

花粉与变态反应

〔英〕R. B. 诺克斯 著



科学出版社

花粉与变态反应

〔英〕R. B. 诺克斯 著

张金谈 译

科学出版社

1983

内 容 简 介

本书为英国生物研究所主编的《生物学研究》丛书之一。全书共分七章,前四章介绍花粉粒、花粉的形成、传播和受精作用,属于花粉本身的基本知识方面;后三章介绍花粉的大气生物学、花粉与人类以及花粉实验,属于花粉与人类的健康关系方面。可供从事孢粉学、细胞学、昆虫学、医学、养蜂学等方面科研和教学工作参考。

R. Bruce Knox

Pollen and Allergy

Edward Arnold, 1979

花 粉 与 变 态 反 应

[英] R. B. 诺克斯 著

张金谈 译

责任编辑 翟汝康

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1983 年 2 月第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1983 年 2 月第一次印刷 印张: 2 1/2

印数: 0001—4,750 字数: 52,000

统一书号: 13031·2160

本社书号: 2952·13—10

定价 0.42 元

总 序

在编写单一教科书时，由于缺乏足够的最新材料致使其包括生物学整个领域是不再可能的。为此，生物研究所主持编辑了这套小丛书，以便教师和学生能够学习本学科有关重要进展。本丛书受到的热烈欢迎，表明了这套书在生物学课题的很多论点上是具有权威性的。

本丛书的特点是注意了研究方法，并精选了书目，以便读者深入探讨和尽可能为实际工作提出建议。

本研究所主管教育负责人欢迎读者的批评意见。

生物研究所 伦敦

1979

前 言

作为植物雄性配子体结构的花粉粒通过它的历史与人类是有密切的联系。这本小书是介绍花粉粒的生活，特别是关于它在植物受精和人类变态反应病中的双重作用。

在最近 10 年中，我们对于花粉粒外壁复杂纹饰作用的了解有很大的进步。它们包含一种可识别因素的信息分子。一方面，这些分子对于种苗定位的雌性柱头决定接受适宜的配偶，另一方面，容易引起过敏的人中产生季节性的气喘病和枯草热病。在这些作用下的机制是与城市空气中由于气流散布的花粉和蜜蜂带来大量的花粉有关。

R. B. 诺克斯

1978 年 于墨尔本

目 录

1	花粉粒	1
1.1	花粉的历史	1
1.2	花粉粒的形状	4
1.3	花粉壁的结构	9
1.4	花粉分析和植被历史	10
2	花粉的形成	14
2.1	减数分裂及其重要性	16
2.2	花粉壁纹饰图案的迷惑	18
2.3	花粉的发育	21
2.4	花粉粒的细胞生物学	25
3	花粉的传播	27
3.1	对风传播的适应性变化	27
3.2	昆虫及其它无脊椎动物传粉	29
3.3	鸟类、蝙蝠和哺乳动物传粉	35
3.4	水下传粉	37
4	花粉与受精	40
4.1	花粉壁的两个范围	40
4.2	雄雌识别	42
4.3	传粉的控制	45
5	花粉的大气生物学	47
5.1	大气中花粉的搬运	47
5.2	花粉日历	52
5.3	花粉散发的生理节奏规律	54
6	花粉与人	59
6.1	花粉在变应性疾病中的作用	59

6.2	花粉中的变应原	62
6.3	花粉变应原在自然界中的作用	68
7	花粉实验	69
7.1	搜集各类花粉	69
7.2	花粉活力	69
7.3	花粉壁蛋白的显示	70
7.4	蜂蜜中花粉粒的显示	70
7.5	花粉萌发与胼胝质的显示	71
	参考文献	72

1 花 粉 粒

花粉粒乃是有花植物收藏精子或雄性配子体的特殊结构。“花粉”这个词是瑞典大植物学家林奈于 1760 年所引用的,此字是由拉丁字根衍生来的,其含意为细粉末,具有干颗粒状特点。它含有两个或三个细胞作为一个组成单位,一般大约含有 20% 蛋白质,37% 碳水化合物,4% 脂肪和 3% 矿物质。

