

滇东南岩溶地貌下土壤物理性质对油茶地蜂种群数量的影响^{*}

谢正华^{**} 陈晓鸣^{***}

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 昆明 650224)

摘 要 【目的】 揭示滇东南岩溶地貌下土壤物理性质对油茶地蜂 *Andrena camellia* Wu 种群数量的影响。【方法】 测定并比较江西宜春丘陵地貌下具油茶地蜂“筑巢适生区”和无“筑巢适生区”的油茶林地,以及云南文山岩溶地貌下“峰丛”和“洼地”中油茶林地的土壤硬度值、容重、含水量、温度和颗粒组成,并测定四类型样地中油茶地蜂巢穴密度和访花多度。【结果】 滇东南岩溶地貌中峰丛和洼地样地土壤硬度、容重和温度显著高于江西宜春具“筑巢适生区”样地,但土壤含水量显著低于江西宜春具“筑巢适生区”样地。未检测到不同林地间土壤颗粒组成百分率差异。滇东南岩溶地貌中峰丛和洼地样地油茶地蜂巢穴密度和访花多度显著低于江西宜春具“筑巢适生区”的样地。土壤物理性质影响油茶地蜂巢穴密度。土壤硬度可作为重要指标,用于快速、简便检测油茶林下土壤是否适应油茶地蜂筑巢。滇东南油茶样地土壤硬度系统测定结果表明,岩溶地貌典型样地土壤硬度高于适应油茶地蜂筑巢的土壤硬度阈值(2.50 MPa)。【结论】 滇东南岩溶地貌下油茶林地土壤物理性质不适应油茶地蜂筑巢。

关键词 筑巢资源,土壤物理性质,巢穴密度,传粉昆虫下降,油茶

Edaphic influence on population of the digger bee *Andrena camellia* in a Karst region in southeast Yunnan, China

XIE Zheng-Hua^{**} CHEN Xiao-Ming^{***}

(Research Institute of Insect Resources, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China)

Abstract [Objectives] To investigate the influence of soil characteristics on population of digger bees *Andrena camellia* Wu in a Karst region in Wenshan, Yunnan province. [Methods] We selected two types of tea-oil camellia orchards in Yichun, Jiangxi province, one type having good nesting soils (NS) for digger bees and another without good nesting soils (NNS). We also selected two types of orchards in the Karst region of Wenshan, Yunnan, one type called peak cluster (PC) and another called depression area (DA). Soil penetration resistance, bulk density, water content, temperature, soil particle size, nest density, and visitor abundance, were measured in the four types of orchards. [Results] PC, DA and NNS had significantly higher soil penetration resistance, bulk density and temperature, but significantly lower water content, than NS. No significant differences in soil particle size between the four types of orchards were detected. PC, DA and NNS had significantly lower nest densities and visitor abundance than NS orchards. Nest density was significantly, and positively, correlated with soil traits and soil penetration resistance could be used as an indicator to determine whether soils were suitable nesting sites for digger bees. We systematically measured the soil penetration resistance of all PC and DA orchards in the Karst region and found that these soils were compacted, with values higher than the threshold (2.50 MPa) below which digger bees prefer to build their nests. [Conclusion] The soils in the Karst region in Wenshan, Yunnan are not suitable nesting sites for digger bees, which may have resulted in their decline in this region.

Key words nesting resource, soil trait, nest density, pollinator decline, tea-oil camellia

*资助项目 Supported projects: 云南省应用基础研究计划面上项目 (2013FB088)

**第一作者 First author, E-mail: cnbees@gmail.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: cafcxm@139.com

收稿日期 Received: 2016-08-05, 接受日期 Accepted: 2016-11-01

传粉昆虫是一类重要的资源昆虫,在生态系统服务功能中发挥重要作用。全球粮食产量(global production volumes)中 35%来源于依赖动物传粉的作物,超过 75%的主要农作物与动物传粉相关(Klein *et al.*, 2007; IPBES, 2016)。传粉动物中以传粉昆虫为主(IPBES, 2016)。然而,全球传粉昆虫多样性正在下降(Potts *et al.*, 2010)。传粉昆虫下降可能导致生态系统传粉功能不稳定性,甚至降低粮食产量,威胁人类的食物供给(Tscharntke *et al.*, 2012)。因而,研究传粉昆虫下降现状及驱动因素具重要的科学价值。

传粉昆虫多样性下降的原因很多,其中食物资源(Food resource)对传粉昆虫多样性的影响已有深入的研究(Roulston and Goodell, 2011; Goulson *et al.*, 2015)。普遍的观点认为,传粉昆虫下降同蜜粉源植物多样性下降相关。在欧洲,蜜粉源植物多样性下降是传粉昆虫下降的驱动因子(Biesmeijer *et al.*, 2006)。值得注意的是,筑巢资源(Nesting resource)对传粉昆虫多样性具同等重要的作用。然而,由于对大部分传粉昆虫难于确定其筑巢地点,且不清楚其筑巢生物学特征,筑巢资源对传粉昆虫多样性的影响目前知之甚少(Roulston and Goodell, 2011)。为全面掌握传粉昆虫下降的环境调控作用,需深入了解筑巢资源对传粉昆虫下降的影响。

近十几年来,筑巢资源对传粉昆虫的影响越来越受到全球学者的重视。Eltz 等(2003)发现部分无刺蜂(Stingless bees)喜爱在活立木上筑巢,林木采伐引起无刺蜂筑巢资源减少,导致无刺蜂种群数量和多样性下降。Potts 等(2005)发现,裸露地面百分率和筑巢所需的洞穴数量对野生蜂群落结构和优势种数量具促进作用。Xie 等(2013a)发现,土壤物理性质影响土栖性油茶地蜂巢穴密度,远离人为干扰的区域具油茶地蜂筑巢的土壤环境,巢穴密度高于人为干扰的区域。然而,土壤物理性质变化也可能促进传粉蜂种群数量。例如,Cane 统计了华盛顿州农民对独栖性苜蓿授粉碱蜂 *Nomia melanderi* Cockerell 的巢床(Nesting bed)进行管理,蜂群数量 8 年(1999—2006)增长了 9 倍(Cane, 2008)。此

外,筑巢资源也可能不是传粉蜂多样性变化的关键影响因素。Torné-Noguera 等(2014)发现食物资源对传粉蜂多样性的影响比筑巢资源的影响更重要。由此可见,同食物资源一样,筑巢资源对传粉昆虫多样性同等重要,有必要进行深入研究(Grundel *et al.*, 2010; Roulston and Goodell, 2011)。

不同传粉昆虫筑巢地点存在较大的差异。研究表明,传粉昆虫可能在土壤、树枝、洞穴、哺乳动物以及鸟类巢穴等地筑巢(Michener, 2000)。由于对大部分野生蜂筑巢生物学、生态学知识缺乏,学者难于开展筑巢资源对其种群动态和多样性的影响研究。相比于食物资源对传粉蜂的影响研究来看,筑巢资源对传粉蜂的影响研究十分有限(Roulston and Goodell, 2011)。

