

DOROTHEA BRÜCKNER

FILM D 1818

**Das Rüsselreflexverhalten der Honigbiene –  
Die Konditionierung von Gerüchen  
und ihre Verarbeitung im Gehirn**

Sonderdruck

Publ. Wiss. Film., Biol. 22 (1995), 57–69.

DOROTHEA BRÜCKNER: Das Rüsselreflexverhalten der Honigbiene – Die Konditionierung von Gerüchen und ihre Verarbeitung im Gehirn. Film D 1818.

ISSN 0073-8417



GÖTTINGEN 1995

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

DOROTHEA BRÜCKNER

## **Das Rüsselreflexverhalten der Honigbiene – Die Konditionierung von Gerüchen und ihre Verarbeitung im Gehirn**

Film D 1818

Mit 3 Abbildungen

### **Allgemeine Vorbemerkungen**

Seit der Entdeckung der Tanzsprache durch KARL VON FRISCH [7] hat die Honigbiene *Apis mellifera* immer wieder zu überraschenden Entdeckungen Anlaß gegeben. Die komplexe Verarbeitung von Lernvorgängen und die Gedächtnisleistung stehen im Vordergrund neuester Forschungsansätze. Der hohen sozialen Komplexität des Bienenvolkes liegt eine komplexe Kommunikation zugrunde, die durch ein hochentwickeltes System aus Sinneswahrnehmung und zentraler Verarbeitung ermöglicht wird. Hier soll das assoziative Lernen von Gerüchen mit den Gehirnstrukturen in Beziehung gebracht werden, die an der Informationsverarbeitung beteiligt sind.

Die klassische Konditionierung des Rüsselreflexverhaltens der Honigbiene wurde von KUWABARA 1957 [11] entdeckt. Seitdem ist sie wiederholt als Methode der Verhaltensforschung eingesetzt worden. Sie folgt dem klassischen Konditionierungsansatz: Ein unconditionierter Stimulus (Zuckerwasser) löst eine unconditionierte Antwortreaktion (das Rüsselreflexverhalten) aus. Paart man einen unconditionierten Stimulus (Zuckerwasser) mit einem konditionierten Stimulus (Duftreiz), so führt dies zu einer Assoziation zwischen den beiden Stimuli und schließlich zur Fähigkeit des konditionierten Stimulus (des Duftreizes), die unconditionierte Antwortreaktion (das Rüsselreflexverhalten) auszulösen. Für die Versuche zum Geruchslernen wird eine Honigbiene in einem Röhrchen fixiert (s. Abb. 1; MENZEL [14]). Der zu lernende Duft wird auf ihre Fühler geblasen und unmittelbar anschließend,

durch Berühren der Fühler mit einem in Zuckerwasser getauchten Glasstab, das Rüsselreflexverhalten ausgelöst. Dann darf die Biene als Belohnungsreiz Zuckerwasser vom Glasstab lecken. So wird die Assoziation zwischen dem Duftreiz und dem Belohnungsreiz hergestellt. Über mehrere Konditionierungsschritte kann dann ihre Lernleistung für verschiedene Gerüche gemessen werden. Dies hat sich als sehr geeignete Methode der Verhaltensanalyse bewährt. Vielleicht kann man sie bereits als klassische Methode der Honigbienenforschung bezeichnen. Folgende Fragestellungen sind mit ihr untersucht worden:

- Welche Gerüche kann die Honigbiene unterscheiden? (VARESCHI [19], BITTERMAN u. a. [2], GETZ u. a. [8]).
- In welchen Mischungen und Konzentrationen werden verschiedene Gerüche wahrgenommen und unterschieden? (GETZ u. SMITH [9]).
- Gibt es gut und schlecht lernende Bienenlinien? (BRANDES [3], [4]).
- Hat die Honigbiene ein Gedächtnis für Gerüche? (MENZEL u. ERBER [16], MENZEL [13], [15]).
- Welche Gehirngebiete und welche Neurone sind an der Geruchsverarbeitung beteiligt? (BROCKMANN u. BRÜCKNER [5], MENZEL u. MERCER [17], HAMMER [10]).

