

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

邓晓保 任盘宇 李庆军

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘要 依靠动物传粉的植物, 其繁殖成功(胚珠受精与花粉散布)很大程度上取决于访花动物的种类和拜访行为, 而访花动物的种类和行为又受植物提供给传粉者的回报, 主要是花蜜分泌格局的影响。通过对姜科山姜属植物云南草蔻(*Alpinia blepharocalyx*)花蜜分泌量及糖分含量的测定, 拜访动物种类、传粉昆虫拜访频率及停留时间的调查, 主要盗蜜者花松鼠(*Tamias swinhoei*)的盗蜜行为观察, 植物的结实率以及结籽量的分析等, 探讨花蜜分泌与传粉昆虫的关系以及盗蜜对果实及种子生产的影响。研究表明: 云南草蔻的两种花型花蜜的分泌量在一天的单花开花过程中呈现相反的格局, 花柱上举型花下午的花蜜分泌量高于上午, 而花柱下垂型花则上午略高于下午; 两种花型花蜜的糖分浓度都随着开花时间而下降; 共有 17 种访花动物拜访云南草蔻的花, 其中 8 种具有传粉作用; 传粉昆虫的停留时间随拜访频率的不断增加而缩短; 被盗蜜植株与未被盗蜜植株的结实率差异不显著而结籽量差异显著。

关键词 姜科植物 传粉生物学 盗蜜 花松鼠 结实率 动植物关系

NECTAR SECRETION PATTERNS, FLORAL VISITOR BEHAVIOR AND THEIR IMPACTS ON FRUIT AND SEED SIRE OF *ALPINIA BLEPHAROCALYX*

DENG Xiao_Bao REN Pan_Yu and LI Qing_Jun

(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract The reproductive success (Ovule fertilization and the pollen dispersal) of animal-pollinated plants is dependent upon floral visitors and their visiting behavior. The visitor and their behavior are primarily determined by the rewards offered by the plant, mainly nectar secretion and its components. In this study, we linked the floral visitors and their visiting behavior with the fruit and seed siring on a flexistylous ginger, *Alpinia blepharocalyx*, in Caiyanghe Provincial Natural Reserve (22°30' N, 101°22' E), southwest China.

The study was carried out from March 16 to April 28, 2003. We established 9 plots within 3 noncontiguous patches of a large population of *A. blepharocalyx* and measured nectar volume and concentration, recorded floral visitor species and their behavior, recorded fruit set and seed production, and measured the effects of a nectar robber, the striped squirrel (*Tamias swinhoei*) on reproductive success. Nectar was measured 6 times a day; a micro-capillary tube was used to collect nectar secretions and a refractometer used to analyze sugar concentrations. Visiting frequency and duration were recorded every 2 hours from 7:30–19:00 during the entire flowering season.

Seventeen species of floral visitors were recorded during the observation period, 8 species of which were pollinators. Of these, *Bombus eximius* and *Bombus richardis* were the most effective pollinators due to higher visiting frequencies and apparent well-suited body sizes. The nectar secretion patterns of two phenotypes were opposite: anaflexistylous flower secreted more nectar in the afternoon than that in the morning whereas the cataflexistylous flower showed the reverse pattern. The sugar concentration of both phenotypes declined during the anthesis period from 07:30 to 20:00. The visiting frequencies of pollinators were higher in the afternoon than in the morning. Pollinators spent a longer time at the flower during a single visit before 10:30 A. M. when the visiting frequency was low, but shortened the duration of a visit when the visiting frequency in-

收稿日期: 2004-01-15 接受日期: 2004-08-27

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KSCX2_SW_105)和国家自然科学基金项目(30170069)

在研究过程中, 得到云南省思茅地区林业局、思茅市林业局以及菜阳河自然保护区管理所的大力支持, 王俊甫、陈心胜、张志强先生参与了部分野外工作, 在此我们一并表示衷心的感谢

E-mail: xiaobao@bnn.yn.cninfo.net

creased after 11:30 A.M. The fruit set ratio of *A. blepharocalyx* was not significantly different between nectar robbed and non_robbed plots, but seed production was greater in the non_robbed plants.

