

蜜蜂之趨光行為 - 對比感度與視神經機制

楊恩誠^{1*}、黃上銓²、陳怡伶¹、桂佳鳳¹

¹ 國立中興大學昆蟲學系

² 台北市立麗山高級中學

摘要

蜜蜂對光線照射有明顯的趨光反應。過去的研究顯示，蜜蜂的趨光行為對紫外光特別敏感，但也有研究結果證明蜜蜂複眼中的三種感光細胞皆與其趨光行為有關。然而除了蜜蜂趨光性動作光譜(action spectrum)在不同研究前提下的差異外，對於蜜蜂趨光行為的敏感度則仍未有進一步的探討。因此本文之研究目的在於檢驗：(一) 蜜蜂趨光行為的敏感度變異；(二) 趨光行為與光亮度對比(intensity contrast)的關係。研究結果發現，蜜蜂趨光行為的敏感度與時間有關，顯示日週律動影響其趨光行為。此外，蜜蜂對光亮度對比的趨光反應結果顯示，在 15 lux 的照度以上，蜜蜂對光亮度對比與人類視覺一樣遵循 Weber's Law，但在 15 lux 的照度以下則不然，並且對 8-10 lux 的光刺激特別敏感。藉由遮蓋單眼發現，蜜蜂的趨光敏感度始於 15 lux 以上的照度，顯示在較暗的光環境下其趨光行為與較敏感的單眼視覺有關。相關的視神經機制亦於本文中討論。

關鍵詞：蜜蜂、趨光性、對比感度。

前言

昆蟲的趨光行為是一種非常容易觀察到的行為模式，但是人類至今仍對該行為模式的神經生理機制所知甚少。然而研究昆蟲視覺的學者們卻可藉由對昆蟲趨光行為的探索來推論昆蟲視覺神經系統的某些功能與可能的機制。例如利用量測蜜蜂的趨光性動作光譜(action spectrum)可

