

被子植物在进化中与环境相适应的传粉机制

孟宏虎 (西北师范大学生命科学院 甘肃兰州 730070)

摘要 被子植物主要依靠环境中的各种媒介传粉才能受精,产生种子。如果没有传粉机制,被子植物将不能繁殖而最终灭亡。概述了被子植物在进化过程中出现的多种多样传粉机制,对繁殖与进化生物学的研究有重要意义。

关键词 被子植物 传粉机制 环境 进化

中国图书分类号:Q945 文献标识码:A

1 引言

传粉(pollination)指由花粉囊散发出的花粉借助一定媒介力量被传送到同一朵花或另一朵花的柱头并萌发成花粉管的过程。根据花粉的归属可分为自花传粉(self-pollination)和异花传粉(cross-pollination)。自花传粉指花粉散发在同一花朵的柱头上;异花传粉指花粉散发到另一朵花柱头上的过程(可以是相同植株的花,也可以是相同种类的不同植株)。由于传粉对被子植物繁殖与生存有至关重要的作用,因此,对被子植物的传粉事件与生物多样性及规律的研究逐渐演化成一门学科——传粉生物学(Pollination Biology),是繁殖生态学与进化生物学所关注的焦点之一。

在不断进化中,尽管所处环境不同,被子植物传粉机制与环境是相适应的。花粉发育成熟后,一般会通过周围环境中不同媒介(风力、昆虫、鸟类、水流及重力)的帮助把花粉传到雌蕊的柱头(stigma)上。根据被子植物传粉过程所借助外力或媒介的不同把它们的花称为风媒花(anemophilous flower)、水媒花(hydrophilous flower)、虫媒花(entomophilous flower)和鸟媒花(ornithophilous flower)等。每一种传粉机制在进化中出现的各种形态(适宜进行传粉的花部、产生各种各样的引诱剂如花蜜、花粉等)都是与环境相适应的。下面主要探讨被子植物异花传粉与环境相适应的机制。

2 风媒传粉

在长期进化中适应气流传粉的风媒植物形成一定的适应特征:1)风媒传粉的植物大多为高大乔木,若为草本植物则大多生长于旷野或是没有遮拦的地方,因为在高处或空旷处有利于风力的流动传播花粉;2)花多成柔荑状花序,使得在空气流动时花粉易散出,如杨属(*Populus*)、栗属(*Castanea*)、胡桃属(*Juglans*)等;3)花粉数量多,据德国

科学家波尔研究,榛树(*Corylus heterophylla*)的一朵花中就有250 000粒花粉;山毛榉(*Fagus longipetiolata*)的一朵花中多达637 000粒花粉,数量巨大的花粉可以保证植物正常传粉;4)花粉具有利于长途飞翔的结构,尽管大多数传播距离不是很远,飞翔距离都在10 km以内,但相关学者研究发现有些靠风力传播的被子植物花粉飞行距离可达1 800~2 100 km之外,这足以满足群居植物的传粉需求;5)花药伸出在张开的花被外,与花丝的连接不是很紧密,可使花药随风转动,便于花粉的释放,如小麦(*Triticum aestivum*)、水稻(*Oryza sativa*)等植物;6)雌蕊柱头往往较长,形成羽毛状等形式以便接收花粉;7)花被不显著或不存在,呈单性花或雌雄异株,且风媒传粉的木本植物一般在气候和空气都干燥的春季先叶开花,使花粉由风吹送时不被枝叶所阻挡而妨碍传粉。

因为风媒花的花蜜几乎消失殆尽,且少花被或是花被退化,于是有学者认为风媒花的柔荑花序并不是原始特征,而是适应风媒传粉的一种进化机制,是被子植物在进化中形成适应风媒传粉的进步特征,是进化中与环境适应的现象。

风媒传粉的木本植物有桦树科(Betulaceae)、槭树科(Aceraceae)、胡桃科(Juglandaceae)以及草本植物禾本科(Gramineae)、蕁麻科(Uricaceae)、莎草科(Cyperaceae)和藜科(Chenopodiaceae)等。

