

花粉化合物对传粉昆虫发育影响的研究进展



董文彩¹, 陈凯¹, 罗世孝^{2,3}, 牟凤娟^{1,*}

¹西南林业大学林学院, 云南昆明 650224

²中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广东广州 510650

³中国科学院华南植物园, 广东广州 510650

摘要: 花粉化合物是调控开花植物花粉发育成为有效雄配子的必要前体物质, 也是影响以花粉为食传粉昆虫幼虫发育和成虫繁殖的重要化合物。自 20 世纪 50 年代以来, 得益于液相色谱质谱联用 (LC/MS) 技术和气相色谱质谱联用 (GC/MS) 技术发展的成熟, 有关花粉化合物的类型划分、花粉化合物对开花植物花粉发育的生物学作用等相关研究内容已取得一些进展。然而, 与开花植物产生的其他化合物相比, 花粉化合物化学成分冗杂、种类繁多, 生物学功能多样, 目前关于不同类型花粉化合物对传粉昆虫发育的影响的认识仍然不足。本文就当前花粉化合物对传粉昆虫发育的影响进行了系统性总结, 阐述了花粉化合物对传粉昆虫发育的具体作用, 讨论了传粉昆虫对花粉化合物可能存在的选择适应性。最后, 展望了花粉化合物研究中应该注意的问题, 提出了在未来研究中花粉化合物对传粉昆虫发育的作用可用于调节植物-传粉者互作的设想, 深入了解花粉化合物对传粉昆虫发育的生物学作用, 以及传粉昆虫对花粉化合物的适应对理解花粉化合物在植物-传粉者互作过程中的生态学作用具有重要意义。

关键词: 花粉化合物; 传粉昆虫; 作用; 选择适应性

DOI: [10.57237/j.life.2023.04.003](https://doi.org/10.57237/j.life.2023.04.003)

Research Progress on the Effects of Pollen Compounds on the Development of Pollinators

Dong Wencai¹, Chen Kai¹, Luo Shixiao^{2,3}, Mou Fengjuan^{1,*}

¹Faculty of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

²Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, Chinese Academic of Sciences, Guangzhou 51065, China

³South China Botanical Garden, Chinese Academic of Sciences, Guangzhou 51065, China

Abstract: Pollen compounds are essential precursor substances that regulate the development of flowering plant pollen into effective male gametes. They are also important compounds that affect the larval development and adult reproduction of pollinating insects that feed on pollen. Since the 1950s, the classification of pollen compounds and their effects on flowering plants have Some progress has been made in research related to the biological role of pollen

基金项目: 云南省教育厅科学研究基金项目 (2023Y0742).

*通信作者: 牟凤娟, moufengjuan@126.com

收稿日期: 2023-10-04; 接受日期: 2023-11-09; 在线出版日期: 2023-11-15

<http://www.lifescitech.org>

development, due to the maturity of liquid chromatography-mass spectrometry (LC/MS) and gas chromatography-mass spectrometry (GC/MS). However, compared with other compounds produced by flowering plants, pollen compounds have complex chemical compositions, various types, and diverse biological functions. The current understanding of the effects of different types of pollen compounds on the development of pollinators is still insufficient. This paper systematically summarizes the current effects of pollen compounds on the development of pollinating insects, explains the specific effects of pollen compounds on the development of pollinating insects, and discusses the possible selective adaptability of pollinating insects to pollen compounds. Finally, the issues that should be paid attention to in the study of pollen compounds are looked forward to, and the idea that the effects of pollen compounds on the development of pollinators can be used to regulate plant-pollinator interactions in future research is put forward to gain an in-depth understanding of the biology of pollen compounds on the development of pollinators. The role of pollen compounds and the adaptation of pollinators to pollen compounds are greatly significant to understanding the ecological role of pollen compounds in plant-pollinator interactions.

Keywords: Pollen Compounds; Pollinating Insects; Function; Selective Adaptability

1 引言

花粉 (pollen) 是被子植物繁殖过程雄配子重要的载体[1, 2], 也是吸引食粉性传粉昆虫的重要诱饵[3]。花粉化合物 (pollen compounds) 是花粉的重要组成部分, 是决定传粉昆虫 (如蜜蜂 *Apoidea*) 正常发育的不可替代元素[4]。最早关于花粉化合物的研究是 1884 年 Planta 对欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 花粉中蛋白质的研究[5]。随着花粉化合物研究的增加, 越来越多的花粉化合物种类被发现, 目前共有 102 类花粉化合物被发现[6]。花粉化合物被誉为植物繁殖的第二核心[7], 是花粉发育所需营养的“供给站”和花粉生长环境湿润性的重要保障[8, 9], 介导开花植物与传粉昆虫、微生物和非生物环境的相互作用[10, 11]。