Key words Zingiberaceae, Pollination biology, Nectar robber, *Tamiops swinhoei*, Reproductive success, Plant_animal interactions

植物在以花蜜为代价吸引传粉者为其传递花粉繁衍后代的同时,也吸引了一些对植物有性繁殖可能产生负面影响的不同类群的访花动物。植物和动物在长期的互惠共生过程中都不断地在进化,以适应彼此的生存策略。例如:植物花冠细长的花适应于长喙型拜访动物为其传粉(Lara & Ornelas, 2001; Feinsinger & Colwell, 1978; Fenster, 1991),而短喙型拜访动物取食花蜜通常采取盗蜜行为,对花冠较长的植物尤为明显(Stout *et al.*, 2000; Lara & Ornelas, 2001)。植物可以通过改变花蜜的成分、分泌量、分泌时间,来调节传粉者的拜访时间、种类及其拜访行为,以获得最高的传粉效率(Castellanos *et al.*, 2002; Hodges, 1995),加强本身的繁殖能力和种群稳定性。

根据云南草蔻(*Alpinia blepharocalyx*)筒状的花冠构造(李庆军等, 2001),更适应于长喙型采蜜动物(如熊蜂、木蜂和鸟的一些种类)的拜访,短喙型拜访动物只能通过盗蜜方式获取花蜜。本文中由于花松鼠(*Tamiops swinhoei*)盗蜜的出现,使得一些进入花冠拜访的短喙型蜜蜂改变了拜访方式,从花松鼠的盗蜜孔中更容易地采到花蜜而成为二次盗蜜者。动物为了从花蜜中获取营养和能量,在长期的学习和实践过程中,掌握了怎样使体内能量消耗最少而获取较多花蜜的取食方式。根据拜访(取食)行为及其产生的后果,将访花动物分为两类:一是合法拜访者(Legitimate visitor),它们在拜访取食花蜜的同时,能够为植物传粉,故又称传粉者。二是非法拜访者(Illegitimate visitor),在拜访取食花蜜时,不能为植物传粉,甚至还会破坏花的组织,故称盗蜜者(Nectar robber)。毫无疑问,传粉者的拜访对植物繁殖成功率产生的是正面的影响,而盗蜜者的拜访则可能产生正面或负面的影响,或者没有明显的影响(中性)(Lara & Ornelas, 2001; Irwin & Brody, 1998; Inouye, 1980)。盗蜜行为在不同的环境条件下、不同的动物种类、不同的寄主植物种类,对植物的繁殖成功率将产生不同的影响结果(Maloof & Inouye, 2000)。盗蜜者一般认为多为昆虫和鸟类,而啮齿类动物被认为是森林中植物种子的主要捕食与传播者(Jensen, 1985)以及一些植物种类的主要传粉者(Law & Lean, 1999; Helversen *et al.*,

2000; Johnson *et al.*, 2001),它们在陆地生态系统中对植物的种群结构和群落演替起着重要的作用。啮齿类动物盗蜜在国内外都鲜有报道(Deng *et al.*, 2004),松鼠盗蜜对植物的繁殖系统以及两者之间进化生态学意义乃至在整个生态系统的作用,还需深入研究。

1 材料和方法

1.1 样地概况

研究样地设于云南省思茅市澜沧河自然保护区核心区内(22°30' N, 101°22' E),海拔1500 m,该区年降雨量1547.6 cm,年平均温度17.7℃。植被类型,1100 m以下为热带沟谷雨林,1100 m以上为常绿阔叶林和针阔混交林。样地的上层树种以桉木(*Alnus nepalensis*)为主,下层以云南草蔻为主。

云南草蔻属于姜科山姜属植物,分布于热带和亚热带低、中杂木林中,具有有性和无性两种繁殖策略。它的有性阶段为雌雄异熟,主要靠昆虫为其传粉,与长柄山姜(*Alpinia kwangsiensis*)一样,具有“花柱卷曲性”(Flexistyle)避免自交的开花行为,形成了上举(Anaflexistyle)和下垂(Cataflexistyle)两个表型的花(Li *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2003)。云南草蔻每年3~4月开花,整个种群的花期大约50 d,单花寿命约16~18 h,因地域和条件不同,开花时间和花期稍有不同。

