

木蜂的访花行为和传粉作用

贺春玲^{1*} 朱朝东² 吴燕如²

(¹河南科技大学林学院, 河南洛阳 471023; ²中国科学院动物研究所动物进化和系统学院重点实验室, 北京 100101)

摘要 木蜂作为蜜蜂科的重要类群,是热带和亚热带地区显花植物常见的传粉者.木蜂具有访花的季节时间长、访花植物种类多、能耐高温或低光照、能嗡嗡声传粉等特点.这些访花特点是木蜂作为热带植物、尤其是温室作物、夜间开花植物和部分茄属植物的重要传粉者.近年来国外已经证明木蜂能有效为蓝莓、西番莲、荷包豆、温室西红柿和温室甜瓜授粉,但我国有关木蜂为多数农作物传粉的重要性和有效性的证据较少.本文综述了近年来木蜂的访花行为和传粉作用的研究进展,为进一步保护、管理和利用木蜂资源提供理论依据.

关键词 木蜂; 访花行为; 盗蜜行为; 传粉作用

Foraging behavior and pollination of carpenter bees *Xylocopa* spp. (Hymenoptera: Apidae). HE Chun-ling^{1*}, ZHU Chao-dong², WU Yan-ru² (¹College of Forestry, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471023, Henan, China; ²Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China).

Abstract: Large carpenter bees (the genus *Xylocopa*), as an important group of bees (Apidae), are common visitors to flowering plants in tropics and subtropics. Their foraging behavior is characterized by long season of activity, high diversity of foraging plants, tolerance of high temperatures, activity under low illumination levels, and buzz pollination. These traits make them to be attractive pollinators for agricultural pollination in hot climates, especially in greenhouses, night-blooming plants, and some *Solanum*. In recent years, large carpenter bees have been demonstrated have efficient pollination service in blueberries, passion flower, runner bean, greenhouse tomatoes and greenhouse melons in foreign countries. However, evidence for their importance and effectiveness as crop pollinators is lacking for most plant species in China. This article reviewed the research progress on foraging behavior and pollination of *Xylocopa*, with the aim to provide a theoretical basis for the conservation management and utilization of large carpenter bees.

Key words: *Xylocopa*; foraging behavior; nectar robbing behavior; pollination.

在传粉昆虫类群中,只有蜜蜂类的昆虫种群,其成虫和幼虫是完全依赖植物的花粉和花蜜等资源生存,其采食方式和采食能力密切联系其传粉效率.长期的自然选择造成蜜蜂种类在形态构造、生理机能和行为习性上更适于采食花粉花蜜和传播花粉,而这种演化的速度和深度在不同的类群中并不一致^[1].木蜂是隶属于膜翅目(Hymenoptera)蜜蜂科(Apidae)木蜂属(*Xylocopa*)蜜蜂的总称.据报道,全世界木蜂种类约470种^[2],我国木蜂约有40余种^[3].木蜂个体大,雌雄形态差异明显,其地理分布

区域广泛^[2-3].木蜂访花植物种类多、访花季节时间长、具有耐高温或低光照等特点,部分种类夜间访花.木蜂的采食方式多样,有正常采集花粉蜜、有在花管上打洞盗取花蜜,或通过嗡嗡方式振落花粉后完成采集行为.木蜂是多种虫媒植物特别是热带作物、夜间开花的植物、温室作物和红树林植物的理想传粉者^[4-7].本文对木蜂的访花行为特点和传粉作用的研究进展进行综述,同时分析了我国木蜂的研究现状和存在问题,旨在为进一步研究和利用木蜂资源提供参考.

1 木蜂的访花生态学

1.1 访花的环境温度

蜜蜂正常访花需要具备能够保持其持久飞行的

本文由国家自然科学基金项目(U1304308)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (U1304308).

2017-12-18 Received, 2018-07-11 Accepted.

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: hechunling68@126.com

小气候条件.其中,环境温度的高低通过限制蜜蜂一天的活动时段,从而限制蜜蜂的采食成功与否和它们的传粉效率^[8].木蜂主要分布在热带和亚热带,少数分布在温带地区.木蜂的种类不同对环境温度的适应范围不同.绝大多数木蜂种类能忍受高的环境温度,如 *X. varipuncta* 能够保持飞行的环境温度范围是 12~40 °C^[9]; *X. pubescens* 能够保持飞行的环境温度范围是 18~40 °C^[10]; *X. californica* 日活动温度范围在 20~40 °C,当温度超过 41 °C 的情况下,木蜂的访花行为会受到影响^[11];木蜂对高温的容忍能力与其自身的热调节能力有关^[12].少数种类具有耐低温和低光照等特点,如夜木蜂 (*X. tranquebarica*) 夜晚访花的最低活动温度为 13 °C^[13]; 椭圆眼木蜂 (*X. olivieri*) 在温度 25~35 °C、光照强度为 1~100 Lux 光照水平下活动能力最强^[14].

