

# 不同组配的蜜蜂信息素对中华蜜蜂 生产及繁殖性能的影响\*

李鑫<sup>1,3\*\*</sup> 张进明<sup>2\*\*</sup> 涂群<sup>2</sup> 江武军<sup>2</sup>  
席芳贵<sup>2</sup> 何旭江<sup>1,3</sup> 曾志将<sup>1,3\*\*\*</sup>

(1. 江西农业大学蜜蜂研究所, 南昌 330045; 2. 江西省养蜂研究所, 南昌 330200;  
3. 江西省蜜蜂生物学与饲养重点实验室, 南昌 330045)

**摘要** 【目的】为了探究蜜蜂信息素对中华蜜蜂 *Apis cerana cerana* 的生产及繁殖性能的影响。【方法】以蜂蜡为载体, 选择 4 种蜂王上颚腺信息素 (9-ODA: 9-HDA: HOB: HVA) 与蜜蜂幼虫饥饿信息素 ( $\beta$ -罗勒烯) 按照一定比例组配了 4 种强蜂素挂片 (T1-1 组、T1-2 组、T2-1 组、T2-2 组), 同时设置一个纯蜂蜡挂片作为空白对照组 (CK 组)。将 2 种组配强蜂素 (T1-1、T1-2) 分别置于特殊密闭容器瓶中, 15、30 和 45 d 后用捕集针抽取密闭容器瓶气体, 利用气相-质谱联用系统测定 2 种组配强蜂素 (T1-1、T1-2) 中  $\beta$ -罗勒烯挥发含量。并系统研究了 4 种组配强蜂素对无王群急造王台以及对有王群的蜂蜜产量、群势和封盖子数影响。【结果】在 15、30 和 45 d 时, 2 种组配强蜂素中  $\beta$ -罗勒烯挥发量差异不显著 ( $P > 0.05$ ), 即 2 种组配强蜂素中  $\beta$ -罗勒烯都能稳定释放; 与对照组相比, T1-2 组封盖王台出现时间显著延迟 ( $P < 0.05$ ), 推迟时间 2.17 d, 但 4 个实验组间出现封盖王台出现时间差异不显著 ( $P > 0.05$ ); T1-1 组蜂蜜产量和封盖子数显著高于对照组 ( $P < 0.05$ ), 蜂蜜产量和封盖子数量分别 30.18% 和 30.00%; T1-2 组蜂群群势显著强于对照组 ( $P < 0.05$ ), 提高群势 25.15%; 4 个实验组间蜂蜜产量、封盖子数和蜂群群势都差异不显著 ( $P > 0.05$ )。【结论】不同组配的蜜蜂信息素对中华蜜蜂生产及繁殖性能都有积极作用, 为进一步在养蜂生产中推广蜜蜂信息素产品提供了理论支撑。

**关键词** 中华蜜蜂; 信息素;  $\beta$ -罗勒烯; 蜂王信息素

## Effects of different honeybee pheromones on the honey production and reproductive performance of *Apis cerana cerana*

LI Xin<sup>1,3\*\*</sup> ZHANG Jin-Ming<sup>2\*\*</sup> TU Qun<sup>2</sup> JIANG Wu-Jun<sup>2</sup>  
XI Fang-Gui<sup>2</sup> HE Xu-Jiang<sup>1,3</sup> ZENG Zhi-Jiang<sup>1,3\*\*\*</sup>

(1. Honeybee Research Institute, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. Apicultural Research Institute of Jiangxi Province, Nanchang 330200, China; 3. Jiangxi Province Key Laboratory of Honeybee Biology and Beekeeping, Nanchang 330045, China)

**Abstract** [Objectives] To investigate the effects of honeybee pheromones on *Apis cerana cerana* honey production and reproduction. [Methods] Using beeswax as a medium, four complex pheromones (T1-1, T1-2, T2-1, T2-2) were created by mixing four mandibular gland pheromone gradients (9-ODA, 9-HAD, HOB, HVA) with  $\beta$ -ocimene. Untreated beeswax was used as the control (CK). T1-1, T1-2 were isolated in jars and  $\beta$ -ocimene was quantified with GC-MS after 15, 30 and 45 days. The impacts of the four complex pheromones on emergency queen rearing, honey production and the amount of bees and brood, were quantified. [Results] The amount of released  $\beta$ -rolene was not significantly different between T1-1 and T1-2 after 15, 30 and 45 days, suggesting that the release of this pheromone is stable. Compared to the control group, emergency

