

2011 年臺灣國際科學展覽會

優勝作品專輯

編號：050007

作品名稱

圖變「蜜」碼——蜜蜂視覺經驗的擷取與 top-down process

得獎獎項

一等獎

美國正選代表：美國第 62 屆國際科技展覽會

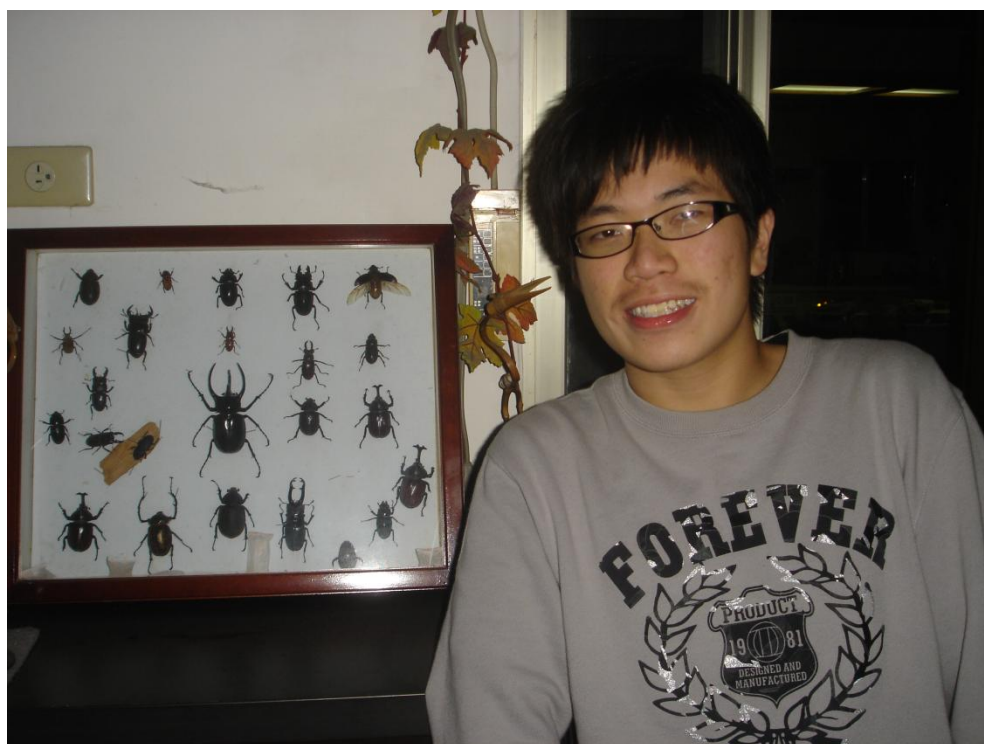
作者姓名：陳曦

就讀學校：國立高雄師範大學附屬高級中學

指導教師：楊恩誠、陳桂芳

關鍵字：蜜蜂、視覺經驗、top-down process

作者簡介



我是陳曦，目前為高師大附中高三生。自國小就開始參與科展，專題研究與做實驗啟發了我對科學領域的興趣，也對生物有了更進一步的認識。隨著年齡的增長，對生物越發好奇，對科學越想探究，更喜歡運用所學的科學知識研究生物。很高興可以藉由這次國際科展，讓我開開眼界，學習更多科學知識，觀摩更多突出作品。

中文摘要

視覺經驗訊息的 top-down process 能增強動物對影像的辨識能力，這種透過先前學習過的經驗而增進視覺辨識的能力，與一般熟知視覺是由眼睛將影像訊號傳至大腦進行辨識的過程恰好相反，因此被稱為 top-down process。本研究以 Y 型迷宮進行訓練蜜蜂的行為實驗，首先提供無法直接辨識的複雜影像，再經過提出的簡單影像特徵進行訓練後，再以原先無法直接辨識的影像予以測試，證實蜜蜂也具備這樣 top-down process 訊息的能力。此外，藉由改變各種視覺影像特徵，進一步探討這樣的視覺訊息可能傳遞路徑。藉由擷取、篩選後的重要影像訊息復甦相關視覺經驗以增強辨識能力，有助於蜜蜂以更有效率的方式訪花。蜜蜂大腦體積不到 1 mm^3 ，卻有處理如此複雜視覺訊息的能力，其行為與神經機制實值得深入探討。

Seeing what you want to see – feature extraction of patterns by visual experience and top-down process in honeybee brain

Abstract

The top-down process of visual experience information can strengthen animals' ability to discriminate patterns. Such ability of utilizing prior learning experience to increase discrimination ability is opposed to the well-known process, by which eyes communicate the information of patterns to the brain to discriminate. Thus it is called top-down process. This study used a Y-maze to conduct a behavioral experiment with trained honeybees. First, the honeybees were offered some complicated patterns which cannot be discriminated directly. Then we extracted the simple features of patterns to train the honeybees. After that we tested their discrimination ability to those initially undistinguishable patterns. The results show that honeybees are able to top-down process information. In addition, by changing various features of the patterns, we further inquired into how such visual information communicates. Based on our finding, we conclude that honeybees pollinate more efficiently to awaken related visual experiences by means of picking and selecting significant patterns information. With a brain smaller than 1 mm^3 , it is amazing that honeybees can deal with such complicated visual information. Their behavior and neural mechanism are worthy of exploring further.

目錄

中文摘要.....	iii
英文摘要.....	iv
壹、前言.....	1
貳、研究動機.....	2
參、研究目的.....	3
肆、研究器材.....	3
伍、研究方法與過程.....	5
陸、研究結果.....	15
柒、討論.....	24
捌、結論.....	30
玖、未來展望與應用.....	31
拾、參考文獻.....	32
拾壹、附錄.....	34

壹、前言

「視覺經驗」是生物辨認影像的重要因素。像是蜜蜂採蜜時，反覆看見花朵，逐漸對花朵影像產生深刻的「經驗」，則有助於蜜蜂提高採蜜的效率。

視覺經驗還能產生更進一步的能力，有些生物能藉由簡單的視覺經驗，逐漸推廣、應用於其他較複雜的影像，透過 step-by-step 的學習，提高生物對影像的辨認能力，這種能力在學理上稱為“top-down process”。

有些生物具備“top-down process”的能力，一些影像也許無法被直接辨識，但牠們的視覺經驗能由淺入深地形成，並一步一步的「引導」進行辨識影像的學習。換句話說，當我們在看影像時，並不只會看見眼前的景物，而是受著大腦中的視覺經驗影響我們看到什麼訊息。例如右方的模糊影像(Bar, 2003)，這樣低畫素影像的特徵



來源：Bar, 2003

非常不明顯，應該是難以辨認的，但我們卻能夠在看到之後立即作出 initial guess，或許會認為是一張人臉、一隻蜜蜂或一個花瓶等猜測，大致的辨識這個物件。特徵如此弱的影像訊息，其實是由捷徑上傳置腦部的 higher-level，透過腦內過去複雜的經驗訊息，做出快速的初步預測，再快速地 feedback 回下層，作出影像的初步判斷，訊息再次上傳之後，便會更有效率的辨識影像。這樣由上而下的訊息傳達方式，和一般接收訊息後向上傳輸並儲存的 bottom-up 傳輸相反，因此被稱為 top-down process。至今我們還對 top-down process 的了解不深，而在人類的相關研究也受到實驗上限制，因此本研究擬以蜜蜂為實驗材料研究 top-down process 的機制。

Top-down process 大多出現在高等生物身上，但研究卻證實蜜蜂也具備此能力：蜜蜂原本無法辨識複雜的影像，但提示其中一些顯著的差異進行訓練後，牠們便可以辨識原本的複雜影像。Zhang 及 Srinivasan 於 1994 證實蜜蜂有 top-down process 的能力後(蜜蜂原本無法分辨擬彩圖案，但在清晰影像訓練之後便可以辨識)，便沒有對此現象的相關研究。實際上，蜜蜂的腦部不到 1 cm^3 ，卻具備這種能力，意謂著 top-down process 其實是能在結構簡單微小腦內進行，也表示蜜蜂具有良好的神

經機制完成這種能力，其中的運作值得一探究竟。

要了解感官能力的最佳方法就是測試昆蟲的行為。藉由行為實驗，我們能直接記錄昆蟲在設計情況下的自然行為反應。自從 von Frisch 在 1915 年證實蜜蜂具有分辨顏色的能力後，後續的研究包括蜜蜂辨識影像明暗、形狀、位置、運動的能力也相繼被證實(Von Hateren, Srinivasan and Wait, 1990)，由此可知，蜜蜂是行為與神經科學的良好實驗材料。

蜜蜂在野外為了有效率地覓食，必須快速地將飛行路徑、蜜源位置及蜂巢的影像記下(Srinivasan, Zhang and Bartsch, 1996)，這些能力都和視覺經驗的處理有關，推測蜜蜂為了執行 top-down process 的能力，只會特別記取影像的某重要特徵，並以最省記憶空間的方式儲存，有效利用擷取到的特徵，提升對影像的區辨能力。由此可知，top-down process 的能力對蜜蜂而言相當重要。

目前並沒有對蜜蜂 top-down process 能力更進一步探討的研究，本研究擬探討蜜蜂藉由 top-down process 的能力擷取了什麼重要影像訊息，推斷可能的訊息傳遞路徑，以對這種能力在蜜蜂腦內的運作有更深一層的了解，並作為未來探討 top-down 的神經路徑與機制的基礎。

貳、研究動機

Top-down process 是生物辨識影像的重要能力，已有一些關於人類 top-down process 能力的行為實驗，不過對它的了解並不夠深入，含有許多假設與不確定。而 Zhang 與 Srinivasan 於 1994 年發現蜜蜂這種較低等生物也具備高等的視覺經驗傳達能力，顯示了其實結構簡單的微小腦也能夠執行 top-down process。

蜜蜂是行為與神經科學的良好材料，而且蜜蜂的許多視覺訊息傳達、處理方式都和人類相似，相信若以蜜蜂作為研究 top-down process 的材料，就能更了解 top-down process 的機制。

參、研究目的

本研究希望透過蜜蜂的行為實驗，分析蜜蜂 top-down process 所擷取使用的影像訊息，並測試各種視覺經驗所形成的 top-down process 能力。如此一來，能知道蜜蜂 top-down process 所擷取並傳遞的視覺訊息，也能找出分類訊息的機制。

控制各種實驗組影像所給予的不同視覺經驗訊息，比較蜜蜂學習後 top-down 至高等影像後的辨識能力、增強程度與學習曲線。設計出的實驗用影像組分別含有不同的訊息，像是形狀、位置、對比等影像變因，最後就能以這些訊息的擷取與否作為探討訊息路徑的依據，並進一步推論蜜蜂 top-down process 的神經機制。

肆、研究設備及器材

一、實驗材料：

1. 蜜蜂：

研究的蜜蜂是 *Apis mellifera*，又稱西洋蜂，就是一般人工養育的蜜蜂。利用外勤工蜂出外採蜜時進行實驗。

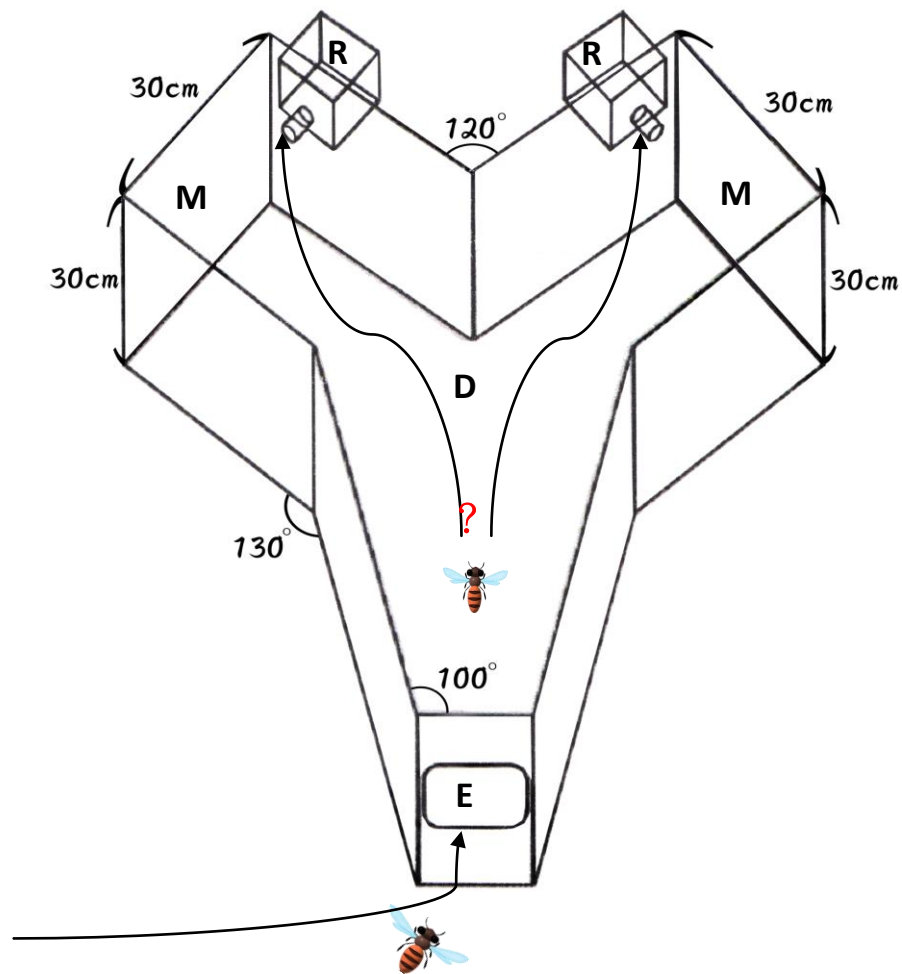


2. Y 型迷宮及相關設備：

壓克力製的 Y 型迷宮(規格如下圖)一架，相關設備有掛於兩端的糖水盒 (10×10×10 cm，以直徑 2.5 cm，長 3 cm 的通道連接，R)，而在迷宮內部則可加入訓練蜜蜂使用的擋板(滑門)。迷宮的溫度控制在 $30\pm 3\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。

迷宮規格是根據蜜蜂的視野設計，此規格能確保讓蜜蜂在進入迷宮之後，同時看見兩端架設的螢幕影像(M)，影像的規格設計也考慮到兩臂長度(皆 30 cm)，才計算蜜蜂視角。

【代號:糖水盒 R(reward box)，螢幕 M(monitor)，選擇區 D(decision area)，出入口 E(entrance)】



3. 引蜜蜂、標放蜜蜂：

50%的糖水、碎冰、試管、尖鑷、標籤(直徑約 2 mm 的號碼標籤)、三秒膠。

4. 顯示影像：

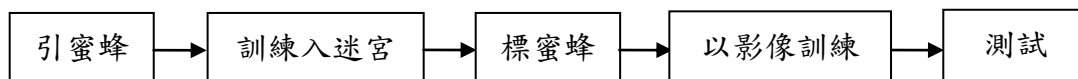
筆電、2 台 14 吋液晶顯示器、光譜分析儀(USB4C02907)及軟體 SpectraSuite。

二、實驗場地、樣區：

台灣大學昆蟲系、高雄縣田寮鄉

伍、研究方法與過程

一、實驗過程一



1. 將蜜蜂由蜂箱引至實驗處：

將糖水裝入小碟子置於蜂箱口，之後每隔 15 分鐘，將糖水向實驗場所移動 1~2 m，最後將蜜蜂引至 Y 型迷宮口，使蜜蜂開始固定連續來往迷宮與蜂巢。

2. 訓練進入迷宮：

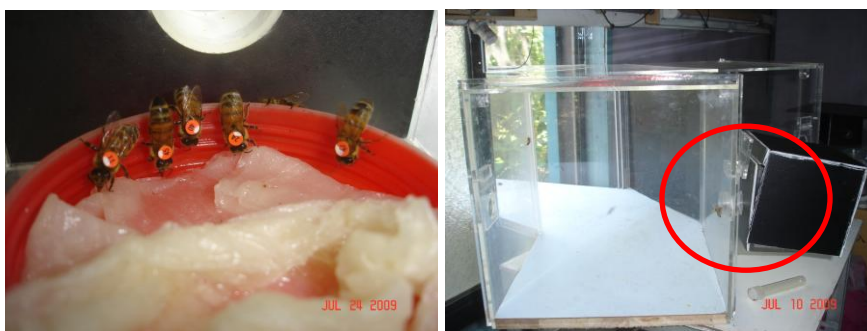
確認特定一批蜜蜂固定來往實驗場所後，開始訓練蜜蜂進入 Y 型迷宮兩端的糖水盒。糖水盒每 10 分鐘換邊，沒有糖水盒的一端先用黑塑膠板於迷宮分岔口擋住。持續訓練蜜蜂進入兩端糖水盒 1~2 天。

* 給予蜜蜂的觀念：

- (1) Y 型迷宮兩端皆有可能有糖水盒，且機率一樣。
- (2) 讓蜜蜂學會進入糖水盒覓食，且不習慣走某一邊，認為兩端正確率皆為 50%，才不會影響後續圖像選擇實驗的結果。

3. 標蜜蜂：

用尖鑷從糖水盒將訓練過的蜜蜂取出，放入試管，插入碎冰內冷凍約 3 分鐘，降低蜜蜂活動力。在冰昏的蜜蜂胸背板上用三秒膠貼上號碼標籤，以區別、記錄每隻蜜蜂，每次實驗標記 50 隻蜜蜂(如下圖)。



