

蜜蜂采集及其信息传递的行为机制研究进展*

李莉 刘芳 李文峰 苏松坤**

(浙江大学动物科学学院 杭州 310058)

摘要 蜜蜂的采集行为是蜜蜂众多社会行为中一种较复杂的行为, 涉及信息评估、信息传递、学习记忆及能量代谢等不同的行为过程。研究蜜蜂采集及信息交流系统的分子机制, 不仅利于蜜蜂的理论研究和蜂产业的发展, 还为人类语言及信息交流系统的研究提供借鉴。本文从行为、感觉基础及分子机制等不同研究层面, 综述了近年来对蜜蜂采集及信息传递行为的研究进展, 并提出了研究设想, 以期为深入研究蜜蜂的采集行为及其信息传递行为的分子机制提供参考。

关键词 蜜蜂, 采集行为, 感觉基础, 分子机制

Characterization and mechanism of honeybee foraging behavior

LI Li LIU Fang LI Wen-Feng SU Song-Kun**

(College of Animal Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract Foraging is one of the most complicated behaviors of honeybees. It includes information evaluation, information transfer, learning and memory, energy metabolism and different foraging processes. Research on the molecular mechanism underlying bee foraging and communication will not only be conducive to theoretical study and the development of the bee industry, but may also provide insights into human language and information exchange systems. This article reviews progress in research on honey bee foraging behavior at the behavioral, sensory and molecular levels, and proposes ideas for new research that could provide a sound basis for the in-depth study of foraging and communicative behavior.

Key words Honeybee, foraging behavior, sensory basis, molecular mechanisms

蜜蜂作为一种真社会性昆虫, 其诸如信息交流, 劳动分工及学习记忆等社会行为受到广泛关注, 而其采集及舞蹈行为更成为研究重点。蜜蜂的采集过程是一个复杂的劳动过程, 包括对蜜源价值的评估、对路线的学习记忆、信息的传递(舞蹈语言)、招募等行为活动, 这些复杂的行为过程需要多种感觉器官的共同参与, 需要从基因到小分子调控因子的系统调控。本文从行为、感觉、分子等不同水平综述了近年来蜜蜂采集行为(以信息传递行为为主)的研究情况, 为深入研究蜜蜂的采集行为及信息传递过程提供较完整的基础认识, 并为各种研究手段的选取及创新应用提供借鉴。

1 通过行为手段对蜜蜂采集行为的研究

行为研究是一种较直观、易行的研究手段, 被广泛用于蜜蜂社会行为的研究中。蜜蜂采集行为中最重要的一环是蜜源信息的传递。根据采集距离的不同, 蜜蜂采取三种不同的

*现代农业产业技术体系建设专项资金资助(No. CARS-45-KXJ3), 浙江省自然科学基金资助(R3080306)。

**第一作者: 李莉, 女, 1986年生, 山东德州人, 硕士研究生。

*通讯作者: 苏松坤(1970-), 福建仙游人, 研究员、博导, 主要从事蜜蜂科学研究。E-mail: susongkun@zju.edu.cn

舞蹈形式——圆舞，镰刀舞和摆尾舞，并招募潜在的采集蜂，而其中最复杂的是摆尾舞。跳舞蜂摆尾的方向和单次摆尾的时间可以指示蜜源的方向和距离，而气味在这个信息传递过程中也有重要作用（von Frisch, 1967），但从信息的优势及可靠性衡量，空间信息更为重要（Michelsen, 1992）。而 Gruter 和 Farina（2009）认为蜜蜂舞蹈语言不是最有效的信息传递方式，伴随蜂不需要感知舞蹈蜂所传递的空间信息，通过个体的信息积累就能做出适宜的采集行为。由于他们不能提出一种对采集有效性进行计量的方法，这种说法很快受到了质疑。此外，许多实验已经证明，伴随蜂至少跟随跳舞蜂 5-10 圈后才能准确找到蜜源地（Biesmeijer, 2005）。当蜜源不足，且又难以寻找时，蜜蜂舞蹈所传递的空间信息对蜂群是非常重要的（Beekman, 2008; Dornhaus, 2004）。蜜蜂舞蹈除可以传递蜜源的方向、距离、蜜源的气味外，还可以传递蜜源的价值信息（Thom et al, 2007）。同时，蜜蜂舞蹈在传递信息时存在不精确性，新招募的采集蜂所选择的方向范围比舞蹈蜂所传递的方向范围窄，多圈方向的平均值比单圈所示方向的值更接近实际的采集方向（Tanner et al, 2008），这些复杂特性对蜂群的生存是非常有益的。通过行为学研究手段，研究者还发现，多雄受精蜂群比单雄受精蜂群采集效率更高（Girard, 2011）。

