

蜂王上颚腺信息素对中华蜜蜂、意大利蜜蜂雄蜂选择行为的影响*

刘俊峰^{1,2**} 何玉珠¹ 廖蓉¹ 谢昌林¹ 何旭江¹ 曾志将^{1***}

(1. 江西农业大学蜜蜂研究所, 南昌 330045; 2. 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 海口 571101)

摘要 【目的】分析蜂王上颚腺信息素 (Queen mandibular pheromone, QMP) 对中华蜜蜂 *Apis cerana cerana* (简称中蜂) 雄蜂与意大利蜜蜂 *Apis mellifera ligustica* (简称意蜂) 雄蜂行为反应的变化, 探索两蜂种雄蜂之间婚飞的干扰机理。【方法】本试验通过室内 Y 型嗅觉仪检测 QMP 及其主要成分反式-9-氧代-2-癸烯酸[(E)-9-oxodec-2-enoic acid, 9-ODA]对飞行、爬行状态下中蜂雄蜂与意蜂雄蜂选择行为的差异进行研究。【结果】飞行或爬行状态下的中蜂雄蜂和意蜂雄蜂, 均对 3.5、7.0 和 14.0 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 的 9-ODA 没有显著趋向性反应 ($P > 0.05$); 飞行中蜂雄蜂、飞行与爬行意蜂雄蜂均对 0.04、0.2、1.0 及 7.0 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 的 QMP 具有显著趋避反应 ($P < 0.05$), 而 QMP 对爬行中蜂雄蜂无显著影响 ($P > 0.05$); 在中蜂雄蜂和意蜂雄蜂共存时的试验中发现: 飞行、爬行意蜂雄蜂均对 7.0 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ QMP 存在显著趋避反应 ($P < 0.05$), 而 7.0 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ QMP 对飞行或爬行中蜂雄蜂均无显著影响 ($P > 0.05$)。【结论】在室内环境下, QMP 对中蜂、意蜂雄蜂有驱避作用。

关键词 中华蜜蜂; 意大利蜜蜂; 蜂王上颚腺信息素; 雄蜂; 行为反应

Effects of queen mandibular pheromone on the behavioral responses of *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica* drones

LIU Jun-Feng^{1,2**} HE Yu-Zhu¹ LIAO Rong¹ XIE Chang-Lin¹
HE Xu-Jiang¹ ZENG Zhi-Jiang^{1***}

(1. Honeybee Research Institute, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China;

2. Environment and Plant Protection Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China)

Abstract [Objectives] To analyze the behavioral effect of queen mandibular pheromone (QMP) on *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica* drones, and to investigate the drone mating interference mechanism of these two species. [Methods] The behavioral responses of mature flying or crawling *A. mellifera* and *A. cerana* drones to QMP and (E)-9-oxodec-2-enoic acid (9-ODA, the predominant compound of QMP), were measured using an indoor olfactometer. [Results] Exposure to three different doses of 9-ODA (3.5, 7.0 and 14.0 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$) had no significant effect on the behavior of either *A. mellifera* and *A. cerana* drones, but QMP at concentrations of 0.04, 0.2, 1.0 and 7.0 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ had a significant effect on flying *A. cerana* drones, and on crawling and flying *A. mellifera* drones, but no significant effect on crawling *A. cerana* drones. When drones of both species were placed together in the indoor olfactometer 7.0 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ QMP had a significant effect on both flying and crawling *A. mellifera* drones, but no significant effect on flying or crawling in *A. cerana* drones. [Conclusion] This study suggests that QMP has a repellent effect on *A. cerana* and *A. mellifera* drones in the indoor environment.

Key words *Apis cerana cerana*; *Apis mellifera ligustica*; queen mandibular pheromone; drone; behavioral response

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金项目 (31572469); 国家蜂产业技术体系 (CARS-44-kxj15)