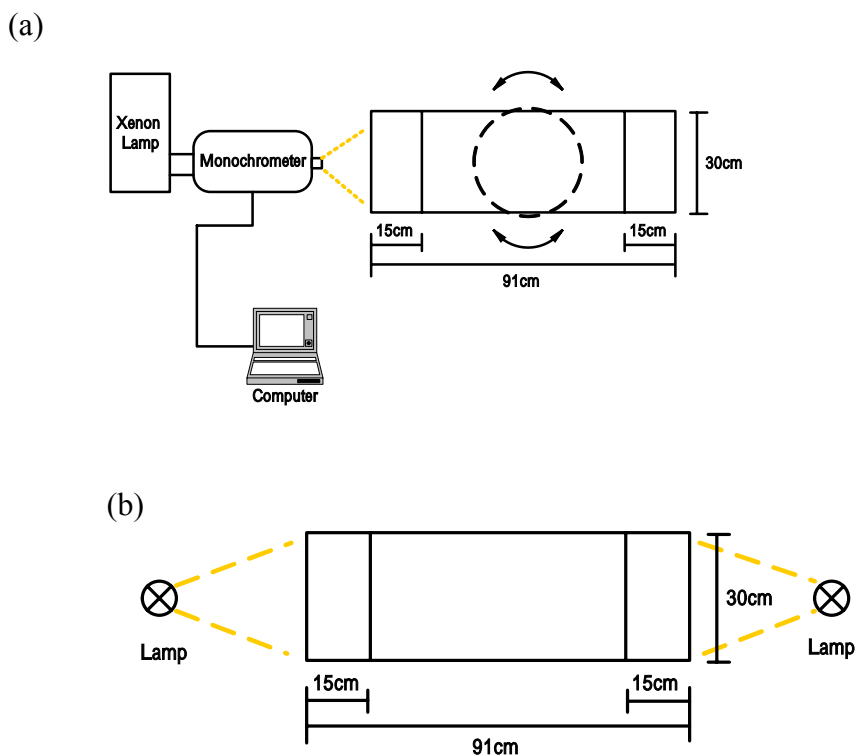
*論文聯繫人
ecyang@dragon.nchu.edu.tw

以得知蜜蜂對於哪些波長的光較為敏感與可能的光感受器之敏感波長為何。Kaiser 等 (1977) 把蜜蜂胸背板固定在一小紙板上並讓蜜蜂行走於一球體上,再以等亮度之不同色光誘使該蜜蜂行走趨近,最後計算出蜜蜂的趨光動作光譜發現,蜜蜂複眼內的三種感光細胞 (photoreceptors: UV receptor $\lambda_{\max} = 339 \text{ nm}$, Blue receptor $\lambda_{\max} = 440 \text{ nm}$, Green receptor $\lambda_{\max} = 540 \text{ nm}$; Backhaus and Menzel, 1989) 皆參與趨光行為。換言之,蜜蜂的趨光行為並非一般所謂的波長專一行為 (wavelength-specific behavior)。這個結果與先前 Labhart (1974) 利用自由行動的工蜂所進行的實驗結果相左。Labhart 認為工蜂的趨光行為對紫外光 ($\lambda = 350\text{-}360 \text{ nm}$) 特別敏感且趨光性最強,而對綠色光 ($\lambda = 500\text{-}540 \text{ nm}$) 的趨光性較弱,對藍色光 ($\lambda = 410\text{-}470 \text{ nm}$) 則最不敏感。Menzel 及 Greggers (1985) 認為蜜蜂的趨光行為動作光譜會依被測試蜜蜂的感覺與行為動機 (sensory and motivational state) 而異;換言之,蜜蜂的趨光性會依實驗設計之不同而產生不同的結果。因此, Menzel 及 Greggers 等先訓練工蜂至固定蜜源取食,再針對工蜂取食後離開蜜源時做趨光行為動作光譜的測試。所得的趨光行為動作光譜則以綠色光 ($\lambda_{\max} = 540 \text{ nm}$) 為最敏感。

雖然過去半個世紀以來已經累積出相當的資料 (e.g. Bertholf, 1931ab; Sander, 1933; Wolf and Zerrahn-Wolf, 1935; Weiss, 1943; Heintz, 1959; Labhart, 1974; Kaiser *et al.*, 1977), 但是蜜蜂工蜂的趨光行為與其日間活動的關係並未見有相關的研究結果,尤其是在不同的光適應程度上明顯地影響行為的反應 (Menzel and Greggers, 1985)。另一方面,上述之研究結果皆以複眼內之光感受器為其趨光行為的主要探討對象,至於其可能牽涉的視覺神經功能或單眼是否亦參與其趨光行為等問題則不得而知。因此本文將就工蜂對光的敏感度變化及其趨光行為可能牽涉的視覺機制與功能做初步的探討。

材料與方法

實驗對象為西洋蜂 (*Apis mellifera*)。所有的實驗皆直接以昆蟲網至飼育在校園內的蜂箱口採集所需的工蜂,再回暗室中進行實驗。進行覆蓋單眼實驗前,則先將蜜蜂低溫處理以暫時減緩其行動能力,再油性黑漆將三個單眼完全塗黑,以確保單眼無法接受光刺激。趨光行為實驗主要在一木製的黑色隧道設備 (30 cm × 30 cm × 60 cm) 中進行,隧道兩端以黑色紗網 (mesh size = 10) 封口防止蜜蜂從隧道內逃離。黑色隧道設備底部為一旋轉底座,可改變隧道方向。在實驗操作過程中,蜜蜂會因趨光性而聚集在光線較亮一方,若需改變實驗條件 (例如改變波長) 而讓蜜蜂重新趨向光源的方向時,則可將該隧道設備轉向。所有接受測試的蜜蜂皆先放置於該隧道設備內靜置二十分鐘以上,以達完全暗適應的效果。黑色隧道設備內裝有兩部紅外線 CCD 針孔攝影機,以便於實驗進行中利用監視螢幕觀察蜜蜂趨光行為反應。



圖一、蜜蜂趨光行為反應實驗設備俯視圖。蜜蜂先被放置於黑色隧道 (30 cm × 30 cm × 91 cm) 內之一封閉側室 (30 cm × 30 cm × 15 cm) 進行暗適應 20 分鐘以上，然後再把側室閘門打開進行試驗。(a) 進行波長控制實驗時，光源為氙氣燈(Xenon arc lamp)，而光波長與亮度則由與分光儀(monochromator)連線的電腦控制。分光儀內有光度衰減濾片盤可調控光亮度。當蜜蜂被光源刺激而趨向靠近光源一端後，黑色隧道的朝向可由底部的轉盤改變而進行下一個波長的試驗。(b) 進行亮度對比實驗時，兩個光源則分置於黑色隧道兩側，藉由電壓調控該光源亮度。

Figure 1. Arrangement of the set-up for measuring honeybee phototactic responses. Before each experiment, the honeybees were firstly put into the side chamber (30 cm × 30 cm × 15 cm) of the black tunnel(30 cm × 30 cm × 91 cm) for 20-min dark-adaptation. Then the gate of the side chamber was open for phototactic tests. (a) To specify the wavelength of light stimulus, an Xenon arc lamp was used as the light source, and the wavelength and intensity was controlled by a monochromator and a neutral density wedge, which were both controlled by a PC. When the honeybees were attracted to a brighter side, the orientation of the black tunnel could be changed by turning the turning table beneath the tunnel. (b) Experiments for contrast sensitivity were done with the same black tunnel. The light source were two lamps which one on each side.

