

蜜蜂亚科(Apinae) 纳氏腺和背板腺的构造与功能

张迎迎¹, 郑火青¹, 文平², 谭垦², 胡福良¹

(1. 浙江大学动物科学学院, 浙江 杭州 310058; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303)

摘要: 本文综述了蜜蜂亚科下主要群居蜂类位于腹部背板间纳氏腺和背板腺的主要构造、化学组分以及腺体信息素在蜂群和个体间的作用, 以为今后蜜蜂亚科纳氏腺、背板腺及其分泌物的深入研究提供参考。

关键词: 蜜蜂亚科; 纳氏腺; 纳氏信息素; 蜂王背板腺; 熊蜂背板腺

中图分类号: S891⁺4 文献标识码: A 文章编号: 1671-5470(2017)06-0672-06

DOI: 10.13323/j.cnki.j.fafu(nat.sci.).2017.06.012

The structure and function of Nasonov gland and tergal gland in the Apinae (Hymenoptera , Apidae)

ZHANG Yingying¹, ZHENG Huoqing¹, WEN Ping², TAN Ken², HU Fuliang¹

(1. College of Animal Sciences, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 310058, China; 2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract: In this article, the structure, chemical composition, function of Nasonov pheromone and tergal gland pheromone in the Apinae towards whole colony and individuals are reviewed, so as to provide a reference for the future research on Nasonov gland, tergal gland and their pheromone of Apinae.

Key words: Apinae; Nasonov gland; Nasonov pheromone; queen's tergal gland; bumblebee's tergal gland

蜜蜂亚科隶属于蜜蜂总科(Apoidea)蜜蜂科(Apidae),是蜜蜂总科中最大的亚科,下有蜜蜂属(*Apis*)、熊蜂属(*Bombus*)、麦蜂属(*Melipona*)、无刺蜂属(*Trigona*)、条蜂属(*Anthothora*)、无垫蜂属(*Amegilla*)、回条蜂属(*Habropoda*)、细条蜂属(*Habrophorula*)、长足条蜂属(*Elaphropoda*)、长须蜂属(*Eucera*)、四条蜂属(*Tetralonia*)和栉距蜂属(*Ctenoplectra*)等^[1]。蜜蜂亚科是昆虫纲中进化程度最高的类群之一,在人类经济与生活中具有重要地位。除了蜜蜂、无刺蜂等能提供有经济价值的蜂产品外,蜜蜂亚科中的大多数种类还是植物的传粉者^[2]。它们不仅能给人类带来经济价值,还具有特殊的生物学特性。譬如,广被熟知的蜜蜂,通常指东方蜜蜂(*Apis cerana*)和西方蜜蜂(*Apis mellifera*)。作为社会性昆虫,有着森严的等级制度。不仅蜂王、雄蜂和工蜂会行使不同的职责,工蜂还会根据不同的日龄行使孵育、清理、采集、防卫等工作^[3-5]。这些工作大多是在黑暗的蜂巢中完成的。蜜蜂身处其中^[6],个体和群体间的联系除了依靠接触、声音等非视觉上的机械信号外,很多信息都是通过各腺体释放的化学信号,即信息素传递的。在这些化学通讯中,蜂王背板腺释放的背板信息素和工蜂纳氏腺释放的纳氏信息素就在协调群内关系以及认巢定向、采食、分蜂、婚飞等过程中起着至关重要的作用。

1 腺体的构造

蜜蜂分泌纳氏信息素的纳氏腺(Nasonov gland)又名臭腺(scent gland),是1883年由Nassanoff首次发现的,故由此命名。纳氏腺是蜜蜂工蜂重要的外分泌腺之一,由大约500~600个腺细胞组成,位于工蜂第7腹节背板前的节间膜上^[7]。通常情况下,工蜂的纳氏腺会被第6腹节的背板遮挡住,而这条白色带状的节间膜也会收缩折叠形成一个凹槽结构^[8]。而当蜜蜂释放纳氏信息素时,它们会下压腹部末节以暴露纳氏腺,此时腺细胞分泌物(即纳氏信息素)就会通过节间膜上的微孔释放出来^[8,9]。为了使纳氏信息素得以扩

