

社会性昆虫行为的生理机制：神经传导、激素控制及遗传基础^{*}

邹国岳¹ 莫 羨² 赵丹阳³ 徐金柱³
揭育泽³ 邱华龙³ 秦长生³

(1. 紫金县林业科学研究所, 广东 紫金 517400; 2. 中山市林业有害生物防治检疫站, 广东 中山 528400;
3. 广东省森林培育与保护利用重点实验室 / 广东省林业科学研究院, 广东 广州 510520)

摘要 社会性昆虫的复杂行为一直是动物行为学研究领域的热点之一。通过等级分化和劳动分工合作机制, 社会性昆虫在自然界进化中占据有利的生态地位。同时其生殖周期短、易于繁殖饲养和生理机制较高等动物简单等特点, 使其成为研究社会行为的模式昆虫。然而, 社会性昆虫行为的生理与分子机制一直未完全阐明。研究这些行为的内在机制不仅可使人类更好利用蜜蜂等益虫为社会经济发展和生态健康服务, 而且可为设计新型行为调控剂防治林业害虫如黑翅土白蚁、家白蚁及红火蚁等提供理论参考。因此, 文章就社会性昆虫的行为及其神经传导、内分泌调节及遗传控制的调控机制进行简要综述。

关键词 社会行为; 信息素; 激素; 基因编辑; 表观遗传调控

中图分类号: S782.42 文献标识码: A 文章编号: 2096-2053 (2017) 02-0101-06

Physiological Mechanism of Social Insects Behavior: Nerve Conduction, Endocrine Regulation and Genetic Basis

ZOU Guoyue¹ MO Xian² ZHAO Danyang³ XU Jinzhu³
JIE Yuze³ QIU Hualong³ QIN Changsheng³

(1. The Forestry Science Institute of Zijin County, Zijin, Guangdong 517400, China; 2. Forest Disease and Insect Control and Quarantine Station of Zhongshan City, Zhongshan, Guangdong 528400, China; 3. Guangdong Provincial Key Laboratory of Silviculture, Protection and Utilization/Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou, Guangdong 510520, China)

Abstract The complex behavior of social insects have been one of the focus attention on the field of animal behavior research. By means of caste differentiation and division of labor, social insects have occupied a favorable position in the evolution of nature. At the same time, the characteristics of the short reproductive cycle, high production rate, and relative simple physiological mechanisms to higher animals, which make them become a model for studying social behavior insects. However, the physiological and genetic mechanisms of social insect behavior have not been fully elucidated. The discovery of mechanism of this behavior would not only improve the efficiency of human society to use the beneficial insects for the development of economic, society and the health of ecology, but also provide basic theory for the exploit of newly behavioral regulator for the management of forestry pests such as *Odontotermes formosanus*, *Coptotermes formosanus* and *Solenopsis invicta*, etc. Therefore, this article summarizes the behavior of social insects, their nerve conduction, endocrine regulation and genetic basis,

^{*} 第一作者: 邹国岳 (1970—), 男, 工程师, 主要从事林木良种培育与推广工作, E-mail: 13502321038@139.com。

通信作者: 邱华龙 (1988—), 男, 助理研究员, 主要从事林业有害生物防治工作, E-mail: qiuhaulong2008@163.com。

秦长生 (1967—), 男, 研究员, 主要从事林业有害生物防治工作, E-mail: 919824595@qq.com。

with a view to providing the reference for related research.

Key words social behavior; pheromone; hormone; gene editing; epigenetical regulation

社会性昆虫具有成虫合作育幼、非生殖个体为生殖个体服务、世代重叠而使子代能帮助亲代喂养同胞3个主要特征^[1]。真社会性昆虫同时具有这3个特征,包括膜翅目蚁科所有种、蜂科部分种和等翅目所有种。因此,本论文所述的社会性昆虫即指真社会性昆虫。

