

猪笼草叶表皮及腺体的微形态特征

陈 燕¹, 唐晓山², 成夏岚¹, 陈华盛¹, 郑小林^{1,3,*}

(¹湛江师范学院生命科学与技术学院, 广东湛江 524048; ²湛江师范学院电镜室, 广东湛江 524048; ³浙江工商大学食品与生物工程学院, 杭州 310035)

摘 要: 利用光学显微镜和扫描电镜观察了猪笼草 [*Nepenthes mirabilis* (Lour.) Druce] 变态叶的表皮特征。结果表明: (1) 叶片、瓶状体和瓶盖表面均具气孔器和星状毛, 表皮细胞形态相似; (2) 瓶盖下表皮和瓶状体下部内表皮密布腺体; 瓶盖下表皮的腺体圆形并平覆于表皮上; 瓶状体下部内壁腺体由“头部”和“外被”组成, 并隆起于表皮上; (3) 瓶状体口缘由纵向的细棱组成, 细棱之间具袋状横纹; (4) 瓶状体上部的内表皮平滑, 表面形成拒水蜡层。

关键词: 猪笼草; 叶表皮; 腺体; 微形态

中图分类号: S 68

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2011) 04-0777-06

The Micro-morphological Feature of Leaf Epidermis and Gland of *Nepenthes mirabilis*

CHEN Yan¹, TANG Xiao-shan², CHENG Xia-lan¹, CHEN Hua-sheng¹, and ZHENG Xiao-lin^{1,3,*}

(¹School of Life Science and Technology, Zhanjiang Normal University, Zhanjiang, Guangdong 524048, China;

²Department of Scanning Electron Microscopy, Zhanjiang Normal University, Zhanjiang, Guangdong 524048, China;

³College of Food Science and Biotechnology, Zhejiang Gongshang University, Hangzhou 310035, China)

Abstract: Epidermal features of the modified leaf of *Nepenthes mirabilis* were observed with a light microscope and a scanning electron microscope (SEM), respectively. The results were as follows: ① Stomata and stellate trichome were presented in the epidermis of leaf, pitcher and pitcher lid, and shape of all epidermal cells was similar. ② The round glands existed densely in lower epidermis of pitcher lid, while glands, as “head” and “cover”, humped in inner epidermis of bottom pitcher. ③ The peristome of pitcher consisted of longitudinal ribs, and corsswise bursiform markings occurred among the ribs. ④ The inner epidermis of upper pitcher was smooth and coated with a water-resistant wax layer.

Key words: *Nepenthes mirabilis*; leaf epidermis; gland; micro morphology

猪笼草属 (*Nepenthes*) 植物有 70 多个野生种 (Boulay et al., 2000)。我国仅有猪笼草 [*Nepenthes mirabilis* (Lour.) Druce] 1 种, 分布于海南省和广东省南部等地 (陈封怀和吴德邻, 1998)。猪笼草为多年生攀援状亚灌木或匍匐蔓生草本, 茎长 1 ~ 20 m; 叶互生, 由叶柄、叶片、卷须、瓶状体和瓶盖 5 部分组成, 卷须、瓶状体和瓶盖是部分叶片的变态; 瓶状体猪笼状, 内贮存分泌液 (约占瓶体容积的 1/3), 分泌液粘稠度大, 气味芳香, 能麻痹和消化捕捉到的昆虫 (Amigase et al., 1969;

收稿日期: 2011 - 01 - 11; 修回日期: 2011 - 03 - 24

基金项目: 广东省科技计划项目 (2008B020300001)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: zheng9393@163.com)

Giusto et al., 2008)。

猪笼草属 (*Nepenthes* spp.) 植物独特的食虫现象一直受到人们的关注。国外学者对该属植物的捕食机制及捕食种类 (昆虫) 进行了大量的研究 (Owen & Lennon, 1999; Riedel et al., 2003; Bohn & Federle, 2004; Bauer et al., 2008)。但猪笼草 (*Nepenthes mirabilis*) 的显微结构报道较少, 吴钊等 (2000) 观察了叶片的解剖结构, Adam 和 Omar (2002) 报道了消化腺的形态。本试验中主要研究猪笼草变态叶表皮特征和腺体的发育。

