

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（张昀，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场面之一。

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。

水媒并不意味着花粉必定浸入水中，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，花被少而有大的硬的柱头。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、忍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 harwaiensis*)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, 能采取很深处的花蜜。南美的一种蜂虻喙长达 50 mm, 其结构特征和采集能力足可与熊蜂和天蛾相媲美。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 (melittophily)

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，也访问多英草 *Polycarpon* 的花，取食其花蜜。那里一年生自交不育的蓼 (*Polygonum cascadenense*) 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。究其原因是其花蜜较深，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)

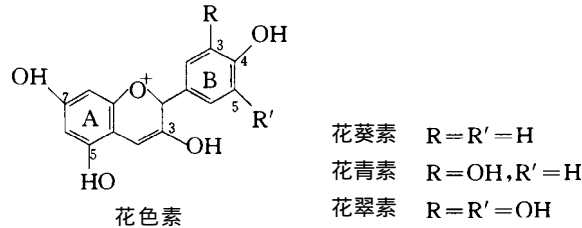
花色素是最重要的一类花的色素，能呈现较大幅度的色域，如橙色、粉红色、红色和紫色等。可用盐酸化甲醇从花瓣中提取花色素，粗提取液再用乙醚提取，经层析可得到花色素苷，用盐酸煮沸使花色素苷分解成花色素和糖，再分别定性各自组分。若是酰化的花色素则需鉴定有机酸的种类。

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

色对选择并没有什么意义，因而色泽单调。某些植物的叶片中也含有花青素。因而，可以认为花青素是最原始的花色素。花葵素主要存在于热带较进化的植物的花中；花翠素主要出现在温带较进化的一些科的植物中，如唇形科、报春花科和紫草科等。可以认为花葵素和花翠素是由花青素衍生来的。



从分布模式和进化来看，花青素似乎有两种变化趋势（图 1-1）。在热带栖地的变化趋势是丧失突变而减少了羟基。如失去 3'-羟基成为花葵素，产生深红色和橘红色，是蜂鸟喜好的颜色。若失去的是 3-羟基则为四羟花铎（luteolinidin）其吸收光谱变短 不是红色而呈橙黄色。花葵素若再失去 3-羟基成为芹黄素（apigeninidin）而呈黄色，这种情况是少见的，只出现在美洲的苦苣苔科的植物中。

另一趋势是发生在温带栖地的，即获得突变而增加了羟基使颜色变深，这是蜂所喜欢的颜色。如增加 5'-羟基而成花翠素，颜色也变为紫色。

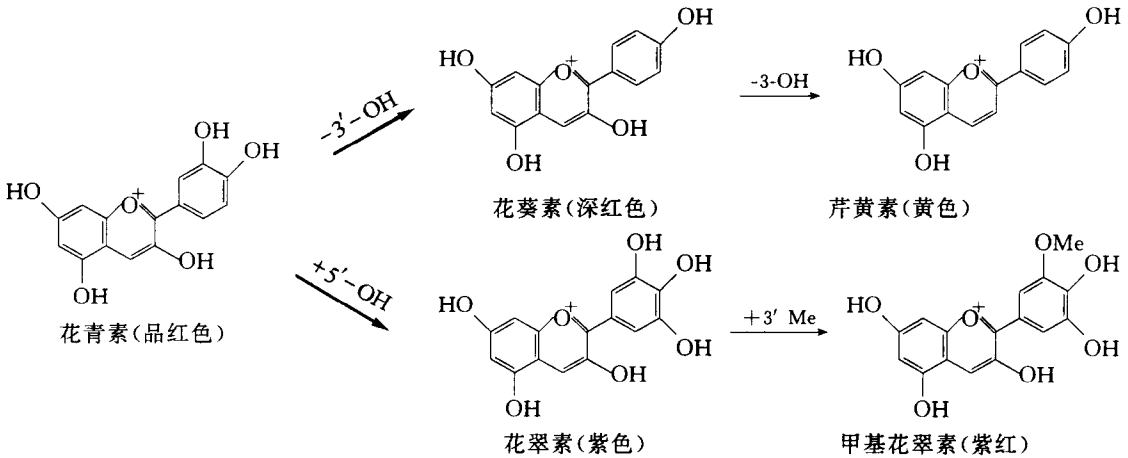
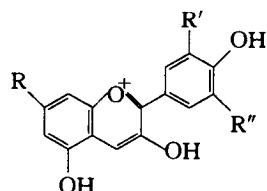
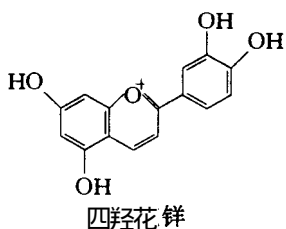


