

# Über den Farbensinn der Tagfalter

---

## Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Georg August-Universität zu Göttingen vorgelegt

von

**Dora Ilse**

aus Honnef am Rhein

---

SPRINGER-VERLAG BERLIN HEIDELBERG GMBH 1928

# Über den Farbensinn der Tagfalter

---

## **Inaugural-Dissertation** zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Georg August-Universität zu Göttingen vorgelegt

von

**Dora Ilse**  
aus Honnef am Rhein

---

Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH  
1928

Referent: Professor Dr. A. Kühn.  
Tag der mündlichen Prüfung: 25. Mai 1928.

Erschienen in der Zeitschrift für vergleichende Physiologie  
(Abt. C der Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie)  
8. Band. 3./4. Heft, 1928.

ISBN 978-3-662-39187-7      ISBN 978-3-662-40182-8 (eBook)  
DOI 10.1007/978-3-662-40182-8

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen.)

## ÜBER DEN FARBENSINN DER TAGFALTER.

Von

DORA ILSE.

Mit 14 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. Juli 1928.)

	<b>Inhalt.</b>	Seite
Einleitung . . . . .		658
I. Freilandversuche . . . . .		659
II. Laboratoriumsversuche . . . . .		660
A. Material . . . . .		660
B. Die Versuchsbedingungen . . . . .		661
C. Die Versuche . . . . .		667
1. Darbietungsversuche oder Spontanversuche . . . . .		667
a) Unterscheidungsversuche gegen Grau . . . . .		668
b) Bevorzugungsversuche mit mehreren Pigmenten . . . . .		669
2. Dressurversuche. . . . .		672
D. Ergebnisse aus den Versuchen . . . . .		673
1. Ergebnisse über den Farbensinn . . . . .		673
2. Ökologische Ergebnisse . . . . .		683
Zusammenfassung . . . . .		690
Literatur . . . . .		691

Nachdem die Behauptung von C. v. HESS, alle Wirbellosen seien total farbenblind, für eine Reihe von Insekten widerlegt worden ist (vgl. die Zusammenfassung und Literaturübersicht bei KÜHN 1927a u. 1928), erschien es wünschenswert, die Untersuchung des Farbensinns noch auf andere Insekten auszudehnen. Dabei versprachen immer noch Blütenbesucher den meisten Erfolg. Über die Tagfalter lagen nur unvollkommene, teilweise sich widersprechende ältere Beobachtungen und einige neuere, aber nicht entscheidende Freilandversuche vor (SEITZ 1912, ELTRINGHAM 1919<sup>1</sup>, KNOLL 1922<sup>2</sup>). Deshalb wurden 1922 Versuche

---

<sup>1</sup> SEITZ und ELTRINGHAM stellten in Freilandversuchen fest, daß gefärbte Attrappen der Weibchen von *Anthocharis charltonia* (Pieride) bzw. von *Brenthis euphrosine* (Nymphalide) bei den betr. Männchen einen deutlichen „Paarungsanflug“ auslösten; am stärksten anlockend wirkten dabei diejenigen Modelle, deren Färbung auch für das menschliche Auge der natürlichen Farbe des Weibchens am nächsten kam. Beide Forscher schlossen aus ihren Ergebnissen auf ein echtes Farbunterscheidungsvermögen der untersuchten Falter. Aller-

an Tagfaltern aufgenommen und mehrere Jahre hindurch fortgeführt; über die ersten Ergebnisse dieser Versuche wurde 1925 kurz berichtet (A. KÜHN und D. ILSE 1925). Ich möchte an dieser Stelle Herrn Prof. KÜHN für die Überlassung des Themas und seine stete Anteilnahme an der Arbeit danken. Ferner schulde ich Dank den Herren Assistenten des Institutes, sowie Herrn cand. zool. W. LUTHER und zahlreichen anderen Bekannten für die bei den Experimenten oft nötige Hilfe, vor allem auch den Direktoren des Pflanzenphysiologischen Institutes, Herrn Prof. BURGEFF und Herrn Prof. v. WETTSTEIN für die Überlassung eines Glashauses als Arbeitsraum.

### I. Freilandversuche.

Zunächst wurde, im Anschluß an ältere Beobachtungen, das Verhalten der Tagfalter im Freien gegenüber farbigen Objekten untersucht. Hauptsächlich kam dabei der Blütenbesuch in Frage.

Darüber, ob die Tagfalter mehr durch den Duft oder die optischen Eigenschaften der Blüten angezogen werden, kann man in der blütenbiologischen Literatur die widersprechendsten Angaben finden. Die letztere Meinung wird jedoch entschieden häufiger vertreten, unter anderen sogar von F. PLATEAU (1904 bis 1906), der sonst als eifriger Gegner der Annahme eines Farbensinnes der Insekten bekannt geworden ist. Er berichtet nämlich, daß sich Zitronenfalter und Kohlweißlinge in seinem Garten durch die bunten, aber duft- und nektarlosen Hochblätter von *Salvia horminum* „täuschen“ ließen, wobei sie diese anfliegen und mit ihren entrollten Rüsseln abtasteten; ähnliches beschreibt unter anderen KNUTH für Kaisermantel (*Argynnis*) und Feuerfalter (*Polyommatus*) an *Rumex*-Früchten. Auch in Freilandversuchen von PLATEAU, ANDREAE (1903) und anderen ergab sich, daß gerade Tagfalter sich durch aufgestellte künstliche Blumen leichter als andere Insekten „täuschen“ lassen. Diese Angaben konnten nun in eigenen Freilandversuchen nachgeprüft und bestätigt werden.

Ende Mai 1922 konnte ich im Molkengrund, einem sehr geschützt liegenden Tale bei Göttingen, eine größere Anzahl von *Argynnis aglaja* beobachten, die fast nur auf dem dort stark vorherrschenden blauen Günsel (*Ajuga reptans*) ihre Nahrung suchten, wobei sie eifrig von Blüte zu Blüte flogen. Daß es hauptsächlich die Farbe war, die die Falter anzog, dafür sprach besonders der Umstand, daß von den vereinzelt dazwischen stehenden anderen Blumen nur noch die blauen, violetten und purpurnen (nämlich Gundelreben, Wicken und Geranien) von *Argynnis* gelegentlich kurz besucht wurden. Dagegen wurden die weißen (Erdbeere, Sternmiere) wohl stark von *Erebia*, die gelben (gelbe Taubnessel, Hahnenfuß) von verschiedenen anderen Tagfaltern befliegen, von denen waren die von ihnen benutzten Pigmente nicht analysiert in bezug auf Helligkeit, spektrale Zusammensetzung des reflektierten Lichtes und evtl. von ihnen ausgehende Duftreize.

<sup>2</sup> (zu S. 658) KNOLL (l. c. S. 368) hat mit Hilfe der Glasröhrchenmethode festgestellt, daß *Pieris rapae* und *P. ergane* infolge optischer Fernwirkung zu den Blüten von *Satureja nepeta* gelangen.

*Argynnis* jedoch überhaupt nicht beachtet. Es wurden nun an den folgenden Tagen einige künstliche Blüten in Sternform aus verschiedenen Nummern der HERINGSchen bunten Pigmentpapiere sowie der Grauserie ausgeschnitten und zwischen dem Günsel aufgestellt. Das Ergebnis war folgendes: von *Argynnis* überhaupt nicht beachtet wurden die Blüten aus weißen und grauen Papieren, sowie aus den Farben Rot Nr. 1, Gelb Nr. 4, Grün Nr. 8. „*Angeflogen*“ bis auf etwa 1 cm Entfernung wurden: Orange Nr. 3 (10 mal), Blau Nr. 12 (2 mal), Blau Nr. 13 (4 mal), Violett Nr. 14 (7 mal) und Purpur Nr. 15 (2 mal). „*Besucht*“ wurden außerdem: Blau Nr. 12 (1 mal), Violett Nr. 14 (5 mal) und Purpur Nr. 15 (5 mal). Unter „*Besuch*“ wird hier nach KNOLL (1926) verstanden, daß der Falter sich nach vorangegangenem Anflug auf der Blüte niederläßt oder sie mindestens im Fluge berührt. Bei den hier beobachteten „*Besuchen*“ betastete *Argynnis aglaja* außerdem noch die Pigmentblüte, genau wie die echten *Ajuga*-Blüten, mit entroltem Rüssel: *Rüsselreaktion*. Es handelte sich also um eine eindeutige *Nahrungsreaktion*.

Aus diesen Vorversuchen geht hervor, daß 1. tatsächlich unter bestimmten Umständen die optischen Eigenschaften der Blüten genügen, um eine vollständige Nahrungsreaktion auszulösen; und daß 2. von *Argynnis* bestimmte bunte Pigmente den Graustufen vorgezogen, also auch von diesen unterschieden wurden. Ob diese Bevorzugung spontan oder auf Grund einer vorangegangenen Bindung an die Blütenfarbe des Günsels erfolgte, mußte natürlich offen bleiben. Jedenfalls ist das Vorhandensein eines Farbensinnes bei *Argynnis aglaja* dadurch bereits bewiesen.

## II. Laboratoriumsversuche.

Um die Beschaffenheit des Farbensinnes im einzelnen festzustellen, mußte versucht werden, eine entsprechende Nahrungsreaktion auf Farb- reize auch im Laboratorium zu beobachten. Denn dort konnten, bei Verwendung frisch geschlüpfter Falter, alle Erfahrungen mit Farben ausgeschaltet bzw. genau kontrolliert, und auch sämtliche übrigen Bedingungen besser übersehen und geregelt werden. Als Versuchsraum dienten die beiden südlichen Abteilungen eines Gewächshauses (je zu  $4 \times 3$  m) auf dem Dach des pflanzenphysiologischen Institutes.

### A. Material.

Die Auswahl des zu untersuchenden Materials erfolgte nach verschiedenen Gesichtspunkten. Da gefangene Falter i. a. nicht verwandt werden konnten, mußten die Puppen selbst gezüchtet oder im Handel beschafft werden<sup>1</sup>. Infolgedessen mußte auf die Untersuchung verschiedener schwer zu beschaffender Formen, z. B. der im Freiland beobachteten *Argynnis aglaja*, ferner *Lycaeniden* und anderer verzichtet

<sup>1</sup> Bei der Zucht leistete das Handbuch von LEDERER wertvolle Dienste.

werden. Natürlich kamen in erster Linie Blütenbesucher<sup>1</sup> in Betracht; doch wurden zum Vergleich auch Arten mit anderer Lebensweise herangezogen, z. B. *Vanessa antiopa* (Baumsaftsauger), *Apatura iris* (unter anderem an Mist). Ferner wurde angestrebt, Vertreter aus möglichst vielen Familien zu untersuchen; dabei wurde die Untersuchung über die Rhopaloceren hinaus auf Dickkopffalter (Hesperiden), Tageulen, Zygaenen und Schwärmer ausgedehnt. — Folgende Arten wurden so im Versuchsraum vom Schlüpfen an bis zu ihrem Absterben, also mindestens einige Wochen hindurch, beobachtet:

Papilioniden: 1. *Papilio machaon* L.

2. *P. podalirius* L., 3. *P. philenor* L. (Exote).

Pieriden: 4. *Pieris brassicae* L., 5. *Gonepteryx rhamni* L.

Nymphaliden: 6. *Pyrameis cardui* L., 7. *P. atalanta* L., 8. *Vanessa io* L., 9. *V. urticae* L., 10. *V. polychloros* L., 11. *V. antiopa* L., 12. *Argynnis paphia* L., 13. *Satyrus circe* F., 14. *S. semele* L.,

15. *Araschnia levana* u. *prorsa* L., 16. *Melitaea aurinia* ROTT., 17. *M. cinxia* L., 18. *Apatura iris* L., 19. *Limenitis populi* L., 20. *L. sibylla* L.

Hesperiden: 21. *Augiades sylvanus* ESP. (gefangene Exemplare!).

Sphingiden: 22. *Chaerocampa elpenor* L.

Noctuiden: 23. *Plusia gamma* L.

Zygaeniden: 24. *Zygaena trifolii* ESP.

Bei einem großen Teil der genannten Falterarten (— bei allen nicht in Kleindruck angeführten —) gelang es nun tatsächlich, auch in Laboratoriumsversuchen eine Nahrungsreaktion auf Farbreize hervorzurufen, die der im Freilandversuch bei *Argynnis aglaja* L. auf natürlichen und künstlichen Blumen beobachteten genau entsprach, also sicher kein Laboratoriumsprodukt darstellt.

## B. Die Versuchsbedingungen.

Die gebräuchlichste Methode zur Untersuchung des Farbensinnes der Insekten war bis jetzt meist die *Dressur*<sup>2</sup>. Hierbei werden die Tiere längere Zeit auf einer bestimmten Farbe gefüttert, so daß sich eine Assoziation Dressurfarbe-Futter bildet; schließlich vermag auch die ohne Futter dargebotene Farbe eine Nahrungsreaktion auszulösen. Die Reaktion auf die Farbe ist also in diesem Fall sekundär erworben. KNOLL (1922) hat gezeigt, daß bei *Macroglossum* durch Farbreize bereits primär, vor jeder Erfahrung, eine deutliche Nahrungsreaktion ausgelöst werden kann. Dasselbe hat sich auch bei zahlreichen von mir unter-

<sup>1</sup> Nach LAMPERT und KNUTH.

<sup>2</sup> Vgl. v. FRISCH (1914), KÜHN (1921, 1923, 1927) Bienen; ARMBRUSTER (1922) Wespen; KNOLL: *Macroglossum* (1922) (Taubenschwanz) und *Protoparce convoluti* (Windenschwärmer, 1927); entsprechend auch „Selbstdressur“ von *Bombus* (1921) und Bienen (1926); O. KOEHLER (1924) Libellenlarven.

suchten Arten gezeigt. Infolgedessen wurde vor jeder Dressur zunächst diese *spontane Nahrungsreaktion auf Farben* für die einzelnen Arten näher untersucht, in den „*Darbietungs- oder Spontanversuchen*“. Bei denjenigen Arten, wo sie überhaupt auftrat, stimmte sie in ihren Hauptzügen überein: Während die Falter für gewöhnlich ziemlich schnell und hoch unter dem Dach des Versuchsraumes umherfliegen, kommen die in „*Nahrungsstimmung*“ befindlichen in ruhigen, kreisenden oder pendelnden, gleichsam „*suchenden*“ Flügen (oft Gleitflügen) allmählich herunter, und gelangen durch solche *Suchflüge* schließlich stets in die Nähe der dargebotenen farbigen Objekte. Bei der eigentlichen „*Nahrungsreaktion*“ auf diese kann man folgende Phasen unterscheiden:

a) Der Falter fliegt — oft sogar aus mehreren Metern Entfernung — deutlich gezielt und geradlinig auf die Farbfläche zu, = „*Anflug*“.

b) Er läßt sich auf ihr nieder oder berührt sie mindestens im Fluge, = „*Besuch*“.

c) Er betastet sie kürzere oder längere Zeit mit dem nun entrollten Rüssel (der sonst stets zusammengerollt getragen wird), = „*Rüsselreaktion*“. Je nach dem Grad des Hungerzustandes wird vom einzelnen Tier die Reaktion verschieden weit durchgeführt. *Zahlenmäßig verwertet* wurden in den Versuchen nur „*Anflüge*“ mit folgendem „*Besuch*“; also weder ein „*Anflug*“ allein noch ein „*Besuch*“ ohne vorhergehenden „*Anflug*“, z. B. von der unmittelbaren Nachbarschaft der Farbfläche aus<sup>1</sup>.

