

荆条花蜜腺发育解剖学研究^{*}

曹玉芳¹ 初庆刚¹ 辛 华¹ 陶世蓉¹ 吕瑞云²

(1 莱阳农学院植物研究室 山东莱阳 265200) (2 莱阳市城厢街道办事处果树站 山东莱阳 265200)

提 要 荆条(*Vitex chinensis* Mill.)花蜜腺属于淀粉型子房蜜腺, 呈圆筒状环绕于子房的基部。蜜腺外观上无特殊结构, 表面平滑。由分泌表皮和泌蜜组织组成, 包括分泌表皮、气孔器、泌蜜薄壁组织和维管束。蜜腺和子房壁起源相同。花蕾膨大期, 泌蜜组织细胞中产生大液泡; 露冠期, 泌蜜组织中形成维管束; 花蕾初放期, 分泌表皮细胞分化形成气孔器, 无气孔下室, 淀粉粒的积累在此期达到高峰; 盛花期, 蜜腺中已无淀粉粒, 蜜腺通过气孔将蜜汁排出, 开花前到盛花期泌蜜量最大, 以后逐渐减弱; 花败期停止泌蜜。

关键词 荆条, 花蜜腺, 结构, 发育

中图分类号: Q944.58 文献标识码: A 文章编号: 1000-470X(2000)05-0363-05

DEVELOPMENTAL AND ANATOMICAL STUDIES ON THE FLORAL NECTARY IN *VITEX CHINENSIS*

Cao Yufang Chu Qinggang Xin Hua Tao Shirong

(Laboratory of Botanical Research, Department of Basic Course, Laiyang Agricultural College
Laiyang, Shandong 265200)

Lü Ruiyun

(Fruit Tree Station of Chengxiang Subdistrict Office Laiyang, Shandong 265200))

Abstract The morphological structure and the development process of floral nectary in *Vitex chinensis* Mill. were investigated with the methods of paraffin, scanning electron microscope and histochemistry. The results are as follows: The floral nectary of *V. Chinensis* belongs to ovarian nectary of starch-storing and it surrounds base of ovary. The nectary has smooth surface, and it consists of secretary epidermis and nectariferous tissue, includs secretary epidermis, stomata, nectariferous parenchyma and vascular bundle. The floral nectary and the wall of ovary are all come from the same primordium of pistil. At the stage of bud enlargement, vacuole takes form in the cells of nectariferous tissue; at the stage of flower revealing its corolla, vascular bundle takes form in nectariferous tissue; stomata, which has no substomatal chamber, differentiates and takes form from epidermis at early anthesis, and at

收稿日: 1999-09-20, 修回日: 2000-05-04。第一作者: 男, 1963年11月生, 副研究员, 硕士, 从事植物胚胎学、植物解剖学研究。

* 山东省教委基金资助项目(编号: 9802)。

the same stage starch reaches the peak; Starch disappears at anthesis. The nectary excretes nectar from stomata, a great amount of nectar is secreted during the period of early anthesis to anthesis. The quantity of nectar secretion is decreased gradually, and stopped when flower withered. It is a thorough secretion that almost all the substance in the cells of nectariferous tissue transferred into nectar.

Key words *Vitex chinensis* Mill., Floral nectary, Structure, Development

蜜腺是植物体上一种分泌蜜汁的外分泌结构,多存在于虫媒或鸟媒传粉的植物。蜜腺的形态结构和位置,在不同的科、属、种之间有差异,一些作者以蜜腺的形态和位置作为分类特征,并探讨种、属、科之间的系统发育关系^[1,2]。因此,对蜜腺的位置、形态、结构、发育过程及泌蜜规律的研究具有理论和实践意义。荆条(*Vitex chinensis* Mill.)是马鞭草科,落叶灌木,是一种优良的蜜源植物。笔者利用石蜡切片、扫描电镜和组织化学等方法对荆条花蜜腺的形态结构和发育过程进行了研究,并对蜜腺的结构和泌蜜的关系及系统发育进行了初步的探讨。

