

# Research Progress of Insect Brain Structure Based on 3d Reconstruction Technology

Su Yang\*, Yongxia Gu, Danni Yin, Shuyong Yu

Beijing Technology and Business University, Beijing  
Email: 3150198632@qq.com

Received: Aug. 4<sup>th</sup>, 2020; accepted: Aug. 19<sup>th</sup>, 2020; published: Aug. 26<sup>th</sup>, 2020

---

## Abstract

Insect brain is the control center of insects, so it has become one of the research hotspots in the field of entomology. The structure of the insect brain is more difficult to study than other parts of the insect because of its complex and meticulous neural network. Compared with the traditional two-dimensional research methods, three-dimensional reconstruction technology has the advantages of visualization, visualization, three-dimensional, and precision, and has been applied to the study of insect brain structure. The article discusses mostly divided area of the insect brain structure and the function of each main nerve area, introduces briefly the insect brain structure of 3d modeling pretreatment method, the process of 3d reconstruction, the advantage of 3d reconstruction and development, summarizes the domestic and foreign scholars method of 3d reconstruction of insect brain structure, describes the corresponding to the result of the different research methods, analyzes the same insect brain structure, the same kind of insects between individual causes of differences in brain structure, points out the present stage the insect brain structure research problems and deficiencies, and prospects the insect brain structure in the future research direction and the core technology.

## Keywords

The Brain Structure of Insects, Advantages of 3d Reconstruction Technology, Achievement, Development

---

# 基于三维重建技术的昆虫脑结构研究进展

杨 苏\*, 谷勇霞, 尹丹妮, 于书勇

北京工商大学, 北京  
Email: 3150198632@qq.com

收稿日期: 2020年8月4日; 录用日期: 2020年8月19日; 发布日期: 2020年8月26日

---

\*通讯作者。

## 摘要

昆虫大脑是昆虫的控制中心，因而成为昆虫学领域研究的热点之一。对比传统的二维研究方法，三维重建技术具有可视化、形象化、立体化、精确化等优点，现已被运用到昆虫脑结构的研究中。文章阐述了昆虫脑结构的主要划分区域及各主要神经区域的功能，简要介绍了昆虫脑结构三维建模预处理的方法、三维重建的过程、三维重建的优势和发展等，总结了国内外学者重建昆虫三维标准脑结构的方法，描述了不同研究方法取得的相对应成果，分析了同种昆虫脑结构、种间昆虫个体相同脑结构产生差异性的原因，提出了现阶段昆虫脑结构研究方面存在的问题与不足，并对昆虫脑结构未来研究方向和核心技术进行了展望。

## 关键词

昆虫脑结构，三维重建技术优势，成果，发展

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

昆虫大脑是昆虫机体的高级指挥中心，可以控制昆虫的化学感觉、生理状态及行为能力。昆虫脑结构主要包括视叶(optic lobe)、前视结节(anterior optic tubercle)、中央复合体(central complex)、蘑菇体(mushroom body)和触角叶(antennal-lobe)等[1]，不同的脑结构对应于不同的功能。视叶是昆虫的视觉信息的处理中心[2]，主要包括视髓、视小叶、视小叶板等结构[3] [4] [5]；中央复合体主要包含前脑桥、结节和中心体，用于协调感觉和运动[6] [7]，部分昆虫中也被认为与导航系统相关[8]；蘑菇体是学习和高级整合中心[9] [10]，其相对体积的大小影响昆虫的认知和学习能力；而昆虫对嗅觉信息的感应系统位于触角叶中[11]。

对比大多数的脊椎动物，由于昆虫的大脑具有较低的复杂性和某些技术优势，因而成为研究信息处理与集成的主要研究模型[12] [13]。由于其具有复杂而缜密的神经交叉网络，昆虫脑结构比昆虫其他部位的研究更加困难。传统的二维成像研究方法如(如显微 CT、扫描电子显微镜 SEM、激光共聚焦扫描显微镜 CLSM、核磁共振 MRI 等)获得的通常是一组断层的图像，难以明显区分昆虫脑结构的各个神经髓区域以及比较同种昆虫不同个体脑结构体积的差异性[14]，更无法对脑神经进行定量和统计分析，因而给昆虫脑结构的发育、量化、识别及变异筛选造成了一定困难。随着科学技术的进步，衍生了各种新型的技术研究手段，包括三维重建技术。目前基于显微 CT 和 MR 数据的三维重构技术已经在临床医学上得到了广泛的应用，如：可以用于创建和设计假体植入物和模型；可以从复杂部位(颅骨、颈颅等)骨折中更好地评估错位的碎片和断裂线的方向；还可以快速直观地预估激素性股骨头坏死患者股骨头坏死组织体积及分布情况等[15]。

三维重构技术具有可视化、形象化、立体化、精确化等优点，是实现微小、复杂、自荧光结构可视化的一种良好技术[16]，因此也逐渐成为了昆虫学领域研究的一种重要工具，其中包括数字化三维脑模型。数字化三维脑模型(three-dimensional digital brain model)是利用特定的扫描装置获取体数据集(volume dataset)，经三维分割处理，加上解剖标示再辅以三维可视化技术的结果，是近年来神经科学研究的一个重要手段，其不

但具有数字化和可视化的特点,而且能够为脑立体定向相关位点提供解剖和功能参数[17][18]。随着昆虫神经科学研究的不断深入,昆虫脑模型已经成为研究昆虫解剖学、发育学和化学通讯机制的一个工具。

