

木蜂的巢内行为和交配策略

贺春玲^{1,2}, 牛泽清², 罗阿蓉², 朱朝东^{2,*}, 吴燕如²

(1. 河南科技大学林学院, 河南洛阳 471003; 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 *Xylocopa* 作为蜜蜂科的一个重要类群, 用来研究昆虫社会进化早期阶段具有重要意义。本文综述了近年来木蜂的营巢习性、社会性行为和交配策略的研究进展。木蜂巢的建筑与巢内巢室的分布、巢室的大小、贮备蜂粮的效率和被寄生的敏感性等均有一定的关系。在筑巢地点, 随着木蜂种群数量的增加, 同种雌蜂之间的资源存在着竞争, 木蜂对巢室的守卫加强, 更多地表现为对同种雌蜂的守卫以及防御其他的天敌入侵。其社会多态性由独栖性向社会性演化, 主要表现为独栖性、亚社会性、半社会性、共生性和准社会性等方式, 甚至同一种群内会出现不同的社会性行为。在交配策略上, 木蜂的雄蜂在外部形态特征上具有适应交配和寻找雌蜂的进化特征, 并且具有复杂的领地行为。这些研究理论对于我们深刻理解木蜂的行为生物学具有重要意义, 同时也有助于进行更深层次的社会性蜂类演化进程的探索。

关键词: 木蜂; 社会性行为; 巢内行为; 社会多态性; 交配策略; 领地行为

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2013)09-1047-08

In-nest ethology and mating strategies of the carpenter bees *Xylocopa* spp. (Hymenoptera: Apidae)

HE Chun-Ling^{1,2}, NIU Ze-Qing², LUO A-Rong², ZHU Chao-Dong^{2,*}, WU Yan-Ru² (1. Forestry College of Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China; 2. Key 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), play an important role in studying early stages of insect social evolution. This article reviewed the research progress on nesting habits, social behaviors, and mating strategies of *Xylocopa*. Investigations in recent years showed that nest architecture is linked to numerous life history elements including the distribution of nesting events such as constructing cells and laying brood, brood size, provisioning efficiency, and susceptibility to parasitism. Competition among conspecific females at nesting sites increases as the population becomes larger, which is reflected by more intensive guarding of nests, especially during the late spring and summer. Nest guarding is not only against conspecific females but also against other species. This insect group presents the evolution tendency from solitary to eusociality, and exhibits subsocial, communal, semisocial and eusocial forms. *Xylocopa* is found to be socially polymorphic with both solitary and meta-social or semi-social nests in the same population. As for mating strategies, males of carpenter bees display certain morphological characters, which are useful to attract females for mating, and also have complex territorial behavior. These findings are not only important for us to understand behavioral biology of carpenter bees, but also helpful for further exploration in the evolution process of social bees.

Key words: *Xylocopa*; social behavior; in-nest ethology; social polymorphism; mating strategies; territorial behavior

木蜂 (carpenter bees) 是膜翅目 (Hymenoptera) 蜜蜂总科 (Apidae) 蜜蜂科 (Apidae) 木蜂亚科

基金项目: 国家自然科学基金项目 (U1304308); 国家基础人才培养基金“动物分类学特殊学科点”项目 (J1210002); 中国科学院动物进化与系统学重点实验室开放课题项目 (Y229YX5105); 河南科技大学博士基金项目 (09001446)

作者简介: 贺春玲, 女, 1974 年 11 月生, 河南洛阳人, 博士, 副教授, 主要从事昆虫学研究, E-mail: hechunling68@126.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zhued@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2013-03-19; 接受日期 Accepted: 2013-06-17

(Xylocopinae) 木蜂族 (Xylocopini) 木蜂属 *Xylocopa* 所有类元的统称。该类群外部形态与木蜂亚科的其他物种有较大差别, 其个体较大且强壮, 一般体长在 13 ~ 30 mm (Minckley, 1998; 吴燕如, 2000; Michener, 2007)。该属物种全世界除南极洲外均有分布, 但主要分布在热带和亚热带地区, 少数分布在温带地区。目前已记载世界分布的木蜂属有 33 个亚属 470 种, 原木蜂族的厉蜂属 *Lestis* 和突眼木蜂属 *Proxylocopa* 现归为木蜂属的 2 个亚属 (Michener, 2007; Ascher and Pickering, 2011)。吴燕如 (2000) 沿用木蜂族分为木蜂属、厉蜂属和突眼木蜂属 3 属的分类方法, 记载我国已知木蜂为木蜂属和突眼木蜂属 2 属 14 个亚属 40 种, 其中云南分布最多有 20 余种。全世界突眼木蜂亚属 *Proxylocopa* 有 16 种 (Michener, 2007), 我国分布最多, 有 12 种及亚种, 主要分布在我国的西北部地区 (吴燕如, 1983a, 1983b, 2000)。除突眼木蜂在土中筑巢外, 其他木蜂均在枯木、中空的茎秆和竹子中筑巢 (Prager, 2008; Prager and Hunter, 2011; Hannan *et al.*, 2012)。木蜂属物种多, 营巢习性复杂, 社会行为多样, 交配策略多变; 甚至同一种木蜂, 由于地理分布和筑巢环境等因素不同而表现出不同的社会行为。本文对木蜂属昆虫近年来在营巢习性、社会性行为和交配策略方面的研究进展进行了综述。

