

凹唇壁蜂蛹期形态发育观察*

马艺翔^{1,2**} 王光召^{1,2} 宋莹莹² 高欢欢² 郭文秀² 李丽莉²
门兴元² 马朋涛¹ 王桂萍^{2***} 于毅^{2***}

(1. 烟台大学生命科学学院, 烟台 264006;

2. 山东省农业科学院植物保护研究所, 山东省农业有害生物绿色防控重点实验室, 济南 250100)

摘要 【目的】凹唇壁蜂 *Osmia excavata* 是我国重要授粉昆虫之一, 在北方果树授粉中有极其重要的作用。凹唇壁蜂蛹期是成虫各组织器官形成、生长发育和生殖系统发育成熟的关键时期。本研究旨在探讨凹唇壁蜂蛹期的发育历期、形态特征、生殖器官的辨别及体型的测定。【方法】取化蛹至成虫羽化期间的蜂茧, 解剖选取复眼颜色发育一致的凹唇壁蜂, 进行室内观察和拍照。【结果】凹唇壁蜂蛹期发育过程中复眼颜色变化明显, 从粉色、褐色、褐黑色到黑色。粉色复眼蛹发育至褐色复眼蛹的平均历期为(7.00±0.13) d, 褐色复眼蛹发育至褐黑色复眼蛹的平均历期为(6.57±0.17) d, 褐黑色复眼蛹发育至黑色复眼蛹的平均历期为(7.13±0.21) d, 黑色复眼蛹至头胸部出现黑色的平均历期为(8.54±0.24) d。凹唇壁蜂蛹期变化主要为复眼颜色、外部形态结构、体表颜色及卵巢和精巢出现。当复眼颜色发育至黑色时, 雌蜂体重明显大于雄蜂体重($P < 0.01$), 雌蜂体型较大, 腹部末端较为尖锐, 有突出的产卵瓣, 2个卵巢左右对称, 每个卵巢有3根卵巢管; 雄蜂体型较小, 腹部末端较为圆钝, 无突起, 精巢左右各一, 合并成“Y”型, 精巢和卵巢均呈白色透明状。【结论】凹唇壁蜂蛹期内部各组织器官和外部形态发生巨大变化, 从预蛹形态逐步发育为成虫形态, 各组织器官从无到有, 其生长和发育逐渐成熟。本研究探明了凹唇壁蜂蛹期各阶段发育时间及其形态变化特征, 明确了蛹期雌性和雄性的形态差异、体重以及卵巢和精巢的形态特征, 为深入研究凹唇壁蜂器官生长、分化和发育奠定了基础。

关键词 凹唇壁蜂; 蛹期; 发育历期; 形态特征

Observations on the morphological development of the pupal stage in *Osmia excavata*

MA Yi-Xiang^{1,2**} WANG Guang-Zhao^{1,2} SONG Ying-Ying² GAO Huan-Huan² GUO Wen-Xiu²
LI Li-Li² MEN Xing-Yuan² MA Peng-Tao¹ WANG Gui-Ping^{2***} YU Yi^{2***}

(1. School of Life Sciences, Yantai University, Yantai 264006, China; 2. Institute of Plant Protection, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Shandong Key Laboratory for Green Prevention and Control of Agricultural Pests, Jinan 250100, China)

Abstract 【Aim】*Osmia excavata* is one of the most important pollinators in China, playing a crucial role in the pollination of fruit trees in the northern regions of the country. The pupal stage is a critical period for the formation of tissues and organs, growth, and development, and reproductive system maturation in adults. This study aims to investigate the developmental duration, morphological traits, reproductive organs, and the body mass of *O. excavata* during the pupal stage. 【Methods】The cocoons were carefully extracted and bees sharing the same compound eye color were dissected in the laboratory for analysis. 【Results】The results showed that the color of the compound eye of *O. excavata* changed significantly during the pupal stage, transitioning from pink to brown, brown to black, before ultimately becoming black. The average duration of the transition in eye color of *O. excavata* pupae was (7.00±0.13) d from pink to brown, (6.57±0.17) d from brown to brown-black, and (7.13±0.21) d from brown black to black. The average duration from a black-eyed pupa to the development of a black head and

*资助项目 Supported projects: 国家中药材产业技术体系建设专项基金项目(CARS-21); 山东省蜂产业技术体系项目(SDAIT-24-03)

**第一作者 First author, E-mail: myx4362@163.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: wangguiping1018@126.com; robertyuyi@163.com

收稿日期 Received: 2023-12-29; 接受日期 Accepted: 2024-05-21

thorax was (8.54 ± 0.24) d. The primary transformations seen during the pupal stage included changes in the compound eye color, external morphological structure, body surface color, and ovary and testicle structures. The weight of female bees is significantly more than male bee when the color of the compound eye turned black ($P < 0.01$), the female bee is larger, the end of the abdomen is more sharp, there are prominent oviposition petals, the two ovaries are symmetrical, and each ovary has three ovarian tubes; The male bee is small, the end of the abdomen is relatively round and blunt, there is no bulge, the left and right of the sperm nest, merge into a "Y" shape, and the sperm nest and ovary are white and transparent. **[Conclusion]** The pupal stage of *O. excavata* undergoes significant internal and external changes during development. As it develops from the pre-pupa to the adult stage there is a gradual development of the internal tissues and organs, as well as changes in the external morphology. Our research investigated developmental duration and morphological changes during the pupal stage of *O. excavata*. We identified differences in morphological traits, body mass, and the morphology of ovaries and testes between females and males throughout this phase. Our findings establish the foundation for comprehensive research into organ growth, differentiation, and development in the solitary wasp, *O. excavata*.