油茶是我国重要的木本油料树种,对保障我国食用油安全具重要的作用(庄瑞林, 2008)。油茶主要传粉蜂为土栖性油茶地蜂 *Andrena camellia* Wu(黄敦元等, 2008)。前期研究表明,油茶地蜂是油茶专性传粉蜂,可有效为油茶授粉(黄敦元等, 2008; Xie *et al.*, 2013b)。油茶地蜂偏好松软、低温和高含水量土壤(Xie *et al.*, 2013a)。在油茶主产区的丘陵地貌中,油茶地蜂筑巢适生区主要分布于林地中心、海拔较低和低洼区域(图 1)。人为活动改变土壤物理性质,可以降低油茶地蜂巢穴密度,引起油茶地蜂种群数量下降(Xie *et al.*, 2013a)。利用油茶地蜂对筑巢土壤的选择偏好,可将油茶地蜂作为模式生物,探讨筑巢资源对土栖性野生蜂种群数量的影响。

本实验以油茶地蜂为研究对象,期望通过比较江西宜春丘陵地貌下和滇东南岩溶地貌下典型油茶林地土壤物理性质、油茶地蜂巢穴密度和油茶地蜂林间访花多度三者间的差异,建立土壤物理特征同油茶地蜂访花多度的关系,揭示滇东南土壤物理性质特征对油茶地蜂种群数量的影响规律。

1 材料与方法

1.1 研究区域和样地选择

在油茶主产区的江西宜春市丘陵地貌和滇

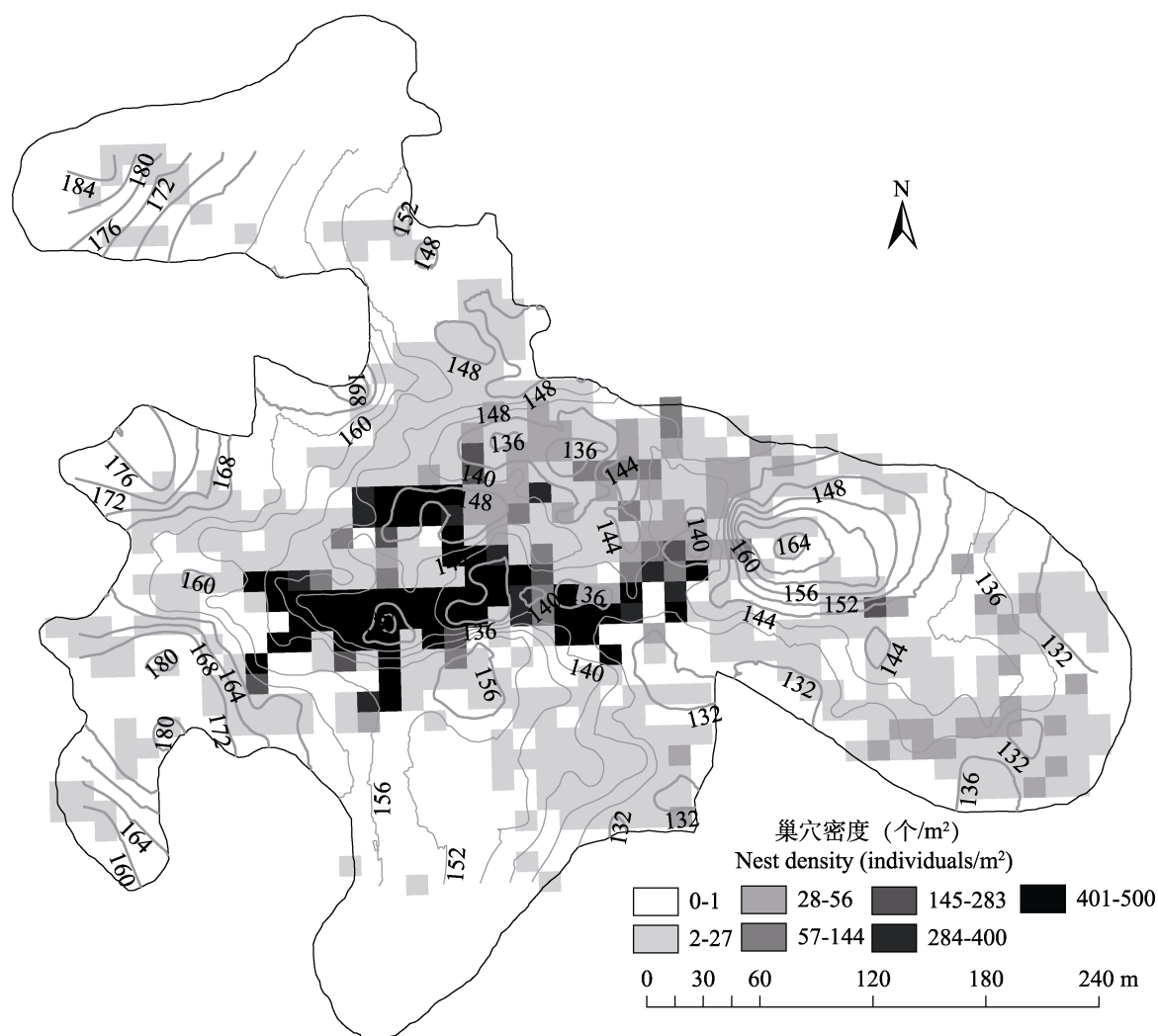


图 1 江西宜春油茶林内油茶地蜂巢穴密度空间分布示意图

Fig. 1 The spatial distribution of nest density of digger bee *Andrena camellia* in a tea-oil camellia orchard in Yichun, Jiangxi province

曲线示意等高线, 数值示意海拔高度。油茶地蜂巢穴聚集于林中低海拔、低凹区域。巢穴聚集区表层土壤松软、高含水量、低温且远离人为干扰 (如人类居住区) (Xie *et al.*, 2013a)。

The contour lines with numbers represent elevation. Nests of digger bees aggregate approximately in the centre of the orchards, with surface soil having low penetration resistance, low bulk density, low soil temperature and high water content, as well as with a long distance away from anthropogenic soil disturbance, such as human settlements (Xie *et al.*, 2013a).