1 木蜂营巢习性

1.1 筑巢方式

木蜂属的不同物种, 甚至同一种的不同亚种, 巢的建筑在其筑巢基质、筑巢类型、巢室的大小和数量上均有变化。木蜂巢的结构有线状不分枝型、线状分支型和“密室”及主道型 3 种类型 (吴燕如, 2000; Michener, 2007)。线状不分枝型巢室是指巢室连续位于主道内, 巢室一般从巢口的一个方向或向两个方向依次延伸, 当一个方向木蜂建筑巢室没有位置的情况下会向另一个方向延伸继续建筑巢室 (Gerling *et al.*, 1989)。在中空的茎秆和竹子内筑巢的木蜂均属于此类型, 如双月木蜂亚属 *Biluna* (Maeta *et al.*, 1996) 和 *Stenoxycopa* 亚属 (Hurd, 1978) 的木蜂多数均在竹子中筑巢, 也有少数种类还可以在其他材料上筑巢, 如在南京发现长木蜂 *Xylocopa tranquebarorum* 在芦苇上筑巢 (贺春玲等, 2009); *X. artifex* 在翡若翠科 (Velloziaceae) 植物材

料上建筑分支的巢室, 这些发现否定了该种木蜂的地理分布受中空茎秆的筑巢材料限制的推断 (Silveira, 2002)。线状分支型巢室的主道内有分支, 巢室连续位于各分支的主道内。在枯木中筑巢木蜂多数属于此种类型。Vicidomini (1996) 和 Prager (2008) 报道有 33 种木蜂的巢室为分支型, 有 9 种木蜂的巢结构兼有分支和不分枝两种类型。*X. ordinaria* 巢内隧道多数为线状不分枝型, 少数为线状分支型的巢室 (最多巢内有 4 个分支) (Bernardino and Gaglianone, 2008); 2013 年 5 月贺春玲等对我国江西新岗山和四川映秀镇分布的赤足木蜂 *X. rufipes* 木蜂的巢室进行解剖, 发现该木蜂在杉木上筑巢的巢结构有线状不分枝和线状分支 (最多巢内有 10 个分支) 两种类型 (另文发表), 巢的结构类型与筑巢基质的直径及木蜂的社会性行为有关 (Vicidomini, 1996; Steen and Schwarz, 2000)。突眼木蜂亚属在土中筑巢, 主道内有 1 m 封闭或全封闭的巢群, 集合多个巢室在一起 (吴燕如, 2000; Gottlieb *et al.*, 2005)。

在植物性材料上筑巢的木蜂, 筑巢基质的选择因种类而异, 如 *X. ordinaria* (Bernardino and Gaglianone, 2008), *X. pubescens* (Hogendoorn and Velthuis, 1993, 1995), 以及 *X. cearensis* (Viana *et al.*, 2002) 等可以在多种植物材料上筑巢, 筑巢基质材料选择较广泛; *X. virginica*、*X. ciliate* 和 *X. artifex* 筑巢基质材料具有一定专一性 (Gerling *et al.*, 1989); *X. abbreviata* 只在凤梨科的 *Encholirium spectabile* 植物上筑巢 (Ramalho *et al.*, 2004)。木蜂筑巢的场所, 不同物种间差异较大, 有的种类需要在避雨的环境中筑巢, 如果把材料暴露在室外, 遇雨情况下木蜂会离开巢室。多数木蜂的巢为聚集性分布, 这种分布类型与木蜂种类的归家行为 (Camillo and Garófalo, 1989) 有关或与筑巢基质的分布有关 (Gerling *et al.*, 1989; Hogendoorn and Velthuis 1993; Bernardino and Gaglianone, 2008)。

木蜂的筑巢习惯大体一致, 不论是在中空茎秆内还是在木质材料中筑巢, 木蜂在选好巢址后, 均用上颚咬巢。对于在中空的茎秆和竹子上筑巢的木蜂, 其筑巢相对比较简单, 雌蜂用上颚咬与头宽相近的巢口后, 利用中空的材料做主道, 建造每个巢室。而在枯木上筑巢的木蜂, 咬巢口后, 要向一个方向或多个方向挖主道, 再在主道内做巢室。主道的直径与木蜂的个体大小有关; 主道长度与材料的大小以及木蜂的种类有关。巢室建成后, 雌蜂用中

唇舌分泌的液体,或用杜氏腺分泌的液体,用后足基跗节的毛繖涂抹巢室壁,以形成防水层(吴燕如, 2000)。雌蜂用杜氏腺分泌的液体标记巢口,通过学习和记忆识别自己的气味,同时利用视觉器官判定巢口位置(Hefetz *et al.*, 1990; Hefetz, 1992)。

在筑巢季节,除建造新巢外,木蜂也会利用老巢生活,长木蜂互为姊妹关系的同一世代的雌蜂,在翌年的筑巢时期,会有一头雌蜂利用旧巢,一般进行清巢后继续使用,其他雌蜂则外出建筑新巢或利用其他废弃的巢(贺春玲等, 2009)。在枯木中筑巢的木蜂 *X. virginica*,在利用老巢时,将巢室清理干净后,会在原来的隧道基础上将巢内的隧道加长,或者在巢内挖新的隧道使用(Gerling and Hermann, 1978)。接着,木蜂雌蜂清巢、贮粮、产卵、封闭巢室。木蜂采集花粉花蜜制作好一块蜂粮后,会在巢口附近啃咬木屑或竹屑,混合花粉花蜜和唾腺分泌物制作巢室隔板将蜂粮块密封,巢室隔板有两个明显的面,其中粗糙的凹面在内侧,光滑的凸面在外侧(Bernardino and Gaglianone, 2008; 贺春玲等, 2009)。

