

DOI: 10.5846/stxb201306281793

汪天澍, 刘芳, 余林生, 潘炜, 江朝晖, 付月生. 蜜蜂蜂群温湿度调节研究进展. 生态学报, 2015, 35(10): 3172-3179.

Wang T S, Liu F, Yu L S, Pan W, Jiang Z H, Fu Y S. A review of researches on the regulation mechanisms of temperature and humidity in honey bee hives. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(10): 3172-3179.

蜜蜂蜂群温湿度调节研究进展

汪天澍¹, 刘芳¹, 余林生^{1,*}, 潘炜², 江朝晖², 付月生²

¹ 安徽农业大学蜂业研究所, 合肥 230036

² 安徽农业大学信息与计算机学院, 合肥 230036

摘要: 环境温度的变化直接影响蜜蜂的个体发育、群体活动、蜂群繁殖、群势强弱等方面, 蜂群温湿度是对蜜蜂生命活动影响最大的环境因素, 蜜蜂会积极地响应环境温度变化。在巢群内温度高于或低于子脾要求温度, 蜜蜂就会采取各种解决办法。研究蜂群温度的分布、变化规律以及调控机制是当前蜂学领域的热点问题, 而掌握了蜂群温度变化规律, 也能更好的进行科学养蜂, 提高蜂产品的产量和质量, 同时对人类认知、环境保护也具有非常重要的借鉴价值。近年来随着基因组学、生物学、高新科学技术等的应用, 蜜蜂温湿度调节的研究不断深入。整合当前国内外蜜蜂蜂群温湿度调节的研究报道, 对蜜蜂蜂群温湿度调节现象和行为进行综合阐述, 并对蜂群温湿度内在调控机理方面的进一步研究提出新思路。

关键词: 蜜蜂; 蜂群; 温度; 湿度; 调节

A review of researches on the regulation mechanisms of temperature and humidity in honey bee hives

WANG Tianshu¹, LIU Fang¹, YU Linsheng^{1,*}, PAN Wei², JIANG Zhaohui², FU Yuesheng²

¹ Apiculture Research Institute of Anhui Agriculture University, Hefei 230036, China

² School of Information and Computer, Anhui Agriculture University, Hefei 230036, China

Abstract: A honey bee colony displays various characteristics in different periods of the year depending on environmental factors. Temperature and humidity within the hive are important for all bees. Adult honey bees can tolerate a considerable range of temperatures, while the survival and normal growth of the brood depends upon brood nest temperature being maintained within a range of about 32—37 °C. Temperature regulation is accomplished through the efforts of the adult bees who hold central brood nest temperature between about 34 °C and 36 °C. When the temperature falls below 14 °C, the honey bees start staying in the hive and forming a ball (winter cluster); when the temperature falls below 6 °C, the hive has the appearance of an exact ball. It is known that each bee can produce heat of 0.1 calorie per minute at 10 °C. During the summer months, honey bees stop whatever they are doing and attempt to cool the hives because of the hot weather. In addition, when there is an excessive amount of humidity within the hive, it can lead to diseases such as septicemia and this in turn causes colony losses. Honey bees showed a high level of organization, and would take action to keep the hive in optimum condition. This unusual phenomenon drew a great deal of interest and research from scholars in the field of honey bees, making hive temperature a hot issue in honey bee research. Bees are a peculiar species formed from a hundred million years of natural selection and evolution. They can construct the strongest hive for the largest honey storage using the least amount of material using the well acknowledged hexagon honeycomb design. Likewise, in their natural state, bees only need

基金项目: 国家自然科学基金项目(31272511); 国家蜂产业技术体系建设专项(CARS-45-KXJ9)

收稿日期: 2013-06-28; **网络出版日期:** 2014-05-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yulinsheng@ahau.edu.cn

to consume a small amount of honey (i.e., energy) and can keep a stable and constant temperature in the hive, showing excellent energy-saving optimization ability. The hive temperature regulation mechanism can be imitated, and we can draw lessons from this kind of energy saving optimization method to design and manufacture new air conditioning energy saving systems, and apply it in greenhouses, gymnasiums and other high energy consumption facilities. In the first section of this paper, honey bees and their biological characteristics of hive thermoregulation were summarized. In the second part, hive humidity regulation was examined. In the third part, current research about hive temperature and humidity regulation, at home and abroad, were integrated. The current results of the study only showed the function of temperature and humidity regulation and that different ages of worker bees and different kinds of bees behaved differently. However, the age of the queen and drones' impact on the nest temperature and humidity change and changes in regulation of individual bees nest temperature during energy metabolism and longevity are not shown. Lastly, we put forward new ideas for the internal regulation mechanism of hive temperature and humidity for future study. Further research is needed, particularly on the intrinsic link between individuals and groups in the form / structure in terms of the thermostat mechanism.

