

神农架地区典型草本群落中的昆虫访花行为比较

杜巍 王红侠 汪小凡*

(武汉大学生命科学院, 武汉 430072)

摘要: 对神农架地区不同海拔高度(1,000–2,600 m)的典型草本群落中的昆虫访花行为进行了初步的监测和统计。在9个样地中共观察到鳞翅目、膜翅目、双翅目11科昆虫访花, 访花者的类群在不同海拔高度的群落中有所不同, 但明显与植物群落的物种组成有关。对昆虫访花频率的监测发现, 不同物种组成的草本群落中, 所有昆虫访花的总频率和不同类群的昆虫访花频率都有差异, 正在开花的物种较多的群落中通常能吸引相对较多的访花者。同一种植物在不同的群落背景中受访频率差异显著, 如花被不甚显著的酸模(*Rumex acetosa*)在某些群落中未观察到访花者, 在另一些群落中却有昆虫频繁访问。而花被显著的血见愁老鹳草(*Geranium henryi*)在各群落中都有频繁的昆虫访问。一些植物(如广布野豌豆*Vicia cracca*)虽然在不同群落中都有昆虫访问, 但访花者类群却有较大差异。作者认为, 在植物群落中, 不同植物的花在吸引昆虫传粉方面存在着一定的相互作用, 在研究特定植物的虫媒传粉时应重视该植物种群所处的群落背景所起的作用。

关键词: 神农架, 草本植物群落, 昆虫访花者行为, 访问频率

Insect visitors and their behaviors in the typical herbaceous plant communities of the Shennongjia Mountains

Wei Du, Hongxia Wang, Xiaofan Wang*

College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072

Abstract: Insect visitation was preliminarily monitored in some typical herbaceous plant communities at different altitudes (1,000–2,600 m) in the Shennongjia Mountains, Hubei Province, China. In the nine quadrats studied, insects in eleven families of Hymenoptera, Lepidoptera and Diptera were observed to be floral visitors. The taxa of insect visitors were visibly associated with the community composition. Observing the behavior of floral visitors, we found that the total visitation frequency and the frequency of visits of each kind of insect both differed in communities with different plant species, and that more insect species appeared in communities with more plant species in bloom. Visitation frequencies to some plant species were significantly different when they occurred in different communities. For example, no insects were observed to visit *Rumex acetosa* flowers, with an indistinctive perianth, in some communities, but high visitation frequencies were observed in others. *Geranium henryi*, featuring an obvious perianth, was visited by insects in every community. On the other hand, some plants, such as *Vicia cracca*, were always visited by insects, but the taxa of visitors were different in each community. Our results suggest that different plants contributed to various roles in attracting pollinators within communities, and one should consider the community background of the plant populations in studies of plant–pollinator interactions.

Key words: Shennongjia, herbaceous community, insect visitor behavior, visiting frequency

随着人们对生物进化认识的加深, 传粉生物学已成为居群生物学和进化生物学中的重要领域

(Real, 1983)。植物性表达的多样性及其进化、传粉者与花部特征的相互作用及其进化机制、传粉系统

的进化、花粉竞争的生物学含义、花粉流的标记方法及散布规律的研究是近来比较热门的研究方向(黄双全和郭友好, 2000)。尽管大多研究是针对某一种植物传粉昆虫及其访花行为进行的, 在群落水平上开展植物与传粉者相互作用的研究已经成为一个重要的趋势(黄双全和郭友好, 2000)。

有关被子植物花部进化与传粉系统相关性的一个主流的观点认为: 花部结构在传粉者作用下向适应其传粉实现的特定方向进化, 趋向于形成一个稳定的植物—传粉者间的特化传粉系统(specialized pollination system)。即一种植物只有一种或同一类型的传粉媒介为之服务(Johnson & Steiner, 2000; Fenster *et al.*, 2004), 如专一的鸟媒或风媒等(Grant & Grant, 1965; Fægri & van der Pijl, 1979; Johnson & Steiner, 2000), 以及丝兰属(*Yucca*)与丝兰蛾之间的特化的共生关系(Bogler *et al.*, 1995; Marr & Pellmyr, 2003; Althoff *et al.*, 2004)。然而, Waser 等(1996)提出泛化的传粉系统(generalized pollination system)在自然界中是主要的, 即一种植物有多种传粉者来访问。群落中的各种花之间实际上存在着竞争或相互促进传粉的作用(Frankie *et al.*, 1974; Heinrich, 1975)。特别是同一个群落中同期开花的植物之间对访花者的竞争可能导致每一朵花的结实率降低(Rathcke, 1983)。由于物种之间的关系比较复杂、昆虫的活动不容易记录等条件的限制, 在群

