

巢管内径尺寸对凹唇壁蜂（膜翅目：切叶蜂科）种群参数的影响^{*}

王丽娜^{1, 2**} 闫卓² 欧阳芳² 门兴元³ 叶保华^{1***}

(1. 山东农业大学, 植物保护学院, 泰安 271018; 2. 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101; 3. 山东省农业科学院植物保护研究所, 济南 250100)

摘要 【目的】凹唇壁蜂 *Osmia excavata* Alfken 是我国北方果园重要的授粉昆虫, 为明确人类管理措施对凹唇壁蜂种群动态的影响, 本文主要探索人工巢管(芦苇管)的内径尺寸与凹唇壁蜂基本种群参数的关联, 从而为维持凹唇壁蜂种群以传粉为目的扩繁确定最合适的巢管尺寸。【方法】通过在苹果园放置不同内径大小的巢管, 收集凹唇壁蜂种群, 进一步比较了3种不同内径尺寸(6、8、10 mm)的巢管中凹唇壁蜂蜂重、茧长、性比、寄生率和死亡率的差异。最后, 综合以上结果评价了巢管内径尺寸对凹唇壁蜂种群参数的影响。【结果】(1)凹唇壁蜂具有雌雄体型性二型现象, 雌蜂茧重是雄蜂的1.67倍, 雌蜂茧长是雄蜂的1.15倍。(2)一定范围内增加巢管的内径可以显著增加凹唇壁蜂后代的性比(雌蜂比例)、蜂重和茧长。(3)凹唇壁蜂亲本对后代的投资随着巢管内径的增加而增加。【结论】凹唇壁蜂可根据外界筑巢条件的变化调整其对子代的亲本投资和性别分配比例。直径较小的巢管中, 对应亲本所产后代偏向个体较小的雄性; 直径较大的巢管中, 对应亲本所产后代偏向个体较大的雌性。可获得的孔穴的尺寸能够通过影响凹唇壁蜂后代种群的体型和性比, 进而影响当地壁蜂种群的结构和稳定性。因此, 在半驯养独居蜂的繁育过程中, 可以通过人工控制巢管内径尺寸, 以筑巢直径8-10 mm为最适合范围, 来调整后代的蜂重、茧长、性比等, 进而优化对半驯养独居蜂的种群管理。

关键词 凹唇壁蜂, 巢管尺寸, 内径, 体型, 性比, 亲本投资, 性别分配

The inner diameter of nest tubes influences reproductive parameters of *Osmia excavata* Alfken (Hymenoptera: Megachilidae)

WANG Li-Na^{1, 2**} YAN Zhuo² OUYANG-Fang² MEN Xing-Yuan³ YE Bao-Hua^{1***}

(1. Department of Plant Protection, Shandong Agriculture University, Taian 271018, China; 2. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 3. Institute of Plant Protection, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China)

Abstract [Objectives] To determine the effect of nest tube diameter on the population dynamics of *Osmia excavata* Alfken, an important pollinator of apple crops in northern China. [Methods] Bee weight, cocoon length, sex ratio, parasitism rate and mortality, of colonies nesting in tubes of three different internal diameters (6, 8 and 10 mm) were measured and compared by placing nest tubes of these diameters in apple orchards. [Results] (1) *O. excavata* has marked sexual size dimorphism; adult females were 1.67 times heavier than males, and the length of female cocoons was 1.15 times that of male cocoons. (2) Increasing the internal diameter of the nest tube within a certain range can significantly increase the number of female progeny, and cocoon weight and length. (3) Parental investment of *O. excavata* increased with increasing nest tube diameter. [Conclusion] Nest tube diameter affects the parental investment and sex ratio of *O. excavata*. In smaller diameter nest tubes, offspring tend to be male, whereas in larger diameter nest tubes offspring tend to be female. The available tube diameter can

^{*}资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划项目(2016YFC0503402)

^{**}第一作者 First author, E-mail: linawang@sdau.edu.cn

^{***}通讯作者 Corresponding author, E-mail: baohua@sdau.edu.cn

收稿日期 Received: 2018-10-22, 接受日期 Accepted: 2018-11-12

therefore affect bee weight, cocoon length and the sex ratio of progeny, and thereby the structure and stability of the local population. Changing the size of nest tubes can affect the size and sex ratio of offspring, providing a relatively simple way to optimize the management of this semi-domesticated, solitary bee species. The best nest tubes had an internal diameter in the range of 8-10 mm.

