

## 菱的腺毛发育及分泌活动的超微结构研究

罗玉明<sup>1</sup>, 丁小余<sup>2</sup>, 杨晋彬<sup>1</sup>, 施国新<sup>2</sup>

(1. 淮阴师范学院 生物系, 江苏 淮安 223300; 2. 南京师范大学 生命科学学院, 江苏 南京 210097)

**摘要:** 菱的腺毛由单列圆筒状细胞组成, 具有短暂的分泌功能。它们起源于叶片远轴面、叶柄的表皮细胞以及苗端茎轴、花柄的表皮细胞。处于分泌期的腺毛细胞其胞质浓厚, 液泡化程度小, 细胞具丰富的线粒体、高尔基体。腺毛丧失了分泌功能后即发育成为表皮毛。粘液物质由高尔基体分泌小泡携带至腺毛细胞侧壁, 经胞吐与渗透结合的方式分泌至细胞外, 粘液的化学成分主要为多糖。

**关键词:** 菱; 腺毛; 发育; 分泌活动; 超微结构

**中图分类号:** Q944.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2006)04-0352-04

## Studies on the development of glandular hairs in *Trapa bispinosa* and the ultrastructure during their secretory activity

LUO Yu-ming<sup>1</sup>, DING Xiao-yu<sup>2</sup>, YANG Jin-bin<sup>1</sup>, SHI Guo-xin<sup>2</sup>

(1. Department of Biology, Huaiyin Teachers College, Huai'an 223300, China; 2. College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China)

**Abstract:** The glandular hair of *Trapa bispinosa* Roxb consisted of only one row of cylindrical cells with secretory function. The hairs originated from the epidermis cells of the stem axis, the petiole, the floral shoot and abaxial surface of the young leaves. Cells of the glandular hairs possessed dense cytoplasm during the secretory period, but the vacuoles were very small. There were abundant mitochondria, Golgi bodies in those glandular hairs. The mucilage was carried to the edge of the cells by the vesicles from the Golgi bodies. The mucilage was secreted extracellularly by either exocytosis and ecrine secretion. The mucilage was tested to be composed of polysaccharides.

**Key words:** *Trapa bispinosa*; glandular hairs; development; secretory activity; ultrastructure

菱(*Trapa bispinosa* Roxb.)分布于我国华东、华中及西北各省的池塘湖泊中, 具有较高的经济价值, 并在维持水体生态平衡过程中发挥重要作用。国内外学者曾对菱属植物的形态结构、幼苗的发育及结构、胚胎发育、孢粉及生物化学等方面进行了研究, 总结出了菱属植物各器官发育的规律, 并探讨了该属植物的系统演化地位(王守珠, 1983; 罗玉明等, 2002; 傅家瑞, 1954; 严素珍等, 1992, 1994; 宋秀珍

等, 1981; Ram, 1956)。然而, 对于菱及其它菱属植物普遍存在的表皮毛的发生以及结构与功能, 前人的研究中却未见报道。腺毛为水生植物中普遍存在的表皮毛(Fahn等, 1990), 在不同水生植物中, 腺毛的形态结构、发育规律、分泌过程以及生态作用均有所不同。本研究以菱为代表, 研究菱属苗端普遍存在的表皮腺毛的发育及活动规律, 以进一步阐明表皮毛在菱属植物生长发育过程中的作用。

收稿日期: 2005-05-23 修回日期: 2005-11-29

基金项目: 江苏省教育厅自然科学基金资助项目(02KJD180009)[Supported by Natural Science Foundation of Education Department of Jiangsu Province(02KJD180009)]

作者简介: 罗玉明(1963-), 男, 江苏涟水人, 副教授, 主要从事结构与发育植物学研究。

## 1 材料与方 法

试验用菱选自江苏洪泽湖圩区,菱种秋季采回,埋于淮阴师范学院室外培养池中越冬。在 2002~2003 年 4~6 月间,每隔 7 d 对菱营养芽进行采样。采样时间为上午 9:00~11:30。