对比传统的二维切片等研究方法,昆虫脑结构的三维重建可以准确显示相关结构相对体积的大小、立体几何形状及与周围组织结构之间的空间关系,因而昆虫脑结构领域逐渐以此方法作为研究的重要手段。基于三维重建技术的基础,国内外学者已经重建出多种昆虫的三维脑结构,包括黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* [14]、蟑螂 *Leucophaea maderae* [2]、赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* [19]、君主斑蝶 *Danaus plexippus* [4]、棉铃虫 *Helicoverpa armigera* [20]、烟青虫 *Helicoverpa assulta* [1]、澳大利亚博贡蛾 *the Australian Bogong moth* [21]等。这些三维脑结构模型为分析昆虫的脑内神经通路、比较昆虫脑结构的差异及空间关系以及为昆虫脑结构的发育、量化、识别及变异提供了一种可视化、形象化的工具。这一技术将为昆虫脑结构的解剖学数据库寻找到新的增长和突破点。而如何将上述方法更完善地运用到昆虫脑结构的研究中,促进该领域进一步发展,成为我们面临的一大挑战。

## 2. 昆虫脑结构的三维重建

三维重建技术是根据相关的仪器设备获取二维图像信息,再对图像信息进行处理,最后根据相关理论用计算机重建出三维的物体表面轮廓的一种方法[22]。三维重建技术按绘制方法主要分为面绘制法(surface rendering)和体绘制法(volume rendering)两大类。面绘制法指需要集合单元拼接来拟合物体的表面,从而描述物体的三维结构,按其重建过程所需处理的基本元素分为两大类:轮廓线重建法和体素重建法。常用的形态学三维重建软件有 Amira、Imaris、Maya 等,这三项软件系统功能比较相似,均可以根据显微 CT、CLSM、MRI、连续组织切片等二维连续序列数据,重建相关三维结构[23]。

### 2.1. 三维重建技术的优缺点

传统的显微 CT、CLSM、MRI、连续组织切片等二维成像研究方法获得的数据大多为一组断层图像,优点是获得数据便捷、快速,缺点是单图像信息一般都不完整,需要观察者在脑中进行“空间重建”,此过程常因每个人的经验差异而产生不同程度的偏差[24],难以确定实验样本的空间位置、大小、几何形状以及与周围生物组织之间的对应关系,更进一步表现为难以确定具体的长度、宽度、面积、体积等。

三维重建的技术可以有效缓解上述二维数据存在的弊端。已有医学研究表明,当采用基于 CT 的三维重建方式和传统二维 X 线两种方式对先天性脊柱侧凸患者进行诊断,发现三维重建技术可以很好显示椎体畸形程度,帮助判断畸形位置的变化,还能对椎体类型进行判断,包括:完全分节,部分分节,不分节等。三维重建方式能提供 X 线无法显示的信息,其诊断成功率是二维 X 射线近 1.3 倍,对比二维研究方法,其优势明显[25]。

通过以上分析不难发现,三维重建的优点是能提高观察者对复杂解剖结构、变异结构在空间上的认知,在这点上 CT、MR 等二维成像软件无法比拟的,而且重构后的图像质量和正确率都优于传统方法,具有极高的可行性[26];但其也存在一个弊端,三维重建的过程比较复杂、获得三维数据耗时较长。三维重建技术具有可视化、形象化、立体化、精确化等优点,是实现微小、复杂结构可视化的一种良好技术,现已被运用到昆虫脑结构的研究中。

### 2.2. 基于三维重建技术下标准脑创建的两种方法

特定物种大脑的解剖学和功能特性遵循相似的结构设计,但不存在完全相同的脑结构。一方面,同类昆虫的脑结构会存在大小以及形状等方面的差异,另一方面,在许多物种中,都非常需要标准化的大脑模型作为组织和分析数据的一种工具。为了让昆虫大脑在三维重建过程中具有统一的标准,前人开发

了以果蝇为代表的虚拟昆虫脑程序 the Virtual Insect Brain (VIB) procedure [14] [27]和以蜜蜂 *Apis mellifera* 为代表的迭代形状平均程序 the Iterative Shape Averaging (ISA) procedure 两种方法[17] [28]。

虚拟昆虫脑(VIB)程序是一款基于三维重建和 AMIRA 可视化软件的技术,采用全局刚性、局部刚性变换再加上局部非刚性变换等方法来实现昆虫三维脑结构。用 VIB 程序创建标准脑可以实同类昆虫或种内昆虫大脑之间的对比(包括形状的变化、应用体积等)。在传统的切片图像比较中,如果不特别注意这种结构,即使是 35%左右的体积效应的变化也很容易被忽略[14],但如果将这些变化的大脑放在透明的标准脑中进行对比,则会很明显发现这些结构的差异。当前 VIB 程序已重建了果蝇[27]、沙漠蝗虫 *Schistocerca gregaria* [29]、烟草天蛾 *Manduca sexta* [3]、赤拟谷盗[19]等昆虫的神经解剖学标准化模型,该程序也可用于其它昆虫脑结构三维标准化的重建。由此种方法发现了果蝇的突变体基因[14],它提供脑区的体积测量,并有助于描述大脑结构突变体。使用 VIB 程序创建标准昆虫三维脑结构时可以保持各个神经纤维的体积不发生变化。此种程序可用来定量评估、比较和展示神经解剖学的的数据[27],便于直接比较基因表达模式,也方便描述其个体间的可变性。此重建标准非常适合对神经纤维水平的个体间变异性进行种间和种内比较分析。

