

植物蜜腺研究进展及展望

舒金帅, 刘玉梅*, 李占省, 张黎黎, 方智远, 杨丽梅, 庄木, 张扬勇, 孙培田

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: 总结了植物花蜜的组分, 蜜腺的类型和结构, 花蜜分泌和分泌过程中的物质变化, 蜜腺发育及花蜜分泌调控的分子机理, 并对蜜腺研究的发展趋势进行了展望。

关键词: 蜜腺; 花蜜组分; 花蜜分泌; 分子调控

中图分类号: S 63

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2014) 09-1846-15

Advances and Perspectives in Plant Nectaries Studies

SHU Jin-shuai, LIU Yu-mei*, LI Zhan-sheng, ZHANG Li-li, FANG Zhi-yuan, YANG Li-mei, ZHUANG Mu, ZHANG Yang-yong, and SUN Pei-tian

(*Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China*)

Abstract: This paper will summarize nectar component, nectaries type and structure, nectar secretion and the substances change during the secretion, the molecular mechanisms of nectaries development and nectar secretion, and the perspectives of the research trends on nectaries in the future.

Key words: nectary; nectar component; nectar secretion; molecular mechanism

花蜜是由植物花器中蜜腺分泌的含糖的液体, 是开花植物吸引传粉者的重要物质 (Simpson & Neff, 1983; Jolivet, 1992; De la Barrera & Nobel, 2004)。众所周知, 在多种植物授粉系统中, 花蜜的质量 (含量和组分)、传粉者访问情况和授粉效率之间具有明显的相关性 (Baker & Baker, 1973, 1982; Stuurman et al., 2004; Galliot et al., 2006a)。大量研究表明花蜜的质量与蜜腺的形态之间存在一定的相关性 (Davis et al., 1996, 1998; Davis, 2001; Nepi, 2007; Pacini & Nepi, 2007)。Davis (2001) 发现栽培容器的大小、花序的密度和蜜腺的大小均能影响花蜜的含糖量。

蜜腺是被子植物吸引昆虫访花的重要媒介物, 在植物繁衍后代、延续种族过程中至关重要 (Lin et al., 2014), 开花植物分泌花蜜常会吸引昆虫的来访, 花蜜的组分、浓度和含量是决定传粉者类型的重要因素 (Masierowska, 2003)。正是因为蜜腺的这种特殊作用, 对于甘蓝、青花菜、白菜、萝卜、油菜等花器官较小, 人工授粉不方便, 需借助昆虫来辅助授粉的十字花科作物尤为重要, 传粉昆虫在获取花蜜的同时, 帮助植物完成了授粉的过程。因此, 蜜腺在植物自身繁殖和农业生产中均发挥着重要的作用。但是, 人们对蜜腺的发育过程和花蜜合成及分泌的分子事件的了解相对较少,

收稿日期: 2014-06-26; **修回日期:** 2014-08-01

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-25-A); 国家科技支撑计划课题 (2013BAD01B04); 国家高新技术发展计划 (863 计划) 项目 (2012AA100105); 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: liuyumei@caas.cn)

迄今为止，直接影响花蜜产生的源头基因尚未见报道，目前仅有 *CRABS CLAW* (*CRC*)、*BLADE-ON-PETIOLE1* (*BOP1*) 和 *BLADE-ON-PETIOLE2* (*BOP2*) 这 3 个基因已经证实与正常蜜腺发育相关 (Bowman & Smyth, 1999; McKim et al., 2008), *JMT NTR1*、*NEC1*、*NEC3*、*CYP86B1* 和 *SWEET9* 等 5 个基因已经证实与花蜜合成及分泌相关 (Ge et al., 2000; Song et al., 2000; Carter & Thornburg, 2004a; Compagnon et al., 2009; Lin et al., 2014)。明确花蜜合成和分泌的分子基础具有广泛的意义，不仅能够了解植物传粉相互作用的协同进化，还可以提高依靠昆虫传粉作物的产量 (Kram et al., 2009)。本文综述了植物蜜腺的研究进展，并对蜜腺相关研究的发展趋势进行了展望。

1 花蜜的组分及功能

花蜜是由多种物质组成的混合物，主要成分为糖和水，糖含量约占 8%~80% (Baker & Baker, 1983)。拟南芥的花蜜主要成分是己糖，己糖 (葡萄糖 + 果糖) 与蔗糖的比值约为 33.33 (Davis et al., 1998)，而韧皮部中的碳水化合物几乎完全是蔗糖 (Deeken et al., 2002)，二者在糖分的组成方面完全不同。研究表明，多个物种花蜜与韧皮部光合产物的主要成分均表现出差异，‘花蜜前体’在韧皮部中经过修饰后才能够产生成熟的花蜜 (Davis et al., 1998; Ren et al., 2007a; Wenzler et al., 2008)。此外，花蜜中碳水化合物的比例在同一朵花内因蜜腺类型的不同而异，如哥伦比亚生态型拟南芥的侧蜜腺分泌出的花蜜中葡萄糖/果糖约为 1.15，而中蜜腺中葡萄糖/果糖仅为 0.9。这与在其他几个十字花科物种中的检测结果一致 (Davis et al., 1998)。

花蜜中除富含糖分外，还含有多种微量的其它碳水化合物。几乎所有的花蜜中都含有辅助成分，包括油类 (Vogel, 1969)、氨基酸 (Baker & Baker, 1973)、有机酸 (Baker & Baker, 1975)、萜烯 (Ecroyd et al., 1995)、生物碱 (Deinzer et al., 1977)、金属离子 (Heinrich, 1989)、维生素 (Griebel & Hess, 1990)、配糖体 (Roshchina & Roshchina, 1993)、黄酮类 (Ferrerres et al., 1996)、酚类物质 (Ferrerres et al., 1996)、蛋白质 (Carter & Thornburg, 2004a) 和游离脂肪酸 (Kram et al., 2008)。这些物质被认为在给传粉者提供营养的过程中发挥着重要的作用 (Baker & Baker, 1983)，且不同物种花蜜组分有一定的差异。花蜜中这些非糖类化合物的功能各异，有的使花蜜非常难吃，不利于昆虫采集花蜜，以抵挡生物的侵袭 (Baker, 1978; Heil et al., 2001; Pichersky & Gershenzon, 2002; Carter & Thornburg, 2004a)；而有的则使花蜜味道甜美，为传粉者提供了丰富的额外营养物质，促进昆虫采集花蜜和辅助授粉 (Rathman et al., 1990; Rusterholz & Erhardt, 2000)。虽然目前已经发现花蜜中含有多种辅助成分，而且对其功能也有了一定的了解，但作者认为花蜜中的辅助成分远不止这些，随着气谱分析和色谱分析等技术的发展和应用，花蜜中越来越多的辅助成分将会被发现，已有报道其含有气味的酯类，如三酰甘油酯等，甾醇类，芳香类及其衍生物 (Sala Junior et al., 2008)，以及特殊的非蛋白质氨基酸，如牛磺酸， β -丙氨酸， γ -氨基丁酸等 (Massimo et al., 2012)，届时花蜜在植物中的作用也将会被重新诠释。

2 蜜腺的形态和类型

植物花器中蜜腺的种类繁多，它的发育不依赖花器官发生 ABC 模型的基因调控 (Stuart et al., 2001)。植物蜜腺一般 2~8 枚，呈绿色，多成对或呈环状出现，可以出现在花的不同部位；不同物种中蜜腺的表现形式不同，虽然有时在空间的位置一致，但形态可能完全不同 (Davis et al., 1998; Masierowska, 2003; 郑红军, 2008)，这些特征常用于系统分类 (Fahn, 1979)。

十字花科植物的侧蜜腺常位于短雄蕊基部的内侧或外侧，呈双叶、棱形或与一个将其分成两个不明显裂片的中心沟对称，每个裂片的顶部中央有一个浅层的水平凹陷；中蜜腺常位于两个长雄蕊之间，呈双叶、扇形、舌头状或棒状等；中蜜腺和侧蜜腺均含有变态的气孔（蜜孔）(Davis et al., 1998; Masierowska, 2003; 宁熙平等, 2003)。目前，在十字花科植物中报道了4种常见的蜜腺类型：(1) 环形蜜腺类型，蜜腺位于花的基部，且围绕雌蕊形成一个连续的环形，如多型大蒜芥；(2) 两蜜腺类型，在花的基部具有两个侧蜜腺，如欧亚香花芥；(3) 四蜜腺类型，具有一对侧蜜腺和一对中蜜腺（图1），如白菜、萝卜、甘蓝、甘蓝型油菜；(4) 八蜜腺类型，具有两对侧蜜腺和两对中蜜腺，如香雪球（邓彦斌和胡正海, 1995; Davis et al., 1996, 1998; Bernardello, 2007; Kram et al., 2009）。以上4种常见蜜腺类型的花蜜腺均位于雄蕊基部花托上，属于花托型蜜腺，其蜜腺原基是在花的各部分原基分化后，由雄蕊基部花托表面区域的1~3层细胞经过反分化而形成，环状蜜腺的发生和发育同步（邓彦斌和胡正海, 1995; 王虹等, 2001; 阿不都拉·阿巴斯等, 2002）。

