

新博物学译丛

THE NATURAL
HISTORY OF POLLINATION

授粉博物志 (上)

[英] 莎拉·A·科比特○编 王晨○译

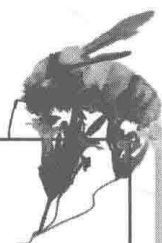
[英] 迈克尔·普罗克特 [英] 彼得·约

[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 (上)

[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 (上). / (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, 2016. 11

(新博物学译丛)

ISBN 978-7-5352-9255-1

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 (2016) 第 301482 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 20
版 次 2017 年 5 月第 1 版 2017 年 5 月第 1 次印刷
字 数 400 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

总 序

经济、社会发展到一定程度，人们对博物学的需求自然会增强。现在世界上经济发达的国家中，博物学无一例外均很流行，博物类图书品种多样、定价不高（印数大，成本就降下来了）。中国也正在向小康社会迈进，理论上博物学和博物类图书也会有不俗的表现。但博物学在中国的“复兴”不会自动到来，需要大家做细致的工作。多策划出版与博物相关的著作，是延续历史、引导公众博物实践的好办法。一阶博物需要与二阶博物配合起来，后者需要学者做出贡献，从理论、历史、文化甚至社会组织的角度阐发博物学文化，从而更好地引导一阶博物实践。打个比方，简单地讲，一阶工作相当于场下踢球，二阶工作相当于场外评球和教练指导。

译名与辨义

博物学属最古老的学问，世界各地都有，它包含大量本土知识及未编码的知识。前面用到“复兴”两字，也是暗示中国古代并不缺少博物的实践和文本。相反，我理解的中国国学应当包含大量的博物内容。中国古代的学问，绝大部分属于博物的范畴。这有不好的、无用的一面，也有好的、有用的一面。长期以来学者更多地看到了其不好的、无用的一面。

现在讨论国外的博物学，少不了要考虑名词的对照。对应于“博物学”的英文是 *natural history*，它来自一个拉丁语词组，又可追溯到一个古希腊语词组。其中 *history* 依然与古希腊时的古老用法一样，是描述、探究的意思，没有

“历史”的含义。亚里士多德的《动物志》(*Historia Animalium*)，其大弟子塞奥弗拉斯特(Theophrastus)的《植物研究》(*Historia Plantarum*)均如此。直到今天，英语单词 history 也仍然保留了“探究”的义项，也就是说不能见了这个词就顺手译成“历史”。

在培根(Francis Bacon, 1561—1626)的年代，情况更如此，比如培根用过这样的短语 natural and experimental history，意思是自然状况下的探究(即博物层面的研究)和实验探究(大致对应于后来的控制实验研究)。在这两类探究的基础上，培根设想的 natural philosophy 才能建立起来。而 natural philosophy 大致相当于他心目中真正的学问或者科学，严格讲也不能字面译成“自然哲学”。在培根的《新工具》中 natural history 共出现 19 次，natural and experimental history 共 3 次，natural philosophy 共 23 次，natural philosopher 共 1 次，natural magic 共 5 次，science 共 102 次。如今个别人把 natural history 翻译成“自然史”，不能算错，但有问题。一是没有遵照约定俗成的原则，在民国时期这个词组就被普遍译作博物学了。二是涉及上面提到的问题，即其中 history 并不是“历史”的意思。北京自然博物馆(Beijing Museum of Natural History)不能叫作北京自然史博物馆；上海自然博物馆(Shanghai Natural History Museum)不能叫作上海自然史博物馆；伦敦自然博物馆(Natural History Museum, London)不能译作伦敦自然史博物馆，但可以译作伦敦自然探究博物馆，只是啰嗦了点。

当然，并非只有中国人对这个词组有望文生义的问题。斯密特里(David J. Schmidly)在《哺乳动物学》杂志上撰文指出：“人们接触 natural history 的定义时，马上就碰到一个问题。这个问题是，natural history 中的 history 与我们通常设想的或日常使用的与“过去”相联的这个词，很少或者根本不搭界。当初用这个词时，history 意味着‘描写’(即系统的描述)。以此观点看，natural history 是对大自然的一种描写，而 naturalist 则是那些探究大自然的人。这恰好是历史上人们对博物学的理解，本质上它是一种描述性的、解说性的科学。”(*Journal of Mammalogy*, 2005, 86 (03): 449—456)

