

唇形科植物腺毛发育及腺毛分泌功能的研究进展

吴 姝 菊, 于 丽 杰, 艾 燕

(哈尔滨师范大学 生命科学与技术学院, 黑龙江 哈尔滨 150025)

摘 要:唇形科植物的茎、叶和花等器官通常都着生具有分泌功能的腺毛,腺毛的功能和分泌的物质有着密切关系。现主要对唇形科植物的腺毛发育特点及腺毛分泌功能作以综述,以最新的视野阐明了该科植物的腺毛结构类型、功能和分泌物的分泌过程,为更好地利用唇形科植物资源提供了重要参考意见。

关键词:唇形科;腺毛;分泌

中图分类号:S 688 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2012)10-0194-03

唇形科(Labiatae)是世界性分布较大的科之一,全世界约有 220 属,3 500 余种。我国有 99 属 800 余种^[1]。中国东北唇形科植物共有 28 属 74 种 10 变种 6 变型^[2]。唇形科植物地上器官分布的腺毛(Glandular Hair)是挥发油合成和分泌的主要场所,腺毛在形态学上界定的含义是“具单细胞或由分泌细胞组成的多细胞头部的毛状体,并具一个非腺质的柄”^[3]。由于腺毛的分泌细胞可以分泌挥发油、多糖类等物质,这些物质具有广泛的用途,因此对唇形科植物腺毛的研究非常重要。而目前对唇形科植物的研究主要集中在分泌物成分的研究和利用上^[4-6],对腺毛的形态发育、结构及功能等方面开展的研究相对较少。实际上挥发油的产生、分泌过程和分泌物的成分与腺毛的分布、发育、类型及其结构等有直接关系,因此对该科植物腺毛发育、结构及功能的研究具有更重要意义^[9-10]。

1 唇形科植物的腺毛发育类型及分布特点

1.1 腺毛的发育类型

多数研究资料表明,唇形科植物主要存在 2 种腺毛:头状腺毛和盾状腺毛^[11]。头状腺毛由 1 个基细胞,1 个或几个柄细胞及 1、2 或 4 个状细胞组成。但水棘针(*Amethystea caerulea* L.)的头部分泌细胞是 8 个。盾状腺毛由 1 个基细胞、1 个短柄细胞和由多个分泌细胞排列成一层而形成的宽大头部,形如盾,故称盾状腺毛。大多数种的叶表面上都分布着 2 种或 2 种以上的腺毛,

如唇形科广布种细叶益母草(*Leonurus sibiricus* L.)的叶表面具 3 种不同类型的腺毛,即 2 个分泌细胞的头状腺毛、4 个分泌细胞的头状腺毛和 8 个分泌细胞的盾状腺毛。不同种属间腺毛的类型、分布和密度不同,所以可作为该科亚种间的分类特征之一^[12]。

1.2 腺毛的发育和分布特点

毛状体的原始细胞在叶原基尚呈乳状时候已可观察到,如在连钱草 *Glychma* 茎尖切片中^[13]。Werker 在研究 *Ocimum basilicum* L. 腺毛在叶表面的发育时发现,在 0.5 mm 长的幼叶上,在分散、未发育成熟的腺毛之间可以看到已充分发育成熟的腺毛;在 1.5 mm 长的幼叶上,一些盾状腺毛已经具有升高的角质层,盾状腺毛的基部已达最大直径^[14]。在整片叶子上,腺毛分化是不同步进行的,分化的过程也有差异。一般在靠近边缘和叶脉处,以及基部细胞保持分生状态较长,而在靠近顶端组织分化较快,腺毛间的间距也拉长。幼叶的基部毛浓密,在叶分生组织所在部位,有新生腺毛的原始细胞;当腺毛疏散地分布在叶表面后,观察不到早期未成熟的腺毛,这说明当叶子达到一定的大小,新腺毛的产生就停止了^[15]。

唇形科植物的茎顶端的叶原基和幼叶上,大部分腺毛是头状腺毛,在发育时间上要比盾状腺毛出现的早,在幼嫩器官表面的头状腺毛,随着腺毛的发育,其分泌功能在早期已经开始。由于头状腺毛在早期即开始分泌且分泌过程短暂,Werke 把这种类型的腺毛又称短命腺毛。盾状腺毛,即是 Werker(1993)描述的长命腺毛,在幼嫩的营养器官的表面出现要比头状腺毛稍晚,在整个器官的发育过程中都在不停地分泌,因此把这种类型的腺毛又称长命腺毛^[15]。

