



缘叶舌蜂与其天敌窄头褶翅蜂的生物学特性 及其与环境变量的相关性

郭鹏飞^{1,2}, 王明强^{2,3}, 李 逸^{2,3}, 陈婧婷^{2,3}, 郭士琨^{2,3},
陈国华^{1,*}, 朱朝东^{2,3,4,*}

(1. 云南农业大学植物保护学院, 昆明 650201; 2. 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;
3. 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049; 4. 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理国家重点实验室, 北京 100101)

摘要:【目的】记录亚热带地区独栖性膜翅目昆虫的生物学特性, 研究乔木树种多样性对缘叶舌蜂 *Hylaeus perforata* 及其天敌窄头褶翅蜂 *Gasteruption corniculigerum* 的影响。【方法】2015 年 8 月至 2018 年 9 月, 在江西省德兴市新岗山镇的生物多样性与生态系统服务功能实验样地人工林设置了标准化的人工巢管收集缘叶舌蜂与窄头褶翅蜂, 观察其生物学特性, 分析缘叶舌蜂和天敌窄头褶翅蜂多度以及窄头褶翅蜂寄生率与乔木树种丰富度、海拔、坡度、北向指数和东向指数 5 个环境变量的相关性。【结果】缘叶舌蜂一年多代, 每年 5–9 月筑巢, 4–8 月羽化活动; 使用树脂筑巢; 平均每次建造巢室 3.75 ± 2.24 个; 巢的平均直径 4.73 ± 1.31 mm; 以末龄幼虫越冬; 后代性比显著偏向雌性。窄头褶翅蜂营盗寄生; 每年仅在 7 月寄生缘叶舌蜂, 后代会消耗掉寄主巢内所有蜂粮; 9 月羽化活动; 羽化时间远晚于同期的寄主缘叶舌蜂。缘叶舌蜂和窄头褶翅蜂的多度与树种丰富度呈正相关, 而其他 4 个环境变量对缘叶舌蜂和窄头褶翅蜂的多度没有显著影响。【结论】缘叶舌蜂是典型的独栖性蜜蜂, 每次筑巢会产下多个后代, 在春夏及初秋活动; 窄头褶翅蜂在夏季寄生缘叶舌蜂, 秋季羽化活动, 发育时间远长于寄主, 其他盗寄生类群一般寄生单个寄主的巢室, 而窄头褶翅蜂会将寄主的所有巢室破坏并消耗掉寄主储存的所有蜂粮; 树种多样性更高的环境更有利于高营养级的物种生存。

关键词: 缘叶舌蜂; 窄头褶翅蜂; 巢管法; 乔木多样性; 盗寄生; 环境变量

中图分类号: Q966 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2021)05-0605-06

Biological characteristics of *Hylaeus perforata* (Hymenoptera: Colletidae) and its natural enemy *Gasteruption corniculigerum* (Hymenoptera: Gasteruptionidae) and their correlation with environmental variables

GUO Peng-Fei^{1,2}, WANG Ming-Qiang^{2,3}, LI Yi^{2,3}, CHEN Jing-Ting^{2,3}, GUO Shi-Kun^{2,3}, CHEN Guo-Hua^{1,*}, ZHU Chao-Dong^{2,3,4,*} (1. College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 3. College of Biological Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

基金项目: 国家杰出青年科学基金项目(31625024); 中国科学院战略重点研究计划(XDB310304)

作者简介: 郭鹏飞, 男, 1991 年 7 月生, 河南鹤壁人, 博士研究生, 研究方向为昆虫生态学与昆虫生物学, E-mail: 120086442@qq.com

