

们发现的东西越多, 有更多的奥秘等待我们去探索。如果现实中的蜜蜂是“魔井”的话, 蜜蜂的基因组的发表, 无疑是开放了一个广阔的有魔力的油田, 全世界的科学家不分国籍, 不分贫富, 都可以分享这个丰富的资源。

## 7 资料

美国国家生物技术信息中心 <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/guide/bee/>

国立人类基因组研究所蜜蜂基因组 <http://www.hgsc.bcm.tmc.edu/projects/honeybee/>

德克萨斯州农工大学“蜂库” <http://racex00.tamu.edu/bee-resources.html>

依利诺大学俄般那分校“蜂路” <http://www.beespace.uiuc.edu/>

密歇根州立大学“网蜂” <http://cyberbee.msu.edu>

基因组研究十一月(所有文章可免费下载) <http://www.genome.org/content/voll6/issue11/>

昆虫分子生物学十月(所有文章可免费下载) <http://www.blackwell-synergy.com/toc/imb/15/5>

致谢 感谢王琛柱博士的邀请、中文输入和修改。

## 参 考 文 献

- 1 The Honeybee Genome Sequencing Consortium. *Nature*, 2006, **443**: 931~ 949.
- 2 Robinson G. E., Aronstein K., Evans J. E., Fahrhad S. E., Johnston J. S., et al. *Weaver* 2002. [http://www.genome.gov/Pages/Research/Sequencing/SeqProposals/HoneyBee\\_Genome.pdf](http://www.genome.gov/Pages/Research/Sequencing/SeqProposals/HoneyBee_Genome.pdf)
- 3 Robinson G. E., Evans J. D., Maleszka R., Robertson H. M., Weaver D. B., et al. *Insect Mol. Biol.*, 2006, **15** (5): 535~ 539.
- 4 Huang Z. Y., Robinson G. E. *PNAS*, 1992, **89**: 11 726~ 11 729.
- 5 Corona M. Robinson G. E. *Insect Mol. Biol.*, 2006, **15** (5), 687~ 701.
- 6 Rubin E. B., Shemesh Y., Cohen M., Elgavish S., Robertson H. M., et al. *Gen. Res.*, 2006, **16**: 1 352~ 1 365.
- 7 Claudianos C., Ranson H., Johnson R. M., Biswas S., Schuler M. A., et al. *Insect Mol. Biol.*, 2006, **15** (5): 615~ 636.
- 8 Beye M., Hasselmann M., Fondrk M., Page R., Omholt S. *Cell*, 2003, **114**: 419~ 429.
- 9 Cho S., Huang Z. Y., Green D. R., Smith D. R., Zhang J. Z. *Gen. Res.* 2006, **16**: 1 366~ 1 375.

# 生物行为变化研究的新模式——工蜂

曲 宁<sup>1\*</sup> 邓爱华<sup>1</sup> 孙亮先<sup>2</sup> 徐金森<sup>1</sup> 吴学记<sup>\*\*</sup>

(1. 厦门大学——新加坡国立大学共建生物医学科学实验室 厦门大学生命科学学院 厦门大学医学院 361005;

2. 泉州师范学院模式生物实验室 泉州师范学院 362000)

**Honey bee workers are a model system to study organism behavioral changes.** QU Ning<sup>1\*</sup>, DENG Ai Hua<sup>1</sup>, SUN Liang Xian<sup>2</sup>, XU Jir Sen<sup>1</sup>, WU Xue Ji<sup>\*\*</sup> (1. *Xiamen University-National University of Singapore Laboratory of Biomedical Sciences, School of Life Sciences, Medical College, Xiamen University, Xiamen 361005, China*; 2. *Model Organism Research Centre of Quanzhou Normal College, Quanzhou 362000, China*)

**Abstract** There are four stages in the development of honey bees, including egg, larva, pupa and adult. As honey bee workers switch from in hive tasks to foraging, they undergo transition from constant exposure to the controlled homogenous physical and sensory environment of the hive to prolonged diurnal exposures to a far more heterogeneous environment outside the hive. The switch offers an opportunity for the integrative study of the physiological and genetic

\* E-mail: qning123@126.com

\*\* 通讯作者, E-mail: xuejiwu@hotmail.com

收稿日期: 2006-04-18, 修回日期: 2006-09-13

mechanisms that induce changes of the behavior. In addition, the studies of evolution, development, physiology, molecular biology, neurobiology and behaviors of such a transition in honey bee make it to be a model system. In this article we summed up what happened when such a switch occurred, including behavior change, hormone activity, metabolism, flight ability, neural system and so on.

