

智力的涌现

李 岩* 张治萍

(中国科学院生物物理研究所, 脑与认知科学国家重点实验室, 北京 100101)

摘要 星海茫茫, 地球因智慧生命的存在而与众不同, 我们在追寻生命起源的同时, 也追问着智力的源头, 什么是智力的本质, 智力从何涌现? 生命大爆炸不仅带来激增的物种数量, 也带来专司信息感知、编码和处理的神经系统。在复杂多变的外部环境中, 昆虫已发展演化了近 4 亿年。在这里, 我们借由现代认知神经科学在果蝇中的研究发现, 探讨智力的基本层面, 提出果蝇的大脑是智力涌现中的一个标杆, 是我们揭开智力本质、进入智力王国的第一站。

关键词 智力, 果蝇, 编码, 记忆, 抉择

学科分类号 Q189

DOI: 10.16476/j.pibb.2016.0121

在浩瀚宇宙里, 在亿万星球中, 地球因具有智慧生命而异常璀璨夺目。是否存在外星生物, 我们无法断言; 但就我们自己的这个星球而言, 生命的起源、智力的出现仍是最为神秘的议题。

在远古海洋中, 小分子物质通过亿万次的碰撞形成各式各样的大分子, 其中脱氧核糖核酸(DNA)和蛋白质等一类大分子在各种组合、接触后形成了一些复合物, 当其中万万分之一的一种复合物具有可以自我复制特性的时候, 生命的萌芽就开始闪烁着星星点点的光辉了。“星星之火, 可以燎原。”生命的火种在荡漾着大分子复合物的海洋中汇聚和扩散, 时而松散时而拥挤, 当脂质膜将遗传物质和一些大大小小的复合物包裹起来的时候, 这个细胞 1.0 版实在有散架的风险。地球用了近 30 亿年的时间来完善细胞的结构, 对于最初漂荡着的大分子们来说, 单细胞生物已经是异常精致和复杂的大观园了。它们可以完成生存所需的最基本的行为, 包括维持渗透压和酸碱平衡、摄入营养排出代谢产物、复制后代, 一些可以运动的单细胞生物还可以感受和躲避伤害性物质, 俨然功能齐全、无懈可击了。

然而, 生命的演化一旦启动, 便不会满足于原地踏步, 地球生命史的车轮已整装待发、轰然启动。大约 5~6 亿年前, 在被称为寒武纪的开始, 地球上现有的绝大多数无脊椎动物在短短的上千万

年甚至几百万年内出现了。如此复杂、多样的多细胞生物的大量涌现, 被地球学家称为“生命大爆炸”。这些生物实现了多种细胞的联合, 有保护整个机体的表皮细胞, 有吸收、运输养分的营养类细胞, 有消灭病原的免疫类细胞, 有侦查食物和刺激的感觉细胞, 最重要的是, 有整合所有信息、负责指挥整个个体做出不同行为的神经细胞。如此诸多种类细胞的大联合, 使生命的复杂度迈上了一个新的台阶, 也使动物不仅能够简单地趋利避害, 而且在接收、处理和整合信息的种类和能力上都有一个大的跃升, 发展、演化出形形色色的行为模式, 并在其中自由切换。因此, “生命大爆炸”对于动物界来说, 不仅仅是细胞数量由一变多, 物种数目急剧增加, 也是地球生命向智慧生命迈进的关键一步。从这个意义上来说, 复杂的信息编码和快速的信息加工可以说是智力的源头, 全面的信息整合、决断及其对后续行为的控制表征了智力的涌现。