Key Words: honeybee; hive; temperature; humidity; regulation

蜜蜂营群居生活,是社会性高度进化的昆虫,蜂群是蜜蜂赖以生存的生物学单位,温湿度是影响蜜蜂生活、生存、繁衍的重要环境因素。蜜蜂调节蜂巢温度,使蜜蜂生活在适宜的温度范围内,延长寿命并能更好地生存和繁殖。蜜蜂是典型的社会性昆虫,尽管蜜蜂个体很简单,但是群体却表现出高度的组织适应特性,能在蜂巢中维持相对稳定的环境条件^[1]。温度是对蜜蜂生命活动影响最大的环境因素^[2-3]。环境温度的变化直接影响蜜蜂的个体发育、群体活动、蜂群繁殖、群势强弱等方面,进而影响到蜂产品的生产。不仅如此,经过亿万年的自然选择和进化,蜂群只需消耗较少的能量(蜂蜜)就能保持蜂巢内的温度相对稳定^[4],从而在严酷的自然状态下得以生存和繁衍。蜜蜂个体是变温动物,体温会随着外界气温的变化而变化,但它们的蜂巢却如同一个装有“空调”的房间,尤其在其繁殖后代的时候,蜂巢内基本维持 34—35 ℃,这一温度是最适宜蜂卵孵化的温度^[5]。经过长期的生产实践和科学研究,人们对蜜蜂的调温现象和行为有着较多的认识。现有研究结果只表明蜜蜂具有调节蜂巢温湿度的功能,未能进一步揭示蜜蜂调节蜂巢温湿度的机制。本文综合了近些年以来国内外对蜂巢温湿度调节的研究报道,为蜂巢温湿度研究机制进一步的研究提供科学依据。

1 蜂巢温度调节

蜜蜂蜂巢内的温度与蜂巢内是否有蜂子(包括卵、幼虫、蛹)有相当大的关系,如果蜂群内无蜂子的话,蜂群内部的温度可以在 14—32 ℃ 这个范围内波动,倘若蜂群内部有蜂子,由于蜂子发育对温度要求较高,所以蜂巢内部的温度需要保持在 34.4—34.8 ℃ 之间,恒定的温度是蜂子未成熟阶段的正常生长和发育的关键^[6-7]。蜜蜂调节巢温的行为是由巢内温度和子脾温度的变化来决定的^[8]。蜜蜂对子脾的温度十分敏感,蜜蜂能感觉出子脾在 0.2—0.5 ℃ 范围内的温度变化^[9],如果巢内温度高于或低于这个正常温度,蜂群就会采取一系列的措施来解决。

1.1 温度低于正常范围

若外界的温度低于正常范围,蜜蜂会采取以下几种方式进行调控:(1)工蜂承担了发挥“空调”作用的重担。一旦蜂巢内的温度开始降低,它们就会展开翅膀然后运动其胸部肌肉系统(蜜蜂做的这种肌肉系统的运动和飞行时的振动是不同的,不会因此而如同风扇般加速空气流动而散热^[10]),藉此提升胸腔的温度,将胸部紧贴在封盖子的蜡盖上,依靠这些热量来维持蜂巢的温度,产热蜂保持触角一动不动与巢房的蜡盖相接触,目的是为了测量封盖子蜡盖的温度,测量的高灵敏性归结于其触角端部携带高度密集的热敏感受器^[11-12];(2)非产热蜂“挤压”蜂巢上的小单元格,并厚厚地附在巢脾上,增加蜂巢密封性能,它们会努力把热量丧失降低到最低水平^[13];(3)蜜蜂在过冬的时候会互相聚拢结成球形团在一起,使蜂团的散热面积减小,并且球体内部

和外部的蜜蜂会不断交换位置,共同抵御寒冷;(4)蜜和蜜脾是蜜蜂越冬巢内的"保温物"层面,蜜脾是蜜蜂越冬、春繁、度夏期内较为完善的"调温系统",故对蜜蜂安全越冬、春繁和度夏有着重大意义;(5)蜜蜂还有新的内在调温机理,而且这种过程如同"人体般精确"^[14],但至今未能明确揭示;(6)靠成年蜂食用蜂蜜或其他食物,加速自身新陈代谢来产生热量;(7)靠蜂群内的幼虫和蜂蛹的呼吸来产生热量。

1.2 温度高于正常范围

当外界温度高于正常范围,蜜蜂一般会采取这些方式进行降温调整:(1)蜂群在巢内分散,在蜂箱的内壁、上盖、底部和箱外等处歇息,降低蜂群内部个体的密度以降低巢内的温度;另外,蜜蜂还能采取从蜂巢里出来爽游的方法来对付高温。最先爬出来的是外勤蜂,接着是年龄较小的,幼蜂(内勤蜂)仍留在蜂巢里^[13];(2)蜜蜂从外界采水,然后在巢房的边缘或封盖上涂一层薄水膜。靠水分的蒸发来带走蜂群内部的热量,水蒸气在通风时被排出蜂巢。如果需要的话,扇风蜜蜂会自发按一定的空间顺序组织起来,把她们个体的微小力量加以联合,为整个蜂巢高效通风^[15];(3)部分工蜂有规律的在巢门口和巢内站成队列,然后都朝同一方向高速链状扇风,让蜂巢内部和外界产生循环的气流,把过热或二氧化碳含量较多的空气抽出巢外,从而达到降温的效果^[16]。温度很高时,蜜蜂通过气管系统蒸发的水分便大大地增加,从而造成使蜜蜂体温下降。蜜蜂积极蒸发水分的活动,可使它们的体温降低2—3℃。