3 水媒传粉

自然界中被子植物大多是陆生的,但少数植物长期生活在水生环境中,形成借助水力传播花粉的特征。因此水生被子植物中许多仍然保持着在陆地上依靠气流传粉的生活习性。水生植物有水表传粉(ephedrophily)和水下传粉(hyphedrophily)2种机制。在传粉过程中,只在水面上进行,不与水面接触,靠风力或昆虫传粉叫拟态的水表传粉

(mimic ephydrophily)。比如眼子菜科(Potamogetonaceae)植物,虽然沉于淡水中,但开花时则生出长长的花柄,将花高举出水面,借助空气流动传粉,所以眼子菜植物仍表现出陆生有花植物在传粉过程中对环境的适应机制。水生植物中有的虫媒植物,如泽泻属(*Alisma*)当开花时,花朵挺立于空气中,色泽鲜艳、芳香扑鼻,吸引了许多昆虫为其传粉。

有些水生植物长期适应了水中的生活,无论开花还是传粉都在水中进行。水鳖科(Hydrocharitaceae)的苦草(*Vallisneria spiralis*),雌雄异株,生活于水中,雄花生于细长花柄上,雌花生于水底植株基部,雌花成熟时,大量雄花自花柄脱落,浮于水面开放,同时雌花花梗迅速伸长,把雌花顶出水面,柱头与雄花接触后完成传粉与受精过程,然后雌花花梗重新盘绕成螺旋状,把雌花带回水底,发育成种子。一年生沉水植物茨藻属(*Najas*),花粉进化为丝状,无固定外壁,易在所生活的水环境中演化成丝状花粉散落在广阔的水域,有利于增加与柱头接触的可能,这些都是水生植物为适应所处环境的进化特征。其他利用水媒传粉的植物还有大叶藻属(*Zostera*)、喜盐草属(*Halophila*)、虾海藻属(*Phyllospadix*)、波喜藻属(*Posidonia*)、针叶藻属(*Syringodium*)等。

水中传粉的植物还要保证花粉粒不受到破坏,才能在水环境中成功传粉。秋水马齿(*Callitriche autumnalis*)的花粉没外壁,但其外面覆盖有类脂物,把花粉封住;一些水生植物的花粉被胶质物黏结在一起,这些特点使花粉传向柱头的旅途中不受水环境影响。

4 虫媒传粉

早在19世纪,传粉昆虫与植物花形态间的关系就引起了广大生物学家的极大兴趣,并认识到显花植物在中生代的白垩纪晚期迅速发展昆虫传粉有极大关系。进化中,虫媒花已经形成了适应昆虫传粉的花部结构:花较硕大且显著、有五彩缤纷的深色花瓣;花粉粒较大(50~150 μm)、表面附有黏性物质;花粉壁表面有刺状、粗网状或棒状纹饰;有特殊气味或花蜜作为吸引昆虫的引诱剂,使传粉者访问时既能将花粉传递到柱头,又能将花粉散出。虫媒传粉是大多数被子植物采用的传粉方式,传粉过程中传粉者还会帮助消灭植物体上的害虫。

花蜜、花粉一般是昆虫的引诱剂,这是在花与传粉者频繁接触中不断受到刺激产生的。如果没有引诱剂,植物的传粉也就只能靠传粉者的偶然

拜访了,这对植物的进化极为不利,而在花部所产生的引诱剂使植物在进化中出现虫媒传粉机制适应周围环境。研究中发现花蜜可以吸收紫外光谱而被昆虫敏锐觉察,花蜜反射荧光的方式和所产生的光谱范围为传粉者提供了花粉的存在和丰度等信息,有助于提高昆虫的觅食效率,减少对已经传粉的花访问,提高传粉效率。此外,有的植物在不断进化中,花冠演化出一种被称作蜜导(honey guide)的色斑,可引导昆虫迅速找到蜜源,从而使昆虫在采蜜过程中帮助它们轻而易举、高效地传粉。被子植物与所在环境中的传粉者相互适应(mutual adaption),在不断协同进化(coevolution)的过程中,演化出适应环境的传粉机制。

