

36-42

第28卷 第6期
2000年12月西北农业大学学报
Acta Univ. Agric. Boreali-occidentalisVol. 28 No. 6
Dec. 2000

[文章编号] 1000-2782(2000)06-0036-07

益母草花蜜腺发育解剖学研究

②

曹玉芳¹, 辛 华¹, 王奎玲², 周启河¹, 张秀芬¹

(1 莱阳农学院 基础部植物研究室; 2 园艺系, 山东 莱阳 265200)

[摘 要] 益母草花蜜腺属于非淀粉型花盘蜜腺, 环绕于子房的基部, 由分泌表皮和泌蜜组织组成。分泌表皮分布有气孔器, 蜜汁通过气孔向外分泌。蜜腺和雌蕊起源于共同的原始细胞, 蜜腺是原始细胞较早形成的结构; 花蕾膨大期细胞增大, 细胞内有大液泡, 后期细胞质增多, 细胞内开始积累多糖类物质, 泌蜜组织中形成维管束; 花蕾露冠期除多糖类物质外, 泌蜜组织中开始积累蛋白质; 花蕾初放期, 泌蜜组织内蛋白质继续增加; 盛花期, 蛋白质和多糖类物质的积累达到高峰。蛋白质的积累更明显, 盛花期的后期蛋白质和多糖类物质相继消失, 细胞内大液泡重新出现; 花败期, 泌蜜组织的细胞质和细胞核消失。

[关键词] 益母草; 花蜜腺; 发育解剖学 形态结构 蜜源植物

[中图分类号] Q944.58 **[文献标识码]** A

益母草 [*Leonurus artemisia* (Louv.) S. Y. Hu] 属于唇形科益母草属, 为1年生或2年生草本植物。益母草除药用外, 也是夏季养蜂的一种优良辅助蜜源植物, 花期长, 且蜜粉均较丰富。有关益母草的生长环境、泌蜜规律及其栽培已有报道^[1]。本试验利用石蜡切片、扫描电镜和组织化学等方法对益母草花蜜腺的形态结构和发育过程进行了研究, 并对其系统发育进行了初步探讨, 为进一步开发利用这种优良的辅助蜜源植物提供解剖学的理论依据。

1 材料与方 法

试验材料为益母草的花, 于1999-07采自莱阳农学院花果山野生植株。试验材料分花蕾早期、花蕾膨大期、花蕾露冠期、花蕾初放期、盛花期和花败期6个时期取样。

材料用酒精-冰醋酸-福尔马林(FAA)固定液固定, 石蜡制片, 切片厚度7~8 μm, 铁矾-苏木精与高碘酸-雪夫反应(PAS反应)双重染色观察蜜腺的形态结构及其淀粉粒的分布, 考马斯兰染色观察蛋白质的分布。用Olympus BH-2显微镜观察并照相。

扫描电镜方法: 新鲜样品经质量分数2.5%戊二醛、质量分数1%鞣酸固定后, 系列酒精脱水, 在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 花蕾早期

当花瓣原基形成时, 在花瓣原基之间有一团细胞向上微凸(图版I-1)。这团细胞基部

[收稿日期] 1999-12-28

[基金项目] 山东省教委资助项目(9802)

[作者简介] 曹玉芳(1963-), 男, 副研究员, 硕士。

的细胞分裂发育较快,在其衍生的细胞中,基部的一部分细胞形成蜜腺而且较早,上部的细胞分化形成子房壁(图版 I-2)。微凸起的原始细胞团上部的细胞分裂滞后,逐渐被子房壁细胞包被,凹陷入子房腔内(图版 I-2),以后这部分细胞发育产生胚珠。花药形成时期,泌蜜组织细胞和子房壁细胞除了位置不同外,其他形态特征几乎没有区别。