1.3 蜂箱与蜂巢温度关系

蜂箱的结构与蜜蜂巢温的调控有一定关系^[17]。在高窄框蜂箱里,热量通过箱壁向外散失,但是会造成热量损失较多。在矮宽框蜂箱里,子脾的垂直方向有较高的温度。蜜蜂能把这些热量用来温暖增加的巢脾面积。

新、旧法饲养对蜜蜂调控温度也有影响^[18]。旧法饲养,主要是圆筒形的木质蜂桶,桶壁厚,结合严密,保温、保湿性能好;巢脾筑造于桶内上部,成球形,蜜蜂栖息结团,热量散失少,极利于蜜蜂生活和繁殖,而新法饲养中蜂结球较困难,要维持箱内一定温湿度,需要消耗大量饲料进行调节。

1.4 蜂种及群势

蜂巢内温度调节能力与蜂种及群势强弱有关。相同群势不同蜂种,对蜂群温度调节呈现差异,东方蜜蜂(*Apis cerana*)对蜂巢温度的升高较西方蜜蜂(*Apis mellifera*)更敏感,采取扇翅降温的积极性也更高^[19]。对蜜蜂温度调控影响因子还有群势的强弱,随着群势的壮大,蜂团所产生的热便大大超过蜂团表面因辐射而散失的热。因此,随着蜂群的壮大,用于维持蜂巢内稳定的温度的饲料消耗也大为减少^[20];在巢脾中心的温度更高更恒定。巢脾周缘的温度不仅要低些,而且变化也不稳定。由于巢脾温度受成年蜂活动影响,温度数据揭示反映了工蜂的分布。中心附近数量多的工蜂提升温度并缩小了温度浮动范围^[21]。中华蜜蜂越冬蜂团中心温度与环境温度变化同步,伴随着蜂群群势下降,蜂团中心温度波动范围增大,越冬稳定性下降^[22]。在越冬蜂群中,蜂团大小和蜂群温度的高低成负相关^[23]。

1.5 基因多样性

蜜蜂群体基因的多样性与巢温也有关系。蜜蜂群体基因的多样性,是由于蜂王同很多不同的雄蜂交配的结果,这个多样性在一定程度上决定了蜜蜂群体的任务分配情况^[24]。蜜蜂的遗传多样性使它们能更有效地协作完成调节蜂巢的温度。具有多样性基因的蜂群天生会有一个奇妙的温度控制装置,来保持蜂巢温度的恒定。不同基因种类的蜜蜂各自会在不同的温度条件下在蜂巢周围扇动翅膀^[25]。在自然状态下,几十只雄蜂和蜂王交配的蜂群中,随着蜂巢内温度的升高,越来越多的工蜂放下其他工作,开始扇动翅膀降温^[26]。当温度回落时,一部分工蜂回到原先的岗位,而另一些工蜂继续降温工作,这样温度下降就比较平稳。在人工授精的蜂群中,大多数工蜂往往是同时开始或停止扇动翅膀,蜂巢内的温度变化比较突然,在使蜂巢升温的过程中,同母异父的工蜂协作的也更好,温度波动范围为0.5℃,而人工授精蜂巢温度波动幅度为1℃^[27]。拥有不同父亲的工蜂,由于具有遗传多样性,能更有效、平稳地调节蜂巢的温度^[28-29]。

2 蜂巢湿度调节

蜜蜂群具有有效调节蜂巢生物物理学参数的功能。恒定的温度是在其未成熟阶段的正常生长和繁殖的关键^[7,30]。尽管也知道湿度调节是在孵化发育中起着潜在的关键作用^[31-32],然而人们并不清楚蜜蜂是如何调节这一参数的^[33-37]。

2.1 影响蜂巢湿度因素

在蜂巢里,蜜蜂需要维持适宜的空气湿度,但蜂巢湿度的变动幅度较大,不如温度那么稳定。这个变动主要取决于外界空气的温度和湿度、蜜源、蜂箱通气状况、群内蜂子数量、蜜蜂的活动强度及其生理状态等因素^[20]。

2.2 不同时期蜂巢湿度的变化不同

在蜂群育虫、造脾、采蜜时期,蜂箱内各部位的相对湿度(RH)的变动幅度为 25%—100%。

据测定,虫卵孵化的最适相对湿度范围为 90%—95%,在 RH 为 100% 和 80% 的条件下,正常孵化的虫卵数大幅下降;在 50% 时,很多卵皱缩,剩余的当中只有 2.9% 正常孵化; RH 在 50% 以下时不孵化,未正常孵化成幼虫的虫卵是由于虫卵内液体不能成功溶解覆盖在幼虫头部的绒膜^[38]。虽然蜂巢的空气湿度有时也发生偏差,并且远远地超出上述标准的范围,但是这种偏差总是不长久的,所以湿度短时间的升降对蜂子的影响不大。流蜜期强群蜂巢的湿度比弱群小^[39],因此,强群除了采集大量花蜜以外,还能为过剩水分的蒸发创造更好的条件,能更有效地利用蜜源。在冬季断子期,蜂箱内各部位的水汽含量不同。蜜蜂在冬季是靠打开巢脾中的蜜房盖,让蜜蜂从空气中吸收水分,用蜂粮适当稀释后的方式来解渴的。越冬期最适宜的空间 RH 是 75%—80%。如果箱内空气干燥,蜂体的水分蒸发加快,蜂蜜的浓度高,水分不足;当空气过分干燥时,甚至会促使巢内的贮蜜结晶,以致蜜蜂无法进食,从而招致越冬失败。

