

蜜蜂群内生殖分工体系的形成及其维持^{*}

郑火青 赵慧霞 胡福良^{**}

(浙江大学动物科学学院 杭州 310029)

Formation and maintenance of honeybee reproductive division of labor system. ZHENG Huo-Qing , ZHAO Hui-Xia , HU Fu-Liang^{**} (College of Animal Sciences , Zhejiang University , Hangzhou 310029 , China)

Abstract Honeybees are eusocial insects with advanced division of labor. Reproduction is monopolized by the queen; workers are sterile due to the effects of pheromones released by the queen and brood. Polyandry in honeybees decreases intracolony genetic relatedness but facilitates the evolution of worker policing. Worker policing , together with the effects of queen and brood pheromones on the development of workers' ovaries , reduces reproductive conflicts within honeybee colonies and maintains the eusociality of honeybees.

Key words honeybees , division of reproduction , multiple mating , pheromone , worker policing

摘 要 本文对蜜蜂群内生殖分工体系的形成及其维持机制进行综述。蜜蜂群体具有完善的劳动分工(包括生殖分工)体系,蜂王垄断生殖权力,而工蜂生殖器官发育不完全,在蜂王信息素和幼虫信息素的作用下产卵受到抑制。蜂王的多雄交配机制降低了群内个体间的亲缘关系,但也促进了工蜂间相互监督机制的形成。工蜂间的相互监督,结合蜂王和幼虫信息素对工蜂卵巢发育的影响,解决了蜂王与工蜂、工蜂与工蜂间的生殖利益冲突,保障了蜂群内的生殖分工体系,提高了群体效率,维护了蜂群的真社会性。

关键词 蜜蜂,生殖分工,多雄交配,信息素,工蜂监督

群内个体间生殖分工是社会性昆虫的典型特征。在社会性膜翅目昆虫中,工蜂(或工蚁)生殖能力有不同程度的丧失^[1]。少数物种工蜂(或蚁)卵巢完全退化并失去生殖能力,而另有一些物种工蜂(或蚁)则有能建巢、交尾和产卵。而蜜蜂工蜂生殖能力的丧失程度正处于以上两者之间。工蜂与蜂王相比,形态上存在显著差别,生殖器官发育不完全,不能交配,但卵巢仍具有功能,具有在一定条件下产雄性未受精卵的潜力。在有王条件下,蜜蜂群体的生殖权力由仅有的一只蜂王垄断(人工组建的多王群除外),而工蜂承担除产卵和交配之外的一切箱内外工作。

1 蜂王多雄交配

多雄交配机制在社会性膜翅目昆虫(蜂和蚁)中并不常见^[2],但在整个蜜蜂属中却普遍存在。蜜蜂处女王在进入性成熟期后,通常选

择晴朗少风的午后出巢婚飞。婚飞时,蜂王在雄蜂聚集区内可连续与 5 ~ 20 只雄蜂进行交配^[3,4]。在一些蜜蜂种中,与蜂王交配的雄蜂数量相当大。例如,大蜜蜂 *Apis dorsata* 蜂王可能与 50 只以上雄蜂交配^[5~7]; 印尼蜂 *A. nigrocincta* Smith 蜂王也有与超过 40 只雄蜂交配的报道^[4];也有研究表明西方蜜蜂蜂王最多可与 44 只雄蜂交配^[8]。蜂王和雄蜂交配后,大部分精液被蜂王排出体外,而仅有大约 10% (甚至更少)的精子通过侧输卵管转移到受精囊中。在蜂王的受精囊中,精子能够保持长时间的生理活性^[9]。产卵后的蜂王不再出巢进行交配飞行。

