

# 东方蜜蜂入侵群体的建立机制

丁桂玲\* 安建东

(中国农业科学院蜜蜂研究所, 农业农村部授粉昆虫生物学重点实验室, 北京 100093)

**摘要** 蜜蜂、胡蜂及蚂蚁等是具有高度入侵性的社会性昆虫。理论上,在奠基者群体数量较少时,其单一位点互补性性别决定机制会限制入侵群体的发展。在人类活动影响下,东方蜜蜂已扩散至其自然分布区之外的很多地区,给当地饲养的西方蜜蜂带来很大影响。本文简要介绍了东方蜜蜂的分布、性别决定机制以及近几年来针对澳大利亚东方蜜蜂入侵群体的系列研究结果,从蜂王的交尾行为、工蜂的繁殖行为、平衡选择作用、产雌孤雌生殖等方面分析了东方蜜蜂群体如何在奠基者效应带来的遗传负荷压力下快速发展起来,为揭示相关社会性昆虫入侵群体的建立机制提供了很好的借鉴。

**关键词** 东方蜜蜂; 二倍体雄性产生; 一雌多雄; 平衡选择; 产雌孤雌生殖

**Invasive population establishment of Asian honeybee *Apis cerana*.** DING Gui-ling\*, AN Jian-dong (Key Laboratory for Insect-Pollinator Biology of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Institute of Apicultural Research, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100093, China).

**Abstract:** Bees, wasps, and ants are among the most highly invasive social insects. Theoretically, the single-locus complementary sex determination (sl-CSD) would hinder the establishment of invasive population with limited founders. *Apis cerana* has colonized many regions with anthropogenic movement, with devastating effects on the commercial *A. mellifera*. Here, we summarized the distribution and sex determination mechanism of *A. cerana*, the recent research results about the invasive *A. cerana* in Australia, and analyzed how they counteracted the handicap of their sex determination system by the queen's extreme polyandry, worker's reproduction, balancing selection and thelytoky. The knowledge reviewed here could be used as the reference to reveal the establishment mechanism of invasive populations of related social insects.

**Key words:** *Apis cerana*; diploid male production; polyandry; balancing selection; thelytoky.

以集群生活的社会性昆虫可栖息于几乎所有的陆地生态系统之中,是一类常见的生态入侵类群,但它们入侵群体的成功建立必须克服其性别决定系统所带来的遗传障碍<sup>[1]</sup>。膜翅目昆虫的性别由互补性性别决定机制控制,在性别决定位点杂合的二倍体发育为雌性,而在性别决定位点纯合的二倍体发育为雄性,二倍体雄性通常不能存活或者产生不育后代,给群体发展带来较大的遗传负荷。在奠基者种群

数量较少时,由于缺乏丰富的遗传多样性,势必会导致性别决定位点纯合而产生适合度较低的二倍体雄性后代<sup>[2]</sup>,从而影响种群的繁衍。那么社会性昆虫是如何克服这一遗传障碍而成功建立入侵群体的呢?本文以东方蜜蜂(*Apis cerana*)为例,概述了近年来的系列研究结果,综合分析了东方蜜蜂能够在澳大利亚凯恩斯等地区成功建立入侵群体并进行快速扩散的相关影响因素,以期揭示相关社会性昆虫入侵群体的建立机制提供启示。

## 1 东方蜜蜂的分布

东方蜜蜂的自然分布区范围很广,包含亚洲的温带和热带地区,西起阿富汗东部,东达日本,北起喜马拉雅山麓,南至印度尼西亚,集中分布于中国、印度、泰国、缅甸、柬埔寨、日本、菲律宾以及马来西

本文由国家留学基金项目(201503250033)、中国农业科学院科技创新工程项目(CAAS-ASTIP-2015-IAR)和国家自然科学基金项目(31800463)资助 This work was supported by the China Scholarship Council (201503250033), the Agricultural Science and Technology Innovation Program of the Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-2015-IAR) and the National Natural Science Foundation of China (31800463).

2018-06-04 Received, 2018-12-10 Accepted.

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dingguiling@caas.cn

亚等地<sup>[3]</sup>.在人类活动影响下,东方蜜蜂已扩散至其自然分布区之外的很多地方(图1).20世纪70年代后期,东方蜜蜂被人为地从爪哇岛引入到巴布亚新几内亚,之后逐渐扩散到新几内亚各个岛屿<sup>[4-5]</sup>.自1995年开始,东方蜜蜂曾多次随船只被带入到澳大利亚的港口城市,如凯恩斯、布里斯班、墨尔本和阿德莱德,但它们都被及时销毁从而未能在澳大利亚成功发展起来<sup>[6]</sup>.2003年,东方蜜蜂出现在澳大利亚东面1000多千米的所罗门群岛,在此东方蜜蜂快速发展而使当地人工饲养的西方蜜蜂(*Apis mellifera*)损失近半,给当地养蜂业带来巨大损失<sup>[7]</sup>.随后,2007年在澳大利亚昆士兰州的凯恩斯地区发现了一个东方蜜蜂蜂巢<sup>[6]</sup>,虽然该蜂巢以及随后的800多个分蜂群和蜂巢都被销毁,但该群体仍然在当地得到了迅速发展<sup>[5]</sup>,2016年,该地区20000 km<sup>2</sup>范围内的东方蜜蜂蜂群数量估计已超过10000群<sup>[8]</sup>.研究证实,新定殖的东方蜜蜂与当地饲养的西方蜜蜂发生了种间交尾,并可能对西方蜜蜂蜂群的生产力造成了影响<sup>[9]</sup>.

