

## 蜜蜂性比研究進展

曾志將\*、顏偉玉、饒波、謝憲斌

江西農業大學 動物科學技術學院 南昌 330045

### 摘 要

蜜蜂性比是指蜂群中雌性蜜蜂與雄性蜜蜂的比例。本文對蜜蜂性比由誰操縱（蜂王還是工蜂）、影響蜜蜂性比的因素以及蜜蜂性比對蜂群生產力及生物學特性的影響進行了論述，並對蜜蜂性比研究提出了一些建議。

**關鍵字：**蜜蜂、性比、蜂王、工蜂。

### 前 言

蜜蜂的社會和行爲特性一直受到廣大生物學家關注，其原因一方面是人們意識到蜜蜂給農作物授粉的重要性，另一方面是蜜蜂的社會和行爲研究結果對整個社會生物學及行爲生態學領域都有深遠影響<sup>[1]</sup>。因此蜜蜂的社會和行爲特性的研究，已成為當今社會昆蟲研究的熱門課題之一。

蜜蜂性比（蜂群中雌性蜂與雄性蜂的比例）的研究與蜜蜂的社會和行爲特性密不可分。國內外許多學者從不同角度對蜜蜂性比進行了卓有成效的研究。

\*論文聯繫人

筆者在此將國內外有關蜜蜂性比問題研究文獻進行分類整理及發表個人評述，希望通過本文能起到拋磚引玉的作用，從而儘早揭示蜜蜂性比調控的秘密，進而獲得人工控制蜜蜂性比的主動權，這無論在理論上，還是在實踐上都有重要意義。

## 一、蜜蜂性比由誰操縱----蜂王還是工蜂？

在正常的蜂群中，由於雄蜂交配後馬上死亡，加上雄蜂不參與哺育後代，顯然雄蜂不可能直接參與控制蜜蜂性比。蜂群中蜜蜂性比值的高低只有由蜂王操縱、或工蜂操縱、或蜂王和工蜂共同操縱。對於這個問題，目前還沒有統一的結論。

Dzierzon(1845)提出了著名的蜜蜂性別決定理論----雄蜂是由未受精卵發育而成，而蜂王和工蜂則是由受精卵發育而成。蜂王可根據工蜂巢房和雄蜂巢房大小“隨意”地產下受精卵和未受精卵(Flanders, 1950; Ratnieks and Keller, 1998)<sup>[2-3]</sup>，顯然這種的觀點是支援蜜蜂性比由蜂王操縱。但 Sasaki and Obara (1999)通過蜂王在無巢房時可以隨意產下受精卵實驗，不支援蜂王可以根據工蜂巢房大小來產受精卵論點<sup>[4]</sup>。Charnov *et al.* (1981)認為產卵蜂王為了提高後代的適合度，在產卵時能根據外部條件的暗示潛在控制後代的性別，從而達到控制蜜蜂性比的目的<sup>[5]</sup>。Sasaki *et al.* (1996)用工蜂巢房與雄蜂巢房相連的方格巢脾，讓蜂王在巢脾上自由產卵，並觀察了蜂王產卵行爲和工蜂清潔產卵巢

房行爲，結果表明：蜂王具有調節蜜蜂初生性比（即卵、幼蟲、蛹性比）的潛在能力<sup>[6]</sup>。同時 Sasaki *et al.* (1996) 也提出：蜂王可能根據自己固有的年周期變化來調節蜜蜂性比<sup>[6]</sup>。

與蜂王調節蜜蜂性比證據相比，關於工蜂調節蜜蜂性比研究更多。周崧（1983）提出：蜂群中的幼蟲雌雄比例不完全決定於蜂王對巢房大小的機械感觸，可能受到工蜂給予的某種行爲資訊或物質資訊的影響<sup>[7]</sup>。Free and Williams (1975) 報道：工蜂可以根據季節和群勢來調節蜜蜂性比<sup>[8]</sup>。曾志將（1993）認為：工蜂可能利用清潔產卵巢房和哺育幼蟲的職能來調節蜜蜂性比<sup>[9]</sup>。不少作者認為工蜂可以通過它們築巢機會調節工蜂巢房和雄蜂巢房的數量，從而達到操縱蜜蜂性比的目的(Allen, 1963; Free and Williams, 1975; Page, 1993) <sup>[8, 10-11]</sup>。另外據報道：膜翅目中許多種螞蟻的工蟻能正確辨別群內幼蟲的性別，並可以隨意棄除不需要的幼蟲(Aron *et al.*, 1995; Keller *et al.*, 1996; Passera and Aron, 1996) <sup>[12-13]</sup>。在蜜蜂中，早在上一個世紀六十年代，Woyke 已證明工蜂能辨認二倍體雄蜂幼蟲，並及時棄除之。Ratnieks and Visscher(1989) 研究表明：工蜂可以 24 小時內辨別工蜂產的雄性卵，並 99% 清除之<sup>[14]</sup>。工蜂並且具有利用遺傳的基礎標記（比如形態特徵和氣味）來辨別在卵、幼蟲、蛹階段的全姐妹和半姐妹功能(Getze and Smith, 1983) <sup>[15]</sup>。

