

文章编号: 1000-4025-(2001)01-0112-05

### 3 种獐牙菜属植物花蜜腺的发育解剖学研究\*

薛春迎, 刘建全, 廖志新, 何廷农

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

**摘要:** 獐牙菜属的红直獐牙菜、抱茎獐牙菜和四数獐牙菜 3 种植物花蜜腺都属花被蜜腺, 其结构相似, 均由分泌表皮和产蜜组织组成, 为结构蜜腺, 是花冠基部薄壁组织恢复分生能力形成的。分泌表皮无气孔器。原蜜汁由蜜腺周围的维管束提供, 经产蜜组织加工后, 由分泌表皮外薄的角质层泌出。四数獐牙菜花蜜腺裸露、凸起, 而另 2 种植物花蜜腺凹陷为囊状; 红直獐牙菜为脱落蜜腺, 而抱茎獐牙菜和四数獐牙菜为宿存蜜腺。其花蜜腺的性状基本印证了 3 种獐牙菜属植物的系统位置。

**关键词:** 红直獐牙菜; 抱茎獐牙菜; 四数獐牙菜; 花蜜腺; 发育解剖

**中图分类号:** Q 944.58      **文献标识码:** A

### Development and anatomy of floral nectary of three species in *Swertia* L. (Gentianaceae)

XU E Chun-ying, LIU Jian-quan, LIAO Zhi-xin, HE Ting-nong

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining, Qinghai 810001, China)

**Abstract:** This paper studied on the floral nectaries development and anatomic of three species in *Swertia* (*S. erythrosticta*, *S. franchetiana*, *S. tetraptera*). The nectaries are perigonal nectary compose of epidermis and nectariferous tissue, thus they belong to structural nectary. The epidermal cell is vacuolized and the stomata doesn't present in there. The superficial layer cell of basic petal becomes mitotic activity and forms the primordium nectary. The pre-nectar may be provided by phloem that is round the nectariferous tissue. The nectar formed in nectariferous tissue is then excreted from the thin wall of the outer tangential of epidermal cell. Tumid nectary of *S. tetraptera* differences from others. Nectary of *S. erythrosticta* remains with nectaria caduca, but

\* 收稿日期: 1999-10-14; 修改稿收到日期: 2000-03-03

基金项目: 中国科学院、中组部“西部之光”人才培养计划项目资助

作者简介: 薛春迎(1969—), 女(汉族), 现为四川大学生命科学院博士。

nectaries of *S. f ranchetiana* and *S. tetrap tera* remain with nectaria persistentia The characters of nectary may show the affinity of section and series in *Sw ertia* L.

**Key words:** *S. ery throstickta*; *S. f ranchetiana*; *S. tetrap tera*; floral nectary; developm ent and anatomy

獐牙菜属(*Sw ertia* L.) 为龙胆科(Gentianaceae)的一个大属,包括 11 组、16 系、154 种,间断分布于欧洲、亚洲、北美洲和非洲,属北温带和南温带间断分布类型,绝大多数分布于亚洲,少数分布在北美洲和非洲,仅 1 种扩散至欧洲<sup>[1]</sup>。我国产 79 种<sup>[2]</sup>。本研究的红直獐牙菜(*S. ery throstickta* M axim)、抱茎獐牙菜(*S. f ranchetiana* H. Sm ith.)和四数獐牙菜(*S. tetrap tera* M axim.)分别隶属于獐牙菜属的獐牙菜组、多枝组和异花组,都是著名的藏药,具有清肝利胆、清热解毒等作用,对肝病尤有显著疗效。花冠基部近轴面具发达的蜜腺为该属植物的共有特征<sup>[2]</sup>,因此,研究花蜜腺的形态、结构、发育及泌蜜规律为揭示该属植物的生殖适应提供资料,同时也可为该属的系统演化研究提供依据。

## 1 材料和方法

材料来源见表 1。将不同发育时期的花固定于 FAA 中,石蜡制片,切片厚度 5~ 8  $\mu$ m,PA S-铁矾苏木精染色,观察多糖动态。此外,取新鲜花期的花冠,置于样品台上,镀膜后,在扫描电镜下观察蜜腺的形态及表面特征。

