

DOI: 10.5846/stxb202112023404

丁桂玲, 张武凡, 鲁宾雁, 杨友志, 周新平, 杨柏云, 黄家兴, 罗毅波. 人工引入传粉者对油茶丰产的意义及潜在的生物安全. 生态学报, 2023, 43(7): 2959-2967.

Ding G L, Zhang W F, Lu B Y, Yang Y Z, Zhou X P, Yang B Y, Huang J X, Luo Y B. The significance of artificial introduction of pollinators for improving the yield of *Camellia oleifera* and the potential biosafety issues. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(7): 2959-2967.

人工引入传粉者对油茶丰产的意义及潜在的生物安全

丁桂玲¹, 张武凡², 鲁宾雁², 杨友志³, 周新平³, 杨柏云⁴, 黄家兴¹, 罗毅波^{2,*}

1 中国农业科学院蜜蜂研究所, 农业农村部授粉昆虫生物学重点实验室, 北京 100093

2 中国科学院植物研究所, 系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093

3 湖南大三湘茶油股份有限公司, 衡阳 421141

4 南昌大学生命科学学院, 江西省植物资源重点实验室, 南昌 330031

摘要: 动物传粉在全球生态系统中提供重要服务, 全球农业生产对动物传粉服务的需求稳定增长。油茶是我国特有的重要木本油料植物, 栽培历史悠久, 由于严格自交不亲和而高度依赖动物传粉。基于我国油茶产业发展的新形势, 从资源分配和花粉限制等生态因素系统分析了油茶产量受限制的原因, 提出油茶的传粉者限制效果等同于花粉限制效果, 人工引入潜在的高效传粉者是解除油茶资源限制措施和传粉生态限制措施之间冲突、提高油茶产量的有效途径。论述了人工引入传粉者传粉服务的优势和挑战。对人工引入传粉者, 特别是外来传粉者所面临的潜在风险和途径进行了梳理, 提出从传粉生态服务解决油茶产量和质量问题的新思路。全文旨在为人工引入传粉者在油茶丰产中的作用提供理论与科学依据, 以期促进油茶产业健康有序发展。

关键词: 油茶; 引入传粉者; 熊蜂; 花粉限制; 资源限制

The significance of artificial introduction of pollinators for improving the yield of *Camellia oleifera* and the potential biosafety issues

DING Guiling¹, ZHANG Wufan², LU Binyan², YANG Youzhi³, ZHOU Xinping³, YANG Boyun⁴, HUANG Jiaying¹, LUO Yibo^{2,*}

1 Key Laboratory for Insect-Pollinator Biology of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Institute of Apicultural Research, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100093, China

2 State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

3 Hunan Great Sanxiang Camellia Oil Company Ltd., Hengyang 421141, China

4 School of Life Science, Nanchang University, Nanchang 330031, China

Abstract: Animal pollination, as an important part in ecosystems, has come to flourish in global agricultural production. *Camellia oleifera*, a unique and important woody oil plant with a long history of cultivation in China, is strictly self-incompatible and highly dependent on animal pollination. Based on the new situation of *Camellia oleifera* industry in China, we firstly analyzed the factors that limited *C. oleifera* yield, including resources allocation and pollen limitation. We suggested that the effect of pollinator deficiency was equivalent to the effect of pollen limitation and the introduction of potential efficient pollinators was the optimal strategy to resolve the conflict between resources restriction and pollinators deficiency and increase the yield of *C. oleifera*. Secondly, we discussed the advantages and challenges of artificially

基金项目: 美丽中国生态文明建设科技工程专项资助(XDA23080101); 国家科技基础资源调查专项课题(2018FY100404)

收稿日期: 2021-12-02; **网络出版日期:** 2022-11-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: luoyb@ibcas.ac.cn

introducing pollinators. Finally, we summarized the potential risks and control approaches of artificially introduced non-native pollinators, and proposed new ideas to solve the yield and quality problems of *C. oleifera*. This paper aims to provide theoretical and scientific basis for the role of artificially introduced pollinators in the high yield of *C. oleifera*, to promote the development of *C. oleifera* industry.

Key Words: *Camellia oleifera*; pollinators introduction; bumblebee; pollen limitation; resources restriction

动物传粉为全球生态系统维持和稳定提供重要服务,世界上 87.5% 的被子植物和 70% 以上的主要经济作物,以及 35% 以上的粮食生产都依赖于动物的授粉服务^[1-3]。由于人类活动的加剧、土地使用模式的改变^[4-5]、生境被破坏和碎片化^[6-7],以及全球气候变暖^[8-9]等因素,全球范围内动物传粉服务正在逐渐衰退和丧失,这将对生态系统的功能以及人类的食物安全和健康造成严重影响^[10]。