1.2 访花时间

根据木蜂的日活动规律,可将木蜂分为日出型和夜出型两大类.日出型的木蜂根据活动高峰时段可分为:清晨、白天、下午和黄昏 4 个时段.绝大多数木蜂在白天活动,如 *X. sulcatipes*、*X. cearensis*、*X. ordinaria*、黄胸木蜂 (*X. appendiculata*) 和长木蜂 (*X. tranquebarorum*) 等白天一整天均可活动^[10,15-17]; *X. pubescens* 的访花活动高峰在清早 (9:00 前)^[10]; *X. tabaniformis orpifex* 在日出前的清晨和日落后的黄昏采集月见草 (*Oenothera elata*) 的花粉^[18]; 椭圆眼木蜂在以色列金鱼草 (*Antirrhinum majus*) 上访花的日活动规律为明显的双峰型,主要访花时段在日出前的清晨和日落后的黄昏;椭圆眼木蜂访花高峰在晨昏的主要原因是椭圆眼木蜂的飞行要求低光照^[14].木蜂属的夜木蜂亚属 (*Nyctomelitta*) 则是在夜间进行采食活动.在印度 *X. tenuiscapa* 是紫葳科 *Heterophragma quadriloculare* 唯一的夜间传粉者,该木蜂能够在无月亮的夜晚且低温 (2~14 °C) 条件下进行访花活动^[19]; 夜木蜂主要在清晨、黄昏和有月光的夜晚访花活动^[13,20].

木蜂在一年内活动时间较长,多数种类从早春至秋末均可外出访花,且雌蜂的寿命较长^[5,21].处于繁殖期的木蜂雌蜂的主要任务是筑巢和采集花粉蜜酿贮蜂粮,然后在蜂粮上产卵.卵为单产,即一块蜂粮上产一粒卵^[2-3,10].木蜂雌蜂的繁殖期越长,采集花粉蜜的种类和数量可能就会越多.*X. pubescens* 雌蜂繁殖期约 120 d^[21]; *X. virginica* 雌蜂可以跨年生存^[22].长木蜂在南京的活动时间从 3 月上旬至 10 月上旬^[15]; 黄胸木蜂在洛阳地区的活动期一般在 3 月

下旬至 10 月下旬^[17]; *X. sulcatipes* 在沙特阿拉伯的访花时间从 3 月至 11 月^[23].紫木蜂 (*X. valga*) 在土耳其东部的活动时间在 5 月至 10 月中旬^[24].

1.3 食性

在自然栖息地,木蜂一般随季节变化而采访不同的植物,属于多食性的访花昆虫种类;但在同一花期木蜂对蜜源植物的选择具有偏爱性和恒定性^[13,17,25].比如:黄胸木蜂亚种 *X. appendiculata circumvolans* 在日本的访花植物有 29 科 59 种;其中,多数属于乔木和灌木,且豆科植物占 25%^[26]; *X. cearensis* 在巴西萨尔瓦多沙丘地域的访花植物种类为 26 科 43 种,优势访花植物有 5 种,分别是萼距花属的 *Cuphea brachiata* (占 27%), 蛇婆子属的 *Waltheria cinerescens* 和 *Acosmium bijugum*, 香膏属的 *Humiria balsamifera* 和假含羞草属的 *Chamaecrista ramosa*^[27]; *X. latipes* 和 *X. pubescens* 在印度访花植物总数为 30 种,其中苏木科 *Caesalpiniaceae* 有 10 种、豆科植物有 5 种^[28]; 在以色列 *X. pubescens* 和 *X. sulcatipes* 的访花植物种类分别为 47 和 27 种,主要采访植物有牛角瓜 (*Calotropis procera*)、*Retama raitam*、*Acacia tortilis* 和 *A. raddianna* 4 种本土植物^[10]; *X. sulcatipes* 在沙特阿拉伯主要访花的植物有萝藦科的牛角瓜、木犀草科的白木犀草 (*Reseda alba*) 和十字花科的萝卜 *Raphanus sativus*^[23]; *X. ordinaria* 在巴西里约热内卢北部森林的访花植物种类为 28 种^[16]; 夜木蜂在东南亚的夜间访花植物至少有 27 种,主要采访木麻黄科 (*Casuarinaceae*)、山毛榉科 (*Fagaceae*) 的栲属 (*Castanopsis*) 和石栎属 (*Lithocarpus*)、海桑科 (*Sonneratiaceae*) 的八宝树 (*Duabanga grandiflora*) 等夜间开放的本土植物种类^[20]; 长木蜂在我国南京的采访植物有 11 科 21 种,酿贮蜂粮时的访花植物主要有 13 种^[15].黄胸木蜂在洛阳地区访花植物种类为 27 科 52 种;其中,忍冬科和豆科植物最多,分别占采访植物种类的 17.3% 和 15.4%^[17].*X. varipuncta* 在马来西亚半岛东海岸的登嘉楼士兆红树林的访花植物类型有 35 种,但主要采集白千层属的 *Melaleuca cajuputi*^[7].在竹木蜂 (*X. nasalis*) 的蜂粮块中共鉴定出 29 种植物花粉,其中有 13 种植物的花粉是该木蜂酿制蜂粮时最主要的花粉资源^[29].另外,在印度卡纳塔克邦国家公园观察到 *X. aestuans* 取食黄猄蚁 (*Oecophylla smaragdina*)^[30].