1 材料与方法

材料采自广东省湛江市三岭山森林公园。三岭山公园位于湛江市西南 3 公里处, 由 3 座山岭相连接而成, 猪笼草自然分布于茂密的芒萁 (*Dicranopteris dichotoma*) 丛中, 构成混生群落。2009 年 8 月 20 日, 从生长健壮的猪笼草植株上采集发育正常的完全叶, 装入密封薄膜袋中, 带回实验室处理。

显微结构制片: 沿叶主脉附近将叶片、瓶盖、瓶体上部、瓶体下部 (上、下部以分泌液液面为界) 剪成 1 cm^2 小块, 把小块投入 20% 次氯酸钠溶液中离析, 待叶片颜色变白时取出 (洪亚平等, 2001)。撕下表皮, 用 1% 番红水溶液染色, 10% 甘油溶液制成临时装片, Nikon Ys100 光学显微镜结合 YM310PF 数字摄像机观察、测量和照相。计算气孔器大小、气孔密度、气孔指数、表皮毛密度和腺体大小等。各指标随机观察并测定 30 个视野, 取其平均值。

扫描电镜制片: 将瓶状体的口缘、上部、下部剪成大小约 $0.6\text{ cm} \times 0.6\text{ cm}$ 的方块, 放入 95% 酒精的玻璃指管中用 KB-250 超声波清洗器振荡 10 min, 100% 酒精脱水。干燥后的材料直接用双面胶粘贴于样品台上, 在 HITACHI E-1010 离子溅射仪 (日本) 上喷膜镀金后, 利用 PHILIPS XL-30 型扫描电镜 (SEM) 观察并照相。

2 结果与分析

2.1 叶表皮显微结构特征

2.1.1 表皮细胞

叶片、瓶盖和瓶状体的上 (外) 表皮细胞, 以及瓶状体下部内表皮细胞均呈较规则的多边形, 垂周壁平直 (图 1, A、C、F、I); 叶片、瓶盖及瓶状体上部 (内) 表皮细胞呈不规则形, 垂周壁弓形至浅波浪状 (图 1, B、D、G)。各部表皮细胞壁均可见丰富的纹孔 (原纹孔)。

2.1.2 气孔器

气孔器仅分布于叶片下表皮 (下生气孔) (图 1, B), 瓶盖上表皮及瓶状体外表皮也有分布, 但数量较少 (图 1, C)。叶片上的气孔器大小约为 $120.97\text{ }\mu\text{m} \times 72.3\text{ }\mu\text{m}$, 平均密度 $71.9\text{ 个} \cdot \text{mm}^{-2}$, 气孔指数 11.32; 瓶状体外表皮和瓶盖上表皮的气孔器略小, 约为 $102.30 \sim 105.26\text{ }\mu\text{m} \times 63.56 \sim 66.77\text{ }\mu\text{m}$, 密度为 $8.40 \sim 9.69\text{ 个} \cdot \text{mm}^{-2}$ 。气孔器由两个肾形保卫细胞和气孔组成, 没有副卫细胞, 为无规则型。在成熟的瓶状体中 (瓶盖已张开), 瓶状体内部上表皮具变异的气孔器, 呈“弯月”形结构 (图 1, G), 平均密度为 $38.20\text{ 个} \cdot \text{mm}^{-2}$ 。

2.1.3 附属物

各部表皮被星状毛和腺鳞。瓶盖两面及瓶状体外表面的星状毛较多, 平均密度 $34.5 \sim 45.4\text{ 束} \cdot \text{mm}^{-2}$; 成熟叶片两面的毛多脱落, 密度只有 $2.20 \sim 4.38\text{ 束} \cdot \text{mm}^{-2}$ 。毛体脱落后, 在表皮上留