腺毛数目和叶子的大小呈正相关,即叶片越大,毛的总数越多,而毛的密度则和叶子长度的增加呈负相关,即叶越伸长腺毛的密度越小。在唇形科具腺毛的植物中,一般两面都有腺毛的分布,如 *Satureja thymbra* 的

第一作者简介:吴姝菊(1964-),女,硕士,副教授,现主要从事园林植物育种与栽培技术等研究工作。E-mail: shiju1965@yahoo.com.cn。

责任作者:于丽杰(1961-),女,博士,教授,研究方向为发育植物学及植物分子生物学。E-mail: yuijie1961@126.com。

基金项目:黑龙江省青年基金资助项目(Q97-8)。

收稿日期:2012-03-04

叶,两面密布腺毛和非腺毛^[16]。

2 腺毛的结构与功能

2.1 腺毛的光学结构

在光学显微镜下,唇形科的腺毛主要由基部、柄部和头部3部分构成。基部仅具1个基细胞,柄部由1至多个柄细胞构成,柄部细胞数为1个或1个以上的多为头状腺毛类,柄部细胞仅为1个的为盾状腺毛类。腺毛的头部细胞为分泌细胞,数目不定,一般有1、2、4、8、12、14、16、20、21不等。头状腺毛的头部分泌细胞数目分别为1、2、4个,一般不超过4个,极个别为5个或3个。盾状腺毛的头部分泌细胞数目在4个以上,不同种数目不同。盾状腺毛因分泌细胞数目不同,其排列方式也不同。当分泌细胞数为4个时,呈十字排列。当分泌细胞数为8个时,呈辐射状排列。当分泌细胞数为12或更多时,则分成内外2轮排列,内环常为4个呈十字排列的中央细胞,偶为5、6个;外环为周围细胞,8个或更多的周围细胞呈辐射排列包围着中央细胞^[13]。

盾状腺毛的基细胞多为1个,在平行于叶表面的切片上观察由13~19个辐射状排列的表皮细胞所包围。头状腺毛的柄细胞形状不一,盾状腺毛的柄细胞则呈扁平圆盘状。柄细胞的整个边壁完全角质化,是有分泌功能的毛状体中存在的普遍现象^[17]。

2.2 腺毛的功能

2.2.1 腺毛的分泌功能 腺毛的功能和其分泌的物质有密切关系。唇形科植物分泌物有两大类,一类是亲脂类物质,占比重较大,如:萜类、脂类、芳香族类等,都是精油成分。盾状腺毛主要分泌亲脂类物质,头状腺毛的分泌物除亲脂类物质还有多糖类物质。如:薄荷属(*Mentha*)植物地上部分分布着大量的头状腺毛,这些腺毛产生着精油,油中成分主要由单萜类及部分半萜类,其类型为醇、酮、酯、萜烯、萜烷,以及它们的旋光、立体、顺反异构体等有十余种^[18]。

2.2.2 腺毛的保护功能 无论是植物的营养器官还是繁殖器官,其幼嫩时都最易受到啃食者的啃食,也最易受到病原微生物的攻击,充分分化的成熟部位对外界侵害的抵抗能力增强。在器官发育早期主要由头状腺毛起保护作用,头状腺毛其所释放在器官表面的分泌物主要起驱虫剂的作用。在器官发育后期盾状腺毛接替头状腺毛起保护作用,在整个器官的发育过程中盾状腺毛都在不停地分泌,对啃食者造成威胁。唇形科植物花的一些部位也分布着不同类型的腺毛。如花萼的外部常常分布着各种类型的腺毛,并且非常的浓密,这些腺毛的功能同营养器官上的腺毛相似。这样,花萼可以对花内各部在花的整个发育过程中起着保护作用。在一些种中,也有花冠、雄蕊和雌蕊暴露于花萼外的,有的花冠的外侧也有长腺毛,这些腺毛的功能也是在遇到侵害时释放抵御的分泌化合物^[13]。

2.2.3 腺毛的促生殖功能 有一些唇形科植物在花冠

内分布着各种类型的腺毛,能分泌出大量的化合物分子,这些化合物分子是香油精和多糖的主要成分。Dafi在观察具有香气的唇形科种类中,发现在子房的基部都有1个蜜腺,唇形科植物花传粉主要靠蜜蜂,但蜜腺本身不能放出香气,因此也就对蜜蜂无吸引作用。这时腺毛分泌的化合物分子极可能对蜜蜂有一定的吸引作用,香油精散发出的香气和腺毛分泌的多糖都可以吸引蜜蜂,以制造异花授粉的机会。可以确定,分布在花的各个部位上的腺毛具备2种功能,既吸引授粉者又避免啃食者。

