HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Bildung des bedingten Reflexes von Pavlovs Typus bei der Honigbiene, Apis mellifica (Mit 1 Textabbildung)
Author(s)	KUWABARA, Masutaro
Citation	北海道大學理學部紀要, 13(1-4), 458-464
Issue Date	1957-08
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/27274
Type	departmental bulletin paper
File Information	13(1_4)_P458-464.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

Bildung des bedingten Reflexes von Pavlovs Typus bei der Honigbiene, *Apis mellifica*[1]

Von

Masutaro Kuwabara

(Biologisches Institut, naturwissenschaftliche Fakultät, Universität Kyushu)

(*Mit 1 Textabbildung*)

Seit dem Erfolg der Dressur der Bienen auf Farbe von K. v. Frisch (1914), ist die zur Analyse der sensorischen Unterscheidungsfähigkeit der Insekten übliche Dressurmethode in Gebrauch gekommen, und dabei wurde meistens irgendein Reiz mit dem Verhalten dem Futtersuchen gegenüber kombiniert. Der Verhalten der Insekten zum Futtersuchen ist aber sehr kompliziert, und dabei können die zu Grund liegenden psychologischen zweckmässigen Faktoren nicht vernachlässigt werden. Mir scheint zum eben erwähnten Zweck die Kombinierung des Reizes mit einfachem Reflex (Bildung des einfacheren bedingten Reflexes) mehr günstige Mittel zur physiologischen Untersuchungen darzubieten, wenn sie bei den Insekten erfolgen kann.

In dieser Absicht versuchte ich verschiedene Reize als bedingte Reize mit dem Rüsselausdehnungsreflex, der auf die Reizung der Tarsenchemorezeptoren durch Zuckerlösung hin ausgelöst wird, zu kombinieren.

Bedingter Reflex auf Wasserdampf

Die Flugbienen wurden an dem in der Nähe des Stockes angebrachten künstlichen Futterplatze gefangen, und ihnen wurden einzeln die Flügel mit einer Klammer an die Spitze von Eisendrähten angeheftet. Dann wurden die Drähte mit den Bienen im Laboratorium, welches stets unter gleichmässiger Beleuchtung von etwa 100 L. stand, an einem hölzelnen Halter geheftet und zwar in einer Reihe, etwa 10 cm von einander getrennt, indem sie so orientiert wurden, dass die Köpfe der Bienen auf einer horizontalen Linie in derselben Richtung gehalten wurden.

Als unbedingter Reflex wurde der Rüsselausdehnungsreflex gewählt, der auf die Reizung der Tarsenchemorezeptoren hin ausgelöst wird, und zuerst wurde versucht, dazu also bedingten Reiz das Licht von bestimmter Wellenlänge zu kombinieren.

Jedem Individuum wurden nacheinander, sofort nach der vorangehenden

1) Beiträge aus dem biologischen Institut, naturwiss. Fakultät, Universität Kyushu. Nr. 66. Die Arbeit wurde unter finanzieller Unterstützung von dem wissenschaftlichen Fonds des Unterrichts-ministeriums ausgeführt.

Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. 13, 1957 (Prof. T. Uchida Jubilee Volume).

10 Sek. Beleuchtung mit einem Licht von bestimmter Wellenlänge und Intensität, durch den mit 60% Rohrzuckerlösung gefüllten kleinen gläsernen Löffel die Tarsen berührt, um den Rüsselreflex auszulösen. Diese Versuche wurden wiederholt bei jedem Individuum je mit dem Intervall von etwa 30 Minuten.

Im Laufe dieser Versuche wurde jedoch die Tatsache bemerkt, daß bei den meisten Individuen schon nach dem einigemal wiederholten Versuche vor der Berührung der Zuckerlösung mit den Tarsen der Rüsselreflex ausgelöst wird. Dabei konnte dieses keineswegs zur Bildung des bedingten Reflexes auf Licht zurückgeführt werden, weil dabei mit dem Licht allein der Rüsselreflex nie ausgelöst werden konnte. Dagegen löste die Annährung des nur mit destilliertem Wasser genässten gläsernen Löffels allein den Reflex aus.