1.2 传粉蜜蜂拜访频率观察

在沿山谷连片分布约16 hm²的云南草蔻的3个斑块样地中随机设置9个10 m×10 m的小样地,各样地间距离根据地形30~50 m不等。然后在小样地中随机确定上下两种表型的花进行定株观察,观察花朵数因当日观察株小花开花数量和拜访蜜蜂数量各异(初期拜访者少时以丛为单位确定花数,而在中后期则每天观察上下各两朵花)。每个样地连续观察3 d,9个样地循环观察,整个观察周期共36 d。观察时间自07:30~19:00,每隔1 h观察1次,每次持续60 min,记录各观察周期内的拜访次数,并用体育秒表和摄象机记录拜访者每次在观察花里的停留时间。

1.3 花蜜分泌及含糖量测定

于测定的前一天在小样地外分别随机选取上下

两种表型各 3 株,次日具有小花开放的花序进行套袋(以防在测定前被取食)。套袋的 6 个花序分别来自 6 个不同的克隆单株,每个花序随机确定 1 朵作为测定花,自 07: 00~ 20: 00,每隔 3 h 测定 1 次,每日测定 5 次。分泌量采用美国 Sigma 公司生产的 1 ~ 5 μl 毛细管抽取花蜜,糖分测定采用英国 Bellingham + Stanley 公司生产的折射仪直接测取。

1.4 花松鼠盗蜜调查

选取两块相距 1 000 m 的云南草蔻斑块作为观测点,斑块 1 设 2 个样地(A 和 B),斑块 2 设 1 个样地(C),样地面积 100 m × 100 m。采用样带调查法,每个样地分别调查 3 个约 200 m 长的样带,每个样带分别随机调查上举和下垂花型各 50 个花序,共调查 300 个花序,记录被盗蜜花、未盗蜜花及其被折断花柱数。

1.5 结实率和结籽量调查

于 8 月份果实成熟时,分别在上述 A、B 和 C 样地中随机调查 60 个单株(花序),分别记录每个单株现存的果实及其小花数量(开花痕迹),然后从每一丛植株上随机采集 5~ 8 个果实(2~ 4 个同一克隆的花序)作为结籽量调查。从各样地采回的果实数量太多,因此我们分别对各样地通过四分法取样,即将样品充分混合后摊开成四方型,然后用直尺从中间以“十”字分为 4 份,取出其中的 1 份以同样方法再分,直到每份为 60 个果止即为结籽量分析样品,然后通

过方差分析和 *t* 检验比较各样地的结籽情况。

2 实验结果

2.1 拜访动物种类

通过近 40 d 的观察和适当采集标本(每种采集 3~ 5 个个体,以避免影响种群及其拜访行为)鉴定,我们观察到云南草蔻花期的拜访动物种类 17 种,由于这些动物的拜访行为及其结果不同,将它们分为 6 种不同的拜访类型(表 1)。

表 1 中,初次盗蜜指花冠基部盗蜜孔的制造与盗蜜者,而二次盗蜜则是通过前者的盗蜜孔盗取花蜜者;捕食是指该种动物在花上等候捕食其它昆虫;食花指的是该种动物取食花的某一部分甚至整个花朵,本研究中涉及的长吻松鼠取食后,大部分花瓣被丢弃。就拜访频率而言,表中主要拜访动物为萃熊蜂、瑞熊蜂、中华蜜蜂和花松鼠,其它种类拜访频率较低,大木蜂、大金箍胡蜂、斑袖弄蝶、熊蜂属 2 和长吻松鼠最低,属偶而拜访种类。

2.2 花蜜的分泌格局及糖分变化

上举型花蜜分泌量的峰值仅出现在下午 17: 00 (与下垂型相同),次峰值为 20: 00,一天中的分泌呈上升趋势,(图 1a)。下垂型花的花蜜分泌量自上午 07: 00 至下午 20: 00 有 2 次高峰,分别出现在 07: 00 ~ 10: 00 和 17: 00,但一天中的分泌格局则呈下降趋势,与上举型相反(图 1 b)。

表 1 研究地云南草蔻花期拜访动物名录及其拜访方式
Table 1 List of visitors with function of visit during the flowering period of *Alpinia blepharocalyx*