另一方面,全球农业生产对动物传粉服务的需求稳定增长。家养蜜蜂(东方蜜蜂 *Apis cerana*、西方蜜蜂 *Apis mellifera*) 传粉服务对农业生产的贡献尤其显著,为全球大约 35% 的经济作物提供传粉服务,特别在那些具有高经济和营养价值作物中的贡献更加显著^[11-12]。然而,家养蜜蜂授粉的增产效应有其物种局限性,许多农作物主要依赖家养蜜蜂以外的其他动物传粉^[13-14]。油茶(*Camellia oleifera*) 就是一种依赖家养蜜蜂以外的其他蜂类昆虫传粉的植物。油茶属于山茶科(Theaceae)山茶属(*Camellia*),是我国特有的重要木本油料植物,栽培历史悠久。事实上,山茶属中油茶近缘物种的种子都具有油脂含量高的特征,有很高的经济栽培价值^[15],它们都不依赖家养蜜蜂为其提供传粉服务。我国野生传粉昆虫资源十分丰富,特别是野生蜂类资源^[16]。在目前全世界面临家养蜜蜂蜂群损失的危机下,人工引入为特定经济作物提供有效传粉服务的传粉昆虫和野生蜂类,对农业生产尤为重要。

油茶是我国和世界的重要木本油料植物,2016 年正式被国家列为大宗油料作物。油茶产业已经成为维护国家粮油安全的新兴力量,在南方很多产区油茶产业也是加快农村经济调整的特色产业、推动乡村振兴的支柱产业^[15]。基于我国油茶产业发展的新形势,本文综述油茶产业发展面临的关键瓶颈限制,首先,从资源分配和花粉限制等生态因素入手,分析限制油茶产量的内在机制和机理,提出提高油茶产量的新途径。然后,本文论述了人工引入传粉者以弥补油茶自然传粉者传粉服务严重不足的优势和挑战。最后,全面梳理了人工引入传粉者,特别是外来的传粉物种所面临的潜在风险和控制途径,提出了通过生态服务特别是传粉生态服务解决油茶产量和质量问题的新思路。

1 油茶产量的主要限制因子

1.1 花粉限制和资源限制

植物的不可移动性使其必需依赖生物以及/或者非生物媒介运输花粉(雄配子体)以实现有性生殖。植物的这种依赖性使得发育成熟的果实和种子数量远远低于其开花和胚的数量,这种现象称为花粉限制(pollen limitation)。花粉限制现象广泛存在,对植物的繁殖能力有普遍影响,并影响植物个体以及种群的繁殖表现^[17-20]。此外,前人认为花粉限制决定了植物维持种群所需的最低密度^[21]。因此,花粉限制可以显著影响自然种群中的生态和进化过程,并在农业生态系统中对农作物产量产生影响^[22]。

一般来说,花粉限制包括花粉数量限制和花粉质量限制两种类型。其中,花粉数量限制是指植物接受的花粉数量有限,不足以使胚珠受精。花粉质量限制主要是指到达柱头上的花粉为自花花粉、远交花粉(cross-pollination from very distant plants)以及不同物种的花粉时产生自交衰退、远交衰退和授粉后花粉干扰,从而影响植物果实和种子产量的现象^[22]。影响花粉数量和质量限制的因素主要有传粉者访问限制和传粉者行为等。例如,传粉者数量太少、传粉者竞争或传粉者丰富度变化等都会导致有效花粉输出降低;花粉可利用性低,如花粉的产生、柱头可接受花粉的能力、盗粉等,以及无效的花粉运输、传粉者导致的异种花粉运输、异花

花粉运输不足等都可产生花粉数量和质量限制现象^[20]。

植物较低的果实和种子产量还可能是由于可利用资源不足即资源限制而产生的。考虑到植物性别策略, Lloyd^[23] 提出一个植物如何调控雌性在不同繁殖时期资源投入的模型,认为在花产生、子房发育和果实发育 3 个阶段中,只有在花数目限制减少的条件下,子房发育和果实发育阶段才受到雌性资源的调控。此外,在植物的 3 个不同发育阶段中资源投入受到发育时间同步性的效应、资源和传粉服务的可预测性以及花器官的位置效应等 10 个因素的调控^[23]。Haig 及 Westoby^[24] 将经济学原则直接应用于植物结实和结籽中,提出当所有资源被均等限制时资源可以得到最优分配,以及植物结实和结籽受营养和花粉同等限制的理论假说。但这个假说,由于受到植物果实和种子发育过程中雌性资源支出复杂性的影响而引起争议。自然条件下资源和受精功能的改变都会打破这种最优分配预测理论。特别是当植物花展示 (floral display) 直接受资源影响,从而对传粉者访问以及/或者传粉者丰富程度有间接并且不可预测的作用时,最优预测理论很难成立^[25-28]。实际上,花粉限制效应和资源限制效应有很大程度的重叠,需要更深入的研究才能将二者对植物结实和结籽的作用分开。