1 材料与方法

实验材料为荆条的花,于1998年7月采自莱阳农学院花果山的野生植物。实验材料分6个时期取样:花蕾早期、花蕾膨大期、花蕾露冠期、花蕾初放期、盛花期和花败期。材料用FAA固定,石蜡制片,切片厚度7~8μm,苏木精与PAS反应双重染色观察蜜腺的形态结构及其淀粉粒的分布^[3],考马斯兰染色观察蛋白质的分布^[4]。用OLYMPUS BH-2显微镜观察并照相。

扫描电镜方法:新鲜样品经2.5%戊二醛、1%锇酸固定后,系列酒精脱水,IB-5离子溅射仪中镀铂,日立S-570扫描电镜观察并照相。

2 观察结果

2.1 蜜腺的形态结构

新鲜荆条花的成熟蜜腺为淡黄绿色,蜜汁无色透明。蜜腺位于子房的基部,包括从子房最宽处到子房基部,呈圆筒状包围子房基部。从盛花期的扫描电镜观察,外观上无特殊的结构(图版:7),比较平滑。纵切面上,蜜腺位于胚珠侧下方的子房基部(图版:9),由分泌表皮细胞和泌蜜组织组成,泌蜜组织内部有维管束的分化。泌蜜组织细胞多层,为薄壁细胞,排列紧密,在花蕾初放期细胞内积累大量的淀粉粒。分泌表皮细胞1层,气孔器分布于表皮细胞之间,气孔由两个保卫细胞组成,微凹于表皮细胞,无气孔下室。(图版:11,14)。

2.2 蜜腺的发育过程

2.2.1 花蕾早期

花蕾原基形成以后,位于花原基中央半圆形突起的分生组织边缘细胞的细胞核大、细胞质浓、染色深,这些细胞成为形成花瓣的原始细胞(图版:1),细胞分裂后形成花冠原基(图版:2)。以后,花冠原基之内表面微凸部分的分生组织细胞将来分化成雌蕊。当花冠原基内侧形成雄蕊原基时,花原基中央微凸起的分生组织基部周围的细胞分化形成子房

壁原基(图版 :3)。此时期是由花原基逐步分化出各部分原基的阶段, 蜜腺尚未分化。

2.2.2 花蕾 膨大期

在这个时期, 随着子房基部的生长开始分化出蜜腺组织, 蜜腺形态初步现露出来(图版 :4, 5)。在子房基部的原表皮细胞经分裂形成蜜腺的分泌表皮细胞。表皮细胞内部的原始细胞分裂后, 形成泌蜜组织细胞。此时, 子房基部泌蜜组织细胞约 7~8 层薄壁细胞, 其横向宽度增加较大, 向两侧形成突起(图版 :4)。随后, 增加纵向的细胞数目, 子房以伸长生长为主(图版 :5)。此时, 蜜腺的表皮细胞和泌蜜组织细胞的细胞质较少, 而液泡大, 液泡占据了细胞的大部分, 形成中央大液泡, 具有薄壁细胞的特点(图版 :4, 5)。表皮细胞的细胞核大多数位于内侧, 而液泡位于外侧(图版 :5)。

2.2.3 花蕾 露冠期

此时期, 分泌表皮和泌蜜组织细胞的细胞质又增多, 染色变浓, 但细胞中的液泡仍明显, 在泌蜜组织中开始分化出维管束(图版 :6)。PAS 反应显示此期泌蜜组织无淀粉粒积累(图版 :6)。

2.2.4 花蕾 初放期

花蕾初放期是荆条花蜜腺的形态结构发育完成时期, 蜜腺开始泌蜜。此时, 蜜腺组织中的维管束发育完成, 韧皮部占的比例较大, 而木质部较少(图版 :9, 10)。此期, 分泌表皮也分化完成, 形成了气孔器(图版 :11), 气孔器仅由两个保卫细胞组成, 微凹于表皮细胞, 形成凹陷(图版 :8; 图版 :11)。表皮细胞无角质层。分泌表皮和泌蜜组织细胞的壁薄, 细胞质变浓, 在细胞中积累了大量的淀粉粒, 液泡相应地变小(图版 :9~11)。这是荆条花蜜腺积累淀粉粒最丰富的时期。考马斯兰染色显示比较强的正反应, 说明细胞内有蛋白质的积累。

