



群落水平上传粉生态学的研究进展

方强^①, 黄双全^{②*}

① 河南科技大学农学院, 洛阳 471003;

② 华中师范大学生命科学学院, 武汉 430079

* 联系人, E-mail: sqhuang@whu.edu.cn

2013-04-01 收稿, 2013-06-27 接受, 2014-01-16 网络版发表

国家自然科学基金重点项目(31030016)资助

摘要 同地开花的植物共享传粉者, 传粉者通常在多种植物上觅食, 这些事实激发人们在群落水平上开展传粉生态学研究. 与以单种植物为对象的传粉研究相比, 从群落水平研究植物与传粉者、植物与植物之间的互作, 有利于阐明传粉者与植物间关系的演化、探讨传粉过程在群落构建中的作用. 对植物与传粉者互利关系的研究, 已经从访问网络的结构动态, 深入到网络的构建机制和对群落植物繁殖的切实影响上. 从群落水平研究传粉者对花部特征的选择, 分析共存植物的系统发育关系, 可为花部特征演化提供更有力的证据. 植物与植物之间由传粉者介导的互作研究, 已经由成对或者少数几种植物之间, 发展为在群落内的多种植物之间进行. 由于传粉者对植物雄性和雌性功能的影响不同, 植物之间互作表现出不同规律. 相关研究从传粉者效率、植物柱头的花粉干扰和传粉过程的花粉丢失等多角度研究传粉者对植物雄性和雌性功能的作用. 传粉作为一项基本生态服务, 受到了多种人类活动的显著影响, 尤其是外来物种入侵、生境破碎化等因素的不利影响. 群落水平的传粉生态学研究在我国已有开展, 今后的研究有必要在不同时空尺度上进行多层次调查和实验性工作, 才能深入研究植物与传粉者、植物与植物的互作模式, 从更大尺度揭示群落的构建机制、种间关系和花部特征演化.

关键词

植物与传粉者
互作
传粉生态学
群落水平
进展

地球上约 87.5% 的有花植物依赖动物来传递花粉^[1]. 如果没有传粉者, 大多植物因不能授粉而不能结实, 不能繁衍后代; 而没有植物提供的花粉、花蜜等花部报酬和果实, 许多动物种群将会减少, 最终在自然界消失; 因此传粉是陆地生态系统中诸多动植物相互作用类型中一个重要的环节^[2]. 开展传粉生态学研究不仅可以了解植物的有性生殖过程, 在认识传粉的生态服务功能在生物多样性保护和农林业生产实践方面也有重要的价值. 植物与传粉者的相互作用被认为是促进植物和动物类群多样化的主要因素之一^[3]. 花粉携带精子的运动, 即花粉基因流, 影响植物后代的质量和数量. 因此, 有关传粉的研究被认为是认识有花植物演化的突破口. 达尔文在出版

《物种起源》之后, 就率先用《兰花植物的授粉》一书来实证他的进化理论^[4]. 传粉生态学作为一门学科已有 200 多年的历史, 长期以来, 大多研究者都以单个植物为对象开展研究^[5]; 但在自然界中, 植物往往不是单独开花, 同一传粉者也在不同种植物上觅食, 植物与传粉者之间的关系构成了类似于人类社会的复杂网络. 以单个物种为对象的研究, 割裂了不同物种间自然的联系, 因而有必要从群落水平上认识植物与传粉者之间的相互作用. 近年来, 网络分析技术的进步大大促进了有关群落水平上传粉生态学研究的迅猛发展. 本文在介绍国际上该领域研究进展的基础上, 分析了发展趋势, 并提出近阶段值得深入研究的几个方面.

引用格式: 方强, 黄双全. 群落水平上传粉生态学的研究进展. 科学通报, 2014, 59: 449–458

Fang Q, Huang S Q. Progress in pollination ecology at the community level (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2014, 59: 449–458, doi: 10.1360/972013-378

1 植物与传粉者的互作关系

1.1 传粉网络

有花植物依赖一定的媒介传递花粉. 植物产生不同的形态、颜色、气味等吸引不同的传粉者, 并给传粉者提供食物报酬来弥补传粉者的能量消耗, 植物与传粉者之间形成了互惠互利的关系. 群落中的开花植物共享当地不同的传粉者类型, 彼此之间构成了复杂的传粉网络. 一些植物利用多种不同的传粉者(或传粉者功能群)的现象, 称之为生态学泛化(ecological generalization); 植物可能利用单一种(同一传粉者功能群)的传粉者来帮助传粉, 称之为生态学特化(ecological specialization)^[6]. 同样, 传粉者也可能访问多种植物, 成为泛化的传粉者, 或者在单位时间内仅为某种植物传粉, 成为特化的传粉者. 近年来群落水平的传粉生态学研究表明, 传粉网络具有许多共同的动态结构和拓扑特征^[7-9]. 比如网络的嵌套模式, Memmott 等人^[10]曾经模拟了定性的传粉网络中物种灭绝时网络的结构变化. 随机灭绝 80% 传粉者物种, 仍旧有超过 60% 的植物拥有连接满足群落的传粉服务; 随机灭绝 80% 的植物物种, 仍旧有 80% 的传粉者有连接. 在嵌套的定量传粉网络中, 低访问次数的、相对特化的连接仍旧是高访问次数的、相对泛化连接的一个子集, 保证了群落在部分物种灭绝时的稳定^[11]. 另外, 植物与传粉者之间构成的紧密连接, 不仅代表了特定传粉者对植物生殖的作用, 也能体现特定植物的花部报酬作为食物, 对传粉者繁殖的重要性. 这一特点说明了群落的传粉互惠关系与捕食关系之间的相似之处^[12]. 传粉网络的研究已经从结构特点和动态规律, 深入到构建机制研究中^[7,8]. 已有证据表明, 传粉网络的结构可以用连接中性(interaction neutrality)和连接受限(forbidden link)两类机制解释^[8]. 连接中性指物种之间的连接不固定, 更倾向随机发生. 这种情况下, 数量优势的物种相对稀有物种, 有更频繁的连接、更多的访问者种类, 从而可以解释一些网络结构, 比如嵌套和非对称性^[13]. 另一方面, 连接受限则说明, 群落内植物和传粉者的连接并不是随机的, 而是受到了植物与传粉者的物候、时空分布或者形态特征等因素的限制^[14,15]. 例如, 在传粉和种子散布网络中, 未观察到的连接有 20%~30% 是由于物种间的时空不匹配造成的^[16,17]. 诸如外来物种入侵^[18]、全球变暖^[19]等因素, 也会因为

