蜜蜂大脑的分区与功能^{*}

赵慧霞 郑火青 胡福良** (浙江大学动物科学学院 杭州 310058)

摘 要 蜜蜂 Apis mellifera L. 是神经生物学研究的重要模式生物。尽管工蜂脑的体积不足 1 mm³,包含的神经元数量不到百万,但却拥有丰富的个体和社会行为,甚至还有学习、记忆、认知等高级行为。如此微小的大脑也是通过不同结构分区来实现其丰富复杂的行为。本文对蜜蜂大脑的精细解剖结构以及脑区功能研究进行了综述,为昆虫科学和神经生物学研究提供参考。

关键词 蜜蜂,脑区,精细解剖结构,功能

The different functional compartments of the honeybee brain

ZHAO Hui-Xia ZHENG Huo-Qing HU Fu-Liang**

(College of Animal Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract The honeybee (*Apis mellifera* L.) is an important model organism for neurobiological research. Though the brain volume of worker honeybees is no more than one cubic millimeter and contains less than one million neurones, honeybees have rich behavioral repertoires including learning, memory and cognition. This mini-brain also uses different brain compartments to perform complex behaviors. Here we review progress in research on honeybee brain form and function to provide a reference for domestic entomological and neurobiological study.

Key words honeybee, brain compartments, fine anatomic structure, function

蜜蜂 Apis mellifera L.由于其简单的神经系统、 丰富的个体和社会行为、易于进行活体神经操作 等优点,近几十年来已经被众多神经科学研究者 作为重要的模式生物(郑火青和胡福良,2009; Srinivasan,2010)。

蜜蜂的大脑包裹在头壳内,左右连接复眼,背 部连接3颗单眼,腹部前侧的触角叶连出两根触 角,而后侧通过食管下神经节连接腹神经索。工 蜂脑的体积不足1 mm³,重约1 mg,仅仅包含 850 000~950 000 个神经元(Menzel and Giurfa, 2001; Ribi et al., 2008)。与其它昆虫一样,蜜蜂 的大脑也大致分成前、中、后脑3个部分,主要的 功能分区有蘑菇体、中心复合体、视叶和触角叶等 (李兆英等, 2009)。这些大脑分区的结构和功能 研究是目前神经科学的重要课题,也是众多人工 智能仿生工作者关注的焦点之一。通过精细解 剖、组织化学和行为电生理等实验技术,人们已经

**通讯作者, E-mail: flhu@ zju. edu. cn

部分揭示了蜜蜂各脑区的结构和功能,例如高级 中枢蘑菇体在学习记忆中的功能,初级嗅觉中枢 触角叶的嗅觉形成和记忆功能等等。

本文对蜜蜂大脑的精细解剖结构以及脑区功 能研究作一综述,以期为昆虫科学和神经生物学 研究提供参考。

1 前脑

前脑(protocerebrum)占据蜜蜂脑的绝大部分体积,包括蘑菇体(mushroom body)、中心复合体(central complex)、视叶(optic lobe)和侧前脑(lateral protocerebrum)几个主要脑区(图1:A,B)。

1.1 蘑菇体

蘑菇体又称蕈形体,是位于大脑背部单眼腹侧的一对沿脑中线两侧对称的蘑菇状结构,约占 工蜂大脑总体积的19% (Mares *et al.*, 2005)。每

^{*} 资助项目:国家蜂产业技术体系专项(CARS-45)。

收稿日期:2012-03-29,接受日期:2012-04-13



图1 显微镜下蜜蜂的大脑石蜡切片

Fig. 1 Micrographs of honeybee brain paraffin sections

A,B. 前后切片,放大100倍,比例尺50mm,十字箭头显示上背下腹。

A. 深170 mm 处,图中注明了可分辨的脑区; B. 深340 mm 处,注明了可分辨的脑区;

C. 图 B 的方框放大图,显示蘑菇体冠的3个亚结构:唇、领、基环;

D. 图 A 的方框放大图,显示触角叶的精细结构。

A, B. frontal brain sections, $\times 100$, scale bar = 50 mm, the cross-shaped arrow displays orientation:

dorsal-up and ventral-down. A. section at 170 mm deep; B. section at 340 mm deep;

