РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Южный научный центр

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Southern Scientific Centre

Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 21. Вып. 2
Vol. 21. Iss. 2

Ростов-на-Дону
2025

Нейроархитектоника грибовидных тел у насекомых

© Т.Г. Зачепило

Институт физиологии имени И.П. Павлова Российской академии наук, набережная Макарова, 6, Санкт-Петербург 199034 Россия. E-mail: polosataya2@mail.ru

Резюме. Грибовидные тела являются парными высшими интегративными центрами мозга насекомых, играющими ключевую роль в сенсорной интеграции, процессах обучения и памяти, пространственной навигации. Несмотря на обширные данные зарубежных исследователей, в русскоязычной литературе эта тема освещена недостаточно. Настоящий обзор обобщает современные представления о строении, клеточном составе и синаптической организации грибовидных тел. Описан общий план строения грибовидных тел, включающий чашечку (каликс), ножку (педункулус) и доли, а также основные типы нейронов: клетки Кеньона, афферентные, эфферентные и модуляторные нейроны. Рассматривается эволюционная пластичность грибовидных тел: их строение значительно варьирует у разных отрядов насекомых. Обсуждаются случаи редукции грибовидных тел у некоторых насекомых (Odonata; Hemiptera: Notonectidae) и у мутантов дрозофилы (Diptera: Drosophilidae), что демонстрирует возможность компенсации их функций другими мозговыми центрами. Грибовидные тела насекомых являются относительно динамичной системой, чья структура и функция формируются под влиянием сенсорной среды и поведенческих задач.

Ключевые слова: Insecta, мозг, грибовидные тела, клетки Кеньона.

Neuroarchitectonics of Insect mushroom bodies

© T.G. Zachepilo

Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences, Makarov Embankment, 6, St Petersburg 199034 Russia. E-mail: polosataya2@mail.ru

Abstract. Mushroom bodies are paired higher integrative centers of the brain that play a key role in sensory processing, learning and memory processes, and spatial navigation. Despite international data, the Russian-language literature on this topic is plentiful. This review summarizes current understanding of the structure, cellular composition, and synaptic organization of mushroom bodies. It examines the general composition of the mushroom bodies, including the calyx, pedunculus, and vale, as well as the main types of neurons: Kenyon cells, afferent, efferent, and modulatory neurons. The evolutionary plasticity of mushroom bodies is discussed: their structure varies significantly across different orders of Insecta. There are also cases of mushroom body reduction in some insects (Odonata; Hemiptera: Notonectidae) and in *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Diptera: Drosophilidae) mutants, which leads to the possibility of their functions being altered by other brain centers. Thus, mushroom-shaped organs are dynamically developing systems whose structure and functions evolve under the influence of the sensory environment and the ethological tasks.

Keywords: Insecta, brain, mushroom bodies, Kenyon cells.

Введение

Грибовидные тела (ГТ) представляют собой парные структуры в дорсальной части мозга членистоногих. Они являются интегративными центрами высшего порядка и играют ключевую роль в процессах обучения, памяти, сенсорной интеграции и пространственной навигации [Strausfeld, 2012].

Первые описания этих структур были сделаны в XIX веке Дюжарденом [Dujardin, 1850], который предположил их связь с поведением у насекомых. Работы Воскресенской [1957], Хайзенберга с соавторами [Heisenberg et al., 1985], Мензеля и Гюрфы [Menzel, Giurfa, 2001] заложили основу современных представлений о роли грибовидных тел в обучении и памяти насекомых. В последние десятилетия прогресс в изучении ГТ произошел благодаря методам молекулярной биологии и генетики (GAL4/UAS, оптогенетике и др.), в частности возможности избирательной активации и выключения специфических классов нейронов грибовидных тел на модели *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 [Aso et al., 2014a, b; Owald, Waddell, 2015]. Это позволило перейти от корреляционных наблюдений к причинно-следственному установлению функций отдельных нейронных контуров и пониманию их вклада в конкретные поведенческие акты.

Грибовидные тела присутствуют у насекомых, ракообразных, многоножек и хелицеровых [Strausfeld, 2012]. Наличие грибовидных тел или гомологичных им структур указывает на древнее происхождение, восходящее к последнему общему предку всех членистоногих, а возможно, и к предку всей линии Panarthropoda [Strausfeld, 2012; Wolff, Strausfeld, 2015; Ma et al., 2015]. Вероятно, грибовидные тела – апоморфия членистоногих, которая возникла de novo для обработки сложной сенсорной информации в условиях сегментированного тела и жесткого экзоскелета, требующего прецизионного контроля [Farris, 2011]. Именно у насекомых грибовидные тела достигли своих максимальных развития и сложности.

Сравнительная нейроанатомия демонстрирует эволюционную консервативность плана строения грибовидных тел у различных групп насекомых. Однако в деталях наблюдаются значительные различия, отража-

Обзорная статья / Review Article
DOI: https://doi.org/10.5281/zenodo.18096161

ющие экологические ниши и эволюционные тренды в разных таксонах. Наиболее ярко эта связь проявляется у общественных перепончатокрылых насекомых, у которых относительный объем грибовидных тел максимален и положительно коррелирует со сложностью поведения: фуражировкой, навигацией, социальным обучением и коммуникацией [Farris, 2011; Menzel, 2012].

На сегодняшний день существует большой пласт зарубежной литературы о строении и функциях грибовидных тел. Однако в русскоязычных научных и учебных изданиях данная тема практически не освещается. Цель настоящего мини-обзора – проанализировать и обобщить современные данные о строении и функциях грибовидных тел у насекомых разных филогенетических линий.

Ограничения работы: в обзор не включены описания методических подходов, с помощью которых были получены данные; нет подробного рассмотрения особенностей ГТ внутри отряда насекомых; рассматриваются грибовидные тела только на стадии имаго, не приведены данные по онтогенезу ГТ; сделаны общие описания отрядов на основании данных, полученных на нескольких видах модельных насекомых.

Общий план строения грибовидных тел

Грибовидные тела представляют собой парные протоцеребральные нейропили, образуемые преимущественно отростками нейронов Кеньона (клеток Кеньона, КК). Нейропиль грибовидного тела обычно состоит из чашечки (каликса), ножки (педункулуса) и долей (вертикальной и медиальной), которые образуются разделением ножки (рис. 1). Тела клеток Кеньона обычно располагаются над чашечками и очень близко по бокам чашечек. Некоторые дополнительные типы внутренних нейронов имеют тела, удаленные от грибовидных тел [Strausfeld, 2002; Fahrbach, 2006]. Отростки других нейронов проникают в определенные части грибовидных тел, соединяя их с другими областями протоцеребрума мозга. Общий план строения грибовидных тел отражает их функцию в качестве центра конвергенции, обработки и хранения информации. Структура «чашечка → ножка → доли» обеспечивает последовательные этапы приема сенсорных сигналов, их внутрицентральной обработки и генерации адаптивных поведенческих ответов. Степень развития грибовидных тел напрямую коррелирует со сложностью поведения животного, достигая своего максимума у общественных насекомых, таких как пчелы и муравьи.

Чашечка, или каликс. Это самая дорсальная часть грибовидного тела, имеющая чашеобразную или округлую форму. Чашечка состоит из плотного нейропиля, где дендриты клеток Кеньона образуют синаптические контакты с аксонами сенсорных нейронов. Группы различных клеток Кеньона внутри чашечек упорядочены и представлены в виде стереотипных полос или слоев, расположенных в виде столбчатых субъединиц. Чашечка является основным входным отделом, куда проецируются афферентные (входные) нейроны из различных сенсорных центров мозга. У некоторых групп насекомых может быть две чашечки (медиальная и латеральная, главная и дополнительная) в одном ГТ. Разные чашечки могут получать информацию разных модальностей: обонятельные, зрительные, механические и вкусовые сигналы [Mobbs, 1982; Strausfeld, 2002; Fahrbach, 2006].

