

DOI: 10.20103/j.stxb.202409102178

周璟,唐令,张梦园,范舒欣,董丽.北京园林蜜粉源植物花部特征及其对传粉昆虫访花行为的影响研究.生态学报,2025,45(18): - .

Zhou J, Tang L, Zhang M Y, Fan S X, Dong L. Floral traits of nectar and pollen plants in landscape and their effects on pollinator visiting behaviors in Beijing. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(18): - .

北京园林蜜粉源植物花部特征及其对传粉昆虫访花行为的影响研究

周 璟¹, 唐 令¹, 张梦园², 范舒欣¹, 董 丽^{1,*}

1 北京林业大学, 园林学院, 城乡生态环境北京实验室, 国家花卉工程技术研究中心, 北京 100083

2 中国科学院大学, 人居科学学院, 北京 100190

摘要:在全球范围内传粉昆虫急剧下降和丧失的背景下,城市绿地中多样化的生境与丰富的蜜粉源供应使其成为传粉昆虫的替代避难所。通过优化园林蜜粉源植物配置能够提高城市绿地对传粉昆虫的保护价值,而植物花部特征为传粉昆虫提供重要的感知线索,在昆虫的植物辨识与访花选择中起到关键作用。研究采用样线法,于2023年3—9月对北京5个城市绿地的蜜粉源植物花部特征与传粉昆虫群落构成进行调查与分析,以探究不同传粉功能群的花部特征偏好差异,并明确影响各传粉功能群访问组成变化的重要花部特征。共调查到北京园林蜜粉源植物204种,其花部特征具有丰富的多样性,不同物种间的传粉昆虫招引能力差异较大。记录到北京城市绿地传粉昆虫141种,蚂蚁、独栖性蜂类、蜜蜂、蝶类、食蚜蝇、鞘翅目6个主要传粉功能群偏好的蜜粉源植物种类不同,并对特定花部特征表现出明确的选择偏好差异,具头状花序、开口朝向直立、管/舌状花冠、单瓣、蓝紫色系、芳香型的花朵受到更多传粉功能群的偏好。主要传粉功能群的访问组成变化受各类花部特征的影响程度各异,花序类型与花冠类型在除蝶类之外的5个主要传粉功能群的访花选择行为中起到主导作用。研究结果有助于更好地理解植物-传粉者互作影响机制,为基于城市传粉昆虫多样性保护的蜜粉源植物选择与生境营建提供参考。

关键词:园林植物;蜜粉源植物;花部特征;传粉昆虫;植物-传粉者互作

Floral traits of nectar and pollen plants in landscape and their effects on pollinator visiting behaviors in Beijing

ZHOU Jing¹, TANG Ling¹, ZHANG Mengyuan², FAN Shuxin¹, DONG Li^{1,*}

1 College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment, National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing 100083, China

2 School of Sciences for the Habitat, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China

Abstract: Against the global context marked by a steep decline and substantial loss of pollinating insects, urban green spaces have emerged as alternative refugia for these ecologically crucial insects, attributable to their capacity to maintain diversified microhabitats and sustained provision of abundant nectar and pollen resources. Strategic optimization of nectar and pollen plant configuration in urban landscaping could substantially enhance the conservation value of these green infrastructures for pollinator communities, while floral traits serve as critical sensory stimuli that mediate pollinator-plant recognition and flower-visiting selection processes. Employing the transect method, this study conducted a systematic investigation and analysis of floral traits in nectar and pollen plants alongside pollinator community assemblages across five urban green spaces in Beijing from March to September 2023, aiming to both explore the differences in floral trait preference

基金项目:国家重点研发计划项目(2022YFC3802602)

收稿日期:2024-09-10; **网络出版日期:**2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dongli@bjfu.edu.cn

among different pollinator functional groups and identify important floral traits affecting the changes in the visitation composition of each pollinator functional group. A total of 204 species of nectar and pollen plants were investigated in Beijing's urban landscapes, whose floral traits exhibited substantial interspecific divergence in morphological diversity and large differences in pollinator attraction ability among different species. The investigation documented 141 pollinator species within Beijing's urban green spaces, where six main functional groups—ants, solitary bees, honeybees, butterflies, hoverflies, and Coleoptera—demonstrated distinct preferential divergence in nectar and pollen plant selection and exhibited marked selectivity disparities toward specific floral traits. With flower characterized by capitula inflorescences, upright openings, tubular/tongue-shaped corollas, single-petaled structures, blue-purple coloration, and aromatic properties being preferentially targeted across multiple pollinator functional groups guild. The compositional variability in visitation patterns among main pollinator functional groups exhibited differential susceptibility to floral trait categories, with inflorescence type and corolla type exerting a predominant regulatory influence on floral selection behaviors across five major pollinator functional groups except butterflies. These findings enhance mechanistic comprehension of plant-pollinator interaction dynamics while providing empirical foundations for evidence-based selection of nectar and pollen plants and precision habitat engineering aimed at urban pollinator diversity conservation.

Key Words: landscape plants; nectar and pollen plants; floral traits; pollinator insects; plant-pollinator interactions

生态系统服务的形成与维持对于人类文明和社会经济稳定发展至关重要^[1],而生物多样性则是制约生态系统服务功能形成和发挥的关键因素之一^[2-3]。传粉昆虫作为生物多样性的重要组成,其特有的传粉功能保障了植物异花授粉与作物生产,是生态系统传粉服务的重要媒介^[4-5]。然而受到城市化、农业集约化、外来物种入侵以及气候变化等不利因素的影响,全球范围内的传粉昆虫正遭遇前所未有的生存危机^[5-7]。

在这一背景下,由于能够提供丰富的开花植物资源与高质量的栖息地,城市绿地可作为传粉昆虫“替代避难所”的观点也被不断提出并得到证实^[8-9]。蜜粉源植物通过供应花粉、花蜜或花外蜜露来为传粉昆虫补充生存所必需的营养物质^[10],而城市绿地中应用的园林植物种类丰富,许多都是颇具潜力的蜜粉源植物,可全年不间断地为城市传粉昆虫提供食源^[11]。通过优化园林蜜粉源植物配置可有效加强城市传粉昆虫保护^[12],但不同蜜粉源植物种类之间的传粉昆虫招引能力差异极大,互作关系纷繁复杂,为园林蜜粉源植物的筛选和应用实践带来挑战。亟需明确影响传粉昆虫访花行为的关键蜜粉源植物特征及其影响机制,为城市传粉昆虫保护提供更为高效的指引。

长期的协同演化过程中,植物演化出多样化的花部特征吸引传粉昆虫,传粉昆虫生理结构对花部特征的响应与访花偏好也有利于维持两者的互惠关系^[13]。花部形态结构、颜色与气味等特征为传粉昆虫提供了视觉、嗅觉等感知线索,从而成为传粉者辨识不同植物种类的关键信息来源,与其访花行为紧密联系^[14-16]。随着植物与传粉昆虫互作研究的不断深入,传粉功能群(Pollinator functional group)这一概念被提出,同一功能群的传粉者在访花行为和偏好方面表现出相似性,从而对花部特征施加相似的选择压力^[17]。通过划分传粉功能群有助于更准确地探究花部特征在传粉者访花选择中发挥的作用,相关研究在自然或半自然生态系统得到较多的关注^[18-19]。在城市生态系统中,人们对于园林植物高观赏性的需求使得城市绿地蜜粉源植物花部特征更为多样,但以植物观赏性为导向的选择偏好往往致使城市绿地中大量选用园艺化与人工培育品种^[20],其花部特征与自然群落植物的差异可能会对传粉昆虫的访花行为和选择偏好造成影响,目前国内这一领域的研究仍相对匮乏。

北京作为仍在不断扩张的超大型城市,高强度建设活动与高人口密度使其面临包括生物多样性减少在内的诸多生态问题,生态系统保护势在必行。近年来,北京持续聚焦于城市绿地中生物多样性的保护与提升,但由于缺少系统的科学理论支撑,选用的许多园林植物仍存在传粉昆虫支持功能性弱的问题,不利于推进生物多样性友好型绿地建设。因此,本研究在调查分析北京城市传粉昆虫群落构成、园林蜜粉源植物及其花部特

征的基础上,探讨不同传粉功能群对园林蜜粉源植物物种及其花部特征的选择偏好,明确影响不同传粉功能群访问组成变化的重要花部特征类型,以期为城市绿地建设与更新中基于城市传粉昆虫多样性保护的蜜粉源植物选择与生境营建提供科学依据,助力北京建设全球生物多样性之都。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究样地设置

北京市(115°24′—117°30′E,39°38′—41°05′N)属北温带半湿润大陆性季风气候,四季分明,夏季高温多雨,冬季寒冷干燥。北京四面环山,拥有丰富的水系和湿地资源,优越的自然条件与丰富的生态系统类型为蜜粉源植物和传粉昆虫的繁衍生息创造了有利条件。

为尽可能全面记录北京地区城市绿地中常见的园林蜜粉源植物和传粉昆虫物种,本研究综合城市化梯度水平、开花植物资源、绿地面积和公园类型等因素,选取 5 处城市公园作为研究样地,分别为国家植物园北园、奥林匹克森林公园南园、塔院城市森林公园、广阳谷城市森林公园和万寿公园(图 1、表 1)。

