

蜜蜂情绪与行为的关系及其调控机制

黄天熙¹ 张翠平² 郑火青²

(1 浙江大学药学院, 杭州 310000; 2 浙江大学动物科学学院, 杭州 310000)

摘要: 尽管哺乳动物的情绪-行为关系研究已相当深入, 但蜜蜂的情绪表现及其行为关联仍缺乏系统性探讨。本文基于蜜蜂具备情绪的理论依据, 阐述了其情绪与行为间的内在联系, 并重点阐述了多巴胺信号通路在此调控中的关键作用。最后, 文章指出了当前研究面临的核心挑战, 并展望了多巴胺通路在蜜蜂情绪与行为研究中的潜在价值与应用前景。

关键词: 蜜蜂; 情绪; 行为; 多巴胺

Emotion-Behavior Relationships and Their Regulatory Mechanisms in Honeybees

Abstract: Although the relationship between emotions and behaviors has been extensively studied in mammals, the association between emotions and behaviors and their regulatory mechanisms in honeybees remains relatively unexplored systematically. In this paper, we analyze the theoretical basis of honeybees possessing emotions, describe the intrinsic links between their emotions and behaviors, and focus on the key role of the dopamine signaling pathway in regulating honeybee emotions and behaviors. Finally, the paper points out the core scientific problems in this research field and looks forward to the potential value of the dopamine signaling pathway and its application in the regulation of honeybee emotions and behaviors.

Key words: honeybees; mood; behavior; dopamine

蜜蜂因其高度的社会性、行为协调性与复杂性, 已成为行为生物学与神经生物学研究的理想模式生物。近年来, 研究者的关注点不仅限于蜜蜂的复杂行为模式, 更深入地探索其是否具备类似高等动物的情绪状态。情绪对动物的生存与行为选择至关重要, 它通过影响决策和反应模式, 调节个体与环境的互动。在神经化学层面, 多巴胺作为一种关键神经递质, 在哺乳动物和昆虫中均广泛参与情绪调节与行为表现。特别是在蜜蜂中, 已有研究证实多巴胺在多种情绪相关行为中扮演着重要的调控角色。

1. 蜜蜂的情绪

动物是否以及能在多大程度上体验情绪, 是科学界关注的重要议题^[1]。由于人类无法直接读取动物的主观感受, 研究者需借助理、认知及行为指标来推断其情绪状态^[2,3]。近年来, 为深化对动物情绪与行为关系的理解并规范关于情绪的研究, 许多学者对情绪给出了明确定义: 情绪并非人类独有的复杂体验, 而是一种具有普遍生物特征的神经状态, 由特定刺激触发, 并引发一系列行为、认知、体感和生理反应^[4]。

昆虫亦能通过其行为模式表达类似愤怒、恐惧、嫉妒和爱^[4]。因此, 蜜蜂模型为我们探究其是否真正拥有情绪, 提供了通过生理、认知及行为层面进行研究的独特视角。

情绪原型理论定义了其四大核心特征: 可扩展性(强度)、效价(正负)、持久性和泛化性^[4]。其中, 可扩展性与效价被认为是区分情绪与其他精神状态的关键维度^[5,6], 情绪状态也常据此进行分类^[7]。现有研究在很大程度上支持蜜蜂具备这四大特征, 为蜜蜂具有情绪的观点提供了证据。

第一是可拓展性(情绪强度), 在蜜蜂身上体现为行为反应的等级变化。如人类存在从担忧到恐慌的不同强度负性情绪, 或从欣喜到狂喜的不同强度正性情绪, 其行为表现也随之转变^[4]。在动物模型上, 猎物面对捕食者逼近时, 防御行为会从静止转为逃跑^[8]。在蜜蜂中, 其防御行为的强度也反映了情绪强度: 面对体型较大的胡蜂时, 蜜蜂更倾向于发动反击; 而面对体型较小的胡蜂时, 攻击概率则显著降低^[9]。一项研究揭示, 电击会引发蜜蜂脑部蘑菇体中多

巴胺的瞬时增加，且释放量与电击强度、持续时间正相关，蜜蜂的行为反应强度亦与多巴胺释放量紧密相关——多巴胺释放越多，反应越强烈^[10]，这表明行为反应的强度变化正是蜜蜂情绪强度的体现。