落水平上的传粉生态学研究仅有少数报道(Hegland & Boeke, 2006; Veddeler *et al.*, 2006), 而国内仍未见报道。

神农架地区位于湖北省西部(31°15'–31°57' N, 109°56'–110°58' E), 总面积约3,250 km² (熊高明等, 2003)。在地质结构上位于我国新华夏系第三级隆起带的中段, 境内山体辽阔, 峡谷纵横, 地质复杂, 气候多变, 动植物物种丰富。有关该地区的传粉生态学工作有Sun等(2003, 2006)关于濒危植物独花兰(*Changnienia amoena*)及其传粉昆虫的研究等, 群落水平的研究未见报道。本研究拟从海拔1,000 m至2,600 m左右选择代表性草本植物群落, 监测其中访花昆虫的活动, 探讨群落中不同植物的花在吸引昆虫传粉方面的相互作用。

1 研究方法

1.1 样地概况

为了了解不同海拔高度的群落中的昆虫访花活动, 我们在神农架地区5个不同海拔高度选择了9个典型草本植物群落。9块样地分别位于小当阳(SN01)、石槽河(SN02和SN03)、野马河(SN04和SN05)、小龙潭(SN06和SN07)、神农顶(SN08和SN09)(表1)。海拔最低为1,047 m, 最高2,567 m。

1.2 植物群落调查

每个样地划定大小为5 m×5 m的样方。调查和

表1 研究地点概况

Table 1 The background of quadrats studied

样地编号 No. of quadrat	经纬度 Longitude and latitude	海拔高度 Altitude (m)	坡度/坡向 Gradient/slope direction	生境 Environment
SN01	31°26'10"N, 110°26'31"E	1,047	5–30°/northeast	路边/草地及山坡 Roadside/meadow/slope
SN02	31°26'59"N, 110°23'26"E	1,200	About 20°/north	林缘/草地 Forest edge/ meadow
SN03	31°26'59"N, 110°23'26"E	1,210	About 30°/north	林下/草坡 Under the forest/grass slope
SN04	31°33'08"N, 110°20'49"E	1,613	About 15°/northwest	溪边阳坡 Beside the streamlet, sunny slope
SN05	31°33'08"N, 110°20'48"E	1,617	About 40°/southeast	溪边/林下/草地 Beside the streamlet/under forest/ meadow
SN06	31°28'41"N, 110°18'01"E	2,150	About 15°/southeast	溪边阳坡 Beside the streamlet, sunny slope
SN07	31°28'41"N, 110°18'02"E	2,150	About 15°/southeast	溪边阳坡 Beside the streamlet, sunny slope
SN08	31°26'42"N, 110°17'24"E	2,546	About 20°/west	亚高山草甸 Subalpine meadow
SN09	31°26'43"N, 110°17'25"E	2,567	About 20°/west	亚高山草甸 Subalpine meadow

统计样方中的植物种类以及各种植物的株数、植株高度和物候期,选择花期植株作为研究对象观测昆虫访花活动。

1.3 昆虫访花活动监测

7月中下旬,选择晴或多云天气,于9:00–15:00间观察昆虫对每种植物的花的访问情况,并统计访花频率。此项研究过程中先后有70余名学生参与。在同一地点同时对2个样方展开调查,每个观测小组(10–15人)观测一个样方中的昆虫访花活动,每人负责对样方中的一种植物的5朵花(不能以单花为统计单位的采用5个花序)的观察和统计,统计在4个15 min时间段内蜂类、蝇类、蝶类和其他类昆虫的访花次数。然后,换另一个观测小组进行重复观察和统计。计算每种类型的昆虫对每种植物的访问频率(1朵花或1个花序每小时接受昆虫访问的次数)。观察、统计完毕,立即采集样方中访花昆虫标本。