\*资助项目 Supported projects: 国家蜂产业技术体系建设专项 (CARS-44-KXJ15)

\*\*共同第一作者 Co-first authors, E-mail: 717618350@qq.com; 178313265@qq.com

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

收稿日期 Received: 2021-12-30; 接受日期 Accepted: 2022-03-24

queen rearing in the T1-2 group was delayed by 2.17 days ( $P < 0.05$ ). However, the four treatment groups did not differ significantly in this regard ( $P > 0.05$ ). Compared to the control group, the T1-1 group had 30.18% higher honey production and 30.00% more brood ( $P < 0.05$ ). The T1-2 group had 25.15% more adults bees compared to the control group ( $P < 0.05$ ). The number of adult bees and the amount of brood did not, however, differ significantly among the four treatment groups ( $P > 0.05$ ). **[Conclusion]** Our results suggest that specific pheromones facilitate colony growth in *A. c. cerana*. This finding provides theoretical support for the application of pheromones in apiculture.

**Key words** *Apis cerana cerana*; pheromone;  $\beta$ -ocimene; queen pheromones

中华蜜蜂 *Apis cerana cerana* (简称中蜂), 属于东方蜜蜂, 是我国特有的宝贵的蜜蜂种质资源 (Wu *et al.*, 2020)。与西方蜜蜂 *Apis mellifera* 相比, 中蜂具有抗旱耐热和抗蜂螨的特性; 且中蜂飞行敏捷, 抗胡蜂能力强, 具有躲避其它敌害追捕能力 (Guan *et al.*, 2005)。中蜂作为我国规模化饲养的主要蜂种之一, 对我国农业增产以及维持自然生态平衡都有重要作用 (敖塘堰等, 2021)。

中蜂在大流蜜期较易分蜂, 维持强群能力较弱, 主要原因可能是中蜂蜂王释放信息素含量不足 (Boulay *et al.*, 2007; Brunner *et al.*, 2011; Kocher and Grozinger, 2011)。蜂王上颚腺信息素 (Queen mandibular pheromone, QMP) 是最早被人们所发现并进行深入研究的蜜蜂信息素 (Keeling *et al.*, 2003)。QMP 主要由 4 种功能性分泌物成分组成, 分别是反式-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) (Keeling *et al.*, 2003; Trhlin and Rajchard, 2011)。中蜂蜂王信息素种类与西方蜜蜂相比, 主要区别是缺少 HVA (Higo *et al.*, 1992; Slessor *et al.*, 2005)。

在正常的蜂群中, 蜂王通常并不是直接“指挥”工蜂工作, 主要是通过蜂王信息素来调控蜂群中秩序 (Holman, 2018)。当蜂群处于无王状态时, 由于蜂群中缺少蜂王信息, 工蜂变得躁动不安 (Winston *et al.*, 1989)。有研究表明, 蜂王信息素具有吸引工蜂围绕在蜂王周围形成“侍卫圈”、刺激工蜂哺育幼虫和采集及与幼虫信息素协同作用抑制工蜂卵巢发育 (刘俊峰等, 2020)。

为了在大流蜜期维持强群, 提高蜂群采集力, 发现利用人工合成的蜂王信息素饲喂工蜂可以有效地控制蜂群中秩序, 同时刺激工蜂出巢采集 (Jaycox, 1970); 将人工合成的蜂王信息素放入中蜂失王群中, 对蜂群产蜜量起到了促进作用 (匡海鸥, 1998); 在蜂群中加入蜂王信息素后, 工蜂出勤频率和出勤总次数都得到了显著提高 (郭媛等, 2008)。以上研究都是利用单一的蜂王上颚腺信息素研究蜜蜂行为和蜂群生产性能影响。在此基础上, 本研究首次尝试将 4 种蜂王上颚腺信息素 (9-ODA : 9-HDA : HOB : HVA) 与蜜蜂幼虫饥饿信息素  $\beta$ -罗勒烯 ( $\beta$ -ocimene) 按照一定比例组配 4 种强蜂素, 其中 9-ODA : 9-HDA : HOB : HVA :  $\beta$ -ocimene=100 : 15 : 5 : 1 : 10 的比例配制 (Slessor *et al.*, 1988; He *et al.*, 2016), 以蜂蜡为载体, 把强蜂素充分混合在蜂蜡中并制成挂片, 探究不同组配的蜜蜂信息素对中华蜜蜂的生产及繁殖性能影响。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