**第一作者 First author, E-mail: mm1860mm@126.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: bees1965@sina.com

收稿日期 Received: 2019-10-23; 接受日期 Accepted: 2019-12-08

蜜蜂是典型的社会性昆虫,在蜂群内外的行为活动主要依靠信息素的交流与协调完成。(Winston, 1987)。蜂王上颚腺信息素(Queen mandibular pheromone, QMP)是最早发现,关注最多且研究最为深入的蜜蜂信息素(Butler *et al.*, 1959, 1962; Carlisle and Butler, 1956; Gary, 1962; Grozinger *et al.*, 2003; Keeling *et al.*, 2003; Wanner *et al.*, 2007; 吴小波等, 2012, 2015)。QMP 由反式-9-氧代-2-癸烯酸[(E)-9-oxodec-2-enoic acid, 9-ODA], 对映异构体 9-羟基-2-癸烯酸[(R,S)-9-hydroxydec-2-enoic acid, (R,S)-9-HDA], 对羟基苯甲酸甲酯(Methylp-hydroxybenzoate, HOB)和 4-羟基-3-甲氧基苯乙醇(4-hydroxy-3-methoxyphenylethanol, HVA)等 5 种主要功能性分泌物成分组成(Slessor *et al.*, 1988)。QMP 作为社会信息素能够吸引工蜂围绕在蜂王周围形成侍卫圈和抑制工蜂卵巢发育(Winston *et al.*, 1989; Hoover *et al.*, 2003); 另外作为性信息素在婚飞过程中吸引雄蜂与蜂王交配(Gary, 1962; Butler, 1971; Gary and Marston, 1971; Koeniger *et al.*, 1996)。单一成分 9-ODA 足以吸引雄蜂追逐(Loper *et al.*, 1993; Brockmann *et al.*, 2006)。蜜蜂通过嗅觉来洞察蜂群内外环境中的挥发性物质信息,并在嗅觉中枢中加工处理产生应答信号,最后支配蜜蜂个体发生行为。雄蜂有着发达的嗅觉系统,在交尾飞行中迅速识别处女蜂王,追逐争夺蜂王的交配权(Sandoz, 2007)。其中雄蜂每只触角上的嗅觉板形感器约有 18 000 个,数量与工蜂相比多出约 7 倍,这是雄蜂对蜂王信息素的感知能力更强的因素之一(Wanner *et al.*, 2007)。雄蜂对 QMP 的触角电位(Electroantennography, EAG)反应较工蜂更为敏感,雄蜂对 QMP 与 9-ODA 的电位反应远高于 QMP 其他单个成分(Vetter and Visscher, 1997; Brockmann *et al.*, 1998)。

我国饲养的蜂种是本土的中华蜜蜂(*Apis cerana cerana*, 简称中蜂)与外来的西方蜜蜂*Apis mellifera*。自从引进西方蜜蜂 100 多年以来,西方蜜蜂已使我国原有呈优势分布的中蜂受到严重危害,蜂群分布区域缩小 75%以上,山林植

物授粉总量减少,导致生物多样性降低(季荣等, 2003; 杨冠煌, 2005)。中蜂蜂群骤然减少与西方蜜蜂雄蜂竞争中蜂处女蜂王交配飞行有关(李位三, 1991; 王启发等, 2003)。东、西方蜜蜂处女蜂王分泌的 QMP 成分相近,都含有 9-ODA、9-HDA 和 HOB,以 9-ODA 含量最高,且均不含 HVA 成分(Plettner *et al.*, 1997);加之这两蜂种处女蜂王婚飞时间和雄蜂出游时间基本一致(王启发等, 2003; Remnant *et al.*, 2014)。性成熟处女蜂王在交配飞行中释放的信息素不但会吸引本种雄蜂来交尾,而且同时吸引本区域大量其他种雄蜂,这样两种雄蜂会相互干扰正常交配,由于存在种间隔离,即使他种雄蜂与本种处女蜂王进行“交配行为”(无效交尾),也无法培育后代,最终导致中蜂蜂群难以维持正常的繁衍(王启发等, 2003)。同时,东方蜜蜂雄蜂亦能干扰西方蜜蜂蜂王交配飞行,在澳大利亚凯恩斯地区和中国草坝盆地的西方蜜蜂蜂王储精囊中检测出有东方蜜蜂雄蜂精子(Remnant *et al.*, 2014)。然而,目前对中蜂、意大利蜜蜂(*Apis mellifera ligustica*, 简称意蜂)雄蜂交配飞行干扰机制仍不清晰。鉴于此,本文以中蜂、意蜂雄蜂行为为切入点,利用室内 Y 型嗅觉仪检测分析性成熟的中蜂雄蜂、意蜂雄蜂对处女蜂王 QMP (9-ODA、9-HDA 和 HOB)及主要成分 9-ODA 行为反应趋势,寻找两种雄蜂的行为反应与其生理状态、信息素的内在联系与差异。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

信息素行为学测试试验为 4 群意蜂和 4 群中蜂,饲养在江西农业大学蜜蜂研究所(纬度: 28.46°N, 经度: 115.49°E)。试验时间: 2018 年 4-6 月和 2019 年 4-6 月。

1.2 主要试剂和仪器

行为学测定主要仪器: Y 型嗅觉仪(基管长 30 cm, 两臂长 35 cm, 内径 5 cm, 两臂夹角 75°, 末端接两个球型样品瓶)、装有蒸馏水的多孔气体洗瓶、活性炭过滤器(南昌大学玻璃仪器厂),

