珙桐传粉诱物 I . 花色

胡进耀^{1 2} 张素兰^{1 *} 苏智先¹ 廖咏梅²

(1 绵阳师范学院生态研究中心 四川绵阳 621000) (2 西华师范大学生物系 四川南充 637002)

摘 要 珙桐 (*Davidia involucrata*) 是中国特有的珍稀濒危植物。目前对珙桐的研究主要集中在珙桐的形态描述、地理分布和种群和群落生态以及引种繁殖等方面。对其传粉生物学等的研究未见报道。花色一直被认为是吸引传粉者的诱物之一。传粉生态学家多利用滤镜、摄像等技术或行为学的方法研究花色与传粉者间的关系。黄酮类是花内色素中最重要的一类物质,并且已经有了成熟的提取分离方法。但还没有人具体地对它的变化与传粉者的访花关系进行研究。该文测定了各个花期的珙桐花序苞片、雄蕊和叶中的总黄酮含量及其组分变化,并对各个时期传粉者的传粉频率进行了观察。结果表明,随着花的发育,苞片、雄蕊和叶中的总黄酮含量都在下降,在雌蕊期膜翅目昆虫访问率高,但没有鞘翅目昆虫。此时黄酮可能同时起到了吸引和防御传粉者的作用。有几个黄酮组分含量在总黄酮中的比率上升,另有几个下降,增加了花与背景叶的对比度,可能强化了吸引传粉者的能力。

关键词 珙桐 传粉 花色 黄酮

POLLINATOR ATTRACTION BY *DAVIDIA INVOLUCRATA*. I . COLOR

HU Jin-Yao^{1 2}, ZHANG Su-Lan^{1 *}, SU Zhi-Xian¹, and LIAO Yong-Mei²

¹Research Centre of Ecology, Mianyang Normal University, Mianyang, Sichuan 621000, China, and ²Biology Department, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637002, China

Abstract Aims *Davidia involucrata* is a rare and endangered plant endemic in China. Research has focused on its geographical distribution, morphological description, population ecology and synecology, introduction, reproduction, etc., but its developmental biology and pollination ecology have rarely been studied. Color has always been considered as an attraction to pollinators. Ecologists formerly studied the relationship between color and pollinator using filters and photography. Flavonoids are one of the most important pigments in flowers, and techniques for extracting and separating flavonoids have been developed; however, there have been no studies of the relationship between flavonoid variation and pollinators' visiting frequency. In this paper, we sought to determine whether flavonoids differ significantly and whether flavonoid variation affects pollination.

Methods We determined flavonoid composition in bracts, stamens and leaves. We also observed the visiting frequency of pollinators.

Important findings With floral development, the general flavonoid content of bracts, stamens and leaves all decreased. There were significant differences between each stage ($p < 0.001$). The visiting frequency of Hymenoptera was high at the gynoeceium stage, but no Coleoptera appeared. Flavonoids at the gynoeceium stage may function in defense and inducement. Several flavonoid compounds increased and some others decreased, strengthening the contrast between flowers and leaves. It is likely that the contrast serves to attract pollinators.

Key words *Davidia involucrata*, pollination, color, flavonoids

花部诱物和报酬与传粉者的觅食动力学的研究成为植物与动物协同进化研究的一条重要纽带(黄双全等, 1999), 一般植物花以 3 种因素影响与昆虫的关系, 即花的颜色、气味和花蜜、花粉(Waser & Price, 1981; Weiss, 1991; Manning, 1956)。颜色对于昆虫识别花尤其重要(Menzel & Backhaus, 1991;

Menzel & Shmida, 1993), 花的颜色、气味对传粉昆虫的引诱能力与传粉密切相关(钦俊德, 1987)。花的色素曾被广泛研究过(Goodwin, 1976), 最重要的花色素是黄酮, 其次为类胡萝卜素和生物碱(程龙军等 2002; Scogin, 1983)。传粉昆虫对花色的反应和嗜好与该种植物的发展与繁荣密切相关(钦俊德,

收稿日期: 2005-10-09 接受日期: 2006-03-13

基金项目: 国家自然科学基金项目(30370149) 四川省科技厅项目(05JY029-107) 四川省教育厅项目(2004A192) 和绵阳师院项目(MA2004009)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: zxsu@mnu.edu.cn