供试蜜蜂: 实验蜂群中蜂均来源于江西省养蜂研究所中蜂试验蜂场, 地点在江西省宜丰县 (28.3855°N, 114.7803°E)。

供试试剂及材料: 4 种蜂王上颚腺信息素 (9-ODA : 9-HDA : HOB : HVA) 与蜜蜂幼虫饥饿信息素 ( $\beta$ -罗勒烯) 购自默克公司。4 种强蜂素 (T1-1 组、T1-2 组、T2-1 组、T2-2 组) 成分组配如表 1 所示, 以蜂蜡为载体制成挂片, 强蜂素挂片圆盘直径为 4.20 cm, 挂柄长度和宽度分别 7.90 cm 和 0.90 cm (图 1)。实验以纯蜂蜡作为空白对照组 (CK 组)。

表 1 强蜂素的成分及浓度  
Table 1 The test insecticides and the spraying concentrations

分组 Groups	组成成分 Components	9-ODA 含量 (%) 9-ODA content (%)
T1-1	9-ODA+9-HDA+10-HDA+ HOB+HVA+ $\beta$ -ocimene	0.015
T1-2	9-ODA+9-HDA+10-HDA+ HOB+HVA+ $\beta$ -ocimene	0.005
T2-1	9-ODA+ $\beta$ -ocimene	0.015
T2-2	9-ODA+ $\beta$ -ocimene	0.005

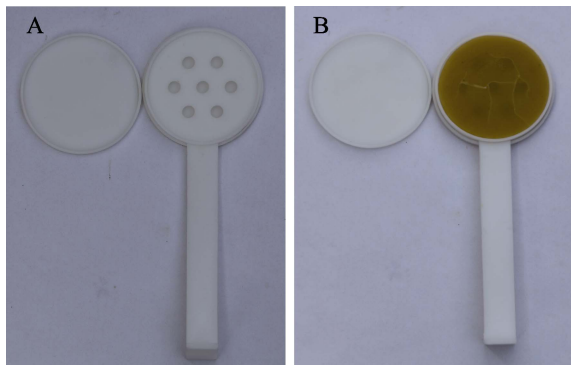


图 1 强蜂素挂片

Fig. 1 Apittrin hanging tablet

- A. 未装蜂蜡空挂片; B. 强蜂素挂片。  
A. Empty hanging plate without beeswax;  
B. Apittrin hanging tablet.

主要设备: 捕集针(脂肪酸型, NeedlEX Serial No. 190408); 便携式多功能采样箱(弗科斯科技有限公司, PAS Technonlogy's Branch); 气相-质谱联用系统(5977B-7890B, Agilent Technologies); 色谱柱 DB-5MS (30 m, 0.25 mm, 0.25  $\mu$ m film thickness, 112-5532, Agilent technologies)。

## 1.2 试验方法

**1.2.1  $\beta$ -罗勒烯标准曲线的建立** 以甲醇溶解  $\beta$ -罗勒烯配制 5 个浓度的  $\beta$ -罗勒烯溶液, 分别为 1.25、2.50、5.00、10.00 和 20.00  $\mu$ g/ $\mu$ L。用微量进样器从各组中选取 1  $\mu$ L 溶液, 并迅速移入 250 mL 采样瓶中, 封盖后在室温下静置 30 min。然后利用捕集针从采样瓶中每分钟吸取 10 mL 气体, 持续吸取 5 min, 按 1.2.1 的 GC-MS 工作方法注入气质联用进行分析。按上述方法重复试验 3 次。

GC-MS 工作条件: 进样口温度 250  $^{\circ}$ C, 35  $^{\circ}$ C 保持 2 min, 然后以 8  $^{\circ}$ C/min 的速度从 35  $^{\circ}$ C 升至 250  $^{\circ}$ C, 然后在 250  $^{\circ}$ C 下保持 5 min, 恒定压力, 氦气压力为 6.777 6 PSI, 离子源 (EI) 为 70 eV。