2.2 花蕾膨大期

花蕾膨大期子房基部开始分化出泌蜜组织。泌蜜组织向外侧突起,细胞体积增大,细胞排列紧密,细胞质少,液泡大,细胞核被液泡挤在细胞的一边(图版 I-3)。分泌表皮细胞增大,细胞内形成大液泡,细胞核被挤压到内侧(图版 I-3)。花蕾膨大期,在泌蜜组织的内侧产生维管束(图版 I-3),并有一分支开始向泌蜜组织中延伸(图版 I-4)。花蕾膨大期的后期,向泌蜜组织中延伸的维管束形成叉状分枝(图版 I-5)。至此,蜜腺的基本形态结构已展现出来:蜜腺向外凸出形成独立的结构,泌蜜组织内分化形成维管束。此时,泌蜜组织细胞的细胞质开始变浓(图版 I-4,6),特别是靠近蜜腺维管束叉状分枝末端的细胞,胞质更浓,经 PAS 反应染色显示这些细胞及维管束呈红色(图版 I-4),说明细胞内开始积累多糖类物质,但没有大颗粒淀粉粒出现,在 100 倍油镜下观察仅呈非常细微的微粒(图版 I-6)。尽管细胞质开始变浓,细胞中还有较大的液泡(图版 I-6)。泌蜜组织细胞的细胞质由稀少到变浓的过程中,分泌表皮细胞的细胞质也在增加,同时伴随着表皮细胞的细胞核由内侧转移到外侧,而液泡由外侧转移到内侧(图版 I-3,4,6)。

2.3 花蕾露冠期

花蕾露冠期泌蜜组织细胞和分泌表皮细胞的细胞质继续增加,液泡由大变,数量也减少(图版 I-7,8,9)。在泌蜜组织中,外侧细胞中的液泡较小,内侧细胞中的液泡比较大(图版 I-9)。通过 PAS 反应染色显示泌蜜组织细胞中多糖类物质积累增多,细胞中仍不形成大颗粒淀粉(图版 I-7)。通过考马斯兰染色显示,泌蜜组织细胞质呈蓝紫色,细胞中开始积累蛋白质(图版 I-8)。花蕾露冠期的后期,泌蜜组织细胞中蛋白质积累增多,特别是泌蜜组织内侧的细胞中蛋白质的积累更明显(图版 I-9)。

2.4 花蕾初放期

随着蛋白质积累的增加,泌蜜组织细胞染色越来越浓(图版 I-10)。分泌表皮细胞及其内侧 1~2 层泌蜜组织细胞经考马斯兰染色较淡,蛋白质含量较少。这个时期经 PAS 反应染色显示红色,但无颗粒状淀粉出现,在油镜下观察可见非常细微的红色微粒。蜜腺下部内侧有一团细胞具有大液泡,细胞质少,既无多糖类物质也无蛋白质的积累(图版 I-7,10)。花蕾初放期,益母草花蜜腺结构上已发育完善,泌蜜组织内部也已贮藏了大量的蛋白质和多糖类物质,为蜜汁的分泌作好了充分的准备,并有少量的泌汁泌出。

2.5 盛花期

泌蜜组织细胞内蛋白质的积累在盛花期达到高峰,染色特别浓(图版 I-11),多糖类物质的积累在此期也最多。盛花期益母草花蜜腺的形态结构已定形,不再发生变化。益母草花蜜腺发生于子房的基部(图版 I-5),呈淡黄色或黄绿色,呈圆筒形围绕子房基部,形成独立的结构,属于花盘蜜腺(图版 II-12)。蜜腺表皮细胞有气孔器分布(图版 I-13),气孔的数量比较少,蜜汁从气孔中分泌出来。这个时期蜜腺开始大量的分泌蜜汁。盛花期的前期,表皮细胞及表皮内侧 2~3 层细胞内蛋白质分泌较快,染色较淡(图版 I-11, I-

14)。盛花期泌蜜组织内部细胞中蛋白质向外转运的速度较快,所含的蛋白质很快转移到了外侧,并向外分泌(图版Ⅱ-14,15),使内部的细胞呈现出较大的液泡(图版Ⅱ-15)。益母草花蜜腺中的蛋白质都是集中在这个时期向外分泌的,图版Ⅱ-15中蛋白质的染色已较淡,以后迅速减少,无蛋白质显色反应。

蜜腺组织中,多糖类物质分泌持续的时间较长,其逐渐减少的过程较明显(图版Ⅱ-16,17)。盛花期末,多糖类物质的染色反应很淡(图版Ⅱ-17),而且都集中在泌蜜组织的外侧,细胞内出现大液泡。

