

图书在版编目(CIP)数据

生态生物化学/李绍文编著. —北京:北京大学出版社, 2001. 11

北京大学生态学教材系列

ISBN 7-301-05281-2

I. 生… I. 李… III. 生态学-关系-生物化学-高等学校-教材 IV. Q14-05

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 074170 号

书 名: 生态生物化学

著作责任者: 李绍文

责任编辑: 谢刚英 李宝屏

标准书号: ISBN 7-301-05281-2/Q · 0086

出版者: 北京大学出版社

地 址: 北京市海淀区中关村北京大学校内 100871

网 址: <http://cbs.pku.cn/cbs.htm>

电 话: 出版部 62752015 发行部 62754140 编辑部 62752032

排 版 者: 兴盛达打字服务社 62549189

电子信箱: zpup@pup.pku.edu.cn

印 刷 者: 北京市银祥福利印刷厂

发 行 者: 北京大学出版社

经 销 者: 新华书店

787 毫米×1092 毫米 16 开本 23.625 印张 587 千字

2001 年 11 月第 1 版 2001 年 11 月第 1 次印刷

定 价: 36.50 元

序 言

1983年北京大学生物学系成立了环境生物学及生态学专业,林昌善教授任教研室主任,他考虑到生物学和生态学的发展和需要,决定让作者开设一门有关生态生物化学的课程。生态生物化学(或化学生态学)是生态学和生物化学之间的一门边缘学科,是在70年代后发展起来的。1984年作者便着手准备,先后阅读了《Chemical Ecology》(Sondheimer and Simeone, 1970)、《Introduction to Ecological Biochemistry》(Harborne, 1977; 1982)和《Chemical Ecology of Insects》(Bell and Cardé, 1984)等教材以及中外文书刊的一些资料。Harborne教授是这门学科的奠基者之一,他的《生态生物化学导论》至今已出了三版。他的书结构严谨、内容新颖,把分散在各领域的资料集中在统一的主题下,用生动的语言加以流畅的表述,引人入胜,令人信服。他的书对这门学科的形成和发展影响较大,也深深地影响着作者。

作者读的是动物遗传专业,毕业后主要从事昆虫生理和生物化学有关的教学和科研。而生态生物化学涉及动物学、昆虫学、植物学、生物化学、遗传学、生理学、生态学和分子生物学等,有些是作者所不熟悉的,展现在作者面前的无疑是一个新的广阔天地。同时,生态生物化学丰富而深刻的内涵,奥妙的事例也深深地打动和吸引着作者。

达尔文在140年前,曾生动具体地描述了雄地蜂为眉兰传粉的情景。眉兰并不分泌花蜜,但能一代又一代地吸引雄地蜂坚贞地为其传粉,而自己却一无所获。令达尔文困惑不解的是,眉兰为什么会有这么高的骗术呢?今天由于生态学家和化学家的努力,已初步搞清,眉兰在进化中为吸引雄地蜂访问,其花不仅模拟了雌地蜂的形态和色泽,也模拟了雌地蜂所释放的气味(即信息素)如杜松烯等成分。气味令雄地蜂神魂颠倒,又加形态和色泽的相似,于是便兴奋起来。若只有形态的相似,而无信息素的吸引,雄地蜂是不会光顾的。这就初步地解开了雄地蜂为眉兰传粉之谜。

科学发展到今天,似应把宏观的观察和微观的分析紧密地结合起来,用微观的手段来揭示宏观现象的本质。大量观察和实验也证明,在马利筋-黑脉金斑蝶-蓝鹀鸟宏观的相互关系中,强心甘化合物起了关键性的作用。

生态生物化学已揭示出,植物并不只是一个被动的受害者。当它受到病原菌或昆虫的侵染和危害时,能立即作出反应,合成抗菌物质或有毒物质来对抗这些危害者。遇到干旱胁迫时,能迅速合成脱落酸来促使气孔关闭;遇到冰冻胁迫时,又能迅速地合成抗冻蛋白,来对抗结冰和提高耐受性。当被昆虫取食时,能在叶中迅速合成一些小分子的信息化合物并释放出来,作为“呼救”信号,来召唤其“保卫者”。害虫的天敌如寄生蜂或捕食昆虫能感知这些信息物,并迅速赶来,因为它们寻找的寄主就会在这里。有趣的是同一种植物受到不同害虫危害时,能释放出不同的信息物,以吸引不同的天敌前来。这样看来,再也不应把植物只看成是不动的生物了。

生态生物化学就是研究生物之间(同种的或异种的)生物化学的相互关系。宏观与微观的结合,会在我们面前展现出生物之间(以及生物和环境之间)深刻的、内在的和微妙的相互关系,它有助于我们理解这些相互关系的本质,以便能更好地利用和改造它们为人类服务。

1987年春,作者为八三级同学开设了生态生物化学课,先后在1987~1999年为不同班级

的同学讲了 11 次(一次为外校同学)。吴才宏教授一直为这门课讲授昆虫性信息素一章,他为这门课的建设也做了很多工作。1988~1992 年,作者还为生态学杂志撰写了《生态生物化学讲座》11 讲,并把它作为了临时教材。

作者感谢林昌善教授、蔡晓明教授和尚玉昌教授在这门课的讲授和教材写作中给予的指导、帮助和鼓励。还要感谢汪劲武教授、荣寿榆教授、杨继副教授和宿文瞳副教授在植物分类学和植物生理学方面给予的诸多帮助。还要感谢同学们在听课中提出的许多好的建议。

1997 年 10 月开始,作者查阅了近年资料,对讲稿又进行了一次大的修订和补充,写出了这本书。在查阅中发现十多年来,生态生化领域无论在深度和广度上,都有了巨大进展,又有一些宏观现象获得了微观的解释。可喜的是我国科学家在这个领域里也有了不错的文章。

