



Z. Säugetierkunde 53 (1988) 193-201
© 1988 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468

Lernversuche in einer Zweifachwahlapparatur zum Hell-Dunkel-Sehen des Maulwurfs (*Talpa europaea* L.)

Von KRISTINA JOHANNESSEN-GROSS

Aus dem Fachbereich 19 (Biologie/Chemie) der Universität Kassel

Eingang des Ms. 15. 05. 1987

Abstract

*Brightness discrimination of the mole (*Talpa europaea* L.) in learning experiments applying a modified tube-maze method*

Studied was the light-dark discrimination of the mole (*Talpa europaea*) in learning experiments applying a special maze method. 8 animals (caught outside and tamed before the experiment) were trained to the light side of a modified tube-maze. The results were shown in quantity in learning curves. It became evident that moles can learn to distinguish between light and dark. 6 moles learned the task at a degree of illumination of 350 lux on the light (reinforced) side. 2 other animals reached the criterion level (90 % correct responses in 30 trials) not before an increase in illumination to 500 lux being the next phase of the experiment. The initially offered degree of illumination of 60 lux proved too low as a sign of discrimination. There were no temperature differences between the light and the dark side of the two-choice-training apparatus. And there was no indication whatever that moles find their way by means of infrared radiation. The possible role of the perception of light impulses from the mole in life conditions, especially the ecological function of the optical sense is discussed.

Einleitung

Talpa europaea lebt weitgehend unterirdisch in einem selbstgegrabenen und in großen Teilen dauerhaften Tunnelsystem (GODFREY und CROWCROFT 1960; QUILLIAM 1966b; MELLANBY 1974). Seine subterrane und fossoriale Lebensweise bedingt mannigfaltige anatomische und physiologische aber auch verhaltensmäßige Sonderanpassungen. So darf man bei ihm eine spezielle Lern disposition zur Raumorientierung erwarten. Auf diesem Gebiet sind unsere Kenntnisse aber äußerst lückenhaft, systematische experimentelle Forschungen liegen kaum vor.

Von den bisher untersuchten Sinnessystemen des Maulwurfs (vgl. QUILLIAM 1966c, d) hat sich der Tastsinn als besonders hoch entwickelt erwiesen. Ihm wird eine große Bedeutung für das Zurechtfinden in den verzweigten dunklen Gängen beigemessen (u. a. KRISZAT 1940a, b, c; GODET 1951; QUILLIAM und ARMSTRONG 1963). Lernversuche zur taktilen Orientierung beim Wegelernen in Labyrinthen haben diese Auffassung experimentell bestätigt (CHRZANOWSKI 1972; JOHANNESSEN-GROSS 1984, 1986).

Im Gegensatz zum Tastsinn ist der Gesichtssinn der Talpidae in unterschiedlichem Ausmaß rückgebildet. Unter den Altweltmaulwürfen (zu den Verhältnissen bei den Scalopinae siehe SLONAKER 1902; LEWIS 1983) weist das Auge von *Talpa europaea* noch den geringsten Reduktionsgrad auf. Wie licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen erkennen lassen, besitzt es alle für ein Sehen notwendigen Strukturen, zeigt aber deutliche Abweichungen vom Bau eines typischen Säugetierauges (CIACCIO 1875; KOHL 1893, 1895; ROCHON-DUVIGNEAU 1943; HENDERSON 1952; QUILLIAM 1966a; SIEMEN 1976). Nicht immer ist das winzige Auge des Maulwurfs ($\varnothing$ ca. 1 mm) sichtbar. Meistens liegt es von Haut überdeckt unter dem Fell verborgen. In manchen Situationen tritt es jedoch aus der Lidspalte heraus und kommt zum Vorschein (Abb. 1). Dieses Phänomen ist verschiedenen Autoren zwar aufgefallen (SCHEFFER 1949; TUSQUES 1954; u. a.), trotzdem



Abb. 1. Maulwurf mit hervortretendem Auge beim Verlassen einer Röhre

wurde *Talpa europaea* aber weithin für ein blindes Tier gehalten (z. B. SUZUKI und KUROSUMI 1972; PEVET et al. 1981) oder zumindest für ein solches mit nur wenig ausgeprägtem optischen Leistungsvermögen (MELLANBY 1982).

Erste verhaltensexperimentelle Ansätze zur Prüfung des Gesichtssinnes dieser Tierart finden sich bei KRISZAT (1940a) sowie bei LUND und LUND (1965, 1966). Während KRISZAT eine Dressur des Maulwurfs auf ein Lichtsignal nach der Methode der klassischen Konditionierung nicht gelang, konnten

LUND und LUND (1965) durch operantes Konditionieren ein positives Ergebnis erzielen. Allerdings war der lediglich von 4 Tieren erreichte Lernerfolg ausgesprochen instabil, und große individuelle Schwankungen der Lerdauer traten auf. Da außerdem in den entsprechenden Publikationen keine Lernkurven vorgestellt wurden, war dies Anlaß, weiterführende Lernexperimente mit *Talpa europaea* zum Problemkreis des Hell-Dunkel-Sehens anzustellen und zu prüfen, ob und in welchem Ausmaß sich diese Tiere nach Helligkeitsdifferenzen räumlich orientieren können.

