

综述和进展

意大利蜜蜂工蜂监督研究进展^{*}吴小波^{**} 颜伟玉 黄康 曾志将^{***}

(江西农业大学蜜蜂研究所 南昌 330045)

Advances of worker policing in *Apis mellifera*. WU Xiao-Bo^{**}, YAN Wei-Yu, HUANG Kang, ZENG Zhi-Jiang^{***}
(Institute of Honeybee Research, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract In most social hymenopteran insect colonies, recognition and policing of nestmates, kinship, caste and reproductive status is crucial for both the individual and the colony. Based on the domestic and international related researches, this paper gives an overview of worker policing, including the theoretical basis, police phenomenon, policing rates and policing mechanism in *Apis mellifera* and so on. Prospects for future research are also mentioned.

Key words worker policing, worker reproduction, reproductive conflict, anarchism

摘要 在许多膜翅目中营社会性生活的昆虫群体里,亲属辨认、监督与优惠对昆虫个体和群体繁衍都非常重要。作者在国内外相关研究的基础上,对意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 蜂群中工蜂监督产生的理论依据、监督现象、监督效率、监督机理等研究进展进行综合论述,并对今后的研究趋势作扼要介绍。

关键词 工蜂监督,工蜂繁殖,冲突,无主导状态

蜜蜂社会行为学特性一直受到广大生物学家关注,其原因一方面是人们意识到蜜蜂给农作物授粉的重要性,另一方面是蜜蜂社会行为学研究结果对整个社会生物学及行为生态学领域都有深远影响。近20年来,蜜蜂社会行为特性已成为膜翅目社会昆虫研究人员研究的热门课题之一^[1~3]。

在营造社会性生活的膜翅目昆虫群体中,未交配的工职也能产卵,这些卵通过孤雌生殖孵化成雄性。然而,在自然有蜂王的西方蜜蜂蜂群中,工蜂产的卵正常发育数量较少。蜂群中有4%的工蜂具有生殖功能的卵巢并且产出蜂群中7%雄性卵,但生物研究表明,只有0.1%的雄蜂是工蜂后代^[4],一个重要的机制可能就是工蜂监督,工蜂将其它工蜂产的卵清理出去。作者围绕工蜂监督理论依据、工蜂监督现象、工蜂监督机制等方面的研究进展进行综述,并简要介绍工蜂监督研究中存在的问题及今后的研究方向。

1 工蜂监督存在的理论依据

1.1 亲缘关系

在自然有王蜂群中,存在蜂王1雌多雄交配的特性,也就是说蜂王通常与3只以上雄蜂进行交配。其工蜂与其外甥(其它工蜂之子)的亲缘关系指数 $r=0.125+0.25/N$,其中 N 为蜂王交配的雄蜂只数^[5,9]。当蜂王与3只以上雄蜂交配时,工蜂与蜂王的儿子(工蜂的兄弟——雄蜂)亲缘关系指数($r=0.25$)比工蜂与其外甥(其它工蜂之子)的亲缘关系指数($r=0.125+0.25/N$)要更近。这样工蜂就更愿意用蜂王产的未受精卵来培育雄蜂,工蜂之间相互监督不让工蜂产卵。

1.2 生物学依据

* 国家自然科学基金资助项目(30560114)。

** E-mail: wuxiaobo21@163.com

*** 通讯作者, E-mail: bees1965@sina.com

收稿日期:2007-04-06,修回日期:2007-06-03,2007-10-13再修回

在意大利蜜蜂有王群体中,具有完全活化卵巢的工蜂非常少,有人曾经通过10 000只工蜂检查发现只有1只工蜂体内的卵发育完全^[7]。然而,这么低的比率也会导致一定数量的工蜂产卵,因为一般蜜蜂蜂群中有约60 000只工蜂,如果每群蜂有6只产卵工蜂(每10 000只工蜂有1只活化卵巢),1只蜜蜂每天产10个卵,这样每天就有将近50只雄蜂培育^[8],且全是工蜂的儿子。工蜂又喜欢产卵至雄蜂巢房,这就是说,每次检查蜂群时能看到大部分雄蜂巢房中有卵,但事实并非如此。如果工蜂监督不存在,这就大大提高了雄蜂数量,降低了蜂群的整体效应,这也将会降低蜂王和未产卵工蜂的适应性,使群体崩溃等等,这也与事实不相吻合。