研究者除了探究蜜蜂采集行为的信息传递外，还一直致力于此信息传递的本质问题的研究。Seeley（1995）认为蜜蜂能够通过评估采集线路的相对收益性决定回巢后是否跳舞以及跳什么舞。Esch 等（2001）研究发现蜜蜂通过光流判断其采集距离，而蜜蜂跳舞的积极性受蜜源质量的影响（Afik, 2008; Seefeldt, 2008）。且蜜蜂舞蹈传递的信息包含对蜜源危险性的评估，在有危险的蜜源处进行采集的蜜蜂回巢后不跳舞或跳舞不积极（Abbott, 2009）。然而，这些研究都是通过分析外界因素对蜜蜂跳舞的影响，并没有涉及蜜蜂自身的生理基础及分子机制。而任何行为的发生最终都是由基因或某种小分子调控的，蜜蜂也不例外，蜜蜂这种行为的分子机制必将受到更多的关注。

2 蜜蜂采集行为的感觉基础研究

蜜蜂在采集过程中，利用了视觉、嗅觉、听觉及触觉等不同的感觉器官，只有在这些感觉器官的配合下，采集蜂才能准确地释放及接收信息。蜜蜂的复眼是感光器官，由约 4500 个小眼组成，小眼可以将光线聚集到光感受器。复眼除了感受普通光线外还能感受偏振光。光感受细胞可分成三类，分别为紫外敏感细胞、蓝光敏感细胞和绿光敏感细胞（Srinivasan, 2010）。蜜蜂触角及体表的毛形感受器，钟形感受器是蜜蜂的触觉器官，而触角上的板形感受器是蜜蜂最主要的嗅觉感受器。蜜蜂的听觉感受器是位于触角梗节外侧节间膜内的 Johnston 器（Kirchner, 1991; 曾志将等, 2007）。

研究者对蜜蜂的视觉研究较多，测定出了蜜蜂可视光波长的范围，利用显微分光光度测定法测定出了视觉感受器中三种不同的感光色素。Srinivasan（2010）结合行为实验，发现

蜜蜂可以对颜色及形状进行选择，并将颜色及形状信息与糖水奖励相结合，进行联系学习。Michelsen (1992) 利用机器蜂研究蜜蜂的舞蹈行为，发现蜜蜂身体摆动是信息传递的主要成分，而声音在这个过程中也是必须的。关于蜜蜂的触觉及嗅觉的研究主要是利用糖水奖励与某种刺激(糖水接触触角或释放某种气味)相结合，训练蜜蜂的伸吻反应 (proboscis extension response, PER)，并通过这种模型探究蜜蜂的学习记忆行为 (Scheiner et al, 2001; Gronenberg and Couvillon, 2010)。

