

信息素介导的西方蜜蜂与狄斯瓦螨互作研究进展

张好好^{1,2} 刘振国³ 龚佑辉^{1,2} 刁青云^{1,2*}

(¹中国农业科学院蜜蜂研究所, 北京 100093; ²农业部授粉昆虫生物学重点开放实验室, 北京 100093; ³山东农业大学动物科技学院, 山东泰安 271018)

摘要 狄斯瓦螨是一种严重危害西方蜜蜂的体外寄生螨,是世界养蜂业的最大威胁.人们广泛采用化学方法防治狄斯瓦螨,但易引起狄斯瓦螨的抗药性、蜜蜂中毒和蜂产品药物残留等问题.为此,人们尝试了多种蜂螨绿色防控技术.其中利用蜜蜂信息素防治狄斯瓦螨是一个重要的研究方向.研究表明,狄斯瓦螨能利用蜜蜂信息素识别处于不同发育阶段的寄主,并对特定时期的寄主表现出高度的选择性.近年来,多种能作用于狄斯瓦螨的蜜蜂信息素相继被报道.这些信息素包括成蜂、蛹和幼虫信息素.有的信息素对狄斯瓦螨表现出驱避作用,有的则表现出引诱作用.本文对这些信息素的种类、主要组成成分、对狄斯瓦螨的作用等进行了综述,旨在为今后的研究与应用提供参考.

关键词 西方蜜蜂; 狄斯瓦螨; 信息素; 生物防治

Research progress of the interaction between *Apis mellifera* and *Varroa destructor* mediated by pheromones. ZHANG Hao-hao^{1,2}, LIU Zhen-guo³, GONG You-hui^{1,2}, DIAO Qing-yun^{1,2,*}

(¹Institute of Apicultural research, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100093, China; ²Key Laboratory of Pollinating Insect Biology, Ministry of Agriculture, Beijing 100093, China; ³College of Animal Science and Technology, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China).

Abstract: *Varroa destructor* is a virulent ectoparasitic mite of western honeybee (*Apis mellifera*), and considered the greatest threat to apiculture around the world. Chemical method is widely used for the management of this mite. However, this method can easily induce the resistance of *V. destructor* to acaricides, toxicity of acaricides to honeybee and the residues in bee products. Therefore, many safe preventions and control techniques were developed to treat mite in recent years. Using pheromones of honeybee to control *V. destructor* would be a main tendency. A lot of studies indicated that *Varroa* mites are able to use honeybee pheromones to distinguish the development stages of the hosts, and show high selectivity for appropriate hosts at a special stage. In recent years, a lot of honey bee pheromones were reported to have effect on *V. destructor*, including pheromones from adult honeybee, pupa and brood. Some of them have repellent effect on *V. destructor*, while others have attractant effect on *V. destructor*. This article reviewed the progresses in pheromones categories, major chemical compositions, and their effects to *V. destructor*, which would suggest important avenues for further researches and applications in mite control.

Key words: *Apis mellifera*; *Varroa destructor*; pheromones; biological control.

狄斯瓦螨(*Varroa destructor*)俗称大蜂螨,是一种体外寄生螨,是西方蜜蜂(*Apis mellifera*)的主要病虫害^[1].自20世纪初该螨在引入亚洲的意大利蜂群

中被发现后,迅速蔓延至远东地区、欧洲、美洲、非洲和新西兰,如今除了在澳大利亚和非洲部分地区未被发现外,几乎遍布世界各地^[2-3].自2006年以来,欧洲和北美的蜜蜂蜂群崩溃现象(colony collapse disorder, CCD)引起了蜂业科学家的高度重视.虽然有些科学家认为CCD是由病毒、寄生虫、农药和营养等多种因素引起的^[4],但也有报道认为,狄斯瓦螨是主要风险因素^[5].狄斯瓦螨与多数对蜜蜂致病

本文由中国农业科学院科技创新工程项目(CAAS-ASTIP-2015-IAR)资助 This work was supported by the Agricultural Science and Technology Innovation Program of the Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-2015-IAR).

2016-10-24 Received, 2017-03-11 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dqyun1@126.com

的病毒有关^[6].它在蜂群中传播病毒引起的危害,比其寄生引起的危害还要大^[7].除此之外,狄斯瓦螨还能传播细菌病^[8]和真菌病^[9].绝大多数被狄斯瓦螨感染过的蜜蜂成蜂后不会从事饲喂幼虫、采集食物等活动,使得蜂群生产力受到显著的影响^[10].因为狄斯瓦螨为害范围之广和程度之严重,其被认为是世界养蜂业的最大威胁^[11].

目前,人们主要采用化学药物防治狄斯瓦螨.但随着化学药剂的使用,螨产生抗药性的报道屡见不鲜^[12-13].人们不得不提高化学药剂的使用剂量,以维持防治效果,由此也带来了蜂产品的污染^[14-15],以及对蜜蜂本身的毒害^[16-19].

信息素(pheromones)又被称为外激素,是由动物外分泌腺体分泌到体外,通过直接接触或空气传播,实现同种不同个体间的信息交流,引起被作用对象特定行为和生理反应的一类化合物.利用信息素开发引诱剂和驱避剂,具有对作用对象选择性强、不伤害天敌、对环境无污染、对食品无残留、不会引起害虫抗药性等特点,既能满足人们对生态环境的保护,又能满足人们对绿色食品的追求.

自1960年第一种来自蜂王的蜜蜂信息素被鉴定以来,已有100多种蜜蜂信息素被报道^[20].根据不同的蜂型,蜜蜂信息素被分为蜂王信息素、工蜂信息素和雄蜂信息素.根据不同的发育阶段,蜜蜂信息素可分为幼虫信息素、蛹信息素和成蜂信息素.由于工蜂是蜂群内个体数量最多的蜂型,分工复杂,任务多样化,信息素的种类丰富,功能繁多,使得工蜂信息素受到更为广泛的关注.能够作用于狄斯瓦螨的工蜂信息素有工蜂幼虫信息素、工蜂蛹信息素和工蜂成蜂信息素.除此之外,雄蜂幼虫信息素也能作用于狄斯瓦螨.