在寒武纪中大约距今 3~4 亿年前, 昆虫出现了, 由最初的无翅类逐渐演化出了有翅类。昆虫获得了飞行能力, 可以快速和长距离地移动, 它们得

* 通讯联系人。

Tel: 010-64881260, E-mail: liyan@ibp.ac.cn

收稿日期: 2016-04-08, 接受日期: 2016-04-11

以获得更多的食物资源, 并能更有效地避开天敌。而与这样的能力相匹配的, 不仅是更强壮的肌肉, 更重要的是快速的视觉感知和神经信息处理能力, 使昆虫在三维空间中快速移动时对各种信号做出及时、准确的判断和反应。做为昆虫世界的代表, 果蝇成为模式动物已逾百年, 利用果蝇进行高级认知行为的探索也已超过 40 年。我们这里来谈一谈, 在这些研究中, 哪些闪烁着智力的光辉, 哪些提示着智力的涌现。

1 复杂信息的编码与快速信息加工

嗅觉对于大多数动物(从昆虫到啮齿类)而言, 都是最重要的信息来源。寻觅食物的气味, 分辨里面夹杂的刺激性味道, 探测远方异性或同性散发出的微弱激素, 果蝇的嗅觉系统甚至可以区分两种气味在苯环上一个侧支的微小改变^[1]。2001 年, 骆利群实验室首先解析了果蝇嗅觉系统对气味的编码图谱^[2], 当与小鼠嗅觉编码图谱进行对比时, 人们发现两者在对气味编码和多级神经元投射的规律方面惊人地一致^[3]。对嗅觉感觉系统的解析推动人们追寻嗅觉信息在高级脑区的编码和处理。与哺乳动物的梨状皮层(piriform cortex)相似, 果蝇的一个中央脑结构蘑菇体(mushroom body)与初级嗅觉神经元仅隔着两个突触。尽管大量具有强烈气味反应的嗅觉神经元都将它们的兴奋递送给蘑菇体, 蘑菇体神经元对各种气味却呈现出非常稀疏的反应^[4-5]。这种稀疏编码(sparse representation)正是学习记忆中枢的标志性特征(hallmark), 因为只有选择性地对特别的刺激反应, 才能形成精准的记忆并在之后准确地提取出来^[6]。稀疏编码是如何产生的呢? γ 氨基丁酸(GABA)神经元发挥了重要作用, 这些抑制性神经末梢深入蘑菇体内部, 与蘑菇体神经元的枝枝节节紧密缠绕, 它们接收蘑菇体神经元的兴奋而迅速返回抑制, 让绝大数的喧闹销声匿迹, 从而保证在嗅觉学习中对气味的精确识别^[7]。新的实验发现表明这种高度选择性的信息编码与神经元的振荡息息相关, 只有在神经振荡达到顶峰的短暂瞬间, 嗅觉系统递交的信息才会进入核心区域, 这与在人类脑电记录中观察到的基于脑整体兴奋状态做出不同反应的神经特性不谋而合。

飞行是昆虫引以为傲的能力, 它们既可以独自在狭小空间中轻盈地上下翻飞, 又能集结成群横冲直撞却不担心撞车。我们前面谈到这种高强本领需要神经系统快速识别和准确信息处理做为基础, 事

实上, Dickinson 实验室^[8]发现果蝇脑中有个叫中央复合体(central complex)的结构, 只有当飞行时才会被视觉信息激活, 而不去费心干预静止或行走状态的活动。那么这个像特种部队一样的脑区有什么绝活呢? Jayaraman 实验室^[9]的研究显示, 中央复合体中有一个脑区呈椭圆形, 叫椭球体(ellipsoid body), 它像雷达一样把全视野的视觉刺激分区段投影到 360° 上去, 还能通过积分策略快速决定路径, 真可谓是超现代化。还有什么手段能加速信息传递呢? 神经系统中除了按部就班的化学突触层层递送外, 还有一种可以直接将膜电位的波动在大量神经元间快速扩散的电突触。前面讲到的嗅觉学习记忆中枢蘑菇体, 在传统上被认为不参与视觉学习^[10], 但郭爱克实验室最新的研究成果显示, 飞行时这个高级脑结构也将它的超强精密运算资源通过电突触网络贡献了出来, 对视觉认知行为发号指令(未发表工作)。果蝇虽然不是典型的群居动物, 但在烂香蕉上群魔乱舞的情景并非罕见, 它们真的是“无头苍蝇”一样的漫无目的、随机运动吗? 仔细观察便会发现, 无论是懒散的盘旋还是受惊吓后的一哄而起, 它们都绝不会撞在一起。陈雁秋实验室^[11]利用高速摄像机从三个角度进行拍摄, 再将这些图像进行运算, 发现果蝇群对飞行有着近乎完美的控制, 它们在高速飞行的同时快速计算临近多个果蝇的方位、速度和前进方向, 并把每次的擦身而过都调整到 6 个身长以上的范围。毫无疑问, 我们人类要开发无人驾驶的汽车和飞机, 要向果蝇学习的还有很多。

