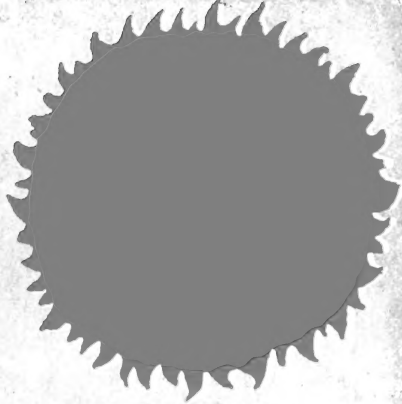
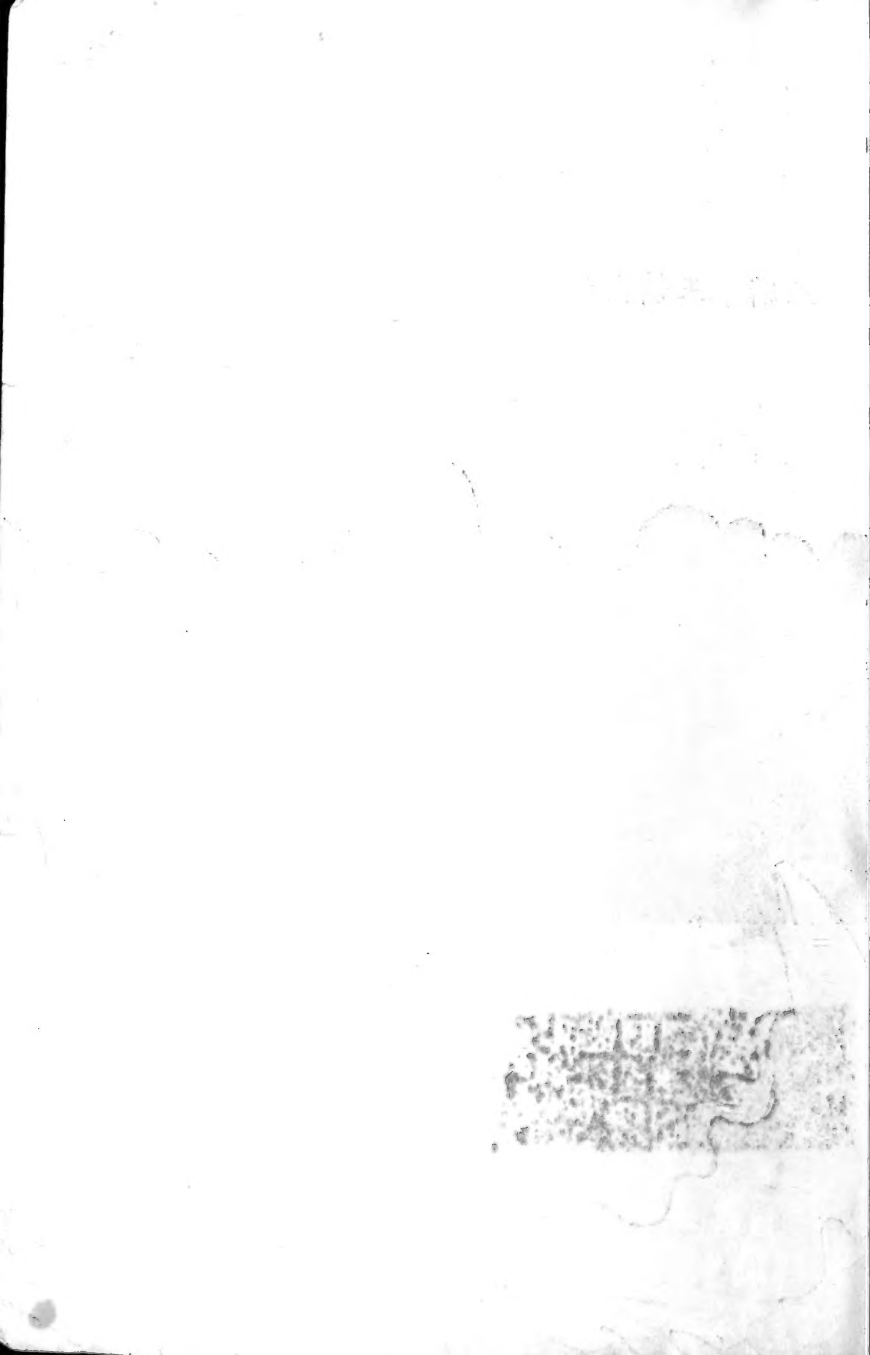


生态生物 化学导论

张玉麟 王镇圭 编译





THE UNIVERSITY OF CHICAGO
LIBRARY
540 EAST 57TH STREET
CHICAGO, ILL. 60637
TEL: 773-936-3000

生态生物化学导论

张玉麟 王镇圭 编译

* * *

责任编辑 陈菁华

农业出版社出版 (北京朝阳区枣营路)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787 × 1092mm 32开本 6 印张 119千字

1989年7月第1版 1989年7月北京第1次印刷

印数 1—2,000册 定价 3.15元

ISBN 7-109-00346-9/S·248

58.18
549

生态生物化学导论

张玉麟 王镇圭 编译



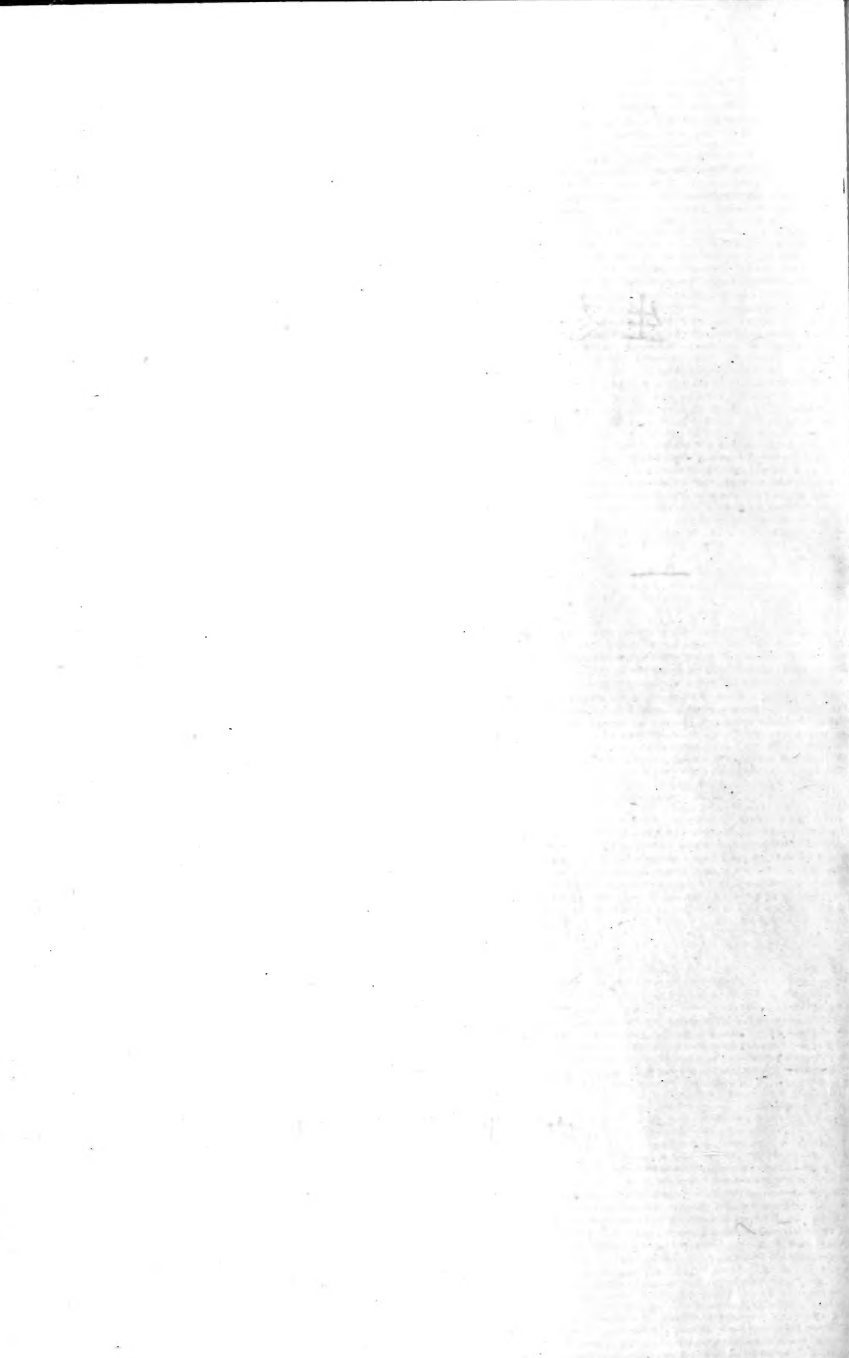
农业出版社

25200

中科院植物所图书馆



S0014809



前 言

生态生物化学是国际上近年来迅速发展起来的一门新学科。它从创立一开始就显示出了很强的生命力；尤其在农业生产领域中，它的应用前景将是广阔的。值得将之介绍给广大的读者。但目前国内尚未广泛开展这方面的研究，还缺乏系统的资料，如要编写一本结合我国情况的生态生物化学书籍还有困难。因此我们就采用编译的方式来撰写本书。

在编译中，我们的主要依据是J. B. Harborne的“Introduction to Ecological Biochemistry”。这是生态生物化学领域中较有影响的一本著作。J. B. Harborne教授是生态生物化学的奠基者之一，他在这方面开展了大量的工作，造诣很深。虽然生态生物化学是一门新学科，又是一门涉及生态学、生物化学、遗传学、动植物分类学、有机化学等等的边缘学科，可是J. B. Harborne教授却把这本书处理得很有特色。他通过浅显明了的方式来介绍这一新学科，使人感到亲切和引人入胜，在书中又提出了不少新思想而给人以启发。不过书中所介绍的都是国外的研究工作，有些内容对国内读者来说未免感到生疏；也由于学科的涉及面较广，对于非专业工作者来说阅读时还会感到一定的困难。所以我们在编译时就采取了以下几种办法：大部分材料取自

该书，内容上尽量忠实于原著而编排上则稍有更动；部分吸收了其他著作的内容加以充实；对有些内容进行了注释和通俗化；在有些部分，尤其是第一、八两章中，我们提出了自己的一些不成熟的看法。我们作此说明是为了不致掠美和明确文责。但由于我们是这一领域中的初学者，修养很浅，书中出现错误在所难免。编译上的错误应由编译者负责。对此我们衷心欢迎读者给予批评指正。

我们在本书的编译过程中得到了南京农业大学李扬汉教授的多方鼓励和指导，特此致谢。

编译者

1985年1月10日

目 录

前言

第一章 生态生物化学的概况	1
一、生物与环境是一个动态平衡系统	1
二、生物间的生化交互作用	4
三、生化交互作用的媒介——次生物质	7
四、相辅进化、解毒、防御、适应	14
五、生态生物化学的形成和发展	16
第二章 植物对物理环境的生化适应	18
一、植物对气候因素的生化适应	19
二、植物对土壤因素的生化适应	24
三、植物对人为污染物的解毒	31
第三章 植物毒素及其对动物取食的影响	36
一、植物毒素	36
二、生氰糖苷和车轴草及蜗牛	49
三、马利筋、普累克西普斑蝶和蓝背椋鸟间的交互作用	52
四、昆虫的取食和植物的防御	55
五、昆虫的取食引诱剂	56
六、昆虫的阻食剂	64
第四章 植物和动物间的激素交互作用	73
一、植物雌激素	74
二、植物中的昆虫蜕皮激素	81
三、植物中的昆虫保幼激素	85

四、高等植物中阻食剂的演化	88
第五章 动物信息素和防御物质	93
一、化学通讯的普遍性	93
二、昆虫的性信息素	96
三、追踪信息素	102
四、昆虫的警戒信息素	103
五、昆虫—植物交互作用中的信息素	106
六、哺乳动物的信息素	109
七、动物的防御物质	111
第六章 脊椎动物（包括人）的取食习性	117
一、家畜对食物的选择	118
二、人的择食	122
三、香味的化学	124
四、甜味的化学	130
第七章 植物间的生化交互作用	135
一、克生作用	135
二、荆棘丛的克生作用	137
三、克生作用在生态学中的重要性	143
四、高等植物—低等植物间生化交互作用概述	145
五、抗病性的生化基础	147
六、植物疾病中的致病毒素	162
第八章 生态生物化学的发展前景	169
主要参考资料	176
天然产物中英名称对照表	177

自然界里充满着和谐、完美
而又相生相克，自然界的这
一切在时、空上是统一的。

第一章 生态生物化学的概况

地球，经历了46亿年漫长的岁月，已由一个不毛之地演化成为今天这样生机勃勃的花团锦簇世界；众生万物协调而又制约，正向着更高的阶段发展。可是在近代，随着人的开拓活动的急剧发展，在历史长河中建立起来的生态系统正在受到挑战，各种不适当的人为因素正在日益深刻地干扰着地球生物圈的演化进程。地球一些地区的生态平衡已开始受到破坏和恶化；这种趋势如再不加以控制和调整，其后果将是灾难性的。由于生物的进化是不可逆转的，这种灾难性的局面一旦出现将很难补救和扭转。这就是生态问题的研究在今天所以日益受到人们十分关注的原因。

一、生物与环境是一个动态平衡系统

自然界中生存着各种各样的生物，从肉眼可见的一直到要借助显微镜才能观察到的，真是种类繁多，数量惊人。但仔细观察研究，人们不难发现，生活于不同类型环境中的生

物的种类是不同的，可能没有一种植物或动物能存在于世界的各个地方。生物并不总是能生存于世界上它们可能存活的各个地区中，这取决于生物和环境—物理环境和生物环境的复杂交互作用。

生命从其诞生起从来就不是孤立的；它依赖于环境，又不断地影响着环境。在生命的发生过程中，生物圈、大气圈、水圈和岩石圈彼此相互作用，一环扣一环。在这样的交互作用中，生物在进化和分化。

洪荒时代的地球是一个无生命的世界。原始地球笼罩在还原性的大气中，当时大气的成分是 H_2 ， CH_4 ， NH_3 ， N_2 ， CO ， CO_2 ， H_2S 等。以后随着水分由地球内部外溢，海洋形成了。在此同时，地球上的物质开始了化学进化。无机化合物借地热、放电、紫外线、宇宙线等所提供的能量合成了简单有机化合物以及氨基酸、核苷酸、糖、脂肪酸、卟啉化合物等，地球上出现了非生物合成的有机化合物。这些有机化合物蓄集在原始海洋中，它们在一定的条件下自我组装起来从而产生了原始生命（图1—1）。最原始的生物是出现在海洋中的一些异养厌氧生物，它们以环境中的非生物合成的有

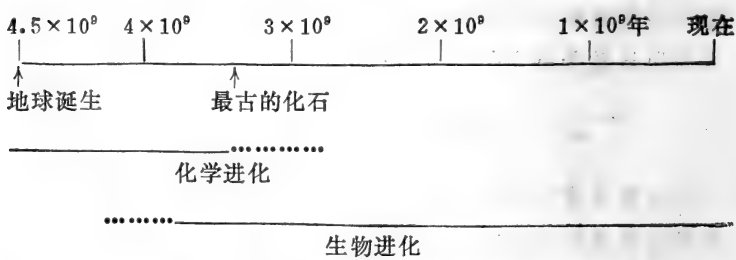


图 1—1 地球上的物质演化进程

机成分为养料，通过酵解方式获取生物可利用的能量形式——ATP。但环境中的有机成分有限，这就限制了原始生物的发展；随着时间的推移，一种光合自养生物出现了。光合作用使还原性大气中出现了氧，这是生物进化中的重大一步。

氧对生物进化孕育着巨大的潜力；氧不是生命本身所必需的，却是高水平的能量代谢所不可少的。有氧生活虽然更能满足高等生物所需的能量，但氧对原始厌氧生物却具有毒性。这样，大气中氧的出现就推动了生物进化，原始的厌氧生物终于获得对氧的毒性的防护机制。原核生物进化为真核生物，糖酵解作用发展为有氧分解。这就为生物进化在遗传上和代谢上准备了条件。生物进化加速了。

大气中氧的出现也改变了环境。环境中的还原性物质被氧化了，例如岩石圈中的铁、硫等被氧化成氧化铁和硫酸钙等。随着环境中还原性物质的逐步减少，大气中氧的含量有了较大的增长。

随着大气中含氧量的增加，臭氧层逐步建立起来了。臭氧层减弱了紫外辐射对生物的伤害，动植物登上了陆地。植物与岩石的相互作用产生了土壤，而土壤层的形成使地表容易淋失的养分富集起来，使生境更加多样化。内因和外因的结合大大加速了生物的进化和分化。光合作用引起的氧积累的反馈影响深远，地球上的生物出现了空前的兴旺景象；生物的种类增加了，各种群落也形成了。生活在一起的各种生物互为环境（生物环境），它们常互相依存而又互相竞争。生物和物理环境间也相互影响着。生物的大量繁殖影响着自然界中的元素循环，改变着大气圈、岩石圈和水圈的状况。这

些变化转而又反馈于生物圈。生物和环境间的这种复杂的交互作用，通过自然选择、相辅进化而逐步形成了一个相对稳定的生态系统。这是一个生物和环境间所形成的动态系统，其各个成员通过各种途径和按着一定规律相互作用和相互联系。在这样的系统中，牵一发而动全身，任何不符合其规律的变动或干扰都会造成生态平衡的恶化，甚至威胁人类的生活和生存。现在地球上的生态平衡已在不同程度上有所恶化，一些古老文明的毁灭、土地的大规模沙化，由此引起的自然灾害的频仍等等都是大自然对人类不适当的干扰所给予的“报复”，是我们应该记取的教训。因此，认识自然生态系统中各个成分间交互作用的方式和规律，从而推动生态平衡的良性循环，就成了为人类创设一个美好而理想的生存环境所作努力中的一个迫切需要解决的重要问题。

二、生物间的生化交互作用

在生物的进化中，生物与环境的交互作用起着根本性的重要作用，在今天它的重要性并没有减退。

在特定的环境中，一种生物的存在和繁衍是为许多因素所左右的。这些因素包括物理环境的温度、光照、水分，空气中氧和二氧化碳的浓度，土壤的酸度、盐度和营养元素的丰缺等。同样，存在于同一生境中的其他生物也会对特定生物起制约或促进作用。一种生物可以另一种生物为食，而它本身却又成了第三种生物的食物，它们构成了食物链。生物间可以为争夺食物、生存空间、阳光或水分等而互相竞争；可以形成单方面获利的寄生；也可以建立互利的共生。

环境因素不仅可以影响成年的生物，也可由作用于生物的卵、种子、胚或生活史中的某些环节而发挥影响。以上所述的一切虽已大致可以描绘出一幅生物与环境交互作用的复杂图景，但自然界中的许多现象仍不能由此得到充分解释并从而使人困惑不已。

许多植食性昆虫是植物最具侵略性的敌人，它们对植物的生存所产生的威胁常是毁灭性的，但地球的大部分在今天仍然郁郁葱葱地覆盖着绿色植物。是什么因素在起着制约作用？人们很早就观察到种植于黑胡桃树 (*Juglans regia*) 下的许多植物会枯萎而死亡；但在一定距离外的这些植物却又能照旧生存。这又是为什么？菜豆与向日葵生长在一起时，菜豆的根瘤就会减少并变小，其颜色也由红而转为灰色。这是什么在起媒介作用？桑蚕仅以桑叶为食物，这单纯是桑叶的营养成分在起作用吗？这一切都难以用前节中所提及的因素来解释。生物间还有哪些方式的交互作用在起作用呢？

黑胡桃树对其树冠下的植物所显示的拮抗作用早在一千多年前就已发现

了。这一效应在本世纪的20年代得到了实验的证实。人们在离胡桃树干一定范围内种植了番茄和苜蓿，结果一部分死亡了。有意思的是番茄发生死

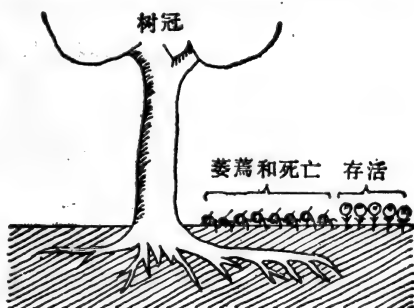
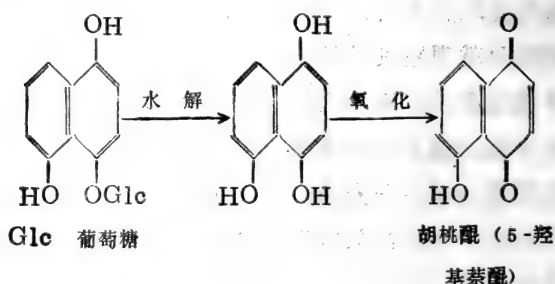


图 1—2 胡桃树对生长于其树冠下的番茄的毒杀效应

亡现象的区域与胡桃树根伸展的范围相一致(图1—2)。当时人们由此就认为胡桃树冠下的植物是为根的分泌物所杀死的。到了50年代,进一步的实验证明胡桃树冠下的植物是由其叶子和枝条的分泌物所杀死的(现在也有证据说明这种毒杀效应可能和根的分泌物也有关)。这种分泌物随着雨、露等渗落到土壤中。胡桃树的分泌物是一种糖苷,它在进入土壤后即被水解和氧化生成真正的毒素——胡桃醌。



胡桃醌是一种黄色的水溶性色素,当人用手触摸胡桃果实时被染上特征性棕色的主要原因就在于胡桃醌的释放。胡桃醌以糖苷形式存在于胡桃树的绿色部分,在组织死亡或果实成熟时即行消失。它的毒性很强,浓度为0.002%的水溶液即足以完全抑制莨菪种子的萌发。

胡桃树对其他植物的毒杀作用是一个很有趣的问题。胡桃树产生的毒素是以无毒的结合形态(糖苷)存在于组织中从而避免了对自身的毒害,当其进入土壤中就转化为活性形态而发挥作用。但胡桃醌的毒性亦不是对所有植物都同样有效的,如它对许多阔叶草本植物和欧石南(*Erica arborea*)型灌木有毒杀效应,而悬钩子属(*Rubus*)植物和草地

早熟禾 (*Poa pratensis*) 却不受这种毒害的影响。问题还不仅如此，毒素在进入土壤后还会受到土壤微生物的作用而降解，毒素在土壤中的周转率决定了它在土壤中的浓度，这说明毒素的作用还间接受土壤微生物所控制。由此我们可以看到生物间生化交互作用是一复杂而又引人入胜的领域。

胡桃树的事例说明生物间可以通过一些由其自身合成的化学物质而相互影响，这叫做生化交互作用。在生化交互作用中起媒介的主要是次生物质，如胡桃醌。次生物质可以是生物相互竞争时的化学武器；可以成为蚂蚁、蜜蜂等社交行为中的化学信息；也是生物建立伙伴关系时的媒介等。次生物质在生物的生化交互作用中担负着多种多样的任务。

三、生化交互作用的媒介——次生物质

次生物质是相对于基本代谢产物而言的。次生物质和基本代谢产物同是生物机体生命活动的产物，但又各有其自身的特点。基本代谢产物是指蛋白质、核酸、脂质和碳水化合物等物质而言。基本代谢及其产物对生物的生长、发育和繁殖都是必不可少的，其代谢途径在各个物种中也大体相同。次生物质则不同，它们对维持机体的基本生命过程无直接的关系，并且它们的代谢常随物种而异，故常可用以表达该物种的化学个性。

次生物质的种类很多；已知结构的次生物质总数在3000₀左右，犹待鉴定的可能远超过此数。次生物质在结构上的多样性可说是其特征之一。下面就列举一些与植物—动物交互作用有关的植物次生物质的种类、分布和生理活性（表1—

1)。我们可以由此对次生物质得到一个大致的印象。

表 1—1 植物—动物交互作用中的植物次生物质的主要类别

类 别	大致的结构数	分 布	生 理 活 性
1. 含氮化合物 生物碱	5500	广泛分布于被子植物，尤其是其根、叶和果实中	许多具有毒性和苦味
胺 类	100	广泛分布于被子植物，常在其花中	许多具有不愉快气味，有些有致幻作用
非蛋白氨基酸	400	分布较为广泛，特别在豆科植物种子中	许多具有毒性
生氰糖苷	30	散见于植物，尤其是其果实和叶中	能生成HCN，有毒
β -硫代葡萄糖苷	75	分布于十字花科和其他10个科中	常有辛辣和苦味
2. 类 萜 单 萜	1000	广泛存在于香精油中	具愉快气味
倍半萜内酯	600	主要分布于菊科，但也存在于其他被子植物中	有些具苦味和毒性，也能引起过敏
双 萜	1000	分布广泛，尤其存在于植物的乳液和树脂中	有些具有毒性
皂 角 苷	500	存在于70个科以上的植物中	具溶血作用
柠 檬 素	100	主要存在于芸香科、楝科和苦木科中	具有苦味
葫 芦 素	50	主要存在于葫芦科中	具苦味和毒性
强心烯羧酸内酯	150	常见于夹竹桃科、萝藦科和玄参科中	具毒性和苦味

(续)

类 别	大致的结构数 目	分 布	生 理 活 性
类胡萝卜素	350	普遍存在于叶中， 也常存在于花和果实 中	有 色
3. 酚 类 简单酚类	200	普遍存在于叶中， 也常存在于其他组织 中	具杀菌作用
类 黄 酮	1000	普遍存在于被子植 物、裸子植物和蕨类 植物中	常有颜色
醌 类	500	普遍存在，尤其是 鼠李科中	有 色
4. 其他 多 炔 类	650	主要分布于菊科和 伞形科中	有些具毒性

由上表我们可以看到，次生物质不仅种类繁多，而且特性各异。然而这样众多的次生物质在生物体内是通过一些共同的途径合成的。因此，把化学结构和合成途径结合起来，讨论次生物质在生物的生化交互作用中的地位是有好处的。

次生物质的合成途径与基本代谢不是截然分开而是从后者派生出去的。次生物质的几条主要合成途径可以表示如图1—3。

次生物质的生物合成途径概括起来可以分为：乙酸和丙二酸途径，甲羟戊酸途径，莽草酸途径，氨基酸途径，复合途径等几种。

1. 乙酸和丙二酸途径 这一途径的起始步骤是乙酸和丙

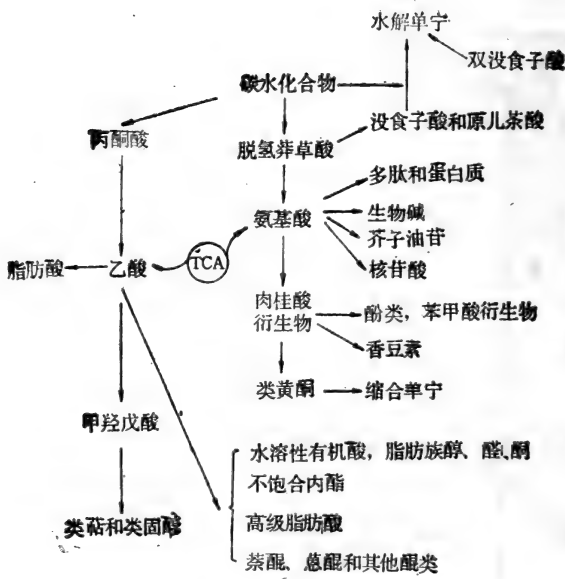
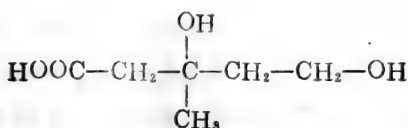


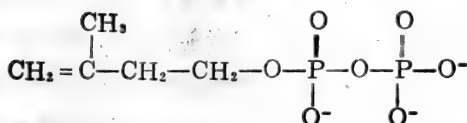
图 1—3 次生物质的生物合成途径

二酸的缩合；乙酸是碳水化合物和脂肪酸的降解产物，而丙二酸则是乙酸与二氧化碳作用的产物。这一途径可以合成许多结构上差异很大而具有共同生源特点——都由C₂单位缩合而成的天然产物。脂肪族羧酸、醇、醛、酮和一些酚类、酚酸及一部分醌类都是由这一途径合成的。

2. 甲羟戊酸途径 这是类萜和甾类的生物合成途径。这类化合物中，绝大多数都是次生物质，但也包括一些基本代谢产物，如动物的甾类激素，植物的脱落酸、赤霉素等。这一途径的起始物质也是乙酸，三分子乙酸再缩合成甲羟戊酸，这就是这一途径名称的由来。甲羟戊酸然后转变为异戊



甲基戊酸



异戊烯焦磷酸

烯焦磷酸。异戊烯焦磷酸通过一定的方式即缩合和转变成各种类萜。甾类是由属于类萜的鲨烯转变而来的；类萜分子的碳原子数是 C_5 的倍数，而甾类则不一定符合这一规律。

3. 莽草酸途径 莽草酸途径的起始物质是糖代谢中生成的磷酸烯醇式丙酮酸和赤藓糖，两者结合并转变成脱氢莽草酸和莽草酸。植物通过这一途径合成芳香族氨基酸，香豆酸、咖啡酸、肉桂酸等具三碳侧链的化合物以及原儿茶酸、没食子酸等。

4. 氨基酸途径 这是由氨基酸出发合成许多含氮化合物的途径，它的产物包括生氰糖苷， β -硫代葡萄糖苷以及许多生物碱等。在这一途径中，各个化合物的合成缺乏共同的步骤。

5. 复合途径 复合途径是由一条以上的途径组成的。例如类黄酮化合物是由莽草酸途径生成的对-香豆酸与丙二酸逐步缩合而成的。

以上只是大体介绍了次生物质的生物合成途径，未涉及具体的反应机制和所需的酶。

关于次生物质我们应该讨论的最后一个问题是，次生物质为什么适合于充当生化交互作用中的媒介物呢？

次生物质常具有一定的色、香、味，它们构成生化交互作用中的化学讯号。次生物质还常具有特定的生理活性，这就使次生物质的产生者或贮存者能由此影响其他生物的生命活动。此外，属于同类的次生物质可常具不同的性质和生理活性，反之属不同类的化合物有时可以具有相似或相同的性质或生理活性。例如苦味对动物来说具有拒斥作用，即它使动物回避以具有苦味的植物为食；但苦味可以由植物中的生物碱、皂角苷、强心甘、类三萜、倍半萜内酯或类黄酮产生。这些化合物的结构各异，合成途径也不相同。例如苦味物质中的奎宁属生物碱，它是由氨基酸途径生成的；葫芦素属类三萜，它是由甲羟戊酸途径生成的；柚皮苷属黄酮苷，它是由复合途径生成的（图1—4）。

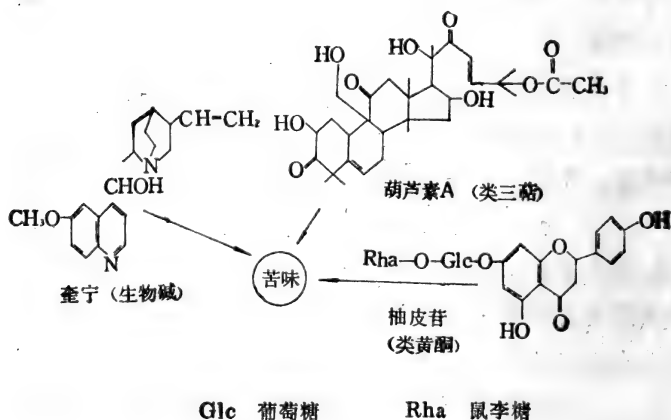


图 1—4 不同的苦味物质

这种类似的情况亦存在于次生物质所引起的毒性上；即不同的次生物质，虽然机制可以不同，但对某种生物却可引起近似的毒性效应。

由于次生物质对产生者本身的生命过程不具重要性，所以某些特定次生物质的形成与消失不会引起直接的后果，但它们对其他生物却产生了重要的生态学功能。由于生物容易通过突变或重组而生成适应环境变化的某种次生物质，所以次生物质也就成了生物生化交互作用中的主要媒介物质。

绝大部分的次生物质是植物的产物，这和植物本身的一些特性有关。植物能从无机物质合成其本身所需的各种有机成分；由于合成次生物质的原料都来自基本代谢，所以这也就增强了植物合成次生物质的能力。植物的另一个特点是不象动物那样把不需要的物质排出体外，而是贮存于液泡、细胞壁和其他分泌组织中，这就使次生物质能在植物体内蓄积至一定数量。使植物成为次生物质的主要生产者的更重要的原因是它们生活在固定的地点上，它们对动物的侵袭，其他植物的竞争或物理环境的变化不能象动物那样通过进行反击，改变生活场所等作出反应。在这样的过程中，植物采取的“战略措施”是通过突变或重组以生成相应的次生物质而作出生化上的适应。这就解释了为什么已知次生物质的五分之四以上来自植物。

次生物质在生物的生化交互作用中起着主要的作用，但如认为所有次生物质都仅具有生态学上的功能恐怕也还为时过早。

四、相辅进化、解毒、防御、适应

在过去，次生物质在植物中的功能是不清楚的，只是在人们系统地研究了一些昆虫取食的植物后才开始认识次生物质在昆虫取食行为中所发挥的重要作用。

在植食性昆虫的取食过程中，昆虫和植物是敌对的两方。昆虫的取食代表着昆虫对植物的攻击；在此过程中，植物远不是消极的，它们会偶而由于突变和重组而产生一系列与基本代谢无直接关系的化学物质，其中一些化合物碰巧是昆虫的毒素或具有异味等，这就使昆虫不再以该种植物为食，这代表了植物的防御。但同样，昆虫群体中会由突变和重组而产生能适应上述新情况的个体，这就使新演化成的昆虫能克服该植物的防御措施而重新以该植物为食。这就构成了一个反复进行的动态过程（图1—5）。正如这一领域中的一位先驱者Feeny所指出的：“植物为了生存，必须把它们的一部分代谢物消耗在防御上（物理的、化学的）；而昆虫呢，必须把它们的一部分同化力和营养物用于找到攻击对象和进行攻击的各种方法。”在这样的过程中，植物和昆虫都进化和分化了；可以说植物的多样性加强了昆虫的

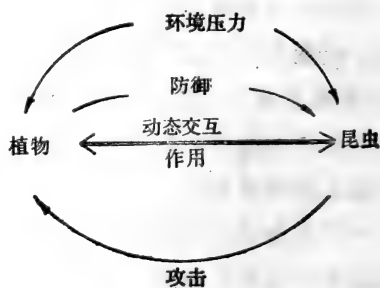


图 1—5 昆虫的进攻和植物的防御示意图

多样性，反之亦然。这就是相辅进化。

这一学说解释了有关昆虫和植物生化交互作用中的许多现象。

(1) 它解释了生物学中一个现象，即被子植物（植食性昆虫的主要食物）、昆虫和次生物质所呈现出的很大多样性。据估计，地球上约存在25万种以上的被子植物，约50万—200万种昆虫和至少3万种次生物质。

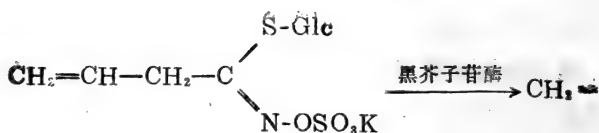
(2) 它也解释了我们在第二节中所提出的：虽然昆虫是植物最富侵略性和毁灭性的敌人，但地球上大部分仍然覆盖着绿色植物。这是由于植物的防御措施使昆虫的掠夺成为有限的了。

(3) 大多数食草昆虫取食时能识别植物，它们仅以同属、族或少数几个有关的种为食。

(4) 所有被子植物常含有一种含量足以有效地控制昆虫侵食的次生物质，而很难找到几种含量都高的次生物质。

在昆虫与植物的生化交互作用中，植物以合成一定的次生物质作为防御手段。面对这一情况，昆虫可以通过突变和重组而适应于该物质，这就是对该物质发生解毒作用。在这方面研究得最多的一个例子就是甘蓝粉蝶和甘蓝蚜虫对黑芥子硫苷酸钾的解毒作用。

黑芥子硫苷酸是十字花科植物中的一种主要的昆虫取食拒斥剂，它被同时存在于甘蓝叶另一部位的黑芥子甘酶所水解生成异硫氰酸烯丙酯。异硫氰酸烯丙酯具有刺激性的辛辣味，它对大多数动物都是取食拒斥剂，并且也有证据说明它对昆虫也是一种毒素。可是即此同一物质却是甘蓝粉蝶和甘



蓝蚜虫的取食引诱剂，并且还是雌性成虫的产卵刺激剂。这一戏剧性转变是甘蓝粉蝶等对黑芥子硫苷酸产生解毒机制的结果。由于黑芥子硫苷酸对其他昆虫都是拒斥剂，故这一转变就使甘蓝粉蝶专门依赖于甘蓝叶为食而不致遇到其他昆虫的竞争了。

适应是生物机体使自身适合于环境变化以争取生存的特性。适应可以发生在形态结构、生理和生化上。生态生物化学讨论的主要是生化上的适应。上述的昆虫和植物的相辅进化，实际上就是植物和昆虫对环境变化的适应。

五、生态生物化学的形成和发展

生态生物化学可说是生态学和生物化学的奇妙联姻。生态学研究的是天然生境中生物机体的交互作用，而生物化学研究的却是机体在分子水平上的变化。它们的研究对象迥异，但它们的结合就使人们得以从分子水平上来研究生物间的交互作用，即开展生物间交互作用的生物化学研究。这是一个崭新的科学领域。

