



陈琳, 徐新建, 朱翔杰, 等. 低温胁迫对意大利蜜蜂受精卵的孵化率和发育历期的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39 (1): 111–117.

低温胁迫对意大利蜜蜂受精卵的孵化率 和发育历期的影响

陈琳, 徐新建, 朱翔杰, 周姝婧, 王青, 郝振帮, 周冰峰*

(福建农林大学蜂学学院, 福州 350002)

摘要: 蜜蜂是典型的模式昆虫, 也是重要的经济昆虫, 温度对其发育有着重要的影响。本文研究了低温 20℃ 处理不同时长对意大利蜜蜂 *Apis mellifera ligustica* 0–66 h 受精卵的影响。结果表明: 低温处理导致意大利蜜蜂受精卵的孵化率下降, 发育历期显著延长。低温对蜜蜂受精卵孵化率影响程度与卵龄关系较大。0–9 h 卵龄对低温敏感, 其次是 12–24 h 卵龄, 36 h 以上卵龄后则较耐低温。0–66 h 的卵受低温影响后发育历期延长平均值与低温胁迫时间呈显著的线性正相关。低温对蜜蜂卵发育有影响, 在蜜蜂饲养管理的早春增长阶段, 需要加强蜂群的保温。

关键词: 意大利蜜蜂; 受精卵; 温度; 孵化率; 发育历期

中图分类号: Q963; S893.3

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2017) 01-0111-07

Effects of low temperature stress on hatching rate and developmental duration of fertilized eggs of Italian honeybees (*Apis mellifera ligustica*)

CHEN Lin, XU Xin-Jian, ZHU Xiang-Jie, ZHOU Shu-Jing, WANG Qing, HAO Zhen-Bang, ZHOU Bing-Feng* (College of Bee Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: Honeybee is a typical model as well as the keynote economic insect. Temperature is crucial to embryonic development of the Italian honeybees *Apis mellifera ligustica*. In the present paper we studied on low temperature effects at 20℃ for different time on the 0–66 h fertilized egg. The results showed that the hatchability decreased and the development durations were prolonged in stressed fertilized eggs. Fertilized eggs of 0–9 h were most susceptible to cold temperature, followed by eggs of 12–24 h and >36 h, suggesting that the late stage of embryos had a less susceptibility to cold temperatures. The average prolonged development duration was positively linearly correlated to the stress time under low temperature. Our data suggested that strategies should be taken to prevent brood rearing hives from cold exposure during early spring management.

Key words: *Apis mellifera ligustica*; fertilized eggs; temperature; hatching rate; developmental duration

温度是限制昆虫等变温动物生命活动的最重要条件之一, 每种昆虫都有其温度生态位, 即最

适温度和耐受温度范围。温度超出了昆虫的耐受范围, 其生命活动会受到抑制甚至是死亡 (丁岩

基金项目: 现代农业蜂产业技术体系建设专项资金 (CARS-45-KXJ11)

作者简介: 陈琳, 女, 1990 年生, 福建长乐人, 在读硕士研究生, 研究方向为蜜蜂生态方向, E-mail: fay321@126.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: bingfengfz@126.com

收稿日期 Received: 2016-05-05; 接受日期 Accepted: 2016-06-08

钦, 1994; 彩万志等, 2011; 陈红松, 2012)。蜜蜂是重要的经济昆虫, 对维持生态平衡起着重要的作用。长期进化过程中, 蜜蜂个体发育依赖蜂群内稳定的巢温条件, 体现了蜂子发育狭温性特点 (周冰峰, 2002a; Kleinhenz *et al.*, 2003; Jones *et al.*, 2005; Becher, 2010)。蜜蜂个体发育过程中的温度条件是蜜蜂发育重要的生态因素, 研究蜜蜂蜂子发育和温度关系, 对了解蜜蜂发育与环境关系具有重要的意义 (Jacques *et al.*, 2012)。

