

草乌花蜜产量的梯度分布及熊蜂自下而上的访花行为

马海萍 赵大贺 廖万金*

(地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875)

摘要: 收益降低假说(declining reward hypothesis)认为熊蜂自下而上的访花顺序是对花蜜产量的直接响应, 先访问下部花蜜产量高的花可以获得更多的收益; 花开口方向假说认为自下而上访花是因为熊蜂更容易看见其上部的花朵。为了验证上述两个假说, 我们于2008年8月在北京小龙门国家森林公园调查了红光熊蜂(*Bombus ignitus*)访问草乌(*Aconitum kusnezoffii*)直立和倒立顶生花序的访问顺序, 测量了直立花序下部雌性阶段花和上部雄性阶段花花蜜的糖浓度、体积, 计算了花蜜中的糖含量。结果表明, 红光熊蜂在直立花序和倒立花序内均以向上运动为主, 分别占总运动次数的62.77%和68.35%; 直立花序下部雌性阶段花花蜜糖浓度比上部雄性阶段花低1.44%, 但是花蜜体积和花蜜中的糖含量都显著高于雄性阶段的花。由于熊蜂访问倒立花序时先访问的是下部的低回报雄性阶段的花, 然后再访问上部高回报的雌性阶段的花, 这与收益降低假说矛盾, 表明红光熊蜂自下而上访问草乌直立花序可能不是受到花蜜产量的调节。

关键词: 熊蜂, 收益降低假说, 飞行轨迹, 花蜜产量, 直立花序

Flight patterns of bumblebees (*Bombus ignitus*) on vertical inflorescences of *Aconitum kusnezoffii*

Haiping Ma, Dahe Zhao, Wanjin Liao*

State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing 100875

Abstract: Nectar-collecting bumblebees usually move upward while foraging in consecutive flowers on vertical inflorescences. This tendency to successively move upwards has been suggested to be a direct response to available nectar rewards. Therefore, bumblebees starting at bottom flowers will visit the most rewarding flowers first. An alternative explanation is that bumblebees have a better view of the flowers above than those below and they fly to those they can most readily see while maintaining an upright orientation. To evaluate these two hypotheses, we recorded flight patterns of bumblebee (*Bombus ignitus*) nectar foraging behaviors on upward and downward vertical inflorescences of monkshood (*Aconitum kusnezoffii*) and measured the difference in the reward for bumblebee from nectar between lower (female phase) and upper (male phase) flowers. We found significant support for the hypothesis explaining bottom-to-up flights while visiting upward vertical inflorescences. Nectar analysis indicated that both nectar volume and sugar content in lower female-phase flowers were significantly higher than those in upper male-phase flowers. Our findings suggest that *B. ignitus* forage from more to less rewarding flowers and depart when gain of reward is low. We also noted bottom-to-up foraging behaviors for both the downward and upward vertical inflorescences. However, pollinators started from less rewarding male-phase flowers, which was inconsistent with the declining reward hypothesis. Our results suggest that gender-biased nectar production towards the female phase does not directly regulate bumblebee foraging sequences, but rather attract bumblebees starting from the bottom female-phase flowers.

Key words: bumblebee, declining reward hypothesis, flight pattern, nectar production, vertical inflorescence

收稿日期: 2012-01-19; 接受日期: 2012-02-17

基金项目: 国家自然科学基金(31121003)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liaowj@bnu.edu.cn

传粉者访问直立花序时通常都是先访问花序基部的花,而后自下而上访问花序内其他花朵。这种访问行为在熊蜂,尤其是采集花蜜的熊蜂中表现得尤为普遍(Pyke, 1978; Utelli & Roy, 2000; Fisogni *et al.*, 2011)。由于传粉者的行为涉及觅食行为的能量收支平衡,所以,对熊蜂自下而上访花行为的解释更多地强调受到花蜜分泌的调节。收益降低假说(declining reward hypothesis)认为,直立花序下部的花较之于上部的花可能具有更多的花蜜或者花蜜具有更高的糖含量,熊蜂自下而上访花是对花蜜产量的直接响应,能够获得更多的能量收益(Pyke, 1978; Carlson & Harms, 2006; Fisogni *et al.*, 2011)。

