

DOI: 10.5846/stxb202101070071

肖汉文, 黄艳波, 王琦, 魏宇昆. 高山物种栗色鼠尾草 (*Salvia castanea* Diels) 访花昆虫多样性与传粉行为变化. 生态学报, 2022, 42(5): 1841-1853.  
Xiao H W, Huang Y B, Wang Q, Wei Y K. Diversity of visiting insects and changes of pollinator behavior in alpine species *Salvia castanea* Diels (Lamiaceae). Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(5): 1841-1853.

# 高山物种栗色鼠尾草 (*Salvia castanea* Diels) 访花昆虫多样性与传粉行为变化

肖汉文<sup>1,2</sup>, 黄艳波<sup>1,2</sup>, 王琦<sup>1,2</sup>, 魏宇昆<sup>1,2,\*</sup>

1 上海辰山植物园, 上海 201602

2 华东野生濒危资源植物保育中心, 上海 201602

**摘要:**唇形科鼠尾草属是世界性分布、物种多样性丰富的大类群, 具有独特的传粉模式和多样化的生态类型及繁殖策略, 以往对鼠尾草属的花结构和雄蕊杠杆的生态功能、雄蕊杠杆机制对传粉者空间变异的进化响应和表型选择等方面已有较深入的研究, 但至今对分布于不同区系代表性物种的传粉者组成、访花行为和繁育系统特征仍知之甚少。对分布于喜马拉雅东段至横断山高海拔地区栗色鼠尾草的传粉生态、交配系统和繁殖特性进行了研究, 分析了 2014 年至 2016 年的年际间、2014 年晴天和阴雨天的传粉者组成和传粉行为变化, 探讨了这些变化对繁殖成功的影响。研究结果表明: 3 年共发现栗色鼠尾草有 9 种访花昆虫, 传粉者组成及其行为变化较为明显。2014 年有桔尾熊蜂 *Bombus friseanus*、灰熊蜂 *B. grahami*、圣熊蜂 *B. religiosus* 和中华蜜蜂 *Apis cerana* 4 种有效传粉昆虫, 2015 年仅有桔尾熊蜂是有效传粉者, 而 2016 年的有效传粉昆虫改变为灰熊蜂和圣熊蜂。栗色鼠尾草的盗蜜现象较为普遍, 主要盗蜜昆虫为灰熊蜂和桔尾熊蜂。桔尾熊蜂访花行为的年际变化较大, 受天气条件的影响明显, 同时其有效传粉行为可能显著影响了灰熊蜂的盗蜜行为。栗色鼠尾草的繁育系统为专性异交, 主要依靠传粉者进行授粉, 缺少传粉者时低程度的主动自花授粉可为其提供繁殖保障, 且没有花粉限制和近交衰退。研究揭示了在高海拔地区, 多变的天气条件可能显著影响着鼠尾草属植物的传粉者种类组成、访花行为和传粉效率, 进而影响植物的繁殖成效和种群稳定。有效传粉频率是保证栗色鼠尾草较高自然结实率的主要因素, 在一定程度上, 盗蜜强度对繁殖成功具有中性的影响。本研究结果为阐明高山鼠尾草物种的繁殖如何受气候环境变化的影响, 以及保证繁殖成功的可能策略奠定基础。

**关键词:** 鼠尾草属; 传粉者多样性; 多变气候; 繁育系统; 盗蜜

## Diversity of visiting insects and changes of pollinator behavior in alpine species *Salvia castanea* Diels (Lamiaceae)

XIAO Hanwen<sup>1,2</sup>, HUANG Yanbo<sup>1,2</sup>, WANG Qi<sup>1,2</sup>, WEI Yukun<sup>1,2,\*</sup>

1 Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602, China

2 Eastern China Conservation Center for Wild Endangered Plant Resources, Shanghai 201602, China

**Abstract:** *Salvia* L. (Lamiaceae) is a worldwide genus with rich species diversity, a variety of habitat types and unique pollination mode. Previous studies have focused on flower structure and ecological function of stamen lever mechanism, the evolutionary response of stamen lever mechanism to spatial variation in pollinators and phenotypic selection of *Salvia*. However, the pollinator's compositions, behavior and reproductive success of representative *Salvia* species distributed in different flora have been rarely studied. We studied the pollination ecology, breeding system and reproductive characteristics of *Salvia castanea*, which is widely distributed from the eastern Himalayas to the Hengduan Mountains, we analyzed the

**基金项目:**中国科学院战略生物资源科技支撑体系运行专项 (ZSZY-001); 上海市科委科技计划项目 (20392000600); 上海市绿化和市容局辰山专项课题 (G172410, G182409)

收稿日期: 2021-01-07; 网络出版日期: 2021-10-28

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ykwei@aliyun.com

composition of pollinators and the interannual changes of pollinator behavior from 2014 to 2016, the daily changes between sunny and rainy days in 2014, and discussed their effects on the reproduction. The results showed that a total of 9 species of visiting insects were found in *Salvia castanea* during three years and the change of pollinator's composition and their behavior was obvious. In 2014, *S. castanea* was legitimately visited by four species including *Bombus friseanus*, *B. grahami*, *B. religiosus*, and *Apis cerana*. In 2015, the pollinators were reduced to only one species, *B. friseanus*, however, in 2016, there were two legitimate pollinators, *B. grahami* and *B. religiosus*. The nectar robbery is common in *S. castanea*, and the main robbers are *B. grahami* and *B. friseanus*. We found that visiting behavior of *B. friseanus* showed inter-annual variation and was largely affected by climate, while the nectar robbery of *B. grahami* probably was affected by activities of *B. friseanus*. The breeding system for *S. castanea* was obligate outcrossing, which mainly depended on pollinators for seed set. In the absence of pollinators, low degree of autonomous selfing can provide reproductive assurance for *S. castanea*, and there was no pollen-limitation and inbreeding depression. Our results revealed that in alpine regions, climate was changeable and weather conditions significantly affected composition of pollinators visit behavior and pollination efficiency, which might, in turn affect reproductive success and population stability of plants. Legitimately, visitation rate is the main factor for ensuring high seed set of *S. castanea* in open pollination condition, and nectar robbery could maintain a neutral effect on reproductive success at a certain level. Our results of this study provide valuable insights for illustrating how the reproduction of alpine *Salvia* species is affected by climate and environmental changes and reproductive strategies to ensure reproductive success.

**Key Words:** *Salvia*; pollinator diversity; variable climate; breeding system; nectar robbery

鼠尾草属(*Salvia* L.)是唇形科(Lamiaceae)世界性分布的最大属,约 1000 种<sup>[1-2]</sup>,主要分布于北半球的温带、亚热带和南半球的亚热带高海拔地区<sup>[3-5]</sup>。根据传粉者类型,鼠尾草属可分为蜂媒传粉(蜂媒花, melittophilae)和鸟媒传粉(鸟媒花, ornithophily)。蜂媒传粉物种主要分布于欧亚大陆、地中海沿岸、非洲东部及南非、澳洲以及北美部分地区;鸟媒传粉物种分布于北美西部至墨西哥、中美洲和南美洲安第斯山脉及东部<sup>[3,6]</sup>。从鼠尾草属的多样性分布中心来看,墨西哥北部至南美洲中部的多样性程度最高,东亚、西亚及地中海区系也是多样性分布中心<sup>[7]</sup>,中南美洲是进化类群的物种分化中心<sup>[8]</sup>。鼠尾草属的 2 对雄蕊中的一对退化不育,而另一对雄蕊的花丝与伸长的药隔形成具活动关节的杠杆结构,这种结构与昆虫和蜂鸟的体型及传粉行为高度适应,反映出该属在唇形科中特有且演化程度较高的系统位置<sup>[9]</sup>,杠杆状雄蕊可能是该属适应辐射和多样性形成的关键性状<sup>[10]</sup>。

作为鼠尾草属的 3 个主要多样性分布中心之一的东亚<sup>[11]</sup>,该分支可能独立起源于中国西南的横断山至喜马拉雅山脉东段<sup>[12-14]</sup>。根据花器官结构和花粉接触传粉昆虫的部位,将东亚区系的鼠尾草属物种划分为 3 种传粉模式类型:短药隔杠杆、长药隔杠杆和退化杠杆<sup>[15]</sup>。在形态分类上,短药隔杠杆类型属于弧隔鼠尾草亚属(Subg. *Salvia* Benth.),是中国鼠尾草属下最大的分类群,包含 44 个种<sup>[16]</sup>。该类型物种花冠较大,雄蕊药隔伸长较短,一般呈弧形,上下臂花粉囊均发育,传粉时雄蕊上下臂的运动幅度较小,与典型长药隔类型相比(如丹参 *S. miltiorrhiza*),杠杆作用较弱,以背部杠杆传粉模式为主,兼有其他传粉方式,物种的分布区集中在海拔 2000 m 以上的中国西南高山和喜马拉雅山脉两侧,以横断山区物种多样性最为丰富<sup>[15-16]</sup>。

