

中国 70 年来蜜蜂生物学研究进展*

曾志将**

(江西农业大学蜜蜂研究所, 南昌 330045)

摘要 蜜蜂生物学是养蜂学领域中最基础的学科,人类饲养蜜蜂是从观察蜜蜂生物学特性过程中逐渐开始的,并且随着对蜜蜂生物学特性深入了解,蜜蜂饲养技术得到了不断提高;而且,蜜蜂也是一种理想的社会型模式昆虫,蜜蜂生物学研究结果对整个社会生物学有重要的参考价值,因此蜜蜂生物学研究长期以来一直是热门课题,每年有大量论文发表。本文对我国学者 70 年来在蜜蜂生物学方面研究取得的进展进行了总结,重点介绍了中华蜜蜂生物学、蜜蜂发育生物学、蜜蜂行为生物学和蜜蜂营养生物学领域的最新研究成果,提出了未来的发展趋势,旨在推动我国养蜂学事业的发展。

关键词 蜜蜂; 生物学; 进展

Advances in honeybee biology in China over the past 70 years

ZENG Zhi-Jiang**

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

Abstract Honeybee biology, which began from observing honeybees, is the most basic discipline in the field of beekeeping. In-depth understanding of the biological characteristics of honeybees has led to continuous improvement in beekeeping technology. In addition, honeybees are an ideal model organism for the study of sociality in insects and other animals. Consequently, a large number of papers continue to be published on honeybee biology each year. Although it is difficult to cover all aspects of this field, this paper summarizes the progress made by Chinese scholars in honeybee biology over the past 70 years and puts forward some prospects for future research.

Key words honeybee; biology; advance

蜜蜂是一种资源共享、精细分工、信息高度交流的社会群体。通过蜜蜂授粉,对农业增产和生态平衡都有重要作用。蜜蜂生物学研究属于养蜂学领域的基础性学科,而重大蜜蜂生物学研究成果对养蜂业发展有重要推动作用。

我国是世界第一养蜂大国,蜂群饲养量约 1 000 万群,从业人数达 30 万人。与 1949 年相比,蜂群饲养量增长了 18 倍,蜂蜜年产量也提高了 40-50 倍(马德风, 1993; 曾志将, 2017)。这种巨大业绩取得,是几代养蜂工作者不懈努力的结果,其中包括在蜜蜂生物学研究方面取得的成果。

1 中华蜜蜂生物学

中华蜜蜂 *Apis cerana cerana* (简称中蜂)是东方蜜蜂的指名亚种,是我国富贵的蜂种资源。在 20 世纪初引进西方蜜蜂 *Apis mellifera* 以前,我国饲养是中蜂。中蜂是我国原产地的蜂种,长期以来适应了我国气候环境条件,在采集零星蜜源、食物耗量、抗胡蜂及产卵有节制等方面显示优势。为了提高中蜂生产力,中国农业科学院养蜂研究所 20 世纪 70 年代对我国中蜂资源进行了全面调查,依据中蜂生物学特性,研制了中蜂标准箱,推广了中蜂活框饲养技术(马德风, 1993),

*资助项目 Supported projects: 国家蜂产业技术体系 (CARS-44-kxj15); 国家自然科学基金项目 (31872432)

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

收稿日期 Received: 2020-02-05; 接受日期 Accepted: 2020-02-28

此外福建农学院在中蜂交配生物学和蜂王人工授精方面取得了重要进展(马德风, 1993)。

在中蜂保护生物学方面,目前主要有两种观点:一是在蜂王交尾时,中蜂处女蜂王分泌的信息素不但会吸引中蜂雄蜂来交尾,而且同时吸引大量西方蜜蜂雄蜂,这样西方蜜蜂雄蜂会严重干扰中蜂蜂王与中蜂雄蜂正常交配,从而使中蜂蜂王交尾成功率大幅度下降(周崧, 1988; 李位三, 1991, 1993; 王启发等, 2003; 李位三等, 2006)。二是西方蜜蜂工蜂翅膀振动频率,与中蜂雄蜂翅膀振动频率相似,当西方蜜蜂工蜂飞到中蜂蜂群巢门口时,中蜂蜂群的巢门守卫工蜂“错误认为”它是中蜂雄蜂,让西方蜜蜂工蜂进入中蜂群内,这样西方蜜蜂工蜂会杀死中蜂群内蜂王(彭文君, 2004; 杨冠煌, 2005)。