在通向子房的维管束中, 中心维管束向上与胚珠相连, 而向侧上方伸出的维管束通向泌蜜组织。穿行于泌蜜组织中的维管束, 基本上以 45 角与子房中心维管束相连接(图版 :9)。泌蜜组织维管束两侧细胞中的淀粉粒最丰富(图版 :9, 10), 随后, 外侧细胞中的淀粉粒逐渐增多(图版 :11)。

2.2.5 盛花期

从花蕾初放期到盛花期, 蜜腺通过分泌表皮上的气孔排出大量无色透明的蜜汁(图版 :8)。此时, 分泌表皮和泌蜜组织中淀粉粒消失, 细胞中的大液泡又开始出现, 但细胞质中 PAS 反应还是非常强烈(图版 :12)。这个时期用苏木精染色, 细胞质着色比较淡(图版 :13), 细胞核、细胞质和液泡的轮廓比较清晰。泌蜜组织细胞的液泡大, 细胞质少, 靠近分泌表皮的细胞中的液泡相对较小, 而且细胞质浓(图版 :12, 13)。考马斯兰染色显示细胞中仅有较弱的显色, 蛋白质含量减少。

盛花后期, 分泌表皮和泌蜜组织细胞质的 PAS 反应逐渐减弱, 气孔器的保卫细胞中仍保持很强的正反应, 还有多糖类物质存在(图版 :14)。

2.2.6 花败期

此时, 泌蜜组织细胞中的 PAS 反应很微弱, 但是气孔保卫细胞仍呈很强的正反应, 还有多糖物质存在, 气孔下的一部分泌蜜组织细胞的细胞质比较浓, 其它细胞的细胞质开始减少(图版 :15)。泌蜜组织内部的细胞被中央大液泡占据。

最后,所有的泌蜜组织细胞的细胞质变得极少,失去泌蜜的能力(图版:16)。以后,随着果实的成熟,泌蜜组织细胞将逐渐失水、萎缩。

3 讨论

根据蜜腺的形态和位置的不同, Fahnenstiel⁶⁾将花蜜腺分成九大类:花被蜜腺、雄蕊蜜腺、花托蜜腺、围绕子房基部的盘状蜜腺、子房蜜腺、花柱蜜腺、柱头蜜腺、下位子房上的花盘蜜腺和多类型蜜腺。荆条花蜜腺在子房的基部,是环绕子房的一部分细胞组织,呈筒状,属于子房蜜腺。组成上包括分泌表皮、泌蜜组织和维管束。

Annigeri 等⁶⁾认为蜜腺是一种外分泌结构,是植物器官表面的一些细胞转化而成的一种特殊腺体,邓彦斌⁷⁾认为党参花蜜腺有本身的原始细胞。观察中发现,荆条花蜜腺和花柱、子房壁起源于相同的雌蕊原基。

荆条的成熟花蜜腺的泌蜜组织其组成细胞较大,细胞内充满大液泡,细胞质少,细胞无胞间隙。分泌表皮具气孔器,无气孔下室。荆条花蜜腺在发育过程中,泌蜜组织细胞内的液泡呈现出规律性的变化。在花蕾膨大期,细胞内形成中央大液泡,随着蜜腺的发育,细胞质逐渐变浓,液泡变小,特别是在花蕾初放期,分泌蜜汁之前,细胞质极为浓厚,以后,随着蜜汁的分泌,细胞中的大液泡又重新出现,细胞质也变稀,在停止分泌时,细胞被中央大液泡占据。液泡有规律的变化反映了液泡不仅是贮藏物质积累的场所,而且参与了蜜汁的合成与运输。这与宁夏枸杞⁸⁾和蒲公英⁹⁾花蜜腺的发育有相似之处。

