

熊蜂营养与饲料研究进展

王欢, 徐希莲*

(北京市农林科学院植物保护环境保护研究所, 北京 100097)

摘要: 熊蜂是重要的商业传粉昆虫之一, 人工驯养和应用熊蜂传粉是弥补自然传粉蜂锐减, 满足现代农业授粉需求的重要举措。营养和饲料是实现熊蜂驯养和工厂化生产的关键问题之一。本文综述了单一和混合花粉饲料, 不同蛋白质和脂肪比例的饲料, 不同氨基酸水平的饲料, 以及碳水化合物饲料中添加营养元素或者蜂王浆等对熊蜂发育的影响。其中, 混合花粉相比单一花粉对幼虫体重发育有促进作用; 欧洲地熊蜂 *Bombus terrestris* 成年蜂摄取的蛋白质和脂肪的最佳比例为 14:1; 高浓度的氨基酸饲料对蜂王产卵和幼虫成熟有促进作用; 碳水化合物中添加营养元素能够促进蜂王产卵, 蜂群成群; 饲料中添加蜂王浆能够提高蜂王存活率和产卵率。建议未来以本土熊蜂的生产群体为研究对象, 针对熊蜂阶段性营养需求及可能影响熊蜂发育的肠道共生菌等因素开展研究。

关键词: 熊蜂; 营养; 饲料; 碳水化合物; 蛋白质; 脂肪; 发育

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2018)05-0620-07

Research progress in bumblebee nutrition and feed

WANG Huan, XU Xi-Lian* (Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China)

Abstract: Bumblebees are one group of the most important commercial pollinators. Domestication and utilization of bumblebee would make up for the decline of natural bee-pollinators and meet the demands of modern agriculture pollination. Nutrition and feed is one of the key issues to realize the domestication and industrial production of bumblebees. In this article, we reviewed how natural pollen, artificial diet with single or mixed pollen gathered by honeybee, feed with different ratios of protein and fat, feed with different amino acid levels, and feed with nutrient elements or royal jelly added affect the bumblebee development. The mixed pollen has promoting functions on larval weight as compared to the single pollen. The optimal ratio of protein to fat ingested by *Bombus terrestris* is 14:1. High amino acid level can promote the oviposition of queens and maturity of larvae. Carbohydrates with nutrient elements added can promote the oviposition of queens and foundation of colonies. The royal jelly added in feed can enhance the survival and spawning rate of queens. We proposed that the future research should focus on the feed meeting the nutrient needs of different developmental stages of the local bumblebees and the intestinal symbiotic bacteria which may affect the metabolism and development of bumblebees.

Key words: Bumblebee; nutrition; feed; carbohydrates; protein; fat; development

人类对资源的过度开发和利用使蜂类寄主植物种类多样性降低 (Goulson *et al.*, 2015), 给蜂类造成营养压力, 间接影响蜂类对植物多样性发展的作用。

农业生产中应用的新烟碱类杀虫剂 (neonicotinoid insecticides) 通过导管运输方式扩散到植物各个组织中, 蜜蜂采集这些植物的花粉或者花蜜后, 杀虫剂

基金项目: 北京市科技计划课题 (Z151100001015003, D171100001617002)

作者简介: 王欢, 女, 1986 年 11 月生, 河北承德人, 助理研究员, 从事熊蜂生物学及授粉应用研究, E-mail: wanghuan111986@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: xuxilian@aliyun.com

收稿日期 Received: 2017-10-20; 接受日期 Accepted: 2018-02-07

与蜜蜂体内的乙酰胆碱受体结合后产生剧烈的神经毒害效应,造成蜜蜂等传粉昆虫大规模骤减(蔺哲广等,2014)。随着农业生产对授粉需求的增加,人工驯养并释放传粉蜂群成为弥补自然传粉昆虫不足的一项重要措施。人工驯养传粉蜂种的关键因素之一是营养和饲料。昆虫能够根据自身营养元素需求的最佳比例调节食物的消耗量来反映年龄、个体需求、生殖状态等(Simpson and Raubenheimer,1993; Behmer,2009)。蜂类的生存、活动、群体健康的维持同样需要合理比例和数量的营养元素(Keller *et al.*,2005; Brodschneider and Crailsheim,2010; Khoury *et al.*,2013)。其中,蛋白质、碳水化合物和少量脂肪是蜂类日常生存和生活的重要营养元素(Friend,1958)。这些营养元素主要来自于植物的花粉和花蜜,花蜜提供能量,花粉提供其他营养(Roulston and Cane,2000)。

熊蜂和蜜蜂是农作物授粉的主要蜂种,其中熊蜂以其较强的耐热、耐寒、耐湿性比蜜蜂更适宜为设施作物授粉,逐渐成为主要商业传粉者之一(赵亚周等,2011)。自然界中,熊蜂依靠采集寄主植物花粉和花蜜中的营养物质维持生存,具有优先选择访问花蜜中含糖量高(Cnaani *et al.*,2006; Somme *et al.*,2015)或者花粉中蛋白含量较高(Hanley *et al.*,2008; Cardoza *et al.*,2012; Konzmann and Lunau,2014)或者氨基酸以及固醇含量较高(Somme *et al.*,2015)植物的能力。与野生传粉者相比,商业饲养群体的营养需求在实验室中更容易研究和掌握。为了保证室内人工驯养熊蜂的质量和传粉效率,人们也开展了关于熊蜂最佳饲料原料、配比,以及人工饲料营养成分、数量和比例等一系列研究。本文综述了花粉、花蜜及其含有的营养因子多少和比例对熊蜂的营养作用,同时对未来可研究的方向做出展望,为熊蜂室内人工饲养及工厂化生产奠定基础。