1.2 护巢行为

木蜂一般会遭到同种雌蜂(篡夺巢室和窃取蜂粮)和天敌的威胁(Gerling *et al.*, 1983);在天敌种类中,除寄生者和捕食者之外,还有侵占木蜂的巢室生活的种类, Laport 和 Minckley (2012)报道粗切叶蜂 *Megachile sculpturalis* 侵占木蜂 *X. virginica* 的巢室,可能会对 *X. virginica* 的种群数量造成影响。

因此,在筑巢地点,随着木蜂种群数量的增加,同种雌蜂之间的资源存在着竞争,木蜂对巢室的守护加强,更多地表现为防御同种雌蜂以及其他的天敌入侵和篡夺巢室。保护巢室的木蜂主要是越冬代雌蜂和年轻的子代雌蜂;越冬代雌蜂守护自己的巢室以保护子代安全;年轻子代雌蜂的守护,是指新羽化的雌蜂在母亲外出觅食时,在巢室内担负守护工作。木蜂雌蜂守护巢室的方式基本一致,有将雌蜂头堵在巢口,触角伸出巢口外守护巢室;有用腹部末端堵在巢口,不时将腹末蜂蜇伸出进行防御;也偶有雌蜂停留在巢室隧道的中间或其酿贮的蜂粮块附近,一旦有外敌入侵时,它们做出守护和驱逐的姿势(Gerling *et al.*, 1983; Hogendoorn and Velthuis, 1995)。木蜂 *X. pubescens* 具有越冬代雌蜂和年轻的第一子代雌蜂进行巢室守护两种类型。

年轻的守护蜂,是指繁殖蜂在建造的巢室内最先成熟的第一个子代雌蜂。对于年轻的雌蜂守护巢

室,有几种不同的解释:(1)食物竞争假说。Velthuis 和 Gerling (1983)研究表明,年轻雌蜂的巢室守护行为是由雌蜂携带回来的食物在年轻雌蜂之间的竞争产生的。在这种情况下,年轻的雌蜂为比同伴获得更多的食物,或为了更早从觅食蜂中获得食物而产生;但 Hogendoorn 和 Velthuis (1995)对 *X. pubescens* 年轻雌蜂的守护行为观察结果表明,其守护蜂并没有得到更多的食物。(2)优势地位竞争假说。巢室守护可能出现在繁殖的优势雌蜂和地位受到威胁的年轻雌蜂之间,在这种情况下,年轻的雌蜂会守在巢室入口,为了在巢室中获得优势地位(Hogendoorn and Leys, 1993)。(3)标记识别巢口假说。木蜂挖好隧道后,一般会在隧道的内壁涂抹腺体分泌物进行标记,巢室的气味对巢室的社会组织行为起作用,因此,在交配之前,年轻的雌蜂会守在巢室入口学习识别巢室气味(Gerling *et al.*, 1989; Hefetz *et al.*, 1990)。(4)巢室安全假说。为防止巢室内繁殖蜂采集的花粉被盗,当繁殖蜂外出觅食时,年轻的雌蜂担任巢室的守护工作,防御其他同种雌蜂篡夺巢室以及天敌入侵,保证巢室的安全(Hogendoorn and Velthuis, 1993)。

2 木蜂巢内的社会性行为

近年来的研究表明,木蜂巢内的社会性行为很复杂,有独栖性和社会性两大类型,甚至在同一种群中有多种社会形态存在。

营独栖性生活的木蜂,成虫除雌雄性别有差异外,雌蜂无形态上的区别,亦无职能上的分工。为繁殖后代,建筑巢室、酿贮蜂粮、产卵和制作巢室隔板封闭巢室均有雌蜂独立完成,一个巢室筑好后,成熟雌蜂继续在同一巢室内营筑另一个巢室,或异地另建新的巢室,亲代为子代提供了食料,但没有照顾行为。在其子代成熟前,成熟雌蜂死亡或飞离其巢,亲代和子代之间无接触(Michener, 2007)。对于越冬代木蜂,在翌年选择巢址新建巢室后,绝大多数雌蜂在子代羽化之前均营独栖性生活(Gerling *et al.*, 1981; Dunn and Richards, 2003);在土中筑巢的椭圆眼木蜂 *X. olivieri* 营独栖性生活(Gottlieb *et al.*, 2005)。

营社会性生活的木蜂,是指在同一巢口内有 2 至多头成虫共同生活在一起,群居生活的木蜂之间的关系复杂,主要表现为:亲子代关系、姐妹关系及没有亲缘关系的同种群体。与社会性昆虫相比,

木蜂类群中没有形态上的等级区别,主要表现为亚社会性(subsocial)、半社会性(semisocial)、共生性(communal)和准社会性(quasisocial)等行为(Velthuis and Gerling, 1983; Gerling *et al.*, 1983; Michener, 2007)。