^{*} 资助项目:国家自然科学基金项目(30771637)、现代农业蜂产业技术体系建设专项(NYCYTX-43)。

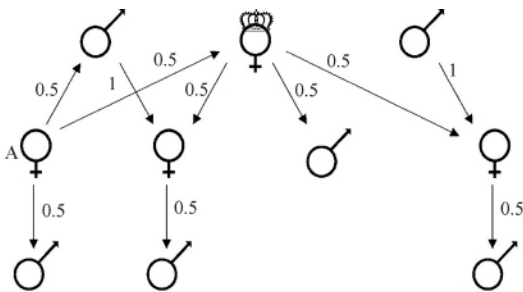
^{**} 通讯作者, E-mail: flhu@zju.edu.cn

收稿日期:2009-10-26, 修回日期:2010-01-29

蜂王多雄交配机制使得蜂群内具有多个同母异父的亚家族,降低了群内个体间的亲缘关系,而从理论上讲这会不利于维持群体的真社会性结构^[10]。对于进化出这一机制的原因,目前主要的解释是基于遗传多样性的一些假说,这些理论都认为由多雄交配机制而引起的群内遗传多样性的增加会提高蜂王及蜂群的适合度^[11]。虽然遗传多样性如何提高蜂王和蜂群适合度的确切机制尚不可知,但是一些研究确实表明遗传多样性高的蜂群具有较高的抗病力^[12~15]、协作效率^[16,17]和生产力^[16]。这些研究结果为蜂王多雄交配机制的进化提供了间接的解释。

2 群内个体间亲缘关系

虽然蜂王垄断群体的生殖权力,但仍有极少部分工蜂具备产卵的能力。在西方蜜蜂有王群中,大概有 0.01% 的工蜂卵巢内具有成熟的卵子,具备产卵的能力^[18,19]。这些工蜂所产的卵占群内所有雄蜂卵的 7% 左右,但是在所有雄蜂当中却仅有 0.1% 是产卵工蜂的后代^[18,19]。有王群内产卵工蜂的比例在不同的蜂种间可能存在差异。东方蜜蜂群内产卵工蜂的比例较高,可达 5% 左右,但在 Oldroyd 等所检测的 652 个雄蜂蛹中却没有一个是工蜂的后代^[20]。



	自己产的雄蜂	全同胞姐妹产的雄蜂	蜂王产的雄蜂	半同胞姐妹产的雄蜂
工蜂 A	0.5	0.375	0.25	0.125

图 1 蜂王与两只雄蜂交配时群内个体间的遗传关系 (Barron 等^[21])

蜂王的多雄交配机制决定了蜂群内具有多

个亚家族的遗传结构。由于工蜂不交配,仅产雄性未受精卵,群内仅有的一只蜂王能产雌性受精卵,因而在产雌性后代方面不存在生殖冲突。亲属选择理论认为,蜂王和工蜂间及工蜂与工蜂间在生殖雄性个体方面存在潜在的冲突^[22]。对于某个工蜂个体而言,孵育不同子代雄蜂的相对价值与该工蜂和子代雄蜂间的亲缘关系有关。在产雄性后代时,某一工蜂个体与其亲生子代的亲缘系数为 0.5,与自己全同胞姐妹的子代雄蜂亲缘系数为 0.375,与蜂王的子代雄蜂亲缘系数为 0.25,与半同胞姐妹的子代雄蜂亲缘系数为 0.125 (图 1),平均来讲,该工蜂与工蜂产的子代雄蜂间的平均亲缘系数为 $0.125 + 0.25/n$,其中 n 为与蜂王交配的有效雄蜂数^[22,23]。显然,当 $n=1$,即蜂王仅与一只雄蜂交配时,与某一工蜂个体的平均亲缘关系:自己产的雄蜂 (0.5) > 其它工蜂产的雄蜂 (0.375) > 蜂王产的雄蜂 (0.25)。而当 $n>2$ 时,自己产的雄蜂 (0.5) > 蜂王产的雄蜂 (0.25) > 其它工蜂产的雄蜂。也就是说在多雄交配的蜜蜂群内,任何一个工蜂个体与自己产的雄蜂的亲缘关系比与其它任何雄蜂亲缘关系都要高,而且同时,该工蜂与蜂王产的雄蜂亲缘关系高于与其它工蜂产的雄蜂的平均亲缘关系。因此,工蜂要提高自己的广义适合度^①可以有两种途径:自己繁殖或者限制其它工蜂繁殖 (同时支持蜂王生殖)。

3 限制工蜂产卵的机制

在小社会性群体中,生殖主导个体可以通过物理上的主导性抑制工蜂生殖^[24]。但即使群势最小的蜜蜂种——*A. florea* 和 *A. andreniformis* 平均每群也有大约 6 000 只工蜂,而 *A. mellifera* 群势则可以达到这一数目的数十倍。因而在蜂群中,要依靠仅有的一只蜂