2.6 花败期

花败期泌蜜组织细胞内已无蛋白质和多糖类物质,细胞质变得非常稀薄。在外侧的泌蜜组织细胞内形成许多小颗粒,这些颗粒经苏木精染色呈黑色,比细胞核小得多(图版Ⅱ-18)。以后,细胞质更少,黑色颗粒的数量也减少(图版Ⅱ-19)。最后,泌蜜组织及分泌表皮细胞的细胞质和细胞核以及花败期细胞中形成的黑色颗粒均消失(图版Ⅱ-20)。

3 讨 论

根据蜜腺的形态和位置的不同,Fahn^[2]将花蜜腺分为9类,益母草花蜜腺围绕子房的基部形成独立的结构,属于围绕子房基部的盘状蜜腺,由分泌表皮和泌蜜组织组成。

Annigeri等^[3]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,邓彦斌等^[4]发现党参花蜜腺有本身的原始细胞。本研究结果表明,益母草花蜜腺和雌蕊来源于相同的原始细胞,这些原始细胞位于花冠与雄蕊原基的内侧,蜜腺是原始细胞较早形成的结构。

益母草花蜜腺在花蕾膨大期,分泌表皮细胞中的细胞核和液泡在位置上有一个相互换位的过程。花蕾膨大期的前期,细胞核位于细胞的内侧,液泡位于外侧,在这个时期,泌蜜组织细胞膨大,液泡大;花蕾膨大期的后期,分泌表皮细胞的细胞核转移到了外侧,而液泡位于细胞的内侧,二者相互换位,此时,泌蜜组织中分化形成维管束,泌蜜组织细胞的细胞质显著增加,液泡变小,数量也减少,蛋白质和多糖类物质的积累增加。由此可见,表皮细胞的细胞核和液泡位置的交换,标志着蜜腺发育的完成及蛋白质和多糖类物质积累的开始。

在花蕾初放期和盛花期蛋白质积累的量特别大,是益母草花蜜腺的一大特点。而多糖类物质不形成大颗粒淀粉,仅在高倍镜下呈现非常细微的颗粒,说明多糖类物质积累的量不大。从染色程度观察,蛋白质积累的量要比多糖类物质的量要多。益母草花蜜腺中多糖类物质的积累在时间上比蛋白质要早。然而,这两种物质最终消失的时间,蛋白质又比多糖类物质提前,也就是说蛋白质从积累到最后分泌消失的时间比较集中,而多糖类物质的时间相对跨度比较长。

益母草花蜜腺维管束是在花蕾膨大期分化、发育形成的。维管束叉状分枝末端周围的细胞首先积累多糖类物质,说明原蜜汁是通过维管束运输到泌蜜组织细胞中的。泌蜜组织中蛋白质的积累较多,多糖类物质较少,而且蛋白质分泌相对集中,多糖类物质分泌时间较长。可以推测,益母草花蜜的氨基酸含量较高,而糖份的浓度比较低。同时也说明益母草花蜜的营养价值相对较高,应当引起人们的重视,合理地开发利用。

当蛋白质、多糖类物质从泌蜜组织全部转化为蜜汁分泌出去后,泌蜜组织的细胞中产生许多小颗粒,苏木精染色呈黑色。笔者认为这些颗粒如同X-体^[5,6]是细胞核解体后形成的。花败期,泌蜜组织细胞的细胞质和细胞核全部解体,形成可分泌的物质分泌出去,可见,益母草花蜜腺分泌非常彻底,分泌了一切可利用的物质。

在系统发育上,花外蜜腺比花蜜腺原始^[7],蜜腺存在着发育的系统演化趋势,表现在花中蜜腺的位置有向心的改变^[8],即从萼片到子房,上升到花柱。益母草花蜜腺位于子房基部的花盘上,属于盘状蜜腺,在进化上属于一种高级类型。在物质的积累上,益母草花蜜腺蛋白质的积累比较高,Baker等^[9-11]认为高氨基酸含量的蜜腺是进化的。按照哈钦松系统,益母草属于唇形科唇形目,是草本演化路线中发展到顶极的类群。可见,益母草花蜜腺的进化程度与益母草在系统发育和位置关系上是相适应的。

[参考文献]

