

蜜蜂繁殖冲突与雌性蜜蜂信息素研究进展^{*}

吴小波^{**} 张 飞 曾志将^{***}

(江西农业大学蜜蜂研究所 南昌 330045)

摘 要 在营造社会性生活的蜜蜂群体里,蜂王释放出蜂王信息素来控制工蜂卵巢发育及改造王台特性,并吸引雄蜂为之交配,使蜂群正常繁衍。本文在国内外相关研究的基础上,对蜜蜂各蜂种、亚种以及特殊蜂群无政府主义蜂群、海角蜜蜂等雌性蜜蜂信息素成分以及含量变化进行综合论述,并对蜂王主要信息素对工蜂和雄蜂生理影响以及今后的研究趋势作扼要介绍。

关键词 蜜蜂, 繁殖, 卵巢发育, 信息素

Advances in understanding of reproduction conflict and pheromones of female bees in *Apis*

WU Xiao-Bo^{**} ZHANG Fei ZENG Zhi-Jiang^{***}

(Honeybee Research Institute, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract In social honeybee colonies, under normal reproductive conditions the queen releases queen pheromones to attract drones for mating, to control the ovary development of workers and to prevent construction of emergency cells. Based on domestic and international research, this paper provides an overview of the components of and variations in female bee pheromones in species of *Apis*, subspecies and special colonies (anarchistic honeybees and *Apis mellifera capensis*). The physiological effects of queen pheromones on workers and drones are referred to and the prospects for future research are discussed.

Key words honeybee, reproduce, ovary development, pheromones

蜜蜂是与人类关系极其密切的社会性昆虫,其以群体为单位生存于自然生态系统中,并以其特有的生物学本能参与大自然的生态平衡,被誉为和谐的社会性昆虫。然而,在蜜蜂蜂群内部也存在矛盾——繁殖冲突,即生殖分工。蜂群中的蜂王和工蜂均为雌性蜂,具有产卵繁育后代的能力,但蜂群中仅蜂王被授权产卵繁衍后代,蜂王通过释放出信息素,限制工蜂产卵,即使这些工蜂产卵,它们也容易受到其它工蜂的攻击,而且这些工蜂产的卵也会被清理,有效地控制蜂群,使蜂群正常繁殖与生存(吴小波等,2008)。一旦蜂群失王,不同蜂种或亚种的工蜂会不同程度的活化卵巢并大量产卵(曾志将,2009)。蜂王信息素不仅

具有抑制工蜂卵巢发育等生理作用,还具有吸引工蜂形成饲喂圈,即工蜂的随从行为。在交配时期,蜂王释放蜂王信息素吸引雄蜂进行交配,繁衍后代(曾志将,2007)。

早在20世纪50年代,有学者就已经开始对雌性蜜蜂信息素进行了研究并发现,蜂王信息素的主要成分为:反式-9-氧代-2-癸烯酸(简称为9-ODA),9-羟基-2-癸烯酸(+9-HDA和-9-HDA),对羟基苯甲酸甲酯(HOB),4-羟基-3-甲氧苯基乙醇(HVA),这5种化学成分主要来源于蜂王上颚腺,被誉为蜂王上颚腺信息素(简称为QMP)。后来又鉴定出4种蜂王物质新成分:甲基油酸盐(MO)、松柏醇(CA)、十六烷-1-醇(PA)和亚麻酸

^{*} 资助项目:国家自然科学基金项目(31060327)、江西省研究生创新基金项目(YC2011-B016)、江西农业大学青年科学基金(2010年)。

^{**}E-mail: wuxiaobo21@163.com

^{***}通讯作者, E-mail: bees1965@sina.com

收稿日期:2012-05-04, 接受日期:2012-06-11

(LEA),这4种物质单独使用,没有活性,与QMP一起使用,可以增强QMP抑制工蜂卵巢发育(Keeling *et al.*,2003)。工蜂主要释放工蜂信息素,其主要成分为:反式-4-羟基-2-癸烯酸(10-HDA),10-羟基-癸酸(10-HDAA),癸酸(C10:0DA),反式-2-癸烯酸(C10:1DA)等。

