

沙漠石蜂的筑巢习性和行为^{*}

落巨福 刘 强^{**}

(天津师范大学生命科学学院 天津 300387)

摘 要 2004—2005 年在西鄂尔多斯地区,选择巢室数 > 300 的沙漠石蜂 *Megachile* (*Chalicodoma*) *desertorum* Morawitz 巢区,通过标记巢室和雌蜂,在整个成蜂活动期连续对沙漠石蜂的筑巢习性和行为进行了观测研究。结果显示:该蜂一生一般能建 8~12 个巢室,优先利用未被破坏的旧巢。利用旧巢的过程为:选址、清理、修整、贮粮、产卵和封闭巢口;构筑新巢的过程为选址、筑巢、贮粮、产卵、封闭巢口、包埋巢室。构筑一个新巢室需采泥 40 多次,每巢室蜂粮需采集 13~21 次,每巢室产卵 1 枚。

关键词 沙漠石蜂,筑巢,贮粮,产卵,行为

The nesting habit and behavior of *Megachile* (*Chalicodoma*) *desertorum*

LUO Ju-Fu LIU Qiang^{**}

(College of Life Science, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China)

Abstract The nesting habits and behavior of *Megachile* (*Chalicodoma*) *desertorum* Morawitz were observed for the duration of the adult life-cycle in the West Erdos Region from 2004 to 2005. The results indicate that this species constructs 8 to 12 nests throughout its life, and that it preferentially uses old, undestroyed nests. The process of restoring an old nest includes site selection, site clearing, nest maintenance, storing food, oviposition and sealing the nest entrance. The process of building a new nest included opening the nest, storing food, oviposition, sealing the nest entrance and lining cells. Each new cell required mud to be collected more than 40 times and was provisioned with bee-bread 13–21 times. One egg was deposited in each cell.

Key words *Megachile* (*Chalicodoma*) *desertorum*, nesting, reserving food, ovipositing, behavior

研究筑巢习性与巢穴结构对了解蜜蜂总科的系统学、行为学、生态学及演化等问题都将提供丰富的生物学、生态学本底资料和依据(吴燕如, 1965; Michener 2000)。我国地域辽阔,蜜蜂资源比较丰富。据吴燕如(1965)估计,我国蜜蜂总科种类有 3 000 余种,在《中国动物志:准蜂科和蜜蜂科》(吴燕如 2000)与《中国动物志:切叶蜂科》(吴燕如,2006)中,共记录中国蜜蜂种类 576 种(亚种)。近年来一些学者对火红拟孔蜂 *Hoplitis pyrrhosoma* Wu(刘强和张丽香,2002)、油茶地蜂 *Andrena camellia* Wu(丁亮等,2007)、海切叶蜂 *Megachile maritima*(蒙艳华和徐环李,2007)、双斑切叶蜂 *Megachile leachella* Curtis(蒙艳华和徐环李,2008)等野生蜜蜂的筑巢行为进行了研究,但

是与我国已知种类相比,蜜蜂营巢生物学(李捷等 2007)方面的研究工作较少。

沙漠石蜂 *Megachile* (*Chalicodoma*) *desertorum* Morawitz 隶属于蜜蜂总科 Apoidea,切叶蜂科 Megachilidae,切叶蜂属 *Megachile*,石蜂亚属 *Chalicodoma* Lepeletier,该亚属目前共报道 31 种(吴燕如,2006; Michener,2000)。早期法国的 Reaumur(梁守锵译,2001)对 *M.* (*C.*) *parietinum* 和 *M.* (*C.*) *siculum* 的筑巢习性进行了较为详细的记述,此后人们报道了 *M.* (*C.*) *disjunctum*、*M.* (*C.*) *monticulum*、*M.* (*C.*) *ericetorum*、*M.* (*C.*) *flavips*、*M.* (*C.*) *sculpturale*、*M.* (*C.*) *exilis* 及 *M.* (*C.*) *campanulae* 等多种石蜂的筑巢习性和行为,并进行了分析和概括(O'Toole and Raw,1999)。

