

昆虫行为的左右非对称性研究进展*

田厚军^{1,2**} 林 硕^{1,2} 陈艺欣^{1,2} 陈 勇^{1,2} 赵建伟^{1,2} 魏 辉^{1,2,3***}

(1. 福建省农业科学院植物保护研究所, 福州 350013; 2. 福建省作物有害生物监测与治理重点实验室, 福州 350003;
3. 闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室, 福州 350002)

摘 要 大脑和行为的左右非对称性一直以来被认为是人类特有的, 现在广泛存在于脊椎动物中, 而近期又发现无脊椎动物中也存在行为偏侧性。近年来大量研究表明, 群居型昆虫的嗅觉行为和大脑的非对称性表现在种群水平上, 少数散居型昆虫行为的非对称性往往表现在个体水平上。当前, 昆虫行为的单侧性是一个重要的研究领域, 有助于对生物多样性中单侧性的早期起源有一个更深刻的认识, 对探索昆虫进化发展具有重要的科学意义。对大多数昆虫而言, 行为的偏侧性都是通过对触角的左右非对称性研究来实现的, 触角作为昆虫感觉系统的重要组成部分, 在昆虫寄主定位、识别、取食、觅偶、交配、繁殖、栖息、防御与迁移、稳定飞行速率等社会性行为过程中起着极为重要的作用。本文回顾了国内外膜翅目、双翅目、半翅目、蜚蠊目和直翅目昆虫行为非对称性研究的最新进展, 有助于分析不同种类昆虫在进化历史上的相似性以及探讨昆虫在个体水平和群体水平上的进化差异。

关键词 昆虫, 左右非对称性, 行为偏侧性, 触角

Advances in research on left-right behavioral asymmetries in insects

TIAN Hou-Jun^{1, 2**} LIN Shuo^{1, 2} CHEN Yi-Xin^{1, 2} CHEN Yong^{1, 2}
ZHAO Jian-Wei^{1, 2} WEI Hui^{1, 2, 3***}

(1. Institute of Plant Protection, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350013, China; 2. Fujian Key Laboratory for Monitoring and Integrated Management of Crop Pests, Fuzhou 350003, China; 3. State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract It is now recognized that left-right asymmetries in both the brain and behavior, which have long been considered unique to the human species, are widespread among vertebrates. Recently, evidence of behavioral lateralization in invertebrates has also begun to appear. Very recent studies have shown population level asymmetry in olfactory behavior and the brain of gregarious insects, and there are also a few examples of asymmetric behavior at the individual level in solitary insects. Currently, the unilateral behavior of insects is an important research field that could contribute to understanding the early origin of unilaterality, and for exploring the evolutionary development of insects. In most insects, behavioral lateralization has been investigated by research on the asymmetry of the left-right antenna. The antennae are an important part of insect sensory system and play a key role in aspects of social behavior, such as host location, host recognition, feeding, searching, mating, breeding, defense and migration, and stabilizing flying velocity. This paper reviews the latest developments in the study of asymmetry in insects, including the Hymenoptera, Diptera, Hemiptera, Blattaria and Orthoptera, both in China and elsewhere. Such research is conducive both to the analysis of convergent evolution in different kinds of insects and the evolutionary divergence of insects at the population and individual levels.

Key words insect, left-right asymmetry, behavioural lateralization, antenna

*资助项目 Supported projects: 福建省自然科学基金 (2016J01140, 2015J05061, 2015J01116); 福建省属公益类科研院所基本科研专项 (2015R1024-7, 2016R1023-5, 2017R1025-6, 2017R1025-9)

