

养蜂研究

养蜂研究



养蜂研究

养蜂研究进展

周 崧 李盛东等

《北京农业科学》编辑部

养蜂研究进展

目 录

序言.....	马德凤
蜜蜂纯度累积育种法.....	周 崧 (1)
一种新的蜜蜂育种方法	
——纯度累积育种法.....	周 崧 (12)
蜜蜂的生殖.....	周 崧 (19)
东北黑蜂在北京保存和繁育二十二年.....	李盛东等 (26)
蜜蜂的杂交.....	李盛东等 (30)
蜜蜂杂交优势的持续利用.....	李盛东等 (40)
蜜蜂单性生殖育种技术的研究.....	李盛东等 (46)
产卵蜂王的人工授精技术.....	黄融生等 (62)
微型蜂群养王法.....	周 崧 (67)
蜂王羽化初重与卵巢管数量的关系.....	姜立纲 (76)
蜜蜂体色的遗传及其在育种中的应用.....	李盛东 (80)
意蜂与中蜂血淋巴蛋白质成分的研究.....	李绍文等 (87)
西方蜜蜂雄蜂精子转移的观察.....	李举怀等 (97)
雅氏大蜂螨的生物学及防治的研究.....	范正友等 (105)
小蜂螨的生物学及防治的研究.....	范正友等 (122)
应用熏烟剂防治蜂螨的研究.....	范正友等 (140)
螨卵酯熏烟剂防治蜂螨试验.....	李举怀 (149)

杀螨净熏烟剂防治蜂螨的研究·····	宋广和等(154)
杀螨净熏烟剂防治蜂螨试验·····	李举怀(159)
螨必清制剂防治蜂螨的研究·····	宋广和等(164)
蜜蜂“大肚病”病因的研究·····	陈祀栩等(181)
蜂群越冬的试验·····	纪天祥(194)
蜜蜂的活动与寿命的关系·····	纪天祥(207)
雄蜂在蜂群中的作用·····	纪天祥(214)
我对蜂群管理的几点看法·····	刘化南(222)
北方蜂群室外无外包装越冬·····	佟革华(228)
鲜王浆干燥工艺改革的研究·····	周崧等(232)
附:	

不同剂型蜂王浆对巨噬细胞吞噬功能的影响

·····林志彬等(236)

蜂花粉的研究和应用进展·····乔廷昆(239)

蜜蜂纯度累积育种法

北京市农林科学院 周崧

“蜜蜂纯度累积育种法”是根据蜜蜂细胞遗传学的特点研究设计的一套新育种方法。采用这一方法将可以在相当短的时间内培育出大量蜜蜂的高纯度蜂种品系，供给生产上用作杂种优势组合的原种，并可供养蜂科研单位在遗传育种研究工作中使用。

“蜜蜂纯度累积育种法”的原理和玉米单株自交纯化的原理是一样的。由同一个亲本分出的雌雄配子重新自交组合，在生成新一代的同时，必然会产生染色体纯合配对的数量增长的情况。这样的自交重组过程如果一代代重复下去，会使后代的纯度迅速提高。对于一般高等动物来说，单一亲本的自交简直是不可能的。实际上在畜牧业育种工作中，从来没有使用过这一类方法。这篇报告旨在说明：根据蜜蜂细胞遗传学方面的某些重要特点，结合一些先进技术的应用，在蜜蜂育种方面也来试行这种“单株自交”不仅是可能的，而且并不困难。

有迹象说明国外已有人在进行这方面的研究，可能已取得了很多进展。我们如果能立即着手进行试验，还不算为时太晚。

“自交”和“近交”

