

# 蜜蜂病毒对蜜蜂蜂王的影响

袁春颖<sup>1</sup> 李良斌<sup>2</sup> 侯春生<sup>2</sup> 邓炎春<sup>2</sup>

(1 辽宁省农业发展服务中心, 兴城 125100; 2 中国农业科学院麻类研究所, 长沙 410205)

**摘要:** 蜜蜂是重要的传粉昆虫和经济昆虫, 蜂王是一个蜂群的中心枢纽, 负责繁衍后代和维持蜂群的正常运转。“蜂群崩溃失调症 (CCD)” 给养蜂业造成了巨大的损失, 蜂王感染病毒问题是导致蜂群损失的主要因素之一。病毒在蜂群中感染蜂王的传播方式主要为水平传播和垂直传播, 目前在蜂群中已经鉴定出 30 余种病毒, 然而病毒对蜂王的致病性和表型的相关研究仍然缺失。本文综述了蜜蜂病毒在蜂群中感染蜂王的具体途径, 以及蜂群为了保护蜂王而做出的免疫策略, 同时详细介绍了常见的蜜蜂病毒如 BQCV、DWV 和 CBPV 对蜂王带来的影响, 为研究蜜蜂病毒的传播途径及其对蜂王的性状影响提供参考。

**关键词:** 蜜蜂病毒; 蜂王; 病毒传播; 病理表征; 社会免疫

## The effect of virus on honey bee queens

Yuan Chunying<sup>1</sup>, Li Liangbin<sup>2</sup>, Hou Chunsheng<sup>2</sup>, Deng Yanchun<sup>2</sup>

(1 Liaoning Agricultural Development Service Center, Xingcheng 125100, China;

2 Institute of Bast Fiber Crops, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Changsha 410205, China)

**Abstract:** Honey bee are important pollinators and economic insects, and the queen bee is the central hub of a colony, responsible for reproducing offspring and maintaining the colony's proper functioning. The “Colony Collapse Disorder (CCD)” has caused huge losses to the beekeeping industry, and the problem of queen virus infection is one of the main factors contributing to colony losses. The main modes of transmission of viruses to infect queens in bee colonies are horizontal and vertical transmission. More than 30 species of viruses have been identified in bee colonies, but there are few studies on the pathogenicity and phenotypes of viruses for queens. This paper reviews the specific ways in which honey bee viruses infect the queen in bee colonies and the immunization strategies used by colonies to protect the queen, while detailing the direct phenotypic effects of three viruses, BQCV, DWV and CBPV, on the queen. It provides a reference for studying the transmission routes of honey bee viruses and their effects on queen traits.

**Key words:** honey bee viruses; queen; virus transmission; pathological symptom; social immunity

作为社会性昆虫之一, 蜜蜂不仅在维持生态平衡和生物多样性中发挥至关重要的作用, 同时也为农业生产带来了巨大的经济效益<sup>[1]</sup>。然而, 随着蜜蜂病毒的传播、农药残留以及蜂王遗传多样性的下降等, 蜜蜂的生存环境愈发严峻, 已严重威胁到蜜蜂健康及养蜂经济的可持续发展<sup>[2-4]</sup>。迄今为止, 蜜蜂病毒的数量已经超过了 30 种, 其中绝大多数为正义单链 RNA 病毒。在蜂群中最常见的蜜蜂病毒包括蜜蜂急性麻痹病毒 (ABPV)、慢性蜜蜂麻痹病毒 (CBPV)、以色列急性麻痹病毒 (IAPV)、克什米尔蜜蜂病毒 (KBV)、

残翅病病毒 (DWV)、黑蜂王病毒 (BQCV) 和囊状幼虫病病毒 (SBV) 等<sup>[5]</sup>。BQCV 在成年蜂种群中, 夏季的发病率可高达 58%, 根据 Tentcheva 在 24 个蜂场的调查结果表明, BQCV 的隐性感染可覆盖全年<sup>[6]</sup>。杨磊等人的调查结果显示, CBPV 在我国的感染率高达 88.2%, DWV 的感染率高达 81.2%<sup>[7]</sup>。