Ножка, или стебелек, или педункулус. От чашечки отходит мощный пучок аксонов КК, формирующий ножку грибовидного тела. Это основной эфферентный

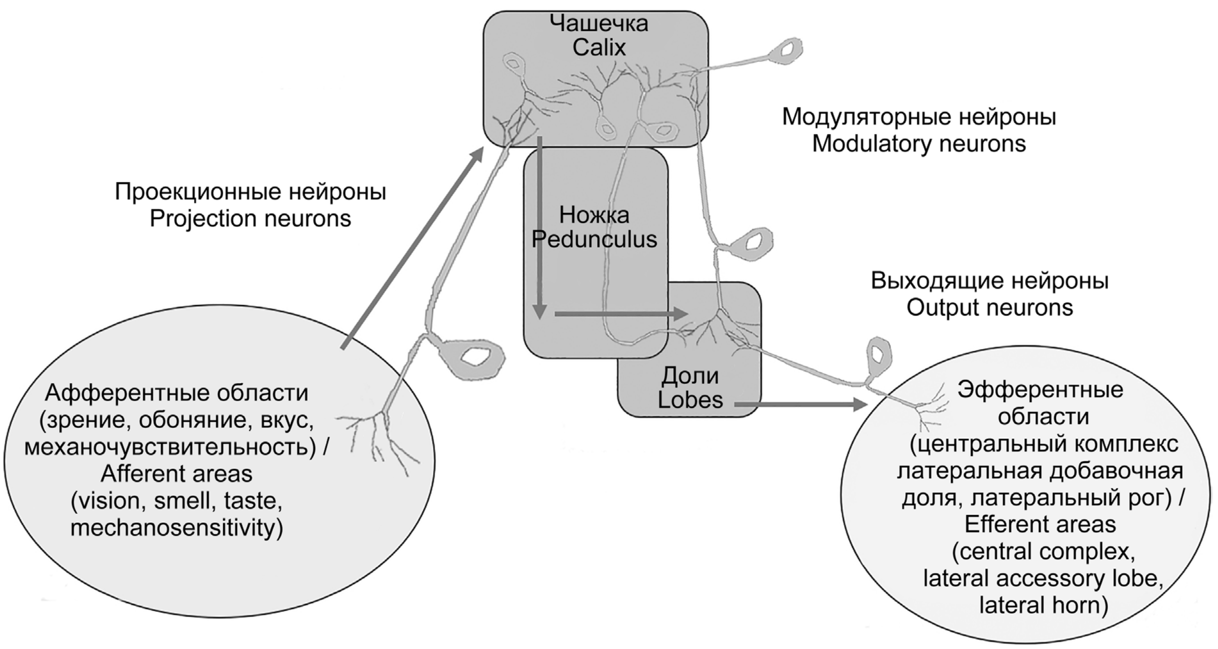

Рис. 1. Схема нейронной сети грибовидных тел. Стрелками указано направление потока информации.
Fig. 1. Scheme of the mushroom body neural network. Arrows indicate the direction of information flow.

Таблица 1. Строение грибовидных тел у разных отрядов насекомых.
Table 1. The structure of mushroom bodies in different insect orders.

Отряд Order	Размер* Size*	Чашечки** Calyces**	Ножка Pedunculus	Доли Lobes
Diptera	мелкие small	1, компактная (некрупная относительно ножки), простая (округлая, нет морфологического деления на зоны) / 1, compact (small in relation to the pedunculus), simple (roundish, no morphological division into zones)	компактный пучок аксонов разных классов КК (γ, α′/β′, α/β); аксоны разных классов КК образуют слои / compact bundle of axons of different classes of Kenyon cell (γ, α′/β′, α/β); stratification by axons of different Kenyon cell classes	3; α, α′, β, β′, γ; аксоны разных классов КК образуют слои / 3; α,α′, β, β′,γ; stratification by axons of different Kenyon cell classes
Coleoptera	средние middle	1, крупная; у водных (Gyrinidae: *Dineutus sublineatus* (Chevrolat, 1834)) – зрительная / 1, large; in aquatic (Gyrinidae: *Dineutus sublineatus* (Chevrolat, 1834)) – visual	развитый пучок аксонов, аксоны разных классов КК образуют слои / developed bundle of axons, stratification by different Kenyon cell classes	2–3; α, β, γ; у некоторых видов разделены на поддоли / 2–3; α, β, γ; in some species divided into sublobes
Hemiptera	средние middle	1, простая, преимущественно обонятельные входы / 1, simple, predominantly olfactory inputs	развитый пучок аксонов developed axon bundle	2; α, β; слоистость слабая 2; α, β; slight stratification
Hymenoptera	крупные large	2, медиальная и латеральная; чашевидные, морфологически и функционально разделены на губу, воротничок, базальное кольцо / 2, medial and lateral; cup-shaped, morphologically and functionally divided into the lip, collar, and basal ring	массивный, сложно организованный пучок; сильная слоистость; множество коллатералей / massive, complexly organized bundle; strong stratification; numerous collaterals	3: медиальная (α), срединная (γ), латеральная (β); хорошо выражены, сильная слоистость / 3: medial (α), median (γ), lateral (β); well defined, high stratification
Orthoptera	средние middle	2, крупные, чашевидные, разделены, мультисенсорные входы / 2, large, cup-shaped, separated, multisensory inputs	хорошо выраженный пучок, слоистость аксонов / well-defined bundle, axon stratification	3; α, β, γ; выраженная слоистость / 3; α, β, γ; stratification
Odonata	крупные large	1, простая; часто редуцирована, преимущественно зрительные входы / 1, simple; often reduced, predominantly visual inputs	аксоны клеток Кеньона формируют диффузно организованный нейропиль / Kenyon cell axons form a diffusely organized neuropil	строение простое, обычно 2 доли (α, β), иногда больше / the structure is simple, usually 2 lobes (α, β), sometimes more
Blattodea	мелкие small	2, основная (мультисенсорные входы) и добавочная (зрительный) / 2, primary (multisensory inputs) and secondary (visual)	хорошо развитый пучок; форма сходна с таковой у пчелы; разделение на слои неполное / well developed bundle; shape similar to that of a bee; incomplete stratification	2; α, β; слоистость 2; α, β; stratification
Lepidoptera	средние middle	2, чашевидные 2, cup-shaped	четко выраженный слоистый пучок, разделяющийся на медиальную и вертикальную доли / a distinct layered bundle, divided into medial and vertical lobes	3; α, β, γ; сложная система, есть дополнительная Y-доля / 3; α, β, γ; complex system, with additional Y-lobe
Zygentoma	мелкие small	1, компактная, четко не выражена / 1, compact, undefined shape	пучок четко не выражен; нейропиль – компактная недифференцированная масса, нет трактов / undefined shape of bundle, neuropil is compact, undifferentiated mass, no tracts	3; перпендикулярно ориентированы, делятся на 15 поддолей / 3; perpendicularly oriented, divided into 15 sublobes

Примечание. * – размер грибовидных тел относительно размера мозга: мелкие <5%, средние 5–10%, крупные >15%; ** – данные о строении ГТ у разных отрядов взяты из источников: Diptera [Farris, 2005; Tanaka et al., 2008; Shih et al., 2018; Saumweber et al., 2018; Thum, Gerber, 2019; Li et al., 2020]; Coleoptera [Farris, Roberts, 2005; Farris, 2008; Panov, 2010; Lin, Strausfeld, 2012]; Hemiptera [Groh, Rössler, 2011; Schürmann, 2016]; Hymenoptera [Mobbs, 1982; Gronenberg, 2001; Strausfeld, 2002; Groh, Rössler, 2011, 2020]; Orthoptera [Schürmann, 1970, 1972, 1973; Laurent, Naraghi, 1994; Groh, Rössler, 2011]; Odonata [Свидерский, Плотникова, 2004; Groh, Rössler, 2011; Strausfeld, 2012; Wolff, Strausfeld, 2015]; Blattodea [Strausfeld, Li, 1999; Farris, 2008; Groh, Rössler, 2011; Wolff, Strausfeld, 2015]; Lepidoptera [Pearson, 1971; Homberg et al., 1988; Groh, Rössler, 2011; Schürmann, 2016]; Zygentoma [Farris, Sinakevitch, 2003; Farris, 2005; Strausfeld, 2012].

Note. * – mushroom body size relative to brain size: small <5%, medium 5–10%, large >15%; ** – data on the structure of the mushroom body in different orders are taken from the articles listed below: Diptera [Farris, 2005; Tanaka et al., 2008; Shih et al., 2018; Saumweber et al., 2018; Thum, Gerber, 2019; Li et al., 2020]; Coleoptera [Farris, Roberts, 2005; Farris, 2008; Panov, 2010; Lin, Strausfeld, 2012]; Hemiptera [Groh, Rössler, 2011; Schürmann, 2016]; Hymenoptera [Mobbs, 1982; Gronenberg, 2001; Strausfeld, 2002; Groh, Rössler, 2011; Groh, Rössler, 2020]; Orthoptera [Schürmann, 1970, 1972, 1973; Laurent, Naraghi, 1994; Groh, Rössler, 2011]; Odonata [Svidersky, Plotnikova, 2004; Groh, Rössler, 2011; Strausfeld, 2012; Wolff, Strausfeld, 2015]; Blattodea [Strausfeld, Li, 1999; Farris, 2008; Groh, Rössler, 2011; Wolff, Strausfeld, 2015]; Lepidoptera [Pearson, 1971; Homberg et al., 1988; Groh, Rössler, 2011; Schürmann, 2016]; Zygentoma [Farris, Sinakevitch, 2003; Farris, 2005; Strausfeld, 2012].

тракт, по которому обработанная информация покидает чашечку. Ножка тянется вентрально и вперед через протоцеребрум.

