

花朵挥发物对蜜蜂的作用

郭成俊¹ 马卫华² 雷佳² 武文卿² 宋怀磊² 李立新²

(1 晋中市农业农村局, 榆次 030600; 2 山西农业大学园艺学院, 太原 030031)

摘要: 植物花朵会产生和释放大量的挥发性化合物, 这些花朵挥发物在吸引传粉昆虫为其授粉方面起到了重要作用。植物花朵挥发物的特性对蜜蜂在觅食、饲料报酬和巢内生活方面也起到很大作用。蜜蜂作为重要的传粉昆虫, 探究蜜蜂与花朵挥发物之间的关系, 可以帮助我们了解蜜蜂与植物授粉, 为授粉产业发展提供科学的指导。

关键词: 花朵挥发物; 特点; 蜜蜂; 作用

Effect of flower volatile compounds on honeybee

Guo Chengjun¹ Ma Weihua² Lei Jia² Wu Wenqing² Song Huaili² Li Lixin²

(1 Jinzhong Department of Agriculture and Rural Affairs in Shanxi, Yuci 030600, China;

2 College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031, China)

Abstract: Plant flowers produced and released large amounts of volatile compounds, which played an important role in attracting pollinating insects to pollinate. The characteristics of plant flower volatile compounds also played important roles in the foraging, feed reward, and the life of honeybees in nests. Honeybees, as important pollinators, exploring the relationship between honeybees and flower volatile compounds can help us understand their pollination with plants and provide scientific guidance for the development of the pollination industry.

Key words: flower volatile compounds; characteristic; honeybee; effect

花朵是植物中最能诠释进化生物学的代表性器官, 不仅需要适应资源环境等因素, 还与访花昆虫互相影响、协同进化。植物自身与授粉有关的性状如花色、花朵挥发物、花蜜、花粉以及植物次生产物等, 对昆虫访花行为都有一定的影响^[1]。植物与特定传粉者必须以特定的花朵信号为特征信息, 使传粉者能够清楚地识别。虽然视觉在吸引传粉者方面起着重要作用, 但它们往往不如嗅觉那么具有特异性^[2]。花的颜色、形状和结构等因素对蜜蜂吸引力的影响已被广泛研究^[3], 但花朵挥发物对吸引传粉昆虫也有很大影响, 花朵挥发物已被认为是决定传粉昆虫访花的主要因素^[4-6]。

1 花朵挥发物的特点

花朵挥发物质主要成分包括单萜和倍半萜, 还有酚类、简单的醇类、酮类、酯类等。花朵挥发物一般包括多个类别混合的化学成分, 其中一个或几

个主要的成分占花朵挥发物的很大比例^[1]。花朵挥发物的优势在于它能以潜在的无限的多样性为花朵提供自身特性^[7], 大多数花朵散发出高度复杂、种类繁多的挥发性有机化合物, 这些花朵挥发物的组成可根据植物基因型、授粉状态、花龄而变化。

1.1 不同品种植物的花朵挥发物

花朵挥发物的浓度因品种和不同地区植物种群之间的遗传差异而变化。Rodriguez-Saona 等^[8]发现不同品种的蓝莓花朵挥发物物质之间存在差异。Klatt 等研究了三个草莓品种 (Sonata、Honeoye 和 Darselect) 间花朵挥发物的差异, 结果表明三个草莓品种产生相同的挥发性化合物, 但挥发物总量和相对含量间存在显著差异; 草莓品种 Sonata 发出的花朵挥发物总量远高于其他两个品种, 而后两者之间没有显著差异。Sonata 产生的 (Z)-3-己烯醇、水杨酸甲酯、6-甲基-5-庚烯-2-酮、二氢-β-紫

基金项目: 国家现代农业产业技术体系 (CARS-44-KXJ22); 山西省基础研究计划项目 (202103021224150); 山西省现代农业产业技术体系建设项目 (2024CYJSTX07-10); 双一流园艺学学科建设项目 (23142N02070002)

作者简介: 郭成俊 (1969-), 男, 高级畜牧师, 主要从事蜜蜂养殖、病虫害防控、授粉技术推广工作, E-mail: 1093168898@qq.com

通讯作者: 马卫华 (1977-), 女, 研究员, 主要从事蜜蜂授粉与蜜蜂生物学研究工作, E-mail: mawh1997@163.com; 雷佳 (1986-),

