

新博物学译丛

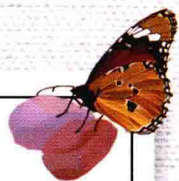
THE NATURAL
HISTORY OF POLLINATION

授粉博物志 (下)

[英] 莎拉·A·科比特○编 王晨○译

[英] 迈克尔·普罗克特 [英] 彼得·约

[英] 安德鲁·拉克○著



长江出版传媒
湖北科学技术出版社

新博物学译丛



THE NATURAL
HISTORY OF POLLINATION

授粉博物志 (下)

[英] 莎拉·A·科比特○编 王晨○译

[英] 迈克尔·普罗克特 [英] 彼得·约

[英] 安德鲁·拉克○著

长江出版传媒

湖北科学技术出版社

图书在版编目(CIP)数据

授粉博物志(下). / (英) 莎拉· A. 科比特编, (英) 迈克尔·普罗克特, (英) 彼得·约, (英) 安德鲁·拉克著; 王晨译. — 武汉: 湖北科学技术出版社, 2017. 1
(新博物学译丛)
ISBN 978-7-5352-9310-7

I. ①授… II. ①迈… ②彼… ③安… ④王… III. ①授粉—研究 IV. ①S334.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 012034 号

编 著 [英] 莎拉· A. 科比特 编
[英] 迈克尔·普罗克特 彼得·约 安德鲁·拉克 著
王 晨 译

总 策 划 何 龙 何少华
执行策划 彭永东 刘 辉
责任编辑 曾 菡
装帧设计 胡 博
封面绘图 林 轩

出版发行 湖北科学技术出版社
地 址 武汉市雄楚大街 268 号
(湖北出版文化城 B 座 13—14 层)

邮 编 430070
电 话 027—87679468
网 址 <http://www.hbstp.com.cn>
印 刷 湖北恒泰印务有限公司 邮编 430223
开 本 700×1000 1/16 印张 21
版 次 2017 年 5 月第 1 版 2017 年 5 月第 1 次印刷
字 数 420 千字
定 价 88.00 元

本书如有印装质量问题 可找本社市场部更换

目 录

001/8

鸟类、蝙蝠和其他 无脊椎动物

- 001 鸟类授粉：鸟
- 018 鸟类授粉：花
- 030 由蝙蝠授粉
- 047 由不会飞的哺乳动物授粉

061/9

风媒和水媒授粉

- 068 风传播花粉的散布和落置
- 074 松柏类植物
- 075 生长柔荑花序的树，及其他种类的树
- 082 禾草和莎草
- 085 其他风媒授粉的草本植物
- 091 水媒授粉

103/10

欺骗策略和双翅目昆虫： “Sapromyiophily”

- 103 部分伪装的花粉生产
- 105 产卵地拟态
- 120 兰花的欺骗和操纵
- 122 Sapromyiophily 综合征的更多特点
- 126 睡莲和喜林芋的授粉

128/11

**提供家园作为报酬：
产卵地授粉**

128 比较简单的产卵地互利共生
130 高度特化的产卵地互利共生
140 高等产卵地互利共生关系参与者的协同进化

143/12

**繁育系统：
杂交授粉有多重要**

146 自交不亲和
157 自交受精
165 花部的分离
168 单性花
181 无性繁殖

185/13

**植物育种和作物生产：
授粉的非自然志**

187 养蜂
188 自交授粉作物
188 风媒授粉的籽实作物
189 污染
189 作物和花卉的杂交制种
190 蜜蜂授粉的籽实作物
196 其他昆虫授粉的籽实作物
197 果实作物
204 经济价值和与自然保护的影响

206/14

穿越地质时代的授粉史

206 早期陆地植物
208 世代更替
211 现存裸子植物的繁殖
216 化石裸子植物
218 从裸子植物到被子植物的进化
219 最早的花
225 后来的花进化
228 授粉动物中的进化路径