在这次本书的修订和补充中,中科院动物所严福顺研究员,吴才宏教授、罗林儿教授和阎凤鸣副教授,把他们的科研佳作提供给作者阅读和引用。初稿成后又蒙崔克明教授和陈跃堂教授审阅了第一章,吴才宏教授审阅了第四章,严福顺研究员和罗林儿教授审阅了第七章。他们都提出了宝贵意见并修改了原稿,作者深表感谢。感谢北大出版社的资助,责任编辑仔细地审阅了原稿,提出了许多修改意见,本书才得以最后完成。

这本书可能是国内有关生态生物化学的第一本教科书,又加作者学识有限,不足和错误在所难免。在此,作者一方面欢迎读者批评指正,另一方面抛砖引玉,盼望有更高水平的论著问世,企盼我国科学家在这个新领域里取得更大的进展。

作 者

目 录

第一章 植物传粉的生态学和生物化学	(1)
前 言.....	(1)
第一节 传粉.....	(2)
一、非生物传粉.....	(2)
二、生物传粉.....	(3)
第二节 花色.....	(7)
一、传粉者对花色的偏爱.....	(7)
二、花色的化学.....	(8)
三、花的导向.....	(16)
四、传粉者对花色的选择作用.....	(18)
五、人工花卉.....	(20)
第三节 花的气味.....	(20)
一、香味.....	(21)
二、臭味.....	(22)
三、花的气味和昆虫信息素.....	(24)
四、香料物质.....	(25)
第四节 花蜜.....	(26)
一、蜜糖.....	(27)
二、氨基酸和蛋白质.....	(28)
三、脂类物质.....	(31)
四、花外蜜.....	(31)
第五节 花粉.....	(32)
一、花粉的形态和功能.....	(32)
二、花粉的化学成分.....	(34)
三、大气中的花粉.....	(35)
第六节 传粉的协同进化.....	(35)
一、传粉的专化和进化.....	(36)
二、协同进化的例证.....	(36)
参考文献.....	(43)
第二章 高等植物之间的生化关系	(45)
前 言.....	(45)
第一节 异株克生的概念.....	(45)
第二节 异株克生现象和克生化合物.....	(47)
一、酚类化合物.....	(47)
二、萜类化合物.....	(51)

三、炔类化合物	(55)
四、生物碱	(55)
五、其他结构的化合物	(56)
第三节 克生化合物的作用机制	(57)
一、抑制和刺激	(57)
二、抑制细胞分裂和伸长	(58)
三、影响光合作用和生物合成	(59)
四、干扰呼吸代谢和摄取	(59)
五、克生化合物和植物激素	(60)
六、土壤微生物的作用	(61)
第四节 植物和寄生植物	(61)
第五节 异株克生和农业	(62)
一、作物残体的克生作用	(63)
二、作物和杂草的相互干扰	(64)
三、克生和轮作	(65)
第六节 异株克生和林业与园艺	(67)
参考文献	(69)

第三章 植物毒素及其对动物的防御作用

前 言	(71)
-----------	------

第一节 非蛋白质氨基酸	(72)
-------------------	------

一、碱性非蛋白质氨基酸	(72)
二、酸性非蛋白质氨基酸	(74)
三、芳香和杂环非蛋白质氨基酸	(75)
四、含硒氨基酸	(78)
五、具神经毒性氨基酸	(79)
六、非蛋白质氨基酸的生态意义	(80)

第二节 生氰糖苷	(82)
----------------	------

一、生氰作用和生氰糖苷	(83)
二、生氰糖苷的合成和降解	(84)
三、哺乳动物的解毒机制	(87)
四、生氰糖苷的多态现象和生态意义	(88)

第三节 生物碱	(90)
---------------	------

一、几种常见的植物生物碱	(91)
二、生物碱的生物合成	(99)
三、生物碱的生态意义	(100)

第四节 蛋白质毒素	(101)
-----------------	-------

一、相思子毒素	(101)
二、蓖麻毒素	(102)
三、胰蛋白酶抑制剂	(102)
四、植物凝聚素	(103)

第五节 不含氮毒素	(105)
-----------------	-------

一、苷类化合物	(105)
二、萜类化合物	(107)
三、酚类化合物	(108)
四、其他结构的化合物	(110)
第六节 动物的中毒和解毒	(111)
一、致毒作用类型	(112)
二、解毒作用	(113)
三、贮毒	(114)
参考文献	(115)
第四章 动物信息素	(117)
前 言	(117)
第一节 藻类信息素	(118)
一、绿藻信息素	(118)
二、褐藻信息素	(119)
第二节 水生真菌的信息素	(121)
第三节 昆虫信息素	(122)
一、性信息素	(122)
二、报警信息素	(140)
三、踪迹信息素	(143)
第四节 鱼类信息素	(145)
一、惊吓反应和报警信息素	(145)
二、性信息素	(145)
第五节 哺乳动物信息素	(146)
一、啮齿类信息素	(147)
二、有蹄类信息素	(150)
三、灵长类信息素	(151)
参考文献	(153)
第五章 植物中的动物激素及其类似物	(156)
前 言	(156)
第一节 植物中的雌激素及其类似物	(157)
一、甾醇类性激素	(157)
二、激素类似物	(158)
三、生殖调控	(160)
四、植物中性激素的作用	(162)
第二节 植物中的昆虫保幼激素及其类似物	(163)
一、昆虫保幼激素	(163)
二、植物中的保幼激素	(164)
三、植物中的保幼激素类似物	(164)
四、抗保幼激素	(167)
第三节 植物中的蜕皮激素及其类似物	(171)

