

不同日龄西方蜜蜂工蜂脑部多巴胺水平及相关基因表达的比较分析*

曾照阳** 张航宇** 普舒婷 武尊 李临峰 陈卓 苏松坤*** 许雪玲***

(福建农林大学蜂学学院, 福州 350002)

摘要 【目的】本研究旨在明确自然状态下西方蜜蜂 *Apis mellifera* 工蜂不同发育阶段脑部多巴胺含量及相关基因动态变化的水平。【方法】采用高效液相色谱-电化学检测法测定正常蜂群 1、5、10、15、20、25、30 日龄工蜂脑部多巴胺含量, 同时利用 qRT-PCR 技术检测上述样本中多巴胺合成基因 *Th*、*Ddc* 和多巴胺受体基因 *Amdop1*、*Amdop2*、*Amdop3* 的相对表达量, 构建多巴胺含量与基因表达的时期图谱。【结果】获得自然状态下西方蜜蜂 1-30 日龄工蜂脑部多巴胺系统的动态特征: 多巴胺含量随日龄变化呈阶段性波动, 整体表现为 1 日龄较高, 随后下降, 在工蜂转向采集行为的关键期 20 日龄显著升高 ($P < 0.001$), 之后再次降低; *Th* 基因在 1 日龄工蜂脑部表达量最高, 随后在其余日龄整体维持相对稳定; *Amdop1*、*Amdop2*、*Amdop3* 基因在 1 日龄表达较低, 并在后续发育阶段整体上调, 其中 *Amdop2* 在 10、15、20 日龄表达较高。【结论】本研究构建的西方蜜蜂工蜂脑部多巴胺含量及相关基因表达谱, 揭示了多巴胺系统与工蜂行为发育、劳动分工的紧密关联。研究结果不仅为探究蜜蜂行为转变的影响因素提供关键数据, 也为神经递质与社会性昆虫行为的关联提供了理论支撑。

关键词 西方蜜蜂; 多巴胺; 日龄; 合成; 受体

Comparative analysis of dopamine levels and related gene expression in the brains of honeybee (*Apis mellifera*) workers of different ages

ZENG Zhao-Yang** ZHANG Hang-Yu** PU Shu-Ting WU Zun LI Lin-Feng
CHEN Zhuo SU Song-Kun*** XU Xue-Ling***

(College of Bee Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract [Aim] To clarify dynamic changes in the dopamine content, and related gene activity, in the brain of worker honeybees (*Apis mellifera*) of different ages under natural conditions. [Methods] High-performance liquid chromatography-electrochemical detection (HPLC-ECD) was used to determine the dopamine content of the brains of 1, 5, 10, 15, 20, 25, and 30-day-old, worker honeybees from normal colonies. Quantitative real-time polymerase chain reaction (qRT-PCR) technology was used to detect the relative expression levels of the dopamine synthesis genes (*Th* and *Ddc*) and the dopamine receptor genes (*Amdop1*, *Amdop2*, *Amdop3*), in order to construct an age-specific profile of dopamine content and gene expression. [Results] Dopamine levels in the brain underwent age-specific changes. Dopamine levels were relatively high in 1-day-old workers, after which they decreased before rising significantly ($P < 0.001$) in 20-day-old bees (the critical period when workers shift to foraging behavior), then declining again. The expression of the *Th* gene was highest in the brains of 1-day-old workers and remained relatively stable with age. The expression levels of *Amdop1*, *Amdop2*, and *Amdop3* were low in 1-day-old workers and were generally upregulated during subsequent developmental stages. *Amdop2* was relatively highly expressed in 10, 15, and 20 day-olds. [Conclusion] These results not only provide key data for investigating the

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金项目 (32272938); 国家现代农业产业技术体系 (蜜蜂) 项目 (CARS-44-KXJ4); 校大学生创新训练项目 (202510389380)

**共同第一作者 Co-first authors, E-mail: 18695708867@163.com; hangyuzhang524@163.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: susongkun@zju.edu.cn; xuelingxu@fafu.edu.cn

收稿日期 Received: 2025-10-28; 接受日期 Accepted: 2026-03-12

factors influencing changes in honeybee behavior, but also provide theoretical support for the association between neurotransmitters and behavior in social insects.