拜访动物 Visitors	传粉 Pollinate	初次盗蜜 Primary robbing	二次盗蜜 Secondary robbing	采集花粉 Pollen collection	捕食 Predation	食花 Florivorous
大木蜂 <i>Xylocopa magnifica</i>	+					
萃熊蜂 <i>Bombus eximius</i>	+			+		
瑞熊蜂 <i>Bombus richardis</i>	+					
拟短头熊蜂 <i>Bombus quasibreviceps</i>	+					
大蜜蜂 <i>Apis dorsata</i>	+					
中华蜜蜂 <i>Apis cerana cerana</i>		+	+	+		
大金箍胡蜂 <i>Vespa tropica leefmansi</i>					+	
小金箍胡蜂 <i>Vespa tropica haematode</i>					+	
斑袖弄蝶 <i>Notocrypta curvifasci</i>		+				
黑胸无刺蜂 <i>Trigona (Heterotrigona) pagdeni</i>			+			
暗翅无刺蜂 <i>Trigona (Heterotrigona) vidua</i>			+			
光足无刺蜂 <i>Trigona (Heterotrigona) laevicps</i>			+			
熊蜂属 1 <i>Bombus</i> sp. 1	+					
熊蜂属 2 <i>Bombus</i> sp. 2	+					
长嘴捕蛛鸟 <i>Arachnothera logirostris</i>	+					
花松鼠 <i>Tamopsis swinhoei</i>		+				
长吻松鼠 <i>Dremomys rufgenis rufgeis</i>						+

+ * : 通过花冠通道采蜜,但通常不接触植物繁殖器官,视为盗蜜者 Remove nectar through the corridor without touching stigma or anther as nectar robber

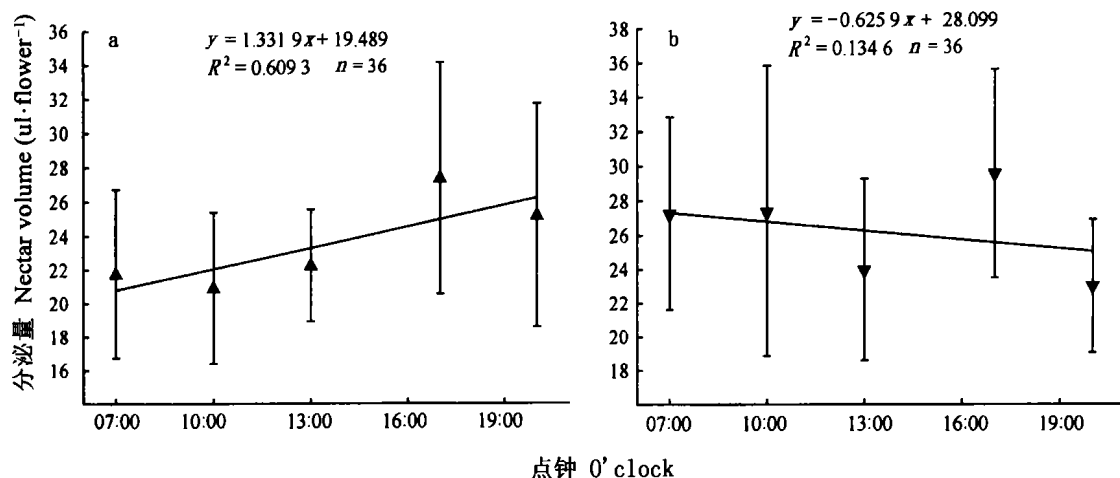


图1 两种不同表型的花在一天中不同时间段的花蜜分泌格局

Fig. 1 Nectar volumes at different time of the flowering day between flowers of two phenotypes