Material und Methode

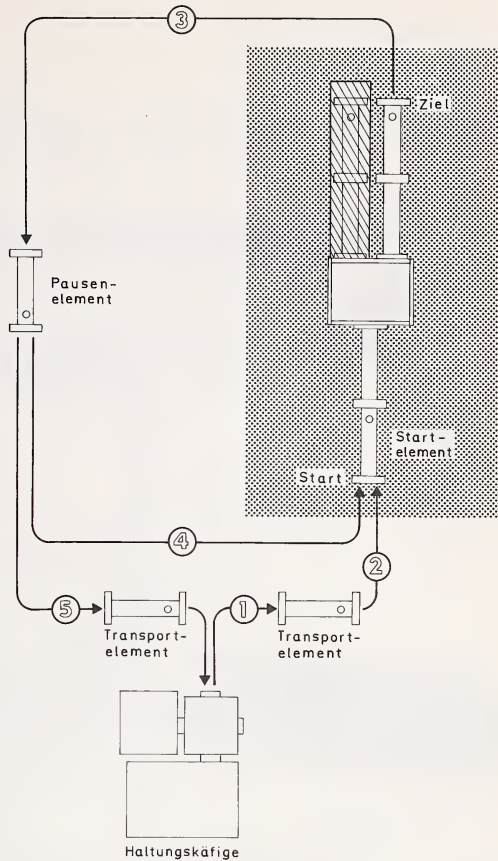
Zur Untersuchung des optischen Leistungsvermögens wurde eine maulwurfsadäquate – im Hinblick auf die spezifische Fragestellung erweiterte – Röhrenlabyrinthmethode entwickelt, mit der es möglich war, durch Futterbelohnung positiv verstärkte Zweifachwahlen auf Hell (belohnt) gegen Dunkel (unbelohnt) durchzuführen. Zum Prinzip der Methode siehe Abb. 2 und JOHANNESSEN-GROSS und GROSS (1982).

Die Lernapparatur ist aus farblos-transparenten Kunststoffteilen zusammengesetzt. Sie besteht aus dem Entscheidungsraum (einem nach oben und unten offenen Plexiglastasten) und aus insgesamt 3 PVC-Röhren. Eine dieser Röhren führt als Eingang in den Entscheidungskasten hinein. Ihr gegenüber liegt die Wahlseite der Apparatur mit 2 ebensolchen Röhren als Ausgängen (Abb. 3). Durch Überstülpen zweier Abdeckelemente kann eine der beiden Ausgangsröhren lichtundurchlässig gemacht werden. Die andere Ausgangsröhre bleibt hell und stellt so die Richtigwahlseite dar (Abb. 3b). Als zusätzliche visuelle Orientierungshilfe dienen 2 gegeneinander austauschbare Schieber. Sie sind zwischen Kastenaußenseite und Röhrenbeginn eingesetzt, jeweils fast die Hälfte der Seite einnehmend (Abb. 3a, b). Der eine Schieber ist mit weißer, der andere mit schwarzer d-c-fix-Folie beklebt. Darüber befindet sich zusätzlich ein Überzug aus gleichartiger durchsichtiger Schutzfolie.

Zu Beginn eines jeden Durchganges befindet sich das Versuchstier (VT) im Startelement (Abb. 3b). Wird dieses geöffnet, läuft das VT bis zum Entscheidungsraum vor und gelangt über eine 3 cm hohe Stufe in diesen hinein. Um von dort den Lauf in der dunklen (falsch) oder hellen (richtig) Röhre fortzusetzen, muß das VT noch einmal eine 3 cm hohe Stufe überwinden. Diese Stufen (wie der ganze Entscheidungskasten überhaupt) sollen durch Anhalten bzw. Verzögern des Laufes die Wahrscheinlichkeit des Beachtens visueller Reize durch die VT erhöhen. Erreicht der Maulwurf das Zielelement, wird es hinter ihm verschlossen, das Belohnungsloch geöffnet und eine Mehlkäferlarve als positive Verstärkung geboten. Ist diese gefressen, wechselt das VT in das Pausenelement über, von wo es vor Beginn des nächsten Durchganges erneut in das Startelement gelassen wird (Abb. 2).

Pro VT fanden täglich 10 Durchgänge nacheinander statt. Zum Ausschließen geruchlicher

Abb. 2. Schema zum Versuchsablauf. Abholen eines Maulwurfs vom Haltungskäfig und Transport zum Startelement der Versuchsanlage (1, 2); insgesamt 10 Durchgänge (= Läufe) hintereinander werden von jedem Tier während einer Lernsitzung absolviert (3, 4); Rücktransport zur Käfiganlage (5). Zwischen den Haltungskäfigen und der Versuchsanlage besteht durch die Transport- und Pausenelemente ein räumliches Kontinuum, keines der Tiere muß während der Versuche angefaßt werden