1.2 油茶花粉限制和资源限制的作用特点

邓园艺等人^[29-30] 的研究表明,油茶花较大,直径约 45 mm;雄蕊(112.47±5.24)个,雄蕊群直径为(25.65±0.94)mm,平均每朵花粉数量为(293,759.9±39,262.63)粒;柱头(3.53±0.13)个;平均每朵花胚珠数为(16.62±0.43)枚;花粉与胚珠数之比为 17675.08:1。繁育系统检测表明油茶属于严格自交不亲和植物,其结实和结籽高度依赖传粉者。从油茶的开花生物学特性来看,油茶单花的花粉产生能力很强,花粉数量发生限制效应的可能性很小。此外,油茶柱头一般有 3 个,柱头表面密布乳突细胞,呈狭长条状,而胚珠数目仅 16 枚左右,柱头可接受花粉数目远高于每朵花的胚珠数目。因此,柱头可接受花粉的能力也没有受到限制。但油茶花蜜和花粉中含有棉子糖的水解产物半乳糖,以及生物碱和甙类,使得油茶的自然传粉者相对特化^[31-32]。这种相对特化的传粉系统,使油茶的传粉者限制效果几乎等同于花粉限制效果。同时,油茶又是多年生木本植物,单株成年油茶植株,每天开放的花朵有数百朵,甚至上千朵^[31-32]。油茶的这一生物学特性使得同株异花自花授粉的现象非常普遍。从油茶传粉者的行为规律来看,油茶地蜂一天中的访花活动节律为“双峰型”,即先形成一个访花高峰,而后有一个回巢高峰,再形成一个访花高峰,然后陆续归巢。一天中油茶地蜂进出巢 3—4 次^[33]。油茶地蜂的访花活动规律一般是在一朵花上停留大约 3 秒,在同一株上连续访问 4—6 朵花,然后飞向邻近的植株。大分舌蜂的访花活动规律也类似^[31-32]。油茶传粉者觅食过程中的这种访花活动规律,导致同花自花授粉和同株异花自花授粉都能发生,并且在其整个授粉中的比例相当高。特别是当同一个油茶品种种植在一起的时候,临近的植株都是同一个基因型,异株异花自花授粉现象也会发生。同花自花授粉、同株异花自花授粉以及异株异花自花授粉等多种自花授粉后果使得油茶有效花粉限制对油茶产量制约的效果更为显著。

此外,油茶是一种多年生木本植物,果实成熟需要跨年,开花期在秋末冬初,从而使油茶出现花果同期的现象。这使得油茶的花粉限制和资源限制之间的关系错综复杂。一般来说,对于多年生木本植物,需要从植株整体、花序和单花等不同层面来研究花粉和资源对结果和结籽的作用^[34]。前人利用稳定同位素追踪技术研究发现,植物茎一侧上的叶或苞片仅为同一侧的花序或枝条提供光合资源^[35-36],说明植物存在就近补充光合资源的现象。这种就近补充光合资源的式样对花果期分开的植物来说相对简单,但对于油茶这种花果同期的植物来说,就存在花果之间再次分配资源的复杂关系。

油茶是一种高度自交不亲和的植物。Burd^[17] 在总结前人对于 258 种植物的人工授粉实验结果时,发现自交不亲和物种遭受花粉限制的程度更强,种群中花粉限制程度常常随季节变化而不同,并且结实率受花粉限制影响的频率和强度较结籽率更高。此现象在他后来提出的有关胚珠随机响应花粉和资源变化的打包策略模型中得到较好地解释^[17,37]。

综合以上分析,油茶本身的生物学特性使得其花粉限制和资源限制对结实和结籽的影响式样和机制异常

复杂,可以说是花植物中一种极端复杂的类型。

1.3 花粉限制和资源限制与油茶丰产措施的冲突

根据国家林草局相关文件公布的数据,2019 年我国油茶种植面积达 $453.3 \times 10^4 \text{ hm}^2$,油茶产业总产值达到 1160 亿元,带动 173 万贫困人口通过油茶产业增收,其中参与油茶产业发展的企业达 2523 家、油茶专业合作社 5400 个、种植大户 1.88 万个(油茶产业发展指南 http://www.forestry.gov.cn/html/main/main_586/20201021085710500440805/file/)。目前提高油茶产量的主要措施有解除资源限制的生态因素和遗传因素二种。降低资源限制生态因素的措施包括高产油茶林营造与建园,以及抚育管理等;而减少资源限制遗传因素的方法主要是品种改良等措施(油茶产业发展指南,2020)。

Bennett 等^[38]综合分析全球范围 2200 个研究案例中 1200 种野生植物繁殖成功受土地利用强度的影响式样,发现依赖传粉者繁殖成功的植物受花粉限制的影响程度在土地利用强度高的城镇地区要高于土地利用强度低的野外和人工管理地区。特别是特化依赖某一类传粉者的植物,其繁殖成功不管在何种土地利用模式下都受到严重的花粉限制影响。因此,土地利用强度加剧花粉限制对植物繁殖成功的影响,尤其是具有生态和功能特化传粉的植物其繁殖成功无论在何种土地利用模式下都存在花粉限制的威胁。该结论支持土地利用程度最高的城镇化,包括土地片段化、不透水的地表、以及污染和交通等,对植物与传粉者间的互作有很强的干扰作用^[39]。显然,在采取解除资源限制生态因子的措施中,种植地管理强度的急剧增加会对油茶自然传粉者的栖息地有不同程度的影响,从而加大了花粉限制对油茶结实和结籽的影响。因此,由于花粉限制和资源限制对油茶结实和结籽的作用极端复杂,减少油茶资源限制和解除传粉生态限制措施之间存在严重冲突。在这种情况下,解决冲突的有效手段就是人工引入潜在的高效传粉者。