- [1] 郭芳彬. 夏季优良辅助蜜源植物——益母草[J]. 中国养蜂, 1997, 4: 21.
- [2] Fahn A. Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion[J]. Am J Bot, 1979, 66: 977-985.
- [3] Annigeri B G, Ruderamuntyappa C K. Distribution and cellular localizary of some histochemical substance in the cyathial nectary of Euphorbia[J]. Beitr Biol Pflanzen, 1983, 58(3): 393-402.
- [4] 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[J]. 西北植物学报, 1990, 10(2): 111-116.
- [5] 胡适宜. 被子植物胚胎学[M]. 石家庄: 河北高等教育出版社, 1987. 113-114.
- [6] Kipil R N, Bhatnagar A K. A fresh look at the process of double fertilization in angiosperms [J]. Phytomorphology, 1975, 25: 334-368.
- [7] Frey-wyssling A. Uber die physiolyische bedeutung der extrafloralen nektarien von *Hevea brasiliensis* Muell [J]. Ber Schweiz Bot Ges, 1933, 42: 109-122.
- [8] Fahn A. The topography of the nectary in the flower and its phylogenetical trend[J]. Phytomorphology, 1953, 3: 424-426.
- [9] Baker H G, Baker I. Amino-acids in nectar and their evolutionary significance[J]. Nature, 1973, 241: 543-545.
- [10] Baker H G, Baker I. Some autecological aspects of the evolutin of nectar-producing flowers, particularly amio acids production in nectar[A]. Taxonomy and Ecology[C]. Heywood V H. London, Academic Press, 1973. 243-264.
- [11] Baker H G, Baker I. Studies of nectar - constitution and pollinator plant coevolution [A]. Coevolution of Animals and Plants[C]. Austin, University of Texas Press, 1975. 100-140.

Developmental and anatomical studies on the floral nectary in *Leonurus artemisia*

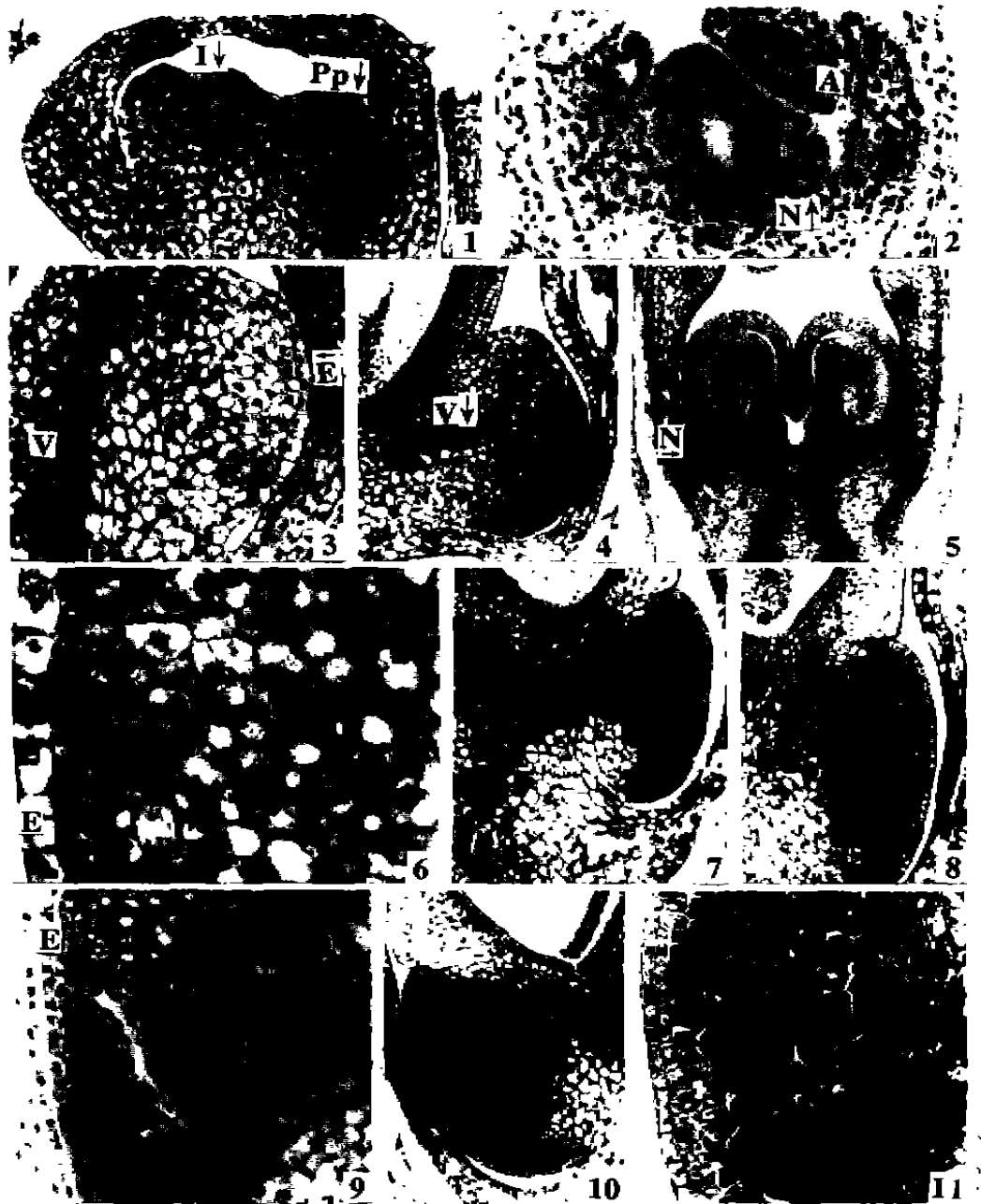
CAO Yu-fang¹, XIN Hua¹, WANG Kui-ling², ZHOU Qi-he¹, ZHANG Xiu-fen¹