图 1-1 被子植物花色素进化趋势

上述图案仅是一个进化趋势。基本的花青素可塑性较大，在不同栖地里呈现的颜色也有很大不同。在郁金香 (*Lulipa*) 花中呈深红色，而在矢车菊 (*Centaurea*) 花中呈现的是蓝色，在各种媒花中都存在，在热带和温带也都有。而另两种色素则比较固定，在蜂鸟媒花中不会存在花葵素，而在蜂媒花中也不会有花翠素，即使有也是十分稀少的。

花色素结构的另一改变是甲基化，3 种基本色素都可发生这种甲基化，可发生 1~3 个羟基的甲基化。常见的有甲基花青素（芍药色素，*peonidin*）、二甲花翠素（锦葵色素，*malvidin*）和三甲花翠素（报春花色素，*hirsutidin*）等。甲基化使颜色稍红些，可能对花色素生色团的稳定有重要作用，甲基化更常出现在较进化的科的植物中。



芍药色素 $R=OH, R'=OMe, R''=H$

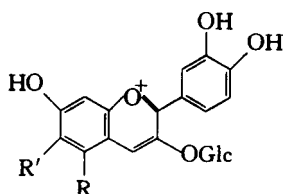
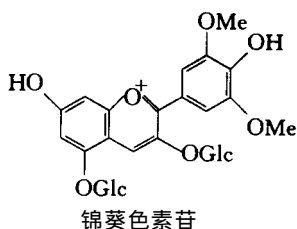
锦葵色素 $R=OH, R'=R''=OMe$

报春花色素 $R=R'=R''=OMe$

B. 花色苷

在花瓣内的花色苷都是以糖苷的形式存在的，常在 3-或 3', 5'-位的羟基集团上连有 1 个或多个糖，有单糖苷，二糖苷和三糖苷。结合的糖有葡萄糖、半乳糖、鼠李糖、木糖和一些二糖等，3-位可结合成单糖苷、二糖苷或三糖苷而 3'或 5'-位多和单糖结合。

锦葵色素苷 (mavrin) 是二糖苷在 3-和 5'-位上分别和 2 个葡萄糖结合。从水生植物埃格草 (*Egeria densa*) 的红花中分离的 5-甲基花青素苷和 6-羟基花青素苷是单糖苷，在 3-位上和葡萄糖结合。



5-甲基花青素苷 $R=OMe, R'=H$

6-羟基花青素苷 $R=R'=OH$

在 3-位上结合糖分子使生色团更加稳定，对花色也有些影响，在甲醇-HCl 溶液中其吸收最大可见光波与花青素相比有些改变，不同的花青素糖苷也有不同。

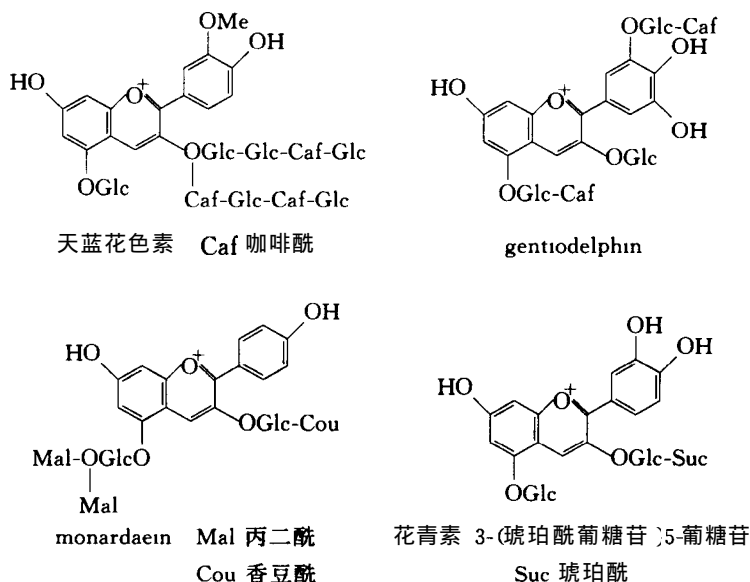
花青素	535 nm
花青素 3-糖苷	528 nm
花青素 3,5-二糖苷	525 nm
花青素 3,7-二糖苷	524 nm
花青素 3,3'-二糖苷	519 nm
花青素 3,5,3'-三糖苷	518 nm
花青素 3,7,3'-三糖苷	515 nm