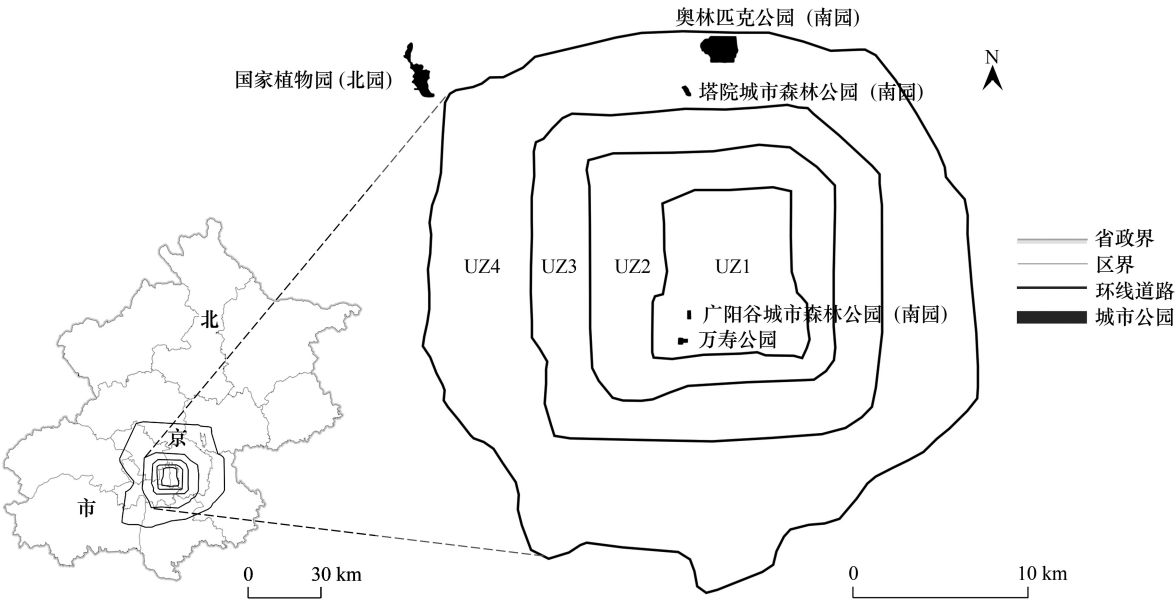


图 1 研究样地在北京城区的分布
Fig.1 Distribution of study plots inside Beijing urban areas

UZ 为北京环路间不同城市区域(Urban zone);UZ1 为北京 2 环内城市区域;UZ2 为北京 3 环内城市区域;UZ3 为北京 4 环内城市区域;UZ4 为北京 5 环内城市区域

表 1 研究样地基本信息
Table 1 Basic information of study plots

公园名称 Park name	公园类型 Park type	面积 Area/hm ²	描述 Description
国家植物园北园 NGCNBG	专类公园	218.00	国家级综合性植物园,园内开花植物资源丰富
奥林匹克森林公园南园 SPOFP	综合公园	380.00	北京市最大的城市公园之一,生境类型丰富,开花植物种类多样
塔院城市森林公园 TUFPP	社区公园	14.36	近自然绿地,乡土植物种类繁多,蜜粉源植物应用比例高
广阳谷城市森林公园 GUFPP	社区公园	4.77	近自然绿地,乡土植物种类繁多,自生开花植物资源丰富
万寿公园 WP	社区公园	5.10	传统绿地,园内栽植多种园林常用观赏花卉

NGCNBG:国家植物园北园 North Garden of China National Botanical Garden;SPOFP:奥林匹克森林公园南园 South Park of Olympic Forest Park;TUFPP:塔院城市森林公园 Tayuan Urban Forest Park;GUFPP:广阳谷城市森林公园 Guangyanggu Urban Forest Park;WP:万寿公园 Wanshou Park

1.2 数据获取

1.2.1 传粉昆虫与蜜粉源植物调查

本研究采用样线法^[21]进行传粉昆虫与蜜粉源植物调查,样线长度根据公园面积大小按比例确定,使样线观测面积至少占公园绿地面积的 2% 以上,样线尽量沿园路分布全园,且各样线间平均间距大于 40m,最终共设置样线 29.7km。

传粉昆虫及蜜粉源植物调查于 2023 年 3 月至 9 月进行,覆盖北京园林植物开花和传粉昆虫活跃的主要月份。调查期内每月对每个公园完成 1 次样线调查,累计采样 7 次。在调查中,将身体部位触碰到植物花朵生殖结构的昆虫定义为传粉昆虫^[22–23],所被访问的开花植物定义为蜜粉源植物,每只传粉昆虫的一次访花传粉视为一次互作。选择晴朗无风的天气,在 9:00—17:00 时间段,沿固定样线缓慢匀速步行,现场观察并记录样线 3m 半径范围内的传粉昆虫的种类、数量、互作次数,以及访问的蜜粉源植物种类、开花面积、花朵数等^[20,24]。由于高大乔木不易观察传粉昆虫的访花行为,因此本次调研对于无法观察到花朵的乔木不作统计。传粉昆虫调查综合采用网捕法、拍摄法和观察法,在昆虫访花时进行拍照,并利用捕虫网捕捉,置于昆虫观察盒内识别后放飞;在野外无法明确识别的传粉昆虫,现场采集鉴定到科或目,依据昆虫种类分别采用棉花包、酒精浸泡或三角袋保存,编号后带回实验室进行标本制作,参考《北京访花昆虫图谱》^[25]、《北京林业昆虫图谱(III)》^[26]、《中国蝴蝶生活史图鉴》^[27]、《中国昆虫生态大图鉴》^[28]等专业书籍与中国生物志库、国家动物标本资源库等网站进行初步鉴定后,最终由相关专家进行校正和确认。

1.2.2 传粉功能群划分

在参考前人研究的基础上^[22,29],本研究根据访花行为、亲缘关系、形态、食性与生活方式(社会性、独栖性、盗寄生性)等因素的差异将传粉者划分为 13 个功能群(表 2):半翅目(Hemiptera)、脉翅目(Neuroptera)、鞘翅目(Coleoptera)、食蚜蝇(hoverflies, Syrphidae)、蜂虻(beeflies, Bombyliidae)、其他双翅目(other Diptera)、蝶类(butterflies, Lepidoptera)、蛾类(moths, Lepidoptera)、蜜蜂(honeybees, *Apis* spp.)、独栖性蜂类(solitary bees, Hymenoptera)、艳斑蜂(*Nomada*)、蚁类(ants, Formicidae)、胡蜂(wasps, Vespidae)。

表 2 各传粉功能群基本信息
Table 2 Basic information of pollinator functional groups

传粉功能群 Pollinator functional groups	所属目 Order	描述 Description
半翅目 Hemiptera	半翅目	口器较短
脉翅目 Neuroptera	膜翅目	口器短
鞘翅目 Coleoptera	鞘翅目	口器短
食蚜蝇 Hoverflies	双翅目	食蚜蝇科(Syrphidae)昆虫,口器较短
蜂虻 Beeflies	双翅目	蜂虻科(Bombyliidae)昆虫,口器长
其他双翅目 other Diptera	双翅目	除食蚜蝇科与蜂虻科之外的其他双翅目昆虫,如蝇科(Muscidae)
蝶类 Butterflies	鳞翅目	凤蝶科(Papilionidae)、粉蝶科(Pieridae)、蛱蝶科(Nymphalidae)等昆虫,喜鲜艳花色 ^[21]
蛾类 Moths	鳞翅目	绢蛾科(Scythrididae)、草螟科(Crambidae)、天蛾科(Sphingidae)等昆虫,喜淡雅花色 ^[21]
蜜蜂 Honeybees	膜翅目	东方蜜蜂(<i>Apis cerana</i>)与西方蜜蜂(<i>Apis mellifera</i>),属社会性蜂类,口器较长
独栖性蜂类 Solitary bees	膜翅目	来自隧蜂科(Halictidae)、切叶蜂科(Megachilidae)、芦蜂属(<i>Ceratina</i>)等的独栖性蜂类,体型小至中等,口器较短
艳斑蜂 <i>Nomada</i>	膜翅目	艳斑蜂属(<i>Nomada</i>)昆虫,属盗寄生性蜂类
蚁类 Ants	膜翅目	蚁科(Formicidae)昆虫,营社会性生活方式,体型小
胡蜂 Wasps	膜翅目	胡蜂科(Vespidae)昆虫,属社会性蜂类,体型较大

1.2.3 蜜粉源植物花部特征获取

花部特征通常包括开花式样和花部构成两个层面,前者指代花朵群体上表现出的特征,即花序特征;后者则是单一花朵表现出的花部结构,如花的形态结构、颜色和气味等^[13–14]。本研究针对每种蜜粉源植物,选取

