

昆虫嗅觉系统结构与功能研究进展

万新龙, 杜永均*

(温州医科大学健康与环境生态研究所, 浙江温州 325035)

摘要: 昆虫的脑由前脑、中脑和后脑组成, 其中前脑含有高级感觉中枢, 如蘑菇体和中央复合体, 控制昆虫的学习、记忆和运动等高级神经活动; 中脑包含触角叶, 是嗅觉神经中心; 而后脑则通常不发达, 主要包括内分泌神经元和控制进食与消化的运动神经元。不同于其他物种, 昆虫由于其特殊的生活习性, 听觉和视觉系统相对退化, 主要依赖嗅觉来捕食、交流和求偶, 因此嗅觉系统尤其发达。本文综述了目前对昆虫的脑部主要神经结构和功能(中央复合体、蕈形体和触角叶结构)以及昆虫脑部结构遗传变异(性别异构, 不同发育时期、不同昆虫以及昆虫与其他动物的脑部结构差异)的研究进展, 并总结了目前昆虫脑对信号的加工处理和识别机制的研究结果。

关键词: 昆虫; 脑部结构; 触角叶; 中央复合体; 蕈形体; 信号处理; 嗅觉编码; 嗅觉变异

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2015)06-0688-11

Research progress in the structure and function of insect olfactory systems

WAN Xin-Long, DU Yong-Jun* (Institute of Health and Environmental Ecology, Wenzhou Medical University, Wenzhou, Zhejiang 325035, China)

Abstract: The insect brain is composed of protocerebrum, deutocerebrum and tritocerebrum. The protocerebrum contains advanced sensory centers, such as mushroom body and central complex, controlling the advanced neural activities of insects, such as learning, memory and mobility. The deutocerebrum includes antennal lobe, which is the center of olfactory systems, while the tritocerebrum, which usually is not developed well, includes endocrine and mobile neurons. Unlike other organisms, the auditory and visual systems of insects are relatively degenerated because of their special biological characteristics. They prey, communicate and call mainly depending on the olfactory system, and thus their olfactory systems have been delicately developed. We here reviewed the research progress in the neuronal structure and function of insect brain (central complex, mushroom body and antennal lobe) and the genetic variation of the brain structures (sex dimorphism, differences between developmental stages, insects, and insects and other animals), and summarized the revealed mechanisms that insect brains process and identify odor signals.

Key words: Insect; brain structure; antennal lobe; central complex; mushroom body; signal processing; olfactory coding; olfactory plasticity

与人类和其他动物一样, 昆虫也拥有一套完整的中枢神经系统, 传递、储存和加工信息, 支配与控制其全部行为。昆虫中枢神经系统包括一个位于头部的脑和一条位于消化道腹面的腹神经索。脑与腹神经索之间, 以环绕在咽喉两侧的围咽神经索相连。腹神经索则由咽喉下神经节以及体神经节和纵横相

连的神经组成。连接前后神经节的神经, 称为神经索; 横连的神经, 称神经连锁。中枢神经系统和周缘神经系统一起组成了机体内起主导作用的功能调节系统——神经系统。昆虫的脑是控制和协调的中心, 它联系着头部所有感觉器官的神经纤维, 以及口区、胸部和腹部的所有运动神经元。脑由前脑

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(“973”计划)项目(2012CB114105); 公益性行业(农业)科研专项(201203036)

作者简介: 万新龙, 男, 1979年生, 湖北监利人, 博士, 助理研究员, 研究方向为化学生态学, E-mail: wanxl_20@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: dyj@wzmc.edu.cn

收稿日期 Received: 2014-12-30; 接受日期 Accepted: 2015-04-26

(protocerebrum)、中脑 (deutocerebrum) 和后脑 (tritocerebrum) 组成 (图 1)。前脑的左右两侧有突出的视叶 (optical lobe), 直接与复眼相连接, 背面突出 3 根细长的单眼柄分别和背单眼和侧单眼相连。中脑包括两个膨大的中脑叶, 由此发出触角神经分

布到触角肌上, 主要包括触角叶 (antennal lobe, AL) 和触角神经 (antennal nerve)。后脑是由第 1 体节的一对神经节特化而成, 连接在中脑的下面, 左右各成一叶; 通常不发达, 主要包括内分泌神经元和控制进食与消化的运动神经元。

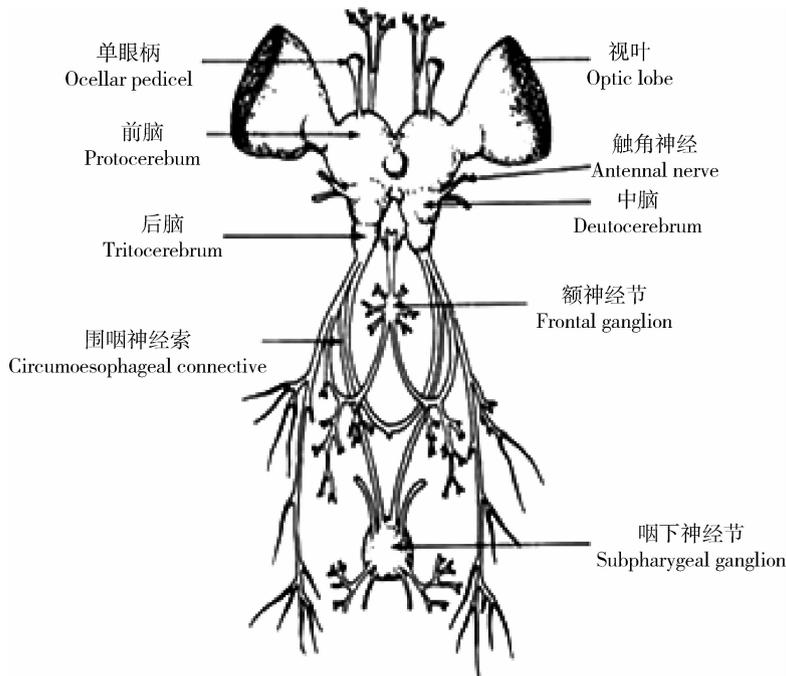


图 1 昆虫脑部神经结构示意图 (改编自百度昆虫吧, <http://tieba.baidu.com/p/1253683759>)

Fig. 1 Schematic diagram of neuronal structure of insect brain

(Adapted from Baidu Insect Bar, <http://tieba.baidu.com/p/1253683759>)

前脑在脑的最前端, 脑体由密集的神经纤维群和神经纤维球 (由神经末梢聚集而成的小团) 组成, 共有 4 种, 即脑桥体、中央复合体 (central complex)、蕈形体 (mushroom body) 和腹体, 其中以中央复合体和蕈形体的作用最为重要。

中央复合体是位于昆虫前脑中心的一个非常显著的重要神经结构, 由一组位于昆虫脑中心的内在神经纤维网组成, 主要包括 4 个亚结构: 原脑桥 (protocerebral bridge)、扇形体 (fan-shaped body)、椭圆体 (ellipsoid body) 和成对的小结 (paired noduli) (Popov *et al.*, 2004)。但在一些昆虫中也存在着一些差异, 例如蝗虫的中央复合体由称为上侧中心体、下侧中心体、原脑桥和小结的 4 部分组成。中央复合体参与了昆虫脑的一些高级功能如对某些视觉和嗅觉信息的处理。蝗虫脑部的一类中间神经元连接了前视束核与中央复合体, 并且表现出了对偏振光的敏感 (Pfeiffer *et al.*, 2005)。蟑螂中央复合体内的某些神经元对触角受到的直接刺激会产生反应, 同时这些神经元对视觉刺激也有类似的反应

