

大叶铁线莲访花昆虫调查及盗蜜昆虫行为研究

梁之聘¹, 李后魂^{1,*}, 胡冰冰¹, 赵铁建², 任秀柏²

(1. 南开大学生命科学学院, 天津 300071; 2. 八仙山国家级自然保护区, 天津蓟县 301900)

摘要: 大叶铁线莲 *Clematis heracleifolia* DC. 的花朵大多下垂, 需要传粉昆虫为其传粉, 目前尚无关于其访花昆虫研究的报道。通过 2 年的野外观察研究, 共观察到 27 种昆虫访问大叶铁线莲。发现有盗蜜行为的昆虫 7 种, 其中 1 种同时具有初级盗蜜和次级盗蜜行为, 2 种具有初级盗蜜行为, 4 种具有次级盗蜜行为; 黄胸木蜂 *Xylocopa appendiculata* Smith 是主要的盗蜜昆虫, 其盗蜜行为影响了其他昆虫的访花行为, 对大叶铁线莲的传粉造成一定的影响。在其余 20 种访花昆虫中, 双带弄蝶 *Lobocla bifasciata* (Bremer et Grey)、贡尺蛾 *Gonodontis aurata* Prout、熊蜂 *Bombus* sp. 和姬蜂虻 *Systropus* sp. 是优势种; 而小青花金龟 *Oxycetonia jucunda* Faldermann 和日本条蝻 *Ducetia japonica* (Thunberg) 访花频率最低, 且访花目的只是取食花朵。通过对大叶铁线莲访花昆虫的调查和盗蜜昆虫行为的研究, 为大叶铁线莲的传粉生物学和保护提供参考依据。

关键词: 大叶铁线莲; 传粉; 传粉昆虫; 访花频率; 盗蜜行为

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2010)07-0794-08

Flower-visiting insects and behavior of nectar-robbers associated with *Clematis heracleifolia*

LIANG Zhi-Pin¹, LI Hou-Hun^{1,*}, HU Bing-Bing¹, ZHAO Tie-Jian², REN Xiu-Bai² (1. College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China; 2. Baxian Mountain State Nature Reserves, Ji County, Tianjin 301900, China)

Abstract: Most flowers of *Clematis heracleifolia* DC. droop greatly, which need pollinating insects for pollination. However, there has been no report on the flower-visiting insects of *C. heracleifolia* so far. During two years' field investigation, we observed twenty-seven insect species visiting the flowers of *C. heracleifolia*. Seven of them are nectar robbers, of which one is involved in the primary and secondary nectar robbing, two are the primary robbers, and the other four are the secondary robbers; *Xylocopa appendiculata* Smith is the main nectar robber, and its activities affect the foraging behaviors of other flower-visiting insects and the pollination of *C. heracleifolia*. Among other twenty flower-visiting insects, *Lobocla bifasciata* (Bremer et Grey), *Gonodontis aurata* Prout, *Bombus* sp. and *Systropus* sp. are the dominant species; *Oxycetonia jucunda* Faldermann and *Ducetia japonica* (Thunberg) rarely visit flowers, but feed on the flowers only. Through investigation of the flower-visiting insects and study on the behavior of the nectar robbers, reference data can be acquired for the pollination and protection of *C. heracleifolia*.

Key words: *Clematis heracleifolia*; pollination; pollinating insects; flower-visiting frequency; nectar-robbing

自然界中大多数种子植物为异花传粉, 这些植物的花粉要通过不同的途径传播到雌蕊的柱头上, 进而完成受精过程。传粉的过程需要多种媒介来辅助完成。通常将传粉媒介分为两大类: 非生物媒介和生物媒介(张明峰等, 2004)。昆虫是生物媒介中最普遍的传粉生物, 访花昆虫的研究也备受人们关注。自从德国杜宾根大学的 Kölreuter 最早认识到

昆虫在访花过程中能为植物授粉以来(Knuth, 1909), 传粉昆虫的研究已有 200 多年的历史。20 世纪下半叶开始, 有关访花传粉昆虫和传粉生物学的研究已成为热点, 长花紫茉莉(Grant and Grant, 1983)、独叶草(张红玉, 2005)等多种植物的传粉生物学已相继被报道。

在访花昆虫中有一些种类具有盗蜜行为。盗蜜

基金项目: 国家自然科学基金项目(30930014)

作者简介: 梁之聘, 男, 硕士研究生, 研究方向为昆虫学, E-mail: zhpliang0311@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lihounun@nankai.edu.cn

