

● 课程论文园地

蜜蜂的基因、行为及其联系

林大川¹, 胡福良²

(1.浙江大学生命科学学院生物科学 1901 班, 浙江 杭州 310058; 2.浙江大学动物科学学院, 浙江 杭州 310058)

摘要: 蜜蜂具有高度复杂的社会性行为, 是一种理想的模式生物, 近十多年来有关蜜蜂基因的研究也在飞速发展, 为探究蜜蜂独特的行为与特定基因之间的关系提供了可能。简要介绍了蜜蜂基因研究的概况和各种独特的行为, 以及基因与行为之间的联系、基因表达的可能的作用机理。

关键词: 蜜蜂; 基因; 行为; 作用机理

中图分类号: S89 **文献标识码:** A

文章编号: 1003-9139 (2021) 04-0032-04

1 引言

蜜蜂具有高度复杂的社会性行为, 是一种理想的模式生物。近十多年来, 对于蜜蜂的研究越来越深入, 尤其是在基因层面上。早在 2002 年, 西方蜜蜂 (*Apis mellifera*) 就被美国国立卫生研究院 (NIH) 确定为优先测序的物种。之后在 2004 年, 第一份蜜蜂基因组的草图公布于世^[1]。继果蝇、蚊子、家蚕之后, 蜜蜂成为第 4 种全基因组破译的昆虫。多个国家 180 多名科学家联合测序, 为我们揭示了很大一部分蜜蜂基因的奥妙。

起源于非洲, 蜜蜂和其他昆虫在行为上有着较大的差异。作为典型的社会性昆虫, 蜜蜂社会的组织形态和分工体系一定程度上令人叹为观止。蜜蜂外出觅食所用的舞蹈就包含了很多秘密。由于破解了蜜蜂舞蹈语言的奥秘, 德国生物学家卡尔·冯·弗里希获得了 1973 年诺贝尔生理学或医学奖。蜜蜂强大的学习和记忆能力, 建筑出“完美”的蜂巢

结构, 种群内的互惠和亚家族的冲突, 蜂王释放“指挥”蜂群的信息素等。蜜蜂的行为具备很高的研究价值, 在仿生学方面更是意义非凡。

基因决定了 mRNA, 进而影响蛋白质的表达和生物的性状。所以, 蜜蜂的基因和蜜蜂的行为有着内在的紧密关联, 无法将两者割裂开来。对于蜜蜂行为在基因层面的研究也成为了蜜蜂研究的热门之一, 人们对于两者及其关联的了解更进了一步。

2 蜜蜂的基因组研究

2.1 蜜蜂基因组研究现状

以 SCI 论文为例, 近 10 年来中国科学家发表的蜜蜂基因组学相关的论文为 218 篇, 位列第二 (图 1)。

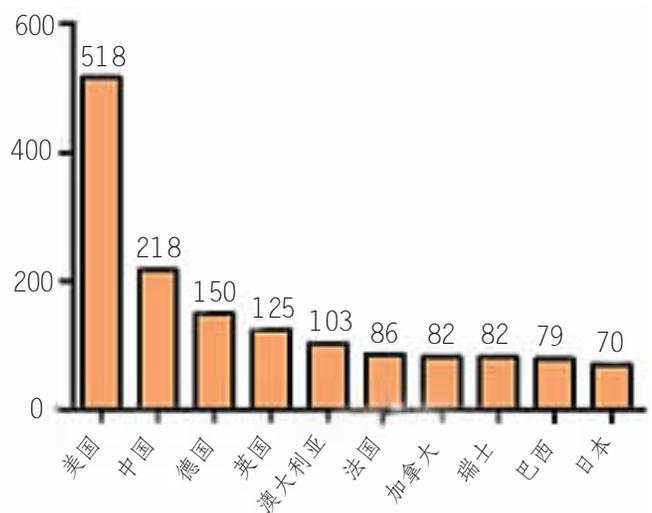


图 1 不同国家发表蜜蜂基因组相关 SCI 论文情况^[2]