第二是情绪的效价，即情绪通常是成对出现的。这一情绪特性可以体现在动物有接近或离开某一对象两种不同的行为反应。研究显示，涂抹多巴胺激动剂（6,7-ADTN）的蜜蜂更倾向于积极外出探索，而施用多巴胺拮抗剂（氟奋乃静）的蜜蜂则更倾向于留在蜂巢内^[11]。这种相反的行为倾向提示蜜蜂的情绪同样具有积极与消极的双重性。

第三是持久性，这一特性将情绪与简单的刺激反应区分开来。在果蝇中，反复的有害刺激能诱导持续的运动激活状态，其持续时间受多巴胺调控^[12]。蜜蜂研究中也观察到类似现象：经历机械震动（模拟天敌攻击）后，蜜蜂脑中多巴胺、八氨酸和血清素水平降低，并在后续的气味选择实验中表现出“悲观认知偏差”，即更倾向于将模糊气味判断为消极，且不愿伸出触角探测^[13]。这种持续的行为偏差表明，蜜蜂的情绪状态可能影响其决策方式，类似于焦虑或抑郁个体倾向于负面解读中性事件，而非简单的条件反射。

第四是泛化性，指情绪状态对个体产生广泛影响，超越特定刺激。蜜蜂的情绪不仅影响特定行为，还广泛调节其生理和认知状态。例如，受惊吓的蜜蜂不仅行为上表现出回避^[9]，其学习能力和嗅觉认知也会受到影响^[13]。研究进一步发现，在模糊线索条件下，经历积极奖励（蔗糖）训练的蜜蜂更倾向于接近模糊线索，暗示积极情绪状态下，蜜蜂对外界可能持有更积极的认知评价^[14]。

此外，作为社会性动物，蜜蜂的情绪还展现出独特的社会性维度。动物对同种个体的情绪通常很敏感，可能产生类似共情的反应^[15]，这在蜜蜂中尤为突出。群体面对捕食者的恐惧反应可能比个体更强烈^[9]，且蜜蜂的攻击性强弱常以群落为单位呈现，不同蜂群具有不同的防御攻击性特征^[16]，这也解释了养蜂人常用“凶”来形容整个蜂群的现象。

尽管蜜蜂的行为反应能直观反映其情绪状态，但要深入理解蜜蜂情绪与行为的关系，并确证情绪对行为的调控作用，仍需进一步探究其背后的神经生物学机制，为两者间的联系提供更科学、更有力的证据。

2. 蜜蜂情绪与行为的联系

揭示行为的情绪深层结构，是动物行为研究未来的前沿方向^[17]。理解动物的情绪一般从观察能暗示其情绪状态的行为表现开始^[18]。蜜蜂的行为反应能够帮助人们推断蜜蜂的情绪状态，但是蜜蜂情绪如何影响其行为的内在机制仍不明确。在动物情绪与行为的研究领域，普遍认为情绪作为一种核心决策因素，能够引发多种反应，其中就包括行为反应^[4]。这种情绪反应系统不是严格预定，它引发的神经和生理变化快速且类似反射，但具体的行为表现则会因情境而异^[17]。例如：人类和其他动物面对危险时都会产生恐惧情绪，这与生物的逃离本能有关；但恐惧也可能导致愤怒，即攻击本能。蜜蜂行为学研究中也有类似的现象：当蜜蜂感受到危险并产生恐惧情绪时，可能表现出两种截然不同的行为反应^[17]。一种是因恐惧而采取攻击来自卫，增加防御性攻击行为来应对外敌；另一种则是因恐惧采取回避，减少外出、跳摇摆舞等行为反应消极面对。危险刺激引发的情绪是恐惧，但这是一种“智能”的恐惧，生物会寻求最合适的行为反应^[17]。因此，蜜蜂在恐惧情绪下采取的具体措施可能取决于当时的具体情况。

已有研究表明，蜜蜂大脑中基因表达水平的变化可显著影响其社会行为^[19]，其攻击性行为的差异亦与大脑内特定分子特征的变化密切相关^[20]。这些发现强调了蜜蜂行为表型与神经生物学状态之间的紧密联系。情绪作为一种由外界刺激诱导的中枢神经活动状态，反映了个体大脑在基因转录和分子调控层面的动态变化。因此，蜜蜂的情绪状态不仅是大脑生理状态的体现，更在行为调控中发挥关键作用，行为差异与情绪状态之间存在高度关联。