恒定温度对蜜蜂卵发育影响的研究发现, 在 $31^{\circ}\text{C} - 38^{\circ}\text{C}$ 范围内蜜蜂卵可以孵化 (曾志将, 1989a, 1989b; 周冰峰等, 2002b), 在 $34^{\circ}\text{C} - 36^{\circ}\text{C}$ 内蜜蜂卵的孵化率高于 90.00%, 发育历期随着温度升高而缩短 (周冰峰, 2002b)。意大利蜜蜂工蜂封盖子的发育温区为 $29^{\circ}\text{C} - 37^{\circ}\text{C}$, 中华蜜蜂工蜂封盖子的发育温区为 $31^{\circ}\text{C} - 37^{\circ}\text{C}$ (朱翔杰等, 2006), 尽管在发育温区内, 蜜蜂封盖子能够羽化, 但只在 $35^{\circ}\text{C} \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ 下羽化成蜂在外部形态、神经发育、行为表现等方面最好, 偏离这个温度, 均受到影响。在 29°C 下发育的意蜂封盖子, 全部发育畸形, 在 33°C 、 36°C 条件下发育的封盖子, 翅、吻和背板的长度均明显减小 (朱翔杰等, 2006)。在 34.5°C 条件下羽化的工蜂, 大脑蕈状体唇区突触复合体数量最大, 在 29°C 、 32°C 、 33.5°C 、 36°C 、 37°C 均变少, 在 29°C 最少 (Groh *et al.*, 2004)。在 32°C 、 33°C 恒温培养的蜜蜂工蜂封盖子, 羽化后它们的 1 h 短期记忆学习能力明显变差, 发育温度越低, 短期学习能力越差 (Jones *et al.*, 2005)。

低温影响昆虫的生长发育、生殖以及寿命, 极端低温能直接杀死昆虫 (安志芳等, 2011; 陈丽芳等, 2015; 蒋丰泽等, 2015), 低温处理时间越长, 影响越大 (向玉勇等, 2014; 李浩等, 2015)。为研究低温胁迫对蜜蜂卵的影响, 本文研究了 0–66 h 卵龄的意蜂受精卵在低温 20°C 下处理不同时间对其孵化率和发育历期的影响, 并分析不同发育阶段的意蜂受精卵对低温的敏感性。本研究为了解蜜蜂个体发育和温度生态因子之间的关系奠定了基础, 同时也为养蜂实践中评估蜜蜂卵受低温影响程度和制定蜜蜂饲养管理技术措施提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

选择群势在 7 足框以上, 蜂王产卵力强的意大利蜜蜂 (意蜂) 实验蜂群进行受精卵的取样。用扣脾诱王笼将蜂王限制在清理过的工蜂空巢脾表面, 促使蜂王在工蜂巢房中产受精卵。限王 1 h 取样, 保证样本为 1 h 内产下的卵。将产在巢房中的受精卵放入恒温恒湿箱内培养。

1.2 恒温恒湿箱温湿度的控制

用温湿度电子记录仪 (HC-02, 浙江杭州医用器械有限公司) 每隔 5 min 自动记录 1 次恒温恒湿箱 (CTHI-250B, BSC-250, 上海博讯实业有限公司) 的温湿度, 箱内放入精密水银温度计, 每隔 1 h 人工记录 1 次温度和相对湿度。监控过程中, 若发现温湿度出现异常波动, 及时排查原因, 随时调整设置, 保证恒温恒湿箱温度稳定在 $\pm 0.2^{\circ}\text{C}$, 相对湿度稳定在 $\pm 5\%$ 。

1.3 实验设计

将处理组样本放置在最适温湿度 ($35^{\circ}\text{C} \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ 、 $\text{RH}75\% \pm 5\%$) 条件下分别培养到 0、3、6、9、12、24、36、48、60、66 h 卵龄后, 在 $20^{\circ}\text{C} \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ 、 $\text{RH}75\% \pm 5\%$ 条件下处理 4.0、8.0、12.0、16.0、20.0、24.0、28.0、32.0、36.0 h, 并对 0、3、6、9 h 卵龄的卵处理 0.5、1.0、2.0 h, 再放回最适温湿度条件下培养至孵化。当处理到孵化率为 0 时就不再进行更长时间处理。对照组的样本在蜜蜂卵发育的最适温湿度条件下培养至孵化。接近孵化每隔 1 h 观察一次样本孵化情况。

