

亚比棉蜜腺生物学性状研究*

李 巍

张伯静

(山西财经大学环境经济系 太原 030012) (山西农业大学农学系 太谷 030801)

摘 要 应用组织切片,扫描电镜和透射电镜技术研究了山西农业大学人工合成的异源四倍体亚比棉蜜腺的分布、形态和结构。结果显示蜜腺在叶、花上均有分布,且蜜腺结构基本相似,均由分泌细胞、柄细胞、基细胞和亚腺组织构成;蜜腺组织中各类细胞器均很丰富,共同特点是富有线粒体、核糖体、内质网和大而清晰的细胞核及核仁,说明蜜腺组织在代谢上十分活跃。

关键词 亚比棉 蜜腺 生物学性状

Study on the biological characters of nectary of *Gossypium arboreum bickii*. LI Cui(Department of Environment and Economics, Shanxi Finacial and Economical University, Taiyuan 030012), ZHANG Bo-Jing(Department of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801), *CJEA*, 2001, 9(4), 35~38

Abstract The distribution, morphology and structure of nectary of a new cotton species named allotetraploid *Gossypium arboreum bickii* which was bred artificially in Shanxi Agricultural University are studied by using the technology of tissue section through Light Scanning Electron Microscope(SEM) and Transmission Electron Microscope(TEM). Results show that nectaries are distributed in both leaves and flowers, moreover, the structure of all nectaries are similar which are generally composed of secretory cell, stalk cell, foot cell, and subgland; the organelles appear abundant in the cell of nectary tissue, such as mitochondrions, ribosomes and endoplasmic reticula, and big and clear nucleus and nucleolus, showing that there are many active and vigorous metabolism in nectary tissue.

Key words *Gossypium arboreum bickii*, Nectary, Biocharacter

蜜腺是植物体上一种分泌糖液的外分泌结构,它们发生在植物体的花和营养体部分。据统计 80% 的被子植物中都有蜜腺,在一些裸子植物和少数蕨类植物中也有这种结构^[5]。蜜腺在植物体上分布十分广泛,除根以外植物体上其他所有部分都可能产生这类特殊腺体,而棉花具有蜜腺多、蜜期长、泌蜜多的特点。研究蜜腺在棉株上的分布、形态和结构,对探讨泌蜜规律,进而提高蜂蜜的产量和质量有一定意义。蜜腺的形态和位置在不同的科、属、种内存在一定差异,可为植物分类鉴定提供理论依据。

1 试验材料与方法

供试亚比棉是由山西农业大学于 1980 年用亚洲棉(*G. arboreum*)与野生比克氏棉(*G. bickii*)进行杂交得到异源二倍体杂种,后经过杂种染色体加倍技术获得可育的双二倍体。蜜腺的组织切片观察,叶蜜腺取叶背主脉蜜腺切取 0.36cm² 切块,花蜜腺取盛开花萼片切取 0.49cm² 切块,用 FAA(酒精浓度为 70%)固定液固定,乙醇系列脱水,石蜡包埋连续切片。花蜜腺、叶蜜腺纵切片厚度均为 6~8μm,番红→固绿对染,在 Olympus 显微镜下观察并摄影。蜜腺的 SEM 观察,叶蜜腺取幼叶、成熟叶、老叶的主脉蜜腺进行观察,均固定于 2.26mol/L 戊二醛-0.2mol/L 二甲胍酸钠缓冲液中 2~4h,系列酒精脱水,以醋酸戊异酯为中间液,在临界干燥仪中用液态 CO₂ 进行干燥,于离子测射仪上喷金,扫描电镜进行表面观察和拍片。蜜腺超微结构观察,开花盛期取成熟叶之中脉蜜腺,固定于 2.712mol/L 戊二醛二甲胍酸钠缓冲液中,10g/kg 锇酸二甲胍酸钠溶液作后固定,系列丙酮脱水,环氧丙烷作过渡液,EPON812 包埋剂包埋,LKBNo. V 切片机切片,厚度约为 500Å,醋酸铅和柠檬酸铅双染色,DXB₂-12 透射电镜观察、拍片。