**1.2.2 强蜂素中  $\beta$ -罗勒烯挥发性测定** 为了研制的强蜂素挥发性, 选择了不同浓度 2 种组配强蜂素 (T1-1 组、T1-2 组) 进行实验。将 2 种组配强蜂素挂片 (T1-1 组、T1-2 组) 分别置于特殊密闭容器瓶中 (图 2), 将容器瓶放于 (35 $\pm$ 0.5)  $^{\circ}$ C 的培养箱内, 并于 15、30 和 45 d 后用捕集针抽取一次气体 (每次抽取气体后, 更换新的密闭容器), 并用 GC-MS 进行检测  $\beta$ -罗勒烯浓度。



图 2 特殊密闭容器

Fig. 2 Special closed container

**1.2.3 不同强蜂素配方对中蜂无王群封盖王台的影响** 将 15 群群势相近的 3 框足蜂群中蜂王取出, 形成无王群, 随机分成 5 组, 每组 3 群, 其中 4 组分别挂入 T1-1、T1-2、T2-1、T2-2 强蜂素, 另外 1 组作空白对照组。7 d 后, 每天观察记录蜂群中出现封盖王台时间。

**1.2.4 不同强蜂素配方对中蜂蜂群生产性能的影响** 在山乌柏流蜜期, 将 20 群群势相近的 6 框足有王群中蜂, 随机分成 5 组, 每组 4 群, 其中 4 组分别挂入 T1-1、T1-2、T2-1、T2-2 强蜂素, 另外 1 组作空白对照组。称量记录每群的蜂蜜产量, 并由同一个有经验的养蜂员全过程估算蜂群群势和封盖子数。

## 1.3 数据处理与统计分析

将 GC-MS 获取的原始数据利用 Qualitative Navigator B.08.00 软件进行分析, 色谱图利用积

分器 Agile 2 对  $\beta$ -罗勒烯峰面积进行计算。

数据应用 Statview 5.01 软件进行分析, 采用 ANOVA 和 *t*-test 中的 ANOVA 或 ANCOVA 进行统计分析, 各组间数据用 LSD 进行差异显著性比较分析。组间差异被认为是显著的概率水平为 0.05%。

## 2 结果与分析

### 2.1 强蜂素中 $\beta$ -罗勒烯挥发性测定

以外标法建立  $\beta$ -罗勒烯的标准曲线  $y=324\ 791x-385\ 449$ , 标准曲线的  $R^2=0.993\ 6$ , 符合气质联用标准曲线标准, 说明利用 GC-MS 检测  $\beta$ -罗勒烯含量可行 (图 3)。

T1-1 组和 T1-2 组配强蜂素置于密闭容器瓶中 15、30 和 45 d 后的  $\beta$ -罗勒烯挥发量差异不显著 ( $P > 0.05$ ), 且 T1-1 组  $\beta$ -罗勒烯的挥发量高于 T1-2 组的, 说明 2 种组配强蜂素中  $\beta$ -罗勒烯都能稳定释放 (图 4)。

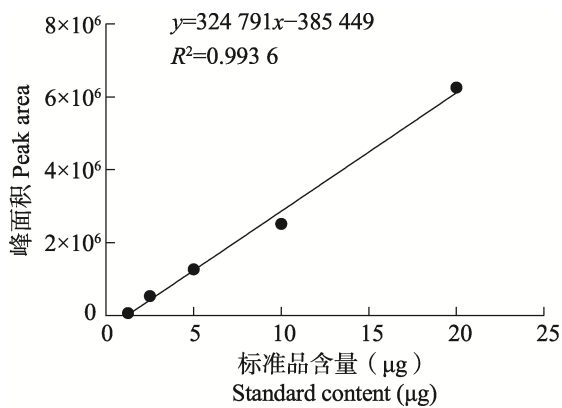


图 3  $\beta$ -罗勒烯的标准曲线  
Fig. 3 The standard curve of  $\beta$ -ocimene

### 2.2 强蜂素对无王群封盖王台的影响

与对照组相比, T1-2 组出现封盖王台出现的时间显著延迟 ( $P < 0.05$ ), 推迟时间 2.17 d。T1-1 组、T2-1 组和 T2-2 组出现封盖王台时间与对照组无显著差异 ( $P > 0.05$ )。4 个试验组之间差异均不显著 ( $P > 0.05$ ) (图 5)。