处理组与对照组的样本量均为 20 粒/群, 取 3 群, 每个处理样本量为 60 粒。

1.4 数据统计分析

用 Tukey 氏 HSD 检验法进行反正弦转化后的孵化率和发育历期差异性的检验, 对于只有两个处理的比较采用 t 检验法 (SPSS 13.0)。对 12–66 h 卵龄的意蜂受精卵的发育历期和处理时间进行线性回归分析。

2 结果与分析

2.1 20℃处理对意蜂受精卵孵化率的影响

2.1.1 20℃处理对0-9 h意蜂受精卵孵化率的影响

20℃处理0-9 h意蜂受精卵0.5 h, 孵化率不受影响; 处理4.0 h, 几乎全部死亡; 处理8.0 h, 全部死亡。

与对照组相比, 0、3 h、6 h、9 h卵处理0.5 h, 孵化率分别为85.4%、95.0%、90.6%、92.3%, 差异不显著 ($P > 0.05$); 处理1.0 h, 孵化率为64.9% - 81.1%, 差异显著 ($P < 0.05$); 处理2.0 h, 孵化率为51.1% - 61.4%, 差异极显著 ($P < 0.01$); 0 h卵处理4.0、8.0、12 h的孵化率分别为11.1%、3.0%和0, 均差异显著 ($P < 0.05$); 3、6 h卵处理4.0 h以上全部死亡; 9 h卵处理4.0 h的孵化率为20.0%, 处理8.0 h以上全部死亡 (图1)。

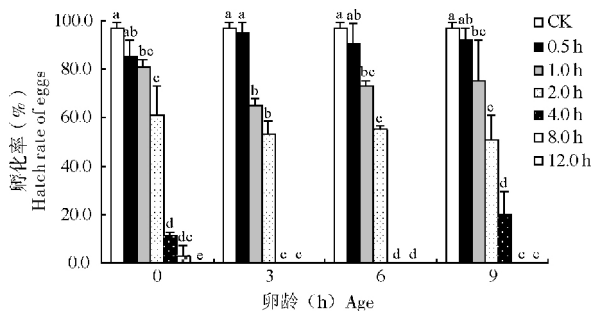


图1 20℃处理对0, 3 h, 6 h, 9 h意蜂受精卵孵化率的影响

Fig. 1 The effect of 20℃ treatment on the hatchability of 0, 3 h, 6 h, 9 h fertilized eggs

注: 同一处理卵龄组内小写字母不同表示孵化率差异显著 ($P < 0.05$)。图2 - 图4同。Note: The different lower case letters in the same age group showed significant difference at level 0.05. The same for Fig. 2 - Fig. 4.

2.1.2 20℃处理对12 h、24 h意蜂受精卵孵化率的影响

20℃处理对12 h、24 h卵孵化率的影响较大, 处理时间小于8.0 h孵化率不受影响, 处理时间大于12 h时, 孵化率会显著降低。12 h、24 h卵处理4.0 h、8.0 h的孵化率为75.4% - 97.2%, 与对照组相比差异不显著 ($P > 0.05$); 12 h、24 h卵处理12.0 h的孵化率分别为6.0%、3.7%;

12 h卵处理16.0 h全部死亡, 24 h处理16.0 h、20.0 h的孵化率分别为3.2%、0.0% (图2)。

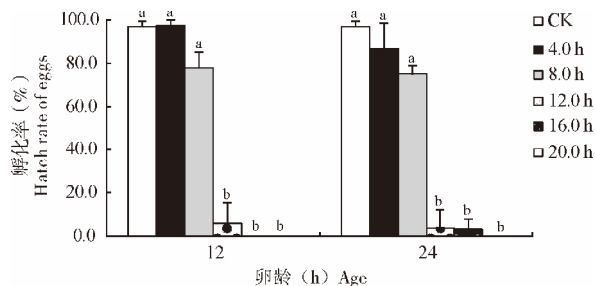


图2 20℃处理对12 h、24 h意蜂受精卵孵化率的影响

Fig. 2 The effect of 20℃ treatment on the hatchability of 12 h, 24 h fertilized eggs