一个健康的蜂群由一个蜂王、约 2 万只工蜂和几百只雄蜂组成<sup>[8]</sup>。蜂王是蜂群中唯一一个生殖器官发育完全的雌性个体, 负责整个蜂群的产卵和蜂群的繁衍, 同时, 通过释放蜂王信息素以维持整个蜂群的正

作者简介: 袁春颖 (1981-), 女, 正高级畜牧师, 主要从事蜜蜂种质资源保护及授粉技术研究, E-mail: chunying0914@163.com  
通讯作者: 邓炎春, 女, 助理研究员, 研究方向为蜜蜂病毒, E-mail: 18852861125@163.com

常运转<sup>[9]</sup>。工蜂在不同的发育阶段发挥不同的作用,包括哺育、觅食、清理巢房和保卫蜂王等,雄蜂负责与蜂王进行交配;哺育蜂对蜂王及蜜蜂幼虫的交哺喂养方式成为蜜蜂病原体的重要传播途径<sup>[10,11]</sup>。蜂群中高频率的接触行为为病原体的传播提供了一个绝佳的方式。

## 1 蜂王病毒的传播途径

病毒毒力大小和流行病学特征受到病毒传播途径的直接影响。研究表明,在蜂群中病毒的垂直传播和水平传播同时发生(图1),因而导致蜂王感染病毒的作用机理变得错综复杂<sup>[12]</sup>。水平传播是指病毒在蜜蜂同一世代不同个体之间的扩散过程,包括食物传播、载体传播、交尾传播等方式;垂直传播是指蜂王通过繁殖将病毒传递给下一代的过程,包括卵表传播和卵核传播<sup>[7]</sup>。病毒在水平传播的过程中更易进化出新形态,从而导致毒性增强,对寄主的存活率和适应性产生负面影响<sup>[12]</sup>。相比之下,垂直传播依赖于蜜蜂的繁衍能力和生存状态,会降低病毒毒力,从而导致病毒难以在蜂群中长期存活<sup>[13]</sup>。

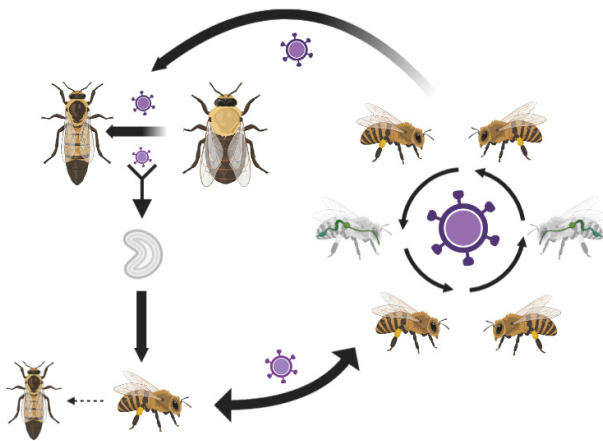


图1 病毒在蜂群中的传播途径

### 1.1 垂直传播

交配感染、生殖配子带毒、受精卵污染为垂直传播的三个主要方式,其中交配传播为病毒的单向传播<sup>[14]</sup>。对蜂王及其卵进行病毒检测发现,SBV、BQCV、KBV、CBPV、ABPV和IAPV等病毒均可在卵中发现。Amiri等研究表明,蜜蜂残翅病毒DWV主要黏附在卵子表面,通过垂直传播感染子代,从而造成蜂群大面积感染<sup>[15]</sup>。对感染SBV的蜂王各组织部位进行检测发现,仅卵巢中含有SBV病毒,同时其产生的卵也带有该病毒,进一步证实蜂王可以通过垂直

传播途径将SBV病毒传递给子代<sup>[16]</sup>。任何被病毒感染的卵都有可能被培育成蜂王,并且在整个生命周期中都携带该病毒并进行下一代的垂直传播。然而,目前对于病毒垂直传播的致病性却知之甚少。