迭代形状平均(ISA)程序是使用仿射变换后再迭代非刚性配准来实现标准脑的一种方法,通过重复应用基于强度的非刚性配准算法校正全局尺寸和位置差异去创建一系列平均标签图像来重建出昆虫三维脑结构模型[17]。ISA 方法是 Rohlfing 等人引入的技术的改进版本[28],并由 Brandt 等人将其应用于蜜蜂 *Apis mellifera* 的大脑[17],其主要功能是生成一个可以将不同个体的单个重建神经元映射到其中的一个人为合成的真实的大脑[3]。在迭代过程中,通过平移、旋转和各向异性缩放(即通过使用仿射变换)对齐所有输入的 CLSM (激光共聚焦)图像之后,从模糊平均开始生成连续精化的平均图像。在随后的迭代中,通过使用单个图像与当前平均图像的非刚性对齐,可以将越来越精细的个体间形状差异平均化。当前应用 ISA 程序创建的昆虫三维脑结构有蜜蜂[17]、沙漠蝗虫[29]、蟑螂[2]、烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* [11]、澳大利亚博贡蛾 *the Australian Bogong moth* [21]等。此种方法在构建昆虫脑结构中 ISA 的作用相反,会使体积形状差异平均化。所得的初始平均图像某种意义上可以理解为是神经区域的“形状质心”[17],所以 ISA 方法更适合表达各大脑区域的相对位置。

创建标准的大脑模型不仅可以用来整合已识别的不同区域的神经元,还可以轻松地从视觉上访问神经元在三个维度上的相对位置,从而促进对不同区域神经元功能关系的理解,更可以直观的筛选出异常的脑结构,为基因突变的发现提供一个渠道。此外标准脑的建立也为神经数据库的发展提供了一种规范化的统一标准。实验中具体选择哪种方法创建标准的昆虫三维脑结构,因根据研究所需目的来选择。

两种标准脑创建方法的优缺点见表 1。

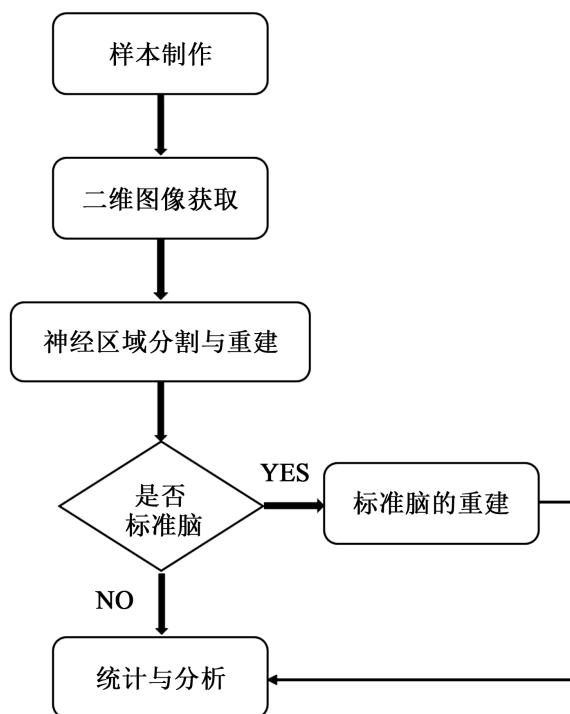
**Table 1.** VIB versus ISA

**表 1.** VIB 与 ISA 对比

方法 methods	优点 advantage	缺点 disadvantage	应用场合 Application
VIB	构建的模型能明显发现某些结构的微小差异(包括形状、应用体积变化)	不易找到各个结构之间的统一性	比较种内或种间脑区域的差异性
ISA	构建的模型可以使不同结构的体积形状差异平均化	无法突出样本的差异性	测量各区域的相对位置

### 2.3. 脑结构三维重建的步骤

昆虫脑结构的三维图像主要由以下步骤获得,如图 1。其中步骤 4 对于创建昆虫非标准脑不必采用。



**Figure 1.** Steps for three-dimensional reconstruction of insect brain structure  
**图 1.** 昆虫脑结构三维重建的步骤

(1) 样本制作：根据实验目的及现实情况先对样本进行简单的解剖、洗涤、固定等处理，而后进行神经免疫组织化学染色标记。神经染色时，一抗通常会使用一种抗突触蛋白突触素的单克隆抗体[21] [30] (SYORF1)溶液孵育，二抗通常使用 Cy2 偶联的羊抗鼠抗体溶液进行孵育，以此对昆虫大脑中神经区域进行双重标记。

(2) 二维图像获得：一般采用共聚焦激光扫描显微镜(LSM)或显微 CT 对昆虫大脑进行扫描，扫描时可使用氩激光 488 nm 来激发荧光 Cy2。由于昆虫大脑的厚度和宽度以及物镜的工作距离等原因的限制，为了全面扫描整个大脑，通常每个大脑被扫描成四个或以上图像堆栈，其中两个来自前部，两个来自后部[2]，以确保每个区域都被扫描覆盖。

(3) 神经区域分割与重建：用自定义模块将步骤(2)中所获得的图像堆栈合并到 AMIRA 三维分析软件中，并使用 AMIRA 中的分段编辑器“label field”，逐层使用轮廓或魔术笔来手动标记已识别的大脑结构。在这个过程中，属于特定大脑结构的任何一组体素都会被赋予唯一的标签，即同一神经区域标记为相同的颜色，层层标记直到所需构建的神经区域全部标记完毕，产生一堆与底层共聚焦图像相对应的相同区域的标签图像[11]。在分割的过程中，处理不同昆虫大脑的相同结构时应采用相同的标签。最后对一些特定的轮廓可能需要进行一些精细编辑或平滑处理。