我国学者也已经对蜜蜂信息素(包括蜂王信息素)的成分、作用以及作用机理研究进展进行了综述(苏荣,1995;孟宪佐,1997;苏松坤和陈盛禄,2000;胡福良和玄红专,2004;曾志将和黄康,2008),本文就不同蜂种、不同亚种以及不同发育时期,其雌性蜜蜂信息素成分及含量变化进行综述,并简要介绍了蜂王信息素对蜂群中工蜂和雄蜂部分生理变化以及今后研究方向。

1 蜜蜂不同蜂种雌性蜜蜂上颚腺信息素

1.1 蜜蜂不同蜂种蜂王上颚腺信息素

蜜蜂属下有9个种,每种蜜蜂的蜂王上颚腺信息素成分及含量不一样。对其中6种蜜蜂(西方蜜蜂、东方蜜蜂、小蜜蜂、大蜜蜂、黑小蜜蜂、苏威拉西蜂)的蜂王上颚腺成分进行分析发现:所有种类的蜂王均含有9-ODA、9-HDA。在黑小蜜蜂、东方蜜蜂、苏威拉西蜂和西方蜜蜂中的含量高,成为主要成分。在小蜜蜂中,蜂王信息中10-HDA含量显著高于9-ODA和9-HDA,成为主要成分。西方蜜蜂、东方蜜蜂和苏威拉西蜂发现有一定含量的HOB,东方蜜蜂蜂王HOB含量是苏威拉西蜂的4倍,但在小蜜蜂、黑小蜜蜂以及大蜜蜂蜂王中却没有发现。HVA仅在已交配的西方蜜蜂蜂王中发现。这也说明只有营造洞穴生活的蜜蜂蜂王(西方蜜蜂和东方蜜蜂)含有一定水平的芳香化合物成分(HVA和HOB)。工蜂酸10-HDA在所有蜂王中有不同含量,而10-HDAA在西方蜜蜂、东方蜜蜂和苏威拉西蜂中也有一定的含量,但大蜜蜂和黑小蜜蜂没有发现10-HDAA。东方蜜蜂蜂王中还含有更多的w功能团的酸物质(8-HOAA,10-HDA,10-HDAA,C10:0DA和C10:1DA),而且小蜜蜂蜂王也含有8-HOAA,C10:0DA,C10:1DA等成分(Plettner *et al.*,1997;Keeling *et al.*,2000,2001)。

蜂王体表信息素成分及含量与其个体的生理状态也有关。研究表明:随着处女蜂王日龄增长,

蜂王体表的9-ODA显著提升,1日龄的卡尼鄂拉蜂的9-ODA含量非常低,大约在13.33 μg 左右,3日龄的蜂王达到30 μg ,5日龄蜂王释放67.25 μg ,8日龄的蜂王达到84 μg ,是1日龄的6.5倍(Apšegaite and Skirkevičius,1999)。但当处女蜂王达到性成熟之后,处女蜂王上颚腺信息素成分及含量趋于稳定(Wossler *et al.*,2006)。

处女蜂王进行婚飞交配也会导致蜂王体表信息素成分及含量的变化,西方蜜蜂处女蜂王和交配蜂王差异最明显。除了10-HDA外所有的组分随处女王到产卵王而明显增加,10-HDA却明显下降。西方蜜蜂处女蜂王在10-HDA含量上与9-ODA差异不显著,而产卵王中10-HDA含量明显下降,9-ODA明显增加并比10-HDA含量高。东方蜜蜂处女王和产卵王在所有上颚腺组分中都没有明显的变化。在小蜜蜂中也只有微量的变化(Plettner *et al.*,1997)。