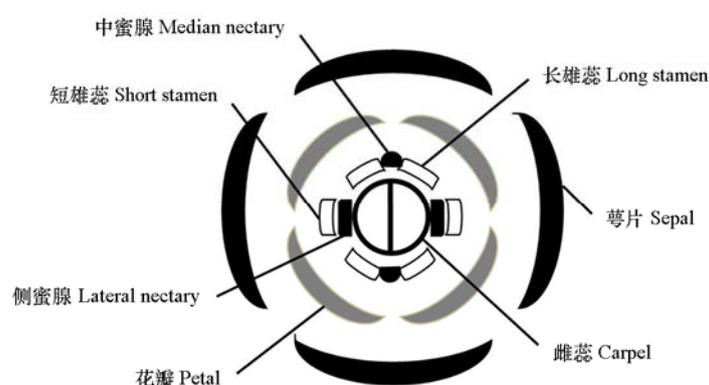


图1 十字花科植物蜜腺示意图

Fig. 1 Schematic of crucifer nectarium

根据蜜腺的着生部位还可以分为以下几种常见类型：(1) 花托/雄蕊型蜜腺，蜜腺原基是在花各部分原基分化完成之后，由花托表面与雄蕊基部的细胞反分化形成，或由本身的原始细胞分裂、分化形成，或由雄蕊退化而来，如梨（何天明等, 2000）、小花糖芥（王虹等, 2001）、杏（王虹等, 2002）、荔枝（宁熙平和吴鸿, 2006）、慈姑（王金平和赵立志, 2006）、冬樱花（周丽贞等, 2009）、沙拐枣（王虹等, 2010）、垂花青兰（耿华美等, 2012）等；(2) 子房型蜜腺，蜜腺由子房基部的外壁表皮及与其相邻的内侧细胞经分裂、分化、生长而来，如烟草（辛华和胡正海, 2001）、辣椒（辛华等, 2008）等；(3) 花柱型蜜腺，蜜腺呈筒状，围绕花柱基部着生，如革苞菊（马虹等, 2002）；(4) 总苞型蜜腺，蜜腺着生于总苞顶部，和雌蕊或总苞裂片顶端表面起源于相同的原始细胞，如益母草（曹玉芳等, 2000a）和虎刺花（滕红梅和胡正海, 2002）等。此外，还有一些植物的蜜腺较为特殊，如亚比棉属于叶花型蜜腺，蜜腺分布在叶和花上（李鑫和张伯静, 2001）；银莲花属植物具有心皮化蜜腺，蜜腺位于心皮的整个上表皮，与心皮起源相同（Erbar & Leins, 2013）。

3 蜜腺的细胞学结构和花蜜分泌

3.1 蜜腺的细胞学结构

前人研究发现，蜜腺的表面一般被高度网状形状各异的角质膜覆盖（辛华等, 2000; Nepi, 2007），

腺体顶部含有数量不等的特殊气孔, 蜜汁一般由蜜腺表皮上的特殊气孔或角质层分泌 (Zhu et al., 1995; 辛华 等, 2000; Zhu & Hu, 2002; 肖木珠和丁雨龙, 2004)。蜜腺一般由 1~2 层表皮细胞和多层薄壁组织构成, 有些植物还含有维管结构。Fahn (1979) 发现蜜腺的维管结构在不同的物种间是不同的, 对 366 个物种进行检测, 39.6% 无维管结构, 47.8% 由韧皮部组成, 12.6% 同时含有韧皮部和木质部。拟南芥中, 侧蜜腺和中蜜腺均含有维管结构 (韧皮部), 二者的薄壁组织中几乎无维管结构, 但侧蜜腺富含筛管, 这与普遍认为的在十字花科植物中侧蜜腺是产生花蜜的主要器官 (Nieuwhof, 1969; Davis et al., 1998) 相一致。此外, 有些植物的蜜腺还具有特殊的组成结构, 如亚比棉的蜜腺具有基细胞、柄细胞和亚腺组织 (李焜和张伯静, 2001), 龙眼的蜜腺含有单细胞绒毛、亚腺细胞和油细胞 (崔大方 等, 2003), 荞麦的蜜腺具有能够分泌花蜜的表皮毛, 韧皮部和木质部位于多层蜜腺薄壁组织和带有叶绿体的次生蜜腺薄壁组织的边界处 (Cawoy et al., 2008), 这种蜜腺结构与一般植物略有不同。

3.2 花蜜分泌的细胞学基础

长期以来胞吐分泌和渗透分泌两种学说作为许多学者解释蜜汁分泌的理论依据, 但并没有被试验完全证实。胞吐分泌的依据是物质运输过程中的胞饮和胞吐作用, 在胞吐分泌过程中, 蜜汁是以小泡的形式经过与质膜融合后才释放到细胞外的; 而渗透分泌的依据是膜的分子运输学说, 在渗透分泌过程中, 蜜汁中的糖分子是通过细胞膜渗透或膜分子载体来运送的 (Benner & Sehnepf, 1975; Fahn, 1979; Fahn & Benouaiche, 1979; Davis et al., 1986; 王艳杰 等, 2009)。

近年来, 局部分泌类型学说适用于大多数植物的花蜜分泌。该学说认为花蜜前体代谢物从维管束衍生出来, 以共质体途径通过胞间连丝运送到蜜腺薄壁细胞, 其中糖暂时以淀粉的形式存储。在拟南芥中, 细胞壁蔗糖转化酶 4 (CWINV4) 在胞外水解蔗糖有利于在开花前使蜜腺分泌的花蜜维持在恒定的状态, 当需要大量分泌花蜜时, 淀粉粒被水解, 其产物被内质网和高尔基体加工, 然后形成小泡与质膜融合, 通过颗粒性分泌类型分泌。目前, 通过超微结构已经证明了在蜜腺分泌细胞中广泛存在内质网和高尔基体网络 (Fahn 1979, 1988; Fahn & Benouaiche, 1979; 祝建, 1996; Ge et al., 2000), 因此, 这一理论并不与直接外分泌类型中细胞膜参与花蜜的转运过程相冲突。区分局部分泌类型和颗粒分泌类型并不容易, 因为这两种机制均发生, 且因物种不同而异 (Wist & Davis, 2006, 2008)。事实上, 筛管在供应糖的同时, 质外体 (非原生质体) 也在流动, 而这些糖之前并未存储在淀粉粒中 (Pacini & Nepi, 2007)。少数蜜腺通过含有破裂的花蜜细胞介导进行分泌, 这一过程被称为“全质分泌” (Durkee, 1983)。此外, 有些学者还认为蜜腺是通过高尔基小泡 (祝建, 1996)、共质体或非共质体途径 (王虹和张富春, 2004) 运输前蜜汁的。

现在虽然明确了花蜜的分泌部位, 但是糖和其他代谢产物是如何运输和分泌的细胞学基础尚不清楚, 而前人对其进行的研究主要是基于对蜜腺组织的切片观察, 然后根据细胞中的物质变化来推断相关过程。作者认为, 为了明确花蜜分泌的具体途径, 根据不同植物花蜜组分的特异性, 利用同位素示踪技术标记植物体内特殊元素的代谢过程将是一种很有效的研究方法。

3.3 花蜜分泌量及影响因素

目前对十字花科植物花蜜分泌动态及影响因素的研究较多, 但集中在可作为蜜源的芥菜类、芜菁和油菜类经济作物 (Maksymiuk, 1958; Nowakowski, 1965; Murrell & Nash, 1981; Jablonski et al., 1985, 1999; Mesquida et al., 1988; Mohr & Jay, 1990; Kevan et al., 1991; Pham-Delegue et al., 1991; Pierre et al. 1999; Koltowski, 2000) 以及模式植物拟南芥 (Davis et al., 1986, 1996, 1998)。拟南芥侧蜜腺分泌出的碳水化合物占花蜜总量的 96%~100%, 而中蜜腺仅占 0~4%, 侧蜜腺和中

蜜腺之间维管束的差异可能是造成花蜜产量差异的原因(Davis et al. 1986, 1996, 1998)。Masierowska (2003)发现褐芥和白芥的侧蜜腺和中蜜腺都能够分泌花蜜,但侧蜜腺分泌的花蜜量较多,分泌始于花蕾蓬松和花药顶端开裂时,褐芥的含蜜量较白芥低,但糖浓度却较高。结球甘蓝(王庆彪等, 2011)和青花菜(舒金帅等, 2012)中显性细胞核雄性不育系(DGMS)和细胞质雄性不育系(CMS)在蜜腺大小和单花含蜜量方面存在差异,表现为DGMS优于CMS。

此外,花蜜的分泌量受植株的叶片数、植物年龄、株高、花序位置、花的形态类型、花的熟性和受到的光照等多种因素影响(Cawoy et al., 2008; 王康才等, 2008; Erbar & Leins, 2013)。芍药中花蜜分泌始于现蕾期,花蕾膨大时达到顶峰,停止于盛花期,泌蜜期为45~50 d;泌蜜量在8—9时最多,12—13时最少(王康才等, 2008)。

