



## 社会性蜂类昆虫认知行为研究进展

文超<sup>1</sup>, 张金秋<sup>1</sup>, 张晨阳<sup>1</sup>, 郭宇豪<sup>2</sup>, 王 偲<sup>3</sup>,  
葛 璠<sup>4\*</sup>, 温俊宝<sup>2\*</sup>

(1. 北京林业大学草业与草原学院, 北京 100083; 2. 北京林业大学林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083; 3. 华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642; 4. 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

**摘要：**关于动物认知研究主要侧重于大脑相对较大的脊椎动物，如灵长类和鸟类。本文综述了社会性蜂类个体、群体水平认知相关的研究工作。研究表明蜂类昆虫也具有复杂的个体认知能力，包括联想学习、自我认知、工具使用和空间导航等。蜂类昆虫表现出基于多巴胺的情绪状态，这种情绪是由对食物的欲望和个体经历引起的。蜂类昆虫同样还具有复杂的社会认知行为，蜂群中不同个体间能够进行个体识别，这是蜂群内部进行社会互动的基础。此外，部分蜂类被证实通过训练之后能解决一些非自然任务的能力，这些行为可以通过社会学习在不同个体间传播，最终在整个种群中保留下来。本文最后讨论了蜂类昆虫认知行为的神经基础，越来越多的证据表明蜂类昆虫具备认知能力的神经细胞基础，这取决于神经元之间的复杂连接。本文回顾了蜂类昆虫认知行为的最新进展，这有助于为动物行为和认知演化提供独特的视野。

**关键词：**认知；社会性昆虫；蜂；联想学习；工具使用

中图分类号：Q968.1

文献标识码：A

### Research progress on cognitive behavior of social bees and wasps

WEN Chao<sup>1</sup>, ZHANG Jin-Qiu<sup>1</sup>, ZHANG Cheng-Yang<sup>1</sup>, GUO Yu-Hao<sup>2</sup>, WANG Cai<sup>3</sup>, GE Jing<sup>4\*</sup>, WEN Jun-Bao<sup>2\*</sup> (1. School of Grassland Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 3. College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 4. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing, China)

基金项目：国家自然科学基金（32301292）；中国博士后基金地 17 批特别资助项目（2024T170055）

作者简介：文超，男，1994 年生，博士，讲师，主要从事有害生物防治研究，E-mail: wenchao@bjfu.edu.cn

\*通讯作者 Author for correspondence：葛璠，博士，助理研究员，主要研究方向社会性昆虫行为，E-mail: gejin@ioz.ac.cn;

温俊宝，博士，教授，主要研究方向为森林害虫生态调控、危险性入侵生物预警，E-mail: wenjunbao@bjfu.edu.cn

收稿日期 Received: 2024-12-13; 修回日期 Revision received: 2024-12-21; 接受日期 Accepted: 2024-12-22

**Abstract:** Research on animal cognition has primarily focused on vertebrates with relatively large brains, such as primates and birds. This paper reviews on the individual and collective cognition of social bees and wasps. Studies suggest that bees and wasps possess flexible cognitive abilities, including associative learning, self-recognition, tool use, and spatial navigation. Bees and wasps exhibit dopamine-based emotional states, which are influenced by food desires and individual experiences. Moreover, they demonstrate complex social cognitive behaviors, such as individual recognition, which is crucial for social interactions within colony. In addition, some bee species have been demonstrated to possess the ability to solve some non-natural tasks though training. These behaviors can spread through social learning, and retained within the population. Finally, the neural basis of cognitive behaviors in bees was reviewed, and the evidence points to the complex neuronal connections as the foundation for their cognitive abilities. This paper reviews recent advancements in the cognitive behaviors of bees and wasps, providing a new perspective on the evolution of animal cognition and behavior.

**Key words:** Cognition; social insects; bees; associative learning; tool use

动物在整个生命活动中会不断接触到一系列感官信息,它们需要利用这些信息来提高生存和繁殖机会。动物获取、处理和存储信息并作出行为反应的形式称为认知(Shettleworth, 1998; Giurfa, 2003; Pahl *et al.*, 2010)。动物认知的研究多集中于黑猩猩 *Pan troglodytes*、恒河猴 *Macaca mulatta* 和鸦科鸟类等脊椎动物,这可能是因为早期假设认为动物的认知水平与其进化水平之间存在正相关关系,即认知能力的高低与物种的进化程度是紧密相关的(van Horik and Emery, 2011; 王琳等, 2020)。但最近对社会性昆虫的研究发现多种复杂认知行为。社会性的膜翅目蜂类昆虫多具有复杂的分工系统,不同个体执行不同的任务,具有高度进化的社会结构、丰富的行为方式以及精巧的空间导航和通讯系统(Menzel, 1967; Srinivasan and Mandyam, 2010)。在此基础上,蜂类昆虫表现出复杂的学习、记忆、决策和社会互动的认知能力(Chittka and Rossi, 2022)。本文系统综述了社会性的蜂类昆虫(主要为蜜蜂总科和胡蜂科昆虫)个体认知领域的最新研究进展,主要包括包括了联想学习、自我认知、工具使用等,同时讨论了蜂类昆虫的群体认知,涵盖了个体识别、社会学习和文化传播等,为理解动物认知提供新的视角。

## 1 个体认知

近年来的研究表明,蜂类昆虫个体存在着不同复杂程度的认知,包括联想学习、自我认知、工具使用、计数能力和空间导航等。

### 1.1 联想学习

联想学习(Associative learning)是指动物对环境中不同事件或刺激之间的联系进行学习的过程,经典条件反射作为联想学习的一种形式,最初由巴甫洛夫在狗中得到验证