2 自然蜂群中工蜂监督研究

2.1 无王群的工蜂监督

意大利蜜蜂的正常有王群中,工蜂监督排除了工蜂产卵,阻止了工蜂繁殖。但在一个未培育出新王的无王群中,工蜂繁殖就很正常,也就破坏了工蜂监督,许多工蜂就会有活跃的卵巢并产卵,这群蜂在培育最后一批雄蜂后灭亡。但也有人实验结果与之不一样^[9,10],工蜂在无王群中产卵,但产的所有卵均被监督,一直没有看到幼虫和雄蜂的培育,这与先前研究无王群的结果不一样,与正常的无王群进行了鲜明的对比。意大利蜜蜂无王群中工蜂监督并没有被破坏,并有效地控制是否需要培育雄蜂或工蜂。当把蜂王产的卵移入该无王实验蜂群中时,卵以低速率被清理。

2.2 有王群中的工蜂监督

在有蜂王的自然蜂群中,工蜂通过监督来控制工蜂繁殖,从而进行工蜂监督。当从卵源蜂群中移蜂王产的未受精卵和工蜂产的未受精卵到实验用的雄蜂巢脾中,并把雄蜂巢脾介绍到有王实验群的幼虫区域。结果发现,蜂王产的未受精卵被清理的数量明显比工蜂卵少。当卵介绍6 h后,有80%~90%的蜂王产的卵和25%~40%的工蜂卵留下,24 h之后,所有的工

蜂卵被清理,但蜂王产的卵还保留了50%~60%^[11,12]。

有人研究卵的发育力发现^[11],工蜂卵的发育力比蜂王卵的发育力要低。虽然24 h之后所有工蜂产的卵被清理,但也只有80%清理的卵能通过卵的发育力来解释,理论上还有20%的工蜂卵孵化幼虫发育到蛹的阶段。卵和幼虫发育力只能解释“监督”现象:0.1%的成年雄蜂后代来自工蜂。因此有人认为,最能解释在有王的群体中工蜂繁殖水平低的原因是工蜂卫生行为。

3 无主导主义蜂群中工蜂监督

1999年Oldroyd等利用工蜂产卵发育成雄蜂的精子对蜂王进行人工授精,培育出一种特殊的蜂群,即无主导主义蜂群(anarchistic)^[13]。无主导蜂群一个特点就是大大地提高了工蜂卵巢活化,无主导主义有王群中将近3%~9%的工蜂有活化的卵巢^[14],比正常有王群繁殖工蜂多得多。当工蜂卵被产下之后,他们并没有因为工蜂监督而被杀死。一个重要原因可能是在无主导主义蜜蜂蜂群中不存在工蜂监督现象。另一个重要原因可能是无主导主义蜜蜂蜂群中工蜂卵不被监督^[15]。当把无主导主义无王群的工蜂卵转移到正常有王群中时,这些卵的清除效率和正常无王群工蜂卵的清除效率相似。当把无主导主义有王群中的工蜂卵转移到正常有王群中时,这些工蜂卵比正常无王群转移过来的工蜂卵清除要慢得多,且与自然蜂王卵清除率相似^[16]。这也说明无主导主义综合症的第二特点就是有王群中工蜂会产被其他工蜂接受的卵,很可能是化学成分模仿了蜂王卵。