**Key words** honey bees workers, behavioral change, model

**摘要** 蜜蜂群体由 1 只蜂王、几百只雄蜂和数千只工蜂组成,工蜂数量巨大,除蜂王和雄蜂共同完成生殖任务,巢内外活动均由工蜂完成,其行为呈现多样性。工蜂发育经过卵、幼虫、蛹、成虫 4 个阶段,其活动范围由温度、湿度相对稳定的巢内环境发展到复杂的巢外自然环境。随发育阶段和生活环境的变化,工蜂的生理、行为等方面也发生相应变化,这种变化为综合研究生物行为的分子机理提供了可能。又因工蜂数量多、体积较大易于观察、标记、饲养管理简单,而且目前对其形态、发育、生理、分子生物学、神经、社会生态等各方面的研究比较充分,所以工蜂成为研究生物体行为变化、发育机理和个体与群体关系的理想模式生物。该文介绍工蜂活动由巢内发展到巢外时出现的一系列变化以及部分变化的机制,主要包括:行为的变化、激素的分泌、代谢活动、飞行能力、神经系统等。

**关键词** 工蜂, 行为转变, 模式

蜜蜂是典型的社会性昆虫,每个群体有 3 种型态:蜂王、雄蜂、工蜂。蜂王和工蜂是受精卵发育的二倍体雌蜂,雄蜂是未受精卵发育的单倍体,蜂王和工蜂的分化主要是环境因素造成的,如饲喂幼虫的食物和发育的巢房不同。蜂王、雄蜂专司繁殖,行为变化比较简单,不承担巢内分工;工蜂发育经过卵、幼虫、蛹、成虫,其发育过程中生理、行为变化复杂,成年工蜂出房后随日龄增长呈现行为多样性 (polyethism),承担群体中各种不同的分工。如幼年蜂、青年蜂负责清洁、哺育幼虫、筑巢、酿蜜等;壮年蜂和老年蜂负责外出采集蜂蜜、花粉、防卫、寻找蜜源等。研究发现:工蜂行为的变化不仅受基因控制,还根据周围生存环境和群体的需要调整发育速度,改变行为,甚至发生行为逆转,以利于群体的生存。例如,在群体中哺育工蜂数量不足时,哺育工蜂将继续保持哺育行为而延迟向采集行为的转变;缺少哺育工蜂时,发育到采集阶段的工蜂可以逆转哺育工蜂,以适应蜂群的需要<sup>[1,2]</sup>。蜜蜂巢内环境相对稳定,不透光,温度保持在 33~35℃,湿度保持在 70% 左右,巢内内勤蜂主要从事哺育、清扫、酿蜜、筑巢等活动,能量需求较少;自然环境中复杂的采集、守卫活动,需求较多的物质和能量,其生理、行为等各个方面发生了巨大的变化。如生产王

浆的上颚腺退化或转变为分泌加工花蜜所需的酶类,体重减轻,保幼激素增多,代谢旺盛,飞行能力提高等<sup>[3-5]</sup>。纵观工蜂发育经过的几个阶段,由巢内向巢外转变是其行为转变中最主要、最全面的阶段,同时,对工蜂形态、习性、生理、遗传等方面的全面研究,使其成为研究生物行为、发育变化机制的理想生物模式。作者根据目前在工蜂发育主要转变阶段的生理、行为变化研究综述如下。

## 1 工蜂行为转变主要阶段的相关变化

### 1.1 行为的转变及其机制

随着日龄增大,工蜂由无规律的巢内活动转变为周期性日间采集行为。出房后 1~3 周的幼蜂在密闭的巢内工作,5~7 周的成年工蜂开始昼出夜伏有规律的采集活动。研究表明工蜂周期性采集行为是多个基因和环境共同作用的结果。蜜蜂基因组学研究表明其行为发育与在脑部表达的基因启动子区域相关,启动子序列的结构和转录因子决定了与某种行为相关的基因表达<sup>[6]</sup>。Berr Shahar, Robinson 等发现采集基因 (foraging gene, *for*) 是工蜂采集行为转变的遗传因素,*for* 基因编码 cGMP 依赖蛋白激酶一 PKG。研究证明,在工蜂行为转变时大脑中 *for* 基因表达增多,采集蜂 *for* 基因的转录水平高

