

凹唇壁蜂和紫壁蜂筑巢、访花行为和传粉生态学的比较研究*

杨龙龙 徐环李 吴燕如

(中国科学院动物研究所, 北京, 100080)

摘要 连续3年在苹果园内人工释放条件下对我国凹唇壁蜂 *Osmia excavata* Alfken 和紫壁蜂 *O. jacoti* Cockerell 的筑巢、访花行为和传粉生态学的观察研究表明, 两种壁蜂都能够在释放的果园区定居, 并选择人工提供的巢管构筑巢室、采集蜂粮和产卵, 繁殖后代。同时, 对苹果花朵的采访专一性强, 可以为果树提供有效的授粉服务, 替代人工授粉。两种壁蜂尽管利用的食物资源基本一样, 但是由于它们对巢管的选择、采粉时间、访花部位及其行为等方面存在着差异。凹唇壁蜂活动起点温度低、日工作时间长、访花速度快、定巢能力强, 其传粉效果明显地比紫壁蜂好, 是苹果园最有效的传粉昆虫。紫壁蜂的活动受气候条件的影响较大, 更适合山区果园使用。

关键词: 凹唇壁蜂, 紫壁蜂, 筑巢, 访花行为, 传粉生态学。

COMPARATIVE STUDIES OF NESTING AND FORAGING BEHAVIOUR AND POLLINATION ECOLOGY OF *OSMIA EXCAVATA* ALFKEN AND *O. JACOTI* COCKERELL IN APPLE ORCHARDS (Hymenoptera: Megachilidae)

Yang Longlong Xu Huanli Wu Yanru

(Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing, 100080, China)

Abstract Continuously three-years investigation on nesting and foraging behaviour and pollination ecology of two species of Chinese bees, *Osmia excavata* Alfken and *O. jacoti* Cockerell released in apple orchards showed that the two species could be successfully settled in the releasing orchard. Mated females of these two species are able to use suitable tubes supplied by man in nest shelters to construct cell partition with mud (*O. excavata*) or plant leaves (*O. jacoti*), to provide cells with apple pollen and nectar, and to propagate during the flowering period of the apples. They visit predominantly apple flowers for cell provision and simultaneous provide effective pollination for the host. Other behavioral

* 本项目是中国科学院“八五”重点项目“生物类群及其间生态适应机理和胁迫因子的研究”中的子课题之一。衷心感谢周伟儒研究员、魏枢阁先生的帮助以及威海市河西果园和鲁格庄果园有关人员的大力协助。

收稿日期: 1995-07-07, 修改稿收到日期: 1996-01-25。

characters such as the diameter nest tubes, foraging time and duration, visiting velocity, and position selection of flowers on canopies are significantly different between the two species. Compared with *O. jacoti*, *O. excavata* begins to work at a lower temperature and can visit more flowers each day. The activity of *O. jacoti* can be easily affected by weather conditions. The dispersal by its prenesting females is greater than that of *O. excavata*. As a result, *O. excavata* is more effective in apple pollination and as a better pollinator than *O. jacoti* in apple orchards.

Key words: *Osmia*, nesting, foraging behaviour, pollination ecology.

壁蜂(*Osmia*)是众多的野生蜜蜂中被广泛用于为栽培植物传粉的重要类群之一^[1]。早在50年代末期,日本首先研究利用当地的角额壁蜂(*Osmia cornifrons* Radoszkowski)为作物授粉,并成功地发展成为苹果和李的商业性传粉昆虫^[2-4]。在美国,为了满足果园种植业的不断发展和意大利蜜蜂(*Apis mellifera* L.)蜂群的下降所带来的对果树商业授粉用蜜蜂的需要,美国农业部于70年代初期开始从本国的野生蜜蜂中寻找适合于商业化的果园作物的替代传粉昆虫,发现蓝果园壁蜂(*O. lignaria propinqua* Cresson)是苹果和李属植物的潜在的传粉昆虫^[5],并在苹果园和扁桃园分别做了进一步的野外实验研究^[6-12]。此外,于1977年还从欧洲引种了角额壁蜂(*O. cornuta* Latr.)^[13],与本土的*O. lignaria propinqua*做了对比实验。

我国于1987年由中国农业科学院生物防治研究所从日本引种角额壁蜂在河北省和山东省释放成功^[14],同时诱集到2种当地的野生壁蜂,凹唇壁蜂*O. excavata* Alfken和紫壁蜂*O. jacoti* Cockerell,并对其生物学进行了观察^[15]。为了能够有效地利用这两种壁蜂为果树传粉,必须对其筑巢、采粉行为和传粉生态学等进行深入研究,为凹唇壁蜂和紫壁蜂的科学管理和促进其传粉效果提供理论依据。

