

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

REIZMETRISCHE UNTERSUCHUNG DES FARBENSEHENS
DER BIENEN *, **

Von

KARL DAUMER

Mit 32 Textabbildungen

(Eingegangen am 15. Februar 1956)

Inhaltsverzeichnis		Seite
Einleitung: Bisherige Kenntnis		414
Eigene Methode: Spektralfarbmischapparat für Bienendressuren		416
Forderungen an den Apparat S. 416. — Prinzip des Apparates S. 416. — Technische Einzelheiten S. 417. — Versuchsraum und Ort S. 420. — Ver- suchsverlauf S. 420. — Energievergleichsmessung der strahlenden Dressur- flächen S. 423.		
Vorversuche zur Analyse des Farbeindrucks der Bienen		425
Grundsätzliches, Begriffe		425
1. Relative bienensubjektive Helligkeit des Ultraviolett		427
2. Relative Reizwirksamkeit verschiedener Spektrallichter		430
3. Relative bienensubjektive Sättigung einiger Spektrallichter		434
Zusammenfassung		436
Hauptversuche zur Analyse des Farbsystems der Bienen		437
I. Art und Zahl der unterscheidbaren Farbqualitäten		437
1. Unterscheidung innerhalb des Gelbbereiches		438
2. Unterscheidung innerhalb des Blaubereiches		440
3. Unterscheidung innerhalb des UV-Bereiches		441
4. Nachweis einer neuen, im Spektrum nicht enthaltenen Farbqualität, des Bienen-Purpurbereiches (Gelb + UV)		443
5. Unterscheidung innerhalb des Bienen-Purpurbereiches		445
Zusammenfassung		448
II. Das Weißproblem und die Komplementärfarben		448
1. Dressurfähigkeit und Unterscheidung von Weiß mit UV und Weiß ohne UV		449
2. Wirkt Weiß ohne UV tatsächlich wie Blaugrün auf die Bienen?		451
3. Blaugrün und UV sind Komplementärfarben für die Bienen		453
4. Gelb und Blau sind keine Komplementärfarben für die Bienen.		455
5. Die tatsächlichen Komplementärfarben zu Gelb und Blau für die Bienen		456
Schlußfolgerungen		459
III. Mischfarben und Farbmischgesetze		460
1. Blaugrün erweist sich für die Bienen als Mischfarbe aus dem Gelb- und Blaubereich		460

* Herrn Prof. Dr. KARL V. FRISCH zum 70. Geburtstag gewidmet.

** Die Arbeit wurde aus Mitteln der Rockefeller Foundation, die Herrn Professor
V. FRISCH zur Verfügung standen, wesentlich gefördert.

	Seite
2. Vergleich der Farbsysteme von Bienen und Mensch (phylogenetische Deutung)	464
3. Mischungen von Spektralfarbreizen in und zwischen den Haupt-spektralbereichen der Bienen	465
4. Gültigkeit der GRASSMANNschen Gesetze für das Farbsehen der Bienen	467
5. Die Unterscheidung der Blauviolett- + UV-Mischfarben, Bienen-Violettbereich	470
6. Der Farbkreis der Bienen, Vergleich mit dem des Menschen . . .	473
Zusammenfassung	475
Literatur	477

Einleitung: Bisherige Kenntnis

Seit dem klassischen Nachweis eines echten Farbensinnes bei der Honigbiene durch K. v. FRISCH (1914) behandelten zahlreiche Arbeiten Einzelfragen des Farbsehens der Bienen mit zum Teil widersprechenden Ergebnissen. Zusammenfassend sei die bisherige Kenntnis kurz referiert:

Bienen reagieren auf Lichtreize in einem Wellenlängenbereich von 650—300m μ nach den übereinstimmenden Ergebnissen mehrerer Autoren, insbesondere nach KÜHN (1924) und BERTHOLF (1928, 1931). Der für die Bienen sichtbare Spektralbereich ist somit gegenüber unserem Sehen bei etwa gleicher Breite beträchtlich nach der kurzwelligen Seite hin ins Ultraviolett verschoben.

Die Frage nach der relativen Empfindlichkeit der Bienen für verschiedene Spektrallichter ist nicht eindeutig geklärt: BERTHOLF zeigt in seiner Arbeit (1931) eine zweigipfelige Kurve mit einem Maximum bei 550 m μ im Gelbgrün und einem $4\frac{1}{2}$ mal so hohen im UV bei 360 m μ . SANDER (1933) findet dagegen nur eine eingipfelige Kurve mit dem Maximum im Grün bei 530 μ m und keine Spur eines Wiederanstieges im UV. Grün wurde auch von v. HESS (1916) und SCHLIEPER (1927, 1928) als die reizwirksamste Farbe für die Bienen angegeben in dem uns sichtbaren Bereich. Versuche von v. HESS (1920) sprachen dann für eine höhere Reizwirksamkeit im UV.

Im gesamten Spektrum können die Bienen nach KÜHN (1924) vier Wellenlängenbereiche gut unterscheiden: Einen breiten Gelbbereich von 650—500m μ , der für uns die Farben Orange, Gelb und Grün enthält, einen schmalen, uns als Übergangsfarbe erscheinenden Blaugrünbereich von 500—480 m μ , weiter den Blau und Violett umfassenden Blaubereich von 480—400 m μ und schließlich den uns unsichtbaren UV-Bereich von 400—300 m μ . Die Frage, ob die Bienen innerhalb dieser Hauptreizqualitäten noch feinere Wellenlängenabstufungen unterscheiden können, wurde widersprechend beantwortet. KÜHN und FRÄNKEL (1927) und BERTHOLF (1928) wiesen ein geringes Unterscheidungsvermögen für Gelb und Grün und für Blau und Violett nach. LOTMAR (1933) fand

allerdings, daß die Unterscheidung dieser Farben bei ihren Versuchen mit Pigmentpapieren offenbar nach der verschiedenen Helligkeit dieser Papiere für die Bienen erfolgte.

Die Feststellung der Rotblindheit und UV-Sichtigkeit der Bienen warf die Frage auf, ob und was sie „Weiß“ (Unbunt) sehen. Die Versuche von LUTZ (1933), HERTZ (1937) und ENGLÄNDER (1941) zeigten, daß die Bienen in der Lage sind, zwei uns gleich erscheinende Weißpapiere auf Grund verschiedenen UV-Gehaltes gut zu unterscheiden. HERTZ sieht in dem Umstand, daß bei ihren Versuchen Weiß mit UV überhaupt nicht dressurfähig war, Weiß ohne UV dagegen ebensogut wie Farben, einen Beweis für die theoretisch zu fordernde Annahme, daß Weiß mit UV den Bienen neutral, Weiß ohne UV hingegen farbig erscheint. Daß sich die Bienen auf Weiß mit UV in horizontaler Anordnung nicht dressieren lassen, berichten auch HÖRMANN (1934) und ENGLÄNDER (1941). v. FRISCH (1914) und KÜHN (1924) konnten einen Dressurerfolg verzeichnen; allerdings war dabei der UV-Gehalt in unbestimmtem Maß geschwächt. In vertikaler Anordnung gelingt nach ENGLÄNDER die Dressur auf Weiß mit UV jedoch gut.

Durch den Nachweis des simultanen Farbkontrastes für Gelb und Blau machte KÜHN (1927) wahrscheinlich, daß diese beiden Farben auch für die Bienen Komplementärfarben sind. Es lag nahe, dies ebenfalls für Blaugrün und UV zu vermuten. In Analogie zu unserem Farbsehen müßte dann ein Weiß ohne UV den Bienen Blaugrün erscheinen. Tatsächlich bekräftigen Versuche von HERTZ (1939) mit OSTWALD Blaugrün Nr. 20 diese Vermutung und sichern indirekt die Annahme, daß Blaugrün und UV Komplementärfarben sind¹.

Ein direkter Beweis für diese bedeutungsvolle Aussage fehlt. Ebenso ist über Mischfarben und die Gesetze der additiven Farbmischung bei Bienen mangels eines geeigneten Spektralfarbmischapparates noch nichts bekannt. Erst mit ihrer Kenntnis kann ein System des Farbensehens der Bienen aufgestellt werden.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Gewinnung einer gesicherten Vorstellung vom Farbsystem der Bienen. Ich entwickelte deshalb einen Spektralfarbmischapparat, der eine reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen mittels der Dressurmethode ermöglicht.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor v. FRISCH, danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für die großzügige Unterstützung. Herrn Professor ROLLWAGEN danke ich für stets gerne geleistete Beratung in physikalischen Fragen und für das freundliche Entgegenkommen, den Apparat in der feinmechanischen Werkstätte seines Institutes² bauen zu lassen.

¹ Eine Erörterung der genannten und weiterer Arbeiten erfolgt, soweit zur Klärung strittiger Fragen nötig, bei Besprechung der eigenen Ergebnisse.

² II. Physikalisches Institut der Universität München.

Eigene Methode: Spektralfarbmischapparat für Bienendressuren

Forderungen an den Apparat. Für die reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen muß der Apparat folgende Hauptforderungen erfüllen:

Mindestens vier nahe beisammenliegende Dressurflächen sollen in beliebigen, definierten Spektralfarben und Unbunt strahlen können.

Das Unbuntlicht soll UV enthalten und die Energieverteilung des Sonnenlichtes haben.

Die Strahlungsdichte der Dressurflächen soll kontinuierlich und unabhängig veränderbar sein.

Zwei oder drei Spektralfarblichter sollen in beliebigen Intensitätsverhältnissen additiv gemischt werden können.

Ein Lichtmeßgerät soll eine Energievergleichsmessung der einzelnen Farb- und Unbuntstrahlungen ermöglichen.

Die Strahlungsdichte der Farblichter an den Dressurflächen soll so groß sein, daß die Farben in einem von Tageslicht erhellten Raume gut sichtbar sind.

Die Dressurflächen sollen in ihrer Lage gegenüber der Umgebung veränderbar sein.

Die Dressurflächen sollen mit leicht auswechselbaren, farblosen Futtereinrichtungen versehen sein.

Zur Prüfung des Farbensehens beim Menschen entwickelten HELMHOLTZ und HERING große Spektralapparate, mit welchen man die spektrale Zerlegung unbunten Lichtes und die beliebige Mischung homogener Strahlungen erzielen konnte. Beide Apparate und alle neueren Spektralmischapparate, die auf demselben Prinzip aufbauen (Zerlegung weißen Lichtes durch Prismen, Isolierung bestimmter Farben durch Blenden, Vereinigung der Farbstrahlen durch Linsen) sind sehr kostspielig; insbesondere, wenn die Berücksichtigung des Ultraviolett eine durchgehende Quarzoptik nötig macht. Trotzdem würde selbst ein solcher Apparat für die Untersuchung des Farbensehens der Bienen nur bedingt geeignet sein, da er nicht allen oben angedeuteten Erfordernissen entspricht.

Ich konstruierte deshalb einen Spektralfarbmischapparat für Bienendressuren, der ohne Prismen und Linsen die gestellten Anforderungen weitgehend erfüllt:

Prinzip des Apparates. Mittels Interferenzlinienfilter oder optischer Farbgläser werden aus dem Licht einer Xenon-Hochdrucklampe die gewünschten Farben erzeugt. Durch acht quadratische Doppelblenden kann die Intensität der Einzelstrahlungen beliebig verändert werden. Je drei Farblichter treten in eine Reflexionsmischkammer ein, die mit geknitterter Aluminiumfolie ausgekleidet ist. Je ein Farb- oder Weißlicht gelangt in eine kleinere Reflexionskammer. In den Mischkammern erfolgt nach dem Prinzip der diffusen Reflexion in der Ulbricht-Kugel die Mischung der Farbstrahlen. Die verschiedenen Spektral-, Misch- oder Unbuntlichter beleuchten von unten vier horizontale kreisförmige UV-durchlässige Mattscheiben, welche die Quarzfuttergefäße für die Dressur tragen. Der ganze Apparat dreht sich langsam um seine Achse. Die Energievergleichsmessung erfolgt mittels eines Photoelementes und Spiegelgalvanometers (Konstruktionsschema s. Abb. 1).

Technische Einzelheiten (s. Abb. 1—5). Als Lichtquelle dient die Xenon-Hochdrucklampe XBO 162 von Osram. Sie ist die zur Zeit beste Tageslichtlampe. Die Temperatur des Lichtbogens erreicht mit 6050°K die Farbtemperatur des Sonnenlichtes. Ihre Leistungsaufnahme beträgt 160 Watt, der erzeugte Lichtstrom

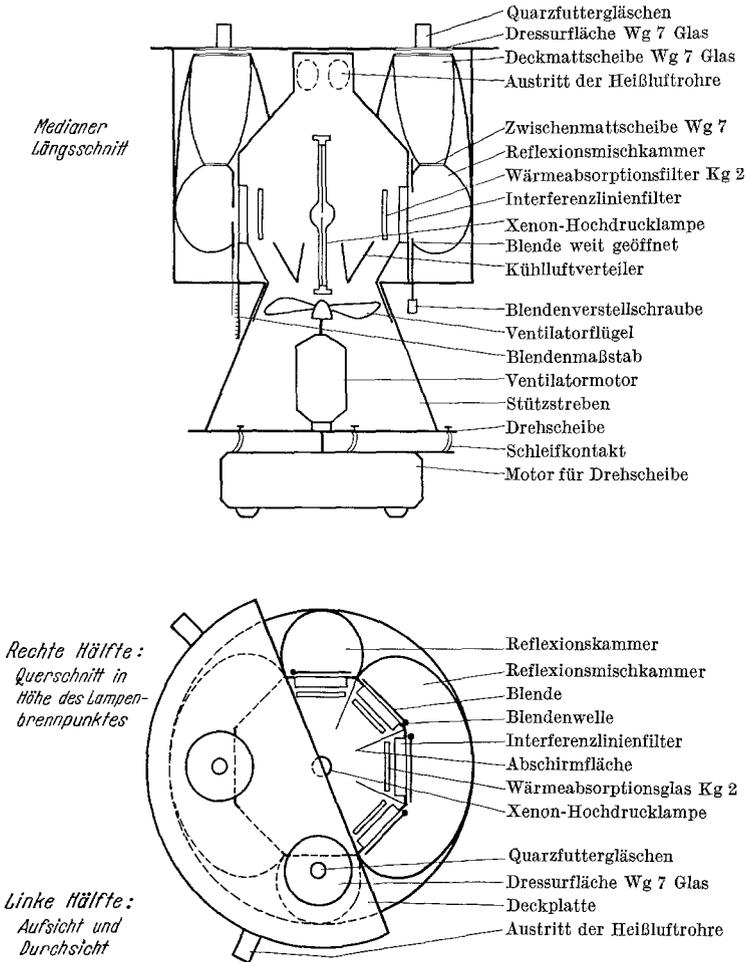


Abb. 1. Spektralfarbmischapparat zur reizmetrischen Untersuchung des Farbensehens der Bienen mittels der Dressurmethode. Konstruktionsschema im Maßstab 1:7,6

3200 Lumen. Um ein gleichmäßiges Brennen des Bogens zu erzielen, wird das Gleichrichtervorschaltgerät Type VX 201 von Siemens verwendet. Die nötige Zündspannung von 30000 Volt liefert das Transformatorzündgerät ZIF von Osram.

Die hohe Temperatur der Lampe macht besondere Schutzmaßnahmen für die Interferenzfilter nötig. Um die intensive Wärmestrahlung von den Filtern abzuhalten, werden die von Schott & Gen. neu entwickelten, UV-durchlässigen Phosphat-Wärmeabsorptionsgläser hoher Hitzebeständigkeit Kg 2 verwendet. Um die

hohe Konvektionswärme schneller abzuführen, ist ein Ventilator eingebaut, der über einen Verteiler Frischluft an die Lampe und die sehr heißen Wärmeschutzfilter führt. Die Innenseite des achteckigen Lampengehäuses ist mit Asbest und Aluminiumfolie ausgekleidet. Durch vier horizontale Rohre entströmt die Heißluft daraus.

In die acht Seitenflächen des Gehäuses sind die Fassungen für die Farbfilter eingesetzt. Zur Erzeugung der Spektralfarben werden Spektralfarbfiler vom Typ

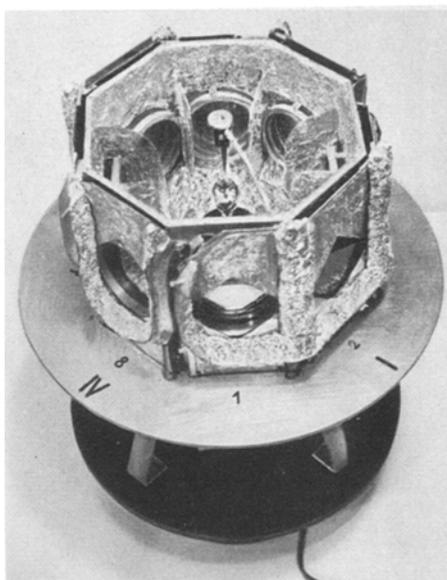


Abb. 2

Abb. 2. Lampengehäuse geöffnet, schräg von oben. Xenon-Hochdrucklampe, Wärmeschutzfilter, Abschirmflächen, Interferenzfilter und Blenden sichtbar

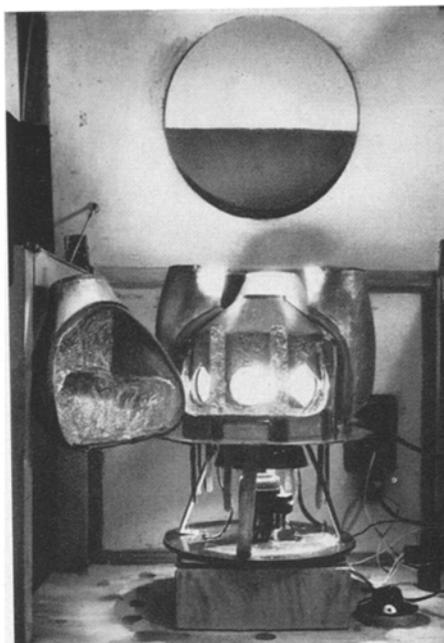


Abb. 3

Abb. 3. Der offene Apparat mit den Lichtkammern in Betrieb. Eine Reflexionsmischkammer zur Seite geklappt

FIL bzw. Interferenzlinienfilter vom Typ PIL von Schott & Gen. verwendet. Zur Herstellung des UV dient das optische Farbglas UG 2 bzw. eine Farbfilterkombination UG 5 + GG 13, für Weißlicht ohne UV das Filterglas GG 13 und für Weißlicht mit UV das Filterglas Wg 7. Durchmesser der Filter: 55 mm.

Zur Intensitätsänderung dienen Doppelblenden mit quadratischem Blendenfenster, die unmittelbar vor den Filtern angebracht sind. Beim Drehen einer Welle wird die durchstrahlte Filterfläche symmetrisch sehr fein verändert, wobei die Blendenöffnung an einem Maßstab abgelesen werden kann.

Je drei Blenden begrenzen die beiden Reflexionsmischkammern. Um den Idealfall der Reflexion in der Ulbricht-Kugel zu verwirklichen, müßten die Kammern kugelförmig und MgO-beraucht sein. Da jedoch die Energie der einzelnen Strahlungen nicht aus der Blendenöffnung ermittelt wird, sondern durch Messung der Energie an den Dressurflächen mittels des geeichten Photoelementes, kann die Form der Reflexionsmischkammern der Gestalt des Lampengehäuses angepaßt

werden. Bedingung ist nur, daß die Spektralfarben gut gemischt werden. Statt die Kammern mit MgO zu berauchen, kleidete ich sie mit fein geknitterter Al-Folie aus, die zwar eine vergrößerte, dafür aber lichtstärkere diffuse Reflexion hervorbringt. Beim Austritt des Mischlichtes aus der unteren Hälfte der Kammer wird es durch eine Wg 7-Mattscheibe weiter zerstreut und erfüllt gleichmäßig die obere Hälfte, so daß sich auch bei schräger Aufsicht auf die Dressurflächen Helligkeit und Farbton kaum ändern. In die beiden schmalen Reflexionskammern tritt Licht



Abb. 4

Abb. 4. Der Apparat geschlossen im offenen Versuchsschränken. Al-Mantel mit Abzugsröhren und Deckplatte aufgesteckt. Unten: Gleichrichter- und Zündgerät

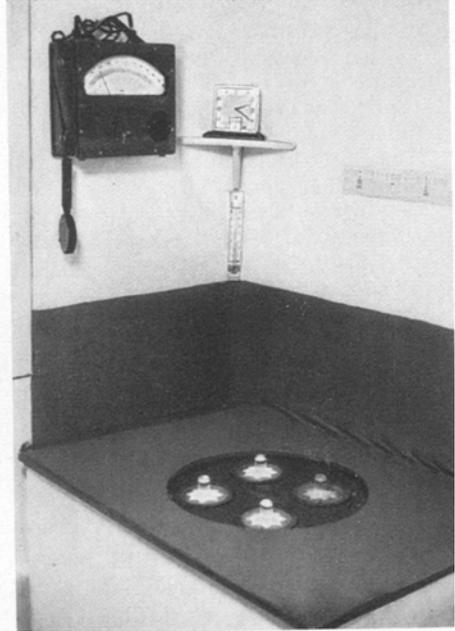


Abb. 5

Abb. 5. Die Versuchsecke: Die Dressurmattscheiben mit den Quarzfuttergläsern strahlen in 4 verschiedenen Farben. Links oben: Luxmeter zur Messung der Raumbhelligkeit. Rechts oben: Ende der Skala für das Spiegelgalvanometer zur Energievergleichsmessung

durch je eine Blende. In ihnen kann nur Weißlicht oder Monochromatlicht geboten werden. Die Kammern stellte ich aus Drahtnetz und einer Plastikmodelliermasse her.

Um die vier Lichtkammern schließt sich ein abnehmbarer Zylindermantel aus Al-Blech, der oben eine schlecht wärmeleitende Pertinaxscheibe von 35 cm Durchmesser trägt. In ihr befinden sich über den vier Mattscheiben der Lichtkammern vier entsprechende Öffnungen von 6 cm Durchmesser, in die leicht wechselbare Wg 7-Mattscheiben — die Dressurflächen — eingelegt sind. Auf diesen stehen verkehrt die Quarzfuttergläser. In den unteren geschliffenen Rand der Gläser sind 8 Kerben eingefräst, aus denen die Bienen das Zuckerwasser saugen und durch die Luft eindringen kann. Unter den Dressurmattscheiben liegen noch sternförmige Blenden, so daß letztlich von oben in einem Abstand von 12 cm vier in beliebigen Farben leuchtende Sterne sichtbar sind. Die bei völlig offenen Blenden maximal erzeugbare Beleuchtungsstärke der Dressurflächen beträgt bei Weißlicht 900 Lux.

Zur Ausschaltung einer Ortsdressur wird der ganze Apparat mit 1 Umdrehung je Minute durch einen kleinen Elektromotor gedreht. Die Stromzuleitungen für die Lampe und den Ventilatormotor werden über Schleifkontakte geführt.

Der Apparat ist lichtdicht in ein Schränkchen eingebaut, das auch die elektrischen Vorschaltgeräte enthält. Ein Abzug für die Heißluft führt daraus ins Freie. Der Deckel des Schränkchens hat eine kreisförmige Öffnung von 30 cm Durchmesser, in der die Oberfläche des Apparates mit vier leuchtenden Dressurflächen erscheint. Deckel und Vorderwand können aufgeklappt werden, so daß der Apparat zur Blendenregulierung und zum Filterwechsel leicht zugänglich ist.

Versuchsraum und Ort. Das Schränkchen steht in einer Ecke des 2×2 m großen Versuchsraumes. Wände und Decke des Raumes sind weiß gekalkt, alle Holzteile mit Bleiweiß gestrichen. Die Versuchsecke ist in Neutralgrau gehalten. Durch eine Fensteröffnung 110×60 cm wird der Raum gut erhellt. Die Helligkeit nimmt von 500 Lux in der Raummitte auf 25 Lux in der Versuchsecke ab. Mittels einer Schieblende kann die Fensteröffnung verändert und die Raumhelligkeit konstant gehalten werden. Ein schmales Vordach hält das direkte Sonnenlicht ab. Vor der nach Süden gerichteten Fensteröffnung steht in 3 m Entfernung der Bienenstock. Die ganze Versuchsanlage befindet sich in einem Garten im Osten Münchens, Nördl. Waldstr. 17.

Versuchsverlauf. Die Bienen werden dressiert, vom Stock in den Versuchsraum zu fliegen und an den Quarzgläschen über der Dressurfarbe Zuckerwasser zu saugen. Über der Gegendressurfarbe finden sie ein mit Wasser gefülltes Gläschen. Sind die Bienen befähigt, einen Unterschied der beiden Strahlungen wahrzunehmen, so werden sie dies im Versuch durch stärkeren Anflug der Dressurfarbe zeigen, wobei über *beiden* Farben wassergefüllte Gläschen stehen.

Die Versuche laufen in einer kombinierten Dressur-Versuchsfolge ab. Bei Differenzdressuren zwischen zwei Farblichtern stellen zwei der strahlenden Sternflächen, die eine davon mit Zuckerwasser, die *Dressuranordnung* dar. Die beiden anderen, die in denselben Farben und Intensitäten strahlen, beide mit Wasser in den Gläschen, sind während der Dressur durch zwei büchsenartige Deckel verdeckt und bilden die *Versuchsanordnung* (s. Abb. 6). Nach durchschnittlich 3 Std. Andressur werden die Deckel von der Versuchs- auf die Dressuranordnung gewechselt und die Anflüge auf die Versuchsgläser beobachtet¹. Nach etwa 1 min Versuch, wobei etwa 10—30 Wahlen erfolgen, werden die Deckel erneut gewechselt, so daß wieder die Dressuranordnung aufliegt. Die Bienen setzen sich sofort auf die Dressurfarbe und saugen wieder Zuckerwasser. Dadurch wird der Dressurerfolg, der während der kurzen Versuchszeit offenbar nur wenig geschwächt wurde, erneut so verstärkt, daß bereits beim nächsten Anflug ein weiterer Versuch durchgeführt werden kann, ohne Verschlechterung des Ergebnisses. Die Anflüge —

¹ Die Protokollierung der Anflüge erfolgt mit einer Schreibmaschine, wobei · = Anflug auf das Dressurlicht, — = Anflug auf das Gegendressurlicht bedeuten. Da ich nur mit 3—6 gezeichneten Bienen arbeite, erfolgen die Anflüge meist einzeln nacheinander ohne „Ansteckung“ und können sicher festgehalten werden.

und damit die Versuche — folgen in einem sehr konstanten Abstand von 4 min.