对鼠尾草属花器官结构、功能和传粉生态学的研究,以往侧重于花结构和雄蕊杠杆的生态功能<sup>[17-18]</sup>、杠杆机制对传粉者空间变异的进化响应和表型选择等方面<sup>[19-21]</sup>,对鼠尾草属的传粉昆虫多样性少有报道<sup>[22]</sup>,传粉生态学与繁育系统的了解不够深入<sup>[2,22-27]</sup>。以上传粉与繁育基础研究的缺乏,对深入认识鼠尾草属的物种多样性形成、进化适应和种群稳定,以及与昆虫相互作用的关系受到限制<sup>[7]</sup>。栗色鼠尾草(*Salvia castanea*)主要分布在中国云南、四川和西藏等省区,以及不丹、尼泊尔和印度,分布范围较广,种群数量较大,生态型较丰富,是研究上述问题的理想材料<sup>[15-16]</sup>。基于此,本研究选取栗色鼠尾草为材料,试图回答的主要

问题包括:1)在一个较长时间跨度内(连续3年)栗色鼠尾草的访花昆虫和有效传粉昆虫的多样性如何;2)高海拔分布物种(以栗色鼠尾草为例)在年际间和不同天气条件下(晴天和阴雨天)的传粉者行为是否有变化以及如何变化;3)栗色鼠尾草的繁育系统如何,以阐明高山鼠尾草物种的繁殖如何受气候环境变化的影响,以及保证繁殖成功的可能策略。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究样地及物种概况

本研究选择云南省玉龙县境内的玉龙雪山(27°09' N, 100°15' E)东坡为观测实验样地,样地生境为高山林缘草甸,平均海拔 3050 m,面积约 400 m<sup>2</sup>,样地内植株个体数量为 50—60 株。该地区属于西南季风和印度洋季风气候,干湿季分明,11 月至次年 5 月为旱季,6 月至 10 月为雨季,年平均气温 12.8℃,年均降水量 935 mm<sup>[28—29]</sup>。栗色鼠尾草为多年生草本植物,分布海拔在 2500—3500 m,生于疏林、林缘或林缘草地,株高为 30—65 cm,根系粗大,叶宽大密集多数基生,叶片较厚且多毛。

### 1.2 花器官形态特征与开花物候

我们对单株花序总数、花序侧生分枝数、单一分枝轮伞花序数、轮伞花序小花总数、轮伞花序同时开放小花数、单株总花数和单株每天总开花数进行统计记录。用电子游标卡尺(精确度:0.01 mm)对花各部结构进行测量,测量的各部分如图 1 所示。包括花冠长(corolla length, col)、花冠宽(corolla width, cow)、花冠高(corolla height, coh)、冠筒长(tube length, tul)、冠口高(entrance height, enh)、冠口宽(entrance width, enw)、花丝长(filament length, fil)、药隔长(connective length, conl)、药隔上臂长(length of upper connective arm, luca)、药隔下臂长(length of lower connective arm, llca)、雌蕊长(pistil length, pil)等。在栗色鼠尾草盛花期的 8—9 月,详细记录单花花期、单株花序花期和群体花期。

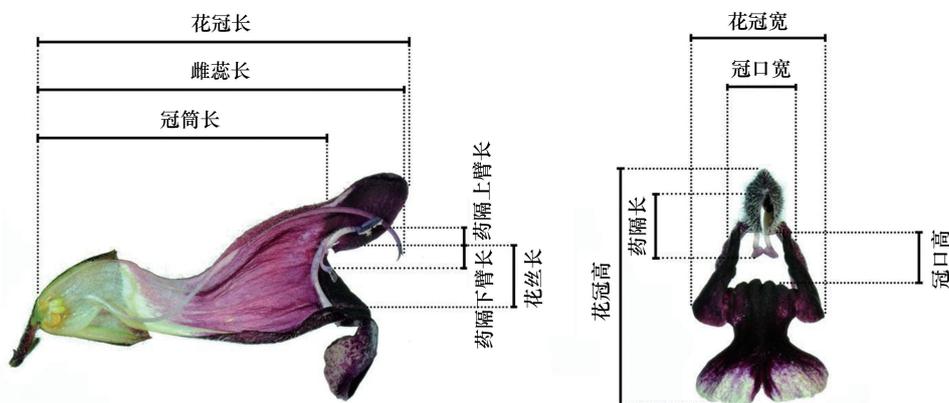


图 1 栗色鼠尾草花器官测量示意图

Fig.1 Measurement schematic diagram of *Salvia castanea* flower

col: 花冠长 Corolla length; cow: 花冠宽 Corolla width; coh: 花冠高 Corolla height; tul: 冠筒长 Tube length; enh: 冠口高 Entrance height; enw: 冠口宽 Entrance width; fil: 花丝长 Filament length; conl: 药隔长 Connective length; luca: 药隔上臂长 Length of upper connective arm; llca: 药隔下臂长 Length of lower connective arm; pil: 雌蕊长 Pistil length

### 1.3 访花昆虫的行为和传粉特征

在 2014—2016 年的盛花期,选择晴好天气条件(2014 年 9 月 10—12 日;2015 年 9 月 4、5 和 8 日;2016 年 9 月 13、15、17 和 18 日),并在 2014 年选择不同日期的全天阴雨条件(2014 年 9 月 8—9 日),用 SONY 数码摄录机(HDR-CX510E)连续观察录制白天(8:00—18:00)样地内固定标记的栗色鼠尾草单株花序所有访花昆虫及其访花行为,鉴定昆虫种类,统计访花昆虫的数量和访花次数,对访花昆虫进行形态指标测量,包括体长(body length)、胸宽(thorax width)、胸厚(thorax thickness)和喙长(tongue length)。

参考 Talavera 等<sup>[30]</sup> 以及龚燕兵和黄双全<sup>[31]</sup> 的方法, 确定访花昆虫行为, 统计计算传粉昆虫的访花时间及频率等传粉特征指标, 具体内容如下: 1) 访花行为 (visiting behavior): 分为 3 种类型, 包括有效传粉 (effective pollination): 访花昆虫在进入鼠尾草冠筒吸取花蜜的同时, 将其携带的花粉带入或将正在访问花朵的花粉携带出去, 并完成有效授粉的过程; 盗蜜 (nectar robbery): 这类昆虫访花时并不进入花冠筒, 而是通过在花萼上打洞取食花蜜, 也不会触碰柱头及传递花粉, 是一种非有效的传粉行为; 取食花粉 (feeding pollen): 访花时, 这类昆虫仅落至在花冠口取食花粉, 并不触碰柱头, 无法完成授粉过程, 也是一种非有效的传粉行为。2) 访花相对频次 (relative frequency,  $F$ ): 指某一种访花昆虫在记录视频中的出现次数占所有访花昆虫出现总次数的相对比例。3) 昆虫单花访花时间 (visiting time per flower,  $T$ ): 即访花者从登陆花冠口到访花结束后飞离花冠的时间。4) 活跃度 (activity rate,  $AR$ ): 以单只昆虫每分钟的访问花朵数量表示, 代表了此种昆虫对栗色鼠尾草的偏好程度和传粉潜力。5) 访花频率 (visitation rate): 用指数  $I_{VR} = F \times AR$  表示, 访花频率同时考虑了某种昆虫的活跃度及其出现的相对频次。6) 昆虫访花日动态, 特指某一种访花昆虫, 在单位时间段的访花总次数占当天总开放花朵数的比例日变化曲线。

#### 1.4 栗色鼠尾草的繁育系统特征

通过以下不同处理方式, 可以了解栗色鼠尾草的繁育系统特征: 1) 开放授粉 (open pollination), 检测自然状态下的结实率; 2) 直接套袋 (bagged), 检测其主动自交结实情况; 3) 同株异花授粉 (geitonogamy), 去雄后人工同株异花授粉, 检测自交亲和性的结实情况; 4) 异株异花授粉 (xenogamy), 去雄后人工异株异花授粉, 检测异交亲和性的结实情况; 5) 去雄不套袋 (emasculated and unbagged), 剪除未成熟雄蕊, 检测自然条件下昆虫传粉的结实情况。上述每种处理随机选择 15 株上共计 101—158 朵花, 待果实完全成熟后统计结实率。