### 2.3 强蜂素对蜂群生产性能的影响

与对照组相比, T1-1 组蜂蜜产量显著提高

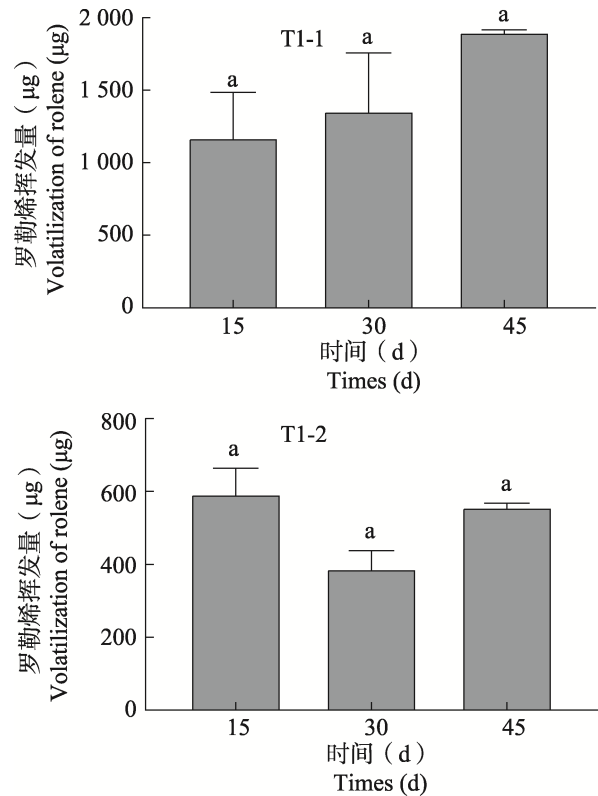


图 4  $\beta$ -罗勒烯不同时间的挥发量  
Fig. 4 Volatilization of  $\beta$ -ocimene at different times

柱上标有不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ , Fisher's LSD 检验)。下图同。

T1-1, T1-2 代表不同的组分, 同表 1。

Histogram with different lowercase letters indicate significant differences at the 0.05 level by Fisher's LSD test. The same as below.

T1-1, T1-2 are the same as table 1.

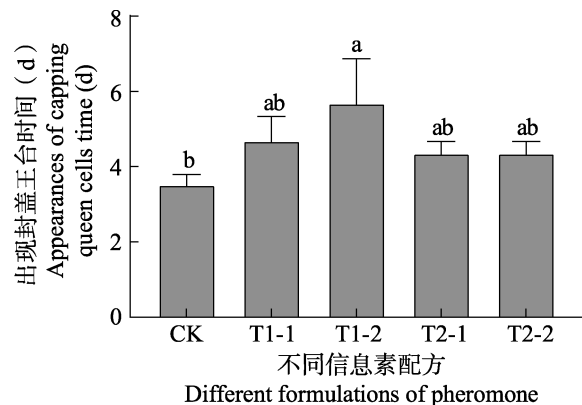


图 5 不同信息素配方对出现封盖王台时间的影响  
Fig. 5 The influence of different formulations of pheromone on the time of the emergence of capping

T1-1, T1-2, T2-1, T2-2 代表不同的组分, 同表 1。下图同。

T1-1, T1-2, T2-1, T2-2 are the same as table 1.

The same below.

30.18% ( $P > 0.05$ )。T1-1 组、T2-1 组和 T2-2 组的蜂蜜产量与对照组均无显著差异 ( $P > 0.05$ ), 且 4 个试验组之间的差异均不显著 ( $P > 0.05$ ) (图 6)。

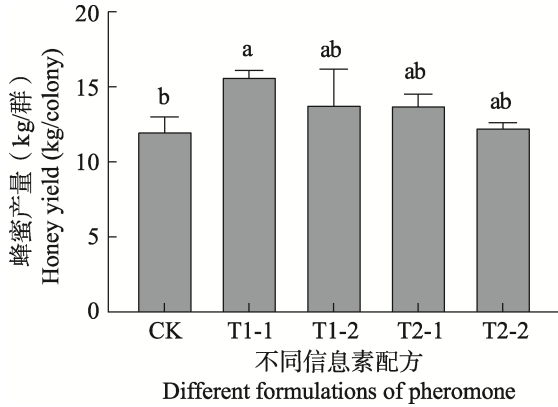


图 6 不同信息素配方对蜂蜜产量的影响  
Fig. 6 Effects of different formulations of pheromone on honey yield

