

## ミツバチの記憶・学習能力の発達と維持に重要な 社会的経験について

市川 直子

社会性昆虫であるミツバチは、ダンス言語に代表されるように、高度なコミュニケーション能力を発達させており、記憶・学習能力においても大変優れていることが知られている。しかしながら、その幼虫期は、徹底した親による保護と給餌のために、視覚、嗅覚などの感覚器は未発達のままであり、脳の発達も不完全である。いったい、成虫期にみられるような優れた記憶・学習能力は、いつ、どのようにして発達するのだろうか。

脳の中でも情報処理の中核と考えられているキノコ体（図1）の成虫期に至ってからの構

造変化においては、まだ詳細には明らかにされていない部分もあるが、加齢、内勤活動や採餌活動といった行動の発現との関係が示唆され（Coss et al., 1980; Brandon and Coss, 1982; Withers et al., 1993; Durst et al., 1994）、一方では採餌経験に関わらず幼若ホルモン（JH）の影響を受けるとする報告もある（Fahrbach et al., 1996）。こうした形態学的な解析が進められるなか、その機能、記憶・学習能力の発達については、これまでのところ十分な検証がなされていない。

そこで私たちは、ミツバチの学習能力の発達・

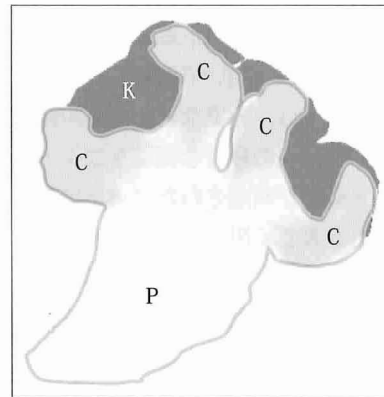


図1 左はミツバチの脳の断面図で、働き蜂の頭部前方から切った前額断切片である。右は同縮尺で示したキノコ体の模式図で、Cは触角や視葉からの情報を受け取る入力部位（傘部）、Pはそれらを連絡する出力部（柄部）、Kはキノコ体を構成するニューロン（ケニオン細胞）を示す。キノコ体は昆虫の前大脳の両側に1対あり、主に記憶や学習をつかさどる高次中枢であると考えられ、社会性昆虫であるミツバチはその発達が著しいことが知られている。スケールは200  $\mu\text{m}$ 。



図2 学習実験におけるミツバチ

ミツバチは背中側の固定棒に固定され、手前の棒につかまれるようになっている。触角のある頭部付近に匂いをあてても口吻（舌）を伸ばさない（左）が、この匂いと同時にショ糖液を飲ませると、匂いとショ糖液を関連させた記憶ができて、連合学習が成立する。学習成立後は、匂いだけを提示することで、同時にショ糖を与えなくても、舌を伸ばす反応（吻伸展反射）が見られるようになる（右、矢印は口吻）。

維持に関わる加齢と経験の重要性について、吻伸展反射（PER：proboscis extension reflex）の連合学習系を用いて解析した。特に経験の影響については、分業などの仕事の経験だけではなく、羽化後の様々な環境をコントロールし、刺激・経験が制限された環境下で育った蜂の学習能力が著しく阻害されることを見出した。

本稿では、こうしたミツバチの記憶・学習能力の発達と維持に重要な社会的経験について、得られた結果を報告したい。

### 吻伸展反射による学習実験の評価

学習能力の評価は吻伸展反射を応用して行った。この手法の手順は以下の通りである。

供試虫のセイヨウミツバチ（*Apis mellifera* L.）は、30℃のインキュベータ内で羽化させた羽化後22時間以内のものを、胸部背面に油性ペイントマーカでマーキングを施してから、すぐに蜂群内に戻した。戻した時点の日齢を0日とし、以後3日あるいは5日毎に、適宜数匹ずつ蜂群から採取した。

蜂群から採取した蜂は、ただちに学習実験用の固定台に固定した。約65℃に溶かしたパラフィンを接着剤とし、蜂の胸部背面から腹部第2節に及ぶ範囲を木製棒に付着させ、これを垂直に固定台に立てて設置した。このとき足が不安定になったり、長時間足をバタつかせることによるエネルギーの消耗を避けるため、もう一本の木製棒を蜂の前方に置いて、止まり木とした（図2）。

固定した蜂は、貼り付け固定直後に1 mol ショ糖液を約10 μL 飲ませ、インキュベータ内で1.5時間放置した後、人為的に蜜胃内容物を吐き出させ、蜜胃を空にした。この状態で30分経過させた個体で以下に述べる条件付けを行った。ここで蜜胃の内容物を吐き出させるのは、供試する蜂の条件を空腹状態で均一にするためである。なお、蜜胃内容物を吐き出させるには、手の親指と人差し指のはらを使い、腹部後方から前方に向かってゆっくり指圧するように圧迫し、口吻に直接ペーパータオル等を当て、毛細管現象を利用して、蜜胃からの吐出物を吸収さ