232/15

授粉、群落和环境

234 全球植物群落中的授粉类型分布

248 植物群落内授粉的生态学重要性

248 授粉对共存植物物种的影响

261 授粉动物的群落结构

271/16

花、基因和植物种群

271 植物生命周期中的授粉

276 花粉的散布——作为雄性的花

282 授粉、群体遗传和自然选择

291/参考文献

8 鸟类、蝙蝠和其他无脊椎动物

虽然昆虫无疑是最重要的动物授粉者，但脊椎动物也在授粉中发挥了重要作用。在这些动物中，鸟类在世界上的许多地方都很重要，蝙蝠则参与热带地区和部分亚热带地区植物的授粉。除了鸟类和蝙蝠，还有不会飞的哺乳动物为花授粉，而且有些花显然很适应由它们来授粉。

鸟类授粉：鸟

在纬度上，鸟类授粉的分布范围从南美洲的最南端延伸至北美洲的阿拉斯加，而离英国最近的地点位于以色列。欧洲没有鸟类授粉花，亚洲喜马拉雅山以北的地区也没有。鸟类授粉出现在东非和南美山区海拔大约 4000 米的地方，这些授粉鸟类是从当地迁徙到该海拔上的。大约 50 个科的鸟类有访花记录，而且各种各样的鸟类都显示出对花类食物不同程度的适应。鸟类授粉花的某些适应性与昆虫授粉花类似。例子包括：食物供应、显眼程度、引导标记，以及花的大小、形状和姿态。部分鸟类授粉花非常大，而最小的花还没有典型的熊蜂授粉花大。当我们审视访花鸟类时，应该回到鸟类授粉花的角度进行思考。

鸟类摄取的花类食物包括花蜜、花粉和固体可食物质。最常摄取和被接受的食物是花蜜这种富含能量的碳水化合物食物。将花蜜作为能量来源的鸟类通常从昆虫中获得蛋白质，有时会从花蜜来源的花中觅食昆虫。鸟类是如此活跃且生性好奇，它们进化出觅食花蜜的习性似乎也是情理之中。它们发现这种食物来源的途径可能有两种。一种是在树叶上寻找积聚的降雨饮用，热带森林中

的鸟类都有这种习性，另一种是它们在花中寻觅小型昆虫。某些觅食花蜜的鸟类飞行速度快，移动精准，并对某一物种的花表现出相当程度的专一性。因此它们会是非常高效的授粉者，而且一只鸟可以在一天之内造访数千朵花。

然而在拥有觅食花蜜鸟类的所有地区，都存在这样一种趋势，即鸟类倾向于用喙刺破各种大小的管状花的侧壁，从中偷取花蜜。萨金特（1918）认为，澳大利亚西部鸟类破坏性偷盗花蜜的盛行可能为昆虫授粉花制造了强大的进化压力，让它们开始适应鸟类授粉，以增加合法访花的几率。斯温纳顿（1916）在如今属于津巴布韦的地区对鸟类的花蜜偷盗行为做了特别研究。他最有趣的成果和鸟类授粉花的合法授粉者从中偷盗花蜜有关。例如，在狮耳花属植物 *Leonotis mollissima*（唇形科）中，花朵聚集成密集的球形，在直立的茎上间断出现，而且它们水平或稍微向下辐射，可以被落在下方的鸟类正常访花。

有些鸟喜欢这样做，因此成为宝贵的授粉者，它们只有在花朵错位无法与其他花互相保护时才会刺穿花萼或者使用已经存在的穿孔。然而，同属这两个太阳鸟物种（*Anthothreptes hypodilus* 和 *Cinnyris niassae*）的其他鸟类个体总是刺穿花朵或者使用已有的穿孔，它们通常从上方接近这些花；但即使从下方靠近（合法访花在这时更方便），它们仍然不怕麻烦，穿透花朵坚韧的侧壁偷取花蜜，大概是因为它们不喜欢在自己的羽毛上沾上花粉。在狮耳花属（*Leonotis*）和其他属中，花是否受伤害在很大程度上取决于这些植物是否位于破坏性鸟类的食谱中。不经常觅食花蜜的鸟类有时也会偷窃花蜜，这种情况甚至在欧洲也会发生，主要有关属包括莺属（*Sylvia*）和山雀属（*Parus*）；在英国，山雀会袭击十大功劳属（*Mahonia*）、血红茶藨子（*Ribes sanguineum*）、鹅莓（*R. grossularia*）以及樱桃和巴旦木。不过青山雀（*P. caeruleus*）实际上可以为黄花柳（*Salix caprea*）和灰柳（*S. cinerea*）以及花贝母（*Fritillaria imperialis*）授粉。

