

## 食虫植物研究的现状和趋势

Q948.122.6

张彦文, 王海洋

(武汉大学生命科学学院, 湖北武汉 430072)

**摘要:** 综述了食虫植物的研究概况, 包括研究历史、食虫植物的捕虫与消化机制、食虫的效果以及食虫植物与环境的生态关系, 旨在促进我国关于食虫植物的研究。

**关键词:** 食虫植物; 捕虫; 消化 **捕食机制**; **消化机制**; **环境**

## Advances in the studies on insectivorous plants

ZHANG Yan-wen, WANG Hai-yang

(School of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China)

**Abstract:** Advances in the studies on insectivorous plants were reviewed, including the history of the study, the types of trap, the insect-catching and digesting mechanics of plants, the effects of insect-catching, and the ecological relationship between insectivorous plants and their environments, in order to bring about a great advance in the research in our country.

**Key words:** Insectivorous plant; insect-catching; digestive mechanics

食虫植物(Insectivorous or Carnivorous plants)是植物界中一个特殊的类群,它们自身可以光合自养,同时又可以捕捉昆虫,消化吸收虫体营养以补充植物生长发育的需要。食虫植物独特的食虫现象长期以来一直引起人们的关注,有关研究从十七世纪以来一直延续不断,根据研究重点和研究技术的不同,大体上可分为3个阶段:

1. 描述阶段。自十七世纪中期至十九世纪后期,人们对几乎所有的食虫植物进行了描述和命名。食虫植物约有500种,分属6科15属,其它可以粘捕昆虫,但未从虫体中得益的绿色植物不在食虫植物之列<sup>[1]</sup>。食虫植物的科属组成及其地理分布如表1所示。

2. 经典研究阶段。自十九世纪后期至二十世纪中期,人们的注意力开始集中到这些植物为什么要食虫和怎样食虫等问题上,以达尔文为代表的一批博物学家对圆叶茅膏菜(*Drosera rotundifolia*)、捕虫堇(*Pinguicula* spp.)等植物进行了长期观察,重点研究了植物的捕食行为<sup>[2-3]</sup>,达尔文的《食虫植物》一书(1893)对食虫植物进行了广泛而详尽的论述,是食虫植物研究的经典著作;达尔文之后,Brown等人对许多食虫植物的捕食行为特点、捕食机制和营养消化等问题进行了较系统的研究<sup>[4]</sup>,Lloyd(1942)的“The Carnivorous Plant”一书详尽地总结了

收稿日期: 1998-11-30

作者简介: 张彦文(1962-),男,副教授,从事生物多样性研究。现工作单位:辽宁省丹东师范高等专科学校。

这一时期的研究成果<sup>[1]</sup>。

3. 现代研究阶段。自二十世纪中期至今。60、70 年代以后,由于电镜和同位素示踪技术的发展,对食虫植物的捕食机制和生态学问题的研究更加深入。

表 1 食虫植物的科属组成及其地理分布

Table 1 The families and genera composing insectivorous plants and their distribution

| 科<br>Family          | 属<br>Genus                | 种数<br>No. of species | 地理分布<br>Distribution              |
|----------------------|---------------------------|----------------------|-----------------------------------|
| 瓶子草科 Sarraceniacene  | 太阳花属 <i>Heliamphora</i>   | 5                    | Britain, Guyana, Venezuela        |
|                      | 瓶子草属 <i>Sarracenia</i>    | 9                    | North America                     |
|                      | 瓶子植物属 <i>Darlingtonia</i> | 1                    | America                           |
| 猪笼草科 Nepenthaceae    | 猪笼草属 <i>Nepenthes</i>     | 65(11)*              | East Trop., Sri Lanka, Madagascar |
| 茅膏菜科 Droseraceae     | 捕蝇草属 <i>Dionaea</i>       | 1                    | America                           |
|                      | 貉藻属 <i>Aldrovandea</i>    | 1(1)                 | Eur., Asia, Africa, Australia     |
|                      | 粘虫属 <i>Drosophyllum</i>   | 1                    | Portugal, Spain, Morocco          |
|                      | 茅膏菜属 <i>Drosera</i>       | 90(6+3)              | Cos.                              |
| 紫珠菜科 Byblidaceae     | 紫珠菜属 <i>Byblis</i>        | 2                    | Australia                         |
| 土瓶草科 Cephalotaceae   | 土瓶草属 <i>Cephalotus</i>    | 1                    | Australia                         |
| 狸藻科 Lentibulariaceae | 捕虫堇属 <i>Progyne</i>       | 30(2)                | North Hemisphere                  |
|                      | 狸藻属 <i>Utricularia</i>    | 275(17)              | Cos.                              |
|                      | <i>Bonduaria</i>          | 2                    | Cuba, America                     |
|                      | 返藎属 <i>Polypna pholyc</i> | 2                    | Australia                         |
|                      | 壶叶藎属 <i>Cristaca</i>      | 10                   | West Africa, Trop. of South Am.   |

