

doi: 10.3969/j.issn.1674-0858.2014.03.5

大分舌蜂的栖息地环境和访花规律

黄敦元^{1*}, 谷平¹, 余江帆², 黄名广¹, 彭飞¹,
何波¹, 牛泽清³, 朱朝东^{3*}

(1. 江西环境工程职业学院, 赣州 341000; 2. 江西省林业科技培训中心, 南昌 330038;

3. 中国科学院动物研究所, 动物进化与系统学(院)重点实验室, 北京 100101)

摘要: 在江西、湖南等南方油茶 *Camellia oleifera* 主产区, 大分舌蜂 *Camellia oleifera* 是传粉效率比较高的一种油茶野生传粉蜜蜂, 为进一步开发利用该蜂为油茶授粉提供本底数据资料, 并为保护该蜂适生环境及人为构筑巢穴提供可能。2010–2012 年历时 3 年, 在江西、湖南等 5 省共选择 13 个典型样地进行野外观察和测量, 研究该蜂的栖息地环境和访花规律。结果表明: 大分舌蜂适宜筑巢的栖息地土壤类型主要以红壤和砂质红壤为主, 伴生植物主要有杉木、松树和油茶等, 巢穴密集区光照强度在 756–1276 lux 之间, 土壤湿度在 25%–30% 之间。通过野外观察确认大分舌蜂的蜜源植物为油茶和茶树。该蜂雄性个体到访油茶花主要摄取花蜜补充营养, 体表基本不携带花粉且接触柱头的机会比较少, 对油茶的授粉作用不大; 该蜂雌性个体的访花方式为直接落于花朵雄蕊群正上方, 访花敏捷, 飞行速度快, 为跳跃式访花, 在采集花粉的过程中腹部接触柱头, 属于典型的腹部触柱式传粉。晴好天气下的不同时间段, 大分舌蜂的访花频率、单次访花时间及日活动变化规律存在较大的差异: 访花频率在 $1.05 \pm 0.5 \sim 4.85 \pm 0.4$ 朵/min 之间, 单次访花时间在 $12.4 \pm 1.04 \sim 57.2 \pm 4.72$ s 之间, 单株盛花期油茶植株上到该蜂的数目在 $4.05 \pm 0.56 \sim 23.4 \pm 2.27$ 头/h 之间。

关键词: 大分舌蜂; 栖息地环境; 访花行为; 活动规律

中图分类号: Q968.1; S433.89

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2014) 03-0315-07

The habitats and foraging behaviors of *Colletes gigas* (Hymenoptera, Colletidae)

HUANG Dun-Yuan^{1*}, GU Ping¹, YU Jiang-Fan², HUANG Ming-Guang¹, PENG Fei¹, HE Bo¹, NIU Ze-Qing³, ZHU Chao-Dong^{3*} (1. Jiangxi Environmental Engineering Vocational College, Ganzhou 341000, China; 2. Jiangxi Forestry Science and Technology Training Center, Nanchang 330038, China; 3. CAS Key Laboratory of Animal Evolution and Systematics, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: In major production areas of *Camellia oleifera*, like Jiangxi, Hunan Province, the *Colletes gigas* was among major wild pollinating bees. In order to make it possible to protect its suitable environment and build man-made nests, during the period from 2010 to 2012, we selected 13 typical sites in Jiangxi, Hunan and other three Provinces for field observation and measurement, study on the habitats and foraging habits of *Colletes gigas*. The results showed that the soil type of habitat which was suitable for nesting of *C. gigas* was primary red soil and sandy red soil. Accompanying plants mainly included *Cunninghamia lanceolata*, *Pinus elliotii*, *C. oleifera* and so on. The light intensity in nesting area was between 756 lux to 1276 lux; soil humidity was between 15% to 20%. Through field

基金项目: 国家自然科学基金委项目 (31272264); 江西省教育厅科学技术研究项目 (GJJ14805); 中央财政林业科技推广项目 [JXTG (2012) 11]

作者简介: 黄敦元, 男, 1974 年生, 安徽桐城人, 在读博士生, 讲师, 主要从事传粉生物学研究, E-mail: huangdunyan@126.com

*共同通讯作者 Author for co-correspondence, E-mail: huangdunyan@126.com; zhued@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2013-09-20; 接受日期 Accepted: 2013-11-18

observation and microscope examination on bee food, we confirmed that the nectar plants for *C. gigas* was *C. oleifera* and *C. sinensis*. The main foraging behavior of male bees was to intake nectar for supplying nutrition. There was little pollen on male body surface, and little probability of contacting with the stigmas. The tripping mode of female bees was landing on androecium directly. The foraging behavior was agile and the speed was high. In the process of foraging, its abdomen touched the stigmas, belonging to the typical Stenotribic. In different periods of a sunny day, there were significant differences on foraging frequency, once foraging time and activity regularity. The foraging frequency was between 1.05 ± 0.5 to $4.85 \pm 0.4/\text{min}$, with once foraging time between 12.4 ± 1.04 to 57.2 ± 4.72 s, and the number of bees foraging on a flowering tree between 4.05 ± 0.56 to $23.4 \pm 2.27/\text{h}$.