收稿日期: 2020-05-18, 修回日期: 2021-01-10

作者简介: 林大川(2000.12-), 男, 浙江温州人, 本科生, E-mail: lindachuan00@163.com

指导老师: 胡福良, 教授, 博导, E-mail: flhu@zju.edu.cn

就具体研究方向而言, 基因遗传学方向的论文有 335 篇, 位列榜首, 微生物学方向也有较大的增长 (图 2)。

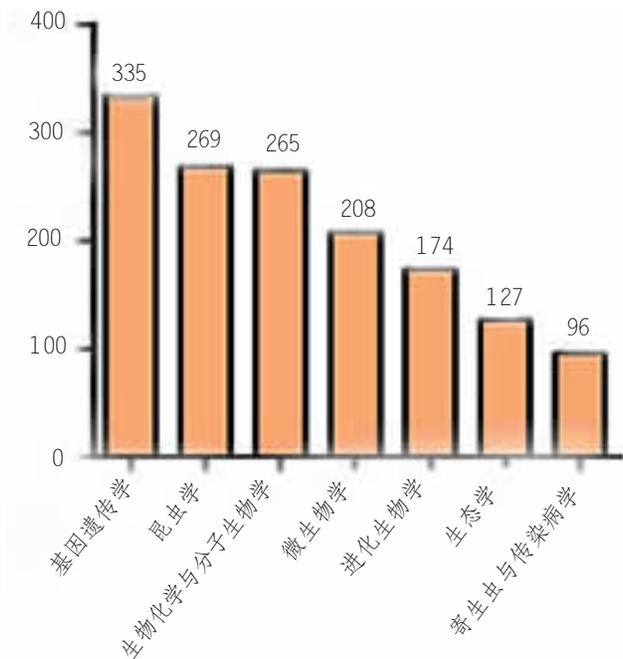


图 2 蜜蜂基因组相关 SCI 论文的研究方向分布情况^[2]

中国农业科学院、中国科学院、浙江大学是国内对蜜蜂基因组研究较多的机构。

综合上述的数据, 我们得出了蜜蜂的基因组研究是相当热门的一个领域, 研究的方向比较多样, 尤其在基因遗传学上是一个重点方向, 国内的研究也有很大的起色。

2.2 蜜蜂基因组结构

科学家们通过对蜜蜂基因组的分析, 初步发现 10 157 个基因, 基因组全长大约为 236 Mb (即 2.36 亿个碱基)。与蚊子及果蝇相比, 基因总数大致少 30%, 仍有大约 2 600 万个碱基的序列尚未被测序和克隆^[3]。

对于大多数动物的基因组而言, 基本上是一个均一的 G+C 结构域嵌合体, 但是通过蜜蜂基因组的研究, 人们发现蜜蜂有着更多的 (A+T) 区域和高含量的 Cp G 结构^[4]。

蜜蜂共有 16 条染色体, 其中最大的一条是中间着丝粒染色体, 除此之外的 15 条为端着丝粒染色体。将这些染色体的 17 个长端的端粒进行分析后研究人员发现, 有 70%~92% 的基因序列是相同的, 每个远端的端粒有一个 3~4 kb 的亚端粒结构区, 且在端粒最后几千个碱基之后有一个 T-T-A-G-G 的重复序列^[5]。

2.3 蜜蜂基因调节

关于蜜蜂的基因调节, 首先要提到的就是 DNA 甲基化。澳大利亚国立大学的 Kucharski 等第一次在蜜蜂级型分化的研究领域应用了 DNA 甲基化表观遗传学理念, 研究了叫做 *dynactin p62* 的基因, 最终得出了蜜蜂 DNA 甲基化和蜜蜂极型分化有着重要的关系^[5]。DNA 甲基化和蜜蜂的行为也有关系, 每个蜜蜂特有的甲基化模式决定了蜜蜂在蜂巢当中的角色^[6]。

此外, RNA 干扰也是基因调节的一个表现。在蜜蜂基因组中仅仅有一个 RNA 干扰体系必须的基因 (SID-1) 的同系物, 类 SID-1 基因数量上的差异可能和蜜蜂 RNA 干扰效果有关^[6], 而且 RNA 干扰沉默 KAT 基因在蜜蜂 10-HDA 的合成方面也有着重要的应用。

3 蜜蜂的行为

蜜蜂与其他普通昆虫最大的不同就是行为的高度社会性, 这一点在劳动分工上有所体现。蜂王专职产卵, 雄蜂仅担负交配职能, 工蜂承担除产卵和交配之外的一切箱内外工作, 一般情况下, 年轻工蜂负责箱内工作 (如哺育卫生等), 年老工蜂则负责诸如守卫和采集的箱外工作^[7]。

蜜蜂还有一项独特行为, 就是舞蹈语言。蜜蜂会通过舞蹈来传递食物的数量、方向以及距离。同时, 蜜蜂可以感知太阳的偏振光对于方向进行定位。蜜蜂的舞蹈语言分为圆舞和摆尾舞等多种。其中摆尾舞的持续长短可以表示食物距离的远近, 幅度可以表示食物的数量。尽管这个理论遭受了质疑, 但是还是能成功解释蜜蜂的舞蹈语言和飞行计划的。