东南文山州岩溶地貌下开展实验。实验前, 分别于 2009—2010 年对宜春市袁州区、于 2011—2012 对文山州广南县和富宁县代表性油茶林地进行系统调查, 初步掌握区域内油茶地蜂空间分布特征。

实验于 2010 年 10—11 月在宜春市袁州区选择具油茶地蜂“筑巢适生区” (Nesting soil, NS) 和油茶地蜂“筑巢非适生区” (None nesting soil, NNS) 的油茶林样地各 5 个 (共 10 样地)。

具“筑巢适生区”的油茶样地在林内低海拔、低洼区域油茶地蜂种群数量丰富, 巢穴密度 > 300 个/m²。而“筑巢非适生区”的油茶样地在林内低海拔、低洼区域油茶地蜂种群较少, 巢穴密度小于 60 个/m²。巢穴密度受林下土壤物理性质的影响 (Xie *et al.*, 2013a)。而林下土壤物理性质又受地形、土壤发育历期、气候条件以及外界人类干扰等影响, 因而不同林地林下土壤对油茶地蜂筑巢适应性存在差异。两类型油茶林地的

坡面油茶地蜂巢穴密度均小于 60 个/ m^2 (图 1; Xie *et al.*, 2013a)。

根据研究目的,于 2014 年在文山州广南县和富宁县岩溶地貌下分别选择 5 个位于峰丛的油茶样地 (Peak cluster, PC) 和 5 个位于洼地的油茶林样地 (Depression area, DA) (共 10 样地)。峰丛油茶样地面积 1 152~175 500 m^2 , 洼地油茶林地面积 2 448~38 304 m^2 , 代表了岩溶地貌下大部分油茶林地面积变化范围。基于前期调查,我们将该区域观察到油茶地蜂巢穴的两油茶林也包含在所选样地内。因而,油茶样地在林地面积、地形、土壤性质和油茶地蜂巢穴密度等方面能代表滇东南岩溶地貌下油茶林地特征。

1.2 林下土壤物理性质测定

1.2.1 土壤硬度的测定 我们以土壤硬度作为土壤抗压性 (Penetration resistance) 的主要指标。前期研究表明,土壤硬度是油茶地蜂巢穴密度的重要影响因素 (Xie *et al.*, 2013a)。在江西宜春具“筑巢适生区”林地的低海拔和低凹处 (地蜂巢穴密度 > 300 个/ m^2) 随机设置 1 个 12 m $\times$ 12 m 正方形样方。用土壤硬度计 (TYD-2; Zhejiang TOP Instrument Co.) 测定正方形样方对角线 1/4 处、3/4 处和中心点 10 cm 深度的土壤硬度 (kg/cm^2 , 转换成压强单位 MPa), 并计算平均值。同样,在“筑巢非适生区”林地的低海拔和低凹处 (地蜂巢穴密度 < 30 个/ m^2) 随机设置 1 个 12 m $\times$ 12 m 正方形样方,测量对角线 1/4 处、3/4 处和中心点 (共 5 个点) 10 cm 深度的土壤硬度,并计算平均值。5 个样地平均数值用于下一步分析。

在云南文山,于 5 个峰丛样地的坡面同平坦地交界处随机设置 1 个 12 m $\times$ 12 m 正方形样方。岩溶地貌下峰丛同洼地的交界处沉积有土壤,最有可能成为油茶地蜂筑巢适生区,而峰丛的坡面土壤稀薄,不适合油茶地蜂筑巢。对洼地样地,选择油茶林地中心且低凹处随机设置 1 个 12 m $\times$ 12 m 正方形样方。同样,测量正方形样方对角线 1/4 处、3/4 处和中心点 10 cm 深度的土壤硬度,分别计算峰丛和洼地土壤硬度。此外,为系

统揭示岩溶地貌下土壤硬度空间分布特征,在地理信息软件 Arcgis10.0 (Esri, Redlands, CA, USA) 帮助下,将峰丛和洼地各样地划分为等面积 12 m $\times$ 12 m 正方形样方 (对大面积样地按 30 m $\times$ 30 m 正方形划分样方),采用上述方法分别测定每个正方形样方土壤硬度值。

1.2.2 土壤容重、土壤含水量、土壤温度和土壤颗粒组成测定 将 12 m $\times$ 12 m 正方形样方中心点设为采集点。采用“环刀法”测定土壤容重,并计算土壤含水量。取土前先将表层土铲平,将 100 cm^3 的环刀平稳压入土中,取出充满土壤的环刀,带回实验室称重。在 120 $^{\circ}\text{C}$ 下烘干 10 h 并再次称重。依此计算土壤容重和土壤含水量。

于测量当日采用温度测量仪 TPJ-21 (Zhejiang TOP Instrument Co.) 直接测量 10 cm 深处土壤温度。将金属探头插入土壤,10 min 后仪表稳定情况下计数。

采集样点 10 cm 深处土样至少 300 g 带回实验室,采用过筛和沉降技术计算各粒径 (> 20 mm, 20.0~2.00 mm, 2.00~0.5 mm, 0.5~0.25 mm, 0.25~0.075 mm, 0.075~0.05 mm, 0.05~0.01 mm, 0.01~0.005 mm, < 0.005 mm, < 0.002 mm) 土壤百分率 (Blake *et al.*, 1986)。

1.2.3 样方内地蜂巢穴密度调查 于 2011 年 11 月在江西宜春 5 个具“筑巢适生区”样地的巢穴聚集区和 5 个“筑巢非适生区”的样地低凹处 (最适合油茶地蜂筑巢区域) 各设置 1 个 12 m $\times$ 12 m 正方形样方,在对角线 1/4 处、3/4 处和中心点 (共 5 个点) 各设置 1 个 1 m $\times$ 1 m 小样方,计数每个小样方内地蜂巢穴数量,并计算平均值。

同样,于 2013 年 11 月在云南文山 5 个峰丛样地和 5 个洼地样地的 12 m $\times$ 12 m 正方形样方内,在对角线 1/4 处、3/4 处和中心点 (共 5 个点) 各设置 1 个 1 m $\times$ 1 m 小样方,并计数小样方内油茶地蜂巢穴数量。此外,为更全面揭示该区域 10 个油茶样地的地蜂空间分布特征,我们将岩溶地貌下的样地划分为等面积 12 m $\times$ 12 m 正方形 (对大面积样地按 30 m $\times$ 30 m 正方形设置样方)。于正方形样方内油茶地蜂数量最丰富的地点,计数 1 m $\times$ 1 m 小样方油茶地蜂数量。

1.2.4 油茶地蜂访花多度 (Visit density) 调查 独栖性土栖蜂种群数量同巢床上巢穴密度和面积相关 (Cane, 2008)。本研究未直接测定各林地下地蜂巢穴数量总和,而以油茶地蜂访花多度作为指标,来反映不同林地下油茶地蜂种群数量差异。实验采用“样带法”统计油茶地蜂访花的次数。于 2010 年 11 月中旬和 2014 年 11 月中旬,分别在江西宜春和云南文山 20 个样地中心设置 1 个 $100\text{ m} \times 4\text{ m}$ 的样带或 2 个平行的 $50\text{ m} \times 4\text{ m}$ 样带。样带离油茶林地边缘至少 5 m,以降低边缘效应 (Edge effect) 对观察结果的影响。于天气晴朗且无强风的 10:00—15:00,观察者沿样带中心线均匀地、缓慢地 (约 20 min) 从一端移动至另一端,记录访花昆虫物种及其数量。每个样带观察记录 1 次 (Xie *et al.*, 2013b)。因实验目的在于揭示油茶地蜂种群动态变化,且仅油茶地蜂是油茶有效传粉者,所以实验仅分析油茶地蜂数量动态。