收稿日期: 2017-04-14 修回日期: 2017-06-14

基金项目: 国家自然科学基金(31101773); 国家现代蜂产业技术体系项目(CARS-45)。

作者简介: 张迎迎(1992-),女,硕士研究生,研究方向: 蜜蜂科学。Email: elvira_yy@163.com。通讯作者胡福良(1964-),男,教授,博士生导师,研究方向: 蜜蜂科学。Email: flhu@zju.edu.cn。

散,工蜂通常会迅速扇动翅膀以达到目的^[10]。

蜂王和雄蜂没有纳氏腺,但在蜂王背部3-4、4-5和5-6节背板的节间膜内均含有分泌信息素的腺细胞^[8,11]。蜂王在该部位的腺体与工蜂纳氏腺的位置存在差异,所分泌的信息素成分也大相径庭,这个部位的腺体并非为纳氏腺,而是被称做背板腺(tergal gland)。蜂王背板腺中的腺细胞会随着蜂王的日龄和蜂王培育方式的不同而产生数量上的变化:日龄较长的处女王和已交配蜂王的背板腺会有更多成熟的腺细胞;蜂群中培育的蜂王,其背板腺比恒温箱内培育的蜂王含有更多成熟的腺细胞^[12]。并且,蜂王背板腺信息素的传递方式和工蜂纳氏信息素不同,纳氏信息素是依靠空气传播的,蜂王的背板腺信息素由于成分挥发性极低,接受信号的工蜂都是通过直接接触来感知蜂王的讯息。

关于蜜蜂腹部背板的外分泌腺,工蜂有纳氏腺,蜂王有背板腺,然而雄蜂二者都没有,亦没有在腹部背侧发现有腺细胞^[8]。

但是蜜蜂的近亲——熊蜂(bumblebee)在4-7节背板间也有背板腺^[13,14],而这个背板腺更类似于蜜蜂工蜂的纳氏腺,甚至直接就被称为纳氏腺^[15]。Jacobs^[16]最早发现欧洲熊蜂(*Bombus terrestris*)第6腹节背板前后均含有节间膜,这些膜的结构有利于促进腺体分泌物的蒸发,从而推测出在第6腹节前后均含有散发气味的腺体,和蜜蜂不同,熊蜂无论工蜂还是蜂王都含有背板腺^[14]。

麦蜂族(Meliponini)的麦蜂属(*Melipona*)和无刺蜂属(*Trigona*)的工蜂没有背板腺,但是蜂王在4-7腹节背板间含有背板腺,腺体内有大量成熟的腺细胞^[14]。无刺蜂(*Scaptotrigona postica* L.)的受精蜂王比处女王的腺细胞更加发达^[17]。Cruzlandim et al^[18]发现无刺蜂(*Paratrigona subnuda* Moure)蜂王的吸引力与其背板腺发育情况有关,蜂王对工蜂的吸引力越大,背板腺就越发达,并推测蜂王背板腺可能会分泌对工蜂有吸引力的物质。长须蜂[*Melissoptila richardiae* (Bertoni & Scrottky) (Hymenoptera, Apidae, Eucerini)]腹部背板3、4节节间的背板腺有成簇状能分泌物质的腺细胞,其检测到其背板腺分泌物包含脂类物质^[19]。从组织学角度来看,蜜蜂亚科下各属蜂的背板腺并没有显著差异^[14]。

2 腺体信息素的化学成分

目前关于纳氏腺的研究,在对西方蜜蜂的研究上比较透彻,就纳氏腺分泌的纳氏信息素的化学组分而言,很多组分是生物合成相关的^[20]。已经鉴定出的成分有:(反)-柠檬醛[(*E*)-citral]、(顺)-柠檬醛[(*Z*)-citral]、橙花醇(nerol)、香叶醇(geraniol)、橙花酸(nerolic acid)、香叶酸(geranic acid)和(反,反)-法呢醇[(*E,E*)-farnesol],并且这7种物质的比例为1:1:1:100:75:12:50^[4]。