2.1.3 20℃处理对36-66 h意蜂受精卵孵化率的影响

20℃处理对36-66 h卵孵化率影响相对较小, 耐低温胁迫能力比0-24 h卵的都要强。

卵龄36-66 h的受精卵耐低温能力随着卵龄增大而逐渐增强。36 h受精卵20℃处理4.0-20.0 h, 孵化率为80.6% - 98.5%与对照组无差异 ($P > 0.05$); 处理24.0 h、28.0 h、32.0 h的孵化率为70.0% - 74.2%; 处理36.0 h的孵化率为65.3%, 随着处理时间延长, 与对照组相比, 孵化率显著下降 ($P < 0.05$) (图3)。

低温20℃处理48 h卵4.0 h、8.0 h、12.0 h、16.0 h、20.0 h、24.0 h, 孵化率为73.7% - 92.1%, 与对照组相比, 差异不显著 ($P > 0.05$); 处理28.0 h、32.0 h、36.0 h的孵化率为61.4% - 72.1%, 与对照组相比, 差异显著 ($P < 0.05$) (图3)。

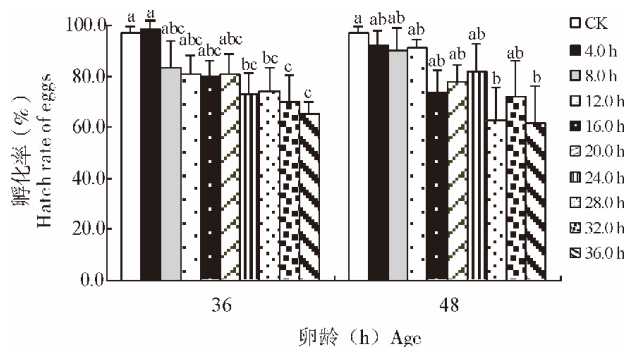


图3 20℃处理对36 h、48 h意蜂受精卵孵化率的影响

Fig. 3 The effect of 20℃ treatment on the hatchability of 36 h, 48 h fertilized eggs

低温 20℃ 处理 60 h 卵 4.0 h、8.0 h、12.0 h、16.0 h、20.0 h、24.0 h、28.0 h，孵化率为 85.0% - 98.5%，与对照组相比，差异不显著 ($P > 0.05$)；处理 32.0 h、36.0 h 的孵化率分别为 55.0%、41.0%，与对照组相比，差异显著 ($P < 0.05$) (图 4)。

低温 20℃ 处理 66 h 卵 4.0 h、8.0 h、12.0 h、16.0 h、20.0 h、24.0 h，孵化率为 73.7% - 92.1%，与对照组相比，差异不显著 ($P > 0.05$)；处理 28.0 h 的孵化率为 47.6%，与对照组相比，差异显著 ($P < 0.05$) (图 4)。

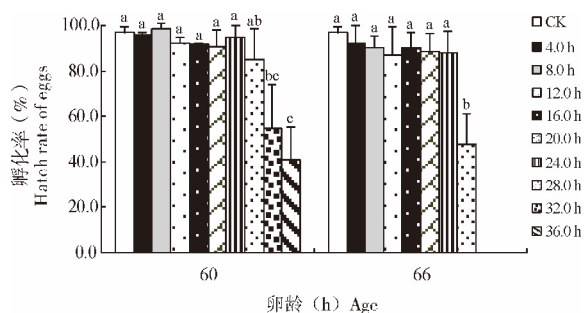


图 4 20℃ 处理对 60 h、66 h 意蜂受精卵孵化率的影响

Fig. 4 The effect of 20℃ treatment on the hatchability of 60 h, 66 h fertilized eggs

2.2 20℃ 处理对意蜂受精卵发育历期的影响

20℃ 条件下意蜂受精卵发育历期较对照组均延长，低温处理时间处理时间越长，发育历期的延长的幅度越大。

35℃ 下受精卵发育历期平均为 70.4 h。低温 20℃ 处理 0.5 - 8.0 h，刚产出的 0 h 意蜂受精卵的发育历期延长了 1.8 - 10.1 h。3 h 的卵，处理 0.5 h 发育历期差异不显著 ($P > 0.05$)，处理 1.0 - 2.0 h，发育历期延长 2.1 - 3.5 h，差异显著 ($P < 0.05$)。6 h 的卵，处理 0.5 - 2.0 h，发育历期延长 2.4 - 3.6 h，差异极显著 ($P < 0.01$)。9 h 的卵处理 1.0 - 4.0 h，发育历期延长 3.5 - 5.8 h，差异显著 ($P < 0.05$) (表 1)。