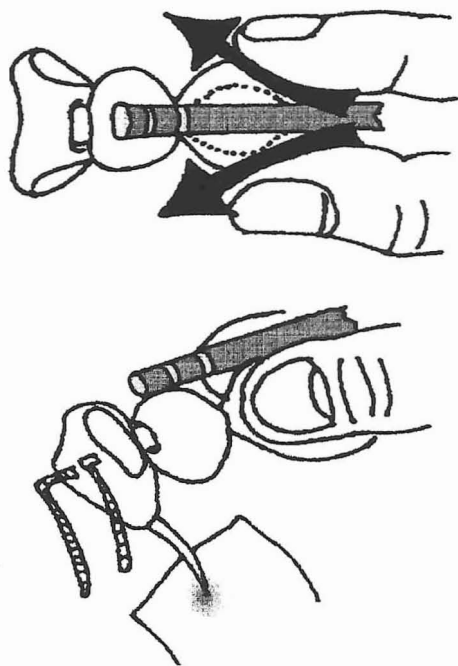


図3 蜜胃内容量の調節方法

腹部を両側後方から圧迫して蜜を吐き戻させる。吐き出させた蜜は逆流して戻らないようペーパータオルなどで吸い取る。模式的に示したので蜂を大きく描いてある。

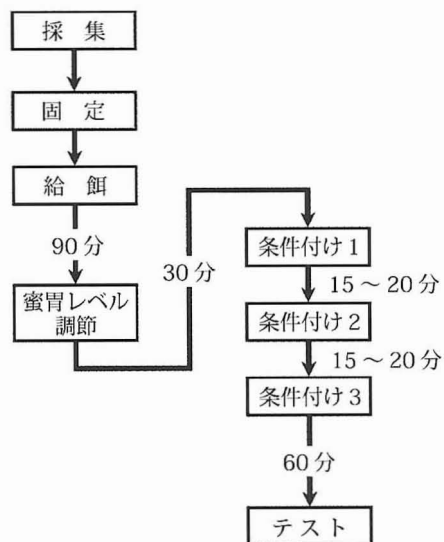


図4 検定プロトコール

いずれの実験でも、固定後いったんショ糖液を一定量飲ませてから上記の蜜胃の内容量を調節を行い、3回の条件付け（無条件刺激にショ糖液，条件刺激にメントンの匂いを提示）の60分後にテスト（メントンのみを提示）を行い，口吻の伸展の有無で学習の成立を判定した。

せる（図3）。

条件付けはメントンの匂いを条件刺激に，1.5 mol ショ糖液を無条件刺激に用い，28～30℃に保たれたドラフト内で，約3秒間の条件刺激の提示直後，無条件刺激のショ糖水を3秒間飲ませ，これを一回の条件付けとして計3回行った（図4）。各条件付けのインターバルは15～20分で，1時間後をテストとし，供試した蜂（ $n$ ）のうち反応した個体の割合（ $p$ ）をもって学習率とした。

結果の表示にあたっては，下記の方法により比率の標準誤差（SEP=standard error of proportion）を求め，平均と併せて示した。

$$SEP = \sqrt{\frac{p(1-p)}{n}}$$

$p$  = 反応した蜂の数  
 $n$  = 供試した蜂の数

採集からテストまでのこの一連の手順は，いくつかの予備実験の結果より構築・採用した。最適な条件下での吻伸展反射検定法を用いた実験であるため，従来の諸報告にあるよりも学習率の到達度は高くなっている。

## 加齢がミツバチの学習能力に及ぼす影響

### 1) 働き蜂の加齢に伴う学習能力の変化

働き蜂の加齢に伴った学習能力の変化を示したのが図5である。学習率は羽化後0日齢から4日齢で40%以下と低いが，その後高くなり，9日齢に至って90%以上に達した。また以降採餌活動が盛んになるとされる20日齢の蜂，実際に外勤活動がみられた蜂も，予想どおりで学習率は高く維持されていた。記憶・学習能力が羽化後1週間で発達していき，約9日齢で，ほとんどすべての個体で獲得されていることから，学習能力は加齢依存的であると考えられる。この結果は過去の報告（Ray and Ferneyhough, 1997; Sigg et al., 1997; Morgan et al., 1998）と一致する。

ミツバチの加齢は，それに伴う仕事の変遷と，それを調節するとされるJHの変動を伴い，加齢に伴う行動の変化と血中JH量の変化はタイミング的にはほぼ一致する（Robinson, 1992）。早熟外勤蜂（Ray and Farneyhough, 1997; Sigg et al., 1997）や，JH処理蜂（Sigg