与对照组相比, T1-2 组蜂群群势显著提高 25.15% ( $P < 0.05$ )。T1-1 组、T2-1 组和 T2-2 组的蜂群群势与对照组之间差异不显著 ( $P > 0.05$ ), 且 4 个试验组的蜂群群势差异不显著 ( $P > 0.05$ ) (图 7)。

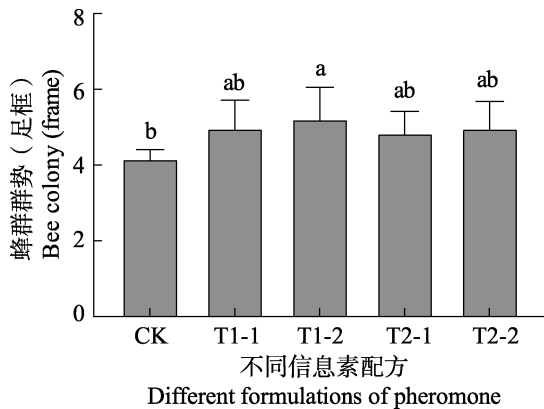


图 7 不同信息素配方对蜂群群势的影响  
Fig. 7 Effects of different formulations of pheromone on bee colony dynamics

与对照组相比, T1-1 组封盖子数量显著提高 30.00% ( $P < 0.05$ )。T1-2 组、T2-1 组和 T2-2 组的封盖子数量与对照组之间差异不显著 ( $P > 0.05$ )。4 个试验组之间差异均不显著 ( $P > 0.05$ ) (图 8)。

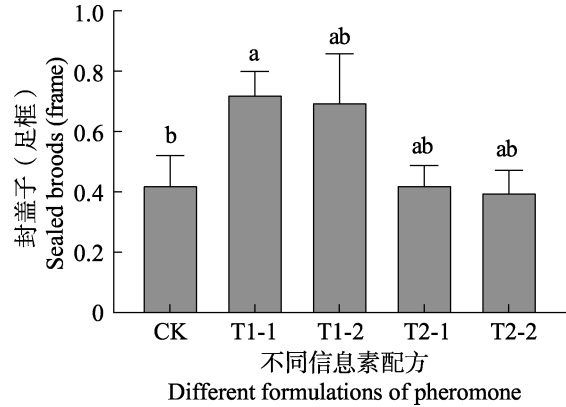


图 8 不同信息素配方对封盖子脾的影响  
Fig. 8 Influence of different formulations of pheromone on sealing spleen

### 3 讨论

国内外学者开展的蜜蜂信息素对蜜蜂发育、行为及产量等影响研究, 主要集中在蜂王信息素和幼虫信息素方面 (黄文诚, 1996; 匡海鸥等, 1998; Winston *et al.*, 1990; Hoover *et al.*, 2003; 曾云峰等, 2010; 张含等, 2010; 刘俊峰等, 2017, 2020; 曾志将, 2020)。本研究首次尝试将蜂王信息素和幼虫饥饿信息素按不同比例配制一种强蜂素, 研究不同组配的蜜蜂信息素对中华蜜蜂生产及繁殖性能的影响。

蜂王上颚腺信息素主要通过工蜂相互接触达到在蜂群中广泛传递, 而  $\beta$ -罗勒烯则是通过空气在蜂群中快速传播 (黄文诚等, 1996; He *et al.*, 2016)。为了兼顾蜂王上颚腺信息素和幼虫饥饿信息素都能同时发挥作用, 本研究设计了一种开放的挂片, 同时以蜂蜡为载体制成强蜂素挂片。在正式开始实验前, 我们选用蜂蜡、醋酸纤维和硅胶作为强蜂素的载体, 结果表明工蜂对蜂蜡作为载体的强蜂素挂片能马上接受, 而对醋酸纤维或硅胶作为载体的强蜂素挂片有明显排斥行为, 因此, 本研究选择了蜂蜡作为强蜂素载体。当把强蜂素挂片放入蜂群中中央两巢脾时, 工蜂可以直接接触强蜂素挂片中蜂蜡, 从而得到蜂王上颚腺信息素, 同时工蜂也可获得从蜂蜡挥发出来的  $\beta$ -罗勒烯。