Аксоны в ножке организованы в сегрегированные параллельные пучки, которые соответствуют определенному типу клеток Кеньона и определенной сенсорной модальности. Волокна в этих пучках могут быть связаны между собой диадными синапсами, что обеспечивает последовательные и реципрокные связи и создает структурную основу для параллельной обработки входящей информации. Такая организация предполагает, что прямая или даже непрямая синаптическая связь возбужденных КК может рекрутировать или ингибировать отдельные группы волокон, образуя специфические функциональные единицы, перпендикулярные и вдоль ножки [Schürmann, 2016]. В то же время параллельная организация аксонов позволяет различным типам нейронов Кеньона обрабатывать информацию независимо и проецироваться в специфические зоны выходных долей, обеспечивая дивергенцию путей обработки [Aso et al., 2014a]. Кроме того, в ножках наблюдаются обширные или небольшие разветвления различных внешних нейронов и внутренних нейронов грибовидного тела, связанных со всеми компартментами грибовидного тела [Tanaka et al., 2008].

Таким образом, ножка служит местом конвергенции информации от разных сенсорных модальностей и дивергенции обработанной информации.

Доли, или лопасти. Дистальная часть ножки разделяется на две или более вертикальные и/или медиальные доли (α-, β-, γ- и др.). Именно в области долей аксоны КК формируют выходные синапсы с дендритами эфферентных нейронов, которые, в свою очередь, проецируются в другие области мозга, такие как протоцеребрум, дейтоцеребрум и моторные центры [Li et al., 2020]. Доли являются ключевой зоной для модуляции сигнала и пластических изменений, лежащих в основе обучения. Тонкое строение долей может значительно различаться у разных отрядов насекомых [Fahrbach, 2006].

Основные различия в строении грибовидных тел у разных отрядов насекомых представлены в таблице 1.

Клеточный состав грибовидных тел

Грибовидные тела состоят преимущественно из клеток Кеньона (тел и отростков). Кроме клеток Кеньона в состав нейропиля ГТ входят отростки других нейронов, тела которых находятся за пределами грибовидных тел.

Клетки Кеньона. Это основные внутренние нейроны грибовидных тел. Внутренние нейроны названы так потому, что все их отростки, а следовательно, интегративные процессы лежат в пределах объема грибовидного тела. Это, как правило, мелкие нейроны с компактными клеточными телами, расположенными дорсальнее чашечки. Каждая клетка Кеньона имеет разветвленные дендриты, которые получают синаптический вход в области чашечки в микрогломерулах (см. ниже), и единственный аксон, который спускается в ножку и затем проецируется в одну или несколько долей [Aso et al., 2014a]. Количество КК варьирует от нескольких тысяч до сотен тысяч в разных группах: у пчел их около 170000 в одном грибовидном теле [Rybak, Menzel, 1993], у дрозофил – около 2000 [Li et al., 2020].

У большинства насекомых клетки Кеньона делятся на различные подтипы (классы) на основании размера, строения, аксональных проекций, дендритного разветвления, происхождения из нейробластов, функциональных свойств и генетических маркеров. Например, у дрозофилы выделяют несколько подтипов клеток Кеньона – α/β, α′/β′, γ, – посылающих аксоны в соответствующие доли грибовидного тела, а также различающихся по времени возникновения в онтогенезе, проекциям и функциональной роли [Crittenden et al., 1998], у пчелы *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 – I (тела КК расположены внутри чашечки) и II классы (тела КК на внешней стороне чашечки), у таракана *Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758) 4 типа – K1, K2, K3, K4 (различаются по диаметру сомы, ее расположению в грибовидном теле, расположению дендритов) [Mizunami et al., 1998]. У некоторых насекомых (например, у бабочки *Spodoptera littoralis* (Boisduval, 1833)) также встречаются КК класса III с диффузно ветвящимися дендритами и отдельной системой аксонов и видоспецифичными особенностями [Sjöholm at al., 2006]. Необходимо отметить, что различные типы классификаций не всегда могут быть однозначно соотнесены. Подтипы клеток Кеньона в разных группах описаны в таблице 2.

Афферентные (входные) нейроны. Это нейроны, доставляющие информацию в грибовидные тела. К ним относятся проекционные нейроны разной модальности. Тела этих нейронов расположены в сенсорных областях (обонятельных долях, зрительных долях и др.), а аксоны проецируются в чашечку, образуя синапсы на дендритах КК. Каждый проекционный нейрон обычно разветвляется в одной чашечке и контактирует с множеством клеток Кеньона, обеспечивая дивергенцию сигнала [Mobbs, 1982; Gronenberg, 2001; Strausfeld, 2002; Farris, 2005].

Эфферентные (выходные) нейроны. Их клеточные тела расположены вокруг долей грибовидных тел. Дендриты этих нейронов получают синаптический вход от аксонов клеток Кеньона внутри долей. Аксоны эфферентных нейронов затем несут интегрированную информацию к другим отделам мозга (центральному комплексу, латеральному рогу и др.) для инициации или модуляции поведения [Aso et al., 2014b; Owald, Waddell, 2015; Li et al., 2020]. Важной особенностью является наличие обратной связи: многие эфферентные нейроны посылают коллатерали назад в чашечку или ножку, формируя сложные рекуррентные сети [Ito et al., 1998].

Модуляторные нейроны. Особую важность представляют немногочисленные, но функционально критически важные модуляторные нейроны. Наиболее изученными из них являются дофаминергические и октопаминергические нейроны. Они не передают специфическую сенсорную информацию, а выделяют нейромодуляторы (дофамин, октопамин и др.) в синапсы чашечек и долей. Эти нейромодуляторы играют ключевую роль в подкреплении и являются централь-

Таблица 2. Подтипы клеток Кеньона у разных отрядов насекомых.
Table 2. Kenyon cells subtypes in different orders of insects.

Отряд Order	Описание Description
Hymenoptera	У медоносной пчелы и других высокоорганизованных перепончатокрылых наблюдается максимальное разнообразие подтипов класса I (большие, средние, малые), что связано с усложнением поведения и социальной организацией. Класс II также хорошо выражен, дендриты имеют когтеобразную форму [Kaneko et al., 2016; Oya et al., 2017; Kuwabara et al., 2023]. У базальных форм (например, пилильщиков) обнаружен только один подтип класса I [Oya et al., 2017; Kuwabara et al., 2023] / In the honeybee and other highly organized Hymenoptera, the greatest diversity of class I subtypes (large, medium, small) is observed, which is associated with increasing complexity of behavior and social organization. Class II is also well defined, with claw-shaped dendrites [Kaneko et al., 2016; Oya et al., 2017; Kuwabara et al., 2023]. In basal forms (e.g., sawflies), only one class I subtype was found [Oya et al., 2017; Kuwabara et al., 2023]
Diptera	В грибовидных телах *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 выделяют три основных класса клеток Кеньона (γ, α′/β′ и α/β), которые различаются по времени морфологического образования и функциям. Каждый класс подразделяется на подтипы, играющие разные роли в процессах памяти [Takemura et al., 2017; Shih et al., 2018] / In *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 mushroom bodies, three main classes of Kenyon cells are distinguished (γ, α′/β′, and α/β), which differ in the timing of morphological development and function. Each class is subdivided into subtypes that play different roles in memory processes [Takemura et al., 2017; Shih et al., 2018]
Orthoptera	У сверчка *Gryllus bimaculatus* De Geer, 1773 описаны два класса клеток Кеньона (I и II), различающиеся по расположению дендритов в чашечке и проекциям аксонов [Hamanaka, Mizunami, 2019] / In the cricket *Gryllus bimaculatus* De Geer, 1773, two classes of Kenyon cells (I and II) have been described, differing in the arrangement of dendrites in the calyx and axon projections [Hamanaka, Mizunami, 2019]
Coleoptera	У некоторых жуков (например, *Pachnoda marginata* Drury, 1773) обнаружены две популяции клеток Кеньона, соответствующие центральной и кольцевой зонам чашечки. Клетки центральной зоны напоминают класс II, а кольцевой – класс III, при этом класс I может быть утрачен или неотличим морфологически [Larsson et al., 2004] / In some beetles (e.g., *Pachnoda marginata* Drury, 1773), two populations of Kenyon cells have been found, corresponding to the central and annular zones of the calyx. The cells of the central zone resemble class II, and the annular zone resemble class III, while class I may be lost or morphologically indistinguishable [Larsson et al., 2004]
Lepidoptera	У бабочки *Spodoptera littoralis* Boisduval, 1833 выделяют все три класса клеток Кеньона: I – с широко ветвящимися дендритами, II – с узкими когтеобразными дендритами, III – с диффузными ветвями и отдельной системой аксонов [Sjöholm et al., 2006] / In the butterfly *Spodoptera littoralis* Boisduval, 1833, all three classes of Kenyon cells are distinguished: I – with widely branching dendrites, II – with narrow claw-shaped dendrites, III – with diffuse branches and a separate axon system [Sjöholm et al., 2006]
Blattodea, Isoptera	У тараканов и термитов выделяют классы I и II, класс III представлен у некоторых видов [Farris, Strausfeld, 2001] Cockroaches and termites have classes I and II, with class III present in some species [Farris, Strausfeld, 2001]

ным элементом механизма ассоциативного обучения, усиливая синаптические связи между одновременно активными путями (например, нейронами, кодирующими условный раздражитель – запах, и нейронами, передающими сигнал о безусловном раздражителе – награде или наказании) [Schwaerzel et al., 2003; Scheiner et al., 2006; Burke et al., 2012]. Другим примером могут служить ГАМКэргические нейроны обратной связи у пчелы [Grünewald, 1999]. Считается, что именно эти системы ответственны за пластичность синапсов и лежат в основе ассоциативного обучения [Menzel, 2012].