Einflüsse wurden die Röhren nach jedem Durchgang mit reinem Alkohol ausgewischt, und die Fließpapierunterlage (Abb. 3b) wurde gewechselt. Neonröhren und 3 Zusatzlichter in Form von 100-Watt-Glühlampen (Abb. 3b) leuchteten die Wahlapparatur gleichmäßig aus. Durch Variieren des Abstandes von L 3 zur Anlage konnte die Beleuchtungsstärke der belohnten Seite und damit der Hell-Dunkel-Unterschied zwischen den beiden Ausgangsröhren eingestellt und schrittweise verändert werden. L 1 und L 2 blieben in ihrer Position unverändert. Die belohnte Seite der Zweifachwahlapparatur wurde für jeden Durchgang nach Zufall bestimmt, wobei aber dieselbe Seite höchstens an 2 aufeinanderfolgenden der insgesamt 10 Durchgänge die belohnte sein konnte. Temperaturunterschiede zwischen den beiden Wahlseiten waren nicht feststellbar (Sekunden-Thermometer mit Oberflächenmeßfühler Technotherm Typ 3000, Ablesegenauigkeit $\pm 1/10^\circ\text{C}$). Als Lernparameter fand die prozentuale Häufigkeit der Richtigläufe (RL) in 10 Durchgängen Verwendung. Das Lernkriterium galt als erfüllt, sobald vom VT durchschnittlich 90 % RL an 3 aufeinanderfolgenden Tagen erreicht waren. Getestet wurden 8 Wildfänge der Art *Talpa europaea* verschiedenen Alters und Geschlechts, die zu Versuchsbeginn alle handzahn waren. Spontan Tendenzen der Seitenwahl waren nicht nachweisbar.

Ergebnisse

Entsprechend der schrittweisen Änderung der Beleuchtungsbedingungen auf der belohnten Wahlseite der Lernapparatur bestand die Dressur auf Hell-Dunkel-Unterschiede aus 3 Verstärkungen.

Versuchsteil I: Die Beleuchtungsstärke auf der belohnten Seite betrug 60 Lux. Unter diesen Bedingungen bleibt die durchschnittliche prozentuale Häufigkeit der RL aller VT (T 1 bis T 6) vom 1. bis zum 60. Tag im Zufallsbereich (Abb. 4a). Bei keinem einzelnen der 6 Tiere war eine Bevorzugung der belohnten (hellen) Seite feststellbar.

Versuchsteil II: Die VT wurden in der gleichen Weise wie in dem unmittelbar vorausgegangenen Versuchsteil I getestet, jedoch unter veränderten Beleuchtungsverhältnissen. In dem 48tägigen Versuchsteil II war die Beleuchtungsstärke der belohnten Seite auf 350 Lux erhöht. 3 der bereits im Versuchsteil I untersuchten Tiere erreichten diesmal das Lernkriterium, und zwar nach 19 (T 2) bzw. 28 (T 1 und T 4) Tagen (Abb. 4b). Ein VT dieser Gruppe (T 3) starb vor Erreichen des Lernkriteriums. Wie die sequenzanalytische Auswertung aber zeigt (Abb. 5), wird von diesem Maulwurf nach dem 93. Lauf im