降低了群落物种多样性, 或者改变了植物与传粉者的物候, 从而影响植物-传粉者互惠网络的结构.

传粉网络的研究已深入到解释网络的生态学意义. 例如, 在不同冰川消融时间依次建立起的群落和相应的传粉网络中, 由于群落的构建历史不同, 物种多样性和传粉网络都有差异, 研究这些时序网络的变化可以更好地理解群落的时间和空间的多样性. 群落的物种多样性随着群落建立历史而增加, 由蜂类传粉者主导的年轻群落, 对物种缺失的不利影响抵抗力较弱; 而随着群落的成熟, 物种多样性升高, 蝇类主导的传粉网络也变得复杂, 也更加稳定^[20]. 另外, 通过比较 12 个原先由自然草甸连接、随后因农业耕作而完全隔离的山脊草甸群落, 因为群落的面积不同, 可以模拟不同栖息地破坏程度对群落传粉的影响. 结果发现, 随着群落面积的缩小, 植物与传粉者访问连接的消失并不是随机的, 低频率和高度特化物种间的连接更容易受到栖息地破坏的影响. 泛化物种之间的连接在群落传粉的中心地位, 也随着栖息地缩小而动摇^[21]. 这些结果都说明, 传粉网络的研究作为一种新颖的视角, 可以为解释许多生态学过程提供新的证据.

1.2 传粉综合特征

20 世纪著名的植物进化生物学家 Stebbins^[22]曾提出“花部特征是由当地最频繁、最有效的传粉者所塑造的”. 植物因为具有不同组合的花部特征, 而吸引着不同的传粉者类群, 称之为传粉综合特征(pollination syndrome). 但是对传粉综合特征的验证往往是基于理论、少数物种或者特定的花部特征^[23-25]. 如果传粉综合特征的概念有效, 那么人们可以通过花部特征来推测传粉者类型. 例如, Armbruster 等人^[26]根据美洲的黄蓉花属(*Dalechampia*)的花部特征与传粉者类型和大小之间的关系, 成功地预测了东南亚地区的黄蓉花(*D. bidentata*)的传粉者为一种体长在 12~20 cm 的切叶蜂, 这些结果都支持了传粉综合特征假说. 从群落水平研究植物的花部特征与传粉者类群的匹配关系, 为验证传粉综合特征假说提供了新的依据. 例如, 将调查的 3 个大陆的 6 个群落的花部特征, 在“理想”的花部特征表型空间中进行比较, 发现传粉综合特征并不能根据植物花部特征理想的预测所有传粉者类型, 而只能预测特定群落的某些传粉者类群, 总体的准确率大约为 1/3^[27]. 另一方面, 通

过研究加勒比地区 Gesnerieae 族植物的系统关系和相应的传粉者类群,发现植物的花部特征与传粉系统在进化上是相关的^[28]。植物的传粉者种类和构成在地区之间的区别,可能是造成传粉综合特征预测不准确的原因。植物对传粉者的吸引可能在群落间不同。例如,研究表明,食蚜蝇和蝶类在不同海拔的群落,会倾向访问形状不同的花,从而造成黄色开放的花在低海拔是泛化传粉,而在高海拔则是特化传粉^[29]。说明生态学的特化和泛化可能更多体现群落范畴,而进化的泛化与特化则需要考虑群落的系统关系,以及物种间长期的适应。

1.3 花部特征的选择

群落水平上的调查表明,泛化传粉系统应为自然界占主流的传粉系统^[6],人们开始质疑传粉者对植物花部的特征选择,考虑非传粉者在花部特征中的选择作用。在群落水平研究多物种的花部特征选择,相对于单一物种或者近缘物种,往往能得到较为普遍的规律。比如,花的颜色和形状是花最直观的特征。通过系统关系分析群落共存植物的花色,发现高山草甸群落中共同开花的植物,其花色更倾向于增大彼此的差异,也就是植物倾向有不同的花色。而且稀有和中等数量的物种与周边植物的颜色差距,小于优势物种与周边物种的颜色差距,说明花色作为影响单一种群动态的特征,可能会影响到整个群落的动态^[30]。花的对称性是花形态的基本特征,群落水平上的研究发现,两侧对称的花比辐射对称的花尺寸的变异更小,而且传粉者类群变化也更小。传粉者多样性能够解释两类对称性的花之间 40% 的花尺寸变异的区别,支持了传粉者介导的稳定选择假说^[31]。Mao 和 Huang^[32]研究了武汉地区 80 种春季开花植物的花粉对雨水的抗性与花部特征的关系,发现缺乏防雨结构的花,其花粉在水中的存活时间明显较长,表现出一定抗水性;而那些具有保护结构,能使自己花粉免受雨水伤害的植物,其花粉在水中很快失去活性。这些结果支持了花部特征的功能性假说,阐释了环境因子——雨水也是塑造花部特征演化的一个因子。从群落水平上研究同一区域共存植物的传粉过程,由于这些植物可能具有相同的传粉者类群和类似的传粉环境,为研究花部特征的趋同演化提供了一个途径。另外,对于同域分布的近缘物种的快速分化的研究,也是群落水平研究的一个方向。例如,