Key words *Osmia excavata*; pupal stage; developmental duration; morphological characteristics

凹唇壁蜂 *Osmia excavata* 属于膜翅目 Hymenoptera 蜜蜂总科 Apoidea 切叶蜂科 Megachilidae 壁蜂属 *Osmia* 的独栖性授粉昆虫, 广泛分布于我国山东、陕西、山西、河南、河北、新疆、辽宁和江苏等地区(魏永平等, 2000)。多项研究表明, 与社会性昆虫意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 相比, 凹唇壁蜂具有耐低温、日活动时间长、访花频率快、授粉效率高和便于管理等特点, 广泛应用于我国北方梨、苹果、樱桃等果树的传粉(周伟儒等, 1992; 周伟儒, 1994; 魏永平等, 2001; 何伟志和周伟儒, 2009)。自然条件下, 该蜂主要在土壁、石洞和墙壁等洞穴中筑巢室, 采集花粉繁育后代。人工管理条件下, 多选择人工制作的芦苇或纸巢管营巢(魏枢阁和周伟儒, 1992)。野外观察发现, 凹唇壁蜂 1 年发生 1 代, 卵、幼虫和蛹在巢管内生长发育, 卵期 3-4 d, 幼虫期 20-25 d, 蛹期 25-30 d, 以滞育状态下的成虫在茧内越冬。翌年 3 月下旬成虫陆续破茧出巢, 一般雄蜂较雌蜂早 1-2 d 出巢, 雌蜂出巢后即可完成访花、交配、筑巢和产卵等行为(徐环李等, 1994; 窦飞越等, 2022)。

在蛹期, 昆虫进行内部器官生长和分化, 形成成虫器官。在此变态阶段, 为了适应从幼虫期到成虫期感官和运动系统的变化, 昆虫内部各组织器官和外部形态发生巨大变化(郑爱娟, 2010)。一般而言, 不同日龄的蛹外部形态结构差异较大。研究发现, 腹节节数合并、并胸腹节

出现、复眼颜色变化、螫针发育、虫体颜色和绒毛出现是鉴别蛹外形的重要特征(Jay, 1962; 张书方, 1979; 余林生和孟祥金, 2001)。本研究通过解剖、拍照和观察, 探索凹唇壁蜂蛹期的发育历期、形态特征、蛹后期雌雄区分以及蛹后期卵巢和精巢发育结构, 旨在明确凹唇壁蜂蛹期发育的形态变化过程, 为研究凹唇壁蜂器官生长、分化和发育奠定形态学基础。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

供试凹唇壁蜂由烟台必丰农业科技有限公司提供。

1.2 凹唇壁蜂蛹的发育历期观察

取化蛹到成虫羽化期间的蜂茧, 用剪刀从茧的头部先剪取一个 1-3 mm 的小孔, 鉴别凹唇壁蜂的发育形态。选取复眼颜色发育一致的凹唇壁蜂随机分为 4 组, 每组 400 头, 第 1 组用于观察粉色复眼蛹到褐色复眼蛹发育天数, 第 2 组用于观察褐色复眼蛹到褐黑色复眼蛹发育天数, 第 3 组用于观察褐黑色复眼蛹到黑色复眼蛹发育天数, 第 4 组用于观察黑色复眼蛹到头部、胸部出现黑色蛹发育天数。每天上午 9:00 观察其复眼颜色并记录, 每 24 h 观察 1 次, 统计复眼颜色不同变化类别的发育天数, 直至观察的蛹全部羽

化为成虫或死亡为止。

1.3 凹唇壁蜂蛹的形态发育观察

取化蛹到成虫羽化期间的蜂茧 100 头, 用剪刀小心将茧的一侧剪开, 用尖头镊剖开茧轻轻取出虫体。选取不同日龄的凹唇壁蜂用尼康 SMZ745T 显微镜进行拍照并观察记录头部、口器、单眼、复眼、触角、足、翅、体表颜色和体壁绒毛等主要形态特征。

1.4 凹唇壁蜂蛹期生殖器官的辨别及体型测定

取化蛹到成虫羽化期间的黑色眼蛹 50 头, 用尼康 SMZ745T 显微镜对凹唇壁蜂腹部末端生殖器官进行拍照, 观察辨别雌雄。

取化蛹到成虫羽化期间的蜂茧 100 头, 清理茧表面的白色丝膜后辨别蜂茧的顶部和底部, 并用尼康 SMZ745T 显微镜进行拍照, 人为破茧后取茧内的黑色眼蛹进行称重。

1.5 凹唇壁蜂蛹期不同时期雌蜂卵巢和雄蜂精巢的解剖

取化蛹到成虫羽化期间的蜂茧 50 头, 人为破茧后选取不同复眼颜色的凹唇壁蜂进行卵巢和精巢解剖, 并用尼康 SMZ745T 显微镜进行拍照。

1.6 数据处理

利用 IBM SPSS Statistics 27 软件采用独立样本 t 检验进行差异显著性分析, 数据采用 Microsoft Office Excel 2021 和 Microsoft Office PowerPoint 2021 进行统计和作图。

2 结果与分析

2.1 凹唇壁蜂蛹的发育历期

对复眼颜色发育一致的凹唇壁蜂进行观察, 分别统计粉色复眼蛹到褐色复眼蛹、褐色复眼蛹到褐黑色复眼蛹、褐黑色复眼蛹到黑色复眼蛹, 以及黑色复眼蛹到头部和胸部出现黑色的发育天数。从粉色复眼蛹变化到褐色复眼蛹的平均历期为 (7.00 ± 0.13) d, 其中变化天数占比最大的是 7 d, 为 34.72%, 其次是变化天数 8 d, 为