Глиальные клетки. Глия – неотъемлемый и активный компонент грибовидных тел, играющий ключевую роль в их организации и функции. Глиальная популяция ГТ структурно и функционально гетерогенна. Сходно с позвоночными, глия обеспечивает трофику нейронов, модулирует синаптическую передачу и участвует в развитии ГТ, направляя рост аксонов [Stork et al., 2014; Kremer et al., 2017]. В грибовидных телах обнаружены следующие типы глии: астроцитоподобная глия находится в синаптических зонах (нейропиле), окружает микрогломерулы; обволакивающая глия обволакивает основные структуры грибовидных тел и их аксоны, формируя защитные оболочки и разделяя субкомпартменты; корковая глия покрывает тела КК, находящиеся в кортикальном слое грибовидных тел.

Синаптическая организация грибовидных тел

На микроскопическом уровне грибовидные тела имеют высокоупорядоченную структуру. Нейропиль грибовидных тел организован в виде параллельных волокон аксонов КК и пересекающих их под прямым углом отростков афферентных и эфферентных нейронов. Эта организация напоминает таковую мозжечка позвоночных и является оптимальной для ассоциативного обучения [Farris, 2011].

Нейропиль чашечек. Дендриты нейронов Кеньона и терминали афферентных нейронов формируют в чашечке высокоорганизованные структуры – микрогломерулы (микроклубочки). В каждой микрогломеруле крупный аксон проекционного нейрона образует синапсы с дендритами множества (сотен или тысяч)

Таблица 3. Микрогломерулярная организация нейропиля чашечек в разных отрядах насекомых (по [Groh, Rössler, 2011]).
Table 3. The microglomerular organization of the calyx neuropil in different insect orders (according to Groh and Rössler [2011]).

Отряд: вид Order: species	Размер микрогломерул (диаметр, мкм) / Microglomerulus size (diameter, μm)	Плотность (микрогломерул на 400 мкм^2) / Density (microglomeruli per 400 μm^2)	Особенности Features
Diptera: *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830	1.75 ± 0.3	~27	Микрогломерулы (МГ) не только округлые, формируют плотные ряды в чашечке / Microglomerules (MGs) are not only rounded, form dense rows in the calyx
Orthoptera: *Locusta migratoria* Linnaeus, 1758	3.02 ± 0.4	~19.3	МГ округлые, сходные с таковыми у дрозофил, но менее упорядоченные. Обнаружены в обонятельной основной чашечке и во вкусовой добавочной / MGs are rounded, similar to those of *Drosophila*, but less ordered. They are found in both the olfactory main calyx and the accessory gustatory calyx
Coleoptera: *Eudicella woermanni* White, 1839	4.25 ± 0.63	~10	МГ полиморфные, расположены разреженно, кластеризованно. В одном фаллоидиновом ореоле видно более одного синапсин-позитивного бутона / MGs are polymorphic, sparsely arranged, and clustered. More than one synapsin-positive bouton is visible in a single phalloidin halo
Blattodea: *Nauphoeta cinerea* (Olivier, 1789)	4.38 ± 0.73	~10.8	МГ полиморфны и кластеризованы сходно с Coleoptera MGs are polymorphic and clustered similarly to Coleoptera
Blattodea: *Hodotermes mossambicus* (Hagen, 1853)	4.39 ± 0.65	~10	МГ расположены рыхло, F-актин распределен не только в МГ, но и между ними / MGs are loosely arranged, F-actin is distributed not only in MGs, but also between them
Hymenoptera: *Apis mellifera* Linnaeus, 1758	3.2 ± 0.3	высокая high	Высокая плотность МГ в ольфакторной зоне, округлая форма: плотные кольца F-актина вокруг синапсинового бутона, расстояние между бутонами 4.7 ± 1.3 мкм / High density of MGs in the olfactory zone, rounded shape: dense rings of F-actin around the synapse bouton, distance between boutons 4.7 ± 1.3 μm
Hymenoptera: *Atta vollenweideri* (Forel, 1893)	2.3 ± 0.2	очень высокая very high	Наивысшая плотность МГ среди Hymenoptera, расстояние между бутонами ~3.2 мкм / The highest density of MG among Hymenoptera, the distance between buds is ~3.2 μm
Hymenoptera: *Cataglyphis fortis* (Forel, 1902)	~1.25	~66	В поведении этот муравей ориентирован на зрение, а не обоняние / In its behavior, this ant is primarily guided by sight rather than smell

нейронов Кеньона. Это обеспечивает мощное дивергентное распространение сенсорной информации [Yasuyama et al., 2002]. Обычно микрогломерула состоит из единственного центрального пресинаптического бутона от терминалей проекционных нейронов, окруженного многочисленными постсинаптическими элементами, в основном образованными тонкими дендритными ветвями КК – когтями или шипиками. Каждая микрогломерула изолирована от других глиальными клетками [Groh, Rössler, 2020]).

Основные различия в строении грибовидных тел у разных отрядов насекомых представлены в таблице 3.

Нейропиль ножек и долей. Ножки и доли состоят в основном из параллельных пучков аксонов КК. Синаптическая интеграция происходит преимущественно в долях, где аксоны КК контактируют с дендритами эфферентных и модулирующих нейронов. Эти синапсы часто имеют сложную структуру и являются местом синаптической пластичности. Модулирующие нейроны (например, дофаминергические) образуют синапсы на пресинаптических терминалях афферентов или на дендритах КК, модулируя силу передачи сигнала [Strausfeld, 2012].

Таким образом, информация в чашечки грибовидных тел приходит из сенсорных областей через проекционные нейроны на дендриты клеток Кеньона, обрабатывается и передается далее по аксонам КК, образующим ножку, и далее в доли, откуда она поступает в эфферентные области через выходящие нейроны. Передающиеся сигналы могут модулироваться посредством нейронов обратной связи и модуляторных нейронов (рис. 1).

Насекомые с редукцией грибовидных тел

Как уже говорилось выше, грибовидные тела необходимы для контроля сложного поведения у насекомых. Однако существуют насекомых, у которых грибовидные тела редуцированы или отсутствуют. Среди современных насекомых грибовидные тела отсутствуют у древнечелюстных (Archaeognatha). Слабо дифференцированные грибовидные тела у чешуйниц (Zygentoma). Кроме того, есть группы насекомых с отсутствующими чашечками. К таким насекомым относятся стрекозы (Odonata) и поденки (Ephemeroptera), некоторые водные клопы (Notonectidae).

Отсутствие развитых грибовидных тел поднимает вопрос о том, как обрабатывается входящая информация и регулируется поведение у таких насекомых. Компенсаторными интегративными центрами для информации разных модальностей могут быть латеральный рог, центральный комплекс, оптические доли.

Так, у стрекоз, которые являются визуальными хищниками с феноменальными способностями к перехвату добычи в воздухе, зрительные (оптические) доли мозга сильно развиты и обладают сложной внутренней организацией [Olberg, 2012]. Обработка большой части жизненно важной информации происходит быстро в зрительных долях и без необходимости привлечения интегративных центров высшего порядка.

У гладышей (Notonectidae), являющихся активными хищниками, утрата чашечек, по-видимому, связана с утратой обоняния и антеннальных долей. А оставшиеся ножка и доли ГТ необходимы для обработки необонятельной информации [Strausfeld et al., 2009].

Подобные отклонения от общего плана строения демонстрируют свойство всех протоцеребральных мозговых центров: сохранение исходных структур, несмотря на эволюционные модификации, такие как утрата одних компонентов и развитие других. Для грибовидного тела насекомых эти модификации включают изменения в организации ножки и долей с сохранением слоистой структуры, расширенное представление сенсорных модальностей и потерю или гипертрофию чашечек [Strausfeld et al., 2009].

Таким образом, грибовидные тела насекомых – это высоколабильная структура, сформированная сенсорной экологией и поведением [Farris, 2005]. Их отсутствие или редукция тел отражает экологическую и сенсорную специализацию, а не полную утрату сложного поведения [Wolf et al., 1998].

Генные мутации у *Drosophila melanogaster*, нарушающие формирование грибовидных тел

Возможность жизни без грибовидных тел было продемонстрировано на лабораторных мутантных линиях дрозофилы *Drosophila melanogaster* с сильно редуцированными или отсутствующими грибовидными телами. Эти мутации затрагивают гены, критически важные для развития, выживания или правильного деления нейробластов в эмбриональный и личиночный периоды. Некоторые такие мутации, вызывающие редукцию грибовидных тел, приведены ниже.