生态生物化学是在本世纪60年代前后形成起来的一门边缘学科。最早它是以研究植物—动物生化交互作用为主的，曾经被称为化学生态学、植物化学生态学等。

生物间的生化交互作用虽然早就为人们所发现，但生态生物化学之所以迟至60年代才兴起可说是有其多方面的原因的。这是由于随着分析技术的迅速进展，人们能够成功地分离、鉴定生物系统中的微量化学物质；生态学家也日益认识到化学物质，尤其是生物碱、类黄酮、类萜等次生物质在生物的复杂交互作用中所占有的重要地位。这就为生态生物化学的建立奠定了基础。此外，生态生物化学所以得以迅速发展的重要动力来之于它所具有的巨大实用意义。当时人们已认识到农业上施用大量化学药剂所带来的严重副作用，而生态生物化学知识就为人们既能控制植物病虫害而又不严重破坏生态平衡带来了新的可能性。

生态生物化学在目前可说还处于草创阶段，它的发展还不平衡，有些方面的知识还是片断的。生化交互作用虽然存在于植物和植物、植物和动物以及动物和动物之间，但目前由于本章中已提到的原因，研究得较多的还是植物。不过即便是植物，藻类和苔藓等的生化交互作用还很少顾及。对于动物，现在的注意力大部集中在昆虫上，哺乳动物的生态生物化学只是在最近才有了一些进展。

总之，生态生物化学是一门建立不久，正在迅速发展中的学科，有些部分还显得不够成熟，也可以说还没有建立起严谨的体系。但另一方面，人们对生态生物化学给予了充分的注意，它的发展十分迅速。国际上不仅已出版了不少专著，并且不少专门性的期刊也相继出现。可以期待生态生物化学将会以更快的步伐发展和取得更令人兴奋的成果。

第二章 植物对物理环境的生化适应

生物常是要面临环境的变化，为了生存，生物就要力求使自己适合于这种变化，这叫做适应。正是生物的适应使地球上不同类型的生境中生存着不同的生命形态。生物发生适应一般需要经历许多世代，但生物个体也可在其一生或更短的时间内适应于环境。例如一个人当迁居到新环境中时常会出现水土不服，而过了一段时间往往也就适应了。不过这里所讨论的适应是指前者。生物对环境的适应可以发生在形态结构上，也可发生在生理生化上。生物在形态结构上的适应是达尔文学说中的基本思想，并已得到了充分的事实证据。而生物在生理生化上的适应，尤其是植物的生化适应知识则还只是在最近才有了长足的进展。

生物对环境的生化适应是一个比较广义的概念，它包括生物对物理和生物环境的生化适应。本章所要讨论的是植物对物理环境的生化适应。

植物对物理环境的生化适应机制是随所面临的环境因素而异的。植物可能经历的物理环境因素大致可分为下列几方面：

1. 气候因素 这些因素包括温度、光照、湿度和季节变化等。

2. 土壤因素 除了水生、附生和寄生植物外，所有植物都从土壤摄取所需的矿质营养。土壤也是豆科植物的共生固氮菌和一般的根际微生物的来源。可是在此同时，植物也可能要面临土壤中的重金属、过度的盐分和其他有害离子的威胁，也可能要经历由于矿物质短缺所引起的生化上的困境。

3. 人为污染物 人为污染物在近代已成为一个重要的环境因素。这包括工业向环境排放的各种污染物、内燃机废气，农业药剂、化肥等等。它们对植物往往都是有毒的。

植物对物理环境的生化适应研究在近代已引起人们很大的兴趣，因为这方面的研究有助于抗旱、抗盐等抗性作物品种的培育，有助于环境污染等的解决，有助于生态环境的改善。

一、植物对气候因素的生化适应

植物对不同气候因素所产生的形态结构上的适应是植物生态学的重要内容，其中最为人所熟悉的例子就是仙人掌和其他多肉植物为了适应沙漠灼热、干燥气候所发生的叶的变态和气孔结构的改变等。但以后人们逐步认识到植物形态结构的适应也常涉及到生化适应，后者的研究从此就开展起来了。这方面的最著名例子就是所谓C₄途径。由于这些内容在其他书籍中已有详细的叙述，故本节就着重介绍植物对于干旱、水涝和低温的生化适应。

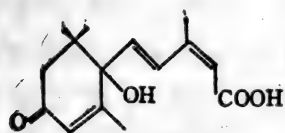
1. 对干旱的适应 植物对干旱的生化适应研究，近来已受到了人们的广泛注意。这种关注的来由是世界范围内土地沙漠化的扩展，据估计世界上已受到和预计会受到沙漠化影

响的面积有 3800 多万平方公里，其中大部分在第三世界。到本世纪末，全世界可能要损失 1/3 的可耕地。我国近数十年来，由于开发利用不当所造成的沙漠化土地也已达 2.7 万平方公里。因此抗旱植物的培育对改善生态环境和发展生产具有急迫的现实意义。

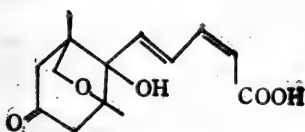
耐旱植物大致可分为两种类型：一种是通过提高保水能力；另一种则是通过增强吸水力来适应干旱。提高保水力的途径之一就是缩短气孔开放时间或是仅在晚间开放。已知植物激素脱落酸能促使气孔关闭，并且已有实验证明抗旱植物组织中含有较多的脱落酸。此外亦发现小麦在发生萎蔫的 4h 内，其脱落酸含量即增加 40 倍，并且继续上升直至 48h。这些实验都说明植物由于生理上的要求而提高脱落酸的含量，从而通过气孔关闭以减少水分的损失。

脱落酸的作用是可逆的；当植物中的水分得到补偿时，它的含量也就恢复到正常水平。植物吸水后脱落酸含量的这种降低已被证明不是由于发生了降解，而是它转化为一种不活动的形式而贮存于叶中，随时可供再次缺水时的需用。现亦已查明，除脱落酸外，至少还有三种含氧倍半萜也能控制气孔的启闭（图 2—1）。这些倍半萜如何控制气孔关闭的机制还不很清楚，但已有证据说明在高粱属中脱落酸是由叶肉细胞叶绿体中释放出来，在缺水时转移到保卫细胞。在这一过程中，反式法呢醇的功能可能不是替代脱落酸，而是改变叶绿体膜的透性从而使脱落酸释放进入细胞质。

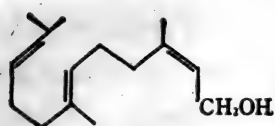
脱落酸的这种生理功能促使人们设想是否可能由此找到一个有效的调节植物水分需求的方法。试验证明：在叶面施



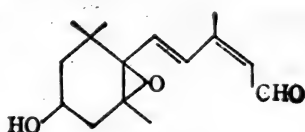
脱落酸



红花菜豆酸



反式法呢醇



黄原素

图 2—1 植物中能使气孔关闭的倍半萜

用脱落酸能有效地使气孔关闭，仅需 $0.02\mu\text{g}/\text{cm}^2$ 的剂量，几天内就足以减少 50% 以上的水分消耗。这样的效果应该说是令人满意的，但实际上却不尽然。这是由于：气孔的关闭固然使植物节约了水分，但也抑制了光合作用中 CO_2 的吸收，如何平衡得失是一个在采用这一技术时应予研究的问题。脱落酸施用后会迅速分解，缺乏持久性，这进一步限制了它的使用。现在人们已开展了应用脱落酸类似物以控制植物水分需求的研究。例如在咖啡上施用脱落酸甲酯的试验说明，这种类似物控制水分损失的效果比脱落酸大大延长了。脱落酸的类似物很多，通过广泛的研究，我们有可能发现较理想的控制植物水分损耗的药剂。

另一方面，有一些研究工作说明植物的抗旱性与其体内的脯氨酸含量有关。以抗旱植物与非抗旱植物比较，前者总含有较高水平的脯氨酸。在大麦中，抗旱性的强弱与其脯氨酸含量间显示出很高的规律性，故可根据其体内的脯氨酸含量来对大麦的抗旱性进行分级。在抗旱植物中，脯氨酸的含量可占体内氨基酸库的30%。以绝对数字来说，如缺水的狗牙根 (*Cynodon dactylon*) 中脯氨酸的含量可达1.2 mg/g干重。脯氨酸在抗旱植物中的作用机制现还不清楚，一个可能是由于脯氨酸是一水溶性物质，其含量的增加就导致渗透压的提高从而提高了细胞的持水力。但这样的设想也不是完全合理的，植物为什么一定要动用脯氨酸而不利用其他更易得的水溶性物质来达到同样目的呢？因此，脯氨酸含量的增加可能只是一种表面现象，在它背后可能还有更为本质的生化过程存在。

2. 对水淹的适应 许多植物能够在其根部受淹的条件下继续生长。不同种的植物对水淹表现出了不同的耐受性，即使在种内，其耐受性也可有不同。

植物根部受淹时在代谢上所面临的一个问题就是其呼吸途径要由有氧向半厌氧状态过渡。这一转变的直接结果是根中由酵解途径生成的丙酮酸部分转化成乙醛，后者在由缺氧条件诱导生成的高水平醇脱氢酶的作用下生成乙醇。乙醇对植物具有毒性，乙醇含量的增加会使非抗性植物遭受损害，甚至死亡。

对植物的耐涝机制现在已提出了一种看法：在抗涝植物中，糖在厌氧条件下不是降解生成有毒的乙醇，而是生成对

细胞无害的苹果酸、乳酸或丙氨酸等（图2—2）。这一看法不仅可由一些动物如爬虫类、鸟类、哺乳类在淹水时会生成上述产物而得到印证，并在植物中也取得了直接的实验证据，如水淹的灯心草 (*Juncus effusus*) 中有苹果酸，黄菖蒲 (*Iris pseudocorus*) 中有莽草酸，灰桤木 (*Alnus incana*) 中有甘油积累。但这一看法还未得到全面的证实，这可能是由于实验条件与天然条件不完全一致所致。并且，既然许多高等植物都已由演化而获得对水淹的适应，那么存在其他的适应机制也完全是可能的。



图 2—2 缺氧条件下酵解作用的可能产物

3. 对低温的适应 许多生物都有在 0°C 以下存活的能力。昆虫对冷害的适应是在体内合成甘油，而高等植物对冷害的适应似乎更为复杂。不过，高等植物对低温的耐受力很可能是和细胞液中糖分的增加有关的。实验证明植物中人工渗入糖类能增强其对霜冻的耐受力。

在不同的耐霜植物中所存在的糖是不同的，常见的有葡

萄糖、果糖和蔗糖，有时还有棉子糖等寡糖。但人们预期与抗低温有关的多元醇如甘油、山梨醇和甘露醇等，除在梔子属、苹果、山梨和石榴中有较高含量外，一般却比较少见。

糖是否在植物的抗低温中具有关键性的作用目前尚不能作出定论，但它们至少可能有两方面的作用：首先它们含量的增加可减少液泡中冰的形成；其次它们可能在原生质中会转化为其他具保护性功能的物质。当然这一问题有待进一步的研究工作予以澄清。

二、植物对土壤因素的生化适应

在不同地区的土壤中常会含有不同的有害成分，如重金属离子，高盐分或其他的有毒离子；在这些地区生长的植物常会对相应的因素产生适应。

1. 对硒的适应 已知世界上有些地区如中亚、澳洲和北美的草原土壤中，水溶性的硒酸盐含量很高。它造成了在这些地区生活的动物中毒甚或死亡。羊中毒后的一个症状是羊毛脱落形成光板羊皮。人们对此进行了深入的研究，把病因一直追踪到它们所摄入的食物上去，事实证明病根确实在此。这是由于生长在这些地区的植物已对硒产生了适应从而在体内累积了多量的这一元素，动物摄食了这种植物就造成中毒。

现已发现豆科植物的黄芪属 (*Astragalus*) 中许多植物已对土壤中的高水平硒产生了适应。例如北美区系约有 500 种黄芪属植物，其中 25 种已对硒产生了适应，其中尤以二沟黄芪 (*A. bisulcatus*) 和窄叶黄芪 (*A. pectinatus*) 体内

所积累的硒更为惊人，可高达 5000ppm，而非适应性植物的含量则低于 5ppm。

动物摄取了对硒产生适应性的植物为什么会中毒呢？

硒和硫同属元素周期系的第六主族，它们的性质相似。这一特点就使硒进入动物体后能替代硫参与氨基酸从而形成含硒蛋白质，这就是硒中毒的生化基础。

当一般的植物吸收了土壤中的硒酸盐后，体内的半胱氨酸和甲硫氨酸即部分为相应的含硒氨基酸所替代。在这两种含硒氨基酸中，尤以含硒半胱氨酸所引起的后果更为严重。这是由于蛋白质分子中的半胱氨酸残基间可以形成-S-S-键，当含硒半胱氨酸替代半胱氨酸后，虽也可以形成相应的-Se-Se-键，但后者不稳定、易断裂，这当然就影响到含有这种氨基酸的蛋白质的结构和功能。

现在的问题是，为什么产生适应性的植物在摄入如此多量的硒以后对自身能不引起任何伤害呢？答案是，已产生适应性的植物能够分别处理进入体内的硫酸盐和硒酸或亚硒酸盐，使前者合成蛋白氨基酸，而使后者合成非蛋白氨基酸类似物而不参与到蛋白质中去（图2—3）。适应性植物中合成的非蛋白氨基酸类似物除上述两种外，还分离到了其他几种，这些氨基酸在合成后即贮存于叶细胞的液泡中，故对其本身无害，而当动物无意中取食后即发生中毒。含硒非蛋白氨基酸类似物还存在于种子中。有趣的是，现有迹象表明硒的存在还对适应性植物的生长具有一定的刺激作用。

2. 对盐分的适应 耐盐植物的培育是又一个为大家所关注的问题。生长于含盐生境中的植物叫做碱生植物，它们已

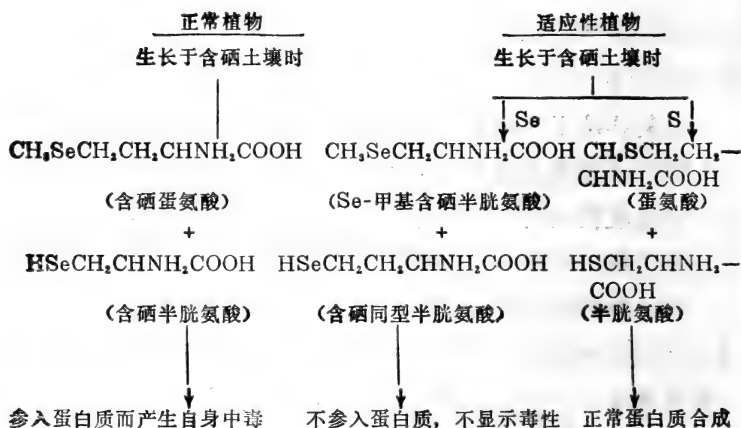


图 2—3 植物对硒的适应

获得对高盐度环境的适应性。高等植物对土壤含盐量的要求非常低，约为几个ppm；当土壤中盐分增加时，植物就会出现中毒症状。对敏感的淡土植物如番茄、豌豆和菜豆等，即便低至0.1%的含盐量也会造成损伤，而真正的盐生植物则可耐很高的盐度，事实上1—2%的盐分对这些植物的生长还具有刺激作用。普通盐土中的含盐量为2—6%，而有些盐生植物可耐受高达20%的盐分。

典型的海岸盐生植物有温带的海石竹(*Armeria maritima*)和海滨车前(*Plantago maritima*)，热带的红树属(*Rhizophora*)、海欖雌属(*Avicennia*)和泰来藻属(*Thalassia*)植物。沙漠盐生植物则有滨藜属(*Atriplex*)的地中海滨藜(*A. halimus*)、海绵质滨藜(*A. spongiosa*)和灌木碱蓬(*Suaeda fruticosa*)等。但盐生植物的定义并不常是清晰的，它们也不是必须生长于盐性生境中。另一方面，

淡土植物对盐分的反应也不是完全相同的,有些植物如番茄、豌豆等特别敏感,而禾草类则具有一定的抗性。

植物对盐分的适应性可以通过三种途径实现:氯化钠积累于液泡中;氯化钠进入体内后被稀释;氯化钠被阻止进入细胞。最近发现盐生植物在生化上有两个特点:脯氨酸和甜菜碱在体内的累积。在盐生植物中,脯氨酸的含量可达淡土植物氨基酸库中正常水平的10倍。在盐生植物海韭菜(*Triglochin maritima*)这一极端情况下,脯氨酸的含量可达其地上部分干重的10—20%。但应该指出存在着例外,少数盐生植物尤其是海滨车前中的脯氨酸含量并未见明显增加。

淡土植物在人为高盐分环境中也可诱发生成高水平的脯氨酸,这一事实就加强了脯氨酸含量在抗盐机制中具有重要意义的看法。事实上,淡土植物和盐生植物两者由非盐性条件逐步转移至高盐分环境中都能诱发脯氨酸含量的逐步增加。脯氨酸含量的增加是植物对盐分的一种适应性反应的观点还得到了下列事实的支持,即内地海石竹群体含有较正常的脯氨酸($1.4\mu\text{mol/g}$ 鲜重),而海岸群体中的含量则高达 $26\mu\text{mol/g}$ 鲜重。

虽然脯氨酸在植物抗盐性中的作用机制还不清楚,但可以认为脯氨酸是由于它的高水溶性产生的渗透效应而使植物细胞能经受土壤中高盐分产生的渗透压。抗旱植物中也有高含量的脯氨酸,这说明抗旱和抗盐可能具有共同的机制。

还有人观察到:植物也通过季铵化合物的累积来解除氯化钠产生的应力。植物中广泛分布的季铵化合物有胆碱和甜菜碱。前者的功能之一是膜脂的组分,而后者则无相应的



作用。测定一系列对盐分具不同敏感性植物中甜菜碱浓度的结果表明，增加盐分能引起甜菜碱的增加，但不影响胆碱的含量。这些测定表明(表2—1)，甜菜碱含量的增加常伴随着脯氨酸水平的提高，但亦有例外。当番茄中脯氨酸含量发生急剧增加时，甜菜碱并无相应的变化。

表 2—1 生长于高盐度和低盐度条件下，植物地上部分的甜菜碱和脯氨酸含量

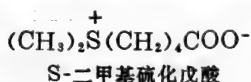
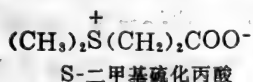
植物类型	植 物	甜菜碱含量 (mg/100g鲜重)		脯氨酸含量 (mg/100g鲜重)	
		低 盐	高 盐	低 盐	高 盐
对盐分敏感的淡土植物	番 茄	2	2	6.9	72
抗盐的淡土植物	“Arimar”大麦	32	158	0.8	22
	无芒虎尾草 (<i>Chloris gayana</i>)	25	106	0.6	48
盐生植物	海绵质滨藜	177	246	1.3	2.0
	同株碱蓬 (<i>Suaeda monoica</i>)	385	462	5.7	3.7

注：低盐条件指标准 Hoagland溶液，高盐条件指含100—500mmolNaCl。

表 2—1 的数据表明盐生植物对盐分的反应中，甜菜碱可能较脯氨酸更为重要。可是也还有些盐生植物，其中虽有脯氨酸积累但无甜菜碱的相应变化。所以人们必须假设植物对盐分的适应具有一种以上的机制。

脯氨酸和甜菜碱是盐生植物适应中所广泛涉及的两个化

合物。但在有些植物中，它们能为其他相关的化合物所替代，这些化合物的分布具有明显的分类学意义。在这些化合物中，特别有兴趣的是两个硫化物（其中的硫为四价）。它们和甜菜碱一样能形成两性离子。这些化合物中还有山梨醇和右旋肌



醇甲醚。以上这些化合物都易溶于水，都是渗压剂。不同植



山梨醇



右旋肌醇甲醚

物所以选择不同的化合物作为渗压剂的原因是一个有兴趣的问题。

最近的一些试验表明，可能大多数盐生植物是通过在细胞质内积累无毒溶质来适应盐分所造成的应力的。这些物质可以平衡由于液泡中无机离子积累所造成的细胞质渗透压的变化，从而对细胞起保护作用。植物体中最普遍的渗压剂就是脯氨酸和甜菜碱，而硫化物和多元醇也具有这一功能。但由于许多植物都能在含盐环境中生存，这就表明完全有可能存在一种以上的适应机制。

3. 重金属的毒性 重金属对植物的毒害是明显的，尤其在一些矿区和为含重金属的工业排放物所污染的地区更显得重要。但有些植物也能对土壤中的重金属离子产生适应。这方面的一个惊人例子就是细弱剪股颖 (*Agrostis tenuis*) 和羊茅 (*Festuca ovina*) 能在重金属矿的废渣上迅速繁殖。细弱剪股颖的一些系甚至能够在含高达 1% 铅的土壤上生

长。这些植物就为我们研究植物对重金属耐受性提供了方便。目前我们对耐受性的确切机制虽还不很清楚，但已获得了一些与此有关的知识。

植物与土壤中的重金属离子首先是在根部接触，所以可以预期在这里会发生一定的生化反应。这一设想已获得证实。试验说明细弱剪股颖根表面的酸性磷酸酯酶已对高浓度的重金属离子产生了适应性，故虽与高浓度的铅接触而仍保持其活性。这种情况可能是根表面存在着同工酶的结果，事实证明耐受品系的内工酶较非耐受品系为多。

重金属离子在透入植物后毒性清除的一种可能机制是细胞壁中存在一些特异蛋白质，它们可与不同的重金属离子整合而使其钝化并贮存在细胞壁中。这一看法已为示踪试验所证实。

也有些植物能适应于除铅以外的其他重金属，但其机制可能不同。例如膀胱麦瓶草(*Silene cucubalus*)中对铜具有抗性的宗，由于具有较大的膜阻力从而减少了铜离子的吸收。对锌来说，宽叶香蒲(*Typha latifolia*)的具有耐受性的种，对锌吸收的阻力不是由于诱导而是固有的，故当在含锌土壤和正常土壤上生长的植物移植于含多量锌的盆钵中时，都能生长得同样良好。植物对不同重金属离子的交叉耐受性还很少见，即对锌具有耐受性的植物常为另一种重金属离子所杀死。对不同重金属的耐受性在遗传上是独立的，所以人们有可能培育出能耐受一种以上重金属的植物。

能耐受重金属的植物已被利用为找矿的指示植物，例如卵叶绒毛藜(*Eriogonum ovalifolium*)为银的指示植物

多花鼠鞭草* (*Hybanthus floribundus*)为镍的指示植物, 黄芪属的一些植物为铀的指示植物等等。

现已发现有些海生植物也能对有毒元素产生适应, 例如澳大利亚海岸的一种鹅掌菜 (*Ecklonia radiata*)能富集砷, 并以有机形态贮存于体内。

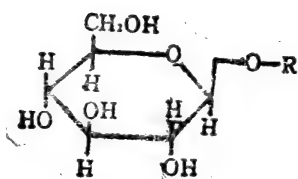
三、植物对人为污染物的解毒

除了天然因素外, 植物还会经受到环境中许多人为因素所产生的压力, 这些人为因素包括工业烟雾、内燃机排出的废气、农业药剂等。由于体内存在着一套有效的对外来物质的解毒机制, 许多植物面临这些外来因素时就能应付裕如。例如 SO_2 是当今的一种严重的环境污染物, 它对植物即使是低浓度也是有毒的。黑麦草 (*Lolium perenne*) 却能生长于工业区, 能耐受大气中高达 $700\mu\text{g}/\text{m}^3$ 的 SO_2 。不过, 它的解毒机制还不清楚。

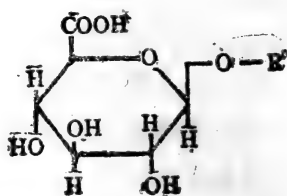
植物对有机化合物的主要解毒反应是形成糖苷等结合物。例如植物体内的酚类物质在糖基转移酶的作用下生成葡萄糖苷, 这时UDPG为葡萄糖基的供体。在动物体内解毒的主要产物则为葡萄糖苷酸, 这一反应由葡萄糖醛酸基转移酶所催化, 供体为UDP-葡萄糖醛酸, 动物的另一个解毒产物为硫酸酯, 硫酸基的供体是PAPS(3'-磷酸腺苷-5'-磷酸硫酸)。植物和动物解毒的目的相同, 就是使外来物质钝化、赋予水溶性, 使其进入植物的液泡或动物的尿中。

环境中的人为污染物的种类很多, 其中有些能直接形成

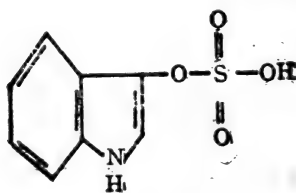
注, 凡有*号的都是自拟译名。



葡萄糖苷

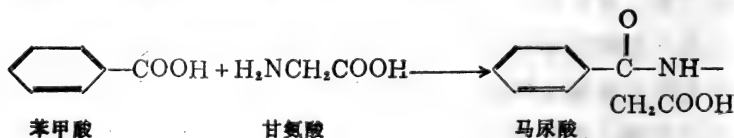


葡萄糖苷酸



硫酸酯

甈合物，而另一些须先经化学改性引入相应的基团后才能形成甈合物。这些化学改性反应有氧化、脱羧、甲基化、酰化等，它们是解毒过程的一部分。生物体中的解毒除了形成糖苷外，还可形成含酰胺键的甈合物，如苯甲酸在动物体内与甘氨酸缩合形成马尿酸而排出体外。



苯甲酸

甘氨酸

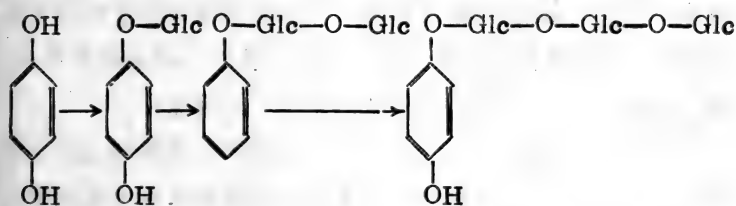
马尿酸

下面就举例讨论几种污染物的解毒过程：

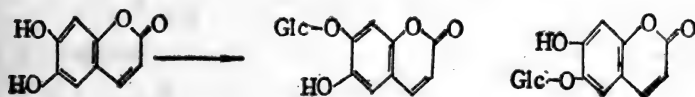
1. 酚的解毒 酚和酚型化合物是一些常见的污染物。无论对动物还是植物，酚都是剧毒的。饲喂试验证明，酚在进入植物体几小时内即形成葡萄糖苷，后者贮存于液泡或被进

一步降解生成 CO_2 。

除了真菌、藻类和细菌外，高等植物都具有使对苯二酚转化为葡萄糖苷的能力。一般形成含一个葡萄糖分子的熊果苷，但在有些植物和有些组织中可以形成更高级的葡萄糖苷，例如在小麦胚中曾分离出二、三葡萄糖苷。含有相邻酚羟基的化合物如七叶亭可以形成异构糖苷，也可甲基化为 7-羟-6-甲氧香豆素并糖苷化为茛菪灵。

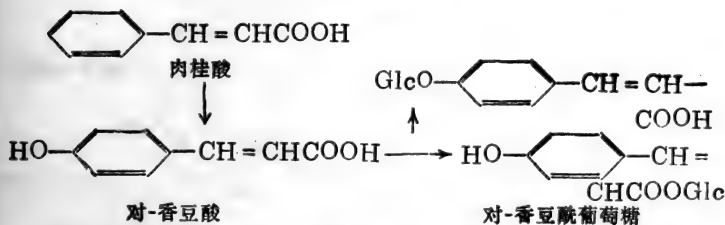


熊果苷



七叶亭

茛菪灵



对-香豆酸

对-香豆酰葡萄糖

图 2—4 植物中酚类的解毒

兼含酚基和羧基的化合物如对-香豆酸的解毒主要是羟基与葡萄糖结合形成葡萄糖酯。当以肉桂酸饲喂植物时，结果只能分离到少量的肉桂酰葡萄糖，而主要产物是对-香豆酸及其随后生成的对-香豆酰葡萄糖（图2—4）。

2. 内吸性杀菌剂的解毒 近年来，内吸性杀菌剂常用以防治作物的霜霉病。这种药剂的作用原理是它对作物本身无毒，但能被保存在组织内以阻止寄生真菌的生长发育。现在有些内吸性杀菌剂可施用于种子，它的作用可持续到整个生长季节。这种杀菌剂显然可能先在体内发生一定的化学反应，是其反应产物对真菌的侵入提供了主要的抗性。

乙菌定是一种广泛使用于大麦的内吸性杀菌剂。示踪试验证明它在大麦叶内的主要解毒过程是侧链先氧化生成醇，然后生成糖苷（图2—5）。

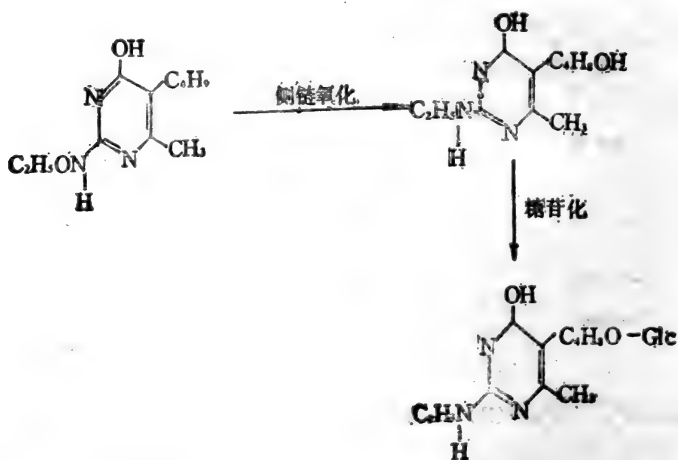
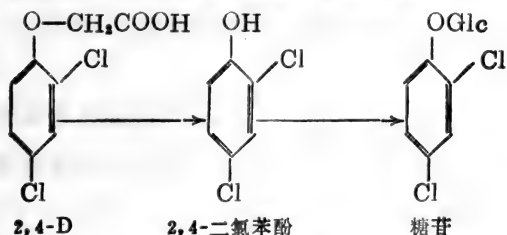


图 2—5 乙菌定的解毒过程

3. 除草剂的解毒 不同植物对除草剂的解毒速率和方式上的差异是选择性除草的原理所在。2,4-D是一种植物生长调节剂, 当它进入小麦、豌豆等作物体内后, 它分子中的侧链即被氧化, 其激素活力也就随之消失。这样生成的2,4-二氯苯酚随后转化为糖苷而被解毒。虽然植物广泛具备降解



2,4-D侧链的能力, 但能迅速进行这一反应的则局限于作物。在杂草中, 有关的酶并不能立即发挥作用, 由于2,4-D是一强力生长素, 过高的浓度就使杂草生长过速而死亡。

灭草隆提供了一个不常见的解毒途径的实例。它在棉花中首先被脱甲基, 然后连接在氮原子上的甲基被氧化为羟甲基, 最后生成糖苷 (图2—6)。

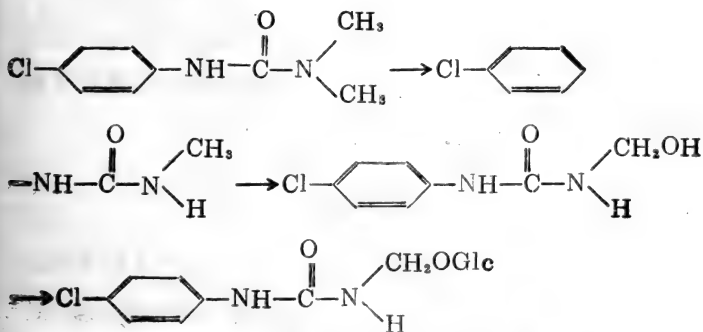


图 2—6 植物中灭草隆的代谢

第三章 植物毒素及其对 动物取食的影响

正如第一章中所指出的，昆虫虽然是植物的毁灭性敌人（蝗灾就是一个著名的例子），为什么地球的许多地区仍然浓密地覆盖着绿色植被呢？

植物之所以对昆虫及其他动物具有吸引力是因为它们能提供取食者所需的各种营养成分。在演化过程中，植物面对昆虫的侵食就通过生成一定的次生物质进行防御，这对昆虫的取食起了制约作用。虽然植物的防御也会迫使昆虫设法克服植物的防御以取得食物，但昆虫中只有一部分能克服植物的生化防御屏障，这样就大大地减轻了昆虫取食所造成的后果并使植物得以繁衍其后代。

植物对动物（包括昆虫）侵食的防御有物理的和化学的两类。植物的化学防御就是本章所要讨论的主题，它是以植物毒素和拒斥物质为基础的。

一、植物毒素

植物毒素可说是一个相对的概念。如果从对人和家畜的有害来说，有毒植物是比较少见的，这些毒素通常是生物碱。但如我们把视野放大些，我们就会发现有些物质对人可能基

本无毒，对其他动物却是剧毒的。在这里，我们讨论的是广义的毒素。同时，一个物质所表现出的毒性也决定于动物在特定时期内所摄取量，年龄和健康状况。例如属于甾类的生物碱——茄碱虽然普遍存在于马铃薯中，但其含量十分微小，所以它实际上没有危险。但当马铃薯暴露于土层上面发绿时，其中的茄碱就大量积累，这时茄碱就构成了真正的危险。

毒素常具有取食拒斥剂的功能，由于植物通常通过视觉或嗅觉性的警戒信号来显示它的存在，因此动物在取食前就可有所察觉。例如，十字花科植物中的毒素是黑芥子硫苷酸，它水解后生成具有刺激性辛辣味的芥子油，这种气味不断地从植物体微微释放出来。生氰糖苷是另一类毒素，它会由水解生成具苦杏仁味的HCN。颠茄浆果有鲜艳的紫黑色，这是它含有颠茄碱毒素的警戒色。不过有些鸟类已适应于这种毒素，这时警戒色就转变为取食讯号了。所以颠茄的色彩具有双重功能。

植物毒素大致可分为两大类，即含氮毒素和非含氮毒素。

1. 含氮毒素 这类毒素的分子中都含有氮。

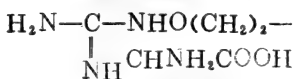
(1) 非蛋白氨基酸：这是一类并非构成蛋白质的氨基酸，它们广泛存在于植物中。它们的结构和一些蛋白氨基酸相似，故它们的毒性可能就在于是蛋白氨基酸的抗代谢物(图3-1)。

现在已检测出的非蛋白氨基酸为数已达300种以上，它们分布在许多不同的科，尤其是豆科植物的种子中。研究得

非蛋白氨基酸



(β-氨基丙氨酸)

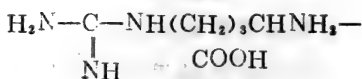


(刀豆氨酸)

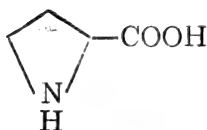
蛋白氨基酸



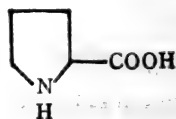
(丙氨酸)



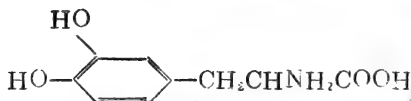
(精氨酸)



(铃兰氨酸)

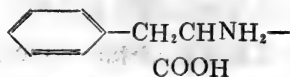


(脯氨酸)



(3,4-二羟基苯丙氨酸)

(L-多巴)



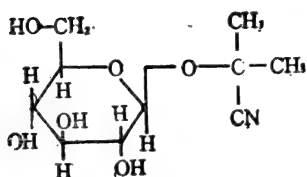
(苯丙氨酸)

图 3—1 一些非蛋白氨基酸和蛋白氨基酸

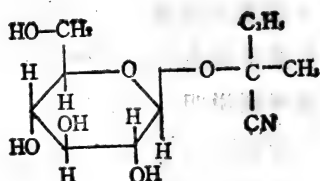
最多的一个非蛋白氨基酸是铃兰氨酸，它是脯氨酸的类似物。它最早是由百合科的铃兰中分离出来的，以后发现它的分布相当广泛。它的毒性是由于它干扰了脯氨酸的合成或利用，它一旦被参入到蛋白质中去，当然也就影响到蛋白质的结构和功能。至于产生这一氨基酸的植物之所以能不受它危害的原因，是由于它们的蛋白质合成机构，尤其是脯氨酰-tRNA 合成酶能识别铃兰氨酸，从而不致参入到蛋白质中去。

豆科植物种子的这种有毒氨基酸的生态学功能现已相当

生氰糖苷分子的糖苷配基是 α -羟腈， R_1 、 R_2 可以是脂肪族或芳香族烃基，也可是氢；而糖基一般为葡萄糖（苦杏仁苷等 5 种生氰糖苷中为二糖）。植物中两个最普遍的生氰糖苷是亚麻苦苷和百脉根苷。

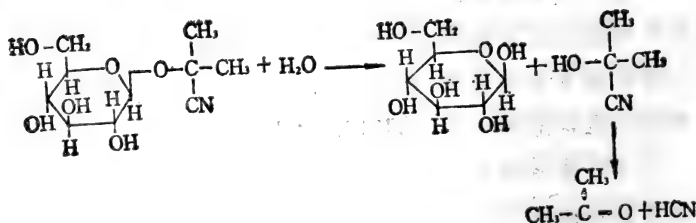


亚麻苦苷

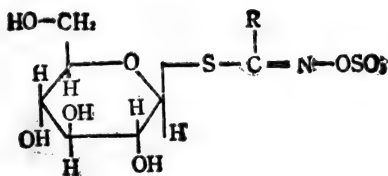


百脉根苷

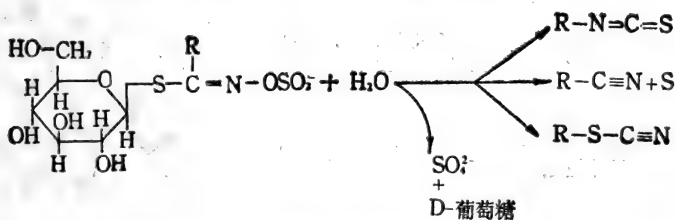
生氰糖苷的毒性在于其水解后生成HCN。HCN能抑制细胞色素氧化酶的活性，昆虫就由于呼吸被抑制而死亡。



(3) β -硫代葡萄糖苷：这是一类在生物合成途径（氨基酸途径）上与生氰糖苷有关的化合物，它有如下的通式：
 β -硫代葡萄糖苷广泛存在于许多作物中，尤其是十字花科中，



