

# 蜜蜂生物节律研究进展

陈文锋<sup>1</sup>, 王丹凤<sup>2</sup>, 黄少康<sup>3</sup>

1. 福州大学生命科学研究所, 福州 350108
2. 福建农林大学应用生态研究所, 福州 350002
3. 福建农林大学蜂学学院, 福州 350002

**摘要** 生物节律主要指有机体生命活动的内在节律性。蜜蜂生物节律受到其社会性的影响, 从而参与许多复杂行为的调控。与果蝇相比, 蜜蜂的生物节律与哺乳动物更相似。工蜂和蜂王的生物节律表现出高度的可塑性。例如, 工蜂的昼夜节律受其劳动分工形式的调控, 并通过与幼蜂的直接接触来调节, 哺育蜂昼夜照料幼虫, 在行为或时钟基因表达方面没有昼夜节律变化。从蜜蜂的社会性、蜜蜂生物节律产生的分子机制、神经基础、研究方法、可塑性、蜜蜂的睡眠等方面综述了蜜蜂生物节律的研究进展。

**关键词** 蜜蜂; 生物节律; 劳动分工; 可塑性

生命的周期性运动就是生物钟, 也叫生物节律(circadian rhythm)。广义的生物钟是指生物体所表现的所有生物节律, 而狭义的生物钟是指地球上的生命随地球的周期性运动而产生的周期性变化的各种生理生化活动。例如, 处在24小时昼夜交替节律之中的低等和高等生物, 它们的许多行为活动都表现出相应的昼夜节律性。昆虫的许多生理和行为, 如羽化、免疫、睡眠、趋光性、学习记忆、取食和代谢以及交配产卵等都表现出一定的生物节律, 对昆虫生物节律的研究是人类了解生物节律的重要途径。

蜜蜂作为重要的社会性昆虫, 其生物节律具有高度的可塑性。蜜蜂具有典型的劳动分工, 一直是人类研究动物复杂行为的模式生物。成年工蜂刚出房1周就开始从事巢内哺育任务(哺育蜂), 随后1~2周从事巢内清理或者食物贮存等工作, 出房3周以后则开始外出

从事采粉采蜜等工作(采集蜂)。许多复杂的生理行为影响蜜蜂的生物节律, 比如劳动分工行为。早期在蜂箱内承担哺育任务的内勤蜂不具备昼夜节律性, 而当它们变成外勤采集蜂之后就表现出很强的昼夜节律性。本研究从蜜蜂的社会性、蜜蜂生物节律产生的分子及神经基础、生物节律的研究方法、可塑性、蜜蜂的睡眠等方面阐述蜜蜂生物节律的研究进展。

## 1 蜜蜂的社会性

膜翅目中很多蜂种属于独居或生活在很小的群体中, 而蜜蜂是真社会性昆虫, 其许多行为, 包括生物节律具有作为社会性昆虫独特的方面。真社会性生物通常具备3个特征:(1) 同一个群体中的成员协同合作照顾年幼的个体;(2) 生殖和劳动分工;(3) 同一群体中

收稿日期: 2018-10-22; 修回日期: 2018-12-28

基金项目: 国家自然科学基金项目(31601894), 福建省自然科学基金项目(2017J0106)

作者简介: 陈文锋, 助理研究员, 研究方向为果蝇生物节律、帕金森症分子机制, 电子信箱: chenwenfeng@fzu.edu.cn

引用格式: 陈文锋, 王丹凤, 黄少康. 蜜蜂生物节律研究进展[J]. 科技导报, 2019, 37(6): 98-103; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2019.06.013

至少有两代成年个体出现重叠<sup>[1]</sup>。在蜂群中,蜂王和雄蜂负责生殖,而工蜂负责劳动。蜂王分泌信息素维持其在蜂群中的生殖和统治地位<sup>[2]</sup>。一个蜂群中成千上万的个体用一套完备的通讯系统协调控制几乎所有的行为和生理变化。例如工蜂虽然作为雌虫,但是不能进行交配而且通常不会产卵。不同日龄的工蜂之间有着明显的劳动分工,分别从事不同的活动<sup>[3]</sup>。年轻的工蜂通常在蜂巢内从事照料幼虫、清理巢房、储蜜、筑巢等巢内活动,被称为内勤蜂。随着日龄的增加,它们会转化为专一从事采集或守卫的外勤蜂。