海洋岛屿由于远离大陆,社会性蜜蜂资源缺乏,独栖性蜜蜂成为海洋岛屿植物的重要传粉者,据报道 *X. darwini* 是加拉帕戈斯群岛仅有的本土物种,

访花植物种类高达 79 种^[31]. 在日本小笠原群岛 *X. ogasawarensis* 的访花植物种类已报道有 17 科 23 种^[32].

1.4 访花方式

木蜂访花的方式有:从花冠正上方开口处进入花内,正常地采集花粉和花蜜;在花冠的花管基部上打洞取食花蜜——盗食花蜜;利用飞行肌的嗡嗡声振落植物花粉.对于不同类型的花,木蜂会表现出不同的访花方式;甚至对于同一类型的花,不同性别的木蜂也会表现出不同的访花方式^[10,18].木蜂的雌蜂采集花粉和花蜜是为子代幼虫发育大量贮备粮食和维持自己的生活,雄蜂仅采集花蜜供自己生活.雌蜂采集花粉时,一般通过后足花粉刷将花粉携带回巢,他们采集一定量的花粉后会在花的顶部移动,在空中盘旋刷提花粉,把身体上沾的花粉迅速移动到后足上,之后访问同一朵花或另一朵花^[10].

对于管状花,木蜂有时会盗食花蜜.已有报道 *X. pubescens* 盗取金银花 (*Lonicera japonica*) 的花蜜,且同一只雌蜂会不止一次的盗食同一朵花的花蜜^[10]; *X. virginica* 和 *X. micans* 对蓝莓 (*Vaccinium ashei*) 具有盗蜜行为^[33-34]、中华木蜂 (*X. senensis*) 盗蜜活血丹 (*Glechoma longituba*)^[35]、*X. californica* 盗蜜紫葳科的 *Chilopsis linearis*^[36]; *X. cubaecola* 对假连翘 (*Duranta erecta*) 有盗蜜行为^[37]; 黄胸木蜂对大叶铁线莲 (*Clematis heracleifolia*)^[38]、蝟实 (*Kolkwitzia amabilis*)、锦带 (*Weigela florida*)、海仙花 (*Weigela coraeensis*)、金银花、大花六道木 (*Abelia grandiflora*)、糯米条 (*Abelia chinensis*)、毛地黄 (*Digitalis purpurea*)、丹参 (*Salvia miltiorrhiza*)、小蓟 (*Cirsium setosum*)、迎夏 (*Jasminum floridum*)、黄芩 (*Scutellaria baicalensis*)、臭牡丹 (*Clerodendrum bungei*)、宿根福禄考 (*Phlox paniculata*)、眉豆 (*Lablab purpureus*)、野豌豆 (*Vicia sepium*) 等 17 种植物有盗蜜行为^[17].不同木蜂甚至同一木蜂不同性别的盗蜜行为存在差异,中华木蜂雌雄个体具有不同的访花特性,雄蜂的盗蜜行为对活血丹花的损伤程度小于雌蜂,可能与木蜂雌雄个体大小的差异和活血丹的花部构成有关^[35].黄胸木蜂雌雄个体在采访蝟实和锦带(粉红色)花时,访花行为不同,雄蜂表现为盗蜜行为,雌蜂在多数情况下为正常访花^[17].

中到大型木蜂在飞行时嗡嗡声较大,振幅较强.*X. pubescens* 和 *X. sulcatipes* 在采访肉桂和茄属植物时,利用嗡嗡方法采集花粉.木蜂落在肉桂花上,用前足紧紧抓住肉桂花的雄蕊,利用飞行肌的嗡嗡声,将花

粉抖落到木蜂的头部和胸部,迅速移动到后足上^[10]; *X. frontalis* 和 *X. suspecta* 木蜂在采访茄属 *Solanum stramonifolium* 和 *S. paniculatum* 时访花方式一致,采集花粉时身体弓成“C”字形,用足紧紧抱住花,上颚抵住花粉囊,利用飞行肌的嗡嗡声振落花粉^[39].扁柄木蜂 *X. latipes* 通过嗡嗡为入侵我国的黄花刺茄 (*Solanum rostratum*) 传粉^[40].