Die Nahrungsreaktion tritt nur unter bestimmten *Bedingungen* auf, die im Versuchsraum nicht immer hergestellt werden konnten. Um überhaupt fliegen zu können, brauchen die meisten Tagfalter nicht nur einen größeren Raum, — das Gewächshaus erwies sich für die Mehrzahl als gerade ausreichend —, sondern auch ganz bestimmte *Licht- und Wärmeverhältnisse*.

Zunächst muß eine möglichst *gleichmäßige Beleuchtung* herrschen, da die stark positiv phototaktischen Tagfalter (besonders die Pieriden) sich sonst dauernd an der hellsten Stelle des Raumes aufhalten und dadurch an jeder anderen Reaktion verhindert werden. Eine im allgemeinen hinreichende Gleichmäßigkeit der Beleuchtung wurde durch Kalkanstrich der aus Glas bestehenden Teile (Dach und obere Wände) des Gewächshauses erzielt. Stets wurde die Versuchsanordnung an einem besonders hellen Platz aufgestellt (auf einem Tisch dicht vor einem nach Süden gelegenen, mit Tüll bespannten Fenster) um so von

<sup>1</sup> „*Besuche*“ auf Farbflächen können zwar auch außerhalb einer Nahrungsreaktion auftreten, z. B. bei der Paarung (vgl. die Versuche von SEITZ [1912], ELTRINGHAM [1919]) oder eventuell beim Legeflug, entsprechend wie bei *Macroglossum* (KNOLL 1922). Diese beiden Reaktionen kamen aber im Versuchsraum so selten vor — obwohl die Möglichkeit mindestens für die erste stets gegeben war —, daß eine Verwechslung mit der Nahrungsreaktion nicht in Frage kommt. Zudem trat bei den gezählten „*Besuchen*“ durchschnittlich in 90% der Fälle noch die Entrollung des Rüssels auf, wodurch die Nahrungsreaktion eindeutig als solche gekennzeichnet war.



den Faltern leicht gefunden werden zu können. — Ferner muß die *Lichtintensität* *möglichst groß* sein; denn bekanntlich ist die Reizschwelle für die kinetische Wirkung des Lichtes bei den meisten Tagfaltern so hoch, daß z. B. schon eine vorübergehende Verdunkelung der Sonne genügt, um sie völlig zur Ruhe zu bringen. Infolgedessen sitzen sie an trüben Tagen mit geschlossenen Flügeln bewegungslos da; nur bei sehr hohen Temperaturen fliegen sie gelegentlich auch dann. Bei direkter Sonnenbestrahlung liegt die *Temperatur*, bei der die Falter am muntersten sind, etwa zwischen 25 und 35° C; die Grenzen, innerhalb deren sie überhaupt noch fliegen, sind ungefähr 21 und 38° (je nach Art und Jahreszeit etwas variierend). Höhere Temperatur, etwa von 38—41° C, die leider im Juli im Versuchsraum häufig auftrat, lähmt nicht nur die Bewegungen der Falter, sondern schädigt diese dauernd. Da die Temperatur nur wenig durch Lüftung, die Beleuchtung gar nicht reguliert werden konnte, blieb die Versuchszeit auf die sonnigen Stunden der Monate Mai bis September — mit Ausnahme der heißesten Zeit — beschränkt. Dabei war es immerhin im Frühjahr und Herbst von großem Vorteil, daß infolge der Südlage an sonnigen Tagen im Innern stets eine beträchtlich höhere Temperatur herrschte als draußen. Auch das Fehlen jeden Windes trug zur Temperaturerhöhung bei; außerdem ermöglichte es den Faltern eine größere Zielsicherheit des Fluges.

Abgesehen von diesen Außenbedingungen hängt die zahlenmäßige Häufigkeit der Nahrungsreaktion bei einer untersuchten Gruppe, ebenso wie der Grad ihrer Durchführung beim einzelnen Tier, natürlich in erster Linie vom *Grade des Hungerzustandes* ab. Dieser konnte im Versuchsraum stets hinreichend reguliert werden, wenigstens bei denjenigen Arten, die regelmäßig zum Futter kamen (Vanessen). In der Hauptversuchszeit, zwischen 1/28 und 11 Uhr, waren alle Tiere nachweislich in einem mittleren Hungerzustand, da sie zuletzt am Tag vorher, spätestens um 17 Uhr, gefüttert worden waren.

Da es sich bei den Dressurversuchen zeigte, daß Erfahrungen mit farbigen Objekten die spontanen Reaktionen der Falter stark abändern können, fand die *Fütterung* (außerhalb der Dressuren) stets auf farbloser Unterlage statt.

Als Futtergefäß diente dann ein Uhrschildchen, in dem sich mit Zuckerwasser getränktes, weißes oder graues Fließpapier befand. Da jedoch so immer noch die Möglichkeit einer Bindung an „Grau“ oder „Weiß“ bestand, wurden die wichtigsten „Darbietungsversuche“ stets wieder mit frischem Material nachgeprüft. Selbstverständlich befanden sich auch sonst keine farbigen Gegenstände im Versuchsraum. Wände und Dach waren weiß, Tische, Leisten, Fußboden und alles übrige grau oder schwarz.

Eine Steigerung der Nahrungsstimmung konnte bei manchen Arten auch durch die *Anwesenheit gewisser Duftstoffe* hervorgerufen werden, die mittels eines Zerstäubers entfernt von der Versuchsanordnung im Raume versprengt wurden (vgl. S. 685).

Da bei der zu den Versuchen nötigen, starken diffusen Beleuchtung ein Spektrum von genügend großer Intensität nicht entworfen werden konnte, war ich auf die Benutzung von *Pigmentfarben* angewiesen. Ich verwendete die 16 Nummern der bekannten HERINGSCHEN Pigment-

papiere. Ein Nachteil derselben liegt darin, daß die verschiedenen Lieferungen der einzelnen Nummern nicht immer gleich ausfallen, außerdem in der äußerst geringen Sättigung namentlich der grünen und blaugrünen Papiere. Diesem Mangel wurde in einem besonderen Teil der Versuche durch *Tränkung der Papiere mit Paraffin* abzuhelfen versucht, wodurch die Pigmente für unser Auge an Helligkeit verlieren, aber an Sättigung gewinnen. Eine solche Papierfläche besitzt nun außer der Farbe noch verschiedene andere Eigenschaften, von denen unter Umständen jede für sich allein eine Nahrungsreaktion ganz oder zum Teil auslösen könnte, und deren Wirkung daher in den Darbietungsversuchen ausgeschaltet werden mußte: Helligkeit und Form der Fläche, einen etwa von ihr ausgehenden, wenn auch für uns nicht wahrnehmbaren Duft; endlich käme für die Auslösung der Phase c) (Rüsselreaktion) noch der spezifische Berührungsreiz in Frage.

Die Ausschaltung möglicherweise vorhandener *Duft*unterschiede wurde in bestimmten Kontrollversuchen vorgenommen, ohne daß an den Versuchsergebnissen etwas wesentliches geändert worden wäre. Sie geschah teils durch Überdeckung der Versuchsanordnung mit einer *Glasplatte* (siehe Tabelle 2, S. 671), teils durch die erwähnte *Paraffinierung* sämtlicher benutzter farbloser und farbiger Papiere, wodurch alle Objekte wenigstens den gleichen Geruch erhalten mußten; dadurch wurde auch zugleich der spezifische Berührungsreiz verändert. Daß die Papiere vor Feuchtigkeit geschützt wurden, die nach MINNICH'S Versuchen (1921) bei Berührung durch die Tarsen ebenfalls eine Rüsselreaktion auszulösen vermag, versteht sich von selbst, ebenso, daß sie häufig erneuert wurden, um einen ihnen vielleicht anhaftenden Schmetterlingsgeruch auszuschalten. Es könnte ferner noch ein Reiz von einem bereits auf der Farbfläche sitzenden Falter ausgehen, und zwar könnte dieser entweder anlockend oder abschreckend wirken. Aus diesem Grunde wurden die Falter, falls sie nach erfolgtem Besuch nicht gleich fortfliegen, durch leichtes Berühren der Unterlage vertrieben, und so lange dies keinen Erfolg hatte, weitere Besuche auf der betreffenden Farbfläche nicht gezählt.

*Helligkeit* und *Form* der Farbflächen wurden gelegentlich variiert, wobei keine Änderung der Reaktion zu bemerken war. In der Hauptsache jedoch wurde die Wirkung dieser beiden Faktoren auf indirektem Wege, nach der Methode v. FRISCH'S ausgeschaltet: Die Pigmentflächen wurden zwischen grauen Papieren dargeboten, die in 18 Helligkeitsabstufungen von weiß bis schwarz aus den 50 Nummern der HERING'Schen Grauerie ausgesucht waren, und genau die gleiche Gestalt und Größe aufwiesen. So war zu erwarten, daß jeder Farbfläche mindestens eine Graufäche entsprach, von der sie sich weder durch Form noch durch Helligkeit, sondern nur durch die spektrale Zusammensetzung des von ihr reflektierten Lichtes unterschied.

Die Papiere erhielten dabei entweder *Tafel-* oder *Blütenform*. Quadratische *Tafeln* von 7 cm Seitenlänge, aus den farbigen und grauen Papieren ausgeschnitten und auf Karton gezogen, wurden nebeneinander nach Art eines Schachbrettes auf das Versuchsfeld gelegt; ihre

Anzahl betrug in den meisten Versuchen 42. Selbstverständlich wurden die einzelnen Tafeln häufig miteinander vertauscht. Wegen ihrer größeren Ausdehnung gegenüber den nur etwa 5 cm im Durchmesser messenden Blüten waren sie für sehr hochfliegende Falter (*Pieris*, *Papilio machaon*) offenbar besser sichtbar, wenigstens wurden sie von diesen häufiger besucht. Außerdem ermöglichten sie das Überdecken einer Glasplatte. Dressiert wurde jedoch auf Tafeln nie.

Die *künstlichen Blüten* wurden aus Pigmentpapieren ausgeschnitten und zu dreidimensionalen Gebilden zusammengenäht. Dadurch hoben sie sich besonders gut von dem grauen (im Sommer 1923 schwarzen) Versuchsbrett ab, und boten außerdem den Faltern einen bequemen Anflugsort. Alle besaßen an Stelle der Kelche farblose Glasröhrchen von etwa 5 cm Länge, die in die 20 Löcher des Versuchsbrettes hineinsteckt werden konnten (siehe Abb. 1 u. 2). Auf diese Weise konnten auch die grauen und farbigen Blüten innerhalb eines Versuchs leicht gegen-

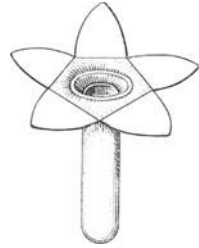


Abb. 1. Papierblüte mit Glasröhrchen.

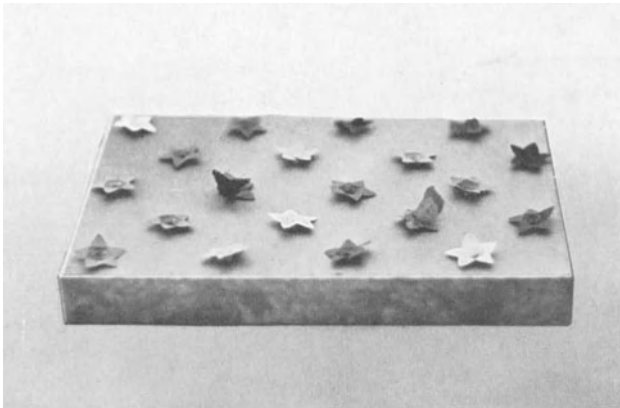


Abb. 2. Versuchsbrett mit 20 Papierblüten, davon 18 Graustufen; auf Gelb Nr. 4 *Vanessa polychloros*, auf Purpur Nr. 15 *Gonepteryx rhamni*.

einander ausgetauscht werden, um einen möglichen Einfluß der Lage auszuschalten. Bei der Dressur dienten die Röhrchen zur Aufnahme des Futtersaftes. Die in einem Teil der Versuche angewandte Paraffinierung wurde durch kurzes Eintauchen der fertigen Blüten in heißes Paraffin erreicht (vgl. von FRISCH 1926). Da die Graublüten hierdurch sehr stark verdunkelt wurden, mußten hellere HERINGSche Graustufen verwandt werden als in den übrigen Versuchen.

Die *Dressurversuche* erforderten natürlich eine etwas andere Be-

schaffenheit der Versuchsanordnung als die Darbietungsversuche. Zunächst ist Voraussetzung für die Bildung der Assoziation Pigment-Futter, daß die Dressurblüte spontan vom Falter gefunden wird (Daraufsetzen der Falter auf die Blüte erwies sich als unzweckmäßig). Es war also nötig, wenigstens diejenigen Blüten, die nicht schon wegen ihrer Färbung spontan besucht wurden, bei der Dressur noch mit einem besonderen *anlockenden Hilfsreiz* zu versehen. Hierfür wurde ein *Duftstoff*

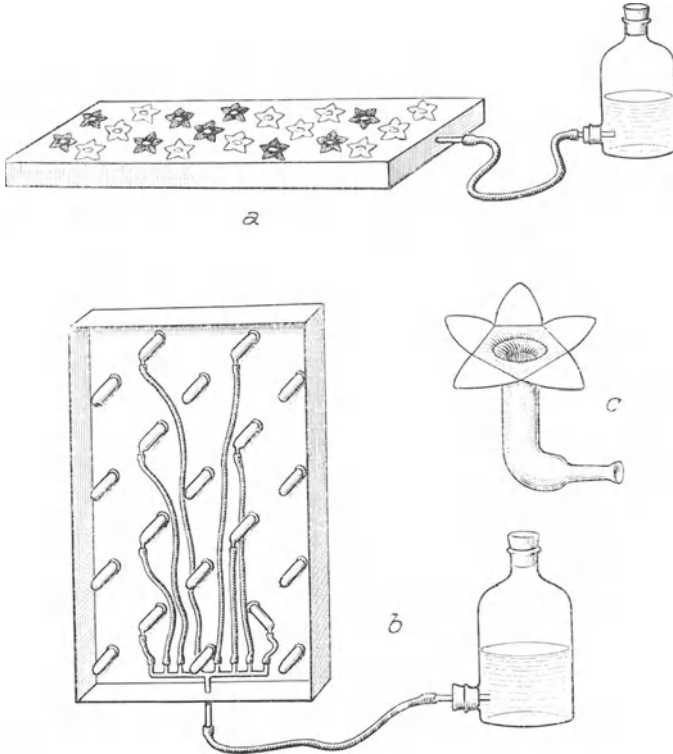


Abb. 3. Versuchsanordnung für die Dressur. *a* Seitenansicht, *b* aufgeklappt, *c* einzelne Futterblüte.

gewählt, der entweder dem Futtersaft beigefügt wurde (Honig) oder außen auf die Blüte getropft wurde (Amylacetat). Beide vermochten jedoch nur die Vanessen mit genügender Sicherheit aus einiger Entfernung zu der Blüte hinzuführen. Auf die Dressur aller übrigen Arten wurde daher vorläufig verzichtet. Nach einiger Zeit wurde der Duftstoff wieder fortgelassen, und die Dressur mit reinem Zuckerwasser zu Ende geführt, das als solches auf die Falter niemals anlockend wirkt.