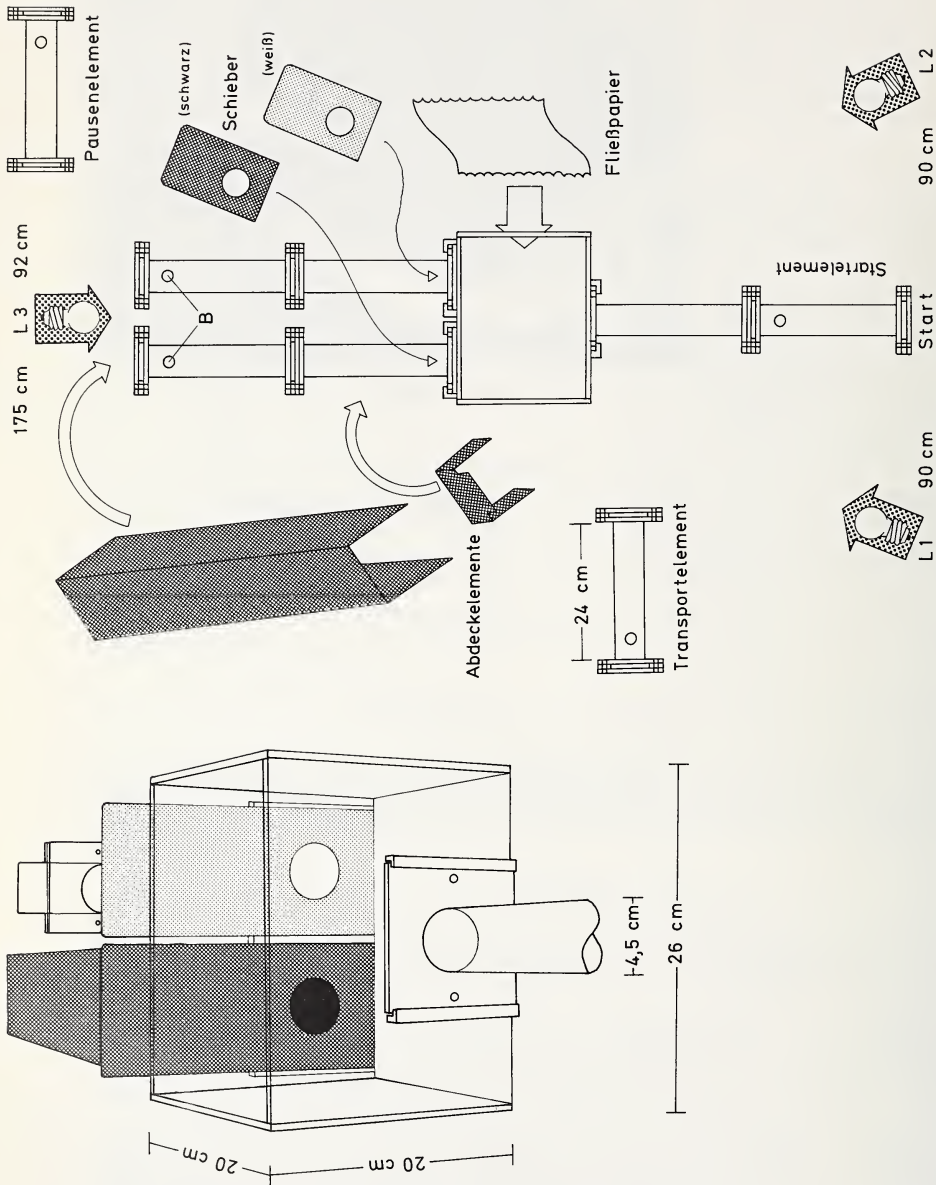


Abb. 3. Schemazeichnung der Zweifachwahlapparatur. Links: schräge Aufsicht auf den Entscheidungskasten (a); rechts: Aufsicht auf die vollständige Versuchsanlage (b). L 1, L 2, L 3: 100-Watt-Glühlampen und deren Leuchteinfachrichtung (Rasterpfeile). L 1 und L 2 sind mit konstantem Abstand (90 cm) vom Mittelpunkt der Wahlseite angebracht und leuchten diese von vorn gleichmäßig aus. L 3 beleuchtet die Apparatur von hinten und ist der einzustellenden Beleuchtungsstärke gemäß 175 cm bzw. 92 cm von den rückwärtigen Röhrenden entfernt. B = Belohnungsloch, es wird nur zum Anbieten einer Mehlkäferlarve als Futterbelohnung geöffnet.