中蜂个体抗寒性强,外界 9-10 °C 低温可以出巢采集。山东农业大学蜜蜂研究团队开展了中蜂应对低温、高温、重金属、农药、紫外线等环境胁迫分子机制及抗病抗逆基因发掘等方面研究工作,取得了一系列原创性研究成果。发现 *AccGrx1*、*AccGrx2*、*AccTpx-3* 和 *AccTrx1* 受各种氧化胁迫条件的诱导表达,沉默这 4 个基因可以影响中蜂抗氧化信号通路(Yao *et al.*, 2014)。酵母双杂交及 GST pull-down 实验表明 *AccMKK6* 和 *Accckayak* 协同调控中蜂胁迫反应,沉默 *AccMKK6* 影响中蜂的抗氧化能力(Wang *et al.*, 2018)。*AccCYP314A1*、*AccCYP4A1* 和 *AccCYP6AS5* 基因在中蜂农药胁迫响应中发挥重要作用,这 3 个基因在转录及蛋白水平上均受一些农药胁迫诱导表达,沉默这 3 个基因均可以降低中蜂对一些农药耐受能力(Zhang *et al.*, 2018)。*AccHsp22.6* 受热激胁迫诱导表达,沉默 *AccHsp22.6* 增加中蜂在热激胁迫条件下死亡率(Zhang *et al.*, 2014)。这些结果说明基因在中蜂抵抗各种环境胁迫中发挥着重要作用,一些关键基因诱导表达对中蜂在逆境胁迫条件下生存至关重要。

2 蜜蜂发育生物学

在过去的数十年中,蜜蜂发育生物学领域取

得了许多重要成果,从描述主要特征发展到在分子水平上阐明蜜蜂发育机理。

长期以来,蜜蜂级型分化一直是一个热门话题,许多学者从不同角度研究了蜜蜂级型分化机理。早期蜜蜂级型分化假说主要有:食物数量的差异;食物质量(成分)的差异;蜂王决定因子;性激素与促性腺激素(曾志将, 2017)。在 Kucharski 等发现营养可以通过 DNA 甲基化来调控蜜蜂级型分化的基础上,Shi 等(2011)首次发现空间因素也可通过 DNA 甲基化来调控蜜蜂级型分化;Shi 等(2013b)利用甲基化 DNA 免疫共沉淀测序技术研究结果发现:工蜂甲基化水平是随着幼虫日龄增加而提高,而蜂王甲基化水平是先升高然后下降,甲基化主要发生在内含子区;Shi 等(2015)研究发现:4 d 工蜂幼虫 22 nt sRNA 显著高于蜂王幼虫。与工蜂幼虫相比,4 d 蜂王幼虫体内有 20 种 miRNA 表达下调,17 种 miRNA 表达上调。Wang 等(2014)研究表明:随着幼虫食物中 10-HDA 含量升高,蜜蜂初生体重显著降低;DNA 甲基化酶 3 (DNMT3) 基因的表达水平则随着 10-HDA 浓度的增加先降低后升高,这说明组蛋白乙酰化和 DNA 甲基化共同调节蜜蜂级型发育。Chen 等(2010, 2012)系统研究了蜜蜂级型分化与基因表达以及 miRNAs 关联性。吴静和李建科(2010)发现 3、5 和 11 d 蜂王和同日龄工蜂蛋白质差异很大。最近研究发现:蜂王发育质量不仅与移入王台中幼虫日龄紧密相关(He *et al.*, 2017),而且母体效应也会影响蜜蜂级型分化(Wei *et al.*, 2019)。

