

植物警戒色的研究进展*

李俊^{1,2}, 龚明^{2**}, 孙航^{1**}

(1 中国科学院昆明植物所生物多样性与生物地理学重点实验室, 云南 昆明 650204;

2 云南师范大学生命科学学院, 云南 昆明 650092)

摘要: 植物为适应植食动物的取食压力而进化出物理、化学等多种防御机制, 以把植食伤害降到最低程度, 但动物不断的抽样尝试行为还是让有防御行为的植物受到伤害。因此, 向潜在的植食动物传达自己的防御信号对植物是有益的。颜色作为一种稳定有效的视觉信号通常是花和果实的诱惑信号, 某些情况下也是一种警戒防御信号, 植食动物经过抽样学习后能识别这种防御信号并主动回避, 从而形成了植物的警戒色。起源于猎物-捕食者关系的警戒色理论在动物界得到了充分研究, 但植物警戒色却不为人所知, 直到2001年 Hamilton 关于秋季树叶颜色的信号假说公开发表后, 才引起人们对植物警戒色的初步研究。如今在早秋变色树种、幼叶、多刺植物、植物繁殖器官都发现了警戒色的一些例证, 尽管有些还不太明确甚至存在争议, 但至少为植物警戒色的进一步研究奠定了基础。植物营养体颜色在时空上的多态性变化值得人们更深入地研究, 防御权衡假说也预示了防御有害植食动物的警戒作用存在于繁殖器官的可能性, 研究它们生理和生态适应意义有利于人们更深程度地理解植物-动物之间的复杂关系。

关键词: 警戒色; 花青素; 植食动物; 信号; 秋季叶色; 幼叶; 多刺植物; 繁殖器官

中图分类号: Q 948

文献标识码: A

文章编号: 0253-2700(2006)02-183-11

Advances in Research of Aposematic Coloration in Plants

LI Jun^{1,2}, GONG Ming^{2**}, SUN Hang^{1**}

(1 Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China;

2 School of Life Sciences, Yunnan Normal University, Kunming 650092, China)

Abstract: Plants evolve multiform defense mechanisms for dealing with herbivories in the interest of least damages caused by herbivores. It's beneficial to plants by signaling defensive commitments to potential herbivores when plants are constantly sampled by herbivores. Colour, a kind of stable and effective visual signal which is epigamic to animals for pollination and seed dispersal, sometimes could become aposematic signal to herbivores. After sampling and avoidance learning, herbivores can discriminate this signal and associate it with unpleasant experiences, so aposematic coloration comes into being between plant-animal interaction. The theory of aposematic coloration has not been accepted in plants while it has been adequately discussed for a long time in animal kingdom until Hamilton's signal theory about autumn colours was published. Pushed by Hamilton's theory, some botanists have discovered and testified aposematic coloration do exist in plants such as autumn leaves, young leaves of tropical rainforests, some thorny plants and reproductive organs of plants whereas some of them are still obscure or controversial. Aposematic coloration should not only belong to animals, plants could evolve it too if necessary for plant fitness. The temporal and spatial colour polymorphism in vegetative parts of plants deserve more research and the defense tradeoff hypothesis predicts the possibility of aposematism may occur in the reproductive organs of

* 基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (40332021), 国家自然科学基金国际合作项目 (30420120049), 国家 973 项目 (2003CB415103), 中国科学院知识创新重要方向性项目 (KSCX2-1-09), 吴征镒先生 2001 年云南省科学技术贡献资助 (KIB-WU-2001-02)

** 通讯作者: Author for correspondence. E-mail: gongming@public.km.yn.cn, hsun@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2005-06-08, 2005-11-23 接受发表

作者简介: 李俊 (1971-) 男, 硕士研究生, 从事植物生态适应性研究。E-mail: lijun@mail.kib.ac.cn

plants. Scientists would comprehend the complicated plant-animal interactions better and more via the research of physiological and ecological adaptive significance of plant showy colours which exist in leaves and reproductive parts.

Key words: Aposematic (Warning) coloration; Anthocyanins; Herbivores; Signal; Autumn leaf colours; Young leaves; Thorny plants; Reproductive organs

警戒色 (aposematic (warning) coloration) 的概念源自 A. R. Wallace, 他指出毛虫身上鲜艳的颜色对有经验的捕食者意味着不可口或味道差, 之后 Poulton (1890) 正式提出了这一术语并把其扩展到声音、气味等其他警戒信号, 合称为警戒作用 (aposematism)。通常, 警戒色是指猎物体表鲜艳醒目的颜色 (红、橙、黄) 意味着有毒或不好吃, 使猎食者主动避开和放弃捕食。由于有利于提高物种的生存几率, 警戒色在昆虫和其他陆地节肢动物中较普遍 (Guilford, 1990), 同时还存在于软体动物、两栖类、爬行类、鸟类、哺乳类等 (Terrick 等, 1995)。一个多世纪来, 有关动物警戒色和警戒作用得到充分的研究 (Härlin and Härlin, 2003), 而植物的警戒色研究却少有报道。Harper (1977) 在其植物种群生物学的书中简短提到植物颜色信号与味道差之间的联系。Wiens (1978) 在对植物拟态的研究中提出几种具有鲜艳颜色的有毒植物, 特别是有杂色或斑点叶的植物是否有警戒作用的问题, 并认为这种性状可能会被无毒植物模仿。Rothschild (1980) 提出某些有毒植物的类胡萝卜素也许是一种警戒色素。对雨林部分植物叶色的警戒作用研究却得不到证实 (Smith, 1986; Lee 等, 1987)。

植物是自养生物, 需要叶绿素和辅助色素最大限度地利用光能进行光合作用, 因此绿色是植物叶片的主要颜色 (Nishio, 2000)。植物叶有时也呈现红色和黄色, 这种现象在自然界分布较广 (Lee, 2002), 从极地到热带雨林的各種气候带和生境都能发现其踪迹。尽管如此, 植物学家对此现象的了解仍是不够的, 可能原因是花青素构成了植物花和果实的主要颜色, 其功能自然是集中于其对动物吸引传粉和种子传播作用上, 其次花青素分子结构的发现是在孟德尔遗传法则发现之后不久, 因此花青素便成了分子遗传学的主要研究对象 (Lee and Gould, 2002)。如今有关花青素生物合成途径及调控机制取得了很大的进展 (Holton and Cornish, 1995; Saito and Yamazaki,

2002; Schijlen 等, 2004), 但花青素的生理生态功能研究却相对滞后。Hamilton and Brown (2001) 发表了引起轰动的论文 “Autumn tree colours as a handicap signal” 后促进了人们对花青素的生态适应意义和植物警戒色的重视和研究, 诸多学者对植物颜色变化的生态意义做了积极深入的探讨。本文综述了目前国际上对该领域的研究进展情况, 对植物警戒色的作用机制、意义和将来研究方向做了初步分析。