一、昆虫蜕皮激素	(171)
二、植物蜕皮激素	(172)
第四节 蜕皮激素前体物的作用	(177)
第五节 植物中的昆虫信息素	(180)
参考文献	(181)

第六章 动物毒素及其防御作用

前 言	(184)
第一节 有毒鱼类	(184)
一、毒鱼类	(184)
二、刺毒鱼类	(187)
第二节 两栖动物的化学防御	(187)
一、箭毒蛙毒素	(187)
二、蟾蜍毒素	(188)
第三节 毒蛇和毒蜥蜴	(189)
一、毒蛇的种类和分布	(189)
二、神经毒素	(190)
三、心脏毒素	(197)
四、肌肉毒素	(198)
五、出血毒素	(199)
六、蛇毒酶	(200)
七、非毒组分	(202)
八、毒蜥毒素	(203)
第四节 昆虫的化学防御	(204)
一、鞘翅目	(204)
二、鳞翅目	(205)
三、膜翅目	(207)
第五节 蝎毒和蜘蛛毒	(212)
一、蝎毒	(213)
二、蜘蛛毒	(213)
第六节 海生无脊椎动物毒素	(215)
一、腔肠动物	(215)
二、环节动物	(216)
三、软体动物	(217)
四、棘皮动物	(219)
参考文献	(220)

第七章 植食性昆虫对食物的选择

前 言	(222)
第一节 植食性昆虫食性的分化	(223)
第二节 有引诱作用的次生物质	(224)
一、蝶蛾类的取食引诱剂	(224)

二、蚜虫类的取食引诱剂	(228)
三、甲虫取食引诱剂	(230)
四、蝇类引诱剂	(232)
五、产卵刺激剂	(233)
第三节 有驱拒作用的次生物质	(236)
一、蝶蛾类产卵和取食驱拒剂	(237)
二、甲虫取食驱拒剂	(241)
三、蚜虫取食驱拒剂	(243)
四、切叶蚁的驱拒剂	(244)
五、楝树的昆虫拒食剂	(245)
六、实蝇产卵阻止信息素	(247)
第四节 植物诱导防御	(247)
一、诱导合成蛋白酶抑制剂	(247)
二、增加毒素的合成	(248)
三、释放吸引天敌的挥发物	(249)
第五节 植物和植食性昆虫的协同进化	(254)
一、生化协同进化理论的提出	(254)
二、协同进化的例证	(256)
三、植物对取食者的防御	(261)
四、昆虫的反应	(265)
五、对协同进化的质疑	(266)
参考文献	(267)
第八章 脊椎动物对食物的选择	(270)
前 言	(270)
第一节 脊椎动物的化学感受	(270)
一、嗅觉	(271)
二、味觉	(272)
三、味盲和嗅觉缺失	(273)
第二节 植食鸟类对食物的选择	(273)
一、皱领松鸡	(273)
二、加拿大鹅	(275)
三、其他鸟类	(276)
第三节 家养动物对食物的选择	(277)
一、对单个化合物的反应	(278)
二、羊羔对食物中味道、能量和毒素的选择	(279)
三、对植物中几种化学物质的反应	(280)
第四节 野生动物对食物的选择	(284)
一、大猩猩	(284)
二、疣猴	(285)
三、大熊猫	(286)
四、重齿类	(289)

五、啮齿类	(290)
第五节 人对食品风味的嗜好	(292)
一、甜味物质	(293)
二、苦味物质	(301)
三、酸味和咸味物质	(303)
四、辣味物质	(303)
五、气味化学	(305)
六、调味剂和增味剂	(306)
参考文献	(308)
第九章 植物和病原菌之间的生化关系	(310)
前 言	(310)
第一节 植物抗病的生化基础	(310)
一、植物体内原有的抗菌物质	(311)
二、侵染后被活化的抗菌物质	(314)
三、植物抗毒素	(315)
第二节 病原菌侵染植物的过程和致病毒素	(322)
一、侵染过程和脱毒机制	(322)
二、致病毒素	(324)
参考文献	(329)
第十章 植物对环境胁迫的适应	(332)
前 言	(332)
第一节 水分胁迫	(332)
一、干旱胁迫	(333)
二、对渍水土的适应	(338)
第二节 温度胁迫	(340)
一、热带植物的光合作用	(341)
二、热胁迫	(346)
三、寒冷胁迫	(348)
四、冰冻胁迫	(350)
第三节 盐胁迫	(354)
一、盐碱土和盐生植物	(354)
二、氯化钠对植物的伤害	(355)
三、细胞内的隔离和泌盐	(356)
四、渗透调节和耐盐	(357)
第四节 有毒土壤	(359)
一、有毒重金属	(359)
二、某些非重金属元素毒性	(362)
参考文献	(364)

第一章 植物传粉的生态学和生物化学

前 言

根据最古老岩石的测定,地球年龄约为 46 亿年。在 35 亿年前的前寒武纪就已有单细胞原核生物蓝藻和细菌。原核生物没有细胞核,其核物质 DNA 或 RNA 呈线状。原核生物通常只行简单分裂,而无性别分化。但在有些情况下,细胞之间也有 DNA 分子交换,新形成的细胞包含两个亲本的部分基因,类似有性过程(张昉, 1989)。

到了 19 亿年前的元古代海洋中出现了藻类,随后得到了很大发展。藻类是真核生物,细胞具有一个或多个由双层膜包裹着的细胞核。藻类有多种生殖方式,有无性生殖、营养生殖和有性生殖。其有性生殖是配子生殖。

植物大约在 4.4 亿年前的志留纪中后期登上陆地,到了石炭纪(3.5 亿年前),蕨类植物已发展成茂密的森林。蕨类植物没有花,靠孢子体(植物体)的孢子发育成配子体,配子体产生配子,由配子结合生殖来繁衍后代。