表 8.1 列出了 9 个最重要的访花鸟类科，不过在不同科内，觅食花蜜的物种所占比例相差很大。

表 8.1 主要访花鸟类科，列出了本书中提到的属名

科	物种数量	分布	属
蜂鸟科 (Trochilidae) 蜂鸟 (Hummingbirds)	300 以上	北美洲和 南美洲	铜色蜂鸟属 (<i>Glaucis</i>), 吸 蜜蜂鸟属 (<i>Mellisuga</i>), 巨 蜂鸟属 (<i>Patagona</i>), 煌蜂 鸟属 (<i>Selasphorus</i>), 牙买 加长尾蜂鸟属 (<i>Trochilus</i>)
裸鼻雀科 (Thraupidae) (部分) 旋蜜雀 (Honeycreeper)	15	美洲热带	
太阳鸟科 (Nectariniidae) 太阳鸟 (Sunbirds)	106	非洲、亚洲 西南部至 菲律宾	<i>Anthothreptes</i> , 捕蛛鸟属 (<i>Arachnothera</i>), 双领花蜜 鸟属 (<i>Cinnyris</i>), 花蜜鸟 属 (<i>Nectarinia</i>)
绣眼鸟科 (Zosteropidae) 绣眼鸟 (White-eyes)	约 85	非洲、亚洲、 澳大利亚	绣眼鸟属 (<i>Zosterops</i>) (图 8.5)
非洲食蜜鸟科 (Promeropidae) 食蜜鸟 (Sugarbirds)	2	南非	非洲食蜜鸟属 (<i>Promerops</i>)
吸蜜鸟科 (Meliphagidae) 吸蜜鸟 (Honeyeaters)	160 以上	澳大利亚、 新西兰及 邻近的太 平洋群岛	尖嘴吸蜜鸟属 (<i>Acanthorhynchus</i>), 垂蜜 鸟属 (<i>Anthochaera</i>), 新西 兰吸蜜鸟 (<i>Anthornis</i>), 澳 蜜鸟属 (<i>Phylidonyris</i>), 簇胸吸蜜鸟属 (<i>Prothemadera</i>)

续表

科	物种数量	分布	属
啄花鸟科 (Dicaeidae) 啄花鸟 (Flower-peckers)	55	亚洲, 澳大利亚、新西兰及邻近的太平洋群岛	
燕雀科 (Fringillidae) Drepanidinae 亚科 夏威夷雀 Hawaiian finches 夏威夷旋蜜雀 (Hawaiian honeycreepers)	23	夏威夷群岛	
拟鹂科 (Icteridae) 美洲拟鹂 (American orioles)	90, 访花种类少	北美洲和南美洲	拟鹂属 (<i>Icterus</i>)
鹦鹉科 (Psittacidae) 鹦鹉亚科 (Loriinae) 吸蜜小鹦鹉 (Lorikeets)	约 60	东南亚, 澳大利亚、新西兰及邻近的太平洋群岛	
Loriculinae 亚科 短尾鹦鹉 (Hanging-parrots)	未知	东南亚	

蜂鸟

蜂鸟有 300 多个物种, 虽然蜂鸟物种最丰富的地区位于安第斯山脉北部, 但对它们行为的研究主要集中在中美洲和北美洲。大多数蜂鸟的体型都很小, 它们的体重可能还不到 3 克, 极少有物种能超过 10 克。最小的物种 (吸蜜蜂鸟 [*Mellisuga helenae*]) 体长仅 5 厘米, 而且这个长度的一半是喙和尾的长度。它们就像蜜蜂一样快速振动翅膀, 发出嗡嗡的声音, 它们的名字也由此而来, 不

过最大的物种（巨蜂鸟 [*Patagona gigas*]）体长超过 20 厘米，在花间飞行时翅膀扇动得较慢，动作类似蝴蝶。北美洲的蜂鸟是候鸟，而这些鸟类的转移轨迹和它们造访植物的花期之间明显存在重合。