2 结果

2.1 植物群落的物种组成

9个典型草本植物群落样地中,植物物种组成有一定差异(表2)。其中一年蓬(*Erigeron annuus*)、石生蝇子草(*Silene tatarinowii*)、酸模(*Rumex acetosa*)、广布野豌豆(*Vicia cracca*)、血见愁老鹳草(*Geranium henryi*)等在多个样地中有分布。

2.2 各群落中访花昆虫的主要类群

根据样地中所采集的标本,所鉴定出访花昆虫隶属于3目11个科,每个样地中的访花者类群见图1。不同地点的植物群落中,访花者类群有明显差异。相同地点的不同样地中,访花昆虫也有所不同,只有同位于小龙潭的SN06、SN07两块样地相距很近、生境一致,因而访花昆虫相同。在9个样地中,食蚜蝇科是6个样地共同的访花者,其中的食蚜蝇亚科是海拔1,600 m以上的所有群落共有的访花者。

表2 9个草本群落样地中开花植物物种组成

Table 2 Species of flowering plants within 9 sampled plant communities

样地 Quadrat	植物种类(以多度为序) Species in order of abundance
SN01	白车轴草>红车轴草>葎菜>龙芽草>珍珠菜>一年蓬>鸭儿芹 <i>Trifolium repens</i> > <i>Trifolium hybridum</i> > <i>Houttuynia cordata</i> > <i>Agrimonia pilosa</i> > <i>Lysimachia clethroides</i> > <i>Erigeron annuus</i> > <i>Cryptotaenia japonica</i>
SN02	石生蝇子草>水蓼>艾麻>接骨草>一年蓬>鸭儿芹>野老鹳草>升麻>禹毛茛 <i>Silene tatarinowii</i> > <i>Polygonum hydropiper</i> > <i>Laportea cuspidata</i> > <i>Sambucus chinensis</i> > <i>Erigeron annuus</i> > <i>Cryptotaenia japonica</i> > <i>Geranium carolinianum</i> > <i>Cimicifuga foetida</i> > <i>Ranunculus cantoniensis</i>
SN03	石生蝇子草>何首乌>珍珠菜>长毛赤堇>紫萼>艾麻>薯蓣>窃衣 <i>Silene tatarinowii</i> > <i>Polygonum multiflorum</i> > <i>Lysimachia clethroides</i> > <i>Thladiantha villosula</i> > <i>Hosta ventricosa</i> > <i>Laportea cuspidata</i> > <i>Dioscorea opposita</i> > <i>Torilis scabra</i>
SN04	血见愁老鹳草>广布野豌豆>野艾蒿>光叶绣线菊>巴东过路黄>扭旋马先蒿>珍珠菜>酸模 <i>Geranium henryi</i> > <i>Vicia cracca</i> > <i>Artemisia lavandulaefolia</i> > <i>Spiraea japonica</i> > <i>Lysimachia patungensis</i> > <i>Pedicularis torta</i> > <i>Lysimachia clethroides</i> > <i>Rumex acetosa</i>