Shi 等(2013a)以中蜂为实验材料,利用单核苷酸多态性(SNPs)技术,构建了第一张东方蜜蜂遗传图谱,图谱包含 1 535 个遗传标记和 16 个连锁群,其总的遗传距离是 3 942.7 cM,最大的一个连锁群的长度是 574.5 cM(包含 180 个标记),每个标记间的平均遗传距离是 2.6 cM。

为了探索东方蜜蜂和西方蜜蜂的蜂王浆产量差异的分子机理,Liu 等(2014)对东方蜜蜂和西方蜜蜂的刚出房蜂、哺育蜂和采集蜂不同发育阶段工蜂的咽下腺进行数字基因表达谱(DGE)比较。结果表明:西方蜜蜂和东方蜜蜂

的 3 个发育阶段工蜂中分别共有 1 482 和 1 313 个差异表达基因 (DEGs), 其中哺育阶段存在的 DEG 数目最多, 且大多数 DEG 在西方蜜蜂中上调表达, 为进一步阐明王浆腺发育及蜂王浆分泌机理奠定了理论基础。

3 蜜蜂行为生物学

与果蝇一样, 蜜蜂也是一种研究学习记忆行为的理想模式昆虫。蜜蜂大脑体积约 1 mm^3 , 重约 1 mg , 脑中神经细胞仅相当于人类大脑神经元数量百万分之一, 但蜜蜂却有复杂学习记忆行为。

Qin 等 (2012) 利用 Y 型迷宫比较东方蜜蜂与西方蜜蜂对颜色和光栅图形学习与记忆特性, 结果表明: 东方蜜蜂对颜色和光栅图形学习与记忆能力都显著强于西方蜜蜂。Zhang 等 (2014) 利用改进 Y 型迷宫, 以 7 种视觉和 5 种嗅觉刺激物来训练和测试蜜蜂, 首先取得了蜜蜂的视觉和嗅觉阈值, 再开展跨视觉和嗅觉模态学习实验, 首次发现蜜蜂跨视觉和嗅觉模态学习记忆的协同共赢作用。

在东方蜜蜂和西方蜜蜂的混合蜂群中, 虽然 2 种蜜蜂舞蹈语言之间存在差异显著的“方言”, 但能够相互学习彼此的“舞蹈语言”, 并且东方蜜蜂对“舞蹈语言”理解更快速、准确 (Su *et al.*, 2008)。这说明东方蜜蜂比西方蜜蜂具有更强的学习与记忆能力。

Wang 等 (2013) 利用数字基因表达谱测序技术分析了蜜蜂嗅觉学习前后的基因表达差异, 发现蜜蜂嗅觉学习机理是抑制基因表达, 而不是激活基因表达。Qin 等 (2014) 利用 microRNA 测序和数字基因表达谱技术, 首次联合分析了蜜蜂学习与记忆分子机理, 结果表明: 在 40 个已知的差异表达 miRNA 和 388 个差异表达基因中, 有 60 对 miRNA/mRNA 是共表达, 其中有 33 个不同的 miRNAs 和 10 个不同的基因。这说明 miRNA 和 mRNA 在蜜蜂学习与记忆过程中很可能都扮演了重要角色。

传统蜜蜂饲养观点认为: 雄蜂作用只是保证新蜂王交配, 不仅不参加采蜜, 而且消耗蜂蜜量

大。为了蜂群高产, 养蜂员要定期割雄蜂蛹, 以便减少蜂群中雄蜂数量。这种蜂群饲养方法, 养蜂员费时费力, 工蜂也要花费时间和精力清除雄蜂蛹。江西农业大学蜜蜂研究团队通过研究首次发现: 雄蜂具有刺激工蜂出巢采集行为作用, 同时提出了养蜂员没有必要定期割雄蜂蛹的饲养新观点, 这种省时、省力饲养方法, 极大地提高了养蜂生产效率 (Zeng and Yan, 2004)。