視覺的光源刺激依實驗所需分為波長控制光源與亮度對比控制光源兩種。波長控制光源的儀器設備組成如圖一(a)。主要藉由光譜分光儀 (monochromator, Spectrapro 150) 將氙氣弧光燈 (Xenon arc lamp, Sv×1000, Elektronik Optik Lampenversorgung) 所發散出的光擷取出實驗所需之波長, 再投射至進行趨光實驗的黑色隧道設備的一端。另外藉由光度衰減濾片盤 (neutral density filter wedge) 對所投射的光強度進行控制。在亮度對比控制光源方面, 則以兩盞鹵素燈 (50W, Philip) 或兩盞紫外燈 (Model B 100AP, UVP Blak-Ray®) 各自投射光線至黑色隧道之兩端設備之一端, 並以改變電壓方式控制光亮度 (圖一(b))。實驗開始於完全黑暗中, 再將一端的鹵素燈漸漸調亮, 直到蜜蜂開始有趨光反應出現。等蜜蜂完全趨向亮的一方後, 量測其光亮度。之後, 再將另一端的燈源也漸漸調亮, 直到蜜蜂趨往此端後, 量測其光亮度。爾後重覆將較暗的一端調高亮度並記錄其亮度。

實驗中的光學校正皆以 Spectrophotometer (S2000, Ocean Optics Inc.), Lux meter (1335, TES) 及 UV Radiometer (UVX-36, UVP Blak-Ray®) 量測。亮度對比的計算則依 Michelson contrast 的計算方式: $C = (I_1 - I_2) / (I_1 + I_2)$ 。其中 I_2 為蜜蜂尚未被更亮光源 I_1 誘引前所適應的光源。