此外，又有国人指出，博物学是日本人的译法，所以最好不用。日本人的确这样翻译，但这并不构成拒斥它的重要理由。现代汉语从日本人的西文译名中借鉴了大量词语，如伦理、科学、社会、计划、经济、条件、投机、投影、营养、保险、饱和、歌剧、登记等，其中许多甚至是今日中文媒体上的高频词。谁有本事，不用“科学”和“社会”这样的词，我就同意放弃“博物学”这样的词！

说到底，翻译常常是从本地文化中寻找意思相近的词语略加变化来指代外来词语。中外名词对照是约定的，只有相对意义，翻译是近似“可通约的”。我并非主张 natural history 只能硬译成博物学，根据上下文也可以译作博物志、自然志、自然探索、自然研究等，甚至译成“自然史”也没什么大不了的，只要明白其中的道理即可。

动机与策略

我关注博物学有科学哲学的考虑（涉及改进波普尔的“客观知识”科学观、博物致知、波兰尼意义上的个人知识等）、现象学的考虑（涉及胡塞尔生活世界现象学与梅洛-庞蒂身体现象学）、科学史编史学的考虑（涉及博物学纲史纲领），也有生态文明建设（涉及人类个体与大自然的对话、伦理上和认知上认同共生理念等）的考虑。别人关注博物学，可能有其他的考虑。博物学具有相当的多样性，人们对博物学的看法也千差万别。这都很正常，不妨碍反而有利于当下博物学的复兴。

博物学与科学显然有交集。历史上大量例子可以印证这一点。但是，博物学与科学的指称、含义、范围，从来不是固定的。不同研究者，依据不同的理念、编史纲领，可以有不同的界定和划分方案。有人认为博物学只是科学的初级阶段；发展到后来，博物学成为科学的一部分，当然是不很重要的一部分。我无意完全否定这些想法、方案，但我不愿意用这套思路看问题。

在我看来，博物学与科学的确有密切关系，但从来没有完全重合过，过去、现在如此，将来也不可能。博物学也不是科学的真子集，实际上不是、理论上也不是。人们可能喜欢把一些博物的内容算在科学的大旗下，这不过是科技强势后人们的一种本能习惯。这与把科学视为博物名号下的活动一样，有缺陷、令人难以接受。就当下的形势而论，博物学与科学相比，显然前者无用、弱小、肤浅，我更愿意把博物学大致定位在“科学边缘的一堆东西”。用词不雅，并不意味着我不看重它，相反我认为它非常重要、想做各种努力复兴它。博物学处于边缘，那是因为科技与现代性为伍、相互建构，边缘不可能与主流争宠。如果博物学在今天已经是主流，我犯不着再积极为之呐喊。还有人喜欢把博物算作“科普”的一种形式，我更是不以为然。两者的动机、目标差别较大。但我不反对从博物的眼光改进疲惫的科普，甚至认为主流博物类科学应当优先传播（因为它们与百姓日常生活关系密切）。科普在当下政治上正确，在年轻人看来却可能与时尚无缘。而博物却越来越可能成为一种时尚！这种大格局不是某些人能够完全改变的，当然在细节上可以做点花样，稍稍改变一下速度。

我主张博物学与科学适当切割。这一主张曾在一些场合报告过，有反对者也有支持者。反对者认定我拒斥科学、与科学对着干，其实是误解了我的动机。我讲得非常清楚，博物学的发展必须广泛吸收自然科学的成果，对新技术也要多加利用，比如因特网和无人机。但是，运用科技成果，并不意味着要成为科技的一部分，并不意味着要受人辖制。比如，文学、美术也要用到科技，但它们没必要成为科学门类下的东西。博物学涉及的自然知识相对多些，但也没必要成为人家的仆役、偏房。博物学要运用科技，同时也要批判科技！这不矛盾吗？的确有矛盾，但是这样做是合理的、必须地！