(4) 标准脑的生成：无论是采用 VIB 还是 ISA 方法，都需要先选择一个大脑作为模板。选择模板大脑前，先要计算已重建的每个神经元的相对位置，然后选择体积和位置与已计算的平均体积和平均距离差异最小的大脑作为配准模板大脑[2]。VIB 标准脑要采用全局刚性、局部刚性变换再加上局部非刚性变换等方法来重建，而 ISA 方法要使用基于强度的非刚性配准通过仿射变换后重复迭代来生成标准脑模型。ISA 方法的结果取决于模板大脑的选择[28]。详细两种方法标准脑的重建过程可参考沙漠蝗虫[29]、蟑螂[2]等文献。



(5) 统计与分析：可使用 AMIRA 软件的“TissueStatistics”功能对昆虫各个神经区域进行测量和计算，以获得相对应结构的长度、宽度及体积。在利用 Excel 表格计算昆虫大脑各部分体积的平均值、标准差和相对体积，即各神经髓体积大小占脑神经髓的百分比。

### 3. 三维重建技术在昆虫脑结构研究中的应用与成果

#### 3.1. 昆虫脑结构研究中三维重建对比二维研究方法的优势

对于昆虫类微小型动物的而言，细微的脑神经差异可能会产生极大地生理行为功能的不同。一般二维平面的图像不利于对于微小的轮廓或体积变化的观察，也不利于区分脑神经各区域的界限。三维重建技术的出现，让以上的问题得以解决。为具体形象特举下图为例进行详细说明：图 2 中，左侧为三维重建的昆虫脑结构图像，右侧为二维的激光共聚焦扫描显微图像。左图三维图像中各个区域可以用不同颜色绘制，使得观察形象化，具体化，而且各神经髓之间边界可以明显区分，更重要的是多数情况下可以使用 AMIRA 三维重构软件的“TissueStatistics”功能对昆虫各个神经区域进行测量和计算，这样就使得昆虫的各个脑结构得以量化分析；而右侧的二维激光扫描图像可见度有限、边界不清，并且各区域无法度量，限制了昆虫脑神经的研究的进一步发展。运用三维重建技术所构建的果蝇三维脑模型就弥补了传统切片图像比较中脑结构细微体积效应变化容易被忽略的现象[14]，这使得昆虫大脑可以被量化和统计；小菜蛾 *Plutella xylostella* 成虫触角叶上细胞体三维结构模型也被重建了，并测量了体积和表面积[31]，这些成果在仅能二维图形观察解剖学的前提下是不可实现的。

昆虫脑结构的三维重建可以准确显示相关结构相对体积的大小、立体几何形状及与周围组织结构之间空间关系，因而未来的神经学领域的深入研究应多以三维重建图像为主，二维图像为辅。

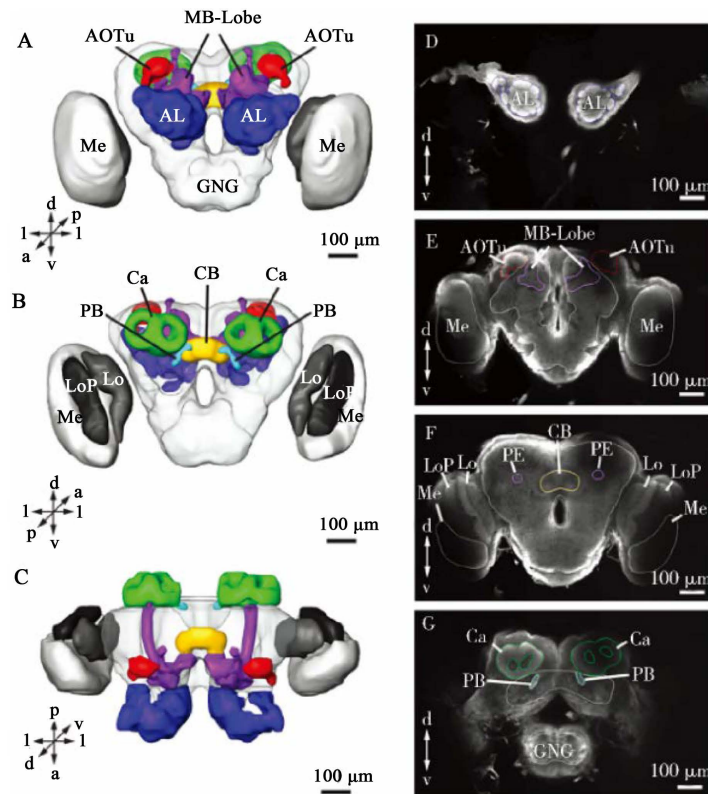


Figure 2. Three-dimensional reconstruction model and confocal images of brain of insect  
图 2. 昆虫脑部三维重构模型与激光共聚焦扫描显微图像[1]