2 蜜蜂的性别决定机制

与多数的蚂蚁和胡蜂类似,蜜蜂的性别是由一个互补性性别决定(complementary sex determination, *csd*)位点的遗传构成控制的,该位点的*csd*基因包含一个高变区域,由不同的等位基因组成<sup>[10]</sup>.在蜜蜂中,蜂王以产雄单性生殖方式产下的未受精的单倍体卵含有一个*csd*等位基因,发育为雄蜂,而含有两个不同*csd*等位基因的二倍体受精卵(杂合子)则发育为雌性的工蜂或蜂王<sup>[11]</sup>.当群体数量较小或近交时,性别决定位点的遗传多样性十分有限,

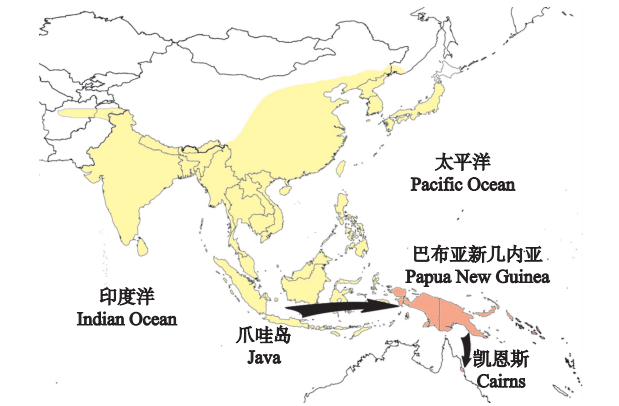


图1 东方蜜蜂的分布<sup>[5]</sup>  
Fig.1 Distribution of *Apis cerana*<sup>[5]</sup>.

黄色区域代表自然分布区,红色区域代表入侵分布区.黑色箭头代表东方蜜蜂的入侵路线:首先从印度尼西亚的爪哇岛到巴布亚新几内亚,然后到澳大利亚凯恩斯地区. The natural range was shown in yellow and the invasive range in red. The suspected route of the invasive population was indicated by black arrows; first introduced from Java, Indonesia, to Papua New Guinea and from there introduced accidentally to Cairns, Australia.

受精卵很可能含有两个相同的*csd*等位基因,从而产生二倍体雄性.在多数的蜂种类中,二倍体雄性不育或不能存活<sup>[2]</sup>,在蜜蜂中,二倍体雄性产下后不久即被工蜂吃掉<sup>[12]</sup>(图2).由于蜂群的发展需要依赖雌性工蜂行使功能,二倍体雄性产生(diploid male production, DMP)势必会影响蜂群的发展速度、带来适合度的损失.在群体数量较小的隔离群体中,DMP比例较高,可能造成蜂群的死亡<sup>[13]</sup>和群体的灭绝<sup>[14]</sup>.已有研究显示,DMP会降低熊蜂(*Bombus terrestris*)蜂群的发展<sup>[15]</sup>、提高蚂蚁(*Solenopsis invicta*)在群体建立期的死亡率<sup>[16]</sup>.Tarpy等<sup>[17]</sup>发现,西方蜜蜂蜂群中二倍体雄性比例的提高与蜂群适应度指数(工蜂数量、子脾面积、食物储存量)的降低具

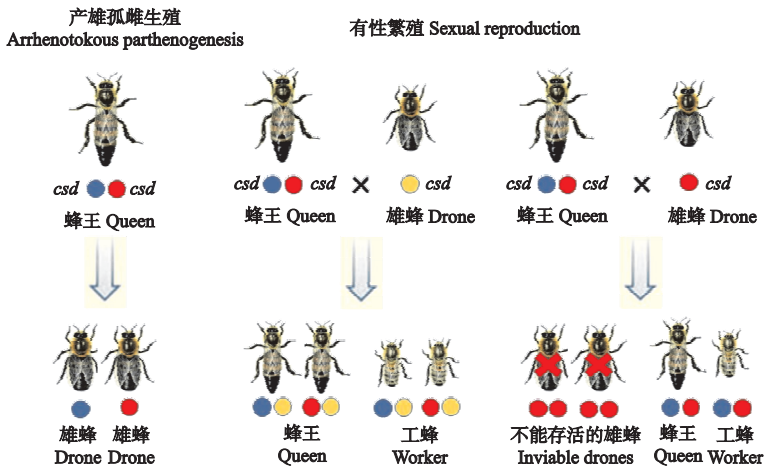


图2 蜜蜂的性别决定机制  
Fig.2 Sex determination of honeybee.

有相关性,并且会显著提高越冬后蜂群的死亡率。

入侵物种能否在新环境中成功建立种群通常与其初始数量相关,如果奠基者种群数量较少,种群会因为近交、环境随机性以及阿利效应等因素的影响而无法得以成功发展<sup>[18]</sup>。在依赖单个性别决定位点杂合以产生雌性的膜翅目昆虫(蚂蚁、蜜蜂、胡蜂)中,较低的奠基者数量造成的遗传后果将会更为明显<sup>[14,19]</sup>。研究表明,澳大利亚的东方蜜蜂群体很可能是由一个或少数几个繁殖性分蜂群发展而来<sup>[8]</sup>,那么,在如此少的奠基者蜂群数量基础上,该群体是如何克服单位点互补性性别决定机制所带来的遗传障碍而成功得以发展并扩散的呢?