27.78%, 变化天数占比最小的是 10 d, 为 1.39% (图 1: A)。从褐色复眼蛹变化到褐黑色复眼蛹的平均历期为 (6.57 ± 0.17) d, 其中变化天数占比最大的是 7 d, 为 25.81%, 其次是变化天数 6 d, 为 24.73%, 变化天数占比最小的是 10 d, 为 1.08% (图 1: B)。从褐黑色复眼蛹变化到黑色复眼蛹的平均历期为 (7.13 ± 0.21) d, 其中变化天数占比最大的是 8 d, 为 25.00%, 其次是变化天数 7 d, 为 21.88%, 变化天数占比最小的分别是 11、3 和 12 d, 分别为 0、1.56% 和 1.56% (图 1: C)。从黑色复眼蛹变化到头部和胸部出现黑色的平均历期为 (8.5 ± 0.24) d。其中变化天数占比最大的是 8 d, 为 33.93%, 其次是 11 d, 为 21.43%, 占比最小的是 9 d, 为 3.57% (图 1: D)。

2.2 凹唇壁蜂蛹期的形态变化

凹唇壁蜂进入蛹期后, 虫体从内到外不断发生变化, 内部器官结构和外部形态不断分化、生长和发育, 直到成虫个体在茧内发育成熟破茧羽化。凹唇壁蜂蛹期变化主要为复眼颜色、外部形态结构、体表颜色及卵巢和精巢的出现。按照蛹期发育过程分为以下阶段 (图 2):

粉色复眼蛹: 体表颜色呈乳白色, 可明显看出头部、胸部、腹部已分化形成, 复眼一对呈淡粉色, 椭圆三角状, 单眼 3 只呈倒三角形, 位于额顶两复眼之间, 头部触角和口器等组织透明, 小翅和 3 对腹肢呈透明状蜷缩在胸部, 腹节已分化形成, 向内凹陷, 腹部体节明显有 5 节左右, 腹部背面可看到大量白色颗粒状 (梁锦英和赖友胜, 1984a, 1984b, 1984c, 1984d; 何波等, 2016)。

褐色复眼蛹: 体表颜色加深呈乳白色或淡黄色, 复眼颜色呈褐色, 头部触角和口器自然下垂呈透明状, 小翅透明蜷缩紧靠胸背部, 3 对腹肢透明蜷缩紧靠胸部, 腹部背面白色颗粒状变少, 其余变化不明显。

褐黑色复眼蛹: 体表颜色加深呈淡黄色, 复眼颜色变为褐黑色, 腹部背面白色颗粒状变少, 可隐约看到深色的肠道, 其余变化不明显 (Yu et al., 2008)。