蜂鸟几乎总是在飞行中进食，不过至少有部分蜂鸟在可行的情况下会降落进食。蜂鸟科的许多物种都大量进食花蜜，即使在觅食昆虫时，这些鸟通常也更喜欢在最适合它们的喙的大小和形状的花中寻找昆虫食用。它们会直接飞入喇叭形的大花中，如美国凌霄 (*Campsis radicans*)，人们通常认为这种花主要适应蜂鸟授粉。

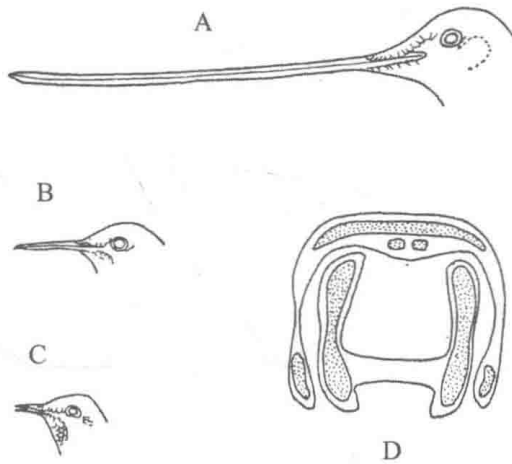
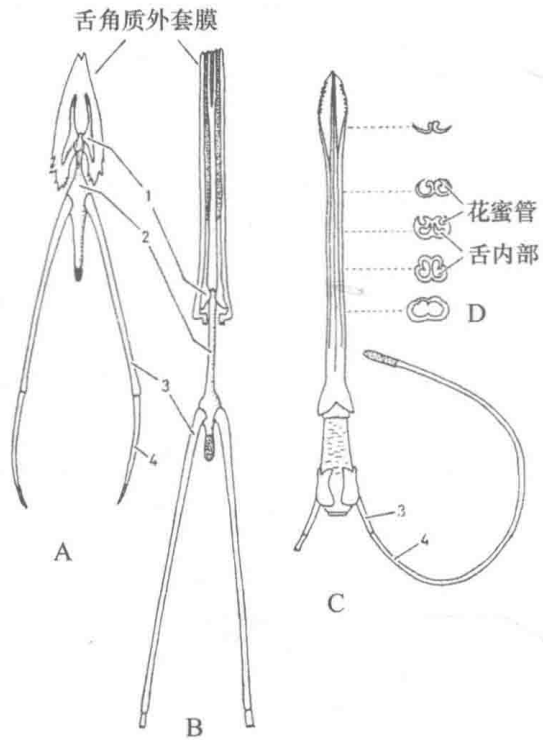


图 8.1 A~C，蜂鸟的头部，显示喙长的极端和最常见的平均长度；D，蜂鸟喙的横截面，显示出上颚和下颚的重叠极为夸张；有阴影的是骨头，角质部分无阴影

蜂鸟的针状喙通常是直的或者略微向下弯曲（图 8.1A~C）；在少数物种中，喙向下弯曲的程度较大，或者向上弯曲。它们和大多数其他鸟类的不同之处在于，上颚和下颚之间有强烈重叠（图 8.1D）。在进食花蜜时，喙的尖端张开，留出让舌快速进出的足够空间。蜂鸟的舌中几乎没有肌肉。它们由角质表皮包裹着骨头和软骨组成，骨头和软骨向后延伸进入头部，并在头部肌肉的控制下运动（图 8.2）。

蜂鸟的喙呈深二裂状，而且每个分叉都由纵向卷曲的薄层构成一个细长的管。花蜜通过毛细管作用进入这两个管内，然后舌回到喙中，花蜜就可以被吸入口中咽下去。每根管的末端都薄且毛糙，产生一种类似刷子的效果，可以增

图 8.2 A. 非特化鸟类舌头的骨头和外套膜 (mantle); B. 棕煌蜂鸟的相同部位 (省去了末端), 显示出舌的纵向剖面; C. 另一种蜂鸟绿喉蜂鸟 (*Eulampisholosericeus*) 的舌的外套膜和骨头, 附带外套膜的横截面。在蜂鸟中, 伸出的舌骨围绕头盖骨卷曲。骨和角质未加阴影, 软骨用阴影表示; 相应舌骨用相同数字表示