但是,在一些物种中,即使直立花序下部花的花蜜产量不比上部花高,传粉者仍然表现出自下而上的访问顺序(Pyke, 1978; Heinrich, 1979)。Waddington 和 Heinrich(1979)记录了熊蜂(*Bombus edwardsii*)访问人工花序的行为,发现熊蜂自下而上的访花行为与花蜜产量没有关系,他们认为熊蜂飞出花朵时正好看到上面的花的入口,自下而上访花便于熊蜂找到花的入口。迄今为止,现有的研究结果大多表明熊蜂自下而上的访花行为可能是最优的获得最大能量收益的行为策略(Pyke, 1978; Carlson & Harms, 2006; Fisogni *et al.*, 2011)。但是,目前还没有就熊蜂自下而上访花行为的机制达成共识。

本文以红光熊蜂(*Bombus ignitus*)传粉的草乌(*Aconitum kusnezoffii*)为材料,试图验证熊蜂自下而上访问直立花序的收益降低假说和花开口方向假说。我们在盛花期进行传粉生物学观察,确定红光熊蜂的访问轨迹,定量地描述红光熊蜂自下而上的访问模式。其次,我们选择正在开放的顶生花序,测量标定花序每朵花的花蜜的体积和糖浓度,考察植物提供给传粉者的回报是否沿着花序从下而上有降低的趋势。最后,我们在自然种群中观察红光熊蜂访问倒立顶生花序(由于花梗翻转,草乌花开口仍然朝下)的行为轨迹,确定熊蜂自下而上的访问行为是否受花开口方向的影响。

1 材料与方法

1.1 研究材料

草乌是毛茛科乌头属的一种多年生草本植物。顶生花序由9朵大小近似的花组成。萼片蓝紫色,5

枚离生。花瓣2枚,特化成蜜腺叶,其唇上卷,距在末端成拳卷状,内有蜜腺。雄蕊多数,心皮离生。雄蕊先熟,单花花期6.3 d,其中雄性阶段4.8 d,雌性阶段1.7 d,雌雄功能基本不重叠。红光熊蜂是其主要的有效传粉者(Liao *et al.*, 2009)。调查种群(39°57'36.5" N, 115°27'31.1" E, 海拔995 m)位于北京市小龙门国家森林公园内。

1.2 研究方法

1.2.1 传粉生物学观察

在2008年8月中旬,选取18个草乌分株,其中9个分株自然状态下是直立的,另外9个是倒立的;由于花梗翻转,倒立花序中草乌花开口仍然朝下(图1)。与直立花序相反的是,倒立花序下部的花是雄性阶段的花,上部是雌性阶段的花。在距离大约3 m远的地方于8月17日9:00–12:00和13:00–16:00对这18个分株进行持续观察,记录红光熊蜂在同一个花序内访问的轨迹。

1.2.2 花蜜的测量

选取23个正在开放的直立顶生圆锥花序,保证在花序上同时存在雌性阶段的花和雄性阶段的花。用硫酸纸袋在前一天的下午将整个花序套袋,第二天用20 μ L的毛细吸管吸干开放的每朵花中两个蜜腺分泌的花蜜,测量毛细吸管中花蜜液柱的长度(L),根据 $V = 20 \times L / 9$ 计算花蜜的体积(其中9表示20 μ L毛细吸管的长度,单位cm)。将每次取得的花

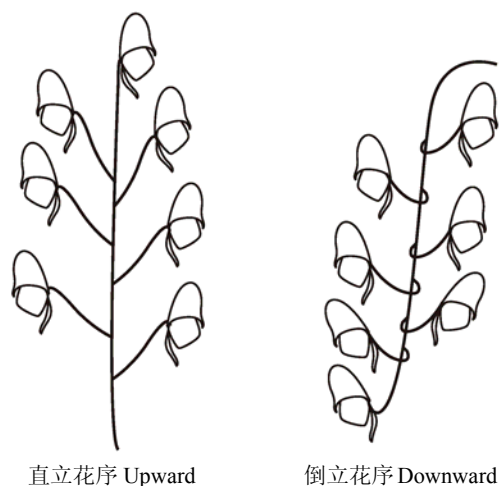


图1 草乌直立花序和倒立花序示意图。倒立花序中,由于花梗翻转,花开口方向与直立花序一致。

Fig. 1 The upward and downward inflorescences in *Aconitum kusnezoffii*. The flowers in the downward inflorescences have the same orientation as in the upward inflorescences.

