem Grunde gehalten.  
Rechte Reihe: Die Larven waren auf weißem Grunde gehalten.

Ich hatte, um ganz sicher zu gehen, eine Wiederholung der Versuche beabsichtigt. Dies dürfte heute nicht mehr nötig sein, denn inzwischen haben zwei andere Autoren gleichartige Versuche publiziert. Sečero v [21] verwendete nur schwarzen und gelben Untergrund, auch war sein Material unzulänglich. Um so schönere Versuchsreihen hat in jüngster Zeit Herbst mitgeteilt [10]. Er hielt die Larven, so wie ich, in gelber, schwarzer und weißer Umgebung. Die Ergebnisse beider Beobachter stehen mit meinen Befunden im Einklang.

Wenn Herbst ([10], S. 22) meint, daß nach der von Kammerer gegebenen physiologischen Deutung der Farbveränderungen — die ja mit meiner Auffassung übereinstimmt — auch bei den metamorphosierten Tieren weißer Untergrund dieselbe Wirkung hervorrufen müßte wie ein gelber, so möchte ich dies nur beschränkt gelten lassen. Es ist zwar richtig, daß nicht nur ein gelber, sondern auch ein weißer Untergrund die Melanophoren zur Kontraktion veranlaßt und daß daher eine Inkonzsequenz darin liegt, wenn Kammerer die Wirkung gelber Umgebung auf die Fleckenzeichnung der verwandelten Salamander durch einen versteckten physiologischen Farbwechsel erklärt und gleichzeitig behauptet, daß ein weißer Untergrund ohne Einfluß auf die Fleckenzeichnung bleibt. In beiden Fällen müßte das schwarze Pigment reduziert werden. Davon abgesehen könnte aber, da beim verwandelten Salamander reichlich gelbe Pigmentzellen vorhanden sind, in gelber Umgebung eine dauernde Expansion der gelben Pigmentzellen, infolgedessen eine stärkere Vermehrung des gelben Pigmentes und ein stärkeres Wachstum der gelben Flecken eintreten als in weißer Umgebung. Daß die Salamander, welche ich nach vollendeter Metamorphose auf weißen Untergrund versetzte, nach  $\frac{1}{2}$  Jahr eine Mittelstellung zwischen den auf schwarzem und den auf gelbem Grunde gehaltenen Tieren einnahmen (vgl. S. 399), würde demnach den Voraussetzungen entsprechen. Doch habe ich schon erwähnt, daß jene Versuche noch zu unvollständig sind.

## 6. Der scheinbare Widerspruch zwischen den Ergebnissen von Kammerer und Herbst.

Kammerer setzte verwandelte Feuersalamander zum Teil auf gelben, zum Teil auf schwarzen Untergrund und sah bei den ersteren eine relative Zunahme, bei den letzteren eine relative Abnahme der gelben Zeichnung eintreten.

Herbst brachte Salamanderlarven auf gelben und schwarzen Untergrund und erhielt nach der Verwandlung von der einen Gruppe reich gelb gezeichnete, von der anderen Gruppe weniger gelbe Tiere. Er beließ diese nach beendeter Metamorphose unter den gleichen Bedingungen, welchen die Larven ausgesetzt gewesen waren, und meint nun, es hätte so, wenn Kammerer's Angaben zutreffend wären, auf dem gelben Grunde eine weitere Steigerung der Gelbfärbung, auf dem schwarzen Grunde eine weitere Zunahme des Schwarz stattfinden müssen.

Das war aber nicht der Fall. Der Unterschied blieb durch Jahre angenähert so, wie er sich zur Zeit der Metamorphose ausgebildet hatte, ja es konnte auf gelbem Grunde eine Rückbildung gelber Flecken, auf schwarzem Grunde eine Vermehrung des Gelb beobachtet werden.

Seiner Schlußfolgerung, daß diese Resultate in einem schroffen Gegensatz zu den Angaben Kammerer's stehen, kann ich nicht beipflichten. Denn die Bedingungen waren in beiden Fällen nicht dieselben.