1976 年 Trivers 和 Hare 共同提出把 Fisher 性比原理與 Hamilton 親屬選擇

理論結合進來研究動物的性比，並預測在蜜蜂性比的操縱中，蜂王與工蜂存在衝突。Macevicz(1979)把以上理論應用在歐洲蜜蜂性比實驗中，但由於樣品較小，沒有得到投入的數量比例<sup>[16]</sup>。Page *et al.* (1984)系統計算了有關蜜蜂性比投資情況，他們發現實驗蜂群在分蜂前，不管在什麼地方飼養，還是開始繁殖的群勢大小，群內的雌雄子脾數量比例都很相近，即為 11.61 : 1—11.95 : 1，雄蜂巢房面積占總巢房面積的 16.6%<sup>[17]</sup>，但他們沒有考慮親緣關係係數的影響，也沒有明確蜂王和工蜂在蜜蜂性比調節中主次作用。Morit (1985)提出了一個蜂王交配有效性的模型，成功地從理論上解釋處女王多雄交配對緩和群內工蜂與產卵蜂王之間有關蜜蜂性比衝突的意義<sup>[18]</sup>。Page *et al.* (1993)應用蜂王人工授精方法控制處女王交配，計算出群內工蜂間的親緣關係指數，並測定了實驗蜂群的蜜蜂數及子脾數量變化等，推導出工蜂至少部分地決定了資源在雄蜂和工蜂之間的分配權<sup>[11]</sup>。曾志將等（1993）在假定處女蜂王與一隻雄蜂交配基礎上，計算了蜂王所“希望”的理論性比值為 1 : 1，工蜂所“希望”的理論性比值為 21.5—53.9 : 1，平均為 37.7 : 1，而實際測定四群蜂的蜜蜂比值為 (22.7—31.2) : 1，平均為 26.1 : 1，顯然工蜂所“希望”性比值與實際性比更接近，由此推斷工蜂決定蜜蜂性比<sup>[9]</sup>。

縱觀上述研究，與社會性膜翅目中的蟻類及麥蜂性比由職蟲（工蟻、工蜂）操縱的研究（Mueller, 1991; Sundström, 1994; Sundström *et al.*, 1996）相比<sup>[19-21]</sup>，蜜蜂性比由工蜂操縱，目前還缺乏充足的理由。只有在認識蜜蜂性比的特殊性

基礎上，從蜜蜂社會生物學、行爲、生理生化及分子生物學等角度出發，才有可能徹底解決蜜蜂性比由誰操縱的問題。

## 二、影響蜜蜂性比的因素分析

蜂種對蜜蜂性比影響最顯而易見的因素，一般說中華蜜蜂 (*Apis cerana cerana*) 性比值比義大利蜜蜂 (*Apis mellifera ligustica*) 性比值低。另外同一個種中不同品種蜜蜂性比值也存在差異，比如意蜂平均為 25.7 : 1，喀蜂 (*Apis mellifera carnica*) 平均為 52.4 : 1 (薛運波等, 1998) [22]。

曾志將 (1996) 提出授精雄蜂的日齡可能對蜜蜂性比有影響 [23]。隨後薛運波等 (1998) 以 14.18 及 22 日齡的雄蜂精液對同一批處女王進行人工授精，發現以 18 日齡雄蜂精液進行人工授精的蜂王的蜂群，蜜蜂性比值最高 [22]。