荆条花蜜腺中的维管束是在花蕾露冠期开始分化,花蕾初放期发育成熟。蜜腺中的维管束韧皮部占的比例较大,而木质部较小。Agthe¹⁰⁾认为花蜜的糖度与进入蜜腺组织内的维管束类型是相关的:韧皮部占的比例大,花蜜中糖浓度高;木质部占的比例大,花蜜中糖浓度低,从而反映荆条花蜜中糖的浓度较高。花蕾初放期荆条泌蜜组织内虽有蛋白质的积累,但主要是积累了大量的淀粉粒。开始时,维管束周围的泌蜜组织细胞中淀粉粒积累最多,以后逐渐地向外侧细胞中转移,这些现象符合分泌的糖分是由维管束带到蜜腺的假说,同时,说明淀粉和少量的蛋白质可能共同参与了蜜汁的加工和合成。

蜜汁从蜜腺中排出的方式^{6, 11, 12)}主要有:通过表皮细胞、气孔、角质层的裂缝或孔穴、溶生腔。观察中发现荆条蜜腺的表皮细胞无角质层覆盖,仅有稀疏分布其中的气孔。蜜汁主要是通过气孔向外排出,并且持续的时间长。因为,即使是在花败期,气孔还有多糖物质的存在,而且气孔内侧的泌蜜组织细胞的细胞质还较浓。花败期蜜腺组织细胞的细胞质极少,几乎所有的细胞内含物都转化成蜜汁分泌出去,可见,荆条花蜜腺分泌蜜汁非常彻底。另外,在花蕾初放期,表皮细胞内积累了大量的淀粉粒,而到盛花期,泌蜜组织细胞和表皮细胞内已无淀粉粒存在。说明蜜腺已经开始向外泌蜜,并且大量泌蜜都集中在这个时期。在气孔不是很密集,表皮细胞外无角质层阻挡的情况下,表皮细胞也有可能参与了泌蜜的过程。

在系统发育上,花外蜜腺比花蜜腺原始¹¹⁾,蜜腺的演化趋势,表现在花中蜜腺的位置有向心的改变¹³⁾,即从萼片到子房,上升到花柱。荆条花蜜腺属于子房蜜腺,在进化上属于一种高级类型。按照哈钦松系统,荆条属于马鞭草目,为起源于马钱目的另一进化到顶点的类群。可见荆条花蜜腺的进化程度与荆条在系统发育上的位置关系是相适应的。

参考文献

- 1 Fshn A. Secretory T issue in Plants. London, New York, San Francisco: Academic Press, 1979. 51 ~ 113
- 2 Fnhn A 著. 植物解剖学. 吴树明, 刘德仪译. 天津: 南开大学出版社, 1990. 416 ~ 424
- 3 朱澄. 高碘酸——锡夫反应作为一种染色方法在植物组织学上的作用. 植物学报, 1965, 11: 155 ~ 163
- 4 胡适宜, 徐丽云. 显示环氧树脂切片中多糖、蛋白质和脂类的细胞化学方法. 植物学报, 1990, 32(11): 841 ~ 846
- 5 Fahm A. Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion. *Anat Bot*, 1979, 66: 977 ~ 985
- 6 Annigeri B G, Rudramuniyappa C K. Distribution and cellular localization of some histochemical substance in the cyathial nectary of *Euphorbia*. *Beitr biol pflanz*, 1983, 58(3): 393 ~ 402
- 7 邓彦斌, 景汝勤, 胡正海. 党参花内蜜腺的显微和超微结构研究. 西北植物学报, 1990, 10(2): 111 ~ 116
- 8 刘方哲, 张泓, 胡正海. 宁夏枸杞花内蜜腺发育解剖学. 西北植物学报, 1992, 12(7): 30 ~ 34
- 9 辛华, 胡正海. 蒲公英花蜜腺的发育解剖学研究. 武汉植物学研究, 1999, 17(1): 58 ~ 60
- 10 Agthe C. Über die physiologische Herkunft des Pflanzenektars. *Ber Schweiz Bot Ges*, 1951, 61: 240 ~ 277
- 11 Frey-Wyssling A. Über die physiologische Bedeutung der extrafloralen Nektarien von *Hevea brasiliensis* Muell. *Ber Schweiz Bot Ges*, 1933, 42: 109 ~ 122
- 12 Fahm A. Extrafloral nectaries of *Sambucus nigra* L. *Anat Bot*, 1987, 60: 299 ~ 308
- 13 Fahm A. The topography of the nectary in the flower and its phylogenetical trend. *Phytotaxonomy*, 1953, 3: 424 ~ 426