花序类型、花朵开口朝向、花冠类型、重瓣性、对称性、花大小、花冠管长度、花色和花气味共 9 类花部特征进行分析(表 3)。花部特征数据通过实地调查记录及查阅工具书获取,每个物种在样线调查时随机选择 10 朵花测量其平铺直径与花冠管长度,并结合《中国植物志》^[30]、《北京植物志》^[31] 查阅确定其他具体特征类型。

表 3 蜜粉源植物花部特征
Table 3 Floral traits of nectar and pollen plants

花部特征 Floral traits	特征类型 Trait type	特征状态 Trait site
花序类型 Inflorescence type	开花式样	单生花;总状花序;伞型花序;穗状花序;头状花序;圆锥花序;复伞房花序;聚伞花序;轮伞花序
花朵开口朝向 Floral orientation	开花式样	直立(0°);垂直到水平(0—90°);垂直到垂下(45°—135°);水平(90°);水平到垂下(90°—135°);垂坠(135°—180°)
花冠类型 Corolla type	花部构成	蔷薇状花冠;十字形花冠;蝶形花冠;钟状花冠;辐状花冠;管/舌状花冠;高脚碟状花冠;漏斗状花冠;坛状花冠;唇形花冠;距状花冠
重瓣性 Pleiopetalaly state	花部构成	单瓣;复瓣;重瓣
对称性 Floral symmetry	花部构成	辐射对称;两侧对称
花大小 Flower size	花部构成	单朵花的花冠直径长度。若因花序内花朵排列紧凑难以分辨与计数,则改为测量其花序截面直径,如菊科植物
花冠管长度 Corolla tube length	花部构成	花管开口处到子房基部的距离,离瓣花计为零
花色 Flower color	花部构成	白色系;粉色系;红色系;黄色系;蓝紫色系
花气味 Floral scent	花部构成	无气味;芳香型;恶臭型

1.3 数据计算与统计分析

典范对应分析(CCA)用于分析花部特征与传粉功能群的相关性,在分析前采用去趋势对应分析(DCA)来验证 CCA 分析的适用性,并剔除具有较高方差膨胀因子的变量^[22]。花部特征与传粉功能群的相关性结果采用双序图(biplot)呈现。

由于双序图难以明确体现响应变量与解释变量间关系的显著性,且某些传粉功能群较小的多度也可能会对分析的精确性造成影响,因此采用名义变量分析(Tests of nominal variable)明确传粉者功能群对某一类花部特征是否偏好^[18]。该分析的零假设为,传粉者功能群*i*对某类别中的花部特征*n*无偏好,传粉者功能群*i*对具有花部特征*n*的花朵的访问次数确定为:

$$V_{in} = F_n V_i / F$$

式中,*F_n*是具有花部特征*n*的花朵数量,*F*是记录到的所有花朵数量,*V_i*是调查期间记录到传粉功能群*i*的总访问次数。当期望值≥5 时,采用 Pearson 卡方检验;当期望值<5 时,使用 Fisher 精确检验。若 CCA 和名义变量分析都显示某种花部特征与传粉功能群之间的关系具有显著性,将其包括到最终的结果之中。

方差分解分析(VPA)用于探讨各类传粉功能群访花行为受不同花部特征的影响程度,针对主要传粉功能群进行计算,根据花部特征的独立贡献度排序后剔除贡献度较低的花部特征,采用韦恩图展示不同花部特征影响传粉功能群访花行为的独立贡献度及共同贡献度^[24]。

使用 Excel 对数据进行整理,DCA、CCA 和 VPA 分析均应用 R 语言 Vegan 包进行,名义变量分析在 SPSS 中进行。被传粉昆虫访问次数总计少于 5 次的植物物种被排除在最终分析之外,以提高对传粉功能群偏好分析的准确度。

2 研究结果

2.1 北京城市绿地传粉昆虫群落构成特征

调查期间共记录到传粉昆虫 6 目 52 科 110 属 141 种(含亚种),累计 4698 只。膜翅目(Hymenoptera)、双翅目(Diptera)与鳞翅目(Lepidoptera)的物种数与个体数均相对较多,分别为 53 种 3885 只、36 种 291 只、29 种 304 只,共计占总物种数与总个体数的 83.69%与 95.35%(表 4)。

按照传粉功能群划分,以独栖性蜂类、食蚜蝇与蝶类的物种数最多,分别为 41 种、22 种、18 种,超过总物种数的一半(57.45%)。从个体多度来看,蚁类、独栖性蜂类、蜜蜂、蝶类、食蚜蝇、鞘翅目的个体数均大于 150 只,这 6 类涵盖了总个体数的 94.42%,为北京城市绿地的主要传粉功能群(图 2)。

表 4 北京城市绿地传粉昆虫群落构成
Table 4 Community composition of pollinators in Beijing's urban green spaces

类群(目) Group (Order)	科数 No. of families	科比例 Family proportion/%	物种数 No. of species	物种比例 Species proportion/%	个体数 No. of individuals	个体比例 Individual proportion/%
半翅目 Hemiptera	6	11.54	6	4.26	66	1.40
脉翅目 Neuroptera	1	1.92	1	0.71	6	0.13
鞘翅目 Coleoptera	11	21.15	16	11.35	146	3.11
双翅目 Diptera	11	21.15	36	25.53	291	6.19
鳞翅目 Lepidoptera	11	21.15	29	20.57	304	6.47
膜翅目 Hymenoptera	12	23.08	53	37.59	3885	82.69

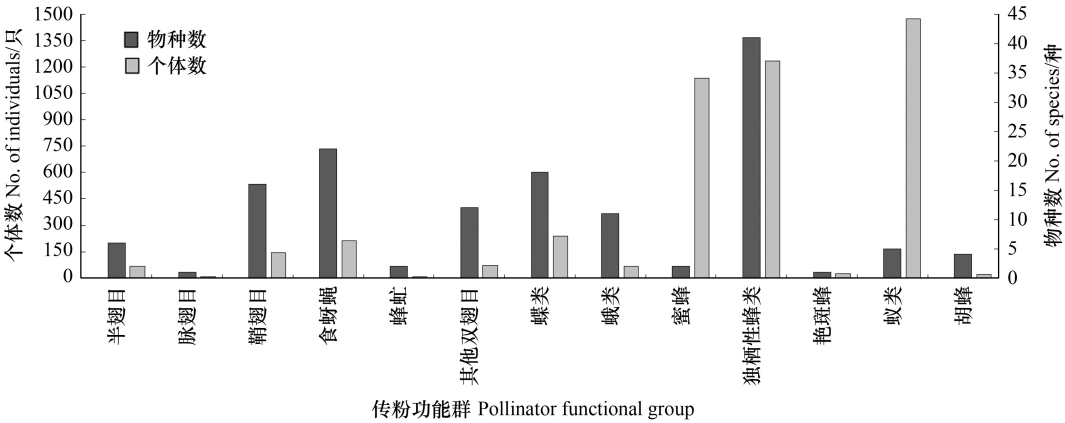


图 2 各传粉功能群物种数与个体数
Fig.2 Number of species versus number of individuals in different pollinator functional groups

2.2 北京园林蜜粉源植物特征

2.2.1 物种组成特征

共记录到城市绿地中开花植物 58 科 209 属 362 种(含品种),其中与传粉昆虫发生实际传粉互作的园林蜜粉源植物共 204 种(含品种),隶属于 44 科 136 属,优势科为菊科(Asteraceae)、蔷薇科(Rosaceae)和唇形科(Lamiaceae)。记录到的园林蜜粉源植物中包含一二年草本 74 种,多年生草本 63 种,灌木 53 种,乔木 14 种;乡土植物 94 种,外来植物 110 种,其中表现出入侵性的植物 19 种;栽培植物 167 种,自生植物 37 种。

2.2.2 花部特征

北京园林蜜粉源植物的花部特征呈现高度多样化的分布特征(图 3)。从整体来看,蜜粉源植物的花序类型丰富,以头状花序最多(25.24%),其次为单生花(18.10%)。花朵开口朝向方面,主要集中分布在 0°、0—90°与 45°—135°,这 3 类占比达到 97.14%。在 11 类花冠类型中,以管/舌状花冠和蔷薇状花冠最为常见,物种占比达到 23.81%和 22.38%;仅有 5 种植物为具有花距的距状花冠,如早开堇菜(Viola prionantha)。重瓣性方面,多数蜜粉源植物为单瓣,其占比(89.52%)也远高于复瓣花(8.09%)和重瓣花(1.90%)。蜜粉源植物花大小主要集中在 10—39mm 与 40—69mm 范围内,两者合计占比达到 70.96%。随花冠管长度增加,蜜粉源植物物种数整体呈下降趋势,具 0—4mm 长花冠管的植物种类最多,占比达到 52.38%。辐射对称花在蜜粉源植物中占主导地位(75.71%)。花色也呈现出多样化特征,以蓝紫色系构成为主(30.95%),其次为白色系与黄