C. 酰化的花色苷

花色苷中的糖又常常和有机酸如香豆酸、咖啡酸、阿魏酸、肉桂酸和丙二酸等结合形成酰化的花色苷，这对花色苷的稳定有作用。从深蓝色的天蓝牵牛 (*Ipomoea tricolor*) 分离的天蓝花色苷 (heavenly blue anthocyanin, 芍药花青素 3-芸香苷 5-葡萄糖苷) 有 3 个咖啡酸，其相对分子质量为 1759 是已知花色苷中的最大者。同时它的基本色素是芍药花青素，而其他的蓝色或紫色花都是花翠素。如从深蓝色的龙胆 (*Gentiana makinoi*) 来的 gentiodelphin 是含有 2 个咖啡酸的花翠素苷。

花色苷还可通过糖和丙二酸结合。丙二酸酰花色苷也很多，在 30% 被子植物的花中都

含有之。但它在酸提取过程中因不稳定而消失，所以发现得较晚。在美国薄荷 (*Monarda didyma*) 花中的 monardaenin 的 3, 5-位葡萄糖各连有一个丙二酰。在蓝矢车菊 (*Centaurea cyanus*) 花中的花青素 3-(琥珀酰葡萄糖苷)5-葡萄糖苷的有机酸是琥珀酸。



在花的组织内，酰化的花色苷对花色的影响还不很清楚，因为这还涉及到许多其他因素。

D. 助色素

从蓝矢车菊和鸭跖草 (*Commelina communis*) 的蓝花中提取出来的色素是花青素，在溶液中显红色而不是蓝色。对存在这一现象的原因有过多种解释，也有着长期的争论。一种观点认为蓝色花除存在花色苷外还需有助色素 (co-pigment) 同时存在，它增强了蓝色并能保持其稳定性。也有人认为这是由 pH 造成的。因为花色苷在酸性条件下呈红色，而在碱性条件下显蓝色。还有一种观点认为蓝色是由花色苷和金属离子形成的络合物造成的。现在多认为是助色素存在的原因。

助色素多是黄酮或黄酮醇类化合物，它们是无色的，在蓝色花内能和花色苷形成弱的复合物，能使紫色的或粉红色的花翠素向着蓝色转变。同时也能使其在液泡内的 pH 条件下 (大约 4.5 左右) 保持稳定的蓝色。这也能解释为什么在蓝色中总有黄酮和黄酮醇 (也以糖苷型式存在) 和花色苷同时存在。黄酮苷保护了花色苷的正离子使其不被 OH^- 攻击。在 *Fuchsia hybrida* 的花中就是这种情况 (图 1-2)。

从天蓝牵牛花中分离的花色素 3, 7, 3'-三糖苷也是比较稳定的，其花色苷通过糖和芳香酰基连接，从而保护了吡喃环的正离子。

也有些蓝花中的助色素是金属离子，如在鸭跖草花中是 Mg^{2+} 在绣球 (*Hydrangea*) 花中则是 Al^{3+} 。金属离子和花色苷形成的复合物使花色转向蓝，同时复合物使花色苷变得稳定。分离这样的复合物是很难的，只有鸭跖草和绣球这两个成功例子 (Harborne, 1988)。

E. 花色苷的生物合成

花色苷合成的关键一步是将 3 个分子的丙二酰-CoA 和 4-香豆酰-CoA 缩合成 2,4,6,4'-

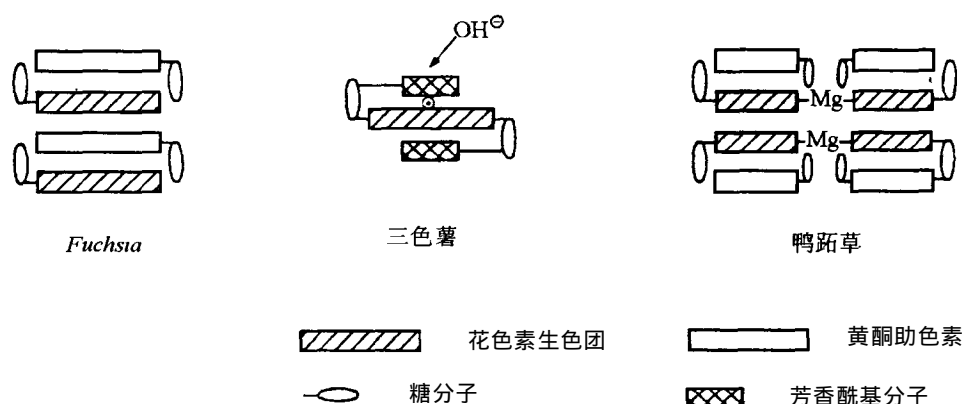


图 1 2 助色素对花色素生色团的保护和稳定作用 (仿 Harborne, 1988, 1993 组绘)