在蜜蜂育种研究方面，现在提出的是“近交系的选育”。从“纯度累积育种法”的推理原则上看来，“近交”和“自交”的概念是很不一样的。“近交”当然也是为了纯化的目的，但是近交系的逐代选择，必须伴随着大量的形态鉴定和其它遗传性能的鉴定工作。现时的鉴定技术又不十分准确可靠，所以在一代中得到的“纯合染色体对”完全可能在下一代丢失，纯度累积的进向性不是很可靠的。至于“自交”的结果必然会产生“纯合染色体对”的数量累积，已经得到的纯度不会再降低，因此达到高纯度所需要的累积世代很少。对于“纯度累积育种法”来说，有关遗传性状的鉴定（主要是经济性状遗传）只是在已取得高纯度品系的时候用来决定新品系的取舍。完全不需要依靠鉴定的方法来测定蜂种的纯度。

在自交过程中，雌雄配子必须来自同一亲本，不能有其它个体的遗传因素掺杂进来。这在一般高等动物很难办到，然而对于某几种昆虫，则可以通过特别的技术措施来取得相当于“自交”的结果。如果在一个物种中有单倍体个体存在，那么不管是采用“亲 $\times$ 子”或“女 $\times$ 亲”的近交措施，都可以得到相当于自交的结果。这种结果的重要特点是，后代所具有的染色体中，有相当大的一部分处于纯合配对状态。蜜蜂的雄蜂是单倍体成虫，所以具备了应用这一育种措施的条件。

纯度累积的统计学原理

由一个亲体发生的无数配子，在重新成对组合时，可以产生大量具有不同纯度的后代。每一代由同一个亲体源发生的配子，在重新结合时形成了合子，每一个合子可能包含的“纯合染色体对”的数量和本身染色体对总数之比可表现为这一合子的纯度，不同的纯度可作为相对频数，并作为随机变量X引入二项分布，计算各种纯度发生的概率系数，分布列如下：

1	16	120	560	1820	4368	8008	11440	12870
0	$\frac{1}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{3}{16}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{5}{16}$	$\frac{6}{16}$	$\frac{7}{16}$	$\frac{8}{16}$
$P(0)$	$P(1)$	$P(2)$	$\longrightarrow$					
$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$						
11440	8008	4368	1820	560	120	16	1	
$\frac{9}{16}$	$\frac{10}{16}$	$\frac{11}{16}$	$\frac{12}{16}$	$\frac{13}{16}$	$\frac{14}{16}$	$\frac{15}{16}$	$\frac{16}{16}$	
$P(9)$	$P(10)$	$P(11)$	$\longrightarrow$					
$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$						

换算成不同纯度（以百分比表示）的概率分布如下：

概率	0.000015	0.00024	0.002	0.009	0.028	0.067
纯度	0	6%	12.5%	18.8%	25%	31%
概率	0.12	0.18	0.20	0.18	0.12	0.067
纯度	38%	44%	50%	56%	63%	69%
概率	0.028	0.009	0.002	0.00024	0.000015	
纯度	75%	81%	88%	94%	100%	

从概率分布可以看出第一代自交后出现纯度38%至63%之间的分布密度最大，纯度低于20%的概率低于0.01，而不发生任何纯合配对，即根本不进入纯度累积进程的概率低于0.00002，可以看作是不可能的。

根据统计分析，完全可以肯定“蜜蜂纯度累积育种法”的有效性和可靠性。每个世代的纯度累积只能是进向性的。没有倒退的可能，也不会停滞，因为不进入累积进程的可能性微乎其微。

世代累积

根据每一世代可能发生不同程度纯合累积的概率分布（极近似正态分布）峰值绘制曲线，可以看出，从一个全杂合的亲本经过连续多代自交达到理想的全纯合，所需要累积世代密集在第六、七、八代。峰值线右侧的细线表明，由第一代自交后随机抽选的个体，即使只有2对染色体达到纯合（概率0.002），以后各代的累积进程也是终止在第七、八代。这为我们提供了一个对于达到高纯度要求的所需世代衡量标准。实际上如果只是为了鉴别新品系的经济性能以便及早决定弃留的话，只需经过五、六代自交累积，就可以进行鉴定，确定其有无保留价值了。采用我们目前已基本上掌握的综合技术，进行六代自交只需用一年半的时间，应当说是非常迅速的。