于哺育工蜂,而且 *for* 等位基因的不同易引起采集行为的差异,如 *for* 等位基因转录的 mRNA 量多、PKG 活性高则工蜂采集范围广。同时,外界环境和群体对采集工蜂的需求也刺激 *for* 基因的表达。受 *for* 基因调控,采集工蜂有趋光性,而且 PKG 活性与工蜂趋光性相关,PKG 活性提高引起采集工蜂早熟,较早出现采集行为<sup>[7-10]</sup>。Bloch 等发现工蜂大脑另一基因 *per* (period) 基因的表达与采集工蜂的周期性行为相关,*per* 基因 mRNA 表达呈周期性变化,夜间水平高于白天,老龄采集蜂的 *per* mRNA 表达量高于哺育工蜂和幼龄工蜂<sup>[11,12]</sup>。

蜜蜂生理学研究发现保幼激素 (Juvenile Hormone, JH) 是工蜂行为转变的标志,在工蜂正常发育过程中 JH 量的增多早于采集行为的发生。承担巢内哺育、清扫任务的幼年蜂血淋巴中 JH 量少,代谢率低,采集蜂、守卫蜂血淋巴中 JH 量高,代谢率高。Jassim、Robinson 等证明用 JH 及 JH 类似物处理巢内幼蜂加速了幼蜂行为的转变,提前转变为采集蜂<sup>[13,14]</sup>; JH 量的提高使工蜂出现有利于采集花蜜、花粉的特征,如上颚腺退化,停止泌浆,分泌酶类物质增多,脂肪细胞降解,体重减轻<sup>[15,16]</sup>; 而 Sullivan 等发现切除分泌保幼激素的咽侧体延缓了采集行为的发生<sup>[17]</sup>, 但是对保幼激素的作用机制目前还不是很清楚,有研究者认为 JH 在工蜂的发育中随机起作用。在研究保幼激素生理作用时发现卵黄蛋白原与保幼激素的分泌有关,是工蜂行为转变的另一重要因素。卵黄蛋白原是卵黄蛋白前体,成熟蛹期卵黄蛋白原表达量降低,保幼激素量升高。Guiduglia 等用 RNA 沉默技术敲除卵黄蛋白原的基因发现 JH 量显著提高<sup>[18]</sup>。Amdam 等提出“双抑制”假说—随着日龄增大,工蜂体内保幼激素含量逐渐增高,生成的 JH 抑制卵黄蛋白原的合成,卵黄蛋白原量的减少引起 JH 量的提高,有利于工蜂转向或保持采集行为<sup>[19]</sup>。外界因素如自然环境的光、温度、蜜源的变化等也会影响工蜂的行为转变,如丰富的蜜源刺激青年蜂向采集蜂的发育转变。

## 1.2 飞行能力的转变及其机制

工蜂行为转变中飞行能力的变化较明显。飞行是巢外活动的主要形式,如采集、分蜂、迁居等。工蜂的飞行能力变化巨大,刚羽化的工蜂仅在巢中爬行活动,而成熟的采集蜂可以飞行到离巢几千米远的蜜源地,并携带与自身重量相当的花粉、花蜜。研究发现工蜂飞行能力的变化发生在 2 个不同阶段:羽化后 3~4 d 和由巢内向巢外转变阶段。飞行代谢相关的生理因子和后天的飞行学习引起飞行能力的变化。1~3 周在巢内活动的幼年工蜂飞行代谢水平低,胸部的各种酶、糖原量少且相对稳定,采集期间飞行代谢率约提高 15%,糖原含量约提高 2 倍。如 1 日龄的工蜂代谢率仅为  $0.1 \text{ Wg}^{-1}$ ,产生的热量仅能维持肌肉温度与环境温度相同;2 日龄的工蜂代谢率提高到  $0.3 \text{ Wg}^{-1}$ ,胸部丙酮酸酶活性提高,柠檬酸合成增多,产生的热量可使肌肉温度高于环境温度,后保持稳定至采集期提高<sup>[16,20]</sup>。同时,飞行相关肌肉内结构蛋白、调节蛋白的表达也发生变化。如与肌肉收缩有关的胸部肌钙蛋白表达与飞行能力的变化相一致。在生理学研究中发现保幼激素影响工蜂飞行能力和代谢能力变化。Sullivan 等实验证明切除分泌保幼激素咽侧体的工蜂在第一次试飞时死亡率高于正常发育的工蜂,飞行速度低于正常工蜂、飞行代谢水平也低于正常工蜂<sup>[21]</sup>。

