

蜜蜂采集澳洲坚果的行为及授粉效果研究

秦加敏¹, 陶玉波², 晏天皓², 岩理², 张芬², 邓尚靠¹, 展江¹, 张洋逸¹,
赵必安¹, 梁铖^{1*}

1. 云南省农业科学院蚕桑蜜蜂研究所, 云南蒙自 661101; 2. 西盟佤族自治县农业农村和科学技术局畜牧工作站, 云南西盟 665700

摘要: 为科学评价蜜蜂对澳洲坚果 (*Macadamia integrifolia*) 的授粉性能, 本研究调查了云南省西盟县种植的澳洲坚果的开花生物学特性、蜜蜂的采集行为以及蜜蜂授粉对澳洲坚果产量和品质的影响。结果表明: 澳洲坚果 A4 品种每个花序的单花数量符合正态分布, 在 174~532 朵之间, 平均为 (334.0 ± 48.8) 朵, 出现频率最高的是 272~374 朵, 占 72.17%, 其中 60.24% 的花序自轴基部向顶端依次开放, 自花序轴中部向两端依次开放的占 34.94%, 自花序轴顶端向基部依次开放的占 4.82%。在澳洲坚果盛花期, 中华蜜蜂 (*Apis cerana cerana*) 出巢、归巢及携粉工蜂数量随着时间的推移先增加后减少, 出巢和归巢主要集中在 12:00—15:00 之间, 高峰期在 15:00, 16:00 以后活动蜜蜂数量急剧减少; 中华蜜蜂携粉归巢主要集中在 12:00—14:00 之间, 并在 13:00 达到高峰期; 访花中华蜜蜂的数量显著高于大蜜蜂 (*A. dorsata*) 和小蜜蜂 (*A. florea*), 但工蜂单次在花序上停留时间较短, 访花工蜂的数量随时间变化先增加后减少, 访花活动时间主要集中在 13:00—17:10; 相关性分析显示, 中华蜜蜂的日采集活动受光照强度、温度及湿度的影响较大, 访花工蜂数量与引入授粉蜂群出巢、归巢工蜂数量显著相关。经蜜蜂授粉的澳洲坚果单花序平均坐果率较对照组显著提高 64.15%, 花序脱落比例较对照组降低 55.39%。此外, 蜜蜂授粉的澳洲坚果单果质量、单果横径和纵径、出种率、出仁率, 果仁全氮含量、粗蛋白含量、粗脂肪含量及 22 种脂肪酸含量均高于对照组, 其中饱和脂肪酸辛酸、癸酸和山萘酸, 不饱和脂肪酸 11,14-二十碳二烯酸 4 种脂肪酸的含量显著高于对照组 ($P < 0.05$)。由此可见, 引入中华蜜蜂为澳洲坚果授粉可减少果树花序的脱落, 增加坐果率, 改善果实品质。

关键词: 中华蜜蜂; 澳洲坚果; 授粉; 访花行为; 营养成分

中图分类号: S664.9 文献标志码: A

Flower-visiting Behavior and Pollination of *Macadamia integrifolia* by Honey Bee

QIN Jiamin¹, TAO Yubo², YAN Tianhao², YAN Li², ZHANG Fen², DENG Shangkao¹, ZHAN Jiang¹,
ZHANG Yangyi¹, ZHAO Bi'an¹, LIANG Cheng^{1*}

1. Sericulture and Apiculture Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Mengzi, Yunnan 661101, China; 2. Animal Husbandry Workstation, Bureau of Agriculture, Rural Areas, Science and Technology of Ximeng Va Autonomous County, Ximeng, Yunnan 665700, China

Abstract: To scientifically evaluate the pollination performance of *Macadamia integrifolia* by the dominant bee species in China (*Apis cerana cerana*), we investigated the flowering biological characteristics of *M. integrifolia*, the pollination behavior of *A. cerana cerana*, and the effects on *M. integrifolia* yield and quality by *A. cerana cerana* pollination in Ximeng Va Autonomous county of China. The results showed that the number of flowers per raceme in macadamia cultivars A4 was in a normal distribution, ranging from 174 to 532 flowers, with an average of 334.0 ± 48.8 . The most fre-

收稿日期 2024-10-11; 接受日期 2024-10-23

基金项目 国家现代农业蜂产业技术体系项目 (No. CARS-44-SYZ14); 云南省农业科学院蚕桑蜜蜂研究所 2022 年度青年创新基金项目 (No. QC2022006); 云南省科技人才与平台计划项目 (No. 202405AD350070)。

作者简介 秦加敏 (1989—), 男, 硕士, 助理研究员, 研究方向: 熊蜂生物学及授粉应用。*通信作者 (Corresponding author): 梁铖 (LIANG Cheng), E-mail: lc@yaas.org.cn。

quent number of flowers range was 272–374, accounting for 72.17%. The order of A4 floret opening was from the base of inflorescence axis to the top, accounting for 60.24%, from the middle of inflorescence axis to both ends, accounting for 34.94%, and from the top to the base of inflorescence axis, accounting for 4.82%. In *M. integrifolia* full-bloom stage, the number of *A. cerana cerana* left colony, back to colony, and pollen-collecting workers increased at first, and then decreased with the time. The number of *A. cerana cerana* left colony, back to colony workers were mainly concentrated in 12: 00–15: 00, and with the peak period at 15: 00, then, it decreased sharply after 16: 00. The number of pollen-collecting back to colony workers was mainly concentrated in 12: 00–14: 00, and with the peak at 13: 00. The number of *A. cerana cerana* visiting flowers was significantly higher than that of *Apis dorsata* and *Apis florea*, but *A. cerana cerana* had a shorter per raceme visiting time. The number of visiting flowers workers of *A. cerana cerana* increased at first, then decreased with time, and the time of the visiting activity was mainly concentrated in 13: 00–17: 10. The correlation analysis results showed that the daily collection activities of *A. cerana cerana* were greatly influenced by light intensity, temperature and humidity. The average fruit setting rate of per raceme of *M. integrifolia* by *A. cerana cerana* pollination significantly increased by 64.15%, and the proportion of raceme falling reduced by 55.39% compared with the control, respectively. In addition, the weight, transverse and vertical diameter of single fruit, the seed rate, the kernel rate, total nitrogen content, crude protein content, crude fat content and 22 kinds of fatty acids content of fruit kernels pollinated by *A. cerana cerana* were higher than those of the control. The content of saturated fatty acids such as octanoic acid, capric acid, behenic acid, and unsaturated fatty acids 11,14-eicosadienoic acid were significantly higher than those of the control ($P<0.05$). In conclusion, *A. cerana cerana* pollination could reduce the shedding of inflorescences, significantly increase fruit setting rate, and improve the yield and quality to a certain extent at the *M. integrifolia* flowering stage.

Keywords: *Apis cerana cerana*; *Macadamia integrifolia*; pollination; flower visiting behavior; nutritive ingredient

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.03.022

澳洲坚果 (*Macadamia integrifolia*) 属山龙眼科澳洲坚果属 (*Macadamia*) 常绿乔木果树, 原产于澳大利亚的亚热带雨林地区^[1]。其果仁含丰富的脂肪酸、蛋白质、矿质元素、维生素等, 营养价值非常高, 深受消费者的青睐^[2-3]。目前澳洲坚果主要种植在中国、澳大利亚、泰国、美国、巴西等 20 多个国家和地区^[4]。中国云南、广西、广东、贵州等地亚热带地区已广泛种植, 据农业农村部统计, 2020 年末全国推广种植面积为 26.61 万 hm^2 , 其中云南省澳洲坚果种植面积达 23.53 万 hm^2 , 主要分布在临沧、普洱、德宏、西双版纳、保山 5 个州 (市), 全省有 41 个县 (区、市), 占全国种植面积的 88.43%, 占全球种植面积的 53.87%, 成为世界种植澳洲坚果最多的地区^[5-6]。澳洲坚果为总状花序, 花量多, 花期较长, 流蜜量大, 但落花落果严重, 在果实发育期间, 果实大量脱落, 导致产量低是各国澳洲坚果种植面临的重要问题^[7-8]。研究表明, 大多数澳洲坚果品种是自交不亲和的, 自花授粉的花序坐果率极低, 且大多数果会过早从树上脱落^[7, 9]。与自花授粉相比, 异花授粉后花粉管生长和初始结实更大, 此外, 不同品种间的杂交授粉也能提高澳洲坚果的初始坐果率^[9-12]。早期的调查研究发现, 在澳大