* 通讯作者 Corresponding authors, E-mail: zhucd@ioz.ac.cn; chenghkm@126.com

收稿日期 Received: 2020-08-13; 接受日期 Accepted: 2020-12-30

Abstract: 【Aim】 The study aims to record the biological characteristics of solitary Hymenoptera in the subtropical areas and to clarify the effects of tree species diversity on *Hylaeus perforata* and its natural enemy *Gasteruption corniculigerum*. 【Methods】 From August 2015 to September 2018, *H. perforata* and *G. corniculigerum* were collected in an artificial forest at Biodiversity and Ecosystem Functions Experimental Sites in Xingangshan Town, Dexing City, Jiangxi Province, eastern China by using standardized trap nests, and their biological characteristics were observed. The correlation between the abundance of *H. perforata* and *G. corniculigerum* and the parasitism rate of *G. corniculigerum* and five environmental variables, tree species richness, elevation, slope, northness and eastness, was analyzed. 【Results】 *H. perforata* occurs more than one generation a year. It builds nests using resin from May to September, and its adults emerge from April to August every year. An average of 3.75 ± 2.24 nests were constructed per time, and the average nest diameter is 4.73 ± 1.31 mm. It overwinters in the form of late instar larva and the sex ratio of offspring is significantly female-biased. *G. corniculigerum* is cleptoparasitic and parasitizes *H. perforata* in July, and its adults emerge in September every year, with the emergence time much later than that of its host *H. perforata*. Its offsprings consume all the stored food in host nest. The abundance of *H. perforata* and *G. corniculigerum* was positively correlated with tree species richness, but the other four environmental variables did not significantly affect the abundance of both species. 【Conclusions】 *H. perforata* is a typical solitary bee, produces multiple offsprings during the nesting period, and moves around in spring, summer and early fall. *G. corniculigerum* parasitizes *H. perforata* in summer, with adults emerging in fall, and takes much longer time to develop than their host. Other cleptoparasitic groups generally parasitize a single host cell, while *G. corniculigerum* destroys all host cells and consumes all host stored food. Environment with higher diversity of tree species may be more beneficial to the survival of species at higher trophic levels.

Key words: *Hylaeus perforata*; *Gasteruption corniculigerum*; trap nest; tree diversity; cleptoparasitism; environmental variable

膜翅目昆虫在生态系统中发挥重要的传粉、捕食和寄生功能。蜜蜂为世界上 66% 的农作物授粉，直接或间接地对约 15% ~ 30% 的粮食生产起至关重要的作用 (Kremen *et al.*, 2002)。蜜蜂也是野生植物的关键传粉者，即使物种数量的微小变化也会对传粉效率产生重要影响 (Garibaldi *et al.*, 2013)。隶属于蜜蜂总科 (Apoidea) 的叶舌蜂是一类典型的传粉昆虫。

叶舌蜂属 *Hylaeus* 隶属于膜翅目 (Hymenoptera) 蜜蜂总科 (Apoidea) 分舌蜂科 (Colletidae)，世界已知大约 500 种，是该科唯一全球分布的属 (Kayaalp *et al.*, 2013)。关于这个属的已有研究大多集中于以分类为主的系统学 (Magnacca, 2007; Kayaalp *et al.*, 2013)。然而，相关的生物学和生态学，尤其是它们的筑巢习性和天敌种类的研究还很缺乏。

褶翅蜂属 *Gasteruption* 隶属于膜翅目 (Hymenoptera) 褶翅蜂科 (Gasteruptionidae)，全世界分布 500 余种，中国已知分布有 28 种 (Zhao *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2014)。该属物种主要营盗寄生，

幼虫以寄主和寄主后代的蜂粮 (花蜜和花粉) 为食 (Bogusch *et al.*, 2018)。然而，关于这个属详细的生活史研究还很缺乏。

我们采用了标准化的人工巢管 (巢管法) 来监测并捕获部分独栖性的膜翅目昆虫。人工巢管作为一个模型系统，已被广泛用于研究独栖筑巢蜂类的生活史 (Costa and Gonçalves, 2019) 以及保护这些蜂类的多样性 (Gaston *et al.*, 2005; von Königsłow *et al.*, 2019)。同时，该方法也可以用于量化分析独栖性蜂所提供的生态服务功能和不同营养级之间的物种互作 (Dorado *et al.*, 2011; Staab *et al.*, 2016)。巢管法也可用于果树授粉，如通过巢管诱集壁蜂 *Osmia* 等筑巢蜂类为果树和作物授粉，提高坐果率 (Vicens and Bosch, 2000; Oliveira and Schlindwein, 2009)。

总之，在基础研究和作物授粉方面，巢管法是一种可信且可量化的方法。膜翅目昆虫通常拥有较短的觅食距离，这使它们与其寄生性天敌对栖息地的环境变化很敏感。因此，人工巢管非常适合研究不同环境梯度变化对膜翅目独栖性昆虫与其寄生性天