LZB-4 型玻璃转子流量计(浙江余姚工业自动化仪表厂), QC-1S 型单气路大气采样器(空气泵, 北京劳保所), 移液枪(Eppendorf 公司), KBF240 恒温恒湿培养箱(Binder 公司), AUW120D 天平(SHIMADAZU 岛津公司)。

试剂: 无水乙醇(西陇化工, 分析纯), 9-ODA、9-HDA 和 HOB(加拿大 Contech 公司)。

1.3 雄蜂的培育与收集

培育适龄性成熟雄蜂: 将 4 张中蜂、意蜂空雄蜂巢脾各插入中蜂、意蜂蜂群内, 蜂王产卵 24 h 后移至继箱继续孵化, 待雄蜂出房前 24 h 置于恒温恒湿培养箱(温度(35 ± 1) $^{\circ}\text{C}$, 湿度 $50\% \pm 5\%$, 黑暗环境)至羽化出房, 使用 4 种不同颜色水性记号笔分别标记 4 蜂群, 每群各标记 300 只雄蜂, 并放回原蜂群发育成熟。

收集适龄性成熟雄蜂: 为符合雄蜂生物学习性, 行为学试验时间选在天气晴朗下午 13:00-16:00 雄蜂飞行高峰期间, 试验收集的性成熟雄蜂为 14-16 d 雄蜂。使用 50 mL 离心管在蜂箱巢门口分别抓取已标记颜色、飞行回巢的性成熟雄蜂(简称: 飞行雄蜂), 以及在蜂箱内壁上抓取已标记颜色、巢内爬行的性成熟雄蜂(简称: 爬行雄蜂)。

1.4 行为学试验

试验前准备: 将收集待测的性成熟雄蜂置于测试室适应环境 5 min 左右。测试室环境为红光暗室, 行为学测试时间: 13:00-16:00, 测试室内温度(25 ± 1) $^{\circ}\text{C}$, 相对湿度 $75\% \pm 5\%$ 。信息素乙醇溶液配比: 十万分子一天平称取商品化 QMP(9-ODA, 9-HDA 及 HOB)和 9-ODA 置于 5 mL 棕色容量瓶中, 并使用无水乙醇进行定容配比, 具体信息素溶度见表 1。

信息素气流由样品瓶流向雄蜂释放管一端, 雄蜂由飞行通道逆风飞入样品瓶。在气流进入样品瓶之前, 由空气泵推动空气先经过活性炭过滤和蒸馏水加湿, 空气泵流速为 300 mL/min。测定过程中, 分别使用移液枪吸取 10 μL QMP 或 9-ODA 信息素乙醇溶液滴在干净滤纸上($5\text{ cm} \times$

2 cm), 滴加等量无水乙醇在滤纸上为对照, 分别放入左、右测试室, 并标记为信息素处理组和空白对照组, 试验分组与信息素成分见表 1。处女蜂王上颚腺信息素成分参考 Plettner 等(1997)中报道, 其中每只意蜂处女蜂王含约 70.4 μg 9-ODA, 12.6 μg 9-HDA, 0.3 μg HOB, 即 1 处女蜂王当量($\text{Virgin queen equivalents}$, $\text{Qeq}_{\text{Virgin}}$)。

单独分别测试 1 只中蜂或意蜂雄蜂时, 只将装有一只雄蜂的离心管放入 Y 型管基臂端, 观察其 5 min 的第一选择, 5 min 之内不选择就记为不反应。测定时每种信息素每个浓度分别测试 48 只, 分 6 组测试, 每组 8 只雄蜂, 且每只雄蜂只测试 1 次, 统计各组雄蜂的选择反应率。同时测试 1 只中蜂雄蜂和 1 只意蜂雄蜂时, 将中蜂、意蜂雄蜂同时放入 Y 型管基臂端, 分别对中蜂、意蜂雄蜂观察 5 min, 记录各自的第一选择, 5 min 之内不选择就记为不反应, 行为试验分别测试中蜂、意蜂雄蜂各 48 只, 分 6 组测试, 每组 8 只雄蜂, 且每只雄蜂只测试 1 次, 最后统计各组中蜂、意蜂雄蜂的选择反应率。

每进行 1 次试验就更换 1 次滤纸与信息素, 每 2 次试验调换 1 次 Y 型管两臂的方向, 以消除几何位置对试验雄蜂趋向行为的影响。测试完一组(8 只)后清洗 Y 型管, 先使用蒸馏水清洗, 然后 75%酒精擦拭, 再使用蒸馏水冲洗, 最后用电吹风吹干后进行下一组试验。