12 - 66 h 的卵处理 4.0 h，发育历期延长 3.4 - 5.7 h；处理 8.0 h，发育历期延长了 7.1 - 9.8 h；处理 12.0 h，发育历期延长 12.0 - 15.3 h；处理 16.0 h，延长 16.3 - 18.5 h；处理 20.0 h，延长 20.2 - 23.1 h；处理 24.0 h 延长 24.0 - 28.8 h；处理 28.0 h，延长 28.8 - 32.2 h；处理 32.0 h，延长 27.5 - 35.1 h；处理 36.0 h，延长 38.8 - 39.5 h (表 2)。

卵龄为 0 - 66 h 的卵经过低温 20℃ 处理后平均发育历期 (y) 与处理时间 (x) 呈现显著的线性回归关系 $y = 1.0508x + 70.932$ ($R^2 = 0.9964$)，延长的发育历期约等于低温处理的时间长度 (图 5)。

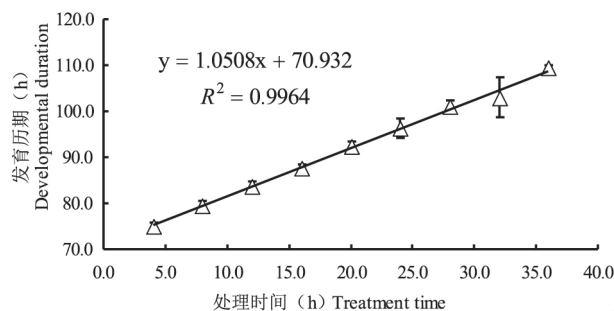


图 5 低温处理后 0 - 66 h 意蜂受精卵平均发育历期与处理时间关系

Fig. 5 The linear relationship between average development duration after cold treatment of 0 - 66 h age fertilized eggs (*Apis mellifera ligustica*) and the cold exposure time

3 结论与讨论

环境对胚胎不同发育阶段的影响，是发育生物学的重要内容，但这方面的文献很少，大多数论文将胚胎发育全过程作为一个整体进行与环境关系的研究 (柴志强等, 2012; 何嘉等, 2014; 向玉勇等, 2014; 马国兰等, 2015)。蜜蜂胚胎发育在相对稳定的温度条件下，因此相对其它变温动物蜜蜂的胚胎发育对温度环境更敏感。本研究发现，温度对蜜蜂胚胎各发育阶段影响程度是不同的，该结果对了解温度对变温动物胚胎发育不同阶段的影响有一定的意义。蜜蜂胚胎发育受低温影响的程度可分为 3 个阶段，胚胎早期发育受低温影响最大，胚胎发育的后期相对更耐低温。蜜蜂胚胎发育 9 h 内处于卵裂阶段，此发育阶段低温对胚胎发育危害最大。说明蜜蜂胚胎发育的卵裂阶段更需要稳定的温度环境，蜜蜂的卵裂是细胞核数量增加过程。蜜蜂胚胎发育 12 - 24 h 处于胚盘形成阶段，低温对胚盘形成仍敏感，但相对于 9 h 内的蜜蜂卵裂阶段的胚胎对低温耐受性有了大幅度提高。蜜蜂胚胎发育 36 - 66 h 处于胚层分化、器官系统形成阶段 (Fleig *et al.*, 1985, 1986; Nelson, 1915)，对低温的耐受性有了进一步提高。蜜蜂卵裂发育阶段对发育温度最敏感的机制还未

表 1 20℃条件下 0 -9 h 蜜蜂受精卵发育历期
Table 1 Development duration of 0 -9 h age fertilized eggs (*Apis mellifera ligustica*) under 20℃

发育历期(h) Development duration		处理时间(h) Treatment time						
卵龄(h) Age		0.5	1.0	2.0	4.0	8.0	12.0	对照组 Control
0		74.2 ± 2.2 BCbc	72.3 ± 2.3 ABCab	72.2 ± 1.9 ABab	75.7 ± 1.8 Cc	80.5 ± 2.1 Dd	NH	70.4 ± 1.9 Aa
3		71.5 ± 2.9 Aab	72.5 ± 3.3 ABbc	73.9 ± 4.3 Bc	NH	NH	-	-
6		72.8 ± 2.3 Bb	74.0 ± 3.2 Bb	74.0 ± 4.2 Bb	NH	NH	-	70.4 ± 1.9 Aa
9		72.0 ± 4.6 ABab	73.7 ± 3.4 ABCbc	74.6 ± 5.7 BCbc	76.2 ± 4.5 Cc	NH	NH	70.4 ± 1.9 Aa