社会行为是指个体与其群居在一起的小伙伴为自身生存和繁衍后代而相互交流和作用产生的一系列行为,包括觅食、迁徙、聚集、交配、攻击、防御天敌、抚育后代等^[2-4]。从行为学和生态学角度考虑,社会性昆虫是解释动物复杂社会行为的模式生物^[4]。虽然社会行为种类繁多,但这些行为的生态意义却具有异曲同工之妙,即达到生存和繁殖后代的目的^[3]。社会行为包括以下几个特征:(1)对社会环境信息做出反应;(2)该信息通过感觉神经系统进行传导;(3)通过神经调节系统在大脑内汇集整合;(4)个体体内的生理状态最终调控个体的行为。但这些社会行为的生理以及分子机制并未完全阐明。随着电生理记录和光成像等神经生物学技术的进步^[5-6],基因组测序、比较基因组学和表观遗传学的快速发展,RNA干扰(RNAi)和CRISPR/Cas9基因编辑技术的日益成熟^[7],为研究社会性昆虫复杂社会行为的内在机制机理提供了良好的技术支撑。因此,本文对社会性昆虫的行为模式以及社会行为生理及分子机制的最新研究进展进行归纳和综述,以期深入剖析社会性昆虫复杂社会行为的机制机理提供依据,同时也可设计新型行为调控剂防治林业害虫如黑翅土白蚁(*Odontotermes formosanus*)、家白蚁(*Coptotermes formosanus*)及红火蚁(*Solenopsis invicta*)等提供理论参考。

1 社会性昆虫的个体发育和生活史

社会性昆虫营群居生活,巢内高度结构化,个体间分工明确而细致,并且这种行为表型的多样性是非遗传的,即遗传背景相同的个体在发育的过程中由于受到不同环境信号的影响而最终形成不同的级型(castes)——蚁后或蜂王(queen)和工蚁及兵蚁或工蜂(workers)。社会性昆虫一个

典型的特征是生殖劳动分工:queen专司产卵,而workers从事除产卵以外的筑巢、觅食、哺育、御敌等职能^[1]。社会性昆虫为单倍二倍体(haplodiploidy)生殖:雄性(male)由未受精卵发育而来,为单倍体;雌性(female,包括queen和worker)由受精卵发育而来,为二倍体^[1]。成年workers的行为具有日龄多型性,即年龄分工(age polyethism),如羽化后2~3周的工蚁主要是作为育幼蚁(nurse)照顾以及喂食后代工蚁和蚁后,接下来的1~3周,大多数工蚁转变为觅食蚁,从事外出觅食和防御等工作(图1)^[4,8-9]。

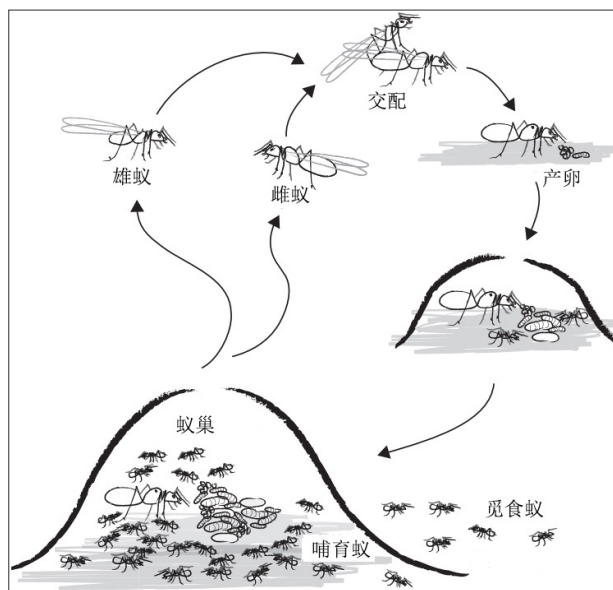


图1 社会性昆虫红火蚁的生活周期^[4]

2 社会性昆虫的信息素通讯机制

社会性昆虫营群居生活,巢内组织极为严密。同一个巢内所有个体组成的集合称为“超个体”(superorganism),巢内个体间主要是通过挥发性或半挥发性的信息素(pheromone)进行交流^[10]。信息素,也称为“外激素”(ectohormone),是一种由昆虫外分泌腺体分泌、引起同种其它个体生理和行为发生定向改变的化学物质^[10]。和激素作用于个体类似,信息素作用于整个巢穴——超个体^[11]。信息素分为两类:释放型信息素(releaser pheromone)和先导型信息素(primer pheromone)。释放型信息素具有触发效应(releaser effect),促

