

中国植物区系的鸟类传粉现象

顾 奎^{1,2}, 张奠湘^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:概述了分布于中国的传粉鸟类类群和鸟类传粉的植物类群,并分析了这些植物的分布区类型和花部特征。中国的传粉鸟类几乎全部属于雀形目;鸟类传粉现象广泛存在于30余科的植物中,其花部特征表现出对非专性嗜蜜鸟类的适应。这些植物类群在中国的植物区系中主要表现出热带成分的特征,但其中也有温带成分。结合植物类群的系统发育研究以及对其鸟类传粉现象的认识,可以系统地了解鸟类传粉在旧世界温带地区的起源与演化,以及鸟-花协同进化的过程。

关键词:鸟类传粉;访花鸟类;分布区类型;中国植物

中图分类号:Q944.43

文献标识码:A

文章编号:1005-3395(2009)02-0194-11

A Review on Ornithophily in the Chinese Flora

GU Lei^{1,2}, ZHANG Dian-xiang^{1*}

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Ornithophily in the Chinese flora was reviewed. Literatures concerning floral visiting birds and ornithophilous (including potential) plant genera were evaluated; areal types and floral traits of the plant genera with confirmed ornithophily in China or elsewhere were also analyzed. Almost all the flower-visiting birds in China are Passeriformes. Ornithophily was found in more than 30 angiosperm families in China, which has been largely ignored. The floral characters of the ornithophilous plants in China were mostly generalized to adapt to non-nectarivorous birds. Although most of the ornithophilous genera are tropical components of the Chinese flora, there are several temperate elements of which the diversity centres are in China, such as the genus *Rhododendron*. Combined with phylogenetic reconstruction of the plant groups, and studies on ornithophily in these taxa, it is possible to elucidate the emergence and evolution of the bird-flower coevolution in the Old World.

Key words: Ornithophily; Floral visiting birds; Areal types; Flora; China

鸟类传粉现象最早于19世纪末被Trelease作为科学研究的对象^[1]。20世纪初的10余年间, Johow、Fries,特别是Werth对鸟类传粉现象进行了深入的研究^[2-3]。20世纪20年代, Porsh^[2]总结出了鸟类传粉现象的各种特征。研究得最早和最透彻的鸟类传粉现象是蜂鸟传粉,同时其在南半球热带地区的另外两个分支(非洲的太阳鸟传粉与大洋洲的吸蜜鸟传粉)也进行了深入研究^[2,4-8]。相比之下,由于缺乏特化的鸟-花协同进化关系,欧亚大陆温带和亚热带地区的鸟类传粉现象很大程度上被忽

略了。尽管这一地区专性嗜蜜鸟类和完全依赖鸟类传粉的植物物种很少,但仍然有记录表明多种鸟类访问很多种植物的花。这些访花记录绝大多数发生在几个广泛栽培的观赏树种如木棉(*Bombax malabaricum*)和刺桐属(*Erythrina*)的一些种中^[9],此外有报道称一些分布于这一地区的植物如山茶(*Camellia japonica*)^[10-12]、木榄(*Bruguiera gymnorhiza*)^[13]、虾子花(*Woodfordia floribunda*)^[14]等是鸟类传粉的。中国的鸟类传粉记录多数来自观鸟爱好者^[15],仅对喙花姜(*Rhynchanthus*

收稿日期:2008-05-15 接受日期:2008-07-11

基金项目:国家自然科学基金(30570314);中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-YW-Z027)资助

* 通讯作者 Corresponding author

beesianus)^[16]和阿宽蕉(*Musa itinerans*)^[17]有报道鸟类传粉现象,缺乏深入系统的研究。本文结合邻近地区鸟类传粉植物的研究报道和国内的观鸟记录,对中国植物的鸟类传粉现象作一综述,旨在为探讨欧亚大陆鸟类传粉现象的起源、演化和分布提供参考。

1 中国的传粉鸟类

中国的访花鸟类几乎全部属于雀形目 Passeriformes,这一鸟纲中种类最多的一个目,包括了现存鸟类物种的一半以上。但雀形目中很多大科如伯劳科(Laniidae)、鹟科(Muscicapidae)、山雀科(Paridae)、鹎科(Pycnonotidae)、麻雀科(Passeridae)和雀科(Fringillidae)在植物传粉方面的作用都很小^[9],多数稳定的访花记录来自太阳鸟科(Nectariniidae)、啄花鸟科(Dicaeidae)、绣眼鸟科(Zosteropidae)和和平鸟科(Irenidae)。

1.1 太阳鸟科(Nectariniidae)

太阳鸟科在中国有4属12种。该科是中国乃至整个旧大陆最为特化的专性嗜蜜鸟类,无论形态特征^[18]还是生理特征^[19-20]都适应了以花蜜为主要能量来源的生活方式。太阳鸟有长而弯曲的喙,细长管状的舌头可以从喙的尖端伸出,舌尖往往还是毛刷状的。不同种类太阳鸟喙长与被访问植物的花冠管长度有着不紧密的相关性^[9],但喙的形状、大小、舌头的细微结构与其访花习性之间是否存在相关性还没有足够证据。为了取食花蜜,太阳鸟可以在空中短暂悬停,但有时也会在花冠管基部啄洞盗取花蜜^[21-22]。大多数太阳鸟传粉的植物具有二唇形或管状的花冠^[17-18,23-25],少数具有毛刷状的雄蕊/雌蕊群^[24]。花冠管长度较长的植物往往由太阳鸟科中喙最长的捕蛛鸟属(*Arachnothera*)传粉^[17,26],说明这些植物和传粉鸟类之间有着更加特化的鸟-花关系;而另外两个喙较短的属,即太阳鸟属(*Aethopyga*)和花蜜鸟属(*Nectarinia*)则有着更加广泛的访花对象群^[15]。鸟类一般依靠前额的羽毛携带花粉,但 Pauw 报道了南部非洲的一种太阳鸟用舌头携带花粉块为萝藦科植物 *Microloma sagittatum* 传粉的现象^[27],说明太阳鸟及其传粉对象之间的互动关系可能还有很多值得深入探讨的细节。

1.2 啄花鸟科(Dicaeidae)

啄花鸟是旧大陆最小的鸟类,有时也被处理为

太阳鸟科中的一个族^[18],该科在中国有1属6种。啄花鸟的喙普遍短于太阳鸟^[28],访花对象也不及太阳鸟广泛。啄花鸟绝大多数的访花记录和所有作为主要传粉者的记录都来自桑寄生科 Loranthaceae^[6,18,29]。桑寄生科植物的果实也是啄花鸟的主要食物来源,啄花鸟不仅为这些植物传粉,还为它们传播种子^[9,23]。

1.3 绣眼鸟科(Zosteropidae)