表 1 实验材料的来源及产地

Table 1 Locality and origin of the materials examined

分类群 Taxon	产地及海拔 Locality and altitude	凭证标本 Coll No
红直獐牙菜 <i>S. ery throstickta</i>	青海,平安,2600 m Ping an Q inghai 2 600 m	薛春迎, 988001 Xue Chunying 988001
抱茎獐牙菜 <i>S. f ranchetiana</i>	青海,西宁,2 300 m Xining Q inghai 2 300 m	薛春迎, 949002 Xue Chunying 949002
四数獐牙菜 <i>S. tetrap tera</i>	青海,海北,3 100 m Haibei Q inghai 3 100 m	薛春迎, 939013 Xue Chunying 939013

## 2 观察结果

### 2.1 成熟花蜜腺的形态结构

獐牙菜属植物蜜腺着生于花冠基部近轴面。红直獐牙菜和抱茎獐牙菜花 5 数,前者每花冠基部着生 1 枚较大的腺窝,后者则着生 2 枚较小的腺窝,二者蜜腺均呈囊状,开口的边缘具柔毛状附属物,其分泌表皮上未发现气孔器(图版 I, 1~ 6);四数獐牙菜花 4 数,花冠基部有 2 个长形蜜腺,边缘具稀疏的萼齿状附属物,腺体凸起裸露(图版 I, 7~ 9)。通过花冠横切面观察,3 种植物的蜜腺均由分泌表皮和产蜜组织细胞组成,在邻近蜜腺产蜜组织的薄壁组织中,分布有维管束。分泌表皮细胞长方形或近方形,排列紧密,未见有气孔器分布,细胞明显液泡化;产蜜组织细胞 5~ 8 层,排列紧密,细胞核大,原生质浓,液泡较小。维管束为花冠维管束的分支,主要由韧皮部组成(图版 II, 15)。同一朵花中的蜜腺发育几

乎同步。

## 2.2 蜜腺的发生发育

从幼嫩花蕾的横切可以看出,在小孢子孢原细胞时期,花冠基部为普通的表皮细胞和薄壁细胞,未出现蜜腺原始细胞(图版 II, 11)。根据花芽的发育过程,可分为以下几个阶段。

**2.2.1 现蕾期** 当孢原细胞发育至小孢子母细胞时期,花冠内侧基部一些表皮细胞及该表皮下 1~2 层细胞原生质浓,细胞核大,液泡化程度小,与周围花冠薄壁细胞形成明显区别(图版 II, 12)。这些细胞为蜜腺原始细胞。随着花芽的进一步发育,原始细胞开始平周分裂,增加细胞层数,而表皮细胞只进行垂周分裂,逐渐分化出分泌表皮和产蜜组织。四数獐牙菜蜜腺的产蜜组织细胞分裂速度大于花冠其它部位的细胞,最终形成向上凸起的丘状结构(图版 I, 9)。PAS 反应证明此阶段蜜腺组织中无多糖物质的积累。

**2.2.2 花蕾膨大期** 蜜腺的分泌表皮开始液泡化,细胞核和原生质被挤向一侧,产蜜组织细胞已增加到 5~8 层,体积增大,原生质浓厚。PAS 反应显示,抱茎獐牙菜蜜腺的产蜜组织及分泌表皮细胞中淀粉粒丰富(图版 II, 13),而红直獐牙菜和四数獐牙菜蜜腺的产蜜组织及分泌表皮细胞中淀粉粒不明显。

**2.2.3 初花期** 蜜腺的分泌表皮发育成熟。产蜜组织细胞中原生质变得更浓,液泡小,呈分散状态,细胞排列紧密。PAS 反应显示,抱茎獐牙菜产蜜组织及分泌表皮细胞中淀粉粒更加丰富,达到高峰,近蜜腺的薄壁组织中淀粉粒也达到高峰(图版 II, 14)。红直獐牙菜和四数獐牙菜蜜腺的产蜜组织及分泌表皮细胞中淀粉粒不明显,而邻近蜜腺的薄壁组织中有大量淀粉粒。