1.2 蜜蜂不同蜂种工蜂上颚腺信息素

对6种蜜蜂(西方蜜蜂、东方蜜蜂、小蜜蜂、大蜜蜂、黑小蜜蜂、苏威拉西蜂)的工蜂上颚腺成分进行分析发现:所有种类的工蜂在上颚腺上均发现含有W-羟基酸(10-HDA、10-HDAA、8-HOAA)、C10:0DA和9-HDA。但只有营造露天巢脾蜂群(大蜜蜂、小蜜蜂、黑小蜜蜂)的工蜂含有微量的9-ODA,而营造洞穴的蜂种(西方蜜蜂和东方蜜蜂)却没有发现9-ODA(Plettner *et al.*,1997)。在大蜜蜂和西方蜜蜂中,10-HDA含量显著高于其它W-羟基酸,成为主要成分。黑小蜜蜂工蜂的主要成分是9-ODA,其次是10-HDA和8-HOAA。在苏威拉西蜂和小蜜蜂中,10-HDA和8-HOAA处于同样水平,成为主要成分(Plettner *et al.*,1997;Keeling *et al.*,2000,2001)。Keeling等(2000)对小蜜蜂研究发现:产卵工蜂在8-HOAA,9-HDA,10-HDAA含量方面显著高于有王群中的工蜂。无王群中的工蜂在9-ODA,10-HDAA,10-HDA含量方面显著高于有王群中的工蜂。但无王群中工蜂的表皮信息素与蜂王信息素成分还是有明显的区别。另外,小蜜蜂蜂王中比工蜂含有更高的10-HDA/9-HDA比值,这也是唯一发现的蜜蜂种群。

工蜂体表的的信息素不仅随蜂群繁殖情况而变化,也随工蜂承担的任务不同也有所变化。工蜂主要信息素成分在哺育蜂中的含量比采集蜂丰

富。在东方蜜蜂中,哺育蜂中 9-HDA, 10-HDAA 显著高于采集蜂。在苏威拉西蜂中,哺育蜂中 9-ODA 显著高于采集蜂。另外,东方蜜蜂哺育蜂主要信息成分含量与苏威拉西蜂差异不显著,但苏威拉西蜂采集蜂在 9-ODA, 10-HDAA, 10-HDA, C10:1DA 含量方面显著高于东方蜜蜂 (Keeling *et al.*, 2001)。

2 西方蜜蜂不同亚种蜂王信息素中 9-ODA 含量变化

不仅不同蜂种、不同级型以及不同发育阶段蜜蜂上颚腺信息素成分存在明显差别,而且蜜蜂不同亚种的蜂王信息素平均含量及变化幅度也不尽相同,如高加索蜜蜂、欧洲黑蜂、卡尔巴阡蜂蜂王体表 9-ODA 平均含量分别为 118.27、142.86、132.8 μg ,其变化幅度也不一样,而且不同亚种蜜蜂进行杂交也会影响蜂王体表 9-ODA 含量 (Apšegaite and Skirkevičius, 1999)。

蜂王释放 9-ODA 的含量与亚种的亲缘关系也有关联。西方蜜蜂非洲化蜜蜂蜂王和欧洲化蜜蜂蜂王的信息素含量存在一定的区别:欧洲交配蜂王的上颚腺信息素在单个成分上明显比欧洲处女蜂王、欧洲产卵处女蜂王以及非洲已交配产卵蜂王要高,仅 9-HDA 在非洲交配蜂王和欧洲交配蜂王中差异不显著,其它均差异显著。欧洲产卵处女蜂王的腺体分泌物含量介于欧洲化蜜蜂处女王与交配蜂王之间,这与它们的繁殖等级和年龄一致。对单一成分的百分比分析发现:欧洲蜜蜂处女王 9-ODA 比例比最高,9-HDA 比例最低。欧洲产卵处女蜂王和欧洲已交配产卵王的 9-ODA、9-HDA 百分比相近。交配与产卵行为导致 9-HDA 比例上升,而 9-ODA 的比例却在下降。这也说明 9-ODA、9-HDA 含量与比例显示繁殖地位。与欧洲化蜜蜂的处女王、产卵处女王以及已交配产卵王相比,非洲化交配产卵蜂王的 9-ODA 的比例最低,而 9-HDA 比例最高。而且欧洲化蜜蜂已交配产卵蜂王的上颚腺信息素的总含量高于非洲化蜜蜂已交配蜂王信息素总量,从而导致非洲蜜蜂喜欢分蜂,非洲蜜蜂上颚腺高比例的 9-HDA 可能影响蜜蜂的适应性 (Pankiw *et al.*, 1996)。