1 秋季叶色

许多温带落叶性树种在秋季呈现明亮的红色和黄色叶片, 红色是由于新合成的花青素在叶片内的积累, 黄色则是叶绿素降解后原有的类胡萝卜素形成的 (Collier and Thibodeau, 1995; Matile, 2000; Lee and Gould, 2002)。长期以来, 人们一直认为秋季叶片的花青素只是植物衰老的副产品 (Ford, 1984), 有学者甚至认为是一种在进化过程中缺乏选择压力的生化浪费 (Matile, 2000)。Archetti (2000) 得到 Hamilton 的构思启发, 提出了秋季叶色的适应性假说, 认为树叶的明亮颜色是对寄生昆虫的一种警戒信号, 而这种信号是昂贵的, 只有健康强壮的个体才能向昆虫表明其拥有良好的防御能力, 就如同动物界瞪羚的跳跃动作和鸟类中雄性华丽羽毛一样, 是一个障碍信号。它使防御良好和颜色鲜艳的个体减少昆虫的侵袭, 植食昆虫因此选择颜色暗淡、虚弱和防御差的适合个体, 从而形成了树木和寄生昆虫的协同进化 (coevolution)。Hamilton and Brown (2001) 其后正式发表了他们的 “障碍信号 (handicap signal)” 假说, 其内容为专性蚜虫使用视觉线索选择宿主并对宿主造成伤害, 遭受蚜虫危害较严重的宿主比那些蚜虫危害少的宿主将会投入更多的防御, 这种防御能力通过秋季明亮的叶色显现和展示出来, 对 262 种落叶树种的文献调查数据也表明那些专性寄生蚜虫种类最多的树种秋季叶色更鲜艳, 他们还提出在种内水平上有良好防御

能力的个体应该显现出更鲜艳的颜色。信号假说引起人们对秋季树木颜色的浓厚兴趣 (Atkinson, 2001; Whitfield, 2001), 也促进了相关研究的开展。Hagen 等 (2003) 对 12 棵欧洲桦 (*Betula pubescens*) 叶色与昆虫之间的联系进行了研究, 发现早秋颜色变化的强度与第二年植食昆虫的伤害呈负相关关系, 证实了明亮艳丽的叶色能显著降低秋季昆虫的产卵率和翌年的植食伤害。其后, Hagen 等 (2004) 为进一步验证 Hamilton 的假说, 测量了欧洲桦的叶子波动不对称性 (leaf fluctuating asymmetry) 以评价其生理状况, 结果表明叶色鲜艳的个体有更好的生理状况, 能把资源较多投入到防御上, 从而对植食昆虫的防御水平也更高。Archetti and Leather (2005) 调查了稠李 (*Prunus padus*) 树上一种蚜虫的宿主选择特性, 结果显示蚜虫的选择性与树叶颜色强度之间有明显的负相关, 蚜虫选择性地避开叶色明亮的叶片, 更偏爱绿色叶片, 与信号假说是一致的, 同时作者也认为蚜虫的这种选择性有可能与绿色叶片在树木上的保留时间更长有关, 蚜虫能有充足的时间在落叶前交配和产卵, 但这种相关性没有颜色与蚜虫数量的联系明显, 有可能是一种边缘效应。

Hamilton 的假说具有很大的挑战性, 它引起了人们对熟悉而又不真正了解的自然现象的关注, 当然也引起了很多的争议。秋季树木的落叶是树木响应气温和光照等环境因子变化过程, 由于保持叶子活性的代价大于光合作用收益而形成的衰老脱落, 在落叶前需要回收叶内重要的 N、P 等营养元素, 这种回收对植物的适合度有重要的影响 (May and Killingbeck, 1992; Hoch 等, 2003)。但对落叶前叶片颜色变化的意义还存在争议和分歧, 如在衰老、即将脱落的叶片内新合成红色的花青素有何意义呢? 副产品 (Ford, 1984) 和生化浪费 (Matile, 2000) 的观点已经被多数学者否定。Hlopainen and Peltonen (2002) 认为秋季的叶色是由于衰老的叶子极易受到光抑制而影响营养元素的回收, 花青素此时合成减少了光抑制的发生以促进回收, 此时的氮处于游离态 (氨基酸), 蚜虫利用视觉线索寻找食物, 而变色的叶片是最合适的、最易得到的食物来源, 叶片的明亮颜色是一种食物信号。他的回收假说与信号假说相反, 而且得到了 White (2003) 的

支持。Hoch 等 (2001) 从植物生理角度详细解释了花青素在衰老叶片内对植物回收营养元素所起的重要作用。Ougham 等 (2005) 也认为秋季的叶色是由于营养物质的回收和环境胁迫造成的, 这种植物衰老的生化 and 生理特性使叶色不可能是树木昂贵的投入, 而蚜虫可能响应衰老叶片散发的挥发物而不是颜色。部分学者也支持秋季叶色是保护营养物质回收的结果 (Feild 等, 2001; Lee 等, 2003; Hoch 等, 2003)。Wilkinson 等 (2002) 则从信号的时机、蚜虫习性等方面对信号假说提出疑问, 并认为信号假说不符合人们已知的植物色素生化和蚜虫生态知识。Sinkkonen (2005) 另辟蹊径提出秋季山白桦 (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) 黄色叶片的形成与雌性柔夷花序的数量有明显的联系, 因为有性繁殖改变了山白桦体内的资源配置, 使叶片提前变黄。

秋季叶色适应意义存在的多种理论 (假说) 还没有任何一个得到绝对的肯定或否定。一些学者从植物生理生化角度很好地解释了秋季叶色变化的机制和原因, 也有充分的试验数据支持。而信号假说从植物 - 昆虫的相互关系解释秋季叶色是对植食昆虫的警戒信号, 向昆虫显示自己的防御能力, 使昆虫选择那些色泽暗淡、防御差的宿主, 促进植物 - 昆虫的协同进化, 得到一些学者的认可。目前看来, 这种假说是有可能的, 因为只有生理状况好的个体才能合成花青素, 回收叶片中大部分的营养物质, 也才能形成对植食昆虫的防御, 因此它与生理意义的解释并不矛盾, 但目前的试验证据还不够充分。信号假说涉及到树木生理、昆虫生理生态和环境因子等诸多内容, 而目前还只在欧洲桦、稠李树种上得到验证, 用于检验的昆虫只有蚜虫和食叶昆虫, 对于种类繁多、习性多样化的昆虫来说是远远不够的。如果叶色明亮程度反映着警戒信号的强度, 那么防御能力通过什么来体现, 是叶子硬度还是有效的次生物质, 是否颜色越鲜艳的叶片 (个体) 次生物质含量越高; 而昆虫选择颜色暗淡 (绿色) 的叶片是否是出于营养需求的趋利而不是避害, 目前都还缺乏直接的实验证据, 需要深入研究和在更多树种上证实。因为蚜虫如果是出于趋利目的, 颜色鲜艳的叶片含有的游离态氨基酸可能是更好的食物来源和信号 (Hlopainen and Peltonen,

2002)。同样在山白桦上的次生物质研究证明,春季叶片旺盛生长期间,酚类的含量也在持续稳定地增加,说明了对植食动物的防御能力(Riipi等,2002),如果信号假说能把秋季的叶色强度与叶片次生物质含量、营养物质含量和寄生昆虫的选择行为、数量联系起来,也许将更具有说服力。