**第一作者 First author, E-mail: tianhoujunbest@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: weihui@faas.cn

收稿日期 Received: 2017-04-28, 接受日期 Accepted: 2017-07-10

大脑和行为的左右非对称性 (Left-right asymmetries) 一直以来被认为是人类特有的, 现在广泛存在于脊椎动物中, 而且不同物种间也有相似的结构偏侧性 (Lateralization) (Ocklenburg *et al.*, 2013; Rogers *et al.*, 2013a; Ströckens *et al.*, 2013), 而近期又发现无脊椎动物中也存在行为偏侧性 (Frasnelli *et al.*, 2012b; Frasnelli, 2013)。近年来大量研究表明, 群居型 (Eusociality) 昆虫的嗅觉行为和大脑的非对称性表现在种群水平上 (Frasnelli *et al.*, 2010a, 2012b; Anfora *et al.*, 2011; Rogers *et al.*, 2013; Frasnelli *et al.*, 2014; Hunt *et al.*, 2014; Rigosi *et al.*, 2015; Romano *et al.*, 2015; Guo *et al.*, 2016), 而少数散居型 (Solitaria) 昆虫行为的非对称性往往表现在个体水平上 (Vallortigara and Rogers, 2005)。但是也有一些散居型昆虫比如实蝇、果蝇和负子蝽, 也表现出种群水平的行为非对称性, 因此推测, 这些物种发现的行为左右非对称性可能与预社会性 (Pre-social) 行为有关, 比如交配、打斗或逃避反应 (Frasnelli *et al.*, 2012a)。

综上所述, 大量证据表明群居型昆虫广泛具有行为的左右非对称性, 如膜翅目昆虫中的蚂蚁 *Lasius niger* 和意大利蜜蜂 *Apis mellifera ligustica*; 而有些散居型社会性或亚社会性昆虫也有类似的非对称性, 如蜚蠊目的美洲大蠊 *Periplaneta americana*、半翅目的大田鳖 *Belostoma flumineum*、双翅目的白纹伊蚊 *Aedes albopictus* 和果蝇 *Drosophila melanogaster*、直翅目的蟋蟀 *Gryllus campestris*; 而同样是膜翅目昆虫的非群居性种群角壁蜂 *Osmia cornuta*, 却未发现行为非对称性。当前, 昆虫行为单侧性是一个重要的研究领域, 有助于对生物多样性中单侧性的早期起源有一个更深刻的认识, 对探索昆虫进化发展具有重要的科学意义。本文回顾了国内外膜翅目、双翅目、半翅目、蜚蠊目和直翅目昆虫行为的左右非对称性研究的最新进展, 有助于分析不同种类昆虫在进化历史上的相似性以及探讨昆虫在个体水平和群体水平上的进化差异。

1 昆虫行为偏侧性研究概况

对大多数昆虫来说, 行为的偏侧性都是通过

对触角的左右非对称性研究来实现的。触角作为昆虫感觉系统的重要组成部分, 在昆虫寄主定位、识别、取食、觅偶、交配、繁殖、栖息、防御与迁移、稳定飞行速率等社会性行为过程中起着极为重要的作用 (Ochieng *et al.*, 2000; Lu *et al.*, 2007; Fuller *et al.*, 2014)。触角也是实现对昆虫性信息素鉴定及植物源气味筛选的一个重要信号载体。昆虫触角通常成对存在, 我们前期初步研究发现, 昆虫左右触角在寄主选择中存在一定差异, 而且左右触角在不同性别的昆虫中对信息物质的选择也有一定的差异。

昆虫触角感知环境中的气味信息, 然后传递到触角叶, 进行嗅觉信息处理筛选活性化合物, 不同种类、性别和品级的昆虫中, 触角叶中纤维球数量、大小和排列方式各不相同。触角叶结构神经元组成和纤维球的多样性, 与各种昆虫嗅觉行为的特异性相对应 (赵新成等, 2015)。斜纹夜蛾 *Prodenia litura*、美洲大蠊 *P. americana* 和松墨天牛 *Monochamus alternatus* 雄性昆虫触角叶结构内有扩大型神经纤维球复合体, 而相应的雌性触角叶内都没有此复合体 (李江辉等, 2010)。