SN05	血见愁老鹳草>石生蝇子草>红车轴草>光叶绣线菊>窃衣>一年蓬>广布野豌豆>波斯婆婆纳>巴东过路黄>蒲公英>高丛珍珠梅>小苜蓿 <i>Geranium henryi</i> > <i>Silene tatarinowii</i> > <i>Trifolium hybridum</i> > <i>Spiraea japonica</i> > <i>Torilis scabra</i> > <i>Erigeron annuus</i> > <i>Vicia cracca</i> > <i>Veronica persica</i> > <i>Lysimachia patungensis</i> > <i>Taraxacum mongolicum</i> > <i>Sorbaria arborea</i> > <i>Medicago minima</i>
SN06	蛇莓>峨参>酸模>费菜>夏枯草>窃衣>水杨梅>大戟>广布野豌豆>扭旋马先蒿>血见愁老鹳草>唐松草>华北楼斗菜>一年蓬 <i>Duchesnea indica</i> > <i>Anthriscus sylvestris</i> > <i>Rumex acetosa</i> > <i>Sedum aizoon</i> > <i>Prunella vulgaris</i> > <i>Torilis scabra</i> > <i>Geum aleppicum</i> > <i>Euphorbia pekinensis</i> > <i>Vicia cracca</i> > <i>Pedicularis torta</i> > <i>Geranium henryi</i> > <i>Thalictrum aquilegifolium</i> > <i>Aquilegia yabeana</i> > <i>Erigeron annuus</i>
SN07	窃衣>酸模>风轮菜>扭旋马先蒿>夏枯草>水杨梅>血见愁老鹳草>广布野豌豆>一年蓬>峨参>大戟>珍珠菜 <i>Torilis scabra</i> > <i>Rumex acetosa</i> > <i>Clinopodium chinense</i> > <i>Pedicularis torta</i> > <i>Prunella vulgaris</i> > <i>Geum aleppicum</i> > <i>Geranium henryi</i> > <i>Vicia cracca</i> > <i>Erigeron annuus</i> > <i>Anthriscus sylvestris</i> > <i>Euphorbia pekinensis</i> > <i>Lysimachia clethroides</i>
SN08	异叶亚菊>流苏龙胆>血见愁老鹳草>委陵菜>香青>空心柴胡>太白韭>酸模 <i>Ajania variifolia</i> > <i>Gentiana panthaica</i> > <i>Geranium henryi</i> > <i>Potentilla ancistrifolia</i> > <i>Anaphalis sinica</i> > <i>Bupleurum longicaule</i> > <i>Allium prattii</i> > <i>Rumex acetosa</i>
SN09	血见愁老鹳草>酸模>空心柴胡>唐松草>缬草>香青 <i>Geranium henryi</i> > <i>Rumex acetosa</i> > <i>Bupleurum longicaule</i> > <i>Thalictrum aquilegifolium</i> > <i>Valeriana officinalis</i> > <i>Anaphalis sinica</i>