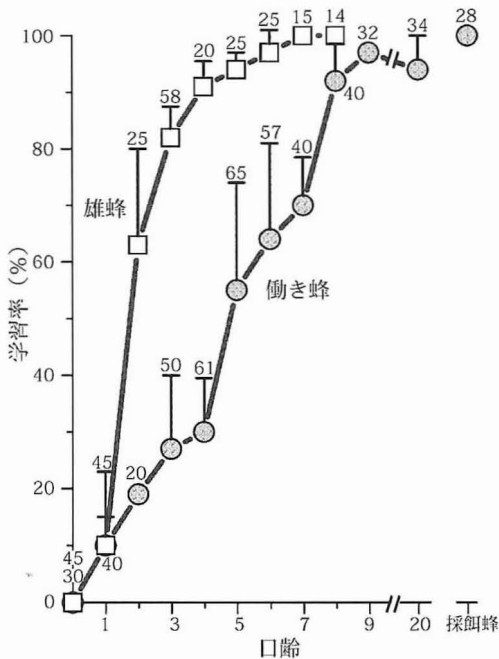


図5 加齢に伴う学習能力の変化

働き蜂と雄蜂での結果を学習率とSEPで示した。付記した数字は供試個体数。働き蜂は20日齢および採餌蜂についても学習能力の検定を行った。

働き蜂でも雄蜂でも日齢依存的に学習能力の工場が認められるが、早期に飛行するようになる雄蜂の方が、高い学習率への到達が早かった。

et al., 1997) で高い学習能がみられるという報告から、ミツバチの高い学習能力の発達・獲得要因が単なる時間的加齢によるものなのか、仕事などの経験、あるいはJHの関与があり得るものなのか疑問が残る。

この点については、脳の構造変化の研究においても類似した議論がある。例えば脳キノコ体の柄部の容積が外勤化に伴って増加し、この現象は早熟外勤蜂にもみられたことから、加齢のみならず、経験が脳の容積変化を誘導しているという“経験依存説”(Withers et al., 1993; Durst et al., 1994)がある。一方、働き蜂の外勤を妨げても糸球体やキノコ体の容積は増加し(Sigg et al., 1997; Withers et al., 1995)、それがJHを処理した蜂に起こることから(Withers et al., 1995)、JHがニューロパイルの構築を誘導し、その結果として採餌活動が可能になるという“JH依存説”がある。両説のどちらかが正しいかはまだ結論できないが、興味深いこと

は、こうした脳容積変化の時期や動態が今回得られた学習能力の獲得・発達パターンとよく似ていることである。このような考察を踏まえながら、経験の影響についても、後に述べていきたい。

## 2) 雄蜂の加齢に伴う学習能力の変化

雄蜂の学習率は、羽化後1日齢までは20%以下と低いが、5日齢では、すでに90%に達した(図5)。以後も、交尾飛行のための出巢期間とされる1週間以降まで高い学習率が維持されている。記憶・学習能力が羽化後5日間で発達することは、雄蜂の学習能力が加齢依存的であることを意味しており、この点では働き蜂と同様であった。しかしながら、雄蜂と働き蜂の発達時期を比較すると雄蜂が4日も早い(図5)。この雄蜂の連合学習能力の発達時期が、働き蜂より顕著に早いことは、巣外へ出るようになる出巢時期の違いを反映していると考えられる。

雄蜂は、サンプルとして扱いやすいだけでなく、働き蜂が蜂群内の日齢構成によって仕事が変わりやすいのに対し、行動が定型であることから(Giray and Robinson, 1996)、有効な研究対象であると思われる。また連合学習の成立機構が働き蜂と同じであるとの報告(Benatar et al., 1995)や、JHの経皮処理による出巢の早期化といった結果(Giray and Robinson, 1996; Tozetto et al., 1997)から、JHの作用の仕方も働き蜂の場合と同様であり、脳の可塑的变化についても質的には変わらないことが予想される。

## 経験がミツバチの学習能力に及ぼす影響

これまでFarris et al. (2001)は、脳の構造変化には、高度な学習能力が必要と考えられる飛行や採餌経験が重要であると報告している。ではその採餌が果たして学習能力の発達にも必要な経験なのであろうか。一方では、学習能力は外勤化する2~3週間齢より以前にすでに獲得されている(図5)ことから、働き蜂が出巢前の羽化後1~2週間、内勤活動において

巣内のあらゆる仕事や様々な刺激を“経験”し、記憶・学習能力の発達に役立てていることは十分に考えられる。そこで私たちは採餌を含めた環境、羽化後からの匂い、光、仲間との接触など様々な刺激や経験を制限することで、ミツバチの学習能力の発達に及ぼす経験の影響について調べた。