2 记忆的物质基础

如果说只是有精妙的编码和快速处理能力, 那么计算机似乎可以做得更好。事实上, 生物的大脑不仅是一个接受输入给出输出的运算反应器, 更是会主动将这些信息甄别、留存、交互和清理, 而存储在神经网络中可以被调用的那些信息就是我们通常说的记忆。

如果说遗传的物质基础是 DNA, 那么记忆的物质基础又是什么? 是神经元? 是突触? 上文提到蘑菇体被认为是嗅觉学习记忆的中枢, 不仅因为它具有稀疏编码的特性, 还因为它是大量承载着不同信息的神经元投射汇聚之地。一簇代表着惩罚性信号的多巴胺神经元(dopaminergic neuron, DAN)投射入蘑菇体的竖直小叶, 而另一簇多巴胺神经元则介导了奖赏性信号, 它们投射入蘑菇体的水平小

叶, 这些投射按相关功能可以进一步被分为更小的互不影响的区段^[12]。多巴胺神经元在哺乳动物中同样有着对惩罚和奖赏信号进行赋值的功能^[13], 而果蝇的中央脑为我们清晰地展示了这样有序而高效的分区投射^[14-15]。回到记忆是什么这个问题, 记忆是通过一定的神经处理过程, 大脑对特定刺激的反应出现的改变, 可以从无到有, 也可以是从一个模式变为另一个模式。在果蝇嗅觉联想式学习记忆的研究中, 科学家们找到了记忆的痕迹(memory trace)。通过活体功能性成像, Davis 实验室^[16]发现, 当多巴胺信号出现后, 蘑菇体神经元对气味的反应改变了, 意味着嗅觉投射神经元到蘑菇体神经元的突触强度被修饰了。换句话说, 惩罚性信号将这个负性值赋予了原来基本中性的气味, 通过修饰特定的突触来使果蝇产生了厌恶这种气味的记忆。有趣的是, 为了使这种修饰效果更强、特异性更好, 多巴胺神经元还同时向抑制性的 GABA 能神经元发出了暂停的信号, 将信噪比进一步放大(未发表工作)。这些神经活动的动态特征与行为学研究的结果相辅相成, 帮我们揭示出记忆的物质基础, 也就是基于稀疏编码的特异性突触修饰, 以及与之配套使其得以实现的兴奋 - 抑制协同互作的神经网络。

上节谈到不同类型的感觉, 如嗅觉和视觉, 它们的初级感受系统和向中枢传导的途径都是相互独立的。可是, 对事物的认知通常是多种信息的综合, 比如说, 苹果同时具有形状和气味两种信息, 再逼真的蜡质苹果无论是人类还是果蝇都不会上当。这些多模态的信息是如何交互的呢? 郭爱克实验室在果蝇中做了一个有趣的实验^[17]: 在没有外加刺激条件下, 图形和气味两两配对出现 16 min, 然后对图形进行惩罚性训练——果蝇在飞向一个图形时会被激光灼热, 而朝向另一个图形时则不会, 接下来以两种气味来检测, 果蝇成功地避开了先前与惩罚图形配对的那个气味, 而守在另一种气味出现的区域。另一组实验在两两配对呈现后针对气味来训练, 果蝇依然可以准确识别出那个配对的图形。更为有趣的是, 对于信号微弱的视觉和嗅觉线索, 即使在单独呈现的时候果蝇无法准确识别并形成有效的记忆, 当两种弱信号联合出现时, 果蝇却有能力综合这些信息, 获得稳固的记忆, 甚至可以靠其中的一个弱信号就将记忆提取出来! 郭爱克实验室^[18]进一步对跨模态记忆形成和提取的神经基础进行了研究, 他们发现嗅觉中枢蘑菇体和视觉中枢中