### 3.2. 三维重建技术在脑神经网络中的应用

基于三维重建技术的基础,人们已构建了多种昆虫的三维脑结构,包括昆虫的视觉通路以及神经网络等。突触蛋白抗体免疫染色的出现可以将多数昆虫脑和颞神经节的神经髓区域清晰标记出来。运用神经染色技术,烟青虫已被识别和构建了至少 16 个三维脑神经髓结构,包括边界清晰的视叶、前视结节、蕈形体、中央复合体和触角叶及其亚结构[1];西方蜜蜂脑结构的构建让神经网络各区域的神经解剖模型得以逼真的实现,也能高效地用于精确解决单细胞水平上神经回路的结构基础问题[17];烟芽夜蛾脑部的三维重建识别出味觉神经元中对蔗糖和奎宁可作出反应的相应区域,也发现若以触角叶为参考标准,其内部的肾小球对比体积具有更大的表面积[11];蟑螂标准三维脑模型的建立识别出了昼夜节律神经元网络,并发现了色素分散因子免疫反应(Pigment-dispersing factor-immunoreactive,简称 PDF-ir)神经元分支位点之间距离的数值关系,这些发现可以更好地了解蟑螂大脑中昼夜节律起搏器神经元的空间分布,并极大地促进了蟑螂昼夜节律系统的进一步研究[2];东亚蝗虫三维脑模型的建立,为数字化模拟农药与蝗虫脑部相互作用模型的建立提供了基础和依据[32];西方蜜蜂的嗅觉神经回路[33]和听觉神经回路的重建[34]、烟芽夜蛾的味觉[35]和嗅觉神经回路[36]重建、沙漠蝗虫的视觉通路重建[37]、以及果蝇整个脑内的神经网络的重建[38],极大的丰富了神经学基础。

### 3.3. 三维重建技术在昆虫种内、种间脑之间比较取得的成果

特定大脑区域的相对大小与动物生态行为习性密切相关[5] [39] [40]在昆虫中,较大的视叶表示含有较大复眼及更多感光细胞,而蘑菇体的体积大小与该结构的嗅觉感觉轴突的数量相关。昆虫三维脑模型的实现让神经区域可以被量化,也使得大脑结构的种间比较更为立体化、精确化。三维重建技术也让种内、种间脑神经的比较更为具体化。

种内来说,雌雄两性烟草天蛾三维脑模型的重建证明了该昆虫神经纤维体积具有明显的性别特异性,尤其在定量对比雌雄触角叶中具有性二态性的肾小球体积后更为明显,同时也发现该昆虫体重与神经纤维大小没有明显相关性[3];赤拟谷盗雌雄两性三维脑结构的重建证明了该昆虫的神经纤维没有性脑二态性,通过种间比较提出赤拟谷盗较大的触角叶与其生活习性主要依赖化学感觉器官这一猜想[19]。

种间来说,君主斑蝶视叶相对体积比烟青虫约小一半[1] [4],这与君主斑蝶昼行性和烟青虫夜行性行为一致;西方蜜蜂的蘑菇体的相对体积远高于烟草天蛾、君主斑蝶及烟青虫的大小[1] [3] [4],这可能因为蜜蜂有较强的学习和认知能力;蝴蝶 *Godyris zavaleta* 的触角叶相对体积大小略大于君主斑蝶,由此猜测蝴蝶比君主斑蝶更依赖于嗅觉[5];昼夜蝴蝶三维脑结构的构建和分析证明了无脊椎动物的大脑结构比脊椎动物更容易对外界的生态压力做出改变[5];博贡蛾视叶总相对体积约为 50%比白天活动的帝王蝶小,符合博贡蛾夜间活动的习性,也进一步说明神经区域相对体积与物种生活习性密切相关[21] [41];更多的有,散居型和群居型沙漠蝗之间[42]、不同品级蚂蚁之间脑结构的差异性[43]已被发现;此外还研究了环境生态和昆虫脑功能结构变化的关系[5] [44];也对比分析了果蝇[45]及烟芽蛾和烟青虫[46] [47]嗅觉投射神经元的投射空间。种间比较可以帮助我们了解大脑区域的功能,更有助于确定对物种特定生态的适应性,并探索何种因素限制了大脑结构的适应可变性、导致了功能相关结构之间的共同进化。

昆虫三维脑结构的构建极大地促进了大脑中神经纤维位置的可视化,并允许对单个大脑内部和之间的神经纤维体积进行统计对比分析,这不仅让人们进一步直观理解昆虫脑内各神经网络连接分布,也为昆虫脑结构的发育、量化、识别及变异筛选提供多元化的渠道,亦可以用此平台来多研究环境生态和昆虫脑功能结构之间的关系,为生态环境以及害虫防治积累进一步的基础。

## 4. 存在问题

通过详细调研国内外学者对昆虫脑结构方面的研究,发现仍然存在较多的不足。不足之处主要体现在以下两大类:

其一,主观上人为或实验样本造成的误差,包括但不限于:

(1) 昆虫标准脑样本所涵盖的范围不够全面。现有的已重建出的昆虫标准大脑只能对这些物种定义的大脑区域的各自相对体积进行有限的描述,因为它们提供都是相对单一的样本,比如:a) 只有一种性别的昆虫的数据[11] (烟芽夜蛾); b) 仅是特定年龄段的某种昆虫[20] (棉铃虫); c) 甚至是不同年龄的混合物[17] [29] (蜜蜂,沙漠蝗虫)等。而研究表明影响昆虫个体差异可能的因素包括育雏温度、性别、年龄及生活经历[48] [49] [50],现在的多数研究中这些因素并未被考虑进去,未来应该考虑全面的因素来进行大脑区域相对体积的比较。

(2) 重建昆虫脑结构时样本选取量不明确。通常在重建三维昆虫标准脑时,无论是用 VIB 或者 ISA 方法,都会选取较多的样本进行平均化处理,以确保所建的昆虫大脑是“真正的”平均大脑。这样避免了由于单个样本差异而导致昆虫脑结构内某区域相对体积大小或各区域之间相对位置距离的差异。但很多学者在重建昆虫非标准大脑时,供试的材料并未明确样本数量[1] [5] [20],不能确定是由一个样本所重建出的模型还是有多个样本重建出的模型,从而所得的脑结构各区域的大小和相对位置关系的准确性无法判断。未来研究在样本量的选取方面应更充足一些。