左：將標籤貼在蜜蜂的胸背板上，右：訓練蜜蜂進入糖水盒

4.以影像訓練蜜蜂：

以各實驗所設計的影像組訓練蜜蜂。在設定為正確一端的影像旁的糖水盒加入糖水，讓蜜蜂在選擇設定的正確影像時得到獎賞，而在選擇設定的錯誤影像時沒有糖水喝。正確與錯誤的影像位置每十分鐘調換一次，且糖水也隨著正確影像調換，使蜜蜂學習選擇正確影像而非迷宮的一邊。此訓練設定進行 8 個階段，每個階段進行 50 分鐘，且每個階段中間皆有 10 分鐘的間隔。記錄蜜蜂訓練全程的學習狀況，記下來訪時間、編號及選擇。

5.測試：

訓練完畢後，在兩端影像的糖水盒皆放入糖水，待測試的正確與錯誤影像位置仍每 10 分鐘調換一次。記錄蜜蜂在測試期間的來訪時間、編號及選擇對(+)或錯(-)。連續測試至總蜜蜂選擇數約過 100 次為止。

二、影像處理一

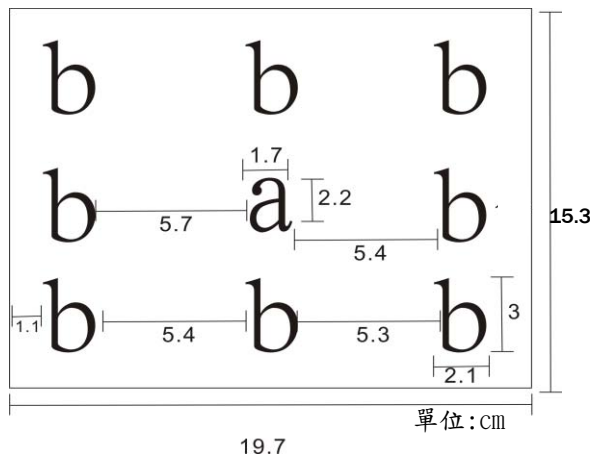
1.設計：

設定影像規格(如下圖，左)，影像中的圖形、間距皆大於蜜蜂的視角限度(視角 $\geq 1^\circ$)，讓蜜蜂在進行選擇時，能夠看見影像內容。(其他實驗影像詳細規格，參見附錄)

2.呈現：以筆記型電腦中的 Power point 全螢幕顯示影像，連接呈現於顯示器。

3.顯示器校正：

以光譜分析儀(spectrometer)測量兩顯示器(如下圖，右)，並計算其光亮子強度，確認兩螢幕所呈現的顏色、亮度都相同，才能去除這些區辨影像的變因，確保是用兩個完全相同的顯示器進行實驗。



以光譜儀測量並校正螢幕

三、實驗一

1. 實驗一：控制特定的特徵單元進行 top-down process 實驗

*Top-down process 能力的基本流程是：

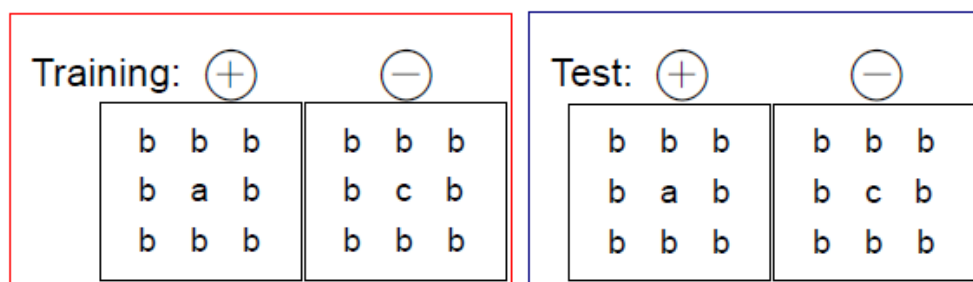
【無法在直接訓練後辨識複雜影像→提示特定的影像特徵進行訓練

→辨識複雜的影像】。

(1)複雜影像：設計一對複雜影像，其中只有少部分特徵差異。

以英文字母作為實驗要控制的特定單元，設定在影像周圍環繞 8 個 b 字母，而在置中位置分別放上 a 和 c 字母，如此一來，這對複雜影像便只有在中央的字母影像不同。設定含有 a 的影像為正確(+)，而含有 c 的影像為錯誤(-)。實驗蜜蜂是否能在直接訓練(direct training)之後辨識較複雜的影像。

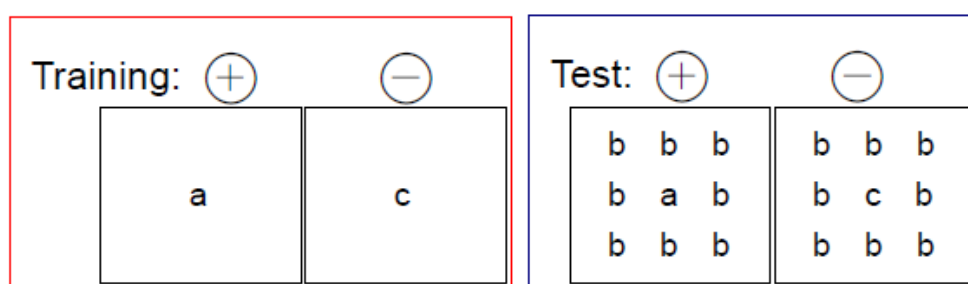
{此實驗的訓練影像定義為不給予任何提示的「直接訓練(direct training)」}



(2)提示及提示後的複雜影像辨識:

若蜜蜂無法辨識複雜影像，則可以測試是否能用 top-down process 的程序，讓蜜蜂透過漸進式的提示訓練(step-by-step training)學會辨識。必須將訓練的影像改為更簡單的「提示」(hint)，也就是把複雜影像中的 a 和 c 提出，以 a 和 c 做為區辨影像的特徵單元，提示蜜蜂，實驗蜜蜂是否能在提示後辨認複雜影像。

{此訓練影像定義為「提示兩端的形狀+位置特徵」，並做為實驗二的對照組}

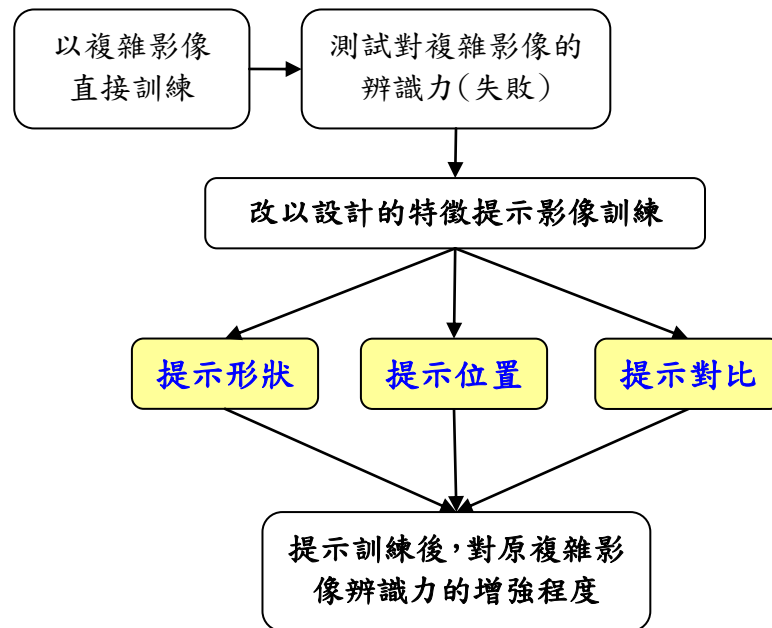


2.實驗二：測試以不同影像因子作為經驗後的 top-down process 效果

Zhang 等人於 1994 年的研究已發現蜜蜂以「平行處理」(parallel processing)的方式分工處理視覺刺激，類似高等動物，以不同層次、channel 進入腦部形成視覺，那麼不同性質的刺激、影像特徵應該也會在 top-down processing 的路徑上有所不同。

推測蜜蜂也許只需藉由影像中所提示的某些特徵辨識影像，實驗二便要提出能辨識實驗一所設計複雜影像的一些特徵，測試蜜蜂對各提示的辨識力，以及經不同提示訓練後，由 top-down process 產生的後續辨識能力如何。

下圖是實驗設計的步驟與觀念，仍遵循 top-down process 的基本步驟，比較各種特徵提示在蜜蜂 top-down 經驗中增強的辨識力：



(1) 形狀(form):

*對蜜蜂而言，形狀與色彩視覺是無關的，以平行的方式分開處理，在此實驗組中，要以「形狀」作為 top-down process 前的提示訓練，而所謂的形狀訊息也就包括視角、輪廓、角度等圖形中的特徵，分別呈現於下列各設計影像。

(i)實驗二設計的複雜影像中，兩影像的差異在於中央 a 和 c 的形狀不同，所以提示形狀必須保留 a 和 c 的字元形狀，但不可以置中而連帶提示了位置，所以形狀提示必須將 a 和 c 字元位移，提示形狀而非位置，由於蜜蜂對下視角的影像較敏感，此提示設計將 a 和 c 向下位移 4.8 cm，相當於視角下移約 18° ，影像圖片參見研究結果部分。

(ii)為了瞭解蜜蜂對 top-down process 訊息的接受能力，另外設計出了將特徵單元(a 與 c)反轉的影像進行實驗，影像圖片參見研究結果部分。

(iii)在形狀訊息中，影像所給予的視角也很重要，因此要測試大視角呈現的影像訊息是否能 top-down 而辨識微小視角呈現的影像，也就是由 8° 視角的大影像組提示蜜蜂辨識約 1° 視角的小影像，圖片參見研究結果部分。

(iii)特徵與背景的對比也影響到形狀訊息的強度，因此設計不同灰階的影像組，測試蜜蜂是否能由高對比的訊息提示辨識低對比影像，選取 1：9 與 2：8 的灰階組訓練提示蜜蜂辨識 3：7 的低對比影像組。背景色:特徵單元色的對比如下，括號中則是不同對比的直接辨識能力，而影像則參見研究結果部分。

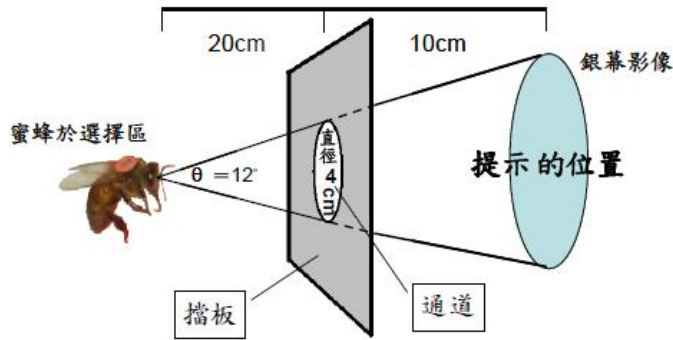
對比 (正確率) 意義	0：10 (63.9%)	1：9 (65.7%)	2：8 (63.4%)	3：7 (49.5%)	4：6 (50%)	5：5 (50%)
背景色：特 徵色						

(2) 位置(location):

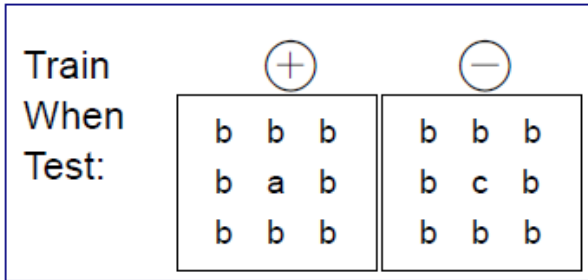
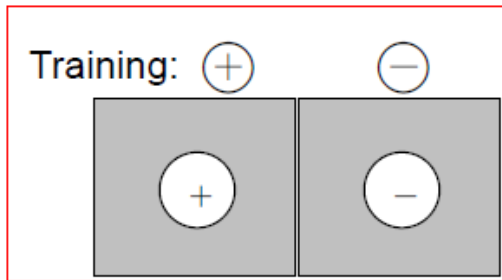
*「訊息會在哪裡出現」也是一種訊息，蜜蜂具備良好的定位功能，而這種定位能力和景象記憶有關，為了防止所有提視訊息都在同一個位置，使訊息位置也成了一個變因，特徵訊息的位置也必須提出來進行測試。

實驗二的區別特徵(a 和 c)都位於正中央，若要提示位置，則必須使蜜蜂「注意」中央的差異，方法就是利用能夠控制蜜蜂視角、視野範圍的擋板(baffle)。設定蜜蜂被擋板控制所看到為「位置在中間」的提示，在螢幕前 10 cm 架上擋板，擋板中央割開直徑 4 cm 的圓形入口，限制蜜蜂看到影像時，位置在正中央(圖九)，且複眼與影像形成約 12°的視角。但在提示位置的實驗中，不能以 a 和 c 影像進行而連帶提示了形狀，所以用 + 和 - 符號的影像，設定 + 為正確影像(+)，而 - 為錯誤影像(-)。

但在提示完位置之後，蜜蜂仍不知道要選擇含有 a 的影像，還是選擇含有 c 的影像，所以在提示位置的訓練之後，面對複雜影像的測試則必須一邊訓練一邊測試(train when test)，也就是一再將選擇含有 c 影像的蜜蜂驅離，讓蜜蜂知道選擇含有 a 的影像才正確，並一邊記錄選擇狀況。



圖九：迷宮內加入擋板，提示位置



(3) 對比(contrast)：

* 圖像與背景的對比可以增強特徵訊息，在猜測對比訊息也能進行 top-down(由高對比到低對比)。蜜蜂具備的三種感光受器(photoreceptors)分別是 Blue, Green and UV 感光受器(UBG)，分別對三種光波長範圍特別敏感，也負責著不同訊息的接收，像 Green photoreceptor 就負責形狀、運動等視覺。本實驗組要先測試不同灰階對比的 top-down process 狀況，接著再設計 Blue 以及 green contrast 的對比階層影像，測試對比訊息的傳輸與路徑。

由六角形色彩空間(如附錄)計算顏色的對比(Chittka,1992)，六角形中的不同顏色座標之間的距離即為色彩對比。

六角形座標系的製作必須由光譜分析儀所測到的光譜進行計算，首先計算蜜蜂不同感光受器所相對接收的光子強度 P:

$$P=R\int I_s(\lambda)S(\lambda)$$

其中 $I_s(\lambda)$ 是螢幕呈現影像所發出的光子強度，而 $S(\lambda)$ 則是蜜蜂感光受器的接收，在此是測量 λ 為 300~700nm 的蜜蜂光譜感度範圍。而背景(以附錄的黑色為背景)所影響的刺激則是 R:

$$R=1/\int I_B(\lambda)S(\lambda)$$

其中 $I_B(\lambda)$ 是螢幕呈現背景影像所發出的光子強度，而 $S(\lambda)$ 則是蜜蜂感光受器的接收。至於光子的強度(Quantum flux)計算則參見附錄。

接著，根據 Vorobyev 等人於 1997 年的研究發現，計算感光受器所被刺激的程度 E :

$$E=P/(P+1)$$

計算出三種感光受器分別受到的刺激之後，就將 E_{UV} 、 E_B 、 E_G 座標在六角形色彩空間中:

$$x=\sin 60^{\circ}(E_G-E_{UV}) \quad y=E_B-0.5(E_{UV}+E_G)$$

其中的 E_{UV} 、 E_B 、 E_G 分別對應著蜜蜂在 UV、Blue、Green 三種感光受器感光範圍內的刺激。最後，再由幾何關係計算兩種不同顏色的色彩對比，也就是色彩空間中的座標距離 ΔSt :

$$\Delta St=\sqrt{(\Delta x)^2+(\Delta y)^2}$$

本實驗組分為兩套實驗，一為藍色間的對比，二為綠色間的對比，也就是分開測試蜜蜂的藍和綠兩種訊息的 top-down process，由高對比的影像組提示蜜蜂辨識低對比的影像組，影像組圖片參見研究結果部分，由於蜜蜂對彩色影像所需要的視角比黑白影像還大許多，因此本實驗組將原先的字母特徵改為圓與方形這組大視角影像作為實驗影像，另外，蜜蜂對較簡易的圓與方形影像組辨識力較高，因此訓練節數改為 2 個。

雖然蜜蜂所能分辨的對比底線是 0.05，不過或許在 top-down 過程中能夠增強，因此向下測是蜜蜂是否能在 top-down process 之後向下辨識更低對比影像。

3.實驗三：蜜蜂視覺經驗訊息的學習與儲存

除了影像訊息的 top-down 路徑，我們也希望可以了解蜜蜂是如何一步一步學習，用經驗訊息辨識後續的複雜影像。

(1)正確端或錯誤端：

***我們是利用蜜蜂能被制約訓練的能力進行行為實驗，所以在制約訓練中的正確端(糖水，獎賞)與錯誤端(空盒，懲罰)也提供了不同的訊息。所為的「辨識」影像，也就是蜜蜂在選擇迷宮的兩端時會進行影像的比較，在此想測試迷宮兩端的訊息是否會 top-down 出不同的辨識能力。**

若只提示正確或錯誤影響的某一邊的特徵，蜜蜂也能藉由一邊的 top-down process 辨識實驗一的複雜影像。提示正確影像的特徵，也就是將 a 的形狀和位置都呈現出來，而錯誤一端則以空白代替(無任何相關提示功用)，測試蜜蜂能否只擷取正確一端的訊息。