### 3 促使东方蜜蜂入侵群体建立的因素

#### 3.1 蜂王的极端一雌多雄交尾行为

虽然单雄交尾后产生的后代成员之间亲缘系数较高,被认为是生殖利他行为进化的关键前提<sup>[20]</sup>,但是膜翅目中许多社会性昆虫都进化出了一雌多雄(polyandry)的交尾方式,比如一些蚂蚁<sup>[21-22]</sup>、胡蜂<sup>[23-24]</sup>以及蜜蜂<sup>[25-26]</sup>。由单雄交尾(monandry)到多雄交尾的转变可能由一个或多个因素驱动,但只发生在工蜂或工蚁失去生殖全能性(即工蜂或工蚁失去交尾及有性繁殖的能力)的物种中<sup>[20]</sup>。对已经进化出一雌多雄交尾方式的社会性昆虫而言,这种行为对其生态学可能有重要的影响。

所有的蜜蜂属种类中蜂王均为一雌多雄的交尾方式,在空中完成交尾<sup>[25]</sup>,在一天内的特定时间,来自很多蜂群的雄蜂聚集在“雄蜂聚集区”(drone congregation area, DCA),性成熟的处女王飞行至该区域附近后可吸引多只雄蜂与其交尾<sup>[27]</sup>。西方蜜蜂蜂王平均可与14只雄蜂进行交尾<sup>[28]</sup>,东方蜜蜂蜂王可与18只雄蜂交尾<sup>[29]</sup>。一雌多雄交尾方式可以降低蜂群之间在二倍体雄性产生率上的变异<sup>[25,30-31]</sup>、减少蜂群内部成员之间产生后代雄蜂的繁殖冲突<sup>[32]</sup>、增加遗传多样性从而缓解近交风险和有效群体数量减少带来的影响<sup>[21]</sup>,以及提高蜂群的抗病力<sup>[33-34]</sup>和工蜂间的劳动分工<sup>[35-37]</sup>。对自然群体的分析表明,蜂王中等水平的一雌多雄交尾(6~10次交尾)即可明显降低后代蜂群之间DMP的差异,而极端一雌多雄交尾(10次以上的交尾)在进一步降低群体内部蜂群之间DMP变异方面的作用很小<sup>[25]</sup>。但在自然界中,很多社会性昆虫的平均交尾次数都达到了“极端一雌多雄”交尾水平<sup>[22,25]</sup>。那么,这种交尾方式是否有助于其入侵群体的建立和发展呢?

Ding等<sup>[38]</sup>比较了东方蜜蜂自然群体(中国)与入侵群体(澳大利亚)中蜂王的交尾频率,并分析了极端一雌多雄交尾行为在入侵群体建立过程中所起的作用。结果表明,东方蜜蜂自然群体及入侵群体中蜂王的交尾频率均达到极端一雌多雄交尾水平,一个已随机交尾的蜂王到达新地点时其受精囊内储存的精液中可携带原群体中75%的*csd*等位基因类型,保证了起始入侵群体含有丰富的*csd*等位基因多样性。自然群体中,*csd*等位基因数量较多且为等频率分布,蜂群中DMP比例较高的风险很低。但在入侵群体建立初期,*csd*等位基因数量较少并且其分布频率差异很大,此时与中等水平的一雌多雄交尾相比,极端一雌多雄交尾可进一步降低DMP。入侵群体建立之后,虽然各*csd*等位基因的分布频率达到均衡,但由于*csd*等位基因的类型较少,此时极端一雌多雄交尾行为仍可以进一步降低高比例DMP的发生。所以,蜂王的极端一雌多雄交尾行为降低了入侵群体中DMP比例及蜂群间DMP变异即后代存活活力之间的差异,特别是在群体建立早期,这种交尾方式在提高种群存活中的作用更为明显(图3)。就东方蜜蜂而言,在意外被带入到澳大利亚之后,蜂王的极端一雌多雄交尾方式应该是促使它们能够在—群或少数几群基础上得以快速发展的主要性状之一。但较高的交尾频率势必伴随着较大的交尾风险,蜂王丢失或死亡的可能性提高。

#### 3.2 工蜂的繁殖行为

在真社会性的膜翅目昆虫中,工蚁或工蜂的繁殖能力都有不同程度的丧失。在少数蚂蚁<sup>[39]</sup>和无刺蜂<sup>[40]</sup>中,工蚁或工蜂的卵巢退化,完全丧失繁殖性能。但在诸如蜜蜂、熊蜂、胡蜂以及蚂蚁的多数群体中,工蜂或工蚁与蜂王或蚁后之间在形态上存在明显的差异,虽然它们不能交尾,但却保留了功能性的卵巢、可以产下发育为雄性的未受精卵。根据广义适合度理论,蜜蜂中的工蜂可通过监督行为抑制其他工蜂的繁殖从而提高自身的适合度<sup>[41]</sup>。除海角蜜蜂(*A. mellifera capensis*)以外,在蜜蜂属内其他蜂种的有王群中工蜂产卵现象都较为罕见。西方蜜蜂有王群中只有万分之一的工蜂卵巢发育较好,这些工蜂产的卵占蜂群中总雄性卵的7%,其中只有极少数可发育为成年雄蜂,最终蜂群中只有约0.1%的雄蜂为工蜂的后代<sup>[42-43]</sup>。但在东方蜜蜂蜂群中,工蜂卵巢发育的比例较高,在有蜂子及蜂王的蜂群中,1%~5%的工蜂的卵巢管中有卵,但从4个有王群中收集的652个雄性蛹中却并未检测到工蜂后代,