Bei Versuchen, wo vier Farblichter zur Wahl stehen, wird beim Wechsel Dressur—Versuch—Dressur lediglich die Dressurmattscheibe

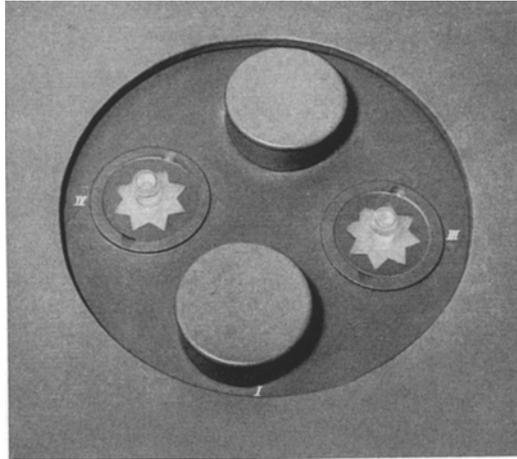


Abb. 6. Die Dressuranordnung ist durch zwei Deckel verdeckt, die Versuchsanordnung liegt auf



Abb. 7. Eine Biene saugt am Quarzfuttergläschen auf der leuchtenden Dressurmattscheibe

mit dem Zuckerwasser im Quarzgläschen gegen eine weitere mit Wasser im Quarzgläschen ausgetauscht.

Da sich der Apparat ständig dreht, ist eine Ortsdressur ausgeschlossen. Da außerdem die Luft über den Mattscheiben durch den Spalt zwischen der Deckplatte des Apparates und dem Kästchendeckel in den Abzug weggesaugt wird, können sich die Bienen den Ort des Dressurfarblichtes auch nicht mit Duft markieren, trotz

Sterzeln am Zuckerwassergläschen. Es tritt somit höchstens eine Nebendressur auf den minimalen Duft des Zuckerwassers ein. Dies stört aber nicht, da ja in den Versuchen nur saubere Mattscheiben mit reinem Wasser in den Gläsern aufliegen, die zudem von Versuch zu Versuch gegenseitig ausgetauscht werden. Eine Beeinflussung der Versuche durch eine Duftdressur ist somit ebenfalls ausgeschlossen.

Die Bienen kommen ohne Zögern vom hellen Tageslicht im Freien durch die Fensteröffnung in den Raum und in die etwas dunklere Versuchsecke. Dort lassen

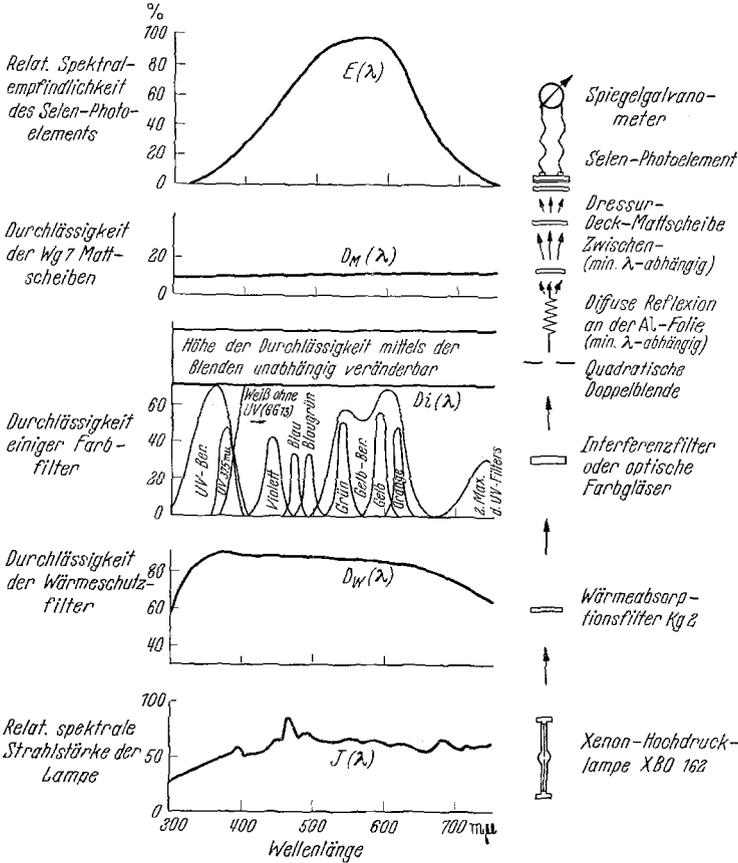


Abb. 8. Unterlagen und Schema zur Energievergleichsmessung der strahlenden Dressurflächen. $I(\lambda)$ von Osram zur Verfügung gestellt. $D_W, D_i, D_M(\lambda)$ am Spektralphotometer von Zeiss gemessen. $E(\lambda)$ von der S.A.F. Nürnberg zur Verfügung gestellt

sie sich entweder sofort auf die Dressurfarbe nieder oder fliegen kurz über Dressur- und Gegendressurfarbe hin und her, bis sie durch Niedersetzen auf eines der Gläser ihre Wahl treffen. Die Versuche laufen völlig im Rahmen der natürlichen Sammelflüge der Bienen ab, ohne Belästigung und Zwang. Dieser Vorteil der biologisch ausgerichteten Versuchsmethode wird kaum dadurch beeinträchtigt, daß keine exakten Angaben über den Adaptationszustand der Bienen gemacht werden können; denn die angenäherte Konstanz der Raumhelligkeit schafft weitgehend einheitliche Versuchsbedingungen.

Energievergleichsmessung der strahlenden Dressurflächen. Die reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen wird auf der Basis der Energiegleichheit durchgeführt. Zur Strahlungsmessung dient ein auf Spektralempfindlichkeit geeichtes Photoelement mit z-Selen von der SAF Nürnberg. Das Spiegelgalvanometer hat eine Empfindlichkeit von 10^{-8} [Amp/Skt].

Die richtige Ermittlung der Energie der verschiedenen Farblichtstrahlungen ist von grundlegender Wichtigkeit für die beabsichtigten Untersuchungen. Es seien daher die Formeln für die Verhältniszahlen der Galvanometer-Zeigerausschläge bei Energiegleichheit der verschiedenen Farblichter kurz abgeleitet (graphische Darstellung und Schema s. Abb. 8):

Aus der spektralen Strahlstärkeverteilung $I(\lambda)$ der Xenon-Lampe wird durch ein Filter mit der Durchlässigkeit $D(\lambda)$ der Wellenlängenbereich i ausgeblendet. Die strahlende Filterfläche kann durch die Blende b verändert werden und mit Hilfe des Photoelements mit der spektralen Empfindlichkeit $E(\lambda)$ und eines Galvanometers die relative Strahlungsintensität der Dressurfläche I' aus der Größe des Zeigerausschlages Z bestimmt werden.

Für einen infinitesimalen λ -Bereich um λ_0 ist der Zeigerausschlag Z für das Filter i und die Blendengröße b_μ :

$$Z'_{i\mu} = c \cdot I'(\lambda_0) d\lambda = c \cdot I(\lambda_0) D_i(\lambda_0) b_\mu E(\lambda_0) d\lambda. \quad (1)$$

Für das gesamte in dem Filterbereich i durch die Blendenöffnung hindurchtretende Licht ergibt sich dann der Zeigerausschlag zu:

$$Z_{i\mu} = c \cdot b_\mu \int_0^\infty I(\lambda) D_i(\lambda) E(\lambda) d\lambda. \quad (2)$$

Für zwei verschiedene Filter i und k und Blendenöffnungen μ und ν verhalten sich somit die Zeigerausschläge wie:

$$\frac{Z_{i\mu}}{Z_{k\nu}} = \frac{b_\mu}{b_\nu} \cdot \frac{\int_0^\infty I(\lambda) D_i(\lambda) E(\lambda) d\lambda}{\int_0^\infty I(\lambda) D_k(\lambda) E(\lambda) d\lambda}. \quad (3)$$

Die durch die beiden Filter i und k durchgelassenen Strahlungsintensitäten sollen nun mit Hilfe der Blenden auf Energiegleichheit eingestellt werden. Dann ist:

$$b_\mu \int_0^\infty I(\lambda) D_i(\lambda) d\lambda = b_\nu \int_0^\infty I(\lambda) D_k(\lambda) d\lambda$$

oder:

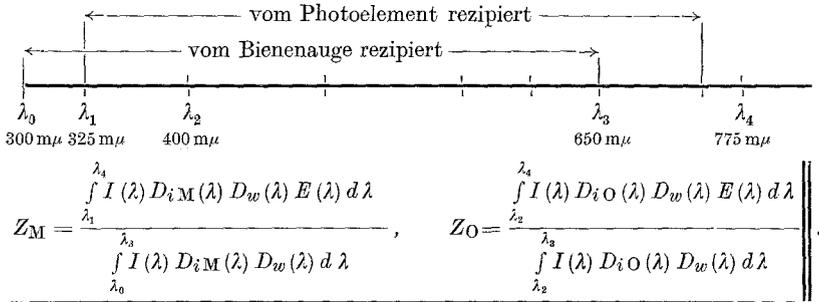
$$\frac{b_\mu}{b_\nu} = \frac{\int_0^\infty I(\lambda) D_k(\lambda) d\lambda}{\int_0^\infty I(\lambda) D_i(\lambda) d\lambda}. \quad (4)$$

Setzt man (4) in (3) ein, so erhält man das Verhältnis der Zeigerausschläge im Falle der Energiegleichheit, also:

$$Z_{i\mu} : Z_{k\nu} = \frac{\int_0^\infty I(\lambda) D_i(\lambda) E(\lambda) d\lambda}{\int_0^\infty I(\lambda) D_i(\lambda) d\lambda} : \frac{\int_0^\infty I(\lambda) D_k(\lambda) E(\lambda) d\lambda}{\int_0^\infty I(\lambda) D_k(\lambda) d\lambda}. \quad (5)$$

Der Ausdruck

$$Z_{i\mu} = \frac{\int_0^\infty I(\lambda) D_i(\lambda) E(\lambda) d\lambda}{\int_0^\infty D_i(\lambda) I(\lambda) d\lambda} \quad (6)$$



Die Integrale wurden graphisch gelöst.

Vorversuche zur Analyse des Farbeindruckes der Bienen

Grundsätzliches, Begriffe. Ein Farbreiz ist *physikalisch* gegeben durch die *spektrale Energieverteilung* und die *Gesamtenergiemenge* der das Auge treffenden Strahlen. Die Strahlen verursachen in den Sinneszellen, den Nerven und dem Zentrum eine Kausalkette *physiologischer* Prozesse (chemische bzw. elektrische), die sich beim Menschen *psychologisch* als *Farbempfindung* äußern. Eine Farbempfindung kann reizmetrisch beschrieben werden durch die drei Begriffe: *Farbton, Helligkeit und Sättigung* (Helmholtz-Koordinaten). Farbton und Helligkeit entsprechen der Wellenlänge und der Energie der Strahlung. Die Sättigung kann durch das Phänomen der physiologisch-psychologischen Entstehung der Weißempfindung bei Reizung mit energiegleicher Strahlung aller Wellenlängen, dem Anteil an „Weiß“-Strahlung zugeordnet werden. Die Farbtöne verschiedener, energiegleicher, monochromatischer Spektrallichter erscheinen uns aber nicht etwa gleich gesättigt und gleich hell, vielmehr sind Sättigung und Helligkeit von Wellenlängenbereich zu Wellenlängenbereich verschieden. Die spektrale Verteilung der Helligkeit und der Sättigung energiegleicher Wellenlängen ist charakteristisch für die besondere Art der Ausbildung eines Farbensinnes (Empfindlichkeit und Anzahl der Photorezeptoren).

Da anzunehmen ist, daß die Reizung eines farbentüchtigen Tieres mit energiegleicher Strahlung aller Wellenlängen eine, unserer Weißempfindung analoge, Neutral-, Unbuntwirkung hervorruft, muß weiter angenommen werden, daß sich ein Farbreiz auch für ein Tier als „Farbton“ bestimmter „Helligkeit“ und „Sättigung“ äußert.

Die empfindungsgemäße Analyse eines Farbeindruckes fällt schon beim Menschen schwer, besonders die Trennung von Helligkeit und Sättigung. Um vieles schwieriger gestaltet sich die Analyse bei Tieren, wo nur Reaktionen auf Farbreize beobachtet werden können, die bei einem echten Farbensinn von allen drei Größen bestimmt sein werden. Bei gut auf Farben dressierbaren Tieren, wie den Bienen, kann man die

Wirkung der bienensubjektiven Helligkeit der Farben zum Nachweis echter Farbtonunterscheidung noch relativ gut ausschalten (z. B. Graufahlfeldmethode, v. FRISCH 1914). Dagegen bereitet es große Schwierigkeiten, spontane Farbtonbevorzugungen und die Wirkung der bienensubjektiven Sättigung der Farblichter zur Bestimmung ihrer relativen bienensubjektiven Helligkeit auszuschalten.

Die widersprechenden Ergebnisse der bisherigen Versuche zum Thema „Spektralempfindlichkeit“ der Bienen erklären sich grundsätzlich zum Teil daraus, daß bei den beobachteten Reaktionen auf energiegeliche monochromatische Farbreize die komplexe dreifache Wirkung des Farbreizes erfaßt wurde: nämlich, je nach den Versuchsbedingungen in verschiedenem Ausmaß, die spontane Bevorzugung des Farbtones, die bienensubjektive Helligkeit und die bienensubjektive Sättigung.

Der Begriff „Spektralempfindlichkeit“ bezieht sich streng genommen nur auf die reine subjektive Helligkeitsverteilung energiegelicher Spektrallichter. Bei Tieren wird er mitunter auch für den Komplex „Empfindlichkeit für energiegeliche Spektrallichter“ gebraucht. Im folgenden wird die Gesamtgröße der Helligkeits- und Sättigungswirkung energiegelicher Spektralfarbe auf die Bienen als *relative Reizwirksamkeit* bezeichnet (Ausschaltung spontaner Farbtonbevorzugung). Soweit eine experimentelle Trennung möglich ist, wird weiter von *relativer bienensubjektiver Helligkeit* und *relativer bienensubjektiver Sättigung* gesprochen.

BERTHOLF (1928, 1931) hatte für seine Untersuchungen die positive Phototaxis dunkeladaptierter Bienen, denen ein Farblicht und ein weißes Vergleichslicht geboten wurden, benützt. Er sah in seiner zweigipfeligen Kurve mit hohem Maximum im UV den Ausdruck der verschiedenen bienensubjektiven Helligkeit energiegelicher Spektralfarblichter.

SANDER wies dann auf die Möglichkeit hin, daß bei phototaktischen Reaktionen auf Farblichter die *Helligkeitswirkung* durch die mehr oder weniger „anziehende“ *Farbtonwirkung* der Spektralfarblichter überlagert wird. Die einfachen Versuche: Bestimmung der phototaktischen Reaktionen auf Farblicht und variables Weißlicht liefern somit nicht die reine bienensubjektive Helligkeit der Spektralfarben. Leider gelang es jedoch SANDER in seinen Versuchen (phototaktische Reaktionen der Bienen auf je 2 Farblichter) nicht eindeutig, die Farbbevorzugungsreaktion von der Helligkeitsreaktion zu trennen. Seine Feststellung minimaler Empfindlichkeit der Bienen für UV-Licht steht jedenfalls in krassem Gegensatz zu BERTHOLFS Befund und ist aus der geringen Verschiedenheit der Methodik nicht erklärlich. SCHLEPER (1927, 1928), der optomotorisch die Reizwerte verschiedener Hering-Papiere für die Bienen bestimmte, konnte keine Angaben über das UV machen.

1. Relative bienensubjektive Helligkeit des Ultraviolett

Methodik. Ob den Bienen Ultraviolett heller als alle übrigen Farben erscheint oder nicht, ergibt sich am einfachsten aus dem Vergleich der bienensubjektiven Helligkeiten von Weißlicht mit UV und energiegleichem Weißlicht ohne UV. Die relative bienensubjektive Helligkeit der beiden Weißlichter kann aus jener kleinsten Menge Strahlungsenergie bestimmt werden, mit der eine Mattscheibe beleuchtet werden muß, damit die Bienen diese von einer unbeleuchteten Mattscheibe gerade zu unterscheiden vermögen: Die Untersuchung stellt also eine Bestimmung der Schwellenintensitäten für die Unterscheidung von Weißlicht mit UV und Weißlicht ohne UV gegenüber „Dunkelgrau“ dar, bei konstanter Helligkeit der Umgebung (Adaptationshelligkeit). Das „Dunkelgrau“ der unbeleuchteten Mattscheibe ist durch die konstante Umgebungshelligkeit festgelegt. Da die Mattscheibe kein UV absorbiert, wird sie auch den Bienen unbunt dunkel erscheinen. Das Weißlicht mit UV hat die Energieverteilung des Sonnenlichtes. Es wird den Bienen deshalb sicher unbunt hell erscheinen. Das Weißlicht ohne UV wird ihnen dagegen in einem ganz schwach gesättigten Farbton erscheinen (s. Kap. II, 1., 2.). Die Sättigungsdifferenz der beiden Weißlichter für die Bienen könnte das Ergebnis aber nur zugunsten des Weiß ohne UV beeinflussen, wie noch näher erläutert wird.

Die *experimentelle Durchführung* erfolgte so: Die Bienen wurden an dem Spektralapparat auf einer der Dressurmattscheiben zunächst auf Weißlicht mit UV, welches in der Einheitsenergie strahlte, gegen eine zweite, unbeleuchtete Mattscheibe dressiert. Nach 3 Std. Dressur folgten 5 Versuche in der auf S. 420 beschriebenen Art, die den Dressurerfolg bestätigten. Nun wurde die Intensität des Weißlichtes in Dressur- und Versuchsanordnung um die Hälfte erniedrigt, etwa 15 min weiterdressiert und erneut in 5 Versuchen das Unterscheidungsverhältnis bestimmt. Und so weiter. Sobald das Unterscheidungsverhältnis schlechter ausfiel als etwa 70:30% (Anflüge auf die beleuchtete und die unbeleuchtete Mattscheibe), wurde zur Gewährleistung des Dressurerfolges die Energie des Dressurlichtes ab jetzt konstant gelassen. Nur in den Versuchen wurde die Intensität weiter in geometrischen Stufen vermindert, und zwar so lange, bis sich die Bienen auf beide Mattscheiben etwa gleich häufig setzten; d. h. bis sie die schwach beleuchtete von der unbeleuchteten Mattscheibe nicht mehr unterscheiden konnten. Diese Versuchsreihe wurde nun in ganz derselben Weise auch mit energiegleichem Weißlicht ohne UV durchgeführt. Die Versuche je Energiestufe wurden für beide Weißlichter zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Tagen einige Male wiederholt.

Die Bienen werden auf Grund der Dressur stets die beleuchtete Mattscheibe so lange stärker befliegen, als sie noch einen Unterschied

zu der unbeleuchteten wahrnehmen können; unabhängig davon, ob das eine oder das andere Prüflicht „anziehender“ auf sie wirkt.

Ergebnis. Das Zahlenmaterial aus den insgesamt 210 Einzelversuchen vom 31. Mai bis 9. Juni 1955 ist in der folgenden Tabelle zusammengefaßt. Die beiden daraus gewonnenen Unterscheidungskurven zeigt Abb. 9.

Aus dem Verlauf der Kurven geht hervor, daß die Bienen das Weißlicht mit UV bei abnehmender Strahlungsdichte besser von Unbunt-

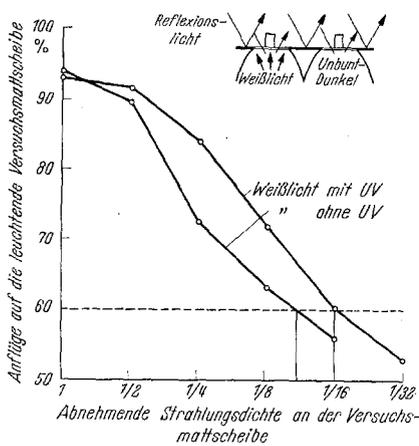


Abb. 9. Abhängigkeit des Unterscheidungsverhältnisses (Ordinate) von der Strahlungsdichte an der Versuchsmattscheibe (Abszisse) für Weißlicht mit UV und energiegleiches Weißlicht ohne UV. Als Kennzeichen der Schwellenintensität wurde das Unterscheidungsverhältnis 60:40% (Anflüge) gewählt. Die Einheitsenergie entspricht etwa 4 Lux

Dunkel unterscheiden als energiegleiches Weißlicht ohne UV. Der Unterschied der beiden Kurven im kritischen Bereich von $1/4$ — $1/16$ der Einheitsenergie ist mit $p < 0,001$ statistisch gesichert. Die Tatsache, daß Weiß ohne UV für die Bienen einen schwachen, ungesättigten Farbton besitzt, könnte nur bewirken, daß Weiß ohne UV leichter von Unbunt-Dunkel unterschieden wird als das unbunte Weiß mit UV (s. S. 436). Daß das Ergebnis gerade entgegen dieser Wirkung ausfiel, ist somit nur dadurch zu erklären, daß Weiß mit UV größere bienensubjektive Helligkeit besitzt als energiegleiches Weiß ohne UV.

Um zu einer quantitativen Aussage zu gelangen, muß noch ein Kennzeichen für die Schwellenintensität festgelegt werden, da der Übergang von der Unterscheidung zu völliger Verwechslung sich in den Versuchen kontinuierlich äußert. Die Einzelbiene wird zwar im Einzelfall einen Unterschied entweder wahrnehmen oder nicht wahrnehmen. Das Mittel der Anflüge vieler Individuen in vielen Versuchen muß jedoch mit abnehmender Strahlungsdichte eine kontinuierlich abnehmende Reihe von Unterscheidungsverhältnissen ergeben, bis zum idealen Verwechslungsverhältnis von 50:50% (Anflüge).

Unterschiede realer Unterscheidungsverhältnisse gegenüber dem idealen Verwechslungsverhältnis können nur dann mit einer tragbaren Anzahl von Anflügen als nicht zufallsbedingt statistisch gesichert werden, wenn sie mindestens 10% betragen. Aus diesem Grunde wurde als Kennzeichen des Überganges von Unterscheidung zu Verwechslung das Verhältnis 60:40% bzw. 1,5:1 (Anflüge) gewählt (Unterscheidungs-

Tabelle 1. *Bestimmung der Schwellenintensität für die Unterscheidung von Weißlicht mit UV und Weißlicht ohne UV gegen Unbunt-Dunkel*

Relative Strahlungsdichte der leuchtenden Versuchsmattscheibe	Prozent Anflüge auf die leuchtende Versuchs- mattscheibe Weißlicht		Anflüge insgesamt und (Zahl der Einzelversuche) Weißlicht	
	mit UV	ohne UV	mit UV	ohne UV
1	93,0	93,7	284 (15)	336 (20)
1/2	91,6	89,6	227 (15)	385 (25)
1/4	84,0	72,4	338 (20)	239 (15)
1/8	72,3	63,3	235 (15)	509 (30)
1/16	60,4	56,1	258 (15)	339 (25)
1/32	52,7		238 (15)	

schwelle). Die Lichtintensität, welche dieses Unterscheidungsverhältnis bedingt, stellt dann definitionsgemäß die gesuchte Schwellenintensität dar.

Unter Berücksichtigung des logarithmischen Abszissenmaßstabes ergibt sich somit aus den Schnittpunkten der beiden Kurven mit der gestrichelten Geraden der Unterscheidungsschwelle in Abb. 9 ein Verhältnis der Schwellenintensitäten für die Unterscheidung von Weißlicht mit UV und Weißlicht ohne UV gegen Unbunt-Dunkel von 1,0:1,5¹.

Je kleiner die zur Erzielung gleicher Wirkung nötige Energiemenge ist, desto größer muß die Wirksamkeit der betreffenden Strahlung auf die Bienen sein. Da auf Grund der Versuchsbedingungen nur die bienensubjektive Helligkeit der beiden Weißstrahlungen und nicht die verschiedene bienensubjektive Sättigung das Ergebnis so bestimmen konnte (s. S. 434), kann gesagt werden, daß den Bienen Weiß mit UV mindestens etwa 1,5mal so hell erscheint wie energiegeliches Weiß ohne UV.

Aus der Energieverteilung der Weißstrahlung im Bereich von 300—650 m μ kann nun leicht berechnet werden, um wieviel UV allein den Bienen heller erscheint als die übrigen Spektralfarben im Durchschnitt (von 400—650 m μ). Das Energieverhältnis UV (300—400 m μ) : Rest (400—650 m μ) in dem Weißlicht an der Versuchsmattscheibe ergab sich aus den in Abb. 8 gezeichneten Kurven zu 1:5. Aus dem Vergleich dieses Energieverhältnisses mit dem obigen folgt², daß den Bienen UV (300—400 m μ) rund viermal heller erscheint als die übrigen Farben im Durchschnitt. Diese Aussage gilt streng nur für die vorgelegene Adaptationshelligkeit. Der Nachweis der Gültigkeit des WEBER-FECHNERschen Gesetzes in einem mittleren Intensitätsbereich auch für die Bienen

¹ Aus Abb. 9 ergibt sich die Schwellenintensität für

$$\begin{aligned} \text{Weiß ohne UV: } I_0 &= 2^{-3,45} = 0,0923 \\ \text{Weiß mit UV: } I_m &= 2^{-4} = 0,0625 \quad I_m : I_0 = 1:1,47. \end{aligned}$$

² Bezeichnet man die durchschnittliche bienensubjektive Helligkeit energiegelicher Spektrallichter im Bereich 400—650 m μ je Energieeinheit mit 1, die im UV mit x , ergibt sich:

$$(5 + x) : 6 = 1,47 : 1 \\ x = 3,8.$$

(WOLF 1933) berechtigt jedoch zu der Annahme, daß das Verhältnis auch bei höheren Adaptationshelligkeiten weitgehend gleichbleiben wird. Bei niedrigeren Helligkeiten könnte ein eventuell auftretendes Purkinje-Phänomen das Verhältnis verschieben.

Betrachtet man in der Kurve BERTHOLFS statt der Maxima ebenfalls die mittlere „Empfindlichkeit“ im UV und dem übrigen Bereich, ergibt sich ein Verhältnis von rund 8:1. Da es jedoch unter ganz anderen Versuchsbedingungen gewonnen wurde, kann es aus den eingangs angedeuteten Gründen nicht unmittelbar verglichen werden.

2. Relative Reizwirksamkeit verschiedener Spektrallichter

Methodik. Die Bienen wurden unter den selben Bedingungen wie in der vorausgehenden Untersuchung an dem Spektralapparat dressiert, und zwar nacheinander auf verschiedene energiegleiche Spektralfarblichter gegen Unbunt-Dunkel. Bei der schrittweisen Intensitätsverminderung des jeweiligen Dressurfarblichtes werden auch hier die Bienen im Versuch die vom Farblicht durchstrahlte Mattscheibe so lange stärker befliegen, als sie einen Unterschied zu der unbunten, dunklen Verwechslungsmattscheibe feststellen können. Im Gegensatz zu den Versuchen mit Weißlicht wird die Güte der Unterscheidung für Farblicht gegen Unbunt-Dunkel wesentlich davon abhängen, wie ähnlich oder unähnlich die betreffende Farbe dem Unbunt ist, d. h., wie gesättigt sie ist. Selbstverständlich wird aber auch die subjektive Helligkeit der Farbe die Unterscheidung gegenüber der dunklen Verwechslungsmattscheibe beeinflussen. Unter den Versuchsbedingungen bei der gegebenen Raumbelligkeit werden also beide Komponenten, Helligkeit und Sättigung, erfaßt (= Reizwirksamkeit der verschiedenen Farblichter). Die Kenntnis der relativen Reizwirksamkeit verschiedener Spektralfarblichter für helladaptierte Bienen erleichtert den Nachweis echter Wellenlängenunterscheidung innerhalb der vier Bienen-Hauptspektralbereiche (s. S. 437). Die Bienen könnten zwei für sie farbtongleiche Spektralfarbreize auch infolge verschiedener Helligkeit und Sättigung, d. h. auf Grund verschiedener Reizwirksamkeit unterscheiden.