其二,客观上技术存在的不足,包括但不限于:

(3) 三维重构昆虫脑模型中部分神经区域的边界无法区分。一方面由于染色质量不佳,或方法不当或目前技术尚不够成熟,毕竟抗体穿透不同密度组织能力不同[11];另一方面是扫描的设备的精度(包括但不限于分辨率)或重建软件的功能(包括但不限于算法的准确性、分割、重建的精度以及速度)有待进一步加强。

(4) 样本处理时昆虫大脑经历了相当大的组织收缩。所有免疫组织化学制剂都会造成一定程度的样本收缩[51] [52],因此,所得的神经区域体积的绝对大小可能比实际值小,即使经过相似的组织学还原处理后,依然会存在误差。虽说昆虫脑结构中神经区域在相对比较中最有意义,但绝对大小的比较也不应该忽略,未来生物组织学的进一步发展会逐步缩小测量值与实际值的偏差。

## 5. 总结

目前在三维重建技术的辅助下,昆虫脑结构领域的应用已取得了众多的成果,但仍有许多深层的理论与技术方面有待进一步提高,综合如下:

表面的不足有样本的选取量不够明确、选取的范围不够精准不具有代表性等,这些问题通过实验者研究中多加考虑即可解决;深层次的迫切需要有理论的进一步发展、仪器的进一步更新、软件的进一步完善等。未来定是向着高精度化、高效率化、高创新化发展;更进一层的要打破固有学科圈的限制,多加强交叉学科的融合易多碰撞出新颖的火花。如最近 3D 打印模型为脑解剖结构的观察提供了一种新形式[53],此种方法为昆虫脑结构观察提供了极大的便利。虽然目前 3D 打印的精度还未达到理想效果,但随着技术的发展,这些问题会被解决。类似的方法应多推广到昆虫的脑结构研究中,以协助昆虫脑结构的研究更上一层楼。此外相对来说我国在昆虫脑部三维重构相关方面的研究甚少,这也是后期需要加强的地方。对于前人的经验,可取精去糟。

## 参考文献

- [1] 陈秋燕, 吴晓, 汤清波, 等. 烟青虫成虫脑结构解剖和三维模型构建[J]. 昆虫学报, 2016, 59(1): 33-46.
- [2] Wei, H., El Jundi, B., Homberg, U. and Stengl, M. (2010) Implementation of Pigment-Dispersing Factor-Immunoreactive Neurons in a Standardized Atlas of the Brain of the Cockroach *Leucophaea maderae*. *Journal of Comparative Neurology*