1987)。有理由相信,通过改变少数结构基因改变花色,足以引起传粉者的改变。而传粉者的改变可能导致遗传上的分离,甚至新物种的形成(Vickery, 1995)。黄酮也是植物化学防御的主要物质之一。与生物碱相比,其合成过程中不消耗氮,减少对植物本身生长繁殖的影响(Hanover, 1966),同时也是单宁等的合成原料。对黄酮的研究多见于生物制药和生物化学防御等方面,关于植物花传粉过程中的黄酮含量变化的研究未见报道。

珙桐(*Davidia involucrata*)为中国特有的珙桐科单型属植物,是第三纪古热带植物区系的子遗种,属国家一级保护植物。珙桐花序着生在簇生的叶之间,花序内许多雄花和一枚两性花或雌花集成头状花序,成球形,花瓣退化消失,两枚胞片特别突出,开花后如白鸽展翅,因此亦称为水梨子或鸽子树。珙桐由法国传教士和博物学家 Abbe Armand David (1826~1900)于 1869 年在川西穆平(今四川宝兴县)首次发现,此后直到 1897 年才由另一位法国传教士 Pere Paul Farges(1844~1912)在川西北采集珙桐种子进行异地繁育。1899 年 Ernest Wilson 来中国采集了珙桐种子,并在欧洲和北美广泛种植,珙桐已成为举世闻名的珍贵观赏植物(Mcclintock, 1991)。在晚白垩纪和第三纪时期珙桐曾广泛分布于世界许多地区,中国亚热带及温带地区也有分布,但经第四纪冰川后珙桐在世界绝大多数地区已消失,仅在中国西南地区有分布。由于自然和人为的原因,适合珙桐的生境不断减少,珙桐面临灭绝的危险。中国到 20 世纪 70 年代才对珙桐进行研究,有关珙桐的报道主要集中在珙桐群落学、地植物学、人工繁殖技术及引种栽培、种群生态学、生物学、组织化学、组织细胞学和组织培养、形态、解剖学等方面。而有关生理、遗传、生化等方面鲜有报道(胡进耀等, 2003a)。我们初步观察表明,珙桐为虫媒传粉植物(另文发表)。

对珙桐花黄酮含量变化的研究有助于了解其传粉机理,对珙桐的异地繁殖、保护过程中引入昆虫等具指导意义。本文需要解决的问题是:不同花期,花中的黄酮含量与种类是否有显著的变化,它们是怎么变化的?它们在传粉过程中可能起到了什么作用?

1 材料和方法

1.1 供试材料

样品采自卧龙白泥岗,样地概况可参考文献(胡进耀等, 2003b)。大致按照雌蕊成熟前、雌蕊成熟

后、雄蕊成熟、雄蕊枯萎和苞片脱落 5 个阶段采珙桐花序和叶,每个阶段的日期大致为:雌蕊成熟(423~428 d)、雄蕊成熟(前期:430~502 d,后期:502~507 d)、雄蕊枯萎(507~516 d)和苞片脱落(516 d~)。文中开花前指雌蕊成熟前即整个花序开花前。将苞片和雄蕊分离,风干带回。用微型植物样品粉碎机粉碎。粉碎至过 40 目筛(孔径为 0.37 cm),密封、标签,放入低温冰箱 -15℃ 保存。因为珙桐每个花序由多数雄蕊、1 雌蕊和 2 苞片组成,花序着生在簇生的叶间,考虑到背景问题,所以选苞片、雄蕊和叶片 3 个器官进行实验。

1.2 黄酮提取与标准曲线绘制

总黄酮提取采用沸水回流提取法,每个样回流提取三次,合并滤液后定容后在 GBC 916UV/Visible Spectrophotometers (GBC Scientific Equipment Pty Ltd, Australia)上检测。标准曲线绘制:精密称取干燥后的芦丁,用双蒸水溶解,定溶至 50 ml 的容量瓶中。摇匀,取 30 ml,定溶至 50 ml 即得标准液。取 0、1.0、2.0、3.0、4.0 和 5.0 ml,分别置于 10 ml 容量瓶中,用 1% 的 AlCl_3 定容至 10 ml。摇匀,静置 10 min,以双蒸水为对照,比色,作回归曲线。