\* 括号内为中国分布的种数, +3 为变种数。本表来自 Lloyd(1942),

(The number in brackets is for China, +3 var. number. Cited from Lloyd (1942).

与国外相比,我国对食虫植物的研究几乎呈空白状态,仅有 50 年代娄成后对狸藻捕虫器的捕食过程和周尧对捕虫堇捕虫习性的观察研究<sup>[5,6]</sup>。这种落后状态与国内对食虫植物重视不够有关,也与我国食虫植物分布稀少、研究难度较大有关。本文试图对有关食虫植物的研究,尤其是现代的研究概况作一介绍,以推动我国有关食虫植物的研究。

## 1 食虫植物捕食机制的研究

### 1.1 捕虫器的类型

食虫植物的捕食器官称为捕虫器(trap), Lloyd(1942)将其分为 5 种类型:(1) 蝇纸型(fly-paper trap),紫珠菜属和粘虫荆属植物具之,植物叶片上具分泌粘液腺毛,以此粘捕昆虫;(2) 活动型(active trap),捕虫堇属和茅膏菜属植物的腺毛粘捕昆虫后,叶缘(捕虫堇)或其它腺毛(茅膏菜)卷曲,增强捕捉能力;(3) 钢夹型(steel trap),捕蝇草和貉藻的捕虫器由两个叶瓣组成,形似张开的蚌壳,昆虫进入瓣口触动触毛(trigger hairs)时,叶瓣迅速闭合捕获昆虫;(4) 陷阱型(pitfall trap),猪笼草科、瓶子草科和土瓶草科植物的捕虫器是由变态叶形成的瓶状结构,这些植物又称瓶状植物(pitcher plant);(5) 捕鼠器型(mouse trap),除捕虫堇之外,狸藻科植物具有的捕虫器,这是适于水生植物的、由特化叶形成的囊状结构,囊口有瓣膜,使进入囊内的昆虫难以逃出。

### 1.2 吸引昆虫的原因

统计分析表明,昆虫并不是随机落在捕虫器上<sup>[1,2]</sup>。研究证实,某些植物的捕虫器分泌的糖

和芳香物质对昆虫有较强的吸引力,另外,色彩鲜艳的瓶状结构和某些植物的腺毛也对吸引昆虫有作用<sup>[11~12]</sup>。

### 1.3 食虫植物的捕食机制

不同类型的捕虫器具不同的捕食机制。蝇纸型和活动型捕虫器仅靠腺毛分泌的粘液捕食,捕食过程简单,而陷阱型捕食过程较为复杂,Gibson(1991)的研究说明:瓶内壁光滑,常具蜡带或倒刺,昆虫难以逃出,并且瓶内液汁含一定量的胺及毒芹碱等物质,有助于杀死昆虫。对钢夹型捕虫器的闭合机制研究众多,但看法不一,先期研究着重于形态学机制<sup>[2,4]</sup>,现代人们借助生物物理方法深入探讨闭合机制。目前,可以认为闭合运动与由外来刺激引起的动作电位和细胞膜上结合的ATP酶/H<sup>+</sup>泵有关<sup>[3~11]</sup>,并且,胞间联丝在动作电位传递中起重要作用。但具体机制还有不同解释,Iijima和Sibaoka(1985)认为:动作电位使细胞膜去极化,在ATP酶/H<sup>+</sup>泵的作用下,Ca<sup>2+</sup>、K<sup>+</sup>从外原质体流入质膜,使叶瓣部位细胞的渗透压发生变化而引起叶瓣闭合<sup>[12]</sup>;而Hedrich和Neher(1988)认为:在ATP酶/H<sup>+</sup>泵作用下,H<sup>+</sup>被释放到外原质体中,导致组织酸化,细胞壁软化,结果引起细胞壁伸长生长<sup>[13]</sup>。迄今,对捕鼠器型捕虫器的动作机制了解的不多,人们对狸藻捕虫器的结构和捕食进程做过一定观察研究<sup>[4,5]</sup>,但对其闭合机制的解释多属推测,这主要是因为捕虫器瓣膜开关很快,只有1/33秒,对此研究十分困难所致。