C. enlarged view of box in B highlights the three substructure of mushroom body: lip, collar and basal ring;

D. enlarged view of box in A represents the fine structure of antennal lobe.

侧蘑菇体都由一对杯状冠 (lateral calyx 和 medial calyx)、连接两冠的柄 (peduncle) 和底端呈 y 型分 支的两小叶 (α -lobe 和 β -lobe) 组成 (Menzel *et al.*,

1994)。蘑菇体的中间冠和侧冠都沿前后长轴呈 背部凹陷的椭圆分布。柄通过背部2个短颈连接 中间冠和侧冠,然后斜向腹方脑中线延伸。β-lobe 又称 medial lobe,它紧接柄斜向脑中线延伸;而 α-lobe 又称 vertical lobe,垂直地向前伸出(Mobbs, 1982)。

每侧蘑菇体冠的凹槽内都密集地平行排列着 大约 170 000 个本体神经元胞体(Kenyon cells), 另外靠近冠的外壁还分布有约 14 000 个 Kenyon cells(Grünewald, 1999; Fahrbach, 2006)。Kenyon cells发出的树突形成杯状冠,而发出的单根轴突 形成柄并在底端分支形成α-Hobe 和β-Hobe (Kenyon, 1896; Rybak and Menzel, 1993)。许多 研究已经证明杯状冠是蘑菇体的信息传入部位, 而柄和小叶是信息输出的部位(Gronenberg, 2001)。

Mobbs (1982)的研究发现杯状冠可以分成同 心环状的 3 个亚结构:唇(lip)、领(collar)和基环 (basal ring)(图 1:C)。其中,唇接受触角传来的 嗅觉信息,而领接受视叶传来的视觉信息,基环则 接受嗅觉、视觉和触觉等多种信息的传入(Mobbs, 1984; Gronenberg, 1986; Schröter and Malun, 2000)。Strausfeld等(2000)用神经肽免疫染色方 法证明冠可以划分成更细的区域:唇分成 2 个,领 分成 5 个,基环分成 4 个。不仅冠具有功能分区, 柄和两小叶也具有相应的区域划分。柄由外向内 分成同心的 3 层分别输出唇、领和基环的信息 (Mobbs, 1982)。α-lobe 沿背腹方向具有平行的 分 层,分别处理基环、领和唇投射的信息 (Strausfeld *et al.*, 2000; Strausfeld, 2002)。

区域划分同样存在于形成蘑菇体的 Kenyon cells。Mobbs (1982) 根据其突触和胞体位置将 Kenvon cells 分成5类:KI 的胞体位于唇周,发出 树突进入唇; KII 的胞体位于内壁附近, 树突进入 领; KIII 的胞体位于凹槽中心, 树突进入基环; KIV 的胞体位于冠外,树突进入基环;KV 的胞体位于 凹槽中心或冠外,树突进入领和基环。但 Strausfeld (2002) 将 Kenyon cells 分成两大类: classI 和 classII。 classI 的核周体包含在冠内部以及唇 周,发出的树突穿过冠内壁形成多棘的瘤状网。 classI 细胞以明显的分群分别提供树突形成唇、领 和基环。每个分群的轴突通过柄又投射到 α-lobe 的不同分层上。classII 细胞的核周体位于冠外侧 靠近领和基环,发出树突穿过冠外壁形成不发达 的爪状网。并且, classII 细胞没有明显分群, 树突 分布在所有的冠分区,轴突则通过柄投射到 γ-lobe 上(α-lobe 的腹部 1/3) (Strausfeld, 2002)。

蘑菇体被认为是脑的高级感觉综合和行为决定中枢。不仅来自身体各种化学、光学和机械感觉器官的信息通过中间神经元传递最终汇集到蘑菇体进行综合,嗅觉或视觉关联性学习与记忆等高级行为的实现也与蘑菇体的功能密切相关,随着蜂龄和经历增加,蘑菇体的总体积和分区体积也相应增大(Durst *et al.*, 1994)。

1.2 视叶

视叶是蜜蜂传递和处理视觉信息的关键脑 区,也是蜜蜂大脑分区中体积最大的。它主要包 括由体轴远端向近端依次排列的3个神经纤维 网——神经节层(lamina)、视髓质层(medulla)和 视小叶(lobula)(图1:B),此外还有神经节层与视 髓质之间的外部视交叉(outer optic chiasma)和视 髓质与视小叶之间的内部视交叉(inner optic chiasma)(Horridge and Meinertzhagen, 1970; Mota *et al.*, 2011)。