## 2 蜜蜂生物节律的分子机制

生物节律分子机理的研究最早是在果蝇中展开的。目前对果蝇、小鼠等动物以24小时为周期的生物节律构成和分子机理已经有了基本了解。1984年,从果蝇中克隆到了第一个生物节律基因:*period(per)*基因<sup>[4-6]</sup>。继*per*基因之后,另外几个生物节律元件基因*timeless(tim)*、*clock(clk)*、*cycle(cyc)*、*vri(vri)*、*PAR-domain protein 1(Pdp1)*、色素分散因子(*Pigment-dispersing factor, Pdf*)等也相继被克隆。动物生物节律的循环基本上是一个基因表达的负反馈环路,是基因表达的振荡过程,即通过这些基因的24小时周期振荡表达产生相应的节律变化。在蜜蜂、果蝇以及其他哺乳动物中,存在大部分相似的生物节律基因。但与果蝇相比,蜜蜂的生物节律基因与哺乳动物更相似<sup>[7]</sup>。比如,蜜蜂基因组不编码果蝇中的两个钟基因:*tim*和*cryptochrome(cry-d,也称cry1)*,而编码类似哺乳动物的*cryptochrome(cry-m,也称cry2)*。生物节律基因及其蛋白产物的周期性变化形成正向和反向的反馈环路,从而在单个细胞水平上产生稳定的节律振荡(图1)。

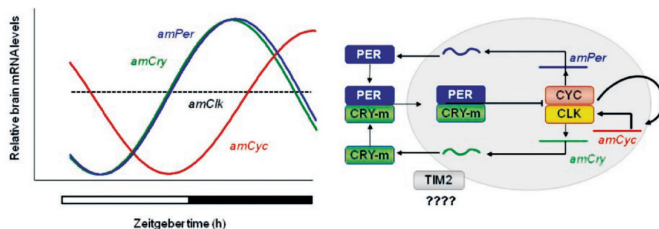
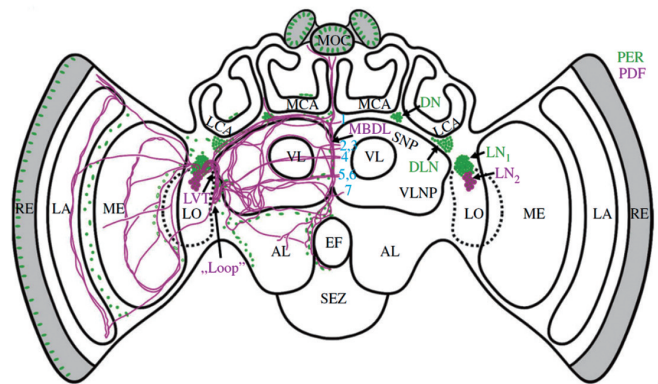


图1 蜜蜂生物节律分子模型<sup>[8]</sup>  
Fig. 1 A molecular model for the honey bee clock

## 3 蜜蜂生物节律的神经基础

2003年, Bloch等通过对蜜蜂脑部的生物节律蛋白进行免疫染色,初步勾画出蜜蜂生物节律系统所处的位置<sup>[9]</sup>。色素分散因子作为果蝇脑部生物节律网络一个重要的神经肽常用来标记识别脑部钟神经元,与果蝇不同,早期的研究没有发现蜜蜂脑部PDF和PER共定位的神经元。整个脑部PDF和PER的表达模式存在很大差异,当时研究者认为虽然昆虫的生物节律蛋白是保守的,但是它们在脑部的生物节律网络可能不存在普遍模式。然而,最近Fuchikawa等制备了新的蜜蜂PER抗体,从而揭示了蜜蜂脑部钟神经元比较详细的分布状况<sup>[10]</sup>。与果蝇类似,PER阳性的神经元分布在脑背部和腹侧等部位,根据它们所处的位置并参考之前果蝇的命名, Fuchikawa等把一些主要的神经元命名为DN(约15个细胞), DLN(约60~75个细胞), LN1(约105~120个细胞)和LN2(约14~16个细胞)等(图2)。同时,他们还发现一些神经元(如LN2神经元)同时表现PER和PDF抗体阳性。该最新研究证明蜜蜂生物节律的神经网络与果蝇等其它昆虫类似,表明昆虫生物节律系统在大脑解剖学组织形式上具有普遍相似的模式。