- ogy, **518**, 4113-4133. <https://doi.org/10.1002/cne.22471>
- [3] El Jundi, B., Huetteroth, W., Kurylas, A.E. and Schachtner, J. (2009) Anisometric Brain Dimorphism Revisited: Implementation of a Volumetric 3D Standard Brain in *Manduca sexta*. *Journal of Comparative Neurology*, **517**, 210-225. <https://doi.org/10.1002/cne.22150>
- [4] Heinze, S. and Reppert, S.M. (2012) Anatomical Basis of Sun Compass Navigation I: The General Layout of the Monarch Butterfly Brain. *Journal of Comparative Neurology*, **520**, 1599-1628. <https://doi.org/10.1002/cne.23054>
- [5] Montgomery, S.H. and Ott, S.R. (2015) Brain Composition in *Godyris zavaleta*, a Diurnal Butterfly, Reflects an Increased Reliance on Olfactory Informations. *Journal of Comparative Neurology*, **523**, 869-891. <https://doi.org/10.1002/cne.23711>
- [6] Homberg, U. (2008) Evolution of the Central Complex in the Arthropod Brain with Respect to the Visual System. *Arthropod Structure & Development*, **37**, 347-362. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2008.01.008>
- [7] Pfeiffer, K. and Homberg, U. (2014) Organization and Functional Roles of the Central Complex in the Insect Brain. *Annual Review of Entomology*, **59**, 165-184. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011613-162031>
- [8] Homberg, U., Brandl, C., Clynen, E., et al. (2004) Mas-Allatotropin/Lom-AG-Myotropin I Immunostaining in the Brain of the Locust, *Schistocerca gregaria*. *Cell and Tissue Research*, **318**, 439-457. <https://doi.org/10.1007/s00441-004-0913-7>
- [9] Fahrbach, S.E. (2006) Structure of the Mushroom Bodies of the Insect Brain. *Annual Review of Entomology*, **51**, 209-232. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.150954>
- [10] Strausfeld, N.J., Sinakevitch, I., et al. (2009) Ground Plan of the Insect Mushroom Body: Functional and Evolutionary Implications. *The Journal of Comparative Neurology*, **513**, 265-291. <https://doi.org/10.1002/cne.21948>
- [11] Kvello, P., Lfaldli, B.B., Rybak, J., et al. (2009) Digital, Three-Dimensional Average Shape D Atlas of the *Heliothis virescens* Brain with Integrated Gustatory and Olfactory Neurons. *Frontiers in Systems Neuroscience*, **3**, 14. <https://doi.org/10.3389/neuro.06.014.2009>
- [12] Menzel, R. (2001) Searching for the Memory Trace in a Mini-Brain, the Honeybee. *Learning & Memory*, **8**, 53-62. <https://doi.org/10.1101/lm.38801>
- [13] Heisenberg, M. (2003) Mushroom Body Memoir: From Maps to Models. *Nature Reviews Neuroscience*, **4**, 266-275. <https://doi.org/10.1038/nrn1074>
- [14] Rein, K., ZoCkler, M., Mader, M.T., et al. (2002) The Drosophila Standard Brain. *Current Biology*, **12**, 227-231. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(02\)00656-5](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(02)00656-5)
- [15] 梁学振, 刘光波, 刘金豹, 等. 基于 CT 三维重建的激素性股骨头坏死患者股骨头坏死组织分布研究[J]. 中国修复重建外科杂志, 2020, 34(1): 57-62.
- [16] Klaus, A.V., Kulasekera, V.L. and Schawaroch, V. (2003) Three-Dimensional Visualization of Insect Morphology Using Confocal Laser Scanning Microscopy. *Journal of Microscopy*, **212**, 107-121. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2818.2003.01235.x>
- [17] Brandt, R., Rohlfing, T., Rybak, J., et al. (2005) Tree-Dimensional Average-Shape Atlas of the Honeybee Brain and Its Applications. *Journal of Comparative Neurology*, **492**, 1-19. <https://doi.org/10.1002/cne.20644>
- [18] Kao, C.F. and Lee, T. (2012) Generation of Standard Wild-Type MARCM Clones for Analysis of Drosophila Brain Development. *Cold Spring Harbor Protocols*, **12**, 1267-1272. <https://doi.org/10.1101/pdb.prot071662>
- [19] Dreyer, D., Vitt, H., Dippel, S., et al. (2010) 3D Standard Brain of the Red Flour Beetle *Tribolium castaneum*: A Tool to Study Metamorphic Development and Adult Plasticity. *Frontiers in Systems Neuroscience*, **4**, 3. <https://doi.org/10.3389/neuro.06.003.2010>
- [20] 汤清波, 詹欢, Berg BG, 等. 棉铃虫幼虫脑和咽下神经节的三维结构构建[J]. 昆虫学报, 2014, 57(5): 538-546.
- [21] Adden, A., Wibrand, S., Pfeiffer, K., et al. (2020) The Brain of a Nocturnal Migratory Insect, the Australian Bogong Moth. *Journal of Comparative Neurology*, **528**, 1942-1963. <https://doi.org/10.1101/810895>
- [22] 郑太雄, 黄帅, 李永福, 等. 基于视觉的三维重建关键技术研究综述[J]. 自动化学报, 2020, 46(4): 631-652.
- [23] 葛斯琴, 任静, 高彩霞. 鞘翅目形态结构的三维重建与功能之间关系探讨的有效方法评估[J]. 应用昆虫学报, 2013, 50(6): 1737-1744.
- [24] 林骋, 曹利平. 三维重建技术指导肝门部胆管癌手术的应用体会[J]. 中华普通外科学文献(电子版), 2018, 12(4): 220-222.
- [25] 杨军. 分析先天性脊柱侧凸诊疗中 CT 三维重建的价值[J]. 甘肃科技, 2018, 34(21): 157-158.
- [26] 林晓斌, 王建兴, 林晨. 基于 MRF 的多图像数据三维重构方法研究[J]. 北京印刷学院学报, 2018, 26(3): 46-48.
- [27] Jenett, A., Schindelin, J.E. and Heisenberg, M. (2006) The Virtual Insect Brain Protocol: Creating and Comparing

Standardized Neuroanatomy. *BMC Bioinformatics*, **7**, Article No. 544. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-7-544>