绣眼鸟科为小型的杂食性鸟类,有100多种,分布遍及旧大陆的热带和亚热带地区^[30-31];我国有1属3种,其中暗绿绣眼鸟(*Zosterops japonicus*)最北可分布到山东半岛以及韩国和日本,而红胁绣眼鸟(*Z. erythropleurus*)在繁殖季节活动区域可达中国东北^[28]。绣眼鸟的访花对象也相当广泛,但它们对花蜜的依赖性没有太阳鸟那么强,较短的喙也限制了它们取食长管状花冠中花蜜的能力,因此在热带和亚热带地区很多时候都是花蜜掠夺者或者破坏性的访花者^[2,7]。然而在华中、华东、台湾乃至韩国和日本,暗绿绣眼鸟取代太阳鸟成为最主要的访花者,并且可能起到了相当重要的传粉作用^[9,32]。在中国西南部、南部至东南亚的山地森林中,绣眼鸟的数量非常丰富,可能也是当地重要的传粉者^[9,28]。Maddocks 等报道 *Z. lateralis* 可以忍受-42℃~39℃^[33],暗示绣眼鸟科中的某些种类能够在高海拔或高纬度的地区生存,并可能为当地的植物传粉。相比雀形目其它科的鸟类,绣眼鸟能分布到更加偏远的海岛,说明绣眼鸟在岛屿植被的传粉系统中扮演着重要角色^[34]。

1.4 和平鸟科(Irenidae)

该科中的叶鹎属 *Chloropsis* 也是中国南部至东南亚森林中常见的访花鸟类^[9,15,28](作者观察),但它们的传粉作用还没有研究。Momose 等将叶鹎和啄花鸟等共同列为鞘花(*Macrosolen cochinchinensis*)(桑寄生科 Loranthaceae)可能的传粉者^[25]。

1.5 其它访花鸟类

雀形目在温带地区广泛分布的大科如鸦科(Corvidae)、山雀科、鹎科、莺科(Sylviidae)、麻雀科和雀科等都只有零星的访花记录,这些鸟类主要的食物来源是种子、果实和昆虫,显然它们在传粉方面的作用是很小的。少数的例外,如有报道称丛林鹪鹩(*Turdoides striatus*)(画眉科 Timaliidae)是扭蒴山

芝麻(*Helicteres isora*)(梧桐科 *Sterculiaceae*)的主要传粉者^[35]。这些非嗜蜜鸟类喜欢访问花朵大而张开、花蜜容易取得的植物,如山茶、木棉(*Bombax malabaricum*)和刺桐属(*Erythrina*)的某些种^[9,15](作者观察)。以上现象支持鸟类传粉现象起源的一个假说,即鸟类通过在花朵中饮水或捕捉昆虫等偶然的途径接触到花蜜,并逐渐将花蜜作为一种稳定的能量来源,进而开始鸟-花协同进化^[2]。另一方面,已经具备鸟类传粉综合症的植物在扩散到没有传粉鸟类分布的地区时,当地的非嗜蜜鸟类也能很快学会取食花蜜,进而成为替代性的传粉者^[36-37], Mayr 也引用这些例子来假设旧大陆的蜂鸟灭绝之后被雀形目鸟类替代的演化过程^[38]。因此,研究非专性嗜蜜鸟类的传粉行为有可能为了解鸟类传粉现象的起源提供证据。

2 中国的鸟类传粉植物

鸟类传粉现象广泛分布于被子植物中,多出现在花冠发达尤其是花冠多少合生的类群中,但也有为数众多的例外。热带地区特化的鸟类传粉植物类群在中国分布不多,鸟类传粉现象集中的多数科主要分布区也不在中国。目前对中国植物区系中鸟类传粉现象的研究基本处于空白状态,其中很可能有一些本地区特有的鸟-花关系尚未得到应有的关注。以下为中国植物区系中一些存在及可能存在鸟类传粉现象的类群。

毛茛科 (Ranunculaceae) 耧斗菜属 (*Aquilegia*) 分布于北美洲的一些种,如 *A. canadensis*^[7]、*A. formosa*^[39] 和 *A. elegantula*^[40] 等都是蜂鸟传粉的,此外还有很多种是天蛾(*Hawkmoth*)传粉的。蛾类传粉和鸟类传粉这两种类型的物种在该属中存在由花部形态功能和生态因子共同造成的明显的生殖隔离^[39-40]。另有报道称翠雀属的 *Delphinium cardinale* 也是蜂鸟传粉^[41]。这两属的植物都是较为柔弱的草本,访花鸟类必须具备在空中悬停的能力,亦即只可能是蜂鸟或太阳鸟,而后者只具备短暂悬停能力。由于蜂鸟在中国没有分布,大多数中国的耧斗菜属和翠雀属植物的传粉者应该是具长喙的昆虫;但这两个属的分布区在中国西南地区与太阳鸟属的分布区重合,其中可能有适合太阳鸟传粉的种类,尤其是那些花下垂而颜色鲜艳的种。

凤仙花科 (Balsaminaceae) 凤仙花属

(*Impatiens*)是一个泛热带分布的大属,特化的花部特征对应着多样的传粉模式,其传粉者包括蜂类、天蛾等^[42-43],也有一些分布于热带非洲(如 *I. niannimensis*)和美洲(如 *I. capensis*)的种是鸟类传粉^[7,42,44]。同上述两个毛茛科的属一样,鸟类传粉的凤仙花属植物也是以距(*Spur*)来行使典型鸟类传粉综合征中管状花冠的功能。凤仙花属都是肉质的草本植物,因此中国的凤仙花属植物中如果有鸟类传粉的,其传粉者也只可能是太阳鸟。

千屈菜科 (Lythraceae) 主要分布于热带地区,分布于美洲的个别种有未经确认的蜂鸟传粉现象,而分布于亚洲的虾子花属 (*Woodfordia*)的至少一种 *W. floribunda* 是雀形目鸟类传粉的^[4]。作者观察到分布于中国的 *W. fruticosa* 分泌大量花蜜并有大量的短喙雀形目鸟类(主要是暗绿绣眼鸟)访花。该属植物花瓣细小,以瓶状伸长的鲜红色萼筒行使典型鸟类传粉综合征中管状花冠的功能。

山龙眼科 (Proteaceae) 山龙眼科中分布于大洋洲的很多属都是当地重要的鸟类传粉植物类群,如 *Adenanthos*、*Banksia*、*Dryandra*、*Grevillea* 等^[5]。该科植物具大型的毛刷状的花序,适应体型较大的吸蜜鸟(*Honeyeater*, 吸蜜鸟科(*Meliphagidae*))传粉,有些类群(如 *Banksia*)还有哺乳动物传粉的现象。该科分布于南部非洲的 *Protea* 属,具有大型的头状花序,也适应鸟类和哺乳动物传粉^[7]。该科分布于中国的山龙眼属(*Helicia*)植物也具有大型的毛刷状的花序,鸟类传粉的可能性很大,但相关的传粉生物学研究尚属空白。

山茶科 (Theaceae) 该科的山茶属 (*Camellia*)是中国主要的鸟类访花记录来源之一,其中山茶的鸟类传粉已有多例报道^[10-12]。山茶属中开红色花的种类具备典型鸟媒植物的一些特征,而容易取得的花蜜也吸引了很多非专性嗜蜜的鸟类。作者观察发现,山茶属中开黄色花的种类(金花茶组 *sect. Chrysantha*)也分泌大量的花蜜并有鸟类访花,而开白花的种类(油茶组 *sect. Oleifera*)虽然有时也分泌较多的花蜜,但访花者主要是蜂类。结合系统发育重建和系统的传粉生物学研究可能对鸟类传粉在山茶属中的起源与演化提供证据。

桃金娘科 (Myrtaceae) 与山龙眼科一样,在澳洲分布的桃金娘科植物也多为鸟类传粉。其中桉属 (*Eucalyptus*)是澳大利亚最主要的鸟类访花记录来源^[5],而我国引种的桉属以及白千层属