早期研究认为花蜜是大部分开花植物吸引传粉昆虫为其授粉的主要报酬, 是补偿传粉昆虫能量消耗的主要方式, 而花粉则被认为是一种辅助报酬[12, 13]。但新研究成果完善了仅靠花蜜作为传粉昆虫食物报酬的观点[14], 表明花蜜分泌较少的开花植物花粉往往是传粉昆虫主要的食物报酬[15], 还发现花粉中化合物的浓度比等于甚至高于同体积花蜜中化合物的浓度比[16]。综上所述, 发现花粉化合物对传粉昆虫的生物学作用并不亚于花蜜化合物。因此, 探究花粉化合物对传粉昆虫发育的具体生物学作用对理解植物-传粉者之间的相互作用、开花植物和传粉昆虫多样性保护及传粉网络稳定发展具有重要的参考

价值。

自 20 世纪 50 年代以来, 国内外已开展了一系列花粉化合物的研究, 但关于不同类型花粉化合物对传粉昆虫发育的具体生物学作用缺乏系统性总结。本文综述了不同类型花粉化合物对传粉昆虫发育的具体作用, 概括了传粉昆虫对花粉化合物的选择适应性及影响, 最后结合目前的研究成果对花粉化合物研究领域的发展方向提出一些设想, 以期理解植物-传粉者互作过程中花粉化合物具体生态功能提供理论参考。

2 花粉化合物对传粉昆虫发育作用研究

开花植物种类繁多, 花粉种类更加复杂, 形成了多样而冗杂的花粉化合物[17]。在传粉昆虫繁育过程中, 不同类型的花粉化合物对传粉昆虫的作用效果不同[18, 19]。根据不同形态传粉昆虫取食花粉后具体的生物学反应将花粉化合物对传粉昆虫的作用分为四类, 第一类花粉化合物提高传粉昆虫成虫的繁殖, 第二类花粉化合物促进传粉昆虫幼虫生长, 第三类花粉化合物干扰传粉昆虫成虫访花, 第四类是花粉化合物毒害传粉昆虫幼虫个体, 具体作用机制见表 1。

表 1 花粉化合物对传粉昆虫的具体作用

Table 1 Specific effect of pollen compounds on pollinating insects

对传粉昆虫发育的作用 Effects on pollinator development	主要的花粉化合物 Major pollen compounds	作用机制 Mechanism of action	参考文献 References
提高传粉昆虫成虫的繁殖能力	蛋白质（proteins）、氨基酸（amino acids）	促进雌性传粉昆虫卵内蛋黄的合成	[26-28]
		促进雌性传粉昆虫输卵管发育，增强繁殖能力	[18, 29, 36]
促进传粉昆虫幼虫的发育	蛋白质（proteins）、氨基酸（amino acids）、	促进传粉昆虫幼虫肌肉、膜和腺体的正常生长	[30, 32-33]
	不饱和脂肪酸（unsaturated fatty acids）	促进传粉昆虫肌体抵抗力的增强	[36, 37]
	脂质（Lipids）	促进传粉昆虫幼虫细胞膜的合成	[34]
	碳水化合物（carbohydrates）	提供幼虫生长所需胆固醇的合成前体物质	[35, 38, 39]
		为幼虫发育提供营养物质	[2, 40]
干扰传粉昆虫成虫的访花	氯乙酸（chloroacetic acids）	合成咖啡因干扰传粉昆虫大脑腺体	[44, 45]
	脂肪酸（fatty acids）	合成刺激性气味（1,2-二甲氧基苯），损害昆虫气味感觉神经	[22, 46-48]
毒害传粉昆虫幼虫的个体	脂肪酸（fatty acids）	合成川续断皂苷VI，川续断皂苷VI与胆固醇结合，引起传粉昆虫细胞崩解死亡	[51-54]

2.1 提高传粉昆虫成虫繁殖

开花植物为了完成授粉将花粉或花蜜作为营养报酬提供给传粉昆虫[12, 20]。多种传粉昆虫（如蓟马 *Thrips vulgatissimus*、蜜蜂、甲虫 *Coleoptera* 等），将开花植物的花粉或花蜜作为主要的食物来源[21, 22]。花粉化合物参与传粉昆虫的发育过程并为其生存发展提供必要的营养物质[23, 24]。研究表明，花粉中的蛋白质和氨基酸可以提高雌性传粉昆虫的繁殖能力[25]，上世纪 80 年代 Kirk 的研究发现传粉昆虫成虫直接取食花粉可延长寿命和增强雌性传粉昆虫的繁殖能力[26]；1989 年 Haslett 研究发现雌性传粉昆虫合成卵内蛋黄的蛋白质可能来自雌性成虫花粉饮食的蛋白质或者氨基酸[27]；O'Brien 等对传粉昆虫黄条袖蝶（*Heliconiu scharitonia*）必需氨基酸同位素标记实验证明了雌性蝴蝶卵内蛋黄的蛋白质来自于其花粉饮食中的必需氨基酸[28]；Cane 等通过对梅氏牧场集蜂（*Nomia melanderi*）和加州壁蜂（*Osmia californica*）两种雌性成虫体内的肠道花粉蛋白质消耗进行探究验证了花粉蛋白质可增强雌性传粉昆虫的繁殖能力[18, 29]。综上所述，花粉中蛋白质和氨基酸能有效地提高雌性传粉昆虫成虫的繁殖能力，这也说明不同类型的花粉化合物对传粉昆虫成虫的具体功能存在相同的情况，要想具体说明不同类型花粉化合物对雌性传粉昆虫繁殖能力的具体影响，需要从不同类型花粉