下口径较小而壁厚的毛基细胞（图 1，C、F）。腺鳞由 5 ~ 10 个细胞辐射状排列而成，无柄，平均密度 $4.13 \sim 6.25$ 个 $\cdot \text{mm}^{-2}$ （图 1，A、B）。

2.1.4 腺体

密布于瓶盖下表皮和瓶状体下部内表皮，不同部位的腺体形态结构差异很大。瓶盖下表皮腺体红色至褐色，圆形或椭圆形，排列不规则，平覆于表皮上（图 1，D）；腺体平均直径 $561.49 \mu\text{m}$ ，平均密度为 11.2 个 $\cdot \text{mm}^{-2}$ ；每个腺体由紧密排列的小型腺细胞组成，周边环绕一圈较大的厚壁细胞（连接细胞），与表皮细胞相接处形成凹陷的浅沟槽；连接细胞向外环生柔毛，毛体长约 $106.0 \mu\text{m}$ （图 1，E）。

瓶状体内表皮的腺体黄色至褐色，长 $784.7 \mu\text{m}$ ，宽 $520.79 \mu\text{m}$ ，密度达 21.77 个 $\cdot \text{mm}^{-2}$ ，隆起于表皮上（图 1，H）。成熟腺体可区分为“头部”和“外被”两部分，头部由近于等径的小型腺细胞紧密排列成圆球形，外被由表皮细胞延伸而成，燕窝状覆盖头部，起保护作用（图 1，I）。