2 幼叶颜色

热带雨林是地球上生物多样性最丰富的地区之一,同时也面临着严重的植食伤害,雨林植物的防御机制一直都是科学家们的研究热点。由于成熟叶以革质化和低营养策略有效抵御植食动物的侵袭,柔软和高含氮量的幼叶就成了植食动物的主要侵袭对象(Coley and Barone, 1996)。幼叶采取了两种不同的防御方式:一是有效的化学防御、缓慢展开叶片、正常变绿;另一种是逃避策略,即快速扩展叶片、延绿(delayed greening)和同步发育(Kursar and Coley, 2003)。延绿是指幼叶在叶片伸展期间减少或没有叶绿素的合成,直到叶片完全展开才合成叶绿素,这期间幼叶呈现白色、粉红或红色。不难看出,延绿在快速展开的幼叶中是由于资源及生理的限制不能同时合成叶绿素所致,并在给定植食量的情况下减少资源的损失,但粉红或红色的幼叶则是由于新合成的花青素的作用,在可利用资源有限的情况下合成非光合色素有何意义呢?Gould等(1995)从生理上解释是由于幼叶容易受到光抑制而合成花青素来保护光合系统。但是对雨林树冠顶端的几种幼叶的研究证明了较强的光照的确引起了幼叶的光抑制,却并没有花青素的合成,而是通过高效的叶黄素(xanthophyll)循环来保护(Krause等,1995)。在叶绿素含量极低的快速扩展叶片内合成花青素来保护光合系统,不仅影响了有限的资源配置,在给定植食量的情况下更增加了损失,似乎与林下幼叶的植食防御不符。Coley and Aide(1989)认为花青素对表皮尚未发育完全的幼叶具有抗真菌的作用,因为切叶蚁很少采集红色的叶片来培养真菌。Dominy等(2002)在分析了林下和顶层红色幼叶的分布情况后,否定了抗真菌和光破坏防御(photoprotection)的解释,并从昆虫的颜色视觉出发认为红色的幼叶对一些看不到红色的昆虫来说象枯死的叶片,是一种隐态

(crypsis)。但这里的隐态似乎具有一定的局限性,醒目的红色在绿色植物背景的衬托下是对其他昆虫和植食动物还是很显著的,与周围植物的颜色相一致似乎更能隐蔽自己。

红色幼叶不仅见于耐荫植物,在树冠顶层也多有分布(Dominy, 2002),而对顶层幼叶的植食防御研究却不多。Numata等(2004)对龙脑香科娑罗双属(*Shorea*)8种植物的幼叶研究表明,在叶片伸展期基本一致的情况下,4种红色或紫色延绿植物与4种正常变绿植物相比,前者的植食伤害明显低于后者。可见,在叶片伸展速率相同时,花青素的出现干扰了植食昆虫的取食。Manetas(2005)所研究的一种地中海栎属植物*Quercus coccifera*的红色幼叶有较低的植食伤害率,与Numata等(2004)的研究结果是相似的。Hansen等(2004)对印度洋西部马斯克林群岛(Mascarene islands)上广为分布的木本植物异形叶现象做了研究,在仔细分析了幼叶和成熟叶的次生物质后,发现二者只是在花青素含量上有明显差异,花青素在幼叶的叶缘、叶脉、叶柄上形成的醒目的红色,作者认为幼叶缩小的叶片和红色部分是对植食动物的一种进化响应,对岛屿上曾存在的渡渡鸟、愚鸠等植食性鸟类是一种低适口性的警戒信号,红色起到了保护叶片免遭取食的作用。红色幼叶这一自然现象不局限于热带雨林,在其他地方也能发现幼叶含有高浓度的花青素,且随叶片成熟而逐渐消失,由于幼叶的生长特性使它容易遭受植食昆虫的侵袭,野外观察有时能发现有些植物的幼叶在种内不同个体间植食昆虫的数量存在差异,红色的幼叶比浅色幼叶受植食侵袭的程度较轻。

花青素本身不具有强的毒性(Havsteen, 2002),但花青素属于类黄酮家族(低分子量多酚),与其他类黄酮享有共同的前期合成途径(Holton and Cornish, 1995; Winkel-Shirley, 2001; Schijlen等, 2004),它往往与植物体内的高多酚含量、低营养含量相联系(Manetas, 2005),有时还与植物的诱导防御密切相关,如蚜虫取食假高粱(*Sorghum halepense*)叶片后引起花青素积累,在叶片上形成红色的斑点,其提取物对蚜虫的产卵率有明显的抑制作用(Costa-Arbuló等, 2001)。结球白菜(*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*)

遭受食叶甲虫和真菌侵袭后, 叶片内的花青素含量分别提高了 7.5 倍和 5.1 倍 (Rost 等, 2002), 因此, 花青素的出现使叶片看上去味差、有毒或低营养, 具有警告潜在植食动物的作用 (Lee and Gould, 2002; Gould, 2004)。由于低营养也是植物防御植食动物的有效策略之一 (Augner, 1995), 加上叶片醒目的颜色使植食动物能容易地识别这种信号, 从而选择其他更适合的植物个体, 植物也得到了自我保护。

幼叶红色的生理生态适应意义如同秋季叶色一样存在争议, 如紫外线保护的功能并没有得到支持 (Woodall and Stewart, 1998), Dominy 等 (2002) 也不认为雨林红色幼叶有紫外线保护和光破坏防御的功能。Manetas (2005) 提出花青素在生理上没有明显的作用, 其主要作用还是在防御植食动物方面, 甚至还有人提出假说认为植物叶片的红色削弱了植食昆虫的伪装, 使其更容易被天敌发现和捕食 (Lev-Yadun 等, 2004)。如果红色幼叶对某些昆虫是一种伪装或隐态 (Dominy 等, 2002; Manetas, 2005), 那么对能看到红色的植食动物是否就是一种警戒色, 目前这方面的研究报道还很少, 缺乏足够的实验支持。因此红色幼叶的适应意义还需要人们的更多研究, 结合颜色产生的时机与植食动物的行为具体考虑和综合分析。如雨林幼叶对某些昆虫可能是隐态, 对植食性鸟类则可能是一种警戒信号 (Hansen 等, 2004)。

3 彩色的刺

植物为对付大型植食动物的取食而进化出各种各样的刺, 如表皮或皮层衍生刺、营养器官变形的叶刺、枝刺。由于刺不是营养器官, 它很少是绿色的, 多数与植物枝干、叶柄颜色相近, 但有些刺却具有鲜艳的红、黄颜色, 与植株其他部分有较大的颜色差异。Lev-Yadun (2001) 对常见多刺的仙人掌科 (Cactaceae)、龙舌兰属 (*Agave*)、芦荟属 (*Aloe*)、大戟属 (*Euphorbia*) 植物进行了调查, 发现彩色的刺、分布于叶片上的白色斑点和多彩条纹普遍存在于这 4 类植物上, 他认为这种醒目的颜色是向植食动物发出一种警戒信号。通常, 这些多刺植物的生存环境是干旱少雨的, 植物为适应缺水环境, 叶片缩小或退化, 角质层加厚, 植株呈肉质多浆形态以减少水分的