光镜观察材料用 FAA 固定,经石蜡包埋制成连续切片,厚 6~7  $\mu\text{m}$ 。用 PAS 法加铁矾-苏木精染色(李正理,1987)。Olympus-BH 型光镜下检视并摄影。电镜观察材料用 4%的戊二醛及 1%的锇酸溶液双重固定,各级丙酮脱水,Epon-812 包埋,LKB 超薄切片机切片,醋酸双氧铀和柠檬酸铅双重染色,Hitachi-2 透射电镜下观察。

## 2 观察结果

### 2.1 腺毛的形态发生及显微结构

菱的腺毛主要分布于苗端第 4 至第 7 间隔期所形成的幼叶叶片的远轴面以及叶柄、茎轴、花柄的表皮上。

在菱的营养苗端纵切片上以及幼嫩茎轴的横切片上,可观察到菱的腺毛通常由 6~11 个单列圆筒状细胞组成,无头细胞、柄细胞或基细胞之分。由于菱各部分的腺毛形态结构及发生都相同,因此本研究仅以幼叶的表皮腺毛为例进行描述。当菱的幼叶生长至约 275  $\mu\text{m}$  长时,其远轴面的腺毛发生。同时在离生长锥顶端约 850  $\mu\text{m}$  的幼茎茎轴表皮上也可观察到腺毛的发生。菱的腺毛生长方向大多垂直于所着生的植物器官表面,但有些与所着生的植物器官表面成一定的角度,为负向地性生长状态。在幼叶上,腺毛母细胞是由腺毛发生处的表皮原细胞垂直向外突出,体积增大后形成的。其细胞质浓厚,细胞核、核仁大而显著,核仁染色较深。腺毛母细胞形成后,其突出的部分向外延伸。当腺毛母细胞突起高达 4.5  $\mu\text{m}$  时,腺毛母细胞中的细胞核便由原来的表皮原位置转移到母细胞突起内(图版 I:1,2)。接着,腺毛母细胞便开始横向有丝分裂,产生了大小相似的 2 个圆筒状子细胞。后来,2 个子细胞再经多次横向分裂后,便形成了由 6~11 个单列圆筒状细胞组成的腺毛(图版 I:3,4)。菱的腺毛形成后,便开始了分泌活动,其分泌产物为无色透明的粘液。粘液主要积累于营养苗端的生长锥及幼叶、幼

茎的表面,手摸有滑腻感,但与莼菜、苕菜相比,其粘液分泌量较少。在 PAS 反应中可以观察到粘液显红色。由于菱的营养苗端被薄薄的粘液层包围,所以水流无法进入营养芽中,从而使苗端细胞的分裂、生长、分化及分泌活动处于一个相对稳定的环境中。