利亚, 西方蜜蜂 (*Apis mellifera* L.) 和无刺蜂 (*Trigona carbonaria*) 是澳洲坚果最主要的访花者, 这些蜜蜂在采集花蜜和花粉获得营养报酬的同时起到了授粉作用^[13]。随着澳洲坚果的市场需求逐年增加, 种植面积不断扩大, 面对规模化的种植, 国内外大多租用家养蜜蜂为其授粉, 提高产量, 同时可生产坚果蜂蜜^[14]。然而, 澳洲坚果被引种到全国各地, 其生产性能表现不一, 国外多使用西方蜜蜂为澳洲坚果授粉, 而在中国大面积种植后发现其单产较低, 可能与传粉有关系, 但这方面的调查研究较少, 特别是更少对本土的中华蜜蜂的采集行为及授粉性能的研究^[13-14]。

中国澳洲坚果种植区域也是中华蜜蜂 (*A. cerana cerana*) 主要养殖地区。中华蜜蜂属膜翅目 (Hymenoptera) 蜜蜂科 (Apidae) 蜜蜂属 (*Apis*) 东方蜜蜂 (*A. cerana*) 的指名亚种, 是我国的本土蜂种, 具有采集力强、嗅觉灵敏、抗逆性强和抗寄生虫等优点。此外, 中华蜜蜂善于应用零星蜜源, 能较好地适应山区环境, 是许多野生植物和农作物重要的传粉昆虫^[15]。在现代农业生产中, 中华蜜蜂授粉不仅可以生产蜂蜜、蜂蜡、虫体饲料等高附加值产品, 而且对农作物授粉产生的经济价值更大。已有研究表明, 中华蜜蜂被广

泛应用于梨^[16]、草莓^[17]、猕猴桃^[18-19]、蓝莓^[20]、豆类^[21]、樱桃^[22]等多种作物授粉, 在提高作物产量、改善果实品质的同时产生了重要的生态效益和经济价值。因此, 本研究通过调查云南西盟县澳洲坚果的开花特性和中华蜜蜂采集澳洲坚果的行为, 测定蜜蜂授粉后澳洲坚果的产量和品质, 旨在初步解析本土蜜蜂与引种澳洲坚果的传粉生态关系, 评价澳洲坚果中华蜜蜂授粉效果, 以期作为澳洲坚果蜂授粉技术的集成提供基础数据参考, 促进澳洲坚果种植及养蜂产业提质增效。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 样地概况 试验于2023年2—10月在云南省普洱市西盟县中课镇班箐村澳洲坚果种植园进行, 中课镇境内中山、低山、河谷纵横交错, 地势东北高、西南低, 区域内最高海拔2458.9 m, 最低海拔700 m, 年平均降雨量2235 mm, 年平均气温16~25℃, 属亚热带南亚热带湿润季风气候, 年日照量达1693.6 h, 干湿气候分明, 常年无霜。

1.1.2 试验材料 供试材料为正常生长的5年生澳洲坚果品种A4, 选择管理水平一致的健康、冠幅、树高、花量相似的植株为供试样本。该种植园中还有少量的澳洲坚果品种344、OC和294。引入当地饲养的中华蜜蜂为授粉蜂群, 共200群, 每群至少含有3足脾蜂量。

1.2 方法

1.2.1 澳洲坚果开花特性观察 (1) 澳洲坚果开花物候期观察。在澳洲坚果园东、南、西、北4个方向及中间, 每个位置随机选取2株, 共10株果树, 分别进行挂牌标记, 从花芽萌开始, 每天定时观察生长情况, 并统计每株的花序总数。参照罗立娜等^[23]的方法, 5%~25%花朵开放时评定为初花期, 25%~75%花朵开放时评定为盛花期, 75%以上花朵开放时评定为末花期。

(2) 澳洲坚果花形态观测。在盛花期随机选取6株果树作为观测对象, 每株按东、南、西、北4个不同方位在树冠外围的中上部随机标记15个已正常发育成熟花序, 目测花序单花开放顺序, 利用直尺测量花序长度, 同时利用游标卡尺对小花花柄长、花口直径、花柱长、花宽进行测量; 采用计数器统计每个花序上着生小花的数量。

1.2.2 中华蜜蜂的采集行为 澳洲坚果初花期,

引入200群中华蜜蜂作为果园授粉蜂群。在盛花期, 离授粉蜂群50 m处, 选择3株澳洲坚果树作为观测样本, 于每天7:00、9:00、11:00、13:00、15:00、17:00、19:00统计每株果树上的访花蜜蜂的种类及数量, 每个时间点观察10 min, 随后用秒表记录访花蜜蜂在单花序上的停留时间, 连续观察3 d。此外, 挑选3群群势相当的蜂群, 在蜂箱巢门口放置360智能摄像机记录中华蜜蜂的日活动情况, 连续拍摄3 d, 通过视频回放统计每天7:00—19:00每个时间点1 min内中华蜜蜂出巢、归巢及携粉工蜂的数量。同时, 每箱蜂配备温湿度计和光度计各1个, 分别监测外界环境的温湿度和光照度。

1.2.3 蜜蜂为澳洲坚果授粉的效果 在澳洲坚果园分别设置蜜蜂授粉组和无蜜蜂授粉试验组(CK), 每个试验组选择6株澳洲坚果树, 共12株, 每株果树长势、冠幅相似、花量相当。蜜蜂授粉组和CK组每株分别挂牌标记50个即将开放的花序, 共600个, 统计每个花序的小花数量, 其中CK组的300个花序用40目透明尼龙网袋罩住, 以阻止访花者。花期结束后30 d, 分别记录2个试验组澳洲坚果花序的脱落数量和坐果数量, 以计算花序脱落的比例及坐果率。花序脱落比例为脱落的花序数量占标记花序数量的比例; 坐果率=坐果数/标记花朵总数×100%。果实成熟后, 分别称量鲜果单果质量、果实横径和纵径、果皮厚度等指标。参照康专苗等^[24]的方法, 将脱去青皮后的鲜核果分别在38、48、60℃的温度条件下干燥48 h后, 将干燥的壳果冷却至室温条件下称重, 破壳后再称其单果果仁质量。出种率=带壳鲜果单果质量/带皮鲜果单果质量×100%; 出仁率=干果单果果仁质量/干壳果单果质量×100%。果仁全氮含量、粗蛋白、粗脂肪及脂肪酸含量委托云南维康科技有限公司进行检测。

1.3 数据处理

采用Excel 2010软件整理数据和绘制图表; 使用SPSS 26.0软件进行数据分析。对澳洲坚果盛花期中华蜜蜂的日活动规律、不同蜂种单花序访问时间、不同时间段访问花的中华蜜蜂数量采用单因素方差分析以及显著性检验; 蜜蜂授粉对澳洲坚果外观性状和品质的影响采用独立样本t检验法进行差异显著性检验; 对澳洲坚果盛花期中华蜜蜂日活动规律与环境因子进行相关性分析