Hier soll die letztgenannte Frage in bezug auf die klassische Konditionierung der Bienen diskutiert werden.

Das im Labor gezeigte Verhalten steht in engem Bezug zum Freilandverhalten der nektarsammelnden Arbeitsbiene. Die Blüten vieler Pflanzen produzieren spezifische Düfte und zuckerhaltigen Nektar. Die sammelnde Biene assoziiert den Duft mit dem Nektarangebot, sie speichert diese Information in ihrem Gedächtnis; dies ermöglicht die Blütenstetigkeit der Sammlerin, die zur Bestäubung der Blüten führt. Als Generalist kann die Honigbiene an den verschiedensten Blütentypen Nektar sammeln.

### **Neurobiologische Grundlagen des Geruchlernens bei der klassischen Konditionierung**

Das Gehirn der Honigbiene, das Oberschlundganglion, besteht als typisches Insektengehirn aus drei Teilen: Proto-, Deuto- und Tritocerebrum. Die Verarbeitung der olfaktorischen Information findet in verschiedenen Gehirnteilen (Neuropilen) des Proto- und Deutocerebrums statt: in den Pilzkörpern und im lateralen Protocerebrum sowie in den Antennalloben des Deutocerebrums. Die olfaktorischen Rezeptoren, die Porenplatten, liegen in großer Anzahl auf den



Abb. 1: Honigbiene im Metallröhrchen. Der Rüssel ist dem Duft, der aus dem Glasrohr strömt, entgegengestreckt.

Foto: WAYNE GETZ

Fühlern der Honigbiene (s. Abb. 2; ESSEN u. KAISLING [6]). Unter jeder Porenplatte liegen 16–34 Sinneszellen, diese bilden eine erste Untereinheit der Verarbeitung der olfaktorischen Information (AKERS u. GETZ [1]). Die Axone der olfaktorischen Sinneszellen ziehen über den Antennennerv in den Antennal-

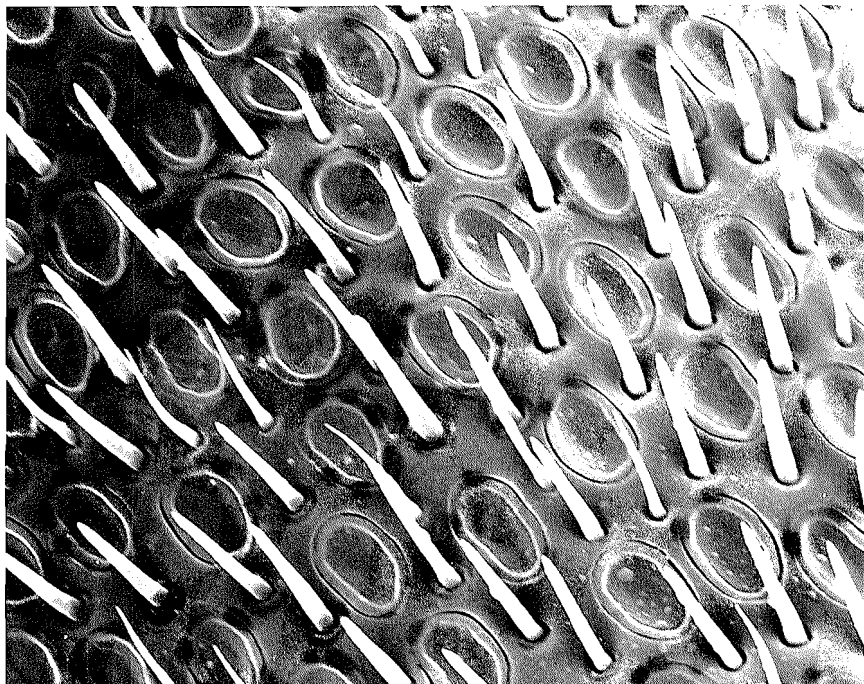


Abb. 2: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Fühleroberfläche einer Arbeiterin; man sieht die Porenplatten zwischen den haarförmigen Sinnesorganen.