神经节层通过基膜与复眼的视网膜分开。小 眼的视网膜细胞(第一级视神经元)轴突(Rfibers)穿过基膜进入神经节层与第二级视神经元 形成突触。神经节层由外向内分成网状层、胞体 层和外部丛状层(Ribi, 1974)。网状层主要由胶 质细胞组成,夹杂着大的气管。胞体层主要由胶 质细胞和单极神经元(第二级视神经元)的核周质 组成。相邻小眼的 R-fibers 垂直穿过网状层和胞 体层时,被平行的纤维网分隔行成规则六角形排 列的假视觉桶(pseudocartridge)(Ribi, 1976)。胞 体层的单极神经元发出轴突(L-fibers)随着假视觉 桶进入丛状层,从而形成了真正的视觉桶 (cartridge) —— 神经性小眼(neuro-ommatidium)。 丛状层是视觉通路中的第1个突触形成区,由于 各种短视纤维的不同末端结构、水平纤维层的存 在以及 L-fibers 的不同分支类型致使丛状层明显 地分成由外向内的 ABC 3 层(Ribi, 1976)。该分 层同时也为根据形态和功能分成4类的 L-fibers 提供了更简易实用的分类标准。L1 是 ABC 3 层 中都有分支的 L-fibers, L2 在 AB 2 层分支, L3 只 在 B 层分支, 而 L4 只在 C 层分支(Ribi, 1976, 1981) (图 2)。相邻视觉筒的 R-fibers 都没有直接 的突触联系,但是通过 L2 和 L4 发出长分支进入 邻近的视觉桶,可以与其它 L2 和 L1 形成突触,从

而间接地联系了 R-fibers (Ribi, 1981)。此外, Ribi (1984)还发现 4 种联系视髓质最外层和视觉筒的 辅助神经(accessory fibers)——花环状神经 (garland-cell)、Y型神经、刷状神经和三叉神经。 所有神经元的核周质都位于外部视交叉, 信息从 外层视髓质向单个或多个视觉筒传递, 可能是信 息反馈的一种调控机制。



图 2 4 类 L-fibers 在神经节各亚层内的分支 Fig. 2 Lateral processes of four types of L-fibers in different lamina strata

注:L一视神经节层;A、B、C一丛状层的三亚层; L1~L4-4 类 L-fibers。

L, lamina; ABC, three srata of the external plexiform layer of lamina; L1 - L4, four types of L-fibers.

视髓质是蜜蜂的视觉系统中包含神经元数量 最多的结构(Dyer et al., 2011)。视髓质呈耳状, 沿短轴从侧前向后内延伸的柱状纤维束被一系列 正切的神经突分隔,大致形成6层。第4层呈明 显的蛇纹结构,通常研究中以它做为标志将视髓 质分成外层(1~3层)和内层(4~6层)(Ribi and Scheel, 1981; Paulk et al., 2009a)。

视小叶呈豆状,它与视髓质的精细结构类似,沿短轴从侧后向前内延伸的柱状纤维被一系列正切的神经分隔成6层。根据层内神经纤维的排列特点,1~4层被归为外层,5~6层归为内层(Ribi and Scheel, 1981; Paulk *et al.*, 2008)。

1.3 中心复合体

中心复合体位于前脑中央、两侧蘑菇体之间, 是一块沿脑中轴两边对称的复合结构。它由紧密 联系的4部分组成——背部靠后的前脑桥、中间 靠前的扇形体和椭球体,以及腹部靠后的2个球 状结节(noduli)(Homberg, 2004)。也有人将扇形 体和椭球体分别称作中心体的上部和下部(Milde, 1988; Schürmann et al., 1989)。其中前脑桥是联 系中心复合体与视叶、触角叶等其它脑区的桥梁 (Ribi et al., 2008)。在果蝇 Drosophila melanogaster 与蝗虫 Schistocerca gregaria 上的研究 已经证实中心复合体的精细结构——前脑桥、扇 形体和椭球体内部都被纤维束纵分成 16 块,脑中 线左侧的 8 块分区联系右侧脑区,反之亦然 (Hanesch et al., 1989; Heinze and Homberg, 2008)。Schürmann 等(1989)对蜜蜂进行多巴胺兔 疫染色也发现中心复合体分成纵分的 8 层,但没 有对其具体描述。