Um zu zeigen, wie das Zahlenmaterial gewonnen wurde, ist umstehend ein Originalprotokollblatt aus der Versuchsreihe über die Reizwirksamkeit von Blaugrün wiedergegeben. Aus ihm sind die Einzelunterscheidungsverhältnisse von je 5 Versuchen je Energiestufe und deren Mittel in Prozent ersichtlich. Weiter sind in Tabelle 2 die mittleren Unterscheidungsverhältnisse der zu verschiedenen Zeiten wiederholten Versuchsgruppen je Energiestufe zusammengestellt und gemittelt. In Tabelle 3 finden sich die Unterscheidungsverhältnisse in Prozent (Anflüge auf das jeweilige Dressurfarblicht) bei den einzelnen Energiestufen für

die verschiedenen Farben. Dazu ist noch die Gesamtzahl der Einzelversuche und Anflüge je Farbe und Energiestufe angegeben. Das Ergebnis aus den 635 Einzelversuchen mit zusammen 8787 Anflügen vom 19. Juli bis 11. August 1955 ist in Abb. 10 graphisch dargestellt.

Protokollblatt vom 26. Juli 1955.

Versuchsreihe Reizwirksamkeit Blaugrün 490 m μ .

Dressur auf Blaugrün 490 m μ in der Einheitsenergie gegen das Dunkelgrau der Verwechslungsmattscheibe ab 7³⁰ Uhr mit 6 Bienen.

10³⁰ Uhr, sonnig, leicht bewölkt, Helligkeit in der Versuchsecke ohne Blende 45 Lux, mit Blende 25 Lux; Temperatur außen 16⁰, in der Versuchsecke 20⁰.

Anflüge	Verhältnis, Prozent auf Blaugrün	Zeit
Dr., V. in Einheitsenergie 170 Skt.		
.....	12:1	10 ³⁵
.....	11:1	10 ⁴⁰
.....	17:2	10 ⁴⁵
.....	13:1	10 ⁵⁵
.....	12:1	11 ⁰⁰
	65:6	91,5%
Dr., V. $\frac{1}{2}$ Einheitsenergie 85 Skt.		
.....	11:2	11 ¹⁵
.....	9:1	11 ²⁰
.....	8:3	11 ²⁵
.....	10:3	11 ³⁵
.....	13:1	11 ⁴⁵
	51:10	83,6%
Dr., V. $\frac{1}{4}$ Einheitsenergie 42 Skt.		
.....	6:3	12 ³⁵
.....	8:2	12 ⁴⁰
.....	10:2	12 ⁵⁰
.....	8:4	12 ⁵⁵
.....	7:3	13 ⁰⁰
	39:14	73,6%
Dr., $\frac{1}{4}$, V. $\frac{1}{8}$ Einheitsenergie 21 Skt.		
.....	7:6	13 ²⁰
.....	7:5	13 ²⁵
.....	8:6	13 ³⁰
.....	10:4	13 ³⁵
.....	6:7	13 ⁴⁰
	38:28	57,6%

(Anschließend folgten Versuche mit wieder zunehmender Intensität.)

Anflüge: · = richtig, — = falsch.
Anflüge während jeweils 1 Min. Versuch.

Tabelle 2. Bestimmung der Schwellenintensität von Blaugrün 490 m μ für die Unterscheidung gegen Unbunt-Dunkel

Datum 1955	Zeit	Relative Strahl-dichte der Versuchsmatt-scheibe	Anflüge in 5 Ver-suchen Blaugrün: Dunkelgrau	Prozent Anflüge auf Blaugrün (Anflüge insgesamt)
26. 7.	10 ³⁵ —11 ⁰⁰	1	65:6	
26. 7.	15 ⁴⁵ —16 ¹⁵	1	48:6	90,7%
2. 8.	13 ⁴⁰ —14 ⁰⁰	1	79:7	
10. 8.	13 ²⁰ —13 ⁴⁰	1	51:6	(268)
26. 7.	11 ¹⁵ —11 ⁴⁵	1/2	51:10	
26. 7.	15 ⁰⁵ —15 ³⁰	1/2	50:9	83,1%
27. 7.	10 ⁰⁰ —10 ²⁵	1/2	49:15	
10. 8.	13 ⁵⁵ —14 ¹⁵	1/2	52:7	(243)
26. 7.	12 ³⁵ —13 ⁰⁰	1/4	39:14	
26. 7.	14 ⁰⁰ —14 ⁴⁵	1/4	43:19	69,7%
27. 7.	10 ³⁵ —10 ⁵⁵	1/4	49:26	
27. 7.	13 ¹⁵ —13 ³⁵	1/4	44:23	
10. 8.	14 ³⁰ —14 ⁵⁵	1/4	46:14	(317)
26. 7.	13 ²⁰ —13 ⁴⁰	1/8	38:28	
27. 7.	11 ²⁰ —11 ⁴⁰	1/8	34:27	58,9%
27. 7.	12 ⁴⁰ —13 ⁰⁰	1/8	37:26	
27. 7.	14 ²⁰ —14 ⁴⁰	1/8	37:24	
10. 8.	15 ¹⁵ —16 ⁰⁰	1/8	39:24	(314)
27. 7.	11 ⁵⁰ —12 ¹⁰	1/16	36:30	
27. 7.	13 ⁴⁵ —14 ⁰⁵	1/16	34:28	54,8%
27. 7.	15 ⁰⁰ —15 ²⁰	1/16	32:30	
10. 8.	16 ¹⁵ —16 ⁴⁰	1/16	39:28	(257)

Tabelle 3. Bestimmung der Schwellenintensitäten von verschiedenen Spektralfarblichtern (Zusammenfassung)

Relative Strahl-dichte der Versuchs-matt-scheibe	Prozent Anflüge auf die leuchtende Versuchsmattscheibe, dazu Anflüge insgesamt und (Anzahl der Einzelversuche)					
	Ultravio-lett 360 m μ Hwbr. 25 m μ	Violett 440 m μ Hwbr. 12 m μ	Blaugrün 490 m μ Hwbr. 9 m μ	Grün 530 m μ Hwbr. 12 m μ	Gelb 588 m μ Hwbr. 11 m μ	Orange 616 m μ Hwbr. 10 m μ
1	96,3% 295 (15)	95,8% 287 (20)	90,7% 268 (20)	94,4% 285 (20)	92,8% 223 (15)	85,5% 228 (20)
1/2	94,4% 268 (15)	92,2% 295 (20)	83,1% 243 (20)	93,2% 190 (15)	89,9% 197 (15)	78,9% 199 (15)
1/4	94,0% 252 (15)	86,7% 256 (20)	69,7% 317 (25)	84,5% 213 (15)	79,4% 189 (15)	61,2% 294 (20)
1/8	90,5% 232 (15)	76,4% 287 (20)	58,9% 314 (25)	73,0% 259 (20)	68,9% 248 (20)	53,8% 275 (20)
1/16	82,1% 218 (15)	65,6% 314 (20)	54,8% 257 (20)	60,5% 337 (25)	56,9% 320 (25)	Verwechs-lung
1/32	71,6% 208 (15)	56,4% 208 (15)	Verwechs-lung	55,2% 212 (15)	53,9% 206 (15)	Verwechs-lung
1/64	62,7% 204 (15)	Verwechs-lung	↓	Verwechs-lung	Verwechs-lung	↓
1/128	57,7% 189 (15)	↓	↓	↓	↓	↓

Ergebnis. Aus der Lage der Kurven ist ersichtlich, daß die Unterscheidung von Farblicht gegen Unbunt-Dunkel bei z. B. $\frac{1}{8}$ relativer Strahlungsdichte von 53,2% (= Verwechslung) bei Orange über Blaugrün, Gelb, Grün, Violett bis 90,6% (= gute Unterscheidung) bei Ultraviolett zunimmt. Daß sich die Kurven bei größerer Strahlungsdichte einander nähern und sich sogar etwas überschneiden, ist nicht verwunderlich, da bei genügend hoher Strahlungsdichte schließlich für alle Farben optimale Unterscheidung gegenüber dunklem Grau erreicht

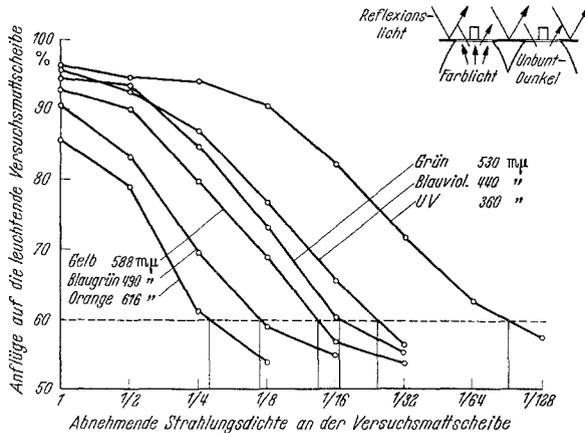


Abb. 10. Abhängigkeit des Unterscheidungsverhältnisses (Ordinate) von der Strahlungsdichte an der leuchtenden Versuchsmattscheibe (Abszisse) für verschiedene energiegleiche Spektralfarblichter. Als Kennzeichen der Schwellenintensität wurde das Unterscheidungsverhältnis 60:40% (Anflüge) gewählt. Die Einheitsenergie entspricht etwa 4 Lux

wird. Betrachtet man die Kurven in ihrer horizontalen Verschiebung, so sieht man, daß die Bienen Orange bei relativ hoher, UV dagegen bei wesentlich geringerer Strahlungsdichte nicht mehr bzw. gerade noch von Unbunt-Dunkel unterscheiden können. Die Unterschiede der einzelnen Kurven sind im Bereich von $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{32}$ der Einheitsenergie mit $p < 0,00027$ gesichert, bis auf die Unterschiede der Kurven Gelb:Grün und Violett:Grün. (Nach KOLLER 1943, Tafel III, S. 29.)

Je niedriger die Strahlungsdichte ist, bei der ein Farblicht gerade noch unterschieden wird, desto größer muß seine Reizwirksamkeit für die Bienen sein. Um zu einer quantitativen Aussage zu gelangen, wurden wie vorher die Schwellenintensitäten für die Unterscheidung der einzelnen Farblichter gegen Unbunt-Dunkel bestimmt¹. Die reziproken

¹ In Abb. 10 ergeben sich die Schwellenintensitäten aus den Schnittpunkten der Kurven mit der Geraden der Unterscheidungsschwelle unter Berücksichtigung des logarithmischen Abszissenmaßstabes wie folgt:

$$\begin{aligned} I_{\text{Orange}} &= 2^{-2,15} = 0,227 & I_{\text{Grün}} &= 2^{-4,05} = 0,061 \\ I_{\text{Blaugrün}} &= 2^{-2,9} = 0,135 & I_{\text{Violett}} &= 2^{-4,6} = 0,042 \\ I_{\text{Gelb}} &= 2^{-3,75} = 0,075 & I_{\text{UV}} &= 2^{-6,5} = 0,011. \end{aligned}$$

Verhältniszahlen der Schwellenintensitäten stellen die Verhältniszahlen der Reizwirksamkeit der verschiedenen Spektralfarben dar¹. Bezieht man die Größe der Reizwirksamkeit auf die von Grün = 1, ergibt sich als *relative Reizwirksamkeit* für: UV 5,6, Blauviolett 1,5, Grün 1,0, Gelb 0,8, Blaugrün 0,5 und Orange 0,3².

An der Größe dieser Verhältniszahlen sind bienensubjektive Helligkeit und Sättigung beteiligt. Es ist nun möglich, die Versuchsbedingungen so abzuändern, daß die Wirkung der Helligkeit in den Versuchen ausgeschaltet wird und nur die reine Sättigung der Farblichter für die Bienen erfaßt wird.

Unter Sättigung einer Farbe versteht man den Grad ihrer „Verhüllung mit Weiß“ (Anteil an Spektralreiz in der Mischung aus Unbunt und Spektralreiz, HELMHOLTZsche Definition). Die Spektralfarblichter sind die reinsten Farblichter, die die Natur zu bieten hat. Sie vermitteln den gesättigten Eindruck der verschiedenen Farbtöne. Wie eingangs bereits erwähnt, ist aber die Sättigung energiegleicher, monochromatischer Spektrallichter nicht gleich, sondern mit dem Farbton verschieden³. Die subjektive Sättigung der Spektralfarblichter kann aus der Energiemenge Farblicht erschlossen werden, die einem Weißlicht einen gerade merkbaren Farbton verleiht. Die spektrale Sättigungsverteilung für die Bienen soll nun kurz geprüft werden.

3. Relative bienensubjektive Sättigung einiger Spektrallichter

Methodik. Auf Farblicht dressierten Bienen werden im Versuch zwei unbunte Lichter (Weiß mit UV = „Bienenweiß“) geboten, wobei dem einen von beiden stufenweise das Dressurfarblicht zugemischt wird. Der Prozentsatz an Farblicht, der zu Weißlicht gemischt werden muß, bis die Bienen den Ton ihrer Dressurfarbe in diesem „Weiß“ gerade erkennen, wird von der „färbenden Kraft“, d. h. von der bienensubjektiven Sättigung dieser Farbe abhängen.

Die Versuche wurden wie folgt durchgeführt: Bei der gleichen Raumhelligkeit wie in den vorausgegangenen Untersuchungen wurden die Bienen am Spektralmischapparat nunmehr auf Farblicht in der Einheitsenergie gegen Weißlicht in doppelter Energie dressiert. Nach etwa 3 Std Andressur erfolgten 5 Kontrollversuche, die den Dressurerfolg bestätigten; die Bienen setzten sich fast ausnahmslos auf das Farblicht.

¹ Reizwirksamkeit = Reaktion auf Farblicht/Strahlungsdichte $Rw(\lambda) = R/I$. Da Reaktion 1 = Reaktion 2 = dem Schwellenunterscheidungsverhältnis ist, steht die Reizwirksamkeit verschiedener Farblichter im umgekehrten Verhältnis ihrer Strahlungsdichte an der Unterscheidungsschwelle. $Rw_1:Rw_2 = I_2:I_1$.

² Wellenlänge und Halbwertsbreite der geprüften Farblichter sind Tabelle 3 bzw. Abb. 8 zu entnehmen.

³ Spektrales Rot und Blauviolett erscheinen uns z. B. sehr gesättigt, spektrales Gelb und Blaugrün dagegen weniger gesättigt.

Fünf weitere Kontrollversuche prüften dann das Verhalten der auf das Farblicht dressierten Bienen gegenüber zwei Weißlichtern, die im Energieverhältnis 1:2 strahlten, also im gleichen Verhältnis wie vorher Farblicht zu Weißlicht: die Anflüge erfolgten nur zögernd und in geringer Zahl, aber jedenfalls ohne Bevorzugung des helleren oder des dunkleren Lichtes. Die auf das Farblicht dressierten Bienen sind somit nicht auf einen Helligkeitsunterschied dressiert worden, sondern ausschließlich auf den Farbton.

In den eigentlichen Versuchen wurde nun dem in der Einheitsenergie leuchtenden Weißlicht stufenweise das Dressurfarblicht zugemischt, so

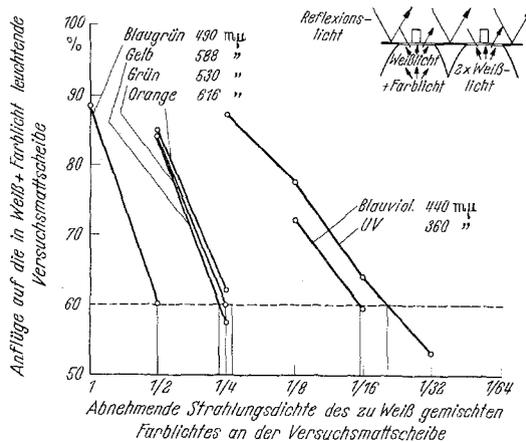


Abb. 11. Abhängigkeit der Unterscheidung zweier unbunter Lichter im Energieverhältnis 1:2 von der Strahlungsdichte des zu dem weniger hellen Licht gemischten Dressurfarblichtes. Als Kennzeichen der Schwellenintensität wurde das Unterscheidungsverhältnis 60:40% (Anflüge) gewählt. Die Einheitsenergie entspricht etwa 4 Lux

lange bis die Bienen die beiden Weißlichter unterschieden, d. h. bis sie den Ton ihrer Dressurfarbe in dem weniger hellen Weißlicht erkannten. Die verschiedene bienensubjektive Helligkeit kann sich unter den Versuchsbedingungen nicht auf die Unterscheidung auswirken, da das Verwechslungsweißlicht infolge der doppelten Energie stets heller ist. Wenn die Bienen das weniger helle Weißlicht nach Zumischen einer geringen Menge Farblicht auf einmal stärker befliegen als das hellere Verwechslungsweiß — obwohl sie vorher trotz des Helligkeitsunterschiedes beide gleich stark befliegen —, so kann dies nur durch das Auftreten des Dressurfarbtones, unabhängig von seiner bienensubjektiven Helligkeit, bedingt sein.

Der Unterschied der Versuchsbedingungen zu denen in der vorausgegangenen Untersuchung ist nur quantitativer Art, das Ergebnis fällt jedoch qualitativ verschieden aus. Denn: hätte man die Bienen in der vorigen Untersuchung auf Farbe gegen völlige Dunkelheit dressiert

(was experimentell aber nicht durchzuführen ist, da die Bienen im Dunkeln nicht fliegen), so wäre die reine bienensubjektive Helligkeit der verschiedenen Farben erfaßt worden (Spektralempfindlichkeit). Tatsächlich wurde aber gegen dunkles Grau dressiert, wodurch auch die Sättigung in das Ergebnis einging. In der letzteren Untersuchung wird nun gegen helles Weiß dressiert, wodurch nur noch die Sättigung der Farbe allein das Ergebnis bestimmen kann.

Ergebnis. Da nur die Schwellenintensitäten der verschiedenen Farblichter für die Unterscheidung von Weißlicht + Farblicht gegen Weißlicht von ausschlaggebender Bedeutung sind, wurden die Versuche auf den kritischen Bereich um das Unterscheidungsschwellenverhältnis beschränkt. Das Ergebnis der 94 Einzelversuche vom 15.—21. Oktober 1955 ist in Abb. 11 graphisch dargestellt.

Beim Vergleich mit den entsprechenden Kurven in Abb. 14 fällt auf, daß die Kurven für die Farben des Gelbbereiches nunmehr fast zusammenfallen und die Kurve des Blaugrün (statt der des Orange) als erste mit abnehmender Strahlungsdichte unter die Schwelle tritt. Außerdem erscheint die Violettkurve der UV-Kurve genähert. Das bedeutet: *Blaugrün ist die ungesättigste Farbe; Violett und besonders UV sind die gesättigsten. Die Farben des Gelbbereiches besitzen mäßige, etwa gleich starke Sättigung.* Die quantitative Auswertung analog der bei Abb. 10 ergab folgende Verhältniszahlen, bezogen auf die Sättigung bei Grün = 1: UV 5,0, Blauviolett 3,8, Orange 1,1, Grün 1,0, Gelb 0,9, Blaugrün 0,5¹.

Es wurde auch für Weißlicht ohne UV die relative bienensubjektive Sättigung in derselben Weise bestimmt. Sie erwies sich mit 0,2 als sehr gering.

Zusammenfassung

Diagramm 1 (Abb. 12) zeigt die Verteilung der relativen Reizwirksamkeit der untersuchten Farben. An ihrer Größe sind bienensubjektive Helligkeit und Sättigung beteiligt. Diagramm 2 stellt die relative bienensubjektive Sättigung der betreffenden Farben allein dar. Diagramm 3 zeigt das Verhältnis der mittleren bienensubjektiven Helligkeit im UV zu der im sichtbaren Bereich. Die bienensubjektive Helligkeit der einzelnen Spektralfarben konnte direkt nicht ermittelt werden. Will man annehmen, daß die beiden Faktoren Helligkeit und Sättigung als Faktoren im mathematischen Sinne die Reizwirksamkeit bestimmen, also $R = H \times S$, ergäbe sich die reine Helligkeitsverteilung durch einfache Division: $H = R/S$ (in Analogie zur Definition des Farbmomentes als Produkt aus Helligkeit und Sättigung beim Menschen). Die durch Division der relativen Reizwirksamkeit durch die relative Sättigung

¹ Wellenlänge und Halbwertsbreite der geprüften Farblichter s. Tabelle 3 und Abb. 8.

erhaltene Verteilung weist zwei Maxima auf, eines im UV, ein weiteres im Grün. Das Minimum dazwischen liegt im Blauviolett. Qualitativ stimmt diese Verteilung mit der von BERTHOLF angegebenen überein. Die relative Höhe des Maximums im UV ist aber nicht so groß wie von BERTHOLF angegeben.

Jedenfalls kann auf Grund von über 900 Dressurversuchen mit Sicherheit behauptet werden, daß dem UV eine besondere Bedeutung

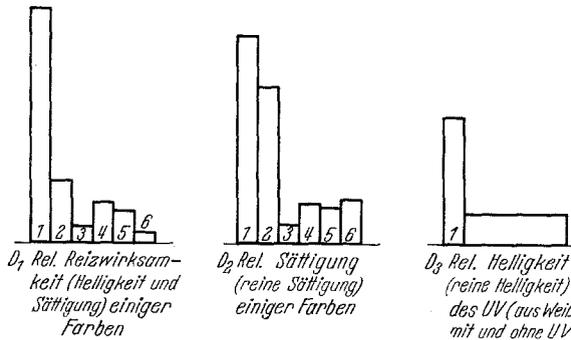


Abb. 12. Zusammenstellung der Vorversuchsergebnisse in Form von Säulendiagrammen. 1 UV 360 m μ ; 2 Blauviolett 440 m μ ; 3 Blaugrün 490 m μ ; 4 Grün 530 m μ ; 5 Gelb 588 m μ ; 6 Orange 616 m μ

beim Farbensehen der Bienen zukommt. Es ist sowohl die hellste als auch die gesättigste Farbe im Bienenspektrum. Die spektrale Verteilung der bienensubjektiven Sättigung weist ein hohes Maximum im UV auf, sinkt über Blauviolett zum Minimum im Blaugrün ab und erreicht im Gelbbereich ein zweites niedrigeres Maximum.

Hauptversuche zur Analyse des Farbsystems der Bienen

I. Art und Zahl der unterscheidbaren Farbqualitäten

Seit den grundlegenden Versuchen von v. FRISCH (1914) und KÜHN (1927) über den Farbensinn der Bienen ist erwiesen, daß die Bienen vier Spektralbereiche gut unterscheiden (Gelb-, Blaugrün-, Blau- und UV-Bereich). Obwohl bereits KÜHN u. FRÄNKEL (1928) und BERTHOLF (1931) ein Unterscheidungsvermögen für feinere Wellenlängenabstufungen im Gelb- und Blaubereich festgestellt hatten, blieben diese Ergebnisse unbeachtet; wohl deshalb, weil Einwände gegen die Methode gemacht werden konnten: Bei den Versuchen KÜHN u. FRÄNKELS war die Helligkeitwirkung der Spektralfarben nicht ausgeschaltet und BERTHOLF verwendete Filter mit so breiten Durchlässigkeitsbereichen, daß immer auch Licht der benachbarten Bienenhauptfarbe durchgelassen wurde. Außerdem ergaben die Versuche LOTMARS³ (1933) mit Pigmentfarben, daß bei ihrer Versuchsanordnung die Farben innerhalb der

Hauptbereiche nur auf Grund der Helligkeit unterschieden wurden. Allerdings war die Versuchsanordnung dabei so beschaffen, daß ein schwacher Farbunterschied nicht zur Geltung kommen konnte (siehe Anm. 1, S. 453).

1. Unterscheidung innerhalb des Gelbbereiches (650—500 m μ)

Folgende vier Farblichter aus Interferenzfiltern wurden den Bienen zur Prüfung des Unterscheidungsvermögens im Gelbbereich gleichzeitig am Spektralapparat geboten: Orange 616 m μ , Gelb 588 m μ , Grün 530 m μ und zum Vergleich Blaugrün 490 m μ . Die Farben strahlten im umgekehrten Energieverhältnis ihrer in den Vorversuchen ermittelten Reizwirksamkeit, und zwar bezogen auf Grün in doppelter Einheitsenergie; also Orange 7,4-, Gelb 2,5-, Grün 2,0-, Blaugrün 4,4mal die Einheitsenergie. Es darf somit angenommen werden, daß die vier Farblichter für die Bienen gleiche Reizwirksamkeit besaßen. Je 3—6 Bienen wurden nun an verschiedenen Tagen auf die einzelnen Farben sorgfältig dressiert. Nach jeweils 4 Std wurde mit den Versuchen begonnen. Um den Einwand auszuschalten, es könnte doch eine Dressur auf einen geringen Helligkeitsunterschied erfolgt sein, wurde in den Versuchen die Energie des Dressurfarblichtes stufenweise bis $\frac{1}{8}$ der Ausgangsenergie erniedrigt. Wenn die Bienen die Dressurfarbe auch dann noch stärker anfliegen, obwohl sie dunkler ist als die Vergleichsfarben, so beweist das, daß sie den Farbton des Dressurlichtes von den anderen unterscheiden können; denn von zwei farbtongleichen Lichtern verschiedener Helligkeit wird unter den Versuchsbedingungen stets das hellere stärker befliegen. Wie aus den Vorversuchen hervorging, ist die Sättigung der Farben des Gelbbereiches annähernd gleich. Um den Einwand auszuschalten, eine Unterscheidung könnte vielleicht auch auf Grund minimaler Sättigungsdifferenzen erfolgen, wurden sämtliche Reziprokdressuren durchgeführt. Da von zwei gleichfarbigen energiegelichen Lichtern verschiedener Weißverhüllung stets das gesättigtere bevorzugt wird, müßte ein Sättigungseffekt bei den Reziprokdressuren zum Vorschein kommen.

Das Ergebnis der 100 Versuche vom 28. August bis 2. September 1955 ist in Abb. 13 übersichtlich in Form von Säulendiagrammen dargestellt.

Vergleicht man die prozentualen Anflüge auf die vier Farblichter nach Dressur auf Orange (1), Gelb (2), Grün (3) und Blaugrün (4) (erste senkrechte Reihe), so ist aus dem stets stärkeren Beflug der Dressurfarbe im Versuch klar ersichtlich, daß die Bienen sehr wohl in der Lage sind, die einzelnen Farblichter zu unterscheiden. Allerdings ist die Güte der Unterscheidung verschieden. Nach Dressur auf Orange, Gelb oder Grün fliegen die Bienen im Versuch immer auch die beiden anderen an, auf Blaugrün setzt sich jedoch kaum eine. Umgekehrt erfolgen die Anflüge

nach Dressur auf Blaugrün im Versuch fast ausnahmslos auf die Dressurfarbe allein.