提示錯誤影像的特徵，也就是將 c 的形狀和位置都呈現出來，而正確一端則以空白代替(無任何相關提示功用)，測試蜜蜂能否只擷取錯誤一端的訊息，影像圖片參見研究結果部分。

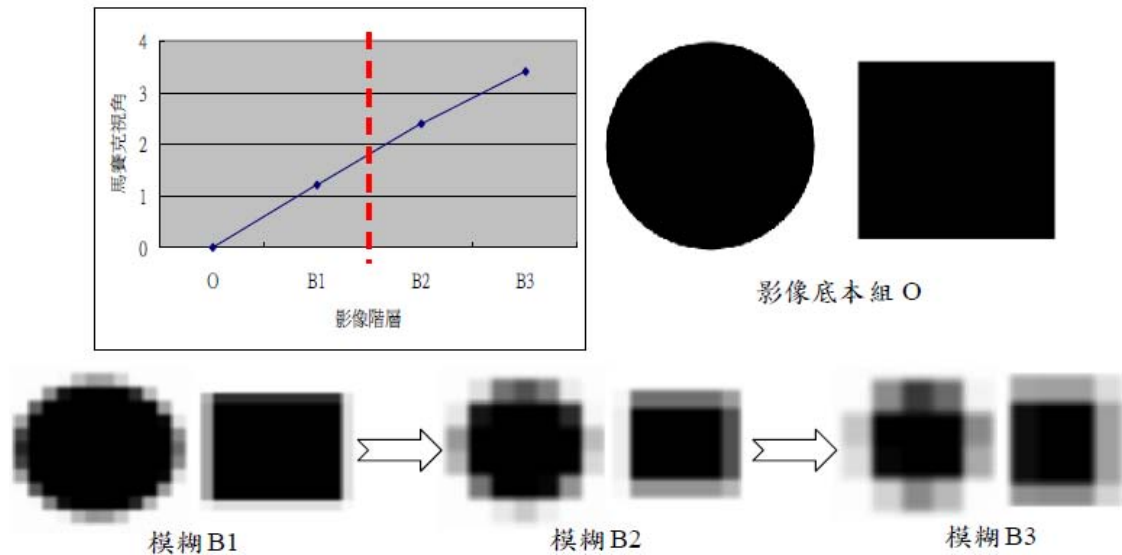
(2)多層次學習的訊息存與 top-down processing：

***執行 top-down process 時，必須在高層次的腦中有先備的訊息，才能夠做出預測，那這些先備的經驗就是來在之前的學習，蜜蜂也必須透過 step-by-step 的訓練才能辨識複雜影像。而此實驗組希望設計一套特徵訊息由強到弱的影像組，測試蜜蜂一連串多層次 top-down 訊息的能力。**

如下圖，以圓形與正方形的影像組為底本(O)，以 photocap5.0 製作出另外三種不同模糊(馬賽克)程度的影像組(B1、B2、B3)，而這四組影像就是要連續測試的階層。馬賽克呈現的視角越大，圓的輪廓特徵便減少，也就使圓與正方形的相似度提高，形成難以辨識的高階複雜影像組。設定的馬賽克視角如下所示，蜜蜂是一定能辨識底本的，而 B1 模糊影像也是設定到蜜蜂依然能夠辨識，只不過影像的馬賽克已經給予了大約 1°的視角，使影像組的相似度提高。而後兩張模糊影像的馬賽克則都超過 1°了，所以都不容易辨識。

此實驗又分為三種訓練順序，一為正常的堆疊(O→B1→B2→B3)，二為跳過 B1 層次的階層(O→B2→B3)，最後則是跳過 B2 的階層(O→B1→B3)。比較這三種

不同學習步驟的學習曲線，我們想了解先前經驗的堆疊或落差是否會影響到後續的 top-down process 效果。因為測試階段會影響到蜜蜂的選擇行為，因此本實驗只以學習曲線進行比較，直接各影像組是連續訓練的，各訓練 150 分鐘。



四、數據統計：

本實驗利用 SPSS(10.0)軟體進行數據分析。以卡方檢定(χ^2)分析蜜蜂對各影像的選擇，比較對各實驗影像是否具備辨識能力，而表現出選擇正確的能力。

顯著度(p 值)的定義： $p > 0.05$ (NS 表示無顯著差異)

$p < 0.05$ (* 表示有顯著差異)

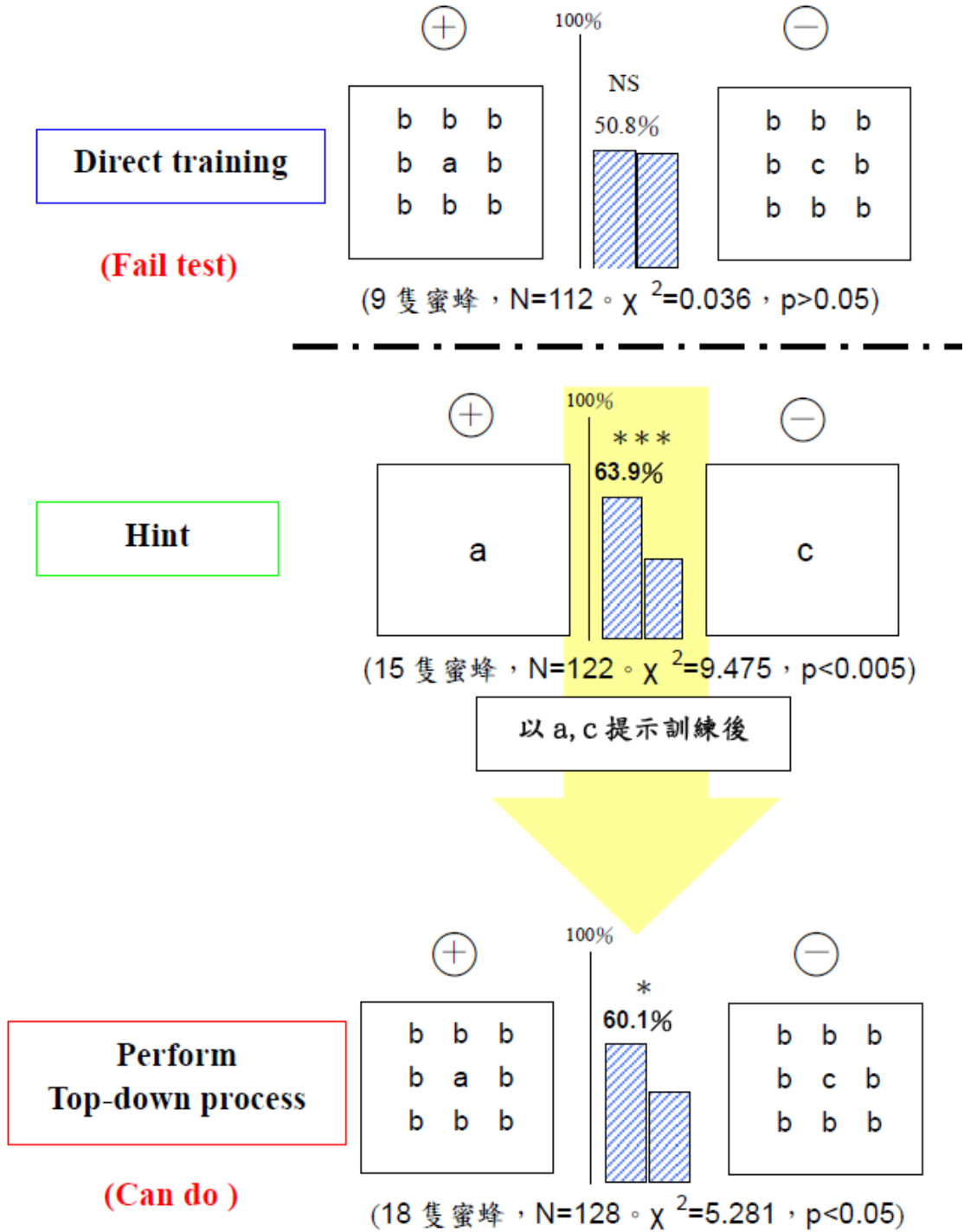
$p < 0.01$ (** 表示更顯著差異)

$p < 0.005$ (*** 表示非常顯著差異)

$p < 0.001$ (**** 表示極為顯著差異)

陸、研究結果

1. 實驗一：控制特定的特徵單元進行 top-down process 實驗

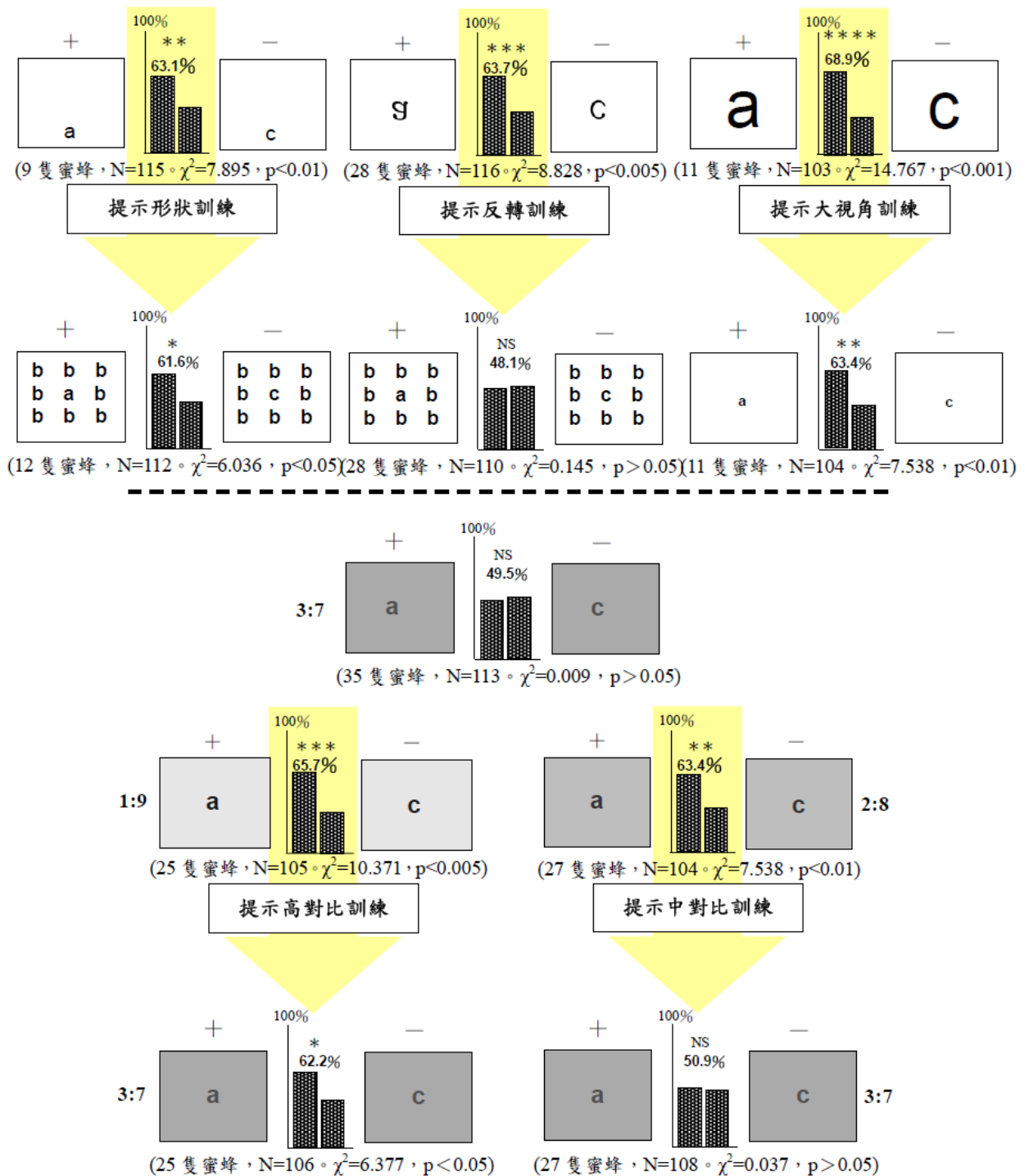


如上圖的過程，蜜蜂可以藉由局部的特徵單元執行 top-down process，原本的複雜影像並沒辦法直接被辨識($p > 0.05$)，但若提出 a 和 c 這組特徵進行提示($p < 0.005$)，便能增強後續辨識能力($p < 0.05$)。

原本以環繞 8 個 b 作為背景干擾，使影像變複雜，但獨立提示特徵 a 和 c 時，就能成功「點」出差異，使蜜蜂在後續能自行搜尋出複雜影像的差異。

2.實驗二：測試以不同影像因子作為經驗後的 top-down process 效果

(1) 形狀(form):

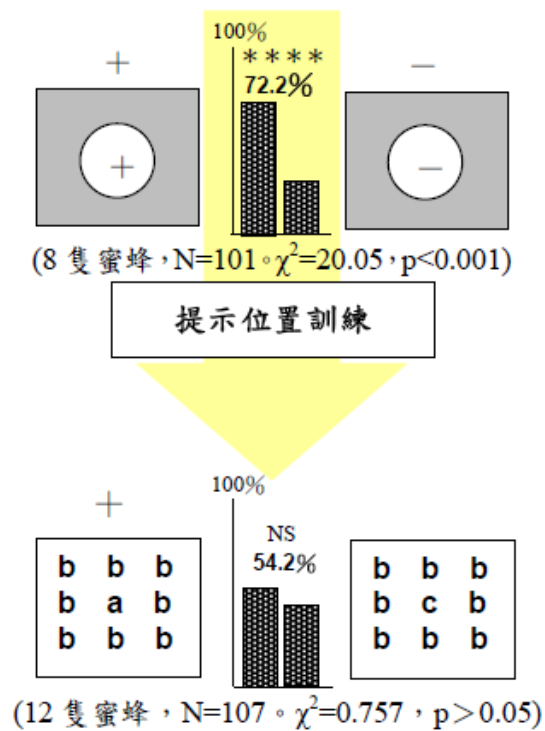


將特徵單元下一之後(上左)提示功能仍然顯著($p<0.05$)，可見蜜蜂能夠只擷取形狀訊息便可以自行搜尋。但若特徵單元被稍作修改(上中)，如反轉提示，這樣形狀訊息相似度較低的提示便不易執行 top-down process($p>0.05$)。而視角訊息是能被 top-down 的(上右)，等比縮小的形狀特徵可以被蜜蜂辨識，連無法直接辨識的小角

度影像組(資料未顯示, 1° 視角的小特徵在直接辨識的情況下, 經過 14 隻蜜蜂的 103 個選擇之後, 正確率 51.4%, $\chi^2=0.087$, $p>0.05$)都能夠顯著辨識($p<0.01$)。

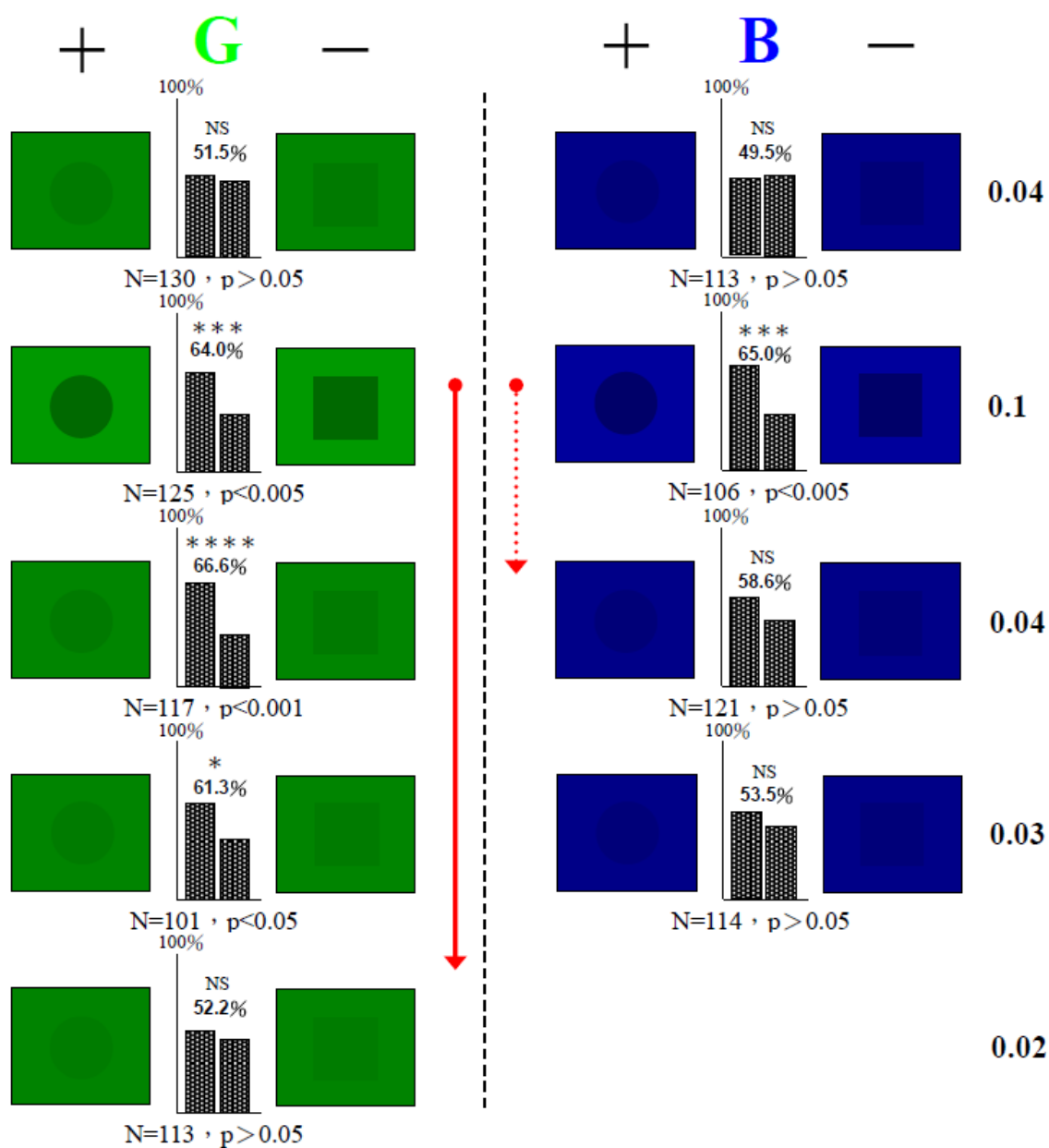
在灰階對比部分(虛線以下), 原本 3:7 的低對比影像無法被直接辨識(上), 但經過 1:9 的高度對比影像組提示之後(下左), 便能顯著 top-down process 而辨識低對比的影像($p<0.05$), 但提示的影像弱是 2:8 的中度對比影像組(下右), 便無法成功辨識低對比影像組。