女, 助理研究员, 主要从事园艺生物技术和蜜蜂授粉技术研究工作, E-mail: leijiajia2011@163.com

罗兰酮、 β -紫罗兰酮、辛烯和(E, E)- α -法尼烯含量最多。Honeye 和 Darselect 也产生了类似的这些化合物,但 Honeye 中(Z)-3-己烯醇、6-甲基-5-庚烯-2-酮和(E, E)- α -法尼烯含量较高, Klatt 还发现壁蜂(*Osmia spp.*)对草莓花中发现的几种化合物,即(E, E)- α -法尼烯、柠檬烯、对茴香醛、(Z)-3-己烯基乙酸酯、水杨酸甲酯和苯甲醛会产生反应^[9]。不同品种花朵挥发物的浓度不同,蜜蜂的访花率就会有差异,可影响授粉效率,从而影响产量和质量。

1.2 花朵开放过程中花朵挥发物的变化

花朵开放程度不同,其挥发性成分也不同,对蜜蜂访花行为也有一定的影响。苯类化合物对传粉昆虫有很大的吸引作用。有实验检测发现苹果成熟花挥发物质中的主要成分是 α -法尼烯,苯类化合物虽然总量不多,但种类丰富,因此对传粉昆虫具有较高的吸引力。而在苹果花蕾中则没有检测到苯类物质^[10]。还有研究发现在马银花开放的蕾期、半开放期、凋落期都检测到高含量的 α -蒎烯,其中花蕾期的 α -蒎烯含量高达72.54%,说明 α -蒎烯是马银花的主要特征性挥发成分^[11]。而具有香气阈值相对较小的 α -蒎烯,在无鲜艳花瓣的情况下,对吸引传粉者十分重要,说明马银花在各个时期都能达到吸引昆虫传粉的效果。还有研究表明,小报春在开花的不同时期花朵挥发物含量不同,盛花期萜烯类花朵挥发物含量为70.96%,在初花期和末花期分别为52.41%和38.58%^[12]。

1.3 花朵挥发物中的特定组分

访花昆虫能精确地识别花朵中特定的气味组分,比如一些夜间活动的蛾类对花气味特别敏感,在绝对黑暗的条件下夜蛾也能访花,说明蛾类在夜间主要是靠气味定向的。有研究利用色谱分析向日葵的花朵挥发物成分,发现向日葵花的气味物质包括144个成分,蜜蜂能感受到至少28个成分组成特定的“向日葵气味”,说明蜜蜂感知这些气味的嗅觉系统是十分精确的^[13, 14]。Twidle 等采集猕猴桃花的挥发性物质,利用气相色谱法结合触角电位检测蜜蜂对挥发性物质的反应,发现蜜蜂对猕猴桃雌花中的6种化合物和雄花中的5种化合物产生了一致反应。用气相色谱-质谱法和微量化学衍生法对花朵挥发物进行分析,发现该化合物包括壬醛、2-苯乙醇、4-氧代异佛尔酮、 α -法尼烯、

(6Z, 9Z)十七碳二烯和(8Z)-十七碳烯。研究者按比例人工合成这6种化合物的混合物,对蜜蜂的伸吻反应检测发现蜜蜂对该混合物表现出强烈反应,表明这些可能是蜜蜂感知猕猴桃花的关键化合物^[15]。

Bergtrom 和 Borg-Karlson 分析和鉴定了眉兰花的挥发性成分主要是脂类和萜烯类。不同的眉兰有不同的挥发物,其活性组分和比例也不同,但这些活性组分(主要是 γ -杜松烯)都能吸引一种地花蜂(*Andrena bees*)雄蜂并引起其强烈兴奋。这些活性组分可能是蜂王的信息素成分类似物或其本身就是蜂王的信息素,雄蜂被花的气味吸引而降落到花的唇瓣上,利用周身的刺毛和硬的唇瓣接触后产生了交尾行为^[16]。此外,这些活性组分的含量或结构上的微小差别能被蜜蜂辨别出来。采用气相色谱-质谱联用技术对梨、设施草莓、甜瓜和番茄的花朵挥发物进行了检测,利用触角电位仪和嗅觉仪比较了蜜蜂和熊蜂的触角反应和行为反应的差异,揭示了不同蜂的访花偏好^[17-20]。不同植物的花朵挥发性物质对昆虫行为的调节作用有着不同的效果,有些花朵挥发性物质对昆虫表现为引诱作用,有些表现为驱避甚至致死作用。