Daß die Bienen Blaugrün wesentlich leichter von Orange, Gelb und Grün unterscheiden, als diese Farben untereinander, zeigt sich auch in der Dressurzeit, die zur Erzielung eines Dressurerfolges nötig ist: Nach 1 Std Dressur auf z. B. Gelb wird dieses bereits optimal von Blaugrün unterschieden. Dagegen beginnt die Unterscheidung des Dressurgelb von Orange und Grün erst nach sorgfältiger 3—4 stündiger Dressur. Die Tatsache, daß die Reziprokdressuren fast genau gleich gut gelungen sind, beweist, daß kein Farblicht infolge größerer Helligkeit oder Sättigung bevorzugt war, d. h., daß sie wirklich gleich reizwirksam waren. Die Unterscheidung erfolgte somit ausschließlich auf Grund des verschiedenen Farbtones. Diese Aussage wird weiter dadurch gestützt, daß die Bienen das jeweilige Dressurfarblicht auch dann noch stärker befliegen, wenn es um die Hälfte oder ein Viertel dunkler geboten wurde als die übrigen (zweite und dritte senkrechte Reihe). Bei ein Achtel der Ausgangshelligkeit ist nur noch der Dressurerfolg gegenüber Blaugrün bemerkbar. Die verdunkelte Dressurfarbe, z. B. Grün, wird mit der spektral nächsten (Gelb) nunmehr bereits etwa gleich häufig angefliegen. Nach Dressur auf Blaugrün wird dieses auch bei ein Achtel der Ausgangshelligkeit noch viel stärker befliegen als die helleren übrigen Farben (vierte senkrechte Reihe).

Aus den Versuchen folgt: Die Bienen können Orange, Gelb und Grün dem Farbton nach unterscheiden, allerdings schlechter als jede dieser Farben

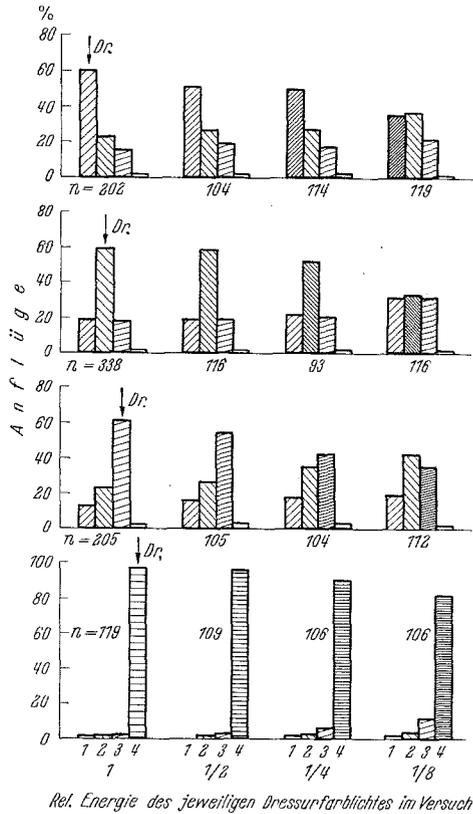


Abb. 13. Farbunterscheidung im Gelbbereich. Verteilung der Anflüge in Prozent auf die vier Farblichter nach Dressur auf Orange (1), Gelb (2), Grün (3) und Blaugrün (4) (Ordinate) bei abnehmender Strahlungsichte des Dressurfarblichtes im Versuch, in Stufen der Ausgangsenergie (Abszisse). Die stärkere Schraffur soll die abnehmende Helligkeit des Dressurfarblichtes im Versuch veranschaulichen. n Anzahl der Anflüge

von *Blaugrün*. Die ersteren drei Farben erscheinen den Bienen dem Farbton nach ähnlich (aber nicht etwa gleich), während sich von Grün 530 $m\mu$ bis *Blaugrün* 490 $m\mu$ der Farbton so beträchtlich ändert, daß ihnen *Blaugrün* völlig unähnlich den ersteren Farben erscheint¹.

*Die Existenz des von v. FRISCH und KÜHN gefundenen „Gelbbereiches“ konnte somit bestätigt werden. Er stellt den langwelligen Spektralbereich der Bienen dar, innerhalb dessen sich der Farbton weniger ändert, als an seiner kurzwelligen Grenze bei 530—500 $m\mu$, wo er sich rasch nach *Blaugrün* 490 $m\mu$ wandelt.*

2. Unterscheidung innerhalb des *Blaubereiches* (480—410 $m\mu$)

Im *Blaubereich* wurde das Unterscheidungsvermögen der Bienen für die Farben *Blau* 474 $m\mu$ und *Blauviolett* 440 $m\mu$ geprüft, wobei zum Vergleich auch *Blaugrün* 490 $m\mu$ und UV 375 $m\mu$ geboten wurden. Die Versuche erfolgten in derselben Weise und unter den gleichen Bedingungen wie die vorausgegangenen. Die möglichen Einwände und deren Ausschaltung wurden bereits im vorigen Abschnitt behandelt. Es kann somit sofort das *Ergebnis* der 55 Versuche vom 5.—7. September 1955 besprochen werden:

Aus den in Abb. 14 dargestellten prozentualen Unterscheidungsverhältnissen nach Dressur auf *Blau* (5) und *Violett* (6) geht hervor, daß die *Bienen Blau und Violett gut voneinander dem Farbton nach unterscheiden können. Allerdings zeigt sich auch hier, daß die Unterscheidung der beiden Farben voneinander schlechter ist als gegen die angrenzenden Farben *Blaugrün* und UV.*

Der Begriff „Blaubereich“ für das Spektralgebiet von etwa 480—410 $m\mu$ behält somit seine Berechtigung, wenn man darunter einen Spektralbereich versteht, innerhalb dessen sich der Farbton weniger ändert als an seinen Grenzen.

Im *Gelbbereich* betrug der spektrale Abstand der geprüften Farblichter etwa 40 $m\mu$; im *Blaubereich* waren sie nur etwa 30 $m\mu$ voneinander entfernt. Trotzdem wurden die einzelnen Farben hier sogar etwas besser unterschieden als im ersteren Bereich. Das bedeutet, daß die Unterschiedsempfindlichkeit der Bienen für Farbtöne im *Blaubereich* relativ größer ist als im fast doppelt so ausgedehnten *Gelbbereich*.

¹ Daß v. FRISCH 1914 die Dressur auf die Farben des *Gelbbereiches* gegeneinander nicht glückte, ist wohl auf die Massendressurmethode zurückzuführen ohne genaue Neulingskontrolle. Denn mit wenigen gezeichneten Bienen gelingt die Dressur auf die Farbpapiere leicht. Daß die Bienen bei LOTMAR die Farbpapiere nach Auflegen von Graugläsern bestimmter Schwärzung verwechselten, ist nicht verwunderlich. LOTMAR hatte nämlich außerdem noch UV-absorbierende GG13-Gläser auf die Papiere gelegt. Diese Gläser sind aber für die Bienen farbig, wie noch gezeigt wird. Der nicht sehr starke Farbtonunterschied der Farben des *Gelbbereiches* mußte dadurch überdeckt und verwischt werden.

Das Maximum der Unterschiedsempfindlichkeit liegt im Blaugrünbereich (etwa 510—480 $m\mu$). Denn es ändert sich der Farbton in dem schmalen Intervall von 40 $m\mu$ (Grün 530 $m\mu$ bis Blaugrün 490 $m\mu$) bedeutend mehr als in dem langen Intervall 90 $m\mu$ von Orange bis Grün. Noch stärker ändert sich der Farbton im Bereich von Blaugrün 490 $m\mu$ bis Blau 474 $m\mu$, denn hier genügt bereits das Wellenlängenintervall von 16 $m\mu$ zur völligen Unterscheidung der beiden Farblichter. Im ganzen anschließenden Blaubereich wandelt sich der Farbton über 80 $m\mu$ des Spektrums hin nicht stärker als in den vorausliegenden 16 $m\mu$. Der Blaugrünbereich zeichnet sich demnach gegenüber dem Gelb- und Blaubereich gerade dadurch aus, daß sich in ihm der Farbton für die Bienen sehr rasch ändert (= Maximum der Unterschiedsempfindlichkeit für Farbtöne). Ein zweites Maximum tritt zwischen dem Blau- und UV-Bereich auf (s. S. 470)¹.

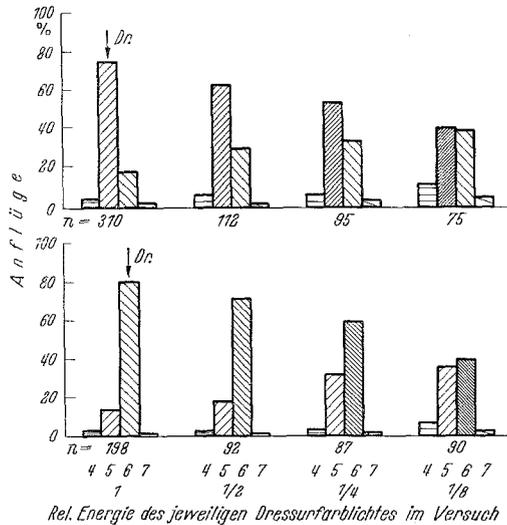


Abb. 14. Farbunterscheidung im Blaubereich. Verteilung der Anflüge in Prozent auf die vier Farblichter Blaugrün 4, Blau 5, Violett 6 und UV 7 nach Dressur auf Blau (5) und Violett (6) (Ordinate) bei abnehmender Strahlungsdichte des Dressurfarblichtes im Versuch, in Stufen der jeweiligen Ausgangsenergie (Abszisse). Die stärkere Schraffur soll die abnehmende Helligkeit des Dressurfarblichtes im Versuch kennzeichnen. n Anzahl der Anflüge

3. Unterscheidung innerhalb des UV-Bereiches (400—300 $m\mu$)

In Ermangelung geeigneter Filter für das kurzwellige UV konnte lediglich die Unterscheidung zwischen UV 375 $m\mu$ und UV 360 $m\mu$ geprüft werden. Zum Vergleich wurde auch Blauviolett 440 $m\mu$ geboten. Der etwa doppelt so breite Durchlässigkeitsbereich des zweiten UV-Filteres könnte eine kleinere Sättigung dieses UV-Lichtes bedingen und eine Farbtonunterscheidung eventuell nur vortäuschen. Aus den diesbezüglichen Vorversuchen ergab sich jedoch keine wesentliche Differenz der

¹ Auch im Spektrum des Menschen gibt es zwei schmale Bereiche maximaler Unterschiedsempfindlichkeit für Farbtöne: Im Gelb um 580 $m\mu$ genügt eine Wellenlängenänderung um 1 $m\mu$, um einen eben merklichen Farbunterschied hervorbringen; im Blaugrün bei 490 $m\mu$ genügen sogar schon 0,5 $m\mu$. Im Rot, Grün und Violett liegt die Unterschiedsschwelle höher bei etwa 3,5 $m\mu$. (Nach KOHLRAUSCH, in Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie Bd. XII/2, S. 1558.)

biensubjektiven Sättigung zwischen beiden Lichtern. Die verschiedene Reizwirksamkeit wurde wieder dadurch ausgeglichen, daß die Lichter in umgekehrt entsprechender Strahlungsdichte geboten wurden. Das Ergebnis der 45 Versuche vom 11.—14. Oktober 1955 ist in Abb. 15 dargestellt.

Obwohl die beiden geprüften Wellenlängen im UV nur um $15\text{ m}\mu$ verschieden sind, wurden sie von den Bienen gut unterschieden. Da die Reziprokdressuren etwa gleich gut gelangen und das Dressurlicht auch bei ein Viertel der Ausgangsintensität im Versuch jeweils noch stärker befliegen wurde als das hellere Verwechslungs-UV-Licht, handelt es sich um reine Farbtonunterscheidung.

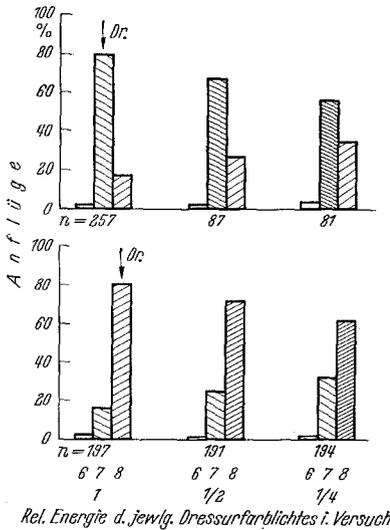


Abb. 15. Farbunterscheidung im UV-Bereich. Prozentuale Anflüge auf Violett 6 (zum Vergleich), auf UV $375\text{ m}\mu$ 7 und UV $360\text{ m}\mu$ 8 nach Dressur auf UV (7) und UV (8) (Ordinate) bei abnehmender Strahlungsdichte des Dressurfärblichtes im Versuch, in Stufen der jeweiligen Ausgangsenergie (Abszisse). Die dichtere Schraffur soll die abnehmende Helligkeit des Dressurfärblichtes im Versuch darstellen.

n Anzahl der Anflüge

Die Versuche beweisen somit, daß auch der UV-Bereich qualitativ differenziert ist und zumindest in der langwelligen Hälfte sogar stärker als der Blaubereich.

Aus den Versuchen über die Wellenlängenunterscheidung ergab sich bis jetzt, daß das Spektrum der Bienen in drei breitere Hauptbereiche (Gelb-, Blau-, UV-Bereich) geteilt ist, innerhalb derer sich der Farbton weniger ändert als in den zwei schmalen dazwischenliegenden Bereichen Blaugrün und Grenzbereich Violett-UV.

Aus den Vorversuchen war hervorgegangen, daß die ersteren drei Bereiche der Bienen relativ gesättigt erscheinen, während bei Blaugrün ein Minimum der Sättigung vorliegt¹.

Diese Ergebnisse stimmen nun in auffallender Weise grundsätzlich mit den Verhältnissen beim Menschen überein: Drei Bereiche größerer Sättigung mit geringerer Farbunterschiedsempfindlichkeit (Rot, Grün, Blau) sind durch zwei Bereiche geringer Sättigung und größerer Unterschiedsempfindlichkeit (Gelb und Blaugrün) verbunden.

Die prinzipielle Gleichheit dieser Eigenheiten des Farbensinnes legt den Schluß auf funktionelle Gleichheit der Farbsysteme nahe, der

¹ Mangels geeigneter Filter konnte die Sättigung des Grenzbereiches Violett-UV noch nicht untersucht werden.

zunächst die Arbeitshypothese liefern möge, daß auch das Farbensehen der Bienen mindestens trichromatisch ist.

Eine erste Möglichkeit der Prüfung dieser Hypothese bietet sich in der Untersuchung der Frage, ob durch Mischung der Enden des Bienenspektrums (Gelb + UV) eine neue, im Spektrum nicht enthaltene Farbe entsteht. Der Nachweis dieser unserem Purpur (Rot + Violett) entsprechenden Mischfarbe bei den Bienen würde die Möglichkeit eines dichromatischen Farbsystems ausschließen, da bei Mischung von Anfang und Ende des Spektrums bei nur zwei Rezeptoren die Farbtöne der dazwischenliegenden Wellenlängen entstehen müssen.

4. Nachweis einer neuen, im Spektrum nicht enthaltenen Farbqualität, des Bienen-Purpurbereiches (Gelb + UV)

Die Bienen werden am Spektralmischapparat auf ein Gelb + UV-Mischlicht bestimmter prozentualer Zusammensetzung dressiert. In den Versuchen werden dann gleichzeitig das Dressurmischlicht (Gelb + UV) neben Gelb, UV, und abwechselnd Blaugrün und Blau geboten. Alle vier bzw. fünf Farblichter sind auf Energiegleichheit eingestellt (doppelte Einheitsenergie ~ 8 Lux), so daß sie im Versuch den Bienen verschieden reizwirksam erscheinen. Befliegen die Bienen im Versuch das Dressurmischlicht trotzdem weit stärker als die übrigen mehr oder minder reizwirksamen Farblichter, so hieße das bereits, daß das Gelb + UV-Mischlicht eine von den übrigen unterscheidbare Farbqualität darstellt; denn eine Absolutdressur gelingt bei den Bienen nur gut auf einen Farbton, jedoch praktisch nicht auf eine bestimmte Helligkeit oder Sättigung. Ist die Gelb + UV-Mischfarbe dagegen einem der Spektrallichter farbtongleich oder -ähnlich, so werden die Bienen im Versuch neben dem Dressurlicht auch dieses Spektrallicht befiegen, trotz eventuell verschiedener Helligkeit und Sättigung. Die Simultanversuche wurden nun nicht nur für eine Gelb + UV-Mischfarbe durchgeführt, vielmehr wurden die Bienen nacheinander auf 10 verschiedene Gelb + UV-Mischungsverhältnisse dressiert und bei jedem Verhältnis 5 Versuche abgenommen.

Das *Ergebnis* der 50 Versuche vom 8. und 9. September 1955 ist in Abb. 16 wiedergegeben. Die Kurven sind wie folgt zu lesen:

Nach Absolutdressur auf das Mischungsverhältnis z. B. 10% UV + 90% Gelb (Abszisse), erfolgten im Simultanversuch 91,5% der Anflüge auf das Dressurmischlicht (1), 4,5% auf Gelb (2), 2,5% auf UV (3) und zusammen nur 1,5% auf Blaugrün (4) und Blau (5) (Ordinate). Nach Dressur auf z. B. 90% UV + 10% Gelb wurde das Dressurlicht dagegen völlig mit UV verwechselt (50,5% : 49,5%). Nur 1% setzte sich auf Gelb, während auf Blaugrün und Blau überhaupt keine Anflüge erfolgten. Vergleicht man auf diese Weise die prozentualen Anflüge auf die fünf

Lichter nach Absolutdressur auf die verschiedenen Gelb + UV-Mischungsverhältnisse, so ergibt sich:

Blaugrün und Blau werden nach Dressur auf Gelb + UV-Mischlichter überhaupt nicht oder nur minimal (zusammen 2%) befliegen. Die Gelb + UV-Mischlichter besitzen somit nicht die geringste Ähnlichkeit mit den zwischen Gelb und UV im Spektrum gelegenen Farbqualitäten Blaugrün und Blau. Bestimmte Gelb + UV-Mischlichter werden weiter

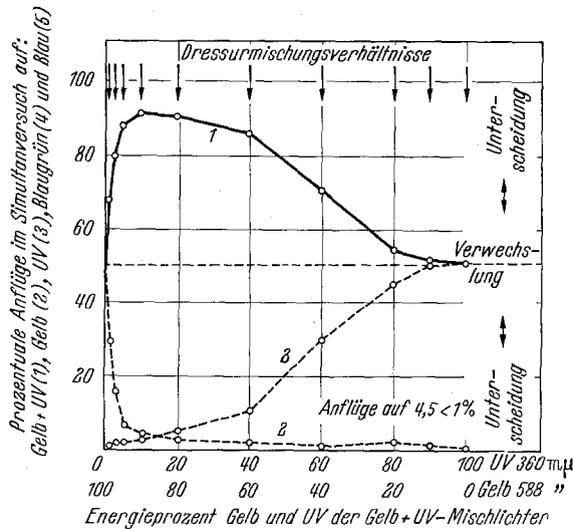


Abb. 16. Unterscheidung energiegleicher Gelb $588\text{ m}\mu$ + UV $360\text{ m}\mu$ -Mischlichter verschiedener prozentualer Zusammensetzung von den Hauptspektralbereichen der Bienen nach Dressur auf die mit *Dr* bezeichneten Mischverhältnisse. Abszisse: Energieprozent Gelb und UV der Gelb + UV-Dressurmischlichter. Ordinate: Prozentuale Anflüge im Simultanversuch auf das Dressurmischlicht Gelb + UV (1), auf Gelb (2), auf UV (3), Blaugrün (4) und Blau (5)

auch von Gelb und UV gut unterschieden. Allerdings zeigt sich dabei ein bemerkenswerter quantitativer Unterschied: Bereits geringe Energiemengen UV (2%) zu (98%) Gelb gemischt, genügen, daß dieses Gelb + UV-Mischlicht von reinem Gelb gut unterschieden wird. Andererseits müssen aber zu UV etwa 50% Gelb gemischt werden, damit die Bienen dieses Mischlicht von reinem UV gleich gut unterscheiden wie das vorige Mischlicht von reinem Gelb. Hierin äußert sich erneut die in den Vorversuchen bereits festgestellte große Sättigung des UV.

Aus dem Ergebnis folgt: Der Bereich der Gelb + UV-Mischfarben von 2–50% UV (zu dem entsprechenden Energieprozent Gelb gemischt) wird von den Spektralbereichen Gelb, Blaugrün, Blau und UV gut unterschieden. Er stellt somit eine neue Bienenfarbqualität dar. In Analogie zu unserem Purpur kann dieser Bereich als „Bienen-Purpurbereich“ bezeichnet werden. Über ihn schließt sich auch bei den Bienen das

Spektralband zum Farbkreis. Ob der Bereich des Bienenpurpurs noch qualitativ differenziert ist, soll in den folgenden Versuchen geprüft werden.

5. Unterscheidung innerhalb des Bienen-Purpurbereiches

Die Bienen wurden zunächst auf reines Gelb dressiert, und zwar nacheinander gegen verschiedene Gelb + UV-Mischverhältnisse, wobei

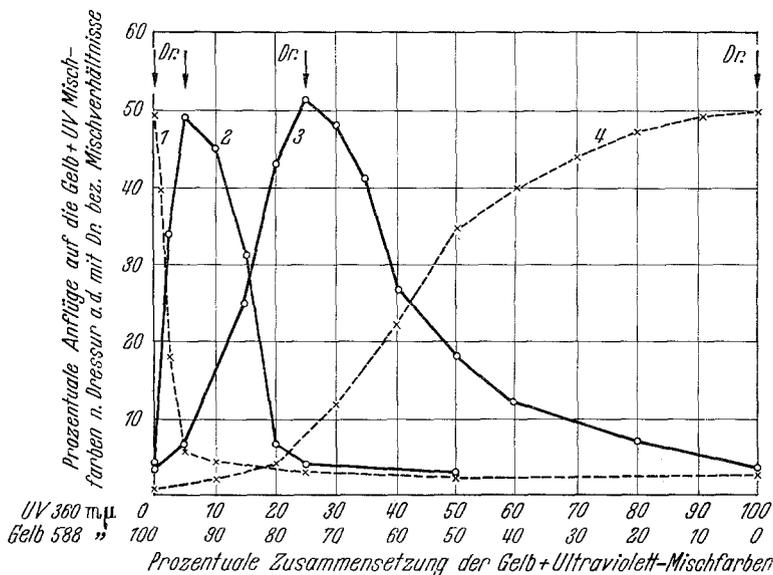


Abb. 17. Unterscheidung von Gelb 588 mμ + UV 360 mμ-Mischlichtern. Verteilung der prozentualen Anflüge auf die nacheinander gebotenen Gelb + UV-Mischlichter nach Dressur auf 100% Gelb (1), 95% Gelb + 5% UV (2), 75% Gelb + 25% UV (3) und 100% UV (4). Die Einzelpunkte stellen die Mittelwerte der Anflüge auf das Vergleichsmischlicht in Prozent der Gesamtanflüge aus jeweils 5 Versuchen dar. Strahlungsdichte der Farblichter: doppelte Einheitsenergie ~ 8 Lux

für jedes Mischlicht in 5 Versuchen die Unterscheidung gegenüber Gelb bestimmt wurde. In derselben Weise folgten dann die Versuche nach Dressur auf reines UV gegen die verschiedenen Gelb + UV-Mischlichter. Dadurch ließ sich der Bereich jener Gelb + UV-Mischlichter, die sowohl von Gelb als auch von UV gut unterschieden werden, nochmals genau begrenzen. Nur innerhalb dieses Bereiches ist ja die Prüfung auf gegenseitige Unterscheidung sinnvoll.

Das Ergebnis der 95 Versuche vom 16., 17. und 19. September 1955 zeigt Kurve 1 und 4 in Abb. 17. Man sieht aus dem Verlauf der beiden gestrichelten Kurven, daß die auf Gelb dressierten Bienen dieses sehr scharf von allen Gelb + UV-Mischlichtern unterscheiden, während die auf UV dressierten nur den Bereich der weniger als etwa 30% UV enthaltenden Mischlichter gut von UV unterscheiden. Wählt man als

Kennzeichen guter Unterscheidung den Prozentsatz: weniger als 10% falsche Anflüge, so bleiben als gut von Gelb und UV unterscheidbare Mischfarben nur jene im Bereich von 5—25% UV (zu 95—75% Gelb gemischt).

Demzufolge wurde nunmehr auf das erste von Gelb gut unterscheidbare Mischungsverhältnis auf 95% Gelb + 5% UV dressiert, und zwar

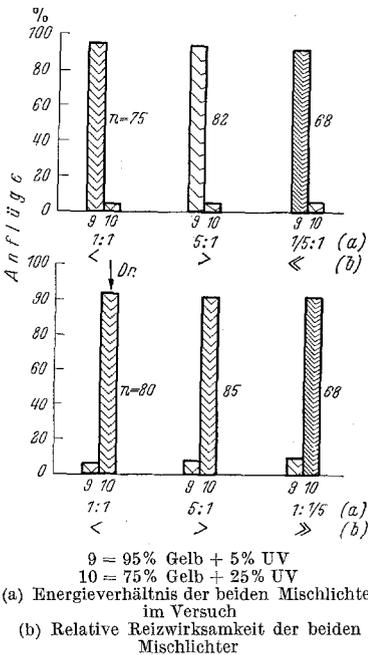


Abb. 18. Unterscheidung der beiden Gelb + UV-Mischlichter 9 und 10 bei verschiedenem Verhältnis der Strahlungsdichten, nach Dressur auf (9) und (10). Die Dichte der Schraffur soll das Energieverhältnis der Lichter veranschaulichen. < bzw. > gibt an, welches der beiden Lichter jeweils das reizwirksamere ist

gegen reines Gelb, gegen Gelb + 2,5% UV, Gelb + 5% UV, + 10% UV, + 15% UV usw., wobei jeweils 5 Versuche je Mischungsstufe abgenommen wurden. (Kurve 2 in Abb. 17, 40 Versuche vom 9. September 1955): Das Dressurmischlicht wird von reinem Gelb wieder sehr gut unterschieden (4% falsche Anflüge). Mit steigendem UV-Gehalt der Gegendressurmischlichter nimmt die Unterscheidung zunächst ab. Bei gleichem Gelb + UV-Mischungsverhältnis in beiden Lichtern werden diese selbstverständlich verwechselt (Maximum der Kurve). Mit weiter ansteigendem UV-Gehalt des Vergleichsmischlichtes nimmt die Unterscheidung rasch wieder zu. Das Mischungsverhältnis 25% UV + 75% Gelb wird vom Dressurlicht bereits wieder mit 96% richtigen Anflügen sehr gut unterschieden.