3 无政府主义蜂群蜂王上颚信息素

在自然蜂群中,工蜂产卵的原因在于蜂群中

缺少蜂王物质或蜜蜂幼虫,而在无政府主义蜂群中,在有蜂王和幼虫的情况下,仍然有工蜂具有明显的产卵特征。后来研究发现,无政府主义蜂群中 3%~9% 的工蜂具有活化卵巢,而且这些工蜂产的卵并没有因为工蜂监督的存在而被清理,工蜂产卵并不局限于无王区,工蜂产的卵和蜂王产的卵一起孵化,可能是因为工蜂产的卵表皮信息素与蜂王产的卵表皮信息素相似 (吴小波等, 2008)。另外,产卵工蜂也没有受到攻击,这可能是产卵工蜂分泌了类似蜂王信息素的化学物质,成为假蜂王。也可能是无政府主义蜂群蜂王分泌的上颚腺信息成分含量偏低,导致工蜂卵巢大量活化并产卵。后来证实无政府主义蜂群中的工蜂活化数量高于自然蜂群,但无政府主义蜂群的蜂王和自然蜂群中蜂王上颚腺主要成分十分相似,差异不显著 (Hoover *et al.*, 2005)。无政府主义蜂群中的幼虫并没有像自然蜂群一样抑制工蜂卵巢发育,无政府主义蜂群是一个复杂的综合症,并不是蜂王和幼虫降低了信息素分泌的结果。

4 海角蜜蜂蜂王和工蜂信息素

海角蜜蜂是南非地区的一种特殊蜂群,其工蜂繁殖性能与西方蜜蜂其它亚种的工蜂产单倍体不同,海角蜜蜂工蜂中有 2% 的工蜂卵巢发育完全,能通过孤雌生殖产下二倍体的卵,并能发育成雌性蜜蜂。海角蜜蜂工蜂之间也存在工蜂监督,但其监督效率低于其他蜂种。另外,海角蜜蜂还会侵袭其它蜂种蜂群,即:海角蜜蜂工蜂窜入它群之后,工蜂卵巢发育并产卵,同时释放出类似蜂王信息素,从而躲避工蜂监督,最后使蜂群衰竭。

对海角蜜蜂信息素研究发现:除了 1 日龄的海角蜜蜂处女王信息素主要为油酸外,所有蜂王上颚腺的主要成分为 9-ODA,而且随着处女蜂王日龄的增长,其 9-ODA、8-HOA 含量明显增加,而棕间酸和硬脂酸 (9-ODA 的前身) 含量却逐渐减少。海角蜜蜂蜂王交配导致蜂王信息素发生一定的变化,海角蜜蜂已交配蜂王中 9-ODA 和油酸的含量显著低于发育阶段的处女蜂王,而 10-HDAA、9-HDA、10-HDA 和硬脂酸的含量明显高于未交配的处女蜂王。另外,随着蜂王日龄的增加,工蜂对处女王抵制的态度明显增加。这与 9-ODA 增加有关,即处女蜂王中 9-ODA 比例越高,蜂群越不容易接受 (Wossler *et al.*, 2006)。

海角蜜蜂主要分布区的工蜂上颚腺信息素以 9-HDA (蜂王物质 9-ODA 的前提) 为主, 而仅含有少量的工蜂物质 (10-HDA 和 10-HDAA)。海角蜜蜂分布区外援的工蜂 9-HDA 和 9-ODA 的含量比核心区工蜂少, 但仍显著高于非洲蜜蜂工蜂。但是, 并不是所有海角蜜蜂的工蜂都发育成假蜂王, 仅一部分工蜂经历了一段时间的竞争而成功建立这种地位 (郑火青, 2009)。在海角蜜蜂中, 9-ODA 含量的比例显示等级地位, 卵巢发育的产卵工蜂 9-ODA 比例为正常工蜂的两倍。其工蜂等级地位并不是刚开始就建立了, 工蜂羽化出房后, 工蜂竞争释放蜂王信号, 之后随着竞争的延续, 竞争的速度下降, 主控工蜂产比较多的 9-ODA, 而低级别工蜂的 9-ODA 比例不再上升 (Moritz *et al.*, 2004)。