Um die Assoziation Dressurfarbe-Futter möglichst zu befestigen, mußte ferner eine allzu rasche Sättigung der Falter vermieden werden.

Zu diesem Zweck wurden zur *Dressurfütterung* in die oberen Enden der mit Zuckerwasser gefüllten Röhren der Dressurblüten kleine Pfropfen aus Watte oder Fließpapier gesteckt, sodaß die geringen, oben von den Faltern abgesogenen Mengen sich nur allmählich von unten her wieder erneuern konnten. Um Dressur auf diese Pfropfen zu vermeiden, wurden die leeren Röhren der übrigen Blüten mit entsprechenden trockenen versehen. Sobald die Röhren geleert waren, was meist nach einigen Stunden der Fall war, wurden sie anfangs von oben her mittels einer Pipette nachgefüllt. Besser bewährte sich eine Anordnung (Abb. 3), bei der die Röhren der Dressurblüten unten nicht geschlossen, sondern mit einem Gabelrohr verbunden waren, das zu einer ziemlich weiten Flasche führte. Da der Flüssigkeitsspiegel in den Röhren stets auf dem gleichen Niveau blieb wie in der Flasche, mit der sie kommunizierten, brauchte nur diese täglich nachgefüllt zu werden, wobei — abgesehen von der viel gleichmäßigeren Futterversorgung — die trinkenden Falter weniger gestört wurden.

Leider konnten auch durch diese Anordnung die Falter nicht veranlaßt werden, ständig von Blüte zu Blüte zu fliegen, wie im Freien. Dazu kommt noch, daß die Tagschmetterlinge an sich früher zu trinken aufhören, als etwa die stets weitersammelnden Bienen, oder die kräftigeren Schwärmer, die viel größere Nahrungsmengen aufnehmen müssen. Endlich sind sie wohl auch weniger befähigt zur Bildung von Assoziationen als die genannten Insekten. Aus all diesen Gründen dauerte es auch bei anhaltend gutem Wetter, das in Göttingen sehr selten herrscht, gewöhnlich mehrere Tage, bis überhaupt ein Dressurerfolg zu bemerken war. Bei der kurzen Lebensdauer mancher Arten (14 Tage bis 3 Wochen) mußten daher sehr viele Dressuren ergebnislos abgebrochen werden, oder wenigstens unvollständig bleiben.

### C. Die Versuche.

#### 1. Darbietungs- oder Spontanversuche.

Es wurde nun zunächst bei den einzelnen Arten die *spontane Nahrungsreaktion auf Farben* geprüft, weil ihre genaue Kenntnis einerseits schon manchen wichtigen Aufschluß über die Beschaffenheit des Farbensinnes geben kann, andererseits die notwendige Vorbedingung für die Beurteilung des Erfolges einer „Dressur“ darstellt. In den folgenden „Darbietungs- oder Spontanversuchen“ ergaben sich statistisch verwertbare Besuchszahlen nur für *Papilio machaon*, *Pieris brassicae*, *Gonepteryx rhamni*, *Argynnis paphia* und die Vanessen: *Vanessa polychloros*, *V. urticae* und *V. io*. Spontane Reaktionen auf Farben, die jedoch nicht häufig und regelmäßig genug für eine statistische Verwertung auftraten, kamen ferner noch vor bei: *Satyrus circe* und *S. semele*, *Pyrameis cardui* und *P. atalanta*, *Augiades sylvanus*, *Chaerocampa elpenor*. Bei allen

übrigen untersuchten Faltern konnte im Versuchsraum bei wochen-, oft monatelanger Beobachtung keine spontane Farbreaktion festgestellt werden. Ob sie hier überhaupt fehlt, oder nur unter den gegebenen Versuchsbedingungen nicht auftrat, muß vorläufig dahingestellt bleiben.

Bei der Untersuchung der spontanen Nahrungsreaktion ist darauf zu achten, daß sie bei einigen Arten nur während *bestimmter Lebensstadien* ausgelöst werden kann. Bei den Vanessen z. B. tritt sie meist erst am dritten Tage nach dem Schlüpfen auf und verschwindet bei der Juni-Generation etwa gegen Ende August; die Tiere ziehen sich dann in die dunkelsten Teile des Versuchsraumes zurück. Aufgescheucht, fliegen sie zwar eine Zeitlang umher, doch ohne von den Farben Notiz zu nehmen, und begeben sich bald wieder in ihre Schlupfwinkel, während zu gleicher Zeit Falter der Herbstgeneration eifrig die Pigmente besuchen. Es handelt sich hier um einen, anscheinend nur durch innere Faktoren bedingten, winterschlafähnlichen Zustand, während dessen auch bei günstigsten Außenbedingungen eine Nahrungsreaktion nicht mehr ausgelöst werden kann (vgl. das Verhalten von *Macroglossum* im Herbst, kurz vor Beginn des Winterschlafes, KNOLL 1922).

#### a) Unterscheidungsversuche gegen Grau.

Zunächst wurde in den „Unterscheidungsversuchen gegen Grau“ *jedes einzelne bunte Pigment* in je zwei Exemplaren zwischen 18 Graublüten, bzw. in vier Exemplaren zwischen 36 Graublüten dargeboten. Die Verteilung der Blüten über das Versuchsbrett wurde innerhalb eines Versuches oft verändert. Die beobachteten Besuchszahlen sind in Tabelle 1 wiedergegeben (S. 669), und zwar gibt von den beiden zu jeder Falterart gehörigen Kolumnen jeweils die erste die Anzahl der Besuche auf dem betreffenden bunten Pigment an, umgerechnet in Prozent des gesamten Blütenbesuchs in dem betreffenden Versuch. Die absolute Anzahl dieses Gesamtbesuchs ist in der zweiten Kolumne eingetragen. So z. B. erhielt Rot Nr. 1 von *Pieris brassicae* 68,7% bei einem gesamten Blütenbesuch von 16; also 11 Besuche. Die übrigen fünf Besuche haben sich also auf einige von den 18 Graublüten verteilt. Die Prozentzahlen für ein bestimmtes Pigment sind für die verschiedenen Arten verschieden, für eine einzelne Art jedoch ziemlich konstant, wie die gelegentliche Nebeneinanderstellung zweier gleicher Versuche zeigt (z. B. *Gonepteryx* für Rot Nr. 1, *Vanessa urticae* für Gelb Nr. 4 und Blaugrün Nr. 11 paraffiniert). Auf jeden Fall beweisen die Zahlen, daß die *Mehrzahl der bunten Pigmente deutlich von den Graustufen unterschieden* wird. Wären die Anflüge rein zufällig, so müßten die Farbbesuche nur 10% der Gesamtbesuche betragen, da die bunten Blüten jeweils nur ein Zehntel der gesamten Versuchsanordnung ausmachen. Tatsächlich liegen die Farbbesuche aber meist zwischen 60 und 100%.

Man könnte hier einwenden, daß bei spontaner Bevorzugung einer bestimmten Helligkeit durch den Falter nur *eine* Graustufe (bzw. nur einige) mit der Farbe verwechselt werden könnte, die Wahrscheinlichkeit

Tabelle 1. Unterscheidungsversuche gegen Grau.  
(Jedes Pigment in je 2 Exemplaren zwischen 18 Grauf Flächen dargeboten.)

HERING- Pigment- Nr.	<i>Pieris brassicae</i>		<i>Gonepteryx rhamnii</i>		<i>Vanessa polychloros</i>		<i>Vanessa urticae</i>		<i>Vanessa io</i>		<i>Argynnis paphia</i>		
	Farb- besuch in %	Ge- samt- besuch	Farb- besuch in %	Ge- samt- besuch	Farb- besuch in %	Ge- samt- besuch	Farb- besuch in %	Ge- samt- besuch	Farb- besuch in %	Ge- samt- besuch	Farb- besuch in %	Ge- samt- besuch	
Rot	1	68,7	16	100	40	78,9	19	84,2	19	19,2	26	41,2	34
„	2	90	10	95,5	44	—	—	—	—	62,1	58	73,3	15
Orange	3	100	4	93,9	33	—	—	—	—	78,1	114	66,7	15
Gelb	4	79,3	29	100	17	—	—	94,1	17	76,9	52	83,1	89
„ (paraff.)	4	—	—	—	—	—	—	98,3	61	—	—	—	—
Gelb	5	80	10	—	—	—	—	92,3	26	—	—	—	—
„	6	75	4	100	11	—	—	—	—	90,5	21	25	4
Gelbgrün	7	—	—	83,3	6	—	—	—	—	52,6	78	0	7
Grün	8	—	—	80	5	—	—	—	—	63,3	49	0	0
„	9	—	—	0	0	—	—	—	—	0	0	0	0
Blaugrün	10	—	—	0	0	—	—	—	—	0	0	0	0
„ (paraff.)	10	—	—	—	—	—	—	41,7	12	—	—	—	—
Blaugrün	11	—	—	0	0	—	—	—	—	0	4	0	0
„ paraff.	11	—	—	—	—	—	—	89,5	19	79,4	34	—	—
Blau	12	88,3	17	—	—	—	—	88,8	18	72	68	25	4
„	13	100	15	90	10	—	—	84,2	19	82,3	79	50	6
Violett	14	—	—	100	12	—	—	—	—	29,6	27	—	—
Purpur	15	82,5	40	100	17	—	—	—	—	50	72	33,3	9
„	16	67,7	3	97,3 <sup>1</sup>	75	—	—	—	—	9,1	11	0	2

für den Farbbesuch also weit höher sein müßte als 10%. Dieser Einwand ist jedoch durch die Versuche genügend widerlegt: einmal, weil alle Falter stets mehrere Nummern der HERINGSchen Farbenseerie besuchen, die unmöglich alle für sie gleich hell sein können; zweitens weil bei den vor-handenen spontanen Besuchen auf Grau keine bestimmte Stufe bevorzugt wurde.

b) Bevorzugungsversuche mit mehreren Pigmenten.

In den „Bevorzugungsversuchen“ sollten hauptsächlich die Besuchsanzahlen mehrerer gleichzeitig dargebotener bunten Pigmente miteinander

<sup>1</sup> Siehe Abb. 2 S. 665.

verglichen werden. Teils wurden nur wenige (2—4) bunte Pigmente in je einem Exemplar zwischen 18 bzw. 16 oder 17 Graublüten geboten; meist aber alle 16 bunten Pigmente in je einem Exemplar neben 24 Graublüten (auf zwei Versuchsbrettern zu 20 Blüten). Die Ergebnisse der Versuche mit den 16 HERINGSchen Pigmenten sind dargestellt in Tabelle 2 und 3, und in den Diagrammen Abb. 4—8 und 14, als deren Abszissenpunkte die 16 Nummern der Pigmente und als deren Ordinaten die auf jedes Pigment entfallenden Prozente von der Gesamtheit der *Farbbesuche* abgetragen sind. (Die Graubesuche sind also in diese Aufrechnung nicht mit einbezogen.) So besagt z. B. die Ordinate 5,9 für Rot Nr. 1 bei *Pieris brassicae* (Abb. 4): der Besuch auf Rot Nr. 1 beträgt 5,9% des gesamten Farbbesuchs (hier von 136), seine absolute Anzahl ist also 8. Die Umrechnung in Prozentzahlen war notwendig, um die einzelnen Kurven miteinander ver-

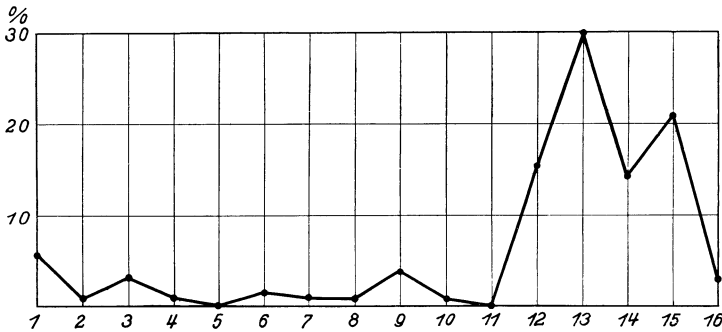


Abb. 4. Spontan-Bevorzugungskurve von *Pieris brassicae*. Versuch mit 16 Pigmentpapierblüten, je ein Stück der HERINGSchen Serie. Abszissenpunkte = Nummern der HERINGSchen Papiere; Ordinaten = Prozente der Farbbesuche. Absolute Anzahl der Farbbesuche  $n = 136$ .

gleichen zu können. Bei gleicher Beschaffenheit der Versuchsanordnung und genügend großen Besuchsanzahlen fielen nun *die Bevorzugungskurven für eine bestimmte Falterart stets wieder annähernd gleich aus*, auch wenn die in den einzelnen Versuchsreihen untersuchten Individuengruppen verschiedenen Gegenden (Berlin, Göttingen, Schwaben), verschiedenen Jahrgängen oder verschiedenen Generationen eines Jahrgangs entstammten. Abb. 5 zeigt dies für *Vanessa urticae*. Trotz einiger Schwankungen stimmen die drei Kurven in den wesentlichen Zügen überein; die beiden Gipfel sind stets bei Gelb Nr. 4 und Blau Nr. 13, die also weitaus am stärksten besucht werden, dagegen sinkt die Kurve bei Rot Nr. 1, Grün und Blaugrün Nr. 8—11, sowie Purpur Nr. 16 fast auf Null herab. Es konnten daher die Zahlen aus sämtlichen Versuchen mit einer bestimmten Art und Versuchsanordnung stets zu einer einzigen Kurve zusammengezogen werden.