收稿日期 Received: 2010-02-09; 接受日期 Accepted: 2010-06-22

是指访花昆虫不是从花冠口处正常地取食花蜜,而是直接在花冠管基部或距上打洞来取食花蜜的一种访花行为(Maloof and Inouye, 2000; Richardson, 2004; 张彦文和郭友好, 2006)。根据盗蜜行为的差异,可将盗蜜昆虫分为初级盗蜜者(primary nectar robber)和次级盗蜜者(secondary nectar robber)(Maloof and Inouye, 2000; 张彦文等, 2006; Milet-Pinheiro and Schlindwein, 2009)。初级盗蜜者是指花冠基部盗蜜孔的制造与盗蜜者;次级盗蜜者是指利用初级盗蜜者的盗蜜孔盗取花蜜者(邓晓保等, 2005)。盗蜜昆虫具备这两种盗蜜行为比从花前部正常取蜜要便利的多,取食效率更高(张彦文等, 2006)。

大叶铁线莲 *Clematis heracleifolia* DC. 为毛茛科(Ranunculaceae)直立草本或半灌木。此前,大叶铁线莲的研究主要集中在其药用价值方面(Min *et al.*, 2001; Dinan *et al.*, 2002; Ikegami *et al.*, 2003; Gardner and Hokanson, 2005)。访花昆虫对大叶铁线莲的种群繁殖有着很重要的意义,但其传粉生物学方面的研究尚未见报道。本文整理了对大叶铁线莲访花昆虫2年野外研究的结果,对27种昆虫的访花行为、特别是几种重要昆虫的盗蜜行为报道如下。

1 材料和方法

1.1 研究样地和植物概况

研究地点位于天津市蓟县八仙山国家级自然保护区内,地理坐标N40°7'24"~40°13'53", E117°30'35"~117°36'24",海拔500~800 m,年平均气温8~10℃,保护区内年平均降水量超过800 mm,降雨多集中在7~8月份(李后魂等, 2008, 2009)。在保护区内的山门——仙姑泉道路两边都有大叶铁线莲分布,研究样地位于保护区内的栈道附近,样点面积为4 m×4 m。

大叶铁线莲 *Clematis heracleifolia* DC. 为毛茛科铁线莲属植物,为直立的草本或半灌木。高约0.3~1.0 m,生长于山谷林缘或沟边(图3:A)。茎粗壮,具明显的纵条纹,密生白色糙绒毛。三出复叶;叶近革质,卵圆形,长达60~100 mm,宽约30~90 mm,顶端短尖,基部圆形或楔形;叶柄粗壮,长50~150 mm,密被白绒毛;顶生小叶叶柄长,侧生小叶近无柄。聚伞花序顶生或腋生;花杂性,雄花与两性花异株;无花瓣,花萼管状,萼片4枚,蓝紫色;雄蕊长约10 mm,花丝线形,雌蕊被

毛。花期8~9月,盛花期在8月下旬~9月中旬,果期9~10月。全草及根可入药(王文采, 1980; Min *et al.*, 2001),治关节疼痛。华北各地山区均有分布,模式标本采自河北东北部(王文采, 1980)。

1.2 观察方法

2008和2009年连续2年于当年的8~10月,对大叶铁线莲的访花昆虫进行调查。在栈道附近选取了5个实验样点,样点内的植物数量以实验样方的面积作为标准,样方大小为2 m×2 m~4 m×4 m。在大叶铁线莲的盛花期,课题组研究人员每天于06:00~24:00观察大叶铁线莲的访花昆虫。用秒表、数码相机以及笔记等方式记录访花昆虫的访花时间、访花频率、访花行为,并用捕虫网和玻璃指形管捕获各种访花昆虫。根据访花昆虫的访花目的,将访花昆虫分为传粉昆虫、初级盗蜜者、次级盗蜜者、采粉昆虫和食花昆虫五大类。传粉昆虫就是能为大叶铁线莲传粉的访花昆虫;盗蜜昆虫前面已经提到;采粉昆虫是指仅仅采集花粉而不取食花蜜或传粉的昆虫;食花昆虫是指访花的目的仅仅是为了取食花瓣、花蕊的访花昆虫。在野外根据观察到的访花昆虫及其访花行为,将其分类记录。带回驻地制做成标本,查找资料鉴定和进行数据分析。

1.3 数据统计分析

访花昆虫的访花参数计算如下:

访花序速率(串/min):访花昆虫单位时间内访问的花序的数量;访花速率(朵/min):访花昆虫单位时间内访问的花朵的数量。单花停留时间(s/朵):访花昆虫在每朵花上的停留时间。将所有记录的数据录入Excel表格中,利用统计学公式 $y = \mu \pm 1.96\delta$ (式中 μ 为平均值, δ 为标准差)计算出各访花参数。