Foto: WILLIE MAILE

lobus; dieser besitzt zahlreiche Glomeruli (s. Abb. 3), in denen die synaptischen Verknüpfungen zwischen den Sinneszellen und den Antennenlappenneuronen stattfinden. Die genauen Projektionsgebiete der primären Sinneszellen sind noch nicht bekannt. Intrinsische Neuronen verknüpfen verschiedene Glomeruli miteinander. Projektionsneuronen verbinden den Antennallobus mit den übergeordneten Zentren, dem lateralen Protocerebrum und den Pilzkörpern. Die Pilzkörper, die ihres Aussehens wegen so benannt sind, bestehen aus einer



besitzt dichte dendritische Verzweigungen im Unterschlundganglion, in den Antennalloben, im lateralen Protocerebrum und in den Pilzkörpern. HAMMER [10] konnte experimentell zeigen, daß der Belohnungsreiz beim konditionierten Lernen durch eine elektrische Reizung des VUM-Neurons ersetzt werden kann. Dieses identifizierte Neuron muß daher als ein Baustein im neuronalen Netzwerk der Duft-Belohnungs-Zuordnung verstanden werden. Eine Modellvorstellung zum Ort der Verknüpfung der Informationen ist die Lippenregion der Kelche der Pilzkörper. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß auch im Antennallobus und im lateralen Protocerebrum eine Verknüpfung stattfindet.

Ein weiteres identifiziertes Neuron, das PE1-Neuron, liegt zwischen der Ausgangsregion der Pilzkörper (den  $\alpha$ -Loben) und dem lateralen Protocerebrum. Von diesem Neuron gibt es jeweils eines in jeder Gehirnhälfte. MAUELSHAGEN [12] konnte zeigen, daß sich dieses Neuron nach einem einzigen Konditionierungsschritt in seiner elektrophysiologischen Eigenschaft verändert. Diese Änderung ist transitorischer Natur.

## Filmbeschreibung

### Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Die Honigbiene *Apis mellifera* sammelt Nektar auf Senfblüten. Sie saugt den Nektar mit ihrem Rüssel auf, um ihn im Honigmagen in ihren Stock zurückzubringen. Sie sucht die Blüten nacheinander gezielt nach Nektar ab, der in den Nektarien gebildet wird.

Berühren ihre Antennen einen Nektartropfen, so wird der Rüssel reflektorisch ausgeklappt. Dieses sogenannte Rüsselreflexverhalten wird im Labor für einen klassischen Verhaltenstest genutzt, um die Konditionierung von Gerüchen zu demonstrieren. Bienen lernen, zwischen verschiedenen Gerüchen zu unterscheiden. Ein Test hierzu wird im Film gezeigt.

Dazu wird die Biene in einem Metallröhrchen befestigt. Arbeiterinnen der Honigbiene werden mit einem feinen Klebeband im Röhrchen fixiert. Das Band hält die Biene zwischen Kopf und Brust fest. Beine, Flügel und Hinterleib bleiben frei beweglich.

Ein feines Glasröhrchen wird in Zuckerlösung getaucht. Damit werden die Antennen berührt. Der Geschmack des Zuckerwassers an den Antennen löst das Rüsselreflexverhalten aus. Mit der gleichen Glaskapillare wird die Biene im Test belohnt. Bleibt sie längere Zeit im Röhrchen fixiert, wird sie damit gefüttert. Die Biene streckt die Zunge weit aus dem Rüssel und leckt das Zuckerwasser vom Glasstab.

Im folgenden Test soll die Biene lernen, Rosenduft von anderen Düften zu unterscheiden. Filterpapier wird mit Rosenduftextrakt getränkt und in eine Spritze eingebracht. Das mit dem Duft vermischte Luftvolumen der Spritze wird nun durch ein Glasröhrchen auf die Antennen der eingespannten Biene geblasen. Der rote Punkt leuchtet auf, wenn Rosenduft dem Glasröhrchen entströmt. Die Biene reagiert nicht auf den ihr unbekanntem Rosenduft. Nun wird der Duft noch einmal auf die Antennen geblasen. Kurz danach wird mit Zuckerwasser über die Antennen das Rüsselreflexverhalten ausgelöst. Als Belohnung darf die Biene Zuckerlösung lecken.

