

蜜蜂的視覺嗅覺味覺和語言

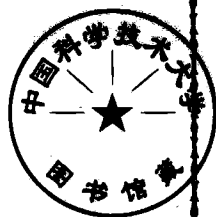
卡爾·洪·佛烈希

科學出版社

蜜蜂的視覺、嗅覺、味覺和語言

卡尔·洪·佛烈希 著

陶 亢 德 譯



科 学 出 版 社

1958

前 言

卡尔·洪·佛烈希(Karl von Frisch),以其在蜜蜂及其他低等动物的惊人的知觉能力和行为样式上的种种发现,知名於世界的生物学家和养蜂人。在本书中,他以一种使並無技术基础的讀者無須費尽力气而能够愉快地閱讀的平易敘述,記述这些科学成就。凡是养着一箱蜜蜂的人,誰都有时候給蜜蜂变化無常的行为弄得莫名其妙。在本书中,蜜蜂的許多使人不解的習慣有了簡潔的解釋,使成合式的前景,作为一种精密的社会結構的中樞,这种社会結構的順暢的职能,是久为哲学家所羡慕不止的。本书作者的发现之中,有若干是非常基本的,所以受它們影响的,一定將不仅限於养蜂業和动物学,而且还有認真研究动物行为和感觉器官之机械作用的任何部門。

洪·佛烈希在他傑出的科学生涯中,对許多种生物学問題作了徹底严密的研究,这些問題包括魚皮的色素性質,动物的色彩变化,魚的听觉,魚和昆虫的嗅觉和味觉,昆虫的视觉,以及最近的蜜蜂用以通訊的方法。他的著作“你和生命”(Du und das Leben)*,是一本論述生物学初步的可喜好書,在奥国和德国讀者極广。他生於維也納,學於維也納,历任罗斯托克、布累斯劳、慕尼黑、格拉茲各大学教授,主持慕尼黑动物研究所多年。他的著作虽然多年来广为科学專家所知而且备受推崇,但極少英譯本出版。

本书以討論蜜蜂与花之間的合作关系开始,这关系使昆虫获得食物,使花得以傳遞花粉。我們必須面对这个事实,就是關於这

* 这本书有英譯本,名“You and Life”。——譯者

個题目的著述已經極多，而且是含有这么多的傳奇性，至於使我們之中的大多數人傾向於將這題目與浪漫詩或小兒故事聯繫起來。我們想擦亮眼睛，對花和蜜蜂這事情給予新鮮而無偏見的注意，必先作相當的努力。然而這努力是很有酬報的，因為讀者將發現科學的事實比任何經過裝飾的事實還更奇異。特別是本書第三章更引導我們到達這個驚人的結論：蜜蜂竟能將食物所在地的精確消息互相通知。蜜蜂的“語言”並不使用字，甚至於不用聲音，然而同樣能夠傳遞複雜的消息，甚至於彷彿包括着圖示之類。

近幾十年間，生物學家對於說低等動物的反應達到一種高度複雜性、就是人們簡直想稱為智力的主張，越來越不願相信。他們想到本來衷心相信動物的有智力的行為，一經縝密研究，原來可有簡單得多的解釋，它不需要我們將較高的智力歸之於神經系統比我們簡單得多的動物。因之許多人對於本書第三章中的結論，最初可能覺得懷疑，因為要熱誠接受它們，牽涉到現時科學態度的相當程度的修正。洪·佛烈希自己對這事情就會有這麼一句話：“沒有一個有資格的科學家應該在初聽之下就相信這些事情”。

洪·佛烈希給我們的並不是模糊或玄妙的臆測，而是無論其怎樣驚人却是具體而容易觀察的現象。這裡他告訴了我們在巢脾上爬着的蜜蜂的沸騰騷亂之中去尋得什麼，這裡他的洞察力將看似混亂之極的地方弄得井然有序，使稍有耐性擁有一箱蜜蜂的人都可以自己去試驗這些主要的結論。

事實上在美國、英國和歐洲大陸，已經完成了獨立的證明。例如劍橋大學的索普博士(Dr. W. H. Thorpe)在自然雜誌(Nature)上就這樣寫道：

“承洪·佛烈希教授的好意……我能够……為他和為我自己作了某些最緊要的試驗的‘復習’……我的觀察偏及這著作中的一切主要階段，我能够對於指示食源距離和方向的效率作我自己的估計……這個值得紀念的經驗……使我能够滿意地解決初讀本