用SPSS 13.0软件对平均访花频率和平均单花停留时间之间相关性进行分析。

2 结果和分析

2.1 访花昆虫的种类

通过连续2年的观察和标本采集,已统计出八仙山自然保护区内大叶铁线莲盛花期的访花昆虫共有27种,隶属于6目18科(表1)。其中鳞翅目昆虫的种类最多,有11种,占40.8%;其次是膜翅目,有9种,占33.3%;半翅目有3种,占11.1%;双翅目有2种,占7.4%;鞘翅目和直翅目各有1种,各占3.7%。大多数昆虫于白天访花,有6种专门在夜间访花,其中5种是蛾类。

表 1 大叶铁线莲访花昆虫
Table 1 Flower-visiting insects of *Clematis heracleifolia*

访花昆虫 Flower-visiting insects	传粉昆虫 Pollinators	初级盗蜜者 Primary nectar robbers	次级盗蜜者 Secondary nectar robbers	采粉昆虫 Pollen gatherers	食花昆虫 Florivorous insects
碧凤蝶 <i>Achillides bianor</i>	+				
双带弄蝶 <i>Lobocla bifasciata</i>	+				
琉璃灰蝶 <i>Celastrina argiolus</i>	+				
曲纹银豹蛱蝶 <i>Childrena zenobia</i>	+				
青背长喙天蛾 <i>Macroglossum bombylans</i>	+				
网锥额野螟 <i>Loxostege sticticalis</i>	+				
金双带草螟 <i>Miyakea raddeellus</i> *	+				
雪尾尺蛾 <i>Ourapteryx nivea</i> *	+				
绿翠尺蛾 <i>Pelagodes proquadraria</i> *	+				
贡尺蛾 <i>Gonodontis aurata</i> *	+				
日本旋姬尺蛾 <i>Idaea aversata japonica</i> *	+		+		
黄胸木蜂 <i>Xylocopa appendiculata</i>	+	+	+		
立毛蚁 <i>Paratrechina</i> sp.			+		
芦蜂 <i>Ceratina</i> sp.			+		
熊蜂 <i>Bombus</i> sp.	+				
意大利蜂 <i>Apis mellifera</i>	+				
中华蜜蜂 <i>Apis cerana</i>	+				
青蜂 <i>Cleptes</i> sp.				+	
姬黄带土蜂 <i>Campsomeris annulata</i>	+				
无垫蜂 <i>Amegilla</i> sp.	+				
紫蓝曼螭 <i>Menida violacea</i>		+			
辉螭 <i>Carbula obtusangula</i>		+			
美丽后丽盲螭 <i>Apolygus pulchellus</i>			+		
黑带食蚜蝇 <i>Episyrphus balteatus</i>				+	
姬蜂虻 <i>Systropus</i> sp.	+				
小青花金龟 <i>Oxycetonia jucunda</i>					+
日本条螽 <i>Ducetia japonica</i> *					+

* 夜间访花昆虫 Nocturnal flower-visiting insects.

2.2 主要访花昆虫的访花频率、单花停留时间和日活动规律

双带弄蝶 *Lobocla bifasciata* (Bremer et Grey)、贡尺蛾 *Gonodontis aurata* Prout、黄胸木蜂 *Xylocopa appendiculata* Smith、熊蜂 *Bombus* sp.、紫蓝曼螭 *Menida violacea* Motschulsky 和姬蜂虻 *Systropus* sp. 是大叶铁线莲的主要访花昆虫。其中双带弄蝶、贡尺蛾、熊蜂、姬蜂虻是主要的传粉昆虫；黄胸木蜂和紫蓝曼螭是主要的盗蜜昆虫。对大叶铁线莲的访花昆虫数量进行了昼夜节律变化的观察(图 1), 10:00 – 11:00 和 14:00 – 15:00 是白天访花的高峰；17:00 – 19:00 没有昆虫前来访花；20:00 – 21:00 是夜间访花的高峰。

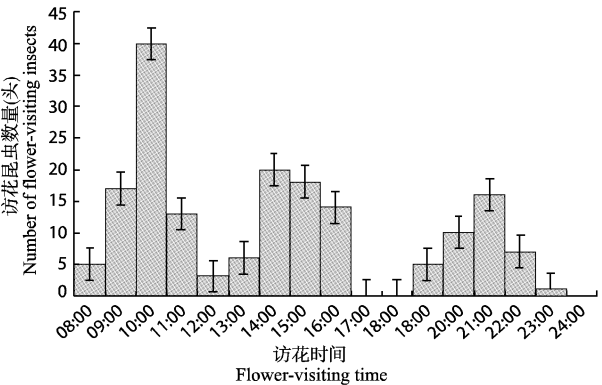


图 1 大叶铁线莲访花昆虫昼夜节律变化
Fig. 1 Circadian rhythm of flower-visiting insects of *Clematis heracleifolia*