2 油茶熊蜂传粉服务的优势

2.1 熊蜂与油茶自然传粉者相比存在的传粉优势

对我国湖南、福建、广西、海南等地油茶林中的传粉昆虫进行调查发现,油茶的传粉昆虫属于 5 个目(膜翅目、双翅目、鞘翅目、鳞翅目和半翅目),主要包括膜翅目的蜜蜂科、地蜂科、分舌蜂科和胡蜂科,双翅目的食蚜蝇科和丽蝇科,鞘翅目的瓢虫科和鳞翅目的蝶类、蛾类^[40-42]。其中,膜翅目的种类和数量最多,传粉效率最高。膜翅目昆虫中的大分舌蜂(*Colletes gigas* Cockerell)和油茶地蜂(*Andrena camellia* Wu)等土栖野生蜂对油茶的传粉效果较好^[30,43]。但油茶传粉昆虫多为独栖蜂类,它们的筑巢选择与土壤类型相关;此外,油茶日益趋于集约化经营管理,土地的耕作强度大、油茶林中其他的开花植物较少,这些因素都不利于油茶自然传粉昆虫的生存和群体发展。油茶花期多阴雨湿冷天气,自然传粉昆虫外出采集较少,它们的群体数量和访花频率都难以满足油茶授粉的需求。有研究报道,人工释放中华蜜蜂和西方蜜蜂可以提高油茶的座果率^[44-46]。但由于油茶花粉和花蜜中含有较多的生物碱、半乳糖等物质,蜜蜂采集后易发生腹胀、腹泻、烂仔,造成蜂群群势的快速下降,从而限制了家养中华蜜蜂和西方蜜蜂在油茶授粉中的应用。

熊蜂是继家养蜜蜂之后人工饲养数量最多的传粉昆虫。熊蜂属于膜翅目(Hymenoptera)蜜蜂科(Apidae)熊蜂属(*Bombus*),主要分布在北半球的亚热带、温带和寒温带地区^[47]。和蜜蜂一样,熊蜂以植物的花粉和花蜜为食,群体数量多,对花粉和花蜜的需求量大,所以采集积极性高。它们有较长的口器和特化的采粉结构,可以携带大量花粉;熊蜂浑身密被绒毛,采集花粉或吸食花蜜时蜂体上的绒毛以及足上的采粉器官可粘着许多花粉;熊蜂个体大,可以与柱头进行更有效的接触,传粉效率更高。同时,熊蜂的飞行速度快,飞行能力强,可以在植株间进行更远距离的迁移,从而更有利于植株间的异花授粉。熊蜂属于初级社会性昆虫,信息交流系统不发达,更容易在作物上专心授粉。此外,熊蜂还可以耐低温和低光照、耐高湿、趋光性差,能够适应不良环境^[48]。这些特有的形态和生物学特性使熊蜂在许多野生植物和农作物的传粉中发挥着重要作用。熊蜂传粉在促进农作物座果、提高产量并改善品质、节约劳动力、减少激素和农药等化学制剂的使用等方面均具有明显优势^[49]。

2.2 熊蜂提高油茶传粉服务的可能性

地熊蜂(*Bombus terrestris*)是目前世界上人工繁殖数量最多的一个熊蜂种类,已作为设施作物的授粉昆虫广泛使用。近年来,在大田作物中熊蜂授粉也取得了很好效果。研究发现,同时释放地熊蜂和家养蜜蜂能进一步提高梨、荔枝以及鳄梨等果园的授粉效率和产量^[50-52]。目前,已有研究者初步探讨了熊蜂为油茶授粉的可行性和效果。2010年及2012年在广西、2015—2017年在贵州油茶种植园进行的传粉昆虫调查中都发现熊蜂是油茶的自然传粉昆虫之一^[42,53]。在江西赣州以及宜春针对油茶品种‘长林系’、‘湘林系’、‘赣无系’、‘赣州油’等进行实验发现,合理配置栽培条件下人工引进地熊蜂授粉,可以大幅提高一些油茶品种的座果率、保果率、单果重和果实产量^[54-56]。鉴于这些初步试验结果,引入地熊蜂为油茶授粉有望成为突破油茶花粉限制,实现增产丰收的重要途径。

蜜蜂取食油茶花蜜后会出现中毒现象,致使蜂群群势下降或死亡,影响了蜂群发展以及后续蜂产品的生产,所以蜂农不愿出租蜜蜂为油茶授粉。而熊蜂可以在任何季节进行工厂化繁育,用于授粉的熊蜂蜂群为一次性使用、授粉结束后无需回收,使用便利,无需着重考虑熊蜂蜂群本身受到的相关影响。这种授粉利用上存在的差异也是使用熊蜂为油茶进行传粉服务的优势所在。

使用熊蜂为油茶授粉,晴天时,熊蜂的集中访花半径约 32.3 m,最远访花距离可达 115 m,访花停留时间为 5.2 s^[54-56]。与蜜蜂相比,熊蜂在设施桃园内访问的枝条数和植株数明显较多,分布范围也更广^[57]。所以,与油茶地蜂、大分舌蜂及蜜蜂等相比,熊蜂在访花频率和访花范围等方面具有的优势使其更能克服同株异花自花授粉和异株异花自花授粉带来的不利影响,可以更有效的解决自花不实导致的低产问题。

2.3 我国人工饲养熊蜂的现状

20世纪70年代,人工驯养地熊蜂获得成功,但直到1987年才开始地熊蜂蜂群的商业化生产^[58]。利用地熊蜂授粉已成为提高设施蔬菜水果等作物产量和质量不可缺少的配套措施,但目前只有荷兰、土耳其以及以色列等少数国家掌握了熊蜂的规模化人工周年繁育技术并建立了工厂化繁育地熊蜂蜂群的专业公司,为全球提供授粉蜂群。目前,每年的商业化地熊蜂蜂群数量约为两百多万群^[59]。