及双尾显著性 t 检验,数据以平均值 $\pm$ 标准差表示。

2 结果与分析

2.1 澳洲坚果的开花特性

调查发现,西盟县中课镇班箐村种植的 A4 澳洲坚果品种 2023 年初花期为 2 月 25 日至 3 月 14 日,盛花期为 3 月 15 日至 4 月 8 日,末花期为 4 月 8 日至 4 月 16 日,花期 50 d。平均每株有 (2544.30 ± 566.55) 个花序。该品种的小花自花序轴基部向顶端依次开放的占 60.24%;自花序轴中部向两端依次开放的占 34.94%;自花序轴顶端向基部依次开放的占 4.82%。整个花序轴直径从基部到顶端依次减小,花序平均长度为 (220.56 ± 40.09) mm,单花花柄长为 (4.47 ± 0.07) mm,花口直径为 (6.12 ± 0.10) mm,花柱长为 (12.9 ± 0.11) mm。澳洲坚果花序轴轮生单花数量符合正态分布,向右偏斜 (Skewness=0.169),平均为 (334.0 ± 48.8) 朵 ($n=600$),最少为 174 朵,最多为 532 朵。出现频率最高的是 272~374 朵,占 72.17%,最少为 476~532 朵,占 0.50% (图 1)。

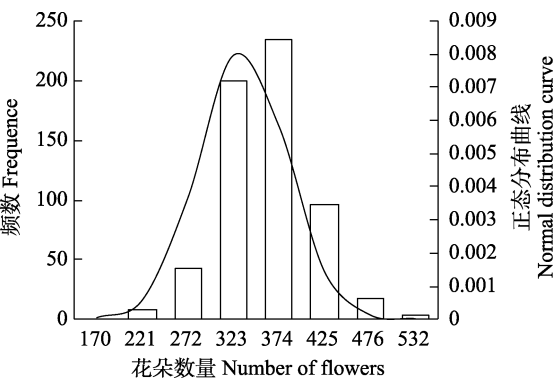


图 1 澳洲坚果每个花序单花数量频率分布
Fig. 1 Frequency distribution of number of flowers on the *M. integrifolia* per raceme

2.2 澳洲坚果盛花期中华蜜蜂的日活动规律

澳洲坚果盛花期,在蜂箱巢门口放置 360 智能摄像机记录中华蜜蜂的日活动规律,结果显示,7:00—19:00 每个时间点 1 min 内中华蜜蜂的出巢、归巢及携粉工蜂数量有差异 (表 1)。12:00—15:00 中华蜜蜂的出巢数量显著高于其他时间段 ($P<0.05$),其中 15:00 的出巢数量最多,为 (70.5 ± 20.6) 头,但与 12:00、13:00 和 14:00 三个时间段相比无显著性差异;7:00—11:00 的出巢数量较少,但 9:00 的出巢蜜蜂数量显著高于 8:00、10:00 和 11:00 三个时间点 ($P<0.05$),

而这 3 个时间段间的出巢数量差异不显著;16:00 以后的出巢数量显著减少,但各时间段之间无显著性差异。就中华蜜蜂归巢而言,15:00 的归巢数量最高,达 (86.3 ± 22.9) 头,与 14:00 的归巢数量差异不显著,但显著高于 7:00—13:00 和 16:00—19:00 各时间段 ($P<0.05$),而 8:00—11:00 和 16:00—19:00 各时间段之间差异不显著。携粉归巢蜜蜂主要集中在 12:00—14:00,13:00 的携粉归巢数量最多,为 (19.9 ± 3.4) 头,显著高于 7:00—12:00 和 15:00—19:00 各时间段 ($P<0.05$),而与 14:00 差异不显著。总体而言,澳洲坚果花期中华蜜蜂的活动呈现一定的规律,表现为随着时间的推移,出巢、归巢及携粉工蜂数量呈先增后降的趋势。出巢和归巢蜜蜂主要集中在 12:00—15:00 之间,高峰期出现在 15:00,16:00 以后活动蜜蜂数量急剧减少;携粉归巢工蜂主要集中在 12:00—14:00 之间,并且在 13:00 达到高峰。

表 1 澳洲坚果盛花期中华蜜蜂的日活动规律
Tab. 1 Diurnal variation of *A. cerana cerana* foraging activity in *M. integrifolia* full-bloom stage

时间 Time	工蜂数 Number of worker bees		
	出巢 Left colony	归巢 Homing	携粉 Pollen-carrying
7: 00	31.4 $\pm$ 3.3 ^{cde}	43.4 $\pm$ 3.5 ^{cde}	2.6 $\pm$ 0.4 ^c
8: 00	21.9 $\pm$ 1.9 ^{de}	20.7 $\pm$ 1.5 ^{ef}	1.0 $\pm$ 0.2 ^c
9: 00	41.9 $\pm$ 2.9 ^{bc}	37.3 $\pm$ 1.9 ^{def}	1.4 $\pm$ 0.3 ^c
10: 00	20.9 $\pm$ 1.8 ^{de}	19.0 $\pm$ 1.9 ^f	1.5 $\pm$ 0.3 ^c
11: 00	19.3 $\pm$ 2.6 ^e	15.1 $\pm$ 2.1 ^f	1.4 $\pm$ 0.2 ^c
12: 00	58.1 $\pm$ 7.6 ^{ab}	51.4 $\pm$ 7.5 ^{bcd}	14.7 $\pm$ 2.9 ^b
13: 00	57.5 $\pm$ 8.0 ^{ab}	61.3 $\pm$ 7.9 ^{bc}	19.9 $\pm$ 3.4 ^a
14: 00	51.3 $\pm$ 10.2 ^{ab}	73.0 $\pm$ 15.1 ^{ab}	16.5 $\pm$ 3.4 ^{ab}
15: 00	70.5 $\pm$ 20.6 ^a	86.3 $\pm$ 22.9 ^a	1.9 $\pm$ 0.5 ^c
16: 00	18.6 $\pm$ 1.8 ^e	18.3 $\pm$ 1.0 ^f	0.4 $\pm$ 0.0 ^c
17: 00	20.7 $\pm$ 1.9 ^{de}	18.5 $\pm$ 1.1 ^f	0.2 $\pm$ 0.1 ^c
18: 00	18.2 $\pm$ 2.3 ^e	16.0 $\pm$ 1.3 ^f	0.2 $\pm$ 0.1 ^c
19: 00	12.5 $\pm$ 1.5 ^e	14.8 $\pm$ 1.7 ^f	2.3 $\pm$ 0.6 ^c

注:同列不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$).

2.3 澳洲坚果盛花期中华蜜蜂的日活动规律与环境因子的相关性

澳洲坚果盛花期中华蜜蜂的日活动 (出巢、归巢和携粉) 与园区环境因子 (温度、相对湿度和光照强度) 之间的相关性见表 2。中华蜜蜂出

巢、归巢和携粉工蜂数量与光照强度呈极显著正相关 ($P<0.01$)。出巢和归巢工蜂数量与温度呈显著正相关 ($P<0.05$)，携粉工蜂数量与温度呈极显著正相关 ($P<0.01$)。相反，出巢和归巢工蜂数量

与相对湿度呈显著负相关 ($P<0.05$)，携粉工蜂数量与相对湿度呈极显著负相关 ($P<0.01$)。表明中华蜜蜂的日活动受外界光照强度、温度及湿度的影响较大。

表 2 澳洲坚果盛花期中华蜜蜂日活动规律与环境因子的相关性
Tab. 2 Correlation of diurnal foraging activity of *A. cemna cemna* and environmental factors in *M. integrifolia* full-bloom stage

指标 Index	光照强度 Light intensity	温度 Temperature	相对湿度 Relative humidity	出巢工蜂数 Number of leaving hives workers	归巢工蜂数 Number of back to hives workers	携粉工蜂数 Number of pollen-collecting workers
光照强度	1	0.749**	-0.730**	0.209**	0.218**	0.217**
温度		1	-0.992**	0.164*	0.158*	0.271**
相对湿度			1	-0.146*	-0.135*	-0.260**
出巢工蜂数				1	0.920**	0.528**
归巢工蜂数					1	0.552**
携粉工蜂数						1

注：*表示显著相关 ($P<0.05$)；**表示极显著相关 ($P<0.01$)。
Note: * indicates significant correlation ($P<0.05$); ** indicates extremely significant correlation ($P<0.01$).