1.2.5 数据分析 由于实验数据属于小样本数据 (各类型样地 $n=5$, 共 20 个样地), 且未能判定获取数据的分布类型, 因而采用 Kruskal-Wallis 秩和检验法分析 4 类型样地 (NS, NNS, PC 和 DA) 的土壤硬度、含水量、容重和温度差异。如果样地间各土壤物理性质存在显著差异, 再进行非参数检验的多重比较。非参数 Kruskal-Wallis 秩和检验和非参数检验多重比较分别在 R 的 stats 包 (R Core Team, 2015) 和 nparcomp 包上运行 (Konietschke *et al.*, 2015)。

因 20 个样地的土壤硬度、含水量、容重和温度显著相关 (表 1), 因而用主成分分析法 (Principal component analysis, PCA) 对 4 个土壤指标降维。第 1 主成分 (PC_1) 提取原始变量 98.15% 的信息, 能充分代表原变量的特征, 因而 20 个样地第 1 主成分上的得分 (Site score) 用于下一步分析。土壤硬度 (变量得分=7.83)、温度 (变量得分=1.57) 和容重 (变量得分=0.04) 在第一主成份上有正得分, 土壤含水量 (变量得分=-0.02) 在第一主成分上有负得分。主成分分析在 R 的 vegan 包上运行 (O'Hara *et al.*, 2011)。

表 1 江西宜春和云南文山 20 个油茶样地样方的土壤硬度、土壤含水量、土壤容重和土壤温度 Person 相关关系
Table 1 Person correlations of penetration resistance, water content, bulk density and soil temperature across the 20 sampled fields within Yichun, Jiangxi and Wensha, Yunnan

	土壤硬度 Penetration resistance	土壤含水量 Water content	土壤容重 Bulk density
土壤含水量 Water content	-0.649**		
土壤容重 Bulk density	0.619**	-0.823***	
土壤温度 Soil temperature	0.810***	-0.492*	0.612**

* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$, 下表同。The same below.

2 结果与分析

2.1 样地林下土壤物理性质差异

Kruskal-Wallis 检验表明, 4 种样地土壤颗粒组成百分率无显著差异, 但土壤硬度、土壤含水量、土壤容重和土壤温度存在显著性差异 (表 2)。多重比较表明, 江西宜春的无“筑巢适生区”样地 (NNS)、云南文山的“峰丛”样地 (PC) 和“洼地”样地 (DA) 的土壤硬度 (图 2:A)、土壤容重 (图 2:B)、土壤温度 (图 2:C) 均显著高于江西宜春的具“筑巢适生区”的样地 (NS), 而土壤含水量 (图 2:D) 显著低于“筑巢适生区”。

2.2 不同林地的油茶地蜂巢穴密度和访花多度差异

Kruskal-Wallis 检验表明, 4 种样地样方内巢穴密度和样带内油茶地蜂访花多度存在显著性差异 (表 3)。多重比较表明, 江西宜春的无“筑巢适生区”的样地 (NNS)、云南文山的“峰丛”样地 (PC) 和“洼地”样地 (DA) 内的巢穴密度 (图 3:A) 和样带内油茶地蜂访花多度 (图 3:B) 显著性低于江西宜春具“筑巢适生区”的样地 (NS)。

2.3 土壤物理性质同油茶地蜂巢穴密度的关系

4 个土壤物理指标的第 1 主成分 (PC_1) 在

表 2 4 种样地样方的土壤硬度、含水量、容重、温度和土壤颗粒组成的 Kruskal-Wallis 秩和检验结果

Table 2 Kruskal-Wallis rank tests for penetration resistance, water content, bulk density, temperature and particle size for the four types of orchards

土壤物理指标 Soil indicators	卡平方值 Chi-squared value	自由度 df	P 值 P value
土壤硬度 Penetration resistance	11.87	3	0.008**
土壤含水量 Water content	13.10	3	0.004**
土壤容重 Bulk density	10.34	3	0.016*
土壤温度 Soil temperature	12.01	3	0.009**
粒径>20 mm 土壤百分率 Percentage of soil with particle size > 20 mm	6.23	3	0.110
粒径 20.0~2.00 mm 土壤百分率 Percentage of soil with particle size 20.0~2.00 mm	2.30	3	0.531
粒径 2.00~0.50 mm 土壤百分率 Percentage of soil with particle size 2.00~0.50 mm	1.23	3	0.750
粒径 0.50~0.25 mm 土壤百分率 Percentage of soil with particle size 0.50~0.25 mm	1.56	3	0.535
粒径 0.25~0.075 mm 土壤百分率 Percentage of soil with particle size 0.25~0.075 mm	3.26	3	0.244
粒径 0.075~0.05 mm 土壤百分率 Percentage of soil with particle size 0.075~0.05 mm	1.32	3	0.731
粒径 0.05~0.01 mm 土壤百分率 Percentage of soil with particle size 0.05~0.01 mm	1.48	3	0.560
粒径 0.01~0.005 mm 土壤百分率 Percentage of soil with particle size 0.01~0.005 mm	0.96	3	0.632
粒径<0.005 mm 土壤百分率 Percentage of soil with particle size < 0.005 mm	2.82	3	0.471
粒径<0.002 mm 土壤百分率 Percentage of soil with particle size < 0.002 mm	3.25	3	0.380

样地上的得分同巢穴密度显著负相关 ($\tau = -0.68$, $z = -3.89$, $P < 0.001$)。从土壤物理性质各分变量来看,油茶地蜂巢穴密度同土壤硬度显著负相关 ($\tau = -0.74$, $z = -4.25$, $P < 0.001$),同土壤容重显著负相关 ($\tau = -0.46$, $z = -2.61$, $P = 0.009$),同土壤温度显著负相关 ($\tau = -0.52$, $z = -2.93$, $P = 0.003$),但同土壤含水显著正相关 ($\tau = 0.52$, $z = 2.96$, $P = 0.003$)。

比较土壤物理性质各变量同巢穴密度相关性程度可知,巢穴密度同土壤硬度相关性最强。同时,具“筑巢适生区”的样地巢穴密度同其它样地的巢穴密度在土壤硬度值坐标轴上完全分离,而在土壤含水量、容重和温度的坐标轴上同其它样地存在部分重叠(图4)。因而以土壤硬度值作为油茶地蜂巢穴密度多度的判定指标,可以快速、准确检测林地尺度下土壤筑巢适应性。从图4(A)可知,土壤硬度值高于2.50 MPa时油茶地蜂巢穴密度快速下降。

2.4 油茶地蜂巢穴密度同访花多度的关系

Kendall 相关性检验表明,江西宜春和云南

文山 20 个油茶林内样点的油茶地蜂巢穴密度同其访花多度显著正相关 ($\tau = 0.71$, $z = 3.84$, $P < 0.001$),因而访花多度差异可反映油茶林样地内油茶地蜂种群数量差异。