央复合体之间可能存在直接的突触联系, 为两种信息的高层交流提供了通道; 而这种基于多模态形成的记忆在根据一个线索进行提取时, 又仅仅需要线索相应模态(视觉或嗅觉)的神经中枢, 提示着在两个中枢中均形成了记忆^[19]。看, 果蝇的小小脑袋迸出智慧的火花, 它告诉我们视觉和嗅觉的确分别感受, 但在中枢认知层面是联合执政的, 认知形成后相关的记忆则一式两份派发到两个中枢, 再有效地指导工作, 互不干扰。这些有趣的行为表现特性及背后交错的神经网络和复杂的调控机制, 映现出认知的基本规律和物质基础。

3 记忆的动态变化

明白了记忆本身是一种修饰和改变, 就不难理解记忆形成后不是一成不变, 而是动态和具有可塑性的了。记忆会怎样变化, 第一个想到的是遗忘。这听起来很自然, 时间长了东西都会老化, 那些被拉了一下的突触估计也会慢慢缩回去吧? 事实证明, 这个想当然的推论是错误的。钟毅实验室^[20]在果蝇中通过功能筛选找到了一个蛋白 Rac1, 将其敲除后记忆便不会下降, 以往需要反复训练才能得到的学习成绩, 这些 Rac1 突变体果蝇可以一次学会并永不忘记! 循着这个思路, 在小鼠学习中激活正在被修饰的突触附近的 Rac1, 这个记忆也不能正常的形成^[21]。因此, 遗忘不是记忆被动地消逝, 而是主动地消除。有的记忆转瞬即逝, 有的却能日久弥新, 那么记忆如何能逃过被消减的魔爪, 幸运地进入保险箱的大门呢? 钟毅实验室发现的另一个蛋白 Highwire 就是一个拿着金钥匙的守门人, 要想成为稳固的长期记忆, 就得通过它这一关^[22]。知道了这些妨碍记忆形成和长期保存的因子, 追求增加记忆力的人们或许要想立刻把它们剔除。事实上, 不顾客观规律一味提高记忆力是有害无益的。有一种病人, 所有经历过的事件细枝末节都记得清清楚楚, 他们的生活非常痛苦。所以, 聪明的果蝇告诉我们, 神经系统非常恪尽职守, 没有随随便便丢失记忆, 也没有西瓜芝麻一把抓, 而是把那些微不足道的信息及早消除, 或挡在长期记忆的门槛之外。

记忆是非常神秘的, 其动态变化远不止加加减减这么简单。比如, 人们观察到手术麻醉过程有时会影响病人的记忆, 奇怪的是有些记忆消失了有些却完好无损。是否存在不同类型的对麻醉敏感程度不一样的记忆? 科学家们向果蝇提出了这个问题。