丧失。刺对于这些植物的生存具有重要的适应意义, 因为刺能有效损伤大型植食动物的口和消化系统, 阻止其采食行为。很显然, 彩色的刺是由于植物合成了类黄酮色素 (花青素、类胡萝卜素), 条纹和斑点则是叶绿素的缺失, 植物为什么要以消耗资源或丧失光合能力为代价形成并长期维持这种性状呢? 在沙漠中, 强大的植食动物 (如骆驼) 一次不经意的品尝或碰撞都能使植株留下伤口, 珍贵的水分迅速从伤口处挥发, 从而影响了植物对水分的保存和利用。当植食动物把这些颜色与受伤的经历联系起来, 再次看到这些植物时, 它将会不再尝试或主动避开, 因此彩色刺具有的颜色显著性有利于植物的生存, 当维持这种性状的收益大于其成本时, 它就受到进化过程的正向选择和保持。Rubino and McCarthy (2004) 对美国俄亥俄州东南部的维管植物刺的情况进行了调查, 范围涵盖了长在植株各个部位、与植株其他部位有颜色差异的刺, 共在 19 科 25 属 49 种植物上发现警戒色的刺, 并提出实际数字可能更多。水飞蓟 (*Silybum marianum*) 是一种菊科水飞蓟属 (*Silybum*) 药用植物, 其莲座状叶具有白色条纹和密生的细刺, 条纹宽度与刺的长度和数量都有紧密的联系, 因此是一种特殊的警戒色 (Lev-Yadun, 2003b)。这些研究基于以下几点: 一是刺能对植食动物造成伤害; 二是彩色的刺和与刺相联系的条纹、斑点形成了与植株其他部位的颜色差异, 突出显现出来; 三是颜色之间的不同亮度、色差和对比度使植食性哺乳动物能区分不同颜色差异 (Jacobs, 1993; Kelber 等, 2003)。因此, 植物通过警戒色向动物展示和炫耀自己的防御能力, 避免了潜在的伤害, 某些带刺种类甚至还通过自拟态 (automimicry) 以增强警戒效果 (Lev-Yadun, 2003a)。Lev-Yadun and Ne'eman (2004) 甚至认为在特殊条件下, 绿色也具有警戒作用, 如在中东沙漠干旱的夏季, 一些有毒或带刺植物在其他大部分植物都干枯或休眠时仍保持绿色, 牛羊等食草动物并不取食这些植物, 这种突显的绿色对高密度牛、羊等畜群是一种警戒色。

关于多刺植物警戒色的研究主要以 Lev-Yadun 为主, 论文多发表在 *Journal of Theoretical Biology*, 这种假说还有待验证。因为刺本身就能对大型植

食动物造成伤害,动物可能根据植物的形态、空间结构、气味等识别并回避多刺植物,只有通过种内范围比较不同颜色强度的刺与植食动物确实存在某种联系,才能证实这种警戒作用存在。

4 鲜艳的花果

多年来,对植物花果的研究多集中在对动物的吸引和互利共生作用(mutualism)而忽视了其中次生物质和可能的警戒作用,Hinton(1973)曾指出某些有毒的花的鲜艳颜色具有警戒作用,Knight and Siegfried(1983)对雨林未成熟果实的研究表明绿色果实含有大量的次生防御物质,但在雨林植物的绿色背景中不显著,没有警戒功能。植物在传粉者和种子传播者的选择压力下进化出丰厚的营养回报,但也吸引了偷窃者和掠食者的光顾,同时面临着共生生物与非共生生物的选择压力。已有研究证实野生胡萝卜花瓣颜色的多态性受传粉者和植食动物的共同选择(Irwin等,2003;Strauss等,2004),某种植物果实颜色多态性也受种子掠食者的选择(Whitney and Stanton,2004)。最佳防御理论(optimal defense theory)认为与植物适合度密切相关的繁殖器官比营养器官有更高的防御水平(McKey,1979;Pavia等,2002)。完全没有防御能力或对所有动物都是防御的繁殖器官对植物显然是不利的,因此,植物在防御和吸引间的权衡形成了花果繁殖器官对有害植食动物的防御和共生生物的吸引(Irwin等,2004;Cipollini等,2004)。

花具有化学防御能力,除了一些有毒植物的花,有些植物的花蜜是有毒的(Adler,2000)。有一个偷窃者假说(nectar robber hypothesis)认为有毒的花蜜是为了防止花蜜偷窃者的偷窃行为而特意配制的,这个假说在黄金树(*Catalpa speciosa*)上得到了体现,其花蜜中的环烯醚萜苷(iridoid glycosides)阻止了蚂蚁、弄蝶等盗贼的偷窃而不影响蜜蜂的传粉(Stephenson,1981)。一种金丝桃属植物 *Hypericum calycinum* 的花药和子房壁含有浓度较高的DIPs(脱芳异丙烯间苯三酚),这种紫外色调物质同时起到吸引传粉昆虫和防御植食动物的功能,对蛾类幼虫具有明显的抑制和毒性作用,而取食花蜜的传粉昆虫则不受影响(Gronquist等,2001)。野生胡萝卜(*Ra-*

phanus sativus)具有两种颜色的花,一种是花青素含量较少的黄白花,另一种是花青素含量较高的粉红色花,由于后者同时含有高浓度的次生防御物质,因此多数植食动物更偏爱的是颜色较浅的黄白花,粉红色的花则较少受到侵害(Irwin等,2003)。这些花所含有的化学物质对植食动物(或盗蜜者)具有防御能力,植食动物依靠花的颜色来识别和选择适合食物,因此形成了花的颜色对某些植食动物的警戒作用。

成熟果实中也含有次生物质(Cipollini,2000),防御权衡假说(defense tradeoff hypothesis)认为植物中的次生物质是针对种子掠食者、果肉偷窃者、害虫等设计的,这个假说得到了一些支持和验证(Tsahar等,2002;Izhaki,2002;Schaefer等,2003;Cipollini等,2004)。例如,辣椒(*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*)果实含有的辣椒素对哺乳动物具有强烈的刺激和驱避作用,仙人掌鼠等啮齿动物在实验室和野外都不取食辣椒果实,尽管外形与颜色都相近的辣味突变型(*Capsicum chacoense*)没有辣椒素,仙人掌鼠也较少取食,似乎对辣椒鲜艳的果实颜色具有下意识的回避行为;弯喙鹁鸟(*Toxostoma curvirostre*)则由于缺乏辣椒素受体不受丝毫影响,以辣椒果实为食并传播种子,所以辣椒果实的红色对掠食者有明显的警戒作用,而对弯喙鹁鸟则是美味食物的信号(Tewksbury and Nabhan,2001)。同样,茄科的另一种植物颠茄(*Atropa belladonna*)果实呈现黑紫色,它含有的生物碱阻止了哺乳动物的取食,但对食果的鸟类传播者却没有影响,果实颜色既是对掠食者的警戒信号同时也是对鸟类传播者的吸引信号(Harborne,1979)。