雄蜂与蜂王的交配是病毒侵染蜂王的重要途径之一,已得到了一些实验证实<sup>[17]</sup>。Prodelalova等在表观正常的雄蜂精液中检测到DWV、ABPV、BQCV和SBV等多种病毒,说明雄蜂可以通过交配将病毒传染给蜂王,雄蜂的病毒载量将通过交配途径直接影响到蜂王的健康<sup>[18]</sup>。当受到DWV感染的雄蜂与蜂王交配时,精液中携带的DWV病毒可通过交配传染给蜂王,并且在交配后蜂王的肠道和卵巢中均可检测得到<sup>[19]</sup>。进一步研究表明,蜂王和雄蜂在自然婚飞状态下也可以通过交配感染DWV<sup>[20]</sup>。

### 1.2 水平传播

幼虫时期感染病毒的蜂王一部分来自于亲代的垂直传播,另一部分来自于哺育蜂的水平传播。例如,在工蜂的下颚腺和下咽腺中可检测到IAPV、CBPV、DWV和BQCV等多种病毒,表明哺育蜂可能通过交哺途径将病毒粒子通过蜂王浆传递给蜂王,随后在蜂王的粪便中也检测到相应的病毒,进一步证明蜂群中存在经食物-消化道传播病毒的方式<sup>[21-23]</sup>。此外,蜂王幼虫不断取食含病毒粒子的食物并在体内积累,严重时可致蜂王在幼虫期或蛹期死亡<sup>[23]</sup>。有研究表明CBPV可以通过粪-口途径或接触传播途径感染健康蜜蜂<sup>[24,25]</sup>。另外,在工蜂与雄蜂的水平传播途径中,狄斯瓦螨作为蜜蜂病毒的载体和媒介,极大促进了病毒的水平传播,如IAPV、KBV和SBV等病毒<sup>[26-28]</sup>。然而,狄斯瓦螨难以向蜂王幼虫传播病毒,因为当瓦螨感染严重导致蜂王幼虫感染病毒并出现表型时,工蜂就会重新培养新王<sup>[29,30]</sup>。

蜂王通过释放蜂王信息素指引护卫蜂包围蜂王,并通过触角、梳理行为和喂食与其进行互动<sup>[31]</sup>,护卫蜂往往是日龄较小的工蜂,与蜂箱外部环境少有接触,以保护蜂王免受外部病原体的侵害。然而,生命周期越长的蜂王与蜂群中的工蜂会产生越多的社会互动行为,导致体内的病毒载量不断增加<sup>[32]</sup>。

## 2 病毒对蜂王的直接影响

新一代测序技术问世,极大促进了蜜蜂病毒转录组学、宏基因组学和病毒组学的研究<sup>[33]</sup>。然而病毒感染导致的蜜蜂表型变化仍然是知之甚少的,当蜜蜂在受到病毒感染时,会触发表型变化包括瘫痪、畸

形甚至是死亡<sup>[34]</sup>。而当蜂王出现病理表型时,由于蜂王在蜂群中的特殊地位,容易被新的蜂王取代,使得蜂王的病理特征相较于工蜂变得更加难以观察,因此目前的研究大多数仅限于实验室与晚期感染的老年蜂王中,有关蜜蜂病毒对于蜂王的表型影响研究仍然缺乏系统的研究与阐释<sup>[25,35]</sup>。目前针对蜜蜂病毒导致的蜂王病理表型研究较为清楚的是BQCV、DWV和CBPV<sup>[19,36,37]</sup>。