在嗅觉学习记忆训练完成后, 2 min 的短暂冰冻麻痹就会使记忆明显下降, 消失的和留下的记忆分别被称为麻醉敏感记忆和抗麻醉记忆. 它们真的是两种记忆吗? 随后发现有两种果蝇突变体分别只有这两种记忆中的一种, 也就是说, 冰冻麻醉后, 一种突变体的记忆完全丧失, 而另一种突变体则完全不受影响^[23]. 更多的研究显示: 这两种记忆形成的条件不同, 一种需要连续高强度的学习, 而另一种则在劳逸结合的学习状态下更容易形成^[24]; 它们在蘑菇体的不同亚区域加工, 有不同的突触分子参与^[25-27]; 对蛋白质合成的依赖性不同, 记忆衰减的速度也不同^[24]. 所有这些种种不同, 提示着这两种记忆成分不是空间上的平行备份, 也不是时间上的前后衔接, 而是为了储存记忆而得到的兼顾灵活和稳固的优选方案组合. 目前, 只有在果蝇研究中才实现了对多组分记忆如此入木三分的剖析和刻画, 也希望由此真正解开记忆存储的核心规律.

中国正在步入老龄化社会, 这里也说一说老年记忆衰退的话题. 老年人的记忆力或多或少都会下降, 果蝇和其他很多动物也都表现出年龄增大记忆水平降低的现象. 是不是这种记忆下降就是普通的“老化”问题呢? 并不是那么简单. 研究显示, 老龄果蝇中只有更灵活更快速的麻醉敏感记忆衰退了, 而另一种抗麻醉记忆还相对完好^[28]. 可是另一方面, 当学习后有干扰因素出现时, 抗麻醉记忆很容易受到破坏, 因此老龄果蝇非常容易受到干扰, 而无法形成稳固的记忆^[29]. 老年人的问题是难以形成稳固的记忆, 而创伤后紧张性精神障碍(post-traumatic stress disorder, PTSD)病人的问题是巨大伤害引起的记忆过于牢固, 时时侵蚀人心无法抹去. 干扰因素以什么样的规律擦除记忆, 需要哪些神经环路的激活, 解析这些记忆动态调控的问题, 将帮助老年人, 也帮助陷于回忆不能自拔的人, 重获新生.

4 抉择与再抉择

如果说复杂而实时的信号识别与编码是大脑认知功能的初级阶段, 不同信息的加工、整合而形成偶联和记忆是中间阶段, 那么大脑基于这些信息做出最符合个体利益的判断并指导正确的行为输出应该就是终极目标了——这个过程称为“抉择”. 抉择, 从高级认知功能这个角度来讲, 不是对一个刺激信号的单纯反应, 不是简单的趋利避害, 也不是两种行为模式的切换, 是当与同一个行为相关的信

息直接冲突、利弊参半时, 大脑利用复杂信息进行综合判断的过程. 我们一生时时处处面对这样的抉择, 当取舍难分时, 复杂如人类的大脑也会纠结. 昆虫是否也有这样的能力? 郭爱克实验室独具匠心, 给果蝇出了一道“纠结”的考题^[30]: 先训练果蝇学会飞向高重心图形安全而飞向低重心图形危险(会受到热激光惩罚), 再训练果蝇学会飞向蓝色安全而飞向绿色危险, 完成这两种学习后, 果蝇将面对蓝色的低重心图形和绿色的高重心图形, 何去何从, 是要好好想想. 实验结果显示, 果蝇出乎预料的理智, 它们不盲目选择而是仔细比较, 当颜色较深时, 果蝇认为这是一个重要线索, 从而完全按照颜色进行判断, 而当颜色较浅, 图形线索更为凸显时, 果蝇又坚决地按照图形来取舍, 只有在很小的一个范围里, 两种线索势均力敌, 果蝇会出现较为随机的选择. 不论哪种情况, 果蝇一旦做出抉择就义无反顾, 郭爱克院士称之为“胜者全拿”(winner takes all). 他继而又对这个高级认知过程的神经机制进行了解析: 阻断蘑菇体的化学输出不影响视觉学习, 但是却使果蝇的抉择变得犹豫, “纠结”的时候变多了(即在较宽的颜色对比度范围内, 果蝇都表现出抉择困难), 原本漂亮的 S 型抉择曲线也失去了快速转变的锐度, 变为平平的直线. 更重要的是, 郭爱克实验室还首次提出了多巴胺神经系统在抉择中的关键作用, 没有多巴胺的调控, 抉择亦难以实现^[31]. 这些工作不仅在严格的实验条件下挑战了果蝇智力水平的顶峰, 也开创了人类在此领域的先河, 奠定了多巴胺神经系统在抉择研究中的基石.