木蜂的社会多态性的产生原因主要受外界环境因素(筑巢地点和访花资源的竞争)的影响和其内遗传基因在因素的影响。当木蜂种群内出现筑巢地点和访花资源的竞争时,在筑巢地点会出现同种木蜂之间(包括同世代的姊妹蜂、母蜂和子代蜂、没有亲缘关系的其他蜂)争夺巢室现象,篡夺者一旦成功占有已经筑好巢室的其他木蜂的巢,篡夺者成为优势繁殖蜂,被篡夺者将会由繁殖蜂变为无生殖能力雌蜂和篡夺者共居一室,担负护巢工作或不再担负巢室的工作, *X. sulcatipes* 篡夺者会取食被篡夺者在蜂粮上产的卵(Stark *et al.*, 1990)。如果被篡夺者离开该巢室,篡夺者在子代羽化之前也将进行独栖生活方式。当繁殖蜂的巢室遭到破坏,有些木蜂不会再筑新的巢室,而是寄居在其他繁殖蜂的巢室内,不担负任何工作或成为守护蜂(Camillo and Garófalo, 1989; Stark *et al.*, 1990; Hogendoorn and Velthuis, 1999; Dunn and Richards, 2003; 贺春玲等, 2011)。

木蜂的亚社会性种类,与营独栖性生活方式的种类相似,不同的是其成熟雌蜂会守护巢室保护其后代不受侵犯,且亲代和子代之间有接触或存在食物的交哺行为。具有亚社会性生活的 *X. pubescens* 和 *X. sulcatipes*, 存在多头雌蜂生活在同一巢室内,采集雌蜂回巢的花粉和花蜜,除酿制蜂粮外还要饲喂巢室内的雌蜂,它们之间存在交哺行为。交哺行为的发生是巢室守护蜂的要求行为,且与守护蜂对营养的需求有关(Gerling *et al.*, 1983)。

营半社会性生活方式的种类,木蜂蜂群内的成熟雌蜂来源于同一世代,互为姊妹关系,其多头雌蜂共用同一个巢室入口,在巢室内只有一头雌蜂觅食和产卵,其他雌蜂居住在巢室内,不担负任何工作。已报道 *X. carinata*, *X. sulcatipes*, *X. fraudulenta*, *X. suspecta*, *X. frontalis* 和 *X. pubescens* 等 6 种木蜂具有半社会性生活行为(Gerling *et al.*, 1983; Gerling *et al.*, 1989; Camillo and Garófalo, 1989)。

营共生性生活方式的种类,在同一个蜂巢内存在 2 头或多头成熟雌蜂,成熟雌蜂来源于同一世代,共用一个巢室入口,彼此之间无劳动上的分

工,行为上也极其相似,各自修建自己的巢室,提供蜂粮并产卵于自己的巢室(Camillo and Garófalo, 1989; Richards, 2011)。*X. frontalis*, *X. pubescens* 和 *X. sulcatipes* 3 种木蜂具有共生生活习性(Gerling *et al.*, 1982, 1983)。

营准社会性生活方式的种类,在同一个蜂巢内存在 2 头或多头同一世代的成熟雌蜂,彼此之间无等级和劳动上的分工,行为上也极其相似,但不同于共生性生活方式之处在于这些同一世代的成熟雌蜂共同修建巢室并提供蜂粮,均保护其后代的成熟。*X. sulcatipes* 具有准社会性生活方式(Gerling *et al.*, 1983)。

3 木蜂交配策略

3.1 雄蜂的领地行为

雄蜂的领地行为主要是为木蜂的交配功能服务(Frankie *et al.*, 1979)。不同木蜂种群其交配方式和领地行为变化较大,甚至同一种群不同的雄蜂个体寻找雌蜂的方式会有不同。一般情况下,当雄蜂确定领地后,会在领地空间不断地巡逻和盘旋,驱逐进入领地的其他雄蜂和追逐飞进领地的同种雌蜂。在交配季节,雄蜂一般通过 3 种方式寻找雌蜂:(1)雄蜂在筑巢地点、蜜源附近或者陆标处搜寻雌蜂,但没有固定的领地;(2)雄蜂在雌蜂活动的主要场所,如筑巢地点或蜜源附近划定一定的空间,释放信息素标记空间的边界,并且不断在空间内巡逻,驱逐和攻击进入领地的其他雄蜂,属于资源领地行为;*X. sulcatipes* 筑巢地点或蜜源附近释放上颚腺分泌物标记领地和吸引雌蜂(Hefetz, 1983);(3)非资源领地的守护模式,这种交配策略被称为“分散式求偶”机制(Frankie *et al.*, 1979; Gerling *et al.*, 1989; Alcock, 1996; Leys *et al.*, 2000; Leys and Hogendoorn, 2008)。*X. darwini* 雄蜂在一些灌木或枯木附近防守的非资源领地搜寻雌蜂完成交配;Sugiura(2008)报道在日本日笠原群岛 *X. ogasawarensis* 雄蜂在桔梗目草海桐科 *Scaevola sericea* 蜜源植物附近选择领地,雄蜂选择距离花序平均 239 mm 附近巡逻,不断攻击其他雄蜂保护自己的领地,平均每次巡逻时间为 331 s。Leys(2000)报道澳大利亚分布的 *Lestis* 亚属 *X. aeratus* 和 *X. bombylans* 两种木蜂在交配策略上采用的方式不同,*X. aeratus* 雄蜂通过非领地行为、筑巢地点的资源领地行为(雌蜂未交配)和非资源领地行为 3