Da in den Bevorzugungsversuchen neben den Pigmenten stets alle 18 Graustufen dargeboten wurden, lassen sich diese Versuche auch für die Unterscheidung der einzelnen Pigmente von Grau auswerten. Da



Tabelle 2. Bevorzugungsversuche mit 16 HERINGSCHEN bunten Pigmentpapieren in je einem Exemplar in Quadratform zwischen Grauflächen. Besuche auf den einzelnen Pigmenten in Prozenten des gesamten Farb Besuches ausgedrückt.

Nr. der HERINGSCHEN Papiere:	Gesamtanzahl der Farbbesuche																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>Papilio machaon</i> . . . . .	7,7	5,8	0	5,8	0	1	0	0	2,9	0	0	1	14,4	6,7	42,3	12,5	
<i>Pieris brassicae</i> . . . . .	9,6	3,4	1,1	2,8	1,7	1,7	1,7	1,1	2,8	0,6	0,6	4	22	4,5	37,3	5	
<i>Gonepteryx rhamni</i> . . . . .	3,2	3,2	0,8	2,4	0,8	0	0,8	0	1,6	0	0	8,7	27	20,6	28,5	2,4	
<i>Gonepteryx rhamni</i> . . . . . unter Glas	1,1	0,8	1,5	3,4	0,4	1,1	1,1	0,8	0	0,8	16,6	32,1	7,5	25,2	7,5	26,5	
<i>Vanessa urticae</i> . . . . .	0,5	1,6	2,1	39	7,5	5,9	2,6	0	0	0	19,3	19,8	0	1,1	0,5	187	
<i>Vanessa urticae</i> . . . . . unter Glas	0	0	1,6	10,8	2,7	2,7	3,2	0	0,5	0,5	0	29,6	44,1	2,7	1,1	0,5	186

Tabelle 3. Bevorzugungsversuche mit 16 HERINGSCHEN Pigmentpapieren in je 1 Exemplar zwischen Grauflächen, dargeboten als quadratische Tafeln (T) oder künstliche Blüten (Bl), unparaffiniert oder paraffiniert. Absolute Besuchszahlen.

Nr. der HERINGSCHEN Pigmente:	Anzahl der Grauflächen																Anzahl der Farbbesuche		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16			
<i>Papilio machaon</i> . . . . . T. unparaffiniert	8	6	0	6	0	1	0	0	3	0	0	1	15	7	44	13	14	1	114
<i>Papilio machaon</i> . . . . . Bl. unparaffiniert	2	1	0	2	0	1	1	0	0	0	6	19	10	9	7	24	24	5	59
<i>Pieris brassicae</i> . . . . . " " " " " "	8	1	4	1	0	2	1	1	5	1	0	21	40	19	28	4	24	2	136
<i>Vanessa polychloros</i> . . . . . " " " " " "	4	4	25	78	10	5	21	1	1	0	1	5	8	1	4	0	24	24	168
<i>Gonepteryx rhamni</i> . . . . . Bl. paraffiniert	5	10	9	15	20	13	3	2	0	1	0	41	75	17	114	14	24	6	339
<i>Vanessa polychloros</i> . . . . . " " " " " "	2	1	1	10	5	0	0	0	0	3	0	13	19	0	1	0	24	8	55
<i>Vanessa urticae</i> . . . . . " " " " " "	0	0	7	66	42	21	16	1	0	1	1	86	78	7	7	0	24	11	333
<i>Vanessa io</i> . . . . . " " " " " "	8	1	4	1	0	2	1	1	5	1	0	21	40	19	28	4	24	11	480

jedes einzelne Pigment 24 Graublüten gegenüberstand, hätte ein reiner Zufallsbesuch hierbei  $\frac{1}{25}$  oder 4% des Gesamtbesuchs auf allen grauen Blüten und dem betreffenden Pigment betragen müssen. Soweit also die Besuchszahlen eines Pigments (Tabelle 3) deutlich mehr als 4% dieses Gesamtbesuches ausmachen, ist die Unterscheidung von Grau für das betreffende Pigment festgestellt. Das gilt aber nicht umgekehrt: Wenn die Besuchszahl eines Pigments in den Bevorzugungsversuchen den Zufallswert nicht überschreitet, so kann das darauf beruhen, daß hierbei der Besuch auf den an sich schwach anlockenden durch die Konkurrenz vieler gleichzeitig gebotener stark anlockender Pigmente bedeutend herabgedrückt wird. Das wird dadurch bewiesen, daß manche bunten

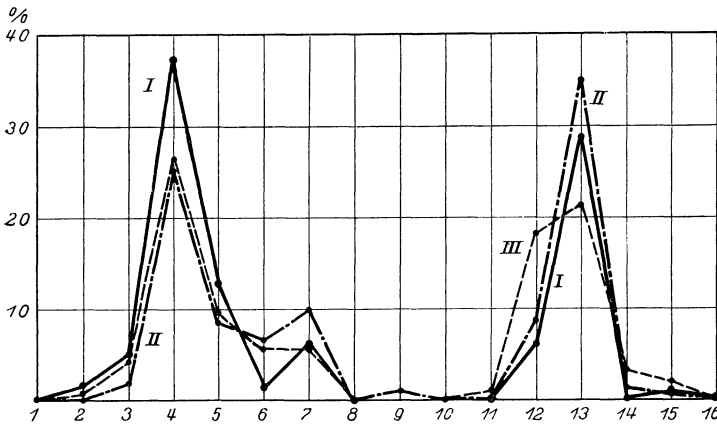


Abb. 5 Bevorzugungsversuche mit *Vanessa urticae* mit 16 HERINGSchen Pigmentpapieren in Blütenform. Abszissenpunkte und Ordinaten wie in Abb. 4. I — Sommergeneration 1925 ( $n = 82$ ), II - - - - Herbstgeneration 1925 ( $n = 124$ ), III ····· Sommergeneration 1926 ( $n = 693$ ).

Pigmente im Unterscheidungsversuch gegen Grau wesentlich höhere Besuchszahlen erhalten und somit sicher von Grau unterschieden werden. (Vgl. z. B. die Werte für Blaugrün Nr. 11 par. in Tab. 1 und 3 [*Vanessa urticae*].)

## 2. Dressurversuche.

Bei der *Dressur* (vgl. S. 665ff.) waren auf dem *Dressurbrett* stets 6 bis 10 Blüten einer bestimmten Farbe vorhanden, deren Röhrcchen mit dem Futtersaft gefüllt waren. Daneben befanden sich noch mehrere futterlose Graublüten in verschiedenen Abstufungen, ferner ein oder zwei „Gegenfarben“ in je einem Exemplar ebenfalls mit leeren Röhrcchen. Für gewöhnlich wurden einander so die spontan besonders stark befliegenen Pigmente Gelb 4 und Blau 13 gegenübergestellt. Daß die Falter bei ihren häufigen spontanen Besuchen auf den „Gegenfarben“ niemals Futter fanden, sollte eine gleichzeitige „Gegendressur“ auf „Gelb“ bzw. „Blau“ bewirken. Natürlich wurden alle Blüten häufig erneuert

und wie das ganze Dressurbrett nie mehr zu Darbietungsversuchen verwandt.

Nach längerer Dressur auf ein bestimmtes Pigment wurde in *Dressurprüfungen* festgestellt, ob neue Farbreaktionen auftraten bzw. die vorher durch Darbietungsversuche festgestellten spontanen Farbreaktionen sich geändert hatten.

Überhaupt *dressierbar* auf Pigmente erwiesen sich bis jetzt von allen untersuchten Arten — gleichviel, ob diese spontane Nahrungsreaktion auf Farben aufwies oder nicht — *nur die Vanessen*; unter diesen konnte eine Nahrungsreaktion auf Farben bei einer Art, *Vanessa antiopa*, überhaupt erst durch Dressur hervorgerufen werden. Auch bei den Vanessen gelang freilich niemals eine vollständige Dressur auf ein bestimmtes Pigment in dem Sinne, daß die „Gegenfarbe“ völlig unterdrückt worden wäre (im Gegensatz zu Bienen und *Macroglossum*). Ein Dressurerfolg wurde angenommen, wenn die Prozentzahl der Besuche auf dem Dressurpigment die in den Vorversuchen ermittelte Spontanbesuchsanzahl um mehr als die Hälfte ihres Wertes übertraf. In den hier erwähnten Dressurprüfungen war jedoch die Änderung meist bedeutend größer (100 bis 200% und darüber).

#### D. Ergebnisse aus den Versuchen.

##### 1. Ergebnisse über den Farbensinn.

Das *Vorhandensein eines Farbensinnes* war durch den Freilandversuch für *Argynnis aglaja* bereits bewiesen. Dieser Nachweis wird durch sämtliche Laboratoriumsversuche für *Papilio machaon*, zwei *Pieriden* (*Pieris brassicae* und *Gonepteryx rhamni*), *Argynnis paphia* und vier *Vanessen* (*V. urticae*, *V. polychloros*, *V. io* und *V. antiopa*) einwandfrei bestätigt.

Für die Beurteilung der *Beschaffenheit des Farbensinnes* ist zunächst wichtig, welche Pigmente mit Sicherheit von allen Graustufen unterschieden werden.

Für die Mehrzahl der unparaffinierten und einige paraffinierte Pigmente geben darüber die „*Unterscheidungsversuche gegen Grau*“ Auskunft (s. Tab. 1, S. 669). Da hierbei die Anzahl der Pigmentblüten ein Zehntel von der Gesamtanzahl der Blüten betrug, besagt ein Farbbesuch von 10% des Gesamtbesuchs oder weniger, daß das betreffende Pigment nicht vor den Graustufen *bevorzugt* wird. Ein Besuch von 10—40% wird noch als innerhalb der Fehlergrenze liegend betrachtet; erst bei einem Besuch von über 40% wird eine entschiedene Bevorzugung, also eine Unterscheidung der betreffenden Pigmente von den Graustufen, angenommen. In den meisten Fällen sind die Prozentzahlen jedoch noch beträchtlich höher, zwischen 60 und 100. Selbst wenn man die Versuche mit sehr kleinen Zahlen (Gesamtbesuch < 15) vernachlässigt, ergibt sich

eine deutliche Unterscheidung von den Graustufen mindestens jeweils für eine der angeführten Arten für folgende Pigmente: Rot Nr. 1 bis Gelbgrün Nr. 7, Blau Nr. 12 bis Purpur Nr. 16; und das paraffinierte Blaugrün Nr. 11.

Für die Mehrzahl der paraffinierten Pigmente und einige unparaffinierte ließ sich die Unterscheidung von Grau aus den *Bevorzugungsversuchen* mit 16 bunten Pigmenten und 24 Grauf Flächen (S. 671, Tab. 3) entnehmen. Hier betrug der Zufallswert für ein einzelnes buntes Pigment gegen Grau 4%. Wegen der an sich recht kleinen Zahlen wurde erst ein Besuch von mindestens 20% als beweisend für eine Bevorzugung vor Grau angesehen; meist waren die Werte jedoch größer. So erhielten z. B. von *Papilio machaon* die 24 Graustufen zusammen nur 1 Besuch, Rot Nr. 2 aber 6 Besuche, also  $\frac{6}{7}$  oder 85,7% sämtlicher Besuche auf Rot und Grau; Rot Nr. 2 wird also deutlich von Grau unterschieden; das gleiche gilt natürlich für alle übrigen im gleichen Versuch mindestens so stark besuchten Pigmente, z. B. Rot Nr. 1. Außer einer Bestätigung der bisher gewonnenen Resultate für andere Arten geht so aus den Bevorzugungsversuchen (Tab. 3) *neu* hervor, daß noch folgende Pigmente vor den Graustufen bevorzugt werden: das unparaffinierte Papier Grün Nr. 9 von *Papiliomachaon* und *Pieris brassicae* (allerdings sehr kleine Zahlen!) und die *paraffinierten* Papiere Rot Nr. 1 bis Gelbgrün Nr. 7, Blau Nr. 12 bis Purpur Nr. 16 von *Gonepteryx rhamni*.

*In sämtlichen Spontanversuchen wurden also von mindestens einer Art deutlich von Grau unterschieden die Pigmente Rot Nr. 1 bis Gelbgrün Nr. 7, Blau Nr. 12 bis Purpur Nr. 16. Die grünen bis blaugrünen Pigmente Nr. 8—10 wurden spontan von keiner einzigen der untersuchten Arten deutlich vor Grau bevorzugt. Blaugrün Nr. 11 wurde nur paraffiniert vor Grau bevorzugt.*

Die an den bunten Pigmenten gewonnenen Ergebnisse lassen sich nicht ohne weiteres auf bestimmte Spektralbezirke übertragen, da jene Licht aus einem mehr oder weniger breiten Spektralbereich reflektieren und in sehr verschiedenem Grade gesättigt sind (vgl. KNOLL 1923, S. 174ff.). Indessen konnten die mit Pigmentfarben erhaltenen Ergebnisse an Daphnien in Spektralversuchen völlig bestätigt werden (O. KÖHLER 1924); und auch KÜHNS Bienendressuren mit reinen Spektralfarben (1921—1927) ergaben gute Übereinstimmung mit den an Pigmenten gewonnenen Resultaten v. FRISCHS, soweit der Bereich der HERINGSchen Papiere Nr. 1—7 und 12—14 in Betracht kommt. Positive Aussagen lassen sich jedenfalls über die *Ausdehnung des für die Tagfalter sichtbaren Spektrums am roten Ende* machen. Die Bienen wechseln Rot Nr. 1, das nach KNOLLS Messungen hauptsächlich Licht von  $648 \mu\mu$  aufwärts reflektiert, mit Schwarz; Spektralversuche zeigen, daß für sie das sichtbare Spektrum tatsächlich bei etwa  $650 \mu\mu$  aufhört

(KÜHN 1923, 1927). Ebenso verwechselte *Macroglossum* (KNOLL 1923) beim Dunkelflug Rot Nr. 1 nahezu mit Schwarz; Nahrungsreaktionen auf Rot Nr. 1 und 2 wurden nur nach Dressur auf Schwarz beobachtet. Dagegen beweisen unsere Versuche, daß für die Tagfalter, die Rot Nr. 1 sehr deutlich vor allen Graustufen bevorzugen, das sichtbare Spektrum über  $650 \mu$  hinausreicht (s. Tab. 1)<sup>1</sup>.

Es ist möglich, daß innerhalb der *Rhopaloceren* noch Unterschiede bestehen. Während die *Pieriden* und *Papilio* Rot Nr. 1 mindestens ebenso stark besuchen wie die gelben Pigmente, wird es von den *Vanessen* gegenüber Blau und Gelb vollständig vernachlässigt (siehe Abb. 5 und 7). *Vanessa io* bevorzugte das unparaffinierte Rot Nr. 1 spontan nicht deutlich, das paraffinierte Rot Nr. 1 weder spontan noch nach Dressur vor den Graustufen. Es wäre demnach denkbar, daß tatsächlich für die *Vanessen*, besonders *Vanessa io*, die Grenze im Rot etwas mehr verkürzt wäre<sup>1</sup>.