2.5 云南文山典型油茶林下土壤硬度特征

云南文山 5 个峰从样地共检测了 575 个样方的土壤硬度,5 个洼地样地共检测了 494 个样方的土壤硬度。通过对云南文山 10 个典型样地土壤硬度值测定可知,样地所有样方土壤硬度值大于 2.50 MPa,为油茶地蜂筑巢不适生区(图5)。

通过对云南文山 10 个典型油茶样地地蜂巢穴密度统计可知,未在峰丛样地观察到油茶地蜂巢穴。5 个洼地样中,仅两洼地样地[土壤硬度值分别见图 5(H, J)]发现油茶地蜂巢穴,且所有样方内巢穴密度低于 30 个/m²(图6)。

3 讨论

食物资源和筑巢资源是野生蜂种群数量和多样性两关键影响因素(Roulston and Goodell, 2011)。其它生态系统的研究表明,食物资源时

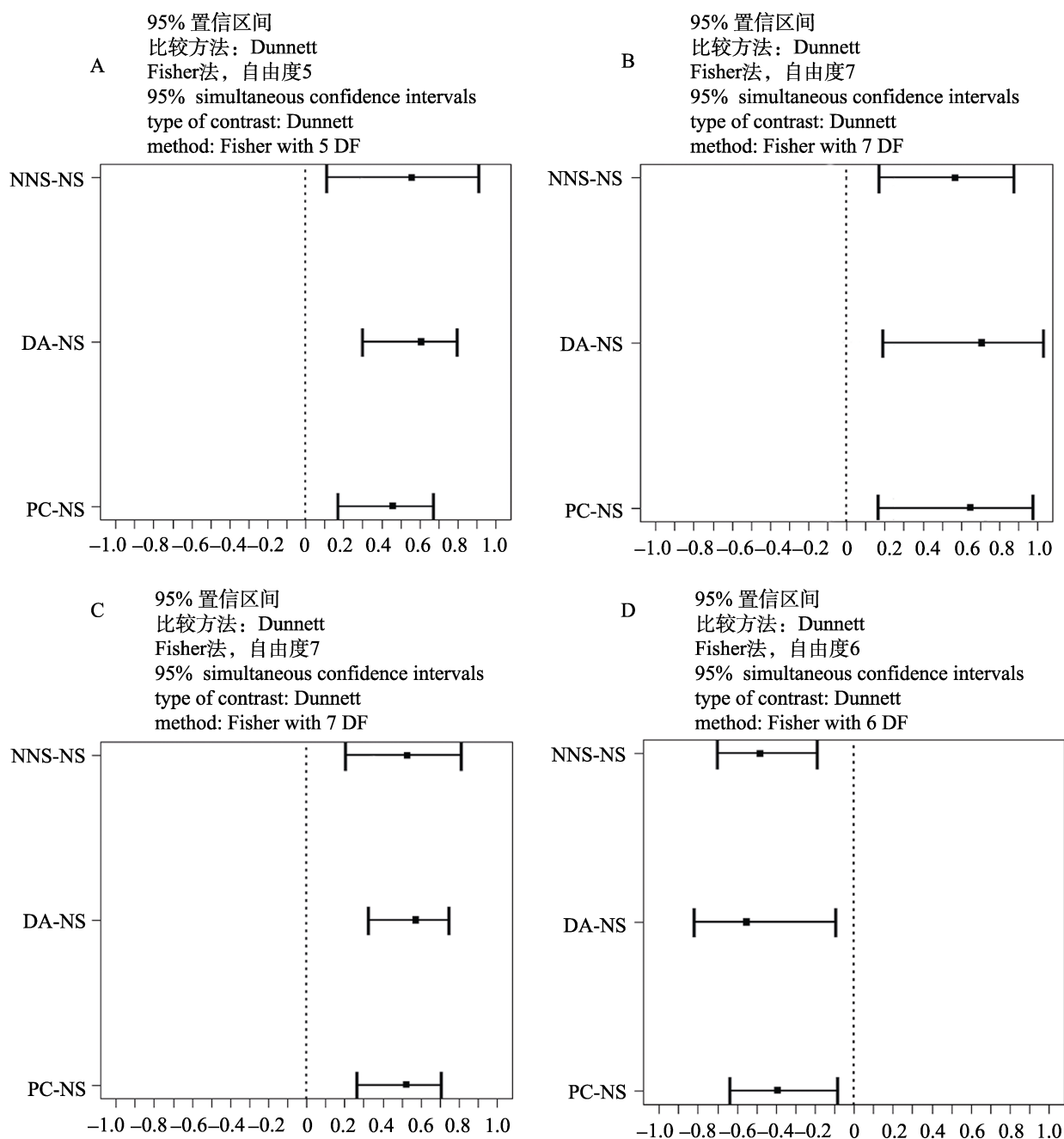


图2 江西宜春和云南文山4种典型油茶样地林下土壤物理性质的非参数检验的多重比较

Fig. 2 Nonparametric multiple comparison of soil traits for the four types of tea-oil orchards in Yichun, Jiangxi and Wenshan, Yunnan

A. 土壤硬度非参数多重比较; B. 土壤容重非参数多重比较; C. 土壤温度非参数多重比较; D. 土壤含水量非参数多重比较。NS: 具筑巢适生区; NNS: 无筑巢适生区; PC: 峰丛; DA: 洼地。多重比较以具筑巢适生区的样地(NS)为对照。95%置信区间同0值不重叠表示两个处理存在显著差异。95%置信区间位于0~1间表示样地值显著高于对照(NS); 相反, 位于-1~0之间表示样地值显著低于对照。下图同。

A. Penetration resistance; B. Bulk density; C. Temperature; D. Water content. NS: Nesting soil in Yichun, Jiangxi province; NNS: None-nesting soil in Yichun, Jiangxi province; PC: Peak cluster, in Wenshan, Yunnan province; DA: Depression area in Wenshan, Yunnan province. NS is set as the control for nonparametric multiple comparisons. Simultaneous 95% confidence interval (CI) for coefficients without overlaying with zero indicates significant effects between control (here NS) and treatments. Treatments are significantly higher than control if they are located between 0-1, whereas treatments are significantly lower than control if they are located between -1-0. The same below.