讲完抉择似乎可以画上一个圆满的句号, 但生活告诉我们通常“好事多磨”, 一个决定做完了, 相关利弊因素发生了变化, 需要“再想想”. 事情一波三折, 果蝇能否审时度势, 做出新的判断? 郭爱克实验室又设计了新的考验——逆向学习^[31-32]. 通过视觉或者嗅觉的联想式学习, 果蝇可以正常地选择安全信号; 但是新一轮学习却将黑白颠倒, 原来安全的现在被惩罚, 原来危险的现在却平安, 如何是好? 刚刚颠倒黑白时, 果蝇也有些乱了阵脚, 经过训练也就慢慢接受了现状, 以当下的利弊线索来做出抉择. 非常有趣的是, 如果再次颠倒黑白, 果蝇大反转的速度要比第一次颠倒时快上不少. 看, 它不仅能够否定上一次的经验, 与时俱进, 学会寻找新的安全区域, 还能琢磨出“游戏规则”, 反转得越来越得心应手. 完成这个超高难度

的再抉择, 需要什么样的神经环路? 郭爱克实验室发现果蝇中央脑中一对抑制性的 GABA 能神经元充当了关键角色, 不论是视觉系统还是嗅觉系统, 没有这两个神经元的良好表现, 果蝇的脑瓜就不那么灵活, 只能在反转的游戏中淘汰出局. 如果说抉择体现了智力的高级整合运算能力, 再抉择就完美地展现了智慧生物的灵动性, 隐隐闪现了提升规则的抽象思维能力, 让我们感叹, 果蝇究竟是果蝇, 还是长着翅膀的人.

讲了这么多果蝇的故事, 让我们重新审视智力的本质, 智力是对复杂环境的认知能力, 是信息储存和加工的能力, 是在矛盾线索下做出决断的能力, 是随条件改变而灵活应变的能力. 越来越多的故事告诉我们, 在这些方面果蝇无疑具有出乎我们想象的能力——在绝大部分方面超出我们制作的机器人, 在某些特别的方面(如高速视觉认知和加工)甚至超出我们自己. 值得注意的是, 这些傲人的能力也意味着, 果蝇的神经系统规模及其搭建已达到了相匹配的复杂而高效的水平. 人类大脑神经元约为 10^{11} 数量级, 线虫有 302 个神经元, 果蝇的神经元在 10^5 这个数量级, 恰好处于复杂度的居中水平. 目前的科学研究中, 单基因功能 - 突触修饰 - 神经环路 - 行为鉴定, 还没有哪个模式动物能够做到像果蝇这样得到贯穿分子到个体的系统性研究, 在认知神经机制研究上的积累也远远没有果蝇研究领域深厚. 在这个我们回答记忆是如何存储时还心存疑虑的年代, 果蝇无疑是帮助我们追寻智力本质、勾画智力展现基本框架的良师益友.

昆虫, 作为生命大爆炸中产生的物种, 占地球现有物种总数的 70%, 至今仍在不断繁衍、演变, 参与当今地球生物圈的博弈. 果蝇因其适于在实验室培育而被科学家选为模式动物已逾百年, 在果蝇上的研究工作已四次获得诺贝尔奖, 两次授予遗传学的奠基性成果(1933 年和 1947 年), 一次颁发给胚胎发育的完美演绎(1995 年), 一次奖给先天免疫的突破性研究(2011 年). 有人预测, 在果蝇中筛选得到的节律基因及整个生物钟的调控通路, 将会是果蝇斩获下一个诺贝尔奖的利器. 可以看出, 小小果蝇的贡献领域从遗传、发育、免疫, 已进军到了神经系统的范畴, 随着人类对自然科学认识的推进, 一直冲在最前沿. 以果蝇为模型对智力本质的探索, 将帮助我们解析记忆与抉择的基本规律, 也将帮助我们在根本上理解和应对记忆相关疾病. 我们没有理由不相信, 果蝇会以其超凡的智力, 引领

人类摘取认知神经科学的桂冠.