1 采集花粉的类别对熊蜂发育的影响

花粉是蜂类除能量以外的其他所有营养元素的来源,主要成分包括蛋白质、碳水化合物、脂肪、氨基酸等,各成分含量因植物种类不同而有所差异,通常以粗蛋白含量作为花粉评价指标。自然界中,熊蜂成年蜂采集花粉主要用于满足幼虫发育,自身取食较少,但当成年工蜂评估储存花粉的营养(Dornhaus and Chittka,2005)、给幼虫饲喂花粉(Pereboom,2000; Pereboom *et al.*,2003)或者取食花粉发育自

身卵巢产雄蜂卵的时候(Tasei and Aupinel,2008a; Amsalem *et al.*,2015),也会取食一定量的花粉(Roulston and Cane,2000; Brodschneider and Crailsheim,2010)。目前,室内人工饲养熊蜂的固体饲料以蜜蜂采集的花粉为主,多数是某种单一的花粉或者将单一的花粉进行混合,饲养水平主要依赖于花粉种类和质量(Rasmont,2005)。人们对室内熊蜂饲料的研究主要以微小群体为研究对象,通过一种花粉或者几种花粉混合物作为饲料评估其对室内人工饲养熊蜂的影响。

微小群体研究方法由Regali和Rasmont(1995)提出,即以3~5头工蜂组成的群体为研究对象,以工蜂的产卵能力和子代雄蜂的数量、寿命作为评估依据,作者也证明了这种方法的实用性和可靠性。Tasei和Aupinel(2008b)利用3种蛋白含量不同的花粉分别饲喂微小群体和有王群体,进行试验效果比较,发现微小群体能够很好地反映营养对群体发育的影响情况,又一次证明了利用微小群体评估花粉对熊蜂影响的准确性。

Génissel等(2002)以微小群体为研究对象评估杏花粉、柳树粉和蒲公英花粉对欧洲地熊蜂*Bombus terrestris*的影响,结果发现不同花粉种类对工蜂产卵量无显著影响,但对产卵时间的推迟和幼虫的发育有一定影响。当用6种纯花粉和9种花粉混合物饲喂熊蜂幼虫,单一花粉的粗蛋白含量为14.4%和24.9%,混合花粉的粗蛋白含量为12.9%和17.6%,发现不同花粉处理组的幼虫体重差异显著,其中板栗花粉、虞美人花粉饲喂的幼虫体重高达110~150 mg,向日葵花粉饲喂的幼虫体重较低,仅有20~50 mg(Tasei and Aupinel,2008b),体重最大的幼虫(240 mg)是由混合花粉饲喂产生的。自然界熊蜂能够根据自身需求在不同发育阶段采集不同植物的花粉,通过花粉成分差异满足不同阶段的营养需求,而室内单一花粉不能达到熊蜂发育所需的元素比例,因此,混合花粉相比于单一花粉能够通过不同植物花粉营养差异弥补单一花粉造成的营养不均衡,从而为熊蜂提供更全面的营养。为了更好地满足熊蜂发育,熊蜂人工饲料还需要根据不同阶段熊蜂发育需求合理配置营养元素。

盖琴宝等(2015)以山杏花粉、山柳花粉和油菜花粉为试验材料,通过混料设计的{3,3}单形重心设计得到7种配比的混合花粉,饲喂熊蜂微小群体,对产卵前时间、幼虫总数、蛹总重量、雄蜂数量、精子活力5个性状指标对应的回归模型进行混料回归优

化,结果显示:以油菜花粉单独饲喂蜂群时蜂群产卵前时间短、幼虫总数最多、蛹总重量最大;山杏花粉、山柳花粉和油菜花粉以 1:1.5:1.5 比例饲喂蜂群时雄蜂出房时间最短;山柳花粉和油菜花粉以 3:1 比例饲喂蜂群时雄蜂出生重最大。可见,不同的花粉组合对蜂群产卵或者幼虫发育有不同影响,人们在饲养熊蜂时可根据不同发育阶段选择合理的花粉配置比例,从而使每个阶段达到最佳发育效果。

2 食物中蛋白质与脂肪比例对熊蜂的营养作用

除碳水化合物外,蛋白质和脂肪是花粉的主要成分,花粉中的蛋白质含量影响蜜蜂成虫繁殖、生理机能、免疫以及幼虫发育等(Génissel *et al.*, 2002; Human *et al.*, 2007; Tasei and Aupinel, 2008a; Alaux *et al.*, 2010; Cardoza *et al.*, 2012; Li *et al.*, 2012; Di Pasquale *et al.*, 2013)。对蛋白质的需求贯穿于动物的整个生命过程,因此,蜜蜂个体年龄、生理状况和生殖能力等指标也决定了蛋白质的摄取数量和比例(Simpson and Raubenheimer, 2012)。脂肪主要影响蜜蜂表皮碳氢化合物和蜂蜡的形成、成虫行为、滞育、学习记忆以及腺体的发育(Canavoso *et al.*, 2001; Toth *et al.*, 2005; Fliszkiewicz and Wilkaniec, 2007)。尽管花粉能够为熊蜂同时提供蛋白质和脂肪这两种营养元素,但二者的含量和比例因植物来源不同差异较大,花粉中蛋白质含量介于 2%~60%,脂肪含量介于 2%~20% 之间(Roulston and Cane, 2000)。