2 花朵挥发物对蜜蜂的作用

花朵挥发物是一种古老的吸引机制,许多较原始的靠甲虫传粉的花,都具有强烈的气味而没有鲜艳的花色^[21]。释放芳香气味的花大多是蜂媒花,因为蜂类和蝶类对气味更敏感。此外,香味的浓度对蜂类的访问也有影响^[22]。花朵挥发物除了芳香型的气味外,花朵还有恶臭型的气味,这一类型的花并不能吸引蜂类,但是能吸引蝇类或甲虫等昆虫。恶臭型气味是一种化学拟态,这些花中的臭味成分主要是胺类,它们都具有很强的挥发性,这些物质对蝇类有很大的引诱力^[23]。两种气味都可以吸引昆虫从而达到为植物授粉的目的。

2.1 花朵挥发物对蜜蜂定位植物的影响

在光照条件差、植被密集的自然环境中,花朵挥发物可以作为远距离信号。目前,对控制蜜蜂与其对植物位置定位的化学信息的了解,包括不仅采粉还采其他物质的蜜蜂和专门采粉的蜜蜂。对于专门负责采粉的蜜蜂,只有一些研究调查了花朵挥发物成分(单独或混合)在植物蜜粉源位置定位或识别中的作用^[24-26]。这些研究表明,引起蜜蜂行为反应的化合物要么是不常见的化学物质如对苯醌,

要么是自然界中普遍存在的花朵挥发性物质。Burger等^[25]发现可以用来区分蜜粉源植物特有的花朵挥发性化学物质。另外, Krug研究巴西一种夜间开花的植物Guarana时发现该植物花序散发出的气味在不同阶段有一定的差异。尽管在两个时间段内, Guarana释放的芳樟醇和罗勒烯都是含量最高的化合物, 但罗勒烯的平均值在夜间高于白天, 且白天释放的芳樟醇平均值高于夜间; 而昼夜气味都吸引了不同种类的蜜蜂^[27], 说明该植物可通过改变释放特定挥发物的含量来吸引蜜蜂授粉。

2.2 花朵挥发物中的饲料报酬“信号”对蜜蜂的影响

花朵挥发物可以作为饲料报酬的化学信号来吸引蜜蜂。蜜蜂访花以获得营养物质, 蜜蜂尤其喜爱探访具有高饲料报酬的植株以获得更多高质量蜂粮^[28]。花朵的颜色、形状和气味等都可以作为植物饲料报酬的指示信号, 蜜蜂可以通过这些信号来评估潜在饲料报酬。有利的花朵信号应该与报酬质量或数量相关。这种花朵信号最明显的是那些被蜜蜂需要的报酬(花蜜和花粉)本身所发出的气味, 在招引蜜蜂方面起着重要作用。

同一花朵不同部位的气味常常不同, 其差异是可以被蜜蜂检测到的, 比如花粉特有的气味可以为蜜蜂寻找花粉并对植物定位提供重要的线索。虽然花粉的气味通常比整朵花的气味弱很多, 但蜜蜂灵敏的嗅觉依然能够检测到花粉气味^[29]。花粉通常会散发出明显不同于其他花器散发出的气味, 蜜蜂可以利用这些差异从远处探测花粉的存在, 并评估花朵可用花粉的数量。对熊蜂为玫瑰授粉的研究发现, 新开放的玫瑰花的花药被移除后涂抹单一或混合的花粉化合物, 结果表明2-三癸酮和乙酸香叶酯减少了熊蜂对花朵的访问, 而丁香酚和少量的乙酸十四酯增加了熊蜂对花朵的访问, 并引起花粉收集行为, 说明熊蜂确实利用花粉特有的气味来评估花粉量^[30]。

有研究表明, 蜜蜂还可以利用花蜜挥发物来评估花朵中花蜜含量。为了测试蜜蜂在降落到花朵上之前是否通过其气味探测花蜜, 研究人员在蜜蜂的触角上涂上硅酮, 阻断它们的嗅觉能力, 并将这些蜜蜂与对照蜜蜂(触角未被涂抹硅酮的蜜蜂)的访花偏好进行了比较。结果表明与空花或含水的花相比, 对照组的蜜蜂对含花蜜的花朵访问频率更高, 涂抹硅酮的蜜蜂对各种花朵的造访没有差别。这个

实验不同处理方式下的花无法从视觉上进行区分, 很好地证明了蜜蜂使用花蜜挥发物来区分花朵是否含有花蜜^[31]。虽然该研究没有确认出蜜蜂利用具体哪种化合物进行是否存在花蜜的辨别, 但是从其他研究中可以知道有的花的蜜腺挥发物与花朵其他部分的挥发物不同^[32], 且在一些花中, 花蜜可能是花朵气味散发的主要来源^[33]。Knauer等^[30]用气相色谱分析检测了油菜花朵挥发物成分与花粉、花蜜中营养物质的成分及对应比例, 并合成人造花朵挥发物的气味, 对熊蜂进行GC-EAD行为反应测试, 发现熊蜂对能够反映奖励状态的特定化合物产生了偏好。可见授粉昆虫可以通过花朵挥发物中信号物质来评估蜜粉源的优劣。