2.4 澳洲坚果盛花期蜜蜂的采集行为

2.4.1 澳洲坚果盛花期不同蜂种 观察 7 个时段中华蜜蜂的访花行为时发现也有大蜜蜂 (*A. dorsata*) 和小蜜蜂 (*A. florea*) 访问澳洲坚果花，通过比较每株澳洲坚果访花蜜蜂数量显示，中华蜜蜂数量[(547.00±64.17)头/株]显著高于大蜜蜂[(18.57±15.31)头/株]和小蜜蜂[(3.00±2.52)头/株] ($P<0.05$)。对单次蜜蜂在花序上的停留时间进行比较分析，结果显示，中华蜜蜂的停留时间[(33.61±6.45)s]显著低于大蜜蜂[(75.74±11.00)s]和小蜜蜂[(57.15±25.56)s] ($P<0.05$)，而大蜜蜂和小蜜蜂的单花序停留时间差异不显著(图 2)。综上，澳洲坚果的主要传粉者是蜜蜂，其中，中华蜜蜂最多，效率较高。

2.4.2 澳洲坚果盛花期中华蜜蜂的单花序停留时间 每头中华蜜蜂的单花序停留时间不一，且波动较大，停留时间范围为 2.01~226.27 s，主要分布在 10~20 s，占 26.65%；其次是 0~10 s，占 24.64%；20~30 s 的占 16.62%，80~90 s 的占比最低，仅 1.43% (图 3)。此外，每头中华蜜蜂在 7: 00—7: 10、9: 00—9: 10、11: 00—11: 10、13: 00—13: 10、15: 00—15: 10、17: 00—17: 10 和 19: 00—19: 10 不同时段的单花序停留时间分别为 (26.17±3.56)、(27.36±4.41)、(36.53±4.20)、(34.20±5.82)、(34.30±4.10)、(28.81±3.66)、(28.19±4.32)s，不同时段间差异不显著。

2.4.3 澳洲坚果盛花期访花中华蜜蜂数量 澳洲坚果盛花期不同时段访花中华蜜蜂数量有一定差

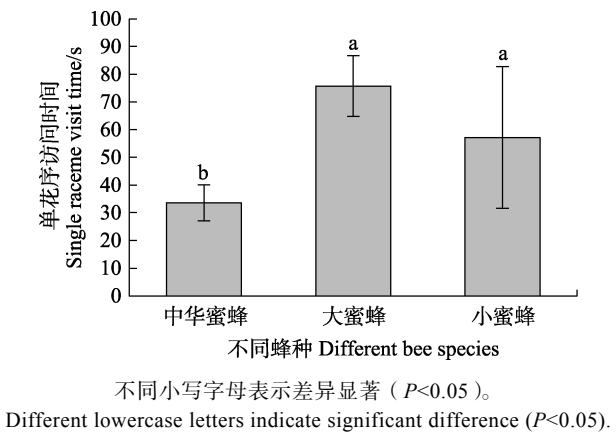


图 2 澳洲坚果盛花期不同蜂种单花序访问时间
Fig. 2 Single raceme visit time of different bee species in *M. integrifolia* full-bloom stage

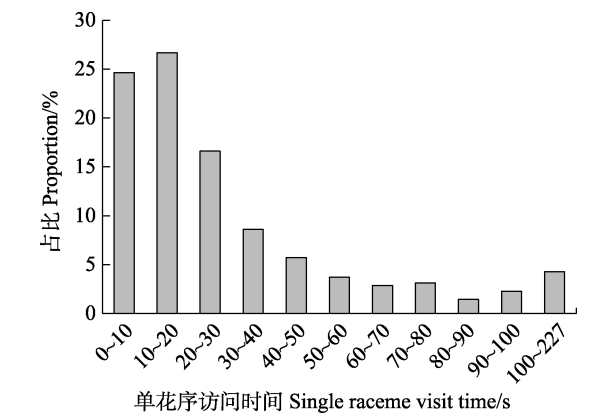
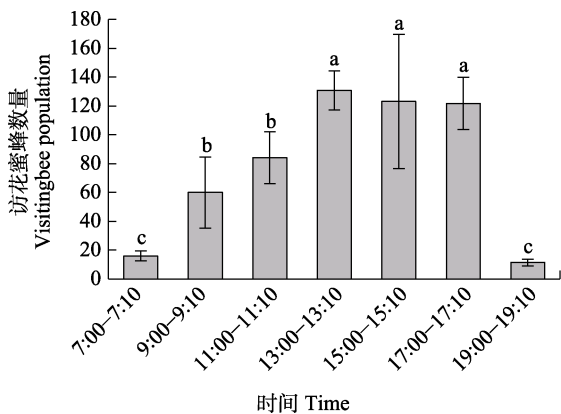


图 3 中华蜜蜂访问澳洲坚果花的时间分布
Fig. 3 Time distribution of *A. cemna cemna* visit *M. integrifolia* flowers

异(图4)。自7:00开始,中华蜜蜂访花数量逐渐上升,至13:00—13:10达到最高峰,为(130.7±13.5)头/株,之后逐渐下降,19:00—19:10访花蜜蜂数量最小,为(11.4±2.4)头/株。13:00—13:10、15:00—15:10和17:00—17:10三个时段的访花蜜蜂数量差异不显著,但显著高于其他时段($P<0.05$);9:00—9:10和11:00—11:10两个时间段的访花蜜蜂数量分别为(60.0±26.4)、(84.1±18.0)头/株,显著高于7:00—7:10 [(15.9±3.5)头/株]和19:00—19:10 [(11.4±2.4)头/株] ($P<0.05$)。此外,相关性分析结果表明,访花中华蜜蜂的数量与出巢($r=0.567, P=0.000$)和归巢($r=0.451, P=0.001$)数量呈极显著正相关,表明访花中华蜜蜂主要来自引进的授粉蜂群。整体而言,在整个盛花期,访花中华蜜蜂数量随时间变化呈先增加后减少的趋势,访花活动主要集中在13:00—17:10之间。



不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$).

图4 不同时间段访问澳洲坚果花的中华蜜蜂数量
Fig. 4 Number of *A. cerana cerana* visiting *M. integrifolia* flowers per time period

2.5 蜜蜂授粉对澳洲坚果坐果及产量的影响
通过分析表明,蜜蜂授粉组的澳洲坚果单花序平均坐果率显著高于CK ($P<0.05$),且坐果率提高64.15%,蜜蜂授粉后有20.67%的花序从树干脱落,而CK有46.33%的花序从树干脱落。此外,蜜蜂授粉组的澳洲坚果带皮鲜果单果质量、带壳鲜果单果质量、干壳果单果质量、干果单果果仁质量、出种率及出仁率均高于CK,但差异不显著(表3)。表明在澳洲坚果花期利用蜜蜂授粉可减少花序的脱落,显著提高坐果率,对产量有一定提升作用。

表3 蜜蜂授粉对澳洲坚果坐果率及产量的影响
Tab. 3 Effect of bee pollination on *M. integrifolia* setting rate and yield

指标 Index	蜜蜂授粉 Bee pollination	CK
花序脱落比例/%	20.67	46.33
坐果率/%	0.87±1.21 ^a	0.53±0.69 ^b
带皮鲜果单果质量/g	18.63±2.95 ^a	17.06±2.42 ^a
带壳鲜果单果质量/g	8.43±1.62 ^a	7.99±1.48 ^a
干壳果单果质量/g	6.91±1.27 ^a	6.58±1.19 ^a
干果单果果仁质量/g	2.29±0.56 ^a	2.17±0.62 ^a
出种率/%	46.60±3.70 ^a	45.30±3.50 ^a
出仁率/%	34.10±10.0 ^a	32.40±6.60 ^a

注:同行不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。
Note: Different lowercase letters in the same row indicate significant difference ($P<0.05$).