Key words *Apis mellifera*; dopamine; day-old; synthesis; receptor

西方蜜蜂 *Apis mellifera* 具有高度组织化的社会结构和复杂而可塑的劳动分工, 是研究动物社会行为机制、行为发育及其进化的重要模式生物 (Robinson, 1992, 2002)。在自然状态下, 不同日龄的工蜂在蜂群中承担着特定职责, 其生理状态和行为模式也随之发生相应变化。在蜂群内工蜂从羽化初期的巢内清洁, 逐步过渡到哺育幼虫、泌蜡筑巢, 而后主要负责外出采集食物, 年老的工蜂则负责采盐采水较不重要的采集任务。3 日龄以内的工蜂刚刚羽化, 主要从事巢内清洁等简单工作; 6-12 日龄左右开始参与哺育幼虫, 此时工蜂的上颚腺和咽下腺逐步发育成熟可分泌王浆; 12-18 日龄的工蜂腹部蜡腺发育成熟, 可以分泌蜂蜡修造巢房; 19 日龄后的工蜂主要进行外出采集食物以及守卫巢门等任务。工蜂的职能转变受到蜂群内部复杂社会环境以及外界生态因素的共同影响, 具有行为的可塑性 (Free, 1987; Robinson, 1992; Seeley, 1995; Brodschneider and Crailsheim, 2010; Johnson, 2010)。

多巴胺 (Dopamine, DA) 是含有邻苯二酚的胺类产物, 是儿茶酚胺 (Catecholamines, CAs) 的一种 (吴顺凡等, 2013)。DA 是由大脑中的多巴胺能神经元摄取酪氨酸 (Tyrosine), 在酪氨酸羟化酶 (Tyrosine hydroxylase, TH) 的催化下生成左旋多巴 (L-DOPA), TH 是 DA 的限制酶, 之后经脱羧酶 (Dopamine decarboxylase, DDC) 脱羧转化为 DA, 这一合成途径的阐明为理解多巴胺的产生机制奠定了基础 (Noh *et al.*, 2016)。生成的 DA 储存于突触囊泡中, 当神经元受到刺激时, 通过胞吐作用释放到突触间隙, 与突触后膜上的多巴胺受体结合发挥作用 (Gainetdinov *et al.*, 2018; Yaffe *et al.*, 2018)。随后, 释放至间隙的多巴胺主要由突触前膜的多巴胺转运体 (Dopamine transporter, DAT) 再摄取回收, 其余部分则被代谢分解 (Wang *et al.*, 2015)。多巴胺的代谢涉及多种酶的作用, 如单胺氧化酶

(Monoamine oxidase, MAO) 和儿茶酚-O-甲基转移酶 (Catechol-o-methyltransferase, COMT) 等。MAO 可将多巴胺氧化脱氨变成醛, 进一步转化为酸或醇; COMT 则使多巴胺发生氧位甲基化或与其他物质结合形成复合物, 对代谢过程的研究有助于掌握多巴胺在体内的动态平衡调节机制 (Eisenhofer *et al.*, 2004)。在脊椎动物中, 已发现多种多巴胺受体 (Dopamine receptors, DARs), 如 D1、D2、D3、D4 和 D5 亚型, 并分为 D1 和 D2 两个 DARs 亚型家族, 在蜜蜂脑部已鉴定出 3 种 DARs, 其中多巴胺受体 1 (Dopamine receptor 1, DOP1) 和多巴胺受体 2 (Dopamine receptor 2, DOP2) 属于 D1 型 DARs, 多巴胺 D2 样受体 (Dopamine D2-like receptor, DOP3) 属于 D2 型 DARs (Verlinden, 2018)。

近年来, 随着分子生物学和神经生物学技术的发展, 蜜蜂神经基因组学研究取得了重要进展。研究表明, 工蜂脑内蘑菇体等参与学习记忆和信息整合的关键脑区在行为可塑性和劳动分工中发挥重要作用; 同时, 比较转录组研究显示, 哺育蜂与采集蜂之间存在显著的脑部基因表达差异, 这些差异涉及神经调控、感觉处理和行为成熟等过程, 提示多巴胺等生物胺系统可能参与工蜂由巢内任务向外出采集行为的转变 (Wagener-Hulme *et al.*, 1999; Whitfield *et al.*, 2003, 2006; Fahrbach, 2006)。同时多巴胺还参与蜜蜂的蔗糖反应阈值调节。当蜂群内食物储备不足时, 脑部多巴胺水平升高可降低蜜蜂对蔗糖的反应阈值, 增强其对食物的敏感度与采集积极性 (Pankiw *et al.*, 2001)。然而在自然发育状态下, 西方蜜蜂工蜂从 1-30 日龄脑部的多巴胺含量变化规律和相关基因的表达谱, 仍有待研究。

本研究旨在通过系统测定自然状态下 1、5、10、15、20、25、30 日龄西方蜜蜂工蜂的脑部多巴胺含量、合成酶基因、多巴胺受体基因的表达量, 构建其时期表达谱, 探究多巴胺在西方蜜

蜂工蜂发育过程中的作用。本研究结果将丰富对西方蜜蜂多巴胺功能的认知,为研究后续研究多巴胺和蜜蜂行为联系奠定基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