### 制限環境条件の設定

働き蜂を直径 3 cm×高さ 5 cmの円筒形のガラス容器に一匹ずつ入れ、これに給餌用として 1 mol のショ糖液が入ったガラス製のスクリー管を入れた。この容器には、約 6 cm四方に切ったガーゼの覆いの上に、中心部をくり抜いたプラスチック製の蓋を被せ、空気の出入りのあるガーゼ面に粒状活性炭を敷きつめたものを蓋として使用した。この蜂の入ったガラス容器約 20 本を、さらに底部に約 1 cmまで粒状活性炭を入れたプラスチック製の箱に入れ、密閉しない程度に蓋を閉め、これを全暗、32℃に設定

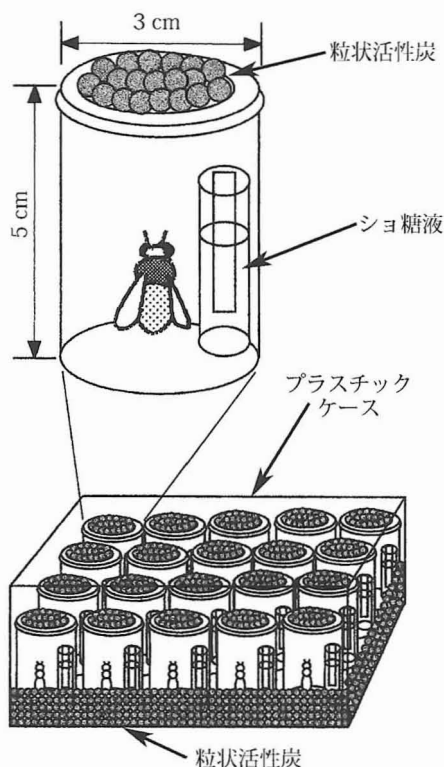


図6 制限環境区の概観 ガラス容器をプラスチックケースに並べて恒温器内に安置した。

したインキュベータ内に置いた (図6)。

この飼育条件は、活性炭と餌に不純物の少ない特級のショ糖を使用することにより、巣内環境臭を削減し無臭状態に近い条件を、また蜂をガラス容器内に一匹ずつ隔離することにより、仲間との接触や巣内の仕事が妨げられることを想定している。このように羽化後の巣内環境の刺激・経験を制限することにより (これを制限環境区とする)、“経験”が学習能力の発達・獲得に及ぼす影響を調べた。一方、対照区として、正常な蜂群へ放飼したもの (巣内環境条件下) を比較した。

なお制限環境区の栄養条件については、実験期間中の給餌が 1 mol のショ糖液のみであるため、巣内環境条件区と比べ、花粉やハチミツ中に含まれるタンパク質の摂取がないことになる。しかし巣内環境でショ糖液のみ給餌する条件での予備実験では学習結果に差はなく、この栄養条件による影響は見られない (図7)。

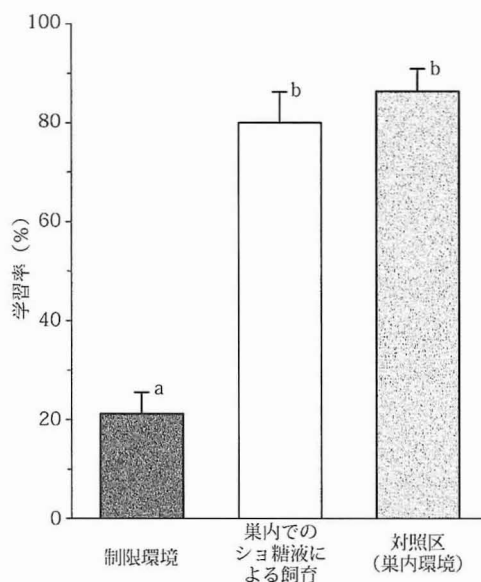


図7 制限環境の実験

対照区に比べて、巣内環境下でありながら、制限環境下と同じショ糖だけを餌として与えられたものでは、学習能力についての低下は認められなかった。制限環境のものだけが著しい低下となった。付記したアルファベットが異なる文字の場合には学習率が有意に差があったことを示す (シェフェの検定,  $P < 0.01$ )。

### 1) 制限環境下で飼育された蜂の学習能力

9日齢の学習率は対照区では87%, 制限環境区では21%と低い値を示した(図6). 対象区で9日目までには獲得されている学習能力が, 制限環境で育った個体にはみられない. このことは記憶・学習能力の発現が, 羽化後の巣内環境の経験や刺激によって大きく影響を受けることを示唆している.

この結果はハエのパターン弁別の行動実験とよく似ている. ハエは特定の視覚パターンを弁別することができ, 先天的に星形のパターンに最も引きつけられるが, 斜め線にはまったくひきつけられない. 弁別能力は通常4日目で獲得されるが, 羽化後, 暗黒下で飼育された個体は何日経過しても弁別能力がみられず, パターン弁別の機能は視覚経験に依存することが報告されている(Mimura, 1986; 1987). ミツバチにおいても羽化後の巣内環境の経験や刺激を数日間経験することによって, 機能が発達するとは考えられないだろうか.