图版说明

E. 分泌表皮; Ie. 蜜腺表皮原始细胞; In. 蜜腺的原始细胞; Ip. 花瓣原始细胞; Pa. 雄蕊原基; Pp. 花瓣原基; S. 气孔器; Vb. 维管束

图 版

1. 花蕾早期, 示花瓣原始细胞, $\times 530$; 2. 花蕾早期, 示花瓣原基及其之间的分生组织细胞, $\times 530$; 3. 花蕾早期, 示蜜腺原始细胞, $\times 530$; 4. 花蕾膨大期, 细胞内产生液泡, $\times 530$; 5. 花蕾膨大后期的蜜腺, $\times 530$; 6. 花蕾露冠期, 示形成维管束, $\times 530$; 7. 盛花期的蜜腺扫描电镜照片, $\times 120$; 8. 盛花期蜜腺表皮细胞、气孔及分泌的蜜汁, $\times 2500$

图 版

9 ~ 11. 花蕾初放期. 9. 子房纵切, 示蜜腺位置及维管束, $\times 130$; 10. 示维管束及淀粉粒, $\times 530$; 11. 示气孔及淀粉粒, $\times 530$; 12. 盛花期, 示淀粉粒消失, $\times 530$; 13. 盛花期苏木精染色与图 12 比较, 示多糖物质, $\times 530$; 14. 盛花后期, 示多糖类物质减少, $\times 530$; 15. 花败期, 示泌蜜组织细胞质减少, $\times 530$; 16. 花冠脱落期, 示泌蜜组织细胞质极少, $\times 530$

Explanation of Plates

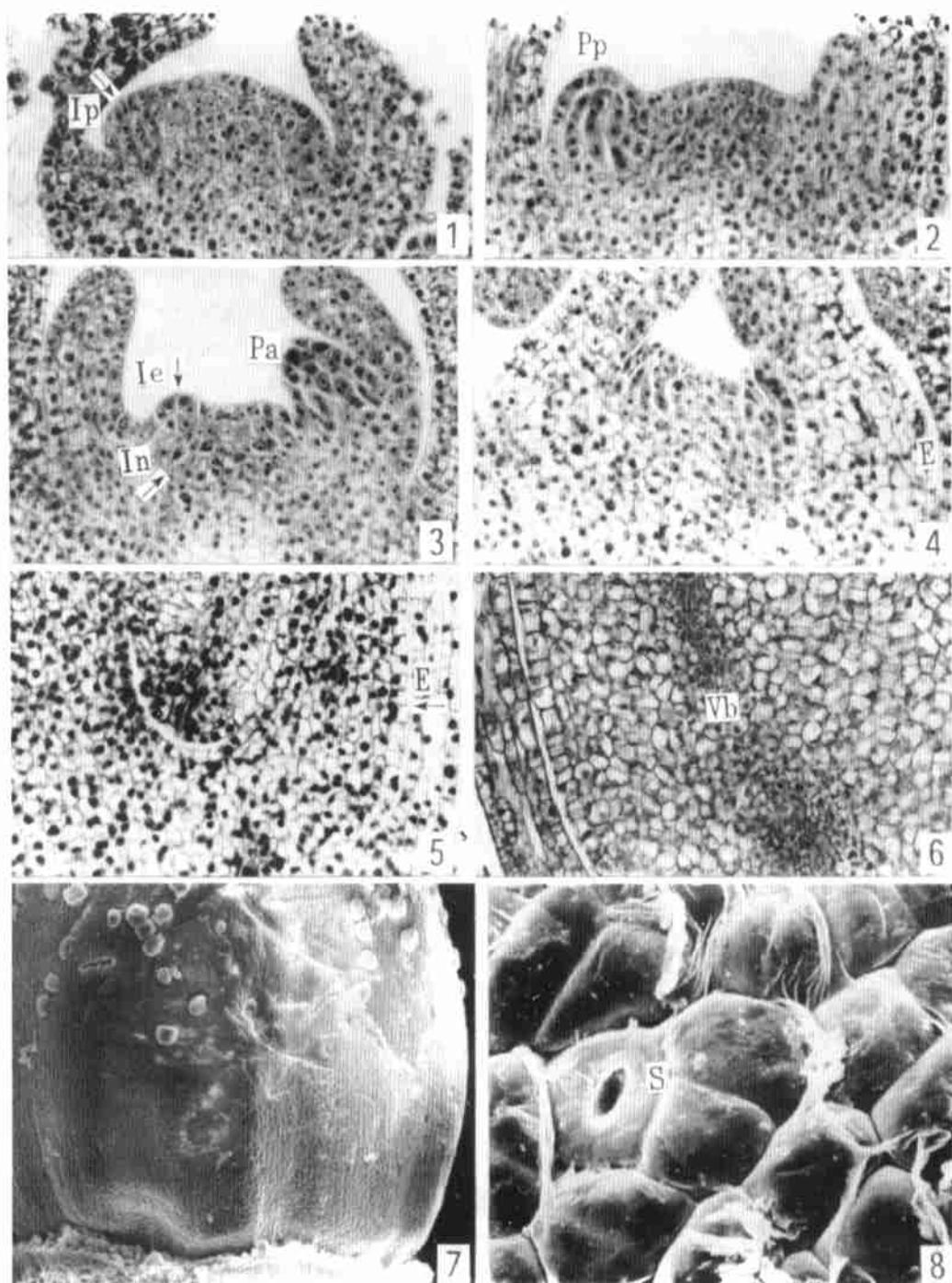
E. Epidermis; Ie. Initials of nectary epidermis; In. Initials of nectary; Ip. Initials of petal; Pa. Primodium of anther; Pp. Primodium of petal; S. Stomata; Vb. Vascular bundle