表 3 4 种样地的样方内巢穴密度和样带内访花密度
Kruskal-Wallis 秩和检验结果

Table 3 Kruskal-Wallis rank test of nest density and visit density for the four types of fields

	卡平方值 Chi-squared value	自由度 df	P 值 P value
样方巢穴密度 Nest density	13.92	3	0.003**
样带访花多度 Visit density	17.09	3	< 0.001***

间或空间上的缺乏可能影响传粉蜂种群繁衍,降低传粉昆虫多样性 (Schellhorn *et al.*, 2015)。本实验从土壤物理性质的角度揭示了营巢资源质的变化对土栖性油茶地蜂种群数量的影响,而没有研究食物资源对油茶地蜂种群的作用。油茶地蜂主要以油茶花蜜和花粉为食 (黄敦元等, 2008)。油茶花期长 (9 月底—11 月初), 且为多花植物, 同时每一朵花可产生大量花蜜和花粉。从这个角度来看, 滇东南油茶可为油茶地蜂提供丰富的食物资源。因而我们认为, 食物资源不是滇东南油茶地蜂种群数量下降的关键因素。在另

一方面, 我们发现油茶地蜂对巢床有特定要求 (Xie *et al.*, 2013a)。同时, 云南文山油茶林下土壤不是油茶地蜂偏好筑巢的土壤。基于以上事实, 我们认为滇东南土壤物理性质变化是该区域油茶地蜂种群筑巢数量低的主要影响因素。

基于前期野外调查, 我们在云南文山两油茶林内观察到油茶地蜂巢穴 (图 6: A, B), 表明该区域内油茶地蜂能够完成世代发育。同时, 该两林地内油茶地蜂巢穴密度均低于 30 个/m², 该密度在江西宜春属于“筑巢非适生区”环境下的巢穴密度 (图 1)。从这个角度来看, 实验同样证明滇东南油茶林土壤不适合油茶地蜂筑巢。

我们未发现不同立地条件下土壤颗粒组成百分率的差异。然而, 岩溶地貌石漠化过程可能使土壤含较大粒径的颗粒 (如卵石和砾石) (Yuan, 1997)。为证明滇东南土壤不适应油茶地蜂筑巢, 我们选择样地内最可能适应地蜂筑巢的区域采样。这些区域土壤经历较长时间表土沉积, 在土壤颗粒组成上同其它区域可能存在较大差异。此外, 由于样点不足的原因, 我们采用排

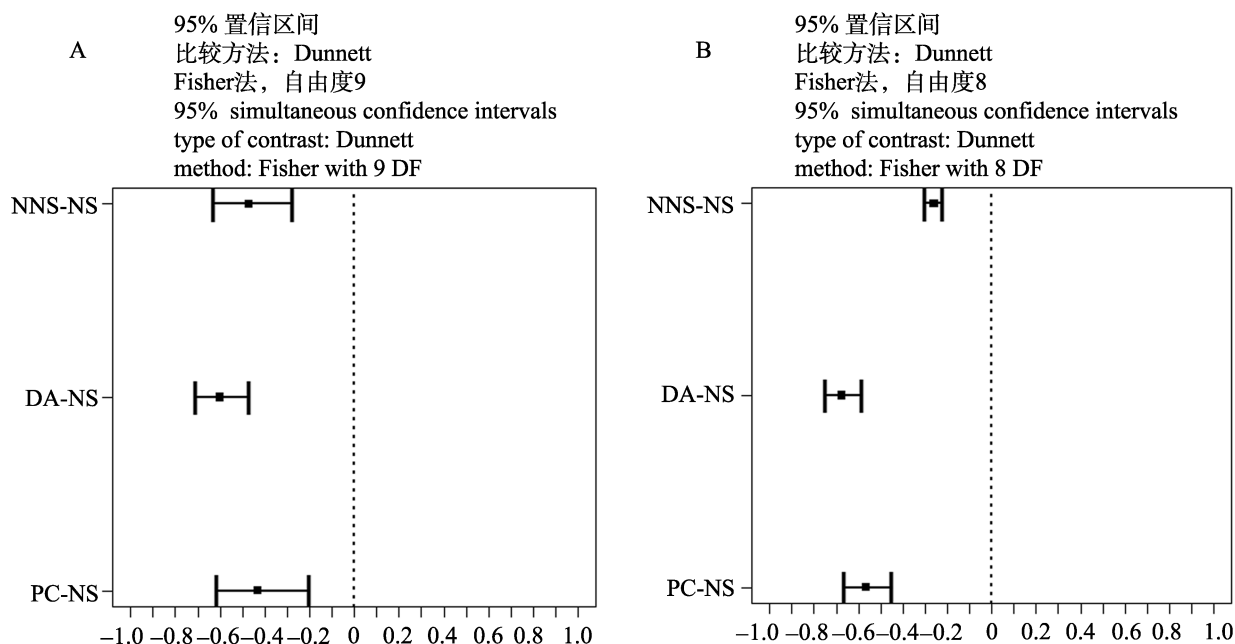


图 3 江西宜春和云南文山 4 种典型油茶林样地油茶地蜂巢穴密度和访花多度的非参数检验的多重比较
Fig. 3 Nonparametric multiple comparisons of nest density and visit density of digger bee *Andrena camellia* in Yichun, Jiangxi province and and Wenshan, Yunnan province