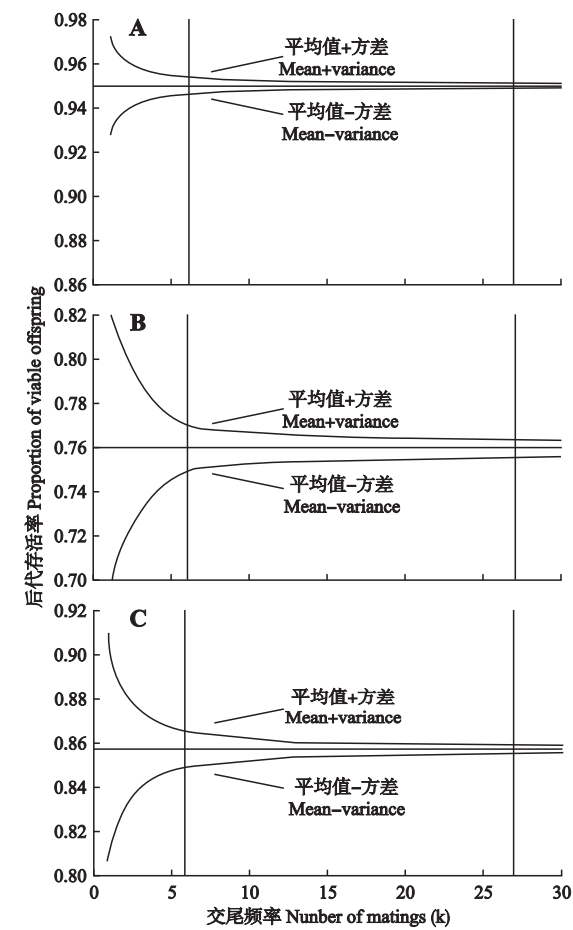


图3 后代存活率平均值和方差与蜂王交尾频率的关系<sup>[38]</sup>  
Fig.3 Relationship between mean and variance in brood viability and mating frequency<sup>[38]</sup>.

A: 自然分布区群体, 含有 20 个等频率分布的 *csd* 等位基因 Native-range population with 20 sex alleles at equal frequency; B: 入侵群体建立早期, 含有 7 个分布频率不等的 *csd* 等位基因 Early-stage invasive population with 7 sex alleles at unequal frequency; C: 入侵群体建立晚期, 含有 7 个分布频率相等的 *csd* 等位基因 Late-stage invasive population with 7 sex alleles at equal frequency. 竖线表示中等水平的一雌多雄交尾 ( $k=6$ ) 及极端一雌多雄交尾 ( $k=27$ ) Vertical lines indicated an illustrative ‘moderate’ mating frequency ( $k=6$ ) and ‘extreme’ mating frequency ( $k=27$ ).

说明东方蜜蜂蜂群中即使卵巢发育的工蜂比例较高, 但监督行为会使工蜂卵无法发育为成年雄蜂<sup>[44]</sup>. 目前, 对于东方蜜蜂中存在较高比率的工蜂卵巢发育的原因尚不明确.

虽然工蜂繁殖现象在有王群中发生的比率很低, 但在无王群中却比较普遍. 西方蜜蜂的工蜂在蜂群失王 6~30 d 后开始产卵<sup>[45]</sup>, 而东方蜜蜂的工蜂在失王 2~3 d 后就可产卵<sup>[44]</sup>. 东方蜜蜂蜂群失王后工蜂卵巢会快速发育, 4 d 后卵巢发育的工蜂比例可达到 15%, 6 d 后可达到 40%<sup>[44]</sup>, 在无蜂王、无蜂子的蜂群中, 72% 的工蜂都有发育的卵巢<sup>[46]</sup>. 东方蜜蜂的分蜂和弃巢行为比较普遍<sup>[3]</sup>, 这些行为都增加

了蜂群失王的可能性, 在进入新环境下的入侵群体中蜂群面临失王的风险应该更高. 无王群中工蜂的卵发育为可育雄性可以提高工蜂个体的适合度, 如果入侵群体中的工蜂能够利用无王群进行繁殖, 将会十分有利于 *csd* 等位基因多样性的传递和维持.

为验证上述推测, Gloag 等对澳大利亚东方蜜蜂入侵群体中的工蜂繁殖水平进行了研究 (研究结果待发表). 在收集到的蜂群样品中, 无王群所占比例较高 (12%), 占全部产雄蜂蜂群的 38%, 无王群中 50% 以上的工蜂的卵巢都已发育. 为了确认工蜂的雄蜂后代在基因库组成中发挥的作用, 他们从 14 个 DCA 收集了前来交尾的雄蜂, 发现其中 15%~44% (平均 31%) 的雄蜂均为工蜂的后代. 为确定工蜂繁殖是否有助于保持 *csd* 等位基因的多样性, 他们还进行了建模分析, 发现工蜂繁殖不仅有助于群体保持较多的 *csd* 等位基因类型从而降低二倍体雄性的比例, 还可降低只含有  $\leq 4$  种 *csd* 等位基因的蜂群的概率, 从而防止后代死亡率较高而影响蜂群的繁殖或存活 (研究结果待发表). 所以, 在奠基者效应发生之后, 工蜂的后代雄蜂参与蜂王的交尾可以使无王群在维持遗传多样性方面继续发挥作用, 减少了 *csd* 等位基因类型的损失, 降低了近交的负效应, 从而有助于入侵群体的成功建立.

