

蜜蜂的识别与记忆

高 奔 张少吾

(中国科学院生物物理研究所, 北京 100080)

提 要

本文概述了蜜蜂在识别过程中与学习行为有关的记忆特性。蜜蜂具有四种类型的记忆,即工作记忆,早期记忆,晚期记忆和永久记忆;关于蜜蜂记忆的方式主要有两种不同的假设,一种认为是按图形的方式记忆的,另一种认为是按参数的方式记忆的。文中介绍了蜜蜂对于位置记忆,花形状记忆和路标记忆有关的行为实验及其模型方面的研究进展。

关键词 蜜蜂,行为,识别,记忆

学习是一切智能行为的核心。记忆与学习思维活动密切相关,它是智能的基础。生物记忆的机理和现代的数字计算机完全不同,生物记忆单元和处理单元是不能分开的,生物的记忆是分布式的,表现出整体效应,记忆操作是并行的。联想记忆是现代智能机的主要特征之一。联想记忆功能的强弱在很大程度上决定了智能机解决问题的能力及其实用价值。科学家试图通过对生物记忆机理的研究,寻求提高现代智能机联想记忆能力的途径。本文将着重探讨蜜蜂的记忆特性及某些模型。

一、蜜蜂在识别过程中的几个记忆阶段

蜜蜂在寻找食物源的过程中需要学习许多东西,比如花的位置,形状和路标等,而记忆在这些学习行为中是非常重要的。用行为实验研究蜜蜂记忆的结果^[1]表明:经过简单的一次联想学习试验,蜜蜂会发生四个顺序的记忆阶段,即工作记忆,早期记忆,晚期记忆和永久记忆。

(1) 工作记忆持续时间很短仅为 1 min,它非常好地控制着学习行为。对遗忘处理,反向学习,衰退试验及酬赏时间是非常敏感的。它

存在于同侧脑包括触角叶。(2) 早期记忆(1—3 min),最初非常好地控制学习行为,但是很快失去了这种能力(2—3 min)。对反向学习,衰退试验及酬赏时间是不敏感的,可以被遗忘处理消除。脑两侧的蘑菇体都有这种记忆痕迹。(3) 晚期记忆是在学习试验 4 min 以后的时间里,随着时间变化,它增强了对学习行为的控制(强化作用),并且增加了反向学习的困难。在 12 h 以后晚期记忆就要退化,对遗忘处理不敏感。在所选择的学习能力低的蜜蜂中,这种记忆是不存在的,但是早期记忆不受影响。晚期记忆痕迹在脑中的位置还不清楚,但是很可能与两侧的蘑菇体有关。(4) 永久记忆,仅在多次学习试验以后才能建立,对蜜蜂的终生都是稳定的,只有经过新的学习试验才能改变。

二、蜜蜂记忆的是空间图像还是其参数?

关于蜜蜂位置记忆,花形状记忆和路标记忆研究,可以归纳为两种模型:即参数模型和图像模型。Hertz^[2]认为蜜蜂形状识别是非常粗的,主要依据空间频率,比如说,一个图像的边缘长度与面积之比值,即单位面积所含边缘

长度。对于一个分割形状,如十字叉,其比值就高,相应高频成分也高,而一个紧凑的图形,如圆,其值就低,相应高频成分含量也低。蜜蜂对每单位面积含较长边缘的形状,有一种很强的自发偏向。后来的研究者发现蜜蜂对许多形状能很好地学习和识别,但是仍然认为记忆的是空间频率和某些其它的参数,例如颜色,面积,线性角度分布等参数。

Anderson^[3] 的实验表明,蜜蜂的形状识别能力取决于图形强度(颜色面积)参数,图形强度大,对蜜蜂视觉的刺激就大。根据实验结果,Anderson 提出了两个重要参数:形状面积(A);边缘长度与围绕面积之比值(轮廓密度 CD)。并归纳出经验规律^[4]:

对测试形状反应的百分比

$$\propto 1/(CD_{tr} - CD_{te}) \times (A_{tr} - A_{te})$$

CD_{tr} 是训练形状轮廓密度, CD_{te} 是测试形状轮廓密度, A_{tr} 是训练形状面积, A_{te} 是测试形状面积。Anderson 的经验公式反映了在测试形状和训练形状之间,轮廓密度和形状面积两参数的各自差别越小,反应率越高。蜜蜂喜爱选择某些条状模式^[5],这种模式吸引值可以用函数 $1/(W)(SP)$ 预测,其中 W 为条宽, SP 为条间隔宽度。此外,用垂直平面的黑条训练蜜蜂,测试时发现对带点形状的接近比没有带点的类似形状更频繁。

