

开花生热效应研究进展

王若涵, 张志翔*

(林木育种国家工程实验室; 林木、花卉遗传育种教育部重点实验室; 国家林业局 树木花卉育种与生物工程重点开放实验室; 北京林业大学 树木分类与系统进化生物学实验室, 北京 100083)

摘要: 目前开花生热效应的研究在国际尚处于起步发展阶段。基于国外该领域的研究成果, 综合已有的研究数据, 首次归纳并提出开花生热效应的概念, 即开花生热效应是一些植物类群在开花繁殖过程中, 花部器官以自主生热的方式产生热量, 使花部器官的温度明显高于环境温度, 并保持在一定的较高温度范围之内, 从而促进花部生殖发育顺利完成的现象。并且对该领域的研究进展加以总结归纳, 综述了近年来该领域从表型观测逐步转入内部调控机制研究的最新进展。

关键词: 花部器官; 生热效应; 原始被子植物

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2011)03-0407-07

Perspectives and research advances on the Thermogenesis

WANG Ruo-Han, ZHANG Zhi-Xiang*

(National Engineering Laboratory for Tree Breeding; Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants, Ministry of Education; The Tree and Ornamental Plant Breeding and Biotechnology Laboratory of State Forestry Administration; Laboratory of woody Plants Systematic and Evolution, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: Compared with the international research, the floral thermogenesis study is still at its initial stage of development. Few studies in this field have been reported in China. Based on overseas researches in this field and unpublished data from our research group, the concept of floral thermogenesis is summarized and put forward for the first time in domestic research field. Floral thermogenesis could be defined as: the flowers in some plant taxa produce a amount of heat actively, and maintain remarkably constant temperatures in face of fluctuating ambient temperature. It is an active process of heat production and favorable for plant reproductive development. In this paper, existing researches in this field are summarized and the latest advances from phenomenon observation to the internal control mechanism are reviewed.

Key words: flower; thermogenesis; basal agiosperms; review

一些植物类群在开花繁殖过程中, 花部器官以自主生热的方式产生热量, 使花部器官的温度明显高于环境温度, 并保持在一定的温度范围之内, 从而促进花部生殖发育顺利完成的现象, 称为植物开花

生热效应。

植物界对开花生热效应的深入研究起步较晚, 早期的多数研究停留在对此现象的表型观测与记录上。近年来, 随着红外线测温仪和红外线照相系统

收稿日期: 2010-08-04 修回日期: 2010-12-23

基金项目: 国家教育部博士点基金(200800220007); 北京林业大学新进教师科研启动基金(2010BLX02); 北京林业大学科技创新计划项目基金(HJ2010-23)[Supported by the Ph. D. Program Foundation of Ministry of Education of China(200800220007); the Priming Scientific Research Foundation for the Junior Teachers of Beijing Forestry University(2010BLX02); Innovation Foundation of Beijing Forestry University(HJ2010-23)]

作者简介: 王若涵(1981-), 女, 北京人, 博士, 研究方向为植物生殖发育与系统进化。

*通讯作者: 张志翔, 博士, 教授, 研究方向为植物分类与系统进化, (E-mail) zxzhang@bjfu.edu.cn.

的迅速发展,逐步深入到内部调控机理的研究,并逐渐为更多研究学者所重视。诸如生热效应的内部调控机制,选择性呼吸途径和热效应的功能性转变研究(Watling等,2006;Grant等,2008;Miller等,2009)。由于开花生热效应在我国尚无概念的提出,相关研究方法和调控机制迄今鲜有报道。因此,本文以目前研究较为成熟的天南星科和莲科为例,从生热效应的研究历程,表现形式,以及其在生殖发育中的作用和自我调控机制等方面,综述该领域在国外的研究进展。