我国蜜蜂科研工作者对幼虫信息素^[21]、成蜂信息素^[22]、卵标记信息素^[23]、蜂王信息素^[24]、工蜂纳氏信息素^[25]进行了一系列综述.然而,与狄斯瓦螨防治有关的蜜蜂信息素的综述很少.近年来,关于以信息素介导的蜜蜂与狄斯瓦螨的互作机制有了新的发现.本文综述了这类信息素的种类、主要组成成分、对狄斯瓦螨的作用以及利用蜜蜂信息素防治狄斯瓦螨的研究现状,并对未来提出展望,希望能为今后的研究和应用提供参考.

1 工蜂成蜂信息素

狄斯瓦螨能利用工蜂成蜂信息素识别处于不同发育阶段的工蜂,满足自己的寄生需要.这些信息素

根据其分泌部位的不同,可分为纳氏信息素、螫针信息素、王浆信息素和表皮碳氢化合物信息素.

1.1 纳氏信息素

纳氏信息素是由位于工蜂第七腹节背板内的纳氏腺分泌的.西方蜜蜂的这类信息素主要包括香叶醇(geraniol)、橙花酸(nerolic acid)、香叶酸(geranic acid)、(顺/反)-柠檬醛[(*E*)/(*Z*)-citral]、橙花醇(nerol)和(反,反)-法尼醇[(*E, E*)-farnesol] 7种萜烯.这类物质在蜜蜂的巢外活动中起引导和定向的作用^[25],如引导工蜂采水采食、认巢定向、分蜂和蜂王婚飞等^[26].

室内试验表明,狄斯瓦螨对工蜂幼虫、刚羽化工蜂、哺育蜂和采集蜂有不同的趋向性.5日龄工蜂幼虫和哺育蜂比采集蜂更能吸引狄斯瓦螨;与羽化3h内的幼蜂相比,狄斯瓦螨更喜欢哺育蜂;羽化18~20h后的幼蜂和哺育蜂对狄斯瓦螨的吸引力相似^[27].此外,在自然蜂群中也发现,哺育蜂比新出房蜂和采集蜂更受狄斯瓦螨的青睐^[28].有人认为,狄斯瓦螨之所以能精确地判断寄主的发育时期,与纳氏信息素的驱避作用有关.用采集蜂的己烷提取液处理哺育蜂,会干扰狄斯瓦螨对哺育蜂的定位和寄生.起干扰作用的有效成分为纳氏信息素中的香叶醇和橙花酸,而这两种物质的同分异构体香叶酸和橙花醇却没有这种效果^[27].

1.2 螫针信息素

螫针信息素是由工蜂螫针腺分泌的物质,又被称为报警信息素.有人发现,在自然状态下成蜂体上的狄斯瓦螨很少转换寄主,而在盗蜂时,转换寄主的狄斯瓦螨数量明显增加,并在打架的工蜂之间转换.这些迹象表明,争斗中的蜜蜂有特殊的刺激物存在,导致狄斯瓦螨的换蜂行为.这些刺激物很有可能与蜜蜂螫针的分泌物有关.因此,Kraus^[29]研究了螫针信息素对狄斯瓦螨的作用.结果表明,狄斯瓦螨能区别被其他蜂蛰了的蜜蜂,并在30s内对其敬而远之,其原因在于螫针信息素含有对螨有驱避作用的成分.螫针信息素含有9种成分:正辛醇(1-octanol)、2-乙酸壬酯(2-nonyl acetate)、2-壬醇(2-nonanol)、2-甲基丁醇(2-methyl butanol)、乙酸丁酯(butyl acetate)、2-庚醇(2-heptanol)、乙酸己酯(hexyl acetate)、乙酸异戊酯(isopentyl acetate)和2-己醇(2-hexanol).把各成分与蜂蜡融合,检验狄斯瓦螨通过嗅觉和化学接触对各成分的反应,结果除了乙酸异戊酯,其他成分都有趋避作用.而嗅觉分析发现,乙酸己酯、乙酸异戊酯和2-己醇的气味对狄斯瓦螨无

驱避或引诱作用。正辛醇是螫针信息素中第二主要成分,对狄斯瓦螨的驱避效果最显著。虽然这些结果只是在室内试验中得出,但 Kraus^[29]认为,螫针信息素在田间对狄斯瓦螨的驱避效果会更显著,因为室内试验只是把螫针信息素注入蜜蜂体内,而田间争斗的蜜蜂体外也会沾染这类物质,使得这类物质在空气中更容易挥发,作用于狄斯瓦螨的效果更显著。

1.3 王浆信息素

王浆是 6~12 日龄工蜂王浆腺和下颚腺分泌的,用来饲喂蜂王和 3 日龄以内幼虫。王浆的组成成分是脂肪酸^[30],尤其是脂肪族羧基酸(又称醇酸)。Harizanis^[31]发现,狄斯瓦螨很少侵害王台,即使在受害最严重的蜂群中,也只有少量的不能繁殖的狄斯瓦螨侵染。Calderone 等^[32]研究表明,王浆提取物能有效驱赶螨,是狄斯瓦螨较少入侵王台的主要原因之一。Drijfhout 等^[33]在王浆中鉴定出 20 种八碳和八碳以上的脂肪酸,按照王浆中比例将其中的 15 种化合物纯品混合后,混合物对狄斯瓦螨具有良好的驱避性。Nazzi 等^[34]在王浆中鉴定出 25 种八碳和八碳以下的脂肪酸,辛酸是王浆中含量最多的成分,也是造成王浆和老熟幼虫食物间驱螨性差异的重要成分;将 100 ng 辛酸加入含 5 日龄幼虫的工蜂幼虫房,能使狄斯瓦螨的侵染率显著降低 30%。同样,在王浆中检测到的壬酸却没有驱螨的活性,至于其他脂肪酸是否对狄斯瓦螨也有驱避作用,彼此之间是否存在协同作用,还需要进一步的研究。