在中蜂无蜂王中使用 4 个不同组配的强蜂素, 中蜂无王蜂群中封盖王台出现的时间均有不

同程度的推迟 (0.83-2.17 d), 这与 Engels 等 (1993) 使用 9-ODA 抑制工蜂急造王台实验结果一致。在无王群加入人工合成蜂王上颚腺信息素后, 东方蜜蜂的蜂蜜产量比对照组增加 17.8%, 西方蜜蜂的蜂蜜产量比对照组增加 21.7% (匡海鸥等, 1998)。而不同组配强蜂素对无王群的生产性能的影响, 还有待于进一步研究。

在中蜂有王群中使用 4 个不同组配强蜂素, 蜂蜜产量都能在不同程度提高 (2.23%-30.18%), 这可能与蜂王上颚腺信息素可提高群内工蜂出勤次数 (郭媛等, 2008), 以及  $\beta$ -罗勒烯可促使工蜂采集日龄提前 (Maisonasse *et al.*, 2010)。同时 4 个不同组配强蜂素能不同程度提高蜂群中盖子数量和群势, 这可能是因为  $\beta$ -罗勒烯可诱导工蜂的访问幼虫巢房行为 (He *et al.*, 2016), 同时  $\beta$ -罗勒烯促进工蜂王浆腺的发育 (Grozinger *et al.*, 2007), 从而加强了蜂群哺育力。

从 4 种组配强蜂素 (T1-1 组、T1-2 组、T2-1 组和 T2-2 组) 对中华蜜蜂生产及繁殖性能的影响结果来分析, T1-1 组、T1-2 组比 T2-1 组、T2-2 组更好, 说明强蜂素中 9-HDA+10-HDA+HOB+HVA 成分对 9-ODA+ $\beta$ -罗勒烯有协同作用, 但其相关分子机理还有待于进一步研究。

## 参考文献 (References)

- Ao TY, Xiong L, Ma ZG, 2021. Characteristics and differences of floral visiting behavior between *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica*. *Chinese Journal of Honeybee*, 41(3): 1-4. [敖塘堰, 熊亮, 马振刚, 2021. 中华蜜蜂与意大利蜜蜂访花行为特点与区别. 蜜蜂杂志, 41(3): 1-4.]
- Boulay R, Hefetz A, Cerdá X, Devers S, Francke W, Twele R, Lenoir A, 2007. Production of sexuals in a fission-performing ant: Dual effects of queen pheromones and colony size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(10): 1531-1541.
- Brunner E, Kroiss J, Trindl A, Heinze J, 2011. Queen pheromones in temnothorax ants: Control or honest signal? *BMC Evolutionary Biology*, 11(1): 1-11.
- Engels W, Adler A, Rosenkranz P, Lübke G, Francke W, 1993. Dose-dependent inhibition of emergency queen rearing by synthetic 9-ODA in the honey bee, *Apis mellifera carnica*. *Journal of Comparative Physiology B*, 163(5): 363-366.
- Grozinger CM, Fischer P, Hampton JE, 2007. Uncoupling primer and releaser responses to pheromone in honey bees. *Naturwissenschaften*, 94(5): 375-379.
- Guo Y, Qi HP, Ma WH, Shao YQ, Zhang YY, Shen JS, Zhang J, 2008. Effects of pheromone transmission mode on the presence and kingset formation of worker bees. *Shanxi Agricultural Sciences*, 36(5): 81-83. [郭媛, 祁海萍, 马卫华, 邵有全, 张云毅, 申晋山, 赵江, 2008. 蜂王信息素传递方式对工蜂出勤情况及王台形成的影响. 山西农业科学, 36(5): 81-83.]
- He XJ, Zhang XC, Jiang WJ, Barron AB, Zhang JH, Zeng ZJ, 2016. Starving honey bee (*Apis mellifera*) larvae signal pheromonally to worker bees. *Scientific Reports*, 6(1): 22359.
- Higo HA, Colley SJ, Winston ML, Slessor KN, 1992. Effects of honey bee (*Apis mellifera* L.) queen mandibular gland pheromone on foraging and brood rearing. *The Canadian Entomologist*, 124(2): 409-418.
- Holman L, 2018. Queen pheromones and reproductive division of labor: A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 29(6): 1199-1209.
- Hoover SE, Keeling CI, Winston ML, Slessor KN, 2003. The effect of queen pheromones on worker honey bee ovary development. *Naturwissenschaften*, 90(10): 477-480.
- Huang WC, 1996. Pheromone of maxillary gland of queen bee and its application. *Chinese Journal of Bee*, 1996(9): 15-16. [黄文诚, 1996. 蜂王上颚腺信息素及其应用. 蜜蜂杂志, 1996(9): 15-16.]
- Jaycox ER, 1970. Honey bee queen pheromones and worker foraging behavior. *Annals of the Entomological Society of America*, 63(1): 222-228.
- 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*, 100(8): 4486-4491.
- Kocher SD, Grozinger CM, 2011. Cooperation, conflict, and the evolution of queen pheromones. *Journal of Chemical Ecology*, 37(11): 1263-1275.
- Kuang HO, Liu YQ, Tan K, 1998. Effects of synthetic queen pheromone on the honey yield of two species of honeybee. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 1998(3): 60-63. [匡海鸥, 刘意秋, 谭垦, 1998. 合成蜂王信息素对两种蜜蜂产蜜量的影响. 云南农业大学学报, 1998(3): 60-63.]
- Kuang HO, 1998. Effects of synthetic queen pheromone on the behavior of oriental honeybee. *Apiculture in China*, 1998(2): 8-9. [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, 1998(2): 8-9.]
- Liu JF, He YZ, Liao R, Xie CL, He XJ, Zeng ZJ, 2020. Effects of pheromone of queen's maxillary gland on male selection behavior of *Apis cerana cerana*. *Chinese Journal of Applied*