中国西南地区的马先蒿属(*Pedicularis*)植物,有非常高的花部特征多样性,但享有共同的传粉者类群熊蜂(*Bombus*)。群落内同时开花的马先蒿属植物,倾向于增加彼此的花部特征差异,可能降低了种间的花粉干扰,从而促进了近缘种的共存,加速了马先蒿属植物的花部特征多样化^[33]。而通过对 32 种烟草属植物的比较系统学研究,发现尼古丁含量低的物种,倾向于异交,对传粉者的依赖程度高;而尼古丁含量高的物种,则倾向于自交,较少依赖传粉者。而且植物的花瓣、花蜜和叶片的尼古丁含量是相关的。这些结果说明,传粉者与植物的互惠关系在影响植物花部特征的同时,也会对植物的防御性特征起到选择作用^[34]。

2 植物之间竞争与互利

2.1 物种间的花粉传递

群落中植物与植物之间存在着竞争、排斥、互利等关系。由传粉者介导的植物之间的相互作用可能有多种类型。Rathcke^[35]曾提出,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,但最终都会体现在植物柱头落置的花粉种类、数量和质量。调查植物柱头上落置的花粉种类和数量,可以了解群落内不同植物之间的异种花粉传递(heterospecific pollen transfer)的情况。传粉者访花时,会影响植株实现雌雄性功能。例如,带来同种植物的花粉促进结实,带来异种的花粉将造成异种花粉干扰;同时也会影响植株的雄性功能,例如,飞行中携带花粉的丢失,或者花粉被传递到其他物种的柱头,所以异种花粉传递可能对花粉的输出者和接收者都有不利影响^[36]。目前有关异种花粉传递的大部分研究都是针对一对物种或者少数几种近缘植物^[37,38],较少在群落水平上开展。例如, Brown 和 Mitchell^[39]发现拥有共同传粉者的两种近缘植物千屈菜(*Lythrum salicaria*)和具翅千屈菜(*L. alatum*)之间,自然状态下有近 60% 的个体接收了异种的花粉。传粉网络的研究表明,虽然温带地区的传粉网络相对于热带地区特化度更高^[8],但是泛化的传粉系统仍处于主导地位。结合传粉者携带花粉种类的数据,发现自然界的传粉网络可能比访问观察到的更为泛化,特化传粉的物种降低了 60%^[40]。这些结果都暗示着物种之间存在着严重的花粉干扰^[8,41,42]。不同传粉者的传粉效果也有差别。

通过鉴定传粉者的携粉能力和携带花粉的构成, Alarcón^[43]发现蝇类和蝶类身体携带的花粉明显低于蜂类, 而且在携带的花粉中, 异种花粉的比例也更高. 异种花粉传递可能是花部特征演化的动力之一^[44,45]. 多种生态因素, 包括开花植物的相对丰度、异种植物的密度和距离、传粉者访问频率、访问行为和访花忠诚度都可能影响植物的异种花粉落置^[46]. 然而, 影响植物花粉干扰的因素却很少被研究^[47,48].

研究共存植物之间的花粉传递的过程和对生殖的影响, 能够深化对传粉网络结构和群落构建的认识. 最近定量分析外来植物乳浆大戟(*Euphorbia esula*)主导的群落中 29 种植物柱头落置的同种和异种花粉构成的研究表明, 限制性的花部特征和较小的柱头面积能够减小异种花粉的落置比例, 提高了柱头落置同种植物的花粉纯度; 另一方面, 群落的优势物种并不一定就是花粉输出的最大来源^[49]. 花粉传递的种类和构成, 对植株的生殖也有不同的影响. 例如, Arceo-Gómez 和 Ashman^[50]通过用不同比例和种类的混合花粉对猴面花(*Mimulus guttatus*)进行人工授粉, 发现随着柱头上异种花粉的种类增加, 对植物结实的影响也越大. Fang 和 Huang^[51]通过分析高山草甸群落中同时开花的植物柱头落置的花粉, 发现柱头的伸出程度、花冠开口大小、柱头面积和植物的泛化程度都会影响异种花粉的接收能力. 泛化传粉的植物通常是群落中异种花粉的接收者, 而不是输出者. 模块分析结果表明, 同一模块内的植物有共同的传粉者偏好, 所以彼此之间更容易传递花粉. 共享同类型传粉者的植物之间, 花粉流通常是单向而非双向的, 这很大程度降低了花粉干扰. 这些结果都阐述了同域分布植物之间的花粉干扰模式、结构以及影响因素, 进而将传粉网络的研究深入到了花粉流层面, 为群落构建模式提供了依据.