使同伴或异性产生立即的行为改变，例如受到攻击时释放报警作用的报警信息素（alarm pheromone）告知同伴进行集体防御；踪迹信息素（trail pheromone）能够标记自己行踪以及食物场所，引导同伴及时发现猎物；个体死亡后体表散发的尸葬信息素（funeral pheromone）诱导同伴将尸体搬运至巢外；幼虫体表释放的信息素（brood pheromone）促使工蚁/蜂哺育幼虫以及调控哺育蚁/蜂和觅食蚁/蜂比例分配；表皮碳氢化合物（cuticular hydrocarbons）用于同巢和它巢个体识别等；先导型信息素产生导引效应（primer effect），其并不立即诱发信息素接收者的行为反应，而是通过改变接收者的生理发育状态而逐渐改变其行为，属于较长期的作用。例如蜂王上颚腺释放的信息素能够抑制工蜂卵巢的发育，抑制其发育及产卵行为^[12]。信息素由昆虫的外分泌腺体分泌，社会性昆虫的外分泌腺体分布示意图如图2所示。社会性昆虫巢内个体间各种信息交流大部分是通过外分泌腺体分泌的信息素来完成的，它通过个体接触或者随气流扩散而诱发同伴的行为反应或生理变化^[13]。

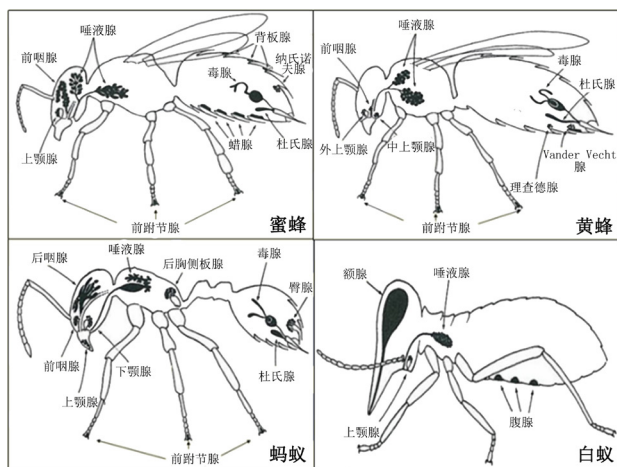


图2 社会性昆虫蜜蜂、胡蜂、蚂蚁和白蚁的外分泌腺体示意图^[13]

3 昆虫社会行为的神经调节

社会性昆虫的高度结构化是依靠精密的化学信息交流系统，而外界的化学信号只有转化成电生理信号后才能引发个体特定的行为^[6]。社会性昆虫信息素通过嗅觉器官传导至大脑并通过大脑进行调配的一般过程如下：气味分子首先进入位于触角上的气味感受器，位于气味感受器淋巴液中的气味结合蛋白（odorant binding proteins:

OBPs）将气味运送至气味感受神经元（olfactory receptor neurons: ORNs），气味感受神经元投射到昆虫大脑内的第一级神经纤维网——触角叶（olfactory lob: AL）。昆虫触角叶类似脊椎动物的嗅球（olfactory bulb），两者处理气味的过程相似。相同类型的气味感受神经元的树突集结到触角叶中的单个神经纤维球（glomeruli），神经纤维球是触角叶的功能单位区，再经位于触角叶外围的投射神经元（projection neuron, PN）的轴突投射到更高级的大脑中心——前脑的蕈状体（mushroom body, MB）和侧前脑处的侧角（lateral horn, LH）。

蚁酸和正十一烷是弓背蚁（*Camponotus obscuripes*）的报警信息素。Mizunami 等^[6]研究了蚁酸和正十一烷在弓背蚁大脑内的信号传递路径：气味分子通过触角上的气味感觉神经元到达触角叶，经投射神经元将信号投射到前脑的蘑菇体和侧角。发现对报警信息素敏感的投射神经元密集于侧角的特定区域，而其它处理一般气味的神经元没有密集现象，说明这些神经元与报警信息相关。并且这些侧角处的神经元终止于前运动区，可能与其攻击行为相关。

社会性昆虫以巢穴为中心，在巢和食物之间能够进行精确的导航。Brockmann 等^[14]研究了蜜蜂八字舞传递的信息在同伴大脑中的神经投射通路，发现蜜蜂小眼区域的感觉神经元能感受太阳紫外光区的偏振光信息，投射到大脑背末端的髓质（medulla），而在蜂巢内的工蜂能通过颈毛板的机械感觉神经元将太阳罗盘信息转化为重力感应信息并投射到咽下神经节，还能通过触角结节处的感觉毛以及舞蹈蜂腹部摆动的方向和翅的震动频率来感知食物的方向和距离，并分别转化成电生理信号投射到中脑的背叶、咽下神经节和前脑。