1 开花生热现象的发现

植物中的开花生热现象最早由法国的 Lamarck 首次在海芋属(*Arum*)植物中发现(Vanlerberghe & McIntosh, 1997),到目前为至,具有开花生热效应的植物在裸子植物(Tang, 1987)中曾有报道;而在被子植物中,目前的研究证明只发生在为数不多的一些原始植物类群中,并且与甲虫传粉的原始被子植物有密切关系(Seymour & Schultze-Motel, 1997)。迄今为止至少在 11 种现存被子植物科属中发现有此现象,它们是天南星科 Araceae, basal monocots、棕榈科 Areaceae、环花草科 Cyclanthaceae、番荔枝科 Annonaceae、马兜铃科 Aristolochiaceae、睡莲科 Nymphaeaceae、木兰科 Magnoliaceae、八角科 Illiciaceae、五味子科 Schisandraceae 和莲科 Nelumbonaceae 等(Seymour 等, 2003; Miller 等, 2009; Luo 等, 2010)。其中,五味子科(Schisandraceae)以及本课题组所研究的木兰科(Magnoliaceae)是目前对具有热效应植物科属的最新报道(Wang & Zhang, 2011, unpublished data)。虽然植物的所有器官都具有新陈代谢的生物化学活动,其反应的副产品是热量。但在大多数植物当中,这种生热反应表现缓慢,或是热量释放很少,甚至热量散失快,进而没有明显的温度上升,可以说大多数植物中,特别是花部器官,都没有明显的热量释放现象(Seymour, 1997)。与此不同的是,开花生热效应产生的热量是一种明显的自主生热的现象(Seymour & Schultze-Motel, 1996, 1997)。

2 开花生热效应的表现形式

天南星科(Araceae)作为最早被发现具有开花

生热效应的科属,也是目前研究最为成熟和深入的科属,近年来为广大植物学家所深入研究。肉穗花序是天南星科产生热量的主要部分(Skubatz 等, 1991; Bermadinger-Stabentheiner & Stabentheiner, 1995; Seymour, 1999)。在环境 22~25 °C 的气温下,肉穗花序在开花的第一天晚上,温度升高可达到 35~45 °C(Skubatz 等, 1990)。最早发现的天南星科喜林芋属的裂叶喜林芋(*Philodendron selloum*),在其开花的头 2 d 内,花部温度可维持在 35~42 °C,并可持续 18~24 h(Gottsberger & Amaral, 1984)。随后,在对天南星科的花叶芋(*Philodendron solimoense*)的观测中发现,在花朵盛开的第一天晚上,肉穗花序的温度表现出明显的升高趋势,比周边温度高出 14 °C,随后温度降低,但整个花期仍会比周围环境温度高出 3~6 °C(Gibernau & Barabe, 2005)。近来,在对大野芋(*Colocasia gigantean*)的研究中(Ivancic, 2008)发现,佛焰苞存在 2 次生热高峰,并且产生热量的部位是位于肉穗花序下部的退化雄蕊,而生热只发生在雌花成熟期。

对于 2 次的生热高峰,Gibernau 等(2003)在记录 *Montrichardia arborescens* 中也有相同报道。生热高峰如图 1 所示。

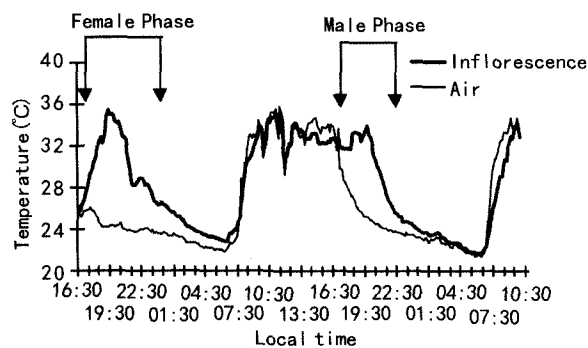


图 1 *Montrichardia arborescens* 肉穗花序和环境温度在不同开花阶段的连续温度变化曲线
Fig. 1 Temperature curves of the spadix (thick line) and ambient air (thin line) during consecutive time of the flowering cycle for *Montrichardia arborescens* inflorescences

箭头表示花期的不同阶段,温度曲线连续记录了花器官和环境温度在一天中的变化,生热高峰分别出现在雌花与雄花成熟 2 个阶段,并且温度明显高于环境温度。

此外,天南星科臭菘属的 *Symplocarpus foetidus* 是一种生长在南美并早春开花的植物,花朵盛

开时能把四周的冰雪溶解,当气温为 15 ℃时,花部平均温度为 24 ℃,如果气温降至-15 ℃,此时花部温度可达 15 ℃。由此看来,花部自身温度相对外界温度的变化表现为一种滞后的反应。Barthlott 等(2009)最近证实:热量来源于肉穗花序的上部,进而导致整个佛焰苞的温度明显高于环境温度,并且记录显示花序散发出来的香气持续整个高温过程中,并且与昆虫访花的时间段相一致。