1 材料和方法

野外工作于1991年至1993年分别在山东省威海市河西村和招远市鲁格庄苹果园进行。两地的果园都位于低山缓坡上,栽培的品种主要有富士、国光和红香蕉等。每个果园各选择2块面积约1 hm²的果树区,中间相隔50 m。在早春季节苹果开花之前5~7 d,按照每公顷均匀设置15个巢箱,朝向东南。每个巢箱放置6~8捆芦苇杆、每捆50根芦苇杆、长13~15 cm、内径4~9 mm、一端有结,分上下两层排列在巢箱内。每个巢箱释放100头越冬蜂茧。凹唇壁蜂和紫壁蜂分别释放在两个果树区内。

在壁蜂从越冬茧中羽化以后,开始观测凹唇壁蜂和紫壁蜂雌蜂对巢管的选择性、筑巢和采集蜂粮的行为。在苹果花期,注重观测和比较两处壁蜂开始访花的时间、访花部位、频率和在花朵上收集花粉的行为和持续的时间等,并分析凹唇壁蜂和紫壁蜂蜂粮中苹果花粉的比例。苹果花期结束以后,分别调查凹唇壁蜂和紫壁蜂放蜂区内果树树冠上部和下部的花序座果率和花朵座果率以便对其传粉效果进行比较。

2 结果

2.1 筑巢行为

凹唇壁蜂和紫壁蜂在果园中释放以后,雌蜂通常在3~4 d内即可破茧而出,并在巢箱

附近集中巡飞婚配, 交尾后的雌蜂即开始选择标记适合的巢管筑巢。凹唇壁蜂能够在内径 5~9 mm 的管内筑巢, 并以 6.5 mm 左右的巢管最多; 紫壁蜂则选择内径 4~8 mm 的巢管筑巢, 且以大约 5.5 mm 内径的巢管为最好(如图 1 所示)。然后, 雌蜂即行清理巢管, 为进一步构筑巢室、采集蜂粮和产卵繁殖做准备。

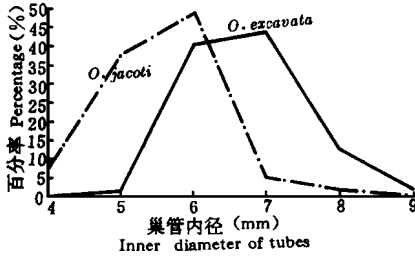


图 1 凹唇壁蜂和紫壁蜂对巢管内径的选择(1991 年)

Fig. 1 Selection of tubes in inner diameter nested by *O. excavata* and *O. jacoti*

与壁蜂属的其它种类相似, 凹唇壁蜂完成巢管的标记和清洁以后, 离开巢管外出, 寻找靠近水沟或比较潮湿的地方的泥源, 用上颚挖取泥团作为构筑巢室隔墙和封盖巢管口的材料。泥团带回巢管后, 用上颚在巢管的底部或靠近底部处做成覆盖整个管孔的凹型薄隔墙。紫壁蜂与凹唇壁蜂筑巢行为相似, 只是利用植物叶片嚼碎成浆状营造巢室隔墙和巢管的封盖, 而不使用湿泥。

第 1 个巢室隔墙造好后, 雌蜂开始访花, 采集花粉和花蜜, 制作花粉团, 为巢室储备蜂粮。蜂粮由花粉和花蜜混合而

成, 最初覆盖整个巢室隔墙。随着花粉团的不断扩大, 其前端逐渐变窄呈斜面状, 这样可使雌蜂靠近并把剩下的花粉团堆集在原有的蜂粮上面。采集蜂粮的雌蜂完成一次访花后回巢时, 首先钻入巢管, 将蜜囊中的花蜜吐出到蜂粮的表面, 然后, 雌蜂退出巢管, 转动身体, 匍匐后退第 2 次进入巢管, 通过后足迅速地刮动将花粉直接存放在用蜂蜜润湿的蜂粮表面。雌蜂再离开巢管继续采集花粉和花蜜。

当花粉团积累到足够大时, 雌蜂访花不再收集花粉, 而是吸取大量的花蜜, 将其覆盖到块状蜂粮的表面, 使整个蜂粮浸没在花蜜中。这种采蜜行为通常需要两次的来回。第 2 次吐蜜后, 雌蜂退出巢室, 调整身体的方向, 再次退入巢管, 弯动腹部, 产出 1 粒卵到蜂粮表面的花蜜中。产完卵以后, 雌蜂立即开始在紧靠第 1 个巢室的前面用泥(凹唇壁蜂)或植物叶浆(紫壁蜂)构筑第 2 个完全相同的巢室隔墙, 为第 2 个巢室采集蜂粮, 产卵 1 粒, 然后再构筑新的巢室, 直到一个巢管中营造一排大约 4~8 个(凹唇壁蜂)或 10~15 个(紫壁蜂)巢室为止。最后, 雌蜂用泥或叶浆把巢管口封盖住, 重新选择下一个巢管, 继续筑巢。