書時所感覺的若干懷疑和困難，而深信整個說來書中的一些結論是確實的。”

我可以坦白說，我在自己作這些簡單的試驗之前，也不是沒有一點懷疑的。但是以一只觀察蜂箱和一羣蜜蜂（紐約州農業學院昆蟲系借給我的）工作了幾個星期之後，使我到達了和索普的報告同樣程度的確信*。雖然有若干細節仍未明確，雖然要完全明了蜜蜂的舞蹈和“語言”還必須做很多補充工作，但是本書第三章所述的一些重要的基本事實，顯得是沒有重大問題的了。現在我們只好參照這些發現和它們所有的含義，改正我們關於動物行為的意見了。

即使本書的優點僅止於此，它顯然也將引起若干科學部門的專門學者的興趣。但在許多聽過為本書底稿的講演的人，卻覺得本書另有其重要的作用。一方面其結論對於生物學是基本的重要，對於動物行為這一專門學問是真正的革命，一方面現象本身又表現着一種為許多經典試驗特色的真實的簡單性。因之它們給予一般讀者一種難得的機會，得以體會精密謹嚴的研究家的思想方式和觀點。敘述是簡約了的，有許多辛苦的過程和錯誤的開端是略去了；然而讀者在閱讀本書的時候，能夠起一種親身參與這個研究以求領會的真切之感。

要體會一個科學家的思想方法，需要的不只是其審查現象、假設、試驗和結論。思想和語言是密切聯在一起的，而為了這個理由，就力求將那明顯表現於原來講演中的可喜的直截與簡單之處保存在本書中。親聽到那幾次講演的人固然能認識這個風味；而且我相信大概給科學作品中習見的佶屈聱牙弄得略感疲倦的另外許多讀者，也將由本書敘述的平實清新而精神一爽。

格里芬(Donald R. Griffin)於科內爾大學動物系

* 莫斯科大學生物系的斯馬臘格多娃(Н. П. Смараглова)也根據佛烈希的試驗證明他的結論是正確的。——譯者

序

本書是在科內爾大學、紐約市美國博物院、明尼蘇達大學所作的三個講演稿；在別的大學只作了第三講。能將這些講演中討論的問題提供給較廣大的讀者，是一件愉快的事情。在三次講演中，當然不可能細述作為四十年工作所達到的結論之用的詳細試驗基礎，許多次試驗是和同事和同僚合作進行的，這在後文曾經提及。因之本書附有參考文獻，使讀者對於這些發見和我們的方法有更多資料可得。

對於格里芬博士的為我們這次行程細心計劃和事先準備，以及對本書英文原稿的協助，深感厚意。同時對於給予合作使這次講學旅行對我們如此有興趣而且有益的人們，我也表示感謝。好幾年來，我們失去了與外國作這樣接觸和交換意見的機會。科學工作必須是國際的，如果只侷促於一隅，將不能繁榮。我在这三個月中在人和科學事情上的所得，勝於過去在國內的三年。

卡爾·洪·佛烈希

1950年5月於慕尼黑

目 录

前言.....	i
序.....	iv
第一章 蜜蜂的颜色感觉.....	1
第二章 蜜蜂的嗅觉和味觉.....	18
第三章 蜜蜂的语言.....	36
附录.....	67
参考文献.....	76

第一章 蜜蜂的顏色感覺

生活在蜂箱里的蜜蜂，是一种社会性昆虫。在一只普通蜂箱里，大約有六万只蜜蜂，但是只有一只是完全發育的雌蜂。这就是蜂后，是蜂羣里唯一能产卵的蜂。雄蜂比較大些，比較肥胖，稍有些笨而且懶。其余的蜜蜂都是工蜂（圖 1）。在正常情况下工蜂是不能产卵的，因为它们們的卵巢小而不發育；不过在其他方面，它們是雌蜂，因为它们們有雌蜂特有的本能；它們在蜂箱里做一切工作，飼育幼蜂，建筑蜜房，打扫蜂箱，而且只有工蜂出去採集花蜜和花粉，作蜂羣的食物。