对于中心复合体的功能目前尚无定论。蜜蜂上的研究证明中心复合体参与视觉通路 (Hormberg, 1985; Milde, 1988),对蝗虫的研究进 一步证实前脑桥和椭球体是偏振光识别的关键脑 区(Heinze and Homberg, 2009)。对果蝇、蟑螂 Blaberus discoidalis、蚱蜢 Chorthippus biguttulus 等 的研究表明中心复合体参与多种运动功能 (Strauss, 2002; Homberg, 2008)。Wang 等 (2008b)发现果蝇的中心复合体 for 基因与视觉图 形的记忆相关。

1.4 侧前脑

侧前脑包围着高级前脑中枢——蘑菇体,并 将其与视叶和触角叶分开。侧前脑内部由数十个 小球(protocerebral glomeruli)组成,根据位置不同 可分成5个主要部分:背侧前脑、腹侧前脑、侧角、 后前脑和前视结节(Paulk *et al.*, 2009b)。

前视结节位于大脑的前表面触角叶背侧,参与视觉通路。它包括一块前后稍扁的球状体(major unit, MU),中间被一道缢痕分成对称的背腹2个半球(MU-DL和 MU-VL)。MU的后侧方还有2个较小的结构一VLU(ventrolateral unit)和LU(lateral unit)。块状的VLU靠近MU-VL,而狭长的LU位于中间缢痕处(Mota et al., 2011)。背侧前脑、腹侧前脑和后前脑都由多个小球组成,背侧前脑仓于大脑的前方背部,向后方腹部是腹侧前脑,再向后方腹部是后前脑。背侧前脑和腹侧前脑是多种感觉通向高级中枢的"中转站";而后前脑中存在投射运动控制中枢的下行神经元树突,是感觉的运动输出"窗口"(Paulk et al., 2008)。侧角位于腹侧前脑的两侧,主要接受触角叶传来的化学信息(Menzel, 2001; Kirschner et al., 2006)。

2 中脑

中脑(deutocerebrum)是蜜蜂大脑连接触角的 区域,其解剖位置决定了它在触角的嗅觉、机械感 觉、温湿度感觉和味觉感器传入信息的通路中存 在一定作用(Homberg, 1984)。它包括前面一对 触角叶和背后方一对背部小叶(图1: A,B)。

触角叶是蜜蜂的初级嗅觉中枢,在结构和功 能上都类似于哺乳动物的嗅球(olfactory bulb) (Galizia et al., 2000; Kay and Stopfer, 2006)。触 角叶呈卵状,显微结构表明其外层为聚集的神经 元胞体,内层包裹着神经纤维网,神经纤维网在靠 近胞体层形成大约160个卵形、球形或锥形的小 球(glomeruli),而靠近核心则是不分区的(Arnold et al., 1985; Abel et al., 2001; Wang et al., 2008a) (图1:D)。两侧触角叶由一束称作食管上 连合(supraesophageal commissure)的神经组织穿 过中轴相互连系(Ribi et al., 2008)。每侧触角上 约有 60 000 个嗅感神经元的轴突通过触角神经进 入触角叶(Galizia and Menzel, 2000)。触角神经 进入触角叶后分成6条路径(T1~T6),T1~T4进 入触角叶内不同区域的小球,T5进入背部小叶, T6 在背部小叶处分成两支分别进入巨大眼斑束和 咽下神经节 (Mobbs, 1982; Flanagan and Mercer, 1989b; Gascuel and Masson, 1991)。触角叶内,小 球根据信息传入的路径不同被分成4个区域:T1 区位于触角叶的前部和背部,包括约70个小球; T2 区位于中间,包括固定的7个小球;T3 区位于 腹部,包括72~82个小球;T4区位于后部,包括固 定的 7 个小球 (Flanagan and Mercer, 1989a; Galizia et al., 1999)。小球结构是嗅觉形成的基 本功能单位,不同的嗅觉信息在触角叶内是以特 定小球的时空兴奋模式表达的 (Joerges et al., 1997)。

除了外来的触角感觉神经,每侧触角叶内还有 约4700个局部中间神经元(local interneurons, LNs)和800个投射神经元(projection neurones, PNs)共同形成复杂的神经纤维网(Hammer, 1997)。 LNs的分支只局限在触角叶内,并与触角感觉神经、 其它LNs和PNs的分支形成复杂突触联系;而PNs 则发出轴突离开触角叶进入前脑高级中枢(Hammer and Menzel, 1995; Brandt *et al.*, 2005)。