本文对 18 种天南星科植物在开花生热期间

所表现出来的温度差异和生热的来源部位进行归纳如下(表 1)。从表 1 可看出,肉穗花序的温度均高于环境温度 10 ℃以上,温度差异与生热部位的体积大小并无明显关系。

虽然诸多的热效应植物存在于天南星科中,但并不是所有天南星科属的植物都具有热效应,Isabelle Barrisault 等(2009)在天南星科的一种多年生草本三叶天南星(*Arisaema triphyllum*)中,通过对雌花和雄花的观测并没有监测到任何温度差异。

表 1 天南星科不同种类植株开花生热期间肉穗花序温度差异统计表

Table 1 List of Ariod specimens and measured data used in Ariod inflorescences study

品种 Species	肉穗花序温度 Spadix temperature (°C)	环境温度 Air temperature (°C)	雄花部位长度 Male zone length (cm)	雄花部位直径 Diameter (cm)	生热部位体积 Volume (cm ³)	数据来源 文献编号 Source
<i>Philodendron solimoense</i>	39.7	24.6	17	2.0	53.38	2
<i>P. solimoense</i>	37.7	23.6	15.5	1.9	43.92	1
<i>P. acutatum</i>	39.0	25.0	13.8	1.7	31.31	2
<i>P. melinonii</i>	36.9	23.4	11	1.6	22.11	3
<i>P. pedatum</i>	34.6	22.8	9.2	1.4	14.16	2
<i>Montrichardia aborescens</i>	35.5	24.2	8.0	1.7	18.15	5
<i>Homanolema rubescens</i>	31.8	21.3	6.1	1.3	8.09	6
<i>P. melinonii</i>	34.7	24.6	11.4	1.6	22.91	3
<i>M. aborescens</i>	35.4	25.8	9.0	1.5	15.9	5
<i>P. pterotum</i>	31.4	22.4	13.0	1.2	14.69	6
<i>P. distantilobum</i>	30.2	23.0	9.3	1.2	10.51	7
<i>Diefenbachia maculata</i>	27.9	21.6	10.2	1.1	9.69	6
<i>P. canni folium</i>	26.4	20.4	6.7	1.0	9.69	6
<i>Anubias afzelii</i>	27.8	22.2	2.7	1.0	2.12	6
<i>Anubias</i> sp.	26.4	21.7	2.9	1.0	2.27	7
<i>D. maculata</i>	25.4	20.5	9.5	1	7.46	6
<i>P. squami ferum</i>	24.4	20.5	6.0	0.9	3.81	6
<i>P. squami ferum</i>	26.9	23.7	5.8	0.9	3.69	4
<i>Culcasia saxatilis</i>	22.7	20.2	5.0	0.6	1.41	7
<i>Cercestis stigmaticus</i>	30.1	27.6	4.2	0.6	1.19	7
<i>Aglaonema crispum</i>	27.8	25.4	3.6	0.6	1.02	7
<i>Culcasia</i> sp.	25.2	23.6	4.3	0.6	1.21	7
<i>Anubias barteri</i>	25.3	23.9	1.8	0.8	0.90	6
<i>Anubias barteri</i>	22.7	21.5	2.2	0.6	0.62	7

文献来源: 1. Gibernau 等(1999); 2. Gibernau & Barabe(2000); 3. Gibernau 等(2000); 4. Gibernau & Barabe(2002); 5. Gibernau 等(2003); 6. Barabe & Gibernau(2000); 7. Gibernau 等(2005)。

此外,在 Sacred Lotus 研究中,记录在开花期间,特别是柱头在具有可授期的 2~4 d 内,尽管环境温度从 8~45 ℃之间大幅度波动,但花部温度始终保持在 30~35 ℃(Seymour & Schultze-Motel, 1998)。Grant 等(2008)将莲的不同开花阶段进行了分别测定,即开花前的花蕾期、花蕾膨大期、花瓣初绽期、散粉期、凋零期 5 个阶段。研究显示温度高峰主要出现在花蕾膨大期、花瓣初绽期、散粉期三个时期,温度从花蕾膨大期开始上升至花瓣初绽期,继