2.6 蜜蜂授粉对澳洲坚果品质的影响
2.6.1 澳洲坚果外观性状 通过分析表明,蜜蜂授粉组的澳洲坚果带皮鲜果横径和纵径均显著大于CK ($P<0.05$),鲜壳果、干壳果及干果仁的横径和纵径均大于CK,但差异不显著,而蜜蜂授粉的鲜果皮厚度和干果壳厚度均显著低于CK(表4)。表明蜜蜂授粉可改善澳洲坚果的外观性状,尤其是蜜蜂授粉后鲜果皮和果壳较薄。

表4 蜜蜂授粉对澳洲坚果外观性状的影响
Tab. 4 Effect of bee pollination on *M. integrifolia* appearance

指标 Index	蜜蜂授粉 Bee pollination	CK
带皮鲜果横径/mm	30.99±1.47 ^a	29.52±1.53 ^b
带皮鲜果纵径/mm	40.51±2.26 ^a	37.93±2.11 ^b
鲜果皮厚度/mm	3.43±0.43 ^b	3.67±0.47 ^a
鲜壳果横径/mm	24.24±1.89 ^a	23.88±1.95 ^a
鲜壳果纵径/mm	26.57±1.67 ^a	25.72±1.34 ^a
干壳果横径/mm	23.72±1.79 ^a	23.43±1.96 ^a
干壳果纵径/mm	25.89±1.69 ^a	25.33±1.36 ^a
干果仁横径/mm	18.98±1.77 ^a	18.46±2.17 ^a
干果仁纵径/mm	15.22±1.58 ^a	14.53±1.85 ^a
干果壳厚度/mm	2.17±0.29 ^b	2.76±0.38 ^a

注:同行不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。
Note: Different lowercase letters in the same row indicate significant difference ($P<0.05$).

2.6.2 澳洲坚果营养成分 蜜蜂授粉组的澳洲坚果果仁全氮含量、粗蛋白含量、粗脂肪含量均高于CK,但差异不显著(表5)。在蜜蜂授粉组和CK坚果仁中均检测出22个脂肪酸成分,其中饱和脂肪酸14个(辛酸、癸酸、十一酸、月桂酸、

十三酸、肉豆蔻酸、肉豆蔻脑酸、十五烷酸、棕榈酸、硬酯酸、花生酸、山嵛酸、二十三酸和木蜡酸), 不饱和脂肪酸 8 个(油酸、亚油酸、棕榈油酸、11-二十烯酸、亚麻酸、11,14-二十碳二烯酸、芥酸、二十四碳烯酸)。饱和脂肪酸中, 棕榈酸含量在蜜蜂授粉组和 CK 中均最高, 其次是硬酯酸, 而十三酸的含量最低; 不饱和脂肪酸中, 油酸含量均最高, 其次为棕榈油酸, 二十四碳烯酸的含量最低。蜜蜂授粉组的 22 个脂肪酸含量均高于 CK, 其中, 饱和脂肪酸辛酸、癸酸和山嵛酸, 不饱和脂肪酸 11,14-二十碳二烯酸 4 种脂肪酸含量显著高于 CK ($P<0.05$), 其他 18 种脂肪酸含量差异不显著。

表 5 蜜蜂授粉对澳洲坚果品质的影响
Tab. 5 Effect of bee pollination on *M. integrifolia* nutrient quality

指标 Index	蜜蜂授粉 Bee pollination	CK
全氮/(g·kg ⁻¹)	12.1249±0.1457 ^a	11.9889±0.1096 ^a
粗蛋白/(g·kg ⁻¹)	75.7808±0.9108 ^a	74.9310±0.6847 ^a
粗脂肪/%	80.4433±1.1454 ^a	78.2100±0.4036 ^a
辛酸/(μg·mL ⁻¹)	0.0051±0.0023 ^a	0.0037±0.0040 ^b
癸酸/(μg·mL ⁻¹)	0.0337±0.0009 ^a	0.0278±0.0036 ^b
十一酸/(μg·mL ⁻¹)	0.0056±0.0025 ^a	0.0040±0.0009 ^a
月桂酸/(μg·mL ⁻¹)	0.2773±0.0290 ^a	0.1725±0.0254 ^a
十三酸/(μg·mL ⁻¹)	0.0024±0.0002 ^a	0.0020±0.0003 ^a
肉豆蔻酸/(μg·mL ⁻¹)	3.3009±0.5149 ^a	2.0469±0.2330 ^a
肉豆蔻脑酸/(μg·mL ⁻¹)	0.0212±0.0027 ^a	0.0141±0.0008 ^a
十五烷酸/(μg·mL ⁻¹)	0.0730±0.0073 ^a	0.0611±0.0087 ^a
棕榈酸/(μg·mL ⁻¹)	77.0213±5.6085 ^a	65.6749±1.1043 ^a
棕榈油酸/(μg·mL ⁻¹)	177.3704±11.9826 ^a	123.2595±4.9675 ^a
硬酯酸/(μg·mL ⁻¹)	35.5316±6.5068 ^a	24.8067±0.9783 ^a
油酸/(μg·mL ⁻¹)	582.1409±51.2225 ^a	518.2847±23.6791 ^a
亚油酸/(μg·mL ⁻¹)	14.0581±1.4976 ^a	14.1394±0.6011 ^a
花生酸/(μg·mL ⁻¹)	26.0476±4.6778 ^a	20.8247±0.8178 ^a
11-二十烯酸/(μg·mL ⁻¹)	20.5903±2.6606 ^a	15.5664±0.6401 ^a
亚麻酸/(μg·mL ⁻¹)	1.1107±0.1410 ^a	0.6804±0.0136 ^a
11,14-二十碳二烯酸/(μg·mL ⁻¹)	0.2399±0.0357 ^a	0.1517±0.0041 ^b
山嵛酸/(μg·mL ⁻¹)	6.5462±1.3948 ^a	5.2110±0.1285 ^b
芥酸/(μg·mL ⁻¹)	1.7110±0.3143 ^a	1.5819±0.0417 ^a
二十三酸/(μg·mL ⁻¹)	0.0680±0.0075 ^a	0.0542±0.0009 ^a
木蜡酸/(μg·mL ⁻¹)	2.8596±0.6178 ^a	2.0355±0.0578 ^a
二十四碳烯酸/(μg·mL ⁻¹)	0.0499±0.0150 ^a	0.0382±0.0016 ^a

注：同行不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。
Note: Different lowercase letters in the same row indicate significant difference ($P<0.05$).

3 讨论

澳洲坚果是一种亚热带经济作物, 由于全球市场对澳洲坚果仁需求的不断增长, 现已在 20 多个国家广泛种植, 但其产量较低。目前普遍认为初始坐果率低、果实保持能力差以及果仁大小的变化是造成澳洲坚果产量低的主要原因^[7,12, 25-28]。研究表明, 根据品种和植株大小, 每株的总状花序数量为 2500~15 000 个花序^[29-31], 每个花序有轮生 100~300 个长 6~12 mm 的管状小花^[7, 32-33]。曾黎明等^[8]对我国广西地区 32 个澳洲坚果品种的生物学特性进行了比较分析, 其中 A4 品种的单花序花朵数量为 215.33 朵, 花序长度为 16.87 cm; 而本研究中, 每个花序的花朵数量为(334.0±48.8)朵, 花序长度为(22.56±4.09)cm, 均高于广西地区的 A4 品种。此外, 本研究中澳洲坚果 A4 品种每株有(2544.30±566.55)个花序, 这可能与不同品种或同一品种在不同地理环境中的生长有关, 花序越长, 花朵数量越多, 树龄较大的植株花序数量更多^[34], 但澳洲坚果的产量不受不同树龄花朵数量的影响, 表明花朵数量不是限制其产量的因素^[35]。罗立娜等^[23]研究表明, 我国贵州省种植的 788、344 和热桂 1 号品种的开花顺序均为自花序轴基部向顶端依次开放, H2 品种均为自花序轴中部向两端依次开放。而本研究中, A4 品种的开花顺序有 3 种, 主要为自花序轴基部向顶端依次开放, 占 60.24%; 其次是自花序轴中部向两端依次开放, 占 34.94%; 自花序轴顶端向基部依次开放的比例最少, 为 4.82%, 这可能与同一品种在不同地理环境中的生长有关。