(*Melaleuca*)和红千层属(*Callistemon*)植物也吸引了很多短喙雀鸟访花(作者观察)。中国有自然分布的蒲桃属(*Syzygium*)中,某些花大型的种可能涉及鸟类传粉,如蒲桃(*Syzygium jambos*)^[15]。

使君子科(Combretaceae) 该科的风车子属(*Combretum*)植物具有大型的毛刷状的花序,有的种还具有鲜艳的红黄色花被,分布于热带美洲的种多为蜂鸟传粉^[45-47],其中 *C. lanceolatum* 供给访花者的报酬不是液态的花蜜,而是含糖的果冻状分泌物^[48],其访花者中甚至还有卷尾猴(*Cebus spp.*)。中国分布的风车子属植物的传粉生物学研究尚属空白。

红树科(Rhizophoraceae) 该科的木榄是亚洲红树林植被中的优势种,据 Kondo 等报道其主要传粉者为绣眼鸟^[3]。木榄的花为红色管状,花冠平时闭合,被鸟类啄到时爆裂开来,而花粉则喷发出来沾在访花鸟类的羽毛上。很多红树植物的花都具有类似木榄的较厚的花被片,是否具有类似的开花方式以及是否涉及鸟类传粉则有待深入研究。

梧桐科(Sterculiaceae) 有报道称丛林鸚鵡(画眉科)是印度南部 Ghats 山脉的扭蒴山芝麻(梧桐科)的主要传粉者^[35],该种在中国也有分布。包括梧桐科、木棉科、锦葵科等在内的广义锦葵科^[49]中的很多种都具有开张的花冠、鲜艳的花色、毛刷状的雄/雌蕊群和易于获取的花蜜,从花部特征上看是适应短喙鸟类传粉的,但这方面的研究还很少。

木棉科(Bombaceae) 木棉也是中国主要的鸟类访花记录来源之一^[15,50](作者观察)。木棉有向上张开的大型碗状花朵,花蜜量很大,花中还可能积水,吸引了很多种鸟类访花。这种现象支持鸟类传粉现象起源的一个假说,即鸟类通过在花朵中饮水或捕捉昆虫等偶然的途径接触到花蜜,并逐渐将花蜜作为一种稳定的能量来源,进而开始鸟-花协同进化^[2]。Yomoto 报道沙撈越的热带雨林中榴莲属(*Durio*) 3种植物的传粉生物学^[24],其中两种为太阳鸟和捕蛛鸟传粉,一种为蝙蝠传粉。榴莲属中蝙蝠传粉(Choropterophily)的现象很多,这为蝙蝠传粉向鸟类传粉的演化提供了依据。

锦葵科(Mavaceae) 苘麻属(*Abutilon*)是一个泛热带分布的属,其中分布于美洲的一些种适合蜂鸟和蝙蝠传粉^[7,51],中国南部和西南部分布区与太阳鸟重合的种可能涉及鸟类传粉,尤其是红色花

的种如红花苘麻(*A. roseum*)。花葵属(*Lavatera*)分布于加那利群岛的 *L. phoenicea* 是由雀形目的非专性嗜蜜鸟类传粉的^[36],该属在中国西北也有分布。

含羞草科(Mimosaceae) 在中国南方广泛引种栽培的朱缨花(*Calliandra haematocephala*)也是这一地区鸟类访花记录的主要来源之一^[15](作者观察)。该科植物多具备毛刷状的花部特征,其中花较大、花蜜分泌量多的物种可能涉及鸟类传粉,在金合欢属(*Acacia*)中已有报道^[7]。此外该科中还有蝙蝠传粉的物种如 *Mimosa lewisii*^[52]。但对于国产种类来说,特别是合欢(*Albizia julibrissin*)等具有鲜艳花色的类群,是否存在鸟类传粉需要进一步观察。

云实科(Caesalpinaceae) 该科的羊蹄甲属一些种类,如广泛栽培的羊蹄甲(*Bauhinia purpurea*)有鸟类访问^[15,21](作者观察);而该属显托亚属中一些具有红色花瓣、管状萼筒的国产种类也极有可能是鸟类传粉。此外分布于缅甸的 *Amherstia nobilis* 也被认为可能是鸟类传粉的^[53]。

蝶形花科(Papilionaceae) 分布于全球热带地区的很多该科植物都具有适应鸟类传粉的特化的花冠^[7]。泛热带分布的刺桐属中既有蜂鸟传粉也有雀形目鸟类传粉,分别对应不同的花部特征;该属中的鸟类传粉被认为是单系起源的^[4];该属植物也是中国主要的鸟类访花记录来源之一^[9,15](作者观察)。紫矿属(*Butea*)的花部特征与刺桐属类似,据报道单籽紫矿(*B. momosperma*)的主要传粉者是雀形目鸟类^[54];该属在中国有分布。百脉根属(*Lotus*)分布于加那利群岛的 *L. berthelotti*、*L. macranthus* 和 *L. maculatus* 是由雀形目的非专性嗜蜜鸟类传粉的^[36]。

金缕梅科(Hamamelidaceae) 红花苘属(*Rhodoleia*)是金缕梅科中唯一一个鸟类传粉的属,我们对红花苘(*R. championii*)的传粉生物学进行了研究(未发表)。该属植物因适应鸟类传粉出现了很多特化的性状,比如以花序为单位形成的钟状“花冠”、大型而鲜艳的花瓣、强壮的总苞和花序托以及大量而低浓度的花蜜,其特化程度在金缕梅科来说是相当高的。古老的红花苘属植物的分布在时间和空间上都与最早的现代类型的蜂鸟重合^[38,55-56],因此最早的鸟类传粉现象可能出现在这二者之间,其协同进化关系可能在渐新世早期二者接触的时候就建立起来了。

海桑科(Sonneratiaceae) 该科有两属,都

具备毛刷状的花部结构。海桑属(*Sonneratia*)种类均为红树植物,其中海桑(*S. caseolaris*)在印度是太阳鸟传粉而在马来西亚是蝙蝠传粉^[57]。八宝树属(*Duabanga*)在中国有 1 种,即八宝树(*D. grandiflora*)。据作者观察,在广州栽培的八宝树有很多鸟类访花,主要是绣眼鸟;但八宝树的花部特征、气味和花蜜分泌节律(未发表数据)更适应蝙蝠传粉,其传粉生物学有待深入研究。

桑寄生科 (Loranthaceae) 该科植物的花粉散布方式和鸟类传粉现象受到关注^[6,18,29]。鸟类不止为这些植物传粉,还为它们传播种子^[9,23];而蜂类很多时候则扮演花蜜掠夺者的角色(作者观察)。热带亚洲分布的桑寄生属(*Loranthus*)、钝果寄生属(*Taxilus*)和鞘花属(*Macrosolen*)的鸟类传粉现象均有报道^[9,25]。但桑寄生科分布于中国温带地区的种类的传粉模式及其与鸟类的互动尚有待研究。

