



# 基于职能分工的地熊蜂飞行能力的差异分析

赵荣华<sup>1,2</sup>, 曲焱焱<sup>1</sup>, 王 甦<sup>1</sup>, 苏晓玲<sup>3</sup>, 王玉玉<sup>2,\*</sup>, 王 欢<sup>1,\*</sup>

(1. 北京市农林科学院植物保护研究所, 北京 100097; 2. 河北农业大学植物保护学院, 保定 071000;  
3. 浙江省金华市农业科学研究院, 金华 321000)

**摘要:**【目的】熊蜂是一种社会性昆虫,不同级型以及同一级型不同生理阶段具有不同的职能分工。其中,飞行能力是影响不同生理阶段熊蜂传粉和交配等职能的一个重要因素。本研究旨在探究职能分工和体重对地熊蜂 *Bombus terrestris* 飞行能力的影响,为地熊蜂的高效生产和利用提供理论依据。【方法】利用飞行磨对地熊蜂蜂王、工蜂和雄蜂3种级型以及不同生理阶段的蜂王(处女王、滞育王和产卵王)在24 h内的飞行距离、飞行速度和飞行时间等飞行能力进行测定,分析飞行能力与职能、体重、飞行后体重下降量之间的相关性。【结果】在24 h吊飞试验中,地熊蜂雄蜂的累计飞行距离、累计飞行时间、最大飞行距离和最长飞行时间均显著高于工蜂和蜂王的,雄蜂和蜂王的平均飞行速度和最大飞行速度也显著高于工蜂的,即相同条件下工蜂飞行能力最差。不同生理阶段的蜂王的飞行能力存在显著差异,处女王的累计飞行距离、累计飞行时间、最大飞行距离、最长飞行时间、平均飞行速度和最大飞行速度均显著高于滞育王和产卵王的,后二者在飞行距离和飞行速度方面无显著差异。三型蜂中,蜂王和工蜂的累计飞行距离和累计飞行时间均与体重呈显著正相关,但平均飞行速度与体重无显著相关性;雄蜂飞行能力与体重无显著相关性,但累计飞行距离和累计飞行时间与飞行后体重下降量呈显著正相关;在蜂王的不同生理阶段,处女王的累计飞行距离和累计飞行时间与体重呈显著正相关,滞育王和产卵王累计飞行距离和累计飞行时间与飞行后体重下降量呈正相关。【结论】地熊蜂飞行能力的差异与阶段性的职能改变密切相关,且不同级型和生理阶段的地熊蜂的飞行能力分别与体重和飞行后体重下降量有一定的相关性。研究结果为地熊蜂在生产中的优选优育和应用提供了一定的理论基础。

**关键词:** 地熊蜂; 飞行能力; 体重; 级型结构; 职能分工

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2024)08-1115-12

## Analysis of differences in the flight ability of *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) based on division of labor

ZHAO Rong-Hua<sup>1</sup>, QU Yan-Yan<sup>1</sup>, WANG Su<sup>1</sup>, SU Xiao-Ling<sup>3</sup>, WANG Yu-Yu<sup>2,\*</sup>, WANG Huan<sup>1,\*</sup>

(1. Institute of Plant Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China; 2. College of Plant Protection, Hebei Agricultural University, Baoding 071000, China; 3. Jinhua Academy of Agricultural Sciences of Zhejiang Province, Jinhua 321000, China)

**Abstract:** 【Aim】Bumblebees, as social insects, have divisions of labor in different castes and even different physiological stages of the same caste. Flight ability is one of the key factors affecting their multiple behaviors including foraging and copulation, at different physiological stages. This study aims to explore the influences of division of labor and body weight on the flight ability of *Bombus terrestris*, so as to provide a theoretical basis for the efficient production and utilization of *B. terrestris*. 【Methods】The

基金项目: 北京市自然科学基金项目(6244039); 国家自然科学基金项目(32102240); 科技基础资源调查专项课题(2018FY100403)

作者简介: 赵荣华, 女, 1994年3月生, 河北衡水人, 硕士研究生, 研究方向为授粉蜂生物学, E-mail: zhaozhaohua@126.com

\* 通讯作者 Corresponding authors, E-mail: wangyy\_amy@126.com; wanghuan111986@163.com

收稿日期 Received: 2023-09-22; 接受日期 Accepted: 2024-01-11

flight ability of *B. terrestris* involving flight distance, flight velocity, and flight duration within 24 h, was measured by a flight mill on three castes (queens, workers and drones), and queens at different physiological stages (*i. e.* virgin queens, post-diapause queens and egg-laying queens), and the correlations between the flight ability and the caste, body weight and post-flight body weight loss were analyzed. 【Results】The cumulative flight distance, cumulative flight duration, maximum flight distance and maximum flight duration of drones of *B. terrestris* were significantly longer than those of workers and queens within 24-h tethered flight. The average flight velocity and maximum flight velocity of drones and queens were significantly higher than those of workers, *i. e.* the flight ability of workers was the worst under the same conditions. There were significant differences in the flight ability of queens at different physiological stages. The cumulative flight distance, cumulative flight duration, maximum flight distance, maximum flight duration, average flight velocity and maximum flight velocity of the virgin queens were significantly higher than those of the post-diapause and egg-laying queens. There was no significant difference in the flight distance and flight velocity between the latter two queens. The cumulative flight distance and duration of queens and workers were significantly positively correlated with the body weight, but there was no significant correlation between their average flight velocity and body weight. In addition, no significant correlation was observed between the flight ability of drones and their body weight, but the cumulative flight distance and duration of drones were significantly positively correlated with the post-flight body weight loss. The cumulative flight distance and duration of virgin queens were positively correlated with the body weight, while the cumulative flight distance and duration of post-diapause and egg-laying queens were positively correlated with their post-flight body weight loss. 【Conclusion】The difference in the flight ability of *B. terrestris* is closely related to the changes in staged functions, and the flight abilities of *B. terrestris* at different castes and physiological stages are somewhat correlated with their body weight and post-flight body weight loss, respectively. These results may provide the theoretical basis for optimizing the breeding of *B. terrestris* in production applications.

**Key words:** *Bombus terrestris*; flight ability; body weight; caste structure; division of labor

社会性昆虫相比于独居昆虫具有亲代照料、生殖分工和世代重叠 3 个最重要的特征,在物种进化和适应环境的过程中,社会性昆虫的利他性在群体表现出了复杂的结构,包括级型分化和社会等级。不同的级型和社会等级根据形态、生理和行为适应,承担特定的任务和角色(张慧等, 2021)。社会性昆虫复杂的群体结构以及明确的分工合作,使整个群体具有更高效的生存、繁衍和适应环境的能力,一直是进化生物学的研究热点(LeBoeuf *et al.*, 2013; Gadagkar *et al.*, 2019)。社会性昆虫的劳动分工不仅存在于不同级型个体之间,同一级型在觅食、守卫、照顾子代等行为上也存在职能分化(Robinson, 1992; Corona *et al.*, 2016),而这种职能分化随着外界环境的变化和种群内部的需求而发生更加精细的调整,即职能或生理功能的变化伴随着行为的改变(Wilson, 1985, 1987; 张慧等, 2021)。例如,负责繁殖的日本弓背蚁 *Camponotus japonicus* 雌蚁在它们交配前能够飞行,完成交配后,专职产卵,它们的翅随

之脱落,飞行能力消失,成为蚁后(谭声江等, 1997)。

地熊蜂 *Bombus terrestris* 是处于群居蜂和独居蜂之间的一类社会性昆虫,群体的发展以解除滞育后的单独的蜂王为起点,随着第一批工蜂的出现,蜂王开启群居阶段。在群体发展过程中,相比于工蜂和雄蜂,蜂王经历了独居和群居两个阶段,因此,蜂王不仅与工蜂和雄蜂存在级型间生理功能的差异,蜂王级型在群体不同阶段,其形态、生理和行为会随着群体的发展和需求产生一定的变化(徐希莲等, 2015)。例如,在群体发展初期,蜂王处于独居阶段,没有工蜂的帮助,既要负责产卵、照料子代,又要负责采集食物,当第一批工蜂出现后,蜂王的职能变为专职产卵,不再出巢采集。然而到了蜂群发展后期,群体出现了处女王,处女王的出现意味着新的群体的建立,当在新群体建立之前,处女王需要完成交配、滞育两个过程,生理和行为也会随之转变。相比于蜂王,工蜂和雄蜂的职责相对比较单一,一般正常群体,工蜂只负责维持群体的生存和发展,主要为外