它对动物具有毒性。动物的中毒症状是严重胃炎、流涎、腹泻和口部刺激。其毒性实质上是由水解生成的异硫氰酸酯引起的。异硫氰酸酯具发泡作用；异硫氰酸酯会重排生成硫氰



R-为脂肪烃基或苄基

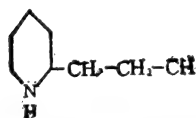
酸酯。后者的危险性更大，会引起动物的甲状腺肿大和亢进。已经证明 β -硫代葡萄糖苷对昆虫是有毒的，北美黑凤蝶



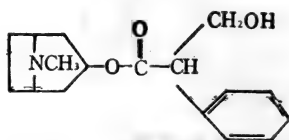
(*Papilis polyxenes*) 当用渗有 β -硫代葡萄糖苷的芹菜叶(其浓度为鲜叶重的 0.1%) 饲喂时即中毒而死。

(4) 生物碱：这是一类最为人们熟知的毒素。已知结构的生物碱约达 5500 种以上，犹待鉴定的新生物碱还很多。生物碱广泛存在于被子植物中，含生物碱的植物约占高等植物的 20%。生物碱的结构具有很大的多样性，如芹叶钩吻(*Conium maculatum*) 中的毒芹碱是单环六氢吡啶衍生

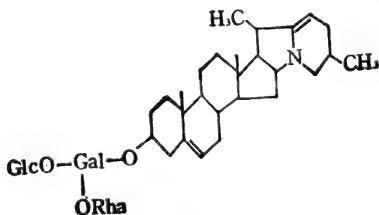
物，而马铃薯中的茄碱和马钱子(*Strychnos nux-vomica*)中的马钱子碱为六环和七环的生物碱(图3—2)。虽然大多



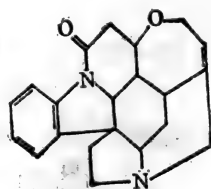
毒芹碱存在于芹叶钩吻中
(伞形科)



阿托品存在于颠茄 (*Atropa belladonna*)中(茄科)



茄碱存在于马铃薯中(茄科)



马钱子碱存在于马钱子中
(马钱子科)

图3—2 几种典型的生物碱

数生物碱当摄入一定数量后都会显示一定的毒性，但不是所有生物碱都是剧毒的，只有阿托品等少数几种才具有很大的危险性。

生物碱对人和家畜等哺乳动物的毒性固已为大家所认识，而它们的致畸效应却是最近才发现的。成年的牛、羊由食料中摄入的生物碱的量一般虽不足以致死，但常能引起后代的先天性畸形。具有这类效应的生物碱有吡咯兹定类、烟碱类、羽扇豆生物碱以及芹叶钩吻中的毒芹碱等。这些畸形

后代常表现为骨骼受损，手指和足趾或上颌出现缺陷，这些家畜的存活率很低。对人类而言，虽然也有人认为孕妇可能会由于过多食用含茄碱的马铃薯而造成包括“脊裂症”在内的骨骼损伤，但人类的先天性缺陷与膳食之间的关系是一个复杂的问题，现在还远不能对马铃薯成分的可能致畸效应提出结论性的看法。

(5) 多肽和蛋白质：一般的植物蛋白都是无毒的，但也有些蛋白质对动物有很大的危险性。相思豆种子中的主要蛋白红豆素就是一个例子，它对人的致死量约为半毫克。另一个著名的毒蛋白是蓖麻蛋白，它对小鼠的致死剂量为 $0.001\mu\text{g}$ 蓖麻蛋白氮/克体重。

许多豆科植物种子中含有称为蛋白酶抑制剂的蛋白质，例如大豆含有胰蛋白酶抑制剂。这些蛋白质对植物所起的保护作用可能在于它们的存在降低了含有这种蛋白质的种子对动物的营养价值。另一类应该一提的蛋白质是凝集素，它们广泛存在于植物和其他生物中；它们名称的来由是由于能凝集红细胞。它们的生态学功能已得到一些实验证据的支持，例如现已发现麦胚凝集素能抑制一些细胞壁中含几丁质的真菌的生长，因而它可能在真菌和其他含几丁质的植物病原体对麦种的侵袭中起保护作用。

植物的上述蛋白质究竟在多大程度上具有保护功能实际上还没有很好研究，上述的讨论仅说明了一种可能性。此外，多肽也可能有相类似的功能，如槲寄生 (*Viscum album*) 中的粘毒素和毒鹅膏 (*Amanita phalloides*) 中的鹅膏蕈碱。

2. 非含氮毒素 这类毒素的分子中不含氮。属于这类毒素的有类萜、类黄酮、醌类等 (表 3—1)。

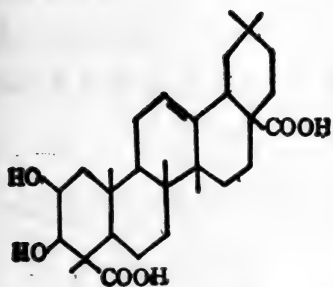
表 3—1 植物的一些非含氮毒素

类 别	例 子	毒 性
强 心 苷	夹竹桃科尖药木属 (<i>Acokanthera ouabaio</i>) 中的乌本苷	心脏毒物, 对大鼠的LD ₅₀ 为17.2μg/kg
皂 角 苷	苜蓿 (<i>Medicago sativa</i>) 中的苜蓿酸	鱼类, 昆虫
类 黄 酮	鱼藤属 (<i>Derris</i>) 根中的鱼藤酮	昆虫和鱼类为主
醌 类	穿叶连翘 (<i>Hypericum perforatum</i>) 中的金丝桃萹酮	哺乳动物
多 炔 类	毒芹 (<i>Cicuta virosa</i>) 根中的毒芹素, 藏红花色水芹 (<i>Oenanthe crocata</i>) 中的藏红毒素	哺乳动物
黄曲霉毒素	黄曲霉 (<i>Aspergillus flavus</i>) 污染的花生中的黄曲霉毒素B	鸟类和哺乳类

这些毒素的分子结构差异很大。结构最简单的毒素是氟乙酸, 它的毒性在于能抑制三羧酸循环, 它对人的致死量为2—5mg/kg 体重。它在体内形成氟代柠檬酸, 由于乌头酸酶不能以之作为底物, 故三羧酸循环即行停止。

多数毒素的结构比较复杂 (图 3—3)。皂角苷和强心苷是类萜中的两类毒性显著的物质。虽然对强心苷的作用已有了一定的认识, 但整个来说类萜的生态学仍待作深入的研究。

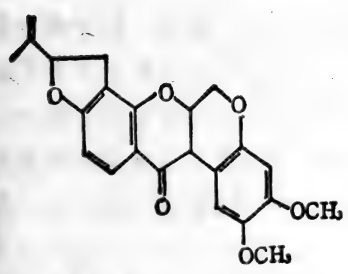
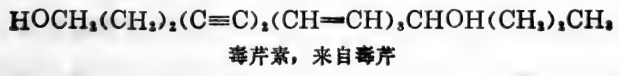
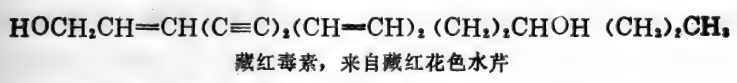
有些非含氮毒素如金丝桃萹酮能引起家畜的光敏作用。它被动物吸收后即进入体表循环系统, 因此当动物曝晒日光后即引起日灾和其他损伤, 导致皮肤的严重坏死, 最后发生



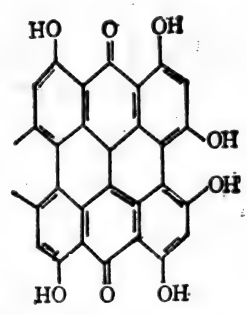
菟蓿酸，存在于苜蓿中



补骨脂，来自伞形科植物



鱼藤酮，来自鱼藤

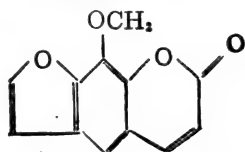


金丝桃萘酮，来自穿叶连翘

图 3—3 一些非含氮毒素的结构

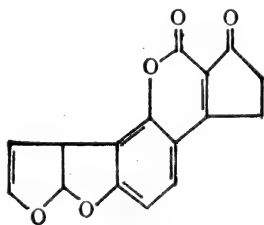
感染而饿死。属呋喃吡香豆素的补骨脂，是另一个光动力物质，它在伞形科植物中的含量丰富（光动力物质常是一种色素，在动物体内能吸收光并使能量通过一定的机制转移给靶

分子，从而使后者易于发生氧化作用)。当羊取食含补骨烯的春茺萎菜 (*Cymopterus watsonii*) 就产生光敏现象。欧防风 (*Pastinaca sativa*) 中含另一个呋喃吡香豆素化合物——黄原毒素，它的结构是：

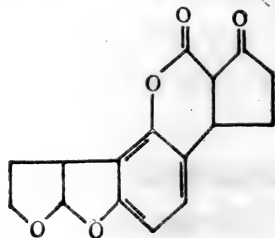


当以这一化合物在白天饲喂粘虫 (*Spodoptera uridania*) 的幼虫时，幼虫全部死亡；当以同一化合物在黑暗中饲喂时，幼虫便有40%存活。不过有些昆虫已能克服这一障碍，即在取食前先使叶片卷起来以避免日光对其中所含毒素的作用。最近还发现一些多呋类和噻吩类物质也能通过光敏作用使动物中毒。

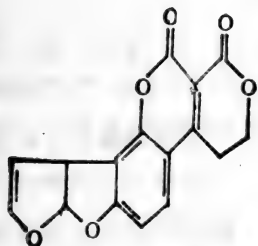
黄曲霉毒素是一类微生物来源的植物毒素，最早是在黄曲霉感染的花生中发现的，家禽取食这种花生后就产生病变而死亡。黄曲霉毒素是黄曲霉在花生等上面生长时所生成的一系列含氧杂环化合物；黄曲霉毒素至少有4种，即黄曲霉毒素B₁、B₂、G₁和G₂、B₁是具有代表性的一种 (图3-4)。



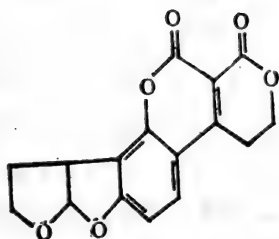
黄曲霉毒素B₁



黄曲霉毒素B₂



黄曲霉毒素G₁



黄曲霉毒素G₂

图 3—4 四种黄曲霉毒素的化学结构

黄曲霉毒素对高等动物是致癌物质，主要引起肝损伤而死亡。它的以毫克/公斤体重表示的LD₅₀是：鸭 0.35，狗 0.5，小鼠 6.0。LD₅₀是指在给定时间内，使一组实验动物的50%死亡的细菌、病毒或毒物的剂量。虽然猪和牛都会由摄入黄曲霉毒素而受害，但相对而言羊不易受到影响。

在由黄曲霉污染的花生中发现了黄曲霉毒素后，人们证明其他许多真菌在感染植物产品后都能生成一些相似的毒素，现在人们一般把它们通称为菌毒。菌毒的发现说明植物性食物的污染物对人类是一个重大的威胁。这些毒素在自然生态系中是否具有重要意义现虽尚不清楚，但高等植物与许多低等植物共生这一事实至少提示：高等植物是为了保护自己免受动物的侵袭而在其组织中容纳一种能制造致命毒素的真菌或细菌的。

至今所提到的毒素都是针对高等动物的，但也有许多植物毒素是用以防卫昆虫袭击的；鱼藤酮和除虫菊素就是两个

著名的来自植物的杀虫剂。此外，路丁、槲皮素和异槲皮素等一些黄酮醇苷对昆虫也有一定的毒性。

3. 毒素在动物体内的命运 大多数植物毒素在进入动物体后会发生代谢转化，这种代谢是解毒的一部分，代表动物体消除有害物质的一种努力。这种代谢产物还会被轭合以增加水溶性和进一步消除毒性，最后随尿或粪排出。动物体内的这种解毒系统可以是原来就存在的，也可以由摄入毒素后诱导形成的。由此可见，一种毒素对动物的毒性是和其解毒系统是否有效有关的，即同一种毒素对缺乏解毒系统的动物显示出毒性，而对具解毒系统的动物却是无毒的。因此解毒过程的知识是讨论植物毒素生态学意义时所必需的。

和植物一样，动物解毒作用的一个重要步骤就是增加脂溶性物质的水溶性。为此目的，毒素通过所谓第一阶段酶而转化为可以与糖或硫酸根轭合的代谢物。第一阶段酶中最重要的是单加氧酶，它们存在于肝脏微粒体中并以细胞色素P-450为电子载体。这些能催化许多氧化反应的酶常称为混合功能氧化酶。例如苯进入动物体后即被氧化为苯酚，最后形成葡萄糖苷酸。实验证明，食料中加入 α -萜烯等次生物质后，植食性昆虫体内即迅速诱导生成混合功能氧化酶。除了混合功能氧化酶外，第一阶段酶还包括涉及还原和水解反应的酶。

解毒的第二阶段是使由第一阶段生成的代谢产物或本来带有适当基团的外来物质生成轭合物。这一阶段所涉及的酶主要为转移酶和作为能源的活性核苷酸中间产物（如UDPG）。在哺乳动物和其他脊椎动物中，最普通的轭合物

是葡萄糖苷酸，或硫酸苯酯，但与甘氨酸或鸟氨酸等氨基酸生成轭合物也是常见的（图 3—5）。昆虫中，常见的是通过生成葡萄糖苷，有时也生成硫酸和磷酸酯。

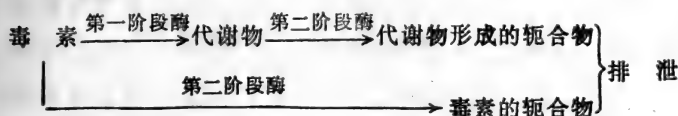


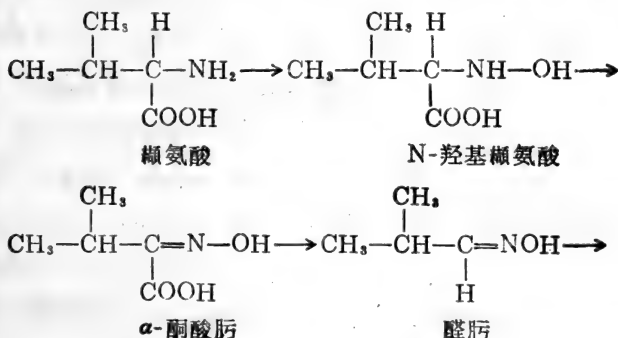
图 3—5 哺乳动物解毒作用的大致过程

最后阶段是轭合物由尿或粪便中排出，排出化合物的分子大小是决定排出途径的主要因素。

二、生氰糖苷和车轴草及蜗牛

生氰糖苷是植物毒素影响植物—动物交互作用的一个最奇妙的例子。

生氰糖苷是一类水解后能生成 HCN 的糖苷。它在植物体内是由氨基酸合成的，例如亚麻苦苷的大致合成途径如图 3—6。氨基酸是合成蛋白质的原料，植物为什么耗用如此宝贵的物质于合成生氰糖苷呢？这一事实本身就说明生氰糖



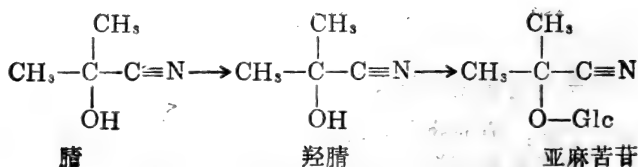


图 3—6 亚麻苦苷的生物合成途径

苷本身可能是有一定功能的。

白车轴草 (*Trifolium repens*) 和牛角花 (*Lotus corniculatus*) 是蛞蝓和蜗牛常以它们为食的两种温带草原中常见的含生氰糖苷的植物。生长在不同地区的这两种植物含生氰糖苷的频率是不同的，并且与它们的遗传特性有关，这就使生氰糖苷的生态学意义很容易与这两种植物的遗传特性联系起来。

遗传育种试验说明植物的生氰作用是由G和E两个基因所控制的，G控制生氰糖苷的合成而E控制相应酶的合成。因此自然群体的基因型可以用GE、Ge、gE和ge来表示。而其表型可以用生氰糖苷在特异性酶作用下生成的HCN遇苦味酸后即呈现黄、红到棕色这一简单的化学方法来鉴定。

应用这一方法，人们发现欧洲不同地区的白车轴草和牛角花群体的生氰作用频率和冬季等温线之间存在着明显的相关性。在英国的群体中，生氰作用频率达70—95%，当地一月的气温在5℃以上；在俄罗斯中部，当地冬季的气温非常低，群体都属非生氰型；在中部欧洲，冬季气温和生氰作用都居两者之间。

对这一情况的一个可能解释是：在英国的气候条件下，以这两种植物为食的蛞蝓和蜗牛全年活动，两种植物在春季

形成的幼苗非常脆弱，很易受到它们的侵袭，生氰作用的形成有利于阻遏蛭螭和蜗牛对该两种植物的侵食。在俄罗斯群体中的生氰作用非常低，这是由于当地冬季气温非常低，这就迫使蛭螭和蜗牛冬眠，当其转而活动时，植物已长出足够的叶组织，生氰作用的保护就不再是重要的了。中部欧洲的情况正好居于两者之间。

以上情况有力地说明车轴草和蜗牛之间的生化交互作用是在演化过程中形成的，植物之所以耗用宝贵的氨基酸生成生氰糖苷是为了争取生存，也说明了环境压力（冬季温度）对生氰作用的形成所产生的影响。

但现在也有证据说明有些蛭螭和蜗牛已对 HCN 产生了适应，这种情况也存在于牛、羊等家畜中。解毒是通过硫氰酸酶使 CN^- 转变为 CNS^- ，所需的硫来自 β - 巯基丙酮酸。实



验说明非适应性的羊能为 2.4mg/kg 体重的 HCN 所杀死，已产生适应性的羊则能耐受高达 15—50mg/kg 体重的 HCN。以上情况说明哺乳动物只是在一次大量取食生氰植物时才会死亡。

其他植物中生氰糖苷的生态学功能也已有所研究。

虽然生氰植物对大多数昆虫没有明显地显示出阻食作用，但有证据说明它在有些植物生命周期的某一阶段也具有保护作用。如蝗虫对高粱的嫩叶第一次咬食后常随即放弃，但能取食老叶。这是由于嫩叶能迅速释放 HCN，而老叶释放 HCN 的速度要慢得多。

HCN的保护作用亦存在于动物中，如马陆用生成HCN的方法来防止蚂蚁的袭击。有些具红警戒色的蛾类也会生成HCN来保卫自己。

三、马利筋、普累克西普斑蝶 和蓝背桤鸟间的交互作用

马利筋 (*Asclepias curassavica*) 是一种能产生乳汁的草本植物，俗名乳草。马利筋中含有对昆虫和高等动物都有毒的强心甘，可是普累克西普斑蝶 (*Danaus plexippus*) 专以马利筋为食，它由此取得所需的营养物质及为了防御蓝背桤鸟 (*Cyanocitta cristatabromia*) 掠食所需的化学武器——强心甘。因此，马利筋、普累克西普斑蝶和蓝背桤鸟间构成了一种复杂的生化交互作用。

马利筋、普累克西普斑蝶和蓝背桤鸟间的这种交互作用是植物—动物相辅进化的一个经典例子。在这一关系中，次生物质具有关键性的作用。这也是一个昆虫利用植物毒素以防御更高一级掠食者的有趣事例，并且这还涉及到昆虫的模拟警戒色。

这是一种比较复杂的交互作用，它涉及到好几种生物，
植物 马利筋，马利筋属 (萝藦科) 的其他种，欧洲夹竹桃 (*Nerium oleander*)。

昆虫 普累克西普斑蝶和其他 4 种斑蝶；其他小昆虫。

鸟 蓝背桤鸟。

这一连串的生物通过下述事件而联系在一起。

(1) 马利筋组织中生成了好几种强心甘作为对昆虫取

食的防御。这些物质对高等动物既具苦味又有毒性。

(2) 普累克西普斑蝶的幼虫学会适应这些毒素，并把这些毒素在取食过程中掩匿和安全地储藏在体内。马利筋成了斑蝶幼虫所喜爱的食物。

(3) 斑蝶成虫飞离寄主植物，其体内储存的强心甘成了它们的保护性物质。

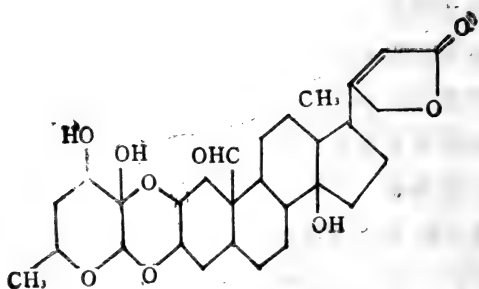
(4) 蓝背桤鸟试以斑蝶为食，结果由于吃进了强心甘而感到满口苦味，并引起呕吐。

(5) 蓝背桤鸟遇到第二只斑蝶时就嫌恶地离去，因为它已把斑蝶的鲜艳色彩和苦味的强心甘联系在一起了。蓝背桤鸟就避不取食普累克西普斑蝶和其他具有相同警戒色的蝴蝶。

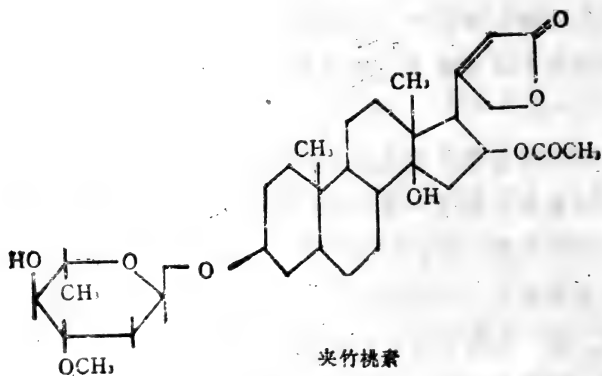
实际情况较此更为复杂。例如蓝背桤鸟以警戒色和有毒物质联系在一起这一事实意味着单凭色彩就可为昆虫提供一定的保护作用。人们对此进行了计算，结果表明在任何供试的斑蝶群体中，只要有50%个体含有毒素就足以对全体提供保护。这一生物学设计可能是一种对下述事实所提供的安全系数：即寄主植物一年内所合成和向昆虫提供的毒素的量和质都不是固定的，这就使斑蝶体内的强心甘会随季节和寄主植物的种而异，即斑蝶体内的强心甘含量并不总是100%都达到要求的。

寄主植物合成的强心甘有好多种，它们都会进入昆虫体内，例如在由马利筋喂养的斑蝶中已分离出至少有10种强心甘。图3—7列出了两种强心甘的结构。

对普累克西普斑蝶提供保护的强心甘的作用也延伸到了



牛角瓜素



夹竹桃素

图 3—7 两种强心苷的结构

赖马利筋为生的其他昆虫上去。并且虽然有些蝶类并不赖马利筋为生又不藏匿毒素，它们也会由于模拟斑蝶的色型而获得保护。

最后还有一个应予回答的问题是，既然取食的斑蝶是植物毒素的主要受益者，为什么寄主植物仍然要继续合成强心苷呢。简单的答案是毒素的产生不仅是为植物对昆虫，也对

其他动物的侵食提供保护，例如牛就不愿取食这种植物。

四、昆虫的取食和植物的防御

昆虫的取食习性是一个研究得比较深入的领域。它为生态生物化学的讨论提供了丰富多彩的例证。

植物对昆虫取食在生化上的防御就是合成多种多样的次生代谢产物。实际上植物只要合成一种次生物质，不管是生物碱、类萜还是类黄酮就可产生所需的毒性。不过植物也常常生成几个同类和结构上相关的化合物，这可能是一种增效作用，即一种物质加强了另一种物质的有效性。

为了拒斥昆虫的取食，植物不一定要合成对昆虫具有高度毒性的物质，合成一种具有不愉快气味和滋味的化合物也具相同的效果。降低植物的营养价值也是对大多数昆虫取食的有效屏障，例如单宁就是具有这一效应的物质。

讨论昆虫取食习性时的两个常用名词是引诱剂（或取食刺激剂）或拒斥剂（或取食毒素）。但这些概念容易引起混乱，即同一物质对一种昆虫可以是引诱剂，但对另一种昆虫却是拒斥剂。这种表面的矛盾如根据相辅进化的观点就完全可以理解。如第一章中有关相辅进化一节中所指出的十字花科植物中的 β -硫代葡萄糖苷就是这方面的著名例子。但不论引诱剂还是拒斥剂都是植物对昆虫的防御，即便是对已产生适应性的昆虫仍然具有危险性。

大多数昆虫是植食性的，它们能够区别不同的植物。根据它们所取食的植物种类，昆虫可分为杂食性、寡食性和单食性的。

杂食性昆虫取食各种它们所能得到的植物。蝗虫就属于这一类，但即便是这类昆虫也仍显示出一定的取食习性上的差异。寡食性昆虫是一类仅取食属于一个或少数几个属或科中少数相关种植物的昆虫，它们占植食性昆虫的大部分。除了营养需要外，它们对食物的选择还为其他因素所决定。前述的斑蝶就是一个例子，它几乎完全取食夹竹桃科和萝藦科植物。大多数蚜虫也是寡食性的。单食性昆虫仅取食一种植物，桑蚕就是这方面的最著名例子。这种单一的食性可能是种类贫乏的植物区系所强加于生活在该生境中的昆虫的。

现在一般都认为决定植食性昆虫食性的因素包括植物的营养价值和其他次生成分两方面，但这两方面的相对重要性是随昆虫而异的。由于植物的营养价值基本上是相似的，所以次生物质成分就常成为择食的决定性因素。但我们亦不能因此而认为植物组织的营养因素总是不重要的。由于叶组织中蛋白质含量低并随叶龄而有较大的变化，这时氮的供应就成了控制昆虫群体生长和繁殖的主要决定因素。

昆虫在味觉上的主要反应是甜味，而普通存在于叶组织中的糖正是昆虫的一种主要的营养要素。昆虫在营养上的其他主要需求是氮、维生素、磷脂和微量元素。甾醇对昆虫的变态也是必要的。

五、昆虫的取食引诱剂

人们对昆虫的取食引诱剂已进行了广泛的研究，它们涉及到各种次生物质（表3—2）。

表 3—2 作为取食引诱剂的次生物质

昆虫的纲和种	寄主植物	引 诱 剂
野虫		
菜 蚜 (<i>Brevicoryne brassicae</i>)	甘 蓝 (<i>Brassica campestris</i>)	硫代葡萄糖苷, 黑芥子硫苷酸
无网长管蚜 (<i>Acyrtosiphon spartii</i>)	金 雀 花 (<i>Sarothamnus scoparius</i>)	生物碱, 鹰爪豆碱
甲虫		
黄瓜十一星叶甲 (<i>Diabrotica undecimpunctata</i>)	西 瓜 (<i>Citrullus vulgaris</i>)	类三萜, 葫芦素
地中海棘胫小蠹 (<i>Scolytus mediterraneus</i>)	櫻桃属的一些种 (<i>Prunus spp.</i>)	类黄酮, 毒叶素, 松配质二氢萜非醇
波纹棘胫小蠹 (<i>S. multistriatus</i>)	欧 洲 榆 (<i>Ulmus europea</i>)	类黄酮, 儿茶酸-7-木糖苷, 类三萜, 二十六酸羽扇酯
蝴蝶		
凤 蝶 (<i>Papilio ajax</i>)	茴 香 (<i>Foeniculum vulgare</i>)	各种香精油
甘蓝粉蝶 (<i>Pieris brassicae</i>)	甘 蓝 (<i>Brassica campestris</i>)	硫代葡萄糖苷, 黑芥子硫苷酸
蛾		
桑 蚕 (<i>Bombyx mori</i>)	黑 桑 (<i>Morus nigra</i>)	类黄酮和香精油
梓 天 蛾 (<i>Geratomia catalpae</i>)	梓树属的一些种 (<i>Catalpa spp.</i>)	各种萜烯萜苷
谷象		
草木樨根瘤象甲 (<i>Sitona cylindricollis</i>)	白花草木樨 (<i>Melilotus alba</i>)	香豆素

由上表可见, 昆虫的取食引诱剂几乎涉及到每一类次生物质, 其中包括毒素和具有拒斥性的物质。并且在多数情况

下取食引诱剂常包括一种以上的化合物。例如梓天蛾的引诱剂多达14种。

下面就通过几个具体例子来进一步讨论这一问题。

1. 桑蚕的取食 我国是养蚕业的发源地，茧丝生产在我国的经济中占有相当重要的地位。由于桑蚕的经济价值，人们对它的饲养和取食已有了深入的研究。

桑蚕仅以白桑和黑桑为食料。在桑蚕的这一专一性取食行为中涉及到许多物质，它们大致可分为三类（表3—3）。

表 3—3 与桑蚕取食有关的桑叶成分

引 诱 剂	咬 食 因 子	吞 咽 因 子
香精油	类黄酮	无机成分
柠檬醛	异槲皮素	硅酸盐
乙酸萜品酯	桑色素	磷酸盐
乙酸哩哪酯	类萜	细胞壁成分
哩哪醇	谷甾醇	纤维素
β, γ -己烯醇	糖类	
	蔗糖	
	肌醇	

与蚕取食有关的第一类物质是桑叶中的嗅觉引诱剂，它是单萜的混合物。这类物质包括柠檬醛、乙酸萜品酯、乙酸哩哪醇和哩哪醇（图3—8）。当桑蚕到达3cm以内的距离时，这些单萜混合物就吸引蚕趋向桑叶。当蚕的头部感觉接受器被切除后，蚕由于失去了辨别力就会咬食几乎所有提供给它的植物。

与蚕取食有关的第二类物质就是咬食因子。它们能进一

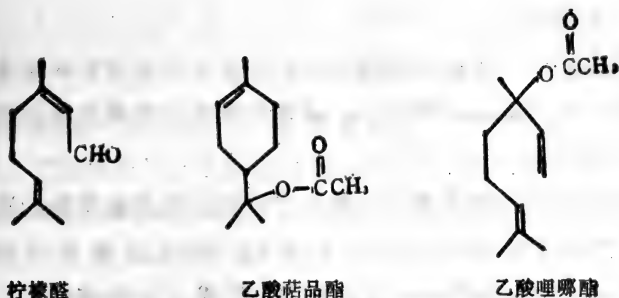
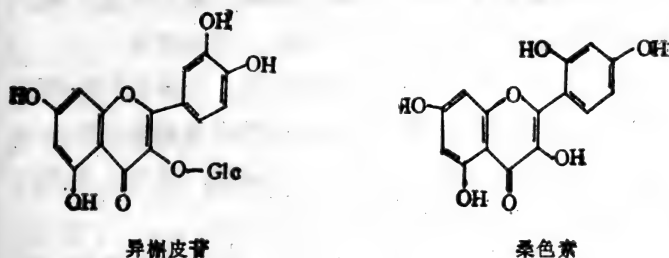


图 3—8 桑叶中的单萜

步刺激蚕咬食桑叶。这类物质中的蔗糖，肌醇和谷甾醇是食料中的必需成分，它们也是大多数昆虫的共同咬食刺激剂，桑色素和异槲皮苷不是食料的必需成分，异槲皮苷相当普遍地存在于被子植物的叶片中，而桑色素则仅限于桑叶中。异槲皮苷和桑色素作为咬食因子在结构上的要求可说是绝对的，



如在饲料中代以其他结构上十分相似的化合物时都不能使蚕产生取食反应。事实上，如以异槲皮苷中的葡萄糖改为鼠李糖或芸香糖，它就触发昆虫拒斥剂的感受器而成为拒斥剂。这种味觉特性发生逆转的例子也存在于其他结构类型的化合物中，如L-丙氨酸是欧洲玉米钻心虫的取食引诱剂，而它的异

构体 β -丙氨酸却是一种阻食剂。

蚕取食的最后阶段是吞咽动作，许多化学物质如纤维素和无机盐等都是蚕的吞咽因子。这些物质通过充填昆虫的消化道而提供刺激。

蚕仅选择桑叶为其食料一事，间接地说明其他植物的次生成分可能具有拒斥性并且是有害的。最近发现落羽松 (*Taxodium distichum*) 所含的挥发性成分 2-呋喃甲醛，当其浓度仅为 1ppm 时即能抑制蚕的幼虫生长并产生毒性。2-呋喃甲醛是一强力的杀菌剂，它对蚕生长的抑制作用可能是它抑制了肠道微生物从而减弱了肠道微生物对蚕的营养和消化所作出的贡献。

蚕的取食的研究成果已得到了实际应用。人们根据蚕取食的要求制作了人工饲料，并取得了成功。这就为延长蚕的饲养季节，实现养蚕工厂化，提高蚕茧的产量和质量开拓了新途径。这方面的工作在国内也已取得了很大进展。

2. 十字花科植物中的昆虫取食引诱剂 十字花科植物中的 β -硫代葡萄糖苷是一个研究得较多的具有生态学功能的植物成分。它对大多数动物来说是取食拒斥剂，但对十字花科植物的害虫来说却是取食引诱剂。

在十字花科植物中存在着许多不同的硫代葡萄糖苷，但黑芥子硫苷酸是其中主要的一种。它不仅是一种拒斥剂，其本身也是一种毒素。但对甘蓝粉蝶和甘蓝蚜等来说，它由于昆虫已产生了适应而变为引诱剂了。饲喂试验说明有两个主要的化学因素控制了甘蓝蚜的取食行为，即植物叶子中黑芥子硫苷酸的浓度和各种游离氨基酸的平衡。

当甘蓝蚜到达新的生活场所时，它们也可能停留在非寄主植物上，但当它们把吸器插入植物组织并发现没有黑芥子硫苷酸时，它们立即飞开，当甘蓝蚜一旦停留在寄主植物上时，它们就被黑芥子硫苷酸引导到适当的部位上去。甘蓝蚜避免在寄主植物的嫩组织上取食，因嫩组织的黑芥子硫苷酸的浓度很高。甘蓝蚜喜爱在含中等水平黑芥子硫苷酸的比较成熟的叶片上取食。它们也回避衰老的植物，这并不是由于其中黑芥子硫苷酸含量低，而是由于其中氨基酸平衡的改变。除了其他因素外，老叶含有高于平均量的 γ -氨基丁酸，蚜虫似乎能检测出 γ -氨基丁酸和其他氨基酸含量的改变。

蚜虫对植物组织的化学成分如引诱剂的绝对浓度和营养因子，尤其是氨基酸的平衡是高度敏感的。

其他许多取食十字花科植物的昆虫也为硫代葡萄糖苷所引诱。不过几乎全部昆虫的取食都对同一科植物中的一些种，甚至一个种显示偏爱。这虽然部分可由硫代葡萄糖苷成分的变化来说明，但现在有充分证据说明十字花科中的其他成分也在起作用。硫代葡萄糖苷可以和其他的引诱剂或阻食剂联合起作用。单食性的辣根甲虫 (*Phyllotreta armoracea*) 属于上述的第一种情况，它仅取食辣根。它的取食行为是由黑芥子硫苷酸以及另两种特异性的引诱剂——堪非醇和槲皮酮-3-木糖基半乳糖苷的联合作用所决定的。槲皮酮-3-木糖基半乳糖苷是辣根所特有的，其中的二糖基结构如有改变，其效应也就减弱，这说明分子中的二糖基在决定生态学效应时是重要的。实验已经证明槲皮酮-3-木糖基半乳糖苷是黑芥子硫苷酸的增效剂。

寡食性的芜菁淡足跳甲 (*Phyllotreta nemorum*) 属于第二种情况。它们喜爱取食萝卜或芜菁叶子但避而不食屈曲花 (*Iberis amara*) 的叶子。拒绝取食意味着取食抑制剂的存在，事实上确已在这一植物中检测到了在十字花科中罕见的毒素——葫芦素。葫芦科中的葫芦素和十字花科中的硫代葡萄糖苷对各自的已产生适应的昆虫是引诱剂，而对非适应的昆虫则是抑制剂。屈曲花同时含硫代葡萄糖苷和葫芦素，这就使它能避免已对硫代葡萄糖苷产生适应的昆虫的取食。

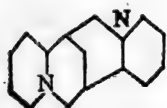
由此人们可以设想十字花科中的其他植物也可以从其他科“借用”取食抑制剂。事实确是如此，十字花科中的桂竹香属 (*Cheiranthus*) 和糖芥属 (*Erysimum*) 中含有萝藦科 (*Asclepiadaceae*) 和夹竹桃科 (*Apocynaceae*) 中所含有的苦味毒素——强心甘，甲虫就因此拒绝取食这些食物。

3. 其他引诱剂 植物的每一种次生成分都可能是特定的植物—昆虫交互作用中的取食引诱剂。例如金雀花 (*Cytisus scoparius*) 中的有毒的生物碱鹰爪豆碱 (图3—9)，是金雀花蚜虫的取食引诱剂。由于鹰爪豆碱的含量随植物的生活周期而变，因此蚜虫在春季以嫩枝为食，夏季就转移到花芽和果荚上去。

香精油不仅对桑蚕，也可能是其他许多寡食性昆虫的引诱剂。实验证明，以伞形科植物为食物的黄凤蝶至少对相应植物香精油中的8种成分是敏感的。这些成分中除了单萜和倍半萜外，还有苯丙基类化合物，后者对引诱昆虫取食也是有作用的。存在于胡萝卜叶中的苯丙基类化合物——甲基异

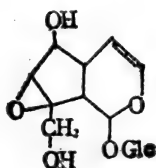
丁子香酚是胡萝卜根蝇的取食刺激剂。另一个存在于许多伞形科植物果、叶或根中的苯丙基类化合物豆蔻醚对人具有致幻作用，它也是专门取食伞形科植物的一些蝶类的引诱剂。