化合物去分析对传粉昆虫雌性繁殖能力的潜在影响机制。

2.2 促进传粉昆虫幼虫生长

特定的食粉性传粉昆虫幼虫不仅缺乏自身发育的必需氨基酸[30]，还缺乏合成自身所需胆固醇的两种关键性酶（如过氧化物酶和白三烯 B412-羟基脱氢酶），故需要从特定开花植物花粉中获取营养物质以维持幼虫的生长需求[31]。研究表明，花粉蛋白质能够促进传粉昆虫幼虫肌肉、细胞膜和腺体的正常生长和增强肌体抵抗力[32, 33]，花粉氨基酸能够为传粉昆虫幼虫生长提供必要的氮元素[30]，花粉中多不饱和脂肪酸（PUFAs）能够为传粉昆虫幼虫发育提供能量和幼虫细胞膜结构所需的 C 元素[34]，花粉中的脂质能为传粉昆虫幼虫发育提供生长所需胆固醇的合成前体物质[35]。当然，花粉化合物成分杂糅，并非只有一种化合物被传粉昆虫利用，例如熊蜂（*Bombus terrestris*）幼虫以从弗吉尼亚腹水草（*Veronicastrum virginicum*）、松果菊（*Echinacea purpurea*）等 7 种植物花粉中同时获得充足的蛋白质、脂类化合物和碳水化合物[2]；意大利蜜蜂（*Apis mellifera*）可以从沼委陵菜（*Comarum palustre*）、拳参（*Bistorta officinalis*）和缬草（*Valeriana officinalis*）这 3 种植物的花粉获得足够的必需氨基酸和蛋白质，以满足传粉昆虫幼虫的正常生长需求[36]。也有研究表明，花粉化合物不仅

可以促进传粉昆虫幼虫的生长发育, 还可提高传粉昆虫幼虫的存活率[33]。1957 年, Levin 和 Haydak 通过探究果园壁蜂 (*Osmia lignaria*) 幼虫发育发现蜜蜂幼虫进食的每种开花植物花粉中的蛋白质浓度超过 17% 可正常发育为成虫[37]; 以意大利蜜蜂为研究对象的饮食控制实验还发现花粉甾醇具有提高意大利蜜蜂幼虫成活率的作用[38]; Rasmussen 和 Engel 通过蜜蜂饮食特化性调查研究证实了花粉甾醇能提高食粉性蜜蜂幼虫成活率[39]; 同样, 用不同浓度 24-亚甲基胆固醇饲料投喂西方蜜蜂 (*Apis mellifer*) 幼虫的实验也验证了花粉甾醇对蜜蜂幼虫的生长发育和提高蜜蜂幼虫成活率具有重要作用[40]。上述研究结果已然充分阐述了花粉化合物不仅可以提高传粉昆虫幼虫的发育能力, 还可提高其存活率。但是开花植物物种、传粉昆虫种类和花粉化合物的组成成分极具多样性[41], 不同花粉化合物对提高传粉昆虫幼虫生育率的具体作用值得深入探究。

2.3 干扰传粉昆虫成虫访花

花粉以奖励品的形式来增加传粉昆虫的访花量进而增大授粉的成功率[42], 传粉昆虫为了获取营养不断消耗花粉的数量[17], 但从植物繁殖的角度而言, 这种“利益关系”是冲突的[13]。开花植物花粉成熟时引诱来的传粉昆虫传粉效率高低不一[43], 为提高花粉利用率和保证授粉的顺利进行, 开花植物可能会增加或降低某一昆虫必需的花粉化合物浓度或者合成一些防御类化合物 (如合成咖啡因) 来降低或阻止无效传粉昆虫的访花[44]。有研究表明, 花粉具有特殊的气味, 这些气味的化学作用与植物其他部位产生的气味不同[45], 如 Hanley 等通过测定 18 种植物花粉蛋白质和脂肪酸浓度变化对传粉昆虫意大利蜜蜂偏好选择的探究实验发现花粉化合物会干扰传粉昆虫成虫的访花[46]。黄瓜 (*Cucumis sativus*) 花粉脂肪酸是否影响不同传粉昆虫成虫访花时长的探究实验证明了花粉化合物会干扰传粉昆虫访花[47]。研究表明, 意大利蜜蜂对含脂肪酸化合物的花粉感知特别敏感[48], Vaudo 等通过测定 3 种蜂 (意大利蜜蜂、美洲东部熊蜂 *Bombus impatiens*、角额壁蜂 *Osmia cornifrons*) 对不同比例蛋白质浓度与脂质浓度的花粉采集偏好的探究实验的结果证明了这一