色系(24.29%、22.38%)。芳香型花在蜜粉源植物中占比高达 59.05%,无气味的花朵也占有 39.52%,而恶臭型花数量最少,仅有 3 种。

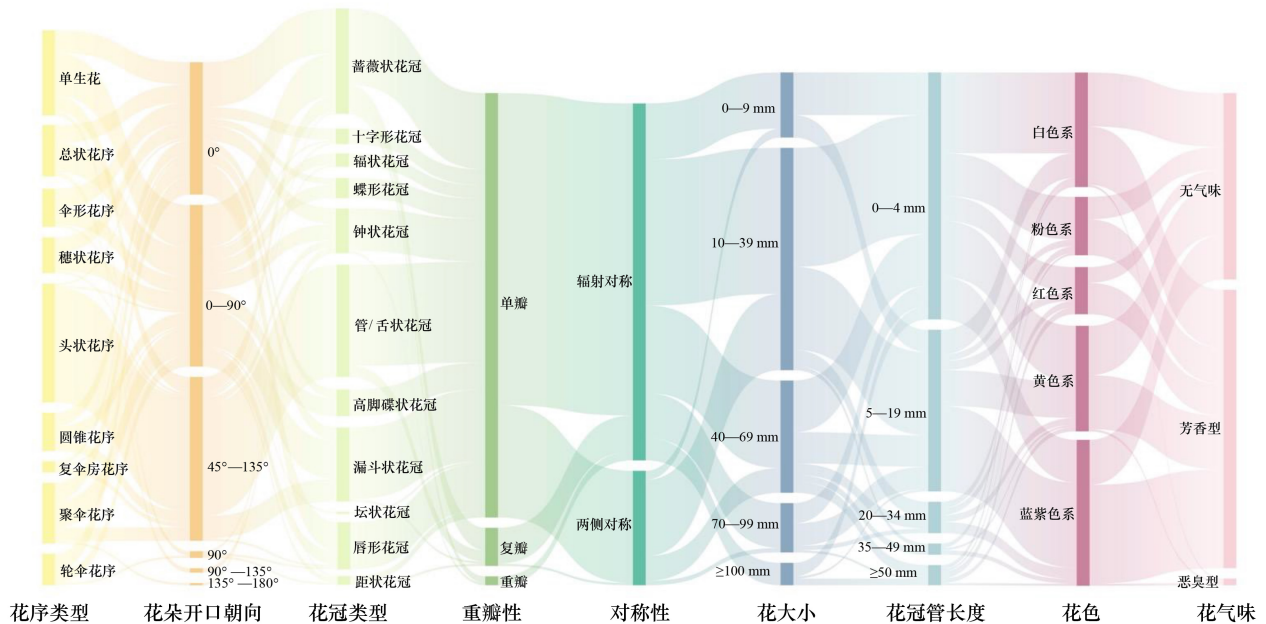


图 3 园林蜜粉源植物花部特征分布图

Fig.3 Distribution of floral traits of landscape nectar and pollen plants

各花部特征的代表区块高度根据其物种数占比确定

2.3 北京城市绿地传粉昆虫的蜜粉源植物物种偏好

不同蜜粉源植物之间的传粉昆虫招引能力差异极大。本研究记录到与传粉昆虫互作次数最高的植物为华北珍珠梅(*Sorbaria kirilowii*),之后依次为马蔺(*Iris lactea*)、旋覆花(*Inula japonica*)、费菜(*Phedimus aizoon*)等(图 4);相较之下,点地梅(*Androsace umbellata*)、重瓣棣棠(*Kerria japonica* ‘Pleniflora’)、凤仙花(*Impatiens balsamina*)、迎春(*Jasminum nudiflorum*)等则不受传粉昆虫的喜好,仅观察到不高于 5 次互作。就访问的传粉功能群而言,‘早种朱砂’梅(*Prunus mume* ‘Zao Zhong Zhu Sha’)、白花山碧桃(*Prunus persica* ‘Baihua Shanbitao’)等 23 种植物仅观察到有蜜蜂访花;大花萱草(*Heimerocallis hybridus*)、黄花凌霄(*Campsis radicans* ‘Flava’)等 18 种植物仅观察到有蚂蚁访花;而 6 个主要传粉功能群均观察到与紫菀(*Aster tataricus*)进行访花互作。

各传粉功能群偏好的蜜粉源植物种类也不尽相同(图 4)。作为个体数量最多的传粉功能群,蚁类最常访问华北珍珠梅、马蔺与美国凌霄(*Campsis radicans*)。费菜、华北珍珠梅与假龙头花(*Physostegia virginiana*)等则受到独栖性蜂类的喜爱。蜜蜂表现出对白花山碧桃、‘早种朱砂’梅与‘染井吉野’樱(*Prunus × yedoensis* ‘Somei-yoshino’)等蔷薇科植物的明显偏好。蝶类常被蓝花鼠尾草(*Salvia farinacea*)、旋覆花与糯米条(*Abelia chinensis*)所吸引。食蚜蝇访问最多的是七姊妹(*Rosa multiflora* ‘Grevillei’)、绢毛匍匐委陵菜(*Potentilla reptans* var. *sericophylla*)和荷兰菊(*Symphotrichum novi-belgii*)。鞘翅目则更易被七姊妹、木槿(*Hibiscus syriacus*)与现代月季(*Rosa hybrida* cvs.)所吸引。

2.4 花部特征对北京城市绿地传粉昆虫访花行为的影响

2.4.1 北京城市绿地传粉昆虫的花部特征偏好

对北京城市绿地主要传粉功能群对每种蜜粉源植物的访问比例与花部特征进行典范对应分析(CCA),整体模型显著($F=2.011, P=0.006$),第一、二排序轴累计解释了传粉昆虫群落组成差异的 67.31%,说明花部特征能较好的解释北京城市绿地传粉昆虫群落组成的差异(图 5)。

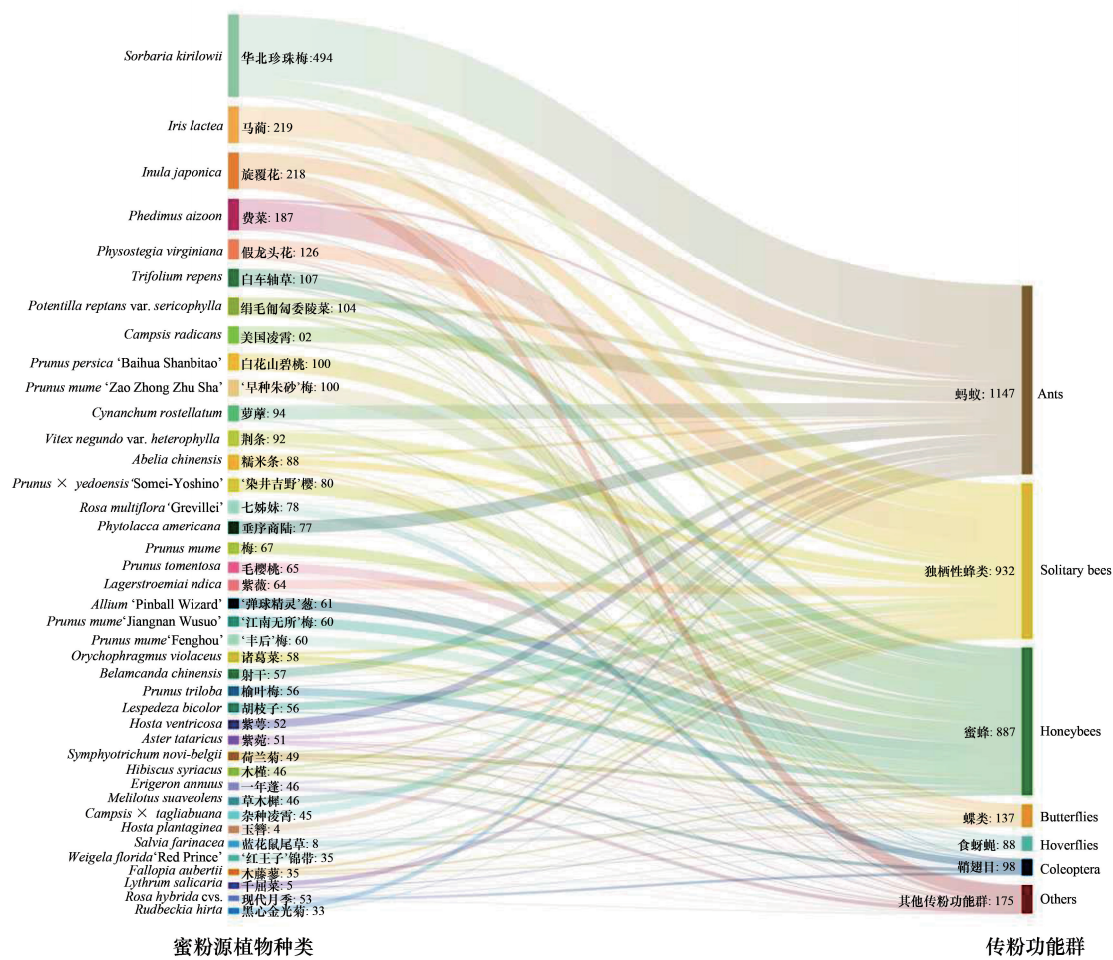


图 4 主要传粉功能群与被访次数最高的 40 种园林蜜粉源植物关系图

Fig.4 Relationship between main pollinator functional groups and the 40 most visited landscape nectar and pollen plants
图中的数字表示访花互作频次