黑色复眼蛹: 体表颜色加深呈淡黄色, 复眼颜色逐渐加深呈黑色, 腹部背面白色颗粒状明显

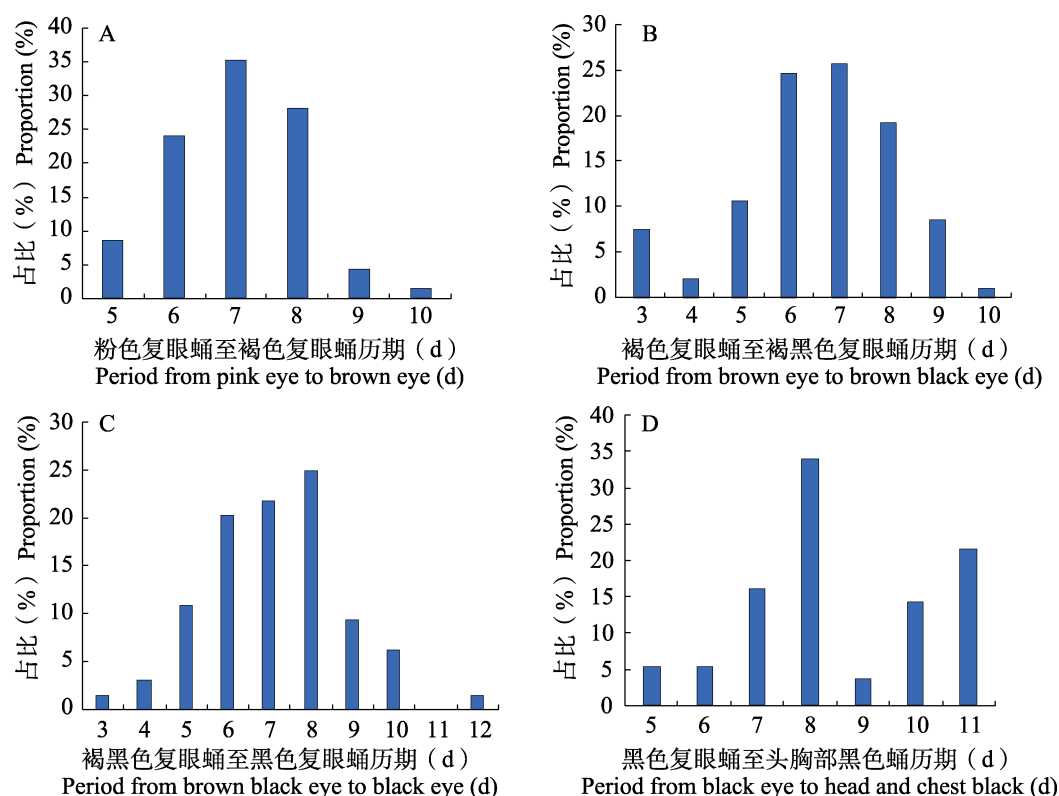


图 1 凹唇壁蜂蛹的发育历期

Fig. 1 Developmental duration of pupa of *Osmia excavata*

减少, 其余变化不明显。

头部和胸部出现黑色蛹: 头部、胸部、腹部已明显分化形成, 头部和胸部颜色先于腹部变化逐渐变为黑色, 头部触角、口器及腹部仍有部分呈淡黄色, 胸部翅膀呈透明状蜷缩, 3 对腹肢粗壮, 腹部仍有个别白色颗粒, 体节明显, 节间处随头部、胸部同时变黑并开始有白色绒毛出现。

头部、胸部和腹部出现黑色蛹: 头部、胸部和腹部整体逐渐变为黑色, 体壁变硬有光泽, 头部触角、口器及腹部变化稍慢, 有部分呈棕黄色, 小翅脉络分明渐渐展开, 头部、胸部、腹部开始有绒毛出现, 且腹部节间绒毛增多浓密, 整齐排列呈棕色, 可根据腹部有无棕黄色腹毛刷辨别雌雄, 此时虫体准备羽化发育为成虫 (赵剑宇, 2019)。

2.3 凹唇壁蜂蛹期生殖器官的辨别及体型测定

取化蛹到成虫羽化期间的蜂茧, 清理茧表面的白色丝膜后, 可看到蜂茧一端有一个突起, 较为尖锐, 为蜂茧顶部, 即凹唇壁蜂头部; 另一端

无突起, 较为圆钝, 为蜂茧底部, 即凹唇壁蜂尾部 (图 3: A)。此外, 也可从蜂茧形状推测凹唇壁蜂雌雄, 蜂茧较粗大的多为雌蜂, 蜂茧较细小的多为雄蜂。

经解剖拍照观察, 化蛹到成虫羽化期间, 黑色复眼蛹开始出现性别分化, 生殖器官已初步形成, 主要从体型和腹部末端进行辨别, 雌蜂一般体型较大, 腹部末端较为尖锐, 有突出的产卵瓣, 雄蜂一般体型较小, 腹部末端较为圆钝, 无突起 (图 3: B)。

分别取 30 头黑色复眼蛹雌蜂和雄蜂进行称重, 结果显示雌蜂的平均重量为 (0.14 ± 0.00) g, 雄蜂的平均重量为 (0.07 ± 0.00) g, 雌蜂与雄蜂体重之间呈极显著性差异 ($F = 8.26$, $t = 24.10$, $P < 0.01$), 即雌蜂重于雄蜂 (图 4)。