随着多王群生物学特性研究深入, 为蜂群强群饲养及蜂王浆优质高产奠定基础 (胡福良等, 2005)。另外, 在蜜蜂学习遗传背景和农药、信息素对蜜蜂行为生物学特性影响的研究有不少报道 (张丽珍等, 2015; 张祖芸等, 2018; 刘俊峰等, 2020)。

以上蜜蜂行为生物学研究属于蜜蜂群体行为生物学。蜂群中有数千至数万只工蜂, 蜜蜂个体行为生物学研究一直是难题。最早使用的方法是对蜜蜂进行颜色标记, 但颜色标记的数量有限, 同时颜色容易脱落。后来开始使用塑料数字标签, 即在蜜蜂胸部贴一个塑料数字标签, 但标签上的数字很小, 观察不方便。台湾大学杨恩诚教授研制了蜜蜂无线传感器网络和蜜蜂搜索雷达技术, 并应用蜜蜂采集行为 (Hsu *et al.*, 2016; Jiang *et al.*, 2016); 江西农业大学蜜蜂研究所与广州远望谷公司合作开发了蜜蜂 RFID (无线射频识别) 技术, 研制的电子标签呈圆形, 直径 3 mm , 厚度 0.1 mm , 重 1 mg 。利用了蜜蜂 RFID 技术研究蜜蜂个体行为生物学特性, 首次发现了许多有趣生物学特性, 比如蜂群中有轮休行为 (田柳青等, 2014), 蜜蜂能预测第 2 天天气等 (He *et al.*, 2016)。

4 蜜蜂营养生物学

相对其它人工饲养动物而言, 蜜蜂营养生物学研究起步很晚, 但极为重要, 因为蜜蜂营养状况对蜜蜂发育、寿命、飞行、采集、泌蜡、泌浆、繁殖和抗病能力都有重要影响。山东农业大学蜜蜂研究团队十多年来, 通过室外蜂群饲养试验、实验室内幼虫饲养试验、消化试验、代谢试验等方法系统开展了蜜蜂营养生物学研究工作, 取得

了一些重要结果。当蜜蜂饲料蛋白质水平为 30% 时, 哺育蜂咽下腺发育和蜂群生产性能达到最佳 (Li *et al.*, 2012; 郑本乐等, 2012); 幼虫饲料中的赖氨酸适宜营养水平为 11.08-16.08 g/kg (王帅等, 2017)。蜜蜂代花粉饲料中 α -亚麻酸添加水平为 4.0% 时有利于西方蜜蜂春繁期和秋繁期生产繁殖性能的发挥 (Ma *et al.*, 2015); 西方蜜蜂工蜂幼虫饲料中花生四烯酸的适宜添加水平为 0.10-0.30 g/kg (于静等, 2019)。西方蜜蜂工蜂幼虫饲料中锌的适宜水平为 20-30 mg/kg (Zhang *et al.*, 2015), 铜的适宜营养水平为 4.96-5.34 mg/kg (赵晓冬等, 2019)。蜜蜂代花粉饲料中添加 7 500 IU/kg 的维生素 A 能够显著增强蜂群群势、封盖子量和幼虫的抗氧化能力 (冯倩倩等, 2011)。在以上研究工作基础上, 山东农业大学蜜蜂研究团队提出了意大利蜜蜂 *Apis mellifera ligustica* 春繁阶段、产浆阶段、越冬阶段和发育阶段的营养需要建议标准, 为养蜂生产及蜜蜂人工饲料配制提供了技术支撑 (董文滨等, 2014)。