Key words *Osmia excavata* Alfken, nest tube size, inner diameter, body size, sex ratio, parental investment, sex allocation

近年来蜜蜂数量的大量减少引起了人们对保护蜜蜂极大的重视 (Potts *et al.*, 2010; Lebuhn *et al.*, 2012)。人们为了维持作物对授粉的需求, 探讨应用新的传粉昆虫。凹唇壁蜂 *Osmia excavata* Alfken 是一种易饲养、低成本、高传粉效率的野生蜂, 在人工提供的巢管中可以大量繁殖, 已广泛应用于早春果树授粉和蔬菜制种。

许多穴居型独居蜂 (Seidelmann *et al.*, 2016) 可利用自然界现存的孔穴如中空的植物茎秆、枯木中甲虫钻蛀的虫道, 或者空的蜗牛壳来建造它们的巢。同地面筑巢的独居蜂相比, 穴居型独居蜂喜欢将巢室筑在硬质材料的孔穴内, 而现有孔洞尺寸则会影响穴居型独居蜂巢室的筑造。人工巢管的内径可能会影响后代巢室的体积, 进而影响后代的体型大小。后代巢室的长度和内径必须满足花粉团的存储以及幼虫做茧时所需的空間, 因此巢管的内径大小也决定了亲本在筑造后代巢室时亲本投资的大小。本文采用子代成虫体重替代供应花粉团的重量来评估凹唇壁蜂亲代对后代的亲本投资 (Bosch and Vicens, 2002)。

穴居型独居蜂会根据现存孔穴的尺寸来选择筑造后代巢室的地点。尤其是雌雄体型有二型现象的穴居蜂, 后代性比更容易受雌蜂选择的孔穴内径的影响。如内径狭小的孔穴会迫使雌蜂在筑造后代巢室时偏向所需空间小的性别 (Longair, 1981)。巢管内径小时, 对应亲本所产后代偏向雄性, 这一结论已于苜蓿切叶蜂 *Megachile rotundata* F. (O'Neill *et al.*, 2010)、蓝壁蜂 *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Tepedino and Torchio, 1989) 和红壁蜂 *Osmia bicornis* L. (Seidelmann *et al.*, 2016) 中得到验证。相较于自然环境下, 人工巢管的尺寸便于控制和调节。如果后代个体被限制在一个特定的区域并呈线性排列, 那么巢管的内径是否会对后代性比、后

代蜂重和茧长产生影响, 可获得的孔穴的尺寸是否会影响当地种群的结构和稳定性, 目前尚不清楚。

早在 20 世纪 50 年代末期, 日本最早研究并利用角额壁蜂 *Osmia cornifrons* Radoszkowski 为果树授粉, 并成功发展成早春果树的商业性传粉昆虫 (Hirashima and Maeta, 1974)。美国农业部也于 20 世纪 70 年代开始从美国本地野生蜂中寻找可替代的传粉昆虫, 发现蓝壁蜂并成功应用于商业化果园作物授粉。我国于 1987 年从日本引种角额壁蜂在山东省成功释放 (魏枢阁等, 1991), 并成功回收到当地的野生蜂凹唇壁蜂 *O. excavata*。凹唇壁蜂所筑巢管由位于巢管内部后羽化的雌蜂和位于巢管外部先羽化的雄蜂组成, 且其巢室容易被天敌如叉唇寡毛土蜂 *Sapyga coma* (膜翅目: 寡毛土蜂科) 和及平岛式毛爪螨 *Chaetodactylus hirashimai* Kurosa (蜱螨亚纲: 疥螨目: 毛爪螨科) 等寄生; 此外壁蜂卵、幼虫、蛹、成虫也会由于未知原因导致败育和自然死亡。本研究选用凹唇壁蜂作为研究对象, 分析了不同巢管内径对凹唇壁蜂的种群参数的影响, 如后代体型大小、茧长、性比、死亡率和寄生率等, 旨在确定最合适的巢管尺寸以维持凹唇壁蜂种群, 增加其传粉功能。