适当切割的好处是，切割可以保护弱者。阿米什人如果不采取与“外界”适当分离的策略，他们独特的文化早就灭亡了。博物学与科技关系更密切些，如果不适当强调自己的独特性，就会被同化、取代或是消灭。就获取知识而言，科技被认为最有效、最有组织性，依据向下兼容的推测，博物学就没有独立存在的必要了。而我们的看法并非如此。博物学中相当多的部分不可能划归为科

技，一方面是科技不喜欢它们，另一方面博物学家也可能不愿意凑热闹、与狼共舞。哪些部分不能划归？太多了，无法一一列举。博物学很在乎一些主观性较强、情感上的东西，而它们不大可能被科技认可。博物学非标准化的致知方式（ways of knowing）也与科学方法论相去甚远。博物学的动机、目标与当代科技差别很大。

切割也能降低准入门槛。在现代社会，科技是一类特殊的职业，从业者需要接受专业训练，通常要有博士学位。而博物学不可能也不需要这样。郊游、垂钓、种菜、逛集市、观鸟、看花、记录花开花落、“多识于鸟兽草木之名”等都是博物学活动，人们非常在乎其中的情感与体验。一般不能说这些是科学活动。大致说来博物学家可分为职业和非职业两大类。前者更专业些，靠博物类工作吃饭，后者则不是这样。前者与科学家身份较接近，甚至就可能是科学家，也有不是的（比如从事自然教育的专业人士）；后者大部分是普通百姓。普通百姓从事博物学，不一定就不专业，也可以非常专业，甚至比职业科学家还专业。普通人可能舍得花时间，仔细琢磨自己喜欢的东西，而且心态平和，不必总想着弄经费、用洋文发论文。

适当切割后，博物学成为普通公众了解世界的一个窗口，强调这一点非常重要。人们不能把赌注都压在某一绩优股上。这样讲并不是说普通公众可以不理科技了，只相信自己那一点可怜的东西。不是这样。而是在兼听各种声音（包括科技）的基础上，公民修炼博物学自己可以有感受、理解大自然和社会的另类（也可以说是特别的）进路。公民在综合了这些信息后有可能对事态、事件作出一个行为主体（agent）的独立判断，而不是事事、处处只听权威的。

降低门槛后，博物学将成为普通公民的一种重要的娱乐方式、认知方式、生活方式、存在方式。笛卡儿说“我思故我在”（*Cogito ergo sum, I think, therefore I am*）。仿此，可以讲“博物自在”：通过日常博物，“我”知道自己存在，“我”设法“好在”。

最近国内许多出版社开始对博物题材感兴趣，这是好事。但也不宜一窝蜂上马，一定要讲究速度和节奏。湖北科学技术出版社何龙社长跟我谈起出版博

物学图书之事，我曾建议先从英国柯林斯出版公司的“新博物学家文库”（*The New Naturalist Library* 也称 *The New Naturalists*）选择一部分引进，这是一种简便的方法。毕竟人家坚持了半个多世纪才出版了一百来部精品博物学图书，原作的质量是有保障的。当年许多读者如今已经成为世界上知名的科学家，这套图书影响的自然爱好者不可胜数。条件成熟时，中国的出版社一定要推出国内原创的、中国本土博物学著作。

刘华杰

2015年11月10日于北京大学哲学系

编者序

对于一代授粉生态学家来说，这本书的前身相当于该领域的圣经。它的作者们不但是专业的生物学家，同时也是热爱书本、擅长摄影的优秀的博物学家。他们通过授粉生态学将迄今为止的欧洲植物学和动物学文献整理在一起，并运用自己的丰富经验和精美照片对这些内容进行充实，他们将许多人领进了授粉生态学的大门。如今这是个增长迅速的研究领域，爱好者遍布全世界，然而特定方向的迅速发展有可能导致该领域的研究者们丧失对大局方面的把握，尤其是博物学的基础——我们当中的许多人最初正是受到这方面的吸引才进入该领域的。新版书的面世恰逢其时，尤其是如今自然授粉群落的减少威胁到了作物和野生花卉的生存，因此对授粉系统的理解和管理越来越拥有实际的必要性。