(Ritzmann *et al.*, 2008)。另外, 中央复合体也可能通过腹侧体与胸节运动神经元相连, 参与昆虫运动的控制和调节。Strauss 等 (1992) 发现原脑桥断开的突变体黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的爬行能力要比正常的黑腹果蝇弱很多, 而且在转向运动时腿的协调运动大大降低。Ridgel 等 (2007) 直接破坏蟑螂中央复合体结构或者手术切断中央复合体与周围组织的输入、输出联系后发现蟑螂转弯行为异常。此外, 中央复合体还参与了昆虫的学习记忆、反趋地性、酒精容忍、定向追踪以及求偶等行为 (Baker *et al.*, 2007; Urizar *et al.*, 2007)。

蕈形体是一种与嗅觉有关位于前脑背侧的结构, 又称蘑菇体, 包含数量众多的密集排列的内源性凯尼恩细胞 (Kenyon cells, KCs)。它可以分为 3 大部分: 蕈体冠 (calyx)、蕈体梗 (pedunculus) 和蕈体球 (lobes) (雷宏等, 2005)。蕈形体对于嗅觉记忆的形成和再现是必需的, 它的缺失对昆虫求偶行为的特征和发声信号的特征都没有影响 (Popov *et al.*, 2004); 其 α 叶神经元的信号在嗅觉记忆的提取阶

段有作用,而在记忆的获得或储存中没有作用 (McGuire *et al.*, 2001)。蕈形体与学习有关,还具有视觉学习的前后概括能力和抑制行为功能,这已经在蜜蜂、果蝇以及蝗虫中被证实。Strausfeld 等 (2009) 认为蕈形体在所有次级嗅觉系统缺失的昆虫中都存在,说明蕈形体在昆虫脑中具有比嗅觉系统更重要的作用,同时指出蕈形体结构并不是存在于所有昆虫的脑中,如昆虫中最古老的石蛎目昆虫脑中缺乏蕈形体却拥有触角叶结构,说明昆虫在进化史上拥有处理气味的能力应该先于蕈形体的形成。干扰蕈形体神经元改造会损坏果蝇求爱条件的短期记忆而不影响长期记忆,表明幼虫期的蕈形体神经元改造对成虫的记忆是必需的,而短期和长期的求爱记忆表达应该是平行和相互独立的 (Redt-Clouet *et al.*, 2012)。

昆虫 AL 是位于中脑的球形结构,是昆虫嗅觉系统的第一级神经中枢。在大多数完全变态的昆虫物种中,AL 的外围由 40 ~ 450 个个体可辨的形如球体的神经纤维球 (glomerulus) 组成。例如,鳞翅目昆虫梨小食心虫 *Cydia molesta* (Varela *et al.*, 2009), 斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (李江辉等, 2012), 葡萄花翅小卷蛾 *Lobesia botrana* (Masante-Roca *et al.*, 2005), 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Skiri *et al.*, 2005) 和烟青虫 *Helicoverpa assulta* (Berg *et al.*, 2002) 每个触角叶中分别大约有 48 ~ 52, 67, 60 ~ 67, 65 和 66 个神经纤维球; 双翅目昆虫果蝇 *D. melanogaster* (Laissue *et al.*, 1999) 中大约有 50 个; 膜翅目昆虫蜜蜂 *Apis mellifera* (Flanagan and Mercer, 1989) 及切叶蚁 *Atta vollenweideri* 和 *A. sexdens* (Kleineidam *et al.*, 2005) 中分别大约有 160 和 189 ~ 243 个。迄今为止,报道的神经纤维球数量最多的是在蝗虫的触角叶中,它有高达 1 000 ~ 3 000 个同形的微型神经纤维球 (mini glomerulus) (Schachtner *et al.*, 2005), 而一些双翅目昆虫幼虫却仅有不到 25 个神经纤维球 (Ramaekers *et al.*, 2005)。不完全变态昆虫中,同翅目葡萄带叶蝉 *Scaphoideus titanus* 和麦蜡蝉 *Hyalesthes obsoletus* 的触角叶中分别发现不到 15 个和 130 个类似神经纤维球的结构 (Stacconi *et al.*, 2014); 而在蜉蝣目、蜻蜓目和襁翅目昆虫中,触角叶内则仅充满着大量的神经元末端分枝,没有清晰的神经纤维球结构 (Strausfeld *et al.*, 1998; Reborra *et al.*, 2013)。神经纤维球是早期嗅觉信息处理的基本功能单位。在鳞翅目昆虫中,烟草天蛾所有神经纤维球根据形状、大小和相对位置都得以

区别,其中一些的生理功能也已明确 (图 2)。如烟草天蛾的嗅觉系统分 2 个亚嗅觉系统,一个由约 60 个雌雄同形的神经纤维球组成,称为普通纤维球 (ordinary glomeruli, OG), 用于加工植物气味或其他气味的信息 (Skiri *et al.*, 2004; Namiki *et al.*, 2008), 其中一些 OG 还选择性地处理特异性的植物气味 (Reisenman *et al.*, 2005)。另一个亚嗅觉系统由不同的神经纤维球组成,位于触角神经进入触角叶的入口处。

触角叶内含有 3 类神经元: 投射神经元 (projection neuron, PN)、局部神经元 (local neuron, LN) 和离心神经元 (centrifugal neuron, CN) (Christensen *et al.*, 1995; Berg *et al.*, 1998; Vickers *et al.*, 1998)。PN 的树突可以收集信息并传到下一级中枢,它的轴突从触角叶投射到特定的高级脑中。LN 的显著特征是没有轴突,广泛分布于触角叶中,调节嗅觉受体神经元输入的嗅觉信号。多数 LN 释放 γ -氨基丁酸 (GABA) 作为神经递质,参与抑制性的神经调节,因此被称为抑制性局部神经元 (inhibitory local neuron, iLN)。局部神经元的抑制效应首次在烟草天蛾中得到证实,并观察到嗅觉受体神经元直接向局部神经元输入信号 (Christensen *et al.*, 1995)。最近 Olsen 等 (2007) 和 Shang 等 (2007) 发现触角叶中也存在兴奋性局部神经元 (excitatory local neuron, eLN)。在不同的昆虫种类中 LN 也可以分为 3 种: 同源树突分布于整个神经纤维球的多球局部神经元,异源树突在神经纤维球内呈不对称分布的多球局部神经元及分支只在少数神经纤维球的单球局部神经元 (Laurent *et al.*, 1999)。CN 的胞体及树突通常在触角叶以外,如分布在前脑、咽下神经节或腹神经索中,树突分枝接受脑或腹神经索内不同部位的输入神经元,它很有可能提供脑部其它区域到触角叶的反馈调节。

1 昆虫嗅觉系统结构的差异

1.1 不同性别昆虫成虫嗅觉系统结构的差异

昆虫脑部结构存在一定的性别差异,鳞翅目、蜚蠊目、鞘翅目和膜翅目等昆虫都存在雌雄特异的触角叶结构。如在雄性斜纹夜蛾触角叶内触角神经入口处可见到扩大型神经纤维球复合体 (macroglomerular complex, MGC), 它由 3 个亚结构组成,分别是云状体 (cumulus)、圈形体 1 (toroid 1) 和圈形体 2 (toroid 2), 负责对性信息素的加工处理。