而关于东方蜜蜂,已有报道的纳氏腺成分仅有香叶醇、(反)-柠檬醛和极微量的(顺)-柠檬醛^[21]。

蜂王背板腺信息素的主要成分为癸酸癸酯和较长链的癸酸酯(癸酸十二酯、癸酸十四酯、癸酸十六酯、癸酸十八酯、癸酸二十酯),这些酯类物质在0~2日龄的蜂王中不存在或者含量极低以致于检测不到,3日龄后,蜂王背板腺就分泌这些物质,而蜂王背板腺信息素中的主要成分—癸酸癸酯和癸酸十二酯等较长链的癸酸酯,在工蜂纳氏信息素中并未发现^[22]。不过蜂王的针刺提取物和排泄物中也含有癸酸癸酯^[23,24],只是蜂王背板腺提取物中较长链的癸酸酯的含量比针刺提取物和排泄物中的高得多。

熊蜂的背板腺信息素成分和蜜蜂蜂王不同,多是萜烯类物质,包含 α -蒎烯、 β -蒎烯、月桂烯、柠檬烯、桉油醇、罗勒烯、芳樟醇、橙花醇、香叶醇和法呢醇^[25],后三者亦存在于蜜蜂工蜂纳氏信息素中。

目前尚无蜜蜂亚科其他属蜂类背板腺信息素的化学成分和功能的研究。

3 腺体信息素的功能

3.1 蜜蜂工蜂纳氏信息素的功能

Sladen首次发现西方蜜蜂纳氏信息素和巢外定向有关^[26]。此后,学者们对于纳氏信息素功能的研究与发现也越来越多,认为纳氏信息素与工蜂行使不同职责的招募有很大关联。

3.1.1 参与觅食 侦察蜂发现优质蜜粉源后,大多会在采食过程中暴露纳氏腺并释放纳氏信息素,将信息素气味加到食物源上,以引导其它工蜂前去采集。在饲喂盘实验中,采集蜂到达饲喂盘之前会在上空环绕飞行,并暴露纳氏腺释放信息素;在取食时继续释放纳氏信息素,释放的量以及释放时间取决于糖的浓度^[27]。在采花时,除纳氏信息素外,(顺)-11-二十碳烯醇[(*Z*)-11-eicosenol,报警信息素成分之一]也参与

了蜜蜂对花朵的标记,与纳氏信息素协同引诱采集蜂前来采集^[9]。

3.1.2 参与采水 在采水过程中,蜜蜂同样会用纳氏信息素标记水源^[28]。孟宪佐和谢桂阳^[29]通过试验发现,全组分纳氏信息素对蜜蜂的采水行为有强烈的诱导作用;缺少香叶醇的混合物对蜜蜂采水的诱导活性下降近 50%;缺少香叶酸和橙花酸时活性降低超过 70%;而缺少橙花酸和法呢酸时诱导活性几乎不变。并且,诱导时间越长,对蜜蜂的诱导效果越明显。单成分试验中,诱导活性从强到弱依次为橙花酸、香叶酸>柠檬醛>香叶醇、橙花醇>法呢酸。在这些成分中,虽然法呢醇在纳氏信息素中含量不低,但是活性很弱,推测其为其他成分的前体化合物,在酶的作用下降解产生萜醇,再氧化成萜醛、萜酸,成为纳氏信息素的其他组分被蜜蜂释放出体外。

3.1.3 引导婚飞 在整个婚飞过程中,工蜂就像导航一样全程引导处女王蜂王出巢并交配飞行。婚飞前,部分工蜂在巢脾上兴奋地爬行,暴露纳氏腺释放信息素,向巢门口引导蜂王;蜂王开始出巢婚飞时,部分工蜂在巢门口释放纳氏信息素引导蜂王出巢;在婚飞过程中,有一群工蜂会陪伴蜂王完成婚飞行为,直到返巢;在蜂王返巢时,部分工蜂在巢门口释放纳氏信息素引导已完成交配的蜂王安全返巢^[30]。

3.1.4 参与分蜂 在蜜蜂分蜂期间,工蜂的纳氏腺会释放许多活性物质来参与此行为。分蜂群离开蜂巢约 50 m 距离时,会形成不规则团簇状;待蜂王进入分蜂团中,工蜂会迅速包围蜂王,并释放纳氏信息素。纳氏信息素与蜂王上颚腺信息素协同吸引其他工蜂形成紧密的团状结构^[31,32]。在吸引工蜂形成簇的过程中,纳氏信息素成分中的(反)-柠檬醛和(顺)-柠檬醛最为有效^[21]。