1.3 不同发育时期黄酮成分的变化

将不同花期采集的苞片、雄蕊、叶研成粉末。以唐丹林等(1996)的流程提取总黄酮。将提取的黄酮在聚酰胺薄膜上点样(毛细管)。在层析液中层析,层析液为水:乙醇:甲酸:乙酰丙酮 = 4:2:2:2。将层析后的点全部用小刀刮下,溶解,以 1.2 的方法染色在紫外分光光度计下检测。

1.4 昆虫访花频率观察

昆虫访花频率观察采用 Kearns 和 Inouye(1993)的方法。

2 结果与分析

2.1 不同花期总黄酮含量的差异

2.1.1 苞片中总黄酮含量变化

由图 1 可以看出苞片中总黄酮含量随着雌蕊的成熟急剧增加,雌蕊成熟后黄酮含量迅速下降,至雄蕊开始成熟,黄酮含量又上升,雄蕊枯萎后又下降。方差分析结果(表 1)表明花的不同发育阶段,珙桐苞片中的总黄酮含量差异极显著($p < 0.001$)。

2.1.2 雄蕊中总黄酮含量变化

由图 2 可以看出开花前雄蕊中总黄酮含量最高,随着雄蕊的成熟,黄酮含量逐渐下降,至雄蕊枯萎前达到最小值。方差分析结果(表 2)表明花的不

表 1 苞片总黄酮变化方差分析
Table 1 One-Way ANOVA for the change of general flavone in bracts

	平方和 Sum of squares	自由度 <i>df</i>	均方 Mean square	<i>F</i> 值	显著系数 Sig.
组间 Between groups	0.002	6	0.000	51.619	0.000

表 2 雄蕊总黄酮变化方差分析
Table 2 One-Way ANOVA for the change of general flavone in stamens

	平方和 Sum of squares	自由度 <i>df</i>	均方 Mean square	<i>F</i> 值	显著系数 Sig.
组间 Between groups	0.001	5	0.000	182.733	0.000

图 1 不同发育时期苞片总黄酮变化
Fig.1 Change of general flavone in bracts

图 2 不同发育时期雄蕊总黄酮变化
Fig.2 Change of general flavone in stamens

黄酮含量差异极显著($p < 0.001$)。

2.2 不同花期各黄酮组分含量变化

2.2.1 雄蕊中各黄酮组分含量变化(图 4)

雌蕊期和雄蕊期 2 号组分在雄蕊中含量较高其

图 3 不同发育时期叶总黄酮变化
Fig.3 Change of general flavone in leaves

图 4 不同发育时期雄蕊中各黄酮组分的变化
Fig.4 Change of various flavone in stamens with date

同发育阶段 珙桐雄蕊中的总黄酮含量差异极显著($p < 0.001$)。

2.1.3 叶中总黄酮含量变化

由图 3 可以看出开花前叶中总黄酮含量最高，随着叶的成熟，黄酮含量逐渐下降，至落苞前达到最小值。但在横坐标 502 处有一上升阶段。方差分析结果(表 3)表明花的不同发育阶段，珙桐叶中的总

1~11 分别为不同 Rf 值的黄酮成分，Rf 值分别为 0.911，0.843，0.743，0.663，0.519，0.400，0.358，0.322，0.234，0.165，0.083。1~11 denote various flavone, which Rf value is 0.911，0.843，0.743，0.663，0.519，0.400，0.358，0.322，0.234，0.165 and 0.083 respectively.