加毛细管作用, 并有助于捕捉小型昆虫。

蜂鸟的行为

蜂鸟很容易学会从含有液体食物的管子和小型容器中觅食, 即使没有任何类似花的装饰。所以它们是喂食试验的理想对象, 从试验中可以看出北美洲的两个物种, 黑颈北蜂鸟和红喉北蜂鸟像蜂类一样, 不存在固有的花色偏好, 不过它们拥有可以训练出来的短期颜色偏好。

贝内提到蜂鸟个体对同一区域内特定开花物种的偏好不同, 如果偏爱的花足够多的话, 其他花就很少会被造访。这也与蜂类的行为类似, 并预示了有利于授粉的一定程度的访花一致性。贝内 (1946) 发现, 蜂鸟在觅食或获取花蜜的过程中, 其最常造访的花多为红色, 其中有许多并非专门由蜂鸟授粉的物种。此外, 表 8.2 中的所有花都是红色, 或者红色带橙或黄色的。因此在蜂鸟花中似乎有偏好红色的选择压力, 而造成这种现象的原因据推测更有

可能是大多数昆虫不能感知红色，而不是鸟类真的偏爱红色。

表 8.2 密西西比东部 8 种最重要的蜂鸟花

植物	科	美国(英文)俗名
红花七叶树 (<i>Aesculus pavia</i>)	七叶树科 (Hippocastanaceae)	Red buckeye
加拿大耧斗菜 (<i>Aquilegia canadensis</i>)	毛茛科 (Ranunculaceae)	Wild columbine
美国凌霄 (<i>Campsis radicans</i>)	紫葳科 (Bignoniaceae)	Trumpet creeper
好望角凤仙 (<i>Impatiens capensis</i>)	凤仙花科 (Balsaminaceae)	Jewelweed
红花半边莲 (<i>Lobelia cardinalis</i>)	桔梗科 (Campanulaceae)	Cardinal flower
贯叶忍冬 (<i>Lonicera sempervirens</i>)	忍冬科 (Caprifoliaceae)	Trumpet honeysuckle
<i>Macranthera flammea</i>	玄参科 (Scrophulariaceae)	-
美国薄荷 (<i>Monarda didyma</i>)	唇形科 (Lamiaceae)	Oswego tea

由于鸟类授粉花为授粉者提供的碳水化合物比昆虫授粉植物多得多，很重要的一点是花蜜不应被昆虫占据，而不醒目的花色是防止它发生的一个因素。K. A. 格兰特 (1966) 提出北美蜂鸟授粉花的一致花色与这些花的迁徙习性有关，它们在繁殖时从南部迁徙过来，繁殖过后（在西部）向上转移到较高海拔。这样蜂鸟在进入拥有不同植被的新区域时只需要寻找红色花朵，因为蜂鸟授粉花全部都进化出了相同的颜色，蜂鸟也学会了从同样颜色的花中觅食。北美洲的蜂鸟拥有大致相等的喙长，所有没有专门适应特定种类蜂鸟的植物。另一方面，在美洲热带地区，蜂鸟的喙长差异很大，为专一化授粉关系的形成提供了机会，而且由于这些蜂鸟是留鸟，它们能够学会区分各植物物种。因此，该地区的蜂鸟授粉花在形状、大小和花色上的一致性低得多。关于北美西部蜂鸟授粉的一本书进一步详细说明了该理论以及其他理论。

保卫小范围觅食领地时的攻击行为在蜂鸟中非常显著，而且这些领地有时

只有方圆数米的大小。实际上，莫勒（1931）在哥斯达黎加发现一棵开花的树由包括三个物种的众多蜂鸟划定了各自的领地范围。这种习性显然限制了花粉的分散，并阻碍杂交的发生。与温带雀形目鸟类的筑巢领地相比，觅食领地的维持时间极短。不过并非所有蜂鸟都有保护领地的习性。实际上，蜂鸟各物种可以划分为拥有不同访花习性的生态类群。在特立尼达拉岛上的一项蜂鸟研究中，斯诺（1972）发现隐蜂鸟（隐蜂鸟亚科 [Phaethorninae]）在生态学上和蜂鸟亚科（Trochilinae）物种不同，我们可以称后者为表现主义分子。在每个类群内，都存在两个截然分明的大小范围，分别是体重超过 6 克和体重低于 5 克的鸟。隐蜂鸟拥有长且向下弯曲的喙，身体呈浅褐色，它们在森林中时常保持与地面 3~5 米的距离，只造访拥有大花的耐阴植物，而且通常是草本植物。和隐蜂鸟相比，表现主义分子常见于更开阔的地方（尽管它们的生境偏好各有不同），而且它们是有领地意识的蜂鸟。它们身披蜂鸟著名的彩虹色闪光羽毛，拥有笔直的喙。