## 2 食虫植物消化吸收机理

食虫植物消化吸收虫体营养的生理机理研究,始于达尔文和虎克(Hooker)等人,他们认为食虫植物捕虫后会分泌消化酶类物质。本世纪70年代以来,人们已从食虫植物中分离出11种消化酶类<sup>[1]</sup>,证实了前人的观点。消化酶来自捕虫器上的一种腺体,电镜下观察发现这种腺体细胞与动物细胞相似,如内质网和高尔基体发达,质膜异常<sup>[7]</sup>。近年来,Galek在捕蝇草中发现:与硫辛酰胺脱氢酶偶联的醌类物质可自身氧化产生超氧化物和过氧化氢,对虫体蛋白质有较强的氧化能力,起着预消化的作用<sup>[14]</sup>。腺体除了具分泌作用之外,有些还具有吸收功能,并发现吸收速度因物质不同而异,具有选择性吸收的特点。Friday等人(1992)用同位素<sup>15</sup>N和<sup>32</sup>P对狸藻的实验表明,植物对<sup>15</sup>N的吸收较快并运转到茎和叶,而对<sup>32</sup>P的吸收较慢并运转到茎尖和花等部位<sup>[15~17]</sup>。Harrisson(1979)观察发现消化吸收的营养物质是通过导管运转的,这一点比较特殊<sup>[1]</sup>。

## 3 食虫植物食虫效果的研究

食虫植物为什么要捕虫是一个长期争论的问题。本世纪中期以前,存在着2种观点,达尔文等人认为:食虫植物长期适应缺乏N和P等营养物质的生境,进化出捕虫以补充营养的特点,食虫对这些植物的生长、发育或对某个生长阶段确有益处;而Goeble等人则认为:从虫体中吸收营养是一种半饱和的、豪华的摄取方式,食虫对植物是有用的,但不是专性的,它会使植物生长得更好,但不食虫植物也能完成生活史。这两种观点都认为食虫有益于植物,但对其相对重要性的认识有差异。上述争论延续至今,近年来许多实验结果<sup>[18~24]</sup>说明,食虫对植物生长发育较为重要,如茅膏菜和捕虫堇等植物很大比例的N和P来自猎物,食虫植株的干重明显增加<sup>[19]</sup>。但反面的实验结果也不少,如Stewart(1992,1993)对两种茅膏菜的实验表明:食虫并不是其主要营养源,食虫植物吸收的土壤营养物质远多于来自猎物的营养<sup>[26,27]</sup>,Chapin(1995)发现土壤中的N较猎物中的N更易吸收<sup>[28]</sup>。Karlsson(1990)等人对茅膏菜和捕虫堇的

实验则显示:食虫多少与土壤基质状态之间没有确定的关系<sup>[29]</sup>。

综合来看,食虫植物是基本自养的,多数植物主要从土壤基质中吸收营养物质,捕虫只是一种辅助的营养方式,捕虫对植物确有益处,特别是植物迅速生长期或繁殖期,如狸藻不捕虫是很难开花结实的。但不同的植物种类可能有不同的情况,并且可能随基质的营养状况不同而有所差异。

## 4 食虫植物与环境的关系

### 4.1 食虫植物与昆虫间的关系

早期研究着重于食虫植物捕食昆虫,很少考虑昆虫与食虫植物间的其它生态关系,近年来,这方面的研究逐渐引起人们的重视。食虫植物与昆虫的关系大体有以下几种:(1) 竞争资源,如 Zamora 和 Thum 分别观察到蚂蚁选择性地盗取食虫植物猎物的现象<sup>[21,22,30]</sup>;(2) 捕食,这是最主要的种间关系,1991 年 Gibson 研究了昆虫从各类捕虫器中逃脱的不同几率和方式,以考察捕食效率;(3) 共生关系,Clarke 发现一种会游泳的蚂蚁从猪笼草的瓶中运出沉积的猎物,起着“清道夫”的作用<sup>[31]</sup>,Antor(1995)观察到捕虫堇的叶片为螨提供了庇护所和食物,而螨可以清除叶上的真菌<sup>[6]</sup>;(4) 附生关系,如一种蚊子将卵产于瓶状植物的捕虫器内,幼虫可躲避冬天的寒冷<sup>[1]</sup>。