种方式寻找雌蜂, 在 3 种方式中, 雄蜂主要通过筑巢地点的资源领地行为寻找雌蜂; 而 *X. bombylans* 雄蜂仅通过非资源领地行为寻找雌蜂。 *X. micans* 采用两种不同的交配系统, 在 3-4 月份, 雄蜂在紫藤 *Wisteria macrostachys* 和紫荆 *Cercis canadensis* 蜜源附近保护自己的领地, 而在 7-8 月份, 雄蜂主要采用非资源领地和陆标方式; 在不同的交配系统中上颚腺和胸腺的分泌物的成分不同 (Mcauslane *et al.*, 1990)。 *X. virginica* 的雄蜂主要在雌蜂巢室附近进行巡逻, 聚集数量显著高于在雌蜂巢室的周围和蜜源植物附近 (Barthell & Baird, 2004)。

3.2 性别选择特征

截止目前, 已经有 16 亚属 38 种的木蜂的交配行为被描述, 发现木蜂交配策略和性别选择特征之间具有明显的演化关系 (Vicidomini, 1997; Leys and Hogendoorn, 2008)。与交配策略有关的雄蜂的形态特征主要有 3 个指标, 分别是雄蜂胸腺 (Mesosomal gland) 的大小、复眼的大小和雌雄异型的体色差异 (Leys, 2000; Leys and Hogendoorn, 2008)。雄蜂胸腺分泌信息素引诱雌蜂, Leys (2000) 研究结果表明, *X. aeratus* 和 *X. bombylans* 两种木蜂在交配策略上采用的方式不同的原因可能与其雄蜂的胸腺发达程度有关, *X. aeratus* 雄蜂的胸腺较小或退化, 而 *X. bombylans* 雄蜂的胸腺比较发达。胸腺发达的木蜂常常表现为非资源领地行为寻找雌蜂的几率更高。雄蜂搜寻雌蜂的能力与雄蜂的视觉能力的大小有关。与雌蜂相比, 有几个种类的木蜂雄蜂的复眼较大, 这种特征对资源领地守卫的雄蜂追赶雌蜂或驱逐同种个体有利, 因此, 复眼大的雄蜂与资源领地行为有关; 有些木蜂种类, 雌雄两性常异色, 雄蜂具有鲜艳的颜色, 与雌蜂体是黑色的暗色相比, 雄蜂明亮的色彩能够对雌蜂的视觉识别起作用或者减少雄蜂在高空飞行徘徊的能量消耗, 有利于非资源领地行为的雌雄相遇 (Leys, 2000; Leys and Hogendoorn, 2008)。

3.3 交配时间

绝大多数木蜂的巢室具有 3 大共性: (1) 木蜂在越冬 (休眠) 期同室的不同世代雌雄两性居住在一起; (2) 大多数越冬 (休眠) 的雌蜂未交配; (3) 交配时间一般发生在雌蜂新巢建立之前和雄蜂建立领地之后, 如 *X. virginica* 和 *X. pubescens* 交配时间主要在春季进行 (Gerling *et al.*, 1989)。在交配期间, 雄蜂常常在特定的位置和时间搜索、等待雌蜂和完成交配过程, 甚至在一天内具有特定的时段

(Alcock, 1996; Paxton, 2005)。研究表明, 木蜂在同一地区年际间交配时间变化不大, 对一年发生 1 代的木蜂, 一年交配 1 次; 多数交配发生在越冬雌雄木蜂补充营养之后 (Gerling *et al.*, 1983; Sugiura, 2008), 少数发生在子代蜂羽化后 (贺春玲等, 2011)。 *X. virginica* 在美国乔治亚州的交配时间为 3-4 月份, 可以持续到 5 月, 雄蜂在木蜂的巢室附近标记并完成交配, 交配发生为一年 1 次 (Gerling and Hermann, 1978); *X. fimbriata* 交配主要在上午时段, 而 *X. gualanensis* 交配主要在下午 (Gerling *et al.*, 1989); *X. virginica* 在雌蜂筑巢地点建立稳定的领地, 雄蜂建立领地一般出现在雌蜂酿贮蜂粮之前 (Prager and Richardson, 2012)。

4 小结与展望

巢建筑与木蜂巢内巢室的分布、巢室的大小、贮备蜂粮的效率、被寄生的敏感性等均有一定的关系 (Steen and Schwarz, 2000; Prager and Hunter, 2011)。因此, 木蜂对筑巢基质的选择比较严格, 相同的种类一般会选择质地柔软、容易挖掘、防水透气的材质作为筑巢基质; 即使营巢地点缺乏筑巢基质材料, 木蜂也不会选择硬质材料筑巢; 对于在建筑木料上筑巢的木蜂, 木料涂漆或着色对木蜂筑巢的选择没有影响; 开始筑新巢时, 大多数木蜂能在短期内判断选择巢址的有效性, 对基质材料直径过细、厚度过薄、材质腐朽等情况木蜂能很快放弃挖掘, 另筑新巢; 木蜂挖掘巢室隧道一般与基质的纹理平行, 当没有纹理可供利用时 (如泡沫聚苯乙烯), 木蜂筑巢的方向性缺失 (Gerling *et al.*, 1989)。挖掘好的隧道内木蜂会涂抹分泌物相当于防水层。截止目前, 木蜂筑巢的生物学在少数种群中研究资料比较详细, 大多数种类的筑巢生物学研究资料还很缺乏。而对于木蜂巢室选择的精准性以及涂抹分泌物的种类以及对子代生殖的影响都有待进一步研究。