出采集工作,而雄蜂性成熟后负责与性成熟的处女王通过飞行追逐完成竞争交配,在交配完成后几天内雄蜂会死亡,新一代蜂王则通过采集存储能量,进入滞育阶段(安建东等, 2006; Amsalem *et al.*, 2015; 何金明等, 2021)。社会性昆虫在经受外界或种群内部选择压力的影响下,不仅级型间存在职能分工,同一级型在群体发展过程中还会发生职能的转变,并伴随行为的变化。飞行能力是昆虫适应性进化的重要里程碑,有利于它们寻偶、避敌、觅食等。飞行能力促进了昆虫的大范围扩散,一方面是昆虫成灾的主要原因(Rankin and Burchsted, 1992),另一方面是昆虫保证生存繁衍的重要行为策略。昆虫飞行能力的测定是研究昆虫飞行行为的理论基础(Campos *et al.*, 2004),可用于预测害虫的扩散蔓延区域和灾变预警(Barthell *et al.*, 2002)和评估传粉昆虫传粉效率(丁楠等, 2013)。昆虫在飞行过程中会受多种因素的影响,包括性别、日龄、补充营养、交配、体重、能量储备及生理状态等个体内在因素和温度、湿度、光照、风力等环境因素(Arnes and Cooter, 1991; Jiang *et al.*, 2010; Sappington and Burks, 2014; 刘豪, 2021)。然而,在环境因素相同的情况下,个体内在因素对飞行能力的影响显得尤为重要。

目前关于飞行能力的研究主要集中在害虫迁飞能力(胡高等, 2020),而对于传粉昆虫飞行能力的研究相对较少。传粉昆虫的飞行能力是影响其传粉效率的重要因素,对于社会性的传粉昆虫而言,对其繁衍生存也具有重要意义。地熊蜂是一种以采集花粉和花蜜为食的社会性昆虫,是显花植物的重要传粉者(Sapir *et al.*, 2019; 王宏栋等, 2022)。地熊蜂因体型大,具有飞行能力强、声震授粉等特点(Zhang *et al.*, 2015; 郑子南和吴晓磊, 2019; 吴振江等, 2020; 黄训兵等, 2021; 王福莲等, 2022),是众多野生植物和多种农作物的传粉媒介,更是一些特殊生境植物的唯一传粉者(付宝春和杨蛟峰, 2014; 张红等, 2021)。因此,研究地熊蜂飞行能力对提高其繁殖和利用效率具有重要意义。在众多研究昆虫飞行能力的方法中,飞行磨是研究昆虫飞行能力的生理生态学基础,能够测定昆虫的飞行速度、飞行时间、飞行距离及最大值等反映飞行能力的重要参数(刘莎等, 2018)。本研究通过利用飞行磨对地熊蜂进行吊飞试验,旨在明确在相同环境条件下,不同级型和同一级型不同生理阶段蜂王的飞行能力差异,探究地熊蜂级型和体重及变化与飞行能力的关系,为高效繁殖和利用地熊蜂提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试虫源

供试的地熊蜂由北京市农林科学院植物保护研究所提供,为室内长期饲养种群,实验室饲养条件为:黑暗环境,温度( $28 \pm 2$ ) $^{\circ}\text{C}$ ,相对湿度(RH)  $55\% \pm 5\%$ 。蜂群饲养于蜂箱(长 $\times$ 宽 $\times$ 高 =  $22\text{ cm} \times 22\text{ cm} \times 16\text{ cm}$ )中,提供足够的糖水和新鲜油菜花粉。

### 1.2 不同级型地熊蜂的取样

选取地熊蜂3个级型以及蜂王的关键生理阶段进行飞行能力的测定。

工蜂:将蜂箱放入网笼中,打开出巢口,取飞出蜂箱进行采集的工蜂进行吊飞试验,共测试109头,采集的样品为地熊蜂采集蜂。

雄蜂:群体发展后期,随机挑选新出房雄蜂,标记后,饲养12 d进行吊飞试验,共测试51头,取样时间为雄蜂最佳交配日龄(安建东, 2004)。

处女王:群体发展后期,随机挑选新出房蜂王,标记后,饲养8 d进行吊飞试验,共测试79头,出房后8 d为地熊蜂处女王交配的最佳日龄(安建东, 2004)。

滞育王:交配后的蜂王在冷库滞育3个月,取出,解除滞育后,单独饲养3 d,进行吊飞试验,共测试67头,此阶段蜂王的卵巢开始发育,但同时要承担外出采集的工作,繁殖和飞行行为对其同等重要,滞育后需喂食3 d以激活卵巢。

产卵王:群体快速发展期,取具有30头工蜂以上但未出雄蜂和处女王的蜂群中的蜂王进行吊飞试验,共测试52头,此阶段蜂王专职产卵,不再外出采集。

### 1.3 吊飞测试

本研究使用的昆虫飞行磨系统由河南佳多科工贸有限责任公司设计制造,该系统由主机和12个飞行磨组成,吊臂为长30 cm、直径0.5 mm的铜丝。每个飞行磨由磁悬浮立柱、吊臂和计数器等组成,可自动记录昆虫飞行过程中速度、时间和距离等参数的变化。

吊飞前将待测的地熊蜂装入干净的采集管中,使用蜂王麻醉系统 Reactive CO<sub>2</sub> Generator(索胜生物科技)对地熊蜂麻醉2 s左右,该麻醉系统能快速产生CO<sub>2</sub>气体,能短时间对熊蜂麻醉,且对熊蜂不造成伤害。用20 s速干型蜂王背标专用胶水(索胜生物科技)将大头针平滑面粘到试虫前胸背板上,

之后将大头针针头端插入吊臂远端的圆孔中;保持虫体飞行的切线方向与吊臂垂直。待试虫苏醒后轻轻吹其翅膀,观察是否能正常振翅,能正常振翅的昆虫放在飞行磨上吊飞。

吊飞时间为 24 h,吊飞室内温度保持 25 ℃,相对湿度为 60% ~ 70%,光周期为 16L: 8D,整个吊飞过程在相对恒定的环境中完成。飞行能力用累计飞行距离、累计飞行时间、平均飞行速度及最大飞行距离、最长飞行时间和最大飞行速度表示,各飞行参数均由系统自带分析软件计算得出。飞行距离低于 5 m 的数据被认为不可靠数据,予以去除,每组测试处理的有效重复个体数大于 30 头。吊飞前和吊飞后对吊飞昆虫进行称重,记录初始体重和飞行后体重下降量。

#### 1.4 数据分析

用 IBM SPSS Statistics 22.0 对试验数据进行统计分析,计算三型蜂和不同生理阶段蜂王的累计飞

行距离、累计飞行时间、最大飞行距离、最长飞行时间、平均飞行速度以及最大飞行速度的平均值、标准误,使用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验差异显著性,并使用 Duncan 氏新复极差法进行事后多重比较。地熊蜂飞行能力与体重和飞行后体重下降量之间进行 Pearson 相关性分析,使用 GraphPad Prism 8 绘图。

## 2 结果

### 2.1 地熊蜂不同级型之间飞行能力的差异

在三型蜂中,雄蜂的累计飞行距离(6.72 km)和累计飞行时间(1.90 h)均显著高于蜂王(分别为 2.06 km 和 0.57 h)和工蜂的(分别为 0.25 km 和 0.14 h)(累计飞行距离:  $F_{2,355} = 35.694$ ,  $P < 0.001$ ; 累计飞行时间:  $F_{2,355} = 60.066$ ,  $P < 0.001$ )(图 1: A, B),雄蜂的最大飞行距离(4.08 km)和最