1.4 表皮信息素

蜜蜂表皮信息素是一些碳氢化合物,这类物质有防止体内水分蒸发、抵御环境胁迫和防止有害物质入侵的作用。表皮碳氢化合物由绛色细胞合成^[35],有帮助蜜蜂识别蜂巢和同巢蜂的功能^[36]。采集蜂和哺育蜂含有不同的表皮碳氢化合物,前者含较多短支链碳氢化合物,而后者含有较长直链碳氢化合物。因为哺育蜂在巢中温、湿度适宜,采集蜂面临的环境较恶劣,长直链碳氢化合物经氧化、加热和太阳辐射后降解为不饱和、甲基支链的碳氢化合物。用采集蜂提取液处理哺育蜂,哺育蜂获得了显著的驱螨效果,感染狄斯瓦螨数比正常哺育蜂的少了 20 多倍。引起驱螨效果的活性物质为顺式-8-十七碳烯[(*Z*)-8-heptadecene],用它处理哺育蜂,感染狄斯瓦螨数比正常哺育蜂少了近两倍^[37]。这说明还有很多有驱螨效果的活性物质未被鉴定。此外,狄斯瓦螨接触哺育蜂后,会主动吸附哺育蜂的表皮碳氢化合物,但与死亡的狄斯瓦螨相比,活着的狄斯瓦螨主动

减少了对烯烃(C_{25} - C_{33} 的奇数烯烃)的吸附^[38]。未来的研究若能弄清这些烯烃对狄斯瓦螨的作用,及其在防治狄斯瓦螨中的作用,将有助于进一步了解蜜蜂和狄斯瓦螨间的互作。

2 幼虫、蛹信息素

狄斯瓦螨的生活史可明显分为两个阶段:成蜂体携播阶段和封盖房内繁殖阶段^[39]。成蜂体上的雌成螨在封盖前 10~20 h 进入工蜂幼虫房,封盖前 40~50 h 进入雄蜂幼虫房,对雄蜂幼虫的侵染机率是工蜂幼虫的 8~10 倍^[39]。在幼虫房封盖后,狄斯瓦螨开始产卵,在一个产卵周期内,一只雌成螨可在工蜂房内产卵 1~5 粒,雄蜂房内产卵 1~7 粒。一生中 3~7 个产卵周期,可产 30 粒卵^[40]。狄斯瓦螨在一个蜂群内的寄生数量可达上万只。正是因为封盖后的幼虫和蛹为狄斯瓦螨的繁殖提供了理想的滋生环境,使得狄斯瓦螨的繁殖速度极快。如果不治螨,一般 2 年内蜂群会全部死亡^[40]。

狄斯瓦螨为何能精准地把握幼虫房封盖的时间,在封盖前很短的时间内进入幼虫房,又为何能区别雄蜂幼虫和工蜂幼虫,对其表现出不同的偏好?封盖房内的幼虫和蛹对狄斯瓦螨的繁殖有什么样的影响?这些问题通过对蜜蜂幼虫和蛹信息素的研究都得到了一定的解答,虽然离完全弄清还有一段距离,但为狄斯瓦螨的防治提供了思路。

2.1 幼虫、蛹信息素种类

根据幼虫不同的发育阶段,幼虫信息素可分为低龄幼虫信息素和老熟幼虫信息素。

2.1.1 低龄幼虫信息素 人们对低龄幼虫信息素的报道大都是关于工蜂的,低龄幼虫信息素与狄斯瓦螨的关系未见报道,笔者尝试着从其他一些报道做出推测。据报道,低龄工蜂幼虫能产生大量反式- β -罗勒烯[(*E*)- β -ocimene],这种信息素与老熟幼虫信息素相比,具有高度易挥发性,是幼虫发出的饥饿信号^[41],刺激哺育蜂的喂哺行为,同时能抑制工蜂卵巢发育^[42],并促进工蜂的行为成熟^[43],加速工蜂从哺育到采集行为的转变^[44]。Carroll 等^[45]发现,(*E*)- β -ocimene 在 2~3 日龄工蜂幼虫体含量最高,在封盖时降到最低。众所周知,狄斯瓦螨进入封盖房的时间为工蜂幼虫封盖前 15~20 h 和雄蜂幼虫封盖前 40~50 h。换言之,4 日龄前的工蜂幼虫和 5 日龄前的雄蜂幼虫似乎得到了某种庇护,从而免遭狄斯瓦螨的侵害。Eguaras 等^[46]研究发现,万寿菊(*Tagetes minuta*)精油对狄斯瓦螨有较高的致死率,对蜜蜂没

有毒害,即使将对狄斯瓦螨的半致死剂量加倍,也未对蜜蜂造成可见伤害.该精油的主要成分就是 β -罗勒烯,含量为62.8%.还有一种产自阿根廷,以(*E*)- β -ocimene为主要成分之一的植物*Eupatorium buniifolium*,对狄斯瓦螨也表现出驱避作用^[47].而长期驱避螨能使狄斯瓦螨的繁殖率降低.低浓度的萜烯类化合物能降低狄斯瓦螨的繁殖率,从而降低其寄生率^[48].精油中的活性成分对昆虫的致毒性跟该成分的分子结构有着密不可分的关系,与其他属性相比,官能团的类型起着决定性的作用^[49].萜烯类化合物是以异戊二烯为基本结构单元的化合物,已知对狄斯瓦螨有驱避作用的萜烯还有香叶醇、橙花酸、里那醇、桉树脑、百里香酚、薄荷醇、薄荷酮、柠檬烯等.因此,有可能低龄工蜂幼虫靠(*E*)- β -ocimene驱避狄斯瓦螨,然而目前尚无相关的研究能够证明这一点.低龄雄蜂幼虫对狄斯瓦螨又有怎样的作用,也有待于进一步发掘.另外,有些植物源挥发物可以对昆虫信息素表现出协同作用^[50],植物源(*E*)- β -ocimene是否可用于对工蜂幼虫信息素的增效剂,调节狄斯瓦螨的行为,是另一个需要探索的问题.