除了迈克尔·普罗克特和彼得·约，新版书又增添了一位作者安德鲁·拉克。这是一本全新的书，增添了新内容并使用了不同的标题，不过它仍保留着前身的品质，足以继续为授粉生态学的发展提供重要激励。本书的范围得到了拓宽，之前那本书的英国中心视野如今已经扩展到全世界，例如包括鸟类和蝙蝠的授粉以及涉及热带兰花的一些不同寻常的授粉动物和开花植物的相互作用。

自问世以来，新博物学家系列就以其插图闻名。而这本以如此美丽精致的花朵和动物为主题的书也是该系列至今插图最丰富和最精美的一本。按照新博物学家系列的传统，这是一本令人赏心悦目的书。对于在将来的几十年中负责保护和维持这种精巧的互利共生关系的新一代授粉生态学工作者，这本书或许将给他们一些鼓舞。

作者前言

从我们自己或者我们的父辈、祖辈有所记忆的时候，授粉就已经是大众博物学的重要一部分，而昆虫在花间来回飞舞的场景直到今天也魅力不减。古典时代的人们已经认识到椰枣需要授粉，然而对授粉的重要意义以及访花昆虫重要性的普遍认识直到 17 世纪最后几十年以来，伴随着人们逐步的科学觉醒才成为现实。随着时间的推移，其他授粉媒介——风、水、鸟类和蝙蝠——也被发现参与其中。花与昆虫的关系之所以保持着经久不衰的吸引力，一个主要原因在于双方在这种重要关系中都能受益。在目前这个野心勃勃的时代，我们有时候更容易意识到伙伴之间是如何互相索取的（事实上花朵和它们的造访者之间的确存在一些单方面利用的例子）。但在某种程度上，这只会增加花的魅力，使得阐明花和授粉者关系是如何形成以及这种关系是怎样在自然选择中保留下来的更加具有挑战性。

《花朵的授粉》(*The Pollination of Flowers*) 这本书出版于 1973 年，距授粉生物学刚开始复兴的时间没过多久。以后来人的眼光回顾，从克努特在 20 世纪初发表里程碑式的纲要一直到大概 1965 年，中间的将近 60 年可以看作是授粉学研究相当没有建树的一段时间。当然也有人作出了值得注意的贡献，但在生物学的总体进展中，这个学科却显得停滞不前。在过去的 30 年里，这一切都发生了巨大变化。授粉生物学不但成了一个活跃的研究领域，而且还进入了一个全新的层面。授粉生物学的这场复兴以及关于新论文的喷涌式增长，原因在于学术界对授粉的生态和进化产生了巨大兴趣，而这种兴趣在生态学、群体进化和遗传学等整体性学科上产生了影响。《花朵的授粉》记录了这场新兴趣高涨过程的开端。在过去的 30 年里，授粉生态学为植物群体如何行使功能的研究提

供了重要视角，并让我们更深入地理解了植物是如何进化的。它还影响了我们对于社会性昆虫进化的认知，并在目前的生态学和进化理论的发展过程中发挥了重要作用。这些更广泛的影响，让授粉学成为生态学的前沿阵地。这种情况又反过来重新燃起了学术界对授粉学的更“经典”的观察和描述的兴趣，这些方面也取得了长足的进步，所以今天呈现在我们面前的是一个在多方面大踏步前进的活跃学科。