^{*} 资助项目:国家自然科学基金项目(39760018,30060011,30570344)、天津师范大学青年基金项目(52LJ83)。

^{**} 通讯作者, E-mail: lqtjnu@126.com

收稿日期:2010-08-29,接受日期:2011-05-05

我国已知石蜂 2 种,为中华石蜂 *Megachile* (*Chalicodoma*) *sinensis* Wu 和沙漠石蜂(吴燕如, 2006)。作者在西鄂尔多斯地区对沙漠石蜂的生物学特性(落巨福和刘强, 2006),筑巢场所、材料和蜂巢结构(落巨福和刘强, 2010),以及其拟寄生蜂(落巨福和刘强, 2009)和采访植物进行了研究,本文报道了沙漠石蜂的筑巢习性、行为和筑巢规律,为丰富和积累石蜂亚属筑巢行为的资料,保护其栖息环境和进一步开发利用提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 研究时间与地点

2004 年 4—5 月和 2005 年 4—7 月,在内蒙古西鄂尔多斯国家级自然保护区四合木核心区附近,选择巢室数 > 300 的沙漠石蜂巢区($E106^{\circ}53'$, $N39^{\circ}31'$)做为样地进行观测研究,研究地的地理环境和气候特征见杨持等(2002)。

1.2 观测方法

1.2.1 筑巢习性和年筑巢动态 2005 年 4 月上旬在样地进行连续观察,记录成蜂出巢的起始时间、每日筑巢蜂数量、产卵数量,观察持续整个成蜂活动期,在一般气象条件下样地内连续 7 d 无石蜂活动认为成蜂活动期结束。

1.2.2 筑巢行为的观测 用涂改液对雌性沙漠石蜂进行颜色标记后,采取目测及拍照进行观测,分别记录其筑巢各个阶段的具体行为:(1)在筑巢场所如何选择巢址及所用时间;(2)采集筑巢材料的方式及用时;(3)如何利用旧巢及利用旧巢完成一次产卵的时间,石蜂清理旧巢时在其外出后人为在巢内增加废物,直到石蜂放弃利用该旧巢,记录其持续清理时间;(4)如何构建新巢室,构建单个巢室所需外出采集筑巢材料的次数和每次回巢后的构建时间及完成一次产卵的时间;(5)为每个巢室采集蜂粮的次数及每次外出采集蜂粮的时间和回巢后蜂粮的处理时间;(6)产卵行为和产卵时间;(7)封闭巢室的次数和间隔时间及每次的封巢时间;(8)包埋蜂巢的持续时间。

1.2.3 日筑巢活动的观测 (1)连续记录整个雌蜂筑巢期的活动:早晨首只雌蜂开始活动的时间和当时的气温,每天最后一只雌蜂结束活动的时间;(2)晴好天气定时统计巢区内筑巢蜂数、贮粮

蜂数;(3)阴雨、大风、低温等特殊天气,调查巢区石蜂的活动情况。

1.3 测量指标定义和数据统计方法

各观测指标的定义如下:采泥时间(样本数 71)指沙漠石蜂从巢室飞到它衔泥团停落在巢室上所需时间;筑巢时间(样本数 90)指沙漠石蜂衔泥团回巢后到构筑巢室结束后再次飞走所需的时间;采集粉蜜时间(样本数 120)指沙漠石蜂从起飞离开巢室到携粉蜜停落在巢室上所需时间;吐蜜时间(样本数 84)指沙漠石蜂携粉蜜回巢并确认巢室后头部伸入巢内到退出所需时间;卸粉时间(样本数 110)指沙漠石蜂吐蜜后腹部伸入巢室内开始卸粉到腹部退出巢室所需时间;产卵时间(样本数 32)指沙漠石蜂携封口泥团回巢后腹部伸入巢室内到腹部退出开始封闭巢口所需时间。