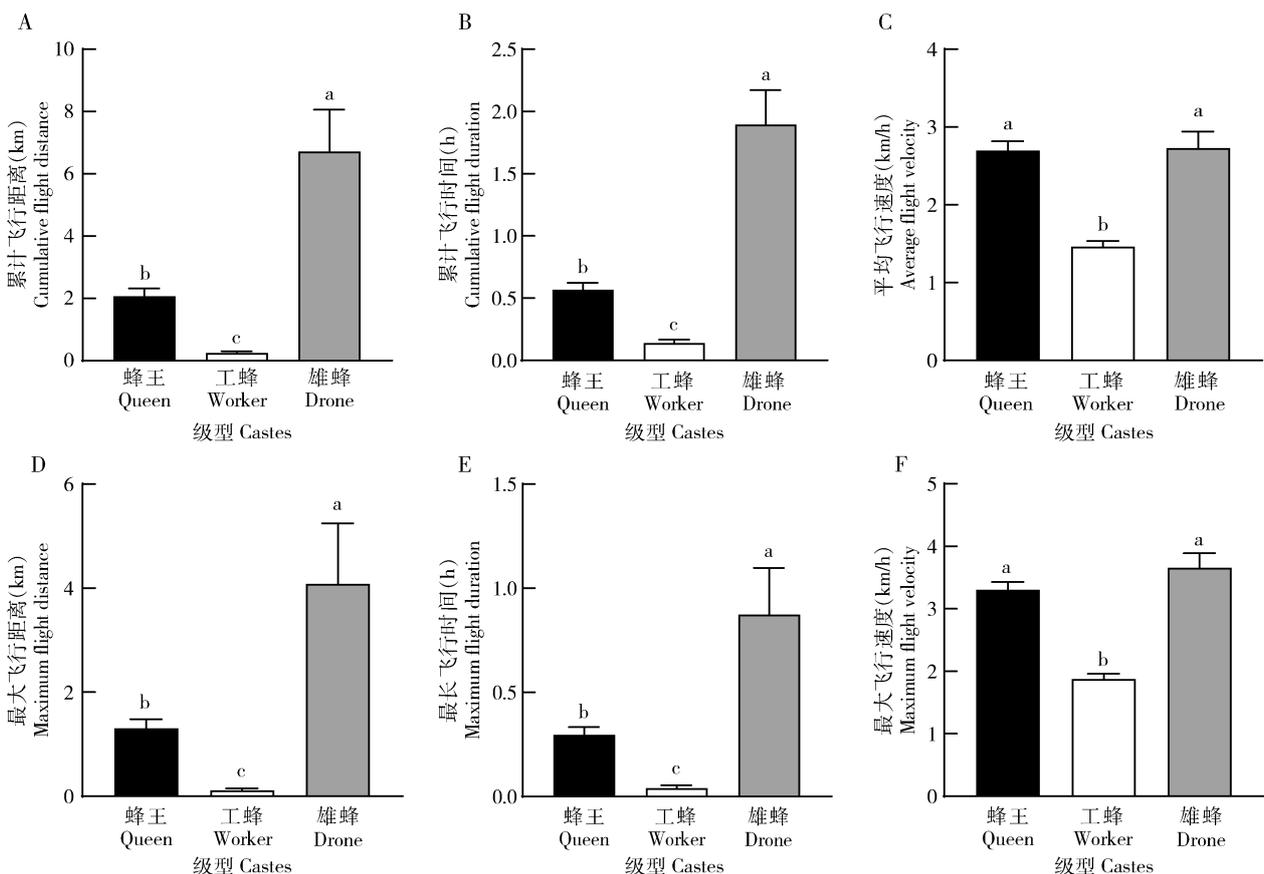


图 1 地熊蜂三型蜂飞行能力的差异

Fig. 1 Differences in the flight abilities of three castes of *Bombus terrestris*

A: 累计飞行距离 Cumulative flight distance; B: 累计飞行时间 Cumulative flight duration; C: 平均飞行速度 Average flight velocity; D: 最大飞行距离 Maximum flight distance; E: 最长飞行时间 Maximum flight duration; F: 最大飞行速度 Maximum flight velocity. 图中数据为平均值  $\pm$  标准误;柱上不同小写字母表示不同组间差异显著 ( $P < 0.05$ , 单因素方差分析, Duncan 氏多重比较)。下图同。Data in the figure are mean  $\pm$  SE. Different lowercase letters above bars indicate significant difference among groups ( $P < 0.05$ , one-way ANOVA, Duncan's multiple range test). The same for the following figures.

长飞行时间(0.87 h)也显著高于蜂王(分别为1.30 km和0.30 h)和工蜂的(分别为0.11 km和0.04 h)(最大飞行距离:  $F_{2,355} = 20.476$ ,  $P < 0.001$ ; 最长飞行时间:  $F_{2,355} = 22.826$ ,  $P < 0.001$ ) (图1: D, E)。蜂王的累计飞行距离(2.06 km)、累计飞行时间(0.57 h)、最大飞行距离(1.30 km)和最长飞行时间(0.3 h)显著高于工蜂的(分别为0.25 km, 0.14 h, 0.11 km和0.04 h)(图1: A, B, D, E) ( $P < 0.05$ )。蜂王与雄蜂之间的平均飞行速度(分别为2.70和2.73 km/h)及最大飞行速度(分别为3.30和3.65 km/h)无显著差异( $P < 0.05$ ),但均显著高于工蜂的(分别为1.46和1.88 km/h)(平均飞行速度:  $F_{2,355} = 28.572$ ,  $P < 0.001$ ; 最大飞行速度:  $F_{2,355} = 37.832$ ,  $P < 0.001$ ) (图1: C, F)。工蜂的累计飞行距离、累计飞行时间、最大飞行距离、最

长飞行时间、平均飞行速度和最大飞行速度相较蜂王和雄蜂均最低,且显著低于蜂王和雄蜂的( $P < 0.05$ ) (图1: A-F)。

## 2.2 不同级型地熊蜂体重与飞行后体重下降量的差异

不同级型的地熊蜂体型大小不同,图2(A)所示,三型蜂飞行前体重由高到低依次为蜂王、雄蜂和工蜂(0.83, 0.33和0.26 g/头),三者体重差异显著( $F_{2,189} = 469.269$ ,  $P < 0.001$ )。

持续飞行24 h后的地熊蜂三型蜂体重下降量差异显著( $F_{2,189} = 36.865$ ,  $P < 0.001$ ),蜂王飞行后体重下降量最高,显著高于雄蜂和工蜂的( $P < 0.05$ );其次是雄蜂;体重下降量工蜂飞行后体重下降量最少。三型蜂中蜂王、工蜂和雄蜂飞行后体重下降量分别为0.12, 0.04和0.08 mg/头(图2: B)。

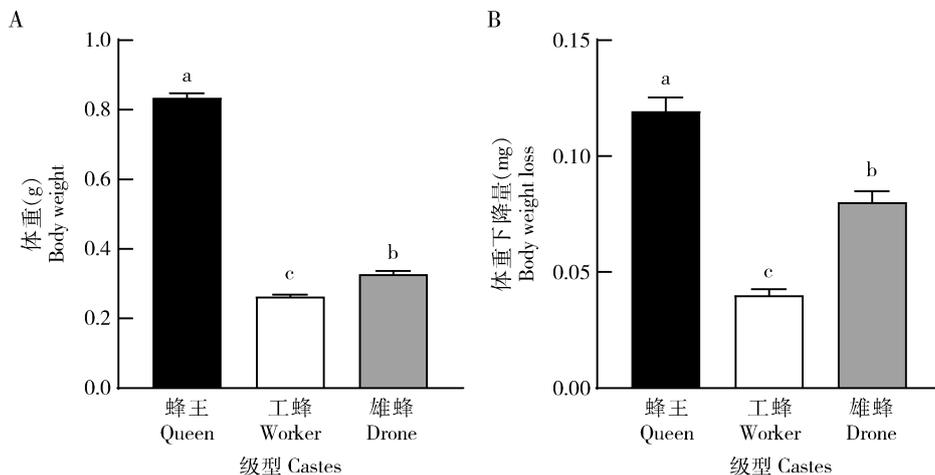


图2 地熊蜂三型蜂体重(A)与飞行后体重下降量(B)的差异

Fig. 2 Differences in the body weight (A) and post-flight body weight loss (B) of three castes of *Bombus terrestris* 吊飞24 h后测定体重下降量。The body weight loss was measured at 24 h after tethered flight. 下同。The same below.

## 2.3 不同级型地熊蜂体重与飞行能力的相关性

不同级型地熊蜂飞行前体重与飞行能力的相关性分析结果显示,蜂王和工蜂的飞行前体重与累计飞行距离(蜂王:  $r = 0.222$ ,  $P < 0.05$ ; 工蜂:  $r = 0.450$ ,  $P < 0.05$ )和累计飞行时间(蜂王:  $r = 0.200$ ,  $P < 0.05$ ; 工蜂:  $r = 0.341$ ,  $P < 0.05$ )呈显著正相关,与平均飞行速度无显著相关性(蜂王:  $r = 0.120$ ,  $P = 0.200$ ; 工蜂:  $r = 0.231$ ,  $P = 0.142$ )。雄蜂的飞行前体重与累计飞行距离( $r = 0.243$ ,  $P = 0.160$ )、累计飞行时间( $r = 0.200$ ,  $P = 0.250$ )和平均飞行速度( $r = 0.163$ ,  $P = 0.351$ )无显著相关性(表1)。

不同级型地熊蜂飞行后体重下降量与飞行能力的相关性分析结果显示,蜂王和工蜂的飞行后体重

下降量与累计飞行距离(蜂王:  $r = 0.026$ ,  $P = 0.784$ ; 工蜂:  $r = 0.038$ ,  $P = 0.813$ )、累计飞行时间(蜂王:  $r = 0.131$ ,  $P = 0.163$ ; 工蜂:  $r = 0.072$ ,  $P = 0.650$ )和平均飞行速度(蜂王:  $r = -0.040$ ,  $P = 0.674$ ; 工蜂:  $r = 0.134$ ,  $P = 0.396$ )无显著相关性。雄蜂的飞行后体重下降量与累计飞行距离( $r = 0.728$ ,  $P < 0.001$ )、累计飞行时间( $r = 0.749$ ,  $P < 0.001$ )和平均飞行速度( $r = 0.408$ ,  $P < 0.05$ )均显著正相关(表2)。

