

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 mm^3 , 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 mm^3 , 重约 1 mg , 仅仅包含 $850\,000 \sim 950\,000$ 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

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)。

^{**} 通讯作者, E-mail: flhu@zju.edu.cn

收稿日期: 2012-03-29, 接受日期: 2012-04-13

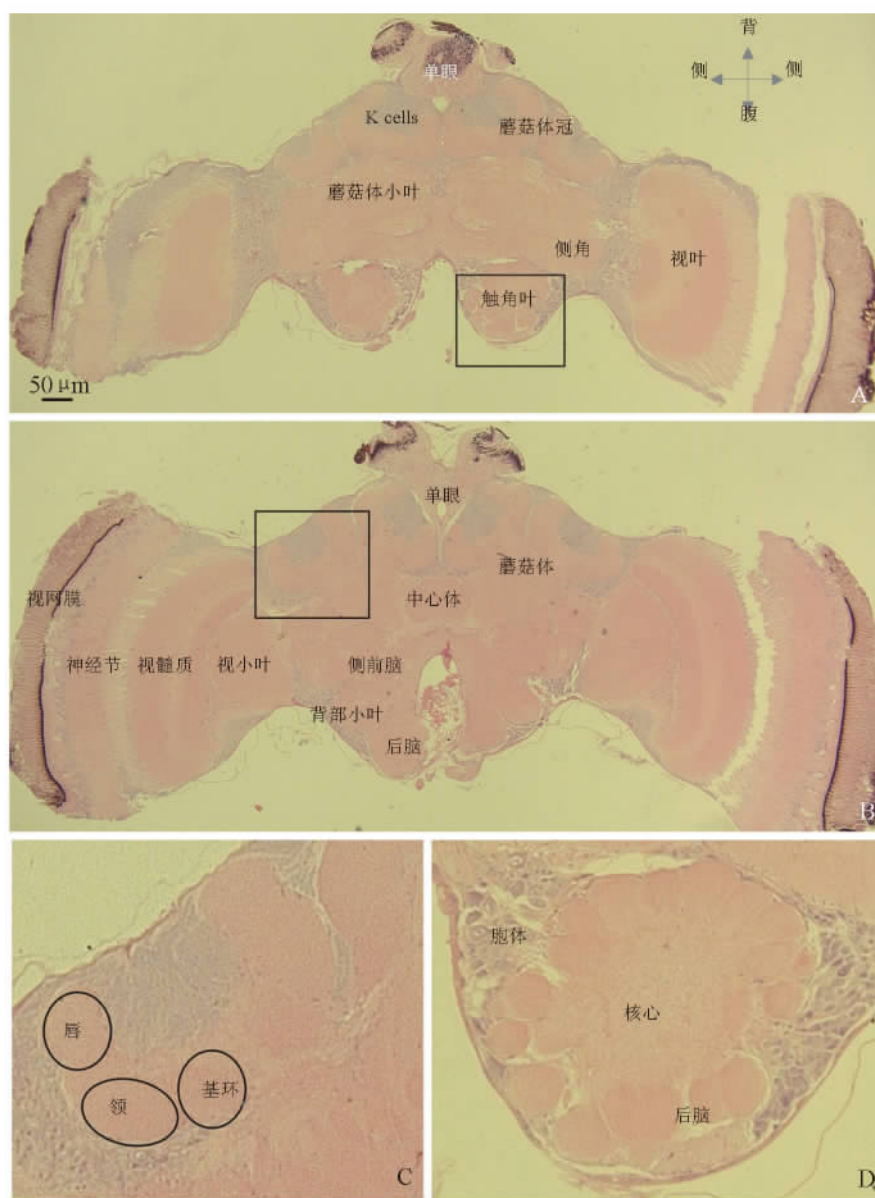


图 1 显微镜下蜜蜂的大脑石蜡切片

Fig. 1 Micrographs of honeybee brain paraffin sections

A, B. 前后切片, 放大 100 倍, 比例尺 50 mm, 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 (Grünwald, 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 -lobe 和 β -lobe (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 Kenyon 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: class I 和 class II。class I 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。class I 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。class II 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, class II 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 (R-fibers) 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。

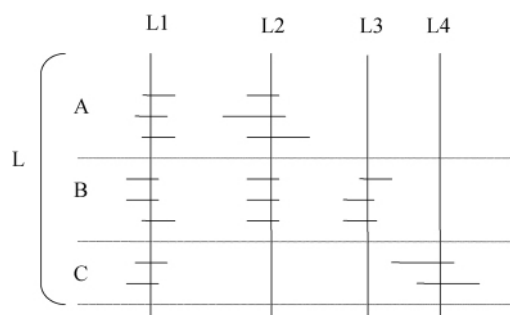


图 2 4 类 L-fibers 在神经节各亚层内的分支
Fig. 2 Lateral processes of four types of L-fibers in different lamina strata

注: L—视神经节层; A、B、C—丛状层的三亚层;

L1 ~ L4—4 类 L-fibers。

L, lamina; ABC, three strata 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) 对蜜蜂进行多巴胺免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 (Homberg, 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—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, 背侧前脑位于大脑的前方背部, 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、温湿度感觉和味觉传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 4 700 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. Three-dimensional 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 mellifera* 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, Mellwirth SL, Menzel R, 1999. A digital three-dimensional 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. Physiological 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.
- Grünwald 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. Interneurons 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, Kleindidam 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, Eichmüller 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. Evol.*, 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 mini-brain, the honeybee. *Learn. Memory*, 8 (2):53—62.
- Menzel R, Durst C, Erber J, Eichmüller S, Hammer M, Hildebrandt H, Mauehlshagen J, Müller 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 a mini-brain: the honeybee. *Trends Cogn. Sci.*, 5 (2):62—71.
- Milde JJ, 1988. Visual responses of interneurons 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. *Phil. 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, Gronenberg 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-ray-computed 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 interneurons. *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 the alpha-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, Kloppenborg 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.