## 1.3 耐热性的转变及其机制

研究发现工蜂飞行肌肉温度在  $36\sim 46\text{ }^{\circ}\text{C}$  时可以产生最大的飞行能力,工蜂可通过自身调节机制维持这一温度。如环境温度较低时,工蜂提高翅膀煽动频率增加代谢产热;飞行时或环境温度较高时,通过蒸发散热;静止时,工蜂通过飞行肌肉的颤抖收缩以维持飞行肌肉的最适温度<sup>[22,23]</sup>。飞行肌肉之所以能耐受温度的变化,部分是由于在细胞中表达的热休克蛋白 (Hsp)。热休克蛋白又称分子伴侣,氨基酸序列高度保守,参与细胞应激和非应激状态下产生的各种蛋白质的组装、折叠、转运、降解等过程。蜜蜂巢内温度一般在  $33\sim 35\text{ }^{\circ}\text{C}$  之间,在此温度下 Hsp 的表达不会增多;当环境温度过高时,

Hsp 的表达相应增多。如 Elekonich、Stabentheiner 等发现环境温度达 43℃ 或 49℃ 时,工蜂脑部和胸部 Hsp 量显著增多。对工蜂在自然环境中耐热研究发现,采集后归巢工蜂胸部 Hsp70 的表达高于哺育工蜂,但脑部 Hsp70 的表达没有明显的变化。对此结果 Stabentheiner 等解释采集蜂胸部温度高于哺育工蜂,但头部温度没有较大的变化; Elekonich 等解释胸部是飞行肌肉的主要附着点,飞行时代谢旺盛需要大量 Hsp70 帮助蛋白质的正确折叠、转运、降解<sup>[16,24,25]</sup>。目前 Hsp 的表达与飞行行为的关系正在进一步研究中。

#### 1.4 神经系统和感觉器官的转变及其机制

工蜂由巢内活动转向采集活动后,行为复杂化,神经系统和感觉器官也发生变化与之相适应。神经系统接受、传递和储存体内和外部的刺激,并对各种信息做出反应,支配和协调机体各系统、组织、器官的活动以适应工蜂复杂的社会性行为。如蜜源地信息的传递、花蜜品质的判断等。工蜂嗅觉、视觉、听觉、味觉等感觉器官接受的各种刺激信息,经传入神经到达中枢神经系统进行综合,调控工蜂的行为和发育。蜜蜂全基因组研究发现神经肽(neuropeptide)操纵蜜蜂的行为变化,36 个脑部肽基因编码了约 200 个神经肽<sup>[6]</sup>。工蜂神经聚集体称为蘑菇体(mushroom body),研究发现蘑菇体中神经纤维网——神经毡自蛹期开始形成,一方面随日龄增长体积增大,另一方面随采集经验增多体积增大至最大后稳定存在工蜂脑内;树突在采集经验较多的工蜂中变长、分支增多<sup>[26,27]</sup>。视觉方面:工蜂通过复眼感光细胞中不同视蛋白(opsin)的表达辨别各种颜色。视蛋白是光敏感色素——视紫质家族成员,属跨膜蛋白,与 G 蛋白耦合。目前 Sasagawa 等发现感光色素蛋白 Arrestin 和绿光敏感视蛋白 Opsin 受光影响呈周期性波动,并且 Arrestin mRNA 表达随日龄增长而增多,Opsin 水平还因劳动分工而不同,采集蜂的含量高于哺育工蜂<sup>[28]</sup>。在嗅觉方面基因组分析表明蜜蜂编码嗅觉感受器的基因较多,可能与识别不同的生物素、家族信号、不同的花