社会性生活的木蜂形态上没有差别, 雌蜂是全能的; 社会性筑巢的木蜂的分工是为了产卵种群间发生激烈的竞争出现的差异 (Hogendoorn, 1991)。通过采用破坏巢室、X 射线技术和透明塑料胶筑巢方法, 对 *X. sulcatipes* (Stark *et al.*, 1990) 和 *X. pubescens* (Hogendoorn and Velthuis, 1995; Hogendoorn, 1996) 的筑巢生物学、社会多态性、生殖竞争等进行研究。竞争主要发生在越冬后的同窝

雌蜂之间,同窝雌蜂的关系可能会有几种类型:筑巢雌蜂和篡夺的同种个体之间、同窝蜂之间(如母女之间、姐妹之间、表姊妹之间和不相干的同种个体之间)(Hogendoorn and Leys, 1993; Peso and Richards, 2010)。目前,主要通过木蜂翅的磨损程度和上颚的磨损程度来判断木蜂的社会性行为以及在巢室中所担负的功能(Gerling *et al.*, 1983; Prager, 2008; Richards, 2011)。而对于同巢内个体之间的亲缘关系报道很少, Danforth 等(1996)通过分子标记研究地蜂社会性行为中巢室内个体的亲缘关系。社会性昆虫进化的先决条件之一就是能够容忍同伴成虫在同一巢室内存在,据推测,在同一巢室内同窝蜂的关系不同,能够容忍其同种其他个体存在的可能性也会不同,因此,清楚同窝蜂个体之间的亲缘关系对理解木蜂的社会行为具有很重要的意义。

在交配策略上,木蜂属于一夫多妻制(Gerling and Hermann, 1978; Barthell and Baird, 2004)。雄蜂在外部形态特征上具有适应交配和寻找雌蜂的演化特征,并且具有复杂的领地行为。因为木蜂个体大、雌雄形态差异明显,方便野外交配行为的观察等,它们是目前用来研究蜜蜂生殖策略演化的较好材料(Vinson and Frankie, 1990; Alcock, 1996; Barthell and Baird, 2004; Paxton, 2005; Leys and Hogendoorn, 2008; 贺春玲等, 2011; Prager and Richardson, 2012)。雌雄木蜂之间的交配行为主要包括追逐、空中碰撞、相向飞行和空中一起高飞等动作(Gerling and Hermann, 1978; Barthell and Baird, 2004)。目前观察木蜂交配活动,一般是根据观察雌雄木蜂接触的过程进行判断(Barthell and Baird, 2004),而对于是否交配成功,雌蜂在繁殖季节被交配的次数,雄蜂的交配能力(一夫多妻制)等均有待进一步研究。

总之,有关木蜂的研究文献主要来自国外报道,我国相关工作基础还很薄弱,主要来源于吴燕如(1965, 1982, 1983a, 1983b, 2000)和吴燕如等(1988)对木蜂的系统调查和分类学方面的研究工作。2006年以来,贺春玲等(2009, 2011, 2012)从长木蜂和黄胸木蜂的生物学、行为学等方面进行初步研究。鉴于木蜂在传粉生物学和演化生物学上都具有非常重要的科研地位,非常有必要深入开展木蜂的生物学、行为学、生态学以及传粉生物学方面的研究工作,为保护野生蜂种群的生物多样性和开发利用传粉木蜂资源提供本地资料。

参考文献 (References)

- Alcock J, 1996. Timing of mate-locating activities by males in relation to female activity in the carpenter bee *Xylocopa varipuncta* (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Insect Behavior*, 9(2): 321 – 328.
- Ascher JS, Pickering J, 2011. Discover Life Bee Species Guide and World Checklist (Hymenoptera; Apidae; Anthophila). http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species&flags=HAS.
- Barthell JF, Baird TA, 2004. Size variation and aggression among male *Xylocopa virginica* (L.) (Hymenoptera; Apidae) at a nesting site in central Oklahoma. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 77(1): 10 – 20.
- Bernardino AS, Gaglianone MC, 2008. 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*, 52(3): 434 – 440.
- Camillo E, Garófalo CA, 1989. Social organization in reactivated nests of three species of *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae) in southeastern Brazil. *Insectes Sociaux*, 36(2): 92 – 105.
- Danforth BN, Neff JL, Burreto-Ko P, 1996. Nestmate relatedness in a communal bee, *Perdita texana* (Hymenoptera; Andrenidae), based on DNA fingerprinting. *Evolution*, 50: 276 – 284.
- Dunn T, Richards MH, 2003. When to be social: interactions among environmental constraints, incentives, guarding, and relatedness in a facultatively social carpenter bee. *Behavioral Ecology*, 14(3): 417 – 424.
- Frankie GW, Vinson SB, Lewis A, 1979. Territorial behavior in male *Xylocopa micans* (Hymenoptera; Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 52(2): 313 – 323.
- Gerling D, Hermann HR, 1978. Biology and mating behavior of *Xylocopa virginica* L. (Hymenoptera, Anthophoridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3(2): 99 – 111.
- Gerling D, Hurd PD, Hefetz A, 1981. In-nest behavior of the carpenter bee, *Xylocopa pubescens* Spinola (Hymenoptera; Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 54(2): 209 – 218.
- Gerling D, Hurd PD, Hefetz A, 1983. Comparative behavioral biology of two Middle East species of carpenter bees (*Xylocopa* Latreille) (Hymenoptera, Apoidea). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 369: 1 – 33.
- Gerling D, Velthuis HHW, Hefetz A, 1989. Bionomics of the large carpenter bees of the genus *Xylocopa*. *Annual Review of Entomology*, 34(1): 163 – 190.
- Gottlieb D, Keasar T, Shmida A, Motro U, 2005. Possible foraging benefits of bimodal daily activity in *Proxycopa olivieri* (Lepeletier) (Hymenoptera; Anthophoridae). *Environmental Entomology*, 34(2): 417 – 424.
- Hannan MA, Alqarni AS, Ayman A, Owayss AA, Engel MS, 2012. The large carpenter bees of central Saudi Arabia, with notes on the biology of *Xylocopa sulcatipes* Maa (Hymenoptera, Apidae, Xylocopinae). *ZooKeys*, 201: 1 – 14.