而下降直至散粉期,凋零期温度与环境温度没有差异。由此看来,开花生热效应发生在植物的整个散粉受精阶段,因此可以肯定的是其在生殖发育进程中起着重要的作用。

3 开花生热效应在植物生殖发育中的作用

植物开花生热,保持较高的温度,不仅能保障植

物花粉的正常发育,花粉的萌发和花粉管在柱头内的生长与受精等一系列生殖发育的顺利进行,而且促使花部气味挥发,吸引昆虫访花,提高自身繁殖成功的机率。

3.1 促进花部气味的释放

植物生热效应产生的时段,正是雌蕊具有最大可授性,并且花的气味最为强烈之时,如龙芋(*Dragon lily*),伏都百合(霸王花 *Dracunculus vulgaris*)。具热效应的花朵产生的气味从沁人心脾的香味到令人厌恶的臭味。很多植物在花期产生吡啶和粪臭素(scatoles),类似腐肉或粪便的味道,喜食腐肉的甲虫和蝇类被吸引到植株这里,从而在花内进行取食和产卵。有些植物也运用生热和花瓣颜色的变化来控制甲虫传粉,如 Amazon water lily, *Victoria amazonica* (Seymour & Schultze-Motel, 1997, 1999)。白色花瓣通常在第一天的晚上开放,在这一时段,花部温度比周边空气温度高出近 10 °C,并伴随有强烈果味香气的释放。花的绽放和香味进而吸引圣甲虫(*Montrichardia arborescens*)的访花。晚上,花瓣闭合,从而把那些贪吃的昆虫圈闭在里面直到第二天下午,此时闭合的花瓣由白色转变为深紫色,到了晚上,花瓣重又打开,使那些甲虫通过雄蕊爬出花室,此时的甲虫们全身已经沾满了花粉。到花开放的第二天,花不再释放浓郁的香味,也不是富于食物的时期,因此昆虫们在开花的第二天不会访花。甲虫在花开放的第一天访花,第二天携带花粉飞走,进而行使着异株之间传粉的角色,从而不断循环着。

此外, Bermadinger-Stabentheiner 等(1995)记录了在 *Arum maculatum* 中,当雄花生热时,香气随之产生,直到生热结束,香气也随之变淡消失。

最近, Kumano-Nomura (2009) 在分析 *Homalomena propinque* 的花香成分时,揭示在雌花生热阶段,花气味中的 2-丁醇,藜芦醚等化学成分含量均明显增加,也更加有力地证实了香味的释放与花部生热存在着联系。

3.2 与访花昆虫之间的关系

尽管花部生热通常被诸多植物学者认为促使花部气味的挥发,进而引诱昆虫访花(Thein, 2000),但开花生热效应在某种程度上是对昆虫的一种直接能量的奖励,在吸引昆虫访花中扮演着重要的角色,研究显示:具开花热效应的花朵在盛开时所产生的热量有利于甲虫的活动(Seymour & Schultze-Motel, 1997)。许多甲虫通过抖动翅膀获取能量进行飞行,

或寻找阳光或阴凉来控制自身的体温,一些种类在飞行之前迅速的热身,以便最大程度地减小整体的能量损耗。这种升高体温的方式使甲虫能够进行取食、交配等活动(Gottsberger, 1999)。而开花生热效应在某种程度上可以说是对昆虫的一种直接能量奖励。由于甲虫通常体态很小,身体保热性差,身体散热快,因此必须消耗大量的能量来应对外界低温的环境(Heinrich, 1993)。Chappell 等(1993)曾对一只假设体重为 1.3g 的圣甲虫估算,假设其想要维持稍微高于环境温度的体温,它每天需要吃掉与自身等重的食物。如果不从外界吸热,它的能量只占体重的 2.5%。因此,在其他花朵以花瓣、花蜜和花粉作为访花报酬吸引昆虫访花之时,具有开花生热效应的花朵以热能的直接产生来增加昆虫访花的筹码。花部产生的热量让昆虫停留之上得以汲取温度来进行交配或飞行等活动,盛开的花瓣再加之产生的热量,形成了温暖的小室,为嗜热昆虫的栖息、觅食、交配和产卵提供了良好的居所(Seymour & Schultze-Motel, 1997)。