① 广义适合度 (inclusive fitness),是对个体适合度的进一步扩展,它不以个体的存活和生殖为尺度,而是以个体在后代中 (不一定是自己繁殖的后代) 传播自身基因或自身基因相同基因的概率为尺度。

王通过物理途径(如对产卵工蜂进行攻击)来监督工蜂生殖显然是行不通的^[24]。在蜜蜂属内,工蜂生殖主要依靠信息素和工蜂间互作来控制。

3.1 蜂王和幼虫信息素

蜂王和幼虫的存在都能抑制工蜂生殖。蜂王信息素和幼虫信息素是抑制工蜂卵巢发育的主要因素^[25]。

3.1.1 蜂王信息素 目前已知与蜜蜂级型有关的信息素来源包括上颚腺^[26]、杜氏腺^[27]、背板腺^[28]及蜂王排泄物^[29]。其中蜂王上颚腺信息素是影响工蜂生殖的主要信息素^[26]。

上颚腺是位于蜜蜂头部内表面两侧的成对腺体,两侧腺体分别与一导管相连,开口于上颚基部。蜂王上颚腺和工蜂上颚腺都以 C18 烷烃为底物合成后续脂肪酸产物,但两者在合成途径上各有侧重点,致使其分泌物的组成及比例不同^[30,31]。蜂王上颚腺分泌物主要包括 9-氧代-2-癸烯酸(9-keto-2(*E*)-decenoic acid, 9ODA), 正式和反式 9-羟基-2-癸烯酸(9-hydroxy-2(*E*)-decenoic acid, 9HDA), 对羟基苯甲酸甲酯(methyl *p*-hydroxybenzoate, HOB)和 4-羟基-3-甲氧基苯乙醇(4-hydroxy-3-methoxyphenylethanol, HVA)^[32],其中 9ODA 和 9HDA 是蜂王上颚腺分泌物的主要成分。工蜂上颚腺分泌物主要由 10-羟基-2-癸烯酸(10-hydroxy-2(*E*)-decenoic acid, 10HDA)和 10-羟基癸酸(10-hydroxydecanoic acid, 10HDAA)组成。最初的研究认为蜂王上颚腺和工蜂上颚腺分泌物组成上存在严格的级型间界限,9ODA 和 9HDA 被认为是蜂王上颚腺分泌物的代表,而 10HDA 和 10HDAA 被认为是工蜂上颚腺的代表。但后续的研究表明两者上颚腺分泌物的组成上具有较高的可塑性,个体间差异也很大。有些工蜂具有少量的 9HDA^[33],极少部分工蜂含有少量 9ODA^[34],而在非洲系的西方蜜蜂(特别是海角蜂中)9ODA 和 9HDA 含量明显较高;而蜂王上颚腺也分泌少量 10HDA 和 10HDAA,在刚出房的处女蜂王中,这两种物质是其上颚腺的主要产物,在蜂王发育过程中,上

颚腺分泌物由工蜂样的组成(主要是 10HDA 和 10HDAA)向蜂王样的组成转变(主要是 9ODA 和 9HDA)。

蜂王上颚腺信息素具有抑制工蜂育王、延迟分蜂、抑制工蜂保幼激素合成和吸引雄蜂等作用^[25]。在抑制工蜂卵巢发育方面,9ODA 在很早就被认为是调节工蜂卵巢发育的主要信息素^[35],但是后续的针对这一物质及蜂王上颚腺其它主要成分功能的研究却给出了模棱两可、甚至是矛盾的结果。大部分研究表明蜂王头部或上颚腺分泌物对工蜂卵巢发育有一定的抑制作用^[26,35-37],但也有研究表明蜂王上颚腺分泌物即使在高浓度下也不能抑制工蜂卵巢发育^[38]。近期的研究又再次证实了蜂王上颚腺分泌物对工蜂卵巢发育的抑制效果^[39]。

蜂王背板腺分泌物对工蜂卵巢的发育也能起到抑制作用^[28]。虽然该研究仅是针对实验室条件下的笼养小群体工蜂的实验,没有蜂群实验的支持,但结合单独蜂王的腹部或者被切除上颚腺的蜂王对工蜂卵巢发育也能起到抑制作用^[40],而且整只蜂王的身体冲洗物的抑制效果最好^[37,41]等事实,说明抑制工蜂卵巢发育的信息素除了上颚腺之外应该还有其它来源。