表 3 叶总黄酮变化方差分析
Table 3 One-Way ANOVA for the change of general flavone in stamens

	平方和 Sum of squares	自由度 df	均方 Mean square	F 值	显著系数 Sig.
组间 Between groups	0.001	6	0.000	26.671	0.000

它时间则较低。7、8、9、11 含量雌蕊期较高,雄蕊期下降,可能与防御鞘翅目昆虫有关。3、4、5 号组分雌蕊期低,雄蕊期高。

2.2.2 苞片中各黄酮组分含量变化(图 5)

在整个花期,5 号与 11 号组分在雌蕊成熟前含量在总黄酮中的比例上升,但很快就下降,其中 5 号到雄蕊枯萎时又迅速增加。推测其与抗昆虫捕食有关。雌蕊和雄蕊成熟期 2 号和 9 号组分在苞片中含量较高,其它时间则较低。10 号的含量则逐渐下降,但在雄蕊期略有上升。8 号则在雌蕊成熟期下降,在雄蕊成熟期上升。4 号在雌蕊成熟期和雄蕊成熟期含量较高,可能与吸引昆虫传粉关系较密切。

2.2.3 叶中各黄酮组分含量变化(图 6)

与苞片相反,在雌蕊期 4、7、8、10、11 号组分含量在总黄酮中比例 4、7 号较低,8、10、11 号较高(高低是相对与各组分本身在各个时期中的变化趋势而言的)。雌蕊成熟期 9 号组分在叶中含量较低,其它时间则较高。10 号的含量则逐渐下降,但在雄蕊期略有上升。4 号在雌蕊成熟期和雄蕊成熟期含量较低,其它花期高。

2.3 昆虫访问频率随花期变化

不同昆虫平均访花频率随花期明显变化(图 7),总的变化趋势是,在雌蕊期和雄蕊前期,昆虫的访问频率最频繁,到雄蕊后期和开花末期昆虫访问迅速减少。这与花在雌蕊期和雄蕊前期提供较多的报酬相关。在雌蕊期主要访花者是膜翅目昆虫,其次为双翅目,鞘翅目则没有访问。至雄蕊前期鞘翅目昆虫访花频率迅速增加(虽然从图 7 表示的鞘翅目昆虫访花频率不是很高,但它们逗留的时间非常长,有些甚至呆一整天),而膜翅目昆虫的访花率持续下降。

3 讨 论

雌蕊接近成熟时,苞片黄酮含量开始增加,至成熟后黄酮含量又开始下降;雄蕊,叶片黄酮含量下降。但就整个花期来看,雌蕊前期苞片、雄蕊、嫩叶中的总黄酮含量此时都是最高的,高黄酮可能对幼嫩雌蕊、雄蕊、幼叶都有保护作用。雌蕊成熟后雄蕊与嫩叶中的黄酮含量也相当高,但后期苞片的黄酮

图 5 不同发育时期苞片中各黄酮组分的变化
Fig.5 Change of various flavone in bracts with date
1~11 见图 4 See Fig. 4

图 6 不同发育时期叶中各黄酮组分的变化
Fig.6 Change of various flavone in leaves with date
1~11 见图 4 See Fig. 4

图 7 不同花期的昆虫拜访频率(白泥岗)
Fig.7 Visiting frequency of visitors at various stages (Bainigang)

含量较低。这一阶段苞片为绿色,花序内几乎没有鞘翅目昆虫拜访。可见此时黄酮对鞘翅目昆虫访花可能有负作用。但以采蜜为目的的膜翅目昆虫访花频率相当高,表明苞片低黄酮含量与雄蕊高黄酮含量对膜翅目昆虫可能有正向作用,苞片替代实验证实了这一点(另文发表)。花色在近两个世纪一直被认为是传粉者吸引和引导作用的适应(Waser & Price, 1981)。我们的实验结果说明花色对传粉者的作用可能是双重的,而且吸引和防御这两种作用可能同时存在。不同传粉者对同一花色的反应差异是很大的,红花对蜂鸟来说是可见的,但对蜜蜂来说是不可见的,蜜蜂和雄峰只能识别单色(Kevan *et al.*, 1996; Kevan, 1983)。虽然也有人认为它们可以识别彩色(de Ibarra *et al.*, 2000),但实验表明蜜蜂和熊蜂对光刺激的强度不敏感,但对光谱变化很敏感(de Ibarra *et al.*, 2000),它们共同喜好的特定反射光波长是 400 ~ 420 和 510 ~ 520 nm(Lunau & Maier, 1995; Giurfa, 1991; Giurfa *et al.*, 1995; Lunau, 1990),与蜂鸟等不同。植物花色利用传粉者的这些特性,在吸引某些传粉者的同时也防御其它传粉者在不适当时机访花,对植物造成不利影响。花色对蝴蝶确定觅食和产卵场所有重要作用,并且蝴蝶的这种能力可通过学习得到强化(Weiss & Papaj, 2003; Gumbert, 2000)。野外观察发现,在雄蕊成熟后,蝴蝶对叶的访问频率以及在叶背的停留时间有明显增加或延长。因此珙桐雌蕊期雄蕊和叶中高含量的总黄酮可能对幼嫩的雄蕊和幼叶有保护作用(化学防御)。