2.3 花朵挥发物对蜜蜂巢内生活的影响

在群居蜜蜂中, 花的气味不仅对觅食过程中蜜粉源植物的发现起着重要作用, 而且还影响着蜜蜂在蜂巢中的行为。在蜜蜂、熊蜂和无刺蜂的群体中, 花的气味会影响返回工蜂和刚出房蜜蜂之间的互动、交流, 也有可能帮助蜜蜂对于巢房中蜜蜂的识别: 每个群体的蜜蜂可能采集不同品种的花, 最终形成群体特有的花朵气味种类, 而这些采集回来的蜜蜂对花朵挥发物的反应使越来越多的蜜蜂接触到这种气味, 特别是在哺育幼蜂期间能让幼蜂感受到这种花朵挥发物的气味^[34], 在随后的觅食期, 幼蜂会更喜欢散发这种气味的蜜源, 而不是其他气味或无气味的食物源。采集蜂回到蜂房时出现花朵挥发物味不仅会影响没有采集经验的工蜂的行为, 还会诱使经验丰富的采集蜂重新访问之前采集蜂带来的花朵挥发物味源相同的植物: 有研究表明, 利用饲喂器训练蜜蜂接触某一花朵挥发物, 然后将该挥发物气味吹入蜂房时, 它会诱使蜜蜂回忆起与该气味相关的记忆。即使没有在原先训练的地方放置饲喂器, 蜜蜂也会飞到他们接受气味训练的地方^[35], 由此证明了花朵挥发物对经验丰富的采集蜂同样重要。所以花朵挥发物不仅有助于个体蜜蜂的成功采食, 而且通过引导作用, 提高蜂群采食效率, 从而提高蜂群的生长和繁殖能力。

目前, 越来越多的研究表示花朵挥发物对昆虫有着巨大的影响, 其组成成分、各成分浓度比例等都会影响昆虫的访花行为, 从而影响植物授粉、后代繁衍, 特别是对于蜜蜂的访花行为等多个方面有

着巨大的影响。蜜蜂作为主要的授粉昆虫对农作物及资源生态有重大意义,探究蜜蜂与花朵挥发物之间的关系,可以帮助我们了解蜜蜂与植物授粉,为授粉产业发展提供科学的指导。而研究昆虫访花机制,不仅对害虫防治、农业生产、开发传粉昆虫资源和传粉昆虫产业化发展等方面意义重大,它还有助于对珍稀物种的保护。