1.1 膜翅目昆虫

通过对蜜蜂触角气味-蜂蜜补偿记忆试验发现, 训练 1-2 h 后, 蜜蜂会出现喙屈伸反应 (Proboscis extension reflex, PER), 进而用右触角进行气味选择; 而 6 h 甚至 24 h 后, 则用左触角选择, 从右触角到左触角这种时间依赖性的改变具有明显的偏侧性; 对不同气味 (喜欢/反刺激, 讨厌/正刺激) 交叉记忆试验, 结果表明, 训练 1 h 后, 左右触角均出现反应抑制, 但是 6 h 后, 对气味的反应又回到最初状态 (Rogers and Vallortigara, 2008; Frasnelli *et al.*, 2010b)。也有研究表明, 在对社会性种群的角壁蜂 *O. cornuta* 进行气味记忆训练反应时, 并未发现喙屈伸反应 (PER) 的显著差异, 左右触角对气味反应行为不存在非对称性, 同样, 触角电位试验也表明角壁蜂不存在电生理行为的非对称性 (Anfora *et al.*, 2010)。通过细胞内功能成像技术, 发现蜜蜂触角叶存在种群水平上左右非对称性, 右触

角触角叶感受交叉气味的距离在神经反应图像上要显著高于左触角,在行为表现上也是右触角在交叉适应模式下能更好的区分目标气味 (Rigosi *et al.*, 2015)。有研究表明,欧洲熊蜂 *Bombus terrestris* 触角对嗅觉识别的偏侧性更有利于右触角对气味的记忆学习,而且右触角毛形感器 A 的数量显著高于左触角 (Anfora *et al.*, 2011)。当蚂蚁探索新的巢穴或寻找食物时,尤其是在类似迷宫的环境中,具有偏爱左转的行为,可以潜在的提高对环境的适合度 (Hunt *et al.*, 2014)。不仅如此,蜜蜂在社会生活互动中会展现出很强的右触角单侧性偏好,右触角比左触角表现出更加积极地互动 (Interact positively),因此,右触角可以根据适当的环境调节其社会行为 (Rogers *et al.*, 2013; Frasnelli *et al.*, 2014)。

最新研究表明,蜜蜂大脑中存在基因表达的非对称性,将蜜蜂左半脑和右半脑进行高通量测序,比较左右侧的基因表达,发现更多的基因在右半脑比左半脑具有较高的表达量,而嗅觉学习试验表明,左半脑更多的是负责长期记忆,右触角更多负责学习和短期记忆 (Guo *et al.*, 2016)。雌雄同体红光熊蜂 *Bombus ignitus* 雌性外部性别特征表现在右侧,雄性外部性别特征在左侧,通过对头部部分解剖发现具有双侧唇腺,只有左侧唇腺发育并合成雄性专一性的性信息素组分;此外,通过对几个不同内部器官 (大脑、脂肪体、后肠和卵巢) 的一个性别决定基因 *doublesex* 的表达分析显示,雄性类型的表达模式仅存在于左半脑中,而雌性类型的表达模式在右半脑和其它组织中均有存在 (Ugajin *et al.*, 2016)。

1.2 半翅目昆虫

研究表明,由于仰泳蝽 *Corixa punctata* 双侧听器在生理上的非对称性,导致其在听力上也具有非对称性,这种生理上的非对称性与棒状体进行摇摆运动的非对称性相关。通过激光振动计测定生理声压力水平上棒状体摇摆运动的非对称性,结果表明,在两个测定频率 (1.73 kHz 和 2.35 kHz) 以及一系列强度 (84 -112 dB) 上,左鼓膜的棒状体进行的位移和震动速率显著高于

右鼓膜 (Prager and Larsen, 1981)。Prager 和 Larsen (1981) 通过进一步的研究发现,在一个特定峰值声音压力下,左鼓膜震动幅度是右鼓膜的三倍多。左鼓膜棒状体进行的高速率震动在 2.35 kHz 频率上与左鼓膜受体细胞 A1 的高敏感度具有较好的相关性。Prager 和 Streng (1982) 研究发现,由于受体细胞 A1 在左右鼓膜的非对称性,可以保证尖锐声载波频率全范围的高敏感度。大田蟹 *B. flumineum* 在种群水平的偏侧性行为还表现在其游泳行为上具有偏左转向 (Knight *et al.*, 2008)。