生物碱



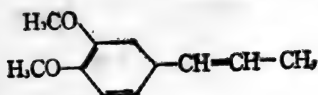
腐瓜豆碱

琉蚁萜苷

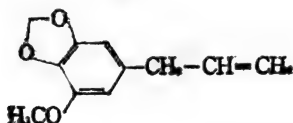


梓醇

苯丙基类化合物



甲基异丁子香酚



豆蔻醚

图 3—9 一些典型的昆虫引诱剂

其他许多类萜化合物也是取食引诱剂。依靠梓树（紫葳科）叶生活的梓天蛾（*Ceratomia catalpae*）的取食是一个复杂的交互作用，它涉及到包括梓醇在内的15种琉蚁萜苷。一个有趣的现象是，存在于唇形科的荆芥（*Nepeta cataria*）中的单萜内酯——假荆芥内酯对家猫是一种嗅觉引诱剂。因此，具同类结构的化合物可以是植物—昆虫或植物—哺乳动物交互作用的嗅觉引诱剂。

除桑树外，其他植物中的类黄酮也常是昆虫的取食引诱

剂。6-甲氧基毛地黄黄酮-7-鼠李糖苷是 *Agasicles* 属甲虫取食喜旱莲子草 (*Alternanthera phylloxeroides*) 的引诱剂；儿茶酸-7-木糖苷是榆树皮甲虫取食榆树皮的引诱剂，但它是与存在于榆树表面的类三萜——二十六酸羽扇酯联合起作用的。

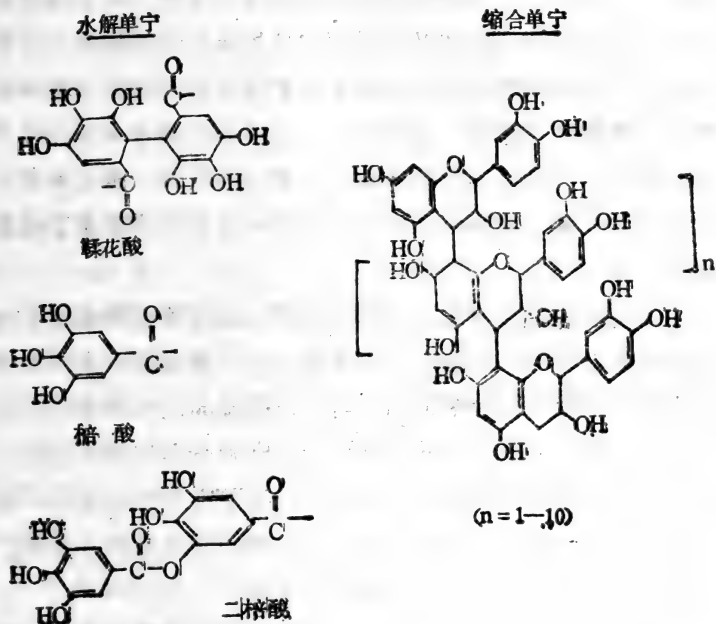
六、昆虫的阻食剂

作为昆虫阻食剂的化合物的种类很多；除了在本章中已提及者外，它们包括类萜、生物碱直到醌类和类黄酮等(表3—4)。在类黄酮中，植物所提供的对食草动物侵食的最重要屏障是单宁，它们在木本植物中的含量很高。单宁可分为两

表 3—4 作为阻食剂的植物次生物质

蚊 南美切叶蚊 (<i>Atta cephalotes</i>)	柑桔属果实 (<i>Citrus</i>)	单萜；苧烯
甲虫 马铃薯甲虫 (<i>Leptinotarsa decemlineata</i>)	矮 茄 (<i>Solanum demissum</i>)	生物碱；番茄碱
长角天牛 (<i>Monochamus alternatus</i>)	日本赤松 (<i>Pinus densiflora</i>)	碳氢化合物；乙烷
波纹棘胫小蠹 (<i>Scolytus multistriatus</i>)	小糖皮山核桃 (<i>Carya ovata</i>)	醌；胡桃醌
螟蛉幼虫 棉铃虫 (<i>Heliothis zea</i>)	海 岛 棉 (<i>Gossypium barbadense</i>)	类萜；棉酚
蛾 冬尺蠖蛾 (<i>Operophtera brumata</i>)	英 国 栎 (<i>Quercus robur</i>)	类黄酮；单宁
黄条夜蛾 (<i>Spodoptera ornithogalli</i>)	灰绿斑鸠菊 (<i>Vernonia glauca</i>)	倍半萜内酯；斑鸠菊内酯

类：水解单宁和缩合单宁。水解单宁是酚酸的衍生物，例如与葡萄糖相结合的鞣酸和二鞣酸；缩合单宁具有较高的分子量，它是二个或更多的羟基黄烷醇单位缩合成的寡聚体（图



它们通过酯键与葡萄糖结合

图 3—10 英国栎中的典型单宁

3—10)。

蛋白质能与单宁结合而凝固，这是鞣革的基础。与单宁结合后的蛋白质难于为胰蛋白酶和其他消化酶所作用。单宁

的另一个特性是它的涩味。这种涩味对高等动物、鸟类、爬虫类，可能还有昆虫具有拒斥作用。

实验已证实单宁是控制冬尺蠖蛾取食英国栎树叶的一种重要物质。这些昆虫在春天欢快地取食栎树叶，但在六月中旬它们突然停止取食并转向其他树种寻取食物。这是什么原因呢？栎树叶的分析结果证明，六月和春季的栎树叶的营养成分并没有明显的区别，但单宁含量却有很大变化。春季和六月两个时期，栎树叶中的单宁在质和量上都有不同，叶片的成熟度也和单宁成分的日渐增加紧密相联系。四月和六月叶片的水解单宁虽相等，而缩合单宁则仅明显地存在于较老的叶片中。

冬尺蠖蛾取食习性发生季节性变化的直接原因显然是由于叶片中日渐增加的单宁所产生的苦味，但这种取食行为改变的实质无疑是更为复杂的。当冬尺蠖蛾的幼虫咬食栎树叶时，本来分布于细胞不同区域中的单宁和蛋白质就相接触，并在一定程度上形成复合物。随着叶中单宁含量的增加，愈来愈多的蛋白质就形成复合物。正如前面所指出的，这就严重地降低了蛋白质在昆虫体内的消化率。

人们可以由此而得出结论：作为阻食剂的单宁是通过降低栎树中蛋白质的利用率来发挥作用的。同时，应该指出的是单宁降低蛋白质消化率的有效性是随pH值的升高而降低的。有意思的是冬尺蠖蛾的幼虫其肠道pH值约为9.2，这一高pH值可能是昆虫为了从蛋白质取得更多有效氮的一种适应。

单宁不仅是冬尺蠖蛾也是其他昆虫的阻食剂。例如六月

上旬在栎树上能找到不少于110种的鳞翅目昆虫，而八月中旬在同一树上只能找到65种，并且虫口急剧下降。在这一交互作用中，单宁含量的增加起了决定性作用，而叶片的日渐增加的坚韧性也与此有关。在此过程中，栎树一方面通过产生日渐增多的单宁以减少冬尺蠖蛾的侵食，在此同时也长出新枝以使在六月下旬就可恢复大部分的光合面积。这样栎树在夏季就能进行足够的光合作用以为冬季贮存所需的能量。

栎树—冬尺蠖蛾交互作用可能是一种不寻常的共生。这一观点的提出是基于栎树的寿命十分长，昆虫有时间至少是部分地适应栎树产生的阻食剂。根据前面所讨论过的一些事实，Feeny认为，栎树等长命木本植物和十字花科等短命越年生植物的化学防御战略是不同的。长命植物易于为昆虫所发现和不大可能逃避昆虫的侵食，它们就采取合成大量对大多数动物都有拒斥作用的单宁等物质。相反，短命的草本植物由于较易避免被侵食，它们的化学防御方法可能更宜于合成少量的如硫代葡萄糖苷、生物碱等较为专一性的物质。但这一观点究竟是否具有普遍意义则犹待进一步的工作来证实。

生物碱是另一类昆虫阻食剂。

马铃薯甲虫是马铃薯的一种害虫，它为害叶片而使马铃薯严重减产。因此寻找抗马铃薯甲虫的抗性品种是人们所企盼的一个育种目标。抗性是人们首先在原生于南美的与马铃薯亲缘很近的茄属野生矮茄中发现的。矮茄中的抗性物质是垂茄碱，这是一种甾类生物碱。垂茄碱的结构虽然与茄碱相近（图3—11），但就是这一差别却使前者对马铃薯甲虫产生抗性。

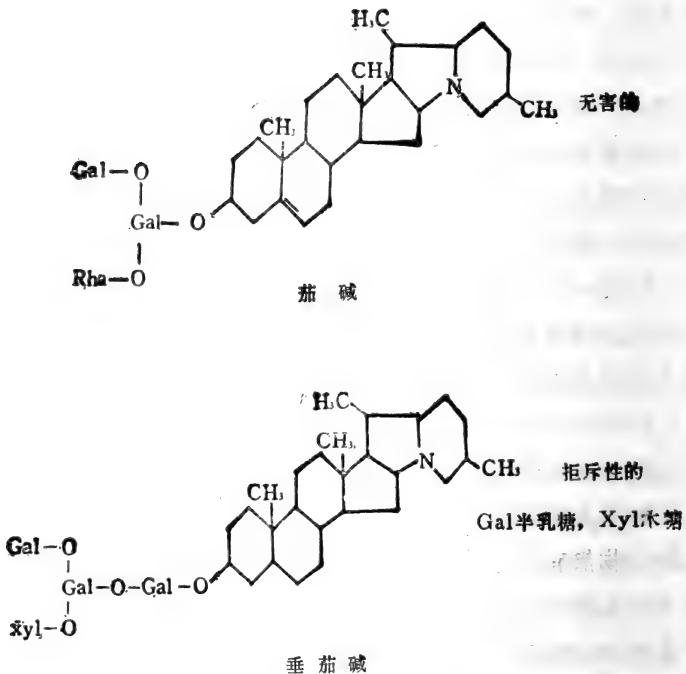
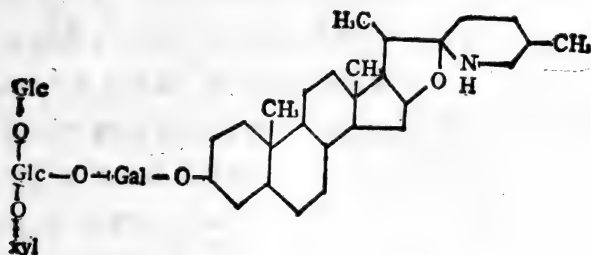


图 3—11 影响马铃薯甲虫取食的茄属生物碱的结构

许多茄属生物碱的结构和其抗虫活性间的关系已经部分建立。垂茄碱分子中对抗性至关重要是：1) 在 3 位存在一个四糖残基；2) 在四糖残基中存在一个木糖；3) 在 5 位没有双键。如垂茄碱分子中的四糖改为三糖，同时在 5 位引入一双键，就成为茄碱，分子结构上的这些变化也就导致阻食剂作用的消失。又如番茄碱是存在于番茄和几种与马铃薯亲缘相近的植物中的生物碱，它分子中具有一个四糖基，在 5

位没有双键。它和垂茄碱一样对昆虫具有拒斥性。番茄碱的结构是：



番茄碱具有毒性，如在马铃薯叶子中渗入2毫摩尔/kg的番茄碱即足以使取食的甲虫有50%死亡。

阻食剂在分子结构上的上述要求可能说明阻食剂是在膜这一层次作用于昆虫的，其结果就干扰了蜕皮激素合成时所需的植物甾醇的吸收。由于茄属生物碱本身属甾类化合物，故其功能也可能是它直接干预了昆虫蜕皮激素的生物合成。

垂茄碱阻食作用的研究导致了马铃薯抗性品种育种的进展。人们以马铃薯和矮茄杂交已获得了抗性品种。这一工作现还在发展中。

以上是两个研究得比较系统的阻食剂的例子。下面再简单介绍一些其他的阻食剂。

虽然已发现含油树脂中 α/β -萜烯的比例能明显地影响一些松树皮甲虫的取食行为，但不是对所有甲虫都是如此，因此单萜究竟在多大程度上起拒斥剂的作用，一般说还不清楚。例如对取食松针的长角天牛来说，松针中的阻食剂不是所含的5种单萜，而是乙烷。1g松针仅生成0.6 μ l的乙烷气体。

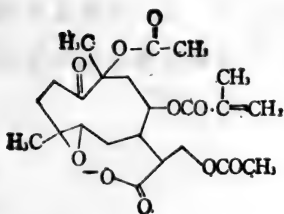
但这样微量的乙烷即足以使昆虫的取食停止。乙烷这样简单的化合物而能显示出这样的活性实在是不平常的。

高级类萜无疑是许多场合的重要阻食剂。存在于斑鸠菊属(*Vernonia*)中的倍半萜内酯-斑鸠菊内酯不仅能阻止黄条夜蛾,也能阻止其他昆虫取食菊科植物,其有效浓度为0.1—1%。现在有愈来愈多的证据说明植物中的非挥发性的类萜不仅能使昆虫停止取食,而且也抑制幼虫的生长和发育。例如存在于向日葵(*Helianthus annuus*)小花中的两种二萜——异贝壳杉烯酸和trachylobanic酸能抑制一些鳞翅目昆虫的生长和杀死幼虫,且其浓度变化和植物对向日葵蛾(*Homeosoma electellum*)的抗性间存在着相关性。上述两种酸的作用在实验室条件下能由加入胆固醇而解除,这暗示它们的作用可能在于抵销正常的激素过程,尤其是蜕皮激素的合成。

葫芦素可能是植物中最苦的一类三萜,它们是黄瓜及葫芦科其他成员中的为数达20种的一系列四环三萜。虽然它们是黄瓜甲虫的引诱剂,但却是大多数昆虫的拒斥剂。另一个值得注意的一类三萜阻食剂是宁布果素,它是在反复观察了生长于非洲的宁布果属(楝科)的宁姆树(Neem)从来不为荒地蚱蜢所取食而分离得到的。它的分子结构复杂(图3—12)。

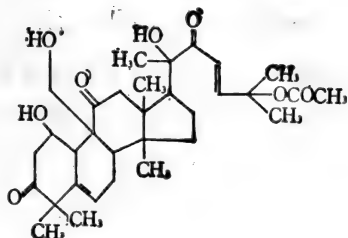
另一类存在于大多数被子植物叶片中的重要阻食剂是各种黄酮和黄酮醇苷。它们主要积累于草本植物中,如棉花中的棉酚等。类黄酮的毒性可由分子中额外的羟基和(或)甲氧基的增加而提高。在管状花目(Tubiflorae)的许多科,

类 萜



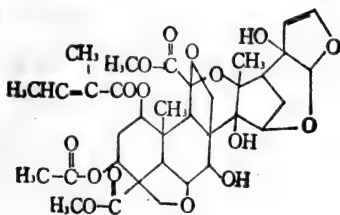
斑鸠菊内酯
(黄条夜蛾)

(*Spodoptera ornithogalli*)



葫芦素A
(黄瓜十一星叶甲)

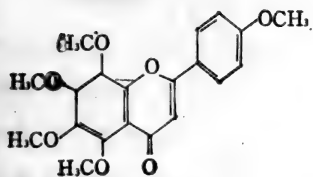
(*Diabrotica undecimpunctata*)



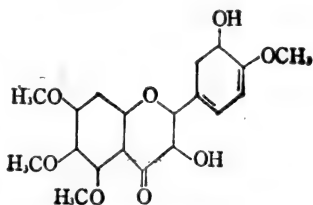
宁布果素
(荒地蚱蜢)

(*Schistocerca gregaria*)

类 黄酮



柑桔黄酮
(取食柑桔属 *Citrus* 的昆虫?)



泽兰素黄酮醇
(掠食菊科的昆虫?)

图 3—12 一些昆虫阻食剂

尤其是菊科植物中，普遍存在着许多结构上与6-羟基毛地黄黄酮和6-羟基槲皮酮苷有关的化合物，其中的柑桔黄酮和泽兰黄酮醇对哺乳动物的毒性已得到证明，它们对昆虫也可能是剧毒的，至少已有证据说明有一些类黄酮是幼虫生长的抑制剂。

第四章 植物和动物间的 激素交互作用

由于植物和动物的激素系统差别过大，因此植物和动物间存在着激素交互作用的想法似乎是难于置信的。在动物中，各种激素是在特定的腺体中生成，然后通过循环系统运输到它们的作用地点。动物激素按结构主要可分甾类激素和多肽激素两类，此外它们又可按功能而分类。相反，植物的许多细胞都具有合成激素的能力，它们的合成地点随发育而异，并且合成后仅在短距离内运转。从结构上说，植物激素相互间的差异也大，它们有属于嘌呤化合物的细胞分裂素、来自氨基酸的生长素、属于类萜的赤霉素，而主要植物激素之一的乙烯甚至是一气体。

虽然如此，植物和动物间确实存在着激素交互作用。在这些交互作用中，有时是动物采取主动，例如切叶蚁为了维持作为食物的真菌的生长就向后者提供生长素。但在更多的情况下，植物是支配者，它们通过合成动物激素和信息素以影响掠食动物的生活和生存。

虽然早在 30 年代就有报告说植物组织存在着哺乳动物的雌性激素，但当时由于认为难于想象而未为大家所接受。可是新近的研究无可置疑地表明人的雄性和雌性激素都

存在于植物中。这些激素对植物本身的功能虽尚未作出结论，但有可能是与其生长、开花或性别表达有关的。这一论点可部分地由于在两性绵霉 (*Achlya bisexualis*) 中发现了属于甾类激素的精子囊二醇这一向化性性别物质而得到证实。另一个可能是，植物之所以合成动物激素是在于防止动物的取食。因为在动物体内激素的活性是精确地平衡的，而这种平衡是通过在适当的时间和适当的部位按一定顺序出现适量的一系列物质来实现的，如在错误的时间内由食物中摄入外源激素，它对雌性动物的生殖将会产生严重后果。这一论点已由在一些植物中检测到结构上类似于雌激素和具有雌激素活性的物质而获得支持。

植物和动物间的激素交互作用虽然是一个富于幻想的领域，但同时也是一个已取得并可能取得更大实际应用的领域。

一、植物雌激素

植物雌激素最早是在海枣和石榴的种子中发现的。这一结果在当时未被接受，但近年来由于采用了近代分析技术而被确证了(表4—1, 图4—1)。植物中性激素的含量很微，检测方法也很费时，这就使它们是否存在于某一植物中的筛选工作遇到不少困难，它们在植物中的分布现在也还难作出定论。至于它们在植物体内的功能人们也有不同的看法。它们在植物体内的存在可能完全是偶然的，只是某些重要植物甾醇合成时的副产品。不过也有证据说明它们对植物本身可能具有一定的生理功能。这一观点得到了许多植物由施用外源

激素所产生的结果的支持; 1) 雌激素能促进种子的萌发和生长; 2) 雌激素能促进花的发育; 3) 雌激素和雄激素两者都能增加黄瓜的雌性表达; 4) 甾甾酮能增加木贼(*Equisetum*) 雌原叶体的数目。不过这些结果还远不能说明它们具有内源性功能, 因为在所研究的这些植物中都未能检测出任一性激

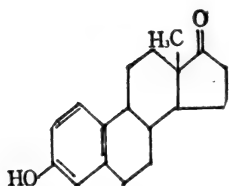
表 4—1 植物中存在的人的性激素

化 合 物	植 物 来 源	浓度($\mu\text{g}/\text{kg}$)
雌甾酮	海 枣 (<i>Phoenix dactylifera</i>)	
	种 子	0.40
雌甾酮	花 粉	3.3
	石 榴 (<i>Punica granatum</i>)	
雌甾酮	种 子	17.0
	柳 (<i>Salix</i>)	
雌甾三醇	花	0.11
	苹 果 (<i>Malus pumila</i>)	
雌甾酮	种 子	0.1
	欧洲赤松 (<i>Pinus sylvestris</i>)	
甾甾酮	花 粉	0.08和0.59
雄甾烯二酮	异叶单冠毛 (<i>Happlopappus hetero-</i>	—
雄甾烷三醇	<i>phyllus</i>)	

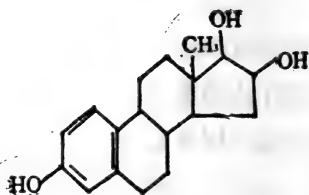
素。

有些报告指出: 妇女、母牛和母羊的月经周期会由于吃了某些植物而发生紊乱, 由此可推论出植物中可能存在着尚未鉴定的雌激素类物质, 并且它们在植物中的分布可能是较广泛的。例如二次世界大战期间, 荷兰妇女发生了月经失调和不能排卵现象, 这是和由于食品匮乏而食用了山慈姑球茎有关的。其他影响妇女和奶牛的动情期的食物有大蒜、燕麦、大麦、毒麦属植物、咖啡、向日葵、香菜和马铃薯等。这可

雌甾激素

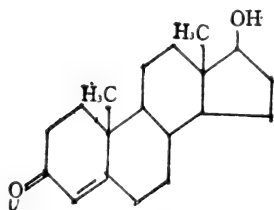


雌甾酮

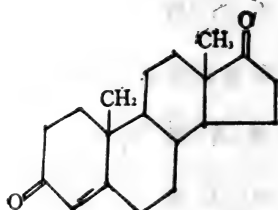


雌甾三醇

雄甾激素



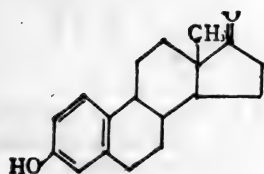
雄甾酮



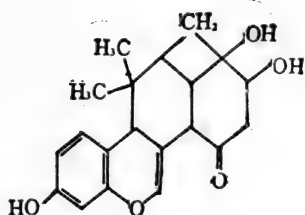
雄甾烯二酮

图 4—1 存在于植物中的人的性激素

能是由于这些植物虽不含激素本身但含有类似物质所致。这一论点已由人们分离到了一种具有雌激素活力的拟甾醇(图 4—2) 而得到加强。拟甾醇是根据缅甸和泰族孕妇用奇异葛藤 (*Pueraria mirifica*) 根提取物进行流产的报告而分离得到的。它的结构非常类似天然的雌甾酮, 它是一种有效的口服流产药。此外在豆科植物中亦已发现了一系列能影响羊动情期的芳香族雌激素。



雌甾酮 (天然激素)

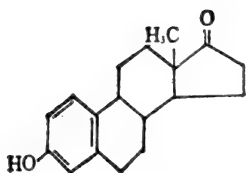


拟甾醇 (植物模拟物)

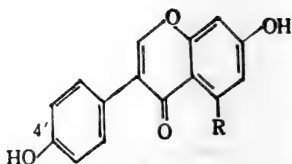
图 4—2 雌甾酮和拟甾醇的结构比较

在本世纪 40 年代人们就发现了异类黄酮物质具有哺乳动物的雌激素活性。当时在澳大利亚羊如过久地放牧在长有地中海三叶草 (*Trifolium subterraneum*) 的草原上，它们的产羔率就严重下降 (减少到 30% 以下)。引起不育的原因一直追踪到三叶草上，最后从中分离得到两种属异类黄酮的活性成分，经鉴定它们是染料木黄酮和 7-羟-4'-甲氧异黄酮。这两种异类黄酮和雌甾酮及合成产物二乙基己烯雌酚所作的结构比较说明，它们之所以具有雌激素活性的原因在于具有模拟的天然雌激素甾体核 (图 4—3)。它们在克分子基础上的活性虽较弱，但由于三叶草中的含量较高 (约为干重的 1%)，故仍能显示出活性。

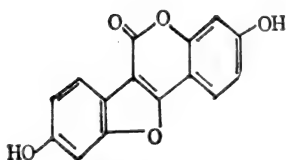
拟甾内酯存在于苜蓿和白车轴草中，它的活性比上述两种异类黄酮高 30 倍。但它在豆科刍草中的含量通常很低，因此它的作用就不如染料木黄酮等强。新近的研究证明 7-羟-4'-甲氧基异黄酮是苜蓿中的一种对羊最为重要的雌激素，



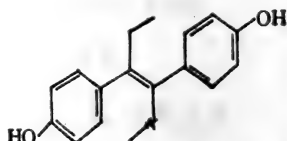
雌甾酮



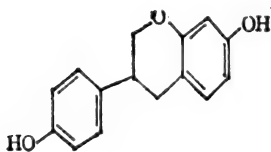
染料木黄酮, R = OH 黄豆苷原,
R = H 7-羟-4'-甲氧异黄酮,
R = H (4' 为 -OCH₃)



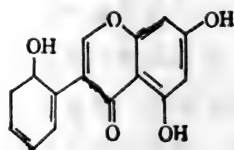
拟雌内酯



己烯雌酚



雌马酚



异染料木黄酮

图 4—3 具有雌激素活性的异类黄酮

实质上它是一种前雌激素，因为它在体内会转化成活性更高的雌马酚。比较代谢研究证明异染料木黄酮会在瘤胃中降解为无活性的产物，其中之一为对-乙基苯酚，苜蓿中的第三个异黄酮，5,7-二羟-4'-甲氧异黄酮是通过异染料木黄酮而降解的（图4—4）。

就农业观点而言，车轴草和豆科饲料中的异类黄酮由于

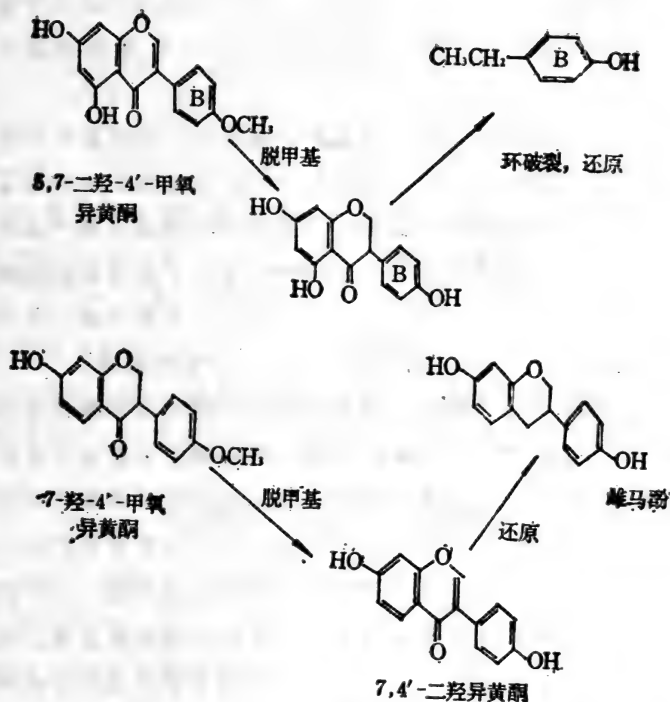


图 4-4 苜蓿中的异黄酮在羊瘤胃微生物作用下的降解途径

其具有激素活性而成了家畜的一种危险。家畜的中毒症状是劳役困难，不育以及未交配羊的泌乳。对车轴草属的观察结果证明，其中 18 个种中的异黄酮含量与地中海三叶草相同，大多数种的含量较低。通过育种试验已获得了低异黄酮含量的品系，但不幸的是它难于替代澳大利亚牧场上原有的地中海三叶草品系，这是由于后者已完全适应于这里的环境，并

在土壤中储备了大量的种子。虽然已想尽办法减少在这种牧场上饲养母羊，但估计每年仍有100万头澳大利亚母羊由于苜蓿病而不能产羔。现正在发展用免疫方法来解决这一问题。

还有一个应予指出的问题是：植物体内的雌激素活性究竟是在异黄酮合成过程中偶然产生的还是植物的一种为了干扰放牧动物生殖能力以自卫的巧妙安排？指出下列一点可能是有意义的，即异黄酮的分子骨架也提供了豆科植物抗病力的基础，即豆科植物中所形成的植保素（见第七章）几乎完全是还原态的染料木黄酮和7-羟-4'-甲氧异黄酮。

异黄酮类化合物确实具有生态学功能的证据来自它们对鹌鹑等鸟类所产生的影响的实验。鹌鹑等生活在富于豆科植物的草原上，它们似乎能利用植物中所含的异黄酮作为控制群体的一种方法。在多雨的年份中，作为鹌鹑等饲料的豆科植物生长茂盛，以干重为基础的异黄酮含量就低，这时异黄酮的雌激素效应就不显示出来，鸟类的产蛋也就正常。但在少雨的年份中，植物的叶片不多，在鲜重基础上的异黄酮含量就高，其雌激素效应明显，产卵也就减少。这是一种自我调节系统，即当食物供应有限时，群体的增长就保持在低水平上。天然群体的限制是许多动物社会的一种特征，植物雌激素可能在鹌鹑以外的动物中也具有类似的功能。

甚至较异黄酮更为简单的化合物也能抑制某些动物的生殖能力。阿魏酸、对-香豆酸及其乙烯基类似物能抑制北美草原啮齿动物 *Microtus montanus* 的生殖能力（图4—5）。当以这些物质饲喂上述动物时，雌兽即表现出子宫重量减

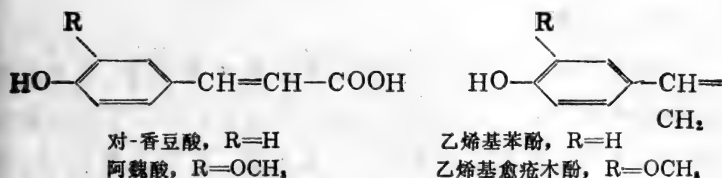
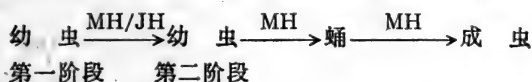


图 4—5 作为生育抑制剂的植物酚型化合物

轻，毛囊发育受到抑制和停止生育。在生长于盐性草地上的石头棵子 (*Distichlis stricta*) 中含相当多的香豆酸和阿魏酸，而这一植物又构成了上述啮齿动物食料的 90%。当这一植物开花和结实时，其中酚酸含量即上升至高峰。这一情况表明食料中的酚酸实际上是对这些动物在生长季节末食料有限时停止生育的讯号。

二、植物中的昆虫蜕皮激素

在讨论植物中的昆虫激素以前，有必要先简略叙述一下昆虫的生活史。昆虫的变态是激素控制其生活史中各个阶段的结果，昆虫需要激素去启动生长过程中的形态变化。



上述过程中涉及到的有蜕皮激素 (MH) 和保幼激素 (JH)。保幼激素仅在昆虫由第一阶段至第二阶段的起始变态中起作用，而昆虫变态的各个阶段直至出现成虫都需要蜕皮激素。这两种激素对昆虫的正常变态具有关键性的作用。为了使昆虫能正常发育，虫体必须在适当的时期合成适量的保幼激素和蜕皮激素。保幼激素是在咽侧体中合成的，蜕皮激素是在

前胸腺中合成的。

第一个被分离和鉴定的蜕皮激素是 α -蜕皮素，它是从蚕蛹中分离出来的。它的结构与胆甾醇近似。以后又由蚕体分离得到了第二种蜕皮激素—— β -蜕皮素。它的含量很少，是 α -蜕皮素的 20-羟基衍生物。以后又从节足类和甲壳类动物中分离得到结构很近似的蜕皮激素。它们在结构上的差异主要在于羟基化程度的不同（图4—6）。

在 α -、 β -蜕皮素的结构被确定后不久，一个使人感到惊

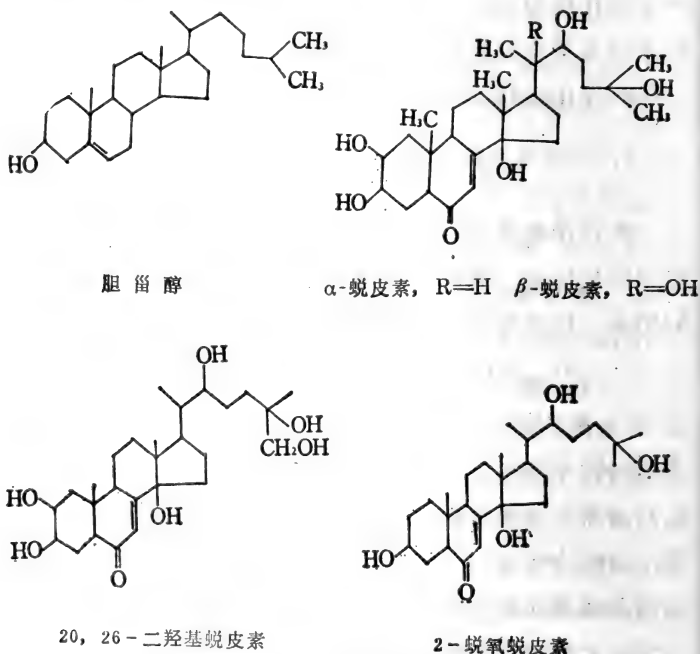


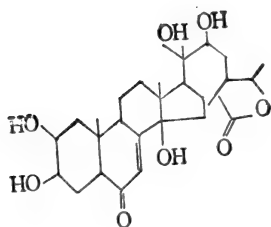
图 4—6 一些动物蜕皮素的结构

讶的发现出现了，即在浆果紫杉 (*Taxus baccata*) 的叶中发现了大量的 β -蜕皮素。在昆虫中，500kg 蚕蛹才取得 25mg 的 α -蜕皮素；可是在植物中，仅 25g 浆果紫杉的干叶或根就得到了同样数量的蜕皮素。而一种普通的蕨类，欧洲水龙骨 (*Polypodium vulgare*) 中的蜕皮素含量则更为丰富，竟只需 2.5g 根茎就可得到 25mg 蜕皮素。

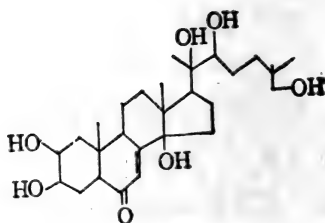
在植物中发现如此多量的昆虫激素在当时引起了巨大的激动。它的直接科学价值是为昆虫内分泌学试验所需的昆虫激素提供了一个方便来源。它也具有巨大的实用意义，因为这种活性物质或其类似物有可能被用以干扰昆虫的正常发育，从而开辟了一种治虫的新方法。可是这一治虫的新概念，却正如 Williams (1972) 所指出的，“只是某些植物所发明并已付之实行了千百万年的一种古老的技艺”。

在植物中寻找蜕皮素的工作迅速开展起来了，人们发现它们常存在于蕨类（存在于所调查的 43 个种的 22 种中，尤其是水龙骨中）和裸子植物（存在于 8 科，如紫杉科和罗汉松科等的 73 个种）中。蜕皮素虽也存在于被子植物中，但甚为少见。存在于植物中的主要是 β -蜕皮素。其他的动物蜕皮素是稀少的。植物中还存在着许多结构不同但具蜕皮素活性的化合物，现在分离得到的已达 40 种以上（图 4—7）。

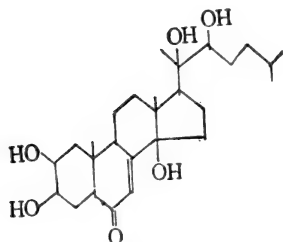
最使人感到迷惑的是许多植物蜕皮素的活性较 α -和 β -蜕皮素更强，有些可高达 20 倍。在这种浓度下，它们对昆虫的发育可具有很大的损害作用，这部分是由于它们不象 α -和 β -蜕皮素当施用于昆虫后容易受到钝化。例如，当 α -蜕皮素饲喂昆虫后的 7 小时内即有 50% 被钝化，而由苏铁



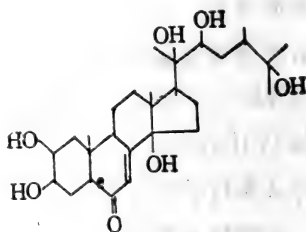
苏铁甾酮



牛膝甾酮



百日青甾酮A



罗汉松甾酮A

图 4—7 一些植物蜕皮素

分离得到的植物蜕皮素——苏铁甾酮要 32 小时才会钝化到同样程度。

植物蜕皮素的生物学效应是随使用方法，即口服还是施用于皮肤上而异。使用植物蜕皮素常引起昆虫的畸形，不育和死亡。口服是效果最差的一条途径，这可能是由于昆虫已形了解毒能力，食物中的激素进入虫体后可在 3 位发生羟基化、脱氧、形成轭合物或进行侧链裂解。

最后一个应该讨论的问题是：植物蜕皮素的存在究竟纯粹是一种巧合还是确有其生态学上的功能？植物生成这些激

素是否是对昆虫的一种主要防御机制？虽然对植物蜕皮素的这种功能要获得结论性的证据尚感到困难，但目前支持这一观点的实验却愈来愈多了。

有利于植物蜕皮素具有生态学功能的论点大致有：

1. 植物蜕皮素主要存在于两类比较原始的植物——蕨类和裸子植物中，这两类植物相对来说（虽然不是完全）不受昆虫的侵食。因此它们似乎已在进化的某一特定阶段中，在被子植物出现前已形成了一种防御机制。植物蜕皮素的这种阻食剂功能在被子植物中就为生物碱、鞣花单宁等所替代。

2. 植物蜕皮素能引起昆虫的异常生长，最终导致不育或早亡。

3. 由于现在已有证据说明有些昆虫对口服的蜕皮素已经产生解毒能力，因此植物产生的蜕皮素在结构上的变化可能就是为了解毒作用。昆虫可能较难应付通过几丁质进入体内的蜕皮素，可以设想有些植物蜕皮素是通过这一途径在昆虫进食时进入其体内的。

4. 植物蜕皮素的生物合成只是植物和昆虫相辅进化过程中的一个阶段。可以设想现在有许多昆虫已获得或部分获得对植物蜕皮素的防御能力。

5. 植物蜕皮素对昆虫并不一定都是致命的，但对昆虫变态或生殖的较小影响亦足以减少昆虫的为害，并使昆虫的侵食得到合理的控制。

三、植物中的昆虫保幼激素

保幼激素参与了昆虫的早期发育阶段，它是控制昆虫生

长和为变态进行物质准备所必需的。保幼激素是在咽侧体中合成，并在咽侧体的调节下进入血液。

保幼激素的结构在被发现了 20 年后才得到确认。现在共分离得到了 4 种保幼激素 JH I、JH II、JH III、JH O。它们的结构都和法呢醇有关，后者本身也有一定的保幼激素活性。现在认为，这 4 种保幼激素代表了大部分昆虫的保幼激素活性（图 4—8）。