A. 油茶地蜂巢穴密度多重比较; B. 访花多度多重比较。

A. Nest density; B. Visit density.

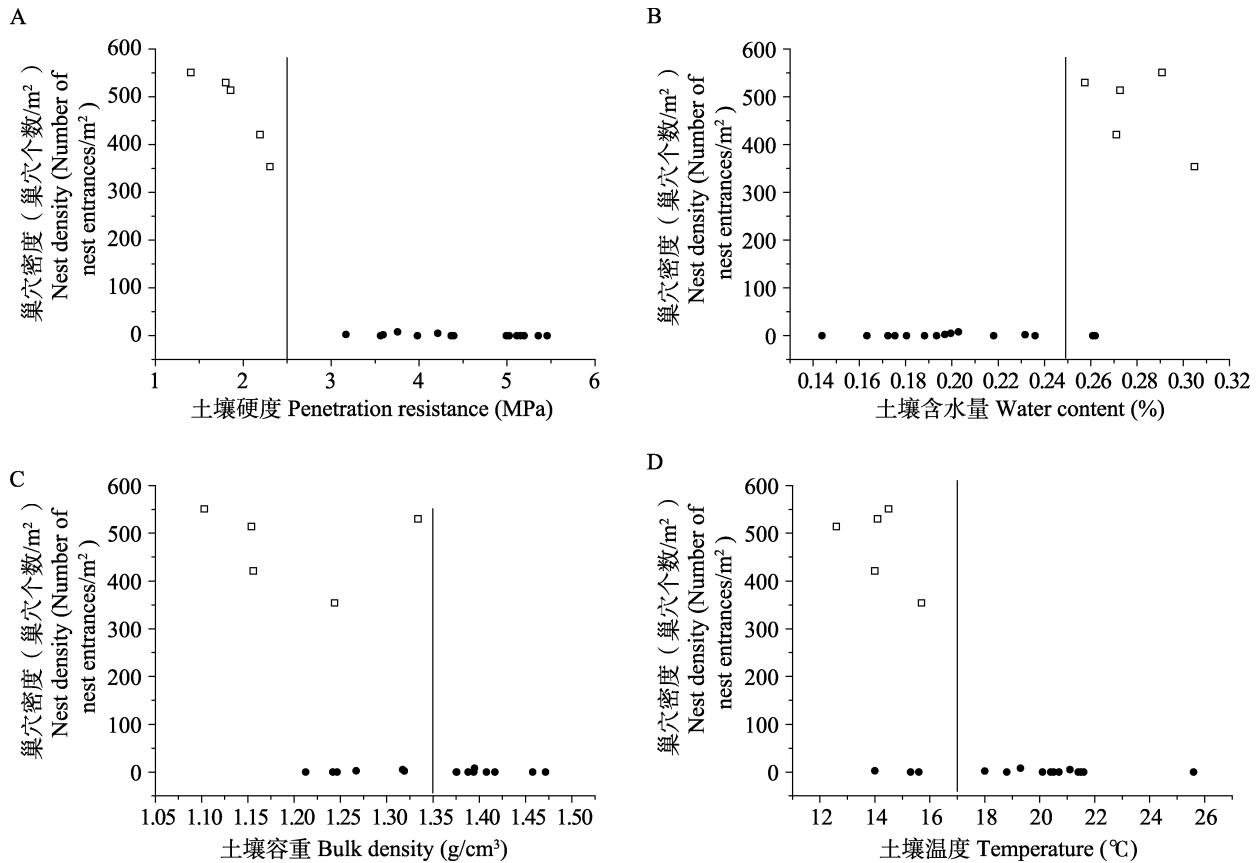


图4 江西宜春和云南文山20个油茶样地油茶地蜂巢穴密度随土壤物理性质分布特征
Fig. 4 The distribution of nest density of digger bee *Andrena camellia* along the gradients of soil traits across the 20 tea-oil camellia orchards

A. 土壤硬度; B. 土壤含水量; C. 土壤容重; D. 土壤温度。图中,
□: 江西宜春具“筑巢适应区”的样地(NS), ●: 其它样地(NNS+PC+DA)。
A. Penetration resistance; B. Water content; C. Bulk density; D. Temperature (D). □: NS; ●: NNS+PC+DA.

序的方法对数据进行统计分析,该方法掩盖了数据均值特征。上述因素可在一定程度上解释为何我们没有检测到岩溶地貌下土壤颗粒组成百分率同其它样地间的差异。事实上,野外观察发现,滇东南熔岩地貌下峰丛土壤稀薄,卵石和砾石较多。然而,从理论上来说,粗粒径颗粒更有可能阻碍油茶地蜂筑巢。因而,云南文山采样点的差异不会影响研究结论。

油茶地蜂可在地表下1 m处建立巢室,需挖掘约1 m深的巢洞(丁亮等,2007)。因而它们可能偏好选择易挖掘的土壤筑巢,以降低筑巢过程中的能量消耗。土壤硬度是土壤抗压性的一个重要指标,反映了土壤在外作用力改变形状的容

易程度。油茶地蜂偏好选择低硬度土壤,可能缘于这些松软的土壤更容易被挖掘。在土壤形成过程中,土壤容重、温度、含水量又可以影响土壤硬度的形成过程(李小昱等,2001; Vaz *et al.*, 2001)。因而,土壤容重、温度、含水量指标同地蜂筑巢成功性联系起来,在田间影响油茶地蜂巢穴密度(Ghazoul, 2001)。

岩溶地貌具向下渗水的特征,不利于地表土壤持水,因而岩溶地貌下土壤含水量偏低(Yuan, 1997)。此外,土壤物理性质的形成同气候条件相关。同江西宜春相比,滇东南油茶花期正处于旱季(10月至第2年的4月),晴朗天气较多,而降水量少。土壤水分易蒸发,容易导致土壤板

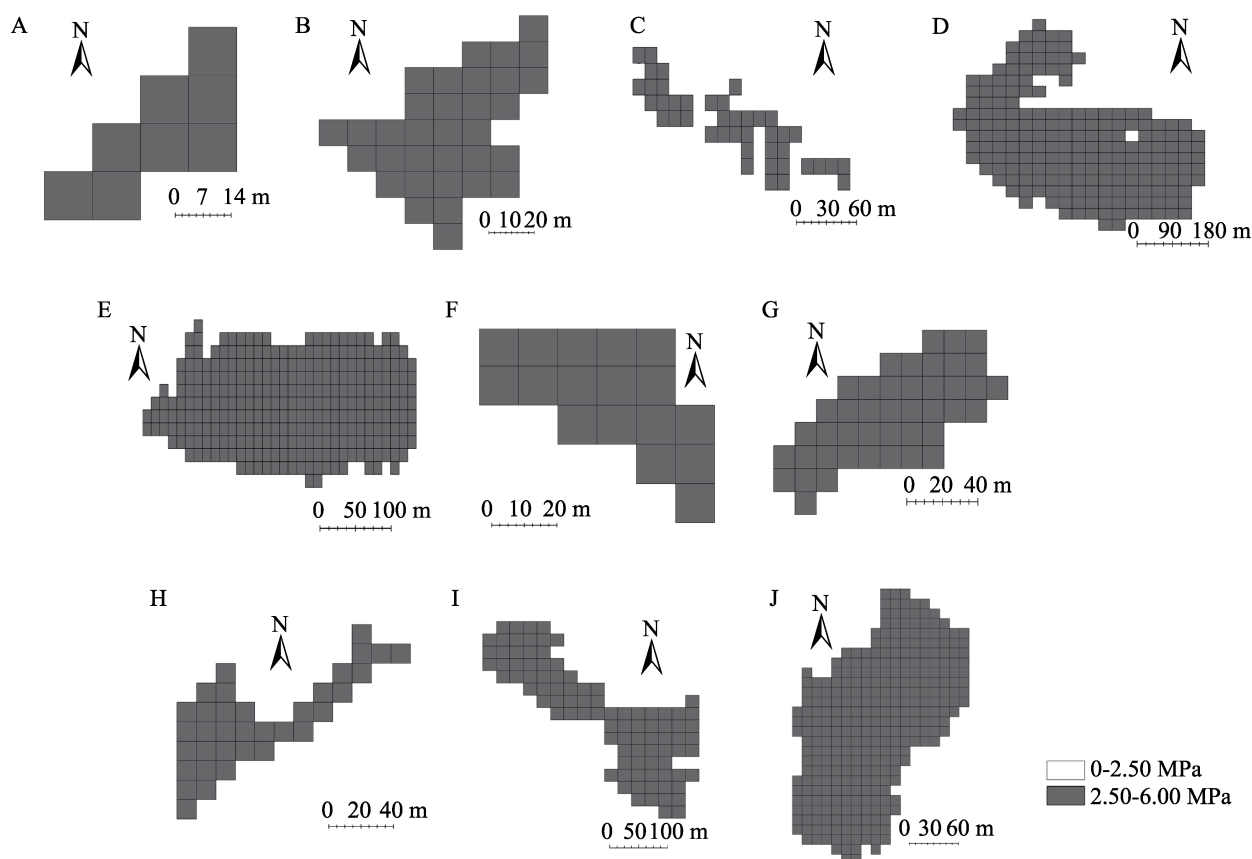


图 5 云南文山 5 个峰丛样地 (A~E) 和 5 个洼地样地 (F~J) 土壤硬度测量值
Fig. 5 Penetration resistance for the five tea-oil camellia orchards located at peak cluster (A-E) and the five tea-oil camellia orchards located at depression area (F-J) in Wenshan, Yunnan province

为了减少检测量, 样地 D 和 I 按 30 m × 30 m 设置样方。

Orchards D and I are divided into 30 m × 30 m spatial units.