## 2.4 不同生理阶段蜂王的飞行能力差异

蜂王在整个繁殖期因群体发展经历了独居到群居的过程,相应的生理和职责会发生改变,从图3结果看,不同生理阶段蜂王的飞行能力具有一定的差异。处女王的累计飞行距离( $F_{2,195} = 7.858$ ,  $P = 0.001$ )、

表 1 不同级型地熊蜂的体重与飞行能力的相关性分析

Table 1 Correlation analysis between the body weight and the flight abilities of different castes of *Bombus terrestris*

级型 Castes	统计学参数 Statistical parameters	累计飞行距离(km) Cumulative flight distance	累计飞行时间(h) Cumulative flight duration	平均飞行速度(km/h) Average flight velocity
蜂王 Queen	Pearson 相关系数 Pearson correlation coefficient	0.222 *	0.200 *	0.120
	显著性 Significance	0.017	0.032	0.200
	<i>N</i>	115	115	115
工蜂 Worker	Pearson 相关系数 Pearson correlation coefficient	0.450 **	0.341 *	0.231
	显著性 Significance	0.003	0.027	0.142
	<i>N</i>	42	42	42
雄蜂 Drone	Pearson 相关系数 Pearson correlation coefficient	0.243	0.200	0.163
	显著性 Significance	0.160	0.250	0.351
	<i>N</i>	35	35	35

星号和双星号分别表示经双尾检验在 0.05 和 0.01 水平具有显著相关性。下表同。The asterisk and double asterisks indicate significant correlations at the 0.05 and 0.01 levels, respectively, by two-tailed test. The same for the following tables.

表 2 不同级型地熊蜂飞行后体重下降量与飞行能力的相关性分析

Table 2 Correlation analysis between the post-flight body weight loss and the flight abilities of different castes of *Bombus terrestris*

级型 Castes	统计学参数 Statistical parameters	累计飞行距离(km) Cumulative flight distance	累计飞行时间(h) Cumulative flight duration	平均飞行速度(km/h) Average flight velocity
蜂王 Queen	Pearson 相关系数 Pearson correlation coefficient	0.026	0.131	-0.040
	显著性 Significance	0.784	0.163	0.674
	<i>N</i>	115	115	115
工蜂 Worker	Pearson 相关系数 Pearson correlation coefficient	0.038	0.072	0.134
	显著性 Significance	0.813	0.650	0.396
	<i>N</i>	42	42	42
雄蜂 Drone	Pearson 相关系数 Pearson correlation coefficient	0.728 **	0.749 **	0.408 *
	显著性 Significance	0.000	0.000	0.015
	<i>N</i>	35	35	35

累计飞行时间 ( $F_{2,195} = 7.168, P = 0.001$ )、最大飞行距离 ( $F_{2,195} = 4.309, P = 0.015$ )、最长飞行时间 ( $F_{2,195} = 3.487, P = 0.033$ )、平均飞行速度 ( $F_{2,195} = 5.319, P = 0.006$ ) 和最大飞行速度 ( $F_{2,195} = 7.238, P = 0.001$ ) 均显著高于滞育王和产卵王的, 处女王的累计飞行距离、累计飞行时间和平均飞行速度分别为 3.27 km, 0.80 h 和 3.16 km/h, 最大飞行距离、最长飞行时间和最大飞行速度分别为 1.92 km, 0.41 h 和 3.86 km/h, 而滞育王与产卵王间累计飞行距离(分别为 1.49 和 0.97 km)、累计飞行时间(分别为 0.49 和 0.31 h)、最大飞行距离(分别为 1.05 和 0.69 km)、最长飞行时间(分别为 0.25 和 0.17 h)、平均飞行速度(分别为 2.33 和 2.47 km/h) 和最大飞行速度(分别为 3.05 和 2.80 km/h) 均无显著差异 ( $P > 0.05$ ) (图 3: A-F)。

## 2.5 不同生理阶段蜂王体重与体重下降量的差异

不同生理阶段的蜂王体重差异显著 ( $F_{2,112} = 36.323, P < 0.001$ ), 其中, 产卵蜂王体重 (0.96 g/头) 显著高于处女王的 (0.86 g/头) 和滞育王的 (0.73 g/头), 处女王的体重显著高于滞育后蜂王的 ( $P < 0.05$ ) (图 4: A)。

持续飞行 24 h 后体重下降量最多的是产卵蜂王, 下降量为 0.17 mg/头; 其次是滞育王, 飞行后体重下降 0.11 mg/头; 飞行后体重下降量最少的为处女王 (0.08 mg/头), 三者飞行后体重下降量差异显著 ( $F_{2,112} = 20.110, P < 0.001$ ) (图 4: B)。

## 2.6 不同生理阶段的蜂王的体重与飞行能力的相关性

不同生理阶段蜂王飞行前体重与飞行能力的相关性分析结果显示, 处女王飞行前体重与累计飞行

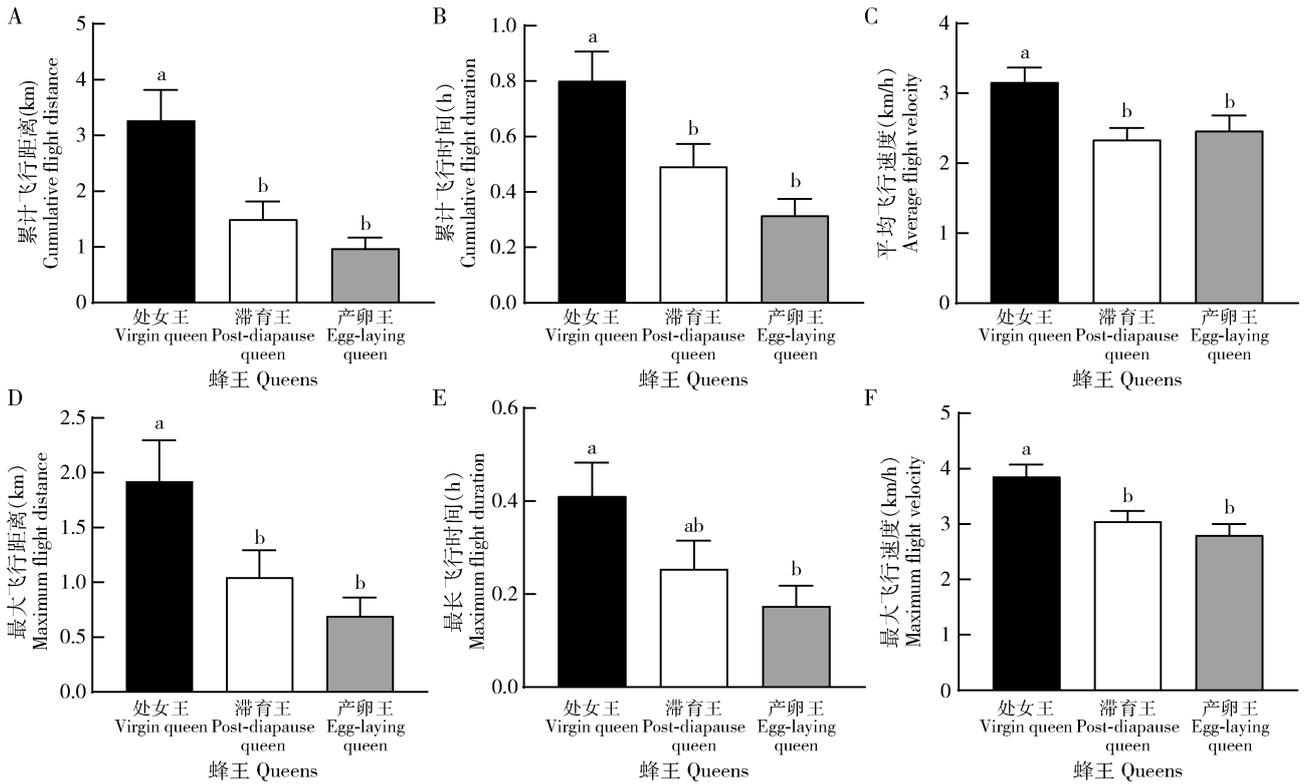


图3 地熊蜂不同生理阶段蜂王的飞行能力差异

Fig. 3 Differences in the flight abilities of *Bombus terrestris* queens at different physiological stages

A: 累计飞行距离 Cumulative flight distance; B: 累计飞行时间 Cumulative flight duration; C: 平均飞行速度 Average flight velocity; D: 最大飞行距离 Maximum flight distance; E: 最长飞行时间 Maximum fight duration; F: 最大飞行速度 Maximum flight velocity.