石炭纪出现了裸子植物,于是就有了作为繁殖器官的花。到了中生代的三叠纪(2.2 亿年前),蕨类植物衰退,裸子植物发展起来。严格说来裸子植物的花并不是真正的花,只是大小孢子叶球的形态似花,但它并没有花瓣,也没有雌蕊和雄蕊,其花粉是成熟的雄配子体。花粉是靠风传播的。

被子植物最早出现在侏罗纪(中生代 1.8 亿年前),它具有了真正的花,有了花萼、花冠(由花瓣组成)、雄蕊和雌蕊。开始的花很小,也没有颜色。由于动物特别是昆虫参与了花的传粉,通过相互选择,于是各式各样的花才发展起来(钦俊德, 1987)。

低等植物如藻类等,其有性生殖是以配子方式进行的。由配子体产生出配子,在生理上有分化的雌雄配子结合成合子,由此开始新的生命循环。在绿藻中可看到从同配生殖到异配生殖,再到卵式生殖的进化趋势。孢子在广泛的环境里都可生长发育成孢子体,但两性配子的结合必须在水中才能进行,配子在水中也是能游动的(双方或一方),对环境有一定选择能力。

高等植物中的蕨类植物虽已登上了陆地,但其生殖仍不能离开水的环境。蕨类植物的孢子体发达,配子体虽不发达但也能独立生活,配子体精子器产生的精子仍有鞭毛,必须在有水的环境中它才能游向颈卵器,找到卵子和其结合。受精后,合子在颈卵器内发育成胚。胚脱离雌配子体发育成新的孢子体。

裸子植物完全适应了陆地生活,生殖也完全离开了水。小孢子囊内产生的小孢子,经几次分裂成为有少数细胞的雄配子体,即为花粉粒。花粉达到雌球果胚珠珠孔附近时生长出花粉管,穿过珠孔,将精子导入颈卵器和卵细胞结合而成为合子。裸子植物的雌配子完全依附于胚珠而不能移动。雄配子体自身也没有运动能力,需借外力被动地到达雌配子处。裸子植物没有真正的花,没有花瓣和供花粉着落的雌蕊柱头。大量的花粉只有借风力到达珠孔附近才能完成受精过程。

被子植物有了真正的花,有了花瓣和专门接受花粉的柱头。胚珠也不再裸露而是包在子房里。同时有特有的双受精现象,一个精子和卵子结合而成合子,另一个和极核结合而成胚乳(梁家骥 汪劲武, 1985)。

但早期被子植物的花花瓣很小,多为绿色,也不显眼。可能那时的昆虫偶尔取食了花中的营养成分,获得了丰富的营养物而尝到了甜头。同时由于昆虫携带来的花粉使花也获得了异花受精的保障。相互的利益密切了双方的来往,于是植物和动物之间产生了新的互惠关系,并促进了彼此的发展。到了白垩纪(中生代 1.3 亿年前),各式各样的花已发展起来。到新生代的第三纪(7000~1000 万年前)专门取食花蜜和花粉的蜜蜂和鳞翅目昆虫发展起来,此时被子植物的花也有了鲜艳的花色和香甜的花蜜。

很多被子植物依靠外界力量为其传粉,因为植物异花受精能产生生命力更强的后代,植物的花都有适应异花受精的精巧结构。达尔文说:“自然厌弃永恒的自花受精。”他还做了许多试验证明了异花受精是有利的,而自花受精是有害的。他把自花受精看成是一种例外情况,他写到:“某些少数植物似乎不可避免地要自花受精,但是这些植物也保留有以往曾经适应于异花受精的痕迹”(达尔文, 1916)。

很多动物依靠花为其提供食物。动物为取食花蜜和花粉而访问许多花,同时也把同种异株或异花的花粉带给了雌蕊柱头,使植物得以异花受精,这对双方都有巨大的利益。

经过长期的自然选择,被子植物产生了鲜艳的花色,给访问者提供醒目的标志;有些花还散发出芳香的气味来吸引传粉者;最重要的是,花瓣(或花蕊)的基部还分泌出香甜而又营养丰富的花蜜,以飨来访者。植物花的进化趋势,总是使之适合于吸引传粉者对自身的访问,从而带来异株的花粉。在进化中,传粉者也发展了对某种花或某类花的特殊适应和采集手段,从而能更有效地采集取食。在这个过程中,花粉的成熟、花的开放、花蜜的分泌、花香的外溢和传粉者的活动都配合得十分巧妙,这是大自然最和谐的局面之一。

第一节 传 粉

裸子植物和被子植物都有了花粉,但花粉都没有运动能力,只有借外力才能到达柱头或珠孔附近。外力把花粉带到柱头或珠孔附近的过程叫传粉(pollination)。

传粉因素可分为两大类,非生物传粉和生物传粉,前者有风媒和水媒传粉;后者依动物种类的不同又可分为鸟媒、蝙蝠媒、兽媒和虫媒等。

一、非生物传粉

借助于非生物力量使花粉得以传播,主要是风和水。在这里传粉者和被传粉对象之间没有相关关系。同时这类传粉必然存在着大量浪费,因为花粉到达同种植株柱头或珠孔附近是随机的,等于柱头表面和雄花下风道所有的植物及栖地表面之比,几率是非常小的。水媒发生在比较小的范围内,这点和风媒有些不同。

1. 风媒(anemophily)

风媒是非生物传粉的主要形式,占其 95%~98%。裸子植物和被子植物的禾本科、莎草科和灯心草科以及荨麻科的一部分都是风媒。虫媒植物的一些科中也有一些属是风媒的,如毛茛科的唐松草属(*Thalictrum*)和木犀科的 *Fraxinus* 属等。