保幼激素和类似物



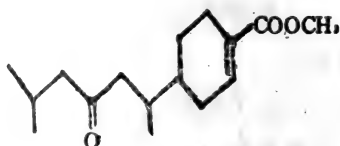
法呢醇

JH O ($R = R' = R'' = \text{CH}_3\text{CH}_2^-$)

JH I ($R = R' = \text{CH}_3\text{CH}_2^-, R'' = \text{CH}_3^-$)

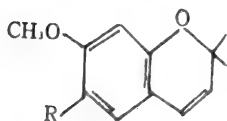
JH II ($R = R'' = \text{CH}_3^-, R' = \text{CH}_3\text{CH}_2^-$)

JH III ($R = R' = R'' = \text{CH}_3^-$)



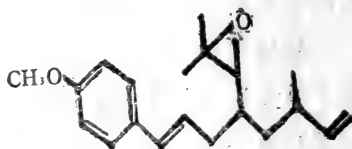
保幼酮

抗保幼激素物质



早熟素 1 ($R = \text{H}$)

早熟素 2 ($R = \text{OCH}_3$)



罗勒保幼素 2

图 4—8 保幼激素和类似物

植物中具保幼激素活性物质的发现经过是科学史上具有启示意义的趣闻之一。一种所谓“纸因子”是捷克生物学家 K. Slama 被邀请去美国哈佛大学培养实验昆虫红蜡 (*Pyrhocoris apteris*) 时发现的。当时他虽然想尽了办法，但都未能在新环境中诱使红蜡完成正常的变态，它们始终停留在第五幼虫期。在寻找造成红蜡不能正常变态的原因时发现了一个情况：在哈佛时他用美国纸巾 (Scott 牌 150) 以代替原来使用的 Whatman 滤纸来垫亲培养皿，红蜡不能正常发育，但如恢复使用原来的滤纸，红蜡就又能正常生长和发育。显然，Scott 牌纸巾中含有某种具保幼激素活性的物质，从而阻碍了红蜡的正常变态。

对一系列纸产品的研究说明所有美国的新闻纸都有保幼激素活性；相反，欧洲和日本纸品是惰性的。这从而就追溯到造纸原料上，发现美国纸大部分利用产香胶的枞树 (*Abies balsamea*) 为原料，而欧洲和日本的纸浆工业则利用另一些树种做原料。在造纸过程中，这种枞树中的某种物质一直传递到成品纸中。

对美国纸的提取工作终于发现了一种活性化合物——保幼酮。后者是天然保幼激素的类似物。保幼酮仅对红蜡所属的红蜡科昆虫有活性。因此植物保幼激素的效应似乎是有选择性的。

继植物蜕皮素后，植物中又发现了第二种昆虫激素——保幼激素，这一事实使人联想到昆虫激素在植物中的存在所可能具有的生态学意义。有证据说明许多植物中含有具保幼激素的物质，如在随机研究的 52 种植物中，有 6 种用黄粉

甲测定法检测出了激素活性。

由于许多植物中存在着具保幼激素活性的化合物以及这些化合物能有效地阻止昆虫的胚胎发育，甚至产生致命的结果，这就使人深信它们具有和蜕皮激素一样的生态学功能。这些物质是植物为了防御昆虫侵食而精心制造的。初步证据已表明保幼酮的游离酸是北美冷杉 (*Abies grandis*) 对凤仙花根瘤球蚜 (*Adelges piceae*) 的侵袭所产生的防御反应。

最近在植物中分离得到了抗保幼激素物质，这就进一步支持了植物中昆虫激素所具有的生态学功能。两种叫做早熟素 1 和早熟素 2 的物质已由具抗虫性的菊科植物熊耳草 (*Ageratum houstonianum*) 中分离得到。当以这两种物质加入到昆虫的食料中，它们就干扰保幼激素活性而产生早熟变态，由此马利筋长蝽 (*Oncopeltus fasciatus*) 的蛹就跳过一个或一个以上的幼虫期而变成不完全的成虫，最后的结果是造成雌性昆虫的不育。早熟素似乎仅在昆虫腺体中转变为相应的环氧化物后才抑制保幼激素合成。其他保幼激素模拟物已在罗勒 (*Ocimum basilicum*) 的叶中分离得到。其中罗勒保幼素 2 的活性要比 JHI 高几个数量级，只要 $10\mu\mu\text{g}$ 浓度就能诱导马利筋长蝽形成蛹—成虫之间的中间型虫体。

四、高等植物中阻食剂的演化

第三章中所讨论的植物毒素和本章的动物激素两者从阻食剂的角度来看是统一的。

在演化过程中，被子植物逐步发展出了各种对动物取食

的保护方法。这些方法包括合成各种阻食剂。有些阻食剂的作用非常复杂，例如通过影响动物体内的激素平衡起作用，有些阻食剂（如生氰糖苷、生物碱等）的作用建筑在其毒性上，也还有些阻食剂的作用在于降低植物的适口性（如葫芦素）或降低植物的营养价值（如单宁）。

在“蕨类植物→裸子植物→木本被子植物→草本被子植物”这一进化序列中，阻食剂的结构逐步趋向复杂，这类阻食剂主要由甲羟戊酸途径（类固醇），莽草酸途径（酚型化合

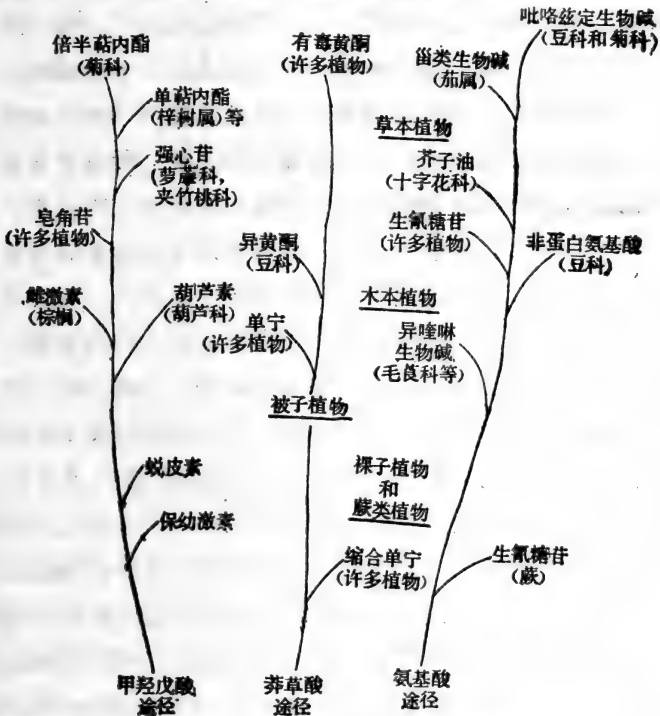


图 4—9 高等植物中阻食剂的演化

物)或氨基酸途径(生物碱等含氮化合物)合成的。每一科植物中的阻食剂可以集中在某一特定类型的物质上,但也有些科植物中阻食剂的类型差异较大。高等植物中阻食剂的演化大致可用图4—9来表示。

植物中,所有这些不同类型阻食剂的合成是对昆虫取食的一种防御,但几乎在所有情况下,昆虫和其他动物也就演化出反措施和解毒机制来。事实上,几乎每一类型的毒素都已被特定的昆虫通过解毒而转用作取食刺激剂和引诱剂。生物碱、芥子油、强心苷和生氰糖苷等就是例子。唯一的例外是缩合单宁,现尚未发现它是任何昆虫的取食引诱剂。

植物中次生物质的合成和贮存都需要从基本代谢取得前体(如乙酸、赤藓糖、氨基酸等)和能量。所以近年来人们讨论了植物产生这些防御物质时所付的代谢上的代价。不管从植物的总“经济学”来说,是否要为合成毒素而付出重大的代谢代价,人们仍然可以期望偶而可以找到一些具有最低化学防御的植物。确实如此,禾本科就是这样的植物。在禾本科植物中虽然检测到作为防御物质的生物碱,但一般它们较少见并且含量很低。这一情况已为蝗总科(Acridoidea)的昆虫所利用,该科的极大多数昆虫都是多食性的,例如蚱蜢和蝗虫是以大多数禾草植物为食。但这些昆虫明显地回避取食阔叶植物,这表明它们对毒性还未形成适应性。

为了避免合成植物毒素所引起的代谢上的负担,有些禾草植物通过另一种方式以适应食草动物取食所产生的压力,即昆虫的取食促进了它们的生理过程。例如蚱蜢的取食促进了一些草本植物(blue gram grass)的呼吸和代谢,也增

现已在代表 20 科的 37 种植物中检测出了类似 PIIF 的活性，因此蛋白酶抑制剂的诱导生成可能是一种普遍现象。蛋白酶抑制剂对昆虫以外其他动物的阻食效果现在尚不清楚。蛋白酶抑制剂的生成似乎是植物对昆虫侵袭的防御手段之一，不过图 4—9 所表示的各种方式可能仍是主要的。

第五章 动物信息素和防御物质

生物间存在着各种通讯方式。在这些方式中，化学通讯可说是最基本的。所谓化学通讯就是生物通过所生成和释放的一些化学物质作为媒介来进行联系的一种方式。自然界中赏心悦目的色彩和令人陶醉的芳香等并不是专为人欣赏而创设的，它们正是生物进行通讯的视觉、嗅觉和味觉讯号。

一、化学通讯的普遍性

化学通讯从广义说来是生命的普遍属性。正如我们在一开始就提到的，生命从来不是孤立的，它们相互间存在着各种联系；毫无疑问，通过代谢过程中所产生的一些化学物质以相互影响、相互沟通将是最基本的一种方式。这些通讯可以发生在不同的层次上，即细胞内、细胞间和机体间。例如属于倍半萜的雌诱素是异水霉属 (*Allomyces*) 雌配子体所分泌的性信息素；CAMP是盘基网柄粘菌 (*Dictyostelium discoideum*) 在食料匮乏时所分泌的聚集讯息素，由此各个粘菌细胞即聚集成细胞团并分化发育成子实体。高等植物通过释放化学物质而相互影响，如胡桃树通过胡桃醌以杀灭其树冠下的一些植物，这叫做克生作用。植物通过昆虫授粉时涉及到的讯号就更多。在这一过程中，昆虫接受的信号之

一是花的香气；当它进一步接近植物时，它又接受到视觉讯号，即以绿叶为背景的花色；当它降落到花上时，它就为花瓣上色素的差别分布引导到花蜜处。这一过程就涉及到嗅觉讯号和视觉讯号。嗅觉讯号普遍存在于动物界中；这种讯号具有多种功能，它与动物对食物的需求，繁殖和对自身的保护等都有关系。它在社交性动物的通讯中也具有重要的地位。

动物的行为不仅为由内分泌腺释放的一些化学物质所调节和协调，也为由外分泌腺向体外释放的一些物质所影响。前者称为激素，后者即为信息素。虽然信息素普遍存在于动物界，但研究得最多的是昆虫信息素。之所以这样的部分原因是由于昆虫信息素的活性容易被监测，部分原因则在于昆虫信息素研究所具有的实用价值。它们一旦被鉴定就马上提供了一种昆虫群体或农业害虫的监测方法，也可进而用以防治农业害虫。昆虫信息素可说影响到了昆虫生活的各个方面，如取食、性行为、聚集、产卵、跟踪和防御等。根据它的作用，昆虫信息素可以分为性信息素，追踪信息素和警戒信息素等。

文献中也有不少关于哺乳动物信息素的记载。群居动物的性生活中就有这方面的例子，如雄性小鼠尿中的一种具气味的物质能诱导和加速雌鼠的发情周期。这种效应在群居雌鼠的发情周期由于无雄鼠而受到抑制时更为明显；而雌鼠发情周期所受到的抑制则代表了另一种信息素效应。在人类中亦发现了信息素活性的存在。

昆虫中，信息素是由外分泌腺产生而以气态向其他个体传递的。某些昆虫信息素的高效性是众所周知的，它们仅需

几个分子就足以引起其他昆虫作出反应。它们传布的距离也很远,性信息素具有巨大的信号发送能力。例如雌性个体只要释放不足 $1\mu\text{g/s}$ 的信息素就能吸引雄性舞毒蛾或蚕蛾,雄性个体对空气中低至 100 分子/ ml 这样的浓度就能作出反应。一个雌蛾从某一地点向顺风方向释放信息素能产生一个几公里长和直径为 100m 以上的所谓“活性空气空间”。任何进入这一空间的雄蛾就会逆风而上飞向雌蛾。这种活性空间的大小是随风速而变的,风速增加容积就减小。在这样的系统中,只有低分子量、高挥发性物质才能发挥作用。事实上,属于这一范畴的性信息素都是 C_6 到 C_{20} , 而分子量为 $80-300$ 的有机化合物。

水生生物的信息素与由空气携带的信息素相反,它们是一些挥发性较低而分子量较高的水溶性物质。它们的有效性和其在水中的扩散速度有关。例如由团藻 (*Volvox*) 生成的雌性物质和能控制藤壶 (*Balanus balanoides*) 幼虫定居的物质是蛋白质,虹鳉 (*Lebistes reticulatus*) 的雌鱼吸引雄鱼的雌性激素是甾体化合物。

从生物化学的角度来说,最使人感到困惑的是动物信息素的生物合成来源。在昆虫中,许多信息素可能是在昆虫体内从头合成的;但其他的一些信息素则可能直接来自植物或在应用前再加以化学修饰而成的。动物的防御物质从广义说来也是一种信息素,许多节足动物就直接应用来自植物的化学物质以自卫。这一事实就转而证明这些被借用的物质在植物体内确实具有防御功能。

生物碱是动物借用的植物物质中最使人感兴趣的一类,

这是由于它们对动物具有明显的生理效应。例如取食千里光的千里光蛾通过在其幼虫体中积累生物碱来防御鸟类的侵食。有些动物则以它们自身合成的生物碱作为防御物质，如马陆、蚂蚁、瓢虫等。

类萜是另一类可能来自食物或由其自身合成的防御物质。例如松柏锯角叶蜂 (*Neodiprion sertifer*) 能把来自食物的单萜贮存于幼虫前肠的小囊中，它一旦受到侵袭就把这种油状物质喷向敌人。但西班牙芫菁 (*Lytta vesicatoria*) 则自身能合成一种有毒类萜并自其膝关节处渗出从而使敌人望而却步。醌类是由动物自身合成的另一类防御物质。

二、昆虫的性信息素

性信息素是指一类由雌性昆虫所释放，能引诱远处雄性昆虫和诱使近处雄虫进行交尾的化学物质。但这一名词也适用于由雄性昆虫所释放的具类似功能的物质。性信息素是至今研究得最多的一类信息素，它们已在许多种昆虫中检测到并进行了鉴定。仅鳞翅目已在200种昆虫中检测到雌性信息素，至少在60种昆虫中已检测到雄性信息素。

根据化学结构，最简单的性引诱剂是戊酸，它是甜菜叩头虫 (*Limonius californicus*) 的雌性信息素。但大多数性信息素是长链不饱和醇，不饱和脂肪醇的乙酸酯或脂肪酸 (表5—1)。其中最著名的无疑是蜂皇浆物质，9-氧代癸烯酸。它吸引雄蜂与蜂皇交配。它仅是蜂皇头部中32种具类似结构化合物中的一种。偶而有少数信息素是脂肪族环状化合物，例如小蠹聚集素和大小蠹聚集素就属于这一类 (图5—

表 5-1 一些典型昆虫性信息素

结构和名称	性 别	来 源
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_8\text{COOH}$ 戊 酸 $\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{C} \end{array}$	♀	甜菜叩头虫 (<i>Limonijs californicus</i>)
$\text{CH}_3\text{C}(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CHCOOH}$ 反式9-氧代癸烯-2-酸	♀	蜜 蜂 (<i>Apis mellifera</i>)
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_2-\text{O}-\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{C} \end{array}\text{CCH}_3$ 顺-7-十二烯乙酸酯	♀	甘蓝夜蛾 (<i>Trichoplusia ni</i>)
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_2\text{O}-\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{C} \end{array}\text{CCH}_3$ 顺-8-十二烯乙酸酯	♀	梨小食心虫 (<i>Grapholitha molesta</i>)
$\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_{10}-\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{C} \end{array}\text{CCH}_3$ 顺-11-十四烯乙酸酯 反-11-十四烯乙酸酯	♀	橡树卷叶蛾 (<i>Archips semiferranus</i>)
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{15}-\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{C} \end{array}\text{CCH}_3$ 乙酸十六酯	♂	一种斑蝶 (<i>Lycorea ceres-ceres</i>)
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_{10}-\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{C} \end{array}\text{CCH}_3$ 顺-11-十八烯乙酸酯		
$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_2-\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{C} \end{array}(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_4\text{CH}_3$ 顺-6-二十一烯酮-11	♀	道格拉斯枞暗色蛾 (<i>Orygia pseudotsugata</i>)

1)。墨西哥棉铃象甲 (*Anthonomus grandis*) 的性信息素则是环己烷衍生物。也还有少数信息素是芳香族化合物, 如蛴螬甲虫的雌性信息素是苯酚, 一种粘虫 (*Leucania impu-*

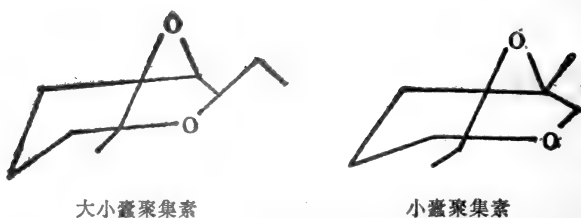
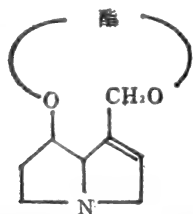
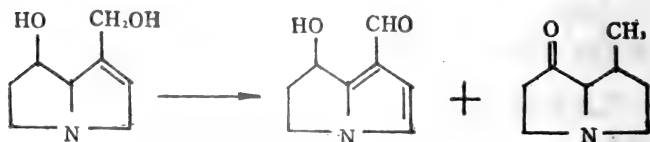


图 5—1 一些脂环族昆虫性信息素

ris) 的信息素的苯甲醛。唯一的生物碱型信息素是在斑蝶属 (*Danaus*) 雄蝶翼线中生成的, 这种信息素是由食物中摄入的吡咯兹定生物碱转化来的。吡咯兹定生物碱的通式是:



它在蝴蝶体内经水解和氧化还原而转化为信息素并贮存在翼线中。



信息素在昆虫中的含量很低。例如每一道格拉斯枞树暗色蛾的腹部仅含 $40\text{m}\mu\text{g}$ 的信息素, 约需 6000 只昆虫才能分离到足以进行鉴定的物质, 而粉红螟蛾则约需一百万只未交

配过的雌蛾才能分离得 1.5mg 的信息素。

任何昆虫中的主要信息素的化学结构是高度专一的，结构上的任何微小变化常会破坏或降低其活性。例如属于脂肪族化合物的信息素分子中常含有一个双键，双键的位置和构型（顺式或反式）对活性是十分重要的。这可以由甘蓝夜蛾的雌性信息素及其人工合成类似物的结构分析中得到说明（图5—2）。这一研究说明，没有一个合成产物具有天然信息素相等的活性，并且大多数是无活性的。甘蓝夜蛾的信息

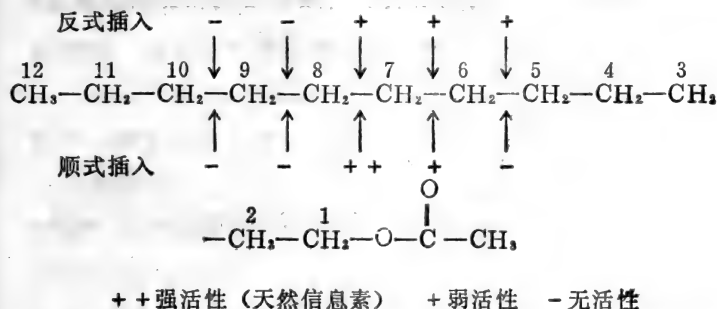
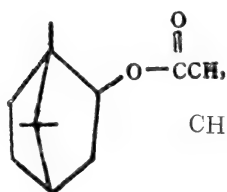


图 5—2 C₁₂醇乙酸酯分子中双键位置和构型对其活性的影响

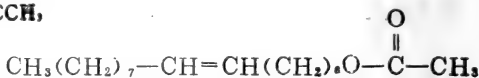
素为顺-十二碳烯-7-醇-1 的乙酸酯，其反式异构体仅显示微弱的活性。人们似乎可由此得出一个初步的概括，即当双键位于分子中合适的位置上时，顺式和反式异构体都能显示出一定的活性。但也有一些例外，如橡树卷叶蛾的雌性信息素却非同一般地是反：顺异构体的 2:1 混合物，道格拉斯枞树暗色蛾的天然雌性信息素虽是顺-二十-烯-11-酮-6，但合成的反式异构体与顺式同等有效。

虽然性信息素在结构上的要求比较严格，但结构上并无

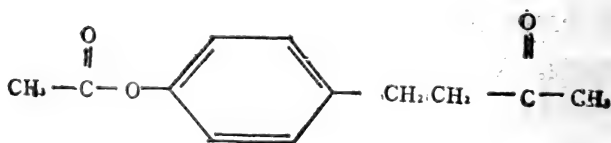
关联的化合物有时也可产生相同的信号。例如裸子植物中的D-冰片的乙酸酯可以和天然雌性信息素一样激发雄性美洲大蠊 (*Periplaneta americana*) 的性行为, 它的浓度只要达到 $0.07\text{mg}/\text{cm}^2$ (指每一平方厘米滤纸上信息素浓度) 就可显示出活性, 但L-异构体的活性仅及D-型的百分之一。被子植物中也存在着对美洲大蠊具信息素效应的化合物, 其结构尚未鉴定。以上这些工作具有重要的实用意义, 在这些工作的基础上现在已合成了一些具天然信息素活性的化合物, 有些已经商品化, 如对棉红铃虫有效的己诱和能引诱雄性瓜实蝇 (*Dacus cucurbitae*) 的瓜诱 (图5—3)。



D-冰片 (美洲大蠊)



己诱 (棉红铃虫)



瓜诱 (瓜实蝇)

图 5—3 一些性信息素模拟物

在有些情况下, 昆虫所赖以生存的植物对其性行为还具有特殊的功能, 如多音柞蚕 (*Antheraea polyphemus*) 只

有在红栎 (*Quercus rubra*) 树叶存在时才进行交配。化学分析证明红栎树叶的散发物中含有反己烯-2-醛, 当它碰撞到雌虫触角上的感觉接受器时就使虫体释放性信息素, 后者激发雄虫进行交配。其他的一些昆虫也有相似的情况, 如伊里安蔗象甲 (*Rhabdoscelum obscurus*) 只有饲养在甘蔗上时才能释放出本身的性信息素。

关于昆虫性信息素的生物合成虽然由于技术上的困难还未曾进行广泛的研究, 但现在一般认为它们是在虫体内合成的。大多数的简单信息素是脂肪酸衍生物, 它们可以从头合成的, 也可以是由脂肪酸转化而成的。

人们已对性信息素的实际应用进行了广泛研究, 现在采用的大致有两种方法。一是在拟进行害虫防治的区域中释放一定量的雌性信息素诱使相应的雄虫进入陷阱, 这可以有效地防止雄虫为雌虫所释放的天然信息素所引诱从而阻碍了它们的交配。陷阱中所需的信息素量很微, 田间试验表明在 27m^3 区域中的100个点上放置 17mg 样品即足以阻止雄甘蓝夜蛾趋向雌虫。另一个方法是释放非专一性的化学药品以干扰天然信息素的作用。

信息素的实际应用现已取得了一些成功的事例。棉铃虫是危害棉花的一种常见害虫, 它可以用喷洒合成信息素的正己烷溶液以阻断红铃虫成虫的正常化学通讯来防治。这一操作的成本约相当于使用传统农药。另一个称为多诱的合成信息素亦已用来控制波纹棘胫小蠹 (*Scolytus multistriatus*), 但同时必须对病树进行处理以免漏网的甲虫来此取食。这种甲虫对榆树的危害性很大, 它是荷兰榆树病菌的主

要载体。

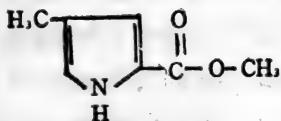
三、追踪信息素

追踪信息素是社交性昆虫如蚂蚁、蜂类和白蚁等为了引导群体中的其他成员往返于巢穴和食物之间所用以设置有一定气味的踪迹的物质。它是在昆虫的特定的腺体中产生的。

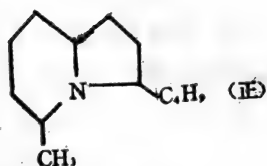
追踪信息素的化学结构是多种多样的。切叶蚁产生的具高度活性的信息素是4-甲基吡咯-2-羧酸甲酯。它的浓度即使低至 $0.08 \mu\text{g}/\text{cm}$ 也能为切叶蚁所感受到，这一浓度相当于 3.48×10^8 分子/cm。由此可以计算出 0.33mg 信息素就足以形成一条绕世界一周的可察觉的踪迹了。这一信息素的生物合成途径还不很清楚，但可能是昆虫肠道中的细菌作用于食物中的色氨酸生成的。

从其他角度来看，切叶蚁信息素的生物化学也是一个很有趣味的题目。切叶蚁除了生成信息素外，还合成另3种激素物质。其中之一就是高等植物的激素吲哚乙酸，它是切叶蚁用以刺激作为其食物的真菌菌落的生长的。第二个物质是 β -羟基癸酸 $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_8\text{CHOHCH}_2\text{COOH}$ ，它被用来抑制外来真菌孢子的生长。第三个物质是苯乙酸，它是用来消灭菌落生长区内细菌的生长的。这三个物质是在昆虫后胸腺中合成然后不断喷射于菌落和巢穴上。在这一特殊的共生关系中，切叶蚁利用化学物质以控制真菌菌落中其他杂菌的生长。

热带厨蚁的追踪信息素是一种双环生物碱（图5-4）。它可能是由食物中的生物碱经过生化修饰而生成的。



4-甲基吡咯-2-羧酸甲酯
(切叶蚁, *Atta*)



双环生物碱
(热带厨蚁, *Monomorium*)



顺-3,6-反-8-十二碳三烯醇-1

(白蚁, *Reticulitermes*)

图 5—4 一些昆虫的追踪信息素

蜜蜂的追踪信息素是牻牛儿醇。由于动物不能合成萜类，所以牻牛儿醇无疑来自植物。蜜蜂由花的香气中收集牻牛儿醇，然后在体内加以浓缩，在需要时再渗出体外作为食物的导引。另一个可能来自植物的苦杏仁苷的追踪信息素是无刺蜂属 (*Trigona*) 蜜蜂的苯甲醛。它的苦杏仁味会由于氧化成苯甲酸而消失，这就使它成为一个比较理想的信息素。当食物消耗完后，它的气味也就消失。

散白蚁 (*Reticulitermes virgiuicus*) 的追踪信息素是 3,6-顺-8-反-十二碳三烯醇-1。这种醇存在于白蚁取食的由真菌寄生而腐烂的木材中，所以这一信息素可能来自食物然后进入胸部的腺体中。不过现在还不清楚这一物质究竟是木材的产物还是真菌的代谢物，甚至是在白蚁体内合成的。

四、昆虫的警戒信息素

大多数的警戒信息素是在昆虫的上颚，肛部腺体或螫器中

生成和释放出来的。警戒信息素的生成常和防御物质有关。在社会性昆虫的战斗中，昆虫群体中的一些成员以上颚腺内容物喷注到对方的身上，从而为之打上侵略者的标记。通过信息素蒸气的扩散，警戒就传递给群体的其他成员。

蜜蜂和黄蜂的螫器含有几种生成警戒信息素的腺体。腺体所产生的警戒物质常和毒液同时喷射出去。胡蜂属 (*Vespa*) 的黄蜂能喷射含有警戒物质的毒液而蜜蜂则在刺螫的部位留下微量的乙酸异戊酯以诱使其他蜜蜂刺螫相同部位。在有些昆虫中，同一物质兼具警戒和防御的功能。蚂蚁 (*Formica*) 所生成的蚁酸就属于这一类。

现已鉴定的大多数警戒信息素的结构都比较简单。在有些蚁类中，它们是十一烷、十三烷、十五烷这样的简单开链烃，而另一些蚁类的信息素则是这些烃的相应的醛或酮。蚁科 (*Formicidae*)，膜翅目 (*Hymenoptera*)，等翅目 (*Isop-tera*) 和切叶蚁亚科 (*Myrmicinae*) 中的一些种的警戒

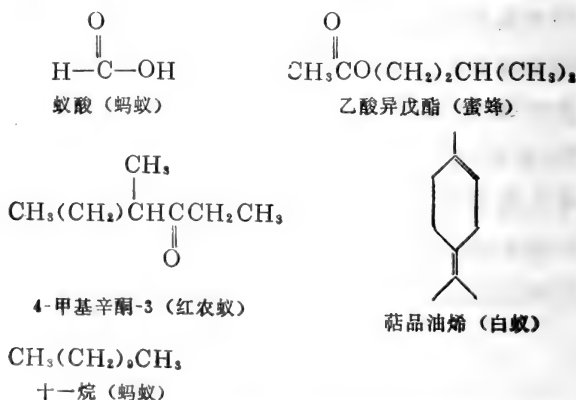


图 5—5 一些昆虫的警戒信息素

性物质则涉及到香茅醇，柠檬醛， α -蒎烯，萜品油烯和苾烯等精油成分（图5—5）。蚜虫的信息素则是较为复杂的不饱和单环倍半萜，它很不稳定，这就使天敌一旦离去，它也就由于降解而失效，这样蚜虫就几乎立即重新活动。

警戒信息素是昆虫信息素中专一性最低的一类。同属不同种甚至不同属的各个种可以使用相同的警戒信号。不过，蚂蚁的嗅觉十分敏锐，它对自身的信息素高度灵敏。如红蚂蚁对天然信息素4-甲基辛酮-3的异构体2-甲基辛酮-3的敏感性仅及前者的万分之一。

蚁类中警戒信息素所携带的信息量可以很大。例如长结红树蚁 (*Oecophylla longinoda*) 受攻击时所释放的信息素中含有4种具有不同挥发性的化合物。当其他蚂蚁接近攻击现场时首先接受的信号是其中挥发性最高的己醛，然后己醇进一步把它吸引到现场。在那里，它们与原先的蚂蚁一起向为2-丁基辛烯-2所标记的侵袭者采取联合行动；在此同时，信息素的另一成分十一酮-3成为一种短程定向讯号（图5—6）。侵袭者的攻击招致了一系列密切配合的警戒行为从而有效地保卫了蚁群。

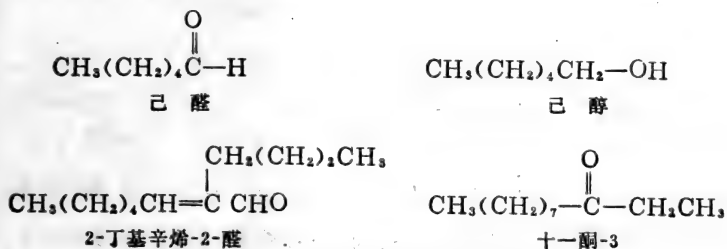


图 5—6 长结红树蚁的警戒信息素

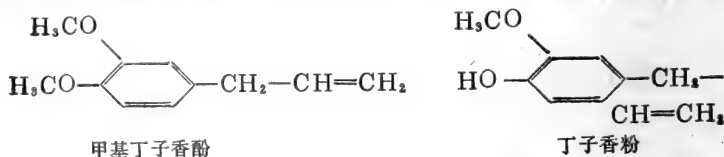
五、昆虫—植物交互作用中的信息素

在植物的授粉过程中，昆虫起了很大的作用。这一过程也涉及到信息素。

植物授粉的生物化学是一个引人入胜的领域。在授粉过程中植物和昆虫双方都蒙受利益，植物得以进行繁殖而昆虫由此得到食物。在这一交互作用中存在着3种生物化学因子，即花的香气、颜色和花蜜及花粉的营养价值。授粉中，昆虫接受的信息之一就是花的香气；当它们接近植物时又接受花色的视觉信号；当降落到花上时，它们就被花组织中色素分布所构成的信号导引至花蜜部位；最后它们将花粉从花药传到柱头，在此同时昆虫获得了花蜜和花粉作为报酬。

植物的花产生香气以吸引昆虫，进行授粉与昆虫通过信息素以吸引另一昆虫的行为是相似的。事实说明两者有时是交叉的。下面就举个例子来说明花香和信息素在昆虫行为中的交织情况。

丁子香酚甲醚是东方果蝇 (*Dacus dorsalis*) 的性信息素。可是即此同一化合物也存在于好几种植物，尤其是管



状山扁豆 (*Cassia fistulosa*) 的花中，它的主要功能是吸引授粉的昆虫。它也存在于其他一些植物的叶片挥发油中，在芸香科的一种植物 *Zieria smithii* 中，它构成了香精油总

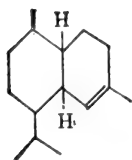
量中的85%。由于它对果蝇具有非常的吸引力，管状山扁豆的花或 *Zieria smithii* 的叶可用作为捕虫器中的引诱物。果蝇对这种花和叶的香气非常敏感， $0.01\mu\text{g}$ 的甲基丁子香酚就可使笼中一只果蝇产生反应。这一化合物的作用是非常专一的。它能刺激雄蝇取食，并且作用十分强烈；在实验室中，成体果蝇如持续暴露于痕踪量的甲基丁子香酚中就会由于吞食了过量的食物而死亡。

第二个例子是最近在蜂型兰 (*Ophrys*) 的研究中取得的。这种兰花的形状和色彩与地花蜂属 (*Andrena*) 的雌蜂十分相似，其相似的程度达到了能使雄蜂降落其上进行所谓“假交配”，在这一过程中实现了授粉。以后才认识到，兰花形状视觉上的诱惑是和它的嗅觉上的引诱相结合的，实际上是兰花的香气模拟了雌蜂所特有的气味，从而保证雄蜂的来临并实现授粉。

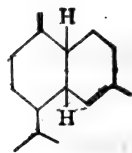
以后，对这种兰花的香气进行了分析，它的主要成分是杜松油烃系列的双环倍半萜。虽然从中同时检测到 (+) 和 (-)-杜松油烃，但有趣的是雄蜂仅对 (-)-杜松油烃有感应，这说明昆虫对兰花香气的反应具有立体专一性。

六种地花蜂的杜氏 (Dufour) 腺体分泌物的主要成分为反式-己酸法呢酯和牻牛儿酯，而另一种地花蜂含相应的辛酸酯。由此可以设想，兰花中的双环倍半萜的气味非常相似于雌蜂的性信息素，以致雄蜂被愚弄而认为正在接近真正的雌蜂 (图5—7)。

雌蜂分泌物的香气物质的特点是肩负两种使命，它们不仅提供性信息素，并且在产卵过程中用作为巢穴内层的衬

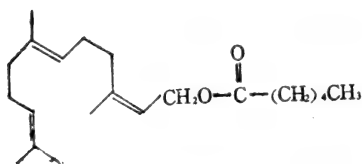


(+)- γ 杜松油烃

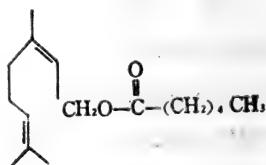


(-)- γ 杜松油烃

兰花香气的成分

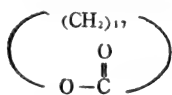


反式-辛酸法呢酯



辛酸牻牛儿酯

地花蜂属雌蜂香气



18-十八酸内酯

分舌花蜂属雌蜂香气

图 5-7 蜂—兰交互作用中的类萜和大环内酯

料。分舌花蜂属 (*Colletes*) 和集蜂属 (*Halictus*) 的杜氏腺分泌物的有效成分都是大环内酯，其中之一为18-十八碳烷酸内酯。这些物质同样具有双重效应。

第三个例子是生活于中美和南美热带森林中的雄长舌蜂利用蜂型兰的香气作为它们的性信息素。这些蜂的交配行为很是特殊。它们的雄蜂具有灿烂的色彩，为了吸引雌蜂，它

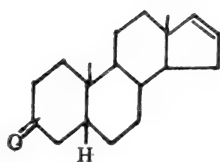
们在交尾时聚集成小群。由这些蜂授粉的兰花能散发出各种各样的花香，现在至少已从中检测出60种成分。在授粉时，*Eulaema*属的一些蜂将花香收集在它们的后腿上以吸引同种的其他雄蜂。于是它们形成蜂群，这时雌蜂通过视觉而被吸引并发生交尾现象。兰花中被用作这一用途的化合物包括丁子香酚、香草醛、桉树脑、醋酸苜酯及肉桂酸甲酯等。不同蜂种仅分别被这些香气中的一些成分所吸引。对不同香气的爱好可能形成了不同蜂种发生交尾的隔离机制。

六、哺乳动物的信息素

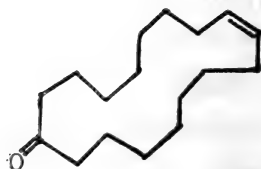
哺乳动物和昆虫一样也能释放信息素。但我们对哺乳动物信息素的知识还很浅薄，许多哺乳动物信息素的化学本质也还不清楚。

哺乳动物面临危险作出反应的一个经典例子就是臭鼬 (*Mephitis mephitis*) 受到惊恐时即行倒立并从肛腺释放出臭气。这种臭气不仅对邻近的臭鼬是一种警告，其本身也是对付侵袭者的一种武器。臭鼬的这种恶臭的有效成分包括3种含硫化合物即巴豆硫醇、异戊硫醇和甲基巴豆基二硫化物 (图5—8)。