植物为提高子代的适合度而在种子里储备了丰富的营养物质,因此也成为种子掠食者的食物来源。种子为防止动物采食和破坏发展出多种防护机制,如坚硬的种皮、有毒的化学物质等。一些缺乏果肉和假种皮的种子种皮表面呈现鲜艳的红色或黑色,如相思子属(*Abrus*)、红豆属(*Omosia*)等科属的种子,被认为也是为了吸引动物而模仿成熟果实的拟态种子(mimetic seeds)。由于大部分种子都含有生物碱或皂角甙等有毒的次生物质,Williamson(1982)曾推测种子颜色可能对动物具有警戒作用。Galetti(2002)对红豆属

植物 *Omosia arborea* 的研究证明其种子能欺骗几种鸟类吞咽进体内, 而鸟却不能消化种子, 种子随鸟的粪便排出后得到了有效传播, 是一种寄生关系, 排除了互利共生和警戒色作用。尽管实验数据支持寄生关系, 但作者也提出拟态种子的生态适应意义还需要更深入研究, 因为在其中描述的种子在树上开裂豆荚的长期保留暗示了这类种子颜色吸引作用并不是很明显。Foster and Delay (1998) 在对红豆属 3 个种的种子传播研究中提出红豆属的种子颜色对食种子动物可能是毒性的警戒信号, 尤其是对鸚鵡, 因为在 85 小时的观察期内只有一枚种子被吞食。Guimaraes 等 (2003) 对 *Omosia arborea* 种子的传播研究发现, 橙腰鼠 (*Dasyprocta leporina*) 对种子含有的喹啉联啞生物碱 (quinolizidine alkaloids QAs) 有明显的躲避反应, 当把种子放到嘴里嚼几秒钟后即吐出, 取食更多的是不含 QAs 的对照种子, 但是实验中被嚼的种子都被破坏了, 因此拥有鲜艳醒目的警戒色阻止啮齿类的掠食, 对提高种子的存活率具有重要的适应意义。作者还表示随实验时间的延长, 橙腰鼠会逐渐减少抽样次数, 因为种子颜色信号与毒性的联系使其很快识别和回避。存在于豆科、含羞草科等科属的这些热带无果肉和假种皮的种子多具有醒目的颜色、强烈的毒性 (如相思子属、红豆属), 由于对鸟类传播者虚拟的营养回报不可能形成长久稳定的传播关系, 而自体传播和水力传播则在文献种多有记载, 而散布于林下的 *Omosia arborea* 种子在长达 18 个月的休眠期内很少遭到掠食者的取食 (Galetti, 2002), 所以, 尽管对吸引传播者的作用还不确定, 毒性和颜色的紧密联系能显著减少种子掠食者的破坏, 这些种子的颜色可能是对掠食者的警戒色。

应当承认, 植物进化出鲜艳的花果颜色目的是吸引动物为其传粉、传播种子, 也不是所有的花果和种子都含有次生物质, 但在面对非共生有害动物的偷窃、掠食和破坏行为, 尤其是在这种行为对植物的繁殖产生严重威胁时采取一定的防御机制还是必要的。目前对繁殖器官存在的次生物质现象人们仍不是很清楚, 存在诸多假说和理论 (Adler, 2000; Cipollini, 2000; Galetti, 2002), 防御权衡假说也需要进一步验证, 但醒目颜色与防御物质间的联系和对一些非共生动物的防御能

力暗示了警戒色是有可能存在于某些植物的繁殖器官。当然, 现在的研究范围和深度仍不够, 如对拟态种子的传播研究多集中在红豆属植物上, 对其他属的种子传播和掠食情况还缺乏深入了解, 繁殖器官颜色与植食动物间的更多联系还有待更多的研究。

5 艳丽的蘑菇

可能有警戒色的一类植物是大型真菌, 大型真菌 (macrofungi) 通常是指子囊菌 (ascomycete) 和担子菌 (basidiomycete) 两类具有大型子实体的高等真菌, 俗称蘑菇 (mushroom)。由于它们是寄生或腐生异养植物, 缺乏叶绿素, 因此子实体外观呈现多种多样的颜色变化, 有关色素的研究不断有综述发表 (Gil, 2003), 这种多彩的颜色使其在林地和草地的生境中显得比较醒目。大型真菌缺乏有效的物理防御手段, 现已发现它所含的一些次生化合物对昆虫有很好的驱避和杀虫效果 (Mier 等, 1996; Mier 等, 1998; 王鸣等, 2002; 高锦明等, 2002), 而在蘑菇中有一些毒蕈 (toadstool) 被人食用后能引起中毒甚至死亡, 全世界都有大量中毒事例报道, 说明大型真菌以化学物质防御寄生物和掠食者是其重要的手段。目前人们对引起中毒的毒蕈研究较为深入, 而对大部分大型真菌次生化合物的种类和适应意义仍不是很清楚, 研究数据大都出自几种昆虫或试验鼠的抑制或致死效果, 而且由于人在食用前加热处理和耐受力的不同, 有些对人体无毒的真菌种类对昆虫却是有毒的 (Mier 等, 1996; Trigueros 等, 2003)。所以, 高等真菌在长期的进化中演化出多种结构和功能的次生化合物来自我防御, 确保有性繁殖过程的顺利完成, 其子实体颜色与毒性的联系有可能形成对寄生物和掠食者的警戒色。虽然目前对自然界中高等真菌颜色与植食动物之间的关系研究还少有报道, 至少某些颜色鲜艳的毒蕈 (如毒蝇伞 *Amanita muscaria*) 对人这种掠食者来说是一种警戒色。

6 警戒色的作用机制

植物和动物构成了陆地上的主要生态系统, 植物为动物提供栖息地和食物, 动物直接或间接地依赖植物生存, 二者之间保持紧密的信号联

系。动物靠视觉、嗅觉、触觉和味觉来寻觅和选择食物，植物出于生存和繁殖的需要也通过信号向动物传达信息，如通过花果的颜色信号吸引动物为其传粉和传播种子，这种互利行为使其在进化中长期稳定持续下去。但植物在面对植食动物的取食压力时也进化出多种防御机制，这种防御行为通过视觉和嗅觉信号传达给动物对植物是有益的 (Augner, 1994; Augner and Bernays, 1998)，因为在动物摄食前就建立视觉和嗅觉预警机制有利于减少植物不必要的伤害，提高动物摄食前判断的准确性并减少抽样行为。动物也能在短时间内获取可口、营养丰富的食物，提高觅食效率和避免自身的伤害。气味警戒 (olfactory aposematism) 是植物常用的信号之一 (Eisner and Grant, 1980)，某些有毒植物同时具有浓烈难闻的气味，毒性加气味警戒使动物避而远之，如常见的曼陀罗 (*Datura stramonium* Linn.)，但是风力的不稳定性、传播距离短和动物嗅觉能力等不同程度地限制了气味警戒的作用。视觉信号则由于其稳定性和长距离传播的有效性而成为动植物间最常见的一种信号，尽管对视觉信号的研究多集中于吸引而忽视了警戒作用。动物具有彩色视觉，能区分不同颜色间的差异 (Jacobs, 1993; Pichaud 等, 1999; Kelber 等, 2003)，很多动物以彩色视觉来寻找植物为其准备的花果盛宴，动物间普遍存在的警戒色也说明了这一点。因此，植物的颜色警戒信号与动物的彩色视觉构成了植物警戒色存在的基础。