## 2.1 病毒在蜂王体内的分布

在蜂王中已经检测出多种病毒,表明蜂王不仅感染单一病毒,还存在多种病毒的协同感染<sup>[38,39]</sup>。前人研究表明,蜜蜂病毒在蜂王不同组织部位均有表达,包括头部、胸部、脑、肠道、卵巢、受精囊和脂肪体等。但是有部分病毒具有的组织分布特异性,例如DWV主要分布在蜂王的腹部和胸腔中,而头部、卵巢、精囊和精子的病毒载量较低,暗示DWV存在垂直传播的途径,但主要依赖水平传播<sup>[37]</sup>;而BQCV在蜂王肠道的病毒载量极显著的高于淋巴和卵巢等组织<sup>[40]</sup>;KBV则侵染除蜜蜂头部以外的其他组织<sup>[41]</sup>。在不同组织的特异性分布会直接影响病毒对蜂王的致病表型。前人研究发现,几乎很难在处女王中检测到高毒力的病毒,但能在年老的蜂王中检测到低滴度且致病性强的病毒<sup>[42]</sup>。一方面,可能是因为高毒力的病毒杀死了哺育蜂,切断了蜂王的水平传播途径;另一方面,即使蜂王被感染,也会在短时间死亡<sup>[20]</sup>。而年长的蜂王则可能通过社会行为接触感染病毒,因此病毒滴度较低并不会导致死亡,可用于表型的研究<sup>[23,25]</sup>。

## 2.2 BQCV对蜂王的表型影响

BQCV由Baily等人(1983)在死亡蜂王幼虫和蜂蛹细胞中首次分离,由于感染后会导致蜂王王台壁和蜂蛹变黑而得名。一些研究发现蜜蜂经口感染BQCV需要以大蜂螨和微孢子虫为传播媒介,BQCV只在被蜜蜂微孢子虫感染的蜂王幼虫中增殖,若培育新王的蜂群感染BQCV,将导致蜂王迅速感染并降低羽化率<sup>[43,44]</sup>。感染BQCV蜂王的前蛹期和封盖期受到的影响较大,患病后蜂王躯体泛白,逐渐发黑,最后阶段王台也全部变黑<sup>[14,45]</sup>。解剖后发现感染BQCV的蜜蜂出现腹泻、腹胀、中肠水肿等症状,伴有透明液体充盈膨胀的中肠;进一步说明BQCV的主要复制场所是肠道<sup>[46]</sup>。相反,成年的蜂王感染BQCV并不会表现明显的症状<sup>[47,48]</sup>。

## 2.3 CBPV对蜂王的表型影响

研究发现,在大多数病毒感染的蜂群中,工蜂感染CBPV后往往表现出较为明显的表型特征,如腹部变黑和足颤抖等,RT-qPCR检测结果显示蜂王体内的病毒载量与工蜂并无显著差异,但是蜂王并不容易表现出工蜂感染的表型<sup>[49]</sup>。Amiri等人通过注射、喂食和触碰等方法让蜂王感染CBPV,发现感染CBPV后会导致蜂王出现足颤抖、腹部肿胀和充满血淋巴等症,与工蜂症状类似,但出现时间较晚<sup>[25]</sup>。

## 2.4 DWV对蜂王的表型影响

DWV感染蜂王导致蜂王翅的残缺和卵巢的退化只出现在狄斯瓦螨高度感染的蜂群中<sup>[29]</sup>。有研究认为狄斯瓦螨通过干扰NF- $\kappa$ B信号途径抑制体液免疫和细胞免疫,从而促进了DWV的进一步复制<sup>[50]</sup>。Delaney等进一步的研究发现蜂王的DWV滴度与蜂王的精子储存量呈负相关,暗示着高病毒载量的蜂王可能很快会被取代<sup>[51]</sup>。Gauthier等研究表明感染DWV有可能会使得蜂王的卵巢发生病变,卵泡发生退行性病变,卵巢皱缩变色;已经交配过的蜂王较处女王发生病变的概率有显著提升,与感染病毒的滴度无关<sup>[36]</sup>。