4 社会行为的内分泌调节

社会行为被广泛分布于淋巴液中的内分泌激素所调控^[15]。激素是多细胞生物的化学信使，通过血淋巴循环运输到体内各个器官，使细胞间能进行相互交流。保幼激素和蜕皮激素是调控昆虫行为和卵巢发育的内分泌激素^[16]。在社会性昆虫中，保幼激素被认为和工蚁或工蜂的行为相关，而蜕皮激素则被认为和什么的卵巢发育有关^[17]。发育良好的卵巢是欧洲熊蜂（*Bombus terrestris*）蜕皮激素的主要来源^[18]。保幼激素参与蜜蜂（*A.*

mellifera) 及欧洲熊蜂工蜂的劳动分工^[9, 18], 以及蚂蚁 (*Streblognathus peetersi*) 工蚁间的劳动分工行为^[19]。在蜜蜂中, 外出采集蜂比巢内哺育蜂的保幼激素含量高, 用保幼激素处理哺育蜂后, 会促使哺育蜂提前外出采集^[20], 蚂蚁中亦发现该现象^[21]。哺育蚁的蜕皮激素含量高, 具有发育比较完好的卵巢, 能够产生营养卵; 而觅食蚁蜕皮激素含量低, 卵巢退化, 丧失产卵功能^[9]。

在大脑的神经系统中, 生物胺是存在于无脊椎动物中的一类非肽类神经激素, 主要包括组胺 (histamine)、五羟色胺 (serotonin, 又称血清素)、章鱼胺 (octopamine)、酪胺 (tyramine) 和多巴胺 (dopamine), 参与神经激素或神经调质, 调控昆虫能量代谢、学习记忆、肌肉收缩等多种生理和行为过程^[21-22]。多巴胺能促进社会性昆虫的求偶交配行为以及生殖器官的发育^[23-24]。章鱼胺在蜜蜂和蚂蚁的同伴识别中发挥重要作用^[25-26], 并参与调控日本弓背蚁拉丁名的攻击行为^[27]。蜜蜂大脑内的章鱼胺刺激咽侧体分泌保幼激素^[28]。刚羽化雄蜂的淋巴液中保幼激素含量较低, 随着羽化后时间的增加, 保幼激素含量升高。用保幼激素类似物甲氧普林处理蜜蜂的雄蜂后, 雄蜂大脑内的多巴胺含量升高, 且多巴胺的受体表达量同时升高^[15]。处女蚁后交配后营造新的蚁巢, 和交配前相比, 大脑内五羟色胺、章鱼胺和多巴胺含量均显著降低, 而酪胺含量显著升高, 这些生物胺可能与蚁后的产卵行为有关^[21]。然而大脑内的生物胺影响社会性昆虫的内分泌以及调节社会行为的具体机制尚不清楚。

5 社会行为的遗传基础

遗传因素在社会性昆虫的行为中起着重要作用^[29]。全球入侵性蚂蚁红火蚁具有两种社会组织形态: 单蚁后型 (monogyne) 和多蚁后型 (polygyne)^[30]。红火蚁中的气味结合蛋白基因 *Gp-9* 的基因型决定蚁巢中蚁后的数量。单后型蚁巢中工蚁的基因型为 *Gp-9BB*, 只允许有一只基因型相同的蚁后存在; 多后型蚁巢中大部分工蚁的基因型为 *Gp-9Bb*, 能够接受外来的基因型相同的多只蚁后^[31-32]。Bonasio 等^[33] 研究了佛罗里达弓背蚁 (*Camponotus floridanus*) 和印度跳蚁 (*Harpegnathos saltator*) 不同劳动分工蚂蚁间的 DNA 甲基化差异程度, 佛罗里达弓背蚁不同劳动分工间形态

差异明显, 且行为比较固定, 一旦分化成特定品级, 将不能再转化成其它品级; 相反, 印度跳蚁的蚁后和工蚁形态及寿命均差异不明显, 而且行为的可塑性较强, 当蚁巢失去蚁后时, 工蚁也可以产卵。他们发现两种蚂蚁的不同品级间的甲基化程度差异显著 ($P < 0.05$), 并且甲基化程度高的基因大部分为“管家基因 (housekeeping genes)”, 这些基因的产物能够作用于所有的体细胞^[33]。这些基因的甲基化很可能参与社会性昆虫蜂王一工蜂、蚁后—工蚁间的形态分化以及工蜂或工蚁间的社会分工^[34]。