在特定的植物区系内,风媒植物出现频率常随纬度和海拔的增高而增加,在热带出现几率比较低。风媒花通常多有柔荑花序,有长的花丝。花多位于枝叶外暴露于大气中,叶面积常较小或早于发叶而开花。风媒花多为雌雄异株或异花,雌雄蕊常是异熟的。

花粉数量通常都是很大的,如榛树(*Corylus*)每花含有 0.25~3.5 百万粒花粉(Faegri 等, 1979)。风媒花粉多呈圆形,较小,约 $20\sim 20\mu\text{m}$ (被子植物花粉大小在 $10\sim 300\mu\text{m}$ 之间)。松树花粉比较大,在 $50\sim 150\mu\text{m}$ 之间,但比较轻,也能随风传播很远。有报告说,在茂密的森林里,花粉也能传播 80m 左右。在风媒花盛开季节常能形成花粉雨,大气中飘动着大量花粉,能使人产生花粉的过敏反应。

有些风媒花也能由昆虫传粉,在某些情况下,如气候条件不适或缺少传粉者时,动物传粉的植物也能辅以风媒传粉。

昆虫也常常采集典型的风媒花的花粉,但是并没有起到异株传粉作用。

2. 水媒花(hydrophily)

水媒是指花粉能通过水而传递到柱头上,它是稀有的现象,只出现在几个科和属的植物中,大多数是单子叶植物。水媒是由虫媒和风媒衍变来的,真正的水媒只发生在 18 个水下生活的属,其中 17 个是单子叶植物,有 12 个是海生的。大多数淡水的被子植物是虫媒的,如睡莲(*Nymphaea*)和泽泻(*Alisma*)等,也有风媒的如眼子菜(*Potamogeton*)等。而生活在海水中的都是水媒的。

水媒并不意味花粉必定浸入水中,因水流也可在水面运载花或花药到柱头处,而花粉本身还是干的。水媒花通常都是单性花,花被少而有大的柱头。通常每花只有一个胚珠。

水媒也有两种不同情况,一类传粉在水表面进行,一类是在水中进行。前者如川蔓藻(*Ruppia*)、水马齿(*Callitriche autumnalis*)等,它们的花粉被释放到水中但漂浮在水表面上,水波能将花粉带到柱头处。花粉壁含有脂类物质使其不被浸湿而漂在水面上。苦草(*Vallisneria*)释放到水中的不是单个花粉而是一朵雄花,在雌花近处水膜稍稍低下,雄花就滑入雌花处而和柱头相遇。水下传粉的有茨藻(*Najas*)、喜盐草(*Halophila*)和金鱼藻(*Ceratophyllum*)等。茨藻释放的花粉在水中缓慢下沉,在此过程中能被柱头捉获而完成传粉受精。

在 *Faroes* 的花中出现了雨媒。降雨使花中充满了水,漂浮的花粉升高到柱头位置而授粉,这也是一种自花授粉机制。

二、生物传粉

大多数被子植物(80%以上)的传粉是由动物完成的。传粉者和被传粉对象之间有了密切相关关系。动物为了取食花粉和/或花蜜而访问花,而植物吸引传粉者光临是为获得异株的花粉。在鸟类、兽类和昆虫中都有许多喜花动物。一类花只吸引一类动物来访,一类动物也只访问一类花,在进化中两者已发生了紧密关系和相互适应。甚至发展成一种花只接受一种传粉者,而一种传粉者只为一种花传粉。

按动物类别可把传粉者分为脊椎动物传粉者和昆虫传粉者。

1. 脊椎动物传粉者

花粉含有丰富的蛋白质、糖和脂肪,有些脊椎动物取食大量花粉就可满足或部分满足对蛋白质的需要。花粉和花蜜也是一些小的哺乳动物所喜食的。动物在取食或采集过程中也给植物传了粉。

(1) 鸟媒(ornithophily)

在南美、澳洲和南部非洲等地蜂鸟是重要的传粉者,亚洲的热带和亚热带地区蜂鸟和太阳鸟也是重要的传粉者。鸟类有粗糙的外表很适于携带花粉,食花粉和花蜜的鸟无疑是从食虫鸟进化来的。有美洲的蜂鸟(蜂鸟科)、亚洲和非洲的太阳鸟(太阳鸟科)、夏威夷的管舌鸟(管舌鸟科)、印度-澳洲的吸蜜鸟(吸蜜鸟科)和蜜鹦鹉(蜜鹦鹉科)等。最著名的是蜂鸟,它个体小,颜色鲜艳,能在高山低温环境下为花传粉。

蜂鸟媒花在白昼开放有鲜艳的颜色,坚实的花壁,常形成深的花冠,含有丰富的花蜜而没有挥发性气味。山龙眼科、苦苣苔科、葱冬科和芭蕉科等都有鸟媒花种类。

食花蜜的鸟也是白昼活动,视觉发达,对红色比较敏感,嗅觉不发达,有长而尖的或弯曲的喙。

(2) 蝙蝠媒(chiropterophily)

蝙蝠和鸟一样也有取食花粉和花蜜者,也有传粉能力,而且活动范围很大,从粪便中含有的花粉来看,至少可采集 30 km 外的花。最早知道的是犬蝠(*Cynopterus*)光临藤露兜树(*Freycinetia insignis*)的花。在非洲、澳洲、南美、印度和印尼爪哇等地都有蝙蝠媒花。

食花蝙蝠是由食虫蝙蝠进化来的。花粉和花蜜能满足它们全部营养需要。澳大利亚的一种猴面包树(*Adansonia gregorii*)和龙舌兰(*Agave*),夏威夷的 *Musa fehi* 等都是蝙蝠传粉的。这些花大多在夜间开放,土褐色、绿色或紫色,并有很强的气味。单花较小但含有大量的花粉和花蜜。