Theoretisch kann man sich das verschiedenartige Ergebnis so zurechtlegen: Durch die Beeinflussung der Larven wird das normale Mengenverhältnis zwischen gelbem und schwarzem Pigment verschoben und es besteht nun eine Tendenz, den normalen, erblich überkommenen Gleichgewichtszustand wieder herzustellen. Bleibt der verwandelte Salamander den gleichen Bedingungen ausgesetzt wie die Larve, so wirken diese Bedingungen nach der Metamorphose wegen des weniger ausgesprochenen physiologischen Farbwechsels nicht mehr so intensiv wie bei der Larve, es muß daher jetzt die ohnehin starke Differenz nicht noch weiter gesteigert werden, ja es kann das Ausgleichsbestreben das Übergewicht bekommen und durch Annäherung an das normale Verhältnis der Farbstoffe ein Rückschritt der Färbungsunterschiede eintreten. Ganz anders, wenn die Larven unter gleichen und erst die verwandelten Tiere unter verschiedenen Bedingungen gehalten werden, wie es bei Kammerer's und bei meinen Versuchen der Fall war. Da wirkt der beginnenden Induktion kein Ausgleichsbestreben entgegen.

Tatsachenmaterial zur Klärung des Widerspruches läßt sich beibringen, wenn man die Larven unter verschiedenen, die aus ihnen hervorgegangenen verwandelten Salamander aber unter gleichen Bedingungen hält. Herbst hat diesen Kontrollversuch anscheinend unterlassen. Ich habe ein derartiges Experiment schon im Jahre 1912 ausgeführt. In dem auf S. 408 beschriebenen Versuche, wo die Larven auf gelbem, schwarzem und weißem Grund großgezogen wurden, habe ich nur jeweils die ersten 10 verwandelten Tiere konserviert, die übrigen nach der Verwandlung voneinander getrennt, aber unter genau gleichen Bedingungen auf grauem Grunde weiter gepflegt. Die 15 im März und April zur Verwandlung gekommenen Tiere (6 von weißem, 7 von schwarzem und 2 von gelbem Grunde)<sup>11)</sup> hatten sich bis zum September in ihrem Farbkleide derart einander genähert, daß zu dieser Zeit kein Unterschied zwischen den drei Gruppen mehr zu erkennen war. Im Mai und Juni metamorphosierten 14 weitere Exemplare (6 von weißem, 4 von schwarzem, 4 von gelbem Grunde), die ebenfalls auf grauen Grund gebracht und nach der Verwandlung genau skizziert wurden. Die Färbungsdifferenzen waren bei ihnen anfangs eher noch stärker als bei den in Fig. 30 abgebildeten, erstverwandelten Tieren, aber am 22. November, als der Versuch abgebrochen wurde, war der Unterschied

11) Ein drittes Gelbtier war nach der Metamorphose gestorben.

nur mehr ganz unbedeutend. Die Kontrolle an Hand der Zeichnungen ergab bei den Salamandern, die als Larven auf schwarzem Grunde gehalten waren, nach der Verwandlung eine fortschreitende Vergrößerung und Verschmelzung der gelben Flecken, bei den Salamandern aber, die als Larven auf gelbem oder weißem Grunde gehalten waren, nach der Verwandlung eine Reduktion der gelben Flecken und Trennung der bestehenden Flecken durch schwarze Brücken, bis die anfänglich starke Differenz nach  $\frac{1}{2}$  Jahre nahezu oder völlig ausgeglichen war. Die geschilderten rückläufigen Veränderungen waren bei allen Tieren sehr deutlich mit Ausnahme eines Salamanders, der als Larve auf schwarzem Grunde gelebt und sich am 15. Juni verwandelt hatte, zu Ende Juli noch keine Veränderung zeigte, kränklich schien und bald darauf (im August) starb.

Es trifft sich gut, daß die zu diesem Versuche verwendeten Salamander, wie die Herbst'schen Versuchstiere, aus der Heidelberger Umgebung stammen. So sind unsere Resultate miteinander vergleichbar.