3.3 平衡选择作用

平衡选择是自然选择的一种形式, 可以维持物种或群体内等位基因的多样性. 有些基因位点, 由于杂合子的适合度高于纯合子, 在平衡选择作用下, 这些位点可以保持较高的多样性, 如植物中的自交不亲和位点<sup>[47-48]</sup> 以及脊椎动物中的组织相容性位点<sup>[49-50]</sup>. 蜜蜂的性别决定位点也受到平衡选择的作用, 由于性别决定位点纯合的个体不能存活, 而稀有 *csd* 等位基因形成纯合子的概率较低, 所以含稀有 *csd* 等位基因的个体有较高的适应性. 在平衡选择作用下, 稀有 *csd* 等位基因的携带者会贡献更多的后代, 从而提高该等位基因类型的分布频率, 这种频率依赖性选择 (frequency-dependent selection) 可防止稀有 *csd* 等位基因类型的丢失从而保持性别决定位点的多样性<sup>[51]</sup>.

Gloag 等<sup>[8]</sup>通过对东方蜜蜂入侵群体建立过程中 (2008—2015 年) 连续收集的样品进行分析, 很好地展示了平衡选择在保持 *csd* 等位基因多样性及降低各 *csd* 等位基因分布频率差异中的作用. 他们在 2008 年收集的东方蜜蜂样品中只检测到 4 种不同的 *csd* 等位基因类型, 蜂群中 25% 的受精卵发育为

不能存活的二倍体雄性;在平衡选择作用下,2009—2015 年期间,7 种不同 *csd* 等位基因的分布频率逐渐趋于一致,接近于达到 1/7 (图 4)。截至到 2015 年,入侵群体中只有 10% 的受精卵发育为二倍体雄性,与 2008 年相比,致死纯合子产生率降低了 40%。所以,平衡选择作用保证了稀有 *csd* 等位基因未因遗传漂变而丢失,使奠基者效应在性别决定位点带来的遗传负荷快速消失,从而提高了东方蜜蜂入侵群体的适应性。

3.4 产雌孤雌生殖

在几乎所有的膜翅目种类中,二倍体的雌性均由有性繁殖产生,而单倍体雄性则由未受精卵经产雌孤雌生殖方式发育而成。但在少数群体中,未受精卵还可以经由产雌孤雌生殖方式发育为雌性。产雌孤雌生殖是雌性的无性繁殖方式,是未受精卵的另一种发育途径,可生成二倍体雌性。大多数膜翅目昆虫中的产雌单性生殖都是采用自体融合的发育途径<sup>[52]</sup>,在蜜蜂中,进入产雌孤雌生殖方式的卵在减数分裂后通过两个单倍体原核的中部融合导致染色体数目的恢复。在未发生染色体重组时,形成的杂合子后代在遗传组成上与其母系相同。而发生染色体重组时,杂合子后代丢失的概率为 1/3<sup>[53]</sup>。所以,中部融合自体受精的无性繁殖方式可产生杂合子,特别是在重组率较低的情况下。

产雌孤雌生殖在膜翅目的很多社会性昆虫中都有发生,可产生无性系从而使社会性昆虫具有较强的入侵性,在入侵群体的扩散中发挥了重要作用<sup>[52]</sup>。首先,它可以使入侵物种在群体建立初期种群密度较低的情况下避免近交衰退以及寻找交尾对象所带来的挑战<sup>[54-55]</sup>;其次,可使雌性在同种或近缘种的种群中产卵、促进“寄生性家系”的产生,从

而使群体得以发展<sup>[56-57]</sup>;此外,还可以保证奠基者群体中选择出的“入侵性基因型”得以保留下来<sup>[52-53]</sup>。产雌孤雌生殖现象在蚂蚁中较为普遍,并且与其入侵性生活史相关<sup>[52]</sup>,它有可能也促进了独居型木蜂 (*Ceratina dellatorreana*) 入侵群体的建立<sup>[58]</sup>。除海角蜜蜂外,在东方蜜蜂和西方蜜蜂的多数群体中,产雌孤雌生殖现象都只是偶有发生。西方蜜蜂处女王被 CO<sub>2</sub> 麻醉处理后,约 1% 的卵可以发育为雌性工蜂<sup>[59]</sup>。但 Holmes 等<sup>[60]</sup>发现,东方蜜蜂无王群中的王台内存在工蜂以产雌孤雌生殖方式产生的后代。如果工蜂孤雌生殖产下的卵可以发育为后代蜂王,那么可以推测,正常情况下较少出现的产雌孤雌生殖现象在特殊的环境条件下,比如在东方蜜蜂入侵群体的建立和发展过程中,可能发挥了重要作用,并有可能促使选择出类似海角蜂中的“寄生性家系”而给当地西方蜜蜂造成巨大损失。目前,对于澳大利亚东方蜜蜂入侵群体中产雌孤雌生殖现象的相关研究尚在进行之中。

4 结论与展望

具有极端一雌多雄交尾行为的蜂王随分蜂群进入澳大利亚之后,其受精囊内储存的精液足以携带原群体中 75% 的 *csd* 等位基因类型,但这些性等位基因需要进入新蜂王或雄蜂中才能使其多样性储备在群体中得以保留下来。由于东方蜜蜂具有容易弃群、分蜂频率较高等生物学特性,使得蜂群失王的几率较高,无王群中工蜂产卵发育而成的雄性后代与群体中的后代处女蜂王进行交尾,有助于性别决定位点遗传多样性的传递。作用于性别决定位点的负频率依赖性选择使各个 *csd* 等位基因的分布频率在短短几年内即达到均衡,平衡选择作用有效防止了稀有 *csd* 等位基因由于遗传漂变造成的丢失、保持了 *csd* 等位基因的多样性。虽然初始群体中含有的 *csd* 等位基因类型较少并且其分布频率极不均衡,但蜂王特有的交尾行为减少了蜂群之间 DMP 的差异,降低或避免了蜂群产生较多致死性纯合子而影响其发展和繁殖的可能性。在工蜂繁殖以及平衡选择等因素的共同作用下,*csd* 等位基因的多样性得以传递,大大降低了 DMP、提高了入侵群体的适应性,从而使该群体得以快速发展。