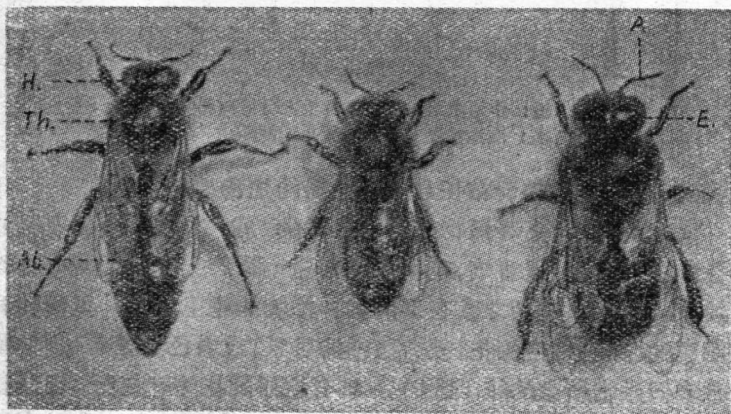


圖 1 从左至右：蜂后；工蜂；雄蜂。

H—头；Th—胸；Ab—腹；A—触角；E—眼。

蜜蜂去採花覓食。有些工蜂在花上採集糖分極丰富的花蜜滴，有些採集花粉，因为它们們也需要給成長中的幼蜂蛋白質。但是它們的採食並不是搶劫的行徑。它們給報酬，为植物效劳：从这花



圖2 左：作为由風授粉一例的禾本科植物的花。



圖3 右：由昆虫授粉的花較大也較鮮艷。

飞到那花的时候，帶着粘在身上的花粉給植物授粉。

大家知道，在高等植物中有兩大类的“花”。許多植物有細小綠色的花，沒有一點香气，花粉由風傳送（圖2）。这类植物产很多花粉，由風散播，碰巧才落在別的同种植物的花上。另一类植物具有明显的、顏色鮮艷的花，或有馥郁的香气，或者色香兼备，这种花才是我們通常所謂的花（圖3）。只有这样的花才产花蜜，因此昆虫才去訪問，它們在从这花飞到那花时授粉（圖4）。生物学家早就相信花以鮮艷和芬芳吸引昆虫。这使昆虫更容易找到花，得到食物；同时植物的授粉也有了保証。

但是並不是每一个生物学家都接受了这个观点。大約在1910年，著名的眼科学家海斯教授（Professor C. von Hess）对魚、昆虫

和其他較低等的动物作了多次实验。他在它們处于趋光状态中——就是在向最明亮的光移动的情况下试验它們。他发现这些动物总是聚集在光谱的綠色或黃綠色区域,这是光谱中对于完全色盲的人最为明亮的部分。海斯根据这个发现,断言魚和無脊椎动物,特别是蜜蜂,是完全色盲的。如果真是这样,那么花的顏色就没有什么生物学的意义了。但是我不相信真是如此,而这个不信,就是促使我在四十年前左右开始研究蜜蜂的最初动机。我想明白蜜蜂有没有顏色感觉。



圖4 花蜜产於花心,於是昆虫在吮吸时就与花粉接触了。

蜜的香味可以吸引蜜蜂飞到实验枱上来。我們可以在实验枱上給它們吃食,例如把食物放在一塊藍色紙板上。它們吸了食物,帶回蜂箱去,交給別的蜜蜂。它們反复来往於它們已經發現的食

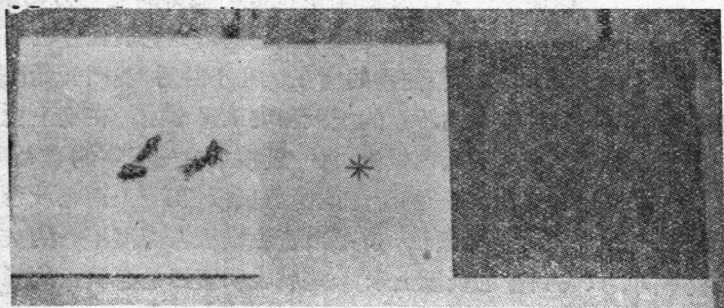


圖5 在枱中央(*)藍色紙板上喂过的蜜蜂,停在沒有食物的干淨的藍色紙板上(左)。蜜蜂辨別出藍色紙板与紅色紙板(右)的不同。

物丰足的地方。我們讓它們這樣去去來來一個時候，然后把有着蜜香的藍色紙板撤去，在原來給食的地方放上兩塊沒有蜜香的新紙板——左邊的一塊藍色，右邊的一塊紅色。如果蜜蜂記得它們是在藍色上發現食物的，如果它們能夠辨別紅色和藍色，那麼它們現在應該飛到藍色紙板上。結果正是這樣（圖5）。

