

东、西方蜜蜂负重后巢门口飞行权衡行为

郭绍方¹ 李永明¹ 曲玉凤² 汪正威²

(1 普洱学院生物与化学学院, 普洱 665000;

2 中国科学院西双版纳热带植物园, 热带森林生态重点实验室, 昆明 650223)

摘要: 蜜蜂具有外出收集和储存食物的习性, 它们将采集到的花蜜或花粉暂时储存在蜜囊或者花粉筐将它们带回蜂巢。然而, 对蜜蜂采集加重后, 在巢门口附近的飞行行为却很少关注。本研究采用双摄像头系统分别记录了东、西方蜜蜂在巢门口的飞行行为, 通过对蜜蜂标记0、2、4和6个铝片的重量, 观察其返回巢门口时候的飞行情况。结果表明两种蜜蜂的飞行速度都随着重量的增加而变慢, 但是增加到6个铝片其飞行速度又略有增加。西方蜜蜂比东方蜜蜂更多地以“Z”字形飞抵巢门口。本研究进一步表明蜜蜂在归巢准确度上需要权衡负重的重量, 这种归巢策略不仅在觅食行为中起重要作用, 在蜂群巢门口的社会防御中也起重要作用。

关键词: 东方蜜蜂; 西方蜜蜂; 采集蜂; 负重; 飞行速度; 蜜蜂分工

Bees Trade Off Homing Speed After Loaded

Guo Shaofang¹, Li Yongming¹, Qu Yufeng², Wang Zhengwei²

(1 College of Biology and Chemistry, Puer University, Puer 665000, China; 2 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

Abstract: Honey bees would fly several bouts back and forth from the hive to the food sources collecting and storing food everyday. They collect nectar or pollen outside the nest and store them in the honey sac or on their hind legs temporarily and bring them back to the hive. However, little attention has been paid to the flying behavior near the hive entrance after the bees are loaded. In the present study, the flying behavior of bees in front of their hive entrances are recorded with bi-camera system in both *Apis cerana* and *A. mellifera*, while the bees returning with the weight load of 0, 2, 4 and 6 aluminum pieces, respectively. The results turned out that the bee flew in a slower speed with more weight loaded in both species, except in 6 aluminum pieces group. *A. mellifera* flew in zig-zag shape to approach their entrance more than *A. cerana*. It can be further indicated that bees trade-off between weight-load for homing accuracy. This homing strategy may play crucial roles not only in foraging behavior but also in social defense in front of bee hive for both bee species.

Key words: *Apis cerana*; *Apis mellifera*; foragers; weight load; speed of flight; labor division of honeybee

1 引言

蜜蜂作为研究复杂动物行为的模式生物, 一直受到全世界科学家的重视^[1,2]。尤其近年来东方蜜蜂 (*A. cerana*) 和西方蜜蜂 (*A. mellifera*) 两个不同的蜂种, 在行为形态上的研究备受社会关注, 最引人注目的是蜜蜂的社会行为和复杂的劳动分工^[2]。受精卵发育的雌蜂因为摄入食物的差异形成负责产卵繁殖的蜂王和无繁殖能力的工蜂^[3]。工蜂的行为包括工蜂的采集、舞蹈、饲喂、扇风、清理巢房、守卫等^[4]。成年工蜂出房后从事巢内劳动 (内勤蜂) 如哺育、筑巢、清洁, 2~3 周后飞出蜂箱采集花粉和花蜜 (外勤蜂), 5~7

周再次分工, 开始采集花蜜或者花粉^[2]。

蜜蜂巢外飞行行为与其导航、定位及采集等行为具有良好的权衡关系。有学者研究发现, 在典型的定位飞行中, 蜜蜂刚出巢时呈较直的飞行路线, 当飞出10~300m后, 就开始转圈, 随后通常按出巢时的飞行路线直接归巢^[5]。另一个有趣的研究也发现蜜蜂离巢越近时越靠近地面, 它们需要熟悉的地面环境范围越小; 离巢越远, 飞得越高, 需要熟悉的地面范围越大。因而越靠近蜂巢, 对地貌越需要细致周全的了解; 离巢越远, 只需大致了解即可。直线飞行也利于蜜蜂在归巢时把所看到的景物作为一种特殊的指向罗