传粉昆虫的平均访花频率和平均单花停留时间之间呈显著的负相关关系($P=0.0052$)。由图 2 可知,4 种主要传粉昆虫的单花停留时间随着访花频率的增加而缩短。对 4 种主要传粉昆虫的访花数据分析可以看出(表 2),双带弄蝶的平均访花频率为 1.7 朵/min,传粉效率最低;熊蜂的平均访花频率为 9.4 朵/min,传粉效率最高,熊蜂是大叶铁线莲的优势传粉昆虫。

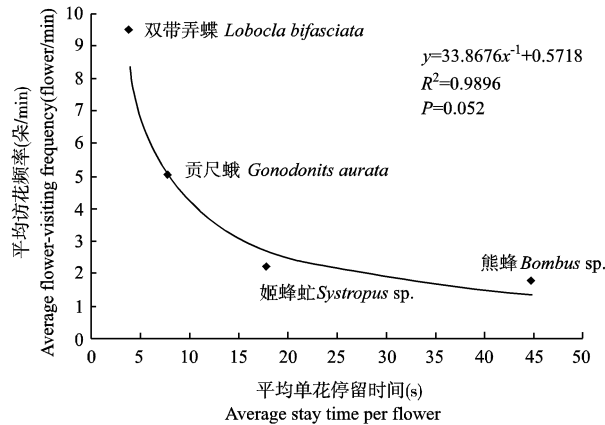


图 2 大叶铁线莲 4 种主要传粉昆虫平均访花频率与平均单花停留时间的关系

Fig. 2 Relationship between average flower-visiting frequency and average stay time per flower of four pollinating insects

2.3 主要盗蜜昆虫的访花行为

大叶铁线莲的花朵为下垂的筒状,花粉管平均长度为 18 mm,一些短喙的昆虫很少或不能从大叶铁线莲上获得报酬,这些短喙昆虫就演化出了一种特殊的访花行为——盗蜜。黄胸木蜂是大叶铁线莲的主要盗蜜昆虫,并且同时具有初级盗蜜和次级盗蜜行为;辉蝽和紫蓝曼蝽是大叶铁线莲的初级盗蜜昆虫,美丽后丽盲蝽存在着次级盗蜜的行为。

2.3.1 黄胸木蜂 *Xylocopa appendiculata* Smith: 黄胸木蜂属于膜翅目(Hymenoptera)蜜蜂科(Apidae)木蜂亚科(Xylocopinae)。其喙较短,上颚有齿。访问大叶铁线莲时,先是快速地寻找花朵上是否有以前留下的盗蜜孔(图 3: B)。如果已有存在的盗蜜孔,则利用该盗蜜孔盗蜜(图 3: D),然后快速地飞离;如果没有盗蜜孔,黄胸木蜂则用上颚在花管基部咬洞,喙插入花距盗蜜(图 3: C),这样就在花朵上留下了一个盗蜜孔,供下次盗蜜使用。观察中还发现,并不是每一个花朵上仅仅有 1 个盗蜜孔,每朵花上盗蜜孔的数目为 1~4 个,平均为 2 个/朵,而且这些不同的盗蜜点都相对均匀地分布在花朵的各个侧面。这是因为仅有 1 个盗蜜孔其对面的花蜜就取食不到,会导致取食花蜜不完全;有了不同

表 2 大叶铁线莲主要传粉昆虫的访花参数
Table 2 Flower-visiting parameters of important pollinating insects

访花昆虫 Flower-visiting insects	访花序速率 (串/min) Inflorescence-visiting rate (clusters/min)	平均访花序速率 (串/min) Average inflorescence-visiting rate (clusters/min)	访花速率 (朵/min) Flower-visiting frequency (flowers/min)	平均访花速率 (朵/min) Average flower-visiting frequency (flowers/min)	单花停留时间 (s) Stay time per flower (s)	平均单花停留时间 (s) Average stay time per flower (s)
双带弄蝶 <i>Lobocla bifasciata</i>	1-2	1.2 ± 0.2279	1-3	1.7 ± 0.4430	17.42-62.83	45.03 ± 3.9418
贡尺蛾 <i>Gonodontis aurata</i>	1-3	1.6 ± 0.4687	1-3	2.0 ± 0.4074	13.34-24.02	17.59 ± 1.9225
姬蜂虻 <i>Systropus sp.</i>	2-6	3.7 ± 0.7169	3-8	5.1 ± 0.8893	3.2-15.33	7.63 ± 1.6141
熊蜂 <i>Bombus sp.</i>	3-6	4.3 ± 0.6221	6-13	9.4 ± 1.1646	2.50-5.78	3.85 ± 0.5280