5 蜂王信息素对蜂群生存的影响

5.1 蜂王信息素对雄蜂吸引的影响

在蜜蜂生活里, 蜂王进行婚飞时具有复杂的化学信息交流系统, 处女蜂王在婚飞时会分泌上颚腺分泌物, 雄蜂通过获取这些分泌物而追逐蜂王并竞争进行交配。最初大家认为蜂王释放的信息素的主要成分是 9-ODA。后来研究发现蜂王信息素的其它成分对处女蜂王进行婚飞吸引雄蜂也具有重要的作用: 添加 9-HDA 和 10-HDA 混合物或者 9-HDA, 10-HDA, HOB 等单一成分到 9-ODA 中会增加雄蜂的招引数量。9-HDA 和 10-HDA 在一定距离范围内对雄蜂没有吸引作用, 但是添加到 9-ODA 中, 它们会增加溶液对雄蜂的吸引力 (Brockmann *et al.*, 2006)。

然而, 小蜜蜂蜂王上颚腺信息素成分中含量最高的组分却是 10-HDA, 含量显著高于 9-ODA 和 10-HDA 的含量 (Keeling *et al.*, 2000)。开展小蜜蜂蜂王上颚腺信息素单一成分对雄蜂吸引效果发现, 9-ODA 和 10-HDA 均可以单独吸引雄蜂, 但是 10-HDA 吸引雄蜂量最大时的浓度比 9-ODA 要低。当这 2 种成分含量处于吸引雄蜂最佳量时, 10-HDA 吸引的雄蜂比 9-HDA 还要多, 这也证实小蜜蜂蜂王信息素中吸引雄蜂的主要成分为 10-HDA (Nagaraja and Brockmann, 2009)。

5.2 蜂王信息素对王台改造的影响

蜜蜂蜂群中工蜂受蜂王信息素所控制, 一旦蜂群失去蜂王信息素, 蜂群中的工蜂就会活化卵

巢并产卵或改造王台培育新王, 但不同蜂种失王后, 其改造王台以及工蜂活化卵巢的特性也不一样。西方蜜蜂中非洲化蜜蜂和欧洲化蜜蜂存在许多不同的生物学特点, 其中非洲化蜜蜂分蜂性比较强, 比欧洲化蜜蜂更容易培育蜂王。人工添加不同浓度上颚腺信息素到这 2 种蜂群中, 蜂群改造王台的数量与 QMP 处理组, 蜜蜂种类和时间有关系。QMP 在一定程度上能有效地抑制蜂王培育, 2 个蜂种的无王群造的王台数量明显比有 QMP 处理组的无王群要多。添加了 QMP 处理组蜂群能有效的降低王台数量, QMP 处理组在前 2 d 完全镇压了 2 种蜂群改造王台, 但到了第 6 天, QMP 处理组蜂群不同程度的改造了部分王台, 明显低于无王群。而且低浓度组 (1 个 QMP) 与高浓度实验组 (10 个 QMP) 之间差异不显著 (Pettis *et al.*, 1995)。