1.3 双翅目昆虫

研究表明,黑腹果蝇 *D. melanogaster* 在嗅觉行为上具有偏侧性,封闭左触角对气味追踪定位的影响比封闭右触角更大,来自左触角的嗅觉信号对气味追踪的贡献比例比右触角变化更大。在气味选择反应上,对左触角输入信号比对右触角输入信号具有更高比例的左转偏向。在果蝇飞行过程中,由触角介导的飞行控制器也具有非对称性,这种嗅觉信号和机械感觉信号交叉模式的非对称性更有利于在复杂的多感知气味环境中稳定气味追踪能力和增加搜寻行为的效率 (Duistermars *et al.*, 2009)。在亚洲虎蚊中首次报道其行为偏侧性,雌蚊更偏爱用右腿攻击不受欢迎的雄蚊,有时也会使用左腿攻击,但是每次使用左腿攻击平均次数与右腿攻击平均次数没有差异 (Benelli *et al.*, 2015); 绿头苍蝇 *Calliphora vomitoria* 存在种群水平上攻击偏侧性,雄蝇在格斗时更偏爱用右腿,使用右腿的拳击攻击行为比左腿更具有较高的成功率,这种种群水平上的攻击偏侧性往往与社会性行为有关,比如寻找食物和配偶 (Romano *et al.*, 2015)。

1.4 蜚蠊目昆虫

对美洲大蠊 *P. americana* 进行嗅觉行为试验发现,当绝大部分美洲大蠊切掉左触角时,会选择右侧的气味,而切掉右触角的美洲大蠊并没有选择左侧气味;同样,切掉一半左右触角进行气味选择也是类似的结果,表明美洲大蠊触角先天

具有偏右选择性,但并非是在触觉和味觉上具有偏右主导性;当蟑螂触觉没有收到外界感应输入时,美洲大蠊会进行偏右转向,当有外界感应输入时经常会表现出减弱这种转向强度 (Cooper *et al.*, 2010)。在灰色蟑螂 *Nauphoeta cinerea* 中,雄性蟑螂可以释放性信息素引诱雌性蟑螂前来交配,而且雌性蟑螂触角叶内纤维球数量上表现出非对称性,右边纤维球数量高于左边,当右触角被剪掉时会降低雌性蟑螂寻找雄性蟑螂的能力 (Sreng, 2003)。健康的美洲大蠊整饰右触角的次数比左触角更加频繁,这种触角整饰上的非对称性是由于触角形态的非对称性造成的,又或许是大脑功能的非对称性导致 (Zhukovskaya and Lychakov, 2016)。

1.5 直翅目昆虫

直翅目雄性蟋蟀 *G. campestris* 在翅膀震动过程中翼的定向表现出生理上的非对称性:使用右前翅比左前翅更加常见。如果这种翼的定向被倒转,那么在震动过程中几乎没有声音产生 (声音强度少于 100 次),而且,蟋蟀的这种特定的翼幅行为被用于恢复正常的右前翅超过左前翅的定向能力,从而保证了有效的听觉交流 (Elliott and Koch, 1983)。雌性澳大利亚灌丛蟋蟀 *Requena verticalis* 在听力系统上也存在非对称性,主要表现在左右两侧前胸听觉气门的孔径上存在非对称性 (Bailey and Yang, 2002)。

2 小结与展望

现有知识对大脑非对称性的进化和遗传学研究了解有限 (Corballis, 2009),因此,基于数学博弈模型提出了一个著名假设:与社会性生活相关的选择压力可能是偏侧性进化的一个关键因素 (Ghirlanda and Vallortigara, 2004; Vallortigara and Rogers, 2005; Ghirlanda *et al.*, 2009),由于社会选择压力,种群水平上的非对称性更有可能在社会性昆虫中进化形成,代表着一种稳定进化策略 (Evolutionary stable strategy, ESS),而不是散居型昆虫 (Ghirlanda and Vallortigara,