- He CL, Ji BZ, Liu SW, 2009. Nesting, foraging and food storing behavior of *Xylocopa tranquebarorum* (Swederus) (Hymenoptera: Apidae). *Acta Entomologica Sinica*, 52(9): 984–993. [贺春玲, 嵇保中, 刘曙雯, 2009. 长木蜂筑巢和采粉贮粮行为. 昆虫学报, 52(9): 984–993]
- He CL, Ji BZ, Liu SW, 2011. Morphology and biology observation of *Xylocopa tranquebarorum*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(6): 1751–1758. [贺春玲, 嵇保中, 刘曙雯, 2011. 长木蜂的形态和生物学观察. 应用昆虫学报, 48(6): 1751–1758]
- He CL, Li XP, Zhang HX, 2012. Food plants and foraging behaviors of *Xylocopa appendiculata* (Hymenoptera, Apidae) in Luoyang, Henan Province, central China. *Acta Entomologica Sinica*, 55(4): 444–456. [贺春玲, 李雪萍, 张红晓, 2012. 洛阳地区黄胸木蜂访花植物种类及访花行为. 昆虫学报, 55(4): 444–456]
- Hefetz A, 1983. Function of secretion of mandibular gland of male in territorial behavior of *Xylocopa sulcatipes* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of Chemical Ecology*, 9(7): 923–931.
- Hefetz A, 1992. Individual scent marking of the nest entrance as a mechanism for nest recognition in *Xylocopa pubescens* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of Insect Behavior*, 5(6): 763–772.
- Hefetz A, Mevoreh D, Gerling D, 1990. Nest recognition by scent in the carpenter bee *Xylocopa pubescens*. In: Veeresh GK, Malik B, Viraktamath CA eds. *Social Insects and Their Environment*, Proceedings of the 11th International Congress of IUSSI, Bangalore, India. 515–516.
- Hogendoorn K, 1996. Socio-economics of brood destruction during supersedure in carpenter bee *Xylocopa pubescens*. *Journal of Evolutionary Biology*, 9: 931–952.
- Hogendoorn K, Leys R, 1993. The superseded female's dilemma: ultimate and proximate factors that influence guarding behaviour of the carpenter bee *Xylocopa pubescens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33: 371–381.
- Hogendoorn K, Velthuis HHW, 1993. The sociality of *Xylocopa pubescens*: does a helper really help? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32: 247–257.
- Hogendoorn K, Velthuis HHW, 1995. The role of young guards in *Xylocopa pubescens*. *Insectes Sociaux*, 42: 427–448.
- Hogendoorn K, Velthuis HHW, 1999. Task allocation and reproductive skew in social mass provisioning carpenter bees in relation to age and size. *Insectes Sociaux*, 46: 198–207.
- Hurd PD, 1978. Bamboo-nesting carpenter bees (genus *Xylocopa* Latreille) of the subgenus *Stenoxycopa* Hurd and Moure (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 51(4): 746–764.
- Laport RG, Minckley RL, 2012. Occupation of active *Xylocopa virginica* nests by the recently invasive *Megachile sculpturalis* in Upstate New York. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 85(4): 384–386.
- Leys R, 2000. Mate locating strategies of the green carpenter bees *Xylocopa (Lestis) aeratus* and *X. (L.) bombylans*. *Journal of Zoology*, 252: 453–462.
- Leys R, Hogendoorn K, 2008. Correlated evolution of mating behaviour and morphology in large carpenter bees (*Xylocopa*). *Apidologie*, 39: 119–132.
- Maeta Y, Miyanaga R, Sugiura N, Lu S, 1996. Additional notes on the nesting habits of the Taiwanese bamboo carpenter bee, *Xylocopa (Biluna) tranquebarorum tranquebarorum* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Japanese Journal of Entomology*, 64: 669–680.
- Mcauslane HJ, Vinson SB, Williams HJ, 1990. Change in mandibular and mesosomal gland contents of male *Xylocopa micans* (Hymenoptera: Anthophoridae) associated with mating system. *Journal of Chemical Ecology*, 16(6): 1877–1883.
- Michener CD, 2007. *The Bees of the World*. 2nd ed. Johns Hopkins University, Baltimore, Md, USA. 587–611.
- Minckley RL, 1998. A cladistic analysis and classification of the subgenera and genera of the large carpenter bees, tribe Xylocopini (Hymenoptera: Apidae). *Scientific Papers, Natural History Museum, University of Kansas*, No. 9. 1–47.
- Paxton RJ, 2005. Male mating behaviour and mating systems of bees: an overview. *Apidologie*, 36(2): 145–156.
- Peso M, Richards MH, 2010. Knowing who's who: nestmate recognition in the facultatively social carpenter bee, *Xylocopa virginica*. *Animal Behaviour*, 79: 563–570.
- Prager SM, 2008. *Behaviour and Life History of a Large Carpenter Bee (Xylocopa virginica) in the Northern Extent of Its Range*. PhD Dissertation, Brock University, St. Catharines, Ontario. 241 pp.
- Prager SM, Hunter FF, 2011. Relationships between nest architecture and behavior in *Xylocopa virginica* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Insect Behavior*, 24(4): 293–306.
- Prager SM, Richardson JML, 2012. An ecological analysis of mating biology of *Xylocopa virginica* in southern Ontario. *Ecological Entomology*, 37(4): 283–292.
- Ramallo M, Batista MA, Silva M, 2004. *Xylocopa (Monoxycopa) abbreviata* Hurd and Moure (Hymenoptera: Apidae) e *Encholirium spectabile* (Bromeliaceae): uma associação estreita no semi-árido do Brasil tropical. *Neotropical Entomology*, 33: 417–425.
- Richards MH, 2011. Colony social organisation and alternative social strategies in the eastern carpenter bee, *Xylocopa virginica*. *Journal of Insect Behavior*, 24(5): 399–411.
- Silveira FA, 2002. The bamboo-nesting carpenter bee, *Xylocopa (Stenoxycopa) artifex* Smith (Hymenoptera: Apidae), also nests in fibrous branches of *Vellozia* (Velloziaceae). *Lundiana*, 3(1): 57–60.
- Stark RE, Hefetz A, Gerling D, Velthuis HHW, 1990. Reproductive competition involving oophagy in the socially nesting bee *Xylocopa sulcatipes*. *Naturwiss.*, 77(1): 38–40.
- Steen Z, Schwarz MP, 2000. Nesting and life cycle of the Australian green carpenter bees *Xylocopa (Lestis) aeratus* Smith and *Xylocopa (Lestis) bombylans* (Fabricius) (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae). *Australian Journal of Entomology*, 39(4): 291–300.
- Sugiura S, 2008. Male territorial behaviour of the endemic large carpenter bee, *Xylocopa (Koptortosoma) ogasawarenensis*