虽然蜜蜂的大脑体积仅有 1 μ L 和 950 000 个神经元, 但是它还有着超强的学习和记忆能力。Wehner 和 Lindauer 曾经在 1966 年提出了“模版假设”, 证明了蜜蜂有一定的辨别图形的能力。后续科学家们的研究又证明了蜜蜂有视觉信息加工的能力, 甚至有视觉错觉和学习抽象事物的能力。

除了这些行为, 蜜蜂的飞行、采集、筑巢、饲喂、攻击、交尾、分蜂、聚集都有特殊的地方。特别是蜂巢被誉为自然界最经济

有效的建筑,有着近乎完美的空间结构和数学数据。

总而言之,蜜蜂的行为的独特性是毋庸置疑的,其中的奥妙自然与基因有着一定的关联。

4 蜜蜂基因与行为的联系

4.1 蜜蜂学习记忆能力的基因层面机理

科学家通过 Y 型迷宫实验对蜜蜂的学习记忆能力进行考察,进行小 RNA 测序分析后,他们分别从学习记忆训练组和未训练组蜜蜂大脑中获得了 13 367 770 和 13 132 655 个 clean reads,并检测到 40 个表达有差异的已知 miRNAs,且这些 miRNAs 的表达程度都在训练组蜜蜂的大脑中得到增强。另外,这 40 个 miRNAs 和 388 个差异表达基因中有 60 对 miRNA/mRNA 是共表达的。且通过 DGE 测序分析,训练组和未训练组一共有的 388 个差异表达基因,其中 45 个在训练组为上调基因^[8]。

因此,我们虽然不能知道具体是哪几个基因调控了蜜蜂的学习和记忆过程,但是我们知道,两者之间确实存在复杂的关系,而且有数百个基因在此过程中参与表达。

4.2 蜜蜂劳动分工的基因层面机理

蜜蜂劳动分工很重要的一点就是其行为的可塑性。这和蜜蜂体内激素水平、脑部神经结构变化、脑部基因变化有很大的关系^[9]。

ame-let-7 就是其中调控蜜蜂劳动分工的一个重要的基因。Behura 和 Whitfield 通过荧光定量研究,在意大利蜜蜂哺育蜂与采集蜂脑部发现 11 个表达差异显著的 miRNAs,其中 ame-let-7 在哺育蜂中上调表达,由此推测其可能调控与年龄相关的蜜蜂行为变化^[9]。经过进一步的研究,发现 ame-let-7 在哺育蜂脑部的表达显著高于其在采集蜂脑部的表达,而且与年龄无关,因此推测 ame-let-7 可能对哺育蜂和采集蜂的行为转变起到重要的调控作用。同时,胰岛素受体基因在将要发育为蜂王的幼虫中有很强烈的表达。所以,推测胰岛素通路对于雌蜂的形态变化有一定的影响,进一步改变劳动分工。

值得一提的是,ame-let-7 的功能不仅于

此,还影响了蜜蜂的记忆能力,很有可能就是上面所提到的差异基因中的一种。ame-let-7 可能通过调节 Mblk-1 影响蜜蜂的糖反应能力和学习记忆行为而且可能在蜜蜂脑部蘑菇体也有丰富的表达。

4.3 蜜蜂觅食的基因层面机理

Alberto Toma 及其同事研究了 period 基因对于工蜂职能转变是如何影响的。Toma 等对实验室培养的 3 组蜜蜂进行了脑中 mRNA 含量的测定。这 3 组蜜蜂的年龄分别是 4~6 日龄、7~9 日龄和 20~22 日龄。此外,他们把 1 日龄蜜蜂群中的每一只蜜蜂都作上标记并释放到田间的自然蜂群中去,在释放后的第 7 天和第 22 天再把它重捕回来并测定它们的 per mRNA 含量^[10]。结果表明,年龄较大的外勤觅食蜂脑内的 per mRNA 明显高于年龄较小的蜂。随后表明,per mRNA 的含量增加不仅仅由于年龄的增长,还和觅食行为本身有着很大的联系。

不仅是 period 基因,mvl 基因在蜜蜂觅食的行为背后也是一个重要的影响因素。它对果蝇对蔗糖的反应方式具有显著的影响,而蔗糖也是蜜蜂食物资源的重要成分^[10]。mvl 基因主要是影响锰在蜜蜂大脑内的传递,改变蜜蜂对于蔗糖的反应最终影响到了觅食的环节。

4.4 其他行为与基因的关联

蜜蜂最独特的行为莫过于舞蹈语言,实验也证明了作为分子标记的 CO I 基因可以用于分析蜜蜂属的舞蹈与筑巢行为的进化过程及祖先状态,然而蜜蜂那些带有“嗡嗡”声的舞蹈是通过适应性进化而来的,和基因关联性不大^[11]。