(Pavlov, 1927)。昆虫电生理学与神经生物学研究表明昆虫具有联想学习的神经元细胞基础,如在果蝇中,甜味会激活章鱼胺信号,该信号通过蘑菇体的离散多巴胺神经元来强化对学习的记忆 (Margulies *et al.*, 2005; Burke *et al.*, 2012; Devaud *et al.*, 2015; Perry *et al.*, 2017)。伸喙反应 (Proboscis extension response, PER) 作为一种经典的联想学习研究范式,已经被广泛应用于研究蜜蜂对条件刺激的学习和记忆。蜜蜂个体在接受条件刺激 (气味或视觉) 后,并与非条件刺激 (如糖水) 配对训练后,当再次给予条件刺激时,蜜蜂最终会表现出伸喙反应 (Takeda, 1961; Giurfa and Sandoz, 2012)。蜂类能够通过经典条件反射学习将特定的环境信号 (如气味、颜色或形状) 与奖励 (如花蜜或花粉) 关联起来,西方蜜蜂 *Apis mellifera* 蜜蜂在觅食时能够记住某种花朵的颜色或图案,并迅速将其与丰富的食物来源联系在一起,能够显著减少它们在复杂环境中寻找食物的成本。同样地,薰衣草气味会让蜜蜂联想学习到蓝色的花朵 (Zhang, 2006; Pahl *et al.*, 2010)。

## 1.2 自我认知

自我认知是指生物对自身存在、特征或行为的认识和理解能力。在地熊蜂 *Bombus terrestris* 中有两个研究证据表明其可能具有评估自我身体大小的意识。在复杂的自然栖息地中飞行的必要条件是避免与障碍物碰撞,因此熊蜂需要评估自身的大小和周围环境空间的大小,以在复杂的环境中安全飞行。飞行中的熊蜂会判断障碍物缝隙相对于其翅展的大小,当翅膀的大小比缝隙大或者相当时,熊蜂会选择在狭窄的空间中侧向飞行 (Ravi *et al.*, 2019, 2020)。具体而言,通过高速相机记录熊蜂穿越缝隙的方式发现:当翅膀宽度大于缝隙时,熊蜂会调整飞行姿势 (侧向飞行),以减少碰撞风险,当间隙变宽时,熊蜂会试图直接飞过缝隙 (图 1)。这表明熊蜂会评估缝隙的大小和通过性,并考虑其自身的大小,以在复杂的环境中安全地导航 (Ravi *et al.*, 2020; Brebner and Chittka, 2021)。然而在兰花蜂 *Euglossa imperialis* 通过缝隙的研究中,发现兰花蜂通过感知光亮度来定位最安全的飞行路径,会接近缝隙最亮的地方,从而获得最大的通过空间,避免与边缘碰撞 (Baird *et al.*, 2016)。

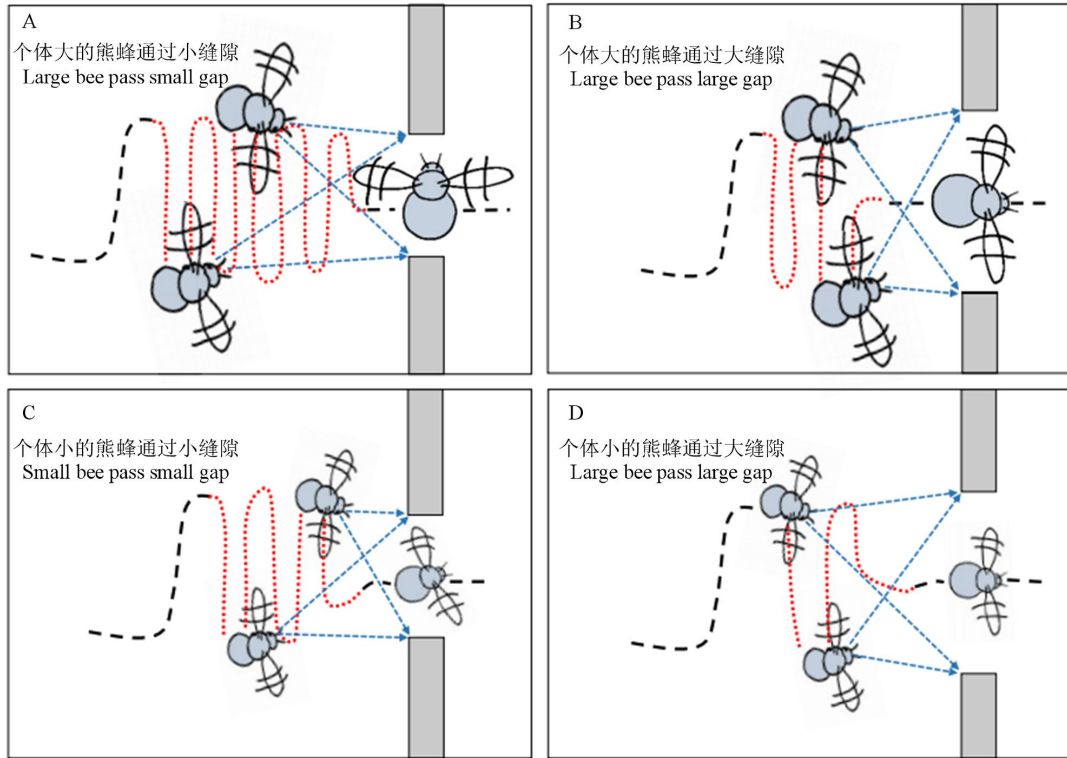


图 1 不同大小地熊蜂通过不同大小缝隙的行为模式

Fig. 1 Behavioral patterns of different-sized *Bombus terrestris* individuals passing through gaps with different sizes

注：A，个体大的熊蜂通过小的缝隙时，其会从多个角度观察缝隙，并且在缝隙前观察停留的时间较长，最终侧身通过缝隙以避免碰撞；B，个体大的熊蜂通过较大的缝隙时，观察时间减少了，并且会正面通过缝隙；C，相比于大个体的熊蜂，个体小的熊蜂通过缝隙时侧身的角度小于个体大的熊蜂；D，个体小的熊蜂穿越大的缝隙时，观察时间最少，并且会正面通过缝隙。图片改编自 Brebner and Chittka (2021)。红色线条表示观察行为，蓝色线条表示观察的角度。Note: A, Larger individuals observe the gap from multiple angles when passing through smaller gaps, and spend a longer time observing before passing to avoid collision; B, When passing through larger gaps, the observation time was reduced, and individuals pass through the gap with the body facing forward. C, Compared to larger individuals, smaller individuals pass through gaps at a smaller angle. D, When passing through larger gaps, smaller individuals spend the least time observing time and passing through the gap with the body facing forward. The figure was modified from Brebner and Chittka (2021). Red lines represented observation behavior, and blue lines indicated the angles of observation.