“杂合染色体对”的必须剩余量 和性基因矛盾

前面的推理都是以蜜蜂的16对染色体能够全部纯合的假定为依据的。实际上不管采用什么方法，所能得到的最高纯度必然要受到蜜蜂本身能维持生存(包括正常产生两性区别)的极限条件所限制。因此不能不考虑到应当有一个“杂合染色体对”的必须剩余量问题。这个问题对于蜜蜂这一类自古就以复杂的异质结合状态维持存在的动物来说应当是很重要的。目前知道在蜜蜂的16对染色体中至少有一对以上必须保持杂合状态，这一概念是由蜜蜂的性别基因学说造成的。根据这个学说，蜂种的纯度提高到一定程度时就会受到限制，这就是这里所说的性基因矛盾。其实这一矛盾除了反映了想象中的全纯合(纯度100%)种系不可能存在而外并不影响累积纯度的理论，顶多不过提出了一个已知的必须杂合的因素，和与此相关的“杂合染色体对”必须剩余量问题而已。除了带有性等位基因的染色体外，还有没有其它必须保留的杂合染色体对？到现在还不知道，可能还没有发现，也可能是没有了。纯度累积育种法可能达到的最高纯度可以用下式表示： $\frac{n-x}{n}$ ，其中X代表“杂合染色体对”的必须剩余量(可达到的最高纯度以百分比表示)。

如果蜜蜂的染色体必须保持杂合的仅是一对带有性等

位基因的染色体，其它染色体对都可以纯合而不致威胁到后代的生存和正常发育，那么累积结果能达到的最高纯度应当是 $\frac{16-1}{16}=94\%$ ，因为必须杂合的一对染色体是特定的而不是任意的，所以虽然对累积的最终纯度要求降低了4%，所需累积世代却不会因此而减少，达到全纯合和达到94%纯度的所需累积世代是一样的。

带有性基因的一对染色体如果发生了纯合配对的情况，会造成幼体的非先天性死亡。每一代自交都会发生这种因性基因全纯合而导致幼体死亡的情况，死亡率高达50%。虽然这种现象在自交第一代就会发生，但不影响对每一代产生各种纯度积累的概率计算。

单一亲本源配子的获得

对于普通雄雌异体的动物，要想从一个亲本身上取得两种配子，并使它们重新结合成合子，那是十分困难的。但是要累积纯度就应当先做到这一点。这主要是为了排除来自另一亲体的遗传因素对于累积过程造成的干扰。蜜蜂的雄蜂是单倍体，它的全部遗传性来自它的母亲，我们可以利用这一点来找到实现自交的门径。根据推理，采用下面几项措施是可以达到目的的：

1. 用未交配蜂王所生的雄蜂和同一蜂王授精（母×子）。
2. 用一只雄蜂的精液给一只蜂王授精，产下雌性卵以后养成新蜂王，然后取出贮存在亲本蜂王体内的原雄蜂精液给

新蜂王授精。

3. 取一只雄蜂的精液的一半或三分之一，给一只蜂王授精。剩下的精液保存到这只蜂王产下的新蜂王育成再用来给新蜂王授精。

4. 用未交配蜂王所产雄蜂的精子给同一蜂王所产的单倍体卵直接授精。

上述措施中的1、2、3项在技术上已经不存在太多困难了，第4项还只是一种设想，现在国外也有人在进行直接给卵授精的研究工作，还没有看到过可靠的成果报导。

通过实行上述措施中任何一项，都能得到纯度累积的结果。

雄蜂的原始生殖细胞在发生精子的过程中不进行减数分裂，所以从一只雄蜂体内产生的上千万精子之间没有遗传上的差异。蜜蜂在细胞遗传机制方面的这一特点是十分值得我们注意。可以想见，蜂王在生育单倍体的雄蜂时，经过减数分裂后固定在某一雄蜂身上的某种遗传特性，只需用这只雄蜂本身发生的精子连续给一只蜂王的后代授精，这样重复累积五、六代后，这只雄蜂所具的遗传特性就可以成为一个纯系的遗传特性，就可以提供作生产性能的鉴定，并决定对这一纯系的弃留了。