2.3 蜜蜂调节蜂巢湿度方式

蜂团中心湿度高于边缘湿度,且波动范围大,蜂团中心和边缘湿度均比外界环境湿度高且波动范围大。在蜂群活动季节,当巢内湿度过大时,蜜蜂就扇风,加强巢内空气流通,将水汽排出巢外;如巢内过于干燥,蜜蜂就外出采水,以满足蜂群对水分的需要,同时提高巢内的相对湿度^[38]。

3 温湿度调节研究进展

3.1 温度调节研究进展

早在 1958 年,Free 和 Spencer 就报道描述了蜜蜂有自我调节温度的现象:蜜蜂从 10—200 只,0—40 °C 能保持集群在一起。在 20—40 °C,10—25 只蜜蜂的群一般不集群,在 15 °C 及以下,蜜蜂开始集群聚拢在一起。另外,文献中还报道了随着温度下降,单个蜜蜂的耗蜜量也会增加^[40]。

关于蜜蜂蜂巢的温湿度调节的研究,最早起源于 1964 年。Roth 使用直接热测量法,这种方法的研究报道很少。Roth 的试验是对蜜蜂个体的研究,得到的数据结果仅是独立个体成员的产热量,并非群体间相互交流共同协作调节温度的数据^[41]。1970 年 Verma 进行过系统测量及研究,通过插入蜂群内水银温度计测量^[42]。后来,文献中关于蜜蜂个体和群体产热的数据获得都是通过间接热量测定方法。1982 年 Ritter 通过计算氧气消耗量和产生的 CO_2 浓度,测得呼吸商(RQ)为 1.0, CO_2 系数为 21.13 J/mL^[43]。建立热量计和测温学结合的热量平衡体系还未被应用于蜜蜂群体,但可以与蚁丘进行类比较^[44-46]。

1981 年 Heinrich 研究发现蜂团中心的蜂群并不与表面蜜蜂进行交流。这种行为的结果支持了部分学者认为蜜蜂独立行为活动调节巢温的假说^[47]。

20 世纪 80 年代,有研究者们分别在冬天蜂团上应用不同的热微分方程的温度分布模型,预测集群宽度,中心和外围温度的变化^[48-51]。他们假想认为蜂团中任何点的代谢产热量都与中心距离呈一定关系,球形分布有对称性,蜜蜂分布密度都是给定的,最后的问题就是蜜蜂究竟怎样分布构型。1995 年 Watmough 和

Camazine 证实了这一基本模型,他们视球团内不同点蜜蜂密度为一动态变化数值^[52]。在模型中,在给定的任一点的蜜蜂密度决定产热量,热扩散和蜜蜂分布密度根据当地温度变化而变化。单个个体的蜜蜂行为不能明确表达,但在密度的变化上能表现出蜜蜂随温度渐变而使它们自己的环境温度达到理想条件。

1989 年 Fahrenholz 连续测量越冬、度夏蜂巢的中心、外围和入口处的温度,并用微型热量计测定不同日龄的工蜂、雄蜂和蜂王的产热量,结果显示,单个成年工蜂的产热率(热消耗率)最高且非常稳定,而聚集在一起的成年工蜂产热率(热消耗率)则严重依赖于群体数目,当群体数目超过 10 只之后产热率(热消耗率)锐减且保持不变^[53]。1991 年 Southwick 指出蜜蜂群体形成球团是作为超个体应对越冬的结果,调节蜂团形状与大小以适应周边环境。这一模型有一个缺憾:它仍然认为蜜蜂一直并也只会保持球形^[54]。1995 年 Watmough 采用改进的模型研究个体移动和新陈代谢在蜂群的自组织温度调节中的作用^[52]。一般认为蜂群的温度调节是蜜蜂个体试图把体温调节在理想范围的综合结果,蜜蜂对直接或局部温度降低的反应是增加新陈代谢率并向邻居靠拢。根据这个假说,用“趋热-扩散方程”模拟蜜蜂趋温或散开导致的蜂群密度变化、用热方程描述蜜蜂体温差异和密度变化导致的温度场分布,两者相结合,综合描述蜂群的调温机制。模型预测的温度变化整体上符合观察结果。该模型也能预测群内的密度分布。