Diese Einheit bezeichnet man als Lernakt. Die Biene wird so auf Rosenduft konditioniert. Wird der Rosenduft nun erneut auf die Antennen geblasen, so reagiert die Biene jetzt bereits allein auf den Geruch mit Rüsselreflexverhalten. Ein grüner Punkt leuchtet auf, sobald Pfefferminzduft dem Glasrohr entströmt. Die auf Rosenduft konditionierte Biene reagiert nicht auf den ihr unbekanntem Duft.

Diese Sequenz der Konditionierung wird mit einer anderen Biene wiederholt. Rosenduft wird auf die Antennen geblasen. Die Biene reagiert nicht. Rosenduft strömt wieder auf die Antennen. Mit Zuckerlösung wird an den Antennen das Rüsselreflexverhalten ausgelöst und mit Zuckerwasser belohnt. Nach diesem Lernakt wird erneut Rosenduft auf die Antennen geblasen. Jetzt reagiert auch diese Biene mit Rüsselreflexverhalten auf den konditionierten Reiz. Pfefferminzduft wird auf die Antennen geblasen. Es erfolgt keine Reaktion.

Konditioniert man eine Biene in drei aufeinanderfolgenden Lernakten auf einen Duft, so wird sie lebenslang mit dem Rüsselreflexverhalten auf diesen Duft reagieren. Der Duft ist im Langzeitgedächtnis gespeichert.

Zwischen den großen Facettenaugen stehen am Kopf der Biene die Antennen. Sie sind durch Kugelgelenke beweglich befestigt. Der Rüssel ist im Ruhezustand zwischen den Mandibeln nach hinten geklappt. Zum Lecken wird er nach vorne ausgestreckt.

Diese Zeichnung zeigt schematisch das Gehirn der Honigbiene. Antennen und Rüssel sind rot hervorgehoben. Unmittelbar hinter den Antennen liegen die Antennalloben als Eingänge in das Gehirn. Darüber liegen die Pilzkörper – so benannt wegen ihres pilzförmigen Aussehens. Antennalloben und Pilzkörper sind paarig vorhanden und ebenfalls rot hervorgehoben.

Die Antennen sind dicht besetzt mit Sinnesorganen. Unter dem Elektronenmikroskop kann man Sinneshärchen von leicht vertieften Sinnesorganen unterscheiden. Diese Porenplatten dienen ausschließlich der Wahrnehmung von

Gerüchen. Die Duftmoleküle dringen durch die Poren ein und reizen die darunterliegenden Sinneszellen.

Was bei der Konditionierung auf einen Duft geschieht, soll im folgenden verdeutlicht werden: Von der Porenplatte einer Antenne wandert die Erregung zur glomerulären Struktur der Antennalloben. Die Antennalloben sind ein erstes Schaltzentrum mit vielen Interneuronen. Durch aufsteigende Nervenbahnen wandert das Aktionspotential in die Kelchregion des Pilzkörpers.

Bei der Konditionierung wird der belohnende Zuckerreiz über Rezeptoren des Rüssels aufgenommen und zum Unterschlundganglion geleitet. Vom Unterschlundganglion gelangt die Erregung durch aufsteigende Neuronen – die sogenannten VUM-Neuronen – ebenfalls zur Kelchregion und wird dort gewissermaßen mit der Duftinformation verknüpft.