Kevan(1979)认为,如果在报道花紫外光反射时,不考虑其周围环境的背景色,在解析花色的功能时可能导致严重的错误。显然黄酮组分 2、7、8、9 号对防止鞘翅目昆虫捕食幼嫩雄蕊有抑制作用。这不仅在于 2、7、9 号在雌蕊期雄蕊中比例增高,更重要的是此时它们在叶或苞片中的含量比例迅速下降,与背景形成鲜明对比,强化了对昆虫觅食的影响(Kevan *et al.*, 1996; Kevan, 1978; Spaethe *et al.*, 2001)。并且珙桐花和叶中的香味促进了传粉者对花色的识别与记忆(Kunze & Gumbert, 2001)。雄蕊中这些组分在雄蕊成熟后一度下降,而 4、5、6 号等上升,与苞片中的下降形成鲜明对比,吸引大量的鞘翅目昆虫前来觅食花粉。之后几天,雄蕊中 3、4、6 号等组分的含量有开始下降,而 7 号等组分增加,可能是珙桐为了躲避过多的昆虫捕食。最后 5 号含量急剧上升,代表花粉已快耗尽,昆虫不再访花。而此时叶中的 2、5、7 号等含量却急剧下降,使的珙桐幼

果得到很好的保护。从实验结果可看出,在花色方面,珙桐用少量的资源消耗就成功的起到了吸引和防御的双重作用。蜜蜂和蜂鸟传粉基因差异很小,尽管外部特征差异很大(Vickery, 1995),因此,有理由相信,整个传粉进化过程中,植物的代价也是很小的。

虽然关于花色与传粉者的关系的描述可以追溯到两百多年前,但在很长一段时期停留在文字描述的水平上,近年来才有了新的发展。Kevan 和 Penny 等(Scogin, 1983)在利用滤镜研究花色方面的工作是卓有成效的,但滤镜技术仍有很多缺陷,有待于进一步完善。此外滤镜技术主要应用于花色表象对于传粉者的吸引作用研究,而无法观察到排斥作用(防御)对于植物怎样调节花色影响昆虫也无能为力。这可能是近两个世纪以来人们一直将花色功能仅描述成吸引传粉者的原因之一。色素变化与传粉者的研究还刚刚起步,Scogin(1983)对花内色素的提取和鉴定方法作了综述,但与昆虫传粉观察联系在一起的工作未见报道,其中的一个原因是技术方面的。本文仅就这方面作一点初步研究,有待于进一步发展。

参 考 文 献

- Cheng LJ (程龙军), Guo DP (郭得平), Zhang JH (张建华), Ma QB (马芹标) (2002). Signal control of flower growth and anthocyanin biosynthesis in higher plants. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 38, 175 - 179. (in Chinese with English abstract)
- de Ibarra NH, Vorobyev M, Brandt R, Giurfa M (2000). Detection of bright and dim colours by honeybees. *The Journal of Experimental Biology*, 203, 3289 - 3298.
- Giurfa M (1991). Colour generalization and choice behaviour of the honeybee *Apis mellifera ligustica*. *Journal of Insect Physiology*, 37, 41 - 44.
- Giurfa M, Núñez J, Chittka L, Menzel R (1995). Colour preferences of flower-naïve honeybees. *Journal of Comparative Physiology A*, 177, 247 - 259.
- Goodwin TW (1976). *Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments*. Academic Press, London.
- Gumbert A (2000). Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48, 36 - 43.
- Hanover JW (1966). Genetics of terpenes. I. Gene control of monoterpene levels in *Pinus monticola* Dougl. *Heredity*, 21, 73 - 84.
- Hu JY (胡进耀), Su ZX (苏智先), Li YX (黎云祥) (2003a). Research advance on dovetree biology. *Chinese Wild Plant Resource* (中国野生植物资源), 22(4), 15 - 19. (in Chinese with English abstract)

English abstract)

Hu JY(胡进耀), Su ZX(苏智先), He XY(何晓英) (2003b).