胡颓子科 (Elaeagnaceae) 胡颓子属(*Elaeagnus*)的花部特征完全不符合鸟类传粉综合征,但仍然有很多鸟类访花,其中包括体型较大的橙腹叶鹀^[15](作者观察)。据观察,有些有鸟类访花的胡颓子属植物不分泌花蜜,说明可能有其它的访花报酬;访花鸟类的喙都远远大于胡颓子的花,不可能用羽毛携带花粉,说明可能有另外的花粉传递方式。总之,鸟类传粉现象如果在胡颓子属中确实存在,则其机制可能不同于以往有关鸟类传粉的报道。

八角枫科 (Alangiaceae) 八角枫属(*Alangium*)的花普遍为白色、芳香,可能多数为蜂类传粉,但其花蜜对鸟类也有吸引力。该属中花较大的种类有鸟类访花记录,访花者为花蜜鸟属(*Nectarinia*)的鸟类^[15]。

杜鹃花科 (Ericaceae) 杜鹃花科是一个世界性分布的大科,其中的热带成分如分布于热带非洲的 *Erica* 属有鸟类传粉现象的报道^[7],但该科温带成分中的鸟类传粉现象可能被严重地忽略了,尤其是杜鹃花属(*Rhododendron*),此前只有一些零星报道^[58-59],而且这些报道中鸟类也不是主要的传粉者。中国西南地区是杜鹃花属的多样性中心,特有种丰富,其中有些种的花部特征符合典型的鸟类传粉综合征(如马缨杜鹃(*R. delavayi*),作者观察)。鸟类传粉现象在杜鹃花属中可能十分常见,而该属中鸟类传粉现象的起源和演化也值得关注。树萝卜属(*Agapetes*)的多样性中心也在中国,该属植物具

有典型的适合悬停鸟类(蜂鸟)传粉的下垂的管状花,被认为可能曾经由现已灭绝的旧世界蜂鸟传粉^[55]。这种传粉模式现在有可能被雀形目鸟类或者长喙昆虫所取代,但其细节尚有待研究。

柿科 (Ebenaceae) 柿属(*Diospyros*)的情况与胡颓子属类似,花部特征不符合鸟类传粉综合征,未见花蜜分泌,但有鸟类访花(主要为叉尾太阳鸟,作者观察)。此外柿属植物是雌雄异株的,雌花和雄花都有鸟类访花,说明可能有特殊的访花报酬。

紫金牛科 (Myrsinaceae) Momose 等报道了沙捞越的热带雨林中紫金牛属的 *Ardisia macrophylla* 为太阳鸟传粉^[25]。中国的紫金牛科植物大多数缺乏鲜艳的花色,花型也较小,鸟类传粉现象在该科国产种类中可能比较罕见。

萝藦科 (Asclepiadaceae) Pauw 报道了南部非洲的一种太阳鸟用舌头携带花粉块为萝藦科植物 *Microlooma sagittatum* 传粉的现象,他同时还指出分布于东南亚,花部特征类似的眼树莲属(*Dischidia*)植物也可能有类似现象^[27]。该属植物在中国南部也有分布。是否存在鸟类传粉现象值得观察。

半边莲科 (Lobeliaceae) 分布于热带非洲的半边莲属(*Lobelia*)植物很多都是太阳鸟传粉的^[7,60-62]。作为世界性分布的属,该属的温带成分是否涉及鸟类传粉,以及鸟类传粉现象在该属中的演化尚有待系统的研究。

紫草科 (Boraginaceae) 紫草科的鸟类传粉现象报道较少。分布于热带美洲的 *Macromeria viridiflora* 是蜂鸟传粉的^[63],该种具备下垂的黄绿色管状花。加那利群岛特有的蓝蓟属植物 *Echium wildpretii* 是该属中唯一一个鸟类传粉的种,传粉者是当地的非专性嗜蜜雀形目鸟类,这个种被认为是从完全虫媒传粉的类群中分化出来的^[37,64]。蓝蓟属在中国西北也有分布,是否同样存在鸟类传粉现象值得进一步观察。

玄参科 (Scrophulariaceae) 具二唇形花冠的科如玄参科、苦苣苔科、唇形科、马鞭草科等一向被认为是鸟类传粉现象多发的类群^[7]。玄参科分布于热带美洲和非洲的属如爆仗竹属(*Russelia*)、钓钟柳属(*Penstemon*)和 *Macrathera* 等都涉及鸟类传粉^[7],前二者我国有引种栽培。分布于加那利群岛的玄参属植物 *Scrophularia calliantha* 和多种等裂毛

地黄属(*Isoplexis*)植物由当地的非专性嗜蜜雀形目鸟类传粉,被认为是早期鸟-花协同进化或非专性嗜蜜雀形目鸟类替代蜂鸟传粉的例子^[36,38]。

苦苣苔科(Gesneriaceae) 苦苣苔科分布于热带美洲和非洲的属如金鱼花属(*Columnea*)、*Streptocarpus*、月宴属(*Rechsteineria*)等都有鸟类传粉现象^[7,66-67],有些种作为观赏花卉在我国有引种栽培。旧世界分布的芒毛苣苔属(*Aeschynanthus*)的花部特征也符合典型的鸟类传粉综合征,但相关的传粉生物学研究尚属空白;该属在中国南部有分布。

紫葳科(Bignoniaceae) 分布于热带美洲的紫葳科植物有很多是蜂鸟传粉的^[68-69],东南亚分布的 *Deplanchea* 属也具备鸟类传粉综合征^[70]。分布于中国西南的火烧花属(*Mayodendron*)植物具有橙黄色的管状花,可能涉及太阳鸟传粉;而猫尾木属(*Dolichandrone*)开白色的花,夜间有很多蝙蝠访花(作者观察)。中国分布的紫葳科植物很多具备大幅张开的花冠,可能更适合短喙鸟类和哺乳动物传粉。

爵床科(Acanthaceae) 爵床科也是鸟类传粉现象多见的的一个科,我国引种栽培的虾衣草属(*Justicia*)和齿丝属(*Odontonema*)等在原产地都涉及鸟类传粉^[7],而在我国也有捕蛛鸟访花的记录,这可以作为蜂鸟传粉植物被长喙雀形目鸟类替代传粉的例子。中国分布的爵床科植物是否存在鸟类传粉现象则有待研究。

唇形科(Labiatae) 唇形科是一个世界性分布的大科,该科植物高度分化的二唇形花对应着多样的传粉模式,其中也包括很多鸟类传粉的例子^[7],如一串红(*Salvia splendens*)是最早被研究的鸟类传粉植物^[1]。中国的唇形科植物有些以花序构成毛刷状结构以适应鸟类传粉,如米团花属(*Leucosceptrum*)^[15],这在唇形科中比较特殊。分布于加那利群岛的香科科属植物 *Teucrium heterophyllum* 被认为是该属中由蜂类传粉向鸟类传粉演化的一个案例^[36],该属在我国也有分布,主要集中于西南地区。

露兜树科(Pandanaceae) 有报道称分布于南太平洋地区的藤露兜树属(*Freycinetia*)植物同时存在鸟类传粉和蝙蝠传粉现象^[71-72],该科最大的

属露兜树属(*Pandanus*)也有类似现象。藤露兜树属的雌雄异株和兼性无融合生殖被认为与长距离传播和脊椎动物传粉有关^[71,73]。该科分布于我国内陆地区的物种的传粉模式可能值得关注。