Die Pilzkörper sind der Sitz des Gedächtnisses der Honigbiene. Die Erregung wandert nun durch die Ausgänge der Pilzkörper, die  $\alpha$ -Loben, zum lateralen Protocerebrum; sie wandert durch das PE1-Neuron. Es handelt sich um ein identifiziertes Neuron. Vom lateralen Protocerebrum läuft die Erregung durch absteigende Nervenbahnen zum Unterschlundganglion weiter. Durch Aktivierung von Prämotoneuronen kontrahieren die Muskeln des Rüssels. Dies führt zum Ausstrecken des Rüssels, zur Rüsselreflexreaktion.

Dies ist ein PE1-Neuron, gefärbt mit Luzifer-Yellow. Es ist das erste identifizierte Neuron, das im Gehirn der Honigbiene entdeckt wurde. In jeder Gehirnhälfte existiert nur jeweils ein derartiges PE1-Neuron. Das Neuron verändert seine elektrophysiologische Eigenschaft nach nur einem Konditionierungsschritt.

Wir können nun auch verstehen, was in der Natur passiert. Die Biene befliegt Blüten. Berührt sie mit den Antennen den Nektar, wird das Rüsselreflexverhalten ausgelöst. Gleichzeitig nimmt sie den Geruch der Blüten wahr. Dabei konditioniert sie sich sozusagen selbst auf den Duft der jeweiligen Blüte. Und schon nach drei Blüten wird sie den Duft nicht mehr vergessen.

#### English Version of the Spoken Commentary

The honeybee *Apis mellifera* is collecting nectar on the flowers of the mustard plant. She licks nectar with her proboscis and carries it in her honeycrop back to the colony.

When her antennae find and touch a drop of nectar the proboscis is extended in a reflex action. This “proboscis reflex behaviour” is used in the laboratory for a

classical behavioural test to demonstrate conditioning to odours. Honeybees learn to discriminate between odours.

Workers of the honeybee are mounted with tape into a metal tube. The tape fixes the bee between head and thorax. Legs, wings and abdomen remain free.

A fine glassrod is coated with a sugar solution, then the antennae are gently touched with the rod. The contact of the antenna with sugar leads to the proboscis reflex behaviour. Using the same rod the bee is then rewarded with sugar water. The bee extends her glossa to lick the sugar water off the rod.

In the following test the bee will learn to discriminate rose scent from another scent. A piece of filter paper is saturated with rose scent extract and put into a syringe. The scented air in the syringe is blown through a glass tube onto the antenna of the fixed bee. A red spot which the bee doesn't see is lit to show when the rose scent is presented. The bee does not react to the unknown rose scent. Now the scent is blown again onto the antenna, immediately followed by touching the antenna with sugar solution: this triggers the proboscis reflex behaviour. As a reward the bee is allowed to lick sugar water.

This unit is called a "learning trial". The bee is conditioned to rose scent in this way. Now, when rose scent is blown on the antenna, the bee reacts with the conditioned response to the scent alone. One learning trial is sufficient to trigger the conditioned response in the second trial. In a "discrimination test" the odour of peppermint is blown onto the antenna. A green spot is lit as soon as the peppermint odour is presented. Bees which are conditioned to rose scent do not react to the unknown peppermint scent.

This sequence of conditioning is repeated once more with another bee: rose scent is blown onto the antenna. The bee does not react. Rose scent is blown and sugar solution is applied immediately. The bee is then rewarded with sugar solution. Rose scent is blown again. Now this bee, too, reacts with the proboscis reflex behaviour to the conditioned stimulus. Peppermint scent is blown. There is no reaction.

If bees are conditioned three times with the same scent in learning trials that follow each other, they will react to the scent their whole life. The information of the scent is stored in their long-term memory.

Between the large faceted eyes the bee's antennae are inserted on the head. They are connected by moveable balljoints. The proboscis is laid back between the mandibles when at rest. To lick it is moved forward.

This drawing shows a view into the head of the bee. Antenna and proboscis are marked in red. Behind the antenna are the antennal lobes: the first input-regions into the brain. Above the antennal lobes are the mushroom bodies which are named because of their shape. The pair of antennal lobes and the pair of mushroom bodies are also marked in red.