(2) 位置(location):



相對於形狀訊息, 特徵的位置訊息較不重要, 如上, 即使在擋版訓練之後達高度辨識力($p<0.001$), 蜜蜂也無法成功將位置的訊息帶到形狀不同的後續複雜影像($p>0.05$)。不過, 雖然無法辨識最後的複雜影像, 卻也達到 54.2% 的正確率, 所以可以說位置訊息也會提供部分訊息, 但需更久的訓練過程。

(3) 對比(contrast)：



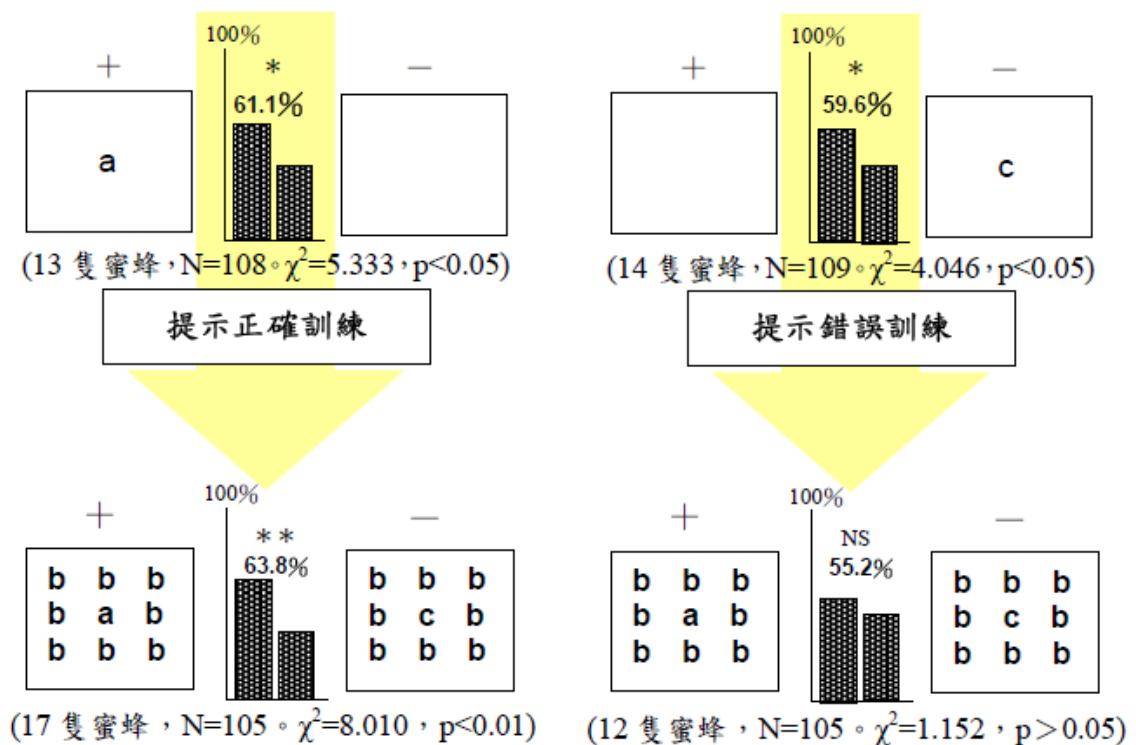
如上所示，都大約使用了 10~20 隻蜜蜂，結果左行的綠色對比實驗組的 top-down process 能力明顯比右行的藍色對比實驗組好。最右側的數值即為每一列的色彩對比值，由蜜蜂能夠辨識的 0.1 對比提示讓蜜蜂辨識低對比的影像，在綠色部分，蜜蜂不但能夠 top-down process 高對比的訊息，還能突破一般蜜蜂能夠辨識的對比底限，辨識對比低於 0.05 的影像組。

至於藍色對比部分，蜜蜂的 top-down process 能力並不顯著，中央紅線的起點是對比 0.1 的提示影像，拉出蜜蜂 top-down 訊息所能提升的量，而藍色對比的紅線卻無法向下，藍色對比的訊息較無法增強後續辨識低對比影像的能力。

此實驗組首度以上色的影像進行 top-down process 的實驗，證實了 top-down 的訊息走的是綠色對比的 pathway，而非藍色，此外，在綠色對比之下還能夠幫助突破先前研究所提出的對比底線，明顯能發現綠色對比為蜜蜂 top-down 訊息的管道。

3.實驗三：蜜蜂視覺經驗訊息的學習與儲存

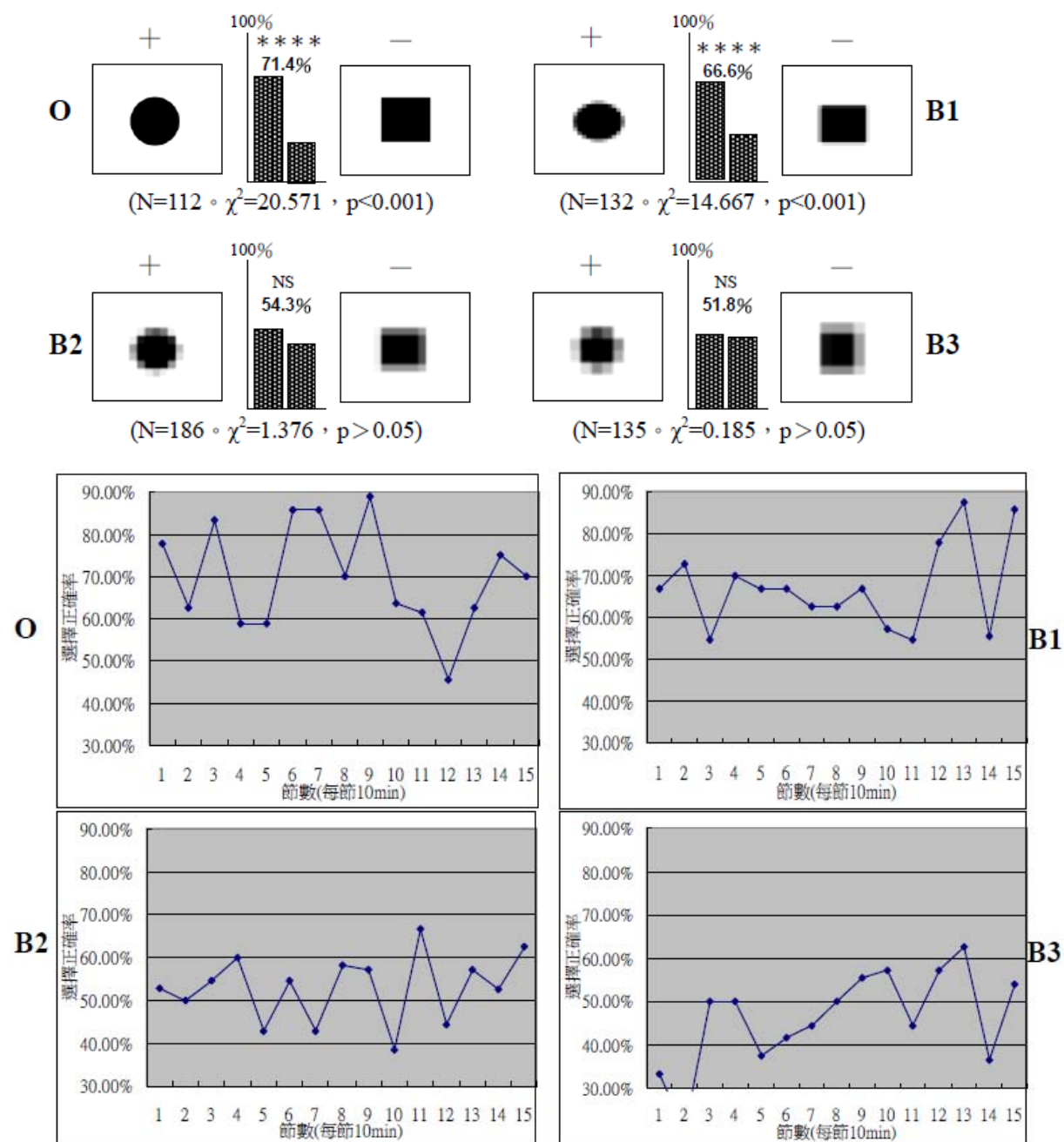
(1)正確端或錯誤端：

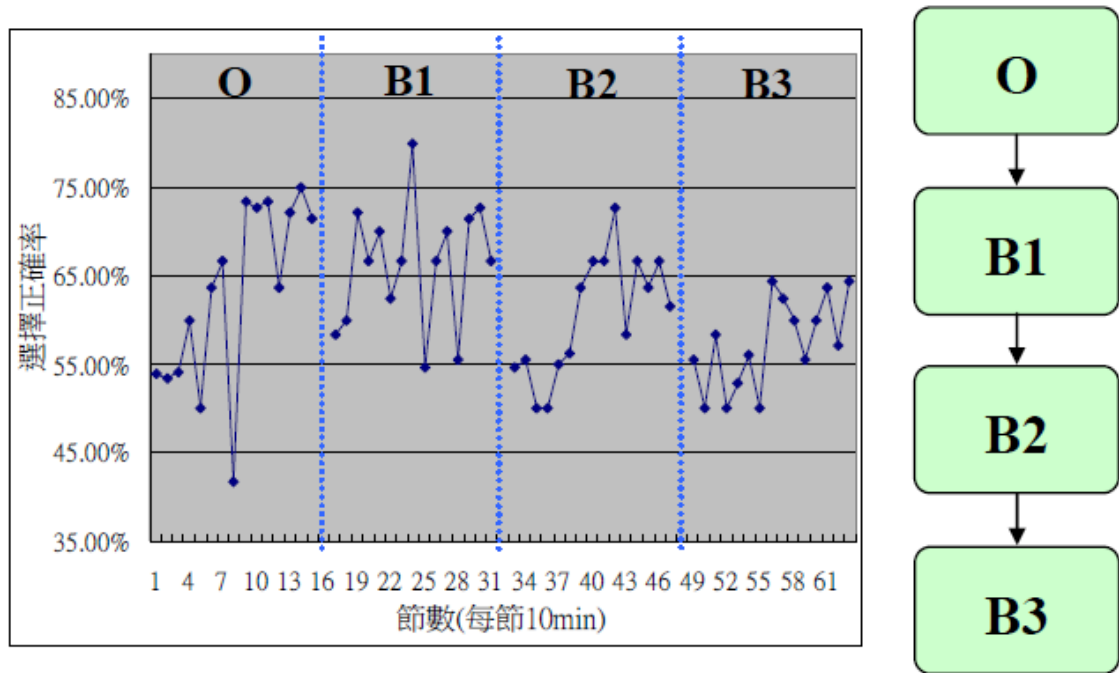


如上所示，在 top-down process 過程中，提示正確端影像明顯比提示錯誤端影像的訊息重要。

不過只提示錯誤端影像並非完全沒有提示效果，55.2%的正確率表示錯誤端也具備些微訊息，只是需要更長時間的訓練。

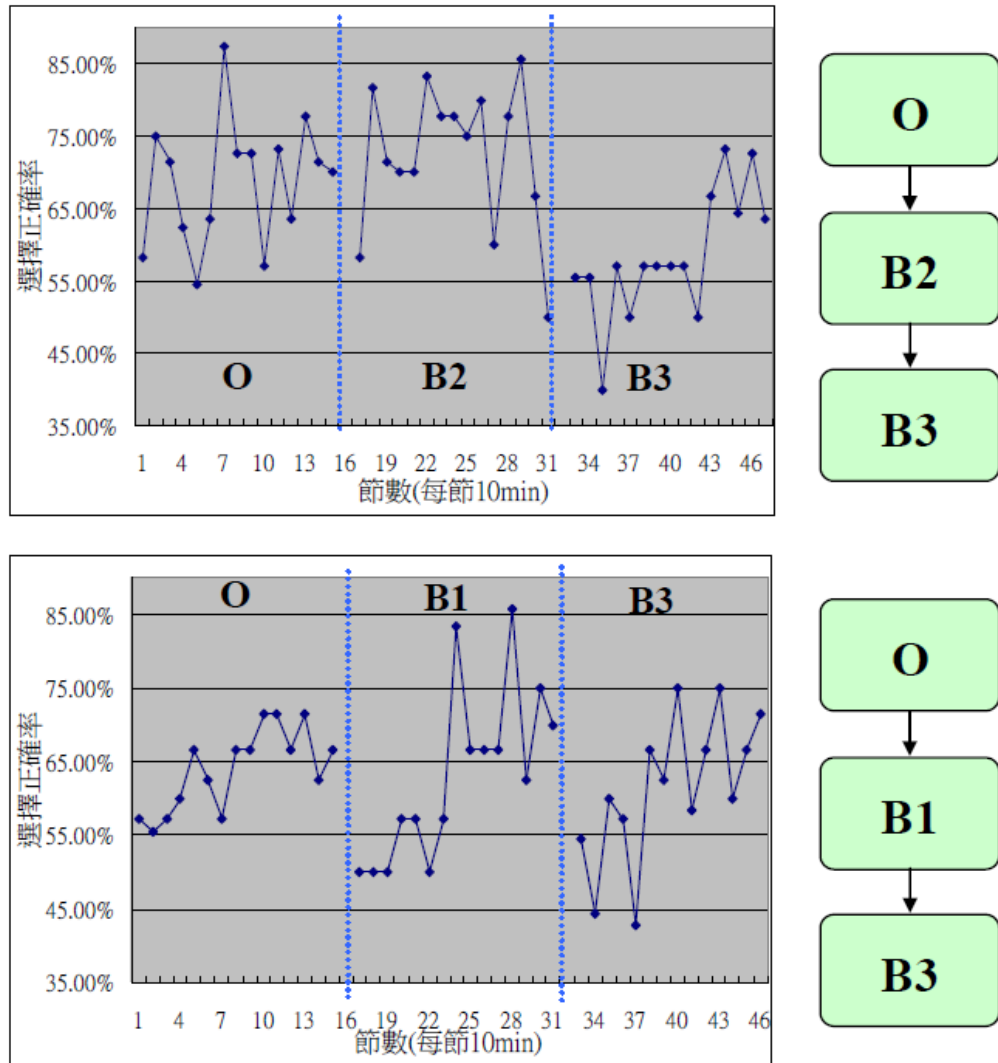
(2)多層次學習的訊息儲存與 top-down processing：





前一頁顯示蜜蜂隊四組影像的直接辨識能力與學習曲線，都大約使用了 10~20 隻蜜蜂，結果 O 及 B1 影像組的確可以直接被辨識，但 B2 及 B3 則不行。

不過，如上所示，若是依順序進行 step-by-step 訓練，一層層堆疊經驗，則蜜蜂能夠到最後辨識到 B3 模糊影像組。下方即為蜜蜂的學習曲線，每個階層都訓練 150min。可以觀察到曲線隨著階層逐漸下移，且每次更換至下一階層都會有大落差，但隨後又能夠因為訊息的 top-down 而再次回升，B2 與 B3 影像組的學習曲線明顯整體上升。O、B1、B2、B3 各階層在連續 top-down process 訓練下(左圖)的平均選擇正確率分別為 64.7%($p<0.001$)、66.6%($p<0.001$)、60.4%($p<0.005$)、57.3%($p<0.05$)，在統計檢定之後都是顯著的，不過這樣的平均數不一定是「測試」所會得到的數值，所以每個階層影像在 top-down 過程中的辨識能力則有待測試。



如上所示，上方與下方分別為跳過 B1 與 B2 階層的學習，雖然經驗的堆疊不如對照組完整，但並沒有顯著影響後續辨識能力，上方 O、B2、B3 階層在連續 top-down process 訓練下的平均選擇正確率分別為 68.4%($p<0.001$)、62.4%($p<0.001$)、60.0%($p<0.05$)，而下方 O、B1、B3 階層在連續 top-down process 訓練下的平均選擇正確率分別為 63.6%($p<0.005$)、64.0%($p<0.005$)、60.9%($p<0.05$)，在統計檢定之後都是顯著的，不過這樣的平均數不一定是「測試」所會得到的數值，所以每個階層影像在 top-down 過程中的辨識能力則有待測試。