小长舌果蝠(*Macroglossus*)和蕉蝠(*Musonycteris*)都是食花蝙蝠,它们都在夜间活动,视力很好,嗅觉发达,能被花味所吸引。在形态上也适应于取食花,如小长舌果蝠个体变小仅 20~25 g,齿退化,而有长的鼻和舌。蕉蝠体长仅 80 mm 而舌长达 76 mm。

(3) 兽媒

某些松鼠、鼠和一些低等灵长类也喜食花粉和花蜜,也是传粉者。在夜间夏威夷家鼠(*Rattus hawaiiensis*)能爬到树上取食花蜜从而也传递了花粉。一种猴面包树 *Adansonia digitata* 是由小的灵长类婴猴(*Galaga*)传粉的。啮齿类、有袋类和小灵长类虽不能从一棵植株飞向另一棵植株,但他们身上可沾满大量花粉且能停留较长时间,因而部分弥补了不能飞的缺欠。很多这类传粉者是杂食性的,对采集花并没有什么特殊的适应。但少数种也有特化,如澳大利亚的长吻袋貂(*Tarsipes spencerae*)体长约 7 cm,但有 9 cm 的尾巴,其鼻凸出,牙齿退化而舌很长并能外伸,适于采集花冠深处的花蜜,主要采集山龙眼科植物的花。在同一地区的另一喜花有袋类宽足袋鼯(*Antechinus apicalis*)也访问山龙眼科和其他植物的花。它是杂食性的,因而对访花并没有特殊的适应。

被兽类传粉的花对传粉者似乎也没有什么特殊的适应。

2. 昆虫传粉者

昆虫传粉者都出现在成虫期,不同目科的昆虫都有喜花者。昆虫从花中获取蛋白质和能源物质。花也从昆虫访问中带来异株花粉,完成了异株或异花授粉从而增加自身活力和遗传多样性。不同的花也发展出不同形态和色泽来吸引传粉者光临,昆虫也进化出各种形态结构和习性来适应对花的访问,两者产生了精巧而微妙的相互适应和协同进化。

(1) 甲虫媒(cantharophily)

甲虫是昆虫中古老的一支,其中也有许多喜花甲虫,如金龟甲科的许多种。热带古老的植

物木兰(*Magnolia*)和 *Degeneria* 的花都很大,也没有导向结构,它们是由甲虫传粉的。热带和亚热带森林中的壳斗科植物也是甲虫传粉的,这些花都有很强的气味。甲虫和其传粉的花似乎都没有特殊的适应特征。但是不要忘记,甲虫是最古老的昆虫,可能最早和花的进化联系在一起的就是甲虫。因为在晚侏罗纪和早白垩纪时,高等的膜翅目和鳞翅目昆虫并没有出现。

一种水生的天南星科植物隐棒花(*Cryptocoryne griffithii*),水下的花有 30 cm 长的花冠通到水面,可诱使甲虫进入花内,并使其在这“水下餐厅”里过夜以增加传粉的机会。这类诱捕型花的雌蕊先熟是必须条件,过夜后甲虫再将后成熟的花粉携带出去。

(2) 蝇媒(myophily)

蝇类传粉方式是很多样的,有原始形式,也有很高级的形式。许多蝇类的成虫是喜花的,主要是取食花蜜。非特化的蝇多采集原始的花,因为它们的喙很短,个体也小。这些花的花蜜都是显露的,花冠较短,如常春藤(*Hedera*)、露珠草(*Circaea*)和冬青(*Ilex*)等。蝇访问这些花主要是取食花蜜。蝇并不哺育后代,采集只是为自身需要,因此它们多不慌不忙地取食。蝇花多是整齐而简单的,花色多暗淡,花蜜开放易于采取,花味也清淡。这些花也常有蜂和蝶来访问。北方地区有些植物如洋常春藤(*Hedera helix*)常年开放,主要是由蝇类传粉,因为它们常年都存在,而蜂类的出现则有季节性。

蜂虻类有长的喙用来取食花蜜,有的喙可达 10 mm,能采取很深处花蜜。南美的一种蜂虻喙长达 50 mm,其结构特征和采集能力足可和熊蜂和天蛾相媲美。一种特化的蜂虻 *Bombus medius* 也能取食花粉。

一些腐蝇喜腐臭味,天南星科的疆南星(*Arum*)和一种马兜铃(*Aristolochia*)的花很大很深,能释放出特殊气味吸引腐蝇进入花中,同时带来了花粉。气味来自降解的蛋白质。这类花的花色多为暗色、棕红色并具有斑点,但没有花蜜。

(3) 蜂媒(melitophily)

蜂类是昆虫中进化程度较高的类群,它们之中在食性和习性上也有很大的分化。有许多蜂是喜花的,不少种类以花为生。

胡蜂类以捕食其他昆虫为食并哺育后代。但花粉胡蜂(masarine)也是传粉者,主要取食花粉和花蜜,它们多生活在非洲和澳洲,在地下营巢。花粉胡蜂有 300 余种,但在东亚和南亚尚无记录。花粉胡蜂都有长的喙适应了采集花蜜生活(Gess, 1996)。有些马蜂(*Polistes*)也是传粉者,也能储存花蜜作为幼虫食物的补充。某些独居性的蜂如雄地蜂(*Andrena*),能被眉兰(*Ophrys*)的挥发性气味和花形花色所吸引,错认为花就是雌地蜂,在假交尾过程中也给眉兰传了粉(详见本章第六节)。