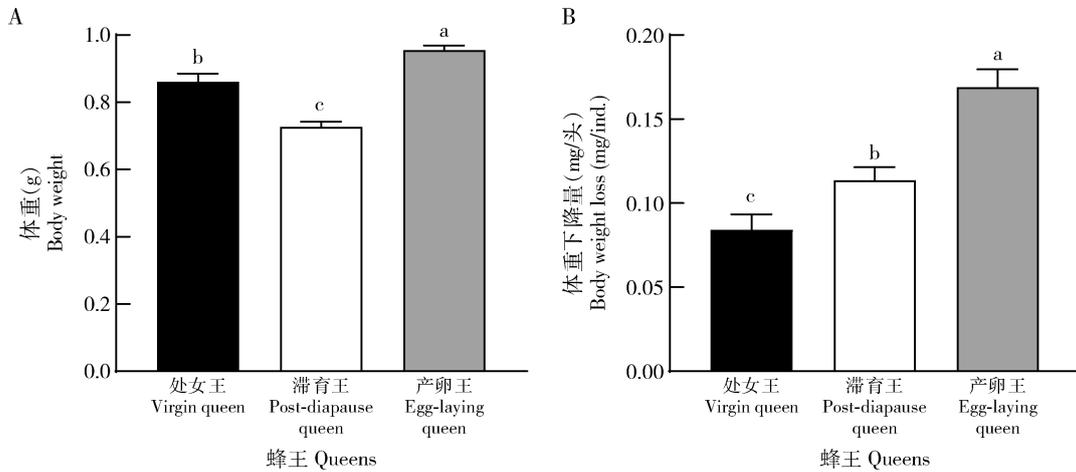


图4 地熊蜂不同生理阶段蜂王体重(A)与飞行后体重下降量(B)的差异

Fig. 4 Differences in the body weight (A) and post-flight body weight loss (B) of *Bombus terrestris* queens at different physiological stages

距离 ( $r = 0.336, P < 0.05$ ) 和累计飞行时间 ( $r = 0.347, P < 0.05$ ) 呈正相关, 与平均飞行速度 ( $r = 0.104, P = 0.534$ ) 无显著的相关性; 滞育王和产卵王的飞行前体重与累计飞行距离 (滞育王:  $r = 0.201, P = 0.186$ ; 产卵王:  $r = -0.048, P = 0.795$ )、累计飞行时间 (滞育王:  $r = 0.262, P =$

$0.082$ ; 产卵王:  $r = -0.017, P = 0.925$ ) 和平均飞行速度 (滞育王:  $r = -0.077, P = 0.615$ ; 产卵王:  $r = 0.077, P = 0.676$ ) 无显著相关性 (表3)。

不同生理阶段蜂王飞行后体重下降量与飞行能力的相关性分析结果显示, 处女王飞行后体重下降量与累计飞行距离 ( $r = 0.136, P = 0.415$ ) 和累计飞

行时间( $r=0.275$ ,  $P=0.095$ )和平均飞行速度( $r=-0.115$ ,  $P=0.491$ )无显著的相关性;滞育王和产卵王飞行后体重下降量与累计飞行距离(滞育王: $r=0.371$ ,  $P<0.05$ ;产卵王: $r=0.386$ ,  $P<0.05$ )、累计飞行时间(滞育王: $r=0.418$ ,  $P<0.05$ ;产卵王: $r=0.412$ ,  $P<0.05$ )呈正显著相关,与平均飞行速度(滞育王: $r=0.119$ ,  $P=0.437$ ;产卵王: $r=0.302$ ,  $P=0.093$ )无显著相关性(表4)。

表3 不同生理阶段地熊蜂蜂王的飞行能力与体重的相关性分析

Table 3 Correlation analysis between the flight abilities and the body weight of *Bombus terrestris* queens at different physiological stages

蜂王 Queens	统计学参数 Statistical parameters	累计飞行距离(km) Cumulative flight distance	累计飞行时间(h) Cumulative flight duration	平均飞行速度(km/h) Average flight velocity
处女王 Virgin queen	Pearson 相关系数 Pearson correlation coefficient	0.336 *	0.347 *	0.104
	显著性 Significance	0.039	0.033	0.534
	<i>N</i>	38	38	38
滞育王 Post-diapause queen	Pearson 相关系数 Pearson correlation coefficient	0.201	0.262	-0.077
	显著性 Significance	0.186	0.082	0.615
	<i>N</i>	45	45	45
产卵王 Egg-laying queen	Pearson 相关系数 Pearson correlation coefficient	-0.048	-0.017	0.077
	显著性 Significance	0.795	0.925	0.676
	<i>N</i>	32	32	32

表4 不同生理阶段地熊蜂蜂王的飞行能力与飞行后的体重下降量的相关性分析

Table 4 Correlation analysis between the flight abilities and the post-flight body weight loss of *Bombus terrestris* queens at different physiological stages

蜂王 Queens	统计学参数 Statistical parameters	累计飞行距离(km) Cumulative flight distance	累计飞行时间(h) Cumulative flight duration	平均飞行速度(km/h) Average flight velocity
处女王 Virgin queen	Pearson 相关系数 Pearson correlation coefficient	0.136	0.275	-0.115
	显著性 Significance	0.415	0.095	0.491
	<i>N</i>	38	38	38
滞育王 Post-diapause queen	Pearson 相关系数 Pearson correlation coefficient	0.371 *	0.418 **	0.119
	显著性 Significance	0.012	0.004	0.437
	<i>N</i>	45	45	45
产卵王 Egg-laying queen	Pearson 相关系数 Pearson correlation coefficient	0.386 *	0.412 *	0.302
	显著性 Significance	0.029	0.019	0.093
	<i>N</i>	32	32	32

### 3 讨论

地熊蜂作为社会性昆虫具有复杂的群体结构和明确的社会分工,尤其是在不同级型之间分工明确,此外,同一级型在群体发展过程中也会发生职能的转变,例如蜂王。本研究首次对地熊蜂3个级型和蜂王3个重要生理阶段的飞行能力进行了测定,地熊蜂3个级型之间和蜂王不同生理阶段的飞行能力上存在一定的差异,且这种差异与职能分工或转变

密切相关(图1和3)。

昆虫在飞行过程中主要受外界和自身因素的影响,在保证环境条件一致的情况下,昆虫自身因素对飞行能力差异的影响成为主要因素。在自身因素中,性别是人们研究昆虫飞行能力首先考虑的因素。一般情况下,雌性昆虫的飞行能力强于雄性。例如,绿盲蝽 *Apolygus lucorum* 和凹唇壁蜂 *Osmia excavata* 雌成虫的飞行能力显著大于雄成虫的(Lu *et al.*, 2007; 丁楠等, 2013)。但也存在不一致的结果,如美国白蛾 *Hyphantria cunea*、亚洲型舞毒蛾 *Lymantria*

*dispar* 和二点委夜蛾 *Athetis lepigone* 雄成虫比雌成虫的飞行能力更强(杨帆等, 2012; 郑作涛等, 2014; 李雅惠等, 2023), 在草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*、黄地老虎 *Agrotis segetum* 和桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 的研究中, 雌、雄成虫飞行能力无显著差异(崔建新等, 2016; 郭江龙等, 2016; 葛世帅等, 2019), 表明飞行能力在不同的昆虫中与雌雄的相关性并不完全一致, 可能会随着外界环境变化和群体的发展而发生改变。本研究中, 雄蜂的累计飞行距离、累计飞行时间、最大飞行距离和最长飞行时间显著高于雌蜂(蜂王和工蜂)的(图 1), 与前人研究的雌蜂飞行能力高于雄蜂并不一致, 可能与本研究采集的雄蜂为性成熟雄蜂有关。有研究表明, 蜜蜂雄蜂性成熟后需要出巢搜寻雄蜂聚集区(drone congregation areas, DCAs), 搜寻 DCAs 的过程需要较长的飞行时间(超过 30 min)(Koeniger *et al.*, 2005; Rangel and Fisher, 2019)。此外, 雄蜂在和蜂王交配之前需要在 DCAs 区域与数百头雄蜂竞争(Heinze, 2016), 且在平均距离 2~4 km 的多个聚集区循环飞行(Ayup *et al.*, 2021), 最终胜出, 完成交配(Reyes *et al.*, 2019)。这可能是性成熟的地熊蜂雄蜂的飞行能力显著高于雌蜂的主要原因。此外, 性成熟的雄蜂在飞行过程中留下信息素等信号, 便于处女王性成熟后找到通过 DCAs 区域并完成交配(周志勇, 2016), 这可能是雄蜂飞行距离、飞行时间显著高于蜂王, 而飞行速度没有显著差异的原因之一。除了性别, 体型也是影响飞行能力的一个重要的自身因素, 研究表明, 一般体型较大的昆虫飞行能力较强(刘莎等, 2018), 在地熊蜂雌性蜂中存在一致的结果, 地熊蜂的蜂王体型大于工蜂, 其飞行能力也显著高于工蜂。