观点[2]。综上, 花粉化合物的浓度变化影响传粉昆虫成虫的访花, 这也意味着不同类型花粉化合物浓度改变可能直接影响传粉昆虫的群体分布。因此在研究不同类型花粉化合物是否对传粉昆虫访花产生干扰时, 应该重点关注传粉昆虫能适应的花粉化合物浓度范围及传粉昆虫的群体分布。

2.4 毒害传粉昆虫幼虫个体

不同开花植物花的性状表现不同, 花粉形态也各异, 诱导了形形色色的传粉昆虫为其授粉[49], 开花植物为减少花粉的流失和提高授粉的成功率可能会利用花粉化合物的具毒特性来毒害传粉昆虫幼虫个体[50]。研究表明, 熊蜂 (*Bombus lapidarius*) 喜欢梳理含皂苷 (saponin) 化合物浓度低的花粉, 不喜欢含皂苷化合物浓度高的花粉[51]; Kevan 和 Ebert 通过统计扁桃 (*Amygdalus communis*) 花粉喂养的意大利蜜蜂幼虫存活率的探究实验证明了皂苷对传粉昆虫幼虫具有毒害作用[52]。Mesquita 用印楝 (*Azadirachta indica*)、含羞草 (*Mimosa tenuiflora*) 和托叶海棠 (*Piptadenia stipulacea*) 3 种花粉喂养意大利蜜蜂幼虫并统计幼虫成活率, 发现意大利蜜蜂幼虫不适合用含高浓度皂苷的花粉喂养[53]。Hao 等通过对五叶老鹳草 (*Geranium delavayi*) 花粉利用率的探究实验也发现了五叶老鹳草花粉含有对熊蜂、东方蜜蜂 (*Apis cerana*) 幼虫有毒的物质 (五叶老鹳草甙) [54]。上述研究结果充分阐述了花粉化合物对传粉昆虫幼虫具有毒害作用, 也从侧面体现出非专性寄主植物花粉对专性传粉昆虫可能存在毒害作用。但是, 花粉化合物的调控机制对不同种类的传粉昆虫存在差异[55], 开花植物如何利用花粉化合物毒性作用调控传粉昆虫的数量还需进一步探究。

综上所述, 传粉昆虫寄主植物的选择、花粉化合物的种类及浓度差异和植物-传粉者互作的共同作用, 致使花粉化合物对传粉昆虫发育形成 4 种影响 (图 1), 即对花粉化合物促进传粉昆虫雌性成虫的繁殖、提高传粉昆虫幼虫成活率、干扰传粉昆虫成虫的访花和毒害传粉昆虫幼虫个体 4 种影响进行系统性阐述, 对未来研究传粉网络稳定性的影响因素和植物-传粉者互作具有重要的意义。

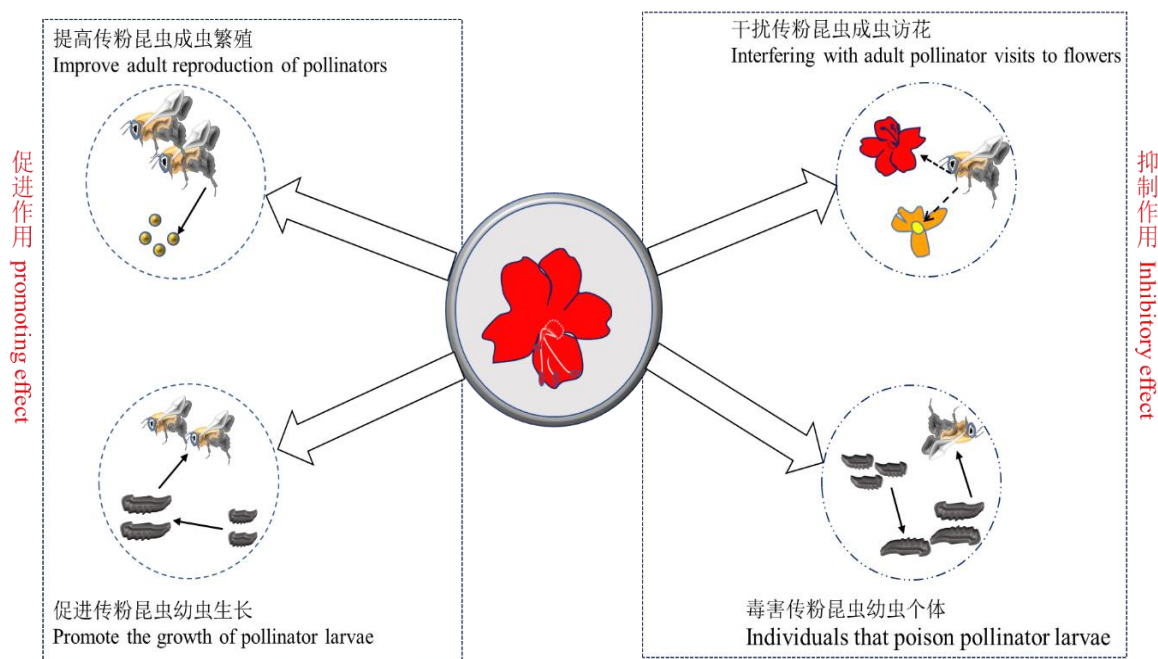


图 1 花粉化合物对传粉昆虫发育影响的模式图

Figure 1 Schematic diagram of the effects of pollen compounds on the development of pollinators