5 展望

综上所述, 虽然 70 年来我国学者在蜜蜂生物学方面研究取得了较大进展, 但在蜜蜂生物学领域方面仍需要深入研究。(1) 虽然借用西方蜜蜂活框饲养思路, 研制了中蜂活框蜂箱, 但在使用过程中发现: 中蜂繁殖速度不理想, 容易分蜂和飞逃, 难以维持大群等不足。因此要进一步深入研究中蜂独特的生物学特性, 并在此基础上, 重新研制符合中蜂生物学特性的饲养工具和方法; (2) 利用遥感成像技术研究西方蜜蜂雄蜂对中蜂蜂王交尾干扰行为及机理; (3) 利用先进标签和雷达技术研究蜜蜂个体生物学特性; (4) 利用新研发的分子生物学技术深入研究蜜蜂发育生物学机理; (5) 开展东方蜜蜂和西方蜜蜂的比较生物学研究工作。

著名蜜蜂生物学家, 1973 年诺贝尔奖获得者 Karl Von Frish 教授曾说过: 蜜蜂世界是一个“魔井”, 当我们发现新知识越多, 则越有更多奥秘等待我们去探索 (黄智勇, 2007), 这正是蜜

蜂生物学研究无限魅力的奥秘。虽然目前人类对诸多蜜蜂生物学特性机理还不清楚, 但可以肯定的是, 随着蜜蜂生物学研究的深入, 将展示在人们面前是一种全新景象。

致谢: 在论文撰写过程中, 得到了胥保华教授、杨恩诚教授等同仁支持和帮助, 在此表示感谢!

参考文献 (References)

- Chen X, Hu Y, Zheng H, Cao L, Niu D, Yu D, Sun Y, Hu S, Hu F, 2012. Transcriptome comparison between honey bee queen-and worker-destined larvae. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 42(9): 665-673.
- Chen X, Yu X, Cai Y, Zheng H, Yu D, Liu G, Zhou Q, Hu S, Hu F, 2010. Next-generation small RNA sequencing for microRNAs profiling in the honey bee *Apis mellifera*. *Insect Molecular Biology*, 19 (6): 799-805.
- Dong WB, Ma LT, Wang Y, Li CC, Zheng BL, Feng QQ, Wang GY, Li YJ, Jiao Z, Liu F, Yang WR, Xu BH, 2014. The proposed standard on nutritional needs of *Apis mellifera ligustica* Spinola during the period of spring multiplication, royal jelly production, overwintering and development. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 26(2): 342-347. [董文滨, 马兰婷, 王颖, 李成成, 郑本乐, 冯倩倩, 王改英, 李迎军, 焦震, 刘锋, 杨维仁, 胥保华, 2014. 意大利蜜蜂春繁、产浆、越冬和发育阶段营养需要建议标准. *动物营养学报*, 26(2): 342-347.]
- Feng QQ, Xu BH, Li CC, Yang WR, 2011. Effects of vitamin A on bee population, sealed brood quantity and antioxidation of *Apis mellifera ligustica*. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 23(6): 971-975. [冯倩倩, 胥保华, 李成成, 杨维仁, 2011. 维生素 A 对意大利蜜蜂群势, 封盖子量及抗氧化性的影响. *动物营养学报*, 23(6): 971-975.]
- He XJ, Tian LQ, Wu XB, Zeng ZJ, 2016. RFID monitoring indicates honeybees work harder before a rainy day. *Insect Science*, 23(1): 157-159.
- He XJ, Zhou LB, Pan QZ, Barron AB, Yan WY, Zeng ZJ, 2017. Making a queen: An epigenetic analysis of the robustness of the honey bee (*Apis mellifera*) queen developmental pathway. *Molecular Ecology*, 26(6): 1598-1607.
- Hsu ML, Liu TH, Yang TC, Jhan HC, Wang H, Chang FR, Lin KY, Yang EC, Tsai ZM, 2016. Bee searching radar with high transmit-receive isolation using pulse pseudorandom code. *IEEE Transactions on Microwave Theory and Techniques*, 64(12): 4324-4335.
- Hu FL, Jin SH, Zheng HQ, Zhu W, Jiang QQ, Fu LJ, Hepburn R,