2.1.2 老熟幼虫、蛹信息素 目前鉴定出的对狄斯瓦螨有作用的老熟幼虫、蛹信息素,分别属于4种化合物类型:脂肪酸酯类、脂肪酸类、脂肪醇醛类和碳氢化合物类.

2.1.2.1 脂肪酸酯类.Le Conte等^[51]于1989年用嗅觉仪发现,狄斯瓦螨被即将封盖前的雄蜂幼虫及其己烷提取液所吸引.雄蜂幼虫提取液经分离鉴定出10种脂肪酸酯,分别是甲基棕榈酸酯、甲基油酸酯、甲基硬脂酸酯、甲基亚油酸酯、甲基亚麻酸酯、乙基棕榈酸酯、乙基油酸酯、乙基硬脂酸酯、乙基亚油酸酯、乙基亚麻酸酯.其中甲基棕榈酸酯、甲基亚麻酸酯和乙基棕榈酸酯对狄斯瓦螨有吸引力,以甲基棕榈酸酯最有效.之后证实这些酯类是蜜蜂幼虫信息素,由幼虫唾液腺分泌^[52],与工蜂的封盖行为、对幼虫的识别行为、哺育行为和采集行为等都有密切的关系^[53].

Le Conte等^[51]认为,在即将封盖前数小时内,幼虫大量分泌脂肪酸酯,导致狄斯瓦螨对幼虫房的入侵;同时,雄蜂幼虫因含有高于工蜂幼虫的脂肪酸酯,引起狄斯瓦螨对雄蜂幼虫的偏好.但之后的许多研究都未能证实这类物质对狄斯瓦螨的引诱作用.有的试验所用的脂肪酸酯浓度与自然状态下蜜蜂幼虫含有的浓度相差太远,得出的结论有待商榷^[54],但Pernal等^[27]模拟自然浓度下的情况,也未能证实

这类物质对狄斯瓦螨有引诱力.另外,有人将甲基棕榈酸酯、乙基棕榈酸酯和甲基亚麻酸酯分别溶解到矿物油中,前两种溶液与雄蜂幼虫相比,对狄斯瓦螨的吸引力无显著性差异,第三种溶液对狄斯瓦螨的吸引力显著低于雄蜂幼虫;与雄蜂幼虫相比,矿物油本身对狄斯瓦螨的吸引力无显著性差异,很难确定单独使用甲基棕榈酸酯和乙基棕榈酸酯时,能够有效吸引狄斯瓦螨,而即使有矿物油的帮助,甲基亚麻酸酯也未能有效吸引狄斯瓦螨^[55].

2.1.2.2 脂肪酸类.Rickli等^[56]未在老熟工蜂幼虫信息素中检测到酯类,但检测到了棕榈酸,并且证实该物质对狄斯瓦螨有吸引力.Milani^[54]认为,棕榈酸和脂肪酸甲酯在蜂房中普遍存在,对狄斯瓦螨的吸引有非特异性,当试验中用空白做对照时,狄斯瓦螨会被这两类物质所吸引.但是,狄斯瓦螨的雌性信息素也含有棕榈酸、油酸和硬脂酸^[57],意味着脂肪酸可能是维系狄斯瓦螨与蜜蜂寄生关系的重要物质.进一步研究发现,脂肪酸在预蛹、封盖房内雌成螨和蜂粮中有很大差异.预蛹信息素50%以上是饱和脂肪酸,其中棕榈酸含量最高;单不饱和脂肪酸的比例次之,多不饱和脂肪酸最少.与封盖幼虫相比,狄斯瓦螨的不饱和脂肪酸含量较高,尤其是单不饱和脂肪酸含量高达48%,其中油酸是含量最高的.蜂粮中的单不饱和脂肪酸比封盖幼虫和狄斯瓦螨低约3.5倍,但多不饱和脂肪酸的比例高达47%.这些结果说明预蛹和狄斯瓦螨对脂肪酸的摄取和积累涉及复杂的代谢机理.狄斯瓦螨的寄生虽然没有引起预蛹总脂肪酸含量的明显变化,但使得饱和脂肪酸含量降低,不饱和脂肪酸含量升高^[58],通过研究二者在营养上的交互作用,也许能够为狄斯瓦螨的防治提供新的思路.

2.1.2.3 脂肪醇、醛类.蜜蜂幼虫在封盖后至化蛹前,从丝腺内吐出丝做茧,茧上所含的信息素被证实对狄斯瓦螨有引诱作用.用二氯甲烷提取茧的信息素添加到环形半透膜上,能够引发对狄斯瓦螨的捕捉效应,当狄斯瓦螨到达半透膜边缘时,会折回到半透膜上.薄层分析表明,能够捕捉狄斯瓦螨的活性成分是饱和的C₁₇-C₂₂脂肪醇和C₁₉-C₂₂的脂肪醛^[59].与幼虫、蛹和成蜂做比较,茧所含的脂肪醇、醛更丰富.将脂肪醇、醛和碳氢化合物按在茧中检测到的比例混合,室内验证中得到了不错的引诱效果,但缺乏田间试验的验证.