**2.2.4 盛花期** 此时蜜腺开始大量泌蜜。分泌表皮液泡化更加明显。产蜜组织细胞中原生质液泡化程度随发育越来越明显,细胞排列仍较紧密。PAS 反应显示,内含丰富的多糖物质(图版 II, 15)。

**2.2.5 花败期** 产蜜组织和分泌表皮细胞呈退化状态,细胞核弥散状,细胞内含物均逐渐消失,细胞挤压变形(图版 II, 16, 17)。红直獐牙菜蜜腺和花冠之间分离(图版 I, 10 箭头所示),而抱茎獐牙菜和四数獐牙菜未见此现象(图版 II, 17)。

## 3 讨论

(1)通过对 3 种獐牙菜属植物的花蜜腺的观察,可以看出它们具有许多相同点:如蜜腺着生于花冠上,属于花被蜜腺<sup>[3]</sup>;花蜜腺均有明显的分泌表皮和产蜜组织,虽然在产蜜组织下面有许多花冠维管束,但未见维管束进入产蜜组织,为不具维管束类型<sup>[4]</sup>;Zimmema<sup>[5]</sup>将既有分泌表皮又有产蜜组织的花蜜腺定义为结构蜜腺,因此它们都是结构蜜腺;PAS 反应显示 3 种植物的蜜腺均为淀粉型蜜腺<sup>[6]</sup>;它们的发育过程也基本类似。

除以上共同点外还具有以下几点差异:抱茎獐牙菜为典型的淀粉型蜜腺,而红直獐牙菜和四数獐牙菜为非典型的淀粉型蜜腺;四数獐牙菜花蜜腺裸露,且凸起呈丘状,但另外 2 种獐牙菜花蜜腺凹陷为囊状;花败期,红直獐牙菜蜜腺与花冠细胞之间产生离层,蜜腺脱落,而抱茎獐牙菜和四数獐牙菜蜜腺为宿存蜜腺<sup>[7]</sup>。

(2) Annigeri<sup>[8]</sup>指出, 蜜腺是一种外分泌结构, 它是植物器官表面的一些细胞转化而成的一种特殊腺体。Durkee<sup>[6]</sup>认为蜜腺是由居间分生组织活动所形成, 而不是由特定的原始细胞分裂产生。本研究结果表明, 在 3 种植物花发育过程中, 雄蕊原基发育至小孢子母细胞前期, 都未出现蜜腺原始细胞。直到小孢子母细胞时期, 在花冠基部将要发育出蜜腺的部位表面有 2~3 层细胞经反分化, 恢复分裂能力形成了蜜腺原始细胞, 并由这群细胞分裂分化, 形成蜜腺。因此, 獐牙菜属植物的蜜腺不是由特定的原始细胞产生。

(3) 研究发现 3 种獐牙菜植物的分泌表皮外具薄的角质层, 同时缺乏气孔器, 因此, 推测原蜜汁由蜜腺组织基部的维管束提供, 经产蜜组织重加工后, 蜜汁主要是通过薄的角质层处泌出<sup>[3]</sup>, 其具体机制还有待于进一步从电镜水平研究。

(4) 红直獐牙菜、抱茎獐牙菜、四数獐牙菜分别隶属于獐牙菜属中较原始的獐牙菜组、进化等级居中的多枝组和高度特化的异花组<sup>[1]</sup>。从 3 种植物的蜜腺外部形态来看, 红直獐牙菜和抱茎獐牙菜蜜腺凹陷成囊状, 且具发达的柔毛状附属物, 而四数獐牙菜蜜腺裸露, 凸起, 仅具稀疏附属物, 由于凸起的蜜腺产蜜组织更发达, 更便于吸引昆虫, 因此, 认为蜜腺凹陷较为原始, 而蜜腺凸起为进化性状。从 3 种植物蜜腺的解剖学可以看出, 它们的结构相似, 均有分泌表皮, 产蜜组织组成, 只是, 红直獐牙菜蜜腺最后脱落, 而抱茎獐牙菜和四数獐牙菜为宿存蜜腺, Sm et<sup>[7]</sup>对双子叶植物花蜜腺的位置及其在分类上的重要性进行了研究, 指出脱落蜜腺是一种原始性状。由此可见, 红直獐牙菜蜜腺具有较多的原始性状, 而四数獐牙菜则具较多的特化性状。因此, 从花蜜腺性状的角度基本印证了獐牙菜属组、系间的亲缘关系和系统发育。