Hiergegen sprechen allerdings die Ergebnisse von ELTRINGHAM (1919). Er fand nämlich, als er die Augen verschiedener Tagfalter mit „ziemlich spektralreiner roter Farbe“ überzog, daß *Vanessa urticae* mit fast normalem Distanzgefühl im Zimmer gegen das Licht und an die Vorhänge, am nächsten Tage sogar im Garten an die Futterblumen flog, daß dagegen der Flug von *Ganoris brassicae* (*Pieride*), *Pieris napi* und *rapae* nach Rotüberzug unsicher wurde. Er schließt daraus, daß gerade für die letzteren das Spektrum im Rot stärker verkürzt ist. Doch scheint dieser Schluß nicht bindend, da hier wahrscheinlich noch andere Faktoren — größere Empfindlichkeit der *Pieriden* gegen Herabsetzung der Lichtintensität, überhaupt gegen jede Störung — mitspielen können.

Es fragt sich nun weiter, *wieviele Farbqualitäten* von den Tagfaltern unterschieden werden. Aus den Spontanversuchen, besonders den Bevorzugungsversuchen mit 16 Pigmenten, geht hervor, daß von jeder Falterart mehrere Pigmentgruppen deutlich voneinander unterschieden werden. Wenn wir die *Bevorzugungskurven* miteinander vergleichen, können wir *zwei Haupttypen* aufstellen: 1. Den *Vanessatypus* mit je einem deutlichen Gipfel bei Gelb Nr. 4 und Blau Nr. 13. 2. Den *Pieridentypus*, zu dem auch *Papilio* gehört, mit einer kleinen Erhebung in Rot oder Gelb, übrigens aber ziemlich gleichmäßigem Besuch von Rot bis Gelbgrün, und einem sehr hohen Besuch in Blau, Violett und Purpur, meist einem höchsten Gipfel in Purpur Nr. 15. Die Größe der Abweichungen zeigt Abb. 6 (S. 676), worin in *Vanessa urticae* und *Gonepteryx rhamni* je ein charakteristischer Vertreter beider Typen gegenübergestellt ist. Jedoch auch innerhalb dieser beiden Haupttypen bestehen noch beträchtliche Unterschiede für die einzelnen Arten, wie aus dem Vergleich der Kurven für die 3 *Vanessen* (Abb. 7) hervorgeht: *V. polychloros* zeigt einen Haupt-

<sup>1</sup> Die Verschiedenheit der Resultate kann in diesem Fall nicht auf einer Verschiedenheit der von FRISCH und uns benutzten Lieferungen beruhen. Denn die roten Pigmente Nr. 1 und 2 aus der für die Tagfalter benutzten Lieferung wurden in gleichzeitig von KÜHN (1927) angestellten Dressuren von den Bienen sogar beide mit schwarz bzw. dunkelgrau verwechselt.

gipfel in Gelb Nr. 4 (46,4%) und nur eine schwache Erhebung in Blau und steht damit deutlich außerhalb der Variationsbreite der übrigen *Vanessa*-Arten; auch *Papilio* und die *Pieriden* weichen untereinander in manchen Punkten (s. S. 677, Abb. 8) ab.

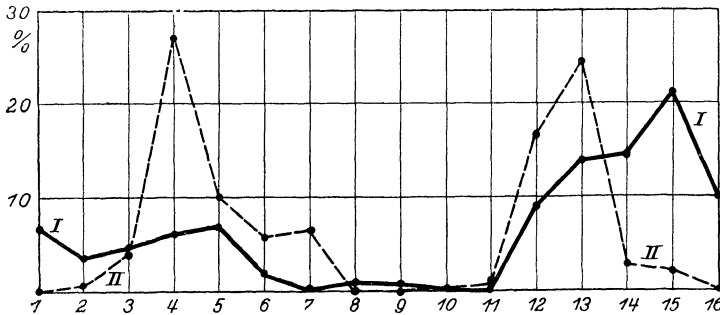


Abb. 6. Bevorzugungsversuche (wie in Abb. 4) mit I — *Gonepteryx rhamni* (n = 542), II ---- *Vanessa urticae* (n = 899).

Betrachtet man die verschiedenen Kurven aus den „Spontanversuchen“ sowohl für paraffinierte als für unparaffinierte Pigmente nun

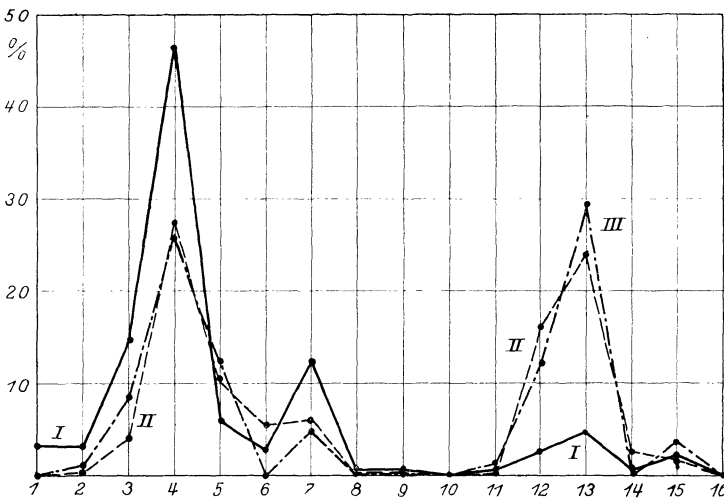


Abb. 7. Bevorzugungsversuche (wie in Abb. 4) mit I — *Vanessa polychloros* (n = 168), II ---- *V. urticae* (n = 899), III - · - · *V. io* (n = 81).

im Hinblick auf ihre *Ähnlichkeit*, so findet man bei *allen* untersuchten Arten einen Abfall vom Gelb bzw. Gelbgrün einerseits, Blau andererseits nach dem Grün und Blaugrün zu. Daraus geht hervor, daß *alle Falter mindestens zwei Hauptqualitäten* innerhalb des Spektrums unterscheiden. 1. einen „*Gelbbezirk*“ diesseits, 2. einen „*Blaubezirk*“ jenseits der grünen und blaugrünen Pigmente Nr. 8—11.

Dementsprechend konnte auch durch *Dressur* der Besuch von „Blau“ gegen „Gelb“ und umgekehrt sehr deutlich gehoben werden (Tab. 4, 5,

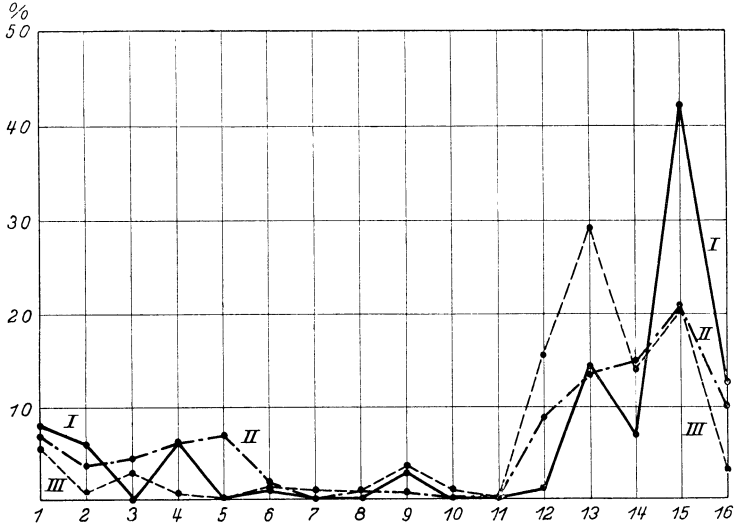


Abb. 8. Bevorzugungsversuche mit I — *Papilio machaon* mit Pigmentpapierquadraten ( $n = 112$ ), II - - - - *Gonepteryx rhamni* mit Papierblüten ( $n = 542$ ), III ····· *Pieris brassicae* mit Papierblüten ( $n = 136$ ). Abszissenpunkte und Ordinaten wie in Abb. 4.

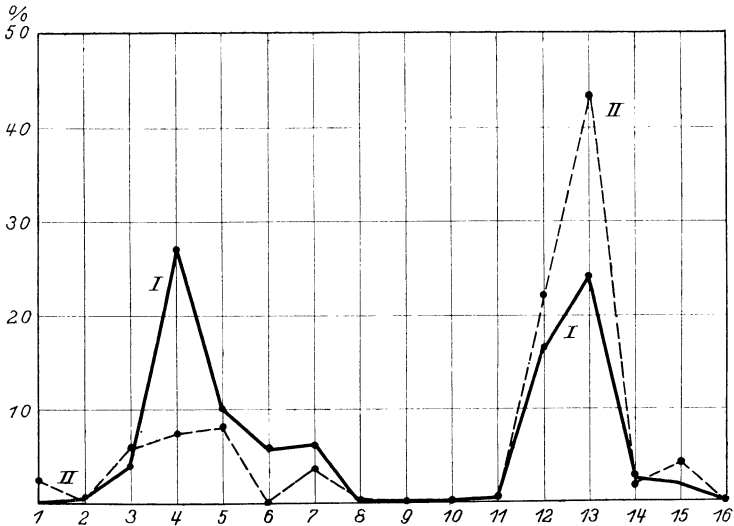
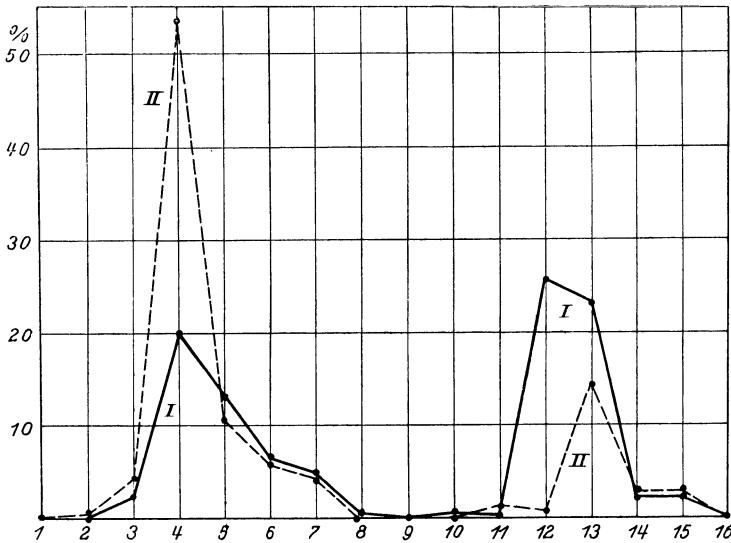


Abb. 9. Dressurversuch mit *Vanessa urticae* auf Blau Nr. 12 (Gegenfarbe ohne Futter bei der Dressur Gelb Nr. 4). I — Spontanversuch ( $n = 899$ ), II - - - - Dressurprüfung ( $n = 475$ ). Abszissenpunkte und Ordinaten wie in Abb. 4.

Abb. 9—11). Nach jeder Dressur auf ein bestimmtes Pigment wurden entweder der „Blaubezirk“ oder der „Gelbbezirk“, niemals jedoch Pigmente aus beiden Bezirken gleichzeitig gehoben.

Tabelle 4. Dressuren auf Blau Nr. 12. Die eingeklammerten Zahlen hinter der Angabe des Pigmentes geben die Anzahl der jeweils verwendeten Papierblumen an.

Art	Spontanversuch			Dressurprüfung		
	Gelb 4 (3)	Blau 12 (3)	Grau (34)	Gelb 4 (3)	Blau 12 (3)	Grau (34)
<i>Vanessa urticae</i> .	90	50	9	97	349	5
<i>Vanessa polychloros</i> . . . . .	27	1	2	57	19	9
<i>Vanessa antiopa</i>	0	0	1	1	8	11

Abb. 10. Dressurversuch mit *Vanessa urticae* auf Gelb Nr. 4 paraffiniert (Gegenfarbe Blau Nr. 13 paraff.). I — Spontanversuch ( $n = 333$ ), II - - - Dressurprüfung ( $n = 141$ ).Tabelle 5. Dressur von *Vanessa polychloros* auf Blau Nr. 12.

HERING-Pigment-Nr.:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Spontanversuch . .	2,4	2,4	14,8	46,4	6	3	12,5	0,6	0,6	0	0,6	3	4,8	0,6	2,4	0
Dressurprüfung . .	9,8	2,4	2,4	24,4	7,3	14,6	7,3	0	0	4,9	2,4	12,2	4,9	4,9	2,4	0

Auch die paraffinierten Papiere *Grün Nr. 9*, *Blaugrün Nr. 10* und *11*, die gegenüber den unparaffinierten Pigmentpapieren unserem Auge wesentlich gesättigter erscheinen, wurden in den Bevorzugungsversuchen von allen Faltern spontan einerseits von der Gelbgruppe, andererseits von der Blaugruppe unterschieden, besonders deutlich von den Vanessen. Daß trotzdem gewisse *Beziehungen zur Blau- bzw. Gelbgruppe* bestehen, lehren die nach *Dressur auf Grün Nr. 9* und *Blaugrün Nr. 10* und *11* erhaltenen Dressurkurven. Nach *Dressur auf Nr. 9* (Abb. 12) und *Nr. 10* (Tab. 6) wurde die Dressurfarbe selbst nicht wesentlich gehoben, sondern die Gelbgruppe auf Kosten der Blaugruppe.



Tabelle 6. Dressur auf Grün Nr. 10 paraffiniert. Gegenfarben Gelb 4 und Blau 13. Je 1 bunte Blüte zwischen 17 grauen.

Art	Spontanversuch				Dressurprüfung			
	Gelb 4	Grün 10	Bl. 13	Grau	Gelb 4	Grün 10	Blau 13	Grau
<i>Vanessa io</i> . . . . .	21	0	44	1	30	6	25	29
<i>Vanessa urticae</i> . . . .	91	3	207	14	37	1	42	14

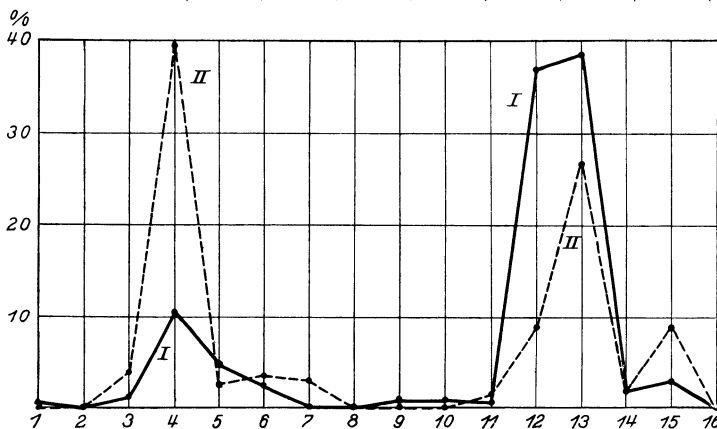


Abb. 11. Dressurversuch mit *Vanessa io* auf Gelb Nr. 4 paraffiniert (Gegenfarbe Blau Nr. 13 paraff.). I — Spontanversuch ( $n = 480$ ), II - - - - Dressurprüfung ( $n = 263$ ).