香有关<sup>[6]</sup>。Heisenberg 等认为触角小叶构成嗅觉神经网络中心,触角中的神经元细胞汇集到触角小球体的触角小叶,触角小叶传入投射到蘑菇体和原脑的前运动区域。工蜂由巢内活动向巢外活动转变时,触角小球体体积变大,而且触角小叶形态在采集花蜜和花粉的工蜂中不同<sup>[29-31]</sup>。相关学习实验显示哺育工蜂与采集工蜂学习、记忆能力相当,但是采集工蜂对气味有较长的记忆。研究工蜂神经系统时发现章鱼胺是采集行为的直接调控因素。章鱼胺(octopamine, OA)是脊椎动物激素去甲肾上腺素的一个同类物,具有对-羟苯-β-羟乙胺的化学结构,在昆虫的中央神经系统中含量最高,实验表明 OA 的存在和量的变化对各种昆虫的生长和行为具有显著的生物效应,可能与保幼激素(JH)、前胸腺激素(PTTH)等物质有共同协助作用,还可能影响保幼激素酯酶(JHE),并进而使 JH 含量产生变化。Schulz 等发现采集蜂中触角小叶的章鱼胺含量高于哺育蜂,老年工蜂蘑菇体附近章鱼胺含量较高。用含章鱼胺的糖浆饲喂幼蜂发现幼蜂提早成熟,发育速度与章鱼胺含量成正比,用保幼激素刺激幼蜂,早熟的工蜂触角小叶的章鱼胺含量与正常成熟的工蜂一致。用章鱼胺刺激的早熟工蜂更易感知信息素,接受信息素刺激,加快发育,同时刺激巢内其他幼蜂的早熟<sup>[32,33]</sup>。蜂王上颚腺分泌的信息素使工蜂保幼激素量降低,导致工蜂采集行为的延迟,对其基因研究发现,哺育工蜂的特异基因表达提高而采集蜂的特异基因表达降低。

## 2 行为变化研究的生物模式

生物体为适应复杂的环境,调控基因特异表达,改变生理机能,产生行为变化等一系列复杂生物现象。生物学家根据生物体在许多生物学性质方面相似的原理,选择在特定生物中研究生物的特异性,也就是模式生物的选择。工蜂由在相对稳定的巢内清洁、哺育幼虫到复杂自然环境中的采集、守卫,经历了生命中主要的行为转变。工蜂行为转变研究为综合研究生

物体适应新生态环境产生的各种遗传、生理等调控机制提供模式。选择蜜蜂作为行为转变研究生物模式, 还有以下优点: (1) 蜜蜂进化历史较长, 对其进化演变记载的文献较多; (2) 蜜蜂容易饲养, 实验条件易控制; (3) 蜜蜂形态、生理、生活史等方面研究较充分; (4) 蜜蜂的全基因组序列已完全破译, 基因与行为的关系、基因与功能的关系逐渐清晰; (5) 蜜蜂世代周期短, 易获得突变体; (6) 蜜蜂群体生活, 易获得个体发育与群体的关系。

蜜蜂存在有几千年的历史, 对其外部形态、生活史、行为等方面的宏观研究比较充分, 目前主要应用分子生物学技术对其生活史、生态、行为等方面的微观研究, 并与环境因素整合研究其行为转变的本质。如运用 DNA 芯片技术研究哺育工蜂和采集蜂的基因差异, 确定行为的基因控制; 运用 RNA 沉默技术分析特定基因在行为转变的作用; 体外化学、物理刺激对照实验分析调控特定基因的条件。从群体角度研究个体基因表达、激素分泌、神经系统、行为等变化可以了解个体与群体的相互作用, 并应用于人类社会和人类社会的行为研究。以工蜂作为行为变化研究的模式生物, 不仅有助于研究蜜蜂行为的演化, 如 Amdam 等发现行为分化是对母方生殖特征的选择<sup>[34]</sup>, 而且有助于研究其他生物个体对生态环境的适应和演化历程。

### 参 考 文 献

- 1 Robinson G. E., Page R. E., Strambi C., Strambi A. *Science*, 1989, **246**(4 926): 109~ 112.
- 2 Huang Z. Y., Robinson G. E. Social Control of Division of Labor in Honey Bee Colonies. In: Detrain C., Deneubourg J. L., Pasteels J. M. (Eds.), *Information Processing in Social Insects*. 1999. 165~ 186.
- 3 Huang Z. Y., Robinson G. E., Borst D. W. *J. Comp. Physiol.*, 1994, **174**(6): 731~ 739.
- 4 Robinson G. E., Vargo E. L. *Arch. Insect. Biochem. Physiol.*, 1997, **35**(4): 559~ 583.
- 5 Pontoh J., Law N. H. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2002, **32**(6): 679~ 690.
- 6 The Honeybee Genome Sequencing Consortium. *Nature*, 2006, **443**(7 114): 934~ 949.
- 7 Robinson G. E., Berr Shahar Y. *Genes, Brain Behav.*, 2002, **1**(4): 197~ 203.
- 8 Robinson G. E. *Science*, 2004, **304**(5 669): 397~ 399.