2.2 植物间的竞争

同时开花的植物之间有时会是竞争关系. 这种竞争主要表现在可能同时作用的两方面. 一方面, 通过竞争性吸引传粉者, 降低了对其他物种的访问频率, 从而降低其他植物的花粉落置量^[44]. 例如, 外来物种西洋蒲公英(*Taraxacum officinale*)相对于本土物种日本蒲公英(*T. japonicum*)有更多的花蜜量, 对传粉者有更强的吸引力, 从而降低了传粉者对本土物种的访问量导致其结实率下降^[52]. 另一方面, 竞争

性的花粉传递, 增加传粉过程中的花粉损失, 或者增加异种花粉的落置量占据柱头表面、花粉管生长阻塞柱头等^[46,53]. 例如, Flanagan 等人^[54]发现竞争者千屈菜通过降低蓝花沟酸浆(*Mimulus ringens*)的传粉质量而影响其结实情况. 群落构成也可能影响植物的雌性功能. 群落中竞争者的多样化会增加传粉者在物种间的混访比例, 加大对结实的影响^[55]. 通过人为摆放构建的实验群落, 发现物种的斑块大小、构成和空间距离都可能影响传粉者的混访行为, 进而影响群落内物种的结实^[56]. 而且人工群落的不同构成, 对不同的传粉者的影响也有区别. 熊蜂在不同构成的群落中, 访问倾向性的变化明显大于意蜂(*Apis mellifera*)^[57]. 这些结果说明, 构成群落的物种、传粉者类型、携带花粉构成等因素, 都可能影响植物雌性功能的实现.

不仅雌性功能有竞争, 雄性功能也存在竞争. 在大部分虫媒传粉的植物中, 即便没有竞争者, 也只有不到 1% 的花粉落置在同种柱头上^[58,59]. 散落在异种柱头上的花粉也只占花粉损失的小部分, 大量花粉丢失发生在传粉者的飞行和整理过程^[53], 或者散落在异种植物的花瓣和花的其他部分^[60,61], 这些都是植物雄性功能的损失, 但是对此方面关注则相对较少^[60,62]. 通过数学模型模拟花粉的命运, 表明特化传粉植物的访问量足够高、能够完全移出花粉时, 由于减少了花粉丢失, 会提高雄性适合度^[63]. 实验也表明, 传粉者在群落中的混访会造成花粉丢失, 正在释放花粉的雄期竞争者相对处于雌期的竞争者, 因为具有更强的花粉输出能力, 竞争力更强. 而且如果竞争者与竞争者将花粉散落在传粉者的相同部位, 也会加剧花粉丢失^[45].

2.3 植物间的互利

在许多群落中, 植物的繁殖被认为受到了传粉不足造成的花粉限制^[41,64]. 当种群密度低时, 同时开花的植物之间, 可能通过吸引更多传粉者, 或者增加繁殖成功而成为互利关系^[65,66]. 例如, 野萝卜(*Raphanus raphanistrum*)与一种或者多种植物同时开花时, 其访问量和结实率都会提高, 说明物种多样性升高对繁殖具有促进作用, 而这种促进则被认为是不同植物花部报酬的互补造成的^[67].

植物之间的一系列直接或者间接的彼此影响, 往往并不是纯粹的竞争或者促进的作用. 例如, 通过

对 9 种熊蜂传粉植物和 6 种蝇类传粉植物的研究,发现不管是种内还是种间,植物之间关系大部分是互惠的,少部分是竞争关系,共同开花的植物吸引更多的传粉者,增加了彼此的访问频率^[68]。说明共存的植物可能一方面吸引了更多的传粉者,增加了彼此的访问量,从而在访问上表现为互利的;同时也可能因为传粉者在植物间的混访,增加了异种花粉的传递,花粉落置上表现为竞争性的。所以,研究植物与植物间的互作关系,需要综合考虑传粉的多个过程,比如访问数量、访问质量和花粉落置等,才能说明植物共存的原因和对彼此的影响。

3 人类活动的影响

传粉作为一项基本的生态服务,在维持陆地生态系统的稳定性中起重要作用,但传粉网络受到了人类活动越来越严重的干扰。外来物种入侵和生境斑块化都会改变群落的传粉情况。外来物种对本土群落的传粉可能是竞争性的。例如,外来植物乳浆大戟对传粉者有更强的吸引力,降低了本土植物的访问量,同时会输出花粉到本土植物的柱头上,并且花粉随传粉者能够输出较远的距离^[69]。外来植物还可以通过本土泛化传粉者构建稳定的连接,融入本土群落的传粉网络当中,并且主导当地的传粉网络^[70]。但外来物种对本土物种传粉的影响,并不总是竞争性的。Vilà 等人^[71]发现,虽然外来物种对传粉者的吸引力高于本土物种,能够吸引群落大约 1/2 的传粉者种类访问,但这并没有显著改变传粉网络的结构。而且外来物种对本土物种有时也是互利的关系。例如,外来植物千屈菜增加了当地群落的花报酬资源,吸引了更多传粉者访问,促进了本土物种的结实^[72]。当外来物种与本土物种的传粉者类群重叠较大时,才会互相竞争传粉者;而当外来物种与本土物种的传粉者类群不同时,即便外来物种的密度很高,也不会影响彼此的传粉和结实^[73]。

人为活动造成的生境斑块化也影响了群落的传粉过程^[21]。通过对泛欧洲的 10 种植物在不同群落的调查,发现植物在种群内的面积和密度,相比种群间的面积和密度,对植物的访问次数和结实的作用更明显^[74]。传粉者丰度、访问频率和座果率的变幅都随着所在群落与自然群落距离的增加而增大,说明农业区域与自然群落的隔离降低了农业传粉系统的稳定性^[75]。最近的一项整合分析(meta-analysis)表明,