結 果

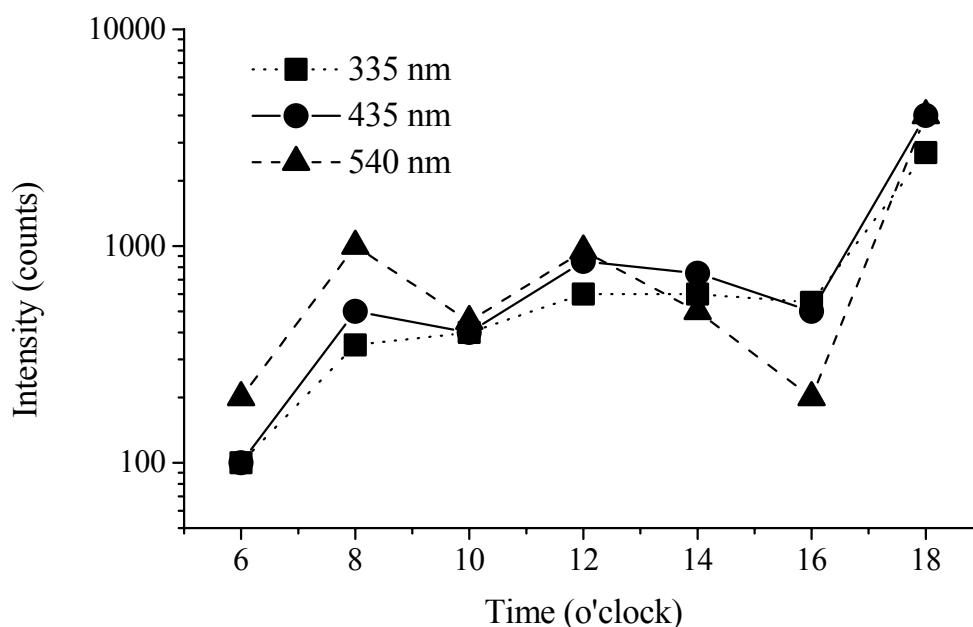
趨光的敏感度變異

以蜜蜂複眼內三種光感受器的光譜感度峰值波長 (335 nm、435 nm 及 540 nm) 作為視覺刺激的光源波長, 從 6:00 到 18:00 每隔 2 小時量測蜜蜂趨光所需的最低亮度。結果顯示 (如圖二), 無論何種波長刺激, 在清晨 6:00 時蜜蜂趨光所需的最低亮度最低; 換言之, 蜜蜂此時對光的敏感性最高, 趨光性也最強。相對地, 在傍晚 18:00 時蜜蜂趨光所需的亮度則增加至原來的 14-15 倍, 顯示蜜蜂在此時對光的敏感度減弱。到了夜晚無論用強光直接照射蜂巢內的蜜蜂, 或是把日間捕捉到的蜜蜂留到夜晚再做趨光實驗, 都無法觀察到趨光行為。而在 8:00 - 16:00 之間的白晝時間, 蜜蜂的趨光行為所需的光強度則幾乎維持在一定的範圍之內, 變動不大。因此我們推斷蜜蜂的趨光性受到光感受器的敏感度所影響, 而光感受器的敏感度可能受到蜜蜂體內日週律動所調控。

亮度對比之感度

以鹵素燈源做光亮度對比感度試驗所得的結果發現 (圖三), 在 15 lux 照度以上, 蜜蜂不論受到多強的光適應, 其趨光反應的對比感度能維持在 0.3 左右。換言之, 當亮度改變超過原適應亮度的 30% 時即可引起蜜蜂的趨光反應。這樣的結果與一般所了解的高等生物視覺系統 (例如貓、人類) 所遵循的 Weber's Law (Wandell, 1995; Wyszecki and Stiles, 2000) 是一致的。然而, 相對於上述的情況, 在 15 lux 以下的照度下, 蜜蜂則呈現對 8-10 lux 的光亮度特別敏感; 只要增加

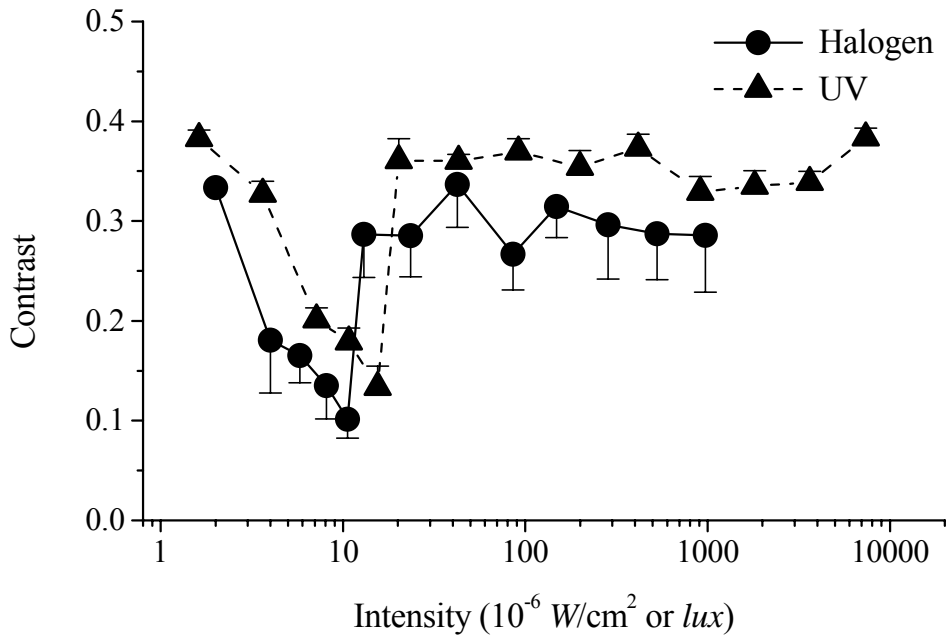
10 % 的亮度就可引起蜜蜂的趨光反應。另一方面，並非所有低於 15 lux 照度的光環境下蜜蜂對亮度對比敏感度皆如此特別敏感，在幾乎完全黑暗的情況下（例如 2-4 lux），蜜蜂對亮度對比的敏感度則提高，從對比為 0.34 變成 0.15，亦無遵守 Weber's Law 的情況被觀察到（圖三）。綜合而言，蜜蜂的趨光敏感度在 0~15 lux 之間所呈現的趨勢是越接近 15 lux 越敏感，但高於 15 lux 的光照環境下對比敏感度則維持一定。



圖二、蜜蜂在白天的不同時刻（上午 6 點至下午 6 點）表現出趨光行為時所需的臨界光亮度比較圖。所用的刺激光源的三種波長為 335 nm、435 nm 及 540 nm，係取自於蜜蜂複眼三種光感受器的最敏感波長。

Figure 2. Minimal intensity required to elicit honeybee phototactic behavior measured with a 2-hour interval from 6 to 18 o'clock. The visual stimulus used in the experiment was monochromatic light. Three wavelengths were used: 335 nm, 435 nm and 540 nm, which are the wavelengths the three types of honeybee photoreceptors most sensitive to.