2005. Technique for organizing multi-queen colony of *Apis mellifera ligustica*, with observations on the rate of egg production of queens. *Acta Entomologica Sinica*, 48(3): 465–468. [胡福良, 金水华, 郑火青, 朱威, 姜全清, 符林杰, Randa Hepburn, 2005. 意大利蜂多王群的组建及蜂王产卵力的观察. 昆虫学报, 48(3): 465–468.]
- Huang ZY, 2007. The honeybee genome: The untold stories. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(1): 5–9. [黄智勇, 2007. 蜜蜂全基因组出笼前后. 昆虫知识, 44(1): 5–9.]
- Jiang JA, Wang CH, Chen CH, Liao MS, Su YL, Chen WS, Huang CP, Yang EC, Chuang CL, 2016. A WSN-based automatic monitoring system for the foraging behavior of honey bees and environmental factors of beehives. *Computers and Electronics in Agriculture*, 123(4): 304–318.
- Kucharski JR, Maleszka J, Foret S, Maleszka R, 2008. Nutritional control of reproductive status in honeybees via DNA methylation. *Science*, 319(5871): 1827–1829.
- Li CC, Xu BH, Wang YX, Yang WR, 2012. Effects of dietary crude protein levels on development, antioxidant status, and total midgut protease activity of honey bee (*Apis mellifera ligustica*). *Apidologie*, 43(5): 576–586.
- Li WS, 1991. Quantitative declination of Chinese bee colonies and its causes. *China 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. 生态杂志, 10(5): 50–53]
- Li WS, 1993. Copulating interference between Chinese and Italian bees and its consequences. *Journal of Bee*, (7): 3–4. [李位三, 1993. 中、意蜂交尾干扰及其后果. 蜜蜂杂志, (7): 3–4.]
- Li WS, Wu SS, Wang QF, 2006. Study on the interspecific cross tail interference of honeybee and its mechanism. *Journal of Bee*, (1): 8–9. [李位三, 吴树生, 王启发, 2006. 蜜蜂种间交尾干扰试验及其发生机制的研究. 蜜蜂杂志, (1): 8–9.]
- Liu H, Wang ZL, Wu XB, Yan WY, Zeng ZJ, 2014. Transcriptome difference in hypopharyngeal gland between western honeybees (*Apis mellifera*) and eastern honeybees (*Apis cerana*). *BMC Genomics*, 15: 744.
- Liu JF, He YZ, Liao R, Xie CL, He XJ, Zeng ZJ, 2020. Effect of queen mandibular pheromone on behavioral response of *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica* drones (Hymenoptera: Apidae). *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. 蜂王上颚信息素对中蜂、意蜂雄蜂选择行为的影响. 应用昆虫学报, 57(2): 321–328.]
- Ma DF, 1993. Chinese Agriculture Encyclopedia – Beekeeping. Beijing: Agriculture Press. 313–317. [马德风, 1993. 中国农业百科全书 – 养蜂卷. 北京: 农业出版社. 313–317.]