另外, 为了划分繁育系统类型, 还需计算花粉与胚珠比 ( $P/O$ ), 即每朵花的平均花粉数量除以胚珠数量。以及异交指数 (outcrossing index,  $OCI$ ), 参考 Dafni<sup>[32]</sup> 的方法进行异交指数的计算 1) 花朵直径  $< 1$  mm 时记为 0; 1—2 mm 时记为 1; 2—6 mm 时记为 2; 花朵直径  $> 6$  mm 时记为 3。2) 花药开裂时间与柱头可授时期的间隔, 雌雄蕊同时成熟或雌蕊先熟记为 0; 雄蕊先熟记为 1。3) 花药与柱头的空间相对位置, 相同高度记为 0; 空间分离记为 1。三者之和即为  $OCI$  值。评判标准为:  $OCI=0$  时, 繁育系统为闭花受精型;  $OCI=1$  时, 繁育系统为专性自交型;  $OCI=2$  时, 繁育系统为兼性自交型;  $OCI=3$  时, 繁育系统为自交亲和型, 有时需要传粉者;  $OCI \geq 4$  时, 繁育系统为异交型, 部分自交亲和, 需要传粉者。

#### 1.5 数据分析

所有数据用 SPSS 22.0 (Chicago, IL, USA) 进行分析, 2014 和 2016 年花各部形态指标的比较采用  $t$  检验, 连续 3 年花序数量和开花特征, 2014 年和 2015 年不同处理方式的结实率用单因素方差分析, 并用 Tukey 分析进行事后两两比较, 检验差异源。

## 2 结果

### 2.1 栗色鼠尾草的开花特征、花形态与传粉方式

每年, 栗色鼠尾草的始花期在 07 月 25 日左右, 盛花期为 9 月 5 日—21 日, 至 10 月 10 日左右完全凋谢, 果期大约为 8 月 10 日—10 月 20 日。2014 年我们记录的单花花期为  $(74.58 \pm 6.13)$  h ( $n=14$ ), 单株花序花期为  $(13.67 \pm 0.27)$  d ( $n=3$ ), 群体花期约 78 d。决定鼠尾草开花特征和影响传粉行为比较重要的指标, 如 3 年平均的单株花序总数为  $(4.49 \pm 0.21)$  个, 花序侧生分枝数是  $(5.94 \pm 0.74)$  个, 单株总花数为  $(563.61 \pm 43.86)$  朵, 单株每天总开花数为  $(65.71 \pm 12.16)$  朵。其中 3 年平均花序侧生分枝数 (平均为 5.94,  $F=11.652$ ,  $df=2/135$ ,  $P<0.001$ ) 和单株每天总开花数 (平均为 65.71,  $F=15.508$ ,  $df=2/259$ ,  $P<0.001$ ) 有极显著差异, 主要表现在 2015 年均值显著低于 2014 和 2016 年, 3 年的花序各层次的平均数量及开花特征见表 1。

栗色鼠尾草的花呈现两侧对称的筒状结构, 花冠口较宽, 冠筒中部至基部明显变窄且呈“S”形弯曲, 上唇略上翘, 下唇外翻垂直下伸。4 枚雄蕊 2 枚完全退化不育, 另外 2 枚可育雄蕊演化为特殊的杠杆结构, 即每个

花粉囊中的药隔显著伸长将 2 个药室撑开,而花丝与药隔的连接处形成具有类似“关节”(joint, j)的组织,以使得药隔可以关节为轴,进行上下运动,关节以上称为上臂(upper connective arm, uca),以下称作下臂(lower connective arm, lca),上臂具有可育的花粉囊,组成上臂花药(upper arm anther, uaa),成熟后纵向开裂散粉,隐藏在上唇内部,下臂具有较小的花粉囊,组成下臂花药(lower arm anther, laa),下臂花药内侧靠合,只产生很少的花粉,成熟后横向开裂散粉(图 1;图 2D—F)。2 个花丝生于冠筒底部,靠近冠筒口两侧,略向冠筒中间倾斜。柱头(stigma, s)稍伸出花冠,成熟后显著二裂(图 2G)。花冠筒基部具有一个花盘(disc, d),可分泌花蜜(图 2G)。柱头完成授粉后花冠脱落,花萼宿存包裹 4 枚小坚果(nutlet)。

栗色鼠尾草群体花期长,单株花朵数多,花序由轮伞花序组成假圆锥花序,单花具有熊蜂偏好型(typical bumblebee flower)的筒状结构。栗色鼠尾草花形态结构属于典型的短药隔传粉模式,杠杆作用较弱,以背部杠杆传粉模式为主,花粉常涂抹在传粉者头部或背部(图 2H),借助腹部传粉的情况较少。

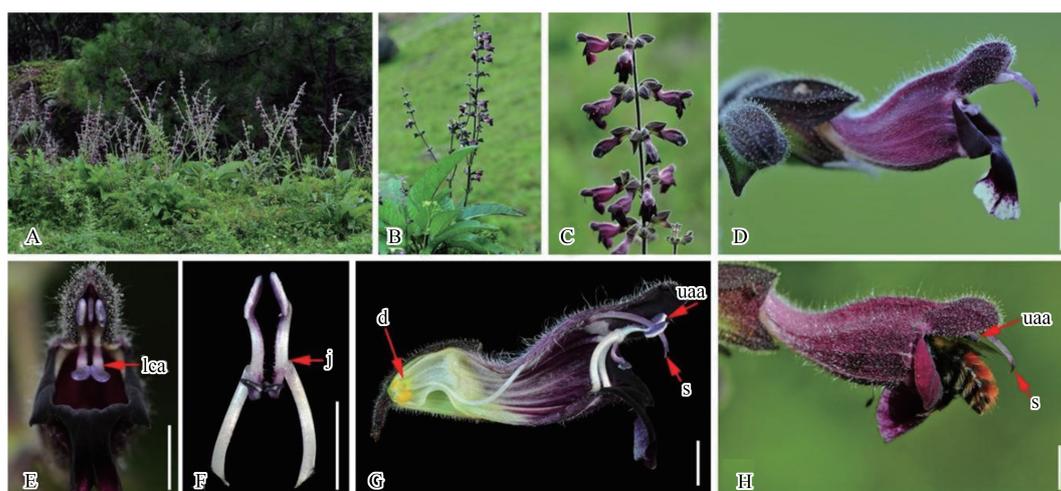


图 2 栗色鼠尾草的花形态与传粉机制

Fig.2 Morphology traits and pollination mechanism of *Salvia castanea*

A. 栗色鼠尾草群落及生境; B. 植株形态; C. 单花序形态; D. 单花形态; E. 花正面观(lca, 药隔下臂); F. 雄蕊(示药隔及花丝; j, 关节, joint); G. 花纵切面观(d, 花盘, disc; uaa, 上臂花药; s, 柱头, stigma); H. 传粉者钻入花冠筒取食花蜜并传粉(uaa, 上臂花药; s, 柱头)(图中 D—H 的标尺为 5mm)

表 1 栗色鼠尾草花序数量特征及年际差异比较

Table 1 Comparison of inflorescence number characteristics and interannual variation for 3 consecutive years of *Salvia castanea*

年份 Year	单株花序总数 No. of inflorescences per individual plant	花序侧生分枝数 No. of branches per inflorescence	单分枝轮 伞花序数 No. of verticillasters per branch	轮伞花序 小花总数 No. of flowers per verticillaster	轮伞花序同时 开放小花数 No. of blooming flowers per verticillaster at same day	单株总花数 No. of flowers per individual plant	单株每天 总开花数 No. of blooming flowers per individual plant per day
2014 年	5.00±1.58a (n=5)	7.60±0.40a (n=5)	7.00±0.55a (n=5)	6.40±0.76a (n=5)	1.92±0.81a (n=120)	515.83±140.30a (n=6)	91.00±19.69a (n=6)
2015 年	4.31±0.64a (n=13)	4.50±0.20b (n=56)	6.40±1.60a (n=107)	5.44±0.09ab (n=120)	1.88±0.11a (n=120)	504.17±114.90a (n=12)	39.45±3.95b (n=232)
2016 年	4.17±0.37a (n=18)	5.73±0.24a (n=75)	6.82±0.16a (n=180)	4.91±0.31b (n=11)	2.00±0.27a (n=11)	670.83±81.73a (n=18)	66.68±9.64a (n=22)
平均值 Average	4.49±0.21 (n=3)	5.94±0.74 (n=3)	6.74±0.15 (n=3)	5.58±0.36 (n=3)	1.93±0.03 (n=3)	563.61±43.86 (n=3)	65.71±12.16 (n=3)