以紫外燈源做光亮度對比敏感度試驗所得的結果與鹵素燈所得的結果相類似（圖三）。蜜蜂在 $2 \times 10^{-5} \text{ W/cm}^2$ 的照度以下亦呈現一最敏感的峯值，約在 $1.5 \sim 1.8 \times 10^{-5} \text{ W/cm}^2$ 的照度下亮度對比改變在 14 % 即可引起蜜蜂的趨光反應。而在 $2 \times 10^{-5} \text{ W/cm}^2$ 的照度以上，蜜蜂的趨光反應則遵守 Weber's Law，趨光反應的對比敏感度維持在 0.35 左右。

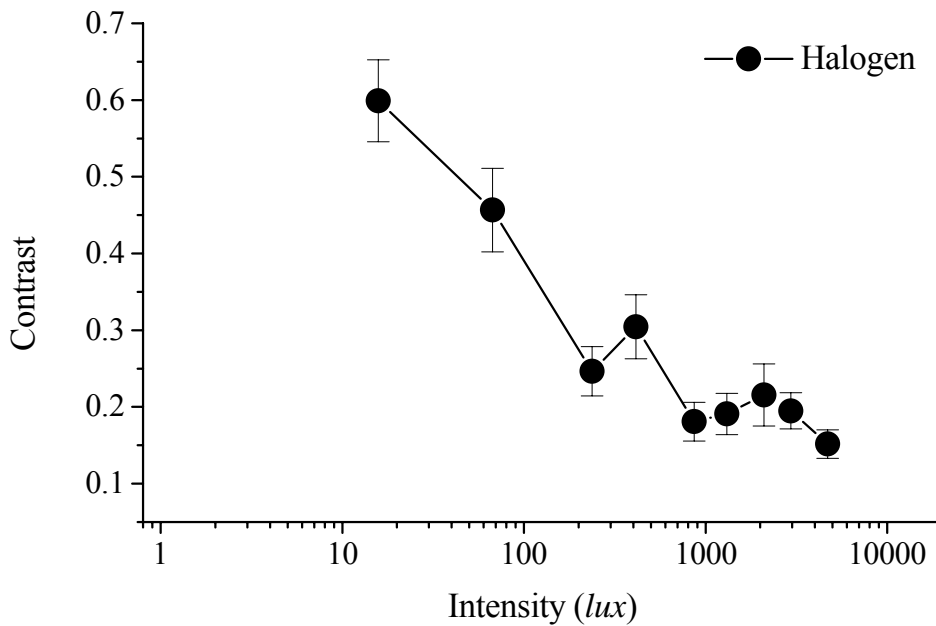


圖三、蜜蜂在不同照度的光適應下所表現的趨光反應與刺激光源之亮度對比關係。●：表示以鹵素燈做為刺激光源，亮度單位為 lux 。▲：表示以紫外燈做為刺激光源，亮度單位為 $10^{-6} W/cm^2$ 。數據為 10 次實驗所得的平均值± SE。

Figure 3. Contrast sensitivity of the honeybees when they were adapted by different light intensity levels. ●: light source was halogen lamp and the unit of light intensity was lux ▲: light source was UV lamp and the unit of light intensity was $10^{-6} W/cm^2$. Each of data point is mean ± SE (n=10).

單眼覆蓋實驗

基於上述在低光照環境下的對比敏感度特別敏感且無法以 Weber's Law 來解釋其結果，我們則進行單眼覆蓋實驗以驗證蜜蜂在低光照環境下的高對比敏感度是否來自於單眼的光感受器。結果顯示（圖四），蜜蜂的趨光行為始於光照環境在 $15 lux$ 以上，且其對比敏感度為 0.6。換言之，失去單眼功能的蜜蜂從完全黑暗的環境到被誘導出趨光行為最少要有 $15 lux$ 的照度；而在 $15 lux$ 的光環境下，失去單眼功能的蜜蜂則又需要增加 60% 的亮度才可引起趨光反應。另一方面，失去單眼功能的蜜蜂其對比敏感度則隨著環境的照度增加而遞增直到 $800 lux$ ；在 $800 lux$ 以上的光環境下則又呈現遵守 Weber's Law 的情況，對比敏感度維持在 0.2 左右。由此結果得知蜜蜂複眼光感受器對光的敏感度遠不如單眼的光感受器。



圖四、單眼被覆蓋的蜜蜂在不同照度的光適應下所表現的趨光反應與刺激光源之亮度對比關係。以鹵素燈做為刺激光源，亮度單位為 *lux*。數據為 10 次實驗所得的平均值 \pm SE。

Figure 4. Contrast sensitivity of the ocelli-covered honeybees when they were adapted by different light intensity levels. The light source was halogen lamp and the unit of light intensity was *lux*. Each of data point is mean \pm SE (n=10).