2.1.2.4 碳氢化合物类.有人对6日龄工、雄蜂幼虫的表皮碳氢化合物进行比较,发现工蜂幼虫的主要

成分是18烷、9-23烯炔和9-甲基19烷;雄蜂幼虫的主要成分是9-23烯炔、25烷和23烷。但这类信息素的差异并没有引起工、雄蜂幼虫对狄斯瓦螨吸引力的显著性差异^[55]。

狄斯瓦螨入侵工蜂幼虫房时,含有相同日龄幼虫的两个相邻的幼虫房,会出现一个幼虫房有多只螨入侵,而另一个幼虫房却无螨问津的现象^[60]。有人认为这一现象与幼虫表皮碳氢化合物有关。与相应的无螨寄生个体相比,被1只螨侵染的蛹和新出房的成蜂,被2只螨侵染的幼虫碳氢化合物不同组分间的比例有明显差异。但不清楚这种差异是引起狄斯瓦螨寄生的原因,还是狄斯瓦螨寄生导致的结果^[61]。有人支持前者。用8日龄工蜂幼虫(封盖第一天)的己烷提取物在半透性生物膜上画一个圆环,狄斯瓦螨会一直停留在圆环内活动,蛹的提取物却没有这个效果。经鉴定有效成分为非极性、直链、饱和碳氢化合物(C₁₉₋₂₉),单独或混合都起作用,最有效的成分21烷需要提取100只幼虫才有效,而使用混合物时只需要提取10只幼虫^[62]。从5日龄工蜂幼虫提取的饱和、单不饱和碳氢化合物(C₂₁₋₃₅)也对狄斯瓦螨有吸引力^[63]。虽然蛹的碳氢化合物单独使用时,对狄斯瓦螨无引诱效果,但与16~22个碳的醇和18~22个碳的醛。这些对狄斯瓦螨有吸引力的组分搭配使用时,能够表现出协同作用^[59]。

然而,在消除不同品种蜜蜂蜂群内的系统干扰后,田间观察表明,狄斯瓦螨在欧洲蜜蜂(卡尼鄂拉蜂 *Apis mellifera carnica*)老熟工蜂房,比在非洲化蜜蜂(西方蜜蜂欧洲型和非洲型之间的杂种)老熟工蜂房有更高的寄生率,但用两种老熟工蜂幼虫提取的包含脂肪酸酯类和碳氢化合物类的提取物,比较狄斯瓦螨在二者间的趋向性,结果却完全相反。因此推断,这类信息素可能不是导致狄斯瓦螨在欧洲蜜蜂和非洲化蜜蜂间寄生率差异的原因,而只能作为狄斯瓦螨对寄主处在不同发育阶段的识别^[64]。

2.2 幼虫、蛹信息素对狄斯瓦螨繁殖力的影响

当狄斯瓦螨侵染水平低且蜂群中的雄蜂幼虫比例足够多时,狄斯瓦螨会优先侵染雄蜂房;当侵染水平高,蜂群中的雄蜂幼虫数较少时,狄斯瓦螨才会退而求其次地侵染工蜂房。Fuchs^[65]认为,狄斯瓦螨之所以会更喜欢入侵雄蜂房,是因为狄斯瓦螨在雄蜂房繁殖成功率是在工蜂房的1.6~2倍。研究发现,封盖后12h内的工蜂幼虫和36h内的雄蜂幼虫拥有百分百的刺激狄斯瓦螨产卵的能力。工蜂幼虫封盖超过18h,雄蜂幼虫封盖超过48h,蜂房里狄斯瓦螨

的繁殖率就会显著降低。只有5%的狄斯瓦螨在封盖24h后的工蜂房能成功繁殖,但若将5日龄幼虫的戊烷提取液加入该巢房,高达40%的狄斯瓦螨都能繁殖成功。该研究人员推测,乙基脂肪酸酯是影响封盖刺激狄斯瓦螨产卵的主要因素。因为刚封盖时,工、雄蜂幼虫的甲基脂肪酸酯与乙基脂肪酸酯的比值相当;工蜂封盖后24h和雄蜂封盖后48h,乙基脂肪酸酯的含量明显下降;封盖后72h,只有痕量的乙基脂肪酸酯能被检测到,而甲基脂肪酸酯的含量则比较稳定^[66]。乙基脂肪酸酯是狄斯瓦螨的雌性性信息素的重要组成成分^[57],倘若狄斯瓦螨直接从寄主获得这类成分,当寄主所含此类成分降低时,狄斯瓦螨的交配行为和繁殖率势必会受到影响。

另外,有人在封盖前0~15h,把狄斯瓦螨和工蜂幼虫从幼虫房取出,放入明胶管培养10d后,发现明胶管的提取液能显著降低狄斯瓦螨的繁殖率,经气质分析,锁定目标化合物为烯炔(不饱和炔),再经各种烯炔标准品验证后,得出顺式-8-十七碳烯[(Z)-8-heptadecene]是抑制狄斯瓦螨的繁殖的活性物质,而蜜蜂幼虫受到机械损伤后也能释放这种成分^[67]。这是迄今为止,唯一经过验证的对狄斯瓦螨的繁殖有影响的物质。

2.3 狄斯瓦螨对蛹信息素的模拟

化学拟态对狄斯瓦螨成功入侵蜂房起着关键作用。无论在同一种寄主的不同发育时期,还是转换到不同种寄主上,狄斯瓦螨都能改变自身的表皮碳氢化合物,使其与新寄主的表皮信息素相似^[68]。迄今为止,没有人讨论过狄斯瓦螨的这种行为在防治狄斯瓦螨中的意义。倘若不考虑狄斯瓦螨寄生对寄主信息素的改变,在蜂群内同类个体数量固定的情况下,随着狄斯瓦螨数量的增加,狄斯瓦螨和寄主所共有的信息素成分也会增加,倘若能建立二者之间的数学模型,就可以达到利用这类信息素定期监测狄斯瓦螨数量的目的,并对生产提供指导。但这需要大量的数据提供支撑,且对每群蜂组成成员的统一性有较高的要求。

3 展 望

首先,从发现不同寄主会影响狄斯瓦螨寄生的现象,到确定从这些寄主提取的混合性成分对狄斯瓦螨的作用,再到鉴定具体起作用的活性物质,最后推广应用,人们对以信息素为介导的蜜蜂与狄斯瓦螨的互作机制的研究,可能需要一个漫长的过程。目前仍有许多已知蜜蜂信息素对狄斯瓦螨的作用是未