在对裂叶喜林芋(*Philodendron selloum*)的研究中(Gottsberger, 1988, 1990, 1999),传粉昆虫为一些体长在 1~2 cm 的圣甲虫(*Erioscelis emarginata*),单朵花在花期吸引诸多甲虫类昆虫访花,并在花中取食和交配。当肉穗花序温度降低,佛焰苞合拢,将一些甲虫困在里面,12 h 后,当柱头授粉后,佛焰苞再次打开,使得之前困在花里的甲虫得以飞走,与此同时,甲虫的身上沾满了花粉。此时,授粉后的花部温度有所下降,而那些全身沾满花粉的甲虫继续寻找温度高的裂叶喜林芋,即那些具柱头正处于可授期的植株。

此外, Seymour 等还注意到:具有开花生热效应的开花植物科属仅出现在原始种子植物中。甲虫传粉与开花生热效应、花香、雌雄异熟这些特征协同进化,因为这些特征也与甲虫的特征和嗜好相匹配(Thien 等, 2009)。

3.3 促进花部器官的发育成熟

适宜的温度是植物生长发育的关键因素。花期的生热效应,使花朵温度保持在较高温度范围之内,促进花部器官的正常发育。开花生热效应使花朵免受冻害,从而保障了花部器官发育,并提高了花朵发育的成功率(Bermadinger-Stabentheiner & Stabentheiner, 1995)。天南星科植株雄花的生热高峰的出现与花粉的散出密切相关,因此,可以肯定的是花药

的开裂与花粉的释放,均受到开花生热效应的影响(Alber 等,2003)。同时,花部温暖的小环境有利于花粉管在柱头的萌发与生长(Jewell 等,1994;Kudo,1995;Ervik & Barfod,1999),进而确保植物的生殖成功(提高结实率)(Miller,1986)。

4 开花生热效应的自我调控机制

花朵没有像动物那样复杂的神经调控系统,因此这种调控发生在细胞水平,并直接由花朵温度的变化这一因素所启动(Seymour & Schultze-Motel,1996)。例如,莲 *Nelumbo nucifera* 在花期时的花部温度始终保持在 30~36 °C,那么在 30 °C 之上的抑制是温度调控机制的关键。一个稳定的花部温度取决于热量产生和散失量相当,Seymour 用热量散失数值解释了调控的机理:假设空气的温度为 20 °C,花朵温度已经上升到 31 °C,温度差为 11 °C,热量生成大约在 550 mW。如果气温降到 10 °C,热量散失增加,花温度下降,但是当花部温度降到 30 °C 时,它的产生热量比率上升到 1 000 mW,那么在热量产生与散失之间又达到了一个新的平衡。相反,如果气温升到 30 °C,散失的热量减少,花部温度达到 34 °C,也就是产生了 280 mW。因此,当环境温度在 10~45 °C 的范围波动时,荷花的温度能够沿着斜率在 30~36 °C 上升或者下降。这种明显的滞后是调控机制缓慢改变的表现,很可能通过化学中间产物或生物酶的累积来改变,而不是细胞膜或酶类结构的变化(Seymour & Schultze-Motel,1997)。将花部柱头从肉穗花序切下的试验证实:花朵的生热效应是一个发生在细胞水平上急速上升的过程,并且这一过程是可逆和可抑制的(Seymour 等,1983)。

此外,Walting(2006)等采用同位素标记,从呼吸通量角度对 *N. nucifera* 的生热效应进行了测定,在产生的热量达到峰值的时间内,花托的选择性呼吸通量占到了整个呼吸通量的 75%。因此,选择性呼吸途径在开花生热效应中起到主导作用,而不是解偶联蛋白参与的细胞色素途径。

随后,有学者从蛋白的角度,对 *N. nucifera* 在花期前、花期中 and 花期后的热效应进行了测定。结果显示:开花生热效应受 AOX (Alternative oxidase) 蛋白含量变化的调控。AOX 作为一种核转录蛋白,是存在于植物线粒体内膜上的一种同型二聚

体(Vanlerberghe & McIntosh,1997),生热活动的变动会引起 AOX 蛋白含量近 10 倍的增长;至开花后期,AOX 蛋白含量急速下降,显示 AOX 蛋白与花部生热效应之间存在共时性。并且初步推断 SA (Salicylic acid) 在诱导 AOX 基因的表达和生热效应的反映中有相关作用(Grant 等,2008)。