大多数澳洲坚果品种是部分自交不亲和的, 需高度依赖蜜蜂等传粉昆虫进行异花授粉产生果实^[32, 36-37]。中华蜜蜂是我国主要传粉蜜蜂之一, 是农业生产中重要的授粉昆虫。研究表明, 蜜蜂的日活动规律直接或间接与多种环境因素(如光照强度、温度、湿度及蜜粉源)相关^[19, 38], 蜜蜂能够根据环境变化和蜜粉源植物的开花时间采取相应的采集策略, 只有在适宜的温度和湿度条件下, 蜜蜂才会表现出高效的采集行为, 顺利为农作物授粉^[39-40]。温湿度很大程度上影响植物的花药开裂、花粉释放和蜜蜂采食行为, 随着温度的升高和相对湿度的下降, 花药开裂增多, 花粉大量释放, 同时达到蜜蜂采集活动的高峰, 作物授粉效果才会更好^[41-43]。赵恬等^[19]研究发现, 当温度较高时, 环境湿度过低, 会导致中华蜜蜂采粉

积极性降低。除了温湿度外,光照也是影响蜜蜂出巢行为的重要因素,光照能刺激蜜蜂出勤。黄训兵等^[22]研究表明,早春 15:00 后中华蜜蜂在北方露天樱桃园的出巢蜂数迅速下降,而归巢蜂数、携粉蜂数却达到最高值,蜜蜂的这种快速回巢行为可能与 15:00 后光照逐渐减弱有关。本研究中澳洲坚果盛花期试验期间天气晴朗或多云,7:00 开始,外界温度逐渐升高,湿度下降。12:00—15:00 气温较高,此时出巢和归巢的中华蜜蜂数量较多,并在 15:00 达到高峰,16:00 气温达到最高值,湿度最低,此时出巢和归巢蜜蜂数量明显减少;携粉归巢蜜蜂数量主要集中在 12:00—14:00 之间,且 13:00 的携粉归巢蜜蜂数量最多,15:00 以后携粉归巢蜜蜂迅速减少,表明该时间段外出采粉的效率较低。在澳洲坚果整个盛花期,访花中华蜜蜂数量主要集中在 13:00—17:00,而蜜蜂出巢和归巢主要集中在 12:00—15:00,可能是由于 12:00—15:00 蜂群内新蜂认巢试飞行为导致。有研究表明,澳洲坚果开花量大,因此不同的访花昆虫有效地为花朵授粉是优质坚果高产的先决条件^[44-45],例如无刺蜂、小蜜蜂、大蜜蜂、蝴蝶、苍蝇、飞蛾和胡蜂等昆虫对澳洲坚果花朵的访问,可以增强坚果的结实和成熟坚果的发育^[28, 46-49],本研究也发现澳洲坚果盛花期有大蜜蜂和小蜜蜂访问澳洲坚果花。据报道,单花停留时间直接影响传粉昆虫的传粉效率,滞留时间越短,单位时间内昆虫采访的花朵越多,植物收益越大^[50],但大蜜蜂和小蜜蜂对澳洲坚果的坐果率和产量产生的积极作用不可否认,影响程度有待进一步研究,作为具有迁飞习性的野生蜜蜂对大田作物授粉也存在数量的不稳定性和不可控因素。

虽然澳洲坚果的植物营养也可能在澳洲坚果的结实和保留中发挥关键作用^[51-52],但也有学者将澳洲坚果产量和质量的下降归因于传粉昆虫活动不足和交叉花粉供应不足,从而引起种子发育不良^[7, 12, 28, 33]。本研究发现中华蜜蜂授粉的澳洲坚果单花序平均坐果率比 CK 提高了 64.15%,且蜜蜂授粉后仅有 20.67%的花序从树干脱落,而 CK 的花序有 46.33%从树干脱落。谭秋锦等^[53]研究表明,单果质量、坚果横径和干壳果质量主要反映澳洲坚果种子的质量,本研究中蜜蜂授粉组的澳洲坚果单果质量、出种率及出仁率均高于 CK,表明蜜蜂授粉可提高澳洲坚果的坐果率,在

一定程度上减少花序的脱落,提高产量,改善澳洲坚果的外观性状,尤其是蜜蜂授粉后鲜果皮和果壳较薄,这与 HOWLETT 等^[28]的研究结果一致。在果仁营养成分方面,蜜蜂授粉组的果仁全氮含量、粗蛋白含量、粗脂肪含量 3 项指标均高于 CK,授粉组和 CK 均检测出 22 个脂肪酸成分(饱和脂肪酸 14 个,不饱和脂肪酸 8 个),这与康专苗等^[24]、梁燕理等^[54]的研究结果一致。22 个脂肪酸中的饱和脂肪酸辛酸、癸酸和山萘酸,及不饱和脂肪酸 11,14-二十碳二烯酸 4 种脂肪酸的含量显著高于 CK。综上所述,蜜蜂授粉在一定程度上能够提升澳洲坚果的产量,改善果实品质。蜜蜂与植物经过长期的协同进化,能够选择采集活性较强、质量较好的花粉,以高效、优质地协助被子植物完成受精过程^[55],这可能与澳洲坚果的产量提升和品质改善有关,还需进一步研究。

蜜蜂授粉是农业绿色、优质、高效生产的重要配套技术之一,中华蜜蜂授粉技术的应用不仅有助于农作物增产提质,获得较好的经济效益,以满足农业绿色、生态发展的需求。中华蜜蜂是我国当家蜂种,其管理技术已经较成熟,利用中华蜜蜂为澳洲坚果授粉,能减少澳洲坚果花序脱落,增加坐果率,有效改善果实产量和品质,表明利用中华蜜蜂授粉对澳洲坚果规模化生产是一种行之有效的授粉方式,值得大力推广应用。

参考文献

- [1] 刘晓,陈健. 澳洲坚果的起源、栽培史及国内外发展现状[J]. 西南园艺, 1999, 27(2): 18-20.
LIU X, CHEN J. The origin, cultivation history, and current development status of *Macadamia integrifolia* at home and abroad[J]. Southwest Horticulture, 1999, 27(2): 18-20. (in Chinese)
- [2] 赵静,唐君海,王文林,赵大宣. 澳洲坚果营养成分分析[J]. 农业研究与应用, 2013(4): 24-25.
ZHAO J, TANG J H, WANG W L, ZHAO D X. Analysis of the nutritional components of *Macadamia integrifolia*[J]. Agricultural Research and Application, 2013(4): 24-25. (in Chinese)
- [3] DE SILVA A L, KÄMPER W, WALLACE H M, OGBOURNE S M, BAI S H, NICHOLS J, TRUEMAN S J. Boron effects on fruit set, yield, quality and paternity of macadamia[J]. Agronomy, 2022(12): 684.
- [4] 贺熙勇,陶亮,柳颀,倪书邦. 世界澳洲坚果产业概况及