夜间开花植物的花都已进化成了单一白色,与夜色呈鲜明对比,便于夜间出没的小昆虫如蛾类等发现目标。

马兜铃(*Aristolochia debilis*)的花雌雄蕊异熟,为能顺利传粉,在进化中花筒演化得相对较长,蜜腺生于花筒底部,且筒壁着生倒毛。一些携带花粉的小昆虫顺着长筒进入花中时,可以为该花已成熟的雌蕊传粉,但由于倒毛存在,小昆虫进入后不能及时出来,直到该花的花药成熟倒毛枯萎,小昆虫又携带着该花的花粉寻找另一目标。

有的植物会根据所在环境中昆虫的爱好产生不同的气味,如具臭味的花吸引肉蝇为它传粉;含有丰富氨基酸的花可吸引粪蝇和肉蝇等。

植物传粉过程中植物一般不会让传粉者无偿提供花粉传递服务,除有些兰科植物的欺骗性传粉之外,都会给予传粉者一定报酬,花粉和花蜜是主要也是最好的回报物质。传粉时,部分花粉被昆虫所食,但由于花粉量巨大,对植物正常传粉没有影响。此外,植物提供传粉者的回报有可能仅仅是栖息场所、取暖的温室等。欺骗性传粉植物出现拟态并释放性引诱剂相同的气味,吸引雄性昆虫去交尾时传粉,比如澳大利亚小舌兰(*Cryptostylis leptochila*)与姬蜂(*Lissopimpla semipunctata*)。

多数植物的虫媒传粉涉及到各种类型的昆虫,但研究中发现有些植物存在传粉者特化的传粉机制,最突出的例子是榕属(*Ficus*)与其传粉昆虫榕小蜂亚科(Agaonidae)之间的关系,云南西双版纳热带雨林中的优势树种聚果榕树(*Ficus racemosa*)具有专一传粉者聚果榕小蜂(*Ceratosolen* sp.),聚果榕树必须依靠聚果榕小蜂传粉才能获得有性

生殖,聚果榕小蜂必须把聚果榕树的短柱头花作为繁殖后代场所才能使得种群得以繁衍,类似的例子还有马先蒿属(*Pedicularis*)与其对应传粉者传粉熊蜂(*Bombus*)等。植物是否具有专一传粉者的现象目前尚存在争议,因为新近研究发现同一种榕树在同一地点也有几种榕小蜂为其传粉的现象,但这也是植物在进化中与环境相适应的传粉机制之一。

虫媒花中有一种茎花现象(花着生在没有叶子的木质茎上),该现象在云南西双版纳热带雨林中很常见。有学者认为茎花现象是对昆虫授粉的一种适应,因为热带雨林中乔木的树干高达几十米甚至上百米,蝶类和蜂类等昆虫很难飞到那样的高度,植物为了能够顺利传粉,就把花开在较低的茎上。

常见的虫媒植物有十字花科(*Cruciferae*)、蔷薇科(*Rosaceae*)、萝藦科(*Asclepiadaceae*)、锦葵科(*Malvaceae*)、百合科(*Liliaceae*)、唇形科(*Lamiaceae*)和菊科(*Asteraceae*)等。

5 鸟媒传粉

鸟类也能为植物传粉,根据 Molau (1990) 统计,约有 2 000 类鸟帮助植物传粉。这种现象在桑寄生科(*Loranthaceae*)、火焰草属(*Castilleja Mutis*)和 *Agalinis* 属中比较常见。在长期进化过程中,为适应传粉鸟的特征(体形较小、嘴为细长管状、多偏爱红色等),今天典型鸟媒花的花瓣合生成管状或筒状、花冠长及开口常为二唇型与传粉鸟头部与喙相吻合;鸟媒花都很坚实,能承受鸟的攀登。另外鸟媒花还有其他适应特征如花蜜分泌量大、花药固定、花色大多为能吸引鸟类的红色或橙色,且花期长、在白天开放等。