结合双序图(图 5)及名义变量分析结果(表 5)可知,6 个主要传粉功能群表现出不同的花部特征访问偏好规律。蚂蚁偏好访问圆锥花序、开口朝向 0—90°、漏斗状花冠、单瓣、白色系的花朵。独栖性蜂类偏好访问头状花序、单瓣与黄色系的花朵。蜜蜂偏好访问单生花与伞形花序、开口朝向 45°—135°、蔷薇状花冠、复瓣、粉色系与红色系的花朵。蝶类偏好访问头状花序、开口朝向 0°、唇形花冠、单瓣的花朵。食蚜蝇偏好访问头状花序、开口朝向 0°、单瓣、无气味的花朵。鞘翅目偏好访问钟状花冠、辐射对称的花朵。除蚂蚁的访问比例与花大小、花冠管长度呈正相关性,蜜蜂与花大小呈正相关性以外,其他 4 个主要功能群的访问比例均与花大小、花冠管长度呈负相关性。

由于高共线性,部分传粉功能群明显偏好的花部特征没有呈现在双序图中,根据名义变量分析结果,管/舌状花冠受到独栖性蜂类、蝶类、食蚜蝇的喜爱,食蚜蝇与蝶类均更倾向访问蓝紫色系的花朵,而蝶类还表现出对两侧对称的偏好,蜜蜂、蝶类、鞘翅目均偏好具有芳香气味的花朵(表 5)。从整体来看,相较于其他花部特征,头状花序、开口朝向 0°、管/舌状花冠、单瓣、蓝紫色系、芳香型的花朵受到更多传粉功能群的偏好。

2.4.2 花部特征对北京城市绿地传粉昆虫访问组成变化的相对贡献

北京城市绿地 6 个主要传粉功能群访问组成变化受各类花部特征的影响程度不尽相同(图 6)。对于蚂蚁而言,花序类型和花朵开口朝向是影响其访问组成变化的主要花部特征,独立贡献度分别为 13.58%与 11.81%。对独栖性蜂类访问组成变化贡献度最大的是花序类型,独立贡献度为 10.92%,其次为重瓣性(9.

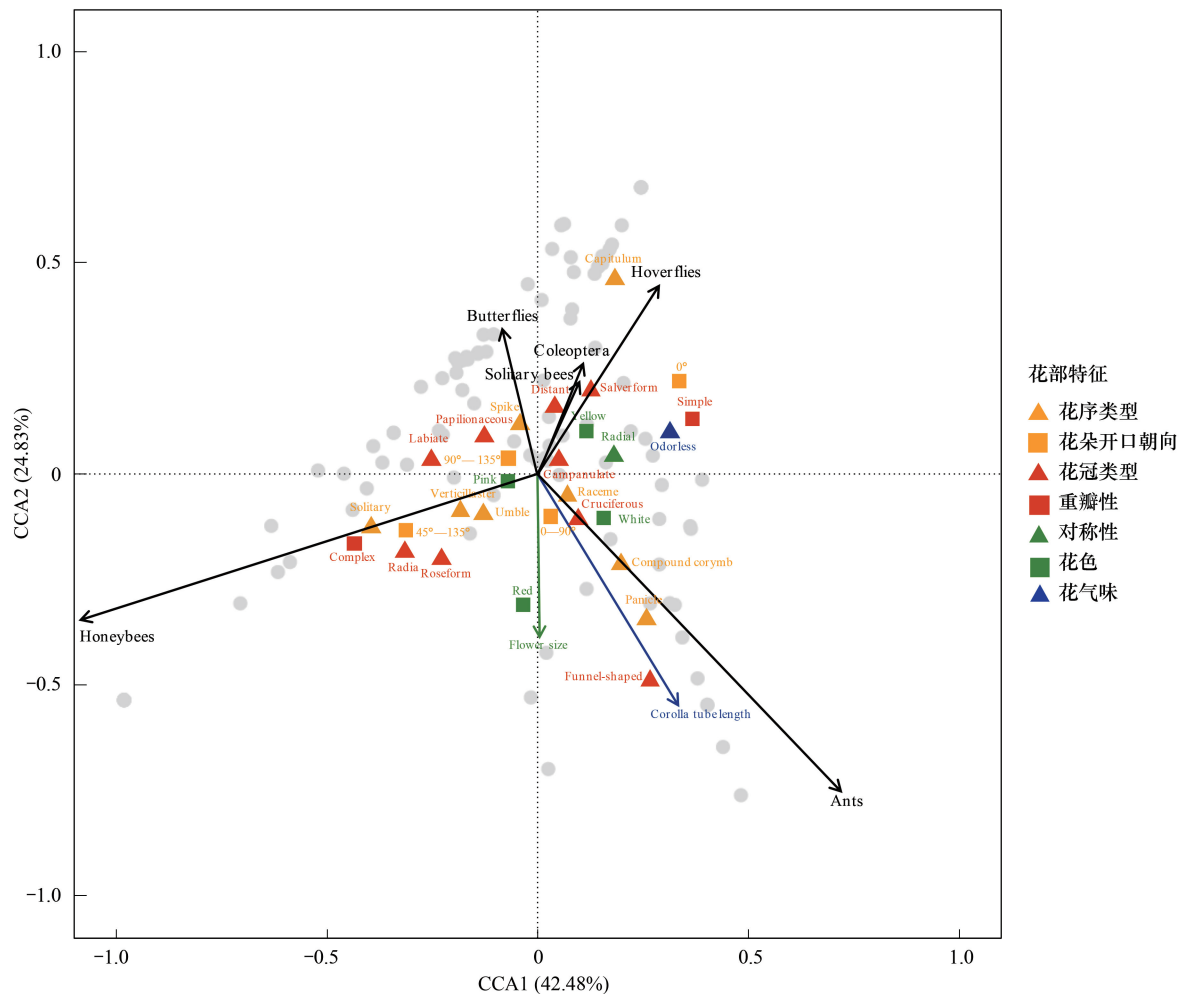


图5 主要传粉功能群与花部特征的典范对应分析(CCA)

Fig.5 Canonical Correspondence Analysis of main pollinator functional groups and floral traits

Ants: 蚂蚁; Solitary bees: 独栖性蜂类; Honeybees: 蜜蜂; Butterflies: 蝶类; Hoverflies: 食蚜蝇; Coleoptera: 鞘翅目; Flower size: 花大小; Corolla tube length: 花冠管长度; Solitary: 单生花; Raceme: 总状花序; Umbel: 伞形花序; Panicle: 圆锥花序; Spike: 穗状花序; Capitulum: 头状花序; Compound corymb: 复伞房花序; Verticillaster: 轮伞花序; Roseform: 蔷薇状花冠; Cruciferous: 十字形花冠; Papilionaceous: 蝶形花冠; Campanulate: 钟状花冠; Radia: 辐状花冠; Salverform: 高脚碟状花冠; Funnel-shaped: 漏斗状花冠; Labiate: 唇形花冠; Distant: 距状花冠; Simple: 单瓣; Complex: 复瓣; Radial: 辐射对称; White: 白色系; Pink: 粉色系; Red: 红色系; Yellow: 黄色系; Odorless: 无气味; Aromatic: 芳香型

22%)。花序类型(13.71%)和花冠类型(12.00%)在蜜蜂访问组成变化中占主导地位。对于蝶类,花色的独立贡献度最高(15.69%),其次为花大小(7.12%)和花气味(6.68%)。花冠类型在食蚜蝇访问组成影响因素中占主导地位,其独立贡献度(11.79%)远高于其他花部特征。与蜜蜂的结果相似,花冠类型与花序类型也是驱动鞘翅目访问组成变化的主要花部特征,单独贡献度分别为17.46%与12.04%。从整体来看,大多数传粉功能群的访花选择会受到花序类型与花冠类型的主要影响。

3 讨论

3.1 花部特征对传粉昆虫访花行为的影响

在长期的自然选择和协同进化过程中,开花植物与传粉昆虫形成了相互依存、互惠互利的关系^[32]。功能相似的传粉昆虫对不同植物特征偏好表现出一定的趋同化,而植物物种为吸引传粉昆虫所呈现出的一系列花部特征,则成为传粉昆虫区分不同种类开花植物的依据^[33]。本研究中北京城市绿地主要传粉功能群都对至

表 5 主要传粉功能群与花部特征的名义变量分析结果

Table 5 Nominal variable analysis results of main pollinator functional groups and floral traits