不同的小写字母表示年际间差异显著( $P < 0.05$ )

## 2.2 栗色鼠尾草的访花昆虫及其行为

### 2.2.1 访花昆虫及其行为多样性

我们对栗色鼠尾草连续 3 年的观察,共记录到 9 种访花昆虫(图 3)。按照访花行为和传粉有效性可分为 3 类:第一类是有效传粉昆虫,包括桔尾熊蜂 *Bombus friseanus*、灰熊蜂 *B. grahami*、圣熊蜂 *B. religiosus* 和中华蜜蜂 *Apis cerana*。3 种熊蜂的传粉行为相似,传粉时昆虫落置在下唇的着陆点,随后进入花冠筒取食花蜜的同时,推动位于花冠口中间的下臂,通过杠杆作用,将上臂花粉涂抹在传粉者背部,并携带出花冠,将其传递到相邻小花已成熟向下弯曲的雌蕊柱头,完成传粉过程。中华蜜蜂访花时,可正面推动杠杆运动,下臂花药可以将花粉传到蜜蜂头部,当正面无法推动杠杆运动时,蜜蜂可倒挂着进入花冠,带动杠杆上臂向下翻转将花粉落置在腹部(图 3A—D);第二类是盗蜜昆虫,包括灰熊蜂 *B. grahami*、桔尾熊蜂 *B. friseanus* 和小雅熊蜂 *B. lepidus*,它们访花时并不进入冠筒,而是通过在花萼上打洞取食花蜜,也不会触碰柱头及传递花粉(图 3E—G);第三类昆虫取食花粉,包括宽跗蚜蝇属 *Platycheirus*. sp、鼻颜蚜蝇属 *Rhingia*. sp、黑带食蚜蝇 *Episyrphus balteatus* 和隧蜂科彩带蜂属 *Nomia*. sp 的物种,这些昆虫仅落至在花冠口取食花粉而并不触碰柱头,无法完成授粉过程,是一种非有效的传粉行为(图 3H—K)。研究表明:圣熊蜂、小雅熊蜂、中华蜜蜂、宽跗蚜蝇属、鼻颜蚜蝇属、黑带食蚜蝇和彩带蜂属具有单一的访花行为,桔尾熊蜂和灰熊蜂则表现 2 种不同的访花现象,既能够有效传粉,也存在盗蜜行为。



图 3 栗色鼠尾草的访花昆虫及其访花行为

Fig.3 Visiting insects of *Salvia castanea* and their behaviors

有效传粉昆虫 (legitimately pollination): A. 桔尾熊蜂 *B. friseanus*; B. 灰熊蜂 *B. grahami*; C. 圣熊蜂 *B. religiosus*; D. 中华蜜蜂 *Apis cerana*; 盗取花蜜 (nectar robbery): E. 灰熊蜂 *B. grahami*; F. 桔尾熊蜂 *B. friseanus*; G. 小雅熊蜂 *B. lepidus*; 取食花粉 (feeding pollen): H. 宽跗蚜蝇属 *Platycheirus*. sp; I. 鼻颜蚜蝇属 *Rhingia*. sp; J. 黑带食蚜蝇 *Episyrphus balteatus*; K. 彩带蜂属 *Nomia*. sp; (图中标尺均为 5mm)

### 2.2.2 昆虫访花行为的年际变化

在良好的天气条件下,栗色鼠尾草传粉昆虫的年际(2014—2016 年)变化很明显,2014 年以有效传粉行为占绝对优势,至 2015 年发生逆转,有效传粉者的种类和传粉频率均急剧下降,并以盗蜜占绝对优势,尽管 2016 年的有效传粉频率有所恢复,但仍低于 2014 年。此外,连续 3 年访花昆虫的组成上也发生了明显变化,如具有相同行为的昆虫种类发生变化,以及同一种昆虫在年际间的访花行为发生了根本性的转变——从有效传粉改变为盗蜜。

2014 年的传粉昆虫组成为桔尾熊蜂、灰熊蜂、圣熊蜂和中华蜜蜂,其中桔尾熊蜂的相对访花频次为  $0.65 \pm 0.04$  ( $n=3$ ),访花频率最高为 2.59,是最主要的有效传粉者。2 种盗蜜昆虫尽管具有相对较高的活跃度(桔尾熊蜂 7.47,灰熊蜂 8.37),但访花频率较低(桔尾熊蜂 0.07,灰熊蜂 0.03),而取食花粉昆虫的活跃度(宽跗蚜蝇属 0.88、鼻颜蚜蝇属 1.46、彩带蜂属 1.68)和访花频率均极低(均低于 0.08,表 2)。然而,2015 年的传粉昆虫种类和有效传粉次数均显著减少,仅有桔尾熊蜂 1 种传粉昆虫,传粉频次( $0.06 \pm 0.02$ )和频率(0.15)也降至很低的水平,大多数的传粉行为转变为盗蜜,桔尾熊蜂由 2014 年的主要传粉者转变为主要盗蜜者,盗蜜频次( $0.74 \pm 0.10$ )和频率(7.14)均较高。至 2016 年则完全未发现桔尾熊蜂的活动,而是由灰熊蜂和圣熊蜂进行传粉,尽管两种传粉者的访花频次较低,但圣熊蜂单花访花时间较短( $3.10 \pm 0.23$  s/朵),具有相对较高的活跃度(19.35)和访花频率(3.68),盗蜜者则转变为灰熊蜂和小雅熊蜂,同时灰熊蜂有相对较高的盗蜜频次( $0.71 \pm 0.21$ )和频率(16.58),而取食花粉的 2 种昆虫也具有较长的单花访问时间以及较低的访花频次和频率(表 2)。

### 2.2.3 昆虫访花行为与天气的相关性

本研究对 2014 年的晴天与阴雨天气的昆虫访花行为进行了对比观测,在两种天气条件下,尽管访花昆虫的组成没有改变,但不同访花昆虫出现的相对频次变化较显著(表 2)。晴天时,桔尾熊蜂占有所有访花昆虫的相对频次为  $0.65 \pm 0.04$ ,有效传粉频率为 2.59,全天超过一半的访花均为桔尾熊蜂的有效传粉。阴雨天气时,尽管访花昆虫的组成变化不大,但有效传粉的数量明显下降,转变为灰熊蜂的盗蜜为主(相对频次  $0.29 \pm 0.14$ ,访花频率 2.43),桔尾熊蜂的相对频次和有效传粉频率则分别降为  $0.20 \pm 0.07$  和 0.80。同样的,圣熊蜂的访花频率也明显受到了天气状况的影响,而中华蜜蜂的影响却小很多。取食花粉在总的访花行为中占比较小,尤其在晴天条件下,但阴雨天宽跗蚜蝇属昆虫取食花粉频率有比较高的水平(表 2)。

桔尾熊蜂和圣熊蜂在两种天气条件下有相似的日动态规律,晴天主要都是传粉行为,而阴雨天的传粉频率明显降低,但总体趋势均为单峰型,即中午的访花频率最高,早晚频率降低(图 4)。中华蜜蜂的日动态则略有不同,晴天主要在 8:00—13:00 进行传粉,阴雨天传粉频率没有明显规律,但基本出现在 11:00 以后。从图 4 中可以看出,晴天总有效传粉为单峰曲线,最大传粉频率出现在中午 13:00—14:00,随后快速下降;阴雨天总有效传粉频率日变化也为单峰型,峰值稍有提前,且总体频率值显著降低。盗蜜的情况与有效传粉正好相反,阴雨天的访花频率显著高于晴天,且日变化呈现双峰曲线,早晚较高而中午较低。两种天气条件下取食花粉的日动态变化不显著,只有阴雨天早晚较高,而其他时间段天气对此行为的影响不大,均呈现较低的水平。

## 2.3 栗色鼠尾草的繁育系统

栗色鼠尾草每朵花的花粉数量为  $12915.03 \pm 1964.70$  ( $n=10$ ),每朵花具 4 个胚珠,花粉胚珠比(P/O)为  $3228 \pm 491$ ;栗色鼠尾草的花朵直径  $>6$  mm,雌蕊先熟,雌雄异位,因此花朵异交指数(OCI) = 5,根据 P/O 和异交指数,栗色鼠尾草繁育系统为专性异交,需要传粉者。