至于蜂王信息素如何抑制工蜂卵巢发育的机制,存在两个不同的解释。蜂王控制假说认为蜂王信息素主动的抑制了工蜂卵巢的发育和工蜂产卵,而工蜂控制假说认为蜂王信息素仅是蜂王存在及其自身质量的标示信号,工蜂在获知这一信号的基础上限制自身的生殖并抑制别的工蜂的生殖^[42]。后者又被称为“自我监督(self-policing)”^[24]。

3.1.2 幼虫信息素 Jay 首次报道了蜜蜂幼虫的存在对工蜂卵巢的发育能起到抑制作用。蜂王和幼虫在抑制工蜂卵巢发育的过程中都起到了作用,而且单独幼虫的效果要比单独蜂王的效果好^[43,44]。与蜂王信息素相比,针对幼虫信息素的研究较少,虽然有研究鉴定了幼虫信息素的一些成分及功能^[45],但具体什么幼虫信息素在抑制工蜂卵巢发育方面起到了作用还未知。

深入研究抑制工蜂卵巢发育的机制,了解这一复杂的信息素控制途径,将有助于深入理解社会性昆虫群体结构的进化及维持^[25]。昆虫的卵巢发育涉及两个过程,前期卵黄蛋白原的生成和后期的卵巢发育和产卵。蜜蜂中这两个过程似乎受到不同的信息素调控。研究表明,蜂王在抑制卵黄蛋白原的生成方面具有显著效果,而幼虫在抑制工蜂卵巢发育和产卵方面效果更显著^[25]。对于蜂王信息素和幼虫信息素各自在抑制工蜂产卵方面的作用的研究,将有助于揭晓社会性昆虫中调节个体间生殖差异的信号的本质及其调节途径和理解社会性结构的进化途径。

3.2 工蜂监督

虽然蜂王信息素和幼虫信息素能够起到抑制工蜂卵巢发育的作用,但仍有极少数工蜂能逃避这一机制,拥有生殖能力。但在蜂群中,受蜂王多雄交配机制的影响,某一工蜂个体与蜂王产雄蜂的亲缘关系(亲缘系数为 0.25)要大于该工蜂与其它工蜂所产雄蜂的平均亲缘关系(亲缘系数为 $0.125 + 0.25/n$,其中 n 为与蜂王交配的有效雄蜂数)。基于亲属选择理论,工蜂个体会偏向于孵育蜂王产的雄蜂,而不孵育其它工蜂产的雄蜂,也就是说工蜂在自己不繁殖的情况下通过限制其它工蜂繁殖(即工蜂监督^[24,46])并支持蜂王生殖来提高自己的广义适合度。

工蜂监督是对广义适合度理论的重要支持,也是社会性的控制超越个体自私性(individual selfishness)的典型^[47]。基于工蜂监督的社会性控制机制降低了自私个体繁殖的可能性,有利于进化形成具有生殖分工的稳定社会性群体。

3.2.1 工蜂监督的机制 I:选择性食卵 工蜂能够区别工蜂产的卵和蜂王产的卵,而吃掉前者^[48]。但是对于幼虫,工蜂似乎并不能区别其蜂王或工蜂的来源。其它工蜂通过一定的机制识别工蜂产的卵后吃掉工蜂产的卵是工蜂监督的主要机制。有关 *A. florea*^[49] 和 *A. cerana*^[50] 的研究也证实了选择性食工蜂卵现象的存在,

表明工蜂选择性食卵行为进化于这些种分化之前。

工蜂产的卵有别于其它社会性昆虫的营养性卵,因为它们和蜂王产的未受精卵一样能够发育成雄蜂个体。至于工蜂如何区别工蜂产或蜂王产的卵,目前基本认为是基于蜂王卵的卵标记信息素^[51]。工蜂产的卵在与蜂王产的卵或蜂王刺鞘接触后,其在有王群中被移除的滞后时间明显迟于未处理的工蜂产的卵^[52],说明蜂王卵的卵标记信息素可能是在产卵过程中附上的。另外,用蜂王杜氏腺(Dufour gland)的乙醇提取物处理工蜂卵也明显降低了工蜂监督的效果,说明杜氏腺很有可能是这一信息素的来源之一(不能排除其它腺体来源的可能性)。蜂王杜氏腺比工蜂杜氏腺发达,而且蜂王杜氏腺分泌物组成更加多样化,无王群产卵工蜂杜氏腺组成与普通工蜂相比更加多样化,但仍不及蜂王^[27]。这些差异进一步增加了杜氏腺作为卵标记信息素来源的可能性,但目前为止尚不能确定卵标记信息素的具体成分。