芭蕉科(Musaceae) 包含姜科、芭蕉科、美人蕉科、旅人蕉科和蝎尾蕉科等科的姜目是单子叶植物中鸟类传粉比较集中的类群^[7]。芭蕉属(*Musa*)中同时存在蜂类传粉、蝙蝠传粉和鸟类传粉^[17,74],被认为是昆虫传粉向脊椎动物传粉演化的过渡形态。

姜科(Zingiberaceae) 姜科(包含闭鞘姜科(*Costaceae*))是一个热带性分布的大科,具有多样化的传粉模式,包括虫媒传粉、闭花受粉和鸟类传粉。国产的喙花姜属(*Rhynchanthus*)植物的花部特征符合鸟类传粉综合征^[16]。闭鞘姜属(*Costus*)中的鸟类传粉现象仅见于该属中的新热带成分,并且被认为是由蜂类传粉演化而来的^[75]。

百合科(Liliaceae) 百合科中的鸟类传粉现象多见于芦荟属(*Aloe*)^[7],该属中分布于南部非洲的种 *A. vryheidensis* 以深色而苦味的花蜜筛选传粉者^[76]。引种到德国的火炬花属(*Kniphofia*)植物有麻雀访花的记录,被认为是非专性嗜蜜鸟类快速接受花蜜作为能量来源的一个案例^[36]。

兰科(Orchidaceae) 兰科植物的传粉生物学在整个传粉生物学研究中占据着重要而又独特的地位。作为被子植物中最进化的类群,大部分兰花的结构与昆虫传粉高度适应,兰科植物的多样性也更多被认为是适应于多样化的特化传粉者的结果。兰科植物的传粉者中也包括短喙的雀形目鸟类,如绣眼鸟^[34]。石斛属(*Dendrobium*)中可能也有太阳鸟传粉的记录^[9]。

3 中国鸟类传粉植物的分布区类型分析

表1所示为中国鸟类传粉(包括可能的)植物属的分布、分布区类型和花部特征类型。其中分布区类型参照吴征镒^[78],花部特征类型参照 Proctor 等^[7]。

从植物的分布区类型来看,上述48属中有38属是热带分布的,世界分布的3属中鸟类传粉现象也集中于其中热带分布的种。这说明鸟类传粉现象在中国的植物区系中主要是热带成分的特征。

表 1 中国鸟类传粉植物属的分布、分布区类型和花部类型

Table 1 Areal types, distribution and flower forms of ornithophilous (including potential) plant genera in China

科 Families	属 Genera	在中国的分布 Distribution in China	分布区类型 Areal types	花部类型 Flower forms
毛茛科 Ranunculaceae	耧斗菜属 <i>Aquilegia</i>	西南、西北、华北、东北 SW, NW, N, NE	北半球温带 North Temperate	有距 Spurred
	翠雀属 <i>Delphinium</i>	西南、西北 SW, NW	北半球温带 North Temperate	有距 Spurred
凤仙花科 Balsaminaceae	凤仙花属 <i>Impatiens</i>	西南、西北 SW, NW	泛热带 Pantropical	有距 Spurred
千屈菜科 Lythraceae	虾仔花属 <i>Woodfordia</i>	华南、西南 S, SW	热带亚洲至热带非洲 Trop. Asia to Trop. Africa	管状 Tubular
山龙眼科 Proteaceae	山龙眼属 <i>Helicia</i>	东南、华南、西南 SE, S, SW	热带亚洲至热带大洋洲 Trop. Asia to Trop. Australasia	毛刷状(花序) Brush (L.)
山茶科 Theaceae	山茶属 <i>Camellia</i>	华东、东南、华南、西南 E, SE, S, SW	热带亚洲(印度-马来西亚) Trop. Asia (Indo-Malaysia)	毛刷状(单花) Brush (S. F.)
桃金娘科 Myrtaceae	蒲桃属 <i>Syzygium</i>	东南、华南、西南 SE, S, SW	旧世界热带 Old World Tropics	毛刷状(单花) Brush (S. F.)
	红千层属 <i>Callistemon</i>	引种栽培 Introduced	热带亚洲至热带大洋洲 Trop. Asia to Trop. Australasia	毛刷状(花序) Brush (L.)
使君子科 Combretaceae	风车子属 <i>Combretum</i>	华南、西南 S, SW	泛热带 Pantropical	毛刷状(花序) Brush (L.)
红树科 Rhizophoraceae	木榄属 <i>Bruguiera</i>	华南 S	旧世界热带 Old World Tropics	管状(爆发式) Tubular (E.)
梧桐科 Sterculiaceae	山芝麻属 <i>Helicteres</i>	华南、西南 S, SW	热带亚洲至热带美洲间断 Trop. Asia to Trop. America Disjunct.	毛刷状(单花) Brush (S. F.)
木棉科 Bombacaceae	木棉属 <i>Bombax</i>	华南、西南 S, SW	热带亚洲至热带非洲 Trop. Asia to Trop. Africa	毛刷状(单花) Brush (S. F.)
	榴莲属 <i>Durio</i>	引种栽培 Introduced	热带亚洲(印度-马来西亚) Trop. Asia (Indo-Malaysia)	毛刷状(单花) Brush (S. F.)
锦葵科 Malvaceae	苘麻属 <i>Abutilon</i>	全国广布 Countrywide	泛热带 Pantropical	毛刷状(单花) Brush (S. F.)
	花葵属 <i>Lavatera</i>	西北 NW	地中海, 西亚至中亚 Mediterranea, W. Asia to C. Asia	毛刷状(单花) Brush (S. F.)
含羞草科 Mimosaceae	朱缨花属 <i>Calliandra</i>	引种栽培 Introduced	热带亚洲至热带非洲 Trop. Asia to Trop. Africa	毛刷状(花序) Brush (L.)
	合欢属 <i>Acacia</i>	华东、东南、华南、西南 E, SE, S, SW	泛热带 Pantropical	毛刷状(花序) Brush (L.)
云实科 Caesalpinjiaceae	羊蹄甲属 <i>Bauhinia</i>	华南、西南 S, SW	泛热带 Pantropical	开放 Open
蝶形花科 Papilionaceae	紫矿属 <i>Butea</i>	西南 SW	热带亚洲(印度-马来西亚) Trop. Asia (Indo-Malaysia)	管状 Tubular
	刺桐属 <i>Erythrina</i>	华南、西南 S, SW	泛热带 Pantropical	管状 Tubular
	百脉根属 <i>Lotus</i>	西北 NW	旧世界温带 Old World Temperate	管状 Tubular

续表(Continued)