2004; Anfora *et al.*, 2010)。脊椎动物和无脊椎动物具有相似的行为和结构左右非对称性,在神经系统的偏侧性上,不管是结构复杂的高等动物的大脑还是结构简单的低等动物的大脑,这都是大脑的一个特性而已 (Frasnelli *et al.*, 2012a)。那么脊椎动物和无脊椎动物是否有共同的祖先或者存在趋同进化?在线虫 *Caenorhabditis elegans* 嗅觉系统中,形态相同的神经元在功能上的差异是由于神经细胞之间接合间隙的交流和钙离子流入导致,然而利用神经解剖学发现斑马鱼 *Danio rerio* 上丘脑存在左右差异是由于地貌成因的改变,并受所分泌的信号分子调控 (Taylor *et al.*, 2010)。因此,可以推测无脊椎动物和脊椎动物在神经元发育机制的非对称性上可能存在共性,然而在线虫神经系统中有 302 个神经元,斑马鱼幼期神经系统中有 78 000 个神经元 (Hill *et al.*, 2003),这两个物种在神经元数量上巨大差异所导致的进化空白值得我们深思。这种在遗传学和细胞传导路径上的显著差异证据也进一步强化了线虫和斑马鱼并非起源于同一个祖先,同时,这也让我们有足够的理由假设两个物种在左右差异性上具有趋同进化 (Frasnelli, 2013)。

在表 1 中,已报道的膜翅目、双翅目、半翅目、蜚蠊目和直翅目昆虫都发现了行为非对称性现象,那么在其它种类昆虫触角 (比如鳞翅目)中是否也存在个体水平或群体水平上的行为非对称性现象?对非群居型昆虫进行室内群居饲养若干代以后是否会改变其非对称性行为?室内饲养种群与田间野生型昆虫相比是否会发生种群或个体水平上的非对称性差异?此类问题仍需进一步的科学试验,目前,我们也正在开展相关的研究。

此外,触角是昆虫用于感受外界信息物质的重要器官,广泛应用于自然界中活性化合物的筛选以及仿生学中,在进行触角电生理试验中我们往往忽略了左右触角之间的差异,随机采用任意单根触角进行试验,加剧了个体之间的响应误差。在应用气相色谱触角电位 (GC-EAD) 进行昆虫性信息素的鉴定过程中,对雄蛾左右触角差

表 1 不同种类昆虫的偏侧性水平和社会性程度
Table 1 Level of lateralization and degree of sociality of different insect species

种类 Species	水平 Level	社会性 Sociality	参考文献 References
意大利蜜蜂 <i>A. mellifera</i>	种群水平 PL	群居型 EUSOC	Letzkus <i>et al.</i> , 2006 , 2007 Rogers and Vallortigara, 2008 Frasnelli <i>et al.</i> , 2010a , 2010b , 2014 Rigosi <i>et al.</i> , 2011 Anfora <i>et al.</i> , 2010 Biswas <i>et al.</i> , 2010 Rigosi <i>et al.</i> , 2015 Rogers <i>et al.</i> , 2013 Guo <i>et al.</i> , 2016
红光熊蜂 <i>B. ignitus</i>	种群水平 PL	社会性 SOC	Ugajin <i>et al.</i> , 2016
欧洲熊蜂 <i>B. terrestris</i>	种群水平 PL	社会性 SOC	Kells and Goulson, 2001
	个体水平 IL	社会性 SOC	Anfora <i>et al.</i> , 2011
角壁蜂 <i>O. cornuta</i>	个体水平 IL	散居型 SOL	Anfora <i>et al.</i> , 2010
红腿无刺蜂 <i>T. carbonaria</i>	种群水平 PL	原始社会性 Primitive SOC	Frasnelli <i>et al.</i> , 2011
热带无刺蜂 <i>T. hockingsi</i>	种群水平 PL	原始社会性 Primitive SOC	Frasnelli <i>et al.</i> , 2011
澳大利亚南方无刺蜂 <i>A. australis</i>	种群水平 PL	原始社会性 Primitive SOC	Frasnelli <i>et al.</i> , 2011
黑毛蚁 <i>L. niger</i>	种群水平 PL	群居型 EUSOC	Heuts <i>et al.</i> , 2003 Edmund <i>et al.</i> , 2014
美洲大蠊 <i>P. americana</i>	种群水平 PL	亚社会性 SUBSOC	Cooper <i>et al.</i> , 2010 Zhukovskaya and Lychakov, 2016
板球蟋蟀 <i>G. campestris</i>	种群水平 PL	亚社会性 SUBSOC	Elliott and Koch, 1983
澳大利亚灌丛蟋蟀 <i>R. verticalis</i>	种群水平 PL	亚社会性 SUBSOC	Bailey and Yang, 2002
仰泳蝽 <i>C. punctata</i>	种群水平 PL	散居型 SOL	Prager and Larsen, 1981 Prager and Streng, 1982
大田鳖 <i>B. flumineum</i>	种群水平 PL	散居型 SOL	Kight <i>et al.</i> , 2008
黑腹果蝇 <i>D. melanogaster</i>	种群水平 PL	散居型 SOL	Duistermars <i>et al.</i> , 2009 Louis <i>et al.</i> , 2008 Pascual <i>et al.</i> , 2004
白纹伊蚊 <i>A. albopictus</i>	种群水平 PL	散居型 SOL	Benelli <i>et al.</i> , 2015
绿头苍蝇 <i>C. vomitoria</i>	种群水平 PL	散居型 SOL	Romano <i>et al.</i> , 2015