2 结果与分析

2.1 筑巢习性

沙漠石蜂在西鄂尔多斯地区 1 年发生 1 代,一生一般能做 8~12 个巢室。雄蜂于 4 月中旬开始出巢活动,雌蜂晚于雄蜂 9 d 左右(即在 4 月下旬)出巢,一般在出巢后 2 h 内完成交尾,交尾后雌蜂开始独立筑巢、贮粮,然后产卵。5 月上旬为种群筑巢高峰期,此后日产卵数逐渐减少,下旬基本全部停止构筑新巢和产卵,开始包埋巢室(图 1)。6 月末绝大部分个体死亡,极少数个体活动到 7 月上旬。

沙漠石蜂有利用旧巢的习性,交尾后的雌蜂首先选择损坏较小的旧巢,经修理后加以利用。直到在巢区内找不到可利用的旧巢,该蜂才在蜜源植物附近坚硬的石头、干打垒土墙、灌木枝条、水泥柱及钢窗框等物体表面上,用唾液与干燥沙土制作泥团筑巢。利用旧巢的过程为选址、清理、修整、贮粮、产卵和封闭巢口;构筑新巢的过程包括选址、筑巢、贮粮、产卵、封闭巢口、包埋巢室。晴好天气记录 2 只雌蜂(一只利用旧巢、一只构筑新巢)的筑巢产卵过程,其中利用旧巢者从清理巢室到封闭巢口结束共用时 6.15 h,而构筑新巢者从开始筑巢到封闭巢口共用时 8.17 h,即在蜜源植物、气象因素等条件基本相同的情况下,利用旧巢产卵比构筑新巢少用 2 h 左右。

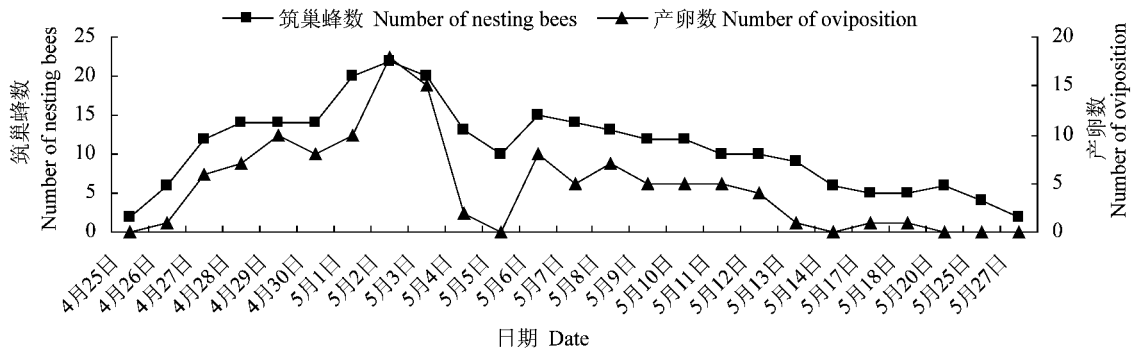


图 1 2005 年沙漠石蜂种群筑巢及产卵动态

Fig. 1 The dynamic of nesting and ovipositing of *Megachile (Chalicodoma) desertorum* in 2005

2.2 筑巢行为及观测指标比较分析

2.2.1 选择巢址 雌蜂在交尾后立即开始寻找可以利用的旧巢,先在巢区贴近墙面作快速平行飞行,发现直径 4~8 mm 的小洞时便减速盘旋,伸展触角碰触洞口;不时停落在巢口,将触角末端伸至巢内拍打,然后转身用腹部末端测量巢口;如选定,则立即开始清理巢内废物,加以利用;如放弃则继续寻找。寻找和选择旧巢的过程一般需要 5~30 min 左右,用时与巢区内筑巢雌蜂的数量成正比,与巢区内可用旧巢数成反比。