Key words: *Colletes gigas* Cockerell; habitat; foraging behavior; activity rhythm

野生蜜蜂种类多、分布广、适应性强,通过与当地气候与蜜源植物的相互选择而繁衍(李捷等, 2007; Winfree *et al.*, 2007)。研究表明,野生蜜蜂类群是野生植物和农作物的重要传粉昆虫(Batra, 1995; Freitas & Pereira, 2004; Aizen *et al.*, 2008)。根据筑巢习性可分为地下筑巢(ground-nesting)和地上筑巢(wood-nesting & cavity nesting)两类,其中70%是地下筑巢类型(Potts *et al.*, 2005)。地下筑巢的类群主要有:地蜂科 Andrenidae (吴燕如, 1977; 黄敦元等, 2008)、分舌蜂科 Colletidae (Michener, 2007; 赵延会等, 2010; Niu *et al.*, 2013)、隧蜂科 Halictidae (Cane, 1991)和准蜂科 Melittidae (Enger, 2005; Eardley & Kuhlmann, 2006)等。地上筑巢的类群主要有:切叶蜂科 Megachilidae (Phillips & Klostermeyer, 1978; 蒙艳华 & 徐环李, 2008)和木蜂亚科 Xylocopinae (Malyshev, 1935; Cane, 1991; 贺春玲等, 2012)。野生蜜蜂绝大多数为独栖性,对栖息地环境要求比较高,包括适宜的筑巢地点、充足的蜜源植物和筑巢所需的材料等。因此,要维持一定生态环境下野生蜜蜂多样性和传粉生态功能,在野生蜜蜂类群分布区内保护和重新构建适宜的栖息地环境是很有必要的(Gathmann & Tschamtker, 2002; Leubhn *et al.*, 2012; Neame *et al.*, 2013; Peters *et al.*, 2013)。

大分舌蜂 *Colletes gigas* Cockerell 属膜翅目 Hymenoptera 分舌蜂科 Colletidae 分舌蜂属 *Colletes*, 主要分布在江西、湖南、浙江、福建等我国南方油茶 *Camellia oleifera* 主产区(吴燕如, 1965; Kuhlmann, 1999; Niu *et al.*, 2013)。该蜂成虫的活动期与油茶的开花物候高度吻合,是油茶花期主要传粉昆虫之一(吴燕如, 2001; 赵延会等, 2010)。大分舌蜂的最主要特征是舌端部较宽、分

成两叶,前翅第二回脉向后弯曲呈弓形。雌性大分舌蜂体型较大,体长为 14 - 17 mm ($n = 10$),头宽大于长,体被黄褐色毛,第一背板具大的侧毛斑,第一至第五背板具黄色的端毛带,足被浅黄色毛,毛尤以后足转节、腿节及胫节较长,可黏着花粉,起花粉刷(scopa)的作用。

由于现代林业的公司化运作,新造油茶林区一般集中连片且条带化全耕操作。过度的人类活动使得油茶林区土壤严重裸化(图版1)。这与大分舌蜂适宜筑巢环境(图版2)条件相差甚远,不利于该蜂的筑巢繁殖,也间接影响到该蜂对油茶的授粉作用。为进一步开发利用该蜂,我们在南方油茶主产区于 2010 - 2012 年历时 3 年对其栖息地环境和访花行为进行观测,以期为该蜂附近油茶授粉提供本底资料。

1 材料与方法

1.1 研究地点与样地

调查地点主要有江西省新余市渝水区水北、江西省宜春市袁州区巫家、湖北省麻城市五脑山公园、广东省河源市东源样地等 13 个典型样地。样地具体信息见表 1。

1.2 观察方法

1.2.1 栖息地环境的调查

栖息地(habitat)又称生境,是生物生活或居住范围的环境。为了全面掌握大分舌蜂的适宜栖息地环境,研究组历时 3 年对 5 省 13 个典型样地的野外调查,主要涉及的参数有:海拔、经纬度、光照强度、土壤类型、土壤湿度、伴生树种等。