部分数据引自 Frasnelli 等 (2012a)。PL 表示群体水平, IL 表示个体水平, SOC 表示社会性, EUSOC 表示群居型, SUBSOC 表示亚社会性, SOL 表示散居型。

Partial data cited from the paper Frasnelli *et al.* (2012a). PL means population-level, IL means individual-level, SOC means social, EUSOC means eusocial, SUBSOC means sub-social, SOL means solitary.

异的研究从而确定左/右触角反应灵敏度, 可以增加因反应不明显而被忽视的信号物质, 有助于完善性信息素的组成成分。通过掌握室内长期饲养种群和田间野生种群的个体或群体水平行为差异, 也可为田间害虫的综合治理提供新的策略。同时, 研究昆虫左右非对称性对探讨昆虫种

群水平上的进化行为也具有重要的意义。

参考文献 (References)

- Anfora G, Frasnelli E, Maccagnan B, Rogersd LJ, Vallortigarab G, 2010. Behavioural and electrophysiological lateralization in a social (*Apis mellifera*) but not in a non-social (*Osmia cornuta*) species of bee. *Behavioural Brain Research*, 206(2): 236–239.

- Anfora G, Rigosi E, Frasnelli E, Ruga V, Trona F, Vallortigara G, 2011. Lateralization in the invertebrate brain: left-right asymmetry of olfaction in bumble bee, *Bombus terrestris*. *PLoS ONE*, 6(4): e18903.
- Bailey WJ, Yang S, 2002. Hearing asymmetry and auditory acuity in the Australian bushcricket *Requena verticalis* (Listroselidinae; Tettigoniidae; Orthoptera). *Journal of Experimental Biology*, 205(18): 2935–2942.
- Benelli G, Romano D, Messing RH, Canale A, 2015. First report of behavioural lateralisation in mosquitoes: right-biased kicking behaviour against males in females of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus*. *Parasitology Research*, 114 (4): 1613–1617.
- Biswas S, Reinhard J, Oakeshott J, Russell R, Srinivasan MV, Claudianos C, 2010. Sensory regulation of neuroligins and neurexin I in the honeybee brain. *PLoS ONE*, 5 (2): e9133.
- Cooper R, Nudo N, Gonzales JM, Vinson SB, Liang H, 2010. Side-dominance of *Periplaneta americana* persists through antenna amputation. *Journal of Insect Behaviour*, 24(3): 175–185.
- Corballis MC, 2009. The evolution and genetics of cerebral asymmetry. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 364(1519): 867–879.
- Duistermars BJ, Chow DM, Frye MA, 2009. Flies require bilateral sensory input to track odour gradients in flight. *Current Biology*, 19(15): 1301–1307.
- Elliott CJH, Koch UT, 1983. Sensory feedback stabilizing reliable stridulation in the field cricket *Gryllus campestris* L. *Animal Behaviour*, 31(3): 887–901.
- Frasnelli E, Anfora G, Trona F, Tessarolo F, Vallortigara G, 2010a. Morphofunctional asymmetry of the olfactory receptors of the honeybee (*Apis mellifera*). *Behavioural Brain Research*, 209(2): 221–225.
- Frasnelli E, Haase A, Rigosi E, Anfora G, Rogers LJ, Vallortigara G, 2014. The bee as a model to investigate brain and behavioural asymmetries. *Insects*, 53390(5): 120–138.
- Frasnelli E, Vallortigara G, Rogers LJ, 2010b. Response competition associated with right-left antennal asymmetries of new and old olfactory memory traces in honeybees. *Behavioural Brain Research*, 209(1): 36–41.