当巢区内没有可用的旧巢时,石蜂便开始寻找适合的筑巢场所构筑新的巢室,已利用旧巢完成几次产卵的个体一般在已用旧巢旁边构筑新巢,确定这样的巢位只需几分钟。未利用旧巢产卵的个体和已用旧巢边无法构筑新巢的个体,一般要在巢区内选择构筑新巢的地址,选址时,也是先在巢区贴近墙面作快速平行飞行,在飞行中不时地用触角碰触土墙或石头等物体的凹陷部位,

不时停落并用触角接触墙面进行 1~5 min 的探测,确定新巢位需要十几到几十分钟不等,与筑巢场所的多寡和筑巢蜂的数量相关,一个巢区内筑巢场所多、筑巢蜂少,确定新巢位所花的时间就少,反之则多。

2.2.2 采集筑巢材料 雌蜂在巢基 30 m 的范围内采集沙土(图版 I:1),用前足和上颚将唾液和沙土(粒径 < 0.15 mm)先混和成很小的泥团,然后不断转动泥团使之粘取地面上的沙土,再以唾液湿润,后再粘取沙土,如此重复多次使泥团体积不断增大,至直径约 3.5 mm 左右衔回使用。在构建蜂巢的不同部位时会对泥团进行不同的加工,构筑巢壁时,要用唾液将泥团调制的更具可塑性;如果用于涂抹巢室内壁,则用唾液把泥团制成可使内壁光滑防漏、精细均匀的泥浆;而在包埋巢包时,就将制好的泥团衔在有沙粒(> 0.15 mm)的地方,滚动泥团,粘取沙粒,且随着包埋的结束所用沙粒的体积逐渐增大。

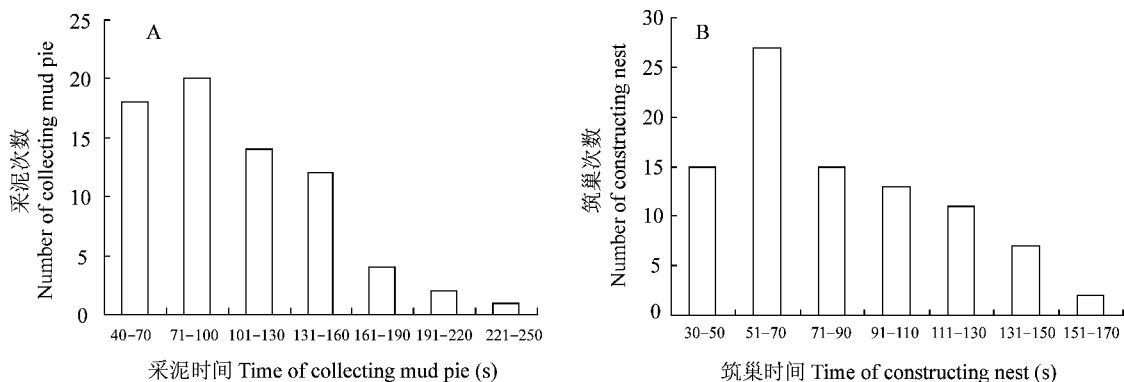


图 2 沙漠石蜂的采泥时间(A)和筑巢时间(B)

Fig. 2 The time of collecting mud pie (A) and constructing nest (B) of *Megachile (Chalicodoma) desertorum*

沙漠石蜂采集一次筑巢材料的时间从 40 ~ 248 s 不等,平均(103 ± 42.59) s,90% 以上的情况下采泥时间在 40 ~ 160 s 之间(图 2: A)。