Diese Tatsache deutet die Möglichkeit der Bildung der Kombination des Wasserdampfreizes mit dem Rüsselreflex an. Um das zu prüfen wurden folgenden Versuch ausgeführt : Dem Versuchstiere wurde destilliertes Wasser in einem gläsernen Löffel angenährt, je vorangehend der Reizung der Tarsen mit Zuckerlösung. Als Kontrollversuch wurde bei einer anderen Gruppe von Bienen von etwa gleicher Zahl wie die Versuchstiere nur die Annährung von destilliertem Wasser mit demselben Intervall wie bei den Versuchstieren vollzogen, ohne Kombinierung der Reizung der Tarsen.

Ein Beispiel der Protokolle der Versuche ist in Tabelle 1 dargestellt. Wie in Tabelle 1 gezeigt ist, erfolgt bei den Versuchstieren die Auslösung des Rüsselreflexes schon nach der mehrmaliger Wiederholung der Versuche, und bei viele Individuen schien in kurzem die stetige Auslösung des Reflexes.

Wenn auch sehr selten, so wurde doch auch bei der Kontrolle der Reflex ausgelöst, aber niemals zeigte sich dabei Tendenz zur stetigen Auslösung, auch nicht nach vielmaliger Wiederholung der Reizungm it Wasserdampf. Man kann die Auslösung des Reflexes bei den Versuchstieren nicht auf allgemeinen Erregbarkeitssteigerung der Bienen infolge der häufigen Reizung mit Wasserdampf zurückführen, da wie eben beschrieben, bei den Kontrolltieren keine Reflexleistungssteigerung bemerkt wird. Hier muss die Modifikation des Reflexes die Ursache sein.

Kein Reflex wurde ausgelöst durch die Annährung des trockenen Löffels, auch nicht nach der Bildung des stetigen Reflexes. So ist es fast zweifellos, dass der Wasserdampfreiz als bedingter Reiz kombiniert wurde. Dieser bedingte Reflex verschwindet gänzlich nach der Antennenamputation. Der Sitz der Hygrorezeptoren wird damit in den Antennen vermutet.

Bildung des bedingten Reflexes auf Licht

Bei diesem Versuche wurden die gefangenen Bienen mit Aether narkotisiert, und ihre Antennen wurden an der Wurzel abgeschnitten, um zu vermeiden, dass der Wasserdampfreiz mit dem Rüsselausdehnungsreflex kombiniert werden. Solche antennenlosen Bienen wurden, wie oben geschildert, einzeln in die Spitze

Tabelle 1. Versuche zur Bildung des bedingten Reflexes auf
kein bedingter Reflex, ○ bedingter

Ind. Nr.		Kontrolle							
Versuchszeit		A 316	A 315	A 314	A 313	A 312	A 311	A 310	A 309
VIII. 24	12:50	–	–	–	–	–	–	–	–
	13:10	–	–	–	–	–	–	–	–
	13:30	–	–	–	–	–	–	–	–
	13:45	–	–	–	–	–	–	–	–
	14:00	–	–	–	–	○	–	–	–
	14:20	–	–	–	–	–	–	–	–
	14:40	–	–	–	–	–	–	–	–
	15:00	–	–	–	–	–	–	–	–
	15:20	–	–	–	–	–	–	–	–
	15:40	–	–	–	–	○	–	–	–
	16:00	○	–	–	–	–	–	–	–
	16:20	○	–	–	–	–	–	–	–
	16:40	–	–	–	–	–	–	–	–
	17:00	–	–	–	–	×	–	–	–
VIII. 25	9:00	–	–	–	–		–	–	–
	9:20	–	–	–	–		–	–	–
	9:40	–	–	–	–		–	–	–
	10:00	–	–	–	–		–	–	–
	10:30	–	–	–	–		–	–	–
	10:50	–	–	–	–		–	–	–
	11:10	–	–	–	–		–	–	–
	11:30	–	–	–	–		–	–	–
	12:30	○	–	×	–		–	–	–
	13:05	–	–		–		–	–	–
	13:25	–	–		○		–	–	–
	13:40	○	–		–		–	–	–
	14:15	–	–		–		–	–	–
	14:35	–	–		–		–	–	–
	15:00	–	–		○		–	○	–
	15:20	–	–		–		–	○	–
	15:40	–	–		–		–	–	–
	15:55	×	–		○		–	–	–
	16:15		–		–		–	–	–
	17:00		–		–		–	–	–