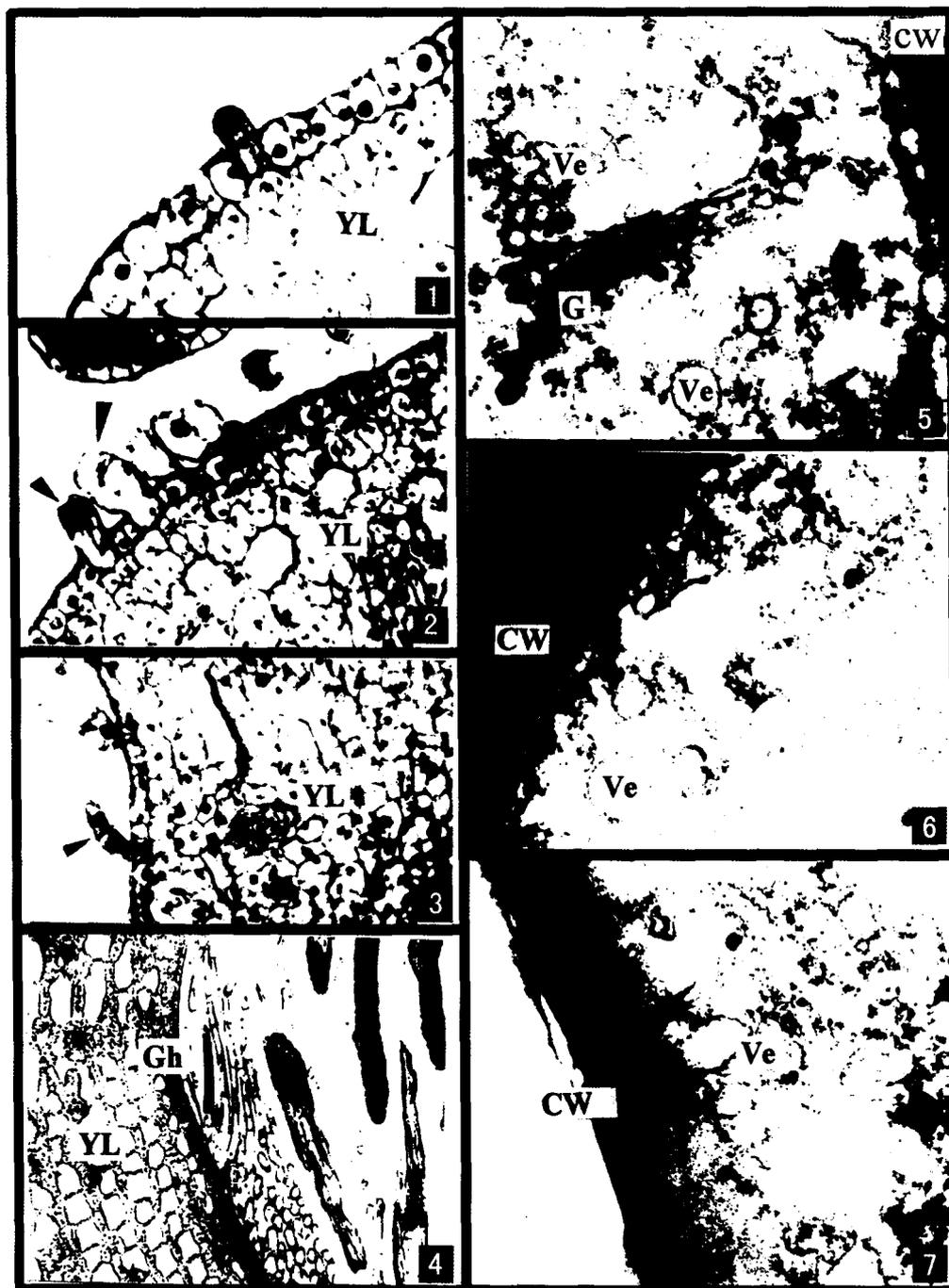
菱的腺毛仅在形成后的短暂时间内具有分泌功能,在离生长锥较远的茎轴表面以及生长锥下第 7 间隔期的幼叶上,腺毛的分泌功能已经丧失。此时腺毛各细胞液泡化显著,核及核仁在细胞中所占体积较小,腺毛周围无粘液分布,它们实际上已转变成成为不具分泌功能的表皮毛。由于腺毛分泌物经 PAS 反应鉴定为阳性,Feiling 反应为阴性,反映其成分主要为糖类。

### 2.2 腺毛分泌活动的超微结构观察

在透射电镜下,处于分泌期的菱腺毛细胞,其细胞核大而显著,核仁明显。细胞质非常浓厚,具有丰富的细胞器,液泡化程度较低。细胞内具有发达的高尔基体、线粒体,还具较多的粗面内质网和质体,质体中有较大的淀粉粒。腺毛细胞中粗面内质网大多与细胞壁平行排列于细胞质中,或呈分散状态分布。线粒体多为圆形,通常与高尔基体、质体及内质网相伴分布于胞基质中。线粒体脊比较发达,表明腺毛细胞正进行着旺盛的代谢活动。腺毛分泌旺期,高尔基体不仅数量较多,其槽库可多达 5~6 个,而且在成熟面可观察到大量的由高尔基体槽库膨大形成的分泌小泡(图版 I:5)。这些小泡携带着高尔基体分泌产物,刚开始游离于胞基质中,以后便向腺毛侧壁的质膜移动(图版 I:6)。当这些分泌小泡与细胞壁内的质膜汇合后,便释放出内含物,完成了分泌过程(图版 I:7)。在腺毛完成分泌活动后,腺毛的侧壁因积有分泌物而略呈膨胀状态,此时,腺毛细胞内所积累的淀粉粒降解,反映淀粉粒是腺毛产生分泌物的主要原料。