1.5 数据分析

使用 SPSS 17.0 软件中 t -检验对雄蜂选择行为反应试验数据进行统计分析, $P < 0.05$ 表示组间差异显著。

2 结果与分析

2.1 中蜂、意蜂雄蜂对 9-ODA 选择反应

试验结果表明, 所有飞行或爬行状态下的中蜂雄蜂(图 1)和意蜂雄蜂(图 2)均对 3.5、7.0 和 14.0 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 的 9-ODA 没有显著趋向性反应($P > 0.05$)。

表 1 试验分组与信息素成分表
Table 1 Table of groups and pheromone composition

分组 Grouping	信息素 Pheromone	测试类型 Testing type	浓度 Concentration ($\mu\text{g}/\mu\text{L}$)	处女蜂王当量 (Plettner <i>et al.</i> , 1997) Virgin queen equivalents ($\text{Qeq}_{\text{Virgin}}$)
1	9-ODA	单独测试中蜂雄蜂	14.0	2
2		Individual testing <i>A. cerana</i> drone	7.0	1
3			3.5	0.5
4		单独测试意蜂雄蜂	14.0	2
5		Individual testing <i>A. mellifera</i> drone	7.0	1
6			3.5	0.5
7	QMP	单独测试中蜂雄蜂	7.0	1
8		Individual testing <i>A. cerana</i> drone	1.0	~0.1
9			0.2	~0.02
10			0.04	~0.004
11		单独测试意蜂雄蜂	7.0	1
12		Individual testing <i>A. mellifera</i> drone	1.0	~0.1
13			0.2	~0.02
14			0.04	~0.004
15	QMP	同时测试中蜂, 意蜂雄蜂 Concurrent testing <i>A. cerana</i> drone and <i>A. mellifera</i> drone	7.0	1

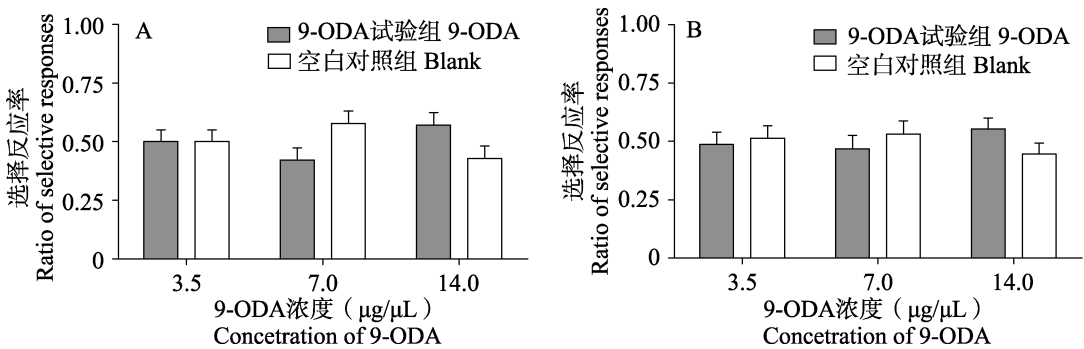


图 1 飞行 (A) 与爬行 (B) 中蜂雄蜂对不同浓度 9-ODA 的行为反应
Fig. 1 Behavioral responses of flying (A) and crawling (B) *Apis cerana* drone to 9-ODA at different concentrations

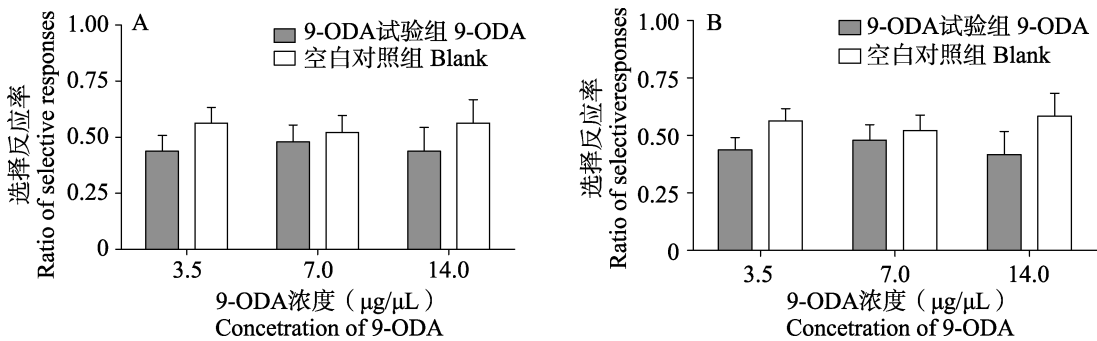


图 2 飞行 (A) 与爬行 (B) 意蜂雄蜂对不同浓度 9-ODA 的行为反应
Fig. 2 Behavioral responses of flying (A) and crawling (B) *Apis mellifera* drone to 9-ODA at different concentrations