3 传粉昆虫对花粉化合物的选择适应性

开花植物的种类不同，其花粉化合物的种类和浓度存在差异[56]；又因为花粉化合物的类型和浓度差异影响传粉昆虫的健康生长[57]，致使传粉昆虫对花粉化合物选择适应性结果不同[46]，具体表现如下。

3.1 传粉昆虫对有利花粉化合物的偏好性

研究表明，传粉昆虫对花粉化合物的选择有偏好性[22]，如熊蜂喜欢访花粉蛋白质浓度高的开花植物[46]，以及含皂苷化合物浓度低的花粉[51]，还能够品鉴出溶解在水中的氨基酸[58]。意大利蜜蜂对含脂肪酸浓度高的开花植物的花粉反应特别敏感[48]。上述研究结果充分说明传粉昆虫经过长时间对不同类型开花植物的花粉化合物适应会形成花粉化合物的偏好。或者是花粉化合物对传粉昆虫的正常发育必不可少使得传粉昆虫对花粉化合物形成偏好，如蛋白质、氨基酸和脂肪酸等保证幼虫的正常发育[23, 24]，花粉甾醇能为传粉昆虫提供幼虫生长时所需合成胆固醇的前体物

质[40]。综上所述，现有的实验结论能证明传粉昆虫对花粉化合物存在选择偏好性，但关于多少浓度的花粉化合物能使传粉昆虫发生反应的研究报道还相对较少，亟待开展。

3.2 传粉昆虫对不利花粉化合物的规避性

花粉化合物既能促进传粉昆虫幼虫正常发育，也可毒害传粉昆虫[19]。研究表明，一些开花植物花粉或花蜜中含有毒害传粉昆虫的化合物[59]，如扁桃甙[52]、五叶老鹳草甙[54]、皂苷等[51]，这些花粉次生代谢物既有苦味又具毒性[60]。传粉昆虫也许不能适应这种苦味或不能产生解毒基因会选择放弃这类花粉化合物，如熊蜂讨厌梳理皂苷浓度高的花粉[51]，意大利蜜蜂不喜欢梳理含有剧毒生物碱的托叶海棠花粉和印楝花粉等[53]，以上研究充分证明传粉昆虫为了改善饮食口感和降低幼虫死亡率，可能会对自身生长和幼虫发育有害花粉化合物形成一种规避性。然而，目前关于传粉昆虫对某些花粉化合物的规避性研究都是基于现有的研究水平而进行的一些猜想，还缺乏许多辅助验证，如传粉昆虫子代是否可以遗传？同一群体传粉昆虫是否存在学习行为？等等诸多问题均需要进一步探究。

4 结论

4.1 花粉化合物促进传粉昆虫个体繁殖

总结上述研究成果,可以发现,花粉化合物不仅提高了传粉昆虫雌虫的原有的繁殖能力,在一定程度上缩短了幼虫的发育时间,还提高了传粉昆虫幼虫的成活率和延长传粉昆虫寿命等。而当缺少花粉化合物时,传粉昆虫的雌虫繁殖力下降,寿命缩短,幼虫发育受阻,甚至于死亡。所以,花粉化合物能够促进传粉昆虫个体的繁殖,对传粉昆虫的生长不可或缺。

4.2 花粉化合物抑制传粉昆虫种群外扩

花粉化合物作为花粉的重要组成,包含于所有植物花粉中,但并非所有的传粉昆虫都能取食所有的植物花粉,大部分传粉昆虫只能取食部分植物的花粉,大部分开花植物也只能被部分传粉昆虫传粉。许多开花植物有选择地吸引有用的传粉昆虫,对于无用的传粉昆虫,该植物花粉会分泌毒性化合物将其幼虫杀死,以减少该昆虫种群的数量。大部分传粉昆虫也只会根据自己的生长需求取食花粉化合物,对生长有利的花粉化合物有一定的偏好性,对生长不利的花粉化合物则有趋避性。开花植物与传粉昆虫这种长期作用的结果的是由花粉化合物存在而造成的,花粉化合物抑制了传粉昆虫的种群外扩,提高了植物花粉的利用率。

5 展望

综上所述,花粉化合物对传粉昆虫发育的作用、传粉昆虫对花粉化合物的选择适应性都有了一定认识,但关于不同类型花粉化合物浓度变化对植物-传粉者互作的影响理解不够清晰,为更好的理解花粉化合物在植物-传粉者互作过程的具体作用,在未来研究,还有以下几方面需要深入探讨:

- (1) 传粉昆虫对花粉化合物的适应性调控。花粉化合物的多样性使传粉昆虫对开花植物的适应性存在差异[60],传粉昆虫为了获得足够的供自身生长的营养物质做出相应的改变(如特定器官的改变、肠道微生物的改变)[44],上述实验说明传粉昆虫对花粉化合物具有适应性,未能说明传粉昆虫对花粉化合物存在适应性调控。因此,在未来的研究中,应结合传粉昆虫是否访花、非专性寄主花粉喂养幼虫并统计

成活率、非专性寄主花粉化合物种类和浓度等几方面知识来探讨传粉昆虫是否对花粉化合物存在适应性调控。

- (2) 花粉化合物在植物-传粉者互作中的选择适应性。开花植物与传粉昆虫之间形成高度的适应性[61]。但由于外部环境和内在因素改变的原因,传粉昆虫部分群体被淘汰,目前关于传粉昆虫群体淘汰的研究大多都是花形态改变造成传粉昆虫营养缺失、花蜜化合物分泌毒素杀害传粉昆虫造成传粉昆虫群体减少的报道,关于花粉化合物毒害传粉昆虫的研究较少,开花植物是否利用花粉化合物毒性效应来筛选适宜传粉昆虫的策略尚不清楚。因此,在未来的研究需要结合宏基因组、肠道微生物学、花粉形态特征等组学,利用花粉化合物实际毒性作用机制及特征等知识来描述花粉化合物在植物-传粉者互作过程中的选择适应性。
- (3) 花粉化合物在植物-传粉者互作中的信号调节。开花植物会把花粉化合物作为对传粉昆虫的一种刺激信号,而“花的信号”在时间和空间上都是相对恒定的,属动态变化过程[62],即使传粉昆虫经过长时间适应能够准确接受到花信号的刺激也无法在短时间内做出正确评估,而且许多开花植物花期相近且均含有花粉化合物,多种化合物释放的气味可能会影响传粉昆虫访花。目前关于花粉化合物直接影响传粉昆虫访花的研究很少,缺乏辅助性验证,未来的研究需要借助转录组、基因组、GC-EAD 技术等多组学知识分析,以期从传粉网络众多调节机制中筛选出花粉化合物对植物-传粉者互作的具体调节机制。

参考文献

- [1] Hafidh S, F I a J, Honys D. Male gametophyte development and function in angiosperms: a general concept [J]. Plant Reproduction, 2016, 29(1-2): 31-51.
- [2] Vaudo A D, Patch H M, Mortensen David A, Tooker John F, Grozinger C M. Macronutrient ratios in pollen shape bumble bee (*Bombus impatiens*) foraging strategies and floral preferences [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2016, 113(28): E4035-E4042.