这里需要着重说明一下，由一个母亲产生的同代子女之间的交配，虽然也能获得一定数量的纯合染色体对，但是却不能进入累积的程序，所以来自同一亲本的同代子女之间的交配，只能起到近交的作用。用这个方法可以保持一个纯系已经达到的纯度，而很难进一步提高纯度，这是非常重要的一项技术原则。

衰退问题

前面讲到过，当累积过程终结时，可能存在着必须存在的一定数量的杂合染色体对，也说到了象蜜蜂这一类自古以来长期在异质结合状态下维持生存的物种是不宜纯化的。纯化常常导致生活能力衰退，而高度纯化则可能使种群衰退到不能独立生活的程度。

养蜂的人都知道，蜜蜂只要经过不多几个世代的近亲交配，就会出现明显的衰弱现象。因此可以推断，如果一对配子是来自同一个亲体，自交后一定会发生十分严重的衰退。这样的推断当然是有道理的，但是也不能说其中完全不包含“想当然”的成分，因为实际上谁也没有去实际见识一下这样自交的结果。

有两条比较成熟的推理也许可以启发我们从积极方面去考虑问题：

1. 在纯度累积过程中，每一代都会自然选留必须杂合的染色体对。在自然生活条件下，这种杂合染色体对的必须保留量可能多些。在人工辅助生活条件下。这种杂合体对的保留量可能降低到接近极限数量。

2. 如果仅以“能够生存”这一含义作为判断基准，不妨把单倍体个体的存在看作是纯合的二倍体个体的存在。蜂群中实际上存在着正常的健康的单倍体个体——雄蜂，这一事实使人相信，仅仅保留了少量杂合染色体对的高纯度蜜蜂种系，不一定是些甚至在人工辅助条件下都不能生活的畸形生物。

然而，要保持任何高纯度蜜蜂种系，的确都必须采取人工辅助生活和繁殖的措施。因为从自交第一代开始，就必然要出现高达50%的幼虫死亡率。这据说是由于性基因纯合造成的，带有性等位基因的一对染色体，在分离和自交重组时，发生纯合和维持杂合的机率是1:1，所以死亡量和存活量之比也是1:1。因为性基因纯合造成的死亡不是先天性的（有人看到这些幼儿是被工蜂杀死的），所以不能称这种死亡现象是一种衰退。现在一般认为性基因全纯合的结果造成了二倍体雄蜂，这种雄蜂的存在是工蜂不能容忍的，所以在幼龄时期就被杀死了。看来这种从第一代就会出现的死亡现象不会随着纯度累积世代的增加而增加，但由此可知，要保持一个高纯度蜜蜂种系，采用一定的人工辅助措施是必不可少的。

应用技术问题

就国内现有的养蜂科技水平看来，进行蜜蜂纯度累积育种试验在技术上已经没有多大困难了。要开始这一工作应有一个完善的程序设计，并准备好足够的辅助蜂群。

如果一开始就进入第一代自交和纯度累积，应当采用“母×子”的交配方法。用子代精子给亲体授精后产生的雌蜂是自交第一代的产物，已经开始了纯度累积的进程。如果打算先有一个预备性世代，可以免去“母×子”交配的这一步，先用一只雄蜂的精液给一只蜂王授精，产下受精卵并养成新一代蜂王后，再摘取亲本蜂王的授精球，用其中存留的原雄蜂精液给新蜂王授精，再产下的雌性蜂就是自交第一代的产物，开始了纯度累积进程。这两种做法分别用图1和

图 2 来说明。

蜜蜂的人工授精技术是实施“纯度累积育种法”的一项关键性技术，目前国内已有不少人掌握了这项技术，但是在雄蜂精液的采收、处理、贮存等方面还比较落后，现用的人工授精仪器性能也不如国外的好，这些都急待研究改进，实施“蜜蜂纯度累积育种法”，必须使每一代自交都得到准确可靠的进度保证。所以人工授精技术的进一步完善化，是实行这一新育种方法的先决条件。