a: 上举型 Anaflexistily b: 下垂型 Cataflexistily

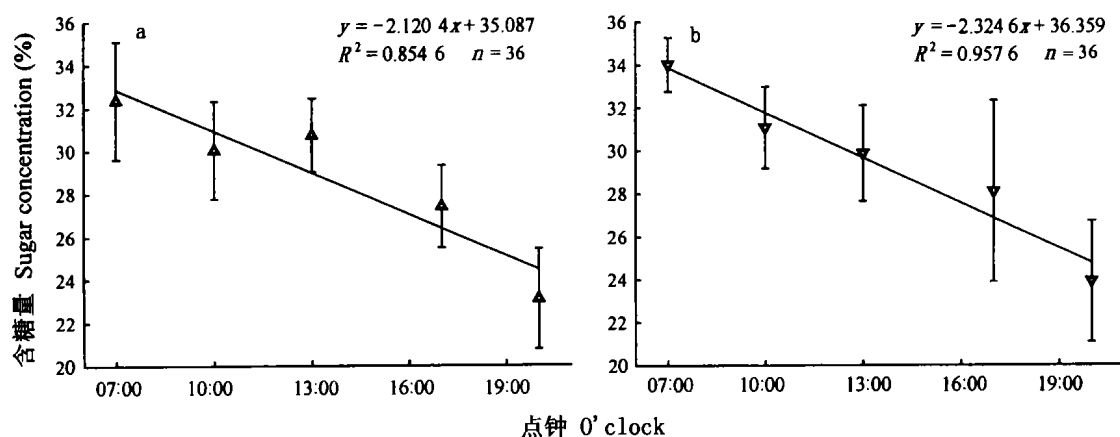


图2 两种不同表型的花在一天中不同时间段的花蜜糖分变化

Fig. 2 Changes of sugar concentration of the two phenotypes in different time during the flowering day

a: 上举型 Anaflexistily b: 下垂型 Cataflexistily

下垂型和上举型两种表型花蜜的糖分变化相似,自07:00~20:00均呈下降趋势(图2 a,b),所不同的是上举型花在下13:00时稍有回升。

2.3 传粉昆虫的拜访频率及停留时间

在2002年的同一个研究样地中,我们所观察到的只有很少的拜访动物种类及其非常低的拜访频率(Zhang *et al.*, 2003),然而在2003年的研究中则观察到较多的种类及其较高的拜访频率,因此我们做了进一步的系统观察。不同昆虫种类的拜访频率和停留时间,在一天中的不同时间段具有各自不同的特点,但总的拜访频率下午高于上午,而停留时间则随着拜访率的增加而缩短,形成显著的副相关关系(图3)。

在花期拜访的传粉昆虫中,萃熊蜂、瑞熊蜂不但

是最有效的传粉者,而且拜访频率非常高。在观察过程中,这两种蜂在下午常常是2~3个个体在同一个花序上拜访,甚至在同一朵花上相碰。不同的蜜蜂个体在停留时间上有很大的差异,曾观察到在始花期的上午,一个萃熊蜂在一朵花上的停留时间长达48 s。而停留时间最短的几乎未在花上停留,仅仅是钻进即出来,但已完成了传粉行为,视为有效拜访。

2.4 松鼠盗蜜

在花期盗蜜的松鼠有两种——花松鼠和长吻松鼠,两者在盗蜜方式上有一定的差异。前者是在花冠基部蜜腺处咬一小口盗取花蜜,在一些小乔木及藤本较密集或大乔木(桉木)周围的生境里盗蜜率尤其高。而后者是取食除了花瓣以外花的生殖器官,因为太警觉难于观察到具体的取食部位,仅在取食

场所留下大量的花瓣,这种松鼠在样地 A 和 B 里偶有发生。因此,我们只对花松鼠的盗蜜情况进行量化调查,调查当天开放的花中被盗蜜花及其花柱伤害数所占的比率。在 3 个样地中,B 样地盗蜜率最高,A 样地次之,C 样地无盗蜜现象发生(图 4)。

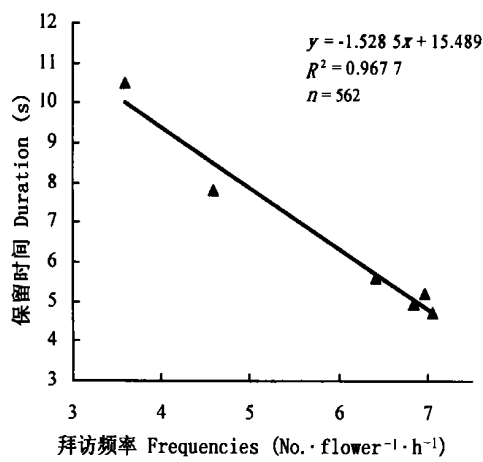


图 3 在一天中不同时间段传粉昆虫的拜访频率与停留时间的关系
Fig. 3 Relation between visiting frequencies and duration on a flower