参考文献

- [1] 官昭瑛, 吴艳光, 袁海滨, 等. 昆虫访花机制研究概述[J]. 吉林农业大学学报, 2005, 27(6): 608–613.
- [2] Kunze J. The combined effect of color and odor on flower choice behavior of bumble bees in flower mimicry systems[J]. Behavioral Ecology, 2001, 12(4): 447–456.
- [3] Parachnowitsch A L, Andr é Kessler. Pollinators exert natural selection on flower size and floral display in *Penstemon digitalis*[J]. New Phytologist, 2010, 188(2): 393–402.
- [4] Doetterl S, Vereecken N J. The chemical ecology and evolution of bee–flower interactions: a review and perspectives[J]. Revue Canadienne De Zoologie, 2010, 88(7): 668–697.
- [5] Raguso, Robert A. Wake up and smell the roses: the ecology and evolution of floral scent[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2008, 39(1): 549–569.
- [6] Wright G A, Schiestl F P. The evolution of floral scent: the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signalling of floral rewards[J]. Funct Ecol., 2009, 23(5): 841–851.
- [7] Knudsen J T, Eriksson R, Stahl G B. Diversity and distribution of floral scent[J]. Botanical Review, 2006, 72(1): 1–120.
- [8] Rodriguez S, Parra L, Quiroz A, et al. Variation in highbush blueberry floral volatile profiles as a function of pollination status, cultivar, time of day and flower part—implications for flower visitation by bees[J]. Ann Bot, 2011, 107(08): 1377–1390.
- [9] Klatt B K, Carina B, Catrin W, et al. Flower volatiles, crop varieties and bee responses[J]. PLoS ONE, 2013, 8(8): 72724–72731.
- [10] Daniele F, Guido F, Donata R, et al. Flowers volatile profile of a rare red apple tree from marche region (Italy)[J]. Journal of Oleo Science, 2014, 63(11): 1195–1201.
- [11] 杨华, 韩素芳, 宋绪忠. 马银花开花过程挥发性成分的变化[J]. 森林与环境学报, 2016, 36(03): 355–359.
- [12] 胡荻. 小报春 (*Primula forbesii*) 花香成分以及发香部位研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2016.
- [13] Dobson H EM. Floral volatiles in insect biology: insect–plant interactions[J]. CRC Press Boca Raton F L, 1994(5): 47–81.
- [14] Surburg H, Guentert M, Harder H. Volatile compounds from flowers[J]. ACS Symposium, 1993, 525: 168–186.
- [15] Twidle A M, Flore M, Harper A R, et al. Kiwifruit flower odor perception and recognition by honey bees, *Apis mellifera*[J]. J. Agric. Food Chem., 2015, 23(65): 5597–5602.
- [16] Johnson S D, Peter C I, Agren J. The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the non–rewarding orchid *Anacamptis morio*[J]. Proc R Soc Lond B Biol Sci, 2004, 271(1541): 803–809.
- [17] Ma W H, Long D L, Wang Y, et al. Electrophysiological and behavioral responses of Asian and European honeybees to pear flower volatiles[J]. Asia–Pacific Entomol, 2021, 24(1): 221–228.
- [18] Zhang J C, Liu J J, Gao F, et al. Electrophysiological and behavioral responses of *Apis mellifera* and *Bombus terrestris* to melon flower volatiles[J]. Insects, 2022, 13: 973.
- [19] Liu J J, Zhang J C, Shen J S, et al. Differences in EAG response and behavioral choices between honey bee and bumble bee to tomato flower volatiles[J]. Insects, 2022, 13: 987.
- [20] Liu J J, Chen M, Ma W H, et al. Composition of strawberry flower volatiles and their effects on behavior of strawberry pollinators, *Bombus terrestris* and *Apis mellifera*[J]. Agronomy, 2023, 13: 339.
- [21] Kaiser R. Plant scents: scent pollination principles[J]. The scent of orchids, 1993(28): 407–454.
- [22] Harborne J B. Biochemistry of plant pollination[J]. Introduction to Ecological Biochemistry, 1993, 57(45): 36–70.
- [23] Andrews E S, Theis N, Adler L S. Pollinator and herbivore attraction to cucurbita floral volatiles[J]. Journal of Chemical Ecology, 2007, 33(9): 1682–1691.
- [24] Burger H, Dötterl S, HBERlein C M, et al. An arthropod deterrent attracts specialised bees to their host plants[J]. Oecologia, 2012, 168(3): 727–736.
- [25] Dobson H E, BergstrM G. The ecology and evolution of pollen odors[J]. Plant Systematics and Evolution, 2000, 222(1–4): 63–87.
- [26] Cristiane K, Cordeiro G D, Irmgard S, et al. Nocturnal bee pollinators are attracted to guarana flowers by their scents[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9(44): 1072.
- [27] Borg karlson A K. Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (*Orchidaceae*)[J]. Phytochemistry, 1990(29): 1359–1387.
- [28] Dobson H. The ecology and evolution of pollen odors[J]. Plant Systematics and Evolution, 2000, 222(1/4): 63–87.
- [29] Howell A D, Ruben Alarc ó n. *Osmia* bees (Hymenoptera: *Megachilidae*) can detect nectar–rewarding flowers using olfactory cues[J]. Animal Behaviour, 2007, 74(2): 199–205.
- [30] Dobson H E, Danielson E M, Van W I. Pollen odor chemicals as modulators of bumble bee foraging on *Rosa rugosa* Thunb (*Rosaceae*)[J]. Plant Species Biol, 1999, 14(2): 153–166.
- [31] DoTterl S, J ürgens. Spatial fragrance patterns in flowers of *Silene latifolia*: Lilac compounds as olfactory nectar guides?[J]. Plant Systematics and Evolution, 2005, 255(1–2): 99–109.
- [32] Granero A M, Gonzalez F J E, Sanz J M G, et al. Analysis of biogenic volatile organic compounds in zucchini flowers: identification of scent sources[J]. Journal of Chemical Ecology, 2005, 31(10): 2309–2322.
- [33] Knauer A C, Schiestl F P. Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers[J]. Ecology Letters, 2015, 18(2): 135–143.
- [34] Farina W M, Christoph G, Acosta L, et al. Honeybees learn floral odors while receiving nectar from foragers within the hive[J]. Naturwissenschaften, 2007, 94(1): 55–60.
- [35] Reinhard J. Floral scents induce recall of navigational and visual memories in honeybees[J]. Journal of Experimental Biology, 2004, 207(25): 4371–4381. 