Sasaki and Obara (2001) 系統地研究了營養條件對蜜蜂初生性比 (卵的性比) 的影響，他們把實驗蜂群分為二個組，第 I 組為食物供應充足組，每群隔兩天飼喂 400 g 的糖漿 1 L 和蛋白質食物 45 g；第 II 組為食物供應不充足組，每群飼喂相同糖漿，但蛋白質食物僅為 10 g，結果發現：在蜂群繁殖季節，第 I 組蜂群雄性卵的比例顯著高於第 II 組；在非繁殖季節，兩組的雄性比例都很低，且兩組卵性比差異不顯著 [24]。

巢內環境因素對蜜蜂性比影響也逐漸被人們重視 [24-25]。但具體什麼巢內環境因素 (如溫濕度、CO<sub>2</sub> 濃度、O<sub>2</sub> 濃度等) 調控蜂王或工蜂的生理變化 (如

激素、血淋巴中的離子濃度等)，然後由生理變化使蜂王或工蜂表現出調節蜜蜂性比的行爲，這種機理目前還不清楚。雖然這種巢內環境→蜜蜂生理（如激素、血淋巴中的離子濃度等）→蜜蜂性比調控行爲的模型很粗糙，但很可能成爲解決蜜蜂性比調控機制的突破口。

### 三、蜜蜂性比對蜂群生產力及生物學特性的影響

傳統飼養觀點認爲：爲了蜂群高產，必須長年割除雄蜂蛹，以便減少蜂群中雄蜂數量。但這種傳統飼養觀點，越來越受到許多研究結果挑戰。據金湯東（1991）報道：浙江省慈溪市有些長年不割雄蜂蛹封蓋的蜂場，雄蜂不僅不會泛濫，而且群產量比同時轉地的長年割雄蜂蛹封蓋的蜂場產量更高<sup>[26]</sup>。曾志將等（1998，1999，2000）系統地研究了蜜蜂性比值對蜂群生產力、繁殖力及分蜂性等的影響<sup>[27-30]</sup>，結果發現：割雄蜂蛹組（即Ⅰ組，群內無雄蜂，不存在性比）與不割雄蜂蛹組（即Ⅱ組，群內有雄蜂，存在性比）相比，兩組蜂群的蜂王漿產量、繁殖力、分蜂性及群勢都差異不顯著；Ⅱ組蜂群的產蜜量、工蜂出巢率及採粉積極性分別比Ⅰ組提高 8.40%—14.04%、17.10%—23.50%和 23.80%—26.50%；Ⅱ組蜂群沒有出現雄蜂泛濫情況，蜂群可以根據群內外條件，自行控制群內蜜蜂的性比值。

鑒於以上研究結果，我們提出：在蜂群的飼養過程中，若不是爲了斷子治蟎或育王時爲了限制非種用雄蜂等特殊情況，養蜂者不必定期割雄蜂蛹。這種

飼養新方法與傳統的定期割雄蜂蛹的飼養方法相比，可以節省人力和物力，提高養蜂效益。

## 引用文獻

- [1] 黃智勇。蜜蜂生態學進展[M]。見劉建國主編：當代生態學博論。北京：中國科學技術出版社, 1992,1987~205
- [2] **Flanders S E.** Control of sex in the honeybee [J]. Scientific Monthly, 1950,70: 237~240
- [3] **Ratnieks F L, Keller M L.** Queen control of egg fertilization in the honeybee [J]. Behav. Ecol. Sociobiol., 1998, 44: 57~61
- [4] **Sasaki K, Obara Y.** Honeybee queens lay fertilized eggs when no comb cells for oviposition are available [J]. Zoological Science, 1999,16: 735~737
- [5] **Charnov E L, Los-den Hartogh R L, Jones W T et al.** Sex ratio evolution in a variable environment [J]. Nature, 1987, 289: 27~33
- [6] **Sasaki K, Satoh T, Obara Y.** The honeybee queen has the potential ability to regulate the Primary Sex ratio [J]. Appl. Entomol. Zool., 1996, (2): 247~254
- [7] 周崧。蜜蜂生殖。生物學通報[J]， 1983，(5)：13~15
- [8] **Free J B, Williams I H.** Factors determining the rearing and rejection of drones by the honeybee colony colonies (*Apis mellifera* L.) [J]. Anim. Behav., 1975, 23: 650~675
- [9] 曾志將、陳國榮。蜜蜂性比的研究[J]。蜜蜂雜誌，1993，(4)：3~5
- [10] **Allen M D.** Drone production in honeybee colonies (*Apis mellifera* L.) [J]. Nature, 1963, 199: 789~790
- [11] **Page R.E., Fondrk Jr M K, Robinson G E.** Selectable components of sex allocation in colonies of the honeybee (*Apis mellifera* L.) [J]. Behavioral Ecology, 1993, (3): 239~245
- [12] **Aron S E V, Passera L.** Initial and secondary sex ratios in monogyne colonies of the fire ant [J]. Anim.Behav., 1995, 49: 749~757
- [13] **Keller L, Aron S, Passera L.** Internest sex ratio variation and male brood survival in the ant [J]. Behavioral Ecology, 1996, (3): 292~298