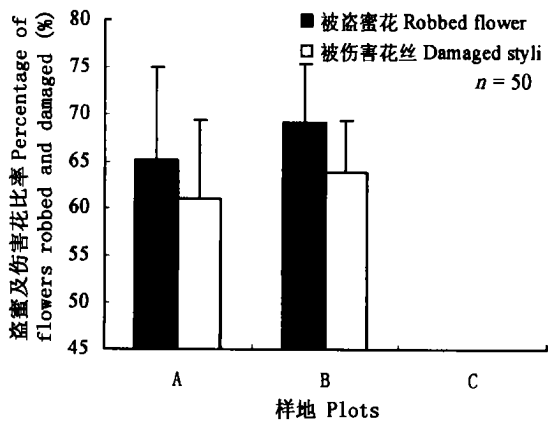


图 4 不同样地中花松鼠盗蜜率及其花柱伤害比率
Fig. 4 Percentage of flowers robbed and damaged by *Tamiops swinhoei* in the plots

2.5 云南草蔻结实率及结籽量

云南草蔻花序是由许多小花序组成,每个小花序又着生 1~2 朵花,在调查结实率时只能确认小花序痕迹,因此衡量结实率标准是通过果实数量和小花序痕迹的百分比来确定的。结籽量由样品中每一个果实所含有的种子数通过方差分析后确定。经过方差分析和 t 检验结果表明,3 个样地的结实率无显著差异,多重比较(方差分析) $F = 0.916$, $p = 0.404$, 两两比较(t 检验) A-B: $p = 0.33$; A-C: $p = 0.11$; B-C: $p = 0.21$ 。3 个样地中的

结籽量,只有 C 样地明显高于其它两地,多重比较(方差分析) $F = 2.332$, $p > 0.100$, 两两比较(t 检验) A-B: $p = 0.22$; A-C: $p = 0.01$; B-C: $p = 0.05$ (图 5)。

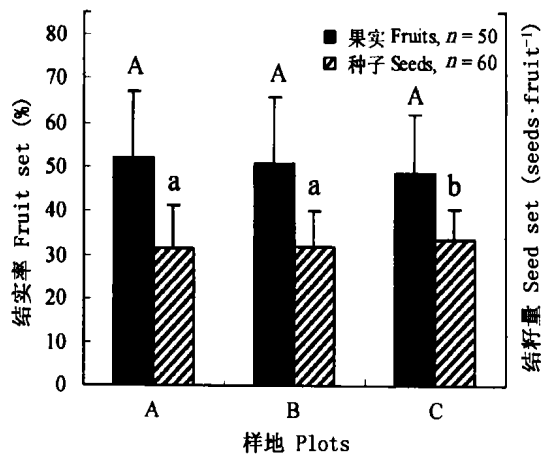


图 5 不同样地中云南草蔻结实率及其结籽量比较
Fig. 5 Comparison of fruit set and seed set of *Alpinia blepharocalyx* between the plots

3 讨 论

3.1 花蜜分泌量与糖分浓度

植物的花蜜储量和分泌量变化不但由于本身内在因素(如:浓度、成分、生产、再吸收活性等)调节,外在环境条件(如:动物拜访行为、空气温湿度等)也是影响花蜜量变化的重要因素(Torres & Galetto, 1998)。在正常情况下,花蜜储量最多浓度最高,通常是在开始分泌到动物拜访之前,并且分泌量超过它本身的再吸收和动物的取食量。反之,储量最少、浓度最低则是在再吸收和动物取食量超出分泌量时(Corbet, 2003)。不断地移走花蜜可能减少花蜜储量,但并不意味着分泌量减少,甚至可以刺激分泌(Torres & Galetto, 1998)。因为从进化的角度看,植物需要从时间上来分配花蜜的分泌量以达到吸引尽可能多的传粉者进行有效的传粉,这点对雌雄异熟的植物尤其重要。植物在花期对雄性阶段的资源投入相对比雌性阶段高,尤其是在花粉的生产和形态展示上(张大勇和姜新华, 2001)。云南草蔻属于异型雌雄异熟(Heterodichogamy)植物(Renner, 2001),上举型为雌性先熟(即上午为雌性成熟阶段),在雌性阶段花蜜分泌量受到了一定程度的限制,花蜜的大量分泌是在后来的雄性阶段。可以推断,假如在雌性阶段的资源投入过大,将会影响到后来雄性阶段花粉的正常发育及花蜜的供应而导致下