1.5 对花的综合征的选择

木蜂访花的主要目的是获取花粉和花蜜.花部诱物和报酬与其访花关系是植物和动物协同进化的主要内容^[1],木蜂的访花能力与其个体的大小、性别、口器构造、飞行速度以及花的形态特征和含粉蜜量有关^[1,41].其中,花的大小、颜色、气味、对称性和开花时候均对其访花行为产生影响.为了有效地觅食,蜜蜂在长期的进化中对花的气味、颜色、开花时间、花提供的报酬等通过学习、记忆和条件化等因素而获得了一定的识别和反应能力,进而在行为上表现出相应的差异^[42].*X. latipes* 和 *X. pubescens* 喜欢采访中等大小、两侧对称的黄色、淡紫色、乳白色和青白色的花^[43].黄胸木蜂喜欢采集中型大小的紫色、黄色、蓝色和白色花^[17].

2 木蜂的传粉作用

2.1 传粉效率

木蜂是多种虫媒植物的重要传粉者,甚至是唯一有效的传粉者.木蜂能耐高温,对分布在热带沙丘的耐高盐、高太阳辐射和强风力环境的草灌木植物的授粉有重要作用^[4-7].月见草花期短,常傍晚和清晨开放,日出后凋萎,该植物的传粉生物学被认为属于蛾类传粉综合征.但在美国的加利福尼亚,通过对木蜂 *X. tabaniformis orpifex* 的研究发现,该木蜂在清晨和傍晚访问月见草,并且是该植物的有效传粉者^[18].*X. darwini* 是加拉帕戈斯群岛岛屿植物传粉网络中的重要传粉者^[31]; *X. cearensis* 是巴西热带沿岸沙丘千屈菜科萼距花属植物 *Cuphea brachiata* 非常重要的传粉者^[44].*X. varipuncta* 在红树林主要采访白千层属的 *Melaleuca cajuputi*,是红树林重要的传粉者^[7].

姜科植物中豆蔻属 (*Amomum*) 和山姜属 (*Alpinia*) 等植物中发现的花柱卷曲性被认为是植物界中一种独特的促进异交的行为机制^[45].不同类群的姜科植物其传粉者也各不相同,研究发现木蜂是多种姜科植物的有效传粉者,如长柄山姜 (*Alpinia kwangsiensis*) 的传粉者为大木蜂 (*X. magnifica*) 和圆柄木

蜂 (*X. tenuiscapa*)^[46-47]; 在马来西亚, 山姜属植物 *Alpinia nieuwenhuiizii* 的主要传粉者为扁柄木蜂 (*X. latipes*) 和蓝胸木蜂 (*X. caerulea*), 其访花频率呈现出 2 个峰值, 分别在 6:00—8:00 和 16:00—18:00, 而这两个时段正好是 *A. nieuwenhuiizii* 花柱下垂型和花柱上举型的花各自处于花药散粉和柱头接受花粉的最佳时段^[48-49].

茄属植物部分种类花没有蜜腺, 仅通过花粉为传粉者提供报酬。花粉不是暴露在开裂的花粉囊外, 而是隐藏在孔裂的花粉囊内。传粉者获得花粉的方式是通过嗡声振动花粉囊, 将花粉震落。在巴西, *X. frontalis* 和 *X. suspecta* 是茄属 *S. paniculatum* 和 *S. stramonifolium* 植物的有效传粉者。*X. frontalis* 在两种植物上的声振频率有显著差异, 其中在 *S. stramonifolium* 为 (224.2±3.9) Hz, 在 *S. paniculatum* 上为 (211.0±2.9) Hz。而 *X. suspecta* 在两种植物上的声振频率无显著差异^[50]。两种木蜂在两种植物上采集花粉所用时间不同, 在 *S. paniculatum* 采集 5 朵花的处理时间为 (15.75±3.67) s, 在 *S. stramonifolium* 采集 5 朵花的处理时间为 (54.47±7.13) s。采集的花粉量也不同, 在 *S. paniculatum* 植物上为 (12953±4747) 个花粉粒, 在 *S. stramonifolium* 上为 (73411±53865) 个花粉粒^[39]。

2.2 盗蜜行为对宿主植物的影响

被盗蜜植物主要是一些具长花管或花上有距的产蜜植物。盗蜜行为的出现是昆虫与宿主植物长期进化的产物。这种特殊的访花方式多数是因为访花者的口器和植物的花部形态不匹配造成的, 也有盗蜜者是为了提高访花效率^[35]。在盗蜜现象中, 盗蜜者和宿主植物之间的关系是复杂的, 其原因也极为复杂, 主要因盗蜜者的种类和盗蜜对象以及其它条件的不同而异。目前, 盗蜜对宿主植物的影响尤其是对其植物繁殖适合度的影响归纳起来有正面的、负面的和中性的 3 类。中华木蜂对活血丹的盗蜜行为表现为负面作用^[51]; *X. californica* 盗蜜 *Chilopsis linearis* 植物后, 对其结实没有影响^[52]。木蜂盗蜜在植物花管上留下的盗蜜口会吸引其他传粉者的二次盗蜜, 进一步影响到植物的繁殖适合度, *X. virginica* 在蓝莓上盗蜜后, 西方蜜蜂 (*Apis mellifera*) 会利用木蜂的盗蜜孔进行次级盗蜜^[33]。因此, 盗蜜作为一个非常复杂的生态现象, 对研究盗蜜昆虫与植物之间的进化适应关系具有非常重要的意义。