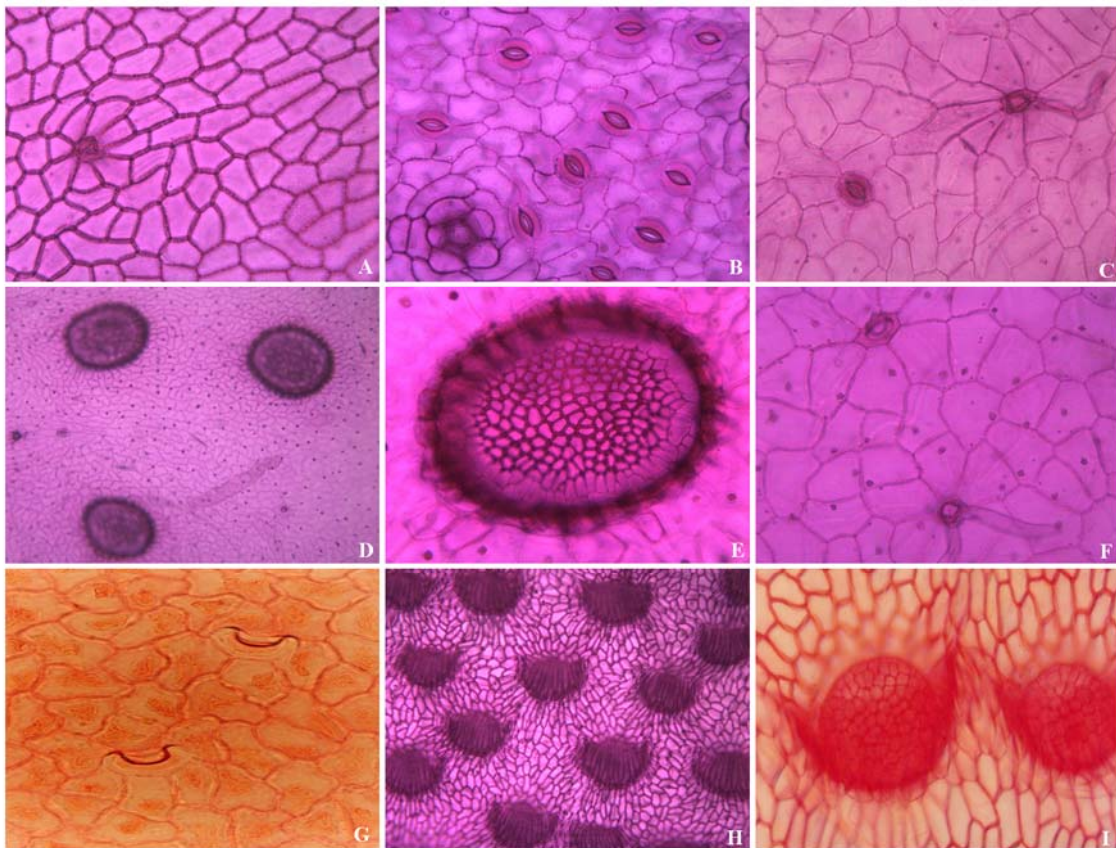


图 1 猪笼草叶表皮显微结构

A. 叶片上表皮；B. 叶片下表皮；C. 瓶盖上表皮；D、E. 瓶盖下表皮；E. 腺体结构；F. 瓶状体外表皮；G. 瓶状体上部内表皮；H、I. 瓶状体下部内表皮；I. 内表皮腺体结构。

Fig. 1 The microstructure of leaf epidermis of *Nepenthes mirabilis*

A. Upper leaf epidermis; B. Lower leaf epidermis; C. Upper epidermis of lid; D, E. Lower epidermis of lid; E. Gland structure; F. Outer epidermis of pitcher; G. Inner epidermis of upper pitcher; H, I. Inner epidermis of bottom pitcher; I. Pitcher structure.

2.2 瓶状体表面超微结构特征

2.2.1 瓶状体外壁

瓶体外壁可见星状毛和腺鳞，每簇星状毛具毛 4 ~ 10 根，毛体大多扁平，呈毡毛状；腺鳞较小，

表面观略呈头状（图 2，A）。

2.2.2 瓶状体口缘

口缘是瓶状体口部内壁向外翻卷形成，幼嫩呈黄绿色，成熟后变暗红色，表面积聚一层厚厚的粘稠液体（分泌液）。在扫描电镜下，口缘由径向排列的棱槽组成，每一槽内又具多条纵向细棱（图 2，B），细棱之间形成许多袋状横纹，横纹的凹口朝向瓶体内（图 2，C）。

2.2.3 瓶状体内壁

瓶状体上部内壁较平滑，表面覆盖厚蜡质层（图 2，D）。进一步放大观察，可见平滑的表面出现微小的皱褶状凸起，皱褶宽度约 10~20 μm （图 2，E）；蜡质层在皱褶表面形成密集的片状突起，片状突起之间的空隙仅为纳米水平（图 2，F）。

瓶状体下部内壁表皮光滑、无革质或蜡质，密集的腺体隆起于表皮上。在扫描电镜下，成熟腺体的头部与外被清晰，外被表面光滑，裸露的头部表面则呈现类似动物的脑状沟回结构（图 2，G）；衰老腺体的外被消失，头部完全裸露，其表面的脑状沟回结构开始解体（图 2，H）。