警戒色能减少捕食者的捕食，提高被捕食者的生存几率，但为什么在动物界常见的警戒色在植物界却很少被发现呢？可能原因有四：一是起源于动物的猎物-捕食者的警戒色理论难以被植物学家接受 (Harper, 1977)，他们似乎更热衷于研究植物的花和果实对动物的吸引作用。动物的警戒色只需要动物学家就能完成研究，而植物警戒色的提出和验证则要求生态学家具有动物生理、行为等生态学知识和植物生理生化基础，学科间日新月异的差异使植物警戒色的研究受到了限制。其二，植物要以叶绿素进行光合作用以合成生长所需的营养物质，如果在叶片内大量合成花青素不仅耗费了有限的资源和能量，还严重影响了光合同化能力。但一些有毒的大型真菌却有

鲜艳的颜色，因为异养的生活方式使其不受光合色素的影响。三是由两者的防御需求程度决定的，动物界的猎物一旦被捕食通常意味着种群内一个体的消失，而多数植物受植食动物侵袭后却能以诱导防御或补偿性生长来提高防御水平或弥补损失部分。四就是植物还具有气味警戒作用，使视觉警戒不是必须的。因此，诸多因素使植物警戒色不可能象动物那样普遍，但在植食压力大或决定植物最终适合度的条件下，警戒色还是很重要的防御手段。

植物通过颜色向植食动物展示自己的物理和化学防御能力，一旦动物把这种颜色与毒性或物理伤害联系起来并采取回避，警戒色就形成了。它使植物避免了潜在的伤害，动物以此选择那些防御差、可口的个体，对双方都是有利的，况且构成植物警戒色的主要色素花青素同时还具有多种生理功能 (Close and Beadle, 2003; Gould, 2004)，因此，植物颜色这种多种功能的性状在进化中更容易被选择和保留。

7 结语与展望

尽管警戒色能把植食伤害降到最低，可植物自身特性及结构、生理的限制使植物警戒色不可能象动物界那样普遍。但是植物的颜色信号与其防御行为是客观存在的，一旦动物通过抽样学习后把植物的颜色与有毒、味劣、低营养相联系，能辨别这种颜色信号并采取主动回避策略，它应该是警戒色或具有警戒作用。Hamilton 的假说使人们重新认识和研究植物体颜色的生态适应意义，从中也发现和证明了植物警戒色存在的一些例证，但这些工作还远远不够，植物颜色的适应意义还值得人们的深入研究 (Lev-Yadun 等, 2002)。从极地到赤道的各生态环境、从苔藓到被子植物各分类单元，同一植株的不同部位、不同时期都存在颜色变化，这些颜色变化可能响应环境因子，也有可能是生物因子，限于目前人们对植物颜色的研究深度和认知程度，有时想明确分清颜色是由哪种因子引起是很难的，当然秋季叶色与环境因子变化联系更紧密一些 (但也不是唯一的)，而繁殖器官的颜色主要是出于吸引共生生物目的，但两种因子有时可能同时起作用，所以只从环境因子和植物生理角度进行解释和研

究而摒弃生态和进化上的意义是不可取的。目前学术研究中关于植物颜色与植食动物间关系的报道还不多, 使用 aposematic coloration 或 aposematism 术语描述植物防御机制的只有少数学者, 这与警戒色的难以认定具有一定的关系。除了响应因子的难确定性, 植食动物是否具有彩色视觉(识别信号), 次生物质与颜色是否对应(信号忠实度)等都增加了植物警戒色的验证难度。

总之, 在植物-动物生态系统中, 植物营养体颜色的多态性不应当只有生理上的统一功能(Steyn 等, 2002), 存在某些植物繁殖器官上的颜色也不仅仅限于吸引信号, 也可能成为植物向众多有害植食动物传递的一种警戒信号。对于秋季叶色的警戒信号假说现在就接受或否定它还时尚早, 幼叶红色这一自然现象与植食动物的关系及多刺植物的彩色刺是否有警戒作用, 这些都还需要人们的深入研究。在以后的工作中, 通过研究植株不同颜色强度或者突变型与野生型间的植食伤害率、控制环境因子变化、量化次生物质与颜色强度间的联系(Schaefer and Wilkinson, 2004), 再综合考虑变色时机与植食动物的联系、植食压力和对适合度贡献大小等因子, 我们有理由相信颜色作为一种警戒信号能在更多植物种类和部位得到证实, 人们也能从生理和生态多个角度更好地阐释植物颜色变化的作用和意义。

参 考 文 献

- Adler LS, 2000. The ecological significance of toxic nectar [J]. *Oikos*, **91**: 409—420
- Archetti M, 2000. The origin of autumn colours by coevolution [J]. *J Theoretical Biology*, **205**: 625—630
- Archetti M, Leather SR, 2005. A test of the coevolution theory of autumn colours: colour preference of *Rhopalosiphum padi* on *Prunus padus* [J]. *Oikos*, **110**: 339—343
- Atkinson N, 2001. Out on a limb, or a new branch of signaling theory? [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**: 603
- Augner M, 1994. Should a plant always signal its defence against herbivores? [J]. *Oikos*, **70**: 322—332
- Augner M, 1995. Low nutritive quality as a plant defense: Effects of herbivore mediated interactions [J]. *Evolutionary Ecology*, **9**: 605—616
- Augner M, Bernays EA, 1998. Plant defence signals and Batesian mimicry [J]. *Evolutionary Ecology*, **12**: 667—679
- Cipollini ML, 2000. Secondary metabolites of vertebrate-dispersed fruits: evidence for adaptive functions [J]. *Revista Chilena de Historia Natural*, **73**: 421—440
- Cipollini ML, Paulk E, Mink K, et al, 2004. Defense tradeoffs in fleshy fruits: effects of resource variation on growth, reproduction, and fruit secondary chemistry in *Solanum carolinense* [J]. *J Chem Ecol*, **30**: 1—17
- Close DC, Beadle CL, 2003. The ecophysiology of foliar anthocyanin [J]. *The Botanical Review*, **69** (2): 149—161
- Coley PD, Aide TM, 1989. Red coloration of tropical young leaves: a possible antifungal defence? [J]. *J Trop Ecol*, **5**: 293—300
- Coley PD, Barone JA, 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests [J]. *Ann Rev Ecol & System*, **27**: 305—335
- Collier DE, Thibodeau BA, 1995. Changes in respiration and chemical content during autumnal senescence of *Populus tremuloides* and *Quercus rubra* leaves [J]. *Tree Physiology*, **15**: 759—764
- Costa Arbul ÚC, Ganoli E, González WL, et al, 2001. Feeding by the aphid *Sipha flava* produces a reddish spot on leaves of *Sorghum halepense*: An induce response? [J]. *J Chem Ecol*, **27**: 271—281
- Dominy NI, 2002. Incidence of red leaves in the rainforest of Kibale National Park, Uganda: shade-tolerators and light-demanders compared [J]. *East African Wild Life Society, Afr J Ecol*, **40**: 94—96
- Dominy NI, Lucas PW, Ramsden LW, et al, 2002. Why are young leaves red? [J]. *Oikos*, **98**: 163—176
- Eisner T, Grant RP, 1980. Toxicity, odor aversion, and “olfactory aposematism” [J]. *Science*, **213**: 476
- Feild TS, Lee DW, Hlbrook NM, 2001. Why leaves turn red in autumn. The role of anthocyanins in senescing leaves of red-osier dogwood [J]. *Plant Physiology*, **127**: 566—574
- Ford BJ, 1984. Even plants excrete [J]. *Nature*, **323**: 763
- Foster MS, Delay LS, 1998. Dispersal of mimetic seeds of three species of *Ormosia* (Leguminosae) [J]. *J Trop Ecol*, **14**: 389—411
- Galetti M, 2002. Seed dispersal of mimetic fruits: parasitism, mutualism, aposematism or exaptation? [A]. In: D. J. Levey, W. R. Silva, M. Galetti. Seed dispersal and frugivory: Ecology, Evolution and Conservation [C]. CAB international, 177—191
- Gao JM (高锦明), Chen AL (陈安良), Wang YX (汪玉秀), et al, 2002. Advances in natural insecticidal constituents from higher fungi [J]. *J Northwest Forest Univ (西北林学院学报)*, **17** (2): 64—68
- Gill M, 2003. Pigments of fungi (Macromycetes) [J]. *Nature Product Reports*, **20** (6): 615—639
- Gould KS, Kuhn DN, Lee DW, et al, 1995. Why leaves are sometimes red [J]. *Nature*, **378**: 241—242
- Gould KS, 2004. Nature's swiss army knife: The diverse protective roles of anthocyanins in leaves [J]. *J Biomedicine and Biotechnology*, **5**: 314—320
- Gronquist M, Bezzerides A, Attygalle A, et al, 2001. Attractive and defensive functions of the ultraviolet pigments of a flower (*Hypericum calycinum*) [J]. *PNAS*, **98** (24): 13745—13750