2.2.3 利用旧巢 选定要利用的旧巢后,雌蜂用上颚啃咬扩大巢口,并用腹部测量,直至腹部能自由出入为止,即巢口内径达 6 ~ 8 mm。然后用上颚将巢室内的旧茧膜撕成小块,逐一剥离扔弃,用唾液将茧膜碎屑和沙土和成泥团,再用上颚夹起飞到距巢口 2 m 的范围内扔掉。不同旧巢需要的清理时间不同,最少需 10 min,如果人为在其整理好的旧巢中不断加入杂物或沙土,雌蜂会不断地清理,清理时间最长可持续 4 h。偶尔会出现雌蜂咬开未出蜂的旧巢加以利用的现象,充分说明沙漠石蜂优先利用旧巢的习性。清理完成后,雌蜂开始外出采集泥团修整巢口并用泥浆涂抹内壁,待旧巢修缮完成后,石蜂便开始贮存蜂粮。

2.2.4 构建新巢 选定新巢位后,沙漠石蜂首先在巢基上涂抹泥浆,涂过泥浆的长椭圆形巢基做为新巢的一侧巢壁,约占整个巢壁的 $1/4 \sim 1/3$; 然后在巢壁的最下端构筑巢底,用前足把泥团固定在涂过泥浆的巢基下边,稀释并用上颚将其粘压在巢基上,加泥 4 ~ 5 次后就可形成一个斜上翘的匙状巢底;然后沿巢基两侧和巢底上缘不断垒砌泥团,垒砌时身体倒立,中、后足稳定身体,用上颚和前足涂抹、固定泥团(图版 I: 2)。加泥 19 次左右即可筑成高约 7.5 mm 的桶状巢室,这一过程需用 1 h 左右。随后开始贮粮,贮粮和加筑巢壁相间进行,直至筑成新巢室。

沙漠石蜂加筑一次巢壁的时间从 30 ~ 167 s 不等,平均(81.59 ± 32.67) s,90% 的情况下使用一个泥团加筑蜂巢的时间在 30 ~ 130 s 之间(图 2: B)。

2.2.5 贮粮 沙漠石蜂的蜂粮由蜜源植物的花粉和花蜜混合而成,雌蜂外出采集可同时采回花蜜和花粉。采集时,花蜜暂存在蜜囊内,花粉粘在腹毛刷上。采集归来后,沙漠石蜂头部先伸入巢内,确认是自己的巢室后,将蜜囊内的蜂蜜吐入巢中(图版 I: 3),然后退出转身,尾部进入巢内,用后足卸下腹毛刷上的花粉(图版 I: 4)。卸粉时,先用两后足一起从前到后刷 3 ~ 4 次,然后双后足交替从侧面刷 3 ~ 4 次,最后刷掉粘在腹部末部的花粉,如此重复几次即可卸尽。卸粉结束后通常会再次转身,用上颚搅拌花粉和花蜜,使之均匀混

和。在贮粮即将结束前,往往要进行 3 ~ 4 次只吐蜜不卸粉的贮粮及搅拌,稀释蜂粮,可能为使之适于初龄幼虫取食和消化。一只幼虫发育所需的蜂粮约 0.25 g,需外出采集 13 ~ 21 次。

构筑新巢的个体每贮粮 2 ~ 6 次后,要采泥 1 ~ 4 次加高一次巢壁,然后再次贮粮,如此交替工作直到贮粮结束、巢室完全筑成,这一过程中共加泥约 20 次。沙漠石蜂构筑一个新巢室需采泥 40 多次,用时 6 ~ 8.5 h。

沙漠石蜂一次外出采集粉蜜时间从 6 ~ 27 min 不等,平均(13.46 ± 4.43) min,96% 以上的情况下一次外出采集粉蜜时间在 8 ~ 20 min 之间(图 3: A)。一次吐蜜时间从 10 ~ 129 s 不等,平均(56.40 ± 22.96) s,84.5% 以上的情况下一次吐蜜时间在 30 ~ 89 s 之间(图 3: B)。一次卸粉时间从 11 ~ 120 s 不等,平均(50.15 ± 23.85) s,85.4% 以上的情况下一次卸粉时间在 11 ~ 70 s 之间(图 3: C)。