The study of edge-effect of *Davidia involucrata* nitrogen status with FTIR. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 27, 650 – 654. (in Chinese with English abstract)

Huang SQ(黄双全), Guo YH(郭友好), Pan MQ(潘明清),

Chen JK(陈家宽) (1999). Floral syndrome and insect pollination of *Liriodendron chinense*. *Acta Botanica Sinica*(植物学报). 41, 241 – 248. (in Chinese with English abstract)

Kearns CA, Inouge DW (1993). *Techniques for Pollination Biologists*. University Press of Colorado, Niwot, CO.

Kevan P, Giurfa M, Chittka L (1996). Why are there so many and so few white flowers? *Trends in Plant Science*, 1, 280 – 284.

Kevan PG (1979). Vegetation and floral colors revealed by ultraviolet light: interpretational difficulties for functional significance. *American Journal of Botany*, 66, 749 – 751.

Kevan PG (1983). Floral colors through the insect eye: what they are and what they mean. In: Jones CE, Little RJ eds. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold Company, New York, 3 – 30.

Kevan, PG (1978). Floral coloration, its colorimetry and significance in anthecology. In: Richards AJ ed. *Pollination of Flowers by Insects*. Linnean Society Symposium Series No. 6, Academic Press, London, 51 – 78.

Kunze J, Gumbert A (2001). The combined effect of color and odor on flower choice behavior of bumble bees in flower mimicry systems. *Behavioral Ecology*, 12, 447 – 456.

Lunau K (1990). Colour saturation triggers innate reactions to flower signals: flower dummy experiments with bumblebees. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 166, 827 – 834.

Lunau K, Maier EJ (1995). Innate colour preferences of flower visitors. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 177, 1 – 19.

Manning A (1956). The effect of honey-guides. *Behaviour*, 9, 114 – 139.

Mcclintock E (1991). *Davidia involucrata* and *Acer pentaphyllum*. *Pacific Horticulture*, 52(3), 57 – 61.

Menzel R, Backhaus W (1991). Colour vision in insects. In: Gouras P ed. *Vision and Visual Dysfunction. The Perception of Colour*. MacMillan Press, London, 262 – 288.

Menzel R, Shmida A (1993). The ecology of flower colours and the natural colour vision of insect pollinators: the israeli flora as a study case. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 68, 81 – 120.

Qin JD (钦俊德) (1987). *The Relationship Between Insects and Plants* (昆虫与植物的关系). Science Press, Beijing, 188 – 204. (in Chinese)

Scogin R (1983). Visible floral pigments and pollinators., In: Jones CE, Little RJ eds. *Handbook of Experimental Pollination Biology* (Scientific and Academic Editions). Van Nostrand Reinhold Company, New York, 7, 160 – 172.

Spaethe J, Tautz J, Chittka L (2001). Visual constraints in foraging bumble bees: flower size and colour affect search time and flight behaviour. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 3898 – 3903.

Tang DL (唐丹林), He MY (何明友), Xiao SY (肖时宇) (1996). Study on the phytotaxonomy of the *Rhododendron* from Defeishui area in Dayi County of Sichuan. *Journal of Sichuan University* (Natural Science Edition) (四川大学学报(自然科学版)), 33, 443 – 447. (in Chinese with English abstract)

Vickery RK Jr (1995). Speciation in *Mimulus*, or, can a simple flower color mutant lead to species divergence? *Great Basin Naturalist*, 55, 177 – 180.

Waser NM, Price MV (1981). Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution*, 35, 376 – 390.

Weiss MR (1991). Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature*, 354, 227 – 229.

Weiss MR, Papaj DR (2003). Colour learning in two behavioural contexts: how much can a butterfly keep in mind? *Animal Behaviour*, 65, 425 – 434.

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 李 敏