## 参考文献

- [1] 何廷农, 薛春迎, 王伟. 獐牙菜属植物的起源、散布和分布区形成[J]. 植物分类学报, 1994, 32(6): 525-537.
- [2] 何廷农, 刘尚武, 等. 中国植物志(第 62 卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1988. 344-411.
- [3] FAHN A. Secretory tissues in plant[M]. New York: Academic Press, 1979: 51-113.
- [4] COUTRERAS L S, LERSTEN N R. Extrafloral nectaries in Ebenaceae: A anatomy, morphology and distribution [J]. *Amer. J. Bot.*, 1984, 71(60): 865-872.
- [5] ZMMERMAN J G. Ueber die extrafloralen der Angiospermen[J]. *Bein. Bot. Zhl.*, 1932, (49A): 99-196.
- [6] DURKEE L T, DOROTHY J G, HOWARD W R. The floral and extrafloral nectaries of passiflora. I. The floral nectary[J]. *Amer. J. Bot.*, 1981, 68(4): 451-462.
- [7] SMET E. Localization and systematic importance of the floral nectaries in the *M. anoliatae* (Dicotyledons) [J]. *Bull. Jart. Bot. Nat. Belg.*, 1986, (56): 51-76.
- [8] ANNIGERIB G, RUDRAMUN IYAPPA C K. Distribution cellular localization of some histochemical substances in Cyathial nectary of Euphorbia[J]. *Beitr. Biol. Pflanzen*, 1983, 58(3): 393-402.

### 图版说明:

N. 蜜腺; E. 分泌表皮; Ne 产蜜组织; S. 淀粉粒; Vb. 维管束

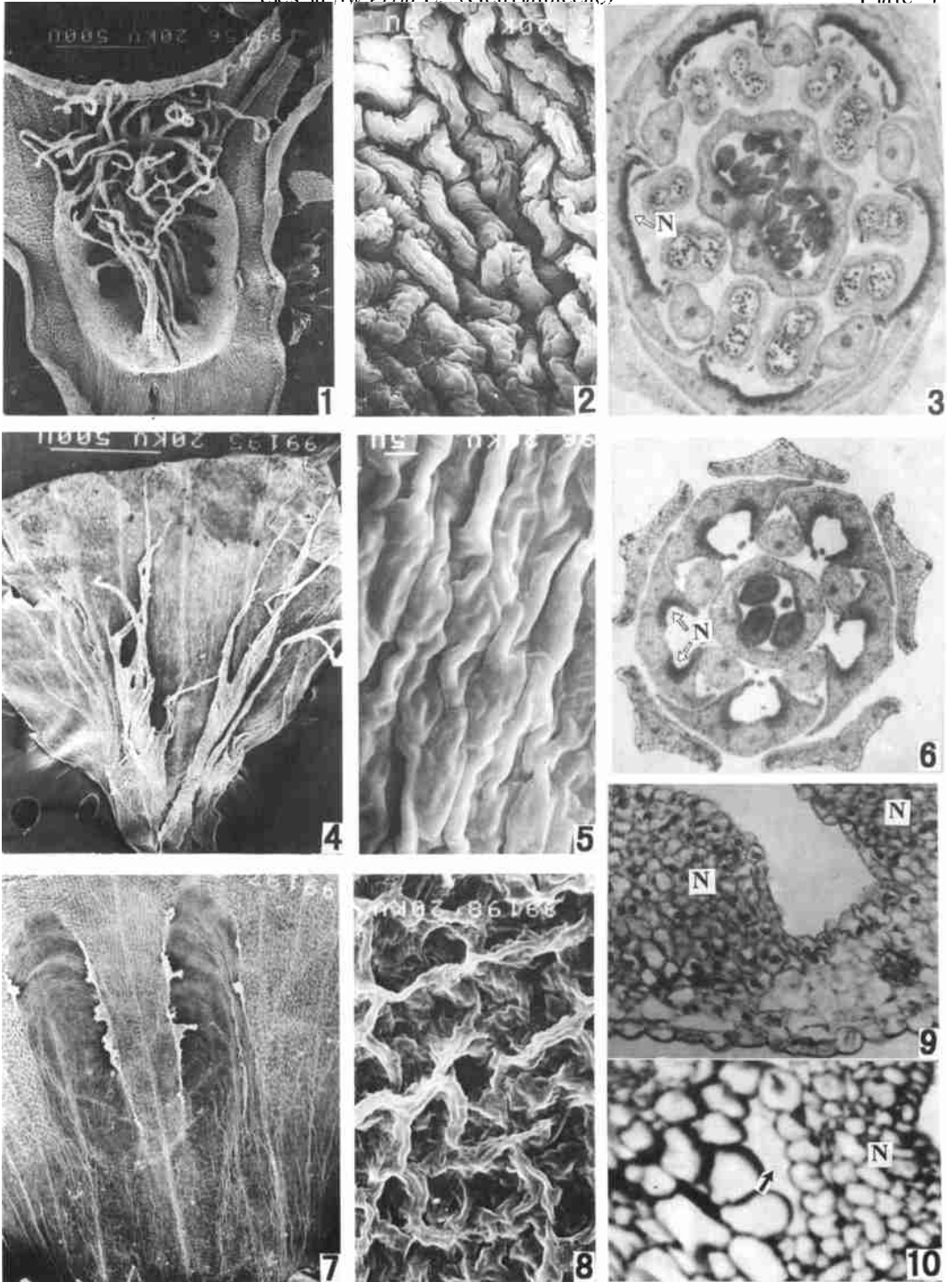
图版 I: 1~ 3 红直獐牙菜: 1, 2 扫描电镜示花蜜腺形态及分泌表皮  $\times 25, 50$ , 3 花部横切面示蜜腺位置及数目  $\times 80$ ; 4~ 6 抱茎獐牙菜: 4, 5 扫描电镜示蜜腺形态及分泌表皮  $\times 25, 50$ , 6 花部横切面示蜜腺位置及数目  $\times 80$ ; 7~ 9 四数獐牙菜: 7, 8 扫描电镜示蜜腺形态及分泌表皮  $\times 25, 50$ ; 9 示每花冠着生 2 个凸起的蜜腺  $\times 320$ ; 10 红直獐牙菜花败时蜜腺与花冠脱落  $\times 320$ 。