- [14] **Ratnieks F L W, Kvesscher P.** Worker policing in the honeybee [J]. *Nature*, 1989, 342: 796~797
- [15] **Getz W M, Smith K B.** Genetic kin recognition: honey bees discriminate between full and half sisters [J]. *Nature*, 1983, 302: 147~148
- [16] **Macevicz S.** Some consequences of Fisher's sex ratio principle for social Hymenoptera that reproduce by colony fission [J]. *American Naturalist*, 1979, (2): 363~371
- [17] **Page R E, Metcalf R A.** A population investment sex ratio for the honeybee (*Apis mellifera* L.) [J]. *American Naturalist*, 1984, (5): 680~702
- [18] **Moritz R F A.** The effects of multiple mating on the worker-queen conflict in *Apis mellifera* L. [J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1985, 16: 375~377
- [19] **Mueller U G.** Haplodiploidy and the evolution of facultative sex ratios in a primitively eusocialbee [J]. *Science*, 1991, 254: 442~444
- [20] **Sundstrom L.** Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants[J]. *Nature*, 1994, 367: 266~268
- [21] **Sundström L, Chapuisat M, Keller L.** Conditional manipulation of sex ratio by ant workers: a test of kin selection theory [J]. *Science*, 1996, 274: 993~995
- [22] 薛運波、曾志將。人工授精選用不同日齡的雄蜂對蜜蜂性比值的影響[J]。養蜂科技，1998，(4)：4
- [23] **Zeng Z J.** The bee sex ratio theory and its application [M]. The 3rd Asian Apic. Congress, 1996, 49~50
- [24] **Sasaki K, Obara Y.** Nutritional factors affecting the egg sex ratio adjustment by a honeybee queen [J]. *Insectes Sociaux*, 2001, 48: 1~5
- [25] 曾志將。蜜蜂生態學[M]。南昌：江西農業大學學報專輯，1989，22~24
- [26] 金湯東。轉地飼養的雄蜂管理[J]。養蜂科技，1991，(2)：13
- [27] 曾志將，熊紅華，郭冬生等。蜜蜂性比值對蜜蜂生產力影響的研究[J]。中國養蜂，1998，(1)：3~5
- [28] 曾志將、郭冬生、熊紅華等。蜜蜂性比值對蜂群繁殖力及分蜂性影響的研究[J]。江西農業大學學報，1999，(2)：282~284

- [29] 曾志將、郭冬生、吳桂生等。蜜蜂性比值對蜂群群勢影響的研究[J]。江西農業大學學報，1999，(2)：285~287
- [30] 曾志將、吳桂生、張中印等。割雄蜂蛹對蜂群生產力、繁殖力及分蜂性的影響[J]。浙江大學學報(農業與生命科學版)，2000，(5)：540~542
- [31] 曾志將、胥保華主編。實用養蜂學[M]。南昌：江西科學技術出版社，1996，35
- [32] 曾志將。論蜂群中的動態平衡[J]。蜜蜂雜誌，1997，(11)：15~16

## **The Progresses of Study on the Honeybee Sex Ratio**

Zhi-Jiang Zeng\*, Wei-Yu Yan, Bo Lao, and Xian-Bin Xie  
College of Animal Science and Technology, Jiangxi Agric. University, Nanchang  
330045, China

### **ABSTRACT**

The honeybee sex ratio means the proportion of female honeybees to male honeybees in the colony. It has been comprehensively demonstrated that who manipulated honeybee sex ratio (queen or worker), the factors affected honeybee sex ratio, the effects of honeybee sex ratio on colony productivity and colony bio-characteristics in this paper. Moreover, some proposals with regard to study honeybee sex ratio were put forward.

**Key words:** honeybee, sex ratio, queen, worker.