注:表中数据为平均值 ± 标准差,同行数据后大写字母表示差异极显著($P < 0.01$, Turkey 氏 HSD 检验),小写字母表示差异显著($P < 0.05$, Turkey 氏 HSD 检验);NH,卵没有孵化;- ,没有数据。表 2 同。Note: The data in the table are means ± SD, and those in the same row followed by different big letters are significant different ($P < 0.01$, Turkey's HSD test), and which followed by different small letters are significant different ($P < 0.01$, Turkey's HSD test). NH, No eggs hatched. -, No data. The same for Table 2.

表 2 20℃条件下 12 -66 h 蜜蜂受精卵发育历期
Table 2 Development duration of 12 -66 h age fertilized eggs (*Apis mellifera ligustica*) under 20℃

发育历期(h) Development duration		处理时间(h) Treatment time									
卵龄(h) Age		4.0	8.0	12.0	16.0	20.0	24.0	28.0	32.0	36.0	对照组 Control
12		73.9 ± 1.8 Bb	77.5 ± 1.3 Cc	85.8 ± 3.4 Dd	NH	-	-	-	-	-	70.4 ± 1.9 Aa
24		74.2 ± 1.1 ABa	79.5 ± 4.5 BCb	83.0 ± 2.6 CDcd	87.5 ± 7.8 Dd	NH	NH	-	-	-	70.4 ± 1.9 Aa
36		75.6 ± 2.6 Bd	80.0 ± 2.5 Cc	83.7 ± 1.7 Dd	86.8 ± 3.5 Ee	93.5 ± 2.0 Ff	99.3 ± 2.2 Gg	102.6 ± 4.9 Hh	105.3 ± 2.4 Ii	109.4 ± 2.0 Jj	70.4 ± 1.9 Aa
48		75.2 ± 2.4 Bb	79.5 ± 1.6 Cc	82.5 ± 1.3 Cd	87.7 ± 3.7 De	92.2 ± 2.3 Ef	96.2 ± 1.1 Fg	101.2 ± 3.0 Gh	98.0 ± 11.6 Fg	110.0 ± 3.6 Hj	70.4 ± 1.9 Aa
60		74.6 ± 1.6 Bb	78.7 ± 1.0 Cc	82.4 ± 1.4 Dd	88.9 ± 1.2 Ee	92.5 ± 3.0 Ff	95.5 ± 2.3 Gg	100.7 ± 3.5 Hh	105.5 ± 2.6 Ii	109.2 ± 2.6 Jj	70.4 ± 1.9 Aa
66		74.7 ± 1.9 Bb	80.2 ± 3.8 Cc	84.2 ± 3.9 Dd	86.7 ± 1.3 Ee	90.7 ± 2.1 Ff	94.4 ± 4.1 Gg	99.3 ± 5.6 Hh	-	-	70.4 ± 1.9 Aa

知,可能的原因是低温影响了未来细胞和组织的分化,因为昆虫胚胎卵裂阶段决定了细胞将来发育的命运(韩贻仁,2012)。

低温 20℃ 处理意蜂受精卵后的发育历期均会延长,处理时间越长,发育历期越长。在低温 20℃ 下蜜蜂受精卵的发育速率会受影响。经过低温处理后胚胎发育历期延长的平均时间与处理时间大致相等 ($k = 1.071$)。受精卵正常发育历期为 70.4 h, 24 h 卵经过 4.0 h 处理后的发育历期为 74.2 h, 60 h 卵处理 12.0 h 后的发育历期为 82.4 h。对于蜜蜂胚胎受低温胁迫后发育历期延长的现象,推测有两种原因:一种可能是当蜜蜂胚胎暴露于低温 20℃ 条件下完全停止发育,当卵恢复到温度 35℃ 后又继续正常发育,低温暴露的时间约等于延长的发育历期;另一种可能是蜜蜂胚胎暴露于低温 20℃ 中一段时间时,受影响后的胚胎发育速率开始减慢,即使恢复到最适温度 35℃,发育速率仍慢于正常速率,最终胚胎发育历期延长的时间约等于低温暴露时间。