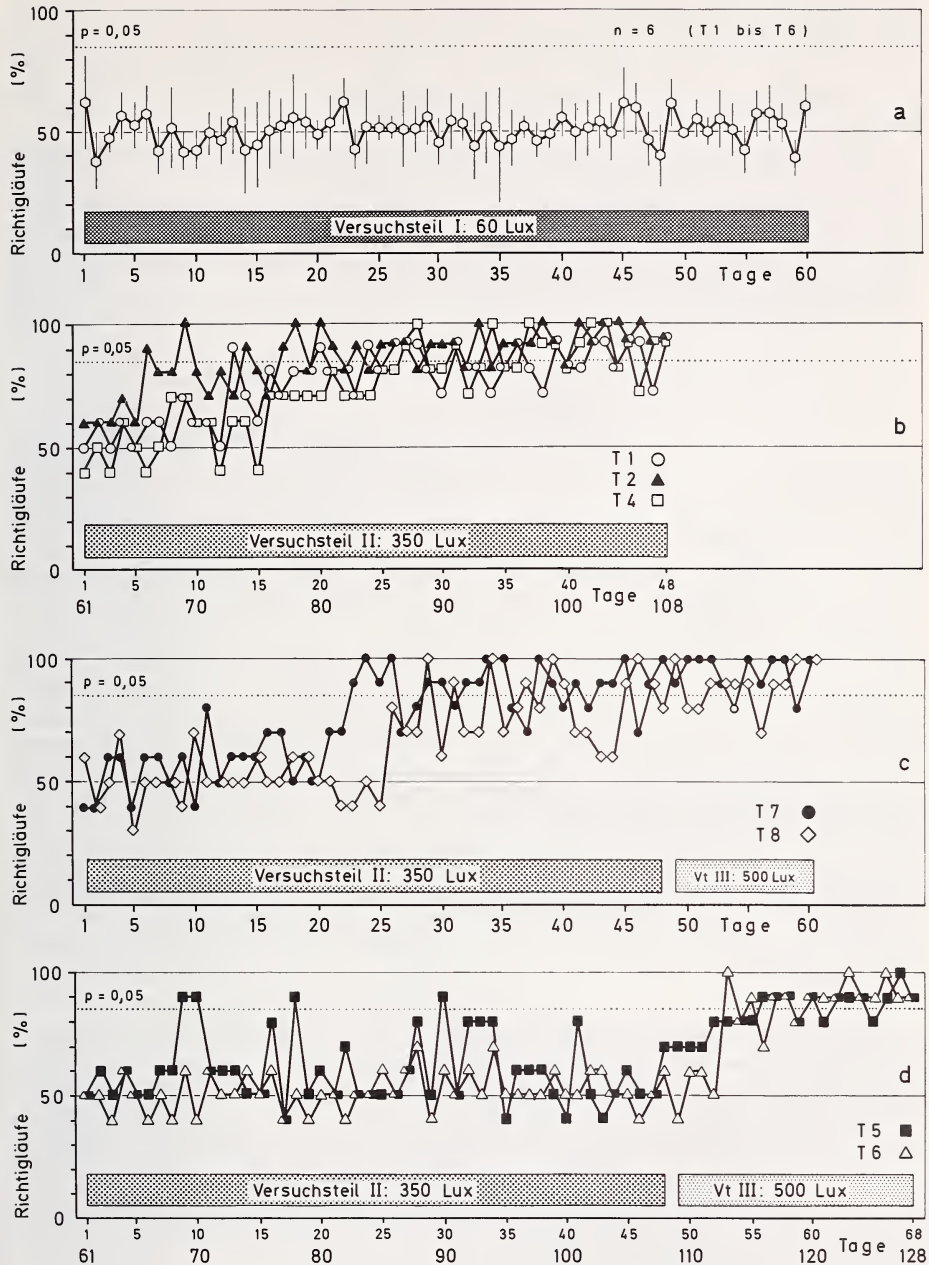


Abb. 4. Kurven der Richtigläufe (RL) für die Dressur auf Hell-Dunkel-Unterschiede bei verschiedenen Beleuchtungsstärken: Versuchsteil I (60 Lux), Versuchsteil II (350 Lux) und Versuchsteil III (500 Lux). (a) Mittelwertskurve der RL von 6 Maulwürfen (T 1 bis T 6) während des Versuchsteils I; angegeben ist die Standardabweichung. (b) Einzelnernkurven von 3 Maulwürfen (T 1, T 2, T 4), die bereits Versuchsteil I absolviert haben. (c) Einzelnernkurven von 2 bisher versuchsunerfahrenen Maulwürfen (T 7, T 8). (d) Einzelnernkurven der Maulwürfe T 5 und T 6, deren Dressur wie bei T 1, T 2 und T 4 mit Versuchsteil I begonnen hat. Gepunktete Linie: Signifikanzgrenze ($p = 0,05$; Prüfung einer Grundwahrscheinlichkeit nach KOLLER 1969)

Versuchsteil II die Annahmegrenze (90 % RL, $p = 0,05$) für das Eintreten des Lernerfolges erreicht. Das bedeutet, auch für den Maulwurf T 3 ist das Ergebnis der Dressur auf Hell-Dunkel-Unterschiede positiv zu werten. 2 bisher versuchsunerfahrene Tiere (T 7 und T 8) benötigten bis zum Erreichen des Lernkriteriums 25 (T 7) bzw. 39 (T 8) Tage (Abb. 4c).

Versuchsteil III: Die Beleuchtungsstärke auf der belohnten Seite betrug im Anschluß an den Versuchsteil II vom 49. (Abb. 4c) bzw. 109. Tag (Abb. 4d) an 500 Lux. 2 Maulwürfe (T 5 und T 6), die als einzige die Aufgabe bisher nicht gelernt hatten, erfüllten unter diesen Beleuchtungsverhältnissen rasch das Lernkriterium, der eine (T 6) nach 7, der andere (T 5) nach 10 Tagen (Abb. 4d). Die Lernkurven derjenigen VT, welche im Versuchsteil II das Lernkriterium bereits erreicht hatten, näherten sich jetzt in der Anzahl der RL dem 100 %-Niveau an (T 7 und T 8 in Abb. 4c).

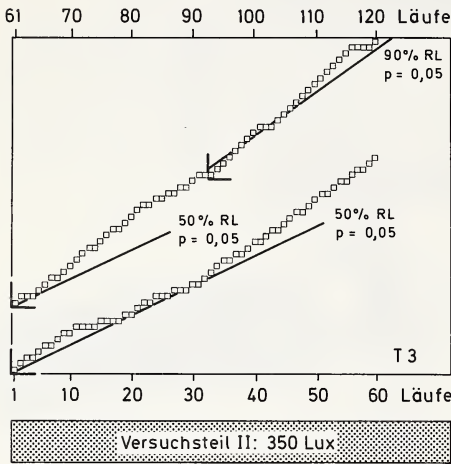


Abb. 5. Lernkurve des Maulwurfs T 3 (sequenzanalytische Darstellung der Richtig- und Falschläufe nach HARDER et al. 1972), der nach dem 12. Tag (120. Lauf bzw. Durchgang) im Versuchsteil II gestorben ist. Unten: Lauf 1 bis 60; oben: Lauf 61 bis 120

optischen Orientierung erforderliche Unterschiedsschwelle ist individuell verschieden; 6 Maulwürfe erlernten die Aufgabe bei einer Beleuchtungsstärke von 350 Lux auf der hellen Seite, 2 Tieren war dies erst nach Erhöhung der Beleuchtungsstärke auf 500 Lux möglich (Abb. 4d). Eine Beleuchtungsstärke von 60 Lux erwies sich als unerschwinglich und konnte von keinem der getesteten Maulwürfe als Orientierungszeichen eingesetzt werden (Abb. 4a). Hinweise auf eine Orientierung nach Infrarotstrahlen, wie sie für die Vampirfledermaus *Desmodus rotundus* nachgewiesen ist und in ihrer Bedeutung diskutiert wurde (SCHMIDT und MANSKE 1982; KÜRTE und SCHMIDT 1982), ergaben sich für *Talpa europaea* in diesen Versuchsreihen nicht.

Offen bleibt die Frage nach der Funktion des optischen Sinnes von *Talpa europaea*. Es ist bekannt, daß der europäische Maulwurf einen Teil seiner Aktivitätsphasen oberirdisch verbringt (MORRIS 1966). Zahlreiche zufällige Einzelbeobachtungen verdeutlichen in ihrer Gesamtheit, daß diese Tiere regelmäßig zu jeder Jahres- und Tageszeit ihren unterirdischen Bau verlassen und auf der Erdoberfläche tätig werden (u. a. REMUS 1901; HAUCHECORNE 1927; SCHAERFFENBERG 1940; HORNING 1942; NIETHAMMER 1963). Sie weichen vor Überschwemmungen ihrer Tunnelsysteme (teils schwimmend) auf höher gelegene Gelän-

Diskussion

Trotz zahlreicher Untersuchungen, die zu einer weitgehenden Strukturaufklärung des Maulwurfsauges geführt haben, ist auf experimenteller Grundlage bislang kaum etwas darüber bekannt, ob *Talpa europaea* zu Sehleistungen fähig ist und gegebenenfalls den optischen Sinn situationspezifisch einsetzt.