AL: 触角叶; DLN: 背侧神经元; DN: 背神经元; EF: 食管通道; LA: 视神经视片; LCA: 侧草冠; LN1: 侧神经元1; LN2: 侧神经元2; LO: 视内髓; LVT: 视内髓内侧峡沟内神经索; MBDL: 中间神经束; MCA: 中草冠; ME: 视外髓; MOC: 中单眼; MB: 草状体; RE: 视网膜; SEZ: 食管下神经节; SVP: 上部神经丛; VL: 垂直叶; VLNP: 腹侧神经丛

图2 蜜蜂钟基因PER和PDF在脑部表达部位<sup>[11]</sup>  
Fig. 2 PER- and PDF-positive clock cells in the brain of the honey bee

## 4 蜜蜂运动节律的研究方法

在果蝇的节律研究中,最常用的设备是美国 Trikinetics 公司生产的运动节律监测仪,该仪器由一系列的透明小管和运动监测仪组成。把果蝇装入透明小管,然后安装到监测仪对应的孔中,每个孔的位置有红外装置,果蝇每穿过一次就会阻断红外信号一次,软件会自动记录下运动频数。通过对运动频数的分析,呈现昼夜运动节律的变化规律。2014年,Manuel 等参考果蝇的方法,利用 Trikinetics 公司 LAM 型号的监测仪改造成适合对蜜蜂个体昼夜运动节律进行研究的装置<sup>[12]</sup>(图 3)。利用该装置,可以研究实验室条件下光照周期、温度等因素对蜜蜂运动节律的影响。



图3 蜜蜂运动节律监测系统<sup>[12]</sup>

Fig. 3 Locomotor activity monitoring system in honey bee

## 5 蜜蜂生物节律的可塑性

内勤蜂和采集蜂的昼夜节律性有明显差异。在全黑暗条件下,新羽化工蜂或雄蜂都没有明显的内源运动节律,而年老个体有;在耗氧和温度调控等方面,内勤蜂和采集蜂也表现出类似运动节律的差异。内勤蜂和采集蜂的生物节律差异,与基因日周期表达差异有关。研究发现,内勤蜂中只有 160 个基因的表达存在日周期性变化,而采集蜂中多达 541 个基因存在日周期性变化<sup>[13]</sup>。一些典型的核心生物节律基因,如 *clockwork orange(cwo)*, *per*, *cry2*, *cyc* 等在采集蜂中存在日周期变化,而在内勤蜂中则没有<sup>[14,15]</sup>。有些基因在内勤蜂和采集蜂中都呈现日周期变化,但是表达时相不同,比如编码 P450 酶的基因。蛋白水平的研究表明,内勤蜂和采集蜂脑部钟神经元以及胶质细胞钟神经元的 PER 蛋白

水平有相似的振荡节律<sup>[10]</sup>。PDF 神经肽在内勤蜂和采集蜂脑部钟神经元中都有明显的振荡节律,而且 PDF 阳性细胞个数在内勤蜂中还存在节律变化<sup>[11]</sup>。