在美洲的一种具长喙小型鸟——蜂鸟(*Heliothrix aurita*),为一种藤本植物蜜束花属(*Marcgraria*)传粉,这些植物一般生活于热带、亚热带,整年都有丰富的花。有些花必须依靠鸟用喙把花蕾刺开后才能开放,比如桑寄生科中的一印度尼西亚变种。还存在鸟类在捕食为植物传粉的昆虫时顺便帮植物传粉的现象。

研究还发现,鸟媒花植物的分布不同于其他植物的地理分布,一般低纬度鸟媒植物明显多于高纬度地区,比如拉丁美洲鸟媒植物就比其他地方多,这很可能是低纬度地区鸟类较高纬度地区丰富的缘故。这也许是植物所处环境对植物的一种选择,同时也是植物对环境的一种适应。

鸟媒植物有银桦属(*Grevillea*)、忍冬属(*Lonicer-*

a)、芭蕉属(*Musa*)、菠萝蜜属(*Artocarpus*)等。

6 其他传粉机制

进一步研究发现为被子植物传粉的还有其他如蝙蝠亚科(*Glossophaginae*)以及啮齿类动物,甚至还有灵长目动物。Goldingay 发现鼠类为红木贝克斯(*Banksia serrata*)传粉;Kress 研究了一种猴类给马达加斯加美人蕉(*Ravenala madagascariensis*)的传粉过程,这种植物的花通常位于树冠下,易被攀援动物接近,花外坚韧的苞片也只有大型动物才能将其撕开,坚挺的花柱可承受动物粗野的行为,丰富的花蜜是给动物的报酬,当动物穿梭于树林间采蜜时身上皮毛所携带的花粉就为植物完成了传粉过程。

重力对传粉也有影响,但影响很小,几乎可忽略,并且有时还需要在其他传粉媒介的影响下才可以完成。

一些植物的传粉方式具有多样性,如堇菜属(*Viola*)在早春开美丽的花,让昆虫传粉,而夏季出现不开放、闭花受精的花;草本三叶南星(*Arisaema triphylum*)个体很小时不开花,随着个体的长大先出现雄性花,再到更大时才出现雌花。这些都是植物在进化中对周围环境适应的传粉机制。

7 新近研究与发现

清华大学深圳研究生院和深圳国家兰科植物种质资源保护中心经多年观察研究,发现一种生长于山林树干上、干旱季节开花的大根槽舌兰(*Holcoglossum amesianum*)的另类全新传粉机制——完全主动的直接交尾式传粉机制,花朵完全开放后,雄蕊直接改变方向弯曲绕过蕊喙后把花药准确无误地送到柱头,完成传粉和受精过程。这种传粉机制完全不借助任何外力与媒介,而且精确导向并抵抗重力的影响;同时发现大根槽舌兰也具备异花传粉的结构,比如分隔雌蕊与雄蕊的蕊喙,以及用来盛花蜜以吸引昆虫的退化花距等,根据它的生长环境在开花季节较干燥、无风、昆虫稀少,且未发现任何风力与昆虫为其传粉,表明它的祖先是利用外部媒介传粉的。该研究表明在被子植物的进化中,为了生存与繁衍后代,即使生活环境在演变的过程可能缺少某些媒介,但它往往会随环境改变而不断进化出与所生存环境相适的传粉机制,保证物种的繁衍。

8 结语

被子植物传粉机制在进化中随环境中生态因子的改变而改变,始终与环境相适应。为使传粉正

用沼液培养草履虫的方法

杨 义 (贵州省黎平县第一民族中学 贵州黎平 557300)