1.1.1 供试蜜蜂 实验材料为福建农林大学蜂学与生物医药学院蜜蜂遗传育种与健康课题组实验蜂场的西方蜜蜂,蜂场平均温度约为 25 °C,相对湿度为 60%-65%,光周期为 13 L : 11 D。

1.1.2 主要仪器 Acquity UPLC 超高效液相色谱仪(Waters, 美国); 荧光定量 PCR 仪(Bio-Rad, 美国); 高速冷冻离心机 (ThermoFisher SCIENTIFIC, 美国); SCIENTZ-48 高通量组织研磨器 (SCIENTZ, 美国); CTHI-150B 恒温恒湿培养箱 (STIK); 光学显微镜 (Leica, 德国); NanoDrop ND-2000 分光光度计 (ThermoFisher SCIENTIFIC, 美国)。

1.1.3 实验试剂 乙腈 (Merck KGaA, 德国); 二水合磷酸二氢钠 (CNW Technologies, 德国); 乙二胺四乙酸二钠 (Aladdin, 中国); 1-辛烷磺酸钠 (Aladdin, 中国); 多巴胺盐 (Sigma-Aldrich, 德国); Eastep Super 总 RNA 提取试剂盒 (上海普洛麦格生物产品有限公司, 中国); 5×HiScript II qRT Super Mix II 试剂盒 (南京诺唯赞生物科技有限公司, 中国); 2×ChamQ SYBR Color qPCR Master Mix 试剂盒 (南京诺唯赞生物科技有限公司, 中国)。

1.2 实验方法

1.2.1 样品收集 从自然状态下的实验蜂群中抽取即将出房的老熟封盖子脾 5-6 框,并放置于温度 (34±1) °C,湿度 75%±2% (模拟自然蜂群内育子区环境) 的 CTHI-150B 恒温恒湿培养箱 (STIK) 中,24 h 后用丙烯马克笔标记新羽化的工蜂,标记当天为 1 日龄。将标记后的 1 日龄工蜂分为 3 组分别放入 3 个试验蜂群中,每个试验蜂群放入约 500 只被标记工蜂。饲养至指定日龄,分别收取 1、5、10、15、20、25 和 30 日龄的工蜂 (高艳等, 2020; Xu *et al.*, 2024)。

1.2.2 样品 cDNA 合成及 qPCR 检测 1、5、10、15、20、25、30 日龄的工蜂,每组均设置 3 个生物学重复,每个生物学重复包含 5 个蜜蜂脑组织。解剖蜜蜂头部得到脑组织样本 (赵元洪等, 2014),用总 RNA 提取试剂盒 (上海普洛麦格生物产品有限公司, 中国) 提取上述样品的 RNA。使用 5×HiScript II qRT Super Mix II 试剂盒将样品总 RNA 反转录为 cDNA,反应条件: 42 °C 2 min; 50 °C 15 min; 85 °C 5 s。

为了分析多巴胺相关基因在西方蜜蜂工蜂不同发育阶段中脑组织中的表达规律,利用 qPCR 检测多巴胺合成和受体基因的表达量。利用 Primer Premier 6 设计 *Th* (*LOC408930*)、*Ddc* (*LOC410638*)、*Amdop1* (*LOC406111*)、*Amdop2* (*LOC406070*)、*Amdop3* (*LOC408995*) 基因的特异引物,以合成的 cDNA 为模板,以 *Actin* (GeneBank 登录号: NM_001185146.1) 为内参基因 (表 1)。每种样品进行 3 次生物学重复,3 次技术重复。反应条件: 95 °C 预变形 30 s; 95 °C 变性 10 s, 60 °C 退火 30 s, 循环 40 次。

1.2.3 多巴胺标准品制备和样本检测 称量 0.01 g 多巴胺 (Dopamine hydrochloride),用 1 mL 超纯水溶解成 0.01 g/mL 的母液,将母液稀释成 100、80、60、40、20、10 和 5 ng/mL 的梯度溶液,分别吸取 200 μL 梯度溶液加入含有 0.22 μm 滤膜的过滤离心管中,经高速离心过滤后,吸取 50 μL 梯度溶液过滤液装入内衬管中,放入上样瓶,将含有多巴胺标准品的进样瓶按梯度顺序依次排放在自动进样盘中。

将装有 1 只蜜蜂脑组织的 1.5 mL 离心管从超低温冰箱中取出置于冰上。向每个离心管中加入 3 颗 2 mm 氧化锆瓷珠和 200 μL 的磷酸盐流动相溶液,并立即使用 SCIENTZ-48 高通量组织研磨器 (SCIENTZ, 美国) 研磨蜜蜂脑组织。研磨后的样品经超声处理 20 min,将超声后的脑组织样液用移液器转移至含有 0.22 μm 滤膜的过滤管中,于 4 °C,12 000 r/min 离心 10 min。最后,吸取过滤液装入内衬管中,并放入进样瓶,将进样瓶置于自动进样盘 (4 °C) 中待测, $N=40$ (每组 40 只蜜蜂脑组织)。