在这些感觉器官的研究基础上, Brockmann 和 Robinson (2007)通过神经元示踪法鉴定了蜜蜂 4 个感觉系统的中心投射。复眼背侧的边缘区域(dorsal rim area)可以感受基于太阳罗盘获得的信息，将此信息投射到 medulla 背侧的大部分区域。颈部的毛形感受器负责将基于太阳罗盘获得的信息转成基于重力的信息，投射到食管下神经节背部的下唇菱脑节区域 (labial neuromere)。触角节上的毛形感受器和 Johnston 器上的感觉神经元可以由腹部摆动和翅膀振动产生的机械刺激感知方向和距离，分别投射到次脑的背侧小叶 (deutocerebral dorsal lobe)，食管下神经节 (subesophageal ganglion)和后方前脑 (posterior protocerebrum)。Szyszka 等(2008)利用钙成像技术记录了蜜蜂在非联想性学习和联想性学习过程中蘑菇体中 Kenyon 细胞的反应，并通过重复的气味刺激检测非联想性学习的可塑性，通过对渴望气味的学习检测联想性学习的可塑性。结果显示，嗅觉、味觉以及对触角的触觉刺激开启 Kenyon 细胞中的钙瞬变。用气味进行反复的刺激会减弱 Kenyon 细胞的反应强度。在非条件反射中，糖水可以导致 Kenyon 细胞反应的延长，而条件刺激后，Kenyon 细胞对气味的应答性反应程度降低。蜜蜂的感知系统不仅在采集过程中起重要作用，在其他行为活动中也非常重要，随着研究的不断深入及各项技术的不断成熟，蜜蜂感觉基础的研究也将得到不断发展。

3 蜜蜂采集行为的分子机制研究

3.1 生物胺对蜜蜂采集行为的影响

Schulz 和 Robinson (1999) 检测了蜜蜂脑部不同分区的多巴胺、5-羟色胺和章鱼胺的含量，结果显示，不考虑年龄因素，采集蜂触角神经叶中三种生物胺的含量高于哺育蜂，章鱼胺的差异要大于多巴胺和 5-羟色胺；不考虑行为状态，年老的蜜蜂蘑菇体中三种生物胺的含量高于年幼的蜜蜂。进一步的研究发现，饲喂章鱼胺的蜂群，年轻工蜂会提早出去采集，触角神经叶中章鱼胺浓度的升高与采集行为相关。蜜蜂第一次采集回巢后，章鱼胺含量显著升高，此后浓度一直保持在较高的水平，由此可见，章鱼胺可以启动和维持蜜蜂的采集行为 (Schulz et al, 2002)。

Barron 等(2007) 通过采集蜂饲喂和局部注射章鱼胺实验，发现蜜蜂对蜜源收益性的评估与章鱼胺的使用剂量相关。采粉蜂和采蜜蜂经章鱼胺处理后的反应是相似的，且章鱼胺对蜜蜂行为的影响可以通过施用章鱼胺的受体拮抗剂米安色林 (manserine) 而消除。他们认

为，章鱼胺可以改变蜜蜂脑部对奖励信息的处理过程而调节蜜蜂对蜜源奖励的反应。Giray 等(2007)通过饲喂章鱼胺、章鱼胺前体物质酪氨酸和糖水（对照组）观察蜜蜂的采集变化，发现饲喂章鱼胺的采集蜂可以转换采集的食物类型（花蜜或花粉），而饲喂酪氨酸和糖水的采集蜂没有这种现象。同时发现，饲喂章鱼胺可提高采集蜂对糖水的敏感度。

与章鱼胺研究方法类似，研究多巴胺对蜜蜂行为的影响主要通过比较采集蜂与哺育蜂脑部的多巴胺水平及注射多巴胺受体拮抗剂，观察蜜蜂的行为变化等方法进行，发现多巴胺在蜜蜂的采集、学习记忆、运动等行为中起着重要作用(Nomura et al, 2009; Mustard et al, 2010)。Mustard 等（2010）还利用 RNA 干涉技术检测多巴胺信号通路是否通过特定的受体起作用，从而引起某些行为的变化。Barron 等（2009）将蜜蜂的舞蹈行为作为指标，研究了可卡因对蜜蜂行为的影响，发现给予低剂量的可卡因能使蜜蜂跳舞更加兴奋，即可卡因可以使采集蜂对蜜源的质量做出过高的评估。如果停止长期的可卡因的使用，蜜蜂将表现出成瘾后慵懒的状态。分析原因为生物胺可以作为调节因子调节蜜蜂的奖励和运动系统的活动，而可卡因可以通过阻断生物胺的再摄取过程，破坏生物胺的信号传递系统。