生境改变和外来物种入侵等人类活动,对不同传粉者的访问有不同级别的影响。生境改变对脊椎动物传粉者的影响较大,而物种入侵则对蜂类以外的其他昆虫传粉者影响较大^[76]。这些结果都支持了人类活动造成的全球变化,带给传粉系统类似的消极影响。

虽然传粉系统主要是泛化的,一种植物往往有多种传粉者,但是最近的研究表明,仅损失一种传粉者也对群落中植物的有性生殖不利。例如,移走亚高山草甸中一种熊蜂传粉者,降低了其他传粉者访花的忠诚度(floral fidelity);即使系统中有潜在的传粉者,失去一种传粉者对生态系统的功能也有明显影响,降低了植物的结实(种子数降低 1/3)^[77]。北美家养蜜蜂种群的衰退,曾一度引起人们担心农业产量的降低。然而研究表明,即使家养蜜蜂丰富度高,野生蜂类对提高作物的座果率仍起到了重要作用^[78]。

4 前景和展望

尽管群落水平上传粉研究是近年来国际上传粉生态学研究的一个趋势^[5,79,80],但是群落水平的传粉生物学研究在我国才刚刚开始,国内仍少有研究。Gong 和 Huang^[81]在我国西南高山草甸设立固定样方,连续 3 年考察了不同传粉昆虫对 29 种同时开花植物的访花偏好,结果表明,虽然植物与传粉者的网络结构是嵌套的、不对称的,传粉者的访问偏好仍支持了传粉者在花部特征中的选择作用。Fang 和 Huang^[82]对滇西北高山草甸群落连续 4 年的植物-传粉者访问网络的结果表明,在高物种多样性的群落中,尽管传粉网络的构成有较大的动态变化,但群落中的泛化的传粉连接在 4 年间保持相对稳定的核心,高物种多样性并没有导致群落传粉系统的特化。同地区的植物-植物异种花粉传递的研究则说明,群落中泛化的植物更倾向成为异种花粉的接收者,多个花部特征都可能影响柱头的接受异种植物的花粉;而且拥有相同传粉者的植物,彼此之间并不一定有严重的花粉干扰^[51]。Peng 等人^[83]统计了横断山区高山冰缘带植物的花色,发现大部分花都有鲜艳的颜色和泛化的花部特征,这可能与熊蜂作为主要传粉者有密切联系。将来收集到不同类型群落的传粉网络(如草甸、雨林和农田等生态系统),有可能获得植物泛化与特化的传粉机制、花粉限制强度等的格局。

群落水平上传粉生态学研究为群落的构建机制、花部特征多样性的演化、生物多样性的维持和生态系

统的稳定性等领域提供了更多依据和新的视野,但目前仍旧有许多问题尚待解答。(i)对群落传粉的动态监测,大部分研究都是基于植物-传粉者访问所构建的访问网络基础之上。虽然植物与传粉者的访问强度一定程度上可以解释传粉者对植物生殖的重要性,却无法衡量传粉者切实的传粉质量。传粉者的访花忠诚度、传粉者身体携带花粉部位与植物柱头接触部位的差异、植物与传粉者种群动态等因素^[46],都可能造成所调查的传粉网络与真实的植物-传粉者互作之间存在差异,所以有必要将植物-传粉者访问关系深入到传粉者对植物结实的影响上,也就是不同传粉者的传粉效率。群落水平的分析表明,62%~73%植物物种的雌性繁殖成功受到了花粉限制,低海拔和高海拔群落受到了类似的花粉限制^[64],说明由于植物普遍授粉不足,传粉者的传粉效率可能显著影响植物的生殖成功;(ii)比较群落内多物种间特征的相关性时,有必要考虑物种间的系统发育关系,这样才能体现特征在进化上的意义。例如,McEwen 和 Vamasi^[30]对群落植物花色的趋异性研究,Eaton 等人^[33]对马先蒿属植物花部特征演化的研究,均考虑了物种之间的系统学关系,从而为花部特征演化和群落构建机制提供了更为切实的证据。

目前,对同时开花的植物之间,由传粉者介导的竞争、中性或者互利关系的许多研究,都是围绕着成对或者少数几种植物展开的^[45,50,53,61,70,72],较少从群落水平上研究多种植物之间的花粉流动和花粉干扰对结实的影响^[49,51]。传粉网络的研究表明,泛化的传粉系统占主导地位,植物之间共用多种传粉者,传粉者也会访问相同的多种植物,植物间存在着潜在的

种间花粉干扰,但是目前仍旧缺乏群落内共享传粉者导致种间花粉干扰的广泛和确切的证据^[42]。只有考虑了传粉者效率和花粉命运,才能将群落内植物-传粉者的互作与植物-植物的互作贯穿起来,从而整合群落的传粉过程,而不是割裂的研究植物的访问、授粉和结实情况。

人为活动的破坏和生态恢复对群落构建和生态功能的影响,也将继续作为研究的方向之一。传粉作为一项重要的基本生态服务,对自然和农业都有着十分重要的意义。近年来在欧洲和北美的调查表明,野生蜂群和其传粉植物种群同时减少^[84],外来物种融入并且主导本地的传粉系统^[70,71],广泛种植单一农作物对周围野生植物繁殖造成的不利影响^[85]等。这些结果从多方面阐述了人类活动对群落水平传粉的不利影响。同时对生态恢复机制的研究也为传粉服务的快速恢复、目标物种的筛选和群落快速构建指出了方向^[86,87]。