(1 Laboratory of Botanical Research, 2 Department of Horticulture,
Laiyang Agricultural College, Laiyang, Shandong 265200, China)

Abstract: The floral nectary of *L. artemisia* belongs to floral disc nectary of none starch-storing. It surrounds the base of orary, and consists of secretory epidermis and nectariferous tissue. In nectariferous tissue, there are vascular bundles by which initial

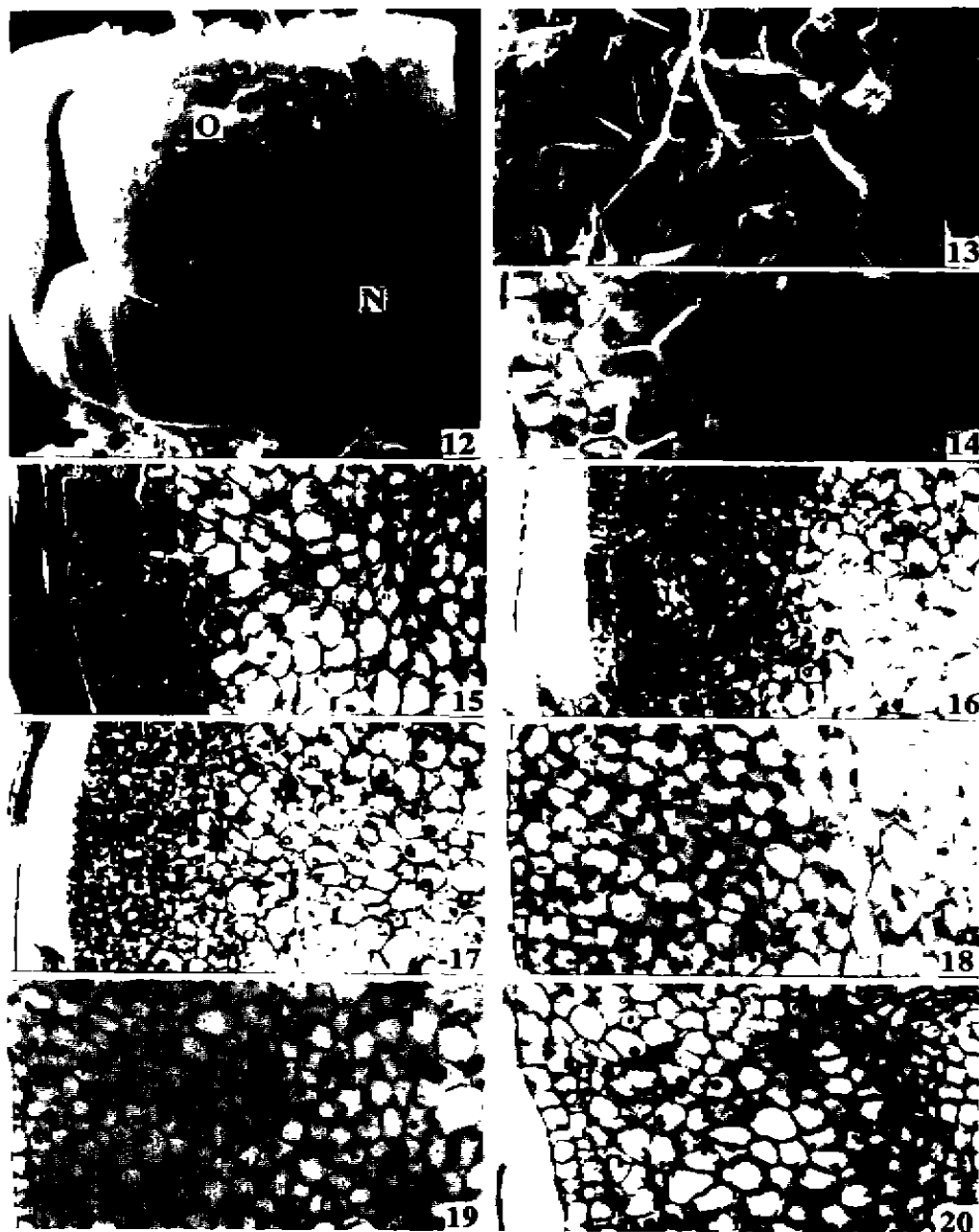
nectar is carried to the nectariferous tissue. Stomata is scattered in epidermis, and the nectar is secreted through it. Both the nectary and the wall of ovary come from the same initials from which the nectary is derived first. At the stage of bud enlargement, vascular bundle is formed in nectariferous tissue, the cells of nectariferous tissue are enlarged and vacuole forms in it, later the amount of cytoplasm increases, and begins, to accumulate polysaccharide. At the stage of flower revealing its corolla, nectariferous tissue begin to accumulate protein. At early anthesis, the accumulation of protein in the nectariferous tissue increases continuously. At anthesis, the accumulation of protein and polysaccharide reach its peak. later anthesis protein and polysaccharide disappear successively, and big vacuole appears in cytoplasm. At the stage of flower withering, cytoplasm and nucleus of the cells of nectariferous tissue disappear, and the nectar secretion stops.