四羟查耳酮，这一步是由查耳酮合成酶催化的。这个反应不需要辅助因子，但需加入巯基乙醇以还原在缩合反应中产生的副产物。这个酶已从金鱼草 (*Antirrhinum majus*) 和碧冬茄 (*Petunia*) 的花中分离提纯，相对分子质量为 77000~90000；有 2 个亚基，相对分子质量为 42665。查耳酮经立体特异性异构形成二氢 5,7,4'-三羟黄酮醇 (dihydrokaempferol)。已从碧冬茄和菜豆 (*Phaseolus*) 的花中分离出两种查耳酮异构酶 (chalcone isomerase)，其相对分子质量分别为 27000 和 62500。

无色花葵素 (leucopelargonidin) 是花色素合成重要的中间产物，它是由二氢黄酮醇 4-还原酶 (dihydroflavonol 4-reductase) 催化的将二氢 5,7,4'-三羟黄酮醇转变成了无色花葵素。这个反应需 NADP 或 NAD。

最后一步形成的是花色素 3-糖苷 是由花色素 3-糖苷转移酶催化的，在很多花中都有这个酶的活性。花色素合成途径概括如图 1-3。

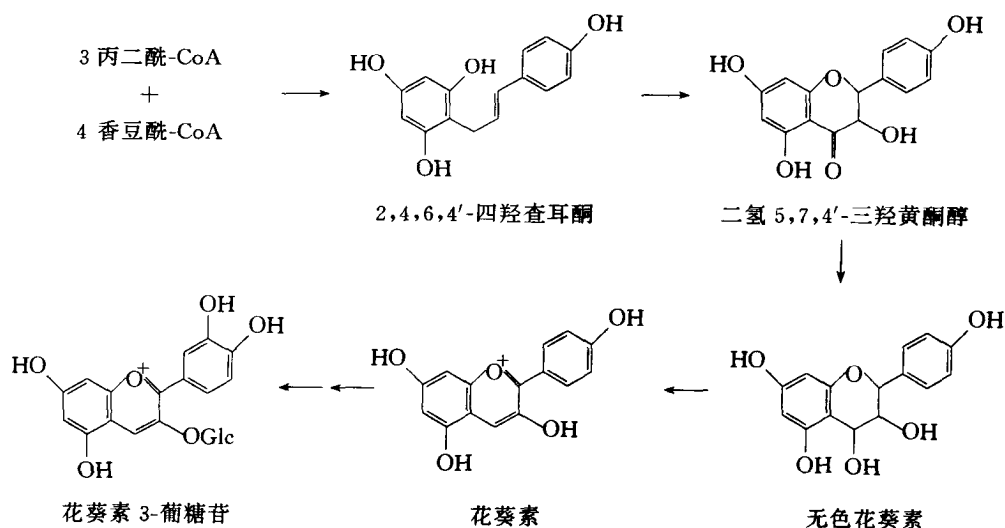


图 1-3 花色素的生物合成 (仿 Harborne, 1988 改绘)

(2) 黄酮和黄酮醇 (flavone and flavonol)

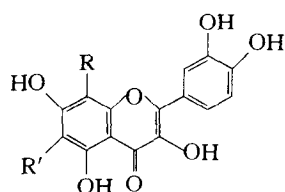
$C_6-C_3-C_6$ 化合物的 C_3 环的 4 位是酮基的则为黄酮, 若 3 位再被羟基取代则为黄酮醇, 它们多具有吸收紫外线的功能。花色中黄酮和黄酮醇的种类也很多, 有 1600 余种。浅黄和深黄色的花常含有黄酮醇。有更多的黄酮和黄酮醇是无色的, 白花常含有无色的黄酮或黄酮醇。事实上在较进化的植物科中, 黄酮比黄酮醇分布得更广泛。