Der Vergleich lehrt, daß bei Herbst die auf gelbem Grunde weitergezogenen, aus gelb gehaltenen Larven hervorgegangenen Salamander noch zur Zeit der Niederschrift seiner Arbeit, das war  $1\frac{1}{4}$  bis  $2\frac{1}{4}$  Jahre nach ihrer Metamorphose, reicher gelb gezeichnet waren als die auf schwarzem Grunde weitergezogenen, von schwarz gehaltenen Larven stammenden Tiere. Wurden aber die Salamander nach der Verwandlung auf gleichem, grauem Grunde weitergezogen (mein Versuch), so war schon nach  $\frac{1}{2}$  Jahre die Färbungsdifferenz fast vollständig geschwunden. Darum kann man in den Herbst'schen Resultaten keine Widerlegung, ja man könnte in ihnen eine Bestätigung der Kammerer'schen Angaben sehen.

Ich gebe zu, daß eine Wiederholung meines hier erwähnten Versuches in größerem Maßstabe notwendig ist. Immerhin stimmen die bisherigen Befunde so gut zu den oben gegebenen theoretischen Überlegungen, daß ich glaubte, meine Bedenken gegen die Herbst'sche Auffassung nicht unterdrücken zu sollen.

Auch von anderen Seiten ist an Kammerer's Salamanderarbeit Kritik geübt worden. Ich kann nicht sagen, daß ich Kammerer's Ausführungen durchwegs überzeugend finde. Vor allem vermißt man Mitteilungen über die Zahl der zu den Versuchen benützten Salamander, über die Sterblichkeit und über die Zahl derer, bei welchen die als typisch beschriebenen Veränderungen eingetreten sind. Bleiben wir so einigermaßen darüber im Zweifel, welche Beweiskraft den Experimenten innewohnt, so kann man doch anderseits positive Ergebnisse, die auf Versuch und Kontrollversuch gegründet sind, nicht durch Funde in freier Natur oder durch Hinweis auf einen vermutlich schlechten Gesundheitszustand der Tiere entkräften [3, 22]. Bevor wir Angaben, die auf derart breiter Basis ruhen, als unrichtig hinstellen, müssen wir sie

unter den gleichen Bedingungen wie der Autor nachgeprüft haben und auch dann wird doppelte Vorsicht am Platze sein, wenn negative Resultate gegen positive Befunde verwertet werden sollen.

## 7. Zusammenfassung.

1. Die Flecken des Feuersalamanders verdanken ihre leuchtend gelbe Farbe dem Umstande, daß im Bereiche der Flecken unter dem gelben Epidermispigment ein reflektierendes „Tapetum“ liegt. Auf dieselbe Art erklärt sich das leuchtende Orangerot an der Bauchseite des Bergmolches und der Unke.

2. Die Nachprüfung von Kammerer's Versuchen über die Wirkung von gelber und schwarzer Umgebung auf die Fleckenzeichnung metamorphosierter Feuersalamander führte im wesentlichen zu einer Bestätigung seiner Befunde.

3. Die Befunde lassen sich ähnlichen Erscheinungen aus dem Gebiete der Pigmentphysiologie ungezwungen einreihen, wenn man annimmt, daß der physiologische Farbwechsel, den die Salamanderlarven in so ausgesprochener Weise zeigen, nach dem Übergang zum Landleben nicht vollständig verloren geht. Der beobachtete morphologische Farbwechsel wäre die Folge eines verborgenen physiologischen Farbwechsels.

4. Mit dieser Hypothese stehen die folgenden Ergebnisse in Einklang: Versetzt man Salamanderlarven auf gelben resp. schwarzen Untergrund, so zeigen die aus ihnen hervorgehenden Salamander viel stärkere Färbungsunterschiede, als Tiere, die nach der Metamorphose ebenso lange diesen Versuchsbedingungen ausgesetzt waren. Die Haltung der Larven auf weißem Grunde führt zum selben Resultat wie ihre Haltung auf gelbem Grunde.

5. Der scheinbare Gegensatz zwischen den Resultaten Kammerer's und gewissen Ergebnissen von Herbst erklärt sich zwanglos aus den abweichenden Versuchsbedingungen.