Mushroom body miniature (*mbm*). Мутация *mbm* нарушает пролиферацию нейробластов в протоцеребруме, что приводит к значительному уменьшению или отсутствию грибовидных тел у взрослых особей. В поведении мутанты *mbm* демонстрируют нарушения ассоциативного обонятельного обучения, особенно в фазе формирования памяти, при этом базовые сенсорные функции и локомоция остаются сохранными [Heisenberg et al., 1985; de Belle, Heisenberg, 1996].

Eyeless (*ey*) и dachshund (*dac*). Эти гены, известные прежде всего своей ролью в развитии глаз, также необходимы для правильного морфогенеза грибовидного тела. Мутации приводят либо к полному отсутствию (*ey*), либо к серьезным анатомическим дефектам (*dac*) в ГТ, которые коррелируют с дефицитом обонятельного обучения и памяти [Kurusu et al., 2000].

Mushroom body defect (*mud*). У мутантов *mud* изменено строение ГТ, включая изменения размера чашечки и аксональных проекций, что приводит к нарушению формирования обонятельной памяти [Yu et al., 2006].

По-видимому, у дрозофилы грибовидные тела необходимы преимущественно для формирования обонятельной памяти. Необходимо отметить, что полное отсутствие этой структуры может приводить к тяжелым нарушениям развития центральной нервной системы, так как многие гены, контролирующие формирование грибовидных тел, часто критически важны и для других аспектов развития мозга.

Заключение

Грибовидные тела представляют собой высокоспециализированные и эволюционно консервативные, но при этом достаточно пластичные структуры мозга членистоногих. Строение грибовидных тел тесно связано с экологией и поведенческой стратегией вида. Максимального развития грибовидные тела достигают у общественных перепончатокрылых, у которых их размер и клеточное разнообразие коррелируют со сложными формами поведения. В то же время редукция или отсутствие чашечек у некоторых групп (стрекоз, гладышей) свидетельствует об эволюционной пластичности грибовидных тел и способности мозга насекомых к функциональной перестройке, при которой обработку ключевой для выживания информации (например, зрительной у стрекоз) берут на себя другие нервные центры (оптические доли, центральный комплекс). Исследования мутантных линий дрозофилы подтверждают критическую роль грибовидных тел, в первую очередь для сложных форм обучения и памяти, в то время как базовые сенсомоторные функции могут сохраняться. Базовая структура грибовидных тел (чашечка → ножка → доли) обеспечивает эффективную платформу для конвергенции мультисенсорной информации, ее последующей обработки, хранения и генерации адаптивных поведенческих ответов.

Благодарности

Работа поддержана средствами федерального бюджета в рамках государственного задания ФГБУН «Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН» (№ 1021062411629-7-3.1.4).

Литература

Воскресенская А.К. 1957. О роли грибовидных тел надглоточного ганглия в условных рефлексах медоносной пчелы. *Доклады Академии наук СССР.* 112(3): 964–967.

Свидерский В.Л., Плотникова С.И. 2004. О структурно-функциональной организации грибовидных тел стрекоз и некоторые общие соображения о назначении этих образований. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии.* 40(6): 495–507.

Aso Y., Hattori D., Yu Y., Johnston R.M., Iyer N.A., Ngo T.T., Dionne H., Abbott L.F., Axel R., Tanimoto H., Rubin G.M. 2014a. The neuronal architecture of the mushroom body provides a logic for associative learning. *eLife.* 3: e04577. DOI: 10.7554/eLife.04577

Aso Y., Sitaraman D., Ichinose T., Kaun K.R., Vogt K., Belliart-Guérin G.G, Plaçais P.Y., Robie A.A., Yamagata N., Schnaitmann C., Rowell W.J., Johnston R.M., Ngo T.T., Chen N., Korff W., Nitabach M.N., Heberlein U., Preat T., Branson K.M., Tanimoto H., Rubin G.M. 2014b. Mushroom body output neurons encode valence and guide memory-based action selection in Drosophila. *eLife.* 3: e04580. DOI: 10.7554/eLife.04580

Burke C.J., Huetteroth W., Owald D., Perisse E., Krashes M.J., Das G., Gohl D., Silies M., Certel S., Waddell S. 2012. Layered reward signalling through octopamine and dopamine in *Drosophila*. *Nature.* 492(7429): 433–437. DOI: 10.1038/nature11614

Crittenden J.R., Skoulakis E.M., Han K.A., Kalderon D., Davis R.L. 1998. Tripartite mushroom body architecture revealed by antigenic markers. *Learning & Memory.* 5(1–2): 38–51.

De Belle J.S., Heisenberg M. 1996. Expression of *Drosophila* mushroom body mutations in alternative genetic backgrounds: a case study of the mushroom body miniature gene (*mbm*). *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 93(18): 9875–9880. DOI: 10.1073/pnas.93.18.9875

Dujardin F. 1850. Mémoire sur le système nerveux des insectes. *Annales des sciences naturelles. Zoologie (Unterreihe).* 3(14): 195–206.

Fahrbach S.E. 2006. Structure of the mushroom bodies of the insect brain. *Annual Review of Entomology.* 51: 209–232. DOI: 10.1146/annurev.ento.51.110104.150954

Farris S.M. 2005. Evolution of insect mushroom bodies: old clues, new insights. *Arthropod Structure & Development.* 34(3): 211–234. DOI: 10.1016/j.asd.2005.01.008

Farris S.M. 2008. Structural, functional and developmental convergence of the insect mushroom bodies with higher brain centers of vertebrates. *Brain, Behavior and Evolution.* 72(1): 1–15. DOI: 10.1159/000139457

Farris S.M. 2011. Are mushroom bodies cerebellum-like structures? *Arthropod Structure & Development.* 40(4): 368–379. DOI: 10.1016/j.asd.2011.02.004

Farris S.M., Roberts N.S. 2005. Coevolution of generalist feeding ecologies and gyrencephalic mushroom bodies in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 102(48): 17394–17399. DOI: 10.1073/pnas.0508430102

Farris S.M., Sinakevitch I. 2003. Development and evolution of the insect mushroom bodies: towards the understanding of conserved developmental mechanisms in a higher brain center. *Arthropod Structure & Development.* 32(1): 79–101. DOI: 10.1016/S1467-8039(03)00009-4

Farris S.M., Strausfeld N.J. 2001. Development of laminar organization in the mushroom bodies of the cockroach: Kenyon cell proliferation, outgrowth, and maturation. *Journal of Comparative Neurology.* 439(3): 331–351. DOI: 10.1002/cne.1354

Groh C., Rössler W. 2011. Comparison of microglomerular structures in the mushroom body calyx of neopteran insects. *Arthropod structure & development.* 40(4): 358–367. DOI: 10.1016/j.asd.2010.12.002

Groh C., Rössler W. 2020. Analysis of Synaptic Microcircuits in the Mushroom Bodies of the Honeybee. *Insects.* 11(1): 43. DOI: 10.3390/insects11010043

Gronenberg W. 2001. Subdivisions of hymenopteran mushroom body calyces by their afferent supply. *Journal of Comparative Neurology.* 435(4): 474–489. DOI: 10.1002/cne.1045

Grünewald B. 1999. Morphology of feedback neurons in the mushroom body of the honeybee, *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Neurology.* 404(1): 114–126. DOI: 10.1002/(sici)1096-9861(19990201)404:1<114::aid-cne9>3.3.co;2-r

Hamanaka Y., Mizunami M. 2019. Tyrosine hydroxylase-immunoreactive neurons in the mushroom body of the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Cell and tissue research.* 376(1): 97–111. DOI: 10.1007/s00441-018-2969-9

Heisenberg M., Borst A., Wagner S., Byers D. 1985. *Drosophila* mushroom body mutants are deficient in olfactory learning. *Journal of Neurogenetics.* 2(1):1-30. DOI: 10.3109/01677068509100140

Homberg U., Montague R.A., Hildebrand J.G. 1988. Anatomy of antenno-cerebral pathways in the brain of the sphinx moth *Manduca sexta*. *Cell and Tissue Research.* 254(2): 255–281. DOI: 10.1007/BF00225800

Ito K., Suzuki K., Estes P., Ramaswami M., Yamamoto D., Strausfeld N.J. 1998. The organization of extrinsic neurons and their implications in the functional roles of the mushroom bodies in *Drosophila melanogaster* Meigen. *Learning & Memory.* 5(1–2): 52–77.