這是一個老的實驗。它指出蜜蜂是能夠區別顏色的；但是它並不證明蜜蜂有顏色感覺即能夠感受顏色，因為兩者並不完全相同。世間有完全色盲的人，雖然為數極少。在完全色盲的人，看一切東西都像我們看黑白照片似的。但是他們分辨得出紅色與藍色，因為在他們看來，紅色很深而藍色則淡得多。因此只憑上述的實驗，我們並不能確定蜜蜂的區別紅藍，究竟是按照顏色呢，還是像色盲的人那樣根據色彩的濃淡。對於完全色盲的人，一切顏色都像是灰色，不過明暗不同吧了。我們不知道色盲的昆蟲感覺我們的各種顏色紙板的明暗程度如何。因此我們又作了下述的實驗。

我們在桌上放一塊藍色紙板，在它周圍放着從白到黑各種深淺不同的灰色紙板。每一塊紙板上放一塊小小的表面玻璃，不過只在藍色紙板上的一只玻璃碟子里才有食物（糖水）。我們用這方法訓練蜜蜂飛向藍色。因為蜜蜂對於位置有很好的記憶力，所以我們把紙板相互間的位置常常變動。但是糖水始終放在藍色紙板上，這樣藍色就始終指示着食物的所在。幾小時後，我們開始決定性的實驗。我們把蜜蜂沾污過的紙板和玻璃碟拿走。在桌上放上一套干淨的深淺不一的灰色紙板，每一紙板上放一只空的玻璃碟子，在這些紙板中間再放一塊干淨的藍色紙板，在它上面也放着空的玻璃碟子。蜜蜂記得藍色，辨認出藍色紙板與深淺不一的灰色紙板不同，只飛到藍色紙板上來。這就說明蜜蜂是有真正的顏色感覺的。

有人指摘這種實驗，理由是藍色紙板可能有一種特有的氣味，

蜜蜂的認識藍色紙板，就是憑這氣味。我們感覺不到藍色紙板有什麼氣味，但這並不證明它對於蜜蜂也沒有氣味；因此我們必須估計到這一個可能，就是蜜蜂的發現藍色紙板，是憑氣味而不是憑顏色。但是事實並不如此。因為我們可以用玻璃板罩上所有紙板后再重作實驗；如果藍色紙板真有什麼氣味，這氣味也透不過玻璃。這次實驗的結果，同不罩上玻璃的實驗結果完全一樣（圖 6）。

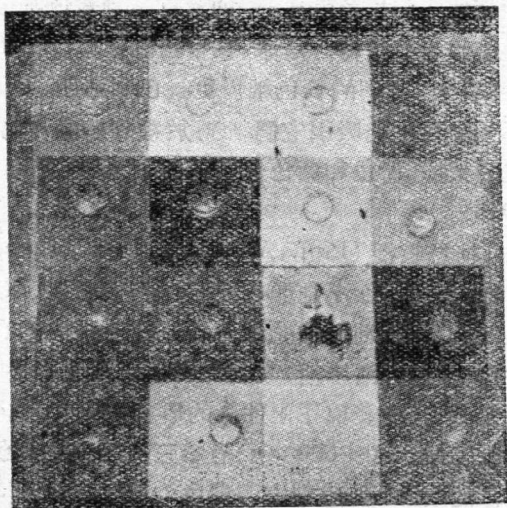


圖 6 被訓練得認識藍色的蜜蜂，停在罩有玻璃的干淨的藍色紙板上——辨認出藍色與各種深淺的灰色不同。

訓練蜜蜂飛向放在橙色、黃色、綠色、紫羅蘭色或紫色紙板上的食物，也得到了同樣的結果。但是如果我們訓練蜜蜂在猩紅的紙板上找食物，那麼它們不但飛到紅色紙板上，而且也飛到了我們安排着的黑色和所有深灰色紙板上。這可見在蜜蜂的眼睛看來，紅和黑是一樣的；換句話說，蜜蜂是紅色盲。由這些實驗，我們明白了蜜蜂是有顏色感覺的，不過和正常人的顏色感覺不完全相同。