自然界中熊蜂成虫通过调整采集行为来适应植物花粉营养的差异,平衡所摄取的蛋白质和脂肪的比例(Toth *et al.*, 2005),在采集花粉、转运、传递、饲喂过程中评估花粉营养价值,优先采集能够满足自身营养需求和适宜数量的花粉,同时增加对与其外形相似花朵的访问次数(Muth *et al.*, 2016)。目前室内熊蜂营养元素需求研究主要以成虫为研究对象,或者以后代发育状况作为评估依据。熊蜂幼虫对营养元素需求的研究还未见报道,可能是熊蜂幼虫无法自主选择食物,完全依靠成虫饲喂的原因。幼虫的营养元素需求是通过成年工蜂根据幼虫个体发育时间、发育阶段或者发育大小来判断,还是像蜜蜂一样存在一种饥饿信息素被成年工蜂接收到了然后调整了营养元素的数量和比例,还有待于研究。

营养几何结构模型(geometric framework for

nutrition)是在营养平衡理论上发展起来的,是研究食物中营养元素最佳比例的有效方法(Simpson and Raubenheimer, 2012)。该模型模拟营养生态学研究生物有机体与生物和非生物环境等多个变量间的相互关系,在一个几何空间分析各营养摄入之间关系,它强调营养结构的多维性和动态性,便于将复杂的营养系统中重要营养物质数值化(Brooks *et al.*, 1995)。Vaudo 等(2016)利用此方法研究了欧洲地熊蜂对蛋白质和脂肪需求的最佳比例,通过饲喂熊蜂不同比例蛋白质和脂肪的食物,发现熊蜂个体在含有脂肪比例较低的食物中过量取食蛋白质,在高脂肪的食物中取食过量的脂质,从而分别达到对脂肪和蛋白质的摄取目标。试验中摄取的蛋白质和脂肪比(P:L)是 10:1 时,个体成活率最高的;当食物中蛋白质和脂肪含量比超过 5:1 时,成虫死亡风险增加,实验得出成年熊蜂摄取的 P:L 目标比例范围是 25:1~5:1,最佳摄取比例是 14:1,美洲东部熊蜂 *Bombus impatiens* 对蛋白质和脂肪的最佳摄取比例是 12:1;此外,该实验还证明了花粉的消耗与 P:L 比相关(Vaudo *et al.*, 2016)。目前室内熊蜂的人工饲料主要是碳水化合物和花粉,花粉的主要成分是蛋白质和脂肪,适宜的蛋白质和脂肪比例才能满足熊蜂的发育需求,因此在饲养过程中应选择蛋白质和脂肪比例适宜的花粉种类,或者混合几种花粉以满足熊蜂对蛋白质和脂肪比例的需求。

3 食物中氨基酸水平对熊蜂群体发育的影响

氨基酸需求贯穿于动物的整个生命过程,动物从植物或者动物蛋白质中获取必需氨基酸,转化为氨基酸单元被吸收,用于合成新的蛋白质、形成 ATP、产生其他氨基酸或者用于细胞间的信号传导等需求(Groot, 1953; Nation, 2002)。蛋白质的来源决定了经过消化后产生的氨基酸的比例和类型,从而影响营养元素的平衡(Lee, 2007; Altaye *et al.*, 2010),进一步可能影响动物对食物的种类和数量的选择。血淋巴中的氨基酸滴度直接影响取食行为,当给蝗虫注射一定量的氨基酸,蝗虫的进食量显著减少,进食间隔延长(Abisgold and Simpson, 1998)。蜂类难以分辨蛋白质或者氨基酸含量有差异的食物,只是被动地摄取,有少数研究检验了蜂类评估和区别不同氨基酸含量的食物的能力(Inouye and Waller, 1984; Roubik *et al.*, 1995; Carter *et al.*,

2006; Simcock *et al.*, 2014; Hendriksma *et al.*, 2014) ,但关于欧洲地熊蜂或者其他蜂种是否具有相应的味觉神经元感受器的研究未见报道。尽管蜜蜂采集蜂对必需氨基酸的需求量很低,但研究表明必需氨基酸缺少或者不平衡也会影响蜜蜂个体和群体的发育(Groot, 1953; Nation, 2002) 。同样,对熊蜂而言,会影响熊蜂的营养平衡(Boisen *et al.*, 2000) 和个体取食花粉的数量(Nicolson, 2011) 。