脳の構造変化においては, 採餌経験がキノコ体神経軸索のspine(シナプスを反映)の発達やfiber数の増加を促すことが知られるように, これまでの“経験依存説”でいう経験は飛行経験を想定するものであった. しかし前述のように, 採餌活動がみられる2~3週間齢以前に, すでに学習能力は獲得されており, また内勤蜂, 外勤蜂間の学習能力に差はないという報告もある(Bhagavan et al., 1994).

私たちは, 学習能力の獲得には飛行経験より, むしろ羽化後の巣内環境下での経験や刺激が重要であると考え. 巣内環境下での経験や刺激の中で, 何が学習能力の獲得に効いているかは不明であるが, 少なくとも羽化直後では, PERにおける条件付け時のメンソンの匂いと報酬のシロ糖液との3回の連合経験をさせても能力の発現はみられない. もし仮に羽化蜂に無理に飛行経験をさせたとしても, その直後に学習能力が獲得されることも考えにくい. つまり学習能力の獲得は, 生育過程における様々な経験が重要であり, それらがその後の連合学習の成立に寄与すると考える方が自然であろう.

### 2) 学習の発達に必要な巣内刺激・経験の時期

前項の実験において, 記憶・学習能力の発現が羽化後の巣内環境の経験や刺激に依存することが明らかになった. ではいつ頃, どの程度の経験が重要なのであろうか. そこで羽化後の経験日数が学習能力の発達に及ぼす影響や, 経験が必要とされる時期の有無を調べた.

まず, 学習能力の獲得と羽化後の経験日数との関係を調べるため, 羽化後それぞれ1, 2, 3, 5, 7, 9日間, 制限環境下で飼育した後, PERで学習能力を検定した. なお制限環境と対比させた設定は巣内の環境とした(図8).

羽化後1日間制限環境にさらされた個体の9日齢での学習率は81%と高く, 2日間では62%, 3日間では38%であり, 以降日数が経過するほど学習率が低くなっている(図8). こ

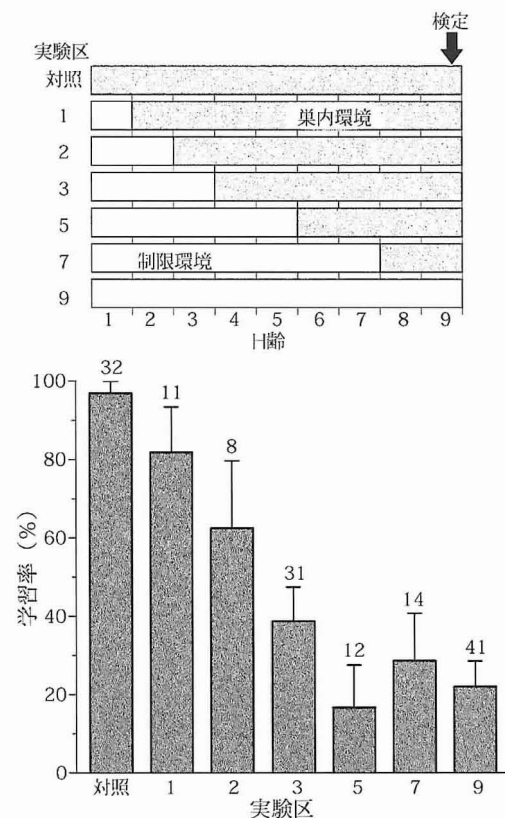


図8 学習能力に影響する制限環境の長さ(上は実験区の設定スケジュール)

羽化後制限環境下に置いた日数が長くなるにつれて学習率の低下が見られることから, 3日以上制限環境経験が学習能力の発達を妨げることが明らかになった.

の結果は学習能力の獲得が巢内の刺激を経験した日数（長さ）に依存して起こることを示している。

次に、経験が必要な時期を調べるために、以下の設定を用いた。学習能力の獲得がみられる9日齢にあわせ、9日間を3つの時期に分け、制限環境期を羽化後から3日間ずつシフトさせ、制限環境期以外は巢内環境下に置いた（図9）。例えば実験区B区では、羽化後1～3日齢まで巢内環境下で飼育し、次に4～6日齢の3日間を制限環境で育て、再び7～9日齢の3日間を巢内環境で育てた後、9日目（9日齢）に、学習能力テストを行った。この方法で、制限環境期の日齢の巢内環境の経験や刺激がその後の能力の発現に及ぼす影響を調べ、経験に必要な時期の特定を試みた。

その結果、羽化後3日齢まで制限環境にさらしたA区の働き蜂の学習率は38%、4～6日齢で制限環境を経験したB区では42%、7～9日齢で経験させたC区では81%であった（図9）。すなわち羽化後早い時期に制限環境に暴露したほど学習率が低い値を示している。どの実験区も経験値としての日数には差はないが、羽化後の最初の数日間の巢内環境の経験や刺激が、相対的に学習能力の発現に重要であることが分かる。またA区ではその後巢内環境に戻しても学習率が低かった。