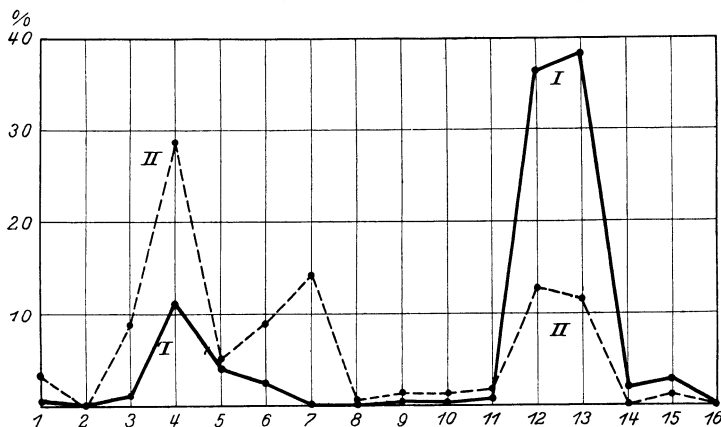


Abb. 12. Dressurversuch mit *Vanessa io* auf Grün Nr. 9 paraffiniert (Gegenfarben ohne Futter bei der Dressur Gelb Nr. 4 und Blau Nr. 13). I — Spontanversuch ( $n = 480$ ), II - - - - Dressurprüfung ( $n = 156$ ).

Nach Dressur auf Nr. 11 stieg im Bevorzugungsversuch mit 16 Buntpapieren die Blaugruppe auf Kosten der Gelbgruppe (Abb. 13). Es sind also Grün Nr. 9 und Blaugrün Nr. 10 „gelbähnlich“, aber doch deutlich von der Gelbgruppe verschieden; Blaugrün Nr. 11 ist „blauähnlich“, aber deutlich von der Blaugruppe verschieden. Alle drei müssen

also noch irgendeine Beimischung enthalten, die von Blau und Gelb verschieden ist. Es wäre möglich, daß diese Beimischung „farblos“ wäre; d. h. daß im Spektrum zwischen dem Gelbbereich und dem Blaubereich ein „neutraler“ Bereich läge, der einer bestimmten Helligkeit unzerlegten Lichtes entspräche, wie dies v. FRISCH nach seinen Pigmentversuchen für die Bienen angenommen hatte. Dann würden Nr. 9 und 10 ein sehr ungesättigtes Gelb, Nr. 11 ein ungesättigtes Blau darstellen. Eine Ähnlichkeit zwischen 10 und 11 könnte dann nur insofern bestehen,

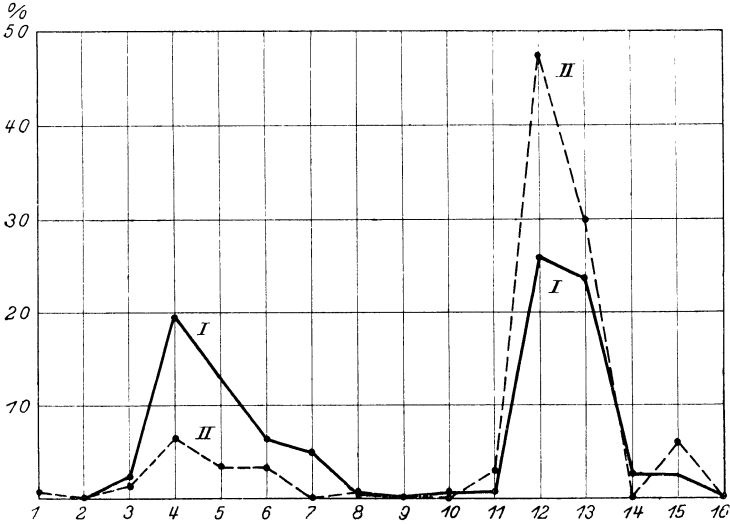


Abb. 13. Dressurversuch mit *Vanessa urticae* auf Blaugrün Nr. 11 paraffiniert (Gegenfarben Gelb Nr. 4 und Blau Nr. 13). I — Spontanversuch ( $n = 333$ ), II - - - - - Dressurprüfung ( $n = 188$ ).

als beide auch einem bestimmten Grau ähnlich wären. Daß aber tatsächlich eine nahe Verwandtschaft zwischen den beiden blaugrünen Papieren vorliegt, die nicht auf Grauähnlichkeit beruht, geht aus der Dressurprüfung mit drei Pigmenten zwischen 17 Graustufen nach der Dressur auf Nr. 11 hervor (Tabelle 7):

Tabelle 7. Dressur auf Blaugrün Nr. 11 paraffiniert. Je 1 bunte Blüte zwischen 17 grauen.

Art	Spontanversuch				Dressurprüfung			
	Grün 10	Bl.-Gr. 11	Blau 13	Grau	Grün 10	Bl.-Gr. 11	Blau 13	Grau
<i>Vanessa urticae</i> . . . . .	1	2	90	2	16	52	237	103
<i>Vanessa io</i> . . . . .	3	1	75	8	43	42	98	51 <sup>1</sup>

Hier wurden die Dressurfarbe Nr. 11 und außerdem auch Blaugrün Nr. 10 sehr deutlich gegenüber Blau gehoben. Die Dressur ist also sicher

<sup>1</sup> Keine bestimmte Graustufe bevorzugt.

auf eine von Blau verschiedene Reizqualität erfolgt. Nun haben die Graubesuche ebenfalls zugenommen, aber in sehr viel geringerem Maße als die Blaugrünbesuche: Bei *Vanessa urticae* entfallen auf die beiden blaugrünen Blüten nach der Dressur 68, auf die 17 grauen 103, bei *Vanessa io* ist das Verhältnis 85 : 51. Wäre die Dressur auf Blaugrün einer solchen auf Grau gleich, so wäre ein Verhältnis von 2 : 19 zu erwarten gewesen, also ungefähr 18 : 171 bzw. 14 : 136 bei den beobachteten Gesamtbesuchen auf „Nichtblau“. Da die Graubesuche sich auf die verschiedensten Grauhelligkeiten verteilen, kann auch nicht Dressur auf eine bestimmte Helligkeit erfolgt sein. *Die blaugrünen Pigmente werden also von Gelb, Blau und Grau unterschieden.*

Hieraus müssen wir schließen, daß den blaugrünen Pigmenten auch eine *besondere Farbqualität* für die Tagfalter zukommt, die wohl dem Blaugrünbezirk des Spektrums für die Bienen (480—500  $\mu\mu$ ) entsprechen dürfte (KÜHN u. POHL 1921, KÜHN 1923, 1927). Diese Qualität weist nun gegenüber Blau und Gelb die Besonderheit auf, daß sie 1. überhaupt bei keiner der untersuchten Falterarten eine spontane Nahrungsreaktion auszulösen vermag, und 2. offenbar auch sehr schwer mit dem Futter assoziiert werden kann. Diese Tatsache ist biologisch ohne weiteres verständlich, da ja in der Natur grüne und blaugüne Objekte für die Falter als Nahrungsquelle nicht in Betracht kommen.

Ob innerhalb des „Gelbbezirks“ und des „Blaubezirks“ noch *feinere qualitative Unterschiede* für die Falter bestehen, wie dies für die Bienen durch KÜHN u. FRÄNKEL (1927) nachgewiesen wurde, ist nicht sicher zu entscheiden. Die weitgehende Übereinstimmung der Bevorzugungskurven wenigstens für die Vanessen mit den entsprechenden Teilen der Sättigungskurve, für den Gelbbezirk auch der Helligkeitskurve für das menschliche Auge (s. KNOLL 1923, S. 175), läßt es möglich erscheinen, daß Helligkeits- und Sättigungsunterschiede für das verschiedene Verhalten der Falter gegenüber den Pigmenten innerhalb der Gelbgruppe und der Blaugruppe maßgebend sind.

Daß Unterschiede in bezug auf diese Faktoren schon eine deutliche Bevorzugung eines Pigmentes vor einem anderen bedingen können, zeigt sich unter anderem in der Wirkung der *Paraffinierung*. Gelb Nr. 4, das durch diese Behandlung für unser Auge an Leuchtkraft verloren hat, wirkt auch auf die Falter weniger anziehend; Blau Nr. 13 ist für uns gesättigter geworden und gewinnt auch etwas für die Falter, wie folgende Bevorzugungsversuche mit je 2 Buntpapieren zwischen 18 Graupapieren erkennen ließen:

	Gelb 4 par. (1)	Gelb 4 unpar. (1)	Grau (18)
<i>Vanessa urticae</i> . . . . .	26	120	0
	Blau 13 par. (1)	Blau 13 unpar. (1)	Grau (18)
<i>Vanessa io</i> . . . . .	60	39	6

Entsprechendes zeigt auch der Vergleich der Bevorzugungskurven von *Vanessa io* für die Serien der 16 unparaffinierten und der 16 paraffinierten Papiere

(Abb. 14). Auch die sehr verschieden starke anlockende Wirkung von Blau Nr. 12 und 13, die für uns gar nicht in ihrem Farbton, sondern nur in bezug auf Helligkeit und Sättigung voneinander abweichen, ist vermutlich so zu erklären, ebenso auch der Besuch auf dem vorher vernachlässigten Blaugrün Nr. 11 nach der Paraffinierung, welche die Sättigung dieses Pigments bedeutend erhöht. Auf eine ähnliche Wirkung geht wohl auch die geringe Verschiebung der Kurven bei Glasbedeckung der Pigmente zurück (siehe Tabelle 2, S. 671). Doch mögen in allen diesen Fällen auch kleine Verschiedenheiten des Farbwertes mitspielen, da wohl nicht ganz genau die gleichen Wellenlängen reflektiert wurden.

Verschiedene Tatsachen sprechen aber andererseits für eine qualitative Unterscheidung auch innerhalb der Hauptbezirke:

1. Der starke Besuch auf Rot 1 (auch im Verhältnis zu Gelb) sowie die gleichzeitige starke Bevorzugung der purpurnen Pigmente durch die

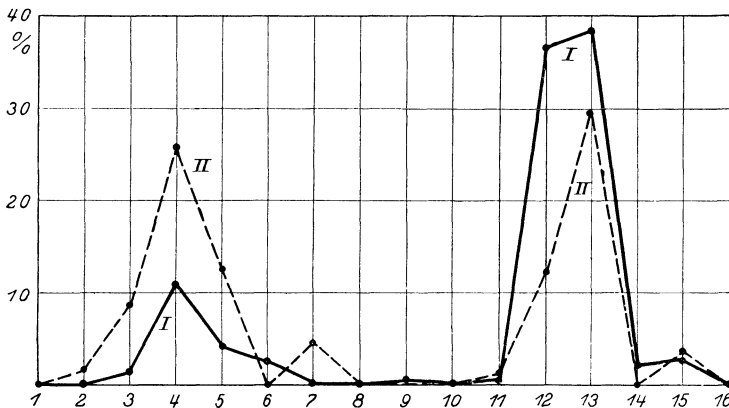


Abb. 14. Spontan-Bevorzugungskurven von *Vanessa io*. I — für paraffinierte ( $n = 81$ ), II ---- für unparaffinierte Papiere ( $n = 480$ ).

*Pieriden* und *Papilio* (Abb. 8, S. 677) in den Spontanversuchen legen den Gedanken nahe, daß für diese Falter eine Qualität „Rot“ gegenüber dem übrigen Gelbbezirk deutlich unterschieden wird.

2. Rot Nr. 1 konnte bei *Vanessa urticae* durch Dressur gegenüber den bei der Dressur dargebotenen „Gegenfarben“ Gelb Nr. 4 und Blau Nr. 13 deutlich gehoben werden. Doch zeigt sich seine „Gelbähnlichkeit“ darin, daß gleichzeitig auch der Gelbbesuch im Verhältnis zum Blaubesuch stieg:

	Rot Nr. 1 (1) <sup>1</sup>	Gelb Nr. 4 (1)	Blau Nr. 13 (1)	Grau (17)
Spontanversuch . .	1	129	144	4
Dressurprüfung . .	44	265	187	41 <sup>2</sup>

3. Die Steilheit der Gipfel der Dressurkurven nach Dressur auf Gelb Nr. 4 und Blau Nr. 13 (*Vanessa io* und *V. urticae* s. Abb. 9/11,

<sup>1</sup> In Klammern ist die Anzahl der betreffenden Blüten angegeben.

<sup>2</sup> Keine bestimmte Graustufe bevorzugt.

S. 677/679) spricht dafür, daß hier die Dressurfarben von den übrigen Farben ihres Bezirks noch qualitativ unterschieden werden.

4. Die auffallende *Hebung von Gelbgrün Nr. 7 nach Dressur auf Grün Nr. 9* par. s. S. 679 (Abb. 12) legt nahe, daß Nr. 7 auch für die Falter (*Vanessa io*) eine Übergangsqualität zwischen dem Gelbbezirk und dem Grünbezirk, vermutlich mit stärkerer Annäherung an den ersteren, darstellt.

## 2. Ökologische Ergebnisse.

Die Versuche, welche zur Aufklärung des Farbunterscheidungsvermögens der Tagfalter angestellt wurden, können nun noch einiges zur Beantwortung folgender Fragen beitragen: *Wie findet der nahrungssuchende Falter die Blüten?* Wieweit handelt es sich dabei um die Wirkung *optischer oder chemischer Reize?* Wie wirken beide zusammen einerseits beim ersten Auffinden (Reize als „Lockmittel“), andererseits beim Wiederfinden einer erfolgreich besuchten Blüte (Reize als „Merkzeichen“).