花色素在酸性溶液中呈红色, 中性呈紫色, 碱性呈蓝色。黄酮及黄酮醇无此反应, 酸性越强黄色越浅。将花瓣粉碎后经测试即可将这两类色素分开。

A. 黄色和无色的黄酮和黄酮醇

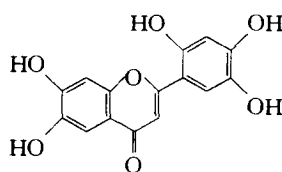
菊科的 *Heywoodiella oligocephala* 和另两个种都是黄色花, 其色素成分是 isoetin。其黄色可能是由于 2'-位的羟基造成的, 因缺少这个羟基的四羟黄酮则是无色的。陆地棉 (*Gossypium hirsutum*) 花中的棉花色素 (gossypetin)、欧洲樱草 (*Primula vulgaris*) 花中的樱草色素 (guercetagenin) 也是黄色的, 其黄色可能由于 A-环的 6-或 8-位上多了一个羟基造成的。相反像 5,7,4'-三羟黄酮醇 (kaempferol) 和 5,7,3',4'-四羟黄酮醇 (quercetin) 在白花中几乎是无色的。三羟黄酮 (apigenin) 和四羟黄酮 (luteolin) 也出现在白色花中, 其花瓣呈淡的或乳白色。

黄酮吸收的光波波长 330~350 nm 黄酮醇稍长些 为 360~380 nm 两者相差并不大。

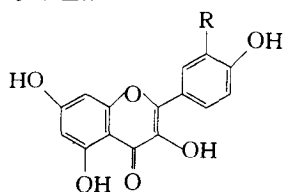


棉花色素 $R=OH, R'=H$

樱草色素 $R=H, R'=OH$

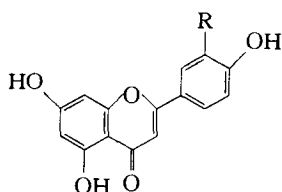


isoetin



三羟黄酮醇 $R=H$

四羟黄酮醇 $R=OH$

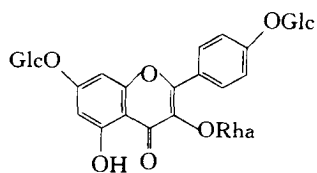


三羟黄酮 $R=H$

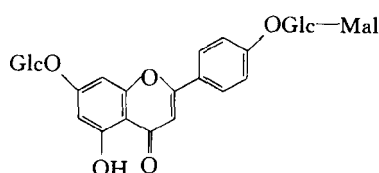
四羟黄酮 $R=OH$

B. 黄酮和黄酮醇糖苷

和花色素一样, 许多黄酮和黄酮醇也都是以糖苷形式存在, 多是单糖苷, 也有不少二糖苷或三糖苷。如从蝎子旂那 (*Coronilla emerus*) 来的三羟黄酮醇 3-鼠李糖苷 7,4'-二葡萄糖苷。有些也能形成酰化的糖苷, 如从矢车菊来的 5,7,4'-三羟黄酮 7-糖苷酸 4'-丙二酰葡萄糖苷。这些结构都对黄酮和黄酮醇的稳定有作用。



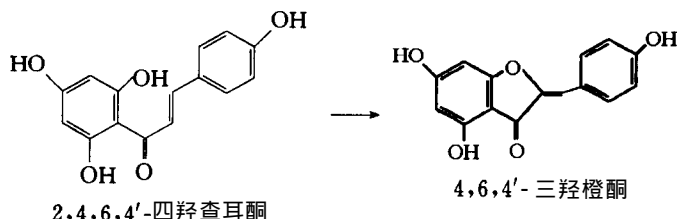
三羟黄酮醇 3-鼠李糖苷 7,4'-二葡萄糖苷



三羟黄酮 7-糖苷酸 4'-丙二酰葡萄糖苷

C. 查耳酮和橙酮

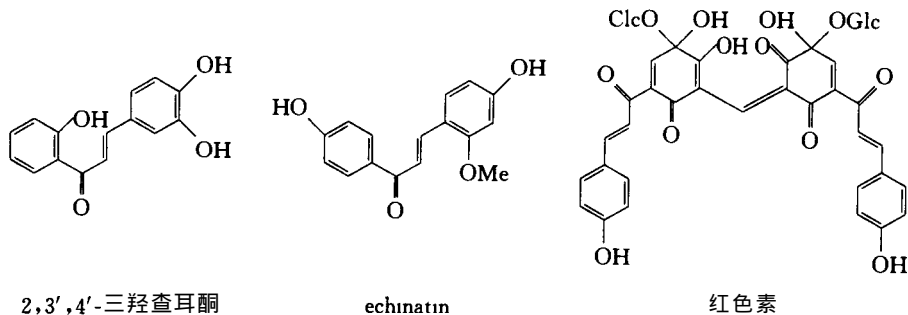
查耳酮 (chalcone) 和橙酮 (aurone) 在花中呈现深黄色, 它们在结构上和黄酮类有较大差异, 但在化学性质上很相近, 而且在生物合成上也属同一途径, 查耳酮是其中间产物, 橙酮是其侧支产物。由查耳酮合成酶合成查耳酮, 查耳酮脱氢环化成橙酮。