## 3 讨论

关于菱存在具有短暂分泌功能的表皮毛的事实,前人在研究菱属植物的结构及发育过程中未见报道(宋秀珍等,1981;严素珍等,1992,1994)。菱腺毛的分布具有一定的规律性,主要分布于幼茎、叶柄、花柄的表面及叶片的远轴面。丁小余等(1996)曾研究过苕菜腺毛的分布规律,并认为腺毛主要局限于苗端第 2 至第 5 间隔期所形成的幼叶的近轴面上,而在幼茎以及较成熟的叶及花部其它部位的表



图版 I CW. 细胞壁; G. 高尔基体; Gh. 腺毛; Ve. 分泌小泡; YL. 幼叶。1. 幼叶横切面, 示表皮细胞中的腺毛母细胞(箭头所指),  $\times 132$ ; 2. 幼叶横切面, 示表皮上多处发生腺毛(箭头所指),  $\times 132$ ; 3. 幼叶纵切面, 示多细胞的腺毛正在形成,  $\times 66$ ; 4. 幼叶纵切面, 示多细胞的腺毛已经形成,  $\times 33$ ; 5. 示分泌期腺毛细胞高尔基体产生了许多分泌囊泡,  $\times 25\ 000$ ; 6. 示高尔基体产生的囊泡向细胞壁移动,  $\times 25\ 000$ ; 7. 示囊泡与细胞壁结合, 释放分泌物质,  $\times 25\ 000$ 。

Plate I CW. cell wall; G. Golgi body; Gh. glandular hair; Ve. vesicle; YL. young leaf. 1. The transverse section of the young leaf, showing the initial cell of the glandular hair in the epidermis (arrow),  $\times 132$ ; 2. The transverse section of the young leaf, showing the initiation of the glandular hair in several sites of the epidermis (arrow),  $\times 132$ ; 3. The transverse section of the young leaf, showing the developing glandular hairs (arrow),  $\times 66$ ; 4. The longitudinal section of the young leaf, showing the mature glandular hairs,  $\times 33$ ; 5. Showing the formation of many vesicles from the Golgi body of the glandular hair cell,  $\times 25\ 000$ ; 6. Showing the transfer of the vesicles towards the cell wall,  $\times 25\ 000$ ; 7. Showing the vesicles joining the cell wall and releasing its content,  $\times 25\ 000$ .

皮上均未发现有腺毛存在。施国新等(1991)在研究莼菜腺毛时发现其腺毛的分布较广,在幼茎、花柄及嫩叶的远轴面上均有分布。显然,菱腺毛的分布与苕菜腺毛的分布不同,而与莼菜腺毛的分布规律类似。菱的腺毛通常在完成短暂的分泌功能后则完全成为一种表皮毛的结构。这时,叶片、叶柄、茎等器官不再需要粘液的保护,其表面密被已丧失了分泌功能的表皮毛。

施国新等(1991)通过研究莼菜的腺毛认为:莼菜腺毛属粘液毛,具头细胞与柄细胞分化。Fahn等(1990)认为粘液毛通常由1个多列细胞的头和1个柄细胞组成。丁小余等(1996)所研究过的苕菜腺毛却是由单列细胞组成的不分支的毛状体,与Fahn和施国新等描述的腺毛结构均不相同。本文所研究的菱腺毛的形态与苕菜腺毛相似,而与莼菜腺毛不同。菱腺毛在执行了短暂的分泌活动后,即丧失其分泌功能。腺毛在结束分泌活动后,并不象苕菜腺毛那样萎缩或象莼菜腺毛那样在顶端细胞脱落后由基细胞发育成为吸水器(陈维培等,1992),而是整个发育成为表皮毛,始终存在于其着生的器官表面。作者认为,菱腺毛所分泌的粘液总是存在于营养苗端,与苕菜、莼菜等浮水植物粘液分布规律相似。但是,值得注意的是,菱腺毛的分泌功能是短暂的,分泌量较苕菜、莼菜少。这可能与菱的营养苗端能迅速伸至水面暴露于空气中有关。