1 材料与方法

1.1 实验设计

本研究选用的人工巢管由中空的芦苇 *Phragmites australis* 茎秆加工制成。巢管内径最窄 4 mm, 最宽 12 mm。人工巢管芦苇秆从结节处被截成一个个片段的巢管。通过数显游标卡尺分别选择内径为 4、6、8、10、12 mm 长的巢管, 按同一开口方向排成一捆, 每一捆内径尺寸随机排布, 共回收 350 根巢管。巢管置于苹果园内部

的蜂箱内, 外覆塑料膜。蜂箱避光避雨放置, 4 月初期将越冬蜂茧置于蜂箱内。6 月份花期结束后回收蜂管, 将巢管绑好后装入纱布袋挂在通风、干燥的空房内。以此方法于山东省胶东地区 (中国山东省烟台市 37.45 °N, 121.43 °E) 苹果园内饲养繁殖凹唇壁蜂, 果园内食物资源丰富且稳定。因此可以排除食物资源缺乏和长距离觅食对亲本投资的影响 (Kim, 1999)。

1.2 巢室分析

在凹唇壁蜂滞育中期 (12 月份), 使用解剖刀将巢管沿着开口部位启开, 轻轻抬高管子的上部, 剖开巢管, 用手取出蜂茧并轻轻地去掉排泄物及其他残渣。详细记录巢管的内径、茧长以及未发育成成蜂的巢室情况。巢管内径和茧长是通过使用数显游标卡尺 (Pro'skit PD-151, 0.01 mm) 测得。去除排泄物及残渣的蜂茧重量通过电子天平 (Sartorius BSA224S, 0.0001 g) 测得。依次测完茧长和茧重后, 用眼科剪将蜂茧沿侧缘剖开, 鉴定物种及其性别。

凹唇壁蜂的蜂茧呈灰褐色, 茧壳坚实, 外表被一层白色丝膜, 顶端丝膜较厚, 略呈黄色, 覆盖在乳状的突起上。被寄生后的壁蜂茧呈深褐色, 无光泽, 茧壳薄, 只有一层丝膜 (徐环李, 1994)。凹唇壁蜂雌蜂全身密生黑色长毛, 唇基呈倒 V 形凹陷, 腹部密生金黄色腹毛刷, 雄蜂较雌蜂小, 体毛较短, 唇基及颜面间有一束灰白色长毛, 腹部光滑 (吕家睦等, 1993)。

1.3 凹唇壁蜂种群参数计算

计算每根巢管的性比、寄生率和死亡率。性比是指雌性所占总壁蜂数的比例; 寄生率是指每根巢管被寄生的壁蜂数量所占总壁蜂数的比例; 死亡率是指每根巢管死亡壁蜂的数量所占总壁蜂数的比例。

1.4 统计分析

运用 SPSS (IBM, ver. 20.0) 进行单因素方差分析巢管内径对巢管内凹唇壁蜂蜂重、茧长、性比、死亡率和寄生率的差异。图中的数值均为均值 ± 标准误, 显著性检测水平为 0.05。