血液或者血淋巴中的氨基酸水平是衡量机体氨基酸营养充足与否的一个标准(Sanahuja and Harper, 1963; Peters and Harper, 1985; Morrison *et al.*, 2012; Solonbiet *et al.*, 2014) ,其中,必需氨基酸的组成具有修饰和调节味觉神经元对必需氨基酸敏感度的作用(Simpson and Simpson, 1992) ,与大脑的饲喂回路相互作用,调节蛋白质的摄取量。而食物中蛋白质和氨基酸的含量也会影响血液或者血淋巴的氨基酸含量,近期的研究表明:长期饲喂蛋白质含量较高的食物给老鼠,会产生相对较高的血液氨基酸水平(Solonbiet *et al.*, 2014) ;饲喂氨基酸含量较高的食物直接影响熊蜂血淋巴中的氨基酸水平,尤其是必需氨基酸水平(Zanotto *et al.*, 1996; Abisgold and Simpson, 1998) ,同时也影响子代群体的发育。

利用氨基酸含量较高的花粉饲喂熊蜂,能够促进产卵,但幼虫数量没有显著差异(Génissel *et al.*, 2002) 。利用高浓度的氨基酸混合物饲喂熊蜂微小群体,能够促进群体的发育,包括产卵数量和幼虫成熟速度,与低浓度氨基酸组相比差异显著(Moerman *et al.*, 2016) 。上述实验结果的原因可能是氨基酸能够促进卵巢管发育和发生,从而促进产卵(Nation, 2002) ,蜜蜂营养与饲料研究中也存在高浓度氨基酸食物促进产卵的研究结果(Schäfer *et al.*, 2006) ,这表明氨基酸的含量对群体发育有促进作用。最近关于氨基酸的比例对熊蜂取食影响的实验证明,熊蜂成年工蜂摄取食物依赖于食物中必需氨基酸的来源和比例。给熊蜂饲喂酪蛋白酸钠和同等数量的 10 种必需氨基酸混合物时,发现个体对蛋白质和碳水化合物比例范围在 1:250 ~ 1:25 之间的酪蛋白的摄取目标是 1:149 (w/w) ,必需氨基酸组摄取目标比例是 1:560 (w/w) ,与酪蛋白组相比,必需氨基酸组增加了死亡风险(Stabler *et al.*, 2015) 。尽管高比例或者高浓度的氨基酸对熊蜂发育有一定的促进作用,但过量就会造成熊蜂死亡风险的升高。因此,室内熊蜂人工饲料不能单纯地为了增加产卵率而大比例增加氨基酸的

浓度或者比例,否则会造成熊蜂死亡风险升高,影响整体效益。

4 摄取碳水化合物对熊蜂发育的影响

熊蜂跟所有生命个体一样,需要能量维持日常活动、生长、繁殖和其他生命进程。Heinrich(2004) 指出熊蜂需要很多能量来维持整个群体发育,但是目前对熊蜂能量资源的分配和数量了解较少,因为熊蜂与蜜蜂不同的是不会储存太多的碳水化合物,而是采集回来直接取食或者饲喂给幼虫,由此看来,能量资源的质量对于熊蜂群体的发育显得尤为重要(Goulson, 2003) 。

熊蜂对碳水化合物的需求主要来源于花蜜,自然界中熊蜂根据自身需求选择蜜源植物,而室内饲养则需要人工配制。用 60% 蔗糖、60% 蔗糖 + EM 原露、60% 蔗糖 + 花粉以及 60% 蔗糖 + 花粉 + EM 原露 4 种食料饲喂欧洲地熊蜂蜂王,发现 EM 原露对熊蜂蜂王产卵前期卵巢发育及卵子发生表现出一定抑制性,但影响不显著(廖思米等, 2008) 。将小峰熊蜂 *Bombus hypocrita* 蜂王 160 头随机平均分为 2 组,分别用 60% 蔗糖 + 花粉、60% 新研制液体饲料(不同营养因子按照一定比例配制而成) + 花粉进行饲喂,结果表明,新研制的液体饲料对小峰熊蜂蜂王产卵、转箱、成群表现出一定的促进作用,且影响显著($P < 0.05$)。此外,采用新研制的液体饲料饲喂小峰熊蜂工蜂具有最大生存时间中值($t = 51$) (徐希莲等, 2013) 。有研究认为碳水化合物不仅影响熊蜂的群体发育,而且对熊蜂幼虫级型发育的表型有一定调节作用(Pendrel and Plowright, 1981) ,但也有研究认为食物的组成(糖水和蛋白的比例) 在熊蜂幼虫的整个发育阶段是固定的,在级型间没有显著差异(Pereboom, 2000) 。即使碳水化合物对熊蜂级型分化没有调节作用,但对于依靠能量维持采集活动的熊蜂而言,碳水化合物对熊蜂个体和群体的发育都至关重要,是熊蜂工蜂和幼虫食物必不可少的部分。为此,有人研究了一种用于追踪糖分流向的新方法,可以追踪糖液的动向和去处,未来或许可利用此方法更好地了解和分析糖类对熊蜂的作用部位和功能机制(Ivan *et al.*, 2014) 。

熊蜂对于各营养成分的需求并不是独立的,碳水化合物的摄取量不仅由个体所需能量决定,也依赖于必需氨基酸的来源或者蛋白的取食量。饲喂只有蔗糖的液体饲料,每天的消耗量为 45 ± 4 mg,饲