侧面的多个盗蜜孔,黄胸木蜂就可以从花朵的各个角度取食花蜜,提高了盗蜜效率。

2.3.2 紫蓝曼蝽 *Menida violacea* Motschulsky: 紫蓝曼蝽属于半翅目(Hemiptera)蝽科(Pentatomidae),是大叶铁线莲主要的初级盗蜜者(图 3: E)。其访问的花朵基本都是花萼没有打开的。其访问大叶铁线莲时,会长时间呆在一朵花上,

访花频率只能以其盗蜜点来统计。其盗蜜点距离花朵基部 5 mm 处(即大叶铁线莲花朵的蜜腺位置),直接将喙插入蜜腺进行盗蜜。间隔 7~10 min 换一个盗蜜点,在花朵上爬行 2 min 后就又选择新的盗蜜点继续盗蜜。紫蓝曼蝽的喙较细,盗蜜时在大叶铁线莲花萼上留下的盗蜜孔很小,对花朵的完整性几乎无影响。因其没有接触到花粉,对大叶铁线莲

不起传粉作用。

2.3.3 辉蝽 *Carbula obtusangula* Reuter: 辉蝽隶属于半翅目蝽科,是大叶铁线莲的初级盗蜜者。在访花时,其数量比紫蓝曼蝽要少。其访花行为与紫蓝曼蝽类似,也是访问花萼没有打开的花朵。在访问大叶铁线莲时,其盗蜜点距离花朵基部 3~5 mm 处,直接将喙插入蜜腺进行盗蜜。间隔 3~5 min 更换一个盗蜜点,比紫蓝曼蝽的盗蜜频率要高。辉蝽的喙与紫蓝曼蝽相当,盗蜜时在大叶铁线莲的花萼上留下的盗蜜孔仍很小,对花朵的完整性也没有什么影响。同样其没有接触到花粉,对大叶铁线莲不起传粉作用。

2.3.4 美丽后丽盲蝽 *Apolygus pulchellus* Reuter: 美丽后丽盲蝽隶属于半翅目盲蝽科(Miridae),是大叶铁线莲的次级盗蜜者(图 3:F)。美丽后丽盲蝽趴在大叶铁线莲的花朵上,寻找黄胸木蜂盗蜜时留下的盗蜜孔,进行盗取花蜜。与紫蓝曼蝽相比,美丽后丽盲蝽采取次级盗蜜的行为有其特定的原因。美丽后丽盲蝽个体较小,喙较短、纤细,从花朵开口处根本触及不到蜜腺,也不足以刺破花萼将喙伸到花朵的蜜腺处,借助初级盗蜜者黄胸木蜂留下的盗蜜孔是很好的选择,从而较容易的取食到花蜜。美丽后丽盲蝽的这种行为也是短喙昆虫演化的一种结果。

2.4 主要传粉昆虫的访花行为

不同种类的昆虫由于身体结构的差异,其访花行为有很大的不同。对大叶铁线莲的 4 种主要传粉昆虫的访花行为进行描述如下。

2.4.1 双带弄蝶 *Lobocla bifasciata* (Bremer et Grey): 双带弄蝶隶属于鳞翅目(Lepidoptera)弄蝶科(Hesperiidae),具有较长的喙。访花时,以前足、中足攀附于花萼上,两翅伸展,将喙伸入花萼基部吸食花蜜。在吸蜜的同时,喙有时会收回,然后再插入花粉管内,在这一收缩和伸展的过程中,喙会接触到花药上的花粉,并把花粉携带到花朵底部的雌蕊上,从而完成传粉过程。因其长时间停留在一朵花上,平均单花停留时间为 45.03 ± 3.9418 s/朵,其传粉效率并不高。

2.4.2 贡尺蛾 *Gonodontis aurata* Prout: 大叶铁线莲的花期较长,约为 15~20 d,夜间花朵不闭合,有蛾类前来访花。贡尺蛾隶属于鳞翅目尺蛾科(Geometridae),是夜间主要的访花昆虫。其访花时以前足、中足攀附于花瓣上,两翅竖立,喙从花萼开口处伸入以取食花蜜。虽然其访花频率仅为 $2.0 \pm$