2 结果与分析

2.1 凹唇壁蜂的体重和茧长

通过测定凹唇壁蜂的体重和茧长, 结果表明, 凹唇壁蜂的雌性体重 [(0.095 ± 0.017) mg, $n=343$] 显著大于雄性 [(0.057 ± 0.014) mg, $n=397$] ($F=13.46$, $df=738$, $P<0.01$), 雌蜂体重是雄蜂体重的 1.67 倍 (图 1:A)。雌蜂和雄蜂的体重均受巢管内径的影响显著。其中, 雌蜂体重随管径大小 6、8、10 mm 的增加显著增加 ($F=5.67$, $df=314$, $P=0.004$), 雄蜂体重也随管径大小 6、8、10 mm 的增加而显著增加 ($F=5.81$, $df=392$, $P=0.003$) (图 2:A, B)。

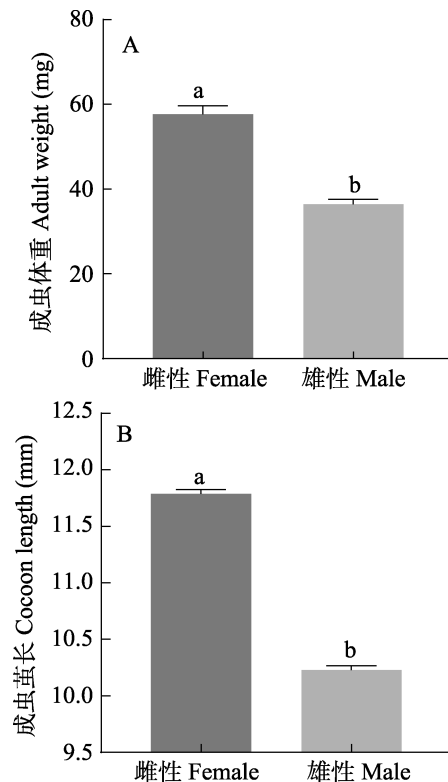


图 1 成虫体重和茧长

Fig. 1 Adult weight and cocoon length

A. 成虫体重; B. 成虫茧长。

A. Adult weight; B. Adult cocoon length.

图中数据为平均值 ± 标准误。柱上标有

不同小写字母表示 1% 水平差异显著 (t -检验)。

Data are mean ± SE. Histograms with different small letters indicate significant difference at 0.01 level by t -test.

而且, 雌蜂茧长 [(11.79 ± 0.709) mm, $n=343$] 显著大于雄蜂 [(10.23 ± 0.755) mm, $n=397$],

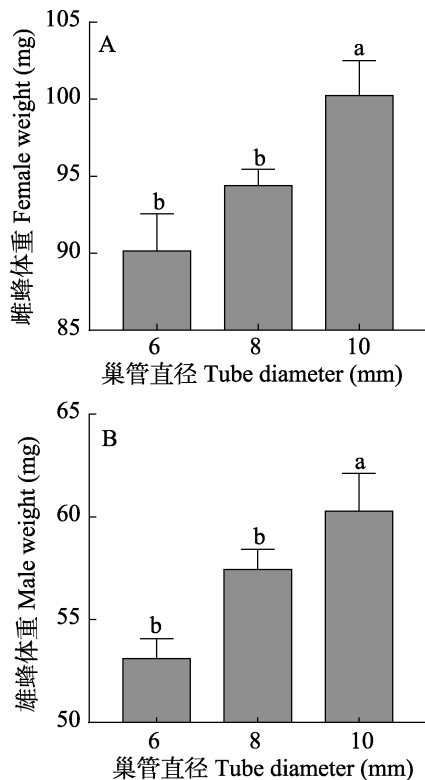


图2 巢管直径对壁蜂体重的影响

Fig. 2 The effect of nest tube diameter on the weight of bees

A. 雌蜂体重; B. 雄蜂体重。

A. Female weight; B. Male weight.

图中数据为平均值 ± 标准误。柱上标有不同小写字母表示 1% 水平差异显著 (单因素方差分析)。图 3 同。

Data are mean ± SE. Histograms with different small letters indicate significant difference at 0.01 level (One way ANOVA). The same as Fig. 3.