敌的影响。本研究以亚热带地区江西省分布的缘叶舌蜂 *Hylaeus perforata* 及其寄生性天敌窄头褶翅蜂 *Gasteruption corniculigerum* 为对象,调查并分析了其生物学特性及与生境的关系,以期为更广泛和深入地开展亚热带地区功能性昆虫(传粉者和寄生者)的生物学与生态学研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 研究地点和样地设置

研究地点在江西省德兴市新岗山镇附近的生物多样性与生态系统服务功能实验样地(BEF-China)(29°07'N, 117°54'E, 海拔范围为 126 ~ 232 m)。实验样地位于亚热带地区,年平均温度 16.7℃,年平均降雨量 1 821 mm,属典型的亚热带季风气候。样地设计参考 Bruelheide 等(2014),以 25.8 × 25.8 ≈ 667 m² 为单位的小样方。每个样方设置了不同的乔木树种丰富度,分别为 1, 2, 4, 8, 16 和 24 种。每个样方种植 400 棵树,彼此水平距离为 1.29 m。样方内每个树种的不同个体随机种植在样方内,每种树的个体数相等。我们依据不同的乔木树种丰富度选取了 88 个小样方进行采样。树种丰富度为 1 的样方有 24 个;树种丰富度为 2 的样方有 16 个;树种丰富度为 4 的样方有 16 个;树种丰富度为 8 的样方有 16 个;树种丰富度为 16 的样方有 12 个;树种丰富度为 24 的样方有 4 个。

1.2 采样方法

我们采用了标准化的人工巢管技术,分别在 2015 年 8 月至 2018 年 9 月收集缘叶舌蜂的巢穴生物学相关数据。巢管材料选自于当地芦苇,并将其切割成长度为 20 cm。将这些直径为 0.2 ~ 2.5 cm 不等的芦苇随机混合放入巢箱,每个样方放置 2 个巢箱,每月检视样方并把已筑巢的巢管取走,并放入新的巢管。

1.3 室内饲养、生物学数据观测及分类鉴定

将从样方取回的巢管在室内解剖,将每个巢管的样方编号,记录采集日期、巢室长度、巢口直径以及缘叶舌蜂与窄头褶翅蜂的巢室数。并将记录过的巢管放置在试管中,用棉花堵住瓶口,放在室温下饲养;等至巢管内缘叶舌蜂和窄头褶翅蜂成虫羽化。将成虫干制成标本并编号,记录成虫羽化的时间和性别。

根据《浙江蜂类志》和期刊文献 Zhao 等(2012),使用 Olympus 双目立体解剖镜将缘叶舌蜂和窄头褶

翅蜂鉴定到形态种。证据标本现保存在中国科学院动物研究所进化与系统学(院)重点实验室。

1.4 数据分析

观测原始数据在 Excel 中记录,在 R3.4.3 中进行相关性分析。在进行分析前,首先检查了所有环境变量:乔木树种丰富度(tree species richness)、海拔(elevation)、坡度(slope)、北向指数(northness)和东向指数(eastness)是否具有较强的相关性。其中,海拔、坡度、北向指数和东向指数是基于不同样方的数据。同时,为了提高方差齐性,我们将乔木树种丰富度进行了对数转换,并且对所有的环境变量进行了标准化处理(mean = 0, SD = 1)。缘叶舌蜂和窄头褶翅蜂的多度以及寄生率作为响应变量,使用斯皮尔曼等级相关系数,即 Spearman 相关系数来检测环境变量与响应变量之间的相关性。

2 结果

2.1 缘叶舌蜂与窄头褶翅蜂生物学特性

共在 5 个样方的人工巢管中发现缘叶舌蜂 40 个巢,150 个巢室(表 1),亲代雌性平均每次建造巢室 3.75 ± 2.24 个。使用树脂封闭巢口和建造巢室,巢的长度 15 ~ 175 mm,平均长度 74.46 ± 39.16 mm;巢的直径 3 ~ 6 mm,平均直径 4.73 ± 1.31 mm。后代巢室位置按照雌性在内雄性在外分布,并且雌性羽化时间晚于雄性 2 ~ 3 d。后代雌性数量远高于雄性,雌雄性比 2.57;雌性成虫体长 7.1 ~ 7.3 mm,雄性成虫体长 6.8 ~ 7.1 mm。缘叶舌蜂的亲代雌性在每年 5 ~ 9 月筑巢;一年多代;后代成虫羽化时间在每年 4 ~ 8 月;8 月和 9 月筑巢的缘叶舌蜂当年不会羽化,以末龄幼虫越冬,羽化时间为翌年的 4 月底;后代食用的花蜜有柠檬香味。