最新的研究显示,花托不但是 *N. nucifera* 生热的主要部分,而且也行使着从热效应到光合作用的功能转变(Rebecc 等,2009)。花期过后,花托膨大变绿成为行使光合作用的器官。花期前后,叶黄素、 β 胡萝卜素和加氧酶含量存在明显变化,并且伴随明显的电子交换速率(ETR)和光合效率(Fv/Fm)的上升。花托成熟后, $\delta^{13}\text{C}$ 的含量明显降低,证实成熟花托中 14%~24% 的 C 为呼吸作用 CO_2 的重新固着。

对于天南星科的调控机制,Skubatz 等(1990)曾指出其可能是一种抗氰电子传递途径,随后的研究中,电子扫描电镜观察到的热效应产生部位的表皮细胞呈乳突状,在花朵刚刚开放之时,这些表皮细胞肿胀,待生热结束,细胞收缩(Bermadinger-Stabentheiner & Stabentheiner,1995)。因此,除了生化方面的能量途径,细胞结构的变化也在生热效应中起着重要的作用。最近 Gibernau 等(2005)揭示了天南星科的开花生热效应花序与环境温度的差值与肉穗花序区域的体积成对数关系,并提出该科的 4 种热量传递模式:单向传导、对流传导、辐射传导以及单向辐射交互传导。Barthlott 等(2009)在对 *Amorphophallus titanum* 研究中,认为其能够通过自身的热量对流来克服热力的解耦合。

但迄今为止,学术界对开花生热效应的调控机制还没有统一和明确的解释。

5 开花生热效应在植物进化中所扮演的角色

在植物进化史中,被子植物的进化过程所产生的繁殖策略具有惊人的多样性,但其最终目的都是为了促进异花授粉的顺利进行。一些花朵通常以气味或者访花诱物,诸如花蜜、淀粉或花粉等来吸引昆虫和鸟类访花。也有一些植物在花期,吸引昆虫在花部器官上进行交配产卵等昆虫的生殖活动,而开花生热效应可以说是一种不同寻常的繁殖策略,即花部器官自身产生热量。

开花生热效应只发生在仅有的一些原始科属中间,多数具有生热效应的原始种子植物具有雌雄异熟,开花期具浓郁气味,自交不亲和,多虫媒传粉等特征。Gottsberger 等一些研究者证实有花植物的起源(被子植物)与甲虫传粉者有很大的关系(Gottsberger, 1988, 1990)。这些花朵的花部结构具有适应甲虫传粉的一系列特征:体积大,花部结构在空间上形成小室,具有诸多雄蕊并产生大量花粉,花期具有浓郁的气味等(Thien 等, 2000)。当然,植物的进化史并没有给予那些甲虫对热效应花朵访花的垄断权利,除甲虫外,有些科属还吸引蝇类和一些小型的蜂类(Thien 等, 2009)。

6 总结与展望

在一些原始被子植物中,当它们进入到开花繁殖阶段时,其花部各器官的温度明显高于环境温度,并能始终保持在较高的温度范围内,直至完成传粉授精过程。植物开花生热效应产生的热量是一种自主生热,与植物在新陈代谢通过生物化学活动产生热量不同。植物在新陈代谢,如呼吸作用等生物化学代谢所产生生热现象是一种被动过程,表现缓慢,热量释放很少,且热量散失快,没有明显的温度上升,在花部器官没有明显的热量释放现象。植物开花生热,保持较高的温度,不仅能保障植物花粉发育,花粉管生长和受精等一系列生殖发育的顺利进行,而且能促使花部气味挥发,吸引昆虫访花,提高自身繁殖成功。

综合前人的研究结果不难发现,过去的研究尚存在一些不足。具体表现为:(1)测定技术:红外线照相系统和红外线测温仪的温度标定存在差异,用两种测温方法测定同一物种时,结合本课题组的试验结果显示,不同方法之间温度数据存在差异,难以等同。因此,对于不同方法下测定的不同数据,怎样加以比较和衡量是一个值得注意与亟待解决的问题;(2)开花生热的定性:生热效应在过去的研究中常被作为生理反应,从生理的角度加以研究,但目前尚没有证据能够排除植物自身内部的生化反应所产生的效应。特别是针对不同的物种或随着时间的推移所产生的新陈代谢的热量差异,在研究上还没有区别开来。(3)热量模型:至目前为止,所有已成型的生热效应模型和有固定参数的热量累积计算,都没有考虑蒸发热量的损失问题。