移居新巢后,纳氏信息素会被用来标记巢门以帮助迷失方向的蜜蜂顺利回巢^[9,33]。

3.1.5 其他作用 工蜂纳氏信息素的香叶醇成分对海角蜜蜂(*A. m. capensis*)与非洲蜜蜂(*A. m. scutellata*)的雄蜂有很大的吸引力,对其有招募作用^[34]。

3.2 蜂王背板腺信息素的功能

蜂王对工蜂的吸引力大部分来源于信息素,目前熟知的蜂王上颚腺信息素对工蜂有着强烈的吸引作用^[35]。然而蜂王的上颚腺信息素对工蜂并不是单独起作用的,摘除了上颚腺的蜂王对工蜂仍有吸引作用。这些与上颚腺起协同作用的腺体,就包含背板腺。与上颚腺信息素的传播方式不同,背板腺信息素所含的酯类物质挥发性较低^[36],所以工蜂对其是通过触角、舔舐等方式接受的^[37,38],因此在传播效果上,背板腺信息素还是略逊于上颚腺信息素。

对工蜂而言,蜂王的背板腺信息素既是释放信息素(releaser pheromone,通过神经系统,接受信息素的个体立即产生行为反应),又是引发信息素(primer pheromone,通过影响生理系统,而使行为发生变化,协调群体和谐发展)^[39]。不仅具有引发工蜂表现出随从行为的释放效应^[40],还有亲缘识别^[41]、抑制工蜂筑造王台和卵巢发育^[38]等引发效应。此外,背板腺信息素与上颚腺信息素的协同可以吸引雄蜂。上颚腺信息素能在 50 m 以外吸引雄蜂^[42],而背板腺信息素则是在蜂王距雄蜂 30 cm 的短距离内有强烈的吸引作用,通过刺激雄蜂发情来引诱交配活动^[43]。

海角蜜蜂会寄生在其他种^[44],如非洲蜜蜂蜂群中,造成失王现象,与此同时,海角蜜蜂工蜂会显现出蜂王般的行为,包括产卵。这和海角蜜蜂工蜂与被寄生蜂群蜂王的上颚腺信息素类似有关^[45]。但是摘除海角蜜蜂工蜂的上颚腺并没有阻止其继续产卵从而进一步占领蜂群^[5],这时候背板腺在这种“模拟蜂王”的行为中,起到了不可忽视的作用。通过形态学的观察,发现海角蜜蜂工蜂的背板腺含有大量腺细胞,与意蜂蜂王相似而与工蜂相差甚远^[46]。另一项关于海角蜜蜂与非洲蜜蜂的研究表明,在失王群中,蜂王背板腺信息素的乙酯混合物对海角蜜蜂工蜂和非洲蜜蜂工蜂均有召唤随行和抑制卵巢激活的作用^[47]。

3.3 熊蜂背板腺信息素的功能

熊蜂对于食物源空间信息的交流并非像蜜蜂一样通过跳舞来实现^[48]。优秀的熊蜂侦察蜂会通过气味告知同伴食物的位置^[49,50]。当侦察蜂回巢后,它们会迅速爬行、扇动翅膀,并从腹部释放出挥发性化合物。巢内的采集蜂收到这种讯息后会迅速兴奋起来,离开巢门寻找食物。针对这种现象,学者们又称熊蜂背板腺信息素为警示信息素(alerting pheromone)。用西方蜜蜂的纳氏腺提取物做对照,发现西方蜜蜂的纳氏腺提取物对熊蜂有同样的作用;然而单独用纳氏腺中含量较高的香叶醇和柠檬醛这两种物质,发现其对熊蜂

没有食物警示作用^[13]。另一项研究揭示了背板腺信息素的活性成分。熊蜂在采集过程中,背板腺信息素中的两种单萜(桉油醇、罗勒烯)和一种倍半萜(法呢醇)会有显著的升高。其中,仅桉油醇单体物质就会对熊蜂有很强的招募作用^[25]。熊蜂的背板腺信息素中含有蜜蜂纳氏信息素的法呢醇,以及少量香叶醇、柠檬醛和橙花醇,表明熊蜂背板腺和蜜蜂纳氏腺可能存在同源性。这些萜烯类物质在蜜蜂外出采集过程中有标记食物的功能,但在熊蜂中则起到巢内警示食物的作用,由此推测熊蜂释放背板腺信息素的一系列行为可能是蜜蜂采集舞蹈的“祖先”^[25,50]。