为了进一步明了蜜蜂顏色感觉的性質，我們又作了另一种方式的实验。我們先訓練蜜蜂在藍色紙板上找食物，然后在桌上放上我們所有的一切顏色紙板，只是不放任何灰色紙板。蜜蜂找寻藍色，但是我們意外地發現它們不能确切地找到它。它們把藍色紙板同紫羅蘭色和紫色紙板相混淆。而且原先被教会飞向黃色的蜜蜂，不但降落在黃色紙板上，而且也降落到橙色和綠色紙板上。如果是被訓練能飞向橙色的蜜蜂，則欢喜飞到黃色紙板上，教会了飞向綠色的蜜蜂也是这样。看来，在蜜蜂的眼里，橙、黃、綠是一样顏色，在蜜蜂看来，我們的黃色紙板更是色彩鮮明，因而显然比橙色或綠色更为触目更能吸引它們。對於被訓練能飞向藍色、紫色和紫羅蘭色的蜜蜂，藍色和紫色显得比紫羅蘭色更能吸引它們（佛列希，1915）。

1927年，柯恩教授（Prof. A. Kühn）重作了我的訓練蜜蜂的实验，但他用的是光譜而不是顏色紙板。他能够証实我的結果：蜜蜂是紅色盲，它們能辨別其他顏色与各种深淺的灰色不同，而它們以黃色与橙色、綠色混淆不清，或者辨別不出藍色与紫羅蘭色。但是由於用了光譜，柯恩發現了兩件新的事实：第一，他發覺在光譜的狹窄的青色区域（480—500 $m\mu$ ）有第三种性質的顏色。被訓練得能飞向青色的蜜蜂，能辨別它与藍色与黃色不同。我忽略了这一点，因為我沒有这种合适的青色紙板。第二，他在紫外線中發現了第四种性質。如果在实验桌上給蜜蜂吃食时使它們受若干時間的紫外線，那么它們就飞落在为紫外線照射的任何地方，虽然这光在我們是看不見的；它們能辨別紫外線与各种深淺的白色或灰色不同。它在蜜蜂看来是一种鮮明特出的顏色。

如果我們比較蜜蜂与人的顏色感觉，我們發現對於蜜蜂，能見的光譜縮短於紅色而延長於紫外線。这样，能見区域只是移向較短的波長。但是更重要的不同，在於人的眼睛能辨別能見光譜中的約六十种各別顏色，而蜜蜂显然只能看見四种不同性質的顏色：

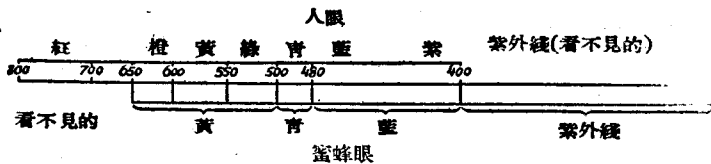


圖7 人类眼睛所見的光譜(上)和蜜蜂所見的光譜(下)。數字指光的波長，以毫微米計(一微米=0.0001 厘米或 $\frac{1}{25000}$ 吋)。

黃、青、藍、紫外綫(圖7)。

研究花的顏色對蜜蜂顏色感覺的關係是很有興趣的。我們立刻可以理解歐洲之所以缺少猩紅色的花，是由於採花的昆蟲對於紅色是色盲。可是在美洲和非洲有著許多猩紅色的花；但是遠在我們對於昆蟲的顏色感覺有所了解以前，人們早已知道這樣的紅色，是那些由鳥採花而授粉的花的特色。我們由何尼格曼(Honigmann)的實驗，知道鳥的眼睛對紅色特別敏感。