これについてはハエのパターン弁別実験の結果に類似のものがある。通常ハエは羽化5日目には嗜好する星形を選ぶようになる。しかし、羽化後暗黒中に置かれて視覚経験ができなかった場合、弁別（パターン識別）ができなくなり、その後いくら正常な環境に置いてもこの選択性は発現しない。実は羽化からわずか5時間の視覚経験が重要で、そのような能力発達の場合が視葉であり、そこでの神経伝達物質であるヒスタミンやGABAの挙動が視覚経験の有無により異なることが示唆されている（Mimura, 1986; 1987）。

これらのことは、羽化後の経験がいかに重要かを示唆している。では今回得られた能力の発現がみられなかった個体の学習能力は、その発

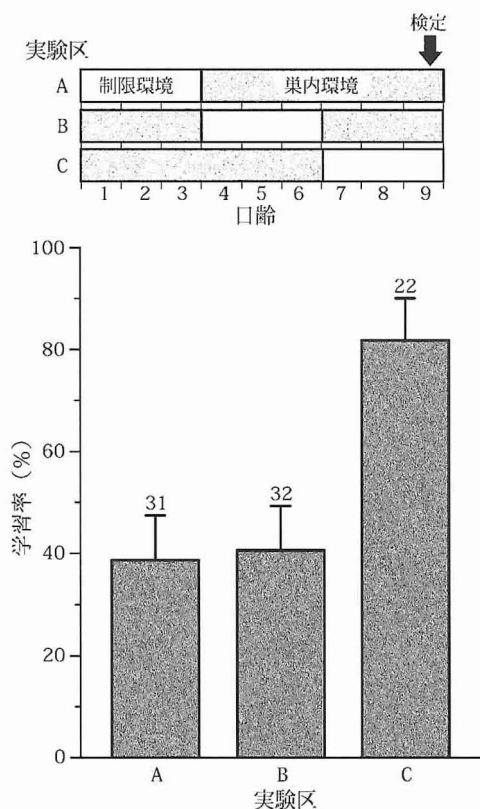


図9 学習能力に影響する制限環境経験時期（上は実験区の設定スケジュール）

羽化後7～9日に制限環境下に置いたC区では学習能力の低下は認められなかった。羽化後の早期に巢内環境を経験できないことが、学習能力の発達に関わっている。

達時期を逃すともう二度と学習能力が発現することはないのであろうか。私たちが行った予備調査では、制限環境で育てた個体はさらに15日目までにおいても能力が発現しなかった。しかしその個体を再びコロニーに戻したところ15匹中すべてが戻してから5日目には能力が発現していた。おそらく発達時期を逃した場合でも、時間は要するが回復が可能で、羽化後の発達過程のある時期に、必要な刺激が与えられることが、効率的な発達のためには不可欠であることが考えられる。

採餌に匹敵する羽化後の初期の巢内環境の経験や刺激の実体は何であろうか。私たちは重要なものの一つに巢内環境臭の経験があると考えている。高度な記憶・学習能力を必要とする巢仲間認識において、認識指標のひとつとして考

えられる巢内環境臭の記憶は重要である。

興味深い報告として、羽化時から5日間を他のコロニーの巢板にさらした5日齢の蜂に、自分が生まれた巢板と、羽化後さらされた巢板を選択させると、羽化後さらされた巢板を選んだというものがある (Bleed et al., 1995; Bleed and Stiller, 1992). このことは羽化後5日目ですでに巢の匂いや巢仲間の認識指標を識別し、記憶していることを示している。

門番蜂は巢仲間の識別をする際、脳の中に刻まれた自分の巢仲間の匂いや体表成分の記憶 (テンプレート) と、巢門から侵入しようとする蜂の認識指標を照合して、判断しているらしく、さらにこのテンプレートは常時更新されているらしい (原野・佐々木, 未発表).

巢内環境臭は季節よっても変化するであろうし、興味深いのがこうした変化を常にモニターし、書き換える能力である。羽化後の初期の経験がこの能力を発達させ、その結果さらに巢内環境の経験や刺激といった経験の積み重ねが記憶・学習能力の発達・獲得につながるのではないだろうか。

### 3) 制限環境下の飼育が記憶の保存および学習能力の維持に及ぼす影響

経験が脳機能の発達に影響を及ぼすことは明らかであるが、さらに経験は正常な機能の“維持”にも関与するらしい。

羽化後12日、または15日齢の蜂にメントンで3回の条件付けを行い、連合学習能力があることを確認した蜂を用い、まずは学習内容が保存されるのに巢内環境の経験が必要であるか否かを調べた。条件付け後、制限環境下に置かれると、メントンの匂いを記憶していた蜂は3日後では69%、5日後では57%、10日後52%、15日後では0%となった (図10)。通常ミツバチの記憶の残存率は、3回条件付けでは10日間たっても80%以上と報告されている (Menzel, 1995の総説を参照)。このことから巢内環境の経験や刺激は記憶の“保存”に重要であることが示唆されたわけである。