图版 II: 抱茎獐牙菜的蜜腺发育: 11. 示花冠基部未出现蜜腺原始细胞  $\times 320$ ; 12 现蕾期, 示蜜腺原始细胞及其分化  $\times 320$ ; 13 花蕾膨大期, 分泌表皮开始液泡化, 产蜜组织及周围薄壁组织中出现淀粉粒  $\times 320$ ; 14 初花期, 示分泌表皮分化成熟  $\times 320$ ; 15 盛花期的蜜腺及花冠薄壁细胞中的淀粉粒  $\times 320$ ; 16, 17. 花败期  $\times 320$ ; 21. 示细胞内容物消失; 22 示蜜腺完全退化。

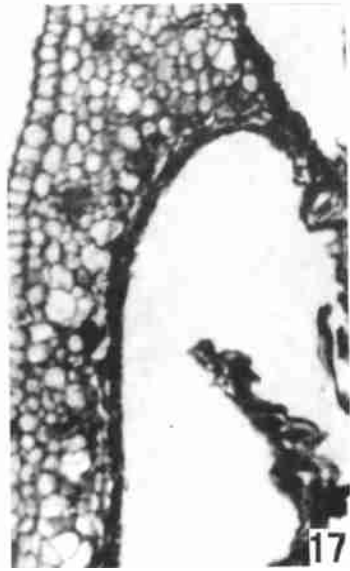
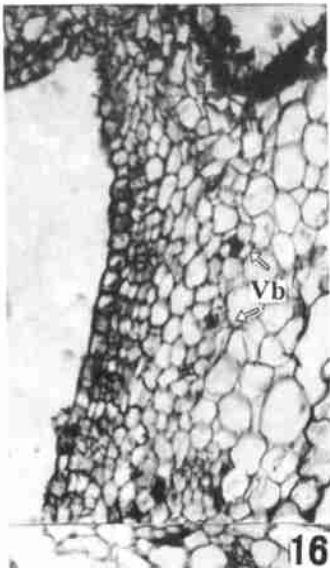
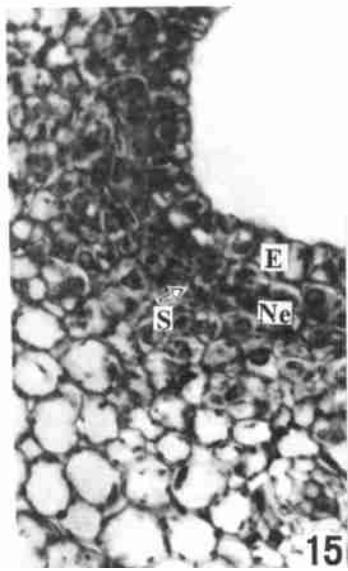
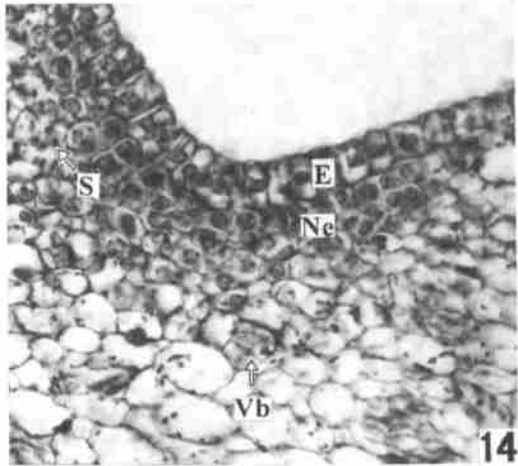
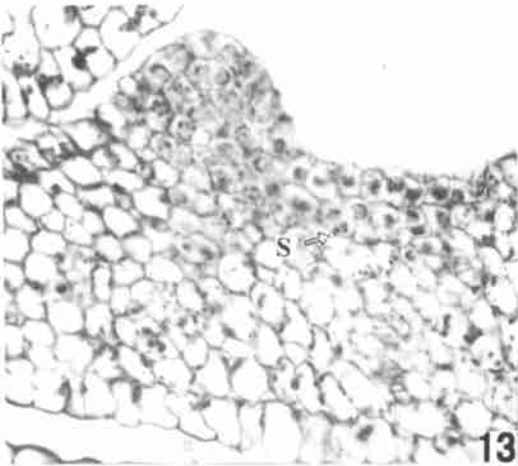
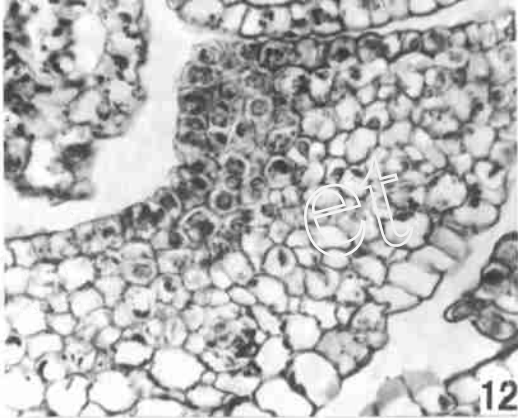
### Explanation of plates:

**Plate I:** Figs 1~ 3 *S. erythrosticta*: Figs 1, 2 Show ing the morphology of the nectary and no stomata in the epidem is (SEM)  $\times 25, 50$  Fig 3 Cross section of the flower, show ing the position and the number of nectary  $\times 80$ ; Figs 4~ 6 *S. franchetiana*: Figs 4, 5. Show ing the morphology of the nectary and no stomata in the epidem is (SEM)  $\times 25, 50$  Fig 6 Cross section of the flower, show ing the position and number of nectary  $\times 80$ ; Figs 7~ 9 *S. tetrapera*: Figs 7, 8 Show ing the morphology of the nectary and no stomata in the epidem is (SEM)  $\times 25, 50$  Fig 9 Show ing two tumid nectary in every petal Fig 10 Show ing nectaria caduca (*S. erythrosticta*)  $\times 320$

**Plate II:** Nectary development of *S. franchetiana*: Fig 11. Show ing no primordium cell of nectary in the basic petal  $\times 320$  Figs 12~ 17. Show ing different stages of nectary development  $\times 320$  Figs 12, 13 Preanthesis  $\times 320$  Fig 14 Preanthesis  $\times 320$  Fig 15 Anthesis  $\times 320$  Figs 16, 17. Abscission of the flower  $\times 320$  Fig 17. Show ing nectaria persistentia  $\times 320$



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text