毕氏粗角猛蚁 (*Cerapachys biroi*) 为孤雌生殖蚂蚁, 其蚁巢内个体的行为方式分为明显的蚁后阶段 (产卵) 和工蚁阶段 (外出觅食)。Libbrecht 等^[35] 比较了毕氏粗角猛蚁在蚁后和工蚁阶段蚂蚁大脑的 DNA 甲基化, 分析 DNA 甲基化对毕氏粗角猛蚁行为的潜在调控作用, 结果发现毕氏粗角猛蚁在蚁后和工蚁阶段大脑 DNA 甲基化并无显著差异。这些研究表明 DNA 甲基化在不同社会性昆虫种类中的调控作用存在差异。

Alaux 等^[36] 用脂多糖 (LPS: 一种来源于革兰氏阴性细菌外膜的非致病性诱导免疫因子) 注入羽化后一天的意大利蜜蜂 *Apis mellifera* Ligustica, 发现蜜蜂大脑内的觅食基因 (foraging gene: *for*) 表达量显著升高, 且哺育蜂提前出巢觅食。Lucas 等^[37] 发现大头蚁 *Pheidole pallidula* 的觅食基因 *ppfor* 能编码环腺苷酸依赖性激酶 (cGMP-KPG), 在兵蚁大脑的蘑菇体中有 5 个细胞表达该激酶, 但在觅食蚁的蘑菇体中不表达该激酶, 用食物 (面包虫) 刺激兵蚁时觅食基因表达量会降低, 但当蚁巢需要防御时兵蚁的觅食基因表达量则明显升高。以上研究说明觅食基因在蚂蚁和蜜蜂中均能调控对食行为, 但是觅食基因的表达对蜜蜂和蚂蚁的觅食行为有着截然相反的效果, 说明觅食基因的表达在社会性昆虫的非遗传行为表型多样性 (Polyphenisms) 分化的过程中起重要作用。

6 结论和展望

与哺乳动物和人类相比, 社会性昆虫的神经结构简单, 相对易于操作, 而且其高度进化的社会行为等特点为研究哺乳动物甚至人类社会行为的生理调控过程提供了良好的模式。比如社会性

昆虫遇到侵扰时为了防御巢穴而通常表现出猛烈的攻击行为，了解这些攻击行为的生理机制，有助于我们了解其它昆虫以及动物攻击行为的深层机理。随着电生理学技术的发展，如电压钳技术、膜片钳技术、触角电位技术和单细胞记录、钙离子成像技术及激光共聚焦技术等，社会性昆虫复杂社会行为的完整神经传导通路图谱——从信号接收到做出行为反应，在不久的将来将会清晰的展现在我们面前。

社会性昆虫同巢内的个体即使来源于相同的基因组，但是却出现表型及行为多态性，研究多态性分化过程中激素的作用有助于了解激素对行为的控制作用。

虽然基因对昆虫社会行为调控作用的研究已取得进展，但仍有很多问题值得深入研究。如社会行为到底是由基因还是后天环境决定，一直备受争论^[38]。基因和行为之间，存在诸多因素影响行为的最终发生。例如不同水平的神经及内分泌的变化；转录、翻译、翻译后的修饰变化；大脑代谢以及神经调节变化等，每一环节的变化均可能引起最终行为的改变。尽管存在这些挑战，但是遗传学和分子生物学技术的进步为我们研究基因与社会行为的关系带来了光明的前景。转基因活体实验、RNAi 技术以及 CRISPR/Cas9 基因编辑技术的成熟使得研究特定基因的功能成为可能^[7, 39-41]。随着技术的发展，当昆虫行为发生时，能够实时监测昆虫大脑内的神经传导电信号、激素分泌以及各组织器官的全基因组转录和蛋白翻译的变化，相信更多的社会性昆虫复杂行为的生理及分子机制将被揭晓。

黑翅土白蚁、家白蚁和全球性入侵害虫红火蚁等是重要的林业害虫，对我国农林生产及社会经济造成严重损失。由于其繁殖能力强、巢穴隐蔽等特点，利用化学药剂对其进行防治较为困难。通过先进的生理生化技术、基因测序与合成、基因编辑等研究社会性昆虫的行为及其内在机制机理，可开发出针对这类害虫的行为调控剂，干扰其社会行为，扰乱巢穴的正常秩序最终使巢穴土崩瓦解，从而达到生物防治的目的。