3 腺毛的分泌过程

3.1 分泌物的合成场所

有关脂类物质在分泌细胞内的合成部位一直在争论中,大多数学者认为质体是脂类物质合成的主要位点。于丽杰等^[16]对白花罗勒(*Ocimum basilicum* L.)盾状腺毛分泌过程的观察结果表明,在分泌开始阶段,质体内就已积累了大量的黑色嗜锇物质,在分泌期,液泡中还出现了体积较大的黑色嗜锇物质和细胞器残余物,同时,细胞质中也存在许多小的嗜锇颗粒,这些嗜锇物质与质体内嗜锇物质电子致密度一致,从观察结果分析,液泡中和细胞质中的嗜锇物质可能是从质体中释放出来,据此,认为质体可能是脂类物质的最初合成场所。

尽管有很充分的证据说明质体参与了唇形科腺毛的分泌过程,但是,其它细胞器或细胞质也可能参与了这一过程。

于丽杰^[13]通过透射电子显微镜还观察到,在分泌过程中核的形态也发生了相应的变化,在腺毛形成时,细胞核保持了一个较规则的形状,而在分泌后期,细胞核的形状变得不规则。此外,还发现了内质网与核膜相连的现象,认为细胞核不仅对质体的发育和分泌活动有着重要的影响,同时也有可能直接参与了分泌物的合成。此外,她还推测,质体、高尔基体和线粒体均有可能与分泌物的合成有关^[13]。

3.2 分泌的途径

嗜锇物质是分析分泌物合成、运转及分泌的重要依据。根据嗜锇物质在细胞中的分布情况,郑宝江等^[19]认为分泌物向细胞外分泌可能有2种方式:一是质体直接分泌到细胞质中的小的嗜锇颗粒,它们可能通过细胞质的循环运动,到达质膜附近与质膜结合,通过胞吐作用到达细胞壁和细胞膜的间隙中,然后再以分子的形式透过细胞壁到达角质层下间隙;二是指质体分泌到液泡中的嗜锇物质,经过液泡的加工,变成小分子的物质,然后通过内质网或细胞质运送到质膜,通过渗透作用穿过细胞壁到达角质层下间隙^[19]。

头状腺毛的分泌物质可以在很薄的、升高了的角质层所形成的角质层下间隙里先行积累,而后由于外界各种压力使角质层出现裂缝而释放至器官的表面。盾状腺毛的分泌物质呈珠滴状和乳浊液状,逐渐由分泌细胞

分泌到由贴附在细胞壁最外层的角质层升高所形成的角质层下间隙中去。薄薄的角质层上具有不易观察到的小孔,香精油的化合物分子可以通过这些小孔散发出来,或者通过碰撞使角质层产生裂缝而散发出来^[20]。

4 唇形科植物腺毛研究中存在的问题

目前,对唇形科植物腺毛的研究比较少,几乎处于停滞状态,多数研究集中在挥发油成分的研究和利用上^[21-24]。

对该科植物腺毛的发生、发育和结构的研究只是处于个性水平上,缺乏对唇形科植物腺毛的系统性研究。唇形科植物腺毛多样性和形态上的差异,在分类学上对鉴定唇形科植物及从系统进化的研究上具有重要学术价值,但目前尚没有关于依据腺毛类型及在形态上的差别来推断该种群间的系统演变及亲缘关系的研究报导。对该科植物腺毛发生、发育类型以及类群间相关性进行深入研究,并对唇形科腺毛进行系统分类和命名都是很重要的,对唇形科分类和系统进化研究有重要辅助价值。

另外,对腺毛的类型与挥发油成分的相关性研究仍属空白,如:不同类型腺毛所分泌的挥发油在化学成分上的差异;相同类型的腺毛所分泌的挥发物质的化学组成是否相同或相近;相同形态学类型的腺毛,在同种植物的不同器官上出现是否会生成相同的化合物并以相同的比例出现等,因此对分泌物的化学成分与腺毛的结构间的相关性尚需要研究探讨。对影响腺毛分泌的因素的研究也很少,对分泌物的分泌过程和分泌机制研究还需定论,对香精油合成机理、合成时间、合成地点,以及相关影响因子的分析研究仍需深入,开展对这些问题的研究,对提高唇形科植物资源的利用率有重要指导意义^[25]。