近年来人们开始着重研究蜂巢恒温调控的内在机理,不断尝试新的理论、方法和技术手段,取得了部分成果。

1999 年 Sumpter 和 Broomhead 提出一种蜜蜂基于主体的自发产生球形行为的模型,能模拟遵循群体中个体行为规则^[55]。他们得出意想不到的结果,模型揭示一个新的动态现象:蜂群有节奏的搏动。他们研究了蜂群调温过程的形态和动力学。采用离散温度场中简单智能体模型来研究蜜蜂个体在蜂群温度调节过程中的运动。蜜蜂智能体(Bee Agents)在一个二维网格上移动,网格上的热传输只考虑辐射效应。计算机仿真结果显示,蜂群的定性行为与实际相符,特别是观察到类似饼形和环形两种蜂群形状的形成。仿真结果也提示,在环境温度低时蜂群不总是保持稳定的形状,而是在不同大小和密度的孤立环状中振荡。2004 年 Jones 在《Science》上发表论文——蜂巢温度调节:多样性提高稳定性^[56],认为由于蜂王同很多不同的雄蜂交配导致蜂群中的工蜂具有高度的基因多样性,蜜蜂的遗传多样性使它们能更有效地协作完成调节蜂巢的温度。多种群(多雄性)的巢温比单种群(单雄性)更稳定,一个原因是由于基因多样性导致工蜂的温度反应阈值多元化,避免了过多的群体反应导致温度波动。2007 年 Gardner 发表了大黄蜂(*B. huntii*)蜂巢温度调节中关于工蜂分工的实验分析,通过控制环境温度、个体标记、行为观察记录等方法,研究蜂群对变化的环境温度自适应是如何通过工蜂行为的可塑性来实现的^[57]。结论认为某些大黄蜂工蜂专门负责巢温调节,温度调节中工作率的改变比任务切换更重要。在技术手段上,2006 年 Becher 设计了一个称为“豪猪(The porcupine)”的高精度蜂巢温度测量装置,采用 256 个负温度系数热敏电阻传感器,每个传感器嵌入在 3 个相邻单元中间,可同时记录 768 个个体生长过程的全部温度数据,具有很高的空间和时间分辨率^[58]。

相比较国外的研究,近些年来国内在蜜蜂的温度调节和蜂巢恒温机制的研究方面也开展了一系列卓有成效的工作:中国农业科学院蜜蜂研究所杨冠煌等开展了中华蜜蜂群体内温度湿度及 CO₂浓度的变化及调节研究^[59],试验结果显示中蜂维持群体内温度及 CO₂浓度稳定性不及意蜂,子脾间及箱内空间的 RH 高于意蜂 10%—15%,CO₂浓度也高于意蜂;江西农业大学颜伟玉、曾志将等研究了蜂群内主要环境因素、蜂群内温度的变化及调节等^[60];郭冬生等进行了蜂群内温度的变化及调节的研究^[61];云南农业大学王锐刚等开发了蜂巢温湿度数据采集与分析处理系统^[62];余林生等研究了中华蜜蜂群体内温度变化及调控^[18]、中华蜜蜂(*Apis cerana cerana* Fab.)群体越冬及数量动态特征^[23]、安徽省蜜蜂种群消长及其分布与生态环境的关系^[63]等课题。

3.2 湿度调节研究进展

关于蜂巢湿度的研究报道主要集中于对温度调节的研究,针对其湿度调节的研究报道相对较少。

早期的湿度测量是在一半框子一半巢中蜂的环境中进行的,或是在巢顶端的单独的隔间中装载一个大的

模拟器装置,例如温湿计^[64]。通常采用这种方法测量相对湿度,这个是要依赖温度的(饱和水蒸气的温度会随着空气温度的上升而上升),这会得出蜂巢里的湿度仅跟随温度变化,而蜜蜂不积极参与调节的结论^[33,36]。2006年 Hannelie 等用生物学相关方式进行的小型化技术实现了检测蜜蜂与湿度调节是否有关^[40]。他们用小型化的数据记录器测量自然环境状态下和蜂巢内几个点的湿度情况,结果证明工蜂影响巢内湿度。由于湿度优化要求也会因巢内位置不同而不同,这也限制了潜在的调节机制的研究;同时,湿度因变化的外部环境,比如,水源的获得问题,这些也会进一步影响蜜蜂的湿度调节;还有,随着温度调节和呼吸气体的交换也会破坏最适湿度水平的建立^[65-68]。因此,他们认为工蜂只会非理想的限制环境下才会调节蜂巢湿度。他们测量得到的湿度水平与 Büdel 以及 Wohlgenuth 测得的一致^[68-69],但子脾孵化的 *RH* 最佳条件比 Doull 测得的 > 90% 要低^[70]。尽管,每个巢室内的微气候受蜂巢气候影响,但单元巢室底部(幼虫孵化的地方)湿度应该比测量得到的数值要高,因为浆液能够产生高湿度,高密度的工蜂在脾上形成隔绝层维持着湿度^[39]。蜜蜂会确保子脾上的湿度保持足够高的水平以免因哺育蜂高频地来回活动而使巢室干燥^[71]。

不同浓度的蜂蜜的吸湿性也被研究过。1977年, Doull 和 Mew 测得在 34.5 °C 下,巢内 82.5% 溶质的流蜜与 *RH* 为 54.4% 的自然环境是保持平衡的,只有少于 40% 溶质的稀蜜才能维持在最适合卵孵化和蜜蜂幼虫生存的范围。蜜蜂在开放的巢卵房里通过存放相对稀释的液体表现出了对巢卵内湿度的特定的反应,这可能是蜜蜂调控蜂巢湿度的行为方式,而跟调节巢室内温度没有必然联系^[70]。