参考文献

- [1] WILSON E O. The Insect Societies[M]. Cambridge, Massachusetts: Harvard Univ Press, 1971.
- [2] ROBINSON G E, GROZINGER C M, WHITFIELD C W. Sociogenomics: social life in molecular terms[J]. Nat Rev Genet, 2005, 6(4): 257-270.
- [3] ROBINSON G E, FERNALD R D, CLAYTON D F. Genes and social behavior[J]. Science, 2008, 322(5903): 896-900.
- [4] 邱华龙. 绿僵菌胁迫下红火蚁的防御行为及机制探讨[D]. 广州: 华南农业大学农学院, 2016.
- [5] MYSORE K, SUBRAMANIAN K A, SARASIJ R C, et al. Caste and sex specific olfactory glomerular organization and brain architecture in two sympatric ant species *Camponotus sericeus* and *Camponotus compressus* (Fabricius, 1798)[J]. Arthropod Struct Dev. 2009, 38(6): 485-497.
- [6] MIZUNAMI M, YAMAGATA N, NISHINO H. Alarm pheromone processing in the ant brain: an evolutionary perspective[J]. Front Behav Neurosci, 2010, 4(28): 1-9.
- [7] CHEN L, WANG G, ZHU Y N, et al. Advances and perspectives in the application of CRISPR/Cas9 in insects[J]. 动物学研究, 2016, 37(4): 220-228.
- [8] HÖLLDOBLER B, WILSON E O. The super-organism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies[J]. The Quarterly Review of Biology, 2010, 85(1): 4-8.
- [9] ROBINSON G E, VARGO E L. Juvenile hormone in adult eusocial Hymenoptera: gonadotropin and behavioral pacemaker[J]. Arch Insect Biochem Physiol, 1997, 35(4): 559-583.
- [10] KARLSON P, BURTENANDT A. Pheromones (ectohormones) in insects[J]. Ann Rev Entomol, 1959, 4: 39-58.
- [11] ALAUX C, MAISONNASSE A, LE CONTE Y. Pheromones in a superorganism: from gene to social regulation[J]. Vitam Horm, 2010, 83: 401-423.
- [12] WILSON E O, BOSSERT W H. Chemical communication among animals[J]. Recent Prog Horm Res, 1963, 19: 673-716.
- [13] BILLEN J, MORGAN E D. Pheromone communication in social insect: sources and secretions[M]//Vander Meer RK, eds. Pheromone communication in social insects ants, wasps, bees and termites. Colorado: Westview Press, 1998.
- [14] BROCKMANN A, ROBINSON G E. Central projections of sensory systems involved in honey bee dance language communication[J]. Brain Behav Evol, 2007, 70(2): 125-136.
- [15] SASAKI K, AKASAKA S, MEZAWA R, et al. Regula-