4 花蜜分泌过程中的物质变化

4.1 花蜜分泌过程中的细胞器变化

在泌蜜过程中,蜜腺组织细胞中的细胞器会发生不同程度的消长变化,其中液泡的变化较为明显。刺五加雌花(王艳杰等, 2009)、烟草(辛华和胡正海, 2001)和沙拐枣(王虹等, 2010)等植物的蜜腺发育中液泡呈规律性变化,而芝麻菜在蜜腺发育过程中产蜜细胞在泌蜜前后没有明显的液泡变化(宁熙平等, 2003)。益母草在花蕾膨大期,细胞内含大液泡,维管束开始在泌蜜组织中形成;盛花后期,大液泡重现;末花期,细胞质和细胞核在泌蜜组织中消失(曹玉芳等, 2000a)。荆花蜜腺在花蕾膨大期,泌蜜组织细胞中出现大液泡;露冠期,维管束在泌蜜组织中形成;花蕾初放期,表皮细胞分化成气孔器;盛花期,气孔将蜜汁排出;开花前期直到盛花期时花蜜分泌量最大,后逐渐减弱,至败花期停止分泌(曹玉芳等, 2000b)。除液泡外其它细胞器也发生了不同的变化,李鑫和张伯静(2001)发现异源四倍体亚比棉蜜腺组织中细胞器丰富,均富含线粒体、内质网、核糖体及大而清晰的细胞核与核仁,说明其在代谢上十分活跃。杏花的蜜腺表面则形成脊状的突起,泌蜜细胞的质体分化为有色体,之后转化为结晶体,细胞内含发达的粗糙内质网和线粒体(刘林和赵小梅, 2011)。

4.2 花蜜分泌过程中的物质变化

在蜜腺分泌花蜜前后,蜜腺细胞中的淀粉、多糖和蛋白质等物质会发生很大变化。白香草木樨(陶世蓉等, 2000)、地椒(辛华等, 2000)、革苞菊(马虹等, 2002)、短果大蒜芥(阿不都拉·阿巴斯等, 2002)、紫苏(滕红梅和胡正海, 2003)、观赏烟草(Ren et al., 2007a)、垂花青兰(耿华美等, 2012)等花蜜腺发育中细胞液泡、蛋白质和淀粉等均发生明显的消长变化。

在香蕉、矮牵牛和烟草等植物中,花蜜分泌前期,淀粉粒中积累大量淀粉(Fahn, 1979, 1988; Fahn & Benouaiche, 1979; Ge et al., 2000; 曹玉芳等, 2000b; 何天明等, 2000; 辛华和胡正海, 2001; 王虹等, 2002; 李红等, 2003; 滕红梅和胡正海, 2003; 宁熙平和吴鸿, 2006; Ren et al., 2007a; 王艳杰等, 2009),而花蜜分泌前后淀粉粒呈现出的变化方式则因物种不同而异。Davis等(1986)发现一些淀粉可以在泌蜜细胞的叶绿体中通过光合作用产生,但最终这些供应‘花蜜前体’的糖却存储在韧皮部中。在开花和花蜜分泌前期,淀粉迅速降解,这可能是在为成熟花蜜提供大量的碳水化合物(祝建, 1996; Peng et al., 2004; Ren et al., 2007a)。Wenzler等(2008)发现在一些物种中也可能是通过韧皮部运输单糖,而不经淀粉体,这说明‘花蜜前体’由蜜腺修饰后分泌。曹玉芳等(2000b)发现荆花蜜腺在盛花期,淀粉粒消失。荔枝成熟蜜腺泌蜜组织含有淀粉粒,而

表皮细胞则没有,在泌蜜前后呈现消长变化(宁熙平和吴鸿,2006)。杏花蜜腺发育过程中表皮细胞中淀粉粒逐渐减少,在初放期基本上完全消失,而产蜜组织中积累的淀粉粒在初放期达到顶峰,表皮和产蜜组织中蛋白质含量丰富,且在此过程中基本恒定(王虹等,2002)。Ren等(2007a)发现观赏烟草蜜腺中的淀粉粒从蜜腺早期发育阶段开始积累,直到花蕾成熟(S9),随后在开花期(S12)之前消失。此外,李红等(2003)研究认为苜蓿可育系和雄性不育系花蜜腺在其发育过程中细胞核液泡及淀粉在变化规律上差异不明显,不育系的淀粉粒形成较可育系晚,含量较同期可育系少,不育系蜜腺分泌物少直接影响苜蓿不育系的授粉、受精,导致其杂交制种结实率降低。

此外,多糖、蛋白质和细胞质等在花蜜分泌前后也会发生规律性的变化。益母草在花蕾膨大期,细胞开始积累多糖类物质;花蕾露冠期和初放期,泌蜜组织开始积累蛋白质并逐渐增加;盛花期,糖类和蛋白质积累达到顶峰,盛花后期两者相继消失(曹玉芳等,2000a)。龙眼的蜜腺发育中,产蜜细胞中液泡与多糖物质发生规律性变化(崔大方等,2003)。李平(2003)研究得出萱草、韭菜和鸢尾在开花前后蜜腺中液泡大小和蛋白质含量呈规律性变化。辛华等(2008)发现辣椒在花蕾膨大时,蜜腺细胞质较浓,开始积累淀粉粒与蛋白质;花蕾露冠期,分泌表皮与泌蜜组织中细胞质稀,淀粉粒和蛋白质含量大量增加;盛花期,细胞质稀,液泡数量增加且体积变大,淀粉粒和蛋白质含量下降;败花期,出现中央大液泡,细胞质稀,淀粉积累。此外,通过透射电子显微镜所观察到的致密的染色模式表明,拟南芥蜜腺薄壁细胞在分泌花蜜前后经过了变化(祝建,1996;Zhu & Hu, 2002),变化的原因值得思考。

5 蜜腺发育及花蜜分泌的分子机理

5.1 蜜腺发育的分子机理

目前虽然已经知道了花蜜的作用和组分,但是蜜腺发育的具体调控机制尚未清楚(Nicolson et al., 2007),关于植物蜜腺发育的分子机理报道很少,已经证实的与蜜腺发育相关的3个基因 *CRC*、*BOP1* 和 *BOP2* 均是在模式植物拟南芥中发现的,且这3个基因均为转录因子。*YABBY* 家族的转录因子 *CRC* 为拟南芥蜜腺和心皮的最初发育所必需的,并可能为许多其他双子叶植物所必需(Bowman & Smyth, 1999; Baum et al., 2001; Lee et al., 2005a, 2005b)。总结前人的研究,植物蜜腺发育的具体调控模式如图2所示。拟南芥中一些正调控和负调控共同调节 *CRC* 的表达和蜜腺的发育, B类(*APETALA3* 和 *PISTILLATA*) 和 C类(*AGAMOUS*) 基因与 *SEPALLATA* (*SEP*) 共同激活蜜腺和心皮中的 *CRC* (Lee et al., 2005a)。因为 *sep1*、*sep2*、*sep3* 突变体没有蜜腺, *SEPs* 可能与 B类或 C类蛋白互动后直接激活 *CRC* (Honma & Goto, 2001)。在拟南芥野生型花中, *SHATTERPROOF* (*SHP*)1 和 *SHP2* 在发育的心皮中表达,在第3轮生体中不表达,而在 *ap2* 突变体中, *SHP1* 和 *SHP2* 在所有的轮生体中均被激活(Savidge et al., 1995; Flanagan et al., 1996; Pinyopich et al., 2003),这很可能是因为 *SHP1* 和 *SHP2* 与 *SEP* 在相互作用中是冗余的(Favaro et al., 2003),用于激活 *CRC* 基因(图2,虚线表示)。要限制 *CRC* 在雄蕊基部的表达,应该有其它未知的花器官调控因子进行精确的基因表达调控。此外, *LFY* (花分生组织特征决定基因 *LEAFY*) 可以在花内直接通过激活 B类、C类基因和直接或间接激活 *SEPs* 进而促进 *CRC* 的表达。*CRC* 在蜜腺发育后和整个分泌过程中持续高水平表达,推断 *CRC* 可能在花蜜合成和分泌中起间接作用。而拟南芥 *crc* 突变体缺少蜜腺,但具体是哪个基因影响的还不清楚。调节蜜腺发育和功能的 *CRC* 下游靶基因和信号传导机制在很大程度上是未知的,像 *CRC*、*BOP1* 和 *BOP2* 这样的转录因子,均为蜜腺正常发育所必需的。McKim等(2008)发现拟南芥 *bop1* 和 *bop12* 双突变体不能形成正常的蜜腺,而是在雄蕊基部发育成缺乏任何蜜腺典型

特征的轻微凸起, *CRC* 在 *bop1* 和 *bop12* 双突变体中表达, 说明蜜腺停止生长不是 *CRC* 下调的结果, 但 *BOP1* 和 *BOP2* 可能与 *CRC* 共同作用以促进正常蜜腺的发育, 但是 *BOP1* 和 *BOP2* 与 *CRC* 之间是何种互作关系尚未清楚 (图 2, 虚线表示)。