喂含有氨基酸的蔗糖溶液每天的消耗量为 47 ± 2 mg, 当把酪蛋白稀释到 1:250 和 1:500 糖液时, 每天的取食量是 36 ± 3 mg, 然而, 当酪蛋白浓度高于 1:250 时, 摄取碳水化合物的数量增加了 2 倍 (75 ± 2 mg), 说明熊蜂对营养成分并不是固有不变的取食标准, 而是综合自身整体需求, 根据食物成分含量调整取食数量 (Stabler *et al.*, 2015)。因此, 研究室内熊蜂饲料同样需要综合考虑各项营养元素才能制定出最佳的饲料配方。

5 摄取蜂王浆对熊蜂发育的影响

蜂王浆是蜜蜂保育蜂分泌的乳脂类分泌物, 能够使遗传背景相同的雌性幼虫发育为两种形态、生理、行为和寿命差异悬殊的级型, 即蜂王和工蜂, 而且在成年工蜂食物中添加适当比例的蜂王浆能够延长工蜂寿命 (Wang *et al.*, 2014), 说明蜂王浆对蜜蜂个体和群体发育均有影响。熊蜂被认为是与蜜蜂亲缘关系较近的蜂种, 虽然进化程度较低, 也不产蜂王浆, 但熊蜂群体同样存在 3 种级型——蜂王、工蜂和雄蜂, 熊蜂的食物中是否存在与蜜蜂相似的营养成分决定其级型的发育尚不清楚。但有研究表明用糖水、添加蜂王浆的糖水、蜜水以及添加蜂王浆的蜜水这 4 种液体饲料饲喂密林熊蜂 *Bombus patagiatus*, 发现添加蜂王浆的糖水组和蜜水组的蜂王比没有添加蜂王浆的饲料产卵时间提前了 3 d, 添加蜂王浆的蜜水组蜂王的存活率和产卵率最高, 分别为 52% 和 40%, 而糖水组的存活率和产卵率最低, 分别为 28% 和 20%; 对于成群数, 添加蜂王浆的蜜水组和糖水组为 16%, 成群率最高, 添加蜂王浆对蜂王的繁殖和蜂群的壮大有一定的促进作用 (马卫华等, 2013)。

对欧洲地熊蜂群体食物进行检测, 发现从植物采集并储存的食物与熊蜂摄取的食物相比蛋白质含量更高, 但存储的食物与经过工蜂反复吞吐的食物没有蛋白质含量的差异 (Pereboom, 2000), 显然, 熊蜂在摄取外界食物资源饲喂给幼虫的过程中可能添加了一些内源性蛋白质到食物中。造成蜜蜂级型分化的原因是工蜂和蜂王幼虫被饲喂的营养物质不同, 也就是蜂王幼虫被饲喂了蜂王浆后发育为蜂王, 研究认为蜂王浆中的王浆主蛋白家族 MRJPs 可能是造成蜜蜂级型和寿命差异发生的主要成分 (Kamakura, 2011)。尽管熊蜂食物中没有发现与蜂王浆类似的物质, 但有研究表明熊蜂咽下腺存在与

王浆主蛋白类似的基因 *BtRJPL*, 该基因与蜜蜂 MRJPs 的起源、基因组结构、表达模式有一些相同的特性, 但不发挥营养功能, 而是参与食物的消化和修饰。将熊蜂和蜜蜂的咽下腺对比发现, 二者咽下腺形态差异显著, 蜜蜂中只有工蜂有此腺体, 而熊蜂的蜂王和工蜂都具有此腺体, 可能的原因是蜜蜂咽下腺为了发挥食物生产功能在进化过程中由消化功能逐渐改变为营养作用, 而熊蜂并未发生转化 (Kupke *et al.*, 2012; Albert *et al.*, 2014), 这也可能是熊蜂不分泌蜂王浆的原因之一。截止目前没有研究证明熊蜂食物中添加的物质是什么, 是否存在等价于蜂王浆的物质, 熊蜂级型与食物及营养的关系还有待于更深入的研究。

6 小结与展望

目前, 国内外熊蜂营养和饲料主要以欧洲地熊蜂为研究对象, 一方面此蜂种在国外已经实现工厂化生产且大面积应用于农业授粉, 另一方面此蜂种的全基因组序列测定已经完成, 有较好的理论基础。但是, 欧洲地熊蜂是国外蜂种, 长期应用如果处理不当会对我国本土蜂种造成威胁, 甚至影响依靠本土熊蜂传粉进行繁衍的植物, 进而影响植被多样性的发展。因此, 我国学者也筛选出几种本土优势蜂种, 包括红光熊蜂 *Bombus ignitus*、密林熊蜂、兰州熊蜂 *Bombus lantschouensis* 等, 但相比欧洲地熊蜂, 国内对这些蜂种的系统研究较少。如果能加强对这些蜂种的研究, 包括营养和饲料, 逐步完善国内熊蜂饲养环节及关键技术, 国内蜂种完全可以替代欧洲地熊蜂。

营养和饲料是熊蜂规模化、工厂化生产亟待解决的问题, 也是未来农业尤其是设施农业大规模应用熊蜂授粉的前提。目前熊蜂营养和饲料研究的方法主要以微小群体为研究对象, 为了满足生产需求, 未来的研究应考虑以生产群体为主要研究对象, 针对不同生产阶段的营养需求进行研究。例如, 蜂王滞育阶段需要在低温环境度过, 并保持体力, 则需要消耗大量脂肪, 储存前可考虑以脂肪为主要成分的饲料; 产卵阶段, 蜂王以繁殖后代为主要任务, 且此阶段幼虫处于发育期, 应以蛋白饲料为主; 授粉阶段, 此时工蜂数量达到 60 头以上, 劳动力充足, 有能力自己解决粉源, 也就是蛋白饲料, 人工饲料则应以碳水化合物为主, 可适当添加一些提高免疫力和抵抗力的营养因子, 只有明确各阶段的最佳饲料配比