## 3 蜜蜂的免疫防御

蜜蜂通过种群内的级型分化和劳动分工使得群体内部高效运转,但群体间的接触也大大增加了病毒在蜂群内部的传播几率<sup>[52]</sup>。研究发现,针对病毒侵染,蜜蜂除了个体防御策略,还有以整个蜂群为整体的社会性免疫策略,例如清理巢房、蜂群发热和互相清理等行为<sup>[53]</sup>。两种免疫防御策略均在很大程度上对蜂王在面对病毒侵染时起到了至关重要的保护作用<sup>[54]</sup>。研究发现,受DWV感染的蜂群,蜜蜂级型分化的时间和寿命显著缩短,受感染的哺育蜂和幼蜂加速离开蜂王所在的蜂群中心区域,转化为采集蜂,加速行为转变作为一种预防措施来减少感病蜜蜂与蜂王的接触频率<sup>[55,56]</sup>;同时,蜂群通过表皮碳氢化合物的改变识别患病个体并将其清除<sup>[57]</sup>。蜂王与工蜂之间的社会行为由蜂王主导,蜂王通过识别工蜂表皮碳氢化合物来减少与感染IAPV个体的社会行为接触<sup>[58]</sup>。Amiri等人对工蜂对于感染IAPV和健康蜂王的Y管选择实验表明,工蜂对于健康蜂王和IAPV感染蜂王之间的选择在总体上并无显著的差异,工蜂在多数情况对于感染IAPV的蜂王有选择偏好性<sup>[35]</sup>。推测工蜂为了保护蜂王免受病毒侵害,为蜂王提供卫生清理行为,另一方面,蜂王的表皮碳氢化合物在感染IAPV后可能并未



发生显著性的改变,但这一点还需要进一步的研究。

研究发现哺育蜂能够在蜂王浆中积累具有生物活性的RNA,例如miRNA、lncRNA等非编码RNA及转座子,这些RNA可能对病毒具有抑制作用,在水平传播过程中发挥社会免疫的作用<sup>[59]</sup>。蜂王对CBPV没有特殊的免疫力,但有自己独特的应对策略。蜂王通过对工蜂表皮碳氢化合物的识别,来鉴别染病蜜蜂,并减少与其接触;同时,染病蜜蜂也会减少与蜂王的接触,这也是社会免疫的一种表现形式<sup>[25]</sup>。

#### 4 展望

蜂王的健康是蜂群健康发展的核心,因此越来越受关注。蜜蜂病毒是导致蜂王患病的重要原因之一,然而目前关于蜂王感染病毒的途径和致病性的研究仍然有限。与工蜂不同,蜂王感染病毒后通常不会引发明显的症状,在相同的病毒滴度下蜂王较工蜂表现的更加健康,推测这是病毒的一种策略,为了促进病毒的持续传播<sup>[35, 37]</sup>。目前关于病毒对蜂王的影响主要集中在传播途径和病毒检测方面,病毒在蜂群内的错综复杂的传播途径使得病毒的流行病学研究变得困难。但随着宏基因组学的发展,预计很快就会在蜜蜂病毒在蜂群中的流行病学调查取得突破。

众多的研究表明,部分病毒在感染蜂王后,在特定的生命周期、受到外部环境胁迫或者是病毒载量达到一定程度后,会导致蜂王发生可观察的病变,如翅膀残缺、足颤抖和卵巢病变等<sup>[25, 60, 61]</sup>。但是关于病毒在不同级型蜜蜂中引起差异症状的机制以及触发病毒侵染蜜蜂条件的研究还需要做出更多的努力。以蜂王为对象进行研究必然受到样本量的限制,如果在实验室进行饲喂、注射或接触病毒的研究,那么对于蜂王致病机理以及级型差异的研究并无太大的帮助,已有研究表明,在实验室感染病毒的蜂王与在自然蜂群中感染病毒的蜂王出现不同的表型<sup>[62]</sup>。我们推测这可能与病毒的感染策略与蜜蜂的社会免疫相关,蜜蜂病毒在复杂的蜂群环境中发生进化,然而关于蜂王与工蜂的个体免疫差异仍然缺乏深入的研究。对蜜蜂免疫防御与病毒的协同进化关系的研究有助于我们更好解析蜂王与病毒之间的关系。

#### 参考文献

- [1] Requier F, Pérez-Méndez N, Andersson G K S, et al. Bee and non-bee pollinator importance for local food security [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2023, 38(2): 196–205.
- [2] Woteki C. The road to pollinator health [J]. Science, American Association for the Advancement of Science, 2013, 341(6147): 695–695.
- [3] Gray A, Adjlane N, Arab A, et al. Honey bee colony loss rates in 37

countries using the COLOSS survey for winter 2019–2020: the combined effects of operation size, migration and queen replacement [J]. Journal of Apicultural Research, Taylor & Francis, 2023, 62(2): 204–210.