当熊蜂离开具有奖励的花朵时，它们会记忆花朵的外观和周围环境，不同体型的熊蜂在学习和记忆花朵信息时会有差异。体型较大的熊蜂倾向于花费更多时间学习和记忆高浓度蔗糖溶液的花朵，而体型较小的熊蜂记忆花朵位置的投入比个体大的熊蜂少。这可能是个体大的熊蜂能够携带更多的花蜜，因此更倾向于选择资源丰富的花朵，而个体小的熊蜂飞行范围和携带能力有限，不会花费更多精力记忆食物的信息 (Frasnelli *et al.*, 2021)。

### 1.3 工具使用

工具使用指动物在环境中操纵某种物体，并对另一对象（包括物体、动物自身或其他生物体）的状态（如形式、位置或状况等）造成改变 (文超等, 2022)。蜂类昆虫会解决一些在自然生态中不经常遇到过的工具使用任务，如地熊蜂通过训练后会拉绳和滚球以获得食物奖励，并且这些行为可以通过社会学习在个体之间传播 (Alem *et al.*, 2016; Loukola *et al.*, 2017; Wen *et al.*, 2024a, 2024b; Zhou *et al.*, 2024)。黄纹大胡蜂 *Vespa soror* 是中华蜜蜂

*Apis cerana* 重要的捕食性天敌，为了应对胡蜂的攻击，工蜂在巢口附近寻找并涂抹牲畜（鸡鸭）粪便，当蜂群暴露于自然发生的攻击或侦察胡蜂后，粪便斑点增多，而粪便斑点显著降低了胡蜂攻击频率，并有效抑制了其侵入巢穴（Mattila *et al.*, 2020）。西方蜜蜂还能够可以通过扇动空气来降温蜂巢（Heinrich, 1993）。骨头屋黄蜂 *Deuteragenia ossarium* 将攻击性较强蚂蚁的尸体堆放巢穴内，并利用这些尸体散发的挥发性物质驱赶寄生性天敌（Staab *et al.*, 2014）。

#### 1.4 计数能力

许多脊椎动物物种具备计数的能力，例如猕猴 *Macaca mulatta*（Brannon and Terrace, 2000）和罗宾鸟 *Petroica australis*（Hunt *et al.*, 2008）。比较相对数量对在野外觅食的蜜蜂至关重要，在觅食过程中，蜜蜂结合饱腹信息和所访问花朵的数量，优化觅食路线。蜜蜂已经被测试用于对人造花数量辨别，并且似乎能区分一个与更多的差异（Gross *et al.*, 2009）。蜜蜂工蜂可以训练在野外使用一系列地标来寻找食物源，沿着一条远离蜂巢的直线等距放置了4个大型地标（黄色帐篷），训练蜜蜂找到位于第三和第四帐篷中间的食物奖励，在测试中，受过训练的蜜蜂表现出在地标3和地标4之间寻找食物的明显趋势，这表明蜜蜂能够计数它们到达食物源所经过的地标数量（Chittka and Geiger, 1995; Dacke and Srinivasan, 2008）。

#### 1.5 情绪状态

情绪是短暂的主观状态，是由对环境状况的评估触发的（Perry *et al.*, 2016）。无脊椎动物一直被认为缺乏复杂的神经结构来支持情绪状态，但最新的研究表明蜂类昆虫展现出类似哺乳动物的情绪（Perry *et al.*, 2017）。地熊蜂在收到意外的蔗糖溶液时，表现出多巴胺依赖性的积极情绪样状态（Perry *et al.*, 2016）。同样，蜜蜂也拥有基于生物胺的欲望系统，当蜜蜂首次到达一个有奖励的食物源时会跳“8字形舞蹈”招募巢友前往食物，这时其大脑中的多巴胺水平会升高，表明对食物的渴望（Dong *et al.*, 2023b）。通过监测蜜蜂觅食和跳舞行为，同时量化和干扰蜜蜂大脑中的生物胺发现，无论是在通往目标的途中还是在进行“8字形舞蹈”过程中，蜜蜂大脑中的多巴胺依赖性都会因食欲增加和个体对食来源的回忆而短暂激活，个体饥饿也会提高觅食者大脑中的多巴胺水平（Huang *et al.*, 2022）。然而有趣的是，食物源的负面事件（遇到天敌金环胡蜂 *Vespa mandarinia*）能够降低脑中的多巴胺水平和“8字形舞蹈”（Dong *et al.*, 2023a）。总之，这些研究表明熊蜂和蜜蜂大脑中可能存在一种基于多巴胺的情绪状态，这种欲望系统是由个体的不同状态和经历触发。值得注意的是，尽管多巴胺在蜂类食物欲望的调控作用进行了较多研究，但多聚焦于多巴胺引发的行为反应，或通过行为表现后观察到的多巴胺水平变化，对多巴胺在情绪发生过程中的具体作用机制尚缺乏充分的探讨，尤其是情绪状态引发的昆虫大脑多巴胺的神经回路仍需进一步深入探

索。

## 1.6 空间导航

蜂类昆虫通常在较远的距离寻找食物并且返回到蜂巢,因此非常适合作为研究空间导航的对象(文超等, 2020)。蜂类昆虫通常只有几周的生命,当它们第一次离开巢穴时,就会与时间进行激烈竞争,必须尽量减少探索周围环境的时间(Chittka, 2010)。蜜蜂外出时需要记住多个觅食地点,并将它们按顺序连接起来,以最大限度减少飞行的距离和时间(Lihoreau *et al.*, 2016)。通过标记几种蜜蜂和独居蜂的个体,然后将其移动到几公里外的地方,一段时间后这些个体能够成功返回巢穴,这表明蜂类昆虫具有出色的导航能力(Chittka and Rossi, 2022)。