2.4 凹唇壁蜂蛹期不同时期雌蜂卵巢和雄蜂精巢解剖

经解剖拍照观察, 凹唇壁蜂蛹期复眼颜色发育为粉色和褐色时, 腹部内部充满了白色颗粒,

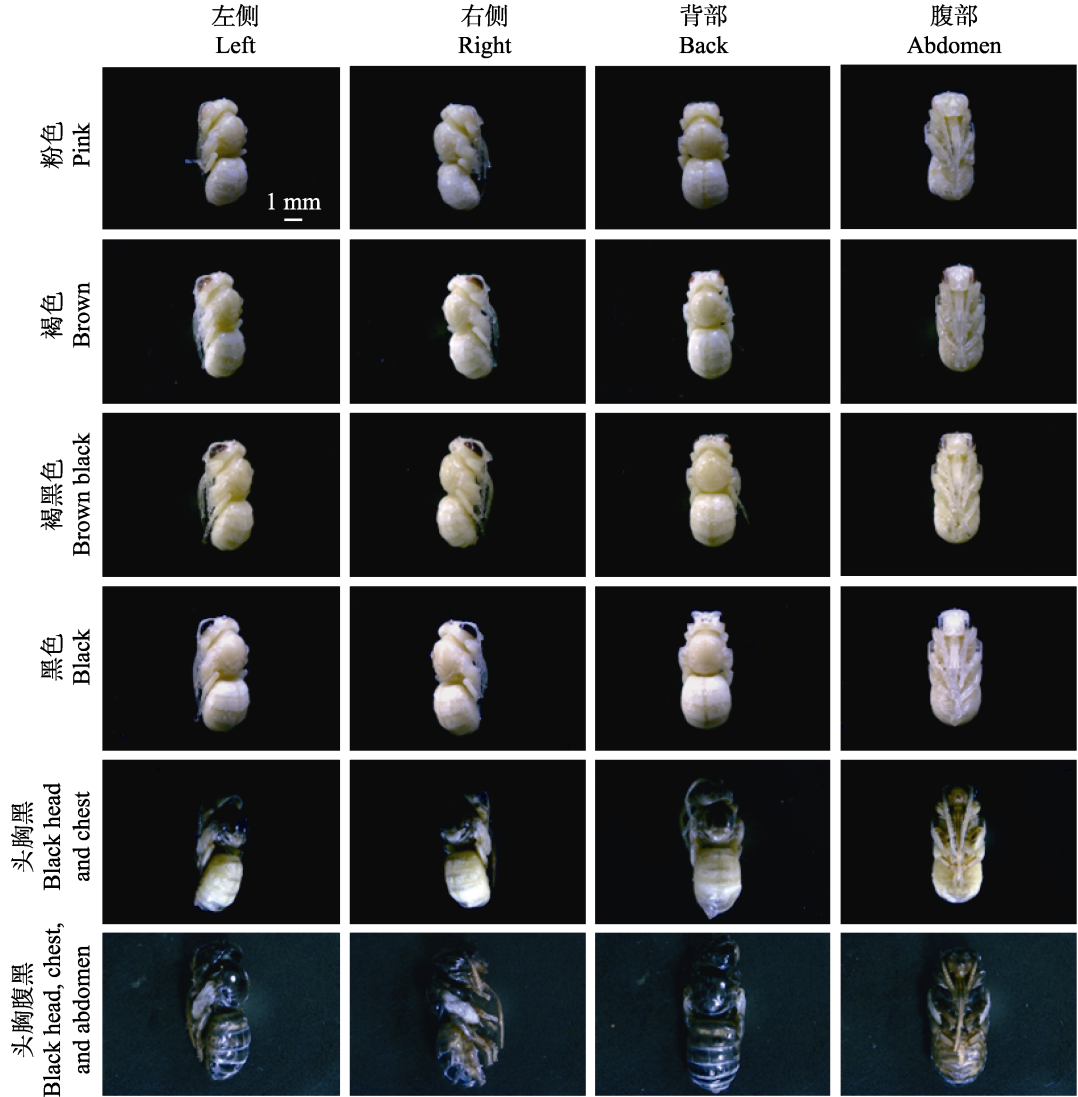


图 2 凹唇壁蜂蛹的形态变化
Fig. 2 Morphological changes of pupa of *Osmia excavata*

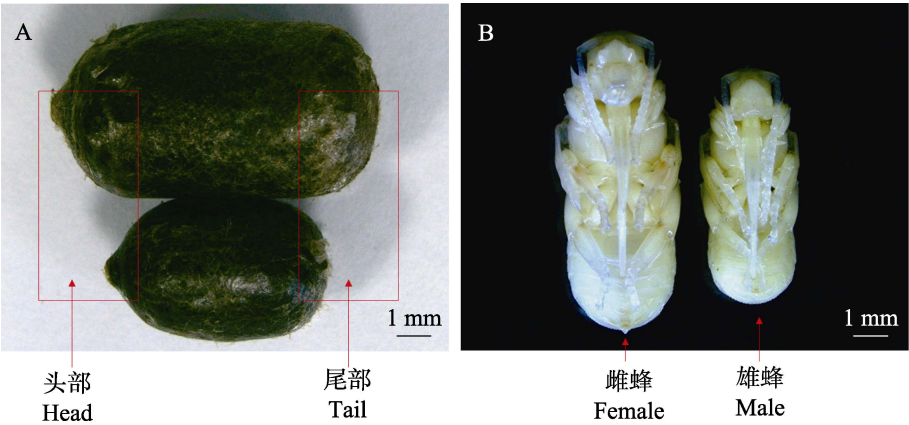


图 3 凹唇壁蜂茧和生殖器官的辨别
Fig. 3 Identification of cocoons and reproductive organs of *Osmia excavata*

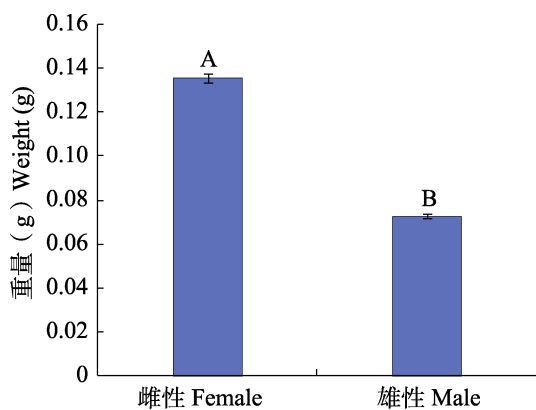


图 4 凹唇壁蜂雌蜂和雄蜂体重

Fig. 4 Body weights of females and males of *Osmia excavata*

图中数据为平均值±标准误, 柱上标有不同大写字母表示差异极显著 ($P < 0.01$, t 检验)。

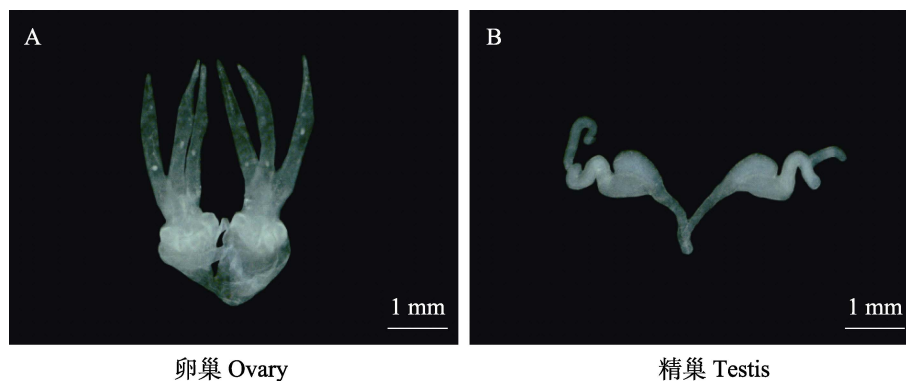
Data in the figure are mean±SE. Bars with different capital letters indicate extremely significant difference ($P < 0.01$, t -test).