Kaneko K., Suenami S., Kubo T. 2016. Gene expression profiles and neural activities of Kenyon cell subtypes in the honeybee brain: identification of novel 'middle-type' Kenyon cells. *Zoological Letters.* 2: 14. DOI: 10.1186/s40851-016-0051-6

Kremer M.C., Jung C., Batelli S., Rubin G.M., Gaul U. 2017. The glia of the adult *Drosophila* nervous system. *Glia.* 65(4): 606–638. DOI: 10.1002/glia.23115

Kurusu M., Nagao T., Walldorf U., Flister S., Gehring W.J., Furukubo-Tokunaga K. 2000. Genetic control of development of the mushroom bodies, the associative learning centers in the *Drosophila* brain, by the eyeless, twin of eyeless, and Dachshund genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 97(5): 2140–2144. DOI: 10.1073/pnas.040564497

Kuwabara T., Kohno H., Hatakeyama M., Kubo T. 2023. Evolutionary dynamics of mushroom body Kenyon cell types in hymenopteran brains from multifunctional type to functionally specialized types. *Science Advances.* 9(18): eadd4201. DOI: 10.1126/sciadv.add4201

Larsson M., Hansson B., Strausfeld N. 2004. A simple mushroom body in an African scarabid beetle. *Journal of Comparative Neurology.* 478(3): 219–232. DOI: 10.1002/cne.20284

Laurent G., Naraghi M. 1994. Odorant-induced oscillations in the mushroom bodies of the locust. *Journal of Neuroscience.* 14(5): 2993–3004. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.14-05-02993.1994

Li F., Lindsey J.W., Marin E.C., Otto N., Dreher M., Dempsey G., Stark I., Bates A.S., Pleijzier M.W., Schlegel P., Nern A., Takemura S.Y., Eckstein N., Yang T., Francis A., Braun A., Parekh R., Costa M., Scheffer L.K., Aso Y., Jefferis G.S., Abbott L.F., Litwin-Kumar A., Waddell S., Rubin G.M. 2020. The connectome of the adult *Drosophila* mushroom body provides insights into function. *eLife.* 9: e62576. DOI: 10.7554/eLife.62576

Lin C., Strausfeld N.J. 2012. Visual inputs to the mushroom body calyces of the whirligig beetle *Dineutus sublineatus*: modality switching in an insect. *Journal of Comparative Neurology.* 520(12): 2562–2574. DOI: 10.1002/cne.23158

Ma X., Edgecombe G.D., Hou X., Goral T., Strausfeld N.J. 2015. Preservational pathways of corresponding brains of a cambrian euarthropod. *Current Biology.* 25: 2969–2975. DOI: 10.1016/j.cub.2015.09.063

Menzel R. 2012. The honeybee as a model for understanding the basis of cognition. *Nature Reviews. Neuroscience.* 13(11): 758–768. DOI: 10.1038/nrn3357

Menzel R., Giurfa M. 2001. Cognitive architecture of a mini-brain: the honeybee. *Trends in Cognitive Sciences.* 5(2): 62–71. DOI: 10.1016/s1364-6613(00)01601-6

Mizunami M., Iwasaki M., Okada R., Nishikawa M. 1998. Topography of four classes of Kenyon cells in the mushroom bodies of the cockroach. *Journal of Comparative Neurology.* 399(2): 162–175. DOI: 10.1002/(sici)1096-9861(19980921)399:2<162::aid-cne2>3.0.co;2-z

Mobbs P.G. 1982. The brain of the honeybee Apis mellifera. I. The connections and spatial organization of the mushroom bodies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences.* 298(1091): 309–354. DOI: 10.1098/rstb.1982.0086

Olberg R.M. 2012. Visual control of prey-capture flight in dragonflies. *Current Opinion in Neurobiology.* 22(2): 267–271. DOI: 10.1016/j.conb.2011.11.015

Owald D., Waddell S. 2015. Olfactory learning skews mushroom body output pathways to steer behavioral choice in *Drosophila*. *Current Opinion in Neurobiology.* 35: 178–184. DOI: 10.1016/j.conb.2015.10.002

Oya S., Kohno H., Kainoh Y., Ono M., Kubo T. 2017. Increased complexity of mushroom body Kenyon cell subtypes in the brain is associated with behavioral evolution in hymenopteran insects. *Scientific Reports.* 7(1): 13785. DOI: 10.1038/s41598-017-14174-6

Panov A.A. 2010. Structure of the mushroom bodies in Scarabaeoidea (Coleoptera): 2. Phytophagous Scarabaeidae and general discussion. *Biology Bulletin.* 37(6): 585–595. DOI: 10.1134/S1062359010060063

Pearson L. 1971. The corpora pedunculata of *Sphinx ligustri* L. and other Lepidoptera: an anatomical study. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 259: 477–516.

Rybak J., Menzel R. 1993. Anatomy of the mushroom bodies in the honey bee brain: the neuronal connections of the alpha-lobe. *Journal of Comparative Neurology*. 334(3): 444–465.

Saumweber T., Rohwedder A., Schleyer M., Eichler K., Chen Y.-C., Aso Y., Cardona A., Eschbach C., Kobler O., Voigt A., Durairaja A., Mancini N., Zlatic M., Truman J.W., Thum A.S., Gerber B. 2018. Functional architecture of reward learning in mushroom body extrinsic neurons of larval *Drosophila*. *Nature Communications*. 9(1): 1104. DOI: 10.1038/s41467-018-03130-1

Scheiner R., Baumann A., Blenau W. 2006. Aminergic control and modulation of honeybee behaviour. *Current Neuropharmacology*. 4(4): 259–276. DOI: 10.2174/157015906778520791

Schürmann F.-W. 1970. Über die Struktur der Pilzkörper des Insektenhirns. I. Synapsen im Pedunculus. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie.* 103(3): 365–381. DOI: 10.1007/BF00335280

Schürmann F.-W. 1972. Über die Struktur der Pilzkörper des Insektenhirns. II. Synaptische Schaltungen im Alpha-Lobus des Heimchens *Acheta domesticus* L. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*. 127(2): 240–257. DOI: 10.1007/BF00306806

Schürmann F.-W. 1973. Über die Struktur der Pilzkörper des Insektenhirns. III. Die Anatomie der Nervenfasern in den Corpora pedunculata bei *Acheta domesticus* L. (Orthoptera): Eine Golgi-Studie. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie.* 145(2): 247–285. DOI: 10.1007/BF00307391

Schwaerzel M., Monastirioti M., Scholz H., Friggi-Grelin F., Birman S., Heisenberg M. 2003. Dopamine and octopamine differentiate between aversive and appetitive olfactory memories in *Drosophila*. *The Journal of Neuroscience.* 23(33): 10495–10502. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.23-33-10495.2003

Shih M.-F.M., Davis F.P., Henry G.L., Dubnau J. 2018. Nuclear transcriptomes of the seven neuronal cell types that constitute the *Drosophila* mushroom bodies. *G3: Genes|Genomes|Genetics*. 9(1): 81–94. DOI: 10.1534/g3.118.200726

Sjöholm M., Sinakevitch I., Strausfeld N.J., Ignell R., Hansson B.S. 2006. Functional division of intrinsic neurons in the mushroom bodies of male *Spodoptera littoralis* revealed by antibodies against aspartate, taurine, FMRF-amide, Mas-allatotropin and DC0. *Arthropod Structure & Development*. 35(3): 153–168. DOI: 10.1016/j.asd.2006.03.001

Stork T., Sheehan A., Tasdemir-Yilmaz O.E., Freeman M.R. 2014. Neuron-glia interactions through the Heartless FGF receptor signaling pathway mediate morphogenesis of *Drosophila* astrocytes. *Neuron.* 83(2): 388–403. DOI: 10.1016/j.neuron.2014.06.026

Strausfeld N.J. 2002. Organization of the honey bee mushroom body: representation of the calyx within the vertical and gamma lobes. *Journal of Comparative Neurology.* 450(1): 4–33. DOI: 10.1002/cne.10285

Strausfeld N.J. 2012. Arthropod brains: evolution, functional elegance, and historical significance. Cambridge: Harvard University Press. 830 p. DOI: 10.2307/j.ctv1dp0v2h.9

Strausfeld N.J., Li Y. 1999. Representation of the calyces in the medial and vertical lobes of cockroach mushroom bodies. *Journal of Comparative Neurology*. 409(4): 626–646. DOI: 10.1002/(SICI)1096-9861(19990712)409:4<626::AID-CNE8>3.0.CO;2-B

Strausfeld N.J., Sinakevitch I., Brown S.M., Farris S.M. 2009. Ground plan of the insect mushroom body: functional and evolutionary implications. *Journal of Comparative Neurology.* 513(3): 265–291. DOI: 10.1002/cne.21948

Takemura S., Aso Y., Hige T., Wong A., Lu Z., Xu C., Rivlin P., Hess H., Zhao T., Parag T., Berg S., Huang G., Katz W., Olbris D., Plaza S., Umayam L., Aniceto R., Chang L., Lauchie S., Ogundeyi O., Ordish C., Shinomiya A., Sigmund C., Takemura S., Tran J., Turner G., Rubin G., Scheffer L. 2017. A connectome of a learning and memory center in the adult *Drosophila* brain. *eLife*. 6: e26975. DOI: 10.7554/eLife.26975

Tanaka N.K., Tanimoto H., Ito K. 2008. Neuronal assemblies of the *Drosophila* mushroom body. *Journal of Comparative Neurology*. 508(5): 711–755. DOI: 10.1002/cne.21692

Thum A.S., Gerber B. 2019. Connectomics and function of a memory network: the mushroom body of larval *Drosophila*. *Current Opinion in Neurobiology*. 54: 146–154. DOI: 10.1016/j.conb.2018.10.007

Wolf R., Wittig T., Liu L., Wustmann G., Eyding D., Heisenberg M. 1998. Drosophila mushroom bodies are dispensable for visual, tactile, and motor learning. *Learning & Memory.* 5(1–2): 166–178.