背部小叶是触角的机械感觉和运动中枢

(Homberg *et al.*, 1989; Kloppenburg, 1995)。 Maronde(1991)的研究发现背部小叶是触角神经、 视小叶投射神经和触角运动神经共同投射的区域 之一,于是认为它可能参与多种信息模态和运动 的整合。

3 后脑

后脑(tritocerebrum)位于大脑的腹部底端,背 侧紧邻背部小叶和侧前脑,腹侧后方与咽下神经 节(suboesophageal ganglion)紧密衔接(图1:B)。 后脑很不发达,仅由一对小叶组成,两小叶由绕过 食道的神经接索相连系,每个小叶发出上唇神经 和额神经(李兆英等,2009)。后脑通过围咽神经 连索(circumoesophageal connectives)与咽下神经 节(subesophageal ganglion)相连(Ribi *et al.*, 2008)。咽下神经节是腹神经索的第1个神经节, 也是大脑与腹神经索互通信息的"中继站" (Kreissl *et al.*, 1994; Bicker, 1993)。

后脑发出的神经到达上唇和咽,可能参与口器和消化道的感觉传入与运动输出(Scheiner et al.,2006)。此外,后前脑中存在投射运动控制 中枢的下行神经元树突,所以可能参与大脑的运 动输出(Paulk et al.,2008)。

参考文献(References)

- Abel R, Rybak J, Menzel R, 2001. Structure and response patterns of olfactory interneurons in the honeybee, Apis mellifera. J. Comp. Neurol., 437 (3):363-383.
- Arnold G, Masson C, Budharugsa S, 1985. Comparative study of the antennal lobes and their afferent pathway in the worker bee and the drone (*Apis mellifera*). Cell Tissue Res., 242 (3):593-605.
- Bicker G, 1993. Chemical architecture of antennal pathways mediating proboscis extension learning in the honeybee. *Apidologie*, 24 (3) :235-248.
- Brandt B, Rohlfing T, Rybak J, Krofczik S, Maye A, Westerhoff M, Herge HC, Menzel R, 2005. Threedimensional average-shape atlas of the honeybee brain and its applications. J. Comp. Neurol., 492 (1):1-19.
- Durst C, Eichmuller S, Menzel R, 1994. Development and experience lead to increased volume of subcompartments of the honeybee mushroom body. *Behav. Neur. Biol.*, 62(3): 259-263.
- Dyer AG, Paulk AC, Reser DH, 2011. Colour processing in

complex environments: insights from the visual system of bees. Proc. R. Soc. B, 278 (1707):952-959.

- Fahrbach SE, 2006. Structure of the mushroom bodies of the insect brain. Annu. Rev. Entomol., 51:209-232.
- Flanagan D, Mercer AR, 1989a. An atlas and 3-D reconstruction of the antennal lobes in the worker honeybee, *Apis mellifra* L. (Hymenoptera: Apidae). Int. J. Insect Morphol. Embryol., 18 (2/3):145-159.
- Flanagan D, Mercer AR, 1989b. Morphology and response characteristics of neurones in the deutocerebrum of the brain in the honeybee Apis mellifera. J. Comp. Physiol. A, 164 (4):483-494.
- Galizia CG, Kuttner A, Joerges J, Menzel R, 2000. Odour representation in honeybee olfactory glomeruli shows slow temporal dynamics: an optical recording study using a voltage-sensitive dye. J. Insect Physiol., 46 (6):877-886.
- Galizia CG, Mcllwrath SL, Menzel R, 1999. A digital threedimensional atlas of the honeybee antennal lobe based on optical sections acquired by confocal microscopy. *Cell Tissue Res.*, 295 (3):383—394.
- Galizia CG, Menzel R, 2000. Odour perception in honeybees:coding information in glomerular patterns. Curr. Opin. Neurobiol., 10 (4):504-510.
- Gascuel J, Masson C, 1991. A quantitative ultrastructural study of the honeybee antennal lobe. *Tissue Cell*, 23 (3): 341-355.
- Gronenberg W, 1986. Physiolodical and anatomical properties of optical input-fibers to the mushroom body in the bee brain. J. Insect Physiol., 32(8):695-704.
- Gronenberg W, 2001. Subdivisions of hymenopteran mushroom body calyces by their afferent supply. J. Comp. Neurol., 435 (4) :474-489.
- Grünewald B, 1999. Morphology of feedback neurons in the mushroom body of the honeybee, *Apis mellifera*. J. Comp. Neurol., 404(1):114-126.
- Hammer M, 1997. The neural basis of associative reward learning in honeybees. *Trends Neurosci.*, 20 (6):245-252.
- Hammer M, Menzel R, 1995. Learning and memory in the honeybee. J. Neurosci., 15(3):1617-1630.
- Hanesch U, Fischbach KF, Heisenberg M, 1989. Neuronal architecture of the central complex in Drosophila melanogaster. Cell Tissue Res., 257 (2):343-366.
- Heinze S, Homberg U, 2008. Neuroarchitecture of the central complex of the desert locust: intrinsic and columnar neurons. J. Comp. Neurol., 511 (4) :454-478.