蜜蜂受精卵不同发育阶段暴露于低温条件下有一定的安全期,超过这个安全期会严重影响胚胎的存活。低温敏感期 (0–9 h) 在 20℃ 安全期小于 0.5 h; 低温较敏感期 (12–24 h) 在 20℃ 安全期小于 8 h; 低温耐受期 (>36 h) 在 20℃ 安全期小于 24 h。在安全期内,低温对卵发育的影响很小或没影响。因此,在实际的蜂群饲养管理中,应注意做好子脾的保温工作,控制子脾暴露在低温环境中的时间和巢内保温条件。例如,在移虫产浆或移虫育王时,含蜜蜂卵的子脾暴露在低温中的时间要控制在较短时间内或者在 35℃ 室温下操作。如果应用卵输送的形式推广良种(马德凤等,1974),建议运送 36 h 以上的受精卵。

参考文献 (References)

- An ZF, Zhang AM, Liu XD. Effect of low temperature shock on the development and fecundity of *Laodelphax striatellus* (Fallén) [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2011, 48 (5): 1309–1313. [安志芳, 张爱民, 刘向东. 低温胁迫对灰飞虱种群生长发育与繁殖的影响 [J]. *应用昆虫学报*, 2011, 48 (5): 1309–1313]
- Becher MA. The Influence of Developmental Temperatures on Division of Labour in Honeybee Colonies [M]. Martin Luther University Press, 2010.
- Cai WZ, Pang XF, Hua BZ, et al. General Entomology [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2011: 318–319. [蔡万志, 庞雄飞, 花保祯, 等. 普通昆虫学 [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2011: 318–319]
- Chai ZQ, Hou BH, Guo MF. Effect of temperature on development of *Ptericus aurifer* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2012, 34 (4): 415–419. [柴志强, 侯柏华, 郭明昉. 温度对金黄指突水虻发育的影响 [J]. *环境昆虫学报*, 2012, 34 (4): 415–419]
- Chen HS. Reproductive and Physiological Responses of a Biocontrol Agent of Common Ragweed, *Ophraella communa* LeSage (Coleoptera: Chrysomelidae) to Abnormal High Temperature [D]. Hunan Agricultural University, 2012. [陈红松. 广聚萤叶甲对异常高温的生殖与生理代谢响应 [D]. 湖南农业大学, 2012]
- Chen LF, Shao DH, Duan JP, et al. Influence of temperature on insects [J]. *Journal of Inner Mongolia Forestry Science & Technology*, 2015, 41 (2): 57–61. [陈丽芳, 邵东华, 段景攀, 等. 温度对昆虫的影响 [J]. *内蒙古林业科技*, 2015, 41 (2): 57–61]
- Ding YQ. Mathematical Ecology of Insects [M]. Beijing: Science Press, 1994: 318–332. [丁岩钦. 昆虫数学生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 1994: 318–332]
- Fleig R, Sander K. Blastoderm development in honey bee embryogenesis as seen in the scanning electron microscope [J]. *International Journal of Invertebrate Reproduction and Development*, 1985, 8: 279–286.
- Fleig R, Sander K. Embryogenesis of the honeybee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae): A SEM study [J]. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1986, 15 (5–6): 449–462.
- Groh C, Tautz J, Wolfgang R. Synaptic organization in the adult honey bee brain is influenced by brood – temperature control during pupal development [J]. *PNAS*, 2004, 101 (12): 4268–4273.
- Han YR. Molecular Cytobiology [M]. Beijing: Science Press, 2012: 426–438. [韩贻仁. 分子细胞生物学 [M]. 北京: 科学出版社, 2012: 426–438]
- He J, Gao LY, Zhang R, et al. Effects of temperature on the growth, development and reproduction of *Jakowleffia setulosa* (Hemiptera: Lygaeidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2014, 57 (8): 935–945. [何嘉, 高立原, 张蓉, 等. 温度对巨膜长蝽生长发育与繁殖的影响 [J]. *昆虫学报*, 2014, 57 (8): 935–945]
- Jacques R, Powell J, Bentz B, et al. Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2012, 58: 634–647.
- Jiang FZ, Zheng LY, Guo JX, et al. Effects of temperature stress on insect fertility and its physiological and biochemical mechanisms [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2015, 37 (3): 653–663. [蒋丰泽, 郑灵燕, 郭技星, 等. 温度对昆虫繁殖力的影响及其生理生化机制 [J]. *环境昆虫学报*, 2015, 37 (3): 653–663]
- Jones JC, Myerscough MR, Graham S, et al. Honey bee nest