作者简介: 郭绍方 (1997-), 男, 本科

通讯作者: 汪正威 (1987-), 男, 副研究员, 主要从事蜜蜂生物学研究, E-mail: wangzhengwei@xtbg.ac.cn

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

盘。直线往返飞行可使蜜蜂在方位推测中最大程度地减少差错^[5]。这类描述性的飞行轨迹也从侧面反映出蜜蜂会根据对环境的不同识别来调整不同的飞行策略或者飞出不同的轨迹。

Chittka等报道蜜蜂在靠近食物源进行采集时,会通过调整飞行速度来提高对食物定位的精准度^[6]。而且采集过程中,根据食源的变化情况,或者存在捕食者危险的情况,蜜蜂甚至能通过调整本身携带的食物量来更好地协调外出的飞行距离和定位情况^[7,8]。

采集蜂飞出巢外采集花粉、花蜜、水、树胶等带回蜂巢,每次携带食物的重量并非完全一致。研究表明根据食源变化,蜜蜂每次能携带花蜜20~40mg,东方蜜蜂每次采粉量平均为12mg,西方蜜蜂每次采粉量约12~29mg。东方蜜蜂和西方蜜蜂归巢携带重量之后,其飞行行为有何改变?二者在归巢时的准确定位与其飞行速度之间到底有何关系?目前尚属空白,本文主要针对东方蜜蜂和西方蜜蜂进行贴铝片负重实验来模拟蜜蜂携带食物归巢时的行为,对二者在背负不同重量铝片后的行为进行实验观测,最终得出两种蜂的正常归巢飞行速度和背负不同重量铝片后的归巢飞行速度,进行对比分析,以此来探讨东方蜜蜂和西方蜜蜂归巢时飞行速度的行为差异,并进一步讨论二者归巢飞行的准确定位与速度之间的关系。

2 材料与方法

2.1 实验材料

2.1.1 蜂群与拍摄场景布置

实验用蜂群为带蜂王的健康东方蜜蜂和西方蜜蜂蜂群。在蜜蜂巢口布置好巢门口飞行记录系统^[9],待蜂群适应一周时间,开始选择风和日丽的天气进行实验。

2.1.2 铝片的制作

挑选厚度为0.3mm的铝片作为打孔材料,选择有多个打孔规格的打孔钳,将其打孔规格调整为直径2mm的口径对铝片进行打孔,打出厚度为0.3mm、

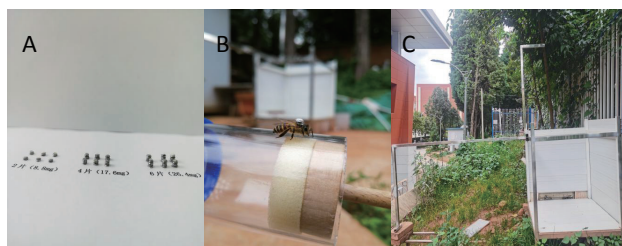


图1 各变量的铝贴片(A)、背部贴4片铝片的东方蜜蜂(B)及视频拍摄系统(C)

直径为2mm和质量为4.3mg的1000片铝片。然后用胶水对铝片进行粘贴风干备用,依次粘贴出2片(8.8mg)、4片(17.6mg)和6片(26.4mg)的铝片用于后续蜜蜂负重实验,如图1(A)所示。