Cruse 由实验结果得出一微分函数来描述蜜蜂模式识别^[6]:

$$U = C_1 f_1(R^+, R^-, G, A^+, A^-) + C_2 f_2(K^+, K^-, A^+, A^-)$$

其中 G 为正模式与负模式重迭的面积, $R^+(R^-)$ 为正(负)模式不重迭部分面积, $K^+(K^-)$ 为正(负)模式的轮廓长度, $A^+(A^-)$ 为正(负)模式的形状对照值。由公式可以看出, Cruse 由实验得出了这样的假设:蜜蜂模式识别的一部分是比较两形状的二维交叉对比;另一部分是两形状之间轮廓长度的对比。对比差别越大,越容易识别。

大部分研究者的实验设计在训练时仅用一个简单的水平目标,用这种方法说明蜜蜂记忆

的是空间图像还是参数有一定的困难:蜜蜂在环绕时可以从任何角度观察水平图形,对于 $(S+)$ 与 $(S-)$ 互为镜像变换或其它变换的情况,容易造成模糊,而垂直图形提供给蜜蜂见到的则不是这种模棱两可的目标。此外,用酬赏刺激 $(S+)$ 训练时,同时存在与酬赏刺激 $(S+)$ 完全不同参数(如颜色)的非酬赏刺激 $(S-)$;蜜蜂仅能够学习单一的特征线索(颜色),忽略了其余部分(图形,角度等)。

Gould^[7] 认为,假如 $S+$ 与 $S-$ 很类似,蜜蜂是能够从图像上来记住模式的。形状和路标记忆是图像的记忆,它们有不同的分辨率,因而可能是分别存储;位置记忆涉及到的是一种识别图而不仅仅是特定路径记忆。为了观察蜜蜂是从图像上记住花形状而不仅仅是依据一系列参数, Gould 用一对类似的垂直目标训练蜜蜂,每次“拜访”后互换 $S+$ 和 $S-$ 的左右关系,其所谓最重要的参数,如空间频率,颜色面积和线性角度,对两个刺激则是同样的(图1)。

训练蜜蜂在“+”标记的模式中心找食。测试蜜蜂个数(N)和着陆次数(n)在 P 值下表示为 $N:n$ 。 $S+$ 和 $S-$ 模式的选择百分数在互换模式情况下由矩形图表示。

测试的安排是允许训练过的蜜蜂在没有酬赏的 $S+$ 和 $S-$ 之间进行选择。对于16个元素的模式,蜜蜂仅训练10次就能够识别酬赏过与未酬赏过的形状,24元素的模式则要训练20次。一般来说,在仅仅是颜色不同的路标之间进行测试或仅仅是形状不同的路标之间进行测试时,蜜蜂容易学会识别,这些实验都不能排除参数假设,但是上述实验在一对空间频率,颜色面积和线性角度等参数完全相同的路标之间测试时,蜜蜂仍然能够可靠地识别,表明记忆是图像的。在比较复杂的模式之间选择时,蜜蜂在“花”前面某一特征距离处扫视, Gould 认为有可能是在计算对着每个元素的小眼数,因而记忆的可能分辨率在这些实验中确定为8度。由于实时视觉分辨率据测定为1—2度,所以记忆显然是不逼真的。 Gould^[8] 还展示了在“花”学习中的条件抑制作用(即 $S-$ 可靠地与不存在食