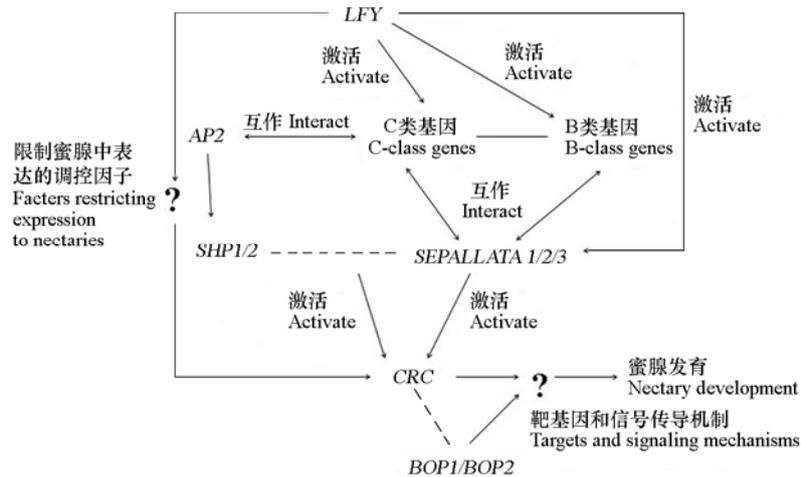


图 2 植物蜜腺发育意图

Fig. 2 Schematic of plant nectaries development

除了上面所述的与蜜腺发育相关的转录因子外, 还发现了多种在蜜腺中表达的基因, 但这些基因的功能均是推测的, 并未通过具体的试验所证实, 有些可能参与糖和淀粉代谢, 如 *NEC1* 和蔗糖磷酸合成酶 (Ge et al., 2000; Ren et al., 2007b)、有些可能防止微生物侵染花蜜, 如 *NEC1*、*NEC3*、*NEC5* 和 GDSL 酯酶 (Carter & Thornburg, 2004b; Kram et al., 2008), 此外, 还有些基因还具有其它功能, 如 *NEC1* 可能参与甲基化过程、*At5g23960* 和 *At5g44630* 共同编码的萜类合成酶可能在拟南芥的生活史中发挥着重要的作用 (Song et al., 2000; Tholl et al., 2005)。

5.2 花蜜分泌的分子机理

蜜腺在许多被子植物生殖发育过程中发挥着重要的作用, 在大多数物种中均能够提供足够的样本和足够的遗传资源进行蜜腺的分子生物学分析, 但是当前缺乏对花蜜合成和分泌的遗传信息。目前, 在花蜜分泌的分子机理方面, 仅 *JMT NTR1*、*NEC1*、*NEC3*、*CYP86B1* 和 *SWEET9* 等 5 个基因证实与花蜜合成及分泌相关。从逻辑上讲, 因为糖是花蜜的主要组成部分, 预测在蜜腺内发生转录过程中参与碳水化合物代谢的基因数量会明显增多, 而一些酶 (如转化酶、蔗糖合成酶等) 和转运蛋白 (如糖转运蛋白、酯转运蛋白等) 则能够改变花蜜中碳水化合物的组成, 最终产生成熟的花蜜, 这与韧皮部的汁液经过各种修饰后才产生成熟的花蜜 (Fahn, 1988) 是一致的。如蔗糖等二糖可以通过转运蛋白的运输穿过细胞膜直接到贮藏液泡、细胞质或质外体中; 细胞壁转化酶能水解蔗糖成己糖 (葡萄糖和果糖), 然后由单糖/质子协同转运子导入细胞。拟南芥细胞壁转化酶基因几乎在成熟侧蜜腺中普遍上调 (与非蜜腺参考组织相比), 而 *cwinv4* 突变体不能分泌花蜜, 这可能是蜜腺内的渗透平衡和蔗糖梯度被扰乱的结果 (Kram & Carter, 2009)。

虽然花蜜合成和分泌的遗传信息较少, 但前人取得的研究成果不容忽视。Carter 等 (1999) 在烟草花蜜中发现 Nectarin I 是表达量最高的蜜腺蛋白, 其表达受发育调控, 仅在花蜜分泌时的蜜腺组织中表达, 在子房中表达量很低, 在花瓣、茎、叶、根或其他花组织中不表达。Song 等 (2000)

在大白菜中鉴定出一个花蜜腺蛋白 NTR1，推测该基因可能参与植物花蜜腺中甲基化等次生代谢。Zha 等（2013）在常春油麻藤（*Mucuna sempervirens* Hemsl）花蜜中发现了一种主要在豆科植物花柱基部表达的花蜜蛋白 MS-desi，其基因 *MS-desi* 全长编码 306 个氨基酸的蛋白质，具有一个类似铁蛋白的结构域和 30 个氨基酸的信号肽，与植物 DRPs 家族成员具有很高的相似性。Ge 等（2000）在矮牵牛中通过 RT-PCR 技术克隆了一个与蜜腺发育相关的新基因 *ENCI*，通过预测该基因的二级结构，推断为跨膜蛋白，说明该蛋白结合在细胞膜或胞质膜上。免疫定位发现该蛋白存在于蜜腺中，通过 Northern blot 分析发现该蛋白在蜜腺中大量表达，而在雄蕊中表达量较低。由 *ENCI* 启动子驱动的 GUS 表达揭示 GUS 的活性位于蜜腺薄壁细胞的外侧、花丝和花药的顶部，在甘蓝型油菜中也检测到同样的结果。观赏烟草蜜腺发育早期，蔗糖合成酶、ADP - 葡萄糖焦磷酸化酶（AGPase）和淀粉合成酶 3（SS3）基因大量表达，蜜腺成熟时 AGPase 和 SS 表达量下降。定量 RT-PCR 结果表明合成代谢、分解代谢和组成模式 3 种不同的基因表达调节模式共同参与烟草蜜腺发育过程中的基因表达，其中合成代谢基因表达，包括 *AGPS* 和 *SS3* 在现蕾期（S2）和花蕾发育期（S6）表达，在花蕾成熟（S9）阶段之后下调；分解代谢基因表达，包括 *ISAI*、*Amy* 和 *BMY* 在 S9 及之后阶段表达，而在早期阶段不表达；组成基因在蜜腺发育整个过程都表达（Ren et al., 2007a）。棉豆（*Phaseolus lunatus*）中茉莉酸类化合物（JA）依赖光对花蜜分泌进行调节，在黑暗中，JA 使花蜜分泌降低，光照条件下，JA 诱发花蜜分泌，这种调控机制受光谱成分影响，但不受光照强度影响（Radhika et al., 2010）。

Kram 等（2009）通过基因芯片技术，在拟南芥分泌型侧蜜腺和非分泌型中蜜腺以及成熟侧蜜腺和未成熟侧蜜腺组织中发现了大量的差异表达基因，将蜜腺中的基因与 13 个非蜜腺参考组织进行比较，发现 270 个基因明显上调；14 个蜜腺中富含的基因也通过 RT-PCR 得以证实；对上调功能基因的研究发现，这些蜜腺富含基因参与基因调控，糖代谢和脂质代谢，提出了有关花蜜生产和调节机制的几种假设和利用反向遗传学的方法来确定花蜜合成和分泌的分子机制新思路。

Lin 等（2014）发现 SWEET9 为拟南芥、芜菁和烟草 3 种双子叶植物蜜腺特有的糖转运蛋白，对于花蜜产量非常重要，具有外排功能。蔗糖磷酸合成酶基因在蔗糖合成过程中编码关键的酶，且在蜜腺中大量表达，其表达对于花蜜的分泌非常重要，这与蔗糖是在蜜腺薄壁组织中合成的，随后通过 SWEET9 分泌到细胞间隙，在细胞间隙中蔗糖被一种蔗糖酶水解，进而产生蔗糖、葡萄糖和果糖的混合物这一模型一致，其研究成果——SWEET9 参与于蔗糖的转运是一个非常重要的新发现，在一定程度上解释了花蜜合成和分泌过程中的蔗糖运输过程。

此外，在矮牵牛中利用传粉综合征确定了一个参与控制花蜜量和组成的单一 QTL（Stuurman et al., 2004; Galliot et al., 2006a, 2006b），但至今参与这一现象的特定调控基因尚不清楚，参与蜜腺中花蜜合成和分泌相关基因表达方面的信息一直很缺乏。

6 展望

如上所述，在蜜腺的整个发育过程中细胞内的细胞器发生着显著的变化，特别是内质网、高尔基体、液泡和质体。但是迄今为止，对蜜腺超微结构的研究大多是基于在电子显微镜下对超薄切片的观察。而在拟南芥中，因其蜜腺非常小（宽和深约 100 μm ），着生在萼片内的雄蕊和花瓣的基部，仅需简单的去除萼片就可观察到蜜腺，利用这些特征优势，一些学者通过激光共聚焦显微镜在体内进行拟南芥蜜腺的超微结构研究（Cutler et al., 2000; Di Sansebastiano et al., 2001; Grebe et al., 2003; Tian et al., 2004; Wang et al., 2004），且成像效果较好，这为植物蜜腺超微结构的研究提供了新的思路。一些植物蜜腺的解剖结构与拟南芥相似，且解剖过程简单，作者认为在今后通过激光共聚焦

技术检测这些植物蜜腺中的荧光成像标识物, 进行蜜腺超微结构和细胞器动态的体内分析, 将有利于了解花蜜分泌的一般途径。

目前, 关于植物花蜜组分和花蜜分泌量的研究报道较多, 而且较为深入, 但对蜜腺相关性状的遗传规律和 QTL 定位的研究甚少。为了深入了解蜜腺发育及花蜜合成和分泌的分子机制, 明确花蜜组分和花蜜分泌量的遗传规律是非常必要。