0.4074 朵/min,但是贡尺蛾的数量很多,最多时单株数量达到 21 头,其对大叶铁线莲的授粉有很大的帮助。观察中还发现,当夜间温度在 $9.2 \sim 11^{\circ}\text{C}$ 时,仅有贡尺蛾访问大叶铁线莲。这也说明夜间蛾类访花的极限温度为 9°C ,与目前文献里记载的蛾类访花的最低温度为 6°C (Addicott and Tyre, 1995) 相接近。低温影响了贡尺蛾的访花频率,随着温度的下降,贡尺蛾的访花频率也降低,访问 1~2 朵后,就停落在叶子背面,身体颤动产能以维持体温,不再访花。

2.4.3 姬蜂虻 *Systropus* sp.: 姬蜂虻隶属于双翅目(Diptera)蜂虻科(Bombyliidae)。其体表光滑少毛,腹部细长,体躯基本不接触和携带花粉,主要依靠喙携带花粉。访花时,其前足和中足抓住花萼开裂处,后足抱住花萼的侧面。其喙较长,能轻易地取食到花蜜。在取食过程中,喙会粘到少量的花粉粒,并把花粉携带到花朵底部的柱头上,完成传粉过程。虽然其平均访花频率为 5.1 ± 0.8893 朵/min,但是其喙较光滑,携带的花粉粒较少,传粉效率不高。

2.4.4 熊蜂 *Bombus* sp.: 熊蜂隶属于膜翅目蜜蜂(Apidae),是大叶铁线莲的优势传粉昆虫。其全身密被绒毛,利于其收集、携带花粉粒。其访问大叶铁线莲时,对花朵有一定的选择性,只选择花萼开裂直径为 16.0~19.5 mm 的花朵。在访花时,前足攀附在两片开裂的花萼上,中足和后足悬空,头部伸进花内取食花蜜。熊蜂选择花萼开裂的花朵主要有以下的原因:一方面是利于其抓握花朵;另一方面开裂的花萼会向花朵基部卷曲,熊蜂较短的喙才能触及到蜜腺部位并取食到底部的花蜜。其访花迅速,单花停留时间有时仅为 2.50 s,平均访花频率为 9.4 ± 1.1646 朵/min。熊蜂不访问同一花序上相邻的花朵,访问花序的频率为 4.3 ± 0.6221 串/min (表 2),基本上是每串花序上仅访问 1~2 朵花,就快速的飞离。熊蜂的这种行为增加了大叶铁线莲同株异花授粉(唐璐璐和韩冰, 2007)和异株基因交流的机会。

2.5 其他访花昆虫

此外,还有一些访花昆虫只是偶尔的前来拜访大叶铁线莲。尽管这些访花昆虫的数量很少,但是对大叶铁线莲种群的繁殖也有一定的影响。小青花金龟和日本条蝽都是大叶铁线莲上种群数量极少的访花昆虫。

2.5.1 小青花金龟 *Oxycetonia jucunda* Faldermann:



图3 大叶铁线莲的主要盗蜜昆虫

Fig. 3 Important nectar robbers of *Clematis heracleifolia*

A: 植株形态 Morphology of *Clematis heracleifolia*; B: 盗蜜孔 Nectar robbing holes; C: 黄胸木蜂的初级盗蜜 Primary robbing of *Xylocopa appendiculata*; D: 黄胸木蜂的次级盗蜜 Secondary robbing of *X. appendiculata*; E: 紫蓝曼蟥的初级盗蜜 Primary robbing of *Menida violacea*; F: 美丽后丽盲蟥的次级盗蜜 Secondary robbing of *Apolygus pulchellus*.

小青花金龟的访问对大叶铁线莲花朵的破坏最为严重。小青花金龟从花朵的外面直接咬破花萼,将身体挤入花冠,头伸入花朵的底部直接取食花蜜。其可以长时间呆在花上取食花蜜,最长时间可达 1 ~ 1.5 h。小青花金龟仅仅是盗蜜,并不取食雄蕊和雌蕊。其在盗蜜的同时会将花粉抖落到柱头上,对大叶铁线莲有一定的传粉作用。虽然其对花朵产生了一定的破坏作用,但对一些访花昆虫较少的花朵有利。

2.5.2 日本条螽 *Ducetia japonica* (Thunberg): 日本条螽是大叶铁线莲的夜间访花昆虫,其访花的目的是取食花朵的花萼和雄蕊。其在 19:00 - 22:00 都有出现。它在食花的过程中,要吃掉雄蕊,在此过程中没有为花朵实现传粉作用,对花朵结构的破坏却很严重,影响了大叶铁线莲的花朵对其他访花昆虫的招引作用。统计中发现,日本条螽取食过的花朵,白天和夜间都没有其他昆虫前来造访,最终导致这些花朵不结实。由于其数量不多,对大叶铁线莲造成的影响也很小。