垂型花繁殖成功率的下降。下垂型花蜜的分泌格局与上举型花相反, 这或许是表明雄性阶段对花蜜的需求量大于雌性阶段。在两种表型之间, 它们的日变化虽各有特点, 但下垂型花无论是花蜜分泌量还是糖分浓度均高于上举型花(Zhang *et al.*, 2003)。

两种表型花蜜糖分的日变化均呈下降趋势, 我们认为这是由于随着花蜜的大量分泌, 使植物体内储存了一天的来自光合作用的能量(碳水化合物、氨基酸等)已被大量消耗, 所以导致了花蜜质量(糖分浓度)的下降。

3.2 传粉蜜蜂拜访频率与停留时间的关系

一天中当花蜜储量较多、拜访频率较低时, 蜜蜂具有较长的停留时间。随着拜访频率的增加, 在允许的拜访时间内(前一次拜访留下的“已拜访信号”消失)花蜜储量减少(Gilbert *et al.*, 2001), 为了在一次拜访回合中采集到足够的花蜜“满载而归”, 蜜蜂即缩短了在一朵花拜访的停留时间而增加拜访花的数量。这一行为, 从植物繁殖系统的角度看是非常有利的。因为无论是拜访频率增加还是盗蜜所致的单花花蜜储量减少, 使传粉昆虫不得不长距离飞行拜访更多的花, 不但增加了植物的受粉率, 同时促进了植物的远交机制(Heinrich & Raven, 1972; Zimmerman & Cook, 1985)。

3.3 花松鼠盗蜜对结实率及结籽量的影响

盗蜜对植物的繁殖系统可能产生正面或者负面的影响, 由于研究对象和动物盗蜜的行为、方式不同而有不同的结果(Maloof & Inouye, 2000)。但是可以肯定, 被盗蜜植物有性繁殖成功率的高低, 在很大程度上取决于盗蜜行为对花的伤害程度(尤其是花药和花柱)。例如: 一朵花在尚未受粉、或者已受粉但花粉尚未萌发、或者花粉管生长尚未到达子房之前, 花柱即被折断, 那么此花将不能结实。在本研究中, 花松鼠是主要的盗蜜者, 其它(包括二次)盗蜜者的盗蜜行为似乎对植物的繁殖成功率不产生直接影响, 至少对花的伤害程度不如花松鼠, 因此我们预测花松鼠的盗蜜将会降低盗蜜样地植物的结实率和结籽量。然而结果表明, 盗蜜地与非盗蜜地的结实率没有显著差异, 只有非盗蜜样地的结籽量显著高于盗蜜样地。我们初步推断, 花松鼠盗蜜未降低结实率, 或许是因为开花量巨大(一天有成千上万朵花开放), 花松鼠盗蜜伤害的影响微不足道, 或者是因为盗蜜虽然使一部分花不能正常结实, 但另一方面则通过减少花蜜量而使传粉者拜访更多数量或更远距离的花, 促进了植物的繁殖成功率(增加受粉花的数

量或促进远交)(Zimmerman & Cook, 1985; Heinrich & Raven, 1972), 使得总的结实率保持在一定的水平上。盗蜜样地与非盗蜜样地结籽量的显著性差异, 很大的可能性是因为盗蜜的原因所致, 因为盗蜜使花的繁殖器官受到不同程度的伤害, 这一伤害或许对结籽量产生不同程度的影响。例如: 花柱虽被伤害但未折断, 或者在折断前一些花粉管已生长到了子房而结部分种子, 所以结籽量低于非盗蜜样地。当然, 不论是结实率还是结籽量都不能排除上述因素以外的其它生物(如传粉者种群及其传粉效率)或非生物(如土壤、光照等)因子的影响, 在近 16 hm² 的一块样地中, 各种条件难免存在一定的差异, 从而影响这一种群的结实率和结籽量。