蚂蚁<sup>[61]</sup>、蜜蜂<sup>[62]</sup>和胡蜂<sup>[63]</sup>等社会性昆虫对多种陆地生态系统都有很强的适应性,是影响较大的入侵生物类群,这些社会性昆虫都有相同的性别决定控制体系,在较小的起始类群中,由于遗传多样性

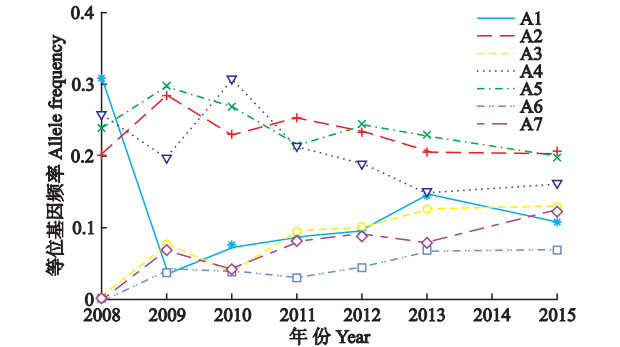


图 4 澳大利亚东方蜜蜂入侵群体建立过程中 7 种 *csd* 等位基因分布频率的变化<sup>[8]</sup>  
Fig.4 Changes in frequency of the seven *csd* alleles over the course of *Apis cerana* invasion of Australia<sup>[8]</sup>.

的缺乏,产生不育或不能存活的二倍体雄性的概率较高<sup>[2]</sup>。对于理解入侵群体是如何克服这种遗传障碍而进行发展的,近年来针对澳大利亚东方蜜蜂入侵群体的一系列研究结果为我们揭示社会性昆虫入侵群体的建立机制提供了很好的借鉴。

如果种间交尾对东方蜜蜂蜂王有致死效应<sup>[64]</sup>,那么工蜂的生殖响应在决定蜂群的命运方面将具有重要作用。虽然工蜂卵很快被其他工蜂移除,但东方蜜蜂蜂群中仍存在高比例的工蜂卵巢发育。这种看似矛盾的现象在工蜂以产雌孤雌生殖方式进行繁殖时可以得到合理的解释,因为工蜂与其雌性后代的亲缘关系更近,而且此生殖方式产生的雌性后代有可能发育为蜂王<sup>[60]</sup>,所以它们抑制自身繁殖的倾向较低。工蜂繁殖产生雄蜂不仅有利于蜂王交尾的成功,还有助于 *csd* 以及其他位点多样性的维持,缓解群体密度较低带来的负面影响,从而有助于入侵群体的快速适应。产雌孤雌生殖在膜翅目的许多社会性昆虫中都有发生,但在大部分种类中的发生机制尚不明确。杂交可诱导一些独居的膜翅目昆虫产雌孤雌生殖<sup>[52]</sup>,但使用人工授精技术进行东、西方蜜蜂的种间交配后,只在少数东方蜜蜂蜂群中检测到低比例的工蜂以产雌孤雌生殖方式产生的后代<sup>[64]</sup>。基于此单性生殖方式在入侵群体建立过程中的潜在作用,有必要进一步研究这种生殖方式的发生情况,并分析它和寄生性家系进化的相关性,从而深入了解其产生机制以及可能带来的影响。

人类活动影响下的东、西方蜜蜂同域分布给两蜂种间的相互影响创造了机会。有研究报道,西方蜜蜂与我国本土的东方蜜蜂在食物资源方面存在激烈竞争,外界蜜源缺乏时,西方蜜蜂的盗蜜行为给东方蜜蜂造成巨大损失<sup>[65]</sup>。但在所罗门群岛,东方蜜蜂入侵群体却使当地的西方蜜蜂损失严重<sup>[7]</sup>。目前,入侵到澳大利亚的东方蜜蜂尚只分布在凯恩斯地区及周围,该区域接近赤道,属于热带气候,自然生态环境优良,东方蜜蜂均以野生蜂群状态存在,在此区域尚无发现东、西方蜜蜂之间存在互相掠夺储蜜的现象。不过,澳大利亚相关研究机构已对两个蜂种间的食物竞争展开了分析。此外,东、西方蜜蜂的同域分布给蜂王的交尾也带来一定影响,为蜂种间的杂交提供了可能<sup>[64,66]</sup>。虽然东、西方蜜蜂的亲缘关系较近,但种间交尾后两蜂种的反应仍呈现明显的非对称性,人为控制杂交后只在东方蜜蜂中检测到产雌孤雌生殖以及高比例的工蜂产卵<sup>[64]</sup>。所以,分析入侵类群时在参考普遍控制机理的前提下仍特别需要