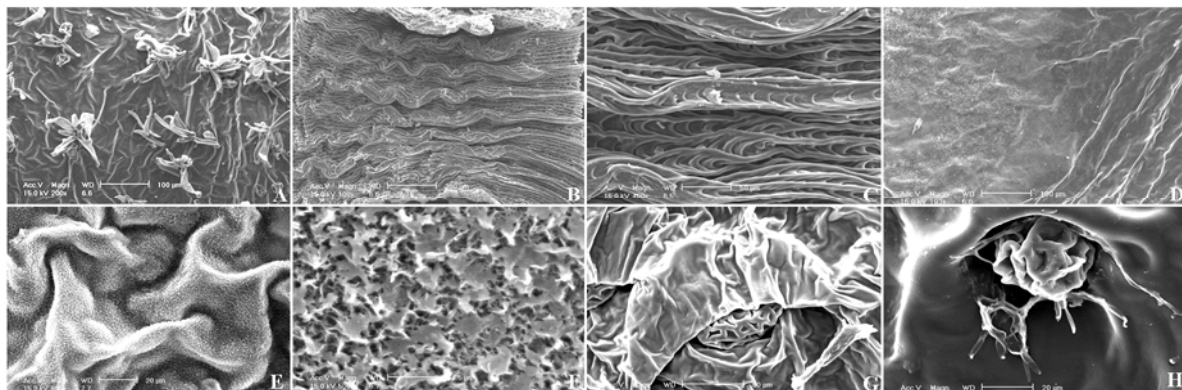


图 2 猪笼草瓶状体表面超微结构

A. 瓶状体外表面；B. 瓶状体口缘；C. 口缘部分放大；D~F. 瓶状体上部内壁（D. 平滑的表面及蜡层；E. 表面的微小皱褶；F. 表面蜡层片状突起）；G~H. 瓶状体下部内壁（G. 成熟腺体；H. 衰老腺体）。

Fig. 2 The micro-morphology of pitcher epidermis of *Nepenthes mirabilis*

A. Outside surface of pitcher; B. Peristome of pitcher; C. Enlarge peristome; D - F. Inside surface of upper pitcher (D. Smooth surface with wax layer; E. Micro ruga on surface; F. Lamellar tuber on wax surface); G - H. Inside surface of bottom pitcher (G. Mature gland; H. Senescent gland).

2.3 腺体的发育

瓶盖内面的腺体从幼嫩期至成熟期，主要的变化是腺体体积随瓶盖扩展而增大，腺体颜色由绿色逐渐变为红色至红褐色，最后色彩可扩展至整个瓶盖腹面；在此过程中，腺体的形态结构未见发生明显变化（图 3，A）。

瓶状体内壁的腺体，在不同的发育阶段呈现出不同的形态结构。幼嫩腺体较小，头部颜色浅黄，外被穹形、完全覆盖头部（图 3，B）；随着腺体的长大和发育成熟，外被如上眼睑张开般向上外展收缩，露出颜色加深的头部（图 3，C）；当腺体进入衰老期，外被收缩消失，头部完全裸露（图 3，D）。在扫描电镜下观察，成熟腺体的头部“脑状沟回”结构完整，而衰老腺体头部的沟回结构开始破裂解体（图 2，G、H）。在同一瓶状体内，腺体的发育程度往往不一致，通常是从下往上发育，当瓶体底部的腺体成熟时，瓶盖打开，而当上部腺体进入成熟期后，下部腺体已进入衰老解体期，这时瓶状体开始枯萎。

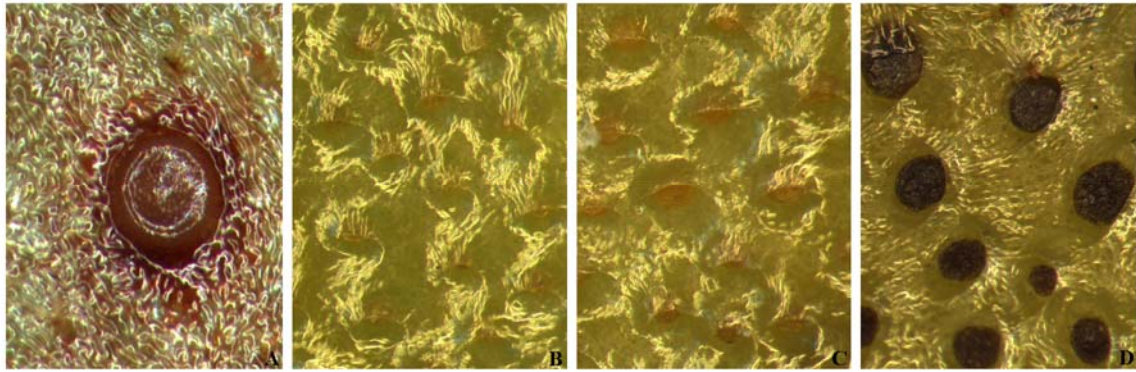


图3 腺体的形态

A. 瓶盖内面腺体；B~D. 瓶状体下部内表皮腺体（B. 幼嫩腺体；C. 成熟腺体；D. 衰老腺体）。

Fig. 3 The morphology of gland

A. Gland in lower epidermis of pitcher lid; B - D. Gland in inner epidermis of bottom pitcher
(B. Young gland; C. Mature gland; D. Senescent gland) .