4 小结与展望

工蜂承担了发挥“空调”作用的重担,蜂群调节温度的能力与群势的强弱呈正相关;蜂巢内温度调节能力还与蜂种有关,相同群势不同蜂种对蜂群温度调节呈现差异;对温湿度的调节要求也会不同等。群势强弱、蜂巢空间大小影响巢温的调节速度。不同季节蜂群内年龄组配,蜂群发育阶段不同,对蜂巢温湿度的要求也不相同。蜂巢湿度的变动幅度较大,不如温度那么稳定。这个变动主要取决于外界空气的温度和湿度、蜜源、蜂箱通气状况、群内蜂子数量、蜜蜂的活动强度及其生理状态等因素在蜂群活动季节。总之,蜂群群势(成年蜂、卵幼虫蛹)、蜂箱类型与箱体结构、季节、饲料、巢脾等都与蜂巢温湿度调节变化有关。

综上所述,近年来人们开始着重研究蜂巢温湿度调控的内在机理,不断尝试新的理论、方法和技术手段,取得了部分成果。

不过,现有研究结果只表明蜜蜂具有调节蜂巢温度的功能、不同日龄工蜂的巢温调节行为差异、不同蜂种调节巢温方式的差异,而蜂群内蜂王年龄、雄蜂对巢温变化的影响,调节巢温过程中蜜蜂个体能量代谢及寿命的变化,蜂巢调温机制的节能优化方式等尚未揭示,亦即未能揭示蜜蜂调节蜂巢温度的机制。特别是在蜜蜂个体与群体的关系、群体形态/结构与调温机理的内在联系方面需要深入研究。通过深入研究蜂巢恒温调控过程中蜜蜂个体、群体的行为和表现,揭示其内在的组织、适应、优化机制和规律,为人类社会组织行为学研究提供可借鉴的仿生学基础材料,为群体智能研究提供思路。蜜蜂作为自然界中一种奇特物种,正如蜂巢的六边形设计,能用最少的材料制造出储蜜量最大,牢固性最强的蜂房,自然状态下的蜂群只需消耗较少的蜂蜜(即能量)就能保持蜂巢内的温度稳定,表现出优异的节能优化能力。研究蜂巢的恒温调控机理,就可以模仿、借鉴这种节能优化方法,设计制造新型空调节能系统,应用于温室、体育馆等大型高能耗设施。未来要想深入研究蜜蜂蜂巢温湿度调节的内在机制,迫切需要引入新的方法和工具,从新的角度对蜂巢恒温调控机理进行研究和解释。

参考文献(References):

- [1] Winston M L. The Biology of the Honeybee. Cambridge: Harvard University Press, 1987: 6-7.
- [2] 曹义锋, 余林生, 毕守东, 丁建. 温度对蜜蜂影响的研究进展. 蜜蜂杂志, 2007, 27(4): 13-15.
- [3] Tautz J, Maier S, Groh C, Rossler W, Brockmann A. Behavioral performance in adult honey bees is influenced by the temperature experienced during their larval development. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003, 100(12): 7343-7347.