目前,对于开花生热效应的研究多集中于花部器官的热量变化以及花与外界温度差值的变化范围与数据分析,并且仅限于温度变化的监控,缺乏在自然条件下,对那些访问热效应花朵的传粉昆虫,行为和体温变化的监测。此外,对于开花生热的定性,究竟是一种严格意义上的生存需要还是一种适宜的生理功能,目前尚无定论。在今后的研究中,如果能够将访花昆虫与花朵之间热量和能量之间的相互转换与相互作用增加到研究的范围内,对深入剖析开花生热效应的生物学意义将是一个里程碑性的进步。

其次,对 AOX 蛋白调控热效应的研究上,尽管初步推断 SA(Salicylic acid)在诱导 AOX 基因的表达和生热效应的反映中有相关作用,但是 SA 在整个合成与表达中扮演怎样的角色,迄今尚不清楚。目前此蛋白的表达仅在莲的热效应中加以量化,是否在其他具有开花生热效应的科属中普遍存在,迄今还没有得以验证。

此外,如果能够进一步理解开花生热效应的动力学过程,以及它的整个进化过程,将是今后深入研究亟待解决的问题。

参考文献:

- Alber J, Quilichini A, Gibernau M. 2003. Pollination ecology of *Arum italicum* (Araceae)[J]. *Bot J Linn Soc*, **141**:205-214
- Barthlott W, Szarzynski J, Vlek P, et al. 2009. A torch on the rain forest; thermogenesis of the Titan arum (*Amorphophallus titanum*)[J]. *Plant Bio*, **11**:499-505
- Bermadinger-Stabentheiner E, Stabentheiner A. 1995. Dynamics of thermogenesis and structure of epidermal tissues in inflorescences of *Arum maculatum*[J]. *New Phytol*, **131**:41-50
- Chappell MA, Shoemaker VH, Janes DN. 1993. Energetics of foraging in breeding Adelie Penguins[J]. *Ecology*, **74**:2 450-2 461
- Ervik, Barfod. 1999. Thermogenesis in palm in florescences and its ecological significance[J]. *Acta Bot Venez*, **22**:195-212
- Gibernau M, Barabe D, Moisson, et al. 2005. Physical constraints on temperature difference in some thermogenic aroid inflorescences[J]. *Ann Bot*, **96**:117-125
- Gibernau M, Barabe D, Labat D, et al. 2003. Reproductive biology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) in French Guiana[J]. *J Tro Eco*, **19**:103-107
- Gottsberger G, Amaral A. 1984. Pollination strategies in Brazilian *Philodendron* species[J]. *Berichte Der Deutschen Bot Gesell-schaft*, **97**:391-410
- Gottsberger G. 1988. The reproductive biology of primitive angiosperms[J]. *Taxon*, **37**:630-643
- Gottsberger G. 1990. Flowers and beetles in the South American tropics[J]. *Bot Acta*, **103**:360-365
- Gottsberger. 1999. Pollination and evolution in Neotropical Annonaceae[J]. *Plant Species Biol*, **14**:1 443-1 452