前人对蜜腺的研究大多集中在模式植物、观赏植物、果树和油料作物, 而对粮食作物和蔬菜作物蜜腺的研究和应用相对较少, 而且不够深入。当前尽管报道了多种在蜜腺中表达的基因, 但对蜜腺发育、花蜜合成和分泌的下游调控了解甚少。近年来, 随着高通量测序技术的发展和运用, 转录组和基因组测序将为研究蜜腺发育和花蜜合成及分泌等相关问题提供强有力的技术支持。许多被子植物生殖发育过程中均能够通过蜜腺分泌花蜜, 吸引昆虫来授粉, 在物种延续过程中发挥着不可替代的作用。因此, 今后应该扩大蜜腺研究的物种范围, 尤其是加强大田作物和蔬菜作物中蜜腺的研究和应用。

作者观察发现, 十字花科蔬菜作物在生产杂交种过程中, 昆虫访花与植物花朵大小、花粉量、花冠颜色、花蜜分泌量等因素密切相关, 一般来说花朵越大、花粉越多、花冠颜色越深、花蜜分泌越多、花蜜含糖量越高对昆虫的吸引能力越强。而目前生产上常采用雄性不育系和父本进行杂交种子生产, 雄性不育系对昆虫吸引能力的强弱成为直接影响杂交种子产量和质量的关键因素, 因此, 在选育雄性不育系时应该加强对不育系吸引昆虫的能力进行综合评价。花蜜分泌量和花蜜组分成为评价雄性不育系吸引昆虫的重要指标, 而这些指标与雄性不育源的特性和转育父本密切相关。当前, 国内外各育种机构间相互引种芸薹属作物 CMS 材料进行不育系的转育, 但对雄性不育源缺乏系统深入的研究, 尤其是缺乏对昆虫吸引能力方面的有效评价, 不能够有效地选择雄性不育源进行优良不育系的转育。在今后的育种工作中, 各育种机构应该加强对收集到的雄性不育源进行整体评估, 尤其是要对不育源的来源、开花特性和对昆虫的吸引能力等方面进行评价, 然后再根据实际需要选择地进行不育系的转育。此外, 通过常规选育的方法结合诱变、转基因和分子标记等技术对现有自交系的蜜腺发达程度、花蜜分泌量和花蜜组分等性状进行改良, 选育出蜜腺发达、花蜜分泌多等吸引昆虫能力强的优良自交系, 利用其进行不育系的转育和杂交种子生产, 将会提高新品种的选育进程和杂交种子产量。

References

- Abdulla·ABBAS, Wang Hong, Anwar, Patiguli, Pazilaiti, Deng Yan-bin. 2002. Developmental and anatomic studies on the floral nectaries in *Sisymbrium loeselii* var. *brevicarpum*. *Acta Botanica Yunnanica*, 24 (5): 645 - 650. (in Chinese)
- 阿不都拉·阿巴斯, 王虹, 艾尼瓦尔, 帕提古丽, 帕孜来提, 邓彦斌. 2002. 短果大蒜芥花蜜腺的发育解剖学研究. *云南植物学研究*, 24 (5): 645 - 650.
- Baker H, Baker I. 1973. Amino acids in nectar and their evolutionary significance. *Nature*, 241: 543 - 545.
- Baker H, Baker I. 1975. Studies of nectar-constitution and pollinator plant coevolution // Gilbert L E, Raven P H. *Coevolution of animals and plants*. Austin, TX: University of Texas Press, 100 - 140.
- Baker H, Baker I. 1983. A brief historical review of chemistry of floral nectar // Bentley B L. *The Biology of Nectaries*. New York: Columbia University Press, 126 - 152.
- Baker H G. 1978. Chemical aspects of the pollination of woody plants in the tropics // Tomlinson P B, Zimmerman M. *Tropical trees as living systems*. New York: Cambridge University Press, 57 - 82.
- Baker H G, Baker I. 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny // Nitecki M H. *Biochemical aspects of evolutionary biology*. Chicago: University of Chicago Press, 131 - 171.
- Baum S F, Eshed Y, Bowman J L. 2001. The Arabidopsis nectary is an ABC-independent floral structure. *Development*, 128: 4657 - 4667.

- Benner U, Schnepf E. 1975. Die morphologie der Nektarausscheidung bei Bromeliaceen: Beteiligung des Golgi-Apparates. *Protoplasma*, 85: 337 - 349.
- Bernardello G. 2007. A systematic survey of floral nectaries // Nicolson S W, Nepi M, Pacini E. *Nectaries and nectar*. Netherlands, Springer: 129 - 166.
- Bowman J L, Smyth D R. 1999. CRABS CLAW, a gene that regulates carpel and nectary development in Arabidopsis, encodes a novel protein with zinc finger and helix-loop-helix domains. *Development*, 126: 2387 - 2396.
- Cao Yu-fang, Chu Qing-gang, Xin Hua, Tao Shi-rong, Lü Rui-yun. 2000b. Developmental and anatomical studies on the floral nectary in *Vitex chinensis*. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 18 (5): 363 - 367. (in Chinese)
曹玉芳, 初庆刚, 辛 华, 陶世蓉, 吕瑞云. 2000b. 荆条花蜜腺发育解剖学研究. *武汉植物学研究*, 18 (5): 363 - 367.
- Cao Yu-fang, Xin Hua, Wang Kui-ling, Zhou Qi-he, Zhang Xiu-fen. 2000a. Developmental and anatomical studies on the floral nectary in *Leonurus artemisia*. *Acta Univ Agric Boreali-occidentalis*, 28 (6): 36 - 42. (in Chinese)
曹玉芳, 辛 华, 王奎玲, 周启河, 张秀芬. 2000a. 益母草花蜜腺发育解剖学研究. *西北农业大学学报*, 28 (6): 36 - 42.
- Carter C, Graham R A, Thornburg R W. 1999. Nectarin I is a novel, soluble germin-like protein expressed in the nectar of *Nicotiana* sp. *Plant Molecular Biology*, 41: 207 - 216.
- Carter C J, Thornburg R W. 2004a. Tobacco nectarin III is a bifunctional enzyme with monodehydroascorbate reductase and carbonic anhydrase activities. *Plant Mol Biol*, 54: 415 - 425.
- Carter C J, Thornburg R W. 2004b. Is the nectar redox cycle a floral defense against microbial attack? *Trends Plant Sci*, 9: 320 - 324.
- Cawoy V, Kinet J M, Jacquemart A L. 2008. Morphology of nectaries and biology of nectar production in the distylous species *Fagopyrum esculentum*. *Annals of Botany*, 102: 675 - 684.
- Compagnon V, Diehl P, Benveniste I, Meyer D, Schaller H, Schreiber L, Franke R, Pinot F. 2009. CYP86B1 is required for very long chain omega-hydroxyacid and alpha, omega-dicarboxylic acid synthesis in root and seed suberin polyester. *Plant Physiol*, 150: 1831 - 1843
- Cui Da-fang, Zhao Sheng, Huang Sheng-feng. 2003. Study on developmental anatomy of the floral nectary in *Dimocarpus longan*. *Acta Bot Boreal-Occident Sin.*, 23 (7): 1188 - 1194. (in Chinese)
崔大方, 赵 晟, 黄盛丰. 2003. 龙眼花蜜腺的发育解剖学研究. *西北植物学报*, 23 (7): 1188 - 1194.
- Cutler S R, Ehrhardt D W, Griffiths J S, Somerville C R. 2000. Random GFP: cDNA fusions enable visualization of subcellular structures in cells of Arabidopsis at a high frequency. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 3718 - 3723.
- Davis A, Peterson R, Shuel R. 1986. Anatomy and vasculature of the floral nectarines of *Brassica napus* (Brassicaceae). *Can J Bot*, 64: 2508 - 2516.
- Davis A R. 2001. Searching and breeding for structural features of flowers correlated with high nectar-carbohydrate production. *Acta Horti*, 561: 107 - 121.
- Davis A R, Fowke L C, Sawhney V K, Low N H. 1996. Floral nectar secretion and ploidy in *Brassica rapa* and *B. napus* (Brassicaceae) II. Quantified variability of nectary structure and function in rapid-cycling lines. *Ann Bot*, 77: 223 - 234.
- Davis A R, Pylatuik J D, Paradis J C, Low N H. 1998. Nectar-carbohydrate production and composition vary in relation to nectary anatomy and location within individual flowers of several species of Brassicaceae. *Planta*, 205: 305 - 318.
- Deeken R, Geiger D, Fromm J, Koroleva O, Ache P, LangenfeldHeyser R, Sauer N, May ST, Hedrich R. 2002. Loss of the AKT2/3 potassium channel affects sugar loading into the phloem of Arabidopsis. *Planta*, 216: 334 - 344.
- Deinzer M L, Thomson P A, Burgett D M, Isaacson D L. 1977. Pyrrolizidine alkaloids: Their occurrence in honey from tansy ragwort (*Senecio jacobaea* L.). *Science*, 195: 497 - 499.
- De la Barrera E, Nobel P S. 2004. Nectar: Properties, floral aspects, and speculations on origin. *Trends Plant Sci*, 9: 65 - 69.
- Deng Yan-bin, Hu Zheng-hai. 1995. The comparative morphology of the floral nectaries of cruciferae. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 33 (3): 209 - 220. (in Chinese)
邓彦斌, 胡正海. 1995. 十字花科植物花蜜腺的比较形态学研究. *植物分类学报*, 33 (3): 209 - 220.
- Di Sansebastiano G P, Paris N, Marc-Martin S, Neuhaus J M. 2001. Regeneration of a lytic central vacuole and of neutral peripheral vacuoles can be visualized by green fluorescent proteins targeted to either type of vacuoles. *Plant Physiol*, 126: 78 - 86.