在样地对该蜂巢区附近的主要树种及其他生境进行调查,用光度计(DT-8808)对巢区光照强度进行测量,用土壤温湿度计(QS-WT型)

测量不同深度土壤的温度和湿度等数据。

1.2.2 访花植物种类观测

在我国南方油茶主产区观察大分舌蜂的访花植物种类。从每年的 10 月下旬至翌年 1 月中旬, 定期和不定期跟踪观察大分舌蜂的访花植物和在植物上的访花行为, 辅以拍照和摄像等方法, 统计其访花植物种类。

1.2.3 访花行为观察

野外访花行为观察选择在大分舌蜂成虫羽化盛期 (每年的 11 月中旬), 观察地点主要在江西新余市水北样地和湖南省永州市林科所样地。主要观测的内容包括大分舌蜂在油茶花上的访花过程、访花频率、单花停留时间及日活动规律。具体如下: (1) 选择盛花期的油茶植株分时间段进行观测。访花频率 (样本数 200) 指大分舌蜂每分钟可以访问的花朵数目; 单花停留时间 (样本数 200) 指用秒表记录观测样方内大分舌蜂在每朵花上的停留时间。(2) 大分舌蜂的日活动规律: 油茶盛花期, 选择晴好天气观测 7 d, 每天 8:30 -

18:30 连续观测, 以 1 棵盛花期的油茶植株上实际到访的雌性大分舌蜂数量。

1.2.4 数据分析

本实验数据存储和图形制作采用 SPSS 13.0 和 Excel 2003 软件进行处理。

2 结果与分析

2.1 大分舌蜂栖息地环境

具体调查结果见表 1。调查发现: 大分舌蜂适宜筑巢的栖息地土壤类型主要以红壤和砂质红壤为主, 伴生植物主要有杉木、松树和油茶类, 地表有少量草本植物且没有太多枯枝落叶覆盖。巢穴密集区林木郁闭度一般在 90% 左右, 光照强度在 756 - 1276 lux 之间, 土壤湿度在 15% - 20% 之间比较适宜。坡度变化的幅度比较大, 在不同的坡度均发现有巢穴的分布, 不同的坡度上该蜂的巢穴结构表现出一定的多样性 (具体另文报道)。

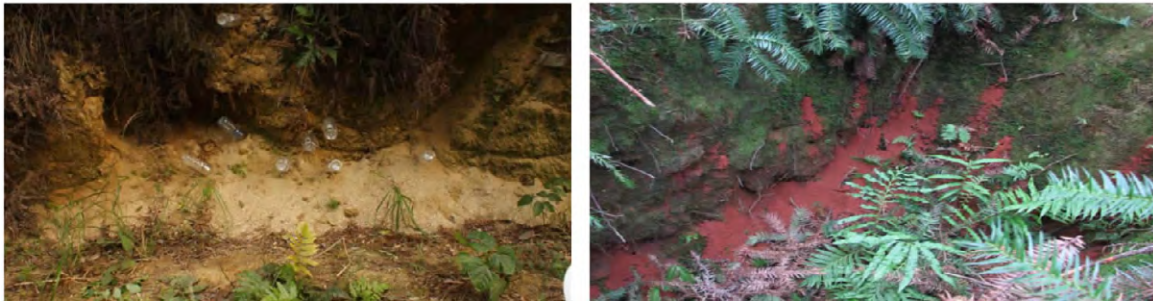
表 1 不同样地的基本概况信息
Table 1 The general information of different plots

地点 Plots	海拔 (m) Altitude	地理坐标 Coordinate		光照 强度 (lux) Light intensity	土壤类型 Soil type	坡度	土壤湿度 (%) Soil moisture	巢区主 要树种 Main tree species in nest area
		北纬 N	东经 E					
江西 新余市水北样地 (SB)	79	28° 04′	115° 04′	756	红壤	5°	19	杉木
宜春市巫家样地 (WJ)	88	27° 45′	114° 12′	987	红壤	85°	16	松树
赣州市上犹样地 (SY)	226	25° 59′	114° 36′	1023	砂质红壤	53°	17	杉木
赣州市赣县样地 (GX)	281	26° 06′	114° 46′	1126	砂质红壤	35°	16	油茶
赣州市石城样地 (SC)	290	26° 13′	116° 31′	1032	砂质红壤	25°	15	松树
吉安市遂川县样地 (JA)	205	25° 56′	114° 11′	897	砂质红壤	83°	19	杉木
湖北 黄冈市麻城样地 (MC)	82	31° 13′	115° 00′	784	黄棕壤	65°	16	松树
湖南 岳阳市平江县样地 (PJ)	73	29° 73′	113° 47′	873	黄棕壤	38°	15	油茶
株洲市茶陵县样地 (CL)	107	26° 75′	113° 57′	1057	红壤	4°	19	油茶
永州市林科所样地 (YZ)	121	26° 21′	111° 62′	1013	黄棕壤	10°	20	红花油茶
衡阳市耒阳县样地 (LY)	82	26° 29′	112° 48′	975	黄棕壤	8°	16	油茶
广东 河源市东源样地 (DY)	158	24° 19′	114° 98′	1276	砂质红壤	75°	20	杉木
福建 福州市北峰国有林场 (BF)	430	26° 11′	119° 16′	973	砂质红壤	25°	18	杉木