在歐洲，許多我們叫作紅色的花，其實是紫色的，而在蜜蜂看來則是藍色的。歐洲也有幾種植物，有著更鮮明的紅色的花¹⁾。生物學家早已知道，就是這些花是由蝴蝶採花而授粉的。衣麗舍博士(Dr. Dora Ilse)不久以前研究了蝶類的顏色感覺；她發現蝶類是我們所知道的唯一不是紅色盲的昆蟲。別的看似例外的是罌粟(Papaver)，它的顏色雖然猩紅，却常有蜜蜂前往。然而罌粟花能反射太陽光的紫外綫。我們可以用相當的實驗，證明被訓練得去採罌粟花的蜜蜂，事實上是由於認識了反射出來的紫外光綫(洛脫馬爾 [Lotmar], 1933)。我們不能感覺這個光，我們只看見紅色。而蜜蜂恰恰相反，它們不能感覺紅色，只看見紫外綫。這樣，蜜蜂雖然對紅色是色盲，對罌粟却看成是有色的花，因為它們可以看得見罌粟花有紫外綫顏色。

1) 例如 *Adenostyles alpina* Bluff et Fingerh., 屬於 *Dianthus* 屬的許多種, *Daphne striata* Tratt, *Erigeron uniflorus* L., *Erigeron alpinus* L., *Silene acaulis* Jacq. 和 *Viscaria alpina* G. Don.

有几种植物的花並不鮮艷觸目，但是有很多蜜蜂去訪，例如越桔(*Vaccinium myrtillus* L.)和野葡萄(*Ampelopsis quinquefolia* Michaux)。人們也許這樣推論：這些花對蜜蜂有濃烈的气味，所以它們能夠憑嗅覺找到它們。但是這些花對我們是一無气味的，而且可以證明對蜜蜂也是如此。我在若干年前所作過的實驗中，發現如果在花上放一濾光器消除紫外線，越桔的綠花的顏色對蜜蜂就起了很大變化。雖然我還不能用攝譜儀試驗越桔的花，但是我相信這花對蜜蜂大概是有紫外線顏色的。

蜜蜂對於白色花的反應比較稍微複雜些。訓練蜜蜂認識真正的顏色總很容易；但是訓練它們飛向白色的紙或紙板，有時候很容易，而有時候却相當困難。這個特殊的事實，已由赫爾茲博士(Dr. Mathilde Hertz, 1937a, b, c, 1939)闡明理由。她試驗了種種白紙，發現有幾種吸收紫外線。訓練蜜蜂認識這些紙非常容易。但是有些白色紙反射紫外線，正如它們能反射我們可見的光一樣。蜜蜂記不得這種白色，它們學不會確切無誤地在其他一些深淺不同的白色和灰色紙中找到它。但是人的眼睛分別不出這兩種白色的不同。為了明了這些事實，我們必須考究“白色”的性質。

太陽的光看來是白的；但是如果我們使太陽光通過三稜鏡，那麼光線就按照它們的波長整然排列，使我們獲得了顏色光譜。如果我們用透鏡再將有色的光線合而為一，我們就又得到了白色。所以有着同太陽光同樣比例的所有一切有色光線的光，在人的眼睛看來就是白色。如果我們除去了某一波長的顏色，其他的光線再合而為一時就不再成為白色。如果我們除去的是黃色，剩下的光成了藍色，因為黃色就是我們所稱的藍色的補色(圖8)。

這對於蜜蜂的眼睛大概也是一樣，這就是說對於蜜蜂的眼睛，白色的光必須含有蜜蜂能見的一切波長的光線。但是我們已經知道蜜蜂是能夠感覺紫外線的。如果除去紫外線，其餘的光在蜜蜂看來就不再是白色，而是有一種紫外線的補色——可能是青色的。