- Durkee L T. 1983. The ultrastructure of floral and extrafloral nectarines // Bentley B, Elias T. The biology of nectaries. New York: Columbia University Press: 1 - 29.
- Ecroyd C E, Franich R A, Kroese H W, Steward D. 1995. Volatile constituents of *Cactylanthus taylorii* flower nectar in relation to flower pollination and browsing by animals. *Phytochemistry*, 40: 1387 - 1389.
- Erbar C, Leins P. 2013. Nectar production in the pollen flower of *Anemone nemorosa* in comparison with other Ranunculaceae and *Magnolia* (Magnoliaceae). *Organisms Diversity & Evolution*, 13: 287 - 300.
- Fahn A. 1979. Secretory tissue in plant. London: Academic Press: 51 - 113.
- Fahn A. 1988. Tansley review No. 14 secretory tissues in vascular plants. *New Phytol*, 108: 229 - 257.
- Fahn A, Benouaiche P. 1979. Ultrastructure, development and secretion in the nectar banana flowers. *Annals of Botany*, 44: 85 - 93.
- Favaro R, Pinyopich A, Battaglia R, Kooiker M, Borghi L, Ditta G, Yanofsky M.F, Kater M M, Colombo L. 2003. MADS-box protein complexes control carpel and ovule development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 15: 2603 - 2611.
- Ferreres F, Andrade P, Gil M I, Tomas Barberan F A. 1996. Floral nectar phenolics as biochemical markers for the botanical origin of heather honey. *Z Lebensm Unters Forsch*, 202: 40 - 44.
- Flanagan C A, Hu Y, Ma H. 1996. Specific expression of the AGL1 MADS-box gene suggests regulatory functions in *Arabidopsis gynoecium* and ovule development. *Plant J*, 10: 343 - 353.
- Galliot C, Hoballah M E, Kuhlemeier C, Stuurman J. 2006a. Genetics of flower size and nectar volume in *Petunia* pollination syndromes. *Planta*, 225: 203 - 212.
- Galliot C, Stuurman J, Kuhlemeier C. 2006b. The genetic dissection of floral pollination syndromes. *Curr Opin Plant Biol*, 9: 78 - 82.
- Ge Y X, Angenent G C, Wittich P E, Peters J, Franken J, Busscher M, Zhang L M, Dahlhaus E, Kater M M, Wullems G J, Creemers-Molenaar T. 2000. NEC1, a novel gene, highly expressed in nectary tissue of *Petunia hybrida*. *The Plant Journal*, 24 (6): 725 - 734.
- Geng Hua-mei, Fu Qiang, Guo Jun, Wang Hong. 2012. Developmental anatomy of the floral nectaries in *Dracocephalum nutans* Linn. *Bulletin of Botanical Research*, 32 (1): 22 - 27. (in Chinese)
- 耿华美, 付强, 郭骏, 王虹. 2012. 垂花青兰花蜜腺的发育解剖学研究. *植物研究*, 32 (1): 22 - 27.
- Grebe M, Xu J, Mobius W, Ueda T, Nakano A, Geuze H J, Rook M B, Scheres B. 2003. Arabidopsis sterol endocytosis involves actinmediated trafficking via ARA6-positive early endosomes. *Curr Biol*, 13: 1378 - 1387.
- Griebel C, Hess G. 1990. The vitamin C content of flower nectar of certain Labiatae. *Z Unters Lebensm*, 79: 168 - 171.
- He Tian-ming, Wu Cui-yun, Zhang Qi, Cheng Qi. 2000. Anatomical observation on floral nectary of *Pyrus bretschneideri* Rehd. *Journal of Gansu Agricultural University*, 35 (3): 335 - 339. (in Chinese)
- 何天明, 吴翠云, 张琦, 程奇. 2000. 梨花蜜腺的解剖观察. *甘肃农业大学学报*, 35 (3): 335 - 339.
- Heil M, Koch T, Hilpert A, Fiala B, Boland W, Linsenmair K. 2001. Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98: 1083 - 1088.
- Heinrich G. 1989. Analysis of cations in nectars by means of a laser microprobe mass analyser (LAMMA). *Beitr Biol Pflanz*, 64: 293 - 308.
- Honma T, Goto K. 2001. Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs. *Nature*, 409: 525 - 529.
- Jablonski B, Koltowski Z, Szklanowska K. 1999. Beekeeping value and pollination requirements of white mustard, spring rape and turnip like rape. *Pszczeln Zesz Nauk*, 43 (1): 255 - 262.
- Jablonski B, Skowronek J, Szklanowska K. 1985. Value for bees, pollination and yielding of low in erucic acid varieties of turnip like rape. *Pszczeln Zesz Nauk*, 29: 339 - 358.
- Jolivet P. 1992. Insects and plants: Parallel evolution & adaptations. Boca Raton: CRC Press.
- Kevan P G, Lee H, Shuel R W. 1991. Sugarratios in nectars of varieties of canola (*Brassica napus*). *J Apic Res*, 30: 99 - 102.
- Koltowski Z. 2000. Pollination requirements and beekeeping value of new rape cultivars (*Brassica napus* L.) // Proceedings of 36th Int. Apicultural Congress APIMONDIA, Vancouver, Canada: 236.
- Kram B W, Bainbridge E A, Perera MADN, Carter C. 2008. Identification, cloning and characterization of a GDSL lipase secreted into the nectar of *Jacaranda mimosifolia*. *Plant Mol Biol*, 68: 173 - 183.
- Kram B W, Carter C J. 2009. *Arabidopsis thaliana* as a model for functional nectary analysis. *Sex Plant Reprod*, 22: 235 - 246.

- Kram B W, Xu W W, Carter C J. 2009. Uncovering the *Arabidopsis thaliana* nectary transcriptome: Investigation of differential gene expression in floral nectariferous tissues. *BMC Plant Biology*, 9: 92.
- Lee J Y, Baum S F, Alvarez J, Patel A, Chitwood D H, Bowman J L. 2005a. Activation of CRABS CLAW in the nectaries and carpels of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 17: 25 - 36.
- Lee J Y, Baum S F, Oh S H, Jiang C Z, Chen J C, Bowman J L. 2005b. Recruitment of CRABS CLAW to promote nectary development within the eudicot clade. *Development*, 132: 5021 - 5032.
- Li Cui, Zhang Bo-jing. 2001. Study on the biological characters of nectary of *Gossypium arboreum bickii*. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*. 9 (4): 35 - 38. (in Chinese)
- 李 巍, 张伯静. 2001. 亚比棉蜜腺生物学性状研究. *中国生态农业学报*, 9 (4): 35 - 38.
- Li Hong, Shi Feng-ling, Kang Ju-hua. 2003. Anatomical studies on the floral nectary of male sterility of Alfalfa. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University*, 24 (4): 17 - 21. (in Chinese)
- 李 红, 石凤翔, 康菊花. 2003. 苜蓿雄性不育系花蜜腺的解剖学研究. *内蒙古农业大学学报*, 24 (4): 17 - 21.
- Li Ping. 2003. Developmental anatomy of floral nectaries in three species of monocotyledonous plants. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 23 (7): 1231 - 1236. (in Chinese)
- 李 平. 2003. 3 种单子叶蜜源植物花蜜腺的发育解剖学研究. *西北植物学报*, 23 (7): 1231 - 1236.
- Lin I W, Sosso D, Chen L Q, Gase K, Kim S G, Kessler D, Klinkenberg P M, Gorder M K, Hou B H, Qu X Q, Carter C J, Baldwin I T, Frommer W B. 2014. *Nature*, 508 (7497): 546 - 549.
- Liu Lin, Zhao Xiao-mei. 2011. Ultrastructural study on apricot floral nectary. *Journal of Fruit Science*, 28 (5): 792 - 796. (in Chinese)
- 刘 林, 赵小梅. 2011. 杏花蜜腺的超微结构研究. *果树学报*, 28 (5): 792 - 796.
- Ma Hong, Xiao Ai-jun, Cao Rui. 2002. Developmental and anatomic studies on the floral nectaries in *Tugarinovia mongolica*. *Acta Botanica Yunnanica*, 24 (5): 638 - 644. (in Chinese)
- 马 虹, 肖爱军, 曹 瑞. 2002. 革苞菊花蜜腺的发育解剖学研究. *云南植物研究*, 24 (5): 638 - 644.
- Maksymiuk I. 1958. Nectar secretion in winter rape (*Brassica napus* L. var. *biennis* Rchb.). *Pszczel Zesz Nauk*, 2: 49 - 54.
- Masierowska M L. 2003. Floral nectaries and nectar production in brown mustard (*Brassica juncea*) and white mustard (*Sinapis alba*) (Brassicaceae). *Plant Syst Evol*, 238: 97 - 107.
- Massimo Nepia, Chiara Soligo, Daniele Nocentini, Mariangela Abate, Massimo Guarnieri, Giampiero Cai, Luca Bini, Michele Puglia, Laura Bianchi, Ettore Pacini. 2012. Amino acids and protein profile in floral nectar: Much more than a simple reward. *Flora*, 207, 475 - 481.
- McKim S M, Stenvik G E, Butenko M A, Kristiansen W, Cho S K, Hepworth S R, Aalen R B, Haughn G W. 2008. The BLADE-ONPETIOLE genes are essential for abscission zone formation in *Arabidopsis*. *Development*, 135: 1537 - 1546.
- Mesquida J, Marilleau R, Pham-Delegue M, Renard M. 1988. A study of rapeseed (*Brassica napus* L. var. *oleifera* Metzger) flower nectar secretion. *Apidologie*, 19: 307 - 318.
- Mohr N A., Jay S C. 1990. Nectar production of selected cultivars of *Brassica campestris* L. and *Brassica napus* L. *J Apic Res*, 29 (2): 95 - 100.
- Murrell D C, Nash W T. 1981. Nectar secretion by toria (*Brassica campestris* var. *toria*) and foraging behaviour of three *Apis* species on toria in Bangladesh. *J Apic Res*, 20: 34 - 38.
- Nepi M. 2007. Nectary structure and ultrastructure // Nicolson S W, Nepi M, Pacini E. Nectaries and nectar. Dordrecht: Springer: 129 - 166.
- Nieuwhof M. 1969. Cole crops. Leonard Hill, London.
- Ning Xi-ping, Wu Hong. 2006. The structural and developmental characteristics of floral nectaries of *Litchi chinensis* and their biological significance. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 44 (5): 523 - 537. (in Chinese)
- 宁熙平, 吴 鸿. 2006. 荔枝花蜜腺的结构发育特点及其生物学意义. *植物分类学报*, 44 (5): 523 - 537.
- Ning Xi-ping, Zhao Sheng, Hu Zheng-hai. 2003. Structure and development of floral nectary in *Eruc sativa* (Gars.). *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 23 (7): 1209 - 1216. (in Chinese)
- 宁熙平, 赵 晟, 胡正海. 2003. 芝麻菜花蜜腺的结构和发育研究. *西北植物学报*, 23 (7): 1209 - 1216.