2.2 中蜂、意蜂雄蜂对 QMP 选择反应

试验结果表明:飞行中蜂雄蜂均对 0.04、0.2、1.0 和 7.0 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 的 QMP 具有显著趋避反应($P < 0.05$) (图 3: A), 而浓度为 0.04、0.2、1.0 和 7.0 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ 的 QMP 对爬行中蜂雄蜂无显著影响($P > 0.05$) (图 3: B)。由图 4 结果可知, 飞行与爬行意蜂雄蜂均对 0.04、0.2、1.0 和 7.0 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$

的 QMP 存在显著趋避反应($P < 0.05$)。

2.3 中蜂、意蜂雄蜂共存对 QMP 选择反应

由图 5 结果可知:在中蜂、意蜂雄蜂共存时, 飞行、爬行意蜂雄蜂均对 7.0 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ QMP 存在显著趋避反应($P < 0.05$); 而 7.0 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ QMP 对飞行、爬行中蜂雄蜂均没有显著影响($P > 0.05$)。

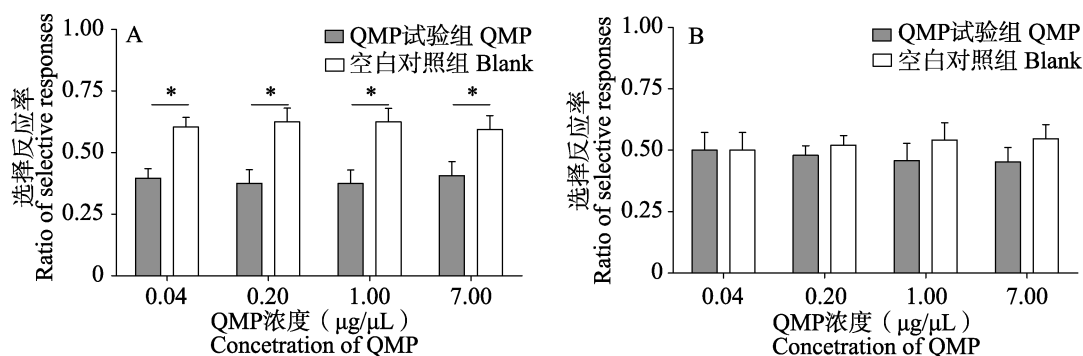


图 3 飞行 (A) 与爬行 (B) 中蜂雄蜂对不同浓度 QMP 的行为反应

Fig. 3 Behavioral responses of flying (A) and crawling (B) *Apis cerana* drone to QMP at different concentrations

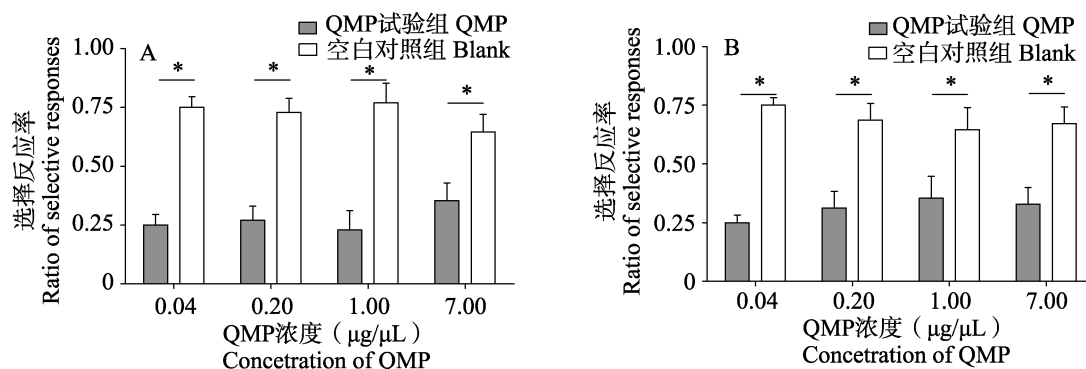


图 4 飞行 (A) 与爬行 (B) 意蜂雄蜂对不同浓度 QMP 的行为反应

Fig. 4 Behavioral responses of flying (A) and crawling (B) *Apis mellifera* drone to QMP at different concentrations