- Entomology*, 57(2): 321–328. [刘俊峰, 何玉珠, 廖蓉, 谢昌林, 何旭江, 曾志将, 2020. 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. *应用昆虫学报*, 57(2): 321–328.]
- Liu JF, Yang L, Zeng ZJ, 2017. Advances in studies on pheromones of queen bee's maxillary gland. *Chinese Journal of Bee*, 37(7):6–9. [刘俊峰, 杨乐, 曾志将, 2017. 蜂王上颚腺信息素研究进展. *蜜蜂杂志*, 37(7): 6–9.]
- Maisonnasse A, Lenoir JC, Beslay D, Crauser D, Le Conte Y, 2010. E- $\beta$ -ocimene, a volatile brood pheromone involved in social regulation in the honey bee colony (*Apis mellifera*). *PLoS ONE*, 5(10): e13531.
- Slessor KN, Winston ML, Le Conte Y, 2005. Pheromone communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Journal of Chemical Ecology*, 31(11): 2731–2745.
- 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.
- Trhlin M, Rajchard J, 2011. Chemical communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.): A review. *Vet. Med.*, 56(6): 265–273.
- 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.
- Winston ML, Higo HA, Slessor KN, 1990. Effect of various dosages of queen mandibular gland pheromone on the inhibition of queen rearing in the honey bee (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 83(2): 234–238.
- Wu J, Duan Y, Gao Z, Yang X, Zhao D, Gao J, Wang S, 2020. Quality comparison of multifloral honeys produced by *Apis cerana cerana*, *Apis dorsata* and *Lepidotrigona flavibasis*. *LWT-Food Science and Technology*, 2020 (134): 110225.
- Zhang H, Zeng ZJ, Yan WY, Wu XB, Zheng YL, 2010. Effects of three esters of larval pheromone on development and acquisition behavior of worker bees of *Apis cerana cerana*. *Acta Entomologica Sinica*, 53(1): 55–60. [张含, 曾志将, 颜伟玉, 吴小波, 郑云林, 2010. 幼虫信息素中三种酯类对中华蜜蜂工蜂发育和采集行为的影响. *昆虫学报*, 53(1): 55–60.]
- Zeng YF, Zeng ZJ, Yan WY, Wu XB, 2010. Effects of three esters of larval pheromone on feeding and sealing behavior and queen development of *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera*. *Acta Entomologica Sinica*, 53(2): 154–159. [曾云峰, 曾志将, 颜伟玉, 吴小波, 2010. 幼虫信息素中三种酯类对中华蜜蜂和意大利蜜蜂工蜂哺育和封盖行为以及蜂王发育影响. *昆虫学报*, 53(2): 154–159.]
- Zeng ZJ, 2020. Advances of honeybee biology in China in the past 70 years. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(2): 295–264. [曾志将, 2020. 中国 70 年来蜜蜂生物学研究进展. *应用昆虫学报*, 57(2): 295–264.]