3.4 其他蜂类背板腺信息素的功能

蜜蜂和熊蜂的背板腺及纳氏腺的分泌物中均含有气味物质,但是在麦蜂(meliponids)中,这些气味物质的功能由上颚信息素来行使。由于麦蜂工蜂是没有背板腺的,因而,麦蜂蜂王和工蜂在背板腺信息素有关功能方面并非朝同一方向进化^[14]。麦蜂工蜂背板腺退化,也表明麦蜂蜂王的相关腺体比工蜂更加原始^[51]。

4 结语

蜜蜂的化学信息素在维持蜂群正常生命活动过程中具有重要作用。纳氏信息素可以诱导蜜蜂为农作物授粉,提高授粉作物的产量与质量;也可以利用招募作用更加安全地收捕外逃蜂群和野生蜂群。蜂王的背板腺信息素可以协同上颚腺信息素在流蜜期时抑制工蜂改造王台,可以提高蜂产品产量,甚至可以利用其在交配中的吸引作用参与蜂种的人工交配以培育更加优良的蜂种。纳氏信息素和蜂王信息素协同作用可以防控海角蜜蜂与非洲蜜蜂造成的危害。在熊蜂身上,利用蜜蜂工蜂纳氏信息素或者熊蜂背板腺信息素可以帮助提高熊蜂授粉的效益。利用信息素的互作,也有利于研究不同蜂类的“窃听”作用,还能助于蜂类进化的研究。随着蜜蜂化学通讯更深入研究,蜜蜂信息素也将在养蜂业、农业以及生物学研究等领域获得愈加广泛的应用。

参考文献

- [1] MICHENER, CHARLES D. Genus-group names of bees and supplemental family-group names [J]. Scientific Papers Natural History Museum University of Kansas, 1997(1): 1-81.
- [2] 吴燕如.中国动物志.昆虫纲:第二十卷,膜翅目,准蜂科,蜜蜂科[M].北京:科学出版社,2000:6-9;183-392.
- [3] 曾志将.蜜蜂生物学[M].北京:中国农业出版社,2007:66-70.
- [4] FREE J B, FERGUSON A W, PICKETT J A. Evaluation of the various components of the Nasonov pheromone used by clustering honeybees [J]. Physiological Entomology, 2010, 6(1): 263-268.
- [5] SAIOVICI M. 9-Oxodecenoic acid and dominance in honeybees [J]. Journal of Apicultural Research, 1983, 22(1): 27-32.
- [6] SEELEY T D. Thoughts on information and integration in honey bee colonies [J]. Apidologie, 1998, 29: 67-80.
- [7] SNODGRASS R E. Anatomy of the Honey Bee [M]. US: Cornell University Press, 1984: 169.
- [8] MCINDOO N E. The Scent-producing organ of the honey bee [J]. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1914, 66: 542-555.
- [9] WELLS P, WELLS H, VU V, et al. Does honey bee nasonov pheromone attract foragers. [J] Bulletin. Southern California Academy of Sciences, 1993, 92(2): 70-77 [2017-04-14]. <https://beesource.com/point-of-view/adrian-wenner/does-honey-bee-nasonov-pheromone-attract-foragers/> beesource.com.
- [10] BUTLER C G, FLETCHER D J C, WATLER D. Hive entrance finding by honeybee (*Apis mellifera*) foragers [J]. Animal Behaviour, 1970, 18: 78-91.
- [11] RENNER M, BAUMANN M. Über Komplexe von subepidermalen Drüsenzellen (Duftdrüsen?) der Bienenkönigin [J]. The Science of Nature, 1964, 51(3): 51: 68-69.
- [12] AZEVEDO D O, TEIXEIRA E W. Comparative analyses of the abdominal tergal glands in *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) Queens [J]. Animal Biology, 2007, 57: 329-338.
- [13] DOMHAUS A, BROCKMANN A, CHITTKA L. Bumble bees alert to food with pheromone from tergal gland [J]. Journal of Comparative Physiology A, 2003, 189: 47-51.
- [14] LANDIM C D C. Evaluation of the wax and scent glands in the Apinae (Hymenoptera: Apidae) [J]. Journal of the New York Entomological Society, 1963, 71: 2-13.