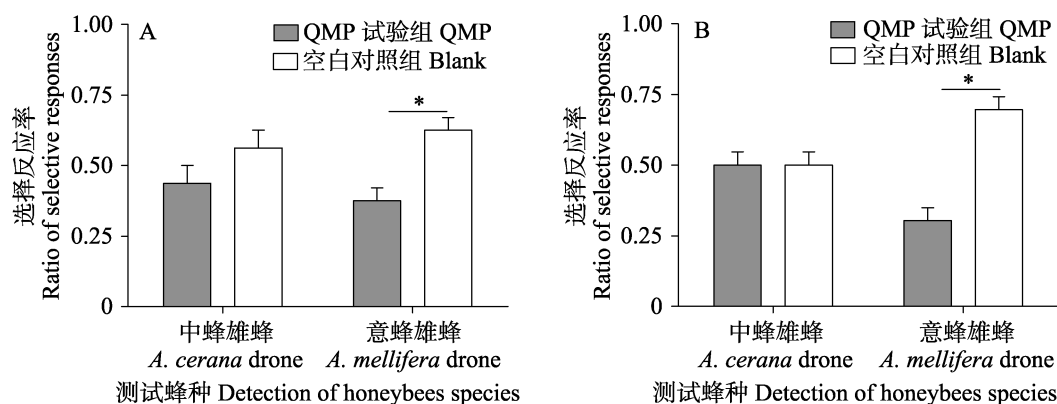


图 5 飞行 (A) 与爬行 (B) 状态下中蜂、意蜂雄蜂共存时对 7.0 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ QMP 的选择反应

Fig. 5 Behavioral responses of 7.0 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ QMP on flying (A) and crawling (B) drones between *Apis mellifera* and *Apis cerana*

3 讨论

蜜蜂在婚飞过程中,性成熟处女蜂王与雄蜂都会飞往雄蜂聚集区(Drone congregation area, DCA)的半空中进行交配飞行(Gary, 1962; Butler, 1971; Gary and Marston, 1971; Koeniger *et al.*, 1996; 张丽珍等, 2015; 曾志将, 2017; 杜亚丽等, 2019)。蜜蜂雄蜂之间的交配竞争尤为激烈,远远超过了大多数其它昆虫(Brockmann *et al.*, 2006)。特别是大量出游的东方、西方蜜蜂雄蜂同时受到飞行处女蜂王信息素的刺激,会引起相互争夺与蜂王交配,导致不同蜂种之间的交尾干扰。

本研究发现在室内环境下,飞和爬行状态的中蜂、意蜂雄蜂均对 9-ODA 没有显著的趋向行为反应。室内行为测试雄蜂对 9-ODA 的反应结果与户外 9-ODA 吸引雄蜂追逐的结果不一致。在户外模拟蜂王婚飞的试验中,仅使用 9-ODA 就能够吸引雄蜂追逐(Brockmann *et al.*, 2006)。这可能是室内或者蜂群内的密闭环境可抑制雄蜂对 9-ODA 的反应,这与蜜蜂不能在蜂群内自然交尾的习性相一致。本研究还发现 0.004、0.002、0.1 与 1 蜂王当量的 QMP 均对飞行中蜂、意蜂雄蜂及爬行意蜂雄蜂具有显著驱避作用。而仅 0.1 蜂王当量 QMP 就足以吸引户外大量雄蜂追逐(Brockmann *et al.*, 2006)。本结果与户外 QMP 吸引雄蜂追逐的结果相反。这可能与雄蜂所处蜂群内、外环境的改变导致其生理行为发生变化有关。成熟雄蜂(> 14 d)更多地集中在蜜粉脾、蜂箱内壁上,即使蜂群内有性成熟处女蜂王,雄蜂也不能与处女蜂王产生交配行为(Ohtani and Fukuda, 1977)。另外,处女蜂王与雄蜂交配的地点通常选在离原蜂群较远的雄蜂聚集区 DCA,将近亲交尾的机会最小化,从而更有利于物种进化和繁衍(Woyke, 1963; Pechhacker, 1994; Jensen *et al.*, 2005)。同时,处女蜂王能否交配也与其蛰针腔的生理状态有关。婚飞的处女蜂王打开蛰针腔,追逐的雄蜂才能顺利与其完成交尾,而在蜂群内的处女蜂王闭合蛰针腔,雄蜂无法与之交配(Gary and Marston, 1971)。

本研究还发现 QMP 对爬行中蜂雄蜂没有显著影响。这可能是由于中蜂雄蜂对 QMP 的嗅觉反应较意蜂雄蜂更为敏感。尽管中蜂、意蜂处女蜂王 QMP 成分一致,但二者成分含量略有不同(Plettner *et al.*, 1997; 吴小波等, 2015)。试验测试中的爬行中蜂雄蜂可能感受到 QMP 源的变化,从而影响其行为反应。