此外,蜜蜂还有许多功能性的基因,其中抗氧化酶基因在工蜂的行为发育中起到了很大的作用。研究发现,抗氧化基因的表达水平随着工蜂的行为发育而发生规律性变化。从差异表达基因的数量上看,工蜂出房后发育为哺育蜂时有 9 个抗氧化基因的表达水平下调,哺育蜂和守卫蜂为内勤蜂,仅有 2 个抗氧化基因在脑组织中差异表达;但当内勤蜂转变为外勤蜂时,约 60% 的抗氧化基因的表达水平明显升高;而采集蜂和侦察蜂的脑中仅有 4 个抗氧化基因差异表达^[12]。

蜂毒对于蜜蜂的防御和进攻体系是一种不可或缺的手段,其组分也被研究了很长一段时间。蜂毒的作用原理简而言之就是过敏反应,但是其中的 Apim6 变态反应原却有着较快的反应速率。研究表明,变态非均匀性可能是因为一个特定的变态反应原基因,或者是剪切的转录基因造成的^[13]。这充分说明了蜂毒的作用和基因或者是奇怪的基因组织有着强烈的关联。

甚至蜜蜂的性情和行为也和基因有关系。有些蜜蜂在侦察食物的同时也会侦察适合筑巢的地方,而另外一些蜜蜂选择不做任何的侦察。在这些更加勇敢的蜜蜂当中,研究人员检测出了谷氨酸、GABA 信号水平和儿茶酚胺有着显著的差异,而这跟章胺和谷氨酸的表达基因有着很重要的关系,进而影响到蜜蜂的侦察行为^[14]。

5 结语

蜜蜂的行为在很早就被人们所观测和认识到,但是关于蜜蜂的基因在最近几十年才逐步开展研究。随着蜜蜂基因相关研究的进行,人们对于蜜蜂的行为有着更加深刻的理解;而通过对蜜蜂行为新的观察进一步促进了对于蜜蜂基因的研究。两者是相辅相成,互相促进的。

总而言之,蜜蜂各种神奇行为的背后都是有着基因的机制在作为支撑,在宏观上展现出了蜜蜂这个物种的奇妙之处。当然,在微观世界中,尽管我们已经洞悉很多的基因机制,但是还有很多尚不明确的地方,包括具体基因的定位研究,而对于这些基因研究的细化和深入无疑对于整个蜜蜂学科来说有着重大的意义。

参考文献:

- [1] http://zqb.cyo1.com/content/2006-11/08/content_1566386.htm.
- [2] 王峰,郭军.近10年(2008-2018)蜜蜂相关基因组学研究 SCI 文献分析[J].中国蜂业,2019,70(01):63-64.
- [3] 蔡芳,苏松坤,钟伯雄,等.蜜蜂基因组研究进展[J].中国蜂业,2007(04):9-12.

- [4] HGSC. Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera*[J]. Nature, 2006, 443: 931-949.
- [5] KUCHARSKI J R, MALESZKA J, FORET S, et al., Nutritional control of reproductive status in honeybees via DNA methylation[J]. Science, 2008, 1827-1829.
- [6] 刘楠楠,牛庆生,薛运波,等.蜜蜂 DNA 甲基化与基因表达研究进展[J].蜜蜂杂志,2015,35(04):5-7.
- [7] 郑火青,胡福良.蜜蜂——新兴的模式生物[J].昆虫学报,2009,52(02):210-215.
- [8] 秦秋红.东方蜜蜂与西方蜜蜂学习记忆比较及蜜蜂学习记忆相关分子机理分析[D].江西农业大学,2013.
- [9] 刘芳,施腾飞,王宇飞. *ame-let-7* 调节蜜蜂劳动分工行为的研究进展[J].环境昆虫学报,2019,41(05):1018-1022.
- [10] 尚玉昌.动物行为研究的新进展(一):蜜蜂的觅食行为[J].自然杂志,2011,33(04):208-210,249.
- [11] 任晓晓,贺兴江,龚雪阳,等.基于 CO I 基因序列的蜜蜂属系统发育分析及其舞蹈和筑巢行为进化分析[J].昆虫学报,2018,61(12):1453-1461.
- [12] 葛清秀,周冰峰,张明丽,等.中华蜜蜂抗氧化酶基因的基因组鉴定及其在工蜂行为发育中的表达特征[J].福建农林大学学报(自然科学版),2014,43(05):504-511.
- [13] 李淑琼,丁建,余林生.蜜蜂功能基因研究进展[J].安徽农业大学学报,2007(04):581-583.
- [14] 蜜蜂的大胆行为与自身的基因有关[J].广东农业科学,2012,39(05):111.