- tion of the brain dopaminergic system by juvenile hormone in honey bee males (*Apis mellifera* L.)[J]. Insect Mol Biol, 2012, 21(5): 502-509.
- [16] DOLEZAL A G, BRENT C S, HÖLLDOBLER B, et al. Worker division of labor and endocrine physiology are associated in the harvester ant, *Pogonomyrmex californicus*[J]. J Exp Biol, 2012, 215(3): 454-460.
- [17] DONG S Z, YE G Y, GUO J Y, HU C. Roles of ecdysteroid and juvenile hormone in vitellogenesis in an endoparasitic wasp, *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae)[J]. Gen Comp Endocrinol, 2009, 160(1): 102-108.
- [18] BLOCH G, BORST D W, HUANG Z Y, et al. Juvenile hormone titers, juvenile hormone biosynthesis, ovarian development and social environment in *Bombus terrestris*[J]. J Insect Physiol, 2000, 46(1): 47-57.
- [19] BRENT, C S, PEETERS C, DIETEMANN V, et al. Hormonal correlates of reproductive status in the queenless Ponerine ant, *Streblognathus peetersi*[J]. J Comp Physiol, 2006, 192(3): 315-320.
- [20] AMDAM G V, CSONDES A, FONDRAK M K, et al. Complex social behaviour derived from maternal reproductive traits[J]. Nature, 2006, 439(7072): 76-78.
- [21] AONUMA H, WATANABE T. Changes in the content of brain biogenic amine associated with early colony establishment in the queen of the ant, *Formica japonica*[J]. PLoS One, 2012, 7(8): e43377.
- [22] BAUMANN A, BLENAU W, ERBER J. Biogenic amines[M]//Resh V H, Crade R T, eds. Encyclopedia of Insects. San Diego: Academic Press, 2009: 91-94.
- [23] SASAKI K, NAGAO T. Distribution and levels of dopamine and its metabolites in brains of reproductive workers in honeybees[J]. J Insect Physiol, 2001, 47(10): 1205-1216.
- [24] SASAKI K, YAMASAKI K, NAGAO T. Neuro-endocrine correlates of ovarian development and egg-laying behaviors in the primitively eusocial wasp (*Polistes chinensis*)[J]. J Insect Physiol, 2007, 53(9): 940-949.
- [25] ROBINSON G E, HEUSER L M, LECONTE Y, et al. Neurochemicals aid bee nestmate recognition[J]. Nature, 1999, 399(6736): 534-535.
- [26] VANDER MEER R K, PRESTON C A, HEFETZ A. Queen regulates biogenic amine level and nestmate recognition in workers of the fire ant, *Solenopsis invicta*[J]. Naturwissenschaften, 2008, 95(12): 1155-1158.
- [27] AONUMA H, WATANABE T. Octopaminergic system in the brain controls aggressive motivation in the ant, *Formica japonica*[J]. Acta Biologica Hungarica, 2012, 63: 63-68.
- [28] KAATZ H, EICHMULLER S, KREISSL S. Stimulatory effect of octopamine on juvenile hormone biosynthesis in honey bees (*Apis mellifera*): Physiological and immunocytochemical evidence[J]. J Insect Physiol, 1994, 40(10): 865-872.
- [29] FITZPATRICK M J, SHAHAR Y B. Candidate genes for behavioral ecology[J]. Trends Ecol Evol, 2005, 20(2): 96-104.
- [30] KELLER L, ROSS K G. Selfish genes: a green beard in the red fire ant[J]. Nature, 1998, 394(6693): 573-575.
- [31] LUCAS C, NICOLAS M, KELLER L. Expression of foraging and *Gp-9* are associated with social organization in the fire ant *Solenopsis invicta*[J]. Insect Molecular Biology, 2015, 24(1): 93-104.
- [32] VALLES S M, PORTER S D. Identification of polygyny and monogyny fire ant colonies (*Solenopsis invicta*) by multiplex PCR of *Gp-9* alleles[J]. Insectes Sociaux, 2003, 50(2): 199-200.
- [33] BONASIO R G, ZHANG G J, CHAO Y Y, et al. Genomic comparison of the ants *Camponotus floridanus* and *Harpegnathos saltator*[J]. Science, 2010, 329(5995): 1068-1071.
- [34] CHITTKA A, WURM Y, CHITTKA L. Epigenetics: the making of ant castes[J]. Current Biology, 2012, 22(19): R835-R838.
- [35] LIBBRECHT R, OXLEY P R, KELLER L, et al. Robust DNA methylation in the clonal raider ant brain[J]. Curr Biol, 2016, 26(3): 391-395.
- [36] ALAUX C, KEMPER N, KRETZSCHMAR A, et al. Brain, physiological and behavioral modulation induced by immune stimulation in honeybees (*Apis mellifera*): a potential mediator of social immunity?[J]. Brain, Behav. Immun, 2012, 26(7): 1057-1060.
- [37] LUCAS C, SOKOLOWSKI M B. Molecular basis for changes in behavioral state in ant social behaviors[J]. PNAS, 2009, 106(15): 6351-6356.
- [38] ROBINSON G E. Beyond nature and nurture[J]. Science, 2004, 304(16): 397-399.
- [39] HELBING S, LATTORFF H M. Patterns of molecular evolution of RNAi genes in social and socially parasitic bumblebees[J]. Journal of Molecular Epidemiology & Evolutionary Genetics in Infectious Diseases, 2016, 42: 53-59.
- [40] QIU H L, CHENG D F. A chemosensory protein gene *Si-CSP1* associated with necrophoric behavior in red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae)[J]. Journal of Economic Entomology, 2017. doi: 10.1093/jee/tox095.