致谢 本文撰写得到中国科学院郭爱克院士的建议和意见, 特此感谢!

参 考 文 献

- [1] Ichinose T, Aso Y, Yamagata N, *et al.* Reward signal in a recurrent circuit drives appetitive long-term memory formation. *eLife*, 2015, **4**: e10719
- [2] Jefferis G S, Marin E C, Stocker R F, *et al.* Target neuron prespecification in the olfactory map of *Drosophila*. *Nature*, 2001, **414**(6860): 204-208
- [3] Su C Y, Menuz K, Carlson J R. Olfactory perception: receptors, cells, and circuits. *Cell*, 2009, **139**(1): 45-59
- [4] Wang Y, Wright N J, Guo H, *et al.* Genetic manipulation of the odor-evoked distributed neural activity in the *Drosophila* mushroom body. *Neuron*, 2001, **29**(1): 267-276
- [5] Lei Z, Chen K, Li H, *et al.* The GABA system regulates the sparse coding of odors in the mushroom bodies of *Drosophila*. *Biochem Biophys Res Commun*, 2013, **436**(1): 35-40
- [6] Oswald D, Waddell S. Olfactory learning skews mushroom body output pathways to steer behavioral choice in *Drosophila*. *Current Opinion in Neurobiology*, 2015, **35**: 178-184
- [7] Lin A C, Bygrave A M, De Calignon A, *et al.* Sparse, decorrelated odor coding in the mushroom body enhances learned odor discrimination. *Nature Neuroscience*, 2014, **17**(4): 559-568
- [8] Weir P T, Dickinson M H. Functional divisions for visual processing in the central brain of flying *Drosophila*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, **112**(40): E5523-5532
- [9] Seelig J D, Jayaraman V. Neural dynamics for landmark orientation and angular path integration. *Nature*, 2015, **521**(7551): 186-191
- [10] Liu G, Seiler H, Wen A, *et al.* Distinct memory traces for two visual features in the *Drosophila* brain. *Nature*, 2006, **439**(7076): 551-556
- [11] Cheng X E, Qian Z M, Wang S H, *et al.* A novel method for tracking individuals of fruit fly swarms flying in a laboratory flight arena. *PloS One*, 2015, **10**(6): e0129657
- [12] Aso Y, Hattori D, Yu Y, *et al.* The neuronal architecture of the mushroom body provides a logic for associative learning. *Elife*, 2014, **3**: e04577
- [13] Wise R A. Dopamine, learning and motivation. *Nat Rev Neurosci*, 2004, **5**(6): 483-494
- [14] Cohn R, Morante I, Ruta V. Coordinated and compartmentalized neuromodulation shapes sensory processing in *Drosophila*. *Cell*, 2015, **163**(7): 1742-1755
- [15] Waddell S. Reinforcement signalling in *Drosophila*; dopamine does it all after all. *Current Opinion in Neurobiology*, 2013, **23**(3): 324-329
- [16] Yu D, Akalal D B, Davis R L. *Drosophila* alpha/beta mushroom body neurons form a branch-specific, long-term cellular memory trace after spaced olfactory conditioning. *Neuron*, 2006, **52**(5):