呈浑浊状态, 未见有明显的生殖器官, 复眼颜色发育为褐黑色时, 卵巢管和精巢管如细丝状, 软而透明, 尚未完全发育成形, 内部无明显的细胞分化, 卵细胞尚无法分辨。复眼颜色发育为黑色时卵巢 (图 5: A) 和精巢 (图 5: B) 已初步成形。解剖观察结果表明, 雌蜂的 2 个卵巢左右对称, 一对侧输卵管后端开口汇合后与中输卵管相接, 前端开口分别与各自卵巢相接。每个卵巢分别由 3 根卵巢管组成, 每一根卵巢管向前伸出形成细长的端丝, 薄而软呈白色透明状。透过透明的卵巢管, 可清楚看到卵巢基部开始有卵粒产生, 但不多。精巢呈白色透明状, 左右各一, 合并成“Y”型, 每条精巢管的基部都有一短小柄

状的输精小管, 与输精管相通, 输精管向前为一段扭曲的细长管道, 呈长条卷曲。

3 结论与讨论

蛹期是昆虫成虫各组织器官形成和生长发育的时期, 也是昆虫生殖系统发育成熟的关键时期 (夏亚运, 2017; 田苗苗等, 2019; 夏亚运等, 2019)。昆虫蛹期的形态发育变化观察对探索蛹的发育过程和了解成虫形态形成及性别分化有重要意义。对于不同蜂蛹的发育历期, 有关报道不一致。余林生和孟祥金 (2001) 在意大利蜜蜂胚后发育的观察与研究中发现, 由于蜂种和周年季节 (春、夏和秋) 不同, 意大利蜜蜂三型蜂的蛹期发育历期存在差异, 蜂王平均为 5.25 d, 工蜂平均为 9.08 d, 雄蜂平均为 10.91 d。都莹 (2022) 在中华蜜蜂 *Apis cerana cerana* 工蜂不同发育历期消化道超微结构的比较研究中指出, 中华蜜蜂三型蜂的蜂王、雄蜂与工蜂的蛹期一般经历 6.0-7.5、14 和 11 d。张书方 (1979) 在中华蜜蜂和意大利蜜蜂工蜂的发育形态研究中表明, 2 种蜜蜂工蜂在同一地点和同一生活环境中, 蛹期发育也不完全一致, 中华蜜蜂蛹期平均为 6-7 d, 意大利蜜蜂平均 7.5-8.0 d。何波等 (2016) 发现, 白斑切叶蜂 *Megachile strupigera* 整个蛹期为 10-12 d。在本研究中, 凹唇壁蜂蛹期为 16-43 d, 长于社会性昆虫中华蜜蜂和意大利蜜蜂的蛹期, 亦长于不同属的白斑切叶蜂, 这与于继洲和郭艳 (2005) 在壁蜂的特性和在果树上的应用中的研究结果基本一致。



卵巢 Ovary

精巢 Testis

图 5 凹唇壁蜂卵巢 (A) 和精巢 (B)

Fig. 5 Ovary (A) and testis (B) of *Osmia excavate*

互为膜翅目、蜜蜂科或切叶蜂科的不同物种昆虫, 蛹期发育历期存在差异的原因可能有 3 种: 一是受外界环境, 特别是温度影响。如春季、夏季和秋季温度的差异, 蛹期发育历期会相应的缩短或延长(余林生和孟祥金, 2001)。二是物种习性不同。中华蜜蜂和意大利蜜蜂属于社会性昆虫, 个体间存在明显的等级分化和分工现象, 甚至同一个体的成虫在不同时期也有明确的分工。在蜂群中, 蜂王和工蜂都是由遗传组成完全一样的受精卵发育而来的雌蜂, 但由于它们接受的食物不同, 致使其发育成为外部形态、内部结构及群体职能都有巨大差异的不同个体(杨明华等, 2015)。白斑切叶蜂和凹唇壁蜂属于独栖性昆虫, 可通过滞育和休眠等方式抵御外界不良环境, 生态幅一般较宽, 且不存在等级分化。三是生活史不同。凹唇壁蜂一年发生 1 代, 幼虫取食完花粉团后便结茧化蛹进入前蛹期, 在 8 月中上旬化蛹, 8 月下旬至 9 月下旬陆续羽化为成虫并在茧内以专性滞育状态开始越冬, 滞育期为 210-270 d, 翌年 3 月下旬, 成虫陆续破茧出巢, 生命周期较长。同为独栖性的白斑切叶蜂一年发生 2 代, 自然条件下, 以滞育状态下的老熟幼虫在虫室中越冬, 翌年 5 月中旬开始陆续化蛹, 5 月下旬至 8 月下旬为成虫期, 且该蜂有世代重叠现象, 整个生命周期较短(吴翠翠等, 2015; 何波等, 2016; 窦飞越等, 2022)。

昆虫蛹期外部形态变化, 随日龄而异。研究观察到, 腹节节数合并、并胸腹节出现、复眼颜色变化、螯针发育、虫体颜色和绒毛出现是鉴别蛹外形的重要特征(Jay, 1962; 张书方, 1979; 余林生和孟祥金, 2001)。凹唇壁蜂化蛹到成虫羽化期间各组织结构变化很大, 其中复眼颜色变化比较明显, 因此选择以复眼颜色变化为标准进行观察记录。邵有全(1988)在观察蜜蜂雄蜂蛹期形态时把复眼颜色划分为灰白色、粉红、红色、棕色和成年蜂的颜色。本研究中, 复眼颜色划分为粉色、褐色、褐黑色和黑色来统计蛹期不同形态发育天数。经统计观察发现, 凹唇壁蜂从粉色复眼蛹变化到褐色复眼蛹历经 5-10 d, 从褐色复眼蛹变化到褐黑色复眼蛹历经 3-10 d、从褐黑色