2 结果与分析

2.1 叶蜜腺

* 山西省青年基金资助项目

收稿日期:2000-05-27 改回日期:2000-07-24

棉叶脉蜜腺位于叶背面叶脉上,离叶基约1cm处呈窝状凹陷,窝内有许多乳头状突起,但亚比棉子叶上通常无蜜腺,甚至在1~3个真叶上均无蜜腺,一般在三叶期后分化的真叶上均有蜜腺。大多数品种每片叶子有1~3个蜜腺,多者可达5个,有的则无蜜腺。以中裂片主脉蜜腺最大,泌物最多。在新鲜叶片中可见蜜腺呈白色,泌蜜盛期可见无色透明的蜜汁覆盖整个蜜腺,叶片衰老时蜜腺呈黑色。

叶蜜腺 SEM 观察。对亚比棉叶脉蜜腺扫描电镜观察结果表明,同一棉种的棉叶蜜腺形态基本相似,其外观多呈三角形或耳形(见图1~3),腺体密集其中。亚比棉叶蜜腺一般裸露,但有的蜜腺腔及外围有数量不等的茸毛生长(见图1)。棉叶蜜腺腺体表面为分泌细胞,幼叶腺体表面光滑呈饱满状(见图1),成熟叶蜜腺中有部分腺体表面开始出现凹陷,且腺体表面有少量菌丝缠绕(见图2),老叶蜜腺腺体破裂或者解体,表面完全被菌丝覆盖或与菌丝交织在一起(见图3)。腺体表面的这种变化是与其分泌功能有密切关系,一般幼叶和成熟叶均处于泌蜜盛期,而老叶蜜腺由于菌丝的侵入分解了腺体使其泌蜜量减少以至丧失,从蜜腺发育过程

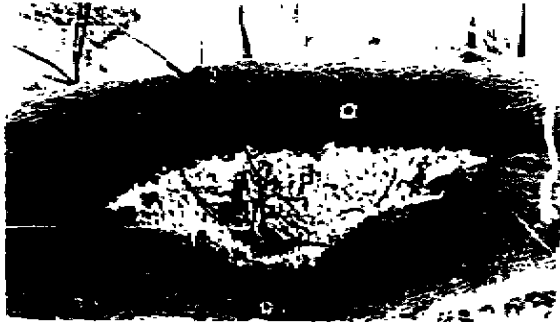


图1 棉叶蜜腺外观呈耳形,示幼叶蜜腺饱满(50.0 μm)

Fig. 1 Nectary on cotton leaf is ear in shape, showing the plump nectary on spice. 50.0 μm



图2 成熟叶蜜腺表面凹陷,有菌丝缠绕(89.0 μm)

Fig. 2 The surface of nectary on mature leaf is recessed, twisted with hyphae. 89.0 μm



图3 老叶蜜腺腺体完全受真菌侵蚀(152.0 μm)

Fig. 3 The aging nectary is completely infested by fungi. 152.0 μm

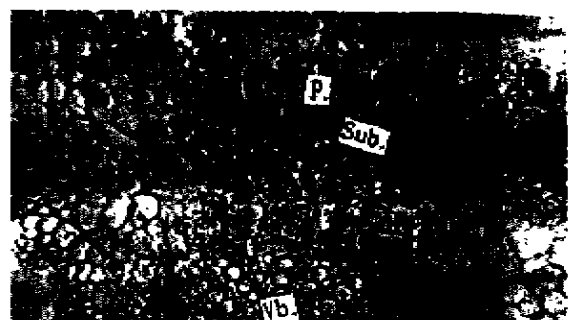


图4 叶脉蜜腺纵切,蜜腺呈方形凹陷,示蜜腺毛(P.),亚腺组织(Sub.),维管束(Vb.)(132.0 μm)

Fig. 4 Nectary on leaf vein is cut longitudinally, and nectary is tetragonal and recessed, showing nectar pili, subgland tissue, vascular bundle. 132.0 μm



图5 蜜腺毛纵切,示单个蜜腺毛由分泌细胞(Sec)、柄细胞(Stc)、足细胞(Fc)构成(132.0 μm)

Fig. 5 Nectary pili is cut longitudinally, showing that a single nectary pili is composed of secretory cell, stalk cell, foot cell. 132.0 μm