- 845–855
- [17] Guo J, Guo A. Crossmodal interactions between olfactory and visual learning in *Drosophila*. *Science*, 2005, **309**(5732): 307–310
- [18] Zhang Z, Li X, Guo J, *et al.* Two clusters of GABAergic ellipsoid body neurons modulate olfactory labile memory in *Drosophila*. *The Journal of Neuroscience: the Official Journal of the Society for Neuroscience*, 2013, **33**(12): 5175–5181
- [19] Zhang X, Ren Q, Guo A. Parallel pathways for cross-modal memory retrieval in *Drosophila*. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 2013, **33** (20): 8784–8793
- [20] Shuai Y, Lu B, Hu Y, *et al.* Forgetting is regulated through Rac activity in *Drosophila*. *Cell*, 2010, **140**(4): 579–589
- [21] Hayashi-Takagi A, Yagishita S, Nakamura M, *et al.* Labelling and optical erasure of synaptic memory traces in the motor cortex. *Nature*, 2015, **525**(7569): 333–338
- [22] Huang C, Zheng X, Zhao H, *et al.* A permissive role of mushroom body alpha/beta core neurons in long-term memory consolidation in *Drosophila*. *Current biology : CB*, 2012, **22**(21): 1981–1989
- [23] Folkers E, Drain P, Quinn W G. Radish, a *Drosophila* mutant deficient in consolidated memory. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, **90**(17): 8123–8127
- [24] Tully T, Preat T, Boynton S C, *et al.* Genetic dissection of consolidated memory in *Drosophila*. *Cell*, 1994, **79**(1): 35–47
- [25] Lee P T, Lin H W, Chang Y H, *et al.* Serotonin-mushroom body circuit modulating the formation of anesthesia-resistant memory in *Drosophila*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, **108** (33): 13794–13799
- [26] Knapek S, Gerber B, Tanimoto H. Synapsin is selectively required for anesthesia-sensitive memory. *Learning & Memory*, 2010, **17**(2): 76–79
- [27] Knapek S, Sigrist S, Tanimoto H. Bruchpilot, a synaptic active zone protein for anesthesia-resistant memory. *The Journal of neuroscience: the official journal of the Society for Neuroscience*, 2011, **31**(9): 3453–3458
- [28] Tamura T, Chiang A S, Ito N, *et al.* Aging specifically impairs amnesiac-dependent memory in *Drosophila*. *Neuron*, 2003, **40**(5): 1003–1011
- [29] Chen N, Guo A, Li Y. Aging accelerates memory extinction and impairs memory restoration in *Drosophila*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2015, **460**(4): 944–948.
- [30] Tang S, Guo A. Choice behavior of *Drosophila* facing contradictory visual cues. *Science*, 2001, **294**(5546): 1543–1547.
- [31] Ren Q, Li H, Wu Y, *et al.* A GABAergic inhibitory neural circuit regulates visual reversal learning in *Drosophila*. *J Neurosci*, 2012, **32**(34): 11524–11538
- [32] Wu Y, Ren Q, Li H, *et al.* The GABAergic anterior paired lateral neurons facilitate olfactory reversal learning in *Drosophila*. *Learn Mem*, 2012, **19**(10): 478–486

The Emergence of Intelligence

LI Yan*, ZHANG Zhi-Ping

(Institute of Biophysics, Chinese Academia of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract Among vast stars in the universe, the earth is distinctive for the existence of intelligent life on its surface. We wonder the origin of life, and meanwhile, we are also intrigued by the emergence of intelligence. What is the essence of intelligence? How does it emerge? During the Cambrian Explosion, a huge amount of species burst, moreover, the nervous system emerged for information perception, coding and processing. Contemporaneously, insects emerged and have existed for 400 million years in the complicated and fickle environment. In this article, we discuss the basic properties of intelligence on the basis of research findings in modern *Drosophila* cognitive neuroscience. We thereby propose that *Drosophila* brain is an important milestone in the emergence of intelligence, thus serving as the first station in our journey of uncovering the intelligence essence and entering the kingdom of intelligence.

Key words intelligence, *Drosophila*, coding, memory, decision-making

DOI: 10.16476/j.pibb.2016.0121

*Corresponding author.

Tel: 86-10-64881260, E-mail: liyan@ibp.ac.cn

Received: April 8, 2016 Accepted: April 11, 2016