科 Families	属 Genera	在中国的分布 Distribution in China	分布区类型 Areal types	花部类型 Flower forms
金缕梅科 Hamamelidaceae	红花荷属 <i>Rhodoleia</i>	华南、西南 S, SW	热带亚洲(印度-马来西亚) Trop. Asia (Indo-Malaysia)	毛刷状(花序) Brush (I.)
海桑科 Sonneratiaceae	海桑属 <i>Sonneratia</i>	华南 S	旧世界热带 Old World Tropics	毛刷状(单花) Brush (S. F.)
	八宝树属 <i>Duabanga</i>	华南、西南 S, SW	热带亚洲(印度-马来西亚) Trop. Asia (Indo-Malaysia)	毛刷状(单花) Brush (S. F.)
桑寄生科 Loranthaceae	桑寄生属 <i>Loranthus</i>	长江流域及以南 C, E, SE, S, SW	旧世界热带 Old World Tropics	管状(爆发式) Tubular (E.)
	钝果寄生属 <i>Taxilus</i>	长江流域及以南 C, E, SE, S, SW	热带亚洲至热带非洲 Trop. Asia to Trop. Africa	管状(爆发式) Tubular (E.)
	鞘花属 <i>Macrosolen</i>	东南、华南、西南 SE, S, SW	热带亚洲(印度-马来西亚) Trop. Asia (Indo-Malaysia)	管状(爆发式) Tubular (E.)
胡颓子科 Elaeagnaceae	胡颓子属 <i>Elaegnus</i>	全国广布 Countrywide	北半球温带 North Temperate	其他 Other
八角枫科 Alangiaceae	八角枫属 <i>Alangium</i>	除东北、西北外广布 N, C, E, SE, S, SW	旧世界热带 Old World Tropics	其他 Other
杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃花属 <i>Rhododendron</i>	全国广布 Countrywide	北半球温带 North Temperate	管状或开放 T. & Open
	树萝卜属 <i>Agapetes</i>	西南 SW	热带亚洲(印度-马来西亚) Trop. Asia (Indo-Malaysia)	管状 Tubular
柿科 Ebenaceae	柿属 <i>Diospyros</i>	除东北、西北外广布 N, C, E, SE, S, SW	泛热带 Pantropic	其他 Other
紫金牛科 Myrsinaceae	紫金牛属 <i>Ardisia</i>	长江流域及以南 C, E, SE, S, SW	泛热带 Pantropic	其他 Other
萝藦科 Asclepiadaceae	眼树莲属 <i>Dischidia</i>	华南、西南 S, SW	热带亚洲至热带大洋洲 Trop. Asia to Trop. Australasia	其他 Other
半边莲科 Lobeliaceae	半边莲属 <i>Lobelia</i>	长江流域及以南 C, E, SE, S, SW	世界分布 Cosmopolitan	管状 Tubular
紫草科 Boraginaceae	蓝蓟属 <i>Echium</i>	西北 NW	旧世界温带 Old World Temperate	单花管状, 花序 毛刷状 T. & B. (I.)
玄参科 Scrophulariaceae	玄参属 <i>Scrophularia</i>	长江流域及以南 N, C, E, SE, S, SW	北半球温带 North Temperate	管状 Tubular
苦苣苔科 Gesneriaceae	芒毛苣苔属 <i>Aeschynanthus</i>	东南、华南、西南 SE, S, SW	热带亚洲(印度-马来西亚) Trop. Asia (Indo-Malaysia)	管状 Tubular
紫葳科 Bignoniaceae	火烧花属 <i>Mayodendron</i>	华南、西南 S, SW	热带亚洲(印度-马来西亚) Trop. Asia (Indo-Malaysia)	管状 Tubular
唇形科 Labiatae	鼠尾草属 <i>Salvia</i>	全国广布 Countrywide	世界分布 Cosmopolitan	管状 Tubular
	米团花属 <i>Leucosceptrum</i>	西南 SW	东亚分布 E. Asia	单花管状, 花序毛 刷状 T. & B. (I.)
	香科科属 <i>Teucrium</i>	全国广布 Countrywide	世界分布 Cosmopolitan	单花管状, 花序 毛刷状 T. & B. (I.)
露兜树科 Pandanaaceae	藤露兜树属 <i>Freycinetia</i>	东南 SE	热带亚洲至热带大洋洲 Trop. Asia to Trop. Australasia	毛刷状(花序) Brush (I.)

续表(Continued)

科	属	在中国的分布	分布区类型	花部类型
Families	Genera	Distribution in China	Areal types	Flower forms
	露兜树属	东南、华南、西南	旧世界热带	毛刷状(花序)
	<i>Pandanus</i>	SE, S, SW	Old World Tropics	Brush (L.)
芭蕉科	芭蕉属	东南、华南、西南	旧世界热带	管状
Musaceae	<i>Musa</i>	SE, S, SW	Old World Tropics	Tubular
姜科	喙花姜属	西南	热带亚洲(印度-马来西亚)	管状
Zingiberaceae	<i>Rhynchanthus</i>	SW	Trop. Asia (Indo-Malaysia)	Tubular
百合科	芦荟属	华南	热带亚洲至热带非洲	管状
Liliaceae	<i>Aloe</i>	S	Trop. Asia to Trop. Africa	Tubular
兰科	石斛属	长江流域及以南	热带亚洲(印度-马来西亚)	其他
Orchidaceae	<i>Dendrobium</i>	C, E, SE, S, SW	Trop. Asia (Indo-Malaysia)	Other

中国是很多热带分布的鸟类传粉植物类群分布区的北限,对于一些兼具其它传粉模式的类群来说也是鸟类传粉现象的北限,因此可以观察到鸟类传粉和其它传粉模式并存或者其它传粉模式向鸟类传粉演化的中间形态。对于这一地区的大多数鸟类传粉类群来说,鸟类传粉可能是次生的或替代性的,而对于红花荷属这种带有子遗性质的类群来说,其鸟-花协同进化可能也是带有子遗性质的。

上述 48 属中温带分布的只有 7 属,但其中有些是多样性中心在中国的大属,如杜鹃花属。结合系统发育研究其中的鸟类传粉现象,可以让我们系统地了解鸟类传粉在旧世界温带地区的起源与演化,以及鸟-花协同进化的过程。此外还有一些温带分布的属(如蓝蓟属、花葵属和百脉根属)在加那利群岛因环境因素而分化出了鸟类传粉;这是植物与非专性嗜蜜短喙雀形目鸟类快速相互适应,进而开始鸟-花协同进化的好例子。这些属分布于中国的种是否可能出现类似的分化则有待研究。

从上述植物在中国的分布来看,很少有向北超过长江流域的,这也与东亚地区最主要的访花鸟类暗绿绣眼鸟的活动范围大致相符,而不同于美洲大陆北至阿拉斯加、南至阿根廷均有分布的蜂鸟传粉现象。在物种数量方面,上述类群多集中在西南地区,而西南地区也是中国专性嗜蜜鸟类(太阳鸟科)的多样性中心。Faegri 等认为喜马拉雅山脉以北不存在真正意义上的鸟类传粉现象^[2],但作者认为至少纬度相近的横断山区可能孕育了大量的鸟-花对应关系。

从花部特征类型来看,管状花作为典型鸟类传粉综合征的一部分,本来是对专性嗜蜜鸟类的适

应,但上述管状花类型的植物特化程度多数不高;有些花冠管较短或张开(如虾子花属、杜鹃花属)、有些以花序为单位形成毛刷状结构(如蓝蓟属、米团花属)、有些以爆发的方式散播花粉(如木榄属、鞘花属),这都是对短喙鸟类传粉的适应。具有较长花冠管(或距)的类群可能有特化的长喙鸟类访花(如虾衣草属),但更多的则可能被长喙昆虫替代(如凤仙花属)。还有一些花部特征完全不符合鸟类传粉综合征而有鸟类访花记录的类群,如胡颓子属等,可能存在特殊的访花报酬或者未知的花粉携带和传播方式,值得关注。