若分析學習曲線，能發現 B1 跳至 B3 會比 B2 跳至 B3 的學習曲線下移的多，

在不易辨識的 B2 與 B3 間的連接較需按照階層學習。而高辨識度的 O 影像組不論後續是 B1 或 B2 就較沒有影響，高提示功能的影像較不需經驗的累積。另外，緊接在 O 影像組後的影像組都會有較佳的學習曲線，可見高辨識度的提示能在短時間內帶來較強的學習能力，而若訓練的階層離訊息強的提示(O)遠，就比較容易受到其他影像或時間的影響而學習能力變差。

柒、討論

一、研究結果與蜜蜂神經機制的討論

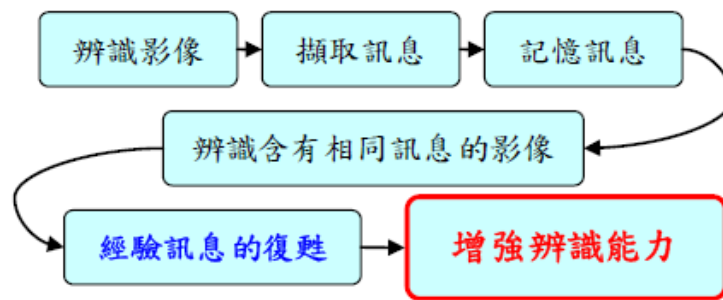
1. 蜜蜂能藉由 top-down process 的能力辨識複雜影像

蜜蜂有這種能力，我們推測是為了能有效率地採蜜而發展出的一套機制，因為在 top-down process 過程中，擷取訊息、記憶訊息以及經驗的復甦都是很重要的，而蜜蜂在野外也會利用這些能力記取蜜源、路徑與蜂巢等重要影像。

許多蜜蜂所擷取的視覺訊息應該都會進行 top-down process，蜜蜂所得到的訊息受著先前經驗影響，但並非每種訊息都會成功地 top-down，且透過 top-down process 所對影像增強的「印象」也不一定能直接由 Y 型迷宮測出。因此測試蜜蜂 top-down process 能力的實驗必須設計出一開始無法直接辨識的複雜影像，所提示的訓練影像才做為實驗的變因，才能比較出訊息是否進行 top-down process。

或許可以將 top-down process 翻譯作「經驗訊息的復甦」，因為在 top-down 的過程中擷取到的訊息，就是透過此特殊訊息傳遞方式而和高層的經驗訊息連結，隨後便能增強辨識能力。

以下是根據蜜蜂 top-down process 表現出的能力，所提出的訊息路徑假說：



2. Top-down process 訊息的神經路徑

(1) 形狀：

以 a 和 c 字元下移的影像作為提示，蜜蜂仍能擷取形狀訊息而辨識複雜影像。但在 Horridge, G. Adrian. 於 2009 年出版的書中指出，透過一連串行為實驗的探討，發現蜜蜂其實並不會看見「形狀」，而只是擷取各種形狀影像中能區別的訊息(cue)，且會因為影像組合的不同而擷取不同的訊息。所以在此實驗中更精確的說法應該是提示蜜蜂「形狀中的訊息」，而蜜蜂對位移過的形狀中的訊息仍具備擷取能力，能用形狀中的訊息產生 top-down process，若從反轉訊息實驗組來看，反轉過的特徵則沒有提示效果，儘管有些相似，但改變了形狀中的訊息之後，就失去了 top-down process 的能力了，這也驗證了形狀訊息的重要性。

位移提示的實驗結果還有其他意義，由於蜜蜂能搜尋到影像某處有 cue，可見蜜蜂具備“active vision”(Miriam, Rtidiger and Mandyam, 1985)，蜜蜂會為了區別影像而以動態的視覺掃描影像，有目的地擷取可用的訊息，此現象也只會出現於高等生物身上，但蜜蜂也具備。而本實驗還更進一步的發現，蜜蜂能用搜尋到的訊息再當作 top-down process 的訊息，或者說，即使是以 top-down process 辨識影像，蜜蜂仍能在複雜影像中搜尋相對應的 cue。

在灰階對比實驗組中，得知了黑白(achromatic)的對比也是 top-down process 中重要的訊息，夠高的特徵與背景的對比才具備提示效果，這也許和對比對特徵可見度、強度、輪廓的影響有關。也就是此實驗成功之後，才能進一部分離藍色與綠色對比影像組進行實驗，討論除了黑白對比之外，由不同感光受器、訊息路徑傳遞的色彩(chromatic)對比的 top-down 效果。

在視角部分，蜜蜂能接受等比縮小的視覺訊息，且大型視角的影像能提示蜜蜂而使蜜蜂更「注意」而辨識小視角的影像。這或許能解釋蜜蜂的訪花行為，在近距離的採蜜(花朵形成大視角)後決定繼續來訪，返回後又由空中俯視尋找，此時花朵就形成了小視角，但蜜蜂仍能 top-down 這樣的經驗訊息。

(2)位置：

此處的位置是指特徵在影像中的分佈。位置並不是很強烈的提示，在裝有擋板(baffle)時，蜜蜂總是會由正中央的洞口進入，但拿掉擋板後，蜜蜂就會發覺並不用從正中央進入，便開始隨意進入兩臂，無法分辨複雜影像，而失去了給予位置提示的用意。但此現象也能有另一種解釋，也許正因為蜜蜂具備動態視覺，能搜尋影像訊息，所以對牠們而言，What 比 Where 重要，位置的提示較不重要，而沒有記取訊息的擺佈位置，造成位置的提示沒有效果。

(3)對比：

對比的實驗組中，有了兩樣大發現，一為蜜蜂 top-down process 訊息的路徑，二為 top-down process 後的訊息所增強的辨識力能超越一般的辨識能力。

綠色與藍色這樣的兩套影像組分別提示了 achromatic 及 chromatic 兩種傳遞路徑的訊息。在蜜蜂的八個感光細胞中，有三種不同的感光受器，兩個為 Blue receptor($\lambda_{\max}=440\text{nm}$)，四個為 Green receptor($\lambda_{\max}=540\text{nm}$)，還有兩個為 UV receptor($\lambda_{\max}=339\text{nm}$)，而其中綠色感光受器(Green receptor)負責接收 achromatic 訊息，而其他的對比訊息則屬於 chromatic。因此驗證了 top-down process 的訊息走的是 achromatic 這種 color-blind 的路徑，這很可能是受到蜜蜂需要擷取形狀訊息影響，正因為 top-down 時需要形狀特徵，訊息才會以 achromatic 的路徑上傳。

第二樣發現則是蜜蜂能經由 top-down process 辨識對比低於 0.05 的影像，綠色對比中，蜜蜂在能一步步訓練之後辨識到 0.04、0.03 等對比值極低的影像組，過去的研究都顯示蜜蜂在行為實驗之下，所能夠辨識到的色彩對比底線為 0.05，但在此發現 top-down process 所增強的辨識能力能突破這個底線，可見蜜蜂視覺神經探測對比影像的能力還更強，當具備足夠的條件，便能辨識極低對比影像。至於蜜蜂是如何提高對比辨識力，猜測或許在訊息 top-down process 之後，蜜蜂被提示

而以 self-motion 產生 motion parallax，便能提高影像對比(Horridge,2009)，因為 green receptor 也正是負責接收動態視覺訊息的路徑，這部分有待繼續研究。

(4)辨識影像的學習：

無論是只有正確或錯誤的影像組，蜜蜂皆能夠辨識，但在 top-down process 時，只有正確影像是可行的。整體而言，正確影像的學習曲線及測試結果都較佳，而蜜蜂對錯誤影像的學習能力較差，也許就因為如此，蜜蜂在後續面對複雜影像時，被提示錯誤影像的蜜蜂們就較難利用先前的經驗了。

也有其他對此實驗結果的解釋，我們猜測蜜蜂會記取正確影像的特徵，所以才能在提示正確影像之後具備 top-down process 的能力，但對錯誤影像的擷取力較差，所以被提示錯誤影像之後，蜜蜂無法在複雜影像找到正確的訊息(空白)，且牠們對錯誤影像(c)的印象也較淺，就無法辨識複雜影像了。換言之，在蜜蜂的學習過程中，記取獎賞(reward)比記取懲罰(punishment)重要。

而在多層次經驗累積的學習實驗組中，蜜蜂能在連續訓練之後，學習辨識出辨識度很低的高層複雜影像，學習曲線也在每一組影像訓練時逐漸上升。以去除 B1 或 B2 影像的堆疊訓練蜜蜂，平均辨識能力並沒有顯著改變，但真正的「測試」階段的辨識力結果則有待測試。若由學習曲線則能看出差別，可見不同的學習過程到最後不會顯著影響辨識能力，但學習經驗的累積則會因為不同的排列組合而出現學習能力上的差異，靠近高辨識度的 O 影像則學習力越強，像是讓 top-down 的訊息更「印象深刻」。

(5)訊息傳遞路徑：

根據實驗的彙整結果，可以在蜜蜂視覺訊息路徑圖上連出蜜蜂 top-down process 訊息的路徑。

下圖為蜜蜂的視覺神經訊息網路簡圖(Horridge,2000)，由最上層的外側到底下的內側，經過了不同層次的組織，而視覺的訊息也在不同層次分開、連結。

將本研究所實驗出的視覺訊息與底圖比對，能在訊息網路中連結出 top-down

The diagram illustrates the flow of visual information from external input to internal processing, organized into layers separated by dotted lines:

- external** (top layer): UV receptors, blue receptors, green receptors.
- retina detects intensity** (second layer): Receives input from UV, blue, and green receptors.
- lamina detects temporal modulation** (third layer): Receives input from green receptors and other lamina cells.
- other lamina cells** (third layer): Receives input from UV, blue, and green receptors.
- green sensitive monopolar cells, colour blind** (third layer): Receives input from green receptors and other lamina cells.
- tonic** (fourth layer): Receives input from other lamina cells and green sensitive monopolar cells.
- phasic** (fourth layer): Receives input from green sensitive monopolar cells.
- tonic colour channels** (fifth layer): Receives input from tonic and other lamina cells.
- local orientation detectors** (fifth layer): Receives input from tonic and green sensitive monopolar cells.
- directional motion detection** (fifth layer): Receives input from phasic and green sensitive monopolar cells.
- medulla detects local features** (sixth layer): Receives input from directional motion detection.
- retinal coordinates** (seventh layer): Receives input from tonic colour channels and local orientation detectors.
- non-directional motion detection** (seventh layer): Receives input from tonic colour channels and retinal coordinates.
- edges** (seventh layer): Receives input from retinal coordinates and non-directional motion detection.
- lobula sums features and detects cues** (seventh layer): Receives input from edges and directional motion detection.
- areas** (eighth layer): Receives input from non-directional motion detection and edges.
- size** (eighth layer): Receives input from areas.
- range** (eighth layer): Receives input from areas.
- global orientation vectors** (eighth layer): Receives input from edges.
- tangential vectors** (eighth layer): Receives input from edges.
- radial vectors** (eighth layer): Receives input from edges.
- radial hubs** (eighth layer): Receives input from radial vectors.
- tangential hubs** (eighth layer): Receives input from tangential vectors.
- colour-blind cues** (eighth layer): Receives input from tangential hubs.
- yaw, roll, climb, land** (eighth layer): Receives input from lobula sums features and detects cues.
- modulation 2.5° resolution cues with colour and position** (ninth layer): Receives input from areas, size, range, and global orientation vectors.
- coincidences of cues, recognition of label** (ninth layer): Receives input from modulation 2.5° resolution cues with colour and position, size, range, and global orientation vectors.
- directs fixation** (ninth layer): Receives input from coincidences of cues, recognition of label, and global orientation vectors.
- proto-cerebrum** (ninth layer): Receives input from directs fixation and yaw, roll, climb, land.
- flight control** (tenth layer): Receives input from proto-cerebrum.
- coincidences of labels recognition of place** (eleventh layer): Receives input from coincidences of cues, recognition of label, and retinotopic labels from other local eye regions.
- retinotopic labels from other local eye regions** (eleventh layer): Receives input from coincidences of labels recognition of place.
- internal** (bottom layer): Receives input from coincidences of labels recognition of place.

蜜蜂擷取到的訊息以這樣的分類、路徑 top-down 進入腦部，復甦先前的經驗訊息，並增強辨識能力，可見先前的經驗訊息也是在這樣的分類之下儲存的，也就是說，top-down process 中不論是擷取或是先前儲存的訊息都是對應存在於右圖中的藍圈區域。

1. 蜜蜂與人類的 Top-down process

過去由腦波、行為實驗記錄到一些 top-down 現象，先設立了假說(Engel et al.,

2001)。文獻對人類 top-down process 的假說路徑：認為擷取的訊息是在 early visual cortex 接收之後，快速地由 magnocellular 捷徑傳至高層的 prefrontal cortex(PFC)，這些訊息使高層的 PFC 做出一種「預測」，篩出較重要訊息，而這些預測又被 back-projected 來到 inferior temporal cortex(IT)，在此與 bottom-up process 會合，再將訊息由 bottom-up 逐漸向高層推進。這樣的路徑會比一般訊息更快速，訊息也較明確，藉由捷徑事先做出快速的判斷，有助於影像辨識效率。

不過，我們對人類 top-down process 的了解並不夠多，對 top-down process 的啟動、運作、預測方式都還不確定。而蜜蜂的視覺神經訊息處理方式和人類的有些相似，或許能由研究蜜蜂增進對 top-down process 的認知。

本研究初步整理出視覺訊息的 top-down 傳遞路徑，或許正因為蜜蜂具備和人類相同的平行處理訊息的能力，才能有效地篩出恰當的訊息進行 top-down process。但真正的訊息捷徑與處理也還不確定，猜測這樣的預測與訊息儲存應該作用於蜜蜂的蕈狀體(mushroom body)等腦部區域，可見這樣簡單的微小神經組織內部也有層次之分，作為 top-down process 的分層機制，類似人類的大腦皮質，才能夠由高層將經驗訊息帶出。如此微小的組織要執行複雜的訊息處理，一定是擷取了更重要的訊息，採取更有效的傳遞路徑，至於是如何有效率地處理複雜的擷取與 top-down 則有待進一步探討。

2. 蜜蜂 top-down process 的形成

本實驗的結果發現蜜蜂所需的視覺經驗不必是完整的，而只需要擷取影像其中的一些重要訊息，且面對不同的影像組，蜜蜂也能擷取不同的訊息做為經驗。根據結果，猜測蜜蜂 top-down process 的能力很可能和採蜜的行為有關。因為蜜蜂採蜜時具備 flower constancy 的本能，這是達爾文在物種的起源所提出的，也就是會不斷地拜訪某種特定的花朵直到蜜水已盡，這樣的訪花方式能夠又有效率又省影像的記憶空間，也能促進共同演化。而不斷地拜訪同一形色的花朵，蜜蜂會一步步加深對花朵給予的視覺訊息的印象，然後 top-down process 訊息，更有效地辨認了這種花，但又如研究結果所示，top-down 的訊息不包含位置，所以蜜蜂就能

到處拜訪分散的同種花朵，促進授粉。

一般認為蜜蜂與花朵的共同演化中，演化的壓力是朝向花朵的(Dyer and Chittka, 2004)，因為許多色彩對比差異小的花朵容易被辨識力差的蜜蜂誤認，但此研究結果也帶來另一項解釋，**蜜蜂能夠在一步步地訓練之後提升對 achromatic 的對比辨識力，使之間對比特別小的花朵也被辨識**。另外，此實驗也證實**蜜蜂的搜尋能力、不受錯誤影像提示的特性而幫助蜜蜂在雜亂的花叢中正確地擷取影像特徵，完成 top-down process 的視覺經驗重建**。

捌、結論

蜜蜂可以在學習辨識特定的特徵單元後，將訊息 top-down process 後辨識包含此特徵單元的複雜影像。而在擷取 top-down process 要使用的特徵時，特徵的訊息是由 green receptor 的 channel 傳輸，這樣的路徑屬於 color-blind，因此灰階對比與 green contrast 等 achromatic 的訊息能被 top-down 而 blue contrast 則不能，且蜜蜂還能在 top-down process 之後辨識對比閾值 0.05 以下的影像。

在 top-down 路徑中，color-blind 的形狀、視角、輪廓對比等訊息也都能夠被 top-down process，而特徵的位置並非 top-down 的訊息之一，可見蜜蜂 top-down process 的訊息主要擷取的為影像中非色彩的形狀、幾何特徵訊息。

top-down process 特徵訊息的制約學習中，獎賞比懲罰訊息來的重要，且蜜蜂在 step-by-step 的訓練之下，能夠受提示而提升辨識能力，辨識模糊影像，各訓練階層的順序會影響蜜蜂的學習效率，訊息 top-down 會受距離提示的時間影響，但不影響最後 top-down process 之後的辨識能力。

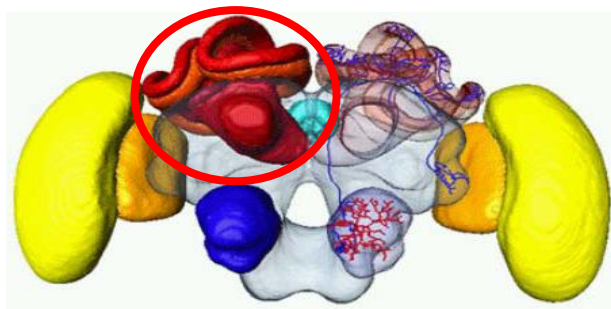
蜜蜂所擷取的 top-down process 訊息是走特定的 channel，只由綠色感光受器接收，而這些擷取、篩選後的重要影像幾何訊息快速進入腦部，復甦先前的相關視覺經驗，有效增強辨識能力。