これは記憶の残存性であるが、今度は学習能

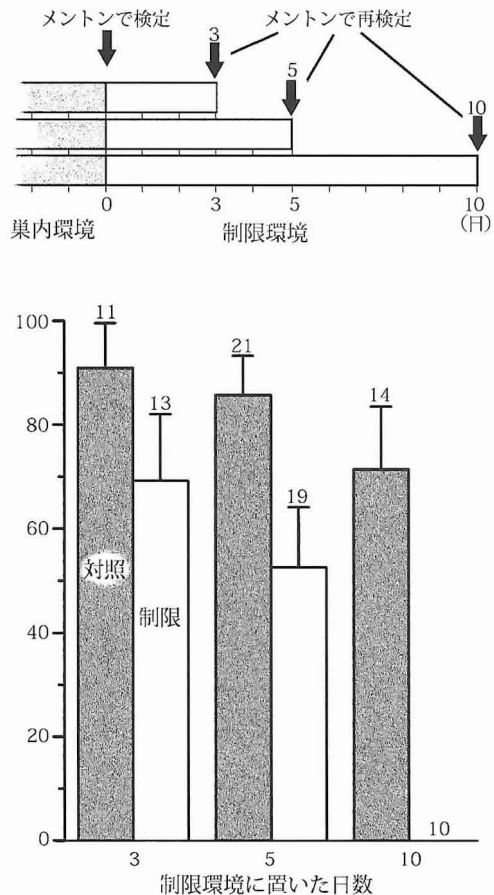


図10 制限環境に置かれた場合の学習能力の保存 (上は実験区の設定スケジュール)

メントンでの学習が成立していた働き蜂を制限環境に置き、再度メントンによる検定を行い、いったん学習能力を獲得したものでも制限環境に置かれた日数が長くなると、記憶が失われることを示した。対照区でも記憶は消失傾向にあるが、制限環境下では10日までに完全に記憶が消失した。

力そのものの維持について調べてみた。同様に羽化後12日、または15日齢の蜂にメントンで3回の条件付けを行い、連合学習能力があることを確認した蜂を用い、その後3、5、10、15日間制限環境下で飼育した後、条件刺激をオクチルアルコールとしたPERを用いて学習能力を評価した。条件刺激の匂いを変えたのは、以前条件付けしたメントンの記憶の残存の影響を避けるためである。対照区には巢内環境に置かれた羽化後15日または22日齢の蜂を用いた。

結果は図11に示すとおり、学習率は対照区



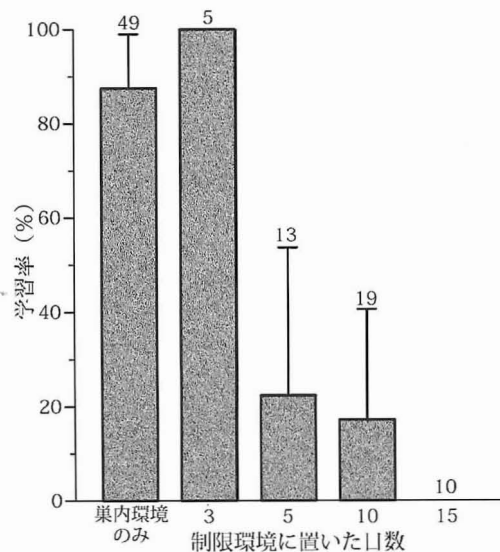
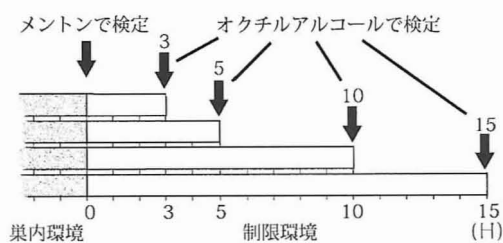


図 11 制限環境に置かれた場合の学習能力の維持 (上は実験区の設定スケジュール)

メントンでの学習が成立していた働き蜂にオクチルアルコールで新たな学習実験による検定を行い、いったん学習能力を獲得したものでも制限環境に置かれた日数が長くなると、新たな学習ができないことを示した。

で 88% であるのに対し、制限環境下の飼育が 3 日間では 100%，5 日間では 30%，10 日間では 17%，15 日間では 0% であった。日数が経過するほど低くなってゆき、15 日間で完全に連合学習能力がみられなくなった。このことは、記憶・学習能力の維持にも巣内環境の経験や刺激が重要であることを示している。