1995年,我国正式立项开始研究熊蜂的人工繁育和利用技术,1998年中国农业科学院蜜蜂研究所首次成功实现了本土野生熊蜂明亮熊蜂(*B. lucorum*)的人工繁殖^[60]。随后,先后成功驯化出密林熊蜂(*B. patagiatus*)、红光熊蜂(*B. ignitus*)、火红熊蜂(*B. pyrosoma*)、重黄熊蜂(*B. picipes*)、兰州熊蜂(*B. lantschouensis*)、短头熊蜂(*B. breviceps*)和弗里熊蜂(*B. friseanus*)等多种本土蜂种^[61-63]。其中,密林熊蜂和兰州熊蜂的繁殖性状优良、群势较大,已初步应用于我国设施作物的传粉服务,是有望实现规模化生产和传粉应用的重要类群。但本土熊蜂蜂种的周年繁育工作仍处于实验室和中试阶段,尚不能满足作物规模化的授粉需求,现阶段我国农业中应用最多的仍然为荷兰 KOPPERT 公司和比利时 BIOBEST 公司生产的地熊蜂。此外,中国农业科学院蜜蜂研究所等多家国内机构和企业均建立了专业化的地熊蜂繁育基地,并已面向国内销售授粉地熊蜂蜂群。

3 传粉地熊蜂的潜在生物安全问题

随着地熊蜂授粉的全球商业化推广应用,地熊蜂已在澳大利亚、新西兰、日本、以色列、阿根廷和智利等国家建立了野生种群,造成了生物入侵。研究表明,地熊蜂的商业化推广不仅加速了相关病原物的传播^[64-65],引入的地熊蜂还可能与本地传粉昆虫争夺蜜粉源资源^[66-67]和筑巢地点^[68]、与本地熊蜂杂交^[69-70],对本地昆虫造成食源采集及生殖等方面的干扰。

因此,引入地熊蜂为作物传粉时,应加强地熊蜂的健康管理以及本地熊蜂种群的监测,从而尽可能减少地熊蜂对当地传粉昆虫和生态环境的不利影响。为了减少病虫害的传播和扩散风险,不仅需要加强检测方法研究,使用操作简单、高灵敏度的检测技术快速鉴别病原物,还需要在产地管理以及后续监管等环节进行严格的风险控制。在设施内,引进地熊蜂传粉服务时可在温室通风口设置防虫网以防止地熊蜂逃逸;在为大田作物

传粉时,则可在蜂巢门口安装隔王栅以防止蜂王外逃定殖,并且在传粉结束后及时销毁蜂巢。总之,建立完善的监测体系和技术规程,才可以最大限度的降低引入地熊蜂传粉的不良影响。

4 传粉熊蜂在油茶增产中的作用展望

熊蜂个体较大、访花时间较长,访花时声震作用明显,有利于成熟花粉的释放和传递,并且熊蜂对花粉活性具有较强的识别能力,偏向于采集活力较强的花粉,能够在作物花粉最多、活力最强的时候完成授粉,从而有利于形成更多的种子,不仅可以使果实质地坚实、籽粒饱满,还可以提高果实和种子中有机物等的含量^[71-72]。根据已有研究结果,我们认为引进熊蜂为油茶授粉之后,不仅可以提高茶油的产量而且能够提升茶油的品质。熊蜂授粉能够显著增加油茶的座果率和产量,人为引入熊蜂为油茶授粉有望成为油茶增产的重要途径。但目前熊蜂为油茶授粉还处于试验阶段,在大规模推广应用之前还需要进一步示范和技术优化。为提高熊蜂传粉在油茶中的增产提质作用,需在以下几方面做进一步的研发和推广工作。

首先,释放合理密度的熊蜂能有效促进油茶的授粉结实^[55],但熊蜂授粉对不同品种油茶座果率和产量的作用不同^[54],对熊蜂的访花和传粉行为尚需进一步观察,统计不同生态环境及不同油茶品种花期熊蜂的访花频率和访花时间等行为差异,评估蜂群饲喂状况、蜂群数量配置以及蜂群摆放位置等因素的增产效果。在前期引入熊蜂开展油茶授粉试验时还发现,熊蜂蜂群出现活力下降^[54-55],以及蜂群容易受胡蜂类天敌的危害^[56]等现象。需进一步研究熊蜂蜂群活力下降的原因以及如何防止胡蜂等天敌昆虫的不利影响。此外,还需进一步明确熊蜂授粉对油茶果实品质的影响,从而全面评估熊蜂为油茶授粉的效果。最后,综合以上各种措施,制定专门针对油茶熊蜂授粉的蜂群管理技术规范 and 标准。

其次,针对分布在油茶产区的本土熊蜂,应进一步加强种质资源的筛选以及熊蜂人工繁育的基础研究,攻克蜂王及雄性蜂繁育、人工交尾等技术难题,提高成群率、蜂群群势、蜂王交尾成功率等繁殖性状,提高繁育效率、降低生产成本、优化繁育技术,从而筛选出最佳的油茶传粉熊蜂蜂种,以充分发挥熊蜂传粉的优良性状,更好地服务油茶产业的发展。