刚羽化的工蜂行为和大脑生物节律基因的表达没有昼夜节律性,只有变成采集蜂之后才表现出节律性。这种胚胎后发育的生物节律与人类的胎儿类似,但是与大多数昆虫相反,绝大多数昆虫从蛹羽化后就表现出很强的昼夜节律性。外源和内在的因子哪个在调控蜜蜂昼夜节律上起着更重要的作用? 对于这个问题,有研究者曾经把新羽化的蜜蜂放在不同的社会环境中,再把单只拿去监测昼夜活动节律变化。结果发现,经历过 48 小时蜂群生活的幼年工蜂与其同为姐妹关系的更老采集蜂相比具有相同的节律百分比,只是它们的节律更弱。而羽化后就被单只饲养的幼年工蜂基本不能表现出昼夜活动的节律。这表明幼年蜂的生物节律系统在蜂群的环境中发育更快。但是研究还发现,蜂群中直接接触蜂王、其他工蜂、子代、信息素等等这些蜂群中重要的通讯方式都不是影响生物节律系统发育的关键。虽然蜜蜂年龄相关的很多行为和生理变化与保幼激素变化有很大关系,但是研究发现保幼激素与蜜蜂生物节律调控似乎关系不大<sup>[16]</sup>。

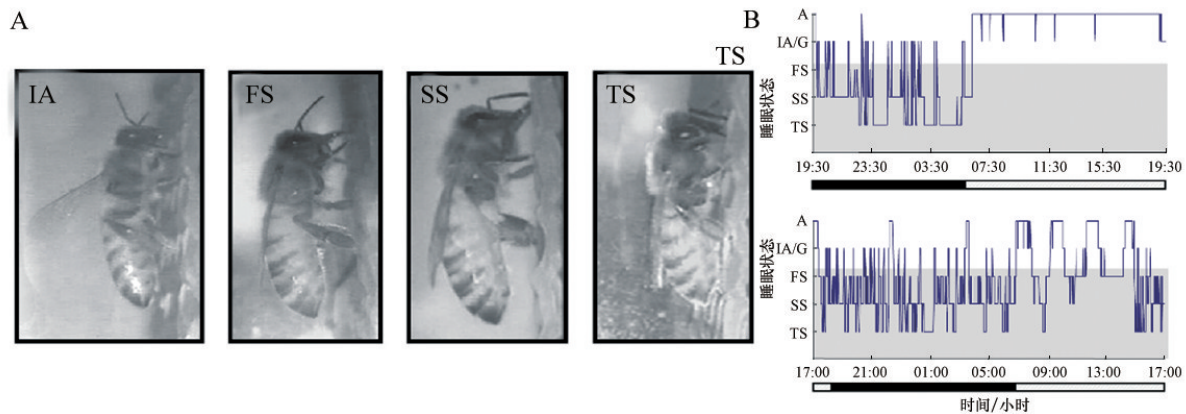
蜂群中需要哺育的后代数量也会影响内勤蜂的生物节律。虽然一般内勤蜂没有昼夜节律性,但是这个说法的前提是蜂群内需要哺育的后代比较多。当蜂群中需要哺育后代比较少的时候,内勤蜂也表现出明显的昼夜节律性。熊蜂中也存在类似蜜蜂劳动分工所产生的生物节律差异<sup>[17]</sup>。个体比较大的熊蜂工蜂通常白天到外界收集花粉和蜂蜜,晚上在蜂巢内休息;而个体较小的熊蜂工蜂通常在巢内哺育后代。对两种熊蜂脑部检测发现:个体大的熊蜂工蜂含有更多的 PDF 神经元。整个蜂群与个体一样表现出明显的昼夜节律行为。蜂群中的工蜂个体总是让自己的节律与整个蜂群同步。蜂群中存在蜂王、工蜂、雄蜂 3 种级型,不同级型的蜜蜂在这种昼夜节律的同步化中起着重要的作用,尤其是蜂王。研究表明,向工蜂群中引入蜂王能显著改变这些工蜂在完全黑暗条件下内源生物节律的相位。相反,如果往一群工蜂中单独引入部分其他工蜂,对内源生物节律没有显著影响。这表明蜂王在蜂群昼夜节律同步化过程中起着重要的作用<sup>[18]</sup>。蜂王的行为也有节律性,尤其是其交配行为。蜂王依靠生物节律来安排一天中特定的婚飞时间<sup>[19]</sup>。但是,蜂王的产卵行