对于“纯度累积育种法”来说，形态鉴定工作不是必须的，甚至可以反过来用累积达成的高纯度的种系形态特征来衡量目前在形态鉴别方面所采用的某些项目或数据有没有实际意义。看来这好象是本末倒置，其实不然，因为用形态指标来测定蜂种纯度基本上是经验性的，而由统计学保证的蜂种纯度则不以目测经验为依据，不但可以避免观测误差的影响，还能反映出经验误差之所在。这是合理的，不能看成是一种本末倒置的做法。

最后要强调一下关于纯种的生产性能鉴定技术问题：因为采用纯度累积育种法使得今后有可能不断取得高纯度的蜂种品系，必须及早对新形成的纯种品系进行生产经济性能方面的鉴定以决定取舍，如果仍然应用现在的生产对比方法来比较其优劣，将会浪费大量的人力和物力，而且结果未必十个准确。所以我们应当象研究“微型蜂群养王法”一样，研究用微小的蜂群（甚至只有几十只工蜂组成的小群）来测定新纯系蜂种的生产性能，这样做既省人力又省蜂群。这项研究工作在国外已有人在做，而且很有发展。我们也应当积极地去研究这种鉴定技术以适应蜂种选育工作方面的发展。

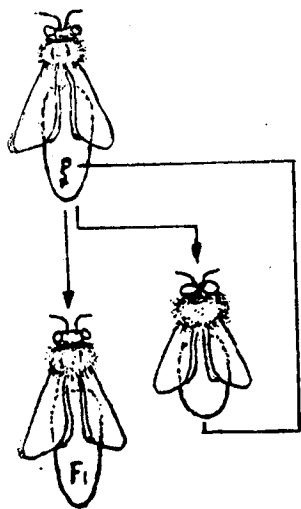


图 1

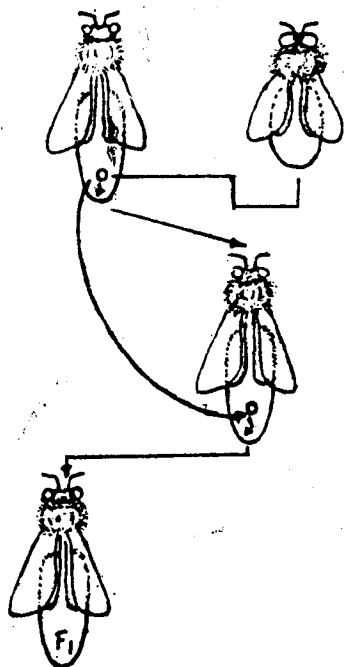


图 2

原文发表在《北京农业科学》
1983年第5期

一种新的蜜蜂育种方法

——纯度累积育种法

北京市农林科学院 周崧

蜜蜂纯度累积育种法是一项快速培育高纯度蜜蜂品系的新方法，这个方法适用于蜜蜂良种培育技术的各个方面，如地方良种的保持和复壮，蜜蜂新品种的培育（杂交育种），杂种优势的利用等等。在遗传育种研究工作方面，纯度累积育种法可望作为一种有效的对于蜜蜂遗传基因的连锁状况进行解析的方法。

蜜蜂纯度累积育种法可能使今后的蜜蜂育种工作摆脱一些在现时难以克服的困难和障碍，走上一条简捷有效的道路，甚至在动植物育种科技领域中争得领先地位。

国外早在五十年代末，已开始研究应用蜜蜂人工授精技术培育高纯度蜜蜂品系的问题，已经取得了重要进展，可能在七十年代中已进入生产应用试验研究阶段。本文作者初次提出关于蜜蜂纯度累积育种法的理论和有关其基本技术规程的论述，已发表在1983年第5期“北京农业科学”上。在本文中只对这一新的育种方法作一个概括的介绍，以便让更多养蜂界的同志对此有所了解。