查耳酮和橙酮常常出现在菊科的金鸡菊 (*Coreopsis*) 和大丽花 (*Dahlia*) 属中, 也在其他 9 个科中分离到。查耳酮和橙酮常同时出现在同一花瓣中, 遇到氨的挥发气时能由黄变红, 这也是这两种色素同其他类型的黄色色素相区别的一个特征。

已有 90 多种查耳酮和 20 多种橙酮被鉴定出来, 在花中的都呈现黄色, 如从肉托果 (*Semecarpus vitiensis*) 来的 2,3',4'-三羟查耳酮和从甘草 (*Glycyrrhiza*) 来的 echinatin。从金鱼草 (*Antirrhinum*) 和鬼针草 (*Bidens*) 的花中也分离出了橙酮。

从红花 (*Carthamus tinctorius*) 分离的红色素 carthamin 长期以来用做染料, 最近研究证明它是个二聚体的查耳酮。和其他黄酮类化合物一样, 查耳酮和橙酮也都以糖苷形式存在, 也有酰化的查耳酮和橙酮。



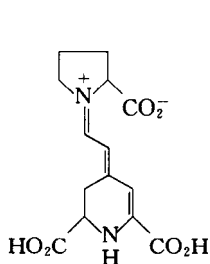
D. 含氮的色素

花中含氮色素也是一组水溶性的色素, 其结构都含有两个氮原子, 在花中能呈现黄到红色, 存在于藜目的许多科中, 如藜科、商陆科、仙人掌科和苋科等。在含有花色素的花中, 都没有含氮色素, 说明它们可能有独特的进化线路 (赛维捷, 1976)。

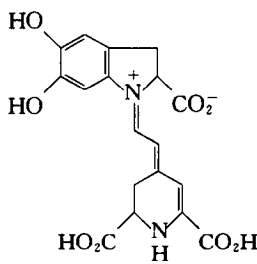
梨果仙人掌黄素 indicaxanthin 存于梨果仙人掌 *Opuntia ficus-indica* 的花中, 其结构是一个脯氨酸连接到甜菜醛氨酸上。已有 8 个这类化合物被分离鉴定。和甜菜醛氨酸连接的也有其他氨基酸。这类化合物虽结构和花色素完全不同, 但性质上很相似, 也都以糖苷形式存在。

甜菜等花中含有一种甜菜花青素苷 (betacyanin), 是由一个吡咯基和甜菜醛氨酸连接起的, 呈现红或紫色, 这类花常常不是很发达的。

黄连素 (berberine 亦叫小檗碱) 是存在于小檗 (*Berberis*) 的花瓣和其他组织中的一种黄色素, 是一种黄色的生物碱, 也是水溶性的。



梨果仙人掌黄素



甜菜花青素苷

2. 类胡萝卜素(carotenoids)

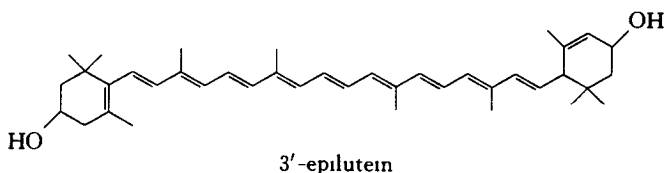
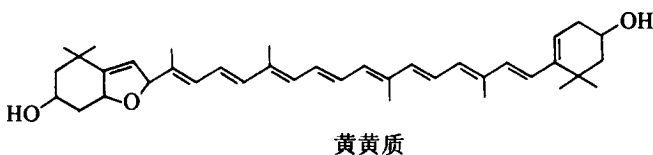
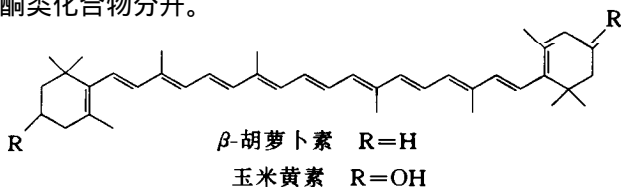
胡萝卜素(carotene)和胡萝卜醇(carotenol)的总称为类胡萝卜素。这一类化合物一般含40个碳原子由8个异戊二烯直链排列而成,两端常为一六环结构。类胡萝卜素广泛存在于植物的花、果、叶及根中。在花中也含有多种类胡萝卜素据1980年统计,已从花中分离出40余种(Goodwin,1988)。有些花中的胡萝卜素和叶绿体的胡萝卜素是相同的,更多是花中所特有的。