5.3 蜂王信息素对雄蜂和工蜂触角电位的影响

蜂群中的蜂王释放出蜂王信息素, 有效地控制了工蜂和雄蜂, 但工蜂和雄蜂对蜂王信息素的反应程度却不同, 比如触角电位, 工蜂对蜂王信息素触角电位从 0.93 mV 到 1.12 mV, 对单一组分电位反应强度为 10-HDAA > 10-HDA > HVA > 9-HDA > HOB > 9-ODA。而且反应强度较大的成分主要是工蜂主要信息素 (10-HDAA 和 10-HDA), 说明工蜂没有特化感觉神经元来识别上颚腺信息成分。与工蜂不同的是, 雄蜂对 9-ODA 的电位为 2.68 mV, 和对蜂王上颚腺信息素混合物的电位 (2.73 mV) 差不多, 其电位强度是其它单一组分触角电位的 2 倍。雄蜂对单一组分电位反应趋势为 9-ODA > 9-HDA > HVA > 10-HDAA > 10-HDA > HOB (Brockmann and Brückner, 1998)。这也说明雄蜂对 9-ODA 具有明显的识别与反应能力, 这也是单一组分 9-ODA 会吸引 60 m 以内的雄蜂, 而其它组分仅在近距离对雄蜂具有吸引的作用的主要原因 (Brockmann *et al.*, 2006)。先前研究发现, 雄蜂对 9-ODA 敏感的神经元是工蜂的 7 倍, 其神经元数分别是 18 600 和 2 600, 即低浓度的 9-ODA 对雄蜂也具有明显的吸引作用 (Brockmann and Brückner, 1998)。

5.4 蜂王信息素对工蜂的影响

保幼激素是昆虫的咽侧体分泌的一种化学物质, 促进昆虫体内各组织保持原来形态与生长, 同

时抑制成虫器官的分化和发育(曾志将等,2004)。蜜蜂体内的保幼激素含量与蜜蜂行为发育具有一定的相关性,随着蜂群工蜂日龄的增加以及劳动分工的变化,其体内的保幼激素含量也增加。当蜂群准备分蜂时,工蜂体内的保幼激素含量明显下降(曾志将,2009)。把刚出房的工蜂分别控制在有王群和无王群中 8 d 后,无王群中的工蜂血淋巴中的保幼激素明显上升。向无王群中放入蜂王上颚腺提取液或人工合成的 9-ODA,可以降低工蜂体表保幼激素的含量,而蜂群中的幼虫及其体表释放的幼虫信息素对工蜂保幼激素的含量没有影响(Kaatz *et al.*, 1992)。

在营造社会性生活中的蜜蜂蜂群中,工蜂承担着哺育、采集等任务,在有蜂王存在的情况下,工蜂卵巢一般不会发育。蜂群一旦失王,不同蜂种的工蜂就会不同程度的活化卵巢并产卵。这主要原因在于蜂群中缺少或丢失了蜂王信息素。用 QMP 和 QMP + MO + CA + PA 处理无王群,蜂群中工蜂卵巢活化的程度明显低于未处理无王群中的工蜂。用 QMP, QMP + MO + CA + PA + LEA 以及蜂王提取液处理无王群,其蜂群中工蜂卵巢活化的程度还是低于正常有王群中工蜂,这也说明蜂王的其它生理功能也具有抑制工蜂卵巢发育的作用(Hoover *et al.*, 2003)。

向具有分蜂热或没有蜂王的东方蜜蜂蜂群给与一定剂量的西方蜜蜂蜂王的酒精提取液,也可以明显抑制蜂群的分蜂和工蜂产卵,即使工蜂已产卵,西方蜜蜂蜂王酒精溶液也能有效地解除工蜂产卵行为(王丽华等,2000)。而且含有 5 种主要成分的蜂王信息素比仅含有 3 种脂肪酸的蜂王信息素更能增加工蜂的聚集行为(匡海鸥,1998)。东方蜜蜂蜂王对西方蜜蜂工蜂卵巢发育也有抑制作用(杨明显和谭昱,2008)。蜂群中的蜂王信息素传递需要蜂王信息素、工蜂以及气流 3 种方式共同传递才能使蜂群中工蜂处于正常状态,否则会导致工蜂卵巢活化(祁海萍等,2008)。工蜂产卵不仅受蜂王信息素的影响,还受蜂群中子脾的影响。有子脾的无王群工蜂卵巢发育水平明显低于无子脾的无王群(赵亚周等,2010)。