- [3] Carreck N L, Williams I H. Food for insect pollinators on farmland: insect visits to flowers of annual seed mixtures [J]. *Journal of Insect Conservation*, 2002, 6(1): 13–23.
- [4] Hartmann M A. Plant sterols and the membrane environment [J]. *Trends in Plant Science*, 1998, 3(5): 170–175.
- [5] Todd F E, Bretherick O. The composition of pollens [J]. *Journal of Economic Entomology*, 1942, 35(3): 312–317.
- [6] Palmer-Young E C, Farrell I W, Adler L S, Milano N J, Egan P A, Junker R R, Irwin R E, Stevenson P C. Chemistry of floral rewards: intra-and interspecific variability of nectar and pollen secondary metabolites across taxa [J]. *Ecological Monographs*, 2019, 89(1): e01335.
- [7] Pacini E, Hesse M. Pollenkitt—its composition, forms and functions [J]. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2005, 200(5): 399–415.
- [8] Kumar M S S, Ali K, Dahuja A, Tyagi A. Role of phytosterols in drought stress tolerance in rice [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 96(2): 83–89.
- [9] Rotsch A H, Kopka J, Feussner I, Ischebeck T. Central metabolite and sterol profiling divides tobacco male gametophyte development and pollen tube growth into eight metabolic phases [J]. *The Plant Journal*, 2017, 92(1): 129–146.
- [10] Arnold S E J, Idrovo M E P, Arias L J L, Belmain S R, Stevenson P C. Herbivore defence compounds occur in pollen and reduce bumblebee colony fitness [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2014, 40: 878–881.
- [11] Murphy S D. Field testing for pollen allelopathy: a review [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26(9): 2155–2172.
- [12] Heil M. Nectar: generation, regulation and ecological functions [J]. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(4): 191–200.
- [13] Willmer P. *Pollination and floral ecology* [M]. Princeton: Princeton University Press, 2011.
- [14] Futuyma D J, Agrawal A A. Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106(43): 18054–18061.
- [15] Nicholls E K, Hempel de I N. Assessment of pollen rewards by foraging bees [J]. *Functional Ecology*, 2017, 31(1): 76–87.
- [16] Cook D, Manson J S, Gardner D R, Welch K D, Irwin R E. Norditerpene alkaloid concentrations in tissues and floral rewards of larkspurs and impacts on pollinators [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2013, 48: 123–131.
- [17] Roulston T H, Cane J H, Buchmann S L. What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen–pistil interactions, or phylogeny? [J]. *Ecological Monographs*, 2000, 70(4): 617–643.
- [18] Cane J H. Adult pollen diet essential for egg maturation by a solitary *Osmia* bee [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2016, 95: 105–109.
- [19] Komosinska-Vassev K, Olczyk P, Kazmierczak J, Mencner L, Olczyk K. Bee pollen: chemical composition and therapeutic application [J]. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2015, 2015: 297425.
- [20] Nicholls E, Hempel de I N. Assessment of pollen rewards by foraging bees [J]. *Functional Ecology*, 2017, 31(1): 76–87.
- [21] Minckley R L, Roulston T H. Incidental mutualisms and pollen specialization among bees [C]. In: Waser N M, Ollerton J (Eds.), *Plant-pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*. Chicago: University of Chicago Press, 2006: 69–98.
- [22] Vaudo A D, Tooker J F, Patch H M, Biddinger D J, Coccia M, Crone M K, Fiely M, Francis J S, Hines H M, Hodges M. Pollen protein: lipid macronutrient ratios may guide broad patterns of bee species floral preferences [J]. *Insects*, 2020, 11(2): 132.
- [23] Hicks D M, Ouvrard P, Baldock K C R, Baude M, Goddard M A, Kunin W E, Mitschunas N, Memmott J, Morse H, Nikolitsi M. Food for pollinators: quantifying the nectar and pollen resources of urban flower meadows [J]. *PloS One*, 2016, 11(6): e0158117.
- [24] Xu X, Dong J, Mu X F, Sun L P. Supercritical CO₂ extraction of oil, carotenoids, squalene and sterols from lotus (*Nelumbo nucifera* Gaertn) bee pollen [J]. *Food and Bioprocess Processing*, 2011, 89(1): 47–52.
- [25] Wäckers F L, Romeis J, van R P. Nectar and pollen feeding by insect herbivores and implications for multitrophic interactions [J]. *Annual Review of Entomology*, 2007, 52(1): 301–323.
- [26] Kevan P G, Ebert T. Pollen-feeding and the host specificity and fecundity of flower thrips (Thysanoptera) [J]. *Ecological Entomology*, 1985, 10(3): 281–289.
- [27] Haslett J R. Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *Rhingia campestris* (Diptera: Syrphidae) [J]. *Oecologia*, 1989, 81(3): 361–363.
- [28] O'Brien D M, Boggs C L, Fogel M L. Pollen feeding in the butterfly *Heliconius charitonia*: isotopic evidence for essential amino acid transfer from pollen to eggs [J]. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2003, 270(1533): 2631–2636.