- Ma LT, Wang Y, Hang XB, Wang HF, Yang WR, Xu BH, 2015. Nutritional effect of alpha-linolenic acid on honey bee colony development (*Apis mellifera* L.). *Journal of Apicultural Science*, 59(2): 63–72.
- Peng WJ, 2004. The mystery of the rapid disappearance of Chinese honeybee, killed by a “foreign bee”. Beijing Sci-Tech Report. April 8th. [彭文君, 2004. 中华蜜蜂迅速消亡之谜破解被“洋蜂”杀死. 北京科技报. 4月8日.]
- Qin QH, He XJ, Tian LQ, Zhang SW, Zeng ZJ, 2012. Comparison of learning and memory of *Apis cerana* and *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Physiology A*, 198 (10): 777–786.
- Qin QH, Wang ZL, Tian LQ, Gan HY, Zhang SW, Zeng ZJ, 2014. The integrative analysis of microRNA and mRNA expression in *Apis mellifera* following maze-based visual pattern learning. *Insect Science*, 21(5): 619–636.
- Shi YY, Sun LX, Huang ZY, Wu XB, Zhu YQ, Zheng HJ, Zeng ZJ, 2013a. A SNP based high-density linkage map of *Apis cerana* reveals a high recombination rate similar to *Apis mellifera*. *PLoS ONE*, 8(10): 1–5.
- Shi YY, Yan WY, Huang ZY, Wang ZL, Wu XB, Zeng ZJ, 2013b. Genome-wide analysis indicates that queen larvae have lower methylation levels in the honey bee (*Apis mellifera*). *Naturwissenschaften*, 100(2): 193–197.
- Shi YY, Zheng HJ, Pan QZ, Wang ZL, Zeng ZJ, 2015. Differentially expressed microRNAs between queen and worker larvae of honey bee (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 46(1): 35–45.
- Shi YY, Huang ZY, Zeng ZJ, Zeng ZJ, Wang ZL, Wu XB, Yan WY, 2011. Diet and cell size both affect queen-worker differentiation through DNA methylation in honey bees (*Apis mellifera*, Apidae). *PLoS ONE*, 6(4): e18808.
- Su SK, Cai F, Si A, Zhang S, Tautz J, Chen S, 2008. East learns from west: Asiatic honeybees can understand dance language of European honeybees. *PLoS ONE*, 3(6): e2365.
- Tian LQ, He XJ, Wu XB, Gan HY, Han X, Liu H, Zeng ZJ, 2014. Study on foraging behaviors of honeybee *Apis mellifera* based on RFID technology. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 5(3): 831–835. [田柳青, 何旭江, 吴小波, 甘海燕, 韩旭, 刘浩, 曾志将, 2014. 基于 RFID 技术的西方蜜蜂采集行为研究. 应用生态学报, 5(3): 831–835.]
- Wang QF, Li WS, Zhang QM, Wu SS, 2003. The natural mating interference between *Apis cerana* and *Apis 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.]