参考文献

- [1] Trelease V H. The fertilization of *Salvia splendens* by birds [J]. Amer Nat, 1881, 15: 265-269.
- [2] Faegri K, van der Pijl L. The Principles of Pollination Ecology [M]. 3rd ed. New York: Rev. Pergamon Press, 1979: 123-129.
- [3] Werth E. Kurzer berblick ber die Gesamtfrage der Ornithophilie [J]. Bot J Syst Pflanzengesch Pflanzengeogr, 1915, 53: 313-378.
- [4] Bruneau A. Evolution and homology of bird pollination syndromes in *Erythrina* (Leguminosae) [J]. Amer J Bot, 1997, 84(1): 54-71.
- [5] Ford H A, Paton D C, Forde N. Birds as pollinators of Australian plants [J]. New Zealand J Bot, 1979, 17: 509-519.
- [6] Kirkup D. Pollination mechanisms in African Loranthaceae [C]// Polhill R, Wiens D. Mistletoes of Africa. Kew: Royal Botanic Gardens, 1998: 37-60.
- [7] Proctor M, Yeo P, Lack A. The Natural History of Pollination [M]. London: Harper Collins publishers, 1996: 225-244.
- [8] Nicolson S W. Pollination by passerine birds: why are the nectars so dilute? [J] Comparat Biochem Physiol Part B, 2002, 131: 645-652.
- [9] Corlett R T. Flowering visitors and pollination in the Oriental (Indomalayan) Region [J]. Biol Rev, 2004, 79: 497-532.
- [10] Yomoto T, Itino T, Nagamasu H. Pollination of hemiparasites (Loranthaceae) by spider hunters (Nectariniidae) in the canopy of

- Bornean tropical rain forest [J]. Selbyana, 1997, 18: 51–60.
- [11] Jeong R R, Jae C C. Floral visitors and nectar secretion of the Japanese camelia, *Camelia japonica* L. [J]. Korean J Biol Sci, 2003, 7: 123–125.
- [12] Kunitake T K, Hasegawa M, Miyashita T, et al. Roles of a seasonal specialist bird *Zosterops japonica* on pollen transfer and reproductive success of *Camellia japonica* in a temperate area [J]. Plant Species Biol, 2004, 19: 197–201.
- [13] Kondo K, Nakamura T, Piyakarnchana T, et al. Pollination in *Bruguiera gymnorhiza* (Rhizophoraceae) in Miyara River, Ishigaki Island, Japan, and Phangnga, Thailand [J]. Plant Species Biol, 1991, 6: 105–110.
- [14] Raju A J S. Passerine bird pollination and seed dispersal in *Woodfordia floribunda* Salisb. (Lythraceae), a common low altitude woody shrub in the Eastern Ghats forests of India [J]. Ornithol Sci, 2005, 4: 103–108.
- [15] www.wwfchina.org/birdgallery.
- [16] Gao J Y, Yang Z H, Ren P Y, et al. Reproductive ecology of *Rhynchanthus beesianus* W. W. Smith (Zingiberaceae) in South Yunnan, China: A ginger with bird pollination syndrome [J]. J Integrat Plant Biol, 2006, 48: 1294–1299.
- [17] Liu A Z, Li D Z, Wang H, et al. Ornithophilous and chiropterophilous pollination in *Musa itinens* (Musaceae), a pioneer species in tropical rain forests of Yunnan, Southwestern China [J]. Biotropica, 2002, 34: 254–260.
- [18] Cheke R A, Mann C F, Allen R. Sunbirds: A Guide to the Sunbirds, Flowerpeckers, Spiderhunters and Sugarbirds of the World [M]. New Haven: Yale University Press, 2001: 1–21.
- [19] Lotz C N. Effects of nectar concentration on water balance, osmoregulation, and thermoregulation in a nectar-feeding sunbird [J]. Amer Zool, 2000, 40: 112–119.
- [20] Roxbough L, Pinshow B. Nitrogen requirements of an Old World nectarivore, the orange-tufted sunbird *Nectarinia osea* [J]. Physiol Biochem Zool, 2000, 73: 638–645.
- [21] Ali S. Flower-birds and bird-flowers in India [J]. J Bombay Nat Hist Soc, 1932, 35: 573–605.
- [22] Roberts T J. The Birds of Pakistan Vol. 2 [M]. Karachi: Oxford University Press, 1992: 203–204.
- [23] Davidar P. Similarity between flowers and fruits in some flowerpecker pollinated mistletoes [J]. Biotropica, 1983, 15: 32–37.
- [24] Yomoto T. Bird-pollination of three *Durio* species (Bombaceae) in a tropical rainforest in Sarawak, Malaysia [J]. Amer J Bot, 2000, 87 (8): 1181–1188.
- [25] Momose K, Yomoto T, Nagamitsu T, et al. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest [J]. Amer J Bot, 1998, 85(10): 1477–1501.
- [26] Sakai S, Kato M, Inoue T. Three pollination guilds and variation in floral characteristics of *Bornean gingers* (Zingiberaceae and Costaceae) [J]. Amer J Bot, 1999, 86: 646–658.
- [27] Pauw A. Pollen transfer on birds' tongues [J]. Nature, 1998, 394: 731–732.
- [28] MacKinnon J, Phillips K, He F Q. A Field Guide to Birds of China [M]. Oxford: Oxford University Press, 2000: 445–451.
- [29] Subramanya S, Ranhamani T R. Pollination by birds and bats [J]. Curr Sci, 1993, 65: 201–209.
- [30] Slikas B, Jones I B, Derrickson S R, et al. Phylogenetic relationships of micronesian white-eyes based on mitochondrial sequence data [J]. The Auk, 2000, 117: 355–365.
- [31] Gill F B. Ecology and evolution of the sympatric Mascarene white-eyes, *Zosterops borbonica* and *Zosterops olivacea* [J]. The Auk, 1971, 88: 35–60.
- [32] Yomoto T. Pollination systems in a warm temperate evergreen broad-leaved forest on Yaku Island [J]. Ecol Res, 1987, 2: 133–146.
- [33] Maddocks T A, Geiser F. The thermoregulatory limits of an Australian passerine, the silvereye (*Zosterops lateralis*) [J]. J Thermo Biol, 1999, 24: 43–50.
- [34] Micheneau C, Fournel J, Paillet T. Bird pollination in an Angraecoid orchid on Reunion Island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean) [J]. Ann Bot, 2006, 97: 965–974.
- [35] Santharam V. Visitation patterns of birds and butterflies at a *Helicteres isora* Linn. (Sterculiaceae) clump [J]. Curr Sci, 1996, 70: 316–319.
- [36] Vogel S, Westerkamp C, Thiel B, et al. Ornithophilie auf den Canarischen Inseln [J]. Plant Syst Evol, 1984, 146: 225–248.
- [37] Valido A, Dupont Y L, Olesen J M. Bird-flower interactions in the Macaronesian Islands [J]. J Biogeogr, 2004, 31: 1945–1953.
- [38] Mayr G. Old world fossil record of modern-type hummingbirds [J]. Science, 2004, 304: 861–864.
- [39] Grant V. Floral isolation between ornithophilous and sphingophilous species of *Ipomopsis* and *Aquilegia* [J]. Proc Nat Acad Sci USA, 1992, 89: 11828–11831.
- [40] Miller R B. The pollination ecology of *Aquilegia elegantula* and *A. caerulea* (Ranunculaceae) in Colorado [J]. Amer J Bot, 1978, 65(4): 406–414.
- [41] Schlisling R A, Turpin R A. Hummingbird dispersal of *Delphinium cardinale* pollen treated with radioactive iodine [J]. Amer J Bot, 1971, 58(5): 401–406.
- [42] Rust R W. Pollination in *Impatiens capensis* and *Impatiens pallida* (Balsaminaceae) [J]. Bull Torrey Bota Club, 1977, 104(4): 361–367.
- [43] Wilson P. Selection for pollination success and the mechanical fit of *Impatiens* flowers around bumblebee bodies [J]. Biol J Linn Soc, 1995, 55(4): 354–383.
- [44] Hurlbert A H, Hosoi S A, Temeles E J, et al. Mobility of *Impatiens capensis* flowers: Effect on pollen deposition and hummingbird foraging [J]. Oecologia, 1996, 105(2): 243–246.
- [45] Schemske D W. Floral ecology and hummingbird pollination of *Combretum farinosum* in Costa Rica [J]. Biotropica, 1980, 12(3): 169–181.