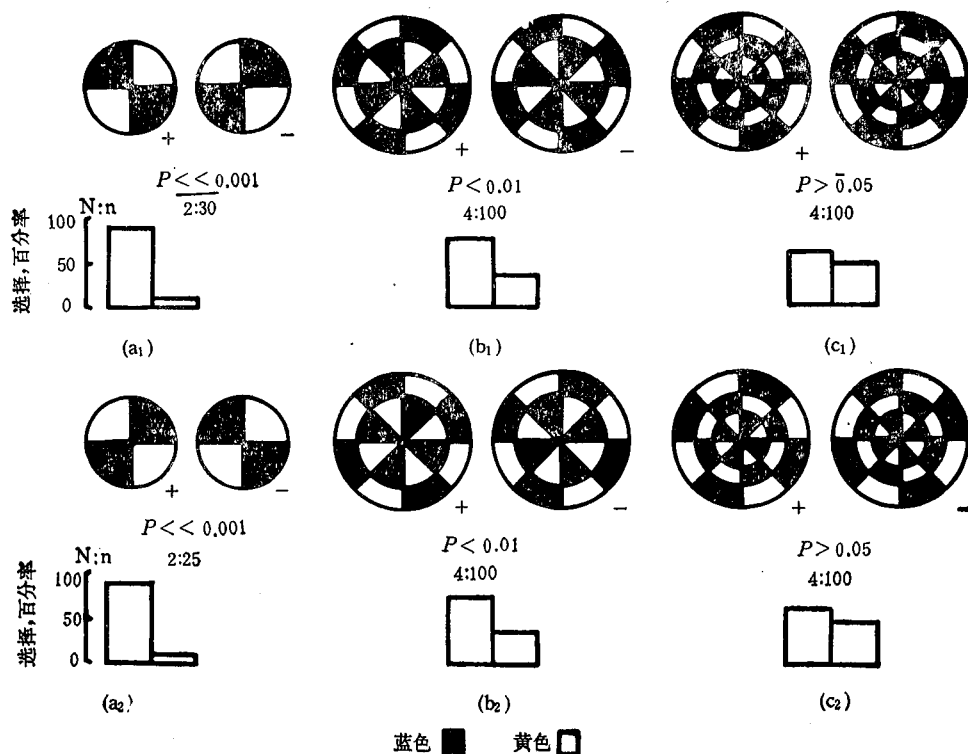


图1 蜜蜂对参数(空间频率,颜色面积和线性角度)相同模式的识别

物联系起来)。他证明蜜蜂象脊椎动物一样,在环境允许时,可以使用一个不严格的部分图形或参数策略。

为了搞清楚路标记忆是否是不逼真的,Gould^[9]通过测定对应一个物体的最大视角和将特定物体与路标记忆相配的最大视角,得到对应分辨率为1.5度,而记忆分辨率为3.5度。这表明不仅路标记忆是不逼真的,而且与花记忆是分开发存的,不是包括花及附近路标的所谓“全景”存储。

利用在阴天移动蜂巢的实验,Dyer^[10]揭示了蜜蜂形成了对太阳方位角移动的空间及时间模式的细致记忆,并且能够用位置路标作为学习参照物。蜜蜂的舞蹈语言反映了太阳位移速率有规律的时间变化,因此,太阳航线的特征一定被存储在蜜蜂记忆里。可能的机制是:蜜蜂在记忆中存储了几个与时间有关,相对于场景特征的太阳方位角位置,参照这个位置系列,就可以确定两已知位置中间的一未知方位角。

蜜蜂有使用天体线索导航寻找不熟悉食物

源的能力,当路径逐步熟悉时,它们也能够用显眼的路标导航,在多云天也是如此。蜜蜂用显眼的路标导航有两种可能:1) Wehner^[11]认为,蜜蜂记住了在熟悉的搜索路径中遇到的路标顺序,即特定路径。对另一次搜索路径,一个不同的特定路径将被记住。2) Gould认为蜜蜂有识别图,即能够整合和利用在去不同终点的各个途中搜集的信息,取一条新的直接到终点的路径。识别图假设与特定路径假设的主要差别是:后者中的蜜蜂仅知道沿同一路径路标之间的关系;识别图允许动物理解在各个路径路标之间的空间关系。Gould^[12]自己的实验结果表明,没有理由认为两种导航体系是互斥的,它们完全可以相互补充。

三、蜜蜂对镜像变换图像的识别

Gould^[13]最近用一些图像变换对蜜蜂进行实验。在酬赏模式(S+)与非酬赏模式(S-)之间进行选择测试时,蜜蜂占优势地选择S+;在S+和其镜像之间选择时,蜜蜂明显地喜爱

S+; 在 S+ 的镜像和一个新模式之间选择时, 蜜蜂绝大多数是选择 S+ 的镜像; 在一个新模式和 S+ 经旋转 90 度或 S+ 上下倒置得到的模式之间进行选择时, 蜜蜂不表示出优势选择。这种行为不是视觉模式识别系统的完全模糊, 而是对镜像的一种能力上的模糊。在学习过的模式不存在时, 蜜蜂容易接受左右转换的镜像。由于在许多情况下不是所有的花都是双边对称的, 识别系统的这种容许就肯定不是缺点。在某种环境下, 如在学习时一个花的半边在阴影里, 随后花又被完全照明; 或者花面对相反方向, 相反的一边有可能被遮掩, 这时就可以采取这种容许的模糊。当花最初看见时, 通常是从一侧, 只能看见部分; 或者花被遮掩了部分时, 也可以应用这类似的优点。镜像模糊在动物中从头足纲动物到哺乳动物都存在。在人类的婴儿识别小写字母“b”和“d”时就存在镜像模糊, 对于“b”和“p”以及“b”经旋转 90 度而得到的图像则不表现类似的模糊。因此, 这在蜜蜂学习记忆的研究中也具有普遍的意义。