6 展望

最近几十年关于蜜蜂信息素研究方面取得了不少研究成果,已经发表了多篇优秀论文,并且已

经将信息素应用到养蜂生产中(黄文诚,1996;胡福良和李英华,2001),但还有一些问题需要进一步研究与完善。例如蜂王在培育阶段其蜂王信息素成分与含量变化以及蜂王信息素对单倍体雄蜂和二倍体雄蜂吸引效果是否有差异等等,更为有趣的是,将多王群中的蜂王剪去 1/3 ~ 1/2 上颚之后,其体表的上颚腺信息素反而会提高(郑火青,2009),其具体机理也有待于进一步研究。

中华蜜蜂是我国的宝贵资源,但自 1896 年中国引进西方蜜蜂 100 多年以来,西方蜜蜂已使我国原来呈优势分布的中华蜜蜂受到严重危害,分布区域缩小了 75% 以上,种群数量减少了 80% 以上(杨冠煌,2005)。这可能是处女蜂王交尾时,中华蜜蜂处女蜂王分泌性引诱信息素不但会吸引中华蜜蜂的雄蜂来交尾,而且同时吸引大量西方蜜蜂的雄蜂,这样西方蜜蜂的雄蜂会严重干扰中华蜜蜂蜂王与中华蜜蜂雄蜂正常交配,从而使中华蜜蜂蜂王交尾成功率大幅度下降(李位三,1991, 1993;王启发等,2003)。另外,在澳大利亚发现,亚种蜜蜂也会干扰西方蜜蜂蜂王的交配,其干扰具体原因和机理有待于进一步研究与明确,为合理利用和保护蜜蜂资源奠定基础。

参考文献(References)

- Apšegaite V, Skirkevičius A, 1999. Content of (*E*)-9-oxo-2-decenoic acid in pheromones of honey bee (*Apis mellifera* L.) queens. *Pheromones*, 6:27—32.
- Brockmann A, Brückner D, 1998. The EAG response spectra of workers and drones to queen honeybee mandibular gland components: the evolution of a social signal. *Naturwissenschaften*, 85 (6) :283—285.
- Brockmann A, Dietz D, Spaethe J, Tautz J, 2006. Beyond 9-ODA: sex pheromone communication in the European honey bee *Apis mellifera* L. *J. Chem. Ecol.*, 32 (3) :657—667.
- Hoover SER, Keeling CI, Winston ML, Slessor KN, 2003. The effect of queen pheromones on worker honey bee ovary development. *Naturwissenschaften*, 90 (10) :477—480.
- Hoover SER, Oldroyd BP, Wossler TC, Winston ML, 2005. Anarchistic queen honey bees have normal queen mandibular pheromones. *Insect Soc.*, 52 (1) :6—10.
- Kaatz HH, Hildebrandt H, Engels W, 1992. Primer effect of queen pheromone on juvenile hormone biosynthesis in adult worker honey bee. *J. Comp. Physiol. B*, 162 (7) :588—592.