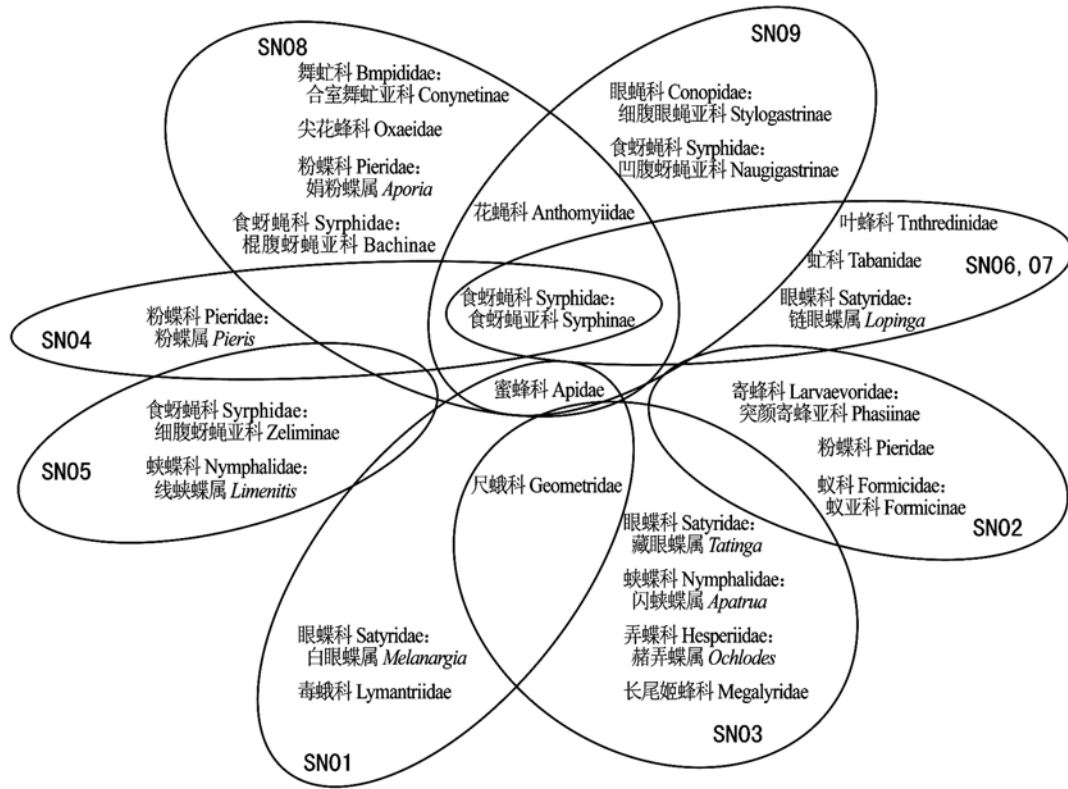


图1 各群落中访花昆虫的主要类群
Fig. 1 The main insect visitors in 9 herbaceous communities

应该指出的是, 由于昆虫标本的采集不能与昆虫访花活动的监测同时进行, 样地中所收集到的昆虫类群可能与实际监测到的访花昆虫有所不同。

2.3 各群落中昆虫访花频率

各个群落中每种植物被昆虫访问的频率见图 2。从图2中可以看出, 虽然每个样地中都观察到昆虫对花的访问, 但不同样地中的访花频率有较大的差异。开花物种较多的样地(如SN06、SN07)中昆虫访花活动较为频繁, 而开花物种较少的样地(如SN04、SN09)中昆虫访花总频率相对较低。群落中所观察到的访花者类群也与群落中物种组成有一定关系。如处于石槽河的SN02和SN03样地的物种组成有很大差别, 在花的大小和颜色等方面有所不同, 以白花为主的SN02样地中监测到较多蝇类的访问, 拥有较多紫花和黄花SN03样地中则吸引了更多的蜂类和蝶类。

同一种植物处于不同的群落中, 受到昆虫访问

的情况也不同。例如蓼科植物酸模, 其花甚小, 花瓣退化, 该种在不同地点的5个样地(SN04、SN06、SN07、SN08、SN09)中都有分布, 但在SN04样地中无昆虫访问, 在SN06、SN07、SN08、SN09样地中或多或少有昆虫访花, 特别是在SN06样地中受到蜂类、蝇类和其他类昆虫的访问, 总频率高达100次/h以上, 是该样地中接受昆虫访问最频繁的植物之一。牻牛儿苗科植物血见愁老鹳草花大而花瓣呈红色, 分布于6个样地(SN04、SN05、SN06、SN07、SN08、SN09)中, 该种在每个样地中都有较多昆虫访问。广布野豌豆虽然在所处的不同群落中都有昆虫访问, 但在SN04、SN05样地中主要访花者为蝇类, 而在SN06、SN07样地中有多个类群的访花者。