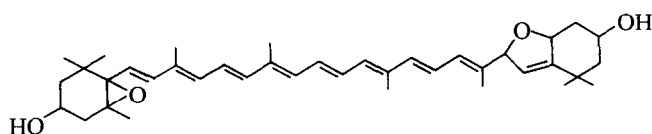
许多黄色花瓣中都含有类胡萝卜素,深桔黄色的花常含有大量的 β -胡萝卜素,如从水仙花(*Narcissus majalis*)杏黄色的副花冠中提出的 β -胡萝卜素。郁金香(*Tulipa*)黄色花中的玉米黄素(zeaxanthin)则是在3-和3'-位上羟基化的 β -胡萝卜素。5-和8-位又可环氧化形成一个呋喃环,如从珍珠菊(*Chrysanthemum segetum*)花中提取的黄质(flavoxanthin)。从驴蹄草(*Caltha palustris*)黄花中分离出3'- ϵ -epilutein(β - ϵ -胡萝卜素3,3'-二醇)同时也存在3-羟基- β -胡萝卜素酮-3',它可能是一个中间产物。

从玫瑰(*Rosa foetida*)花瓣中先后分离出8个类胡萝卜素,如黄花黄素(luteoxanthin)等。在5,6-位有环氧或为羟基或5,8,5',8'-位上环化形成呋喃环以及它们的异构体。

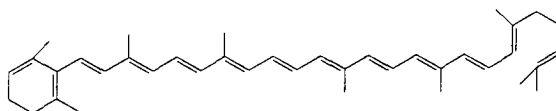
花中也有直链的胡萝卜素,如从万寿菊花中分离的lycopene就是由40碳组成四萜直链的化合物。

类胡萝卜素类化合物存在于花瓣表皮细胞细胞质的质体里,是脂溶性的,不溶于水,因而能很容易地把它同黄酮类化合物分开。





黄花黄素



lycopene

三、花的导向

花为吸引传粉者光临而提供了特殊的奖品，这就是花蜜。传粉者访花是为了取食花蜜，花蜜多隐于两性器官雌雄蕊处。花必须给传粉者以指示，使其能够发现花，并进而找到花蜜。花的颜色和条纹斑点就是花的导向标志，这也是人的视觉可以看到的。花还存在紫外导向，这是人看不见的，而昆虫视觉却能看见。昆虫借助于花的颜色标志和导向机制，能发现花并找到花蜜。

1. 可见导向

花的颜色对传粉者是个醒目的标志，不同的传粉者能被不同花色吸引。花进化出各种花色和花纹结构来吸引传粉者，特别是在蜂媒花中其形态和花色斑纹都达到了非常卓越的地步，其结构之巧妙令人叫绝。

一品红 (*Euphorbia pulcheruma*)、叶子花 (*Bougainvillea spectabilis*) 和猩猩草 (*Euphorbia heterophylla*) 都是聚伞花序，它们的花都很小，花瓣退化，很不显眼，不足以引起传粉者的注意。但是它们都进化出特有的结构来弥补这一缺欠。一品红花序周围的叶状苞片特化并有鲜艳的品红色。叶子花花序周围的叶片特化变为粉红色或紫色。而猩猩草花序周围的叶片基部特化变为深红色，而其端部仍为绿色。这样的花可和真正的花相媲美，足以能有效地引起传粉者注意 (图 1-4)。

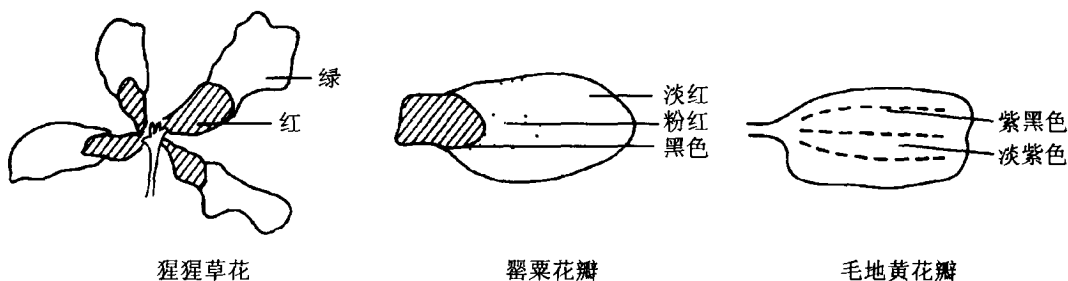


图 1-4 花的可见导向

当传粉者降落到花上时，花瓣上的花纹图案再将其导入花的深处，那里有备好的花蜜，而雄蕊和雌蕊也就在那里。罂粟属 (*Papaver*) 的花也很大很美，其花瓣外缘淡红色或白色，中间粉红色，而其基部则为黑色。黑色是由于花青素 3-葡萄糖苷浓缩而成的，而其他部分颜色如虞美人 (*P. rhoeas*) 是花青素 3-槐二糖苷，东方罂粟 *P. orientale* 是花葵素 3-槐二糖苷。毛地黄