注: 表中光照强度是以晴好天气上午 11 点左右的测量数据为准; 表中土壤湿度是以晴好天气下 60 cm 土壤的测量数据为准。Note: The light intensity is based on the measurement data in clear weather about 11:00; Soil moisture is based on measurement data of 60 cm soil under fine weather.



图版 I 土壤严重裸化的油茶林区

Plate I The soil in *Camellia oleifera* forest is severely exposed

图版 II 大分舌蜂筑巢环境

Plate II The circumstance around the nest site of *Colletes gigas*

2.2 大分舌蜂访花植物种类

在江西宜春、新余, 湖南郴州等样地调查发现与油茶同花期的植物主要有: 茶 *Camellia sinensis* (山茶科 Theaceae)、金锦香 *Osbeckia chinensis* (野牡丹科 Melastomataceae)、一枝黄花 *Solidago decurrens* (菊科 Compositae)、攀倒甑 *Patrinia villosa* (败酱科 Valerianaceae), 马兰 *Kalimeris indica* (菊科 Compositae)、扁豆 *Lablab purpureus* (蝶形花科 Papilionaceae) 等。野外观察发现: 大分舌蜂主要访问油茶花, 偶尔到访茶树花。同时在实验室通过对巢穴内花粉球和成蜂花粉篮中花粉进行镜检, 确认大分舌蜂的蜜源植物为油茶和茶等山茶属植物, 大分舌蜂为寡食性蜜蜂。

2.3 大分舌蜂的访花行为

油茶花大且雄蕊群比较发达。雌性大分舌蜂的弹花方式为直接落于花朵雄蕊群正上方, 通过在雄蕊群上不停的爬动, 2 个前足不停地向后拍打, 将花粉收集到后足的“花粉刷”上; 同时, 将头拨开雄蕊群伸入到花柱底部取食花蜜。该蜂访花敏捷, 飞行速度快, 为跳跃式访花, 一般落于油茶树体的中上部花朵上进行连续访问, 连续访问就近的几个花朵后又跳到较远的另一植株上

重新开始这个过程。

2.4 大分舌蜂的访花频率

访花频率和单次访花落置在柱头上的花粉量是判断昆虫是否为有效传粉者的两个重要指标 (龚燕兵和黄双全, 2007)。此外, 访花频率还是用来计算昆虫净能量摄入和能量投资的一个指标 (Wilson & Thomson, 1991)。油茶盛花期, 大分舌蜂到访油茶花的访花频率测定结果表明晴好天气下不同时间段该蜂的访花频率存在较大的差异 (图 1)。其中该蜂访花频率最高的是在 11:30 - 12:30 时间段, 为 4.85 ± 0.4 朵/min ($n = 20$); 访花频率最低的是在 17:30 - 18:30 时间段, 为 1.05 ± 0.5 朵/min ($n = 20$)。数据分析发现, 11:30 - 12:30 和 12:30 - 13:30 时间段, 12:30 - 13:30 和 13:30 - 14:30 时间段该蜂的访花频率无显著差异 ($P = 0.175, 0.191 > 0.05$); 其他时间段该蜂的访花频率差异性比较显著 ($P < 0.05$)。

2.5 大分舌蜂的单次访花时间

油茶盛花期, 对晴好天气下不同时间段大分舌蜂的单次访花时间测定 (图 2)。结果发现该蜂在不同时间段单次访花时间有所不同: 在 17:30 - 18:30 时间段最长, 为 57.2 ± 4.72 s ($n = 20$);

在 11 : 30 - 12 : 30 时间段单次访花时间最短, 为 $12.4 \pm 1.04 \text{ s}$ ($n = 20$)。该蜂不同时间段的单次访花时间单因子方差分析结果显示全天 10 个时间段中只有 11 : 30 - 12 : 30 时间段和 12 : 30 - 13 : 30 时间段, 12 : 30 - 13 : 30 时间段和 13 : 30 - 14 : 30 时间段该蜂的单次访花时间无显著差异 ($P = 0.148, 0.132 > 0.05$); 其他时间段该蜂的单次访花时间差异性显著 ($P < 0.05$)。