丁小余等(1996)曾通过研究苕菜腺毛的分泌活动认为:在苕菜腺毛的分泌期间,粗面内质网、高尔基体、多膜体均参与了分泌活动。而施国新等(1991)认为莼菜腺毛分泌旺盛,细胞中的高尔基体非常活跃,但粗面内质网并未参与粘液的分泌活动。Kristen(1977)、Unzelman等(1974)认为在分泌过程中高尔基体主要合成多糖,“蛋白质—碳水化合物”性质的粘液是由高尔基体和粗面内质网共同参与分泌的。如前所述,菱腺毛分泌期仅发现高尔基体较活跃,产生大量分泌小泡,参与分泌活动,而没有粗面内质网的参与,因此与莼菜腺毛的分泌过程相似,而与苕菜腺毛的分泌过程不同。在菱腺毛的分泌过程中,高尔基体将来自于淀粉粒中的碳源转化为多糖性粘液,以产生分泌小泡的形式,通过胞基质将分泌小泡运送至质膜,并与之汇合并释放出内含物,从而完成了分泌活动。分泌小泡所携带的粘

液物质经胞吐作用进入细胞壁,然后再缓慢渗透到细胞外,故分泌期腺毛细胞的侧壁略呈膨胀状态。

### 参考文献:

- 王守珠. 1983. 中国水生维管植物图谱[M]. 武汉:湖北人民出版社:528—529.
- 李正理. 1987. 植物制片技术[M]. 第三版. 北京:科学出版社.
- 宋秀珍,胡家棋,方兆登. 1981. 关于南湖菱的生物学特性和栽培技术的初步探讨[J]. 浙江农业科学,6:302—304.
- Fahn A. 吴树明,刘德仪(译). 1990. 植物形态解剖学[M]. 天津:南开大学出版社:160—168.
- Chen WP(陈维培),Zhang SM(张四美). 1992. Comparative leaf anatomy of Nymphaeaceae(睡莲科叶的比较解剖)[J]. Acta Phytotax Sin(植物分类学报),30:415—422.
- Ding XY(丁小余),Shi GX(施国新),Chen WP(陈维培). 1996. Studies on the development of glandular hairs in *Nymphoides peltatum* and the ultrastructure during their secretory process(苕菜腺毛的发育及其分泌过程的超微结构研究)[J]. Acta Bot Sin(植物学报),38(6):426—430.
- Fu JR(傅家瑞). 1954. A preliminary study on “ling”( *Trapa bicornis* Osbeck) and its cultivation in canton and its vicinity (广州菱的研究和栽培概况)[J]. Acta Bot Sin(植物学报),3(1):56—81.
- Kristen U. 1977. Auffällige ER-konfiguration in protein-polysaccharide-schleim-sezernierenden pflanzlichen drüsen [J]. Planta,133:161—167.
- Luo YM(罗玉明),Ding XY(丁小余),Shi GX(施国新). 2002. Ultrastructural study on the origin and development of the plastids in the shoot axis of *Trapa acornis*(南湖菱苗端茎轴质体起源与发育的超微结构研究)[J]. Guihaia(广西植物),22(3):246—248.
- Ram M. 1956. Floral morphology and embryology of *Trapa bispinosa* Roxb. with a discussion of the systematic position of the genus[J]. Phytomorphology,6:312—323.
- Shi GX(施国新),Xu XS(徐祥生),Wang W(王文),et al. 1991. Studies on the development and ultrastructure of the glandular hairs in *Brasenia schreberi* Gmel(莼菜腺毛的发育及其超微结构研究)[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin(西北植物学报),11(1):29—36.
- Unzelman J M,Healey P L. 1974. Development, structure and occurrence of secretory trichomes of *Pharbitis*[J]. Protoplasma, 80:285—303.
- Yan SZ(严素珍),Xu XS(徐祥生),Chang FC(常福辰),et al. 1994. Growth and morphological structure of *Trapa acornis* seedlings(南湖菱的生长及其形态结构)[J]. Acta Bot Sin(植物学报),36(增刊):67—72.
- Yan SZ(严素珍),Xu XS(徐祥生). 1992. A study on the root system of *Trapa acornis* Nakai(南湖菱根系的研究)[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin(西北植物学报),12(3):218—223.