3 讨论

大叶铁线莲的地理分布较窄,仅在中国、日本和朝鲜分布(王文采, 1980),目前对其访花昆虫的研究尚未报道。本文选取了其模式标本产地(河北东北部)的种群进行访花昆虫的观察和研究,是大叶铁线莲访花昆虫研究的首次报道。对大叶铁线莲种群的繁殖有一定的参考意义。

在观察研究大叶铁线莲的访花昆虫的过程中,还发现了 3 种鳞翅目的幼虫取食其花朵而非取食植株的叶片,且夜间也有日本条螽前来取食花朵。可见大叶铁线莲的花朵对一些昆虫的招引作用很强,这种招引作用很大一部分是由其颜色、气味和花蜜决定的,相关机制有待于进一步的探讨。通常花朵在吸引昆虫前来取食的同时,会给你带来一定的传粉作用,但这也是以牺牲结实率为代价(张彦文等, 2006),换来种群延续作为回报。植物的这种策略是在其没有或缺少传粉昆虫的条件下产生的。

盗蜜行为的出现是昆虫与寄主植物长期进化的产物。盗蜜者的行为受植物和环境影响,这种影响反过来又可能导致不同生境或斑块中植物适合度的改变,进而影响该植物的种群动态(张彦文等, 2006; 肖乐希和刘克明, 2009)。黄胸木蜂直接在完好的花朵上盗蜜,其应该是初级盗蜜者;但其又会

利用已经存在的盗蜜孔(由自己或其他个体造成的),这又是次级盗蜜者所具有的行为。对于黄胸木蜂形成这种行为的原因,有较多的观点。

张彦文等(2006)认为,盗蜜是短喙蜂对长管型花最有效的一种掠食策略,它不仅增加了盗蜜者对资源的利用能力,而且由于盗蜜对宿主植物繁殖的不同的影响使其具有调节盗蜜者与寄主之间种群动态的作用,两者的彼此适应是一种协同进化的结果。邓晓保等(2005)根据云南草蔻 *Alpinia blepharocalyx* 的隐纹花松鼠 *Tamiops swinhoei* 盗蜜的研究,提出了盗蜜会对寄主植物繁殖适合度产生正面、负面以及中性三方面的影响。张彦文等(2006)通过实例详细阐述分析了这三种影响,同时分析了昆虫采取盗蜜这种特殊的觅食策略的两种观点:一种观点认为盗蜜是由于访花者的口器和植物的花部形态不匹配造成的;另一种观点认为盗蜜行为提高了觅食效率从而使盗蜜者受益。总之,盗蜜者和宿主植物之间的关系是复杂的。

作者认为,黄胸木蜂既是初级盗蜜者,又是次级盗蜜者,这使得它和寄主之间的联系尤为密切。作为初级盗蜜者,黄胸木蜂制造的盗蜜孔为次级盗蜜者(日本旋姬尺蛾、美丽后丽盲蜂等)提供了盗蜜的机会;此外,黄胸木蜂本身又是次级盗蜜者,反复利用其自己制造的盗蜜孔进行盗蜜是一种很经济的选择。黄胸木蜂的这种行为是在与植物长期演化过程中形成的,这种行为的产生对大叶铁线莲和黄胸木蜂都有着极其重要的意义。对大叶铁线莲来说,次级盗蜜者不再制造多余的盗蜜孔,减少了对花朵的破坏,提高了结实率,有利于大叶铁线莲种群的繁殖;对黄胸木蜂来说,可以节约自身的能量,提高了盗蜜效率。目前,对黄胸木蜂的这种行为的形成机制还不清楚,还有待于更进一步的研究。

参考文献 (References)

- Addicott JF, Tyre AJ, 1995. Cheating in an obligate mutualism: How often do yucca moths benefit yuccas? *Oikos*, 72(3): 382 - 394.
- Deng XB, Ren PY, Li QJ, 2005. Nectar secretion patterns, floral visitor behavior and their impacts on fruit and seed set of *Alpinia blepharocalyx*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 29(2): 274 - 280. [邓晓保, 任盘宇, 李庆军, 2005. 云南草蔻花蜜分泌格局与访花动物行为及其对果实和种子产量的影响. *植物生态学报*, 29(2): 274 - 280]
- Dinan L, Savchenko T, Whiting P, 2002. Chemotaxonomic significance of ecdysteroid agonists and antagonists in the Ranunculaceae: Phytoecdysteroids in the genera *Helleborus* and *Hepatica*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 30(2): 171 - 182.