复眼蛹变化到黑色复眼蛹历经 3-12 d, 以及从黑色复眼蛹变化到头部、胸部出现黑色历经 5-11 d。

本研究通过室内观察与解剖, 详细研究了凹唇壁蜂化蛹到成虫羽化期间不同复眼蛹的发育历期、形态特征、生殖器官的辨别及体型差别。结果表明, 在蛹前期, 凹唇壁蜂复眼颜色变化较快, 头部、胸部和腹部分化形成, 头部触角和口器清晰可见, 胸部腹肢和小翅蜷缩, 体表颜色从乳白色逐渐变为淡黄色。在蛹后期, 体表颜色逐渐加深变为黑色, 体壳变硬, 复眼为黑色时可根据腹部末端和体型区分雌雄, 经解剖发现, 此时已形成卵巢和精巢。雌蜂体型显著大于雄蜂, 蜂茧的形状同样可以反映出雌雄差异, 雌蜂与雄蜂体重之间呈显著性差异。体表颜色为黑色时, 腹部节间及头胸部绒毛增多, 可根据腹部有无腹毛刷辨别雌雄, 此时虫体准备羽化发育为成虫。对蛹期凹唇壁蜂进行解剖、拍照和观察, 不仅为进一步了解该蜂蛹期发育的形态变化过程和研究成蜂的繁殖机理及其内在机制奠定了基础, 同时也为蜂农利用授粉昆虫——凹唇壁蜂解决现代农业生产过程中出现的问题提供了参考依据。

致谢: 感谢中国农业科学院蜜蜂研究所安建东研究员在文章写作中给予的帮助。

参考文献 (References)

- Dou FY, Li HY, Song HT, Kou RM, Zhou ZY, Luo AR, Huang DY, 2022. Nesting biology of *Osmia excavata* Alfken (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Environmental Entomology*, 44(1): 184-193. [窦飞越, 李红英, 宋海涛, 寇若玫, 周泽扬, 罗阿蓉, 黄敦元, 2022. 凹唇壁蜂的营巢生物学研究. 环境昆虫学报, 44(1): 184-193.]
- Du Y, 2022. Comparative study on the ultrastructure of the digestive tract of the *Apis cerana cerana* at different developmental stages. Master dissertation. Xi'an: Shaanxi Normal University. [都莹, 2022. 中华蜜蜂工蜂不同发育历期消化道超微结构的比较研究. 硕士学位论文. 西安: 陕西师范大学.]
- He B, Huang DY, Su TJ, Niu ZQ, Gu ZY, Zhu CD, 2016. Bionomics of *Megachile strupigera* Cockerell (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Environmental Entomology*, 38(6): 1237-1244. [何波, 黄敦元, 苏田娟, 牛泽清, 谷战英, 朱朝东, 2016. 白斑切叶蜂的生物学特性观察. 环境昆虫学报, 38(6): 1237-1244.]
- He WZ, Zhou WR, 2009. Study on the pollination effect of *Osmia excavata* Alfken, *Apis mellifera ligustica* and artificial pollination