- Wang S, Wang HF, Xu BH, 2017. Appropriate lysine level of *Apis mellifera* worker bee larvae diet. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 29(11): 4236–4244. [王帅, 王红芳, 胥保华, 2017. 意大利蜜蜂工蜂幼虫饲料的适宜赖氨酸水平. 动物营养学报, 29(11): 4236–4244.]
- Wang WX, Tian LQ, Huang Q, Wu XB, Zeng ZJ, 2014. Effects of 10-Hydroxy-2-decenoic acid on the development of honeybee (*Apis mellifera*) larvae. *Journal of Apicultural Research*, 53(1): 171–176.
- Wang XX, Wang C, Cui XP, Wang LJ, Liu ZG, Xu BH, Li H, 2018. Molecular mechanism by which *Apis cerana cerana* MKK6 (AccMKK6)-mediated mapk cascades regulate the oxidative stress response. *Bioscience Reports*, 38: BSR20181301
- Wang ZL, Wang H, Qin QH, Zeng ZJ, 2013. Gene expression analysis following olfactory learning in *Apis mellifera*. *Molecular Biology Reports*, 40(2): 1631–1639.
- Wei H, He XJ, Liao CH, Wu XB, Jiang WJ, Zhang B, Zhou LB, Zhang LZ, Barron AB, Zeng ZJ, 2019. A maternal effect on queen production in the honey bee. *Current Biology*, 29(13): 2208–2213.
- Wu J, Li JK, 2010. Proteomic analysis of the honeybee (*Apis mellifera* L.) caste differentiation between worker and queens bees larvae. *Scientia Agricultura Sinica*, 43(1): 176–184. [吴静, 李建科, 2010. 蜜蜂(*Apis mellifera* L.)幼虫级型分化差异蛋白质组分析. 中国农业科学, 43(1): 176–184.]
- Yu J, Zhang WX, Chen WF, Liu ZG, Xu BH, 2019. Appropriate level of arachidonic acid in worker larvae diet of honey bee, *Apis mellifera ligustica*. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 31(10): 4637–4646. [于静, 张卫星, 陈文凤, 刘振国, 胥保华, 2019. 意大利蜜蜂工蜂幼虫饲料中花生四烯酸的适宜添加水平. 动物营养学报, 31(10): 4637–4646.]
- 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.]
- Yao PB, Chen XB, Yan Y, Liu F, Zhang YY, Guo XQ, Xu BH, 2014. Glutaredoxin 1, glutaredoxin 2, thioredoxin 1, and thioredoxin peroxidase 3 play important roles in antioxidant defense in *Apis cerana cerana*. *Free Radical Biology and Medicine*, 68: 335–346.
- Zeng ZJ, Yan WY, 2004. Chinese research suggests drones stimulate worker foraging. *American Bee Journal*, 144 (3): 232–233.
- Zeng ZJ, 2017. *Apiology*, 3rd edition. Beijing: China Agriculture Press. 4–32. [曾志将, 2017. 养蜂学(第三版). 北京: 中国农业出版社. 4–32.]
- Zhang G, Zhang WX, Cui XP, Xu BH, 2015. Zinc nutrition increases the antioxidant defenses of honey bees. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 156(3): 201–210.
- 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.]
- Zhang LZ, Zhang SW, Yan WY, Wang ZL, Zeng ZJ, 2014. Cross-modal learning between visual and olfactory in *Apis cerana*. *Journal of Comparative Physiology A*, 200(10): 899–909.
- Zhang WX, Chen WF, Li ZF, Ma LT, Yu J, Wang HF, Liu ZG, Xu BH, 2018. Identification and characterization of three new cytochrome P450 genes and the use of RNA interference to evaluate their roles in antioxidant defense in *Apis cerana cerana* Fabricius. *Frontiers in Physiology*, 9: 1608.
- Zhang YY, Liu YL, Guo XL, Li YL, Gao HG, Guo XQ, Xu BH, 2014. *sHsp22. 6*, an intronless small heat shock protein gene, is involved in stress defence and development in *Apis cerana cerana*. *Insect Biochemistry & Molecular Biology*, 53: 1–12.
- Zhang ZY, Li Zhen, Zeng ZJ, 2018. Progress in research on the effects of imidacloprid on the behavior and physiology of honeybees. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(5): 769–777. [张祖芸, 李震, 曾志将, 2018. 吡虫啉对蜜蜂行为与生理影响研究进展. 应用昆虫学报, 55(5): 769–777.]
- Zhao XD, Xia ZY, Wang HF, Xu BH, 2019. Dietary appropriate copper level for *Apis mellifera ligustica* worker bee larvae. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 31(7): 3226–3234. [赵晓冬, 夏振宇, 王红芳, 胥保华, 2019. 意大利蜜蜂工蜂幼虫饲料中铜的适宜水平. 动物营养学报, 31(7): 3226–3234.]
- Zheng BL, Li YJ, Yang WR, Xu BH, 2012. Effect of dietary protein level on colony development of honey bees (*Apis mellifera ligustica*) in spring. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(5): 1196–1202. [郑本乐, 李迎军, 杨维仁, 胥保华, 2012. 蜜蜂春季增长阶段饲料适宜蛋白质水平的研究. 应用昆虫学报, 49(5): 1196–1202.]
- Zhou S, 1988. The battle between China bee and west bee. *Journal of Bee*, (3): 18–20. [周崧, 1988. 中蜂与西蜂之战. 蜜蜂杂志, (3): 18–20.]