最后,考虑到人为引入熊蜂为油茶授粉服务刚刚起步,在此我们强烈呼吁加强熊蜂授粉模式的应用示范以及科普宣传力度,推广熊蜂授粉提质增效的产业模式,提高油茶种植者对熊蜂授粉技术的认可度。在政策方面,建议各级政府出台相应的授粉熊蜂蜂群补贴政策,降低熊蜂蜂群的购买成本,促进熊蜂授粉蜂群的使用。通过各方努力,使人为引入熊蜂为油茶授粉成为显著提高油茶产量,实现油茶低产林改造的关键技术措施,从而推动我国油茶产业的快速发展。

参考文献(References):

- [1] Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen M A. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 2006, 9(8): 968-980.
- [2] Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 2011, 120(3): 321-326.
- [3] Kleijn D, Winfree R, Bartomeus I, Carvalheiro L G, Henry M, Isaacs R, Klein A M, Kremen C, M'Gonigle L K, Rader R, Ricketts T H, Williams N M, Lee Adamson N, Ascher J S, Báldi A, Batúry P, Benjamin F, Biesmeijer J C, Blitzer E J, Bommarco R, Brand M R, Bretagnolle V, Button L, Cariveau D P, Chifflet R, Colville J F, Danforth B N, Elle E, Garratt M P D, Herzog F, Holzschuh A, Howlett B G, Jauker F, Jha S, Knop E, Krewenka K M, Le Féon V, Mandelik Y, May E A, Park M G, Pisanty G, Reemer M, Riedinger V, Rollin O, Rundlöf M, Sardiñas H S, Scheper J, Sciligo A R, Smith H G, Steffan-Dewenter I, Thorp R, Tschamtker T, Verhulst J, Viana B F, Vaissière B E, Veldtman R, Ward K L, Westphal C, Potts S G. Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature communications*, 2015, 6: 7414.
- [4] Kremen C, Williams N M, Thorp R W. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(26): 16812-16816.
- [5] Ricketts T H, Daily G C, Ehrlich P R, Michener C D. Economic value of tropical forest to coffee production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(34): 12579-12582.

- [6] Cane J H, Minckley R L, Kervin L J, Roulston T H, Williams N M. Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. *Ecological Applications*, 2006, 16(2): 632-644.
- [7] Brudvig L A, Damschen E I, Haddad N M, Levey D J, Tewksbury J J. The influence of habitat fragmentation on multiple plant-animal interactions and plant reproduction. *Ecology*, 2015, 96(10): 2669-2678.
- [8] Walther G R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee T J C, Fromentin J M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 2002, 416(6879): 389-395.
- [9] Hannah L, Steele M, Fung E, Imbach P, Flint L, Flint A. Climate change influences on pollinator, forest, and farm interactions across a climate gradient. *Climatic Change*, 2017, 141(1): 63-75.
- [10] Vanbergen A J, the Insect Pollinators Initiative. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2013, 11(5): 251-259.
- [11] Klein A M, Vaissière B E, Cane J H, Steffan-Dewenter I, Cunningham S A, Kremen C, Tscharntke T. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 2007, 274(1608): 303-313.
- [12] Eilers E J, Kremen C, Smith Greenleaf S, Garber A K, Klein A M. Contribution of pollinator-mediated crops to nutrients in the human food supply. *PLoS One*, 2011, 6(6): e21363.
- [13] Garibaldi L A, Aizen M A, Klein A M, Cunningham S A, Harder L D. Global growth and stability of agricultural yield decrease with pollinator dependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(14): 5909-5914.
- [14] 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, Benjamin F, Boreux V, Cariveau D, Chacoff N P, Dudenhöffer J H, Freitas B M, Ghazoul J, Greenleaf S, Hipólito J, Holzschuh A, Howlett B, Isaacs R, Javorek S K, Kennedy C M, Krewenka K M, Krishnan S, Mandelik Y, Mayfield M M, Motzke I, Munyuli T, Nault B A, Otieno M, Petersen J, Pisanty G, Potts S G, Rader R, Ricketts T H, Rundlöf M, Seymour C L, Schüepp C, Szentgyorgyi H, Taki H, Tscharntke T, Vergara C H, Viana B F, Wanger T C, Westphal C, Williams N, Klein A M. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 2013, 339(6186): 1608-1611.
- [15] 陈永忠, 邓绍宏, 陈隆升, 马力, 何宏, 王湘南, 彭邵锋, 刘彩霞, 王瑞, 许彦明, 张震. 油茶产业发展新论. *南京林业大学学报:自然科学版*, 2020, 44(1): 1-10.
- [16] Orr M C, Hughes A C, Chesters D, Pickering J, Zhu C D, Ascher J S. Global patterns and drivers of bee distribution. *Current Biology*, 2021, 31(3): 451-458.
- [17] Burd M. Bateman's principle and plant reproduction: The role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review*, 1994, 60(1): 83-139.
- [18] Larson B M H, Barrett S C H. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2000, 69(4): 503-520.
- [19] Ashman T L, Knight T M, Steets J A, Amarasekare P, Burd M, Campbell D R, Dudash M R, Johnston M O, Mazer S J, Mitchell R J, Morgan M T, Wilson W G. Pollen limitation of plant reproduction: Ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 2004, 85(9): 2408-2421.
- [20] Knight T M, Steets J A, Vamosi J C, Mazer S J, Burd M, Campbell D R, Dudash M R, Johnston M O, Mitchell R J, Ashman T L. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2005, 36: 467-497.
- [21] Morgan M T, Wilson W G. Self-fertilization and the escape from pollen limitation in variable pollination environments. *Evolution*, 2005, 59(5): 1143-1148.
- [22] Aizen M A, Harder L D. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 2007, 88(2): 271-281.
- [23] Lloyd D G. The distributions of gender in four angiosperm species illustrating two evolutionary pathways to dioecy. *Evolution*, 1980, 34(1): 123-134.
- [24] Haig D, Westoby M. On limits to seed production. *The American Naturalist*, 1988, 131(5): 757-759.
- [25] Tilman D. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs*, 1987, 57(3): 189-214.
- [26] Potts S G, Vulliamy B, Dafni A, Ne'eman G, Willmer P. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology*, 2003, 84(10): 2628-2642.
- [27] Burkle L. Bottom-up effects of nutrient enrichment on plants, pollinators, and their interactions[D]. Hanover: Dartmouth College, 2008.
- [28] Burkle L A, Irwin R E. Beyond biomass: measuring the effects of community-level nitrogen enrichment on floral traits, pollinator visitation and plant reproduction. *Journal of Ecology*, 2010, 98(3): 705-717.
- [29] 邓园艺, 喻勋林, 雷瑞虎, 黄娟, 徐永福, 杨文, 向剑锋. 油茶的传粉生物学特性. *经济林研究*, 2009, 27(1): 72-75.