Bekanntlich sind diese Fragen für die Bienen durch v. FRISCH (1914, 1919, 1923) und für den Taubenschwanz sowie andere Schwärmer durch KNOLL (1921—1925, 1926, 1927) weitgehend gelöst worden. Für die Tagfalter lagen jedoch, wie erwähnt, nur ziemlich rohe und einander widersprechende Angaben vor: So sagt z. B. KIRCHNER (Insekten und Blumen 1910), daß „Schmetterlinge vorzugsweise durch den Duft“ angelockt würden, während man sonst in der blütenbiologischen Literatur meist die Ansicht vertreten findet, daß für die Anlockung der Tagfalter die Farbe, der Nachtfalter der Duft der Blüten ausschlaggebend sei (für die Nachtfalter bekanntlich inzwischen durch KNOLL widerlegt!). Dieser Widerspruch beruht, wie zu erwarten, auf vor-schneller Verallgemeinerung von Einzelbeobachtungen. In der Tat verhalten sich nämlich verschiedene Arten hierin ganz verschieden; dies wird besonders klar aus ihrer Reaktion auf einzelne, möglichst isolierte Reize.

In neuerer Zeit sind häufig Fälle von Tagfaltern beschrieben, die eine *duftende, optisch jedoch nicht ausgezeichnete Nahrungsquelle allein mit Hilfe des Geruchssinnes fanden* (u. a. FRANZ 1922, KNOLL 1922). Entsprechendes konnte ich auch in Laboratoriumsversuchen beobachten. Charakteristisch für die Reaktion ist in all diesen Fällen die Art der Annäherung an das Duftzentrum. Es fehlt jeder geradlinige, gerichtete Anflug; der Falter nähert sich vielmehr stets mit kreisenden oder pendelnden *Suchflügen*, läßt sich in einiger Entfernung von der Duftquelle nieder und legt den letzten Teil des Weges kriechend oder hüpfend zurück, wobei der Untergrund häufig „probierend“ mit den Fühlern, („Fühlerspiel“ nach KNOLL), oft auch mit dem Rüssel abgetastet wird. Diesen von

KNOLL (1922) für *Charaxes jasius*, einen an faulen Früchten saugenden Falter, besonders eingehend beschriebenen Reaktionstyp, (dem in diesem extremen Fall auch jede Farbreaktion abgeht), möchte ich als „*Charaxes-typ*“ bezeichnen. Im Laboratorium konnte ich eine derartige Reaktion auf ein optisch nicht ausgezeichnetes Duftzentrum (Uhrschälchen mit Amylacetat oder Honig) nicht nur bei *Apatura iris* beobachten, die ebenso wie der ihr nah verwandte *Charaxes* nie an Blüten saugt, sondern auch bei mehr oder weniger typischen Blütenbesuchern, wie *Vanessa antiopa*, *V. polychloros*, weniger stark bei *Vanessa io*. Entsprechendes berichtet FRANZ (1922; Aufsuchen zerquetschter Früchte) für *Pyrameis atalanta*, die ebenfalls Blüten besucht. Nur selten, und dann nur aus nächster Nähe, oder gar nicht beobachtete ich diese Reaktion dagegen bei *Argynnis paphia*, *Pieriden* und *Papilio*. Hiernach werden für die zuerst erwähnten Falterarten chemische Reize auch in der Natur beim Auffinden der Blüten jedenfalls eine bedeutendere Rolle spielen als für die zweite Gruppe<sup>1</sup>. Natürlich sind meine Versuche, welche nur mit Amylacetat und Honig als Riechstoffen ausgeführt wurden, zu unvollständig, um die Frage sicher zu entscheiden.

Daß andererseits bei gewissen Arten auch *Farbreize allein* ausreichen können, um einen Anflug aus größerer Entfernung und eine vollständige Nahrungsreaktion auszulösen, geht schon aus den Seite 659 erwähnten älteren Beobachtungen und vor allem aus unseren Freiland- und Laboratoriumsversuchen hervor. Dabei waren stets nur solche Farben wirksam, die bei Blüten häufig vorkommen (vgl. S. 681)<sup>2</sup>. Bei dieser Reaktion auf isolierte Farbreize (wobei in entscheidenden Versuchen Geruchsreize noch durch Glasbedeckung ausgeschaltet wurden, S. 664) handelte es sich ganz im Gegensatz zu der eben beschriebenen Geruchsreaktion um eine deutlich *gerichtete Reaktion* (Beschreibung siehe S. 662): Der Anflug erfolgt auch aus größerer Entfernung *geradlinig*, deutlich gezielt.

Allerdings machen sich hier in bezug auf die Zielsicherheit des Anfluges noch gewisse Unterschiede zwischen den einzelnen Arten geltend. Bei einigen endet der Anflug häufig nicht auf, sondern neben der Farbfläche; und dementsprechend steigt bei diesen auch der relative Graubesuch, der sicher sehr häufig als schlechtgezielter Farbbesuch aufzufassen ist (siehe Tabelle 9, S. 688, Spalte 2, 4).

<sup>1</sup> In den Laboratoriumsbeobachtungen handelt es sich stets um *spontane* Reaktionen auf Duftreize; eine *Bindung* an Düfte wurde nicht versucht, ist bis jetzt auch für Tagfalter nicht bekannt; vermutlich kommt sie auch im Freien selten oder gar nicht vor.

<sup>2</sup> Die übrigen optischen Eigenschaften der Blüten scheinen für die Anlockung keine so bedeutende Rolle zu spielen; wenigstens wurden in den Versuchen mit Pigmentpapieren weder „hell“ noch „dunkel“, weder „Quadrat“- noch „Blütenform“ deutlich bevorzugt. Daß die Farbfläche eine gewisse Ausdehnung haben muß, um aus der Ferne anzulocken, ist selbstverständlich.

Nach dem Zitronenfalter *Gonepteryx rhamni*, der vielleicht am stärksten und präzisesten auf Farbreize und andererseits relativ wenig auf Geruchsreize reagiert, sei dieser Reaktionstyp als „*Pieridentyp*“ bezeichnet. Er findet sich in erster Linie bei *typischen Blütenbesuchern*, wie *Pieris*, *Papilio machaon*, *Vanessa urticae*, doch mehr oder weniger ausgeprägt auch bei weniger typischen, wie *Pyrameis atalanta* und *P. cardui*, *Vanessa io* und *V. polychloros*, *Satyrus circe* und *S. semele*, *Argynnis paphia*. Dagegen wurde er, wenigstens im Laboratorium, *nicht* beobachtet bei *Apatura iris* und *Vanessa antiopa*. Da bei den genannten Arten die Farbreaktion durchaus *spontan* auftritt, spielt sie jedenfalls eine wesentliche Rolle schon für das *erste Auffinden* der Blüten. Damit ist für die genannten Tagfalter, ebenso wie für *Macroglossum* (KNOLL 1922) der Satz von FOREL widerlegt: „Die Farbe bildet ein *Merkzeichen*, aber *keine Anziehung an und für sich für das Insekt*“ (1910, S. 194)<sup>1</sup>.

Sowohl als Lockmittel, wie *auch als Merkzeichen* dient die Farbe den auf Farben *dressierbaren Schmetterlingen*, wie den von uns untersuchten *Vanessen* mit Ausnahme von *Vanessa antiopa*, für die sie *nur als Merkzeichen* in Frage zu kommen scheint (vgl. S. 673).

Aus den hier angeführten Beispielen geht hervor, daß eine Anzahl von Tagfaltern, z. B. ein Teil der *Vanessen* sowohl durch isolierte Duftreize wie durch isolierten Farbreiz angelockt werden können, wenn auch durch beide nicht so stark wie der extreme *Charaxes*- bzw. *Pieridentyp* (siehe Tabelle 9). An diesen „*Zwischentypen*“, zu denen wohl die Mehrzahl der Tagfalter gehören dürfte, ließ sich das *Zusammenwirken von Duft und Farbe* der Blüten als Lockmittel wie als Merkzeichen besonders gut beobachten: Wie erwähnt (S. 666), wurden im *Anfang* jeder Dressur die Pigmentblüten, auf die dressiert werden sollte, noch mit Duft versehen. Diese Dressurblüten wurden nun, falls es sich um eine spontan nur schwach besuchte Farbe handelte, von den meisten *Vanessen* aus geringer Entfernung mit deutlich „*phobischer*“ Reaktion aufgesucht. Im weiteren Verlauf der Dressur erfolgten jedoch bald direkte, geradlinige, also optisch orientierte Anflüge auf die Dressurblüte; d. h. es hatte sich eine Assoziation mit deren *Farbe* gebildet.

Außer einer unmittelbaren Anlockung durch chemische Reize wurde auch eine andere Wirkung, nämlich „*Alarmierung*“ durch *Duftreize* beobachtet. Wurden mittels eines Zerstäubers bestimmte Duftstoffe in möglichst großer Entfernung von der Versuchsanordnung versprengt, so wurden nach kurzer Zeit die vorher träge an Dach und Wänden sitzenden Falter unruhig und zeigten zunächst an Ort und Stelle Auf- und

<sup>1</sup> Eine ähnliche Ansicht wie FOREL äußert auch ELTRINGHAM (1919).

Abbewegung der Flügel, Fühlerspiel und Rüsselentrollung<sup>1</sup>. Einige der untersuchten Arten, besonders die Vanessen, kamen dann nach kurzer Zeit in den beschriebenen typischen „Suchflügen“ herunter. Sobald sie in Sehweite der Versuchsanordnung gelangten, stürzten sie sich förmlich auf die Farbflächen und führten hier eine vollständige Nahrungsreaktion aus; das ursprüngliche Duftzentrum hingegen wurde nur von *V. antiopa* aufgesucht (vgl. S. 688). Es war ein auffallender Anblick, wenn Pigmentflächen, die bis dahin höchstens ein bis zwei Besuche gleichzeitig erhalten hatten, unmittelbar nach der „Alarmierung“ häufig von vier bis fünf Faltern förmlich belagert wurden, die sogleich nach ihrer Verjagung wieder durch vier bis fünf neue abgelöst wurden. Meist hielt diese Wirkung etwa 5—10 Minuten deutlich an; später scheint eine Gewöhnung an den Duftreiz einzutreten. Durch die Einwirkung diffuser Duftreize wurde also die Farbreaktion erst eingeleitet oder doch außerordentlich verstärkt. Als Duftstoffe wurden dabei diesmal nicht nur fruchtartige (Amylacetat und Apfeläther), sondern auch künstliche Blütendüfte verwandt (bezogen von SCHIMMEL u. Co., Miltitz bei Leipzig). Einige Belegzahlen für die so erreichte Steigerung des Farbbesuches in einem bestimmten Zeitabschnitt gibt Tabelle 8 wieder.

Wenn wir sämtliche Farben- und Duftreaktionen, die in Tabelle 9, S. 688 für die einzelnen Arten zusammengestellt sind, vergleichen, so fällt auf, daß sich nicht nur innerhalb der Gesamtheit der hier untersuchten Falter, sondern sogar schon innerhalb der einzigen Gattung *Vanessa* kontinuierliche Übergänge finden, fast von einem Extrem zum anderen. Während *Vanessa antiopa* noch dem „Charaxestyp“ sehr nahe steht, sich jedoch immerhin schon auf Farben dressieren läßt, zeigt *V. polychloros* zwar noch die typischen Duftreaktionen, aber zugleich schon die ersten spontanen, wenn auch schwachen und unsicheren Farbreaktionen; das Vorwiegen des Geruchssinnes zeigt sich unter anderem noch in der ausschlaggebenden Bedeutung der „Alarmierung“ für den Farbbesuch, und in dem regelmäßig auftretenden „Fühlerspiel“ auf der Farbfläche (Spalte 7 u. 5). Bei *Vanessa io* und besonders *V. urticae* treten die Geruchsreaktionen mehr und mehr zurück (Spalte 5—7), und in gleichem Maße steigert sich die Präzision und Frequenz der spontanen Farbreaktionen, sowie die Dressurfähigkeit auf Farben; *V. urticae* kommt dem „Pieridentyp“ schon ziemlich nahe. Diese im Laboratorium ermittelten Reaktionstypen stehen mit der Lebensweise der einzelnen Arten gut im Einklang (s. Tabelle 9, Sp. 8).

Obgleich ich mir bewußt bin, wie gewagt es im allgemeinen ist, aus Laboratoriumsversuchen und beobachtungen weitgehende Schlüsse

<sup>1</sup> Diese letzte Reaktion konnte auch MINNICH durch chemischen Fernreiz bei *Pyrameis atalanta*, *Vanessa antiopa*, *Pieris* auslösen.



Tabelle 8. „Alarmierung“ durch versprengte Duftstoffe.

Art	Anzahl der Farbbesuche in der Prüfungszeit		Jeweilige Prüfungszeit in Min.	Duftstoff
	a) vor Duftversprengung	b) n. Duftversprengung		
1. <i>Vanessa polychlor.</i>	4	32	15	Deutscher Flieder } (SCHIMMEL Kleeblüte } & Co.) Amylacetat „
	3	22	30	
	2	10	30	
	3	13	10	
insgesamt	12	77		
2. <i>Vanessa io</i> . . .	23	41	20	Amylacetat „ „ „
	21	50	30	
	8	80	5	
	11	28	15	
insgesamt	63	199		
3. <i>Vanessa urticae</i> .	1	12	10	Amylacetat „ Deutscher Flieder } (SCHIMMEL „ „ } & Co.)
	3	15	20	
	0	10	10	
	11	53	30	
insgesamt	15	90		

auf das Verhalten der Versuchstiere im Freien zu ziehen, so läßt sich bei aller Vorsicht wohl folgendes behaupten: Die Frage: wie findet der hungrige Falter die Blüte? kann nicht einheitlich beantwortet werden. Es wurden in Laboratoriumsversuchen für die verschiedenen Arten verschiedene Reaktionstypen ermittelt, die im allgemeinen der Lebensweise der betreffenden Art entsprechen. Hierbei kommen alle Übergänge vor von solchen Faltern, die meist andere Nahrungsquellen (Baumsäfte, faulende Früchte, Mist) und höchstens gelegentlich Blüten aufsuchen, und dementsprechend spontan vorwiegend auf Geruchsreize reagieren, im Extrem der *Charaxestyp*, bis zu den typischen Blütenbesuchern, die in erster Linie auf Farben reagieren, dem *Pieridentyp*. Relativ am häufigsten dürfte ein *mittlerer Typ* vertreten sein. Bei einem solchen, z. B. *Vanessa io*, dürfte das *erste Auffinden einer Blüte* etwa folgendermaßen vor sich gehen (vgl. Tab. 9):

1. „Alarmierung“ des (beispielsweise ruhig an einem Baum sitzenden) Falters durch eine etwa von einer Blumenwiese hergewehrte Duftwolke; Auslösung von „Suchflügen“, die ihn in die Nähe einer Blüte bringen: *Chemische Fernwirkung*.

2. *Spontane Farbreaktion* auf die Blüte; Auslösung von Anflug, Besuch, Rüsselreaktion, Fühlerspiel: *Optische Fern- und Nahwirkung*.

Tabelle 9. Verhalten gegenüber Farbe und Duft.