- [4] 杜瀚超,袁春颖,丁桂玲.蜜蜂蜂王质量及其性状表现影响因素研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2023, 45(1): 30–41.
- [5] Kevill J L, Lee K, Goblirsch M, et al. The pathogen profile of a honey bee queen does not reflect that of her workers [J]. Insects, 2020, 11(6): 382.
- [6] Tentcheva D, Gauthier L, Zappulla N, et al. Prevalence and seasonal variations of six bee viruses in *Apis mellifera* L. and Varroa destructor mite populations in France [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70(12): 7185–7191.
- [7] 杨磊. 陕西省蜜蜂病毒病发生情况调查 [D]. 西北农林科技大学, 2021.
- [8] Free J B. A social insect: the biology of the honey bee [J]. Science, American Association for the Advancement of Science, 1987, 238(4833): 1591–1592.
- [9] Slessor K N, Winston M L, Le Conte Y. Pheromone communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.) [J]. Journal of Chemical Ecology, 2005, 31(11): 2731–2745.
- [10] Bailey L. The multiplication and spread of sacbrood virus of bees [J]. Annals of Applied Biology, 1969, 63(3): 483–491.
- [11] Robinson G E. Regulation of division of labor in insect societies [J]. Annual Review of Entomology, 1992, 37: 637–665.
- [12] Fries I, Camazine S. Implications of horizontal and vertical pathogen transmission for honey bee epidemiology [J]. Apidologie, EDP Sciences, 2001, 32(3): 199–214.
- [13] Oldstone M B A. Viral persistence: parameters, mechanisms and future predictions [J]. Virology, 2006, 344(1): 111–118.
- [14] 王向辉,郑言,隋佳辰,等.黑蜂王台病毒研究进展 [J]. 中国畜牧兽医, 2016, 43(1): 248–255.
- [15] Amiri E, Kryger P, Meixner M D, et al. Quantitative patterns of vertical transmission of deformed wing virus in honey bees [J]. Plos one, 2018, 13(3): e0195283–e0195283.
- [16] Li J, Wang T, Evans J, et al. The phylogeny and pathogenesis of sacbrood virus (SBV) infection in European honey bees, *Apis mellifera* [J]. Viruses, 2019, 11(1): 61.
- [17] de Miranda J R, Fries I. Venereal and vertical transmission of deformed wing virus in honeybees (*Apis mellifera* L.) [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2008, 98(2): 184–189.
- [18] Prodelalova J, Moutelikova R, Titera D. Multiple virus infections in western honeybee (*Apis mellifera* L.) ejaculate used for instrumental insemination [J]. Viruses–Basel, 2019, 11(4): 306.
- [19] Amiri E, Meixner M D, Kryger P. Deformed wing virus can be transmitted during natural mating in honey bees and infect the queens [J]. Scientific Reports, 2016, 6(1): 33065–33065.
- [20] Gregorc A, Bakonyi T. Viral infections in queen bees (*Apis mellifera carnica*) from rearing apiaries [J]. Acta Veterinaria Brno, 2012, 81(1): 15–19.
- [21] Chen Y P, Pettis J S, Corona M, et al. Israeli acute paralysis virus: epidemiology, pathogenesis and implications for honey bee health [J]. Plos Pathogens, Public Library of Science, 2014, 10(7): e1004261.
- [22] Blanchard P, Ribière M, Celle O, et al. Evaluation of a real-time two-step RT-PCR assay for quantitation of chronic bee paralysis virus (CBPV) genome in experimentally-infected bee tissues and in life stages of a symptomatic colony [J]. Journal of Virological Methods, 2007, 141(1): 7–13.
- [23] Zvokelj L, Bakonyi T, Korosec T, et al. Appearance of acute bee paralysis virus, black queen cell virus and deformed wing virus in Carniolian honey bee (*Apis mellifera carnica*) queen rearing [J]. Journal of Apicultural Research, 2020, 59(1): 53–58.