本研究在测试中蜂、意蜂雄蜂共存时,2 种行为状态的意蜂雄蜂对 QMP 的反应均表现为驱避,而 QMP 对两种状态的中蜂雄蜂均没有明显的影响。中蜂雄蜂可能对意蜂雄蜂信息素源也有应答,干扰了中蜂雄蜂对 QMP 源的测试结果。雄蜂的上颚腺分泌物不仅在户外可以长距离吸引雄蜂,同时也能在蜂箱内吸引雄蜂(Villar *et al.*, 2018)。因此,需要进一步探究中蜂、意蜂雄蜂上颚腺分泌物的成分及含量来证实以上观点。

本研究通过对中蜂、意蜂雄蜂行为学差异的研究,丰富了这一真社会性昆虫——蜜蜂生物学的认识,进一步了解了不同蜂种雄蜂竞争行为的影响因素,加深了对雄蜂竞争与蜂王交配的认识,为探究雄蜂神经生理学与行为学提供了理论基础。

参考文献 (References)

- Brockmann A, Brückner D, Crewe RM, 1998. The EAG response spectra of workers and drones to queen honey bee 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. *Journal of Chemical Ecology*, 32(3): 657–667.
- Butler CG, 1971. The mating behaviour of the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Journal of Entomology Series A, General Entomology*, 46(1): 1–11.
- Butler CG, Callow RK, Johnston NC, 1962. The isolation and synthesis of queen substance, 9-oxodec-trans-2-enoic acid, a honeybee pheromone. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 155(960): 417–432.
- Butler CG, Callow RK, Johnston NC, 1959. Extraction and purification of “queen substance” from queen bees. *Nature*, 184(4702): 1871–1871.

- Carlisle DB, Butler CG, 1956. The queen-substance of honeybees and the ovary-inhibiting hormone of crustaceans. *Nature*, 177(4502): 276–277.
- Du YL, Feng YJ, Ma WH, Tai MM, Li XY, Su WT, Zhao HT, Jiang YS, 2019. Cloning and differential expression of the *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica* odorant binding protein gene OBP12. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(3): 517–529. [杜亚丽, 冯宇佳, 马卫华, 邵苗苗, 李新宇, 苏文婷, 赵慧婷, 姜玉锁, 2019. 中华蜜蜂及意大利蜜蜂气味结合蛋白 OBP12 的基因克隆与差异表达分析. *应用昆虫学报*, 56(3): 517–529.]
- Gary NE, 1962. Chemical mating attractants in the queen honey bee. *Science*, 136(3518): 773–774.
- Gary NE, Marston J, 1971. Mating behaviour of drone honey bees with queen models (*Apis mellifera* L.). *Animal Behaviour*, 19(2): 299–304.
- Grozinger CM, Sharabash NM, Whitfield CW, Robinson GE, 2003. Pheromone-mediated gene expression in the honey bee brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(2): 14519–14525.
- 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.
- Jensen AB, Palmer KA, Chaline N, Raine NE, Tofilski A, Martin SJ, Pedersen BV, Boomsma JJ, Ratnieks FLW, 2005. Quantifying honey bee mating range and isolation in semi-isolated valleys by DNA microsatellite paternity analysis. *Conservation Genetics*, 6(4): 527–537.
- Ji R, Xie BY, Yang GH, Li MD, 2003. From introduced species to invasive species—a case study on the Italian bee *Apis mellifera* L.. *Chinese Journal of Ecology*, 22(5): 70–73. [季荣, 谢宝瑜, 杨冠煌, 李典谟, 2003. 从有意引入到外来入侵——以意大利蜂 *Apis mellifera* L. 为例. *生态学杂志*, 22(5): 70–73.]
- Keeling CI, Slessor KN, Higo HA, Winston ML, 2003. New components of the honey bee (*Apis mellifera* L.) queen retinue pheromone. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(8): 4486–4491.
- Koeniger N, Koeniger G, Tingek S, Kelitu A, 1996. Interspecific rearing and acceptance of queens between *Apis cerana* Fabricius, 1793 and *Apis koschevnikovi* Buttel-Reepen, 1906. *Apidologie*, 27(5): 371–380.
- Li WS, 1991. Quantitative declination of Chinese bee colonies and its causes. *Chinese Journal of Ecology*, 10(5): 50–53. [李位三, 1991. 中华蜜蜂群体数量缩减及其原因的探讨. *生态学杂志*, 10(5): 118–125.]
- Loper GM, Wolf WW, Taylor OR, 1993. Radar detection of drones responding to honeybee queen pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 19(9): 1929–1938.
- Ohtani T, Fukuda H, 1977. Factors governing the spatial distribution of adult drone honeybees in the hive. *Journal of Apicultural Research*, 16(1): 14–26.
- Pechhacker H, 1994. Physiography influences honeybee queen's choice of mating place (*Apis mellifera carnica* Pollmann). *Apidologie*, 25(2): 239–248.
- Plettner E, Otis GW, Wimalaratne PDC, Winston ML, Slessor KN, Pankiw T, Punchedewa PWK, 1997. Species- and caste-determined mandibular gland signals in honeybees (*Apis*). *Journal of Chemical Ecology*, 23(2): 363–377.
- Remnant EJ, Koetz A, Tan K, Hinson E, Beekman M, Oldroyd BP, 2014. Reproductive interference between honeybee species in artificial sympatry. *Molecular Ecology*, 23(5): 1096–1107.
- Sandoz JC, 2007. Understanding the logics of pheromone processing in the honeybee brain: From labeled-lines to across-fiber patterns. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 1(12): 1–5.
- Slessor KN, Kaminski LA, King GGS, Borden JH, Winston ML, 1988. Semiochemical basis of the retinue response to queen honey bees. *Nature*, 332(6162): 354–356.
- Vetter RS, Visscher PK, 1997. Influence of age on antennal response of male honey bees, *Apis mellifera*, to queen mandibular pheromone and alarm pheromone component. *Journal of Chemical Ecology*, 23(7): 1867–1880.
- Villar G, Wolfson MD, Hefetz A, Grozinger CM, 2018. Evaluating the role of drone-produced chemical signals in mediating social interactions in honey bees (*Apis mellifera*). *Journal of Chemical Ecology*, 44(1): 1–8.
- Wang QF, Li WS, Zhang QM, Wu SS, 2003. The natural mating interference between *Apis cerana* and *A. mellifera*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 40(2): 164–167. [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.]
- Wanner KW, Nichols AS, Walden KKO, Brockmann A, Luetje CW, Robertson HM, 2007. A honey bee odorant receptor for the queen substance 9-oxo-2-decenoic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(36): 14383–14388.
- Winston ML, 1987. *The Biology of the Honey Bee*. Massachusetts: Harvard University Press. 1–4.
- Winston ML, Slessor KN, Willis LG, Naumann K, Higo HA, Wyborn MH, Kaminski LA, 1989. The influence of queen mandibular pheromones on worker attraction to swarm clusters and inhibition of queen rearing in the honey bee (*Apis mellifera*