In der vorliegenden Arbeit war es möglich, mit Hilfe einer speziellen Zweifachwahlapparatur nach der Vorgehensweise einer operanten Konditionierung Maulwürfe auf Hell-Dunkel-Unterschiede zu dressieren. Wie die Lernkurven zeigen, kann *Talpa europaea* Helligkeitsdifferenzen wahrnehmen und diese – wenn sie nicht zu gering sind – in der spezifischen Lernsituation als Orientierungsmerkmale nutzen. Im Gegensatz zu LUND und LUND (1965) ist hier in den Lernkurven eine stabile Kannphase ausgebildet (Abb. 4b bis c). Die zur

deabschnitte aus und kehren nach Rückgang der Fluten rasch wieder zu ihren ehemaligen Wohngebieten zurück (CSIZMAZIA 1982; JOHANNESSON-GROSS und GROSS 1986). Auch ihr Nachweis im Beutespektrum von Greifen und Eulen bestätigt indirekt ebenfalls Oberflächenaktivitäten (z.B. SOUTHERN 1954; SKOCZEN 1962).

Welche Sinne den Maulwurf außerhalb seines Baues leiten, ist weitgehend unbekannt. Gehör, Geruch, Erschütterungs- und Tastsinn werden als vorrangig betrachtet (HERTER 1957). Eine optische Orientierung scheint – wenn überhaupt – von untergeordneter Bedeutung zu sein. Dies schon deswegen, da aus anatomischen Gründen ein Verlust des Bildsehens angenommen werden muß. Diejenigen Teile des Auges, die zum Hervorbringen eines scharfen Bildes auf der Retina notwendig sind (Cornea, Linse, Glaskörper), werden von ihrer Ausbildung her dieser Aufgabe nicht mehr gerecht (SOKOŁOWA 1964; QUILLIAM 1966c). SIEMEN (1976) weist in diesem Zusammenhang zusätzlich auf Degenerationserscheinungen der Netzhaut hin.

Der optische Sinn vieler Säugetiere ist aber nicht nur für ein Zurechtfinden im Raum wichtig, ebenso bedeutungsvoll ist er für die Orientierung in der Zeit (HOFFMANN 1981).

Maulwürfe lassen einen 24-Std.-Rhythmus ihrer lokomotorischen Aktivität erkennen, der zusätzlich von Kurzzeitzyklen überlagert sein kann (z.B. GODFREY 1955; MELLANBY 1967; MEESE und CHEESEMAM 1969). Ergebnisse einer über 12 Monate durchgeführten Studie zur Tagesaktivität von *Talpa europaea* durch WOODS und MEAD-BRIGGS (1978) legen die Vermutung nahe, daß die auftretenden Aktivitätsschübe vom täglichen Lichtgang und seiner Änderung im Jahresverlauf beeinflußt werden. Aber nicht nur hinsichtlich tagesrhythmischer Vorgänge scheint das Licht bei diesen Tieren eine Rolle zu spielen, sondern möglicherweise auch bei der zeitlichen Einnischung des Fortpflanzungsverhaltens in das Jahresgeschehen. *Talpa europaea* ist eine monöstrische Art mit einer nur relativ kurzen Brunftzeit im Frühjahr (MATTHEWS 1935; DEANESLY 1966). Auch wenn man unterstellt, daß dem Fortpflanzungszyklus des Maulwurfs ein circannualer Rhythmus zugrunde liegt, erscheint die Photoperiode in den gemäßigten Breiten mit ihrer störungsfreien Information als Zeitgeber zur Synchronisation der Brunftzeit geeignet und notwendig. Der optische Sinn von *Talpa europaea* mag also weniger der räumlichen als vielmehr der zeitlichen Orientierung dienen. Die hierzu erforderliche Kontrolle des Lichtganges im Tages- und Jahresverlauf ist den Tieren möglich; sie sind, wie in den Lernversuchen gezeigt werden konnte, zur Lichtperzeption fähig, und sie können diese Fähigkeit auch nutzen, da sie sowohl in ihren Gängen oberflächennah vorkommen als diese auch regelmäßig verlassen, um oberirdisch aktiv zu werden.

Zusammenfassung

Untersucht wurde die Fähigkeit zur Hell-Dunkel-Diskrimination von *Talpa europaea* L. Mit einer speziellen Lernapparatur in Form eines modifizierten Röhrenlabyrinthes war es möglich, durch Futterbelohnung positiv verstärkte Zweifachwahlen auf Hell (belohnt) gegen Dunkel (unbelohnt) durchzuführen. Wie die Lernkurven zeigen, ist *Talpa europaea* fähig, Helligkeitsunterschiede wahrzunehmen. Sind sie nicht zu gering, werden sie in der Lernsituation als Orientierungsmerkmal eingesetzt. Von 8 VT (Wildfänge verschiedenen Alters und beiderlei Geschlechts, die zu Versuchsbeginn handzahn waren) erlernten 6 Maulwürfe die Aufgabe bei einer Beleuchtungsstärke von 350 Lux auf der hellen (belohnten) Seite, während 2 weitere Tiere das Lernkriterium (90 % RL an 3 aufeinanderfolgenden Tagen) erst nach Erhöhung der Beleuchtungsstärke auf der belohnten Seite von 350 Lux auf 500 Lux erreichten. Welche Bedeutung der Lichtwahrnehmung bei der weitgehend unterirdischen Lebensweise von *Talpa europaea* zukommt, wird diskutiert.