在放蜂的果园里, 由于交尾后的雌蜂并不总是在其被释放的巢箱内选择适合的巢管内筑巢, 经常会有一部分雌蜂婚配后迁飞扩散到附近的巢箱定居, 其中有一些凹唇壁蜂到紫壁蜂释放区的巢箱内筑巢, 而有些紫壁蜂则在凹唇壁蜂释放的巢箱内筑巢。但是, 两种壁蜂因为自身定巢和扩散习性的不同而在对方巢箱内筑巢的比例表现出差别。在凹唇壁蜂释放的巢箱里, 紫壁蜂筑巢封管的数量占整个巢箱封管总数的 16.2%, 而凹唇壁蜂相应值只有 8.7%, 两者相差近 1 倍。由此可以推断, 凹唇壁蜂的定巢能力比紫壁蜂强。

因为凹唇壁蜂能够比紫壁蜂在较低的气温下活动, 在苹果花期的前一阶段筑巢和访花十分活跃, 即使在阴天也可外出采集蜂粮。到苹果开花的后期, 由于花源有限, 凹唇壁蜂开始封盖没有巢室的空管, 花期结束后, 雌蜂的生命活动也基本上完成。而紫壁蜂在苹果开花初期活动较差, 遇到阴雨天气时完全停止访花, 但该蜂在花期后期活动频繁。苹果花

败落后,紫壁蜂可以飞到果园外的开花植物上继续采集蜂粮。

2.2 访花行为

在自然界,当气温达到 12~13 时,凹唇壁蜂即可开始访花,而紫壁蜂在气温 15 以上时方可活动。在较好的气候条件下,凹唇壁蜂从 6:30 起即可外出活动,筑巢采粉,并且一直持续到傍晚 18:30。紫壁蜂在一天中,经常要在上午 8:20 才开始活动,而且需要在巢管口或其附近晒过太阳方可外出访花,在中午 12:00~13:00 最为活跃。傍晚 17:30 以后,很少见到紫壁蜂继续活动(图 2)。如果在苹果花期遇到阴天多风,气温低时,紫壁蜂的采粉活动一般会停止。

在观察壁蜂的采粉行为时,发现凹唇壁蜂比紫壁蜂对树冠不同部位的花序更具有选择性。凹唇壁蜂常常在树冠的中部和下部访花,少数可以从下部的花朵采访到树冠上部,其上部访花数占总访花数的 21% 左右。而紫壁蜂在树冠上、下部位的花朵上采粉频率没有明显的差别,分别为 53.9% 和 46.1% (图 3)。

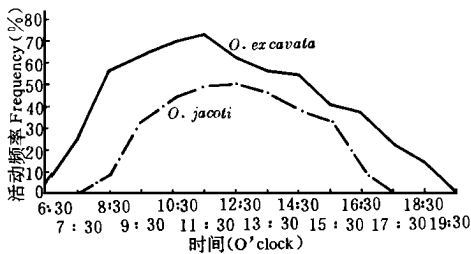


图 2 凹唇壁蜂和紫壁蜂日采粉活动规律

Fig. 2 Daily foraging flight patterns of *O. ex cavata* and *O. jacoti* (1991 年)

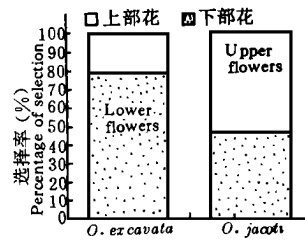


图 3 凹唇壁蜂和紫壁蜂访花部位的选择率

Fig. 3 Percentage of selection of flower position visited by *O. ex cavata* and *O. jacoti* (1993)

在访花速度上,凹唇壁蜂为 10~16 朵/min,平均 13 朵/min。雌蜂可以直接落在花朵中央的花蕊上,口器插入花蕊的基部吸取花蜜,同时用中、后足迅速刮刷雄蕊,将花粉收集在腹毛刷上。这种行为在花上一般可以持续大约 2~4 s,并且能够有效地用中、后足和腹部触及柱头,达到为苹果传粉的目的。紫壁蜂的访花速度是 7~12 朵/min,平均约 9.6 朵/min,在花朵上可以活动 3~6 s,其行为与凹唇壁蜂相似,只是体形较小,传粉效果不如凹唇壁蜂(表 1)。