栗色鼠尾草 2 年的不同处理间结实率整体上存在显著差异(图 5,2014,  $F=147.328$ ,  $df=4/647$ ,  $P<0.001$ ; 2015,  $F=216.591$ ,  $df=4/711$ ,  $P<0.001$ )。连续 2 年栗色鼠尾草都具有较高的自然结实率(2014, ( $88.58 \pm 1.54$ )%; 2015, ( $71.54 \pm 1.56$ )%,  $P<0.001$ )和较低的自交结实率(2014, ( $34.83 \pm 1.89$ )%; 2015, ( $15.48 \pm 1.94$ )%,  $P<0.001$ ),且 2015 年均显著低于 2014 年(图 5)。2 年套袋的自交结实率显著低于其他处理的结实率(图 5,2014,  $P<0.001$ ; 2015,  $P<0.001$ ),说明栗色鼠尾草主要依靠传粉者授粉,相同年份的开放授粉和异株异花授粉的结实率(图 5,2014,  $P>0.940$ ; 2015,  $P>0.835$ )没有显著差异,说明栗色鼠尾草的传粉不受花粉限制,自然去雄和开放授粉的结实率(图 5,2014,  $P>0.271$ ; 2015,  $P>0.308$ )也没有显著差异,表明传粉也不受传粉者的限制,同株异花授粉和异株异花授粉的结实率(图 5,2014,  $P>0.858$ ; 2015,  $P>0.979$ )之间无显著差异,说明栗色鼠尾草没有近交衰退。

表 2 连续 3 年栗色鼠尾草访花昆虫的访花特征及行为变化  
Table 2 Visiting characteristics and behavioral changes of *Sabia castanea* for 3 consecutive years

访花昆虫 Visiting insects	访花行为 Visiting behaviors	2014				2015				2016				
		晴天频次 Relative frequency (Sunny, n=3)	阴雨天 Relative frequency (Rainy, n=2)	单花访 花时 间 Visiting time per flower (s)	活跃度 Activity rate	晴天访 花频率 rate(Sunny)	阴雨天 访花频率 rate(Rainy)	单花访 花时 间 Visiting time per flower (s)	活跃度 Activity rate	晴天访 花频率 rate (Sunny, n=4)	晴天访 花频率 rate (Sunny, n=3)	单花访 花时 间 Visiting time per flower (s)	活跃度 Activity rate	访花频率 Visitation rate (Sunny)
桔尾熊蜂 <i>Bombus friseanus</i>	传粉	0.65±0.04	0.20±0.07	15.08±0.99 (n=255)	3.98	2.59	0.80	0.06±0.02 (n=14)	24.29±4.23 (n=14)	2.47	0.15	NA	NA	NA
桔尾熊蜂 <i>B. friseanus</i>	盗蜜	0.01±0.01	0.09±0.05	8.03±0.80 (n=40)	7.47	0.07	0.67	0.74±0.10 (n=163)	5.97±0.34 (n=163)	10.05	7.14	NA	NA	NA
灰熊蜂 <i>B. grahami</i>	传粉	0.004±0.004	NA	23.50±5.50 (n=2)	2.55	0.01	NA	NA	NA	NA	NA	0.01±0.01 (n=50)	11.52±1.00 (n=50)	0.05
灰熊蜂 <i>B. grahami</i>	盗蜜	0.003±0.002	0.29±0.14	7.17±0.98 (n=62)	8.37	0.03	2.43	0.21±0.09 (n=77)	4.71±0.60 (n=77)	12.74	2.55	0.71±0.21 (n=63)	2.57±1.53 (n=63)	16.58
圣熊蜂 <i>B. religiosus</i>	传粉	0.16±0.08	0.02±0.02	13.31±1.73 (n=76)	4.51	0.72	0.09	NA	NA	NA	NA	0.19±0.17 (n=50)	3.10±0.23 (n=50)	3.68
中华蜜蜂 <i>Apis cerana</i>	传粉	0.03±0.01	0.05±0.02	10.47±1.54 (n=29)	5.73	0.17	0.29	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
宽跗野蝇属 <i>Platycheirus</i> sp.	取食 花粉	0.08±0.05	0.29±0.14	68.16±7.30 (n=123)	0.88	0.07	0.26	NA	NA	NA	NA	0.04±0.02 (n=42)	46.67±7.33 (n=42)	0.05
鼻颜野蝇属 <i>Rhingia</i> sp.	取食 花粉	0.04±0.02	0.04±0.04	41.05±5.14 (n=36)	1.46	0.06	0.06	NA	NA	NA	NA	0.01±0.001 (n=23)	77.49±14.62 (n=23)	0.01
彩带蜂属 <i>Nomia</i> sp.	取食 花粉	0.01±0.001	0	35.75±14.98 (n=8)	1.68	0.02	0	NA	NA	NA	NA	0.03±0.02	NA	NA
小雅熊蜂 <i>B. lepidus</i>	盗蜜	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.002±0.001	NA	NA

表中 NA (Not Applicable) 代表该栏无统计数据

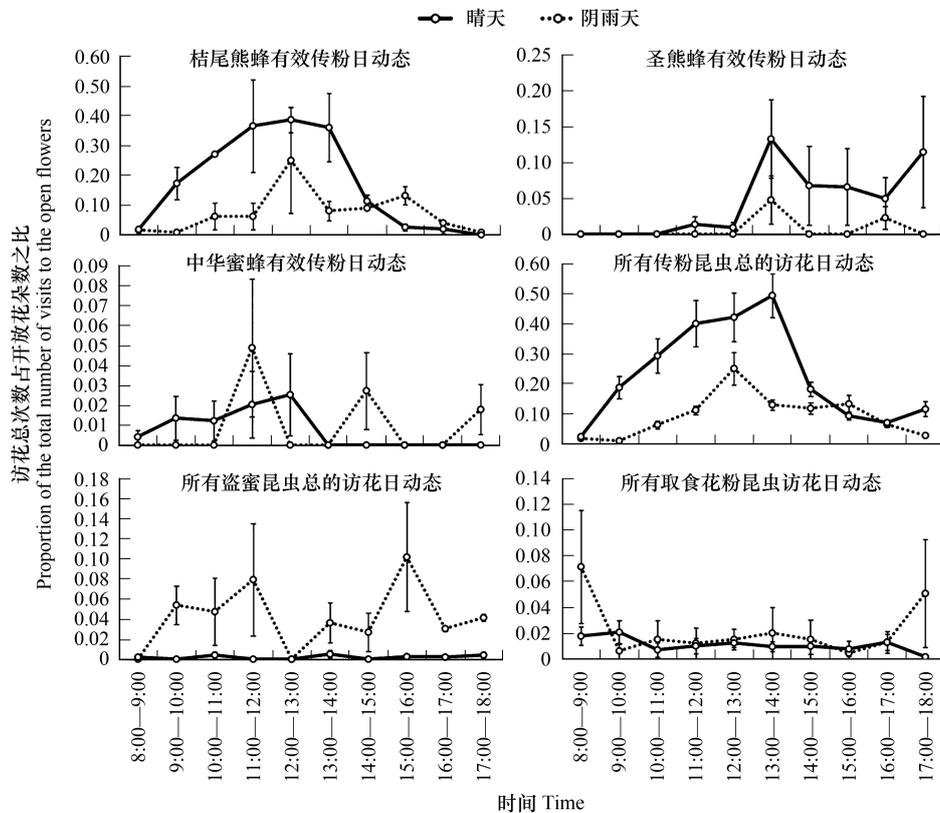


图 4 2014 年晴天和阴雨天的昆虫访花日动态 (晴天, n=3; 阴雨天, n=2)

Fig.4 Daily changes of visiting behavior at sunny and rainy days in 2014

### 3 讨论

栗色鼠尾草单株花序总数 ( $4.49 \pm 0.21$ ) 和花序侧生分枝数 ( $5.94 \pm 0.74$ ) 较多, 单株花量大 ( $563.61 \pm 43.86$ ) 朵, 说明其植株生长势强, 分枝较旺盛, 花序较密集, 有利于增加整株植物群体花朵的展示度, 从而吸引更多的传粉者。相应地, 尤其是在自交亲和的物种中, 传粉者可连续访问同一株上的几朵花, 也增加了同株异花的授粉机会, 从而增加花粉的散播和结实率<sup>[27]</sup>。花序侧生分枝数和植株总花数是植物生殖生长状况的一种反映, 单株每天总开花数无疑会对传粉昆虫的吸引能力和访花频率产生影响<sup>[33]</sup>。例如, 2015 年鼠尾草花序侧生分枝数和单株每天总开花数显著低于 2014 年, 而 2015 年传粉昆虫种类的急剧减少, 访花行为的变化以及显著降低的结实率可能均与此相关。