- Nowakowski J. 1965. Nectar secretion of winter oilseed rape in the Wroclaw region. *Zesz Nauk WSR we Wroclawiu*, 13: 185 - 192.
- Pacini E, Nepi M. 2007. Nectar production and presentation // Nicolson S W, Nepi M, Pacini E. *Nectaries and Nectar*. Dordrecht: Springer: 167 - 214.
- Peng Y B, Li Y Q, Hao Y J, Xu Z H, Bai S N. 2004. Nectar production and transportation in the nectaries of the female *Cucumis sativus* L. flower during anthesis. *Protoplasma*, 224: 71 - 78.
- Pham-Delegue M H, Mesquida J, Renard M, Marilleau R, Le Metayer M. 1991. Quantitative and qualitative analysis of rapeseed flower nectar (*Brassica napus* L. var. *oleifera* Metzger). *Acta Hortic*, 288: 430 - 434.
- Pichersky E, Gershenzon J. 2002. The formation and function of plant volatiles: Perfumes for pollinator attraction and defense. *Curr Opin Plant Biol*, 5: 237 - 243.
- Pierre J, Mesquida J, Marilleau R, Pham-Delegue M H, Renard M. 1999. Nectar secretion in winter oilseed rape, *Brassica napus*-quantitative and qualitative variability among 71 genotypes. *Plant Breed*, 118: 471 - 476.
- Pinyopich A, Ditta G S, Savidge B, Liljegren S J, Baumann E, Wisman E, Yanofsky M F. 2003. Assessing the redundancy of MADS-box genes during carpel and ovule development. *Nature*, 424: 85 - 88.
- Radhika V, Kost C, Mithöfer A, Boland W. 2010. Regulation of extrafloral nectar secretion by jasmonates in lima bean is light dependent. *PNAS*, 107 (40): 17228 - 17233.
- Rathman E S, Lanza J, Wilson J. 1990. Feeding preferences of flesh flies (*Sarcophaga bullata*) for sugar-only vs. sugar-amino acid nectars. *Am Midl Nat*, 124: 379 - 389.
- Ren G, Healy R A, Horner H T, Martha G J, Thornburg R W. 2007b. Expression of starch metabolic genes in the developing nectarines of ornamental tobacco plants. *Plant Sci*, 173: 621 - 637.
- Ren G, Healy R A, Klyne A M, Horner H T, James M G, Thornburg R W. 2007a. Transient starch metabolism in ornamental tobacco floral nectaries regulates nectar composition and release. *Plant Sci*, 173: 277 - 290.
- Roshchina V V, Roshchina V D. 1993. *The excretory function of higher plants*. New York: Springer-Verlag.
- Rusterholz H P, Erhardt A. 2000. Can nectar properties explain sexspecific flower preferences in the Adonis blue butterfly *Lysandra bellargus*? *Ecol Entomol*, 25: 81 - 90.
- Sala Junior V, Celloto V R, Vieira L G E, Gonçalves J E, Gonçalves R A C, de Oliveira A J B. 2008. Floral nectar chemical composition of floral nectar in conventional and transgenic sweet orange, *Citrus sinensis* (L.) Osbeck, expressing an antibacterial peptide. *Plant Syst Evol*, 275: 1 - 7.
- Savidge B, Rounsley S D, Yanofsky M. 1995. Temporal relationship between the transcription of two Arabidopsis MADS box genes and the floral organ identity genes. *Plant Cell*, 7: 721 - 733.
- Shu Jin-shuai, Liu Yu-mei, Fang Zhi-yuan, Yang Li-mei, Zhang Li-li, Zhuang Mu, Zhang Yang-yong, Li Zhan-sheng, Sun Pei-tian. 2012. Study on the floral characteristics and structure in two types of male sterile lines of broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*) // *Cruciferous Branch of Chinese Society for Horticultural Science. Advances in Crucifer vegetables of China*. Beijing: China Agriculture Science and Technology Press: 117 - 127. (in Chinese)
- 舒金帅, 刘玉梅, 方智远, 杨丽梅, 张黎黎, 庄木, 张扬勇, 李占省, 孙培田. 2012. 青花菜两类雄性不育系花器官形态结构的比较研究 // *中国园艺学会十字花科蔬菜分会. 中国十字花科蔬菜研究进展*. 北京: 中国农业科学技术出版社: 117 - 127.
- Simpson B B, Neff J L. 1983. Evolution and diversity of floral rewards // Jones C E, Little R J. *Handbook of experimental pollination biology*. New York: Van Nostrand Reinhold: 142 - 159.
- Song J T, Seo H S, Song S I, Lee J S, Choi Y D. 2000. *NTR1* encodes a floral nectary-specific gene in *Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis*. *Plant Molecular Biology*, 42 (4): 647 - 655.
- Stuart F Baum, Yuval Eshed, John L Bowman. 2001. The Arabidopsis nectary is an ABC-independent floral structure. *Development*, 128: 4657 - 4667.
- Stuurman J, Hoballah M E, Broger L, Moore J, Basten C, Kuhlemeier C. 2004. Dissection of floral pollination syndromes in petunia. *Genetics*, 168: 1585 - 1599.
- Tao Shi-rong, Xin Hua, Cao Yu-fang. 2000. The study on developmental anatomy of the floral nectary in *Melilotus albus*. *Shandong Science*, 13 (3):