才能保障群体发育和授粉需求。此外,营养和饲料的品质不仅影响群体和个体发育,而且影响代谢力和抵抗力,未来可以将营养和饲料对熊蜂个体次级代谢产物及肠道内共生菌的影响作为研究方向之一,探索营养影响熊蜂健康和抵抗力的作用机制。

参考文献 (References)

- Abisgold JD, Simpson SJ, 1998. The effect of dietary protein levels and haemolymph composition on the sensitivity of the maxillary palp chemoreceptors of locusts. *J. Exp. Biol.*, 135(1): 215–229.
- Alaux C, Ducloz F, Crauser D, Le Conte Y, 2010. Diet effects on honeybee immunocompetence. *Biol. Lett.*, 6(4): 562–565.
- Albert Š, Spaethe J, Grübel K, Rössler W, 2014. Royal jelly-like protein localization reveals differences in hypopharyngeal glands buildup and conserved expression pattern in brains of bumblebees and honeybees. *Biol. Open*, 3(4): 281–288.
- Altaye SZ, Pirk CWW, Crewe RM, Nicolson SW, 2010. Convergence of carbohydrate-biased intake targets in caged worker honeybees fed different protein sources. *J. Exp. Biol.*, 213(19): 3311–3318.
- Amsalem E, Grozinger CM, Padilla M, Hefetz A, 2015. Bumble bee sociobiology: the physiological and genomic bases of bumble bee social behaviour. *Adv. Insect Physiol.*, 48: 37–93.
- Behmer ST, 2009. Animal behaviour: feeding the superorganism. *Curr. Biol.*, 19(9): 366–368.
- Boisen S, Hvelplund T, Weisbjerg MR, 2000. Ideal amino acid profiles as a basis for feed protein evaluation. *Livest. Prod. Sci.*, 64(2): 239–251.
- Brodschneider R, Crailsheim K, 2010. Nutrition and health in honey bees. *Apidologie*, 41(3): 278–294.
- Brooks SPJ, Lampi BJ, Sarwar G, Botting HG, 1995. A comparison of methods for determining total body protein. *Anal. Biochem.*, 226(1): 26–30.
- Canavoso LE, Jouni ZE, Karnas KJ, Pennington JE, Wells MA, 2001. Fat metabolism in insects. *Annu. Rev. Nutr.*, 21(1): 23–46.
- Cardoza YJ, Harris GK, Grozinger CM, 2012. Effects of soil quality enhancement on pollinator-plant interactions. *Psyche*, 2012: Article ID 581458.
- Carter C, Shafir S, Yehonatan L, Palmer RG, Thornburg R, 2006. A novel role for proline in plant floral nectars. *Naturwissenschaften*, 93(2): 72–79.
- Cnaani J, Thomson JD, Papaj DR, 2006. Flower choice and learning in foraging bumblebees: effects of variation in nectar volume and concentration. *Ethology*, 112(3): 278–285.
- Di Pasquale G, Salignon M, Le Conte Y, Belzunces LP, Decourtye A, Kretschmar A, Suchail S, Brunet JL, Alaux C, 2013. Influence of pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and diversity matter? *PLoS ONE*, 8(8): e72016.
- Dornhaus A, Chittka L, 2005. Bumblebees (*Bombus terrestris*) store both food and information in honeypots. *Behav. Ecol.*, 16(3): 661–666.
- Fliszkiewicz M, Wilkaniec Z, 2007. Fatty acids and amino acids in the fat body of bumblebee *Bombus terrestris* (L.) in diapausing and non-diapausing queens. *J. Apic. Sci.*, 55(1): 55–63.
- Friend WG, 1958. Nutritional requirements of phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 3(3): 57–74.
- Gai QB, Zhou ZY, Zhang H, Huang JX, An JD, 2015. Optimizing supplementary pollen mixtures for bumblebee *Bombus terrestris* colonies based on colony reproductive variables. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 52(2): 333–342. [盖家宝, 周志勇, 张红, 黄家兴, 安建东, 2015. 地熊蜂蜂群发育性状评价及其饲料花粉配比优化. 应用昆虫学报, 52(2): 333–342]
- Génissel A, Aupinel P, Bressac C, Tasei JN, Chevrier C, 2002. Influence of pollen origin on performance of *Bombus terrestris* micro-colonies. *Entomol. Exp. Appl.*, 104: 329–336.
- Goulson D, 2003. Bumblebees: Their Behaviour and Ecology. Oxford University Press, New York.
- Goulson D, Nicholls E, Botías C, Rotheray EL, 2015. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, 347(6229): 1255957.
- Groot APD, 1953. Protein and amino acid requirements of the honeybee (*Apis mellifica* L.). *Physiol. Comp. Oecol.*, 3: 197–285.
- Hanley ME, Franco M, Pichon S, Darvill B, Goulson D, 2008. Breeding system, pollinator choice and variation in pollen quality in British herbaceous plants. *Funct. Ecol.*, 22(4): 592–598.
- Heinrich B, 2004. Bumblebee Economics. Harvard University Press, Cambridge.
- Hendriksma HP, Oxman KL, Shafir S, 2014. Amino acid and carbohydrate tradeoffs by honey bee nectar foragers and their implications for plant-pollinator interactions. *J. Insect Physiol.*, 69: 56–64.
- Human H, Nicolson SW, Strauss K, Pirk CW, Dietemann V, 2007. Influence of pollen quality on ovarian development in honeybee workers (*Apis mellifera scutellata*). *J. Insect Physiol.*, 53(7): 649–655.
- Inouye DW, Waller GD, 1984. Responses of honey bees (*Apis mellifera*) to amino acid solutions mimicking floral nectars. *Ecology*, 65(2): 618–625.
- Kamakura M, 2011. Royalactin induces queen differentiation in honeybees. *Nature*, 473(7348): 478–483.
- Keller I, Fluri P, Imdorf A, 2005. Pollen nutrition and colony development in honey bees: part II. *Bee World*, 86: 2.
- Khouri DS, Barron AB, Myerscough MR, 2013. Modelling food and population dynamics in honey bee colonies. *PLoS ONE*, 8(5): e59084.
- Konzmán S, Lunau K, 2014. Divergent rules for pollen and nectar foraging bumblebees – a laboratory study with artificial flowers offering diluted nectar substitute and pollen surrogate. *PLoS ONE*, 9(3): e91900.
- Kupke J, Spaethe J, Mueller MJ, Rössler W, Albert Š, 2012. Molecular and biochemical characterization of the major royal jelly protein in bumblebees suggest a non-nutritive function. *Insect Biochem. Molec. Biol.*, 42(9): 647–654.
- Lee KP, 2007. The interactive effects of protein quality and macronutrient imbalance on nutrient balancing in an insect herbivore. *J. Exp. Biol.*, 210(18): 3236–3244.
- Li C, Xu B, Wang Y, Feng Q, Yang W, 2012. Effects of dietary crude protein levels on development, antioxidant status, and total midgut protease activity of honey bee (*Apis mellifera ligustica*). *Apidologie*, 43(5): 576–586.
- Liao SM, Zhou ZJ, Geng JH, Xu XL, Wang FH, 2008. The effect of effective microorganisms on the ovarian development and oogenesis of bumblebee queens in preoviposition period. *Chin. Bull. Entomol.*, 45(5): 785–790. [廖思米, 周祖基, 耿金虎, 徐希莲, 王凤贺, 2008. 微生物制剂 EM 原露对熊蜂蜂王产卵前期卵巢发育及卵子发生的影响. 昆虫知识, 45(5): 785–790]