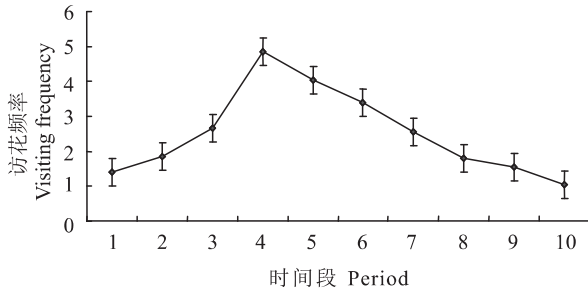


图 1 大分舌蜂在不同时间段的访花频率

Fig. 1 The foraging frequency of *Colletes gigas* at different time period of day

注: 横坐标 Abscissa 1, 8 : 30 - 9 : 30; 2, 9 : 30 - 10 : 30; 3, 10 : 30 - 11 : 30; 4, 11 : 30 - 12 : 30; 5, 12 : 30 - 13 : 30; 6, 13 : 30 - 14 : 30; 7, 14 : 30 - 15 : 30; 8, 15 : 30 - 16 : 30; 9, 16 : 30 - 17 : 30; 10, 17 : 30 - 18 : 30。

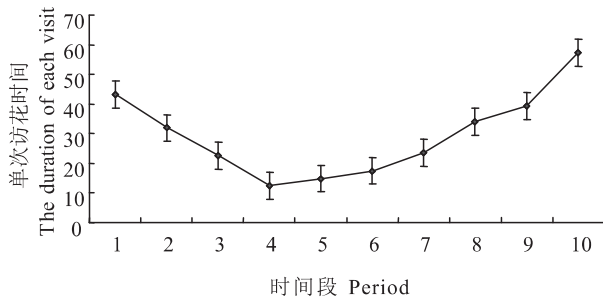


图 2 大分舌蜂在不同时间段的单次访花时间

Fig. 2 The duration of each visit of *Colletes gigas* at different time period of day

注: 横坐标 Abscissa 1, 8 : 30 - 9 : 30; 2, 9 : 30 - 10 : 30; 3, 10 : 30 - 11 : 30; 4, 11 : 30 - 12 : 30; 5, 12 : 30 - 13 : 30; 6, 13 : 30 - 14 : 30; 7, 14 : 30 - 15 : 30; 8, 15 : 30 - 16 : 30; 9, 16 : 30 - 17 : 30; 10, 17 : 30 - 18 : 30。

2.6 大分舌蜂的日活动变化规律

选择晴好天气, 对林区中央 1 棵盛花期的油茶植株上实际到访的大分舌蜂数量进行观察并分时间段统计 (图 3)。统计结果显示, 该蜂在晴好天气下的每个观察时间段都表现一定的活跃性, 但在不同时段活动水平存在差异: 在 11 : 30 -

12 : 30 时间段最活跃, 每小时到访数目为 23.4 ± 2.27 ($n = 20$), 在 17 : 30 - 18 : 30 时间段最不活跃, 每小时的到访数目仅为 4.05 ± 0.56 ($n = 20$)。该蜂不同时间段的到访数目单因子方差分析结果显示: 全天 10 个时间段中只有 11 : 30 - 12 : 30 和 12 : 30 - 13 : 30 时间段, 12 : 30 - 13 : 30 和 13 : 30 - 14 : 30 时间段该蜂的活跃性无显著差异 ($P = 0.321, 0.71 > 0.05$); 其他时间段该蜂的活跃性差异性显著 ($P < 0.05$)。

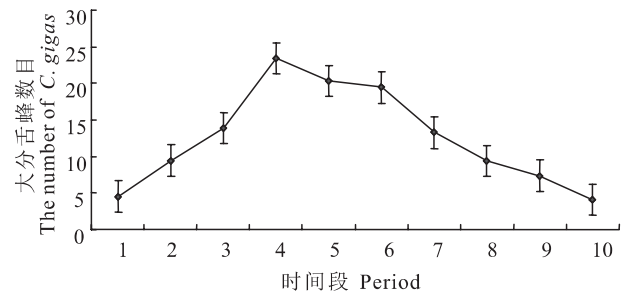


图 3 大分舌蜂的日活动变化规律

Fig. 3 The daily activities of *Colletes gigas*

注: 横坐标 Abscissa 1, 8 : 30 - 9 : 30; 2, 9 : 30 - 10 : 30; 3, 10 : 30 - 11 : 30; 4, 11 : 30 - 12 : 30; 5, 12 : 30 - 13 : 30; 6, 13 : 30 - 14 : 30; 7, 14 : 30 - 15 : 30; 8, 15 : 30 - 16 : 30; 9, 16 : 30 - 17 : 30; 10, 17 : 30 - 18 : 30。