花部特征 Floral traits	类别 Category	蚁类 Ants	独栖性蜂 Solitary bees	蜜蜂 Honey bees	蝶类 Butterflies	食蚜蝇 Hoverflies	鞘翅目 Coleoptera
花序类型 Inflorescence type	单生花	247	90 ⁻	586 ⁺	12 ⁻	33	47 ⁻
	总状花序	177	88	48 ⁻	10	20	4 ⁻
	伞形花序	19	21	140 ⁺	8	2	6
	穗状花序	21	134	26	27	9	0
	头状花序	72 ⁻	253 ⁺	60 ⁻	66 ⁺	80 ⁺	13
	圆锥花序	619 ⁺	224 ⁺	30	9	22	7
	复伞房花序	32	1	0	0	2	0
	聚伞花序	256	349 ⁺	143	57 ⁺	29	65 ⁺
	轮伞花序	7	12	76	31	0	0
	P	***	***	***	***	***	***
花朵开口朝向 Floral orientation	0°	425	300	111	74 ⁺	96 ⁺	14 ⁻
	0°—90°	693 ⁺	350 ⁺	240	67 ⁺	58	86 ⁺
	45°—135°	332 ⁻	520	748 ⁺	79 ⁻	43 ⁻	39 ⁻
	90°—135°	0	2	2	0	0	1
	135°—180°	0	0	8	0	0	2
	P	***	***	***	0.609	***	***
花冠类型 Corolla type	蔷薇型花冠	660 ⁺	328	644 ⁺	16 ⁻	56	73 ⁺
	十字形花冠	35	19	27	9	8	5
	蝶形花冠	3	122	105	16	6	4
	钟状花冠	39	61	6	7	2	34 ⁺
	辐状花冠	0	1	65	0	0	0
	高脚碟状花冠	27 ⁻	25	7	30	18	11
	漏斗状花冠	597 ⁺	189	77	24	14 ⁻	1 ⁻
	坛状花冠	0	0	5	0	0	0
	管/舌状花冠	72	253 ⁺	60	66 ⁺	80 ⁺	13
	唇形花冠	17	173 ⁺	113	52 ⁺	3	1
	距形花冠	0	1	0	0	10	0
	P	***	***	***	***	***	***
	P	***	***	***	***	***	***
重瓣性 Pleiopetaly state	单瓣	1423 ⁺	1148 ⁺	671	214 ⁺	164 ⁺	83 ⁻
	复瓣	6 ⁻	20 ⁻	431 ⁺	6	26	43 ⁺
	重瓣	21	4	7	0	7	16
对称性 Floral symmetry	辐射对称	1314	853	865	150 ⁻	168	136 ⁺
	两侧对称	136	319	244	70 ⁺	29	6 ⁻
	P	***	***	***	***	***	***
花色 Flower color	白色系	698 ⁺	245	367 ⁺	37 ⁻	50	18
	粉色系	49	136	172 ⁺	14	16	32 ⁺
	红色系	256	58 ⁻	241 ⁺	6 ⁻	24	58 ⁺
	黄色系	166 ⁻	397 ⁺	41 ⁻	52	41	13 ⁻
	蓝紫色系	281 ⁻	336	288	111 ⁺	66	21
	P	*	***	***	*	***	***
花气味 Floral scent	无气味	337	278	62 ⁻	28	75 ⁺	16 ⁻
	芳香型	1113	894	1047 ⁺	192 ⁺	122 ⁻	126 ⁺
	P	***	***	***	***	***	***

“+”表示授粉者群体对特定特征的明显偏好(观察值比预期值高出 20%),“-”表示授粉者和花卉特征之间的负相关性(观察值比预期值低 20%);P 值代表分析结果的显著性,P<0.05 用“*”表示,P<0.01 用“**”表示,P<0.001 用“***”表示

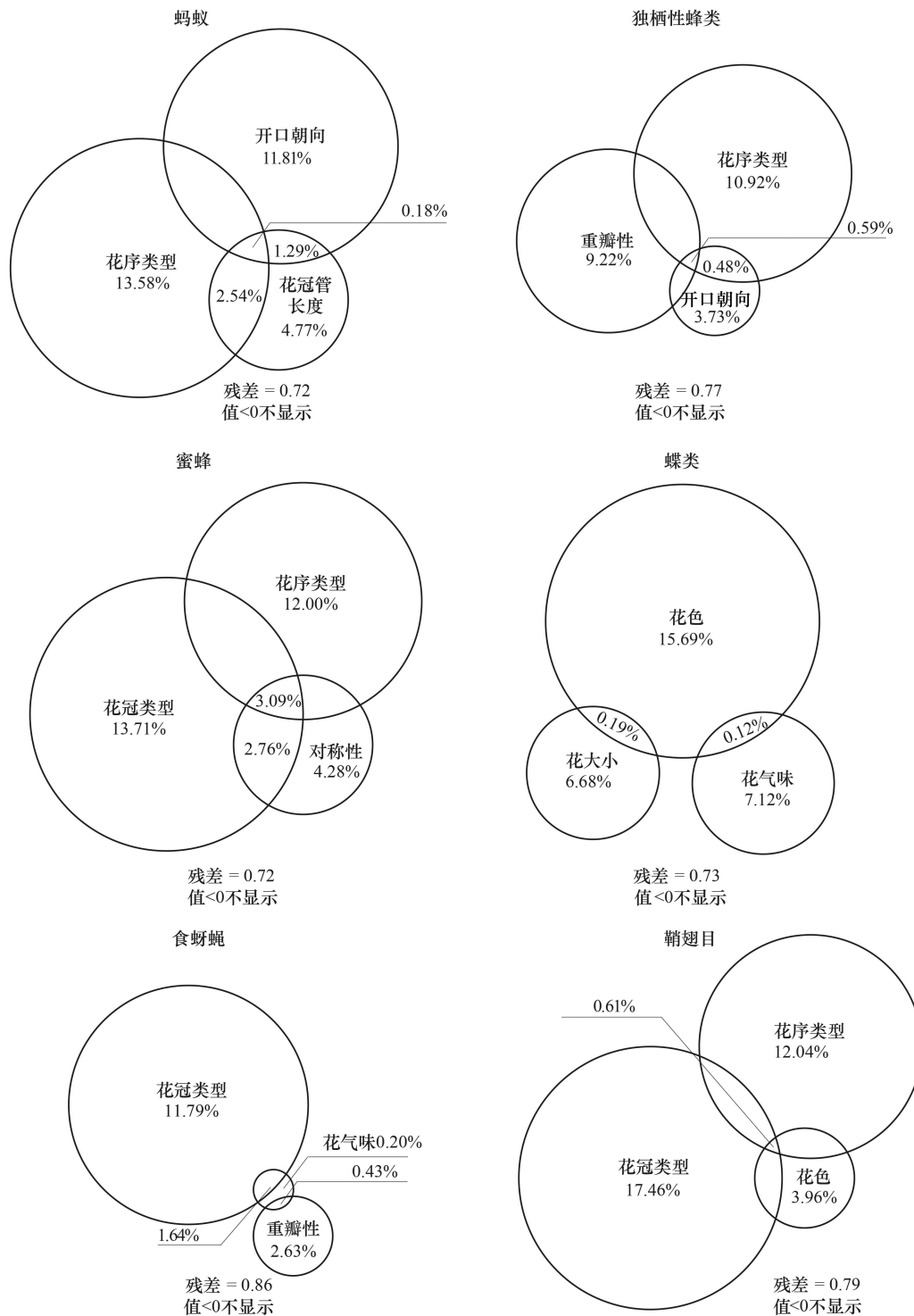


图 6 不同花部特征对主要传粉功能群访问组成变化的贡献度

Fig.6 Contribution of different floral traits for variation in pollinator visits composition of main pollinator functional groups

少两个不同的花部特征表现出明显偏好,这与前人在自然或半自然生态系统^[15,16,19]以及城市绿地^[20,22]中的研究结果一致,也进一步证明了传粉者施加选择压力不仅限于一个花部特征,而是一系列特征的组合^[34]。但传粉者不会对所有的花部特征施加同等的选择压力^[13,35],本研究中不同花部特征对同一传粉功能群访问组成变化的贡献度差异也再次证实这一观点,同时鉴于花部特征演化还会受到环境、人为干预等因素的影

响,因此在蜜粉源植物选择时,有必要优先考虑对传粉者访花偏好最具决定性的花部特征^[36]。

开花植物的花部特征主要从开花式样和花部构成两个方面影响着传粉者的访花选择^[23]。在开花式样层面,本研究中 66.7% 的主要传粉功能群访花选择受到花序类型的影响,尤其是对于独栖性蜂类和蚂蚁而言,花序类型对其访问组成变化的独立贡献度最高。由于排列方式与开花顺序不同,花序类型之间通常在资源配置及花粉散布方式上存在差异^[37],同时花序类型也直接决定着单位面积中植物小花开放数量与开放次序^[16],与蜜粉分泌量紧密联系,进而影响着传粉昆虫的访问模式与取食偏好。