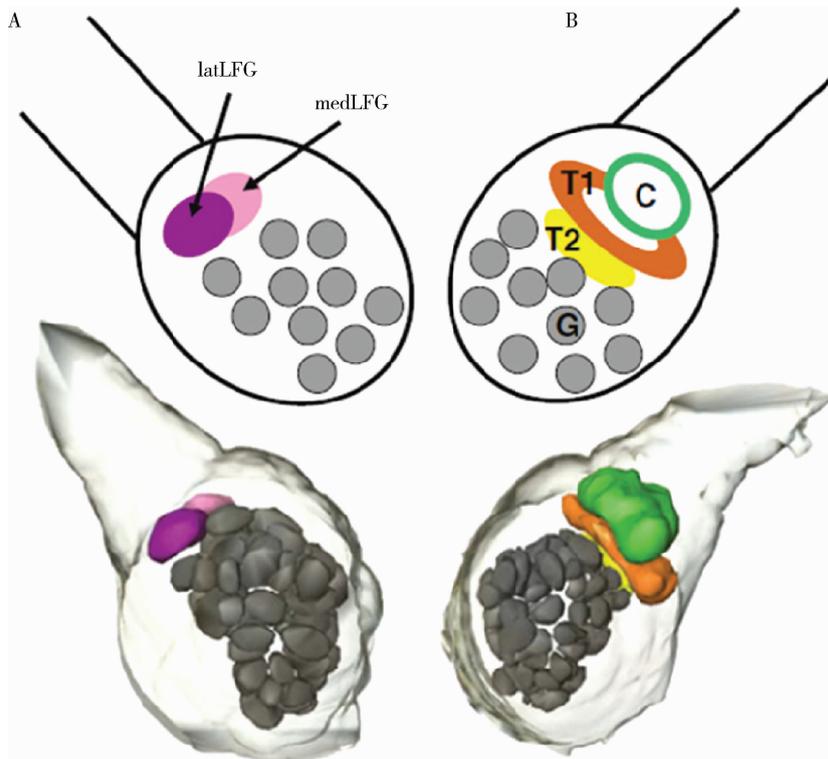


图2 烟草天蛾触角叶三维结构示意图(Heinbockel *et al.*, 2013)

Fig. 2 Three-dimensional structure of the antennal lobe of *Manduca sexta* (Heinbockel *et al.*, 2013)

A: 雌 Female; B: 雄虫 Male. latLFG: 侧雌性大纤维球 Lateral large female glomerulus; medLFG: 中间雌性大纤维球 Medial large female glomerulus; C: 云状体 Cumulus; T1: 圈形体 1 Toroid-1; T2: 圈形体 2 Toroid-2; G: 神经纤维球 Glomerulus.

而雌性斜纹夜蛾触角叶内不存在 MGC 结构,由一对雌性大纤维球(large female glomerulus, LFG)组成, LFG 比其他性别同构的神经纤维球要大,根据位置分为侧雌性大纤维球(lateral large female glomerulus, LatLFG)和中间雌性大纤维球(medial large female glomerulus, MedLFG)。在烟草天蛾中, LatLFG 对一种光学异构化合物(+ linalool)的敏感性很高(Reisenman *et al.*, 2004),这可能与雌性成虫选择寄主植物有关(Kessler and Baldwin, 2001)。同样差异的性别异构性也在其他鳞翅目昆虫如烟草天蛾、梨小食心虫和葡萄花翅小卷蛾等害虫触角叶中被发现(雷宏等, 2005; Masante-Roca *et al.*, 2005; Varela *et al.*, 2009)。在蜚蠊目如美洲大蠊 *Periplaneta americana* 中,雄性美洲大蠊触角叶内触角神经入口处可见到一个比其余神经纤维球明显增大的 MGC,与雄性斜纹夜蛾不同的是,雄性美洲大蠊触角叶内 MGC 无明显其他亚结构组分构成。雌性美洲大蠊触角叶内不存在 MGC 结构,同时也没有发现 LatLFG 和 MedLFG 结构,与此类似的还有松墨天牛 *Monochamus alternatus* 和东北大黑金龟子 *Holotrichia diomphalia* (李江辉等, 2010; Hu *et al.*,

2011)。在膜翅目昆虫长须蜂 *Eucera berlandi* 中,雄性触角叶中含有大约 100 个神经纤维球,其中 4 个是雄性特异性的 MGC, MGC1 和 MGC2 位于触角叶的前面, MGC3 和 MGC4 则位于触角叶的后面;而雌性长须蜂触角叶中有大约 130 个神经纤维球,其中既没有 MGC 结构,也没有发现 LatLFG 和 MedLFG 结构(Streinzer *et al.*, 2013)。总而言之,昆虫嗅觉系统的性别异构是一种非常常见的现象,这可能是由性特异性的自然选择压力所导致的。

1.2 不同发育时期昆虫嗅觉系统结构的变化

不完全变态昆虫的成虫和幼虫的形态和生活习性相似,形态无太大差别,只是幼虫身体较小,生殖器官未发育成熟,翅未发育完全(翅芽),因此其嗅觉系统结构的变化不是很大;完全变态的昆虫的成虫和幼虫则显示出完全不同的生活方式。相应地也伴随着化学感受方式和复杂神经系统的改变,其幼虫的嗅觉系统比成虫的简单,尤其表现在感觉水平和解剖结构上(Fishilevich *et al.*, 2005; Masuda-Nakagawa *et al.*, 2005; Ramaekers *et al.*, 2005)。然而,两者的中枢嗅觉回路却比较相似,味觉系统的差别则不明显。在外周化学感受器上,幼虫和成虫最

大的区别在于嗅觉受体神经元 (olfactory receptor neuron, ORN) 的急剧增多。而味觉受体神经元 (gustatory receptor neuron, GRN) 的差别则相对小些。另一个幼虫特有的特征是感觉水平上气味和味道功能的混合, 即使它们位于两个不同的感受器, 这可能由于是气味和味道的区别对幼体取食不是特别重要。除此之外, 相对于成虫蕈体冠含有数百个神经纤维球 (Yasuyama *et al.*, 2002), 幼虫的蕈体冠仅含有少数几个 (Marin *et al.*, 2005)。由于幼虫 ORN 和 PN 的单神经纤维球形式类似, 以及 ORN、AL 神经纤维球、PN、蕈体冠神经纤维球数量相似, 因此幼虫嗅觉回路没有会聚和分散, 以 1:1:1:1:1 的形式组织 (Ramaekers *et al.*, 2005), 而成虫的嗅觉回路则有会聚和分散。如果蝇的 1 300 个 ORN 聚集到 43 个神经纤维球, 再分散至 150 个 PN 和成百个蕈体冠神经纤维球 (Vosshall *et al.*, 2000; Couto *et al.*, 2005)。

在变态发育过程中, 昆虫的神经系统被广泛地重构, 存在着一种轴突修剪的现象。这种现象在脊椎和无脊椎动物中都存在。如果蝇蕈形体的 γ 神经元产生于幼虫早期, 最早建立的神经元投射由一个树突状分枝和一个轴突柄组成, 轴突柄再分出两个分支, 背侧和中部分支。在前蛹期, MB 的神经元修剪它们的树突和背中侧轴突分支, 只留下完整的轴突柄。在蛹期, 中部分支重新延伸, 建立一个成体特异的轴突投射 (Lee and Luo, 2001; Watts *et al.*, 2003)。不同类型的神经元又以不同的方式进行重构, 几乎所有的成体运动神经元都来自幼体, 但功能上会有改变。另外, 幼虫和成虫感觉神经元的来源也不同, 一般幼虫的感觉神经元形成于胚胎外皮, 在变态发育时死亡。而成虫的感觉神经元, 却来自成体的圆板 (discs) (Tissot and Stocker, 2000)。但这也不是绝对的, 对昆虫记忆能力的研究发现, 在变态发育过程中也存在着一部分残存的完整感觉神经元细胞。在变态发育过程中, 触角叶神经元的离子流密度也会发生变化。如蛾类昆虫在变态发育早期, 触角叶神经元引发的动作电位振幅小, 持续时间长, 有钙依赖性, 随着发育的进行, 其动作电位的波型发生了明显变化, 振幅变大, 持续时间变短, 而且增强了钠依赖性, 即离子流密度变大 (Mercer and Hildebrand, 2002)。