Wolff G.H., Strausfeld N.J. 2015. Genealogical correspondence of mushroom bodies across invertebrate phyla. *Current Biology*. 25(1): 38–44. DOI: 10.1016/j.cub.2014.10.049

Yasuyama K., Meinertzhagen I.A., Schürmann F.W. 2002. Synaptic organization of the mushroom body calyx in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Comparative Neurology*. 445(3): 211–226. DOI: 10.1002/cne.10155

Yu J.X., Guan Z., Nash H.A. 2006. The mushroom body defect gene product is an essential component of the meiosis II spindle apparatus in *Drosophila oocytes*. *Genetics*. 173(1): 243–253. DOI: 10.1534/genetics.105.051557

Поступила / Received: 9.10.2025
Принята / Accepted: 19.12.2025
Опубликована онлайн / Published online: 30.12.2025

References

Aso Y., Hattori D., Yu Y., Johnston R.M., Iyer N.A., Ngo T.T., Dionne H., Abbott L.F., Axel R., Tanimoto H., Rubin G.M. 2014a. The neuronal architecture of the mushroom body provides a logic for associative learning. *eLife*. 3: e04577. DOI: 10.7554/eLife.04577

Aso Y., Sitaraman D., Ichinose T., Kaun K.R., Vogt K., Belliart-Guérin G.G, Plaçais P.Y., Robie A.A., Yamagata N., Schnaitmann C., Rowell W.J., Johnston R.M., Ngo T.T., Chen N., Korff W., Nitabach M.N., Heberlein U., Preat T., Branson K.M., Tanimoto H., Rubin G.M. 2014b. Mushroom body output neurons encode valence and guide memory-based action selection in *Drosophila*. *eLife*. 3: e04580. DOI: 10.7554/eLife.04580

Burke C.J., Huetteroth W., Owald D., Perisse E., Krashes M.J., Das G., Gohl D., Silies M., Certel S., Waddell S. 2012. Layered reward signalling through octopamine and dopamine in *Drosophila*. *Nature*. 492(7429): 433–437. DOI: 10.1038/nature11614

Crittenden J.R., Skoulakis E.M., Han K.A., Kalderon D., Davis R.L. 1998. Tripartite mushroom body architecture revealed by antigenic markers. *Learning & Memory.* 5(1–2): 38–51.

De Belle J.S., Heisenberg M. 1996. Expression of *Drosophila* mushroom body mutations in alternative genetic backgrounds: a case study of the mushroom body miniature gene (*mbm*). *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 93(18): 9875–9880. DOI: 10.1073/pnas.93.18.9875

Dujardin F. 1850. Mémoire sur le système nerveux des insectes. *Annales des sciences naturelles. Zoologie (Unterreihe)*. 3(14): 195–206.

Fahrbach S.E. 2006. Structure of the mushroom bodies of the insect brain. *Annual Review of Entomology*. 51: 209–232. DOI: 10.1146/annurev.ento.51.110104.150954

Farris S.M. 2005. Evolution of insect mushroom bodies: old clues, new insights. *Arthropod Structure & Development.* 34(3): 211–234. DOI: 10.1016/j.asd.2005.01.008

Farris S.M. 2008. Structural, functional and developmental convergence of the insect mushroom bodies with higher brain centers of vertebrates. *Brain, Behavior and Evolution*. 72(1): 1–15. DOI: 10.1159/000139457

Farris S.M. 2011. Are mushroom bodies cerebellum-like structures? *Arthropod Structure & Development.* 40(4): 368–379. DOI: 10.1016/j.asd.2011.02.004

Farris S.M., Roberts N.S. 2005. Coevolution of generalist feeding ecologies and gyrencephalic mushroom bodies in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 102(48): 17394–17399. DOI: 10.1073/pnas.0508430102

Farris S.M., Sinakevitch I. 2003. Development and evolution of the insect mushroom bodies: towards the understanding of conserved developmental mechanisms in a higher brain center. *Arthropod Structure & Development*. 32(1): 79–101. DOI: 10.1016/S1467-8039(03)00009-4

Farris S.M., Strausfeld N.J. 2001. Development of laminar organization in the mushroom bodies of the cockroach: Kenyon cell proliferation, outgrowth, and maturation. *Journal of Comparative Neurology*. 439(3): 331–351. DOI: 10.1002/cne.1354

Groh C., Rössler W. 2011. Comparison of microglomerular structures in the mushroom body calyx of neopteran insects. *Arthropod structure & development*. 40(4): 358–367. DOI: 10.1016/j.asd.2010.12.002

Gronenberg W. 2001. Subdivisions of hymenopteran mushroom body calyces by their afferent supply. *Journal of Comparative Neurology.* 435(4): 474–489. DOI: 10.1002/cne.1045

Gronenberg W. 2001. Subdivisions of hymenopteran mushroom body calyces by their afferent supply. *Journal of Comparative Neurology.* 435(4): 474–489. DOI: 10.1002/cne.1045

Grünewald B. 1999. Morphology of feedback neurons in the mushroom body of the honeybee, *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Neurology*. 404(1): 114–126. DOI: 10.1002/(sici)1096-9861(19990201)404:1<114::aid-cne9>3.3.co;2-r

Hamanaka Y., Mizunami M. 2019. Tyrosine hydroxylase-immunoreactive neurons in the mushroom body of the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Cell and tissue research*. 376(1): 97–111. DOI: 10.1007/s00441-018-2969-9

Heisenberg M., Borst A., Wagner S., Byers D. 1985. *Drosophila* mushroom body mutants are deficient in olfactory learning. *Journal of Neurogenetics.* 2(1): 1–30. DOI: 10.3109/01677068509100140

Homberg U., Montague R.A., Hildebrand J.G. 1988. Anatomy of antenno-cerebral pathways in the brain of the sphinx moth *Manduca sexta*. *Cell and Tissue Research*. 254(2): 255–281. DOI: 10.1007/BF00225800

Ito K., Suzuki K., Estes P., Ramaswami M., Yamamoto D., Strausfeld N.J. 1998. The organization of extrinsic neurons and their implications in the functional roles of the mushroom bodies in *Drosophila melanogaster* Meigen. *Learning & Memory.* 5(1–2): 52–77.

Kaneko K., Suenami, S., Kubo T. 2016. Gene expression profiles and neural activities of Kenyon cell subtypes in the honeybee brain: identification of novel ‘middle-type’ Kenyon cells. *Zoological Letters*. 2: 14. DOI: 10.1186/s40851-016-0051-6

Kremer M.C., Jung C., Batelli S., Rubin G.M., Gaul U. 2017. The glia of the adult *Drosophila* nervous system. *Glia*. 65(4): 606–638. DOI: 10.1002/glia.23115

Kurusu M., Nagao T., Walldorf U., Flister S., Gehring W.J., Furukubo-Tokunaga K. 2000. Genetic control of development of the mushroom bodies, the associative learning centers in the *Drosophila* brain, by the eyeless, twin of eyeless, and Dachshund genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 97(5): 2140–2144. DOI: 10.1073/pnas.040564497

Kuwabara T., Kohno H., Hatakeyama M., Kubo T. 2023. Evolutionary dynamics of mushroom body Kenyon cell types in hymenopteran brains from multifunctional type to functionally specialized types. *Science Advances*. 9(18): eadd4201. DOI: 10.1126/sciadv.add4201

Larsson M., Hansson B., Strausfeld N. 2004. A simple mushroom body in an African scarabid beetle. *Journal of Comparative Neurology*. 478(3): 219–232. DOI: 10.1002/cne.20284

Laurent G., Naraghi M. 1994. Odorant-induced oscillations in the mushroom bodies of the locust. *Journal of Neuroscience*. 14(5): 2993–3004. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.14-05-02993.1994

Li F., Lindsey J.W., Marin E.C., Otto N., Dreher M., Dempsey G., Stark I., Bates A.S., Pleijzier M.W., Schlegel P., Nern A., Takemura S.Y., Eckstein N., Yang T., Francis A., Braun A., Parekh R., Costa M., Scheffer L.K., Aso Y., Jefferis G.S., Abbott L.F., Litwin-Kumar A., Waddell S., Rubin G.M. 2020. The connectome of the adult *Drosophila* mushroom body provides insights into function. *eLife.* 9: e62576. DOI: 10.7554/eLife.62576