2.3 木蜂授粉的应用

木蜂种类多, 采访的植物种类丰富, 但国内外利

用木蜂为农作物授粉的研究相对较少。我国在 1992 年初次将长木蜂筑巢的巢管放置在红三叶草 (*Trifolium pratense*) 的草场, 结果表明长木蜂授粉能大大提高红三叶草种子的产量^[53]。在巴西中南部, 通过人工引入 *X. frontalis* 和 *X. griseascens* 巢管法扩大该蜂种群数量, 大大提高了西番莲植物的结实率和产量^[54], 授粉效果明显优于西方蜜蜂^[55]。在美国, *X. varipunctais* 对雄性不育棉花的传粉效果优于西方蜜蜂^[56]; 在澳大利亚木蜂属厉蜂亚属 *Lestis* 的木蜂能够成功地温室西红柿授粉, 其授粉效果比风力和其他授粉昆虫的混合授粉增产 10%^[57]; 在以色列, *X. pubescens* 成功为温室甜瓜授粉^[4, 58]。*X. calens* 为荷包豆 (*Phaseolus coccineus*) 授粉后, 荷包豆结实率和种子数比没有授粉昆虫时分别高出 25.8% 和 15.0%; 比自然结实率分别高出 27.8% (2008 年) 和 18.4% (2009 年)^[6]。

3 存在问题与展望

在所有授粉昆虫当中, 蜜蜂的作用最大。已知全球 35% 的粮食作物和大部分野生植物主要依靠蜂类授粉。然而, 近年来由于人类的干扰、栖息生境的破坏, 种植的单一化、农药的不合理使用、大气污染、病虫害等各种因素的影响, 传粉蜂资源尤其是家养蜜蜂的种群数量有持续减少的趋势, 已对全球的粮食产量以及生态系统的平衡造成威胁^[59-61]。木蜂属于野生蜜蜂种群, 在自然情况下, 除突眼木蜂亚属是在土中筑巢外, 其他木蜂均在枯木、中空的茎秆和竹子上筑巢。筑巢场所多选择具有遮雨作用的木房屋、木桁梁和畜牧棚架上的木桁梁。随着我国城市化进程的加快, 棚户改造和房屋结构的变化, 在木蜂分布较多的西南地区木结构的老屋越来越少, 木蜂的栖息地遭到严重破坏, 木蜂资源也相应受到严重影响。因此, 开展野生木蜂的资源保护显得越来越重要。

截止目前, 我国有关木蜂的访花行为和传粉作用的研究文献较少, 木蜂在自然生态系统和农业生态系统的重要性认知度较低。又因木蜂在木结构的房屋上筑巢, 会对建筑物造成一定的破坏, 很多地区会把木蜂作为害虫进行防治。但是, 木蜂具有访花植物种类多、访花季节时间长、能嗡振传粉、能耐高温和低光照等, 这些访花行为特点是很多其它访花昆虫所不能取代的, 也可以说是设施农业作物的理想传粉者。近年来, 随着设施农业的快速发展, 在设施农业作物上, 已经成功应用西方蜜蜂和熊蜂授

粉^[62-63],但木蜂授粉的应用几乎是空白.利用木蜂为设施农作物授粉以及评价其授粉效率均有待进一步研究.