The antennae are covered with receptors. Under the electron-microscope one can see many hairlike sensilla and poreplates. These poreplates are for odour reception. The odour molecules penetrate through the pores and excite the receptor cells that lie underneath.

Through the poreplates of the antenna the action potential moves to the glomerular structure of the antennal lobes which are the initial switching centre with many interneurons. Through ascending nerves the action potential moves to the calyx region of the mushroom bodies.

During the conditioning process the sugar reward stimulus moves from the receptors on the proboscis to the suboesophageal ganglion. From here it moves through a neuron called the VUM-neuron to the calyx region of the mushroom bodies; here it is linked to the scent information.

The mushroom body is the storage site of the honeybee's memory. The stimulus moves through the output, the  $\alpha$ -lobe, of the mushroom body to the lateral protocerebrum: through the PE1-neuron — an identified neuron. From the lateral protocerebrum the information moves on through descending neurons to the suboesophageal ganglion. By activation of praemotoneurons the muscle of the proboscis is stimulated which leads to the proboscis reflex behaviour.

This is the PE1-neuron injected with the dye Lucifer yellow. It is the first identified neuron in the honeybee brain. There is only one PE1-neuron in each half of the brain. This neuron changes its electrophysiological response after only one conditioning trial.

We can now understand what happens in nature. The bee touches nectar with her antennae leading to the proboscis reflex behaviour. At the same time she perceives the scent of the flower. Thus she conditions herself to the scent of the particular flower species. After three such conditionings she will remember the scent of this flower as a signal for food for her whole life span.

## Bibliographie

- [1] AKERS, R. P., und W. M. GETZ: A Test of Identified Response Classes Among Olfactory Receptor Neurons in the Honeybee Worker. *Chem. Senses* **17** (1992), 191 bis 209.
- [2] BITTERMAN, M. E., R. MENZEL, A. FIETZ und S. SCHÄFER: Classical Conditioning of Proboscis-Extension in Honeybees. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **97** (1983), 107–119.
- [3] BRANDES, C.: Selektion auf unterschiedliches Lernverhalten bei cap-Bienen (*Apis mellifera capensis*). *Verh. Dt. Zool. Ges.* **77** (1984), 228.
- [4] BRANDES, C.: Estimation of Heritability of Learning Behaviour in Honeybees. *Behav. Genet.* **18** (1988), 119–132.
- [5] BROCKMANN, A., und D. BRÜCKNER: Neuroanatomische Grundlagen der Verarbeitung olfaktorischer Signale bei der Honigbiene, *Apis mellifera*. *Proc. Jena* 1993.
- [6] ESSLEN, J., und K. E. KAISLING: Zahl und Verteilung antennaler Sensillen bei der Honigbiene (*Apis mellifera*). *Zoomorph.* **83** (1976), 227–251.
- [7] FRISCH, K. v.: *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Heidelberg 1965.
- [8] GETZ, W. M., D. BRÜCKNER und K. B. SMITH: Conditioning Honeybees to Discriminate Between Heritable Odors from Full and Half Sisters. *J. Comp. Physiol. A.* **159** (1986), 251–256.
- [9] GETZ, W. M., und K. B. SMITH: Olfactory Sensitivity and Discrimination of Mixtures in the Honeybee *Apis mellifera*. *J. Comp. Physiol. A.* **160** (1987), 239–245.
- [10] HAMMER, M.: Substitution of the Unconditioned Stimulus by Activity of an Identified Neuron in Associative Olfactory Learning in Honeybees. *Science* **1993**.
- [11] KUWABARA, M.: Bildung des bedingten Reflexes von Pavlovs Typus bei der Honigbiene, *Apis mellifica*. *J. of Fac. Sci., Hokkaido Ser. VI, Zool. Vol.* **13**, 1–4. (1957), 458–464.
- [12] MAUELSHAGEN, J. J.: Neural Correlates of Olfactory Learning Paradigms in an Identified Neuron in the Honeybee Brain. *J. of Neurophysiol.* **69**, 2 (1993), 609–625.
- [13] MENZEL, R.: Neurobiology of Learning and Memory: The Honeybee as a Model System. *Naturwiss.* **70** (1983), 504–511.
- [14] MENZEL, R.: Lernversuche mit Bienen im Klassenraum. *Bi. U. Z.* **14**, 2 (1984), 53 bis 55.
- [15] MENZEL, R.: Lernen und Gedächtnis. *Studien an Wirbellosen. Prax. Naturwiss.* **6**, 38 (1989), 31–37.
- [16] MENZEL, R., und J. ERBER: Learning and Memory in Bees. *Sci. Am.* **239**, 1 (1978), 102–110.
- [17] MENZEL, R., und A. MERCER (Hrsg.): *Neurobiology and Behaviour of Honeybees*. Berlin 1987.
- [18] MOBBS, P. G.: Neural Networks in the Mushroom Bodies of the Honeybee. *J. Insect Physiol.* **30**, 1 (1984), 43–58.
- [19] VARESCI, E.: Duftunterscheidung bei der Honigbiene. Einzel-Zell-Ableitungen und Verhaltensreaktionen. *Z. vergl. Physiol.* **75** (1971), 143–173.