昆虫的生长发育和繁殖对昆虫飞行能力也具有显著的影响, 一般情况下, 雌虫在交配或者产卵前后其飞行能力会产生变化。例如, 香梨优斑螟 *Euzophera pyriella* 和苹小吉丁 *Agrilus mali* 等昆虫雌成虫交配后飞行能力显著低于未交配的(崔笑雄等, 2020; 马志龙等, 2020), 本研究结果表明地熊蜂处女王的飞行时间、飞行距离和飞行速度均显著高于滞育王和产卵王的(图 3), 即交配后地熊蜂蜂王的飞行能力降低了, 这与上述结果相一致, 原因可能是处女王在交配后和滞育前需要采集大量的食物, 在体内贮存营养和脂肪保证顺利滞育越冬, 这对处女王的飞行能力有较高的要求(Tatar and Yin, 2001; 徐凯等, 2019)。而地熊蜂滞育王和产卵王

在飞行能力上无显著差异(图 3), 可能是因为蜂王解除滞育后, 蜂王的职责除了负责采集食物外, 其体内的卵巢开始发育, 开始为产卵做准备, 使其飞行能力显著低于处女王, 而与产卵王无显著差异。蜂王产卵后, 尤其是第一批工蜂出房后, 蜂王职能转变为专职产卵, 不再出巢, 其飞行距离和飞行时间较滞育王有下降趋势, 但差异不显著, 表明滞育和产卵均会影响地熊蜂的飞行能力, 这与前人研究的交配和产卵会影响昆虫雌成虫的飞行能力(Hanski *et al.*, 2006; Azizi *et al.*, 2009; 潘攀, 2013; 王伟等, 2013)一致。也有研究发现, 在黑点银纹夜蛾 *Autographa nigrisigna* 和花曲柳窄吉丁 *Agrilus planipennis* 中, 交配后的雌成虫飞行能力更强(Hashiyama *et al.*, 2013; 王辉, 2014), 这可能与昆虫交配后的职责有关。因此, 同一昆虫的不同生理阶段其飞行能力除了受生长发育和繁殖的影响, 也可能与职能的变化存在相关性。

昆虫的飞行能力是寻偶、避敌、觅食等行为的必要保障。体重和飞行过程中体重的减少量与飞行能力密切相关(丁楠等, 2013)。在地熊蜂三型蜂中, 蜂王的体重显著高于雄蜂和工蜂的, 雄蜂的体重显著高于工蜂的(图 2: A)。然而, 在本研究中, 地熊蜂雄蜂整体的飞行能力高于蜂王和工蜂的(图 1), 这可能与三型蜂的职责和生理阶段不同有关。蜂王的职能主要为产卵, 卵巢发育, 腹部膨大, 体重高于另外两个级型。性成熟的雄蜂作为繁殖父本, 其体重和飞行能力对于争取交配机会和繁衍下一代至关重要, 故其体重高于工蜂。工蜂长期负责采集, 身体结构和代谢策略得到了一定的进化, 其体型小于蜂王和雄蜂, 可能是节约能力的一种适应性策略(徐希莲等, 2015; 周志勇, 2016)。在蜂王职能转变的过程中, 产卵王的体重显著高于处女王和滞育王的(图 4: A), 主要是因为产卵王卵巢发育完全, 体内有大量的卵细胞; 处女王的体重显著高于滞育王的(图 4: A), 原因是滞育王在解除滞育前需要在低温环境(1-4 °C)滞育 3 个月, 体内存储的 80% 的能量会在这个过程中消耗(Alford, 1969), 从而导致其体重低于处女王。

除了自身体重, 飞行后体重下降量可能与级型或者生理阶段也存在一定的相关性。本结果显示, 地熊蜂蜂王飞行后体重下降量显著高于雄蜂和工蜂的, 雄蜂飞行后体重下降量显著高于工蜂的, 飞行后体重下降量的差异与体重差异相一致(图 2), 可能昆虫体型越大, 飞行过程中消耗能量越多(陆昆鹏,

2020), 当体内存储的能力匮乏时, 身体的脂肪等其他物质可能通过一定的通路转变为能量。此外, 工蜂是群体生存和发展的主要劳动者, 经过与植物长期的协同进化, 形成了最佳飞行策略和访花模式 (Kembro *et al.*, 2019; 周峰等, 2023), 在飞行过程中可能会通过调节身体机能节省体力, 提高工作效率 (逯彦果等, 2019), 从而导致飞行的体能消耗最少。地熊蜂滞育王经过滞育期的能量消耗以及解除滞育后的卵巢发育导致的飞行能力下降, 在飞行过程中需要付出较高的体能觅食和营巢, 因此, 其飞行后体重下降量显著高于处女王的 (图 4: B)。地熊蜂产卵王在产卵后不再出巢, 对飞行的需求降低, 推测产卵王的飞行能力退化, 可能仅存留了逃跑的飞行需求。此外, 以生殖为主的雌成虫飞行肌细胞会发生裂解, 产物转向生殖系统 (Hanski *et al.*, 2006), 因此产卵王飞行需要消耗较大的体能。地熊蜂飞行能力与体重和飞行后体重下降量的相关性结果表明, 处女王和工蜂的飞行距离和飞行时间与吊飞前体重呈正相关 (表 1 和 3), 与飞行后体重下降量相关性不显著 (表 2 和 4); 而滞育王和产卵王飞行距离和飞行时间与飞行后体重下降量呈正相关 (表 4), 与吊飞前体重相关性不显著 (表 3)。原因可能是, 处女王和工蜂均为卵巢未发育个体, 其主要职能是采集和交配, 以能量代谢为主, 需要消耗大量的能量, 因此飞行能力与吊飞前体重相关性更强。滞育王和产卵王卵巢开始发育, 多数甚至全部时间以在巢内产卵为主, 储备物质主要用于产卵, 飞行需要营养物质的氧化代谢提供能量 (Arrese and Soulages, 2010; Suarez *et al.*, 2015), 与飞行后体重下降量相关性更强。地熊蜂雄蜂的飞行距离、飞行时间和飞行速度与飞行后体重下降量呈正相关 (表 2), 与滞育后和产卵后蜂王一致 (表 4), 表明三者者在飞行过程中能量转化的途径可能相同, 而处女王和工蜂则以直接消耗体内存储的能量物质来完成飞行。

昆虫飞行能力的获得使昆虫的生存空间和觅食方式得到了拓展, 不仅对昆虫群体发展和个体发育产生了巨大影响, 也会影响它们周围的生态环境, 因此, 飞行能力的评估有利于人们更好的管理和利用昆虫, 尤其是飞行能力会随着性别、体型、级型以及生理阶段等的改变而不同的昆虫。地熊蜂作为复杂且具有明确职能分工的社会性昆虫, 在自然生态系统和农业生产中发挥着重要作用, 本研究利用昆虫飞行磨对不同级型以及不同生理阶段的蜂王的飞行能力进行了初步的评估, 同时明确了飞行能力差异

与级型、体重和飞行后体重下降量的关系, 为我们在繁殖和应用过程中有目的的选择蜂种资源提供参考依据。此外, 本研究只针对地熊蜂蜂王不同生理阶段以及工蜂和雄蜂的关键生理阶段的飞行能力进行了测定, 而其他级型不同生理阶段的飞行能力测定对于熊蜂的优选优育同样重要, 也有待于进一步的研究。