在花部构成层面,花冠类型是驱动本研究中蜜蜂、食蚜蝇与鞘翅目访问组成变化的最主要花部特征,而对称性、重瓣性、花大小、花冠筒长度也在一定程度上影响了除鞘翅目以外的五个主要传粉功能群。因此可以推测在这一层级,相较于花色与花气味,北京城市绿地中多数传粉功能群的访花偏好更大程度地受到花形态结构这一类特征的影响,王慧等人^[22]在武汉城市绿地的研究同样印证了这一观点。花的形态结构对传粉昆虫有识别与引导作用,也一定程度上决定了传粉昆虫取食蜜粉源的难易水平^[38]。不同传粉昆虫生活习性的差异导致觅食策略与形态结构分化,因此对花的形态结构选择具有高度的特异性^[39-40],蜜蜂偏好蔷薇型花冠,独栖性蜂类、蝶类与食蚜蝇偏好管/舌状花冠,鞘翅目不仅偏好钟状花冠,在蔷薇型花冠植物上也观察到较高的访问次数。以上特征的花朵往往开口较大、或数朵花集生形成扁平的花序托,花冠管长度较短或近无,有利于传粉昆虫降落、停歇与取食蜜粉,在减少能量消耗的同时获得更多报酬^[41]。尽管也有观察到长口器的蜜蜂与蝶类访问蓝花鼠尾草等长冠筒植物,但从整体来看,除蚂蚁以外的主要传粉功能群访问比例均表现出随花冠管长度增加而下降的总体趋势。由于体型极小,蚂蚁的访花行为基本不受花冠管开口大小与长度的限制,而花管内往往分泌和储存有大量的花蜜^[35],因此长冠筒的漏斗形花冠植物也自然成为喜食花蜜的蚂蚁的首选访问对象。

在本研究中,花色是影响蝶类访问组成变化的最主要因素,蝶类也表现出对蓝紫色系植物的明显偏好,这与前人的研究结论一致^[22,42]。蝶类的视觉系统中种类丰富的光感受器有助于准确判别花部色彩差异,因此对蝶类而言,花色是更为可靠的植物辨识线索^[43]。而蓝紫色花 in 自然背景下能形成较强的对比差异^[44],更利于昆虫识别与定位,这可能在一定程度上促进了蝶类对蓝紫色系花的访花选择。但传粉昆虫的花色偏好不仅受到其视觉感受差异的影响^[45],还可能会随年份和植物群落花色组合而变化^[18],因此建议在实践应用中结合传粉昆虫对其他类型花部特征的选择偏好综合考量。花气味作为最古老的吸引机制,以嗅觉信号的形式帮助昆虫快速定位花朵^[46],与前人的结论一致,我们发现蜜蜂与蝶类都表现出对芳香型气味的偏好^[47-48],可为园林配置中芳香植物的应用提供参考。

3.2 基于传粉昆虫保护的城城市绿地植物景观设计与管管理

本研究共记录到北京城市绿地传粉昆虫 6 目 141 种,这与韩艺茹等^[38]在北京燕山地区记录的访花昆虫的数目基本相当,也再次证明城市绿地具有成为传粉昆虫友好空间的潜力。选择性种植蜜粉源植物有助于提高城市绿地的传粉昆虫保护价值^[49],在传粉昆虫多样性丧失的背景下,从学界到公民组织纷纷建言献策,积极推动制定适用于传粉昆虫的蜜粉源植物名录^[20,22,24]。本研究发现蔷薇科、菊科、豆科(*Fabaceae*)的植物能吸引大量传粉昆虫访问,这些植物通常具有蔷薇形花冠或者头状花序,并能分泌大量的蜜粉^[50],因此受到蜜蜂与独栖性蜂类、蝶类、食蚜蝇等传粉功能群的欢迎。除此之外,对唇型花冠、蓝紫色系以及芳香型气味的偏好也使得在鼠尾草属(*Salvia*)植物上能够观察到大量蝶类的访花互作。同一科属的植物通常在花部特征上展现出相似的组成,尤其是花结构形态,因此可能吸引到相似的传粉昆虫群体^[22]。但本研究也关注到,同属于蔷薇科的重瓣棣棠以及菊科的珠光香青(*Anaphalis margaritacea*)等物种的传粉昆虫访问量就远低于同科的其他蜜粉源植物。因此建议在蜜粉源植物物种筛选时,应关注与重要蜜粉源植物同科属家族的种类,并结合物种间花部特征及蜜粉供应能力的差异进行选择。

城市中栽植的开花植物丰富多样,然而城市空间中植物种类的选择与应用往往更多地由美学价值和人类需求决定,一定程度上忽略了植物的传粉者支持能力差异^[20],可能导致城市传粉昆虫无法从城市绿地现状应

用的园林植物中获取充足的食源支持,生存危机难以缓解。本研究调查到的 362 种开花植物中,仍有超过四成的植物种类并未观察到传粉昆虫访问,推测部分物种可能是因为没有提供有效的蜜粉源“报酬”。一方面,一些人工培育的园林植物为追求高观赏价值而表现为重瓣花型,致使花药瓣化或蜜粉分泌量减少甚至不分泌而导致其对传粉者的支持能力较低^[51],如重瓣棣棠、重瓣木槿(*Hibiscus syriacus* f. *amplissimus*)等。尽管研究结果显示北京城市绿地中重瓣物种的占比并不高,但实地调查时观察到相关种类在公园绿地中的大面积应用,在一定程度削弱了城市绿地的传粉昆虫保护价值。另一方面,本研究发现在北京城市绿地的植物应用中,头状花序、蔷薇状花冠与蓝紫色系在同类型花部特征中表现出明显的物种数量优势。尽管以上特征受到多数传粉功能群的选择,但在满足多数传粉昆虫需求的前提下,也应关注少数群体的特殊偏好,例如独栖性蜂类对蝶形花冠植物的多次访问,以及蜜蜂对于粉色系花朵的选择偏好等。在城市绿地中提高植物花部特征的多样性对维持城市传粉昆虫多样性具有积极影响,多种花部特征的共同应用才能避免某一昆虫类群过多或过少而导致传粉生态系统失衡^[16]。

尽管本研究并未深入分析物种来源对传粉昆虫访花的影响,但结果中对传粉昆虫最具吸引力的 40 种植物中本土植物占比达到 57.5%,前人的诸多研究也证明了乡土植物在传粉昆虫蜜粉源支持中的重要性^[52]。城市绿地中外来植物的高比例应用现状可能会增强传粉昆虫和外来植物的互作联系^[22],一定程度上促进外来植物的入侵最终导致当地的生态系统稳定性受到威胁,应考虑采取适当的风险评估和管理措施。另外,本研究还观察到旋覆花、草木樨(*Melilotus suaveolens*)等自生植物对于传粉昆虫的较强吸引力。自生植物不仅为城市传粉昆虫栖息提供支持,优良的抗逆性与适应性还使其能降低过多养护管理造成的传粉昆虫死亡风险^[53],并可应用于绿地边角、驳岸等栽培植物难以适应的生境^[54]。未来在植物景观设计与植被配置优化的过程中,应基于传粉昆虫对于花部特征的偏好,进一步结合蜜粉源植物的物种构成特征与应用场景进行考量。

4 结论

在传粉昆虫面临严峻生存危机的背景下,城市绿地中高质量栖息地与丰富的蜜粉源资源供给有效地缓解了自然栖息地丧失与野生蜜粉源植物资源减少对城市传粉昆虫多样性造成的威胁。北京园林蜜粉源植物种类丰富、花部特征多样,传粉昆虫访花行为受到蜜粉源植物花部特征的显著影响。本研究从花部特征的角度对不同蜜粉源植物物种间传粉昆虫访问组成的差异进行解释,可为城市传粉者友好型植物的选择提供实证支撑。结果表明北京城市绿地支持的传粉昆虫物种数可达 141 种,具头状花序、花朵开口朝向直立、管/舌状花冠、单瓣、蓝紫色系、芳香型的花朵受到更多主要传粉功能群的青睐。除蝶类之外的 5 个传粉功能群访问组成变化受到花序类型与花冠类型的主要影响。在花部构成层面,相较于花色与花气味,花形态结构在北京城市绿地主要传粉功能群访花选择中普遍发挥了更大的影响作用。未来研究可进一步结合植物群落结构与物种组成、绿地养护管理措施等因素综合分析,以期为基于传粉昆虫多样性保护的城市绿地植物景观营建与管理提供更科学、全面的指导。

参考文献(References):

- [1] Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends. Washington, DC: Island Press, 2005.
- [2] Mace G M, Norris K, Fitter A H. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27(1): 19-26.
- [3] Lefcheck J S, Byrnes J E K, Isbell F, Gamfeldt L, Griffin J N, Eisenhauer N, Hensel M J S, Hector A, Cardinale B J, Emmett Duffy J. Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications*, 2015, 6: 6936.
- [4] Ollerton J. Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2017, 48: 353-376.
- [5] 戴飘飘, 张旭珠, 刘云慧. 传粉动物多样性的保护与农业景观传粉服务的提升. *生物多样性*, 2015, 23(3): 408-418.
- [6] Marini L, Quaranta M, Fontana P, Biesmeijer J C, Bommarco R. Landscape context and elevation affect pollinator communities in intensive apple orchards. *Basic and Applied Ecology*, 2012, 13(8): 681-689.