表 1 缘叶舌蜂与窄头褶翅蜂采样数据
(江西德兴, 2015 年 8 月至 2018 年 9 月)
Table 1 Sampling data of *Hylaeus perforata* and *Gasteruption corniculigerum* (Dexing, Jiangxi, August, 2015 to September, 2018)

样方 Plot	树种丰富度 Tree species richness	个体数 Number of individuals	
		缘叶舌蜂 <i>H. perforata</i>	窄头褶翅蜂 <i>G. corniculigerum</i>
P23	2	12	0
P26	2	2	0
P19	4	15	1
S10	8	96	1
N25	8	25	3

共发现 5 头窄头褶翅蜂(表 1),包括 4 头雌性和 1 头雄性。雌性成虫体长 16.1 ~ 16.8 mm,雄性成虫体长 15.9 mm。窄头褶翅蜂营盗寄生;只发现此蜂在 7 月寄生缘叶舌蜂,9 月羽化活动;发育时间超过其寄主 1 个月;羽化时间远晚于同期筑巢的缘叶舌蜂(7 月筑巢的缘叶舌蜂 8 月羽化,而 7 月寄生的窄头褶翅蜂全部在 9 月羽化)。

2.2 环境变量对缘叶舌蜂与窄头褶翅蜂的影响

缘叶舌蜂的多度与乔木树种丰富度呈显著正相

关[Spearman 相关系数(R_s) = 0.95, $P < 0.05$] (图 1: A),而其他环境变量对缘叶舌蜂的多度没有显著影响(表 2)。窄头褶翅蜂仅在较高乔木多样性的样方中出现(表 1)。窄头褶翅蜂的多度与乔木树种丰富度呈显著正相关($R_s = 0.92$, $P < 0.05$) (图 1: B),而其他环境变量对窄头褶翅蜂的多度没有显著影响(表 2)。各环境变量对窄头褶翅蜂的寄生率没有显著影响(表 3)。

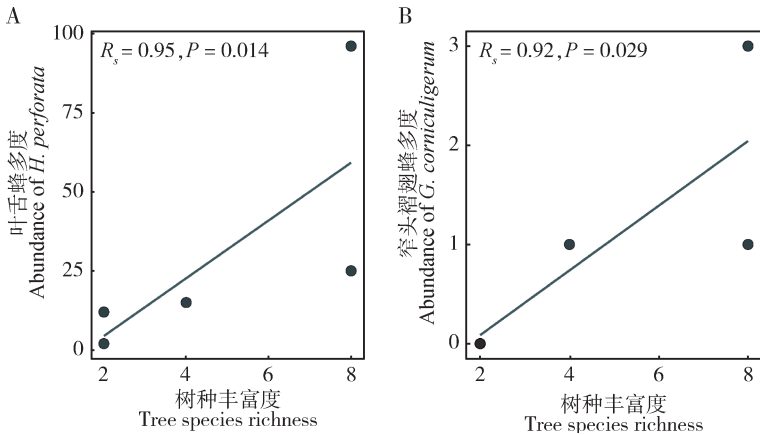


图 1 树种丰富度与缘叶舌蜂(A)和窄头褶翅蜂(B)多度的关系

Fig. 1 Relationships between tree species richness and abundance of *Hylaeus perforata* (A) and *Gasteruption corniculigerum* (B)

R_s : Spearman 相关系数 Spearman correlation coefficient.