参考文献

- [1] Qin J-D (钦俊德). The Relationship between Insects and Plants. Beijing: Science Press, 1987 (in Chinese)
- [2] Michener CD. The Bees of the World. 2nd Ed. Baltimore, MD, USA: John Hopkins University Press, 2007
- [3] Wu Y-R (吴燕如). Fauna Sinica. Insecta, Vol. 20, Hymenoptera; Melittiae Apidae. Beijing: Science Press, 2000 (in Chinese)
- [4] Sadeh A, Shmida A, Keasar T. The carpenter bee *Xylocopa pubescens* as an agricultural pollinator in greenhouses. *Apidologie*, 2007, **38**: 508-517
- [5] Keasar T. Large carpenter bees as agricultural pollinators. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2010, doi: 10.1155/2010/134028
- [6] Pando JB, Tchuenguem FN, Tamesse JL. Foraging and pollination behaviour of *Xylocopa calens* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae) on *Phaseolus coccineus* L. (Fabaceae) flowers at Yaounde (Cameroon). *Entomological Research*, 2011, **41**: 185-193
- [7] Azmi WA, Ghazi R, Mojamed NZ. The importance of carpenter Bee, *Xylocopa varipuncta* (Hymenoptera: Apidae) as pollination agent for mangrove community of Setiu Wetland, Terengganu. *Sains Malaysiana*, 2012, **41**: 1057-1062
- [8] Corbet SA, Fussell M, Ake R, et al. Temperature and the pollinating activity of social bees. *Ecological Entomology*, 1993, **18**: 17-30
- [9] Heinrich B, Buchmann SL. Thermoregulatory physiology of the carpenter bee, *Xylocopa varipuncta*. *Journal of Comparative Physiology B*, 1986, **156**: 557-562
- [10] Gerling D, Hurd PD, Hefetz A. Comparative behavioral biology of two middle east species of carpenter bees (*Xylocopa* Latreille) (Hymenoptera: Apoidea)// Hulings N, Gray J, eds. Smithsonian Contributions to Zoology, vol. 369. Washington DC, USA: Smithsonian Institution Press, 1983: 56-67
- [11] Chappell MA. Temperature regulation of carpenter bees (*Xylocopa californica*) foraging in the Colorado Desert of southern California. *Physiological Zoology*, 1982, **55**: 267-280
- [12] Volynchik S, Plotkin M, Ermakov NY, et al. Presence of a thermoregulatory hot spot in the prothorax of the large carpenter bee and the bumble bee. *Microscopy Research and Technique*, 2006, **69**: 903-912
- [13] Burgett DM, Sukumalanand P. Flight activity of *Xylocopa* (*Nyctomelitta*) *tranquebarica*: A night flying carpenter bee (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Apicultural Research*, 2000, **39**: 75-83
- [14] Gottlieb D, Keasar T, Shmida A, et al. Possible foraging benefits of bimodal daily activity in *Proxylocopa olivieri* (Lepeletier) (Hymenoptera: Anthophoridae). *Environmental Entomology*, 2005, **34**: 417-424
- [15] He C-L (贺春玲), Ji B-Z (嵇保中), Liu S-W (刘曙雯). Nesting, foraging and food storing behavior of *Xylocopa tranquebarorum* (Swederus) (Hymenoptera: Apidae). *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 2009, **52**(9): 984-993 (in Chinese)
- [16] Bernardino AS, Gaglianone MC. Nest distribution and nesting habits of *Xylocopa ordinaria* Smith (Hymenoptera, Apidae) in a restinga area in the northern Rio de Janeiro State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 2008, **52**: 434-440
- [17] He C-L (贺春玲), Li X-P (李雪萍), Zhang H-X (张红晓). Food plants and foraging behavior of *Xylocopa appendiculata* (Hymenoptera, Apidae) in Luoyang, Henan Province, center China. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 2012, **55**(4): 444-456 (in Chinese)
- [18] Barthell JF, Knops JMH. Visitation of evening primrose by carpenter bees: Evidenter of a "mixed" pollination syndrome. *Southwestern Naturalist*, 1997, **42**: 86-93
- [19] Somanathan H, Borges RM. Nocturnal pollination by the carpenter bee *Xylocopa tenuiscapa* (Apidae) and the effect of floral display on fruit set of *Heterophragma quadriloculare* (Bignoniaceae) in India. *Biotropica*, 2001, **33**: 78-89
- [20] Burgett M, Sukumalanand P, Vorwohl G. Pollen species resources for *Xylocopa* (*Nyctomelitta*) *tranquebarica* (F.), a night-flying carpenter bee (Hymenoptera: Apidae) of Southeast Asia. *ScienceAsia*, 2005, **31**: 65-68
- [21] Gerling D, Hurd PD, Hefetz A. In-nest behavior of the carpenter bee, *Xylocopa pubescens* Spinola (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 1981, **54**: 209-218
- [22] Lucia M, Telleria M, Ramello PJ, et al. Nesting ecology and floral resource of *Xylocopa augusti* Lepeletier de Saint Fargeau (Hymenoptera, Apidae) in Argentina. *Agricultural and Forest Entomology*, 2017, **19**: 281-293
- [23] Hannan MA, Alqarni AS, Owayss AA, et al. The large carpenter bees of central Saudi Arabia, with notes on the biology of *Xylocopa sulcatipes* Maa (Hymenoptera, Apidae, Xylocopinae). *ZooKeys*, 2012, **201**: 1-14
- [24] Özbek H. New data on large carpenter-bees of Turkey with considerations about their importance as pollinators. *Journal of the Entomological Research Society*, 2013, **15**: 79-89
- [25] Figueiredo N, Gimenes M, Miranda MD, et al. *Xylocopa* bees in tropical coastal sand dunes: Use of resources and their floral syndromes. *Neotropical Entomology*, 2013, **42**: 252-257
- [26] Miyamoto S. Flower-visiting habit of *Xylocopa appendiculata circumvolans* Smith (Biological studies on Japanese bees X X III). *Journal of the Entomological Society of Japan*, 1961, **29**: 4-13
- [27] Viana BF, Kleinert AMP, Silva FO. Ecology of *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *cearensis* (Hymenoptera: Anthophoridae) in Abaeté sand dunes, Salvador, Bahia. *Iheringia Serie Zoologia*, 2002, **92**: 47-57