1.1 花粉的历史

根据历史记载人们早已认识花粉。在史前的工艺品中以及在 Hammurabi 时期(公元前 800 年)亚述国王王宫的石雕和砖块就有最早的记载,表明人们很早就对有关植物性别有所认识。这些记载以图画形式绘出神话中带有翅膀的巨物,显然通过在枣椰树的雌花序上摇动雄花序进行受粉作用。Herodotus 在亚述旅行时,发现枣椰树的雌雄异株特性,但这种看法后来被亚里士多德所否定了,他的理由是植物不是能动的,而且不需要性的分离。而他的学生 Theophrastus 并非这样想的,他说“雌枣椰树的果实不能结实,除非雄花以它的花粉摇晃经过雌花。”他认为这种受精过程不仅仅是枣椰树如此,而且对所有的植物似乎也一样。

Theophrastus 注意到古代各种无花果早熟法之间相似之处。栽培的无花果具中空果实或含有雌花的隐头花序。对果实来说,野生山羊无花果树的枝条开花时向树上缠绕。山

羊无花果树的果实上端含有能育的花药和下端不育的雌蕊花，而这些雌花是黄蜂幼虫虫瘿的寄主。受粉作用是由黄蜂虫瘿进行，黄蜂虫瘿出现于山羊无花果内的雌花上，它为了要出来不得不突破快要裂开花药的出口。黄蜂虫瘿把它们在体表面上的花粉带到栽培的无花果能接受的雌果上。Theophrastus 的报告表明他对昆虫在受粉中的作用有所了解。

当时，以及在相继出现的黑暗时代，人类对花粉的兴趣主要是在药理学性质方面。16 世纪特纳 (Turner) 在他的草药书中一再提到希腊 Dioscorides 的看法：出现在玫瑰中央的花粉其胶性比树胶好。直到 17 世纪出现现代科学研究时，人们在了解花粉的真正特性方面还没有什么进步。英国植物解剖学家 Nehemiah Grew 预见到花的性特征。他恰当地描述了花药的开裂：“在花药裂口上散出粉末(花粉)，开始散出时，花粉处于每一裂口的两唇当中，这与某种石榴普通雕纹有些类似，这种石榴在果皮裂口张开时也能撒出种子。”凡观察过成熟石榴的人都会赞赏他的这种比喻。意大利生物学家 Malpighi 注意到百合花粉的表面具有沟，他认为花粉乃是胚珠成熟以前的一种分泌物而已。

杜平根 (Tubingen) 大学 Rudolf Camerarius 教授把花粉当作植物生命中的雄性成分是认识花粉的突破。他以山靛属 (*Mercurialis*) 和蓖麻属 (*Ricinus*) 的某些种用花药控制和阉割的方法进行试验，他在 1694 年出版的书中认为：“植物不产生种子除非花药在种子中已准备着幼小的植物。因此，把花粉作为雄性部分，而胚珠及其柱头代表着雌性部分是有道理的……雄蕊是雄性器官，雄蕊中的粉末(花粉)乃是植物分泌和聚合的最敏锐部分。”

这种开创性的工作鼓舞了其他人进行有关受粉作用的试验。1739 年宾夕法尼亚州长 James Logan 进行了玉米的试

验，表明花粉从玉米穗状花序经过空气飘到玉米棒上去。Carlsruhe 皇家植物园主任 Joseph Koelreuter 在 1761—1766 年间发表的试验报告中说明了昆虫在传粉中的作用问题。他指出由于花上有蜜蜂用来造蜜的花蜜而吸引了昆虫。后来，施潘道教区长 Christian Sprengel 曾如此专注于受粉的试验，以至于人们指责他不关心他的教区居民。他确认了花的蜜腺在产生花蜜中作为昆虫传粉吸引物的作用，并指出花蜜导引物和花瓣上的有色标志是作为表示蜜腺的位置。他对束缚甚至破坏昆虫能给它们传粉的花朵进行了卓越的观察。

尽管在了解传粉方面我们获得了这些进步，但对于掌握受精的机理作用方面还没有什么进展。这种概念相当含糊，也许是由于当时科学仪器的限制。据说花粉是在柱头上破裂，放出它受精的颗粒，这种颗粒经过花柱的管道进入子房。Koelreuter 是一位更有觉察力的人，他说，从花粉表面分泌出油状物与柱头的分泌物进行混合，形成一种新的物质，这种物质经过花柱进入胚珠，他相信就在那儿产生了受精作用。