3 结论与讨论

3.1 大分舌蜂栖息地环境

野生蜜蜂的数量由于多种原因持续减少, 有些种群退化消亡速度惊人 (Kevan *et al.*, 1990; Stokstad, 2007), 其中栖息地的毁坏是动物物种灭绝主要原因之一 (林振山和汪曙光, 2002)。

研究表明, 野生蜜蜂有较强的趋食性和可迁移性, 大部分选择在能提供食物的植物周围筑巢繁殖。这种“近食做巢”行为大大增加了植物授粉的频率 (李位三, 2010)。

本研究中的大分舌蜂也具有典型的“近食做巢”行为, 如何在油茶林区及周边林区保护和利用好现有的栖息地环境是解决油茶授粉野生蜜蜂种群的首要问题。尽管文中对该蜂栖息地环境中的土壤类型、土壤湿度、土壤温度、光照强度、坡度及伴生树种进行调查研究, 但是要最终实现该蜂适宜栖息地的构建和种群的定向人工迁移还需要进一步的研究和探讨。

3.2 大分舌蜂的访花植物

大分舌蜂属于典型的寡访花类型, 该蜂的访花植物主要是油茶和茶叶。通过该蜂的授粉, 两种植物之间一定存在花粉的交流。由于目前的样地基本只有油茶或是偶有茶树, 山茶属同属植物之间的花粉交流对油茶或是对茶树遗传特性的影响, 有待于进一步的研究。该蜂雌性个体采集山茶属不同植物的花粉(花蜜)做成的蜂粮对于幼虫的发育和物种的遗传特性有无影响也有待进一步研究。

3.3 大分舌蜂的访花行为及日活动变化规律

雄性大分舌蜂到访油茶主要是摄取花蜜补充营养。体表基本不携带花粉且接触柱头的机会比较少, 对油茶的授粉作用不大。雌蜂访花目的主要是采集花粉和花蜜酿制蜂粮抚育后代。在访花过程中, 雌蜂直接落在花朵雄蕊群上, 腹毛刷接触雄蕊群, 通过腹部运动采集花粉其腹部携带花粉并接触柱头, 属于典型的腹部触柱式(Stemotribic)。

花部形状、温度和光照被认为是影响传粉昆虫访问频率的主要因子(Mccall & Primac, 1992; 魏永平等, 2000)。本研究中的雌性个体访花频率、单次访花时间和日活动变化规律在晴好天气下的不同时间段表现出一定的差异性。产生这种差异性的主导因素还需要进一步的验证。

花药作为雄蕊最重要的组成部分, 适时开裂, 花粉才能在成熟后适时释放进行授粉, 从而保证传粉与受精过程的顺利进行(丁泽琴等, 2013)。一般来说植物花药成熟后要在天气变暖、空气干燥和一定的光照条件下开裂并散发出游离态的活性花粉(Knut & Leendert, 1979; Lisci *et al.*, 1994; Wang *et al.*, 2009)。这种游离态的活性花粉的颜色或是散发出来的气味能够吸引更多的传粉昆虫访花并完成传粉作用。传粉者为植物传粉, 是为了得到花粉、花蜜或其他特殊的报酬(Heinrich & Raven, 1972; Pellmyr, 2002; Fenster *et al.*, 2006)。诸多研究表明, 花药成熟后适时开裂(丁泽琴等, 2013)、花瓣大小(Huang *et al.*, 2006)、花部挥发物组成与含量(Waeltli *et al.*, 2009)、花朵开放式样(Glaetli & Barrett, 2008)、反射光谱(Thorp *et al.*, 1975; Weiss, 1991)以及环境温度(Herrera, 1995)等因素都会影响传粉昆虫的访花行为和日活动规律。因此, 可以继续设计花药的开裂情况、花朵尺寸、挥发物组成与含量、花朵开放式样、反射光谱以及环境温度

等多因子组合, 研究花部综合特征和环境温度对传粉者访花行为和日活动规律的影响。

致谢: 中国科学院动物研究所吴燕如研究员、张彦周副研究员、罗阿蓉助理研究员提供重要的建议和资料支持, 同时感谢匿名审稿人和编辑的指正与帮助。

参考文献 (References)