- 发展趋势[J]. 中国南方果树, 2015, 44(4): 151-155.
- HE X Y, TAO L, LIU J, NI S B. Overview of macadamia industry and its development trend in the world[J]. South China Fruits, 2015, 44(4): 151-155. (in Chinese)
- [5] 杨为海, 曾辉, 万继锋, 张汉周, 陆超忠. 高温条件下澳洲坚果叶片黄化的生理特性[J]. 热带作物学报, 2021, 42(3): 830-838.
- YANG W H, ZENG H, WAN J F, ZHANG H Z, LU C Z. Preliminary study on physiological characteristics of macadamia leaf etiolation under high temperature[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(3): 830-838. (in Chinese)
- [6] 贺熙勇, 聂艳丽, 吴霞, 陈榆秀, 王洋, 陆斌, 宁德鲁. 云南澳洲坚果产业高质量发展的建议[J]. 中国南方果树, 2022, 51(4): 205-210.
- HE X Y, NIE Y L, WU X, CHEN Y X, WANG Y, LU B, NING D L. Suggestions for high-quality development of Yunnan macadamia industry[J]. South China Fruits, 2022, 51(4): 205-210. (in Chinese)
- [7] TRUEMAN S, DE SILVA A, KÄMPER W, NICHOLS J, HOSSEINI BAI S, WALLACE H, ROYLE J, PETERS T, OGBOURNE S. Pollen parentage of nuts during premature nut drop: do self-pollinated nuts drop and cross-pollinated nuts remain?[J]. Bulletin of The Australian Mathematical Society, 2022(50): 19-20.
- [8] 曾黎明, 陈显国, 崔明勇, 林玉虹, 蔡元保. 不同品种澳洲坚果生长、开花与坐果性状比较[J]. 广东农业科学, 2011(22): 36-38.
- ZENG L M, CHEN X G, CUI M Y, LIN Y H, CAI Y B. Comparison on growth, flowering and fruit set of different varieties of macadamia[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2011(22): 36-38. (in Chinese)
- [9] SEDGLEY M, BELL F D H, BELL D, WINKS C W, PATTISON S J, HANCOCK T W. Self- and cross-compatibility of macadamia cultivars[J]. Journal of Horticultural Science, 1990(65): 205-213.
- [10] 陈作泉. 澳洲坚果树生长、开花、果实发育生理学[J]. 广西热作科技, 1995(2): 46-49.
- CHEN Z Q. Physiology of growth, flowering, and fruit development of macadamia trees[J]. Guangxi Science & Technology of Tropical Crops, 1995(2): 46-49. (in Chinese)
- [11] MEYERS N, MCCONCHIE C, TURNBULL C, VITHANAGE V. Cross pollination and intervarietal compatibility in macadamia[J]. Bulletin of The Australian Mathematical Society, 1995(22): 5-8.
- [12] HOWLETT B G, READ S F, ALAVI M, CUTTING B T, NELSON W R, GOODWIN R M, CROSS S, THORP T G, PATTEMORE D E. Crosspollination enhances macadamia yields, even with branch-level resource limitation[J]. Hort-Science, 2019(54): 609-615.
- [13] HEARD T A. Behaviour and pollinator efficiency of stingless bees and honey bees on macadamia flowers[J]. Journal of Apicultural Research, 1994(33): 191-198.
- [14] KONGPITAK P. Foraging behavior of european honeybees (*Apis mellifera* L.) and stingless bees (*Trigona laeviceps* Smith) in *Macadamia integrifolia*[J]. Journal of Apiculture, 2012(27): 163-168.
- [15] 王华堂, 李良斌, 陈海玉, 张学锋, 陈隆达, 赵红霞. 中蜂的传粉作用研究[J]. 环境昆虫学报, 2022, 44(1): 84-91.
- WANG H T, LI L B, CHEN H Y, ZHANG X F, CHEN L D, ZHAO H X. Progress in pollination by *Apis cerana cerana*[J]. Journal of Environmental Entomology, 2022, 44(1): 84-91. (in Chinese)
- [16] GEMEDA T K, SHAO Y Q, WU W Q, YANG H P, HUANG J X. Native honey bees outperform adventive honey bees in increasing *Pyrus bretschneideri* (Rosales: Rosaceae) pollination[J]. Journal of Economic Entomology, 2017, 110(6): 2290-2294.
- [17] 赵改灵, 李秦, 张洁. 不同授粉方式对日光温室草莓授粉效果的比较[J]. 中国果菜, 2020, 40(1): 59-65.
- ZHAO G L, LI Q, ZHANG J. Comparison of pollination effect of different modes on strawberry in greenhouse[J]. China Fruit & Vegetable, 2020, 40(1): 59-65. (in Chinese)
- [18] 韩胜明, 赖康, 赵亚周, 白峰, 李治菲, 彭文君. 蜜蜂在猕猴桃园的访花行为和授粉效果评估[J]. 应用昆虫学报, 2020, 57(5): 1131-1138.
- HAN S M, LAI K, ZHAO Y Z, BAI F, LI Z F, PENG W J. Flower-visiting behavior and pollination by honeybees in kiwifruit orchards[J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2020, 57(5): 1131-1138. (in Chinese)
- [19] 赵恬, 张锦华, 袁扬, 王胤晨, 韦小平, 张定红, 高娅妮, 罗文菊, 陈燕. 中华蜜蜂授粉对猕猴桃产量和品质的影响[J]. 南方农业学报, 2022, 53(4): 1152-1160.
- ZHAO T, ZHANG J H, YUAN Y, WANG Y C, WEI X P, ZHANG D H, GAO Y N, LUO W J, CHEN Y. Effects of *Apis cerana cerana* pollination on the yield and quality of kiwifruit[J]. Journal of Southern Agriculture, 2022, 53(4): 1152-1160. (in Chinese)
- [20] 钟义海, 韩文素, 王释婕, 赵珊, 高景林. 设施蓝莓中华蜜蜂和地熊蜂访花行为及授粉效果比较研究[J]. 热带农业科学, 2022, 42(11): 33-36.
- ZHONG Y H, HAN W S, WANG S J, ZHAO S, GAO J L. The comparative studies of visiting behaviors and pollination effects between *Apis cerana* and *Bombus terrestris* for blueberry in facilities[J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2022, 42(11): 33-36. (in Chinese)