3 讨论

3.1 叶表皮特征与生长适应性

猪笼草叶片、瓶盖和瓶状体都由同一主脉贯穿，各部均具气孔器和星状毛，表皮细胞形态相似，即上表皮（外表皮）细胞多边形，下表皮（内表皮）细胞不规则形。以上特征表明，瓶状体、瓶盖与叶片同源，是叶的一部分突变而成，属叶的变态。

一般情况下，阳生植物的气孔密度约 $100 \sim 200$ 个 $\cdot \text{mm}^{-2}$ ，阴生植物约 $40 \sim 100$ 个 $\cdot \text{mm}^{-2}$ （王忠，2005）。猪笼草叶片气孔只分布于下表皮，气孔密度为 71.9 个 $\cdot \text{mm}^{-2}$ ，表现为阴生植物特征，其下生气孔又使叶片具有一定的向阳性。野外调查发现，猪笼草喜生于温暖向阳的山坡湿地，通常与芒萁等草丛混生，枝条上部多伸展于冠层上。因此，栽培猪笼草时，既要合理遮阴，又要适当透光，以满足其生长需要。猪笼草的幼叶、瓶盖及瓶状体均密被星状毛，对减少表面蒸腾有一定的作用；叶各部表皮细胞均具有丰富的原纹孔，可能与水分运输有关，因纹孔是细胞间物质转运的区域（Fahn, 1990）。

3.2 瓶状体表面结构与捕虫机制的适应

猪笼草瓶状体与瓶盖连成一体，巧妙结合，形成陷阱型捕虫器，捕捉昆虫的机关都设置于表皮上。（1）瓶盖下表皮的腺体：当瓶状体成熟，瓶盖张开，露出红色腺体并分泌大量蜜液，鲜艳的色彩和甜美的味道，引诱昆虫前来吸食；（2）瓶状体口缘的蜜液和棱纹结构：口缘表面的蜜液层既可满足觅食昆虫的需要，又形成了湿滑的表面，觅食昆虫容易滑倒跌落瓶内；对于蚂蚁等具有咀嚼式口器的昆虫，最致命的是口缘表面细棱之间的袋状横纹，凹口朝内的横纹只为其提供了前进的抓握而没有后退的支撑，往瓶内爬行成为唯一的选择；（3）内壁腺体及“水罐”结构：内壁表面腺体分泌液使瓶状体形成“水罐”结构，由于液面较低，失足落水的昆虫无法逾越水罐上部的平滑蜡质“高墙”，最终被分泌液毒杀并消化。

显然，腺体及其分泌物是猪笼草捕捉与消化昆虫的物质基础，不同部位腺体的形态结构有差异，可能与腺体的分工不同有关。瓶盖下面的腺体主要是诱惑昆虫，结构相对简单，分泌物以蜜液为主（Luttge, 1971）。瓶状体内表皮腺体具有毒杀和消化昆虫的功能，结构相对复杂，为了防止昆虫在

毒杀中的挣扎破坏,腺体(头部)由外被覆盖保护;衰老腺体的外被消失,因为此时腺细胞已失去分泌功能,保护也失去意义。

瓶状体上部内表面的微小皱褶及纳米水平的片状蜡层结构(图2, E、F),形成了特有的拒水表面,此结构与荷叶表皮结构相似,又称“荷叶效应”(Barthlott & Neinhuis, 1997; 韩志武 等, 2008)。瓶状体上部的拒水使“水罐”的液面保持相对稳定,避免了因液面升高便于昆虫逃逸的现象出现,从而保证捕虫的有效性。