3 讨论

3.1 植物群落花阵规模对传粉者的吸引作用

在植物群落中各种花之间实际上存在着对传

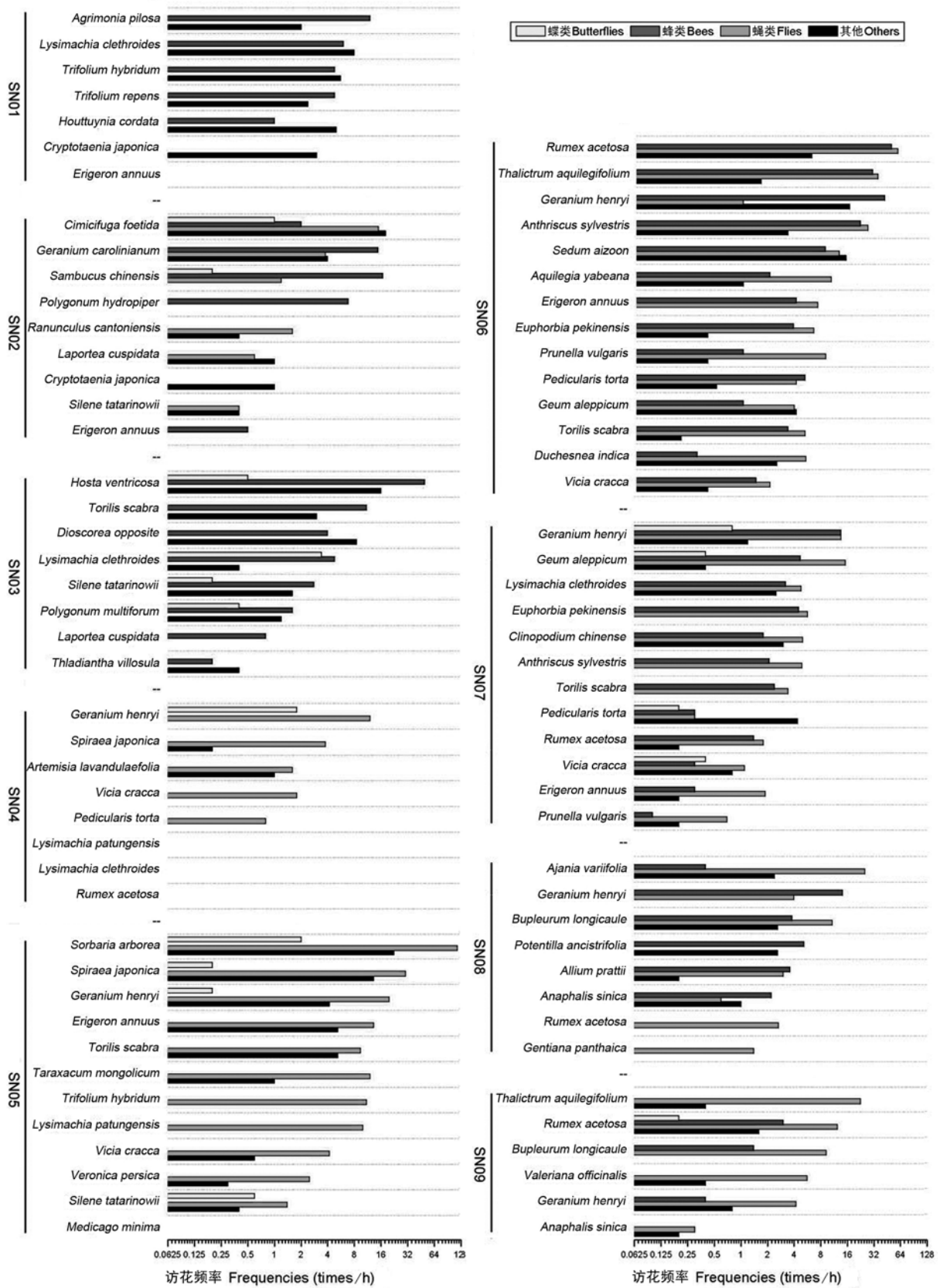


图2 各群落中不同植物访花者与访花频率

Fig. 2 Pollinators and their visiting frequencies for different plants in each community

粉者的竞争(Frankie *et al.*, 1974; Heinrich, 1975)。群落中某种植物在同一时期内开的花过多, 导致花间竞争加剧, 可能导致每一朵花的结实率降低(Rathcke, 1983)。本研究结果显示, 植物物种较多的群落(如样地SN06、SN07)中, 访花昆虫种类较多, 访问频率也相对较高。作者认为, 一方面, 群落中较多的花会加剧对传粉者的竞争; 另一方面, 较大规模的花阵也会吸引更多昆虫的访问, 尤其是当群落中存在多种大小、颜色、气味各异的花时, 对访花者的吸引作用可能更强。

不同类型的传粉昆虫对植物的花、花序形态和颜色都有不同的偏好(Gegear & Laverly, 2001), 并由此形成了植物对昆虫适应性的花形状组合和展开方式。Kugler(1956)提出, 蝇类喜欢黄色和绿色尤其是黄色的花, 而且散发腐肉气味并呈褐—紫色调的花对其更具有吸引力。在本研究中, SN01和SN03样地中的花以淡红色和白色为主, 这两个群落很少有蝇类昆虫的访问。而SN04和SN05样地中的花也是以淡红色和白色为主, 但多了一些黄色和深紫色的花, 这两个群落中却很少有膜翅目的蜂类的访问。这与Kugler的研究是一致的。

本研究中只有少数群落中零星有蝶类的活动, 其活动频率也远远不如蜂类和蝇类。根据Fægri和van der Pijl(1979)的研究, 小的双翅目和膜翅目昆虫不能携带大量的花粉, 如果访问大的花的话, 它们的传粉效率就会很低。而在我们研究的群落中都是草本, 单花都很小, 这可能是蜂类和蝇类相对较多的一个原因。