从本研究结果看, 西南高山分布的栗色鼠尾草访花昆虫多样性高, 共有 9 种访花昆虫, 分别属于熊蜂属 *Bombus*、蜜蜂属 *Apis*、宽跗食蚜蝇属 *Platycheirus*、鼻颜蚜蝇属 *Rhingia* 和彩带蜂属 *Nomia*。而华东区系同域分布的南丹参 *S. bowleyana* 和舌瓣鼠尾草 *S. liguliloba* 仅有

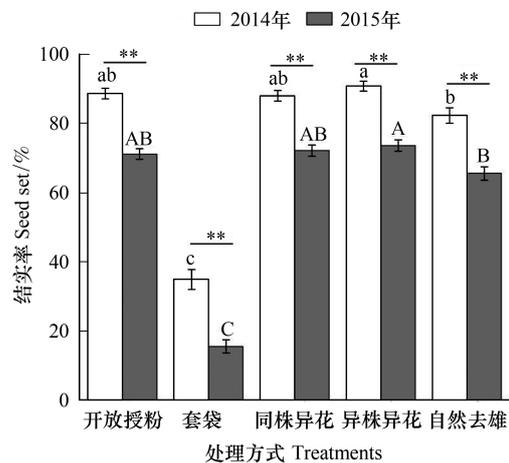


图 5 连续 2 年栗色鼠尾草不同授粉方式的结实率比较

Fig.5 Seed set of difference treatments in *Salvia castanea* for 2 consecutive years

不同小写字母 (不同大写字母) 表示相同年份不同处理之间差异显著 ( $P < 0.05$ ), \*\* 表示连续 2 年的不同处理之间差异极显著 ( $P < 0.001$ )

熊蜂属 1 种传粉昆虫——三条熊蜂 *B. trifasciatus*, 当其访问这两种鼠尾草时, 可通过机械隔离 (mechanical isolation) 使花粉落置在传粉者身体的不同部位, 形成合子前隔离从而维持物种稳定, 暗示它们具有较高度度的共生进化关系<sup>[34]</sup>。另外的研究还表明, 我国北方分布的荫生鼠尾草 *S. umbratica* 有 4 种有效传粉熊蜂, 在缺少传粉者时, 可发生延迟主动自交为其繁殖提供保障, 而如果一旦有昆虫访问, 其单次授粉即可充足受精结实, 花朵随即掉落从而减少资源消耗, 是一种更加灵活的繁殖策略<sup>[35]</sup>。相比之下, 在高山地区气候多变的情况下, 栗色鼠尾草的访花昆虫多样性更高, 较大冠筒的基部可能存贮更多的花蜜, 产生更多的花粉吸引访花昆虫 (未发表数据), 从而强化传粉服务, 提高植物的繁殖成功和生态系统功能<sup>[36-38]</sup>。

盗蜜是指鸟类、昆虫或其他访花者通过在花上打洞而取食花蜜的现象<sup>[39]</sup>, 事实上, 几乎在所有具管状花或有距的植物中都会发生盗蜜现象<sup>[40]</sup>。通常当地的气候条件、动植物形态的不匹配、昆虫的资源竞争和领地争斗以及觅食行为等都可能引起盗蜜的发生<sup>[41-47]</sup>, 本研究发现, 除了天气条件可能引起栗色鼠尾草的盗蜜现象外, 传粉者体型与花器官的匹配程度和传粉行为密切相关。2014 年桔尾熊蜂的胸宽 ( $6.14 \pm 0.13$  mm) 和胸厚 ( $5.22 \pm 0.07$  mm) 与冠口宽 ( $6.74 \pm 0.15$  mm) 和冠口高 ( $5.20 \pm 0.09$  mm) 完全匹配, 而灰熊蜂的胸宽 ( $7.57 \pm 0.06$  mm) 和胸厚 ( $6.06 \pm 0.44$  mm) 则大于冠口宽和高, 体长+喙长 ( $16.86 \pm 1.37$  mm) 显著小于冠筒的长度 ( $29.1 \pm 0.41$  mm) (表 3, 表 4), 我们推测昆虫与花形态结构的适应性是桔尾熊蜂主要进行传粉而灰熊蜂主要进行盗蜜的原因之一。另一方面, 栗色鼠尾草盗蜜者的访花时间显著短于有效传粉的时间, 单花访花时间越短其相应的频率越高, 盗蜜者就能获取更多的花蜜资源。同时, 盗蜜减少了花蜜资源, 传粉者不得不飞向更远的地方获取花蜜, 可将花粉传递到更远的距离<sup>[48-50]</sup>, 可能促进了栗色鼠尾草的异花授粉。2015 年传粉者种类的急剧减少可能与昆虫对环境的不同响应机制、熊蜂的活动规律、行为特征、不同天气条件下花朵吸引传粉昆虫的细微变化相关<sup>[41-43]</sup>, 传粉者行为的转变, 可能降低了栗色鼠尾草的自然结实率。除盗蜜之外, 栗色鼠尾草还有取食花粉的昆虫, 取食花粉行为可能减少了花粉的数量, 而花粉数量和质量的下降可能引起传粉限制<sup>[51]</sup>。有效传粉是保证植物繁殖成功的关键, 尽管不同年份不同天气条件下栗色鼠尾草均存在盗蜜和取食花粉的行为, 但鼠尾草属植物可能只需要很少的有效传粉者拜访, 即可使单朵花的所有胚珠完成受精并结实<sup>[50]</sup>。另外, 栗色鼠尾草在一定强度盗蜜和取食花粉情况下, 仍然保证了较高的自然结实率, 是否与较高的花粉质量和传粉效率有关, 以及非有效传粉在多大程度影响结实, 仍需进一步深入研究。

表 3 栗色鼠尾草花形态指标及年际差异比较/mm

Table 3 Comparison of morphological characters and their interannual variations of flower of *Salvia castanea*

花形态指标 Morphological characters	2014 年 ( $n=20$ ) 2014	2016 年 ( $n=20$ ) 2016
花冠长 Corolla length (col)	$39.2 \pm 0.56a$	$40.4 \pm 0.44a$
花冠宽 Corolla width (cow)	$11.0 \pm 0.29a$	$10.9 \pm 0.24a$
花冠高 Corolla height (coh)	$20.6 \pm 0.41a$	$20.2 \pm 0.39a$
冠筒长 Tube length (tul)	$29.1 \pm 0.41a$	$31.2 \pm 0.33b$
冠口高 Entrance height (enh)	$5.20 \pm 0.09a$	$5.77 \pm 0.12b$
冠口宽 Entrance width (enw)	$6.74 \pm 0.15a$	$6.93 \pm 0.14a$
花丝长 Filament length (fil)	$6.77 \pm 0.12a$	$6.65 \pm 0.10a$
药隔长 Connective length (conl)	$6.05 \pm 0.12a$	$6.50 \pm 0.11a$
药隔上臂长 Length of upper connective arm (luca)	$3.53 \pm 0.08a$	$3.81 \pm 0.08a$
药隔下臂长 Length of lower connective arm (llca)	$3.32 \pm 0.10a$	$3.23 \pm 0.07a$
雌蕊长 Pistil length (pil)	$36.8 \pm 0.52a$	$36.2 \pm 0.40a$

不同的小写字母表示年际间差异显著 ( $P < 0.05$ )

天气条件和长期的年际变化都可能影响传粉者的组成和行为变化<sup>[44, 52-53]</sup>。在我们的研究中, 2014 年桔尾熊蜂在阴雨天有效传粉频率急剧下降 (晴天: 阴雨天 = 2.59:0.80), 尽管盗蜜频率在阴雨天略高于晴天, 但均维持在极低的水平 (晴天: 阴雨天 = 0.07:0.67), 同时阴雨天的有效传粉和盗蜜频率也几乎没有差别 (有效传粉