$F=4.02$, $df=314$, $P<0.01$] (图 1 : B)。雌蜂茧长是雄蜂茧长的 1.15 倍。

雌雄两性的茧长受巢管内径的影响显著, 雌蜂茧长随管径 6、8、10 mm 的增加显著增加 ($F=4.02$, $df=314$, $P=0.019$), 雄蜂茧长也随管径 6 mm、8 mm 增加而显著增加 ($F=2.76$, $df=392$, $P=0.025$)。当管径继续增加至 10 mm 时, 雄蜂茧长随管径的增加显著下降。

2.2 后代性比

通过比较不同直径巢管内的壁蜂性比, 结果 (图 4) 表明, 后代总性比 (总体样本中雌性占后代总数的比例) 为 (0.532 ± 0.013), 管径对性比的影响显著 ($F=4.03$, $df=93$, $P=0.021$)。其中, 6 mm 巢管产雌比例最低, 后代雌性的比例

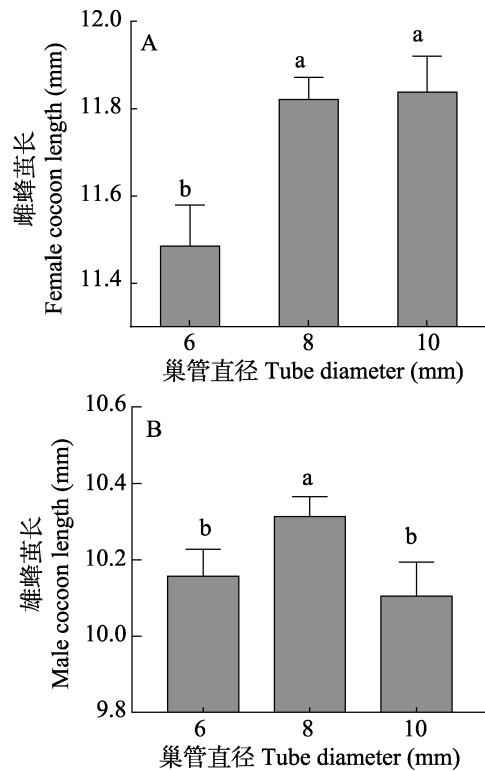


图3 巢管直径对壁蜂茧长的影响

Fig. 3 The effect of nest tube diameter on the cocoon length of bees

A. 雌蜂茧长; B. 雄蜂茧长。

A. Female cocoon length; B. Male cocoon length.

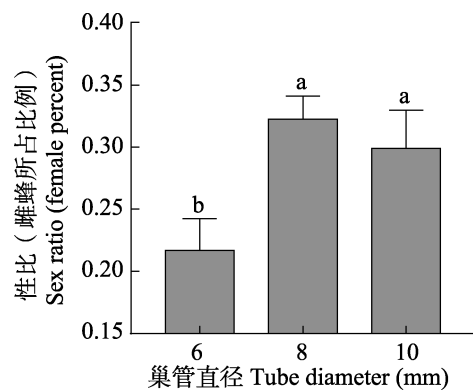


图4 巢管直径对壁蜂性比的影响

Fig. 4 The effect of nest tube diameter on the sex ratio of bees

图中数据为平均值 ± 标准误。不同小写字母表示 5% 水平差异显著 (单因素方差分析)。图 5 同。

Data are mean ± SE. Histograms with different small letters indicate significant difference at 0.05 level (One way ANOVA). The same as Fig. 5.