Wright 等(2010)的研究则发现，蜜蜂对厌恶的食物进行联想学习的过程是需要两种完全不同的单胺能通道的。在其他昆虫中的研究发现，当用盐水或者是电刺激进行强化学习时，躲避与毒素相关的气味是需要多巴胺参与的，而他们首先发现蜜蜂对厌恶气味的学习是需要 5-羟色胺通路的参与。

3.2 神经肽对蜜蜂采集行为的影响

随着蜜蜂基因组测序的完成及生物技术的不断发展，研究者开始在基因组、转录组及蛋白质组学等方面研究蜜蜂的行为。神经肽可以通过调节神经环路来影响动物的行为，Hummon 等（2006）通过分析蜜蜂的基因组推测了蜜蜂脑部的多肽，鉴定出 200 多条神经肽并测定出 100 条神经肽的基因序列。Brockmann 等（2009）比较哺育蜂和采集蜂，花蜜采集蜂和花粉采集蜂脑部神经肽及采集前和采集后脑部的神经肽，发现 8 种神经肽在蜜蜂的采集过程中有较大的变化。花蜜采集蜂和花粉采集蜂之间的差异大于哺育蜂与采集蜂之间的差异，表明神经肽在行为变化中经历了短时间内的变化。同时发现，Tachykinin, PBAN 和 sNPF 是与采集花蜜和采集花粉相关的变化最大的神经肽。

3.3 MicroRNA 对蜜蜂采集行为的影响

随着对小 RNA 研究的不断深入，研究、分析技术的不断发展，越来越多的功能小 RNA 被发现，而蜜蜂小 RNA 的研究近几年才发展起来，主要集中在对发育及级型分化的研究上，如 Chen 等（2010）利用 SOLiD 测序鉴定了蜜蜂体内的 miRNAs，测定了不同发育阶段的蜜蜂混合样本中的小 RNA 并预测出 267 个新的 miRNAs，他们的研究结果为构建蜜蜂发育及诸如级型分化等问题的 miRNA 调控网络奠定了基础。而在蜜蜂采集等社会行为上的

microRNA 研究较少。

在蜜蜂采集行为的研究中, Tadano 等(2009)发现一种新的非编码基因 *Nb-1* 在蜜蜂工蜂头部的表达量与年龄相关的职能转变有关。Behura 等(2010)利用实时定量 PCR 技术鉴定了 20 种 miRNA 基因在幼年的(9 日龄)哺育蜂和年老的采集蜂(38 日龄)的脑部的表达情况。通过对比分析发现,在年幼的哺育蜂中,miRNA-124, miRNA-14, miRNA-276, miRNA-13b, let-7 和 miRNA-13a 是上调的,在年老的采集蜂中,miRNA-12, miRNA-9, miRNA-219, miRNA-210, miRNA-263, miRNA-92 和 miRNA-283 是上调的,这种变化表明 miRNAs 可能参与蜜蜂与年龄相关的职能转变。进一步的基因定位研究,发现其中有些 miRNA 基因在位置上是很接近的,且表达模式上也很相像,如 miRNA-13a 和 miRNA-13b,而有些 miRNA 基因在位置上很接近,但表达方式是不同的,如 let-7 和 miRNA-125。实验结果表明,miRNA 基因在位置上的集聚对具有相似的表达不是必须的,不同位置上的 miRNA 基因可能存在协同调节作用,以保证具有相近的表达量。他们比较了内含子中的 miRNAs(miRNA-7 和 miRNA-9b)和他们的宿主基因在蜜蜂不同身体部位的表达情况,发现内含子中的 miRNA 基因与其宿主基因的表达变化是相同的。Hori 等(2011)鉴定了成年蜜蜂头部不同区域中参与表达后调控的 miRNAs,一共分离出 8 种 miRNAs,发现 ame-mir-1000 和 ame-mir-276 在工蜂和雄蜂脑部可进行选择性和优先性表达,ame-mir-276 在哺育蜂、采集蜂、蜂王及雄蜂的脑部视叶区和蘑菇体中的小型 Kenyon 细胞中高度表达。而 ame-mir-1000 和 ame-mir-276 的预测基因都是与神经相关的基因,表明这两种 miRNAs 参与蜜蜂的神经功能的调节。