Key words; *Leonurus artemisia*; floral nectary; developmental anatomy



图版 I 花蕾早期到盛花期益母草花蜜腺的解剖结构

A. 花药; E. 分泌表皮; I. 原始细胞; N. 蜜腺; O. 子房; Pp. 花冠原基; S. 气孔器; V. 维管束。1. 花蕾早期, 示雌蕊原始细胞 $\times 530$; 2. 花蕾早期, 示早期的蜜腺 $\times 530$; 3. 花蕾膨大期, 示泌蜜组织、分泌表皮和维管束 $\times 530$; 4. 花蕾膨大期, 示蜜腺维管束及多糖类物质的积累 $\times 265$; 5. 花蕾膨大期, 花蕾纵切示蜜腺的位置 $\times 135$; 6. 花蕾膨大期, 示分泌表皮和泌蜜组织 $\times 1320$; 7. 花蕾露冠期, PAS 反应染色, 示多糖类物质积累增加 $\times 265$; 8. 花蕾露冠期, 考马斯兰染色示蛋白质 $\times 265$; 9. 花蕾露冠期, 考马斯兰染色示蛋白质积累增加 $\times 530$; 10. 花蕾初放期, 考马斯兰染色示蛋白质 $\times 265$; 11. 盛花期, 考马斯兰染色示蛋白质 $\times 530$ 。



图版 I 盛花期和花败期益母草花蜜腺的解剖结构

12. 盛花期蜜腺扫描电镜照片, 示整体 $\times 120$; 13. 盛花期蜜腺扫描电镜照片, 示气孔、表皮细胞 $\times 1500$; 14. 盛花期, 11 部分放大 $\times 1320$; 15. 盛花期后期, 示蛋白质向外转移 $\times 530$; 16. 盛花期后期, 示多糖类物质向外转移 $\times 530$; 17. 盛花期后期, 示多糖类物质逐渐消失 $\times 530$; 18. 花败期, 示蛋白质、多糖类物质消失, 细胞中形成许多黑色小颗粒 $\times 530$; 19. 花败期, 示细胞质及黑色颗粒减少 $\times 530$; 20. 花败期, 示细胞质及细胞核消失 $\times 530$ 。