随着巢管内径 6 mm、8 mm 的增加显著增加 ($P=0.006$), 8 mm 巢管产雌比例最高, 但是管径再

增加时, 雌性比例出现下降的趋势 ($P=0.480$)。

2.3 寄生率和死亡率

凹唇壁蜂的巢室容易被叉唇寡毛土蜂 (10.85%) 和平岛式毛爪螨 (1.39%) 寄生, 除了被土蜂和螨寄生, 还有 23.9% 的壁蜂卵、幼虫、蛹、成虫的死亡是由于未知原因导致的败育和自然死亡。巢管内径的变化对凹唇壁蜂的死亡率和寄生率没有显著影响 (图 5)。

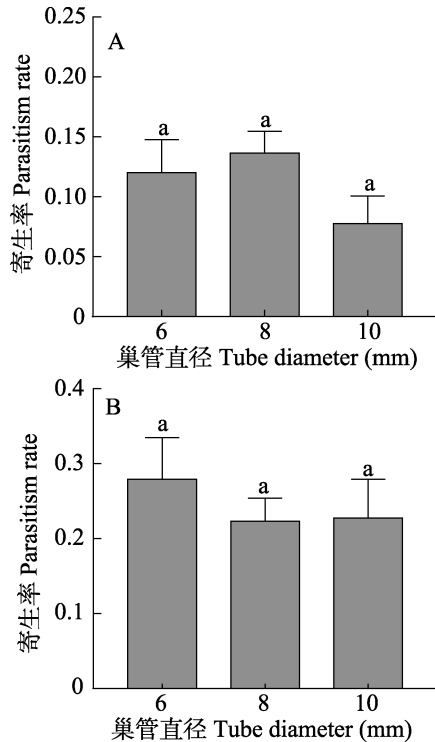


图 5 巢管直径对壁蜂寄生率和死亡率的影响
Fig. 5 The effect of nest tube diameter on the parasitism rate and mortality rate of bees

A. 寄生率; B. 死亡率。

A. Parasitism rate; B. Mortality rate.

3 讨论

凹唇壁蜂在自然界中的筑巢繁殖, 依赖于现存孔洞。自然界中适合凹唇壁蜂筑巢的管状孔洞如中空木材或者中空的植物茎秆的数量影响了凹唇壁蜂的繁殖 (Roulston and Goodell, 2011)。在具有雌雄体型性二型现象的物种中, 雌性会根据现有的筑巢资源 (如食物和筑巢空间) 的丰富程度调整后代性比 (Rosenheim *et al.*, 1996)。假设在巢管空间不限制后代体型大小的条件下,

雌蜂将调整对后代的实际投资至上限 (Seidelmann *et al.*, 2010)。亲本投资的调整将有利于体型较大的雌性个体。仅为其提供大直径的巢管有利于增加雌性数量, 却无法改变 Fisher 理论下的性比 (Tepedino *et al.*, 1984; Seidelmann, 2014)。

人工繁育凹唇壁蜂是建立在其接受人工提供的巢管, 并可以完成筑巢产卵的前提下, 本研究共选取了 4 个直径尺寸 [(6 ± 0.5) mm、 (8 ± 0.5) mm、 (10 ± 0.5) mm、 (12 ± 0.5) mm] 的巢管来分析, 发现最适筑巢直径在 8~10 mm 范围内, 最小筑巢直径为 6 mm, 最大筑巢直径可达到 12 mm, 这与杨龙龙等 (1997) 的研究结果一致。而在本研究中 12 mm 的巢管筑巢率很低, 且在内径 12 mm 的巢管中, 凹唇壁蜂会建造一些纵向的泥壁, 进而平行建造两个巢室。这时就无法准确评估亲本对后代的投资, 也无法同其他尺寸内径的巢管相比较。所以, 本研究在分析巢管直径对凹唇壁蜂繁殖参数的影响时未将直径 12 mm 的巢管纳入统计分析。

本研究发现, 巢管的内径确实会对凹唇壁蜂的后代蜂重、茧长、性比等繁殖参数产生影响。具体表现为, 后代雌蜂和雄蜂的个体重量会随着 6、8、10 mm 管径的增加而增加; 后代雌蜂和雄蜂的茧长和性比先随 6 mm 和 8 mm 管径的增加而增加, 后管径继续增加至 10 mm 时雄蜂茧长和性比均出现一定程度的降低, 雌蜂茧长基本维持不变。