表 1 引物信息
Table 1 Primer information

基因 Genes	引物序列 (5'-3') Primer sequences (5'-3')	扩增片段长度 (bp) Amplicon length (bp)
<i>Th</i>	F: CGGACAACCTCGGTCAGCATCAAG R: TCTTCAAGAACTCGCTCACCTCCT	378
<i>Ddc</i>	F: GGATGTACGGCGTGGAGAAT R: CAGACGAGCCCTAGAACGAC	130
<i>Amdop1</i>	F: GTCGGTGCTTCTAGTTGGATT R: TAACCAGGCAACCGACGAAC	167
<i>Amdop2</i>	F: CACCACCATCCAGCACAAAC R: GACGACGAAGAAAGGTAGCC	190
<i>Amdop3</i>	F: GCAGTGGGTATTCTGTGGCA R: AACTCGGTGCTCTTGTGCTT	169
<i>Actin</i>	F: CCTAGCACCATCCACCATGAA R: GAAGCAAGAATTGACCCACCAA	87

Actin 为内参基因, 其余为目的基因。
Reference gene is *Actin* and other genes are target genes.

多巴胺检测条件为流速 0.25 mL/min, 检测器电压 450 mV,柱温箱温度 10 ℃,运行压力 4 V,样品温度 10 ℃,流动相为 10%乙腈和 90%磷酸盐流动相溶液。每针进样量为 5 μL, 每个样品进样 2 次并取均值。根据多巴胺标准品的保留时间,确定蜜蜂脑样品中多巴胺的保留时间,再采用外标法,根据多巴胺标准品的峰面积计算回归方程,从而得到样品中多巴胺的相对含量。

1.3 数据分析

采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 方法分析各基因在西方蜜蜂脑组织中的相对表达量。所有实验数据均以平均值±标准差表示。利用 SPSS 26.0 软件进行统计分析,作图采用 GraphPad Prism 9.5.1 软件。在进行差异显著性分析前,采用 Shapiro-Wilk 检验检测数据正态性,采用 Levene 检验检测方差齐性。在满足正态分布和方差齐性的条件下,采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 比较不同日龄组间差异,并采用 Tukey HSD 进行多重比较分析。显著性水平设定为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 不同日龄工蜂脑部多巴胺的含量检测

新羽化出房 1 日龄工蜂脑部 DA 含量较高,整体呈现先降低、再升高、后降低的变化趋势。在行为转变相对集中的阶段,工蜂脑部 DA 含量

于 20 日龄达到最高,随后在 25 和 30 日龄逐渐降低。统计分析表明,1 日龄和 20 日龄工蜂脑部 DA 含量均显著高于 5、10、15、25、30 日龄的工蜂 ($P < 0.05$) (图 1)。

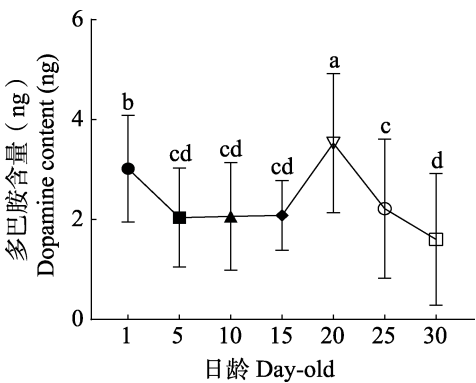


图 1 不同日龄工蜂脑组织中多巴胺含量变化
Fig. 1 Dopamine levels in the brains of worker honey bees at different day-olds

图中数据为平均值±标准差,线上不同字母表示组间差异显著 ($P < 0.05$, Tukey HSD 多重比较检验)。下图同。Data in the figure are mean±SD, and different letters above the broken line mean significant difference ($P < 0.05$, Tukey HSD multiple range test). The same below.