图6 叶蜜腺分泌细胞超微结构,示液泡(V.),细胞核(Nu.),细胞壁(Cw.)(6390.5 μm)

Fig. 6 The ultrastructure of secretory cell on leaf nectary, showing vacuoles, cell nucleus, cell wall. 6390.5 μm

来看,其表面形态与泌蜜功能的变化呈同步变化。蜜腺的颜色通常不同于邻近组织,其色泽随植物发育过程而变化。亚比棉叶蜜腺的颜色在形成初期呈淡绿色,成熟叶蜜腺呈白色,老叶蜜腺则呈黑色。蜜腺颜色在泌

蜜过程中随时间而变化,由于蜜腺无鲜艳色泽,故对蜜蜂的采蜜作用不大,叶蜜腺属于暴露型蜜腺,花蜜易受外界干扰且常被风干。

叶蜜腺的组织切片观察。亚比棉叶蜜腺呈方型或卵型凹陷,在凹陷底部有许多棒锤状蜜腺毛密集其中,在蜜腺毛基部与叶脉维管束之间是亚腺组织,蜜腺毛与亚腺组织共同构成蜜腺(见图4),成熟蜜腺的每个蜜腺毛均由分泌细胞、柄细胞和足细胞构成(见图5)。亚腺组织中接近蜜腺毛基部的4~5层细胞排列整齐,体积较小,核与核仁大,细胞质较浓厚;远离分泌细胞接近于维管束的多层细胞体积大,细胞质稀疏(见图4)。每个蜜腺毛在纵切面上是由7~22个分泌细胞和单细胞的柄细胞组成,柄细胞是一个体积较大的单个细胞(偶尔也有2个细胞),它被1~2个向外延伸的特化的表皮细胞所支持,柄细胞体积大、液胞大、细胞质稀疏。柄细胞以上均为分泌细胞,分泌细胞体积小,排列紧密,细胞质很稠密,细胞核大,细胞壁薄(见图5)。蜜腺毛的外壁有发达的角质层,并与基部细胞壁的角质层相连。在泌蜜期间分泌细胞顶端的角质层与细胞壁分离,形成程度不同的角质层下腔。从切片还可看出,柄细胞侧壁加厚而其横向壁仍为薄壁。



图7 叶蜜腺亚腺组织超微结构,示胞间连丝(Pd),细胞壁(Cw)。(6012.5×)

Fig. 7 The Ultrastructure of subgland tissue on leaf nectary, showing plasmodesmus, cell wall. 6012.5×

叶蜜腺超微结构的观察。透射电镜观察表明,组成蜜腺的所有分泌细胞、柄细胞和足细胞中各种细胞器均很丰富(见图6)。分泌细胞中细胞核与核仁大而清晰,线粒体、内质网、核糖体均很多,高尔基体相对较少。内质网和高尔基体产生许多囊泡,在原生质膜附近与质膜相互融合。分泌细胞中液胞一般较小呈分散状态,但也有一些细胞中存在大液泡,把细胞质挤向周缘。分泌细胞头部的2个细胞中有许多小液泡,也有稍大一些的液泡,散布于细胞质中。分泌细胞中有时会沉积一些电子密的物质,形成明显的暗-亮对比。柄细胞、足细胞中有较多的胞间连丝,柄细胞侧壁有凯氏带加厚,且细胞中液泡较大,内质网和囊泡尤其多。在亚腺组织中各种组织细胞器较为丰富,靠近蜜腺乳突基部的2~3层细胞体积较小且排列不规则,细胞质较浓,细胞核较大,细胞壁较薄且壁上有许多凹陷,凹陷处有胞间连丝形成通道(见图7),这种结构在运输中起重要作用。亚腺组织中接近叶脉维管组织的数层细胞中液泡逐渐变大,细胞质也十分稀薄,细胞体积增大,逐渐失去分泌细胞的特点。