Lin C., Strausfeld N.J. 2012. Visual inputs to the mushroom body calyces of the whirligig beetle *Dineutus sublineatus*: modality switching in an insect. *Journal of Comparative Neurology*. 520(12): 2562–74. DOI: 10.1002/cne.23158

Ma X., Edgecombe G.D., Hou X., Goral T., Strausfeld N.J. 2015. Preservational pathways of corresponding brains of a cambrian euarthropod. *Current Biology.* 25: 2969–2975. DOI: 10.1016/j.cub.2015.09.063

Menzel R. 2012. The honeybee as a model for understanding the basis of cognition. *Nature Reviews. Neuroscience*. 13(11): 758–768. DOI: 10.1038/nrn3357

Menzel R., Giurfa M. 2001. Cognitive architecture of a mini-brain: the honeybee. *Trends in Cognitive Sciences.* 5(2): 62–71. DOI: 10.1016/s1364-6613(00)01601-6

Mizunami M., Iwasaki M., Okada R., Nishikawa M. 1998. Topography of four classes of Kenyon cells in the mushroom bodies of the cockroach. *Journal of Comparative Neurology*. *399*(2): 162–175. DOI: 10.1002/(sici)1096-9861(19980921)399:2<162::aid-cne2>3.0.co;2-z

Mobbs P.G. 1982. The brain of the honeybee Apis mellifera. I. The connections and spatial organization of the mushroom bodies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences.* 298(1091): 309–354. DOI: 10.1098/rstb.1982.0086

Olberg R.M. 2012. Visual control of prey-capture flight in dragonflies. *Current Opinion in Neurobiology*. 22(2): 267–271. DOI: 10.1016/j.conb.2011.11.015

Owald D., Waddell S. 2015. Olfactory learning skews mushroom body output pathways to steer behavioral choice in *Drosophila*. *Current Opinion in Neurobiology.* 35: 178–184. DOI: 10.1016/j.conb.2015.10.002

Oya S., Kohno H., Kainoh Y., Ono M., Kubo T. 2017. Increased complexity of mushroom body Kenyon cell subtypes in the brain is associated with behavioral evolution in hymenopteran insects. *Scientific Reports*. 7(1): 13785. DOI: 10.1038/s41598-017-14174-6

Panov A.A. 2010. Structure of the mushroom bodies in Scarabaeoidea (Coleoptera): 2. Phytophagous Scarabaeidae and general discussion. *Biology Bulletin*. 37(6): 585–595. DOI: 10.1134/S1062359010060063

Pearson L. 1971. The corpora pedunculata of *Sphinx ligustri* L. and other Lepidoptera: an anatomical study. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 259: 477–516.

Rybak J., Menzel R. 1993. Anatomy of the mushroom bodies in the honey bee brain: the neuronal connections of the alpha-lobe. *Journal of Comparative Neurology*. 334(3): 444–465.

Saumweber T., Rohwedder A., Schleyer M., Eichler K., Chen Y.-C., Aso Y., Cardona A., Eschbach C., Kobler O., Voigt A., Durairaja A., Mancini N., Zlatic M., Truman J.W., Thum A.S., Gerber B. 2018.

Functional architecture of reward learning in mushroom body extrinsic neurons of larval *Drosophila*. *Nature Communications.* 9(1): 1104. DOI: 10.1038/s41467-018-03130-1

Scheiner R., Baumann A., Blenau W. 2006. Aminergic control and modulation of honeybee behaviour. *Current Neuropharmacology*. 4(4): 259–276. DOI: 10.2174/157015906778520791

Schürmann F.-W. 1970. Über die Struktur der Pilzkörper des Insektenhirns. I. Synapsen im Pedunculus. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie.* 103(3): 365–381. DOI: 10.1007/BF00335280

Schürmann F.-W. 1972. Über die Struktur der Pilzkörper des Insektenhirns. II. Synaptische Schaltungen im Alpha-Lobus des Heimchens *Acheta domesticus* L. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*. 127(2): 240–257. DOI: 10.1007/BF00306806

Schürmann F.-W. 1973. Über die Struktur der Pilzkörper des Insektenhirns. III. Die Anatomie der Nervenfasern in den Corpora pedunculata bei *Acheta domesticus* L. (Orthoptera): Eine Golgi-Studie. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*. 145(2): 247–285. DOI: 10.1007/BF00307391

Schwaerzel M., Monastirioti M., Scholz H., Friggi-Grelin F., Birman S., Heisenberg M. 2003. Dopamine and octopamine differentiate between aversive and appetitive olfactory memories in *Drosophila*. *The Journal of Neuroscience.* 23(33): 10495–10502. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.23-33-10495.2003

Shih M.-F.M., Davis F.P., Henry G.L., Dubnau J. 2018. Nuclear transcriptomes of the seven neuronal cell types that constitute the *Drosophila* mushroom bodies. *G3: Genes|Genomes|Genetics*. 9(1): 81–94. DOI: 10.1534/g3.118.200726

Sjöholm M., Sinakevitch I., Strausfeld N.J., Ignell R., Hansson B.S. 2006. Functional division of intrinsic neurons in the mushroom bodies of male *Spodoptera littoralis* revealed by antibodies against aspartate, taurine, FMRF-amide, Mas-allatotropin and DC0. *Arthropod Structure & Development.* 35(3): 153–168. DOI: 10.1016/j.asd.2006.03.001

Stork T., Sheehan A., Tasdemir-Yilmaz O.E., Freeman M.R. 2014. Neuron-glia interactions through the Heartless FGF receptor signaling pathway mediate morphogenesis of *Drosophila* astrocytes. *Neuron.* 83(2): 388–403. DOI: 10.1016/j.neuron.2014.06.026

Strausfeld N.J. 2002. Organization of the honey bee mushroom body: representation of the calyx within the vertical and gamma lobes. *Journal of Comparative Neurology.* 450(1): 4–33. DOI: 10.1002/cne.10285

Strausfeld N.J. 2012. Arthropod brains: evolution, functional elegance, and historical significance. Cambridge: Harvard University Press. 830 p. DOI: 10.2307/j.ctv1dp0v2h.9

Strausfeld N.J., Li Y. 1999. Representation of the calyces in the medial and vertical lobes of cockroach mushroom bodies. *Journal of Comparative Neurology*. 409(4): 626–646. DOI: 10.1002/(SICI)1096-9861(19990712)409:4<626::AID-CNE8>3.0.CO;2-B

Strausfeld N.J., Sinakevitch I., Brown S.M., Farris S.M. 2009. Ground plan of the insect mushroom body: functional and evolutionary implications. *Journal of Comparative Neurology.* 513(3): 265–291. DOI: 10.1002/cne.21948

Svidersky V.L., Plotnikova S.I. 2004. On structural functional organization of dragonfly mushroom bodies and some general considerations about purpose of these formations. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 40(6): 608–624. DOI: 10.1007/s10893-005-0018-2

Takemura S., Aso Y., Hige T., Wong A., Lu Z., Xu C., Rivlin P., Hess H., Zhao T., Parag T., Berg S., Huang G., Katz W., Olbris D., Plaza S., Umayam L., Aniceto R., Chang L., Lauchie S., Ogundeyi O., Ordish C., Shinomiya A., Sigmund C., Takemura S., Tran J., Turner G., Rubin G., Scheffer L. 2017. A connectome of a learning and memory center in the adult *Drosophila* brain. *eLife*. 6: e26975. DOI: 10.7554/eLife.26975

Tanaka N.K., Tanimoto H., Ito K. 2008. Neuronal assemblies of the *Drosophila* mushroom body. *Journal of Comparative Neurology*. 508(5): 711–755. DOI: 10.1002/cne.21692

Thum A.S., Gerber B. 2019. Connectomics and function of a memory network: the mushroom body of larval *Drosophila*. *Current Opinion in Neurobiology.* 54: 146–154. DOI: 10.1016/j.conb.2018.10.007

Voskresenskaya A.K. 1957. About the mushroom bodies role of the supraesophageal ganglion in conditioned reflexes of the honeybee. *Doklady Akademii nauk SSSR*. 112(3): 964–967 (in Russian).

Wolf R., Wittig T., Liu L., Wustmann G., Eyding D., Heisenberg M. 1998. *Drosophila* mushroom bodies are dispensable for visual, tactile, and motor learning. *Learning & Memory.* 5(1–2): 166–178.

Wolff G.H., Strausfeld N.J. 2015. Genealogical correspondence of mushroom bodies across invertebrate phyla. *Current Biology*. 25(1): 38–44. DOI: 10.1016/j.cub.2014.10.049

Yasuyama K., Meinertzhagen I.A., Schürmann F.W. 2002. Synaptic organization of the mushroom body calyx in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Comparative Neurology*. 445(3): 211–226. DOI: 10.1002/cne.10155

Yu J.X., Guan Z., Nash H.A. 2006. The mushroom body defect gene product is an essential component of the meiosis II spindle apparatus in *Drosophila oocytes*. *Genetics*. 173(1): 243–253. DOI: 10.1534/genetics.105.051557