:盗蜜=0.80:0.67)。另外,晴天天气没有影响灰熊蜂的有效传粉和盗蜜频率(有效传粉:盗蜜=0.01:0.03),阴雨天的盗蜜频率相比晴天发生了急剧增加(阴雨天:晴天=2.43:0.03)。因此桔尾熊蜂的有效传粉受阴雨天影响极大,盗蜜维持在较低水平,基本不受影响;同时灰熊蜂的盗蜜行为也显著受到阴雨天的影响,而传粉维持在较低水平,基本不受影响(表2)。两种天气条件下栗色鼠尾草的传粉特征主要体现在两种访花昆虫角色的替代和行为的改变。即晴天由桔尾熊蜂执行绝大部分的有效传粉工作,阴雨天由灰熊蜂替代桔尾熊蜂的工作,但却行使的是盗蜜行为。另一方面,桔尾熊蜂的行为变化主要与长期的年际变化相关,如2014年以有效传粉为主(晴天访花频次为65%),2015年以盗蜜为主(占有访花频次的74%),到了2016年,桔尾熊蜂完全消失(访花频次为0)。而短期的天气变化仅显著影响其有效传粉,对盗蜜的频率没有影响。这种变化可能与桔尾熊蜂的生物学特性、鼠尾草的花器官年际变化或其他访花者的行为相关。灰熊蜂主要行使盗蜜行为,表面上看是受到了天气和年际变化的明显影响,本质上它的盗蜜行为可能很大程度上取决于桔尾熊蜂的访花行为以及出现频次,如两种熊蜂同时出现,资源竞争或领地争斗都可能引起行为的转变<sup>[45-47]</sup>。例如2014年灰熊蜂的盗蜜频率在阴雨天明显增加,可能与桔尾熊蜂在阴雨天的活动显著减少有关;到了2015年,尽管桔尾熊蜂访花行为发生显著改变,转变为盗蜜,但其出现频率仍很高,因而灰熊蜂的出现频率仍维持较低水平;至2016年桔尾熊蜂完全消失后,灰熊蜂的盗蜜频率发生了根本性的显著增加。而另一种有效传粉的圣熊蜂与灰熊蜂的行为相关性则不明显。从以上分析可以推测栗色鼠尾草的传粉效率和繁殖成功,取决于传粉者的有效传粉频率,在保证一定水平的有效传粉频率的基础上,繁殖成功则能够得到保障,而盗蜜只是有效传粉受到显著影响后的次生产物,对繁殖成功不会造成显著影响,可能只有当有效传粉下降至某一阈值,繁殖的有效性才明显下降,而传粉者与盗蜜者的互作关系,盗蜜行为存在的生态学意义,及其从植物和传粉者的角度如何理解其进化适应性,都有待更深入而系统地研究。

表4 2014年访花昆虫体型指标测量/mm

Table 4 Morphometric measurements of visiting insects from *Salvia castanea* in 2014

访花昆虫 Visiting insects	体长 Body length	胸宽 Thorax width	胸厚 Thorax thickness	喙长 Tongue length
桔尾熊蜂 ( <i>Bombus friseanus</i> , n=10)	13.42±0.53	6.14±0.13	5.22±0.07	5.73±0.33
圣熊蜂 ( <i>B. religiosus</i> , n=2)	16.33±1.21	7.79±0.04	6.18±0.61	9.09±0.39
灰熊蜂 ( <i>B. grahami</i> , n=2)	16.86±1.37	7.57±0.06	6.06±0.44	8.21
中华蜜蜂 ( <i>Apis cerana</i> , n=10)	11.75±0.19	4.26±0.08	3.71±0.09	3.97±0.08
宽跗蚜蝇 ( <i>Platycheirus</i> sp., n=2)	7.64±0.19	2.27±1.67	1.85±0.09	—
鼻颜蚜蝇属 ( <i>Rhingia</i> sp., n=1)	7.62	3.19	3.02	—
黑带食蚜蝇 ( <i>Episyrphus balteatus</i> , n=1)	10.00	3.03	3.20	—
小雅熊蜂 ( <i>B. lepidus</i> , n=9)	15.08±0.17	7.82±0.10	7.27±0.09	6.46±0.20

#### 4 结论

连续3年的野外试验和观察,对广布于喜马拉雅山脉至横断山的栗色鼠尾草的传粉昆虫组成以及受环境气候条件影响下的年际间,以及晴天和阴雨天的传粉行为变化进行了研究。高山地区栗色鼠尾草访花昆虫和传粉昆虫多样,传粉者及其行为变化较为明显。栗色鼠尾草的盗蜜现象较为普遍,主要盗蜜昆虫为灰熊蜂和桔尾熊蜂。此外,天气条件显著影响桔尾熊蜂的传粉和灰熊蜂的盗蜜行为,桔尾熊蜂的行为变化受年际变化较大,同时灰熊蜂的盗蜜行为很大程度上与桔尾熊蜂的活动相关。栗色鼠尾草为专性异交,主要依靠传粉者进行授粉,缺少传粉者时低程度的主动自交可为其繁殖提供保障,且没有花粉限制和近交衰退。多变的天气条件可能显著影响着鼠尾草属植物的传粉者种类组成、访花行为和传粉效率,进而影响植物的繁殖成效和种群稳定。有效传粉频率是保证鼠尾草植物繁殖成功的主要因素,盗蜜对栗色鼠尾草的繁殖成功在一定水平维持中性的影响。

**致谢:**感谢杨飘,罗卷和李桂彬在野外实验中提供的帮助,马永鹏博士,任宗昕博士,谢东佑博士,金冬梅博士,蒋凯博士和胡超博士对写作给予帮助,特此致谢。

**参考文献 (References):**

- [ 1 ] Drew B T. Evolution, pollination biology, and species richness of *Salvia* (Lamiaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 2020, 181(8): 767-769.
- [ 2 ] Celep F, Atalay Z, Dikmen F, Doğan M, Sytsma K J, Claßen-Bockhoff R. Pollination ecology, specialization, and genetic isolation in sympatric bee-pollinated *Salvia* (Lamiaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 2020, 181(8): 800-811.
- [ 3 ] 魏宇昆, 王琦, 黄艳波. 唇形科鼠尾草属的物种多样性与分布. *生物多样性*, 2015, 23(1): 3-10.
- [ 4 ] Rosas-Guerrero V, Hernández D, Cuevas E. Influence of pollen limitation and inbreeding depression in the maintenance of incomplete dichogamy in *Salvia elegans*. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(12): 4129-4134.
- [ 5 ] González-Gallegos J G, Bedolla-García B Y, Comejo-Tenorio G, Fernández-Alonso J L, Fragoso-Martínez I, García-Peña M D R, Harley R M, Klitgaard B, Martínez-Gordillo M J, Wood J R I, Zamudio S, Zona S, Xifreda C C. Richness and distribution of *Salvia* subgenus *calosphace* (Lamiaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 2020, 181(8): 831-856.
- [ 6 ] Strelin M M, Sazatornil F, Benitez-Vieyra S, Ordano M. Bee, hummingbird, or mixed-pollinated *Salvia* species mirror pathways to pollination optimization: a morphometric analysis based on the Pareto front concept. *Botany*, 2017, 95(2): 139-146.
- [ 7 ] Kriebel R, Drew B T, Drummond C P, González-Gallegos J G, Celep F, Mahdjoub M M, Rose J P, Xiang C L, Hu G X, Walker J B, Lemmon E M, Lemmon A R, Sytsma K J. Tracking temporal shifts in area, biomes, and pollinators in the radiation of *Salvia* (sages) across continents: leveraging anchored hybrid enrichment and targeted sequence data. *American Journal of Botany*, 2019, 106(4): 573-597.
- [ 8 ] Wester P, Claßen-Bockhoff R. Floral diversity and pollen transfer mechanisms in bird-pollinated *Salvia* species. *Annals of Botany*, 2007, 100(2): 401-421.
- [ 9 ] Wester P, Claßen-Bockhoff R. Pollination syndromes of New World *Salvia* species with special reference to bird pollination. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2011, 98(1): 101-155.
- [ 10 ] Claßen-Bockhoff R, Speck T, Tweraser E, Wester P, Thimm S, Reith M. The staminal lever mechanism in *Salvia* L. (Lamiaceae): a key innovation for adaptive radiation? *Organisms Diversity & Evolution*, 2004, 4(3): 189-205.
- [ 11 ] Walker J B, Sytsma K J, Treutlein J, Wink M. *Salvia* (Lamiaceae) is not monophyletic: implications for the systematics, radiation, and ecological specializations of *Salvia* and tribe Mentheae. *American Journal of Botany*, 2004, 91(7): 1115-1125.
- [ 12 ] Dönmez A. A new Turkish species of *Salvia* L. (Lamiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2001, 137(4): 413-416.
- [ 13 ] Walker J B, Drew B T, Sytsma K J. Unravelling species relationships and diversification within the iconic California floristic province sages (*Salvia* subgenus *Audibertia*, Lamiaceae). *Systematic Botany*, 2015, 40(3): 826-844.
- [ 14 ] Hu G X, Takano A, Drew B T, Liu E D, Soltis D E, Soltis P S, Peng H, Xiang C L. Phylogeny and staminal evolution of *Salvia* (Lamiaceae, Nepetoideae) in East Asia. *Annals of Botany*, 2018, 122(4): 649-668.
- [ 15 ] 黄艳波, 魏宇昆, 葛斌杰, 王琦. 鼠尾草属东亚分支的传粉模式. *生态学报*, 2014, 34(9): 2282-2289.
- [ 16 ] 王琦, 魏宇昆, 黄艳波. 中国弧隔鼠尾草亚属(唇形科)的分布格局. *生态学报*, 2015, 35(5): 1470-1479.
- [ 17 ] Zhang B, Claßen-Bockhoff R, Zhang Z Q, Sun S, Luo Y J, Li Q J. Functional implications of the staminal lever mechanism in *Salvia cyclostegia* (Lamiaceae). *Annals of Botany*, 2011, 107(4): 621-628.
- [ 18 ] 黄艳波, 魏宇昆, 王琦, 肖月娥, 叶喜阳. 舌瓣鼠尾草退化杠杆雄蕊的相关花部特征及传粉机制. *植物生态学报*, 2015, 39(7): 753-761.
- [ 19 ] 张勃, 孙杉, 方强恩, 白小明. 鼠尾草属不同物种的雄蕊杠杆机制对传粉者空间变异的进化响应. *植物生态学报*, 2012, 36(7): 681-689.
- [ 20 ] Zhang B, Li Q J. Phenotypic selection on the staminal lever mechanism in *Salvia digitaloides* (Lamiaceae). *Evolutionary Ecology*, 2014, 28(2): 373-386.
- [ 21 ] 孙淑范, 骆望龙, 张勃. 毛地黄鼠尾草花部性状的变异及其对传粉昆虫访花偏好的影响. *甘肃农业大学学报*, 2019, 54(1): 184-189.
- [ 22 ] Cairampoma L, Tello J A, Claßen-Bockhoff R. Pollination in the desert: adaptation to bees and birds in *Salvia rhombifolia*. *International Journal of Plant Sciences*, 2020, 181(8): 857-870.
- [ 23 ] Haque M S, Ghoshal K K. Floral biology and breeding system in the genus *Salvia* L. *Proceedings of the Indian National Science Academy*, 1981, 47: 716-724.
- [ 24 ] Jorge A, Loureiro J, Castro S. Flower biology and breeding system of *Salvia sclareoides* Brot. (Lamiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2015, 301(5): 1485-1497.