独居蜂的雌蜂对后代的性别和体型大小有高度的控制权, 独居蜂的后代体型大小与食物的摄入量相关, 大多数雌蜂为它们所建造的每一个巢室单独分配定量的食物。因此每个性别的食物投资可以被精确地测量并用作亲本投资的度量 (Bosch, 2008), 所以凹唇壁蜂的茧长和重量一定程度上反映了雌蜂在筑巢时建造的巢室长度和采集花粉团的数量, 进而可以反应出在不同巢管尺寸下, 凹唇壁蜂对后代的亲本投资水平。一定范围内, 巢管直径越大, 后代雌蜂和雄蜂的茧长越长, 体重越大, 则雌蜂在筑巢时对其后代的亲本投资越大。但这一适应性的调整不会随着管径的增加无限增加, 当巢管直径大小超过雌蜂可选择筑巢直径的上限时, 雌蜂便会调整对两性

后代的亲本投资和性别分配比例。对于有体型性二型性的后代雌蜂和雄蜂而言,其最适的管径大小必然不同,体型较大的雌蜂所需最适管径大于雄蜂,所以当管径从 8 mm 增加到 10 mm 时,雌蜂的平均茧长基本维持不变,而雄蜂的茧长却出现明显降低。

这说明,凹唇壁蜂可以根据外界筑巢条件的变化调整其对子代的亲本投资和性别分配比例。本文认为凹唇壁蜂最适筑巢直径在 8-10 mm 范围内,且巢管的尺寸能够通过影响凹唇壁蜂后代种群的体型和性比,进而影响当地壁蜂种群的性比结构和数量稳定性。因此,在半驯养独居蜂的繁育过程中,可以通过人工控制巢管的尺寸来调整后代的蜂重、茧长、性比等,最大化地获得雌蜂数量所占后代的比例,以获得更高的繁殖力 (Tomkins *et al.*, 2001)、更低的越冬死亡率 (Bosch and Kemp, 2004) 和更低的起飞采粉温度 (Stone, 1994)。进而优化后代种群的性比和对半驯养独居蜂的管理。

条件性别分配理论 (Optimal allocation theory, OAT) 认为,当亲本面对资源限制 (如食物和筑巢空间) 时,亲本会根据环境条件调整后代性比,以适应环境的变化 (Bosch, 2008)。本文正是在条件性别分配理论 (OAT) 的基础上,深入探究了凹唇壁蜂的亲本如何响应不同内径的巢管,以实现在有限资源下,最大化亲本投资的收益。由于田间实际释放的巢管存在结节,导致巢管两侧的长度不一。在面对不同长度的巢管时,凹唇壁蜂是否也会调整后代性比和对后代的亲本投资,以适应环境的变化,管长是否和内径一样也会影响凹唇壁蜂对后代的亲本投资等,仍然需要作进一步研究。

参考文献 (References)