2.2 花蜜腺

棉花属于多蜜腺植物,有叶脉蜜腺、苞叶蜜腺和萼片蜜腺。苞叶蜜腺位于苞叶外面的基部,在苞叶里面2片苞叶之间还有3个苞内蜜腺与苞外蜜腺交替排列,实际上是长在花萼外侧基部的萼外蜜腺,在萼片内侧的萼内蜜腺位于花萼内侧基部和花冠之间呈1圈乳头状突起。新鲜花中可见蜜腺呈白色,盛花期可见有透明的蜜汁聚积在花萼内侧基部。苞叶蜜腺和萼外蜜腺一般凹陷较浅,但亚比棉的这2种蜜腺完全消失,亚比棉的花蜜腺仅有萼内蜜腺。亚比棉萼内蜜腺属于隐蔽型蜜腺,蜜腺毛位于花萼内侧基部(见图8),蜜腺毛在花萼内侧形成1筒状圆环(见图9)。取鲜物观察可见蜜腺呈白色,乳头状突起排列在一整齐的平面上,分泌盛期可见无色透明的花蜜积聚在花萼与花冠之间,一般认为蜜腺分泌的这种糖液是对虫媒传粉的适应或与种的

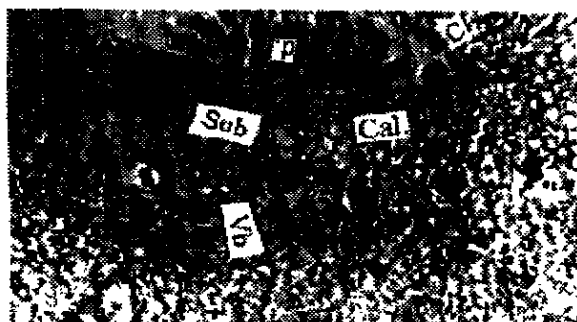


图8 亚比棉花部器官纵切,示花萼(Cal),花冠(C),蜜腺毛(P),维管束(Vb),亚腺组织(Sub)。(264.0×)

Fig. 8 The flower organ of *G. hickii* is cut longitudinally, showing calyx, corolla, nectar pit, vascular bundle, subgland tissue. 264.0×

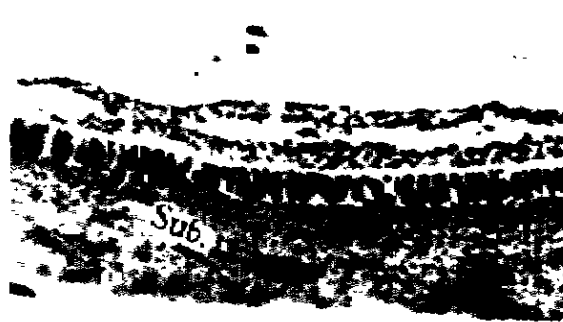


图9 亚比棉花部器官横切,示蜜腺毛、维管束(Vb)、亚腺组织(Sub)。(33.0×)

Fig. 9 The flower organ of *G. hickii* is cut transversely, showing nectar pit, vascular bundle, subgland tissue. 33.0×



图10 亚比棉萼内蜜腺, 示衰老的蜜腺毛(P.), 弯曲或断裂(66.0X)

Fig. 10 The nectary in calyx of *G. hirsuta*, showing aging nectar pile, bend or breaking, 66.0X

保存有关。但亚比棉是闭花授粉植物, 蜜腺对传粉并不起作用, 它可能纯粹是一种过剩的同化物质排出。从蜜腺的纵切面可见萼内蜜腺同叶蜜腺一样属于结构蜜腺, 即由多细胞的蜜腺毛和它下面的亚腺组织构成, 亚腺组织与来自花托通向花萼的维管束相邻, 蜜腺毛基本呈棒锤状在萼片内侧均匀密集排列(见图9)。亚比棉每个蜜腺毛是由12~24个分泌细胞、单细胞的柄细胞和1~2个足细胞组成, 柄细胞之下的足细胞(即特化的表皮细胞)并不向外延伸, 使得蜜腺毛排列在一整齐的平面上。所有基细胞仍具有一般表皮细胞排列整齐、紧密的外部特点(见图9), 但其内部的细胞质浓厚且核大, 而单个的柄细胞一般体积较大。分泌细胞中细胞质稠密, 细胞器丰富, 细胞体积较小, 大多数分泌细胞排列整齐, 胞间隙明显。亚比棉蜜腺毛表现为细而高, 衰老时许多蜜腺毛弯曲或断裂, 逐渐萎蔫, 失去分泌功能(见图10)。亚腺组织中近基部的4~5层细胞体积小, 排列较整齐, 细胞质较丰富, 有一定的胞间隙, 而靠近维管束的亚腺组织中细胞间隙更大, 液泡大, 细胞核小且被挤向胞壁处。