图 8.3 多米尼加岛 (Dominica) 森林中的火红赫蕉 (*Heliconia bihai*)；和开阔生境中的物种（可以长到数米高），这棵植物很小。大而美丽的苞片是橙色的，白色花小，尖端附近有一绿色斑点

表现主义分子的 2 个大型物种在红色大花中觅食，而 4 个小型物种经常造访粉色、白色或黄色花，这些花大部分是适应昆虫授粉的。这些鸟类显然也造访适应蜂鸟的花，但只有在它们花蜜含量高的情况下才造访。

在涉及面更广的一项调查中，斯泰尔斯（1981）发现可以将表现主义分

子分为3类；除了喙长仅10~15毫米的小型物种，还有体重3.5~7克、喙直且长约20毫米的中等大小物种，以及喙弯曲且长超过30毫米的中等至大型物种（5~12克）（斯诺发现的造访适应蜂鸟授粉花的种类）。隐蜂鸟和拥有弯曲喙的表现主义分子和它们造访的花显示出了高度的协同进化。某些短喙物种走上了另一种极端，它们实际上喜欢将花刺透，在这种情况下不可能存在协同进化关系。

林哈特（1973）和斯泰尔斯（1975）在哥斯达黎加对植物和蜂鸟的生态学互动进行了有趣的研究。只由鸟类授粉的赫蕉属（*Heliconia*，赫蕉科 [Heliconiaceae]，芭蕉科 [Musaceae] 的近缘科）是唯一的研究对象。赫蕉属是大型草本植物，常常产生大量花序；这些花序有色彩鲜艳的船形苞片，每枚苞片的叶腋中着生一条密集分枝，连续生长着一系列管状花，其大小和弯曲程度取决于物种（图 8.3）。不同的生态倾向非常明显：某些物种生长在林地内部，有时在林中空地和透光缝隙中，并形成花序较少的小型植株（如图 8.3），而其他物种生长在林缘和河岸，阳光充足的森林溪流旁，或者在没有树木的沼泽地中，并形成巨大的株丛（通过营养生长和扩张），产生数百个花序；它们还会侵入次生林。第一类赫蕉由隐蜂鸟访花，第二类则由具有领地意识的表现主义分子访花。在林哈特的试验中，染色粉末被放置在花上，而这些粉末的分散情况可以作为花粉传播的参考。试验发现，在两个林缘物种中，花粉来源附近的转移率很高，而株丛外的粉末传播急剧减少。在林地内部的2个物种中，染料来源附近的访花比例较低，但是防花率随着距离的衰减更加缓慢，而且观察到的最大传播距离也更远。

单个赫蕉株丛的花蜜能量产出在斯泰尔斯研究的2个林地物种中较低，在2个开阔地生境物种中最高。在斯泰尔斯的研究区域内，有5个赫蕉属物种的一个株丛就能满足一只蜂鸟的全天能量需求，而3个林地物种不能。

林地物种由隐蜂鸟访花，它们必须在不同株丛之间移动。事实上，这些蜂鸟遵循的是前文描述的蜂类“陷阱线”策略。植株必须供应值得它们再次访花，但不值得它们保卫的足够能量。（隐蜂鸟有时的确占领领地，但并不总是保护领

地)表现主义分子在生境偏好上再次表现出差异性,但在拥有大型株丛的赫蕉属物种上,它们的领地意识依然强烈。这些植物的特点还包括同步开花、高开花速率、较高的花蜜产率和笔直的花管。林地赫蕉属物种倾向于拥有截然相反的属性。不过在整个赫蕉属物种类群中,都存在一些矛盾和反常现象。