群落水平的传粉生态学研究,由植物与传粉者之间的进化和生态学的泛化与特化关系所引出,是传粉生态学目前的研究热点方向之一^[77,88]。对群落传粉功能的研究,通常需要多时间和空间尺度的工作,工作量和难度均较大。例如,在希腊 Phryganeic 群落进行的连续 4 年的传粉网络结构调查^[89],综合对不同纬度地区传粉系统特化水平的比较^[9]等。以群落为对象的传粉研究比以一种植物为对象的研究更复杂、更耗费时间和精力,但只有长时间、多层次的研究,才能深入研究植物与传粉者互惠关系模式,植物与植物的互作关系模式,以及其中错综复杂的选择机制,从更大尺度揭示群落的构建、种间关系和花部特征的演化。

参考文献

- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 2011, 120: 321–326
- Kearns C, Inouye D, Waser N. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annu Rev Ecol Syst*, 1998, 29: 83–112
- Dodd M, Silvertown J, Chase M. Phylogenetic analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. *Evolution*, 1999, 53: 732–744
- Darwin C. On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects. London: John Murray, 1862
- 黄双全, 郭友好. 传粉生物学的研究进展. *科学通报*, 2000, 45: 225–237
- Waser N M, Ollerton J. Plant-pollinator Interactions: From Specialization to Generalization. Chicago: University of Chicago Press, 2006
- Dupont Y L, Padrón B, Olesen J M, et al. Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. *Oikos*, 2009, 118: 1261–1269
- Vázquez D P, Blüthgen N, Cagnolo L, et al. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: A review. *Ann Bot*, 2009, 103: 1445–1457
- Schleuning M, Fründ J, Klein A M, et al. Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes. *Curr Biol*, 2012, 22: 1925–1931

- 10 Memmott J, Waser N M, Price M. Tolerance of pollination network to species extinctions. *Proc R Soc B Biol Sci*, 2004, 271: 2605–2611
- 11 Kaiser-Bunbury C N, Muff S, Memmott J, et al. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: A quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecol Lett*, 2010, 13: 442–452
- 12 Vázquez D P, Lomáscolo S B, Maldonado B, et al. The strength of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 2012, 93: 719–725
- 13 Vázquez D P, Aizen M A. Asymmetric specialization: A pervasive feature of plant-pollinator interaction. *Ecology*, 2004, 85: 1251–1257
- 14 Santamaría L, Rodríguez-Gironés M A. Linkage rules for plant-pollinator networks: Trait complementarity or exploitation barriers? *PLoS Biol*, 2007, 5: e31
- 15 Stang M, Klinkhamer P G L, Waser N M, et al. Size-specific interaction patterns and size matching in a plant-pollinator interaction web. *Ann Bot*, 2009, 103: 1459–1469
- 16 Jordano P, Bascompte J, Olesen J M. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: Waser N M, Ollerton J, eds. *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*. Chicago: The University of Chicago Press, 2006
- 17 Olesen J M, Bascompte J, Dupont Y L, et al. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proc R Soc B Biol Sci*, 2011, 278: 725–732
- 18 Aizen M A, Morales C L, Morales J M. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biol*, 2008, 6: e31
- 19 Hegland S J, Nielsen A, Lázaro A, et al. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecol Lett*, 2009, 12: 184–195
- 20 Albrecht M, Riesen M, Schmid B. Plant-pollinator network assembly along the chronosequence of a glacier foreland. *Oikos*, 2010, 119: 1610–1624
- 21 Aizen M A, Sabatino M, Tylianakis J M. Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. *Science*, 2012, 335: 1486–1489
- 22 Stebbins G L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Ann Rev Ecol Syst*, 1970, 1: 307–326
- 23 Ollerton J, Watts S. Phenotype space and floral typology: Towards an objective assessment of pollination syndromes. *Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk-Naturvidenskapelige Klasse, Skrifter, Ny Serie*, 2000, 39: 149–159
- 24 Valdivia C E, Niemeyer H M. Do floral syndromes predict specialization in plant pollination systems? Assessment of diurnal and nocturnal pollination of *Escallonia myrtoidea*. *New Zeal J Bot*, 2006, 44: 135–141
- 25 Ramírez N. Floral specialization and pollination: A quantitative analysis and comparison of the Leppik and the Faegri and van der Pijl classification systems. *Taxon*, 2003, 52: 687–700
- 26 Armbruster W S, Gong Y B, Huang S Q. Are pollination “syndromes” predictive? Asian *Dalechampia* fit neotropical models. *Am Nat*, 2011, 178: 135–143
- 27 Ollerton J, Alarcón R, Waser N M, et al. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Ann Bot*, 2009, 103: 1471–1480
- 28 Martín-Rodríguez S, Fenster C B, Agnarsson I, et al. Evolutionary breakdown of pollination specialization in a Caribbean plant radiation. *New Phytol*, 2010, 188: 403–417
- 29 Lázaro A, Hegland S J, Totland Ø. The relationships between floral traits and specificity of pollination systems in three Scandinavian plant communities. *Oecologia*, 2008, 157: 249–257
- 30 McEwen J R, Vamosi J C. Floral colour versus phylogeny in structuring subalpine flowering communities. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2010, 277: 2957–2965
- 31 Gong Y B, Huang S Q. Floral symmetry: Pollinator-mediated stabilizing selection on flower size in bilateral species. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2009, 276: 4013–4020
- 32 Mao Y Y, Huang S Q. Pollen resistance to water in 80 angiosperm species: Flower structures protect rain-susceptible pollen. *New Phytol*, 2009, 183: 892–899
- 33 Eaton D A R, Fenster C B, Hereford J, et al. Floral diversity and community structure in *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Ecology*, 2012, 93: S182–S194
- 34 Adler L S, Seifert M G, Wink M, et al. Reliance on pollinators predicts defensive chemistry across tobacco species. *Ecol Lett*, 2012, 15: 1140–1148
- 35 Rathcke B. Competition and facilitation among plants for pollination. In: Real L, ed. *Pollination Biology*. New York: Academic Press, 1983
- 36 Waser N M. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia*, 1978, 36: 223–236
- 37 Armbruster W S, Herzig A L. Partitioning and sharing of pollinators by four sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama. *Ann Mo Bot Gard*, 1984, 71: 1–16
- 38 Caruso C M. Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution*, 2000, 54: 1546–1557