3 小结与讨论

结构是功能的基础, 由以上对亚比棉不同程度的解剖结构观察研究可知其结构与泌蜜功能的直接关系。蜜汁是由维管束中的韧皮部所提供, 它以前蜜汁的状态由韧皮部筛管运送到亚腺组织中, 亚腺组织细胞器特别丰富, 细胞壁具有高度特化的凹陷区域, 充满了胞间连丝。该结构为以前蜜汁从韧皮部到产蜜组织内的共质体为主要运输方式、非共质体为辅的运输转运途径提供了重要基础。柄细胞、足细胞丰富的胞间连丝, 光滑的内质网和囊泡也说明其转运功能。蜜汁进入腺细胞后可能积累在内质网、高尔基体等细胞器内, 以囊泡的形式与质膜融合, 排泄到原生质膜和细胞壁之间, 再通过多孔结构的细胞壁而泌出。腺体分泌细胞的内质网、高尔基体、线粒体、核糖体丰富, 核与核仁较大, 说明其代谢十分旺盛。SEM未观察到分泌细胞上有气孔存在, 推测蜜汁泌出胞壁后积累在角质层下腔, 最后可能以渗透方式通过角质层而泌出体外或通过外角质层的破裂而释放出分泌物。蜜源植物泌蜜的多少及蜜汁品质不仅受外界因素的影响, 且与内在因素即蜜腺的形态和结构有密切关系。亚比棉泌蜜多, 一是蜜腺多, 且叶片、花部均有; 二是棉花泌期长, 从初花期就能泌蜜, 7月上旬~8月下旬为泌蜜盛期, 泌蜜长达40~50d, 叶蜜腺泌蜜时间更长, 此外棉花蜜腺均呈棒锤状多细胞高度特化的蜜腺毛, 每个蜜腺毛都能独立进行加工、分泌工作, 大大增加了分泌面积。从其超微结构可见分泌细胞之间、柄细胞、足细胞以及亚腺组织中胞间连丝均很丰富, 且原蜜汁是由柄细胞以下3~5层亚腺组织直接提供, 泌蜜时运输途径较短, 胞间连丝多, 原蜜汁转化分泌速度较快是其泌蜜多的原因之一。Caspary R. 认为发生在花器官上的为花内蜜腺, 发生在气生的营养器官上的为花外蜜腺^[4]; Lukefahr M. J. 从生物功能的角度认为, 发生在花器官上且直接与传粉相关的为生殖蜜腺, 发生在花外部分和营养器官上与传粉无直接关系的为非生殖蜜腺, 现在一般指的花内蜜腺、花外蜜腺便是这种意义上的概念^[5];《西北蜜源植物及其利用》一书中将棉花花萼内侧基部的蜜腺称为真正的花内蜜腺, 而花萼外侧的蜜腺称为花外蜜腺^[1];柯贤港所著《蜜粉源植物学》中将蜜腺分为花蜜腺和花外蜜腺^[2]。由于亚比棉是闭花授粉植物, 花萼内侧蜜腺虽发生在花部, 但与传粉并无关系。故本试验认为蜜腺分类将蜜腺分为“花外蜜腺”和“花蜜腺”是合理的, 更能明确概括花器官组成范围内各部位的蜜腺。

参 考 文 献

- 1 中国农业科学院养蜂研究所编著. 西北蜜源植物及其利用. 银川: 宁夏人民出版社, 1986
- 2 柯贤港. 蜜粉源植物学. 北京: 中国农业出版社, 1993
- 3 Lukefahr M. J., Martin D. F., Meger J. R. Plant resistance to five Lepidoptera attacking cotton. J. Econ. Entomol., 1965, 586, 516
- 4 Caspary R. De nectariis S. Elverfridae(cited after behrens 14), 1848
- 5 Fahn A. Sectary tissue in plants. London, New York and San Francisco: Academic Press, 1979, 51~113