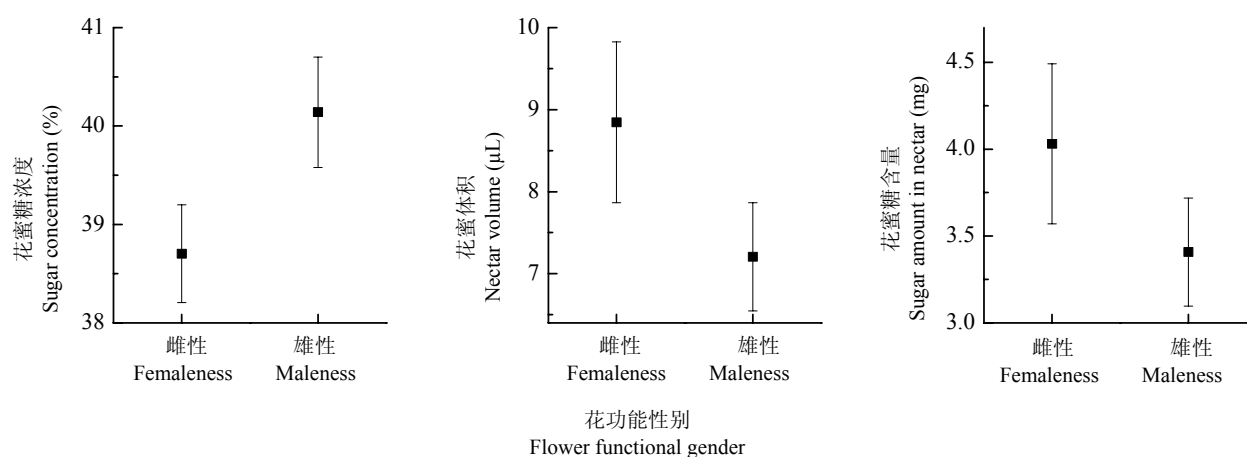


图2 草乌直立花序下部雌性阶段花与上部雄性阶段花花蜜糖浓度、体积和花蜜糖含量的差异

Fig. 2 The difference in nectar volume, sugar concentration and amount in nectar between lower female-phase and upper male-phase flowers within inflorescences in *Aconitum kusnezoffii*

蜜置于糖量计(Atagohand refractometer)上测量糖浓度。花蜜中糖的含量为花蜜体积、浓度、对应浓度下的密度的乘积(Dafni, 1992)。

1.2.3 统计分析

用SPSS 13.0软件中的单个样本 t 检验(one-sample t test)分析熊蜂自下而上访花行为的比例是否显著偏离50%, 以此明确熊蜂是否具有自下而上的访花行为。用配对样本 t 检验(paired-sample t test)分析同一花序上的雌性阶段花和雄性阶段花产生的花蜜在体积、糖浓度和糖含量上的差异。

2 结果

2.1 熊蜂的访花顺序

红光熊蜂访问直立花序和倒立花序时均是以向上运动为主。访问直立花序时, 向上运动次数占总运动次数的62.77%, 显著大于50%($t = 6.676$, $df = 204$, $P < 0.01$); 访问倒立花序时, 熊蜂向上运动的次数占总运动次数的68.35%, 也显著高于50%($t = 8.621$, $df = 205$, $P < 0.01$)。

2.2 雌性阶段和雄性阶段花花蜜产量的差异

草乌顶生直立花序下部的雌性阶段的花在花蜜体积、糖浓度、花蜜中的糖含量这3个性状上均与雄性阶段的花存在显著差异(图2)。下部雌性阶段花花蜜糖浓度比上部雄性阶段花低1.44%($P < 0.01$)。但是, 雌性阶段花产生的花蜜量(8.84 ± 0.98

μL)显著高于雄性阶段的花($7.21 \pm 0.66 \mu\text{L}$, $P < 0.01$)。而且, 对于根据花蜜体积和糖浓度计算出来的花蜜中的糖含量, 雌性阶段花($4.03 \pm 0.46 \text{ mg}$)仍然显著高于雄性阶段的花($3.41 \pm 0.31 \text{ mg}$, $P < 0.05$)。