4 工蜂监督机理

4.1 自然蜂群工蜂监督机理

4.1.1 无王群工蜂监督机理

在一个未培育出新王的无王群中,工蜂活化其卵巢并大量产卵,也就破坏了工蜂监督,蜂群随着群势削弱而最终灭亡。但在一些特殊的无王群中还是存在工蜂监督,很可能是因为蜜

蜂蜂群中也存在大量的繁殖变异,工蜂监督在群体水平上并没有破坏,但还是不知道是否所有或者一些工蜂存在监督,估计工蜂监督显示行为统治,有工蜂监督的蜜蜂蜂群中还是一个监督的群体。行为统治也体现在蜜蜂清洁活动中,估计工蜂监督行为有可能是基因遗传所致,基因变异导致无王群中的工蜂监督行为^[1]。

4.1.2 有王群工蜂监督机理

在有蜂王的蜜蜂群体中,工蜂监督是防止群体崩溃一个很好的机制。工蜂监督的存在很可能就是由于亲缘关系的远近而产生了偏袒,因为在自然蜂群中,工蜂与蜂王后代的亲缘关系指数比与其他工蜂后代的关系指数更近^[4];另一个原因可能是工蜂卵的孵化效果不如蜂王卵的孵化效果;也可能是因为蜂王及其幼虫中会发出一系列信息素来抑制工蜂卵巢发育;另外,卵巢发育的工蜂会被其他工蜂攻击^[6]。

从卵的孵化角度来看,工蜂卵存活率低有2个重要原因,第一,蜜蜂蜂群中工蜂产的未受精卵发育力低。蜂王与工蜂之间的等级差异可能是卵发育力明显差异的基础。蜂王比工蜂受到更多的蜂王浆饲喂,其含有丰富的蛋白质,这也提高了蜜蜂卵胚胎发育质量;所吃的食物不同也导致卵抵制脱水能力、孵化率、发育力等不同;蜂王的卵巢比工蜂的卵巢发育更完全,也提高了卵的发育能力^[11,12]。第二,工蜂监督主要集中在雄蜂巢房^[17,18]。工蜂产的卵均是单倍体,而且工蜂只会产卵到雄蜂巢房中,也只会是在幼虫区的雄蜂巢房,很少产在工蜂巢房中。蜂王产的卵大部分是双倍体,大部分产在工蜂巢房中^[7]。因此,工蜂监督仅涉及到单倍体的卵,工蜂通过直接或间接评价卵的倍体数来监督单倍体的卵,或者为了监督效应监视雄蜂巢房。也可能是因为雄蜂巢房比工蜂巢房大,蜂群是均匀分布在巢脾上,雄蜂巢房中的工蜂数量比工蜂巢房数量多的缘故。当然这只是一附庸原因,不是主要原因。

理论上认为工蜂监督行为是依据蜂王产的卵表面的标记信息素来实现的,这样蜂群中的工蜂和蜂王均能从监督行为中受益^[19]。蜂王

能从中受益是因为它用信息素标记自己的卵并使工蜂杀死其它工蜂的儿子,保持自己产卵的专有权。监督工蜂也能从中受益,信息素有利于工蜂辨认工蜂卵,从而将其杀死,提高群体效应。但是两者受益程度还是不一样,最重要的一点就是他们都能从中受益。实验也证明了蜂王产信息素的存在。工蜂卵和蜂王卵放在一起或用蜂王杜氏腺乙醇浸出物处理工蜂卵,这些工蜂卵的清除速率比没有处理过的工蜂清除速率要慢^[20,21]。

被监督工蜂用于区别工蜂卵和蜂王卵的卵标记信息素来源还不清楚。有人已经证明了处女蜂王与已交配蜂王所产的卵监督效率相似,即交配并没有影响其卵的接受率,也这也表明交配导致生理变化在蜂王产卵信息素中并不表现为一个重要的角色^[22]。

有人曾经认为工蜂区别工蜂卵和蜂王卵是因为蜂王会用杜氏腺分泌物标记其产的卵^[23],而工蜂不会。也有人认为杜氏腺不是卵信息素的来源^[24]。还有人认为产卵工蜂和蜂王一样也会产生杜氏腺分泌物,但化学成分的不同很有可能是用于区别蜂王卵和工蜂卵的机制^[25]。