1.3 不同类群昆虫触角叶结构的差异

分布在昆虫触角鞭节上的 ORN 轴突汇集在一起沿着触角神经节进入触角叶时分为两股: 一股是

载有机械神经元的轴突, 它绕开触角叶进入中脑的机械感受中心; 另一股则是载有嗅觉神经元的轴突, 大多数昆虫中它直接进入触角叶同侧呈树枝状分枝进入并终止于每个神经纤维球 (Masson and Mustaparta, 1990)。蜜蜂、蜚蠊、蛾类以及金龟子等昆虫中, ORN 在触角叶内同侧分枝, 并有多数 ORN 输入终端渗入单个神经纤维球中 (Hu *et al.*, 2011); 但蝇类 ORN 则呈树枝状在触角叶内双侧分枝, 每个 ORN 神经输入终端终止于每个 ORN 相应的单个神经纤维球中 (Stocker *et al.*, 1990); 一些直翅目昆虫单一的 ORN 在几个小神经纤维球中有分枝, 即呈多神经纤维球投射 (Ernst *et al.*, 1977; Hansson *et al.*, 1996)。一些水生的鞘翅目昆虫如鼓虫 *Dineutus sublineatus* 和古老的昆虫如蜻蜓目、蜉蝣目以及石蝇目等, 嗅觉系统几乎退化或者完全退化了, 因此这些昆虫的触角叶或者缺失了, 或者没有神经纤维球 (Strausfeld *et al.*, 1998; Lin and Strausfeld, 2012; Rebola *et al.*, 2013)。

不同昆虫神经纤维球的排列和数量也存在差异, 此种差异可能与动物嗅觉环境的复杂程度及其嗅觉行为有关 (赵新成等, 2015)。有些昆虫的触角叶内的神经纤维球的数量比较少, 例如埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 中 32 个, 而东亚飞蝗 *Locusta migratoria* 和群居黄蜂 (social wasps) 的 AL 内则有不少于 1 000 个微型神经纤维球 (Leitch and Laurent, 1996)。这些微型神经纤维球围绕着中央的神经纤维网排列成多神经纤维球层, 但个体之间的界限不明显 (Ernst *et al.*, 1977)。此外, 在不同种类的昆虫中, Kenyon 细胞的数量差别极大, 如果蝇有 5 000 个, 而蜜蜂有 340 000 个。由于 Kenyon 细胞的多少与蕈形体的大小有关, 所以这也导致了种间蕈形体的大小不一。

不同昆虫的生活习性和生物学特性都存在一定差异, 因此对脑结构的要求就会不一样, 这就注定其脑部结构都或多或少存在一些差异。这些脑部结构的差异都是物种在自然界为了生存而适应各自的生活环境过程中长期进化演变的结果。

1.4 昆虫与其他动物嗅觉系统结构的差异

在大多数动物中, 嗅觉信息的初级处理中枢是一种球状结构。在昆虫和甲壳纲动物中通常称触角叶, 而在哺乳动物则称为嗅球。无论是无脊椎动物还是脊椎动物, 其嗅初级处理中枢都由大量的近似球形的致密神经网络组成, 每个致密神经网络称嗅小球, 在昆虫中叫神经纤维球。嗅小球数量因动物种类而异, 各种神经元之间在嗅小球中相互形成突触。

同属于无脊椎动物的虾类,触角也是其主要的嗅觉附器。它的嗅觉机制和昆虫类似,但也存在一些差异。以龙虾为例,嗅觉初级处理中枢也是 AL。AL 的小球较小,呈球状,约有 40 000 个,组成 AL 的 3 层,围绕在锥形纤维束的周围 (Schmidt *et al.*, 1997; Langworthy *et al.*, 1997)。在 AL 中,嗅小球是一种嗅觉功能单位,不同的小球可能由不同的气味激活。龙虾的 PN 的树突伸入到很多嗅小球中,其轴突投射到脑的两侧。而昆虫中脑的 PN 总是同侧投射,并仅在单个或少数嗅小球中有树突分支 (Mustaparta, 1996)。总的来说,无脊椎动物中,甲壳纲的触角叶结构式与昆虫最为接近 (Friedrich and Tautz, 1995)。

大多数哺乳动物具有两个发达的嗅觉系统,即主嗅球系统和犁鼻器系统。主嗅球系统由嗅上皮、主嗅球 (main olfactory bulb, MOB) 及其中枢投射组成,犁鼻器系统由犁鼻器、副嗅球 (accessory olfactory bulb, AOB) 及其中枢投射组成,嗅上皮主要感受气味物质,犁鼻器主要感受信息素。哺乳动物的嗅球有数千个神经纤维球,如小白鼠的嗅球大约有 1 800 个神经纤维球 (雷宏等, 2005)。大鼠的嗅球呈圆葱样板状分层,由 4 种神经元,即帽状细胞、刷状细胞、颗粒细胞和小球周细胞构成。人的嗅球具有同心圆型板状分层,由外向内依次为嗅神经层 (olfactory nerve layer)、神经纤维球层 (glomerular layer)、外丛状层 (external plexiform layer)、僧帽细胞层 (mitral cell layer)、颗粒细胞层 (granule cell layer) 和前嗅核层 (anterior olfactory nucleus layer)。

2 昆虫嗅觉系统对气味信息的处理加工和整合

2.1 昆虫嗅觉系统对气味信息的编码机制

在昆虫体内,刺激嗅觉器官产生嗅觉的化学分子转变成嗅觉受体神经电信号是一个复杂的生理过程。气味分子经过嗅觉感受器上的小孔进入感受器内的淋巴液内环境,与淋巴液中的气味结合蛋白结合在一起。气味结合蛋白最早被发现存在于蛾类昆虫的感觉器淋巴液中。昆虫体内主要存在两种气味结合蛋白 (odour binding protein, OBP), 一种只与普通气味结合被称为普通气味结合蛋白 (general odour binding protein, GOBP), 这种蛋白在雌雄个体中均存在。另一种则特异性结合雌性信息素, 被称为性信息素结合蛋白 (pheromone binding protein, PBP)。

这类蛋白一般存在于雄性个体中,但在某些少数的鳞翅目和双翅目昆虫两性中都有存在。GOBP 多数分布腔锥状感器中,而 PBP 则分布于感应信息素的毛形感器中。OBPs 将气味分子携带到嗅觉受体神经末梢与气味受体结合后,气味分子从 OBPs 上解离下来并结合到气味受体上,气味分子和它的受体之间的相互作用会导致神经细胞膜上的去极化,这个极性的变化刺激昆虫的 ORN, ORN 随即将化学刺激转变为电信号,电信号则以动作电位的形式沿轴突传播到更高级的感觉中心,并在这里对各种电信号进行整合,释放神经脉冲,指导昆虫产生特定的生理和行为反应 (Clifford and Riffell, 2013; Wilson, 2013)。在此期间,气味分子必须在很短的时间内失活,以保障受体神经对随后气味刺激的反应,以便能够对周围环境中气味质与量的变化做出即时和准确的分辨。其中相关 ORN 的动作电位并不是由信息素直接作用于嗅觉受体而引起的。如果蝇的信息素 cVA 与信息素结合蛋白 LUSH 结合,改变 LUSH 的结构 (Laughlin *et al.*, 2008), 变构的 LUSH 与另一个跨膜蛋白 SNMP 共同作用于嗅觉受体激活胞内信号通路从而产生动作电位 (Jin *et al.*, 2008)。将化学信号转变为电信号的关键在于气味受体。哺乳动物的嗅觉受体属于 G 蛋白偶联受体 (G-protein-coupled receptor), 其具有 7 个跨膜 α -螺旋结构, 分别由 3 个胞外和 3 个胞内的环状结构相连,受体整段肽链的氨基端在胞外,羧基端在胞内。而昆虫的嗅觉受体与哺乳动物的嗅觉受体的同源性很低,只有 30%。昆虫嗅觉受体肽链的方向和哺乳动物的相反,氨基端在胞内,而羧基端在胞外。另外与哺乳动物嗅觉受体不同的是昆虫嗅觉受体需要另一个辅助受体 Or83b 才能发挥出完整的化学感受能力 (Benton *et al.*, 2006)。