昆虫的导航记忆主要分为3种主要的方式,分别是对齐图像匹配(Alignment image-matching)、位置图像匹配(Positional image-matching)和路径整合(Path integration),对齐图像匹配和位置图像匹配是基于对周围环境的记忆,前者利用视图保持在熟悉的导航方向上,后者则是朝着熟悉的地方导航;而路径整合是基于昆虫自身运动的信号(Collett *et al.*, 2013)。使用高速摄像机分析地面筑巢的 *Cerceris australis* 空间导航发现,在学习飞行期间会关注不断变化的视野,并利用它们所经历的与当前遇到的视野差异来决定何时开始新的路线(Stürzl *et al.*, 2016)。蜜蜂能够识别复杂自然场景的图像,并且可以将自然场景作为潜在的导航地标(Dyer *et al.*, 2008),这可能使用神经“快照”来记住和识别这些地标(Collett and Cartwright, 1983; Judd and Collett, 1998)。蜜蜂在觅食的过程中需要记住物体许多不同特征,如果“快照”是记住形状的唯一机制,那么蜜蜂将需要大量内存来存储这些图像,因此猜测,蜜蜂还拥有其他更好方式来记忆导航图像,例如其形状、方向、对称性、颜色和大小(Srinivasan and Mandyam, 2010)。事实证明,蜜蜂可以提取和记忆大小、方向的特征,而无需存储整个图像(van Hateren *et al.*, 1990; Horridge *et al.*, 1992)。此外,西方蜜蜂能够在“舞蹈语言”中提取方向和距离信息的同时,能将该信息与空间环境位置信息相互叠加,从而正确导航到食物源的位置(Wang *et al.*, 2023)。

使用谐波雷达对熊蜂的整个觅食生涯进行追踪发现,随着熊蜂觅食经验的增加,能够在食物资源和巢之间学会使用直线飞行路径,从而减少飞行的距离和时间(Woodgate *et al.*, 2016)。道路或田野边缘等结构可能是动物导航的重要信号,熊蜂会有策略地利用地平线特征进行导航(Brebner *et al.*, 2021),外出觅食的蜜蜂还能够根据观察到的森林边缘、湖边和道路导航返回巢穴(von Frisch, 1967)。一些寄生蜂会同时照顾多个精心隐藏的巢穴,并存储关于每个巢穴的食物质量和新近程度的记忆,也就是说,寄生蜂不仅仅能够记住巢穴

的位置，还知道巢穴何时开始建造，是否已在巢穴中产卵以及最后一次为巢穴供给食物的时间（Collett *et al.*, 2013）。

路径整合依赖于路径积分的形式出现，也被称为“航位推算”（Dead-reckoning）（Mittelstaedt and Mittelstaedt, 1982; Collett and Collett, 2000）。在进行空间导航时，昆虫会记录从巢穴出发后的距离和方向，主要通过太阳提供方向信息（Wehner, 2006），以及通过光流（Optic flow）或由自身运动产生的本体感觉输入（Proprioceptive input）来获得距离信息，当觅食者找到食物时，它们可以利用方向和距离信息直接返回巢穴。因此路径整合对视觉环境的要求可能较低，昆虫能够在没有地标的环境中导航（Esch and Burns, 1996; Wittlinger *et al.*, 2006; Collett *et al.*, 2013）。研究揭示了西方蜜蜂利用光流的信号进行导航的多种方式，通过整合途中所经历的视觉运动来衡量飞行到食物源的距离，也就是说蜜蜂具备视觉驱动的“里程表”（Srinivasan *et al.*, 1996）。

## 2 社会认知

许多蜂类都是社会性昆虫，在复杂的社会生活中表现出了类似于脊椎动物的社会认知，如个体识别、社会学习和文化传播等。

### 2.1 个体识别

社会性昆虫中个体识别至关重要，个体识别构成了复杂社会互动的基础（Chittka and Rossi, 2022）。社会性昆虫会根据个体的外貌、社会地位和战斗能力等信息来做出行为决策（Wiley, 2013; Chittka and Rossi, 2022）。纸巢胡蜂 *Polistes fuscatus* 可以根据面部和腹部来识别巢友（图 2-A），这对于蜂群中不同个体之间是完全匿名的观点提出了挑战（Tibbetts, 2002）。进一步的研究表明个体识别可能是在发育过程中获得的，在早期被社会孤立的胡蜂不具备面部识别技能（Tibbetts *et al.*, 2019）。有趣的是胡蜂可以通过观察正在决斗的同巢个体打斗，对不同个体的战斗力进行判断，对具有较强攻击性的胡蜂攻击性较低，而对攻击性较低的胡蜂攻击性较高（图 2-B），这是胡蜂在打斗中通过个体识别的“欺软怕硬”行为（Tibbetts *et al.*, 2020）。