- Aizen MA, Garibaldi LA, Cunningham SA, *et al.* Long-term global trends in crop yield and production reveal no current pollination shortage but increasing pollinator dependency [J]. *Current Biology*, 2008, 18: 1572-1575.
- Batra SWT. Bees and pollination in our changing environment [J]. *Apidologie*, 1995, 26: 361-370.
- Cane JH. Soils of ground-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea): texture, moisture, cell depth and climate [J]. *Kansas Entomological Society*, 1991, 64: 406-413.
- Ding ZQ, Wang ZM, Niu Y, *et al.* Research progress on plant anther dehiscence mechanism [J]. *China Vegetables*, 2013, 8: 12-18. [丁泽琴, 王志敏, 牛义, 等. 植物花药开裂机制研究进展 [J]. 中国蔬菜, 2013, 8: 12-18]
- Eardley C, Kuhlmann M. Southern and East African Melitta Kirby (Apoidea: Melittidae) [J]. *African Entomology*, 2006, 14: 293-305.
- Enger MS. Family-group names for bees (Hymenoptera: Apoidea) [J]. *American Museum Novitates*, 2005, 3476: 1-33.
- Fenster CB, Cheely G, Dudash MR, *et al.* Nectar reward and advertisement in hummingbird-pollinated *Silene virginica* (Caryophyllaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2006, 93: 1800-1807.
- Freitas BM, Pereira JOP. Solitary bees: Conservation, Rearing and Management for Pollination [M]. Ceará: Universidade Federal do Ceará, 2004, 125-134.
- Gathmann A, Tschardtke T. Foraging ranges of solitary bees [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2002, 71 (5): 757-764.
- Glaetli M, Barrett SCH. Pollinator responses to variation in floral display and flower size in dioecious *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) [J]. *New Phytologist*, 2008, 179: 1193-1201.
- Gong YB, Huang SQ. On methodology of foraging behavior of pollinating insects [J]. *Biodiversity Science*, 2007, 15 (6): 576-583. [龚燕兵, 黄双全. 传粉昆虫行为的研究方法探讨 [J]. 生物多样性, 2007, 15 (6): 576-583]
- He CL, Li XP, Zhang HX. Food plants and foraging behavior of *Xylocopa appendiculata* (Hymenoptera, Apidae) in Luoyang, Henan Province, center China [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2012, 55 (4): 444-456. [贺春玲, 李雪萍, 张红晓. 洛阳地区黄胸木蜂访花植物种类及访花行为 [J]. 昆虫学报, 2012, 55 (4): 444-456]
- Heinrich B, Raven PH. Energetics and pollination ecology [J].