2.2 不同日龄多巴胺合成基因表达水平

Th 基因在 1 日龄工蜂脑部相对表达量最高,且显著高于 5、10、15、20、25 和 30 日龄组 ($P < 0.05$) (图 2: A)。5-30 日龄间 *Th* 表达无显著差异 ($P > 0.05$),表明 *Th* 在成年阶段维持相对稳

定的表达水平。*Ddc* 基因在 1 日龄工蜂脑部的相对表达量显著低于 5、10、15、20、25 和 30 日龄组 ($P < 0.05$); 5-30 日龄各组间差异不显著 ($P > 0.05$), 这表明 *Ddc* 在成年阶段维持较高且相对稳定的表达水平 (图 2: B)。

2.3 不同日龄多巴胺受体基因表达水平

1 日龄工蜂脑部 *Amdop1* 基因的相对表达量显著低于其他日龄的工蜂 ($P < 0.05$), 5、10、15、20、25、30 日龄的表达量无显著变化 ($P > 0.05$) (图 3: A)。*Amdop2* 基因在 10、15、20 日龄工蜂脑部表达水平显著升高 ($P < 0.05$) (图 3: B)。1 日龄工蜂脑部 *Amdop3* 的相对表达量显著低于 5、10、15、20、25、30 日龄的工蜂, 与 *Amdop1* 的表达趋势相似 ($P < 0.05$) (图 3: C)。

3 讨论

本研究利用 RT-qPCR 技术对自然蜂群工蜂羽化出房后不同发育阶段脑部多巴胺相关基因表达趋势进行检测, 并且采用高效液相色谱-电化学检测方法对不同时期间西方蜜蜂工蜂脑部多巴胺含量进行分析, 这些结果为阐明西方蜜蜂多巴胺对行为转变的影响提供了数据支撑。

本实验结果显示, 新出房的 1 日龄工蜂脑部 *Th* 基因表达量显著高于 5、10、15、20、25、30 日龄工蜂个体。TH 是儿茶酚胺生物合成途径中的起始酶和限速酶, 其表达升高通常提示多巴胺等儿茶酚胺类物质的合成潜力增强 (Nagatsu *et al.*, 1964; Daubner *et al.*, 2011)。因此 1 日龄工蜂脑部 *Th* 基因高表达, 暗示该阶段脑内儿茶酚胺合

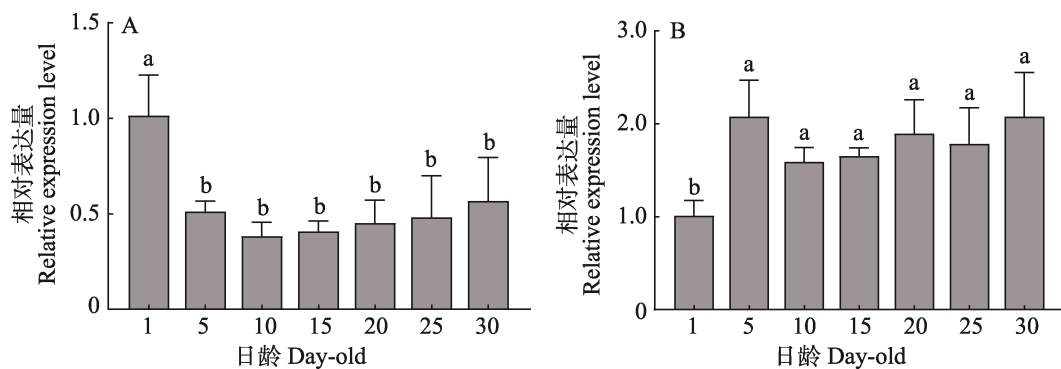


图 2 不同日龄工蜂脑部多巴胺合成基因相对表达量

Fig. 2 Relative expression levels of dopamine synthesis genes in the brains of workers at different day-olds

A. *Th* 基因; B. *Ddc* 基因。

A. *Th* gene; B. *Ddc* gene.

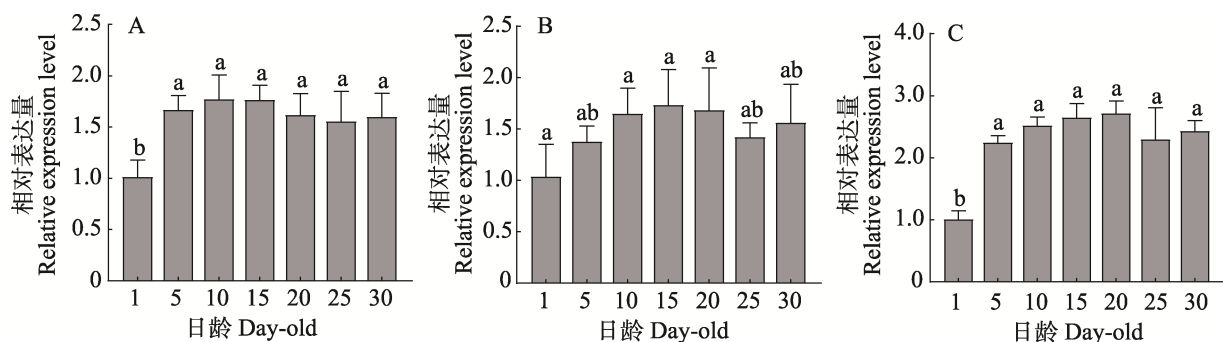


图 3 不同日龄工蜂脑部多巴胺受体基因的相对表达量

Fig. 3 Relative expression levels of dopamine receptor genes in the brains of workers at different day-olds