知的,且随着对信息素提取和检测方法的改进,不排除会有更多可用于狄斯瓦螨防治的蜜蜂信息素成分被报道的可能。例如,溶剂萃取是提取蜜蜂信息素最常用的方法,倘若借助更丰富的信息素提取方法(如搅拌棒吸附萃取、自动吹扫捕集),结合先进的检测手段(如触角电位气相色谱联用仪),可能有助于发现新型的信息化合物。目前,蜜蜂信息素对狄斯瓦螨的作用机理尚不明确,未来借助分子手段揭示相关机理,应是重要研究方向。在这些研究的基础上,进一步结合养蜂实践,逐步将相关成果付诸应用也有很长的路要走。例如,经鉴定的活性物质是否经过田间试验验证,田间试验时,对蜂群有无不良影响,会不会影响蜂群内正常的信息交流;效果如何,有无开发利用价值;应用的浓度、时间、剂型等。这些都是未来要解决的问题。

其次,利用蜜蜂信息素防治狄斯瓦螨任重道远,如何与其他生物防治方法相结合,也是未来的研究方向之一。例如,是否存在对蜜蜂信息素起增效作用的植物源挥发物,可用于调节狄斯瓦螨的行为。同时,信息素防治方法怎样与其他养蜂技术相结合,也是值得探讨的领域。

最后,利用信息素防治狄斯瓦螨必须考虑到地域的因素。因为不同的地域所代表的生态环境,会使同一个物种即使在同一个发育时期也会有不同的特异性信息素^[69-70]。因此,探讨特定的蜜蜂信息素对狄斯瓦螨的作用,必须在不同生态环境下进行比较。另外,西方蜜蜂具有不同的品种,狄斯瓦螨也有不同的生物型,西方蜜蜂不同品种间信息素的差异及其对狄斯瓦螨不同生物型的作用,有待于进一步研究。

参考文献

- [1] Giacobino A, Molineri A, Bulacio CN, *et al.* Key management practices to prevent high infestation levels of *Varroa destructor* in honey bee colonies at the beginning of the honey yield season. *Preventive Veterinary Medicine*, 2016, **131**: 95-102
- [2] Zhou T (周婷). The Biological Characteristics and the Natural Distribution of *Varroa destructor* in China. PhD Thesis. Beijing: China Agricultural University, 2005 (in Chinese)
- [3] Iwasaki JM, Barratt BI, Lord JM, *et al.* The New Zealand experience of varroa invasion highlights research opportunities for Australia. *Ambio*, 2015, **44**: 694-704
- [4] Hristov Y. Reasons for bee colony losses in Bulgaria and their relation with CCD. *Comptes Rendus De L Academie Bulgare Des Sciences*, 2014, **67**: 727-732
- [5] Vanengelsdorp D, Meixner MD. A historical review of managed honey bee populations in Europe and the Uni-

- ted States and the factors that may affect them. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2010, **103**(suppl.1): 80-95
- [6] Luo Q-H (罗其花), Zhou T (周婷), Wang Q (王强), *et al.* Advances in research on classification and major species of bee mites. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2010, **43**(3): 585-593 (in Chinese)
- [7] Lin Z-G (蔺哲广), Qin Y (秦瑶), Li L (李利), *et al.* Synergistic effects of *Varroa destructor* and deformed wing virus on honey bee health. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 2016, **59**(7): 775-784 (in Chinese)
- [8] Hubert J, Kamler M, Nesvorna M, *et al.* Comparison of *Varroa destructor* and worker honeybee microbiota within hives indicates shared bacteria. *Microbial Ecology*, 2016, **72**: 448-459
- [9] Hedtke K, Jensen PM, Jensen AB, *et al.* Evidence for emerging parasites and pathogens influencing outbreaks of stress-related diseases like chalkbrood. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2011, **108**: 167-173
- [10] Annoscia D, Del Piccolo F, Covre F, *et al.* Mite infestation during development alters the in-hive behaviour of adult honeybees. *Apidologie*, 2015, **46**: 306-314
- [11] Zhao H-X (赵红霞), Luo Y-X (罗岳熊). The research advances on control of *Varroa destructor*. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2011, **27**(12): 271-276 (in Chinese)
- [12] Maggi MD, Ruffinengo SR, Mendoza Y, *et al.* Susceptibility of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) to synthetic acaricides in Uruguay: *Varroa* mites' potential to develop acaricide resistance. *Parasitology Research*, 2011, **108**: 815-821
- [13] Mozes-Koch R, Slabezki Y, Efrat H, *et al.* First detection in Israel of fluralinate resistance in the varroa mite using bioassay and biochemical methods. *Experimental and Applied Acarology*, 2000, **24**: 35-43
- [14] Boi M, Serra G, Colombo R, *et al.* A 10 year survey of acaricide residues in beeswax analysed in Italy. *Pest Management Science*, 2016, **72**: 1366-1372
- [15] Herrera Lopez S, Lozano A, Sosa A, *et al.* Screening of pesticide residues in honeybee wax comb by LC-ESI-MS/MS. A pilot study. *Chemosphere*, 2016, **163**: 44-53
- [16] Strachecka A, Sawicki M, Borsuk G, *et al.* Use of acaricides for fighting *Varroa destructor* mites in bee colonies: Efficiency and risk. *Medycyna Weterynaryjna*, 2013, **69**: 219-224
- [17] Garrido PM, Antunez K, Martin M, *et al.* Immune-related gene expression in nurse honey bees (*Apis mellifera*) exposed to synthetic acaricides. *Journal of Insect Physiology*, 2013, **59**: 113-9
- [18] Yang S (杨爽), Tan K (谭垦). Residue of acaricide affecting the physiology and behaviour of honeybee. *Journal of Bee* (蜜蜂杂志), 2011, **30**(2): 7-8 (in Chinese)
- [19] Wu Y-Y (吴艳艳), Zhou T (周婷), Wang Q (王强), *et al.* The harm of acaricides to honeybee. *Apicul-*