所有这些概念都是在 18 世纪与 19 世纪之交发生变化的，当时具有新的和放大更大的显微镜，使之能获得更大的放大（超过 500 倍）和更高的分辨力。法国艺术和植物学家 Turpin 及意大利显微镜专家 Amici 在 19 世纪 20 年代独自发现花粉管的存在。Amici 随着此发现之后，于 1846 年又发现在雌蕊上具有花粉管的营养依赖。它的作用正如后来法国植物学家 Brogniart 所指出的乃是运精子到胚珠中去。

此时，在阐明花粉粒的构造方面获得很大的进展。Koelreuter 在 18 世纪中叶，已认识到花粉粒具有两层壁包围的细胞核心，外层壁为坚硬和具弹性。Mirbel 证实了这一点，并指出还存在萌发孔。Hugo von Mohl 采取切片的方法来代替前人用撕破或离析的方法观察到了花粉壁的细微结构。他

根据花粉萌发孔的几何结构发展了花粉的分类。当 Julius Fritsche 1833 年在圣彼得堡工作时,他依据花粉壁的形态和化学两方面的研究,首先提出花粉的自然分类法。他把外面有图案的一层称为外壁,里面光滑的一层称为内壁,并指出它们在硫酸中的不同溶性。后来, Fischer 指出在外壁结构的厚度和复杂性方面取得的进展,并认为在进化比较高级的种当中花粉的突起物和萌发孔的数目都有所增加。

在 19 世纪最后 25 年中,认识花粉特性的最后障碍物被战胜了:通过世代交替确立了精细胞及其起源的存在。远在 1842 年, Wilhelm Hofmeister 药商甚至在动物系统中发现精子之前,就指出了在某些低等植物中存在精子;直到 1874 年 Celakovsky 的著作和后来 Strasburger 的著作发表之后才得到了有花植物中世代交替的论证。围绕精子的细胞特性的争论,直到 1965 年采用透视电镜之前都未得到解决。本书是以 20 世纪留下的重大发现作为基础,并将在下面一章加以阐述。

1.2 花粉粒的形状

花粉具有许多不同的形状,大多数为近球形,大小一般不超过 300 微米(图 1-2, 1-3 和 1-4),其几何结构在某种程度上是由于萌发孔的数目和位置所决定的。圆球形花粉粒具有 0—很多的萌发孔,长球形花粉具有 2 个萌发孔,三角形(3 个边)花粉粒具有 3 个萌发孔,四方形(4 个边)具有 4 个萌发孔。

萌发孔以形态来说是多种多样的。它可以是长的沟,圆的孔或孔沟两种的结合(图 1-1)孔为圆形的结构,而沟是指长轴超过宽轴的 2 倍以上的萌发孔。花粉粒在结构方面显

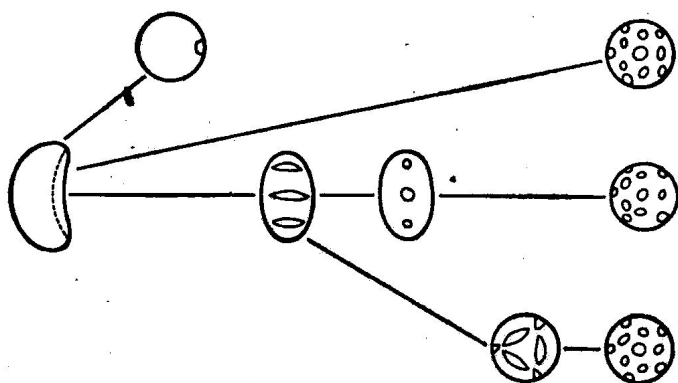


图 1-1 被子植物花粉形状和类型的进化

(改绘自 Takhtajan, A. 1959, *Die Evolution der Angiospermen*)

示出不同的极性,沟是垂直于赤道从一个极到另一个极的,因此,极面观(从花粉粒的顶部或底部看)得出的形态与赤道面观(从侧面看)显然不同。极面观,是指沟在极方面的聚合,赤道面观实际上是指花粉粒的轮廓。