- [7] Wagner D L, Grames E M, Forister M L, Berenbaum M R, Stopak D. Insect decline in the anthropocene: death by a thousand cuts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(2): e2023989118.
- [8] Hall D M, Camilo G R, Tonietto R K, Ollerton J, Ahm   K, Arduser M, Ascher J S, Baldock K C R, Fowler R, Frankie G, Goulson D, Gunnarsson B, Hanley M E, Jackson J I, Langellotto G, Lowenstein D, Minor E S, Philpott S M, Potts S G, Sirohi M H, Spevak E M, Stone G N, Threlfall C G. The city as a refuge for insect pollinators. *Conservation Biology*, 2017, 31(1): 24-29.
- [9] Baldock K C R, Goddard M A, Hicks D M, Kunin W E, Mitschunas N, Osgathorpe L M, Potts S G, Robertson K M, Scott A V, Stone G N, Vaughan I P, Memmott J. Where is the UK's pollinator biodiversity? The importance of urban areas for flower-visiting insects. *Proceedings Biological Sciences*, 2015, 282(1803): 20142849.
- [10] Winkler K, W  ckers F, Bukovinskine-Kiss G, van Lenteren J. Sugar resources are vital for *Diadegma semiclausum* fecundity under field conditions. *Basic and Applied Ecology*, 2006, 7(2): 133-140.
- [11] Harrison T, Gibbs J, Winfree R. Forest bees are replaced in agricultural and urban landscapes by native species with different phenologies and life-history traits. *Global Change Biology*, 2018, 24(1): 287-296.
- [12] Schmack J M, Egerer M. Floral richness and seasonality influences bee and non-bee flower interactions in urban community gardens. *Urban Ecosystems*, 2023, 26(4): 1099-1112.
- [13] 纪霜, 杨丽, 闫淑君, 叶佳伟, 廖剑威. 植物花部特征与访花昆虫互作关系研究进展. *世界林业研究*, 2023, 36(2): 26-31.
- [14] Barrett S C H, Harder L D. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology & Evolution*, 1996, 11(2): 73-79.
- [15] 王晓月, 汤晓辛, 童泽宇, 黄双全. 植物与传粉者地理镶嵌的协同演化: 过程、证据与展望. *科学通报*, 2019, 64(16): 1702-1710.
- [16] 张启宇, 陈宝雄, 王美娜, 刘云慧. 苹果园花期地表开花植物特征对野生蜂多样性的影响. *应用生态学报*, 2024, 35(7): 1968-1978.
- [17] Fenster C B, Armbruster W S, Wilson P, Dudash M R, Thomson J D. Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2004, 35(1): 375-403.
- [18] Gong Y B, Huang S Q. Temporal stability of pollinator preference in an alpine plant community and its implications for the evolution of floral traits. *Oecologia*, 2011, 166(3): 671-680.
- [19] 伦菌宁. 高山草甸植物开花性状与花蜜特征的关系及其对传粉的影响[D]. 拉萨: 西藏大学, 2021.
- [20] Sikora A, Micholap P, Sikora M. What kind of flowering plants are attractive for bumblebees in urban green areas? *Urban Forestry & Urban Greening*, 2020, 48: 126546.
- [21] 童泽宇, 徐环李, 黄双全. 探讨监测传粉者的方法. *生物多样性*, 2018, 26(5): 433-444.
- [22] Wang H, Ran N, Jiang H Q, Wang Q Q, Ye M, Bowler P A, Jin X F, Ye Z M. Complex floral traits shape pollinator attraction to flowering plants in urban greenspaces. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2024, 91: 128165.
- [23] 曾凯娜, 孙浩然, 申益春, 任明迅. 海南羊山湿地的传粉网络及其季节动态. *植物生态学报*, 2022, 46(7): 775-784.
- [24] 韩丹, 王成, 殷鲁秦. 北京城市蝴蝶蜜源植物网络特征及重要蜜源植物识别. *生态学报*, 2021, 41(22): 8892-8905.
- [25] 虞国跃. 北京访花昆虫图谱. 北京: 电子工业出版社, 2019.
- [26] 虞国跃, 王合. 北京林业昆虫图谱(III)双翅目. 北京: 科学出版社, 2023.
- [27] 朱建青, 谷宇, 陈志兵, 陈嘉霖. 中国蝴蝶生活史图鉴. 重庆: 重庆大学出版社, 2018.
- [28] 张巍巍, 李元胜. 中国昆虫生态大图鉴. 2 版. 重庆: 重庆大学出版社, 2019.
- [29] Hegland S J, Totland   . Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland. *Oecologia*, 2005, 145(4): 586-594.
- [30] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志. 第九卷. 第二分册. 北京: 科学出版社, 2002.
- [31] 贺士元, 邢其华, 尹祖棠. 北京植物志. 2 版. 北京: 北京出版社, 1993.
- [32] 王琛柱, 姜永根. 植物与昆虫的相互作用. 北京: 科学出版社, 2023.
- [33] 曾拓, 李伽文, 周黎, 李进进, 史安琪, 付瀚森, 罗靖, 郑日如, 王媛媛, 王彩云. 观赏植物花色与授粉昆虫相互适应关系的研究进展. *园艺学报*, 2021, 48(10): 2001-2017.
- [34] Reynolds R J, Dudash M R, Fenster C B. Multiyear study of multivariate linear and nonlinear phenotypic selection on floral traits of hummingbird-pollinated *Silene virginica*. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 2010, 64(2): 358-369.
- [35] 童泽宇, 黄双全. 引起花冠管长度演化的可能因子与例证. *植物科学学报*, 2023, 41(6): 719-728.
- [36] Ollerton J, Alarc  n R, Waser N M, Price M V, Watts S, Cranmer L, Hingston A, Peter C I, Rotenberry J. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany*, 2009, 103(9): 1471-1480.
- [37] 唐璐璐, 韩冰. 开花式样对传粉者行为及花粉散布的影响. *生物多样性*, 2007, 15(6): 680-686.
- [38] Teixeira S D, Borba E L, Semir J. Lip anatomy and its implications for the pollination mechanisms of *Bulbophyllum* species (Orchidaceae). *Annals of Botany*, 2004, 93(5): 499-505.

- [39] Blüthgen N, Klein A M. Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*, 2011, 12(4): 282-291.
- [40] Rowe L, Gibson D, Bahlai C A, Gibbs J, Landis D A, Isaacs R. Flower traits associated with the visitation patterns of bees. *Oecologia*, 2020, 193(2): 511-522.
- [41] 王文凯,王超杰,王新月,陈龙艳,刘梅柯. 神农架林区访花天牛蜜源植物调查与分析. *长江大学学报(自然科学版)*, 1-6. DOI:10.16772/j.cnki.1673-1409.20230524.002.
- [42] Arikawa K. The eyes and vision of butterflies. *The Journal of Physiology*, 2017, 595(16): 5457-5464.
- [43] 胡晔.北京温榆河-北运河河流廊道植被特征与蝴蝶多样性的关系研究[D].北京:北京林业大学,2022.
- [44] Russell A L, Newman C R, Papaj D R. White flowers finish last: pollen-foraging bumble bees show biased learning in a floral color polymorphism. *Evolutionary Ecology*, 2017, 31(2): 173-191.
- [45] 吴宜静,赵天祯,王露,张一鸣,蔡明,李运远,刘燕,张启翔. 基于蜂类视觉的北京公园常用园林植物花色分析. *北京林业大学学报*, 2022, 44(11): 100-110.
- [46] Andersson S, Dobson H E. Behavioral foraging re-sponses by the butterfly *Heliconius melpomene* to *Lanata camara* floral scent. *Journal of Chemical Ecology*, 2023, 29: 2303-2318.
- [47] Chen C, Song Q S, Proffitt M, Bessière J, Li Z B, Hossaert-McKey M. Private channel: a single unusual compound assures specific pollinator attraction in *Ficus semicordata*. *Functional Ecology*, 2009, 23(5): 941-950.
- [48] Marr D L, Pellmyr O. Effect of pollinator-inflicted ovule damage on floral abscission in the *Yucca-Yucca* moth mutualism: the role of mechanical and chemical factors. *Oecologia*, 2003, 136(2): 236-243.
- [49] Rajbhandari A, Matteson K, Katz E, LeBuhn G, Johnson E. Bee visitation to flowers throughout New York City. *Landscape and Urban Planning*, 2023, 233: 104689.
- [50] 张兵伟,王露露,赵良成,陈伯毅,隗有龙,付红英. 北京市野生蜜粉源植物资源调查. *北京林业大学学报*, 2010, 32(S1): 18-22.
- [51] Browning A, Smitley D, Studyvin J, Runkle E S, Huang Z Y, Hotchkiss E. Variation in pollinator visitation among garden cultivars of marigold, *Portulaca*, and *Bidens*. *Journal of Economic Entomology*, 2023, 116(3): 872-881.
- [52] Pei C K, Hovick T J, Limb R F, Harmon J P, Geaumont B A. Native and introduced pollinators vary in their seasonal floral resource visitation and selection between native and exotic plant species. *Journal of Applied Ecology*, 2023, 60(7): 1424-1434.
- [53] Zaninotto V, Fauviau A, Dajoz I. Diversity of greenspace design and management impacts pollinator communities in a densely urbanized landscape: the city of *Paris*, France. *Urban Ecosystems*, 2023, 26(2): 503-515.
- [54] 李晓鹏,董丽,关军洪,赵凡,吴思佳. 北京城市公园环境下自生植物物种组成及多样性时空特征. *生态学报*, 2018, 38(2): 581-594.