- (Hymenoptera: Apidae), on the oceanic Ogasawara Islands. *European Journal of Entomology*, 105(1): 153–157.
- Velthuis HHW, Gerling D, 1983. At the brink of sociality: interactions between adults of the carpenter bee *Xylocopa pubescens* Spinola. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12(3): 209–214.
- Viana, BF, Kleinert AMP, Silva FO, 2002. Ecologia de *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *cearensis* (Hymenoptera, Anthophoridae) nas dunas litoraneas de Abaeté, Salvador, Bahia. *Iheringia série Zoologia*, 92(4): 47–57.
- Vicidomini S, 1996. Biology of *Xylocopa violacea* (Hymenoptera): in-nest ethology. *Italian Journal of Zoology*, 63(3): 237–242.
- Vicidomini S, 1997. Biology of *Xylocopa* (*Xylocopa*) *violacea* (Linnaeus, 1758) (Insecta, Hymenoptera, Apidae): male sexual behaviours. II. *Atti Mus. Civ. Stor. Nat. Morbegno*, 8: 95–113.
- Vinson SB, Frankie GW, 1990. Territorial and mating behavior of *Xylocopa fimbriata* F. and *Xylocopa gualanensis* Cockerell from Costa Rica. *Journal of Insect Behavior*, 3(1): 13–32.
- Wu YR, 1965. Economic Insect Fauna of China, Fasc. 9, Hymenoptera: Apoidea. Science Press, Beijing. 4–19. [吴燕如, 1965. 中国经济昆虫志(第九册, 膜翅目, 蜜蜂总科). 北京: 科学出版社. 4–19]
- Wu YR, 1982. A study on Chinese *Xylocopa* with description of a new species (Hymenoptera: Apoidea). *Zoological Research*, 3(2): 193–200. [吴燕如, 1982. 中国木蜂属的研究与新种记述(膜翅目: 蜜蜂总科). 动物学研究, 3(2): 193–200]
- Wu YR, 1983a. A study on Chinese *Proxylocopa* with description of new species (1) (Hymenoptera: Apoidea). *Entomotaxonomia*, 5(1): 1–6. [吴燕如, 1983a. 中国突眼木蜂属的研究及新种记述(膜翅目: 蜜蜂总科). 昆虫分类学报, 5(1): 1–6]
- Wu YR, 1983b. A study on Chinese *Proxylocopa* with description of two new species (Hymenoptera: Apoidea). *Entomotaxonomia*, 5(2): 129–132. [吴燕如, 1983b. 中国突眼木蜂属的研究及新种记述(膜翅目, 蜜蜂总科). 昆虫分类学报, 5(2): 129–132]
- Wu YR, 2000. Fauna Sinica, Insecta, Vol. 20, Hymenoptera: Melittidae, Apidae. Science Press, Beijing. 123–151. [吴燕如, 2000. 中国动物志, 昆虫纲, 第二十卷, 膜翅目, 准蜂科, 蜜蜂科. 北京: 科学出版社. 123–151]
- Wu YR, He W, Wang SF, 1988. Apidae Sinica, Yunnan, China. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. 81–93. [吴燕如, 何琬, 王淑芳, 1988. 云南蜜蜂志. 昆明: 云南科技出版社. 81–93]

(责任编辑: 袁德成)