在研究过程中我们观察到的拜访动物捕蛛鸟、长吻松鼠、斑袖弄蝶、黑胸无刺蜂、暗翅无刺蜂、光足无刺蜂等传粉者、盗蜜者和二次盗蜜者因拜访频率过低, 未形成量化可用的统计数据, 因此在本研究中仅作为记录性报道。在未来的工作中, 我们拟增加一些可控的实验条件和内容, 对盗蜜者与传粉者之间的相互关系以及两者与植物繁殖系统之间的关系, 特别是盗蜜是否能够增加植物的远交等关键问题, 进行系统的深入研究。

参 考 文 献

- Castellanos MC, Wilson P, Thomson JD (2002). Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, 89, 111–118.
- Corbet SA (2003). Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie*, 34, 1–10.
- Deng XB, Ren PY, Gao JY, Li QJ (2003). The striped squirrel (*Tamias swinhoei hainanus*) as a nectar robber of ginger (*Alpinia kwangsiensis*). *Biotropica*, 36, 633–636.
- Feinsinger P, Colwell RK (1978). Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist*, 18, 779–795.
- Fenster CB (1991). Selection on floral morphology by hummingbirds. *Biotropica*, 23, 98–101.
- Gilbert F, Azmeh S, Barnard C, Behnke J, Collins SA, Hurst J, Shuker D, The Behavioural Ecology Field Course (2001). Individually recognizable scent marks on flowers made by a solitary bee. *Animal Behaviour*, 61, 217–229.
- Heinrich B, Raven PH (1972). Energetics and pollination ecology. *Science*, 176, 597–602.
- Helversen O, Winkler L, Bestmann HJ (2000). Sulphur-containing “perfumes” attract flower-visiting bats. *Journal of Electronic Imaging*, 186, 143–153.
- Hodges SA (1995). The influence of nectar production on hawkmoth behavior, self-pollination, and seed production in *Mirabilis multiflora* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany*, 82, 197–204.

- Inouye DW (1980). The terminology of floral larceny. *Ecology*, 61, 1251–1253.
- Irwin RE, Brody AK (1998). Nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*: effects on pollinator behavior and plant fitness. *Oecologia*, 116, 519–527.
- Jensen TS (1985). Seed predator interactions of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos*, 44, 149–156.
- Johnson SD, Pauw A, Midgley J (2001). Rodent pollination in the african lily *Masonia depressa* (Hyacinthaceae). *American Journal of Botany*, 88, 1768–1773.
- Lara C, Ornelas JF (2001). Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia*, 128, 263–273.
- Law BS, Lean M (1999). Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. *Biological Conservation*, 91, 201–212.
- Li QJ, Kress WJ, Xu ZF, Xia YM, Zhang L, Deng XB, Gao JY (2002). Mating system and stigmatic behavior during flowering of *Alpinia kwangsiensis* (Zingiberaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 232, 123–132.
- Li QJ (李庆军), Xu ZF (许再富), Xia YM (夏永梅), Zhang L (张玲), Deng XB (邓晓保), Gao JY (高江云) (2001). Study on the flexistly pollination mechanism in *Alinia* plant (Zingiberaceae). *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 43, 364–369. (in Chinese with English abstract)
- Maloof JE, Inouye DW (2000). Are nectar robbers cheaters or mutualism? *Ecology*, 81, 2651–2661.
- Renner SS (2001). How common is heterodichogamy? *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 595–597.
- Stout JC, Allen JA, Goulson D (2000). Nectar robbing, forager efficiency and seed set: bumblebees foraging on the self incompatible plant *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae). *Acta Oecologica*, 21, 277–283.
- Torres C, Galetto L (1998). Patterns and implications of floral nectar secretion, chemical composition, removal events and standing crop in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 127, 207–223.
- Zhang L, Li QJ, Deng XB, Ren PY, Gao JY (2003). Reproductive biology of *Alpinia blepharocalyx* (Zingiberaceae): another example of flexistly. *Plant Systematics and Evolution*, 241, 67–76.
- Zhang DY (张大勇), Jiang XH (姜新华) (2001). Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 130–143. (in Chinese with English abstract)
- Zimmerman M, Cook S (1985). Pollinator foraging, experimental nectar robbing and plant fitness in *Impatiens capensis*. *American Malacological Bulletin*, 113, 84–91.

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 姜联合