蜜蜂科是很大的一个科,包括蜜蜂(*Apis*)、熊蜂(*Bombus*)、切叶蜂(*Megachile*)、木蜂(*Xylocopa*)和无刺蜂(*Trigona*)等,有许多是社会性种类,种群数量很大,在某种意义上说它们是传粉的主力军。熊蜂和蜜蜂都是社会性昆虫,都已适应了采集花粉和花蜜的生活。它们的后足都特化成了采粉足,有花粉刷和花粉篮,巢内建有贮存花粉和花蜜的巢房。消化道的前端形成能暂时贮存花蜜的蜜胃。在行为上能通过气味标记和曲折跑动的舞蹈方式给同伴传递蜜源的信息。蜜蜂采集百花酿造成蜜,1 g 蜂蜜需要蜜蜂采集 1500 朵花。蜂蜜也是人类最古老的甜味物质的来源。

蜂媒花多是两侧对称,花较坚实,并有一个平面供蜂降落,花色多为黄色的或蓝色的,花瓣多有导向机制。蜂媒花气味清香但不浓郁。花蜜是隐藏的但并不很深,量也适度。雄蕊并不很

多,每个子房有多个胚珠。豆科、十字花科、唇形科和菊科植物中许多种都是蜂媒的。

兰花种类很多,有 25000 余种,60%的兰花是蜂媒花,这些花大多有明快的颜色,如紫色、蓝色和黄色,也有白色,花开时释放出强烈的香味。另外在花形上也适于蜂的降落和采集。*Cattleya*属的兰花就是一种典型的蜂媒花。浅色的 3 个萼片和 2 个花瓣同一个色彩鲜艳的唇形唇瓣组合在一起,加强了气味的吸引效果。唇瓣前面有一宽大的平面降落台,真诚地邀请传粉的蜂们前来访问。

(4) 蝶媒和蛾媒 (psychophily phalaenophily)

鳞翅目昆虫大体可分为蝶和蛾两大类,它们都有长的喙,都访问花取食花蜜。低等的小翅蛾科昆虫虽为咀嚼口器食物多样,但也取食花粉,也是传粉昆虫。蝶蛾也不哺育后代,采蜜只为自身需要。

蝶类白昼活动,视觉发达,对红色敏感,嗅觉相对不发达。在采集过程中足和头可携带花粉。蝶媒花在白天开放,有鲜艳的红色或粉红色,气味不浓。蝶媒花没有较平的降落台,花药与柱头和花蜜处常相距较远,这使蜂类很难降落和采集。如马缨丹(*Lantana*)和醉鱼草(*Buddleja*)是典型的蝶媒花,有窄的花冠和平坦的边,许多花的花冠常密集成束。有些蝶如青筋凤蝶也能采集像接骨木(*Sambucus*)这样聚伞花序的花,降落后能快速依次将喙插进不同蜜碗中采集,其准确及移动速度之快令人惊奇。

除天蛾等少数种类外,蛾类大多在夜间活动。嗅觉发达,对气味十分敏感,在夜间也有视力。它们也都有长短不一的喙管。非洲长吻天蛾(*Xanthopan morgani*),喙长达 25~30 cm,是访问花动物中喙最长者。蛾媒花也多在夜间开放,多呈白色或暗色,也偶见红色,有浓郁的香味。蛾媒花多两侧对称,呈水平状。花蜜隐于深处,其含量也较蝶媒花或蜂媒花为多。花期长的常在白天关闭夜间再重开。

天蛾是白日活动的种类,它们可在花上原位飞行只将喙伸入花中采蜜。天蛾也能访问蝶媒花,在某些地区和蜂鸟也有竞争。

(5) 蚁和其他无脊椎动物的传粉

通常并不把蚁看做是一个传粉者,虽然它们非常喜欢甜味,无论是糖、花蜜或蚜虫蜜露等都能吸引它们。由于蚁的个体小而光滑,不适于携带花粉,虽能将各种花蜜偷走,但不能接触到柱头,因而起不到传粉作用。在热带,蚁的种类和数量都是很多的,但是蚁都在花外活动而不进入花内,后来知道这是由于花瓣多含有驱拒蚁的化合物,所以蚁多不进入花内。即使能进入花内或在花序上爬动,引起的也是自花传粉或同株异花传粉。因此,对蚁在传粉中的确切作用还是很难肯定,是否存在喜蚁植物也还不很明确。

然而有报告说,挪威的海乳草(*Glaux maritima*)和美国的直果草(*Orthocarpus pusillus*)是由蚁传粉的。在撒哈拉沙漠里高温热土,很少有其他昆虫存在,那里植物的生物传粉者就是蚁。在以色列,收获蚁在沙漠里活动范围很大,也访问多莢草(*Polycarpon*)的花,取食其花蜜。那里一年生自交不育的蓼(*Polygonum cascadenae*)也是由一种蚁(*Formica argentea*)传粉的。

蚁传粉多发生在干热的环境里,花蜜稀少以至于大型访问者都不屑一顾。花都靠近地面也不显眼,花粉也较少。几株植物集群生长,少量的花也同时出现以便异株受精。但是由蚁传粉的花是很稀少的。

访问花的还有半翅目、缨翅目昆虫和其他一些无脊椎动物,它们也有传粉作用,甚至蜗牛和蛞蝓也是一个不好的传粉者。

下面介绍一些与传粉作用有关的花色、花味、花蜜和花粉等的生物化学方面的内容和传粉作用的协同进化问题。

第二节 花 色

被子植物的花通常由花萼、花瓣、雌蕊和雄蕊组成。虽然这四部分都有颜色,但一般所说的花色单指花瓣的颜色。自然界花的颜色万紫千红、五彩缤纷,极其丰富多彩,这是不同传粉者亿万年来选择的结果。花色给传粉者以视觉刺激,并吸引它们前来,因为它们寻找的花蜜和花粉也就在这里。花色不同是因为花中所含的色素种类、浓度和搭配等不同的缘故。不同的传粉者偏爱不同的花色;不同的花色吸引不同的传粉者。