- [30] 邓园艺, 喻勋林, 罗毅波. 传粉昆虫对我国中南地区油茶结实和结籽的作用. 生态学报, 2010, 30(16): 4427-4436.
- [31] 康雪冬, 范正友. 蜜蜂油茶蜜中毒物质的分析研究. 蜜蜂杂志, 1991, (1): 8-10.
- [32] 郭冬生. 蜜蜂采集油茶蜜时蜂群的状况分析. 黑龙江畜牧兽医, 2014, (6): 125-126.
- [33] 邱建生, 张念念, 刘童童, 田茂娟, 谢正华, 陈晓鸣. 油茶地蜂的传粉生物学特性研究. 生物资源, 2018, 40(2): 176-181.
- [34] Wesselingh R A. Pollen limitation meets resource allocation: towards a comprehensive methodology. New Phytologist, 2007, 174(1): 26-37.
- [35] Watson M A, Casper B B. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 1984, 15: 233-258.
- [36] Carroll S B, Delph L F. The effects of gender and plant architecture on allocation to flowers in dioecious *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). International Journal of Plant Sciences, 1996, 157(4): 493-500.
- [37] Burd M. Ovule packaging in stochastic pollination and fertilization environments. Evolution, 1995, 49(1): 100-109.
- [38] Bennett J M, Steets J A, Burns J H, Burkle L A, Vamosi J C, Wolowski M, Arceo-Gómez G, Burd M, Durka W, Ellis A G, Freitas L, Li J M, Rodger J G, Ștefan V, Xia J, Knight T, Ashman T L. Land use and pollinator dependency drives global patterns of pollen limitation in the Anthropocene. Nature communications, 2020, 11(1): 3999.
- [39] Harrison T, Winfree R. Urban drivers of plant-pollinator interactions. Functional Ecology, 2015, 29(7): 879-888.
- [40] 吴燕如. 油茶传粉蜜蜂的鉴别及地蜂属四个新种. 昆虫学报, 1977, 20(2): 199-204.
- [41] 何学友, 蔡守平, 熊瑜, 韩国勇, 陈元德, 黄铃荣, 吴清荣. 福建省油茶林主要传粉昆虫种类及访花行为. 福建林业科技, 2010, 37(4): 1-5, 30-30.
- [42] 罗辑, 赵程劫, 黄华艳, 蒋学建. 广西油茶传粉昆虫多样性调查. 广西林业科学, 2014, 43(1): 61-65.
- [43] 黄敦元, 丁亮, 张彦周, 黄海荣, 余江帆, 郝家胜, 朱朝东. 油茶地蜂生活史及相关生物学学习性. 昆虫学报, 2008, 51(7): 778-783.
- [44] 罗建谱, 姚先铭, 黄光裕, 王汉春. 利用蜜蜂为油茶授粉以提高座果率的研究. 经济林研究, 1992, (S1): 176-179.
- [45] 李久强. 中西蜂为红花油茶授粉试验效果对比. 中国蜂业, 2013, 64(10): 33-35.
- [46] 李林庶, 董坤, 王友文, 苏睿, 卿卓, 李久强, 周丹银, 黄永周, 和绍禹. 东方蜜蜂为腾冲红花油茶授粉效果研究. 中国蜂业, 2014, 65(1): 33-36.
- [47] Williams P H. Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences, 1996, 263(1370): 579-588.
- [48] 安建东, 彭文君, 梁诗魁. 熊蜂的生物学特性及其授粉应用前景. 蜜蜂杂志, 1999, (9): 3-5.
- [49] 安建东, 童越敏, 国占宝, 彭文君, 吴杰, 孙永深, 李乃光. 熊蜂为温室茄子授粉试验. 中国养蜂, 2004, 55(3): 7-8.
- [50] Zisovich A H, Goldway M, Schneider D, Steinberg S, Stern E, Stern R A. Adding bumblebees (*Bombus terrestris* L., Hymenoptera: Apidae) to pear orchards increases seed number per fruit, fruit set, fruit size and yield. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2012, 87(4): 353-359.
- [51] Sapir G, Goldway M, Stern R A. Supplementing bumblebees to 'Mauritius' lychee improves yield. Scientia Horticulturae, 2019, 251: 162-166.
- [52] Stern R A, Rozen A, Eshed R, Zviran T, Sisai I, Sherman A, Irihimovitch V, Sapir G. Bumblebees (*Bombus terrestris*) improve 'Hass' avocado (*Persea americana*) pollination. Plants, 2021, 10(7): 1372.
- [53] 韦小平, 林平, 王海, 李应, 黎华君, 贺兴江. 贵州不同生境油茶林传粉昆虫的多样性及其优势种的访花行为. 西南农业学报, 2020, 33(10): 2145-2152.
- [54] 赵博光, 徐光辉, 肖智勇, 李乾明, 易阳春, 姚芳娟, 施小弟, 李美英. 油茶熊蜂授粉试验初报. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2018, 42(1): 175-180.
- [55] 钟培星, 谢再成, 吴延旭, 魏本柱, 徐鑫, 吴志强, 叶雨. 熊蜂对油茶授粉结实的影响初探. 中国蜂业, 2019, 70(7): 69-72.
- [56] 左继林, 王玉娟, 周文才, 孙颖, 刘小平. 盛果期油茶配置栽培与熊蜂授粉效应研究. 南方林业科学, 2019, 47(6): 31-34, 68-68.
- [57] 周志勇, 张红, 梁铖, 邹宇, 董捷, 袁晓龙, 黄家兴, 安建东. 西方蜜蜂和兰州熊蜂在设施桃园的访花偏好性比较. 昆虫学报, 2015, 58(12): 1315-1321.
- [58] Velthuis H H W, van Doorn A. A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. Apidologie, 2006, 37(4): 421-451.
- [59] Graystock P, Blane E J, McFrederick Q S, Goulson D, Hughes W O H. Do managed bees drive parasite spread and emergence in wild bees? International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife, 2016, 5(1): 64-75.
- [60] 梁诗魁, 吴杰, 彭文君, 张国良, 王加聪, 安建东. 熊蜂的生物学观察及室内繁育. 中国养蜂, 1999, 50(5): 17-18.
- [61] 安建东, 黄家兴, Williams P H, 吴杰, 周冰峰. 河北地区熊蜂物种多样性与蜂群繁育特性. 应用生态学报, 2010, 21(6): 1542-1550.
- [62] 黄家兴, 安建东. 中国熊蜂多样性、人工利用与保护策略. 生物多样性, 2018, 26(5): 486-497.
- [63] Liang C, Ding G L, Huang J X, Zhang X W, Miao C H, An J D. Characteristics of the two Asian bumblebee species *Bombus friseanus* and *Bombus*