单子叶植物一般具有单萌发孔,往往具宽的槽,名为沟的

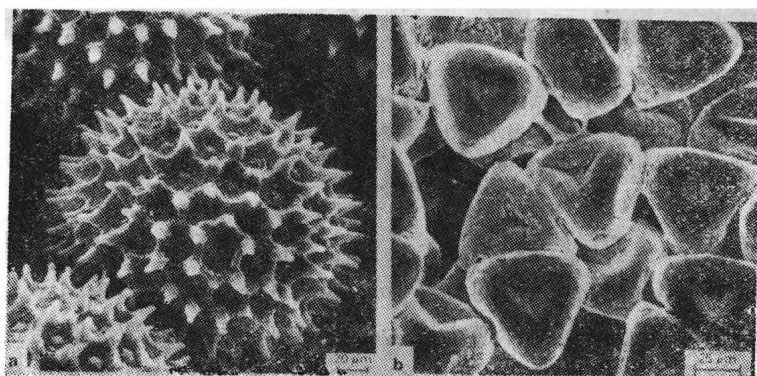


图 1-2 花粉粒形状 (a) 番薯属 (*Ipomaea*) 花粉粒,表示萌发孔周围具刺; (b) 桉属 (*Eucalyptus*) 花粉粒,表示萌发孔处于三角形的角上。花粉粒被花粉胶接剂所包围。

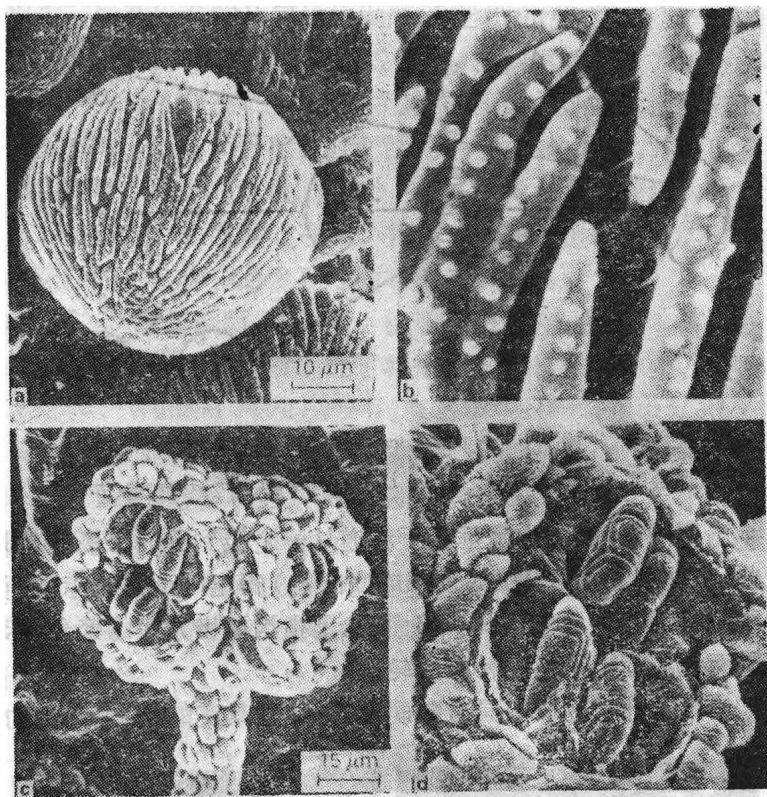


图 1-3 花粉粒的形状 (a—b) 曼陀罗属 (*Datura*) 的花粉粒; (a) 表示外壁表面具条状纹饰, 3 个萌发孔中有 1 个可以看到; (b) 表示孔处外壁内层的细微结构; (c—d) 锥叶相思树 (*Acacia subulata*) 的花药, 表示 16 合花粉每一个多合体的开裂。

花粉粒。 双子叶植物具有 3、4 或 5 个萌发孔, 它可以光具孔, 或沟孔结合名为沟孔 (Colporate) (图 1-2, 1-3 和 1-4)。这些沟孔通常是在赤道上成为辐射对称。另一些双子叶植物具有很多的萌发孔, 此时它们通常称为孔。孔往往有盖或孢粉素的蒴盖盖住, 它在萌发时脱落。A. Takhtajan (1959) 指出花粉萌发孔的进化图式可参看本书图 1-1。