- Heinze S, Homberg U, 2009. Linking the input to the output: new sets of neurons complement the polarization vision network in the locust central complex. J. Neurosci., 29 (15):4911-4921.
- Homberg U, 1984. Processing of antennal information in extrinsic mushroom body neurons of the bee brain. J. Comp. Physiol. A, 154(6):825-836.
- Homberg U, 1985. Interneurones of the central complex in the bee brain (Apis mellifera L.). J. Insect Physiol., 31(3): 251-264.
- Homberg U, 2004. In search of the sky compass in the insect brain. Naturwissenschaften, 91 (5) :199-208.
- Homberg U, 2008. Evolution of the central complex in the arthropod brain with respect to the visual system. *Arthropod Struct. Dev.*, 37(5):347-362.
- Homberg U, Christensen TA, Hildebrand JG, 1989. Structure and function of the deutocerebrum in insect. Annu. Rev. Entomol., 34:477-501.
- Horridge GA, Meinertzhagen IA, 1970. The exact neural projection of the visual fields upon the first and second ganglia of the insect eye. *Z. vergl. Physiologie*, 66 (4): 369–378.
- Joerges J, Kuttner A, Galizia CG, Menzel R, 1997. Representation of odours and odour mixtures visualized in the honeybee brain. *Nature*, 387 (6630) :285-288.
- Kay LM, Stopfer M, 2006. Information processing in the olfactory systems of insects and vertebrates. Semin. Cell Devl. Biol., 17 (4) :433-442.
- Kenyon FC, 1896. The brain of the bee. A preliminary contribution to the morphology of the nervous system of the arthropoda. J. Comp. Neurol., 6 (3) :133-210.
- Kirschner S, Kleineidam CJ, Zube C, Rybak J, Grunewald B, Rossler W, 2006. Dual olfactory pathway in the honeybee, Apis mellifera. J. Comp. Neurol., 499 (6): 933-952.
- Kloppenburg P, 1995. Anatomy of the antennal motoneurons in the brain of the honeybee (*Apis mellifera*). J. Comp. Neurol., 363 (2):333-343.
- Kreissl S, Eichmuller S, Bicker G, Rapus J, Eckert M, 1994. Octopamine-like immunoreactivity in the brain and subesophageal ganglion of the honeybee. J. Comp. Neurol., 348 (4):583-595.
- Mares S, Ash L, Gronenberg W, 2005. Brain allometry in bumblebee and honey bee workers. Brain Behav. Evolut., 66(1):50-61.
- Maronde U, 1991. Common projection areas of antennal and visual pathways in the honeybee brain, *Apis mellifera*. J.

Comp. Neurol., 309(3):328-340.