## Literatur.

1. Babák, E., Über den Einfluß des Nervensystems auf die Pigmentbildung. — Zentrabl. f. Physiologie Bd. 25, 1912, S. 1061—1066.
2. Babák, E., Über den Einfluß des Lichtes auf die Vermehrung der Hautchromatophoren. — Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 149, 1913, S. 462—470.
3. Boulenger, E., A Contribution to the study of the variations of the spotted Salamander (*Salamandra maculosa*). — Proceed. Zool Soc. London 1911, S. 323—347.
4. Ewald und Krukenberg, Über die Verbreitung des Guanin, besonders über sein Vorkommen in der Haut von Amphibien, Reptilien und von *Petromyzon fluviatilis*. — Untersuchungen aus d. physiol. Inst. d. Univers. Heidelberg, Bd. 4, 1882, S. 253—265.
- 4a. Ewald und Krukenberg. Über Besonderheiten der Guaninablagerung bei Fischen. — Zeitschr. f. Biolog., Bd. 19, 1883, S. 154—158.



5. Exner, F. und S., Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen. — Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-nat. Kl., Bd. 119, 1910, S. 191–245.
- 5a. Fischel, A., Beiträge zur Biologie der Pigmentzelle. — Anatom. Hefte, Bd. 58, H. 174, 1919, S. 1–136.
6. Franz, V., Zur Physiologie und Pathologie der Chromatophoren. — Biol. Zentralbl. Bd. 30, 1910, S. 150–158.
7. v. Frisch, K., Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. — Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. 138, 1911, S. 319–387.
8. v. Frisch, K., Über farbige Anpassung bei Fischen. — Zool. Jahrb., Abt. f. allgem. Zool. u. Physiol. d. Tiere, Bd. 32, 1912, S. 171–230.
9. Fuchs, R. F., Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. — Winterstein's Handbuch der vergl. Physiologie, Bd. 3, 1. Hälfte, 2. Teil, S. 1189–1656.
10. Herbst, K., Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Färbung und Zeichnung der Tiere. I. Der Einfluß gelber, weißer und schwarzer Umgebung auf die Zeichnung von *Salamandra maculosa*. — Abhandl. d. Heidelberg. Akad. der Wissensch., math.-nat. Kl., 7. Abhandl., Heidelberg 1919.
11. Kammerer, P., Vererbung erzwungener Farb- und Fortpflanzungsveränderungen. — Natur, 1910, Heft 6, S. 94–97.
12. Kammerer, P., Direkt induzierte Farbanpassungen und deren Vererbung. — Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 4, 1911, S. 279–288.
13. Kammerer, P., Vererbung erzwungener Farbveränderungen, IV. Mitteilung: Das Farbkleid des Feuersalamanders (*Salamandra maculosa* Laurenti) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. — Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 36, 1913, S. 1–193.
14. Keeble and Gamble, The colour physiology of higher crustacea (II). — Philos. Transactions of the Royal Society of London, Ser. B., Vol. 196. London 1904, S. 295–388.
15. Knauthe, Über Melanismus bei Fischen. — Zool. Anzeiger, 15. Jahrg., 1892.
16. Mayerhofer, F., Farbwechselfersuche am Hechte (*Esox lucius* L.). — Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 28, 1909, S. 546–560.
17. van Rynberk, G., Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere. — Asher und Spiro, Ergebnisse der Physiologie, 5. Jahrg. (1. u. 2. Abt.), S. 347–571, 1906.
18. Schmidt, W. J., Zur Kenntnis der lipochromführenden Farbzellen in der Haut nach Untersuchungen an *Salamandra maculosa*. — Dermatologische Zeitschrift Bd. 25, 1918, S. 324–328.
19. Schmidt, W. J., Über die sog. Xantholeucophoren beim Laubfrosch. — Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 93, Abt. 1, 1919, S. 93–117.
20. Sečerov, S., Farbwechselfersuche an der Bartgrundel. — Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 28, 1909, S. 629–660.
21. Sečerov, S., Über das Farbkleid von Feuersalamandern, deren Larven auf gelbem oder schwarzem Untergrunde gezogen waren. — Biol. Zentralbl. Bd. 34, 1914, S. 339–344.
22. Werner, F., Einige Bemerkungen zu den Salamandra-Experimenten von Sečerov und Kammerer. — Biol. Zentralbl. Bd. 35, 1915, S. 176–181.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Frisch Karl von

Artikel/Article: [Über den Einfluss der Bodenfarbe auf die Fleckenzeichnung des Feuersalamanders. 390-414](#)