Man könnte nun freilich einwenden, der steigende UV-Gehalt der Mischfarben bedinge zunehmende bienensubjektive Helligkeiten, nach

denen die Bienen die Mischfarben unterscheiden würden. Bereits auf Grund der dargelegten Versuche ist diese Möglichkeit jedoch unwahrscheinlich: Die Gelb + UV-Mischverhältnisse, nach Durchschreiten des Verwechslungsmaximums, erscheinen den Bienen infolge des größeren UV-Gehaltes zweifellos heller. Wenn sie sich trotzdem leicht auf das dunklere Mischlicht dressieren lassen, so ist dies nur möglich, wenn es sich auch dem Farbton nach unterscheidet, denn eine Dressur auf das dunklere zweier gleichfarbiger Lichter gelingt kaum. Der exakte Beweis dafür, daß es sich tatsächlich um reine Farbtonunterscheidung handelt, wird noch erbracht werden. Zunächst wurden die Bienen noch auf das

Mischungsverhältnis 25% UV + 75% Gelb dressiert, das sie sowohl von ersterem (5% UV + 95% Gelb) als auch von reinem UV gut unterschieden hatten. Die Versuche bestätigten die gute Unterscheidbarkeit dieses Mischlichtes. (Kurve 3 in Abb. 17, 60 Versuche vom 10., 12. und 18. September 1955.)

Daß es sich bei der sehr guten Unterscheidung der Gelb + UV-Mischlichter um echte Farbtonunterscheidung handelt, wird durch folgende in Abb. 18 dargestellte Versuche bewiesen (35 Versuche vom 9., 10. und 18. September 1955): Bei Dressur auf das Mischungsverhältnis 95% Gelb + 5% UV gegen das energiegleiche Verhältnis 75% Gelb + 25% UV ist infolge der relativ größeren Reizwirksamkeit des UV die Gegendressurfarbzweifellos etwas heller und gesättigter (9). Der Einwand, der Dressurerfolg beruhe auf diesem Unterschied, fällt durch den Nachweis des fast ungeminderten Dressurerfolges

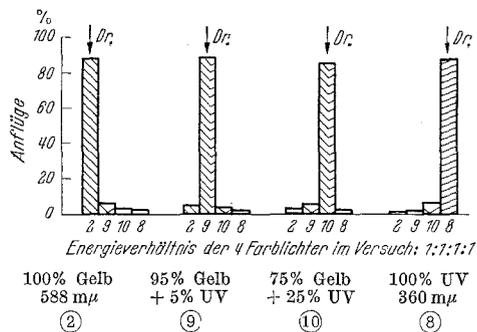


Abb. 19. Unterscheidung der in doppelter Einheitsenergie leuchtenden Farblichter: 100% Gelb (2), 95% Gelb + 5% UV (9), 75% Gelb + 25% UV (10) und 100% UV (8) in sämtlichen Reziprokversuchen. *n* Anzahl der Anflüge

bei Veränderung der Strahlungsdichte des Dressurmischlichtes im Versuch um den Faktor 10. Bei der Reziprokdressur auf 75% Gelb + 25% UV ist nunmehr das Dressurlicht wohl das reizwirksamere. Daß dieser Unterschied für den Dressurerfolg jedoch bedeutungslos ist, geht aus der gleich guten Unterscheidung sowohl bei Erhöhung der Strahlungsdichte des Gegendressurlichtes als auch bei Erniedrigung der des Dressurlichtes um das Fünffache hervor. Diese Versuche beweisen eindeutig, daß die Bienen die beiden Gelb + UV-Mischfarben ausschließlich dem Farbton nach unterscheiden.

Um die Güte der Unterscheidung anschaulich mit der innerhalb der Hauptpektralbereiche vergleichen zu können, wurden aus den Versuchen zu Abb. 17 die prozentualen Anflüge auf Gelb, die beiden Gelb + UV-Mischfarben und UV, nach Dressur auf jedes der vier Farblichter, in Form von Säulendiagrammen dargestellt (Abb. 19). Man ersieht daraus, daß die Unterscheidung innerhalb des Bienen-Pupurbereiches besser ist als innerhalb des Gelb- und Blaubereiches: Je zwei Farben des Gelbbereiches werden nämlich nur zu etwa 70—75% (30% falsche Anflüge) voneinander unterschieden. Legt man diesen Prozentsatz als Kennzeichen mäßiger Unterscheidung auch im Bienen-Pupurbereich zugrunde (statt < 10% falsche Anflüge), so ergeben sich fünf unter-

scheidbare Mischungsverhältnisse. (Maxima und obere Schnittpunkte der Kurven in Abb. 17.) *Der Bereich des Bienenpurpurs enthält somit fast doppelt so viele gleich gut unterscheidbare Farbtöne wie der Gelbbereich.*

Zusammenfassung

Der Farbensinn der Bienen ist wesentlich leistungsfähiger, d. h., die Zahl der unterscheidbaren Farbtöne ist größer als bisher angenommen:

Auch innerhalb der KÜHNSCHEN Hauptspektralbereiche, deren Existenz bestätigt wurde, sind die Bienen zu echter Wellenlängenunterscheidung befähigt. Der Farbton ändert sich dabei innerhalb der zwei schmalen Spektralbereiche des Blaugrün und des Grenzbereiches Violett-UV relativ wesentlich mehr als innerhalb der drei breiten Spektralstrecken des Gelb-, Blau- und UV-Bereiches. Über eine Reihe gut unterscheidbarer Gelb + UV-, Purpur-töne (den Bienen-Purpurbereich) schließt sich das Bienenspektrum zum Farbkreis. Dieses Ergebnis stützt die Vermutung, daß auch das Farbsystem der Bienen mindestens trichromatisch ist.

II. Das Weißproblem und die Komplementärfarben

Es darf als die theoretische Voraussetzung jedes auf das unveränderte Tageslicht eingestellten Farbensinnes angenommen werden, daß die Gesamtheit der von einem Lebewesen als Licht wahrgenommenen Strahlen in der Energieverteilung des Sonnenspektrums den Eindruck „neutral“, „unbunt“, „weiß“ hervorruft. Wir empfinden weiß, wenn Lichtstrahlen von 400—800 $m\mu$ Wellenlänge unser Auge treffen. Den Bienen wird dagegen ein sonnenenergiegleiches Strahlengemisch von 300—650 $m\mu$ „unbunt weiß“ erscheinen¹. Aus der Verschiebung der Empfindlichkeitsbereiche von Mensch und Biene ergibt sich nun folgende Besonderheit: Die Bienen sind in der Lage, zwei uns gleich weiß erscheinende Flächen gut zu unterscheiden, wenn die eine UV reflektiert, die andere aber nicht.

Dies konnte erstmalig LUTZ (1933) in Dressurversuchen am Flugloch mit stachellosen Bienen (*Trigona cressoni*) nachweisen. Der Befund wurde dann durch Versuche am Futterplatz von HERTZ (1937) und ENGLÄNDER (1941) bestätigt. HERTZ erhielt dabei das Ergebnis, daß sich die Bienen zwar auf Weiß ohne UV ebensogut wie auf Farben dressieren lassen, jedoch überhaupt nicht auf Weiß mit UV (s. S. 415). Sie sieht darin eine Bestätigung der theoretisch zu fordernenden Annahme, daß Weiß mit UV den Bienen tatsächlich neutral, Weiß ohne UV dagegen farbig erscheint.

¹ Daß die Bienen dieses „Bienenweiß“ von sämtlichen Farbqualitäten, d. h. von allen schmälere Wellenlängenbereichen gut unterscheiden, ist durch Versuche von v. FRISCH (1914), KÜHN (1924) und HERTZ (1937) bestätigt.

Da in meinen Vorversuchen (s. S. 427) im Gegensatz zu HERTZ und ENGLÄNDER die Dressur am Spektralapparat auf Weiß mit UV jedoch leicht gelang, ist es angebracht, zunächst die Frage nach der Dressurfähigkeit von Weiß mit UV (Bienenweiß) und die Unterscheidung von Weiß ohne UV durch Versuche mit weißen Pigmentpapieren und den beiden Weißlichtern am Spektralapparat zu prüfen. Man könnte nämlich einwenden, das fragliche UV-haltige Weißlicht aus den Spektralapparat sei eben nicht rein bienenweiß. Gerade für die Komplementärfarbenversuche ist aber die Klärung dieser Frage von großer Bedeutung.

*1. Dressurfähigkeit und Unterscheidung von Weiß mit UV
und Weiß ohne UV*

Als bienenweißes Pigmentpapier verwendete ich das etwa 90% UV reflektierende Hering-Weißpapier, mit Zinkweiß bestrichener dünner Karton diente als Weiß ohne UV. Aus dem Ergebnis der Reziprokovversuche auf beide Weißpapiere nach gleich langer Andressur muß die Dressurfähigkeit und Unterscheidbarkeit der beiden Weißpapiere klar zum Ausdruck kommen.

Die *Anordnung* war wie folgt: Auf einer elektrisch betriebenen Drehscheibe ruht eine schwarze Kartonscheibe mit vier kreisförmigen Öffnungen von 7 cm Durchmesser in symmetrischer Anordnung. Unter je zwei liegen die beiden Weißpapiere, alle bedeckt von Wg 7-Gläsern. Auf den Gläsern befinden sich die kleinen Quarzfuttergefäße. Die beiden Paare stellen die Dressur- und die Versuchsanordnung dar. Die Versuche erfolgten im grellen Sonnenlicht in der bekannten Folge.

Aus den je 10 Versuchen vom 24. und 25. Juni 1955 ergaben sich nach jeweils dreistündiger Andressur mit 8 Bienen folgende mittleren Unterscheidungsverhältnisse:

Nach Dressur auf Weiß mit UV: 89,3%:10,0% ($n = 206$)

Nach Dressur auf Weiß ohne UV: 99,0%:1,0% ($n = 211$).

Das Ergebnis zeigt, daß sich die Bienen unter den genannten Versuchsbedingungen auf ein rein bienenweißes Pigmentpapier dressieren lassen. Das um etwa 10% bessere Unterscheidungsverhältnis nach der Reziprokdressur auf Weiß ohne UV offenbart dabei, daß die Dressurfähigkeit des Bienenweiß tatsächlich etwas schlechter ist¹.

¹ Daß die Dressur bei HERTZ und ENGLÄNDER völlig mißlang, erklärt sich neben der Anwendung der Massendressurmethode aus der etwas anderen Anordnung: Die weiße Scheibe lag auf schwarzem Untergrund unter einer großen UV-durchlässigen Glasplatte, auf der die Bienen mit Zuckerwassertropfen über der Scheibe dressiert wurden. Aus dem weißen Reflexionslicht der Glasplatte sticht ein farbiger Fleck mehr hervor als ein weißer. Außerdem waren die Bienen infolge der ungünstigen optischen Dressurmöglichkeit zweifellos stark auf die Eigenschaften der verdunsteten Zuckertropfen (Wasserdampf, Duft) dressiert, so daß sie sich, als diese Merkmale im Versuch fehlten, regellos über die Glasplatte verteilten.

Zum Vergleich wurden die Versuche auch am Spektralapparat mit Weißlicht mit UV und Weißlicht ohne UV (aus den Filtergläsern Wg7 und GG13 von SCHOTT) durchgeführt. Die beiden Lichter strahlten in doppelter Einheitsenergie.

Nach jeweils dreistündiger Andressur mit 5 Bienen ergaben sich aus je 20 Versuchen vom 10. und 25. Mai 1955 folgende mittleren Unterscheidungsverhältnisse:

Nach Dressur auf Weiß mit UV: 88,3%:11,7% ($n = 274$)

Nach Dressur auf Weiß ohne UV: 95,3%: 4,7% ($n = 245$).

Das Ergebnis bestätigt, daß zwischen den Pigmentpapierversuchen und den Versuchen am Spektralmischapparat mit den Weißlichtern kein prinzipieller Unterschied besteht: Bienenweiß kann in beiden Fällen in horizontaler Anordnung Dressurfarbe werden, allerdings weniger gut als Weiß ohne UV.

Es soll nun geprüft werden, wieviel Prozent UV zu Weiß ohne UV gemischt werden müssen, damit es mit dem Lampenweißlicht verwechselt wird. Auf diese Weise kann mit den Bienenaugen nachgeprüft werden, ob das Lampenweißlicht an der Dressurfläche tatsächlich soviel UV enthält, wie auf Grund der Energieverteilung der Lampe unter Berücksichtigung der Absorption der Zwischenmedien berechnet wurde. Nach der Berechnung enthält das Weißlicht an der Dressurfläche ebensoviel UV wie das Sonnenlicht: Die Verwechslung müßte dann bei etwa 20% Energieprozent UV (zu 80% Weißlicht ohne UV von 400—650 $m\mu$ gemischt) eintreten.

Die Bienen wurden am Spektralapparat 4 Std auf Weißlicht mit UV dressiert gegen Weißlicht ohne UV in doppelter Einheitsenergie. In den Versuchen wurde dann dem Weißlicht ohne UV stufenweise UV (aus Filterglas UG2) beigemischt bis zur Verwechslung und erneuten Unterscheidung gegenüber dem Dressurweißlicht. Das Ergebnis der 40 Versuche vom 25. August 1955 zeigt Abb. 20.

Wie aus dem Kurvenverlauf ersichtlich ist, verwechseln die Bienen das Wg7-Lampenweißlicht mit dem durch GG13 UV-freien Weißlicht, wenn letzterem 15 Energieprozent UV zugemischt werden¹. Unter Berücksichtigung der in der Anmerkung angeführten Punkte bestätigt dieses *Ergebnis, daß das Lampenweißlicht an der Dressurfläche tatsächlich*

¹ Daß dieser Wert nicht völlig mit dem berechneten übereinstimmt, beruht darauf, daß die Durchlässigkeit des GG13-Filters bei der Grenze 400 $m\mu$, auf die sich die Berechnung bezieht, nicht senkrecht auf null absinkt, vielmehr noch etwas in das langwellige UV hineingreift (s. Di GG13 in Abb. 8). Außerdem entspricht die Energieverteilung des zugemischten UV-Bereiches nicht der im UV-Bereich des Weißlichtes (s. Di UV in Abb. 8). Das zugemischte UV enthält maximal die Wellenlänge 360 $m\mu$, bei der auch die Empfindlichkeit der Bienen am größten ist. Beide Punkte bedingen, daß eine etwas kleinere Energiemenge UV zugemischt werden muß als berechnet.

ebensoviel UV enthält wie das Sonnenlicht. Das Lampenweißlicht wird den Bienen also wie das Sonnenlicht unbunt, „bienenweiß“ erscheinen.

Weiß ohne UV muß den Bienen dagegen farbig erscheinen, weil zum „Bienenweiß“ UV dazu gehört. Fehlt in dem Spektralfarbenmisch, das beim Menschen den Eindruck unbunt hervorruft, ein Endbereich, z. B. Rot, so sehen wir das Restgemisch in der Komplementärfarbe, z. B. in Blaugrün. Unterstellt man eine prinzipiell gleiche Funktionsweise des Farbensehens bei den Bienen, so müßten sie ein Weiß ohne UV in der Komplementärfarbe des UV sehen. Als mögliche Komplementärfarben der Bienen bezeichnete KÜHN bereits 1924 die Paare Gelb-Blau und Blaugrün-UV. Daraus folgt die Arbeitshypothese, daß Weiß ohne UV den Bienen blaugrün erscheint.

In den Versuchen von HERTZ (1939) zur Prüfung dieser Hypothese unterschieden die auf Weiß ohne UV dressierten Bienen dieses zunächst von allen Farben der Ostwaldserie, auch von Blaugrün. Die Messung der UV-Reflexion der Papiere ergab aber, daß besonders bei dem Ostwald-Blaugrün Nr. 20 neben dem uns sichtbaren Maximum der Reflexion im Blaugrün ein zweites im UV vorliegt. Nach Auflegen eines UV-absorbierenden Glases auf dieses Blaugrünpapier besuchten es die auf Weiß ohne UV dressierten Bienen nun tatsächlich „etwa gleich häufig“ wie weißes Holzpapier Weiß ohne UV.

Dieser Versuch, zu dem leider kein Zahlenmaterial angegeben ist, spricht für die Berechtigung der Annahme, daß Weiß ohne UV den Bienen blaugrün erscheint. Da die Sicherung dieser Annahme von großer Bedeutung für die Kenntnis des Farbsystems der Bienen ist, wiederholte ich die HERTZschen Versuche mit Ostwald-Blaugrün Nr. 20 und mit Blaugrünlicht (490 m μ) am Spektralapparat.

2. Wirkt Weiß ohne UV tatsächlich wie Blaugrün auf die Bienen?

In derselben Anordnung wie bei den ersteren Pigmentpapierversuchen (s. S. 449), wurden die Bienen zunächst auf Ostwald-Blaugrün Nr. 20 unter Wg 7 Glas (Blaugrün mit UV) gegen Zinkweiß unter Wg 7-Glas (Weiß ohne UV) dressiert.

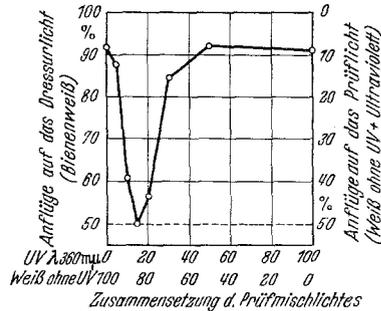


Abb. 20. Bestimmung des UV-Gehaltes des Lampenweißlichtes durch die Bienen, zur Prüfung des berechneten Wertes. Nach Dressur auf das Lampenweißlicht (Weiß mit UV) gegen ein UV-freies Weißlicht (Weiß ohne UV) wird letzterem in den Versuchen stufenweise UV beigemischt. Abszisse: Zusammensetzung des UV-variablen Weißlichtes in Energieprozent Weiß ohne UV + UV. Ordinate: Prozentuale Anflüge auf das Dressurweißlicht (links) und das Prüfmischlicht. Die Kurvenpunkte stellen das mittlere Unterscheidungsverhältnis aus je 5 Versuchen dar

In 10 Versuchen mit 6 Bienen am 27. Juni 1955 unterschieden sie nach 3 Std Andressur:

Blaugrün mit UV: Weiß ohne UV = 100%:0% (173 Anflüge).

Nun wurde das Blaugrünpapier mit dem UV absorbierenden GG 13-Glas bedeckt und 6 Bienen auf dieses UV-freie Blaugrün 3 Std dressiert. In 10 Versuchen am 29. Juni 1955 unterschieden sie:

Blaugrün ohne UV: Weiß ohne UV = 76%:24% (159 Anflüge).

Nach der Reziprokdressur auf Weiß ohne UV setzten sie sich nach 3 Std Andressur am 30. Juni 1955 im Verhältnis:

Blaugrün ohne UV: Weiß ohne UV = 22%:78% (164 Anflüge).

Aus den Versuchen geht hervor, daß das verwendete Blaugrünpapier nach Ausschaltung seiner UV-Reflexion für die Bienen tatsächlich dem Weiß ohne UV etwas ähnlich wurde. Eine Verwechslung der beiden Papiere trat jedoch nicht ein. Die mäßige Unterscheidung ist aber, wie die entsprechenden Versuche am Spektralapparat zeigen werden, wohl auf den Helligkeits- und Sättigungsunterschied zurückzuführen.

Für eine große Ähnlichkeit des Farbtones von Weiß ohne UV und Blaugrün sprechen folgende Versuche:

Nach Dressur auf Blaugrün unter GG 13 gegen Hering-Grau Nr. 8 unter Wg 7 wird den Bienen im Versuch statt Blaugrün, Weiß unter GG 13 geboten: Nach kurzem Zögern setzten sie sich ausnahmslos auf Weiß ohne UV. (5 Versuche am 26. Juni 1955, Verhältnis 102:0.) Wird den auf Blaugrün dressierten Bienen im Versuch dagegen Gelb oder Blau unter GG 13 geboten, so fliegen sie über der Anordnung suchend hin und her, ohne sich auf das Farbpapier bevorzugt zu setzen. Umgekehrt nehmen aber auf Weiß ohne UV dressierte Bienen im Versuch leicht Blaugrün statt des Dressurweiß an. (5 Versuche am 26. Juni 1955, Verhältnis 85:1.)

Den direkten Beweis für die Identität des Farbtones von Weiß ohne UV und Blaugrün liefern die Versuche am Spektralapparat: Blaugrünlicht $490\text{ m}\mu$, HW $9\text{ m}\mu$ und Weißlicht ohne UV aus dem Filterglas GG 13 wurden den Bienen am Spektralapparat zum Vergleich geboten, und zwar beide in doppelter Einheitsenergie. Nach zweistündiger Andressur auf das *Weißlicht ohne UV gegen das Blaugrünlicht* zeigten sich die Bienen in 10 Versuchen am 17. August 1955 nicht in der Lage, die beiden Lichter zu unterscheiden. *Sie verwechselten im Verhältnis: 51,1:48,9% (132 Anflüge).* Selbst 3 Std reine Weiterdressur auf Weiß ohne UV verbesserte das Ergebnis nicht. Auch jetzt wurde in 10 weiteren Versuchen am 17. August 1955 das Dressurlicht kaum stärker beflogen. *Sie verwechselten im Verhältnis: 52,0:48,0% (198 Anflüge).*

Daß die Bienen jedoch die beiden Lichter infolge einer Bevorzugung der blaugrünen Gegendressurfarbe nur scheinbar verwechselten, geht

aus den Reziprokversuchen hervor: Nach zweistündiger Dressur auf *Blaugrün gegen Weiß ohne UV* unterschieden sie in 10 Versuchen am 23. August 1955 die beiden Lichter, und zwar im *Verhältnis: 67,0:33,0%* (206 Anflüge). In den Vorversuchen war festgestellt worden, daß Weiß ohne UV für die Bienen etwa halb so gesättigt ist wie Blaugrün. Daß diese Sättigungsdifferenz allein die schwache Unterscheidung im vorigen Versuch verursachte, offenbart der folgende Versuch:

Die Bienen wurden auf das reine Blaugrün weiterdressiert gegen Weiß ohne UV, im Versuch war jedoch dem Blaugrün zur Hälfte der Energie Weiß mit UV beigemischt. Tatsächlich verwechselten sie in 10 weiteren Versuchen am 23. August 1955 dieses *verweißlichte Blaugrün* praktisch völlig mit *Weiß ohne UV*. Nach insgesamt fünfstündiger Andressur auf Blaugrün verteilten sie sich im *Verhältnis: 51,5:48,5%* (113 Anflüge).

Diese Versuche bestätigen somit unmittelbar das Ergebnis der HERTZschen Pigmentpapierversuche: *Weiß ohne UV wirkt auf die Bienen tatsächlich wie ungesättigtes, d. h. verweißlichtes Blaugrün*¹.

Der Nachweis der Farbtongleichheit von Blaugrün und Weiß ohne UV stützt indirekt die Annahme, daß Blaugrün und UV Komplementärfarben im Farbsystem der Bienen darstellen. Die Prüfung der Frage, ob die additive Mischung von Blaugrün und UV in irgendeinem bestimmten Verhältnis den Bienen rein „bienenweiß“ erscheint, liefert den direkten Nachweis.

3. Blaugrün und UV sind Komplementärfarben für die Bienen

Die Bienen wurden am Spektralapparat auf das Lampenweißlicht in der Einheitsenergie dressiert. Als Gegendressurlichter waren Blaugrün 490 $m\mu$ und UV 360 $m\mu$ in doppelter Einheitsenergie eingestellt:

Zu Beginn der Dressur flogen die Bienen die beiden Farblichter deutlich bevorzugt an. Erst nach dreistündiger sorgfältiger Dressur war der Dressurerfolg auf das Weißlicht einwandfrei sichtbar. Das weiße Dressurlicht wurde sowohl von Blaugrün als auch von UV gut unterschieden. Nun konnte mit den Versuchen begonnen werden.

¹ An dieser Stelle kann die Kritik der Versuche von LOTMAR (1933) zur Farbunterscheidung im Gelb- und Blaubereich nachgeholt werden: LOTMAR behauptete bekanntlich, daß die Unterscheidung innerhalb der Hauptbereiche ausschließlich auf Grund verschiedener Helligkeit der Farbpapiere erfolge. Die Bienen verwechselten nämlich z. B. Gelb 4 und Rot 2 der Heringserie, sobald das Gelb durch ein Grauglas verdunkelt war und außerdem auf beiden noch UV absorbierende GG 13-Gläser lagen. Diese GG 13-Gläser schalteten zwar die UV-Reflexion der Papiere aus; da sie aber den Bienen ausgesprochen blaugrün erscheinen, wundert es nicht, daß ein schwacher Farbtonunterschied der darunterliegenden Farbpapiere durch sie überdeckt und verwischt wird.

Neben dem Dressurweißlicht wurde den Bienen zunächst Blaugrün allein, dann UV allein geboten. Je 5 Versuche bestätigten den Dressurerfolg. Nun mischte ich dem Blaugrün stufenweise UV bei und nahm bei jedem Blaugrün + UV-Mischungsverhältnis (5, 10, 15 Energieprozent UV zu den entsprechenden Prozenten Blaugrün gemischt) 5 Versuche ab.

Das Ergebnis der 65 Versuche vom 20.—22. August 1955 zeigt Abb. 21: Man sieht aus dem Kurvenverlauf, daß die Unterscheidung des reinen

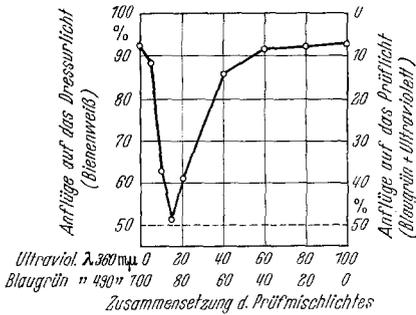


Abb. 21

Abb. 21. Unterscheidung der Blaugrün + UV-Mischlichter vom Dressurweißlicht („Bienenweiß“). Abszisse: Zusammensetzung des Prüfmischlichtes in Energieprozent Blaugrün 490 mμ + UV 360 mμ. Ordinate: Prozentuale Anflüge auf das Dressurweißlicht und das Prüfmischlicht. Die Punkte stellen das mittlere Unterscheidungsverhältnis aus je 5 Versuchen dar. (Der Verwechslungspunkt ist durch 15, die beiden äußeren Unterscheidungspunkte sind durch je 10 Versuche belegt)

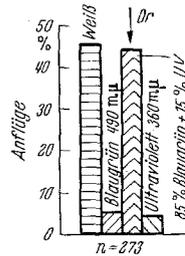


Abb. 22

Abb. 22. Prozentuale Anflüge im Simultanversuch auf das Weißlicht, auf Blaugrün 490 mμ, auf das Dressurmischlicht (85% Blaugrün + 15% UV) und auf UV 360 mμ. Alle vier Lichter strahlten in doppelter Einheitsenergie

Blaugrün vom Dressurweißlicht rasch abnimmt, sobald dem Blaugrün UV beigemischt wird. Bei einem Mischungsverhältnis von 85% Blaugrün + 15% UV verwechseln die Bienen dann tatsächlich das Lampenweißlicht völlig mit dem uns unverändert blaugrün erscheinenden UV-Mischlicht. Nach weiterem Zumischen von UV steigt die Unterscheidung wieder an. Blaugrün und UV, in energiegleichem Verhältnis gemischt, werden bereits wie reines UV vom Lampenweißlicht unterschieden.