### 4.2 其它生态条件对食虫植物的影响

食虫植物的生境中,基质多呈酸性并缺乏 N 和 P,这样的生态条件对植物吸收营养有一定影响。Kosiba(1994)对狸藻的研究结果表明:生境中的物理、化学因素和生物因素都对植物生长发育及捕虫有影响<sup>[11]</sup>。Molau(1993)和 Karlsson(1990)等对 3 种捕虫堇的繁殖生态研究也表明,不同生境下植物的传粉方式、花期和交配系统等有很大差异<sup>[29,34]</sup>。

目前,有关食虫植物与伴生植物之间的生态关系的研究还不多,Svensson(1995)报道了对圆叶茅膏菜与泥炭藓(*Sphagnum fuscum*)竞争的研究结果,实验表明两种植物间存在明显的竞争光照现象<sup>[5]</sup>。从几种捕虫堇和茅膏菜的种群动态来看,它们具有短命植物的生长习性,因生长季节的差异,可避免伴生植物的竞争<sup>[34]</sup>。

综上所述,食虫植物特殊的捕虫习性一直引起人们的研究兴趣,随着研究的深入,人们对食虫植物的捕虫机制、消化吸收虫体营养的机理等都有一定的认识,但了解得还不透彻,尤其是对捕鼠器型捕虫器的开关机制还了解得较少。对食虫植物为什么要捕食昆虫这一基本问题,目前还没有统一的答案,为此,需要针对不同的食虫植物,在多种生境条件下进行整个生活史内的对比,以探讨捕食昆虫对植物适应性的相对重要性,随着研究的深入,我们将会更好地理解食虫植物具有的特殊营养方式的演化原因。

本文承陈家宽教授审阅,特此致谢。

### 参考文献:

- (1) Lloyd F E. The Carnivorous Plant[M]. Mass: Waltham. 1942
- (2) 达尔文著,石声汉译(1987). 食虫植物[M]. 北京:科学出版社.1893
- (3) Hooker H D. Physiological observations on *Drosera rotundifolia*[J]. *Bull Torr Bot Club*,1916, **43**:1~27
- (4) Brown W H. The mechanism of movement and the duration of the effect of stimulation in the levels of *Dionaea*[J]. *Amer J Bot*,1916, **3**:68~90
- (5) 娄成后. 狸藻捕虫袋触动后的恢复过程[J]. 实验生物学报,1950,3