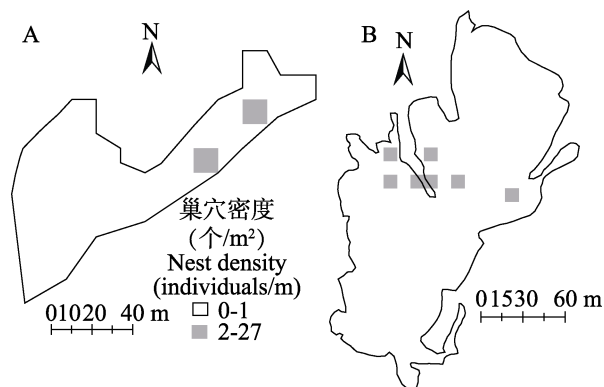


图 6 云南文山两洼地油茶地蜂巢穴密度图
Fig. 6 Nest density of digger bee *Andrena camellia* observed in two orchards in Wenshan, Yunnan province

A 和 B 土壤硬度值分别见图 5 (H, J), 为同“筑巢适生区”样地进行比较, 巢穴密度按图 1 的梯度变化进行展示。

A and B with penetration resistance in Fig. 5 (H, J), individually. Nest density is shown as the same range as Fig. 1.

结, 增加土壤硬度, 降低其成为巢床的适应性。气候变化如何影响该区域土壤性质, 及其同油茶地蜂巢床的关系还需要更多的研究。

参考文献 (References)

- Biesmeijer JC, Roberts SPM, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers AP, Potts SG, Kleukers R, Thomas CD, Settele J, Kunin WE, 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785): 351–354.
- Blake GR, Hartge KH, Klute A, 1986. Particle density//Klute A (ed.). *Methods of Soil Analysis. Part 1. Physical and Mineralogical Methods*. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy. 377–382.
- Cane JH, 2008. A native ground-nesting bee (*Nomia melanderi*) sustainably managed to pollinate alfalfa across an intensively agricultural landscape. *Apidologie*, 39(315): 315–323.
- Ding L, Huang DY, Zhang YZ, Huang HR, Li J, Zhu CD, 2007.

- Observation on the nesting biology of *Andrena camellia* Wu (Hymenoptera: Andrenidae). *Acta Entomologica Sinica*, 50(10): 1077–1082. [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.]
- Eltz T, Brühl CA, Imiyabir Z, Linsenmair KE, 2003. Nesting and nest trees of stingless bees (Apidae: Meliponini) in lowland dipterocarp forests in Sabah, Malaysia, with implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, 172(2/3): 301–313.
- Goulson D, Nicholls E, Botías C, Rotheray EL, 2015. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*(6229), DOI: 10. 1126/science. 1255957.
- Ghazoul J, 2001. Effect of soil hardness on aggression in the solitary wasp *Mellinus arvensis*. *Ecological Entomology*, 26(5): 457–466.
- Grundel R, Jean RP, Frohnapple KJ, Glowacki GA, Scott PE, Pavlovic NB, 2010. Floral and nesting resources, habitat structure, and fire influence bee distribution across an open-forest gradient. *Ecological Applications*, 20(6): 1678–1692.
- Huang DY, Ding L, Zhang YZ, Huang HR, Yu JF, Hao JS, Zhu CD, 2008. Life history and relevant biological features of *Andrena camellia* Wu (Hymenoptera: Andrenidae). *Acta Entomologica Sinica*, 51(7): 778–782. [黄敦元, 丁亮, 张彦周, 黄海荣, 余江帆, 郝家胜, 朱朝东, 2008. 油茶地蜂生活史及相关生物学特性. *昆虫学报*, 51(7): 778–782.]
- IPBES, 2016. Summary for policymakers of the assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production//Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services Deliverables of the 2014–2018 Work Programme. Bonn, Germany. 1–28.
- Klein AM, Vaissière BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T, 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1608): 303–313.
- Konietschke F, Placzek M, Schaarschmidt F, Hothorn LA, 2015. nparcomp: An R software package for nonparametric multiple comparisons and simultaneous confidence intervals. *Journal of Statistical Software*, 64 (9): 1–17.
- Li XY, Lei TW, Wang W, 2001. Experimental research on unconfined compression strength of soil. *Transactions of the CSAE*, 17(5): 19–21. [李小明, 雷廷武, 王为, 2001. 土壤抗压强度的试验研究. *农业工程学报*, 17(5): 19–21.]
- Michener CD, 2000. The Bees of the World. Baltimore, Maryland: The Johns Hopkins University Press. 1–953.
- O'Hara RB, Legendre P, Stevens MH, Blanchet FG, Kindt R, Solymos P, Simpson GL, Oksanen J, Wagner H, 2011. Vegan: community ecology package. Version 2. 0–2. *Journal of Statistical Software*, 48 (6): 1–21.
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE, 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6): 345–353.
- Potts SG, Vulliamy B, Roberts S, O'Toole C, Dafni A, Ne'eman G, Willmer P, 2005. Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology*, 30 (1): 78–85.
- Roulston TAH, Goodell K, 2011. The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual Review of Entomology*, 56: 293–312.
- Schellhorn NA, Gagic V, Bommarco R, 2015. Time will tell: resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 30 (9): 524–530.
- Torné-Noguera A, Rodrigo A, Arnan X, Osorio S, Barril-Graells H, da Rocha-Filho LC, Bosch J, 2014. Determinants of spatial distribution in a bee community: nesting resources, flower resources, and body size. *PLoS ONE*, 9(5): e97255.
- Tscharntke T, Clough Y, Wanger TC, Jackson L, Motzke I, Perfecto I, Vandermeer J, Whitbread A, 2012. Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation*, 151(1): 53–59.
- Vaz CMP, Bassoi LH, Hopmans JW, 2001. Contribution of water content and bulk density to field soil penetration resistances as measured by a combined cone penetrometer-TDR probe. *Soil & Tillage Research*, 60(1/2): 35–42.
- Xie ZH, Qiu JS, Chen XM, 2013a. Decline of nest site availability and nest density of underground bees along a distance gradient from human settlements. *Entomological Science* 16(2): 170–178.
- Xie ZH, Chen XM, Qiu JS, 2013b. Reproductive failure of *Camellia oleifera* in the plateau region of China due to a shortage of legitimate pollinators. *International Journal of Agriculture & Biology*, 15 (3): 458–464.
- Yuan DX, 1991. Karst of China. Beijing: Geological Publish House. 1–224.
- Zhuang RL, 2008. Chinese Tea-oil Trees (2nd edition). Beijing: China Forestry Publishing House. 1–366. [庄瑞林, 2008. 中国油茶(第2版). 北京: 中国林业出版社. 1–366.]