eines Eisendrahtes geklammert. Als bedingter Reiz wurden verschiedene Abschnitte aus dem Spektralband mit je etwa 20 mμ Wellenlängedifferenz benützt. Die Drähte, an deren Spitze je eine antennenlose Biene geklammert war, wurden am drehbaren metallischen Halter befestigt, so dass die Versuchstiere nach einander zum Brennpunkt der Linse, die beim Versuche mit dem bestimmten Spektralabschnitt durch den Spalt des Spektroskops bestrahlt wurden, eingestellt werden konnten. Als Lichtquelle wurde eine Projektionslampe von 250 W. verwendet. Zu Versuchen mit Ultraviolett aber wurde als Lichtquelle eine Quecksilberlampe angewandt, und durch das Quarzspektroskop wurde ein

Wasserdampf. −kein Reflex, +unbedingter Reflex, aber Reflex. ×Tod des Versuchstieres.

Versuche								Bemerkungen
A 308	A 307	A 306	A 305	A 304	A 303	A 302	A 301	
−	+	+	+	+	+	+	+	31.5° C
−	+	+	+	+	○	+	−	
−	+	+	+	+	○	+	+	
−	○	○	+	+	○	○	+	
−	○	○	+	+	○	○	+	
−	○	○	○	+	○	○	○	
−	+	○	○	+	○	○	○	
−	+	○	+	+	○	+	○	
−	+	○	+	+	○	○	○	
−	+	○	+	+	○	○	○	
−	+	○	+	+	○	○	○	
−	+	○	+	+	○	○	○	
−	+	○	○	+	○	○	○	
−	+	○	○	+	○	○	○	
+	+	○	+	−	+	+	×	31° C
+	+	+	+	−	−	+		
+	−	+	○	−	−	○		
+	+	○	○	+	+	○		
+	+	+	○	+	+	+		
+	+	+	○	−	−	○		
+	+	○	○	−	−	+		
+	+	+	○	+	−	○		
+	○	+	○	+	○	○		
+	+	○	+	−	○	○		
+	○	○	○	+	○	○		
−	+	○	○	−	○	○		
−	○	○	○	+	○	○		
−	○	○	○	+	○	○		32° C
−	+	○	+	+	○	○		
−	+	○	○	−	○	○		
−	−	−	−	−	−	−		Annäherung des trockenen Löffels
−	−	○	○	−	○	○		
+	+	○	○	+	○	○		
−	+	+	+	−	+	+		← Antennenamputation

günstiges Linienspektrum isoliert. Die Lichtintensität wurde durch den zur Projektionslampe gekoppelten Schieberwiederstand eingestellt.

Beim Versuche wurde für jedes Tier zuerst als bedingter Reiz das Licht von bestimmter Wellenlänge ausgestrahlt und dann wurden 10 Sek. nach dem Beginn der Bestrahlung die Tarsen mit Zuckerlösung gereizt, um den unbedingten Reflex (Rüsselausdehnung) auszulösen.

Als bedingte Reize wurde Licht von Wellenlänge, 400–420 mμ, 440–460 mμ, 480–500 mμ, 510–530 mμ, 620–640 mμ bzw. 360 mμ (Ultraviolett) verwendet, und mit je 10 Individuen eine Versuchsserie durchgeführt.