植物的可选开花策略取决于它的生境。林地赫蕉属物种不会长到比较大的尺寸,所以开花生物学会倾向于适应隐蜂鸟。第二种生境拥有较高的光照强度;这会让植株生长得更健壮,并引起激烈竞争。这有利于植株通过营养生长扩张的方式形成大型株丛,反过来又让植株可以开出足够多的花吸引拥有保护领地习性的蜂鸟。然而,由于这些蜂鸟不太需要在不同株丛之间移动,杂交授粉的发生几率会很低(就像乔木物种那样)。这种情况表明这种植物也许被迫进行了妥协。由于赫蕉属的大多数物种是自交亲和的,因此后果并非是低结实率,而是低水平的远系繁殖。然而,这类赫蕉属物种是例外情况;大多数物种实际上由隐蜂鸟授粉,而隐蜂鸟几乎总是和姜目(Zingiberales)植物有关,赫蕉科也是姜目的一部分。

从长期来看,蜂鸟两个主要类群的活动程度也有差异。阿里兹门迪和奥尼拉斯(1990)发现,在有旱季的墨西哥某地区,中等大小的领地守卫物种是留鸟,而遵循“陷阱线”策略的物种则追赶报酬丰富的蜜源,从一个栖息地转移到下一个栖息地。这些小型蜂鸟不可能在中型蜂鸟的竞争下守住领地,被迫转入无领地的觅食习性,尤其喜欢造访适应昆虫授粉的花。

如果知道花蜜的能量产出和授粉者的能量消耗,就可以用来分析喂食效率和授粉策略。沃尔夫、海恩斯沃思和斯泰尔斯(1972)做过一项此类研究。他们观察了在同一个地点造访3个赫蕉属物种的3个蜂鸟物种。在一次访花之后,花中还会剩余一些花蜜,而对于特定蜂鸟物种,剩余花蜜的量是一定的。花蜜每小时产量已知,所以可以根据访花间隔时间计算出每次访花的花蜜摄入量。

研究发现,3个蜂鸟物种中体型最大的物种在其中一个植物物种上的花蜜提取效率比其他两种蜂鸟高得多。这是因为这种植物的花蜜中糖分含量更高。最小的蜂鸟在另一个植物物种上的花蜜提取效率也比另外两种蜂鸟高;按体积

计算，它的花蜜搜集速度和最大的蜂鸟相同，但由于体型更小，它在搜集花蜜时耗费的能量也较少。由于本研究中蜂鸟的飞行速度快，花朵非常醒目，因此用来寻找花的时间很短，相应成本应该很低。

表 8.3 某些鸟类和天蛾授粉者的能量支出

授粉者 (来源)	体重 (克)	活动	能量消耗 速率(焦 耳每克体 重每小时)	该授粉者 的能量消 耗率(焦耳 每秒)	该授粉者 使用的糖 (毫克 每小时)
天蛾	1	悬停	1250	0.35	75
蜂鸟	5	悬停	900	1.25	270
蜂鸟	5	向前飞	760	1.06	230
蜂鸟	5	静坐	250	0.35	75
蜂鸟	13.5	悬停	900	3.39	730
太阳鸟	13.5	向前飞	836	3.14	680
太阳鸟	13.5	觅食	322	1.21	260

在这种情况下，蜂鸟采取专一性的觅食策略或许对其有利，但如果较低的花密度导致搜索时间增加并因此降低觅食效率，它最好开拓多种食物来源。表 8.3 展示了蜂鸟的一些能量消耗，并与一种悬停昆虫（天蛾）和一种暂栖的鸟（太阳鸟）做了比较。为了方便和太阳鸟的比较，还加入了一种体重与其相同的蜂鸟。空中悬停是所有觅食方式中最消耗能量的，但它可以实现最快的访花速度（又见“太阳鸟”下的评论）。然而，就像天蛾一样，蜂鸟需要提供高额报酬的花。悬停取食花蜜对于体型小于最大蜂鸟的鸟才是可行的。在不活动的时候，蜂鸟可以通过进入蛰伏状态减少能量消耗（小型恒温动物在冷凉环境下需要大量食物摄入才能避免饥饿）。在蛰伏时，它们会将体温调整到比活跃状态下较低的水平，这一点与蜂类或天蛾不同，它们在蛰伏状态下完全放弃了体温