- 39 Brown B J, Mitchell R J. Competition for pollination: Effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia*, 2001, 129: 43–49
- 40 Bosch J, Gonzalez A M M, Rodrigo A, et al. Plant-pollinator networks: Adding the pollinator's perspective. *Ecol Lett*, 2009, 12: 409–419
- 41 Wilcock C, Neiland R. Pollination failure in plants: Why it happens and when it matters. *Trends Plant Sci*, 2002, 7: 270–277
- 42 Ne'eman G, Jürgens A, Newstrom-Lloyd L, et al. A framework for comparing pollinator performance: Effectiveness and efficiency. *Biol Rev*, 2010, 85: 435–451
- 43 Alarcón R. Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant-pollinator community. *Oikos*, 2010, 119: 35–44
- 44 Waser N M. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: A review of evidence. In: Jones C E, Little R J, eds. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. New York: Van Nostrand Reinhold, 1983
- 45 Muchhala N, Thomson J D. Interspecific competition in pollination systems: Costs to male fitness via pollen misplacement. *Funct Ecol*, 2012, 26: 476–482
- 46 Morales C, Traveset A. Interspecific pollen transfer: Magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Crit Rev Plant Sci*, 2008, 27: 221–238
- 47 McLernon S M, Murphy S D, Aarssen L W. Heterospecific pollen transfer between sympatric species in a midsuccessional old-field community. *Am J Bot*, 1996, 83: 1168–1174
- 48 Waites A R, Ågren J. Pollinator visitation, stigmatic pollen loads and among—population variation in seed set in *Lythrum salicaria*. *J Ecol*, 2004, 92: 512–526
- 49 Montgomery B R, Rathcke B J. Effects of floral restrictiveness and stigma size on heterospecific pollen receipt in a prairie community. *Oecologia*, 2012, 168: 449–458
- 50 Arceo-Gómez G, Ashman T L. Heterospecific pollen deposition: Does diversity alter the consequences? *New Phytol*, 2011, 192: 738–746
- 51 Fang Q, Huang S Q. A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community. *Ecology*, 2013, 4: 1176–1185
- 52 Kandori I, Hirao T, Matsunaga S, et al. An invasive dandelion unilaterally reduces the reproduction of a native congener through competition for pollination. *Oecologia*, 2009, 159: 559–569
- 53 Mitchell R J, Flanagan R J, Brown B J, et al. New frontiers in competition for pollination. *Ann Bot*, 2009, 103: 1403–1413
- 54 Flanagan R J, Mitchell R J, Karron J D. Increased relative abundance of an invasive competitor for pollination, *Lythrum salicaria*, reduces seed number in *Mimulus ringens*. *Oecologia*, 2010, 164: 445–454
- 55 Flanagan R J, Mitchell R J, Karron J D. Effects of multiple competitors for pollination on bumblebee foraging patterns and *Mimulus ringens* reproductive success. *Oikos*, 2011, 120: 200–207
- 56 Yang S, Ferrari M J, Shea K. Pollinator behavior mediates negative interactions between two congeneric invasive plant species. *Am Nat*, 2011, 177: 110–118
- 57 Lázaro A, Totland Ø. Population dependence in the interactions with neighbors for pollination: A field experiment with *Taraxacum officinale*. *Am J Bot*, 2010, 97: 760–769
- 58 Holsinger K E, Thomson J D. Pollen discounting in *Erythronium grandiflorum*: Mass-action estimates from pollen transfer dynamics. *Am Nat*, 1994, 144: 799–812
- 59 Johnson S D, Neal P R, Harder L D. Pollen fates and the limits on male reproductive success in an orchid population. *Biol J Linnean Soc*, 2005, 86: 175–190
- 60 Murcia C, Feinsinger P. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: Effects of floral architecture. *Ecology*, 1996, 77: 550–560
- 61 Flanagan R J, Mitchell R J, Knutowski D, et al. Interspecific pollinator movements reduce pollen deposition and seed production in *Mimulus ringens* (Phrymaceae). *Am J Bot*, 2009, 96: 809–815
- 62 Campbell D R, Motten A F. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology*, 1985, 66: 554–563
- 63 Muchhala N, Brown Z, Armbruster W S, et al. Competition drives specialization in pollination systems through costs to male fitness. *Am Nat*, 2010, 176: 732–743
- 64 García-Camacho R, Totland Ø. Pollen limitation in the alpine: A meta-analysis. *Arct Antarct Alp Res*, 2009, 41: 103–111
- 65 Feldman T S, Morris W F, Wilson W G. When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos*, 2004, 105: 197–207
- 66 Moeller D A. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology*, 2004, 85: 3289–3301
- 67 Ghazoul J. Floral diversity and the facilitation of pollination. *J Ecol*, 2006, 94: 295–304
- 68 Hegland S J, Grytnes J, Totland Ø. The relative importance of positive and negative interactions for pollinator attraction in a plant community. *Ecol Res*, 2009, 24: 929–936