## Angaben zum Film

Tonfilm (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 97 m, 9 min (24 B/s). Hergestellt 1991, veröffentlicht 1993.

Der Film ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt. Die Aufnahmen wurden von der Terraqua Filmproduktion, Schwabhausen, im Auftrag der Universität Bremen, FB 2 Biologie, Forschungsstelle für Bienenkunde, Dr. Dorothea Brückner, hergestellt. Veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen.

### *Inhalt des Films*

**Das Rüsselreflexverhalten der Honigbiene – Die Konditionierung von Gerüchen und ihre Verarbeitung im Gehirn.** Der Film zeigt einen Versuchsaufbau im Labor zum Unterscheidungslernen von Gerüchen bei der Honigbiene. Die klassische Konditionierung der Honigbiene wird demonstriert, dabei wird das Rüsselreflexverhalten in Nahaufnahmen gezeigt. In einem Trickfilmteil wird die neurobiologische Grundlage der Konditionierung von Gerüchen erläutert. Die Geruchsrezeptoren auf den Fühlern der Biene werden gezeigt und die Gehirnstrukturen beschrieben. Lernen und Gedächtnisleistung werden für das Laborexperiment und die Freilandsituation in Beziehung gesetzt.

### *Film Summary*

**The Proboscis Reflex Behaviour of the Honeybee – Conditioning to Odours and Their Processing in the Brain.** The film shows an experimental setup for differential conditioning of honeybees to odours. Classical conditioning of the honeybee is demonstrated; the proboscis reflex behaviour is shown in close-ups. A trick-film part demonstrates the neurobiological basis of the conditioning process. The odour receptors on the antennae of the bee are shown and the brainstructures are described. Learning and memory are compared for the experimental bees and for bees in the field under natural conditions.

### *Résumé du Film*

**Le comportement réflexe de trompe de l'abeille mellifique – Le conditionnement olfactif et son assimilation dans le cerveau.** Le film montre l'apprentissage de la distinction d'odeurs par l'abeille dans un montage expérimentale au laboratoire. L'on voit le conditionnement classique de l'abeille mellifique en observant le comportement réflexe de la trompe en gros-plan. Une partie du film illustre par trucage la base neurobiologique du conditionnement olfactif. Le film montre les récepteurs olfactifs sur les antennes de l'abeille et décrit les structures cérébrales. L'apprentissage et la capacité de mémoire sont mises en relation pour l'expérience au laboratoire et la situation sur le terrain.

## **Danksagung**

Herrn Prof. R. MENZEL danke ich für die Zurverfügungstellung des Präparates des PE1-Neurons und seine Aufgeschlossenheit dem Filmvorhaben gegenüber, Herrn Dr. W. TINS danke ich für die Bereitschaft, das Verhalten der Honigbiene darzustellen und dadurch diesen Film zu ermöglichen. A. BROCKMANN half, dieses Manuskript zu verbessern.