为并没有昼夜节律性<sup>[20]</sup>,这对于维持蜂群的增长繁殖至关重要。蚂蚁中也存在类似的可塑性<sup>[21,22]</sup>。所以,蜜蜂从个体水平到群体水平的生物节律都存在很高的可塑性。

## 6 蜜蜂的睡眠

生物节律的一个重要作用是对睡眠的调控。关于睡眠的定义通常包括3个重要的特征:(1)有与特定姿势或休息场所相关的静止期,并且伴随移动的减少;(2)唤醒阈值的增加;(3)睡眠平衡的调控<sup>[23]</sup>。研究表明蜜蜂具有明显的睡眠状态变化,通过蜜蜂的姿态特征、肌肉紧张的减少、反应阈值的升高等可以判断其睡眠状态(图4)<sup>[24]</sup>。根据蜜蜂的身体姿势可将其睡眠可分

成4个阶段:(1)不活动状态(immobile-active state, IA),清醒的蜜蜂停留在同一个地方,胸部、腹部和头部明显高于基底部;(2)第一睡眠阶段(first sleep stage, FS),腹部和胸部明显高于基底部,触角伸展形成一个90~180°的角;(3)第二睡眠阶段(second sleep stage, SS),身体通常更靠近基底部,并且触角延伸形成一个约90°的夹角;(4)第三睡眠阶段(third sleep stage, TS),肌肉张力降低,身体与基底部相邻,触角延伸形成的角度小于90°,并且触角端部通常和基底部接触(图4)<sup>[24]</sup>。蜜蜂的睡眠是一个动态变化的过程,在深度和轻度睡眠之间进行转换。内勤蜂和采集蜂的睡眠状态变化总体上是相似的。睡眠剥夺可以破坏睡眠平衡,导致第二天睡眠的增加,并可能对一些学习能力产生严重的干扰<sup>[25,26]</sup>。



IA:不活动状态,工蜂胸部、腹部和头部明显高于基底部;FS:第一睡眠阶段,腹部和胸部明显高于基底部,触角呈90~180°的角;SS:第二睡眠阶段,身体更靠近基底部,触角呈约90°角;TS:第三睡眠阶段,身体与基底部相邻,触角小于90°,触角末端常和基底部接触

图4 蜜蜂睡眠模式变化

Fig. 4 Body posture of sleep and sleep dynamics of honey bees

## 7 结论

内勤蜂向外勤蜂的转变过程涉及大脑中很多基因的表达变化。在蜜蜂中进行基因遗传操作还比较困难,但是利用果蝇成熟便利的分子遗传工具,研究者可以在果蝇上研究验证很多蜜蜂基因的生理功能。Chen等对蜜蜂中10个相关基因进行研究,在果蝇中干扰这些基因的同源基因后发现6个能影响12小时光照黑暗周期条件下的运动节律<sup>[27]</sup>。2011年,日本富山县立大学的研究者发现蜂王浆中一种57 kDa大小的蛋白(也称Royalactin)能使蜜蜂幼虫变成蜂王,并在果蝇中验证

了Royalactin的一系列调控机制<sup>[28]</sup>。虽然关于Royalactin的功能尚存在争议<sup>[29,30]</sup>,但是利用果蝇等模式动物研究蜜蜂基因的功能为研究者提供了很好的范式。

蜜蜂是研究生物节律和复杂行为之间关系很好的系统。所有的生物性状都是为了适应环境的变化而进行自然选择的结果,有利性状在生物演化的过程中被自然选择保留下来,反之则被淘汰,生物节律也是一样。蜜蜂的生物节律包含其作为社会性昆虫独特的一面,也是长期演化和自然选择的结果。蜜蜂生物节律调控着许多复杂的行为,如太阳定位、时间记忆、劳动分工、社会协调活动等。但是,蜜蜂的生物节律不是一