2.2.6 产卵与封闭巢口 贮粮结束后,雌蜂抹泥修整巢口后,再次外出采泥,上颚衔泥团(干重约 24 mg)回巢,确定巢室后,衔泥退入巢内,在蜂粮上产卵(图版 I: 5),每巢产卵 1 枚。产卵时间从 17 ~ 70 s 不等,平均(33.13 ± 11.01) s,90.6% 以上的情况下一次产卵需要的时间在 17 ~ 46 s 之间(图 3: D)。

产卵后,立即转身用上颚所衔泥团封闭巢口,产卵前采回的泥团一般可以封闭巢口(图版 I: 6),此过程需要 2 ~ 3 min 左右,有时也需再次采泥才能将巢口封闭。封口后,沙漠石蜂在 10 ~ 40 min 后回到巢室,此时巢口基本干燥硬化,继续在巢口加泥 2 ~ 3 层,完成封口。

2.2.7 加固包埋巢室 利用旧巢的个体在封闭巢口后,在巢口加泥涂抹使之与巢包表面持平。然后继续在该巢室所在巢包上寻找、利用旧巢,至该巢包上无巢可用时,沙漠石蜂封闭、涂抹巢包上其它并未使用的巢口或洞口,使整个巢包表面严实完整后才离开巢包,对旧巢包完整部位不重新包埋。

构筑新巢的个体封闭一个新巢后,一般在巢壁与巢基的连接处构筑下一个巢室。先要填平巢壁与巢基间的夹缝作为新巢壁的一面,在此基础上逐步完成。巢室相联共用部分巢壁,不仅省时省力而且使巢室坚固。加固作用也发生在正贮粮

蜂对已完成巢室或巢包不断的抹泥时。当停止产卵后, 沙漠石蜂开始包埋自己构筑的所有巢室, 有时也会将邻近处其它个体所筑巢室一并包埋。正常情况下包埋时间持续 20 d 左右, 至雌蜂死亡前

结束。包埋过程中用泥团粘取沙粒(粒径大于 0.5 mm) 来涂抹巢包的外壁。包埋厚度并不均匀, 不同位置巢室的巢壁厚度一般在 2~10 mm 之间, 位于低凹或巢基内侧的巢室包埋较厚。