- Lin ZG, Meng F, Zheng HQ, Zhou T, Hu FL, 2014. Effects of neonicotinoid insecticides on honeybee health. *Acta Entomol. Sin.*, 57(5): 607–615. [蔺哲广, 孟飞, 郑火青, 周婷, 胡福良, 2014. 新烟碱类杀虫剂对蜜蜂健康的影响. *昆虫学报*, 57(5): 607–615]
- Ma WH, Guo Y, Shao YQ, 2013. The influence on different feed for *Bombus patagiatus* breeding. *Apicult. China*, 64(Z4): 17–19. [马卫华, 郭媛, 邵有全, 2013. 不同饲料对密林熊蜂繁育效果的研究. *中国蜂业*, 64(Z4): 17–19]
- Moerman R, Vanderplanck M, Roger N, Declèves S, Wathélet B, Rasmont P, 2016. Growth rate of bumblebee larvae is related to pollen amino acids. *J. Econ. Entomol.*, 109(1): 1–6.
- Morrison CD, Reed SD, Henagan TM, 2012. Homeostatic regulation of protein intake: in search of a mechanism. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 302(8): R917–R928.
- Muth F, Francis JS, Leonard AS, 2016. Bees use the taste of pollen to determine which flowers to visit. *Biol. Lett.*, 12(7): 20160356.
- Nation JL, 2002. *Insect Physiology and Biochemistry*. CRC Press LLC, Boca Raton.
- Nicolson SW, 2011. Bee food: the chemistry and nutritional value of nectar, pollen and mixtures of the two. *Afr. Zool.*, 46(2): 197–204.
- Pendrel BA, Plowright RC, 1981. Larval feeding by adult bumble bee workers (Hymenoptera: Apidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 8(2): 71–76.
- Pereboom JJM, 2000. The composition of larval food and the significance of exocrine secretions in the bumblebee *Bombus terrestris*. *Insect. Soc.*, 47(1): 11–20.
- Pereboom JJM, Velthuis HHW, Duchateau MJ, 2003. The organisation of larval feeding in bumblebees (Hymenoptera, Apidae) and its significance to caste differentiation. *Insect. Soc.*, 50(2): 127–133.
- Peters JC, Harper AE, 1985. Adaptation of rats to diets containing different levels of protein: effects on food intake, plasma and brain amino acid concentrations and brain neurotransmitter metabolism. *J. Nutr.*, 115(3): 382–398.
- Rasmont P, Regali A, Ings TC, Lognay G, Baudart E, Marlier M, 2005. Analysis of pollen and nectar of *Arbutus unedo* as a food source for *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.*, 98(3): 656–663.
- Regali A, Rasmont P, 1995. Nouvelles méthodes de test pour l'évaluation du régime alimentaire chez des colonies orphelines de *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). *Apidologie*, 26(4): 273–281.
- Řehoř I, Macháčeková L, Bučánková A, Matějčková S, Černá K, Straka J, 2014. Measuring the sugar consumption of larvae in bumblebee micro-colonies: a promising new method for tracking food economics in bees. *Apidologie*, 45(1): 116–128.
- Roubik DW, Yanega DM, Buchmann SL, Inouye DW, 1995. On optimal nectar foraging by some tropical bees (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 26(3): 197–211.
- Roulston TH, Cane JH, 2000. Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Syst. Evol.*, 222(1–4): 187–209.
- Sanahuja JC, Harper AE, 1963. Effect of dietary amino acid pattern on plasma amino acid pattern and food intake. *Am. J. Physiol.*, 204(4): 686–690.
- Schäfer MO, Dietemann V, Pirk CWW, Neumann P, Crewe RM, Hepburn HR, 2006. Individual versus social pathway to honeybee worker reproduction (*Apis mellifera*): pollen or jelly as protein source for oogenesis? *J. Comp. Physiol. A*, 192(7): 761–768.