- 69 Larson D L, Royer R A, Royer M R. Insect visitation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. *Biol Conserv*, 2006, 130: 148–159
- 70 Lopezaraiza-Mikel M, Hayes R B, Whalley M R, et al. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: An experimental approach. *Ecol Lett*, 2008, 10: 539–550
- 71 Vilà M, Bartomeus I, Dietzsch A C, et al. Invasive plant integration into native plant-pollinator networks across Europe. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2009, 276: 3887–3893
- 72 Da Silva E M, King V M, Russell-Mercier J L, et al. Evidence for pollen limitation of a native plant in invaded communities. *Oecologia*, 2012, 172: 469–476
- 73 Thijs K, Brys R, Verboven H, et al. The influence of an invasive plant species on the pollination success and reproductive output of three riparian plant species. *Biol Invasions*, 2012, 14: 355–365
- 74 Dauber J, Biesmeijer J, Gabriel D, et al. Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: A pan-European approach. *J Ecol*, 2010, 98: 188–196
- 75 Garibaldi L A, Steffan-Dewenter I, Kremen C, et al. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecol Lett*, 2011, 14: 1062–1072
- 76 Montero-Castano A, Vila M. Impact of landscape alteration and invasions on pollinators: A meta-analysis. *J Ecol*, 2012, 100: 884–893
- 77 Brosi B J, Briggs H M. Single pollinator species losses reduce floral fidelity and plant reproductive function. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 13044–13048
- 78 Garibaldi L A, Steffan-Dewenter I, Winfree R, et al. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science*, 2013, 339: 1608–1611
- 79 黄双全. 植物与传粉者相互作用的研究及其意义. *生物多样性*, 2007, 15: 569–575
- 80 方强, 黄双全. 传粉网络的研究进展: 网络的结构和动态. *生物多样性*, 2012, 20: 300–307
- 81 Gong Y B, Huang S Q. Temporal stability of pollinator preference in an alpine plant community and its implications for the evolution of floral traits. *Oecologia*, 2011, 166: 671–680
- 82 Fang Q, Huang S Q. Relative stability of core groups in pollination networks in a biodiversity hotspot over four years. *PLoS One*, 2012, 7: e32663
- 83 Peng D L, Zhang Z Q, Xu B, et al. Patterns of flower morphology and sexual systems in the subnival belt of the Hengduan Mountains, SW China. *Alpine Bot*, 2012, 122: 65–73
- 84 Biesmeijer J C, Roberts S P M, Reemer M, et al. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 2006, 313: 351–354
- 85 Holzschuh A, Dormann C F, Tschardt T, et al. Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination. *Proc R Soc B Biol Sci*, 2011, 278: 3444–3451
- 86 Williams N M. Restoration of nontarget species: Bee communities and pollination function in riparian forests. *Restor Ecol*, 2011, 19: 450–459
- 87 Devoto M, Bailey S, Craze P, et al. Understanding and planning ecological restoration of plant-pollinator networks. *Ecol Lett*, 2012, 15: 319–328
- 88 Mayer C, Adler L, Armbruster S, et al. Pollination ecology in the 21st century: Key questions for future research. *J Pollin Ecol*, 2011, 3: 8–23
- 89 Petanidou T, Kallimanis A S, Tzanopoulos J, et al. Long-term observation of a pollination network: Fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecol Lett*, 2008, 11: 564–575

Progress in pollination ecology at the community level

FANG Qiang¹ & HUANG ShuangQuan²

¹ College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China;

² School of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079, China

Co-flowering plant species may share pollinators within a community, while pollinators may collect rewards from different plant species, stimulating studies of pollination ecology at the community level. Studies of the interactions between plants and pollinators and between plant species in communities, as opposed to studying individual plant species, could provide more evidence for pollinator-mediated flower evolution, interspecific competition, and how communities assemble. Plant-pollinator interactions have been incorporated into network constructions to study the influence of dynamic pollination networks on plant reproduction. Studies of pollination networks could provide new insights into the evolution of floral traits, especially in sympatric species within natural communities. Previous studies of pollinator-mediated interactions between plant species have generally focused on two or a few plant species rather than numerous co-flowering species. Recent studies have emphasized factors that affect pollen fate, such as pollination efficiency, pollen interference on stigmas, and pollen loss when a pollinator visits different plant species. The fundamental ecological service of pollination is increasingly affected by anthropogenic forces, especially the negative consequences of biological invasions and habitat fragmentation. These challenges highlight the importance of biodiversity conservation and ecological restoration. Studies of pollination ecology at the community level have recently emerged in China. However, more observational and experimental studies at multiple spatio-temporal scales are required to explore plant-pollinator and plant-plant interactions and to enhance our understanding of community assemblages, species interactions, and floral evolution at a larger scale.

plant-pollinator interaction, pollination ecology, community level, progress

doi: 10.1360/972013-378