- [4] Radtke J, Etzold E, Iilies I, Siede R, Büchler R, Wegener J, Huang Z, Bienefeld K, Kleinhenz M, Bujok B. Association of institutes for bee research report of the 54th seminar in Veitshöchheim. *Apidologie*, 2007, 38(5): 482-504.
- [5] Dadant C P. The Hive and the Honey Bee. USA; Dadant Publication, 1975: 203-206.
- [6] Himmer A. Ein beitrag zur kenntnis des wärmehaushalts im nestbau sozialer hautflüger. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 1927, 5(2): 375-389.
- [7] Degrandi-Hoffman G, Spivak M, Martin J H. Role of thermoregulation by nestmates on the development time of honey bee (*Hymenoptera: Apidae*) queens. *Annals of the Entomological Society of America*, 1993, 86(2): 165-172.
- [8] Es' kov E K, Bibyaev V F, Kopinan N A, Khmelev A V, Panyukov V V. Vital and optimum temperatures for development of drone honey bees. *Soviet Agricultural Sciences*, 1988, (8): 48-51.
- [9] Groh C, Tautz J, Rossler W. Synaptic organization in the adult honey bee brain is influenced by brood-temperature control during pupal development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(12): 4268-4273.
- [10] Winston M L. The Biology of the Honey Bee. Cambridge; Harvard University Press, 1987: 87-98.
- [11] Kleinhenz M, Bujok B, Fuchs S, Tautz J. Hot bees in empty broodnest cells: heating from within. *Journal of Experimental Biology*, 2003, 206(23): 4217-4231.
- [12] Harrison J M. Roles of individual honeybee workers and drones in colonial thermogenesis. *The Journal of Experimental Biology*, 1987, 129(1): 53-61.
- [13] Tautz J. Phänomen Honigbiene. Heidelberg; Spektrum Akademischer Verlag, 2007: 210-210.
- [14] Spivak M, Zeltzer A, DeGrandi-Hoffman G, Martin J H. The influence of pupation temperature on the color patterns and development time of queen honey bees. *American Bee Journal*, 1990, 130(12): 814-814.
- [15] Kronenberg F, Heller H C. Colonial thermoregulation in honey bees (*Apis mellifera*). *The Journal of Experimental Biology*, 1982, 148(1): 65-76.
- [16] Sakagami S F. Preliminary report on the specific difference of behaviour and other ecological characters between European and Japanese honeybees. *Acta Hymenopterol*, 1960, 1(2): 171-198.
- [17] Michener C D. The Social Behavior of the Bees. Cambridge; Harvard University Press, 1974.
- [18] 余林生, 曹义锋, 邹运鼎, 毕守东. 中华蜜蜂群体内温度变化及调控的研究. *南京农业大学学报*, 2006, 29(4): 53-58.
- [19] Tan K, Yang S, Wang Z W, Sarah E, Oldroyd R B P. Differences in foraging and broodnest temperature in the honey bees *Apis cerana* and *Apis mellifera*. *Apidologie*, 2012, 43(6): 618-623.
- [20] 塔兰诺夫. 蜂群生物学. 南昌: 江西省养蜂研究所, 1975: 26-48.
- [21] Becher M A, Moritz R F A. A new device for continuous temperature measurement in brood cells of honeybees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 2009, 40(5): 577-584.
- [22] 曾志将. 养蜂学. 北京: 中国农业出版社, 2003: 75-79.
- [23] 余林生, 韩胜明. 中华蜜蜂群体越冬及数量动态特征. *应用生态学报*, 2003, 14(5): 721-724.
- [24] Degrandi-Hoffman G, Spivak M, Martin J H. Role of thermoregulation by nestmate on the development time of honey bee. *Annals of the Entomological Society of America*, 1993, 86(2): 165-172.
- [25] Tsuruta T, Matsuka M, Sasaki M. Temperature as a causative factor in the seasonal colour dimorphism of *Apis cerana japonica* workers. *Apidologie*, 1989, 20(2): 149-155.
- [26] Verma L R. Biology of honeybee (*Apis mellifera* L.) spermatozoa. 1. effect of different diluents on motility and survival. *Apidologie*, 1978, 9(3): 167-174.
- [27] Michel C, Fuchs S, Holdmaier G. Regulation of temperature in worker bees of 4 lines from different races. *Apidologie*, 1995, 26(4): 332-334.
- [28] Gramacho K P, Goncalves L S, Rosenkranz P. Temperature measurement of living and killed (Pin test) honeybee brood (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 1997, 28(3/4): 205-207.
- [29] Woyke J. Lengths of haploid and diploid spermatozoa of the honeybee and the question of the production of triploid workers. *Journal of Apicultural Research*, 1983, 22(3): 146-149.
- [30] Himmer A. Ein beitrag zur kenntnis des wärmehaushalts im nestbau sozialer hautflüger. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 1927, 5(2): 375-389.
- [31] Grout R A. The Hive and the Honeybee. Hamilton; Dadant and Sons, 1976.
- [32] Lindauer M. The water economy and temperature regulation of the honeybee colony. *Bee World*, 1985, 36(5/6): 62-72, 81-92, 105-111.
- [33] Ribbands C R. The Behaviour and Social Life of Honeybees. London; Dover Publications, 1953.
- [34] Biene und Bienezucht Büdel A, Herold E, eds. Ehrenwirth Verlag, München, 1970: 115-180.
- [35] Simpson J. Nest climate regulation in honey bee colonies. *Science*, 1961, 133(3461): 1327-1333.
- [36] Johnson T S K, Johnson M P. The honey bee colony in winter. *Bee World*, 1976, 60: 155-169.
- [37] Willmer P G. Microclimate and the environmental physiology of insects. *Advances in Insect Physiology*, 1982, 16: 1-57.
- [38] Doull K M. The effects of different humidities on the hatching of the eggs of honeybees. *Apidologie*, 1976, 7(1): 61-66.
- [39] Human H, Nicolson S W, Dietemann V. Do honeybees, *Apis mellifera scutellata*, regulate humidity in their nest? *Naturwissenschaften*, 2006, 93(8): 397-401.