- Gardner N, Hokanson, SC, 2005. Intersimple sequence repeat fingerprinting and genetic variation in a collection of *Clematis cultivars* in commercial germplasm. *HortScience*, 40 (7): 1982 – 1987.
- Grant V, Grant KA, 1983. Hawkmoth pollination of *Mirabilis longiflora* (Nyctaginaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 80(5): 1298 – 1299.
- Ikegami F, Fujii Y, Ishihara K, Satoh T, 2003. Toxicological aspects of Kampo medicines in clinical use. *Chemico-Biological Interactions*, 145(3): 235 – 250.
- Knuth P, 1909. Handbook of Flower Pollination Based upon Hermann Müller's Work 'The Fertilisation of Flowers by Insects'. Oxford at the Clarendon Press, England.
- Li HH, Hu BB, Liang ZP, Zhao TJ, Ren XB, 2009. Butterflies of Mt. Baxian. Science Press, Beijing. [李后魂, 胡冰冰, 梁之聘, 赵铁建, 任秀柏, 2009. 八仙山蝴蝶. 北京: 科学技术出版社]
- Li HH, Lv JM, Hao SL, Yang CW, 2008. Lepidoptera. In: Li QK ed. The Study on the Biological Diversity of Tianjin Mt. Baxian National Nature Reserves. Tianjin Science and Technology Press, Tianjin. 97 – 142. [李后魂, 吕锦梅, 郝淑莲, 杨春旺, 2008. 鳞翅目. 李庆奎主编, 天津八仙山国家级自然保护区生物多样性考察. 天津: 天津科学技术出版社. 97 – 142]
- Maloof JE, Inouye DW, 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology*, 81(10): 2651 – 2661.
- Milet-Pinheiro P, Schlindwein C, 2009. Pollination in *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae): Euglossine pollinators, nectar robbers and low fruit set. *Plant Biology*, 11(2): 131 – 141.
- Min BS, Kim YH, Tomiyama M, Nakamura N, Miyashiro H, Otake T, Hattori M, 2001. Inhibitory effects of Korean plants on HIV-1 activities. *Phytotherapy Research*, 15(6): 481 – 486.
- Richardson SC, 2004. Are nectar-robbers mutualists or antagonists? *Oecologia*, 139(2): 246 – 254.
- Tang LL, Han B, 2007. Effects of floral display on pollinator behavior and pollen dispersal. *Biodiversity Science*, 15(6): 680 – 686. [唐璐璐, 韩冰, 2007. 开花式样对传粉者行为及花粉散布的影响. 生物多样性, 15(6): 680 – 686]
- Wang WC, 1980. Flora of China, Dicotyledoneae, Ranunculaceae (II), Ranunculoideae. Science Press, Beijing. [王文采, 1980. 中国植物志, 双子叶植物纲, 毛茛科(2), 毛茛亚科. 北京: 科学出版社]
- Xiao LX, Liu KM, 2009. Floral traits and pollination system of *Impatiens chinensis* (Balsaminaceae). *Bulletin of Botanical Research*, 29(2): 164 – 168. [肖乐希, 刘克明, 2009. 华凤仙花部特征和传粉系统研究. 植物研究, 29(2): 164 – 168]
- Zhang HY, 2005. Co-evolution of entomophilous plants and pollination insects (I) – Effect of pollination insects on evolution of entomophilous plants. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 26(3): 38 – 41. [张红玉, 2005. 虫媒植物与传粉昆虫的协同进化(一)——传粉昆虫对虫媒植物进化所起的作用. 四川林业科技, 26(3): 38 – 41]
- Zhang MF, Lu SQ, Zhao G, Liu LY, 2004. The pollination ways of plants. *Bulletin of Biology*, 39(5): 19 – 20. [张明峰, 卢诗卿, 赵鸽, 刘丽英, 2004. 植物的传粉媒介. 生物学通报, 39(5): 19 – 20]
- Zhang YW, Guo YH, 2006. Preliminary study of the causes and pattern of behavioural differences between male and female carpenter bees (*Xylocopa sinensis*) during nectar robbing in *Glechoma longituba* (Lamiaceae). *Journal of Wuhan University (Natural Science Edition)*, 52(2): 235 – 240. [张彦文, 郭友好, 2006. 雌雄木蜂对活血丹盗蜜的行为差异及原因. 武汉大学学报(理学版), 52(2): 235 – 240]
- Zhang YW, Wang Y, Guo YH, 2006. The effects of nectar robbing on plant reproduction and evolution. *Journal of Plant Ecology*, 30(4): 695 – 702. [张彦文, 王勇, 郭友好, 2006. 盗蜜行为在植物繁殖生态学中的意义. 植物生态学报, 30(4): 695 – 702]

(责任编辑: 袁德成)