在育种技术方面，首先采用纯度累积原理的可能是玉米自交系的选育和杂种优势的利用。近二、三十年来，甚至考

虑在一些主要靠自花授粉结实传代的作物上也采用这种方法，企图求得更多的增产效果。自交系是一种高纯度的纯种体系，任何自交系的形成必须经过连续多代的单株自交才能实现，因为必须是产生自同一亲体的雌雄配子的交配才能算得上是真正的自交，才能造成纯度累积提高的效果。这种自交措施对于雌雄异株的植物（如大麻、银杏、柳等）来说已经是较难实行了，对于一般高等动物来说简直是不可思议的。可以想象，如果在蜜蜂育种技术上采用了类似自交纯化的方法，不仅在动物育种事业中将处于独一无二的地位，甚至会由于世代累积的高效率而使玉米自交系选育工作也相形逊色。

蜜蜂纯度累积育种法在实行过程中无须依靠形态鉴定方法来保证其进度，因为采用连续自交法所造成的纯度累积效应实际上受控于一种可靠的进向控制系统。人只是简单地操纵一下蜜蜂的交配程序，使得蜜蜂的遗传性变化受控于纯度累积的进向系统，产生必然的、快速的纯化趋向。这种纯化趋向是不可逆的，在不多几个世代后就可以达到最高限度。虽然我们难以确切预知所取得的纯系的经济性能，但是由于采用这一方法能够快速、大量地取得新的纯种，这就为我们提供了广阔的选择范围。再说，现代育种家进行纯种选育的目的，很少是为了培育具有较全面优良经济性能的新纯种，通常注重取得能用于优良杂种组合的纯系，出于这样的目的，采用蜜蜂的纯度累积育种法就更显得简捷有效了。

前面已经提到过，在一般动物育种方面采用自交纯化的方法简直是不可能的，在蜜蜂育种方面采用这一方法之所以可行，是因为蜜蜂参与性生殖的成虫中有单倍体个体的存在，

这就是雄蜂。雄蜂是无父之子，所以如果使雄蜂和生育自己的蜂王交配，就能得到自交的结果。这种自交能使后代的16对染色体中有相当大的一部分形成纯合染色体对。这样的自交再连续进行下去，就可得到累积，并且在不多几代之后，使蜂种的纯度达到最高限。另一种同样能够得到自交效果的方法是“女 $\times$ 父”交配，这是利用一只雄蜂的精液连续给自己的女儿、孙女、重孙女授精的做法。用这样的交配方法程序不仅使每一世代更替的时间大为缩短，同时所得到的纯种遗传性非常接近于父本雄蜂。这样一种奇特规律的形成是因为蜜蜂精子的发生过程不同于一般动物，是由单倍体产生单倍体，因此由一只雄蜂产生的几百万精子，不但互相之间在遗传性上完全一致，而且和它们的亲体（雄蜂）在遗传性上也完全一致。不用说，蜜蜂这一细胞遗传学特点给蜜蜂育种学家带来的便利是非比一般的。图（一）和图（二）分别表明了“母 $\times$ 子”和“女 $\times$ 父”两种交配程式，也表明了两种交配程式所得到的纯度累积效果是有所区别的。“母 $\times$ 子”交配程式中每一代所得到的纯合染色体对，其所代表的父母双方的遗传性稳定量是随机的。而在“女 $\times$ 父”交配程式中，每一代只有代表父方遗传性的染色体对才可能出现纯合和得到累积，因而不是随机的而是定向的。

还有一种交配方式是要经常应用的，这就是同代子女间的交配，这其实不是自交，而是一种近交，所以只能用来保持已经得到的纯度而不能使纯度进一步累积提高。这种交配方法经常采用，这是因为已经达到纯度要求的种系都必须改用近交法来维持繁殖，甚至可以用自然交尾的措施来代替人工授精。图三表明了同代子女近交的方法程序，并且说明了