蜂王卵标记信息素来源很可能是在生理作用下产生,而在工蜂中却没有。最近有人在蚁群中把蚁王卵标记信息素鉴别出来,显示为蚁王表面碳氢化合物,和卵表面化学成分一样。另外,工蚁卵和工蚁一样有着相似的表面碳氢化合物,工蚁就是使用卵的碳氢化合物来区别蚁王卵与工蚁卵。甚至当工蚁卵涂上蚁王表皮碳氢化合物时,工蚁清除这些卵明显地比不带这种蜂王表皮碳氢化合物工蚁卵要少^[26]。

在许多社会性昆虫里,卵巢活化与表皮碳氢化合物也有一定的直接联系^[27],表皮碳氢化合物在脂肪区合成,并通过血淋巴运输到表皮^[28],但是,更为重要的是,碳氢化合物也进入到卵母细胞^[29],从而,碳氢化合物使王有很好的机制阻止冒名顶替者伪造卵标记信息素。蜂王用其标记卵,而工蜂不能产生和蜂王一样的表皮碳氢化合物,伪造是不太可能的,而且工蜂

也不能使它们的卵巢发育达到蜂王卵巢一样的水平。

4.2 无主导主义蜂群工蜂监督机理

在无主导主义蜂群中,大部分工蜂具有活化的卵巢并能产卵,也能培育出大量的雄蜂。无主导主义的群体中雄蜂来源于工蜂有2个机制,第一,无主导主义工蜂尽管在有幼虫的情况下也有活化它们卵巢的能力^[30],第二,无主导主义工蜂能逃避监督而产卵^[15]。这2个显著特点有被证实,有高达41%的14日龄工蜂有活跃的卵巢,并且几乎所有雄蜂来源于工蜂卵^[31],因此人们就用无主导主义工蜂来描述这类工蜂。

无主导主义蜂群中工蜂监督实验表明,无主导主义无王群工蜂卵和自然无王群工蜂卵在自然有王辨认群中清除率相似,无主导主义有王群工蜂卵清除率介于自然有王群工蜂卵与无王群工蜂卵之间。这似乎说明无主导主义工蜂在无王和无幼虫的情况下,工蜂卵不带卵的标记信息素,导致被监督;无主导主义有王群工蜂产的卵带有卵标记信息素^[16]。

无主导主义无王群工蜂卵接受率低有3种可能^[16]:第一,无主导主义蜂群中通常会发生卵的有效选择。当无主导主义群体是无王群时,其选择性减少或排除了,和正常自然无王群一样。无主导主义有王群选择性较强,工蜂产的带有标记信息素卵被保留下来,无主导主义有王群和无王群不同的接受效率也可能是因为监督效率在无主导主义无王群中减少了,也可能是因为无主导主义有王群蜂卵存活率高。第二,有王群和无王群中工蜂产卵速率不同。在有王群里,无主导主义工蜂每天产很少的卵,也能产生足够的卵标记信息素来阻止她们的卵被监督,但当无王群时,工蜂就会产很多卵以至于工蜂不能产足够的标记信息素来保护他们产的卵。第三,无王群中少数无主导主义工蜂会标记他们的卵,当无王群没有建立生物化学机制去产生卵的信息素时,大部分工蜂会活化卵巢,越来越多的工蜂会积极繁殖,卵标记信息素在含量和质量中会发生很大的变化,导致卵接受