A. *Amdop1* 基因; B. *Amdop2* 基因; C. *Amdop3* 基因。

A. *Amdop1* gene; B. *Amdop2* gene; C. *Amdop3* gene.

成活动较为活跃。从工蜂早期生存需求来看, 1 日龄工蜂处于蜂巢黑暗环境, 视觉系统功能有限, 化学感觉系统(如嗅觉)需优先发育以识别巢内信息素, 以识别和响应巢内信息素信号 (Verlinden, 2018)。而多巴胺能系统是厌恶与食欲嗅觉学习的核心分子基础 (Zafeirio *et al.*, 2009)。1 日龄工蜂 *Th* 基因的高表达暗示儿茶酚胺类物质可能参与了此阶段的气味检测过程, 这可能有助于满足新蜂对定位食物的迫切需求, 从而支持其早期的食欲性学习。

实验结果表明工蜂脑部多巴胺含量随日龄变化呈阶段性波动, 整体表现为 1 日龄较高, 5、10、15 日龄下降, 20 日龄显著升高, 25 和 30 日龄再次降低。5、10、15 日龄工蜂脑部多巴胺含量处于较低水平, 此阶段工蜂职能正从巢内清洁向哺育幼虫、蜂王转变 (Free, 1987; Huang *et al.*, 1994)。这一结果与已有研究一致: Huang 等 (2022) 发现蜜蜂存在多巴胺介导的食物欲望系统中, 采集蜂食物欲望更强脑部多巴胺水平显著高于内勤蜂; 张翌楠等 (2019) 也证实哺育蜂脑部多巴胺含量低于采集蜂, 提示低多巴胺水平可能与巢内哺育等内勤行为的维持相关。

至 20 日龄时, 工蜂脑部多巴胺含量显著升高, 且显著高于 5、10、15、25 和 30 日龄组; 与 1 日龄组相比差异不显著。该阶段正是工蜂从内勤向外勤采集行为转变的关键期, 这一结果提示多巴胺可能通过直接或间接途径参与工蜂行为转变的调控。酪氨酸羟化酶活性受多巴胺水平的负反馈抑制 (Bueno-Carrasco *et al.*, 2022): 当多巴胺浓度升高时, 酪氨酸羟化酶活性降低以避免合成过度。本研究中 5-30 日龄工蜂脑部 *Th* 基因表达整体较为稳定, 这种表达模式可能与多巴胺系统的负反馈调节有关, 从而有助于避免多巴胺合成出现剧烈波动。

多巴胺的合成需 TH 与 DDC 协同作用, 本研究发现多巴脱羧酶基因 (*Ddc*) 在 5-30 日龄工蜂脑部的表达量均高于 1 日龄, 且 1 日龄显著低于其余各日龄组。作为多巴胺合成的下游催化酶, *Ddc* 基因的较高表达可能为工蜂日龄增长过程中多巴胺的持续转化提供分子基础。但目前尚

未通过实验验证该阶段 TH 和 DDC 的实际酶活性, 这一机制仍需进一步明确。

1 日龄工蜂脑部多巴胺受体基因及 *Ddc* 基因的表达量均显著低于其他日龄, 这一现象可以从行为与神经发育两方面解释。从行为层面看, 1 日龄工蜂刚羽化出房, 整体行为模式尚未完全建立, 对多巴胺介导的调控需求较低, 如无需通过受体响应调控采集、哺育等复杂行为; 从神经发育层面看, 昆虫多巴胺受体主要分布于脑部蘑菇体、触角叶、视叶等行为调控核心中枢 (Blenau and Baumann, 2001; Verlinden, 2018), 而 1 日龄工蜂神经元突触连接尚未完善, 可能仍处于神经系统发育启动阶段, 受体基因表达自然维持低水平。

随着日龄增长, *Amdop1*、*Amdop2*、*Amdop3* 在 5、10、15、20、25、30 日龄工蜂脑部的表达量均显著高于 1 日龄, 且在 10、15、20 日龄维持较高水平——这一趋势与 20 日龄工蜂脑部多巴胺含量达到峰值的特征高度契合, 暗示受体基因表达与多巴胺含量的变化协同适配工蜂的行为转变需求 (Matsushima *et al.*, 2019)。