认真考虑各个种群所表现出的特殊生物学性状以及所处的外界生态环境的差异,从而明确其具体的建立机制以及各因素所发挥的相对作用。

## 参考文献

- [1] Zayed A. Insect invasions and natural selection. *Nature*, 2016, **539**: 500–502
- [2] Harpur BA, Sobhani M, Zayed A. A review of the consequences of complementary sex determination and diploid male production on mating failures in the Hymenoptera. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2013, **146**: 156–164
- [3] Ruttner F. Biogeography and Taxonomy of Honeybees. Berlin: Springer-Verlag, 1988
- [4] Anderson DL. Non-reproduction of *Varroa jacobsoni* in *Apis mellifera* colonies in Papua New Guinea and Indonesia. *Apidologie*, 1994, **25**: 412–421
- [5] Koetz AH. Ecology, behaviour and control of *Apis cerana* with a focus on relevance to the Australian incursion. *Insects*, 2013, **4**: 558–592
- [6] Barry S, Cook D, Duthie R, *et al.* Future surveillance needs for honeybee biosecurity. Rural Industries Research and Development Corporation, Canberra, Australia, 2010
- [7] Anderson DL. Control of Asian honey bees in Solomon Islands. Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR), Canberra, Australia, 2012
- [8] Gloag R, Ding G, Christie JR, *et al.* An invasive social insect overcomes genetic load at the sex locus. *Nature Ecology and Evolution*, 2016, **1**: 0011, doi:10.1038/s41559-016-0011
- [9] Remnant EJ, Koetz A, Tan K, *et al.* Reproductive interference between honeybee species in artificial sympatry. *Molecular Ecology*, 2014, **23**: 1096–1107
- [10] Beye M, Hasselmann M, Fondrk MK, *et al.* The gene *csd* is the primary signal for sexual development in the honeybee and encodes an SR-type protein. *Cell*, 2003, **114**: 419–429
- [11] Cook JM, Crozier RH. Sex determination and population biology in the Hymenoptera. *Trends in Ecology and Evolution*, 1995, **10**: 281–286
- [12] Woyke J. Sex determination in *Apis cerana indica*. *Journal of Apicultural Research*, 1979, **18**: 122–127
- [13] Plowright RC, Pallett MJ. Worker-male conflict and inbreeding in bumble bees (Hymenoptera: Apidae). *The Canadian Entomologist*, 1979, **111**: 289–294
- [14] Zayed A, Packer L. Complementary sex determination substantially increases extinction proneness of haplodiploid populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, **102**: 10742–10746
- [15] Whitehorn PR, Tinsley MC, Brown MJF, *et al.* Impact of inbreeding on bumblebee colony fitness under field conditions. *BMC Evolutionary Biology*, 2009, **9**: 152, doi:10.1186/1471-2148-9-152
- [16] Ross KG, Fletcher DJC. Diploid male production: A



- significant colony mortality factor in the fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1986, **19**: 283–291
- [17] Tarpy DR, Page RE. Sex determination and the evolution of polyandry in honey bees (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2002, **52**: 143–150
- [18] Blackburn TM, Lockwood JL, Cassey P. The influence of numbers on invasion success. *Molecular Ecology*, 2015, **24**: 1942–1953
- [19] van Wilgenburg E, Driessen G, Beukeboom LW. Single locus complementary sex determination in Hymenoptera: An “unintelligent” design? *Frontiers in Zoology*, 2006, **3**: 1, doi:10.1186/1742-9994-3-1
- [20] Hughes WOH, Oldroyd BP, Beekman M, *et al.* Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality. *Science*, 2008, **320**: 1213–1216
- [21] Barth MB, Moritz RFA, Kraus FB. The evolution of extreme polyandry in social insects: Insights from army ants. *PLoS ONE*, 2014, **9**(8): e105621, doi:10.1371/journal.pone.0105621
- [22] Kronauer DJ, Johnson RA, Boomsma JJ. The evolution of multiple mating in army ants. *Evolution*, 2007, **61**: 413–422
- [23] Goodisman MAD, Matthews RW, Crozier RH. Mating and reproduction in the wasp *Vespula germanica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2002, **51**: 497–502
- [24] Hanna C, Cook ED, Thompson AR, *et al.* Colony social structure in native and invasive populations of the social wasp *Vespula pensylvanica*. *Biological Invasions*, 2014, **16**: 283–294
- [25] Palmer K, Oldroyd B. Evolution of multiple mating in the genus *Apis*. *Apidologie*, 2000, **31**: 235–248
- [26] Tarpy DR, Nielsen R, Nielsen DI. A scientific note on the revised estimates of effective paternity frequency in *Apis*. *Insectes Sociaux*, 2004, **51**: 203–204
- [27] Oldroyd BP, Wongsiri S. Asian Honey Bees. Biology, Conservation and Human Interactions. Cambridge, MA, USA: Harvard University Press, 2006
- [28] Estoup A, Solignac M, Cornuet JM. Precise assessment of the number of patrines and of genetic relatedness in honeybee colonies. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 1994, **258**: 1–7
- [29] Oldroyd BP, Clifton MJ, Parker K, *et al.* Evolution of mating behavior in the genus *Apis* and an estimate of mating frequency in *Apis cerana* (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 1998, **91**: 700–709
- [30] Page RE. The evolution of multiple mating behaviour by honey bee queens (*Apis mellifera* L.). *Genetics*, 1980, **96**: 263–273
- [31] Page RE, Marks RW. The population genetics of sex determination in honey bees: Random mating in closed populations. *Heredity*, 1982, **48**: 263–270
- [32] Mattila HR, Reeve HK, Smith ML. Promiscuous honey bee queens increase colony productivity by suppressing worker selfishness. *Current Biology*, 2012, **22**: 2027–2031
- [33] Baer B, Schmid-Hempel P. Experimental variation in polyandry affects parasite loads and fitness in a bumblebee. *Nature*, 1999, **397**: 151–154
- [34] Seeley TD, Tarpy DR. Queen promiscuity lowers disease within honeybee colonies. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 2007, **274**: 67–72
- [35] Jones JC, Myerscough MR, Graham S, *et al.* Honey bee nest thermoregulation: Diversity promotes stability. *Science*, 2004, **305**: 402–404
- [36] Mattila HR, Seeley TD. Genetic diversity in honey bee colonies enhances productivity and fitness. *Science*, 2007, **317**: 362–364
- [37] Oldroyd BP, Fewell JH. Large fitness benefits from polyandry in the honey bee, *Apis mellifera*. *Trends in Ecology and Evolution*, 2008, **23**: 59–60
- [38] Ding G, Xu H, Oldroyd BP, *et al.* Extreme polyandry aids the establishment of invasive populations of a social insect. *Heredity*, 2017, **119**: 381–387
- [39] Oster GF, Wilson EO. Caste and Ecology in the Social Insects. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press, 1978
- [40] Cruz-Landim C. Ovarian development in Meliponine bees (Hymenoptera: Apidae): The effect of queen presence and food on worker ovary development and egg production. *Genetics and Molecular Biology*, 2000, **23**: 83–88
- [41] Crozier RH, Pamilo P. Evolution of Social Insect Colonies: Sex Allocation and Kin Selection. Oxford, UK: Oxford University Press, 1996
- [42] Ratnieks FLW. Egg-laying, egg-removal, and ovary development by workers in queenright honey bee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1993, **32**: 191–198
- [43] Visscher PK. Reproductive conflict in honey bees: A stalemate of worker egg-laying and policing. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1996, **39**: 237–244
- [44] Oldroyd BP, Halling LA, Good G, *et al.* Worker policing and worker reproduction in *Apis cerana*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2001, **50**: 371–377
- [45] Page RE, Erickson EH. Reproduction by worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1988, **23**: 117–126
- [46] Bai ARK, Reddy CC. Ovary development and egg laying in *Apis cerana indica* workers. *Journal of Apiculture Research*, 1975, **14**: 149–152
- [47] Nasrallah JB. Evolution of the Brassica self-incompatibility locus: A look into S-locus gene polymorphisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, **94**: 9516–9519
- [48] Nasrallah JB. Recognition and rejection of self in plant reproduction. *Science*, 2002, **296**: 305–308
- [49] Ioerger TR, Clark AG, Kao TH. Polymorphism at the self-incompatibility locus in Solanaceae predates speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1990, **87**: 9732–9735
- [50] Klein D, Ono H, O’hUigin C, *et al.* Extensive MHC variability in cichlid fishes of Lake Malawi. *Nature*, 1993, **364**: 330–334