- [28] Solomon RAJ, Purnachandra RS. Nesting habits, floral resources and foraging ecology of large carpenter bees (*Xylocopa latipes* and *Xylocopa pubescens*) in India. *Current Science*, 2006, **90**: 1210–1217
- [29] Hongjamrassilp W, Warrit N. Nesting biology of an Oriental carpenter bee, *Xylocopa* (*Biluna*) *nasalis* Westwood, 1838, in Thailand (Hymenoptera, Apidae, Xylocopinae). *Journal of Hymenoptera Research*, 2014, **41**: 75–94
- [30] Puneekar SA, Kumaran NKP, Bhat HR. Observations on an unusual behaviour in the carpenter bee *Xylocopa aestuans* (Latreille, 1802) (Hymenoptera: Apidae) of the Western Ghats, India. *Journal of Threatened Taxa*, 2010, **2**: 1232–1233
- [31] Philipp M, Bocher J, Siegismund HR, et al. Structure of a plant-pollinator network on a pahoehoe lava desert of the Galápagos Islands. *Ecography*, 2006, **29**: 531–540
- [32] Sugiura S. Male territorial behaviour of the endemic large carpenter bee, *Xylocopa* (*Koptortosoma*) *ogasawarensis* (Hymenoptera: Apidae), on the oceanic Ogasawara Islands. *European Journal of Entomology*, 2008, **105**: 153–157
- [33] Sampson BJ, Danka RG, Stringer SJ. Nectar robbery by bees *Xylocopa virginica* and *Apis mellifera* contributes to the pollination of rabbiteye blueberry. *Journal of Economic Entomology*, 2004, **97**: 735–740
- [34] Dedej S, Delaplane KS. Nectar-robbing carpenter bees reduce seed-setting capability of honey bees (hymenoptera: Apidae) in rabbiteye blueberry, *Vaccinium ashei*, ‘climax’. *Environmental Entomology*, 2004, **33**: 100–106
- [35] Zhang Y-W (张彦文), Guo Y-H (郭友好). Preliminary study of the causes and pattern of behavioural differences between male and female carpenter bees (*Xylocopa sinensis*) during nectar robbing in *Glechoma longituba* (Lamiaceae). *Journal of Wuhan University* (武汉大学学报), 2006, **52**(2): 235–240 (in Chinese)
- [36] Richardson SC. Are nectar-robbers mutualists or antagonists? *Oecologia*, 2004, **139**: 246–254
- [37] Navarro L, Medel R. Relationship between floral tube length and nectar robbing in *Duranta erecta* L. (Verbenaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2009, **96**: 392–398
- [38] Liang Z-P (梁之聘), Li H-H (李后魂), Hu B-B (胡冰冰), et al. Flower visiting insects and behavior of nectar robbers associated with *Clematis heracleifolia*. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 2010, **53**(7): 794–801 (in Chinese)
- [39] Burkart A, Schlindwein C, Lunau K. Assessment of pollen reward and pollen availability in *Solanum stramonifolium* and *Solanum paniculatum* for buzz-pollinating carpenter bees. *Plant Biology*, 2014, **16**: 503–507
- [40] Qiu J (邱娟), Shalimu D (地里努尔·沙里木), Tan D-Y (谭敦炎). Reproductive characteristics of the invasive species *Solanum rostratum* in different habitats of Xinjiang, China. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2013, **21**(5): 590–600 (in Chinese)
- [41] Tang L-L (唐璐璐), Han B (韩冰). Effects of floral display on pollinator behavior and pollen dispersal. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2007, **15**(6): 680–686 (in Chinese)
- [42] Guo Y-H (郭友好), Pollination biology and plant evolution// Chen J-K (陈家宽), Yang J (杨继), eds. *Plant Evolution and Biology*. Wuhan: Wuhan University Press, 1994: 36–51 (in Chinese)
- [43] Raju SAJ, Rao PS. Nesting habits, floral resources and foraging ecology of large carpenter bees (*Xylocopa latipes* and *Xylocopa pubescens*) in India. *Current Science*, 2006, **90**: 1210–1216
- [44] Pigozzo CM, Neves EL, Jacobi CM, et al. Foraging behavior of *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *cearensis* Ducke (Hymenoptera: Apidae, Xylocopini) in a population of *Cuphea brachiata* Koehne (Lythraceae). *Neotropical Entomology*, 2007, **36**: 652–656
- [45] Gao J-Y (高江云), Ren P-Y (任盘宇), Li Q (李庆). Advances in the study of breeding system and pollination biology of gingers (Zingiberaceae and Costaceae). *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 2005, **43**(6): 574–585 (in Chinese)
- [46] Li Q-J (李庆军), Xu Z-F (许再富), Xia Y-M (夏永梅), et al. Study on the flexistylly pollination mechanism in *Alpinia* plants (Zingiberaceae). *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 2001, **43**(4): 364–369 (in Chinese)
- [47] Li QJ, Kress WJ, Xu ZF, et al. Mating system and stigmatic behaviour during flowering of *Alpinia kwangsiensis* (Zingiberaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2002, **232**: 123–132
- [48] Takano A, Gisil J, Suleiman M. Floral size variation causes differentiation of pollinators and genetic parameters in *Alpinia nieuwenhuizii*, a flexistylous ginger (Zingiberaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2013, **299**: 865–871
- [49] Takano A, Gisil J, Yusoff M, et al. Floral and pollinator behaviour of flexistylous Bornean ginger, *Alpinia nieuwenhuizii* (Zingiberaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2005, **252**: 167–173
- [50] Burkart A, Lunau K, Schlindwein C. Comparative bioacoustical studies on flight and buzzing of neotropical bees. *Journal of Pollination Ecology*, 2011, **6**: 118–124
- [51] Zhang YW, Robert GW, Wang Y, et al. Nectar robbing of a carpenter bee and its effects on the reproductive fitness of *Glechoma longituba* (Lamiaceae). *Plant Ecology*, 2007, **193**: 1–13
- [52] Irwin RE, Bronstein JL, Manson JS, et al. Nectar robbing: Ecological and evolutionary perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2010, **41**: 271–292
- [53] Luo L-Y (罗禄怡), Luo C-B (罗次毕), Xie J-S (谢继石), et al. Study about domestication and utilization of wild bee on herbage seed breeding farm of red clover.