四、蜜蜂学习记忆能力的差别

Martin^[14] 的实验中, 随着给食地点与蜂巢之间距离的增大, 蜜蜂的学习能力及记忆固化过程明显得到改善。一般来说, 近给食地点, “拜访”频率较高, 较高的学习频率将会提高从短期记忆至长期记忆的转化, 加速固化过程。但这里却与一般情况不同。Martin 认为能量考虑的解释比较合理, 但是也存在问题, 即训练刺激的一般化是否仍然可以看作是静止不变的。

一般认为低能力学习表现的原因是: 1) 在条件刺激和非条件刺激之间形成联想的能力较低; 2) 最初形成的没有固化成永久记忆。Brandes^[15] 等选择学习能力好和学习能力差的蜜蜂, 比较在单次气味刺激学习试验后其记忆的

时间过程。好的学习者表现出明显的两相时间过程, 即学习之后的瞬时较高速率的条件反应, 在随后的 1—3 min 内稍微减弱, 3—5 min 内又再次上升, 在 5 min 后的时间逐步稳定固化成长期记忆。差的学习者在对应的固化期和初始反应率是明显不同, 学习之后瞬时反应率较低, 1 min 内明显上升, 以后都偏低, 10 min 后逐步衰退。结果表明, 蜜蜂低能力学习表现的可能原因是最初形成的联想没有固化成永久记忆或固化率很低。此外, 糖水刺激触角敏化效应结果表明, 初始期 (不到 1 min) 不仅被学习试验的联想记忆控制, 而且受被用作非条件刺激的糖水刺激敏化效应的影响。差的学习者对糖水刺激敏化效应的灵敏度比较低。

参 考 文 献

- 1 Menzel R. In: Menzel R, Mercer, A eds, *Neurobiology and behavior of honeybees*, Berlin: Springer-Verlag, 1987: 310—325
- 2 Hertz M. *Z vergl Physiol*, 1931: 14: 629
- 3 Anderson A M. In: Wehner R ed, *Information processing in the visual system of arthropods*, Berlin: Springer-Verlag, 1972: 207—212
- 4 Anderson A M. *Anim Behav*, 1977; 25: 67
- 5 Anderson A M. *Anim Behav*, 1977; 25: 80
- 6 Cruse H. In: Wehner R ed, *Information processing in the visual system of arthropods*, Berlin: Springer-Verlag, 1972: 201—206
- 7 Gould J L. In: Menzel R, Meroer A eds, *Neurobiology and behavior of honeybees*, Berlin: Springer-Verlag, 1987: 298—309
- 8 Gould J L. *Anim Behav*, 1987: 35: 1579
- 9 Gould J L. *Anim Behav*, 1987: 35: 26
- 10 Dyer FC. *J Comp Physiol A*, 1987: 160: 621
- 11 Wehner R. In: Autrum H ed, *Handbook of sensory physiology*, Berlin: Springer-Verlag, 1981: 287—316
- 12 Gould J L. *Science*, 1986: 232: 861
- 13 Martin H, Heiny R. *Naturwissenschaften*, 1987: 74: 599
- 14 Brandes Ch, Frisch B, Menzel R. *Anim Behav*, 1988, 36: 981
- 15 Gould J L. *Anim Behav*, 1988; 36: 487

[本文于 1990 年 1 月 19 日收到, 3 月 29 日修回]

(上接第 97 页)

- 2 Grossberg, S. *Studies of mind and brain*. Boston: Reidel press, 1982: 49—53
- 3 Grossberg, S. *Neural dynamics of adaptive sensory-motor control—ballistic eye movement*. Amsterdam: North-

Holland, 1986: 21—28

- 4 Piaget, J. *The principles of genetic epistemology*. London: Routledge and Kegan Paul, 1972: 1—23

[本文于 1990 年 1 月 31 日收到, 3 月 1 日修回]