Die Resultate sind in Tabelle 2 zusammengefasst wiedergegeben. Mehr als 3 malige ununterbrochene Auslösung des Reflexes auf Licht hin wurde festgestellt als Folge der Bildung des bedingten Reflexes. Das Zeichen × in der Tabelle bezeichnet "keine Bildung" des bedingten Reflexes. Mit dem Unterstrich sind die Individuen, bei denen der bedingte Reflex gebildet wurde, bezeichnet, und die daran stehenden Ziffern zeigen die Zahl der Wiederholungen der Kombinierung bis zur Bildung des bedingten Reflexes. Bildung des bedingten Reflexes gelang in etwa bei der Hälfte der Versuchstiere. Eine Versuchsserie dauerte im allgemeinen 2 Tage. Länger als 2 Tage dauernde Versuche waren unmöglich, da die Versuchstiere unter diesen Versuchsbedingungen nicht länger als 2 Tage lebten. Kombination der Ultraviolett (360 mμ) fehlte bei diesen Versuchen, vermutlich wegen der zu schwachen Bestrahlung.

Tabelle 2. Versuche zur Bildung des bed. Reflexes auf Licht. Wellenlänge zeigt die des bedingten Reizes. Weitere Erklärungen sind in Text.

400-420 mμ 28°C 41 male Kombinierungen.
B701 ×, B702 ×, B703 38, B70 4×, B705×, B706×,
B707 14, B708 35, B709 36, B710 23.

440-460 mμ 27°C 31 male Kombinierungen.
B201 29, B202×, B203 23, B204 ×, B205 27, B206 28,
B207 14, B208×, B209 19, B210 27.

480-490 mμ 31°C 36 male Kombinierungen.
B11×, B12×, B13×, B14 ×, B15 33, B16×,
B17×, B18×, B19×, B20 27.

510-530 mμ 29°C 28 male Kombinierungen.
B301×, B302 8, B303 6, B304 17, B305×, B306 10,
B307×, B308 ×, B309 ×, B310 18.

580-600 mμ 28°C 31 male Kombinserungen.
B1×, B2 ×, B3×, B4 27, B5×, B6×,
B7×, B8 23, B9×, B10 19.

620-640 mμ 26.5°C 27 male Kombinierungen.
B401×, B402 10, B403 24, B404 9, B405 19, B406×,
B907×, B408 18, B409 ×, B410 ×.

620-640 mμ 27°C 31 male Kombinierungen.
B601 ×, B602 ×, B603 7, B604×, B605 21, B606×,
B607 6, B608 7, B608 19, B610×.

Bei dem Versuchstier, dem die Bildung des bedingten Reflexes gelang, wurden verschiedenartige Lichtfarben, die vom bedingten Reiz in der Wellenlänge abweichend waren, der Reihe nach geprüft.

Der Reflex wurde ausgelöst nicht nur vom bedingten Reiz, sondern auch von

dem Licht, dessen Wellenlänge samt dem bedingten Reiz innerhalb des bestimmten Bereiches des Spektrums stand. Licht ausserhalb der Spektrumbereiches löste dagegen keinen Reflex aus. Diese kann nicht zur Unterscheidung der Lichtintensität zurückgeführt werden, denn das sehr schwache Licht, das in der Wellenlänge mit der des bedingten Reizes in Uebereinstimmung kam, löste stets den Reflex aus.

Die von Bienen ununterscheidbaren Spektralbereiche für die bedingten Reize von verschiedenen Wellenlängen sind zum Vergleich in Abb. 1 dargestellt. In Abb. 1 sind 3 Bereiche andeutet, welche die Bienen voneinander unterscheiden können, doch sie zu bestimmen sind genauere Versuch erforderlich.