生物胺作为生物大脑中重要的信使，其水平变化往往与蜜蜂情绪状态的改变相关联。多项研究已证实生物胺对蜜蜂行为的调控作用，其中多巴胺是最为广泛的一种。多巴胺作为一种在动物界普遍存在的神经递质，在神经生物学领域被广泛研究。在蜜蜂模型上，研究者发现其大脑中存在高浓度多巴胺^[21]。并且在蜜蜂大脑中已检测到三种多巴胺受体：DOP1、DOP2和DOP3。蘑菇体（mushroom body, MB）是蜜蜂大脑的高级信息处理中心，由不同亚型的中间神经元——肯扬细胞（Kenyon cell, KC）构成^[22]。研

究发现,多巴胺免疫反应性纤维(DA-immunoreactive fibers)环绕着蘑菇体,并延伸到蘑菇体神经质和体外皮中,在那里与肯扬细胞体形成突触^[23]。有研究进一步揭示,在西方蜜蜂整个蛹发育过程中,两种多巴胺受体基因(Am dop1和Am dop2)均在蘑菇体肯扬细胞中有表达^[24],虽然Am dop3也在蜜蜂脑中广泛表达,但主要在蜜蜂的中脑和后脑表达^[25]。

多巴胺受体在蜜蜂脑中的广泛表达,结合蜜蜂脑中高浓度的多巴胺,为多巴胺在蜜蜂情绪及行为调控中发挥重要作用提供了生理结构基础。因此,在利用蜜蜂模型探究情绪与行为联系时,多巴胺作为中枢神经状态的重要指标,其变化特征可能成为连接情绪状态与具体行为表现的关键桥梁之一。

3. 多巴胺对蜜蜂情绪和行为的调控

3.1 多巴胺对蜜蜂情绪的调控

多巴胺在多种生物情绪调节中的作用已得到广泛证实。研究表明,多巴胺不仅参与调节人类的情绪处理^[26],也在大鼠等模型动物的情绪反应中扮演重要角色^[27]。在蜜蜂中,多巴胺也被认为是调节其情绪反应的重要因素。当蜜蜂处于类似于积极或“愉悦”的情绪状态时,其脑内多巴胺水平通常升高,这往往伴随着积极的外出觅食行为和增强的飞行能力。相反,在类似于“害怕”或防御性情绪状态下,多巴胺水平的变化则呈现出更复杂的调控模式:若多巴胺水平上升,蜜蜂倾向于采取攻击性防御策略,其攻击防御能力显著增强;而若多巴胺水平下降,蜜蜂则更可能选择回避策略,表现为减少外出活动、减少跳摇摆舞以及攻击行为减少等(如图1所示)。此外,通过外源性施加多巴胺、多巴胺激动剂或拮抗剂,也可以显著影响蜜蜂的情绪状态,并诱导其表现出不同的行为模式。

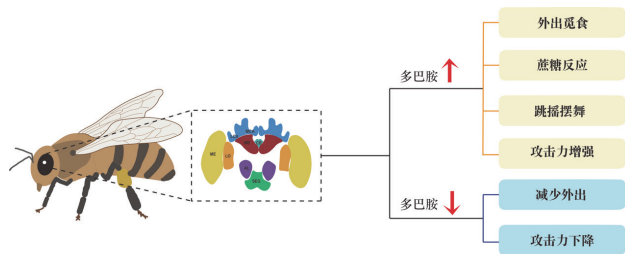


图1 多巴胺调控蜜蜂情绪及行为示意图

3.2 多巴胺对觅食行为的调节

蜜蜂的觅食行为受到多巴胺的显著影响。例如,

当面对有吸引力的糖水时,蜜蜂会快速直线地飞向食物源;而如果糖水被替换为清水,其飞行路径则会变得缓慢且曲折^[14]。这一行为差异表明,多巴胺在介导蜜蜂对食物的渴望方面扮演着关键角色。具体而言,当蜜蜂在将要外出觅食、回来后通过跳舞传达信息前和饥饿三种状态下,其大脑中的多巴胺水平均会检测到升高,而利用药物使蜜蜂脑中多巴胺水平降低则会导致蜜蜂觅食行为的减少^[11]。

此外,向蜜蜂胸部涂抹不同浓度的多巴胺和多巴胺激动剂(6,7-ADTN)发现,低浓度处理会增强蜜蜂对蔗糖的敏感性,而高浓度处理则反而会降低这种敏感性,提示多巴胺对蜜蜂的觅食行为具有双重调节作用^[28]。