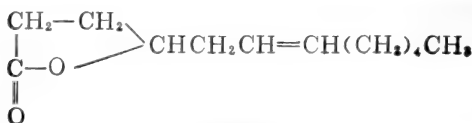
臭鼬以外的其他哺乳动物为鬣狗 (*Hyaena hyaena*)，臭鼬鼯 (*Suncus murinus*) 和黑尾鹿 (*Odocoileus hemionus*) 在困境中也会发出强烈的气味。动物在面临危险时常会自动排出粪尿，这种排泄作用有时是自动的，但偶而也是一种有控制的反应。例如栗鼠和豚鼠在受到惊扰时就有意识地喷射尿液。事实上，动物的化学讯息常来自粪、尿或肛腺



5α-雄甾烯酮(公猪: *Sus*)



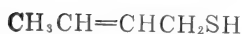
灵猫酮(灵猫: *Zibeth*)



(黑尾鹿)



5-甲硫基戊二酮-2,3 (鬣狗)



(臭鼬)

(叉角羚)

图 5—8 一些哺乳动物的信息素

的分泌物。

哺乳动物通讯中所使用的化学讯号很多，其中嗅觉讯号的一个优点在于当发放者离去后它的作用（气味）还能持续一段时间。这一特点对警戒信号和用气味来划定疆域两者都是有价值的。嗅觉讯号的这种持续性对性欲的激发和交配双方的准备过程也是有利的。

大多数哺乳动物在其社交和性生活中使用许多类似的气味信号。绵羊群中，公羊能从母羊尿的气味变化来察觉它们是否已作好交配的准备，这可能是与动情时分泌出愈来愈多的雌激素有关。

公猪的性激发讯号的化学本质已完全弄清楚，它是5 α -雄甾烯-16-酮-3及相应的醇的混合物。这两个化合物与性激素雄甾酮和睾甾酮十分相似。

除了甾体化合物之外，其结构现在已经完全鉴定的哺乳信息素是罗猴、狒狒等雌性灵长类动物所分泌的低级有机酸混合物。它们存在于这些动物的阴道中，可激发、诱导雄性动物的性兴奋。

最后一类对哺乳动物交互作用具有意义的化合物是胺类，例如已在妇女月经血液和草狐 (*Vulpes vulpes*) 的肛腺分泌物中检测到了三甲胺。这些化合物的作用尚不很清楚。

七、动物的防御物质

化学防御也是动物对其他动物侵袭所常采用的一种保护方式，它具有多种机制和涉及到许多化学物质（表5—2）。就现在研究得最广泛的节足动物来说，这些化学物质中有些是在体内从头合成的，有些则来自食料。大多数毒素对许多不同的动物具有广谱活性。

从植物化学的观点来说，节足动物防御物质的最使人感兴趣的问题是：除了少数例外，它们与植物次生物质的类型相同，甚至它们的释放机制也可能是相同的。在植物中，苦杏

表 5—2 动物中的化学防御物质

类 别	例 子	典 型 毒 素
鱼 类 两 栖 类	能吞气而膨大的鱼 蛙、蟾蜍、蝾螈	生 物 碱 强心毒素、多肽、神经毒 素、生物碱
爬 虫 类 节 足 类	蛇	多肽毒液
	马 蜈 蜈 蚣 } 蝎 蜚 蠊 白 蚁 甲 虫 蛾 、 蝶 蚂 蚁 萤 火 虫	生物碱、醌类、生氰化合物 乙酸、多肽 脂 肪 醛 萜类、醌类 甾类、醌类 强心甘、生物碱 甲酸、萜类 蟾蜍二烯羧酸内酯

仁苷能水解生成葡萄糖，苯甲醛和HCN；一些叶甲科甲虫 (*Chrysomelid beetle*) 的幼虫，其含HCN的分泌物中亦同时含有苯甲醛和葡萄糖，这表明它们的生成机理可能是相同的。这种关系可由表5—3中所作的比较而得到进一步的论证。

动物防御物质的类型很多，下面就类萜，生物碱，酚、醌和有关的物质择要进行一些讨论。

类萜常是一些挥发性和具强烈气味的物质，它们凭此即足以对其他动物产生阻拒作用，当类萜的油状液体与侵袭者的皮肤接触时还产生烧灼感和发痒。

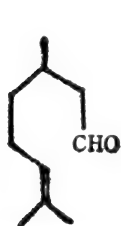
松柏锯角叶蜂 (*Neodiprion sertifer*) 是利用低级类萜作为防御物质的一个例子。它的幼虫在受到侵扰时就会放

表 5—3 一些为动物和植物都能合成的防御物质

毒 素	动物来源	植物来源
生物碱, 新烟碱	<i>Aphaenogaster</i> 蚁 的毒液生物碱	烟草叶片中的生物碱之 —
生氰糖苷, 亚麻苦苷和百脉根苷	斑蛾 (<i>Zygaena</i>) 和斑 蝶 (<i>Heliconius</i>) 的氢氰 酸防御物质	牛角花 (<i>Lotus corni- culatus</i>) 和苜蓿以及其他 植物的毒素
酚, 氢醌	龙虱 (<i>Dytiscus</i>) 的防 御分泌物	加拿大苍耳 (<i>Xanthlum canadense</i>) 果实的毒素
类萜, β -芹子烯	一种黄斑凤蝶 (<i>Bat- tus polydamus</i>) 的幼虫 中	旱芹 (<i>Apium graveo- lens</i>) 叶中
胺, 5-羟基色胺	甘蓝灯蛾 (<i>Arctia caja</i>) 的须	一种荨麻 (<i>Urtica dioica</i>) 的刺毛

射出一种油状物质, 后者的成分与这种蜂的寄主植物欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 的类萜树脂完全一样。锯角叶蜂分泌物和松脂成分的一致不是偶然的, 而是这种蜂“借用”松脂作为自己的防御手段的一种方式。松脂是松树的重要防御物质, 但锯角叶蜂“闯过”了寄主植物的化学防御, 在取食过程中摄取树脂并以之贮存于前肠的小囊中, 这样就使原为寄主植物的武器成了这种蜂的防御手段了。锯角叶蜂的这种获得防御武器的途径可能是一种从进化角度说较为高级的方式, 因为这使它不需要从头合成它的防御物质, 这是合乎经济原则的。其他昆虫的防御物质, 如小黄蚁的香茅醛和柠

柠檬醛 (图5—9), 是以乙酸为起始物质合成的。排臭隐翅虫的防御物质则是琉蚁二醛和4-甲基己酮-3的混合物, 前者是类萜而后者是脂肪族化合物。



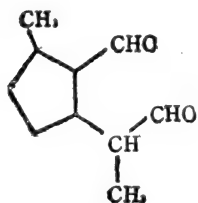
香茅醛 (小黄蚁)



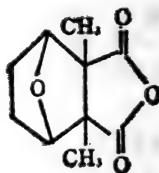
柠檬醛 (小黄蚁)



α -蒎烯 (白蚁; 松柏锯角叶蜂)



琉蚁二醛 (排臭隐翅虫)

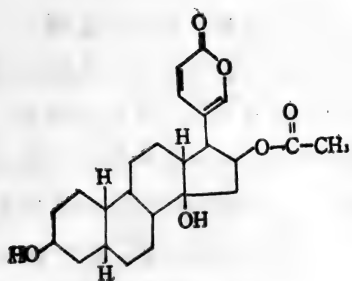


斑蝥素 (西班牙芫菁)

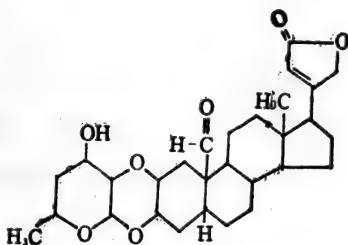
图 5—9 节足动物防御物质中的低级类萜

斑蝥素是少数不存在于植物中的昆虫防御物质, 它是在昆虫体中合成的。斑蝥素存在于西班牙芫菁的血液中, 它是一种具高度刺激性的物质。斑蝥素对动物是一种毒素, 它对人的致死剂量是 0.5mg/kg 体重。

有些动物的防御物质属于强心毒素, 它们与植物中的强心烯羟酸内酯的结构也很相似。蛙和蟾蜍防御物质的蟾毒配基是一种甾体毒素, 蟾毒配基 B 的乙酸酯和马利筋的强心烯羟酸内酯的结构十分相似。



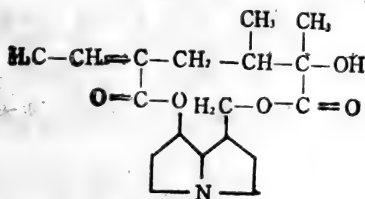
蟾毒配基B乙酸酯(蟾蜍)



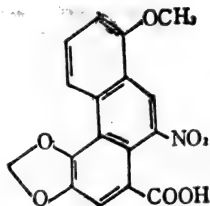
牛角瓜素(马利筋)

一些动物的防御物质已被利用为人的药物，蟾毒是著名的中药，斑蝥素亦有可能是一种有效的抗病毒物质。

生物碱是动物所利用的另一类防御物质。虽然绝大多数生物碱是植物产物，但现已证明生物碱的合成能力并不局限于植物，一些海生动物、节足动物等都能合成自身的生物碱。但作为防御物质，昆虫主要由其食物来获取所需的生物碱。这方面最熟知的例子就是千里光蛾(*Tyria jacobaeae*)从其食料千里光取得千里光碱，以之贮存体内作为防御物质。又如马兜铃蝶(*Pachlioptera aristolochiae*)能从食料马兜铃中积累马兜铃酸。许多工作说明从食料摄取生物碱或强心甘是鳞翅目、半翅目、鞘翅目和直翅目昆虫所广泛采用的防御方式。



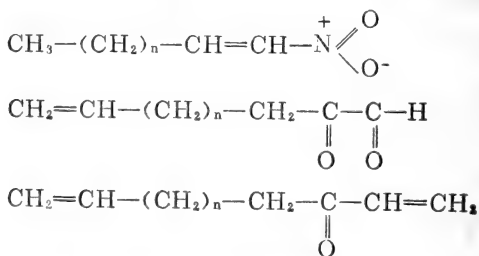
千里光碱(千里光蛾)



马兜铃酸(马兜铃蝶)

最后我们简要介绍白蚁的化学防御作为一个实例。

白蚁的化学防御机理可说是相当的巧妙，它大致可分为3种类型。第一种防卫方式是白蚁群体中的兵白蚁以其上颚刺破敌人体表的角质层，同时将一种油状物质注入伤口。这种油状物质可以是开链脂肪烃、环状二萜（其中有好几种二萜是白蚁所独有的）或C₂₂—C₃₆的大环内酯。这些物质能渗入角质层中，阻碍角质层的愈合并起到毒物的作用。第二种防卫方式是兵白蚁将贮存在其体内的分泌液涂抹到来犯者的角质层上去；这些分泌物是些高级脂肪族的乙烯酮，β-酮醛或亚硝基化合物。这些化合物在结构上的特点是在亲脂的碳链的末端都具有一个亲电基团，这好象一根毒箭，箭簇是亲电基团，箭杆是长碳链。亲脂的碳链有利于穿过角质层，而亲电基团即引起化学反应而造成损伤。第三种防卫方式是



兵白蚁自其长鼻内喷出一种胶状液体；这种液体是二萜混合物在单萜中所形成的粘性溶液。这些二萜在其表面具有一含氧的亲水基团，故具有很好的湿润作用；并且这些粘液本身也具有毒性。

白蚁的化学防御说明了生物在进化过程中学会了综合地应用各种生物化学机理来驱杀敌人。

第六章 脊椎动物（包括人）的 取食习性

和昆虫一样，脊椎动物对植物性食物的取食习性亦取决于植物的成分。除了营养价值外，影响脊椎动物取食的主要因素是食物的滋味和气味。脊椎动物拒食缺乏诱人气味和含有令人不快的化学物质或毒素的植物。植物的一些化学成分对脊椎动物取食习性的作用现虽已为大家所普遍接受，但高等动物的食性试验较昆虫更为困难。现有的许多资料是由有限的观察所取得的，有的还带有一定的偶然性。

我们现在对人类的味觉感应已有了一定的认识，我们由此可以在一定程度上推知食草昆虫的味觉。虽然有些实验证据说明，动物的味觉有可能具有一定的共同性。但如要了解从人到昆虫如此众多动物的取食习性仍将是困难的。

人类的味觉和嗅觉感受器位于口腔和鼻腔内。味蕾集中分布于舌头表面的小乳突上，大多数小乳突可能分辨出一种以上的滋味。不过关于咸、甜、苦、酸这4种主要感受器的分布部位仍有不同；甜味主要在舌尖，苦味在舌根处，酸味在舌的边缘部分，咸味则在舌尖和舌缘部分都有。这些味蕾对相应的化学物质具有高度的敏感性。

人类的嗅觉感受器为数在100万以上；它们位于从鼻子

顶部延伸到后部的约 5 cm^2 的小区中。这些感受器集中堆积在一起并形成许多皱折以免与外界环境直接接触。每个嗅觉感受器有许多短和长的纤毛或毛发样的丝状物，这些纤毛或丝状物处于浸没感受器的粘液中。嗅觉感受器细胞直接与脑中的嗅觉神经球连接，它们每秒钟能传导约 10^{18} 比特信息。嗅觉刺激的显著特点之一是仅需为数很少的化学物质分子，例如据估计只要40个分子的甲硫醇即能引起嗅觉感应。

动物个体的味觉和嗅觉感应不尽相同，对不同化学物质的辨别能力也有程度上的差别；这是由遗传因子控制的。

人和其他哺乳动物对食物的选择涉及到食物的色、香、味和适口性等等因素，要在这样复杂的检测系统中判别各种控制因素无疑是困难的。哺乳动物和昆虫一样，甜味最富吸引力，而辛辣味、苦味和涩味则不受欢迎；但人的味觉感受是高度发展的，往往需要使甜、酸或涩味加以均衡，不然饮食就会感到索然无味。

考虑到实用意义，本章将侧重介绍家畜和人的取食习性。家畜的取食习性方面的知识对饲养业无疑是有利的，人的饮食爱好的知识对农业和食品加工也是需要的。

一、家畜对食物的选择

家畜味觉感应研究的困难之一是它们不能说话，不能用人类的词汇来表达它们对食物的爱好程度。但这一困难可用纯化学药品的稀溶液作为家畜日常饮用水的一部分来研究牛和羊的反应而部分得到解决。这种试验虽然由于牧草的味道是复合的，从而不能反映自然条件下动物的选择，不过这种

研究工作证实了滋味和嗅味在动物挑选食物过程中的重要性。

在这样的试验中采用5种物质的溶液代表5种主要的滋味：氯化钠（咸味）、蔗糖或葡萄糖（甜味）、醋酸或柠檬酸（酸味）、奎宁（苦味）、鞣酸（涩味）。实验证明动物能接受某一浓度的上述5种物质的稀溶液，如浓度进一步提高即导致拒食。从图6—1中可看出家畜一般能辨别这些化学物质并对其滋味作出不同程度的应答，其中苦味首先被动物所拒绝。

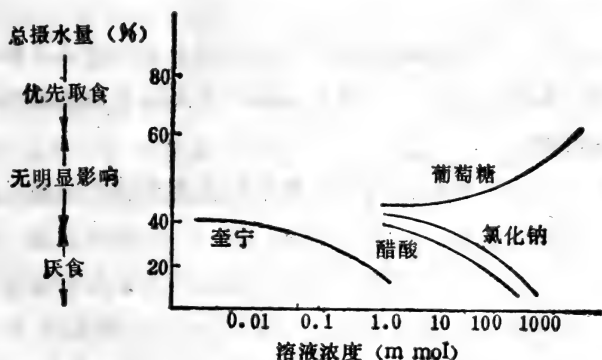


图 6—1 绵羊对纯化合物溶液的味觉应答

同种动物的不同个体对滋味应答的差异较小。不同种如牛和山羊，绵羊和山羊，牛和绵羊之间的差异就较大。在大多数情况下，牛对上述溶液的反应最灵敏，山羊次之，绵羊最不敏感。但对苦味的反应，这个程序恰巧相反。总之，试验表明反刍类动物对摄取植物性食物时的味觉和嗅觉应答与人类是有相似性的。

反刍类动物对纯化学物质在感官上应答的知识为我们研究饲料中的有关化学成分提供了一条途径。反刍类动物对饲料的几种主要成分的应答在许多方面虽仍属推测性的，但可说还是有了一定的了解。

1. 糖 所有供试的反刍类动物都显示出对甜味的喜爱，但糖的种类能影响动物的应答。例如牛犊对蔗糖更为爱好，而绵羊则对高浓度的葡萄糖溶液较为喜爱。

2. 有机酸 已有证据说明牧草的柠檬酸和莽草酸含量与反刍动物的择食性成正相关。因此，酸性可能是家畜饲料中的一个重要成分。

3. 单宁 有些试验表明饲料中单宁含量的增高会影响牛的取食。和昆虫一样，一定量的单宁会降低蛋白质的消化率和营养价值。

4. 香豆素 香豆素是新刈割草料特有芳香的来源。但香豆素具有苦味，如三叶草中含有0.5—1.0%的香豆素，绵羊即行拒食。不过由于它的挥发性，香豆素仅在短时期内影响牧草的适口性。有些草木樨属 (*Melilotus*) 植物含有香豆素前体的邻-羟基肉桂酸的葡萄糖苷，这一成分对绵羊和牛有一定的危险性。这是由于它可转化为双香豆素，后者是一种血液抗凝固因子。

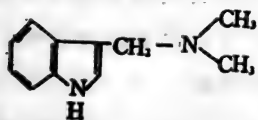
5. 生氰糖苷 近来根据具多型性生氰作用的蕨类植物所作的饲养试验表明，在自然情况下食草动物常选择非生氰型植物作为食料；这也说明HCN是它们的阻食剂。

6. 香精油 植物中的香精油对反刍动物的择食似无明显的影响。一些报告指出牛奶会因奶牛取食了这种植物而沾染

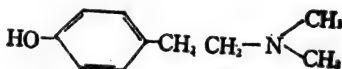
了香精油,这证明牛对这些植物的气味是不敏感的。至于香精油对反刍动物瘤胃的消化活动是否具有影响这一点,研究工作表明单萜中的萜烃和酯类的影响较小,而单萜醇如里哪醇和 α -萜品醇则对消化具有明显的抑制作用。不过现在还不清楚动物能否识别和选择性地取食这些植物。

7. 异黄酮 已经证明车轴草属 (*Trifolium*) 植物的一些种富含异黄酮化合物。这种化合物具有雌激素功能,能对动物的生殖能力产生不利影响。不过现在还没有证据说明动物能对含或不含异黄酮的车轴草表现出选择,由此可以设想异黄酮的味道可能还不足以产生阻食作用。

8. 生物碱 许多证据说明生物碱是食草动物的阻食剂。狭叶羽扇豆 (*Lupinus angustifolius*) 中的一个系不含生物碱,而另一个系富含生物碱(可达干重的2.5%)。试验结果说明绵羊能对羽扇豆的这两个系作出选择。另一些试验表明情况似还不能一概而论。球茎藜草 (*Phalaris tuberosa*) 和藜草 (*P. arundinacea*) 含有芦竹碱和大麦芽碱两种生物碱。试验证明低含量的芦竹碱实际上能刺激绵羊的食欲,而较高的含量则导致绵羊的拒食。



芦竹碱



大麦芽碱

根据以上有限的资料,人们已可以得出一个初步概括:反刍动物喜爱甜味,但也在一定程度上需要包括酸味在内的

各种滋味的平衡。它们尽可能避开含生物碱、生氰糖苷和单宁的植物。牛缺乏识别有毒植物的能力，所以当牛放牧在陌生的牧场上时就应注意它们可能发生的中毒现象。

二、人的择食

1. 关于植物性食物的选择 近代人类对植物性食物的选择范围较之古代已大为缩小。两个对选择食物具深远影响的主要因素是：（1）植物的栽培措施；（2）食物的烹调。人类从野生种中通过栽培方法以取得所需的品系意味着植物的许多有毒成分已从植物组织中消失或含量已逐渐减少，因为在栽培过程中已剔除那些人们所不喜爱或有害的品系。烹调也在改变植物组织的味觉特性和适口性方面起了重要作用。例如含淀粉的谷物煮熟后就容易消化；植物组织中的许多有毒成分在烹调过程中也被破坏，如生大豆中胰蛋白酶抑制剂的受热变性就是一例；也有些有毒成分会在浸洗过程中溶去。

人类对植物性食物的选择要求很高，它们根据食物的色、香、味、形和口感等等因素来加以考虑。象对其他动物一样，甜味和香气总是具有吸引力的，而辛辣、苦味和涩味一般都不受欢迎。然而甜中带酸、苦或涩味就会增加食物的风味。

现在我们对食物的适口性与其具体的化学组分之间的关系还了解得很少，故还难于用来选择食物。

2. 滋味强化剂和调节剂 人的择食行为中，滋味强化剂和调节剂是应该一提的问题。

所谓滋味强化剂就是能够明显改变植物组织对昆虫和高等动物适口性的天然产物。滋味强化剂本身很少能产生一定

的作用，但它能增强其他物质的滋味或香气。大家最熟悉的强化剂是食盐；食盐本身具有咸味，但它又是强化剂。近年来，谷氨酸的单钠盐和鸟嘌呤单核苷酸已被广泛用为强化剂。

一种更为奇特的滋味强化剂或调节剂是存在于山榄科 (Sapotaceae) 的西非山榄 (*Synsepalum dulcificum*) 浆果中的称为神奇素的物质，它是一种分子量为 44000 的糖蛋白。它能消除酸味而又不损害甜味。当人们进食柠檬，继而咀嚼这种植物的浆果时，柠檬竟会显得和桔子一样甜。这种效应能持续 1 小时左右才消失。现在认为这种效应是由于糖蛋白物理地结合于味觉膜上从而使其对酸味完全失去应答。

另一个同样奇妙的能改变滋味的物质是存在于萝藦科的森林匙羹藤 (*Gymnema sylvestre*) 叶中的匙羹藤素。匙羹藤素是五环三萜的混合物。当人们咀嚼这种树的叶子时，所吃的任何食物都缺乏甜味，甚至连苦味亦有所减弱。这就说明它具有钝化某些最重要味觉的特性。甜味是味道中对动物最具吸引力的一种，匙羹藤素的这一特性可能具有生态学意义。实验证据说明：匙羹藤酸确是亚热带粘虫 (*Prodenia eridania*) 幼虫的阻食剂。不过匙羹藤酸对不含糖的食料仍然赋予拒食作用，这就说明它并不明显改变昆虫的味觉反应。昆虫和哺乳动物的甜味受体部位的某些基本特点可能是不同的。

人们由此可以作出一个概括：匙羹藤酸具有双重作用，它既对昆虫的侵食提供保护作用，又能深刻改变哺乳动物的

味觉应答。它可能是植物—动物交互作用中具有如此复杂作用的一系列物质中的第一个被发现的化合物。

上述的滋味调节剂不仅对人，也对素领猴 (*Cercopithecus aethiops*) 的味觉有作用。但匙羹藤酸或神奇素对狗、兔的作用较弱，对猪、鼠和豚鼠的甜、酸味觉不起作用。

三、香味的化学

近来对食品香味的研究已取得了较大的进展，表6—1所列的就是一些典型结果。不过现对一些痕迹量成分的分析仍

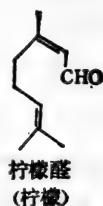
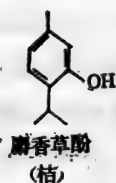
表 6—1 构成果实和蔬菜香气的化学成分

植 物	香气的化学成分
果 实:	
苹 果	2-甲基丁酸乙酯
香 蕉	乙酸戊酯, 丙酸戊酯和丁子香酚
椰 子	γ-壬内酯
柠 檬	柠 檬 醛
桃	十一内酯
桔 子	N-甲基邻氨基苯甲酸甲酯和麝香草酚
梨	2-反-4-顺-癸二烯酸乙酯
蔬 菜:	
覆 盆 子	1-(对-羟基苯)丁酮-3
圆 椒	2-异丁基-3-甲氧基吡嗪
黄 瓜	壬二烯-2,6-醛
大 蒜	二丙烯基二硫化物
洋 葱	二丙基二硫化物, 丙 硫 醇 生 洋 葱 还 含 $\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}=\text{S}\rightarrow\text{O}$
蘑 菇	蘑菇香精
芹 菜	邻苯二甲酸烷叉酯, 二乙酰基和顺式己烯-3-基丙酮酸

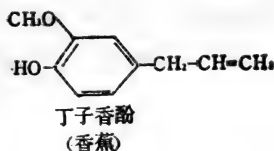
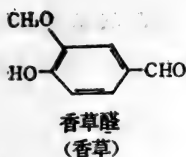
然存在着困难。

构成香气的化学成分中，有些属类萜如麝香草酚，有些属芳香族化合物如丁子香酚，有些属内酯如 γ -壬内酯，有些属含硫化合物如二丙烯基二硫化物（图6—2）。有些香气是由一种化合物赋予的，有些是几种物质的混合物，如杏子的香气中约含10种单萜。

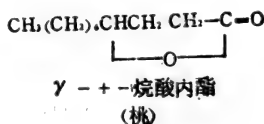
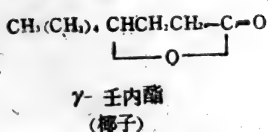
类萜



芳香族
化合物



内酯



含硫化合物

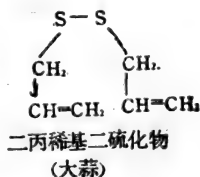
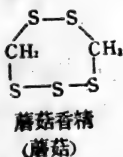
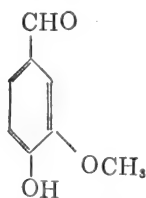


图6—2 一些香气成分的结构

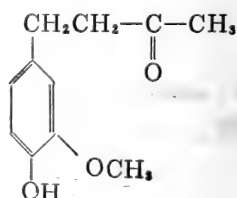
香气化学的复杂性还表现在黑醋栗和草莓这二种果实上。现虽已从这两种果实中各检测出 100 种以上的挥发性化合物,而它们所具芳香的根源仍未探明。又如从咖啡和巧克力中已分析出 700 种以上的化合物,可是至今尚不知道其中是否存在产生相应气味的化合物,或者还根本没有检测出来。

这些研究工作说明香气中的痕迹量成分常是十分重要的。柠檬的精油中苧烯的含量可高达 70%,而柠檬所特有的气味是由不到 5% 的柠檬醛产生的。又如黄瓜的气味是由壬二烯-2, 6-醛产生的,它的嗅觉阈值只有 0.0001ppm。

气味和化学结构之间的关系并不是一目了然的。 γ -十一烷酸内酯和 γ -壬内酯的结构仅在内酯环外相差两个亚甲基,但前者显示椰子香而后者显示桃香。香草和姜的气味是讨论这一问题的又一个有趣的例子。香草醛具有甜美的香气,而香草醛与丙酮缩合然后还原就生成具有辛辣味的姜油酮。



香草醛



姜油酮

含硫化合物在植物的挥发性成分中亦有重要地位。芥子油是芥菜和其他十字花科植物中的昆虫拒斥剂,但又是人类餐桌上的调味品。栽培芥菜的气味是由异硫氰酸烯丙酯和异硫氰酸对羟苜酯配合产生的。它的气味常可为制造过程中产

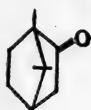
生的微量异硫氰酸丁烯酯和亚硝酸烯丙酯等所破坏。

洋葱和大蒜的气味是由脂肪族二硫化物产生的。存在于香菇(*Lentinus edodes*)中的蘑菇香精是一个由5个硫原子和2个亚甲基构成的环状化合物,它却具有令人喜爱的香味。

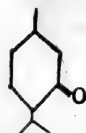
物质的嗅味现在认为是和其分子形状有关的。

分子的形状对生命现象中许多化学过程的专一性具有关键性的作用,对动物的嗅觉感应也是如此,下面是7种各具特有气味的化合物(图6-3):

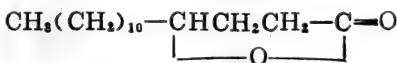
- (1) 樟脑 樟脑味; (2) 十五烷酸内酯 麝香味;
 (3) 2-苯乙基丁醇-2 花香; (4) 薄荷酮 薄荷味; (5)
 1,2-二氯乙烷 近似乙醚的气味; (6) 甲酸 刺激性气味;
 (7) 丁硫醇 腐朽的臭味。它们的化学结构是:



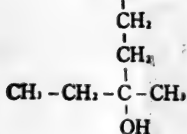
樟脑



薄荷酮



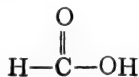
γ-十五烷酸内酯



2-苯乙基丁醇-2



1,2-二氯乙烷



甲酸



丁硫醇

图6-3 一些具特定气味的化合物

现在认为樟脑、十五烷酸内酯、2-苯乙基丁醇-2、薄荷酮和1,2-二氯乙烷这5种化合物是由于其分子形状而引起相应的嗅觉；甲酸和丁硫醇则基于其分子的电荷。

人的嗅觉器官大致可以表示如图6-4。嗅觉的立体化学学说认为在嗅觉神经细胞末端存在着一定的受体，当不同大小、形状和带不同电荷的分子进入嗅觉区时，它们就分别与不同的受体相契合而产生相应的嗅觉。图6-4中的(b)表

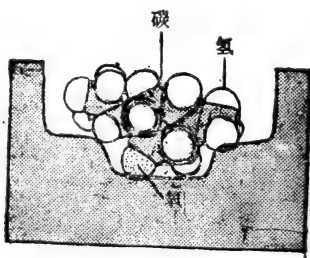
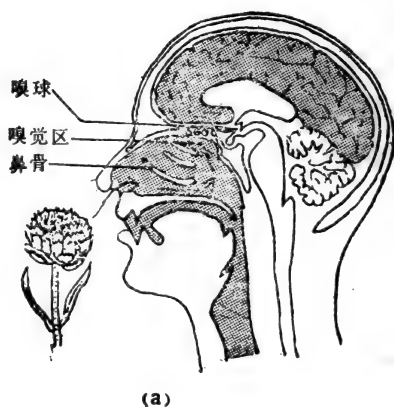
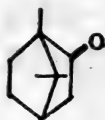


图 6-4 人的嗅觉器官

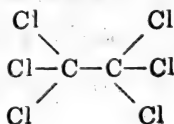
示薄荷酮与相应的嗅觉受体契合的情况。

许多化合物虽然化学性质不同，但具有相似的气味，这是由于它们的分子具有相似的形状。例如樟脑、六氯乙烷、N-乙基二氯硫赶磷酰胺和环辛烷的结构很少相似点，但它们的大小和形状相似，它们都可与樟脑的碗形受体相契合，所以都具有樟脑气味。

α-樟脑
C₁₀H₁₆O

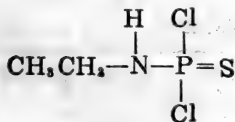


六氯乙烷
C₂Cl₆



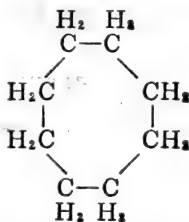
N-乙基二氯硫赶磷酰胺

C₅H₈Cl₂NPS

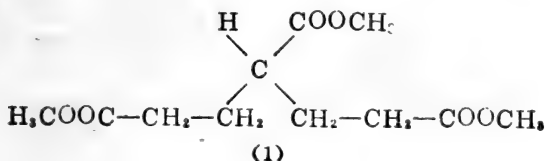


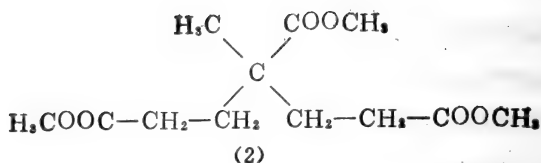
环辛烷

C₈H₁₆



在前几节中我们曾讨论过化合物的结构稍有改变而其气味却发生很大变化的例子。现在我们进一步讨论 2 个化合物：





它们在分子结构上仅相差一个甲基，但前者显示果香，后者具有与醚相似的气味。这可能是结构中的甲基使它与原来的受体不能很好契合，但它仍能与醚的受体契合所致。

也有些化合物具有一种以上的气味。例如四溴乙烯兼具樟脑和醚的嗅味，这可能是由于它在一种情况下与一种受体契合，而在另一情况下与另一种受体契合的缘故。

四、甜味的化学

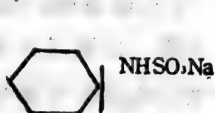
植物组织中的甜味通常是由葡萄糖、果糖和蔗糖这3种糖按不同比例混合而产生的。蔗糖是植物组织中糖的主要贮

表 6—2 有机化合物的相对甜味

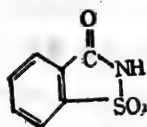
化 合 物	在克分子基础上，相对于蔗糖的甜度
葡 萄 糖	0.70
蔗 糖	1.0
果 糖	1.3
环己胺磺酸钠	30
甘 草	50
甜叶菊苷	300
糖 精	500
柚配基二氢查尔酮	500
新桔皮苷二氢查尔酮	1000
夜乐甜蛋白	3000
竹芋甜蛋白	5000

藏形式，人们常以之作为比较不同物质甜味的标准（表6—2）。

天然的单糖和寡糖通常具有甜味，但属三糖的棉子糖却是无味的。有些合成化合物具有较蔗糖高得多的甜度，如环己胺磺酸钠和糖精的甜味各为蔗糖的30和50倍。这些化合物的甜度高，作为蔗糖的代用品可减少嗜甜食者的发热量，也



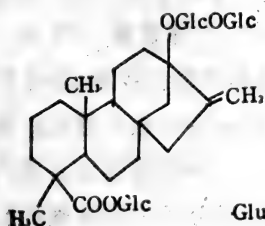
环己胺磺酸钠



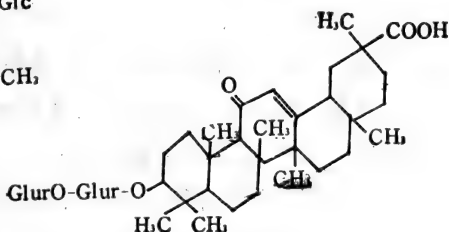
糖精

可作为糖尿病人的甜味剂。不过这些化合物也存在着缺点，即它们食后会产生余味，有的可能有致癌作用，为此其中环己胺磺酸钠已在一些国家禁止用作食品添加剂。

由于合成甜味剂的上述缺点，近年来人们正在致力于寻找糖类以外的天然甜味剂。一个为大家熟知的天然甜味剂就是甜叶菊 (*Stevia rebaudiana*) 叶所含的甜叶菊苷，它是



甜叶菊苷



甘草素

(Glc葡萄糖, Glur葡萄糖醛酸)

二萜的葡萄糖苷。另一个化合物就是甘草素，这一化合物的缺点是具有余味。甘草素是三萜的葡萄糖苷酸。

两种最使人感兴趣的天然甜味剂是存在于西非植物中的蛋白质。一种存在于防己科 (*Menispermaceae*) 的夜乐果 (*Dioscoreophyllum cumminsii*) 中，称为夜乐甜蛋白，另一种存在于葛郁金科 (*Marantaceae*) 的西非竹芋 (*Thaumatococcus daniellii*) 中，称为竹芋甜蛋白。这些蛋白水解生成除组氨酸外的各种蛋白氨基酸。已知二肽天冬氨酰苯丙氨酸甲酯具有甜味，所以这些蛋白的甜味可能来自其一级结构的某些局部区域。但甜味也一定涉及到二级和三级结构，因为甜味蛋白的溶液当加热到 70—75°C 时即会由变性而失去甜味。氨基酸顺序分析也表明它是由含 50 和 42 个氨基酸的两个亚基组成的，亚基的分开就引起甜味的消失。

物质的甜味看来和气味一样是和分子的形状有关的。

人们在研究柑桔属果实的苦味时意外地发现了另一类型的甜味剂。柑桔属果实的苦味物质经证明是水溶性的柚皮苷。这一苦味物质在结构上的要求是高度专一的，它的苦味和黄烷酮核上由鼠李糖和葡萄糖构成的二糖基有关，并且在这二糖结构中鼠李糖和葡萄糖要求通过 $\alpha 1 \rightarrow 2$ 相连接。当这一连接方式发生变化，如柑桔属的另一天然产物柚皮配基的 7-芸香糖苷（其中鼠李糖和葡萄糖是通过 $\alpha 1 \rightarrow 6$ 相连接的），其原有苦味即行消失而成为无味的物质了。一个重要而有趣的发现是：当苦味的柚皮苷用化学方法使其分子中的吡喃环打开并使由此生成的双键还原，这样产生的柚皮苷二氢查尔酮是一个很甜的物质。结构上的局部变化就使一个苦味物质戏剧

性地转变为一个很甜的物质。和苦味一样，产生甜味所需的结构要求也是高度专一的，分子中的二糖基(Rha $\alpha 1 \rightarrow 2$ Glc)是产生高甜度所必需的。现在已知有好几种二氢查尔酮，其中只有糖基是葡萄糖或鼠李糖时才稍有甜味或苦—甜味。相反，由柚皮苷生成的二氢查尔酮在克分子基础上的甜味为蔗糖的500倍，而由新桔皮苷生成的二氢查尔酮的甜味为蔗糖的1000倍(图6—5)。后者在国外已成为商品甜味剂。