Literatur

- CHRZANOWSKI, Z. (1972): Untersuchungen über die Orientierung von Maus und Maulwurf im Labyrinth. Warschau: Hochschule für Landwirtschaft. (In polnisch)
- CIACCIO, G. V. (1875): Osservazioni intorno alla membrana del descemet e al suo endotelio con una descrizione anatomica dell' occhio della *Talpa europaea*. Mem. Accad. Sci. Ist. Bologna, Ser. 3, 5, 501-516.

- CSIZMAZIA, G. (1982): Die Wirkung des Hochwassers der Theiss auf die Population der Maulwürfe (*Talpa europaea* Linné 1758) im Inundationsraum bei Körtvelys (Ungarn). *Tiscia* 17, 219–224.
- DEANESLY, R. (1966): Observations on reproduction in the mole (*Talpa europaea*). *Symp. Zool. Soc. Lond.* 15, 387–402.
- GODET, R. (1951): Contribution à l'éthologie de la taupe (*Talpa europaea* L.). *Bull. Soc. Zool. Fr.* 76, 107–128.
- GODFREY, G. K. (1955): A field study of the activity of the mole (*Talpa europaea*). *Ecology* 36, 678–685.
- GODFREY, G. K.; CROWCROFT, P. (1960): The life of the mole (*Talpa europaea* Linnaeus). London: Museum Press.
- HARDER, W.; SCHÄFER, D.; SCHMIDT, U. (1972): Auswertung von Dressurversuchen (Zweifachwahlen) mit der Sequenzanalyse. *Zool. Jb. Physiol.* 76, 585–592.
- HAUDECORNE, F. (1927): Studien über die wirtschaftliche Bedeutung des Maulwurfs (*Talpa europaea*). *Z. Morphol. Ökol. Tiere* 9, 439–571.
- HENDERSON, T. (1952): The eye of the mole. *Brit. J. Ophthal.* 36, 637.
- HERTER, K. (1957): Das Verhalten der Insectivoren. *Handbuch der Zoologie*, 8 (10): 1–50.
- HOFFMANN, K. (1981): Photoperiodism in vertebrates. In: *Handbook of behavioral neurobiology*. Bd. 4: Biological rhythms. Hrsg. J. ASCHOFF. New York, London: Plenum Press. pp. 449–473.
- HORNUNG, V. (1942): Der Maulwurf als Tagtier. *Zool. Gart.* 14, 104.
- JOHANNESSEN-GROSS, K. (1984): Verhaltensbiologische Untersuchungen zum Thema Lernen am Maulwurf (*Talpa europaea* L., Insectivora, Talpidae) mit Ausblick auf die zoodidaktische Bedeutung dieses Tieres. Diss. Gesamthochschule Kassel.
- JOHANNESSEN-GROSS, K. (1986): Zur taktilen Orientierung des Maulwurfs (*Talpa europaea* L.): Lernversuche in einem Y-förmigen Röhrenlabyrinth. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 79, 216–217.
- JOHANNESSEN-GROSS, K.; GROSS, H. (1982): Lernversuche mit Maulwürfen (*Talpa europaea* L.) unter Anwendung einer speziellen Labyrinthmethode. *Z. Säugetierkunde* 47, 277–282.
- JOHANNESSEN-GROSS, K.; GROSS, H. (1986): Verlauf der Wiederbesiedelung einer Flußauenregion durch Maulwürfe (*Talpa europaea* L.) nach zeitweiser Überschwemmung. *Z. angew. Zool.* 73, 135–144.
- KOHL, C. (1893): Rudimentäre Wirbelthieraugen. Zweiter Theil: Das Auge von *Talpa europaea*. *Bibliotheca Zool. H.* 14, 1–178.
- KOHL, C. (1895): Rudimentäre Wirbelthieraugen. Dritter Theil: Zusammenfassung. *Bibliotheca Zool. H.* 14, 179–274.
- KOLLER, S. (1969): Neue graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Darmstadt: Steinkopff.
- KRIZAT, G. (1940a): Untersuchungen zur Sinnesphysiologie, Biologie und Umwelt des Maulwurfs (*Talpa europaea* L.). *Z. Morphol. Ökol. Tiere* 36, 446–511.
- KRIZAT, G. (1940b): Die Orientierung im Raume bei *Talpa europaea*. *Z. Morphol. Ökol. Tiere* 36, 512–556.
- KRIZAT, G. (1940c): Wie orientiert sich der Maulwurf in seinen Gängen? *Umschau* 44, 561–565.
- KÜRTE, L.; SCHMIDT, U. (1982): Die Nasengruben der Vampirfledermaus *Desmodus rotundus*: Sinnesorgane zur Wahrnehmung von Wärmestrahlung. *Z. Säugetierkunde* 47, 193–197.
- LEWIS, T. H. (1983): The anatomy and histology of the rudimentary eye of *Neurotrichus*. *Northwest Sci.* 57, 8–15.
- LUND, R. D.; LUND, J. S. (1965): The visual system of the mole, *Talpa europaea*. *Exptl. Neurol.* 13, 302–316.
- LUND, R. D.; LUND, J. S. (1966): The central visual pathways and their functional significance in the mole (*Talpa europaea*). *J. Zool.* 149, 95–101.
- MATTHEWS, L. H. (1935): The oestrus cycle and intersexuality in the female mole (*Talpa europaea* Linn.). *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1935, 347–383.
- MEESE, G. B.; CHEESEMAN, C. L. (1969): Radio-active tracking of the mole (*Talpa europaea*) over a 24-hour period. *J. Zool.* 158, 197–224.
- MELLANBY, K. (1967): Food and activity in the mole *Talpa europaea*. *Nature* 215, 1128–1130.
- MELLANBY, K. (1974): The mole. London: Collins.
- MELLANBY, K. (1982): Mysteries of the molehills. *Country Life* 171, 1144, 1147.
- MORRIS, P. (1966): The mole as a surface dweller. *J. Zool.* 149, 46–49.
- NIETHAMMER, G. (1963): Notizen über den Maulwurf (*Talpa europaea*). *Säugetierkd. Mitt.* 11, 79–80.
- PEVET, P.; BALEMANS, M. G. M.; REUVER, G. F. DE (1981): The pineal gland of the mole (*Talpa europaea* L.). VII. Activity of hydroxyindole-O-methyltransferase (HIOMT) in the formation of 5-methoxytryptophan, 5-methoxytryptamine, 5-methoxyindole-3-acetic acid, 5-methoxytryptophol and melatonin in the eyes and the pineal gland. *J. Neural Transmission* 51, 271–282.
- QUILLIAM, T. A. (1966a): The problem of vision in the ecology of *Talpa europaea*. *Exp. Eye Res.* 5, 63–78.
- QUILLIAM, T. A. (Ed.) (1966b): The mole: its adaption to an underground environment. *J. Zool.* 149, 31–114.