3.3 多巴胺对防御攻击行为的调节

蜜蜂的防御攻击反应包括工蜂的几种特定行为模式:蜇刺、守卫和追击^[29]。多巴胺在这一过程中扮演着关键角色,其水平升高能够显著增强蜜蜂的攻击性,从而在蜂群面临外部威胁时促进快速有效的群体防御反应。当蜜蜂面对外界攻击刺激时会使用多种警报信号来应对攻击^[30]。多巴胺能够通过影响攻击性相关的脑区的能量水平,导致蜜蜂攻击性的变化。例如,乙酸异戊酯(IAA)为主要成分的报警信息素是蜜蜂的重要信息素之一,多巴胺通过增加蜜蜂对警报信息素的呼吸反应和脑中线粒体能量代谢,增强了蜜蜂的攻击性^[31]。在个体层面,发动攻击时,蜜蜂通过提高脑中多巴胺的水平来增加单个蜜蜂的攻击性叮咬,因此在使用多巴胺拮抗剂的情况下,蜜蜂蜇刺的风险会显著降低^[32]。在蜜蜂的打斗实验中,获胜者的大脑中多巴胺水平显著高于失败者^[33]。此外,多巴胺对于蜜蜂蜂王的攻击行为也有显著影响。研究发现,具有较高攻击性的处女王大脑中的多巴胺水平高于攻击性较低的已交配蜂王。而且,多巴胺信号在调节处女王的战斗和攻击行为中发挥了重要作用:注射低浓度的多巴胺拮抗剂能显著降低处女王的胜率^[34]。这表明,多巴胺调控攻击行为的作用机制在蜂王和工蜂中具有普遍性。

3.4 多巴胺对蜜蜂回避行为的调节

蜜蜂在面对胡蜂等捕食者时,会表现出明显的回避行为。具体表现为减少觅食时间,并且尽量避免前往可能存在捕食者的危险区域^[9]。当蜜蜂暴露于捕食

者胡蜂时,其脑内多巴胺水平明显降低,如果外源补充多巴胺则可以逆转部分回避行为^[35]。

有趣的是,蜜蜂的回避反应不仅是个体的,还是群体的。研究发现,在有胡蜂存在的情况下,蜜蜂群体和个体都会呈现回避相关行为。群体中觅食个体减少,跳摆尾舞个体减少。个体更倾向于待在蜂巢里,减少跳摆尾舞,并释放抑制信号。此时,对蜜蜂脑中的多巴胺水平进行检测,发现跳摆尾舞个体脑中多巴胺水平相对较高,而释放抑制信号和接收抑制信号的个体脑中多巴胺水平相对较低^[36],说明多巴胺能够调节蜜蜂面对危险时的回避行为。

3.5 多巴胺对蜜蜂运动行为的调节

多巴胺在调节蜜蜂的运动行为方面起着重要作用。研究发现,普通蜜蜂和经过多巴胺处理的蜜蜂在飞行、梳理、振翅、停止行走等多种行为上存在显著差异^[37]。如多巴胺能够提升雄蜂的飞行持续时间,增加翅膀振动的时长^[38]。而使用多巴胺拮抗剂则能延缓蜜蜂的起飞时间,降低蜂王的飞行性能,包括飞行距离、持续时间和速度^[39]。

4. 讨论

当前,蜜蜂情绪研究尚处于起步阶段,面临着多重挑战。首先,蜜蜂的情绪状态较难直接观测,研究者通常需要依赖间接行为指标来推测。目前关于蜜蜂情绪的研究使用的实验设计、测量指标和解释框架差异较大,如何规范和标准化这些行为指标,为后续研究提供基础,是一大挑战。其次,动物情绪与人类情绪具有本质区别,研究者不应直接套用人类情绪去描述蜜蜂情绪,如何清晰地区分蜜蜂情绪状态与人类情绪是蜜蜂情绪研究领域的另一大挑战。此外,对于蜜蜂神经生物学机制的研究仍不够深入,无法为情绪和行为的表达提供充足证据。尽管蜜蜂情绪研究存在较多挑战,但深入研究多巴胺通路对蜜蜂情绪与行为的调控,不仅有助于理解蜜蜂的内在神经生理机制,更能为人类脑科学研究提供独特的视角和借鉴。

值得注意的是,当前蜜蜂学领域相关研究多集中于多巴胺对蜜蜂具体行为的研究,而忽视了情绪和行为之间的相关性。事实上,对蜜蜂情绪的研究可能会在很大程度上促进我们对蜜蜂行为模式的整体理解,从而对蜜蜂这种生物有更深刻地认识。阐明多巴胺调控情绪与行为的分子机制,将为蜜蜂种群保护提供新