- thermoregulation: Diversity promotes stability [J]. *Science*, 2004, 305: 402–404.
- Jones JC, Helliwell P, Beekman M, *et al.* The effects of rearing temperature on developmental stability and learning and memory in the honey bee, *Apis mellifera* [J]. *J. Comp. Physiol. A*, 2005, 191: 1121–1129.
- Kleinhenz M, Bujok B, Fuchs S, *et al.* Hot bees in empty broodnest cells: Heating from within [J]. *J. Exp. Biol.*, 2003, 206: 4217–4231.
- Li H, Zhou XR, Pang BP, *et al.* Effects of low temperature stress on the supercooling capacity and development of *Galeruca daurica* Joannis larvae (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2015, 52 (2): 434–439.
- 李浩, 周晓榕, 庞保平, 等. 低温胁迫对沙葱萤叶甲幼虫过冷却能力及生长发育的影响 [J]. *应用昆虫学报*, 2015, 52 (2): 434–439
- Ma DF, Zhu YY, Liu XS. Through transmission egg and worm to popularize improved variety [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1974, 17 (3): 303–306. [马德风, 朱有炎, 刘先蜀. 输送卵虫推广蜜蜂良种 [J]. *昆虫学报*, 1974, 17 (3): 303–306]
- Ma GL, Xu LL, Tang GW, *et al.* Effects of low and changing temperatures on embryonic development in the migratory locust [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2015, 52 (2): 419–427. [马国兰, 徐玲玲, 唐国文, 等. 低温和变温诱导对飞蝗胚胎发育的影响 [J]. *应用昆虫学报*, 2015, 52 (2): 419–427]
- Nelson JA. The Embryology of the Honey Bee [M]. Princeton University Press, 1915.
- Xiang YY, He YQ, Zhang Fan. Effects of low temperatures treatment on egg and pupa of *Heterolocha jinyinhua* Chu [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2014, 36 (4): 538–542. [向玉勇, 何雨琴, 张帆. 低温处理对金银花尺蠖卵和蛹的影响 [J]. *环境昆虫学报*, 2014, 36 (4): 538–542]
- Zeng ZJ. Hatching of honeybee eggs [J]. *Apiculture of China*, 1989a, 2: 11. [曾志将. 蜜蜂卵的孵化 [J]. *中国养蜂*, 1989a, 2: 11]
- Zeng ZJ. Honeybee ecology [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* (Honeybee Ecology Edition), 1989b: 13–15. [曾志将. 蜜蜂生态学 [J]. *江西农业大学学报 (蜜蜂生态学专辑)*, 1989b: 13–15]
- Zhou BF. Bee Feeding and Management [M]. Xiamen: Xiamen University Press, 2002a. [周冰峰. 蜜蜂饲养管理学 [M]. 厦门: 厦门大学出版社, 2002a]
- Zhou BF, Lin SH, Su J, *et al.* Effects of temperature on the developments of honeybee oosperms and queen pupae [J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University* (Natural Science Edition), 2002, 31 (4): 511–513. [周冰峰, 林世煌, 苏静, 等. 温度对蜜蜂受精卵和封盖王蛹发育的影响 [J]. *福建农林大学学报 (自然科学版)*, 2002, 31 (4): 511–513]
- Zhu XJ, Zhou BF, Luo QH, *et al.* Effects of temperature on the developments of honeybee pupae. In: National Bee Product Market Information Exchange [C]. 2006: 58–60. [朱翔杰, 周冰峰, 罗其花, 等. 温度对蜜蜂工蜂封盖期发育的影响. 见: 全国蜂产品市场信息交流论文集 [C]. 2006: 58–60]