玖、未來展望及應用

在蜜蜂視覺的領域中，相關資料相當廣泛、充足，而本研究結果希望能為這個領域帶來一些新的發現。目前已測試 top-down process 中的形狀、位置、對比等影像組成因素提示，這樣一連串的行為實驗能初步歸納出 top-down 訊息的大致路徑。但在後續研究，若要更進一步深入了解 top-down process 的機制，可朝向蜜蜂腦部神經機制進行研究。例如：藉由神經傳導物質阻斷劑(楊,2004)，局部阻斷蜜蜂腦內(主要在蕈狀體部分，如下圖)重要神經傳導物質的作用，測試施打藥劑之後蜜蜂 top-down process 能力的變化，或許能找出執行 top-down process 的區域。另外，也可用神經電生理技術測試各腦部區域是如何傳遞、處理 top-down process 的訊息。相信在藉由蜜蜂了解 top-down process 之後，也會對人類腦神經的研究有所幫助。

應用發展性—科學發明，時常以仿生為創作來源，而視覺或影像偵查與辨識也是現在精密儀器、機器人等發明所需要發展的方向。另外，在廣告學中也會應用到 top-down process，使人類的視覺訊息被 top-down 能讓廣告更成功地傳遞資訊，甚至增強對廣告的印象、接受度。

蜜蜂的大腦不到 1 mm^3 ，卻能有高等生物的 top-down process、影像辨識能力，可見牠們一定具備精緻的神經系統、神經機制，牠們所擷取的訊息也會是最重要、精簡的，值得我們去探索，若能更進一步開發生物視覺的領域，相信我們會得到更多啟發。



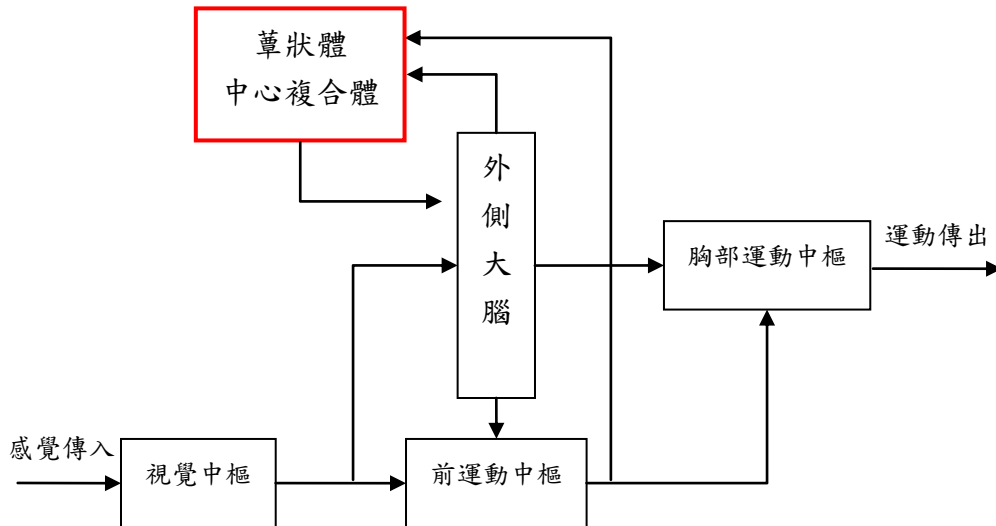
拾、參考文獻

- 水波誠。2008。探索昆蟲微小腦。台北：世茂出版。頁 42-70, 142-160, 194-209。
- 森昭彥。2009。別鬧了!昆蟲。台中：晨星出版。頁 66-77。
- 楊恩誠。2004。一氧化氮在昆蟲視神經系統之生理機制。行政院國家科學委員會專題研究計畫成果報告。
- 楊恩誠、詹美玲。2005。談昆蟲眼中的形與色。科學月刊 36(4): 2-7。
- 楊恩誠、黃上銓、陳怡伶、桂佳鳳。2002。蜜蜂之趨光行為一對比感度與視神經機制。台灣昆蟲特刊 4: 67-78。
- Bar, M. 2003. A Cortical Mechanism for Triggering Top-Down Facilitation in Visual Object Recognition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15: 600–609.
- Chittka, L. 1992. The colour hexagon: A chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *Journal of Comparative Physiology*, A 170:533-543.
- Dyer, A. G. and Chittka, A. L. 2001, Biological significance of distinguishing between similar colours in spectrally variable illumination: Bumblebees (*Bombus terrestris*) as a case study. *Journal of Comparative Physiology*, A 190: 105-114.
- Engel, A. K., Fries, P. and Singer, W. 2001. Dynamic predictions: Oscillations and synchrony in top-down processing. *Neuroscience*, 2: 704-716.
- Horridge, G. A. 2009. What does the honeybee see and how do we know? : A critique of scientific reason. ANU E Press.
- Horridge, G. A. 2000, Pattern vision of the honeybee (*Apis mellifera*). What is an oriented edge? *Journal of Comparative Physiology*, 186: 521–34.
- Lehrer, M. 1998. Review looking all around: Honeybee use different cues in different

- eye regions. *Journal of Experimental Biology*, 201: 3275–3292.
- Lehrer, M. and Campan, R. 2005. Generalization of convex shapes by bees: What are shapes made of? *Journal of Experimental Biology*, 208: 3233-3247.
- Lehrer, M., Wehner, R. and Srinivasan, M. 1985. Visual scanning behaviour in honeybees. *Journal of Comparative Physiology*, A 157: 405-415.
- Vorobyev, M. and Brandt, R. 1997. Discrimination of coloured stimuli by honeybees: alternative use of achromatic and chromatic signals. *Journal of Comparative Physiology*, A 180: 235–243.
- Van Hateren, J. H., Srinivasan, M. V. and Walt, P. B. 1990. Pattern recognition in bees: Orientation discrimination. *Journal of Comparative Physiology*, A 167: 649–654.
- Zhang, S. W. and Srinivasan, M. V. 1994. Prior experience enhances pattern discrimination in insect vision. *Nature* (London), 368: 330-332.
- Zhang, S. W., Lehrer, M. and Srinivasan, M. V. 1999. Honeybee Memory: Navigation by Associative Grouping and Recall of Visual Stimuli. *Neurobiology of Learning and Memory*, 72: 180–201.
- Zhang, S. W., Srinivasan, M. V. and Collet T. 1994. Convergent processing in honeybee vision: Multiple channels for the recognition of shape. *Proceeding of National Academy of Science*, 92: 3029-3031.

拾壹、附錄

一、視覺訊息在蜜蜂神經網內的假說路徑圖，草狀體相當於蜜蜂的腦部，訊息也就在此儲存、形成記憶，幫助 top-down process 的執行：



二、螢幕校正數據：

由於蜜蜂能夠感受到光子強度的不同，實驗用的螢幕必須經過校正，確保蜜蜂不會因為兩螢幕發出的光子不同而影響實驗結果。

*方法：以光譜分析儀(spectrometer)測量，測量兩螢幕呈現實驗用的黑色與白色時（本實驗目前是以黑白影像進行實驗），發出的光子強度是否分別相似。

根據實驗所使用的螢幕區塊計算距離與面積，架設分析儀的探棒測量。

測量後經 Ocean Optic OOIrrad 軟體呈現各 λ 的 $W(\text{Joule/s})$ ，只擷取計算 λ 為 300 ~ 700 nm 的範圍(蜜蜂的可見光譜範圍)，經換算並除以時間與面積，得測量範圍所發出的總光子數，單位為 Quantum flux (photons/cm²/s)。

換算公式： $\text{Quantum flux (photons/cm}^2\text{/s)} = W \times \lambda \times 5.03402 \times 10^{11}$

*結果：校正完畢(如下表格)。由於蜜蜂視覺的對比敏感度必須要有 10 倍以上的光子量差，才能夠感受到螢幕的不同，所以結果發現白色與黑色呈現於兩螢幕時，光子數能兩兩相似，所以能夠用以進行實驗。

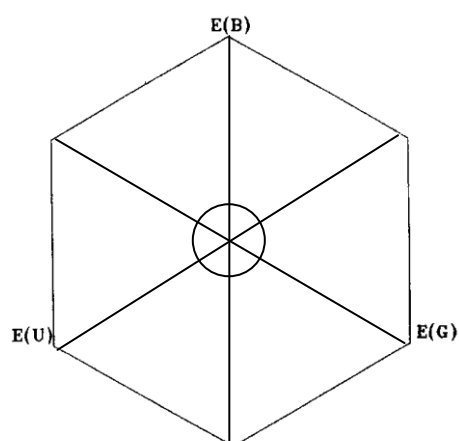
單位：Quantum flux (photons/cm²/s)

螢幕 顏色	左	右
白	3.84018×10^{17}	6.45273×10^{17}
黑	5.42813×10^{15}	8.16894×10^{15}

三、蜜蜂的六角形色彩空間：

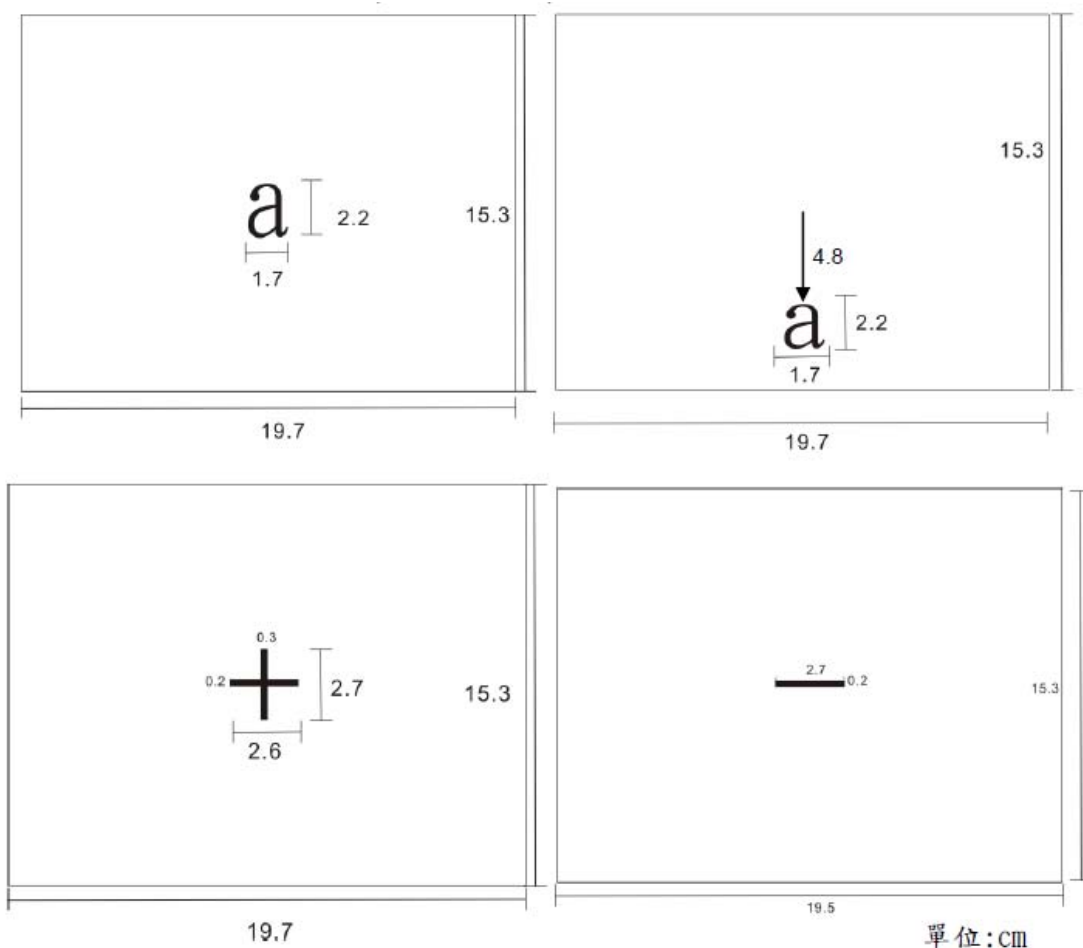
Chittka 所提出的蜜蜂六角形色彩空間如右圖，我們根據公式計算後將不同色彩標在此空間座標中，顏色所在的位置表示著對蜜蜂三種感光受器的刺激程度，距離三個端點越近，則刺激越大，而兩種顏色座標的距離及為顏色的對比，一般而言距離 0.05 為蜜蜂能辨識的最小對比。

中心至六頂點皆距離 1，而六角形中央的小圓圈(半徑 0.1)內為 non-color 區域，也就是對蜜蜂而言，位於此處的的色彩相對於背景只給予灰階的訊息，而不具色彩。



四、其他影像的設計規格：

圖形給予的視角： $a=4^\circ$, $c=4^\circ$ (a 與 c 同規格), $b=6^\circ$, $+4^\circ$, -4° , 全影像= 36°



評語

本作品探討蜜蜂透過先前學習的經驗增進視覺辨識能力，此行為能力亦為科學上所稱的 Top-down Process。此作品透過不同的實驗設計來證實蜜蜂有 Top-down process 的能力。作品無論從器材的設計運用到實驗的過程；皆符合科學的邏輯性。是一件非常難能可貴的優秀作品。使閱讀者閱畢後，對蜜蜂的辨識行為有清晰的瞭解。從有趣的科學實驗設計來詮釋科學理論是本作品的特色，亦表現出作品的獨特性。

2011 年臺灣國際科學展覽會

優勝作品專輯

編號：050007

作品名稱

Seeing what you want to see ---- visual experience and
top-down processing in honeybee

得獎獎項

一等獎

美國正選代表:美國第 62 屆國際科技展覽會

作者姓名

Kevin Sean Chen

Contents

Abstract	iii
Introduction	1
Motivation	3
Materials and Methods.....	4
Results	9
Discussion	14
Conclusions	17
Applications and future work.....	17
Acknowledgements	18
References.....	18

Seeing what you want to see ---- visual experience and top-down processing in honeybee

Abstract

Prior visual experience information can strengthen the ability of pattern discrimination. Such ability of utilizing prior learning experiences to increase discrimination ability is so-called **top-down processing** in the visual system, by which eyes communicate the information of patterns to the brain.

A Y-maze was used to conduct a series of behavioral experiments, training and testing honeybees to discriminate patterns. After trained by being shown simplified patterns, honeybees performed top-down processing and were able to discriminate those complicated patterns, which they could not do before training.

We found that the pathway of honeybees' top-down messages is color-blind in the communication network. The geometrical information such as shape, visual angle, and contour can be top-down processed, but neither position nor color. We also discovered that honeybees can discriminate advanced information, such as searching for moved features or discriminating contrast pattern groups which are beyond the original threshold.

The mechanism of honeybee's top-down processing is conducive to pollinating and dealing with visual information more effectively. The particular communication path accelerates the selected patterns to the brain and awakens previous relevant visual experiences, which enhances the ability to discriminate. With a brain smaller than 1 mm³, honeybee can deal with complicated visual information. It works by feature extraction and top-down processing mechanism.

Introduction

What we see is often affected by our visual experience. For example, Fig. 1 may be difficult to identify without any hints. However, once the object is discovered, it will be recognized easily whenever re-encountered (reprinted from Lindsay and Norman, 1997).



Fig.1 A camouflaged Dalmatian dog.

Many animals rely heavily on visual experiences to discriminate images. The brain feeds back visual experiences from higher levels to lower ones, which strengthens the ability to discriminate. Such mechanism by which past visual experiences influence on current ones is called top-down processing (Moshe, 2003).

Top-down processing has been found in the visual system of mammals. And there have existed some behavioral experiments with respect to humans' top-down processing. However, with many assumptions and uncertainties, our understanding is still quite limited. Interestingly, according to Zhang and Srinivasan (1994), similar visual neurological mechanism has also existed in honeybees. That means even small neurological networks are able to execute complicated message transmission.

Honeybees are appropriate materials for behavioral and neurological sciences. As

honeybees own plenty of vision-related processes that are similar to humans' (Chittka and Niven, 2009), we believe they can enhance our understanding of the mechanisms of top-down processing.

We do not have further significant understanding regarding honeybees' top-down processing due to few relevant studies after 1994. To grasp honeybees' top-down processing of message retrieve, classification and transmission, a hypothesis is to be tested: Without resorting to perfect memory, top-down processing actually takes advantage of as few selected messages as what a honeybee's tiny brain can handle. Indeed, the mechanism of information processing is much more important than the amount of message restoration.

Motivation

Through conducting behavioral experiments with honeybees, this study intends to analyze the image information used by honeybees for top-down processing and test various visual experiences which form their top-down processing capabilities. Thus, we can learn more about the visual information they capture and communicate and the way they classify various information.

Materials and Methods

1. Materials

- (a) Animal: Honeybee (*Apis mellifera*, worker) (Fig. 2)
- (b) Equipment: Y-maze (Fig. 3)
- (c) Screen display : 2 14” LCD monitors (Fig. 4)
- (d) Calibrations: Spectrometer (Ocean optics Inc.) and SpectraSuite (Fig. 4)
- (e) Experimental field: Tianliao District of Kaohsiung City



Fig. 2 *Apis mellifera*

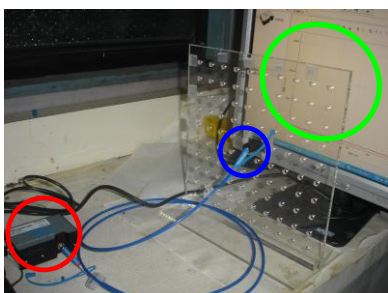


Fig. 4 Calibration and display equipments:
Using a spectrometer (red circle) to
measure the light captured by a cyber (blue
circle) from the monitor (green circle).