## 参考文献 (References)

- Alford DV, 1969. A study of the hibernation of bumblebees (Hymenoptera: Bombidae) in Southern England. *J. Anim. Ecol.*, 38: 149–170.
- 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.
- An JD, 2004. Studies on Breeding Technology of Bumble Bee (*Bombus lucorum*) in Captivity. MSc Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. [安建东, 2004. 熊蜂的人工繁育技术研究. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文]
- An JD, Peng WJ, Wu J, Guo ZB, Tong YM, Li JL, 2006. Bionomics of *Bombus lucorum* and its application as pollinators. *Chin. Bull. Entomol.*, 43(1): 94–97. [安建东, 彭文君, 吴杰, 国占宝, 童越敏, 李继莲, 2006. 明亮熊蜂的生物学特性及其授粉应用. 昆虫知识, 43(1): 94–97]
- Armes NJ, Cooter RJ, 1991. Effects of age and mated status on flight potential of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Physiol. Entomol.*, 16(2): 131–144.
- Arrese EL, Soulages JL, 2010. Insect fat body: Energy, metabolism, and regulation. *Annu. Rev. Entomol.*, 55: 207–225.
- Ayup MM, Gärtner P, Agosto-Rivera JL, Marendy P, de Souza P, Galindo-Cardona A, 2021. Analysis of honeybee drone activity during the mating season in northwestern Argentina. *Insects*, 12(6): 566.
- Azizi T, Johnston JS, Vinson SB, 2009. Initiation of flight muscle apoptosis and wing casting in the red imported fire ant *Solenopsis invicta*. *Physiol. Entomol.*, 34(1): 79–85.
- Barthell JF, Hranitz JM, Thorp RW, Shue MK, 2002. High temperature responses in two exotic leafcutting bee species; *Megachile apicalis* and *M. rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae). *Pan-Pac. Entomol.*, 78(4): 235–246.
- Campos WG, Schoereder JH, Sperber CF, 2004. Does the age of the host plant modulate migratory activity of *Plutella xylostella*? *Entomol. Sci.*, 7(4): 323–329.
- Corona M, Libbrecht R, Wheeler DE, 2016. Molecular mechanisms of phenotypic plasticity in social insects. *Curr. Opin. Insect Sci.*, 13: 55–60.
- Cui JX, Dong JF, Ren XH, Wu LM, Zuo WQ, Wang Y, 2016. Effects of gender and age (in days) on flight capacity of an experimental population of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Acta Ecol. Sin.*, 36(5): 1292–1302. [崔建新, 董钧锋, 任向辉, 吴利民, 左文倩, 王颖, 2016. 日龄及性别对橘小实蝇实验

- 种群飞行能力的影响. 生态学报, 36(5): 1292–1302]
- Cui XX, Ma ZH, Xiong RC, Li ZX, Yao YS, 2020. A study on the flight ability of *Euzophera pyriella* Yang. *J. Environ. Entomol.*, 42(5): 1223–1229. [崔笑雄, 麻正辉, 熊仁次, 李志雄, 姚永生, 2020. 香梨优斑螟飞行能力的研究. 环境昆虫学报, 42(5): 1223–1229]
- Ding N, Xin XG, Zhou XH, Men XY, Yu Y, Zhang AS, Li LL, Zhuang QY, 2013. Effects of body weight and feeding on the flight capacity of adults of *Osmia excavata* (Hymenoptera: Megachilidae). *Acta Entomol. Sin.*, 56(8): 884–889. [丁楠, 辛星光, 周仙红, 门兴元, 于毅, 张安盛, 李丽莉, 庄乾营, 2013. 凹唇壁蜂成蜂体重与取食对其飞行能力的影响. 昆虫学报, 56(8): 884–889]
- Fu BC, Yang JF, 2014. Application of common pollination bees in facility agriculture. *J. Shanxi Agric. Sci.*, 42(8): 925–928. [付宝春, 杨蛟峰, 2014. 常见授粉蜂种在设施农业中的应用. 山西农业科学, 42(8): 925–928]
- Gadagkar R, Gordon D, Keller L, Michod R, Queller D, Robinson GE, Strassmann J, West-Eberhard MJ, 2019. Insights and opportunities in insect social behavior. *Curr. Opin. Insect Sci.*, 34: ix–xx.
- Ge SS, He LM, He W, Xu RB, Sun XT, Wu KM, 2019. Determination on moth flight capacity of *Spodoptera frugiperda*. *Plant Prot.*, 45(4): 28–33. [葛世帅, 何莉梅, 和伟, 徐瑞斌, 孙晓婷, 吴孔明, 2019. 草地贪夜蛾的飞行能力测定. 植物保护, 45(4): 28–33]
- Guo JL, Fu XW, Zhao XC, Wu KM, 2016. Preliminary study on the flight capacity of *Agrotis segetum* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Environ. Entomol.*, 38(5): 888–895. [郭江龙, 付晓伟, 赵新成, 吴孔明, 2016. 黄地老虎飞行能力研究. 环境昆虫学报, 38(5): 888–895]
- Hanski I, Saastamoinen M, Ovaskainen O, 2006. Dispersal-related life-history trade-offs in a butterfly metapopulation. *J. Anim. Ecol.*, 75(1): 91–100.
- Hashiyama A, Nomura M, Kurihara J, Toyoshima G, 2013. Laboratory evaluation of the flight ability of female *Autographa nigrisigna* (Lepidoptera: Noctuidae), measured by actograph and flight mill. *J. Econ. Entomol.*, 106(2): 690–694.
- He JM, Xu K, Liu YL, Wang Z, Niu QS, 2021. Research progress on the trade-offs between the traits of bumblebee life history and energetics. *Apic. China*, 72(10): 58–60. [何金明, 徐凯, 刘玉玲, 王志, 牛庆生, 2021. 熊蜂生活史性状间权衡及能量学研究进展. 中国蜂业, 72(10): 58–60]
- Heinze J, 2016. The male has done his work-the male may go. *Curr. Opin. Insect Sci.*, 16: 22–27.
- Hu G, Gao BY, Feng HQ, Jiang XF, Zhai BP, Wu KM, 2020. Insect migration: Individual behaviour, population dynamics and ecological consequences. *Bull. Natl. Nat. Sci. Found. China*, 34(4): 456–463. [胡高, 高博雅, 封洪强, 江幸福, 翟保平, 吴孔明, 2020. 迁飞昆虫的个体行为、种群动态及生态效应. 中国科学基金, 34(4): 456–463]
- Huang XB, Li H, Dai XY, Wu GA, Zhou H, Chen H, Zheng L, Zhai YF, 2021. Research progress of bumblebee behavior and pollination application. *Shandong Agric. Sci.*, 53(8): 130–137. [黄训兵, 李辉, 代晓彦, 吴光安, 周浩, 陈浩, 郑礼, 翟一凡, 2021. 熊蜂行为特性与授粉应用研究进展. 山东农业科学, 53(8): 130–137]
- Jiang XF, Luo LZ, Sappington TW, 2010. Relationship of flight and reproduction in beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae), a migrant lacking the oogenesis-flight syndrome. *J. Insect Physiol.*, 56(11): 1631–1637.
- Kembro JM, Lihoreau M, Garriga J, Raposo EP, Bartumeus F, 2019. Bumblebees learn foraging routes through exploitation-exploration cycles. *J. R. Soc. Interface*, 16(156): 20190103.
- Koeniger N, Koeniger G, Pechhacker H, 2005. The nearer the better? Drones (*Apis mellifera*) prefer nearer drone congregation areas. *Insectes Soc.*, 52(1): 31–35.
- LeBoeuf AC, Benton R, Keller L, 2013. The molecular basis of social behavior: Models, methods and advances. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 23(1): 3–10.
- Li YH, Li Q, Cao LJ, Song F, Pan ZY, Chen M, 2023. Determination of the flight ability of *Hyphantria cunea* (Drury). *Chin. J. Appl. Entomol.*, 60(1): 33–39. [李雅惠, 李强, 曹利军, 宋放, 潘忠玉, 陈敏, 2023. 美国白蛾飞行能力的测定. 应用昆虫学报, 60(1): 33–39]
- Liu H, 2021. Correlation Analysis Between Morphological Parameters and Flight Ability of Section Moths. MSc Thesis, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang. [刘豪, 2021. 部分蛾类成虫形态参数与飞行能力相关性分析. 新乡: 河南科技学院硕士学位论文]
- Liu S, Lv ZY, Gao HH, Zhai YF, Liu Q, Yang PY, Li P, Zheng L, Li Q, Yu Y, 2018. Research advances on flight capacity of insect. *J. Environ. Entomol.*, 40(5): 995–1002. [刘莎, 吕召云, 高欢欢, 翟一凡, 刘倩, 杨普云, 李萍, 郑礼, 李强, 于毅, 2018. 昆虫飞行能力研究进展. 环境昆虫学报, 40(5): 995–1002]
- Lu KP, 2020. Research on The Genetic Basis of Mulberry Silkworm Flight Degeneration. PhD Dissertation, Southwest University, Chongqing. [陆昆鹏, 2020. 桑蚕飞行能力退化的遗传基础研究. 重庆: 西南大学博士学位论文]
- Lu YG, Zhang SW, Tian ZZ, Liu XM, Hao HY, Han AP, 2019. Research on greenhouse muskmelon bumblebee pollination behavior and the secretion of nectar and pollen. *Apic. China*, 70(2): 70–73. [逯彦果, 张世文, 田自珍, 刘晓敏, 郝海燕, 韩爱萍, 2019. 温室甜瓜熊蜂授粉采集行为及泌蜜泌粉规律预测研究. 中国蜂业, 70(2): 70–73]
- Lu YH, Wu KM, Guo YY, 2007. Flight potential of *Lygus lucorum* (Meyer-Dür) (Heteroptera: Miridae). *Environ. Entomol.*, 36(5): 1007–1013.
- Ma ZL, Peng B, Caddey K, Adil S, Zhang YM, 2020. Effects of feeding and mating on the flight capacity of *Agrilus mali* (Coleoptera: Buprestidae). *Acta Entomol. Sin.*, 63(8): 992–998. [马志龙, 彭彬, 卡德艳·卡德尔, 阿地力·沙塔尔, 张元明, 2020. 取食和交配对苹小吉丁飞行能力的影响. 昆虫学报, 63(8): 992–998]
- Pan P, 2013. The Flight Behavior and Interaction with Reproduction of the Rice Leaf Roller, *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée). MSc Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. [潘攀, 2013. 稻纵卷叶螟飞行行为及与生殖的互作关系. 北京:

中国农业科学院硕士学位论文]

- Rangel J, Fisher A, 2019. Factors affecting the reproductive health of honey bee (*Apis mellifera*) drones – A review. *Apidologie*, 50(6): 759 – 778.
- Rankin MA, Burchsted JCA, 1992. The cost of migration in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 37: 533 – 559.
- Reyes M, Crauser D, Prado A, Le Conte Y, 2019. Flight activity of honey bee (*Apis mellifera*) drones. *Apidologie*, 50(5): 669 – 680.
- Robinson GE, 1992. Regulation of division of labor in insect societies. *Annu. Rev. Entomol.*, 37: 637 – 665.
- Sapir G, Goldway M, Stern RA, 2019. Supplementing bumblebees to ‘Mauritius’ lychee improves yield. *Sci. Hortic.*, 251: 162 – 166.
- Sappington TW, Burks CS, 2014. Patterns of flight behavior and capacity of unmated navel orangeworm (Lepidoptera: Pyralidae) adults related to age, gender, and wing size. *Environ. Entomol.*, 43(3): 696 – 705.
- Suarez RK, Darveau CA, Welch KC Jr, O’Brien DM, Roubik DW, Hochachka PW, 2005. Energy metabolism in orchid bee flight muscles: Carbohydrate fuels all. *J. Exp. Biol.*, 208 (Pt 18): 3573 – 3579.
- Tan SJ, Jin L, Zheng ZM, Wang ZJ, 1997. Colony life circle, of *Componotus japonicus* Mayr. *J. Shaanxi Norm. Univ. (Nat. Sci. Ed.)*, 25(S1): 84 – 86. [谭声江, 金黎, 郑哲民, 王正军, 1997. 日本弓背蚁社群生活史研究. 陕西师范大学学报(自然科学版), 25(S1): 84 – 86]
- Tatar M, Yin CM, 2001. Slow aging during insect reproductive diapause: Why butterflies, grasshoppers and flies are like worms. *Exp. Gerontol.*, 36(4–6): 723 – 738.
- Wang FL, Wu GA, Chen H, Gao HH, Liu Y, Su L, Sun M, Lyu ZY, Zheng L, Zhai YF, Pei YF, 2023. Studies on the preference pollination of *Bombus terrestris* for four cherry tomato species in greenhouse. *J. Yangtze Univ. (Nat. Sci. Ed.)*, DOI: 10.16772/j.cnki.1673-1409.20221214.003. [王福莲, 吴光安, 陈浩, 高欢欢, 刘艳, 苏龙, 孙猛, 吕召云, 郑礼, 翟一凡, 裴艳芳, 2023. 地熊蜂对4种设施樱桃番茄授粉的偏好性研究. 长江大学学报(自然科学版): DOI: 10.16772/j.cnki.1673-1409.20221214.003]
- Wang H, 2014. Study on Flight Capacity of Emerald Ash Borer *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) and Natural Control Effect of Woodpecker. MSc Thesis, Beijing Forestry University, Beijing. [王辉, 2014. 花曲柳窄吉丁飞行能力及啄木鸟自控效果的研究. 北京: 北京林业大学硕士学位论文]
- Wang HD, Han S, Han B, Wu MF, Zhu GX, Li DG, 2022. Research progress of bumblebee pollination technology in facility agriculture. *J. Changjiang Veg.*, (8): 34 – 37. [王宏栋, 韩双, 韩冰, 武明飞, 朱冠雄, 李冬刚, 2022. 设施农业熊蜂授粉技术研究进展. 长江蔬菜, (8): 34 – 37]
- Wang W, Yin J, Cao YZ, Li KB, 2013. The effect of feeding and mating on the development of flight muscle in *Agrotis ypsilon*. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 50(6): 1573 – 1585. [王伟, 尹姣, 曹雅忠, 李克斌, 2013. 饥饿和交配对小地老虎飞行肌发育的影响. 应用昆虫学报, 50(6): 1573 – 1585]
- Wilson EO, 1985. The sociogenesis of insect colonies. *Science*, 228 (4707): 1489 – 1495.
- Wilson EO, 1987. Causes of ecological success: The case of the ants. *J. Anim. Ecol.*, 56(1): 1 – 9.
- Wu ZJ, Liu WS, Wei HX, Zeng XL, Cao RQ, Shi JJ, Wu Q, 2020. Analysis on the effect of bumblebee pollination on tomato in spring greenhouse in northern Jiangxi Province. *Cotton Sci.*, 42(6): 56 – 60. [吴振江, 刘为胜, 威海霞, 曾小林, 曹瑞群, 时娟娟, 伍琦, 2020. 熊蜂授粉对赣北地区春季大棚番茄干预效果分析. 棉花科学, 42(6): 56 – 60]
- Xu K, Liu YL, Niu QS, 2019. Research progress on physiological activity and regulation mechanism of diapause in bumblebees. *Apic. China*, 70(6): 68 – 70. [徐凯, 刘玉玲, 牛庆生, 2019. 熊蜂滞育及调控机制研究进展. 中国蜂业, 70(6): 68 – 70]
- Xu XL, Wang FH, Wang H, 2015. Research progress on caste differentiation in bumblebees. *Acta Entomol. Sin.*, 58(12): 1356 – 1361. [徐希莲, 王凤贺, 王欢, 2015. 熊蜂级型分化研究进展. 昆虫学报, 58(12): 1356 – 1361]
- Yang F, Luo YQ, Huang DH, Cui XF, Yang HW, Liu XX, Shi J, 2012. A preliminary study on flight ability among Chinese population of Asian gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Chin. Agric. Sci. Bull.*, 28(28): 53 – 57. [杨帆, 骆有庆, 黄东辉, 崔晓芃, 杨华巍, 刘信旭, 石娟, 2012. 亚洲型舞毒蛾中国地理种群飞行能力初探. 中国农学通报, 28(28): 53 – 57]
- Zhang H, Han AP, Zhang XB, Zhang WB, Hua J, Liu GZ, Zhang SW, An JD, 2021. Agricultural bumblebee pollination and green pest control techniques in Gobi. *China Veg.*, (5): 107 – 110. [张红, 韩爱萍, 张学斌, 张文斌, 华军, 刘国忠, 张世文, 安建东, 2021. 戈壁农业熊蜂传粉与虫害绿色防控技术. 中国蔬菜, (5): 107 – 110]
- Zhang H, Huang JX, Williams PH, Vaissière BE, Zhou ZY, Gai QB, Dong J, An JD, 2015. Managed bumblebees outperform honeybees in increasing peach fruit set in China: Different limiting processes with different pollinators. *PLoS ONE*, 10(3): e0121143.
- Zhang H, Liu Q, Huang XL, 2021. Mechanisms regulating caste and behavior differentiation in social insects. *Biodivers. Sci.*, 29(4): 507 – 516. [张慧, 刘倩, 黄晓磊, 2021. 社会性昆虫级型和行为分化机制研究进展. 生物多样性, 29(4): 507 – 516]
- Zheng ZN, Wu XL, 2019. Research on bumblebee pollination in greenhouse tomato. *Vegetables*, (3): 18 – 21. [郑子南, 吴晓磊, 2019. 设施番茄熊蜂授粉试验研究. 蔬菜, (3): 18 – 21]
- Zheng ZT, Jiang XF, Zhang L, Cheng YX, Luo LZ, 2014. Flight ability of *Athetis lepigone*. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 51(3): 643 – 653. [郑作涛, 江幸福, 张蕾, 程云霞, 罗礼智, 2014. 二点委夜蛾飞行行为特征. 应用昆虫学报, 51(3): 643 – 653]
- Zhou F, Yao LY, Shi H, Hou ZB, Yu P, 2023. Research progress in foraging behavior of pollinating bumblebees. *Acta Entomol. Sin.*, 66(3): 419 – 438. [周峰, 姚丽媛, 石涵, 侯志波, 于鹏, 2023. 传粉熊蜂访花行为的研究进展. 昆虫学报, 66(3): 419 – 438]
- Zhou ZY, 2016. Comparison of Biological Characteristics of Four Chinese Bumblebee Species. MSc Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. [周志勇, 2016. 中国四种熊蜂的生物学特性比较. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文]

(责任编辑: 赵利辉)