3.4 在基因组水平上对蜜蜂采集行为的研究

蜜蜂基因组的测序完成为在基因组水平上研究蜜蜂行为提供了可能。Sarmal(2009)等利用基因芯片技术对 3 种蜜蜂采集蜂的中枢神经系统不同分区的基因表达进行了分析,研究发现不同种群蜜蜂的基因表达有很大的差异,与其他区相比,蘑菇体有明显的不同,蘑菇体中上调的基因与信号传递有关,如基因 *Pka-R2* 和 *Pka-c* 编码依赖环腺苷酸(cAMP)蛋白激酶的调节和催化亚基。3 个物种在脑部中枢系统和第二胸节神经节处存在表达很相像的基因,这些基因与新陈代谢和能量的产生有关。同时发现,西方蜜蜂脑部基因的表达与大蜜蜂和小蜜蜂的基因表达存在更大的差异,大蜜蜂与小蜜蜂更相似。Wang 等(2010)研究了采集过程中蜜蜂的外周胰岛素受体底物(IRS)的作用,发现 IRS 基因的下调会使蜜蜂偏爱于取食蛋白质丰富的食物。

蜜蜂具有特殊的时空记忆,可以在不同时间、不同蜜源间进行采集。Nicholas 等(2010)通过行为实验,研究蜜蜂对蜜源植物的空间记忆是否与脑部的不同基因表达方式有关。他们训练同一群蜜蜂在一天内的不同时间到饲喂器处采集,一组设在早上,一组设在下午。在两组内分别抓取进行采集和没有进行采集的采集蜂,通过基因组的微点阵分析显示,不同采集

时间和不同采集状态的蜜蜂脑部的大量基因表达是不同的, 并发现不同的时空采集记忆都有其独特的基因表达方式。同时还发现, 与生活节律相关的基因的表达与活动状态有关, 与时间无关; 不同的时空采集记忆与不同的与神经相关的基因有关, 这些基因包括调节暂时性活动的基因和与食物采集相关的基因。

4 展望

对蜜蜂采集行为的研究, 可以解决信息传递的奥秘, 具有重要的社会价值。不管是单一地利用行为学研究手段, 还是将行为学与分子生物学等手段相结合, 许多研究让我们越来越深入地了解蜜蜂的采集行为。我们清楚了蜜蜂采集行为所传递的信息, 明白了蜜蜂采集及信息传递过程中所需的感官联系, 寻找到了几种与采集行为相关的小分子物质, 但这些远远不能完好解释蜜蜂采集行为的分子机制, 还需要将行为学与各种生物技术相结合, 以发现更多的相关物质, 建立相关物质之间的联系, 并确定各种物质相互作用关系及途径, 以明确蜜蜂采集行为的分子机制。前期对采集行为的研究主要侧重于采集蜂与哺育蜂、采粉蜂与采蜜蜂等的对比, 或者只通过行为手段研究蜜蜂的采集及信息传递过程, 并没有涉及整个采集过程(如采集前, 采集时, 采集后)中蜜蜂生理及体内调节物质的变化, 但这些复杂的变化必定能帮助我们更好地理解蜜蜂采集及信息传递的机制, 所以我们仍需大量的研究、创新的思维及巧妙的实验设计, 以不断地认识理解蜜蜂采集及信息传递过程的机制。