当 20 世纪 80 年代末有人提出对《花朵的授粉》进行更新再版时，我们很快就意识到应该彻底重写这本书，本书就是我们重写的成果。以之前那本书作为起点，首要的改变就是我们邀请了第三位作者安德鲁·拉克加入写作团队，由他专门负责论述 1973 年以来生态学和进化研究方面的工作。我们三个人共同负责目前这本书的体例和特色，它与其前身的不同之处主要体现在两个方面。首先，我们用更强调功能性的视角看待授粉关系对花朵及其造访者的收益和成本以及它们互相作用的方式。其次，虽然我们主要是从“不列颠群岛”的立场写作本书的，但与之前的书相比，我们采取了比新博物学家“……激发英国自然界大众读者的兴趣……”的宗旨更自由开明的态度。在《花朵的授粉》一书的序言中，授粉被称为“绝对的国际学科”，随着一年年时间流逝，它的国际性体现得愈发明显。1970 年以来，关于授粉生物学的很多研究都是在北美完成的，还有数量显著的研究来自全球热带国家以及南半球。这些研究的结果以及欧洲继续进行的研究的结果，常常是与所有授粉关系都有关系的，而且能够帮助我们理解英国本土植物的授粉。除此之外，在 19 世纪的最后 25 年里，旅行变得更加容易，我们的视野也变得更国际化。欧洲大陆各国、地中海沿岸地区，以及北美、非洲，甚至更远的地方都成为了英国人的度假（有时候是工作）目的地，这些地方已经成了英国人“活动区”的一部分。或许更重要的是，自大卫·爱登堡的《地球上的生命》(*Life on Earth*) 问世以来，一流自然历史纪录片就成为电视节目的常客，大众对全球动植物的意识也因此更加普及。

就像它的前身一样，本书也对这一浩瀚的主题进行了精选。我们希望它能以全面的视角看待 20 世纪 90 年代的授粉生物学，而且能为许多读者带来阅读

乐趣和兴致。我们意识到有些人可能并不想按照本书的章节顺序来阅读；因此我们在编写本书时尽量不给他们造成困难。一些专业术语是不可避免的，有些是替换累赘措辞的简写；我们尽量将这些术语减少到最低限度，对于我们使用的术语会在第2章或者首次出现在文本中时进行解释。就像在《花朵的授粉》中一样，我们给出了大量参考文献，以便想要了解更多或查询文中论述来源的读者使用。我们希望这不会影响本书的可读性。未发表信息的来源列出了姓名和首字母缩写，但没有日期。至于植物名称，英国植物参考 Stace 的《不列颠群岛新植物志》(*New Flora of the British Isles*, 1991)，欧洲其他地区的植物参考《欧洲植物志》(*Flora Europaea*; Tutin 等, 1964—1981)；对于非欧洲植物，我们参考书中引用的发表来源。昆虫名称参照克洛特和海克斯的《英国昆虫清单》(*A Check List of British Insects*, 1964—1978) 第二版。

在写作《授粉博物志》(*The Natural History of Pollination*) 时，迈克尔·普罗克特主要负责撰写第1、2、6、7、9章，彼得·约负责第3、4、5、8、10、11、13章，而安德鲁·拉克负责第12、14、15、16章。自始至终，我们阅读了其他人撰写的章节并提出了批评意见，并将整本书视为我们的整体劳动成果。未列出来源的线条图都是作者原创，大部分摘自《花朵的授粉》。未列出来源的照片来自迈克尔·普罗克特的拍摄；其他拍摄者则在图片说明中列出。

还有许多人为了本书的撰写做出了直接或间接的贡献，我们对所有朋友和同事表示感谢。由于他们人数太多，无法一一具名，我们曾和他们讨论授粉，或者收到了他们寄来的资料，包括未发表的手稿和观察记录。我们特别需要感谢为本书审稿并提出意见的克里斯多夫·库克教授、萨利·科比特博士、保罗·库克斯博士、詹姆斯·克雷斯韦尔博士、贝蒂尔·库伦伯格教授、安德斯·尼尔森博士、博奇·彼特森博士以及乔纳森·锡尔弗汤博士。他们的帮助具有重大价值。迈克尔·普罗克特对埃克塞特已故的约翰·考德威尔教授建立的活体植物收藏（部分植物在本书中呈现）表示感激，并感谢加文·瓦克利在扫描电子显微镜方面提供的帮助。安德鲁·拉克特别感谢昆廷·凯博士和彼特·吉布斯博士在许多主题上的讨论，并感谢德里克·怀特利为第12章和第14章贡献