自然界的气味分子有成千上万种,而昆虫触角上的 ORN 数目相对要少很多 (Shields and Heinbockel, 2012), 昆虫触角叶内的神经纤维球数量又相对比 ORN 少了许多。那么,昆虫是如何利用这些数量有限的神经纤维球来编码这些成千上万的气味分子的呢? 目前,公认的能解释这个问题的理论主要有两种:“标记线条编码” (labeled-line code) 和“交叉纤维编码” (across-fiber code) 理论 (雷宏等, 2005)。简单地来讲,“标记线条编码”认为触角叶对气味分子的编码很直接:一种气味分子激活相对应的神经纤维球 (Dewan *et al.*, 2013), 这些神经纤维球的输出神经元则把信息传到位于前脑相对

应的高级中枢,这种编码方式不仅专一强而且速度很快(Reisenman *et al.*, 2011; Chaffiol *et al.*, 2012)。而“交叉纤维编码”则认为一种气味分子同时与多种嗅觉受体结合,因此激活不同类型的嗅神经元,进而激活多个神经纤维球。不同气味分子激活的神经纤维球有重复,但又不完全一样。这种编码方式的优越性在于它成指数增长地扩大了编码空间,几十个神经纤维球的排列组合远远超过几十种。虽然“标记线条编码”和“交叉纤维编码”两种编码理论不一样,但昆虫的触角叶系统是同时具备这两种编码方式。如烟草天蛾嗅觉系统中,雄虫触角叶 MGC 中的云形体和圈形体专一性地分别负责编码和识别性信息素中两种主要成分,分枝同时进入 MGC 这两个亚结构中的 MGC-PN 则可以同时识别和编码这两种主要性信息素成分(Heinbockel *et al.*, 2004)。无论是哪种编码方式,在触角叶或嗅球这个水平上的编码总是以神经纤维球为基本单位。嗅觉系统的高级中枢只要“读”出哪个或是哪些神经纤维球被激活了就可以识别出不同的气味分子。值得注意的是,ORN 对气味分子通常起兴奋反应,而神经纤维球的输出神经元既能产生兴奋反应,也能产生抑制反应,而且在兴奋反应里包含着抑制成分(Heinbockel *et al.*, 2013)。抑制反应是触角叶或嗅球水平上中枢神经元的重要特点之一。这是由于在触角叶里的神经纤维球之间由局部神经元连接,而局部神经元的一种重要传递递质就是抑制性的 γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA),因此,一个神经纤维球的兴奋可以造成周围神经纤维球的抑制。如编码不同信息素的神经纤维球之间就存在侧向抑制作用,而且编码信息素和编码其他植物气味的神经纤维球之间也存在侧向抑制的作用(Heinbockel *et al.*, 2013)。触角叶神经网络抑制作用的功能研究是一个非常复杂的课题。Sachse 和 Galizia(2002, 2003)比较蜜蜂嗅神经元的钙素图像与输出神经元的钙素图像发现后者基本反映前者的图谱,但活动中心更集中,说明经神经纤维球处理后,嗅神经元传递过来的信息变得更加突出了。由此可见,神经纤维球之间的相互抑制作用可能是为了提高气味之间的对比而加强对某一种气味的识别(Galizia, 2014)。

2.2 触角叶提高信噪比和增益控制的机制

信噪比(signal-to-noise ratio)和增益控制(gain control)是保证嗅觉信号准确快速传递到下一嗅觉中枢的重要神经活动。前者重在放大微弱的信号,

后者重在抑制较强的信号。在脊椎动物和昆虫中,一个典型的提高信噪比的内在嗅觉结构基础便是 ORN 的汇聚作用。多条表达相同 OR 的 ORN 汇聚成一个膨大的神经纤维球,而一个神经纤维球通常只发出 1~2 条 PN 至嗅觉更高级中枢。在 PN 中传递的来自 ORN 的兴奋性突触后电流(excitatory postsynaptic currents, EPSCs)包括两部分,一部分由突触前 ORN 递质释放引起,另一部分则是来自于与 ORN 连接的 eLN(Kazama and Wilson, 2008)。ORN 和 PN 之间的信号传递呈非线性关系,即使当 ORN 受到微弱的刺激其信号峰靠近基线几乎检测不到时,在 PN 中却能检测到较为强烈的信号(Bhandawat *et al.*, 2007; Olsen *et al.*, 2007)。

与此同时,神经系统往往还面临频繁的、相同的信号刺激,那么这些“多余的”信号是怎么被屏蔽掉的呢?这就有赖于神经系统的增益控制了。前文提到,触角叶内的神经纤维球之间存在侧向抑制作用,这种侧向抑制其实就是神经系统的对噪音信号增益控制的主要机理之一,而其中起主要作用的是 LN(Galizia, 2014)。LN 上的神经递质 GABAA 和 GABAB 受体共同参与调节了信号的抑制作用。GABAA 主要负责信号起始后的短暂抑制,而 GABAB 主要负责信号传递后期的较长一段时间的抑制作用(Wilson, 2005; Olsen and Wilson, 2008)。LN 的侧抑制调节增益控制主要有以下 3 个特征:(1) LN 的抑制作用不直接作用于 PN,而是 PN 的突触前末端(Olsen and Wilson, 2008; Root *et al.*, 2008);(2) 抑制强度与总的 ORN 输入信号强度成正比(Olsen *et al.*, 2010);(3) LN 对不同神经纤维球的抑制强度不同(Asahina *et al.*, 2009)。另外,嗅觉神经系统还可以通过 PN 和 ORN 编码气味的时间差达到增益控制的目的。如 Bhandawat 等(2007)和 Olsen 等(2007)记录 ORN 和 PN 的电信号发现当高浓度的化感物质刺激 ORN 产生强烈的信号时,在 PN 中检测到的信号要比最初的刺激弱得多,而且我们知道 PN 主要传递 ORN 动作电位上升阶段的信号,这就是说在信号传递的时 PN 比 ORN 更先到达最高值。这样就避免了其他噪音信号对 PN 的干扰。此外,增益控制的另一机制是 ORN 和 PN 之间的短期抑制(short-term depression)。ORN 放电频率越大,突触后电流却越小,原因可能是过快的脉冲导致突触前递质囊泡释放减少(Kazama and Wilson, 2008)。

提高信噪比以及增益控制即是嗅觉神经系统将微弱的信号和过强的信号控制在一个同等的数量级

的机制,这可能有利于下一级嗅觉中枢对嗅觉信号的进一步处理,同时这也可能保证了信号传导的真实性和客观性。如微弱的信号被放大,以至于与该信号相关的信息不被丢失。从宏观的角度看,昆虫所处环境中的气味感受物质随时间和空间不断变化。这一嗅觉机制使得昆虫能够迅速地感受并调节生理及行为活动以适应变化。

2.3 触角叶中传导系统的可塑性

哺乳动物嗅觉系统的可塑性已有不少研究(Tyler *et al.*, 2007; Wilson, 2010)。长期以来,人们认为突触的可塑性是神经系统储存信息的机制。在嗅觉系统中,短期的突触可塑性存在于嗅球和梨状皮质中,这种可塑性可以储存短时的嗅觉信息和响应重复的信号输入,并能在复杂的气味中精细调节嗅觉活动。无论是使用内源表达的毒素失活嗅觉感受神经元还是物理切除触角,其相应的和其他的投射神经元都很稳定,也不会改变投射神经元在高级神经中枢的分布。反之失活投射神经元,嗅觉感受神经元亦很稳定(Berdnik *et al.*, 2006)。