性下降,与自然无王群工蜂卵接受率差不多。

5 工蜂监督与消耗、利益

工蜂监督的机制就是通过监督工蜂鉴别蜂卵并吃掉工蜂卵。这种机制是非常有效的,但它也需要一定的消耗。如果这种消耗很高,监督消耗超越亲属优惠的受益时,那就不会考虑亲属优惠。清除卵的工蜂监督和两类生物学消耗有关:首先,监督工蜂需要花费时间和精力去寻找工蜂产卵的巢房^[32],在蜜蜂群体中,这种消耗会被降到最小,工蜂会经常检查巢房。因为未封盖的巢房中的卵很容易被观察到(因为卵的发育期是3天,有足够的时间去检查,且工蜂数量很庞大)。其次是一些误差消耗,误差有2种可能:第一,如果蜂王产的卵通过误认被破坏,这样就降低了群体整体水平的适应性,导致资源浪费;第二,如果工蜂产的卵错误的被保存,这样就会减少工蜂的适应性以及群体整体水平的适应性。有人研究表明,蜜蜂群体会选择性直接监督工蜂产的卵,使监督消耗降到最低,因为这种行为能减少辨认误差以及寻找的时间^[32]。

事实上,当没有利益关系时,可能有其他工蜂监督现象的解说,如在海角蜜蜂蜂群和单性生存的黄蜂等^[33]。明显地,在社会性生活的昆虫群体中,除了群体结构,其他因素也能控制工蜂繁殖。不排除蜂王卵信息素的存在,从而有利于工蜂卵的清除。从卫生学和雄性发育来源来说,这种外激素信号也能增加群体效应。从整体上来讲,蜂群中的工蜂根据工蜂监督消耗与工蜂监督利益进行计较,当工蜂监督利益不如工蜂监督消耗时,工蜂可能会放弃工蜂监督,如自然无王群。当工蜂监督的整体利益比工蜂消耗高时,工蜂会一如既往的进行工蜂监督,提高群体效应,如自然有王群中。蜂群中工蜂监督和工蜂产卵是有王群中正常生活中不可缺少的一部分。因此,工蜂监督也被认为是一种机制:团结工蜂个体来培育蜂王的后代,工蜂分工合作,团结一致,尽可能的培育更多的蜂王后代,使蜂群群势增强。但是,无主导主义群体的

出现说明还有另外一种社会形式或者说缺少秩序。无主导主义蜂群为什么这么少的原因目前还不知道。无主导主义蜂群存在的原因可能是,产这种被接受卵的工蜂比不产这种卵的工蜂有更强的适应性,这种蜂群很少的一个可能原因是无主导主义群体低存活率^[8]。

6 工蜂监督研究中的问题以及研究趋势

研究人员从西方蜜蜂工蜂监督中取得了不少的成果,已经发表了多篇优秀论文^[13~39],但还有些问题需要进一步研究和完善。到目前为止,大部分试验均在半自然状态进行,人们在进行实验过程中已经对蜂群的生物学习性、环境状态进行了破坏,如多次蜂群检查导致温度的变化等,移卵过程中也对卵的标记信息素有一定的影响。在进行有王群工蜂监督时,在移卵 24 h 之后只有 50%~60%蜂王卵存活,比正常蜂王卵孵化率低很多,很可能就是移卵过程中人为对卵或卵标记信息素的破坏,并不是在完全的自然蜂群条件。另外,群势、季节是否与工蜂监督效率有关、蜂王卵与蜂王后代无王群工蜂卵在自身蜂群中监督效率是怎么样的?无主导主义有王群中蜂王卵和工蜂卵在自身蜂群中监督效率又是怎么样的?无主导主义无王群与自然无王群之间的监督效率如何?无主导主义蜂群存在的具体原因是什么等等均有待于进一步研究。

中华蜜蜂 *Apis cerana* 是我国的宝贵资源,目前对中华蜜蜂蜂群中的工蜂监督研究还比较少,其工蜂监督效率是否与西方蜜蜂监督效率相似、监督机制是否一样等等也均有待于研究。事实上,中华蜜蜂工蜂监督研究不仅可以填充国内外蜜蜂生物学与行为学这方面的空白,也为研究其他社会性昆虫以及人类构造和谐社会提供一定的理论依据。目前我们正在进行中华蜜蜂蜂群中的工蜂监督,望达到抛砖引玉的作用。