- 9 Berr Shahar Y., Leung H. T., Pak W. L., Sokolowski M. B., Robinson G. E. *J. Exp. Biol.*, 2003, **206**(14): 2 507~ 2 515.
- 10 Berr Shahar Y., Robichon A., Sokolowski M. B., Robinson G. E. *Science*, 2002, **296**(5 568): 741~ 744.
- 11 Bloch G., Solomon S. M., Robinson G. E., Fahrbach S. E. *J. Comp. Neurol.*, 2003, **464**(3): 269~ 284.
- 12 Toma D. P., Bloch G., Moore D., Robinson G. E. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, **97**(12): 6 914~ 6 919.
- 13 Jassin O., Huang Z. Y., Robinson G. E. *J. Insect. Physiol.*, 2000, **46**(3): 243~ 249.
- 14 Robinson G. E. *J. Insect Physiol.*, 1985, **31**(44): 277~ 282.
- 15 Ohashi K., Natori S., Kubo T. *Eur. J. Biochem.*, 1999, **265**(1): 127~ 133.
- 16 Elekonich M. M., Roberts P. S. *Comp. Biochem. Physiol.*, 2005, **141**(4): 362~ 371.
- 17 Sullivan J. P., Fahrbach S. E., Robinson G. E. *Horm. Behav.*, 2000, **37**(1): 1~ 14.
- 18 Guiduglia K. R., Nascimento A. M., Amdam G. V., Barduk A. R., Omholt S. *FEBS Lett.*, 2005, **579**(22): 4 961~ 4 965.
- 19 Amdam G. V., Omholt S. W. *J. Theor. Biol.*, 2003, **223**(4): 451~ 464.
- 20 Schippers M. P., Dukas R., Smith R. W., Wang J., Smolen K., et al. *J. Exp. Biol.*, 2006, **209**(19): 3 828~ 3 836.
- 21 Sullivan J. P., Fahrbach S. E., Harrison J. F., Capaldi E. A., Robinson G. E. *J. Exp. Biol.*, 2003, **206**(Pt13): 2 287~ 2 296.
- 22 Roberts S. P., Harrison J. F. *J. Exp. Biol.*, 1999, **202**(Pt11): 1 523~ 1 533.
- 23 Goller F., Esch H. E. *J. Comp. Physiol.*, 1991, **B161**: 61~ 67.
- 24 Stabenheiner A., Kovac H., Schmaranzer S. *J. Exp. Biol.*, 2002, **205**(Pt17): 2 637~ 2 642.
- 25 Stabenheiner A., Vollmann J., Kovac H., Crailsheim K. *J. Insect. Physiol.*, 2003, **49**(9): 881~ 889.
- 26 Fahrbach S. E., Farris S. M., Sullivan J. P., Robinson G. E. *J. Neurobiol.*, 2003, **57**(2): 141~ 151.
- 27 Farris S. M., Robinson G. E., Fahrbach S. E. *J. Neurosci.*, 2001, **21**(16): 6 395~ 6 404.
- 28 Sasagawa H., Narita R., Kitagawa Y., Kadowaki T. *Eur. J. Neurosci.*, 2003, **17**(5): 963~ 970.
- 29 Winnington A. P., Napper R. M., Mercer A. R. *J. Comp. Neurol.*, 1996, **365**(3), 479~ 490.
- 30 Sigg D., Thompson C. M., Mercer A. R. *J. Neurosci.*, 1997, **17**(18): 7 148~ 7 156.
- 31 Heisenberg M., Gerber B. *J. Comp. Neurol.*, 2002, **450**: 1~ 3.
- 32 Schulz D. J., Robinson G. E. *J. Comp. Physiol.*, A. 1999, **184**(5): 481~ 488.
- 33 Schulz D. J., Barron A. B., Robinson G. E. *Brain. Behav. Evol.*, 2002, **60**(60): 350~ 359.
- 34 Amdam G. V., Csondes A., Fondrk M. K., Robert E. *Nature*, 2006, **439**(7 072): 76~ 78.