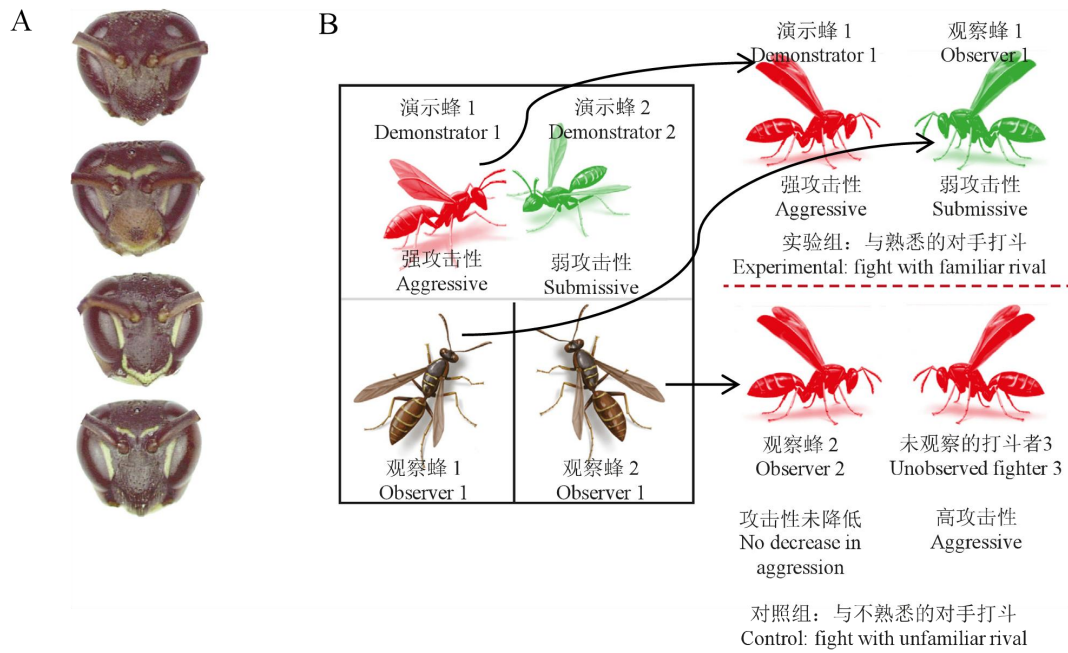


图 2 纸巢胡蜂 *Polistes fuscatus* 的个体识别和社会认知

Fig. 2 Individual recognition and social cognition in *Polistes* paper wasps (*Polistes fuscatus*)

注：A，4 头胡蜂个体的面部，这是胡蜂进行个体识别的基础，图来自 Tibbetts (2002)。B，通过社会学习评估潜在的打斗对手。观察蜂 1 观察两头同种的胡蜂（演示蜂）打斗行为之后，与具有强攻击性的演示蜂 1 打斗时，其表现出较低的攻击性。然而当观察蜂 2 与之前没有遇到过胡蜂进行打斗时，其表现出较高的攻击性。图改自 Chittka and Rossi (2022)。Note: A, Portraits of four individuals, which serve as the basis for individual recognition. From Tibbetts (2002). B, Assessing potential fighting rivals through social learning. After observer wasp 1 witnessed two conspecific wasps (demonstrator wasps) fighting, they exhibited lower aggression when later interacting with demonstrator wasp 1, which had shown high aggression during the fight. However, when observer wasp 2 fought with a wasp it had never encountered before, it displayed higher aggression. The figure was modified from Chittka & Rossi (2022).

## 2.2 社会学习和文化传播

蜜蜂的“8 字形舞蹈”（Waggle dance）语言的习得可能是在无脊椎动物身上发现的社会学习的最佳案例，蜜蜂通过“舞蹈语言”向同巢其他蜜蜂个体传递食物源的方向、距离和质量等信息（von Frisch, 1967; Dyer, 2002）。最近的研究表明“舞蹈语言”需要通过社会学习获得，没有跟随学会舞蹈蜜蜂（示范蜂）学习个体其舞蹈表现明显更加紊乱，摇摆角度偏差更大，且距离编码不准确，但是随着学习经验的积累，其舞蹈编码信息会变得更加准确（Dong *et al.*, 2023b）。在寻找新巢址时，蜂群会使用‘8 字形舞蹈’进行决策（Seeley, 2010）。在初期阶段，蜂群对选择哪个巢址存在较大分歧，通过多次访问不同的候选巢址，最终确定合适的巢址，这一过程类似于民主决策和文化积累（Seeley, 2010）。



最近的研究探讨了地熊蜂是否可以通过拉绳来获得食物奖励（图3）。这种非自然任务的学习依赖于联想学习（Wen *et al.*, 2024），熊蜂通过学习有奖励的人造花和连接人造花的绳子的特征来解决拉绳任务，其中绳子的特征可能更重要（Zhou *et al.*, 2024）。拉绳技术能够在不同的个体之间传播，没有拉绳经验的观察者向熟悉拉绳的个体学习拉绳技术，随后自己成为下一代学习者的演示者，因此拉绳技能在种群中的寿命可能比个体的寿命更长（Alem *et al.*, 2016）。在熊蜂滚球的研究中，觅食蜂能够通过将小球推到指定位置以获得奖励，即使在学习的过程中学习的是最远的球，在测试时观察蜂会推最靠近指定位置的球，这表明熊蜂推球行为的社会学习具有灵活性（Loukola *et al.*, 2017）。地熊蜂同样能够通过社会学习将打开谜盒的能力在种群中传播，在缺乏演示者的情况下，熊蜂解决谜盒的行为的熟练程度明显低于有演示者存在的情况，这表明社会学习对于正确掌握开盒技巧至关重要（Bridges *et al.*, 2023, 2024）。

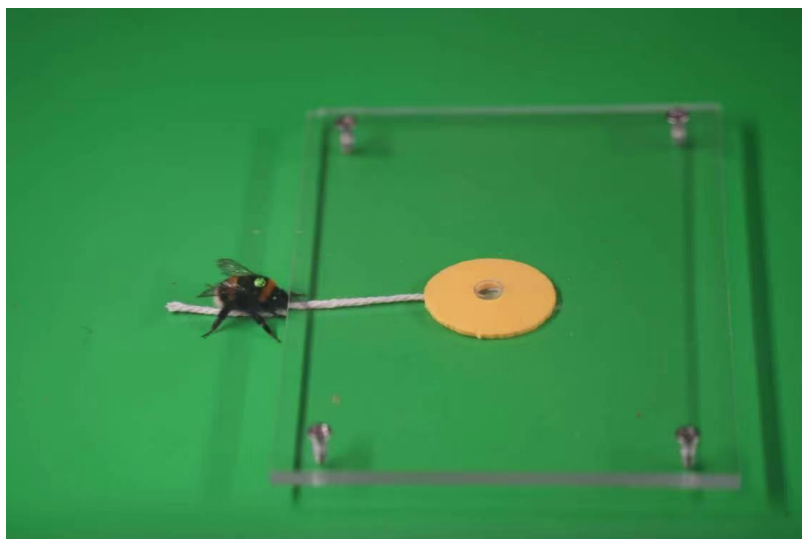


图3 地熊蜂拉绳行为

Fig. 3 String-pulling behavior in *Bombus terrestris*

注：拉绳行为可以通过社会学习在蜂群中传播。图自文超。Note: String-pulling behavior could be transmitted within the colony through social learning. Image from Wen Chao.