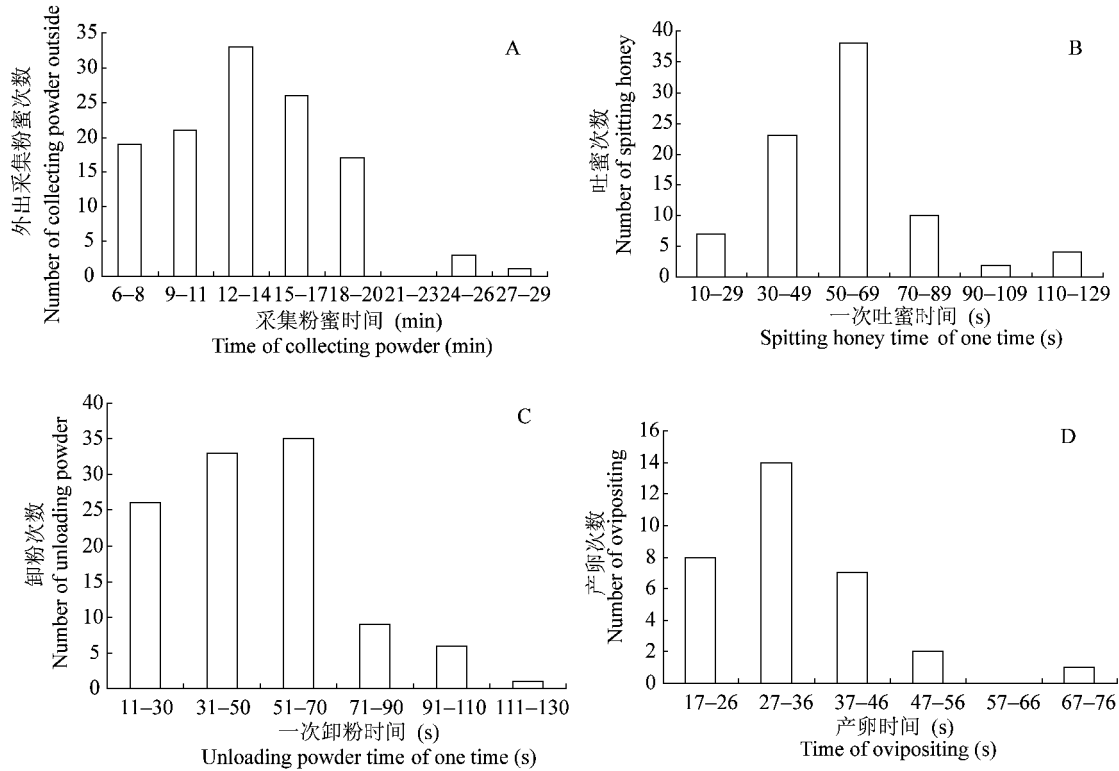


图3 沙漠石蜂的采集粉蜜时间(A)、吐蜜时间(B)、卸粉时间(C)和产卵时间(D)

Fig. 3 The time of collecting powder and honey(A), spitting honey(B), unloading powder(C) and ovipositing(D) of *Megachile (Chalicodoma) desertorum*

2.3 日筑巢活动

沙漠石蜂雌蜂夜间栖息于筑巢场所东、南向的墙壁或其它物体上的孔洞等避风处, 从不在当日构筑或贮粮的巢室内过夜。晴好天气, 在气温达到 10℃ 时陆续出来活动, 当地 4—5 月一般在早晨 7:00—9:00 气温达到 10℃。雌蜂外出寻找蜜源植物补充营养后, 回到巢区开始工作。前一日完成封盖的雌蜂先回到封闭的巢室涂抹巢壁, 然后在其旁边选择利用旧巢或构筑新巢; 未完成封盖的将巢内蜂粮上的尘土清理后开始增高巢壁或涂抹巢口。9:00 左右陆续开始外出采集, 然后因筑巢需要轮替筑巢和贮粮, 产卵多发生在 14:00—17:30 之间。17:00 以后沙漠石蜂很少外出采集, 多在修筑巢室, 19:00 左右停止活动。晴好天气一日内利用旧巢可完成 1~2 次产卵, 构筑新

巢因筑巢时间较长一般只能完成 1 次产卵, 阴雨、低温(气温低于 10℃) 或大风(风速 > 5.5 m/s) 天气, 停止或较少活动, 多栖息或涂抹构筑蜂巢, 极少贮粮和产卵。

3 结论与讨论

雌蜂出巢后寿命 35 d, 期间产卵 8~12 枚, 一生产卵数与当年成蜂活动期气象条件、蜜源植物的开花情况以及出巢先后有关, 如蜜、粉源充足, 但多阴雨、大风或低温天气, 因成蜂不能外出活动而产卵数较少。如晴好天气居多, 但因蜜源植物被动物取食造成局部的蜜、粉源不足, 会影响石蜂的贮粮速度从而导致产卵数减少。因利用旧巢产卵较构筑新巢完成产卵用时较少, 且先出巢者利用旧巢的产卵次数多于后出巢者, 所以在气象和

蜜源条件等同的情况下先出巢者的产卵数多于后出巢者。沙漠石蜂采泥筑巢与访花贮粮总是交替进行,即使所用旧巢不需加筑,也会采泥涂抹到巢室所在的巢包上,作者认为这一行为除具有加固巢室的作用外,可能与体力调整和唾液分泌规律有关。