- Grant NM, Miller RE, Walting JR. 2008. Synchronicity of thermogenic activity, alternative pathway respiratory flux, AOX protein content, and carbohydrates in receptacle tissues of sacred lotus airing floral development[J]. *J Exp Bot*, **59**:705-714
- Heinrich B. 1993. The hot-blooded insects strategies and mechanisms of thermoregulation[M]. Cambridge MA: Harvard University Press:130-145
- Isabelle Barrisault, Marc Gibernau, Denis Barabe. 2009. Flowering period, thermogenesis and pattern of visiting insects in *Arisaema triphyllum* (Araceae) in Quebec[J]. *Botany*, **87**:324-329
- Ivancic A. 2008. Thermogenesis and flowering biology of *Colocasia gigantea* Araceae[J]. *J Plant Res*, **121**:73-82
- Jewell J, Mckee J, Richards AJ. 1994. The keel colour polymorphism in *Lotus corniculatus*[J]. *New Phytol*, **128**:363-368
- Kudo G. 1995. Ecological significance of flower heliotropism in the spring ephemeral *Adoni ramosa* Ranunculaceae[J]. *Oikos*, **72**:14-20
- Kumano-Nomura Y, Yamaoka R. 2009. Beetle visitations and associations with quantitative variation of attractants in floral odors of *Homalomena propinqua* (Araceae)[J]. *J Plant Res*, **122**:183-192
- Luo SX, Chaw SM, Zhang DX, et al. 2010. Flower heating following anthesis and the evolution of gall midge pollination in schisan-draceae[J]. *Am J Bot*, **97**:1 220-1 228
- Miller GA. 1986. Pubescence, floral temperature and fecundity in species of *Puya* (Biomeliaceae) in the Ecuadorian andes[J]. *Oecologia*, **70**:155-160
- Miller RE, Walting JR, Robinson SA. 2009. Functional transition in the floral receptacle of the sacred lotus (*Nelumbo nucifera*): from thermogenesis to photosynthesis [J]. *Funct Plant Bio*, **36**:471-480
- Rebecca EM, Jennifer RW, Sharon AR. 2009. Functional transition in the flora receptacle of the scared lotus (*Nelumbo nucifera*): from thermogenesis to photosynthesis [J]. *Funct Plant Bio*, **36**:471-480
- Seymour RS. 1997. Plants that warm themselves[J]. *Sci Am*, **276**:90-95
- Seymour RS, Schultze-Motel P. 1997. Heat-producing flowers[J]. *Endeavour*, **21**:125-129
- Seymour RS, Bartholomew GA, Barnhart MC. 1983. Respiration and heat production by the inflorescence of *Philodendron selloum* Koch[J]. *Planta*, **157**:336-343
- Seymour RS, Schultze-Motel P. 1996. Thermoregulating lotus flowers[J]. *Nature*, **383**:305
- Seymour RS, Schultze-Motel P. 1999. Respiration, temperature regulation and energetics of thermogenic inflorescences of dragon lily *Dracunculus vulgaris* (Araceae)[J]. *Proc R Soc Lond B Bilo Sci*, **266**:1 975-1 983
- Seymour RS, P Schultze-Motel, I Lamprecht. 1998. Heat production by sacred lotus flowers depends on ambient temperature, not light cycle[J]. *J Exp Bot*, **49**:1 213-1 217
- Seymour RS, White CR, Gibernau M. 2003. Heat reward for insect pollinators[J]. *Nature*, **426**:243-244
- Skubata H, Williamson PS, Schneider EL, et al. 1990. Cyanide-insensitive respiration in thermogenic flowers of *Victoria* and *Nelumbo*[J]. *J Exp Bot*, **41**:1 335-1 339
- Skubata H, Nelson TA, Meeuse BJD, et al. 1991. Heat production in the voodoo lily (*Sauromatum guttatum*) as monitored by infrared thermography[J]. *Plant Phy*, **95**:1 084-1 088
- Tang W. 1987. Heat production in cycad cones[J]. *Bot Gaz*, **148**:165-174
- Thien LB, Azuma H, Kawano S. 2000. New perspectives on the pollination biology of basal angiosperms[J]. *Int J Plant Sci*, **161**:225-235
- Thien LB, Bernhardt P, Devall MS, et al. 2009. Pollination biology of basal angiosperms (ANITA grade)[J]. *Am J Bot*, **96**:166-182
- Vanlerberghe GC, McIntosh L. 1997. Alternative oxidase: from gene to function[J]. *An R Plant Phy Plant Mol Bio*, **48**:703-734
- Waltling JR, Robinson SA, Seymour RS. 2006. Contribution of the alternative pathway to respiration during thermogenesis in flowers of Scared Lotus[J]. *Plant Phy*, **140**:1 367-1 373

(上接第 402 页 Continue from page 402)

- Nat Sci Edi* (华南师范大学学报·自然科学版), **2**:98-101
- Zhao C(赵春), Jiao NY(焦念元), Ning T(宁堂), et al. 2006. Enzyme activities in nitrogen metabolism of winter wheat and its grain quality under different environmental conditions(不同环境下小麦氮代谢关键酶活性及籽粒品质)[J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **10**(17):1 866-1 870
- Zhu HM(朱红梅), Rong XM(荣湘民), Liu Q(刘强), et al.

2001. Differences in contents of grain protein of different genotype rice varieties [J]. differences in contents of grain protein between two varieties of early convention rice(不同基因型水稻籽粒蛋白质含量差异的研究[J]. 两个常规早稻品种籽粒蛋白质含量差异)[J]. *J Hunan Agric Univ; Nat Sci Edi* (湖南农业大学学报·自然科学版), **27**(1):13-16