参考文献 (References)

- Abbott KR, Dukas R. 2009. Honeybees consider flower danger in their waggle dance. *Anim. Behav.*, 78: 633-635.
- Afik O, Dag A, Shafir S. 2008. Honeybee, *Apis mellifera*, round dance is influenced by trace components of floral nectar. *Anim. Behav.*, 75: 371-377.
- Barron AB, Maleszka R, Helliwell PG, Robinson GE. 2009. Effects of cocaine on honey bee dance behavior. *J. Exp. Biol.*, 212: 163-168.
- Barron AB, Maleszka R, Vander Meer RK, Robinson GE. 2007. Octopamine modulates honey bee dance behavior. *PNAS*, 104: 1703-1707.
- Beekman M, Lewa JB. 2008. Foraging in honeybees—when does it pay to dance?. *Behav. Ecol.*, 19: 255-262.
- Behura SK and Whitfield CW. 2010. Correlated expression patterns of microRNA genes with age-dependent behavioural changes in honeybee. *Insect Mol. Biol.*, 19(4): 431-439.
- Biesmeijer JC, Seeley TD. 2005. The use of waggle dance information by honey bees throughout their foraging careers. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 59: 133-142.
- Brockmann A, Annangudi SP, Richmond TA. 2009. Quantitative peptidomics reveal brain peptide signatures of behavior. *PNAS*, 106 (7): 2383-2388.
- Brockmann A, Robinson GE. 2007. Central Projections of Sensory Systems Involved in Honey Bee Dance Language Communication. *Brain Behav. Evol.*, 70: 125-136.
- Chen X, Yu X, Cai Y, Zheng H, Yu D, Liu G, Zhou Q, Hu S, Hu F. 2010. Next-generation small RNA sequencing