- Frasnelli E, Vallortigara G, Rogers LJ, 2011. Origins of brain asymmetry: lateralization of odour memory recall in primitive Australian stingless bees. *Behavioural Brain Research*, 224 (1): 121–127.
- Frasnelli E, Vallortigara G, Rogers LJ, 2012. Left-right asymmetries of behaviour and nervous system in invertebrates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 36(4): 1273–1291.
- Frasnelli E, 2013. Brain and behavioral lateralization in invertebrates. *Frontiers in Psychology*, 4(7): 939.
- Fuller SB, Straw AD, Peek MY, Murray RM, Dickinson MH, 2014. Flying *Drosophila* stabilize their vision-based velocity controller by sensing wind with their antennae. *Proceedings of National Academy of Science of the United States of America*, 111(13): E1182–E1191.
- Ghirlanda S, Vallortigara G, 2004. The evolution of brain lateralization: a game theoretical analysis of population structure. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271(1541): 853–857.
- Ghirlanda S, Frasnelli E, Vallortigara G, 2009. Intraspecific competition and coordination in the evolution of lateralization. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 364(1519): 861–866.
- Guo Y, Wang ZL, Li Y, Wei GF, Yuan J, Sun Y, Wang H, Qin QH, Zeng ZJ, Zhang SW, Chen RS, 2016. Lateralization of gene expression in the honeybee brain during olfactory learning. *Scientific Reports*, 6(6): 34727.
- Heuts BA, Cornelissen P, Lambrechts DYM, 2003. Different attack modes of Formica species in interspecific one-on-one combats with other ants (Hymenoptera: Formicidae). *Annales Zoologici*, 53(2): 205–216.
- Hill A, Howard CV, Strahle U, Cossins A, 2003. Neurodevelopmental defects in zebrafish (*Danio rerio*) at environmentally relevant dioxin (TCDD) concentrations. *Toxicological Sciences*, 76(2): 392–399.
- Hunt ER, O'Shea-Wheller T, Albery GF, Bridger TH, Gumn M, Franks NR, 2014. Ants show a leftward turning bias when exploring unknown nest sites. *Animal Behaviour*, 10(12): 20140945.
- Kells AR, Goulson D, 2001. Evidence for handedness in bumblebees. *Journal of Insect Behaviour*, 14(1): 47–55.
- Kight SL, Steelman L, Coffey G, Lucente J, Castillo M, 2008. Evidence of population level in giant water bugs, *Belostomat flumineum* Say (Heteroptera: Belostomatidae): T-maze turning is left biased. *Behavioural Processes*, 79(1): 66–69.
- Letzkus P, Boeddeker N, Wood JT, Zhang SW, Srinivasan MV, 2007. Lateralization of visual learning in the honeybee. *Biology Letters*, 4(4): 16–18.
- Letzkus P, Ribi WA, Wood JT, Zhu H, Zhang SW, Srinivasan MV, 2006. Lateralization of olfaction in the honeybee *Apis mellifera*. *Current Biology*, 16(14): 1471–1476.
- Li JH, Chen QY, Chen X, Wang YH, Du YJ, 2010. Using confocal microscopy to study sexually dimorphic antennal lobes in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 53(12): 1419–1423. [李江辉, 陈齐裕, 陈茜, 王亚红, 杜永均. 2010. 用激光共聚焦扫描技术研究