虽然昆虫嗅觉传导主要框架的嗅觉感受神经元和投射神经元也很稳定,但是很多研究结果显示昆虫嗅觉具有一定程度的可塑性,尤其是其神经纤维球的空间活性在受到一种气味的经典条件刺激之后发生修饰和改变。如提前暴露在信息素中的海灰翅夜蛾 *Spodoptera littoralis* 雄虫较未接触信息素的雄虫对信息素更敏感(Anderson *et al.*, 2007);而暴露在其近缘种烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 雌虫信息素中的 *Heliothis subflexa* 雌虫信息素主要成分含量会发生改变(Groot *et al.*, 2010);未接触过信息素的雄性果蝇比长期暴露在信息素中的果蝇有更强的好斗性(Sachse *et al.*, 2007; Liu *et al.*, 2011)。Sachse 等(2007)发现果蝇长期暴露于较高浓度的 CO₂ 中,神经纤维球 V 的体积会增大,与此同时从 V 神经纤维球输出的投射神经元向侧角的输入减少。这种神经纤维球体积的变化在特定的时期是可逆的,当 CO₂ 的浓度降低后,神经纤维球 V 的体积则会变小,这种体积变化还可以推广到其他神经纤维球。Bazhenov 等(2013)发现蜜蜂在受到一系列不同化合物及其混合物的刺激之后,其嗅觉反应会陡然增强。Locatelli 等(2013)运用钙离子成像技术研究两种单一化合物以及其混合物刺激对蜜蜂触角叶神经元活性的影响,发现蜜蜂触角叶神经元对单一的两种化合物反应没有变化,但是当其预先暴露在其中一种化合物会导致其触角叶神经元对混合物的反应

变得与对另一种化合物的反应类似。Rein 等(2013)运用钙离子成像技术记录应用章鱼胺前后蜜蜂触角叶对气味的反应情况,结果发现章鱼胺能增强蜜蜂触角叶神经元反应活性,同时减低了钙离子平均水平;而且,章鱼对触角叶的修饰和改造根据不同的神经纤维球、不同气味、不同气味浓度以及不同物种而有所不同。这一系列的研究结果都表明昆虫的嗅觉系统具有很强的可塑性。

3 结语

昆虫是自然界中种类最多,个体数量最大,分布范围最广的类群,几乎无处不在。昆虫的嗅觉系统十分发达,它们的觅食、交流,甚至交配,都依靠嗅觉系统。由于昆虫的脑部结构相对简单,科学家们都热衷于研究昆虫的脑部神经结构和功能的关系,尤其是嗅觉系统的脑部结构与功能的关系,并把它与其他动物进行对比,从而推导和揭示其他无脊椎动物和脊椎动物的脑部神经结构和功能之间的关系。如果蝇嗅觉系统发育和功能组织的遗传分析的优良条件,已被广泛地用来研究其他生物中枢神经系统的发育和嗅觉编码的分子机理。随着近年来各种分子生物学技术的迅猛发展,对昆虫脑部结构和功能的研究也更加深入和方便,共聚焦激光扫描、胞内记录、多通道记录以及膜片钳等电生理技术也将越来越多地运用到昆虫脑部神经结构和关系的研究中去。迄今为止,昆虫脑部结构的探索,除了嗅觉系统被研究得较为深入外,其他结构如味觉、视觉和听觉系统的研究还有待进一步拓展。另外,蕈形体和中央复合体的某些功能在不同的昆虫中还存在着一些分歧,如蕈形体究竟有没有抑制行为的功能等还有待商榷。通过对昆虫脑部结构和功能的研究,可以为人类的嗅觉和其他感觉功能研究奠定重要的理论基础。

参考文献 (References)

- Anderson P, Hansson BS, Nilsson U, Han Q, Sjöholm M, Skals N, Anton S, 2007. Increased behavioral and neuronal sensitivity to sex pheromone after brief odor experience in a moth. *Chem. Senses*, 32: 483–491.
- Asahina K, Louis M, Piccinotti S, Vosshall LB, 2009. A circuit supporting concentration-invariant odor perception in *Drosophila*. *J. Biol.*, 8: 9.
- Baker DA, Beckingham KM, Armstrong JD, 2007. Functional dissection of the neural substrates for gravitaxic maze behavior in *Drosophila*

- melanogaster*. *J. Comp. Neurol.*, 501: 756–764.
- Bazhenov M, Huerta R, Smith BH, 2013. A computational framework for understanding decision making through integration of basic learning rules. *J. Neurosci.*, 33: 5686–5697.
- Benton R, Sachse S, Michnick SW, Vosshall LB, 2006. Atypical membrane topology and heteromeric function of *Drosophila* odorant receptors in vivo. *PLoS Biol.*, 4: e20.
- Berdnik D, Chihara T, Couto A, Luo L, 2006. Wiring stability of the adult *Drosophila* olfactory circuit after lesion. *J. Neurosci.*, 26: 3367–3376.
- Berg BG, Almaas TJ, Bjaalie JG, Mustaparta H, 1998. The macroglomerular complex of the antennal lobe in the tobacco budworm moth *Heliothis virescens*: specified subdivision in four compartments according to information about biologically significant compounds. *J. Comp. Physiol. A*, 183: 669–682.
- Berg BG, Galizia CG, Brandt R, Mustaparta H, 2002. Digital atlases of the antennal lobe in two species of tobacco budworm moths, the Oriental *Helicoverpa assulta* (male) and the American *Heliothis virescens* (male and female). *J. Comp. Neurol.*, 446: 123–134.
- Bhandawat V, Olsen SR, Gouwens NW, Schlieff ML, Wilson RI, 2007. Sensory processing in the *Drosophila* antennal lobe increases reliability and separability of ensemble odor representations. *Nat. Neurosci.*, 10: 1474–1482.
- Chaffiol A, Kropf J, Barrozo RB, Gadenne C, Rospars JP, Anton S, 2012. Plant odour stimuli reshape pheromonal representation in neurons of the antennal lobe macroglomerular complex of a male moth. *J. Exp. Biol.*, 215: 1670–1680.
- Christensen TA, Harrow ID, Cuzzocrea C, Randolph PW, Hildebrand JG, 1995. Distinct projections of two populations of olfactory receptor axons in the antennal lobe of the sphinx moth *Manduca sexta*. *Chem. Senses*, 20: 313–323.
- Clifford MR, Riffell JA, 2013. Mixture and odorant processing in the olfactory systems of insects: a comparative perspective. *J. Comp. Physiol. A*, 199: 911–928.
- Couto A, Alenius M, Dickson BJ, 2005. Molecular anatomical and functional organization of the *Drosophila* olfactory system. *Curr. Biol.*, 15: 1535–1547.
- Dewan A, Pacifico R, Zhan R, Rinberg D, Bozza T, 2013. Non-redundant coding of aversive odours in the main olfactory pathway. *Nature*, 497: 486–489.
- Ernst K-D, Boeckh J, Boeckh V, 1977. A neuroanatomical study on the organisation of the central antennal pathways in insects. II. Deutocerebral connections in *Locusta migratoria* and *Periplaneta americana*. *Cell Tissue Res.*, 176: 285–308.
- Fishilevich E, Domingos AI, Asahina K, Naef F, Vosshall LB, Louis M, 2005. Chemotaxis behavior mediated by single larval olfactory neurons in *Drosophila*. *Curr. Biol.*, 15: 2086–2096.
- Flanagan D, Mercer AR, 1989. An atlas and 3-D reconstruction of the antennal lobes in the worker honey bee, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 18: 145–159.
- Friedrich M, Tautz D, 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature*, 376: 165–167.
- Galizia CG, 2014. Olfactory coding in the insect brain: data and conjectures. *Eur. J. Neurosci.*, 39: 1784–1795.
- Groot AT, Claßen A, Staudacher H, Schal C, Heckel DG, 2010. Phenotypic plasticity in sexual communication signal of a noctuid moth. *J. Evol. Biol.*, 23: 2731–2738.
- Hansson BS, Ochieng' SA, Grosmaître X, Anton S, Njagi PGN, 1996. Physiological responses and central nervous projections of antennal olfactory receptor neurons in the adult desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *J. Comp. Physiol. A*, 179: 157–167.
- Heinbockel T, Christensen TA, Hildebrand JG, 2004. Representation of binary pheromone blends by glomerulus-specific olfactory projection neurons. *J. Comp. Physiol. A*, 190: 1023–1037.
- Heinbockel T, Shields VDC, Reisenman CE, 2013. Glomerular interactions in olfactory processing channels of the antennal lobes. *J. Comp. Physiol. A*, 199: 929–946.
- Hu JH, Wang ZY, Sun F, 2011. Anatomical organization of antennal-lobe glomeruli in males and females of the scarab beetle *Holotrichia diomphalia* (Coleoptera: Melolonthidae). *Arthropod Struct. Dev.*, 40: 420–428.
- Jin X, Ha TS, Smith DP, 2008. SNMP is a signaling component required for pheromone sensitivity in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105: 10996–11001.
- Kazama H, Wilson RI, 2008. Homeostatic matching and nonlinear amplification at identified central synapses. *Neuron*, 58: 401–413.
- Kessler A, Baldwin IT, 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291: 2141–2144.
- Kleineidam CJ, Obermayer M, Halbach W, Rössler W, 2005. A macroglomerulus in the antennal lobe of leaf-cutting ant workers and its possible functional significance. *Chem. Senses*, 30: 383–392.
- Laissue PP, Reiter C, Hiesinger PR, Halter S, Fischbach KF, Stocker RF, 1999. Three-dimensional reconstruction of the antennal lobe in *Drosophila melanogaster*. *J. Comp. Neurol.*, 405: 543–552.
- Langworthy K, Helluy S, Benton J, Beltz B, 1997. Amines and peptides in the brain of the American lobster: immunocytochemical localization patterns and implications for brain function. *Cell Tissue Res.*, 288: 191–206.
- Laughlin JD, Ha TS, Jones DNM, Smith DP, 2008. Activation of pheromone-sensitive neurons is mediated by conformational activation of pheromone-binding protein. *Cell*, 133: 1255–1265.
- Laurent G, 1996. Dynamical representation of odours by oscillating and evolving neural assemblies. *Trends Neurosci.*, 19: 489–496.
- Lee T, Luo L, 1999. Mosaic analysis with a repressible cell marker for studies of gene function in neuronal morphogenesis. *Neuron*, 22: 451–461.
- Lei H, Qiu YT, Christensen TA, 2005. Olfaction in Insects: Structural Correlates of Function. Science Press, Beijing. 132–169. [雷宏, 邱宇彤, Christensen TA, 2005. 昆虫嗅觉系统的结构与功能. 北京: 科学出版社. 132–169]
- Leitch B, Laurent G, 1996. GABAergic synapses in the antennal lobe