- Menzel R, 2001. Searching for the memory trace in a minibrain, the honeybee. Learn. Memory, 8(2):53-62.
- Menzel R, Durst C, Erber J, Eichmuller S, Hammer M, Hildebrandt H, Mauelshagen J, Muller U, Rosenboom H, Rybak J, Schafer S, Scheidler A, 1994. The mushroom bodies in the honeybee, from molecules to behaviour. *Fortschritte der Zoologie*, 39:81-102.
- Menzel R, Giurfa M, 2001. Cognitive architecture of aminibrain: the honeybee. Treds. Cogn. Sci., 5 (2):62-71.
- Milde JJ, 1988. Visual responses of interneurones in the posterior median protocerebrum and the central complex of the honeybee *Apis mellifera*. J. Insect Physiol., 34 (5): 427-436.
- Mobbs PG, 1982. The brain of the honeybee Apis mellifera. I. The connections and spatial organization of the mushroom bodies. Phi. Trans. R. Soc. Lond. B, 298 (1091):309— 354.
- Mobbs PG, 1984. Neural networks in the mushroom bodies of the honeybee. J. Insect Physiol., 30(1):43-58.
- Mota T, Yamagata N, Giurfa M, Gronenberg W, Sandoz JC, 2011. Neural organization and visual processing in the anterior optic tubercle of the honeybee brain. J. Neurosci., 31 (32) :11443—11456.
- Paulk AC, Dacks AM, Gronenberg W, 2009a. Color processing in the medulla of the bumblebee (Apidae: Bombus impatiens). J. Comp. Neurol., 513 (5):441-456.
- Paulk AC, Dacks AM, Phillips-Portillo J, Fellous JM, Gronenboerg W, 2009b. Visual processing in the central bee brain. J. Neurosci., 29 (32) :9987—9999.
- Paulk AC, Phillips-Portillo J, Dacks AM, Fellous JM, Gronenberg W, 2008. The processing of color, motion, and stimulus timing are anatomically segregated in the bumblebee brain. J. Neurosci., 28 (25):6319-6332.
- Ribi W, Senden TJ, Sakellariou A, Limaye A, Zhang SW, 2008. Imaging honey bee brain anatomy with micro-X-raycomputed tomography. J. Neurosci. Meth., 171 (1):93-97.
- Ribi WA, 1974. Neurons in the first synaptic region of the bee, Apis mellifera. Cell Tissue Res., 148 (2):277-286.
- Ribi WA, 1976. The first optic ganglion of the bee. II. Topographical relationships of the monopolar cells within and between cartridges. *Cell Tissue Res.*, 171 (3):359-373.
- Ribi WA, 1981. The first optic ganglion of the bee. IV. Synaptic fine structure and connectivity patterns of receptor

cell axons and first order interneurones. Cell Tissue Res., 215(3):443-464.

- Ribi WA, 1984. The first optic ganglion of the bee. V. Structural and functional characterization of centrifugally arranged interneurons. *Cell Tissue Res.*, 236 (3):577-584.
- Ribi WA, Scheel M, 1981. The second and third optic ganglia of the worker bee: Golgi studies of the neuronal elements in the medulla and lobula. *Cell Tissue Res.*, 221 (1):17-43.
- Rybak J, Menzel R, 1993. Anatomy of the mushroom bodies in the honey bee brain: the neuronal connections of thealpha-lobe. J. Comp. Neurol., 334(3):444-465.
- Scheiner R, Baumann A, Blenau W, 2006. Aminergic control and modulation of honeybee behaviour. Curr. Neuropharmacol., 4 (4):259-276.
- Schröter U, Malun D, 2000. Formation of antennal lobe and mushroom body neuropils during metamorphosis in the honeybee, Apis mellifera. J. Comp. Neurol., 422 (2): 229-245.
- Schürmann FW, Elekes K, Geffard M, 1989. Dopamine-like immunoreactivity in the bee brain. *Cell Tissue Res.*, 256 (2):399-410.
- Srinivasan MV, 2010. Honey bees as a model for vision, perception, and cognition. Annu. Rev. Entomol., 55: 267-284.
- Strausfeld NJ, Homberg U, Kloppenberg P, 2000. Parallel organization in honey bee mushroom bodies by peptidergic Kenyon cells. J. Comp. Neurol., 424 (1) :179-195.
- Strausfeld NJ, 2002. Organization of the honey bee mushroom body, representation of the calyx within the vertical and gamma lobes. J. Comp. Neurol., 450(1):4-33.
- Strauss R, 2002. The central complex and the genetic dissection of locomotor behaviour. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 12 (6) :633—638.
- Wang SP, Sato K, Giurfa M, Zhang SW, 2008a. Processing of sting pheromone and its components in the antennal lobe of the worker honeybee. J. Insect Physiol., 54(5):833-841.
- Wang ZP, Pan YF, Li WZ, Jiang HQ, Chatzimanolis L, Chang JH, Gong ZF, Liu L, 2008b. Visual pattern memory requires *foraging* function in the central complex of *Drosophila*. Learn. Memory, 15 (3) :133-142.
- 李兆英, 奚耕思, 严红蕾, 2009. 中华蜜蜂雄蜂脑部组织 结构观察. 昆虫知识, 46(1):121-124.
- 郑火青,胡福良,2009. 蜜蜂——新兴的模式生物. 昆虫 学报,52(2):210-215.