表 2 缘叶舌蜂和窄头褶翅蜂的多度与环境变量的相关性

Table 2 Correlations between abundance of *Hylaeus perforata* and *Gasteruption corniculigerum* and environmental variables

环境变量 Environmental variables	缘叶舌蜂 <i>H. perforata</i>		窄头褶翅蜂 <i>G. corniculigerum</i>	
	R_s	P	R_s	P
树种丰富度 Tree species richness	0.95	<0.05	0.90	<0.05
海拔 Elevation	0.2	0.7	-0.1	0.9
东向指数 Eastness	-0.1	0.9	-0.3	0.9
北向指数 Northness	-0.3	0.6	0.1	0.7
坡度 Slope	-0.4	0.4	0	1.0

R_s : Spearman 相关系数 Spearman correlation coefficient.

表 3 窄头褶翅蜂的寄生率与环境变量的相关性

Table 3 Correlations between parasitism rate of *Gasteruption corniculigerum* and environmental variables

环境变量 Environmental variables	R_s	P
树种丰富度 Tree species richness	0.8	0.1
海拔 Elevation	-0.05	0.90
东向指数 Eastness	-0.2	0.7
北向指数 Northness	0.2	0.8
坡度 Slope	0	1

R_s : Spearman 相关系数 Spearman correlation coefficient.

3 讨论

3.1 缘叶舌蜂生物学特性

本样地巢管收集到的其他蜜蜂类群如丘切叶蜂 *Megachile monticola*、拟丘切叶蜂 *M. pseudomonticola*、双叶切叶蜂 *M. dinura*、粗切叶蜂 *M. sculpturalis*、壮壁蜂 *Osmia taurus* 和脊跗拟孔蜂 *Hoplitis carinotarsa* 均为一年 1 代。它们在当年筑巢后,只会在次年羽化。而缘叶舌蜂的筑巢活动时间较为广泛。叶舌蜂属的其他种类如 *H. alcyoneus* 不发生滞育,以成虫越冬 (Paini and Roberts, 2005)。而我们实验观察到的缘叶舌蜂是以末龄幼虫越冬。与巢管内其他筑巢膜翅目比较,该物种后代偏向于更多的雌性。经典的费希尔理论认为后代性比应大致相等 (Paini and Bailey, 2002),而缘叶舌蜂性比偏向的原因目前尚不清楚。同时,我们也收集到了此种蜂储备的花粉,有待进一步分析,以明确其蜜源植物。

3.2 窄头褶翅蜂生物学特性

截止目前,未见关于窄头褶翅蜂的生物学报道。之前关于此物种的研究仅限于分类学,并未报道相

关的生物学 (Zhao *et al.*, 2012)。本样地巢管收集到的其他盗寄生蜂类群如 *Chrysis principalis*、*Chrysis koma*、*Chrysidinae* sp.、*Coelioxys fenestrata*、厚腹尖腹蜂 *Coelioxys crassiveutris* 和基翅腹蜂 *Euaspis basalis* 均在寄主的单个巢室中产下一粒卵。它们的后代会在寄主的巢室内完成生长发育,并不破坏其他巢室,并且羽化时间与寄主接近。而窄头褶翅蜂的幼虫会将缘叶舌蜂巢内的所有巢室破坏,吃完所有寄主后代的蜂粮,并且羽化时间远晚于寄主。原因可能是窄头褶翅蜂相比于其他盗寄生类群,消耗了更多的能量,而且体型也较大,所以生长发育时间更长。但是本研究并未观察到缘叶舌蜂的后代是被此种的亲代还是后代幼虫杀死。同时,本研究也未观察到窄头褶翅蜂详细的寄生行为。对褶翅蜂属的其他种类也有一些生物学行为研究 (Cruz Macedo *et al.*, 2012; Bogusch *et al.*, 2018),但是这些研究并未报道类似的寄生现象。