思路,比如如何通过多巴胺信号调节蜜蜂情绪来优化蜜蜂的觅食和抗压能力。

情感神经科学依靠动物模型来研究在特定情绪反应期间激活了哪些大脑区域和神经回路,这些发现通常启发人类大脑的研究^[18]。虽然在神经科学领域,啮齿动物模型占据主导,但小型脊椎动物和无脊椎动物模型的价值正逐渐被认识。蜜蜂作为一种体型小、数量多的模式生物,非常适合用于探索候选基因在不同脑区的表达与功能,其特性也为高通量筛选计划提供了高效平台^[40]。因此,对蜜蜂情绪和行为的研究,不仅能够为人类精神类疾病研究提供借鉴,还有助于筛选潜在药物靶点,推动副作用更小的新型药物研发。

参考文献

- [1]Paul E S, Mendl M T. Animal emotion: Descriptive and prescriptive definitions and their implications for a comparative perspective [J]. Applied animal behaviour science, 2018, 205: 202–209.
- [2]Mendl M, Burman O H, Paul E S. An integrative and functional framework for the study of animal emotion and mood [J]. Proceedings of the royal society B: biological sciences, 2010, 277(1696): 2895–2904.
- [3]Plutchik R. A general psychoevolutionary theory of emotion [M]. Theories of emotion. Elsevier. 1980: 3–33.
- [4]Anderson D J, Adolphs R. A framework for studying emotions across species [J]. Cell, 2014, 157(1): 187–200.
- [5]Russell J A. Core affect and the psychological construction of emotion [J]. Psychological review, 2003, 110(1): 145.
- [6]Salzman C D, Fusi S. Emotion, cognition, and mental state representation in amygdala and prefrontal cortex [J]. Annual review of neuroscience, 2010, 33(1): 173–202.
- [7]Russell J A. A circumplex model of affect [J]. Journal of personality and social psychology, 1980, 39(6): 1161.
- [8]Bolles R C, Fanselow M S. A perceptual–defensive–recuperative model of fear and pain [J]. Behavioral and brain sciences, 1980, 3(2): 291–301.
- [9]Tan K, Hu Z, Chen W, et al. Fearful foragers: honey bees tune colony and individual foraging to multi–predator presence and food quality [J]. Plos one, 2013, 8(9): e75841.
- [10]Jarriault D, Fuller J, Hyland B L, et al. Dopamine release in mushroom bodies of the honey bee (*Apis mellifera* L.) in response to aversive stimulation [J]. Scientific reports, 2018, 8(1): 16277.
- [11]Huang J, Zhang Z, Feng W, et al. Food wanting is mediated by transient activation of dopaminergic signaling in the honey bee brain [J]. Science, 2022, 376(6592): 508–512.
- [12]Lebestky T, Chang J–S C, Dankert H, et al. Two different forms of arousal in *Drosophila* are oppositely regulated by the dopamine D1

receptor ortholog DopR via distinct neural circuits [J]. *Neuron*, 2009, 64(4): 522–536.

[13] Bateson M, Desire S, Gartside S E, et al. Agitated honeybees exhibit pessimistic cognitive biases [J]. *Current biology*, 2011, 21(12): 1070–1073.

[14] Mendl M T, Paul E S. Bee happy [J]. *Science*, 2016, 353(6307): 1499–1500.

[15] De Waal F B, Preston S D. Mammalian empathy: behavioural manifestations and neural basis [J]. *Nature reviews neuroscience*, 2017, 18(8): 498–509.

[16] Sokolowski M B. Honey bee colony aggression and indirect genetic effects [J]. *Proceedings of the national academy of sciences*, 2020, 117(31): 18148–18150.

[17] De Waal F B. What is an animal emotion? [J]. *Annals of the New York academy of sciences*, 2011, 1224(1): 191–206.

[18] De Waal F B, Andrews K. The question of animal emotions [J]. *Science*, 2022, 375(6587): 1351–1352.

[19] Zayed A, Robinson G E. Understanding the relationship between brain gene expression and social behavior: lessons from the honey bee [J]. *Annual review of genetics*, 2012, 46(1): 591–615.

[20] Alaux C, Sinha S, Hasadsri L, et al. Honey bee aggression supports a link between gene regulation and behavioral evolution [J]. *Proceedings of the national academy of sciences*, 2009, 106(36): 15400–15405.

[21] Scheiner R, Baumann A, Blenau W. Aminergic control and modulation of honeybee behaviour [J]. *Current neuropharmacology*, 2006, 4(4): 259–276.