2.2 实验方法

2.2.1 蜜蜂负重贴片

用捕虫网在巢门口捕捉外出采蜜归巢的采集蜂(注意:只选取采蜜的蜜蜂作为实验对象且肚子微鼓,须与采花粉的采集蜂相区别)进行贴片,在其背部贴上2片(8.8mg)的贴片,如图1(B)所示。对贴片后的蜜蜂须进行黑暗处理,将其放入盒子里面不透光黑暗处理1min,其目的是让贴好片的蜜蜂适应降低紧张感,减小实验误差。

分别对东方蜜蜂和西方蜜蜂进行2片、4片和6片铝片贴片处理标记,对其归巢行为进行记录和视频轨迹整合分析。为了与蜜蜂负重后的飞行速度进行对比分析,设置了空白对照组,同样选取东方蜜蜂和西方蜜蜂采蜜(肚子微鼓)归巢的采集蜂各20组,但是不作任何贴片处理,与负重归巢的蜜蜂做相同的处理与视频拍摄。

2.2.2 视频拍摄及记录

使用高速运动相机(小蚁4K运动相机)进行侧面和顶部拍摄,如图1(C)所示。

进行拍摄时,架设好小蚁4K运动相机,调整好位置及拍摄角度并设定好程序后,一个实验人员便把黑暗处理1min的东方蜜蜂在离蜂巢10m处放飞,另一个实验人员则在离蜂巢2m外进行观察,记录贴片蜜蜂归巢的时间、状态及环境。每个变量的贴片进行10组以上实验,确保每个变量贴片的蜜蜂都有10组归巢记录。西方蜜蜂贴片负重实验与东方蜜蜂贴片负重实验一致且相同,最终得出实验视频数据记录120组。

2.2.3 实验数据处理

针对120组视频数据,先进行视频与记录的分类整理并做好记录,剔除一些拍摄不清晰的视频,再进行补拍。对顶部相机和侧面相机的视频进行剪辑和轨迹数据整合,得出东方蜜蜂和西方蜜蜂归巢的时间和距离,最终求出其速度用于比较分析。以蜂种及贴片数为因素,用R进行双因素方差分析。

3 结果与分析

3.1 东方蜜蜂负重实验

东方蜜蜂贴片0片(0.0mg)、2片(8.8mg)、4片(17.6mg)和6片(26.4mg)的分析结果,得出东方蜜蜂

随着负重的增加,其飞行速度逐渐降低。东方蜜蜂在没有负重的状态下,飞行平均速度为13.46m/s;在贴有2片铝片的状态下,平均飞行速度为9.22m/s;在贴有4片铝片的状态下,飞行速度为8.58m/s;然而,在贴有6片铝片的状态下,平均飞行速度略上升为9.23m/s,总体呈现先下降后上升的趋势($F_{3,48}=2.88, P=0.046$,图2)。

3.2 西方蜜蜂负重实验

西方蜜蜂在没有负重的状态下,飞行平均速度为11.23m/s;在贴有2片铝片的状态下,平均飞行速度为7.32m/s;在贴有4片铝片的状态下,平均飞行速度为7.60m/s;在贴有6片铝片的状态下,平均飞行速度为9.65m/s。增重后也出现了速度下降,然而在增至6片后速度也有明显回升,通过单因素方差分析发现变化不显著($F_{3,48}=2.24, P=0.095$,图2)。

3.3 东方蜜蜂和西方蜜蜂负重实验

比较东方蜜蜂和西方蜜蜂各组之间的差异。对于没有贴片的空白实验,东方蜜蜂的飞行速度比西方蜜蜂的飞行速度快2.22m/s;对于贴有2片的数据比较,东方蜜蜂的飞行速度比西方蜜蜂的飞行速度快1.89m/s;对于贴有4片的数据比较,东方蜜蜂比西方蜜蜂的飞行速度快0.98m/s。由这三个变量的数据可以看出,西方蜜蜂在负重前和负重后,其速度是低于东方蜜蜂的,这与西方蜜蜂个体及重量高于东方蜜蜂有一定的关系。对于贴有6片的数据比较,东方蜜蜂比西方蜜蜂的飞行速度慢0.43m/s。从统计上看,二者在飞