参 考 文 献

- 1 孙九光. 昆虫知识, 2007 44(1): 3.
- 2 王琛柱. 昆虫知识, 2007 44(1): 3~4.
- 3 吴小波, 张学锋, 黄康, 张娟, 曾志将. 蜜蜂杂志, 2007, 27(2): 3~5.
- 4 Ratnieks F. L. W. *Am. Nat.*, 1988 132(2): 217~236.
- 5 黄智勇主编. 蜜蜂生物学进展. 北京: 中国科学技术出版社, 1992. 1 987~2 005.
- 6 曾志将, 颜伟玉, 谢宪兵. 经济动物学报, 2006 10(1): 53~55.
- 7 Ratnieks F. L. W. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1993, 32(3): 191~198.
- 8 Ratnieks F. L. W. *Ins. Soc. Life.*, 2000, 3: 3~10.
- 9 Chaline N., Martin S. J., Ratnieks F. L. W. *Insect. Soc.*, 2004, 51(2): 113~116.
- 10 吴小波. 养蜂科技, 2006, 120(2): 43~44.
- 11 Christian W. W. P., Neumann P., Hepburn R. *PNAS*, 2004, 101(23): 8 649~8 651.
- 12 吴小波. 养蜂科技, 2006, 119(1): 39~40.
- 13 Oldroyd B. P., Smolenski A. J., Comuel J. M., Crozier R. H. *Nature*, 1994, 371: 749.
- 14 Oldroyd B. P., Osborne K. E. *Proc Biol Sci.*, 1999, 1 426(266): 1 335~1 339.
- 15 Oldroyd B. P., Ratnieks F. L. W. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2000, 47(5): 268~273.
- 16 Beekman M., Oldroyd B. P. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2003, 54(5): 480~484.
- 17 Halling L. A., Oldroyd B. P. *Insect Soc.*, 2003, 50(1): 59~61.
- 18 吴小波. 养蜂科技, 2006, 121(3): 46~47.
- 19 Seeley D. *Honeybee Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 1985.
- 20 Ratnieks F. L. W. *Am Bæ J.*, 1992, 132(10): 813.
- 21 Ratnieks F. L. W. *J. Apicult. Res.*, 1995 34: 31~37.
- 22 Beekman M., Martin C. G., Oldroyd B. P. *Naturwissenschaften*, 2004, 91(12): 598~601.
- 23 Ratnieks F. L. W., Visscher P. K. *Nature*, 1989, 342: 796~797.
- 24 Martin S. J., Jone G. R. *Naturwissenschaften*, 2002, 89(11): 528~532.
- 25 Gozansky T. K., Soroker V. *Insect Soc.*, 2003, 50(1): 20~23.
- 26 Endler A., Liebig J., Schmitt T., Parker J., Jones G. *PNAS*, 2004, 101(9): 2 945~2 950.
- 27 Sledge M. F., Boscaro F., Turillazzi S. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2001, 49(5): 401~409.
- 28 Soroker V., Lucas C., Simon T., Fresneau D., Durand J. L. *Insect Soc.*, 2003, 50(3): 212~217.
- 29 Schal C., Sevala V. L., Young H. P., Bachmann J. A. S. *Am Zool.*, 1989, 38(2): 382~393.
- 30 Bamon A. B., Oldroyd B. P. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2001, 49(2): 214~219.
- 31 Oldroyd B. P., Wossler T. C., Rantieks F. L. W. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2001, 50(4): 366~370.
- 32 Wattanachaiyingcharoen W., Oldroyd B. P., Good G., Halling L. A., Ratnieks F. L. W. *Insect Soc.*, 2002, 49(1): 80~85.
- 33 Visscher P. K. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1989 25(4): 247~254.
- 34 Visscher P. K. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1996 39(3): 237~244.
- 35 Woyke J. *Apidologie*, 1994, 25(2): 179~187.
- 36 Bamon A. B., Oldroyd B. P., Ratnieks F. L. W. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2001, 50(3): 199~208.