卵标记信息素协助工蜂监督这一机制,目前为止还没有任何直接的证据。国际上多个研究组都曾尝试从卵的表面直接萃取信息素,但成效并不明显。因此,有关工蜂通过识别卵标记信息素而对工蜂产的卵进行监督的推论,仍需要直接的证据予以证明。

3.2.2 工蜂监督机制 II:袭击产卵工蜂 在有王和无王的西方蜜蜂蜂群中,卵巢发育的工蜂常受到同群其它工蜂的攻击^[52-54],这可能是工蜂监督的另一机制。在有王群中,袭击仅针对卵巢发育的工蜂,表明工蜂可能能够通过识别与卵巢发育相关的一些特征(如腺体或表皮的一些成分变化)识别工蜂卵巢的发育^[54]。但对于这一识别物的鉴定并非容易之举。

4 小结

蜂王是蜜蜂群内的生殖主导个体,垄断群体的生殖权力。工蜂仍然保留有产卵的能力,但在正常情况下其生殖受到来源于蜂王与幼虫的信息素和工蜂间的相互监督两方面的约束。

绝大部分工蜂在蜂王和幼虫信息素的作用下, 卵巢不发育, 不具备产卵能力; 而对于极少数突破信息素屏障的工蜂个体, 产下的绝大部分卵在工蜂监督的作用不能得到孵育。

虽然蜂王的一雌多雄交配机制降低了群内个体间的亲缘关系, 从一方面来讲不利于维护群体的真社会性, 但同时这一机制带来的遗传多样性促进了工蜂监督的进化形成。工蜂间的相互监督, 结合蜂王和幼虫信息素抑制工蜂卵巢发育, 解决了蜂王与工蜂、工蜂与工蜂间的生殖利益冲突, 保障了蜂群内的生殖分工, 提高了群体效率, 维护了蜂群的真社会性。鉴于生殖分工是社会性昆虫社会性结构形成的基础, 对于社会性群体内级型间及级型内生殖冲突的形成及解决方式的研究将为理解社会性结构的形成提供关键的信息。