討 論

為何蜜蜂的趨光敏感度在清晨 6:00 與傍晚 18:00 呈現兩極化現象呢？由於工蜂在清晨時分開始從黑暗的蜂巢內出發去田野採集花蜜花粉，較敏感的趨光反應可幫助蜜蜂在光強度漸漸增強的光環境中由黑暗的蜂巢內往亮處移動而並飛離蜂巢。到了傍晚光強度漸漸減弱，大部分的工蜂皆飛回黑暗的蜂巢內呈休息狀態而不再外出採蜜，趨光反應則極不敏感。如此隨著時間改變的趨光反應可合理的推測與光感受器的敏感度受日週律動調控有關 (Colwell and Page, 1989; Moore *et al.*, 1989; Kass and Robert, 1992; Chang and Lee, 2001)。至於光感受器之敏感度所受的日週律動調控機制，即其節律點 (pacemaker) 為何，及生理上如何影響光感受器的敏感度，則仍為未知的研

究課題。

從不同光照環境下蜜蜂的趨光行為可明顯分出符合 Weber's Law 的高照度範圍與呈現在 15 lux 高對比敏感度的低照度範圍。因此可推論蜜蜂的視覺系統似乎呈現兩套機制作用在此兩種照度範圍內。這個情況猶如人類眼睛的光感受器可依其對光的敏感度且作用在不同光環境的照度範圍區分成適應高照度範圍的視錐細胞(cone cell)與適應低照度範圍的視桿細胞(rod cell)兩系統 (Wandell, 1995)。人類的視桿細胞只具一種細胞而視錐細胞則有三種，因此在高照度環境下影像可呈現色彩而低照度下則失去色覺。又由單眼覆蓋實驗結果得知，蜜蜂在低照度範圍所呈現的高感度趨光性是因為單眼所致，因此可推測蜜蜂在低照度環境下的光感應行為是由單眼所負責，而在高照度環境下則倚重複眼視覺。過去的研究亦顯示，單眼內的光感受器的感度比複眼的光感受器敏感 (Goodman, 1981)，而蜜蜂色覺機制主要以複眼內的三種光感受器為基礎 (Kien and Menzel, 1977; Menzel and Backhaus, 1989)。

由於在高照度下蜜蜂的趨光行為明顯遵守 Weber's Law 的固定對比感度在 0.3 左右，所以背景的光強度所產生的視覺訊號必定在視神經系統中被移除掉，而保留比背景光增亮 30%以上的視覺刺激訊號。相關的視神經細胞則以視葉 (optic lobes)中的 lamina monopolar cells (LMCs) 具有相似的訊號處理功能 (Laughlin and Hardie, 1978; Srinivasan et al., 1982; Laughlin and Osorio, 1989; Laughlin, 1989)。當光感受器接受到閃光刺激時，膜電位會形成去極化(depolarization)而此反應則立刻藉由軸突將訊號傳至 LMC。當 LMC 接受到光感受器傳來的訊號之後，LMC 的膜電位即形成過極化 (hyperpolarization)，再將此視覺神經訊號繼續往第二視葉 medulla 傳遞 (Menzel, 1974; Ribi, 1981)。在此 retino-lamina system 中的視覺訊號傳遞過程和脊椎動物 lens eye 的光感受器將視覺訊號傳遞到 bipolar cell 的過程幾乎完全一樣，只有反應波形的差異而已：在 lens eye 中光感受器接受閃光刺激則形成往 resting potential 方向的再極化(repolarization，因為未接受光刺激時光感受器已處在去極化的狀態)反應，而 bipolar cell 則形成去極化反應 (Wandell, 1995)。無論是 lens eye 的 bipolar cell 或是 compound eye 的 LMC，皆有將背景光的訊號移除的共同特性。