References

- Adam J H, Omar R. 2002. Digestive glands of seven species of pitcher plants (*Nepenthes*) // Proceedings of the Regional Symposium on Environment and Natural Resources. Malaysia: 1: 459 - 463.
- Amigase S, Nakayama S, Tsugita A. 1969. Acid protease in *Nepenthes*: II. Study on the specificity of *Nepenthesin*. Journal of Biochemistry, 66: 431 - 439.
- Barthlott W, Neinhuis C. 1997. Purity of the sacred lotus or escape from contamination in biological surfaces. Planta, 202: 1 - 8.
- Bauer U, Bohn H F, Federle W. 2008. Harmless nectar source or deadly trap: *Nepenthes pitchers* are activated by rain, condensation and nectar. Proceedings of the Royal Society of London Series B, 275, 259 - 265.
- Bohn H F, Federle W. 2004. Insect aquaplaning: *Nepenthes pitcher* plants capture prey with the peristome, a fully wettable water-lubricated anisotropic surface. Proceedings of the National Academy of Sciences, 101: 14138 - 14143.
- Boulay J, Letillois B, Legendre L. 2000. *Nepenthes*. Acta Botanica Gallica, 147 (1): 97 - 110.
- Chen Feng-huai, Wu De-Lin. 1998. Flora of Guangdong. Vol. 2. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press: 46 - 47. (in Chinese)
- 陈封怀, 吴德邻. 1998. 广东植物志 · 第2卷. 广州: 广东科技出版社: 46 - 47.
- Fahn A. 1990. Plant anatomy · 4th edition. New York: Pergamon Press: 35 - 41.
- Giusto B D, Grosbois V, Fargeas E, Marshall D J, Gaume L. 2008. Contribution of pitcher fragrance and fluid viscosity to high prey diversity in a *Nepenthes carnivorous* plant from Borneo. Journal of Biosciences, 33 (1): 121 - 136.
- Han Zhi-wu, Qiu Zhao-mei, Wang Shu-jie, Ren Lu-quan. 2008. Relationship between non-smooth appearance and wettability of plant leaf surface. Journal of Jilin University: Engineering and Technology Edition, 38 (1): 110 - 115. (in Chinese)
- 韩志武, 邱兆美, 王淑杰, 任露泉. 2008. 植物表面非光滑形态与润湿性的关系. 吉林大学学报: 工学版, 38 (1): 110 - 115.
- Hong Ya-ping, Pan Kai-yu, Chen Zhi-duan, Lu An-min. 2001. Characters of leaf epidermis and their systematic significance in Menispermaceae. Acta Botanica Sinica, 43 (6): 615 - 623. (in Chinese)
- 洪亚平, 潘开玉, 陈之端, 路安民. 2001. 防己科植物的叶表皮特征及其系统学意义. 植物学报, 43 (6): 615 - 623.
- Luttge U. 1971. Structure and function of plant glands. Annual Review of Plant Physiology, 22: 23 - 44.
- Owen T P, Lennon K A. 1999. Structure and development of the pitchers from the carnivorous plant *Nepenthes alata* (Nepenthaceae). American Journal of Botany, 86 (10): 1382 - 1390.
- Riedel M, Eichner A, Jetter R. 2003. Slippery surfaces of carnivorous plants: Composition of epicuticular wax crystals in *Nepenthes alata* Blanco pitchers. Planta, 218: 87 - 97.
- Wang Zhong. 2005. Plant physiology. Beijing: China Agriculture Press: 40 - 50. (in Chinese)
- 王 忠. 2005. 植物生理学. 北京: 中国农业出版社: 40 - 50.
- Wu Tian, Ye Chang-hui, Zhang Xiu-zhi. 2000. Studies on the anatomical structures of the leaf of *Nepenthes mirabilis* (Lour.) Druce. Guihaia, 20 (2): 153 - 155. (in Chinese)
- 吴 钿, 叶昌辉, 张秀芝. 2000. 猪笼草叶的形态解剖结构研究. 广西植物, 20 (2): 153 - 155.