- [15] DUFFIELD R M , WHEELER J W , EICKWORT G C. Sociochemicals of Bees [M]. US: Springer US , 1984: 387–428.
- [16] JACOBS W. Das duftorgan von apis mellifica und ähnliche hautdrüsenorgane sozialer und solitärer apiden [J]. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere , 1925 3: 1–80.
- [17] ABDALLA , CRUZLANDIM F C , DAGRACIOLI C , et al. Tegumentary epithelial glands in the abdomen of virgin and physogastric queens of the stingless bee *Scaptotrigona postica* Latreille (Meliponini: Trigonina) [J]. Neotropical Entomology , 2005 34: 41–45.
- [18] CRUZLANDIM C D , HOFLING M C A , IMPERATRIZFONSECA V L. Tergal and mandibular glands in queens of *Paratrigona subnuda* (Moure) (Hymenoptera: Apidae) . Morphology and associated behaviour [J]. Naturalia , 1980: 121–133.
- [19] CRUZLANDIM C D , OLVEIRA V T P D. Ocorrência e morfologia de glândulas tegumentares no abdome de *Melissoptila richardiae* (Bertoni & Scrotky) (Hymenoptera , Apidae , Eucerini) [J]. Revista Brasileira De Entomologia , 2005 49: 437–440.
- [20] SLESSOR K N , WINSTON M L , CONTE Y L. Pheromone communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.) [J]. Journal of Chemical Ecology , 2005 31: 2 731–2 745.
- [21] ABDULLAH N H , HAMZAH A , RAMLI J , et al. Identification of nasonov pheromones and the effects of synthetic pheromones on the clustering activity of the asiatic honeybee (*Apis Cerana*) [J]. Pertanika , 1980 13(2) : 189–194.
- [22] ESPELIE K E , BUTZ V M , DIETZ A. Decyl decanoate: A major component of the tergite glands of honeybee queens [J]. Journal of Apicultural Research , 1990 29(1) : 15–19.
- [23] BLUM M S , FALES H M , JONES T H , et al. Caste-specific esters derived from the queen honey bee sting apparatus [J]. Comparative Biochemistry & Physiology Part B Comparative Biochemistry , 1983 75(2) : 237–238.
- [24] POST D C , PAGE R E , ERICKSON E. Honeybee (*Apis mellifera* L.) queen feces: Source of a pheromone that repels worker bees [J]. Journal of Chemical Ecology , 1987 13(3) : 583–591.
- [25] GRANERO A M , SANZ J M , GONZALEZ F J , et al. Chemical compounds of the foraging recruitment pheromone in bumblebees [J]. Naturwissenschaften , 2005 92(8) : 371–374.
- [26] SLADEN F W L. A scent-producing organ in the abdomen of the worker of *Apis mellifica* [J]. Ent Mon Mag , 1902 38: 208–211.
- [27] FEMÁNDEZ P C , FARINA W M. Changes in food source profitability affect Nasonov gland exposure in honeybee foragers *Apis mellifera* L. [J]. Insectes Sociaux , 2001 48(4) : 366–371.
- [28] FREE J B , WILLIAMS I H. Exposure of the nasonov gland by honeybees (*Apis mellifera*) collecting water [J]. Behaviour , 1970 37(3) : 286–290.
- [29] 孟宪佐 , 谢桂阳. 那氏信息素对蜜蜂采水的诱导作用 [J]. 中国蜂业 , 1994(1) : 5–8.
- [30] LENSKY Y , DEMTER M. Mating flights of the queen honeybee (*Apis mellifera*) in a subtropical climate [J]. Comparative Biochemistry & Physiology Part A Physiology , 1985 81(2) : 229–241.
- [31] MORSE R A , BOCH R. Pheromone concert in swarming honey bees (Hymenoptera: Apidae) [J]. Annals of the Entomological Society of America , 1971 64(6) : 1 414–1 417.
- [32] MAUTZ D , BOCH R , MORSE R A. Queen finding by swarming honey bees [J]. Annals of the Entomological Society of America , 1972 65(2) : 440–443.
- [33] SANDOZ J C , DEISIG N , SANCHEZ M G D B , et al. Understanding the logics of pheromone processing in the honeybee brain: from labeled-lines to across-fiber patterns [J]. Frontiers in Behavioral Neuroscience , 2007 1(4) : 5.
- [34] BECKER M M , BRÜCKNER D , CREW R. Behavioural response of drone honey bees , *Apis mellifera carnica* and *Apis mellifera scutellata* , to worker-produced pheromone components [J]. Journal of Apicultural Research , 2009 39(3–4) : 149–152.
- [35] BOCH R , SHEARER D A , YOUNG J C. Honey bee pheromones: Field tests of natural and artificial queen substance [J]. Journal of Chemical Ecology , 1975 1(1) : 133–148.
- [36] SMITH R K , SPIVAK M , TAYLOR O R , et al. Maturation of tergal gland alkene profiles in European honey bee queens , *Apis mellifera* L. [J]. Journal of Chemical Ecology , 1993 19(1) : 133–142.
- [37] BUTLER C G. The method and importance of the recognition by a colony of honeybees (*A. mellifera*) of the presence of its queen. [J]. Ecological Entomology , 2010 105(2) : 11–29.
- [38] VELTHUIS H H W. Queen substances from the abdomen of the honey bee queen [J]. Journal of Comparative Physiology A , 1970 70(2) : 210–221.