中国图书分类号:Q959.117 文献标识码:B

草履虫(*Paramecium caudatum*)作为生物学的代表动物,在揭示生命的一些基本规律中显示出极大的科学价值。其培养方法,已有诸多报道。人教版生物第1册(下)的“培养和观察草履虫”实验一般采用稻草秆的水煮液做培养液。这里介绍一种用沼液来培养草履虫的方法。沼液是发酵后的产物,它含有多种生物活性物质,主要有氮、磷、钾、铜、锌、锰等矿质元素及多种氨基酸等有机物,营养成分复杂,它是农村学校学生容易找到的一种培养液。

利用沼液培养草履虫的具体方法是:用猪粪或黄牛粪作主要发酵原料的沼液,沼液发酵时间50 d左右,pH约为6.5~6.8,无明显粪臭味,然后按照蒸馏水:沼液体积比1:1稀释,在25℃恒温箱培养2 d,目的是促使沼液大量繁殖细菌,以便接种草履虫后,供草履虫索饵。从野外采集来的草履虫原液经提纯后,放入制备好的沼液培养液中,在20℃的光照恒温培养箱中进行培养。一般培养3 d左右即可达到实验所要求的草履虫数量,采用这种方法培养草履虫简便易行,能节省培养时间,效果比较理想,

特别适合农村有沼液地区的学校开展此实验。

沼液收集过程注意事项:

1)沼气的沼液应在投料1个月以上能正常产气之后取用,原因是微生物分解代谢旺盛,沼液营养成分较多,这样的沼液方能用来培养草履虫。

2)沼气池内的中层沼液含有较多营养成分,所以取中层沼液后用烧杯放置澄清,取褐色清液。

3)蒸馏水与沼液的稀释要有比例,沼液没有稀释或者稀释比太小都不利于细菌的生长繁殖。蒸馏水与沼液的稀释比为1:1时,浓度适宜有利于微生物的生长繁殖。

4)实验操作过程不能将沼液滴入眼睛。如沾上手或者衣物,用清水冲洗即可。

主要参考文献

- 1 顾福康,邹世法.稻草液培养草履虫的方法.生物学通报,1980,(3):55.
- 2 郑又雄.双小核草履虫培养技术的进一步研究.齐鲁渔业,1996,13(3):24—27.
- 3 高义海.沼液浸种技术.辽宁农业职业技术学院学报,2007,9(4):29—30.
(E-mail:bioyy@163.com)

常进行,被子植物花的开放、颜色、气味、开花时间以及花蜜的化学成分等都在环境的不断变更中不断进化,使其与所处环境日趋完善的同时还影响着其他生物类群的进化,在系统演化中形成与动物协同进化的一条纽带。传粉机制的研究可以为研究植物与动物的协同进化奠定一定的基础;同时揭示植物与大自然在进化中的关系,也可为进一步阐述被子植物在进化中为什么取代裸子植物成为当今地球上最繁盛的植物群落提供一定帮助。

衷心感谢我尊敬的老师—西北师范大学植物研究所所长、生命科学学院院长孙坤教授的指导!

主要参考文献

- 1 陆时万,徐祥生,沈敏健.植物学(上册).第2版.北京:高等教育出版社,1991:224—228.
- 2 李星学,周志炎,郭双兴.植物界的发展与演化.北京:科学出

版社,1981:167—170.

- 3 [英] M.A.霍尔.植物结构、功能和适应.姚璧君译.北京:科学出版社,1987:249—258.
- 4 [英] R.B.诺克斯.花粉与变态反应.张金谈译.北京:科学出版社,1983:27—39.
- 5 王宪曾.解读花粉.北京:北京大学出版社,2005:10—14.
- 6 李冬雪,丁雨龙.植物与相关物种的协同进化.见李承森主编.植物科学进展(第6卷).北京:高等教育出版社,2004:263—272.
- 7 黄双全,郭友好.传粉生物学的研究进展.科学通报,2000,45:225—237.
- 8 杨继.植物生物学.第2版.北京:高等教育出版社,2007:140—144.
- 9 清华大学深圳研究生院和深圳国家兰科植物种质资源保护中心.由花药主动导向直接完成的自花授粉机制.中国基础科学,2007,4:17.

(E-mail: menghonghu_top@163.com)