- [24]Ribi è re M, Faucon J-P, P é pin M. Detection of chronic honey bee (*Apis mellifera* L.) paralysis virus infection: application to a field survey [J]. *Apidologie*, EDP Sciences, 2000, 31(5): 567-577.
- [25]Amiri E, Meixner M, Buechler R, et al. Chronic bee paralysis virus in honeybee queens: evaluating susceptibility and infection routes [J]. *Viruses-Basel*, 2014, 6(3): 1188-1201.
- [26]Prisco G D, Pennacchio F, Caprio E, et al. Varroa destructor is an effective vector of Israeli acute paralysis virus in the honeybee, *Apis mellifera* [J]. *Journal of General Virology*, Microbiology Society, 2011, 92(1): 151-155.
- [27]Shen M, Yang X, Cox-Foster D, et al. The role of varroa mites in infections of kashmir bee virus (KBV) and deformed wing virus (DWV) in honey bees [J]. *Virology*, 2005, 342(1): 141-149.
- [28]Remnant E J, Mather N, Gillard T L, et al. Direct transmission by injection affects competition among RNA viruses in honeybees [J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2019, 286(1895).
- [29]Williams G R, Rogers R E L, Kalkstein A L, et al. Deformed wing virus in western honey bees (*Apis mellifera*) from Atlantic Canada and the first description of an overtly-infected emerging queen [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2009, 101(1): 77-79.
- [30]Wang S, Chen G, Lin Z, et al. Occurrence of multiple honeybee viruses in the ectoparasitic mites *Varroa* spp. in *Apis cerana* colonies [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2019, 166: 107225-107225.
- [31]Free J B, Ferguson A W, Simpkins J R. The behaviour of queen honeybees and their attendants [J]. *Physiological Entomology*, 1992, 17(1): 43-55.
- [32]Maori E, Navarro I C, Boncristiani H, et al. A secreted RNA binding protein forms RNA-stabilizing granules in the honeybee royal jelly [J]. *Molecular Cell*, 2019, 74(3): 598-608, e6.
- [33]Grozinger C M, Flenniken M L. Bee viruses: ecology, pathogenicity and impacts [J]. *Annual Review of Entomology*, 2019, 64(1): 205-226.
- [34]McMenamin A J, Flenniken M L. Recently identified bee viruses and their impact on bee pollinators [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2018, 26: 120-129.
- [35]Amiri E, Strand M K, Tarpay D R, et al. Honey bee queens and virus infections [J]. *Viruses-Basel*, 2020, 12(3): 322.
- [36]Gauthier L, Ravallec M, Tournaire M, et al. Viruses associated with ovarian degeneration in *Apis mellifera* L. Queens [J]. *Plos One*, 2011, 6(1): e16217-e16217.
- [37]Francis R M, Nielsen S L, Kryger P. Patterns of viral infection in honey bee queens [J]. *Journal of General Virology*, 2013, 94: 668-676.
- [38]Dolezal A G, Hendrix S D, Scavo N A, et al. Honey bee viruses in wild bees: viral prevalence, loads and experimental inoculation [J]. *Plos One*, Public Library of Science, 2016, 11(11): e0166190.
- [39]Chagas D B, Monteiro F L, H ü bner S de O, et al. Viruses that affect *Apis mellifera* and their occurrence in Brazil [J]. *Ci ê ncia Rural*, Universidade Federal de Santa Maria, 2019, 49: e20181042.
- [40]Zhang X, He S Y, Evans J D, et al. New evidence that deformed wing virus and black queen cell virus are multi-host pathogens [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2012, 109(1): 156-159.
- [41]王帅, 蔺哲广, 陈功文, 等. 克什米尔蜜蜂病毒 (KBV) 研究进展 [J]. *昆虫学报*, 2019, 62(10): 1228-1238.
- [42]Chen Y, Evans J, Feldlaufer M. Horizontal and vertical transmission of viruses in the honeybee, *Apis mellifera* [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2006, 92(3): 152-159.
- [43]Bailey L, Ball B V, Perry J N. Honeybee paralysis: its natural spread and its diminished incidence in England and Wales [J]. *Journal of Apicultural Research*, 1983, 22(3): 191-195.