- Bosch J, 2008. Production of undersized offspring in a solitary bee. *Animal Behaviour*, 75(3): 809–816.
- Bosch J, Vicens N, 2002. Body size as an estimator of production costs in a solitary bee. *Ecological Entomology*, 27(2): 129–137.
- Bosch J, Kemp WP, 2004. Effect of pre-wintering and wintering temperature regimes on weight loss, survival, and emergence time in the mason bee *Osmia cornuta* (Hymenoptera: Megachilidae). *Apidologie*, 35(5): 469–479.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin E, 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6): 345–353.
- Hirashima Y, Maeta Y, 1974. Bees of the genus *Megachile sensu lato* (Hymenoptera, Megachilidae) of Hokkaido and Tohoku District of Japan. *Kontyu, Tokyo*, 42(2): 157–173.
- Kim J, 1999. Influence of resource level on maternal investment in a leaf-cutter bee (Hymenoptera: Megachilidae). *Behavioral Ecology*, 10(5): 552–556.
- Lebuhn G, Droege S, Connor EF, Gemmill-Herren B, Potts SG, Minckley RL, Griswold T, Jean R, Kula E, Roubik DW, Cane J, Wright KW, Frankie G, Parker F, 2013. Detecting insect pollinator declines on regional and global scales. *Conservation Biology*, 27(1): 113–120.
- Longair RW, 1981. Sex ratio variations in xylophilous aculeate Hymenoptera. *Evolution*, 35(3): 597–600.
- Lv JM, Lu LN, Liu ZT, Wang FH, Hou B, Wang JY, 1993. A new pollination species for apple "*Osmia excavata*". *China Fruits*, (1): 29–30. [吕家睦, 路灵南, 刘作亭, 王凤华, 侯宝, 金玉, 1993. 苹果传粉的新蜂种凹唇壁蜂. 中国果树, (1): 29–30.]
- O'Neill KM, Pearce AM, O'Neill RP, Miller RS, 2010. Offspring size and sex ratio variation in a feral population of alfalfa leafcutting bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 103(5): 775–784.
- Rosenheim JA, Nonacs P, Mangel M, 1996. Sex ratios and multifaceted parental investment. *The American Naturalist*, 148(3): 501–535.
- Roulston TH, Goodell K, 2011. The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual review of Entomology*, 56(1): 293–312.
- Stone GN, 1994. Activity patterns of females of the solitary bee *Anthophora plumipes* in relation to temperature, nectar supplies and body size. *Ecological Entomology*, 19(2): 177–189.
- Seidelmann K, Bienesch A, Pröhl F, 2016. The impact of nest tube dimensions on reproduction parameters in a cavity nesting solitary bee, *Osmia bicornis* (Hymenoptera: Megachilidae). *Apidologie*, 47(1): 114–122.
- Seidelmann K, 2014. Optimal progeny body size in a solitary bee, *Osmia bicornis* (Apoidea: Megachilidae). *Ecological Entomology*, 39(5): 656–663.
- Seidelmann K, Ulbrich K, Mielenz N, 2010. Conditional sex allocation in the Red Mason bee, *Osmia rufa*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(3): 337–347.
- Tomkins JL, Simmons LW, Alcock J, 2001. Brood-provisioning strategies in Dawson's burrowing bee, *Amegilla dawsoni* (Hymenoptera: Anthophorini). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(1): 81–89.
- Tepedino VJ, Thompson R, Torchio PF, 1984. Heritability for size in the megachilid bee *Osmia lignaria propinqua* Cresson. *Apidologie*, 15(1): 83–88.
- Tepedino VJ, Torchio PF, 1989. Influence of nest hole selection on sex ratio and progeny size in *Osmia lignaria propinqua* (Hymenoptera: Megachilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 82(3): 355–360.
- Wei SG, Wei SL, Wang R, Zhou WR, Xu ZG, 1991. Study on the morphology and biology of the *Osmia cornifrons* bee in fruit trees. *Entomological Knowledge*, 28(2): 106–108. [魏枢阁, 魏守礼, 王韧, 周伟儒, 徐智功, 1991. 果树授粉昆虫角额壁蜂的形态和生物学研究. 昆虫知识, 28(2): 106–108.]
- Xu HL, 1994. Sypaga—a dangerous parasitic wasps of *Osmia* for fruit trees pollination. *Journal of Fruit Science*, (2): 26. [徐环李, 1994. 叉唇寡毛土蜂——果树授粉壁蜂的危险寄生蜂. 中国果树, (2): 26.]
- Yang LL, Wu YR, Zhou WR, 1997. A comparative study of the niche for *Osmia excavata* and *Osmia jacoti* in apple orchard. *Acta Entomologica Sinica*, 40(3): 265–270. [杨龙龙, 吴燕如, 周伟儒, 1997. 苹果园中凹唇壁蜂和紫壁蜂的生态位比较研究. 昆虫学报, 40(3): 265–270.]