- and mushroom body of the locust olfactory system. *J. Comp. Neurol.*, 372: 487 – 514.
- Li JH, Chen QY, Chen X, Wang YH, Du YJ, 2010. Using confocal microscopy to study sexually dimorphic antennal lobes in insects. *Acta Entomol. Sin.*, 53: 1419 – 1423. [李江辉, 陈齐裕, 陈茜, 王亚红, 杜永均, 2010. 用激光共聚焦扫描技术研究昆虫触角叶的雌雄异构性. *昆虫学报*, 53: 1419 – 1423]
- Lin C, Strausfeld NJ, 2012. Visual inputs to the mushroom body calyces of the whirligig beetle *Dineutus sublineatus*; modality switching in an insect. *J. Comp. Neurol.*, 520: 2562 – 2574.
- Liu W, Liang X, Gong J, Yang Z, Zhang YH, Zhang JX, Rao Y, 2011. Social regulation of aggression by pheromonal activation of Or65a olfactory neurons in *Drosophila*. *Nat. Neurosci.*, 14: 896 – 902.
- Locatelli FF, Fernandez PC, Villareal F, Muezzinoglu K, Huerta R, Galizia CG, Smith BH, 2013. Nonassociative plasticity alters competitive interaction among mixture components in early olfactory processing. *Eur. J. Neurosci.*, 37: 63 – 79.
- Marin EC, Watts RJ, Tanaka NK, Ito K, Luo L, 2005. Developmentally programmed remodeling of the *Drosophila* olfactory circuit. *Development*, 132: 725 – 737.
- Masante-Roca I, Gadenne C, Anton S, 2005. Three-dimensional antennal lobe atlas of male and female moths, *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae) and glomerular representation of plant volatiles in females. *J. Exp. Biol.*, 208: 1147 – 1159.
- Masson C, Mustaparta H, 1990. Chemical information processing in the olfactory system of insects. *Physiol. Rev.*, 70: 199 – 245.
- Masuda-Nakagawa LM, Tanaka NK, O' Kane CJ, 2005. Stereotypic and random patterns of connectivity in the larval mushroom body calyx of *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102: 19027 – 19032.
- McGuire SE, Le PT, Davis RL, 2001. The role of *Drosophila* mushroom body signaling in olfactory memory. *Science*, 17: 1330 – 1333.
- Mercer AR, Hildebrand JG, 2002. Developmental changes in the density of ionic currents in antennal-lobe neurons of the sphinx moth, *Manduca sexta*. *J. Neurophysiol.*, 87: 2664 – 2675.
- Mustaparta H, 1996. Central mechanisms of pheromone information processing. *Chem. Senses*, 21: 269 – 275.
- Namiki S, Iwabuchi S, Kanzaki R, 2008. Representation of a mixture of pheromone and host plant odor by antennal lobe projection neurons of the silkworm *Bombyx mori*. *J. Comp. Physiol. A*, 194: 501 – 515.
- Olsen SR, Bhandawat V, Wilson RI, 2007. Excitatory interactions between olfactory processing channels in the *Drosophila* antennal lobe. *Neuron*, 54: 89 – 103.
- Olsen SR, Bhandawat V, Wilson RI, 2010. Divisive normalization in olfactory population codes. *Neuron*, 66: 287 – 299.
- Olsen SR, Wilson RI, 2008. Lateral presynaptic inhibition mediates gain control in an olfactory circuit. *Nature*, 452: 956 – 960.
- Pfeiffer K, Kinoshita M, Homberg U, 2005. Polarization-sensitive and light-sensitive neurons in two parallel pathways passing through the anterior optic tubercle in the locust brain. *J. Neurophysiol.*, 94: 3903 – 3915.
- Popov AV, Peresleni AI, Savvateeva-Popova EV, Wolf R, Heisenberg M, 2004. The role of the mushroom bodies and of the central complex of *Drosophila melanogaster* brain in the organization of courtship behavior and communicative sound production. *J. Evol. Biochem. Physiol.*, 40: 641 – 652.
- Ramaekers A, Magnenat E, Marin EC, Gendre N, Jeffris GSXE, Luo L, Stocker RF, 2005. Glomerular maps without cellular redundancy at successive levels of the *Drosophila* larval olfactory circuit. *Curr. Biol.*, 15: 982 – 992.
- Rebora M, Dell' Otto A, Rybak J, Piersanti S, Gaino E, Hansson BS, 2013. The antennal lobe of *Libellula depressa* (Odonata, Libellulidae). *Zoology*, 116: 205 – 214.
- Redt-Clouet C, Trannoy S, Boulanger A, Tokmatcheva E, Savvateeva-Popova E, Parmentier ML, Preat T, Dura JM, 2012. Mushroom body neuronal remodelling is necessary for short-term but not for long-term courtship memory in *Drosophila*. *Eur. J. Neurosci.*, 35: 1684 – 1691.
- Rein J, Mustard JA, Strauch M, Smith BH, Galizia CG, 2013. Octopamine modulates activity of neural networks in the honey bee antennal lobe. *J. Comp. Physiol. A*, 199: 947 – 962.
- Reisenman CE, Christensen TA, Francke W, Hildebrand JG, 2004. Enantioselectivity of projection neurons innervating identified olfactory glomeruli. *J. Neurosci.*, 24: 2602 – 2611.
- Reisenman CE, Christensen TA, Hildebrand JG, 2005. Chemosensory selectivity of output neurons innervating an identified, sexually isomorphic olfactory glomerulus. *J. Neurosci.*, 25: 8017 – 8026.
- Reisenman CE, Dacksn AM, Hildebrand JG, 2011. Local interneuron diversity in the primary olfactory center of the moth *Manduca sexta*. *J. Comp. Physiol. A*, 197: 653 – 665.
- Ridgel AL, Alexander BE, Ritzmann RE, 2007. Descending control of turning behavior in the cockroach, *Blaberus discoidalis*. *J. Comp. Physiol. A*, 193: 385 – 402.
- Ritzmann RE, Ridgel AL, Pollack AJ, 2008. Multi-unit recording of antennal mechano-sensitive units in the central complex of the cockroach, *Blaberus discoidalis*. *J. Comp. Physiol. A*, 194: 341 – 360.
- Root CM, Masuyama K, Green DS, Enell LE, Nssel DR, Lee CH, Wang JW, 2008. A presynaptic gain control mechanism fine-tunes olfactory behavior. *Neuron*, 59: 311 – 321.
- Sachse S, Galizia CG, 2002. Role of inhibition for temporal and spatial odor representation in olfactory output neurons: a calcium imaging study. *J. Neurophysiol.*, 87: 1106 – 1117.
- Sachse S, Galizia CG, 2003. The coding of odour-intensity in the honeybee antennal lobe: local computation optimizes odour representation. *Eur. J. Neurosci.*, 18: 2119 – 2132.
- Sachse S, Rueckert E, Keller A, Okada R, Tanaka NK, Ito K, Vosshall LB, 2007. Activity-dependent plasticity in an olfactory circuit. *Neuron*, 56: 838 – 850.
- Schachtner J, Schmidt M, Homberg U, 2005. Organization and evolutionary trends of primary olfactory brain centers in Tetraconata (Crustacea + Hexapoda). *Arthropod Struct. Dev.*, 34: 257 – 299.
- Schmidt A, Langbein L, Rode M, Prätzel S, Zimbelmann R, Franke WW, 1997. Plakophilins 1a and 1b; widespread nuclear proteins