Es ist noch zu beweisen, daß das Verwechslungs-Blaugrün + UV-Mischlicht den Bienen auch wirklich weiß erscheint. Die Verwechslung könnte auch durch eine Bevorzugung des vielleicht besonders anziehenden Mischlichtes nur vorgetäuscht sein.

Um dies zu entscheiden, wurden die Bienen auf 85% Blaugrün + 15% UV gegen Blaugrün und UV dressiert; in den Versuchen wurde zusätzlich das Weißlicht geboten. Alle vier Lichter strahlten in doppelter Einheitsenergie.

Das Ergebnis der 10 Versuche vom 20. August 1955 ist in Abb. 22 dargestellt.

Die auf das Blaugrün + UV-Mischlicht dressierten Bienen befliegen etwa gleich häufig das Weißlicht, dagegen setzten sie sich nur vereinzelt auf Blaugrün und UV.

Damit ist bewiesen, daß ein bestimmtes Blaugrün + UV-Mischlicht dieselbe Wirkung auf die Bienen ausübt wie Bienenweißlicht. Blaugrün und UV sind Komplementärfarben für die Bienen.

Die KÜHNSche Annahme bzw. der indirekte Nachweis von HERTZ, daß Blaugrün und UV Komplementärfarben für die Bienen darstellen, konnte somit durch die Farbmischversuche am Spektralapparat voll bestätigt werden. Es war nun zu erwarten, daß auch der direkte Nachweis der Komplementärbeziehung zwischen Gelb und Blau leicht gelingt: Gelb und Blau sind ja zweifellos auch für die Bienen zwei völlig unähnliche Farben, wie aus ihrer ausgezeichneten Unterscheidung hervorgeht. Völlige Unähnlichkeit ist ein Kennzeichen für Komplementärfarben. Außerdem hatte KÜHN 1927 für Gelb und Blau die Existenz des simultanen Farbkontrastes zeigen können, was ebenfalls für eine Komplementärbeziehung zwischen den beiden Farben spricht.

Um so größer war deshalb die Überraschung, als sich in den folgenden Versuchen klar herausstellte:

4. Gelb und Blau sind keine Komplementärfarben für die Bienen

Die Untersuchung der Frage, ob die Bienen irgendeine bestimmte Gelb + Blau-Mischfarbe mit „Bienenweiß“ verwechseln, erfolgte in derselben Art wie vorher bei Blaugrün + UV:

Den auf das Lampenweißlicht („Bienenweiß“) gegen Gelb (588 $m\mu$) und Blauviolett (440 $m\mu$) dressierten Bienen wurden in den Versuchen nacheinander die verschiedenen Gelb + Blau-Mischlichter zum Vergleich mit „Weiß“ geboten. Es ist selbstverständlich nicht anzunehmen, daß die beiden gewählten Spektralfarbreize zufällig genau komplementär für die Bienen sind, ebensowenig wie sie für den Menschen genau komplementär sind. Da sie aber aus komplementären Spektralbereichen stammen, ergibt ihre Mischung für uns trotzdem angenähert Weiß¹. Bedenkt man das relativ schlechte Unterscheidungsvermögen der Bienen für Farbnuancen, so folgt daraus, daß sie sicher eine der Mischfarben mit Weiß verwechseln müßten, wenn auch für sie der gelbe und blaue Spektralbereich komplementär wären. Wie bei der vorigen Untersuchung strahlten die Mischfarben jeweils in der doppelten Energie des

¹ Versuchspersonen, denen ich die Mischung von Gelb und Blauviolett vorführte, bezeichneten ein Mischlicht aus 65% Gelb und 35% Blauviolett bei flüchtigem Hinschauen als ebenso weiß wie das Lampenweiß-Vergleichslicht. Bei genauem Vergleich erwies sich das Mischlicht stets als leicht rosastichig. Die beiden Wellenlängenbereiche haben nämlich einen größeren Spektralabstand als die genau komplementären Bereiche.

Dressurweißlichtes. Dadurch wird erreicht, daß die Bienen auf jeden Fall das Mischlicht befliegen, sobald es dem Dressurweiß wenigstens sehr ähnlich wird. Das Ergebnis der 50 Versuche vom 12.—14. August 1955 zeigt Abb. 23:

Keine der Gelb + Blau-Mischfarben verwechselten die Bienen auch nur annähernd mit dem weißen Dressurlicht. Sämtliche geprüften Gelb + Blau-Mischfarben müssen somit wesentlich von Weiß für die Bienen verschieden sein. Lediglich bei dem Mischungsverhältnis 65% Gelb +

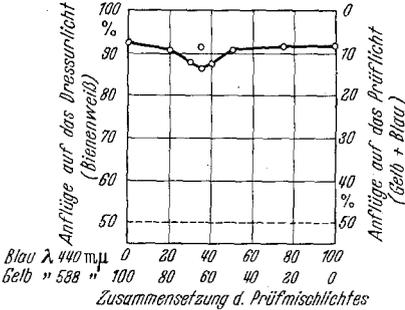


Abb. 23. Unterscheidung der Gelb + Blauviolett-Mischlichter vom Dressurweißlicht („Bienenweiß“). Abszisse: Zusammensetzung des Prüfmischlichtes in Energieprozent Gelb 588 $m\mu$ + Blauviolett 440 $m\mu$. Ordinate: Prozentuale Anflüge auf das Dressurweißlicht und das Prüfmischlicht. Die Kurvenpunkte stellen das mittlere Unterscheidungsverhältnis aus je 5 Versuchen dar. Der Punkt über dem Minimum ist durch 10 Versuche belegt

35% Blauviolett unterschieden die Bienen zunächst ein wenig schlechter (Minimum der Kurve). Bei der Wiederholung der Versuche nach einer Stunde Weiterdressur unterschieden sie jedoch auch diese Mischfarbe vom Dressurweiß so gut wie die anderen.

Aus weiteren 40 Versuchen vom 15. und 16. August 1955 geht ergänzend hervor, daß auch sämtliche Gelb 588 $m\mu$ + Blau 474 $m\mu$ -Mischfarben vom Dressurweiß gut unterschieden werden, ebenso wie die Mischfarben aus dem gesamten Bienen-Gelbbereich + -Blaubereich.

Da auf Grund der Versuche zum Weißproblem nicht daran gezweifelt

werden kann, daß das Lampenweißlicht den Bienen tatsächlich „bienenweiß“ erscheint, beweisen die Versuchsergebnisse eindeutig, daß Gelb und Blau keine Komplementärfarben für die Bienen sind.

Diese, der bisherigen, allgemein verbreiteten Vorstellung widersprechende Aussage wird erst fruchtbar, wenn noch geklärt werden kann, wie die Mischung von Gelb und Blau den Bienen tatsächlich erscheint und welche Farben nun wirklich zu Gelb und Blau komplementär sind.

5. Die tatsächlichen Komplementärfarben zu Gelb und Blau für die Bienen

Einen wichtigen Hinweis geben die folgenden Versuche: Die Bienen wurden jetzt auf Weiß ohne UV gegen die Gelb + Blau-Mischfarben dressiert in der gleichen Weise wie vorher auf Weiß mit UV. Das Ergebnis der insgesamt 80 Versuche vom 17.—23. August 1955 (Abb. 24) offenbart, daß die Bienen die Mischung aus 65% Gelb + 35% Blauviolett völlig mit dem UV-freien Dressurweißlicht verwechseln. Auch

nach der Reziprokdressur auf 65% Gelb + 35% Blauviolett gegen energiegleiches Weißlicht ohne UV befliegen sie in den Versuchen beide Lichter gleich häufig:

Das Gelb + Blau-Mischlicht wirkt auf die Bienen demnach wie Weiß ohne UV, also wie ungesättigtes Blaugrün. Diese für die Aufstellung des Bienenfarbsystems grundlegende Aussage wird in weiteren Versuchen noch genau geprüft werden (s. S. 460).

Zunächst soll jedoch die Frage nach den wahren Komplementär-farben zu Gelb und Blau für die Bienen weiterverfolgt werden: Da

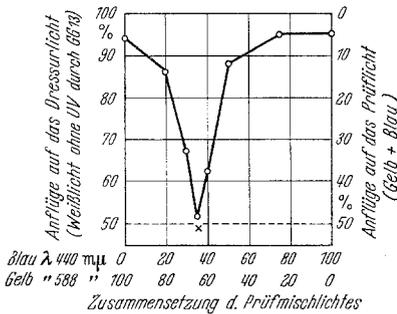


Abb. 24. Unterscheidung der Gelb + Blauviolett-Mischlichter vom Weiß ohne UV-Dressurlicht. Abszisse: Zusammensetzung des Prüfmischlichtes in Energieprozent Gelb 588 mμ + Blauviolett 440 mμ. Ordinate: Prozentuale Anflüge auf das Dressurlicht (Weiß ohne UV) und auf das Prüfmischlicht. Der Verwechslungspunkt ist durch 25, die übrigen Kurvenpunkte sind durch 5 oder 10 Versuche belegt. Der Punkt unter dem Kurvenminimum stellt das mittlere Unterscheidungsverhältnis aus 15 Reziprokversuchen nach Dressur auf 65% Gelb + 35% Blau dar

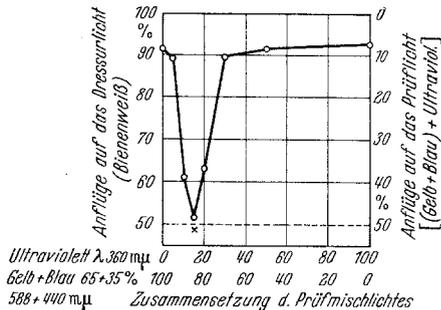


Abb. 25. Unterscheidung der (Gelb + Blauviolett) + UV-Mischlichter vom Dressurweißlicht („Bienenweiß“). Abszisse: Zusammensetzung des Prüfmischlichtes in Energieprozent (Gelb 588 mμ + Blauviolett 440 mμ im Verhältnis 15:7) + UV 360 mμ. Ordinate: Prozentuale Anflüge auf das Dressurweißlicht und auf das Prüfmischlicht. Der Verwechslungspunkt stellt das mittlere Unterscheidungsverhältnis aus 20, die übrigen Punkte das Verhältnis aus je 5 Versuchen dar. × Unterscheidungsverhältnis aus 10 Reziprokversuchen nach Dressur auf das Verwechslungsmischlicht

bereits nachgewiesen wurde, daß sich Blaugrün und UV zu „Bienenweiß“ mischen lassen, ist auf Grund des obigen Ergebnisses zu erwarten, daß die Bienen auch eine bestimmte Gelb + Blau + UV-Mischfarbe mit „Bienenweiß“ verwechseln werden. Folgende Versuche prüfen diese Annahme:

Die Bienen werden auf das Lampenweißlicht gegen das Mischlicht aus 65% Gelb + 35% Blauviolett und gegen UV 360 mμ dressiert bis zu guter Unterscheidung. In den Versuchen wird dann dem Gelb + Blau-Mischlicht stufenweise UV beigemischt. Die Gesamtenergie des Gelb + Blau-Mischlichtes wird dabei in entsprechenden Stufen vermindert; das relative Verhältnis von Gelb:Blau bleibt in allen Stufen konstant erhalten.

Das Ergebnis der 60 Versuche vom 24. und 25. August 1955 zeigt Abb. 25. Wie aus dem Kurvenverlauf ersichtlich ist, verwechselten die

Bienen nun tatsächlich das Gelb + Blau-Mischlicht mit dem Lampenweißlicht, sobald dem Mischlicht noch eine bestimmte Menge UV beigefügt war¹.

Die Verwechslung des Dressurweißlichtes mit dem Mischlicht war eingetreten bei einem Verhältnis von 55,25 % Gelb + 29,75 % Blauviolett + 15 % Ultraviolett. Dieses Mischungsverhältnis der drei Farblichter besteht selbstverständlich unabhängig von der Art seiner Herstellung; d. h., es ist gleichgültig, ob UV zu der Mischung von Gelb und Blau gemischt wird, oder Gelb zu der Mischung aus Blau und UV oder Blau zu der Mischung aus Gelb und UV. Die Bienen werden das Mischlicht immer dann mit dem Weißlicht verwechseln, wenn es die drei Farben im obigen Mischungsverhältnis enthält. Aus der Farbgleichung: „Bienenweiß“ = 55,25 % Gelb + 29,75 % Blauviolett + 15 % Ultraviolett können demnach die Komplementärbeziehungen zwischen den einzelnen Farben abgelesen werden.

Komplementärfarbe zu jeder einzelnen der drei Farben ist die jeweilige Mischung aus den beiden übrigen Farben in dem durch die Gleichung angegebenen Verhältnis. Bezieht man das Verhältnis auf 100, ergeben sich die Komplementärbeziehungen in Prozent wie folgt:

Ultraviolett 300 m μ ist komplementär zu 65 % Gelb + 35 % Blauviolett
 (= *Blaugrün*, s. S. 453 und 460)
Blauviolett 440 m μ ist komplementär zu 78,7 % Gelb + 21,3 UV
 (= *Bienenpurpur*, s. S. 445)
Gelb 588 m μ ist komplementär zu 66,5 % Blauviolett + 33,5 % UV
 (= *Bienenviolett*, s. S. 470)²

¹ Eine dieses Ergebnis eventuell nur vortäuschende Helligkeitwirkung ist, wie bei allen bisherigen Komplementärfarbenversuchen, ausgeschlossen: Die Bienen waren auf das weniger helle Weißlicht in der Einheitsenergie gegen das hellere Gelb + Blau-Mischlicht in doppelter Einheitsenergie dressiert. Durch das Zumischen des UV in den Versuchen stieg die bienensubjektive Helligkeit des Mischlichtes bei gleichbleibender Energie weiter an. Der plötzlich starke Beflug des Mischlichtes bei Zusatz einer bestimmten, eng begrenzten Menge UV ist somit nur durch ein Schwinden des Gegendressurfarbtones erklärlich. Zwar werden die Anflüge auf das Mischlicht infolge seiner größeren Helligkeit gegenüber dem Dressurweißlicht begünstigt, aber erst dann, wenn beide Lichter nahezu farbgleich sind. Dieser Effekt trägt demnach lediglich dazu bei, daß die Bienen beide Lichter gleich stark befliegen, auch wenn das Komplementärmischlicht, z. B. bei ganz schräger Aufsicht auf die Mattscheibe, dem Dressurweißlicht nicht völlig gleicht.

² Die Tatsache, daß auf einen *blauen* Ring dressierte Bienen im Versuch auch einen *grauen* Ring auf *gelbem* Grunde anfliegen, der neben verschiedenen hellen grauen Ringen auf grauem Grunde geboten wurde (Simultaner Farbkontrast, KÜHN 1927), ist mit dem obigen Ergebnis durchaus vereinbar: Die Komplementärfarbe zu Gelb, das „Bienenviolett“ ist dem Dressurblau zweifellos ähnlicher als irgendeine Graustufe der Vergleichsringe. Die Anflüge auf den grauen Ring auf gelbem Grunde sind deshalb erfolgt, weil der durch den Kontrast hervorgerufene Farbton (Bienenviolett) dem Dressurfarbton (Bienenblau) *ähnlicher* war als die farbkontrastfreien Grautöne der Vergleichsringe.

In Abb. 26 sind diese Mischungsbeziehungen graphisch in Gestalt eines „Farbendreiecks“ dargestellt, wie es in der Farbenlehre üblich ist:

An den Endpunkten des gleichseitigen Dreiecks stehen die gewählten Ausgangsfarben. Der Farbort der Mischfarbe („Bienenweiß“) ergibt sich dann nach der Schwerpunktsregel, wenn man sich die Anteile der Mischfarbe als Gewichte in den Eckpunkten angreifend denkt. Die Dreiecksseiten stellen die Mischungsreihen zwischen je zwei Ausgangsspektrallichtern dar. Die Schnittpunkte der Schwerlinien mit den Dreiecksseiten bezeichnen die zu den Spektrallichtern komplementären Mischlichter.

Die Stetigkeit der Mischungsreihe Gelb-UV, welche die spektralen Endbereiche außerhalb des Spektrums verbindet (Bienen-Purpurlinie), wurde auf S. 445 bereits nachgewiesen. Der auf ihr liegende Schnittpunkt (78,7% Gelb + 21,3% UV) stellt somit einen Bienen-Purpurton dar, der von UV, Gelb und einem weiteren „Purpurton“ (95% Gelb + 5% UV) zu mehr als 90% unterschieden wird.

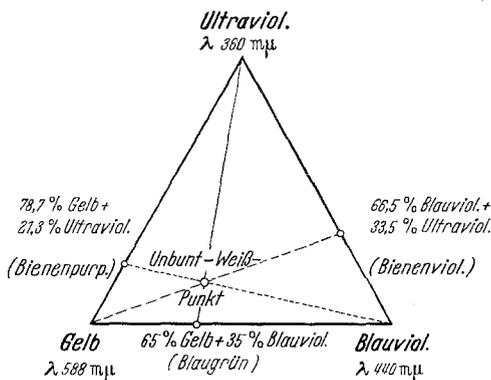


Abb. 26. Farbendreieck mit den drei Komplementärspektralreizen: Gelb 588 m μ , Hwbr. 11 m μ , Blauviolett 440 m μ , Hwbr. 12 m μ und UV 360 m μ , Hwbr. etwa 25 m μ . Der Farbort des Weißpunktes ist nach der Schwerpunktsregel festgelegt

Daß dem Punkte 65% Gelb + 35% Blauviolett auf der Gelb-Blauviolett-Mischungsreihe der Farbton spektralen Blaugrün zukommt, ergibt sich indirekt daraus, daß Blaugrün allein ebenfalls zu UV komplementär ist.

Der direkte Nachweis dafür, daß durch die Mischung von Gelb und Blau für die Bienen das spektral dazwischenliegende Blaugrün entsteht, folgt anschließend; desgleichen die Untersuchung der Mischfarben längs der Blau-UV-Mischungsreihe. Aus den bisherigen Versuchsergebnissen lassen sich jedoch bereits jetzt einige *Schlußfolgerungen* ziehen:

Die Tatsache, daß die Bienen physikalisch völlig verschieden zusammengesetzte Strahlungen, wie das Lampenweißlicht, das Blaugrün + UV-Mischlicht oder das Mischlicht Gelb + Blau + UV miteinander verwechseln, offenbart, daß sie von diesen verschiedenen Strahlungsgemischen sicher denselben „Eindruck“ haben. *Eine empfindungsgemäße Analyse von Wellenlängengemischen, zu der wir im Sinnesgebiet des Hörens befähigt sind, ist somit im Sinnesgebiet des Sehens bei den Bienen ebenso ausgeschlossen wie bei uns.* Die Existenz metamerer Farbreize,

d. h. von Farbreizen verschiedener physikalischer Zusammensetzung, die denselben Farbeindruck hervorrufen, wird am einfachsten verständlich durch die Annahme eines „Komponentensehens“ im HELMHOLTZschen Sinne.

Die bisherigen Versuchsergebnisse erlauben bereits Aussagen über die Art und Zahl der Komponenten des Bienenfarbensehens, die als Photorezeptoren verschiedener Spektralempfindlichkeit aufgefaßt werden können:

Die gleichzeitige Reizung aller Rezeptoren durch das Lampenweißlicht ist nach dieser Vorstellung die Ursache für den „Eindruck“ Unbunt. Nun hatte sich derselbe „Eindruck“ bei den Bienen auch durch die Mischung von drei Spektralreizen erzielen lassen, die in besonderer Weise ausgezeichnet waren: Sie stammten etwa aus der jeweiligen Mitte der drei breiten Hauptfarbbereiche des Bienenspektrums, aus dem Gelb-, Blau- und UV-Bereich. Gerade diese Bereiche hatten sich aber durch relativ größere Sättigung und relativ geringere Farbtonänderung ausgezeichnet gegenüber den beiden schmälere Spektralbereichen Blaugrün und Übergangsfarbe Blau-UV. *Diese Befunde zusammen erklären sich zwanglos durch die Annahme, daß das Farbsehen der Bienen auf einem Gelb-, einem Blau- und einem UV-Rezeptor beruht.*

Nach dieser Vorstellung müßte sich Blaugrün als Mischfarbe aus Gelb + Blau erweisen. Ebenso müßten auch durch die Mischung von Blau und UV die spektralen Blau-UV-Übergangsfarben entstehen. Diese Verhältnisse sollen in den folgenden Versuchen eingehend geprüft werden.

III. Mischfarben und Farbmischgesetze

Die additive Mischung von Spektralfarbreizen bzw. der Vergleich der dabei entstehenden Farbreize mit anderen Spektralfarbreizen durch die Bienen bildet die Grundlage für die Aufstellung des Bienenfarbsystems. Mangels eines geeigneten Spektralmischapparates konnten bisher noch keine derartigen Versuche durchgeführt werden. Die Vorstellung vom Farbsystem der Bienen beruhte demnach lediglich auf einigen indirekten Versuchen. Sie hat sich bereits durch die vorigen Farbmischversuche als nur zur Hälfte zutreffend erwiesen: von den vier Hauptspektralfarben der Bienen sind lediglich Blaugrün und UV komplementär, Gelb und Blau jedoch nicht. Die Frage, ob die Mischung von Gelb und Blau, wie auf Grund der vorigen Versuche vermutet wird, tatsächlich wie Blaugrün auf die Bienen wirkt, soll nun im einzelnen untersucht werden.

1. Blaugrün erweist sich für die Bienen als Mischfarbe aus dem Gelb- und Blaubereich

Die Bienen wurden am Spektralfarbmischapparat auf Blaugrünlicht 490 m μ in der Einheitsenergie dressiert. Als Gegendressurlichter dienten

nacheinander Orange 616 m μ , Gelb 588 m μ und Grün 530 m μ aus dem Gelbbereich, die jeweils mit Blau 474 m μ bzw. Blauviolett 440 m μ aus dem Blaubereich in den verschiedenen Versuchsreihen gemischt wurden. Wenn die Mischung von Farbreizen aus dem Gelbbereich mit denen aus dem

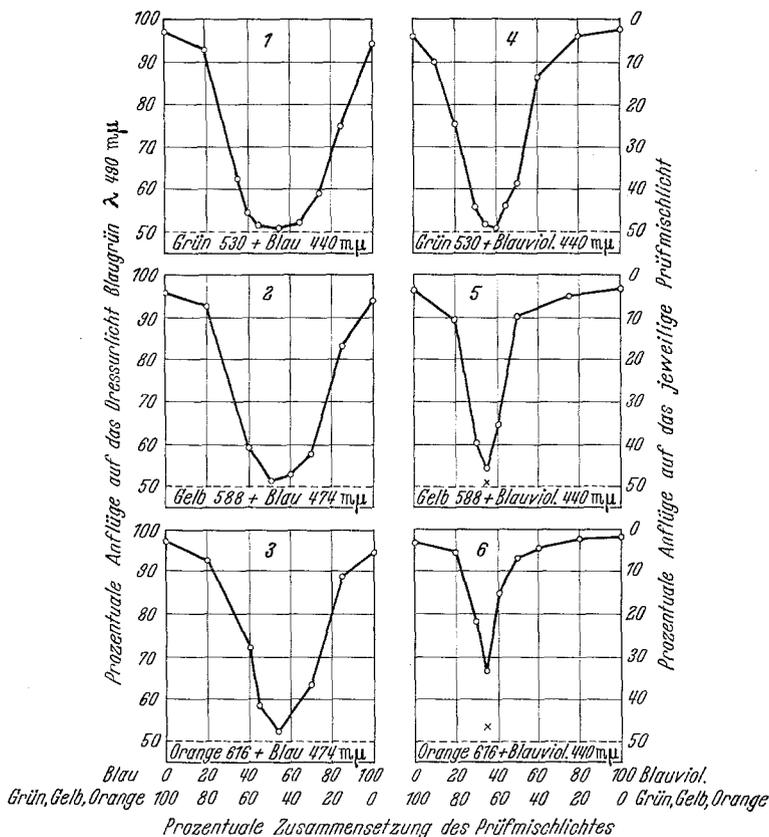


Abb. 27. Unterscheidung des Blaugrün 490 m μ -Dressurlichtes von den Mischlichtern Grün 530 m μ , Gelb 588 m μ , Orange 616 m μ + Blau 474 m μ (Kurve 1—3) bzw. + Blauviolett 440 m μ (Kurve 4—6). Abszisse: Prozentuale Zusammensetzung des Prüfmischlichtes. Ordinate: Prozentuale Anflüge auf das Dressurlicht (Blaugrün) und auf das jeweilige Prüfmischlicht. Die Einzelpunkte stellen das mittlere Unterscheidungsverhältnis aus je 5 Versuchen dar. x Unterscheidungsverhältnis nach Zumischung von Weißlicht zum Blaugrün-Dressurlicht

Blaubereich in irgendeinem bestimmten Mischungsverhältnis den Bienen tatsächlich wie Blaugrün erscheint, so werden die auf Blaugrün dressierten Bienen dies in den Versuchen durch stärkeren Anflug auf das Mischlicht zeigen.

Das Ergebnis der sechs Versuchsreihen mit zusammen 280 Versuchen vom 26. August bis 4. September 1955 ist in Abb. 27 dargestellt.

Wie aus der Lage der Anfangs- und Endpunkte der Kurven ersichtlich ist, unterschieden die Bienen das Blaugrün-Dressurlicht von sämtlichen Ausgangs-Gegendressurlichtern sehr gut (durchschnittlich mehr als 95% richtige Anflüge). Sobald den Farben des Gelbbereiches Blau 474 $m\mu$ zugemischt wurde (Kurve 1—3), verschlechterte sich die Unterscheidung. In jeder der drei ersten Mischreihen sank die Unterscheidung in einem bestimmten Bereich von Mischungsverhältnissen sogar bis zu völliger Verwechslung ab¹. Diese drei, auf uns grundverschieden wirkenden Farbreize, rufen bei den Bienen somit denselben Farbeindruck wie Blaugrün 490 $m\mu$ hervor. Bei der Mischung der Farben des Gelbbereiches mit Blauviolett (Kurve 4—6) verschlechterte sich die Unterscheidung ebenfalls in einem bestimmten Bereich von Mischungsverhältnissen, jedoch sank sie nur noch bei der Mischung Grün + Blauviolett bis zu völliger Verwechslung ab. Bei der Mischung Gelb + Blauviolett (für uns rosastichig Weiß) und besonders bei der Mischung Orange + Blauviolett (für uns Purpur) blieb eine schwache Unterscheidung bestehen, die auch bei Variation der Helligkeit von Dressur- und Prüflicht nicht verschwand.