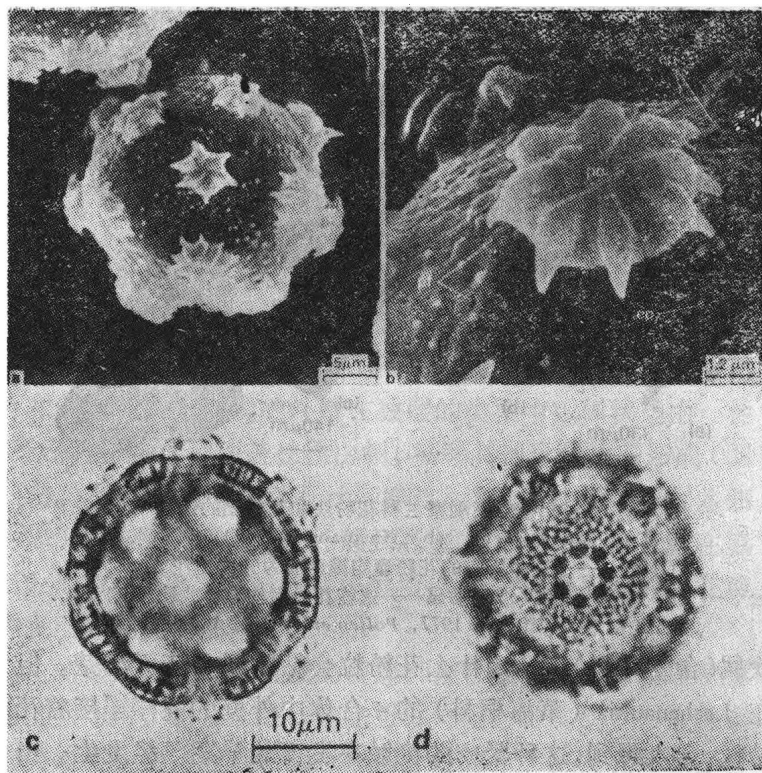


图 1-4 苋科 *Pupalia lappacea* 具有特殊纹饰的花粉粒 具有萌发孔 (po) 的球形花粉粒, 外壁具有小刺 (ep) 和小的穿孔 (pf); (c) 和 (d) 表示经醋酸酐处理后利用相差光学显微镜照相的同种花粉粒的光切面和表面观。(自 Zandonella, P. 和 Lecocq, M. 1977, *Pollen et spores*, 19, 119)

当个别花粉粒粘在一起形成多合体或各种花粉块时就出现了另外一些花粉的形状了。在减数分裂的末期, 围绕花粉母细胞的胼胝体特殊细胞壁溶化之后, 小孢子的 4 合体保持接触, 结果形成 4 合体或多合体。4 合体的花粉粒乃是某些科的典型, 如 *Epacridaceae*, 杜鹃花科, 茅膏菜属 (茅膏菜科) 和灯心草属 (灯心草科), 以及澳大利亚的草海桐科某些属和金合

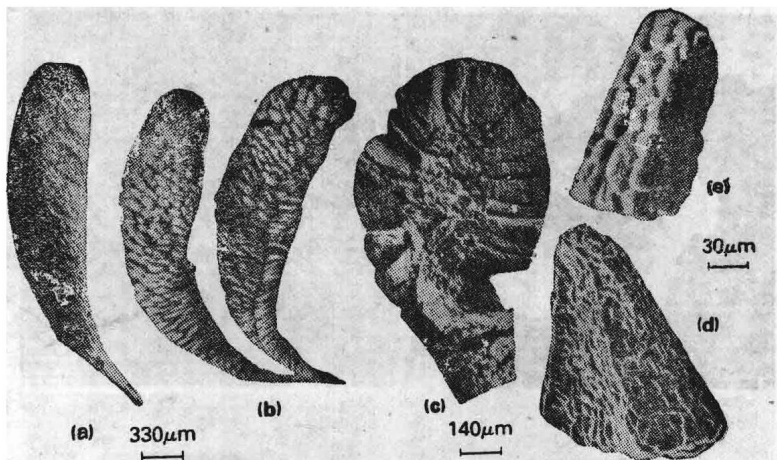


图 1-5 通过扫描电镜观察兰科花粉块和花粉团的结构 (a) 绶草属 (*Spiranthes*)、(b) *Haemana* 和 (c) 羊耳蒜属 (*Ophrys*)——这些所有的花粉囊均排列成为分离的花粉块; (d) 红门兰属和 (e) 手参属——这些花粉囊均聚合成块。(自 Schill R. 和 Pffiffer W. 1977, *Pollen et Spores*, 19: 5—118)

欢属(含羞草科)等。为什么花粉粒会粘附现在还不清楚。但在 *Lechenaultia* (草海桐科) 的 4 合体中外壁的棍棒连接着花粉粒,令人想到,这种紧密的接触在发育的早期已经发生。当 1 个、2 个、3 个或所有的花粉粒均为不育时,可以产生单粒、2 合体、3 合体和多合体。在合金欢属中,具有 4、8、16、32 或 64 合的花粉粒,在多合体中(图 1-3)取决于在花药部分里面减数分裂的 4 合体数目。