参 考 文 献

- Ratnieks F. L. W. Conflict and cooperation in insect societies. In: Schwarz M. P., Hogendoorn K. (eds.). The 13th Congress: Conflict and Cooperation in Insect Societies. Adelaide: IUSSI, 1999. 14 ~ 17.
- Strassmann J. The rarity of multiple mating by females in the social Hymenoptera. *Insect Soc.*, 2001, **48**(1): 1 ~ 13.
- Tarpy D. R., Nielsen R., Nielsen D. I. A scientific note on the revised estimates of effective paternity frequency in *Apis*. *Insect Soc.*, 2004, **51**(2): 203 ~ 204.
- Palmer K. A., Oldroyd B. P., Franck P., et al. Very high paternity frequency in *Apis nigrocincta*. *Insect Soc.*, 2001, **48**(4): 327 ~ 332.
- Moritz R. F. A., Kryger P., Koeniger G., et al. High degree of polyandry in *Apis dorsata* queens detected by DNA microsatellite variability. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1995, **37**(5): 357 ~ 363.
- Oldroyd B. P., Smolenski A. J., Cornuet J. M., et al. Levels of polyandry and intracolony genetic relationships in *Apis dorsata* (Hymenoptera: Apidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1996, **89**(2): 276 ~ 283.
- Wattanachaiyingcharoen W., Oldroyd B. P., Wongsiri S., et al. A scientific note on the mating frequency of *Apis dorsata*. *Apidologie*, 2003, **34**(1): 85 ~ 86.
- Koeniger G., Koeniger N., Tingek S., et al. Mating flights and sperm transfer in the dwarf honeybee *Apis andreniformis*. *Apidologie*, 2000, **31**(2): 301 ~ 311.
- 吴黎明, 彭文君, 胡福良. 蜂王体内的精子贮存. 昆虫知识, 2008, **45**(2): 323 ~ 327.
- Gadagkar R. The haplodiploidy threshold and social evolution. *Curr. Sci.*, 1990, **59**(7): 374 ~ 376.
- Palmer K. A., Oldroyd B. P. Evolution of multiple mating in the genus *Apis*. *Apidologie*, 2000, **31**(2): 235 ~ 248.
- Baer B., Schmid-hempel P. Experimental variation in polyandry affects parasite loads and fitness in a bumble-bee. *Nature*, 1999, **397**(6 715): 151 ~ 154.
- Hughes W. O. H., Boomsma J. J. Genetic diversity and disease resistance in leaf-cutting ant societies. *Evolution*, 2004, **58**(6): 1 251 ~ 1 260.
- Hughes W. O. H., Boomsma J. J. Does genetic diversity hinder parasite evolution in social insect colonies? *J. Evol. Biol.*, 2006, **19**(1): 132 ~ 143.
- Palmer K. A., Oldroyd B. P. Evidence for intra-colony genetic variance in resistance to American foulbrood of honey bees (*Apis mellifera*): further support for the parasite/pathogen hypothesis for the evolution of polyandry. *Naturwissenschaften*, 2003, **90**(6): 265 ~ 268.
- Fuchs S., Schade V. Lower performance in honeybee colonies of uniform paternity. *Apidologie*, 1994, **25**(2): 155 ~ 168.
- Jones J. C., Myerscough M. R., Graham S., et al. Honey bee nest thermoregulation: diversity promotes stability. *Science*, 2004, **305**(5 682): 402 ~ 404.
- Ratnieks F. L. W. Egg-laying, egg-removal, and ovary development by workers in queenright honey bee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1993, **32**(3): 191 ~ 198.
- Visscher P. K. Reproductive conflict in honey bees: a stalemate of worker egg-laying and policing. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1996, **39**(4): 237 ~ 244.
- Oldroyd B. P., Halling L. A., Good G., et al. Worker policing and worker reproduction in *Apis cerana*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2001, **50**(4): 371 ~ 377.
- Barron A. B., Oldroyd B. P., Ratnieks F. L. W. Worker reproduction in honey-bees (*Apis*) and the anarchic syndrome: a review. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2001, **50**(3): 199 ~ 208.
- Hamilton W. D. The genetical evolution of social behaviour. *J. Theor. Biol.*, 1964, **7**(1): 1 ~ 16.
- Boomsma J. J., Ratnieks F. L. W. Paternity in eusocial Hymenoptera. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B*, 1996, **351**(1 342): 947 ~ 975.
- Ratnieks F. L. W. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera. *Am. Nat.*, 1988, **132**(2): 217 ~ 236.
- Winston M. L., Slessor K. N. Honey bee primer pheromones