[22] Suenami S, Oya S, Kohno H, et al. Kenyon cell subtypes/populations in the honeybee mushroom bodies: possible function based on their gene expression profiles, differentiation, possible evolution, and application of genome editing [J]. *Frontiers in psychology*, 2018, 9: 1717.

[23] Mustard J A, Vergoz V, Mesce K A, et al. Dopamine signaling in the bee [J]. *Honeybee neurobiology and behavior: a tribute to Randolph Menzel*, 2012: 199–209.

[24] Kurshan P T, Hamilton I S, Mustard J A, et al. Developmental changes in expression patterns of two dopamine receptor genes in mushroom bodies of the honeybee, *Apis mellifera* [J]. *Journal of comparative neurology*, 2003, 466(1): 91–103.

[25] Beggs K T, Hamilton I S, Kurshan P T, et al. Characterization of a D2-like dopamine receptor (AmDOP3) in honey bee, *Apis mellifera* [J]. *Insect biochemistry and molecular biology*, 2005, 35(8): 873–882.

[26] Badgaiyan R D, Fischman A J, Alpert N M. Dopamine release during human emotional processing [J]. *Neuroimage*, 2009, 47(4): 2041–2045.

[27] Salgado-Pineda P, Delaveau P, Blin O, et al. Dopaminergic contribution to the regulation of emotional perception [J]. *Clinical*

neuropharmacology, 2005, 28(5): 228–237.

[28] Scheiner R, Plüschhahn S, Öney B, et al. Behavioural pharmacology of octopamine, tyramine and dopamine in honey bees [J]. *Behavioural brain research*, 2002, 136(2): 545–553.

[29] Breed M D, Guzmán-Novoa E, Hunt G J. Defensive behavior of honey bees: organization, genetics, and comparisons with other bees [J]. *Annual reviews in entomology*, 2004, 49(1): 271–298.

[30] Mattila H R, Kernen H G, Otis G W, et al. Giant hornet (*Vespa soror*) attacks trigger frenetic antipredator signalling in honeybee (*Apis cerana*) colonies [J]. *Royal society open science*, 2021, 8(11): 211215.

[31] Rittschof C C, Vekaria H J, Palmer J H, et al. Biogenic amines and activity levels alter the neural energetic response to aggressive social cues in the honey bee *Apis mellifera* [J]. *Journal of neuroscience research*, 2019, 97(8): 991–1003.

[32] Nouvian M, Mandal S, Jamme C, et al. Cooperative defence operates by social modulation of biogenic amine levels in the honey bee brain [J]. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, 2018, 285(1871): 20172653.

[33] Sasaki K, Harada M. Dopamine production in the brain is associated with caste-specific morphology and behavior in an artificial intermediate honey bee caste [J]. *Plos one*, 2020, 15(12): e0244140.

[34] Farkhary S I, Sasaki K, Hayashi S, et al. Fighting and stinging responses are affected by a dopamine receptor blocker flupenthixol in honey bee virgin queens [J]. *Journal of insect behavior*, 2017, 30: 717–727.

[35] Gu G, Wang Z, Lin T, et al. Bee fear responses are mediated by dopamine and influence cognition [J]. *Journal of animal ecology*, 2025, 94(1): 112–124.

[36] Dong S, Gu G, Lin T, et al. An inhibitory signal associated with danger reduces honeybee dopamine levels [J]. *Current biology*, 2023, 33(10): 2081–2087. e2084.

[37] Mustard J A, Pham P M, Smith B H. Modulation of motor behavior by dopamine and the D1-like dopamine receptor AmDOP2 in the honey bee [J]. *Journal of insect physiology*, 2010, 56(4): 422–430.

[38] Mezawa R, Akasaka S, Nagao T, et al. Neuroendocrine mechanisms underlying regulation of mating flight behaviors in male honey bees (*Apis mellifera* L.) [J]. *General and comparative endocrinology*, 2013, 186: 108–115.

[39] Farkhary S I, Sasaki K, Hayashi S, et al. Suppression of flight activity by a dopamine receptor antagonist in honey bee (*Apis mellifera*) virgin queens and workers [J]. *Journal of insect behavior*, 2019, 32: 218–224.

[40] Burne T, Scott E, Van Swinderen B, et al. Big ideas for small brains: what can psychiatry learn from worms, flies, bees and fish? [J]. *Molecular psychiatry*, 2011, 16(1): 7–16. 