行速度上无显著差异($F_{1,96}=1.67, P=0.199$,种间差异);然而,二者随着贴片重量的增加,呈显著下降($F_{3,96}=4.73, P=0.004$,增重效应),由于6片增重西方蜜蜂飞行速度反超东方蜜蜂,不同蜂种与增重交互作用差异不显著($F_{3,96}=0.043, P=0.731$,交互效应)(图2)。

东方蜜蜂和西方蜜蜂在巢门口飞行过程中,均呈现明显的“Z”字形定位飞行。东方蜜蜂和西方蜜蜂在增重之后,二者均稍微增加了“Z”字形绕飞次数,但是增幅均不显著($F_{3,96}=1.99, P=0.120$)。然而,两个蜂种之间比较发现西方蜜蜂巢门口绕飞次数显著高于东方蜜蜂的绕飞次数($F_{1,96}=15.78, P<0.001$),交互作用也无显著差异($F_{3,96}=0.15, P=0.928$)(图3)。

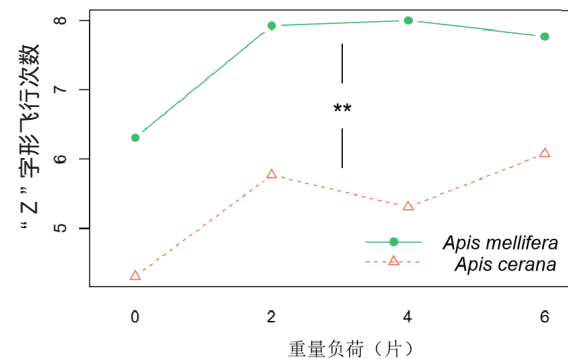


图3 东、西方蜜蜂在巢门口“Z”字形绕飞定位飞行次数比较

4 讨论
通过比较东、西方蜜蜂负重后的行为变化,尤其在速度上有很大的不同,我们发现:随着贴片质量增加,蜜蜂的飞行速度都呈现先下降,待增至6片后又略有回升。同时,随着贴片质量增加,蜜蜂均表现出“Z”字形绕飞增加的迹象,而且,西方蜜蜂绕飞次数显著高于东方蜜蜂的绕飞次数。

蜜蜂归巢时是一个从正常飞行速度向归巢定位降落转变的过程。东方蜜蜂在没有负重铝片的状态下,飞行最快速度为23.09m/s,飞行最慢速度为7.13m/s,飞行平均速度是13.46m/s。西方蜜蜂在没有负重铝片的状态下,飞行最快速度为19.25m/s,飞行最慢速度为7.14m/s,飞行平均速度是11.23m/s。这比前人报道的蜜蜂正常采集飞行速度在6~15m/s范围稍快一些^[10]。