- [40] Free J B, Spencer B Y. Observations on the temperature regulation and food consumption of honeybees (*Apis mellifera*). Journal of Experimental Biology, 1985, 35(4): 930-937.
- [41] Maurice R. Adaptation de la thermogenese à la temperature ambiante et effet d'economie thermique dn groupe chez l'A- beille (*Apis mellifica*). Academic Science Paris, 1964, 258: 5534-5537.
- [42] Verma L R. A comparative study of temperature regulation in *Apis mellifera* L. and *Apis cerana indica* F. American Bee Journal, 1970, 110: 390-391.
- [43] Ritter W. Experimenteller beitrage zur thermoregulation des bienenvolkes (*Apis mellifera* L.). Apidologie, 1982, 13(2): 169-195.
- [44] Coenen S D, Schaarschmidt B, Lamprecht I. Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ants for-mica polycetena (*Hymenoptera*, *Formicidae*). Ecology, 1980, 61(2): 238-242.
- [45] Bachem I, Lamprecht I, Schaarschmidt B. Energetical investigations on the ecologic system; Ant hill. // Hemminger W, Wiedemann H G, eds. Thermal Analysis. Basel: Birk- hiuser, 1980: 571-575.
- [46] Bachem I, Lamprecht I. The hill of the red wood ants Formica polycetena as a model of an ecological system. Žurnal Obščeji Biologiji, 1983, 44(11): 114-123.
- [47] Heinrich B. The mechanisms and energetics of honey-bee swarm temperature regulation. Journal of Experimental Biology, 1981, 91(1): 25-55.
- [48] Basak T, Kesavarao K, Bejan A. A model for heat transfer in a honey bee swarm. Chemical Engineering Science, 1996, 51(3): 387-400.
- [49] Lemke M, Lamprecht I. A model for heat production and thermoregulation in winter clusters of honey bees using differential heat conduction equations. Journal of Theoretical Biology, 1990, 142(2): 261-273.
- [50] Myerscough M R. A simple model for temperature regulation in honeybee swarms. Journal of Theoretical Biology, 1993, 162(3): 381-393.
- [51] Omholt S W. Thermoregulation in the winter cluster of the honeybee, *Apis mellifera*. Journal of Theoretical Biology, 1987, 128(2): 219-231.
- [52] Watmough J, Camazine S. Self-organized thermoregulation of honeybee clusters. Journal of Theoretical Biology, 1995, 176(3): 391-402.
- [53] Fahrenholz L, Lamprecht I, Schricker B. Thermal investigations of a honey bee colony; thermoregulation of the hive during summer and winter and heat production of members of different bee castes. Journal of Comparative Physiology B, 1989, 159(5): 551-560.
- [54] Southwick E E. The colony as a thermoregulating superorganism // Goodman L J, Fisher R C. The Behaviour and Physiology of Bees. Wallingford UK; CAB International, 1991: 28-47.
- [55] Sumpter D J T, Broomhead D S. Shape and dynamics of thermoregulating honey bee clusters. Journal of Theoretical Biology, 2000, 204(1): 1-14.
- [56] Jones J C, Myerscough M R, Graham S, Oldroyd B P. Honey bee nest thermoregulation; diversity promotes stability. Science, 2004, 305(5682): 402-404.
- [57] Gardner K E, Foster R L, O' Donnell S. Experimental analysis of worker division of labor in bumblebee nest thermoregulation (*Bombus huntii*, *Hymenoptera*; *Apidae*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 2007, 61(5): 783-792.
- [58] Becher M, Moritz R F A. A new device for continuous temperature measurement in brood cells of honeybee. Apidologie, 2009, 40(5): 577-584.
- [59] 杨冠煌,孙东江,肖京城,孙庆海,林桂莲. 中华蜜蜂群体内温度湿度及 CO₂ 浓度的变化及调节研究. 中国农业科学, 1999, 32(3): 96-101.
- [60] 颜伟玉,饶波,曾志将. 蜂群内主要环境因素的研究. 蜜蜂杂志, 2002, (10): 3-4.
- [61] 郭冬生,李琳,李洪群,支俊辉,颜伟玉. 蜂群内温度的变化及调节研究. 江西农业大学学报, 2005, 27(6): 902-904.
- [62] 王锐刚,和绍禹,黄峻,王晋,吴兴纯. 蜂巢温湿度数据采集与分析处理系统. 云南农业大学学报, 2007, 22(5): 699-707.
- [63] 余林生,邹运鼎,毕守东,巫厚长,曹义锋. 安徽省蜜蜂种群消长及其分布与自然环境的关系. 应用生态学报, 2006, 17(8): 1465-1468.
- [64] Oertel E. Relative humidity and temperature within the beehive. Journal of Economic Entomology, 1949, 42(3): 528-531.
- [65] Seeley T D. Atmospheric carbon dioxide regulation in honey-bee (*Apis mellifera*) colonies. Journal of Insect Physiology, 1974, 20(11): 2301-2305.
- [66] Korb J, Linsenmair K E. The architecture of termite mounds; a result of a trade-off between thermoregulation and gas exchange? Behavioral Ecology, 1998, 10(3): 312-316.
- [67] Kleineidam C, Rocas F. Carbon dioxide concentrations and nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. Insectes Sociaux, 2000, 47(3): 241-248.
- [68] Wohlgemuth R. Die Temperaturregulation des Bienenvolkes unter regeltheoretischen Gesichtspunkten. Zeitschrift für Vergleichende Physiologie, 1957, 40(2): 119-161.
- [69] Büdel A. Bienenphysik. In: Biene und Bienezucht Büdel A, Herold E, eds. Ehrenwirth Verlag, München, 1960: 115-180.
- [70] Doull K M, Mew P. The hygroscopic properties of different dilutions of honey. Apidologie, 1977, 8(1): 19-24.
- [71] Lindauer M. Division of labour in the honeybee colony. Bee World, 1953, 34(63-73): 85-90.