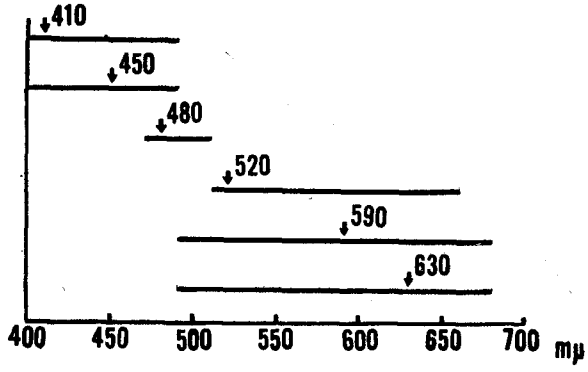

Abb. 1. Die von Bienen ununterscheidbaren Spektralbereiche für die bedingten Reize von verschiedenen Wellenlängen. Das Zeichen ↓ zeigt die Wellenlänge des bedingten Reizes.

In der Absicht, durch die Bildung der bedingten Hemmung die Farbenunterscheidungsfähigkeit der Bienen näher zu prüfen, wurden die Versuche, die bedingte Hemmung zu bilden, durchgeführt, indem den Versuchstieren, denen die Bildung des bedingten Reflexes gelungen war, wiederholt der bedingte Reiz gegeben wurde, ohne Begleitung des bedingten Reizes (Zuckerlösung auf den Tarsen). Aber auch nach der mehr als 30 maligen Wiederholung in 5 Minuten Abstand zeigte sich keine deutliche Hemmung.

Licht allein löste niemals den Rüsselreflex bei den Bienen aus, auch wenn es vielmals wiederholt dargeboten wurde, so dass auch in diesem Fall von allgemeine Steigerung der Erregbarkeit der Bienen nicht die Rede sein kann.

Diskussion

Pavlov hat aus der Tatsache, dass vom Hunde, dem die Grosshirnrinde entfernt worden war, keineswegs der bedingte Reflex gebildet werden kann, geschlossen,

dass die Bildung des bedingten Reflexes auf die Funktion der Grosshirnrinde zurückgeführt worden muß. Heute aber wird dieses nicht mehr angenommen, da es z.B. erwiesen ist, daß auch die Rückenmarkfrösche eine ähnliche Erscheinung zu zeigen vermögen.

Ich konnte in dieser Arbeit durch der von Pavlov ganz ähnlichen Methode bei den Insekten den bedingten Reflex hervorrufen. In dieser Arbeit konnte ich nicht die bedingte Hemmung (internal extinction) bilden, aber Takeda konnte in meinem Laboratorium deutliche bedingte Hemmung beim Geruch der Bienen konstatieren (unveröffentlicht). Sodaß es nicht möglich ist, dass auch beim bedingten Reflex auf Licht die bedingte Hemmung gebildet wird.

Mittels der Dressurmethode hat A. Kühn (1927) 4 Spektralbereiche für die Bienen festgestellt, innerhalb welcher den Bienen die Farbenunterscheidung unmöglich ist, und welche voneinander von den Bienen unterschieden werden. Die Resultate durch bedingten Reflex (Abb. 1) zeigten ähnliches. Wenn die Bildung der bedingten Hemmung von Licht möglich ist, ist es wünschenswert es zu prüfen, ob die Differenzierung der eben erwähnten Spektralbereiche für Bienen möglich ist oder nicht.

Hier muss Ich Herrn T. Ishibashi meinen Dank aussprechen für seine freundlichsten Beihilfe bei der Ausführung dieser Arbeit.

Literatur

Franzisket, L. 1951. Gewohnheitbildung und bedingte Reflexe bei Rückenmarkfrösche. Z. vergl. Physiol. 33 : 142-178.

Frings, H. 1944. The loci of olfactory end-organs in the honey-bee, Apis mellifica L. J. exp. Zool. 97 : 123-134.

Frisch, K. v. 1914. Der Farben- und Formensinn der Bienen. Zool. Jahrb. allgem. Zool. u. Physiol. 35 : 1-182.

Hilgard, E. R. and D. G. Marquis 1940. Conditioning and learning. New York.

Kühn, A. 1927. Ueber den Farbensinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. 5 : 762-800.