- [29] Cane J H, Dobson H E M, Boyer B. Timing and size of daily pollen meals eaten by adult females of a solitary bee (*Nomia melanderi*) (Apiformes: Halictidae) [J]. *Apidologie*, 2017, 48(1): 17–30.
- [30] Weiner C N, Hilpert A, Werner M, Linsenmair K E, Blüthgen N. Pollen amino acids and flower specialisation in solitary bees [J]. *Apidologie*, 2010, 41(4): 476–487.
- [31] Zdobnov E M, Von M C, Letunic I, Torrents D, Suyama M, Copley R R, Christophides G K, Thomasova D, Holt R A, Subramanian G M. Comparative genome and proteome analysis of *Anopheles gambiae* and *Drosophila melanogaster* [J]. *Science*, 2002, 298(5591): 149–159.
- [32] Regali A, Rasmont P. Nouvelles méthodes de test pour l'évaluation du régime alimentaire chez des colonies orphelines de *Bombus terrestris* (L) (Hymenoptera, Apidae) [J]. *Apidologie*, 1995, 26(4): 273–281.
- [33] Schmidt J O, Thoenes S C, Levin M D. Survival of honey bees, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae), fed various pollen sources [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1987, 80(2): 176–183.
- [34] Wang Y M, Lin D S, Bolewicz L, Connor W E. The predominance of polyunsaturated fatty acids in the butterfly *Morpho peleides* before and after metamorphosis [J]. *Journal of Lipid Research*, 2006, 47(3): 530–536.
- [35] Behmmer S T, Ellas D O. The nutritional significance of sterol metabolic constraints in the generalist grasshopper *Schistocerca americana* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1999, 45(4): 339–348.
- [36] Wattiez R, Lognay G, Jacquemart A L. Pollen and nectar quality drive the major and minor floral choices of bumble bees [J]. *Apidologie*, 2015, 46(1): 92–106.
- [37] Levin M D, Haydak M H. Comparative value of different pollens in the nutrition of *Osmia lignaria* [J]. *Bee World*, 1957, 38(9): 221–226.
- [38] Herbert J E W, Svoboda J A, Thompson M J, Shimanuki H. Sterol utilization in honey bees fed a synthetic diet: Effects on brood rearing [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1980, 26(5): 287–289.
- [39] Rasmussen C, Engel M S, Vereecken N J. A primer of host-plant specialization in bees [J]. *Emerging Topics in Life Sciences*, 2020, 4(1): 7–17.
- [40] Chakrabarti P, Lucas H M, Sagili R R. Evaluating effects of a critical micronutrient (24-methylenecholesterol) on honey bee physiology [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2020, 113(3): 176–182.
- [41] Wei N, Kaczorowski R L, Arceo-Gómez G, O'Neill E M, Hayes R A, Ashman T-L. Pollinators contribute to the maintenance of flowering plant diversity [J]. *Nature*, 2021, 597(7878): 688–692.
- [42] Johnson S D, Peter C I, Nilsson L A, Ågren J. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants [J]. *Ecology*, 2003, 84(11): 2919–2927.
- [43] Wu T, Tang J, Huang S Q. Foraging behavior and pollination efficiency of generalist insects in an understory dioecious shrub *Helwingia japonica* [J]. *American Journal of Botany*, 2020, 107(9): 1274–1282.
- [44] Parachnowitsch A L, Manson J S. The chemical ecology of plant-pollinator interactions: recent advances and future directions [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2015, 8: 41–46.
- [45] Dobson H E, Bergstrom G. The ecology and evolution of pollen odors [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2000, 222(1): 63–87.
- [46] Hanley M E, Franco M, Pichon S, Darvill B, Goulson D. Breeding system, pollinator choice and variation in pollen quality in British herbaceous plants [J]. *Functional Ecology*, 2008, 22(4): 592–598.
- [47] Cardoza Y J, Harris G K, Grozinger C M. Effects of soil quality enhancement on pollinator-plant interactions [J]. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012, 2012: 1–8.
- [48] Ruedenauer F A, Raubenheimer D, Kessner-Beierlein D, Grund-Mueller N, Noack L, Spaethe J, Leonhardt S D. Best be (e) on low fat: Linking nutrient perception, regulation and fitness [J]. *Ecology Letters*, 2020, 23(3): 545–554.
- [49] Rosas-Guerrero V, Aguilar R, Martín-Rodríguez S, Ashworth L, Lopezariza-Mikel M, Bastida J M, Quesada M. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? [J]. *Ecology Letters*, 2014, 17(3): 388–400.
- [50] Bennett R N, Wallsgrove R M. Secondary metabolites in plant defence mechanisms [J]. *New phytologist*, 1994, 127(4): 617–633.
- [51] Hostettmann K, Marston A. Saponins [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- [52] Kevan P, Ebert T A. Can almond nectar & pollen poison honey bees? [J]. *American Bee Journal*, 2005, 145(6): 507–509.
- [53] Mesquita L X, Maracajá P B, Sakamoto S M, Soto-Blanco B. Toxic evaluation in honey bees (*Apis mellifera*) of pollen from selected plants from the semi-arid region of Brazil [J]. *Journal of Apicultural Research*, 2010, 49(3): 265–269.

- [54] Hao K, Xu Q, Huang SQ. Pollen-feeding behavior of diverse insects on *Geranium delavayi*, a flower with large, accessible pollen grains [J]. American Journal of Botany, 2023, 110(1): e16113.
- [55] Dornhaus A, Chittka L. Bumble bees (*Bombus terrestris*) store both food and information in honeypots [J]. Behavioral Ecology, 2005, 16(3): 661–666.
- [56] Kerienė I, Šaulienė I, Šukienė L, Judžientienė A, Ligor M, Buszewski B. Patterns of phenolic compounds in *Betula* and *Pinus* pollen [J]. Plants, 2023, 12(2): 356.
- [57] Li C, Xu B, Wang Y, Feng Q, Yang W. Effects of dietary crude protein levels on development, antioxidant status, and total midgut protease activity of honey bee (*Apis mellifera ligustica*) [J]. Apidologie, 2012, 43: 576–586.
- [58] Ruedenauer F A, Leonhardt S D, Lunau K, Spaethe J. Bumblebees are able to perceive amino acids via chemotactile antennal stimulation [J]. Journal of Comparative Physiology A, 2019, 205(3): 321–331.
- [59] Praz C J, Müller A, Dorn S. Specialized bees fail to develop on non-host pollen: do plants chemically protect their pollen [J]. Ecology, 2008, 89(3): 795–804.
- [60] Francis G, Kerem Z, Makkar H P S, Becker K. The biological action of saponins in animal systems: a review [J]. British journal of Nutrition, 2002, 88(6): 587–605.
- [61] Hargreaves A L, Harder L D, Johnson S D. Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft [J]. Biological Reviews, 2009, 84(2): 259–276.
- [62] Schaefer H M, Schaefer V, Levey D J. How plant–animal interactions signal new insights in communication [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2004, 19(11): 577–584.