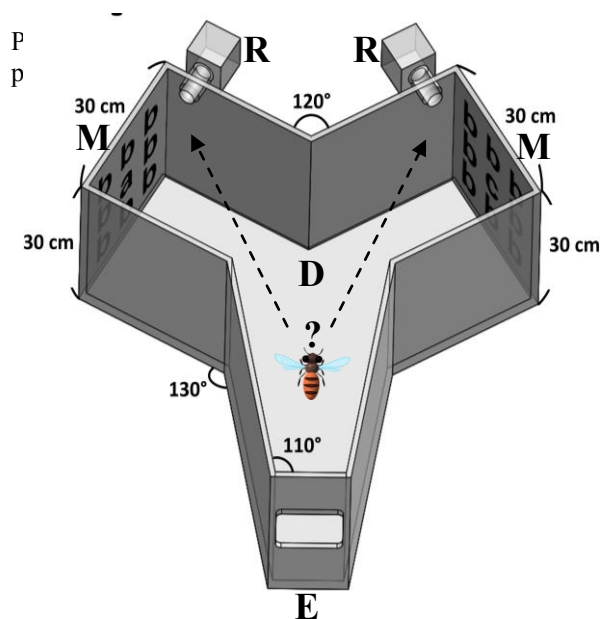


Fig. 3 Y-maze:
R (reward box), M (monitor), D (decision area), E (entrance). The Y-maze trains and tests honeybees by a pair of patterns shown on the two edges of the maze.

2. Methods and Procedures

(a) Apparatus

The apparatus is similar to that described in Hateren et al. (1990). The Y-maze entrance is out of the window under a roof of the laboratory. Freely flying honeybees can enter and leave the maze by themselves (Fig. 5). The walls of the Y-maze are made of transparent Perspex. Pairs of pattern are shown at the end of both edges vertically on a monitor. So honeybees must make a choice between the patterns after seeing them simultaneously from the decision area. The distance from the decision area to the pattern is 30 cm. One of the patterns is defined as “positive”, which provides 50% sucrose solution as a reward in the reward box, and the other defined as “negative” would provide an empty reward box. The reward box is connected to the wall of the maze beside the monitor with a tube. The sugar solution is the unconditional stimulus (US), and the positive pattern as a conditional stimulus (CS).

(b) Training and testing procedures

In each experiment, a group of honeybees (about 10 bees) were trained to enter the Y-maze constantly. They were attracted to visit and collect sucrose solution from a hive 25 m away from the maze. The honeybees could return to the maze every 5 minutes, which brings about two choices every 10 minutes.

Honeybees that entered the maze were then trained to go to both reward boxes at the end of two edges randomly. This prevented honeybees from constantly visiting only one side of the maze. After these training, individual honeybees were marked by colors or labeled by number tags.

After the patterns were shown, the training started, and the locations of the patterns

were switched every 10 minutes. The reward was also moved, so that it stayed beside the positive pattern. The learning lines (correct percentage) would be observed throughout every experiment.

After the training procedure, Honeybees were tested. The testing part could not give any training hints to honeybees. So both the reward boxes at two ends provided sucrose solution. Images at both ends alternated every 10 minutes as well. During the tests, the choice and number tags would be noted.

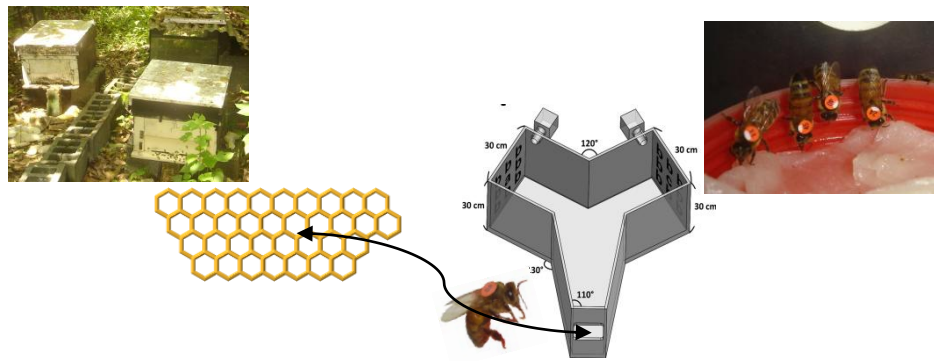


Fig. 5 Honeybees constantly visit the Y-maze from the hive. They can return in 5 minutes.

(c) Visual stimuli and calibrations

Patterns are presented on the monitor. The prevented visual angles are calculated. Both monitors are measured and corrected by Spectrometer and SpectraSuite (Fig. 6), to make sure the contrast and brightness are the same to honeybees.

Calculation for the color contrast in patterns follows the formulas from Chittka et al. (1994). Relative amount of light absorbed by each honeybee spectral receptor type is determined by **P**:

$$P = R \int I_s(\lambda) S(\lambda)$$

The sensitivity factor R is determined by R :

$$R=1/\int I_B(\lambda)S(\lambda)$$

Photoreceptor excitations are determined by E :

$$E=P/(P+1)$$

Color contrast is determined as the Euclidian distance between target and backdrop in the color hexagon, where stimulus coordinates are given as:

$$x=\sin 60^{\circ}(E_G-E_{UV}) \quad y=E_B-0.5(E_{UV}+E_G)$$

Euclidean distances (D_{St}) between stimuli are calculated as: ΔSt :

$$\Delta St=\sqrt{(\Delta x)^2+(\Delta y)^2}$$

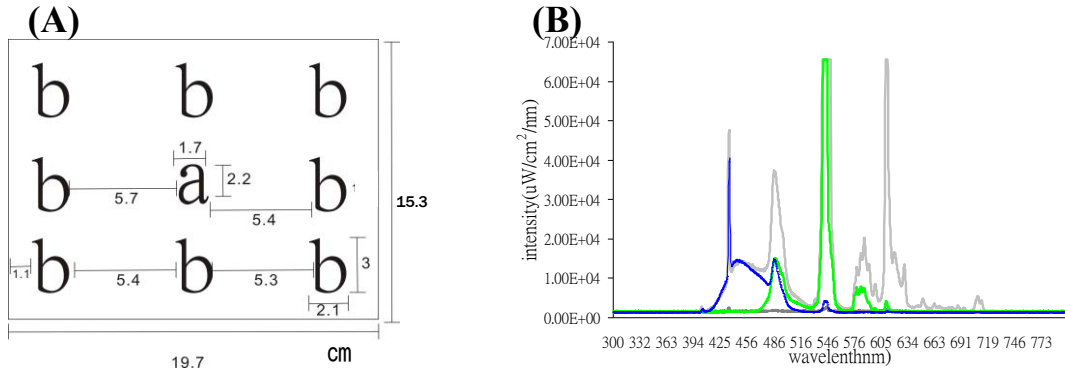


Fig. 6 Visual stimuli
(A) Designed experimental pattern
(B) Spectral intensity of the LCD monitor

(d) Analysis of performance

The results of the scores on each pattern are examined statistically by Chi-square test, and we compare the choice frequencies in each pair of patterns. In every tested result, n denotes the number of honeybees that provide the choices, N denotes the number of choices analyzed, and p denotes the value associated with the Chi-square test for

significant difference from random choice behavior. Definitions of p value are: $p > 0.05$ (NS), $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.005$ (***), $p < 0.001$ (****)

(e) Experimental procedures

To examine whether honeybees can use specific visual message to perform top-down processing, there should be pair of complex pattern which honeybees can not discriminate after trained at first. To improve the discrimination ability, various visual messages are provided as a hint to train honeybees. After these training, the complex patterns would be tested again. We can then find out whether or not the specific message can be a visual experience used in top-down processing.

The different visual messages can be separated into three columns. Each column's result answers a question about what exactly honeybees extract from their visual experiences to increase their discrimination ability.

3. Procedure flow chart (Fig. 7):

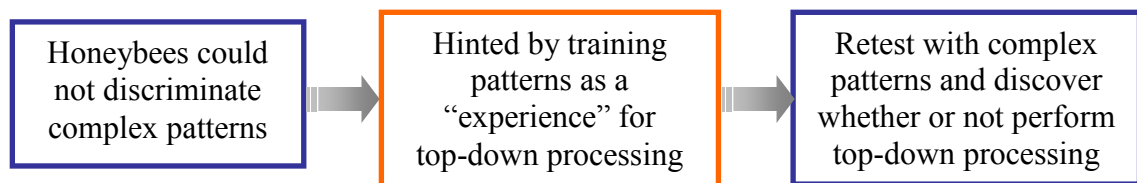


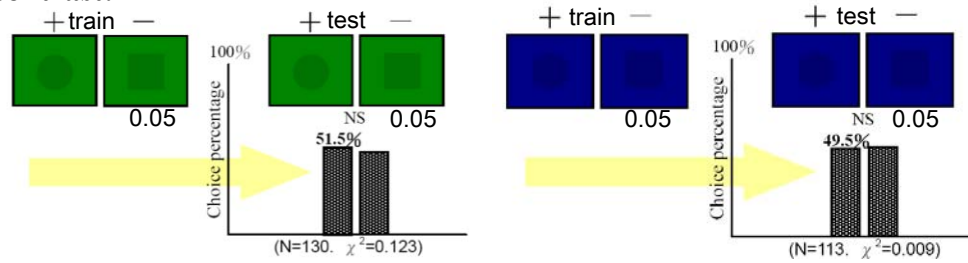
Fig. 7 Procedure flow chart

Results

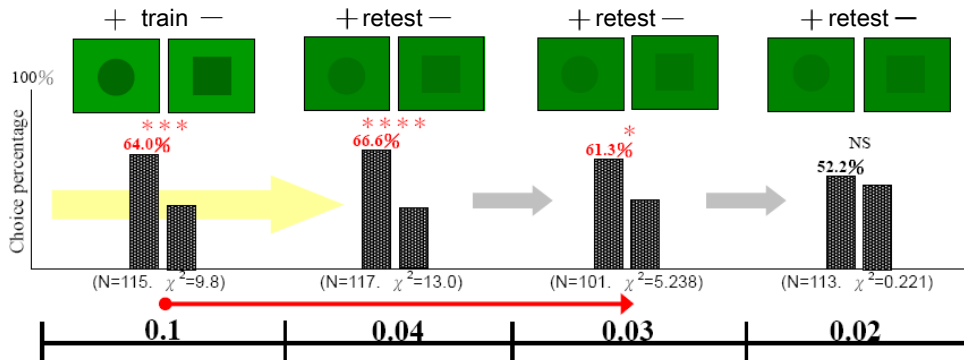
1. Monochromatic contrast: Color vision or not?

Honeybees can use top-down processing to discriminate contrasts below the threshold (0.05). But this ability only exists in green contrast, which means cues are received by the achromatic green photoreceptor (Fig. 8).

(A) Low contrast:



(B) Green contrast:



(C) Blue contrast:

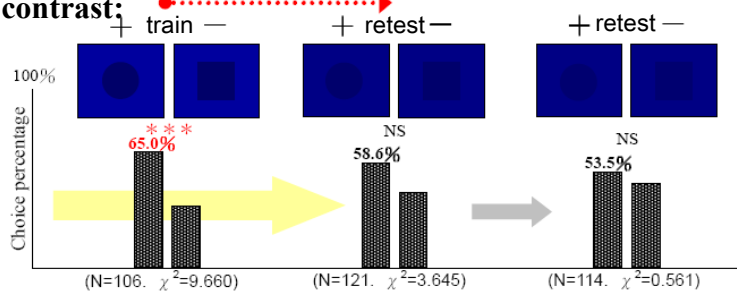


Fig.8 Effects of monochromatic contrast in honeybees' top-down processing

Bars in each set mean the choice percentage to each pattern [positive (+) or negative (-)] above. The bolded line in the middle means the contrast for patterns in (B) and (C), and red arrows mean top-down processing performance.

2. Form or position: Is the stimulus from its form or its position?

Honeybees can not directly discriminate the complex patterns at first (Fig. 9-A).

- (a) Shape: Honeybees use the cues from shape to perform top-down processing and discriminate the complex patterns after trained (Fig. 9-B).

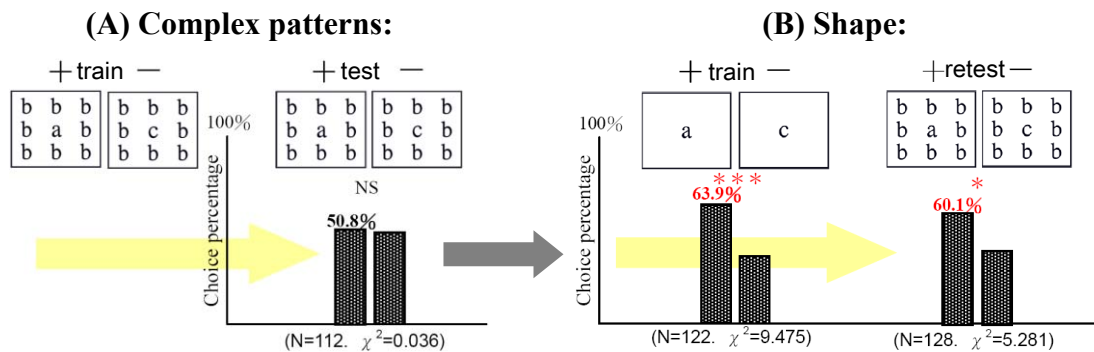


Fig. 9-A, B Effects of cues from shape in honeybees' top-down processing

- (b) Position: Honeybees still perform top-down processing even when the position is changed (Fig. 9-C).

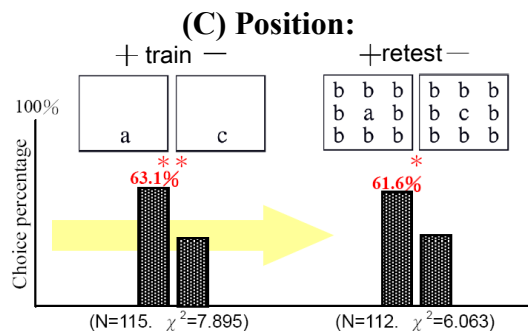


Fig. 9-C Effects of cues from position in honeybees' top-down processing

- (c) Positive or negative pattern: Message from the positive (rewarded) pattern is more important than the negative one (non-rewarded) (Fig. 9-D, E).

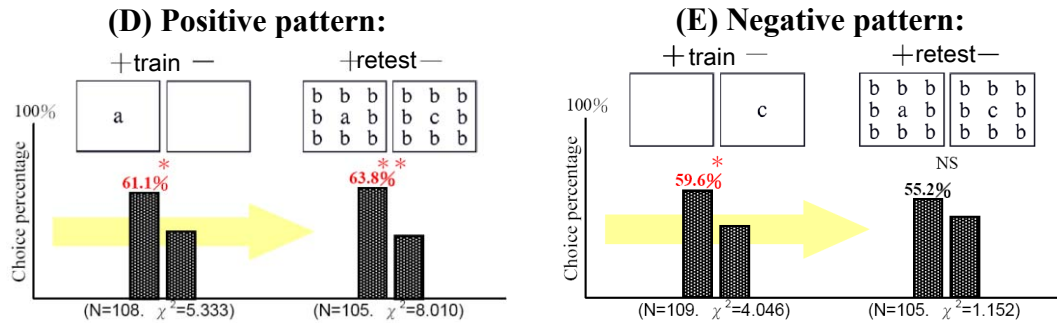


Fig. 9-D, E Effects of cues from the positive pattern and negative pattern in honeybees' top-down processing

3. Cues from images: What is advanced and memorized?

(a) Brightness contrast: Messages of high contrast can trigger top-down processing, while lower contrast can not (Fig. 10-A).

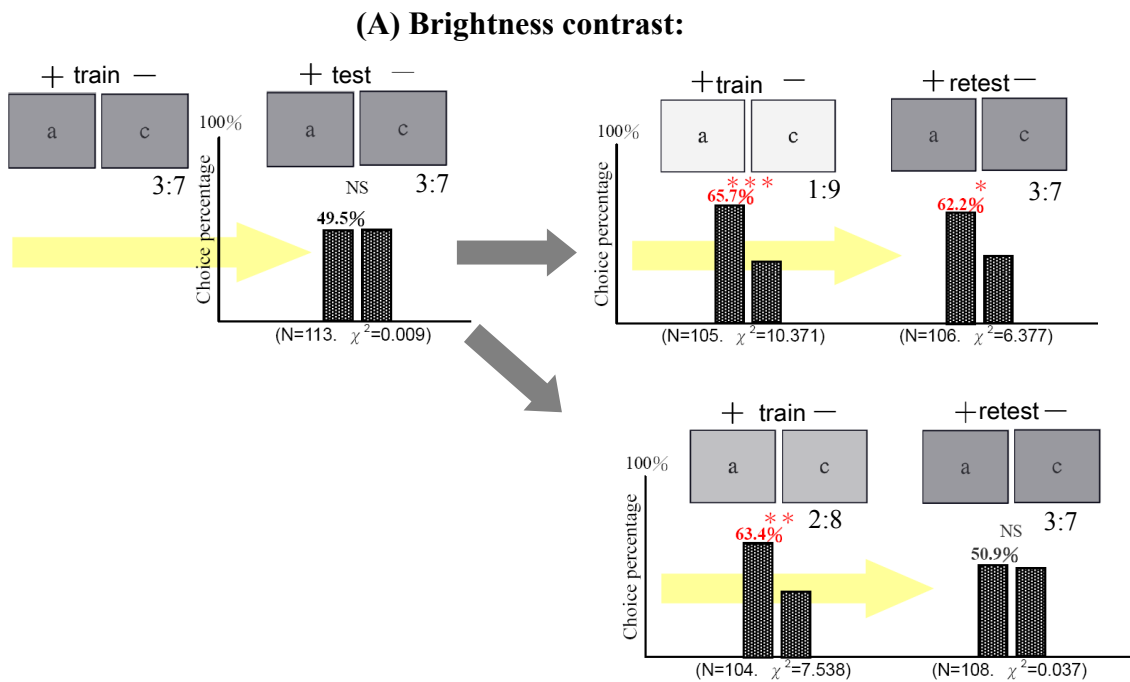


Fig. 10-A Effects of brightness contrast in honeybees' top-down processing

(b) Visual angle: Messages with bigger visual angles can trigger top-down processing, however, smaller visual angles can not (Fig. 10-B).