的精美线条图。最后，我们每位作者都要感谢他的共同作者。共同撰写本书是令人兴奋且享受的体验。我们希望读者能与我们共享这份兴奋和享受。

迈克尔·普罗克特

彼得·约

安德鲁·拉克

目 录

001/1

授粉研究简史

- 001 早期观念
- 002 对授粉重要性的发现
- 009 授粉的系统化研究
- 013 20 世纪的研究成果
- 015 最近几十年的进展

018/2

花、授粉和受精

- 018 花是什么
- 023 花序
- 024 花粉的发育和形态
- 029 授粉和受精
- 033 花及其授粉者：广告和报酬
- 034 花的色彩：花色素
- 036 被气味吸引：花的香味
- 039 授粉者的报酬：花粉和花蜜
- 046 花和昆虫：部分一般性特征及范例

053/3

访花昆虫 I： 甲虫、蝇类和其他

- 056 缨翅目：蓟马
- 057 鞘翅目：甲虫
- 065 双翅目：双翅蝇类

100/4

**访花昆虫Ⅱ：
蝴蝶和蛾类**

127/5

**访花昆虫Ⅲ：
蜜蜂及其近缘物种**

191/6

虫媒花的多样性

252/7

兰花的授粉

100 鳞翅目主要亚目的结构和习性
109 鳞翅目较小亚目的结构和习性
111 蝴蝶和蛾类的感觉和行为
124 感觉在鳞翅目昆虫中的作用

128 叶蜂
131 膜翅目寄生类
134 真黄蜂
140 蚂蚁
142 蜜蜂
167 膜翅目昆虫的感觉和行为模式

191 整体描述
192 花管和“花蜜的隐藏”
199 喇叭形和钟形花
206 两侧对称
229 盗窃和保护
232 伞形科植物、菊科植物及其他：
“迎合大众市场”
238 昆虫授粉综合征
247 适应性模式和生态背景

253 兰花的结构
257 部分欧洲兰花的昆虫授粉
278 眉兰属和其他属的性欺骗：“拟交配”
290 热带大杂烩
299 结论：关于兰花授粉的一些综合思考

1 授粉研究简史

花朵和昆虫的关系，花朵如果要结实就需要授粉，这些都是我们基本常识的一部分。或许令人感到惊讶的是，直到 17 世纪末和 18 世纪初，人类才开始真正发现花朵的授粉现象以及蜜蜂和其他昆虫在其中发挥的作用。17 世纪正是欧洲科学的一个伟大世纪：哈维发现了血液循环，伦敦皇家学会和法兰西科学院成立，牛顿在力学、数学、光学和天文学上做出了重要发现。

早期观念

古代世界当然熟悉蜜蜂和花朵之间的联系，也知道某些植物如果要结实就需要授粉。圣经《旧约》有很多地方提到过蜜蜂。亚里士多德在他的《动物志》(*History of Animals*) 中描述了蜜蜂的习性，而维吉尔将《农事诗》(*Georgics*) 的第四卷全部用来描述蜂蜜和蜜蜂。但圣经和古典时代的人们只是满足于将蜜蜂造访花朵和生产蜂蜜仅仅看作是自然事实，而没有追问这对花朵的重要意义。这看起来有些奇怪，因为古希腊和古罗马学者早已熟悉了枣椰树需要授粉这一情况。泰奥弗拉斯托斯（约公元前 373—前 287）对枣椰树的受精方式进行了精彩的描述，“至于枣椰树，让雄性靠近雌性是很有帮助的；因为雄性能让果实留存并成熟……进行这样的过程；当雄树开花后，他们立即将上面生长花朵的火焰苞砍下，然后将花朵放置在雌树的果实上方摇晃，让花朵的粉尘笼罩在雌树果实上。如果这样做了，雌树的果实就会保留下来，不会脱落。无论是无花果