- [6] 周尧. 捕虫堇(*Pinguicula vulgaris*)捕虫能力的鉴定[J]. 昆虫知识, 1955, 3
- [7] Juniper R J R, Joel D M. The Carnivorous Plants[M]. New York: Academic Press, 1989
- [8] Hodick D, Sievers A. On the mechanism of trap closure of Venus flytrap (*Dionaea muscipula* Ellis)[J]. *Planta*, 1989, **179**: 32~42
- [9] Williams S E, Bennett A B. Leaf closure in the Venus Flytrap: an acid growth response[J]. *Science*, 1982, **218**: 1120~1122
- [10] Fagerberg W R, Allain D. A quantitative study of tissue dynamics during closure in the traps of Venus's flytrap *Dionaea muscipula* Ellis[J]. *Amer J Bot*, 1991, **78**(5): 647~657
- [11] Hodick D, Sievers A. The influence of  $Ca^{2+}$  on the action potential in mesophyll cells of *Dionaea muscipula* Ellis[J]. *Protoplasma*, 1986, **133**: 83~84
- [12] Iijima T, Sibaoka T. Membrane potentials in excitable cells of *Aldrovanda vesiculosa* trap-lobes[J]. *Plant Cell Physiology*, 1985, **26**(1): 1~13
- [13] Hedrich R, Neher E. Cytoplasmic calcium regulates voltage-dependence channels in plant vacuoles[J]. *Nature*, 1987, **329**: 833~836
- [14] Harrison Y H. 食虫植物[J]. 科学(中文版), 1979, **4**: 43~52
- [15] Galek H, Osswald W F et al. Oxidative protein modification as predigestive mechanism of the carnivorous plant *Dionaea muscipula*: An hypothesis based on in vitro experiments[J]. *Free Radical Biol Med*, 1990, **9**(5): 427~434
- [16] Friday L E. Measuring investment in carnivory: Seasonal and individual variation in trap number and biomass in *Utricularia vulgaris* L.[J]. *New Phytol*, 1992, **121**(3): 439~445
- [17] Friday L E, Quamby C. Uptake and translocation of prey-derived super  $^{15}N$  and  $^{32}P$  in *Utricularia vulgaris* L.[J]. *New Phytol*, 1994, **126**(2): 273~281
- [18] Hanslin H M, Karlsson P H. Nitrogen uptake from prey and substrate as affected by prey capture level and plant reproductive status in four carnivorous plant species[J]. *Oecologia*, 1996, **106**(3): 370~375
- [19] Karlsson P S, Pate J S. Resource allocation to asexual gemma production and sexual reproduction in South-western Australian pygmy and micro stilt-form species of sundew (*Drosera* spp. Droseraceae)[J]. *Aust J Bot*, 1992a, **40**(3): 353~364
- [20] Karlsson P S, Pate J S. Contrasting effects of supplementary feeding of insects or mineral nutrients on the growth and nitrogen and phosphorous economy of pygmy species of *Drosera*[J]. *Oecologia*, 1992b, **92**(1): 8~13
- [21] Thum M. The significance of carnivorous for the fitness of *Drosera* in its natural habitat: 1. The reactions of *Drosera intermedia* and *Drosera rotundifolia* to supplementary feeding[J]. *Oecologia*, 1988, **75**(3): 472~480
- [22] Thum M. The significance of opportunistic predators for the sympatric carnivorous plant species *Drosera intermedia* and *Drosera rotundifolia*[J]. *Oecologia*, 1989a, **81**(3): 397~400
- [23] Thum M. The significance of carnivorous for the fitness of *Drosera* in its natural habitat: 2. The amount of captured prey and its effect on *Drosera intermedia* and *Drosera rotundifolia*[J]. *Oecologia*, 1989b, **81**(3): 401~411
- [24] Aldenius J, Carlsson B, Karlsson S. Effects of insect trapping on growth and nutrient content of *Pinguicula vulgaris* in relation to the nutrient content of the substrate[J]. *New Phytol*, 1983, **93**(1): 53~59
- [25] Kraft C C, Hamel S N. The role of carnivory in the growth and reproduction of *Drosera filiformis* and *Drosera rotundifolia*[J]. *Bull Torrey Bot Club*, 1991, **118**(1): 12~19
- [26] Stewart C N, Nilsen E T. *Drosera rotundifolia* growth and nutrition in a natural population with special reference to the significance of insectivory[J]. *Can J Bot*, 1992, **70**(7): 1409~1416

- [27] Stewart C N, Nilsen E T. Responses of *Drosera capensis* and *D. binata* var. *multifida* (Droseraceae) to manipulations of insect availability and soil nutrient levels[J]. *N Z J Bot*, 1993, **31**(4): 385~390
- [28] Chapin C T, Pastor J. Nutrient limitations in the northern pitcher plant *Sarracenia purpurea*[J]. *Can J Bot*, 1995, **73**(5): 728~734
- [29] Karlsson P S, Svensson B M, Carlsson B A. Resource investment in reproduction and its consequences in three *Pinguicula* species[J]. *Oikos*, 1990, **59**(3): 393~398
- [30] Zamora R. Observational and experimental study of a carnivorous plant-ant kleptobiotic interaction[J]. *Oikos*, 1990, **59**(3): 368~372
- [31] Clarke C M, Kitching R L. Swimming ants and pitcher plants; A unique ant-plant interaction from Borneo [J]. *J Anim Ecol*, 1995, **11**(4): 589~602
- [32] Autor R J, Garcia M B. A new mite-plant association; Mites living amidst the adhesive traps of a carnivorous plant[J]. *Oecologia*, 1995, **101**(1): 51~54
- [33] Kosih P. Studys on the ecology *Utricularia vulgaris* L. I. Ecological differentiation of *Utricularia vulgaris* L. population affected by chemical factors of the habitat[J]. *Ekol Pol*, 1994, **40**(2): 147~192
- [34] Molau U. Reproductive ecology of the three Nordic *Pinguicula* species(Lentibulariaceae)[J]. *Mord J Bot*, 1993, **13**(2): 149~157
- [35] Svensson B M. The research on the competition between *Drosera rotundifolia* and *Sphagnum fuscum*[J]. *Oikos*, 1995, **74**(2): 205~212