- Science*, 1972, 176: 597–602.
- Herrera CM. Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb [J]. *Ecology*, 1995, 76 (1): 218–228.
- Huang DY, Ding L, Zhang YZ, et al. Life history and relevant biological features of *Andrena camellia* Wu (Hymenoptera: Andrenidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2008, 51: 778–783. [黄敦元, 丁亮, 张彦周, 等. 油茶主要野生传粉地蜂 (*Andrena camellia* Wu) 生活史及相关生物学学习性研究 [J]. 昆虫学报, 2008, 55 (10): 1077–1082]
- Huang S, Tang L, Sun J, et al. Pollinator response to female and male floral display in a monoecious species and its implications for the evolution of floral dimorphism [J]. *New Phytologist*, 2006, 171: 417–424.
- Kevan PG, Clark EA, Thomas VG. Insect pollinators and sustainable agriculture [J]. *American Journal of Alternative Agriculture*, 1990, 5: 13–22.
- Knut F, Leendert P. The Principles of Pollination Ecology [M]. Oxford: Pergamon Press, 1979.
- Kuhlmann M. *Colletes wolfi* spec. nova from Italy, and Lectotype designation for Palaearctic bees of the genus *Colletes* Latr., with notes on new Homonymies and Synonymies (Hymenoptera: Apidae: Colletinae) [J]. *Linzer Biologische Beiträge*, 1999, 31: 71–81.
- Lebuhn G, Droege G, Connor E, et al. Detecting insect pollinator declines on regional and global scales [J]. *Conservation Biology*, 2012, 27 (1): 113–120.
- Li J, Zhu CD, Wang FH, et al. Current research on the status of wild bees and their pollination roles [J]. *Biodiversity Science*, 2007, 15: 687–692. [李捷, 朱朝东, 王凤鹤, 等. 野生蜜蜂及其传粉作用的研究现状 [J]. 生物多样性, 2007, 15 (6): 687–692]
- Li WS. Conservation and utilization of pollination insects from China [J]. *Journal of Bee*, 2010, 7: 29–30. [李位三. 我国野生授粉昆虫资源及其保护. 蜜蜂杂志, 2010, 7: 29–30]
- Lin ZS, Wang SG. Study on the relations between the animal species extinction and habitat destruction [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 22 (4): 535–540. [林振山, 汪曙光. 栖息地破坏与动物物种灭绝关系的模拟研究 [J]. 生态学报, 2002, 22 (4): 535–540]
- Lisci M, Tanda C, Pacini E. Pollination ecophysiology of *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae), an anemophilous species flowering all year round [J]. *Annals of Botany*, 1994, 74: 125–135.
- Malyshev SI, 1935. The nesting habits of solitary bees. A comparative study [J]. *Eos*, 11: 201–309.
- Mccall C, Primack RB. Influence of lower characteristic, weather, time of day, and season on insect visitation rates in the plant communities [J]. *American Journal of Botany*, 1992, 79: 434–442.
- Meng YH, Xu HL. Nesting behavior of *Megachile leachella* (Hymenoptera: Megachilidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2008, 51: 1170–1176. [蒙艳华, 徐环李. 双斑切叶蜂的筑巢习性 [J]. 昆虫学报, 2008, 51: 1170–1176]
- Michener CD. The Bees of the World. 2nd ed [M]. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2007, 953.
- Neame L, Griswold T, Elle E. Pollinator nesting guilds respond differently to urban habitat fragmentation in an oak-savannah ecosystem [J]. *Insect Conservation and Diversity*, 2013, 6: 57–66.
- Niu ZQ, Kuhlmann M, Zhu CD. A review of *Colletes succinctus*-group (Hymenoptera: Colletidae: Colletinae: *Colletes*) from China with redescription of the male of *C. gigas* [J]. *Zootaxa*, 2013, 3626 (1): 173–187.
- Pellmyr O. Pollination by animals. In: Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach [M]. Herrera CM, Pellmyr O, eds. Oxford: Blackwell Science Ltd. 2002, 157–184.
- Peters V, Carroll CR, Cooper R, et al. The contribution of plant species with a steady-state flowering phenology to native bee conservation and bee pollination services [J]. *Insect Conservation and Diversity*, 2013, 6: 45–56.
- Phillips JK, Klostermeyer EC. Nesting behavior of *Osmia lignaria* Propinqua Cresson (Hymenoptera: Megachilidae) [J]. *Kansas Entomological Society*, 1978, 64: 406–413.
- Potts SG, Vulliamy B, et al. Role of nesting resources in organizing diverse bee communities in a Mediterranean landscape [J]. *Ecological Entomology*, 2005, 30: 78–85.
- Stokstad E. Genomics: puzzling decline of U.S. bees linked to virus from Australia [J]. *Science*, 2007, 317: 1304–1305.
- Throp RW, Briggs DL, Estes JR, et al. Nectar fluorescence under ultraviolet irradiation [J]. *Science*, 1975, 189: 476–478.
- Waeltil MO, Page PA, Widmer A, et al. How to be an attractive male: floral dimorphism and attractiveness to pollinators in a dioecious plant [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2009, 9: 190.
- Wang DK, Sun KF, Wang LF, et al. A novel mechanism controls anther opening and closing in *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2009, 54: 244–248.
- Wei YP, Yuan F, Zhang YL, et al. The reproductive characteristics of *Osmia excavata* [J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2000, 9: 35–38. [魏永平, 袁峰, 张雅林, 等. 凹唇壁蜂的访花习性及其必要放蜂量. 西北农业大学学报, 2000, 28 (5), 35–38]
- Weiss MR. Floral colour changes as cues for pollinators [J]. *Nature*, 1991, 354: 227–229.
- Wilson P, Thomson JD. Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen [J]. *Ecology*, 1991, 72: 1503–1507.
- Winfree R, Williams NM, Dusho J, et al. Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses [J]. *Ecological Letters*, 2007, 10: 1105–1113.
- Wu YR. Identification of pollinator bees of *Camellia oleifera* and 4 new species in the genus *Andrena* [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1977, 20 (2): 199–204. [吴燕如. 油茶传粉蜜蜂的鉴别及地蜂属四个新种 [J]. 昆虫学报, 1977, 20 (2): 199–204]
- Zhao YH, Ding L, Yuan F, et al. Nesting biology of *Colletes gigas* (Hymenoptera: Colletidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2010, 53: 1287–1294. [赵延会, 丁亮, 袁峰, 等. 大分舌蜂营巢生物学 [J]. 昆虫学报, 2010, 53: 1287–1294]