- Simcock NK, Gray HE, Wright GA, 2014. Single amino acids in sucrose rewards modulate feeding and associative learning in the honeybee. *J. Insect Physiol.*, 69: 41–48.
- Simpson SJ, Raubenheimer D, 1993. A multilevel analysis of feeding behaviour: the geometry of nutritional decisions. *Philos. Trans. R Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 342(1302): 381–402.
- Simpson SJ, Raubenheimer D, 2012. *The Nature of Nutrition*. Princeton University Press, Princeton.
- Simpson SJ, Simpson CL, 1992. Mechanisms controlling modulation by haemolymph amino acids of gustatory responsiveness in the locust. *J. Exp. Biol.*, 168(1): 269–287.
- Solombiet SM, McMahon AC, Ballard JW, Ruohonen K, Wu LE, Cogger VC, 2014. The ratio of macronutrients, not caloric intake, dictates cardiometabolic health, aging, and longevity in ad libitum-fed mice. *Cell Metab.*, 19(3): 418–430.
- Somme L, Vanderplanck M, Michez D, Lombaerde I, Moerman R, Wathélet B, 2015. Pollen and nectar quality drive the major and minor floral choices of bumble bees. *Apidologie*, 46(1): 92–106.
- Stabler D, Paoli PP, Nicolson SW, Wright GA, 2015. Nutrient balancing of the adult worker bumblebee (*Bombus terrestris*) depends on the dietary source of essential amino acids. *J. Exp. Biol.*, 218(5): 793–802.
- Tasei JN, Aupinel P, 2008a. Nutritive value of 15 single pollens and pollen mixes tested on larvae produced by bumblebee workers (*Bombus terrestris*, Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 39(4): 397–409.
- Tasei JN, Aupinel P, 2008b. Validation of a method using queenless *Bombus terrestris* micro-colonies for testing the nutritive value of commercial pollen mixes by comparison with queenright colonies. *J. Econ. Entomol.*, 101(6): 1737–1742.
- Toth AL, Kantarovich S, Meisel AF, Robinson GE, 2005. Nutritional status influences socially regulated foraging ontogeny in honey bees. *J. Exp. Biol.*, 208(24): 4641–4649.
- Vaudo AD, Stabler D, Patch HM, Tooker JF, Grozinger CM, Wright GA, 2016. Bumble bees regulate their intake of essential protein and lipid pollen macronutrients. *J. Exp. Biol.*, 219(24): 3962.
- Wang H, Zhang SW, Zeng ZJ, Yan WY, 2014. Nutrition affects longevity and gene expression in honey bee (*Apis mellifera*) workers. *Apidologie*, 45(5): 618–625.
- Xu XL, Wang FH, Yang F, 2013. The influence on two kind of liquid feed for *Bombus hypocrita* colony development. *Heilongjiang Anim. Sci. Veter. Med.*, (23): 158–161. [徐希莲, 王凤贺, 杨甫, 2013. 两种液体饲料对小峰熊蜂蜂群发育的影响. *黑龙江畜牧兽医*, (23): 158–161]
- Zanotto FP, Raubenheimer D, Simpson SJ, 1996. Haemolymph amino acid and sugar levels in locusts fed nutritionally unbalanced diets. *J. Comp. Physiol. B*, 166(3): 223–229.
- Zhao YZ, An JD, Zhou ZY, Dong J, Xing YH, Qin JJ, 2011. Pollination behavior of *Apis mellifera ligustica* and *Bombus hypocrita* (Hymenoptera, Apidae) and the influencing factors in peach greenhouse. *Acta Entomol. Sin.*, 54(1): 89–96. [赵亚周, 安建东, 周志勇, 董捷, 邢艳红, 秦建军, 2011. 意大利蜜蜂和小峰熊蜂在温室桃园的传粉行为及其影响因素. *昆虫学报*, 54(1): 89–96]

(责任编辑: 赵利辉)