- Güllford T, 1990. The evolution of aposematism [A]. In: D. L. Evans, J. O. Schmidt. *Insect Defenses: Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators* [C]. Albany: State University of New York Press, 23—61
- Guimaraes PRJR, Josél J, Galetti M, *et al*, 2003. Quinolizidine alkaloids in *Ormosia arborea* seeds inhibit predation but not hoarding by agoutis (*Dasyprocta leporina*) [J]. *J Chem Ecol*, **29** (5): 1065—1072
- Hagen SB, Folstad I, Jakobsen SW, 2003. Autumn coloration and herbivore resistance in mountain birch (*Betula pubescens*) [J]. *Ecology Letters*, **6**: 807—811
- Hagen SB, Debeausse S, Yoccoz NG, *et al*, 2004. Autumn coloration as a signal of tree condition [J]. *Proc R Soc Lond. B* **271** (Suppl. 4): 184—185
- Hamilton WD, Brown SP, 2001. Autumn tree colours as a handicap signal [J]. *Proc R Soc Lond. B*, **268**: 1489—1493
- Hansen I, Brimer L, Mølgaard P, 2004. Herbivore-detering secondary compounds in heterophyllous woody species of the Mascarene Islands [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, (6) 3: 187—203
- Harborne JB, 1979. Flavonoid pigments [A]. In: Rosenthal GA, Janzen DH. *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites* [C]. New York: Academic Press, 619—656
- Härilä C, Härilä M, 2003. Towards a historization of aposematism [J]. *Evolutionary Ecology*, **17**: 197—212
- Harper JL, 1977. *Population Biology of Plants* [M]. London: Academic Press,
- Havsteen BH, 2002. The biochemistry and medical significance of the flavonoids [J]. *Pharmacology & Therapeutics*, **96**: 67—202
- Hinton HE, 1973. Natural deception [A]. In: Gregory RL, Combrich EH. *Illusion in Nature and Art* [C]. London: Duckworth, 97—159
- Hoch WA, Zeldin EL, McCown BH, 2001. Physiological significance of anthocyanins during autumnal leaf senescence [J]. *Tree Physiology*, **21**: 1—8
- Hoch WA, Singaas EL, McCown BH, 2003. Resorption protection. anthocyanins facilitate nutrient recovery in autumn by shielding leaves from potentially damaging light levels [J]. *Plant Physiology*, **133**: 1296—1305
- Holopainen JK, Peltonen P, 2002. Bright autumn colours of deciduous trees attract aphids: nutrient retranslocation hypothesis [J]. *Oikos*, **99**: 184—188
- Holton AT, Cornish EC, 1995. Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis [J]. *The Plant Cell*, **7**: 1071—1083
- Irwin RE, Adler LS, Brody AK, 2004. The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defense [J]. *Ecology*, **85** (6): 1503—1511
- Irwin RE, Strauss SY, Storz S, *et al*, 2003. The role of herbivores in the maintenance of a flower colour polymorphism in wild radish [J]. *Ecology*, **84**: 1733—1743
- Izhaki I, 2002. Emodin—a secondary metabolite with multiple ecological functions in higher plants [J]. *New Phytologist*, **155**: 205—217
- Jacobs GH, 1993. The distribution and nature of colour vision among the mammals [J]. *Biol Rev*, **68**: 413—471
- Kelber A, Vorobyev M, Osorio D, 2003. Animal colour vision—behavioural tests and physiological concepts [J]. *Biol Rev*, **78**: 81—118
- Knight RS, Siegfried WR, 1983. Inter-relationships between type, size and color of fruits and dispersal in Southern African trees [J]. *Oecologia*, **56**: 405—412
- Krause GH, Virgo A, Winter K, 1995. High susceptibility to photoinhibition of young leaves of tropical forest trees [J]. *Planta*, **197**: 583—591
- Kuasar TA, Coley PD, 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, **31**: 929—949
- Lee DW, Brammeler S, Smith AP, 1987. The selective advantages of anthocyanins in developing leaves of mango and cacao [J]. *Biotropica*, **19**: 40—49
- Lee DW, 2002. Anthocyanins in leaves: distribution, phylogeny and development [A]. In: Gould KS, Lee DW. *Anthocyanins in Leaves*. vol. 37 of *Advances in Botanical Research* [C]. Amsterdam, The Netherlands: Academic Press, 37—53
- Lee DW, Gould KS, 2002. Why leaves turn red [J]. *American Scientist*, **90**: 524—531
- Lee DW, O'Keefe J, Holbrook NM, *et al*, 2003. Pigment dynamics and autumn leaf senescence in a New England deciduous forest, eastern USA [J]. *Ecological Research*, **18**: 677—694
- Lev-Yadun S, 2001. Aposematic (warning) coloration associated with thorns in higher plants [J]. *J Theoretical Biology*, **210**: 385—388
- Lev-Yadun S, Dafni A, Inbar M, *et al*, 2002. Colour patterns in vegetative parts of plants deserve more research attention [J]. *Trends Plant Science*, **7**: 59—60
- Lev-Yadun S, 2003a. Weapon (thorn) automimicry and mimicry of aposematic colorful thorns in plants [J]. *Theoretical Biology*, **224**: 183—188
- Lev-Yadun S, 2003b. Why do some thorny plants resemble green zebras? [J]. *J Theoretical Biology*, **224**: 483—489
- Lev-Yadun S, Ne'eman G, 2004. When may green plants be aposematic? [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, **81**: 413—416
- Lev-Yadun S, Dafni A, Flaishman MA, *et al*, 2004. Plant coloration undermines herbivorous insect camouflage [J]. *BioEssays*, **26**: 1126—1130
- Manetas Y, 2005. Why some leaves are anthocyanic and why most anthocyanic leaves are red? [J]. *Floral Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*: doi: 10.1016/j.flora.2005.06.010
- Matile P, 2000. Biochemistry of Indian summer: physiology autumnal leaf coloration [J]. *Experimental Gerontology*, **35**: 145—158
- May JD, Killingbeck KT, 1992. Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics [J]. *Ecology*,