- for microRNAs profiling in the honey bee *Apis mellifera*. *Insect Mol. Biol.*, 19(6): 799–805.
- Dornhaus A, Chittka L. 2004. Why do honey bees dance?. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 55: 395–401.
- Esch HE, Zhang SW, Srinivasan MV, Tautz J. 2001. Honeybee dances communicate distances measured by optic flow. *Nature*, 411: 581–583.
- Girard MB, Mattila HR, Seeley TD. 2011. Recruitment-dance signals draw larger audiences when honey bee colonies have multiple patriline. *Insect. Soc.*, 58: 77–86.
- Giray T, Galindo-Cardona A, Oskay D. 2007. Octopamine influences honey bee foraging preference. *J. Insect Physiol.*, 53: 691–698.
- Gronenberg W, Couvillon MJ. 2010. Brain composition and olfactory learning in honey bees. *Neurobiol. Learn. Mem.*, 93: 435–443.
- Gruter C, Farina WM. 2009. The honeybee waggle dance: can we follow the steps?. *Trends Ecol. Evol.*, 24(5): 242–247.
- Hori S, Kaneko K, Saito TH, Takeuchi H, Kubo T. 2011. Expression of two microRNAs, ame-mir-276 and -1000, in the adult honeybee (*Apis mellifera*) brain. *Apidologie*, 42: 89–102.
- Hummon AB, Richmond TA, Verleyen P, Baggerman G, Huybrechts J, Ewing MA, Vierstraete E. 2006. From the genome to the proteome: uncovering peptides in the *Apis* brain. *Science*, 314: 647–649.
- Kirchner WH, Dreller C and Towne WF. 1991. Hearing in honeybees: operant conditioning and spontaneous reactions to airborne sound. *J. Comp. Physiol. A - Neuroethol. Sens. Neural Behav. Physiol.*, 168: 85–89.
- Michelsen A, Andersen BB, Storm J, Kirchner WH, Lindauer M. 1992. How honeybees perceive communication dances, studied by means of a mechanical model. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 30: 143–150.
- Mustard JA, Pham PM, Smith BH. 2010. Modulation of motor behavior by dopamine and the D1-like dopamine receptor AmDOP2 in the honey bee. *J. Insect Physiol.*, 56: 422–430.
- Nicholas LN. 2010. Spatiotemporal Memories in Honey Bees: Microarray analysis of time-trained foragers. M.S. thesis. Urbana, Illinois: University of Illinois. 69. http://www.ideals.illinois.edu/bitstream/handle/2142/16789/2_Naeger%20Nicholas.pdf?sequence=4, visited Oct 13, 2011.
- Nomura S, Takahashi J, Sasaki T, Yoshida T, Sasaki M. 2009. Expression of the dopamine transporter in the brain of the honeybee, *Apis mellifera* L. *Appl. Entomol. Zoolog.*, 44 (3): 403–411.
- Sarma MS, Rodriguez-Zas SL, Hong F. 2009. Transcriptomic Profiling of Central Nervous System Regions in Three Species of Honey Bee during Dance Communication Behavior. *PLoS One*, 4(7): e6408.
- Scheiner R, Page RE, Erber J. 2001. Responsiveness to sucrose affects tactile and olfactory learning in preforaging honey bees of two genetic strains. *Behav. Brain Res.*, 120: 67–73.
- Schulz DJ, Barrona AB, Robinson GE. 2002. A Role for Octopamine in Honey Bee Division of Labor. *Brain Behav. Evol.*, 60: 350–359.
- Schulz DJ, Robinson GE. 1999. Biogenic amines and division of labor in honey bee colonies: behaviorally related changes in the antennal lobes and age-related changes in the mushroom bodies. *J. Comp. Physiol. A - Neuroethol. Sens. Neural Behav. Physiol.*, 184: 481–488.
- Seefeldt S, De Marco RJ. 2008. The response of the honeybee dance to uncertain rewards. *J. Exp. Biol.*, 211: 3392–3400.
- Seeley TD. 1995. *The Wisdom of the Hive: The social physiology of honey bee colonies*. Cambridge: Harvard University Press, 295.
- Srinivasan MV. 2010. Honey Bees as a Model for Vision, Perception, and Cognition. *Annu. Rev. Entomol.*, 55: 267–284.
- Szyszkka P, Galkin A and Menzel R. 2008. Associative and non-associative plasticity in Kenyon cells of the honeybee mushroom body. *Front. Syst. Neurosci.*, 2: 3. doi: 10.3389/neuro.06.003.2008.
- Tadano H, Yamazaki Y, Takeuchi H, Kubo T. 2009. Age- and division-of-labour-dependent differential expression

- of a novel non-coding RNA, *Nb-1*, in the brain of worker honeybees, *Apis mellifera L.* *Insect Mol. Biol.*, 8(6): 715–726.
- Tanner DA, Visscher PK. 2008. Do honey bees average directions in the waggle dance to determine a flight direction. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 62: 1891-1898.
- Thom C, Gilley D C, Hooper J, Esch HE. 2007. The scent of the waggle dance. *PLoS Biol.*, 5: 1862-1867.
- von Frisch K. 1967. The dance language and orientation of bees. Cambridge (Massachusetts): Harvard University Press, 161.
- Wang Y, Mutti NS, Ihle KE, Siegel A, Dolezal AG, Kaftanoglu O, Amdam GV. 2010. Down-Regulation of Honey Bee IRS Gene Biases Behavior toward Food Rich in Protein. *PLoS Genet.*, 6(4): e1000896.
- Wright GA, Mustard JA, Simcock NK. 2010. Parallel Reinforcement Pathways for Conditioned Food Aversions in the Honeybee. *Curr. Biol.*, 20(24): 1-7.
- 曾志将, 谭垦, 苏松坤, 周丹银, 侯建华, 郭冬生, 黄少康, 颜伟玉. 2007. 蜜蜂生物学. 北京: 中国农业出版社. 16.