- and colony organization: gaps in our knowledge. *Apidologie*, 1998, **29**(1/2): 81 ~ 95.
- 26 Butler C. G. The source of the substance produced by a queen honey bee (*Apis mellifera* L.) which inhibits development of ovaries of the workers of her colony. *Proc. Roy. Entomol. Soc. Lond. Ser. A*, 1959, **34**(7/9): 137 ~ 138.
 - 27 Katzav-Gozansky T., Soroker V., Hefetz A., et al. Plasticity of castespecific Dufour's gland secretion in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Naturwissenschaften*, 1997, **84**(6): 238 ~ 241.
 - 28 Wossler T. C., Crewe R. M. Honeybee queen tergal gland secretion affects ovarian development in caged workers. *Apidologie*, 1999, **30**(4): 311 ~ 320.
 - 29 Page R. E., Blum M. S., Fales H. M. o-Aminoacetophenone, a pheromone that repels honeybees (*Apis mellifera* L.). *Experientia*, 1988, **44**(3): 270 ~ 271.
 - 30 Plettner E., Slessor K. N., Winston M. L., et al. Caste-selective pheromone biosynthesis in honeybees. *Science*, 1996, **271**(5 257): 1 851 ~ 1 853.
 - 31 Plettner E., Otis G. W., Wimalaratne P. D. C., et al. Species-and caste-determined mandibular gland signals in honeybees (*Apis*). *J. Chem. Ecol.*, 1997, **23**(2): 363 ~ 377.
 - 32 Slessor K. N., Kaminski L. A., King G. G. S., et al. Semiochemical basis of the retinue response to queen honey bees. *Nature*, 1988, **332**(6 162): 354 ~ 356.
 - 33 Plettner E., Slessor K. N., Winston M. L., et al. Mandibular gland components and ovarian development as measures of caste differentiation in the honey bee (*Apis mellifera* L.). *J. Insect Physiol.*, 1993, **39**(3): 235 ~ 240.
 - 34 Ruttner F., Koeniger N., Veith H. J. Queen substance bei eierlegenden Arbeiterinnen der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). *Naturwissenschaften*, 1976, **63**(9): 434.
 - 35 Butler C. G., Fahey E. M. T. The role of the queen in preventing oogenesis in worker honey bees. *J. Apicult. Res.*, 1963, **2**(1): 14 ~ 18.
 - 36 Velthuis H. H. W. Ovarian development in *Apis mellifera* worker bees. *Entomol. Exp. Appl.*, 1970, **13**(4): 377 ~ 394.
 - 37 Verheijen-Voogd C. How worker bees perceive the presence of their queen. *Z. Vgl. Physiol.*, 1959, **41**(6): 527 ~ 582.
 - 38 Willis L. G., Winston M. L., Slessor K. N. Queen honey bee mandibular pheromone does not affect worker ovary development. *Can. Entomol.*, 1990, **122**(6): 1 093 ~ 1 099.
 - 39 Hoover S. E. R., Keeling C. I., Winston M. L., et al. The effect of queen pheromones on worker honeybee ovary development. *Naturwissenschaften*, 2003, **90**(10): 477 ~ 480.
 - 40 Velthuis H. H. W. Queen substance from the abdomen of the honey bee queen. *Z. Vgl. Physiol.*, 1970, **70**(2): 210 ~ 222.
 - 41 Butler C. G. The control of ovary development in worker honeybees (*Apis mellifera*). *Experientia*, 1957, **13**(6): 256 ~ 257.
 - 42 Keller L., Nonacs P. The role of queen pheromones in social insects: queen control or queen signal? *Anim. Behav.*, 1992, **45**(4): 787 ~ 794.
 - 43 Jay S. C. The effect of various combinations of immature queen and worker bees on the ovary development of worker honeybees in colonies with and without queens. *Can. J. Zool.*, 1970, **48**(1): 169 ~ 173.
 - 44 Jay S. C. Ovary development of worker honeybees when separated from worker brood by various methods. *Can. J. Zool.*, 1972, **50**(5): 661 ~ 664.
 - 45 Le Conte Y., Arnold G., Trouiller J., et al. Identification of a brood pheromone in honeybees. *Naturwissenschaften*, 1990, **77**(7): 334 ~ 336.
 - 46 吴小波, 颜伟玉, 黄康, 等. 意大利蜜蜂工蜂监督研究进展. *昆虫知识*, 2008, **45**(2): 189 ~ 193.
 - 47 Dugatkin L. A. The evolution of cooperation. *Bioscience*, 1997, **47**(6): 355 ~ 362.
 - 48 Ratnieks F. L. W., Visscher P. K. Worker policing in the honeybee. *Nature*, 1989, **342**(6 594): 796 ~ 797.
 - 49 Halling L. A., Oldroyd B. P., Wattanachaiyingcharoen W., et al. Worker policing in the bee *Apis florea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2001, **49**(6): 509 ~ 513.
 - 50 Oldroyd B. P., Halling L. A., Good G., et al. Worker policing and worker reproduction in *Apis cerana*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2001, **50**(4): 371 ~ 377.
 - 51 Ratnieks F. L. W. Evidence for a queen-produced egg-marking pheromone and its use in worker policing in the honey bee. *J. Apicult. Res.*, 1995, **34**(1): 31 ~ 37.
 - 52 Evers C. A., Seeley T. D. Kin discrimination and aggression in honey bee colonies with laying workers. *Anim. Behav.*, 1986, **34**(3): 924 ~ 925.
 - 53 Sakagami S. F. Occurrence of an aggressive behaviour in queenless hives, with considerations on the social organisation of honeybee. *Insect Soc.*, 1954, **1**(4): 331 ~ 343.
 - 54 Visscher P. K., Dukas R. Honey bees recognise development of nestmates' ovaries. *Anim. Behav.*, 1995, **49**(2): 542 ~ 544.