- [39] CONTE Y L , HEFETZ A. Primer pheromones in social hymenoptera [J]. *Annual Review of Entomology* , 2008 , 53(1) : 523–542.
- [40] WOSSLER T C , CREW R M. The releaser effects of the tergal gland secretion of queen honeybees (*Apis mellifera*) [J]. *Journal of Insect Behavior* , 1999 , 12(3) : 343–351.
- [41] MORITZ R F A , CREWE R M. Chemical signals of queens in kin recognition of honeybees , *Apis mellifera* L. [J]. *Journal of Comparative Physiology A* , 1988 , 164(1) : 83–89.
- [42] BUTLER C G. The mating behaviour of the honeybee (*Apis mellifera* L.) [J]. *Physiological Entomology* , 2010 , 46(1) : 1–11.
- [43] RENNER M , VIERLING G. Die rolle des taschendrüsenpheromons beim Hochzeitsflug der Bienenkönigin [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology* , 1977 , 2(3) : 329–338.
- [44] ONIONS G W. South African “fertile worker bees” [J]. *Journal of the Department of Agricultural Union South Africa* , 1912 , 1: 720–728.
- [45] RUTTNER F , KOENIGER N , VEITH H J. Queen substance bei eierlegenden Arbeiterinnen der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) [J]. *Naturwissenschaften* , 1976 , 63(9) : 434–434.
- [46] BILLEN J P J , DUMORTIER K T M , VELTHUIS H H W. Plasticity of honeybee castes [J]. *Naturwissenschaften* , 1986 , 73(6) : 332–333.
- [47] OKOSUN O O. Managing reproduction in workers: The primer and releaser effects of tergal gland secretions in honeybee worker [C]. US: ICE 2016 XXV International Congress of Entomology , 2016.0194.
- [48] CHITTKA L , DOMHAUS A. Evolutionary origins of bee dances [J]. *Nature* , 1999 , 401(6738) : 38.
- [49] DOMHAUS A , CHITTKA L. Food alert in bumblebees (*Bombus terrestris*) : possible mechanisms and evolutionary implications [J]. *Behavioral Ecology & Sociobiology* , 2001 , 50(6) : 570–576.
- [50] AYASSE M , JARAU S. Chemical ecology of bumble bees [J]. *Annual Review of Entomology* , 2014 , 59(1) : 299–319.
- [51] KERR W E , LELLO E D. Sting glands in stingless bees: A vestigial character (Hymenoptera: Apidae) [J]. *Journal of the New York Entomological Society* , 1962 , 70(4) : 190–214.

(责任编辑: 吴显达)