- 30 - 33. (in Chinese)
- 陶世蓉, 辛 华, 曹玉芳. 2000. 白香草木樨花蜜腺的发育解剖学研究. 山东科学, 13 (3): 30 - 33.
- Teng Hong-mei, Hu Zheng-hai. 2002. Developmental and anatomical studies on the extra floral nectaries in *Euphorbia millii*. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 22 (4): 812 - 816. (in Chinese)
- 滕红梅, 胡正海. 2002. 虎刺花外蜜腺的发育解剖学研究. 西北植物学报, 22 (4): 812 - 816.
- Teng Hong-mei, Hu Zheng-hai. 2003. Developmental and anatomical studies on the floral nectarines in *Perilla frutescens*. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 23 (7): 1288 - 1291. (in Chinese)
- 滕红梅, 胡正海. 2003. 紫苏花蜜腺的发育解剖学研究. 西北植物学报, 23 (7): 1288 - 1291.
- Tholl D, Chen F, Petri J, Gershenzon J, Pichersky E. 2005. Two sesquiterpene synthases are responsible for the complex mixture of sesquiterpenes emitted from Arabidopsis flowers. Plant J, 42: 757 - 771.
- Tian G W, Mohanty A, Chary S N, Li S, Paap B, Drakakaki G, Kopec C D, Li J, Ehrhardt D, Jackson D, Rhee S Y, Raikhel N V, Citovsky V. 2004. High-throughput fluorescent tagging of full length Arabidopsis gene products in planta. Plant Physiol, 135: 25 - 38.
- Vogel S. 1969. Flowers offering fatty oil instead of nectar // Abstracts 11th International Botany Congress, Seattle: 229.
- Wang Hong, Abbas · Abdulla, Wu Jing, Deng Yan-bin, Tumor · Anwat. 2001. Developmental and anatomic studies on the floral nectaries in *erysium cheiranthoides*. Life Science Research, 5 (3): 250 - 253. (in Chinese)
- 王 虹, 阿不都拉·阿巴斯, 吴 晶, 邓彦斌, 艾尼瓦尔·吐米尔. 2001. 小花糖芥花蜜腺的解剖学研究. 生命科学研究, 5 (3): 250 - 253.
- Wang Hong, Wang Xin, Wang Yong-xing, Yang Bin-yin, Jiang Yan-cheng. 2010. Developmental anatomy of the floral nectaries in *Calligonum ebi-nuricum*. Bulletin of Botanical Research, 30 (3): 262 - 266. (in Chinese)
- 王 虹, 王 馨, 王永星, 杨滨银, 姜彦成. 2010. 艾比湖沙拐枣花蜜腺的发育解剖学研究. 植物研究, 30 (3): 262 - 266.
- Wang Hong, Wu Jing, Deng Yan-bin. 2002. The developmental and anatomical studies on the floral nectary in *Armeniaca vulgaris* Lam. Bulletin of Botanical Research, 22 (4): 456 - 459. (in Chinese)
- 王 虹, 吴 晶, 邓彦斌. 2002. 杏花蜜腺的发育解剖学研究. 植物学研究, 22 (4): 456 - 459.
- Wang Hong, Zhang Fu-chun. 2004. Developmental and anatomical studies on the floral nectaries in *Ferula sinkiangensis* K. M. Shen. Bulletin of Botanical Research, 24 (4): 406 - 409. (in Chinese)
- 王 虹, 张富春. 2004. 药用类短命植物新疆阿魏花蜜腺的发育解剖学研究. 植物研究, 24 (4): 406 - 409.
- Wang Jin-ping, Zhao Li-zhi. 2006. Anatomical study on female-flower nectaries of *Sagittaria trifolia*. Journal of Xinyang Normal University: Natural Science Edition, 19 (3): 297 - 299. (in Chinese)
- 王金平, 赵立志. 2006. 慈菇雌花蜜腺的解剖学观察. 信阳师范学院学报: 自然科学版, 19 (3): 297 - 299.
- Wang Kang-cai, Zhang Rong-rong, Lu Qiu-wen, Yang Lie-geng. 2008. Study on *Paeonia* nectary and nectar secretion. Jiangsu Agricultural Sciences, (3): 142 - 146. (in Chinese)
- 王康才, 张荣荣, 卢秋文, 杨列耿. 2008. 芍药蜜腺及泌蜜规律研究. 江苏农业科学, (3): 142 - 146.
- Wang Qing-biao, Fang Zhi-yuan, Zhang Yang-yong, Liu Yu-mei, Yang Li-mei, Zhuang Mu, Sun Pei-tian. 2011. The floral and seed setting characteristics in two types of male sterile lines of cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*). Acta Horticulturae Sinica, 38 (1): 61 - 68. (in Chinese)
- 王庆彪, 方智远, 张扬勇, 刘玉梅, 杨丽梅, 庄 木, 孙培田. 2011. 甘蓝两种类型雄性不育系花器官形态及结实特性的比较研究. 园艺学报, 38 (1): 61 - 68.
- Wang Yan-jie, Liu Lin-de, Zhang Li, Li Wei. 2009. Anatomical structure and ultrastructure of female floral nectaries in *Eleutherococcus senticosus*. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 29 (12): 2468 - 2475. (in Chinese)
- 王艳杰, 刘林德, 张 丽, 李 伟. 2009. 刺五加雌花蜜腺的显微形态和超微结构观察. 西北植物学报, 29 (12): 2468 - 2475.
- Wang Y S, Motes C M, Mohamalawari D R, Blancaflor E B. 2004. Green fluorescent protein fusions to Arabidopsis fimbrin 1 for spatio-temporal imaging of F-actin dynamics in roots. Cell Motil Cytoskeleton, 59: 79 - 93.
- Wenzler M, Holscher D, Oerther T, Schneider B. 2008. Nectar formation and floral nectary anatomy of *Anigozanthos flavidus*: A combined magnetic resonance imaging and spectroscopy study. J Exp Bot, 59: 3425 - 3434.

- Wist T J, Davis A R. 2006. Floral nectar production and nectar anatomy and ultrastructure of *Echinacea purpurea* (Asteraceae). *Ann Bot*, 97: 177 - 193.
- Wist T J, Davis A R. 2008. Floral structure and dynamics of nectar production in *Echinacea pallid* var. *angustifolia* (Asteraceae). *Int J Plant Sci*, 169: 708 - 722.
- Xiao Mu-zhu, Ding Yu-long. 2004. Anatomical studies on the development of the floral nectary in *Scheffler octophylla*. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 24 (9): 1727 - 1731. (in Chinese)
肖木珠, 丁雨龙. 2004. 鹅掌柴花蜜腺的发育解剖学研究. *西北植物学报*, 24 (9): 1727 - 1731.
- Xin Hua, Chu Qing-gang, Hu Zheng-hai. 2000. Anatomical studies on the development of the floral nectary in *Thymus quinquecostatus* Celak. *J Plant Resour & Environ*, 9 (1): 43 - 46. (in Chinese)
辛 华, 初庆刚, 胡正海. 2000. 地椒花蜜腺发育的解剖学观察. *植物资源与环境学报*, 9 (1): 43 - 46.
- Xin Hua, Hu Zheng-hai. 2001. Anatomical studies on the development of the floral nectary of *Nicotiana tabacum*. *Guihaia*, 21 (3): 236 - 238. (in Chinese)
辛 华, 胡正海. 2001. 烟草花蜜腺发育的解剖学研究. *广西植物*, 21 (3): 236 - 238.
- Xin Hua, Liu Han-zhu, Wang Hai-xia, Zhao Yu-jun. 2008. Studies on developmental anatomy of floral nectaries of male-sterile-homomaintainer line in "Hot Pepper 95-1". *Journal of Wuhan Botanical Research*, 26 (2): 119 - 123. (in Chinese)
辛 华, 刘汉柱, 王海霞, 赵玉君. 2008. '辣椒 95-1' 保持系与雄性不育系花蜜腺的发育解剖学研究. *武汉植物学研究*, 26 (2): 119 - 123.
- Zha Hong-guang, Liu Tao, Zhou Jing-jiang, Sun Hang. 2013. MS-desi, a desiccation-related protein in the floral nectar of the evergreen velvet bean (*Mucuna sempervirens* Hemsl): Molecular identification and characterization. *Planta*, 238: 77 - 89.
- Zheng Hong-jun. 2008. Observational study on extra-floral nectary of cherry, peach, apricot and plum. *Shandong Agricultural Sciences*, (5): 17 - 19. (in Chinese)
郑红军. 2008. 核果类果树樱桃、桃、杏、李花外蜜腺观察研究. *山东农业科学*, (5): 17 - 19.
- Zhou Li-zhen, Dong Xia, Lan Jian-qiang, He Shao-yu. 2009. The nectar morphology of *Cerasus cerasoides*. *Journal of Bee*, (7): 16 - 17. (in Chinese)
周丽贞, 董 霞, 兰建强, 和绍禹. 2009. 冬樱花蜜腺形态. *蜜蜂杂志*, (7): 16 - 17.
- Zhu Jian. 1996. The cryoelectron microscopy was used for the investigation of development of inflorescence and flower, and ultrastructure of floral nectaries of *Arabidopsis thaliana* [Ph. D. Dissertation]. Xi'an: Northwestern University. (in Chinese)
祝 建. 1996. 应用低温电镜技术对拟南芥花序、花的形态发生及花蜜腺超微结构的研究[博士论文]. 西安: 西北大学.
- Zhu J, Hu Z, Muuml I M. 1995. Ultrastructural investigations on floral nectary of *Arabidopsis thaliana* prepared by high pressure freezing and freeze substitution. *Biol Cell*, 84: 225.
- Zhu J, Hu Z H. 2002. Cytological studies on the development of sieve element and floral nectary tissue in *Arabidopsis thaliana*. *Acta Bot Sin*, 44: 9 - 14.

书 讯

《果品质量安全标准与评价指标》

由中国农业科学院果树研究所聂继云研究员等编著的《果品质量安全标准与评价指标》一书已由中国农业出版社出版发行。该书收录了中国现行有效的果品质量安全标准 167 项, 涵盖 64 种主要果品, 是国内首部专门针对果品质量安全标准与评价指标的著作, 具有研究的系统性、果品种类和标准体系的完整性、技术内容的准确性、文字的简明性, 可供果品生产经营者、消费者, 果品质量安全标准制定者、研究者、使用者, 以及监管部门、质检部门、科研院所、农林院校、农技推广机构等单位有关人员和相关专业院校师生参考。全书 27.6 万字, 设仁果类水果品质要求、核果类水果品质要求、浆果类水果品质要求、柑橘类水果品质要求、西甜瓜类水果品质要求、热带水果品质要求、坚果类果品品质要求、干果类果品品质要求、果品安全要求等九章, 提供了 355 张表格和 36 幅图片。本书定价 30 元, 邮寄费 2 元, 挂号邮寄另加邮费 3 元。

汇款地址: 辽宁省兴城市兴海南街 98 号 中国农业科学院果树研究所; 邮编: 125100; 收款人: 聂继云。
电话: 13942993718。