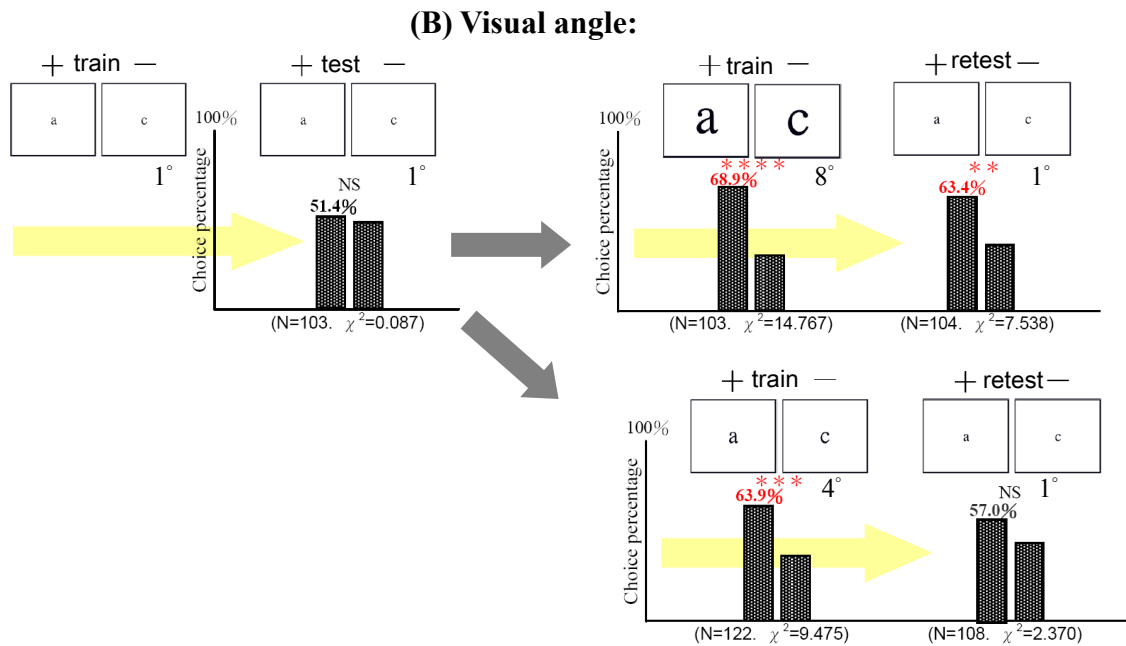


Fig. 10-B Effects of visual angle in honeybees' top-down processing

(c) Resolution: Messages with clear contour can trigger top-down processing; however, blurred patterns can not (Fig. 10-C).

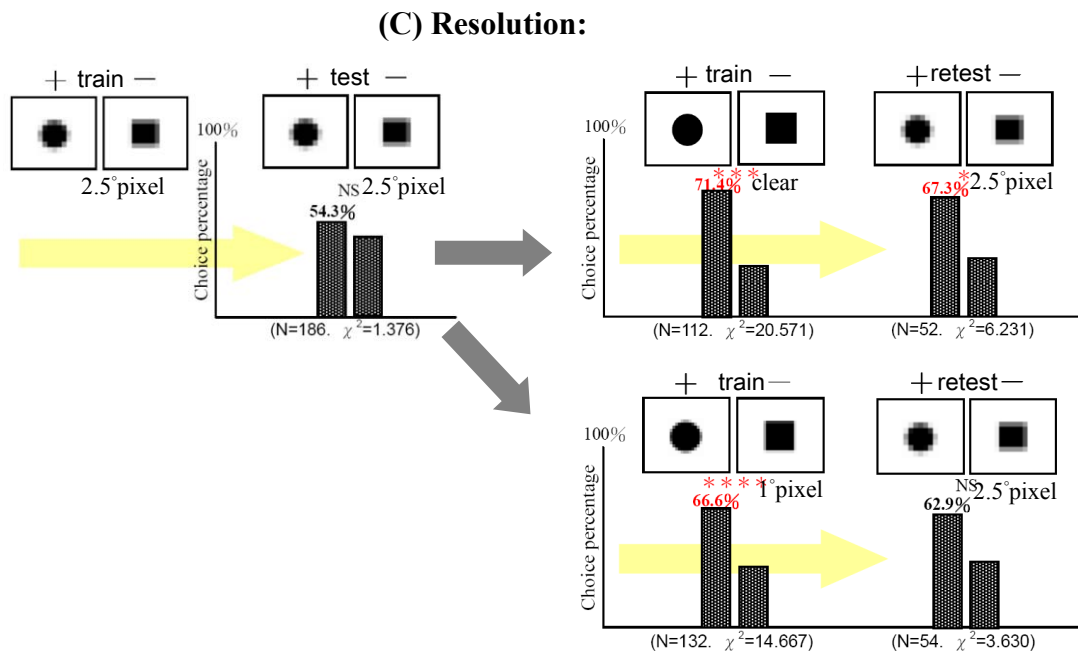


Fig. 10-C Effects of resolution in honeybees' top-down processing

(d) Memorized messages: Honeybees link the cues from complex patterns to their prior experiences. Here, we discover that the extracted cues are geometrical cues from

patterns (Fig. 10-D).

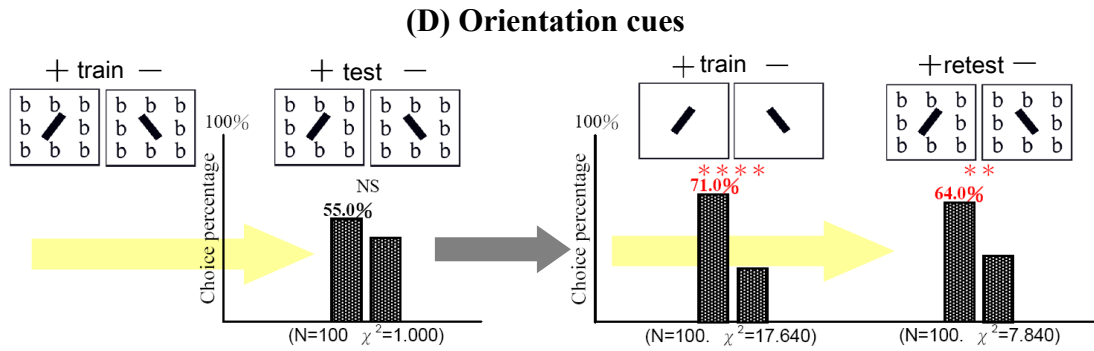


Fig. 10-D Effects of orientation cues in honeybees' top-down processing

Discussion

1. We find that honeybees only use specific extracted cues for top-down processing. They can find the shape they need, *what* is more important than *where*, meaning honeybees may have the “active vision” ability to find cues (Lehrer et al., 1985). This may be related with the evolution of honeybees’ pollination. Honeybees prefer to constantly visit the same species of flower during a period of time to decrease use of memory and also boost the co-evolution with flowers (Dyer and Chittka, 2001). Learning to recognize the flowers whenever encountering them may be time-consuming. So, top-down processing should be an important ability in performing flower constancy. It can help honeybees find what they “want” to see or “should” see to distinguish flowers efficiently.

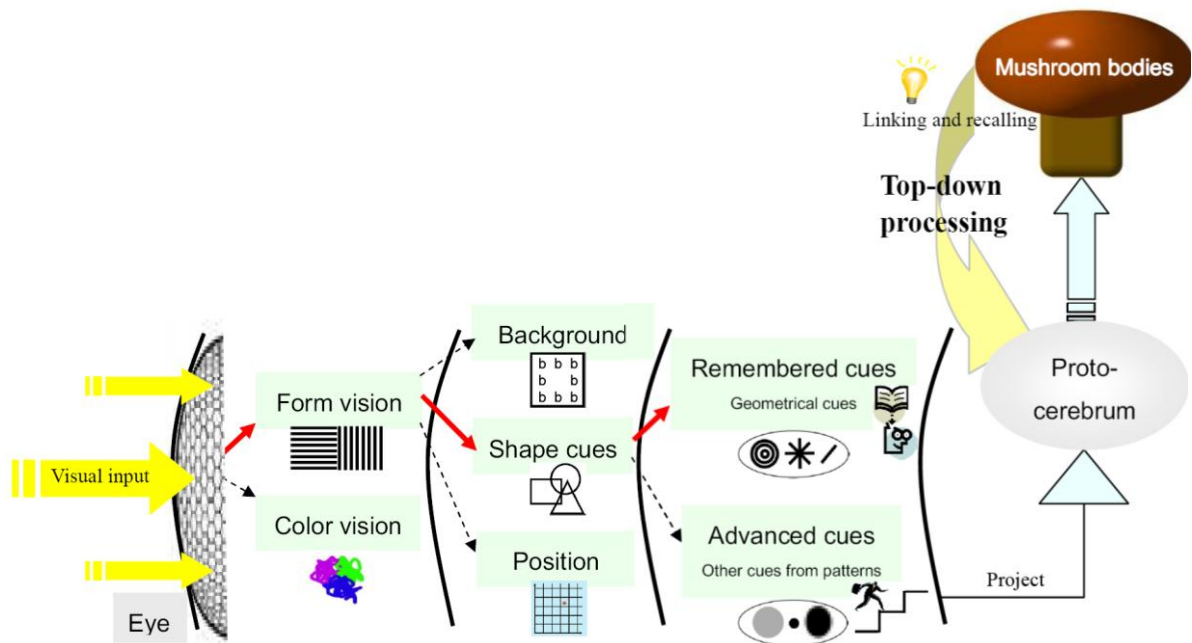
2. Interestingly, similar results are found in the experiments of brightness contrast, visual angle, and resolution cues. Honeybees may link important cues with the complex patterns and “fix” the advanced cues from patterns to discriminate them. However, we find that when the cues are weaker, they can still learn the hints with same cues, but these learnt experiences can not trigger top-down processing. This result may bring up another hypothesis. There should be an “intensity detection” mechanism during linking and recalling in honeybees’ brain. Although honeybees link the extracted cues to the correct group of visual memories, their top-down processing may still not be triggered if the intensity of the hint is not strong enough. This is a finding worthy for future work to discover the recalling mechanism and hinting threshold in honeybees top-down processing.

3. Honeybees' top-down process takes the color-blind "achromatic" path. Using the green channel may also increase efficiency for honeybees to pollinate. According to the results, we can compile a procedure for honeybees to perform top-down processing during pollinating. After navigating to the place with flowers, what honeybees see first should be the achromatic cues like brightness contrast or slight contour in low resolution. When they fly a bit closer, more subtle cues like modulation, size, and geometrical cues may appear. So this is when honeybees link the extracted "blurred" achromatic cues with their prior experiences and perform top-down processing, giving an initial guess quickly. Once they approach the object even closer, chromatic cues appear. Honeybees can then use motion detection in the green channel or color preferences in other channels to distinguish flowers (Zhang, Srinivasan, and Collet, 1994). Therefore, we surmise that honeybees use solely the green channel to perform top-down processing to have an early guess for the images.

4. Like human being, honeybees take advantage of informational "parallel processing" to separate different messages (Horridge, 2000). Beginning with the reception of green receptor in bees' retina, top-down processing goes through lamina and takes the color-blind "achromatic" path. It then enters medulla with various messages of shape, location, and movement. After that, the color-blind messages in lobula, including geometric information like angle and symmetry, are the important messages for top-down processing.

5. We can sum up with a pathway in the neural network of honeybees (Fig. 11). This pathway extracts the specific messages to proceed and recall the experiences to top-down process. According to the previous studies, we know that the mushroom body in honeybee's brain may be a place to form memories (Horridg, 2009). A hypothesis pathway is that the messages extracted may be proceeded to the mushroom body and

then honeybees recall the specific experiences. After the messages link together, the brain then feedbacks messages to the lobula again. So the top-down processing mechanism gives an initial guess to these advanced messages, and increases the discrimination ability in honeybees.



Conclusions

1. We can sum up with a pathway in the neural network of honeybees (Fig. 11), extracting specific messages to recall the experiences for top-down processing.
2. Top-down processing in honeybees is related to form information, while the location does not affect the process. This visual pathway which starts with the green photoreceptors has no relation with color vision.
3. Cues from images like contrast, size, and resolution, which are presented weakly, can be discriminated after hinted. What links the prior visual experience to perform top-down processing is geometrical cues.



Applications and future work

Honeybees provide readily accessible existence theorem showing that low-level natural vision can function in minimal circuits (Horridge, 1992). Their visual processes are obvious lessons for robot vision. Surprisingly, honeybees evolved an extraction ability to deal with top-down processing by a brain no bigger than 1mm^3 . It is important for us to further explore the mechanism of top-down processing in honeybees. This may advance the technique of artificial image detection.

In this research, we had already analyzed the procedure of visual messages in top-down processing before these messages entering the brain. However, the feedback mechanism and the linking or recalling details are still unknown.

An experiment is designed to investigate the neurophysiology in honeybees' brain

during top-down processing. We can conduct a classical olfactory conditioning experiment with honeybees' by using PER (proboscis extension response) methods (Hammer and Menzel, 1995). But the stimulus we use here is a visual one. Fixed honeybees, which can only move their antennas and mouth part, will be trained to associate a visual stimulus (CS+) with sucrose solution (US) as a reward. And another visual stimulus (CS-) would be associated with non-reward. The experimental procedure is just like what we did with freely flying honeybees in the Y-maze. By using PER conditioning, the difference is that we can record honeybees' brains simultaneously when they perform top-down processing. By this way we may discover more about honeybees' top-down processing mechanism.

Acknowledgments

I thank Prof. En-Cheng Yang and the members of his Joint group at the Entomology Dept. at NTU for discussing the experiments. I thank Mrs. Chen, for providing experimental honeybees in Tianliao District. I also thank my high school biology teacher, my family members and friends for supporting me.

References

- Chittka, L. 1992. The colour hexagon: A chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *Journal of Comparative Physiology*, A. 170:533-543.
- Chittka, L. and Niven, J. 2009. Are bigger brains better? *Current biology*, 19: 995-1008.
- Dyer, A. G. and Chittka, A. L. 2001. Biological significance of distinguishing between similar colours in spectrally variable illumination: Bumblebees (*Bombus terrestris*) as a case study. *Journal of Comparative Physiology*, A. 190:105-114.
- Engel, A. K., Fries, P. and Singer, W. 2001. Dynamic predictions: Oscillations and synchrony in top-down processing. *Neuroscience*, 2: 704-716
- Horridge, G. A. 1992. What can engineers learn from insect vision? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 337: 271–282.
- Horridge, G. A. 2000. Pattern vision of the honeybee (*Apis mellifera*). What is an oriented edge? *Journal of Comparative Physiology*, 186: 521–34.
- Horridge, G. A. 2009. What does the honeybee see and how do we know? : A critique of scientific reason. ANU E Press.
- Hammer, M. and Menzel, R. 1995. Learning and memory in the honeybee. *Journal of*

- Neuroscience*, 15: 1617–1630.
- Lehrer, M. 1998. Review looking all around: Honeybee use different cues in different eye regions. *The Journal of Experimental Biology*, 201: 3275–3292.
- Lindsay, P. H. and Norman, D. A. 1977. Human Information Processing: An Introduction To Psychology. Academic.
- Lehrer, M. and Campan, R. 2005. Generalization of convex shapes by bees: What are shapes made of? *The Journal of Experimental Biology*, 208: 3233-3247.
- Lehrer, M., Wehner, R. and Srinivasan, M. 1985. Visual scanning behaviour in honeybees. *Journal of Comparative Physiology*, A. 157: 405-415.
- Moshe, B. 2003. A Cortical Mechanism for Triggering Top-Down Facilitation in Visual Object Recognition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15: 600–609
- Van Hateren, J. H., Srinivasan, M. V. and Walt, P. B. 1990. Pattern recognition in bees: Orientation discrimination. *Journal of Comparative Physiology*, A. 167: 649–654.
- Zhang, S. W. and Srinivasan, M. V. 1994. Prior experience enhances pattern discrimination in insect vision. *Nature* (London), 368: 330-332.
- Zhang, S. W., Lehrer, M. and Srinivasan, M.V. 1999. Honeybee Memory: Navigation by Associative Grouping and Recall of Visual Stimuli. *Neurobiology of Learning and Memory*, 72: 180–201.
- Zhang, S. W., Srinivasan, M. V. and Collet, T. 1994. Convergent processing in honeybee vision: Multiple channels for the recognition of shape. *Proceeding of National Academy of Science*, 92: 3029-3031.