- [25] Claßen-Bockhoff R, Wester P, Tweraser E. The staminal lever mechanism in *Salvia* L. (Lamiaceae)-a review. *Plant Biology*, 2003, 5(1): 33-41.
- [26] Wester P, Cairampoma L, Haag S, Schramme J, Neumeyer C, Claßen-Bockhoff R. Bee exclusion in bird-pollinated *Salvia* flowers: the role of flower color versus flower construction. *International Journal of Plant Sciences*, 2020, 181(8): 770-786.
- [27] Barrionuevo C N, Benitez-Vieyra S, Sazatornil F. Floral biology of *Salvia stachydifolia*, a species visited by bees and birds: connecting sexual phases, nectar dynamics and breeding system to visitors' behaviour. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14(4): 580-590.
- [28] 冯建孟, 王襄平, 徐成东, 杨元合, 方精云. 玉龙雪山植物物种多样性和群落结构沿海拔梯度的分布格局. *山地学报*, 2006, 24(1): 110-116.
- [29] Luo Y H, Liu J, Tan S L, Cadotte M W, Xu K, Gao L M, Li D Z. Trait variation and functional diversity maintenance of understory herbaceous species coexisting along an elevational gradient in Yulong Mountain, Southwest China. *Plant Diversity*, 2016, 38(6): 303-311.
- [30] Talavera S, Bastida F, Ortiz P L, Arista M. Pollinator attendance and reproductive success in *Cistus libanotis* L. (Cistaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 2001, 162(2): 343-352.
- [31] 龚燕兵, 黄双全. 传粉昆虫行为的研究方法探讨. *生物多样性*, 2007, 15(6): 576-583.
- [32] Dafni A. *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, Oxford, 1992: 1-250.
- [33] Miyake Y C, Sakai S. Effects of number of flowers per raceme and number of racemes per plant on bumblebee visits and female reproductive success in *Salvia nipponica* (Labiatae). *Ecological Research*, 2005, 20(4): 395-403.
- [34] 魏宇昆, 黄艳波, 李桂彬. 同域分布共享传粉者的鼠尾草属植物的生殖隔离. *生物多样性*, 2017, 25(6): 608-614.
- [35] Xiao H W, Huang Y B, Chang Y H, Chen Y, Abbott R J, Wei Y K and Ma Y P. Occurrence and prevention of delayed autonomous selfing in *Salvia umbratica* (Lamiaceae). *Frontiers in Plant Science*, 2021, doi:10.3389/fpls.2021.635310.
- [36] Biesmeijer J C, Roberts S P M, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers A P, Potts S G, Kleukers R, Thomas C D, Settele J, Kunin W E. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 2006, 313(5785): 351-354.
- [37] Fontaine C, Dajoz I, Meriguet J, Meriguet M. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology*, 2006, 4(1): e1.
- [38] Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 2011, 120(3): 321-326.
- [39] Maloof J E, Inouye D W. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology*, 2000, 81(10): 2651-2661.
- [40] Irwin R E, Maloof J E. Variation in nectar robbing over time, space, and species. *Oecologia*, 2002, 133(4): 525-533.
- [41] Zhang Y W, Yu Q, Zhao J M, Guo Y H. Differential effects of nectar robbing by the same bumble-bee species on three sympatric *Corydalis* species with varied mating systems. *Annals of Botany*, 2009, 104(1): 33-39.
- [42] Lichtenberg E M, Irwin R E, Bronstein J L. Bumble bees are constant to nectar-robbing behaviour despite low switching costs. *Animal Behaviour*, 2020, 170: 177-188.
- [43] Lichtenberg E M, Richman S K, Irwin R E, Bronstein J L. Competition for nectar resources does not affect bee foraging tactic constancy. *Ecological Entomology*, 2020, 45(4): 904-909.
- [44] Gonzalez P L, Valdivia C E. Direct and indirect effects of nectar robbing on the pollinating behavior of *Patagona gigas* (Trochilidae). *Biotropica*, 2005, 37(4): 693-696.
- [45] Irwin R E, Bronstein J L, Manson J S, Richardson L. Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2010, 41: 271-292.
- [46] Cody M L. Interspecific territoriality among hummingbird species. *The Condor*, 1968, 70(3): 270-271.
- [47] Stiles F G. Time, energy, and territoriality of the Anna hummingbird (*Calypte anna*). *Science*, 1971, 173(3999): 818-821.
- [48] Maloof J E. The effects of a bumble bee nectar robber on plant reproductive success and pollinator behavior. *American Journal of Botany*, 2001, 88(11): 1960-1965.
- [49] Higashi S, Ohara M, Arai H, Matsuo K. Robber-like pollinators: overwintered queen bumblebees foraging on *Corydalis ambigua*. *Ecological Entomology*, 1988, 13(4): 411-418.
- [50] Cuevas E, Rosas-Guerrero V. Spatio-temporal variation of nectar robbing in *Salvia gesneriflora* and its effects on nectar production and legitimate visitors. *Plant Biology*, 2016, 18(1): 9-14.
- [51] Ashman T L, Knight T M, Steets J A, Amarasekare P, Burd M, Campbell D R, Dudash M R, Johnston M O, Mazer S J, Mitchell R J, Morgan M T, Wilson W G. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 2004, 85(9): 2408-2421.
- [52] 施雨含, 任宗昕, 赵延会, 王红. 气候变化对植物-传粉昆虫的分布区和物候及其互作关系的影响. *生物多样性*, 2021, 29(4): 495-506.
- [53] Ye Z M, Jin X F, Wang Q F, Yang C F, Inouye D W. Nectar replenishment maintains the neutral effects of nectar robbing on female reproductive success of *Salvia przewalskii* (Lamiaceae), a plant pollinated and robbed by bumble bees. *Annals of Botany*, 2017, 119(6): 1053-1059.