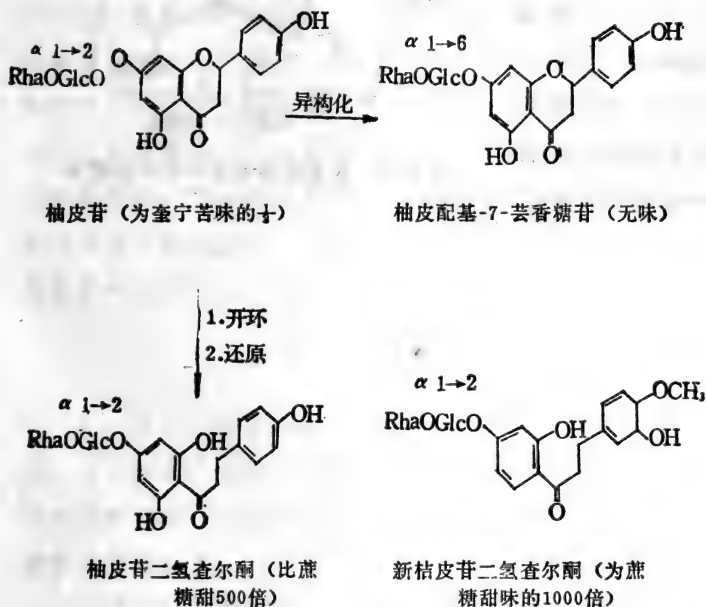


图6—5 类黄酮化合物的由苦味向甜味的转变

上述的由苦味的柚皮苷转变为甜味物质这一事实提示苦和甜味的感受部位是相关联的。这也就说明为什么有些物质

例如甘露糖是苦中带甜，而原为甜味的葡萄糖经乙酰化生成的五乙酰葡萄糖是苦的。最近用甲基 α -D-甘露糖苷和其他的模式糖所作的味觉试验说明舌上的苦和甜的受体位置是紧相邻接的，约相距 3—4 Å。现在有些学者认为糖分子在味觉受体上是有极性的

(图 6—6)。苦味和甜味的受体部位可以由适当分子如甲基 α -D-甘露糖苷的结合而发生交互作用，这种结合就分别降低了对苦味或甜味的应答。

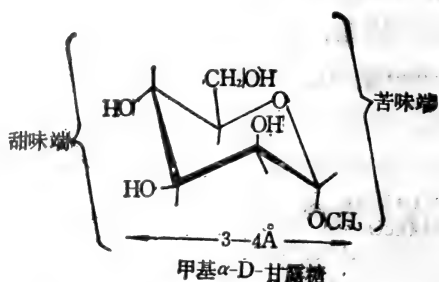


图 6—6 人的甜和苦受体的结构要求

第七章 植物间的生化交互作用

植物间的生化交互作用是一个范围相当广泛的议题，它包括高等植物相互间和高等植物与低等植物间的生化交互作用。关于高等植物相互间的生化交互作用，第一章中提到的胡桃树的克生作用就是一例，这是一个涉及到植物的演替、作物的轮作和间作以及植树造林等方面的问题。至于高等植物和低等植物间的生化交互作用同样具有重要的实用意义，作物的感病或抗病研究是一大课题，而共生固氮则是生物学中的又一前沿领域。总之，植物间生化交互作用的研究具有重要的理论和实用意义。

一、克生作用

在一定的生态系统中，植物相互间为了获得足够的水分、光照和养分而相互展开竞争。这时植物发展出了多种方式来影响邻居，当这种交互作用是以化学物质为媒介时，它就称为克生作用。

在具体讨论克生作用前，先介绍一下克生作用的定义是必要的。

Molisch 在 1937 年曾把克生作用定义为各种类型植物间的生化交互作用，而这种交互作用可以是有害的，也可以

是有益的。在过了 30 余年后，Rice 认为克生作用是指一种植物向另一种植物通过向环境释放化学物质所产生的有害影响，这里所指的植物和 Molisch 一样包括高等植物和微生物在内的低等植物。在此同时，Muller 则倾向于把克生作用局限于高等植物间的生化交互作用。本书中，克生作用一词侧重地指高等植物间的生化交互作用，但亦不排除高等植物对微生物的生化交互作用。这样做有它的方便之处，例如有些高等植物通过影响共生固氮菌而抑制另一高等植物的生长，又如高等植物向环境所释放的化学物质的有效性也常依赖于土壤微生物对这些物质的代谢速度。

克生作用通常发生在两种类型的植物间，如灌木或乔木与草本植物间。但同类型植物间也可以发生克生作用，甚至同种植物的个体间尤其当水分或养分有限时也可表现出有时称为“自我毒害”的克生作用。

在克生作用中所涉及到的化学物质常是一些结构较为简单的低分子量次生物质，现已鉴定的大多是些萜类或酚型物质。

克生作用虽然早在 19 世纪 30 年代就开始有记载，例如当时就已观察到生长于麦田中的薊对燕麦具有毒性，同样大戟能抑制亚麻的生长。但最早明确证明存在克生作用的就是我们在第一章中提到过的黑胡桃树通过生成胡桃醌以杀死生长于邻近的番茄和苜蓿的这一事例，那是在 1925 年发表的。以后克生作用的研究有了很大进展，但克生作用概念一直要到本世纪的 70 年代才真正确立。

不过直到今天，仍有一些植物生态学家未能接受克生作

用是植物群落中竞争的有份量的因素这一概念。这方面的一种极端思想认为要对任一特定生态系中是否存在克生作用提出结论性的证据是十分困难的。对此，我们固应该承认问题的复杂性，植物通过克生作用来干扰另一植物常涉及到许多直接和间接的因素，要从这众多的因素中去确定主导因素无疑不是件易事。不过如因此而对克生作用持忽视态度恐亦不合乎实际。因为我们至今已积累了大量支持高等植物间存在克生作用的材料，同时考虑到被子植物既然具有合成繁多而一般说来是有毒化合物的能力，如不存在克生作用反将是不合逻辑的。克生作用研究工作的主要开拓者之一的Muller对此持比较全面的态度。他认为克生作用仅是几种基本生态过程中的一种，它并不优于光、温度、水分和矿质营养，而是与这些因素共同决定了植物的环境。不过它也具备成为一种限制因子的可能性从而产生控制作用。

在这一章中所要进行的克生作用讨论中，我们将把重点放在那些化学结构已经确定的克生物质上。关于黑胡桃树的克生作用，由于我们已在第一章中作了介绍就不再重复。下面将就一些典型而又研究得比较深入的例子开展讨论。

二、荆棘丛的克生作用

荆棘丛克生作用的研究可说是这一领域中的开创性工作之一，它是由Muller及其同事在本世纪70年代中完成的。这一工作是以美国加州地区荆棘的克生作为对象的。

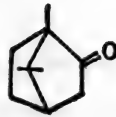
美国加州南海岸的荆棘丛是一个雨量较少的植被区，它与天然未开发的草原相邻接。这一荆棘丛生的草原地区的最

惊人的自然景观之一，就是这一植物区系中主要灌木丛周围草本植物的分带现象。在这一地区灌木中的两个较为重要的种是唇形科的白叶鼠尾草 (*Salvia leucophylla*) 和菊科的加利福尼亚蒿 (*Artemisia californica*)。紧接着每一灌木或灌木丛的是宽为 1—2m 的裸露土壤带。在这一带的外面是有限的少数草本植物地带。最外面的是燕麦属 (*Avena*)，雀麦属 (*Bromus*) 和狐茅属 (*Festuca*) 等一些生长得很茂盛的草原。但这种显然由荆棘的抑制作用形成的分带现象是怎样产生的呢？Muller 等经过仔细的研究，在排除了遮荫、土壤缺水、养分供应、土地坡度、根系竞争、昆虫和其他动物的侵食等因素对形成这一现象所可能产生的作用后，证明这是灌木的挥发性萜类引起了这一克生现象。这些萜类：1) 在叶片中的含量很高；2) 经常由灌木释放出来，从而使它们的蒸汽在植物周围形成一层“云雾”；3) 亦存在于植物周围的土壤中；4) 一直留存在干燥土壤中，只是在降雨后土壤微生物恢复活动时才被分解；5) 能够通过种子和根进入植物细胞；6) 对生长于邻近草原中的一年生植物如野燕麦等的种子萌发具有明显的抑制作用。

人们已对这两种灌木中的萜类作过深入的研究，并证明同样这些化合物亦存在于相应的土壤中。实验证明这些化合物能够抑制植物的生长和种子的萌发。白叶鼠尾草的萜类中的两种最有效的毒素是 1,8-桉树脑和樟脑，其他还有 α -及 β -蒎烯和坎烯。加利福尼亚蒿的两个主要萜类化合物同样亦是 1,8-桉树脑和樟脑，其他还有艾酮， α -崔柏酮和异崔柏酮 (图 7—1)。



1,8-桉树脑



樟脑



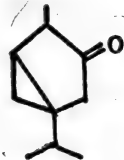
α -蒎烯



β -蒎烯



坎烯



樟柏酮

图 7-1 白叶鼠尾草和加利福尼亚蒿中具克生作用的萜类化合物

加利福尼亚荆棘的化学生态学实际上较上述情况还要复杂，即植被由于平均每 25 年发生一次自然火烧而出现周期性的变化。在灌木为火焚烧后的几年中，一年生草本植物即在景观中占据优势。但随后灌木就缓慢而无情地重新生长并产生克生作用。火烧后大约经过 6—7 年，灌木周围又形成了特征性的裸露土壤带。周而复始形成了周期性的变化。萜类是挥发和易燃的，火烧时它们即迅速地从土壤中消失，这就使一年生植物在火烧后不久即得以生长和繁殖。但随着灌木群落的发展，它们所生成的萜类就重新显示克生作用。

现在已发现挥发性的单萜和倍半萜存在于许多被子植物中，尤其是桃金娘科、唇形科和芸香科的一些植物中。萜类并且也存在于多数裸子植物中。因此可以认为这些物质也是

其他植物中的克生物质，不过其效果不如白叶鼠尾草明显罢了。

加利福尼亚荆棘中的另两个突出的灌木是蔷薇科的 *Adenostoma fasciculatum* 和杜鹃花科的具腺熊果 (*Arctostaphylos glandulosa*)。它们分布广泛并都能对草本植物产生克生作用。*Adenostoma fasciculatum* 丛生在干而裸露的斜坡上，不与其他植物混杂，在土壤充分暴露于阳光并有充沛的雨量的条件下，在其下坡方向地区没有草本植物生长。然而在邻近的路边却生长着茂盛的一年生植物。在这两种植物的叶中都没有明显地发现萜类存在，这些情况说明，假如克生作用确实存在，那必定是萜类以外的毒素在起作用。

实验证明这两种植物中产生克生作用的不是挥发性的萜类而是一些水溶性的物质。这一植被的一个主要气候特点是海岸雾，即使在夏季和中等雨量条件下，总有充分的水降落在灌木的叶片上并由此而滴落在周围的土壤上。这就使水溶性抑制剂经常由叶片转移至土壤中，并使其在土壤中的浓度维持在一定水平上。这就保证了克生作用的有效性。

这两种植物的叶片中含有丰富的酚型化合物。当用水清洗灌木的叶片和用碱性酒精抽提灌木周围的土壤时就得到相似的但具不同比例的酚型化合物的混合物（表 7—1）。这种含量上的差别可能是由于其中一些成分不可逆地结合于土壤颗粒上，或者有些成分为土壤微生物所迅速分解所致。

在所分离得到的酚型化合物中，对草本植物种子萌发的抑制力最强的是羟基苯甲酸和羟基肉桂酸，而存在于土壤溶

表 7—1 存在于两种荆棘中的水溶性抑制剂

类 别	化 合 物	Adenostoma		Arctostaphylos	
		叶 片	土 壤	叶 片	土 壤
中 性 酚 类	氢 醌	+	-	+	-
	根 皮 苷	+	-	-	-
	伞 形 酮	+	-	-	-
羟 基 苯 甲 酸 类	对-羟基苯甲酸	+	+	+	+
	原儿茶酸	-	-	+	-
	香 草 酸	+	+	+	+
	丁 香 酸	+	+	-	+
	没食子酸	-	-	+	-
羟 基 肉 桂 酸 类	阿 魏 酸	+	+	+	+
	对-香豆酸	+	+	-	+
	邻-香豆酸	-	-	-	+

出物中的也正是这些化合物 (图 7—2)。再者, 这些酚酸之所以以混合物形态存在这一事实可能是重要的, 因为不同的

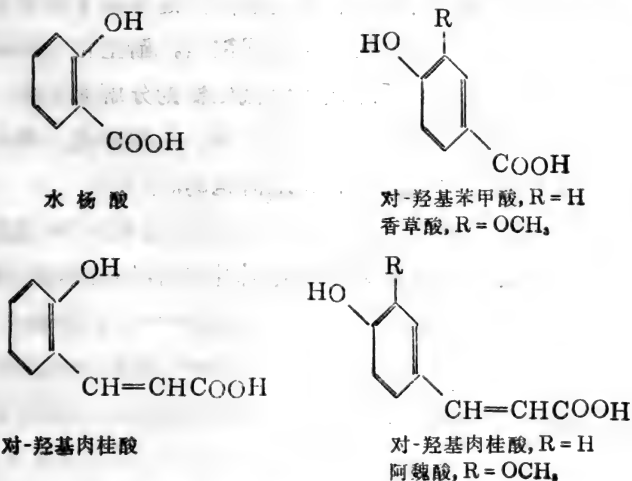
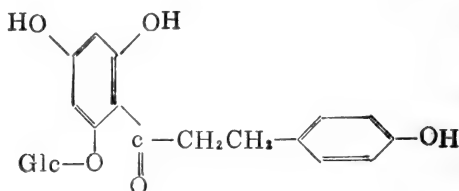


图 7—2 植物中的一些水溶性克生物质

酚酸对植物生长的抑制具有增效性。例如香草酸和对-羟基苯甲酸的混合物对高粱和萝卜种子萌发的抑制作用，较这两个化合物分别单独使用时更为有效。

酚型化合物通常是以结合状态存在于植物体中的，例如根皮苷就是一例。



根皮苷

但它们在植物组织中会转化成游离状态，这就说明为什么溶出物中会同时含有游离和结合状态的酚型化合物。另一个复杂问题是土壤中酚型化合物的鉴定，这是由于这些化合物的浓度在由叶面下滴过程中会出现浓缩，酚型化合物也可由原来存在于土壤中的叶片残体经微生物的分解而生成，同时它们在土壤中的转换率亦不完全清楚。虽然如此，灌木中的这些水溶性毒素的生态学意义是清楚的。

植物中水溶性毒素引起的克生作用可能是一种普遍现象，条件是只要有足够的湿度使叶片中的抑制剂能经常溶出。例如半湿落叶林中的西班牙栎 (*Quercus falcata*) 和胶皮糖香树 (*Liquidambar styraciflua*) 都能抑制生长于树冠下的植物。现已从西班牙栎的叶片溶出物中检测到了水杨酸。

三、克生作用在生态学中的重要性

植物的克生作用无疑是存在的，但它的重要性显然为生态学家所低估了。产生这一情况的主要原因在于有关天然植物群落中克生作用的知识比较贫乏。例如有人认为前述的荆棘丛克生作用可能仅是在特殊气候和发生火烧的情况下产生的，很难由此推论克生作用也存在于条件比较稳定的地区。同时在解释某一化学物质在特定条件下所可能发挥的作用时遇到的困难是土壤微生物的作用，因为后者可以使毒素转变为无害物质，或者使无害的转化为毒素。

Newman 等为了排除克生作用中的微生物作用和由克生物质存在所引起的渗透压改变所产生的影响而设计了一系列实验。他们选择了温带的绒毛草 (*Holcus lanatus*)，斑猫儿菊 (*Hypochoeris radicata*)，白车轴草 (*Trifolium repens*)，洋狗尾草 (*Cynosurus cristatus*)，黑麦草 (*Lolium perenne*)，长叶车前 (*Plantago lanceolata*)，日本黄花茅 (*Anthoxanthum odoratum*) 和酸模 (*Rumex acetosa*) 等 8 种植物，以之栽植于沙和灭菌的天然生境土壤的混合物中。以每一盆钵(包括对照)的沙土淋洗液转而施用于其他各植物，然后观察它们对植物生长的影响。结果发现绒毛草、斑猫儿菊和白车轴草这三种植物的沙土溶出物能抑制另 5 种植物的生长，其中以日本黄花茅最为敏感。但日本黄花茅的另一个特点是它的生长为其本身的溶出物所促进。这些结果说明这些植物可通过克生作用来应付其他植物的竞争，并且可通过自我刺激来建立优势。

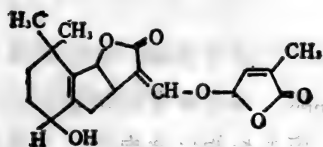
克生作用在耕作破坏了天然植物区系并广泛改变了土壤矿物质和有机质的含量时可能更为明显。这种田地休耕后，在建立一个稳定的植物群落前会经历一系列植物种的相继侵入。克生作用领域的奠基者之一Rice对此进行了讨论，他认为可能涉及下列5方面的效应：1) 克生作用中的自我毒害（例如坚硬向日葵 *Helianthus rigidus*）加速了一个植物种代替另一个植物种；2) 第二种植物通过根和叶的渗出物对第一种植物产生直接的克生效应；3) 一种优势植物种对所有可能的入侵者产生的克生作用延缓了植物的演替；4) 一个植物种如阿拉伯高粱 (*Sorghum halepense*) 通过其腐败产物或如仰卧大戟 (*Euphorbia supina*) 通过对固氮细菌抑制的间接作用；5) 克生作用决定了可能侵入植物群落的植物种。

在农业和园艺中，克生作用无疑可能引起许多实际问题。生长于作物间的杂草除了争夺土壤养分和光照外，还会释放毒素影响其他植物。翻耕进土壤的谷物残体的细胞壁会降解释放出大量可能抑制后作的酚酸。有些树木（如蔷薇科果树）的根部会产生抑制同种植物幼苗的毒素，如苹果产生的根皮苷；这就影响了在同一土地上该种植物的繁衍。这样的例子还可举出很多。不过应该指出，有的事例还缺乏关键性的实验证据，犹待进一步的研究。

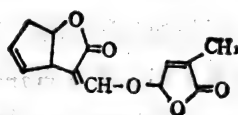
另一个应该提到的农业问题是高等寄生植物对作物的侵扰，这涉及到根部的渗出物。在这一事例中，寄主会产生一种能触发寄生植物种子萌发的化学物质，后者的幼苗即通过吸根依附于寄主植物而生活。这与克生作用有一定的类似

性，不过在这一事例中寄主的渗出物有利而不是有害于寄生植物。

对天然植被来说，这是一种平衡的交互作用，但对作物来说，这是寄生植物的繁殖换来了作物的严重损失。侵扰蚕豆的圆刺列当 (*Onobanche crenata*) 和为害高粱的独脚金属的一个种 *Striga hermonthica* 是两种为害严重的寄生植物。列当因子的本质现还不清楚，而独脚金属植物的刺激剂已查明是独脚金醇。



独脚金醇



独脚金醇类似物

独脚金醇即使在很低浓度时也具高度的活性，如在 1×10^{-10} 克分子浓度时仍能刺激 50% 独脚金种子的萌发。由于它产生活性的结构要求不甚严格，现已制备得能有效刺激独脚金种子萌发而结构大为简化的化学物质。这种物质可用以控制该种杂草，即在作物播种前先在土壤中施用这种药剂使独脚金种子萌发，然后幼苗即由于缺乏适当的寄主而死亡。

四、高等植物—低等植物间生化交互作用概述

高等植物—低等植物间的生化交互作用是另一个对农业生产具有重要意义的问题。这种交互作用可以采取多种形式，例如共生固氮就是其中之一，但在这里主要讨论导致病

害的微生物与高等植物间的交互作用。

虽然栽培植物常常感染病害，其实这不是一种规律。事实上大多数尤其是生长于天然群落中的高等植物，不是对微生物侵染具有抗性就是能与微生物建立共生关系。即使是栽培植物，其相应的野生种也常较栽培品种抗病。所以培育抗病品种常从相近的野生种来取得抗性基因。

微生物在侵入植物体时首先要穿过表面层，因此可以设想植物具有某种抵挡微生物入侵的物理屏障。但迄今还没有具体证据说明存在着这种屏障。植物体表角质层的主要作用在于延缓微生物的侵入速度。

假如植物不存在对微生物入侵的物理屏障，这就不得不迫使人们设想是否存在着化学屏障。早在本世纪初就有人设想植物中可能存在着能抑制微生物生长的化学物质，不过这方面的研究工作在以后一段时间进展不大。高等植物抗病的化学机制研究的真正突破是 Muller 和 Bärger 在 1941 年所宣布的植保素学说。他们提出当植物感染病害时就会从头合成某些化学物质以抵挡病原菌的侵入。但当时未能具体分离得到这种化学物质。一直要到 1960 年才在豌豆中分离得到称为豌豆素的植保素。从此就在许多植物中相继分离到了植保素，并确认植保素的形成是高等植物对病原菌侵入所产生应答的主要方式。现在人们正对植保素的确切作用开展多方面的研究。

植物对微生物的侵入虽然存在着生化屏障，但事实上疾病仍然会发生。这是因为特定微生物的致病菌株能通过不同的生化手段来突破植物的防御。面临这一情况，植物也往往进

一步反击。这样就在微生物和高等植物间展开了一场生死斗争，问题的结局决定于谁能控制局面。

高等植物和微生物间的生化交互作用是一个相当复杂的过程，实际上病原菌要遇到重重的化学屏障。

五、抗病性的生化基础

面对微生物的侵染，植物采取了多种生化防御方式。目前，人们对这些生化防御方式的分类和命名还不统一，也还存在一定程度的混乱。即以现在所采用的把化学防御分为侵染前和侵染后的分类法（表 7—2）而言，也只是一种权宜之计，两者间不能截然分割。不过这种分类法仍为讨论所涉及的化学物质提供了方便。

表 7—2 高等植物中抗病因子的分类

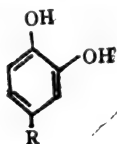
类 别	说 明
侵染前的化合物	
1. 禁 阻 素	能在活体中减弱或完全停止微生物发育的代谢物
2. 抑 制 素	侵染后继续增加以充分发挥作用的代谢物
侵染后的化合物	
1. 后抑制素	由原先存在的无毒化合物经水解或氧化而生成的代谢物
2. 植 保 素	在微生物侵入后通过基因的去阻遏或由某一潜在酶系统活化所生成的代谢物

（一）侵染前的化合物

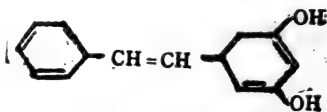
这类化合物又可分为禁阻素和抑制素两类。

人们很早就认识到植物中存在着能抑制微生物萌发和

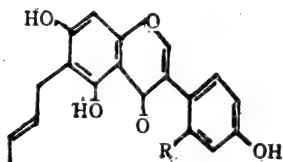
(或) 生长的化学物质。它们都是些次生物质，尤其是类黄酮和酚型化合物 (图7-3)。如人们发现树木的心材中，次



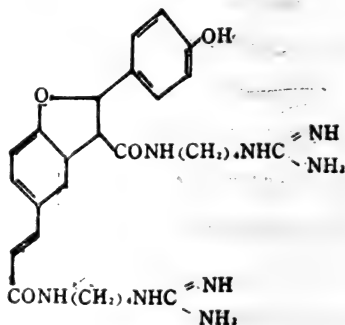
儿茶酚, R = H 原儿茶酸,
R = COOH (洋葱的鳞茎)



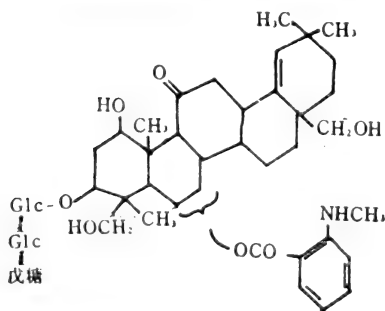
赤松素 (松属的心材)



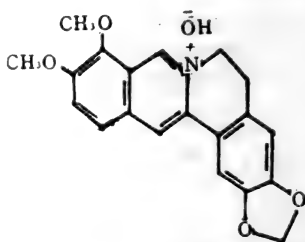
羽扇豆酮, R = OH
2'-脱氧羽扇豆酮, R = H (羽扇豆叶)



大麦素A, R = H
大麦素B, R = OCH₃,
(大麦幼苗)



燕麦素 (部分结构) (燕麦根)



小檗碱 (三叶十大功劳根)

图7-3 类黄酮和酚型化合物

生物质（包括萜类和酚、醌等）的含量异乎寻常的高。由于心材特别抗腐烂，因此人们就自然地把这种抗腐烂特性与其所含的次生物质联系起来。在心材的次生成分中，尤其是羟基芪似与抵抗真菌的侵袭有关，广泛存在于松属中的赤松素就是一例。要直接证明心材中这些成分的抗腐烂特性，现在虽还有技术上的困难，不过几种存在于豆科植物叶中的植保素亦具有类似结构，这一事实却为此提供了一定的支持。

在非木本植物中存在侵染前化合物的一个著名例子是洋葱。抗性品种洋葱的外部鳞片中含有多量的原儿茶酸和儿茶酚，它们对斑点病菌 (*Colletotrichum circinans*) 具有高度毒性。这些鳞片的抽提液能使病菌孢子的萌发率降至2%以下；感性品种的抽提液由于不含这些化合物，病菌处理后的萌发率仍在90%以上。有趣的是，矢车菊素的分子中亦含有儿茶素这样的结构，它也已被证明能抑制引起苹果腐烂的真菌 (*Gloeosporium perennans*) 的萌发。最近在抗香蕉盘长孢 (*Gloeosporium musarum*) 的香蕉中分离出了一种制菌物质，3,4-二羟基苯甲醛，这就使人们认为洋葱的有效成分可能也是这一化合物，只是在分离过程中被氧化成了原儿茶酸。

在其他的植物组织中亦已分离出了抑菌物质。如在羽扇豆的叶片中分离出了羽扇豆酮和2'-脱氧羽扇豆酮；在实验室条件下，羽扇豆酮对炭色长蠕孢 (*Helminthosporium carbonum*) 菌丝体生长的 ED_{50} 值为 35—40 $\mu\text{g}/\text{ml}$ 。 ED_{50} 是制菌毒性的一个量度，它指抑制某一特定真菌的菌丝体生长一半所需的制菌物质的剂量。羽扇豆酮和2'-脱氧羽扇豆

酮是类黄酮化合物，川皮苷（5, 6, 7, 8, 3', 4'-六甲氧基黄酮）是另一具有制菌作用的类黄酮。由大麦幼苗中检测到的大麦素A和B属酚型化合物，它们对麦根腐长蠕孢病菌（*Helminthosporium sativum*）具有抑制作用。但值得注意的是，它们的抑菌作用会随幼苗中 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的积累而下降。离体实验亦证明二价正离子会钝化大麦素，这可能是由于形成了复合物，与燕麦对麦类全蚀病菌（*Ophiobolus graminis*）抗性有关的侵染前化合物经鉴定是燕麦素，它是一个具荧光的三萜糖苷。这一化合物的末端有一戊糖残基，当这一戊糖残基被水解除去后，其制菌作用也就大部消失。麦类全蚀病菌的变种（*O. graminis* var. *avenae*）能产生催化这一反应的燕麦素酶，从而也就降低了燕麦对病菌的抗性。三叶十大功劳的根能抵御多主瘤梗孢（*Phymatotrichum omnivorum*）的侵袭，这一抗性是与所含的小檗碱有关。

上述的讨论表明有些植物的抗病机制部分是由于组织中原先就存在的一些制菌物质，植物通过这些化合物就阻挡了微生物的侵入。

第二类与植物抗病性有关的侵染前化合物是抑制素，这是一类含量在侵染后继续增加的代谢物。这方面最为显著的例子之一是：在已罹枯萎病的马铃薯块茎的感染部位的边缘能观察到强烈的蓝色荧光区（图7—4）。图中表示的是用马铃薯晚疫病菌（*Phytophthora infestans*）孢子接种并在 18°C 保温14天的、纵切成两半的马铃薯。强烈的蓝色荧光区出现在感染区和健康组织之间，犹如在这两类组织间形成一

保护区。在蓝色荧光区中有两种酚型化合物在迅速积累：一种是具荧光的香豆素—茛菪灵，它的量增加了10—20倍；另一种为荧光较弱的绿原酸，它的量增加了2—3倍（图7—5）。

这两种化合物在实验室中已被证明对许多微生物都具有明显的毒性。

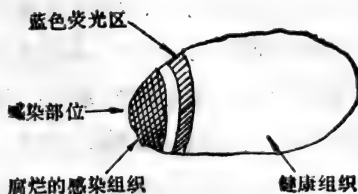
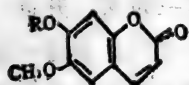
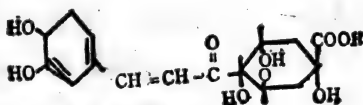


图 7—4 受晚疫病菌感染后马铃薯块茎中形成的香豆素抑制区



7-羟-6-甲氧香豆素，
R = H 茛菪灵, R = Glc



绿原酸

图 7—5 一些酚型抑制剂

马铃薯中这些酚型化合物量的增加现还不能肯定与抗病性有直接关系，它可能仅是患病的一种症状。不过，值得一提的是，马铃薯以外的其他植物如烟草 (*Nicotiana tabacum*) 和甘薯 (*Ipomoea batatas*) 的叶中同样也有茛菪灵，7-羟-6-甲氧香豆素或绿原酸含量的增加。并且在为苹果黑星病菌 (*Venturia inaequalis*) 所感染的苹果叶中，人们发现其中有一种尚未鉴定的荧光物质的量在增长，这种量的增加与抗病性之间呈现出相关性。现已证明在对苹果黑星

病菌分生孢子萌发的抑制中涉及三种化合物，这三种化合物同样存在于健康叶片中，不过在被病菌感染后它们的量即增加至足以引起抑制作用的水平。这种蓝色荧光物可能是某种罕见的羟基肉桂酸衍生物。在这一发现的基础上，人们已成功地几种合成产品如邻-香豆酸异丁酯喷施在感性品种的苹果上从而提高了对黑星病菌的抗性。不过，有关化合物的量在感染后所出发的增长与该植物抗病性之间的关系仍需进一步研究后才能完全确立。

(二) 侵染后的化合物

这类化合物又可分为抑制素和植保素两类。

1. 感染后抑制素 植物在组织中贮藏着具生态学功能的不活动形式的毒素这一观念现已为人们所普遍接受，并也已有证据说明植物的抗病性是由相似的机制产生的。在这一过程中涉及的毒素称为侵染后抑制素；在健康组织中，它们以不活动的糖苷形式存在，在感染后它们通过酶促水解或氧化就释放出活性形态的毒素。

这一类型制菌毒素的例子有生氰糖苷、 β -硫代葡萄糖苷等。牛角花叶中含有生氰糖苷，当它受到葡萄柄霉属 (*Slemphylium*) 的病原菌侵袭后即释放出 HCN；但病原菌能使 HCN 转化为甲酰胺 (HCONH_2) 而解毒，这就使病菌容易感染植物。有些病原菌由于缺乏对 HCN 的解毒机理，它们就难于在植物中立足。现在亦已证明 β -硫代葡萄糖苷是与芸薹属植物对霜霉病的抗性有关； β -硫代葡萄糖苷水解所释放的异硫氰酸烯丙酯对霜霉病菌具有剧毒。

在植物中存在着感染后抑制素的另一个具有说服力的例

子是山慈姑鳞茎中的山慈姑苷。1-山慈姑苷有 A、B 两种，它们本身仅具弱抗菌性；但它们能异构化为惰性的 6-山慈姑苷并转而水解为山慈姑啉 A、B，后者具有强烈的制菌毒性，山慈姑苷 A、B 对百合科植物抗病性的贡献可能是相当普遍的。

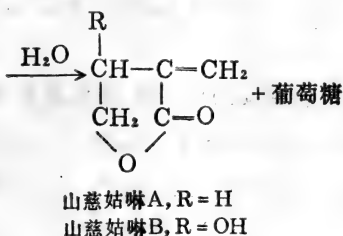
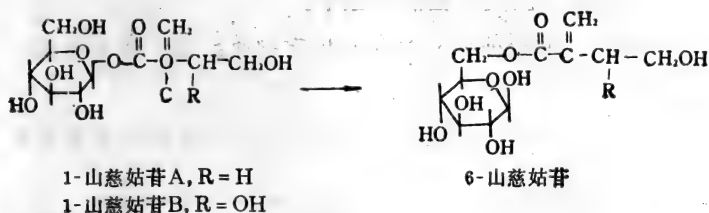


图 7—6 制菌毒素的释放机制一例

植物的侵染后抑制素可能还包括酚型化合物。

2. 植保素

(1) 植保素概念：植保素概念在近年来已成为生理植物病理学的一大进展。它较任何其他思想都更多地激发起了对植物抗病机理的研究。现在，植保素的生物化学虽然已研究得较深，但植保素合成的生理学、超微结构和病理学等方面的研究则仍嫌不足，它们在活体中的产生和代谢也尚不清楚。因此在讨论植保素研究的现状时，先介绍一下 Muller

和Börger在1941年研究了马铃薯对晚疫病菌的致病和非致病菌株的反应后所提出的学说要点是有意义的。这一学说要点是：

i 植保素是一种能抑制超敏组织中真菌发育的化合物，它仅在寄主和寄生菌接触后才形成或活化的。

ii 防御反应仅发生在活细胞中。

iii 植保素是一种独立存在的化学物质，它是寄主细胞的产物。

iv 植保素的毒性对真菌无特异性；但不同种的真菌其敏感性可有不同。

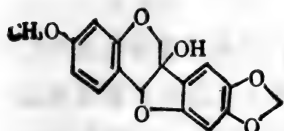
v 感性和抗性细胞的基本反应是相同的，区别在于植保素形成的速度。

vi 防御反应仅限于真菌繁殖的组织及其紧邻处。

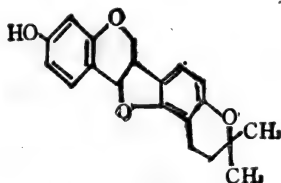
vii 抗性是在真菌感染后发展起来的，不能遗传。寄主细胞产生植保素的敏感性具有特异性，而这种特异性是由遗传决定的。

虽然Muller等已提出了植保素学说，但一直到20年后Cruickshank和Perrin (1960) 才分离得到第一个化学结构完全清楚的植保素。它是由接种了核果褐腐菌 (*Monilinia fructicola*) 分生孢子的豌豆荚中提取得到的，称为豌豆素。豌豆素完全符合Muller和Börger学说的各个要点，它直到今天仍是一个研究得最充分的植保素。以后的研究工作表明其他豆类，尤其是菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 在真菌感染后也能产生化学结构上与豌豆素相关的植保素——菜豆素。对由其他科患病植物分离得到的化合物所作的进一

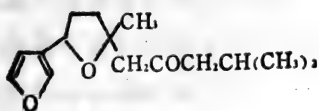
步研究表明，生成植保素是旋花科 (Convolvulaceae) 和兰科 (Orchidaceae) 植物的特征。这激起了人们对许多农作物在微生物侵染后所生成的化合物的分离工作，结果发现了许多符合植保素概念的物质，它们具有不同的化学结构 (图7-7)。



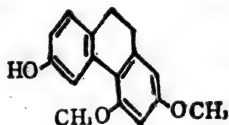
豌豆素 (豌豆, 豆科)



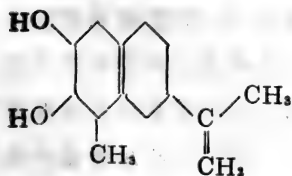
菜豆素 (菜豆, 豆科)



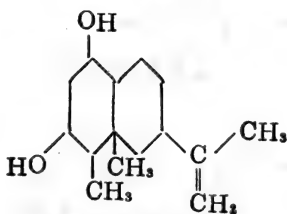
甘薯黑胞毒酮 (甘薯, 旋花科)



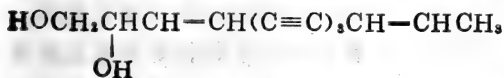
兰酚 (沙列布, 兰科)



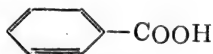
齐日素 (马铃薯, 茄科)



辣椒二醇 (辣椒, 茄科)



红花醇 (红花, 菊科)



苯甲酸 (苹果, 蔷薇科)

图 7-7 高等植物中的代表性植保素

有关植保素的知识现已有了很大的发展，虽然大多数已知植保素是符合上述学说的，但在有些情况下，学说的要点有必要进行一些修正。实际上这一交互作用较原先所设想的更为复杂。因为有些真菌能够对植保素产生解毒作用。所以一种真菌对一特定植物的寄生能力决定于它处理寄主产生植保素的能力。

(2) 诱导植保素应答的因素：只有当健康的植物组织为微生物感染或接种微生物后所诱导生成的化合物才被认为是植保素。当植物为真菌侵袭时，植保素的生成即到达高峰，但当植物为细菌或病毒侵入时有时也有植保素生成。不过植保素也会在处于逆境这样非生物条件下的植物中生成。这些逆境包括紫外辐射，温度剧变，损伤和用无机盐（如氯化汞溶液）处理等。甚至在健康的植物中也可能含有痕迹量的植保素，不过这种说法在某种程度上是含糊的，因为完全健康、不受忤逆的植物是难于精确定义的。

概括地说，人们必须接受这一事实，即植保素是一些抗微生物物质，它们的形成是植物的修复和防御系统的一部分，而这种防御系统能为许多因素所触发。从抗病性来说，重要的问题不仅在于合成植保素的能力，并且也在于在适当的时间和适当的地点并以足够快的速度生成足够量的植保素。从生态学的角度来说，植保素无疑是抗真菌物质中最重要的一类。

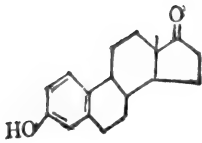
(3) 植保素结构上的差异：在6个科植物中生成的典型植保素在结构上的差异已例示于图7—7。由于各不相同的结构都可以产生高度的毒性，因此在结构和毒性间不存在简

单的关系。绝大多数植保素所共有的唯一特性即它们都具有一定的脂溶性。即便是酚型化合物，分子中的大多数羟基由于通过甲基化或形成甲撑二氧环（如兰酚、豌豆素等）而赋予了脂溶性。假如植保素的作用可归之于它们对真菌细胞膜透性的干预、侵袭和封闭，那末脂溶性可能是植保素显示毒性的必要条件。