成不变的,其对社会环境的改变非常敏感,具有高度的可塑性。为了更深入地理解生物节律系统与复杂行为之间的相互作用,如舞蹈交流、太阳定位导航以及劳动分工,有必要更好地研究蜜蜂的基本时间生物学。首先,蜜蜂生物节律的分子生物学的认识还存在很多欠缺,蜜蜂生物节律系统的神经解剖学研究仅处于最初阶段,这些都有待深入研究。其次,研究蜜蜂的外围时钟也很重要,外周时钟可能会影响复杂的行为,如昆虫的定向和信息素通信等。希望通过未来的研究,能够成功描绘特定的社会信号和社会环境如何在分子层面上调节蜜蜂生物节律的变化;反过来这些分子层面的变化如何在时间尺度上相互协调控制个体的行为和生理以调控群体的行为。总之,研究蜜蜂生物节律对于了解蜜蜂生物学、蜜蜂生理学等具有重要的意义。

#### 参考文献(References)

- [1] Winston M L, Michener C D. Dual origin of highly social behavior among bees[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1977, 74(3): 1135-1137.
- [2] Conte Y L, Hefetz A. Primer pheromones in social hymenoptera [J]. *Annual Review of Entomology*, 2008(53): 523-542.
- [3] Robinson G E. Regulation of division of labor in insect societies [J]. *Annual Review of Entomology*, 1992(37): 637-665.
- [4] Reddy P, Zehring W A, Wheeler D A, et al. Molecular analysis of the period locus in *Drosophila melanogaster* and identification of a transcript involved in biological rhythms[J]. *Cell*, 1984, 38(3): 701-710.
- [5] Zehring W A, Wheeler D A, Reddy P, et al. P-element transformation with period locus DNA restores rhythmicity to mutant, arrhythmic *Drosophila melanogaster*[J]. *Cell*, 1984, 39(2): 369-376.
- [6] Bargiello T A, Jackson F R, Young M W. Restoration of circadian behavioural rhythms by gene transfer in *Drosophila*[J]. *Nature*, 1984, 312(5996): 752-754.
- [7] Rubin E B, Shemesh Y, Cohen M, et al. Molecular and phylogenetic analyses reveal mammalian-like clockwork in the honey bee (*Apis mellifera*) and shed new light on the molecular evolution of the circadian clock[J]. *Genome Research*, 2006, 16(11): 1352-1365.
- [8] Bloch G. The social clock of the honeybee[J]. *Journal of Biological Rhythms*, 2010, 25(5): 307-317.
- [9] Bloch G, Solomon S M, Robinson G E, et al. Patterns of period and pigment-dispersing hormone immunoreactivity in the brain of the european honeybee (*Apis mellifera*): Age- and time-related plasticity[J]. *The Journal of Comparative Neurology*, 2003, 464(3): 269-284.
- [10] Fuchikawa T, Beer K, Linke-Winnebeck C, et al. Neuronal circadian clock protein oscillations are similar in behaviourally rhythmic forager honeybees and in arrhythmic nurses[J]. *Open Biology*, 2017, 7(6): 170047.
- [11] Beer K, Kolbe E, Kahana N B, et al. Pigment-dispersing factor-expressing neurons convey circadian information in the honey bee brain[J]. *Open Biology*, 2018, 8(1): 170224.
- [12] Giannoni-Guzman M A, Avalos A, Marrero J, et al. Measuring individual locomotor rhythms in honey bees, paper wasps and other similar-sized insects[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2014, 217(8): 1307-1315.
- [13] Rodriguez-Zas S L, Southey B R, Shemesh Y, et al. Microarray analysis of natural socially regulated plasticity in circadian rhythms of honey bees[J]. *Journal of Biological Rhythms*, 2012, 27(1): 12-24.
- [14] Toma D P, Bloch G, Moore D, et al. Changes in period mrna levels in the brain and division of labor in honey bee colonies [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(12): 6914-6919.
- [15] Shemesh Y, Eban-Rothschild A, Cohen M, et al. Molecular dynamics and social regulation of context-dependent plasticity in the circadian clockwork of the honey bee[J]. *The Journal of Neuroscience*, 2010, 30(37): 12517-12525.
- [16] Bloch G, Sullivan J P, Robinson G E. Juvenile hormone and circadian locomotor activity in the honey bee *Apis mellifera* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2002, 48(12): 1123-1131.
- [17] Weiss R, Dov A, Fahrbach S E, et al. Body size-related variation in pigment dispersing factor-immunoreactivity in the brain of the bumblebee *bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae)[J]. *Journal of Insect Physiology*, 2009, 55(5): 479-487.
- [18] Moritz R F A, Sakofski F. The role of the queen in circadian-rhythms of honeybees (*Apis mellifera* L.)[J]. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 1991, 29(5): 361-365.
- [19] Koeniger N, Koeniger G. Reproductive isolation among species of the genus *Apis*[J]. *Apidologie*, 2000, 31(2): 313-339.
- [20] Johnson J N, Hardgrave E, Gill C, et al. Absence of consistent diel rhythmicity in mated honey bee queen behavior[J]. *Journal of Insect Physiology*, 2010, 56(7): 761-773.
- [21] McCluskey E S. Periodicity and diversity in ant mating flights [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology. Comparative Physiology*, 1992, 103(2): 241-243.
- [22] Sharma V K, Lone S R, Goel A. Clocks for sex: Loss of circadian rhythms in ants after mating?[J]. *Naturwissenschaften*, 2004, 91(7): 334-337.
- [23] Cirelli C. The genetic and molecular regulation of sleep: from