3.3 环境对缘叶舌蜂和窄头褶翅蜂的影响

植物物种丰富度与节肢动物类群之间存在着普遍的正相关关系 (Basset *et al.*, 2012; Schuldt *et al.*, 2019)。本研究也发现缘叶舌蜂和窄头褶翅蜂的多度与树种丰富度呈正相关 (图 1)。寄主的可利用性是所有寄生性天敌的主要资源,寄生性天敌的多度和寄生率通常更多地取决于寄主多度,而不是环境因素 (Ebeling *et al.*, 2011; Staab *et al.*, 2016)。虽然有时也会出现广食性寄生蜂,如 *Melittobia* sp.,但大多数寄生蜂都是寄主特异性的,只攻击特定地区的一个或几个密切相关的物种 (Tylianakis *et al.*, 2007)。本研究发现窄头褶翅蜂只寄生缘叶舌蜂。东向坡在一天的早晨就能得到直射的阳光,从而迅速变暖,有助于独栖筑巢膜翅目昆虫的觅食和后代发育 (Staab *et al.*, 2016)。但是,本研究并未发现缘叶舌蜂和窄头褶翅蜂与东向指数的相关性 (表 2 和 3)。仅在 5 个样方收集到缘叶舌蜂,我们猜测缘叶舌蜂的食物与筑巢材料可能来源于这些样方中特定的植物。由于本研究收集的一些物种,主要是寄生类群还未被鉴定,所以关于环境变量对膜翅目类群的整体影响还有待于进一步分析。

3.4 结论

本研究着重探讨了中国亚热带地区森林生态系统中的缘叶舌蜂与其天敌窄头褶翅蜂的生物学特性,同时分析了环境对缘叶舌蜂与窄头褶翅蜂多度的影响,发现缘叶舌蜂是典型的独栖性蜜蜂,一年多代,在春夏初秋时期活动,后代雌性数量远多于雄

性,以末龄幼虫越冬。窄头褶翅蜂的盗寄生方式不同于巢管发现的其他盗寄生类群,通常会消耗掉寄主储存的所有蜂粮,并且羽化时间远长于寄主缘叶舌蜂。本研究发现缘叶舌蜂和窄头褶翅蜂的多度与树种丰富度呈显著正相关。

致谢 感谢 BEF-China 的设计者 Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg 的 Helge Bruelheide 教授、University of Zurich 的 Bernhard Schmid 教授和中国科学院植物研究所马克平研究员;感谢景德镇学院杨波博士和薛玉洗先生及中国科学院植物研究所李姗博士和刘晓娟博士对实验站的维护;感谢新岗山镇齐银泉先生在采样中给予的帮助;感谢中国科学院动物研究所袁峰老师和中山大学陈华燕博士对本实验缘叶舌蜂和窄头褶翅蜂的鉴定。

参考文献 (References)

Basset Y, Cizek L, Cuenoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Schmidl J, Tishechkin AK, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc HP, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castaño-Meneses G, Corbara B, Curletti G, da Rocha WD, De Bakker D, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, de Oliveira EG, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sorensen L, Lepage M, 2012. Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338(6113): 1481 – 1484.

Bogusch P, van Achterberg C, Silhan K, Astapenkova A, Heneberg P, 2018. Description of mature larvae and ecological notes on *Gasteruption* Latreille (Hymenoptera, Evaniioidea, Gasteruptionidae) parasitizing hymenopterans nesting in reed galls. *J. Hymen. Res.*, 65(14): 1 – 21.

Bruehlheide H, Nadrowski K, Assmann T, Bauhus J, Both S, Buscot F, Chen XY, Ding B, Durka W, Erfmeier A, Gutknecht JLM, Guo D, Guo LD, Haerdle W, He JS, Klein AM, Kuehn P, Liang Y, Liu X, Michalski S, Niklaus PA, Pei K, Scherer-Lorenzen M, Scholten T, Schuldt A, Seidler G, Trogisch S, von Oheimb G, Welk E, Wirth C, Wubet T, Yang X, Yu M, Zhang S, Zhou H, Fischer M, Ma K, Schmid B, 2014. Designing forest biodiversity experiments: general considerations illustrated by a new large experiment in subtropical China. *Methods Ecol. Evol.*, 5(1): 74 – 89.

Chen HY, van Achterberg C, He JH, Xu ZF, 2014. A revision of the Chinese Trigonalidae (Hymenoptera, Trigonalioidea). *ZooKeys*, 385: 1 – 207.

Costa CCFD, Gonçalves RB, 2019. What do we know about Neotropical trap-nesting bees? Synopsis about their nest biology and taxonomy. *Papéis Avulsos Zool.*, 59: e20195926.