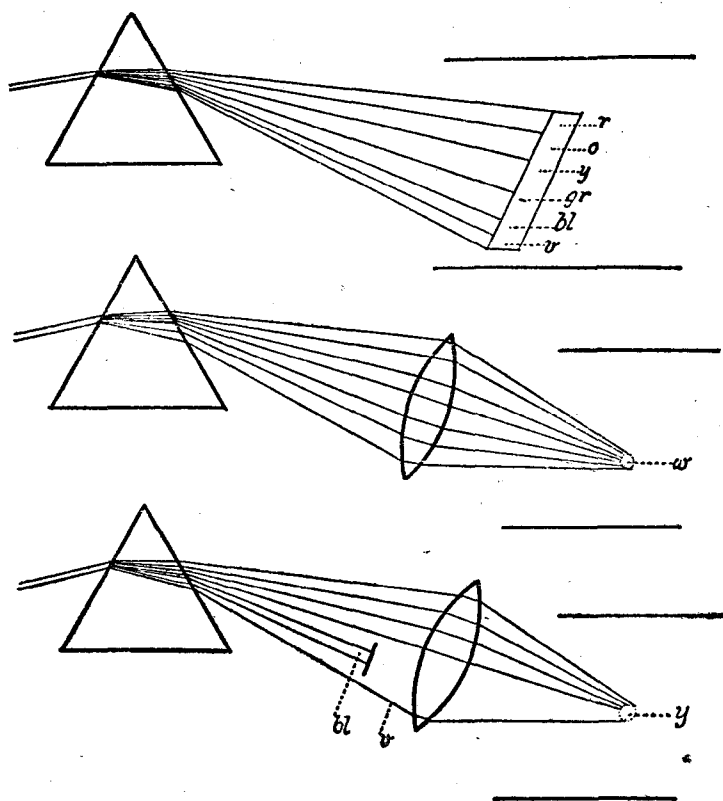


圖8 白色的光通过三稜鏡按波長排列成光譜(上)。用透鏡再合而为一,光重为白色(中)。除去藍色,光成黃色(下)。

(編者註: 圖中 r—紅; o—橙; y—黃; gr—綠; bl—藍; v—紫; w—白。)

含有蜜蜂能見的一切波長的白光,看来对蜜蜂是不醒目的;能吸引它們的光,显然必須有色。这一点是很有兴趣的:差不多一切白色的花都是吸收紫外線的,而黃色和藍色的花則往往強烈地反射紫外線。所以大多数在我們看来是白色的花,在蜜蜂看来是有色的,可能是青色。

我們可以認為花的顏色的發展是對於採花者的顏色感覺的一種適應。它們顯然不是為了使人悅目。不過這並不妨礙我們的欣賞花的美麗。

在奧國和德國，養蜂人把蜂箱疊在一起，一只疊在一只上面，構成一所蜂廈。在蜂箱很多的大蜂廈里，飛回家來的蜜蜂不容易找到自己的家；事實上它們常常飛進別人家的蜂箱。這個大都沒有什麼，因為帶着花蜜的蜜蜂，總是處處受歡迎的。但是有時候也要發生鬥爭，闖進別人家的蜜蜂甚至被螫死。作定向飛行或結婚飛行回來的蜂后特別危險；如果它飛落在陌生的蜂箱上，它就被

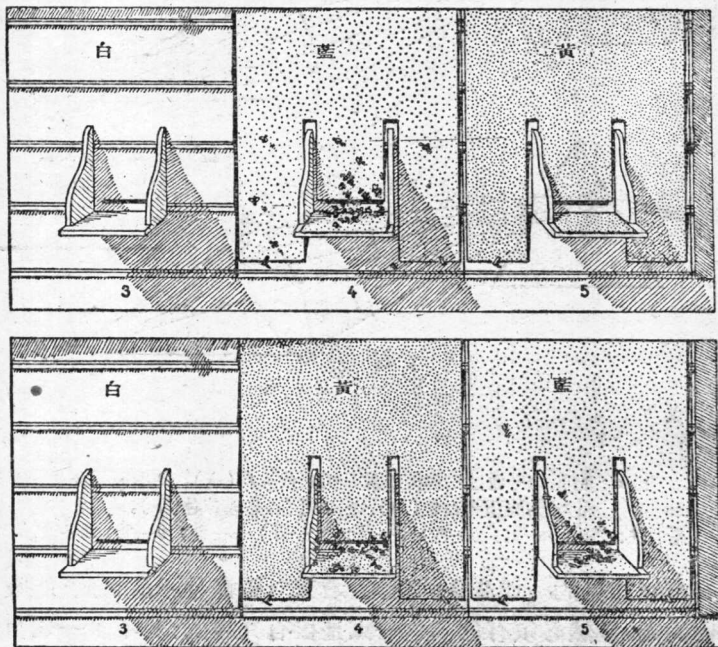


圖9 上：藍色蜂箱(4)中有一羣蜜蜂，這只蜂箱位於一只空的白色蜂箱和一只空的黃色蜂箱之間。下：反面漆黃色的藍色鐵皮和反面漆藍色的黃色鐵皮翻一個身，這兩只蜂箱的顏色就互換過。許多蜜蜂按照它們習慣了的顏色進錯了蜂箱(5)。