Plate

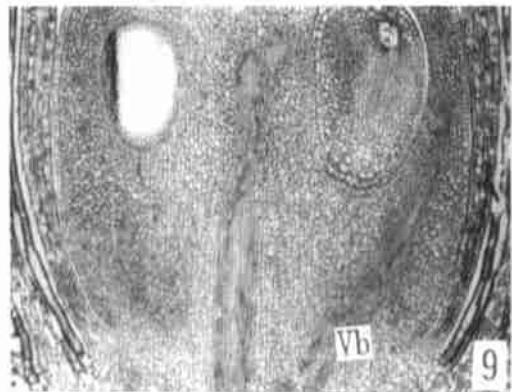
1 ~ 3. At the early stage of flower bud. 1. Showing the initials of petal, $\times 530$; 2. Showing the primordium of petals and the meristem between them, $\times 530$; 3. Showing initials of the nectary, $\times 530$; 4. At the stage of flower bud enlargement, vacuole is emerged, $\times 530$; 5. Showing the nectary at the latter stage of flower bud enlargement, $\times 530$; 6. At the stage of flower revealing its corolla, showing vascular bundle is emerged, $\times 530$; 7. Photograph of scanning electron microscope(SEM) for surface view at anthesis, $\times 120$; 8. Photograph of SEM at anthesis, showing epidermal cell, stomata and nectar, $\times 2500$

Plate

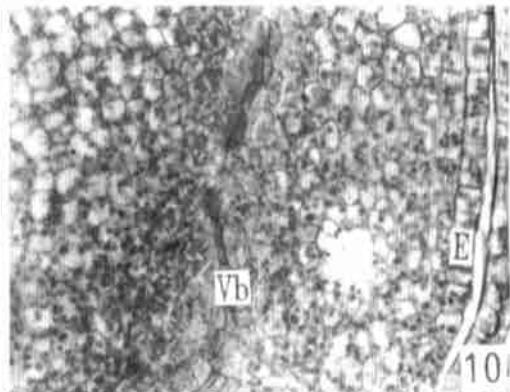
9 ~ 11. Longitudinal section of ovary at early anthesis. 9. Showing location of the nectary and its vascular bundle, $\times 130$; 10. Showing vascular bundle and starch, $\times 530$; 11. Showing stomata and starch, $\times 530$; 12. Showing that starch disappeared at anthesis, $\times 530$; 13. Haematoxylin stain at anthesis is contrast with fig. 12, showing polyhexose substance, $\times 530$; 14. Late anthesis showing that polyhexose substance decreased, $\times 530$; 15. At the stage of flower withered, showing the decrease of protoplasm of nectariferous tissue, $\times 530$; 16. At the stage of corolla abscission, showing that only small amount of protoplasm of nectariferous tissue is left, $\times 530$