- QUILLIAM, T. A. (1966c): The mole's sensory apparatus. *J. Zool.* **149**, 76–88.
- QUILLIAM, T. A. (1966d): Unit design and array patterns in receptor organs. In: Touch, heat and pain. Ed. by A. V. S. DEREUCK; J. KNIGHT. Ciba Foundation Symposium. London: Churchill. pp. 86–116.
- QUILLIAM, T. A.; ARMSTRONG, J. (1963): Mechanorezeptoren. *Endeavour* **22**, 55–60.
- REMUS, C. (1901): Einige Beobachtungen aus dem Winterleben des Maulwurfs. *Prometheus* **12**, 652–654.
- ROCHON-DUVIGNEAU, A. (1943): Les jeux et la vision des vertébrés. Paris: Masson.
- SCHAEFFENBERG, B. (1940): Die Nahrung des Maulwurfs (*Talpa europaea* L.). *Z. Säugetierkunde* **14**, 272–277.
- SCHAEFFER, T. H. (1949): Ecological comparisons of three genera of moles. *Trans. Kansas Acad. Sci.* **52**, 30–37.
- SCHMIDT, U.; MANSKE, U. (1982): Thermopräferenz bei der Gemeinen Vampirfledermaus (*Desmodus rotundus*). *Z. Säugetierkunde* **47**, 118–120.
- SIEMEN, D. (1976): Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Reduktion des Auges bei unterirdisch lebenden oder nachtaktiven Säugetieren (*Talpa europaea* Linné, 1758, *Erinaceus europaeus* Linné, 1758, *Echinops telfairi* Martin, 1838). Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel.
- SKOCZEN, S. (1962): Age structure of skulls of the mole *Talpa europaea* Linnaeus 1758 from food of the buzzard (*Buteo buteo* L.). *Acta Theriol.* **6**, 1–9.
- SLONAKER, J. R. (1902): The eye of the common mole *Scalopus aquaticus machrinus*. *J. comp. Neurol.* **12**, 335–366.
- SOKOLOWA, Z. A. (1964): Reduction of the eye in moles as a result of function limitation. *Folia Biol.* **12**, 183–201 (in russ. mit engl. Zus.).
- SOUTHERN, H. N. (1954): Tawny owls and their prey. *Ibis* **96**, 384–410.
- SUZUKI, H.; KUROSUMI, K. (1972): Fine structure of the cutaneous nerve endings in the mole snout. *Arch. histol. Jap.* **34**, 35–50.
- TUSQUES, J. (1954): Ouverture palpébrale et développement du globe oculaire sous l'action de la thyroxine chez la taupe (*Talpa europaea* L.). *C. R. Acad. Sci.* **238**, 2562–2564.
- WOODS, J. A.; MEAD-BRIGGS, A. R. (1978): The daily cycle of activity in the mole (*Talpa europaea*) and its seasonal changes, as revealed by radioactive monitoring of the nest. *J. Zool.* **184**, 563–572.

Anschrift der Verfasserin: Dr. KRISTINA JOHANNESSEN-GROSS, Kimpelstraße 8, D-3500 Kassel, FRG

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: [53](#)

Autor(en)/Author(s): Johannesson-Gross Kristina

Artikel/Article: [Lernversuche einer Zweifachwahlapparat zum Hell-Dunkel-Sehen des Maulwurfs \(Talpa europaea L.\) 193-201](#)