- Pratacultural Science* (草业科学), 1992, **9**(6): 5-8 (in Chinese)
- [54] Junqueira CN, Hogendoorn K, Augusto SC. The use of trap-nests to manage carpenter bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopini), pollinators of passion fruit (Passifloraceae: *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). *Annals of the Entomological Society of America*, 2012, **105**: 884-889
- [55] Yamamoto M, Silva CI, Augusto SC, et al. The role of bee diversity in pollination and fruit set of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* forma *flavicarpa*, Passifloraceae) crop in Central Brazil. *Apidologie*, 2012, **43**: 515-526
- [56] Waller GD, Vissiere BE, Moffett JO, et al. Comparison of carpenter bees (*Xylocopa varipuncta* Patton) (Hymenoptera: Anthophoridae) and honey bees (*Apis mellifera* L.) (Hymenoptera: Apidae) as pollinators of male-sterile cotton in cages. *Journal of Economic Entomology*, 1985, **78**: 558-561
- [57] Hogendoorn K, Steen Z, Schwarz MP. Native Australian carpenter bees as a potential alternative to introducing bumble bees for tomato pollination in greenhouses. *Journal of Apicultural Research*, 2000, **39**: 67-74
- [58] Keasar T, Sadeh A, Shilo M, et al. Social organization and pollination efficiency in the carpenter bee *Xylocopa pubescens* (Hymenoptera: Apidae: Anthophorinae). *Entomologia Generalis*, 2007, **29**: 225-236
- [59] Klein A, Vaissière B, Cane J-H, et al. Importance of pollinators in changing landscape for world crops. *Proceedings of Royal Society London B*, 2007, **274**(1608): 303-313
- [60] Garibaldi LA, Aizen MA, Cunningham SA, et al. Pollinator shortage and global crop yield. *Communicative & Integrative Biology*, 2009, **2**: 37-39
- [61] Pang Q (庞倩), Zhang W-W (张文文), Wang K (王康), et al. Effects of habitat condition on the genetic diversity of *Apis cerana cerana*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2018, **29**(3): 915-920 (in Chinese)
- [62] An J-D (安建东), Wu J (吴杰), Peng W-J (彭文君), et al. Foraging behavior and pollination ecology of *Bombus lucorum* L. and *Apis mellifera* L. in greenhouse peach garden. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(5): 1071-1076 (in Chinese)
- [63] Dong J (董捷), An J-D (安建东), Huang J-X (黄家兴), et al. Effects of pollination by different bees on peach fruit development and quality under greenhouse conditions. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2011, **19**(4): 836-842 (in Chinese)

作者简介 贺春玲, 女, 1974年生, 博士, 副教授. 主要从事野生蜜蜂资源和传粉生态学研究. E-mail: hechunling68@126.com

责任编辑 肖红