- [44]Gajda A M, Mazur E D, Bober A M, et al. Nosema ceranae interactions with nosema *Apis* and black queen cell virus [J]. *Agriculture-Basel*, 2021, 11(10): 963.
- [45]Tapasztai Z, Forg á ch P, K ó v á g ó C, et al. First detection and dominance of nosema ceranae in hungarian honeybee colonies [J]. *Acta Veterinaria Hungarica*, 2009, 57(3): 383-388.
- [46]Ai H, Yan X, Han R. Occurrence and prevalence of seven bee viruses in *Apis mellifera* and *Apis cerana* apiaries in China [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2012, 109(1): 160-164.
- [47]Al Naggar Y, Paxton R J. Mode of transmission determines the virulence of black queen cell virus in adult honey bees, posing a future threat to bees and apiculture [J]. *Viruses-Basel*, 2020, 12(5): 535.
- [48]Simenc L, Knific T, Toplak I. The comparison of honeybee viral loads for six honeybee viruses (ABPV, BQCV, CBPV, DWV, LSV3 and SBV) in healthy and clinically affected honeybees with TaqMan quantitative real-time RT-PCR assays [J]. *Viruses-Basel*, 2021, 13(7): 1340.
- [49]Geffre A C, Gernat T, Harwood G P, et al. Honey bee virus causes context-dependent changes in host social behavior [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2020, 117(19): 10406-10413.
- [50]Di Prisco G, Annoscia D, Margiotta M, et al. A mutualistic symbiosis between a parasitic mite and a pathogenic virus undermines honey bee immunity and health [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113(12): 3203-3208.
- [51]Delaney D A, Keller J J, Caren J R, et al. The physical, insemination and reproductive quality of honey bee queens (*Apis mellifera* L.) [J]. *Apidologie*, 2011, 42(1): 1-13.
- [52]Du Toit A. The viruses and the bees [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(7): 362-363.
- [53]Meunier J. Social immunity and the evolution of group living in insects [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2015, 370(1669): 20140102.
- [54]Le Conte Y, Alaux C, Martin J-F, et al. Social immunity in honeybees (*Apis mellifera*): transcriptome analysis of varroa-hygienic behaviour: genomics of social immunity [J]. *Insect Molecular Biology*, 2011, 20(3): 399-408.
- [55]Tofilski A. Shorter-lived workers start foraging earlier [J]. *Insectes Sociaux*, 2009, 56(4): 359-366.
- [56]Natsopoulou M E, McMahon D P, Paxton R J. Parasites modulate within-colony activity and accelerate the temporal polyethism schedule of a social insect, the honey bee [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2016, 70(7): 1019-1031.
- [57]Baracchi D, Fadda A, Turillazzi S. Evidence for antiseptic behaviour towards sick adult bees in honey bee colonies [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2012, 58(12): 1589-1596.
- [58]Amiri E, Seddon G, Zuluaga Smith W, et al. Israeli acute paralysis virus: honey bee queen-worker interaction and potential virus transmission pathways [J]. *Insects*, 2019, 10(1): 9.
- [59]Maori E, Garbian Y, Kunik V, et al. A transmissible RNA pathway in honey bees [J]. *Cell Reports*, 2019, 27(7): 1949-1959.
- [60]Tapasztai Z, Forgach P, Kovago C, et al. Genetic analysis and phylogenetic comparison of black queen cell virus genotypes [J]. *Veterinary Microbiology*, 2009, 139(3-4): 227-234.
- [61]Chevin A, Schurr F, Blanchard P, et al. Experimental infection of the honeybee (*Apis mellifera* L.) with the chronic bee paralysis virus (CBPV): infectivity of naked CBPV RNAs [J]. *Virus Research*, 2012, 167(2): 173-178.
- [62]Ribiere M, Olivier V, Blanchard P. Chronic bee paralysis: a disease and a virus like no other [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2010, 103: S120-S131. 