### 3 神经基础

蜜蜂的大脑似乎比哺乳动物的大脑小得多，体积仅为  $1 \text{ mm}^3$  左右（Giurfa, 2003）。尽管蜂类昆虫只拥有相对较小的大脑，但是其表现出丰富的行为方式。通过模型预测表明即使复杂的认知任务有时也可以通过相对简单和紧凑的神经回路来实现（Ardin *et al.*, 2016; Peng and Chittka, 2016; Roper *et al.*, 2017; Guiraud *et al.*, 2018）。如联想学习（例如将气味与奖励联系在一起）是通常被视为简单的巴甫洛夫式过程，可以通过改变单个突触的效率来介

导该过程。但是事实证明，即使学习单个关联也可以导致昆虫大脑整个区域中突触复合体发生变化（Chittka, 2017）。其次，蜂类昆虫的大脑并不简单，虽然蜜蜂的大脑只有约 100 万个神经元，但每个神经元的结构都可以像一棵成熟的树一样具有广泛的分支，因此大脑可能拥有大量的神经元的突触连接（Witthöft, 1967; Giurfa, 2013; Chiang *et al.*, 2011）。

目前，关于蜂类昆虫神经机制的研究主要集中大脑结构和神经递质的传导。如生物胺和神经肽协同来调控蜜蜂的觅食行为，其中多巴胺信号系统与食物的欲望相关，短神经肽（sNPF）增强了食欲反应、食物摄入以及对食物相关气味的行为和神经反应。相反，速激肽相关肽（TRPs）抑制食欲反应（Silva *et al.*, 2024）。一些其他的神经生物学的研究方法已经在蜂类昆虫中得到应用，如使用钙成像技术追踪西方蜜蜂触角叶（AL）中投射神经元在气味刺激下的变化，同时可以将记录的钙信号输入到蘑菇体（MB），实现描述嗅觉投射神经元、肯扬细胞（KC）和 MB 输出神经元（MBON）之间连接的基本特征（Paoli *et al.*, 2024），这有助于理解嗅觉相关的认知行为神经机制。但是目前对于蜂类昆虫复杂的认知的神经机制的研究还相对较少，该方向的研究有助于理解其复杂的认知行为模式，同时可能为人工智能与仿生研究提供启示。

## 4 展望

蜂类昆虫在生态系统中占据着重要的生态位，其认知行为研究处于快速发展阶段，但是目前存在以下有趣的问题亟待探索：

（1）在研究社会性蜂类昆虫的群体行为时，这些行为究竟是本能驱动的，还是依赖于高级认知机制？例如，在蜜蜂筑巢的过程中，多个个体同时参与六边形蜂巢的建造，需要协调合作以确保蜂巢的结构完整性。在这种情境下，蜜蜂是否能够通过认知来实现这种高效合作，或仅仅是依赖于本能行为值得深入探索。

（2）昆虫中最复杂的认知形式是否发生在真社会性的物种中？社会性生活方式是否给大脑施加了选择压力？真社会性昆虫，如蜜蜂、蚂蚁和白蚁等，其社会结构高度复杂，个体之间存在精细的分工与协作，这种社会性行为的背后是否依赖于复杂的认知机制。社会性昆虫的群体行为涉及到信息共享、决策的协调等。因此，社会性昆虫的认知水平是否高于非社会性的物种，值得系统研究。同时蜂类昆虫包含大量的社会性与非社会性物种，这使其成为研究该问题的理想模型，二者的认知差异可以为理解社会性对认知演化的影响提供独特的视角。

（3）蜂类昆虫在解决一些非自然的任务，如拉绳、推球和解决谜盒任务时，多久后能

够稳定遗传？蜂类昆虫解决非自然任务的能力是否能在种群中长期保留可能取决于该能力是否能够提供某种生存或繁殖优势。例如，有效使用工具的个体在某些环境中是否具有更高的适应性，进而有助于其在种群中的存活和繁殖。然而，由于这些任务并非自然选择压力下的行为，其在群体中的遗传稳定性可能较低，可能主要依赖于社会学习。未来的研究可以进一步探讨这些非自然任务解决能力的遗传机制，这可以通过长期的行为观察和种群遗传分析。

### 参考文献（References）

- Alem S, Perry CJ, Zhu XF, *et al.* Associative mechanisms allow for social learning and cultural transmission of string pulling in an insect [J]. *PLoS Biology*, 2016, 14 (10): e1002564.
- Ardin P, Peng F, Mangan M, *et al.* Using an insect mushroom body circuit to encode route memory in complex natural environments [J]. *PLoS Computational Biology*, 2016, 12 (2): e1004683.
- Baird E, Dacke M. Finding the gap: A brightness-based strategy for guidance in cluttered environments [J]. *Proceedings of the Royal Society b-Biological Sciences*, 2016, 283 (1828): 20152988.
- Brannon EM, Terrace HS (2000) Representation of the numerosities 1-9 by rhesus macaques (*Macaca mulatta*) [J]. *Journal of Experimental Psychology Animal Behavior Processes*, 2000, 26 (1): 31-49.
- Brebner JS, Chittka L. Animal cognition: The self-Image of a bumblebee [J]. *Current Biology*, 2021, 31 (4): 207-209.
- Brebner JS, Makinson JC, Bates OK, *et al.* Bumble bees strategically use ground level linear features in navigation [J]. *Animal Behaviour*, 2021, 179 (7): 147-160.
- Bridges AD, Royka A, Wilson T, *et al.* Bumblebees socially learn behaviour too complex to innovate alone [J]. *Nature*, 2024, 627 (8004): 572-578.
- Bridges AD, MaBouDi H, Procenko O, *et al.* Bumblebees acquire alternative puzzle-box solutions via social learning [J]. *PLoS Biology*, 2023, 21 (3): e3002019.
- Burke CJ, Huetteroth W, Oswald D, *et al.* Layered reward signalling through octopamine and dopamine in *Drosophila* [J]. *Nature*, 2012, 492 (7492): 433-437.
- Chiang AS, Lin CY, Chuang CC, *et al.* Three dimensional reconstruction of brain-wide wiring networks in *Drosophila* at single-cell resolution [J]. *Current Biology*, 2011, 21 (1): 1-11.
- Chittka L, Rossi N. Social cognition in insects [J]. *Trends in Cognitive Sciences*, 2022, 26 (7): 578-592.
- Chittka L. Primer bee cognition [J]. *Current Biology*, 2017, 27 (19): 1049-1053.
- Chittka L, Geiger K. Can honey bees count landmarks? [J] *Animal Behaviour*, 1995, 49 (1): 159-164.
- Collett M, Chittka L, Collett TS. Spatial memory in insect navigation [J]. *Current Biology*, 2013, 23 (17): 789-800.