Falterart	Spontanreaktionen auf Farben					Spontanreaktionen auf Düfte			Natürliche Nahrungsquellen
	Farb- besuche	Grün- besuche	Lieblings- farben	Art des Anflugs auf die Farbfläche	Fühlerspiel <sup>1</sup> auf der Farbfläche	Aufsuchen optisch nicht ausgezeich- neter Duftzentren	Alarmierungs- wirkung	Nicht unter- sucht	
1. <i>Apatura iris</i> . . . . .	Keine	Keine	—	—	—	Aus kleiner Entfernung hüpfend	Nicht unter- sucht	Keine Blüten, u. a. Mist	
2. <i>Vanessa antiopa</i> . . . . .	„	„	—	—	—	Anflug in Kreisen	Aufsuchen des Duftzentrum	Baumsäfte, Früchte, auch Blüten	
3. <i>Vanessa polychloros</i> . . . . .	Schwach	Relativ stark	Gelb	Schlecht gezielt, landet meist da- neben	Stets vor- handen	„	Erst nach Alar- mierung stärkerer Farb Besuch	Wie 2	
4. <i>Vanessa io</i> . . . . .	Stark	Mittel	Gelb + Blau	Nicht gut ge- zielt, landet oft daneben	Häufig	Aus kleiner Entfernung schreitend	Verstärkung des Farb Besuch	Vorwiegend Blüten	
5. <i>Vanessa urticae</i> . . . . .	Sehr stark	Schwach	„	Gut gezielt, lan- det fast immer auf der Fläche	Relativ selten	Duftende Futter- stoffe wurden schwer gefunden	Farb Besuch etwas verstärkt	Hauptsäch- lich Blüten	
6. <i>Argynnis paphia</i> . . . . .	Ziemlich stark	Mittel	Gelb <sup>1</sup>	Gut gezielt	?	Duftende Futter- stoffe wurden nur gelegentlich gefunden	Nicht unter- sucht	U. a. Blüten	
7. <i>Fapilio machaon</i> . . . . .	Schwach	Schwach	Blau + Purpur	„	Nie be- obachtet	Wie 6 Rüsselreaktion aus nächster Nähe	Undeutlich	Blüten	
8. <i>Pieris brassicae</i> . . . . .	Ziemlich stark	„	„	„	„	Duftende Futter- stoffe wurden nicht aufgesucht	?	„	
9. <i>Gonepteryx rhamni</i> . . . . .	Sehr stark	Sehr schwach	„	Sehr gut gezielt	„	„	Undeutlich	„	

<sup>1</sup> Vgl. KÜHN u. ILSE, 1925.<sup>2</sup> Vgl. Ann. 2, S. 662.

3. *Auffinden des Nektars* durch Fühlerspiel und Rüsselreaktion, unterstützt durch Tarsalreaktion<sup>1</sup>: *Chemische Nahwirkung*.

Beim *Wiederfinden* einer mehrmals erfolgreich besuchten Blütenart wirkt dann vermutlich in erster Linie deren *Farbe als Merkzeichen*.

Die alte Streitfrage, ob bei blütenbesuchenden Insekten eine „*Vorliebe*“ für bestimmte Farben besteht (durch FOREL, 1910, eingehend diskutiert und verneint), ist durch unsere Versuche für die Tagfalter in positivem Sinne entschieden. Jede der untersuchten Arten besitzt unter den 16 HERINGSchen Pigmenten ihre charakteristischen „*Lieblingsfarben*“, die spontan auch von frischgeschlüpften Faltern aufgesucht werden (vgl. Tab. 9, Sp. 3). Diese Reaktion habe ich auch *im Freien* geprüft: von einer Anzahl in Gefangenschaft geschlüpfter gezeichneter Falter, die auf einer Wiese bei Hann.-Münden freigelassen wurden, besuchte *Gonepteryx rhamni* sofort die wenigen Exemplare von *Calluna vulgaris*, *Vanessa urticae* dagegen nur gelbe Hieracien, obgleich dort zahlreiche Blumen in allen Farben blühten.

Die spontane *Bevorzugung von Rot und Purpur* durch Pieriden und Papilioniden ist ökologisch bedeutungsvoll: v. FRISCH (1914) hat schon darauf hingewiesen, daß „jene purpurroten Blüten, die relativ arm an Blau sind, auffallend häufig entweder ausschließlich oder vorwiegend von Schmetterlingen bestäubt werden“, ebenso die „*feuerroten*“ und *orangeroten*. Auf die ökologische Bedeutung der Bevorzugung aller übrigen Farben vor Grün wurde oben (S. 681) schon eingegangen.

Die *spontane Nahrungsreaktion* auf Farben, die hier zum erstenmal in größerem Umfang untersucht wurde, ist in mancher Hinsicht tierpsychologisch bemerkenswert: Sie ist eine der wenigen bekannten instinktiven optischen Reaktionen auf unbewegte Objekte, sie wird ausgelöst nur durch Licht ganz bestimmter Wellenlänge<sup>2</sup>; und unter sämtlichen vom Reizobjekt (im Freien: Blüte) ausgehenden Reizen genügt der Farbreiz allein, um die ganze Reflexkette der Nahrungsreaktion auszulösen. Diese Eigenart, welche die Tagfalter besonders geeignet für die Untersuchung des Farbensinns macht, führt im Freien relativ häufig zu „*Versuchen am untauglichen Objekt*“ (häufig beobachtete Saugversuche an *Rumex*-Früchten, farbigen Hochblättern, vgl. S. 659). Das Verhalten der Tagfalter bei der *Farbdressur* zeigte ein verhältnismäßig *geringes Assoziationsvermögen*: Zunächst dauerte es relativ lange, bis die untersuchten Arten überhaupt Assoziationen (sowohl positive wie negative) mit einer Farbe bildeten. Während bei Bienen in günstigen Fällen eine positive Farbdressur schon nach 2 Stunden vollständig ge-

<sup>1</sup> Nach MINNICH.

<sup>2</sup> KNOLL (1921): Vgl. die Reaktion des Taubenschwanzes beim „*Legeflug*“ auf Gelb bis Grün.

lungen sein kann, war bei den Tagfaltern ein Dressurerfolg meist erst nach mehreren Tagen bemerkbar. Und bei der „Gegendressur“, wobei eine vorhandene spontane Reaktion (durch das Fehlen jeden Futters auf der betreffenden Farbe) *gehemmt* werden sollte, dauerte der Erfolg noch länger. Während z. B. ein auf Violett dressierter Taubenschwanz später dargebotene leere Futtergefäße dieser Färbung schon nach einigen vergeblichen Saugversuchen nicht mehr beachtet, kann man einen Tagfalter oft mehr als 20 mal hintereinander vergeblich zur gleichen leeren Blüte zurückkehren sehen, wenn deren Färbung ihn nun einmal spontan anzieht. Selbst bei erfolgreicher Dressur wurden die spontan besuchten „Gegenfarben“ niemals zugunsten der Dressurfarbe völlig vernachlässigt. Auch die Nachwirkung einer einmal gebildeten Assoziation scheint bei Tagfaltern kürzer anzuhalten als bei anderen Insekten. Bei den Bienenversuchen v. FRISCHS z. B. war bei der Bildung einer neuen Farbdressur die Wirkung einer vorangegangenen Dressur auf eine andere Farbe noch vier Tage lang deutlich zu bemerken. Bei den Vanessen dagegen war der Erfolg einer gelungenen Dressur zwar am folgenden Tag noch deutlich spürbar, aber doch schon merklich zurückgegangen, ohne daß hier inzwischen auf eine neue Farbe dressiert worden wäre.

### Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Tagfalter besitzen einen ausgesprochenen Farbensinn.
2. Bei einigen der untersuchten Arten wurde durch Farbreize bereits bei frisch geschlüpften Tieren, also vor jeder Erfahrung, eine deutliche Nahrungsreaktion ausgelöst.
3. Die untersuchten Arten bevorzugen spontan unter den Pigmenten der HERINGSCHEN Serie die roten, gelben und gelbgrünen Nr. 1 bis 7 und die blauen, violetten und purpurnen Nr. 12—15 (16) vor den grünen und blaugrünen Nr. 8—11 und den grauen Pigmenten. Jede Art hat innerhalb jener bevorzugten Farbgebiete bestimmte „Lieblingsfarben“.
4. Tagfalter können, wenn auch in geringem Maße, Assoziationen bilden und diese mindestens 24 Stunden lang im Gedächtnis behalten. Ihr Verhalten wird jedoch in erster Linie instinktiv bestimmt.
5. Der Sichtbarkeitsbereich des Spektrums reicht am langwelligen Ende für die Tagfalter weiter als für Bienen und andere Insekten. Die Bevorzugung von Rot und Purpur durch manche Tagfalter steht im Einklang mit der Färbung typischer Tagfalterblumen.
6. Innerhalb der Farbenreihe lassen sich folgende Bezirke als besondere Reizqualitäten mit Sicherheit abgrenzen: ein „Gelbbezirk“, ein „Blaubezirk“, und ein zwischen beiden liegender schmaler Bezirk, der die grünen und blaugrünen Pigmente Nr. 8—11 der HERINGSCHEN Serie um-

faßt (wahrscheinlich entsprechend der Blaugrün-Qualität der Bienen.) Daß innerhalb des Gelb- und des Blaubezirks noch feinere Abstufungen unterschieden werden, ist durch manche Beobachtungen wahrscheinlich gemacht.

7. Beim ersten Auffinden der Blüten dient den Tagfaltern, je nach der Art, bald mehr die Farbe, bald mehr der Duft, meist aber beide zusammen, als „Lockmittel“. Der Duft dient auch als „Alarmierungsmittel“. Beim späteren Wiederfinden dient hauptsächlich die Farbe als „Merkzeichen“.

### Literatur.

**Andreae, E.** (1903): Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Beih. Bot. Zbl. **15**. — **Armbruster, L.** (1922): Über das Farbensehen der Wespen. Naturwiss. Wschr. **37**. — **Eltringham, H.** (1919): Butterfly vision. Trans. Entom. Soc. London. — **Franz, V.** (1922): Bewegungen von Insekten zur Nahrungssuche. Naturwiss. Wschr. **37**. — **Forel, A.** (1910): Das Sinnesleben der Insekten. München. — **Frisch, K. v.** (1914): Der Farbensinn und Formensinn der Bienen. Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. **35**. — (1919): Über den Geruchssinn der Bienen und seine blütenbiologische Bedeutung. Ebenda **37**. — (1923): Über die „Sprache“ der Bienen. Ebenda **40**. — **Kirchner, O. v.** (1911): Blumen und Insekten. Lpz. u. Berl. — **Knoll, F.** (1921—1926): Insekten und Blumen. H. 1—6. Abh. zool.-bot. Ges. Wien **12**. — (1919): Gibt es eine Farbendressur der Insekten? Naturwiss. H. **24**. — (1925): Lichtsinn und Blütenbesuch des Falters von *Deilephila livornica*. Z. vergl. Physiol. **2**. — (1927): Über Abendschwärmer und Schwärmerblumen. Ber. Deutsch. Botan. Ges. — **Knuth, P.** (1898): Hdb. d. Blütenbiol. Leipzig. — **Koehler, O.** (1924): Über das Farbensehen von *Daphnia magna* Straus. Z. vergl. Physiol. **1**. — (1924): Sinnesphysiologische Untersuchungen an Libellenlarven. Verh. Deutsch. Zool. Ges. — **Kühn, A.** (1923): Versuche über das Unterscheidungsvermögen der Bienen und Fische für Spektrallichter. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. — (1927a): Farbensinn. In: Tabulae biologicae **4**, 376—381. — (1927 b): Der Farbensinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. **5**. — Farbenunterscheidungsvermögen der Tiere. Bethes Hdb. d. Physiol. **4** (im Druck). — **Kühn, A. u. Fraenkel** (1927/8): Über das Unterscheidungsvermögen der Bienen für Wellenlängen im Spektrum. Nachr. Ges. d. Wiss. Göttingen, Math.-phys. Kl. — **Kühn, A. u. Ilse, D.** (1925): Die Anlockung von Tagfaltern durch Pigmentfarben. Biol. Zbl. **45**. — **Kühn, A. u. Pohl, R.** (1921): Dressurfähigkeit der Bienen auf Spektrallinien. Naturwiss. — **Lampert:** Großschmetterlinge und Raupen Mitteleuropas. Eßlingen u. München. — **Lederer, G.** (1921): Handbuch für den praktischen Entomologen. 1. Abt. Lepid., B. Spez. Teil, **2**, Tagfalter. — **Loew, E.** (1886): Beobachtungen über den Blütenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen des botanischen Gartens zu Berlin. Jb. bot. Gartens. Berlin. — **Minnieh, D.** (1921): An experimental study of the tarsal chemoreceptors of 2 nymphalid butterflies. J. exper. Zool. Philadelphia **33**. — (1922): The chemical sense of the tarsi of the red Admiral butterfly. Ibid. **35**. — (1924): The olfactory sense of the cabbage butterfly. Ibid. **39**. — **Müller, Herm.** (1873): Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitige Anpassung beider.

Leipzig (zitiert nach v. Frisch). — Plateau, F. (1906): Les fleurs artificielles et les insects. Mém. Acad. Belg. Cl. Sci. (2) 1. — Prochnow, O. (1906/07): Über die Färbung der Lepidopteren. I. Farbensinn und geschlechtliche Zuchtwahl. Gubener entom. Z. 20. — Porsch, O. (1922): Methodik der Blütenbiologie. Abderhaldens Hdb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, 1. — Reuss, Th.: Über den Gesichtssinn bei *Papilio podalirus*. Ent. Rdsch. 38, Nr 12. — Seitz, A. (1894): Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. Zool. Jb. 7. — (1912): On the sense of vision of insects. Trans. of the 2. Ent.-Kongreß, Oxford.

---

## **Lebenslauf.**

Ich bin geboren am 9. Oktober 1898 zu Honnef a. Rhein. Meine Schulbildung erhielt ich an verschiedenen Lyzeen in Berlin und Vororten; Ostern 1918 erhielt ich das Reifezeugnis der Cecilienschule, Reformrealgymnasium zu Berlin-Wilmersdorf. Von Ostern 1918 an studierte ich in Berlin, von 1921 an mit Unterbrechungen in Göttingen Mathematik und Naturwissenschaften. Zum Doktorexamen wurde ich zugelassen auf Grund der vorliegenden Abhandlung „Über den Farbensinn der Tagfalter“ am 25. Mai 1928.

Vorlesungen hörte ich unter anderen bei folgenden Dozenten: Kühn, Burgeff, von Wettstein, Ach, Pohl, Voss und Hoffmann in Göttingen; Heider und Haberland in Berlin.

Seit dem 1. Juli 1928 bin ich als wissenschaftliche Assistentin am erbbiologischen Archiv der Provinzial-Kinder-Anstalt für seelisch Abnorme in Bonn (Leitung Professor Löwenstein) tätig.