- 究昆虫触角叶的雌雄异构性. *昆虫学报*, 53(12): 1419–1423.]
- Louis M, Huber T, Benton R, Sakmar TP, Vosshall LB, 2008. Bilateral olfactory sensory input enhances chemotaxis behavior. *Nature Neuroscience*, 11(2): 187–199.
- Lu W, Hou ML, Wen JH, Li JW, 2007. Effects of plant volatiles on herbivorous insects. *Plant Protection*, 33(3): 7–11.
- Ochieng SA, Park KC, Zhu JW, Baker TC, 2000. Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Arthropod Structure Development*, 29(3): 231–240.
- Ocklenburg S, Ströckens F, Güntürkün O, 2013. Lateralisation of conspecific vocalisation in non-human vertebrates. *Laterality*, 18(1): 1–31.
- Pascual A, Huang KL, Nevue J, Pr  at T, 2004. Brain asymmetry and long-term memory. *Nature*, 427(6975): 605–606.
- Prager J, Streng R, 1982. The resonance properties of the physical gill of *Corixa punctata* and their significance in sound reception. *Journal of Comparative Physiology*, 148(3): 323–335.
- Prager J, Larsen ON, 1981. Asymmetrical hearing in the water bug *Corixa punctata* observed with laser vibrometry. *Naturwissenschaften*, 68(11): 579–580.
- Rigosi E, Frasnelli E, Vinegoni C, Antolini R, Anfora G, Vallortigara G, Haase A, 2011. Searching for anatomical correlates of olfactory lateralization in the honeybee antennal lobes: a morphological and behavioural study. *Behavioural Brain Research*, 221(1): 290–294.
- Rigosi E, Haase A, Rath L, Anfora G, Vallortigara G, Szyszka P, 2015. Asymmetric neural coding revealed by *in vivo* calcium imaging in the honey bee brain. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 282(1803): 20142571.
- Rogers LJ, Vallortigara G, 2008. From antenna to antenna: Lateral shift of olfactory memory recall by honeybees. *PLoS ONE*, 3(6): e2340.
- Rogers LJ, Rigosi E, Frasnelli E, Vallortigara G, 2013. A right antenna for social behaviour in honeybees. *Scientific Reports*, 3(3): 2045–2048.
- Rogers LJ, Vallortigara G, Andrew RJ, 2013a. Divided Brains: The Biology and Behaviour of Brain Asymmetries. Cambridge: Cambridge University Press. 1–34.
- Romano D, Canale A, Benelli G, 2015. Do right-biased boxers do it better? Population-level asymmetry of aggressive displays enhances fighting success in blowflies. *Behavioural Processes*, 113: 159–162.
- Sreng L, 2003. Sensory asymmetries in the olfactory system underlie sexual pheromone communication in the cockroach *Nauphoeta cinerea*. *Neuroscience Letters*, 351(3): 141–144.
- Str  ckens F, G  nt  rk  n O, Ocklenburg S, 2013. Limb preferences in non-human vertebrates. *Laterality*, 18(5): 536–575.
- Taylor RW, Hsieh YW, Gamse JT, Chuang CF, 2010. Making a difference together: reciprocal interactions in *C. elegans* and zebrafish asymmetric neural development. *Development*, 137(5): 681–691.
- Ugajin A, Matsuo K, Kubo R, Sasaki T, Ono M, 2016. Expression profile of the sex determination gene doublesex in a gynandromorph of bumblebee, *Bombus ignites*. *The Science of Nature*, 103(3): 17–25.
- Vallortigara G, Rogers LJ, 2005. Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral Brain Sciences*, 28(4): 575–633.
- Zhao XC, Zhai Q, Wang GR, 2015. The structure of the antenaral lobe in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 58(2): 190–209. [赵新成, 翟卿, 王桂荣, 2015. 昆虫触角叶的结构. *昆虫学报*, 58(2): 190–209.]
- Zhukovskaya MI, Lychakov DV, 2016. Asymmetry of antennal grooming in the cockroach *Periplaneta Americana*. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, 46(2): 160–167.