- [21] 马卫华, 申晋山, 武文卿, 宋怀磊, 李立新, 张瑞军, 卫保国, 黄家兴. 意大利蜜蜂和中华蜜蜂对大豆不育系授粉效果的比较[J]. 大豆科学, 2021, 40(4): 522-527.
MA W H, SHEN J S, WU W Q, SONG H L, LI L X, ZHANG R J, WEI B G, HUANG J X. Comparison of pollination effects between *Apis mellifera ligustica* and *Apis cerana cerana* for soybean sterile lines[J]. Soybean Science, 2021, 40(4): 522-527. (in Chinese)
- [22] 黄训兵, 陈浩, 郑礼, 刘艳, 苏龙, 朱佩群, 绍波, 王振全, 蔡桂莲, 翟一凡. 中华蜜蜂在北方露天大樱桃上的授粉行为及效果研究[J]. 山东农业科学, 2023, 55(10): 112-117.
HUANG X B, CHEN H, ZHENG L, LIU Y, SU L, ZHU P Q, SHAO B, WANG Z Q, CAI G L, ZHAI Y F. Pollination behavior and effect of *Apis cerana* on cherry in open air of northern China[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2023, 55(10): 112-117. (in Chinese)
- [23] 罗立娜, 韩树全, 卢加举, 周玉飞, 王晓敏, 贺尔齐, 王功金, 吴金培. 望谟地区澳洲坚果花粉生活力和开花生物学特性[J]. 分子植物育种, 2021, 19(18): 6184-6190.
LUO L N, HAN S Q, LU J J, ZHOU Y F, WANG X M, HE E Q, WANG G J, WU J P. Pollen viability and flowering biological characteristics of macadamia in Wangmo area[J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(18): 6184-6190. (in Chinese)
- [24] 康专苗, 王代谷, 张燕, 何凤平, 朱文华, 李向勇, 刘凡值. 贵州 5 种澳洲坚果果实品质分析[J]. 农业研究与应用, 2021, 34(4): 17-24.
KANG Z M, WANG D G, ZHANG Y, HE F P, ZHU W H, LI X Y, LIU F Z. Quality analysis of five macadamia varieties in Guizhou[J]. Agricultural Research and Application, 2021, 34(4): 17-24. (in Chinese)
- [25] TRUEMAN S J, TURNBULL C G N. Fruit set, abscission and dry matter accumulation on girdled branches of macadamia[J]. Annals of Botany, 1994, 74(6): 667-674.
- [26] KÄMPER W, TRUEMAN S J, OGBOURNE S M, WALLACE H M. Pollination services in a macadamia cultivar depend on across-orchard transport of cross pollen[J]. Journal of Applied Ecology, 2021(58): 2529-2539.
- [27] WALLACE H M, VITHANAGE V, EXLEY E M. The effect of supplementary pollination on nut set of macadamia (Proteaceae) [J]. Annals of Botany, 1996(78): 765-773.
- [28] HOWLETT B G, NELSON W R, PATTEMORE D E, GEE M. Pollination of macadamia: review and opportunities for improving yields[J]. Scientia Horticulturae, 2015(197): 411-419.
- [29] MONCUR M W, STEPHENSON R A, TROCHOULIAS T. Floral development of *Macadamia integrifolia* Maiden & Betche under Australian conditions[J]. Scientia Horticulturae, 1985(27): 87-96.
- [30] MCFADYEN L, ROBERTSON D, SEDGLEY M, KRISTI-ANSEN P, OLESEN T. Post-pruning shoot growth increases fruit abscission and reduces stem carbohydrates and yield in macadamia[J]. Annals of Botany, 2011, 107(6): 993-1001.
- [31] OLESEN T, HUETT D, SMITH G. The production of flowers, fruit and leafy shoots in pruned macadamia trees[J]. Functional Plant Biology, 2011, 38(4): 327-336.
- [32] HEARD T A. Pollinator requirements and flowering patterns of *Macadamia integrifolia*[J]. Australian Journal of Botany, 1993(41): 491-497.
- [33] TRUEMAN S J. The reproductive biology of macadamia[J]. Scientia Horticulturae, 2013(150): 354-359.
- [34] RHODES J. Macadamia pollination[J]. CalMac News, 2001, 2: 10-19.
- [35] BITTENBENDER H C, HIRAE H H. Common problems of macadamia in Hawaii[J]. Yearbook-California Macadamia Society, 1990(36): 44-55.
- [36] GRASS I, MEYER S, TAYLOR P, FOORD S, HAJEK P, TSCHARNTKE T. Pollination limitation despite managed honeybees in South African macadamia orchards[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2018(260): 11-18.
- [37] WILLCOX B K, HOWLETT B G, ROBSON A J, CUTTING B, EVANS L, JESSON L, KIRKLAND L, JEAN-MEYZONNIER M, POTDEVIN V, SAUNDERS M E, RADER R. Evaluating the taxa that provide shared pollination services across multiple crops and regions[J]. Scientific Reports, 2019(9): 13538.
- [38] 赵亚周, 安建东, 周志勇, 董捷, 邢艳红, 秦建军. 意大利蜜蜂和小峰熊蜂在温室桃园的传粉行为及其影响因素[J]. 昆虫学报, 2011, 54(1): 89-96.
ZHAO Y Z, AN J D, ZHOU Z Y, DONG J, XING Y H, QIN J J. Pollination behavior of *Apis mellifera ligustica* and *Bombus hypocrita* (Hymenoptera, Apidae) and the influencing factors in peach greenhouse[J]. Acta Entomologica Sinica, 2011, 54(1): 89-96. (in Chinese)
- [39] ABOU-SHAARA H F, OWAYSS A A, IBRAHIM Y Y, BASUNY N K. A review of impacts of temperature and relative humidity on various activities of honey bees[J]. Insectes Sociaux, 2017, 64(7): 455-463.
- [40] CLARKE D, ROBERT D. Predictive modelling of honey bee foraging activity using local weather conditions[J]. Apidologie, 2018, 49(2): 386-396.
- [41] SGOLASTRA F, FISOGNI A, QUARANTA M, BOGO G, BORTOLOTTI L, GALLONI M. Temporal activity patterns in a flower visitor community of *Dictamnus albus* in relation to some biotic and abiotic factors[J]. Bulletin of Insectology, 2016, 69(2): 291-300.

- [42] WANG Y, TAO H, TIAN B, SHENG D, XU C, ZHOU H, HUANG S, WANG P. Flowering dynamics, pollen, and pistil contribution to grain yield in response to high temperature during maize flowering[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019(158): 80-88.
- [43] ZHANG H, ZHOU Z Y, AN J D. Pollen release dynamics and daily patterns of pollen-collecting activity of honeybee *Apis mellifera* and bumblebee *Bombus lantschouensis* in solar greenhouse[J]. *Insects*, 2019, 10(7): 216-229.
- [44] GARIBALDI L A, STEFFAN-DEWENTER I, WINFREE R, AIZEN M A, BOMMARCO R, CUNNINGHAM S A, KREMEN C, CARVALHEIRO L G, HARDER L D, AFIK O, BARTOMEUS I. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance[J]. *Science*, 2013, 339(6127): 1608-1611.
- [45] GRAB H, BLITZER E J, DANFORTH B, LOEB G, POVEDA K. Temporally dependent pollinator competition and facilitation with mass flowering crops affects yield in co-blooming crops[J]. *Scientific Reports*, 2017(7): 45296.
- [46] TAVARES J M, VILLALOBOS E M, WRIGHT M G. Contribution of insect pollination to *Macadamia integrifolia* production in Hawaii[J]. *Entomological Society*, 2015(47): 35-49.
- [47] DA SILVA SANTOS R, DE OLIVEIRA MILFONT M, SILVA M M, CARNEIRO L T, CASTRO C C. Butterflies provide pollination services to macadamia in northeastern Brazil[J]. *Scientia Horticulturae*, 2020(259): 108818.
- [48] NJUE N I, MUTHOMI J W, CHEMINING'WA G N, NDERITU J H, ACHIENG J, ODANGA J J. Diversity of insect flower visitors on macadamia within a monoculture orchard in Murang'a county, central Kenya[J]. *Advances in Entomology*, 2023(11): 239-255.
- [49] HEARD T A, EXLEY E M. Diversity, abundance, and distribution of insect visitors to macadamia flowers[J]. *Environmental Entomology*, 1994(23): 91-100.
- [50] 郭媛, 武文卿, 张旭凤, 张云毅, 宋怀磊. 不同生态区梨树传粉昆虫调查及其优势传粉昆虫访花行为研究[J]. *中国农学通报*, 2020, 36(6): 127-131.
- GUO Y, WU W Q, ZHANG X F, ZHANG Y Y, SONG H L. Investigation on pollinators and flower-visiting behavior of dominant pollinators of pear trees in different eco-regions[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2020, 36(6): 127-131. (in Chinese)
- [51] STEPHENSON R A, CULL B W, MAYER D G. Effects of site, climate, cultivar, flushing, and soil and leaf nutrient status on yields of macadamia in south east Queensland[J]. *Scientia Horticulturae*, 1986, 30(3): 227-235.
- [52] STEPHENSON R A, GALLAGHER E C, PEPPER P M. Macadamia yield and quality responses to phosphorus[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2002(53): 1165-1172.
- [53] 谭秋锦, 陈海生, 韦媛荣, 许鹏, 郑树芳, 黄锡云, 何铄扬, 覃振师, 王文林. 澳洲坚果种质果仁主要营养成分分析与评价[J]. *中国粮油学报*, 2021, 36(2): 150-154.
- TAN Q J, CHEN H S, WEI Y R, XU P, ZHENG S F, HUANG X Y, HE X Y, QIN Z S, WANG W L. Nutritional analysis and evaluation of kernel of *Macadamia integrifolia*[J]. *Journal of the Chinese Cereals and Oils Association*, 2021, 36(2): 150-154. (in Chinese)
- [54] 梁燕理, 杨湘良, 韦素梅, 李炜, 黄文. 澳洲坚果油脂脂肪酸组成及氧化稳定性分析[J]. *粮油食品科技*, 2019, 27(5): 33-36.
- LIANG Y L, YANG X L, WEI S M, LI W, HUANG W. Fatty acid composition and oxidative stability of macadamia oil[J]. *Science and Technology of Cereals, Oils and Foods*, 2019, 27(5): 33-36. (in Chinese)
- [55] VINOD M, NAIK A K, BIRADAR R, NATIKAR P K, BALIKAI R A. Bee pollination under organic and conventional farming systems: a review[J]. *Journal of Experimental Zoology India*, 2016, 19(2): 643-652.