- fruit flies to humans[J]. *Nature Reviews Neuroscience*, 2009, 10(8): 549–560.
- [24] Eban–Rothschild A D, Bloch G. Differences in the sleep architecture of forager and young honeybees (*Apis mellifera*)[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2008, 211(15): 2408–2416.
- [25] Sauer S, Herrmann E, Kaiser W. Sleep deprivation in honey bees[J]. *Journal of Sleep Research*, 2004, 13(2): 145–152.
- [26] Klein B A, Klein A, Wray M K, et al. Sleep deprivation impairs precision of waggle dance signaling in honey bees[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(52): 22705–22709.
- [27] Fu C, Whitfield C W. Genes associated with honey bee behavioral maturation affect clock–dependent and –independent aspects of daily rhythmic activity in fruit flies[J]. *PloS One*, 2012, 7(5): e29157.
- [28] Kamakura M. Royalactin induces queen differentiation in honeybees[J]. *Nature*, 2011, 473(7348): 478–483.
- [29] Kucharski R, Foret S, Maleszka R. EGFR gene methylation is not involved in royalactin controlled phenotypic polymorphism in honey bees[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 14070.
- [30] Buttstedt A, Ihling C H, Pietzsch M, et al. Royalactin is not a royal making of a queen[J]. *Nature*, 2016, 537(7621): E10–12.

## Circadian rhythms of honey bees

CHEN Wenfeng<sup>1</sup>, WANG Danfeng<sup>2</sup>, HUANG Shaokang<sup>3</sup>

1. Institute of Life Sciences, Fuzhou University, Fuzhou 350108, China

2. Institute of Applied Ecology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

3. College of Bee Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

**Abstract** The circadian rhythm, also known as the circadian clock, mainly refers to the endogenous rhythms of organism's activities. The circadian rhythm of the honey bee is socially regulated and involves many complex behavior regulations. Many studies suggest that the clock of the bee is more similar to that of mammals than to that of *Drosophila*. Both workers and queens show plasticity in circadian rhythms. For instance, the circadian rhythms of workers are influenced by the labor division and regulated by the direct contact with the brood; the nurse bees tend the brood around the clock with no circadian rhythms in their behavior or clock gene expression. Here, we summarize the advance of the honey bee circadian rhythm studies from the following aspects: the honey bee societies; the molecular and neuronal organizations of the honey bee circadian clock; the methods for studying the rhythms of the honey bee; the plasticity of the honey bee circadian clock; and the sleep of the honey bee.

**Keywords** honey bee; circadian rhythm; division of labor; plasticity ●



(编辑 徐丽娇)