- breviceps* (Hymenoptera: Apidae). *Insects*, 2020, 11(3): 163.
- [64] Schmid-Hempel R, Eckhardt M, Goulson D, Heinzmann D, Lange C, Plischuk S, Escudero L R, Salathé R, Scriven J J, Schmid-Hempel P. The invasion of southern South America by imported bumblebees and associated parasites. *Journal of Animal Ecology*, 2014, 83(4): 823-837.
- [65] Cameron S A, Lim H C, Lozier J D, Duennes M A, Thorp R. Test of the invasive pathogen hypothesis of bumble bee decline in North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(16): 4386-4391.
- [66] Goulson D, Stout J C, Kells A R. Do exotic bumblebees and honeybees compete with native flower-visiting insects in Tasmania? *Journal of Insect Conservation*, 2002, 6(3): 179-189.
- [67] Nagamitsu T, Kenta T, Inari N, Horita H, Goka K, Hiura T. Foraging interactions between native and exotic bumblebees: enclosure experiments using native flowering plants. *Journal of Insect Conservation*, 2007, 11(2): 123-130.
- [68] Inoue M N, Yokoyama J, Washitani I. Displacement of Japanese native bumblebees by the recently introduced *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Insect Conservation*, 2008, 12(2): 135-146.
- [69] Kanbe Y, Okada I, Yoneda M, Goka K, Tsuchida K. Interspecific mating of the introduced bumblebee *Bombus terrestris* and the native Japanese bumblebee *Bombus hypocrita sapporoensis* results in inviable hybrids. *Naturwissenschaften*, 2008, 95(10): 1003-1008.
- [70] 袁晓龙, Naem M, 张红, 梁铖, 黄家兴, 安建东. 欧洲地熊蜂对我国本土熊蜂的生殖干扰评估. *昆虫学报*, 2018, 61(3): 348-359.
- [71] 董捷, 安建东, 黄家兴, 周志勇, 赵亚周, 邢艳红. 不同蜂传粉对设施桃果实生长发育和品质的影响. *中国生态农业学报*, 2011, 19(4): 836-842.
- [72] Zhang H, Huang J X, Williams P H, Vaissière B E, Zhou Z Y, Gai Q B, Dong J, An J D. Managed bumblebees outperform honeybees in increasing peach fruit set in China; different limiting processes with different pollinators. *PLoS One*, 2015, 10(3): e0121143.