在兰科和萝藦科中花粉粒结合成块状。兰科花粉中拟兰属从个别花粉粒中找到许多结合的花粉,杓兰属花粉中粘附成块,红门兰属和雀巢兰属(图 1-5) 绒毡层起源的弹粘丝松懈地联在一起形成 4 合体。红门兰属拥有由花粉囊组成许多内部连续的小包或小团状物。雀巢兰属在一个囊内的所有花粉都连结成为大形的结构,所谓花粉块(*pollinia*),这种花粉

块易被分为粉状物。兰科中属于较高级的，正如 *Ophrydeae* 花粉块可以成为硬团，其中每一个硬团作为单独的扩散单位。

1.3 花粉壁的结构

外壁的模式是由构成外壁的各种雕纹分子所决定。外壁结构有两种基本的类型(图 1-6)。小柱状 (Pilate) 类型，其棒状被一种明显的瘤状所包围而形成里面的图案。例如，百合和十字花科拟网状的外壁在被层的类型中，棒状是由一种顶状物盖着，这种顶盖往往由刺、瘤和其他形状物所形成(图 1-5)。外壁外层是由微孔状所穿过，微孔往往集中于刺基部的周围，它作为进入外壁外层到孔室的一种通道。孔室在里面象地窟式，被层是被棒状底层所支持。锦葵科木槿属花粉的底层具明显的加厚。

外壁是由孢粉素组成的，这种孢粉素显然具有物理和酶的抗性作用，而且一般认为它可以产生一种类胡萝卜素色素和类胡萝卜素脂的氧化聚合作用。外壁除了萌发孔外包围着整个花粉粒。在萌发孔处往往缺少外壁或者很退化。多数陆生植物均有外壁，某些水生植物外壁也许退化成很薄的膜状

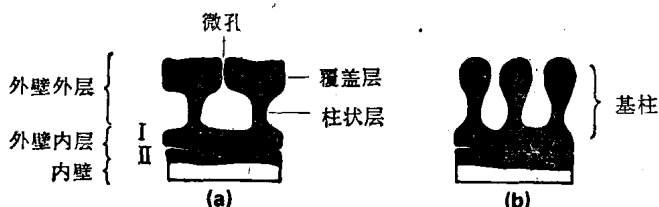


图 1-6 花粉壁层次图解 (a) 表示具有被层外壁的花粉壁；(b) 表示具有柱状层外壁的花粉壁。(仿自 Heslop-Harrison J., 1968, *Science*, N. Y., 161, 230)

结构或者甚至缺少。

位于里面的壁称为内壁，内壁光滑，对花粉图案不起作用，但在萌发孔处内壁露到表面来，此处内壁可能加厚，构造更为复杂些。和体细胞的最初细胞壁一样，它含有纤维素纤维和半纤维素、果胶高分子聚合物及蛋白质的基质。所有花粉粒都是如此，并往往很厚。内壁的发育与外壁很不相同，内壁很晚才建成，是在有液胞的早期(看 2.3)。

1.4 花粉分析和植被历史

对花粉来说，具有各种图案的外壁层次乃是明显的特征，它可以鉴定到科、族、属或种。搞清保存在地层中的花粉化石与现存植物花粉之间的联系，对于以往地质年代中植物生活史是能够提供有价值的线索。化石花粉沉积物已被断定可以作为古生物程序的标准。在此情况下，保存于比较新的第四纪泥炭沉积中的花粉，用放射性碳来断定是有效的。测定以往的 30,000 年内的时代具有一定的准确性。地质上比较古老的沉积物是从别处移来的沉积，但它在取样的地方被沉积下来，人们可以提取、鉴定和统计样品中的花粉粒。从收入到花粉式中的数据，人们可以得到该时代植物区系某些属或群出现相对频率的印象，可以指出明显的界限，这种界限只是潮湿环境，例如沼泽、泥塘和湖相地层的空气中花粉，还可以导致于化石记录中保存大量的花粉。花粉被保存于这样的环境中是由于它们具有约束孢粉素氧化的厌氧微生物的条件。不仅可以获得关于特殊分布区植被信息，而且还可以获得已发生的气候变化。Godwin (1975) 对于英国的植被历史，以及 Straka (1975) 对于中欧的植被历史都给予极好的评论。