- 73: 1868—1878
- McKey D, 1979. The distribution of secondary compounds within plants [A]. In: Rosenthal GA, Janzen DH. *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites* [C]. New York: Academic Press, 56—134
- Mier N, Canete S, Klæbe A, *et al*, 1996. Insecticidal properties of mushroom and toadstool carpophores [J]. *Phytochemistry*, **41** (5): 1293—1299
- Mier KS, Mier ND, Wang M (王鸣), *et al*, 1998. Antifeeding and repellent properties of mushroom and toadstool carpophores [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **20** (2): 193—196
- Nishio JN, 2000. Why are higher plants green? Evolution of the higher plant photosynthetic pigment complement [J]. *Plant Cell and Environment*, **23** (6): 539—548
- Numata S, Kachi N, Okuda T, *et al*, 2004. Delayed greening, leaf expansion, and damage to sympatric *Shorea* species in a lowland forest [J]. *J Plant Res*, **117**: 19—25
- Oughan HJ, Morris P, Thomas H, 2005. The colors of autumn leaves as symptoms of cellular recycling and defenses against environmental stresses [J]. *Current Topics in Developmental Biology*, **66**: 135—160
- Pavia H, Toth GB, Aberg P, 2002. Optimal defense theory: Elasticity analysis as a tool to predict intraplant variation in defense [J]. *Ecology*, **83**: 891—897
- Pichaud F, Briscoe A, Desplane C, 1999. Evolution of color vision [J]. *Current Opinion in Neurobiology*, **9**: 622—627
- Poulton EB, 1890. *The Colours of Animals: Their Meaning and Use* [A]. In: Kegan Paul, Trench, Trubner. *Especially Considered in the Case of Insects*. [C], London
- Riipi M, Ossipov V, Lempa K, 2002. Seasonal changes in birch leaf chemistry: are there trade-offs between leaf growth and accumulation of phenolics? [J]. *Oecologia*, **130**: 380—390
- Rost M, Bennett R, Hilker M, 2002. Comparative physiological response in Chinese cabbage induced by herbivory and fungal infection [J]. *J Chem Ecol*, **28** (12): 2449—2463
- Rothschild M, 1980. Remarks on carotenoids in the evolution of signals [A]. In: Gilbert LE, Raven PH, *Coevolution of Animals and Plants* [C]. Austin: University of Texas Press, 20—51
- Rubino DL, McCarthy BC, 2004. Presence of aposematic (warning) coloration in vascular plants of southeastern Ohio [J]. *J Torrey Botanical Society*, **131** (3): 252—256
- Saito K, Yamazaki M, 2002. Biochemistry and molecular biology of the late-stage of biosynthesis of anthocyanin: lessons from *Perilla frutescens* as a model plant [J]. *New Phytologist*, **155**: 9—23
- Schaefer HM, Schmidt V, Winkler H, 2003. Testing the defence trade-off hypothesis: how contents of nutrients and secondary compounds affect fruit removal [J]. *Oikos*, **102**: 318—328
- Schaefer HM, Wilkinson DW, 2004. Red leaves, insects and coevolution: a red herring? [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **19** (12): 616—618
- Schijlen EGWM, Vos CHR, Tunen AJV, *et al*, 2004. Modification of flavonoid biosynthesis in crop plants [J]. *Phytochemistry*, **65**: 2631—2648
- Sinkkonen A, 2005. Sexual reproduction advances autumn leaf colours in mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) [J]. *Evolutionary Biology*, doi: 10.1111/j.1420-9101.2005.00991.x
- Smith AP, 1986. Ecology of leaf color polymorphism in a tropical forest species: habitat segregation and herbivory [J]. *Oecologia*, **69**: 283—287
- Stephenson AG, 1981. Toxic nectar deters nectar thieves of *Catalpa speciosa* [J]. *American Midland Naturalist*, **105**: 381—383
- Steyn WJ, Wand SJE, Hölcroft DM, *et al*, 2002. Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection [J]. *New Phytologist*, **155**: 349—361
- Strauss SY, Irwin RE, Lambrix VM, 2004. Optimal defence theory and flower petal colour predict variation in the secondary chemistry of wild radish [J]. *Ecology*, **92**: 132—141
- Terrick ID, Mumme RL, Burghardt GM, 1995. Aposematic coloration enhances hemisensory recognition of noxious prey in the garter snake *Thamnophis radix* [J]. *Animal Behaviour*, **49**: 857—866
- Tewksbury JJ, Nabhan GP, 2001. Directed deterrence by capsaicin in chillies [J]. *Nature*, **412**: 403—404
- Trigueros V, Lourgarre A, Ali-Ahmed D, *et al*, 2003. *Xerocomus chrysenferon* lectin: identification of a new pesticidal protein [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1621**: 292—298
- Tsahar E, Friedman J, Izhaki I, 2002. Impact on fruit removal and seed predation of a secondary metabolite, emodin, in *Rhamnus alaternus* fruit pulp [J]. *Oikos*, **99**: 290—299
- Wang M (王鸣), Trigueros V, Paquereau L, *et al*, 2002. Proteins as active compounds involved in insecticidal activity of mushroom fruitbodies [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **24** (2): 235—240
- White TCR, 2003. Nutrient retranslocation hypothesis: a subset of the flush-feeding/senescence-feeding hypothesis [J]. *Oikos*, **103**: 217
- Whitfield J, 2001. Autumn colour code [J]. *Nature*, **142**: 136
- Whitney KD, Stanton ML, 2004. Insect seed predators as novel agents of selection on fruit color [J]. *Ecology*, **85** (8): 2153—2160
- Wiens D, 1978. Mimicry in plants [J]. *Evolutionary Biology*, **11**: 365—403
- Wilkinson DW, Sherratt TN, Phillip DM, *et al*, 2002. The adaptive significance of autumn colours [J]. *Oikos*, **99**: 402—407
- Williamson GB, 1982. Plant mimicry: evolutionary constraints [J]. *Biol J Linn Soc*, **18**: 49—58
- Winkel-Shirley B, 2001. Flavonoid biosynthesis. A colorful model for genetics, biochemistry, cell biology, and biotechnology [J]. *Plant Physiology*, **126**: 485—493
- Woodall GS, Stewart GR, 1998. Do anthocyanins play a role in UV protection of the red juvenile leaves of *Syzygium*? [J]. *J Exp Bot*, **49** (325): 1447—1450