- [28] Rohlfing, T., Brandt, R., Maurer, C.R., *et al.* (2001) Bee Brains, B-Splines and Computational Democracy: Generating an Average Shape Atlas. *Proceedings of IEEE Workshop on Mathematical Methods in Biomedical Image Analysis*, Kauai, 187-194.
- [29] Kurylas, A.E., Rohlfing, T., Kroczyk, S., *et al.* (2008) Standardized Atlas of the Brain of the Desert Locust, *Schistocerca gregaria*. *Cell and Tissue Research*, **333**, 125-145. <https://doi.org/10.1007/s00441-008-0620-x>
- [30] Klagges, B.R., Heimbeck, G., Godenschwege, T.A., *et al.* (1996) Invertebrate Synapsins: A Single Gene Codes for Several Isoforms in *Drosophila*. *Journal of Neuroscience*, **16**, 3154-3165. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.16-10-03154.1996>
- [31] 闫喜中, 谢俊昕, 邓彩萍, 等. 小菜蛾成虫触角叶细胞体的数量、分布和形态[J]. 昆虫学报, 2017, 60(7): 735-741.
- [32] 连国云, 李德智, 陈义昆, 等. 东亚飞蝗脑的形态学观察及三维重建[J]. 应用昆虫学报, 2013, 50(2): 513-517.
- [33] Rybak, J., Kuss, A., Lamecker, H.Z., *et al.* (2010) The Digital Bee Brain: Integrating and Managing Neurons in a Common 3D Reference System. *Frontiers in Systems Neuroscience*, **4**, 30. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2010.00030>
- [34] Ai, H. (2010) Vibration-Processing Interneurons in the Honeybee Brain. *Frontiers in Systems Neuroscience*, **3**, 19. <https://doi.org/10.3389/neuro.06.019.2009>
- [35] Kvello, P., Jrgensen, K. and Mustaparta, H. (2010) Central Gustatory Neurons Integrate Taste Quality Information from Four Appendages in the Moth *Heliothis virescens*. *Journal of Neurophysiology*, **103**, 2965-2981. <https://doi.org/10.1152/jn.00985.2009>
- [36] Lofaldli, B.B., Kvello, P., Kirkerud, N., *et al.* (2012) Activity in Neurons of Aputative Protocerebral Circuit Representing Information about a 10 Component Plant Odor Blend in *Heliothis virescens*. *Frontiers in Systems Neuroscience*, **6**, 64. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2012.00064>
- [37] El Jundi, B., Heinze, S., Lenschow, C., *et al.* (2010) The Locust Standard Brain: A 3D Standard of the Central Complex as a Platform for Neural Network Analysis. *Frontiers in Systems Neuroscience*, **3**, 21. <https://doi.org/10.3389/neuro.06.021.2009>
- [38] Chiang, A.S., Lin, C.Y., Chuang, C.C., *et al.* (2011) Three-Dimensional Reconstruction of Brain-Wide Wiring Networks in *Drosophila* at Single-Cell Resolution. *Current Biology*, **21**, 1-11.
- [39] Barton, R.A., Purvis, A. and Harvey, P.H. (1995) Evolutionary Radiation of Visual and Olfactory Brain Systems in Primates, Bats and Insectivores. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, **348**, 381-392. <https://doi.org/10.1098/rstb.1995.0076>
- [40] Schoenemann, P.T. (2006) Evolution of the Size and Functional Areas of the Human Brain. *Annual Review of Anthropology*, **35**, 379-406. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.35.081705.123210>
- [41] Montgomery, S.H., Merrill, R.M. and Ott, S.R. (2016) Brain Composition in *Heliconius* Butterflies, Posteclosion Growth and Experience-Dependent Neuropil Plasticity. *The Journal of Comparative Neurology*, **524**, 1747-1769. <https://doi.org/10.1002/cne.23993>
- [42] Ott, S.R. and Rogers, S.M. (2010) Gregarious Desert Locusts Have Substantially Larger Brains with Altered Proportions Compared with the Solitary Phase. *Proceedings of the Royal Society B*, **277**, 3087-3096. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0694>
- [43] Mysore, K., Subramanian, K.A., Sarasij, R.C., *et al.* (2009) Caste and Sex Specific Olfactory Glomerular Organization and Brain Architecture in Two Sympatric Ant Species *Camponotus sericeus* and *Camponotus compressus* (Fabricius, 1798). *Arthropod Structure & Development*, **38**, 485-497. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2009.06.001>
- [44] O'Donnell, S., Clifford, M.R., Deleon, S., *et al.* (2013) Brain Size and Visual Environment Predict Species Differences in Paper Wasp Sensory Processing Brain Regions (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae). *Brain, Behavior and Evolution*, **82**, 177-184. <https://doi.org/10.1159/000354968>
- [45] Jefferis, G.S.X.E., Potter, C.J., Chan, A.M., *et al.* (2007) Comprehensive Maps of *Drosophila* Higher Olfactory Centers: Spatially Segregated Fruit and Pheromone Representation. *Cell*, **128**, 1187-1203. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.01.040>
- [46] Zhao, X.C., Kvello, P., Lfaldli, B.B., *et al.* (2014) Representation of Pheromones, Interspecific Signals, and Plant Odors in Higher Olfactory Centers; Mapping Physiologically Identified Antennal-Lobe Projection Neurons in the Male *Heliothis* Moth. *Frontiers in Systems Neuroscience*, **8**, 186. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2014.00186>
- [47] Zhao, X.C. and Berg, B.G. (2010) Arrangement of Output Information from the 3 Macroglomerular Units in the *Heliothis* Moth *Helicoverpa assulta*: Morphological and Physiological Features of Male-Specific Projection Neurons. *Chemical Senses*, **35**, 511-521. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjq043>
- [48] Groh, C., Tautz, J. and Rosler, W. (2004) Synaptic Organization in the Adult Honey Bee Brain Is Influenced by Brood-Temperature Control during Pupal Development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United*

---

*States of America*, **101**, 4268-4273. <https://doi.org/10.1073/pnas.0400773101>

- [49] Technau, G.M. (2007) Fiber Number in the Mushroom Bodies of Adult *Drosophila Melanogaster* Depends on Age, Sex and Experience. *Journal of Neurogenetics*, **21**, 183-196. <https://doi.org/10.1080/01677060701695359>
- [50] Molina, Y. and O'Donnell, S. (2008) Age, Sex, and Dominance-Related Mushroom Body Plasticity in the Paperwasp *Mischocyttarus mastigophorus*. *Developmental Neurobiology*, **68**, 950-959. <https://doi.org/10.1002/dneu.20633>
- [51] Bucher, D., Scholz, M., Stetter, M., *et al.* (2000) Correction Methods for Three Dimensional Reconstructions from Confocal Images: I. Tissue Shrinking and Axial Scaling. *Journal of Neuroscience Methods*, **100**, 135-143. [https://doi.org/10.1016/S0165-0270\(00\)00245-4](https://doi.org/10.1016/S0165-0270(00)00245-4)
- [52] Ott, S.R. (2008) Confocal Microscopy in Large Insect Brains: Zinc-Formaldehyde Fixation Improves Synapsin Immunostaining and Preservation of Morphology in Whole-Mounts. *Journal of Neuroscience Methods*, **172**, 220-230. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2008.04.031>
- [53] 陈秋燕, 常亚军, 郭倩倩, 苏冉冉, 王博, 贺静, 谢桂英, 赵新成. 应用 3D 打印技术辅助识别昆虫脑解剖结构[J]. 昆虫学报, 2018, 61(4): 439-448.