Collett TS, Cartwright BA. Eidetic images in insects: their role in navigation [J]. *Trends in Neurosciences*, 1983, 6 (83): 101-105.

Collett M, Collett TS. How do insects use path integration for their navigation? [J]. *Biological Cybernetics*, 2000, 83 (3): 245-259.

Dacke M, Srinivasan MV. Evidence for counting in insects [J]. *Animal Cognition*, 2008, 11 (4): 683-89.

Devaud JM, Papouin T, Carcaud J, *et al.* Neural substrate for higher-order learning in an insect: Mushroom bodies are necessary for configural discriminations [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112 (43): 5854-5862.

Dong SH, Gu GY, Lin T, *et al.* Report an inhibitory signal associated with danger reduces honeybee dopamine levels [J]. *Current Biology*, 2023a, 33 (10): 2081-2087.

Dong SH, Lin T, Nieh JC, *et al.* Social signal learning of the waggle dance in honey bees [J]. *Science*, 2023b, 379 (6636): 1015-1018.

Dyer AG, Rosa MGP, Reser DH. Honeybees can recognise images of complex natural scenes for use as potential landmarks [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2008, 211 (8): 1180-1186.

Dyer FC. The biology of the dance language [J]. *Annual Review of Entomology*, 2002, 47 (1): 917-949.

Esch HE, Burns JE. Distance estimation by foraging honey bees [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1996, 199 (1): 155-162.

Frasnelli E, Théo Robert, Chow PKY, *et al.* Small and large bumblebees invest differently when learning about flowers [J]. *Current Biology*, 2021, 21 (5): 1028-1064.

von Frisch K. The Dance Language and Orientation of Bees [M]. Belknap Press, 1967.

Giurfa M. Cognitive neuroethology: Dissecting non-elemental learning in a honeybee brain [J]. *Current Opinion in Neurobiology*, 2003, 13 (6): 726-735.

Giurfa M. Cognition with few neurons: Higher-order learning in insects [J]. *Trends in Neurosciences*, 2013, 36 (5): 285-294.

Giurfa M, Sandoz JC. Invertebrate learning and memory: Fifty years of olfactory conditioning of the proboscis extension response in honeybees [J]. *Learning and Memory*, 2012, 19 (2): 54-66.

Gross HJ, Pahl M, Si A, *et al.* Number based visual generalization in the honeybee [J]. *PLoS ONE*, 2009, 4 (1): e4263.

Guiraud M, Roper M, Chittka L. High speed videography reveals how honeybees can turn a spatial concept learning task into a simple discrimination task by stereotyped flight movements and sequential inspection of pattern elements [J]. *Frontiers in Psychology*, 2018, 9: 1347.

Heinrich B. The Hot-Blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation [M]. Harvard: Harvard University Press, 1993.

Horridge GA, Zhang SW, Lehrer M. Bees can combine range and visual angle to estimate absolute size [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, 1992, 337 (1279): 49-57.

Huang JN, Zhang ZN, Feng WJ, *et al.* Food wanting is mediated by transient activation of dopaminergic signaling in the honey bee brain [J]. *Science*, 2022, 376 (6592): 508-812.

- Hunt S, Low J, Burns KC. Adaptive numerical competency in a food hoarding songbird [J]. *Proceedings of the Royal Society b-Biological Sciences*, 275: 2373-2379.
- Judd SPD, Collett TS. Multiple stored views and landmark guidance in ants [J]. *Nature*, 1998, 392: 710-714.
- Lihoreau M, Chittka L, Raine NE. Monitoring flower visitation networks and interactions between pairs of bumble bees in a large outdoor flight cage [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11: e0150844.
- Loukola OJ, Perry CJ, Coscos L, *et al.* Bumblebees show cognitive flexibility by improving on an observed complex behavior [J]. *Science*, 2017, 355 (6327): 833-836.
- Margulies C, Tully T, Dubnau J. Deconstructing memory in *Drosophila* [J]. *Current Biology*, 2005, 15 (17): 700-713.
- Mattila HR, Otis GW, Nguyen LTP, *et al.* Honey bees (*Apis cerana*) use animal feces as a tool to defend colonies against group attack by giant hornets (*Vespa soror*) [J]. *PLoS One*, 15 (12): e0242668
- Menzel R. Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene (*Apis mellifica*) [J]. *Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie*, 1967, 56 (1): 22-62.
- Mittelstaedt H, Mittelstaedt ML. Homing by Path Integration, Avian Navigation. In: Papi F and Wallraff HG, eds [M]. Berlin: Springer, 1982: 290-297.
- Pahl M, Jürgen T, Zhang SW. Honeybee Cognition. In: Kappeler P, eds. *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms* [M]. Berlin: Springer, 2010.
- Paoli M, Wystrach A, Ronsin B, *et al.* Analysis of fast calcium dynamics of honey bee olfactory coding [J]. *eLife*, 2024, 13: RP93789.
- Pavlov IP. *Conditioned Reflexes: An Investigation of the Physiological Activity of the Cerebral Cortex* [M]. Oxford University Press, 1927.
- Peng F, Chittka L. A simple computational model of the bee mushroom body can explain seemingly complex forms of olfactory learning and memory [J]. *Current Biology*, 2016, 27 (11): 224-230.
- Perry CJ, Baciadonna L, Chittka L. Unexpected rewards induce dopamine-dependent positive emotion-like state changes in bumblebees [J]. *Science*, 2016, 353 (6307): 1529-1531.
- Ravi S, Bertrand O, Siesenop T, *et al.* Gap perception in bumblebees [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2019, 222 (2): jeb184135.
- Ravi S, Siesenop T, Bertrand O, *et al.* Bumblebees perceive the spatial layout of their environment in relation to their body size and form to minimize inflight collisions [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117 (49): 31494-31499.
- Roper M, Fernando C, Chittka L. Insect bio-inspired neural network provides new evidence on how simple feature detectors can enable complex visual generalization and stimulus location invariance in the miniature brain of honeybees [J]. *PLoS Computational Biology*, 2017, 13 (2): e1005333.
- Seeley TD. *Honeybee Democracy* [M]. New Jersey: Princeton University Press, 2010.