- recruited in specific epithelial cells as desmosomal plaque components. *Cell Tissue Res.*, 290: 481–499.
- Shang Y, Claridge-Chang A, Sjulson L, Pypaert M, Miesenböck G, 2007. Excitatory local circuits and their implications for olfactory processing in the fly antennal lobe. *Cell*, 128: 601–612.
- Shields VDC, Heinbockel T, 2012. Neurophysiological recording techniques applied to insect chemosensory systems. In: Garcia M-D ed. *Zoology*, Ch. 7. Intech Open Access Publisher, Rijeka. 123–162.
- Skiri HT, Galizia CG, Mustaparta H, 2004. Representation of primary plant odorants in the antennal lobe of the moth *Heliothis virescens* using calcium imaging. *Chem. Senses*, 29: 253–267.
- Skiri HT, Rø H, Berg BG, Mustaparta H, 2005. Consistent organization of glomeruli in the antennal lobes of related species of heliothine moths. *J. Comp. Neurol.*, 491: 367–380.
- Stacconi MVR, Hansson BS, Rybak J, Romani R, 2014. Comparative neuroanatomy of the antennal lobes of 2 homopteran species. *Chem. Senses*, 39: 283–294.
- Stocker RF, Lienhard MC, Borst A, Fischbach KF, 1990. Neuronal architecture of the antennal lobe in *Drosophila melanogaster*. *Cell Tissue Res.*, 262: 9–34.
- Strausfeld NJ, Hansen L, Li Y, Gomez RS, Ito K, 1998. Evolution, discovery, and interpretations of arthropod mushroom bodies. *Learn Mem.*, 5: 11–37.
- Strausfeld NJ, Sinakevitch I, Brown SM, Farris SM, 2009. Ground plan of the insect mushroom body: functional and evolutionary implication. *J. Comp. Neurol.*, 513: 265–291.
- Strauss R, Hanesch U, Kinkelin M, Wolf R, Heisenberg M, 1992. No-bridge of *Drosophila melanogaster*: portrait of a structural brain mutant of the central complex. *J. Neurogenet.*, 8: 125–155.
- Streinzer M, Kelber C, Pfabigan S, Kleineidam CJ, Spaethe J, 2013. Sexual dimorphism in the olfactory system of a solitary and a eusocial bee species. *J. Comp. Neurol.*, 521: 2742–2755.
- Tissot M, Stocker RF, 2000. Metamorphosis in *Drosophila* and other insects: the fate of neurons throughout the stages. *Progress Neurobiol.*, 62: 89–111.
- Tyler WJ, Petzold GC, Pal SK, Murthy VN, 2007. Experience-dependent modification of primary sensory synapses in the mammalian olfactory bulb. *J. Neurosci.*, 27: 9427–9438.
- Urizar NL, Yang Z, Edenberg HJ, Davis RL, 2007. *Drosophila* homer is required in a small set of neurons including the ellipsoidbody for normal ethanol sensitivity and tolerance. *J. Neurosci.*, 27: 4541–4551.
- Varela N, Couton L, Gemeno C, Avilla J, Rospars JP, Anton S, 2009. Three-dimensional antennal lobe atlas of the oriental fruit moth, *Cydia molesta* (Busck) (Lepidoptera: Tortricidae): comparison of male and female glomerular organization. *Cell Tissue Res.*, 337: 513–526.
- Vickers NJ, Christensen TA, Hildebrand JG, 1998. Combinatorial odor discrimination in the brain; attractive and antagonistic odor blends are represented in distinct combinations of uniquely identifiable glomeruli. *J. Comp. Neurol.*, 400: 35–56.
- Vosshall LB, Wong AM, Axel R, 2000. An olfactory sensory map in the fly brain. *Cell*, 102: 147–159.
- Watts RJ, Hoopfer ED, Luo L, 2003. Axon pruning during *Drosophila* metamorphosis: evidence for local degeneration and requirement of the ubiquitin-proteasome system. *Neuron*, 38: 871–885.
- Wilson DA, 2010. Single-unit activity in piriform cortex during slow-wave state is shaped by recent odor experience. *J. Neurosci.*, 30: 1760–1765.
- Wilson RI, 2013. Early olfactory processing in *Drosophila*: mechanisms and principles. *Annu. Rev. Neurosci.*, 36: 217–241.
- Wilson RI, Laurent G, 2005. Role of GABAergic inhibition in shaping odor-evoked spatiotemporal patterns in the *Drosophila* antennal lobe. *J. Neurosci.*, 25: 9069–9079.
- Yasuyama K, Meinertzhagen IA, Schurmann FW, 2002. Synaptic organization of the mushroom body calyx in *Drosophila melanogaster*. *J. Comp. Neurol.*, 445: 211–226.
- Zhao XC, Zhai Q, Wang GR, 2015. The structure of the antennal lobe in insects. *Acta Entomol. Sin.*, 58: 190–209. [赵新成, 翟卿, 王桂荣, 2015. 昆虫触角叶的结构. 昆虫学报, 58: 190–209]

(责任编辑: 赵利辉)