Erst als dem Blaugrün-Dressurlicht Lampenweißlicht („Bienenweiß“) zugemischt worden war, trat völlige Verwechslung ein (\times unter den Kurvenminima von 4 und 5). Orange und Blauviolett nähern sich demnach bereits komplementären Farbreizen.

Die Breite der Bereiche, innerhalb derer die Mischlichter mit dem Blaugrünlicht verwechselt werden, kann als Ausdruck für den bienensubjektiven Abstand der jeweiligen Ausgangsspektralfarbreize angesehen werden: je größer der Abstand ist, desto schmaler fällt der Bereich des Kurvenminimums aus. Blau und Blauviolett (Vergleich: linke Hälfte — rechte Hälfte in Abb. 27) sind demnach für die Bienen etwas mehr verschieden als Grün und Orange (Vergleich: oben/unten in Abb. 27), wie bei anderen Versuchen ebenfalls schon festgestellt wurde (s. S. 440).

Um die Farben des Gelbbereiches zu Blaugrün zu kompensieren, sind um etwa 35% weniger Blauviolett als Blau nötig. Darin äußert sich, neben dem größeren bienensubjektiven Abstand des Blauviolett, auch die größere bienensubjektive Sättigung gegenüber dem Blau. Zwischen den Farben des Gelbbereiches tritt dieser Effekt nicht auf, obwohl auch sie für die Bienen unterscheidbare Farbtöne darstellen. Annähernd dieselbe Energiemenge Grün wie Orange muß zu Blau (bzw. zu Blauviolett) bis zur Verwechslung mit Blaugrün gemischt werden. Dies erklärt sich wohl aus der Abnahme der bienensubjektiven Helligkeit von Grün nach

¹ Bei der Mischung Grün + Blau entsteht auch für uns ein von Blaugrün 490 $m\mu$ nicht unterscheidbarer Blaugrün-Farbtön. Die Farbreize Gelb + Blau und Orange + Blau in dem Mischungsverhältnis, das die Bienen mit Blaugrün verwechseln, erscheinen uns schwach rosastichig Weiß und hell Purpur.

Orange, die der Wirkung des zunehmenden Spektralabstandes die Waage hält.

Unabhängig von der Klärung dieser Einzelfragen steht auf Grund der Versuche fest, daß *Blaugrün für die Bienen aus Einzelfarbreizen des Gelb- + Blaubereiches ermischar ist, wobei mit zunehmendem Abstand der Ausgangsspektralfarbreize die Mischfarbe für sie ungesättigter wird.* Damit ist gleichzeitig die Stetigkeit der Mischungsreihe von Orange bis Blauviolett im Bienenspektrum indirekt bewiesen.

Es interessiert noch die Frage, ob auch die Mischung des gesamten Gelbbereiches mit dem gesamten Blaubereich den Bienen wie Blaugrün erscheint. Um außerdem die Beziehung zwischen Weiß ohne UV und der Mischung Gelb- + Blaubereich zu überprüfen, wurden die Bienen zunächst auf Weiß ohne UV dressiert und das Verwechslungs-Farbmischverhältnis in der bekannten Weise ermittelt. Im Simultanversuch konnten die Bienen dann zwischen dem Weiß ohne UV-Dressurlicht, dem Gelbbereich + Blaubereich-Mischlicht und dem reinen

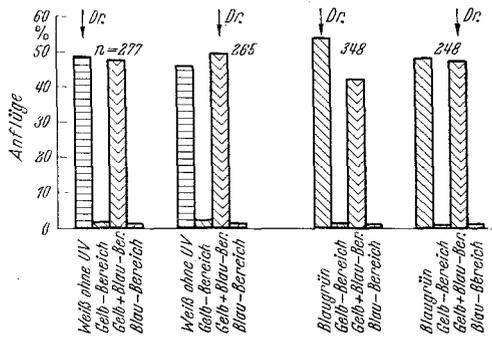


Abb. 28. Prozentuale Anflüge im Simultanversuch auf Weiß ohne UV bzw. auf Blaugrün, Gelbbereich, Gelbbereich + Blaubereich und Blaubereich nach Dressur auf Weiß ohne UV bzw. auf Blaugrün und nach Reziprokdressur auf das Mischlicht

Gelb- und Blaulicht wählen. In derselben Anordnung folgten die Reziprokversuche nach Dressur auf das Gelb + Blau-Mischlicht. Beide Versuchsgruppen wurden dann mit Blaugrün statt Weiß ohne UV wiederholt.

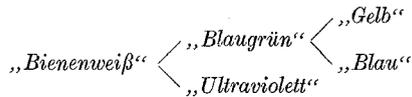
Das Ergebnis der 60 Versuche vom 18., 19. und 26. August 1955 zeigt Abb. 28.

Aus dem Versuchsergebnis geht klar die völlige Identität von dem Weiß ohne UV-Licht und dem Gelbbereich + Blaubereich-Mischlicht für die Bienen hervor. Außerdem zeigt es, daß dieses Mischlicht aus dem Gelb- und Blaubereich den Bienen tatsächlich wie Blaugrün erscheint. Das Mischlicht stellt jedoch ein ungesättigtes Blaugrün für die Bienen dar. Dies geht aus der schwachen Bevorzugung des spektralen Blaugrünlichtes hervor, die sofort verschwindet, sobald dem Blaugrün Lampenweißlicht zugemischt wird.

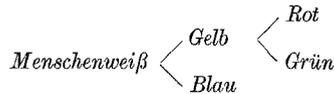
Die bisherigen Versuche ergaben somit, daß *von den vier KÜHNschen Hauptpektralbereichen der Bienen das Blaugrün reizmetrisch eine Mischfarbe darstellt: es geht aus der additiven Mischung der beiden Nachbarbereiche, Gelb und Blau, hervor.*

2. Vergleich der Farbsysteme von Bienen und Mensch
(phylogenetische Deutung)

Die Mischungsbeziehungen zwischen den vier Bienen-Hauptspektralbereichen und dem „Bienenweiß“ drückt folgendes Schema qualitativ aus:



Die Farbreiz-Mischungsbeziehungen zwischen den vier Hauptspektralfarben und dem Weiß des Menschen stellt qualitativ das weitere Schema dar:



Für den Menschen erweist sich das Gelb, obwohl empfindungsgemäß ebenso einheitlich wie Rot, Grün oder Blau, bei reizmetrischer Untersuchung als Mischfarbe aus Rot und Grün. Gelb und Blau gemischt erscheinen weiß, ebenso die Mischung aus Rot, Grün und Blau.

Die prinzipielle Gleichheit beider Systeme ist offensichtlich. Die effektive Verschiedenheit bezieht sich lediglich auf die relative Verschiebung der spektralen Sichtbarkeitsbereiche von Mensch und Biene. Die Existenz metamerer Farbreize bzw. der Nachweis der Stetigkeit der Mischungsreihen offenbart, daß bei den Bienen ein Gemisch von Farbreizen ebenso eine einheitliche „Farbempfindung“ hervorruft wie beim Menschen (s. S. 467).

Für den Farbensinn des Menschen hat E. SCHRÖDINGER eine sehr einleuchtende Deutung der vier bzw. (mit Weiß) fünf Grundfarbempfindungen gegeben, die das reizmetrische Ergebnis mit dem unmittelbaren psychologischen Befund verbindet.

Versucht man der phylogenetischen Entstehung eines Farbensinnes nachzudenken, so ist es eine fast selbstverständliche Vermutung, daß seine primitivste Vorstufe ein bloßer Lichtsinn ohne jede farbliche Differenzierung gewesen ist. Eine neue Stufe der Entwicklung wird erreicht sein, wenn das Sehorgan beginnt, auf die längeren und kürzeren Wellenlängen innerhalb des gesamten sichtbaren Wellenlängenbereiches qualitativ verschieden zu reagieren. Dieser Stufe der Dichromasie entspräche beim Menschen eine Gelb-Blaudifferenzierung der Empfindung. Der Umschlagspunkt dieser ersten polaren Differenzierung wäre die Empfindung Weiß, die Grundempfindung aus dem monochromatischen Stadium. Zur Trichromasie soll dann ein weiterer, der polaren Spaltung von Weiß analoger Schritt geführt haben. Auf dieser Entwicklungsstufe spaltet Gelb polar in die Grundempfindungen Rot und Grün. „Gelb ist für das

Farbenpaar Rot-Grün dasselbe wie Weiß für das Farbenpaar Gelb-Blau, nämlich sein neutraler Übergangspunkt.“

Führt man nun diesen Gedankengang für das Farbsystem der Bienen durch, so erscheint es leicht verständlich, daß die zweite Stufe der Dichromasie einer „Blaugrün“-„Ultraviolett“-Differenzierung der „Empfindung“ entsprechen wird, da ja der ganze Sichtbarkeitsbereich der Bienen nach kürzeren Wellenlängen verschoben ist. Auf der nächsten Stufe der Trichromasie spaltet das „Blaugrün“ polar in „Gelb“ und „Blau“, ebenso wie auf der zweiten Stufe „Bienenweiß“ in „Blaugrün“ und „Ultraviolett“.

„Blaugrün“ und „Ultraviolett“ der Bienen entsprächen somit dem Gelb und Blau des Menschen, als das Ergebnis der ersten polaren Differenzierung des jeweiligen „Weiß“. „Gelb“ und „Blau“ der Bienen wären dann dem Rot und Grün des Menschen zu vergleichen, als das Ergebnis einer zweiten polaren Differenzierung von „Blaugrün“ bzw. von Gelb.

Die Anwendung des Gedankenganges von E. SCHRÖDINGER auf das Farbsystem der Bienen stützt sich im wesentlichen auf den Experimentalbefund, daß sich „Bienenweiß“ aus Blaugrün und UV, Blaugrün seinerseits aus dem Gelb- und Blaubereich ermischen ließen.

Es folgen nun weitere Farbmischversuche, an Hand derer zusammenfassend die völlige Übereinstimmung der Gesetze der additiven Farbmischung bei Biene und Mensch aufgezeigt werden können. Diese Gesetze, zusammen mit anderen Befunden, bilden die Grundlage für die physiologische Vorstellung des Zusammenwirkens dreier farbspezifischer Rezeptoren im Auge, beim Auftreffen eines Lichtreizes.

3. Mischungen von Spektralfarbreizen in und zwischen den Hauptspektralbereichen der Bienen

Um zu prüfen, ob sämtliche von den Bienen unterscheidbaren Spektralfarbreize sich aus je zwei Nachbar-Spektralfarbreizen ermischen lassen, führte ich als Stichproben vier weitere Versuchsreihen durch.

Wie bereits nachgewiesen, unterscheiden die Bienen die Wellenlängen des Gelbbereiches Orange $616\text{ m}\mu$, Gelb $588\text{ m}\mu$ und Grün $530\text{ m}\mu$ nicht besonders, nach 4–5stündiger Dressur jedoch ziemlich gut. Die Frage ist, ob der Eindruck von Gelb auch durch die Mischung Orange und Grün für die Bienen entsteht. Zur Entscheidung dieser Frage wurden die Bienen auf Gelb $588\text{ m}\mu$ gegen Orange und Grün dressiert bis zu optimaler Unterscheidung nach 5 Stunden. In den Versuchen wurden dann in der bekannten Weise die Orange-Grün-Mischfarben geboten. Kurve 1 in Abb. 29 zeigt das Ergebnis der 45 Versuche vom 28.—30. September 1955: In einem sehr breiten Bereich von Mischungsverhältnissen wechselten die Bienen tatsächlich das Mischlicht völlig mit dem Gelb-

dressurlicht. Es gilt somit auch für die Bienen die Gleichung: *Gelb* $588\text{ m}\mu = \text{Orange } 616\text{ m}\mu + \text{Grün } 530\text{ m}\mu$, jedoch infolge der Ähnlichkeit der drei Spektralreize in einem weit größeren Spielraum der Mischungsverhältnisse als beim Menschen.

Ob eine Farbe des Gelbbereiches, z. B. Grün, auch aus einer weiteren Farbe des gleichen Bereiches, z. B. Orange $616\text{ m}\mu$ zusammen mit Blaugrün $490\text{ m}\mu$ für die Bienen ermischbar ist, soll die nächste Versuchsreihe

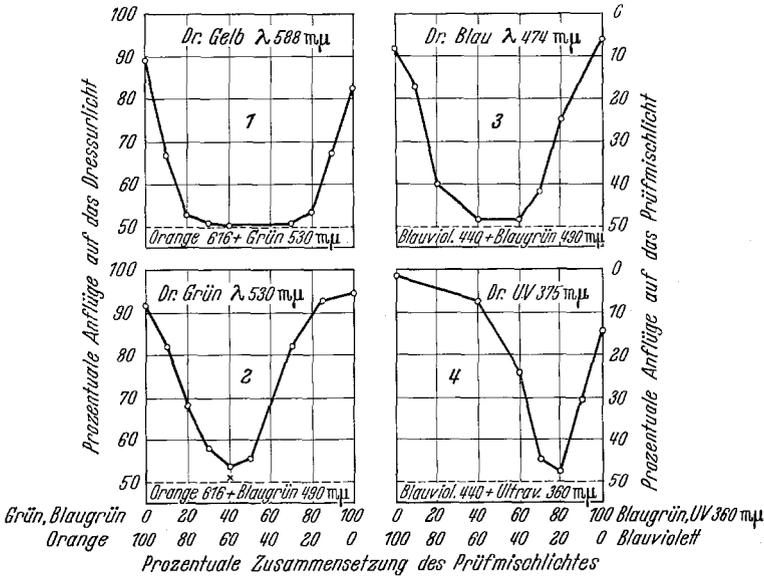


Abb. 29. Unterscheidungsverhältnisse bei den Farbmischversuchen nach Dressur auf: 1. Gelb $588\text{ m}\mu$ gegen die Orange $616\text{ m}\mu + \text{Grün } 530\text{ m}\mu$ -Mischfarben, 2. Grün $530\text{ m}\mu$ gegen die Orange $616\text{ m}\mu + \text{Blaugrün } 490\text{ m}\mu$ -Mischfarben, 3. Blau $474\text{ m}\mu$ gegen die Blauviolett $440\text{ m}\mu + \text{Blaugrün } 490\text{ m}\mu$ -Mischfarben, 4. UV $375\text{ m}\mu$ gegen die Blauviolett $440\text{ m}\mu + \text{UV } 360\text{ m}\mu$ -Mischfarben. Abszisse: Prozentuale Zusammensetzung der Prüfmischlichter. Ordinate: Prozentuale Anflüge auf das jeweilige Dressur- und Prüfmischlicht in den Versuchen. Die Kurvenpunkte stellen das mittlere Unterscheidungsverhältnis aus je 5 Versuchen dar. x bei Kurve 2 = Unterscheidungsverhältnis nach Zumischung von Weißlicht zum Grün-Dressurlicht

entscheiden: 4 Std wurden die Bienen auf Grün $530\text{ m}\mu$ gegen Orange und Blaugrün dressiert, bis sie das Dressurlicht selbst von Orange mit mehr als 90% (richtige Anflüge) gut unterschieden. Aus den 50 Versuchen vom 27. September 1955 (Kurve 2 in Abb. 29) ergab sich, daß die Bienen eine Mischung von 60% Orange $616\text{ m}\mu + 40\%$ Blaugrün $490\text{ m}\mu$ mit dem Dressurgrünlicht $530\text{ m}\mu$ nahezu verwechselten. Vollkommene Verwechslung trat nach Zumischen einer kleinen Menge Weiß zum spektralen Grünlicht ein (x unter dem Kurvenminimum). Offenbar war die Mischfarbe zwar farbtongleich, jedoch etwas weniger gesättigt als die Spektralfarbe. Es gilt die Gleichung: *Grün* $530\text{ m}\mu = \text{Orange } 416\text{ m}\mu + \text{Blaugrün } 490\text{ m}\mu$.

Blau $474 m\mu$ und Blauviolett $440 m\mu$ aus dem Blaubereich unterscheiden die Bienen gut. Es wird geprüft, ob die Wirkung von Blaulicht $474 m\mu$ auch durch die Mischung von Blauviolett- und Blaugrünlicht für die Bienen hervorgebracht werden kann: In den 40 Versuchen vom 7. September 1955 verwechselten die Bienen in einem mäßig breiten Bereich von Mischungsverhältnissen beide Lichter vollständig (Kurve 3 in Abb. 29). Es gilt somit auch diese Gleichung: *Blau $474 m\mu = \text{Blauviolett } 440 m\mu + \text{Blaugrün } 490 m\mu$.*

Die ersteren 3 Versuchsreihen bestätigten nochmals die Stetigkeit der Mischungsreihe von Orange bis Blauviolett. Leider hatte ich nur einen zusätzlichen Filter aus dem UV-Bereich zur Verfügung, um festzustellen, ob die Bienen auch die Spektrallichter zwischen Blauviolett und UV $360 m\mu$ kontinuierlich mit den verschiedenen Blauviolett $440 m\mu + \text{UV } 360 m\mu$ -Mischlichtern verwechseln, d. h., ob auch diese Mischungsreihe stetig ist. Das Spektral-Vergleichslicht war UV $375 m\mu$. Die Bienen wurden auf dieses UV-Licht dressiert gegen UV $360 m\mu$ und Blauviolett $440 m\mu$, so lange, bis auch die beiden UV-Lichter relativ gut unterschieden wurden (85% richtige Anflüge).

In den 35 Versuchen vom 13. und 14. Oktober 1955 zeigte sich, daß die Unterscheidung bis zu völliger Verwechslung abnahm, sobald dem UV $375 m\mu$ -Licht etwa 20% Blauviolett beigemischt wurden (Kurve 4 in Abb. 29). Es gilt folglich die Gleichung: *UV $375 m\mu = \text{UV } 360 m\mu + \text{Blauviolett } 440 m\mu$.*

Das positive Ergebnis dieser Stichprobe macht wahrscheinlich, daß auch durch die Mischreihe Blauviolett $+$ -UV $360 m\mu$ die spektral dazwischenliegenden Bienenfarbtöne dargestellt werden können. Die Unterscheidung innerhalb dieser Blauviolett-UV-Mischfarben wird in den folgenden Versuchen auf andere Weise analysiert werden.

Zusammenfassend lassen sich nun aus den obigen und den vorausgehenden Versuchen einige grundlegende Gesetzmäßigkeiten ableiten, die in der physiologischen Optik als die GRASSMANN'schen Gesetze der additiven Farbmischung beim Menschen bekannt sind.

4. Gültigkeit der GRASSMANN'schen Gesetze für das Farbsehen der Bienen

Die Tatsache, daß überhaupt Farbgleichungen zwischen Lichtern verschiedener physikalischer Zusammensetzung für die Bienen möglich waren, offenbart, daß sich auch bei den Bienen „einheitliche Farbeempfindungen“ bilden: Dieselbe „Empfindung“ (z. B. „Blaugrün“) kann bei ihnen hervorgerufen werden durch: Blaugrün $490 m\mu$, durch eine Mischung aus Gelb $588 m\mu + \text{Blauviolett } 440 m\mu$, oder — da die Wirkung von Gelb $588 m\mu$ seinerseits aus der Mischung von Orange $616 m\mu + \text{Grün } 530 m\mu$ hervorgeht — auch durch die Mischung von Orange $+ \text{Grün} + \text{Blauviolett}$ Ebenso entsteht die gleiche „Empfindung“

(„Weiß“) bei Reizung mit Lampenweißlicht und einem Mischlicht aus UV 360 $m\mu$ + einem, ihnen „Blaugrün“ erscheinenden Farbreiz, der die verschiedensten oben genannten Zusammensetzungen haben kann. Das wesentliche dieser Sachverhalte drückt das erste GRASSMANNSCHE Gesetz wie folgt aus: „Das Ergebnis einer additiven Farbmischung wird nur durch das Aussehen der Farben bestimmt, nicht durch deren physikalische Zusammensetzung.“

Die Komplementär-Farbmischversuche hatten ergeben, daß Bienenweiß aus Gelb + Blau allein noch nicht ermischtbar war, daß dazu noch ein dritter Farbreiz, nämlich UV, nötig, aber auch hinreichend war. Die vier Farbreize sind durch die lineare Beziehung verknüpft: Weiß = Gelb + Blau + UV, oder Weiß — UV = Gelb + Blau. Blaugrün konnte durch je einen Farbreiz aus dem Gelb- und Blaubereich ermischt werden; aus der Mischung von Farbreizen aus dem Blau- und dem UV-Bereich geht Blaugrün niemals hervor. Wohl aber steht es durch einen vierten Farbreiz, durch Gelb, mit Blau und UV in einer linearen Beziehung: Blau + UV + Gelb = Blaugrün + UV = „Weiß“. Die Tatsache der linearen Beziehung zwischen je vier Farbreizen ist der Ausdruck für die Dreidimensionalität des Farbreizes. Demnach gilt auch das zweite GRASSMANNSCHE Gesetz für den Farbensinn der Bienen, welches besagt: „Zur Kennzeichnung eines Farbreizes sind drei voneinander unabhängige Größen notwendig und hinreichend.“

Bei der Mischung je zweier Spektralfarbreize ließ sich stets der Bienenfarbton eines dazwischenliegenden Spektralreizes nachbilden, wenn beide Ausgangsreize nicht zu weit voneinander entfernt waren. In dem Mischungsverhältnis, bei dem die Verwechslung eintrat, kam der bienensubjektive Spektralabstand der drei Spektralreize zum Ausdruck. Einige Beispiele mögen dies erläutern: Wie aus den Farbumterscheidungsversuchen (Kap. I) hervorgegangen war, ist die Farbtonähnlichkeit von Orange und Gelb ungefähr genau so groß wie die von Grün zu Gelb. Die Ähnlichkeit ist relativ stark. In Übereinstimmung damit trat bei den Farbmischversuchen die Verwechslung der Orange + Grün-Mischlichter mit dem Gelblicht in einem sehr weiten Bereich um das Mischungsverhältnis 50:50% ein. — Grün 530 $m\mu$ (obwohl in der Wellenlängenskala nur halb so weit von Blaugrün 490 $m\mu$ entfernt wie Orange 616 $m\mu$) ist dem Orange ähnlicher als dem Blaugrün. Dementsprechend trat die Verwechslung von Grün mit dem Orange + Blaugrün-Mischfarben bei einem Mischungsverhältnis von 60% Orange + 40% Blaugrün ein. UV 375 $m\mu$ ist dem UV 360 $m\mu$ sehr viel ähnlicher als Blauviolett 440 $m\mu$. Übereinstimmend damit trat auch die Verwechslung von 375 $m\mu$ mit einem Mischlicht aus 80% UV 360 $m\mu$ + 20% Blauviolett auf. Alle Farbmischversuche zeigten dieselbe Übereinstimmung zwischen dem Grad der Ähnlichkeit der drei Spektralreize und dem Mischungs-

verhältnis, bei dem die Mischung von zweien mit dem dritten wechselt wurde. Daraus kann man schließen, daß bei der Mischung zweier nicht zu weit entfernter Spektralfarbreize (Wellenlängen) die Bienenfarbtöne der dazwischenliegenden Wellenlängen in stetigem Übergang hervorgebracht werden können. Dies ist allgemein im dritten GRASSMANNschen Gesetz ausgedrückt: „*Alle Farbmischungsreihen sind stetig*“.

Diese Gesetze nehmen für einen weiten Bereich der Farbempfindung des helladaptierten, farbentüchtigen Menschen den Rang streng gültiger Naturgesetze ein. Daß sie offensichtlich auch für das Farbsehen der Bienen gelten, weist darauf hin, daß der Funktionsplan des lichtempfindlichen Organs und seiner zentralnervösen Repräsentanten bei Mensch und Biene grundsätzlich gleich ist. Will man nicht annehmen, daß bereits die gemeinsamen Ahnen von Proto- und Deuterostomiern zu einer qualitativen Wellenlängenunterscheidung befähigt waren, so kann man dieses Ergebnis als interessantes Beispiel für eine weitgehende Konvergenzentwicklung einer Spezialleistung des Gesichtssinnes bei so entfernten Stämmen wie dem Vertebraten- und dem Arthropodenstamm ansehen.

Die reizmetrische Dreifarbenlehre des Menschen auf der Grundlage der GRASSMANNschen Gesetze findet ihren quantitativen Ausdruck in der „Spektrumseichung“, die den Spektralfarbenzug in der Farbtafel liefert. Die Spektrumseichung von Dichromaten führte zu den drei Grundreizkurven, deren Maxima ungefähr auf die drei Spektralbereiche größter Sättigung fallen¹.

Die Aufstellung des Spektralfarbenzuges der Bienen, aus dem dann sämtliche Farbmisch-, Komplementär- und Sättigungsbeziehungen quantitativ entnommen werden könnten, ist auf Grund der bisherigen Versuche noch nicht möglich, da die Sättigungsverluste der Mischfarben gegenüber den Spektralfarben nicht quantitativ erfaßt wurden. Außerdem wäre eine weit größere Zahl von Versuchen dazu nötig. Die bisherigen Versuche genügen jedoch zur Sicherung der qualitativen Aussage, daß das Farbsystem der Bienen durch drei Spektralfarbreize darstellbar ist, d. h., daß das Farbsystem der Bienen trichromatisch ist. (Vgl. dazu das Farbdreieck in Abb. 26, S. 459, dessen Seiten also tatsächlich alle Bienenfarbtöne umfassen.)

Der Schluß von dem reizmetrischen Befund auf drei Photorezeptoren im Bienenauge mit maximaler Empfindlichkeit im Gelb-, Blau- und UV-Bereich ist naheliegend, jedoch nicht unbedingt zwingend. Jedenfalls drückt er aber eine Minimalforderung aus.

¹ Über Spektrumseichung und Grundreizkurven siehe z. B. RICHTER, Grundriß der Farbenlehre der Gegenwart. Dresden und Leipzig: Theodor Steinkopf 1940.

Um näheren Aufschluß über den Bereich der Blau-UV-Übergangsfarben zu erlangen, wurde nun noch das Unterscheidungsvermögen der Bienen für die Reihe der Blauviolett + UV-Mischfarben untersucht.

5. Die Unterscheidung der Blauviolett + Ultraviolett-Mischfarben,
„Bienen-Violettbereich“

Die Untersuchung der Frage, wieviel gut unterscheidbare Farbtöne für die Bienen zwischen Blauviolett 440 m μ und UV 360 m μ liegen,

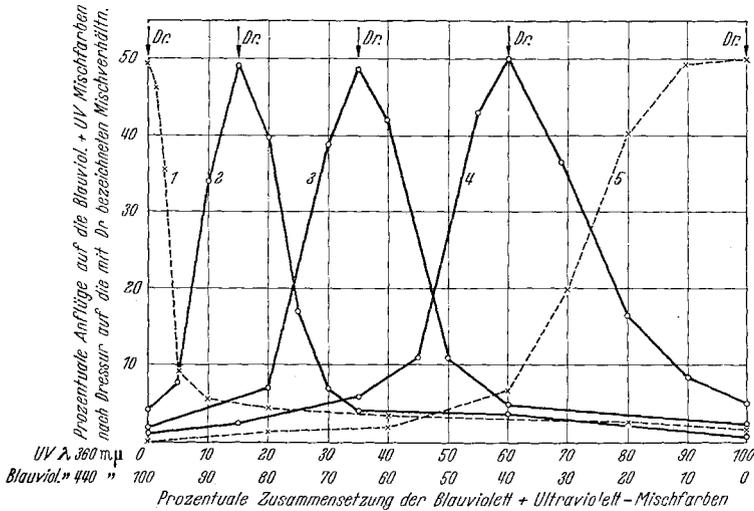


Abb. 30. Unterscheidung der Blauviolett 440 m μ + UV 360 m μ -Mischlichter. Verteilung der prozentualen Anflüge auf die nacheinander gebotenen Blauviolett + UV-Mischlichter nach Dressur auf: 100% Blauviolett (1), 85% Blauviolett + 15% UV (2), 65% Blauviolett 35% UV (3), 40% Blauviolett + 60% UV (4) und 100% UV (5). Die Einzelpunkte stellen die Mittelwerte der Anflüge auf das Vergleichsmischlicht in Prozent aus jeweils 5 Versuchen dar

erfolgte in derselben Weise wie bei den Gelb + UV-Mischfarben (s. S. 445, „Bienen-Purpurbereich“).