3.2 不同植物的花在吸引昆虫传粉方面的相互作用

在群落中的各个植株的花并不是孤立的, 而是有相互联系的(Stucky, 1985)。本研究的9个群落中植物全部为草本植物, 它们往往倾向于泛化的传粉系统, 从而保证不同的环境下都有花粉的传播者以完成结实并完成种群更替(Bond, 1994)。本研究中发现, 酸模虽然通常被认为是风媒花, 在某些群落中的确没有昆虫访问它, 但在多数群落中该种都有昆虫频繁访问。我们推测, 这类不具有鲜艳花被的花可能有近距离吸引昆虫访问的能力, 所在群落背景的不同可能在很大程度上影响昆虫对它的访问, 只有当群落中的其他物种的花将适当的访花者吸引

到周围时, 酸模的花才有可能被昆虫访问。相比较而言, 具有大而鲜艳花被的血见愁老鹳草其访花昆虫的种类和访花频率受群落背景影响较小, 在各个样地中都有较多访花者。

参考文献

- Althoff DM, Segraves KA, Sparks JP (2004) Characterizing the interaction between the bogus yucca moth and yuccas: do bogus yucca moths impact yucca reproductive success. *Oecologia*, **140**, 321–327.
- Bogler DJ, Neff JL, Simpson BB (1995) Multiple origins of the yucca–yucca moth association. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **92**, 6864–6867.
- Bond WJ (1994) Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **344**, 83–90.
- Fægri K, van der Pijl L (1979) *The Principles of Pollination Ecology*, 3rd edn. Pergamon Press, Oxford.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **35**, 375–403.
- Frankie GW, Baker HG, Opler PA (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **62**, 881–919.
- Gegear RJ, Laverly TM (2001) The effect of variation among floral traits on pollinator flower constancy and preference. In: *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution* (eds Chittka L, Thomson JD), pp. 1–20. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grant V, Grant KA (1965) *Flower Pollination in the Phlox Family*. Columbia University Press, New York.
- Hegland SJ, Boeke L (2006) Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology*, **31**, 532–538.
- Heinrich B (1975) Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times. *Evolution*, **29**, 325–334.
- Huang SQ (黄双全), Guo YH (郭友好) (2000) New advances in pollination biology. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **45**, 225–237. (in Chinese)
- Johnson SD, Steiner KE (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 140–143.
- Kugler H (1956) Über die optische Wirkung von Fliegenblumen auf Fliegen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, **69**, 387–398.
- Marr DL, Pellmyr O (2003) Effect of pollinator-inflicted ovule damage on floral abscission in the yucca–yucca moth mutualism: the role of mechanical and chemical factors. *Oecologia*, **136**, 236–243.

- Rathcke BJ (1983) Competition and facilitation among plants for pollination. In: *Pollination Biology* (ed. Real L), pp. 305–329. Academic Press, Florida.
- Real L (1983) *Pollination Biology*. Academic Press, Florida.
- Stucky JM (1985) Pollination system of sympatric *Ipomoea hederacea* and *I. purpurea* and the significance of inter-specific pollen flow. *American Journal of Botany*, **72**, 32–43.
- Sun HQ, Luo YB, Ge S (2003) A preliminary study on pollination biology of an endangered orchid, *Changnienia amoena*, in Shennongjia. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **45**, 1019–1023.
- Sun HQ, Luo YB, Alexandersson R, Ge S (2006) Pollination biology of the deceptive orchid *Changnienia amoena*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **150**, 165–175.
- Veddeler D, Klein A-M, Tschardt T (2006) Contrasting responses of bee communities to coffee flowering at different spatial scales. *Oikos*, **112**, 594–601.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, **77**, 1043–1060.
- Xiong GM (熊高明), Xie ZQ (谢宗强), Xiong XG (熊小刚), Fan DY (樊大勇), Ge S (葛颂) (2003) The phenology, reproduction and community characteristics of *Changnienia amoena*, a rare species in southern part of Shennongjia Mountain range. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **23**, 173–179. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 闫文杰)