动物的负重能力一般与其身体重量成一定的比例,人的负重极限是身体的两倍,但是也有一些特例动物,如蚂蚁:蚂蚁一般可抬起自身重量的

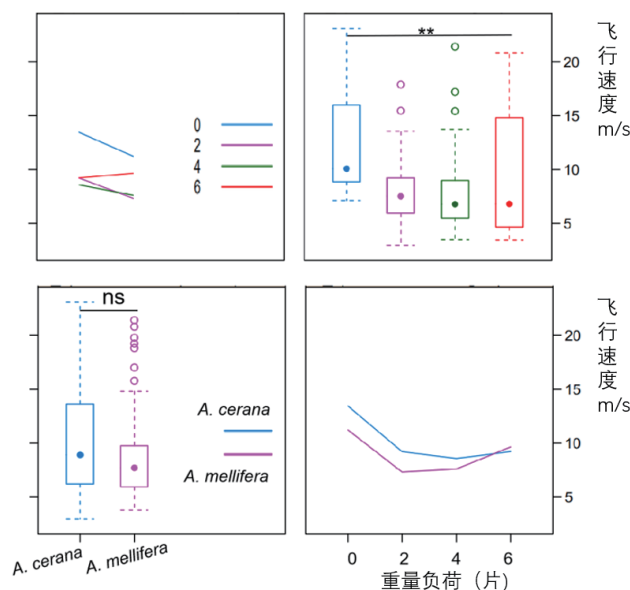


图2 东、西方蜜蜂在巢门口飞行速度增重后效应

300~400倍以上的物体, 拖拉自身重量1700倍的物体^[11, 12], 蜜蜂通常采集负重^[12]在12~30mg之间, 正好符合昆虫“背包”实验所能承受的负重范围且不影响正常飞行。我们在蜂群巢门口观察发现, 蜜蜂偶尔会将同伴的死尸从巢内清理出巢。但是, 显然蜜蜂拖动与自身体重等重的物体时存在一定难度, 通常会落到地板上, 再多次重新组织飞行。本实验中, 我们通过增加2~6片铝片标记蜜蜂, 增加蜜蜂体重10%~30%的重量, 对蜜蜂飞行能力并无直接干扰。可以利用此方法观测蜜蜂负重后在巢门口的定位飞行与速度的权衡策略。

蜜蜂的定位飞行与速度的权衡策略在蜜蜂觅食和躲避天敌等过程中均起到尤为重要的作用。蜜蜂在接近食物过程中, 都会降低速度快速落在花上进行采集^[13], 与此类似, 本研究中我们也发现东方蜜蜂和西方蜜蜂均会通过“Z”字形来定位和权衡登陆归巢的速度。是否能快速进入蜂群可能也与其在巢门口悬停捕食的胡蜂捕食压力相关。东方蜜蜂和西方蜜蜂虽然存在很多相似之处, 但不同种间由于长期的进化, 还是存在一些细微差异, 例如体色、个体大小、采食半径等^[14]。西方蜜蜂与东方蜜蜂相比较而言, 更容易被胡蜂所捕食^[15]。东方蜜蜂对胡蜂捕食进化出了较明显的防御方式^[14], 东方蜜蜂防御胡蜂过程中, 进化出“ I see you ”的忠诚信号^[16], 当东方蜜蜂发现胡蜂时巢口守卫蜂会向同伴报警, 然后一起抖动翅膀、抖动腹部用于驱赶胡蜂^[9], 当胡蜂足够靠近时, 守卫蜂会迅速上前咬住胡蜂, 其他守卫蜂会迅速参与进行“热团”效应杀死胡蜂^[17, 18]。而西方蜜蜂则多为通过召集守卫蜂堵塞巢门口, 或者是单独对胡蜂进行攻击撕咬等较简单的防御方式^[19]。西方蜜蜂整体较慢的飞行速度, 尤其是在增重后, 速度下降且“Z”字形绕飞次数增加, 都可能无形中增加了自身被巢口悬停胡蜂捕食的机率。与东方蜜蜂较快的归巢飞行速度和较少的“Z”字形定位相比, 我们推测东方蜜蜂该策略有利于蜜蜂对胡蜂天敌的躲避。

当增重至6片铝片时, 也就是相当于蜜蜂体重30%重量的时候, 东、西方蜜蜂都表现出了“Z”字形定位不再增加, 但是, 都增加了飞行速度, 而且西方蜜蜂增加的速度高于东方蜜蜂的速度。这种通过提升速度的策略是否与蜜蜂感知阈值或者与胡蜂捕食压力相关, 仍有待进一步研究。通过研究东方蜜蜂和西方蜜蜂巢门口在没有负重和负重8.8mg、17.6mg的飞