3 讨论

熊蜂在直立花序上自下而上的访花模式早已被注意到(Pyke, 1978; 张挺峰等, 2006; Fisogni *et al.*, 2011)。Pyke(1978)发现熊蜂在*Aconitum columbianum*等5种植物的直立花序内运动时, 有81–91%自下向上运动。熊蜂按由下向上的顺序访问露蕊乌头(*Aconitum gymrandrum*)的比例更是高达95%(张挺峰等, 2006)。相比于上述熊蜂访问乌头属植物研究中高达80%以上的自下而上访花模式, 红光熊蜂访问草乌时自下而上访花的比例(62.77%)要低一些, 这可能是因为草乌直立花序上部的花和下部的花提供给熊蜂的花蜜在糖含量上差异不大(图2)。

花蜜糖浓度、体积和糖含量的结果表明草乌直立花序下部雌性阶段的花提供给红光熊蜂的回报确实高于上部雄性阶段的花(图2), 这似乎与收益降低假说的预期一致。但是, 红光熊蜂访问倒立花序时也是自下而上的, 而在倒立花序中, 红光熊蜂先访问的是回报物质较少的雄性阶段的花, 继而再访问回报物质较多的雌性阶段的花, 这与收益降低假

说的预期刚好相反, 除非在倒立花序中雄性阶段花提供的花蜜回报高于雌性阶段的花。遗憾的是, 我们没有对倒立花序中雄性阶段和雌性阶段花的花蜜进行测量。值得注意的是, 在倒立花序中, 由于每朵花的花梗向上翻转, 所以, 每朵花的开口方向与直立花序相同, 都是斜向下的。红光熊蜂在这两种情况下访问的花的入口方向是一致的。这与Waddington和Heinrich(1979)提出的假说一致, 他们认为熊蜂自下而上的访花行为可能更多地是熊蜂本身的属性。

草乌花序下部花花蜜回报高于上部花, 可能有助于红光熊蜂从花序下部开始访问(Waddington & Heinrich, 1979)。传粉者从上部雄性阶段的花飞离时, 带走花粉, 飞至下一个花序时, 身上携带的花粉正好可以为花序下部的雌性阶段的花进行异花传粉。等位酶分析结果表明草乌种群水平上的异交率高达85%; 克隆水平上的异交率也在80%以上, 最大值甚至达到97%(Liao *et al.*, 2009)。

综上所述, 熊蜂自下而上访问直立花序的行为更多地是受到熊蜂自身属性的影响, 而不是受花蜜产量的调节。熊蜂传粉的植物形成的花序下部花花蜜回报高于上部花可能主要不是为了调节熊蜂自下而上的访花行为, 而是为了吸引熊蜂从花序下部开始访问, 从而促进植物的异花传粉。

参考文献

- Carlson JE, Harms KE (2006) The evolution of gender-biased nectar production in hermaphroditic plants. *The Botanical Review*, **72**, 179–205.
- Dafni A (1992) *Pollination Ecology: A Practical Approach*. Oxford University Press, New York.
- Fisogni A, Cristofolini G, Rossi M, Galloni M (2011) Pollinator directionality as a response to nectar gradient: promoting outcrossing while avoiding geitonogamy. *Plant Biology*, **13**, 848–856.
- Heinrich B (1979) Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. *Oecologia*, **40**, 235–245.
- Liao WJ, Hu Y, Zhu BR, Zhao XQ, Zeng YF, Zhang DY (2009) Female reproductive success decreases with display size in monkshood, *Aconitum kusnezoffii* (Ranunculaceae). *Annals of Botany*, **104**, 1405–1412.
- Pyke GH (1978) Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theoretical Population Biology*, **13**, 72–98.
- Utelli AB, Roy BA (2000) Pollinator abundance and behavior on *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae): an analysis of the quantity and quality components of pollination. *Oikos*, **89**, 461–470.
- Waddington KD, Heinrich B (1979) The foraging movements of bumblebees on vertical “inflorescences”: an experimental analysis. *Journal of Comparative Physiology*, **134**, 113–117.
- Zhang TF (张挺峰), Duan YW (段元文), Liu JQ (刘建全) (2006) Pollination ecology of *Aconitum gymnanthum* (Ranunculaceae) at two sites with different altitudes. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **44**, 362–370. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 闫文杰)