雖然針對蜜蜂 LMC 的研究至今仍未成熟(Menzel, 1974; Ribi, 1976; de Souza et al., 1992)，但是過去亦有學者對此問題而將複眼進行不同程度的光適應，並以電生理技術量測蜻蜓及蒼蠅的 LMC 在這些不同程度的光適應情況下對閃光刺激的反應 (Shaw, 1975; Laughlin and Osorio, 1989)。結果發現，LMC 在複眼對光適應的情況下其對閃光刺激的反應波形保留 phasic component 而失去 tonic component。換言之，從反應波形來看，LMC 會移除較長時間的持續光刺激所產生的訊號，僅保留閃光起始與結束時的瞬間刺激所造成的反應 (on-off response)。因此無論在任何照度下的光適應，LMC 皆能有效地反應所增加的光刺激而除去背景光的訊號，以增加其訊號噪音比 (S/N ratio)。

然而 LMC 如何將背景光的訊號移除？從 LMC 的接受域 (receptive field)與其反應型態而言，可界定出 LMC 除了接受了由所對應之小眼內光感受器的興奮性輸入 (excitatory inputs), LMC

也接受了由周圍小眼所傳送過來線性及非線性的抑制性輸入 (inhibitory inputs) (Laughlin and Osorio, 1989; Yang, 1994)。這些抑制性輸入在時間上比興奮性輸入慢，在空間上則範圍較廣 (Laughlin and Osorio, 1989)；並且抑制性輸入訊號提供了該接受域周圍光照程度的平均訊號，以將背景光的訊號從興奮性輸入訊號中抽離 (Laughlin, 1989)。

近幾年由於對於一氧化氮 (NO) 在神經傳導上的研究日趨明朗，且研究顯示在昆蟲的 visual system 中一氧化氮亦可能扮演逆向 (retrograde) 的神經傳導物質的角色 (Bicker and Schmachtenberg, 1997; Jones and Elphick, 1999)。在蜜蜂的視葉中 medulla 及 lobula，亦有證據顯示利用一氧化氮做為神經傳導物質的存在可能 (Müller, 1994)，是否該逆向的訊號回饋亦具有上述移除背景光訊號的功能則有待進一步的研究。

引用文獻

- Bertholf, L. M.** 1931a. Reactions of the honey bee to light. *J. Agric. Res.* 42: 379-419.
- Bertholf, L. M.** 1931b. The distribution of stimulative efficiency in the ultraviolet spectrum for the honey bee. *J. Agric. Res.* 43: 703-713.
- Bicker, G., and O. Schmachtenberg.** 1997. Cytochemical evidence for nitric oxide/cyclic GMP signal transmission in the visual system of the locust. *Eur. J. Neurosci.* 9: 189-193.
- Chang, H. W., and H. J. Lee.** 2001. Inconsistency in the expression of locomotor and ERG circadian rhythms in the German cockroach, *Blattella germanica* (L.). *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 48: 155-166.
- Colwell, C. S., and T. L. Page.** 1989. The electroretinogram of the cockroach, *Leucophaea maderae*. *Comp. Biochem. Physiol.* 92: 117-123.
- De Souza, J., H. Hertel, D. F. Ventura, and R. Menzel.** 1992. Response properties of stained monopolar cells in the honeybee lamina. *J. Comp. Physiol. A* 170: 267-274.
- Goodman, L. J.** 1981. Organization and physiology of the insect dorsal ocellar system. In *The Handbook of Sensory Physiology, Part 6c*, ed. H. Autrum, pp. 201-286. Springer-Verlag, Berlin.
- Heintz, E.** 1959. La question de la sensibilité des abeilles à l'ultraviolet. *Insect Soc.* 6: 223-229.
- Jones, I. W., and M. R. Elphick.** 1999. Dark-dependent soluble guanylyl cyclase activity in locust photoreceptor cells. *Proc. R. Soc. Lond B* 266: 413-419.
- Kaiser, W., R. Seidl, and J. Vollmar.** 1977. The participation of all three colour receptors in the phototactic behaviour of fixed walking honeybees. *J. Comp. Physiol. A* 122: 27-44.
- Kass, L., and R. B. Jr. Robert.** 1992. A circadian clock in the *Limulus* brain transmits synchronous efferent signals to all eyes. *Vis. Neurosci.* 9: 493-504.