参考文献

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志[M]. 北京:科学出版社,1977.
- [2] 傅沛云. 东北植物检索表[M]. 第2版. 北京:科学出版社,1995:556-576.
- [3] 王伏雄,胡玉熹. 植物学名词解释—形态结构分册[M]. 北京:科学出版社,1982.
- [4] 吴志凭,彭丽. 桂林西瓜霜中薄荷脑及冰片的气相色谱分析[J]. 中草药,1992,23(12):630-634.
- [5] 许美娟,熊斌,程培元,等. 白柔毛香茶菜化学成分的研究[J]. 中国中药杂志,1992,17(4):228-230.
- [6] 杨学俭,李双琢,贾淑兰,等. 蓝萼香茶菜微量元素的测定[J]. 中国医药杂志,1990,15(7):42-44.
- [7] 藏友维,马冰如,多裂叶荆芥穗挥发油的化学成分的研究[J]. 中国中药杂志,1989,14(9):32-33.
- [8] 张卫明,刘月秀,王红,紫苏叶的成分分析与利用初探[J]. 中国植物野生资源,1998,17(2):32-33.
- [9] 黄珊珊,廖景平,唐源江. 唇形科植物腺毛分泌及研究进展[J]. 热带亚热带植物学报,2005,13(5):452-456.
- [10] 阎先喜,胡正海. 紫苏腺毛的形态结构和发育的研究[J]. 西北植物学报,1997,17(5):18-21.
- [11] 阎先喜,胡正海. 紫苏腺毛的形态发生研究[J]. 武汉植物学研究,1998,16(4):294-298.
- [12] 闫先喜,王晓理,胡正海. 薄荷叶两种腺毛的发育解剖学研究[J]. 山东农业大学学报(自然科学版),2000,31(2):157-160.
- [13] 于丽杰. 唇形科腺毛发育形态学研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,1999.
- [14] 于丽杰,崔继哲,张大维,等. 中国东北植物叶毛状体的发育形态学研究:I. 连钱草毛状体的发育形态学[J]. 植物研究,1996,16(4):496-499.
- [15] Werker E,Putievsky E,Ravid U,et al. Glandular hairs and essential oil in developing leaves of *Ocimum basilicum* L. (Lamiaceae)[J]. Annals of Botany,1993,71:43-45.
- [16] 于丽杰,崔继哲,张大维,等. 野薄荷叶腺毛的发育形态学研究[J]. 植物研究,1997,17(1):75-78.
- [17] 郑宝江,于丽杰,邢怡,等. 兰花鼠尾草(*Salvia farinacea* Benth.)两类腺毛发育过程中超微结构的研究[J]. 植物研究,2002,22(1):23-28.
- [18] 俞桂新. 薄荷属植物化学分类学研究及其意义[J]. 中草药,1991,22(11):519-525.
- [19] 郑宝江,于丽杰,邢怡,等. 白花罗勒(*Ocimum basilicum* L.)盾状腺毛分泌过程的超微结构研究[J]. 植物研究,2002,22(2):176-180.
- [20] 阎先喜,胡正海. 薄荷盾状腺毛分泌过程的超微结构研究[J]. 西北植物学报,1998,18(2):256-261.
- [21] 潘炯光,徐植灵,吉力,等. 白苏挥发油的化学研究[J]. 中国中药杂志,1992,17(3):164-165.
- [22] 郑尚珍,吕润海,沈序维,等. 半边苏精油化学成分的分析[J]. 中草药,1990,21(5):44-45.
- [23] 俞桂新. 薄荷属植物化学分类学研究及其意义[J]. 中草药,1991,22(11):519-525.
- [24] 杨瑞萍,戴克敏. 薄荷属4种栽培植物挥发油的含量[J]. 中草药,1990,21(7):12-14.
- [25] 胡凤莲. 11种唇形科药用植物叶表及腺毛的形态比较[J]. 安徽农业科学,2009,37(20):9467-9469.

Research Progress of Labiatae Plant Trichome Development and Trichome Secretion Function

WU Shu-ju, YU Li-jie, AI Yan

(College of Life Science and Technology of Harbin Normal University, Harbin, Heilongjiang 150025)

Abstract: Some organs of Labiatae plant, such as stems, leaves and flowers, are often born with glandular hairs. The function of glandular and the secretion of substances are closely related. The Labiatae trichome development characteristics and trichome secretion functions were reviewed in this paper. The Labiate plants glandular structure type, function and the secretory process of secretion were elucidated, some references for the use of Labiatae plants resources were provided.

Key words: Labiatae; glandular hairs; secretion