Die Bienen wurden zunächst auf reines Blauviolett 440 m μ in doppelter Einheitsenergie dressiert. Als Vergleichslicht diente ein zweites Blauviolettlcht, dem in den Versuchen stufenweise UV 360 m μ beigemischt wurde. Ähnlich wie bei den Gelb + UV-Versuchen zeigte sich dabei, daß bereits wenige Prozent UV zu Blauviolett gemischt genügen, damit die Bienen das Blauviolettdressurlicht von dem Vergleichsmischlicht unterscheiden: Bei 5% zugemischtem UV fliegen nur etwa 10% der Bienen falsch, bei 15% UV sogar nur noch etwa 5% (Kurve 1 in Abb. 30, 50 Versuche vom 20. September 1955).

Zum Vergleich wurden die Bienen jetzt auf das reine UV 360 m μ -Licht dressiert, wobei in den Versuchen dem UV-Vergleichslicht Blauviolett beigemischt wurde. Wie aus Kurve 5 in Abb. 30 (40 Versuche vom

21. September 1955) ersichtlich ist, mußte das UV-Vergleichslicht mindestens 40% Blauviolett enthalten, damit es die Bienen von reinem UV gut unterschieden.

In dieser unterschiedlichen Wirkung der beiden Spektrallichter äußert sich erneut die große Sättigung des UV.

Die beiden Kurven (1 und 5) umreißen den Bereich jener Mischfarben, welche die Bienen sowohl von Blauviolett als auch von UV unterscheiden. Wählt man als Kriterium sehr guter Unterscheidung etwa 5% falsche Anflüge, so reicht er von 85% Blauviolett + 15% UV bis etwa 40% Blauviolett + 60% UV. Der entsprechende Bereich für die Gelb + UV-Mischfarben war schmaler und nach dem reinen Gelb hin verschoben. Darin äußert sich die geringere Sättigung des Gelb gegenüber der des Blauviolett. Der steile Abfall der Verwechslungskurven 1 und 5 und die größere Breite des umschlossenen Bereiches ließen vermuten, daß die Bienen mehrere Blauviolett + UV-Mischfarben unterscheiden werden, da sich ja Mischungsreihen als stetig erwiesen hatten.

Zur möglichst willkürfreien Prüfung dieser Frage wurden die Bienen nun auf das erste, von Blauviolett sehr gut unterscheidbare Mischungsverhältnis 85% Blauviolett + 15% UV dressiert. In den Versuchen standen wieder nacheinander die verschiedenen Mischlichter zur Wahl. Kurve 2 in Abb. 30 (50 Versuche vom 22. September 1955) zeigt das Ergebnis: Das Dressurmischlicht wird mit dem reinen Blauviolettlicht nahezu überhaupt nicht verwechselt (4% falsche Anflüge). Mit steigendem UV-Gehalt des Vergleichslichtes nimmt die Verwechslung zu, bis zum Maximum der Kurve (knapp 50% falsche Anflüge) bei gleichem Mischverhältnis der beiden Lichter. Steigt der UV-Gehalt des Mischlichtes weiter, so nimmt die Verwechslung rasch wieder ab bis zu sehr guter Unterscheidung bei einem weiteren Mischverhältnis von 65% Blauviolett + 35% UV. Demzufolge wurde nunmehr auf dieses Mischungsverhältnis dressiert und in 40 Versuchen vom 23. September 1955 wie vorher die Verwechslungskurve aufgestellt (Kurve 3 in Abb. 30). Als letztes Mischungsverhältnis, das sowohl von den vorigen als auch von reinem UV sehr gut unterschieden wird, kam das Verhältnis 40% Blauviolett + 60% UV in Frage. So wurde auch darauf dressiert und in 50 Versuchen vom 24. September 1955 die Verwechslungskurve ermittelt (Kurve 4 in Abb. 30). Da das Ultraviolett größere bienensubjektive Helligkeit als Blauviolett besitzt, wird die Helligkeit der energiegleichen Mischlichter von Blauviolett nach Ultraviolett zunehmen. Man könnte einwenden, die Unterscheidung innerhalb der Mischreihe beruhe vielleicht auf diesem Helligkeitsanstieg. Um diesen Einwand auszuschalten, wurden noch die folgenden Vergleichsversuche durchgeführt:

Die Bienen wurden auf 15% UV (das ist der UV-Gehalt des ersten sehr gut unterscheidbaren Mischlichtes s. Abb. 30) gegen kleinere und

größere Energiemengen UV dressiert. Dabei bleibt der Farbton der verschiedenen Gegendressurlichter derselbe und nur die Helligkeit ändert sich. In den 50 Versuchen vom 25. September 1955 zeigte sich (Kurve 1 in Abb. 31), daß die Bienen das Dressurlicht nur so lange stärker befliegen, als es größere Strahlungsdichte als das Vergleichslicht hatte. Sobald die Energie des UV-Vergleichslichtes größer, d. h. sobald es heller

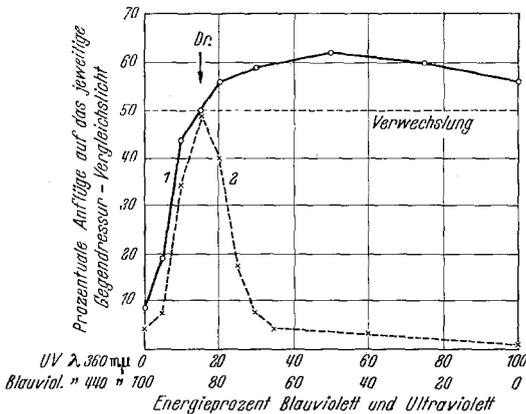


Abb. 31. Vergleichsversuche, Kurve 1: Unterscheidung von Farblichtern verschiedener Strahlungsdichte, aber gleichen Farbtones (UV) nach Dressur auf eine bestimmte Strahlungsdichte (15% der Einheitsenergie). Kurve 2: Unterscheidung verschiedener Blauviolett + UV-Mischlichter nach Dressur auf 85% Blauviolett + 15% Ultraviolett (aus Abb. 30). Die Einzelpunkte stellen die Mittelwerte der Anflüge auf das Gegendressurmischlicht in Prozent aus jeweils 5 Versuchen dar

sitzen. Die gleichmäßige Gestalt der 5 Verwechslungskurven in Abb. 30 beweist weiter, daß sich der Farbton längs der Blauviolett-UV-Mischreihe stetig ändert, gemäß dem dritten GRASSMANNschen Gesetz.

Aus den Versuchen geht somit hervor, daß zwischen dem Blau- und UV-Bereich der Bienen ein deutlich ausgeprägter Bereich von Blau + UV-Übergangsfarben liegt: Zwischen Blauviolett 440 $m\mu$ und UV 360 $m\mu$ vermögen die Bienen drei Farbtöne von den Ausgangsfarben und voneinander sehr gut, d. h. zu mehr als 95% (richtige Anflüge) unterscheiden. Wählt man als Kriterium mäßiger Unterscheidung 70–80%, so kann man sagen, daß die Bienen zwischen Blauviolett und UV sieben Farbtöne mäßig unterscheiden können (Maxima und Schnittpunkte der Verwechslungskurven).

Die Behauptung, daß diese Farbtöne der Blauviolett + UV-Mischfarben die Spektralfarbtöne zwischen Blauviolett und UV für die Bienen darstellen, ist direkt für den Farbton der Wellenlänge 375 $m\mu$ bestätigt. Die Bienen verwechselten Licht dieser Wellenlänge mit einem Mischlicht

als das Dressur-UV-Licht wurde, befliegen die Bienen das Vergleichslicht stärker als das Dressurlicht: Die Verwechslungskurve steigt über 50% hinaus.

Der unmittelbare Abfall der Verwechslungskurve 2 nach ihrem Maximum bei 50%, trotz ansteigender bienensubjektiver Helligkeit des Vergleichslichtes, muß somit auf einem Farbtonunterschied beruhen. Denn eine Dressur auf das dunklere zweier Lichter gelingt nur dann spielend, wenn sie verschiedenen Farbton be-

aus 30—20% Blauviolett (zu 70—80% UV gemischt). (s. Kurve 4 in Abb. 29.) Dem Mischverhältnis bei dem Schnittpunkt von Kurve 4 und 5 in Abb. 30 ist demnach die Wellenlänge $375\text{ m}\mu$ zuzuordnen. Es besteht kein Grund, daran zu zweifeln, daß den übrigen Mischlichtern ebenso Wellenlängen zwischen $440\text{ m}\mu$ und $360\text{ m}\mu$ zugeordnet werden können.

Aus dem Wellenlängenabstand von $80\text{ m}\mu$ zwischen Blauviolett und UV ergibt sich für die sehr gut unterscheidbaren Zwischenfarbtöne ein Wellenlängenintervall von etwa $26\text{ m}\mu$, für die mäßig unterscheidbaren ein Intervall von etwa $11\text{ m}\mu$. Da die erste, von der Wellenlänge $360\text{ m}\mu$ mäßig unterscheidbare Wellenlänge $15\text{ m}\mu$ entfernt ist, ändert sich der Farbton in der Mitte des Bereiches offenbar schneller als am Rande.

Dieser mittlere Bereich der Blau-UV-Übergangsfarben wird als Bienen-Violettbereich bezeichnet; er weist sich durch seine überaus gute Unterscheidung gegenüber dem Blaubereich und dem UV-Bereich als weitere Bienenhauptfarbe aus. Zunächst kann er umschrieben werden durch die von Kurve 3 in Abb. 30 oberhalb der 5%-(falsche Anflüge) Grenze umschlossenen Blauviolett + UV-Mischverhältnisse. Die Mitte dieses Bereiches stellt dann die Komplementärfarbe zu Gelb $588\text{ m}\mu$ dar, denn 66,5% Blauviolett + 33,5% UV ergänzen Gelb zu Bienenweiß (s. S. 459).

Die Hauptergebnisse der Dressurversuche am Spektralfarbmischapparat über das Farbsystem der Bienen sind qualitativ zusammenfassend dargestellt in dem in Abb. 32 gezeichneten Farbkreis der Bienen.

6. Der Farbkreis der Bienen, Vergleich mit dem des Menschen

Die Bienen unterscheiden *sechs Hauptfarbqualitäten*. Zu den vier von KÜHN angegebenen Bereichen (*Gelb-, Blaugrün-, Blau- und UV-Bereich*) kommen als weitere sehr gut unterscheidbare Farbbereiche noch hinzu, der *Blau + UV-Violettbereich* und der *Gelb + UV-Purpurbereich*. Der letztere verbindet die fünf Spektralbereiche zum Farbkreis. Dabei ist nicht entschieden, ob die Enden des Bienenspektrums einander im Farbton ähneln. Für das Bestehen des Farbkreises ist jedenfalls die Ähnlichkeit der Spektrumsenden keine notwendige Voraussetzung.

Die sechs Hauptfarbqualitäten lassen sich auf *drei Grundfarbbereiche* zurückführen, auf den *Gelb-, Blau- und UV-Bereich*. Diese Bereiche zeichnen sich durch größere spektrale Ausdehnung und größere bienensubjektive Sättigung aus; in ihnen ändert sich der Farbton im Spektrum langsamer als in den Zwischenbereichen. Die Farbqualitäten der *drei Zwischenbereiche* gehen aus der Mischung der Grundfarbbereiche hervor: Durch die Mischung von Gelb- und Blaubereich entsteht für die Bienen der Farbton des *Blaugrünbereiches*. Er ist identisch mit dem von Weiß

ohne UV. Desgleichen geht aus der Mischung von Blau und UV der Farbton des Blau-UV-*Violett*bereiches und aus der Mischung von Gelb und UV der Farbton des Gelb-UV-*Purpur*bereiches hervor. Die Mischung aller drei Grundfarbbereiche wirkt auf die Bienen wie unbuntes Licht („Weiß“). Demnach ist jeder Grundfarbbereich komplementär zu dem Zwischenbereich der beiden übrigen Grundfarbbereiche. Die drei *Komplementärfarbenpaare* der Bienen sind somit: *Blaugrün- und UV-Bereich*, *Gelb- und Violett*bereich, sowie *Blau- und Purpur*bereich. Alle diese Ergebnisse beweisen, daß das Farbsystem der Bienen *trichromatisch* ist¹.

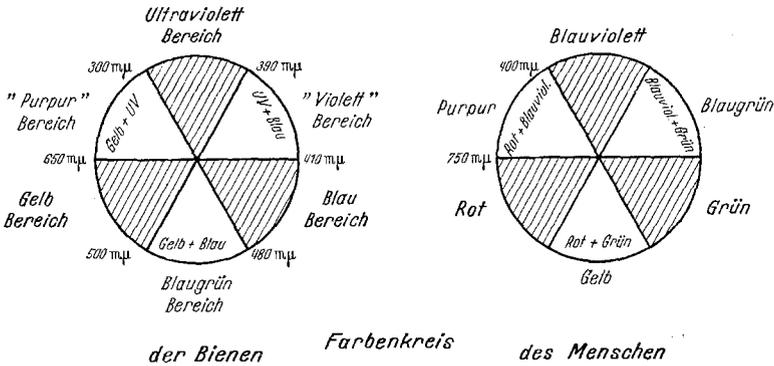


Abb. 32. Farbkreis der Bienen und des Menschen. Schraffiert die drei Grundfarbbereiche. Dazwischen die durch additive Mischung der ersteren darstellbaren Zwischenfarbbereiche. Gegenüberliegende Sektoren bezeichnen Komplementärfarbenpaare

Die prinzipielle Gleichheit des Farbkreises der Bienen und des Menschen und die effektive Verschiedenheit als Folge der relativen Verschiebung der jeweils sichtbaren Spektralgebiete ist aus Abb. 32 klar zu erkennen. Die Gleichheit der Schemata darf freilich nicht über die unterschiedliche Leistungsfähigkeit des Farbensinnes von Biene und Mensch hinwegtäuschen, wengleich der Unterschied nicht so riesengroß ist, wie man bisher angenommen hat.

Besonders der Befund, daß die Bienen die drei für den Menschen so grundverschiedenen Farben Rot (Orange), Gelb und Grün in den Versuchen von v. FRISCH, LOTMAR und HERTZ verwechselten, verleitete zu der Vorstellung, daß der Farbensinn der Bienen ganz unvergleichlich schlechter ausgebildet sei als der des Menschen. Das Spektralgebiet von 650—500 $m\mu$ (Rot-Grün) stellt zwar tatsächlich nur eine einzige Bienenhauptfarbqualität dar. Dafür folgen aber nach der kurzwelligen Seite

¹ Auf ganz anderem Wege kam AUTRUM (1953) zu der Ansicht, daß sich auch das Farbsehen von Calliphora im wesentlichen wohl auf drei Rezeptorensystemen aufbaut. Mittels der elektrophysiologischen Methode machte er für den Bereich von 400—700 $m\mu$ zwei Systeme mit maximaler Empfindlichkeit im Rot (630 $m\mu$) bzw. im Grün (510 $m\mu$) wahrscheinlich; ein drittes vermutet er im UV.

vier bzw. mit Bienenpurpur fünf weitere Hauptfarbbereiche, wobei in dreien davon der menschliche Farbensinn versagt: Gerade in dem UV-Bereich, dem Gelb + UV-Purpur- und dem Blau + UV-Violettbereich (in denen der Mensch entweder gar nichts, unverändertes Gelb oder unverändertes Blauviolett sieht) zeigten sich die Bienen zu einer guten Farbtonunterscheidung befähigt.

Die Ergebnisse der reizmetrischen Untersuchung des Farbensehens der Bienen bilden eine neue Grundlage für blütenökologische Betrachtungen. Um Aussagen über Beziehungen zwischen der besonderen Ausbildung des Farbensinnes der Bienen und den Blütenfarben machen zu können, bestimmte ich die Blütenreflexion von etwa 200 einheimischen Arten in den für die Bienen bedeutungsvollen Spektralbereichen. Die Bestimmung wurde photographisch, quantitativ auswertbar, mittels derselben Interferenzfilter durchgeführt, wie sie zur Prüfung des Farbensehens der Bienen verwendet wurden. Die Ergebnisse dieser Untersuchung werde ich später berichten.

Zusammenfassung

1. Zur reizmetrischen Untersuchung des Farbensehens der Bienen wurde ein Spektralfarbmischapparat entwickelt, der den Erfordernissen einer Bienendressur entspricht: Vier horizontale UV-durchlässige Mattscheiben (Durchmesser 6 cm), welche die Quarzfuttergläsern tragen, können von unten mit verschiedenen monochromatischen Spektrallichtern, mit „Weiß“licht mit und ohne UV oder mit Mischlichtern aus zwei und drei Spektrallichtern beleuchtet werden. Der Apparat befindet sich in einem von Tageslicht mäßig erhellten Raum, in den die Bienen durch die Fensteröffnung hereinfliegen. Die Dressuren wurden stets nur mit wenigen gezeichneten Bienen durchgeführt.

2. In Vorversuchen wurde die Reizwirksamkeit einiger Spektrallichter durch eine Schwellenbestimmung geprüft. Es ergab sich, daß UV 360 $m\mu$ mit Abstand das reizwirksamste Spektrallicht für die Bienen darstellt. Ihm folgen Blauviolett 440 $m\mu$, Grün 530 $m\mu$, Gelb 588 $m\mu$, Blaugrün 490 $m\mu$ und Orange 616 $m\mu$. An der Reizwirksamkeit der Spektralfarben sind deren bienensubjektive Helligkeit und Sättigung beteiligt.

3. Die Bestimmung der bienensubjektiven Sättigung derselben Spektralfarben (aus der Menge Spektrallicht, die zu Weißlicht gemischt werden muß, bis die Bienen den Dressurfarbton erkennen) zeigte, daß UV auch das gesättigste von allen Spektrallichtern ist. Ihm folgen Blauviolett und die Farben des Gelbbereiches. Am ungesättigsten erwies sich Blaugrün.

4. Wie hell den Bienen die einzelnen Spektralfarblichter relativ erscheinen, konnte aus 2. und 3. nicht eindeutig erschlossen werden. Auf

Grund der Bestimmung der relativen Reizwirksamkeit von Weiß mit und Weiß ohne UV-Licht kann lediglich gesagt werden, daß UV auch größere bienensubjektive Helligkeit besitzt als die übrigen Spektralfarben im Durchschnitt.

5. In den Hauptversuchen wurde zunächst die Wellenlängenunterscheidung innerhalb der vier KÜHNSCHEN Hauptspektralbereiche der Bienen geprüft: Im Gelbbereich vermögen die Bienen Orange 616 $m\mu$, Gelb 588 $m\mu$ und Grün 530 $m\mu$ dem Farbton nach mäßig zu unterscheiden. Der schmale Blaugrünbereich hebt sich in der Unterscheidung scharf gegen die angrenzenden Wellenlängen Grün 530 $m\mu$ und Blau 474 $m\mu$ ab. Im Blaubereich vermögen die Bienen Blau 474 $m\mu$ und Blauviolett sogar etwas besser dem Farbton nach zu unterscheiden als Orange und Grün im Gelbbereich. Auch der UV-Bereich ist qualitativ differenziert, da UV 375 $m\mu$ und UV 360 $m\mu$ bereits merklich unterschieden wurden.

6. Als neue Hauptfarbqualität der Bienen erwies sich der Bereich der Gelb + UV-Mischfarben (Bienen-Purpurbereich), der die Endbereiche des Bienenspektrums zum Farbkreis verbindet. Innerhalb des Purpurbereiches werden zwischen Gelb 588 $m\mu$ und UV 360 $m\mu$ zwei Farbtöne gut (> 90% richtige Anflüge) bzw. fünf Farbtöne mäßig (> 70% richtige Anflüge) unterschieden. In den Mischungsverhältnissen äußerte sich eindrucksvoll die große Sättigung des UV: Bereits zwei Energieprozent UV zu (98%) Gelb gemischt genügen, um den Farbton des Gelb für die Bienen merklich zu ändern.

7. Als weitere neue Hauptfarbqualität der Bienen zeichnete sich der Bereich der Blauviolett + UV-Mischfarben aus (Bienen-Violettbereich). In ihm unterscheiden die Bienen zwischen Blauviolett 440 $m\mu$ und UV 360 $m\mu$ sogar drei verschiedene Farbtöne sehr gut bzw. sieben Farbtöne mäßig. Hier genügten 3% UV zu Blauviolett gemischt, um es von reinem Blauviolett für die Bienen im Farbton merklich verschieden zu machen.

8. Entgegen der Behauptung von M. HERTZ und ENGLÄNDER kann Weiß mit UV (Bienenweiß) auch in horizontaler Lage Dressurfarbe werden, allerdings etwas schlechter als Weiß ohne UV. Weiß ohne UV wirkt auf die Bienen wie ungesättigtes Blaugrün. (Bestätigung der Aussage von M. HERTZ.)

9. Wie durch Versuche von M. HERTZ schon nahegelegt, erwiesen sich Blaugrün und UV tatsächlich als Komplementärfarben der Bienen. Die additive Mischung von 85% Blaugrün + 15% UV verwechselten sie mit Bienenweiß.

10. Die Vermutung, daß auch Gelb und Blau Komplementärfarben der Bienen seien, traf nicht zu. Die additive Mischung von Gelb und

Blau wurde vielmehr mit Weiß ohne UV verwechselt. Die Wirkung von Bienenweiß ließ sich nur durch die Mischung 55,25% Gelb + 29,75% Blauviolett + 15% UV erzielen. Komplementär zum Gelbbereich ist somit der Bienen-Violettbereich, komplementär zum Blaubereich der Bienen-Purpurbereich.

11. Durch die Mischung von Spektralreizen des Gelbbereiches mit solchen des Blaubereiches konnte stets der Farbton des Blaugrün nachgebildet werden. Auch die Mischung des gesamten Gelb- mit dem gesamten Blaubereich ergibt für die Bienen den Farbton des spektral dazwischenliegenden Blaugrünbereiches.

12. Aus weiteren Farbmischversuchen konnte die Gültigkeit der GRASSMANNschen Gesetze auch für das Farbsehen der Bienen nachgewiesen werden. Das Farbsystem der Bienen ist von grundsätzlich gleicher Art wie das Farbsystem des Menschen. Es ist trichromatisch. Zusammenfassende Besprechungen des Farbsystems der Bienen s. S. 464 und 473.

Literatur

- AUTRUM, H., u. H. STUMPF: Elektrophysiologische Untersuchungen über das Farbsehen von Calliphora. Z. vergl. Physiol. **35**, 71 (1953). — BERTHOLF, L.: Reactions of the honeybee to light. (Diss. 1928.) J. Agricult. Res. **42**, 379 (1931). — BERTHOLF, L.: The distribution of stimulative efficiency in the ultraviolet spectrum for the Honeybee. J. Agricult. Res. **43**, 703 (1931). — ENGLÄNDER, H.: Die Bedeutung der weißen Farbe für die Orientierung der Bienen am Stand. Arch. Bienenkde **22**, 81 (1941). — FRISCH, K. v.: Der Farbensinn und Formensinn der Bienen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **35**, 1 (1914). — Das Problem des tierischen Farbensinnes. Naturwiss. **11**, 470 (1923). — HELMHOLTZ, H. v.: Handbuch der physiologischen Optik. 3. Aufl., 2119 ff.: Voß 1911. — HERTZ, M.: Beitrag zum Farbsinn und Formsinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. **24**, 413 (1937). — Zur Technik und Methode der Bienenversuche mit Farbpapieren und Glasfiltern. Z. vergl. Physiol. **25**, 239 (1937). — New experiments on colour vision in bees. J. of Exper. Biol. **16**, 1 (1939). — HESS, C. v.: Messende Untersuchungen des Lichtsinnes der Biene. Pflügers Arch. **163**, 289 (1916). — Neues zur Frage nach einem Farbensinn bei Bienen. Naturwiss. **8**, 927 (1920). — HÖRMANN, M.: Über den Helligkeitssinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. **21**, 188 (1934). — KOHLRAUSCH, A.: Adaptation, Tagessehen und Dämmerungssehen. In Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. XII/2, Rezeptionsorgane II, Photorezeptoren II. 1931. — KÜHN, A.: Versuche über das Unterscheidungsvermögen der Bienen und Fische für Spektrallichter. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **66** (1924). — Zum Nachweis des Farbunterscheidungsvermögens der Bienen. Naturwiss. **12**, 116 (1924). — Über den Farbensinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. **5**, 762 (1927). — KÜHN, A., u. G. FRÄNKEL: Über das Unterscheidungsvermögen der Bienen für Wellenlängen im Spektrum. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **4**, 330 (1928). — LOTMAR, R.: Neue Untersuchungen über den Farbensinn der Bienen mit besonderer Berücksichtigung des Ultravioletts. Z. vergl. Physiol. **19**, 673 (1933). — LUTZ, F. E.: Experiments with „stingless bees“ (*Trigona Cressoni*)

concerning their ability to distinguish ultraviolet patterns. Amer. Mus. Novitatis **1933**, 641. — RICHTER, M.: Grundriß der Farbenlehre der Gegenwart. Dresden: Theodor Steinkopff 1940. — SANDER, W.: Phototaktische Reaktionen der Bienen auf Lichter verschiedener Wellenlänge. Z. vergl. Physiol. **20**, 267 (1933). — SCHLIEPER, C.: Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktionen der Tiere. Z. vergl. Physiol. **6**, 453 (1927). — Über die Helligkeitsverteilung im Spektrum verschiedener Insekten. Z. vergl. Physiol. **8**, 281 (1928). — SCHRÖDINGER, E.: Über den Ursprung der Empfindlichkeitskurven des Auges. Naturwiss. **12**, 927 (1924). — WOLF, E.: The visual intensity discrimination of the honeybee. J. Gen. Physiol. **16**, 407 (1932/33). WOLF, E., and ZERRHAN-WOLF: The Dark adaptation of the eye of the honeybee. J. Gen. Physiol. **19**, 229 (1936).

Dr. K. DAUMER, München 2, Zoolog. Inst. der Universität, Luisenstr. 14