[51] Deborah C. Sex determination: Balancing selection in the honey bee. *Current Biology*, 2004, **14**: 568–569

[52] Rabeling C, Kronauer DJC. Thelytokous parthenogenesis in eusocial Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 2013, **58**: 273–292

[53] Goudie F, Oldroyd BP. Thelytoky in the honey bee. *Apidologie*, 2014, **45**: 306–326

[54] Taylor CM, Hastings A. Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*, 2005, **8**: 895–908

[55] Fournier D, Estoup A, Orivel J, *et al.* Clonal reproduction by males and females in the little fire ant. *Nature*, 2005, **435**: 1230–1234

[56] Beekman M, Oldroyd BP. When workers disunite: Intraspecific parasitism by eusocial bees. *Annual Review of Entomology*, 2008, **53**: 19–37

[57] Tsuji K, Dobata S. Social cancer and the biology of the clonal ant *Pristomyrmex punctatus* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 2011, **15**: 91–99

[58] Daly HV. Biological studies on *Ceratina dallatorreana*, an alien bee in California which reproduces by parthenogenesis (Hymenoptera: Apoidea). *Annals of the Entomological Society of America*, 1966, **59**: 1138–1154

[59] Mackensen O. The occurrence of parthenogenetic females in some strains of honeybees. *Journal of Economic Entomology*, 1943, **36**: 465–467

[60] Holmes MJ, Tan K, Wang Z, *et al.* Genetic reincarnation of workers as queens in the Eastern honeybee *Apis cerana*. *Heredity*, 2015, **114**: 65–68

[61] Ross KG, Vargo EL, Keller L, *et al.* Effect of a founder event on variation in the genetic sex-determining system of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Genetics*, 1993, **135**: 843–854

[62] Zayed A, Constantin SA, Packer L. Successful biological invasion despite a severe genetic load. *PLoS One*, 2007, **2**: e868, doi:10.1371/journal.pone.0000868

[63] Liebert AE, Sumana A, Starks PT. Diploid males and their triploid offspring in the paper wasp *Polistes dominulus*. *Biology Letters*, 2005, **1**: 200–203

[64] Gloag R, Tan K, Wang Y, *et al.* No evidence of queen thelytoky following interspecific crosses of the honey bees *Apis cerana* and *Apis mellifera*. *Insectes Sociaux*, 2017, **64**: 241–246

[65] Liu Y-J (刘宇佳), Zhao T-R (赵天瑞), Zhao F-Y (赵风云). Melissopalynology and trophic niche of *Apis cerana* and *Apis mellifera ligustica* in Yunnan Province of Southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(1): 205–210 (in Chinese)

[66] Yu L-S (余林生), Han S-M (韩胜明). Effect of habitat and interspecific competition on *Apis cerana cerana* colony distribution. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14**(4): 553–556 (in Chinese)

作者简介 丁桂玲, 女, 1980 年生, 副研究员. 主要从事蜜蜂遗传资源研究. E-mail: dingguiling@caas.cn

责任编辑 肖 红