另外,两种壁蜂携带花粉回巢的比例也明显不同。在上午 9:00~9:30、下午 1:00~1:30 和 4:00~4:30 等 3 个时间段观察,凹唇壁蜂携粉回巢次数占总回巢数的百分比均高于紫壁蜂的比率(表 2)。

表 1 凹唇壁蜂和紫壁蜂访花行为的比较(1992~1993)

Table 1 Foraging behavior of *O. ex cavata* and *O. jacoti*

种类 Species	访花速度 Foraging speed (flowers/min.)	平均数 Mean	持续时间 Duration (s/flower)
<i>O. ex cavata</i>	10~16	13.1	2~4
<i>O. jacoti</i>	7~12	9.6	3~6

表 2 凹唇壁蜂和紫壁蜂访花过程中携粉回巢率的比较(%, 1993 年)

Table 2 Percentage of foraging flight with pollen and nectar in *O. excavata* and *O. jacoti*

时间 Time	9 00~ 9 30	13 00~ 13 30	16 00~ 16 30	平均 (Mean)
<i>O. excavata</i>	52.3	64.2	70.1	62.2
<i>O. jacoti</i>	34.1	41.7	33.3	36.4

63.1%, 没有明显差别^[15]。但是, 在开放条件下, 凹唇壁蜂释放区和紫壁蜂释放区富士苹果在树冠上部顶枝和下层侧枝的花序座果率和花朵座果率方面均表现出较大的差异(表 3)。凹唇壁蜂传粉区树冠下层的花序座果率和花朵座果率均明显高于树冠上层, 而紫壁蜂区树冠上层下层的花序座果率和花朵座果率差别不大, 上层略高于下层, 这与两种壁蜂对访花部位的选择行为正好相一致。

表 3 凹唇壁蜂和紫壁蜂传粉效果的比较(1993 年)

Table 3 Comparison of pollination effectiveness between *O. excavata* and *O. jacoti*

种类 Species	树冠下层座果率(%) Fruit set ratio on lower canopy		树冠上层座果率(%) Fruit set ratio on upper canopy	
	1) 花序	2) 花朵	1) 花序	2) 花朵
	<i>O. excavata</i>	64.8	21.5	42.5
<i>O. jacoti</i>	50.7	14.3	61.8	16.2

1) Inflorescences 2) Flowers

在两种壁蜂之间, 由于凹唇壁蜂的活动起点温度(13~13)比紫壁蜂所需温度(15)低, 因此在自然界里, 凹唇壁蜂在苹果花期还未开始之前即可活动, 并且在一天中的活动时间也比紫壁蜂要长 3~4h^[15]。同时, 凹唇壁蜂访花速度较快, 个体相对较大, 在花上收集花粉和吸取花蜜的行为更有利于作物的授粉。此外, 凹唇壁蜂在其释放的果园区定居筑巢的能力比紫壁蜂强, 繁殖系数高, 是果园最有效的传粉昆虫。凹唇壁蜂又因其更多地选择树冠下部的花朵, 所以, 在其被释放的果园区树冠下部的花朵和花序座果率均高于树冠上部。

紫壁蜂的筑巢和采访行为受气候条件的影响较大, 由其访花速度、采集行为、日活动时间和频率以及访花一次座果率等所决定的综合传粉能力只有凹唇壁蜂的约 60%。但是, 紫壁蜂在苹果花中、后期的访花行为比较活跃, 利用零散花朵的能力较强, 又因其筑巢材料为植物的叶片而不用泥, 更适合在山区及缺水的果园使用。只要在苹果花期天气较好, 也同样能够有效地为苹果传授花粉。而且, 紫壁蜂对树冠上、下部位花朵的选择性不强, 其被释放区果树的座果率在树冠上、下层分布较凹唇壁蜂的均匀。

与人工授粉相比, 释放两种壁蜂的果园区苹果的座果率高, 树冠上下部位结果分布均匀, 叶果比和枝果比更加合理, 能够充分发挥果树的生产潜力, 显著提高果品的产量和质

在苹果园盛花期间, 凹唇壁蜂和紫壁蜂对苹果树花朵的采访专一性很强。通过对两种壁蜂巢室中蜂粮的成分进行分析后表明, 凹唇壁蜂采集的花粉团中, 苹果花粉占花粉总量的 94.5%, 紫壁蜂采集的苹果花粉占花粉总量的 91.4% (据周伟儒)。