行行为变化差异可以为今后研究二者的定位飞行影响因素和胡蜂捕食难易程度提供一定的参考和经验。

致谢

在此感谢中国科学院西双版纳热带植物园化学生态组提供的实验设备及实验蜂群, 特别鸣谢化学生态组老师和其他师兄师姐的指导和关心。

参考文献

- [1] 刘芳, 施腾飞, 王宇飞. *ame-let-7* 调节蜜蜂劳动分工行为的研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2019, 41(5): 1018-1022.
- [2] 张祎, 韩日畴. 蜂产品及蜜蜂疾病与劳动分工行为研究概况 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39(1): 19-38.
- [3] 李文峰. 蜜蜂保幼激素终端合成相关酶基因分子克隆、鉴定及其在级型发育过程中的表达研究 [D]. 浙江大学, 2014.
- [4] 孙婷, 屈长会, 曾志将. 蜜蜂劳动分工的研究进展 [C]. 2008年全国蜂产品市场信息交流会暨中国(郑州)蜂业博览会论文集, 2008.
- [5] 胡福良, 李英华, 朱威. 蜜蜂飞行的监测 [J]. 养蜂科技, 2002(4): 30.
- [6] Lars Chittka, Adrian G. Dyer, Fiola Bock, et al. Bees trade off foraging speed for accuracy [J]. *Nature*, 2003, 424(6947): 388.
- [7] Harano KI, Mitsuhata-Asai A, Konishi T, et al. Honeybee foragers adjust crop contents before leaving the hive [J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2013, 67(7): 1169-1178.
- [8] Harano K, Mitsuhata-Asai A, Sasaki M. Honey loading for pollen collection: regulation of crop content in honeybee pollen foragers on leaving hive [J]. *Naturwissenschaften*, 2014, 101(7): 595-598.
- [9] 尹志龙, 张俊俊, 刘平臻, 等. 蜜蜂防御胡蜂行为观测系统搭建 [J]. 蜜蜂杂志, 2020, 40(1): 5-8.
- [10] W Nachtigall, U Hanauer-Thieser, M Mörz. Flight of the honey bee VII: metabolic power versus flight speed relation [J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 1995, 165(6): 484-489.
- [11] 张阳, 王慧, 任青. 常见小家蚁负重能力和负重行为的研究 [J]. 大自然探索, 2016(9): 78-79.
- [12] 奇妙的昆虫世界 [J]. 大科技(百科新说), 2010(5): 65.
- [13] Thomas C Ings, Lars Chittka. Speed-accuracy tradeoffs and false alarms in bee responses to cryptic predators [J]. *Current Biology*, 2008, 18(19): 1520-1524.
- [14] 汪正威, 曲玉凤, 杨爽, 等. 东、西方蜜蜂对胡蜂气味辨识比较研究 [J]. 中国蜂业, 2012, 63(Z1): 9-12, 16.
- [15] Ken Tan, Sarah E Radloff, Jianjun Li, et al. Bee-hawking by the wasp, *Vespa velutina*, on the honeybees *Apis cerana* and *A. mellifera* [J]. *Naturwissenschaften*, 2007, 94(6): 469-472.
- [16] Tan Ken, Wang Zhengwei, Chen Weiweng, et al. The ' I see you ' prey-predator signal of *Apis cerana* is innate [J]. *Naturwissenschaften*, 2013, 100(3): 245-248.
- [17] Michio Sugahara, Fumio Sakamoto. Heat and carbon dioxide generated by honeybees jointly act to kill hornets [J]. *Naturwissenschaften*, 2009, 96(9): 1133-1136.
- [18] Yuta Yamaguchi, Atsushi Ugajin, Satoshi Utagawa, et al. Double-edged heat: honeybee participation in a hot defensive bee ball reduces life expectancy with an increased likelihood of engaging in future defense [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2018, 72(8): 1-8.
- [19] Tan K, Radloff S E, Li J J, et al. Bee-hawking by the wasp, *Vespa velutina*, on the honeybees *Apis cerana* and *A. mellifera* [J]. *Naturwissenschaften*, 2007, 94(6): 469-472. 📄

编辑: 李瑞珍