D1 型 DARs (*AmDOP1*、*AmDOP2*) 负责调控学习记忆、奖励系统及保幼激素/蜕皮激素水平 (Ichinose *et al.*, 2015; Vinauger *et al.*, 2018), 其高表达可支持 20 日龄工蜂学习采集技能、适应外勤环境; D2 型 DARs (*AmDOP3*) 参与食欲长期记忆、昼夜节律及运动能力调控 (Kruttnner *et al.*, 2015; Pavlowsky *et al.*, 2018), 其稳定表达可保障采集蜂的昼夜出巢节律与持续运动能力, 进一步印证多巴胺受体系统对工蜂行为转变的调控作用。

本研究首次系统地测定了西方蜜蜂工蜂在 1-30 日龄自然发育过程中, 脑部多巴胺含量及其合成和受体相关基因的表达动态。研究结果表明多巴胺系统在工蜂生命的不同周期中扮演着不同角色。在羽化初期偏向于调控食物寻求和神经系统发育等基础生理发育过程。随着日龄增长多巴胺水平降低适应内勤蜂阶段, 随后在职能由内勤向外勤转向的时期, 多巴胺含量峰值与受体基因高表达协同, 支撑内勤向外勤采集行为的过渡。初步探明了蜜蜂生长过程中多巴胺含量和相

关基因表达量的变化趋势,以及多巴胺系统在工蜂不同发育阶段的特点,为理解多巴胺在西方蜜蜂发育过程中的作用提供了理论依据。但本研究仍存在局限:一是未直接检测 TH、DDC 的酶活性,无法完全确认基因表达与酶功能的一致性;二是未结合行为学干预实验验证多巴胺对行为转变的直接调控作用。后续研究可围绕上述方向展开,进一步完善多巴胺调控蜜蜂社会行为的分子机制。

参考文献 (References)

- Blenau W, Baumann A, 2001. Molecular and pharmacological properties of insect biogenic amine receptors: Lessons from *Drosophila melanogaster* and *Apis mellifera*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 48(1): 13–38.
- Brodschneider R, Crailsheim K, 2010. Nutrition and health in honey bees. *Apidologie*, 41(3): 278–294.
- Bueno-Carrasco MT, Cuéllar J, Flydal MI, Santiago C, Kråkenes TA, Kleppe R, López-Blanco JR, Marcilla M, Teigen K, Alvira S, Chacón P, Martínez A, Valpuesta JM, 2022. Structural mechanism for tyrosine hydroxylase inhibition by dopamine and reactivation by Ser40 phosphorylation. *Nature Communications*, 13: 74.
- Daubner SC, Le T, Wang S, 2011. Tyrosine hydroxylase and regulation of dopamine synthesis. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 508(1): 1–12.
- Eisenhofer G, Kopin IJ, Goldstein DS, 2004. Catecholamine metabolism: A contemporary view with implications for physiology and medicine. *Pharmacological Reviews*, 56(3): 331–349.
- Fahrbach SE, 2006. Structure of the mushroom bodies of the insect brain. *Annual Review of Entomology*, 51: 209–232.
- Free JB, 1987. A social insect: The biology of the honey bee. *Science*, 238(4833): 1591–1592.
- Gainetdinov RR, Hoener MC, Berry MD, 2018. Trace amines and their receptors. *Pharmacological Reviews*, 70(3): 549–620.
- Huang J, Zhang Z, Feng W, Zhao Y, Aldanondo A, de Brito Sanchez MG, Paoli M, Rolland A, Li Z, Nie H, Lin Y, Zhang S, Giurfa M, Su S, 2022. Food wanting is mediated by transient activation of dopaminergic signaling in the honey bee brain. *Science*, 376(6592): 508–512.
- Huang ZY, Borst DW, Robison GE, 1994. Physiological correlates of division of labor among similarly aged honey bees. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 174(6): 731–739.
- Ichinose T, Aso Y, Yamagata N, Abe A, Rubin GM, Tanimoto H, 2015. Reward signal in a recurrent circuit drives appetitive long-term memory formation. *eLife*, 4: e10719.
- Johnson BR, 2010. Division of labor in honeybees: form, function, and proximate mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(3): 305–316.
- Kruttner S, Traunmüller L, Dag U, Jandrasits K, Stepien B, Iyer N, Fradkin LG, Noordermeer JN, Mensh BD, Keleman K, 2015. Synaptic Orb2A bridges memory acquisition and late memory consolidation in *Drosophila*. *Cell Reports*, 11(12): 1953–1965.
- Matsushima K, Watanabe T, Sasaki K, 2019. Functional gene expression of dopamine receptors in the male reproductive organ during sexual maturation in the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Journal of Insect Physiology*, 112: 9–14.
- Nagatsu T, Levitt M, Udenfriend S, 1964. Tyrosine hydroxylase. The initial step in norepinephrine biosynthesis. *Journal of Biological Chemistry*, 239(9): 2910–2917.
- Noh MY, Muthukrishnan S, Kramer KJ, Arakane Y, 2016. Cuticle formation and pigmentation in beetles. *Current Opinion in Insect Science*, 17: 1–9.
- Pankiw T, Waddington KD, Page RE Jr, 2001. Modulation of sucrose response thresholds in honey bees (*Apis mellifera* L.): influence of genotype, feeding, and foraging experience. *Journal of Comparative Physiology A*, 187(4): 293–301.
- Pavlovsky A, Schor J, Placais PY, Preat T, 2018. A GABAergic feedback shapes dopaminergic input on the *Drosophila* mushroom body to promote appetitive long-term memory. *Current Biology*, 28(11): 1783–1793.
- Robinson GE, 1992. Regulation of division of labor in insect societies. *Annual Review of Entomology*, 37: 637–665.
- Robinson GE, 2002. Genomics and integrative analyses of division of labor in honeybee colonies. *The American Naturalist*, 160(S6): S160–S172.
- Seeley TD, 1995. The Wisdom of the Hive: The Social Physiology of Honey Bee Colonies. Cambridge: Harvard University Press. 1–22.
- Verlinden H, 2018. Dopamine signalling in locusts and other insects. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 97: 40–52.
- Vinauger C, Lahondere C, Wolff GH, Locke LT, Liaw JE, Parrish JZ, Akbari OS, Dickinson MH, Riffell JA, 2018. Modulation of host learning in *Aedes aegypti* mosquitoes. *Current Biology*, 28(3): 333–344.
- Wagener-Hulme C, Kuehn JC, Schulz DJ, Robinson GE, 1999. Biogenic amines and division of labor in honey bee colonies. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory,*