- Shettleworth SJ. Cognition, Evolution, and Behavior[M]. New York: Oxford University Press, 1998.
- Silva RCD, Bestea L, Sanchez GDB, *et al.* When the society dictates food search - Neural signalling underlying appetitive motivation in honey bees [J]. *Current Opinion in Neurobiology*, 2024, 89: 102930.
- Srinivasan, MV, Zhang SW, Lehrer M, *et al.* Honey bee navigation en route to the goal: Visual flight control and odometry [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1996, 199 (1): 237-244.
- Srinivasan Mandyam V. Honey bees as a model for vision, perception, and cognition [J]. *Annual Review of Entomology*, 2010, 55 (1): 267-284.
- Staab M, Ohl M, Zhu CD, *et al.* A unique nest-protection strategy in a new species of spider wasp [J]. *PLoS ONE*, 2014, 9 (7): e101592.
- Stürzl W, Zeil J, Boeddeker N, *et al.* How wasps acquire and use views for homing [J]. *Current Biology*, 2016, 26 (4): 470-482.
- Takeda K. Classical conditioned response in the honey bee [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1961, 6 (3): 168-179.
- Tibbetts EA. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus* [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2002, 269 (1499): 1423-1428.
- Tibbetts EA, Desjardins E, Kou N, *et al.* Social isolation prevents the development of individual face recognition in paper wasps [J]. *Animal Behaviour*, 2019, 152: 71-77.
- Tibbetts EA, Wong E, Bonello S. Wasps use social eavesdropping to learn about individual rivals [J]. *Current Biology*, 2020, 30 (15): 3007-3010.
- van Hateren JH, Srinivasan MV, Wait PB. Pattern recognition in bees: Orientation discrimination [J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 1990, 167 (5): 649-654.
- van Horik J, Emery NJ. Evolution of cognition [J]. *Wiley Interdisciplinary Reviews-Cognitive Science*, 2011, 2 (6): 621-633.
- von Frisch K. The Dance Language and Orientation of Bees [M]. Cambridge: Harvard University Press, 1967.
- Wang L, Luo YC, Li ZQ. A review of cognitive studies on corvids [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2020, 55 (6): 806-831. [王琳, 罗云超, 李忠秋. 鸦科鸟类认知研究回顾 [J]. *动物学杂志*, 2020, 55 (6): 806-831]
- Wang ZW, Chen XX, Becker F, *et al.* Honey bees infer source location from the dances of returning foragers [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2023, 120 (12): e2213068120.
- Wehner R, Müller M. The significance of direct sunlight and polarized skylight in the ant's celestial system of navigation [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103 (33): 12575-12579.
- Wen C, Wang C, Guo XL, *et al.* Object use in insects [J]. *Insect Science*, 2024, 31 (4): 1001-1014.
- Wen C, Du CJ, Shen LM, *et al.* Research progress of animal tool use behavior [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2022, 57 (3): 462-477. [文超, 杜澄举, 申黎明, 等. 动物使用工具行为研究进展 [J]. *动物学杂志*, 2022, 57 (3): 462-477]
- Wen C, Lu Y, Solvi C, *et al.* Does bumblebee preference of continuous over interrupted strings in string-pulling tasks indicate means-end

- comprehension? [J]. *eLife*, 2024, 13: RP97018.
- Wen C, Ma T, Shen LM, *et al.* The role of visual signals in insect detection of plant hosts [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2020, 42 (3): 607-614. [文超, 马涛, 王偲, 等. 视觉信号在昆虫检测植物寄主中的作用 [J]. *环境昆虫学报*, 2020, 42 (3): 607-614]
- Wen C, Wang C, Wen JB, *et al.* Research progress of animal string-pulling test [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43 (5): 1463-1470. [文超, 王偲, 温俊宝. 动物拉绳测试研究进展 [J]. *生态学杂志*, 2024, 43 (5): 1463-1470]
- Wiley RH. Specificity and multiplicity in the recognition of individuals: Implications for the evolution of social behaviour [J]. *Biological Reviews*, 2013, 88 (1): 179-195.
- Witthft W. Absolute anzahl und verteilung der zellen im him der honigbiene [J]. *Zeitschrift Für Morphologie Der Tiere*, 1967, 61 (1): 160-184.
- Wittlinger M, Wehner R, Wolf H. The ant odometer: Stepping on stilts and stumps [J]. *Science*, 2006, 312 (5782): 1965-1967.
- Woodgate JL, Makinson JC, Lim KS, *et al.* Lifelong radar tracking of bumblebees [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11: e0160333.
- Zhang SW, Schwarz S, Pahl M, *et al.* Honeybee memory: A honeybee knows what to do and when [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2006, 209 (22): 4420-4428.
- Zhou D, Dong S, Ge J, *et al.* Bumblebees attend to both the properties of the string and the target in string-pulling tasks, but prioritize the features of the string [J]. *Insect Science*, 2024.