- ture of China (中国蜂业), 2014, **65**(8): 30 (in Chinese)
- [20] Zeng Z-J (曾志将), Peng W-J (彭文君), Liu Y-B (刘益波). Honeybee pheromone and the control of *Varroa destructor*. *Apiculture of China* (中国蜂业), 2007, **58**(11): 25–26 (in Chinese)
- [21] Zeng Z-J (曾志将), Huang K (黄康). Research progress on the larva pheromone of honeybee (*Apis mellifera*). *Journal of Bee* (蜜蜂杂志), 2007, **27**(11): 3–4 (in Chinese)
- [22] Zeng Z-J (曾志将), Huang K (黄康). The pheromone communication in honeybee colony. *Journal of Bee* (蜜蜂杂志), 2008, **28**(4): 25–26 (in Chinese)
- [23] Yan W-Y (颜伟玉), Zeng Z-J (曾志将). Review on the egg-marking pheromone in *Apis mellifera* L. *Journal of Bee* (蜜蜂杂志), 2008, **28**(1): 34–36 (in Chinese)
- [24] Hu F-L (胡福良), Xuan H-Z (玄弘专). The recent advances in honeybee queen pheromone. *Entomological Knowledge* (昆虫知识), 2004, **41**(3): 208–211 (in Chinese)
- [25] Gao J-L (高景林), Zhao D-X (赵冬香). The bee hive's pheromone were reviewed. *Apiculture of China* (中国蜂业), 2014, **65**(1): 19–22 (in Chinese)
- [26] Trhlin M, Rajchard J. Chemical communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.): A review. *Veterinari Medicina*, 2011, **56**: 265–273
- [27] Pernal SF, Baird DS, Birmingham AL, et al. Semiochemicals influencing the host-finding behaviour of *Varroa destructor*. *Experimental and Applied Acarology*, 2005, **37**: 1–26
- [28] Xie XB, Huang ZY, Zeng ZJ. Why do Varroa mites prefer nurse bees? *Scientific Reports*, 2016, **6**: 28228
- [29] Kraus B. Effects of honey-bee alarm pheromone compounds on the behaviour of *Varroa jacobsoni*. *Apidologie*, 1990, **21**: 127–134
- [30] Wu Y-Q (吴雨祺), Wei W-T (魏文挺), Zheng H-Q (郑火青), et al. The repellent properties of fatty acids from royal jelly to *Varroa destructor*. *Apiculture of China* (中国蜂业), 2015, **66**(1): 22–24 (in Chinese)
- [31] Harizanis PC. Infestation of queen cells by the mite *Varroa jacobsoni*. *Apidologie*, 1991, **22**: 533–538
- [32] Calderone NW, Lin S, Kuenen LP. Differential infestation of honey bee, *Apis mellifera*, worker and queen brood by the parasitic mite *Varroa destructor*. *Apidologie*, 2002, **33**: 389–398
- [33] Drijfhout FP, Kochansky J, Lin S, et al. Components of honeybee royal jelly as deterrents of the parasitic *Varroa* mite, *Varroa destructor*. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, **31**: 1747–1764
- [34] Nazzi F, Bortolomeazzi R, Della Vedova G, et al. Octanoic acid confers to royal jelly varroa-repellent properties. *Naturwissenschaften*, 2009, **96**: 309–314
- [35] Schal C, Sevala VL, Young HP, et al. Sites of synthesis and transport pathways of insect hydrocarbons: Cuticle and ovary as target tissues. *American Zoologist*, 1998, **38**: 382–393
- [36] Rahman S, Hajong SR, Gevar J, et al. Cuticular hydrocarbon compounds in worker castes and their role in nestmate recognition in *Apis cerana indica*. *Journal of Chemical Ecology*, 2016, **42**: 444–451
- [37] Del Piccolo F, Nazzi F, Della Vedova G, et al. Selection of *Apis mellifera* workers by the parasitic mite *Varroa destructor* using host cuticular hydrocarbons. *Parasitology*, 2010, **137**: 967–973
- [38] Kather R, Drijfhout FP, Shemilt S, et al. Evidence for passive chemical camouflage in the parasitic mite *Varroa destructor*. *Journal of Chemical Ecology*, 2015, **41**: 178–186
- [39] Rosenkranz P, Aumeier P, Ziegelmann B. Biology and control of *Varroa destructor*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2010, **103**(suppl.): 96–119
- [40] Zhou T (周婷), Wang X (王星), Luo Q-H (罗其花). Major Species of *Varroa* Mite in China. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2015 (in Chinese)
- [41] He XJ, Zhang XC, Jiang WJ, et al. Starving honey bee (*Apis mellifera*) larvae signal pheromonally to worker bees. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 22359
- [42] Maisonnasse A, Lenoir JC, Costagliola G, et al. A scientific note on E- β -ocimene, a new volatile primer pheromone that inhibits worker ovary development in honey bees. *Apidologie*, 2009, **40**: 562–564
- [43] Maisonnasse A, Lenoir JC, Beslay D, et al. E- β -ocimene, a volatile brood pheromone involved in social regulation in the honey bee colony (*Apis mellifera*). *PLoS One*, 2010, **5**(10): e13531
- [44] Ma R, Mueller UG, Rangel J. Assessing the role of β -ocimene in regulating foraging behavior of the honey bee, *Apis mellifera*. *Apidologie*, 2015, **47**: 135–144
- [45] Carroll MJ, Duehl AJ. Collection of volatiles from honeybee larvae and adults enclosed on brood frames. *Apidologie*, 2012, **43**: 715–730
- [46] Eguaras MJ, Fuselli S, Gende L, et al. An *in vitro* evaluation of *Tagetes minuta* essential oil for the control of the honeybee pathogens *Paenibacillus larvae* and *Ascosphaera apis*, and the parasitic mite *Varroa destructor*. *Journal of Essential Oil Research*, 2005, **17**: 336–340
- [47] Ruffinengo S, Eguaras M, Floris I, et al. LD₅₀ and repellent effects of essential oils from Argentinian wild plant species on *Varroa destructor*. *Journal of Economic Entomology*, 2005, **98**: 651–655
- [48] Damiani N, Gende LB, Bailac P, et al. Acaricidal and insecticidal activity of essential oils on *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Parasitology Research*, 2009, **106**: 145–152
- [49] Lee EJ, Kim JR, Choi DR, et al. Toxicity of cassia and cinnamon oil compounds and cinnamaldehyde-related compounds to *Sitophilus oryzae* (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Economic Entomology*, 2008, **101**: 1960–1966
- [50] Wang Z-H (王振华), Zhao H (赵晖), Li J-P (李金甫), et al. Synergism of plant volatiles to insect pheromones and related mechanisms. *Chinese Journal of*

- Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, **19**(11): 2533–2537 (in Chinese)
- [51] Le Conte Y, Arnold G, Trouiller J, *et al.* Attraction of the parasitic mite *Varroa* to the drone larvae of honey bees by simple aliphatic esters. *Science*, 1989, **245**: 638–639
- [52] Le Conte Y, Becard JM, Costagliola G, *et al.* Larval salivary glands are a source of primer and releaser pheromone in honey bee (*Apis mellifera* L.). *Naturwissenschaften*, 2006, **93**: 237–241
- [53] Yan W-Y (颜伟玉), Le Conte Y, Beslay D, *et al.* Identification of brood pheromone in Chinese honeybee [*Apis cerana* (Hymenoptera: Apidae)]. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2009, **42**(6): 2250–2254 (in Chinese)
- [54] Milani N. Chemical communication in the honeybee-*Varroa* relationship. Proceedings of the Conference Bees Without Frontiers: Sixth European Bee Conference, Cardiff, UK, 2002: 74–85
- [55] Sun Y (孙艳), Qin Y-C (秦玉川). Relationship between some semiochemicals and the taxis of *Varroa destructor*. *Chinese Bulletin of Entomology* (昆虫知识), 2008, **45**(5): 780–784 (in Chinese)
- [56] Rickli M, Guerin PM, Diehl PA. Palmitic acid released from honeybee worker larvae attracts the parasitic mite *Varroa jacobsoni* on a servosphere. *Naturwissenschaften*, 1992, **79**: 320–322
- [57] Ziegelmann B, Tolasch T, Steidle JL, *et al.* The mating behavior of *Varroa destructor* is triggered by a female sex pheromone. Part 2: Identification and dose-dependent effects of components of the *Varroa* sex pheromone. *Apidologie*, 2013, **44**: 481–490
- [58] Zalewski K, Zaobidna E, Zoltowska K. Fatty acid composition of the parasitic mite *Varroa destructor* and its host the worker prepupae of *Apis mellifera*. *Physiological Entomology*, 2016, **41**: 31–37
- [59] Donze G, Schnyder-Candrian S, Bogdanov S, *et al.* Aliphatic alcohols and aldehydes of the honey bee cocoon induce arrestment behavior in *Varroa jacobsoni* (Acari: Mesostigmata), an ectoparasite of *Apis mellifera*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1998, **37**: 129–145
- [60] Salvy M, Capowiez Y, Le Conte Y, *et al.* Does the spatial distribution of the parasitic mite *Varroa jacobsoni* Oud. (Mesostigmata: Varroidae) in worker brood of honey bee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) rely on an aggregative process? *Naturwissenschaften*, 1999, **86**: 540–543
- [61] Salvy M, Martin C, Bagnères AG, *et al.* Modifications of the cuticular hydrocarbon profile of *Apis mellifera* worker bees in the presence of the ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* in brood cells. *Parasitology*, 2001, **122**: 145–159
- [62] Rickli M, Diehl PA, Guerin PM. Cuticle alkanes of honeybee larvae mediate arrestment of bee parasite *Varroa jacobsoni*. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, **20**: 2437–2453
- [63] Aumeier P, Rosenkranz P. Which odorous stimuli influence host-finding behaviour of *Varroa* females? *Apidologie*, 1995, **26**: 327–329
- [64] Aumeier P, Rosenkranz P, Francke W. Cuticular volatiles, attractivity of worker larvae and invasion of brood cells by *Varroa* mites. A comparison of Africanized and European honey bees. *Chemoecology*, 2002, **12**: 65–75
- [65] Fuchs S. Choice in *Varroa jacobsoni* Oud. between honey bee drone or workerbrood cells for reproduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1992, **31**: 429–435
- [66] Frey E, Odemer R, Blum T, *et al.* Activation and interruption of the reproduction of *Varroa destructor* is triggered by host signals (*Apis mellifera*). *Journal of Invertebrate Pathology*, 2013, **113**: 56–62
- [67] Nazzi F, Milani N, Vedova GD. (*Z*)-8-heptadecene from infested cells reduces the reproduction of *Varroa destructor* under laboratory conditions. *Journal of Chemical Ecology*, 2002, **28**: 2181–2190
- [68] Le Conte Y, Huang ZY, Roux M, *et al.* *Varroa destructor* changes its cuticular hydrocarbons to mimic new hosts. *Biology Letters*, 2015, **11**: 20150233
- [69] Wang B (王博), Lin X-D (林欣大), Du Y-J (杜永均). Biosynthesis and endocrine regulation of sex pheromones in moth. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(10): 3235–3250 (in Chinese)
- [70] Kather R, Drijfhout FP, Martin SJ. Evidence for colony-specific differences in chemical mimicry in the parasitic mite *Varroa destructor*. *Chemoecology*, 2015, **25**: 215–222

作者简介 张好好,女,1982年生,博士研究生.主要从事生物化学分析和化学生态学研究. E-mail: hhzhang83@163.com
责任编辑 肖红