- L.). *Insectes Sociaux*, 36(1): 15–27.
- Woyke J, 1963. Drone larvae from fertilized eggs of the honeybee. *Journal of Apicultural Research*, 2(1): 19–24.
- Wu XB, Zhang F, Zeng ZJ, 2012. Advances in understanding of reproduction conflict and pheromones of female bees in *Apis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(5): 1372–1377. [吴小波, 张飞, 曾志将, 2012. 蜜蜂繁殖冲突与雌性蜜蜂信息素研究进展. 应用昆虫学报, 49(5): 1372–1377.]
- Wu XB, Tian LQ, Pan QZ, Zeng ZJ, 2015. Comparison of pheromones content on queen body surface between *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(6): 1421–1428. [吴小波, 田柳青, 潘其忠, 曾志将, 2015. 中华蜜蜂与意大利蜜蜂蜂王体表信息素含量比较. 应用昆虫学报, 51(6): 1561–1566.]
- Yang GH, 2005. Harm of introducing the western honeybee *Apis mellifera* L. to the Chinese honeybee *Apis cerana* F. and its ecological impact. *Acta Entomologica Sinica*, 48(3): 401–406. [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.]
- Zeng ZJ, 2017. *Apiology*, 3rd edition. Beijing: China Agriculture Press. 9–10. [曾志将, 2017. 养蜂学 (第三版). 北京: 中国农业出版社. 9–10.]
- Zhang LZ, Yuan A, Jiang WJ, Zeng ZJ, 2015. Analysis of the genetic background of worker bees with different olfactory learning ability. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(6): 1421–1428. [张丽珍, 袁安, 江武军, 曾志将, 2015. 具有不同嗅觉学习能力的工蜂遗传背景分析. 应用昆虫学报, 52(6): 1421–1428.]



草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (Smith)成虫

草地贪夜蛾隶属于鳞翅目 (Lepidoptera) 夜蛾科 (Noctuidae) 原产地为美洲热带和亚热带气地区。2016 年入侵非洲, 2018 在亚洲的印度首先发现并在南亚和东南亚快速扩散到周边国家, 2019 年 1 月入侵中国云南并迅速扩散到 20 多个省区。

草地贪夜蛾成虫傍晚至夜间活动, 温暖潮湿的夜晚最活跃。成虫寿命 7-21 d。雌蛾准备交配时, 会停栖在植株的上方并分泌性信息素以吸引数只雄蛾完成交配, 雌蛾一晚只交配一次。

(张润志, 中国科学院动物研究所)