- Neural, and Behavioral Physiology*, 184(5): 471–479.
- Wang KH, Penmatsa A, Gouaux E, 2015. Neurotransmitter and psychostimulant recognition by the dopamine transporter. *Nature*, 521(7552): 322–327.
- Wu SF, Xu G, Qi YX, Xia RY, Huang J, Ye GY, 2013. Advances in insect dopamine and its receptors. *Acta Entomologica Sinica*, 56(11): 1342–1358. [吴顺凡, 徐刚, 齐易香, 夏仁英, 黄佳, 叶恭银, 2013. 昆虫多巴胺及其受体的研究进展. 昆虫学报, 56(11): 1342–1358.]
- Whitfield CW, Cziko AM, Robinson GE, 2003. Gene expression profiles in the brain predict behavior in individual honey bees. *Science*, 302(5643): 296–299.
- Whitfield CW, Ben-Shahar Y, Brillet C, Crauser D, LeConte Y, Rodriguez-Zas S, Robinson GE, 2006. Genomic dissection of behavioral maturation in the honey bee. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(44): 16068–16075.
- Xu XL, Geng L, Zeng ZY, Wu Z, Li LF, Tang SH, Wang ZJ, Shi HH, Li ZG, Nie HY, Su SK, 2024. *CYP9Q1* modulates dopamine to increase sugar responsiveness in honeybees (*Apis mellifera*). *International Journal of Molecular Sciences*, 25(24): 13550.
- Yaffe D, Forrest LR, Schuldiner S, 2018. The ins and outs of vesicular monoamine transporters. *Journal of General Physiology*, 150(5): 671–682.
- Zhao YH, Zhao XM, Su SK, 2014. New method on dissection of whole brain of honeybee. *Apiculture China*, 65(1): 4–7. [赵元洪, 赵晓蒙, 苏松坤, 2014. 蜜蜂全脑解剖新方法的研究. 中国蜂业, 65(1): 4–7.]



小菜蛾 *Plutella xylostella* (Linnaeus, 1767)

隶属于鳞翅目菜蛾科, 广泛分布于世界各地, 是十字花科蔬菜的重要害虫。成虫体长 6-7 mm, 翅展 12-16 mm。头部黄白色, 胸、腹部灰褐色; 触角丝状, 基部黄白色, 鞭节褐色有白环; 前后翅细长, 有长的绿毛。前翅的前半部浅褐色, 密布褐色小点, 前翅的后半部从基部到外缘有一条呈三度弯曲浅色的波状带。栖息静止时, 两翅迭成屋脊状, 而其前翅后缘角缘毛上翘如鸡尾, 两翅合拢形成三个连串的菱形斑列, 触角常向前直伸。后翅银灰色, 缘毛灰色很长。幼虫活泼, 行动敏捷, 稍受惊动即剧烈扭动, 倒退并吐丝下垂。

该照片为雌雄成虫交配, 拍摄于中国科学院动物研究所王琛柱研究员实验室, 材料由徐晓博士提供。

(中国科学院动物研究所 姜春燕)