(*Digitalis*) 花瓣的图案则由条斑形成, 粉红色的钟形花冠是由花青素着色, 紫红色条斑是由花青素局部浓缩形成的, 而花瓣端部是均匀的并无条斑。在美人蕉 (*Canna indica*) 的红色花瓣上有紫黑色线条。这些标志都是为了把传粉者导向到花蜜处。

2. 紫外导向

在黄色花中存在一种紫外图案, 这些花的基本色素是胡萝卜素, 在日光下呈均一的黄色, 但在紫外光照射下, 花的外缘部分由于对紫外线的反射是明亮的, 而内缘吸收了紫外线呈黑色 (如图 1-5)。化学分析表明, 类胡萝卜素在花中分布是均一的, 而黄酮醇和其他花色素都定位在内缘, 即紫外线吸收区域, 是它们阻碍了质体中类胡萝卜素对紫外线的反射。昆虫视觉能感受紫外线的变化, 这些改变对昆虫传粉者有导向作用。

紫外导向是 Thompson 在 1972 年首次在菊科毛金花菊 (*Rudbeckia hirta*) 黄花中发现的, 吸收紫外光的是藤菊黄素 (patuletin)。

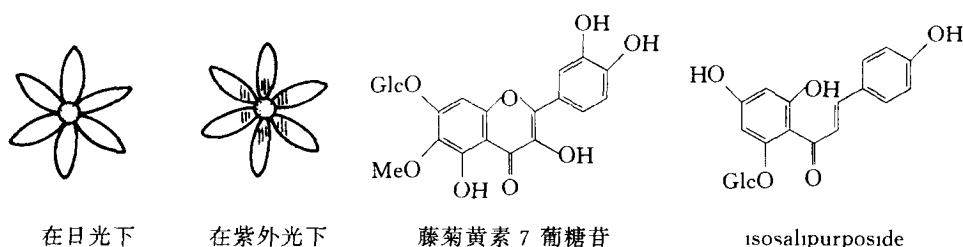


图 1-5 黄花中的紫外导向 (仿 Harborne, 1993)

黄花中的两种黄色色素有不同的功能, 类胡萝卜素能在一定距离内吸引传粉者, 主要是蜂类在花上降落, 而水溶性黄酮醇藤菊黄素能将来访者导向花的中央, 花蜜和雌蕊雄蕊都在那里。这也解释了为什么许多被子植物的黄色花中大都有两种类型的黄色色素, 是因为它们有着不同的功能。

通过在紫外光下观看黄色花能很容易地鉴别出紫外导向机制的存在, 再通过照相 (加适当滤光片) 加以确认。实际上用腊叶标本也能做这种鉴别。用腊叶标本已鉴别出和毛金花菊同族的许多种都有紫外导向机制。用色素分析方法也确认了向日葵 (*Helianthus*) 也有紫外导向。

在月见草 (*Oenothera*) 的黄花中吸收紫外线的是一种查耳酮 (isosalipurposide) 而在鬼针草 (*Bidens*) 花中吸收紫外线的是查耳酮和橙酮。在豆科臭茅属 (*Coronilla*) 的黄花中 随种而不同, *C. valentina* 吸收紫外光的是黄色的棉花色素, 而 *C. emerus* 是无色的三羟黄酮和四羟黄酮。

在蔷薇科绵刺属 (*Potentilla*) 6 个种的花瓣吸收紫外线的色素是 isosalipurposide 而另 8 个种是四羟黄酮。

黄色花中并不一定都含有黄酮类化合物, 但所有的黄酮类化合物除能吸收可见光外, 几乎都能强烈地吸收紫外线, 无色的黄酮和黄酮醇也是如此。然而也有少数例外, 如有的菊科植物虽然含有黄酮和黄酮醇但没有紫外导向机制。

在十字花科和菊科植物的一些白色花中也发现紫外导向, 是这些花瓣中无色的黄酮醇吸收了紫外线。