- Keeling CI, Otis GW, Hadisoelilo S, Slessor KN, 2001. Mandibular gland component analysis in the head extracts of *Apis cerana* and *Apis nigrocincta*. *Apidologie*, 32 (3) :243—252.
- Keeling CI, Slessor KN, Higo HA, Winston ML, 2003. New components of the honey bee (*Apis mellifera* L.) queen retinue pheromone. *PNAS*, 100 (8) :4486—4491.
- Keeling CI, Slessor KN, Koeniger N, Koeniger G, Punchihewa RWK, 2000. Quantitative analysis of the mandibular gland components of the dwarf honey bee (*Apis florea* Fabricius). *Apidologie*, 31 (2) :293—299.
- Moritz RFA, Lattorff MG, Crewe RM, 2004. Honeybee workers (*Apis mellifera capensis*) compete for producing queen-like pheromone signals. *Proc. R. Soc. Land. B*, 271 (Suppl. 3) :98—100.
- Nagaraja N, Brockmann A, 2009. Drones of the dwarf honey bee *Apis florea* are attracted to (2E)-9-oxodecenoic acid and (2E)-10-hydroxydecenoic acid. *J. Chem. Ecol.*, 35 (6) :653—655.
- Pankiw T, Winston ML, Plettner E, Slessor KN, Pettis JS, Taylor OR, 1996. Mandibular gland components of European and Africanized honey bee queens (*Apis mellifera* L.). *J. Chem. Ecol.*, 22 (4) :605—615.
- Pettis JS, Winston ML, Collins AM, 1995. Suppression of queen rearing in European and Africanized honey bees *Apis mellifera* L. by synthetic queen mandibular gland pheromone. *Insect Soc.*, 42 (2) :113—121.
- Plettner E, Otis GW, Wimalaratne PDC, Winston ML, Slessor KN, Pankiw T, Punchihewa PWK, 1997. Species and caste determined mandibular gland signals in honey bee (*Apis*). *J. Chem. Ecol.*, 23 (2) :363—377.
- Wossler TC, Jones GE, Allsopp MH, Hepburn R, 2006. Virgin queen mandibular gland signals of *Apis mellifera capensis* change with age and affect honeybee worker responses. *J. Chem. Ecol.*, 32 (5) :1043—1056.
- 胡福良, 李英华, 2001. 信息素在养蜂业中的应用. 蜜蜂杂志, 21 (4) :4.
- 胡福良, 玄红专, 2004. 蜜蜂蜂王信息素研究进展. 昆虫知识, 41 (3) :208—211.
- 黄文诚, 1996. 蜂王上颚腺信息素及其应用. 蜜蜂杂志, 16 (9) :15—16.
- 匡海鸥, 1998. 合成蜂王信息素对东方蜜蜂行为作用研究. 中国养蜂, 49 (2) :8—9.
- 李位三, 1991. 中华蜜蜂群体数量缩减及其原因的探讨. 蜜蜂杂志, 11 (5) :50—53.
- 李位三, 1993. 中、意蜂交尾干扰及其后果. 蜜蜂杂志, 13 (7) :3—4.
- 孟宪佐, 1997. 蜜蜂化学生态学——化学通讯与信息素研究进展. 生态学报, 17 (1) :83—90.
- 祁海萍, 邵有全, 郭媛, 马卫华, 刘耀明, 赵江, 2008. 蜂王信息素传递方式对工蜂卵巢发育研究. 中国蜂业, 59 (2) :11—12.
- 苏荣, 1995. 蜜蜂信息素的研究进展. 福建农业大学学报, 24 (2) :231—237.
- 苏松坤, 陈盛禄, 2000. 蜜蜂信息素与蜂群内化学通讯的研究进展. 养蜂科技, 4 :5—11.
- 王丽华, 梁勤, 侯国珊, 国占宝, 皇小详, 姚军, 罗建能, 2000. 意蜂蜂王酒精提取液对中蜂行为的影响. 福建农业大学学报, 29 (3) :379—382.
- 王启发, 李位三, 张启明, 吴树生, 2003. 中、西蜂间自然交尾干扰问题的观察. 昆虫知识, 40 (2) :164—167.
- 吴小波, 颜伟玉, 黄康, 曾志将, 2008. 意大利蜜蜂工蜂监督研究进展. 昆虫知识, 45 (2) :189—193.
- 杨冠煌, 2005. 引入西方蜜蜂对中蜂的危害及生态影响. 昆虫学报, 48 (3) :401—406.
- 杨明显, 谭垦, 2008. 东方蜜蜂蜂王对西方蜜蜂工蜂卵巢发育的抑制作用研究. 中国蜂业, 59 (1) :14—16.
- 赵亚周, 黄家兴, 安建东, 杜毅, 2010. 意大利蜜蜂工蜂卵巢发育的研究. 昆虫知识, 47 (4) :673—679.
- 郑火青, 2009. 蜜蜂群内生殖共享特征. 博士学位论文. 杭州:浙江大学.
- 曾志将, 郭冬生, 邹阳, 2004. 蜜蜂保幼激素研究进展. 养蜂科技, 4 :10—11.
- 曾志将, 黄康, 2008. 蜂群中化学信息通讯. 蜜蜂杂志, 28 (4) :3—6.
- 曾志将主编, 2007. 蜜蜂生物学. 北京:中国农业出版社. 1—143.
- 曾志将主编, 2009. 养蜂学(第二版). 北京:中国农业出版社. 1—275.