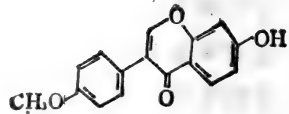
植保素中结构最简单的是苯甲酸。其他的都较为复杂，如豌豆素等为类异黄酮，甘薯黑疤霉酮等为类萜衍生物，红花醇为脂肪族衍生物。

人们现已开展了植保素的以科为基础的制菌毒性和结构关系的研究，并在豆科的产物中取得了一些进展。例如已知的属类异黄酮的豆科植保素，如按照“异黄酮—异黄酮—紫檀素—异黄酮”这一次序排列就构成了一个毒性逐步增加的序列。在较小的程度上，制菌毒性亦与芳环上的取代基数和特性有关。虽然几乎所有已研究过的豆科植物都生成类异黄酮植保素，但在落花生属 (*Arachis*) 和车轴草属中已检测到一类结构明显不同的植保素——羟基芪。虽然这些物质（如白藜芦素）与类异黄酮的生物合成是不同的，但在分子骨架上却关系密切（图 7—8）。事实上人们发现在制菌毒性和雌激素活性间存在着惊人的平行关系。豆类中的类异黄酮早就知道是一种弱雌激素，而活性最高的合成雌激素则是己烯雌酚。如上所述，类异黄酮和芪两者都具有制菌毒性。这就表明豆科植物中的抗真菌活性可能和某种甾体化合物的模拟物的生成有关，因而干扰了真菌的甾体营养或更为直接地影响了真菌细胞膜的透性。

雌 激 素

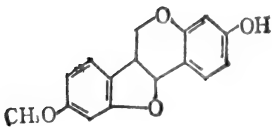


雌 酮

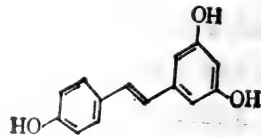


7-羟-4'-甲氧异黄酮

真菌毒素



3-羟-9-甲氧紫檀素



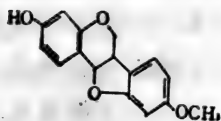
白藜芦素

图 7-8 雌激素活性和制菌毒性所要求的结构上的并行关系

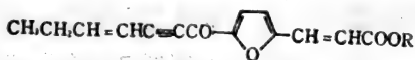
(4) 植保素的分类学意义和演化：由真菌感染所诱导生成的植保素类型具有科层次上的特异性，即每一科的植物生成具有其自身特点的植保素，例如菊科生成聚乙炔、旋花科生成倍半萜呋喃内酯、大戟科生成二萜、锦葵科生成类萜多酚、蔷薇科生成苯甲酸、藜科生成类异黄酮等等。再者，所生成的植保素和该科植物作为天然产物经常积累的次生成分是紧密相关的。

豆科是至今所知的唯一能产生不同类型植保素的植物。最为特殊的是蚕豆 (*Vicia faba*)，当它为灰葡萄孢病菌 (*Botrytis cinerea*) 感染时即生成蚕豆酮和两个有关的化合物。但新近又证明它也确同时产生痕迹量的 3-羟-9-甲氧紫檀素。由此可以认为紫檀素衍生物的产生是全科植物

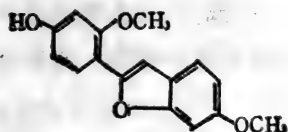
对真菌感染的原初应答，只是在蚕豆属中的地位为呋喃炔烃（蚕豆酮等）所大大超越了（图 7—9）。又如在具爪豇豆



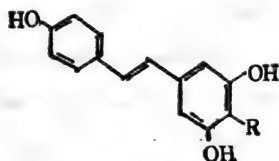
共同类型，紫檀素



罕见类型，呋喃炔烃蚕豆酮酸，
R = H 蚕豆酮，R = CH₃ 蚕豆酮环
氧化物，C₃-C₄间为-O-



罕见类型，苯骈呋喃



罕见类型，羟基芪 R = H，
R = 异戊烯基

图 7—9 豆科植物中植保素结构的变化

(*Vigna unguiculatus*) 的叶中发现了 2-芳基苯骈呋喃，这是一种新类型植保素，它在结构上与类异黄酮是有关的，它在生物合成上可能是由一个共同的中间体转化来的。

近来，通过对豆科的一系列属中的植保素所进行的研究表明，这些抗病因子具有分类上的意义，所生成的化合物在科、属或族的层次上具有特征性。同时，由于在不同族中所观察到的不同类型的植保素可以根据其生物合成和逐步增强的杀菌毒性而形成一演化系列，所以这一结果也具有进化论上的意义。它们说明豆科植物和寄生真菌发生相辅进化时，

它们发展出了愈来愈有效的植保素以对付真菌的侵袭。

(5) 植保素的进一步代谢：当植物由演化而发展出了更为有效的植保素以阻挡真菌的侵袭时，真菌本身也就对这些抑菌物质产生解毒机制。愈来愈多的证据说明这些抑菌物质能为病原菌进一步代谢而形成具较低制菌毒性的化合物。

真菌对植保素的解毒具有多种机制。对类异黄酮来说，解毒的两个主要步骤是羟基化和脱甲基；这两步反应增加了相应植保素的水溶性，并且就使苯环更易被氧化，最后生成 CO_2 。甜苜蓿为灰葡萄孢感染而生成的植保素，其制菌毒性会通过解毒而急剧消失（图7—10）。3-羟-9-甲氧紫檀素具有高度的制菌毒性，而其羟基化产物仅具微弱毒性，而第二次的氧化产物实际上是无毒的。

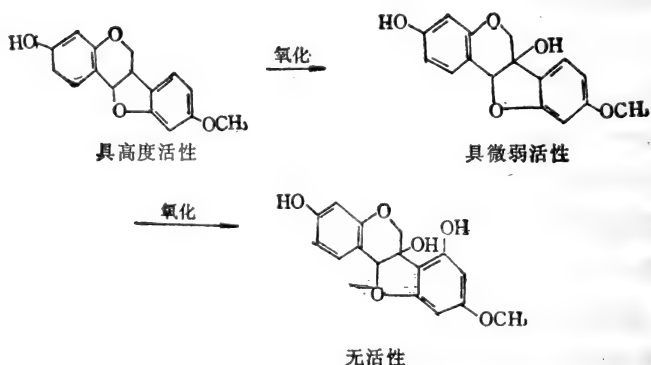


图7—10 3-羟-9-甲氧紫檀素的解毒

对真菌的生存来说，解毒发生的时间是关键性的，即解毒是否发生在真菌进入寄主细胞的时候。这决定了植物具有抗

性还是感性。这是应予深入研究的一个问题。

(6) 植保素合成的诱发：现在人们对植保素合成的诱发机制表现出了很大的兴趣，并把来源于真菌，能诱导植物对侵染作出应答的因子称为诱发物。现有的证据说明它们可能是蛋白质、糖蛋白或低聚糖（一般是 $\beta(1\rightarrow3)$ 多聚葡萄糖）。一些已研究得较多的、属低聚糖的诱发物具有高度的活性， $10^{-9}M$ 的浓度即足以引起植保素的生成。

葡聚糖类型诱发物的产生部位似乎在真菌的细胞壁上。诱发物可能是通过植物细胞的受体从而触发了植保素的合成。但是植保素也能在无病原菌而有汞盐存在时诱发生成，因此人们必须设想除了来源于真菌外植物中还存在着一些原来就有的诱发物。

至今已研究过的诱发物都缺乏特异性，它们都可由相容的和不相容的真菌中得到。同时，它们的生成和作为真正抗性的病理特征的超敏反应也未发现有相关性。寄生菌对植物产生植保素的诱导在某些阶段涉及到识别现象，有可能存在着更为特异的、本质是凝集素的诱发物。

诱发物一定是具有识别能力的高分子化合物，这一概念已为最近在马铃薯晚疫病病菌菌丝体提取物中发现的、能诱发马铃薯块茎产生植保素的两种长链不饱和脂肪酸所推翻。在动物组织中，花生四烯酸是一种必需脂肪酸。但这两种脂肪酸对属于卵菌纲 (Oomycetes) 的疫霉属的真菌具有特异性。由于这两种脂肪酸并非是高等植物的正常代谢产物，它们之所以能诱发植保素的合成可能是由于对马铃薯来说是外来物质的原因。

六、植物疾病中的致病毒素

(一) 致病毒素概念

本章中,迄今讨论过的所有化学物质都是高等植物产物,它们或是原先就存在或是由微生物侵袭而诱导生成的。在致病情况下,侵入的微生物在寄主中定居下来,并进而产生本身的次生成分。正是这些微生物产物引起寄主产生病征,对寄主的生长产生有害作用,最终导致死亡。一旦高等植物抗性的生化屏障被破坏,这些物质的生成和命运就和高等植物对疾病的感染密切相关。它们的合成代表了微生物的侵袭能力。

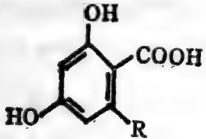
在许多患细菌和真菌病的植物中已检测到了各种致病毒素。它们可以是低分子量或高分子量化合物。低分子量化合物包括那些能影响生长和导致萎蔫的所谓萎蔫因子;高分子量化合物包括产生黑斑病的多肽和在寄主植物中引起组织离析及损害细胞粘联的酶。低分子量和高分子量化合物可由同一微生物生成。例如由棘胫小蠹属 (*Scolytus*) 的树皮甲虫传播的荷兰榆树病是由榆枯萎病菌 (*Ceratocystis ulmi*) 所引起的。它引起叶片坏死和萎蔫的毒素包括两种类型,即糖蛋白的混合物和 3 种酚型化合物。

微生物毒素直接造成了植物病征的假设迄今仅在有限的事例中得到证实,在大多数情况下两者的关系还带有偶然性。在各种症状中,直接与毒素作用有关的是缺绿病、生长异常、坏死和萎蔫。由叶绿体破坏引起的缺绿病可能仅是组织中积累了氨。例如烟草假单孢菌 (*Pseudomonas tabaci*) 引起的烟草野火病的致病毒素是一种能干扰谷氨酰胺合成酶

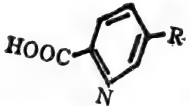
的小肽。谷氨酰胺合成酶在氮素代谢中具有重要作用，它的活性的抑制就使硝酸盐还原生成的氨不能形成谷氨酰胺，这就导致了氨的积累。

生长异常是感病的常见症状，它常是由某种主要生长激素的超乎一般的合成水平所引起的。由稻恶苗病菌(*Gibberella fujikuroi*)引起的水稻恶苗病造成水稻节间延长，这是由于寄生于水稻中的真菌合成了大量赤霉素的缘故。豌豆的丛生病是由缠绕棒杆菌(*Corynebacterium fascians*)生成的细胞分裂素——N⁶- (Δ²异戊烯基) 腺嘌呤造成的。根癌农杆菌 (*Agrobacterium tumefaciens*) 能合成分生长素，后者在组织中的局部过剩就形成冠瘿。

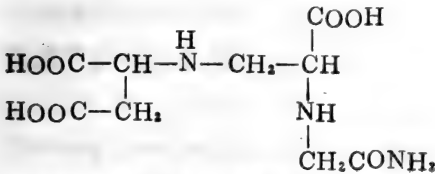
另一个常见的植物病征是组织坏死，它的特征是叶组织出现深色坚硬的伤斑和组织变脆。这种病斑是由组织中的复杂生化反应所引起的，它的原初效应可能只是基础代谢中的



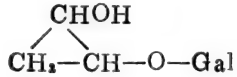
榆树病毒素, R = -CH₂COCH₃,
-CHOHCOCH₃和-COCOCH₃,
(榆枯萎病)



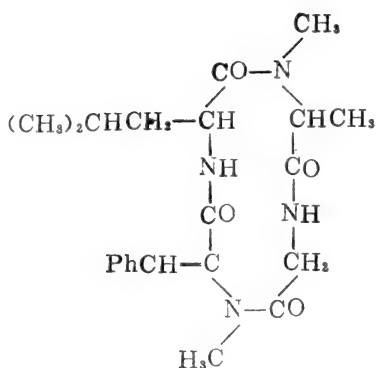
吡啶羧酸, R = -H (稻瘟病) 萘萹酸, R = -CH₃,
CH₂CH₂CH₃,
(番茄萘萹病)



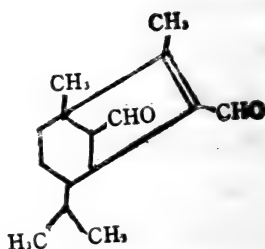
番茄菌肽(番茄萘萹病)



长蠕孢苷(甘蔗眼点病)



腾毒素 (棉花缺绿病)



长蠕孢醛 (谷物黑斑病)

图 7—11 致病真菌产生的典型低分子量毒素

某种受阻。苹果枝条的火疫病 (*Erwinia amylovora*) 释出氨，后者造成了枝桠的坏死。

最后，植物的萎蔫一般认为是由于侵入的微生物生成了多糖胶，后者堵塞了木质部因而直接限制了水分的吸收。不过也有证据说明萎蔫的机制较此更为复杂，这将在下节再作介绍。

(二) 含吡啶的致病毒素

萎蔫病一般是由各种细菌侵入棉花、豌豆、香蕉和番茄等植物所引起的，各种植物萎蔫病的征状十分相似，如由木质部水流不足引起的叶和枝条的萎蔫。这种疾病常引起植物的死亡，它所引起的后果是惊人的，这引起了人们的严重关注。

现在研究得最多的是尖镰孢菌 (*Fusarium oxysporum*) 引起的番茄萎蔫病，并已在尖镰孢的培养物中分离到两

种低分子量毒素：番茄菌肽和萎蔫酸（图7—11）。这两种毒素都是金属螯合剂，它们在体内的运转和活性可能都和形成金属螯合物有关。萎蔫酸已在感病的植物体中检测到，并且发现在致病菌株感染的植物中的浓度大大高于非致病菌株感染的植物。由于相辅进化，有些番茄品种已获得抗拒病菌侵袭的能力，它们能使萎蔫酸与甘氨酸螯合转为不活动状态。但这不是一种要末全有或是全无的机理，感性品种也同样能使5—10%的毒素生成螯合物，只是抗性品种中的螯合率可达25%从而使寄主免于产生萎蔫。番茄菌肽则尚未能在感病的植物中确切无误地检测到。

在接种过萎蔫致病菌的其他植物如棉花、亚麻和香蕉中也检测到了萎蔫酸。这似乎说明镰刀菌属 (*Fusarium*) 的各个种在相当普遍程度上都能生成萎蔫酸。萎蔫酸和许多合成的类似物所作的比较说明吡啶 α - 位的羧基对毒性是必要的， β -位的脂肪烃基对其物理特性虽有影响，但对毒性则不是必要的。如吡啶羧酸虽然没有 β -取代基，但仍能导致水稻黑斑病，它是稻瘟病的主要毒素。

吡啶羧酸也是金属螯合剂；在稻瘟病中，它的作用主要是从植物组织中去除关键性的铁和铜离子，它的毒性可通过对植物提供上述离子而逆转。寄主植物也可通过使吡啶羧酸转变为甲酯或 N- 甲醚而解毒，抗性品种具更高解毒能力。稻瘟病菌 (*Pyricularia oryzae*) 的致病原因部分是由于它合成了第二种毒素——稻瘟素 ($C_{18}H_{14}N_2O_3$)，它的结构还不完全清楚。虽然稻瘟素对致病菌的分生孢子是有毒的；但在活体中，它对分生孢子的毒性由于与蛋白质形成复合物而

消失，但对寄主却仍是致命的。

除了荷兰榆树病中产生的酚型化合物和番茄萎蔫病及稻瘟病中产生的 α -吡啶羧酸外，还有其他许多低分子量毒素也与植物病害有关。链格孢属 (*Alternaria*) 能生成属于环状多肽的腾毒素，麦根腐长蠕孢 (*Helminthosporium sativum*) 生成属于类萜的长蠕孢醛。

(三) 大分子毒素

虽然人们对许多简单的致病毒素的结构已经研究得比较清楚，而细菌和真菌生成的高分子量毒素的研究工作则还较落后。在这一领域中所遇到的困难有：这些毒素的活性很高，它们在感病组织中的含量很低；它们也较不稳定，在纯化过程中会迅速失活。

为害燕麦的维多利亚长蠕孢 (*Helminthosporium victoriae*) 生成的致病毒素是迄今所知的最有效的选择性毒素。含这一毒素的致病菌培养物的滤液要稀释 1000 万倍后才不致引起感性燕麦产生病征。相反，1:25 的稀释液是引起抗性品种病征的极限。因此用感性和抗性品种的相对稀释终点所表示的毒素的选择性是 400000。这说明这一毒素是一种具高毒和差别毒性的毒素。现有的材料说明这一毒素是一种多肽，它有多种活性形式，其中之一的等电点是 10。它的毒性大概是和感染初期细胞透性的破坏有关的。

酶在致病菌对感病植物所引起的生化效应中也占有重要地位。现在已对马铃薯、胡萝卜和柑桔等贮藏组织软腐病中的降解酶进行了研究，这一过程中涉及到的微生物有灰葡萄孢 (*Botrytis cinerea*)，立枯丝核菌 (*Rhizoctonia so-*

lani), 果产核盘菌 (*Sclerotinia fructigena*) 和各种曲霉属 (*Aspergillus*) 及青霉属 (*Penicillium*) 等病菌。

总之, 病原菌生成的这些酶使感染后的组织失去粘结性, 其结果是细胞相互分离, 这一过程叫做离析, 这样所生成的裸露原生质体不久即死去。这方面有关的酶有纤维素酶、半纤维素酶和各种果胶酶 (果胶酯酶、多聚半乳糖醛酸酶、反式消去酶等)。其中以果胶酶尤其具有破坏力, 因为它破坏纤维素所形成的微纤维及细胞壁基质成分间的结合。这样释放出来的纤维素和其他成分 (包括糖蛋白) 就进一步为纤维素酶、半纤维素酶和蛋白酶所降解。这些酶的活性是由组织的pH值和钙离子所控制的。

这些实验说明致病真菌一旦在寄主植物中繁殖, 它们就生成能破坏植物组织的酶, 其降解产物就被用以维持致病菌的生存。

在漫长的演化过程中, 高等植物和致病菌的交互作用产生了相辅进化。现已在蚕豆—灰葡萄孢交互作用中发现至少有7种植保素。在豌豆—镰刀菌交互作用中, 有些植保素在感染后立即生成, 其他一些则在感染后几天才生成。在大多数已研究过的例子中, 致病原因常涉及到2种或更多的、结构上很不相同的化合物。

植物的疾病感染还涉及生物学上的复杂性, 生理因子在决定植物是否被感染和感染的严重性方面是很重要的。正如Wheeler所指出的:“致病过程可以看做是植物和病原体之间为环境所裁决的一场战争。”在各种环境因素中, 温度和湿度无疑是特别重要的; 系统中其他微生物的存在也进一步

造成了复杂性。这些微生物可能存在于土壤或植物周围的空气中。它们可能有益于植物与微生物的斗争。例如齐整小核菌 (*Sclerotium rolfsii*) 对番茄引起的伤害可以为加入到土壤中去木霉属的 *Trichoderma harzianum* 所减轻。这是由于第二种真菌的快速生成杀死了第一种真菌。

虽然许多生物因子在决定植物感病或抗病时是重要的，但战斗的真正武器还是生物化学的。植保素和致病毒素的生物化学研究不仅丰富了高等植物抗病性机理的知识，而且具有巨大的实际好处。例如实验已证明以浓度为 $5 \times 10^{-4} \text{M}$ 的辣椒二醇溶液喷洒番茄能控制晚疫病的侵袭。

由于植保素的生成是一种相当普遍的抗性机制，它们提供了作物交叉保护的可能性。一种植物的植保素（如辣椒二醇）可能更有效地控制第二种植物（如番茄）的疾病。另一种在作物保护中应用植保素的方法是在田间通过非生物的方法刺激植保素的合成。这已应用在水稻上，如内吸性杀菌剂的施用能诱导大量植保素的生成从而产生对稻瘟病的抗性。最后，人工合成的植保素类似物可以发展为有效的杀菌剂，它们比天然植保素更为持久。

第八章 生态生物化学的发展前景

生态生物化学作为一门学科的历史虽然还不长，但它已显示出了具有很大的理论和实际意义。

首先是生态生物化学的建立为人类认识自然开辟了新境界；它指出了自然界在生物化学上是统一的，它也使自然界的统一性成为一个具体的科学概念。关于这一问题，我们可以从几个不同的角度来加以讨论。

生物化学在过去着重于以细胞中发生的生化过程来描述生命的化学运动形式。人们认为是细胞中的生化过程为生命活动提供了所需的物质、能量和讯息，这也从而保证了生命的延续。在代谢方面，人们也较少考虑次生代谢的重要意义。但生态生物化学扩大了人们的视野，它使人们认识到生物的基本代谢和次生代谢实质上是统一的，而后者为生物与环境联系成整体提供了媒介。次生代谢是由基本代谢衍生出来的，次生代谢的产物又作用于其他物种的个体甚或自身的基本代谢而产生影响。基本代谢对生命固然有着根本的重要性，但如生物没有通过次生物质所建立起来的那种相辅相成、相反相成的关系，世界上的许多物种在今天恐亦早就不复存在了。从这一角度来说，生态生物化学中所叙述的各种生化交互作用也是生物生命活动的重要组成部分。

生态生物化学的进展已揭示出了自然界中各种生化交互作用的概貌。即就现在已知的生化交互作用来说，其所显示的错综复杂，丰富多彩和精巧奇妙就足以使人惊叹不已。生物和环境间存在着各种各样的化学讯号，它们按不同的途径影响生命活动，真可谓各有巧妙。有些化学讯号还和物理讯号交织在一起，生化交互作用的许多媒介物在引起一定的生理生化反应的同时，也常引起动物一定的嗅觉、视觉或味觉感应。也还有些生化交互作用直接涉及到物理因素的作用，前述的光动力物质就是一例。近来又发现黄杉小蠹(*Dendroctonus pseudotsugae*)生活周期中的化学讯号还与昆虫发生的音频讯号相配合。有些化学讯号在发挥作用时相互间还具有增效作用和屏蔽作用；有些化学讯号在作用的顺序上进行配合；有些化学讯号通过毒性的递增而形成了层层防线；也还有些化学讯号通过数量上的变化和与其他讯号的协同而兼具多种功能。生物和环境间的这种生化交互作用既在时间上通过演化而影响物种的平衡和延续，又在空间上调节种群而形成一定的生态系统。人们能不为此精巧绝伦的自然现象而叹为观止？！而这却正是人们在过去开拓得不充分的一个领域。我们可以期望，生态生物化学的发展将会在人们面前展示出一幅自然界中生物相互关系的更为动人的图景。

生态生物化学的发展亦为我们提示，人们可以把以生物为主体的自然界看做是一个能进行自我调节的系统。近来，人们已认识到，生物面临变动的环境能通过自我调节而保持个体发育的稳定性，第二章中讨论的生物对物理环境的适应基本上就属于这一范畴。但生物作为一个整体也可以看做是

一个通过生化交互作用而自我调节的系统。从这一观点出发，现在世界上已出现的生态平衡恶化的实质就是自然界的这种自我调节功能的受损。

根据上述观点，生态生物化学的建立就为人们认识自然开辟了一个新领域。这一领域在目前可说还处于开拓阶段中，很多实质性问题 and 基本规律还没有充分展开。但目前所取得的成果已显示出它在理论上和实践上的强大生命力。

人类认识自然的进展必然会为改造自然开辟新的前景。关于生态生物化学的实际应用在各个有关章节已有所提及，现在再在总体上开展一些探索性的讨论，并把着眼点侧重在农业方面。

地球上生态环境的恶化可说是人类当今所面临的一大问题。这是一个涉及到发展生产和改善人类生存条件的大问题，而这一问题的解决需要各方面的配合，生态生物化学对此是可以大有作为的。

改善生态环境的实质可以看做是自然界的自我调节功能的恢复和提高，对此生态生物化学已揭示出的图景为我们提供了范例，我们可以“以自然为师”。

植树造林、增加植被是改善生态环境的一个重要方面，同时又是一个重要的生产领域。但植树造林、增加植被要迅速取得成效又涉及到多方面的问题，如何增加土壤的含氮量就是其中之一，它是影响植物演替的一个因素。增加土壤含氮量，除了施用化肥外还涉及到土壤中固氮微生物的繁殖。现已有许多证据说明不少植物如马唐、雀麦等都会分泌抑制固氮菌生长的物质，又如向日葵能抑制与它生长在一起的菜

豆上的根瘤等。如能消除这些抑制固氮菌生长、繁殖的不利因素，其结果就会有利于植被的建立和恢复。建立和恢复植被还要考虑克生作用。克生作用不仅发生在不同种属的植物间，同种植物个体间，尤其在贫瘠和缺乏水分的情况下也会因竞争而产生自我毒害。如在有些贫瘠化土壤上生长的先锋杂草在形成大体稳定的植被后衰亡的原因就在此；沙漠中的植物也常会发生自我毒害。要维持稳定的植被还要注意控制病虫害，使用昆虫讯息素已有了成功的事例，而选择一定的树种营造混交林则是这一方面的一种重要而行之有效的方法，选用能生成阻食剂、毒素和植物性昆虫激素的树种以控制和减轻虫害应是可行的。

工业三废在今天已对人类造成了严重危害，种植特定的树木和植物来净化空气、水质和吸收土壤中的有害元素（见第二章）已引起了人们的广泛注意。有些植物也可用作环境污染的指示植物。这是一个值得注意的领域。

对农业、畜牧业来说，生态生物化学也有着广泛而重要的应用。

农业是一个在人为因素控制下的生态系统。农作物在被驯化前原是自然群体的一部分，它在这一群体中是借进化过程中逐步形成的物种平衡以维持生存的。在农业生产中，作物由于脱离了原来的群体就必须依靠各种人为措施才能维持其生存并保持其生长优势，这些措施包括施用大量化肥、除草剂、杀虫剂、杀菌剂和进行机械化耕作等等。这就是工业发达国家中采用的资本密集、能源密集农业的情况。这样的农业，一方面固然取得了高产，但另一方面随着大量化肥、

农药的使用也造成了环境和农产品的污染、天敌的消灭、昆虫对农药的抗性的形成、土壤耕作性能的下降等。为了维持高产就要求更多地采用这些措施。这样，生态平衡就进一步受到破坏，这是一个恶性循环，并且其影响也超出了农业本身。所以在今天相继出现了“有机农业”、“生态农业”等的呼声。并且也有愈来愈多的人主张采取综合措施来提高农业生产。农业的综合治理包括化学控制、生物控制和农业措施等，但其核心是建立一个合理的农业生态系。在这一生态系中，各个成分能按其内在规律而相互协调、相互制约，从而为作物的生长发育创设良好的条件。

为了实现农业的综合治理，生态生物化学是能为之提供一定的理论依据和具体途径的。下面就一些有关的问题提出一些看法。

抗逆性作物品种（包括抗旱、抗涝、抗盐、抗病、抗虫等）的培育是当前育种工作中的一个重要方面。应用抗逆性品种较其他方法的优点在于是通过农业生态系内部的制约因素而不是通过外部干预来建立作物的生长优势。在这一方面，生态生物化学的研究成果与生物工程技术（如诱变或基因工程）相结合正在取得愈来愈多的进展。

防除病虫害和杂草是农业生产中的一大严重问题，据估计全世界每年要由此而损失 $1/3$ 可能获得的农业产量。这实在是一个可观的数字，但这还不包括农业药剂的试制费等在内。由于昆虫抗药性的形成，人们就需要不断地研制新农药，但要研制成一个新农药一般要耗时 10 年左右，研制费要以千万美元计。至于农药引起的对农产品和环境的污染所造成的

损失那就无法计算。这是人们对之感到棘手的一个问题。可是自然界中植物对付病虫害的方式、方法给了人们很大的启示。在前面各章中所讨论过的昆虫保幼激素、蜕皮素、抗保幼激素、昆虫讯息素、植保素和克生物质等都为防治农业病虫害和杂草指出了新途径。人们可以向自然学习，这种学习可以是战略上或战术上的。人们可以使用上述天然产物来代替合成农药。天然产物较合成产品具有很多优越性，它们具有较高活性，在自然条件下容易降解，不易污染环境。人们也可以天然产物为模型，对之进行结构改造而创造出更为理想的药剂。除虫菊酯类似物、昆虫保幼激素类似物、氨基酸农药等就是这方面的例子。一门新学科——仿生化学正在兴起。生物在使用前述化学武器时的方法也是值得学习的。它们常是同时使用几种具有增效作用的化学物质以达到最大效果，或是使用几种不同类型的化学物质以减少抗性的形成。而黄杉小蠹的信息素更是奇妙，除了音频信号外，它所使用信息素有些是寄主植物的产物，有些是昆虫的产物。更使人感兴趣的是其中的讯息素甲基环己烯酮，它本身浓度的变化及讯息素混合物组成的改变就使它表现出引诱作用，或是产生对其他讯息素的屏蔽作用，或是使蠹虫相互攻击，或是引起求偶效应，或是调节寄主植物上种群的数量。真是一物数用，充分发挥效益。这是人们大可学习的一个方面，而人们对农业药剂使用方法的改进无疑将会很大地提高防治效果。

问题更为重要的一面可能是，人们可以利用生态生物化学的规律来形成新的农业生态系。例如从局部来说，人们可

以有意识地使作物与一定的植物间作、轮作，或是从更大范围内考虑植物区系的分布，从而达到除虫、除草、甚或提高产量的目的。这方面的实验资料正在积累。人们已提出了天然杀虫剂、天然除草剂等概念。我们相信生态生物化学的这些应用在不太久的时间内就可在一定程度上实现，它们对传统农业来说是一些崭新的概念。但正如Williams针对植物中昆虫激素的发现时所指出的，它们“只是某些植物所发明并已付之实行了千百万年的一种古老的技艺”。这种看法很有启发性，我们何不把解决当前人们感到棘手的问题转向借鉴这些“古老技艺”呢！问题的出路可能就在此。现在我们对自然界中的这些“古老技艺”还认识得很不充分，但随着生态生物化学研究的进展，它们会被充分发掘出来。我们可以期望它们将会对农业生产产生深远的影响，也会对改善人类的生态环境作出很大的贡献。

生态生物化学的研究在我国目前虽还开展不多，但随着四化建设的进展，这一领域将会迅速开拓起来并结出丰硕的果实。

主要参考资料

1. J. B. Harborne (1982) Introduction to Ecological Biochemistry
2. J. B. Harborne (1972) Phytochemical Ecology
3. E. L. Rice (1984) Allelopathy
4. J. Mnann (1978) Secondary Metabolism (中译本)
5. J. Friend et al (1976) Biochemical Aspects of Plant Parasite Relationships
6. A. Mahadevan (1982) Biochemical Aspects of Plant Disease Resistance

天然产物中英名称对照表

第 一 章

生氰糖苷	cyanogenic glycoside
多炔类	polyacetylene
皂角苷	saponin
异硫氰酸烯丙酯	allyl isothiocyanate
甾类	steroid
胡桃醌	juglone
类萜	terpenoid
类黄酮	flavonoid
类三萜	triterpenoid
柚皮柑	naringin
柠檬素	limonoid
香豆素	coumarin
倍半萜内酯	sesquiterpene lactone
强心甘	cardiac glycoside
强心烯羧酸内酯	cardenolide
黄烷酮苷	flavanone glycoside

第 二 章

七叶亭	aesculetin
S-二甲基硫化丙酸	S-dimethylsulphonium propanoic acid
S-二甲基硫化戊酸	S-dimethylsulphonium

右旋肌醇甲醚
红花菜豆酸
含硒蛋氨酸
含硒半胱氨酸
莨菪灵
甜菜碱
黄原素
棉子糖
熊果苷

pentanoic acid
pinitol
phaseic acid
selenomethionine
selenocysteine
scopoline
betaine
xanthoxin
raffinose
arbutin

第 三 章

刀豆氨酸
二氢堪非醇
二十六酸羽扇酯
儿茶酸
马钱子碱
乌本苷
牛角瓜素
宁布果素
甲基异丁子香酚
6-甲氧基毛地黄黄酮-7-鼠李糖苷

canavanine
dihydrokaempferol
lupeyl cerotate
catechin
strychnine
ouabain
calotropin
azadirachtin
methylisoeugenol
6-methoxyluteolin-7-rham-
noside
lotaustralin
linamarin
abrin
pyrrolizidine
atropine
furanocoumarin

百脉根苷
亚麻苦苷
红豆素
吡咯兹定
阿托品
呋喃骈香豆素

异贝壳杉烯酸	kaurenoic acid
夹竹桃素	oleandrin
豆蔻醚	myristicin
泽兰素黄酮醇	eupatoretin
松配质	pinocembrin
琉蚁萜苷	iridoid glycoside
苾烯	limonene
苜蓿酸	medicagenic acid
鱼藤酮	rotenone
金丝桃萜酮	hypericin
茄碱	solanine
毒芹素	cicutotoxin
毒芹碱	coniine
毒叶素	taxifolin
柑桔黄酮	tangeretin
铃兰氨酸	azetidine-2-carboxylic acid
柔色素	morin
斑鸠菊内酯 A	glaucolide A
6-羟基槲皮酮	quercetagenin
黄原毒素	xanthotoxin
黄曲霉毒素	aflatoxin
假荆芥内酯	nepetalactone
粘毒素	viscotoxin
鹅膏蕈碱	amanitine
补骨脂类	psoralen
棉酚	gossypol
番茄碱	tomatine
蓖麻蛋白	ricin
路丁	rutin
槲皮素	quercitrin

槲皮素-3-木糖基半乳糖苷

凝集素

藏红毒素

鞣花酸

鹰爪豆碱

quercetin-3-xylosylgalactoside

lectin

oenanthetoxin

ellagic acid

sparleine

第 四 章

7,4'-二羟异黄酮

5,7-二羟-4'-甲氧异黄酮

己烯雌酚

牛膝甾酮

对-香豆酸

早熟素 1

早熟素 2

百日青甾酮A

异染料木黄酮

拟甾醇

拟雌内酯

阿魏酸

苏铁甾酮

罗汉松甾酮A

罗勒保幼素

保幼酮

7-羟-4'-甲氧异黄酮

雄甾烯二酮

雄甾烷三醇

α -蜕皮素

β -蜕皮素

雌甾酮

daidzein

biochanin A

diethyl stilboestrol

inokosterone

p-coumaric acid

precocene 1

precocene 2

ponasterone

isogenistein

microestrol

cuomestrol

ferulic acid

cycasterone

makisterone

juvocimene

juvobione

formononetin

androstenedione

androstaneetriol

α -ecdysone

β -ecdysone

oestrone

雌甾三醇
雌马酚
精子甾二醇
翠甾酮

oestriol
equol
antheridiol
testosterone

第 五 章

丁香香酚甲醚
小蠹聚集素
大小蠹聚集素
己诱
千里光碱
马兜铃酸
瓜诱
多诱
杜松油烃
灵猫酮
 β -芹子烯
牻牛儿醇
香茅醇
柠檬醛
桉树脑
萘品油烯
斑螫素
琉蚁二醛
 5α -雄甾烯酮
新烟碱
雌诱素
蟾蜍二烯羟酸

methyl eugenol
frontalin
brevicommin
hexalure
senecionine
aristolochic acid
cuelure
multilure
cadinene
civetone
 β -selinene
geraniol
citronellol
citril
cineol
terpinolene
cantharidin
iridodial
 5α -androst-16-en-3 α -ol
anabascine
sirenin
bufadienolides

第 六 章

大麦芽碱	hordenine
双香豆素	dicoumarol
甘草素	glycrrhizin
竹芋甜蛋白	thaumatin
芦竹碱	gramine
夜乐甜蛋白	serendip
柚皮苷	naringin
柚皮柑二氢查尔酮	naringin dihydrochalcone
柚皮配基-7-芸香糖苷	naringenin-7-rutinoside
神奇素	miracularin
匙羹藤素	gymnemins
甜叶菊苷	stevioside
新桔皮苷二氢查尔酮	neohesperidin dihydrochalcone
姜油酮	zingerone
蘑菇香精	lenthionine
麝香草酚	thymol

第 七 章

丁香酸	syringic acid
小檗碱	berberine
大麦素 A	hordatine A
大麦素 B	hordatine B
川皮苷	nobiletin
山慈姑苷	tuliposide
山慈姑唛	tulipalin
艾酮	artemisiaketone

异-崔柏酮

矢车菊素

甘薯黑疤霉酮

兰酚

白藜芦素

羽扇豆酮

齐日素

红花醇

长蠕孢醛

吡啶羧酸

赤松素

独脚金醇

香草酸

根皮苷

原儿茶酸

菜豆素

蚕豆酮

蚕豆酮酸

蚕豆酮环氧化物

萋萋酸

3-羟-9-甲氧紫檀素

绿原酸

羟基芪

α -崔柏酮

植保素

紫檀素

番茄菌肽

辣椒二醇

稻瘟素

isothujone

cyanidin

ipomeomarone

orchinol

resveratrol

luteone

rishitin

safynol

helminthosporal

picolinic acid

pinosylvin

strigol

vanillic acid

phloridzin

protocatechuic acid

phaseollin

wyerone

wyerone acid

wyerone epoxide

fusarie acid

medicarpin

chlorogenic acid

hydroxystilbene

α -thujone

phytoalexin

pterocarpin

lycomarasmin

capsidiol

piricularin



S0014809

伞形酮
豌豆素
燕麦素

umbelliferone
pisatin
avenacin

收到期	借者	还期	借者	还期
来源	王阿球 94827			
书价	5.3.24			
单据号	2003年7月8日			
开票日期				

58.18
549

注 意

- 1 借书到期请即送还。
- 2 请勿在书上批改圈点，折角。
- 3 借去图书如有污损遗失等情形须照章赔偿。

25200

京卡 0701



封面设计 李 颀

198-191
ISBN 7-109-00346-9/S·248

定 价：3.15 元