- [46] Gryj E, del Rio C M, Baker I. Avian pollination and nectar use in *Combretum fruticosum* (Loefl.) [J]. *Biotropica*, 1990, 22(3): 266–271.
- [47] Bernardello L, Galetto L, Rodriguez I G. Reproductive biology, variability of nectar features and pollination of *Combretum fruticosum* (Combretaceae) in Argentina [J]. *Bot J Linn Soc*, 1994, 114(3): 293–308.
- [48] Sazima M, Vogel S, do Prado A L, et al. The sweet jelly of *Combretum lanceolatum* flowers (Combretaceae): A cornucopia resource for bird pollinators in the Pantanal, western Brazil [J]. *Plant Syst Evol*, 2001, 227: 195–208.
- [49] Angiosperm Phylogeny Group II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification of the orders and families of flowering plants: APG II [J]. *Bot J Linn Soc*, 2003, 141: 399–436.
- [50] Bhattacharya A, Mandal S. Pollination biology in *Bombax ceiba* Linn. [J]. *Curr Sci*, 2000, 79(12): 1706–1712.
- [51] Buzato S, Sazima M, Sazima I. Pollination of three species of *Abutilon* (Malvaceae) intermediate between bat and hummingbird flower syndromes [J]. *Flora*, 1994, 189: 327–334.
- [52] Vogel S, Lopes A V, Machado I C. Bat pollination in the NE Brazilian endemic *Mimosa lewisii*: an unusual case and first report for the genus [J]. *Taxon*, 2005, 54(3): 693–700.
- [53] Tucker S C. Floral development in Tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): *Amherstia*, *Brownea*, and *Tamarindus* [J]. *Amer J Bot*, 2000, 87: 1385–1407.
- [54] Tandon R, Shivanna K R, Mohanram H Y. Reproductive biology of *Butea monosperma* (Fabaceae) [J]. *Ann Bot*, 2003, 92: 715–723.
- [55] Mayr G. Fossil hummingbirds in the Old World [J]. *Biologist*, 2005, 52(1): 12–16.
- [56] Mai D H. The fossils of *Rhodoleia* champion (Hamamelidaceae) in Europe [J]. *Acta Palaeobot*, 2001, 41: 161–175.
- [57] Pandit S, Choudhury B C. Factors affecting pollinator visitation and reproductive success in *Sonneratia caseolaris* and *Aegiceras corniculatum* in a mangrove forest in India [J]. *J Trop Ecol*, 2001, 17: 431–447.
- [58] Steinheimer F D. The mountain black-eye *Chlorocharis emiliae* (Zosteropidae) as a rhododendron flower visitor on Mt Kinabalu, Sabah, Malaysia [J]. *Forktail*, 1999, 15: 100–101.
- [59] Ng S C, Corlett R T. Comparative reproductive biology of the six species of *Rhododendron* (Ericaceae) in Hong Kong, South China [J]. *Can J Bot*, 2000, 78: 221–229.
- [60] Young T P. Bird visitation, seed-set, and germination rates in two species of *Lobelia* on Mount Kenya [J]. *Ecol*, 1982, 63(6): 1983–1986.
- [61] Burd M. Pollinator behavioural responses to reward size in *Lobelia deckenii*: No escape from pollen limitation of seed set [J]. *J Ecol*, 1995, 83: 865–872.
- [62] Evans M R. Nectar and flower production of *Lobelia telekii* inflorescences, and their influence on territorial behaviour of the scarlet-tufted malachite sunbird (*Nectarinia johnstoni*) [J]. *Biol J Linn Soc*, 1996, 57: 89–105.
- [63] Grant V, Grant K A. A Hummingbird-pollinated species of Boraginaceae in the Arizona flora [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 1970, 66: 917–919.
- [64] Dupont Y L, Hanson D M, Rasmussen J T, et al. Evolutionary changes in nectar sugar composition associated with switches between bird and insect pollination: the Canarian bird-flower element revisited [J]. *Funct Ecol*, 2004, 18: 670–676.
- [66] Perret M, Chautems A, Spichiger R, et al. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in *Sinningieae* (Gesneriaceae) [J]. *Ann Bot*, 2001, 87: 267–273.
- [67] Hughes M, Moller M, Edwards T J, et al. The impact of pollination syndrome and habitat on gene flow: a comparative study of two *Streptocarpus* (Gesneriaceae) species [J]. *Amer J Bot*, 2007, 94: 1688–1695.
- [68] Gentry A H. Coevolutionary patterns in central American Bignoniaceae [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1974, 61(3): 728–759.
- [69] Bertin R I. Floral biology, hummingbird pollination and fruit production of trumpet creeper (*Campsis radicans*, Bignoniaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1982, 69(1): 122–134.
- [70] Weber A, Vogel S. The pollination syndrome of *Deplanchea tetraphylla* (Bignoniaceae) [J]. *Plant Syst Evol*, 1986, 154: 237–250.
- [71] Cox P A. Pollination and the evolution of breeding systems in Pandanaceae [J]. *Ann Misso Bot Gard*, 1990, 77(4): 816–840.
- [72] Lord J M. Pollination and seed dispersal in *Freycinetia baueriana*, a dioecious liane that has lost its bat pollinator [J]. *New Zealand J Bot*, 1991, 29: 83–86.
- [73] Cox P A. Vertebrate pollination and the maintenance of dioecism in *Freycinetia* [J]. *Amer Nat*, 1982, 120(1): 65–80.
- [74] Itino T, Kato M, Hotta M. Pollination ecology of the two wild bananas, *Musa acuminata* subsp. *halabanensis* and *M. salaccensis*: Chiropterophily and Ornithophily [J]. *Biotropica*, 1991, 23(2): 151–158.
- [75] Kay K M, Reeves P A, Olmstead R G, et al. Rapid speciation and the evolution of hummingbird pollination in neotropical *Costus* subgenus *Costus* (Costaceae): Evidence from nrDNA ITS and ETS sequences [J]. *Amer J Bot*, 2005, 92: 1899–1910.
- [76] Johnson S D, Hargreaves A L, Brown M. Dark bitter-tasting nectar functions as a filter of flower visitors in a bird-pollinated plant [J]. *Ecology*, 2006, 87: 2709–2716.
- [77] Wu Z Y (吴征镒). The Areal-types of Chinese Genera of Seed Plants [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 1991(Suppl. IV): 1–139. (in Chinese)