一、传粉者对花色的偏爱

传粉动物接近植物时,其视觉感受到花的颜色,能被一定颜色的花吸引而降落到花上,再由花瓣上的斑点条纹等导向至花蜜处。动物在对不同植株的采集过程中也给植物传了粉。

不同的传粉者喜欢不同的花色,对此研究得最深入的是西方蜜蜂(*Apis mellifera*)。蜜蜂最喜欢的是黄色和蓝色。蜂媒花也多为这两种颜色,如唇形科、玄参科、十字花科和豆科等,其花多为黄色或蓝色。白色的槐树花也是蜜蜂喜欢采集的。蜜蜂常访问菊科植物的花,黄色是菊科植物常见的花色。十字花科有些植物的花是黄色的,如油菜花也是蜜蜂所喜欢的。北京和华北地区广布野生的二月蓝(*Orychophragmus violaceus*)是二年生草本植物,常成片生长,有淡紫色、粉色或白色的花,也是由蜜蜂和熊蜂传粉的。

蜜蜂能区别黄酮和黄酮醇对紫外光吸收的差别,紫外光吸收机制存在于黄色花中,也见于白色或青蓝色花中。蜜蜂对红色并不敏感,但它们也访问某些红花如罂粟花,因为花中也存在吸收紫外光的黄酮类化合物。

飞燕草(*Delphinium nelsoni*)是蜂媒的蓝色花,它有一个白色变种,但活力很差,难以维持自身的存在,因为传粉者忽视了它们。究其原因其花蜜较深,传粉者采集白花比蓝花要花费更大气力,消耗更多能量,于是传粉者有足够理由忽视它们(Harborne, 1993)。

在各种花都存在的条件下,蜜蜂优先选择黄花和蓝花,但当蜜源不足时,只要其他花色的花含有花蜜,蜜蜂也能访问,但这些花具选择劣势,只在不得已时蜜蜂才这样做。

蜂鸟对红色敏感,它们喜欢访问像木槿(*Hibiscus*)那样明快的深红色的花。热带紫葳科、苦苣苔科和玄参科植物都有鸟媒花的特点,具有红、橘红和黄红的颜色。在特殊栖地如夏威夷的森林里,蜂鸟也访问白色的花。有些蜂鸟具有和其访问的花相似的绚丽的颜色。这显然是一种保护色,在采集花蜜时能保护自己免受捕食者的伤害。

蝶类也喜欢明亮鲜艳的花,如红花和紫花,像锦葵的花和艳丽的叶子花都是蝶所喜欢访问的。几种传粉者对花色的偏爱摘要如下:

蜜蜂、蜂	黄色或蓝色,还有白色,对红色不敏感
蝶类	红色或紫色等较鲜艳的花
蛾类	白色、淡红色或红色,大多数夜间活动
蝇类	暗色,褐色或绿色
甲虫	暗色,淡黄色或草绿色

蜂鸟	深红色等鲜艳色,黄红二色花,对红色敏感
蝙蝠	白色或土褐色,多数是色盲但对气味敏感,夜间活动
鼠类	花内常为黑红色苞片并有白色环纹,夜间活动

二、花色的化学

近百年来,许多科学家对花色做了很多研究。花呈现出各种颜色是由于花瓣内含有不同的色素引起的,现在已知主要的色素是黄酮类化合物和类胡萝卜素,前者又可分为花色素和黄酮及黄酮醇两类,花色素又有 3 种基本类型:花青素、花葵素和花翠素,不同的色素呈现不同的颜色。被子植物花色的化学基础可概括如下(资料来自 Harborne, 1993):

白色、淡黄色	黄酮和/或黄酮醇
黄色	(a) 胡萝卜素 (b) 黄色黄酮醇 (c) 胡萝卜素+黄色黄酮
桔黄色	(a) 胡萝卜素 (b) 花葵素+查耳酮
深红	(a) 花葵素 (b) 花青素+胡萝卜素
品红、绯红	花青素
粉红	甲基花青素
红紫、紫	花翠素
蓝色	(a) 花青素+辅色素/金属离子 (b) 花翠素+辅色素/金属离子
紫黑	高浓度花青素

1. 黄酮类化合物(flavonoids)

黄酮类化合物是 $C_6-C_3-C_6$ 一类化合物的总称,其 A 和 B 两个苯环通过 A 环上的两个碳原子和另 3 个碳原子组成的吡喃环而相连接起来。这一类化合物种类很多,有 3000 余种,从结构上可分为 12 个类别。和花色有关的主要有花色素和黄酮及黄酮醇两类,还有查耳酮和橙酮几类(Harborne, 1988)。

(1) 花色素(anthocyanidin)

花色素是最重要的一类花的色素,能呈现较大幅度的色域,如橙色、粉红色、红色和紫色等。可用盐酸化甲醇从花瓣中提取花色素,粗提取液再用乙醚提取,经层析可得到花色素苷,用盐酸煮沸使花色素苷分解成花色素和糖,再分别定性各自组分。若是酰化的花色素则需鉴定有机酸的种类。

A. 三种基本花色素及其进化趋势

花色素种类非常之多,有 260 余种(Harborne, 1988),但是有 3 个主要的花色素,即花青素(cyanidin, Cy)、花葵素(pelargonidin, Pg)和花翠素(delphinidin, Dp),3 者的差别是 B 环上羟基的数目不同。其他的花色素皆由这 3 种基本花色素衍生而来。通常 3 种色素在不同的花中单独存在,偶尔也混合存在。

花青素是裸子植物“花”中最常见的色素。被子植物风媒花的色素也是花青素,风媒花的花