See explanation at the end of text



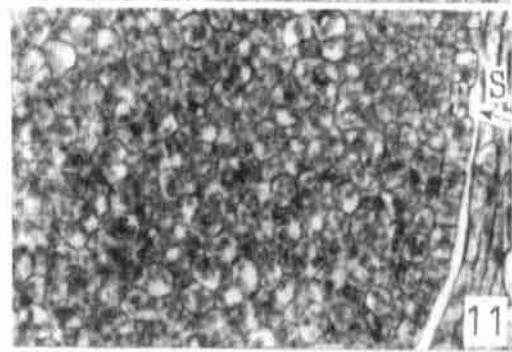
9



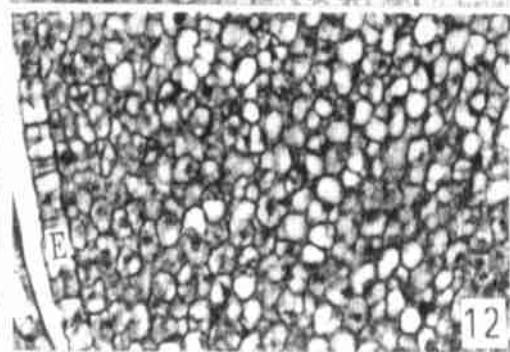
E

Vb

10



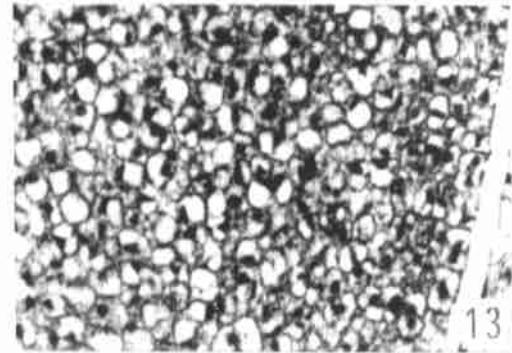
11



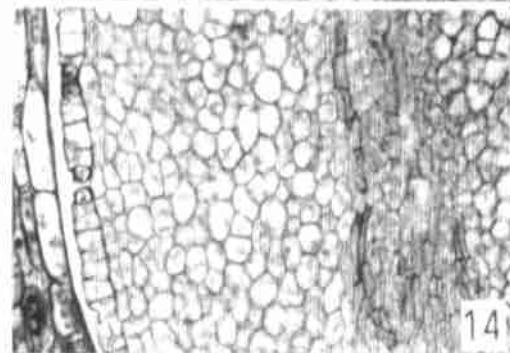
E

Vb

12

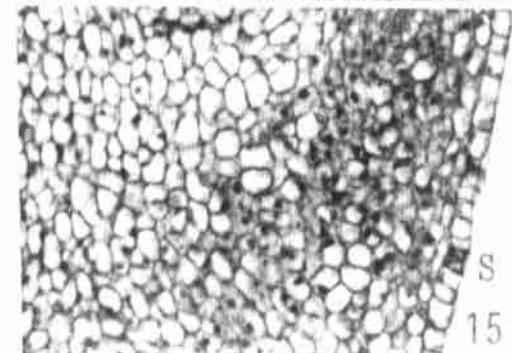


13



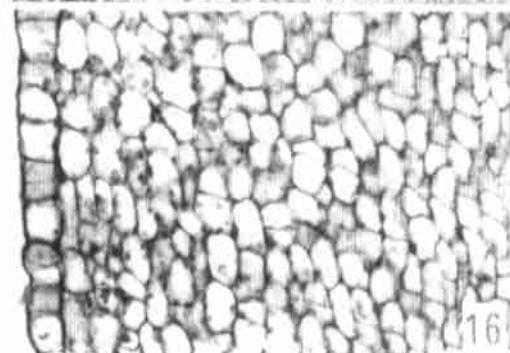
Vb

14



S

15



16

See explanation at the end of text