- Kien, J., and R. Menzel.** 1977. Chromatic properties of interneurons in the optic lobes of the bee. II. Narrow band and colour opponent neurons. *J. Comp. Physiol. A* 113: 35-53.
- Labhart, T.** 1974. Behavioral analysis of light intensity discrimination and spectral sensitivity in the honey bee, *Apis mellifera*. *J. Comp. Physiol.* 95: 203-216.
- Laughlin, S. B., and R. C. Hardie.** 1978. Common strategies for light adaptation in the peripheral visual system of fly and dragonfly. *J. Comp. Physiol. A* 128: 319-340.
- Laughlin, S. B.** 1989. The role of sensory adaptation in the retina. *J. Exp. Biol.* 146: 39-62.
- Laughlin, S. B., and D. Osorio.** 1989. Mechanisms for neural signal enhancement in the blowfly compound eye. *J. Exp. Biol.* 144: 113-146.
- Menzel, R.** 1974. Spectral sensitivity of monopolar cells in the bee lamina. *J. Comp. Physiol.* 93: 337-346.
- Menzel, R., and U. Greggers.** 1985. Natural phototaxis and its relationship to colour vision in honeybees. *J. Comp. Physiol. A* 157: 311-321.
- Menzel, R., and W. Backhaus.** 1989. Color vision honey bees: phenomena and physiological mechanisms. pp. 282-297. *In:* D. G. Stavenga, and R. C. Hardie, eds. *Facets of vision*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Moore, D., D. Siegfried, R. Wilson, and M. A. Rankin.** 1989. The influence of time of day on the foraging behavior of the honeybee, *Apis mellifera*. *J. Biol. Rhythms* 4: 305-325.
- Müller, U.** 1994. Ca^{2+} /Calmodulin-dependent Nitric Oxide synthase in *Apis mellifera* and *Drosophila melanogaster*. *Eur. J. Neurosci.* 6: 1362-1370.
- Ribi, W. A.** 1976. The first optic ganglion of the bee. II. Topographical relationships of the monopolar cells within and between cartridges. *Cell Tissue Res.* 11: 359-373.
- Ribi, W. A.** 1981. The first optic ganglion of the bee. IV. Synaptic fine structure and connectivity patterns of receptor cell axons and first order interneurons. *Cell Tissue Res.* 11: 359-373.
- Sander, W.** 1933. Phototaktische Reaktionen der Biene auf Lichter verschiedener Wellenlangen. *Z. Vergl Physiol.* 20: 267-256.
- Shaw, S. R.** 1975. Retinal resistance barriers and electrical lateral inhibition. *Nature* 255: 480-483.
- Srinivasan, M. V., S. B. Laughlin, and A. Dubs.** 1982. Predictive coding: a fresh view of inhibition in the retina. *Proc. R. Soc. Lond. B* 216: 427-459.
- Wandell, B. A.** 1995. *Foundation of Vision*. Sinauer Associates, Inc.
- Weiss, H. B.** 1943. Colour perception in insects. *J. Econ. Entomol.* 36: 1-17.
- Wolf, E., and G. Zerrahn-Wolf.** 1935. The dark adaptation of the eye of the honey bee. *J. Gen. Physiol.* 19: 229-237.

- Wyszecki, G., and W. S. Stiles.** 2000. Color Science: concepts and methods, quantitative data and formulae (2nd edition). John Wiley & Sons, Inc.
- Yang, E. C.** 1994. Processing of spectral information in the dragonfly lamina. Ph.D. thesis, Australian National University.
-

Phototactic Behavior of Honeybee: Contrast Sensitivity and Possible Visual Neural Mechanisms

En-Cheng Yang^{1*}, Shang Chuan Huang², Yi-Ling Chen¹, Jia-Fang Kuei¹

¹ Department of Entomology, National Chung Hsing University

² Taipei Municipal Li Shan Senior High School

ABSTRACT

Honeybee has strong phototaxis. Previous studies have shown that honeybee phototactic behavior was highly sensitive to UV light, but some demonstrated that the three types of photoreceptors of honeybee compound eye were involved in the phototaxis. In spite of the different action spectra of honeybee phototaxis among those different experiments, the contrast sensitivity of honeybee phototaxis is not yet clearly known. In this article we mainly focus on the experiments to reveal (1) the changes of the sensitivity of phototaxis during a day, and (2) the relationship between the phototaxis and the intensity contrast. Our results show that the sensitivity of honeybee phototaxis is time-dependent, indicating this behavior is influenced by the circadian rhythm of photoreceptor sensitivity. Besides, the contrast sensitivity of honeybee phototaxis shows that the honeybees were most sensitive to light change under dim light condition, about 8-10 *lux*; while the honeybees were adapted by the light intensity more than 15 *lux*, the contrast sensitivity of the phototaxis was a constant, suggesting the behavior follows the Weber's Law under a bright condition. By covering the ocelli, we also demonstrated that the high contrast sensitivity in the dim light condition was due to the high sensitivity of the photoreceptors in the ocelli. Possible visual neural mechanism involved in the contrast sensitivity of insect compound eye vision is also discussed.

Key words: honeybee, phototaxis, contrast sensitivity.