沙漠石蜂在贮粮过程中,每次采集归来,都要将头探入巢内检查,如果巢内蜂粮上有杂物存在,石蜂会迅速的用上颚将其叼起,抛到巢外,然后才吐蜜、卸粉。在其贮粮过程中,如果人为将沙土或小木棍等杂物放入巢中,都会被其清理出巢。石蜂衔着封巢泥团回巢产卵,产卵后立即转身用事先备好的泥团将巢口封闭。如人为干扰石蜂的封巢过程,使其产卵后 30 min 内未能封巢,石蜂就会将巢内自己产的卵扔掉,重新采泥、产卵、封巢;沙漠石蜂的这一习性,对防止封闭巢口之前与产卵之后被盗寄生昆虫寄生或蜂粮的污染具有重要意义。

沙漠石蜂雌蜂在筑巢、贮粮和产卵过程中,对所用或构筑的巢室有明显的领域保护行为,作者对其进行了观测研究,并根据行为表现及作用的不同进行了分类,同时分析了蜂巢距离、单位筑巢场所内雌蜂数量对领域行为发生的影响(另文发表)。

沙漠石蜂在坚固的物体表面筑巢,其筑巢行为基本上完全暴露,非常适合进行行为学试验,是较好的野生蜜蜂行为学研究材料。

参考文献(References)

- 丁亮,黄敦元,张彦周,黄海荣,李捷,朱朝东. 2007. 油茶地蜂营巢生物学观察. *昆虫学报*, 50(10): 1077—1082.
- Reaumur F 著,梁守锵译. 2001. *昆虫记*(1卷). 广州:花城出版社. 218—254.
- 李捷,朱朝东,王凤鹤,黄敦元,张彦周,丁亮,黄海荣. 2007. 野生蜜蜂及其传粉作用的研究现状. *生物多样性*, 15(6): 687—692.
- 刘强,张丽香. 2002. 火红拟孔蜂的筑巢习性和行为. *动物学杂志*, 37(6): 8—12.
- 落巨福,刘强. 2006. 沙漠石蜂的生物学特性. *昆虫知识*, 43(3): 352—355.
- 落巨福,刘强. 2009. 巨型褶翅小蜂的生活史和产卵行为. *昆虫知识*, 46(1): 77—81.
- 落巨福,刘强. 2010. 沙漠石蜂的筑巢材料和蜂巢结构. *昆虫知识*, 47(1): 172—176.
- 蒙艳华,徐环李. 2007. 海切叶蜂的筑巢和访花行为. *昆虫学报*, 50(12): 1247—1254.
- 蒙艳华,徐环李. 2008. 双斑切叶蜂的筑巢习性. *昆虫学报*, 51(11): 1170—1176.
- Michener CD. 2000. *The Bees of the World*. London: Johns Hopkins University Press. 539—568.
- O' Toole C, Raw A. 1999. *Bees of the World*. Lond: Blandford. 61—76.
- 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. 1—19.
- 吴燕如. 2000. *中国动物志*, 膜翅目: 准蜂科, 蜜蜂科. 北京: 科学出版社. 1—58.
- 吴燕如. 2006. *中国动物志*, 膜翅目, 切叶蜂科. 北京: 科学出版社. 318—320.
- 杨持,王迎春,刘强,张云飞,张颖娟. 2002. *四合木保护生物学*. 北京: 科学出版社. 6—7.

图版 I 沙漠石蜂的筑巢习性和行为

Plate I The nesting habit and behavior of *Megachile (Chalicodoma) desertorum* Morawitz

1. 采集沙土制作泥团 Collecting sand for making mud pie; 2. 构筑巢壁 Constructing nest wall; 3. 吐蜜 Spitting honey; 4. 卸粉 Unloading powder; 5. 衔泥团产卵 Ovipositing with mud pie; 6. 封闭的巢室 Sealed nest. Bar = 10 mm.