- on apples. *Apiculture of China*, 60(11): 9–11, 15. [何伟志, 周伟儒, 2009. 凹唇壁蜂、意大利蜜蜂与人工授粉对苹果授粉效果研究. 中国蜂业, 60(11): 9–11, 15.]
- Jay SC, 1962. Colour changes in honeybee pupae. *Bee World*, 43(4): 119–122.
- Liang JY, Lai YS, 1984a. Description of the external morphology of the *Apis cerana cerana* (one). *Journal of Bee*, 4(1): 25–27, 2. [梁锦英, 赖友胜, 1984a. 中华蜜蜂外部形态描述(一). 蜜蜂杂志, 4(1): 25–27, 2.]
- Liang JY, Lai YS, 1984b. Description of the external morphology of the *Apis cerana cerana* (two). *Journal of Bee*, 4(2): 22–24. [梁锦英, 赖友胜, 1984b. 中华蜜蜂外部形态描述(二). 蜜蜂杂志, 4(2): 22–24.]
- Liang JY, Lai YS, 1984c. Description of the external morphology of the *Apis cerana cerana* (three). *Journal of Bee*, 4(3): 27–29. [梁锦英, 赖友胜, 1984c. 中华蜜蜂外部形态描述(三). 蜜蜂杂志, 4(3): 27–29.]
- Liang JY, Lai YS, 1984d. Description of the external morphology of the *Apis cerana cerana* (four). *Journal of Bee*, 4(4): 25–27. [梁锦英, 赖友胜, 1984d. 中华蜜蜂外部形态描述(四). 蜜蜂杂志, 4(4): 25–27.]
- Shao YQ, 1988. Observations on the morphological characteristics of drone larvae. *Journal of Bee*, 8(1): 5. [邵有全, 1988. 雄蜂幼虫形态特征的观察简报. 蜜蜂杂志, 8(1): 5.]
- Tian MM, Xia YY, Cai DC, Luo SP, 2019. Morphological characteristics of pupal development in *Peristenus spretus* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Environmental Entomology*, 41(2): 295–301. [田苗苗, 夏亚运, 蔡笃程, 罗淑萍, 2019. 红颈常室茧蜂蛹发育的形态特征. 环境昆虫学报, 41(2): 295–301.]
- Wei SG, Zhou WR, 1992. The stepped honeycomb improves the pollination effect of *Osmia*. *The Journal of Hebei Forestry Science and Technology*, 1992(3): 52–53. [魏枢阁, 周伟儒, 1992. 阶梯式蜂巢提高壁蜂授粉效果. 河北林业科技, 1992(3): 52–53.]
- Wei YP, Yuan F, Zhang YL, 2001. The resistance and reproductive potential of the *Osmia excavata* Alfken. *Entomological Knowledge*, 38(2): 122–124. [魏永平, 袁锋, 张雅林, 2001. 凹唇壁蜂的耐寒性及生殖潜力研究. 昆虫知识, 38(2): 122–124.]
- Wei YP, Yuan F, Zhang YL, Wang YH, 2000. The reproductive characteristics of the *Osmia excavata* Alfken. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 9(3): 35–38. [魏永平, 袁锋, 张雅林, 王亚红, 2000. 凹唇壁蜂繁殖特性研究. 西北农业学报, 9(3): 35–38.]
- Wu CC, Li PB, Cao ML, Cao CR, Yang LL, Ren WB, Liu HM, 2015. Behavioral characteristics of *Osmia* and its application prospects in crop pollination. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 31(8): 40–44. [吴翠翠, 李朋波, 曹美莲, 曹彩荣, 杨六六, 任文斌, 刘惠民, 2015. 壁蜂的行为特性及其在农作物传粉中的应用前景. 中国农学通报, 31(8): 40–44.]
- Xia YY, 2017. The ovarian development and reproduction-related proteins in *Peristenus spretus* Chen et van Achterberg. Msater dissertation. Haikou: Hainan University. [夏亚运, 2017. 红颈常室茧蜂卵巢发育及其生殖相关蛋白研究. 硕士学位论文. 海口: 海南大学.]
- Xia YY, Tian MM, Li MM, Mao JJ, Cai DC, Luo SP, 2019. Morphological observation on the female reproductive system and ovariole of *Peristenus spretus* (Hymenoptera: Braconidae). *Chinese Journal of Biological Control*, 35(4): 517–526. [夏亚运, 田苗苗, 李明明, 毛建军, 蔡笃程, 罗淑萍, 2019. 红颈常室茧蜂雌性生殖系统及卵巢管形态学观察. 中国生物防治学报, 35(4): 517–526.]
- Xu HL, Wu YR, Zhou WR, Wei SG, Wang T, 1994. Biological study on pollinators of fruit trees- *Osmia jacoti*, *Osmia excavata*. *Journal of Fruit Science*, 11(3): 153–156. [徐环李, 吴燕如, 周伟儒, 魏枢阁, 王涛, 1994. 果树授粉昆虫-紫壁蜂、凹唇壁蜂生物学研究. 果树科学, 11(3): 153–156.]
- Yang MH, He XJ, Li YN, Kuang HO, Liu HY, He SY, Li YH, 2015. In vitro larval rearing and morphological characteristic analysis of honeybees (*Apis cerana cerana*). *Apiculture of China*, 66(2): 18–23. [杨明华, 贺兴江, 李永能, 匡海鸥, 刘鸿源, 和绍禹, 李亚辉, 2015. 人工饲养中华蜜蜂幼虫及其成蜂形态特征分析. 中国蜂业, 66(2): 18–23.]
- Yu JZ, Guo Y, 2005. Characteristics of *Osmia* and their application to fruit trees. *Shanxi Fruits*, 2005(6): 39–40. [于继洲, 郭艳, 2005. 壁蜂的特性及在果树上的应用. 山西果树, 2005(6): 39–40.]
- Yu LS, Meng XJ, 2001. Investigation on postembryonic growth of *Apis mellifera* L. *Journal of Anhui Agricultural University*, 28(2): 156–160. [余林生, 孟祥金, 2001. 意大利蜜蜂胚后发育的观察与研究. 安徽农业大学学报, 28(2): 156–160.]
- Yu RX, Shi M, Huang F, Chen XX, 2008. Immature development of *Cotesia vestalis* (Hymenoptera: Braconidae), an endoparasitoid of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Entomological Society of America*, 101(1): 189–196.
- Zhang SF, 1979. Comparison of the biology of the *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica* and the developmental morphology of their worker pupae. *Apiculture of China*, 1979(1): 13–17, 19. [张书方, 1979. 中、意蜂的生物学及其工蜂蛹发育形态的比较. 中国养蜂, 1979(1): 13–17, 19.]
- Zhao JY, 2019. A preliminary study on the diapause of the *Osmia excavata* Alfken and a survey of the status of population damage. Msater dissertation. Yantai: Yantai University. [赵剑宇, 2019. 凹唇壁蜂滞育研究初探和种群受害现状调查. 硕士学位论文. 烟台: 烟台大学.]
- Zheng AJ, 2010. Proteomic analysis on worker pupal head development of Italian honeybee (*Apis mellifera* L.). Doctor dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [郑爱娟, 2010. 意大利蜜蜂 (*Apis mellifera* L.) 工蜂蛹期头部发育蛋白质组分析. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Zhou WR, 1994. Utilizing *Osmia* pollination to improve fruit tree yield and quality. *China Rural Science and Technology*, 1994(3): 9–10. [周伟儒, 1994. 利用壁蜂授粉提高果树产量和果品质量. 中国农村科技, 1994(3): 9–10.]
- Zhou WR, Wang R, Wei SG, Xu HL, Wu YR, 1992. Introduction of two excellent northern fruit tree pollinated *Osmia*. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 1992(6): 15. [周伟儒, 王韧, 魏枢阁, 徐环李, 吴燕如, 1992. 介绍两种优良北方果树授粉壁蜂. 农业科技通讯, 1992(6): 15.]