### おわりに

このように働き蜂を仲間から隔離した環境に置いておくと、温度や食べ物の条件は同じでも学習能力の発達が著しく抑制される。若いときの環境は特に大切であるが、加齢が進んで、いったん学習能力を獲得した蜂でも、やはり単独

状態に置かれると、記憶力が落ちてしまう。このことはまさにヒトも昆虫も同じである。

基盤となる遺伝的要因に対してどの程度の環境要因が能力を変えうるのか？ 果たしてどのような刺激・経験が十分な発達に必要なのか？ いつまでの体験が影響するのか？、といった疑問に対して、ミツバチの脳研究が私たちヒトの脳研究に、さらに教育のヒントを与えてくれるかも知れない。

現在、得られた結果をもとに、学習能力とその脳内構造の違いを比較解析し、学習能力がみられない蜂と正常な蜂との間で、キノコ体のいくつかの部位の脳容積の定量的な相違を認めている (未発表)。今後のさらなる研究に期待していただきたい。

### 謝辞

本稿は学位論文の一部を紹介したものであり、研究を進めるにあたり直接ご指導頂いた玉川大学農学部佐々木正己教授に感謝し、心から御礼申し上げます。また本研究を進めるにあたり大変お世話になった玉川大学農学部松香光夫教授、同新島恵子教授、小野正人助教授、ミツバチ科学研究施設吉田忠晴教授、中村純助教授に心から御礼申し上げます。特に脳切片像の作成には、共同研究者である福岡大学の岩崎雅行氏に御協力をいただいた。この場を借りてお礼申し上げます。

(〒 194-8610 町田市玉川学園 6-1-1

玉川大学教育学部)

### 主な引用文献

- Bhagavan, S., S. Benatar, C. Susan and S.H. Brian. 1994. *Anim. Behav.* 48: 1357-1369.
- Brandon, J.E. and R.G. Cross. 1982. *Brain Res.* 252: 51-61.
- Breed M. D., R.W. Kristina and H. J. Fewell. 1988. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85: 8766-8769.
- Breed, M.D. and M. Stiller. 1992. *Anim. Behav.* 43: 875-883.
- Breed, M.D., F. G. Melissa, N.A. Pearce, B. E. Hibbard, B. B. Louis and R. E. Page. 1995. *Anim. Behav.* 50: 489-496.
- Coss, R. G., J. E. Brandon and A. Globus. 1980. *Brain Res.* 192: 49-59.

- Durst, C., S. Eichmuller and R. Menzel. 1994. Behave. Neural Biol. 62: 259-263.
- Farbach, S. E. and G. E. Robinson. 1996. Dev. Neurosci. 18: 102-114.
- Farris, S.M., G.E. Robinson and S.E. Fahrbach. 2001. J. Neurosciece 21: 6395-6404
- Giray, T. and G. E. Robinson. 1996. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 93: 11718-11722.
- Menzel, R., M. Hammer and M. Sugawa. 1995. IN Goodman, J. and R.C. Fisher eds. The Behaviour and Physiology of Bee. pp. 323-333.
- Morgan, S. M., V. M. B. Hury, S. R. Downes and A. R. Mercer. 1998. Behav. Brain Res. 91: 115-126.
- Ray, S. and B. Ferneyhough. 1997. NeuroReport 8: 789-793.
- Sigg, D., C. M. Thompson and A. R. Mercer. 1997. J. Neurosci. 17: 7148-7156.
- Tozetto, S. O., A. Rachinsky and W. Engels. 1997. Apidologie 28: 77-84.
- Withers, G. S., S. E. Fahrbach and G. E. Robinson. 1993. Nature 364: 238-340.
- Withers, G. S., S. E. Fahrbach and G. E. Robinson. 1995. J. Neurobiol. 26:130-144.
- NAOKO ICHIKAWA. Importance of social stimuli for the development of learning capability in honeybees. *Honeybee Science* (2003) 24(3): 119-128. Colledge of Education, Tamagawa University, Machida Tokyo 194-8610 Japan.

The learning ability of the European honeybee, *Apis mellifera*, is well known. However, in a proboscis-extension reflex (PER) assay, newly emerged and very young worker bees could not associate a given odor (conditioned stimulus, CS) with a sucrose reward (unconditioned stimulus, US): This ability was acquired 5 to 9 days after emergence in workers, while it was accomplished 2 to 5 days after emergence in drones, probably reflecting the earlier onset of flight in drones. When workers are reared individually in a confined condition deprived of colony odor and other social stimuli, they do not develop the ability even after 9 days after emergence. In a series of experiments subjecting the bees to the confined condition for various lengths and timings, the important period for acquiring the learning ability was from day 2 to 6 after emergence. However, even bees that acquired the ability lost it when exposed to the confined (stimuli-deprived) condition for the next 15 days, meaning that the input of appropriate sensory stimuli is essential for both acquiring and maintaining the learning capability.