Cruz Macedo AC, Cordeiro GD, Alves-dos-Santos I, 2012. Entering behavior of *Gasteruption brachychaetum* Schrottky (Hymenoptera,

- Gasteruptionidae) into a nest of *Hylaeus* Fabricius (Hymenoptera, Colletidae). *Rev. Bras. Entomol.*, 56(3): 325–328.
- Dorado J, Vazquez DP, Stevani EL, Chacoff NP, 2011. Rareness and specialization in plant-pollinator networks. *Ecology*, 92(1): 19–25.
- Ebeling A, Klein AM, Tschamtk T, 2011. Plant-flower visitor interaction webs: Temporal stability and pollinator specialization increases along an experimental plant diversity gradient. *Basic Appl. Ecol.*, 12(4): 300–309.
- Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Winfree R, Aizen MA, Bommarco R, Cunningham SA, Kremen C, Carvalheiro LG, Harder LD, Afik O, Bartomeus I, Benjamin F, Boreux V, Cariveau D, Chacoff NP, Dudenhöffer JH, Freitas BM, Ghazoul J, Greenleaf S, Hipolito J, Holzschuh A, Howlett B, Isaacs R, Javorek SK, Kennedy CM, Krewenka KM, Krishnan S, Mandelik Y, Mayfield MM, Motzke I, Munyuli T, Nault BA, Otieno M, Petersen J, Pisanty G, Potts SG, Rader R, Ricketts TH, Rundlöf MSCL, Schüepp C, Szentgyörgyi H, Taki H, Tschamtk T, Vergara CH, Viana BF, Wanger TC, Westphal C, Williams N, Klein AM, 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 339(6127): 1608–1611.
- Gaston KJ, Smith RM, Thompson K, Warren PH, 2005. Urban domestic gardens (II): Experimental tests of methods for increasing biodiversity. *Biodivers. Conserv.*, 14(2): 395–413.
- He JH, 2004. Taxa of Hymenoptera in Zhejiang. Science Press, Beijing. 1003. [何俊华, 2004. 浙江蜂类志. 北京: 科学出版社. 1003]
- Kayaalp P, Schwarz MP, Stevens MI, 2013. Rapid diversification in Australia and two dispersals out of Australia in the globally distributed bee genus, *Hylaeus* (Colletidae: Hylaeinae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 66(3): 668–678.
- Kremen C, Williams NM, Thorp RW, 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99(26): 16812–16816.
- Magnacca KN, 2007. Conservation status of the endemic bees of Hawai'i, *Hylaeus* (*Nesoprotopis*) (Hymenoptera: Colletidae). *Pac. Sci.*, 61(2): 173–190.
- Oliveira R, Schlindwein C, 2009. Searching for a manageable pollinator for acerola orchards: The solitary oil-collecting bee *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini). *J. Econ. Entomol.*, 102(1): 265–273.
- Paini DR, Bailey WJ, 2002. Seasonal sex ratio and unbalanced investment sex ratio in the Banksia bee *Hylaeus alcyoneus*. *Ecol. Entomol.*, 27(6): 713–719.
- Paini DR, Roberts JD, 2005. Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*). *Biol. Conserv.*, 123(1): 103–112.
- Schuldt A, Ebeling A, Kunz M, Staab M, Guimarães-Steinicke C, Bachmann D, Buchmann N, Durka W, Fichtner A, Fornoff F, Häerdle W, Hertzog LR, Klein AM, Roscher C, Schaller J, von Oheimb G, Weigelt A, Weisser W, Wirth C, Zhang J, Bruehlheide H, Eisenhauer N, 2019. Multiple plant diversity components drive consumer communities across ecosystems. *Nat. Commun.*, 10(1): 1460.
- Staab M, Bruehlheide H, Durka W, Michalski S, Purschke O, Zhu CD, Klein AM, 2016. Tree phylogenetic diversity promotes host-parasitoid interactions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 283(1834): 20160275.
- Tylianakis JM, Tschamtk T, Lewis OT, 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, 445(7124): 202–205.
- Vicens N, Bosch J, 2000. Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae). *Environ. Entomol.*, 29(3): 413–420.
- von Königslöw V, Klein AM, Staab M, Pufal G, 2019. Benchmarking nesting aids for cavity-nesting bees and wasps. *Biodivers. Conserv.*, 28(14): 3831–3849.
- Zhao KX, van Achterberg C, Xu ZF, 2012. A revision of the Chinese Gasteruptionidae (Hymenoptera, Evaniioidea). *ZooKeys*, 237: 1–123.

(责任编辑: 赵利辉)