2.3 传粉效果

利用套袋的方法比较两种壁蜂访花一次的座果率, 凹唇壁蜂为 68.8%, 紫壁蜂为

3 讨论

凹唇壁蜂和紫壁蜂是苹果树有效的传粉昆虫。在自然界漫长的进化过程中, 这两种壁蜂的生活史特别是成虫的生命活动已经与蔷薇科的许多植物包括苹果、梨、桃、杏和樱桃等栽培植物的花期紧密地联系在一起。在果园内合理释放和科学管理的条件下, 凹唇壁蜂和紫壁蜂均能够选择人工提供的适宜的巢管筑巢、采集蜂粮和繁育后代, 对苹果花的采粉专一性极强。

量,同时节省人力,经济效益十分可观。如果将凹唇壁蜂和紫壁蜂一起释放,管理完善,完全可以为果树提供足够的授粉条件。

凹唇壁蜂和紫壁蜂同时在一个果园中释放时,由于它们在活动的时间、空间、筑巢和采粉行为及其它生态学特性方面特别是对树冠上花朵部位的选择存在着明显的差异,因此,在人工释放条件下,仍然能够同时完成各自的生命活动,使物种继续繁衍。但是,凹唇壁蜂和紫壁蜂利用的食物资源基本上是一致的,所以难免存在着竞争。特别是当食物短缺时,两个物种的种群是否还能够继续长期共同存在,以及食物资源竞争的程度及其对种群的影响和动态趋势等,仍然需要作进一步的研究。

参 考 文 献

- 1 Torchio P F. Use of non-honey bee species as pollinators of crops. *Proc. Ent. Soc. Ont.* 1987, **118**: 111 ~ 124
- 2 Maeta Y and Kitamura T. Studies on the apple pollination of *Osmia* . Ideal and present conditions in utilizing *Osmia* pollinators of apples in Japan. *Tohoku Konkyu* 1964, , **2**: 45 ~ 52
- 3 Maeta Y and Kitamura T. Studies on the apple pollination by *Osmia* . Characteristics and underlying problems in utilizing *Osmia*. *Konkyu*, 1965, **33**: 17 ~ 34
- 4 Maeta Y and Kitamura T. *How to manage the Mame-kobachi, Osmia cornifrons Radoszkowski for pollination of the fruit crops*. Ask Co., Ltd. 1974, 16P.
- 5 Torchio P F. Use of *Osmia lignaria* Say (Hymenoptera: Apoidea, Megachilidae) As a apollinator in an apple and prune orchard. *J. Kans. Entomol. Soc.* 1976, **49**(4): 475 ~ 582
- 6 Torchio P F. Field experiments with *Osmia lignaria propinqua* Cresson as a pollinator in almond orchards: I, 1975 studies. *J. Kans. Entomol. Soc.* 1981, **54**(4): 815 ~ 823
- 7 Torchio P F. Field experiments with *Osmia lignaria propinqua* Cresson as a pollinator in almond orchards: II, 1976 studies. *J. Kans. Entomol. Soc.* 1981, **54**(4): 824 ~ 836
- 8 Torchio, P F. Field experiments with *Osmia lignaria propinqua* Cresson sa a pollinator in almond orchards: III, 1977 studies. *J. Kans. Entomol. Soc.* 1982, **55**(1): 101 ~ 116
- 9 Torchio P F. Field experiments with pollinators species, *Osmia lignaria propinqua* Cresson, in apple orchards: I, 1975 studies. *J. Kans. Entomol. Soc.* 1982, **55**(1): 136 ~ 144
- 10 Torchio P F. Field experiments with pollinators species, *Osmia lignaria propinqua* Cresson, in apple orchards: II, 1976 studies. *J. Kans. Entomol. Soc.* 1982, **55**(4): 795 ~ 778
- 11 Torchio P F. Field experiments with pollinators species *Osmia lignaria propinqua* Cresson, in apple orchards: III, 1977 studies. *J. Kans. Entomol. Soc.* 1984, **57**(3): 517 ~ 521
- 12 Torchio P F. Field experiments with pollinators species, *Osmia lignaria propinqua* Cresson, in apple orchards: IV, 1978 studies. *J. Kans. Entomol. Soc.* 1984, **57**(4): 689 ~ 694
- 13 Torchio P. F. Use of non-honey bee species as pollinators of crops. *Proc. ent. Soc. Ont.* 1987, **118**: 111 ~ 124
- 14 魏枢阁等, 果树传粉昆虫角额壁蜂的形态和生物学研究. *昆虫知识*, 1992, **28**(2): 106~ 108
- 15 徐环李等, 果树授粉昆虫——紫壁蜂、凹唇壁蜂生物学研究. *果树科学*, 1994, **11**(3): 153 ~ 156